

ゼニゴケの分類学と形態学

嶋村正樹

広島大学大学院理学研究科生物科学専攻

〒739-8526 東広島市鏡山 1-3-1

An introduction to the taxonomy and morphology of *Marchantia polymorpha*

Key words: bryophytes; *Marchantia polymorpha*; morphology; taxonomy

Masaki Shimamura

Department of Biology, Graduate School of Science, Hiroshima University

Kagamiyama 1-3-1, Higashi-Hiroshima 739-8526, Japan

1. はじめに

ゼニゴケは、北半球を中心に世界中に分布し、人間の住環境周辺で最も普通にみられるコケ植物の1つである。コケ植物に現代的な分類学が適用される以前から、様々な本草誌等に登場しており、植物学の古典的な教科書では、タイ類の代表例としてほぼ例外なく取り扱われている。ヨーロッパや米国で古くから植物学の教育用として広く用いられた Leopold Kny による一連の植物図譜 (1874~1911) の中で、詳細なゼニゴケの図版が出版されたことも (Kny1890)、ゼニゴケがタイ類の代表例として扱われてきた理由ではないかと指摘されている (Stotler 1994)。19世紀においては、もっとも研究の進んでいた植物の1つであり、モデル植物の元祖とも呼べる存在である。これまでの長い研究の歴史で蓄積した膨大な知見は、ゲノム情報や分子遺伝学の手法を用いた研究を進める上でも大きな資産となると考えられる(河内・石崎 2012)。本稿では、ゼニゴケに関する研究の中でも最も古い歴史をもつ分類学と形態学、その周辺分野に関する知見をまとめ、今後の研究の展望を示した。

2. ゼニゴケの分類学的位置と進化学的起原

コケ植物は維管束をもたない配偶体が、主要な生活世代である点で特徴づけられ、タイ類 (Marchantiophyta)、セン類 (Bryophyta)、ツノゴケ類 (Anthocerotophyta) の3群に分類されている。これら3群の配偶体は長い進化の歴史でそれぞれに多様化を遂げているため、配偶体の形態で3群を分ける形質を特徴づけるのは難しいが、孢子体の形態が決定的に違っている。セン類とツノゴケ類の孢子体が気孔を備えているのに対し、タイ類はもっていない。また、タイ類の孢子体は、配偶体由来の保護器官に完全に覆われた状態で成長し、減数分裂が終了した後に孢子体の柄が伸長し、はじめて外部に露出する。セン類の孢子体は、頂端部に配偶体由来の組織の一部(蘇帽)を被った状態で成長し、柄が伸びて孢子体が外部に露出した後に孢子嚢が発達し、減数分裂がおこる。ツノゴケ類の孢子体は、基部に分裂組織をもち、上方に向けて新たな孢子体組織を継続的に形成し続ける。タイ類とセン類では孢子体内部の組織分化が同調的におこり、孢子形成(減数

分裂)も胞子体内部で同時に完了するが、ツノゴケ類では、胞子体の組織分化は基部から上方に向けて逐次におこり、胞子も新たなものが逐次形成される。

タイ類、セン類、ツノゴケ類の系統関係については様々な議論があるが、最近の分子系統学的解析の多くは、ゼニゴケが含まれるタイ類が最も初期に分岐したことを支持している (Qiu et al. 2006, 2007)。最新の分類体系 (Crandall-Stotler et al. 2009) では、タイ類は、大きくコマチゴケ綱 (Haplomitriopsida)、ゼニゴケ綱 (Marchantiopsida)、ツボミゴケ綱 (Jungermanniopsida) の3群に大別されている。コマチゴケ綱 (約20種) は、最も初期に分岐したと考えられている、直立あるいは匍匐する茎葉体の外形をもつ分類群である。造卵器や造精器を保護するための特別な葉の器官をもたない、仮根をもたないなど、コケ植物としても例外的な特徴があり、タイ類の中でも原始的な形態を留めていると考えられている。ツボミゴケ綱はタイ類の大半の種を含む分類群で、その形態も多様であり、直立する茎葉性、生育基物に沿って匍匐する茎葉性、茎と葉の分化が不明瞭で内部組織の分化も単純な単純葉状性 (simple thalloid) と様々である。ゼニゴケを含むゼニゴケ綱 (約400種) は、扁平な葉状体の外形をもつグループである。ゼニゴケ綱では、外界と通じる小さな穴 (気室孔) を備えた細胞間隙 (気室) をもつ複雑葉状性 (complex thalloid) とよばれる体制が典型的である。

ゼニゴケ綱はコマチゴケ綱に次いで分岐した、陸上植物の中でも最も長い歴史をもつ分類群の1つと考えられている (図1)。ゼニゴケ綱の起原の古さを示す証拠として、オルドビス紀の地層からみつかると考えられる化石が現生のゼニゴケ綱のものと似ていることが指摘されている (Wellman et al. 2003, Graham et al. 2004)。ただし、はっきりとゼニゴケ綱と分かる植物体の化石は中生代以降の地層からしかみつかっていない (Walton 1925)。現生種の分布パターンや分子系統解析の結果は、ゼニゴケ綱の祖先が古生代のペルム紀 (Permian) と中生代の三畳紀 (Triassic) の境目 (P-T境界; 約2億5千万年前) の地球規模の生物大量絶滅を生き延び、その後、温暖化、乾燥化した環境に適応して、適応放散したことを示唆している (Wheeler 2000)。

ゼニゴケ綱は、ウスバゼニゴケ亜綱とゼニゴケ亜綱に大別される (He-Nygren et al. 2006)。ウスバゼニゴケ亜綱は、ウスバゼニゴケ目のみからなり、ウスバゼニゴケ (*Blasia pusilla*) とシャクシゴケ (*Cavicularia densa*) の2種を含む。葉状体の縁には葉のようにも見える細かい切れ込みがあり、内部に藍藻類を共生する空隙をもつ分類群で、雌器床や雄器床をもたない。胞子体はゼニゴケ亜綱と比べて大型で、葉状体の先端に1~2個ずつ付き、柄は数cmに伸びる。胞子嚢の外壁 (蒴壁) が2細胞以上の厚みをもつ、胞子母細胞が減数分裂に先立って4つにくびれるなど、ツボミゴケ亜綱の胞子体と共通する特徴をもつ (Duckett & Renzaglia 1993, Shimamura et al. 2005, 嶋村ら 2006)。ウスバゼニゴケ亜綱は、ゼニゴケ綱の中でも最も初期に分岐し、ゼニゴケ綱のなかで原始的な形態的特徴を備えた分類群と考えられている (Forrest et al. 2006, Shimamura et al. 2012)。一方、ゼニゴケを含むゼニゴケ亜綱 (約400種) は、ダンゴゴケ目 (Sphaerocarpaceae)、ホジソンゴケ目 (Neohodgsoniales)、ミカヅキゼニゴケ目 (Lunulariales)、ゼニゴケ目 (Marchantiales) からなり、大半の種はゼニゴケ目に含まれる (Long 2006)。ゼニゴケ目の主要な分類群の系統関係を図2に示す。ゼニゴケ目ゼニゴケ科 (Marchantiaceae) は、ゼニゴケ目の中で、最も初期に分岐した分類群と考えられている。ゼニゴケ目は、気室孔と気室を分化する多層構造の葉状体をもつこと、葉状体の腹面に腹鱗片と仮根を分化し、仮根には肥厚による模様があるもの (有紋仮根) とないもの

(平滑仮根)の両方が分化する, 器状の無性芽器の中に多細胞性の無性芽をつくること, 生殖器官や孢子体を付けるための特別な生殖枝である雄器托, 雌器托を分化するなどの派生形質で特徴づけられる。これらの構造はゼニゴケを含むゼニゴケ科 (Marchantiaceae) では一般的だが, その他の科ではこれらの形質の一部, あるいは大部分は退化し, 消失していることも多い (Boisselier-Dubayle et al. 2002, 図3)。また, ゼニゴケ目の孢子体は, 他のタイ類と比べ微小で構造が単純で, 蒴壁が1細胞厚, 柄は短いか欠失する。ゼニゴケ科では, 多数の小さな孢子体が雌器托の上部(雌器床)から懸垂して発生し, カリプトラ, 偽花被, 苞膜という配偶体由来の器官で3重に保護されながら成長する。ゼニゴケ科は, ブチェジゼニゴケ属 (Bucegia), アカゼニゴケ属 (Preissia), ゼニゴケ属 (Marchantia)からなる。ゼニゴケ属(Marchantia)は約40種が知られ, 日本国内には, *M. polymorpha* ssp. *ruderalis* (ゼニゴケ), *M. polymorpha* ssp. *polymorpha* (ヤチゼニゴケ), *Marchantia paleacea* ssp. *paleacea* (ツヤゼニゴケ), *Marchantia paleacea* ssp. *diptera* (フタバネゼニゴケ), *Marchantia emarginata* ssp. *tosana* (トサゼニゴケ), *Marchantia pinnata* (ヒトデゼニゴケ) が分布する。(Bishler 1989, 1998, 片桐・古木 2012)。

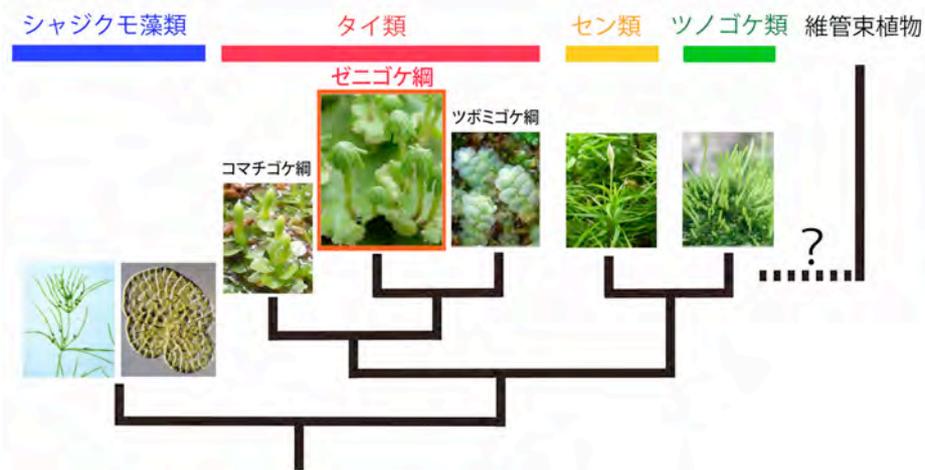


図1. 陸上植物におけるタイ類ゼニゴケ網の系統的位罫。タイ類は現生の陸上植物の中で, もっとも初期に分岐したと考えられている。維管束植物とコケ植物の系統関係については明確な結論が出ていないが, 最近の分枝系統学的研究の多くはツノゴケ類と維管束植物が姉妹群となることを示している。

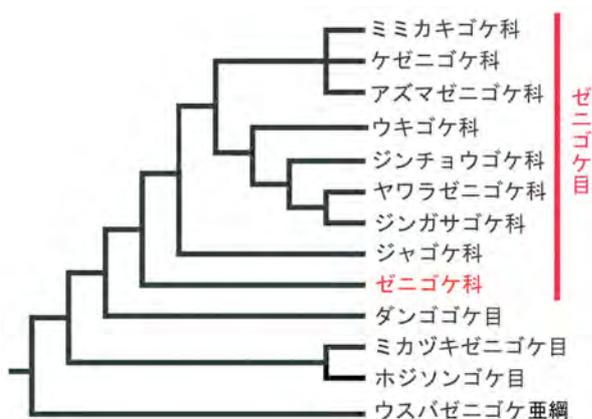


図2.ゼニゴケ網の主要分類群の系統関係。ゼニゴケを含むゼニゴケ科は, ゼニゴケ網の種の大半を占めるゼニゴケ目の中で最も初期に分岐したと考えられる。Shimamura et al. (2012)をもとに作図。



図3.ゼニゴケ綱の主要分類群の特徴。a. ウ斯巴ゼニゴケ目ウ斯巴ゼニゴケ科, シャクシゴケ (*Cavicularia densa*) の無性芽器をつけた葉状体。ウ斯巴ゼニゴケ科は, 気室をもたないが葉状体の内部に藍藻類を共生させる腔所がある。葉状体のふちが細かく切れ込む。雄器床と雌器床がなく, 造精器は葉状体に散在し, 胞子体は葉状体の先端に付く。b. ミカヅキゼニゴケ目ミカヅキゼニゴケ科, ミカヅキゼニゴケ (*Lunularia cruciata*) の雌器托。ミカヅキゼニゴケ科は1層の気室をもつ。雄器床は無柄。雌器床に偽花被がない。胞子体の柄がよく発達する。三日月型の無性芽器をもつ。c. ダンゴゴケ目ダンゴゴケ科, キビノダンゴゴケ (*Sphaerocarpos donnelli*)。ダンゴゴケ科は気室をもたない。細い葉状体の縁が葉のように切れ込み, 茎葉体に近い外形をもつ。フラスコ型の雄包膜と偽花被を密生する。d. ゼニゴケ目ゼニゴケ科, アカゼニゴケ (*Preissia quadrata*) の雌器托 (広島大学・片桐知之氏撮影)。ゼニゴケ科は1層の気室をもつ。雄器托, 雌器托をもつ。雌器床は偽花被と苞膜をもつ。e. ゼニゴケ目ジャゴケ科, ジャゴケ (*Conocephalum conicum*) の雄器床。ジャゴケ科は1層の気室をもつ。雄器床は無柄。雌器托柄は胞子散布の際に急激に伸長する。偽花被がない。無性芽器がない。f. ゼニゴケ目ジンガサゴケ科, ジンガサゴケ (*Reboulia hemisphaerica* ssp. *orientalis*) の雌器托と雄器床。ジンガサゴケ科は気室が1~3層に発達する。気室に同化糸がない。二叉分枝だけでなく, 植物体の腹面からの介在的な分枝も行つ。無性芽器がない。g. ゼニゴケ目ジンチョウゴケ科, ヤツガタケジンチョウゴケ (*Sauteria yatsuensis*)の雌器托 (片桐知之氏撮影)。ジンチョウゴケ科の気室は2~3層。気室に同化糸がない。雌器托は葉状体の途中につく。雄器托はないか, 無柄。気室孔の開口部が星形。無性芽器がない。h. ゼニゴケ目ウキゴケ科, ウキゴケ (*Riccia fluitans*)。ウキゴケ科は気室が2~3層に発達する。雄器床と雌器床がなく, 造卵器と造精器は葉状体内部に沈生。胞子体に柄がない。水中に浮遊して生育する種もある。i. ゼニゴケ目ケゼニゴケ科, ケゼニゴケ (*Dumortiera hirsuta*) の雄器托。ケゼニゴケ科は気室や腹鱗片が痕跡的。雄器托, 雌器托をもつが雄器托柄は非常に短い。無性芽器がない。

3. ゼニゴケ (*Marchantia polymorpha*) の分類学的研究の歴史

ゼニゴケの分類学的研究は、*Marchantia polymorpha* L.が1753年にLinnaeusによって記載されたことに遡る (Linnaeus 1753)。*M. polymorpha* L. (広義のゼニゴケ) には生育地や生育環境によって、形態に多様性があることが、Linnaeus自身やその後の研究で認められており、数多くの種内分類群 (亜種や変種) が記載されてきた。Burgeff (1943)はそれらを*M. polymorpha* (狭義)、*M. aquatica*、*M. alpestris*の3つの独立した種として整理した。その後、Burgeff (1943)のみとめた3分類群は、多くの研究者に*M. polymorpha*の種内分類群として受け入れられ (Schuster 1992)、現在は3つの亜種のみを認めるのが一般的となっている (Bischler & Boisselier-Dubayle 1991, Perold 1999, Paton 1999)。分類学的定義が曖昧であった、*M. polymorpha* L. (Linnaeus 1753)に関しては、Bischler & Boisselier-Dubayle (1991)により、原記載で引用されている図版 (Dillenius 1741-1742)がレクトタイプとして指定された。その形態的特徴は、従来、*M. aquatica*とされていた植物に一致する。

