

コケ植物の個性

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

Individuality of bryophytes

Masaki Shimamura

Graduate School of Integrated Sciences for Life, Hiroshima University

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

Keywords: individuality, bryophytes, mosses, liverworts, hornworts

DOI: 10.24480/bsj-review.13c3.00233

はじめに

植物は自身の体の古い部分の上に個体を構成する基本単位を繰り返し積み重ねながら、継続的に成長し、年月を経るごとに形が変化し続ける。また、必ずしも限定した細胞系譜から生殖細胞が分化するわけではなく、成長の過程で体の一部が分離して遺伝的に同一の新たな体をたやすく作ってしまう。これらのことから、脊椎動物などと比べて「個体」の有り様が曖昧であり、個性の定義については長年の議論がある (Harper1977; Tuomi and Vuorisalo 1989; Cazalis and Cottam 2021)。植物の中でも個性の有り様には多様性があり、本稿では特に、体の大きさ、成長や繁殖の様式が種子植物とは異なるコケ植物に注目し、生態、形態、発生、遺伝的視点から、その独特な個性の有り様を紹介する。

1. フィールドで見るコケ植物の“個体”の曖昧さ

コケ植物は非常に小さい植物であるため、個体の数や存在様式について考える場合のスケール感は、他の植物とは大きく異なる。人家の周囲にもよく見られるセン類エゾスナゴケ (*Niphotrichum japonicum*) の群落を上から眺めると、1平方センチメートルあたりに約10本のシュート(茎葉体)が認識できる。つまり1平方メートルあたりに換算すると、10万本のシュートが存在することになる。個々のシュートを森林の樹木1本に見立てれば、(一般的なスギ・ヒノキ林では一坪=3.3平方メートルに1本)、1平方メートルのコケの群落は、約10万坪(約33万平方メートル、野球場のグラウンド30個分)の森林に相当する、非常に大規模な個体群と解釈できる(図1A, B)。しかし、群落から植物をつまみ出して観察すると、個々の個体だと思っていたシュートは、下部の枯れた部分で枝分かれし、多数が互いに繋がっている(図1C)。また、セン類フジノマンネングサ (*Pleuroziopsis ruthenica*) の群落のように、直立したシュートがまばらに生育するような状況であっても、実際にはシュート同士が地下で匍匐茎によって繋がっている(図2)。つまり、野外で見かけるコケ植

物の群落は長い年月をかけて、分枝や匍匐茎によって成長を繰り返した、遺伝的に斉一な「実質的な1個体」かもしれない。タイ類ゼニゴケ (*Marchantia polymorpha*) のように、二又分枝を繰り返す葉状体のタイ類の群落においては、分枝を繰り返すうちに、古い葉状体部分は枯死し、周縁部の新しい部分が独立した葉状体として振る舞う。近傍に生育する個別の植物は、過去に同一の植物であった可能性がある (図3)。

枝分かれによって生じた個々のシュートの寿命は有限であり、無限に高く(長く)成長することはない。しかし、個体性の曖昧さは、コケ植物の寿命についても曖昧にさせている。地上部が損傷を受けたり、背が高くなりすぎた場合は、地下部から新たなシュートが繰り返し生じ、地上部の減少を補っている。セン類ウマスギゴケ (*Polytrichum commune*) では、立ち上がったシュートは3~4年しか生存しない一方で、枯れたマット状となっている地下部には15~17年分の現存部があることが報告されている (Callaghan et al. 1978)。

種子植物のうち地下茎や匍匐茎で繁殖し、クローン集団(ジェネット)を形成する植物をクローナル植物と呼ぶことがある。そのような植物では、互いにつながっていても、形態的、生理的に独立した単位を「ラメット」と呼ぶことで個体性を定義する (Harper 1977)。コケ植物の群落においても、同様の概念を用いない限り、個体性を定義することが難しい場面が多い。クローナル植物の複数のラメット間で、地下茎や走出枝を通じて同化産物や栄養塩類や水、情報などをやりとりする現象である「生理的統合」に相当する現象も、コケ植物の繋がったシュート間に存在するようである (Thomas and Lombard 1991)。

