ツノゴケの組織と形態

小藤 累美子¹, 嶋村 正樹²

¹金沢大学 理工研究域 生命システム学系 〒920-1192 金沢市角間町 ²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

Morphology and Anatomy of Hornwort

Rumiko Kofuji¹, Masaki Shimamura² ¹Faculty of Biological Science and Technology, Institute of Science and Engineering, Kanazawa University Kakuma, Kanazawa, Ishikawa, 920-1192, Japan ²Graduate School of Integrated Sciences for Life, Hiroshima University 1-3-1 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima 739-8536, Japan Keywords: gametophyte, hornworts, morphological evolution, sporophyte DOI: 10.24480/bsj-review.12d4.00217

1. はじめに

ッノゴケを野外で見つけたことのある人はさほど多くないだろう。ツノ状の胞子体を形成 していない時期の平たい配偶体(葉状体)は、ひと目でツノゴケだと気づくことは難しい。 水田や畑地、街中でも広く生育するナガサキツノゴケ(*Anthoceros agrestis*)でさえ、直径数 cm 程度の薄い葉状体は目立たず、雨に遭えば地面に密着して紛れてしまう(図1)。しかし、 顕微鏡レベルで観察してみれば、茎と葉の区別がない薄い葉状体にも、様々な組織分化があ る。葉状体には、背面側に陥没するように生殖細胞を保護する造精器、造卵器が形成され、



図 1. ナガサキツノゴケ Anthoceros agrestis (A) 普段の様子。(B) 雨上がりの様子。

葉状体の内部には、シアノバクテリアの共生腔や粘液腔といったツノゴケ類に特徴的な構造 も形成される。一方、ツノ状の胞子体はそのほとんどが胞子嚢で、基部から先端まで同心円 状の組織分化が見られ、表面には2つの孔辺細胞からなる気孔が存在する。胞子嚢の基部に は持続的な分裂組織があり、先端側に向けて組織の分化、成長が進行する。そして最も発生 の進んだ先端から裂開し、順次成熟した胞子が放出されるという、陸上植物の胞子体として、 他のコケ植物や維管束植物に類を見ない特異な構造を持つ。

本稿では、ツノゴケの配偶体と胞子体の組織と形態および発生について、実験系統であり 全ゲノム配列が決定されている *Anthoceros agrestis* Oxford 系統(Li et al. 2020, Frangedakis et al. 2020)での知見を中心として、進化的考察を交えながら紹介する。

2. コケ植物における配偶体の立体体制の進化

ツノゴケ類の系統的位置については長谷川(2021)に詳細が述べられているが,近年の大 規模データを用いた分子系統解析からは,コケ植物は単系統群で,ツノゴケ類が基部で分岐 した後,セン類とタイ類が分岐したとの結果が得られている(図 2, Puttick et al. 2018, OTPT Initiative 2019)。タイ類の分類群間の系統関係(Forrest et al. 2006, Yu et al. 2020)と合わせて, コケ植物の系統と配偶体の立体体制の関係を図 2 に示す。

ッノゴケ類とセン類ではすべての種が例外なくそれぞれ平たい葉状性,茎と葉の区別があ る茎葉性であるが、タイ類では大まかな系統群ごとに体制が異なる。しかし、タイ類のほと んどの種が茎葉性であり、最基部の系統を占めるコマチゴケ綱も茎葉性であるため、最節約 的に考えるとタイ類の共通祖先は茎葉性と考えられている。そして、最近まで主流であった タイ類が陸上植物の基部に位置するという考えに基づけば、コケ植物が進化の過程で最初に 獲得した立体体制は茎葉性であることが支持される。したがって、腹鱗片などの葉状体上の 小さな突起物は、かつて葉であったものの名残であり、平たい葉状体性は茎葉体の扁平化と 葉の癒合によって退化的に生じた可能性が指摘されている(Mehra 1957ab, Naramoto et al. 2019)。

一方,ツノゴケが単系統群であるコケ植物の系統基部に位置するという新しい考え方に基づけば、コケ植物の配偶体が最初に獲得した立体体制は平たい葉状性であったという可能性が浮上する。しかし、セン類とタイ類がそれぞれ、12,000種、8,000種を擁するのに対して、ツノゴケ類は現存する種が200種類程度と非常に少なく(長谷川2021)、かつて存在した形態的多様性が失われたという可能性も否定できない。コケ植物の祖先は、葉状性でも茎葉性でもなく、葉を持たない分枝する軸のみからなる植物であって、そこから葉状体や茎葉性が多系統的に進化したという可能性もある (Ligrone et al. 2012)。系統関係から安易に植物の体制の進化を推察するのは時期尚早であり、今後、古生物学的研究、分子発生学的研究の進展により、コケ植物の祖先の形態が明らかになることを期待する。



