

化石研究のためのヒシ属果実の形態学的観察ノート ヒシ属とアスナロビシの果壁の構造差に言及

岡本 素治¹⁾・塚腰 実²⁾

Morphological notes for fossil study on the fruits of *Trapa*:
with special reference to the fruit wall of *Hemitrapa trapelloidea*

Motoharu OKAMOTO¹⁾, Minoru TSUKAGOSHI²⁾

Abstract: For the study of fossil *Trapa* and related genera, we examined some controversial key characters of the fruits of extant *Trapa* through observations of flower structure and fruit development. Main results are as follows: (1) apical corona of *Trapa* should be discussed as an indicator of the presence of nectar disk, (2) the inter-sepalial tubercles develop beneath the petal scars. Details are shown in the summary in English. Furthermore, we compared fruit wall structure between *Trapa* and *Hemitrapa trapelloidea*. Fruit wall of the latter consists of rather soft and very fine fibers, 3–5 micrometers in diameter, while that of the former consists of hard, well-lignified, thick fibers, 10–20 micrometers in diameter.

Key words: *Trapa*, *Hemitrapa*, *Hemitrapa trapelloidea*, apical corona, inter-sepalial tubercles

キーワード: ヒシ, オニビシ, ヒメビシ, アスナロビシ, 頂環, 痂状突起

はじめに

化石の研究には現生生物に関する広く深い知識が必要である。広い知識でその化石が何の仲間であるかの当たりをつけ、近縁と思われる現生種の形態や形態発生の過程に関する深い知識でもって化石の形態を解釈することになる。植物の果実化石の場合には、花から果実に至る発達過程を踏まえた上で、成熟果の形態を議論することが重要である。

ヒシ属については、Miki (1959) による「ミソハギ属類似の祖先から、アスナロビシ属を経てヒシ属が進化した」という仮説が提唱されているが、近年になって、新属 *Primotrapa* (Li *et al.*, 2020) を含む多数の化石が発見、記載されるようになり、より詳細な議論が可能かつ必要な段階に至っている。しかし、これらの新化石報告の中には、現生ヒシ属の形態学を十分に踏まえているとは言い難い議論も散見される。また、化石議論で使われる鍵形質は外形のみに基づくことが多く、その形質の形成過程を踏まえた鍵形質の再定義が必要と思われるケースもある。現時点で、ヒシの仲間の果実化石の議論で重要視される鍵形質について、現生果実の形態学に基づいた整理をしておくことは、意義深いことと思われる。本稿では、ヒシ属の化石に現れる鍵形質に焦点を絞って、現生植物の花から果実への発達過程を記述し議論する。あわせて、大阪市立自然史博物館に保管されている三木茂博士のコレクションの中のアスナロビシ (*Hemitrapa trapelloidea* Miki) 液浸標本の観察から得られた、アスナロビシとヒシ属の果壁構造の差異について報告する。

Contributions from the Natural History Museum, Kishiwada City, No. 63 (Received February 7, 2025)

1) きしわだ自然資料館 〒 596-0072 大阪府岸和田市堺町 6-5

Natural History Museum, Kishiwada City, 6-5 Sakaimachi, Kishiwada, Osaka, 596-0072 Japan

2) 大阪市立自然史博物館 〒 546-0034 大阪府大阪市東住吉区長居公園 1-23

Osaka Museum of Natural History, 1-23 Nagai Park, Higashi-Sumiyoshi-ku, Osaka, 546-0034 Japan

材料と方法

現生ヒシ属の花および果実は、大阪府下のいくつかのため池から直接採集、あるいは移植または果実播種により栽培して得られたヒシとオニビシに由来する。ヒメビシの果実は大阪市立自然史博物館に保管されている腊葉標本（和歌山県古座町紀伊田原、藤井伸二 7475, OSA 203737）を使用した。

花の維管束走行については、開花直前のつぼみを採集し、冰結ミクロトームで厚さ 20 μm の切片をつくり、サフラニン染色で観察した。透明化標本は、10%水酸化カリウム溶液で脱色・軟化し、サフラニン染色の後、飽水クロラールで透明化し、実体顕微鏡下で表皮組織を取り除いて観察した。

アスナロビシは、三木茂博士によって愛知県瀬戸市赤津の東海層群瀬戸陶土層で採集され、大阪市立自然史博物館にエタノール 70%を用いて液浸状態で保管されている圧縮化石状態の標本（OSA Prof. Miki's Collection F19840）のうちの一部である。当該産地は三木博士研究の時点では新第三紀鮮新世前期と考えられていたが（Miki, 1941），近年の研究により新第三紀中新世中期末～後期初頭（10Ma）と考えられている（例えば、陶土団体研究グループ, 1999）。アスナロビシは、ミクロトームで厚さ 20 μm の切片を作り果壁断面を顕微鏡観察、次亜塩素酸ナトリウムで脱色して果壁を透過光観察、果壁表面を走査型電子顕微鏡で観察などを試みた。ヒシとアスナロビシの走査型電子顕微鏡観察には、株式会社日立ハイテクの MiniscopeTM4000 を用いた。

