

Enigmas in aquatic angiosperm Podostemaceae (Papers for the special lecture of the society meeting)

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-03-07 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24517/00053426

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0 International License.



2010 年度植物地理・分類学会特別講演記録 加藤雅啓：カワゴケソウ科：奇妙な植物の不思議さ

〒305-0005 つくば市天久保 4-1-1 国立科学博物館植物研究部

Masahiro Kato: Enigmas in aquatic angiosperm Podostemaceae

Department of Botany, National Museum of Nature and Science, Tsukuba 305-0005, Japan

Abstract

Podostemaceae are an aquatic annual angiosperm family distributed in the tropics and subtropics. The plants grow and strongly adhere on rock surfaces submerged in fast-running water in the rainy season, and flower and set fruits when they are exposed to the air during the dry season. In Japan there are two genera and six species including three endemics, though all of the six and two other species were considered endemic. In recent explorations in Thailand more than 40 species were found, i.e., four times as many as the 10 species previously recognized, suggesting a potentially richer biodiversity. More than half of about 54 genera in Podostemaceae are mono- or bispecific, indicating outstanding differences between species. Enigmas in the systematics, biogeography, and body-plan morphology are reviewed.

Key words: biogeography, morphology, Podostemaceae, systematics.

特異な生態

カワゴケソウ科 Podostemaceae に私が惹かれるようになったのは形態が「比類なし」という表現がぴったりなほど奇妙だからである。日本で最初に発見した今村駿一郎も初期の論文の表題を「我日本ニテ始メテ発見セラレシ珍植物かはげけさう」とした(今村 1928)。カワゴケソウ科は特異な形態によって変わった環境に適応しているので、その生態から稿を始めたい。

カワゴケソウ科は世界の熱帯、亜熱帯に広く分布する溪流沿い被子植物であり、季節的に水位が変動する環境を好む(図 1A)。雨期と乾期がはっきりした地域の河川では水位が季節によって大きく(数-10m)上下するため、川床や川岸の岩は、雨期の間は水没して速い流れに曝され、乾期になると対照的に空中に露出して干上がる。このように、植物の下は堅固な岩、上は急流という境界面は陸上とは極めて異質な環境である(図 1B, E)。植物は可能な限りどんなどころでも少しでも進化するものであり、極限環境でカワゴケソウ科は進化した植物であろう。

カワゴケソウ科は河川の水位が季節的に変動するにあわせて、規則的な生物季節を示す。種子は水に濡れると種皮に粘性が出て、岩に粘着して成長し始める。これは雨期の始まりに起こると思われるが、詳しいことはわからない。半年は水中で成長して岩をおおう。乾期になって水位が下がるとつぼみをつけ、さらに下がると水面より顔を出して開花し、速やかに結実する(図 1C)。一方、露出するために個体自身は枯れて寿命を終える。花は多くの種で非常に小さく、目立たない花被片、1-3 (-多数)本の雄蕊、1本の雌蕊からなり、繁殖上の最小の単位まで退化している(図 1D)。カワゴケソウ科は被子植物の中では珍しく重複受精せず、したがって胚乳をつくらない。種子はラン科と同様に小さく風散布に適しているといえる。しかし水、魚、鳥(脚に付着)散布もあるかもしれない。

