

日本の水草研究：その現状と課題

著者	角野 康郎
著者別表示	Kadono Yasuro
雑誌名	植物地理・分類研究
巻	43
号	1-2
ページ	9-14
発行年	1995-12-30
URL	http://doi.org/10.24517/00055597



角野康郎*：日本の水草研究 —その現状と課題—**

Yasuro Kadono* : Present State and Some Future Problems in the Studies of
Aquatic Macrophytes in Japan

Abstract

Studies of aquatic macrophytes have been far behind those of terrestrial plants in Japan. Basic studies including taxonomical revisions are in urgent need in some taxa. In recent studies the usefulness of allozyme study has been proved to shed light on some unsolved problems and its application is recommended in future studies of aquatic macrophytes. Another emphasis was laid to the conservation biological study of endangered aquatic plant species. It should include the survey of present state of some little-known species, further location of rare species and the elucidation of intraspecific variation (genetic diversity) as well as the life history traits of the species.

Key words : allozyme study, aquatic macrophyte, conservation biology, endangered species.

水草は、日本の植物相研究の中でもっとも遅れを取ってきた植物群のひとつである。そのような研究の遅れや情報の不足から、種の同定についても今なお混乱が見られる分類群があり、各地で出版される植物誌、植物目録においてもっとも'弱い'と感じられるのは水草の部分である。一方、レッドデータブックの出版以来、多くの絶滅危惧種を含む植物群として水草が注目されるようになり、現状調査の緊急性が認識されるようになった。また、社会的には水辺環境やそこに生きる生物たちへの関心が高まり、水草に関するさまざまな情報が求められる現状にある。このような水草への関心の高まりはたいへん喜ばしいことである。しかし、日本の水草については未解明の問題が多く、社会や学界の要請に十分答えられないのが実情である。

このような研究の遅れは、日本の水草研究の歴史を振り返ると容易に理解できる。日本の水草研究の基礎を築いたのは三木茂(1901~1974)である。三木は日本国内およびその周辺地域に材料を求め、日本の水草の分類の基礎を築いた。その集大成が京都府史跡名勝調査報告の一冊として発行された『山城水草誌』(三木 1937)である。これは山城地方(京都府南部)だけでなく日本全国の水草を扱ったもので日本の水草研究史に一時代を画した出版物で

ある。しかし、その中で扱われたグループは沈水・浮葉・浮遊植物にほぼ限定され、オモダカ科、ミクリ科、カヤツリグサ科などの抽水植物は含まれていない。

三木自身の研究が戦後は植物遺体に移ったこともあって、その後、水草研究の長い空白期間が訪れる。生態学や植物生理学の分野では水草に関するさまざまな研究が進み(国井・生嶋 1983)、また形態学、細胞学、系統学などに関連して水草を扱った研究が散見されるが(角野 1988)、基礎的な分類を扱う種属誌的研究はバイカモ属(原 1947; Wiegand 1988)、カヤツリグサ科の諸属(Koyama 1958, 1961; 小山 1988)、ヒシ属(Nakano 1964)、タヌキモ属(Komiya 1972; Komiya and Shibata 1980)、アオウキクサ類(別府ら 1985)など一部のグループについて進んだにすぎない。多くの問題を抱えながら検討の進まないグループや、従来の取り扱いを修正しなければならない分類群が幾つもある。最近のミズニラ属(Takamiya *et al.* 1994)、ミズワラビ(Masuyama 1992; Watano and Masuyama 1994)、コウキクサ類(後述)の研究のように、あらたに本格的な研究が開始されることで次々と新しい知見がもたらされることは、水草がいかに未開拓の研究領域であるかを示している。

*〒657 神戸市灘区鶴甲 1-2-1 神戸大学理学部生物学教室 Department of Biology, Faculty of Science, Kobe University, 1-2-1 Tsurukabuto, Nada, Kobe 657, Japan

**1995 年度大会招待講演要旨

『日本水草図鑑』(角野 1994 a) は、現時点での知見と残された課題の整理を試みたものであるが、これをひとつの踏み台にして、新たな研究が展開されることを願ったものであった。ここでは、このような現状を踏まえた上で、現在進んでいる研究と今後の課題の一端を紹介することにしよう。