図 2. コケ植物の系統と配偶体の立体体制

3. 葉状体

ッノゴケ類の葉状体は、タイ類ゼニゴケの複雑葉状体とは異なり背面側の気室や腹面側の 鱗片をつくらないため、平滑な外観を持つ。しかし、葉状体には背腹性があり、背側に造精 器と造卵器、腹側に粘液孔と仮根を形成する(図 3A,B)。造精器と造卵器は、葉状体背面に 埋没するように形成される。粘液孔は、葉状体腹面側に開口する細胞間隙で、共生藻(シア ノバクテリア)の侵入経路となる。仮根は、表皮細胞から長く伸長した単細胞性である点で、 タイ類の仮根や被子植物の根毛と同様であり、多数の細胞が連なったセン類の仮根とは異な る。葉状体の内部には、粘液に満たされた細胞間隙である粘液腔とシアノバクテリアのコロ ニーが形成される共生腔が分化する。

葉状体は幹細胞である頂端細胞の規則正しい細胞分裂面の転換と、その周辺での周期的な 各器官の分化によって形成される。頂端ノッチの奥に存在する頂端細胞は、ゼニゴケと同様 に上下(背腹)左右の4方向に切り出し面を持つ(図3G)。キノボリツノゴケ属(*Dendroceros*) のみ、基部方向と左右の3面で切り出すスライスかまぼこ型の頂端細胞を持つが、この属は、 中央部以外は単細胞厚の例外的な形態の葉状体を持ち、ツノゴケ類の系統では末端に位置す ることから、この頂端細胞の切り出しパターンは派生的な特徴であると推定される(Renzaglia 1978, Renzaglia et al. 2007、長谷川 2021)。

ゼニゴケの葉状体が先端部に明瞭なノッチ(頂端細胞を有する凹み)を1か所持つのに対 し、ツノゴケ類は周縁に不規則な大小のノッチを持つ(図3C)。また、ナガサキツノゴケの 葉状体は他のツノゴケ類と異なり、周縁部全体に多数の細かい刻みがあり、一見して多数の ノッチを持つように見える(図3B)。しかしこれは、頂端細胞を含むノッチで規則正しい細 胞分裂で切り出された細胞群が、その後の成長過程において、葉状体の縁で不均等な細胞分 裂頻度を示すことに由来する。多数の見かけ上のノッチのうち、頂端細胞を有する真のノッ チはごく一部であり、その周辺でのみ生殖器官、粘液孔、仮根の分化が開始していることで 識別できる。



図3. ツノゴケ類の葉状体 (A) ツノゴケ属の葉状体の縦断面の模式図。(B) ナガサキツノゴケ Anthoceros agrestis の背面。(C)-(F) ニワツノゴケ Phaeoceros carolinianus の葉状体。矢印はノッ チ。矢尻は粘液孔。*は頂端細胞。(D)は(C)の赤枠の領域。(E)は(D)の中央付近のノッチの拡大。(E) の最下図は、縦断面を背面メロファイト、腹面メロファイトごとに色付けした。(G) ツノゴケ類の頂 端細胞と切り出し面の模式図。

3-1. 胞子から葉状体の発生

ツノゴケ類においても他のコケ植物と同様,胞子が発芽してまず原糸体を形成したのちに 特有の形態の頂端細胞が現れ,そこを起点としてノッチを持つ葉状体へと発達する(図 4, 5)。原糸体とは protonema に対応する学術用語で,コケ植物の胞子が発芽してつくられる構 造のうち,葉状体や茎葉体を形成する頂端細胞の出現以前に作られる構造を言う(Nehira 1983)。分類群によって糸状,シート状,塊状のものが存在し,ツノゴケ類は一般に塊状の原 糸体をつくるとされるが,胞子発芽直後に発芽管(germ tube)と呼ばれる細胞が直線状に連 なった構造をつくる種と,発芽管が短いか不明瞭で,直ちに塊状の構造をつくる種がある

(Mehra & Kachroo 1962)。発芽管は弱光下で長くなることが知られており(Mehra & Kachroo 1962, Frangedakis et al. 2020),種による形態の違いは光の強さに対する応答性の違いを反映しているのかもしれない(図 4)。胞子に近い,発芽管の基部側からは最初の仮根が生える(図 4D)。また,原糸体の側面には粘液孔がつくられ,側面と基部は腹側のアイデンティティを持つと考えられる。原糸体側面に粘液孔と出っ張りが形成された後,上下(背腹)左右の4方向に細胞を切り出す頂端細胞(図 5D*)が分化する。発生が進むとノッチが現れ(図 5E),成長するに伴いノッチの数が増加する(図 5F)。ノッチの奥には頂端細胞が存在し(図 6),発生が進むとノッチを構成する細胞数が増加してノッチは拡大する(図 5F, G, 図 7)。



図 4. ツノゴケ類の胞子発芽(A-D)ナガサキツノゴケの胞子発芽過程。(E) ニワツノゴケの原糸体 (発芽管)。(A) 胞子の求心面側から発芽が開始する。(B) 発芽管の伸長方向を横断するように最初の 細胞分裂面が挿入される。(C) 発芽管の伸長方向を横断するように数回の細胞分裂が起きた後,先端部 で球状の細胞塊が作られ始める。(D) 発芽管の基部側に最初の仮根が分化する。(E) 発芽管の長さは, 光条件やツノゴケ類の種ごとに違いがある。