日本のカワゴケソウ科

日本で最初にカワゴケソウ科を発見したのは鹿児島県出身の今村駿一郎で、1927年のことである(Imamura 1927)。発見に至ったのは、その前年

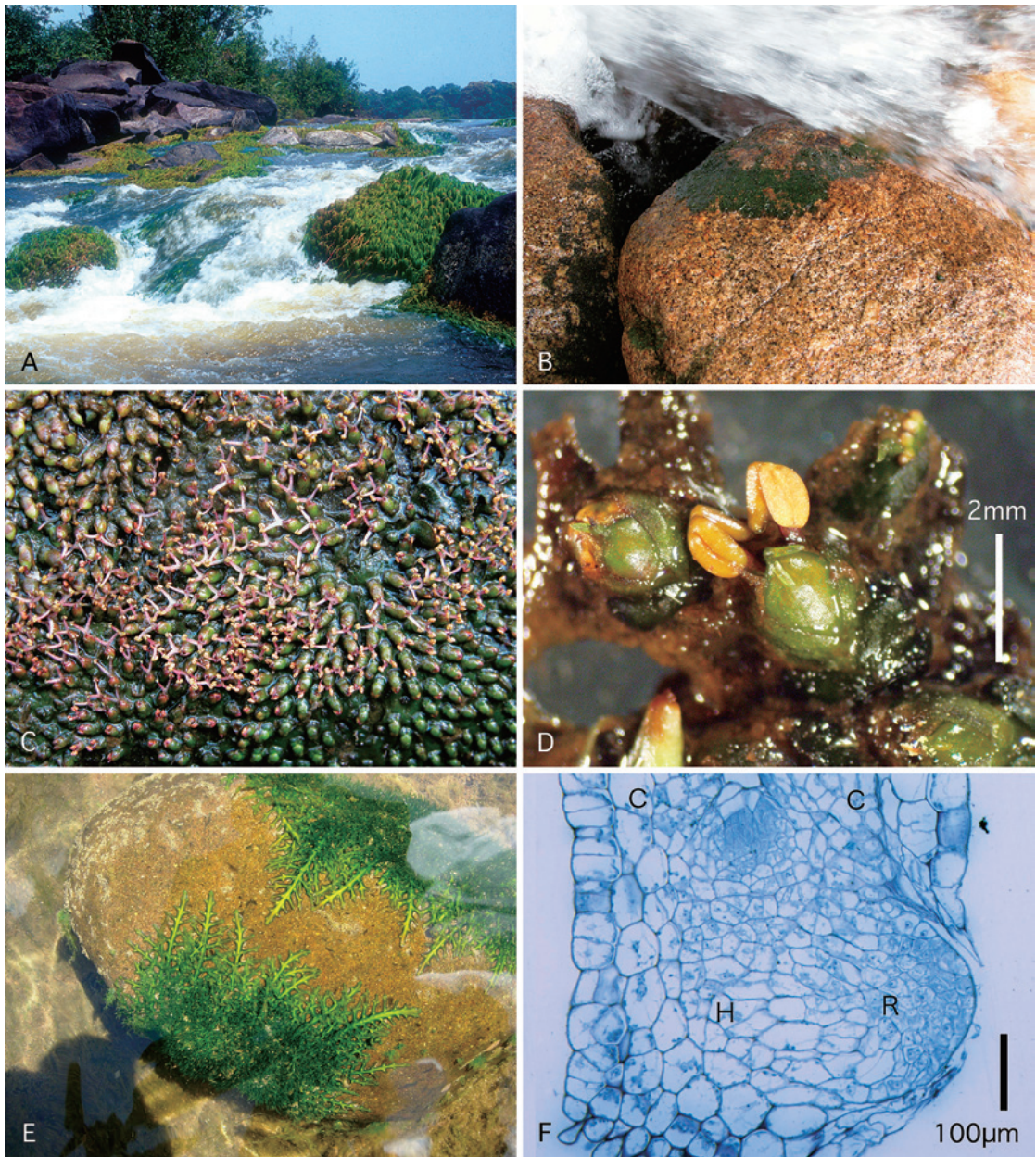


図1. カワゴケソウ科カワゴケソウ亜科の生態と実生。A. 乾期に水面の上に出た岩上の *Apinagia* (ガイアナ・エセキボ川)。B. 半露出し水しぶきがかかる岩上のヤクシマカワゴロモ (屋久島)。C. 露出した葉状の根の表面に開花した花が密生するカワゴロモ。D. 割れたスパテラからおしべとめしべが外に出たカワゴロモの花。スパテラ=蕾を包むカワゴケソウ亜科特有の器官。E. 水中の岩上にしがみつくとみつくカワゴケソウの根 (川内川)。F. カワゴケソウ属 *Cladopus queenslandicus* の実生の縦断面。胚軸 (H) の側方から根 (R) が出る一方、末端には幼根ができない。子葉 (C) の間に葉が出るだけで幼芽は発達しない。

大学の研究室で国際学会の様子を聞いたとき、郷里の川に生えていたコケのような植物がそれかもしれないと思ったという。その発見以後、小泉源一との間の新種発表合戦の様相を呈した数年の間にすべての種が知られるようになった。最近まで

は、日本にはカワゴケソウ属 *Cladopus* の4種、カワゴロモ属 *Hydrobryum* の4種がそれぞれ1つあるいは少数の河川に限定しているとされた。このような超狭分布が日本のカワゴケソウ科の特徴であるとされてきたが、熱帯では1箇所数種が混生す

ることもある。近隣地域での調査研究から、カワゴケソウ *C. japonicus* Imamura はマノセカワゴケソウ *C. doianus* Koidz., トキワカワゴケソウ *C. austrosatsumensis* Koidz., および中国福建省の *C. chinensis* (H.C.Chao) H.C.Chao と同種, タシロカワゴケソウ *C. austro-osumiensis* Kadono & N. Usui は *C. fukienensis* (H.C.Chao) H.C.Chao と同種であることがわかった (表 1, Kato 2008)。また、カワゴロモ *Hydrobryum japonicum* Imamura は日本固有とされたが、中国雲南省からベトナム北部・北タイ・ミャンマーに広く分布することがわかった。それに対し、宮崎県のオオヨドカワゴロモ *H. koribanum* Imamura ex Nakay. & Minamit. と屋久島のヤクシマカワゴロモ *H. puncticulatum* Koidz. はそれぞれ分布域がきわめて限られた固有種で、しかも 1 つの姉妹群をなし、それら両地域の間にある大隅半島に分布するカワゴロモとウスカワゴロモ *H. floribundum* Koidz. がまたそれとは別の姉妹群をなす (Kita and Kato 2004a)。したがって、日本産のカワゴケソウ科は大陸から複数回にわたって渡来した可能性が高く、生物地理はそう単純ではない。

日本のカワゴケソウ科の多くは国、県や市の天然記念物に指定されている。一方、ダム建設などによる環境破壊、農業・生活排水に起因する河川の水質汚染などにより、ほとんどの種が絶滅の危機にある。これ以上の環境悪化は食い止めたところであり、また培養技術を磨いて増殖復元を図って絶滅からこの貴重な植物を救いたいと願っている。

タイのカワゴケソウ科

私はスリランカ・インドで調査した帰りに、1999 年 1 月にはじめてタイでカワゴケソウ科を調査した。そのとき、「タイ国植物誌」のカワゴケソウ科を担当することになり、以来、調査と研究を続けている。タイの Thawatchai Wongprasert 氏が調査に同行してくれたおかげで、効率よく採集することができた。彼は別の調査の時でもカワゴケソウ科に留意して、新産地を次々と発掘してくれたのである。かつてタイには 7 属 10 種が分布するといわれていたが (Cusset 1992), 目下 10 属 43 種が分布するところまでわかった (Kato and Koi 2009), 環境さえよければ国中にカワゴケソウ科が生えているとあって過言ではない。最近、タイの研究者自身がカワゴケソウ科に興味を持ち、調査を独自に行っている。それを見ると、新種・新産地がまだ増えそうで、最終的にタイのカワゴケソウ科は何種いるのかがわかるにはもう少し調査が必要かも知れない。

