

ツノゴケの分類と系統

長谷川 二郎

公益財団法人 服部植物研究所
〒889-2535 宮崎県日南市飢肥6丁目1-26

Classification and phylogeny of the hornworts

Jiro Hasegawa

Hattori Botanical Laboratory, 6-1-26 Obi, Nichinan, Miyazaki 889-2535, Japan

Keywords: *Anthoceros*, hornworts, *Phaeoceros*, phylogeny, taxonomy

DOI: 10.24480/bsj-review.12d5.00218

1. はじめに

ツノゴケ類は、セン類、タイ類とともにコケ植物の3つの系統群の一つと見なされている。しかし、古くから陸上植物の起源と進化を考える上で重要な特徴を有するとして注目され、その系統関係については様々な見解が示されてきた。また、その分類に関しては、セン類やタイ類と比べて種数が少なく（200種前後と考えられている）、比較的少数の属や科などの高位分類群からなる分類体系によって分類されてきた。

最近、分子系統解析によって、系統関係が明らかにされつつあるが、それと同時にツノゴケ類の分類体系の再編がなされようとしている。そして、それらの見解は一般に広く受け入れられてきたこれまでの分類体系の基礎となる部分に大きな変更をもたらそうとしている。ここでは、それらの新見解と伝統的な分類形質との関係について解説し、ツノゴケ類の系統的位置と今後の課題について考える。

2. ツノゴケ類の分類体系と分類形質

2-1. ツノゴケ類の分類体系

ツノゴケ類は1737年のリンネの *Genera Plantarum* の *Cryptogamia Algae* の項に *Anthoceros* として登場しているが、近代的な分類体系の中に登場するのは1846年の *Gottsche et al.* の *Synopsis Hepaticarum* においてである。ここでは、ツノゴケ類はタイ類に分類され、4属 (*Anthoceros*, *Dendroceros*, *Blandowia*, *Notothylas*) を含むものとされているが、その4属のうちの *Blandowia* は被子植物のカワゴケソウの仲間であることが後に明らかにされている。

この分類体系は基本的には1895年の *Engler & Prantl: Natürlichen Pflanzenfamilien* における *Schiffner* の分類体系に引き継がれている。ここでは、コケ植物はセン類綱とタイ類綱に分けられ、ツノゴケ類はタイ類綱の中の3つの目のうちの1つツノゴケ目 (*Anthocerotales*) とされ、その中にツノゴケ科 (*Anthocerotaceae*) 1科とツノゴケモドキ属 (*Notothylas*)、ツノゴケ属 (*Anthoceros*)、キノボリツノゴケ属 (*Dendroceros*) の3属を含む分類体系となっている (表1)。

表 1. ツノゴケ類の分類体系 Engler & Prantl: Die Natürlichen Pflanzenfamilien (1895)

Bryophyta コケ植物門
Hepaticae タイ類綱
Marchantiales ゼニゴケ目
Jungermanniales ウロコゴケ目
Anthocerotales ツノゴケ目
Anthocerotaceae ツノゴケ科
Notothylas ツノゴケモドキ属
Anthoceros ツノゴケ属
Dendroceros キノボリツノゴケ属
Musci セン類綱

表 2. ツノゴケ類の分類体系 Hässel de Menéndez (1988) : Schuster (1992)

Hässel de Menendez (1988)		Schuster (1992)
Anthocerotales ツノゴケ目	Leiosporocerotales スジツノゴケ目	Anthocerotales ツノゴケ目
Anthocerotaceae ツノゴケ科	Leiosporocerotaceae スジツノゴケ科	Anthocerotaceae ツノゴケ科
Anthoceros ツノゴケ属	Leiosporoceros スジツノゴケ属	Anthocerotoideae ツノゴケ亜科
Sphaerosporoceros	Dendrocerotales キノボリツノゴケ目	Aspiromitus ツノゴケ属
Notothyladaceae ツノゴケモドキ科	Dendrocerotaceae キノボリツノゴケ科	(Folioceros 亜属を含む)
Notothylas ツノゴケモドキ属	Dendroceros キノボリツノゴケ属	Anthoceros ニワツノゴケ属
Phaeoceros ニワツノゴケ属	Megaceros アナナシツノゴケ属	(Leiosporoceros 亜属を含む)
Foliocerotales ミヤベツノゴケ目		Dendrocerotoideae キノボリツノゴケ亜科
Foliocerotaceae ミヤベツノゴケ科		Megaceros アナナシツノゴケ属
Folioceros ミヤベツノゴケ属		(Nothoceros 亜属を含む)
		Dendroceros キノボリツノゴケ属
		(Apoceros 亜属を含む)
		Notothyladaceae ツノゴケモドキ科
		Notothylas ツノゴケモドキ属

表 3. ツノゴケ類の分類体系 Hyvönen & Piippo (1993) : Hasegawa (1994)

Hyvönen & Piippo (1993)	Hasegawa (1994)
Anthocerotales ツノゴケ目	Anthocerotales ツノゴケ目
Anthocerotaceae ツノゴケ科	Anthocerotaceae ツノゴケ科
Anthoceros ツノゴケ属	Anthocerotoideae ツノゴケ亜科
Folioceros ミヤベツノゴケ属	Anthoceros ツノゴケ属
Leiosporoceros スジツノゴケ属	(Folioceros 亜属を含む)
Mesoceros	Leiosporoceros スジツノゴケ属
Phaeoceros ニワツノゴケ属	Hattorioceros ハットリツノゴケ属
Sphaerosporoceros	Phaeoceros ニワツノゴケ属
Dendrocetotaceae キノボリツノゴケ科	Dendrocerotoideae キノボリツノゴケ亜科
Dendroceros キノボリツノゴケ属	Dendroceros キノボリツノゴケ属
Megaceros アナナシツノゴケ属	(Apoceros 亜属を含む)
Notothylales ツノゴケモドキ目	Megaceros アナナシツノゴケ属
Notothyladaceae ツノゴケモドキ科	(Nothoceros 亜属を含む)
Notothylas ツノゴケモドキ属	Notothyladoideae ツノゴケモドキ亜科
	Notothylas ツノゴケモドキ属

その後、ツノゴケ属から独立する形で、Campbell (1907) によってアナナシツノゴケ属 (*Megaceros*) が、Proskauer (1951) によってニワツノゴケ属 (*Phaeoceros*)、Bharadwaj (1971) によってミヤベツノゴケ属 (*Folioceros*)、また Hässel de Menéndez (1986) によってスジツノゴケ属 (*Leiosporoceros*) が新属として記載された。それを反映して幾つかの分類体系が提案されることになったが、その代表的なものが以下の4つの分類体系である (表2, 表3)。

なお、これらの分類体系の中で *Sphaerosporoceros*, *Hattorioceros*, *Mesoceros* はその分類的扱いがまだ定まっていないこと、この小論の論旨の展開に直接影響を及ぼすことがないと考えるので、ここではその詳細については議論しない。また、Schuster (1992) においては、命名規約上の問題として、他の分類体系での *Anthoceros* に *Aspiromitus*, *Phaeoceros* に *Anthoceros* という学名を採用している。その一方で、Stotler & Crandall-Stotler (2002) はそれぞれに対して *Anthoceros* と *Phaeoceros* の属名を採用することを提案し、広く支持されている。

2-2. ツノゴケ類の分類形質

ツノゴケ類では配偶体はロゼット状から長形状の葉状体で、孢子体は葉状体から立ち上がるツノ状の細長い棒状体であるが、中には孢子体が小さく長楕円形の袋状で葉状体の組織に包まれたまま成熟するものもある。ツノゴケ類の分類においては、この葉状体と孢子体の構造や、配偶体に形成される造精器、孢子体に形成される孢子と弾糸の特徴が重要な分類形質とされてきた。また、葉緑体の構造と細胞中の数や、含有するフェノール性化合物の違いも分類群の差異を指標する分類形質として用いられてきた。以下にそれらの特徴の分類形質としての評価についてみていくことにする。

