

\*\*\*\*\*  
**特集：落葉する樹々 I**  
 \*\*\*\*\*

# カエデ

長谷部 光泰

モミジという和名のとおり、カエデは紅葉の代表選手である。カエデの葉で一番最初に思い浮かべるのはイロハモミジやハウチワカエデのような掌状に切れ込んだ単葉である。このような形の葉をつける種類は多いが、ちょっと変わった形の葉をつける種類もある。たとえば、生薬として用いられるメグスリノキは三小葉からなる複葉を形成する。街路樹でときどき見かけるネグンドカエデは5から7個の小葉を持つ立派な複葉を形成し、カエデ特有の果実を見ないとこれがカエデだとはにわかに信じがたい。これらのカエデはみな落葉性であるが、常緑のカエデもある。沖縄に分布するクスノハカエデは名の通りクスノキの葉に少し似た常緑で全縁で楕円形の単葉をつける（図1）。全縁というのは葉の縁にまったく切れ込みのないような場合である。ヒマラヤに分布している *Acer fabri* も常緑でこのタイプの単葉を持っている。

一方、同じくヒマラヤに分布している

*Acer laevigatum* は楕円形の単葉であるが、小さな鋸歯を葉縁に持ち落葉性である。さて、このように常緑、落葉を含め、多様な葉はどのように進化してきたのだろうか。ここではまず単葉をつけるカエデの系統について話をすすめてみたい。

### 楕円形の葉を持つカエデの進化

カエデの分類は1880年代にPaxによって始めてのモノグラフがまとめられて以来多くの研究がなされている。多くの研究者はクスノハカエデをはじめとする楕円形の単葉のカエデを一つの節（属の中の分類群）として互いに近縁なものと考えてきた。この考えに異論を唱えたのがOgata (1967) である。彼のモノグラフはそれまでにない多くの種について詳細な形態観察を伴った現在でも価値のあるものである。彼は当時記載されていたカエデ属140種を26節に分類した（現在では約200種が記載されている）。彼は冬芽の鱗片形態などから単葉をつける

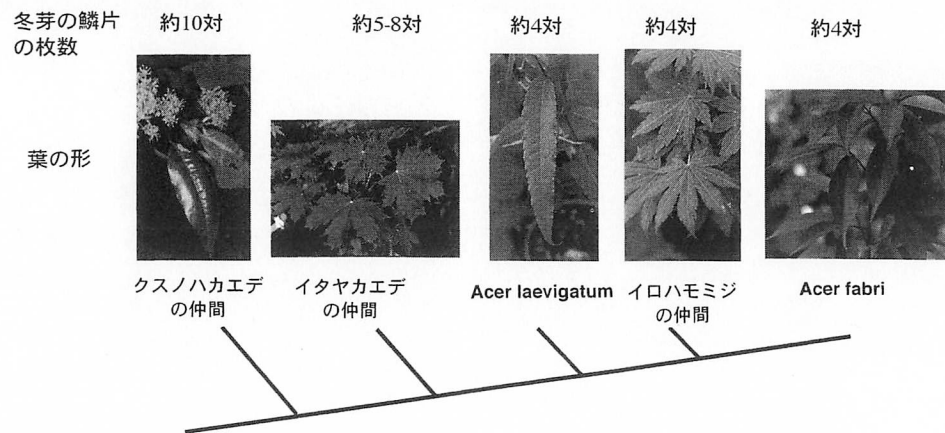


図1 遺伝子データを用いたカエデの系統樹

*Acer fabri* や *Acer laevigatum* はクスノハカエデではなく、イロハモミジと近縁ではないかと考えたのである。冬芽の鱗片は通常の葉が変形したものである。したがって、配列の仕方は通常葉と同じことが多い。カエデの冬芽の鱗片は通常葉と同じように対生しており、多様性がある。クスノハカエデの仲間は10対以上もの鱗片対を持っているけれども、イロハモミジの仲間は約4対である。したがって、概観はかなり異なっている。