最初の調査の折、チェンマイに近いインタノン山の裾野にある滝で調査した。同行してくれた Thawatchai Santisuk 氏がその一帯を調べたことを勧めたが、その時は何も発見できなかった。後で再調査したときカワゴロモに似た種を採集し、さらに Thawatchai Wongprasert 氏が連れて行って別々の早瀬でも同じ種を発見した。調べたところカワゴケソウ属とは異なることがわかった。両氏の先導がなければ発見には至らなかったもので、これを新属 *Thawatchaia* として献名した。日本でも新種報告ラッシュには地元の植物研究家の協力を得たが、私の場合はたぶんそれ以上に、タイの人たちの協力を得てカワゴケソウ科の調査研究を実施したのである。

科の起源・多様性・分類

生態的および形態的に極端に特殊化したカワゴケソウ科はどの被子植物と系統関係があるのか。これに関するもっともユニークな説は、起源が非常に古

表 1. 日本産カワゴケソウ科の種類と分布。

種属	分布	備考
カワゴケソウ属 <i>Cladopus</i>		
カワゴケソウ <i>C. doianus</i>	鹿児島県 (川内川, 安楽川, 馬渡川, 馬之瀬川など), 宮崎県高鍋町, 中国福建省	マノセカワゴケソウ, トキワカワゴケソウ, <i>C. chinensis</i> と同種
タシロカワゴケソウ <i>C. fukienensis</i>	鹿児島県 (雄川), 中国福建省, ベトナム北部, タイ北部, ミャンマー中部	<i>C. austro-osumiensis</i> = <i>C. fukienensis</i>
カワゴロモ属 <i>Hydrobryum</i>		
カワゴロモ <i>H. japonicum</i>	鹿児島県大隅半島	アジアに広く分布し、日本固有ではない
ウスカワゴロモ <i>H. floribundum</i>	鹿児島県 (志布志安楽川, 前川) : 日本固有	
ヤクシマカワゴロモ <i>H. puncticulatum</i>	鹿児島県 (屋久島一湊川) : 日本固有	
オオヨドカワゴロモ <i>H. koribanum</i>	宮崎県 (大淀川, 岩瀬川) : 日本固有	

いとするものである (Cusset and Cusset 1988a)。非常に特殊化した表現形質に基づいて、双子葉類 (綱)、単子葉類の分類階級に匹敵する被子植物の 3 番目の群として、カワゴケソウ綱が認められた。これが正しいとすると、カワゴケソウ科の起源と適応進化は被子植物の初期進化の段階に起こったことになるが、これは誤っていた。

分子系統学者を含むほとんどの研究者は、細部は見解が違うものの真正双子葉類の中の科であると認めた (Les et al. 1997, Ueda et al. 1997, Soltis et al. 1999, 2000, Olmstead et al. 2000)。そうすると、カワゴケソウ科は普通の陸上生活を営んでいた祖先双子葉類から起源したことになる。最近の研究からも、広義バラ群の中のオトギリソウ科に最も近いと見られている (Soltis et al. 1999, Gustafsson et al. 2002)。このことから、カワゴケソウ科がオトギリソウ科との共通祖先から分化した際あるいはその後で、急激に形態進化が起こったことが窺える。

カワゴケソウ科は世界に 50 属以上・300 種以上が知られている (表 2; Cook and Rutishauser 2007, Kato and Koi 2009)。十数年前は約 270 種とされたが、新種が多く発表され今後も増えそうだ。平均して属は小さく、1996 年当時、最大の属 (*Apinagia*, *Ledermannia*) でも 50 種と 46 種、次に大きい属 (*Marathrum*, *Rhyncholacis*) は 25 種である。*Polypleurum* (18 種) とカワゴロモ属 (14 種) を除くすべてが 10 種かそれ以下であり、1 種または 2 種だけからなる単型属は実に半数を超える。このような分類から、この科がいかに形態の変異に富んでおり、近縁な種同士であっても形態は著しく異なっていることがわかる。

これまで広く認められてきた分類体系では、カワゴケソウ科はカワゴケソウ亜科とトリステイカ亜科の 2 つに分類される。トリステイカ亜科は小さな群であり、最近では 6 属が認められ、47 属はカワゴケソウ亜科に入れられている (Kato 2006)。Engler (1930) は、*Weddellina* 属だけからなるウェデリナ亜科を認め、カワゴケソウ科を 3 亜科に分類した。それに同調する見方もあったが 2 亜科分類が主流であった。*matK* 遺伝子の塩基配列を基に、カワゴケソウ科の系統を解析した結果、カワゴケソウ科はカワゴケソウ亜科とトリステイカ亜科の 2 つの系統に大きく分かれるが、*Weddellina* はカワゴケソウ亜科の系列の基部に位置した (Kita and Kato 2001)。この系統樹と従来の分類体系を比べると、科の中にカワゴケソウ亜科、トリステイカ亜科の他にウェデリナ亜科を認めた Engler (1930) と整合性が高い。また、*Weddellina* と他のトリステイカ亜科は小さいながらも明らかな花被をもつ点で類似

しているが、その類似は原始形質が共有されていることを示し、単系統性を示す共有派生形質ではない。一方、*Weddellina* とカワゴケソウ亜科は雌蕊が 2 室 (心皮) である点で共通し、3 室のトリステイカ亜科とは異なっている。前 2 者の心皮の共通点は、系統を反映しているといえる。

