

## ツノゴケの細胞生物学

嶋村 正樹

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

## Cell biology on hornworts

Masaki Shimamura

Graduate School of Integrated Sciences for Life, Hiroshima University

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

Keywords: chloroplasts, hornworts, microtubule, monoplastidy

DOI: 10.24480/bsj-review.12d3.00216

### はじめに

コケ植物ツノゴケ類は、葉状体の内部に藍藻類を共生させる腔所をもつこと、葉状体の上で成長するツノ状の孢子体は基部近くに分裂組織があり介在分裂のみで成長するなど、陸上植物として特異的な組織形態をもっている。さらに、陸上植物におけるツノゴケ類の特異性は細胞レベルでの特徴にも及んでいる。ツノゴケ類の細胞内には葉緑体が1個しかないのが普通で、葉緑体の内部にはルビスコが凝集したピレノイドが存在することが多い。細胞分裂時には核の分裂に先立って葉緑体の分裂と移動が起こり、核分裂は葉緑体の分裂を追従する方向に起こる。葉緑体表面から伸びる微小管系は葉緑体の定位や細胞分裂軸の決定に関与する。ツノゴケ類がコケ植物の系統の最基部に位置することが示された現在、ツノゴケ類の細胞は、陸上植物の細胞システムの進化を研究する上で、興味深いモデルとなるかもしれない。以下、現在までのツノゴケ類の細胞生物学的知見、特に葉緑体に注目してまとめ、今後の研究の展開について展望した。

### 1. 単色素体性

ツノゴケ類の細胞を観察した時に、まず目につくのは、直径数十  $\mu\text{m}$  にも達する、大きな1-2個の葉緑体である(図1)。細胞内に色素体(原色素体、葉緑体、アミロプラストなど様々な分化形態を含む総称)を1つしか持たない細胞は単色素体性細胞(monoplastidic cell)と呼ばれ、緑藻類、コケ植物、シダ植物で知られている(Brown & Lemmon 1990; 嶋村 2004; Shimamura et al. 2003, 2014)。しかし、単色素体性細胞は、陸上植物では孢子形成や精子形成など生殖細胞形成時に限って見られることがほとんどで、ツノゴケ類のように生活環を通じて単色素体性が維持されるのは例外的である(Burr 1970; Brown et al. 2010)。細胞あたりの葉緑体の数については、分類群ごと、組織ごとに多様性があり、ツノゴケ属(*Anthoceros*)では、配偶体の細胞では葉緑体の数は1つだが孢子体の栄養組織では、しばしば2個あるいは4個

のことがある (長谷川・和田 1992)。ツノゴケ属では、葉緑体と核の分裂サイクルが同調的であることが示されており、核分裂に先立って葉緑体ゲノム DNA が増加したのちに葉緑体が将来の核分裂の方向にくびれ切れるように分裂することが観察されている (Izumi et al. 1993) (図 1C)。

アナナシツノゴケ属 (*Megaceros*) では、ツノゴケ類では例外的に表皮細胞は 1-8 個、葉状体内部の細胞は最大 20 個程度と多数の葉緑体をもつ (Bartlett 1928; Burr 1969, 1970) (図 2)。しかし、アナナシツノゴケ属においても葉状体頂端部の若い細胞は単色素体性である。また古い細胞が脱分化して新しく葉状体が形成される過程では、葉緑体同士が融合、あるいは核分裂軸方向に単一の葉緑体のみを切り出すような細胞分裂がおこることで、単色素体性の細胞が新たに形成される (Burr 1969)。