現在認められている3つの亜種のうち*M. polymorpha* ssp. *polymorpha* (従来、*M. aquatica*とされていたもの) は、葉状体中央部に気室が分化せず、腹面側組織の色が透けて見えるために中央部の黒い線が連続的で明瞭である。さらに腹鱗片の付属物が全縁であること、生殖器官や無性芽器をほとんどつけないことなどで特徴づけられる。主に山地の水辺に分布し、人為的な環境には生育しない。本亜種は日本にも分布し (北川 1987)、ヤチゼニゴケとよばれている。図4に広島大学植物標本庫所蔵の1952年に群馬県尾瀬ヶ原で採集された標本を示す。*M. polymorpha* ssp. *montivagans* (従来、*M. alpestris*とされていたもの) は、葉状体の幅が2 cmに達することもある大型の植物で、葉状体の中央部の黒い線がみられない。ヨーロッパでは、山地を中心にミネラル分の豊富な環境に生育し (海岸近くの塩性湿地での採集記録もある)、人為的な環境には生育しない。本亜種はこれまでの所、日本では分布が確認されていない。*M. polymorpha* ssp. *ruderalis* (従来、狭義の*M. polymorpha*とされていたもの) は、葉状体の中央部の黒い線 (気室が発達しない部分) が不連続で、腹鱗片の付属物に鋸歯があること、無性芽器や有性生殖器官を旺盛につけるなどの特徴がある。人為的な環境を中心に北半球全域に広く分布し、南半球にも都市部を中心に移入がみられる。日本でも人家の周辺で普通に生育し、“ゼニゴケ”の和名で呼ばれ、多くの研究室で研究材料として用いられているのはこの亜種である。

Burgeff (1943) の交雑実験は上述の3亜種の遺伝的関係を考える上で、興味深い結果を示している。それによるとヤチゼニゴケと*M. alpestris* (現在、ssp. *montivagans*とされているもの)の間では、ほとんど交雑が起こらないが、ごく希に生じた雑種にゼニゴケに似た形態をもつものがある。一方で、ゼニゴケは、ヤチゼニゴケと*M. alpestris*それぞれとの間で容易に交雑する。それゆえ、彼はゼニゴケが、ヤチゼニゴケと*M. alpestris*の雑種に起原すると考えた。Schuster (1983, 1992)もその考えを支持し、ゼニゴケの生育が人為的環境に限られることからゼニゴケは、先史時代に生じた雑種に起原する、非常に新しい種と考えた。その後行われたアロザイム・DNA多型の解析を通じて、3つの亜種が遺伝的にも区別できることは明らかになったが、ゼニゴケが他の2亜種の雑種に起源するという証拠は得られていない (Boisselier-Dubayle & Bischler 1989, Boisselier-Dubayle et al. 1995)。染色体数はいずれの亜種も9本 (n=9, 雌雄の性染色体を含む) であることが分かっている (Bischler 1986)。

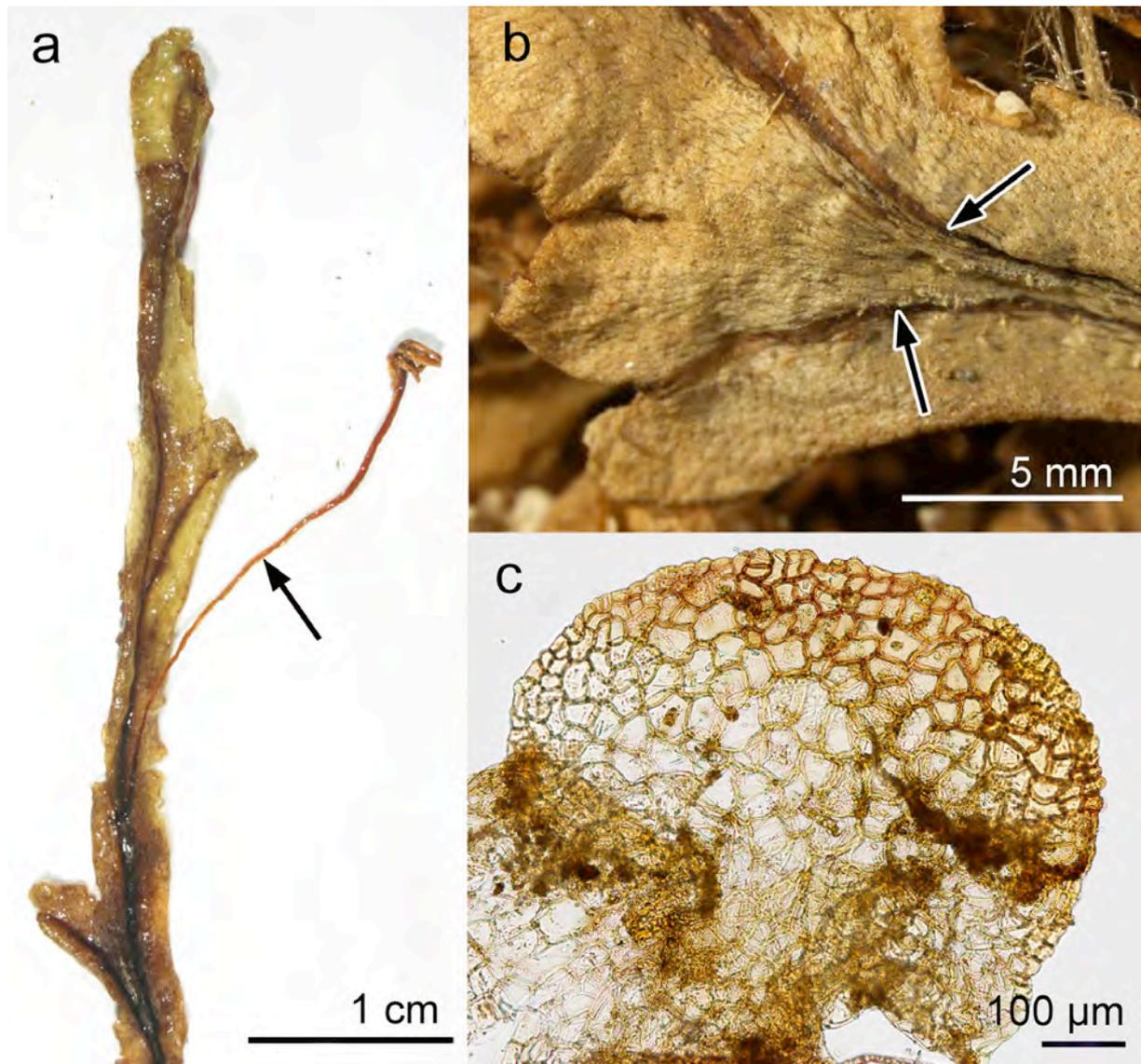


図4. ヤチゼニゴケ (*M. polymorpha* ssp. *polymorpha*)の標本。a. 葉状体(雌株)の外形。葉状体は細長く、幅は4~8 mm、分枝の角度がゼニゴケと比べ鋭角。成熟した雌器托(矢印)は葉状体の基部近くに位置する。雌器床は小さいが、柄は3~3.5 cmと長く伸びる。この標本は無性芽器をつけていない。b. 葉状体中央部付近。中央部に気室が全く分化せず、中央部の黒い線が連続的で明瞭(矢印)。c. 腹鱗片の付属物。鋸歯がなく、小さな細胞で縁取られ、全縁。(図15cのゼニゴケの腹鱗片の付属物と比較せよ)。Specim. exam. Japan. Pref. Gunma: Ozegahara, 1400 m alt. H. Ando 9143 (HIRO).

4. ゼニゴケの生活史

ゼニゴケの生活史の概略を図5に示す。ゼニゴケは他の植物と同じく、核相の変化を伴う世代交代を行う。他のコケ植物と同様、生活の主体となる植物体(葉状体)は単相の配偶体である。植物体は雌雄異株で、雄株には造精器をつける雄器托、雌株には造卵器をつける雌器托が形成される。多くのタイ類では、生殖器官が年間の限られた時期のみ形成されるが、ゼニゴケは例外的で、野外においても冬期を除いて、長期間にわたり次々と雄器托と雌器托が形成される。野外の個体群では春先に雄器托が雌器托に先立って成長する傾向がある。雄株の造精器で作られた精子が雌株の造卵器に到達し、内部で受精が行われると、受精卵は発生を始め、複相の孢子体が形成

される。胞子体は雌株の雌器床の下部に懸垂して成長する。胞子体の内部では減数分裂がおり、単相の胞子が形成される。胞子体から放出された胞子が発芽し、原糸体と呼ばれる体制を経て植物体が形成される。有性生殖を介した胞子形成だけでなく、植物体の無性芽器の内部に形成される無性芽によっても旺盛な無性生殖を行う。以下、生活史の各段階で見られる形態について、より詳しく解説する。

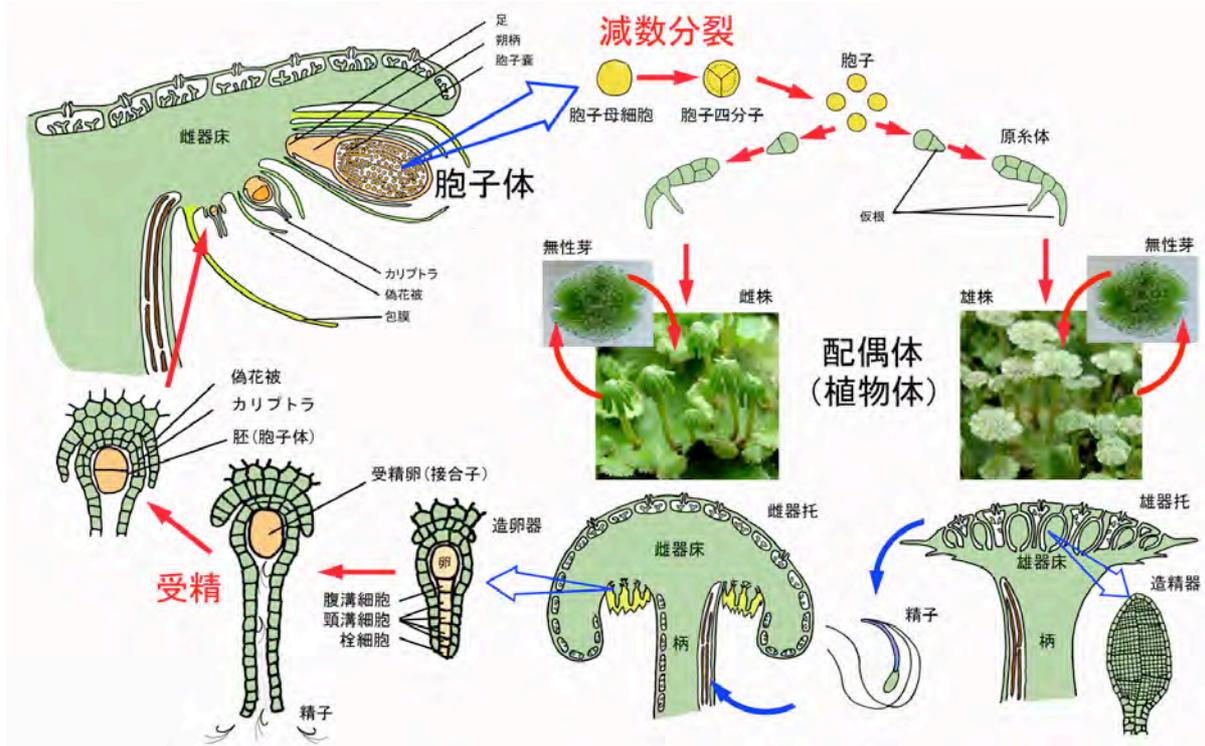


図5. ゼニゴケの生活環。

5. 胞子と胞子発芽

ゼニゴケの胞子は 10–15 μm 程度の球形で、胞子体から放出されたあと、適当な環境条件が整えば休眠することなく、ただちに発芽する。発芽は光依存的で、胞子が光合成を行うことが重要であることが分かっている (Inoue 1960, Nakazato et al. 1999)。胞子は発芽の際に、大小2つの細胞を生じる不等分裂を行う (図 6a)。このうち小さい細胞からは最初の仮根 (平滑仮根) が伸長し、大きい細胞は数度分裂することで、数細胞が一系列に連なり、末端に仮根をもつ原糸体となる (Inoue 1960) (図 6b)。その後不規則な細胞分裂を行い、塊状の外形を経て (図 6c)、ある程度の大きさになると、2方向に交互に規則正しい細胞分裂を繰り返す頂端細胞が出現し、原糸体上に葉状体様の平たい部分ができる (Leitgeb 1880) (図 6d)。さらに原糸体の細胞が数十細胞に増加し、背腹面方向にも分裂を行う楔形の頂端細胞が形成されると、葉状体の湾入部 (ノッチ) が形成され、厚みをもった葉状の植物体の形成が開始する (O'Hanlon 1926) (図 6e)。

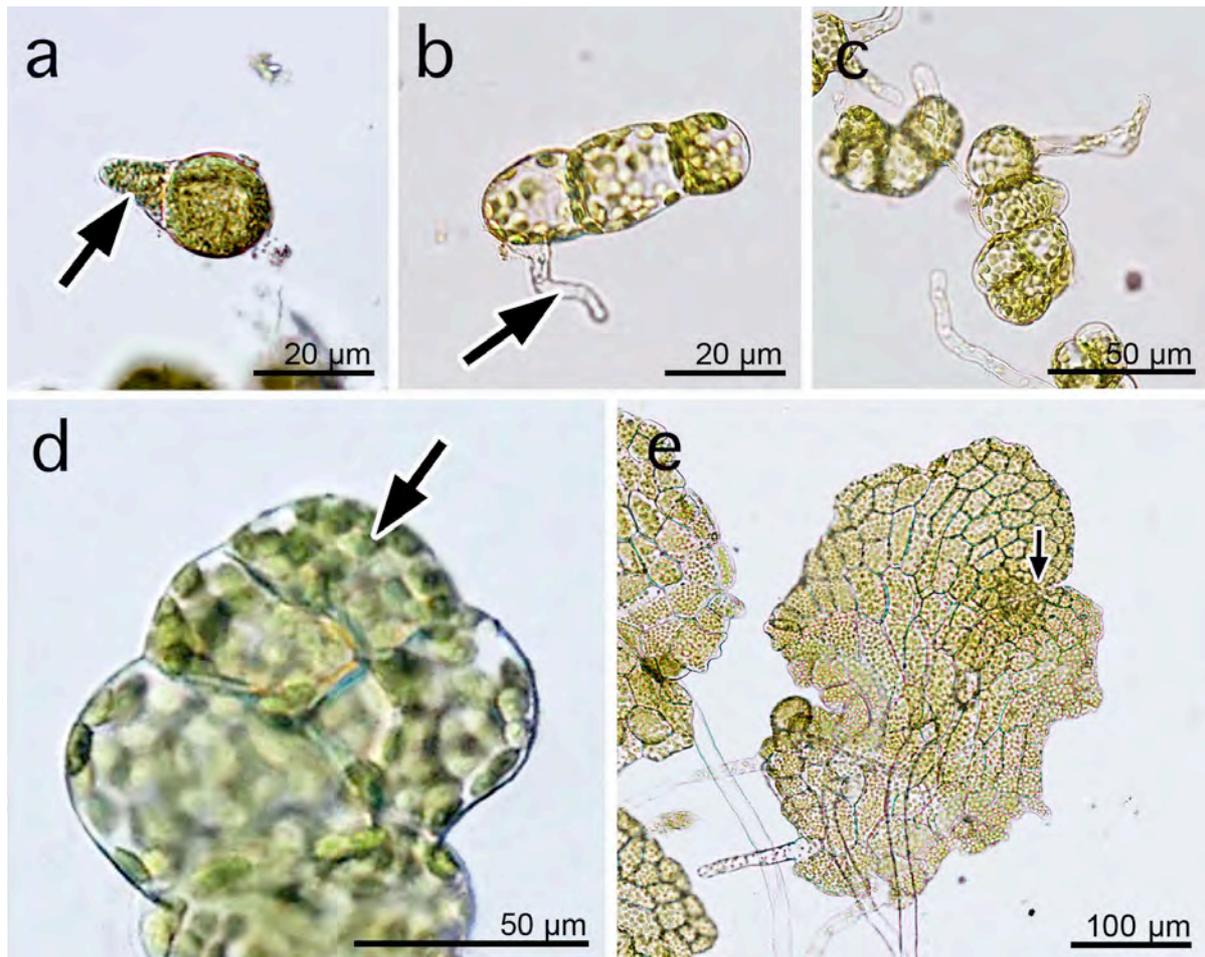


図 6. ゼニゴケの原糸体。a. 胞子の最初の細胞分裂で生じた小さい細胞から仮根が伸長する (矢印)。b. 平滑仮根 (矢印) を末端にもつ、数細胞が連なった原糸体。c. 初期の原糸体は特定の細胞分裂パターンをもたず、様々な塊状の外形をもつ。d. 原糸体上に生じた頂端細胞 (矢印)。e. 頂端細胞が生じると、そこが湾入部 (ノッチ) となって (矢印)、平面的な葉状体の形成が始まる。

6. 植物体 (葉状体)