2. 個体の“不連続性”を生み出す多様な無性生殖

コケ植物には、分枝の繰り返しや横走茎を延ばす以外にも、遺伝的に同じ新しい個体を生み出す多様な無性生殖が存在する。コケ植物は、多細胞あるいは単細胞からなる、種特異的な形態を持つ無性芽を形成する種が多い。コケ植物は基物からの栄養や水の吸収に特化した器官である「根」を持たない代わりに、全身から栄養や水の吸収を行うことができるため、植物体が折れたり断片化したりしても、致命的にはならない。葉や茎の組織の小さな断片からでさえも、脱分化を経て植物体の再生が行われる。地表や地下部においても、原糸体や仮根の断片化、それらの先端部の細胞が特殊化し、脱離して生じる無性芽が無性生殖に関与する (図4)。様々なタイプの無性生殖が発達していることは、無性生殖がコケ植物の生存戦略として重要であることを示唆する。水中を泳動する精子を用いて行われる有性生殖を経て達成される孢子体形成と孢子の生産が、何年にもわたって失敗した場合でも、無性生殖が個体や種を維持するための効果的なバックアップとして機能し、生育地を継続的に維持し続けることに役立っている (Frey and Kürchner 2011)。

従来、コケ植物における長距離散布は孢子によるものが主体と考えられていたが、無性生殖由来の散布体もかなりの距離を移動することが分かってきた。マイクロサテライトマーカーを用いた研究では、無性芽の散布に由来する遺伝的な構造は、数10cmの範囲で多く見られるが、数十メートル以上離れた場所でも検出されることがある (Holá et al. 2015)。

3. 孢子発芽からの発生過程で見られる個性性の違い

コケ植物の有性生殖では、複相の孢子体が形成された後、減数分裂を経て単相の孢子が形成される。コケ植物のセン類の多くの種類では、孢子が発芽した後に糸状の原糸体が分岐しながら広い範囲に発達し、原糸体のあちらこちらから、立体的なシュート（植物体）が発生する。つまり、1つの孢子からは、たくさんの植物個体が生じ得ることになる。これは、1つの種子からは1つの植物個体が生じる種子植物の繁殖とは対照的である。一方、タイ類やツノゴケ類では、シート状や塊状の原糸体を形成する種が多く、原糸体からは1つまたはごく少数のシュートが形成される（Nehira 1983）。

