

4. カワゴケソウ科の適応進化と保全に関する基礎研究

要旨

1. 生育環境
2. 分類
3. 形態
4. 生物地理
5. 日本産種の生物地理
6. 起源地と初期進化

謝辞

引用文献

東京大学 大学院理学系研究科

加藤 雅啓

要旨

日本産 2 属 8 種を含むカワゴケソウ科の適応進化を解明するために、野外調査によって資料を収集し、matK 遺伝子を用いて分子系統解析を行ったところ、とくに日本産種について以下のような興味深い結果が得られた。

- 1) カワゴケソウ属の日本産 4 種のうちカワゴケソウ、トキワカワゴケソウ、マノセカワゴケソウの 3 種は、分布がもっとも近い中国福建省の *Cladopus chinensis* と、タシロカワゴケソウは同じく福建省に分布する *Cladopus fukiensis* にそれぞれ系統的にごく近縁であることが分かった。このことから、比較的最近の地質年代で 1 度分布域の拡大があり、それぞれの系統で日本産種が分化したと推定される。
- 2) カワゴケソウ、トキワカワゴケソウ、マノセカワゴケソウは水中で閉鎖花をつくり自家受精するので、3 種は最近になって生殖的隔離と地理的隔離によって鹿児島県内で種分化したと示唆される。
- 3) これまで、日本産 4 種は識別が困難なことが多かったが、少なくともカワゴケソウとタシロカワゴケソウは根冠の形態によって区別することができた。
- 4) カワゴロモ属日本産 4 種は単系統をなして、中国雲南省、北タイに分布する *Hydrobryum griffithii* と系統的につながる。4 種のうち、カワゴロモとウスカワゴロモは塩基配列にほとんど差異がないほど近縁である一方、ヤクシマカワゴロモとオオヨドカワゴロモは地理的にもっとも離れていたながら近縁であることが明らかになった。これはこの属の複雑な生物地理的関係を示唆するものである。
- 5) アジアのカワゴケソウ亜科は単系統をなし、それらは根が内生分枝であることが判明した。これから、外生発生から内生発生へという根の進化がアジアのカワゴケソウ亜科の祖先群で 1 度起こったことを示唆する。
- 6) カワゴケソウ科数種について種子からの培養を行った。その結果、胚軸から根が不定的に外生発生するもの、内生発生するもの、幼芽から発生するものの 3 つおりがあることが明らかになった。そのうち、カワゴロモに近い *Hydrobryum griffithii* では外生発生するのに対して、同様に葉状の根をした *Zeylanidium olivaceum* では内生発生した。このことから葉状根への特殊化は複数の群で平行して起こったことが示唆される。
- 7) 培養実験はいくつかの種についてある程度成功した。今後さらに長期培養が可能な培養系を確立する必要があるが、これによって培養を通じて、絶滅に瀕しているカワゴケソウ科の保全に対して目途が立ったといえる。

1. 生育環境

カワゴケソウ科の最大の特色はその生育環境にある。この植物は水位が増減する川岸や川床の岩石の上で生育する。このような環境に適応した植物は一般に渓流沿い植物 (rheophytes) と呼ばれる (van Steenis, 1981)。熱帯の河川ではこの環境には渓流沿い植物だけが独占的に生育している。渓流沿い植物の環境は降雨という日々の天候によって変動する、つまり降雨の後まもなく河川は増水し川岸や川床の岩石は激流中に水没するが、雨が止んで半日か一両日すると水位は元に戻り、岩は裸出する。このように渓流沿い植物は短い周期で変動する環境 (渓流帶) に適応している。それに対応するように、流

線型の葉など、急流に没した時に受ける流水の抵抗を少なくするための適応形態を発達させている。渓流沿い植物は、渓流帯が豊富に存在する熱帯域を中心にして、約 1,000 種が知られ、カワゴケソウ科を除くと湿潤熱帯にあるボルネオで種数がもっとも多い (van Steenis, 1981)。渓流沿い植物は陸上植物のさまざまな科に少数種ずつばらばらに存在する傾向があり、この植物が多く異なる系統群から並行的に進化したことを示している。

これに対して、カワゴケソウ科は他の渓流沿い植物と同様に熱帯を中心にして分布しているものの、その生育環境はきわめて特徴的である。カワゴケソウ科は季節変化が少ない湿潤熱帯よりも、雨期と乾期の季節差がある熱帯モンスーンをより好む。いいかえると、その環境は川岸や川床の岩石の上であるといつても、水位の変動は長期的な季節変動である。雨期は晴天でも岩石が水没したままであり、その岩上にカワゴケソウ科はへばりついて生育するので、終始水中生活を送る。乾期になって水位が徐々に下がってくると、岩石の上部の集団から空中に露出するようになる。露出する前から花芽をつけ、空中で開花し、すぐに結実する。一方、露出することによって個体は枯死してしまい、寿命を閉じる。植物体は珪素を多く含むので、枯死した植物は岩の表面に白い模様を残すことになる (図 1H 参照)。

カワゴケソウ科の生育環境は陸上植物 (二次的に水生植物化したものも含む) にとって著しく異質である。この環境は他の植物の侵入を許さないほどで、カワゴケソウ科が独占しているといってよい。植物の進化というものに一定の限界があるとすれば、カワゴケソウ科はその極限で進化した植物であると言えないだろうか。この植物はかつてその環境に劇的に適応した後、さらに進化を続けて多様化を果たしつつ、今の分布域に生育するようになったと思われる。

カワゴケソウ科と非常によく似た環境に生育しているのがハイドロスタキス科 Hydrostachyaceae である。自生地で観察した同僚によると、生育環境に違いが見いだせなかったという。この科は 22 種がマダガスカル (15 種) と熱帯・南アフリカ (7 種) に分布している (Jäger-Zürn, 1998)。生態的に (そしてある程度形態的にも) 類似するハイドロスタキス科とカワゴケソウ科が系統的に近いかどうか興味深い問題である。最近の分子系統解析は、系統的に近いことを示唆するデータと遠いとするデータの両方を提出している (Hempel ら、1995; Les ら、1997)。Les ら (1997) の rbcL 遺伝子を使った解析では、ハイドロスタキス科とカワゴケソウ科が単系統群をつくったが、これは長枝吸引による間違った結果であるという見方がある (Soltis ら、1999)。Les ら (1997) の rbcL 系統樹では、両科それぞれにつながる枝は極めて長い。一方で、Hempel ら (1995) の rbcL 系統樹ではハイドロスタキス科はミズキ目に含まれている。3 つの遺伝子 (18S rRNA, atpB, rbcL) の塩基配列を基にした解析 (Soltis ら、2000) では高い支持率で、また ndhF 系統樹 (Olmstead ら、2000) では支持率が低いながらも、いずれもハイドロスタキス科がミズキ目の一員であること、つまりハイドロスタキス科とカワゴケソウ科が系統的に離れていることが示されている。