図 5. ナガサキツノゴケの原糸体からロゼット状の葉状体が形成される過程 (A-D) 原糸体。(E) 原糸体の一部から葉状体の分化が始まった様子 (矢印)。(F-H) 葉状体。矢尻は仮根を指す。 (B,D)は, A,C と同じ段階の原糸体の出っ張りを A,C の矢印の方向から見た 3D 像。(E-G)はノッチを腹面から見たもの。(H) G の縦断面。ピンク矢印はノッチ, *は頂端細胞を示す。スケールバーはいずれも 100 µm。

葉状体の頂端細胞は露出しており,周囲は粘液で覆われている。頂端細胞付近の腹面には 粘液孔がつくられる(図6,7)。気孔の孔辺細胞のような2つの細胞の間の中央部が開くが, その奥には腔所がない(図7B,図3D,F)。開く前に内部に特定の配置と形態の細胞が形成 されていることから,孔辺細胞様の細胞とこれらの細胞は一連の構造物であると考えられる (図3F横断面)。成長して葉状体の厚みを増した部分では,内部が粘液で満たされた粘液孔 が見られる(Frangedakis et al. 2020)。またツノゴケ属の発達した葉状体内部には粘液で満た

された大きな粘液腔が多数存在する(図 3A, Renzaglia 1978)。一方,粘液がどこでどのよう につくられるのかはわかっていない。またツノゴケ属は葉状体の周縁に 1~2 細胞層からなる 薄いローブをつくるが(図 3B,図 5F,G),ローブは頂端細胞ではなく周縁分裂組織によっ て成長する(Mehra & Kachroo 1962)。培養条件下の *A. agrestis* Oxford 系統では,他のツノゴ ケ類とは異なりノッチからは常に配偶子嚢が形成されるが,これがツノゴケ属に共通する特 徴かどうかは不明である。



図 6. ナガサキツノゴケの頂端ノッチと頂端細胞 (A) 葉状体を背面から見たもの。ピンク矢印はノ ッチ。白矢尻は仮根。 (B) A を矢印側から見たもの。(C) 葉状体の腹面側の並皮面で, B のオレンジ色 の点線での光学切片。黄色矢尻は粘液孔。(D) 頂端細胞を通る縦断面で, B, C の白色の点線での光学 切片。水色矢尻は発生初期の造精器。*は頂端細胞。スケールバーはいずれも 50 µm。



図7. ナガサキツノゴケの発生の進んだ頂端ノッチ (A) 葉状体を腹面から見たもの。ピンク矢印はノ ッチ。黄色矢尻は粘液孔。(B) A の赤色点線での縦断面。(C) A の腹面側の並皮切片。(D) C に平行な, A の背面側の光学切片。ピンク色矢尻は造卵器。スケールバーはいずれも 50 µm。

3-2. 造精器・造卵器の発生

ツノゴケ類は雌雄同株種が60%を占めるが,同属内でも雌雄同株種と雌雄異株種が存在し, 進化の過程で双方向の変化が起きたと推定されている(Villarreal & Renner 2013)。実験系統 が作られたツノゴケのモデル種 Anthoceros agrestis は雌雄同株で,造精器が先に形成され,造 卵器は遅れて形成される雄性先熟である(図 6,図 7)。造精器,造卵器とも頂端細胞から背

面に切り出された細胞からつくられ(Campbell 1913),葉状体の背面には,頂端ノッチから 葉状体の中央部に向かって,発生が徐々に進んだ造精器腔(後述)と造卵器が連続的に観察 される(図 6D,図 7D,図 8A)。

ツノゴケ類は他のコケ植物同様に多細胞性の造精器,造卵器を形成するが,それらが葉状体の内部で発生する点では他のコケ植物とは異なる。特に造精器は造精器腔(antheridial chamber)と呼ばれる表面から陥没した腔所で発生するという,他の植物には見られない特徴を持つ。一つの造精器腔内に形成される造精器の数は分類群ごとに1~数10個と多様で,造精器腔の底からのびた細い柄の上部に,内部に精子をつくる膨らんだ構造が形成される(図8G,H)。造精器腔あたりの造精器数は,ツノゴケ類の進化の過程で段階的に減少したと考えられている(Renzaglia et al. 2008)。造精器は1細胞から発生し,最初の分裂面が縦方向に入り(図8G 左),次にそれぞれの細胞で最初の分裂と直交する縦の分裂面が入り4細胞となる

