

水生被子植物カワゴケソウ科の多様化とその要因

片山なつ

日本学術振興会特別研究員 (PD)

日本女子大学 理学部 物質生物科学科 学術研究員

〒112-8681 東京都文京区目白台 2-8-1

Diversification of aquatic angiosperms Podostemaceae

Natsu Katayama

Research Fellow of Japan Society for the Promotion of Science

Department of Chemical and Biological Sciences, Japan Women's University

Mejirodai 2-8-1, Bunkyo-ku, Tokyo 112-8681, Japan

1. はじめに

陸上植物の種数は現在約 30 万種とも見積もられており (IUCN 2016), このことはその数だけ種多様性が存在することを意味する。これは、植物が様々な環境へ進出し、その時に、その場その場で、絶滅と適応を繰り返してきた結果である。海へ、山へ、川へ、あるいは我々が見分けることのできない微細な環境の違いに、またあるいは突然の環境変化に適応し、様々な生活形を獲得し、子孫を残してきたのである。分類学や生態学、発生学、細胞学など、扱う時間的空間的スケールは様々であるが、どのような分野においても、生物学を学ぶ限り、生物の発展と分化の歴史における現在という断面を扱っていることに他ならない。そのような研究を通して、我々は生物の実体や生き様をどれだけ理解することができるのだろうか。

上述の内容は、師加藤雅啓先生や岩槻邦男先生の著書「陸上植物の種」(東京大学出版会)から学んだことである。生物の実体や多様性を理解するには、様々な分野の進歩と発展、そしてそれらの情報の統合が不可欠である。

2. 水生被子植物カワゴケソウ科

水生の被子植物は約 2800 種が知られている (Cook 1996, 田中 2012)。被子植物を約 27 万種と見積もると、水生植物の占める割合は種数にして 1% にすぎない。一方で水生植物は 78 科 396 属で知られ、様々な分類群に出現する。Cook (1996) によると、被子植物における水生化 (水中への進出) は、少なくとも 50 回、おそらくは 100 回以上独立に起きたと推定されている。なかでも最も種数が多いのはホシクサ科で 6 属約 1000 種、次い

N. Katayama-1

でカヤツリグサ科やイネ科、トウエンソウ科、アヤメ科でそれぞれ 300 種前後が知られているが、これらの大部分は湿生の抽水植物である (Cook 1996)。通常の状態において水中で生育する水生植物のなかでは、カワゴケソウ科が約 300 種と最大で、科内の全ての種が水中環境で生育する。

カワゴケソウ科植物は水生植物の中でも特に変わった生活史をもつ。熱帯や亜熱帯を中心とした温暖な地域に分布し、東アジアや北アメリカの温帯までその分布を広げており、河川の急流域の岩の上にのみ生育することができる。また、雨季と乾季には河川の水位の増減がみられ、この季節的な水位の変動に適応した生活史をもつ。雨季の間には、植物体は完全に水没し、シュートを形成する栄養成長をおこなうが (図 1 A)，その後、乾季になり水位が下がると花芽が形成され始め、植物体が空気中に露出すると開花・結実し、やがて枯死する (図 1 B)。このような環境で、他の科の植物が同所的に生育している姿は見たことがない。このことは、カワゴケソウ科の生育環境が、ほとんどの被子植物にとって生育や適応の難しい環境であることを如実に示している。唯一、熱帯アフリカとマダガスカルに分布するハイドロスタキス科は極めてよく似た環境に生育しているらしい (Van Steenis 1981)。しかし、ハイドロスタキス科には 1 属約 20 種が知られるのみで、現時点ではそれほど多様化を遂げてはいない。

カワゴケソウ科は特殊な環境に生態的に適応しただけでなく、劇的な形態進化も遂げている (図 1 C)。通常、被子植物では、シュート系の茎頂分裂組織と根系の根端分裂組織が無限成長をおこない、鉛直方向のボディプランが形成される。それに対し、カワゴケソウ科植物は急流域の岩上に生育するため、鉛直方向の成長が物理的に妨げられる。多くの種で、発芽直後の実生の段階で幼根を失っており、胚軸から生じた不定根が岩上を這い、不定的にシュートを形成しながら成長を続ける。またシュートには、シュート頂に明確な茎頂分裂組織が見られず、葉の基部から葉が形成され、葉が積み重なったようなシュート形成が起きている。頂端分裂組織による鉛直方向の成長を止め、水平方向へボディプランの基軸を変更し、急流中の岩上という特殊な環境へ進出したのだ。

