

APG 2003による被子植物の分類

フラワーオークションジャパン

長岡 求

キンギョソウがオオバコ科に移動する。このことは数年前の花葉会幹事会で会長から報告がありました。ギボウシがユリ科からリュウゼツラン科に移ることも同時に聞きました。驚きではありましたが、それ以上調べようともせず、放っておきました。ところが、シクラメンがサクラソウ科からヤブコウジ科になるとの記事を見つけて、しっかり調べてみようという気持ちになりました。その結果を憐フラワーオークションジャパンの鉢物レポート2006年8月号～10月号に連載し、その原稿に手を加えたのが今回のレポートです。

時代とともに変化してきた分類学

生物界全体を見通し、それを体系的にまとめた最初の学者はカール・フォン・リンネ (Carl von Linné ; 1707 - 1778) です。彼はスウェーデン生まれの博物学者で、生物名の表記ルール (学名) を定めたほか、生物種の分類学の基礎となるアイデアを『自然の体系』 (Systema Naturae) としてまとめました。植物では花卉や雄しべの数など、花の構造を比較して24のグループ (リンネの24綱) に整理しました。リンネの分類体系に対して、それはあまりに人為的すぎるという批判が起り、生態などを意識した自然分類の考えが導入され、さらに進化論の考え方を取り入れ、進化の過程を考慮した分類学へ変化しました。それは系統発生の過程を探り、それに基づいて体系化する系統分類学です。

系統発生を探る手法は様々です。もっとも確かな手法は化石の活用です。しかし、化石から得られる知見は断片的であるという欠点があり、系統分類学は類似性を頼りに、似たもの同士は近い血縁関係にあるという前提に基づき、系統発生の道筋を推理してきました。ただ、類似性を探る手法は時代とともに多様化して行きます。例えば、生化学による知見が分類学に取り入れられています。各々の生物種が生成する化学物質の有無を比較するものです。花粉の研究が進んだことで花粉の形態から進化の道筋を推測できるようになりま

した。更には、多変量解析などの数学が積極的に活用され、系統分類学に大きな進歩をもたらしました。

様々ある植物分類体系

生物の分類体系は系統分類学が進歩するとともにいくつもの学説が生まれ、ある時代をみれば必ず幾つかの学説が併存してきました。特に20世紀の終わり頃は次々に新たな学説が提唱された時代で、今の時代は定説がないといえるほど大混乱しているのが現状です。20世紀は自然科学が大いに発展した世紀ですから、当然といえば当然の帰結です。

日本で広く採用される植物分類体系をみると、大きくふたつあります。ひとつはドイツのエングラ (Adolf Engler ; 1844-1930) とブランテル (Karl Prantl ; 1888-1911) の学説を引き継ぐ「新エングラ植物分類体系」です。リンネの学説同様に新エングラの体系は生物種を広くカバーしており、そのことが広く利用される背景にあるようです。ちなみに、日本の植木業界は昔から新エングラの体系を採用してきました。

いっぽう、エングラの学説が生まれた時代、イギリスにはベンサム (George Bentham ; 1800-84) とフッカー (Joseph Dalton Hooker ; 1817-1911) が異なる分類体系を提唱し、その後もイギリスや米国では今に至るまで独自の学説が支持されてきました。現在、世界で広く採用されているクロンキスト (Arthur Cronquist ; 1919-1991) の植物分類体系 (1981年と1988年に発表) はその米国に生まれたものです。ただ、クロンキストの学説は被子植物に限定した学説であり、植物界全体を見通すことができないという欠点があります。

今では新エングラよりもクロンキストの分類体系が広く受け入れられていますが、部分的には多くの異説があります。例えば、*Allium* 属は新エングラ系統ではユリ科に、ヤングの分類 (1982年) ではヒガンバナ科に組み入れています (馴染みの参考書 “Hortus Third” は *Allium* をヒガンバナ科に分類している) 。そ

してクロンキストはユリ科とヒガンバナ科を分げずにユリ科に統合してしまいました。しかし、それには異論も多く、特にダールグレンは種皮の構造を細かに分析することで単子葉植物の分類を行い、独自の分類体系（1983、1985年）を公表しています。それはユリ科やヒガンバナ科などを多くの科に分離、独立させています。書籍によってはふたつの学説を併記しています（後に期すようにDNA解析による研究はおおむねダールグレンの学説を支持している）。