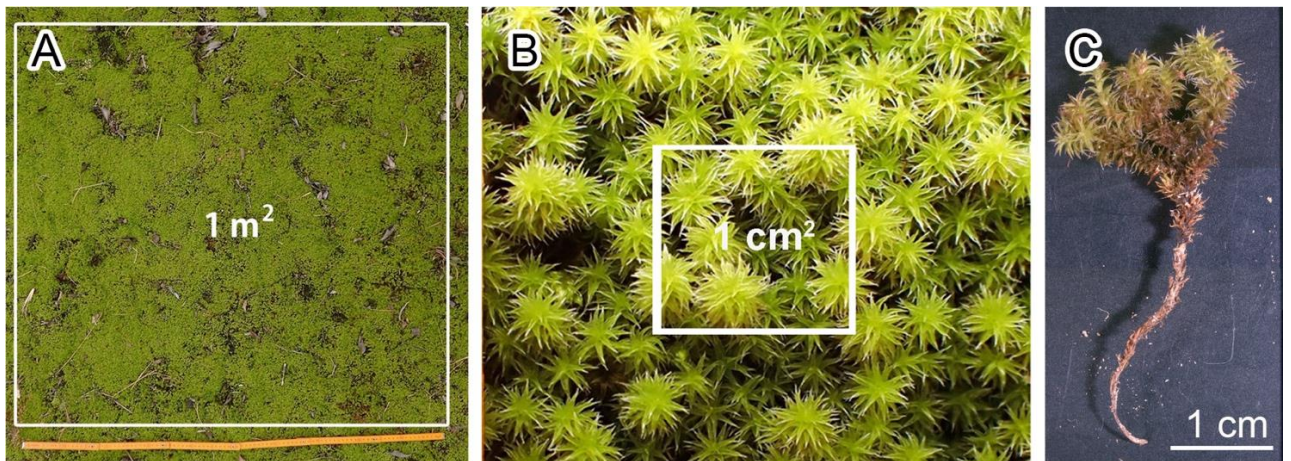


図1. シュートが密集して生育するセン類エゾスナゴケの群落。(A) 約10万本のシュートからなると推定される1 m²の純群落。(B) 1 cm²あたりには約10本のシュートが生育。(C) 近傍に位置する多数のシュートは過去に起きた分枝によって生じている。

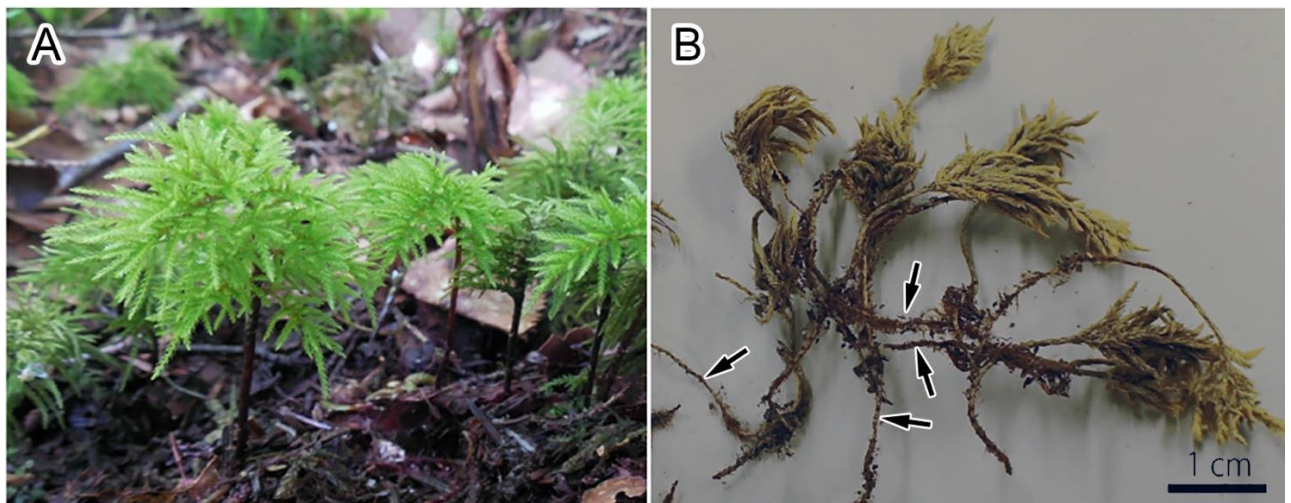


図2. シュートがまばらに生育するセン類フジノマンネグサの群落。(A) 個々のシュートは互いに数cm離れて生育している。(B) 近傍のシュート同士は、横走する地下茎（矢印）で繋がっている。