日本の水生フローラの再検討

上に述べたように、日本の水草研究は多くの課題を抱えた状態にある。専門の研究者の少なさとともに、各地の在野研究者は陸上植物の調査に手一杯で水草まで手がまわらなかったこと、いざ標本を作成しようとしても準備無しでは採集に困難がともなうことなど、調査を進める側の事情も一因であった。しかし一方、生育環境や発育段階による変異性に富む植物群であるために、限られた数の標本による形態の比較だけでは正しい分類が導けないという、水草の本性に由来する問題もあった。

筆者は、日本各地で野外調査を続ける中で、日本の水草の分類の不十分さに突き当たり、その分類を再検討する作業を開始した。その際、特に重視したのは野外における生活史や種内変異について観察を重ねることであった。最近になって分類学に取り入れられた分子生物学的手法も研究の新たな展開に寄与するようになった。今後、さまざまな手法を用いて、未解決の問題に取り組みたいと考えるが、その中で、従来の水草の研究ではあまり用いられてこなかった酵素多型分析(アロザイムの変異の解析)の有用性を強調しておきたい。一時はもてはやされた酵素多型(「アイソザイム」)を用いた研究(矢原 1982; 伊藤 1991, ほか)は、DNA が学界の主流になるにつれ隅に追いやられた感もあるが、その限界を認識しておれば今でもきわめて有効なアプローチである。水草の研究に限ったことではないが、多様なアプローチの中から目的にふさわしい方法を選択するという姿勢が大切である。

山積する水草の研究課題に対し酵素多型分析はもっと活用されるべきであると考えてるので、筆者の研究室で行なった研究を2例紹介する。なお、国外の研究については Barrett *et al.* (1993) と Triest (1993) を重要な文献として挙げておく。

酵素多型を用いた水草の研究

1. コウキクサ(広義) *Lemna minor* L. s. l. の場合

ウキクサ科は身近にありながら研究の遅れているグループである。アオウキクサ属 *Lemna* のうちアオウキクサ類の分類については別府ら (1985) によって一応の整理がなされたが、コウキクサ類についての正しい理解はほとんどなかったと言ってよい。

既刊の県別植物誌の多くにはコウキクサの記録がなく、主要な図鑑類にも、きわめて稀な種であるかのごとき記載が見られる。しかし、本種は全国的に見て決して珍しいものではなく調査が進めば全ての地方から見いだされるであろう(ただし、本種は常緑であるため乾田化の進行は本種の越冬可能場所を次々と奪っている。湧水などのある場所や水路網の発達した地域以外では急速に産地が減っており、潜在的な絶滅危惧種である)。本種の同定は根端を見れば容易であり、問題は日本産アオウキクサ属植物についての情報整理が行なわれていなかったことにある(平谿・角野 1992)。

それはさておき、筆者らは、日本の「コウキクサ」が Landolt (1980, 1986) によって新種ムラサキコウキクサ *Lemna japonica* Landolt とされ、コウキクサ(狭義) *L. minor* L. s. str. は日本には分布しないとされたことに疑問を持ち、形態や生活史の比較と共に酵素多型の検討を行なった。その結果、日本のコウキクサ(広義)にはバンドパターンの比較から大きく3タイプあることが明らかになった。これらの3タイプは染色体数、形態的特徴、葉状体の着色性の有無、越冬様式(常緑か殖芽をつくるか)などの特徴と対応することが判明し、従来報告されていた次の3種、すなわちアジア東部に分布するムラサキコウキクサ、欧米を中心に分布するコウキクサ(狭義)、さらに日本で初めて確認されたキタグニコウキクサ *L. turionifera* Landolt の3種に相当するという結論を得た(Hirahaya and Kadono 1995)。