2-2-1. 胞子体の形状

ツノゴケ類では細長い棒状の胞子体が葉状体の上に立ち上がる姿 (図 1) が一般的な植物体像として知られているが, 中には胞子体が小さく長楕円形の袋状で配偶体の組織に包まれたまま成熟するものがある (図 2)。後者に属するのはツノゴケモドキ属 (*Notothylas*) で, それ以外の属はすべて前者に属する。この違いは分類上重要な意味があると考えられ, 上記 4 つの分類体系のうち Hässel de Menéndez (1988) 以外の 3 つでは, 後者のような胞子体を有するツノゴケモドキ属は他の属から, 目や科あるいは亜科のレベルで区別する分類体系になっている。このようなツノゴケモドキ属の分類に関する考え方は広く受け入れられてきたが, 最近の分子系統解析はツノゴケモドキ属に対してまったく違った分類上の位置を与えている。これについては, 後に項をかえて解説する。



図 1. ナガサキツノゴケ (*Athoceros agrestis*)



図 2. ヤマトツノゴケモドキ (*Notothylas temperata*)

2-2-2. 配偶体の形状

配偶体は茎と葉の区別がない葉状体であるが、葉状体の形にはロゼット状のものや長方形のもの、周縁が規則的に切れ込むもの、背面に小さな突起を密につけるもの、腹面や葉縁に様々な形の無性芽をつけるものなど、様々な形状のものがあるが、それらの違いは種レベルの分類における形質として用いられてきた。

属レベルでの分類形質としては、葉状体が中肋部と1細胞層からなる翼部から構成されていることがキノボリツノゴケ属 (*Dendroceros*) を他の属から区別する重要な形質として見做されている。また、葉状体の内部に大きな空所 (*lacuna*) があることがツノゴケ属 (*Anthoceros*) とミヤベツノゴケ属 (*Folioceros*) を定義する重要な形質と考えられている。また、キノボリツノゴケ属では中肋部に大きな空所がある種があり、それらは亜属として分類されることもある。

2-2-3. 造精器の形状

ツノゴケ類の造精器には2つの型がある。一つは球状でその外壁が不規則に配列した細胞からできており (図3-左, 不規則に裂開するもので、もう一つは楕円体状で外壁は規則的に4段に配列した細胞からできており (図3-右, 最上段の細胞の結合が切れることによって裂開するものである。ツノゴケ属とミヤベツノゴケ属は後者に属し、それ以外の属はすべて前者の型になり、ツノゴケ属とミヤベツノゴケ属の近縁性を示唆する形質と見做されている。また、後者の場合は、1つの造精器腔の中に多数の造精器が形成される (多い場合は20以上になることもある) が、前者の場合は形成される造精器の数は1~数個で、1個しか形成されないアナナシツノゴケ属 (*Megaceros*) とキノボリツノゴケ属を他の属から区別する分類形質の1つとされている。

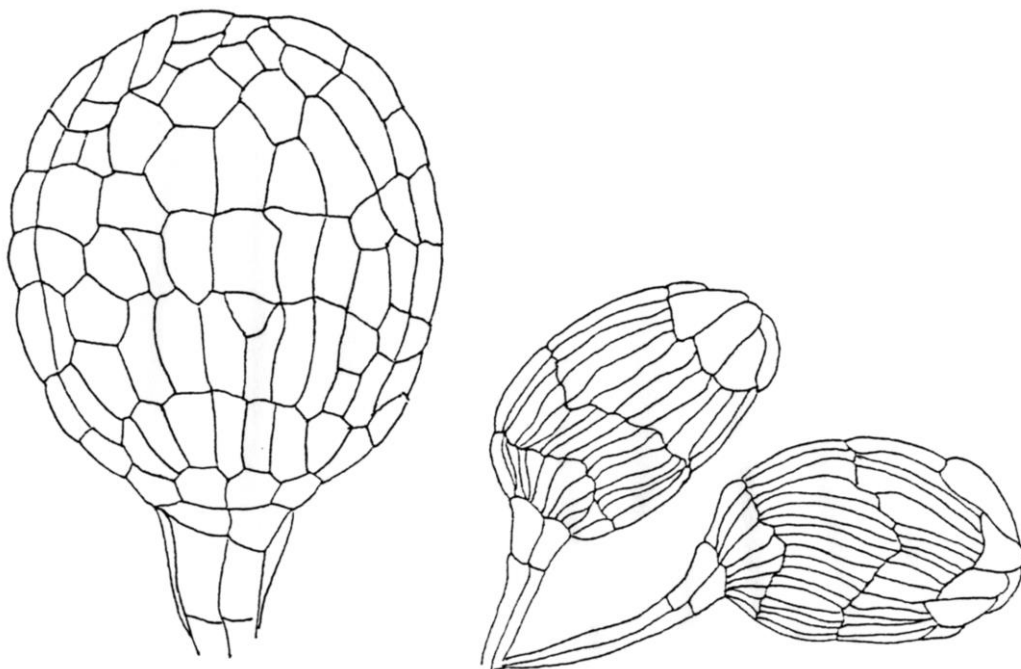


図3. ツノゴケ類の造精器 左: Phaeoceros 型 ニワツノゴケ (*Phaeoceros carolinianus*) ,
右: Anthoceros 型 ナガサキツノゴケ (*Anthoceros agrestis*)

2-2-4. 胞子体表皮の気孔

ツノゴケ類の胞子体の表皮には2個の孔辺細胞を有する気孔(図4)があることが知られているが、気孔が無い種もあり、気孔の有無は属を定義する上での重要な形質とされている。キノボリツノゴケ属とアナナシツノゴケ属には気孔が無く、それがこの2属を1つの目や科あるいは亜科にまとめる分類の根拠の一つとなっている。



図4. 胞子体表皮の気孔 (ニワツノゴケ)

2-2-5. 胞子と弾糸

ツノゴケ類の分類においては胞子の色や形状、弾糸の形状がしばしば属以上の分類形質として用いられてきた。胞子の外形はほとんどの種において丸みを帯びた三角形であり、この形状は四面体型四分子 (tetrahedral tetrad) を形成することに由来する。しかし、スジツノゴケ属 (*Leiosporoceros*) では胞子が楕円形～腎臓形(図5)で、これは相同側型四分子 (isobilateral tetrad) (図5) 形成に由来する。ツノゴケ類の胞子は表面に様々な模様があり、それが種の分類の重要な形質となっているが、スジツノゴケ属の胞子は表面が完全に平滑でつるつるしている(図6)。ツノゴケ類におけるこのスジツノゴケ属の胞子と四分子の特異性はスジツノゴケ属を他の属から区別する最も重要な形質と考えられている。

胞子の形状に関しては、キノボリツノゴケ属は多細胞性の胞子を有することがこの属を他の属と区別するための主要な形質の一つとされている。

また、胞子の色は黄色～褐色あるいは黒色であるが、胞子が黄色か黒色ということがニワツノゴケ属とツノゴケ属を区別する重要な形質とされている。

弾糸については、多くは細長い長方形状であるが、中には螺旋状に肥厚するものがあり、キノボリツノゴケ属とアナナシツノゴケ属はそのような弾糸を有することが属を定義する重要な形質とされている。螺旋状の肥厚が見られないものを偽弾糸と呼び、区別することがあるが、両者は相同な細胞である。また、細長い長方形状であるが外壁が著しく肥厚するものがあり、ミヤベツノゴケ属はそれによって他の属から区別されている。



図 5. 相同側型胞子四分子 (スジツノゴケ)



図 6. 胞子と弾糸 (スジツノゴケ)

2-2-6. 含有するフェノール性化合物

ツノゴケ類には、他の陸上植物が含有するフラボノイドがなく、それに代わってリグナン類やそれに類する特異なフェノール性化合物を含有することが知られている (Takeda et al. 1990)。それらのフェノール性化合物のツノゴケ類内での分布をみると、ツノゴケ属とミヤベツノゴケ属はロズマリン酸 (rosmarinic acid) を大量に含有し、それ以外の属にはロズマリン酸は存在せず、代わりにメガケロス酸 (megacerotonic acid) を大量に含んでいる (図 7)。