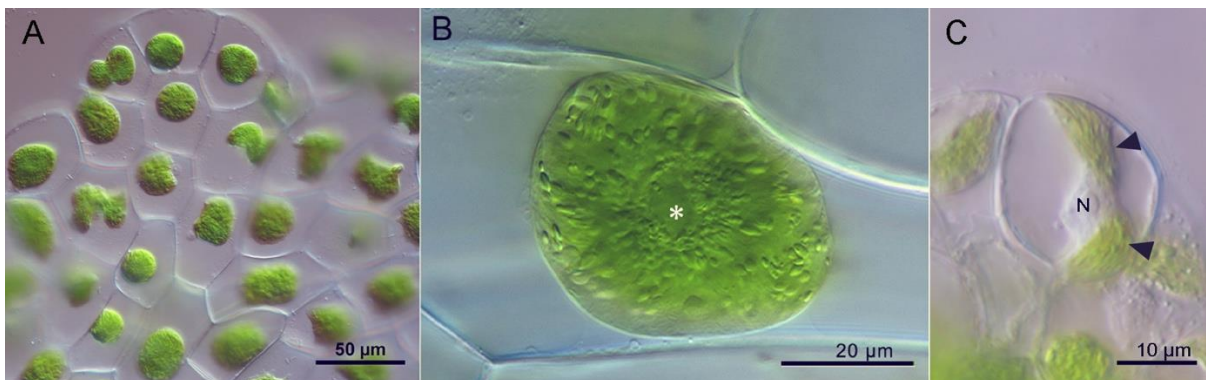


図 1. ナガサキツノゴケ *Anthoceros agrestis* の細胞。(A) 個々の細胞には葉緑体が 1 つずつ存在する。(B) 葉緑体は数十  $\mu\text{m}$  の直径があり、中心部にはデンプン粒に取り囲まれたピレノイド (星印) が存在する。(C) 核(N)の分裂に先立つ葉緑体 (矢印) の分裂。

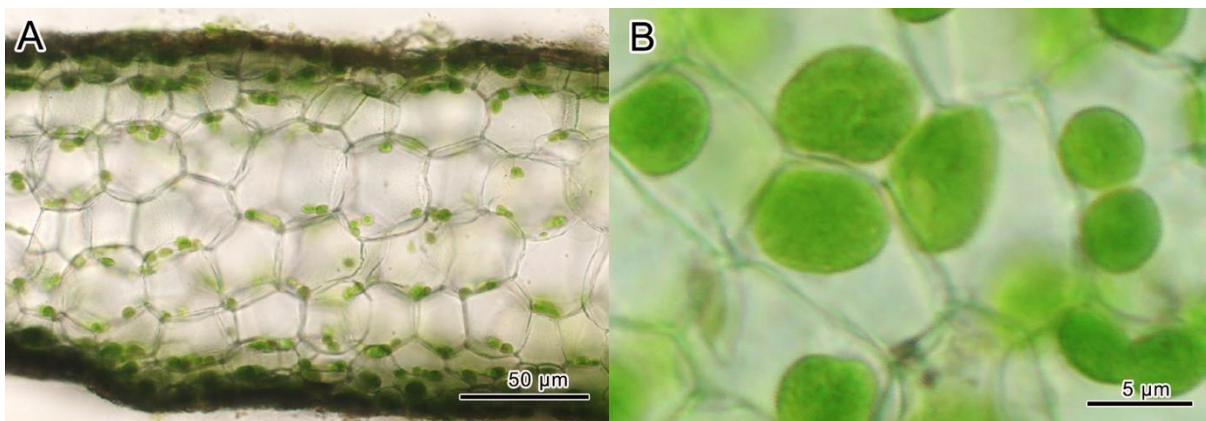


図 2. アナナシツノゴケ *Megaceros flagellaris* の細胞。(A) 葉状体の断面。個々の細胞は、小さな葉緑体を多数持つ。(B) 葉緑体の直径は 5  $\mu\text{m}$  程度で、ピレノイドは認められない。

## 2. 葉緑体の微細形態

ツノゴケ類は陸上植物で唯一、葉緑体中にピレノイドを持つ分類群である。このピレノイドには藻類で見られるものと同様、炭酸固定反応を行う酵素であるルビスコ（リブロース-1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ）が集積している (Vaughn et al. 1990; Hanson et al. 2002) (図 3)。ツノゴケ類のすべての種にピレノイドが見られるわけではなく、情報がある 200 種のうち約 100 種にピレノイドがある (Villarrea & Renner 2012)。また、ピレノイドの存在様式は、ツノゴケモドキ属 (*Notothylias*) に見られるように 1ヶ所に小さく凝集するピレノイドから、ナガイモツノゴケ属 (*Phymatoceros*) や一部の *Nothoceros* 属に見られるような細かく分散したピレノイドまで様々である。電子顕微鏡観察によるとツノゴケのピレノイドはデンプン粒に取り囲まれた領域に存在し、多数の円板状の構造からなる複合ピレノイドである。ピレノイドの機能は無機炭素濃縮であり、光化学系 II の酸素発生反応からルビスコを空間的に隔離して、ルビスコの活性部位に対する二酸化炭素と酸素の競合を減少させることができると考えられている (Vaughn et al. 1990; 1992)。ピレノイドを横断するチラコイド膜には光化学系 II の活性が認められないこともこの考えを支持する (McKay et al. 1991)。標準的な C3 植物であるゼニゴケの CO<sub>2</sub> 補償点が 64 ppm であるのに対し、ピレノイドをもつツノゴケ類の種が 11–13 ppm の非常に低い CO<sub>2</sub> 補償点をもつことはツノゴケのピレノイドが実際に CO<sub>2</sub> 濃縮機構に寄与していることを支持する (Hanson et al. 2002)。ピレノイドは、単色素体性のシャジクモ類にも一般的に見られるためツノゴケ類のピレノイドは一般的には祖先藻類から引き継いだ祖先的な形質と考えられている (Graham 1993)。しかし、最近の分子系統解析によって明らかにされたツノゴケ類の系統関係から考えると、ツノゴケ類の系統最基部に位置するスジツノゴケ属 (*Leiosporoceros*) には、ピレノイドがないこと、またナガイモツノゴケ属のように近縁種間でピレノイドの有無に違いがある例があることから、ツノゴケ類の多様化の途中でピレノイドは複数回独立して獲得、消失しているという仮説が提案されている (Villarreal & Renner 2012)。藻類のピレノイドや、被子植物の CO<sub>2</sub> 濃縮機構である C4 型光合成などの進化については、大気中の CO<sub>2</sub> 濃度が低い時期に様々な系統群で独立して進化したという仮説がある (Obsorne & Sack 2012; Young et al. 2012)。しかし、系統樹から推定されるツノゴケ類のピレノイドの獲得は大気中の CO<sub>2</sub> 濃度が非常に高かった約 1 億年前である。