成熟したゼニゴケの植物体 (葉状体) は幅 8 mm から 15 mm 程度、中央部の厚みは 0.3 mm から 0.6 mm 程度で、二叉状に分枝を繰り返して成長する。ゼニゴケ目の葉状体の断面は複雑に分化した層状構造となっており、組織分化の単純なツボミゴケ綱の葉状性タイ類の体制が単純葉状体 (simple thalloid) とよばれるのに対し、複雑葉状体 (complex thalloid) とよばれる (図 7)。葉状体の頂端部は心臓型に湾入しており、その付近が細胞分裂の盛んな成長点となっている。成長点を構成する細胞群の中央には、1つの頂端細胞 (apical cell) がみとめられる。頂端細胞は周辺の細胞に比べて大型で、細胞質に富んでおり、並層分裂によって生じた細胞によって対称に取り囲まれていることで、他の細胞と区別できる。頂端細胞の周辺では活発な細胞分裂が起こっている一方で、頂端細胞自体の分裂頻度は低く、細胞を切り出す方向を厳密に制御することで、植物体の形態形成に重要な役割を担っている。コケ植物では頂端細胞から切り出された1つの細胞 (セグメント) に由来する細胞群をメロファイトとよび、植物体を構成する組織が規則的に分化する。コケ植物の植物体はメロファイトが積み重なった構造であり、メロファイトは植物体の組織分化

の基本単位となっているといえる。頂端細胞の形、頂端細胞の細胞分裂方向の制御、メロファイト中での細胞分裂パターンの規則性は、各分類群の基本的な形態形成を支配している。ゼニゴケの頂端細胞は4つの細胞分裂面をもつ楔形である(図8)。頂端細胞の自由面(外界に接する面)は植物の腹面側に傾いて配置しており、腹面側から発達する粘液毛と腹鱗片によって保護されている。頂端細胞から植物体の背面側に切り出されたセグメントに由来する背面メロファイト、腹面側に切り出されたセグメントに由来する腹面メロファイトは、葉状体の中央部を構成する組織(表皮と髄質)となる。頂端細胞の側方に切り出されたセグメントに由来する側方メロファイトからは、葉状体を構成する全ての組織が分化する(図9, 10)。メロファイト中で4回の細胞分裂がおこり、側方メロファイトが5細胞となった時点で、背面表皮組織(表皮・気室)、背面髄質組織、翼部(葉状体の縁)、腹面表皮組織(表皮・腹鱗片・仮根など)、腹面髄質組織へと分化する細胞が決定する(Crandall-Stotler 1981)。ゼニゴケの場合、側方メロファイトの初期の分裂パターンは、頂端細胞と全く同じであり、二次頂端細胞(secondary apical cell)ともよべる振る舞いをするため、頂端細胞と側方メロファイトの識別を組織切片像から判断するのは難しい。ゼニゴケは単一の頂端細胞をもたないと解釈した過去の研究例も多くある。しかし連続切片を作製し、頂端細胞直下の腹面メロファイトが腹鱗片の原基を形成しないことを指標にすれば頂端細胞を同定できる。

葉状体の背面側は、全体がクチクラで覆われた表皮が発達している。その直下には、気室(air chamber)が分化する。個々の気室は6角形の小室を形成しているため、葉状体を背面から眺めると6角形の模様がみえる。気室は中央に位置する気室孔(air pore)によって外界と通じている。気室孔は4列の細胞に環状に取り囲まれた細胞間隙であり、縦断面では樽型に配置した細胞群が観察される(図11)。一般的にはゼニゴケ気室孔は、維管束植物の気孔のような開閉運動はしないと記述されている。しかしゼニゴケ類のいくつかの種類では気室孔を囲む樽型に配置した細胞のうち、最も底部の細胞が、膨圧の変化により変形し、気室孔の通気性を調整していると考えられる例が観察されている(Walker & Pennington 1939)。気室の内部には葉緑体を多く含む細胞(同化糸; assimilatory filament)が分化し、光合成を担っている(図11)。気室孔と細胞間隙を備えた気室は、気孔を備えた維管束植物の葉肉組織と同様に、光合成組織を乾燥から守りつつ、拡散しやすい気相の二酸化炭素を植物体内に導くことに役立っている(Meyer et al. 2008)。気室孔の開閉運動がないか、不完全なものであるとすれば、維管束植物の気孔と比べて蒸散による水の損失が大きいと予測される。しかし、この蒸散作用が、地面に接した葉状体下面からの水の吸収を導いているのかもしれない。ゼニゴケ類の気室の発生起源に関しては、背面の最外層の細胞列と2番目の細胞列の間に生じた細胞間隙に起源する説(内生起源; Hofmeister 1851 など)と背面最外層の細胞同士の細胞間隙に起源する説(外生起源; Leitgeb 1880 など)の2つがあったが、フタバネゼニゴケを用いた Apostolakis & Galatis (1982) の詳細な組織学的研究は、気室が明らかに外生起源であることを示している。ゼニゴケにおいても、植物体の頂端付近の組織切片を観察し、気室の拡大過程を追うと、最外層の表皮細胞同士に隙間が生じ、それが拡大して気室となっている様子が観察できる(図12a-c)。

気室の下部の葉状体の髄質(柔組織; parenchymatous tissue)は貯蔵組織となっている。細胞は他の組織に比べ大きく、細胞間隙が発達せず、葉緑体は他の組織よりも小さく、澱粉粒が発達してい

る。貯蔵組織の細胞壁には細胞の長軸方向に直交する方向に透明な肥厚がみられる(図 13)。内部に大きな油体 (oil body) を含む細胞 (油体細胞; idioblast, oil cell) は、葉状体の各組織で所々に分化する。単膜系オルガネラである油体は、イソプレノイド化合物の合成、蓄積の場となっている (Suire et al. 2000)。

葉状体の腹面側 (地面に接する側) には、腹鱗片 (ventral scale) と仮根 (rhizoid) が分化する(図 13)。仮根は葉状体腹面の表皮細胞が分裂を伴わず伸長して生じたもので、1細胞からなる。仮根には、斑点状、線状の内生肥厚による紋様をもつ有紋仮根 (pegged rhizoid または tuberculate rhizoid) と、微小な斑点状の肥厚しかもたない平滑仮根 (smooth rhizoid) の2つのタイプがある。両者は異なる機能を担っており、発生場所や伸長方向も異なっている (Kammerling 1897, Schiffner 1909, 北川 1977)。有紋仮根は太さ 10-20 μm 程度のものが多く、腹面全体から生じて、葉状体の中央部を目指すように腹面に沿って伸びている(図 14a, b)。有紋仮根は、肥厚を形成する過程で細胞質を失い死細胞となるが、束化することで、それぞれの間に働く毛細管現象を利用し、葉状体腹面全体に水を供給する「外部通導」の機能を担っている (McConaha 1941)。一方、平滑仮根は、有紋仮根より太く (20-40 μm)、主に中央の2列の腹鱗片やその周辺から生じ、細胞質に富んでいる。ただし細胞壁が薄いため、葉状体の古い部分ではつぶれた形状となっていることも多い。平滑仮根は、下方に伸長し、葉状体を基物に固定し、基物から水分や養分を導入する経路ともなっている (図 14c)。ゼニゴケ類の多くの種で菌根を形成する菌類が基物にのびる平滑仮根を通じて、植物体内に侵入することが分かっている。前述した広義ゼニゴケの3亜種のうち、*M. polymorpha* ssp. *montivagans* の植物体には、他のゼニゴケ類と同様、共生菌がみられるが、ゼニゴケとヤチゼニゴケにはみられない (Ligrone et al. 2007)。窒素分の多い場所に好んで生育する分類群では菌類との共生が必要ないか、菌類との共生に関する機能を失ってしまったのかもしれない。ゼニゴケの植物体表面には、メチロバクテリウムが生息しており、植物の生長を促進しているという報告もある (Kutschera et al. 2007)。

腹鱗片は、腹面全体を覆うように発達する1細胞厚の鱗片状の組織で、その形や配列は、ゼニゴケ類の各分類群で特徴があり、種を同定する際の1つの目安となる。ゼニゴケでは葉状体の中央を挟んで3列ずつ、計6列に配置し (図 15a, b)、中央の2列には他の4列にはない突起状の付属物がある (図 15c)。この付属物は、もともと葉状体の頂端付近で成長点を腹面側から背面側に覆うように発達して保護している。付属物は、葉状体が成長し腹鱗片の付着位置が成長点から離れるに従い、腹面側に引き込まれて腹鱗片の前方周縁部の突起として残る (図 15d)。中央の2列の腹鱗片は葉状体の中央部に沿って長く下垂する部分を持ち、平滑仮根を両側から束ねる鞘状の構造を形成しており、効率の良い水分輸送の通路となっている (McConaha 1941, 北川 1977) (図 14b)。日本産ゼニゴケ属の他の種類では腹鱗片は4列に並び、ゼニゴケのように葉状体の縁から大きく外にはみ出すことはないため、野外で種を判別するための指標になる (図 15d)。

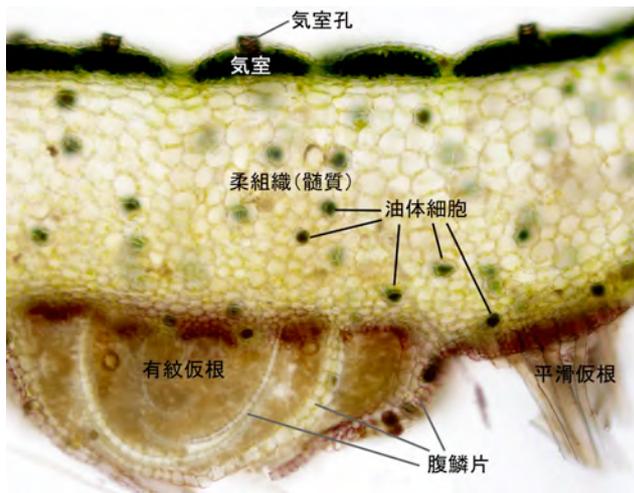


図 7. ゼニゴケ葉状体の横断面の構造。背面側の表皮組織には気室孔で外界に通じた気室が分化し、その下に分厚い柔組織(髄質)が分化する。腹面表皮から腹鱗片と仮根が分化する。有紋仮根が腹鱗片に沿うように葉状体の腹面全体に分布する。平滑仮根は基物に向かって伸びている。葉状体の所々に油体細胞が分化する。

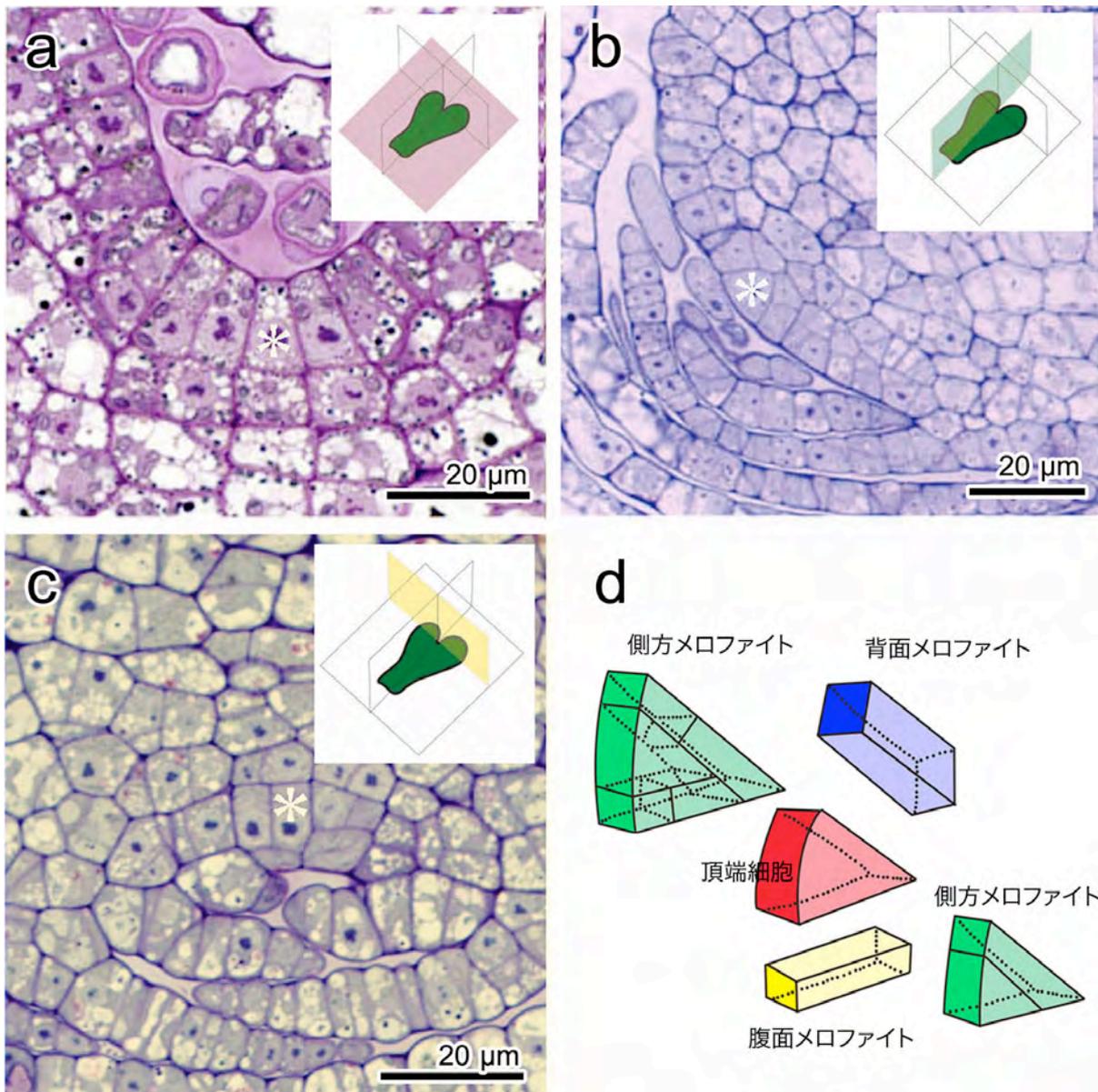


図 8. 頂端細胞(星印)を含む組織切片。a. 葉状体の背腹面に平行な切片。b. 背腹面に垂直かつ成長軸に平行な切片。c. 背腹面に垂直かつ成長軸を横断する切片。d. 頂端細胞と周辺のマロファイトの分裂パターンの模式図。

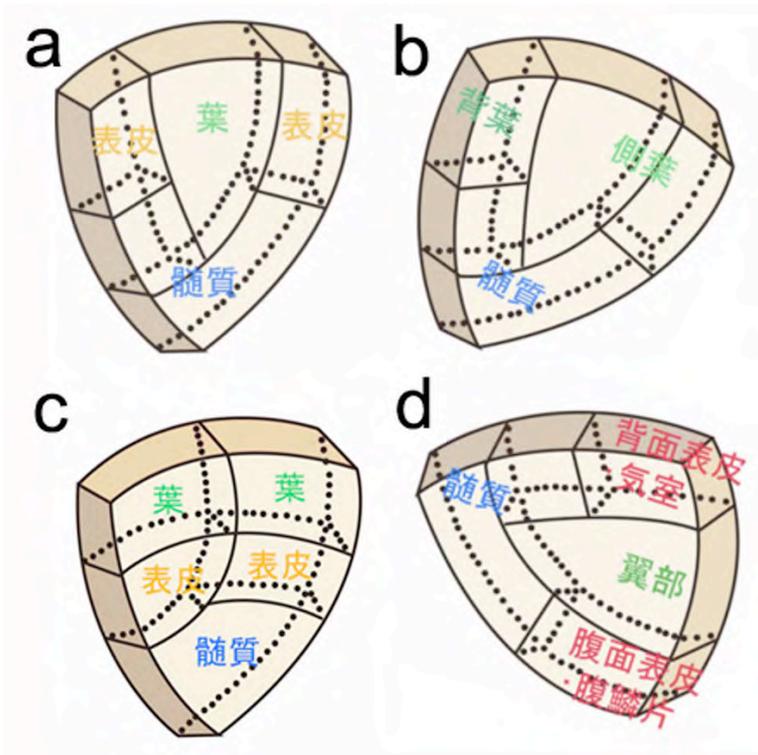


図 9. タイ類の分類群ごとのメロファイトの分裂パターンと、組織の発生活源となる細胞の違い。a. コマチゴケ綱コマチゴケ (茎葉性)。1つのメロファイトから1枚の葉が形成される。b. コマチゴケ綱ヒメトロイブゴケ (匍匐する茎葉性)。1つのメロファイトから大きな側葉と小さな背葉が形成される。c. ツボミゴケ綱ツボミゴケ目 (茎葉性)。1つのメロファイトから2つに切れ込んだ、あるいは2つに折り畳まれた1枚の葉が形成される。d. ゼニゴケ綱 (葉状性)。コマチゴケ綱と同じ分裂パターンを示すが、コマチゴケで葉を形成する細胞が、葉状体の縁 (翼部) となる。