2. 分類

カワゴケソウ科は全種が上に述べたような渓流沿い植物である。科全体がそのような例は他にハイドロスタキス科が知られているのみで、その意味でも特異な群であるといえる。世界に 50 属近く、約 270 種が知られている (Cook, 1996)。平均して属は小さいことが窺えるが、実際、最大の属 (Apinagia, Ledermannella) でも 50 種と 44 種、次に大きい属 (Marathrum, Rhyncholacis) は 25 種である。それ以外はすべて 10 種かそれ以下であり、1 種だけからなる単型属は約 20 属もある。属の大きさか

らでも、この科がいかに形態の変異に富んでいるかがわかる。

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がどの被子植物と系統関係があるかはそれ自身興味深い問題であるばかりでなく、生物地理とも関わりが深い。この科の系統関係についてのもっともユニークな説は、カワゴケソウ科の起源が非常に古いとするものである (Cusset と Cusset, 1988b)。彼らは形態、解剖、発生的特徴などに基づいて、この科は双子葉類（綱）、单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、カワゴケソウ綱を認めた。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求められることになる。しかし、ほとんどの研究者は、この科が他のどの科に近いかは異論があるものの、被子植物のなかでも真正双子葉類 (eudicots) の1つの科であると認めている (Dahlgren, 1980; Takhtajan, 1980, 1997; Cronquist, 1981; Thorne, 1992; Les ら, 1997; Ueda ら, 1997; Soltis ら, 1999, 2000; Olmstead ら, 2000)。そうすると、カワゴケソウ科は普通の（こういってよいかどうか疑問は残るが）陸上生活を営んでいたある科から起源したことになる。

カワゴケソウ科の科内つまり属間の系統関係に関するいろいろな分類体系が提唱されてきた。カワゴケソウ科の範囲については、van Royen (1951)、Takhtajan (1980, 1997)、Thorne (1992)、Schnell (1998) などと同様に、本稿では科を広義にとらえている。つまり、トリスティカ亜科も科の中に入れて分類する。両者は、トリスティカ亜科がはっきりと目立つ花被をもっているのに対し、カワゴケソウ亜科が退化した花被をもち、花芽が小仏炎包 (spathella) という被いによって覆われている点で区別されている。両群の相違を重視する人（例えば、Willis, 1915, 1926; Cusset と Cusset, 1988a,b,c, 1992）は別々の科として分類している。いずれの場合も、カワゴケソウ科（広義）が単系統群であることに異論はない。

現在広く認められているカワゴケソウ科の分類体系は、上述のように、科をカワゴケソウ亜科とトリスティカ亜科の2つに分類するものである。後者には *Dalzellia* (*Terniopsis sessilis* を含む4種)、*Indotristicha* (2種)、*Malaccotristicha* (1種)、*Tristicha* (2種)、*Weddellina* (1種) の5属が含まれられ、その他の40属以上は前者に入れられている。これとは異なる体系が Engler (1930) によって提唱されている。Engler は、*Weddellina* 属だけからなるウェッデリナ亜科を認め、カワゴケソウ科を3亜科に分類した。この分類は Jäger-Zürn (1997)、Rutishauser (1997) によって支持されたが、広く認められるまでには至っていない。表面的にやや類似した体系は Cusset と Cusset (1988a) によって提唱された。彼らはトリスティカ科をトリスティカ亜科とウェッデリナ亜科に分けた。

生物地理を解析する場合、系統関係を正しく推定することがまず求められる。今日では分子系統解析が常套手段になっているが、それ以前は、表現形質を比較して類縁関係を探り、それから分布パターンと比較しながら生物地理的関係を推定していた。カワゴケソウ科の生物地理についても両方の研究がわずかではあるが行われてきた。いずれにしても、生物地理を合理的に推論できるかどうかは系統関係を正しく推定できるかどうかにかかっており、系統関係あるいは分類体系の重要性は高い。

われわれ (Kita と Kato、投稿中) は 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、いくつかの新しい結果を得ている。1つは *Weddellina* の位置についてである。得られたデータから、これまでの分類体系と同様、カワゴケソウ科はカワゴケソウ亜科とトリスティカ亜科の2つの系統に大きく分かれる結果となった。しかし、従来の体系 (Engler を除く) では *Weddellina* はトリスティカ亜科に含められていたのであるが、分子データではカワゴケソウ亜科の系列の基部について（いいかえると、*Weddellina* とカワゴケソウ亜科は姉妹群であった）。この系統樹は、トリスティカ亜科

が単系統ではなく側系統群であり、従来の分類体系の中では科の中にカワゴケソウ亜科、トリスティカ亜科の他にウェッデリナ亜科を認めた Engler (1930) と整合性があり、その他の 2 (亜) 科体系を支持しない。その結果、顕著な花被をもつという *Weddellina* と他のトリスティカ亜科の間に認められた類似点は共通祖先がもともともっていた原始 (旧) 形質を共有していることを示しているのであって、単系統性を示す共有派生 (新) 形質ではない。一方、*Weddellina* の雌蕊がカワゴケソウ亜科と同じく 2 室であり、トリスティカ亜科の 3 室と異なるのは、系統を反映することになる。

トリスティカ亜科 (*Weddellina* を除く狭義) では、*Malaccotristicha* と *Terniopsis* からなる系統が基部で分かれ、残りの群では *Dalzellia zeylanica* と *Indotristicha ramosissima* が姉妹群となつて、それが *Tristicha trifaria* につながる。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 *Malaccotristicha*、*Terniopsis*、*Tristicha trifaria* が単系統ではない点である。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はトリスティカ亜科の原始形質であろうということである。最も衝撃的な結果は *Indotristicha ramosissima* と *Dalzellia zeylanica* が姉妹群になったことである。前者のシュート (長さ 1m ほどにもなる) が著しく大きい点は亜科の中で特徴的ではあるが、基本的な体制は *Malaccotristicha* などに一致している (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、加えて根を欠いている (図 1A、B)。このように両者は形態的に非常にかけ離れている。*Dalzellia zeylanica* につながる進化の過程で、ボディプランに跳躍的な変化がおこったのかもしれない。最近、この形態進化を明らかにする上で興味深い新種が発見された (Jäger-Zürn、私信)。両種は南インド、スリランカに分布しているが、この新種も南インドから発見された。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が、その両側に生じるシュートは扁平であり、サイズは小さいが *Dalzellia zeylanica* に似ているというのである。まさしく、両種の間の大きなギャップを埋める種であると言えよう。

一方、カワゴケソウ亜科の基部には *Apinagia*、*Mourera* などの熱帯アメリカ産の種属からなる群がまず分かれ、次いで南北アメリカに分布する *Podostemum* が、そしてマダガスカルの種属とアジア・オーストラリアの種属が分岐する。注目に値することとしては、*Torrenticola* がカワゴケソウ属の系統の中に埋没すること、*Synstylis* とカワゴロモ属が単系統をなすこと、および *Zeylanidium subulatum* が *Zeylanidium* の他の種から系統的に離れていることである。これらはいずれも、分類学的再検討が必要であることを示している。