また、ツノゴケ属とミヤベツノゴケ属以外の属は、紫外線励起光下で弾糸が自家蛍光を有するが、この 2 属には自家蛍光はない (Hasegawa 1990) (図 8, 図 9)。自家蛍光の性質の違いも二次代謝産物の違いを反映していると考えられ、ツノゴケ属とミヤベツノゴケ属の近縁性と、それら 2 属の、ニワツノゴケ属を含む他のすべての属からの独立性を支持する証拠と考えられている。

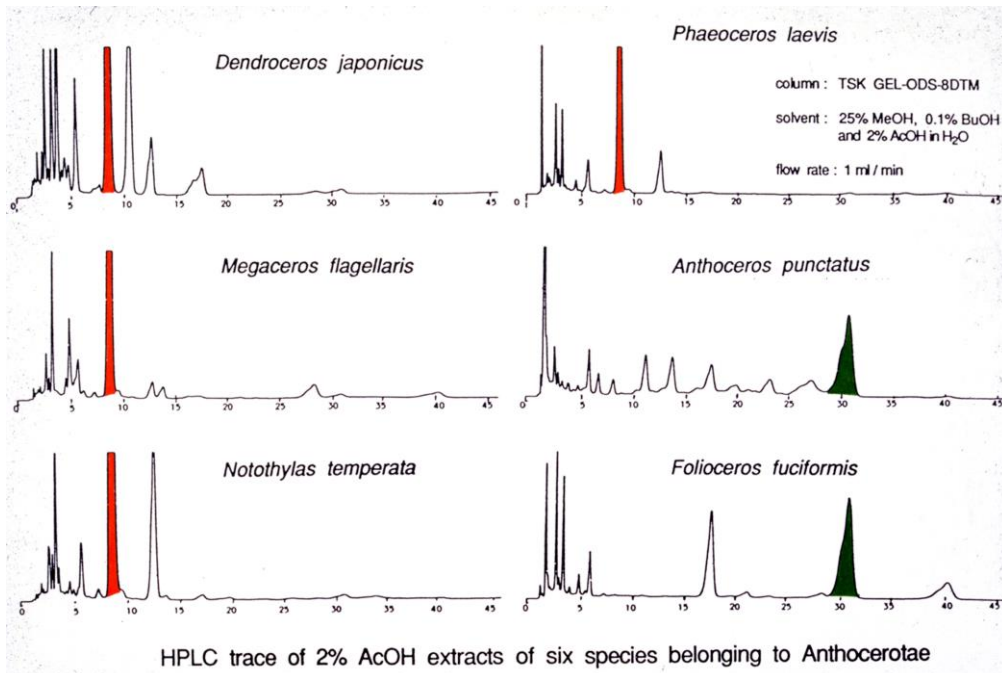


図7. ツノゴケ類の含有するフェノール性化合物。赤のピーク：メガケロス酸（リグナン），緑のピーク：ロズマリン酸

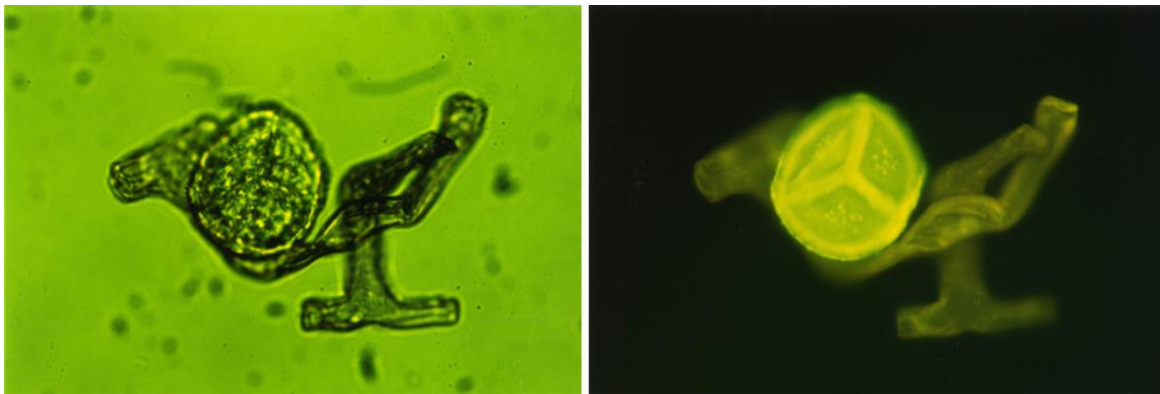


図8. ニワツノゴケ (*Phaeoceros carolinianus*) の孢子と弾糸。左:透過像, 右:蛍光顕微鏡像 (UV 励起)

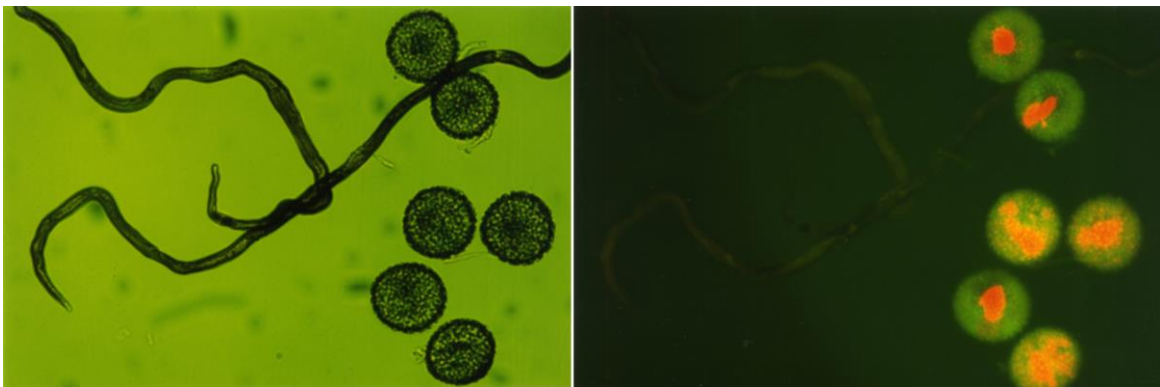


図9. ミヤベツノゴケ (*Folioceros fuciformis*) の孢子と弾糸。左:透過像, 右:蛍光顕微鏡像 (UV 励起)

3. ツノゴケ類の分子系統解析に基づく新しい分類体系

近年、遺伝子の分子情報に基づく系統解析が広く行われるようになり、ツノゴケ類においても2000年代になり分子系統解析に関する多くの注目すべき研究結果が発表され、それに基づき、それまでとは著しく異なる分類体系が提案されている。その主要なものとしては、Duff et al. (2007), Renzaglia et al. (2007), Villarreal et al. (2015), Li et al. (2020) などがある。

それらに共通しているのは、それまでの形態的形質を中心に組み立てられた系統関係あるいは分類体系と以下の点で大きな違いを示していることである。その変更点は、(1)スジツノゴケ属 (*Leiosporoceros*) を他のすべてのツノゴケ類と姉妹関係にある系統群とする、(2)ツノゴケモドキ属 (*Notothylas*) をニワツノゴケ属 (*Phaeoceros*) と近縁の属とする、(3)ニワツノゴケ属は単系統群ではなく、いくつかの異なる系統群を含んでおり、それらを独立の属とする、(4)スジツノゴケ属以外のツノゴケ類は、大きく2つの系統群、1つはナガサキツノゴケ属 (*Anthoceros*) とその近縁のミヤベツノゴケ属 (*Folioceros*) と *Sphaerosporoceros* を含む群で、もう1つはニワツノゴケ属やキノボリツノゴケ属 (*Dendroceros*) など他のすべての属を含む系統群、に分かれるということである。Renzaglia et al. (2007) と Villarreal et al. (2015) の情報を基にした系統樹を図 10、分子系統の研究成果を基にした新しい分類体系を図 11 に示し、上記 (1)~(4) の分析結果と見解について考えることにする。