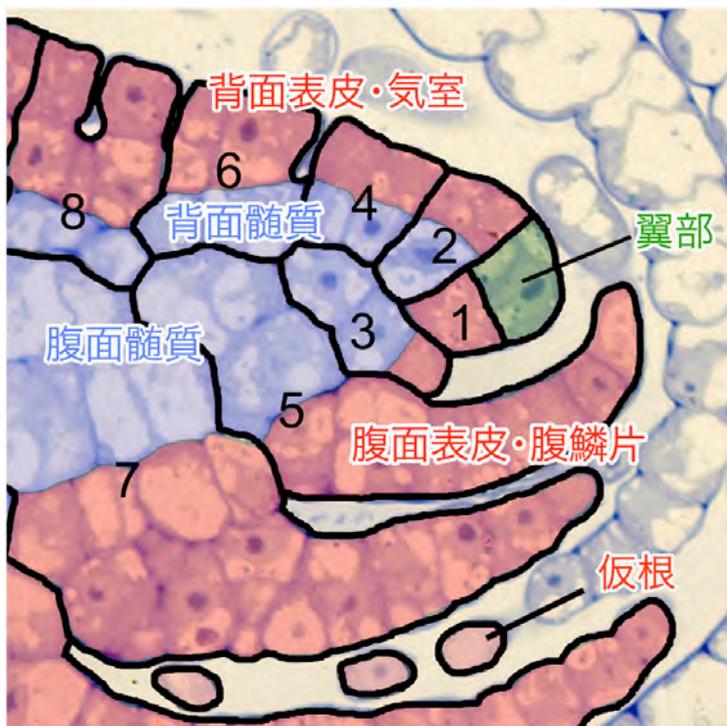


図 10. ゼニゴケ側方メロファイトの縦断切片。翼部の扇形の細胞から切り出された細胞の組織分化過程を色分けして示す。1~8の細胞群はそれぞれ、翼部の扇形の細胞から切り出された1細胞に由来する。

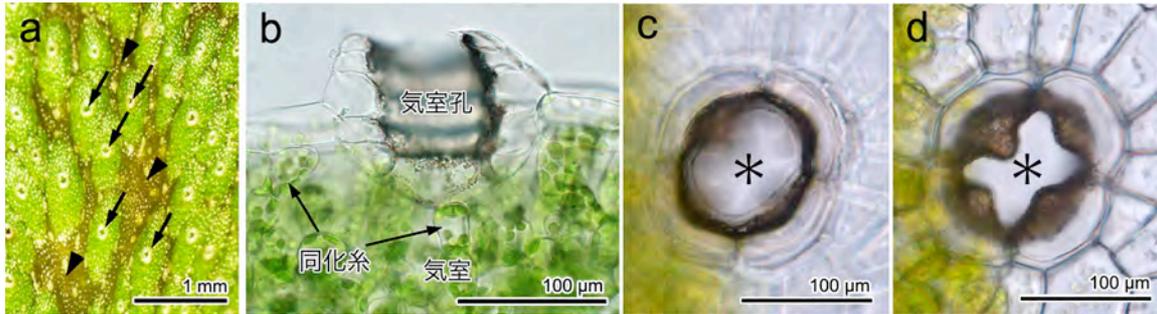


図 11. ゼニゴケの気室と気室孔。a. 葉状体背面からみた気室孔。5～6角形の個々の気室の中央部に気室孔が開く（矢印）。葉状体中央部には気室が分化しない領域（矢頭）が不連続に分布する。b. 気室孔の断面。気室孔をとりまく樽型に配置した細胞は、気室孔に面する側が肥厚する。気室内には葉緑体に富んだ同化糸がある。表皮層には葉緑体が分化しない。c. 背面側から見た気室孔の最上部。観察のために同化糸を除去した。気室孔（星印）は円形の開口部をもつ。d. 気室孔の底部。肥厚した4つの細胞がせり出し十字形に開口している。

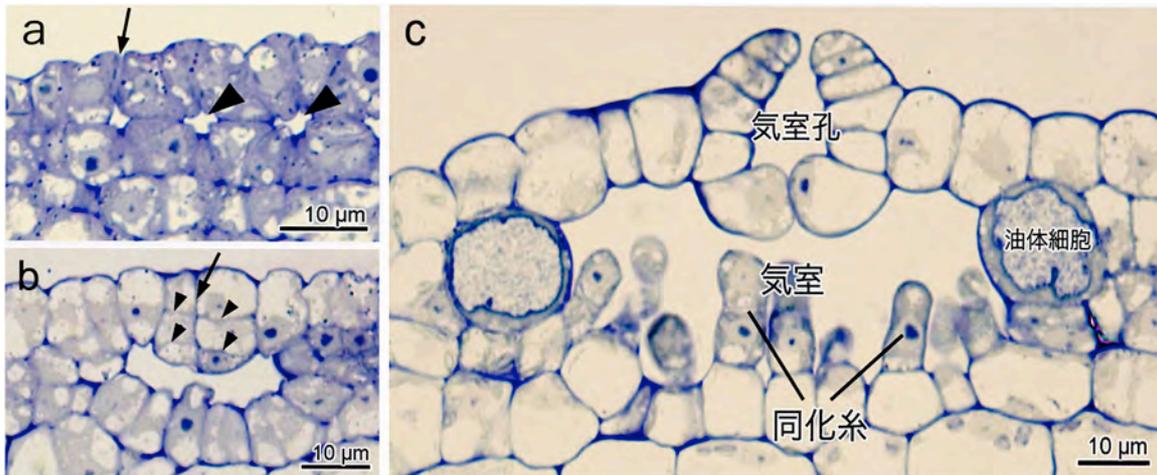


図 12. 気室の形成過程。a. 若い表皮組織の断面。気室孔の起源となる表皮細胞間に生じるすき間（矢印）と拡大しつつある気室（矢頭）。b. 発達中の気室。最初にすき間が生じた位置（矢印）で上下方向に細胞分裂がおこることで、気室孔周辺の樽型の細胞配置がえられる（矢頭）。c. 同化糸を備えた気室。

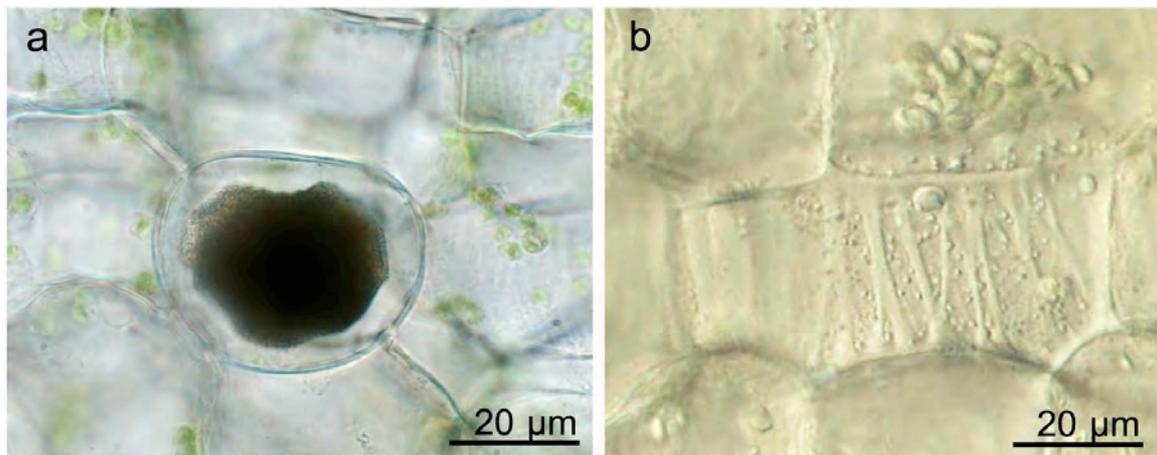


図 13. 柔組織（髄質）の細胞。a. 柔組織の葉緑体は同化糸のものに比べて小さく、デンプン粒が発達している。中央の細胞は油体細胞。b. 柔組織の細胞には透明な帯状の肥厚がある。

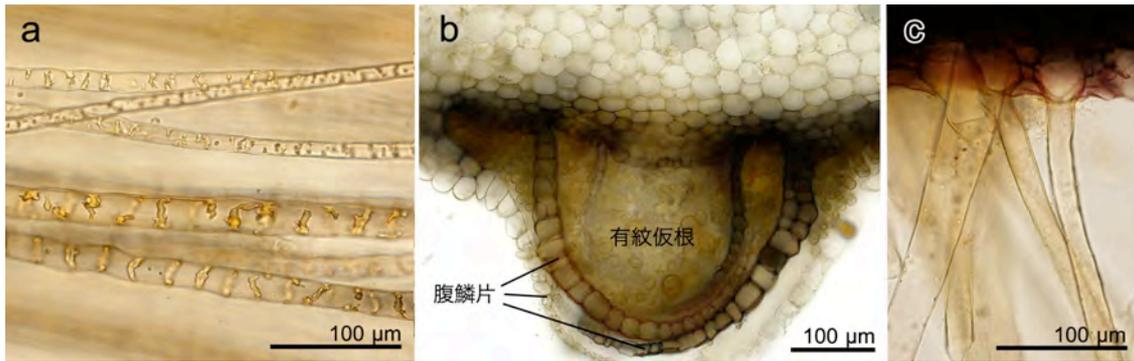


図 14. 有紋仮根と平滑仮根。a. 葉状体の腹面に沿って伸びる有紋仮根。斑点状、環状の肥厚をもつ。b. 葉状体腹面中央の有紋仮根の束。両側から腹鱗片に覆われている。c. 基物に向かって伸びる平滑仮根。

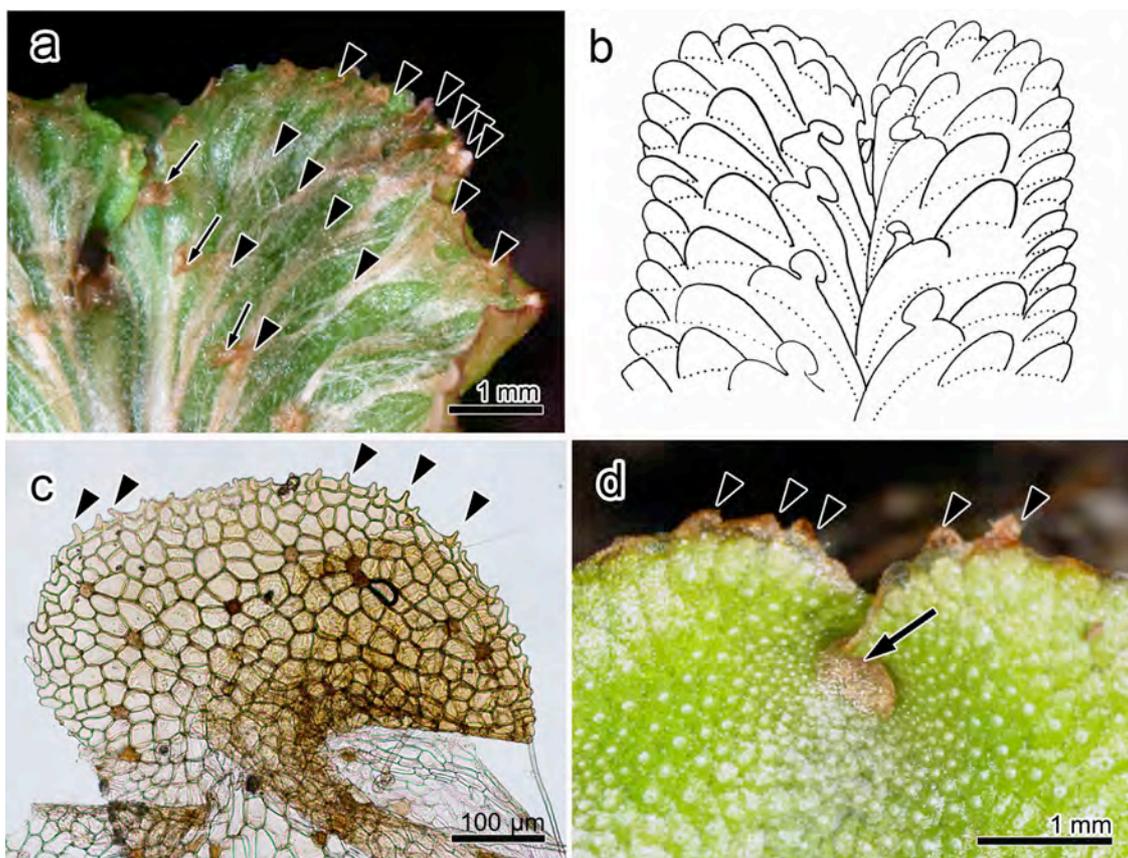


図 15. 腹鱗片の形態。a. 葉状体の腹面。腹鱗片（矢頭）が腹面全体を覆うように分布する。内側の腹鱗片には他の腹鱗片にはない付属物（矢印）がある。b. 腹鱗片の分布の模式図。両側に 3 列ずつ、合計 6 列に配列する。c. 最内列の腹鱗片の付属物。周縁に鋸歯がある（矢頭）。d. 背面から見た葉状体頂端部。頂端細胞があるノッチの部分は腹面側からせり出した腹鱗片で保護されている（矢印）。最外列の腹鱗片は葉状体の縁からはみ出している（矢頭）。

7. 無性芽器と無性芽

葉状体の背面中央に部に沿って、無性芽器（杯状体; gemma cup）が形成される（図 15a）。無性芽器の縁に切れ込みがあり、外側に乳頭状の突起があることは、トサゼニゴケなど平滑な無性芽

器をもつ近縁種との識別点の1つになる(図16a, b)。無性芽器の内部では、底部の細胞を起源として、無性芽が立ち上がる形で次々と形成される(図16c)。無性芽は単細胞の柄と2つの湾入部をもち、中央部に厚みのある、円形の平たい形状をしている(図16d)。無性芽が成長する過程で、湾入部を保護する粘液毛が作られる。油体細胞や仮根の原基となる細胞も分化するが、無性芽器の内部に留まっているうちは気室や腹鱗片は分化せず、形態的に背腹性を持たない。細胞分裂は周縁部全体で同調的におこるため、無性芽は葉状体のような方向性のある伸長成長をせず、円形の外形を保ったまま成長する。次々と作られ成長する無性芽は、互いに押し合うことで柄の部分が分離し、無性芽器の内部に蓄積する。蓄積した無性芽は、無性芽器の縁が斜め上方に広がった構造(splash cup)になっているため、無性芽器内に落ちた雨粒によって、はねとばされて周辺に飛び散る。無性芽が無性芽器から120 cmの距離にまで跳んだという記録もある(Equihua 1987)。無性芽が地面に落ちると、地面に接する側に仮根が分化し、湾入部の頂端細胞が活動を始め、背腹性のある組織分化が始まる。

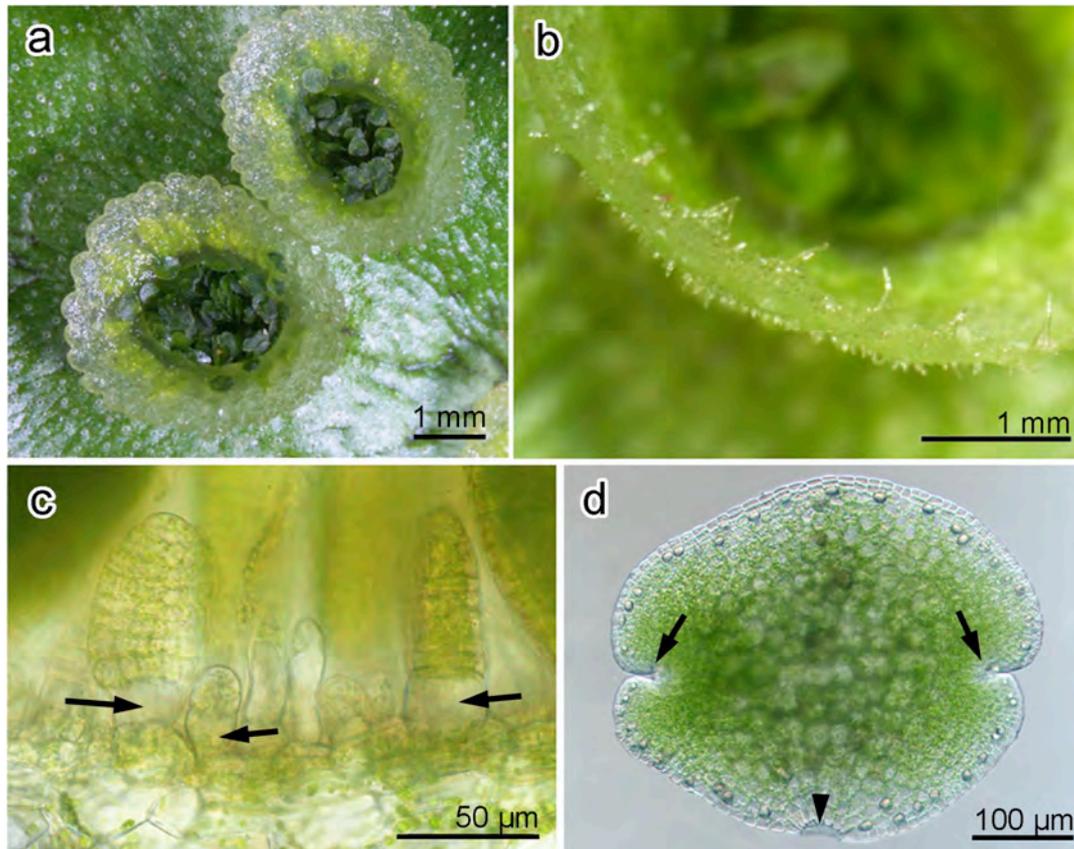


図 16. 無性芽器と無性芽。a. 無性芽器。b. 無性芽器の縁。縁とその外側に突起が生じる。c. 無性芽器の底部の形成途上の無性芽。無性芽は単細胞性の柄(矢印)をもつ。d. 柄から分離した無性芽。柄が分離した痕(矢頭)と2つのノッチ(矢印)。