(Renzaglia 1978)。その後横方向の分裂が起き,基部の将来柄となる細胞と先端の配偶子嚢をつくる細胞が分化する。配偶子嚢となる上下2段計8細胞のそれぞれで内外を分ける斜めの分裂が起き,外側の一細胞層からなるジャケットと内側の生殖細胞が分かれる(図 8G, Renzaglia 1978)。セン類・タイ類とは、多細胞からなる突出した構造を形成した後、先端側の複数の細胞でジャケット細胞と生殖細胞を内外に分ける分裂が起き、多細胞性の配偶子嚢をつくるという点で共通しているが、最初の一細胞における分裂面が縦方向で、将来柄になる基部の細胞と配偶子嚢をつくる先端部の細胞が分かれるのは4細胞になった後という点で、異なっている。

ツノゴケ類に特有の造精器腔と内部の造精器は、葉状体背面の表皮細胞が並層分裂したの ち、外側の細胞が造精器腔の屋根へと発生し、内側の細胞から造精器がつくられる(Campbell 1913)。表皮細胞が並層分裂して外側の細胞が覆いとなり内側の細胞から精子が発生すると いう点で、小葉植物および真嚢シダ類の造精器と似ていると言われてきたが(Smith 1955, Renzaglia et al. 2000),筆者らの研究からツノゴケ属では異なる発生過程を示すことがわかっ てきた。これまで不明であった内部の腔所がどのように形成されるのか、形成初期に内部を 満たす粘液がどこから作られるのかについても、ツノゴケ属では明らかになった。

造卵器は、先端が表面から突出するがその他は葉状体内部に埋もれている(図8)。ツノゴ ケ類では、まず表面の一細胞で縦に3回の分裂が起き三角柱状の細胞がつくられ、次にこの 三角柱状の細胞が並層分裂し、内側の細胞から卵細胞と腹腔細胞が、外側の細胞からは頸溝 細胞と蓋細胞がつくられる(図8F, Campbell 1913, Smith 1955, Renzaglia et al. 2000)。セン類・ タイ類の造卵器は、表面に突出した一細胞から全体が突出した構造へと発生する点でツノゴ ケ類とは異なるが、それ以外の発生過程は共通している。筆者らのツノゴケ属での観察から 造卵器の発生過程も従来の記述とは一部異なることがわかってきており、他属での発生過程 の再検討が必要である。



図8. ナガサキツノゴケの造精器・造卵器の発生 (A) 背面から見た葉状体。ピンク色の矢尻は造卵 器の1つ,水色の矢尻は造精器の一つを指す。(B) 背面に突出している造卵器の先端。3つの造卵器 が見えている。 (C) 1つの造精器腔。内部に多数の造精器がある。(D,E) 造卵器。(F) 造卵器の発生 過程。(G) 造精器の発生過程。(H) 造精器腔内の造精器。写真上部のものほど発生過程が進んでい る。(F,G)のスケールバーは 20 µm。

4. 共生

維管束植物では,被子植物のグンネラ属,裸子植物のソテツ目,シダ植物のアカウキクサ など様々な系統群で,植物組織内部でのシアノバクテリアとの共生関係が散発的に報告され ている (Bergman et al. 1992, Adams 2002)。コケ植物においても、シアノバクテリアとの共生 関係が存在することが指摘されているが、多くの場合、シアノバクテリアの植物表面への付 着や死細胞内部への侵入であり、共生のための特別な組織分化の例は少ない(Solheim & Zielke 2002)。しかしながら、タイ類のウスバゼニゴケ科とツノゴケ類のすべての種では、葉状体内 部にシアノバクテリアが共生する共生腔が分化することが知られている (Ridgway 1967, Stewart & Rodgers 1977ab, Enderlin & Meeks 1983, Kimura & Nakano, 1990)。シアノバクテリア は、光合成を行うだけでなく、大気中の窒素を固定する能力を備えており、共生関係を結ん だ植物に対して、固定した窒素分をアンモニウム塩などの植物が利用可能な様態で提供して いる (Meeks et al. 1983)。陸上植物と共生するシアノバクテリアは多くの場合、糸状体から

なるネンジュモ属であり、糸状体の所々にはヘテロシスト(窒素固定に特化した異質細胞) が分化している(Vagnoli et al. 1992)。ツノゴケ類では、シアノバクテリアは、ホルモゴニア と呼ばれる運動性のある連鎖体として、葉状体腹面側に形成される粘液孔に誘引され、そこ から葉状体内部に侵入する(Adams & Duggan 2008)(図9A)。粘液孔の内部には粘液で満た された細胞間隙が発達する。シアノバクテリアが侵入し、増殖を開始すると、粘液孔は閉じ、 内部の細胞間隙が楕円球型に大きく成長して、共生腔となる(図9B)。

陸上植物の多くはアーバスキュラー菌根菌との共生を行うことで、効率よくリン酸を得て おり、4 億年以上前の古い植物化石においても菌根菌との共生の痕跡が報告されている (Strullu-Derrien et al. 2018)。ツノゴケ類の葉状体の内部には、アーバスキュラー菌根菌の特徴 を持つ菌糸も侵入しており、植物と菌類の共生を通じたリン獲得の進化起源を考える上でも 重要と考えられる(図9C)。シアノバクテリアや菌類との共生は配偶体(葉状体)のみの特 徴で、胞子体には見られないようである(Stewart & Rodgers 1977a)。