トリステイカ亜科の系統関係で、形態進化の上から面白いのは、互いに体のつくり (ボディプラン) が非常によく似ている *Terniopsis* と *Tristicha* が姉妹群とはならない点である。それらが共有する、匍匐するリボン状の根とその両側にできる短いシュートの特徴はトリステイカ亜科の原始形質であろう。それとは対照的に、形態的に非常にかけ離れている *Indotristicha ramosissima* (Wight) P.Royen と *Dalzellia* が近縁である (Kita and Kato 2001)。前者はシュートが長さ 1 m ほどにも達し著しく大きい点で亜科の中で特徴的ではあっても、基本的な体制は *Terniopsis* などと一致している (根の上にシュートがつくられる) のに対して、後者はシュートが扁平な葉状体に著しく変形しており、しかも根を欠いている。さらに最近、両者の形態進化を明らかにする上で興味深い新種 *D. gracilis* C.J.Mathew, Jäger-Zürn & Nileena が発見された (Mathew et al. 2001)。この種は *Indotristicha ramosissima* などと同様、匍匐するリボン状の根をもっている。一方、その両側に生じるシュートは小型ながら葉状であり、*D. zeylanica* に似ている。私たちは、*D. gracilis* が両種と姉妹群であり新属 *Indodalzellia* として分けられること、3 属間で根の消失または出現、茎の体制の変更という跳躍的進化が起こったことを示した (Koi et al. 2009)。

最近でも、新属新種の発表は珍しくない。一方、分子系統解析の結果、独立属とされてきたものが別の属の内部に位置し、形態が特殊化したものに過ぎないことがはっきりしてきた。しかし世界的に見ると最終的にカワゴケソウ科を何属何種に分類するのが適当か、まだ見当がつかないというのが実情である。

生物地理

カワゴケソウ科の生物地理に関する本格的な研究は案外少ない。Cusset and Cusset (1988b) はトリステイカ科 (本稿では亜科) の形態進化を推定し、それを分布パターンと比較して、生物地理を論じた。彼らは、トリステイカ科ならびにカワゴケソウ科 (狭義) 全体がアフリカ、インドを主体とするアジア、アメリカの三大熱帯を中心に分布し、さらにもっとも形態的に原始的とみなした *Tristicha trifaria* (Bory ex Willd.) Spreng. がアフリカおよび中南米に分布することから、トリステイカ科はゴン

表 2. カワゴケソウ科の属の種数と分布 (Cook and Rutishauser 2007 を一部修正).

属	種数	アメリカ	アフリカ+ マダガスカル	アジア+ オーストラリア
<i>Angolaea</i>	1		○	
<i>Apinagia</i>	50	○		
<i>Butumia</i>	1		○	
<i>Castelnavia</i>	9	○		
<i>Ceratolacis</i>	1	○		
<i>Cipoia</i>	1	○		
<i>Cladopus</i> カワゴケソウ属	10			○
<i>Crenias</i> (=Mniopsis)	5	○		
<i>Cussetia</i>	2			○
<i>Dalzellia</i>	5			○
<i>Devillea</i>	1	○		
<i>Diamantina</i>	1	○		
<i>Dicraeanthus</i>	2		○	
<i>Diplobryum</i>	3			○
<i>Djinga</i>	1		○	
<i>Endocaulos</i>	1		○	
<i>Farmeria</i>	2			○
<i>Hanseniella</i>	2			○
<i>Hydrobryopsis</i>	1			○
<i>Hydrobryum</i> カワゴロモ属	14			○
<i>Hydrodiscus</i>	1			○
<i>Indotristicha</i>	2			○
<i>Indodalzellia</i>	1			○
<i>Jenmaniella</i>	7	○		
<i>Ledermanniella</i>	46		○	
<i>Leiothylax</i>	3		○	
<i>Letestuella</i>	1		○	
<i>Lonchostephus</i>	1	○		
<i>Lophogyne</i>	2	○		
<i>Macarenia</i>	1	○		
<i>Macropodiella</i>	6		○	
<i>Marathrum</i>	25	○		
<i>Mourera</i>	6	○		
<i>Oserya</i>	6	○		
<i>Paleodicraeia</i>	1		○	
<i>Paracladopus</i>	2			○
<i>Podostemum</i>	7	○		
<i>Polypleurum</i>	18			○
<i>Rhyncholacis</i>	25	○		
<i>Saxicolella</i>	5		○	
<i>Sphaerothylox</i>	2		○	
<i>Stonesia</i>	4		○	
<i>Terniopsis</i> (=Malaccotristicha)	7			○
<i>Thawatchaia</i>	1			○
<i>Thelethylax</i>	2		○	
<i>Tristicha</i>	1	○	○	
<i>Tulasneantha</i>	1	○		
<i>Vanroyenella</i>	1	○		
<i>Weddellina</i>	1	○		
<i>Wettsteiniola</i>	3	○		
<i>Willisia</i>	2			○
<i>Winkerella</i>	1		○	
<i>Zehnderia</i>	1		○	
<i>Zeylanidium</i>	6			○
54 属	312	21	17	17

ドワナ起源であり、その科に含まれるとした *Weddellina* が最初に南米で分化したと推定した。分割移動前の Gondwana 大陸のこの地域にかつて連続的に分布していた“古 *Tristicha*”が大陸移動に伴って、分断した現在の分布パターンをとるようになったと考えた。Gondwana 東部にあったオーストラリアで、“古 *Tristicha*”との共通祖先から *Tristicha australis* C. Cusset & G. Cusset が分化した（しかし、本種は *Terniopsis* に移された [Kato et al. 2003]）。そして、インド亜大陸には *Indotristicha ramosissima* が、分布域の東北端にあったマレー半島には *Terniopsis* が分化した。そして、インドシナと中国に分布する *Dalzellia*（今では *Cussetia* と *Terniopsis* を含むことがわかっている）は最後の段階で現れた。

生物地理の解釈は確かな系統関係に基づかねばならない。われわれが明らかにした系統関係からは、これまで提唱された仮説とは大きく異なる生物地理像が得られた（図2）（Kita and Kato 2001, 2004b, Kato 2006）。カワゴケソウ科はトリステイカ亜科とカワゴケソウ亜科・ウェデリナ亜科に分かれたが、トリステイカ亜科はまずアジアで多様化し、いくつかの属に分かれた。その後、*Tristicha* 属（1種）がアフリカで誕生し、そのうち西アフリ

