

日本産アオウキクサ属植物—研究の現状と今後の課題

平 簪 雅 子*・角 野 康 郎*

Masako Hirahaya and Yasuro Kadono : *Lemna* in Japan - Present State and Future Subjects of its Studies

ウキクサ科の植物はどこでも見られる最も身近な水草と言えるだろう。日本には3属が分布するが、そのうちウキクサ属 *Spirodela* とミジンコウキクサ属 *Wolffia* については、それぞれに興味深い問題を抱えているが、分類学的にはそれほど混乱はない。しかし、残るアオウキクサ属 *Lemna* は分類学的にも再検討を要する課題をいくつも抱えており、種の同定においてもさまざまな誤りが見られる。そこで、本稿ではアオウキクサ属について、今までの我が国における研究をふりかえりながら、今、何が問題であるかを明らかにしてみたい。

1. 研究小史

日本における最も古いアオウキクサ属植物の記録がどこまで遡れるのかについてはまだ調べていないが、戦前に出版された主な図鑑類に当たってみた。その結果、大正14年初版の村越三千男著『大植物図鑑索引』や昭和15年初版の牧野富太郎著『牧野日本植物図鑑』には「アウキクサ」と「ヒンジモ」の2種が挙がっている。後者では、「アウキクサ」の記載の中でコウキクサ (*L. minor* L.) に言及して「此品未ダ我邦内ニ見ズ」とあるが、牧野富太郎・根本莞爾著『訂正増補 日本植物総覧』(初版昭和6年)にはアオウキクサ、ヒンジモと並んでコウキクサも挙がっている(産地は樺太、北海道・本州(北中部)とされている)。

コウキクサは、正しく理解されず今日まで問題をひきずってきている種である。最近の展開については後述するが、戦後になって刊行された日本の図鑑やフローラを見ても、コウキクサが正確に認識されてこなかったことがよくわかる。わが国最初の本格的フローラとされる大井次三郎著『日本植物誌』(1956年初版)ではコウキクサは「北海道に記録あり」となっており、北村四郎・他著『原色日本植物図鑑』(1964年初版)でも分布は北海

道のみとなっている。その後『日本植物誌』の改訂版(1975)で本州にも記録があるという記述が追加されている。1980年に刊行された大滝末男・石戸忠共著『日本水生植物図鑑』では全国に分布する種であるとの記述はあるが、付録にある分布図には北海道には点がなく、本州5ヶ所、四国に2ヶ所、九州に1ヶ所の産地が記録されているに過ぎない。最近の報告(堀川・福原, 1991; 角野, 1992; 角野・久米, 1992; 平簪・他, 未発表)は、正確な調査を行えばコウキクサは全国のいずれの地域においても各所に産する種であることを明らかにしている。

コウキクサのように分布実態についての情報は不完全なものもあるが(ということはその種の実態について正しく理解されていなかったということに他ならないが)、日本には在来のアオウキクサ属植物が3種分布するという点に関しては、共通の認識となった。そこへイボウキクサ、ヒナウキクサ、チリウキクサという外国からの帰化種が追加されていくことになる。このうちイボウキクサに関しては問題ないが、あとの2種については混乱がある。さらに1980年代になって、最も普通種とされていた「アオウキクサ」に研究のメスが入り、その分類学的取扱いは大きく変わることになる。このようなプロセスでさまざまな混乱が生じるわけであるが、ここでは問題の少ないヒンジモを除き、コウキクサ類、アオウキクサ類、ヒナウキクサ類の3グループについて、それぞれ問題点を整理してみよう。なお、ここでいうグループは属の下位区分(節)に相当し、それぞれ次のような特徴によって容易に分類される。

コウキクサ類 (Sect. *Lemna*)

葉脈は3脈以上、根端は鈍頭、
根鞘基部に翼なし。

アオウキクサ類 (Sect. *Alatae*)

葉脈は3脈以上、根端は鋭頭、

*神戸大学理学部生物学教室

根鞘基部に翼あり。

ヒナウキクサ類 (Sect. *Uninervis*)

葉脈は1脈。

2. コウキクサ類

ここには広義(後述)のコウキクサとイボウキクサが含まれる。このうちイボウキクサは、アメリカやヨーロッパなど世界各地に広く分布する種であるが生理学実験の材料として日本にも導入され、1974年には名古屋地方に野生化していることが確認された(浜島, 1974)。現在は本州と四国のいくつかの地域に分布を広げ、ところによっては水面を埋め尽くして群生する様も見られる。日本には少なくとも二つ以上の系統のイボウキクサが産し(これは野生化のルートが二つ以上あったことを示唆する)、また開花の有無など産地によって生態も異なることが我々の調査によって明らかになりつつあるが、正常