3. カワゴケソウ科の形態学

カワゴケソウ科は古くから植物学者の興味を掻き立ててきた。初期の分類学的記載や生態学的記述は 1800 年代から 90 年代初頭にかけて E. Warming や J. C. Willis, C. Cusset などによって行われ、それに続く形態学的研究は 1900 年代前半からアメリカ、ヨーロッパ、インドなど世界中で多くの論文が出版され続けている。日本では、1928 年に今村駿一郎博士が初の日本産カワゴケソウ科植物を報告し (Imamura 1928)，その発見は牧野富太郎

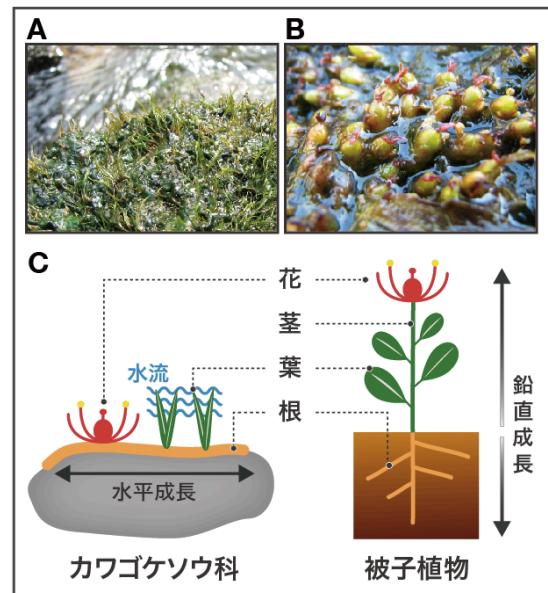


図 1. カワゴケソウ科植物

- A. 栄養期のカワゴロモ：岩を覆う根の上に糸状の葉の束が散在する。
- B. 生殖期のカワゴロモ：根の上に丸い粒のように花が見える。
- C. カワゴケソウ科と一般的な被子植物のボディプランの比較。

博士が「彼ノやっこそうニ次デノ近來ノ大収穫デアル（牧野 1928）」と賞するほどであったようだ。その後、日本産カワゴケソウ科の発見と記載が続き、現在までに 2 属 6 種に整理された (Kato 2008)。海外に遅れをとっていた形態学的研究も、1990 年頃から加藤雅啓博士と今市涼子博士により精密な解析が行われ、現在は世界をリードするに至っている。

カワゴケソウ科の系統と起源については、その被子植物の常識から逸脱した形態ゆえ長らく議論が続いた。L. A. Diels の改訂による 1936 年版のエンゲラ一体系 (Diels 1936) では独立したカワゴケソウ目とされたり、あるいは双子葉類と単子葉類と並ぶ第 3 の亜綱として扱われる (Cusset and Cusset 1988) ことさえあった。分子系統解析より、真正双子葉類バラ亜綱キントラノオ目に含まれ、オトギリソウ科の姉妹群となることが明らかとなっている (Savolinen et al. 2000, Gustafsson et al. 2002, Wurdack and Davis 2009)。このことは、カワゴケソウ科の特殊な形態が、他の被子植物に見られる一般的な体制から劇的な進化を遂げて生じたことを示す。カワゴケソウ科植物は、環境適応の結果、基軸を水平方向へと変更しており (Suzuki et al. 2002, Mohan Ram and Sehgal 1997, 加藤 2013)，この基軸の変更は、他の植物で見られる匍匐枝などのシートが倒れただけで根端やシート頂の頂端成長を維持しているものとは体制が異なっている。カワゴケソウ科の多くの種では、幼根を失い、茎頂分裂組織の無限成長を止め、根本からボディプランを変更しているのだ (Suzuki et al. 2002, Kita and Kato 2005, Koi et al. 2005, Imaichi et al. 2005, Katayama et al. 2010, 2011, 2013 など)。

