ミニレビュー

一葉植物（イワタバコ科）の起源と形態進化

今市 涼子

日本女子大学理学部物質生物科学科
(〒112-8681 東京都文京区目白台 2-8-1)

Evolutionary morphology of one-leaf plants (Gesneriaceae)

Ryoko Imaichi

Department of Chemical and Biological Sciences, Japan Women's University
Mejirodai Tokyo 112-8681, Japan

要旨：一葉性はイワタバコ科のモノフィレア属とストレプトカルプス属にみられる。これら一葉植物では大きく成長した 1 枚の子葉だけで体が構成され、一生を通じて茎も普通葉も作られず、花序は子葉の葉身基部から生じる。一葉植物は、その形態の特異さから、これまで様々な分野、特に進化形態学の研究者の注目を集めてきた。本稿では最近の比較形態形成研究ならびに分子系統解析の情報から、イワタバコ科における一葉性の進化について議論する。

Summary: Monophylly is exhibited in *Monophyllaea* and *Streptocarpus* (Gesneriaceae). Their plant body consists of a single large cotyledon. They never form stems or foliage leaves through their life history, and they produce inflorescences at the base of the cotyledon laminas. Due to such morphological uniqueness, the monophyllous plants (one-leaf plants) have attracted researchers from among many fields, especially evolutionary morphology. Based on recent data from the comparative morphogenesis and molecular phylogenetic analyses, the evolution of the monophylly in the Gesneriaceae is discussed.

Key Words: comparative morphogenesis, evolution, *Monophyllaea*, one-leaf plant, *Streptocarpus*.

1. はじめに

一葉植物とは、文字通り 1 枚の葉で生涯を過ごす植物で、イワタバコ科イワタバコ亜科の 2 属モノフィレア属(*Monophyllaea*)とストレプトカルプス属(*Streptocarpus*)にみられる(図 1)。モノフィレア属はマレー半島と島嶼東南アジアの石灰岩地帯に約 30 種(Burt 1978)が、ストレプトカルプス属は東南アフリカ、マダガスカル、コモロ諸島に約 125 種(Hilliard and Burt 1971)

図 1. A. *Monophyllaea glauca* (横の棒は折れ尺). B. *Streptocarpus grandis*

が分布している。南アフリカ産の *S. wendlandii* の大型子葉は 60cm にまで成長し、葉身はやや分厚く牛の舌を想起させることからウシノシタという和名がつけられている。

一葉植物の葉が、実は 2 枚の子葉のうちの 1 枚が大型に成長したものであることが報告されたのは 150 年も前のことである(Jong and Burt 1975 参照)。子葉だけで体が作られるので、茎も普通葉も作られることがなく、花序は子葉から直接分化する。このような体制は、茎、葉、根から構成される一般的な維管束植物のボディープランから大きく逸脱するため、一葉植物は古くから、形態学だけでなく、生理学、生態学、遺伝学など様々な分野の研究者の興味をひいてきた (e.g. Hill 1938; Lawrence 1958; Burt 1970; Bell 1991; Tsukaya 1997)。

一般の植物の個体発生が、種子発芽直後の幼植物期、栄養成長期、そして生殖成長期の 3 期に分けられるとすると、一葉植物は栄養成長期が消失したものであり、個体発生の短縮を伴うネオテニー的な進化が起きたと推測されるが(Jong and Burt 1975)、そのメカニズムについては未解決のままである。しかし最近、詳細な形態形成の研究に加えて、分子系統解析や、分子遺伝学的手法導入の可能性など、一葉植物研究も新たな段階をむかえている。

2. 個体発生研究とフィロモルフの概念

1970 年代までの個体発生研究は主にストレプトカルプス属について行われ(e.g. Schenk 1942; Jong and Burt 1975)、(1) 発芽直後の幼植物は茎頂をもたないこと、(2) 幼植物は同形子葉期を経て、子葉に大小の差が生じる異形子葉期に入る。そして大型子葉の葉身の成長と、仮葉柄の伸長はそれぞれ基部分裂組織 (basal meristem) と仮葉柄分裂組織 (petiolode meristem) の働きによってもたらされること、(3) 花序は 2 枚の異形子葉の間に分化した溝分裂組織 (groove meristem) から作られること、が明らかにされた (図 2)。