8. 雄器托と雌器托

雄株と雌株はそれぞれ、雄器托(antheridiophore)、雌器托(archegoniophore)とよばれる、傘状の生殖枝を分化する(図17, 18)。雄器托の上部の円盤状の構造である雄器床(antheridial receptacle)には造精器(antheridium)が分化する。雄器床は葉状体によく似た構造を持っており、ゆるやかに

8裂するものが多い (図 17 a, c)。雄器床が成長する過程で、翼部から背面側に気室や造精器、腹面側に腹鱗片と仮根が分化する (図 17b)。雄器托の柄の断面を観察すると、葉状体腹面から連続する有紋仮根の束を2列備えていることが分かる (図 17c)。成熟した雄器床は、幅の広い翼部をもつため、雄器床の上部に水をためやすい構造となっている (図 17b, d)。雌器托上部の傘状の雌器床 (archegonial receptacle) は、深く8-10裂し、指状突起 (digitate ray) とよばれる構造をもつ (図 17a)。個々の指状突起の間には、頂端細胞があり、雌器床の成長過程で造卵器 (archegonium) が次々と形成される。指状突起の発達が未熟な若い雌器托では、造卵器の頸部が雌器床の上方や側方に向いているが、その後、雌器床は組織全体が内曲しながら成長するため、造卵器は見かけ上、懸垂した位置に形成されるようになる (図 18b)。雌器托の柄の断面を観察すると、雄器托と同様、葉状体腹面から連続する有紋仮根の束を2列備えている (図 18c)。雌器托の柄では、気室や腹鱗片も分化する。雄器托、雌器托の柄は形態的には細長く徒長した葉状体と解釈できる。また、雄器床、雌器床も上部に気室が分化し、下部には鱗片様の構造が分化するなど、基本的な構造は葉状体と同じである。雌器床の指状突起の断面を観察すると、葉状体が内曲し、筒状になったものであることがわかる (図 18d)。

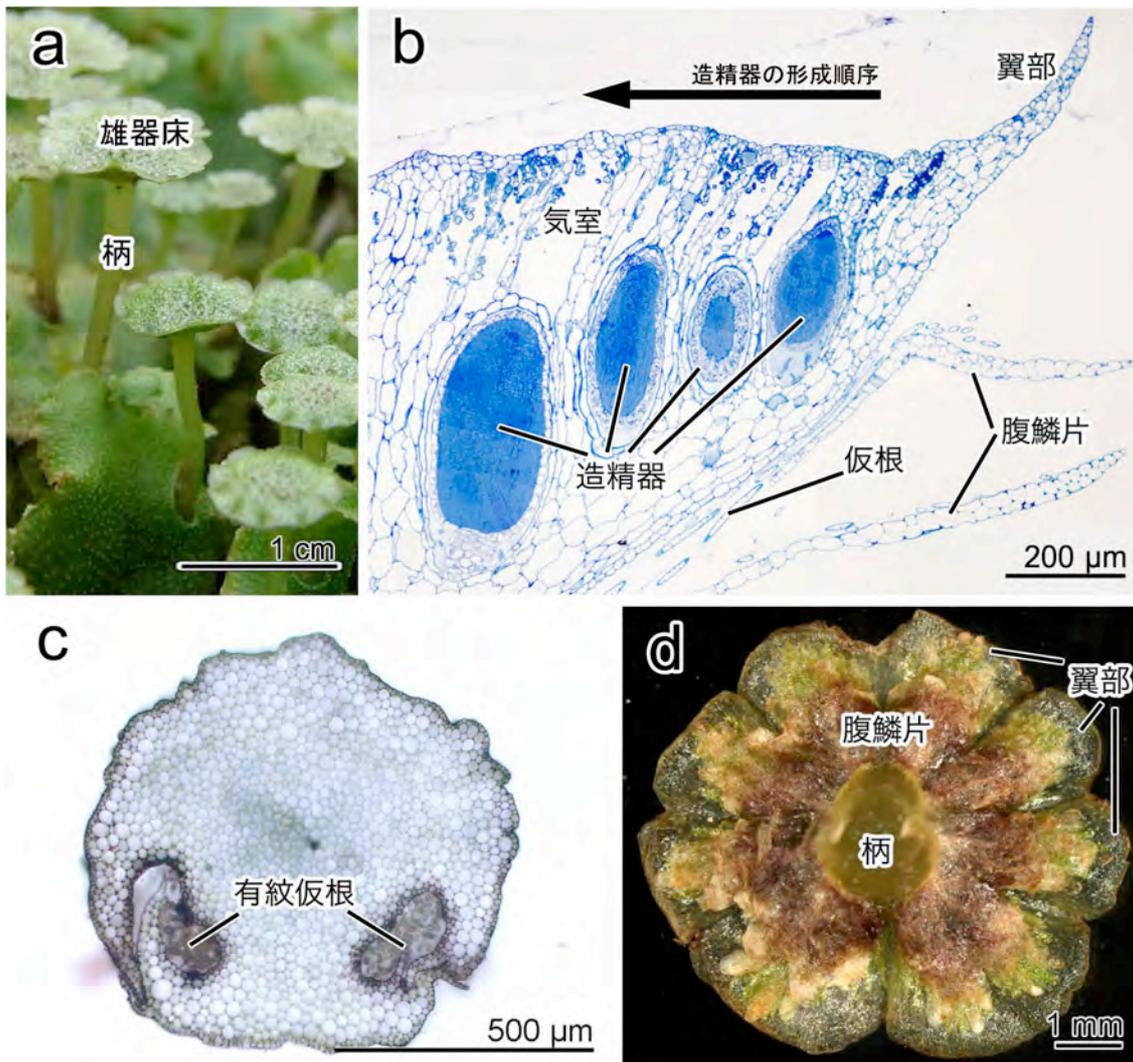


図 17. 雄器床の構造。a. 雄器托外形。b. 雄器床の縦断面。c. 柄の横断面。d. 雄器床の腹面。翼部を除き、大部分が腹鱗片で覆われる。

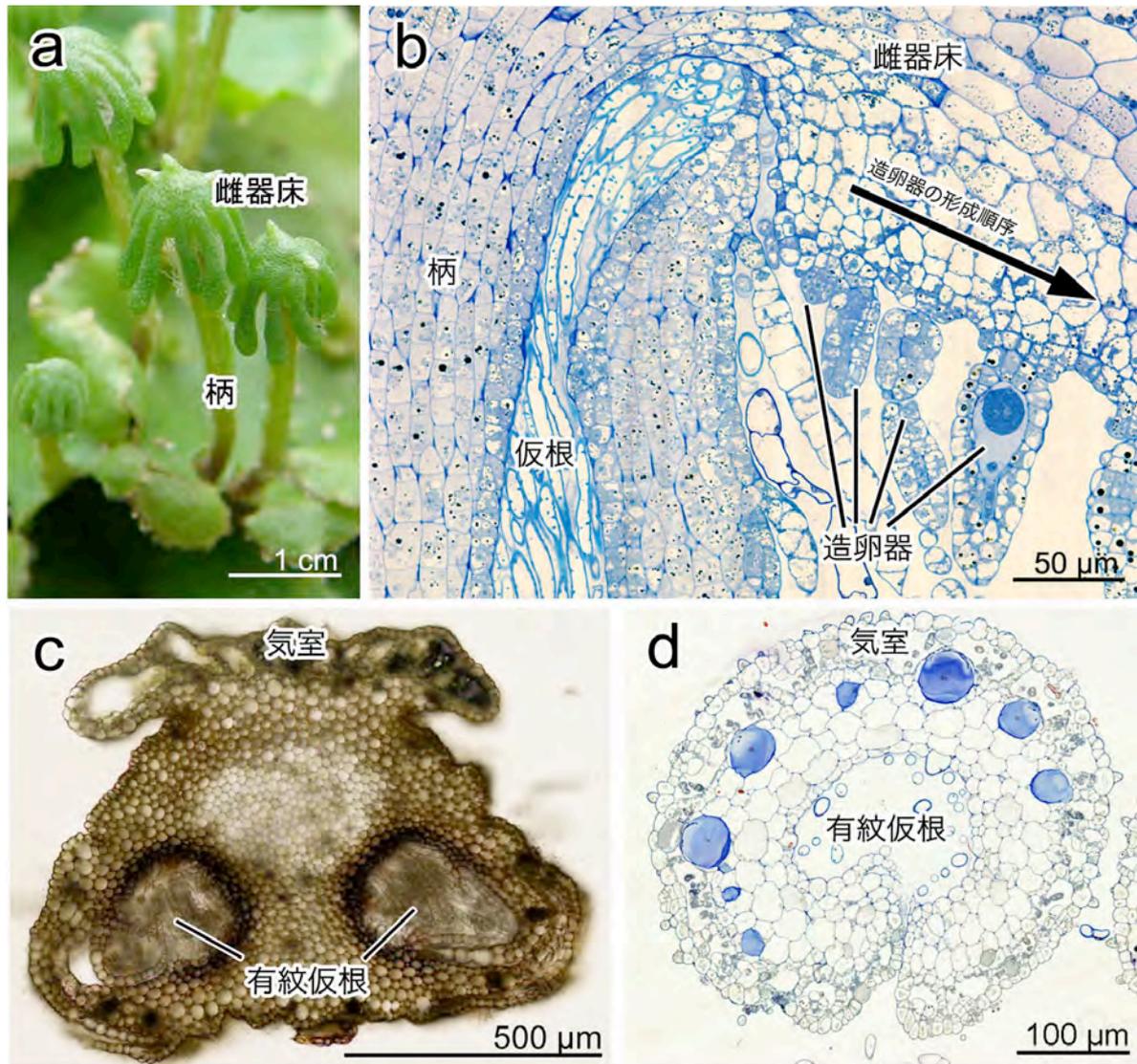


図 18. 雌器托の構造。a. 雌器托外形。b. 雌器托の縦断面（下部の柄の近く）。c. 柄の横断面。d. 指状突起の横断面。

9. 造精器と造卵器

造精器は雄器床の翼部の楔形の細胞から切り出された表皮の1細胞に起原する。造精器が成長する過程で、それを取り囲むように、気室によく似た、フラスコ状の腔所（造精器腔）が形成される（図 19a）。造精器腔の上部や周辺にある造精器を含まない気室とは異なり、造精器腔の内部には、同化糸が分化せず、単細胞性の粘液毛のみが少数生じる（図 19b）。造精器腔の上部は、小さい孔で外部と通じている。造精器は短い柄をもち、1細胞厚のジャケット細胞の内部は精原組織（spermatogenous tissue, androgonial tissue）である。精原組織は将来精子となる精原細胞（spermatogenous cell）のみからなる。精原細胞は細胞の伸長成長をほとんどせず、分裂方向が直交する細胞分裂を繰り返すため、精原組織は多数の小さな方形の細胞からなる（図 19c）。造精器内で行われる最後の細胞分裂である、精細胞（sperm cell）を形成する精母細胞（sperm mother cell）の分裂のみ、既存の細胞壁に対し細胞壁が斜め方向に挿入されるため、精細胞は三角形の外形をもつ（図 19d）。

タイ類の植物体の体細胞分裂では中心体のような球状の微小管形成中心（極形成体; polar

organizer) から微小管形成がおこるが、その内部には中心小体がない (Brown & Lemmon 1990, Shimamura et al. 2004)。しかし、精母細胞の分裂では、1 対の中心小体 (centriole) をもった中心体 (centrosome) が出現し、紡錘体の微小管形成中心となる (Carothers & Kreitner 1968)。中心小体は、精細胞が精子へ変態する過程で鞭毛の基部装置 (基底小体; basal body) へと変化する (Moser & Kreitner 1970)。精細胞が精子へと変態する過程で、細胞質の縮小、核の変形、精子特有の微小管構造 (鞭毛, スプライン, 基底小体) の形成がおこる (図 20a-d)。完成した精子は、凝集した核が大部分を占める長い胴体部をもち、核に沿うようにスプラインとよばれる微小管の束がある。頭部の細胞質にはミトコンドリアがあり、多層構造体に接する鞭毛基部装置から後方に向けて 2 本の鞭毛が平行に伸びている。尾部と鞭毛の先にも細胞質の固まりがあり、尾部の細胞質には葉緑体とミトコンドリアがある (図 20e, f)。コケ植物の精子のミトコンドリアや色素体が受精の際に卵細胞に持ち込まれることが観察されている (Yuasa 1952)。しかし、ツノゴケ類とタイ類の精細胞が精子へと変態する過程で細胞質オルガネラに由来する DNA 蛍光染色の輝点が消失すること (Izumi & Ono 1999, Shimamura et al. 1999)、様々な種の遺伝的な解析でも葉緑体とミトコンドリアが片親遺伝することが示されており (Pacak & Szweykowska-Kulińska 2003, McDaniel et al. 2007, Jankowiak-Siuda et al. 2008)、他の多くの陸上植物と同様に、コケ植物でも細胞質オルガネラが母性遺伝するための機構が存在すると考えられる。コケ植物の鞭毛の断面は、多くの真核生物に共通の 9+2 構造の微小管群 (鞭毛軸糸) からなるが、鞭毛軸糸にダイニン外腕をもたないのが特徴である。ゼニゴケを含め、コケ植物の完成した精子、あるいは変態途中の精細胞における構造の形態学的研究には透過型電子顕微鏡を用いた多くの研究例があり、スプラインを構成する微小管の数や、基底小体の配置など、分類群ごとに特徴的な形質が見いだされている (Carothers & Duckett 1980, Renzaglia & Garbary 2001)。

造卵器も、雌器床の翼部の表皮細胞に起源するが、雌器床は、平面的に成長する雄器床と違って、著しく内曲して成長するため、ある程度成長した雌器床では、新たな造卵器は雌器床の下部で形成される。造卵器は 1 細胞に起源し、組織の内外を分ける細胞分裂によって最初に内部に生じた細胞が、卵原細胞となる (図 21a)。卵原細胞は造卵器が成長するに従い分裂し、将来造卵器の開口部となる栓細胞 (cover cell)、4 個以上の頸溝細胞 (neck canal cell)、卵細胞に接する腹溝細胞 (ventral canal cell)、卵細胞 (egg) を形成する (図 21b)。栓細胞と頸溝細胞が、造卵器の成熟過程で崩壊することで、精子が卵細胞へ到達するための通路が開く (図 21c, d)。腹溝細胞は小さくなるが、受精時まで残存することがある。ゼニゴケ綱では頸部を構成する頸細胞が 6 列に並び (横断面で頸溝細胞の周りを 6 個の細胞が取り巻く)、その内部が、受精の際に精子が卵へと到達する通路となる (図 21d)。ツボミゴケ綱では頸細胞が 5 列に並ぶのが典型である。完成した造卵器はフラスコ形で、膨らんだ腹部 (venter) と長い頸部 (neck) をもち、腹部の内部には 1 個の卵細胞がある。造卵器の基部は浅い円筒状の組織に取り囲まれている (図 21e)。この円筒状の組織は受精がおこると、造卵器を包み込む袋状の組織に発達し、偽花被 (pseudoperianth) とよばれる。