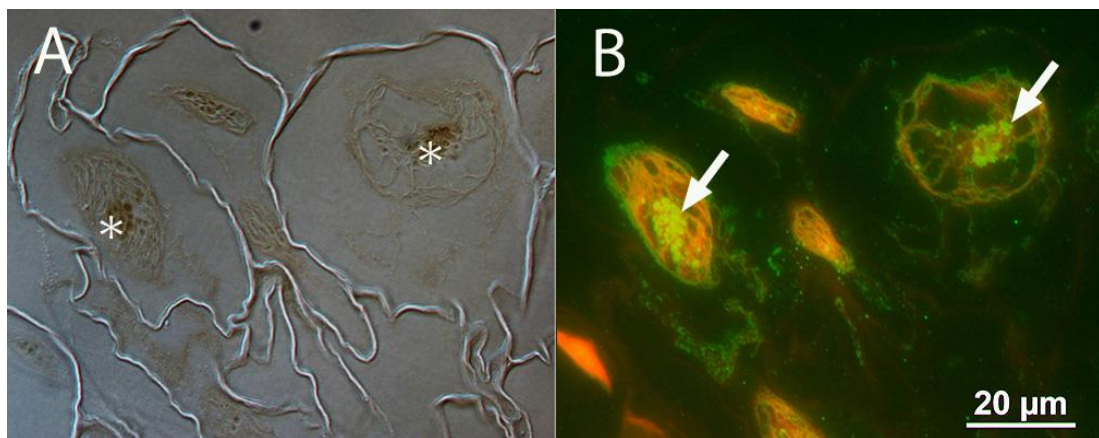


図 3. ピレノイドへのルビスコの局在 (ナガサキツノゴケ) (A) ピレノイド (星印) を含む葉緑体断面。(B) 抗ルビスコ抗体 (緑色) による染色はピレノイド付近に集中する (矢印)。赤色はクロロフィルの自家蛍光。

さらにそれとは独立に、現在よりも大気中の CO<sub>2</sub> 濃度が高かった約 3,500 万年前にも他の幾つかの系統でもピレノイドが獲得されたと推定されている(Villarreal & Renner 2012)。少なくとも、ピレノイドを持つ系統がツノゴケ類の進化史上、非同期的に出現し、CO<sub>2</sub> 濃度が高い時代もピレノイドが維持されているように見える。このことは、他の植物でこれまで提案されていた、二酸化炭素濃縮機構の進化起源と CO<sub>2</sub> 濃度が低い時期との相関関係を支持しない。ツノゴケ類の進化におけるピレノイドの獲得と維持は、大気中の CO<sub>2</sub> 濃度以外の要因にも関係しているのかもしれない。細胞分裂期以外は小さな葉緑体を多数持つアナナシツノゴケ属では、すべての種でピレノイドがないことは、色素体が複数化することで、ピレノイドの存在の優位性が小さくなることを示唆する。ピレノイドを持たないアナナシツノゴケ属と近縁でありながら、乾燥にもさらされる樹上に生育するキノボリツノゴケ属 (*Dendroceros*) にはピレノイドが存在することは、異なる生育環境への適応放散もピレノイドの獲得や消失と関連があることを示唆する。