ウキクサ類は形態の単純化が進み分類のための形質が限られる。さらに生育環境による形態の変異も著しい。このような場合、遺伝的なマーカーの発見が分類群の認識に重要である。さらにコウキクサの場合は、日本で有性繁殖は確認されておらず栄養繁殖によって広がっている。このようなクローナルな繁殖様式をもつ植物群における分類群の確定に酵素多型が有効性を発揮した例と言えるであろう。

有性繁殖をする1年生の水草においても酵素多型分析が有効であることは、イバラモ (Triest *et al.* 1989), ヒシ属 (Takano and Kadono 準備中) などで例証されつつあることを付記する。

2. クロモの場合

クロモ *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle は旧大陸を中心に広い分布域をもつ種である。外部形態など変異性に富むが分類学的には1種に整理される (Cook and Luond 1982)。その種内変異についてさまざまな研究が進められてきており、日本産のクロモは雌雄異株の系統と雌雄同株の系統に分かれ、

雌雄異株の系統には染色体数において2倍体と3倍体があり、雌雄同株の系統は国内で今まで調べられた限り全て3倍体である(Nakamura and Kadono 1993)。酵素多型の検討の結果、両系統はそれぞれに特有の対立遺伝子を有することから、かなり分化が進み遺伝的にはかけ離れた群であることが示唆された。また、雌雄異株の系統には、バンドパターンの比較から少なくとも27タイプが存在するのに対し、雌雄同株系統は全て同じタイプであった。雌雄異株の系統は有性繁殖によって新たな対立遺伝子の組み合わせをもつタイプを生みだしながら日本に分布を広げているのに対し、雌雄同株の系統は、同一クローンのラミートが国内に分布を広げてきた可能性が高い。また、雌雄異株系統では、2倍体と3倍体に共通するバンドパターンが幾つも見られたことから、2倍体から3倍体への変化がいろいろな系統で何度も繰り返し起こったことが推測された(Nakamura and Kadono 投稿中)。

酵素多型分析によって種の地理的変異を解明した研究としてはメダカで行なわれた一連の研究が特に有名であるが(Sakaizumi 1986, 他)、クロモの場合は、同一水系もしくは地域における遺伝的多様性を検討するための有意義なデータが得られつつある(Nakamura and Kadono 準備中)。

以上の研究は、酵素を電気泳動した際のバンドパターン(ザイモグラム)を比較するもので、特にその遺伝学的な解釈に踏み込むものではない。バンドパターンをひとつの形質(electrophoretic phenotype, enzymic phenotype)としてとらえるという類型学的研究の域を出ていない。しかし、このような単純な方法ではあってもバンドパターンの変異からいくつかの「型」を特定し、形態や生態上の特徴との対応をさぐることで、今まではっきりしなかった環境条件による変異と遺伝的背景を持つ変異を識別することができるようになった。それに基づき分類群の正しい認識も可能になる。このようなアプローチは、「やってみないとわからない」という試行錯誤的側面もあるが、当面は日本の水草の持つ問題点を洗いだし、今後の研究の方向づけを得たいという希望からこのような研究に取り組んでいる段階である。ここで明らかになった問題点をさらに追究するためには、次のステップとして、目的に合った方法を採用すればよい。

ここでは紹介できないが、雑種起源の推定や帰化種の侵入ルートの研究などにも酵素多型の研究は威力を発揮する。また、調べる酵素数を増やすことによって、より本格的な集団遺伝学的な解析も可能になる。水草は多様な繁殖様式をもつ植物群である。

繁殖様式と遺伝的多様性のあり方の解明においても、興味深い研究の展開が期待される。

絶滅危惧水草の調査

レッドデータブック植物版(我が国における保護上重要な植物種および植物群落の研究委員会植物種分科会 1989)にリストアップされた種のうち、約50種が水草である。これは日本に産する水草(狭義)の約1/4に相当する。現在編集が進行中のレッドデータブック環境庁版においては、この数が増えることはあっても減ることはないであろう。

水草における絶滅危惧種には、もともと産地がきわめて局限されているもの(希少種)と、比較的広範な分布をもっていたにもかかわらず生育環境の消滅や変化により産地が急減しているものがある。前者には、カラフトグワイ、フサタヌキモ、ムジナモ、カワゴケソウの仲間などがあり、後者にはガガブタ、ミズアオイ、スブタ、トリゲモ類、ミクリの仲間などが挙げられる。オニバスは、分布は平野部にほぼ限られるが地域によっては普通の種であった。