3. 形態

カワゴケソウ科は生育環境が特異であるばかりでなく、その環境に適応するようにきわめてユニークな形態を発達させている。和名のカワゴケソウは漢字で書くと川苔草で、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。最大のユニークさは一般的な被子植物 (維管束植物全体に拡げてもよい) からは逸脱したボディプランにあるといえる (図 1)。カワゴケソウ科では器官形成の主役は根である。上で触れたように、根は岩上を匍匐し、自身が分枝するだけでなく、その上面あるいは両側からシュートを形成する。さらに種属によってはシュートから花がつくられたり、根からシュートの位置に花がつくられる。例外としては、根を欠いた *Dalzellia zeylanica* だけである。

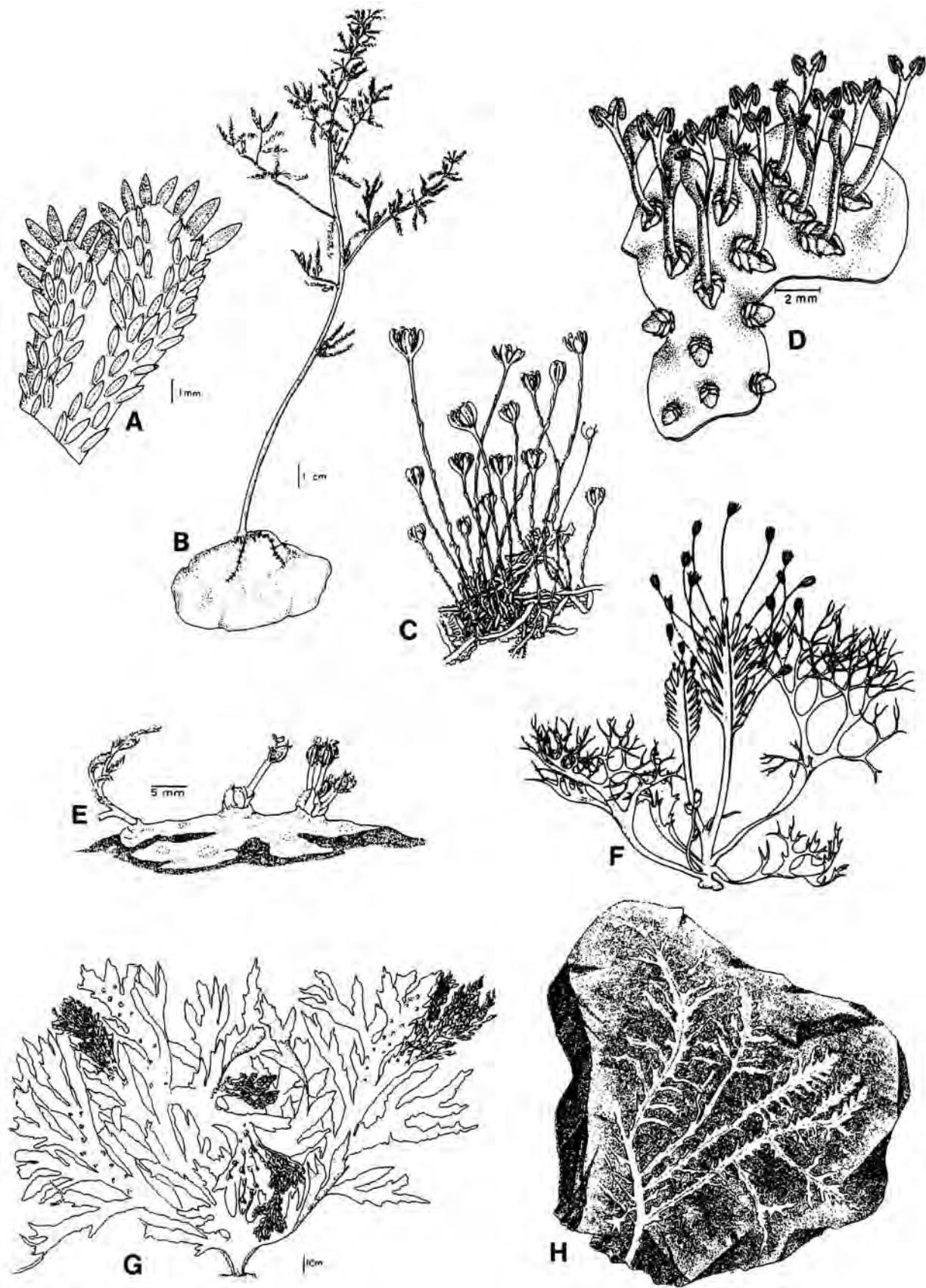


写真 1 カワゴケソウ科に見られる多様な形態

A, *Dalzellia zeylanica*. 葉状のシュート；B, *Indotristicha ramosissima*. 発達したシュート；C, *Weddellina squamulosa*. 目立った花被をもった花；D, *Zeylanidium maheshwarii*. 上面に花（芽）をつけた葉状の根。花は小さな針状の花被、分枝した花糸をもつた1本の雄蕊と1個の雌蕊からなる；E, *Wettsteiniola apipensis*. 正体不明の固着器官の上にできた葉（またはシュート）と花；F, *Mourera weddelliana*. 大型の葉と花序；G, *Polypleurum stylosum*. 大部分が岩から遊離したリボン状の根（上面に花をつける）；H, *Cladopus nymanii*. 岩上で白く枯死した、分枝を繰り返したリボン状の根。A, B, G, Mathew と Satheesh, 1997 ; C, F, Troll, 1943 ; D, Mathew と Satheesh, 1996 ; E, Tur, 1997 ; H, Möller, 1899.

このように器官形成からみて茎が根に置き換わっているボディプランは胚から実生にかけての発生の初期段階に形づくられる（図2）。発生初期の形態形成の観察は古くは、野外で採集された幼個体を用いて行われたが、最近では実験室で培養してつくった栽培個体を用いられることが多い。Mohan Ramの研究グループ（Mohan Ram と Sehgal, 1997 を参照）は貧栄養液体培地で種子から育てているが、種によっては培養が難しいものも多い。われわれの研究室でも、彼らの培養法に改良を加えて培養を行っている。両研究グループの観察によると、ほとんどの場合、幼根（主根）は形成されず、代わりに