結果と考察

花の形態

ヒシの花は 4 莖片、4 花弁、4 雄蕊、2 室の子房からなり、4 数性を基本とする。št片は先端部では辺合状に接しているが、大部分ではめ込み（interlocking）構造になっており（Sinjushin, 2018），基部では癒合して萼筒を形成する（図 1G）。萼筒下部には子房室が埋まり込む形になり、子房半下位となる（図 1C）。4 枚のšt裂片は同等ではなく、花葉発生の段階では側št片が先に発生する（Payer, 1857；Liu, 2000）。蕾の先端部の表面観察では、4 枚のšt裂片が X 字状に接するのではなく、2 枚の側št裂片が先端部で接触し、背軸側・向軸側のšt裂片は側št裂片により隔てられているが（図 1B），これは上記の発生過程を反映しているのかもしれない。一方で、花の維管束分岐を見ると、その後の差次成長により側št裂片の管束が高位で分出するようになる（Ram, 1956；岡本・塚腰，本研究）。št裂片の癒合部は、果実の成長にともないšt裂片が平開するのに先だって組織崩壊する（図 1F, G）。

št裂片と互生する位置に 4 枚の花弁があり、対生する位置に 4 本の雄蕊がある。花弁は白色で、ミソハギ科の花に広く見られる皺はあるが、サルスベリの花弁のような明らかな柄はない。花弁と雄蕊は、ほぼ同輪にあるが、花弁の基部は萼筒癒合部と癒合しているのに対し、雄蕊管束は萼筒とは間隙をともなって分岐し（図 3A-④），その基部は内側にある蜜盤の基部と癒合している。若い果実におけるそれぞれの落痕も、花弁の方が外にあるように見えることからも、花弁の方が外の構造であると考えられる。維管束走行については後述する。

花弁、雄蕊の内側には蜜盤があり、開花時には蜜滴を分泌している（図 1D）。蜜盤は子房の基部近くから突出して子房を取り巻いており、花弁の基部と雄蕊の花糸の基部の間に張り出すような形で、多数の枝状・針状突起がある（図 1C, D）。

花弁と蜜盤の間に仮雄蕊状の突起物が出ることがある（図 1E）。Kadono and Schneider (1986) も同様の突起物を報告している。Sinjushin (2018) は雄蕊の増数事例や 2 本が癒合した雄蕊の事例を報告している。これらの事例は、将来、ヒシ属祖先の雄蕊群の形態や蜜盤の起源を考えるときの重要な資料となると思われる。ちなみに、ヒシ属の祖先または近縁群のものと思われる花粉 (*Sporotrapoidites erdtmani*) の形態や産状からは、母植物は風媒花であった可能性が高いと示唆されている（Nagy,

