

## 学位論文要旨

Systematics of the moss family Pottiaceae with special reference to the origin of sporophyte diversity in East Asian *Weissia*

(セン類センボンゴケ科の系統・分類学的研究：  
東アジア産コゴケ属の孢子体多様化の起源に着目して)

井上 侑哉

現生陸上植物のなかでもっとも原始的な系統群であるコケ植物は単相の配偶体が生活環の主体をなすため、複相の孢子体が生活環の主体をなす維管束植物とは大きく異なる体制をもつ。一般にコケ植物では生活環の主相をなす配偶体で形態的可塑性が高く、種間のみならず種内でも多様な形態変異がみられる。一方で、配偶体の上に半寄生状態となっている孢子体は、配偶体への依存度が高く、タイ類では孢子体が配偶体内部で成熟するため孢子体保護器官の形態にその形態がある程度規定される。ツノゴケ類でも孢子体の基部の分裂組織は配偶体の組織によって包まれている。セン類では孢子体が未成熟な時期に配偶体から超出するが、その先端部は配偶体由来の組織である帽に覆われた状態で発生が進行する。このように配偶体から多くの制約を受けているコケ植物の孢子体は、配偶体に比べて保存的で均質な形態を有している。一方で、陸上植物は被子植物で顕著なように孢子体の大型化・複雑化を経て劇的な多様化を果たしてきた。このことは、陸上植物の基部系統であるコケ植物において孢子体形態を多様化へ導く機構が潜在的に備わっていることを示唆し、その機構を系統的枠組みの中で理解することは陸上植物の形態進化をひも解くうえで大きな意義をもつ。

本研究で対象とするセンボンゴケ科 Pottiaceae はセン類の中で最も多くの種を擁し、配偶体が主相をなすコケ植物では例外的に孢子体の形態的多様性が高い分類群である。その中でもコゴケ属 *Weissia* は、配偶体の形態に比べて孢子体の形態が著しく多様化しており、一般的なセン類にみられる孢子嚢（蒴）に蓋が分化し蒴壁が規則的に裂開して孢子が放出される裂開果種と、蒴に蓋が分化せず蒴壁が不規則に裂開して孢子が放出される閉鎖果種、さらに両者の形質状態を部分的に備えた種を同属内に擁している。したがって、本科はコケ植物に潜む孢子体の形態多様化機構を解明する上でモデルとなりうる分類群である。しかし、その基盤となる本科の系統関係や分類体系に関しては形態情報にもとづいて 19 世紀初頭より繰り返し検討されてきたが、多様な環境への適応とそれに伴う大規模な形態変化や平行進化などの要因により、亜科以下の分類群間の関係はおろか科そのものの範囲さえ的確に捉えきれていない。したがって、形態とは独立した分子情報にもとづく系統・分類学的再検討が望まれている。

本研究はセンボンゴケ科の系統関係と分類体系、そして本科にみられる多様な孢子体形態の起源について重要な情報を与えるものである。

本論文は、序論、第 1–3 章、総合討論からなっている。序論では、陸上植物の系統におけるコケ植物およびセン類の位置とセンボンゴケ科の分類に関する研究史について概説している。第 1 章ではセンボンゴケ科の範囲を再定義するため、本科が含まれる単列蒴歯セン類の網羅的な分子系統解析を行った。解析の結果、センボンゴケ科への帰属が疑問視されてきたセンボンウリゴケ属 *Timmiella* とクロコゴケ属 *Luisierella* がセンボンゴケ科からは独立した系統群を形成することが支持された。両属は向軸面のみがマミラ状に膨れる葉身表面や、左螺旋にねじれた蒴歯または蒴蓋により他の科から区別できることから、独立した科、センボンウリゴケ科 *Timmiellaceae* として扱うことを提案した。以上の結果を踏まえ、センボンゴケ科を右螺旋にねじれた蒴歯または蒴蓋などの形質状態により特徴づけられる単系統群として再定義した。第 2 章では第 1 章で再定義したセンボンゴケ科に含まれる分類群を対象に亜科間の系統関係を再検討するため、本科では解析が進んでいなかった葉緑体 *rbcL* 遺伝子の塩基配列を複数属で決定し、葉緑体 *rps4* 遺伝子の配列と合わせてコドン置換モデルによる系統関係の推定を試みた。解析の結果、従来の分子系統学的研究では系統的位置が不明瞭だったエゾネジクチゴケ属 *Streblotrichum* がイワマセンボンゴケ亜科 *Merceyoideae* やクチヒゲゴケ亜科 *Trichostomoideae*、センボンゴケ亜科 *Pottioideae* とは独立したクレードとして分岐することが支持され、本属を他の亜科からは独立したエゾネジクチゴケ亜科 *Streblotrichoideae* として扱うことを提案した。また、本科を特徴づける孢子体形態である右螺旋にねじれた蒴歯は、科内の複数の系統で消失と出現を繰り返していることから、可塑的な形態形成がセンボンゴケ科の孢子体形態の多様化に関わっていることが示唆された。第 3 章ではセンボンゴケ科の孢子体形態多様化の起源をひも解くため、本科の中でも孢子体形態の著しい多様化を遂げたコゴケ属を対象に形態比較と分子系統解析を行った。形態比較の結果、本属の孢子体は形態学的に 8 つに類型化できることが明らかになった。分子系統解析の結果、属内において急速な孢子体形態の多様化と交雑由来と推定される種の存在が示唆された。また、その過程で日本産コゴケ属閉鎖果種を対象に分類学的再検討を行い、新種 1 種を含む 4 種を認めた。以上の結果はコゴケ属における種間の生殖的隔離の弱さを分子情報から支持するものであり、本属の急速な孢子体形態多様化には形態の大きく異なる種間の遺伝的交流が関与していることが示唆された。総合討論では第 1–3 章の結果を踏まえて、センボンゴケ科のセン類全体の中での系統的位置と、亜科間の系統関係にもとづく分類体系の再構築、コケ植物の孢子体の形態進化について議論している。

以上のように本論文は、コケ植物セン類の系統と分類に関する研究であり、セン類の中でも孢子体の形態的多様性に富むセンボンゴケ科を対象とし、形態・分子の両情報を組み合わせてその進化過程をひも解くことで、系統を反映した分類体系を再構築するとともに、種の生物学的実体を明らかにした。また、孢子体の形態的可塑性と、形態的に大きく異なる種間の遺伝的交流が本科の多様な孢子体形態の背景にあることを示した。