ツノゴケの葉緑体は、他の陸上植物同様、チラコイド膜が積み重ねられたグラナを形成する。しかし、ツノゴケ類のグラナは短いチラコイドの積層からなり、末端膜が折り返されて閉じてはいない。つまりストロマが複雑に分岐したチラコイドによって分断されているが、他の陸上植物とは異なり、チラコイド内の空間を閉鎖的に囲む膜「囊」が存在しないと解釈されている。このようなツノゴケ類特有のチラコイドシステムは、チャンネル型チラコイドと呼ばれるがその機能は不明である (Vaughn et al. 1990)。

ツノゴケ類の成熟した葉状体の表皮細胞では、葉緑体の外形が滑らかではなく、たくさんの細長い突起が伸長していることがある (Frangedakis et al. 2021) (図 4)。これは、陸上植物の色素体に広くみられるストロミュールと呼ばれる構造とよく似ている。陸上植物のストロミュールは、色素体間での分子の輸送、色素体の表面積を増加による細胞質との物質交換の促進、ストレス応答など様々な細胞内コミュニケーションに関わっていると考えられている (Hanson & Conklin 2020)。単色素体性細胞においてもストロミュール様の構造が存在することは、色素体間での分子の輸送以外にも重要な機能があることを示唆する。多数の葉緑体を持つ他のコケ植物では、ツノゴケ類で見られるほどの顕著なストロミュールの発達は見られないことから、巨大な色素体を一つだけ持つ単色素体性に伴う何らかの機能的制約、例えば葉緑体の体積に対する葉緑体表面積の相対的低下を補っているのではないだろうか。

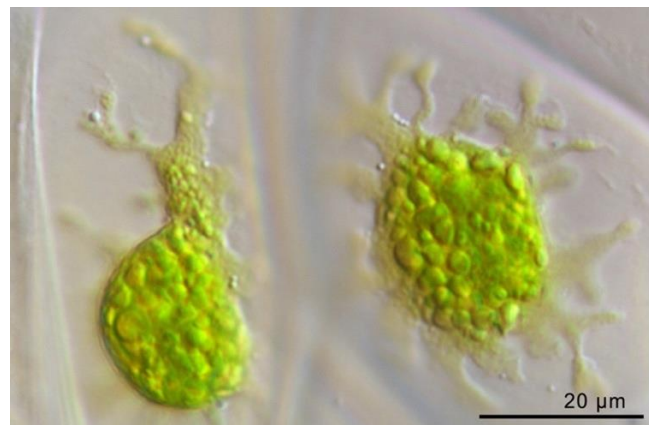


図 4. ナガサキツノゴケの葉緑体に発達するストロミュール様構造

### 3. 葉緑体定位運動

陸上植物の葉緑体は弱い光環境では、細胞内で光の方向に対し平面的に配置し、より多くの光を受容しようとする（集合反応）。また強い光環境では光障害を避けるために光の方向と平行になるような細胞壁面に沿って配置する（逃避反応）。ナガサキツノゴケ (*Anthoceros agrestis*) の場合、表皮層の細胞の葉緑体は外界に面した側の細胞壁に密着するように配置しており、単色素体の細胞においても他の植物の葉緑体の集合反応に相当する光定位運動が存在することが示唆される（図 5）。しかし他の陸上植物で知られているような強光下で側面の細胞壁へ葉緑体が逃避するような運動は報告がなく、筆者の予備的な実験でも少なくとも白色強光下での明確な逃避運動はみられないようであった。アナナシツノゴケ属では光障害を避けることと関連のありそうな現象として、葉緑体は弱い光環境では大きな平たい外形で内部には層状構造が発達しているが、光強度が高い場合には楕円形に収縮するという報告がある (Burr 1968)。

被子植物では葉緑体定位運動には、青色光受容体であるフォトトロピンが関与する。しかし一部の接合藻類、コケ植物、シダ植物では青色光だけでなく赤色光によっても葉緑体運動が誘導され、赤色光受容体フィトクロムと青色光受容体フォトトロピンの両方が関与することが示されている。さらに、シダ植物と接合藻の 1 種ヒザオリでは、N端にフィトクロムの光受容ドメイン、C端側にほぼ全長のフォトトロピンを持つ奇妙なキメラタンパク質、ネオクロムが発見された (Suetsugu et al. 2005)。これらの植物ではネオクロムを介した赤色光で誘導される葉緑体定位運動が存在する。シダ植物の多様化は赤色光を感知するフィトクロムと青色光を感知するフォトトロピンが一つの遺伝子に融合することで、林床の暗い環境に最適化された新しい適応進化が起きたのではないかと考えられている (Kawai et al 2003; Schneider et al. 2004)。陸上植物ではシダ植物以外にネオクロムをもつ植物は、コケ植物を含めて知られていなかったが、興味深いことに、最近ツノゴケ類からネオクロム遺伝子がみつかった。フォトトロピンとフィトクロム遺伝子ファミリーの大規模な系統解析からは、ツノゴケ類のネオクロム遺伝子の内部にシダ植物のネオクロム遺伝子が入れ子状に配置した系統樹が示されたことから、ツノゴケ類からシダ植物へネオクロム遺伝子が水平伝播した可能性が指摘されている (Li et al. 2014)。ツノゴケ類の単色素体細胞は、陸上植物葉緑体の光定位運動の進化起源や多様性を考える上でも興味深い。ネオクロム遺伝子の発見を機に、実験的な研究が進むことを期待したい。