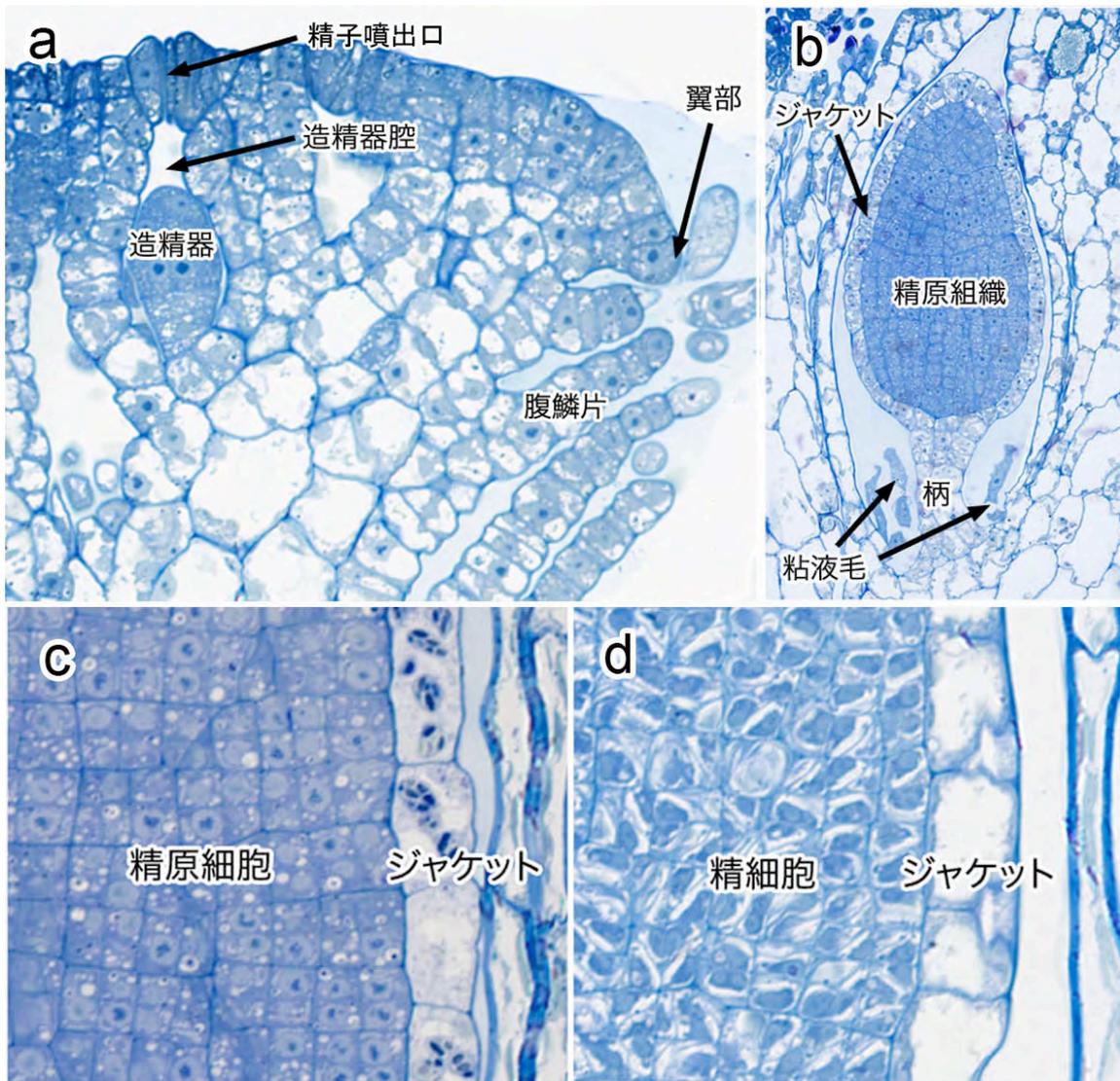


図 19. 造精器の構造。a. 若い雄器托の翼部の縦断面。b. 造精器の縦断面。c. 精原組織断面。方形の小さい細胞で占められる。d. 精原組織断面（精子変態期）。精細胞は三角形の外形を示す。

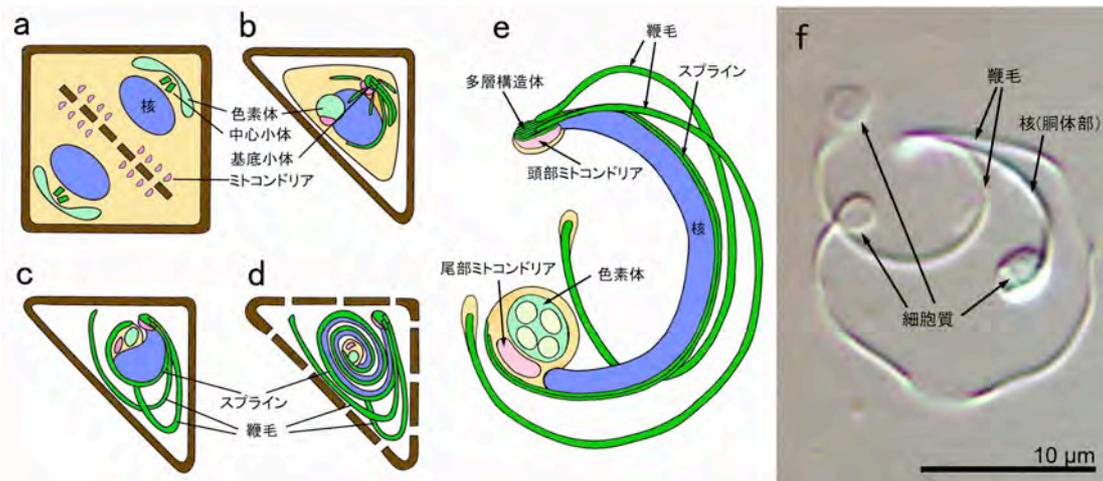


図 20. 精子の構造と形成過程。a. 精母細胞の斜め方向の細胞分裂。b. 鞭毛，スプライン微小管の形成。c. 細胞質の退化と核の凝集。d. スプラインに沿った核の伸長。e. 精子の模式図。f. 微分干渉顕微鏡で観察したゼニゴケ精子。a-e. Carothers & Kreitner (1968), Shimamura et al. (1999)を参考に作図。

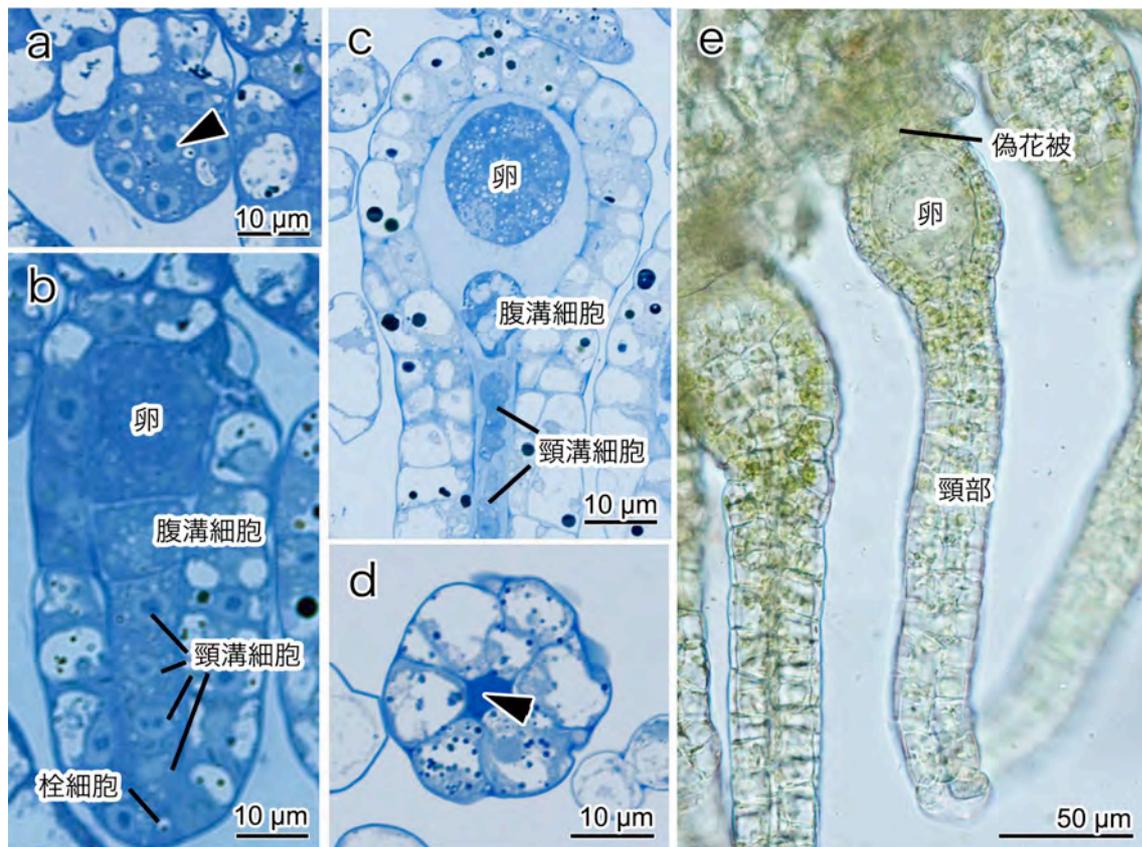


図 21. 造卵器の形成過程。a. 若い造卵器と内部の卵原細胞 (矢頭) の縦断面。b. 造卵器 (卵細胞形成直後) の縦断面。c. 造卵器腹部の縦断面 (腹溝細胞と頸溝細胞の退化)。d. 造卵器頸部の横断面。頸口 (矢頭) は 6 細胞列で囲まれる。e. 完成した造卵器。

10. 受精

雄器床に水が触れて雄器床の各組織の細胞が膨張すると、その圧力で造精器が崩壊し、造精器腔の上部の孔を通じて精子が雄器床上にたまった水中へ噴出する (図 22a, b)。この孔の縦断面はアーチ型で、出口が狭くなっており、樽型の縦断面を示す通常の気室孔とは、形状が異なっている (図 22c)。ゼニゴケ目には雄器床に柄がない種も多いが、それらは、雄器床の造精器腔の孔から、空気中に精子を 20 cm 近くの高さまで霧状に噴出し、風による精子の散布を行う (Shimamura et al. 2008)。今のところ、このような空気中への能動的な精子噴出はゼニゴケでは知られていない。ゼニゴケは一般的には雄器床の上に溜まった、精子を含む液滴が雨水によってはねとばされ、周辺に飛び散ることで精子が散布していると考えられている。Duckett & Pressel (2009) がメチレンブルーで着色した液滴を雄器托の上に滴下した実験によると、雄器床の上で跳ねた液滴は最大 30 cm の距離に飛び散った。一方で雄器托から吸収されたメチレンブルー溶液が、1 時間以内に、約 10 cm の大きさのコロニーの腹面側全体に、有紋仮根の束に沿って広がることも分かった。また、雌株を着色した液滴に浸したところ、30~60 分で雌器托の上部にまで着色した液が到達した。これらの結果は、葉状体の腹面や雌器托、雄器托に存在する有紋仮根の束が、植物体全体に水分を行き渡らせるだけでなく、受精においても精子の移動経路として機能している可能性を示してい

る。雄株の近くで生育する雌株の雌器床では、さまざまな発生段階の孢子体がみられ、柄に近い側に新たに作られた造卵器では、受精したばかりのものもみられる。造卵器は雌器托柄が発達して雌器床が持ち上げられたあとも継続的に形成され、受精は雌器床が地上から立ち上がった状態でも継続的におきていることが示唆される (Parihar 1956)。筆者も実際に雌器床の断面を観察してみたところ、雌器托の柄の仮根束は雌器床で枝分かれし、個々の指状突起内部の仮根束と一続きになっていることが分かった。したがって個々の指状突起の基部の間に位置する造卵器群は、両側を仮根束に取り囲まれている (図 23)。精子は雌株の葉状体の縁にさえ到達すれば、造卵器のごく近傍まで、仮根束の毛細管現象により受動的に運ばれるのではないだろうか。精子が造卵器からの何らかの誘因物質に誘われて泳ぐ必要があるとすれば、1 mm 以下のごく短い距離かもしれない。

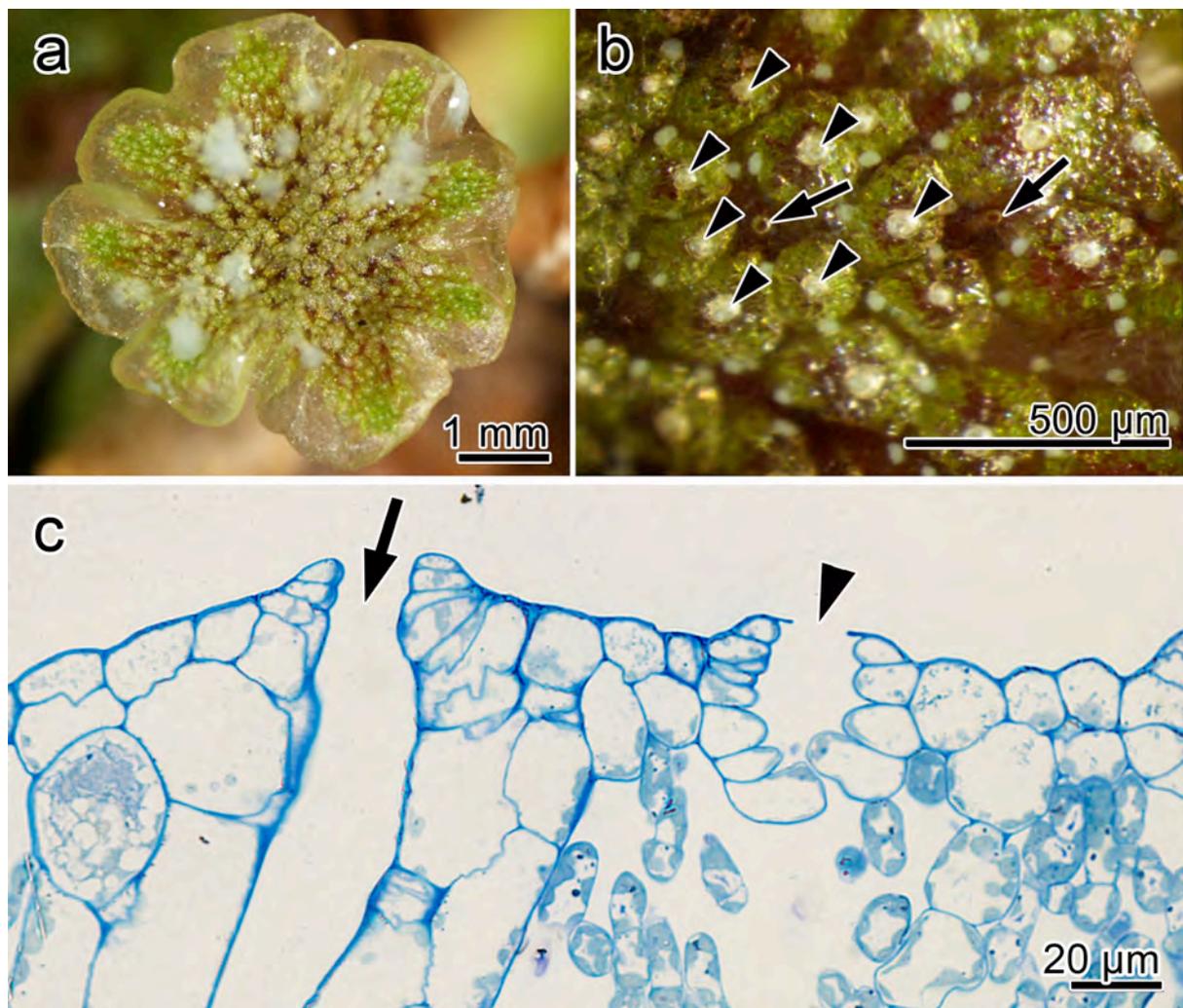


図 22. 精子の放出。a. 雄器床の上の水中に噴出した精子(白濁している部分)。b. 造精器腔の上部の精子噴出口 (矢印) と周辺の気室孔 (矢頭)。造精器腔には同化糸が発達しないため、上部からみると気室に囲まれた黒っぽい領域としてみとめられる。c. 精子の噴出口 (矢印) と気室の縦断面 (矢頭)。噴出口の断面はアーチ型で、樽型の開口部をもつ気室とは形状が異なる。