DNA解析を活用した植物分類体系の登場

様々な科学的手法の導入により進歩してきた系統分類学ですが、基本的にはリンネが行った類似性や相違

性に基づいた分類であり、今までに発表されてきた分類体系はリンネの24綱を大筋で追認するものでした。

いっぽう、1990年頃より、進化の道筋を探る新たな手法が見いだされました。それはDNAの塩基配列を比較する手法です。親子関係を鑑定するためのDNA鑑定、犯人を特定するためのDNA鑑定などで知られるようになった手法です。植物の場合、細胞の内部小器官である核や葉緑体、ミトコンドリアにDNAがあります。それらは細胞が分裂する時、いずれも自分と同じコピーを複製してから分裂します。そのDNAはふつう正確に複製されますが、ごく稀にコピーミスが発生し、植物が分化・進化する数万年、数十万年という長い期間にはコピーミスが集積してゆきます。コピーミスがどこに発生し、どれだけ多くのコピーミスが

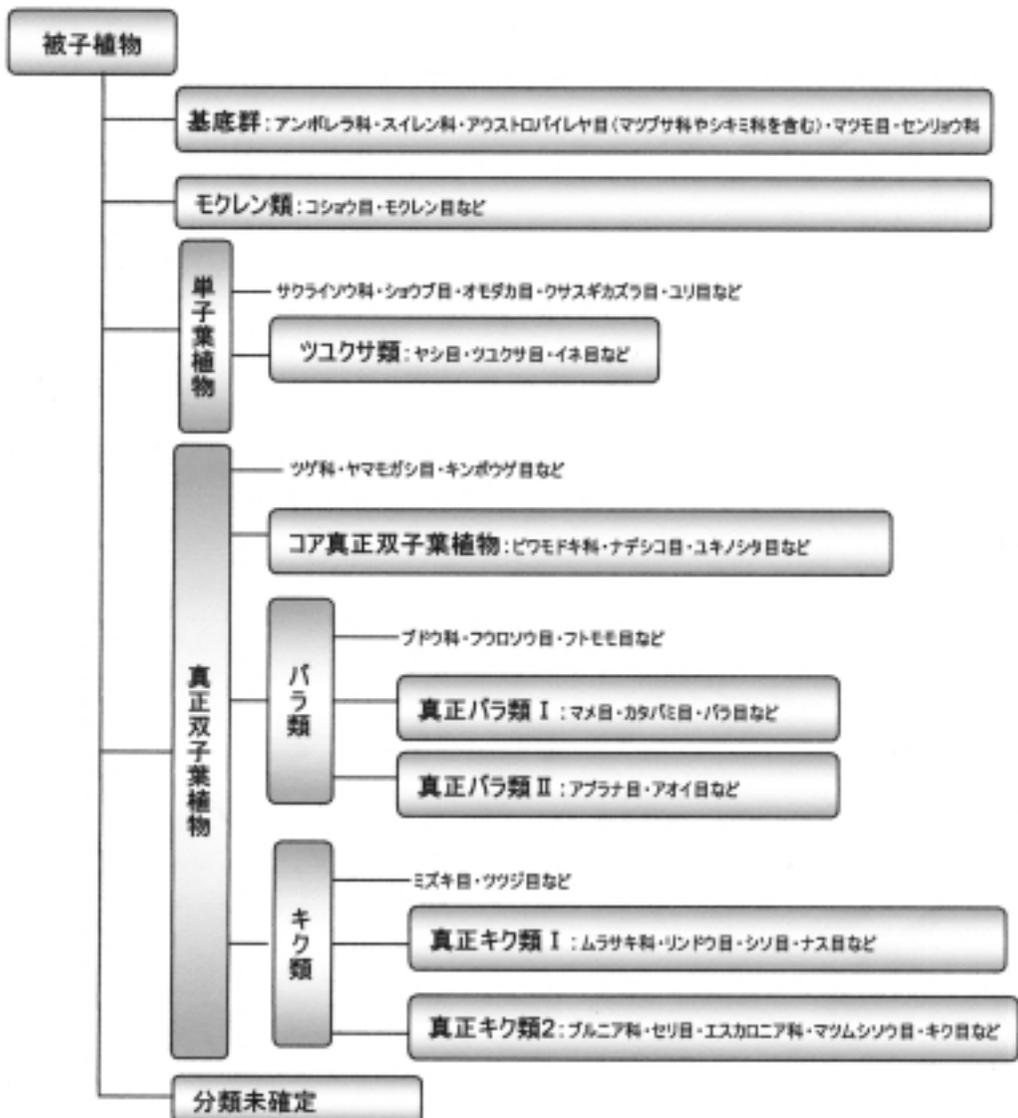


図1 A P G 植物分類体系

あるかを調べ、比較することで種間の、あるいは属間、科間の類縁関係を知ることが可能になったのです。

APG植物分類体系の登場

APGは Angiosperm Phylogeny Group の頭文字を並べたもの。“Angiosperm”は被子植物のことで、子房に包まれた胚珠をもち、雌しべや雄しべ、花被などの組織からなる「花」を咲かせる植物群です。次の“Phylogeny”は系統発生学あるいは系統発生を意味し、進化の歴史を探ること、あるいはその学術分野を指します。APGは分子レベルの解析(DNA解析)によって被子植物群の系統発生(近縁関係)を調べ、被子植物の全体的な分類体系をまとめるために集まった植物学者のグループを指しており、1998年に成果第一弾として“APG System”を公表し、2003年には第二弾として“APG II 2003”を公表しました。

原始的な被子植物

従来の分類では被子植物を双子葉植物と単子葉植物に二分し、双子葉植物を離弁花と合弁花に分けていました。そして各分類群の中を進化の道筋に沿って並べています。それに対してAPG II 2003は、双子葉植物を原始的な形質を備えた一群と進化が進んだ一群に二分し、単子葉植物は前者の末席に据えています。