*Acer fabri* や *Acer laevigatum* はその葉の形にも関わらず、イロハモミジと同じように約4対の鱗片しか持っていないのである。

同じような形が別の系統で進化することを平行進化と呼ぶ。生物の世界ではカエルの子はカエルなのが普通だが、時に、

トンビがタカのようなトンビを生むことがある。これが平行進化である。親兄弟が似ているように、形が似ているものは近縁であることが多い。しかし、時に形がまったく異なっているけれども近縁だったり、形がすごく似ているのに遠縁だったりすることがある。*Acer fabri* と *Acer laevigatum* の場合はおそらく鱗片か葉の形態のどちらかが平行進化で生じ、「他人のそら似」になっているのだと予想される。そんなときには、形態以外の情報を使って類縁関係を調べるのが有効になる。

そんなわけで、われわれは葉緑体の遺伝子の塩基配列情報を用いてこれらの系統関係を調べてみた (Hasebe et al. 1998)。植物の細胞は光合成をする葉緑体を持っている。葉緑体は大腸菌のよう

なバクテリアの仲間であるラン藻が、植物の祖先にあたる細胞に共生してできたものである。ラン藻はもともと光合成をして独立に生活していた生物であるから、独自の遺伝子を持っていた。しかし、共生後は、光合成に関わる遺伝子以外の遺伝子はほとんど失っているものの、まだ多くの遺伝子を持っている。それらの遺伝子がどれくらい似ているかを指標に系統関係を推定できるのである。遺伝子の塩基配列から推定すると、*Acer fabri* も *Acer laevigatum* もイロハモミジと近縁であり、クスノハカエデとは遠縁であることがはっきりし(図1), Ogata(1967)の分類が正しく、カエデ属の中で楕円形の葉は複数回進化してきたことがわかった。しかし、どうして掌状に切れ込む単葉をつくったり、楕円形の葉をつくったりするのだろうか。どうして楕円形の葉が何回も進化してきたのだろうか。また、常緑になるのと落葉になるのでどんな違いがあるのだろうか。実は、これらの生物学的に興味深い問題についてはまったく予想もつかない状態である。

#### カエデの分布

カエデは分布の上からも注目されてきた植物である。北米を旅行すると多くのカエデを見かける。しかも、日本ととてもよく似ている種類が分布している。スベ

ースシャトルが打ち上げられるフロリダのケネディー宇宙センター周辺で秋になると一面真っ赤に色づくのはアメリカハナノキである。日本の岐阜県周辺のみならず分布するハナノキよりも少し葉が大きい感じがするものとてもよく似ている。ミシガン湖畔を歩いていた時に見かけたアメリカオガラバナの穂状花序は日本のオガラバナそっくりだった(図2)。ミシガン州の林床では日本のウリハダカエデをちょっとほてっとさせたようなアメリカウリハダカエデの実生が大きな葉を広げている。西海岸のワシントン州の周辺では沿岸を流れる海流の影響で出来た温帯多雨林を観察できるが、その林床には黄色いミズバショウの傍らに葉だけ見ると明らかにイロハモミジに近縁だと分かる *Acer circinnatum* が生えている。

東アジアと北米の植物相が類似していることを始めて詳細に検討したのは米国ハーバード大学のグレイだった。1850年代、黒船が日本に来航し、そこから持ち帰った標本や同時代に刊行されたシーボルトとツツカリニの「日本植物誌」を元に、グレイは壮大な仮説を提唱した。新生代第三紀は氷河期のあった第四紀よりも温暖な気候だったことが知られていた。グレイ博士は第三紀に北極圏を中心に広大な落葉性広葉樹林が連続して広がっていたのではないかと、そして、第四紀

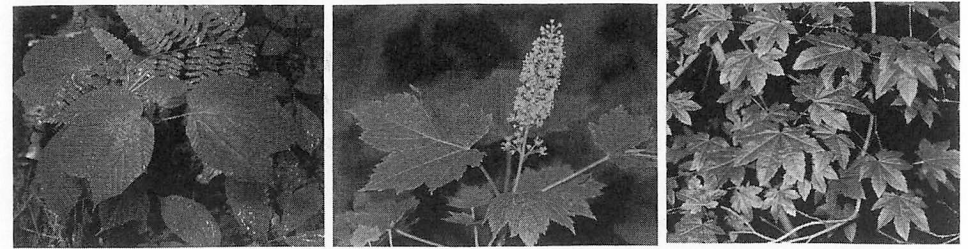


図2 北米産の3種のカエデ。左：アメリカオガラバナ *Acer spicatum*、中：アメリカウリハダカエデ *Acer pennsylvanicum*、右：*Acer circinnatum*