カワゴケソウ科は祖先的なトリスティカ亜科 (6 属 18 種) とウェッデリナ亜科 (1 属 1 種)、派生的なカワゴケソウ亜科 (53 属 294 種) の 3 亜科にわけられる (Cook and Rutishauser 2007, 加藤 2013)。トリスティカ亜科やウェッデリナ亜科では、ある程度、鉛直軸のボディプランを維持している一方、カワゴケソウ亜科では完全に鉛直軸のボディプランを失っており、水平ボディプランの確立が、カワゴケソウ亜科の多様化の基盤となったと考えられる。そして基軸の変更に関して重要な役割を果たしたと考えられるが、①胚発生過程の変更による水平ボディプランの確立と、②茎頂分裂組織をもたないシート形成機構の確立である。

① 胚発生過程の変更による水平ボディプランの確立

双子葉類の実生は、二枚の子葉と胚軸、幼根から成り、子葉の間に茎頂分裂組織が、幼根の先端に根端分裂組織が存在し、このボディプランは受精卵から始まる胚発生の間に確立される。カワゴケソウ科のトリスティカ亜科の実生には、茎頂分裂組織と根端分裂組織がどちらも存在し、発芽後の植物体の発生に関与するが、それに対してカワゴケソウ亜科の実生では子葉の間に明確な茎頂分裂組織が存在せず、本葉が数枚形成されると成長が止まる。また、幼根や根端分裂組織は完全に失われている。両分裂組織の発生過程の変更を探るべく、トリスティカ亜科 *Terniopsis brevis* とカワゴケソウ亜科 *Zeylanidium lichenoides* の胚発生を比較した (図 2, Katayama et al. 2011)。*T. brevis* では胚上部に茎頂分裂組織の形成中心とその上の原表皮から L1 層のような構造が始原し、胚基部には根端分裂組織の静止中心が始原し、シロイヌナズナとよく似た発生で両分裂組織が形成された (図 2A)。それに対し、カワゴケソウ亜科の *Z. lichenoides* では、形成中心は始原するものの、その上の原表皮から L1 層が生じず、子葉基部にドーム状構造の茎頂分裂組織が形成されないことがわかった (図 2B)。また、茎頂分裂組織の維持に機能する *SHOOT MERISTEMLESS*

N. Katayama-3

(STM) 遺伝子が形成中心の始原時から胚の頂端領域で発現し、この領域が発芽後の葉形成にも関与することもわかっている (Katayama et al. 2013)。胚基部においては、静止中心が始原せず、根端分裂組織や幼根は形成されなかった (図 2B)。これらの結果から、胚発生において茎頂分裂組織と根端分裂組織の形成と維持に重要な細胞群や組織の始原に変更が起き、カワゴケソウ亜科の鉛直軸のボディプランの喪失が起きたのではないかと考えら