ストレプトカルプス属では一葉型を示す種の他に、葉が 2、3 枚の種、そして葉が多数でロゼット状につく種(図 3A)、さらに茎と普通葉を作る有茎種(図 3B)など多様な形が存在する(Hilliard and Burt 1971)。葉が複数の場合、子葉とそれ以外の葉は同じ形を示し、それぞれが花序をつけるので、外見からは区別がつかない。そのような繰り返し構造を説明するため Jong (1973) はフィロモルフという新しい概念の必要性を提唱した。フィロモルフとは、1 枚の葉身 (lamina) とその下の仮葉柄 (petiolode) から構成される 1 つの単位である。したがって一葉種の体は子葉フィロモルフのみから構成され、ロゼット種では子

図 2. 一葉植物の個体発生を示す模式図

I: 同形子葉期, II: 異形子葉期, III: 花序形成期

I の斜線を引いた部分は子葉、II の灰色に塗った部分は基部分裂組織 (正面図)、仮葉柄分裂組織 (正中縦断面) を示す。II の矢印は成長方向を示す。

gm, 溝分裂組織; hy, 胚軸; if, 花序; lc, 大型子葉; pt, 仮葉柄 r, 第一根; rh, 仮根; sc, 小型子葉; (Imaichi et al. 2000 から改写)

葉フィロモルフの他に多数のフィロモルフが重なっていることになる。このフィロモルフの概念はモノフィレア属にも適用できると考えられている(Burtt 1978)。

フィロモルフは、基部分裂組織と仮葉柄分裂組織の働きによって長い期間成長を続ける点で、有限成長をする一般的な葉とは大きく違う。また仮葉柄は葉柄と似ているが、不定根を出して体を支え、さらに新たな葉（フィロモルフ）を作るという茎的な性質も持っている。フィロモルフは葉と茎の中間の性質を示すあいまいな器官とされている (Jong and Burtt 1975)。

図 3. A. *Streptocarpus ibityensis* (ロゼット型)
B. *S. tanala* (有茎型) (Humbert 1971 から改写)

3. 形態形成からのアプローチ

フィロモルフの概念は一葉性の進化過程を説明するものではない。一葉性の進化を論じるために解明しなければならない問題は次の 2 点に絞られる。(1) 幼芽由来の茎頂をもたないなら、花序を作る溝分裂組織は何から起源するのか、(2) 大型子葉の成長をもたらす基部分裂組織の起源は何か、である。これらを解決するには、種子内の胚から、発芽後の幼植物、そして花序形成に至るまでの詳細な形態形成情報が必要であり、最近 *Streptocarpus grandis* と *Monophyllaea singularis* を用いて詳細な形態形成の解析が行われた(Imaichi et al. 2000, 2001)。

1) 溝分裂組織の起源

S. grandis, *M. singularis* の両種とも、種子内の胚は子葉と胚軸のみから構成され、茎頂も根端分裂組織も存在しない(図 4A, Imaichi et al. 2000, 2001)。発芽後、同形子葉期をへて異形子葉期が始まるころに両子葉の又の部分の表層、次表層の細胞群に細胞分裂が起り、溝分裂組織が分化する(図 4G)。特筆すべきことは溝分裂組織は本来茎頂のあるべき位置に発生を開始するが、すぐに大型子葉側に位置をずらすことである(図 4G, 5B)。この後、溝分裂組織の背軸側に分化した仮葉柄分裂組織の働きによって仮葉柄が伸長する(図 4H)。溝分裂組織はゆっくりとサイズを増し、外衣・内体構造を示すようになり、やがて花序原基に分化する。

