

「陸上植物起源研究の最後のフロンティア，ツノゴケの生物学」

オーガナイザー

嶋村 正樹¹, 西山 智明², 榊原 恵子³

¹ 広島大学大学院統合生命科学研究科 〒739-8526 東広島市鏡山 1-3-1

² 金沢大学疾患モデル総合研究センター 〒920-0934 金沢市宝町 13-1

³ 立教大学理学部 〒171-8585 東京都豊島区西池袋 3-34-1

Biology on Hornworts: the last frontier in the study of the origin of land plants

Masaki Shimamura¹, Tomoaki Nishiyama², Keiko Sakakibara³

¹ Graduate School of Integrated Sciences for Life, Hiroshima University

1-3-1 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima 739-8536, Japan

² Research Center for Experimental Modeling of Human Disease, Kanazawa University,

13-1 Takara-machi, Kanazawa 920-0934, Japan

³ College of Science, Rikkyo University,

3-34-1 Nishi-Ikebukuro, Toshima-ku, Tokyo 171-8501, Japan

Keywords: Anthoceros, Genome, Hornworts, Origin of Land Plants

DOI: 10.24480/bsj-review.12d1.00214

約5億年前にシャジク藻類との共通祖先から進化した陸上植物は、タイ類、セン類、ツノゴケ類を含むコケ植物と小葉類、シダ類、裸子植物、被子植物を含む維管束植物に多様化した。このうち、ツノゴケ類は約200種からなる最も種数が少ない分類群で、葉状の植物体（配偶体）上にツノ状の孢子体をつける植物である。種数は少なく、小さな目立たない植物であるが、ツノゴケ類は他のコケ植物あるいは陸上植物に見られないユニークな形質で注目される。例えば、ツノゴケ類の葉緑体は、緑藻類のように細胞内に1-2個しか存在しないのが普通で、ピレノイドによる二酸化炭素濃縮機構を持つ。接合子の最初の細胞質分裂面の方向は、他の多くの陸上植物とは異なり、縦方向である。接合子より形成される孢子体は他のコケ植物とは異なり、孢子嚢を支える蒴柄（seta）を欠き、基部の分裂組織から連続的かつ非同調的に孢子が形成される。孢子体には維管束植物のものによく似た2つの孔辺細胞を持つ気孔が形成され、配偶体にも気孔によく似た形態の粘液孔が形成される。配偶体は様々なシアノバクテリアや菌類との共生関係を結ぶ。ツノゴケ類はコケ植物としても例外的な性質を多く持つため、陸上植物の中で独立的な系統群なのか、他のコケ植物よりも維管束植物に近縁なのか、あるいはセン類、タイ類と共にコケ植物として単系統群を形成するのか、その系統的位置についてさまざまに議論されてきた一群である。

2008年にセン類のヒメツリガネゴケ *Physcomitrium (Physcomitrella) patens*, 2011年に小葉類

のイヌカタヒバ *Selaginella moellendorffii*, 2017年にタイ類のゼニゴケ *Marchantia polymorpha* など陸上植物の系統を決定する上で重要な植物群のゲノム配列情報が解析され、陸上植物の共通祖先が持っていた遺伝子構成の推定が可能になって来た。様々な植物でゲノム情報を基盤とした多面的な研究が進んでいる現在、これまで立ち遅れてきたツノゴケ類の研究は、陸上植物起源と多様化の研究の最後のフロンティアと考えられる。そのような中、2020年にホウライツノゴケとナガサキツノゴケのゲノム配列が相次いで発表され、ゲノム情報を基盤としたツノゴケ類の研究への道が開かれた。遺伝子導入系など分子遺伝学的な解析技術も確立しつつある。

最近の研究では、ツノゴケ類が陸上植物の初期進化において重要な位置を占めていることが改めて浮き彫りになってきている。ゲノム情報に基づいた包括的な分子系統解析の多くは、ツノゴケ類はセン類・タイ類とともにコケ植物として単系統群を形成し、その中でツノゴケ類が最基部を占めるという結果を示している。今世紀初頭まで広く受け入れられてきた、タイ類が陸上植物の最基部の系統を占め、ツノゴケ類が維管束植物の姉妹植物であるという考え方は疑問視されるようになってきた。ツノゴケ類が特殊でユニークに見えるのは、他の植物よりも初期陸上植物の特徴をより色濃く残しているからなのかもしれない。ツノゴケ類での多面的な研究の発展は、陸上植物の初期進化に起きたイベントや共通祖先の性質をより詳しく知ること役立つと考えられる。