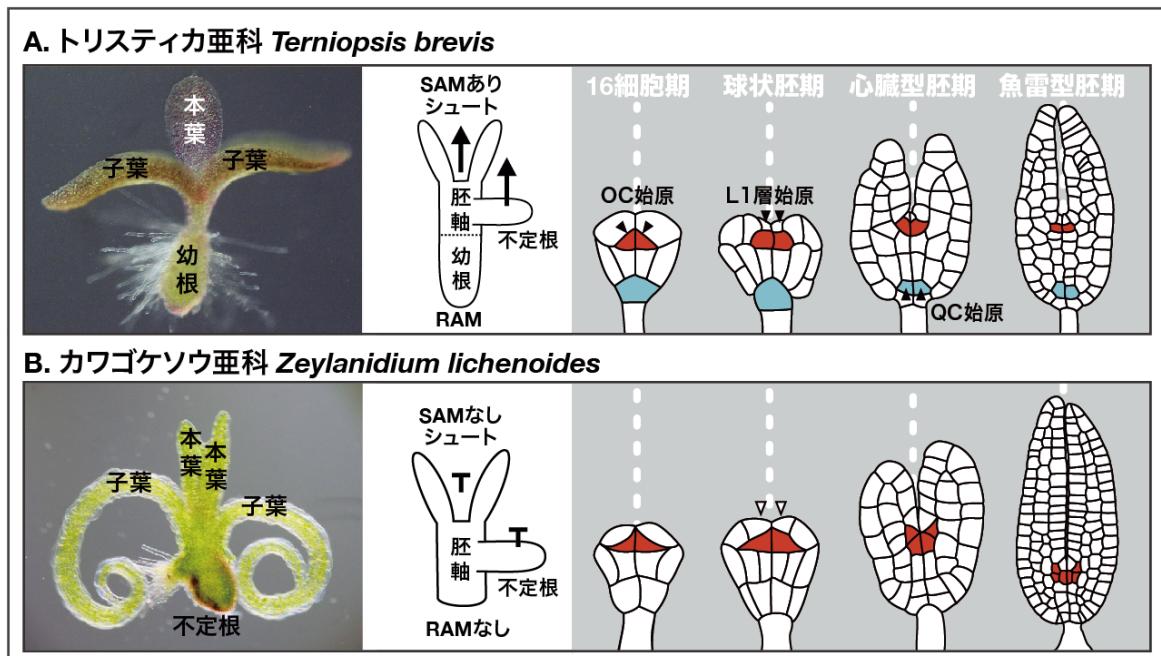


図 2. 実生のボディプランと胚発生の比較 (Katayama et al. 2011 より改変後転載)

- A. *Terniopsis brevis* の実生 (左) とその模式図 (中央)。胚発生 (右) において胚頂端部に形成中心 (OC: 赤色) と L1 層が、基部領域に静止中心 (QC: 水色) が始原する。
- B. *Zeylanidium lichenoides* の実生 (左) とその模式図 (中央)。胚発生 (右) において胚頂端領域で OC は始原するが L1 層が始原せずドーム状の茎頂分裂組織が形成されない。また、基部領域で原根層が初期に分裂してしまうため、QC が始原しない。

れる。

② 茎頂分裂組織をもたないシート形成機構の確立

被子植物のシートでは、頂端の茎頂分裂組織が葉を形成しながら無限成長を続ける。カワゴケソウ科の祖先的分類群であるトリスティカ亜科やウェッデリナ亜科のシート頂には茎頂分裂組織が観察され、その側方から鱗片状の葉が形成されるという、ほかの被子植物と共にシート形成が維持されている。それに対し、カワゴケソウ亜科は葉と葉が積み重なったようなシートを形成し、そのシート頂の葉原基の間に明確な茎頂分裂組織はみられない。新たな葉は既にある葉の基部から生じ、それが繰り返されることでシートが形成される。Katayama et al. (2010) によるシート形成関連遺伝子を用いた発現解析により、カワゴケソウ亜科の葉一枚一枚が茎頂分裂組織として生じ、その後、分裂組織全体が葉へ分化することが明ら

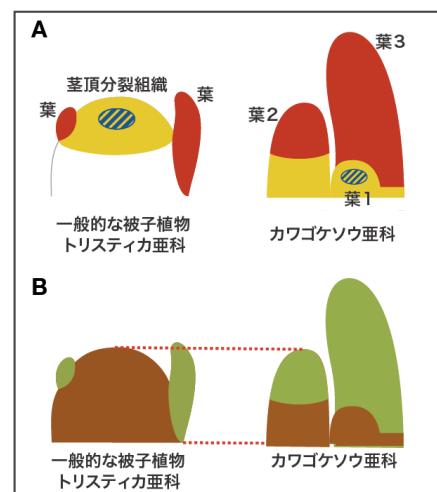


図 3. 遺伝子発現と器官の相同性
A. シート頂における遺伝子発現比較
(青: WUS, 黄: STM, 赤: ARP)
B. 遺伝子発現様式に基づく器官の相同性
Katayama et al. 2010 より改変後転載 Copyright
American Society of Plant Biologists: www.plantcell.org

かとなった（図3A）。このことは、カワゴケソウ亜科の一枚の葉と考えられてきた器官が一本のシートと相同であることを示唆する（図3B）。従って、カワゴケソウ亜科では、シートは始原後すぐに葉へと分化し、その基部から新たなシートが生じるというシート形成が繰り返し起きていると考えられる。

このシート形成様式は、祖先的分類群でみられるシートの分枝様式と非常によく似ている（図4）。トリスティカ亜科では6属中5属で共通してシートの基部から腋外芽として新たなシートが生じ、それが繰り返されるという仮軸分枝が起こることがわかっている（Fujinami and Imaichi 2009, Fujinami et al. 2013, Fujinami and Imaichi 2015）。また、ウェッデリナ亜科の *Weddellina squamulosa* のシートでも同様の仮軸分枝が起きていると考えられている（Koi and Kato 2007）。したがって、シートの基部から新たなシートが生じるというシート形成様式は科内3亜科で共通しており、「カワゴケソウ亜科の特異なシート形成が祖先的分類群の仮軸分枝するシートの先端が葉へと転換することで進化した」というシナリオが考えられる。しかし、実際に祖先的分類群のシート1本とカワゴケソウ亜科のシート（=葉）が相同であるか否かは不明であり、今後、カワゴケソウ亜科のシートが腋芽として生じることを調べる必要がある。