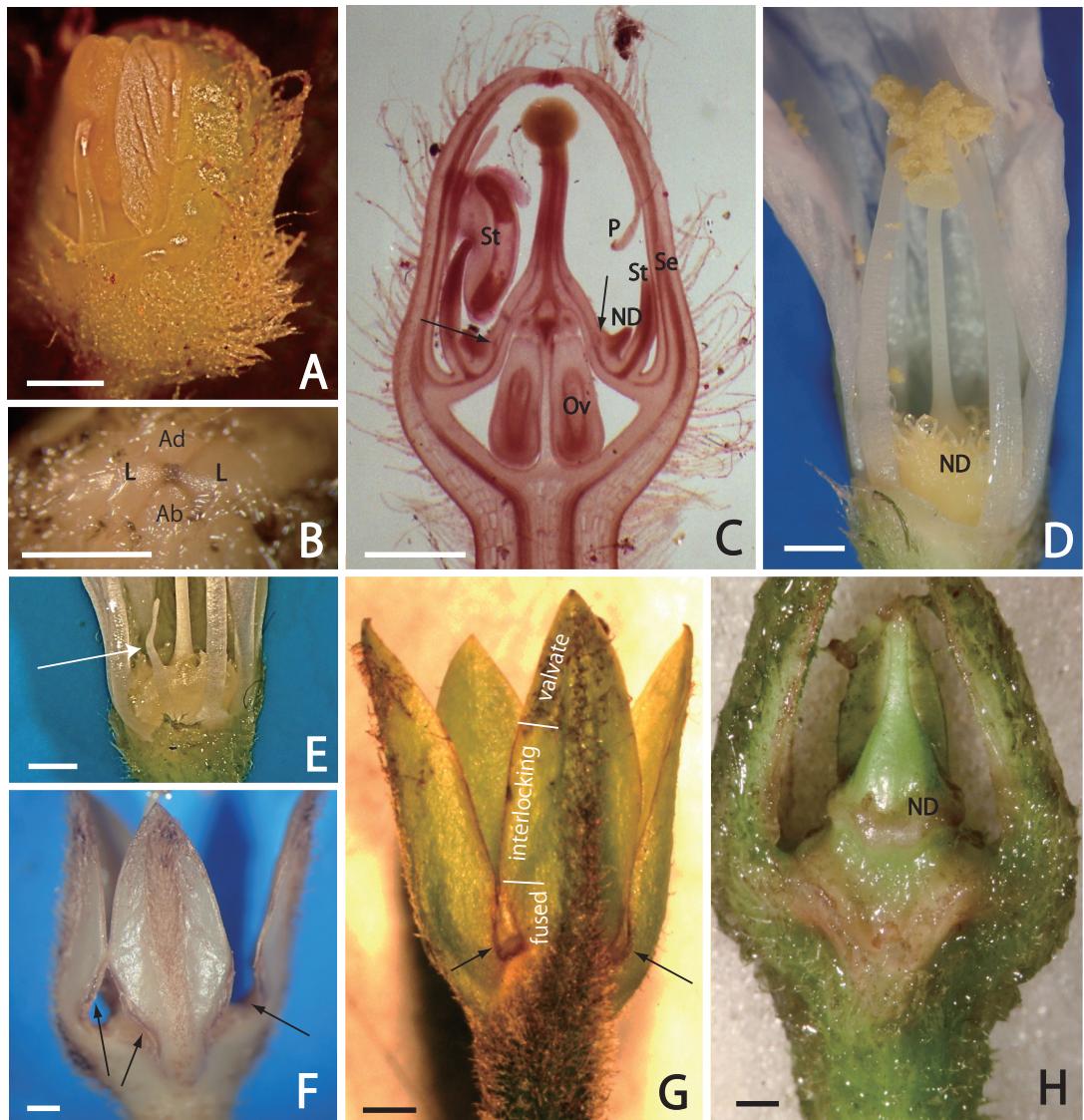


図1. ヒシとオニビシの花と若果. A: ヒシの蕾. 萋裂片1枚を除去. B: 蕋の萼裂片合わせ目. 側萼裂片(L)同士が接して、向軸側裂片(Ad)と背軸側裂片(Ab)は隔てられている. C: 蕋の縦断面. Se: 萋(側萼), St: 雄蕊, P: 花弁の破片, ND: 蜜盤, Ov: 胚珠. 矢印は子房壁管束から蜜盤管束への分岐. D: 開花中の花. 萋裂片2枚と花弁1枚を除去. 蜜盤(ND)に蜜滴が分泌されている. E: 蜜盤と花弁の間に見られた仮雄蕊状の突起(矢印). F: オニビシの成長を始めた若い果実. 萋裂片の平開の前に萼筒癒合部が崩壊する(矢印). G: ヒシの成長を始めた若い果実. 萋筒癒合部(fused)が崩壊し(矢印), はめ込み構造部(interlocking)は縁が褐変しているが, 邊合部(valvate)では変色が見られない. H: ヒシの成長を始めた若い果実. 背軸側萼裂片は脱落し, 蜜盤と花弁, 雄蕊の間の介在成長により蜜盤が持ち上げられる. スケールは1 mm.

Fig. 1. Flower buds to young fruits of *Trapa japonica* Flerov. except Fig. 1F (*T. natans* L. var. *japonica* Nakai). Bars indicate 1 mm.

1979; Su *et al.*, 2018).

子房は正中線に沿った仕切り壁により左右2室に分けられている。胚珠管束は仕切り壁の中の子房壁近くを上昇して子房室頂端部にある胎座に至り、両室にそれぞれ1個の倒生胚珠をつける(図1C, 図3A)。2つの胚珠の縫線の位置が向軸側または背軸側に一致していることもあれば、逆のこともあります。向きは不定である。向軸側、背軸側の胚珠管束が、それぞれ独立に胚珠を付けるのならば、Ram (1956) や Simjushin (2018) の観察のように、胚珠の向きは逆になることが予想されるが、ヒシでは同じ向きに並ぶ例が頻繁に見られた。このことも、頂端部で胎座を形成して両側の部屋に胚珠を付けることを示唆している。2つの胚珠のうち、通常は1個のみが種子に発達する。