このようにさまざまな分布様式や特有の生育環境を持った種が消滅の危機に瀕している。このような現実直面して私たちのなすべきことは、まずどのような種が消滅の危機にあるかを全国レベルで、あるいは地域レベルで明らかにすることである。全国的には産地が急減しているナガエミクリは、湧水河川の多い富山県や滋賀県北部では普通種である。また、富栄養化に強いはずのトチカガミが、近畿地方の水域では急速に減少しているという現実がある(近畿レッドデータブック研究会 1995)。このような地域特有の事情が存在するために、絶滅危惧種の調査はきめ細かく進める必要がある。過去の標本を調べ(分布資料の発掘)、その産地が現在どのようになっているかを明らかにすることは、まず取り組むべきことである。さらに、可能性のある生育場所の新たな調査(新しい産地の発見)も怠ってはならないだろう。既に手遅れの地域もあろうが、組織的な(あるいは熱心な個人による)調査が行なわれることで、新しい知見が次々ともたらされている現状は、希望を抱かせるものである。このような分野こそ在野研究者の活躍が期待される。

ここでは幾つかの種を取り上げ、その実情と保全生物学上の課題を概観してみよう。

1. ヒメコウホネとオグラコウホネ

ともに本州、四国、九州に分布し、池沼の埋立や水路の改修などで近年急減している種である。その現状調査が急務となっているが、現行の分類学的取り扱いの問題点が明らかになり、分類学的な検討と

並行して調査を進めなければならない状況にある。牧野富太郎によって記載されたヒメコウホネ *Nuphar subintegerrimum* Makino は、浮葉の長さ5~11 cm ほどと小形で円みをおびたものであった。このような小形のコウホネ属植物は、関東から東海地方にかけて分布が見られる。ところが、三木(1929)は浮葉の長さが20 cm に及び、やや細長い形を取る京都市深泥池産のコウホネ属植物もヒメコウホネとした。このタイプの浮葉性コウホネ属植物は西日本の各地に産し、筆者にとっては、このタイプの「ヒメコウホネ」が馴染み深いものであった。角野(1994a)では、このような型を含めてヒメコウホネとして扱ったが、最近、このふたつのタイプのコウホネ属植物を比較栽培する中で、両者は明らかに異なるものであると確信するにいたっている。

この点が明らかになれば西日本型の「ヒメコウホネ」を新分類群として記載すれば問題は片付くのだろうが、最近、両者の分布境界の岐阜県で、浮葉形成がきわめて稀な「ヒメコウホネ」が見つかった(成瀬 私信; 岐阜新聞 1995.7.20, 他)。コウホネ属植物が浮葉を形成せず沈水葉だけで開花にいたる例は流水中や日照条件の悪い場所、あるいは過密な生育状態などでしばしば観察されることである。しかし、このいずれの条件も満たさない場所で浮葉をほとんど形成しないという性質は特異であり、遺伝的な背景をもつ可能性が高い。このタイプ(仮称「ギブヒメコウホネ」)をどのように扱うかがひとつのあらたな問題である。さらにヒメコウホネとコウホネの中間型ともいべきコウホネ属植物も見ついている。このように従来「ヒメコウホネ」とされてきた植物群は、分類学的な再整理が必要になっている。急速な産地の消滅は、その研究をも阻むものである。どのような種が存在したのかも知られないままに生物種が絶滅に至る事態は熱帯雨林だけの問題ではないのである。

オグラコウホネ *N. oguraense* Miki は近畿、四国、九州の一部地域に産し、最新の調査では近畿地方の産地は壊滅的状況にある。ところが佐藤千秋氏(熊本県)の調査(1994年)で、九州の各地にまだかなりのオグラコウホネが残っていることが判明した。今までヒメコウホネと報告されていたものの中にも、オグラコウホネが含まれていた。角野(1994a)の分布図では、九州にはオグラコウホネが稀で、むしろヒメコウホネが多いようになっていたが、実態は逆であるらしいことが判明したわけである。この事例は、問題意識を持った野外調査が進めば次々と新たな知見が得られることを示している。