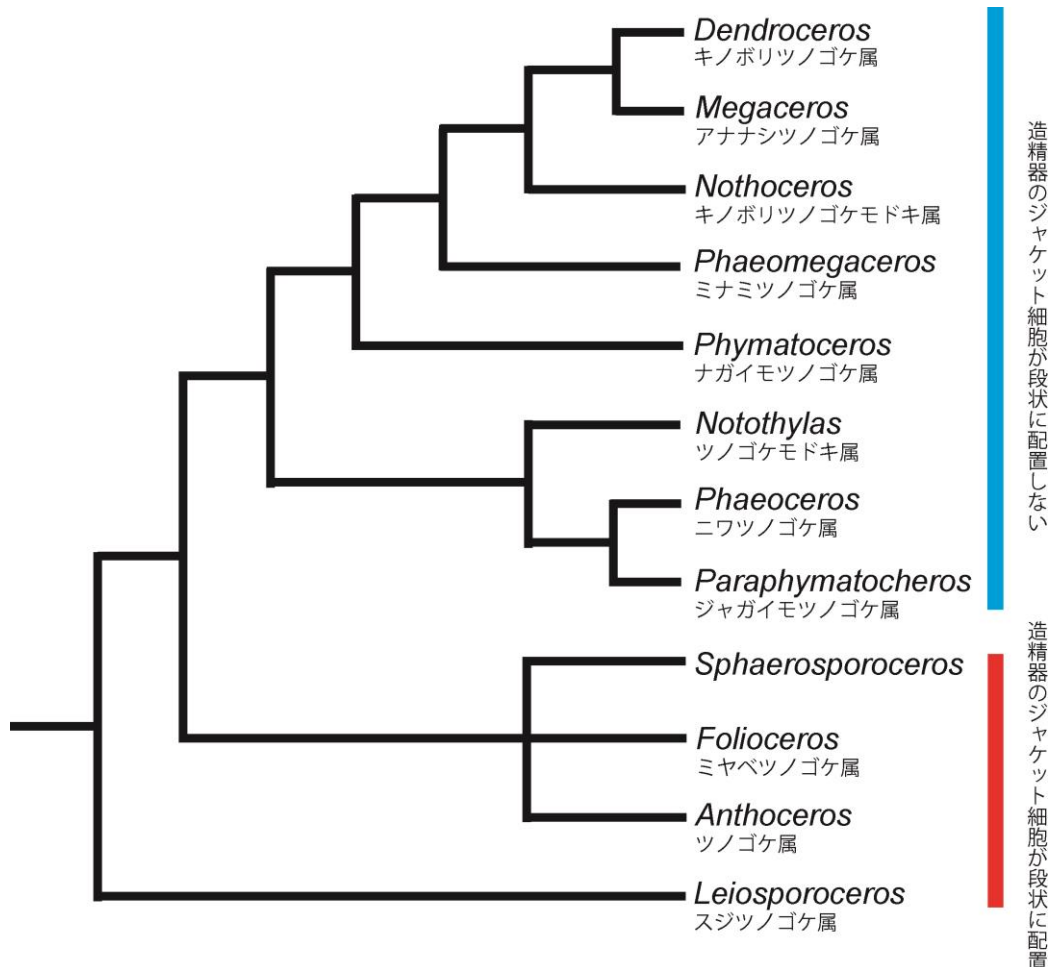


図 10. ツノゴケ類の系統関係

表 4. 分子系統に基づく分類体系 (Duff et al. 2007 と嶋村 2012 を基にし, Paraphymatoceros を追加)。赤字で示されたものは, 分子系統解析に基づいて新設された分類群

- Anthocerotophyta** ツノゴケ門
- Leiosporocerotopsida** スジツノゴケ綱
- Leiosporocerotales** スジツノゴケ目
- Leiosporocerotaceae** スジツノゴケ科
- Leiosporoceros** スジツノゴケ属
- Anthocerotopsida** ツノゴケ綱
- Anthocerotidae** ツノゴケ亜綱
- Anthocerotales** ツノゴケ目
- Anthocerotaceae** ツノゴケ科
- Anthoceros** ツノゴケ属
- Folioceros** ミヤベツノゴケ属
- Notothyliatidae** ツノゴケモドキ亜綱
- Notothyladales** ツノゴケモドキ目
- Notothyladaceae** ツノゴケモドキ科
- Notothyladoideae** ツノゴケモドキ亜科
- Notothyilas** ツノゴケモドキ属
- Phaeocerotoidae** ニワツノゴケ亜科
- Phaeoceros** ニワツノゴケ属
- Paraphymatoceros** ジャガイモツノゴケ属
- Dendrocerotidae** キノボリツノゴケ亜綱
- Dendrocerotales** キノボリツノゴケ目
- Dendrocerotaceae** キノボリツノゴケ科
- Dendrocerotoideae** キノボリツノゴケ亜科
- Nothoceros** キノボリツノゴケモドキ属
- Dendroceros** キノボリツノゴケ属
- Megaceros** アナナシツノゴケ属
- Phaeomegacerotoideae** ミナミツノゴケ亜科
- Phaeomegaceros** ミナミツノゴケ属
- Phymatocerotaceae** ナガイモツノゴケ科
- Phymatoceros** ナガイモツノゴケ属

3-1. スジツノゴケ属 (*Leiosporoceros*) の系統的位置

スジツノゴケは中米カリブ海のマルティニク島から 1893 年に、ツノゴケ属の 1 種 (*Anthoceros dussii* Steph.) として記載されたものである。その後、本種について言及した論文はほとんど皆無であったが、1986 年になってほとんど同時に Hasegawa (1986) と Hässel de Menéndez (1986) が、本種が他のツノゴケ類には見られない相同側型の孢子四分子とそれから生じる長楕円形～腎臓形で表面が平滑な小型の孢子 (図 5, 図 6) を有していることを報告した。その際、Hasegawa (l.c.) は孢子の特徴をのぞいてはニワツノゴケ属 (*Phaeoceros*) と共通する特徴が多いことから、本種をツノゴケ属 (*Anthoceros*) からニワツノゴケ属に移し、後にそれをニワツノゴケ属の亜属 *Leiosporoceros* とした (Hasegawa 1988)。それに対して、Hässel de Menéndez (l.c.) は孢子と孢子四分子の特異性に基つき、本種を新属スジツノゴケ属 (*Leiosporoceros*) とし、その 1 属からなる科スジツノゴケ科 (*Leiosporocerotaceae*) を新設した。更に Hässel de Menéndez (1988) においては、この科のみからなるスジツノゴケ目 (*Leiosporocerotales*) が設立された。

スジツノゴケを孢子と孢子四分子の特異性のみによって、このような系統的位置に置くことについては、それを疑問視する見解 (Hyvönen & Piippo 1993, Hasegawa 1994) も示されたが、その後、この問題についてほとんど論じられることはなかった。しかし、最近の分子系統解析により、スジツノゴケ属はツノゴケ類の系統の最基部において他のツノゴケ類から分岐する系統群 (他のすべてのツノゴケ類の姉妹群) であることが示され (図 10), 分類体系においてはスジツノゴケ綱 (*Leiosporocerotopsida*) が他のすべてのツノゴケ類を含むツノゴケ綱 (*Anthocerotopsida*) に対して設定されることになった。

スジツノゴケのこのような分子系統解析の結果は、孢子と孢子四分子が他のツノゴケ類には見られない特徴を有しているにしても、想定を大きく超えるものであった。そのため、スジツノゴケの分類形質について様々な観点から研究がなされ、いくつかの興味深い特徴が明らかにされているが、その中で最も注目されるのは、ツノゴケ類に広く見られる葉状体内での藍藻との共生の状態である。ツノゴケ類では葉状体に藍藻が共生して形成される小さな球状の腔所が葉状体全体に散在しているが、スジツノゴケでは、葉状体の縦方向に筋状に並走する管状体中に藍藻が共生しており (図 12), 他のツノゴケ類とは著しく異なっている。この特徴もスジツノゴケを他のツノゴケ類と区別する重要な形質と考えることができる。