花から果実へ

花柄は開花後1日以内に倒伏し、果実は水中で発達する。萼筒の癒合部が組織崩壊し(図1F, G)、ヒシでは向軸側と背軸側の萼裂片が脱落するとともに、側萼裂片の平開が始まる。オニビシでは、4つの萼裂片がともに平開を始める。萼裂片は先端に逆刺を備えた角に発達し、ヒシの萼裂片脱落痕にはさまざまな形、大きさの疣状突起が発達する。萼筒癒合部の組織崩壊は、萼裂片の平開時に萼筒癒合部にかかる機械的ストレス(張力)を緩和すると思われるが、逆に機械的ストレスが組織崩壊を促している可能性もある。

子房・蜜盤と花弁、雄蕊との間の介在成長および萼筒・子房の癒合部(癒合の形跡は見られない)で花床と呼ぶべきかもしれない)の発達により果実は成長する。花時の子房部はほとんど成長せず、上記の介在成長により上部に持ち上げられる(図1H)。子房壁管束から分岐した蜜盤への管束が纖維組織により硬化して頂環(apical corona)を形成する。頂環の形状や発達の度合いは種間や種内個体間でさまざまな変異を示す(図2A-D)。

頂環の有無はヒシ属の定義形質として非常に有力であると思われるが、属レベルの問題が関わる議論においては(例えば、Lv *et al.*, 2010)、外形のみに基づいて論じることは危険である。あくまでも蜜盤の有無を指標する形質として考えられなくてはならない。ヒシの頂環の発達度には大きな種内変異があり、ヒメビシのように、蜜盤が存在するにもかかわらず明確な頂環が形成されない種もある。花期における蜜盤の有無を果実(内果皮)から推定するには、子房壁管束に由来する肋の連続性が蜜盤部の纖維管束リングによって遮断されるか否かをチェックすることが有力手段となるであろう。頂環より上部では、子房壁管束は柔組織内を走っており、発芽後や乾燥時にはむき出しの管束群(free ribs)が現れることも特徴である。蜜盤部の維管束リングによる果壁頂部の結束が強化され、それより上部の維管束間は柔組織で充填されることにより、明瞭な発芽口を完成させたことがヒシ属現生種群の定義形質と言えるであろう。化石種を含めたヒシ属の定義には、さらなる議論が必要である。