2. オニバス

オニバス *Euryale ferox* Salisb. は宮城県を北限

として本州、四国、九州の平野部に分布する1年生の浮葉植物である。角野(1994b)は、316ヶ所の既知産地を記録したが、その後あらたな産地の確認情報も寄せられており、おそらく国内に350ヶ所近い産地が存在したと思われる。オニバスは、一旦生育が途絶えていても猛暑や渇水、あるいは池の改修工事などが契機になって長い休眠期間を経て成長を再開することがあり、水域が残っているかぎり絶滅したと断定することはむずかしい種であるが、ここ数年以内に生育記録のある産地を調べると100ヶ所あまりに達することがわかった(1994年8月現在; 新潟県豊栄市福島潟のオニバスを保護育成する会 1994; 角野 未発表資料)。しかし、この中にもその後の埋立や改修などで消滅が決定的になった産地が含まれ、現在、実際にオニバスの生育する水域は全国で60~70ヶ所と推測している。福島潟(新潟県豊栄市)にみられるような保全体制が整った所は別にして、多くの場所で消滅の危険にさらされている。

このような場所では、集水域の環境を守り、水域の環境を悪化させないための努力が必要だが、私たち植物研究者の役割のひとつは、その生育状況について長期的なモニタリングを続けることである。オニバスの生育には年による盛衰が見られる。その原因についての解明が待たれるが、これはオニバスの生態的特性に由来することなので一喜一憂することではない。むしろ長年にわたる盛衰の正確な記録から環境の変化とオニバスの将来についての見通しを得ることができるだろう。

オニバスは遺伝的多様性の保全を考える例としても注目される。オニバスの種子の形態の産地による変異は古く Okada (1928) によって指摘されたことであるが、花の色や葉の形態的特徴にも産地による差が存在する可能性がある。オニバスの種子形成はもっぱら閉鎖花による自殖によって行なわれており(Kadono and Schneider 1987)、集団間の遺伝的隔離が確立しているために遺伝的変異が固定され、それが地理的な変異として現われているのかもしれない。このような変異の存在を考えると、それぞれの集団の保全の意味や移植のあり方についても慎重に検討することが必要である。

保全と移植の問題は保全生物学の重要な課題と言われながらほとんど研究が進んでいない。オニバスは、このような問題を提供しているという意味でも重要である。早急にオニバスの地理的変異の解明が望まれる。

3. フサタヌキモ

フサタヌキモ *Utricularia dimorphantha* Makino は、他のタヌキモ類と異なって平地の富栄養化

した水域に生育する種である。そのために開発や水質汚濁の影響を真っ先に受け、既知産地の多くで絶滅した。最近まで良好に生育していた兵庫県加古川市神戸野布池では、1992年の改修工事と前後して完全に消滅した。消滅の直接的な原因は不明である。また新潟県刈羽郡西山町の産地も1993年を最後に忽然と消えたという(伊藤至 私信)。この場合も原因は不明である。良好な状態で生育していた水草の群落が、短期間の間に急激に衰退する事例が多数ある。その衰退のメカニズムを解明する作業も必要であるが、このような事態を想定して保全対策を図ることも必要である。国内に残るフサタヌキモの産地は筆者の知るかぎり1ヶ所になってしまった。この産地の保全に万全を尽くすことはもちろんであるが、手遅れにならないうちに、人為的な保護の手を打つことも考慮に入れなければならない段階にきているのかもしれない。このような「保護増殖事業」のあり方も、保全生物学がガイドラインを提出すべき重要な課題である。