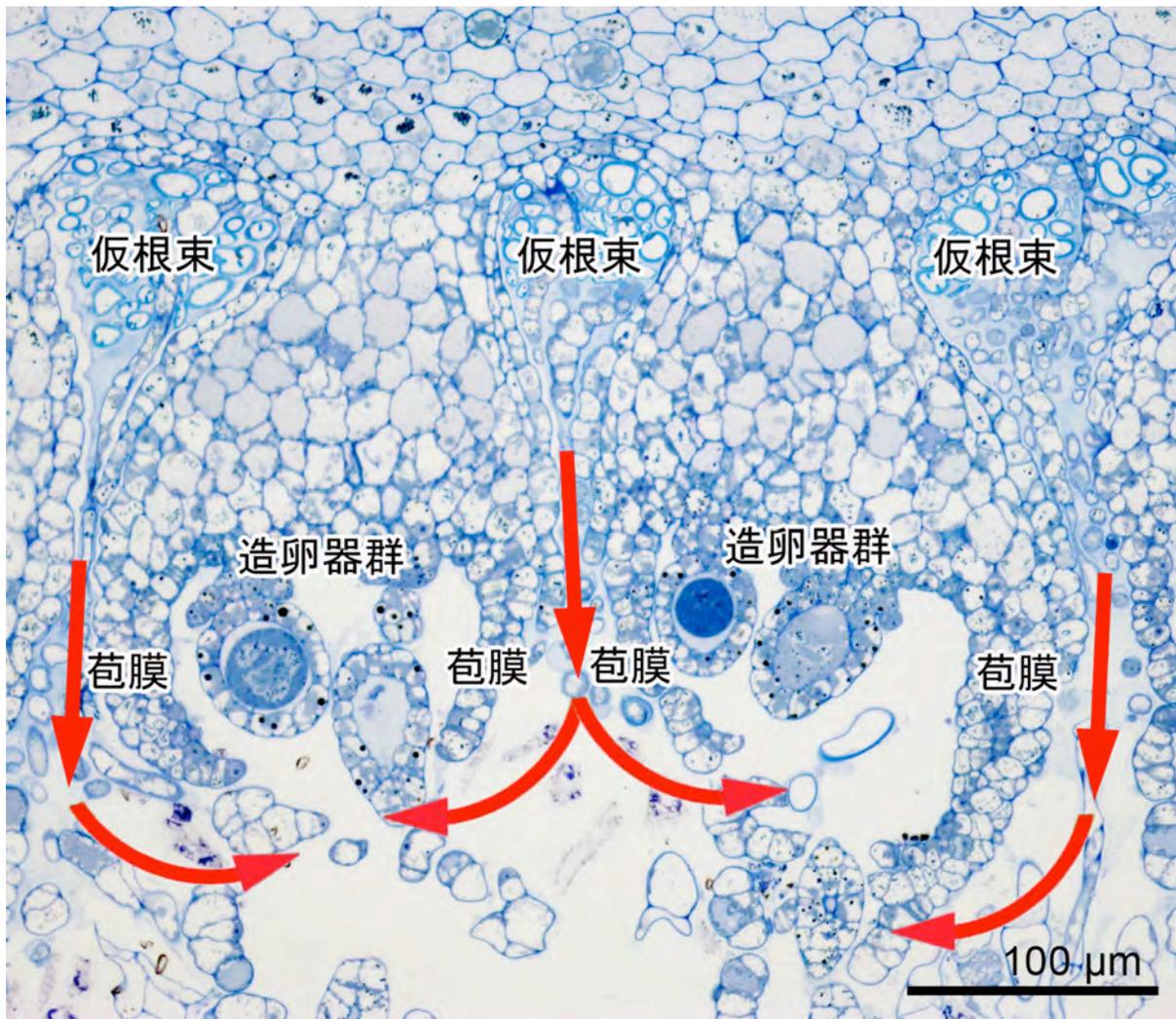


図 23. 雌器床の指状突起基部の横断面。雌器托の内部には葉状体腹面から一続きになった有紋仮根の束が入り込んでいる。造卵器群は指状突起へと続く有紋仮根の束に取り囲まれていることが分かる。精子が仮根束を經由して移動する場合、推定される受精の経路を矢印で示す。

1.1. 孢子体

受精した卵は、造卵器の内部で細胞分裂を開始する。まず、上下方向に分裂し、上下2つの細胞が形成される。続いてそれに直交するような向きで分裂がおこる (図 24a)。頸部に近い側の細胞群で、並層分裂がおこり、外界に接しない内側の細胞が生じたときに (図 24b)、外側をアンフィテシウム (amphithecium)、内側をエンドテシウム (endothecium) とよび、タイ類ではアンフィテシウムから蒴壁のみが生じ、エンドテシウムからは胞原組織 (孢子と弾糸) のみが生じる。ツノゴケ類の大部分や、セン類の一部ではエンドテシウムから、蒴の中心部の軸中 (コルメラ; columella) とよばれる支持組織のみが分化し、胞原組織はアンフィテシウムに起源する。

前述したように、受精がおこった造卵器の基部からは個々の造卵器を包み込むように、偽花被 (pseudoperianth)が発達する。さらにその外側から、苞膜 (雌苞膜; female involucre) で保護される。苞膜は、個々の指状突起の基部の間に位置する造卵器群を取り囲むように発達する (Parihar 1956)。造卵器の腹部は、孢子体の成長に同調して成長し、孢子体を直接包むカリプトラ (calyptra) とな

る。つまり、孢子体は内側から順に、カリプトラ、偽花被、苞膜により3重に保護されて成長する(図 24c, d, 26a)。カリプトラと偽花被は、受精がおこらない限り発達しない。茎と葉の分化が明瞭な茎葉性タイ類では、造卵器を保護するための葉の組織を苞葉 (bract) とよび、その内部にある、周囲の葉が癒合して孢子体を包み込んだようにみえる袋状の保護組織を花被 (perianth)とよんでいる。ゼニゴケのように、見かけ上「葉」がない葉状性タイ類では、同様の組織が茎葉性タイ類とは異なる異なる名称でよばれるが、苞葉と苞膜、花被と偽花被は、それぞれ相同な組織と考えられる。

コケ植物では通常、孢子体は上方に向かって成長するが、ゼニゴケ目の多くの種では造卵器が雌器床の下部に下向きについているせいで、孢子体は懸垂し、下方に向かって成長する。孢子体は他のタイ類と同様、足、柄、蒴 (孢子囊) の3つの部分からできている (図 24d)。足 (foot) は、配偶体との連結部分で、配偶体から孢子体への栄養輸送を担っている。足と配偶体組織が接する部位を胎座 (placenta) とよび、胎座では、配偶体、孢子体双方の側の細胞が複雑な肥厚を形成する。この肥厚は配偶体-孢子体間の物質輸送と関連があると考えられている。柄は足と蒴を接続する部分で、孢子散布の際に伸長成長することで、蒴を保護器官の外に押し出す。蒴は、1細胞厚の蒴壁とその内部の胞原組織 (sporogenous tissue) からなる。胞原組織には、弾糸母細胞 (elater mother cell, elaterocyte) と胞原細胞 (sporogenous cell) が対になって分化する。ゼニゴケでは弾糸母細胞はほとんど細胞分裂を行わず、伸長生長のみを行い、弾糸細胞 (elater cell) となる (ジャゴケ科などでは弾糸母細胞も分裂して増加する)。胞原細胞は4回から5回の細胞分裂を行い、1つの弾糸細胞に対し16-32個に増加し、減数分裂を行う孢子母細胞 (spore mother cell, sporocyte) となる (図 24e)。ゼニゴケ目では、ゼニゴケを含めて減数分裂時のオルガネラの配分や細胞分裂装置の形態がよく調べられている (Brown et al. 2007, 2010, Shimamura et al. 2012)。ゼニゴケでは孢子母細胞はただ1つの色素体 (葉緑体) をもち (図 25a)、核の分裂に先立って4つに分裂し、将来の孢子となる細胞質領域に移動する。核の分裂は葉緑体の配分によってあらかじめ決定された細胞極性に従って進行することが分かっている (図 25b)。タイ類では蒴の中心部に弾糸束とよばれる、孢子を分化せず弾糸が束状に分化する領域が存在することがあるが、ゼニゴケの蒴の内部は孢子と弾糸が一樣に分布し、弾糸束は認められない (図 26a)。孢子は1つの孢子体あたり300,000個以上、1つの雌器床から7,000,000個以上産生されるとの推定がある (O'Hanlon 1926)。1つの雌器托は春から秋にかけて最大100個程度の孢子体を継続的に形成するという報告 (Duckett & Pressel 2009) もあるので、実際の1つの雌器托あたりの孢子の産生量はもっと多いかもしれない。減数分裂終了後、蒴壁は環状の肥厚を形成し、最終的に細胞質を失う (図 26b)。弾糸細胞は左巻きの螺旋状の肥厚を形成し、最終的には細胞質を失い、死細胞である弾糸 (elater) となる (図 26c)。孢子体は、造卵器に由来するカリプトラに包まれた状態で成長するが、孢子を散布する際には、柄が伸長し、蒴はカリプトラを破り、さらにカリプトラを覆う偽花被と苞膜をこじ開けて、空中に露出する (図 26d)。その後、蒴壁が孢子体の先端部から不規則に破れ、弾糸が乾湿運動することで孢子が空中に放出される。

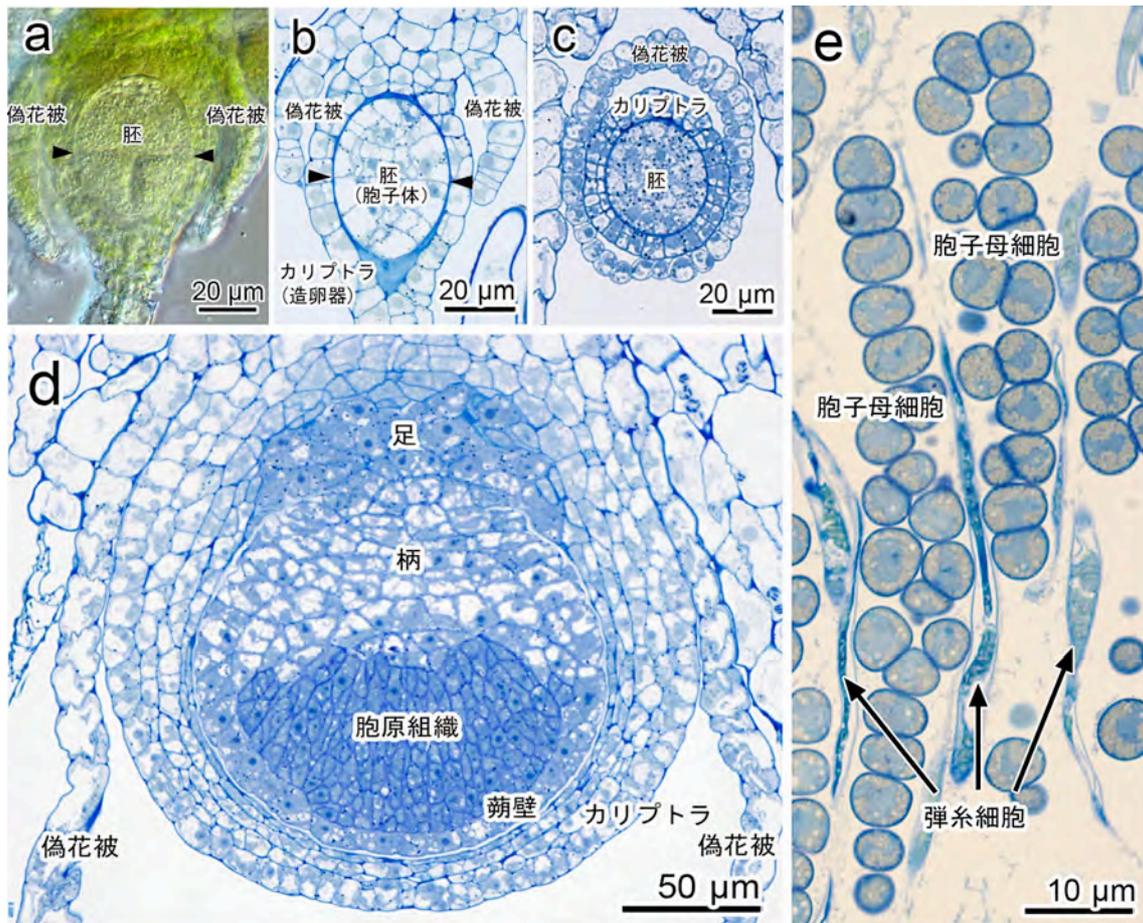


図 24. 孢子体の発生過程。a. 胚（4細胞期）の透過像。受精卵の最初の分裂面（矢頭）に対し、直交する細胞板が形成される。b. エンドテシウムが生じた胚。受精卵の最初の分裂面（矢頭）より頸部に近い側から蒴が分化する。c. 胚の横断面。胚は、造卵器の腹部に由来するカリプトラ、造卵器の基部から発達する偽花被に取り囲まれて成長する。d. 足、柄、胞子嚢（蒴壁と胞原組織）の3つの領域が分化した孢子体の縦断面。e. 減数分裂直前の胞原組織の縦断面。弾糸細胞と胞子母細胞群が交互に配置する。

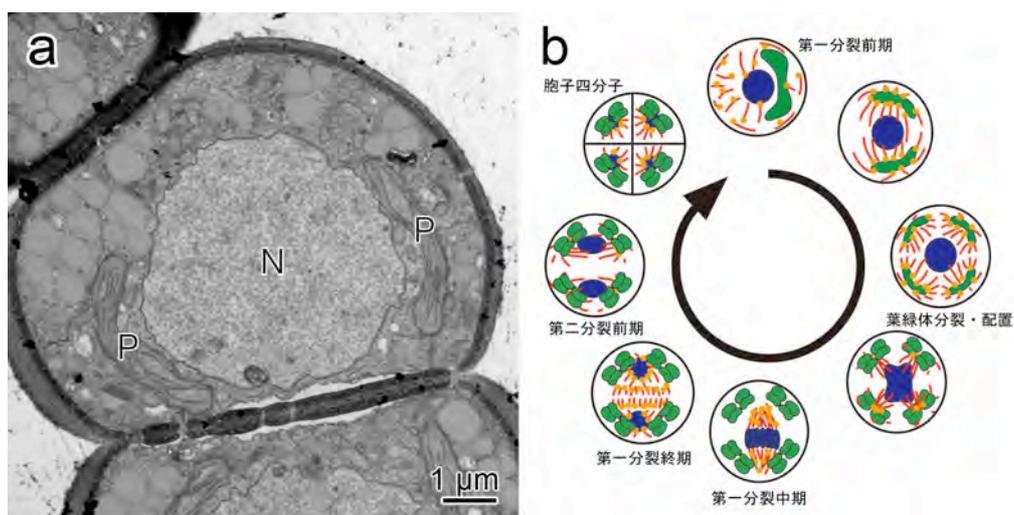


図 25. 減数分裂。a. 胞子母細胞の透過型電子顕微鏡による観察。P: 色素体, N: 核。b. 減数分裂時の色素体（緑）と核（青）の挙動。核の分裂に先立ち色素体が分裂する。色素体の表面にはγ-チューブリン（黄色）が存在し、減数分裂期の微小管（赤）の形成の足場となる。