果実形態に反映する維管束走行

ヒシの蕾の維管束走行(図3A): 果柄の中を上昇してきた円筒状の維管束群は、花の基部で菱形に変形し、向軸側、背軸側の萼裂片の管束が分出を始める。花弁や雄蕊へ向かう管束(PSB: Petal-Stamen Bundle)と側萼裂片に向かう維管束弧の中心となる管束を認めることができる(①)。両萼裂片の管束が完全に分離し、そのギャップを埋めるような形で、両側のPSBから中央部に管束が集まり(OSB: Ovule-Stamen Bundle)、胚珠管束(OB: Ovule Bundle)と雄蕊管束(SB: Stamen Bundle)を分出する(②, ③, ④)。向軸側、背軸側の雄蕊が完全に分化した高さで、PSBから花弁管束(PB: Petal Bundle)が分出を始める(⑤)。花弁(P: Petal)が分離し、側萼裂片(LS: Lateral Sepal)の分離が始まると、そのギャップを埋めるような形で向軸側、背軸側のPSBから側雄蕊に向かう管束が分出する。

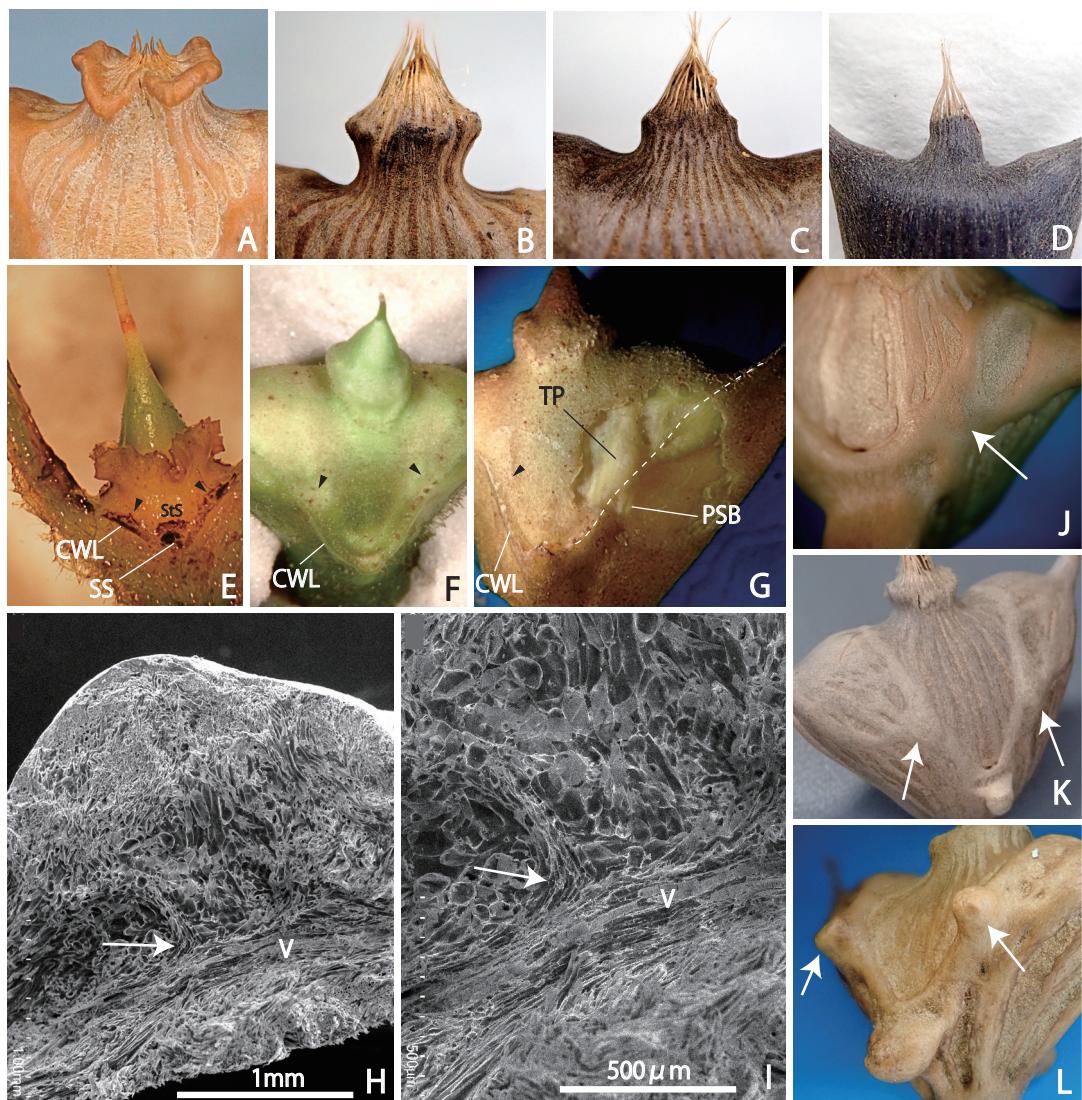


図2. ヒシ属の頂環と萼裂片間の疣状突起。A-D: 頂環の種間および種内の変異 (A: オニビシ, B-C: ヒシ, D: ヒメビシ)。ヒメビシには頂環部の突出はまったく認められない。E-G: 疣状突起の発達過程 (E: 中軸萼片脱落直後の若い果実。CWL: 萼筒の崩壊/脱落痕, SS: 萼裂片痕, StS: 雄蕊痕, 矢尻マーク: 花弁痕。F: 成長中の果実。二次果皮の発達により, 当初の表皮や脱落痕はひび割れ分離して認めにくくなる。G: 完熟に近い果実。果皮の一部を剥離。疣状突起は萼筒より内側にあり花弁痕に由来する。TP: 花弁痕の跡に発達した膨らみ (疣状突起)。PSB: 花弁, 雄蕊へ向かう維管束, 破線: 萼筒の崩壊/脱落痕の位置。H: 疣状突起の破断面の走査型電子顕微鏡写真。表層部は纖維組織で被われ, 中心部の大部分は柔組織的組織で充填されている。V: 維管束の道管部, 矢印: 花弁への管束分岐部。I: 同, 維管束分岐部の拡大図。J-L: 疣状突起の種間/種内変異。J: オニビシ, K-L: ヒシにおける種内変異の一例。

Fig. 2. Apical coronas and inter-sepalial tubercles of *Trapa*. A: Apical corona of *T. natans* var. *japonica*. B-C: Variation in *T. japonica*. D: That of *T. incisa* Sieb. et Zucc. E-G: Development of inter-sepalial tubercles in *T. japonica*. E: Young fruit just after the median sepals detachment. CWL: Calyx-whorl line, SS: Sepal Scar, StS: Stamen Scar, Arrowhead: Petal Scar. F: Developing fruit. G: Almost matured fruit. Tubercles (TP) develop inside the calyx-whorl line (indicated by broken line at the right side) below the petal scar swellings. H-I: Broken surface of a tubercle (SEM figure) showing the bundle branching off toward the petal (arrow). V: Vessels of vascular bundle. J-L: Infra- and interspecies variation in tubercles. J: *T. natans* var. *japonica*. K-L: *T. japonica*.

る (⑥). 両側雄蕊管束は合体し雄蕊管束となる. 側萼裂片の管束弧は閉じて円筒を形成し (⑥), 太い角を形成する基礎となる. これらの管束分化を終えた部分では, 子房壁 - 蜜盤管束 (WDB: Ovary Wall-Nectar Disc Bundle) が分出して上向し, 蜜盤管束を分出して, さらに花柱へと上向する.

ヒシの若果の透明化標本 (図 3B) : 上記の維管束走行の立体構造をイメージしやすくするために, 若い果実の透明化標本を示した. 連続横断切片による解析とほぼ同様の維管束走行が観察される.

注目すべき差異点として, 胚珠管束の走行があげられる. つぼみの横断切片では, 胚珠管束 (OB) は OSB から内側に水平に分出しているが, 若い果実の透明化標本では J 字型に曲がって分出している.