前述のようにストレプトカルプス属には、一葉型の他に、茎と普通葉を作る一般の植物と同じ体制をしめす有茎型が存在する。最近の分子系統解析の結果は、少なくとも 1 回は有茎型から一葉型への進化がおきたことを示唆している(Möller and Cronk 2001)。したがってストレプトカルプス属の有茎種の個体発生過程を一葉種のそれと比較することによって、溝分裂組織の進化学的起源が推定できると考えられる。

有茎種 *S. pallidiflorus* について大村満梨と筆者によって研究が行われた結果(論文準備中)、種子内の胚の形態、発芽後の子葉の展開および基部分裂組織の形成様式、根の発生様式(後述)は、上述の一葉種 *S. grandis* と全く同じであることが分かった。しかし *S. pallidiflorus* では、異形子葉期に入るとすぐに、2 枚の子葉の間に 2 層の外衣と内体からなる茎頂構造が作られる。茎頂周辺部からは葉原基が形成され、茎と普通葉を作る栄養成長が始まる。さらに大型子葉、小形

子葉の両方に腋芽が形成される。この茎頂は、異形子葉化が始まってすぐに起るといふ分化開始の時期においても、そしてやや大型子葉側にずれるといふ発生位置においても、一葉型の溝分裂組織と同じといえる。したがって有茎型の茎頂は一葉型の溝分裂組織と相同であると考えるのが妥当であろう。有茎型では分化した茎頂はそのまま発達するが、これに対して一葉型では茎頂の成長が大きく遅れ、葉と茎を作る能力を失ったことが示唆される。

図 4. *Streptocarpus grandis* の個体発生

A. 種子内の胚の縦断切片, B, C. 発芽中の胚, 種皮から胚軸が出ている. C は B の胚軸の末端部の拡大. 矢印は根の始原細胞群を示す. D. 展開中の子葉の縦断切片. E, F. 異形子葉の胚軸側表皮のレプリカ SEM 像. F は E の一部の拡大. 矢印は基部分裂組織を示す. G. 異形子葉期の幼植物の縦断切片. H. 仮葉柄(pt)が発達した個体. gm, 溝分裂組織; lc, 大型子葉; pm, 仮葉柄分裂組織; sc, 小型子葉. Bars = 50 μ m (A~D, G, H), 100 μ m (E), 500 μ m (F). (A, D, G, H は Imaichi et al. 2000 から改写)

2) 第一根の起源

一葉植物は発芽後胚軸の下方から 1 本の根(第一根)を形成する(図 2)。ストレプトカルプス属の第一根の起源については、幼根に由来する一次根であるとする報告と、内生する不定根であるとする 2 つの報告が対立してきたが(Imaichi et al. 2000 参照)、情報は非常に断片的で、しかも詳細なデータは皆無であった。第一根の形態形成は最近までさほど重要とは考えられてこなかったようである。しかし上述のように一葉植物の溝分裂組織が有茎型の茎頂と相同であるとする、第一根が一次根である可能性が高くなる。Imaichi ら (2000) は、*S. grandis* の根が、胚軸末端部の表層、次表層の細胞を起源として発生することを明瞭に示した(図 4C)。外生的といえよう。そして、この始原細胞は胚柄の痕跡と考えられる細胞につながっており、その位置と細胞配列から、一般の植物の胚発生過程でみられる根の始原細胞(Scheres et al. 1994)と相同である

可能性が高いと論じている。またアラビドプシスなどと同様 (Bowman 1994)、胚軸と第一根の境の部分はやや膨らみ、表層から多数の仮根を形成することなど外部形態においても、*S. grandis* の第一根は一次根に比較できる (Imaichi et al. 2000)。筆者らは有茎種 *S. pallidiflorus*、ロゼット種 *S. rexii* などにおいても同様な第一根の発生様式を確認している (大村満梨、松本亜希子と今市涼子 未発表)。