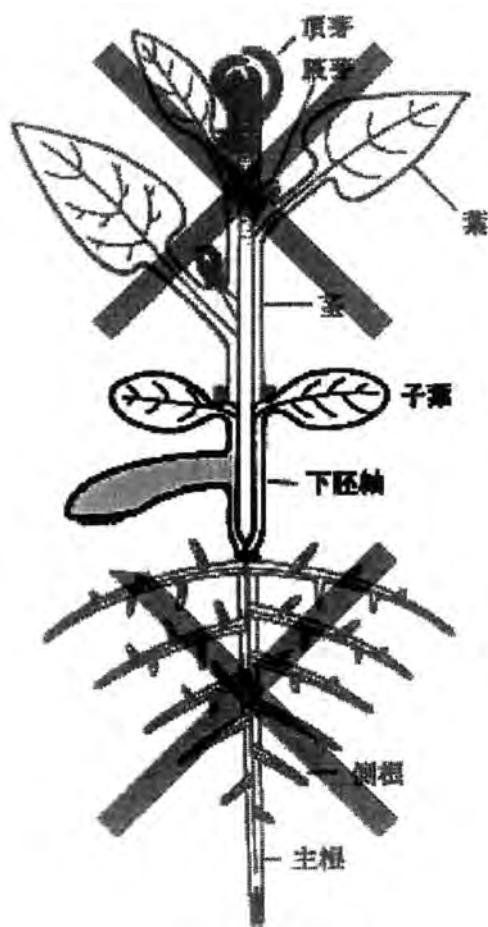


写真2 実生段階でつくられるカワゴケソウ科のボディプラン

×印は、一般の被子植物においては存在するが、カワゴケソウ科ではつくられないシュートと根系を示す。下胚軸から不定根が生じる。加藤（1999）を改変。

下胚軸から不定根が生じる。また、子葉の間に幼芽（将来シュートに成長する）ができる場合とできない場合があるが、できても他の被子植物のように主軸になることはない。その代わりに、不定根の上にシュートが不定的につくられることになる。カワゴケソウ科のボディプランを発生の観点からみると、一般の被子植物がもっているボディプランを胚・実生の段階で放棄して、不定根をつくりだし、それが岩上を匍匐し成長するとともに、シュートやがては花を形成するのである。このように、カワゴケソウ科は祖先陸上被子植物から植物体の基本的体制を劇的に変更することをともなって、特異な環境に適応するように進化したといえる。

このような他に類例をみない特殊化はボディプランにのみみられるのではない。根自身も根底的ともいえる変更を起こしている。1つは少数の種であるが、根にしかない根冠という構造を欠失していることである。もう1つは、これも根の独特の性質であるが、側根が外生的に形成されることである。いうまでもなく、ヒカゲノカズラ類（小葉植物）および根を欠くマツバラン類を除くすべての維管束植物（シダ類、トクサ類、種子植物）では側根ならびに不定根は根あるいは茎の維管束の内鞘または内皮という内部組織から内生的に発生する。KitaとKato（投稿中）は内生発生から外生発生という変換がカワゴケソウ科で1度起こったと推定している。日本にも分布するカワゴケソウ属やカワゴロモ属はそのような祖先群から派生したと思われる。

もう1つのユニークな形態はカワゴロモ属などにみられる。この属の和名は「衣」のような姿から来ているが、その器官は根であるとみなされている。根はツノゴケやゼニゴケに似て平べったく葉状で、葉緑体をもち、固着器官（根のはたらき）、光合成器官（葉）、花形成（茎）という植物器官の主要なはたらきを一手に引き受けている。葉状の根の辺縁部には根冠様の保護組織があつて、辺縁に連なる分裂組織を覆っている。しかし、典型的な根冠とは異なり、この保護組織は根の裂片が成長する際の一時期にだけつくられ、それが脱落すると分裂組織はむき出しになる（Otaら、印刷中）。この断続的に存在する保護組織が根冠と相同であるかどうかは今後の研究に待たなければならない。

世界のカワゴケソウ科の形態を、特に植物体に対する根・シュートの相対的サイズに着目して眺めてみると、ある傾向があることがわかる。熱帯アメリカの種属はシュートが大きいのに対して、アジアのものは根が大きい（しかし、*Indotristicha ramosissima*のような例外もある）。例えば、カワゴケソウ属の根は幅が広いリボン状であるが、シュートは本体の退化が著しく根の中に埋まっており、叢生した葉のみが突き出ている。器官の相対的サイズの違いが何に起因しているか今のところ想像がつかない。調査しているときに感じた思いつきであるが、河川の大きさとシュートのサイズの間に関わりがあるかのように見える。ガイアナやブラジルのカワゴケソウ科は大きな河川でシュートをなびかせて生きている。一方、ブラジルでも、そして日本などアジアのカワゴケソウ科は根を発達させ、その上に小さなシュートをつくって、比較的狭い河川の岩上にへばりつくように生えているものが多い。シュートによって生育地を占有している種属と、根によってそうしている種属の2つのタイプがあつて、前者は大きな河川に、後者は狭い河川に適応したとみるのはうがちすぎだろうか。

カワゴケソウ科は小属がたいへん多いと上で述べたように、形態的変異が著しい。思い出していただきたいのは、カワゴケソウ科が流水中という地域差が比較的少ない環境で生活するということである。もちろん、地域、河川によって雨期の長さ、温度、光、溶存物の種類や濃度、pHなどが多少とも違っているであろう。しかし、その違いが主要因となって顕著な形態的変化をもたらしたとは考えにくい。長年に亘ってスリランカや南米でカワゴケソウ科の生態、形態、多様性を観察・考察したWillis（1902、1915、1926）は、カワゴケソウ科が生育する水中の環境が地域、水系毎にさほど違ってはおらず、カ

ワゴケソウ科は環境の強い淘汰圧によって形態変化を起こしたのではないと推定した。日本で初めてカワゴケソウ科を発見し、発表した今村駿一郎（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つたものと考える他はない」と述べている。今流に表現すれば、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。水中という生体分子が拡散しやすい環境で成長することが特異な、変わった形態を生む土壤になったこともあります（長谷部光泰博士（私信）は、ある植物の不規則な形態がそのような条件下で起こりうるとみているが、いずれも研究の価値がある問題である）。Rutishauser（1995）は器官の特性が失われ、器官と器官の違いが曖昧になり、複数の器官の性質をあわせもった器官が現れたカワゴケソウ科の形態を「ファジー（曖昧）な形態」と表現した。

4. 生物地理

本稿の課題である生物地理に入るまでにかなりの紙面を費やしてしまった。というのも、カワゴケソウ科の生育環境や形態のユニークさが理解されなければ、生物地理もその面白さに触れることができないであろうと思うからである。生物は分布を拡大縮小して、あるいはそれを繰り返して、現在の分布パターンをとるようになった。「分類」で触れたように、分布パターンを進化的に理解しようとする場合、生物の系統関係を正しく把握することがまず求められる。今日、特に種間・種内の生物地理をそのような観点から解析しようとするアプローチは系統地理学 phylogeography として注目を浴びている（Avise、2000）。分岐生物地理学（Humphries と Parenti、1999）や汎生物地理学（Craw ら、1999）もそのような流れであったし、過去の分布パターンを解析する古生物学の重要性（古生物地理学 paleobiogeography；Lieberman、2000）も自明のことである。著者の1人も生物地理解析において系統関係が鍵になることを強調するために、分子生物地理学 molecular biogeography という表現を使ったことがある（Kato、1993）。

さらに、われわれはカワゴケソウ科の研究において、分布パターンのみを解析するばかりでなく、この科に独特である生育環境と形態変異も念頭において、それぞれ特徴的な形態をした種属がどのような形態進化（ひいては種分化）を遂げながら、地理的にも分布パターンを変えてきたかを探ってみたいと考えている。ここでは、未発表データにも可能な範囲で触れながら、話題を提供したい。