に生育したイボウキクサは浮囊が著しく発達するという特異な形態をもっているため、他の種と間違えることはない。生育状態が好ましくないイボウキクサでは浮囊の発達が悪く、コウキクサと一見区別がつかないことから、ヨーロッパを中心に、いわゆる“*Lemna gibba - minor* problem”に関する議論が行われた時期がある。その中で両者は同じ種なのではないかという主張まで飛び出したが、両者は識別可能であるという結論で落ち着いた(その経緯に関しては、Landolt(1975)を参照されたい)。わが国の場合、確かに培養下ではイボウキクサがコウキクサに似てくることがあるが、野外ではそのような状態のイボウキクサをほとんど見かけない。イボウキクサの変異性については十分に注意が必要だが、今のところ同定に関する限りそれほど混乱はないのではなかろうか。

一方、コウキクサについてはいくつかの混乱がある。

表1. 日本の文献にみられるアオウキクサ属の種とその学名。

(1) コウキクサ類	
イボウキクサ	<i>L. gibba</i> L.
コウキクサ	<i>L. minor</i> L.
ムラサキコウキクサ	<i>L. japonica</i> Landolt
(2) アオウキクサ類	
チビウキクサ*	<i>L. perpusilla</i> Torrey
ナンゴクアオウキクサ	<i>L. aequinoctialis</i> Welw.
アオウキクサ	<i>L. aoukikusa</i> Beppu et Murata (<i>L. paucicostata</i> Hegelm.) (<i>L. perpusilla</i> Torrey)
ホクリクアオウキクサ	<i>L. aoukikusa</i> Beppu et Murata subsp. <i>hokurikuensis</i> Beppu et Murata
(3) ヒナウキクサ類	
チリウキクサ*	<i>L. valdiviana</i> Phil.
ヒナウキクサ	<i>L. minuscula</i> Herter (<i>L. minima</i> Phil.) (<i>L. valdiviana</i> Phil.)
(4) ヒンジモ類	
ヒンジモ	<i>L. trisulca</i> L. (<i>L. trisulca</i> L. var. <i>sagittata</i> Makino)

*日本には分布しない。

従来、日本のコウキクサには *L. minor* L. の学名が当てられ「根冠が鈍頭、葉状体の下面が帯紫色」の種とされてきた。ところがヨーロッパなどに分布する *L. minor* の葉状体は、ふつう着色しないということから、日本（及びアジア東部）の「コウキクサ *L. minor*」とされてきた浮草は別種 *Lemna japonica* Landolt とされたのである (Landolt, 1980)。そして、別府ら (1985) はこれにムラサキコウキクサの新称を与えた。

もし日本に産する「コウキクサ」が従来の図鑑の記載通りに「葉状体の下面は帯紫色」なのであれば、ここで新しい和名を提案する必要はなかった。従来通り「コウキクサ」と呼び、学名だけを変えればよかったのである。

問題は、日本のコウキクサの中には図鑑類の記載に反して葉状体の着色はみられないが、他の特徴では着色するコウキクサと区別できないものがしばしば見られることである。これは一体どのように扱えばよいのであろうか。Landolt は日本産の標本に基づき、葉状体が紫色を帯び下面が多かれ少なかれふくれているという特徴を持つものを新種 *Lemna japonica* として報告した。しかし、その記載の中には“ある状況下においては着色がみられる”とあって、赤紫色を帯びなくてもムラサキコウキクサであると定義されている。つまり、先に述べた着色の見られない「コウキクサ」も *Lemna japonica* に含まれるのである。そして、日本を含む東アジアには、*Lemna minor* は分布せず *Lemna japonica* のみが産するとした。要するに葉状体の着色の有無は環境条件によって変わるが、日本には *Lemna japonica* 1 種しか分布しないというもので、そうであれば何も問題はない。ムラサキコウキクサという和名の提案は、日本に別の新しいコウキクサ類があるかのような錯覚を与え、ますます混乱の原因になる。

しかし、本当に日本には *L. minor* が分布しないのであろうか？ もし分布するのであればこれをコウキクサ (狭義) と呼び、*L. japonica* をムラサキコウキクサと呼ぶなどの整理が必要である (本来なら、着色するものを従来通りコウキクサ *L. japonica* と呼び、新たに *L. minor* と確認された種に新しい和名をつけるのが原則だと思うが、今となってはこのような取り扱いが新たな混乱の原因になるかも知れない。いずれにせよ、どこかで正式な整理が必要である)。このようにコウキクサ (広義) に関しては、名称の混乱と、そもそも日本には 1 種しか分布しないのかそれとも 2 種あるのかという実