モノフィレア属の第一根については、*M. horsfieldii* において、外生するという報告がなされているだけで (Oehlkers, 1923) 詳細な研究はない。しかし最近、*M. singularis* では胚軸末端部の表層から2、3細胞層内部の細胞が始原となり (図5A)、しかも第一根の成長にともなって胚軸末端部の細胞が破壊されることが報告されたこのような発生は、ストレプトカルプス属と違って、内生的といえるかもしれない (Imaichi et al. 2001)。

第一根の起源については、胚柄と胚本体の分化に関する胚発生の情報が必要不可欠である。しかしこれまでのイワタバコ亜科についての胚発生の研究は *S. rexii* と *Epithema carnosum* のごく初期についての報告があるのみで、情報は大きく不足している (Imaichi et al. 2000 参照)。モノフィレア属についての胚発生研究は筆者の知る限り皆無である。

3) 基部分裂組織の起源

Streptocarpus grandis, *Monophyllaea singularis* の2種とも同様に、発芽時の

子葉の展開は細胞分裂と細胞拡大によってもたらされる (図4B, Imaichi et al. 2000 2001)。細胞拡大は子葉の先端部から始まり、基部にむかって進む (図4D)。特筆すべき点は、細胞分裂と細胞拡大が1枚の子葉の中で同時にみられることである。したがって2枚の子葉が同じ長さで同形の段階には、両子葉とも基部には細胞分裂能力をもつ小形細胞群が存在している (図4D)。その後、一方の子葉では基部細胞が細胞分裂能力を完全に消失して成長を止めるが、他方の子葉の基部では小形細胞群は分裂能力を保持し続け、これらが基部分裂組織に分化する (図4E, F)。基部分裂組織の確立後の大型子葉の成長は、基部分裂組織の働きによって細胞が付け足されることによって起こる。これは同一個体の連続観察からも証明され (図6)、また基部分裂組織で実際に細胞分裂が起きていることは、BrdUのDNAへの取り込み実験によって *Monophyllaea horsfieldii* で確認されている (Tsukaya 1997)。

図5. *Monophyllaea singularis* の縦断切片
A. 発芽直後の胚軸の縦断切片、矢印は根の始原細胞群を示す。B. 大型子葉が2.5mmの個体、溝分裂組織(gm)が大型子葉(lc)と小形子葉(sc)の間に分化している。C. 成熟個体、溝分裂組織(gm)は不明瞭ながら残っており、下方で仮葉柄の表層から不定的に花原基(矢印)が形成されている。
Bars = 50 μ m (CはImaichi et al. 2001から改写)

上述のように、溝分裂組織が茎頂と、そして第一根が一次根（幼根）と相同であるとすると、一葉植物の種子内の胚は、胚発生の途中段階（魚雷胚期）で一時止まっているものと考えられる。胚は発芽時に胚発生を再開し、根と茎

図 6. *Monophyllaea minima* の大型子葉の発達過程
同一個体の連続観察。子葉展開後 4 日目(1), 6 日目(2), 8 日目(3), 10 日目(4)。各々の倍率は多少違う。(小型子葉は長さ約 1mm)

の頂端分裂組織を作る。一方子葉も発生を再開して細胞分裂を起こし、さらに細胞拡大により展開を終了する。しかし、一方の子葉の基部では、展開終了とともに本来止まるべき細胞分裂が終了せず、細胞は分裂能を保持し続け、基部分裂組織に分化したと考えられる。仮葉柄分裂組織は基部分裂組織の一部として分化する。

4) ロゼット型の個体発生

ロゼット種については Jong (1978) の研究がある。ロゼット型も子葉フィロモルフ形成までは、一葉型と全く同じ発生様式を示す。その後溝分裂組織自身が 2 つに分断され、下方の分裂組織が新しいフィロモルフ原基を分化する。上方に残った溝分裂組織はさらにフィロモルフ原基を作るか、花序原基に分化する。1 つの分裂組織がどのような過程を経て基部分裂組織、溝分裂組織、仮葉柄分裂組織をもつフィロモルフを作るのであろうか。精巧に制御された複雑な形態形成プログラムが存在するはずである。ロゼットフィロモルフ自身の形態形成様式については今後の詳細な研究が望まれる。