図 9.共生に関連する形態(A) 葉状体ノッチ周辺の腹面側に形成される粘液孔。周辺に運動性を持っ たシアノバクテリアの連鎖体(ホルモゴニア)が集まっている。(B) 葉状体内部のシアノバクテリア の共生腔。(C)葉状体の細胞に見られる共生菌の菌糸。A,C はニワツノゴケ, B はナガサキツノゴケ。

5. 受精と胞子体の初期発生

造卵器が成熟するにつれ,腹腔細胞と頸溝細胞は退化消失し,精子が造卵器に侵入するための通路が開口する(図8E,F,図10A)。ナガサキツノゴケでは,一つの造精器腔の内部には,造精器が複数作られ,それらの成熟のタイミングは同調していないため,造精器腔からは,時間をおいて継続的に精子の放出が行われるようである(図8H,図10B)。精子は,他のコケ植物と同様,頭部に2本の鞭毛を持つ(図10C)。セン類・タイ類では,精子の鞭毛基部の2つの基底小体は,前後にずれて隣接して並ぶが,ツノゴケ類では,前後のずれはない。また,ほとんどのコケ植物で精子の核は緩やかに左螺旋を描いて伸長しているがツノゴケ類だけは例外に右螺旋(dextral)である(Renzaglia & Duckett 1989)。

ッノゴケ類では、受精後、接合子(受精卵)の最初の分裂は造卵器の軸に対して平行に起こる(図 11A)。これは、最初の細胞分裂面が造卵器の長軸方向に対して、横断的に挿入され

るセン類・タイ類とは異なっている (Campbell 1913, Renzaglia 1978) 。胞子体の細胞が 20 細 胞以上となる前に,胞子体の上部では並層分裂が起こり,外界に面した細胞層 (アンフィテ シウム amphithecium) と内側の細胞 (エンドテシウム endothecium) が形成される。エンドテ シウムからは,胞子体の中心部を占めるコルメラ (軸柱) と呼ばれる軸状の組織が形成され る。胞子を形成する組織は,タイ類と多くのセン類ではエンドテシウム起源だが,ツノゴケ 類ではアンフィテシウム起源とされる (Campbell 1913, Lal & Bhandari 1968, Schofield 1985) 。 ただし,軸柱がほとんど発達しないツノゴケモドキ属 (長谷川 2021 参照) では,胞子を形成 する組織の発生起源はよくわかっていない。その後の成長で胞子体は,上下 (先端–基部)方 向に大きく3つの領域で構成されるようになる。もっとも下の領域が,胞子体の足(foot)を生 成し,その上の領域が胞子体の基部分裂組織,その上部が胞子体の先端部を生じる (図 11B, C)。胞子体の足と先端部の細胞は胞子体の発達の初期に分裂を停止する (Ligrone et al. 2012)。



図 10 成熟した造卵器中の卵と成熟した造精器と精子(ナガサキツノゴケ) (A) 成熟した造卵器の 縦断切片。(B) 造精器腔の縦断切片。左端は成熟した精子を含む造精器。(C) 精子。



図 11 胞子体の初期発生(ニワツノゴケ)(A) 受精卵の最初の細胞分裂面(矢尻)。(B) 数 10 細胞からなる若い胞子体。(C) B と同じ胞子体の3つの領域の分化を示す。

6. 胞子体の形態

他のコケ植物と同様に、胞子体は独立生活を行わず、配偶体に依存して成長する。若い胞 子体は苞膜 (involucre) と呼ばれる配偶体由来の組織に囲まれているが、成長するに従い、苞 膜の上部から突き出して成長を続ける(図 12A)。図 12B にナガサキツノゴケの胞子体の基 部を含む縦断面,図 12C に胞子体の横断面を示す。胞子体は、基部分裂組織での細胞分裂に 依存して成長し、胞子体の新しい部分を上向きに継続的に生成する。この分裂組織は永続的 に維持されることはなく、ツノゴケ類の種類ごとに細胞分裂の持続期間は異なるが、ナガサ キツノゴケの場合, 胞子体が高さ数 cm 程度に達するまでに分裂を停止する。 胞子体の基部末 端は、球根状の足によって配偶体に固定されている(図 12B)。配偶体と胞子体の境界領域は 胎座と呼ばれ,配偶体から胞子体への栄養素の移動の場となっている。 胎座領域では,複雑 に肥厚した細胞が、セン類では主に胞子体側、タイ類では配偶体側と胞子体側双方で観察さ れるが、ツノゴケ類では配偶体側の細胞にのみ複雑な肥厚が見られる (Ligrone & Renzaglia 1990)(図 12D)。成熟した胞子体の横断面を観察すると、中心部から軸柱(コルメラ columella), 胞子と弾糸(または偽弾糸),同化組織,表皮組織が認められる(図12C)。軸柱は胞子体の 中央部の軸状の組織で、ナガサキツノゴケの場合16個の細胞列で構成されている(図12C)。 軸柱と同化組織の間の細胞列は胞原組織となり、胞子母細胞と弾糸母細胞が上下方向に交互 に分化する。胞子が成熟した部分は胞子嚢壁が縦方向に2裂して胞子を散布する(図12E)。 胞子母細胞は減数分裂を行い4 つの胞子を形成するが、弾糸母細胞は減数分裂を行わず、肥 厚した死細胞となる。弾糸母細胞が螺旋状の肥厚を形成しながら死細胞となり、乾湿運動を 行う弾糸を形成する種もあるが (Shimamura 2009), ナガサキツノゴケでは弾糸母細胞が体細 胞分裂を行い、数個の細胞が連なった偽弾糸を形成する(図 12F)。