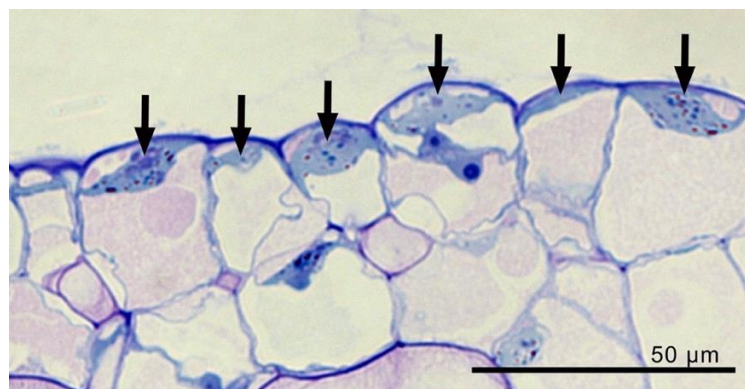


図 4. ナガサキツノゴケ葉状体の背面側表皮の樹脂切片。葉緑体（矢印）は光が入射する側に張り付く様に配置する。

#### 4. 細胞分裂

陸上植物の紡錘体形成様式には、藻類と同様に中心小体を持つ中心体を微小管形成中心 (MTOC) とするものから、被子植物タイプの細胞質に分散した MTOC を持つものまで、様々なものがみられる。この多様性は紡錘体の形成様式が藻類型から被子植物型に移行する様々な進化段階を反映していると考えられている (Shimamura 2004)。初期の陸上植物は、表層微小管という新たな微小管系を使って陸上に適応した体制を発達させる中で、有鞭毛の細胞を形成する時以外は、細胞内の主要な MTOC としての中心体を形成しなくなると考えられる。そして、中心体の代わりに紡錘体形成の足場として、葉緑体表面や、中心小体を持たない中心体様構造 (極形成体) が用いられるようになったと考えられる (Shimamura et al 2004)。ツノゴケ類の単色素体性細胞では、核の分裂に先立って葉緑体の分裂がおこり、葉緑体表面から紡錘体が発達し、核の分裂が葉緑体の分裂を追いかけるように行われることにより単色素体性が維持される (Brown & Lemmon 1990)。胞子体の減数分裂時には、胞子母細胞中で葉緑体が 4 つに分裂する過程で、四極性の第一分裂前期紡錘体が形成され、二度の核分裂は葉緑体の分裂によって決定された極性にしたがって起こり、単色素体性の胞子が形成される (Izumi & Ono 1994; Brown & Lemmon 1997)。

陸上植物の細胞の分裂間期には表層微小管系という独特な微小管系が細胞表層に平行に配向している。G2 期から前期の始めにかけて、将来の細胞質分裂予定位置 (新生した細胞板が既存の細胞壁に合着する位置) で表層微小管が密になり、分裂準備帯 (preprophase band; PPB) が形成される (図 5)。PPB は藻類では観察されないが、陸上植物のすべての分類群 (コケ, シダ, 種子植物) の体細胞分裂で観察される。ただしコケ植物では組織によっては PPB がみられない場合がある。また、種子植物のものほど微小管の束化がみられず、微小管の数も少ないことが知られている。ツノゴケ類では PPB の形成期に葉緑体 (葉緑体) の分裂もおこり、PPB は葉緑体の分裂が進行している狭窄部が存在する側では幅がせまく、全体として非対称な形状をしているのが特徴である (Brown & Lemmon 1988) (図 5B)。