4. いくつかの稀産種

稀産種は、産地が限られるためにどこそこにあるという情報が具体的である反面、他の地域にはないものとして調査の対象とならない場合がある。例えばミズスギナ *Rotala hippuris* Makino は本州、四国、九州に分布し、沈水形をとる場合と陸生形となる場合の異形葉が顕著な種である。特に東海地方や九州北部(福岡県、佐賀県)のため池や湿地に多かったほか、埼玉県、福井県、兵庫県などで採集された標本が残る。現在では、九州北部と三重県にわずかの産地が確認されているのみで、他の産地については情報が全くない。このような場合、はじめから自県には産しないものとして調査が進まず記録に挙がってきていない可能性もある。今までの分布資料から判断して、関東以西には適当な環境(丘陵地の湿地を伴うため池が典型的な生育環境)さえあればどこに分布していても不思議ではない。過去に記録のある産地の現状確認とともに、先入観を持たないフローラ調査も必要であろう。特に水草の場合、今まで調査されたこともない池などがたくさんあるので、注意が肝要である。

水草の稀産種には、一部の産地を除き現状に関する情報が全くない種が多い。消滅したのか残っているのかすらはっきりしない現状不明種である。例えばムサシモ *Najas ancistocarpa* A. Br. は、平地の水田や溜池に産するトリゲモの仲間であるが、確かな産地は1~2ヶ所しかない。この場合、正しく同定されていないだけなのか実際に残っていないのか、判然としないのである。イトイバラモ *Najas ye-*

zoensis Miyabe やオオミクリ *Sparganium erectum* L. var. *macrocarpum* (Makino) Hara など同様な状況にある。このような種の再調査も必要である。

また最近になって日本のフローラに付け加えられた水草の探索についても注意を喚起しておきたい。例えば、岩手県で発見されたハリナズナ(アブラナ科) *Subularia aquatica* L. は花や果実がなければ単子葉類と見まがうために長い間その存在を知らなかった例であろう。北日本の湖沼を調査すれば、まだ産地が見つかる可能性がある。北海道の阿寒湖近くで見つかったチシマミズハコベ *Callitriche hermaphroditica* L. も同様であろう。

おわりに

絶滅危惧水草の多くが生育するのは深山幽谷ではなく、身近な平地や丘陵地の水域である。水路や水田脇の溝であったり、山間の目立たないため池であったりする。日頃から山野を歩いていなければ気付かないような、何気ない場所を新たな目で見直す必要がある。そのような作業こそ、各地方に根ざした植物研究者の果たすべき役割ではないだろうか。

引用文献

- Barrett, S. C. H., Eckert, C. G. and Husband, B. C. 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquat. Bot.* **44**: 105-145.
- 別府敏夫・柳瀬大輔・野淵 正・村田 源. 1985. 日本産アオウキクサ類の再検討. *植物分類地理* **36**: 45-58.
- Cook, C. D. K. and Luond, R. 1982. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.* **13**: 485-504.
- 原 寛. 1947. 日本産バイクワモの分類. *植雑* **60**: 77-82.
- 平落雅子・角野康郎. 1992. 日本産アオウキクサ属植物一研究の現状と今後の課題. *水草研究会会報* (48): 28-33.
- Hirahaya, M. and Kadono, Y. 1995. Biosystematic study of *Lemna minor* L. sensu lato (Lemnaceae) in Japan with special reference to allozymic variation. *Acta Phytotax. Geobot.* **46**. (in press)
- 伊藤元己. 1991. 酵素多型分析の植物系統学への応用. *日本植物分類学会会報* **8**: 91-99.
- 角野康郎. 1988. 日本の水草 その自然史 2. 日本の水草相と研究の現状. *日本の生物* **2**(9): 20-25.
- 角野康郎. 1994 a. 日本水草図鑑. 179 pp. 文一総合出版, 東京.