ところで、スジツノゴケはカリブ海とそれを取り巻く比較的狭い地域に分布し、それ以外の地域からは知られていない。また、それと近縁と考えられる種も知られていないが、Hasegawa (1988) は東南アジア産の *Phaeoceros hirticalyx* は、孢子は三稜形であるが、非常に小さく表面が平滑で (図 13), 弾糸も細長く著しく肥厚しており、葉状体の表面が表皮細胞の小突起に密に覆われてビロード状になることなどによって、スジツノゴケと非常によく似ており、両種は太平洋を挟んだ新世界と旧世界で種分化した姉妹種 (vicarious species) である可能性を示唆している。

Phaeoceros hirticalyx を含めた分子系統解析は、スジツノゴケ属の系統関係をより明確にする可能性があると考えている。なお、*Phaeoceros hirticalyx* はこれまでの分子系統解析において用いられ、ミナミツノゴケ属 (*Phaeomegaceros*) の系統に位置付けられているが、その分析で用いられた試料は *Phaeoceros hirticalyx* ではない。その試料はニュージーランド産とされており、Campbell

& Hasegawa (1993) によってニュージーランドから誤って報告された *Phaeoceros hirticalyx* を基に同定されたものと考えられる。



図 12. スジツノゴケ (*Leiosporoceros dussii*) 矢印は葉状体中に筋状に共生する藍藻を示す

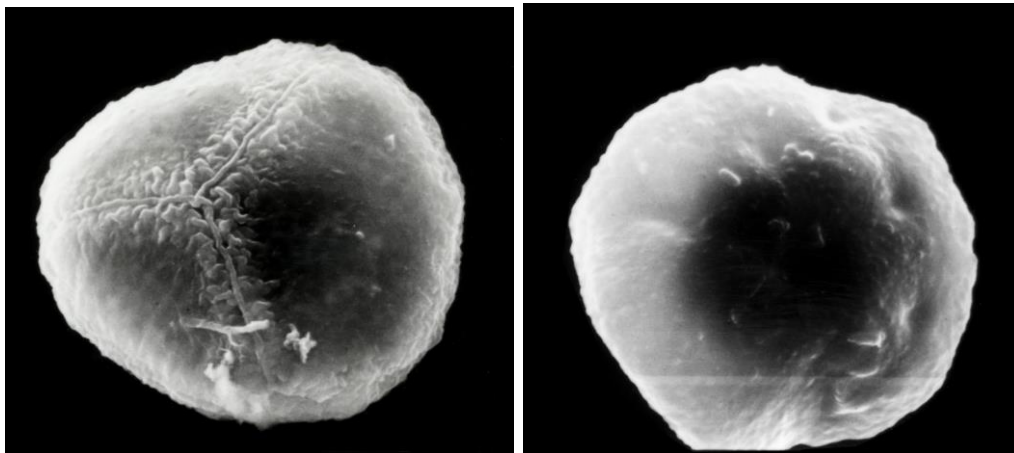


図 13. *Phaeoceros hirticalyx* の孢子。左：求心極面，右：遠心極面 表面が平滑であることに注目

3-2. ツノゴケモドキ属 (*Notothylas*) とニワツノゴケ属 (*Phaeoceros*) の関係

これまでツノゴケモドキ属は、すでに述べたように胞子体の特異な形状によって、他のツノゴケ類から独立した分類群とされることが多かったが、最近の分子系統解析はニワツノゴケ属と姉妹関係にある系統群であることを示している。その分析結果に基づいてこの2属の分類形質を比べてみると、葉状体の内部に空所がない、造精器の壁が不規則に配列した細胞からできている、細胞中の葉緑体の数は1個、などの特徴が共通していることが分かるが、これらの形質はこの2属に特有の形質ではなく、この2属の共有派生形質とみなすことはできない。

ツノゴケモドキ属とニワツノゴケ属の唯一の共有派生形質として、胞子の遠心極面と求心極面の境界(赤道面)に“シンギュラム”(cingulum あるいは equatorial girdle)が存在する(図14)ということがあげられている(Duff et al. 2007)。確かに、ニワツノゴケ属とツノゴケモドキ属を代表するいくつかの種がこのような胞子の特徴を有していることはわかっているが、この2属においてもこのような“シンギュラム”がみられない胞子を有する種もあり、この特徴の分類形質としての評価については、形態学的意味付けを含め、さらなる検討が必要と考えられる。

また、ツノゴケモドキ属では、胞子体に気孔がなく、中には軸柱(columella)を形成しない種、胞子体が2裂開するのではなく不規則に裂開する種があり、その点においてはニワツノゴケ属とはまったく違っている。これらの特徴は胞子体が非常に小さく配偶体の組織に包まれているということと関係した性質と考えられるが、ツノゴケモドキ属とニワツノゴケ属の系統関係においては、このような違いをどう説明するかということも重要な課題である。

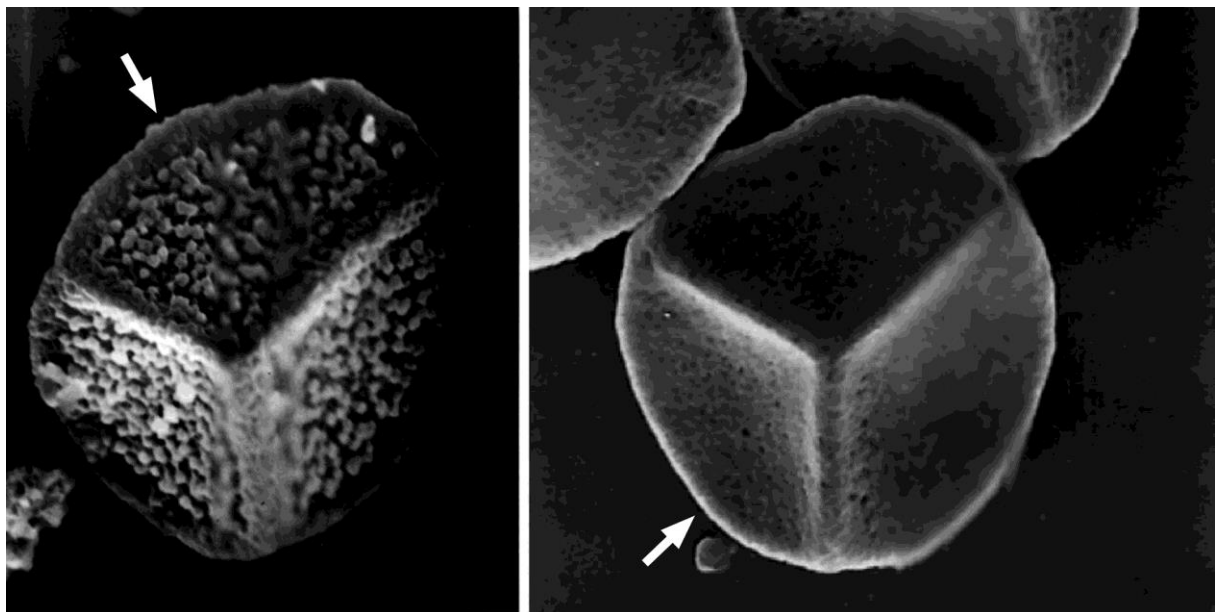


図14. コニワツノゴケ *Phaeoceros parvulus* (左)とヤマトツノゴケモドキ *Notothylas temperata* (右)の胞子(矢印は“シンギュラム”を示す)