最も原始的な双子葉植物はニューカレドニア原生のアンボレラ科です。そしてスイレン科やマツモ目、マツサ科やシキミ科を含むアウストロバイレヤ目、センリョウ科までを被子植物の原初的なグループということで基底群 root groups にまとめています。次にモクレン類としてコショウ目やモクレン目などをまとめました。

基底群とモクレン類を合わせたグループを原始的なグループとしていますが、その特徴は花に花軸的な構造を残し、花弁と萼の分化が不十分な花をつけるというものです。花は1本のシュートが変態して生まれたとされ、花弁や萼、雄しべ、雌しべは葉が変形したものです。原始的な被子植物では、茎に由来する棒状の組織(花軸)が残り、花被片(花弁と萼の区別がない時に、花弁状の組織を花被片という)が、その上方には雄しべ、雌しべがあり、各器官が花軸上にらせんを描いて並びます。

DNA解析からは単子葉植物とモクレン類が兄弟関係にあることが判明し、モクレン類の次に単子葉植物を並べています。単子葉植物は水辺に育つ原始的な双子葉植物に生まれた奇形児をルーツにもつと推測していますが、花弁と萼の分化はなく、何より、単溝粒の花粉粒を作るという点から、他の原始的な被子植物群

と同等の形質をもちます。花粉を顕微鏡でのぞくと、種によって独自の形態を示すことが知られており、花粉をみればどの種の(あるいはどの属の)ものか判るといほどその形態は様々ですが、花粉の表面に現れる穿孔や溝の数で整理すると20弱のパターンに分類されます。そして、そのパターンを比べると単純な構造から複雑なものに進化していることが知られています。単子葉植物までの分類群はもっとも単純な単溝粒の花粉をもち、それに対して以下にまとめた分類群では溝や穿孔の数が3つ以上ある三溝粒に代表される花粉粒を作ります。

真正双子葉植物

三溝粒に代表される複雑な構造の花粉粒をつけるグループです。ツゲ科やキンポウゲ目などは花弁と萼の分化が不十分なことから原始的な真正双子葉植物に配置され、それから進化した双子葉植物としてコア真正双子葉植物というまとまりを配置しています。