4. ホルモン及びヒドロキシプロリン-タンパク合成阻害剤処理実験からのアプローチ

実験環境下で別の形態が生じた場合、それらは過去の進化過程を再現している可能性がある。そのような考えに基づき、Rosenblum と Basile (1984) はストレプトカルプス属数種にジベレリン、オーキシンなどのホルモンを与えて栽培する実験を行った。その結果 GA_3 処理により、一葉型から有茎型へ変化させることに成功した。特に *S. prolixus* で明瞭な結果が現れ、誘導された有茎型の茎頂が葉原基を作っている個体の切片像も示されている。本種は普通、一葉型を示すが、条件によっては複数のフィロモルフを作ることがあるので、体制の変化が容易であったのかもしれない。しかし彼等は、完全一葉種である *S. grandis* でも普通葉をもつ茎頂が発達したと報告している。

また最近、Rauh and Basile (2000) は、ヒドロキシプロリン-タンパク合成の阻害剤 3 種を *S. prolixus* に与えて栽培を行い、大型子葉の基部にフィロモルフを作るもの、ロゼット型に似たもの、有茎型に似たものなど、実に様々な体制を示す個体を得ている。

図 7. GA_3 処理の影響
A. *Streptocarpus grandis*. (GA_3 , $10^{-4}M$)
B. *Monophyllaea minima*. (GA_3 , $10^{-3}M$)
Bars = 0.5mm

両者の実験で注目すべき点は、様々な形態の中に、本来オオイワギリソウ亜科（全て有茎）の特徴である同形子葉型が作られたことにある。彼等の議論によれば、ストレプトカルプス属も同形子葉をもち有茎に成長する潜在能力をそなえているというのである。筆者ら（塩路和歌子、大村満梨と今市涼子 未発表）も *S. grandis* と *M. minima* を、 10^{-3}M ～ 10^{-5}M の GA_3 を投与しながらバーミキュライトで栽培したところ、*S. grandis* では両子葉とも柄が長く伸長し、同形のものを得ることができた（図 7A）。しかし同形子葉の基部には茎頂は発達しておらず、染色性の高い細胞塊が存在するだけだった。これに対して *M. minima* では、同形型も有茎型も得られず、本来の性質である異形子葉性を示したが、大型子葉はコントロール（図 6）とは違って基部が心臟形にならず、細長くなった（図 7B）。しかしこれらには、基部分裂組織が存在し、溝分裂組織にも異常はみられなかった。ストレプトカルプス属とモノフィレア属の異形子葉性発達には違った生理機構が働いているのかもしれない。

5. 分子系統解析からのアプローチ

ストレプトカルプス属の分子系統についてはこれまでに、Möller と Cronk (1997, 2001) によるリボゾーム DNA の ITS 領域を用いた研究がなされている。2001 年の論文では 77 種が扱われ、その結果、属内の複雑な系統関係が明らかにされた。ストレプトカルプス属は 2 つのクレードにわけられる。クレード I は全て有茎で染色体基本数 $X=15$ をもつグループである。クレード II は $X=16$ をもつという点で 1 つにまとまる分類群であるが、一葉型とロゼット型という無茎の種だけでなく、わずかに有茎種をも含んでいる。有茎種はストレプトカルペラ亜属に、無茎種はストレプトカルプス亜属に分類するという伝統的な説(Hilliard and Burtt 1971) は支持されなかった。