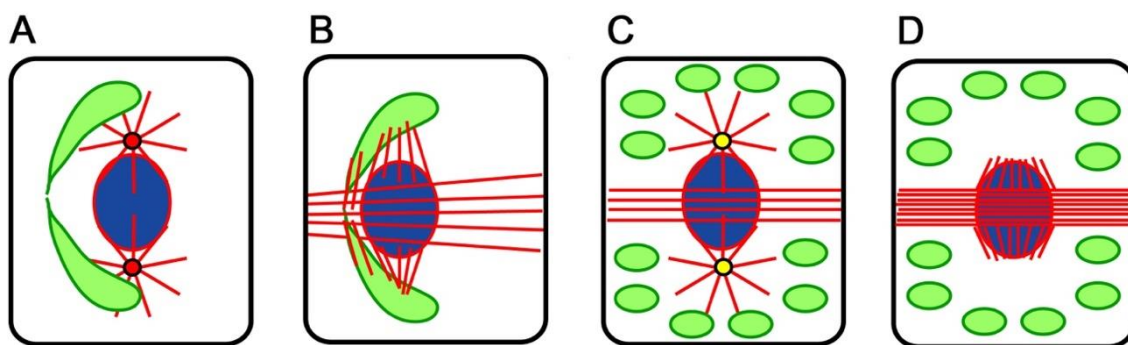


図 5. 陸上植物の紡錘体形成様式の多様性。赤色：微小管，青色：核，緑色：葉緑体。(A) 単色素体性の車軸藻類の紡錘体形成。中心体が紡錘体形成の起点となる。PPB はない。(B) ツノゴケ類の紡錘体形成様式。分裂中の葉緑体表面が紡錘体形成の足場となる。PPB は葉緑体が分裂している側で幅が狭い不均等な配置を示す。(C) コケ植物タイ類の紡錘体形成様式。分裂前期に出現する極形成体が紡錘体形成の起点となる。極形成体の出現後に微小管の本数が少なく、束化の程度も弱い PPB が出現する。(D) 被子植物の紡錘体形成様式。核の近傍で、細胞質オルガネラを足場とすることなく紡錘体形成が開始する、はっきりとした前期紡錘体形成が形成される以前に PPB が発達する。

## 5. まとめと今後の展望

ツノゴケ類の細胞には陸上植物として例外的で奇妙な性質が多いが、これまで植物科学における大きな関心が払われることはなかった。しかし、ツノゴケ類の系統的位置についてコケ植物もしくは陸上植物の最基部系統であることが有力となり、ゲノム情報の利用も可能になった現在、細胞生物学的な観点からもツノゴケの細胞システムにさらに大きな関心が払われるべきではないだろうか。

ツノゴケ類の細胞の単色素体システムは、陸上植物の祖先が持っていた性質と考えられ、陸上植物の細胞システムの進化を考える上で重要なモデルとなるかもしれない。陸上植物の進化の過程で、細胞あたりの葉緑体の数が増加し、それに伴い葉緑体サイズが小さくなったことには多くの利点があったと考えられている。例えば、葉緑体の表面積と体積の比率が高まり、光合成効率が向上したのかもしれない (Xiong et al. 2017)。また、より効果的な光順応のために細胞内での葉緑体の移動や再配置が可能になったかもしれない。強光下での障害を回避し、一部の葉緑体が機能的、遺伝的に損傷しても、他の多くの葉緑体がバックアップとして働けるようになったのかもしれない (Park et al. 1996; Trojan & Gabrys 1996; Königer et al. 2008)。ツノゴケ類でもゲノム配列が明らかになり、これまで藻類や被子植物で明らかになってきた葉緑体分裂の分子メカニズムとの比較が可能になってきた。今後、陸上植物で細胞あたりの葉緑体の数の増加をもたらされた要因について、遺伝子レベルで明らかになるかもしれない。被子植物の葉緑体の分裂に関与していると考えられる一連の遺伝子のうち、ナガサキツノゴケのゲノムには *parc6*, *pdv1*, *ftsZ2* の相同遺伝子を欠いていることが分かった (Li et al. 2020)。ヒメツリガネゴケやシロイヌナズナの *ftsZ2* ノックアウト変異体では、単色素体の表現型が得られることから (Martin et al. 2009; Schmitz et al. 2009), ナガサキツノゴケにおける *FtsZ2* の欠如は、ツノゴケ類の単色素体性に関係していることが示唆されている (Frangedakis et al. 2021)。しかし、単色素体性は、他のコケ植物やシダ植物でも組織特異的（主に分裂組織や、生殖細胞系列）に見られるため、遺伝子組成の比較以外の研究アプローチが必要である。