カの集団からアメリカに分布を拡げた（Kita and Kato 2004b）。この解釈は上記の「Gondwana 説」とは正反対である。一方、カワゴケソウ亜科・ウェデリナ亜科（1種：南アメリカに留まった）はアメリカ大陸（約140種）で最初の多様化を遂げたあと、アフリカ（80種）、アジア（80種）に拡大してそれぞれ二次的な多様化を果たした。これらの大陸間の移動は、1回ずつ長距離散布によって起きたと考えられる。散布の方向はトリステイカ亜科ではアジアからアメリカへの西向き、カワゴケソウ亜科では反対の東向きであった（Kato 2006）。このように、各大陸のカワゴケソウ科は生物地理的背景が重層的であるといえる。オトギリソウ科との共通祖先から分かれたカワゴケソウ科がどこで起源したのかわからないままであるが、将来明らかになるだろうか。

形態と主軸の進化

カワゴケソウ科は小属がたいへん多いことからわかるように、種間の形態的差異が著しい。ところが、カワゴケソウ科は流水中という地域差が比較的少ない環境に生える。長年に亘ってスリランカや南米でその生態、形態、多様性を調べた Willis (1915) は、水中環境による淘汰によって多様化したのではないと考えた。日本で初めてカワゴケソウ科を発見

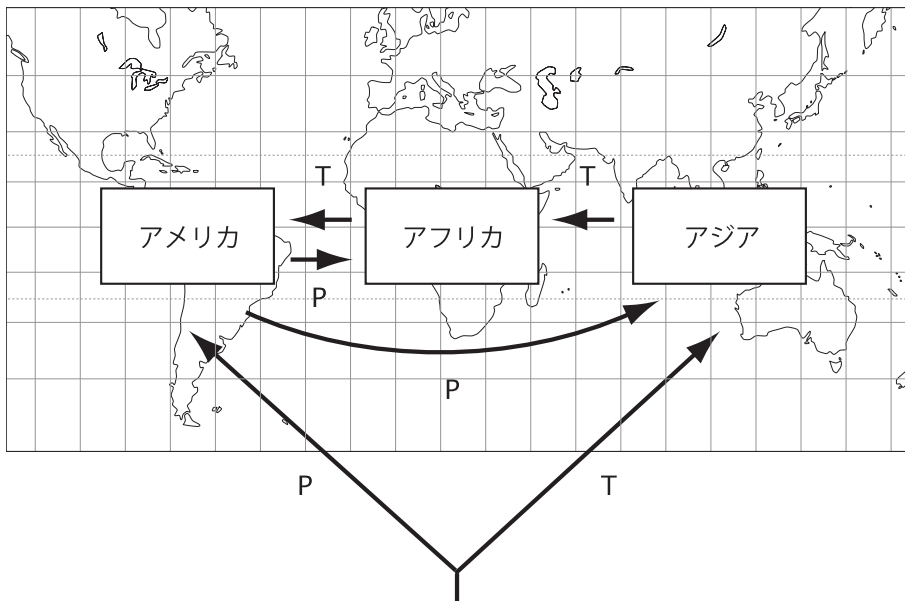


図2. カワゴケソウ科の歴史的生物地理。Pはカワゴケソウ亜科の、Tはトリステイカ亜科の移動を示す。ウェデリナ亜科はアメリカにのみ分布。大陸間移動は各亜科で1回ずつ起きた。

した今村 (1977) も「多くの種類と形態の多様性が、生育条件による淘汰と他生物との交渉によって生じたものとは考え難く、主に植物体に内在する因子によって起こったものとする他はない」と述べている。今風に表現すれば、カワゴケソウ科の形態進化は環境淘汰に対して多少とも中立的な変異が蓄積した結果であるといえようか。

カワゴケソウ科は他の被子植物とは同じ仲間とは思えないくらい形態が異質になっている。それが共通祖先から分岐したのは 7000 万年ほど前であると推定されている (Davis et al. 2005; もっと最近と見る説もある)。現生の被子植物につながる科は多くは白亜紀後期 (1 億年前以降) に出現したが、それに比べてもカワゴケソウ科の起源は新しく、比較的短期間のうちに跳躍的な形態進化を遂げたことになる。カワゴケソウ科がどのような形態進化を遂げ、独特の環境に進出したのかは、形態の進化ばかりでなく、植物の適応進化の面からも興味が尽きな

い。

カワゴケソウ科は特異な生育環境に適応するようきわめてユニークな形態を発達させている。カワゴケソウ (川苔草) が、川に生える苔のような草 (被子植物) であることを意味するように、最大の特徴は一般的な被子植物から著しく逸脱したボディプランつまり体のつくりにある。器官形成の主役は、岩にへばりついている根である (ごく例外的に、海藻のように基部で付くこともある)。これは主軸の点から見ると一般の被子植物とは際立った違いである。被子植物のからだはふつう上半分がシュート軸、下半分が根系であり、両方で垂直軸をつくりあげる (図 3A)。いうまでもなくこれは陸上の生活に適応した姿であり、胚から実生の若い段階で、子葉の間に幼芽、胚軸の末端に幼根が生じ、それらが成長して垂直に伸びる軸がつくられる。シュートは空中で枝をのびしながら葉をつけて、成長 (光合成) と繁殖を担い、根系は土中で分枝して、支持と吸収を司