体に関する未解明の問題が、今、我々の前に立ちはだかっているのである。我々の調査では、日本には少なくとも 3 タイプのコウキクサ (広義) が存在することが明らかになっているが、これが別種として扱えるほどの実体を持つものか否かは今のところ検討中であり、その分類学的取り扱いについて結論を出すには、今しばらく時間がかかりそうである。

3. アオウキクサ類

このグループでまず問題としたいのは、チビウキクサ *Lemna perpusilla* Torrey についてである。本種は生理学実験用にアメリカから導入されていたものに大滝末男氏が和名を与えたものである。大滝 (1976)、大滝・石戸 (1980) によれば、本種は葉状体中脈上の「微小低刺」の数や種子の肋数などでアオウキクサから識別されるという。一方、大橋 (1982) は、これらの特徴は種の区別点にならないという主張を取り上げ、チビウキクサとアオウキクサを区別せずに「アオウキクサ *Lemna perpusilla* Torrey」として扱っている。私たちはまだ本当の *Lemna perpusilla* を見たことがないので、この点についてはいずれが正しいのかよくわからない。しかし、大滝がチビウキクサと命名した *L. perpusilla* の系統 (系統番号 6746) は、その後の研究でナンゴクアオウキクサ (後述) と同定されたという事実がある (別府ら、1985)。浜島 (1976) が名古屋大学から逸出して野生化していると報告したチビウキクサは、この系統のものである可能性が高く (但し、名大太田研究室の論文では、*Lemna paucicostata* 6746 という名前が使われている)、また浜島の観察した特徴は、角野 (1992) が「葉状体の縁辺が反転する傾向がある」として同定を保留したアオウキクサ属植物の特徴とよく一致するが、これはその後の酸素多型を用いた検討でナンゴクアオウキクサに他ならないことが明らかになっている。

このような事情を考えると *L. perpusilla* が日本に存在するという事実はきわめて不確かなことになってくる。国内のどこかで確かな *L. perpusilla* の存在があらたに確認されないかぎり、チビウキクサは日本のフローラから抹消されるべきであろう。

さて、アオウキクサというとウキクサ科のなかでも、ウキクサ *Spirodela polyrhiza* とならんで最もふつうの浮草である。除草剤の効果か、浮草類を見ない水田も増えているが、かつては全国のどこにでも産した。

表2. アオウキクサ類の特徴(別府ら(1985)に新たな資料を追加)

	アオウキクサ	ホクリクアオウキクサ	ナンゴクアオウキクサ
葉状体の形態	倒卵状楕円形 左右不相称 最も薄い	楕円形 やや左右不相称 群体を作る傾向強い	広倒卵形 左右相称
根の形態	根冠鋭頭(a) 波状	根冠は a と b の中間形 らせん状	根冠鈍円形(b) 直線的
花の形態	雌雄同熟 自家和合性 短日性	雌雄同熟 自家和合性 短日性	雌性先熟 自家不和合性 長日性
果実のつき方	長軸の方向が葉状体の長軸の方向と直角に近い		長軸が葉状体の長軸とほぼ平行
種子の形態	下端凸型 横条44~82本	下端凸型 横条50~80本	下端円錐形 横条33~50本 小型
越冬様式	種子	越冬芽	常緑
染色体数	2n=ca70(65-76)	2n=40	2n=40
分 布	全国各地の水田	日本海型気候の多雪地帯	近畿・四国・九州

Yukawa & Takimoto(1974) は、そのアオウキクサに地理的変異が存在することを示した。その後のBeppu & Takimoto (1981) の研究によって、今までアオウキクサとされてきた浮草に基本的に3タイプがあり、それらは生理的性質だけでなく染色体数、葉状体・種子・根の形態などにも違いがあり、それぞれ独自の分布域をもっていることが明らかになった。このような研究を踏まえ、別府ら(1985)は日本のアオウキクサ類を2種1亜種に整理し直した。すなわちナンゴクアオウキクサ *L. aequinotialis* Welw.(= *L. paucicostata* Hegelm.)、アオウキクサ *L. aoukikusa* Beppu et Murata、ホクリクアオウキクサ *L. aoukikusa* Beppu et Murata subsp. *hokurikuensis* Beppu et Murata である(表2)。ナンゴクアオウキクサから多雪地帯の特殊環境に守られて生き延びたホクリクアオウキクサが分化し、さらに比較的最近にホクリクアオウキクサから染色体が倍化したアオウキクサが分化し、水田環境に適応した一年草として分布を広げたと考えられている(別府、1986)。この研究は、われわれの最も身近にあるアオウキクサが実は新種であったという事実を示