ツノゴケゲノム中には、二酸化炭素濃縮機構に関わる候補遺伝子として *LCIB* が見つかった (Li et al. 2020)。藻類では *LCIB* タンパク質は、ピレノイドの周りに分布して二酸化炭素の漏出を防ぐバリアとして働くと考えられている (Yamamoto et al. 2010)。この遺伝子は他の陸上植物には存在しないが、緑藻類と陸上植物の共通祖先では存在し、シャジクモ類、維管束植物、ツノゴケ類以外のコケ植物では失われたようである。細胞レベルでの二酸化炭素濃縮機構に関連する遺伝子を被子植物の細胞に導入し、被子植物の葉緑体にその機能を付与しようという試みは、緑藻類のクラミドモナスなどのピレノイドにおける分子機序をモデルとして進められてきたが、ツノゴケ類も新たなモデルとして注目されている (Li et al. 2017)。

## 引用文献

- Bartlett, E.M. 1928. A comparative study of the development of the sporophyte in the Anthocerotae, with special reference to the genus *Anthoceros*. *Ann. Bot.* 42: 409–430
- Burr, F.A. 1968. Chloroplast Structure and Division in *Megaceros* Species. PhD Dissertation (Univ of California, Berkeley).

- Burr, F.A. 1969. Reduction in chloroplast number during gametophyte regeneration in *Megaceros flagellaris*. *Bryologist* 72: 200–209.
- Burr, F.A. 1970. Phylogenetic transitions in the chloroplast number of the Anthocerotales I. The number and ultrastructure of the mature plastids. *Amer. J. Bot.* 57: 97–110.
- Brown, R.C. & Lemmon, B. E. 1988. Preprophasic microtubule systems and development of the mitotic spindle in hornworts. *Protoplasma* 143, 11–21.
- Brown, R.C. & Lemmon, B.E. 1990. Monoplastidic cell division in lower land plants. *Amer. J. Bot.* 77: 559–571
- Brown, R.C. Lemmon, B.E. 1997. The quadripolar microtubule system in lower land plants. *J. Plant Res.* 110: 93–106.
- Brown, R.C. Lemmon, B. E., & Shimamura, M., 2010. Diversity in meiotic spindle origin and determination of cytokinetic planes in sporogenesis of complex thalloid liverworts (Marchantiopsida) *J. Plant Res.* 123: 589–605
- Frangedakis, E., Shimamura, M., Villarreal, J.C., Li, F-W., Tomaselli, M., Waller, M., Sakakibara, K., Renzaglia, K.S., & Szövényi, P. 2021, The hornworts: morphology, evolution and development. *New Phytol.* 229: 735–754.
- Graham, L.E. 1993. *The Origin of Land Plants*. Wiley & Sons, New York. 287 pp.
- Hanson, D.T., Andrews, T.J., & Badger, M.R. 2002. Variability of the pyrenoid-based CO<sub>2</sub> concentrating mechanism in hornworts (Anthocerotophyta). *Funct. Plant. Biol.* 29: 407–416.
- Hanson, M.R. & Conklin, P.L. 2020. Stromules, functional extensions of plastids within the plant cell. *Curr. Opin. Plant Biol.* 58: 25–32.
- 長谷川二郎・和田清美 1992. ツノゴケ類の孢子体細胞中の葉緑体数. *植物分類地理* 43: 37–43.
- Izumi, Y., Takamiya, M., & Fukui, K. 1993. Chloroplast division in cultured cells of the hornwort *Anthoceros punctatus*. *J. Plant Res.* 106: 319–325.
- Izumi, Y., & Ono, K. 1994. Pattern of the plastid division in spore mother cells of the hornwort *Anthoceros punctatus*. *J. Plant Res.* 107: 147–152.
- Kawai, H., Kanegae, T.T., Christensen, S., Kiyosue, T., Sato, Y., Imaizumi, T., Kadota, A., & Wada, M.M. 2003. Responses of ferns to red light are mediated by an unconventional photoreceptor. *Nature* 421: 287–290.
- Königer, M., Delamaide, J. A., Marlow, E. D., & Harris, G. C. 2008. *Arabidopsis thaliana* leaves with altered chloroplast numbers and chloroplast movement exhibit impaired adjustments to both low and high light. *J. Exp. Bot.* 59: 2285–2297.
- Li, F. W., Villarreal, J. C., Kelly, S., Rothfels, C. J., Melkonian, M., Frangedakis, E., Ruhsam, M., Sigel, E. M., Der, J. P., Pittermann, J. et al. 2014. Horizontal transfer of an adaptive chimeric photoreceptor from bryophytes to ferns. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111(18):6672–6677
- Li F-W., Villarreal J.C., & Szövényi, P. 2017. Hornworts: An overlooked window into carbon-concentrating mechanisms. *Trends Plant Sci.* 22: :275–277