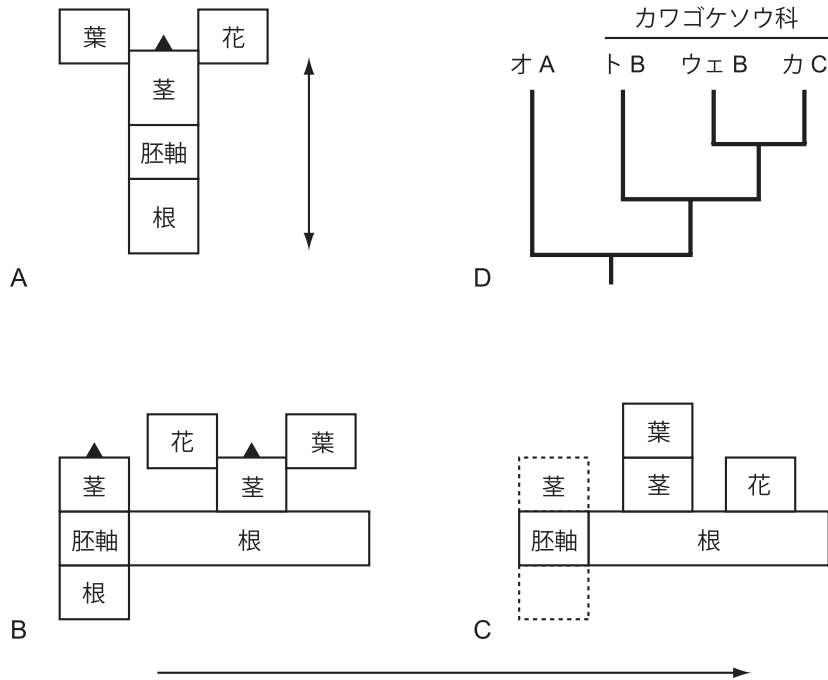


図 3. カワゴケソウ科他のボディプランと系統。黒三角は SAM を示す。A. 垂直軸をもつオトギリソウ科など一般的な被子植物の型。B. 水平軸をもつ型。C. 水平軸をもつ派生的な型。幼芽はないか縮退し、幼根はない。D. カワゴケソウ科 3 亜科とオトギリソウ科の系統関係。オ、オトギリソウ科;ト、トリステイカ亜科;ウエ、ウエデリナ亜科;カ、カワゴケソウ科;A-C, 3 種類のボディプラン。トリステイカ亜科とカワゴケソウ科には他のボディプランもある。

る。草本などふつうの被子植物にももちろん水平方向に成長するものが多いが、それは垂直軸をなすシュートが横に倒れたに過ぎない。それに対して、カワゴケソウ科は流水に没した岩の表面が生活の場であり、根がそこに固着し、境界面に沿って水平方向に成長する (図 1)。しかもその上に短いシュートあるいは葉、および花をつけることが多い。根が受け持っているカワゴケソウ科の主軸は陸上植物とは根本的に異なることが最近の研究からはっきりしてきた。

植物体にとって基本的な設計が成熟段階よりも胚・実生の段階で変更されたことは容易に想定できる。Suzuki et al. (2002) は、カワゴケソウ亜科 9 種について実生の解剖学的観察を行った。いずれも胚軸の側方から 2 次根がつくられる (図 1F)。一方、胚軸の末端から幼根はつくられず、ボディプランの変更は実生の初期発生で起こった。しかも幼芽が生じるものと生じないものがあり、生じる種でも幼芽はすこしだけ成長するかほとんど成長しない。したがって、垂直軸はすでに実生の段階から形成されることはなく、二次的な水平軸がその代わりをするのである (図 3C)。これ以外にも、特徴的なボディプランがいくつか認められる (データ省略)。

カワゴケソウ科の実生での器官形成パターンは、シロイヌナズナの突然変異体に似ている。たとえば、*monopteros* 変異体は胚軸や幼根がつけられないが、その弱い表現型では短い胚軸と不定根ができる (Suzuki et al. 2002 の引用文献)。この遺伝子は植物ホルモンオーキシンのシグナルにかかわることが指摘されている。一方、幼芽ができなかったり痕跡的なものも、*shoot meristemless* 変異体に似ている。このようなことから、カワゴケソウ科のボディプランの変更には、モデル植物で知られている遺伝的変異に類似した変異が関わったのかもしれない。

根のない種では上記とはまったく異なる発生を示す (Imaichi et al. 2004)。*Dalzellia zeylanica* の成体では扁平な葉状のシュートが主要器官で、その上に鱗片状の本当の葉を密生する。その実生は幼根を生じないばかりか、幼芽も成長することはない。代わりに、子葉の腋に分裂組織が生じて、それから二次的なシュートが成長する。興味深いことに、根をもった *Indodalzellia gracilis* (C.J.Mathew, Jäger-Zürn & Nileena) Koi & M.Kato も実生は *D. zeylanica* と同じ発生パターンを示した。一方、近縁な *Indotrística ramosissima* は下記の *Terniopsis* に似た発生をたどるのである。器官の欠失あるいは獲得が近縁群内で起こったことが窺える。

カワゴケソウ科の独特のボディプランは系統進化のどの段階で生じたのだろうか。トリステイカ亜科

の *Terniopsis* の 1 種では、幼芽も幼根も生じ、さらに胚軸から 2 次根も生じた (図 3B)。これから、カワゴケソウ科が進化したはじめの頃は、垂直軸は主軸ではないにしてもまだ維持されており、加えて、二次的な水平軸も存在していたことが示唆される (Kita and Kato 2005)。垂直軸と水平軸が並存する体制から、垂直軸が用をなさなくなるか消失したのは、カワゴケソウ亜科がトリステイカ亜科やウェデリナ亜科から分岐した後である可能性が高い (図 3D)。そうだとすると、垂直軸から水平軸への主軸の変更は、科の出現時で垂直軸の衰退が起こりながら水平軸が新たに発達し、やがて垂直軸が消失する変化が起こったのだろう。それに伴って、シュートが根からつくられるように器官の配置も劇的に変化した。要約すると、カワゴケソウ科は「積み木遊び」のようにボディプランを自在に変更させて、たぐいまれな形態進化を遂げたといえる。このような科内の進化に先立って、垂直軸をもったオトギリソウ科に近い共通祖先から水平軸を獲得した過程も解明すべき問題である。