ほとんどのツノゴケ類では、胞子体に2つの孔辺細胞に囲まれた気孔がある(図12G,H)。 最近の研究では、ツノゴケ類の気孔が、胞子体の乾燥とそれに伴う胞子体の裂開と胞子の分 散に関与していることが示唆されている(Renzaglia et al. 2017, Pressel et al. 2018)。気孔は胞 子体の基部で形成されるが、最初は孔辺細胞の間に隙間は存在せず、気孔は閉じている(図 12G)。胞子体が上方に成長し、孔辺細胞の細胞壁が厚くなるに従い、孔辺細胞の間に細孔が 開き胞子体内部の乾燥が進み、胞子体の裂開が促進される(図 12H)。ツノゴケ類の気孔は 一過的に開き、その後開いたまま孔辺細胞が崩壊し、閉じることはない。つまり一般的に気 孔の開閉運動として知られる、ABA や CO₂などの外因性シグナルに対する生理学的な応答を 欠いているようである(Pressel et al. 2018)。シロイヌナズナとの孔辺細胞の細胞壁の組成の 比較も、ツノゴケ類の気孔が被子植物と異なる性質を持つことを示唆している(Merced & Renzaglia 2019)。ツノゴケ類の気孔は、シルル紀やデボン紀初期の陸上植物最初期の気孔化 石と似ていると考えられている(Renzaglia et al. 2017)。一過的に開き、崩壊する孔辺細胞は セン類でも知られており、陸上植物における祖先的な気孔である可能性がある。



図 12. 胞子体の形態(ナガサキツノゴケ) (A) 苞膜から伸び出した若い胞子体。(B) 胞子体基部の縦 断切片。(C) 胞子体の横断切片。(D) 胎座領域の切片像。(E) 裂開中の胞子体の走査型電子顕微鏡によ る観察像。(F) 胞子と偽弾糸。(G) 胞子体基部の気孔。(H) 胞子体上部の気孔。

7. まとめと今後の展望

大規模データに基づく分子系統学的解析から,ツノゴケ類がコケ植物の基部に位置すると明 らかになった現在,ツノゴケ類の発生・形態に関する過去の研究情報の再検討とその進化学 的解釈の再考が迫られている。ツノゴケ類についての発生学的,形態学的知識は,100年以上 昔の観察に基づくものも多く,現代的な方法で再検討する必要がある。葉状体にはゼニゴケ と同様,4面切り出しの頂端細胞が存在するが,ゼニゴケのようなほぼ完全な左右対称の葉状 体を形成しないため,側方メロファイトでの細胞分裂の方向や頻度の制御がゼニゴケとは異 なっている可能性があり,比較研究が求められる。造精器の発生過程については,造精器腔 に沈生しているように見えるゼニゴケの造精器について,始原細胞は表皮細胞列に起源し,

成長過程で次第に造精器腔に取り囲まれるという例(Shimamura 2016)もあるため、過去の研 究例については注意深い再検討が必要である。胞子体の表面全体に分布する気孔は,維管束 植物と共通の形質と考えられてきたが、その機能は大きく異なっていることが最近示された。 ツノゴケ類は、気孔の進化を考える上で興味深い研究材料と考えられる。胞子体に存在する 気孔とよく似た形態の、配偶体(葉状体)腹面側に存在する粘液孔は、組織内部の細胞間隙 に通じている点でも気孔と共通性があり、発生や機能形態の研究が進むことを期待したい。 陸上植物の進化の過程で、様々なタイプの胞子体分裂組織(分類群ごとに形態の異なる頂端 細胞、胞子体の蒴柄の介在分裂組織、多細胞性のシュート頂分裂組織など)が進化した過程 については未だによくわかっていない。発生の初期から頂端細胞や頂端分裂組織を持たず, 介在分裂のみに依存するツノゴケ類の胞子体の成長様式については、陸上植物の胞子体世代 の発生プログラムの祖先的な性質を示しているのかもしれない。ただし、ツノゴケの胞子体 はかつて頂端成長をしていたものが、胞子体分裂組織の活動を制御するクラス1 KNOX 遺伝 子の喪失(Li et al. 2020, Sakakibara et al. 2008)によって介在分裂のみで成長する奇妙な発生様 式に変化したと解釈することも可能であり、「Horneophyton のような、ツノゴケとよく似た 胞子嚢を持つ、絶滅したリニア状植物の分枝する胞子体が退化したものが、現生のツノゴケ の胞子体の起源となった」という考え方 (Kenrick & Crane 1997, Qiu et al. 2006) も再評価する 余地があるかもしれない。