4. 多様化の原動力となる要因

カワゴケソウ科313種のうち、カワゴケソウ亜科には294種が含まれ、科全体の90%以上の種数を占める。つまり、カワゴケソウ亜科において、急流という現在の生育環境下での多様化が成し遂げられたと考えられる。前項で述べた「胚発生過程の変更による水平ボディプラン」や「茎頂分裂組織をもたないシート形成」もカワゴケソウ亜科の共有派生形質であり、特異な環境下での多様化と繁栄に一役買ったであろう。しかし、いくら有利な形質で共有していたとしても、それは亜科内の多様化の基盤にはなりえても、引き起こした原動力とは考え難い。

カワゴケソウ亜科には47属294種が含まれ、比較的種数の多い5属（*Apinagia* 属、*Ledermannella* 属、*Marathrum* 属、*Rhynchosolachis* 属、カワゴロモ属）を除き、残りの42属は10種以下の小属である。このことは、同属にすべき共有派生形質が見られないほどに近縁種間においても形態的差異が大きいことを意味しており本科の多様性の高さがうかがわれる。Willis (1914) はそれまでの生態学的、形態学的調査から、河川などの生育環境の差異は、種間の形態的差異を生み出すほど顕著なものではなく、また、同様の環境に生育する他科の植物がみられないことから、選択圧や競争のない状況でこれほどの多様化が起きたと結論づけた。加藤（2013）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考える他はない（今村 1977）」を引用し、「カワゴケソウ科の形態進化は自然淘汰によってではなく、中立的な変異が起こった結果である」と述べ「中立的な形態進化」に票を投じている。近年、各々の生物群がもつ特有の性質がその後の進化を大

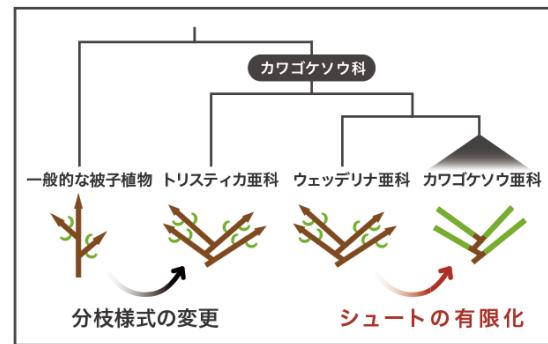


図4. カワゴケソウ科のシート形成の進化

Katayama et al. 2010 より改変後転載 Copyright American Society of Plant Biologists: www.plantcell.org

きく左右するという研究が多く報告されており、祖先多型 (Brawand et al. 2014), 遺伝子重複率 (Lynch and Conery 2000), 分布パターン (Ikeda et al. 2012), 突然変異率 (Barraclough and Savolainen 2001, Lanfear et al. 2010) などが自然選択と共に種の分化や形態的多様化を推し進める内的要因として挙げられている。

5. カワゴケソウ科の多様化を引き起こした内的要因

カワゴケソウ科における多様化を引き起こした分類群特有の要因として、第一に分布パターンが挙げられる。本科植物は早瀬や滝などの急流域の岩の上という非常に限定的な環境にのみ生育可能であり、1河川内においても不連続なパッチ状の分布を示す。さらに、河川と河川の間には山や平地など非生育環境が存在し、強い隔離要因となっていると考えられる。集団間に強い地理的隔離が働き、長期間にわたり遺伝的交流が妨げられると、各集団間での変異が蓄積し、その結果、集団ごとの遺伝的分化が進みやすく、ひいては種分化が引き起こされる (Ikeda et al. 2012)。日本に分布するカワゴケソウ *Cladopus doianus* とカワゴロモ *Hydrobryum japonicum* の葉緑体遺伝子間領域を用いた集団遺伝学的解析から、河川間で顕著な集団分化が検出された(図5, Katayama et al. 2016)。さらに、隣り合う4水系にのみ分布するカワゴロモでは距離による隔離の効果が検出されたが、広範囲に点在する6水系に分布域をもつカワゴケソウの集団では距離による隔離の効果が検出されなかつた。安定した遺伝的交流が可能な範囲においては隔離の程度は地理的距離と相関するが (Wright 1943), 分布がある程度の距離に達すると、安定的な遺伝的交流が失われ、集団内における浮動や突然変異によりランダムな遺伝的変異の蓄積が起き、距離による隔離の効果が薄れると考えられるため (Hutchinson and Templeton 1999), 今回、遠く離れた河川に分布するカワゴケソウで距離による隔離が検出されなくなったことから、河川間で安定的な交流が妨げられ、集団分化が進んでいることが考えられる。カワゴケソウ科では、科内の全ての種が河川急流域という環境にしか生育しないことを考えると、生育環境とそれに付随する分布パターンが多様化に貢献した可能性が高い。現在、ゲノムワイドな SNPs を取得できる RAD-seq 解析を行っており、集団間の遺伝的交流の程度や方向性を明らかにしていく予定である。