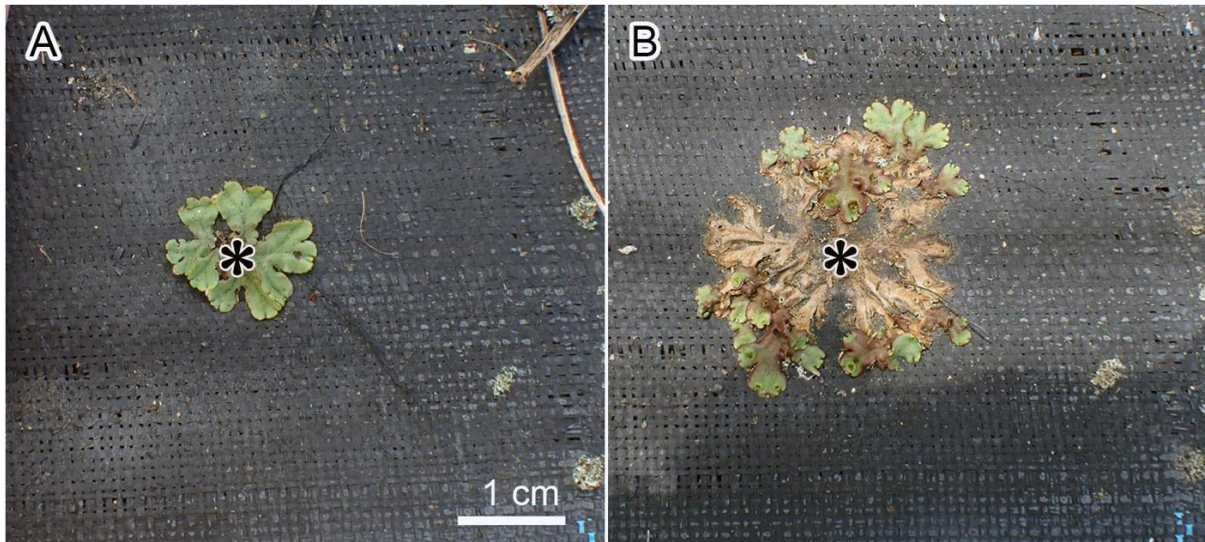


図 3. タイ類ゼニゴケの葉状体の半年間の成長。(A) 2021 年 10 月の葉状体。(B) 2022 年 5 月の同じ葉状体。かつて単一の葉状体であった場所(星印)は枯死しているが、周縁部で新たな葉状体が二又分枝を繰り返しながら生じており、元の単一の葉状体は独立した多数の葉状体へと分断されつつある。