- Li F-W., Nishiyama, T., Waller, M., Frangedakis, E., Keller, J., Li, Z, Fernandez-Pozo, N., Barker, M. S, Bennett, T, Blázquez, M. A. et al. 2020. Anthoceros genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. *Nature Plants* 6: 259–272.
- Martin, A, Lang, D., Hanke, S.T., Mueller, S.J.X., Sarnighausen, E., Vervliet-Scheebaum, M., & Reski, R. 2009. Targeted gene knockouts reveal overlapping functions of the five *Physcomitrella patens* FtsZ isoforms in chloroplast division, chloroplast shaping, cell patterning, plant development, and gravity sensing. *Molecular Plant* 2: 1359–1372.
- McKay, R.M.L. & Gibbs, S.P. 1991. Composition and function of pyrenoids: cytochemical and immunocytochemical approaches. *Can. J. Bot.* 69: 1040–1052.
- Osborne, C.P. & Sack, L. 2012. Evolution of C4 plants: a new hypothesis for an interaction of CO2 and water relations mediated by plant hydraulics. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 367: 583–600.
- Park, Y.I, Chow, W.S., & Anderson, J.M. 1996. Chloroplast movement in the shade plant *Tradescantia albiflora* helps protect photosystem II against light stress. *Plant Physiology* 111: 867–875.
- Schneider, H., Schuettelpelz, E., Pryer, K.M., Cranfill, R., Magallón, S., & Lupia, R. 2004. Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature* 428: 553–557.
- Schmitz, A.J., Glynn, J.M., Bradley, J.S., Stokes, K.D., & Osteryoung, K.W. 2009. *Arabidopsis* FtsZ2-1 and FtsZ2-2 are functionally redundant, but FtsZ based plastid division is not essential for chloroplast partitioning or plant growth and development. *Molecular Plant* 2: 1211–1222.
- 嶋村正樹 2004. 下等陸上植物で見られる単色素体性細胞について. *Plant Morphology* 16: 83–92.
- Shimamura, M., Mineyuki, Y., & Deguchi, H. 2003. A review of the occurrence of monoplastidic meiosis in liverworts. *J. Hattori Bot. Lab.* 94: 179–186.
- Shimamura, M., Brown, R.C., Lemmon, B.E., Akashi, T., Mizuno, K., Nishihara, N. Tomizawa K. I., Yoshimoto, K., Deguchi, H., Hosoya, H., Horio, T., & Mineyuki, Y. 2004.  $\gamma$ -Tubulin in basal land plants: characterization, localization, and implication in the evolution of acentriolar microtubule organizing centers. *Plant Cell* 16: 45–59.
- Shimamura, M. 2014. Monoplastidic cells in lower land plants. In Noguchi, T. et al. (eds) *Atlas of Plant Cell Structure*. Springer, Tokyo. pp. 56–57.
- Suetsugu, N., Mittmann, F., Wagner, G., Hughes, J., & Wada M. 2005. A chimeric photoreceptor gene, *NEOCHROME*, has arisen twice during plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102:13705–13709.
- Trojan, A., & Gabrys, H. 1996. Chloroplast distribution in *Arabidopsis thaliana* (L.) depends on light conditions during growth. *Plant Physiol.* 111: 419–425.
- Villarreal, J.C., & Renner, S.S. 2012. Hornwort pyrenoids, carbon-concentrating structures, evolved and were lost at least five times during the last 100 million years. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109: 18873–18878

- Vaughn K.C., Campbell, E.O., Hasegawa, J., Owen, H. A., & Renzaglia, K.S. 1990. The pyrenoid is the site of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase accumulation in the hornwort (Bryophyta: Anthocerotae) chloroplast. *Protoplasma* 156: 117–129.
- Vaughn, K.C., Ligrone, R., Owen, H.A., Hasegawa, J., Campbell, E. O., Renzaglia, K. S., & Monge-Najera, J. (1992). “The anthocerotite chloroplast: A review”. *New Phytol.* 120: 169–190.
- Xiong, D., Huang, J., Peng, S., & Li, Y. 2017. A few enlarged chloroplasts are less efficient in photosynthesis than a large population of small chloroplasts in *Arabidopsis thaliana*. *Sci. Rep.* 7: 5782.
- Yamano, T., Tsujikawa, T., Hatano, K., Ozawa, S., Takahashi, Y., & Fukuzawa, H. 2010. Light and low-CO<sub>2</sub>-dependent LCIB-LCIC complex localization in the chloroplast supports the carbon-concentrating mechanism in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Cell Physiol.* 51:1453–1468.
- Young, J.N., Rickaby, R.E.M., Kapralov, M.V., & Filatov, D.A. 2012. Adaptive signals in algal Rubisco reveal a history of ancient atmospheric carbon dioxide. *Philos. Trans. R. Soc.* 367: 483–492.