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。代表的なものは Cusset と Cusset（1988c）と Les ら（1998）である。Cusset と Cusset（1988c）はトリスティカ科（本稿では亜科）の形態の進化を推定し、それを分布パターンと比較して、生物地理を論じた。彼らの見解によると、系統的にこの科はまずウェッデリナ亜科（*Weddellina* 属のみ）とトリスティカ亜科に分かれ、トリスティカ亜科において *Tristicha* とそれ以外の属にさらに分かれた。前者ではまずオーストラリアに固有の *Tristicha australis* が分岐し、残った *T. trifaria* はその後いくつかの亜種に分化し、アフリカ・マダガスカルと南米に分布するようになった。一方、別の系統ではまず *Indotristicha ramosissima*（南インドに固有）が分かれ、さらにそれから *I. tirunelveliana*（南インドに固有）が派生した。残りからはまず *Malaccotristicha malayana*（マレー半島に固有）が、次いで *Dalzellia* 3種がそれぞれ南インド・スリランカ（*D. zeylanica*）、インドシナ（*D. carinata*, *D. diversifolia*）、中国福建省（*D. sessilis* = *Terniopsis sessilis*）に分化した。さらに、彼らは形態進化についても解析し、トリスティ

カ亜科では *Tristicha trifaria* がもっとも原始的な形態を保持し、次いで原始的なのが *Indotristicha ramosissima*, *Tristicha austalis* などで、もっとも派生的なのが *Dalzellia zeylanica* であると推定した。

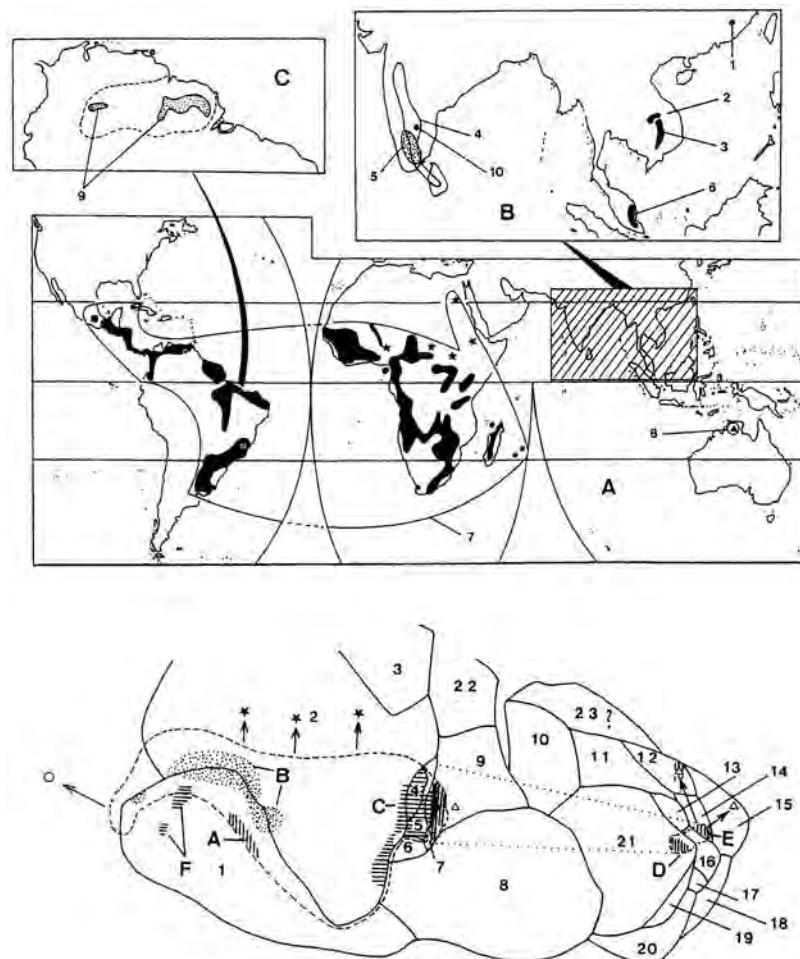


写真3 トリスティカ（亜）科の分布（上図）と生物地理に関する Cusset and Cusset (1988c) の説（下図）

上図。A. *Tristicha* (7, 8)。黒塗り、*T. trifaria* ; ★、ssp. *pulchella* ; ■、ssp. *tlatlayana* ; ▲、*T. austalis* (8)。B. *Dalzellia*, *Indotristicha*, *Malaccotristicha*. 1, *Terniopsis* (*Dalzellia*) *sessilis*; 2, *Dalzellia diversifolia*; 3, *D. carinata*; 4, *D. zeylanica*; 5, *Indotristicha ramosissima*; 6, *Malaccotristicha malayana*; 10, *Indotristicha tirunelveliana*. C. *Weddellina squamulosa* (9)。下図。分割移動前のゴンドワナ大陸上に示したトリスティカ（亜）科の現在の分布。1, 南アメリカ；2, アフリカ；4, マダガスカル；5, セーシル・レユニオン；7, スリランカ；8, 南極；9, インド；12, インドシナ；14, マレーシア；15, 南中国；16, ニューギニア；21, オーストラリア。A, B, *Tristicha trifaria* ; C, *Tristicha trifaria* と *Indotristicha ramosissima* ; D, *Tristicha austalis* ; E, *Malaccotristicha malayana* ; F, *Weddellina squamulosa* ; ○、*Tristicha trifaria* ssp. *tlatlayana* ; ★、*Tristicha trifaria* ssp. *pulchella* ; △、*Dalzellia* (*Terniopsis* を含む)。Cusset と Cusset (1988c) より。

この系統関係および形態進化と分布パターンを基にして、Cusset と Cusset (1988c) は生物地理を考察した（図3）。トリスティ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* がアフリカ中西部および南米東部に分布することから、トリスティカ科はゴンドワナ起源であり、*Weddellina* がまず最初に南米で分化したと推定した。なるほど、ゴンドワナ大陸が分裂する前で互いに隣接していたアフリカと南米に *Tristicha trifaria* の現在の分布を投影すると、ウェーバーが化石の分布を基に主張したのと同様、分割移動前のゴンドワナ大陸のこの地域にかつては連続的に分布していた古 *Tristicha* (*Prototristicha*) が大陸移動とともに分断された現在の分布パターンをとるようになったと考えるのは一見合理的に見える。彼らの説をさらに見ていくと、古 *Tristicha* との共通祖先からゴンドワナ東部にあったオーストラリアには *Tristicha australis* が分化した。そして、インド亜大陸には *Indotristicha ramosissima* が、原始的なトリスティカ科の分布域の東北端にあったマレー半島には *Malaccotristicha* が分化した。そして、インドシナと中国に分布する *Dalzellia* は最後の段階で現れた。