したことでも驚きであった。

これらのアオウキクサ類は、根端が鋭頭であることと根鞘に翼があることを特徴とするので、標本を見てこのグループの種であることは容易に確認できる。しかし、3(亜)種のいずれかとなると同定は容易ではない。別府らの記載に従えば、冬の越し方が有力な決め手になる。冬も葉状体のままであればナンゴクアオウキクサ、冬には不完全ながら殖芽を作ればホクリクアオウキクサ、種子を残して完全に消えるのがアオウキクサとなる。外部形態は大きな変異を示すので、夏の間にはいずれかと判断するのは実際は難しい。九州が北限であるといわれたナンゴクアオウキクサが、その後、近畿や四国でも見出されたことや(角野・渡辺、1992; 角野・久米、1992)、別府ら(1985)の分布図では4ヶ所しか確認されていなかったホクリクアオウキクサと思われる浮草が福井県や京都府北部でも見つかったこと(平啓他、未発表)などは、まだまだアオウキクサ類についての調査が必要であることを示していよう。

また3(亜)種の系統関係についても、ホクリクアオウキクサの染色体(2n=40)が単純に倍になっただけ

でアオウキクサ ($2n=約70$) が起源するのかどうか検討が必要である。実際の同定のための手がかりを探るといふ課題のほかに、アオウキクサ類の種内変異や系統進化についても興味深い問題がいくつも存在する。

4. ヒナウキクサ類

このグループは葉状体の葉脈が1本しかなく、他のアオウキクサ属植物からは容易に識別できる。系統的にも最も離れたものと考えられている(別府、1986)。このグループの種が日本の文献に登場したのは古く、三木茂著『山城水草誌』(1937)には *Lemna minima* が輸入されていることにふれ、「そのまま越冬するものは小形となり淡色なり」との記述が見える。一方、戦前から浮草類を用いて精力的に植物生理の実験を行っていた吉村フジの報告には、たびたび *L. valdiviana* が登場する(例えば吉村、1943、1944)。*L. minima* と *L. valdiviana* は別の種であるが、識別には困難が伴う。そのため、当時国内に2種が輸入されていたのか、同じものを別の名前前で呼んでいたのか、定かなことはわからない。その後、*L. minima* の逸出が確認され、これにヒナウキクサの和名がつけられた(檜山、1965)。ここでヒナウキクサとされたものは、学名はともかく今では日本の各地に野生化している。

ところが大滝(1975 a,b)は、山口県下松市に産するアオウキクサ属植物を日本新産の種として *L. valdiviana* と同定し、これにチリウキクサの和名を与えた。ここに混乱の発端がある。大滝がチリウキクサと新称した浮草は、大滝(1981)自身が訂正したようにコウキクサにほかならない。このことは『日本水生植物図鑑』(北隆館) 136頁や『原色日本帰化植物図鑑』(保育社) 64図版にチリウキクサとして載せられている写真を見てもわかる。この時点で、チリウキクサなる浮草は日本には存在しなくなったのである。

ところで、ヒナウキクサ類の学名については世界的に混乱してきた。Landolt(1986)は最終的にこの類を2種に整理し、学名は *L. minuscula* Herter(=*L. minima*) と *L. valdiviana* Phil. とした。共に南米が本来の分布域である。問題は日本にこの2種が入っているかどうかということである。少なくとも今までヒナウキクサと呼称されてきた種は野生状態で観察される。これは葉状体が細長く鎌形となるものであり、三木(1937)も述べたように色は淡い(緑白色;ただしハス

の葉の下のような日陰では濃い緑色になる)。このヒナウキクサの学名については、これまで *L. minima* とされたり、*L. valdiviana* とされたりして混乱してきたが、Landolt(1986)によれば日本に入っているのは *L. minuscula*(=*L. minima*) で *L. valdiviana* は無いという。

最近ブームになっている鑑賞水草に付いて、諸外国から浮草類が入ってくるという。*L. valdiviana* もいつ入ってくるかわからない。もうどこかで野生化しているかもしれない。学名や和名が混乱してきたヒナウキクサ類では、植物の実体と名前を混同しないことが大切であろう。