さらに進化した双子葉植物として大きくバラ類とキク類に分けています。花は花軸としての特性が見られなくなり、花弁と萼片の分化が進んだ花をつけます。萼片や花弁は花軸から進化した花床(花盤)の上に配置されています。そしてキク類には新エングラヤクロンキストが合弁花類にまとめた種のすべてが納められています。ただ、従来離弁花類のユキノシタ科に含められていたアジサイなどがアジサイ科として独立し、原始的なキク類(合弁花類)であるミズキ目に配置されています。DNA解析が導き出した系統分類は、合弁花は離弁花から進化したとする学説を大筋で認めるものの、合弁花と離弁花を明確に分離することの不合理性を導き出しています。

単子葉植物

発芽して最初に現れる葉を子葉と呼びますが、被子植物の中には子葉が2枚のもの1枚のものがあり、前者を双子葉植物、後者を単子葉植物と呼び分けています。従来の分類体系によれば、単子葉植物は双子葉植物から分離して進化した一群とされます。萼片と花弁の分化はなく、花弁状の組織を花被と呼び、その花被や雄しべの数など3の倍数のものが大半という特徴をもちます。ユリ科やヒガンバナ科、アヤメ科、ラン科などの虫媒花は花の美しい種類が多く、多数の種類が栽培されています。いっぽう、風媒花として進化したカヤツリグサ科やイネ科なども地球上至る所に分布を広げる、大繁栄している植物群も単子葉植物の構成員です。

APG 2003では、単子葉植物を「狭義の単子葉植

物」とツククサ類の大きく2グループに分けています。前者がタンパク質を多量に含む種子を作るのに対して、ツククサ類はデンプン質の種子を作ります。

まず、ツククサ類を除く一群を6目に分類しました。ショウブ目、オモダカ目、クサスギカズラ目、ヤマノイモ目、ユリ目、タコノキ目です。ショウブ属 (*Acorus*) は2種からなる小さな属で、新エングラーなどはサトイモ科に含めていましたが、この分類ではこの一属でひとつの目を担っています。DNAが示す証拠からは、単子葉植物の中でもっとも古いと判断された目です。次のオモダカ目、サクライソウ科もショウブ目に並び、古くに枝分かれました系統と判断されました。サクライソウ科の名前は馴染みのない科名だと思えますが、サクライソウを含む腐生食物のサクライソウ属 (*Petrosavia*)、そしてオゼソウ属 (*Japonolirion*) の2属からなり、どちらも新エングラーではユリ科に、クロンキストはメランチュウム科に分類されたものです。

A P G 2003のオモダカ目は、クロンキスト系統が分けているオモダカ目、トチカガミ目、イバラモ目、サトイモ目を統合したものです。水草が多いグループですが、よく見ると少し異質な科が含まれています。

それはオゼソウと同じく、ユリ科やメランチュウム科に分類されてきたチシマゼキショウ科の5属です。さらにもうひとつ、ヤマノイモ目に分類されたキンコウカ科もユリ科やメランチュウム科に分類されていたグループです。こうみると、クロンキストがメランチュウム科にまとめた種群は複数の異なるグループを含んでいたようです。A P G 2003ではメランチュウム科をユリ目に残していますが、その科に残したのはツクバネソウ属 (*Paris*) やエンレイソウ属 (*Trillium*)、バイケイソウ属 (*Veratrum*) など21属です。

次はクサスギカズラ目とユリ目です。この多くは新エングラーやクロンキストがユリ目にまとめていたグループですが、科や属レベルまで調べてみると、細かな移動が多数あります。まず、クロンキストのユリ目に含まれていたミズアオイ科、ハエモドルム科、タヌキアヤメ科などがツククサ類のツククサ目に移しています。また、クロンキスト、新エングラーともに独立させていたラン目はクサスギカズラ目に統合しています。結果、クサスギカズラ目にはネギ科、クサスギカズラ科、アヤメ科、ラン科などの大家族が収められています。前記のように、ヒガンバナ科やユリ科などを



図2 シソ目の系統樹

細かに分割することを認める点はダールグレンの学説を継承していますが、A P G 2003ではアガパンサ科とヒガンバナ科を広義のネギ科にまとめて、広義のクサシギガズラ科にはリュウゼツラン科やヒアシンス科、スズラン科などを含めています。

最後はタコノキ目です。クロンキスト体系ではヤシに近縁のグループを集めてヤシ亜綱を立てています。その構成員はヤシ目、バナマソウ目、タコノキ目、サトイモ目です。A P G 2003ではこれらが分割され、整理されています。まずサトイモ目はオモダカ目に統合されました。そしてヤシ目はツククサ類の構成員として移され、残ったバナマソウ目やタコノキ目がタコノキ目に統合されています。また、ユリ科に近いとされたジャクブ科や、オモダカなどに近いとされてきたホンゴウソウ科などもタコノキ目に統合されました。