第二の要因として、カワゴケソウ科では分子進化速度が他の植物に比べて上昇している

N. Katayama-6

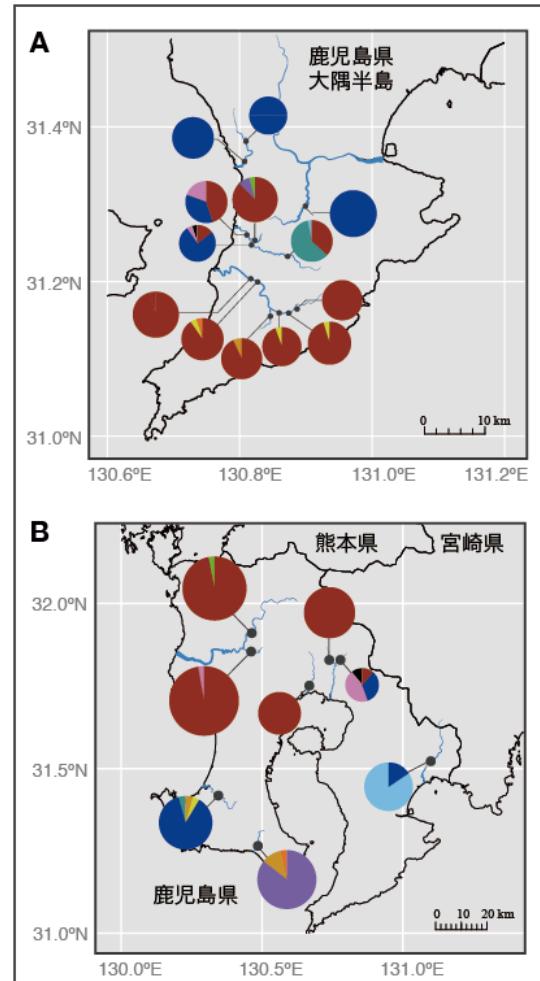


図5. 日本におけるカワゴケソウ科2種 (A: カワゴロモ, B: カワゴケソウ) の集団遺伝構造。円グラフは葉緑体遺伝子間領域に基づく各集団のハプロタイプ頻度。Katayama, N., Kato, M. & Imaichi, R. Habitat specificity enhances genetic differentiation in two species of aquatic Podostemaceae in Japan. *Am. J. Bot.* 103: 317–324 (Botanical Society of America) .より改変後転載。

可能性が挙げられる。これまでの *rbcL* 遺伝子を用いた系統解析 (Les et al., 1997, Ueda et al., 1997) や Wurdack and Davis (2009) による核, 葉緑体, ミトコンドリアの 13 座位を用いた解析において, カワゴケソウ科の枝が長くなることが報告されている。分子系統樹の枝が長いことは, サイトあたりの塩基置換率が高いことを意味しており, 分子進化速度が早くなっている可能性が考えられる。さらに, 分子系統樹の枝長は分類群の種数と相関することが報告されている (Barraclough and Savolainen 2001, Lanfear et al. 2010)。Barraclough and Savolainen (2001) は, 被子植物において姉妹群となる科のペアを用い, 種数の違いと非同義置換数を比較し, 種数の多い科において枝が長くなる傾向があることを示した。非同義置換はアミノ酸変異を伴わないと選択圧を受けず, また集団サイズの影響も受けないとされる。従って, 中立な塩基置換速度の上昇は, 分類群の多様化に貢献すると考えられる。現在, カワゴケソウ亜科における分子進化速度の上昇を検証中である。大規模遺伝子配列情報が公開されているダイズとカワゴケソウ科が属するキントラノオ目 4 種(アマ, トウゴマ, ポプラ, キャッサバ), そしてカワゴケソウ科 *Z. lichenoides* の RNA-seq データを用いた予備的解析により, 578 遺伝子の連結配列 (425,007 塩基) を用いて最尤系統樹を描いた結果, *Z. lichenoides* の枝が顕著に長くなることがわかっている。このことは, カワゴケソウ科で塩基置換率が上昇し, それが科内の多様化を推し進めた一因となっている可能性を示唆している。今後, 科内の祖先的分類群とカワゴケソウ亜科の複数種を用いて比較解析を行うことで, カワゴケソウ亜科の多様化に分子進化速度の上昇が貢献した可能性について検証していきたい。