- 角野康郎. 1994b. 日本におけるオニバスの既知産地. 水草研究会会報 (53): 15-19.
- Kadono, Y. and Schneider, E.L. 1987. The life history of *Euryale ferox* Salisb. in southwestern Japan with special reference to reproductive ecology. Pl. Sp. Biol. 2: 109-115.
- 近畿レッドデータブック研究会. 1995. 近畿地方の保護上重要な植物 — レッドデータブック近畿 — 121 pp. 関西自然保護機構, 大阪.
- Komiya, S. 1972. Systematic studies on the Lentibulariaceae. 124 pp. + 26 pls. Department of Biology, Nippon Dental College, Tokyo.
- Komiya, S. and Shibata, C. 1980. Distribution of Lentibulariaceae in Japan. Bull. Nippon Dental Univ., Gen. Educ. (9): 163-212.
- Koyama, T. 1958. Taxonomic study of the genus *Scirpus* Linné. Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo III 7: 271-366.
- Koyama, T. 1961. Classification of the family Cyperaceae (1). Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo III 8: 37-148.
- 小山纈夫. 1988. 日本のウキヤガラ属. 植物分類地理 31: 139-148.
- 国井秀伸・生嶋 功. 1983. わが国における水草の生態学の歩みとその現状. 「現代生態学の断面」(現代生態学の断面編集委員会編), pp. 255-261. 共立出版, 東京.
- Landolt, E. 1980. Description of six new species of Lemnaceae. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 70: 22-29.
- Landolt, E. 1986. Biosystematic investigations in the family of duckweeds (Lemnaceae) (Vol.2.) The family of Lemnaceae—a monographic study. vol. 1. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 71: 1-563.
- Masuyama, S. 1992. Clinal variation of frond morphology and its adaptive implication in the fern *Ceratopteris thalictroides* in Japan. Plant Species Biol. 7: 87-96.
- 三木 茂. 1929. 深泥ヶ池特に浮島の生態研究. 京都府史蹟名勝天然記念物調査報告 10: 61-145.
- 三木 茂. 1937. 山城水草誌. 京都府史蹟名勝天然記念物調査報告 18: 1-127.
- Nakamura, T. and Kadono, Y. 1993. Chromosome number and geographical distribution of monoecious and dioecious *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle in Japan. Acta Phytotax. Geobot. 44: 123-140.
- Nakamura, T. and Kadono, Y. A comparative study of isoenzyme patterns of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle in Japan. Submitted to Aquatic Botany.
- Nakano, H. 1964. Further studies on *Trapa* from Japan and its adjacent countries. Bot. Mag. Tokyo 77: 159-167.
- 新潟県豊栄市福島潟のオニバスを保護育成する会. 1994. 新潟県豊栄市福島潟オニバス保護増殖事業調査報告書. 28 pp. 新潟県豊栄市福島潟のオニバスを保護育成する会.
- Okada, Y. 1928. Study of *Euryale ferox* Salisb. II. On the variation in the shape of the seed. Sci. Rep., Tohoku Imp. Univ., Ser. IV 3: 581-586.
- Sakaizumi, M. 1986. Genetic divergence in wild populations of Medaka, *Oryzias latipes* (Pisces: Oryziatidae) from Japan and China. Genetica 69: 119-125.
- Takamiya, M., Watanabe, M. and Ono, K. 1994. Biosystematic studies on the genus *Isoetes* in Japan. I. Variations of the somatic chromosome numbers. J. Plant Res. 107: 289-297.
- Triest, L. (ed.). 1993. Isozymes in water plants. Opera Botanica Belgica 4: 1-264.
- Triest, L., Y. Viinikka and M. Agami. 1989. Isozymes as molecular markers for diploid and tetraploid individuals of *Najas marina* (Najadaceae). Pl. Syst. Evol. 166: 131-139.
- 我が国における保護上重要な植物種および植物群落の研究委員会植物種分科会. 1989. 我が国における保護上重要な植物種の現状. 320 pp. 日本自然保護協会・世界自然保護基金日本委員会, 東京.
- Watano, Y. and Masuyama, S. 1994. Genetic differentiation in populations of the polymorphic fern *Ceratopteris thalictroides* in Japan. J. Plant Res. 107: 139-146.
- Wiegand, G. 1988. Notes on Japanese *Ranunculus* subgenus *Batrachium*. Acta Phytotax. Geobot. 39: 117-132.
- 矢原徹一. 1982. アイソザイムによる種分化研究の現状. 種生物学研究 (6): 67-88.

(received September 11, 1995; accepted October 14, 1995)