カワゴケソウ科の特異な形態は根にも見られる。多くの種属では平べったい円柱状やリボン状であるが、カワゴロモ属などアジアとアフリカの種属では葉状あるいは薄皮状である。葉緑体も持っているので、根本来の固着のほか、光合成する葉の性質、さらには花を作る繁殖能も兼ね備えている。根の形態がどのように進化したかは今後の課題である。

カワゴケソウ科にはもう 1 つ変わった形態特性がある。たとえば、南米の *Apinagia* 属は根から分枝したシュートが交互に葉 (複葉) をつけるとされるが、葉の上に花を生じる。しかもシュートと葉の違いが必ずしもはっきりしない。葉の上に葉をつけ葉と茎の区別がはっきりしない種もある (Imaichi et al. 2005)。Rutishauser (1995) は、カワゴケソウ科の器官の境界が曖昧 (ファジー) であると述べている。Koi and Kato (2007) はトリステイカ亜科や *Weddellina* の「シュート」とカワゴケソウ亜科の「葉」が相同であると解釈した。ファジーな形態が存在するかどうかは遺伝子解析を含む別の研究が必要であろう (Katayama et al. 2010)。

分裂組織

ふつう、植物の主軸をなすシュートや根の先端にはシュート頂 (= 茎頂) 分裂組織 (以下 SAM) あるいは根端分裂組織があって、それらの成長や器官形成の源になっている。上の記述でも SAM があることは疑っていないことを言外に暗示しているかもしれない。私も研究の過程で途中までは、「植物には SAM がある」という常識を疑わなかった。し

かし、カワゴケソウ亜科の何種かでそれを否定するデータが出てきた。たとえば、カワゴケソウ属の *Cladopus queenslandicus* (Domin) C.D.K.Cook & Rutish. のシュートは数センチにまで大きくなるので、その上に葉を何枚も作り、SAMがあってもなら不思議ではない。しかし、葉のでき方を詳しく調べると、できたばかりの若い葉の基部内部から生じるのであって、SAMは確認できない (Koi et al. 2005)。カワゴケソウ属だけではなくカワゴロモ属やそれに近い属でもSAMはない (Imaichi et al. 2005, Koi and Kato 2010)。このように、どうやらカワゴケソウ亜科全体でSAMはなく、若い葉の基部から新しい葉ができるといえそう。そうだとすると、他の2亜科にはSAMがあるので、カワゴケソウ科の進化の途中でSAMが“消えた”ことになる。またカワゴケソウ亜科が栄養期にSAMがない状態から、花すなわち生殖シュートがつくられる。栄養SAMや生殖SAMがどのように“消えたり”，現れたりするのか、それらに伴ってどんな形態進化が起こったのかは興味深い問題であるが、別の紙面に譲りたい (Koi and Kato 2007, Katayama et al. 2008, Katayama et al. 2010)。

謝辞

本稿は私の研究室でここ十年あまりに行なわれたカワゴケソウ科の分類、形態進化などに関する研究の成果を中心にまとめたものである。特に、厚井聡君、片山なつさん、喜多陽子さんとの共同研究に負うところが大きい。Thawatchai Santisuk 氏、Thawatchai Wongprasert 氏、A. K. Pradeep 氏には野外調査で協力いただいた。他の多くの方からも調査協力、材料採集などで助けていただいた。これらのかたがたにお礼申し上げる。本稿は科研費による成果発表である。

引用文献

- Cook, C. D. K. and Rutishauser, R. 2007. Podostemaceae. Kubitzki, K. (ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 9, pp. 303–343. Springer, Berlin.
- Cusset, C. 1992. Contribution à l'étude des Podostemaceae: 12. Les genres asiatiques. *Bull. Mus. Natl. d'Hist. Nat., Paris*, 4^e sér., sect. B, *Adansonia* **14**: 13–54.
- Cusset, G. and Cusset, C. 1988a. Etude sur les Podostemales. 10. Structures florales et végétatives des Tristichaceae. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 4^e, sér. 10, sect. B, *Adansonia* **2**: 179–218.
- Cusset, G. and Cusset, C. 1988b. Etudes sur les Podostemopsida. 11. Répartition et Évolution des Tristichaceae. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 4^e, sér. 10, sect. B, *Adansonia* **3**: 223–262.
- Davis, C. C., Webb, C. O., Wurdack, K. J., Jaramillo, C. A. and Donoghue, M. J. 2005. Explosive radiation of Malpighiales supports a Mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *Amer. Nat.* **165**: E36–E65.
- Engler, E. 1930. Podostemaceae. Engler, A. and Prantl, K. (eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd ed. vol. 18a, pp. 3–68. Engelmann, Leipzig.
- Gustafsson, M. H. G., Bittrich, V. and Stevens, P. F. 2002. Phylogeny of Clusiaceae based on *rbcL* sequences. *Int. J. Plant Sci.* **163**: 1045–1054.
- Imaichi, R., Hiyama, Y. and Kato, M. 2005. Leaf development in absence of shoot apical meristem in *Zeylanidium subulatum* (Podostemaceae). *Ann. Bot.* **96**: 51–58.
- Imaichi, R., Maeda, R., Suzuki, K. and Kato, M. 2004. Developmental morphology of foliose shoots and seedlings of *Dalzellia zeylanica* (Podostemaceae) with special reference to their meristems. *Bot. J. Linn. Soc.* **144**: 289–302.
- Imamura, S. 1927. Discovery of Podostemonaceae in Japan. *Proc. Imper. Acad.* **3**: 616–618.
- 今村駿一郎. 1928. 我日本ニテ始メテ発見セラレシ珍植物かほごけさう. *J. Jap. Bot.* **5**: 50–62.
- 今村駿一郎. 1977. カワゴケソウ科の植物—その保護の必要—. *植物と自然* **11**: 9–13.
- Katayama, N., Koi, S. and Kato, M. 2008. Developmental anatomy of the reproductive shoot in *Hydrobryum japonicum* (Podostemaceae). *J. Plant Res.* **121**: 417–424.
- Katayama, N., Koi, S. and Kato, M. 2010. Expression of *SHOOT MERISTEMLESS*, *WUSCHEL*, and *ASYMMETRIC LEAVES1* homologs in the shoots of Podostemaceae: implications for the evolution of novel shoot organogenesis. *Plant Cell* **22**: 2131–2140.
- Kato, M. 2006. Distribution and biogeography of Podostemaceae in Asia. *Bull. Natl. Sci. Mus. Ser. B (Bot.)* **32**: 19–27.
- Kato, M. 2008. A taxonomic study of Podostemaceae of Japan. *Bull. Natl. Sci. Mus.*