今後,現代的な手法でツノゴケ類の発生学的,形態学的研究,分子遺伝学的研究が進むこ とで,化石を含めた初期の陸上植物の系統関係や形態進化の研究に新たな展開がもたらされ ると考えられる。

引用文献

- Adams, D.G. 2002 Symbiotic Interactions. In Whitton, B.A. & Potts, M. (eds.), The Ecology of Cyanobacteria. pp 523–561. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Adams, D.G. & Duggan, P.S. 2008. Cyanobacteria-bryophyte symbioses, J. Exp. Bot. 59: 1047-1058.
- Bergman, B., Rai, A.N., Johansson, C., & Söderbäck, E. 1992. Cyanobacterial-plant symbioses. *Symbiosis* 14:61–81.
- Campbell, D.H. 1913. The Structure and Development of Mosses and Ferns (Archegoniatae). Second edition. The Macmillan Company, London.
- Enderlin, C.S. & Meeks, J.C. 1983. Pure culture and reconstitution of the Anthoceros-Nostoc symbiotic association. *Planta* 158, 157–165.
- Forrest, L.L., Davis, E.C., Long, D.G., Crandall-Stotler, B.J., Clark, A., & Hollingsworth, M.L. 2006. Unraveling the evolutionary history of the liverworts (Marchantiophyta): multiple taxa, genomes and analyses. *Bryologist* 109: 303–334.
- Frangedakis, E., Shimamura, M., Villarreal, J.C., Li, F.-W., Tomaselli, M., Waller, M., Sakakibara, K., Renzaglia, K.S., & Szövényi, P. 2020. The hornworts: morphology, evolution and development. *New Phytology* 229: 735–754.
- 長谷川二郎 2021. ツノゴケの分類と系統 BSJ Review 12D: 223-242.

- Kenrick, P. & Crane, P.R. 1997. The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Kimura, J., & Nakano, T. 1990. Reconstitution of a *Blasia-Nostoc* symbiotic association under axenic conditions. *Nova Hedwigia* 50, 191–200.
- Lal, M., & Bhandari, N.N. 1968. The development of ex organs and sporophyte in *Physcomitrium cyathicarpum* Mitt. *Bryologist* 71:11–20.
- Li, F.-W., Nishiyama, T., Waller, M., Frangedakis, E., Keller, J., Li, Z., Fernandez-Pozo, N., Barker, M.S., Bennett, T., Blazquez, M.A. et al. 2020. Anthoceros genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. *Nature Plants* 6: 259–272.
- Ligrone, R., & Renzaglia, K.S. 1990. The sporophyte–gametophyte junction in the hornwort, Dendroceros tubercularis Hatt (Anthocerotophyta). *New Phytologist* 114: 497–505.
- Ligrone, R., Duckett, J.G., & Renzaglia, K.S. 2012. Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective. *Annals of Botany* 109: 851–871.
- Meeks, J.C., Enderlin, C.S., Wycoff, K.L., Chapman, J.S., & Joseph, C.M. 1983. Assimilation of 13NH4 + by Anthoceros grown with and without symbiotic Nostoc. *Planta* 158: 384-391.
- Mehra, P.N. 1957a A new suggestion on the origin of thallus in the Marchantiales. I. The thallus structure. *Amer J Bot.* 44: 505–513.
- Mehra, P.N. 1957b A new suggestion on the origin of thallus in the Marchantiales. II. The Theory. *Amer J Bot.* 44: 573–81.
- Mehra, P.N., & Kachroo P. 1962. Sporeling germination studies in Anthocerotales. *J. Hattori Bot. Lab.* 25: 145-153.
- Merced, A., & Renzaglia, K.S. 2019. Contrasting pectin polymers in guard cell walls of *Arabidopsis* and the hornwort *Phaeoceros* reflect physiological differences. *Annals of Botany* 123: 579–585.
- Naramoto, S., Jones, V.A.S., Trozzi, N., Sato, M., Toyooka, K., Shimamura, M., Ishida, S., Nishitani, K., Ishizaki, K., Nishihama, R., Kohchi, T., Dolan, L., & Kyozuka, J. 2019. A conserved regulatory mechanism mediates the convergent evolution of plant shoot lateral organs. *PLoS Biol.* 17: e3000560.
- Nehira, K. 1983. Spore germination, protonema development and sporeling development. In Schuster, R.M. (ed.), New Manual of Bryology vol. I. pp. 343–385. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Japan.
- One Thousand Plant Transcriptomes Initiative (OTPT) 2019. One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. *Nature*, 574: 679–685.
- Puttick, M.N., Morris, J.L., Williams, T.A., Cox, C.J., Edwards, D., Kenrick, P., Pressel, S., Wellman, C.H., Schneider, H., Pisani, D., & Donoghue, P.C.J. 2018. The Interrelationships of Land Plants and the Nature of the Ancestral Embryophyte. *Curr. Biol.* 28: 733-745.
- Pressel, S., Renzaglia, K.S., Clymo, R.S.(D.), & Duckett, J.G. 2018. Hornwort stomata do not respond actively to exogenous and environmental cues. *Annals of Botany* 122: 45–57.
- Qiu, Y.L., Li, L., Wang, B., Chen, Z., Knoop, V., Groth-Malonek, M., Dombrovska, O., Lee, J., Kent, L., Rest, J., Estabrook, G.F., Hendry, T.A., Taylor, D.W., Testa, C.M., Ambros, M., Crandall-