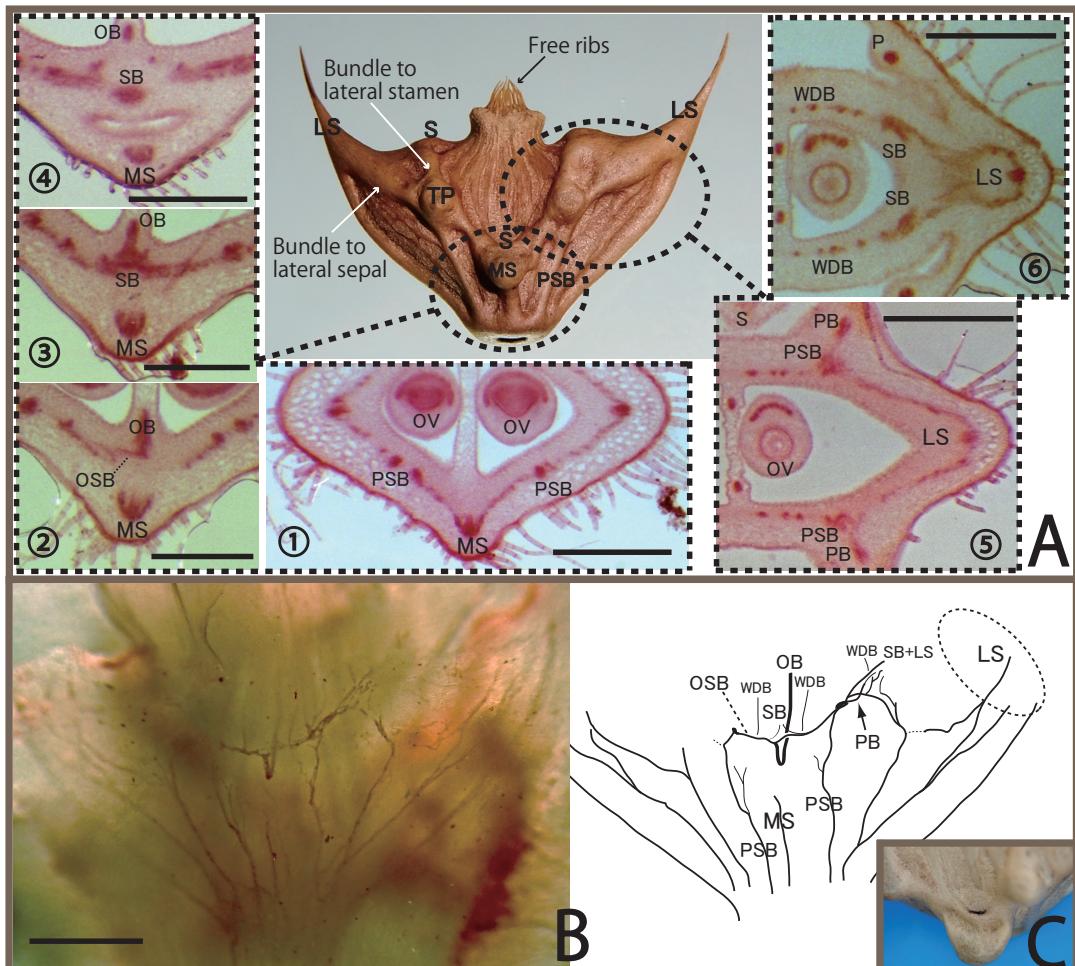


図 3. 花の維管束走行と果実形態. A: ヒシの果実形態に反映する花の維管束走行. 説明は本文. MS: 背軸側管束, PSB: 花弁・雄蕊管束, OV: 胚珠, OSB: 胚珠・雄蕊管束, OB: 胚珠管束, SB: 雄蕊管束, S: 雄蕊, LS: 側萼裂片への管束弧, PB: 花弁管束, P: 花弁の基部, TP: 花弁痕下の疣状突起, WDB: 果壁管束. B: ヒシの若い果実の透明化標本. 差次成長により胚珠管束は J 字型になっている. スケールは 1 mm. C: 向軸側雄蕊痕と果壁の間に見られるポケット.

Fig.3. Floral vasculature and morphology of mature fruit (endocarp). A: Transverse sections of flower bud and mature fruit of *Trapa japonica*. MS: bundle to abaxial sepal, PSB: to petal and stamen, OV: ovule, OSB: bundle to ovule and stamen, OB: bundle to ovule, SB: bundle to stamen, S: stamen base, LS: bundle arc to lateral sepal, PB: bundle to petal, P: petal base, TP: tubercle after petal scar, WDB: fruit wall bundle. B: Cleared specimen of young fruit. Ovular bundle has become J-shaped through differential growth. Bars indicate 1 mm. C: Pocket between the adaxial staminal ridge and the fruit wall.

蕾から若果に至る間の差次成長による変形であろうと思われる。成熟果の内果皮には、向軸側、背軸側の雄蕊痕の内側にはポケット状の深い窪みが見られるが（図3C），側雄蕊の内側にはそれほどの深い窪みは見られない。胚珠管束を曲げたのと同じ差次成長がこの窪みを形成したものと思われる。

花弁痕:図3Aの成熟果の内果皮に見られる萼裂片間の疣状突起（P）を、維管束走行との対比によって花弁痕に由来するものとした。しかしこれには異論がある。Miki (1952) は花弁痕であるとしたが、後に考えを改めて、ミソハギ科に広く見られる副萼（epicalyx）に由来するものであろうとし、ミソハギ科やアスナロビシ属との関係を強調した（Miki, 1959）。Sinjushin (2018) は、現生ヒシ属で副萼の存在（完成形も痕跡的初期発生も）が観察されたことはないとしながらも、果実期になってのみ萼筒の一部の木化によって現れるのかもしれない、Miki (1959) を容認した。

しかしながら、(1) 図3Aの⑤に見られる花弁管束の分岐様態と成熟果内果皮のPSB管束と疣状突起の位置関係は、突起が花弁痕に由来するとして何の違和感もなく受け入れられる。(2) ミソハギ科の副萼は、萼裂片輪と同輪にあり外に開出する構造であるのに対し、疣状突起は萼裂片輪より明らかに内側に存在する（図2E, F）。(3) ミソハギ科の副萼は萼筒癒合部の先端部に発達する構造であるが（Cheung and Sattler, 1967；Dahlgren and Thorne, 1984），ヒシ属では花時にはそこに何もなく、やがて組織崩壊により溶解してしまう（図1G）。(4) 花弁痕のあと（維管束痕の周辺）に疣状突起が発達