本総説集は、オンラインで開催された日本植物学会第84回大会(2020年9月)でのシンポジウム「陸上植物起源研究の最後のフロンティア、ツノゴケの生物学」の内容をもとに取りまとめたものである。ツノゴケ類に関して、系統分類学・組織発生学・細胞生物学・生理学・比較ゲノムなどに関する現在の知見を概観した内容となっている。奇妙な植物「ツノゴケ」の魅力を知っていただき、多くの皆様の研究への参画の呼び水となれば幸いである。以下に、ツノゴケ類の生活環及び各部名称と(図1)、本総説集に登場するツノゴケの種(図2)を示した。目を通してから、各総説を読み進めて頂ければ、理解の助けとなるはずである。

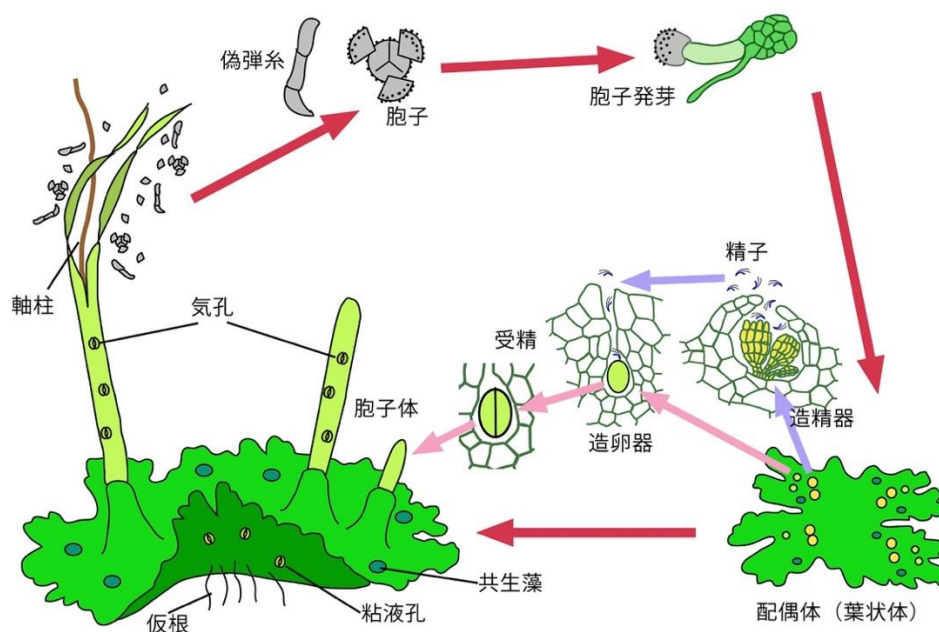


図1. ツノゴケ類の生活環及び各部名称

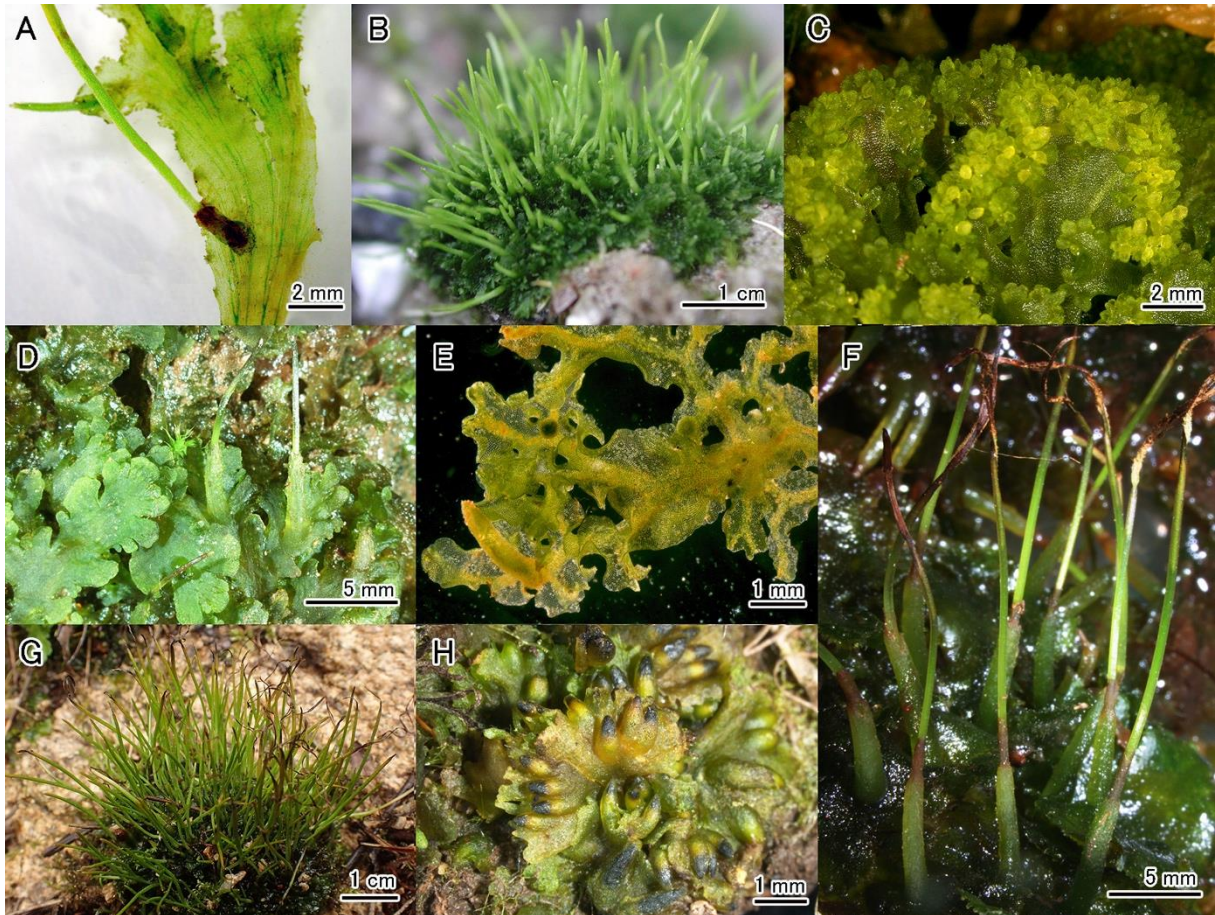


図 2. ツノゴケ類の種 A: スジツノゴケ *Leiosporoceros dussi*。スジツノゴケ属はツノゴケ類の系統最基部に位置すると考えられている。葉状体中に共生藻（ラン藻）の棲む腔所が筋状に分布するのが特徴。中南米のみに分布する (J.C. Villarreal 博士より提供)。B: ナガサキツノゴケ *Anthoceros agrestis*。農地やその周辺に生育し、北半球に広く分布する。