以上、ヒンジモを除く日本産アオウキクサ属植物について、問題点を整理してみた。やや極論と思われる議論もあったかと思うが、今まで誤ったままで、あるいは確実な裏付けの無いまま一人歩きしてきた情報を整理することが、今後の研究のためにぜひとも必要と考えてのことである。御寛容を乞いたい。末筆ながら、文献コピーをお送りいただいた大滝末男・浜島繁隆両氏に御礼申し上げる。

引用文献

- 浜島繁隆, 1974. イボウキクサ. 植研 49:359.
 ———, 1976. 日本新産チビウキクサ(水草雑記5). 植物採集ニュース(87): 39.
 檜山庫三, 1965. 武蔵野の植物. 井上書店.
 別府敏夫, 1986. アオウキクサ属の分類と系統分化. 遺伝 40(8): 9-16.
 ———・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.
 ———(Beppu, T.) & A. Takimoto, 1987. Geographical distribution and cytological variation of *Lemna paucicostata* Hegelm. in Japan. Bot. Mag Tokyo 94: 11-20.
 堀川理恵子・福原晴夫, 1991. 新潟県におけるアオウキクサとコウキクサの分布と生態. 水草研究会報(45): 1-9.
 角野康郎, 1992. 兵庫県東播磨地方の冬緑性アオウキクサ属植物. 水草研究会報(46): 11-14.
 ———・久米 修, 1992. 香川県の冬緑性アオウキク

- サ属植物。 水草研究会報 (47) : 11-14.
- ・渡辺恭子, 1992. 兵庫県のナンゴクアオウキクサ. 植研 67 : 244-245.
- 北村四郎・村田 源・小山鉄夫, 1964. 原色日本植物図鑑 草本編 (Ⅲ) 単子葉類. 保育社.
- Landolt, E., 1975. Morphological differentiation and geographical distribution of the *Lemna gibba-Lemna minor* group. Aquat. Bot. 1 : 345-363.
- , 1980. Description of six new species of Lemnaceae. Veroff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel, Zurich 70:22-29.
- , 1986. The family of Lemnaceae—a monographic study Vol. 1. Ibid 71 : 1-566.
- 牧野富太郎, 1940. 牧野日本植物図鑑. 北隆館.
- ・根本莞爾, 1931. 訂正増補日本植物総覧. 春陽堂.
- 三木 茂, 1937. 山城水草誌. 京都府.
- 村越三千男, 1925. 大植物図鑑索引. 大植物図鑑刊行会.
- 大橋広好, 1982. ウキクサ科. 佐竹・他編「日本の野生植物 草本 I 単子葉類」 pp.140-141, 平凡社.
- 大井次三郎, 1956. 日本植物誌. 至文堂.
- , 1975. 改訂新版日本植物誌. 至文堂.
- 大滝末男, 1975. チリウキクサ (新称) 日本にも生育する. 植物採集ニュース (80) : 77.
- , 1975. チリウキクサ (新称) 日本にも産す. 野草 42 : 41-42.
- , 1976. 帰化水草. 長田武正著「原色日本帰化植物図鑑」 pp.395-404. 保育社.
- , 1981. 印旛沼にヒナウキクサの大繁殖を見る (付) ヒナウキクサの学名について. 水草研究会報 (6) : 10-11.
- ・石戸 忠, 1980. 日本水生植物図鑑. 北隆館.
- Yukawa, I. & A. Takimoto, 1976. Flowering response of *Lemna paucicostata* in Japan. Bot. Mag. Tokyo 89 : 241-250.
- 吉村フジ, 1943. 浮萍科植物ノ生育ニ対スル必要元素. 植維 57 : 319-331.
- , 1944. 浮萍科植物ノ糖培養. 同上 58 : 15-26.

山口県にホソバオモダカ

南 敦

1991年 (平成3年) 9月19日、山口県柳井市新庄、「見上田池」東排水口下方の水田 (休耕部分) に数十本見つけた。後に「迫の池」下方の休耕田では非常に多数見つけた。はじめは葉の頂片と側片が著しく細いのでアギナシとっていたが、白い地下茎 (走出枝) が数本 (長さ10~20cm) 伸びていた。更に栽培の結果、葉腋に小球芽をつけなかった。また、クワイよりも全形はるかに小さく、花や果実をよくつけた。以上の結果により、ホソバオモダカ *Sagittaria trifolia* L. form *longiloba* Mak. と同定した。この品種は、中国地方ではじめての記録と思われる。