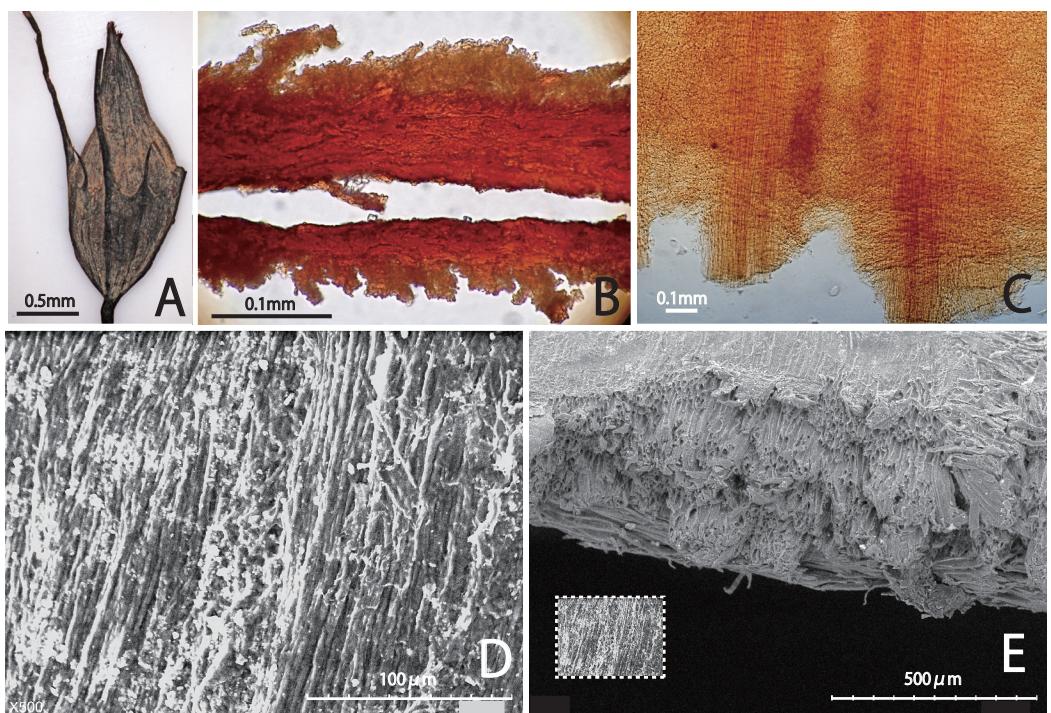


図4. アスナロビシとヒシの果壁の構造。A: アスナロビシの果実。B: 果壁の横断面。内側に横方向の繊維細胞、外側に縦方向の繊維細胞が詰まっている。C: 透明化標本。縦方向と横方向の繊維細胞が見える。D: 果壁表面の走査型電子顕微鏡写真。繊維細胞の直径は3–5 μm 。E: ヒシの果壁断面の走査型電子顕微鏡写真。繊維細胞の直径は10–20 μm 。破線内は同縮尺で並べたアスナロビシの果壁。

Fig.4. Fruit wall structure of *Hemitrappa trapelloidea* and *Trapa japonica*. A: *H. trapelloidea* specimen from type locality preserved in alcohol. B: Transverse section of fruit wall. C: Cleared material showing vertical and transverse, very fine fibers. D: SEM picture of fruit surface. Diameter of the fibers are 3–5 μm . E: Broken surface of fruit wall of *T. japonica* (SEM picture). Diameter of the fibers are 10–20 μm . Fruit surface of *H. trapelloidea* in the same magnification is shown in the broken line.

することは、ヒシの萼裂片の脱落痕に疣状突起が発達することと同じ現象であると考えられる。以上のような理由で、萼裂片間の疣状突起が副萼起源であるとするには無理があり、花弁痕に由来すると考えて間違いないと思われる。

疣状突起の内部構造を図 2G, H に示した。花弁管束の PSB 管束からの分出は観察できたが、突起内部は柔組織や柔組織的纖維組織で大部分が充填されており、その中を纖維細胞束が複雑に分岐しながら上向している。疣状突起の先端部に、維管束痕のような小突起（逆に窪みになることもある）がしばしば見られるが、これは上記の纖維細胞束の先端部であって、花弁管束と関連はあるものの、その直接の痕跡とは言い切れない。同様の構造は雄蕊痕にも見られる。

ヒシ属とアスナロビシの果壁の構造

液浸標本として保存されていたアスナロビシの果実は、Graham (2013) が less lignified と指摘しているように、触感がヒシと大きく異なっており、木化程度が低くて弾力性を感じられる。水洗の後の半乾きの状態であれば、剃刀の刃や簡易ミクロトームで容易に切片が作製できる硬さである。陶土層に埋積されていた間の変成は考慮する必要があるが、ヒシ属とは異なる組織組成を有したものである可能性もある。

果壁の横断切片の透過光観察では、内外 2 層に分かれていることがわかるが、400 倍の顕微鏡観察では明らかな構造解析は困難であった（図 4B）。透明化サンプルの観察（図 3C）と合わせて考えると、外側に縦方向の纖維細胞が並び、内側に横方向の纖維細胞が並んでいる構造と見ることができる。

走査型電子顕微鏡観察では、アスナロビシ化石の表面の纖維細胞と現生ヒシの纖維細胞とは、太さにおいて明らかな差があることが明らかになった（図 4D, E）。長さの測定はできなかったが、アスナロビシの纖維細胞の直径は 3–5 μm であった。それに対して、ヒシの纖維細胞の直径は 10–20 μm であった。

果実の弾力性や柔らかさ、纖維細胞が極めて細長いことなどを合わせて考えると、アスナロビシの纖維組織は木部組織に由来する強くリグニン化した纖維細胞ではなく、師部組織に由来するリグニン化の弱い師部纖維で構成されている可能性がある。しかし、断定するには、さらに詳細な構造観察や場合によっては顕微化学的な研究が必要となるであろう。ヒシ属とアスナロビシの、このような構造的差異が明らかになれば、その差異が化石の果壁の表面構造にも現れている可能性もあり、ヒシ群の進化・分類を考える上で重要な鍵となることが期待される。

謝 辞

走査型電子顕微鏡観察には株式会社日立ハイテクの機器を使用させていただいた。厚くお礼申しあげる。

Summary

For the study of fossil *Trapa* and related genera, we examined some controversial key characters of the fruits of extant *Trapa* through observations of flower structure and fruit development.