- Ser. B (Bot.) **34**: 63–73.
- Kato, M., Kita, Y. and Koi, S. 2003. Molecular phylogeny, taxonomy and biogeography of *Malaccotristicha australis* comb. nov. (syn. *Tristicha australis*) (Podostemaceae). Aust. Syst. Bot. **16**: 177–183.
- Kato, M. and Koi, S. 2009. Taxonomic studies of Podostemaceae of Thailand. 3. Six new and a rediscovered species. Gard. Bull. Singapore **61**: 55–72.
- Kita, Y. and Kato, M. 2001. Intrafamilial phylogenetic relationships of the aquatic angiosperm family Podostemaceae inferred from *matK* sequence data. Plant Biol. **3**: 156–163.
- Kita, Y. and Kato, M. 2004a. Molecular phylogeny of *Cladopus* and *Hydrobryum* (Podostemaceae, Podostemoideae) with implications for their biogeography in East Asia. Syst. Bot. **29**: 921–932.
- Kita, Y. and Kato, M. 2004b. Phylogenetic relationships between disjunctly occurring groups of *Tristicha trifaria* (Podostemaceae). J. Biogeogr. **31**: 1605–1612.
- Kita, Y. and Kato, M. 2005. Seedling developmental anatomy of an undescribed *Malaccotristicha* species (Podostemaceae, subfamily Tristichoideae) with implications for body plan evolution. Plant Syst. Evol. **254**: 221–232.
- Koi, S., Imaichi, R. and Kato, M. 2005. Endogenous leaf initiation in the apical-meristemless shoot of *Cladopus queenslandicus* (Podostemaceae) and implications for evolution of shoot morphology. Int. J. Plant Sci. **166**: 199–206.
- Koi, S. and Kato, M. 2007. Developmental morphology of shoot in *Weddellina squamulosa* (Podostemaceae) and implications for shoot evolution in the Podostemaceae. Ann. Bot. **99**: 1121–1130.
- Koi, S. and Kato, M. 2010. Developmental morphology of shoot and seedling and phylogenetic relationship of *Diplobryum koyamae* (Podostemaceae). Amer. J. Bot. **97**: 373–387.
- Koi, S., Rutishauser, R. and Kato, M. 2009. Phylogenetic relationship and morphology of *Dalzellia gracilis* (Podostemaceae, subfamily Tristichoideae) with proposal of a new genus. Int. J. Plant Sci. **170**: 237–246.
- Les, D. H., Philbrick, C. T. and Novelo, R. A. 1997. The phylogenetic position of riverweeds (Podostemaceae): insights from *rbcL* sequence data. Aquat. Bot. **57**: 5–27.
- Mathew, C. J., Jäger-Zürn, I. and Nileena, C. B. 2001. *Dalzellia gracilis*: a new species of Podostemaceae (Tristichoideae) from Kerala, India. Int. J. Plant Sci. **162**: 899–909.
- Olmstead, R. G., Kim, K.-J., Jansen, R. K. and Wagstaff, S. J. 2000. The phylogeny of the Asteridae sensu lato based on chloroplast *ndhF* gene sequences. Mol. Phylogen. Evol. **16**: 96–112.
- Rutishauser, R. 1995. Developmental patterns of leaves in Podostemaceae compared with more typical flowering plants: saltational evolution and fuzzy morphology. Can. J. Bot. **73**: 1305–1317.
- Soltis, D. E., Mort, M. E., Soltis, P. S., Hibscher, C., Zimmer, E. A. and Morgan, D. 1999. Phylogenetic relationships of the enigmatic angiosperm family Podostemaceae inferred from 18S rDNA and *rbcL* sequence data. Mol. Phylogen. Evol. **11**: 261–272.
- Soltis, D. E., Soltis, P. S., Chase, M. W., Mort, M. E., Albach, D. C., Zanis, M., Savolainen, V., Hahn, W. H., Hoot, S. B., Fay, M. F., Axtell, M., Swensen, S. M., Prince, L. M., Kress, W. J., Nixon, K. C. and Farris, J. S. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. Bot. J. Linn. Soc. **133**: 381–461.
- Suzuki, K., Kita, Y. and Kato, M. 2002. Comparative developmental anatomy of seedlings in nine species of Podostemaceae (subfamily Podostemoideae). Ann. Bot. **89**: 755–765.
- Ueda, K., Hanyuda, T., Nakano, A., Shiuchi, T., Seo, A., Okubo, H. and Hotta, M. 1997. Molecular phylogenetic position of Podostemaceae, a marvelous aquatic flowering plant family. J. Plant Res. **110**: 87–92.
- Willis, J. C. 1915. The origin of Tristichaceae and Podostemaceae. Ann. Bot. **29**: 299–306.

(Received July 11, 2010; accepted September 18, 2010)