ツノゴケ類のモデル植物種としてゲノム解析がなされ、分子遺伝学的研究の開発が行なわれている。C: ホウライツノゴケ *Anthoceros angustus*。ナガサキツノゴケと近縁種だが雌雄異株で葉状体の縁に無性芽を形成する点で異なる。日本を含むアジア地域に分布。最近ゲノム解析が行われた。D: ミヤベツノゴケ *Folioceros fusiformis*。葉状体は羽状に深く切れ込む。日本を北限とする東アジア～東南アジアに分布。E: オガサワラキブリツノゴケ *Dendroceros tubercularis*。空中湿度の高い場所で樹幹上に生育。琉球、小笠原に分布。F: アナナシツノゴケ *Megaceros flagellaris*。暗い溪谷で水辺、水中の岩上に生育する。アジア、太平洋地域に広く分布。G: ニワツノゴケ *Phaeoceros carolinianus*。人家の周りや道路沿いなど湿った裸地に多い。ニワツノゴケ属 *Phaeoceros* は、葉状体の内部に細胞間隙がない、胞子が黄色いことなどでナガサキツノゴケ属 *Anthoceros* と区別される。H: ヤマトツノゴケモドキ *Notothylas temperata*。胞子体が他のツノゴケ類のように立ち上がらず、苞膜に包まれたまま成熟する。本州以南で、水を抜いた水田などの裸地に生育。