以上がツククサ類を除く単子葉植物のA P G系統分類の注目点です。ツククサ類には花き類として重要なものは少なく、以下に花き類に関係ある部分だけ触れておきましょう。

前記のように、ミズアオイ科やカンガルーポーを含むハエモドルム科がツククサ目に分類されています。クロンキストがショウガ亜綱パイナップル目に分類したパイナップル科ですが、DNA解析によると亜綱として独立させるほどの分類群でなく、イネ科やカヤツリグサ科と同じイネ目に入れることが妥当と言うことです。パショウ科やショウガ科、カンナ科などはクロンキストの分類をそのまま支持し、いずれもショウガ目ショウガ科に分類しています。

注目したい分類群

まず、単子葉植物から見てみましょう。

最初はヘメロカリスを含むキスゲ科です。ヘメロカリスといえばユリ科の代表属で、花形もユリそのものですが、それをキスゲ科として独立させ、広義のススキノキ科に納めています。ススキノキ属(*Xanthorrhoea*)はオーストラリア原生のブラックボーイのグループです。同じく広義のススキノキ科に含めるツルボラン科はアロエ(*Aloe*)やエレムルス(*Eremurus*)、ハウオルチア(*Haworthia*)、トリトマ(*Kniphofia*)などを含んでいます。

次にブローディア属(*Brodiaea*)です。学生時代ですから30年も昔のことになりますが、ブローディア属からハナニラ属(*Ipheion*)とトリテレイア属(*Triteleia*)が独立したと覚えました。ところがA P G 2003を調べるとハナニラ属はネギ科、ブローディア属とトリテレイア属はThemidaceae(テミス科と表記することことにします)に納められています。テミス科の面々はいずれもネギ科に分類されていたグループで、ネギ科

から独立したと考えて良いようです。次はオリヅルラン属(*Chlorophytum*)とギボウシ属(*Hosta*)です。以前はユリ科に属していましたが、ここではリュウゼツラン科に移されています。またリュウゼツラン科にいたドラセナ属(*Dracaena*)、チトセルラン属(*Sansevieria*)がスズラン科に移り、同じくニオイシュロラン属(*Cordyline*)はラクスマニア科という科に移されていますが、ドラセナ属とニオイシュロラン属はどちらも英名がdracaenaであるのに異なる科に分類されてしまいました。

次に、真正双子葉植物に於けるA P G 2003の特徴です。

注目の第一はシソ目の内部構造が大幅に見直しされたことです。DNA解析から判明したシソ目の系統樹は図2に表したとおりですが、従来のゴマノハグサ科は多様な系統を含む寄り合い所帯だったことが判明しました。主な属がどの科に移動したのか、以下に示します。

ゴマノハグサ科からオオバコ科へ

キンギョソウ属(*Antirrhinum*)、バコパ属(*Bacopa*)、ジギタリス属(*Digitalis*)、グロブラリア属(*Globularia*)、リナリア属(*Linaria*)、ネメシア属(*Nemesia*)、ルッセリア属(*Russelia*)、ペンステモン属(*Penstemon*)、クワガタソウ属(*Veronica*)、クガイソウ属(*Veronicastrum*)など

ゴマノハグサ科からカルセオラリア科として独立

キンチャクソウ属(*Calceolaria*)

ゴマノハグサ科からハマウツボ科へ

シオガマギク属(*Pedicularis*)、コシオガマギク属(*Phtheirospermum*)など

ゴマノハグサ科からハエドクソウ科へ

サギゴケ属(*Mazus*)、ミゾホオズキ属(*Mimulus*)など

ゴマノハグサ科からキリ科として独立

キリ属(*Paulownia*)

ゴマノハグサ科に統合された2科

フジウツギ(ブuddleja)属(*Buddleja*)などのフジウツギ科、ハマジンチョウ属(*Myoporum*)などのハマジンチョウ科がゴマノハグサ科に統合
クマツヅラ科からハエドクソウ科に

ハエドクソウ属(*Phryma*)