6. おわりに

常に技術は発展し, その流れの中で科学も変貌を遂げてきた。これまで見えなかつたものが見えるようになり, これまで扱うことのできなかつた大規模データも処理できるようになっている。細胞学のようなミクロな解析から生態学のようなマクロな解析にいたるまで, 生物学におけるあらゆる分野で生物と多様性について大量の情報がより細かい精度で蓄積されつつある。これらの蓄積された情報を統合し, 生物が歴史の中でどのように生き抜いてきたのか—生物によってその実体は様々である—を一つ一つ理解し, それらをさらに高次の段階で統合していくことが生物多様性の理解に必要である。発展を続ける技術を使って, 果たして生物の実体の理解という根本的課題にどれだけアプローチできるのか, 常に考えていく必要がある。

7. 謝辞

私がこれまでカワゴケソウ科の研究を遂行するにあたり, 数々のご指導を頂いた, 国立科学博物館の加藤雅啓名誉研究員, 金沢大学の山田敏弘准教授, 日本女子大学の今市涼子教授, また, 調査や実験, 解析などでお世話になった大阪市立大学の厚井聰博士, 金沢大学の西山智明博士に心よりお礼申し上げます。

8. 引用文献

- Barraclough, T.G. & Savolainen., V. 2001. Evolutionary rates and species diversity in flowering plants. *Evolution* 55: 677–683.
- Brawand, D., Wagner, C.E., Li, Y.I., Malinsky, M. Keller, I., Fan, S., Simakov, O. et al. 2014. The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish. *Nature* 513: 375–381.

- Cook, C.D.K. 1996. Aquatic plant book, 2nd ed. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands.
- Cook, C.D.K. & Rutishauser, R. 2007. Podostemaceae. In Kubitzki, K. [ed.], The Families and Genera of Vascular Plants, 304–344. Springer, Berlin, Germany.
- Cusset G. & Cusset C. 1988. Etude sur les Podostemales. 10. Structures florales et végétatives des Tristichaceae. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris. B Adansonia* 10:179–218
- Diels, L.A. 1936. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 11th ed. Gebrüder Bornträger, Berlin, Germany.
- Fujinami, R., Ghogue, J. P. & Imaichi, R. 2013. Developmental morphology of the controversial ramulus organ of *Tristicha trifaria* (subfamily Tristichoideae, Podostemaceae): Implications for evolution of a unique body plan in Podostemaceae. *Int. J. Plant Sci.* 174: 609–618.
- Fujinami, R. & Imaichi, R. 2009. Developmental anatomy of *Terniopsis malayana* (Podostemaceae, subfamily Tristichoideae), with implications for body plan evolution. *J. Plant Res.* 122: 551–558.
- Fujinami, R. & Imaichi, R. 2015. Developmental morphology of flattened shoots in *Dalzellia ubonensis* and *Indodalzellia gracilis* with implications for the evolution of diversified shoot morphologies in the subfamily Tristichoideae (Podostemaceae). *Am. J. Bot.* 102: 848–859.
- Gustafsson, M.H.G., Bittrich, W. & Stevens, P.F. 2002. Phylogeny of Clusiaceae based on *rbcL* sequences. *Int. J. Plant Sci.* 163: 1045–1054.
- Hutchison, D.W. & Templeton, A.R. 1999. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. *Evolution* 53: 1898–1914.
- Ikeda, H., Nishikawa, M. & Sota, T. 2012. Loss of flight promotes beetle diversification. *Nature Commun.* 3: 648.
- Imaichi, R., Hiyama, Y. & Kato, M. 2005. Leaf development in absence of shoot apical meistem in *Zeylanidium subulatum* (Podostemaceae). *Ann. Bot.* 96: 51–58.
- Imamura, S. 1928. Über *Cladopus japonicus* n. sp., eine Podostemaceen in Japan. *Bot. Mag., Tokyo* 42: 379–387.
- 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.
- IUCN 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 14 December 2016.
- 岩槻邦男 1979. 陸上植物の種. 東京大学出版. 東京.
- Kato, M. 2008. A taxonomic study of Podostemaceae of Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo* 34: 63–73.
- 加藤雅啓 2013. 原色植物分類図鑑 世界のカワゴケソウ. 北隆館. 東京.
- Katayama, N., Koi, S. & 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.
- Katayama, N., Kato, M., Nishiuchi, T. & Yamada, T. 2011. Comparative anatomy of embryogenesis in three species of Podostemaceae and evolution of the loss of embryonic shoot and root meristems. *Evol. Dev.* 13: 333–342.
- Katayama, N., Kato, M. & Yamada, T. 2013. Origin and development of the cryptic shoot meristem in *Zeylanidium lichenoides* (Podostemaceae). *Am. J. Bot.* 100: 635–646.