3-3. ニワツノゴケ属 (*Phaeoceros*) の単系統性

ニワツノゴケ属は、ツノゴケ属 (*Anthoceros*) とともに世界中に広く分布し、最もツノゴケ的な特徴を備えたツノゴケ類を代表する属と見做され、多くの種がこの属に分類されてきた。しかし、最近の分子系統解析においては、ニワツノゴケ属とされてきた種は4つの系統群に分かれることが示され、ニワツノゴケ属から独立して3つの属：ジャガイモツノゴケ属 (*Paraphymatoceros*)、ミナミツノゴケ属 (*Phaeomegaceros*)、ナガイモツノゴケ属 (*Phymatoceros*) が新設された (図 10)。

これら3属の種はこれまでニワツノゴケ属に分類されていたが、それはニワツノゴケ属が次のような特徴によって定義されていたからである：黄色い胞子を有する、葉状体内部に空所が無い、造精器が不規則に配列した細胞からできている、弾糸が螺旋状に肥厚しない、細胞中の葉緑体数が1つである。これらの特徴はいずれもニワツノゴケ属を含めた4属の共有祖先形質 (symplesiomorphy) と考えられる。新設された3属を定義する形質が調べられるようになり、それぞれの属を特徴づける形質が示されているが、それらの形質の分類学的な評価に関してはさらに検討する必要があると考えられる。以下に、その3属に特徴的と見做されている形質について簡単に解説する。

3-3-1. *Paraphymatoceros* (ジャガイモツノゴケ属)

この属では、葉状体の先端部の腹面にジャガイモ状に膨らんだ塊状の無性芽 (tuber) が形成される (図 15)。このことが最も目立つこの属の特徴となっているが、このタイプの無性芽はこの属に特有なものなのか、またこれ以外のこの属の特徴とされている造精器の造精器腔中の数、胞子体の裂開線に沿った厚壁細胞列の数、胞子表面の微細構造 (Hassel de Menéndez 2006)、ピレノイドの無い葉緑体 (Duff et al. 2007)、などの分類形質としての意義についてさらなる検討が望まれている。

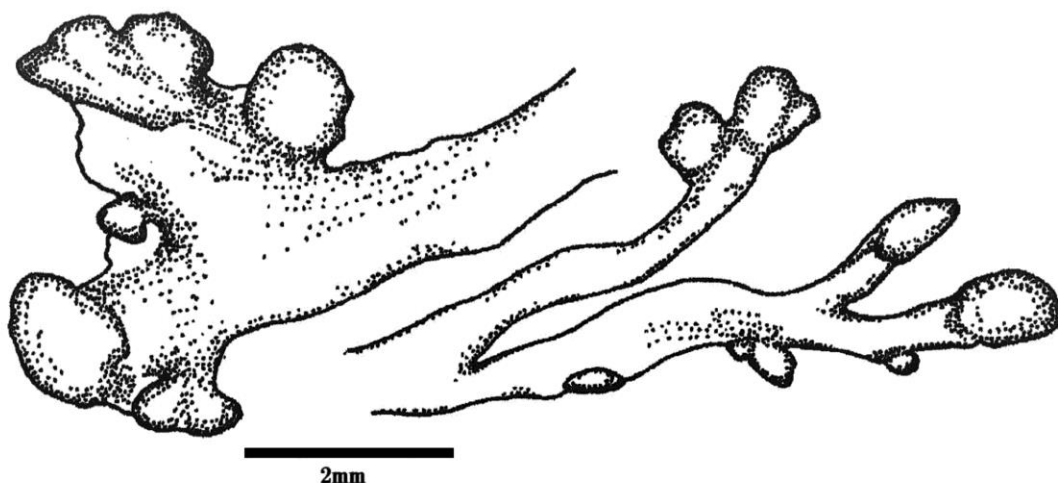


図 15. *Paraphymatoceros pearsonii* の葉状体腹面

3-3-2. *Phaeomegaceros* (ミナミツノゴケ属)

この属を定義する形質としては、葉状体の内部に空所がない、葉緑体にピレノイドがない、胞子体に気孔がある、胞子の遠心極面に数個の窪みのある特異な構造をしている(図 16-右)、などがあげられている(Duff et al. 2007)。しかし、それらの特徴の中で、胞子の表面の構造を除いては、この属に特有な形質とは言えない。分子系統においては、この属の系統には中南米とニュージーランド産の 7~9 種が属している(Villarreal et al. 2015)が、この属のタイプである *Phaeomegaceros fimbriatus* は東南アジア産の *Phaeoceros foveatus* と非常によく似ており、両者は姉妹種である可能性が示唆されている(Hasegawa 2001)。今後、この *Phaeoceros foveatus* も含めての系統解析と形質の評価が望まれる。なお、図 16 は *Phaeoceros foveatus* の胞子を示したものである。

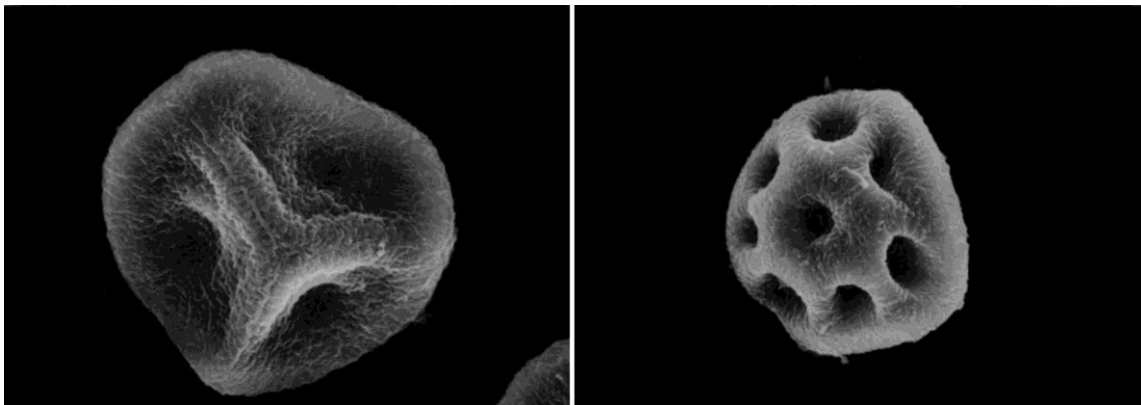


図 16. *Phaeoceros (Phaeomegaceros) foveatus* の胞子 左：求心極面，右：遠心極面

3-3-3. *Phymatoceros* (ナガイモツノゴケ属)

この属には 2 種 (*P. bulbiculosus*, *P. phymatodes*) のみが知られているが、両種に共通した特徴は葉状体腹面に長い柄の先に球状の無性芽 (tuber) を形成する(図 17) ことである。しかし、このようなタイプの無性芽は日本産のミヤケツノゴケ (*Phaeoceros laevis*) にも知られており、この属を定義する分類形質についてはさらなる検討が必要であると考えられる。