われわれは幸いにもトリスティカ（亜）科に属する属のすべてについて系統解析することができた (Kita と Kato、投稿中)。得られたデータからは、この群がゴンドワナで起源し、大陸移動とともに各地域で系統分化と形態進化を遂げたとする Cusset と Cusset (1988c) の仮説は支持されないことが分かった。われわれの系統樹では、調べた属の中で *Malaccotristicha*・*Terniopsis* の系統とその他の系統が最初に分かれた。その後、後者では *Tristicha* が分かれ、最後に *Indotristicha ramosissima* と *Dalzellia zeylanica* が分かれた。インドシナ半島に分布する *Dalzellia carinata* と *D. diversifolia* はまだ分子系統解析していないが、形態から判断して *Malaccotristicha*・*Terniopsis* 系統に落ち着く可能性がある。さらに、Cusset と Cusset (1988c) がトリスティカ（亜）科の 1 亜科とした *Weddellina* はカワゴケソウ亜科と姉妹群をなした。したがってわれわれは、トリスティカ亜科の基部系統の 1 つである *Malaccotristicha* と *Terniopsis* は東南アジアで多様化したと推定するのが自然であるとみている。一方、もう 1 つの系統では *Tristicha* が科の中では例外的に分布域を地球的規模に拡大し、また、南インドとスリランカで *Indotristicha ramosissima* と *Dalzellia zeylanica* が急激な形態変化をともなって分化したと思われる。*Indotristicha ramosissima* はやや緩やかな川に、*Dalzellia zeylanica* は急流にという具合に生態的にすみ分けているようである。形態上の急激な変化をともないながら、生態的な分化を起こした可能性がある。

分子系統関係を基にカワゴケソウ科の生物地理を解析した最初の研究が Les ら (1998) である。彼らは *rbcL* 遺伝子を用いて系統推定したが、その系統関係とわれわれの結果 (Kita と Kato、投稿中) はよく似ている。この一致は、得られた関係が正しいことを示しているのかもしれない。Les らの系統関係では、カワゴケソウ科（広義）の系統の基部で、ゴンドワナ要素であるとみなされたトリスティカ亜科が分かれ、もう一方の枝であるカワゴケソウ亜科の基部に中南米産の種属が集中し、次いで同じ様な分布を示す *Podostemum*（北米東部まで分布）が分かれ、それから先の枝に熱帯アジアの種属が位置する。それに基づいて、熱帯域での放散的な進化が 2 度起り、最初はトリスティカ亜科が分化する際に、2 度目はカワゴケソウ亜科の内部で起こったと推定した。そして、後者が起こるのに先立って、新大陸からローレシア大陸への移動があったとした。Les ら (1998) がトリスティカ亜科のどの属を解析したかはつきりしないが（講演要旨のため）、全属を調べたわれわれのデータから推定される生物地理とは食い違っている。われわれは、上述したように、この亜科は元来はアジア産植物であり、中南米、アフリカ・マダガスカル、オーストラリアに分布する *Tristicha* は見かけ上はゴンドワナ分布型を示すものの、2 次的に分布を拡大したものであろうと推定している。

5. 日本産種の生物地理

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、計 2 属 8 種が知られている（堀田、1992）。カワゴケソウ科を日本で最初に発見したのは若かりし今村駿一郎博士で、1927 年のことである。その後、発見・新種記載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。表 1 に示すように、各種は分布域が狭い固有種で、しかもほとんどの種において特定の河川に限定している。このような水系固有種とでも呼べそうな超狭分布パターンが日本のカワゴケソウ科の特徴であるが、これは日本の特殊事情であるかも知れない。世界とくに熱帯のカワゴケソウ科を見ると、広分布種も狭分布種もあり、後者でも特定の河川に限定される例は少ない。日本のカワゴケソウ科フローラ（図 4）はどのように成立したのであろうか、われわれ日本の研究者にとって興味深い問題である。そればかりか、カワゴケソウ科は生育環境が限定され、適応形態も特異であるので、生物地理学的研究の材料として格好の植物である。

表 1 日本産カワゴケソウ科の分布

種属	分布
カワゴケソウ属	
カワゴケソウ	鹿児島県：川内川など
トキワカワゴケソウ	鹿児島県：馬渡川
マノセカワゴケソウ	鹿児島県：馬之瀬川
タシロカワゴケソウ	鹿児島県：雄川
カワゴロモ属	
カワゴロモ	鹿児島県：雄川、神之川など
ウスカワゴロモ	鹿児島県：安楽川、前川
ヤクシマカワゴロモ	鹿児島県（屋久島）：一湊川
オオヨドカワゴロモ	宮崎県：大淀川、岩瀬川（大淀川支流）

それを知るために、近隣地域のカワゴケソウ科との比較が不可欠である。今のところ中国大陸（および海南島）だけから知られ、朝鮮半島、台湾、フィリピン、太平洋諸島には分布していないことになっている。福建省に *Terniopsis sessilis*、*Cladopus fukiensis*、*Cladopus chinensis* の 2 属 3 種（いずれも福建省の固有種）、香港と海南島に *Cladopus nymanii*、雲南省南部に *Hydrobryum griffithii* が分布する（図 4；Chao, 1948; Wu, 1988; Kato と Liu、未発表）。*Cladopus nymanii* は東南アジアに広く分布し、*Hydrobryum griffithii* はヒマラヤからタイにも分布するので、中国の集団がそれらと同種であるかどうかは今後の研究を待たなければならない。中国の背後（南と西）には、アジアでは南インド・スリランカに次いで多様性が高いインドシナ半島（タイ、ラオス、ベトナム、カンボジア）が控えている。日本のカワゴケソウ科は他の多くの植物と同様、分布の中心である熱帯アジアから中国を経て、さらに北方の日本に広がったと考えるのが自然であろう。

日本のカワゴケソウ属 4 種およびカワゴロモ属 4 種と、中国に分布するカワゴケソウ属 3 種（*Cladopus fukiensis*, *Cladopus chinensis*, *Cladopus nymanii*）およびカワゴロモ属 1 種 (*Hydrobryum griffithii*) との系統関係は現在解析中であるが、興味深い結果の 1 つを紹介しておこう。matK 遺伝子の配列比較によると、宮崎県のオオヨドカワゴロモと屋久島のヤクシマカワゴロ