- Katayama, N., Kato, M. & Imaichi, R. 2016. Habitat specificity enhances genetic differentiation in two species of aquatic Podostemaceae in Japan. *Am. J. Bot.* 103: 317–324.
- Kita, Y. & Kato, M. 2001. Infrafamilial phylogeny of the aquatic angiosperm Podostemaceae inferred from the nucleotide sequence of the *matK* gene. *Plant Biol.* 3: 156–163.
- Kita, Y. & 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., Ikeda, H., Rutishauser, R. & Kato, M. 2015. Historical biogeography of river-weeds (Podostemaceae). *Aquat. Bot.* 127:62–69
- Koi, S., Imaichi R. & 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. & Kato, M. 2007. Developmental morphology of shoot in *Weddellina squamulosa* (Podostemaceae) and implications for shoot evolution in the Podostemaceae. *Ann. Bot.* 99: 1121–1130.
- Lanfear, R., Ho, S.Y.W., Love, D. & Bromham, L. 2010. Mutation rate is linked to diversification in birds. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 107: 20423–20428.
- Les, D. H., Philbrick, C. T. & Novelo, R. 1997. The phylogenetic position of river-weeds (Podostemaceae): Insights from *rbcL* sequence data. *Aquat. Bot.* 57: 5–27.
- Lynch, M. & Conery, J.S. 2000. The evolutionary fate and consequences of duplicate genes. *Science* 290, 1151–1155.
- 牧野富太郎 1928. 我日本ニ於テ學會ニ興味ヲ與ヘシ植物發見ノ略史. 植物研究雑誌 (5): 37–49.
- Mohan Ram, H. & Sehgal, A. 1997. In vitro studies on developmental morphology of Indian Podostemaceae. *Aquatic Bot.* 57: 97–132.
- Suzuki, K., Kita, Y. & Kato, M. 2002. Comparative developmental anatomy of seedlings in nine species of Podostemaceae (subfamily Podostemoideae). *Ann. Bot.* 89: 755–765.
- Savolainen V., Fay M.F., Albach, D.C., Backlund, A., van der Bank, M., Cameron, K.M., Johnson, S.A., et al. 2000. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcL* gene sequences. *Kew Bull.* 55: 257–309.
- 田中法生 2012. 異端の植物「水草」を科学する. ベレ出版. 東京.
- Ueda, K., Hanyunda, T., Nakano, A., Shiuchi, T., Seo, A., Okubo, H. & Hotta, M. 1997. Origin of Podostemaceae, a marvelous aquatic flowering plant family. *Plant Species Biol.* 110: 87–92.
- van Steenis C.G.G.J. 1981. Rheophytes of the world. Sijthoff & Noordhoff, Alphen aan den Rijn.
- Willis, J.C. 1914. On the Lack of Adaptation in the Tristichaceae and Podostemaceae. *Proc. Royal Soc. London. B:* 532–550.
- Wright, S. 1943. Isolation by Distance. *Genetics* 28: 114–138.
- Wurdack K.J. & Davis C.C. 2009. Malpighiales phylogenetics: gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. *Am. J. Bot.* 90: 1151–1570.