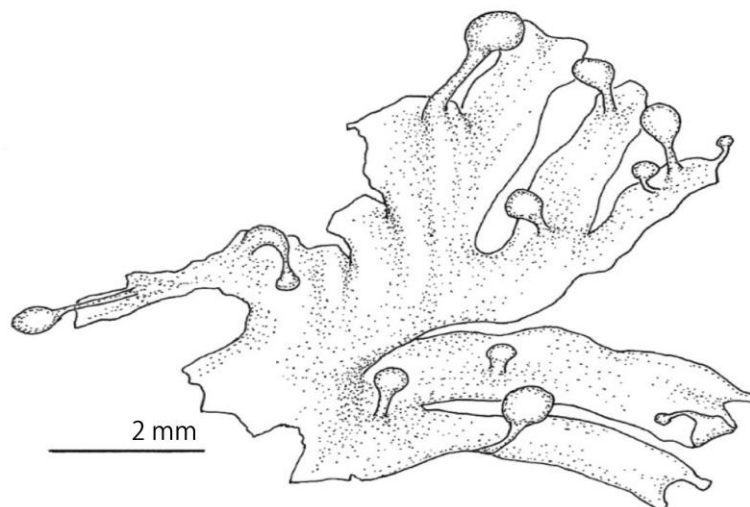


図 17. *Phymatoceros bulbiculosus* の葉状体腹面

3-4. ツノゴケ属（広義）の単系統性と他の分類群との系統関係

ツノゴケ属は、葉状体内部に空所 (lacuna) がある、造精器のジャケット細胞が4段に配列 (図3)、胞子が黒いという特徴によって定義され、多くの種がこの属に分類されてきた。これらの種の多くが分子系統的に解析された結果、この属の単系統性が確認されることになった。Villarreal et al. 2015 では、ミヤベツノゴケ属 (*Folioceros*) はツノゴケ属の系統内部で分岐したことが示されており、ミヤベツノゴケ属を独立した属として取り扱うかどうかなど、分類的な取り扱いについては再検討を必要としている。分子系統においては、スジツノゴケ属以外のツノゴケ類は、2つの系統群すなわち広義のツノゴケ属 (ミヤベツノゴケ属と *Sphaerosporoceros* を含む) とそれ以外のすべての属からなる群に分かれることを示している。造精器のジャケット細胞が段状に配列するかどうかは、この系統をよく反映した形質と考えられている。すでにツノゴケ類の分類形質の項で示されたように、広義のツノゴケ属は含有するフェノール性化合物の種類が他の属とは異なっており (図7)、他の属と違って弾糸の自発蛍光がない (図8, 図9)。これらの特徴も広義ツノゴケ属の単系統性を証明する証拠となっている。

4. 陸上植物におけるツノゴケ類の系統的位置

ツノゴケ類は他の陸上植物と異なるいくつかの特徴的な性質を有している。それらは、細胞中にピレノイドを有する葉緑体が1個存在する、接合子の最初の分裂が縦方向である、胞子体の分裂組織が胞子体の基部にあり新しい組織を上へ押し上げていく、造卵器が葉状体の組織に埋もれている、少なくとも幾つかの種では、造精器が表皮下の細胞に起源するなど (Smith 1955) である。その他にも、含有するフェノール性化合物の特異性や、葉状体の微細構造に、他の植物に見られないチャンネルチラコイドが存在することなどが、ツノゴケ類の特異的な性質として指摘されている (長谷川 1991, 1993)。

これらの特徴が陸上植物において祖先的形質なのか、派生的形質なのか判断することは難しく、そのため、昔からツノゴケ類の系統的位置について様々な考えが提案されてきた (図18)。その代表的なものは、ツノゴケ類はコケ植物とシダ植物を結びつける分類群である (Smith 1955 など, 図18-B, F に相当)、ツノゴケ類は他のコケ植物 (セン類+タイ類) から区別される分類群である (Hy 1884 など, 図18-A に相当)、ツノゴケ類は他のすべての陸上植物から独立して進化した系統である (Schuster 1977 など, 図18-C などに相当) などである。

これらの説に対して包括的な検討はなされてこなかったが、最近の分子系統解析においてはツノゴケ類の系統的位置について3つの可能性の高い系統樹が示されている。その3つは、①ツノゴケ類は陸上植物の系統の最基部で分岐し、全ての陸上植物と姉妹群となる (図18-A)、②ツノゴケ類は有柄胞子体植物 (Setaphyte: セン類+タイ類) とともに単系統群となるが、その基部に位置する (図18-D)、③ツノゴケ類は維管束植物と単系統群となり、それらと有柄胞子体植物とが姉妹群となる (図18-F)、というものである。この3つ中で、最も有力視されているのが② (図18-D) であるが、この章の始めで述べたように、ツノゴケ類には他の陸上植物には見られないユニークな特徴が多数存在する。筆者の考えとしては、ツノゴケ類の特有な形質状態が進化的に説明できない限り、ツノゴケ類を上記① (図18-A) の系統関係 (ツノゴケ類を陸上植物の最基部に置く系統関係) が最も合理的なように思える。

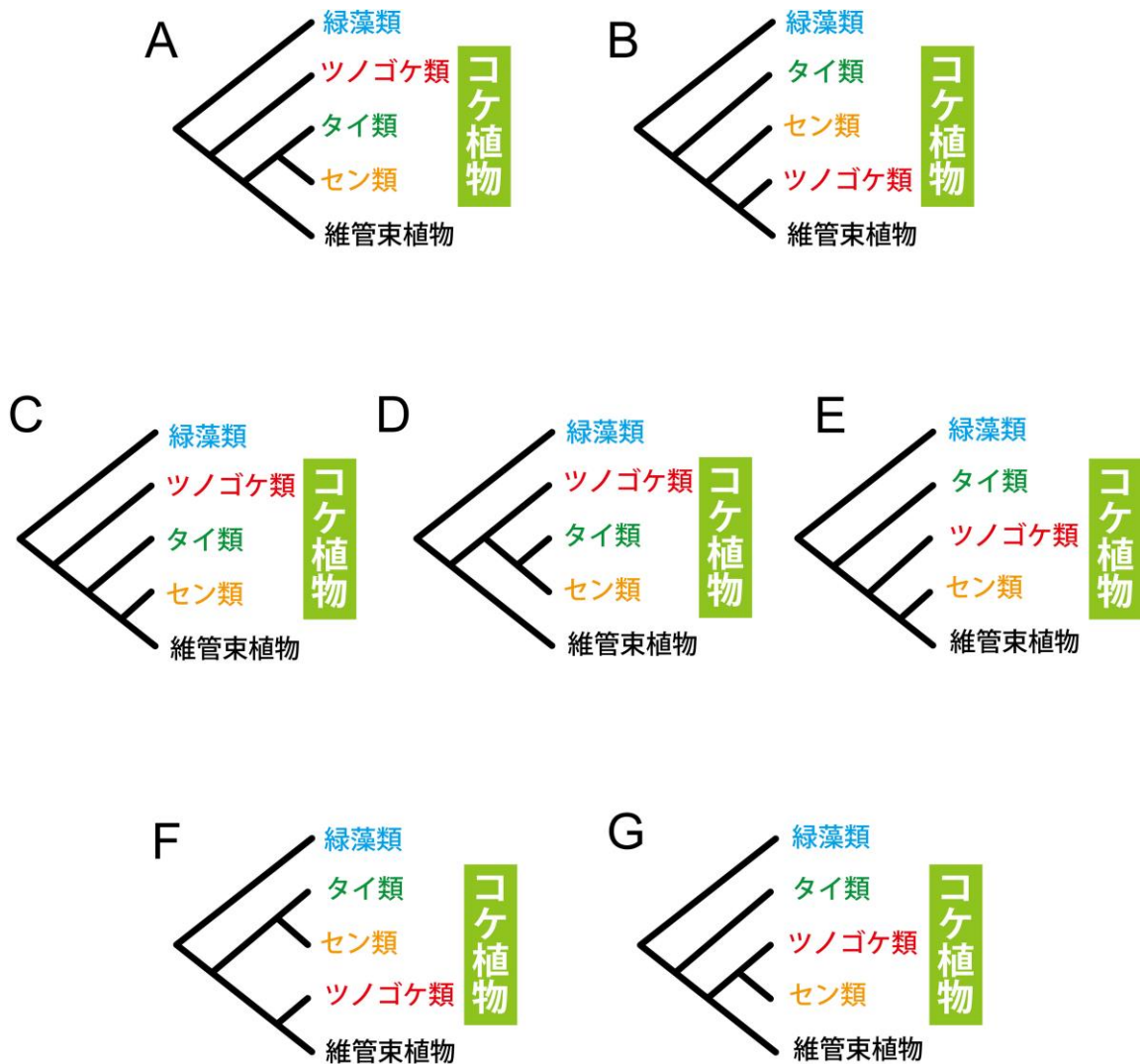


図 18. これまで提案されてきた陸上植物の様々な系統関係 Puttick et al. (2018) より改変

5. まとめと今後の課題

ツノゴケ類は種数の少ない比較的小さな分類群で、属以上の分類群の設定に関しては学者によって考え方の違いはあるが、基本的にはそれほど大きな違いはなく比較的安定した分類体系の下に理解されてきた。そのような分類の基になった分類形質に関しても、その重みづけなどの評価は定まった基準に基づいてではなく、経験的に受け入れられてきた考え方に基づいて行われてきたように思える。