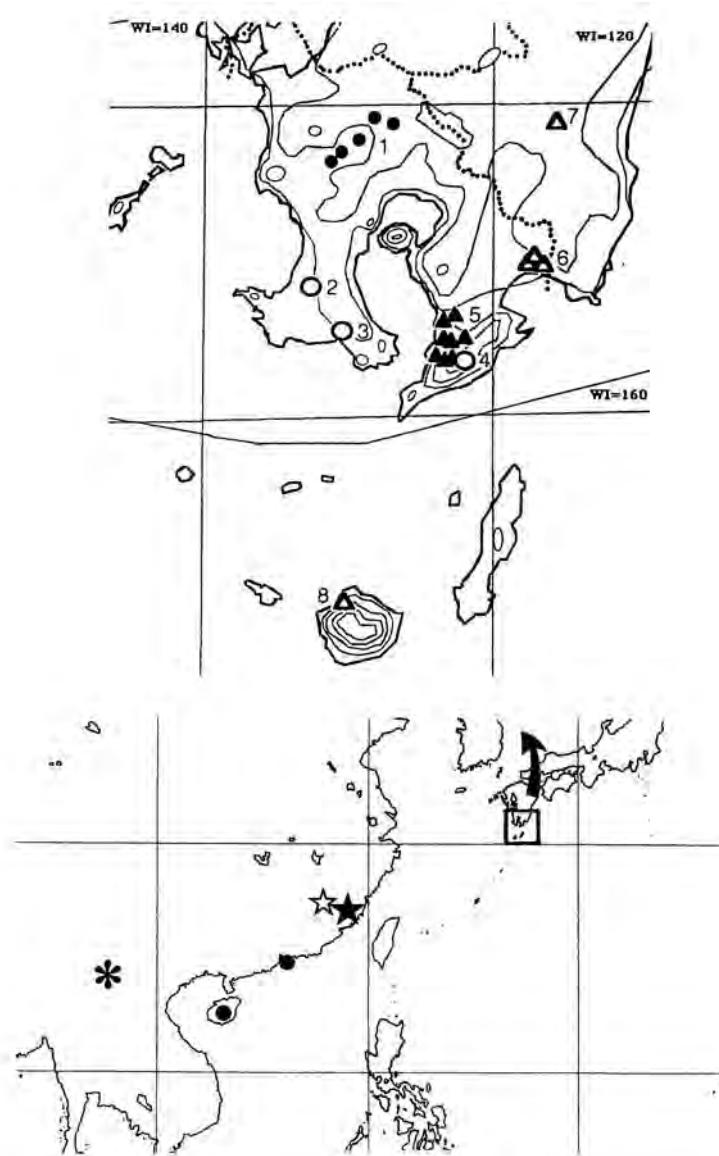


写真4 日本と中国のカワゴケソウ科の分布

1, カワゴケソウ；2, マノセカワゴケソウ；3, トキワカワゴケソウ；4, タシロカワゴケソウ；5, カワゴロモ；6, ウスカワゴロモ；7, オオヨドカワゴロモ；8, ヤクシマカワゴロモ；★ (以下、下図)、*Cladopus chinensis* と *Cladopus fukiensis*；☆、*Terniopsis (Dalzellia) sessilis*；●、*Cladopus nymanii*；*、*Hydrobryum griffithii*。上図、堀田（1992）より。

モが1つの姉妹群をなし、それら両地域の間に介在する鹿児島県大隅半島のカワゴロモとウスカワゴロモが別の姉妹群をなし、両群が1つにまとまる（未発表）。その系統関係と分布パターンの関連について、いろいろな可能性が現段階では考えられるが、日本産種が大陸から1度きりではなく、複数回にわたって渡来したと解釈するのもその1つであろう。いずれにしても、系統解析の結果が出てから、生物地理を考察してみる予定である。

今後に残された大きな問題は、なぜ日本産種が超狭分布種なのかということである。各種は特定の河川に限定され、しかも河川間の距離はそれほど大きくない。分布域を決める要因の1つは種子散布の能

力と様式である。カワゴケソウ科の種子はラン科に匹敵するぐらい微小である（そして、無胚乳種子でもある）ので、潜在的な散布能力は大きいはずである。開花から結実までの成熟期間は短く、種子は濡れると（これは生育環境の条件もある）、種皮が粘着性をもつようになって岩などの基物にへばりつく。種子の散布について自生地での観察などから、風・水流などによる風・水媒、鳥・魚・昆虫などによる動物媒などが指摘されている（Willis、1902; van Steenis、1981など）。しかしながら、いずれの散布様式も超狭分布を説明するのに十分ではない。カワゴケソウ科の中には水中で発芽・結実するものがある（岡田博博士も *Zeylanidium elongatum* それを観察している）。地元の人の観察によると、日本産のカワゴケソウもその例であるという。しかし、日本のカワゴケソウ科の分類と生態を詳しく研究している鹿児島大学の堀田満博士（私信）によると、空中でも開花するという。もし水中での開花・結実が種の特徴であるということになれば、種子の散布は他の種属に比べてごく限定されたものになるであろう。詳しい調査が待たれるところである。

上記の問題に限らず、カワゴケソウ科の多様性と生物地理を探る上で、繁殖生物学的な研究調査は必須であろう。カワゴケソウ科の花は一般的には小さく、花被があまり目立たない（比較的大きな *Weddellina* といえども被子植物の中では小型の部類に入る；図1）。とくにカワゴケソウ亜科では線状か小さい突起にまで退化している。多くの種属では花被の大きさや色に誘引されて昆虫が訪花することなく、送粉は風媒によるのであろう。一方、退化した花を改めて目立たせるように、雄蕊が増数し、花糸が花弁化する種属がとりわけ中南米産のものに多い。亜科の中では比較的大きな属（例、*Apinagia, Rhyncolacis*）は彩りのある花を持つ傾向がある。そのような2次的に花らしくなった花には小型の訪花昆虫を多く見かけ、虫媒による送粉が起こっているようである。また、自家受粉あるいは無融合生殖をせざるを得ない閉鎖花をもった種もあるであろう。岡田博士は属の多様性（種数の多さ）と交配様式の間に関係があるかもしれないと示唆する（未発表）。花芽形成から受粉、受精さらに種子散布、定着に至る繁殖生物学的研究は今後のテーマである。

6. 起源地と初期進化

カワゴケソウ科がどの地域でどの祖先群から起源し、どのような初期進化を遂げたかは興味の尽きない問題であり、今も最大の謎である。カワゴケソウ科の祖先群を探るため、いくつかの分子系統解析が行われ、われわれ自身も進めている（Les ら、1997、1998; Ueda ら、1997; Soltis ら、1999、2000; Kita と Kato、投稿中）。従来は、花などの形態形質の比較から、カワゴケソウ科はベンケイソウ科、ユキノシタ科などと近縁であるとされることが多かった。Les ら（1997）、Ueda ら（1997）も *rbcL* データから、従来の説を支持した。しかし、Soltis ら（1999）は *18S rRNA* データから、ベンケイソウ科などとは系統の離れたトウダイグサ科、アマ科などと姉妹群をなすという説を発表した。さらに、Soltis ら（2000）は *18S rRNA, atpB, rbcL* 遺伝子の塩基配列を基に、オトギリソウ科との関係を指摘している。トウダイグサ科、アマ科そしてオトギリソウ科はいずれもバラ亜綱マルピギー目に属する、互いに近縁な科である。カワゴケソウ科がこのマルピギー目の一員である可能性は高く、われわれの *matK* 遺伝子の解析結果（未発表）もこれを支持する。しかし現在は、分子系統解析でもカワゴケソウ科の最も近縁な姉妹群をまだ特定することができない状態である。姉妹群の発見はカワゴケソウ科の起源を解明するために急務である。

カワゴケソウ科の姉妹群を特定することができたならば、祖先群が分布していた地域だけでなく、生

育環境（陸生、（準）水生、溪流帯など）も推定することがある程度できるかもしれない。また、祖先群は一般的なボディプランをしていたのか、それともある程度特殊化（水生化）を遂げていたのか、さらには、そのような状態からカワゴケソウ科に独特のボディプランが生じた初期進化の過程を探る手がかりが得られる可能性がある。

謝辞

本研究の土台となった野外調査を実施したり、協力していただいた秋山弘之、今市涼子、岡田博、梶田忠、厚井聰、鈴木宏二、長谷部光泰、山田敏弘、G. Ameka、D. Darnaedi、G. G. Hambali、R. Lilwah、J.-Q. Liu、P. Mathew、A. K. Pradeep、F. Rivadavia Lopes、T. Santisuk、B. D. Sumithraarachchi、T. Wongprasent の諸氏に感謝したい。