クマツヅラ科からシソ科へ

ムラサキシキブ属(*Callicarpa*)、カリガネソウ属(*Caryopteris*)、クサギ属(*Clerodendrum*)、チーク属(*Tectona*)、ハマゴウ属(*Vitex*)など
クマツヅラ科からキツネノマゴ科へ

ヒルギダマシ属(*Avicennia*)

クマツヅラ科からスチルベ科(*Stilbaceae*)に独立
*Stilbe*など数属

次なる注目はユキノシタ科の分割とその分割先です。新エングレー体系ではアジサイ、ウツギ、スグリなど（主に木本）をユキノシタ科に含めていますが、クロンキスト体系ではこれらをバラ目のアジサイ科、スグリ科に分離しています。A P G 2003では前記したようにアジサイ科をミズキ目に配置しています。また、その配置先であるミズキ目ではアオキ属がミズキ科からアオキ科に独立し、ハンカチノキ属などもミズキ科から独立されています。

ユキノシタ科やミズキ科に絡む移動は以下のとおりです。

ズイナ属 (*Itea*) ユキノシタ目ズイナ科
スグリ属 (*Ribes*) ユキノシタ目スグリ科
ウメバチソウ属 (*Parnassia*)

ニシキギ目ウメバチソウ科として独立
ミズキ目アジサイ科に移された主な属

アジサイ属 (*Hydrangea*)、クサアジサイ属 (*Cardiandra*)、カーペンテリア属 (*Carpenteria*)、ギンバイソウ属 (*Deinathe*)、ウツギ属 (*Deutzia*)、キレンゲショウマ属 (*Kirengeshoma*)、バイカウツギ属 (*Philadelphus*)、シマユキカズラ属 (*Pileostegia*)、バイカアマチャ属 (*Platycrater*)、イワガラミ属 (*Schizophragma*) など

ミズキ目ミズキ科から独立した属

ハンカチノキ属 (*Davidia*)

又マミズキ科 (広義ではミズキ科)

アオキ属 (*Aucuba*)

ガリア目アオキ科 (広義ではガリア科)

ハナイカダ属 (*Helwingia*)

モチノキ目ハナイカダ科

その他、我々園芸家になじみの科や属に関して、分類上の位置づけが変わったものをまとめました。

サクラソウ目サクラソウ科 ツツジ目ヤブコウジ科

サクラソウ目はツツジ目に統合され、サクラソウ科の一部の属はツツジ目ヤブコウジ科に移動した。移動した主な属は、アナガリス属 (*Anagallis*)、シ

クラメン属 (*Cyclamen*)、オカトラノオ (リシマキア) 属 (*Lysimachia*) など。

マツムシソウ目スイカズラ科から

マツムシソウ目レンブクソウ科へ

ニワトコ属 (*Sambucus*)、ガマズミ属 (*Viburnum*) など

科が統合されて消失しそうなもの

ウキクサ科 サトイモ科

アカザ科 ヒユ科

ヒシ科、ザクロ科、ハマザクロ科 ミソハギ科

イイギリ科 ヤナギ科

フウチョウソウ科 アブラナ科

アオギリ科、シナノキ科、パンヤ科 アオイ科

カエデ科、トチノキ科 ムクロジ科

ウリノキ科 ミズキ科

ガンコウラン科、イチヤクソウ科、シャクジョウソウ科
ツツジ科

ガガイモ科 キョウチクトウ科

ノラナ科 ナス科

A P G は、DNA 解析によって得られた系統発生の知見を活用して新たな植物分類体系を構築するためのグループですが、彼らが目指しているのは従来の分類方法に準拠するように体裁を整えることにあります。そして、DNA 解析によってまとめられる分類群を特徴づける形質を探しだすべく努力が続いています。

しかし、その作業はまだ緒についたばかりであり、安藤会長が「あと100年かかる」とおっしゃっていましたが、新たな知見が追加されるたびに分類の見直しが行われることは間違いありません。ただ、園芸の世界もいずれはこの成果を受け入れる決断をしなければなりません。それは100年も先のことでなく、意外に早く訪れるだろうと思っています。私たちが参考書として使う“THE PLANTS-BOOK Second Edition”の改訂作業が進んでいますが、そこではA P G 2003の成果を採り入れる作業が続いていると。