またクレード II に入るマダガスカルとコモロ諸島産の種は一葉型、ロゼット型、有茎型の全てを含むにもかかわらず、1 つのクレードを作ってしまう。そして灌木になったり、茎が匍匐したり、アフリカ産種にはみられない倍数性を示すような特殊な種が存在する(Jong and Möller 2000)。以前からマダガスカルのストレプトカルプス属の形態は非常に多様であることが知られてきたが (Humbert 1971)、分子系統解析からもマダガスカル内で独自の複雑な進化が起きたことが示唆される。

Möller と Cronk (2001) は得られた分子系統樹に基づき、ストレプトカルプス属内で起きた形態進化の過程を推定している（図 8）。有茎型から一葉型への進化は 1 回おこり、その逆は起きなかったらしい。一葉型からロゼット型、その逆は数回にわたって起きた。ロゼット型と一葉型との交雑は実際にも容易なようで、栽培家によって様々な交配種が作出

されている。しかもフィロモルフの数は、両親の中間となって減少する場合が多いという（奥藤敏二郎 私信）。またロゼット型から有茎型へ、その逆の進化も何回か起きたと推測されている。これはフィロモルフ形成能と茎頂形成能という 2 つ変化を含む複雑な進化過程であると予想され

図 8. 分子系統解析に基づくストレプトカルプス属内の形態進化、数字は進化が起きた予想回数を示す。(Möller and Cronk 2001 から改写)

るが、実際に起ったとすると興味深い。

モノフィレア属についての分子系統解析は大きく遅れているが、瀬戸口浩彰（京都大学）によって現在進行中であり、近いうちに成果が公表されるはずである。染色体に関する研究も少なく Okada (1990) によって *M. horsfieldii* と *M. hirtella* についてそれぞれ $2n=22$, $2n=20$ であることが報告されているのみである。

6. ストレプトカルプス属とモノフィレア属の相違点

ストレプトカルプス属とモノフィレア属は、形態形質からも分子系統解析の結果からも、異なった系統群に属することが示されている (Smith 1996; Smith et al. 1997)。したがって一葉性という形質は両属それぞれで平行進化的に生じたものと考えられる。

両属とも、基部分裂組織と溝分裂組織の確立までは同じ進化過程を経たと考えられる。しかし一葉性を獲得してから、両属は大きく違う方向に多様化の道を歩んだらしい。ストレプトカルプス属は、フィロモルフの数を増す方向に多様化した。これに対してモノフィレア属では、ロゼット型は存在しない。またストレプトカルプス属にみられるような有茎型も存在しない。

モノフィレア属は花序や花の形成位置と、それらの発生様式に多様性を示す (図 9)。Burt (1978) は、花序や花の形成位置に次ぎの 4 タイプを区別した。A：中肋の基部に集まる (*M. horsfieldii*, *M. glauca* 等多数)、B：中肋の基部だけでなく、中肋上にそって形成 (*M. merrilliana*, *M. tetrasepala*)、C：葉身のすぐ下の仮葉柄上に形成 (*M. pendula*, *M. elongata*)、D：仮葉柄上と葉身中肋部に列をなして生じる (*M. singularis*)、である。これ以外に、葉身と仮葉柄が 2 つに裂ける *M. fissilis* がある (図 9E)。また *M. insignis* や *M. ramosa* では子葉フィロモルフの葉身基部からもう 1 枚のフィロモルフが生じ 2 階だて構造を示すものや、中肋に不定フィロモルフを多数作る個体がある (図 9F)。

図 9. モノフィレア属内にみられる花序形成位置と形態の多様性

以上のような両属にみられる違いは形態形成上の能力に起因していると推定される。ストレプトカルプス属では溝分裂組織がフィロモルフ原基を作ることと花序原基を作ることとができる。すなわちストレプトカルプス属では全ての花序、全てのフィロモルフが子葉フィロモルフの溝分裂組織に由来することになる。これに対してモノフィレア属では、A タイプでは最初の花序は溝分裂組織から作られるが、その後の花序は花序基部に不定芽として生じることが報告されている (Weber 1975)、D タイプでは花序は溝分裂組織から作られるのではなく、仮葉柄の表層組織から不定芽として生じる (図 6C, Imaichi et al. 2001)。2 階だて構造を作るフィロモルフも不定