引用文献

- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- Chao, H.-C. 1948. Discovery of Podostemaceae in China. *Contr. Inst. Bot. Natl. Acad. Peiping* 6: 1-16.
- Cook, C. D. K. 1996. *Aquatic Plant Book*. 2nd ed. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Craw, R. C., J. R. Grehan and M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography*. Oxford Univ. Press, New York, NY.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia Univ. Press, New York, NY.
- Cusset, C. and G. Cusset. 1988a. Etude sur les Podostemales. 9. Délimitations taxinomiques dans les Tristichaceae. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris*, 4e, sér. 10, Sect. B, *Adansonia* 2: 149-177.
- Cusset, G. and C. Cusset. 1988b. Etude sur les Podostemales. 10. Structures florales et végétatives des Tristichaceae. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Pairs*, 4e, sér. 10, sect. B, *Adansonia* 2: 179-218.
- Cusset, G. and C. Cusset. 1988c. Etudes sur les Podostemopsida. 11. Répartition et évolution des Tristichaceae. *Bull. Mus. Natn. Hist. Natl. Paris*, 4e, sér. 10, sect. B, *Adansonia* 3: 223-262.
- Dahlgren, R. M. T. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 91-124.
- Engler, E. 1930. Podostemaceae. In: A. Engler and K. Prantl (eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd ed. vol. 18a, pp. 3-68. Engelmann, Leipzig.
- Hempel, A. L., P. A. Reeves, R. G. Olmstead and R. K. Jansen. 1995. Implications of *rbcL* sequence data for higher order relationships of the Loasaceae and the anomalous aquatic plant *Hydrostachys* (Hydrostachyaceae). *Plant. Syst. Evol.* 194: 25-37.

- 堀田満. 1992. カワゴケソウの仲間達の現状. プランタ 23: 25-36.
- Humphries, C. J. and L. R. Parenti. 1999. Cladistic Biogeography. 2nd ed. Oxford Univ. Press, Oxford.
- 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.
- Jäger-Zürn, I. 1997. Embryological and floral studies in *Weddellina squamulosa* Tul. (Podostemaceae, Tristichoideae). Aquat. Bot. 57: 151-182.
- Jäger-Zürn, I. 1998. Anatomy of the Hydrostachyaceae. In: E. Landolt, I. Jäger-Zürn and R. A. A. Schnell (eds.), Extreme Adaptations in Angiospermous Hydrophytes, pp. 129-196. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Kato, M. 1993. Biogeography of ferns: dispersal and vicariance. J. Biogeogr. 20: 265-274.
- 加藤雅啓. 1999. 植物の進化形態学. 東京大学出版会. 東京.
- Kita, Y. and M. Kato. (投稿中). Infrafamilial phylogeny of the aquatic angiosperm Podostemaceae inferred from the nucleotide sequence of the *matK* gene.
- Les, D. H., C. T. Philbrick, and R. A. Novelo. 1997. The phylogenetic position of river-weeds (Podostemaceae): insights from *rbcL* sequence data. Aquat. Bot. 57: 5-27.
- Les, D. H., C. T. Philbrick, and R. A. Novelo. 1998. Phylogeography of the Podostemaceae sensu lato: a hypothesis of multiple tropical radiations. Amer. J. Bot. 85(6): 141.
- Lieberman, B. S. 2000. Paleobiogeography. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, NY.
- Mathew, C. J. and V. K. Satheesh. 1996. *Zeylanidium maheshwari*—a new species of the family Podostemaceae from India. Aquat. Bot. 54: 73-78.
- Mathew, C. J. and V. K. Satheesh. 1997. Taxonomy and distribution of the Podostemaceae in Kerala, India. Aquat. Bot. 57: 243-274.
- Mohan Ram, H. Y. and A. Sehgal, 1997. *In vitro* studies on developmental morphology of Indian Podostemaceae. Aquat. Bot. 57: 97-132.
- Möller, H. 1899. *Cladopus nymani* n. gen., n. sp., eine Podostemacée aus Java. Ann. Jardin Bot. Buitenzorg 1: 115-132.
- Olmstead, R. G., K.-J. Kim, R. K. Jansen and S. J. Wagstaff. 2000. The phylogeny of the Asteridae sensu lato based on chloroplast *ndhF* gene sequences. Mol. Phylogen. Evol. 16: 96-112.
- Ota, M., R. Imaichi and M. Kato. (in press). Developmental morphology of the thalloid *Hydrobryum japonicum* (Podostemaceae). Amer. J. Bot.
- 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.
- Rutishauser, R. 1997. Structural and developmental diversity in Podostemaceae (river-

- weeds). *Aquat. Bot.* 57: 29-70.
- Schnell, R. A. A. 1998. Anatomie des Podostémacées. In: E. Landolt, I. Jäger-Zürn and R. A. A. Schnell (eds.), *Extreme Adaptations in Angiospermous Hydrophytes*, pp. 197-283. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Soltis, D. E., M. E. Mort, P. S. Soltis, C. Hibsch-Jetter, E. A. Zimmer and D. Morgan. 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., P. S. Soltis, M. W. Chase, M. E. Mort, D. C. Albach, M. Zanis, V. Savolainen, W. H. Hahn, S. B. Hoot, M. F. Fay, M. Axtell, S. M. Swensen, L. M. Prince, W. J. Kress, K. C. Nixon and J. S. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 133: 381-461.
- Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.
- Takhtajan, A. 1997. *Diversity and Classification of Flowering Plants*. Columbia Univ. Press, New York, NY.
- Troll, W. 1943. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Band I, Teil 3. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Tur, N. H. 1997. Taxonomy of Podostemaceae in Argentina. *Aquat. Bot.* 57: 213-241.
- Ueda, K., T. Hanyuda, A. Nakano, T. Shiuchi, A. Seo, H. Okubo and M. Hotta. 1997. Molecular phylogenetic position of Podostemaceae, a marvelous aquatic flowering plant family. *J. Plant Res.* 110: 87-92.
- van Royen, P. 1951. The Podostemaceae of the New World. Part 1. *Meded. Bot. Mus. Herb. Rijksuniv. Utrecht* 107: 1-150.
- van Steenis, C. G. G. J. 1981. *Rheophytes of the World*. Sijthoff and Noordhoff, Alphen aan den Rijn, The Netherlands.
- Willis, J. C. 1902. Studies in the morphology and ecology of the Podostemaceae of Ceylon and India. *Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya* 1: 268-465, pl. IV-XXXVIII.
- Willis, J. C. 1915. The origin of Tristichaceae and Podostemaceae. *Ann. Bot.* 29: 299-306.
- Willis, J. C. 1926. The evolution of the Tristichaceae and Podostemaceae. I. *Ann. Bot.* 40: 349-367.
- Wu, T.-L. 1988. Podostemales. *Flora Reip. Pop. Sinicae (中国植物誌)* 24: 1-5.