になって気温が低下し、北極圏が氷に閉ざされたころ、北極圏を覆っていた広大な森林は東アジアと北米へとそれぞれ南下していき、その結果、現在、東アジアと北米に似たような植物が分布しているのではないかという仮説である。

この仮説は壮大で魅力的であり1960年代まで広く支持されていた。しかし、1970年代になってベーリング海峡周辺の化石調査が進行するにつれてこの仮説に疑問が投げかけられるようになってきた。つまり、第三紀に北極圏を覆っていたという広大な落葉性広葉樹林の痕跡が見つからないのである。しかも、第三紀にはベーリング海峡周辺の気温はせいぜい4℃程度であったと推定され、とても広大な森林があったとは考えられないという研究結果が発表されたのである。

したがって、東アジアと北米に分布している種類は鳥などによる長距離散布によって東アジアから北米へ、あるいはそ

の逆へと何回も行き来し、その結果、両地域に似た種類が多いのだろうという仮説が提唱された。しかし、本当に森林がなかったと完全に否定することは難しい。調査していないどこかに暖かい場所があったのかもしれないという可能性が否定できないからである。

この論争に決着をつけるのにも違った観点からの研究、すなわち遺伝子の比較解析が大きく役立った。もし、グレイ博士の仮説が正しいのだとすれば東アジアと北米の近縁種はみな同じ時代に種分化したはずである。アメリカハナノキとハナノキ、オガラバナとアメリカオガラバナは同じ時期に種分化したのだろうか。また、他の植物はどうだろう。

形態は進化の過程でゆっくり変わることもあるし、急速に変わることもある。一方、遺伝子の塩基配列は一定の速度で変化する場合があることが知られている。そこで、一定の時間にどれくらい塩

塩基配列が変わるかという、分子時計が利用できる。たとえば、アメリカハナノキとハナノキの遺伝子の塩基配列が5%違っていたとする。塩基配列の変化する速度（進化速度）が100万年あたり1%だとするとこの2種は500万年前に種分化したと推定できる。しかし、進化速度は種によって異なっていることが知られており、カエデ属の遺伝子の進化速度を調べる必要がある。このためには化石情報が必須となる。化石記録から分岐した年代がわかる2種間で、塩基配列がいくつ違うかを調べる。この数を年代で割ってやれば基準となる進化速度が計算できる。進化速度がわかれば、化石から分岐年代が推定できない種間でも種分化の年代が推定できるのである。

このようにしてアメリカハナノキとハナノキが分岐した年代を推定すると約830万年前であることがわかった。一方、アメリカオガラバナとオガラバナは1200万年前であった。このことから、アメリカハナノキとハナノキ、アメリカオガラバナとオガラバナは別な時期に種分化を起こした、すなわち、グレイの仮説には合致しないことがわかったのである。この10年ほどの間に、ユリノキ属、モク

レン属、ボタン属、ルイヨウボタン属、タコノアシ属、ハエドクソウ属、コウモリカズラ属など東アジアと北米で隔離分布する近縁種間で同じような計算がされた結果、古いものでは2500万年前、新しいものでは200万年前といったように、異なった近縁種ペアは異なった年代に種分化したことがわかってきた。これらの結果から、両大陸を挟んだいろいろな植物のいろいろな時期の長距離移動が現在の両大陸の植物相の類似を可能にしたのだということがはっきりした。しかし、どのように長距離散布が行なわれたのかと言う点は推測の域を出ておらず、今後の化石、地誌研究の結果が期待される。

(岡崎国立共同研究機構・基礎生物学研究所)

#### 引用文献

- Ogata, K. 1967. A systematic study of the genus *Acer*. Bull. Tokyo Univ. Forests **63**: 89-206.
- Hasebe et al. 1998. Intrageneric relationships of maple trees based on the chloroplast DNA restriction fragment length polymorphisms. J. Plant Res. **111**: 441-451.