芽として始原した可能性が高い（綾野まどか 私信）。モノフィレア属では、ストレプトカルプス属にみられるような溝分裂組織の分断という能力をもたず、そのかわり不定芽形成能力が高くなったのかもしれない。

7. 今後の展望

Cronk と Möller (1997)、Tsukaya (1997, 2000) らは、モデル植物アラビドプシスで得られた、茎頂を欠く *shoot meristemless* 突然変異体と、一葉植物との間の類似性に注目し、一葉植物においても茎頂構造を維持する遺伝子群に同様の突然変異がおきた可能性を指摘している。しかし最近の形態形成研究は、茎頂は欠失しているというより、発生が遅れている可能性が高いことを示唆している。

基部分裂組織の起源については 2 つの解釈がある。1 つは、子葉の展開終了とともに起るべき細胞分裂の停止に失敗した結果、基部分裂組織が作られたとする考えである (Imaichi et al. 2000)。もう 1 つは、子葉が新たに獲得した形質であるとする考えである。Cronk と Möller (1997) は本来茎頂がもつ細胞分裂能力が、子葉の基部で異所的に発現した結果、基部分裂組織が分化したと推測している。分子遺伝学的解析が可能になった今日、一葉性進化のメカニズムを解明するには、アラビドプシスの突然変異体を利用した分子遺伝学的なアプローチが有効であることは疑いのないところであり、今後の発展が大いに期待される。また一葉性がイワタバコ亜科に共通にみられる異形子葉性の極端な形態であるとする、一葉性の起源を探るには、同形子葉性を示す新大陸に分布するもう 1 つの亜科、オオイワギリソウ亜科との比較形態形成の研究も必要となろう。

謝辞：形態形成についての研究は東京大学理学研究科・加藤雅啓教授との共同研究として行われた。終始多大なる御助力をいただいたことに厚くお礼申し上げる。海外調査で研究協力をいただいた大阪市立大学理学部・岡田博教授と岡崎基礎生物学研究所・塚谷裕一博士に、また海外調査ならびに研究材料の栽培に御協力いただいた東京大学理学部附属植物園・平井一則技官に感謝申し上げます。本研究は文部科学省ならびに学術振興会の科学研究費（平成 10 年度、11 年度基盤研究(C) No. 10640686、平成 11～13 年度国際学術研究 No. 60112752）の助成を受けて行われた。

引用文献

- Bell A. D. (1991) Plant form. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Bowman J. (1994) Vegetative development: the seedling. In: Arabidopsis. An Atlas of Morphology and Development. Bowman J. ed. p. 12, Plate 1.1, Springer-Verlag, New York.
- Burtt B. L. (1970) Studies in the Gesneriaceae of the Old World, XXXI: Some aspects of functional evolution. Notes R. Bot. Gard. Edinb. 30: 1-10.
- Burtt B. L. (1978) Studies in the Gesneriaceae of the Old World XLV: a preliminary revision of *Monophyllaea*. Notes R. Bot. Gard. Edinb. 37: 1-60.
- Cronk Q., Möller M. (1997) Strange morphogenesis - organ determination in *Monophyllaea*. Trends Plant Sci. 2: 327-328.
- Hill A.W. (1938) The monocotyledonous seedlings of certain dicotyledons. With special reference to the Gesneriaceae. Ann. Bot. NS 2: 127-143, Plates III-V.
- Hilliard O.M., Burtt B.L. (1971) *Streptocarpus*. Univeresity of Natal Press, Pietermaritzburg, South Africa.