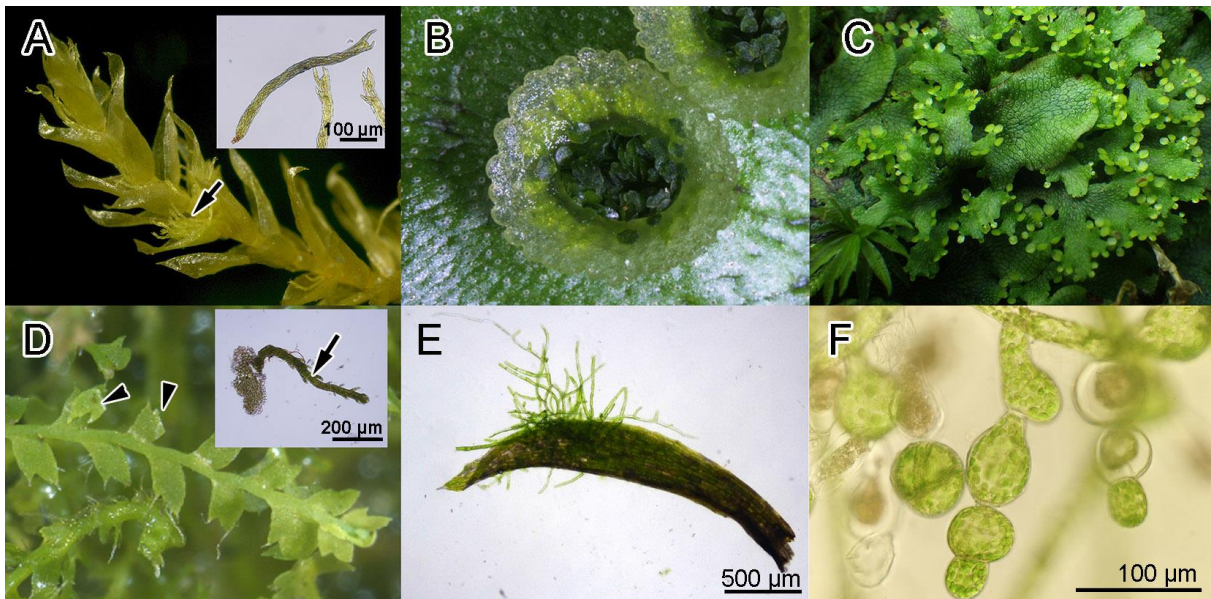


図 4. コケ植物の様々な無性生殖。(A) セン類アカイチイゴケ (*Pseudotaxiphyllum pohliaecarpum*) の葉腋に生じる無性芽。(B) タイ類ゼニゴケのカップ状の杯状体内部に生じる無性芽。(C) タイ類ヒメジャゴケ (*Sandea japonica*) の葉状体周縁部に生じる無性芽。(D) タイ類チチブイチョウゴケ (*Acrobolbus ciliatus*)。葉が脆くて脱落しやすく(矢頭), 脱落葉からは容易に植物体が再生する(矢印)。雌雄異株であるが日本国内では雄株しか知られていないため、もっぱら無性生殖で繁殖している。(E) セン類ヒメツリガネゴケ (*Physcomitrium patens*) の葉からの原糸体の再生。(F) セン類ヒメツリガネゴケの原糸体に生じた無性芽細胞。

4. 無性生殖集団に見られる遺伝的多様性

コケ植物では、遺伝的なクローンを増やす無性生殖の手段が多様化しており、繁殖手段として有性生殖より優勢に機能しているように見える。しかし、だからといってコケ植物の個体群では遺伝的多様性が低いと単純に考えるのは間違いかもしれない。コケ植物では、有性生殖に由来しないと考えられる遺伝的多様性が見つかる例がある。ハワイ島のコハラ山の狭い地域に生育するセン類オオミズゴケ (*Sphagnum palustre*) の無性生殖集団は、比較的高い遺伝的多様性を示すが、環太平洋の他の地域に見られない珍しい遺伝マーカーを共有しており、島に渡ってきた単一の祖先にこの珍しい遺伝的特徴が備わっていたと推測される。また、生殖器官や孢子体が未発見であり、島内の古いミズゴケ泥炭中にもオオミズゴケの孢子は見られない。このことから、島内の遺伝的多様性は、5 万年以上かけて有性生殖を経ない体細胞突然変異のみに由来して成立したと考えられている (Karlin et al. 2011)。最近の研究では、コケ植物の有性生殖集団と無性生殖集団で、遺伝的多様性にそれほど大きな違いがないという例や (Paasch 2015)、比較的小さな集団においても、遺伝的多様性が維持されるという例も報告されている (Holá et al. 2015)。

コケ植物においては、有性生殖を経ない体細胞変異も遺伝的多様性を生み出している可能性がある。コケ植物は、多細胞性の頂端分裂組織を持つ種子植物とは異なり、植物体のすべての細胞が頂端部の単一の幹細胞 (頂端細胞) に由来する。このことは体細胞変異が遺伝的に定着しやすい原因かもしれない (Newton and Mishler 1994)。頂端細胞に遺伝的変異が生じると、その変異は必然的に植物体を構成する全ての部分に受け継がれる。コケ植物が、無性生殖や分枝によって繁殖している場合でも、無性芽や分枝の頂端細胞に生じた遺伝的変異が、たやすく植物体全体、集団内に広がるのではないだろうか。ツノゴケ類や一部のセン類では頂端細胞が単一の葉緑体しか含まない例が知られており、葉緑体ゲノムに生じた突然変異も定着しやすい可能性がある。この特徴は、細胞、個体、種内のオルガネラの遺伝的多様性、RNA 編集を通じた DNA 修復機構の進化にも影響を及ぼしている可能性が指摘されている (Sadamitsu et al. 2021)。