それに対して、Hyvönen & Piippo (1993) や Hasegawa (1994) は分岐分析の手法を使って、ツノゴケ類の系統関係を解析することを試みたが、それまでの分類体系を大きく変更するような新しい知見は得られなかった。その結果の一因は、その分析に用いられた分類形質の形質状態への理解が十分になされていなかったことにあるのではないかと考える。

しかし最近、盛んに行われるようになった分子系統解析は、ツノゴケ類の系統に関するそれまでの見解を大きく変更する結果をもたらした。その中で最大のものは、スジツノゴケ属が他のツノゴケ類と姉妹関係にある分類群であるとしたことである。それ以外では、ツノゴケモドキ属を

ニワツノゴケ属と近縁な分類群であるとしたこと、従来のニワツノゴケ属は単系統群ではなく、いくつかの系統を異にする分類群を含んでいるとしたことをあげることができる。

この結果に基づいて、分類形質の再評価がなされようとしているが、まだ十分に説得力のある説明には至っていない。この観点からの分類形質に対するさらなる追求が求められている。また、現在の分子系統解析の結果をさらに正確にするためには、分析するツノゴケ類の種の選定を改善する必要がある。これまでの研究では、使われた多くの種が南北アメリカ、ニュージーランド産のもので、日本や東南アジア産のものはほとんど使われていない。日本や東南アジアには、分類形質として、また分布のパターンからして興味深い種が多く存在している。それらの種の解析はさらに重大な新知見をもたらす可能性を秘めていると考える。

陸上植物の中でのツノゴケ類の系統的位置に関しては、ツノゴケ類は他の陸上植物とは異なった緑藻類から進化したという考え方もあるので、そのような観点を考慮した系統解析（外群の選定、分析の方法）が求められている。

謝 辞

本稿の執筆を提案され、有益な助言をして下さった広島大学の嶋村正樹博士、スジツノゴケの写真を使用することを許可して下さったラヴァル大学の J.C. Villarreal 博士、ツノゴケ類の生態写真を提供し、図表・図版の編集にご協力くださった服部植物研究所の松本美津氏、草稿のチェック及び貴重なご意見をいただいた広島大学の池松泰一氏に厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Bharadwaj, D. C. 1971. On *Folioceros*, a new genus of Anthocerotales. *Geophytology* 1 (1) :6–15.
- Campbell, D. H. 1907. Studies on some Javanese Anthocerotaceae I. *Ann. Bot.* 21: 467–486, pls. 44–46.
- Campbell, E. O., & Hasegawa, J. 1993. *Phaeoceros hirticalyx* (Steph.) Haseg. (Anthocerotae) new to New Zealand. *New Zealand J. Bot.* 31: 127–131.
- Duff, R. J., Villarreal, J. C., Cargill, D. C., & Renzaglia, K. S. 2007. Progress and challenges toward developing a phylogeny and classification of the hornworts. *Bryologist* 110: 214–245.
- Gottsche, C. M., Lindenberg, J. B. G., & Nees von Esenbek, C.G. 1846. Anthocerotae in *Synopsis Hepaticarum* 578–591. Hamburg.
- Hasegawa, J. 1986. *Anthoceros dussii* Steph. (Anthocerotae) and its isobilateral spore tetrads. *Hikobia* 9: 357–360.
- Hasegawa, J. 1988. A proposal for a new system of the Anthocerotae, with a revision of the genera. *J. Hattori Bot. Lab.* 64: 87–95.
- Hasegawa, J. 1990. Autofluorescence of elaters in the Anthocerotae and its taxonomic significance. *J. Hiraoka Envir. Sci. Lab.* 3: 1–9.
- 長谷川二郎 1991. ツノゴケ類の化学成分—陸上植物の起源を探る. 日本農薬学会誌 16: 115–121.
- 長谷川二郎 1993. ツノゴケ類の葉緑体—その系統進化的意義. しだとコケ 服部新佐先生追悼記念号: 74–81.

- Hasegawa, J. 1994. New Classification of Anthocerotae. *J. Hattori Bot. Lab.* 76: 21–34.
- Hasegawa, J. 2001. A new species of *Phaeoceros* with remarkable spore features from Southeast Asia. *Bryol. Research* 7: 373–377.
- Hässel de Menéndez, G.G. 1986. *Leiosporoceros* Hässel n. gen. and *Leiosporocerotaceae* Hässel n. fam. of *Anthocerotopsida*. *J. Bryol.* 14: 255–259.
- Hässel de Menéndez, G.G. 1988. A proposal for a new classification of the genera within the Anthocerotophyta. *J. Hattori Bot. Lab.* 64: 71–86.
- Hässel de Menéndez, G.G. 2006. *Paraphymatoceros* Hässel, gen. nov. (Anthocerotophyta). *Phytologia* 88: 208–211.
- Hy, M. 1884. Recherches sur l'archégon et le développement du fruit des Muscinées. *Ann. Sci. Nat., Ser. 6*, 18: 105–206.
- Hyvönen, J., & Piippo, S. 1993. Cladistic analysis of the hornworts (Anthocerotophyta). *J. Hattori Bot. Lab.* 74: 105–119.
- Li, Fay-Well, Nishiyama, T., Waller, M., Fragedakis, E, Keller, J., et al. 2020. *Anthoceros* genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. *Nature Plants* 6: 259–272.
- Linnaeus, G. 1737. *Genera Plantarum*. Pp.1–384. Leyden.
- Proskauer, J. 1951. Studies on Anthocerotales. III. The genera *Anthoceros* and *Phaeoceros*. *Bull. Torrey Bot. Club* 78(4): 331-349.
- 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. *Current Biology*. 28 (5): 733–745.
- Renzaglia, K. S., Schuette, S., Duff, R. J., Ligrone, R., Shaw, A. J., Mishler, B. D., & Duckett, J. G. 2007. Bryophyte phylogeny: advancing the molecular and morphological frontiers. *The bryologist* 110: 179–213.
- Schiffner, V. 1895. Hepaticae, in Engler & Prantl, *Nat. Pflanzenfamilien* I (3), pp. 97–143. Leipzig.
- 嶋村正樹 2012. コケ植物・シダ植物・裸子植物の新しい分類体系 (コケ植物) . 戸部博・田村実 (編). 新しい植物分類学 II. Pp. 315–318. 講談社. 東京.
- Schuster, R.M. 1977. The evolution and early diversification of the Hepaticae and Anthocerotae. In: Frey, W., Hurka, H. & Oberwinkler, F. (eds.) *Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen*. Pp.107–115. Guatav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Schuster, R. M. 1992. *The Hepaticae and Anthocerotae of North America*, vol. 6. Field Museum, Chicago.
- Smith, G. 1955. Anthocerotae. pp. 87–95, Pteridophytes-Introduction. Pp.131-158. In *Cryptogamic Botany II*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York.
- Stotler, R. E., & Crandall-Stotler, B. 2002. Proposals to conserve the name *Anthoceros* with a conserved type and the name *Anthoceros agrestis* against *A. nagasakiensis* (Anthocerotophyta). *Taxon* 51: 628–629.
- Takeda, R., Hasegawa, J., & Shinozaki, M. 1990. The first isolation of lignans, megacrotonic acid and anthocrotonic acid from non-vascular plants, Anthocerotae (Hornworts). *Tetrahedron Letters* 31(29): 4159–4162.

Villarreal, J. C. , Cusimano, N., & Renner, S. S. 2015. Biogeography and diversification rate in hornworts: The limitations of diversification modeling. *Taxon* 64(2): 229–238.