Calyx segments meet to each other in a valvate condition at the top, interlocking at the middle portion, and congenitally fused condition at the base (Fig. 1G). The basal, fused portion degenerate before the spreading of the sepal (Fig. 1F, G). This may relax the mechanical tension for the fused tube at the sepal spreading.

A staminode-like appendage was seen between a petal and the nectar disk (Fig. 1E). Kadono and Schneider (1986) reported similar appendages.

The ovular bundles (OB) branch out inward from the adaxial and abaxial ovule-stamen bundles (OSB) horizontally (Fig. 3A- ②, ③, ④). The bundles become J-shaped through differential growth during the fruit development (Fig. 3B). This bundle course generates a deep pockets behind the stamen bundle ridge at the adaxial and abaxial sides, respectively, in the mature fruit endocarp (Fig. 3C).

The apical corona derives from the nectar disk, which is elevated by intercalary growth (Fig. 1H) and thickened with fibers.

Although the inter- and infra-specific variation is large in external appearance (Fig. 2A–D), it becomes a good definable character for the genus *Trapa* if we regard it as an indicator of the presence of nectar disk. For this purpose, we must carefully trace the fruit wall ribs whether or not they are interrupted by the fiber ring of the nectar disk.

The vasculature to petals suggests that the inter-sepalial tubercles derive from the petal scar (Fig. 3A–⑤). This is supported by the fact that the tubercle is obviously an inside structure of the calyx whorl (Fig. 2E–G).

We compared fruit wall structure between *Trapa* and *Hemitrapa trapelloidea*. Fruit wall of the latter consists of rather soft and very fine fibers (Fig. 4C), which are 3–5 micrometers in diameter (Fig. 4D), while that of the former consists of hard, well-lignified, thick fibers, 10–20 micrometers in diameter (Fig. 4E).

引用文献

- Cheung, M. and Sattler, R., 1967. Early floral development of *Lythrum salicaria*. *Canadian Journal of Botany*, 45(9): 1609–1618.
- Dahlgren, R. and Thorne, R. F. 1984. The order Myrtales: circumscription, variation, and relationships. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71(3): 633–699.
- Graham, S. A., 2013. Fossil records in the Lythraceae. *Botanical Review*, 79: 48–145.
- Kadono, Y. and Schneider, E. L. 1986. Floral biology of *Trapa natans* var. *japonica*. *Botanical Magazine, Tokyo*, 99: 435–439.
- Li, Y., Cui, Y.-M., Gee, C. T., Liang, X.-Q. and Li, C.-S., 2020. *Primotrapa* gen. nov., an extinct transitional genus bridging the evolutionary gap between Lythraceae and Trapoideae, from the early Miocene of North China. *BMC Evolutionary Biology*, 20:150. (<https://doi.org/10.1186/s12862-020-01697-2>)
- Liu, S.-H., 2000. The development of flower, fruit, and submerged leaves in *Trapa taiwanensis* L. Master thesis, National Sun Yat-sen University. (in Chinese with English abstract)
- Lv, X. D., Sun, B. N., Li, X. C., Lin, Z. C., Xie, S. P. and Tian, N., 2010. A new species of *Trapa* L. from the Miocene, ZheJiang and its significance. (<http://www.paper.edu.cn/content/201003-553>) (in Chinese with English abstract)
- Miki, S. 1941 On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary period (I). The clay or lignite beds flora in Japan with special reference to the *Pinus trifolia* beds in Central Hondo. *Japanese Journal of Botany*, 11: 237–303.
- Miki, S. 1952. *Trapa* of Japan with special reference to its remains. *Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University, Series D*, 3: 1–29.
- Miki, S. 1959. Evolution of *Trapa* from ancestral *Lythrum* through *Hemitrapa*. *Proceedings of the Japan Academy*, 35(6): 289–294.
- Nagy, E., 1979. New tropical elements from the Hungarian Neogene. *Grana*, 18(3): 183–188.
- Payer, J. -B., 1857. Traite d'organogenie comparee de la fleur. *Librairie de Victor Masson*, Paris. 748 pp., 154 pls.
- Ram, M., 1956. Floral morphology and embryology of *Trapa bispinosa* Roxb. with a discussion on the systematic position of the genus. *Phytomorphology*, 6: 312–323.
- Sinjushin, A. A., 2018. Revisiting the floral structure and ontogeny of *Trapa natans* L. (Lythraceae). *Wulfenia*, 25: 57–69.
- Su, T., Li, S.-F., Tang, H., Huang, Y.-J., Li, S.-H., Deng, C.-L. and Zhou, Z.-K., 2018. *Hemitrapa* Miki (Lythraceae) from the earliest Oligocene of southeastern Qinghai-Tibetan Plateau and its phytogeographic implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 257: 57–63.
- 陶土団体研究グループ, 1999. 断層境界を伴う多数の基盤ブロックからなる内陸盆地－岐阜県多治見市周辺の東海層群堆積盆地の例一. *地球科学*, 53: 291–306.