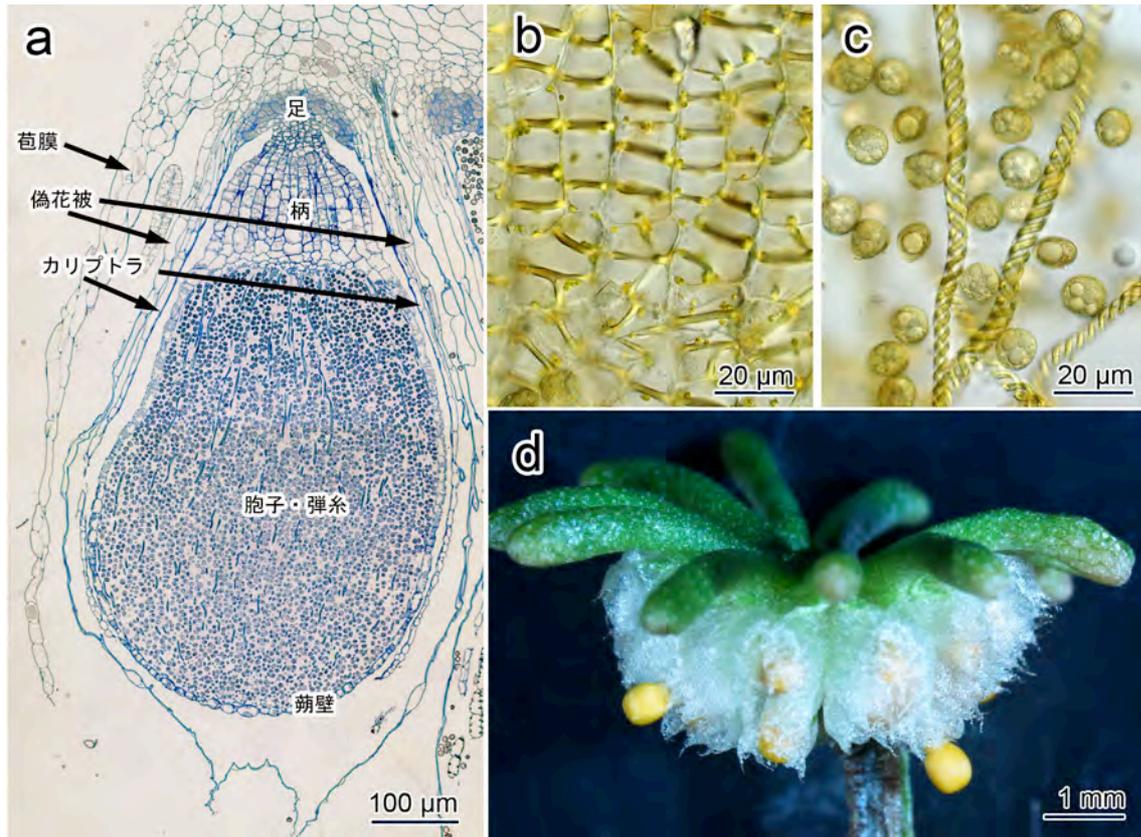


図 26. 完成した孢子体の形態。a. 減数分裂が終了した孢子体の縦断面。b. 蒴壁の環状肥厚。c. 孢子と弾糸。弾糸は 2 重螺旋の肥厚を形成する。螺旋の向きは全て左巻き。d. 柄が伸長し、苞膜の外に露出了した蒴。

1 2. ゼニゴケの分類学的・形態学的研究の今後の展望と課題

本稿で紹介した *M. polymorpha* (広義のゼニゴケ) の分類学的研究は主にヨーロッパに分布する植物を元に行われてきた経緯があり、アジア地域の植物については、詳細な分類学研究、遺伝的解析はなされていない。日本では、北川 (1987) が群馬県尾瀬ヶ原で採集された標本をもとに、ヤチゼニゴケ (*M. polymorpha* var. *aquatica* として同定、現在の *ssp. polymorpha* に相当) を報告したこと以外に、広義のゼニゴケの種内分類群に関する研究例がない。ゼニゴケは分類学者や採集家にとって、あまりにも身近な“駄もの”でしかないと注意が払われてこなかったという点は否めない。さらに日本には、染色体上の核小体形成部位 (nucleolar organizer) の位置がヨーロッパ産の各亜種とは異なる個体群があることが報告されており (Bischler 1986)、ゲノム構造の違いがあることが示唆されている。

M. polymorpha *ssp. montivagans* に関しては、ヨーロッパ以外でも、アフリカ (Perold 1999)、北米 (Schuster 1992)、ロシア (Konstantinova & Bakalin 2009)、韓国 (Choi et al. 2010)、など高緯度あるいは高標高の地域を中心に世界各地から生育が報告されており、日本国内でも新たな調査や標本の再検討が望まれる。3つの亜種間のそれぞれの中間的な形態の植物が存在することは、分類学的な解釈が研究者によって異なる原因ともなってきた。例えば湿潤な環境で生育しているゼニゴケはヤチゼニゴケに似た形態を示すことがある (北川 1987, Schuster 1992)。今後の解析で3つの亜種やその中間型の植物の遺伝的実体、形態の可塑性の幅が明らかになることを期待したい。

ゼニゴケの外部形態に関しては200年以上にわたる研究の歴史の中で、詳細に観察・記述されてきた。ただし、気室、腹鱗片、有紋仮根、雌器托、雄器托といったゼニゴケ亜綱に特有の組織の進化的起源、他のコケ植物の組織との相同性については、これまで議論が不足していた。現在、陸上植物におけるタイ類の系統的位置やコケ植物各分類群の内部の系統関係がしだいに明らかになり、形態の進化に関わる議論を系統関係に基づいて行える環境が整ってきた。ゼニゴケをモデル植物とした研究の進展で、陸上植物に普遍的な現象の理解が深まることのみならず、コケ植物特有の進化発生的研究の基礎も確立できるのではないだろうか。これまでもつぱら、分類群や種を認識するための形態形質としてのみ注目されていたコケ植物の外部形態の多様性について、具体的な組織の相同性を遺伝子発現レベルで検証し、進化発生的観点で研究を進めることができるかもしれない。

引用文献

- Apostolakos, P., & Galatis, B. 1982. Studies on the development of the air pores and air chambers of *Marchantia paleacea*. *Protoplasma* 128: 120-135.
- Bischler, H. 1986. *Marchantia polymorpha* L. s. lat. karyotype analysis. *J. Hattori Bot. Lab.* 60: 105-117.
- Bischler, H. 1989. *Marchantia* L. The Asiatic and Oceanic taxa. *Bryophytorum Bibliotheca* 38: 1-317.
- Bischler, H. 1998. Systematics and evolution of the genera of the Marchantiales. *Bryophytorum Bibliotheca* 51: 1-201.
- Bischler-Causse, H., & Boisselier-Dubayle, M. C. 1991. Lectotypification of *Marchantia polymorpha* L. *J. Bryol.* 16: 361-365.
- Boisselier-Dubayle, M. C., & Bischler, H. 1989. Electrophoretic studies in *Marchantia polymorpha* L. *J. Hattori Bot. Lab.* 67: 297-312.
- Boisselier-Dubayle, M. C., Jubier, M. F., Lejeune, B., & Bischler, H. 1995. Genetic variability in the three subspecies of *Marchantia polymorpha* (Hepaticae): isozymes, RFLP and RAPD markers. *Taxon* 44: 363-376.
- Boisselier-Dubayle, M. C., Lambourdiere, J., & Bischler, H. 2002. Molecular phylogenies support multiple morphological reductions in the liverwort subclass Marchantiidae (Bryophyta). *Mol. Phylogenet. Evol.* 24: 66-77.
- Brown, R. C., & Lemmon, B. E. 1990. Polar organizers mark division axis prior to preprophase band formation in mitosis of the hepatic *Reboulia hemisphaerica* (Bryophyta). *Protoplasma* 156: 74-81
- Brown R. C., Lemmon B. E., & Shimamura, M. 2007. Transformations of the pleiomorphic plant MTOC during sporogenesis in the hepatic *Marchantia polymorpha*. *J. Integr. Plant Biol.* 49: 1244-1252.
- 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
- Burgeff, H. 1943. Genetische Studien an *Marchantia*. Gustav Fischer, Jena, Germany.
- Carothers, Z. B., & Duckett, J. G. 1980. The bryophyte spermatozoid: a source of new phylogenetic information. *Bull. Torrey Bot. Club* 107: 281-297.
- Carothers, Z. B., & Kreitner, L. 1968. Studies of spermatogenesis in the Hepaticae. II. Blepharoplast

- Structure in the spermatid of *Marchantia*. *J. Cell Biol.* 36: 603-616.
- Choi, S. S., Bakalin V. A., & Sun, B. Y. 2010. Unrecorded liverwort species from Mt. Deogyu, Korea. *Kor. J. Plant Tax.* 40: 218-225.
- Crandall-Stotler, B. 1981. Morphology/anatomy of hepatics and anthocerotous. In: Schultze-Motel W. (ed.) *Advances in Bryology I*. pp. 315-398. J. Cramer, Vaduz.
- Crandall-Stotler, B., & Stotler, R. E. & Long, D. G. 2009. Phylogeny and Classification of the Marchantiophyta. *Edinb. J. Bot.* 66: 155-198.
- Dillenius, J. J. 1741-1742. *Historia muscorum*. Theatro Sheldoniano, Oxford, UK.
- Duckett, J. G., & Pressel, S. 2009. Extraordinary features of the reproductive biology of *Marchantia* at Thursley NNR. *Field Bryol.* 97: 2-11.
- Duckett, J. G., & Renzaglia, K. S. 1993. The reproductive biology of the liverwort *Blasia pusilla* L. *J. Bryol.* 17: 541-552.
- Equihua, C. 1987. Splash-cup dispersal of gemmae in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Cryptogamie Bryologie-Lichénologie* 8: 199-217.
- 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.
- Graham, L. E., Wilcox, L. W., Cook, M. E., & Gensel, P. G. 2004. Resistant tissues of modern marchantioid liverworts resemble enigmatic Early Paleozoic microfossils. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 101: 11025-11029.
- He-Nygrén, X., Juslén, A., Ahonen, I., Glenn, D., & Piippo, S. 2006. Illuminating the evolutionary history of liverworts (Marchantiophyta)—towards a natural classification. *Cladistics* 22: 1-31.
- Hofmeister, W. 1851. *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Gymnospermen*. Leipzig.
- Inoue, H. 1960. Studies in spore germination and the earlier stages of gametophyte development in the Marchantiales. *J. Hattori Bot. Lab.* 23:148-191.
- Izumi, Y., & Ono, K. 1999. Changes in plastid DNA content during the life cycle of the hornwort *Anthoceros punctatus* L. *Cytologia* 64: 37-44
- Jankowiak-Siuda, K., Pacak, A., Odrzykoski, I., Wyatt, R. & Szweykowska-Kulińska, Z. 2008. Organellar inheritance in the allopolyploid mosses species *Plagiomnium medium* and *Plagiomnium curvatulum*. *Taxon* 57: 145-152.
- 片桐知之・古木達郎 2012. 日本産タイ類ツノゴケ類チェックリスト. 蘚苔類研究 10: 193-210.
- 北川尚文 1987. ゼニゴケの一変種日本に産す. 日本蘚苔類学会会報 4: 116-117.
- 北川尚文 1977. ゼニゴケの腹鱗片と仮根. 日本蘚苔類学会会報 2: 34-36.
- Kammerling, Z. 1897. Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. *Flora* 84: 1-68.
- Kny, L. 1890. Bau und Entwicklung von *Marchantia polymorpha* L. *Botanische Wandtafeln* 8: 364-401. Paul Parey, Berlin.
- 河内孝之・石崎公庸 2012. 古くて新しいモデル植物としての苔類ゼニゴケの特徴. *BSJ Review* 3:

58-70.

- Konstantinova, N. A., & Bakali, V. A. 2009. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia. *Arctoa* 18: 1-64.
- Kutschera, U., Thomas, J., & Hornschuh, M. 2007. Cluster formation in liverwort-associated methylobacteria and its implications. *Naturwissenschaften* 94: 687-692.
- Leitgeb, H., 1880. Die Athemöffnung der Marchantiaceen. Sitz-Ber. d. Kaiserl. Akademie d. Wiss. 81: 40-54.
- Linnaeus, C. 1753 *Species plantarum*. Ed. 1. Salvius, Stockholm.
- Ligrone, R., Carafa, A., Lumini, E., Bianciotto, V., Bonfante, P., & Duckett, J. G. 2007. Glomeromycotean associations in liverworts: a molecular, cellular, and taxonomic analysis. *Amer. J. Bot.* 94: 1756-1777.
- Long, D. G. 2006. New higher taxa of complex thalloid liverworts (Marchantiophyta –Marchantiopsida). *Edinb. J. Bot.* 63: 257-262.
- McConaha, M. 1941. Ventral structures effecting capillarity in the Marchantiales. *Amer. J. Bot.* 28: 301-306.
- McDaniel, S. F, Willis, J. H., & Shaw, A. J. 2007. A linkage map reveals a complex basis for segregation distortion in an interpopulation cross in the moss *Ceratodon purpureus*. *Genetics* 176: 2489-2500.
- Meyer, M., Seibt, U. & Griffiths, H. 2008. To concentrate or ventilate? Carbon acquisition, isotope discrimination and physiological ecology of early land plant life forms. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363: 2767-2778
- Moser, J. W., & Kreitner, G. L. 1970. Centrosome structure in *Anthoceros laevis* and *Marchantia polymorpha*. *J Cell Biol.* 44: 454-458.
- Nakazato, T., Kadota, A., & Wada, M. 1999. Photoinduction of spore germination in *Marchantia polymorpha* L. is mediated by photosynthesis. *Plant Cell Physiol.* 40: 1014-1020.
- O'Hanlon, M. E. 1926. Germination of the spores and early stages in the development of the gametophyte of *Marchantia polymorpha*. *Bot. Gaz.* 82: 215-222.
- Pacak, A. & Szweykowska-Kulińska, Z. 2003. Organellar inheritance in liverworts: an example of *Pellia borealis*. *J Mol Evol.* 56:11-7.
- Parihar, N. S. 1956. An Introduction to Embryophyta. Volume I. Bryophyta, Central Book Depot. Allahabad, India.
- Paton, J. A. 1999. The Liverwort Flora of the British Isles. Harley Books, Colchester. UK.
- Perold, S. M. 1999. Flora of Southern Africa. Hepatophyta. Part 1: Marchantiopsida. In: O.A.Leistner (ed.), Flora of southern Africa:1-252. Botanical Research Institute, Pretoria.
- 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., Stech, M., Frey, W., Quandt, D., & Davis C. C. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 15511-15516.
- Qiu, Y.-L., Li, L., Wang, B., Chen, Z., Dombrovska, O., Lee, J., Kent, L., Li, R., Jobson, R. W., Hendry, T. A., Taylor, D. W., Testa, C. M., & Ambros, M. 2007. A nonflowering land plant phylogeny inferred

- from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondrial, and nuclear genes. *Int. J. Plant Sci.* 168: 691-708.
- Renzaglia, K.S., & Garbary, D. J. 2001. Motile gametes of land plants: diversity, development, and evolution. *Crit Rev Plant Sci.* 20:107-213
- Schiffner, V. 1909 Studien über die Rhizoiden der Marchantiales. *Ann. Jard. Bot. Buitenz. 2 ser., Suppl.* 3: 473-492.
- Schuster, R. 1983. Phytogeography of the Bryophyta. In *New manual of bryology. Edited by R.M. Schuster.* Hattori Bot. Lab., Nichinan, Japan.
- Schuster, R. M. 1992. The Hepaticae and Anthocerotae of North America, Vol. 6. Field Museum of Natural History. Chicago.
- Shimamura, M., Fukushima, H., Yamaguchi, T., & Deguchi, H. 1999. Behavior of plastid and plastid DNA during spermiogenesis in *Dumortiera hirsta*. *Bryol. Res.* 7: 201-204.
- 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. γ -Tubulin in basal land plants: characterization, localization, and implication in the evolution of acentriolar microtubule organizing centers. *Plant Cell* 16: 45-59.
- Shimamura, M., Furuki, T., & Deguchi, H. 2005. Sporophyte anatomy of *Cavicularia densa* Steph. (Blasiaceae). *Bryologist.* 108: 420-426.
- 嶋村正樹・古木達郎・出口博則 2006. ウスバゼニゴケの孢子体における形態学的研究. *Hikobia* 14: 399-402.
- Shimamura, M., Yamaguchi, T., & Deguchi, H. 2008. Airborne sperm of *Conocephalum conicum* (Conocephalaceae). *J. Plant Res.* 121: 69-71.
- Shimamura, M., Itouga, M., & Tsubota, H. 2012. Evolution of apolar sporocytes in marchantialeen liverworts: implications from molecular phylogeny. *J. Plant Res.* 125: 197-206.
- Stotler, R. 1994. [Review of the book *Marchantia L. The European and African Taxa. Bryophytrum Bibliotheca* 45 by Bishler, H.] *Bryologist* 97: 351-352.
- Suire, C., Bouvier, F., Backhaus, R. A., Bégu, D., Bonneau, M., & Camara, B. 2000. Cellular localization of isoprenoid biosynthetic enzymes in *Marchantia polymorpha*. uncovering a new role of oil bodies. *Plant Physiol.* 124: 971-978.
- Völker, H. 1972. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Cytokinese an jungen Brutkörpern von *Marchantia polymorpha* L. *Protoplasma*, 75: 139-153.
- Walker, R., & Pennington, W. 1939. The movements of the air pores of *Preissia quadrata* (Scop.). *New Phytologist* 38: 62-68.
- Walton, J. 1925. Carboniferous bryophytes. I. Hepaticae. *Ann. Bot.* 39: 563-72.
- Wellman, C. H., Osterff, P. L., & Mohiuddin, U. 2003. Fragments of the earliest land plants, *Nature* 425: 282-285.
- Wheeler, J. A. 2000. Molecular phylogenetic reconstructions of the marchantioid liverwort radiation. *Bryologist* 103: 314-333.

Yuasa, A. 1952. Studies in the cytology of Pteridophyta XXX. The behavior of the plastid during the process of fertilization. *Sci. Pap. Coll. Gen. Edu. Univ. Tokyo* 2: 73-79.