- Humbert H. (1971) Gesnériacées, famille 180. In: Flore de Madagascar et des Comores. Leroy J.F. ed. pp. 47-163, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Imaichi R., Nagumo S., Kato M. (2000) Ontogenetic anatomy of *Streptocarpus grandis* (Gesneriaceae) with implications for evolution of monophylly. *Ann. Bot.* 86: 37-46.
- Imaichi R., Inokuchi S., Kato M. (2001) Developmental morphology of one-leaf plant *Monophyllaea singularis* (Gesneriaceae). *Plant Syst. Evol.* 229: 171-185.
- Jong K. (1973) *Streptocarpus* (Gesneriaceae) and the phyllomorph concept. *Acta Bot. Neerl.* 22: 243-255.
- Jong K. (1978) Phyllomorphic organization in rosulate *Streptocarpus*. *Notes R. Bot. Gard. Edinb.* 36: 369-396.
- Jong K., Burt B. L. (1975) The evolution of morphological novelty exemplified in the growth patterns of some Gesneriaceae. *New Phytol.* 75: 297-311.
- Jong K., Möller M. (2000) New chromosome counts in *Streptocarpus* (Gesneriaceae) from Madagascar and the Comoro Islands and their taxonomic significance. *Plant Syst. Evol.* 224: 173-182.
- Lawrence W. J. C. (1958) Studies on *Streptocarpus* Lndl. V. Speciation and gene systems. *Heredity* 12: 333-356.
- Möller M., Cronk Q.C.B. (1997) Origin and relationships of *Saintpaulia* (Gesneriaceae) based on ribosomal DNA internal transcribed spacer (ITS) sequences. *Amer. J. Bot.* 84: 956-965.
- Möller M., Cronk Q.C.B. (2001) Evolution of morphological novelty: a phylogenetic analysis of growth patterns in *Streptocarpus* (Gesneriaceae). *Evolution* 55: 918-929.
- Oehlkers F. (1923) Entwicklungsgeschichte von *Monophyllaea horsfieldii*. *Beih. z. Bot. Centralbl.* 1. Abt. 39: 128-151, Plate XVI.
- Okada H. (1990) A natural hybrid of *Monophyllaea* (Gesneriaceae) in the tropical rain forests of West Sumatra. *Plant Syst. Evol.* 169: 55-63.
- Rauh R.A., Basile D.V. (2000) Induction of phyletic phenocopies in *Streptocarpus* (Gesneriaceae) by three antagonists of hydroxyproline-protein synthesis. In: *Cell and Developmental Biology of Arabinogalactan-Proteins*, Nothnagel et al. ed. pp. 191-203. Kluwer.
- Rosenblum I. M., Basile D. V. (1984) Hormonal regulation of morphogenesis in *Streptocarpus* and its relevance to evolutionary history of the Gesneriaceae. *Amer. J. Bot.* 71: 52-64.
- Schenk W. 1942. Morphologisch-anatomische Untersuchungen an der Gattung *Streptocarpus* Lindl. *Bot. Arc.* 44: 217-263.
- Scheres B., Wolkenfelt H., Willemsen V., Terlouw M., Lawson E., Dean C., Weisbeek P. (1994) Embryonic origin of the *Arabidopsis* primary root and root meristem initials. *Development* 120: 2475-2487.
- Smith J. F. (1996) Tribal relationship within Gesneriaceae: a cladistic analysis of morphological data. *Syst. Bot.* 21: 497-513.
- Smith J. F., Wolfram J. C., Brown K. D., Carroll C. L., Denton D. S. (1997) Tribal relationships in the Gesneriaceae: evidence from DNA sequences of the chloroplast gene, *ndhF*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 50-66.
- Tsukaya H. (1997) Determination of the unequal fate of cotyledons of a one-leaf plant, *Monophyllaea*. *Development* 124: 1275-1280.
- Tsukaya H. (2000) The role of meristematic activities in the formation of leaf blades. *J. Plant Res.* 113: 119-126.
- Weber A. (1975) Beiträge zur Morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae (Gesneriaceae). I. Die Sproß- und Infloreszenzorganisation von *Monophyllaea* R. *Br. Bot. Jahrb. Syst.* 95: 174-207.