コケ植物には雌雄同株の種類も多く、その場合には自家受精が優勢となる (Eppley et al. 2007)。半数体であるコケ植物は、自家受精では遺伝的に同質の孢子しか産生できないため、自家受精は有性生殖として全く意味をなさないように見える。しかし、体細胞変異が分枝や無性芽形成の過程で頻繁に起こる場合には、結果として自家受精が優勢な集団であっても孢子の遺伝的多様性を増すために役立っているかもしれない。

5. まとめと今後の展開

一見して別個体と認識されるコケ植物のシュートや葉状体は、地下で繋がっている場合や過去には同一の植物であった場合がある。コケ植物の見かけ上の複数個体は、遺伝的に同一のクローン (同一ジェネットのラメット) の可能性があり、コケ植物の「個性」を把握するためには、シュートの寿命や成長速度を考慮する時空間的な視点が必要である。遺伝的に同一の新しい個体を生じる無性生殖が旺盛であり、その方法も多様である。また、無性生殖集団が必ずしも遺伝的クローンではないことは、コケ植物の個性性を遺伝的側面からも、ま

すます曖昧にしている。コケ植物の頂端分裂組織の構造は体細胞突然変異の定着が起きやすいことと関連があると考えられるが、実際に、単一の個体内で体細胞変異の出現や分布を検出する研究が望まれる。

引用文献

- Callaghan TV, Collins NJ, Callaghan CH (1978) Photosynthesis, growth, and reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland. *Oikos* 31: 73–88.
- Cazalis R, Cottam R (2021) An approach to the plant body: Assessing concrete and abstract aspects. *Biosyst* 207: doi.org/10.1016/j.biosystems.2021.104461
- Eppley SM, Taylor PJ, Jesson LK (2007) Self-fertilization in mosses: a comparison of heterozygote deficiency between species with combined versus separate sexes. *Heredity* 98: 38–44.
- Frey W, Kürchner H (2011) Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance. *Flora* 206: 173–184.
- Harper JL (1977) Population biology of plants. Academic Press, London New York.
- Holá E, Košnar J, Kučera J (2015) Comparison of genetic structure of epixylic liverwort *Crossocalyx hellerianus* between central European and Fennoscandian populations. *PLoS ONE* 10: doi.org/10.1371/journal.pone.0133134
- Karlin EF, Hotchkiss SC, Boles SB, Stenøien HK, Hassel K, Flatberg KI et al. (2012) High genetic diversity in a remote island population system: sans sex. *New Phytologist* 193: 1088–1097.
- Nehira K (1983) Spore germination, protonema development and sporeling development. In: Schuster, R. M. (ed.), *New Manual of Bryology* vol. I. J. Hattori Bot. Lab., Nichinan, Japan.
- Newton AE, Mishler BD (1994) The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses. *J Hattori Bot Lab* 76: 127–145.
- Sadamitsu A, Inoue Y, Sakakibara K, Tsubota H, Yamaguchi T, Deguchi H, Nishiyama T, Shimamura M (2021) The complete plastid genome sequence of the enigmatic moss, *Takakia lepidozoides* (Takakiopsida, Bryophyta): evolutionary perspectives on the largest collection of genes in mosses and the intensive RNA editing. *Plant Mol Biol* 107: 431–449.
- Thomas RJ, Lombard CS (1991) Aphid infestation and its effects on translocation in *Polytrichum commune*. *Bryologist* 94: 1–4.
- Tuomi J, Vuorisalo T (1989) Hierarchical selection in modular organisms. *Trends Ecol Evol* 4: 209–213.
- Paasch AE, Mishler BD, Nosratinia S, Stark LR, Fisher KM (2015) Decoupling of sexual reproduction and genetic diversity in the female-biased Mojave Desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). *Int J Plant Sci* 176: 751–761.