Stotler, B., Duff, R.J., Stechi, M., Frey, W., Quandt, D., & Davis, C.C. (2006), "The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103 (42): 15511–15516.

- Renzaglia, K.S. 1978. A comparative morphology and developmental anatomy of the Anthocerotophyta. Journal of the Hattori Botanical Laboratory 44: 31–90.
- Renzaglia, K.S., & Duckett, J.G. 1989. Ultrastructural studies of spermatogenesis in the Anthocerotales. V. The posterior mitochondrion and nuclear metamorphosis in *Notothylas* and *Phaeoceros. Protoplasma* 51: 137–150.
- Renzaglia, K.S., Duff, R.J., Nickrent, D.L., & Garbary, D.J. 2000. Vegetative and reproductive innovations of early land plants: implications for a unified phylogeny. *Philosophical Transactions* of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences 355: 769–793.
- Renzaglia, K.S., Duff, R.J., Ligron, R., Shaw, A.J., Mishier, B.D., & Duckett, J.G. 2007. Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *Bryologist* 110: 179-213.
- Renzaglia, K.S., Villarreal, J.C., & Duff, R.J. 2008. New insights into morphology, anatomy, and systematics of hornworts. In Shaw, A. J. (eds.) Bryophyte Biology. pp. 139-172. Cambridge University Press.
- Renzaglia, K.S., Villarreal, J.C., Piatkowski, B.T., Lucas, J.R., & Merced, A. 2017. Hornwort stomata: architecture and fate shared with 400-million-year-old fossil plants without leaves. *Plant Physiology* 174: 788–797.
- Ridgway, J.E. 1967. The biotic relationship of *Anthoceros* and *Phaeoceros* to certain cyanophytes. *Ann. Missouri Bot. Gdn.* 54: 95-102
- Sakakibara, K., Nishiyama, T., Deguchi, H., & Hasebe, M. 2008.Class 1KNOX genes are not involved in shoot development in the moss Physcomitrella patens but do function in sporophyte development. *Evolution & Development* 10: 555–566.
- Schofield, W.B. 1985. Introduction to bryology. The Blackburn Press, Caldwell.
- Shimamura, M. 2009. Sporophyte anatomy of *Megaceros flagellaris* (Dendrocerotaceae). *Hikobia* 15: 261–269.
- Shimamura, M. 2016. Marchantia polymorpha: taxonomy, phylogeny and morphology of a model system. *Plant & Cell Physiology* 57: 230–256.
- Smith, G.M. 1955. Cryptogamic Botany, Vol. II. Bryophytes and Pteridophytes. Second Edition. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York.
- Solheim, B., & Zielke, M. 2002. Associations Between Cyanobacteria and Mosses. In: Rai, A.N., Bergman, B., & Rasmussen, U. (eds) Cyanobacteria in Symbiosis. pp. 37-152. Springer.
- Stewart, W.D.P., & Rodgers, G.A. 1977a. The cyanophyte-hepatic symbiosis. I. *Morphology and Physiology* 78: 441–458.
- Stewart, W.D.P., & Rodgers, G.A. 1977b. The cyanophyte-hepatic symbiosis. II. Nitrogen fixation and the interchange of nitrogen and carbon. *New Phytol.* 78: 459–471.
- Strullu-Derrien, C., Selosse, M.-A., Kenrick, P. & Martin, F.M. 2018. The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytol.* 220: 1012–1030.

- Vagnoli, L., Margheri, M.C., Allotta, G., & Materassi, R. 1992. Morphological and physiological properties of symbiotic cyanobacteria. *New Phytiol.* 120, 234–249.
- Villarreal, J.C., & Renner, S.S. 2013. Correlates of monoicy and dioicy in hornworts, the apparent sister group to vascular plants. *BMC Evolutionary Biology* 13: 239.
- Yu, Y., Yang, J.-B., Ma, W.-Z., Pressel, S., Liu, H.-M., Wu, Y.-H., & Schneider, H. 2020. Chloroplast phylogenomics of liverworts: a reappraisal of the backbone phylogeny of liverworts with emphasis on Ptilidiales. *Cladistics* 36: 184–193.