

アジア産蘚苔類の分類・生態ノート 30. イワマセンボンゴケ自然集団で見つかった原系体再生と原系体から生じる無性芽

秋山 弘之*

Taxonomical and ecological notes on Asian bryophytes, 30. Protonema regeneration and protonemal gemmae newly found in a natural population of *Scopelophila ligulata*. Hiroyuki AKIYAMA* (*Institute of Natural and Environmental Sciences, University of Hyogo/ Museum of Nature and Human Activities, Hyogo, Yayoigaoka-6, Sanda-shi, Hyogo 669-1546, Japan).

Filamentous gemmae produced at the tips of chloronema cells emerging from both rhizoids from stem epidermal cells and leaf costa cells were newly reported from a single population of *Scopelophila ligulata* in Kyoto Prefecture, central Japan. They are composed of 4 to 5 cells including a slightly differentiated basal cell. In addition, protonemal regeneration was also observed both in *S. ligulata* and *S. cataractae*.

Keywords

gemmae, moss, protonema, *Scopelophila cataractae*, *Scopelophila ligulata*

無性芽, 蘚類, 原系体, ホンモンジゴケ, イワマセンボンゴケ

1 はじめに

イワマセンボンゴケ *Scopelophila ligulata* (Spruce) Spruce (センボンゴケ科) は、銅や鉄を含む基物上に群落をつくることが知られている^{1, 2)}。インターネット上には大きくて緻密な群落を写した写真なども公開されている (例えば、『デジタル植物園, 静岡県伊豆市湯ヶ島』や『広島大学デジタル自然誌博物館, 愛媛県西条市寒風山』など)。このように、単一の種が密集して表面がそろった群落をつくることは、特に岩場に生育するセンボンゴケ科などでしばしば観察される。茎がよく分枝し、さらにイノベーション (innovation) もよく起こることで、密な群落を形成するのだと考えられる。

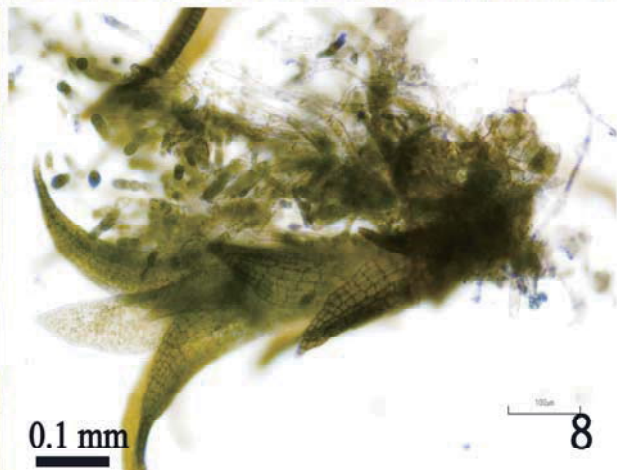
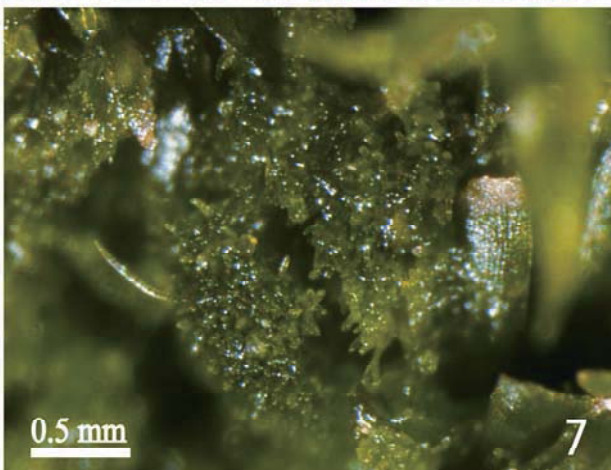
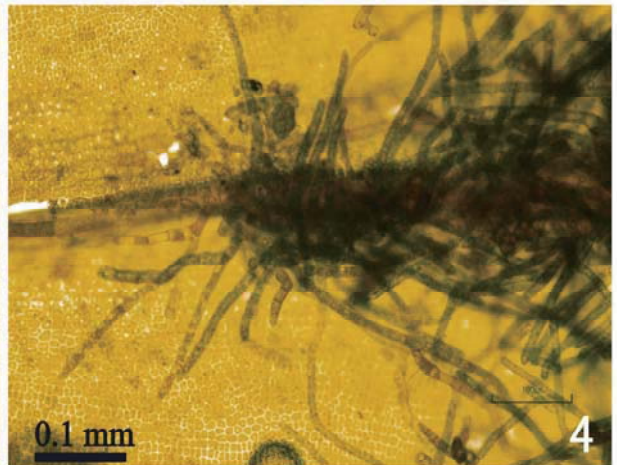
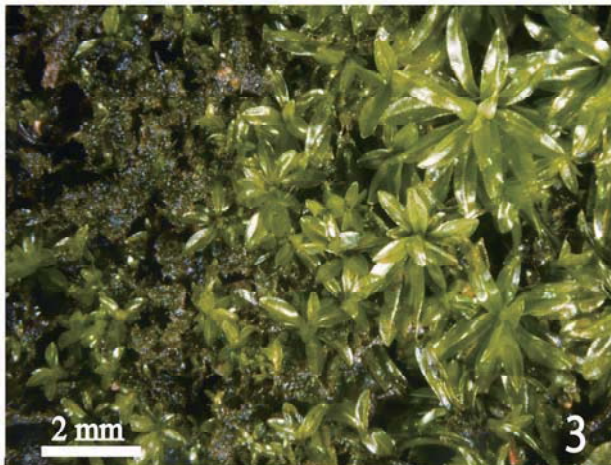
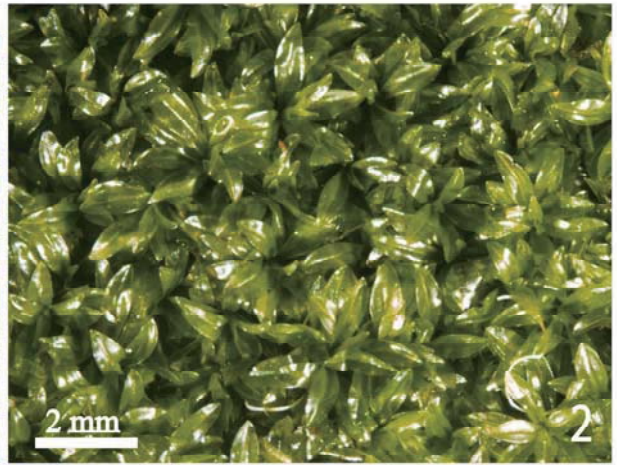
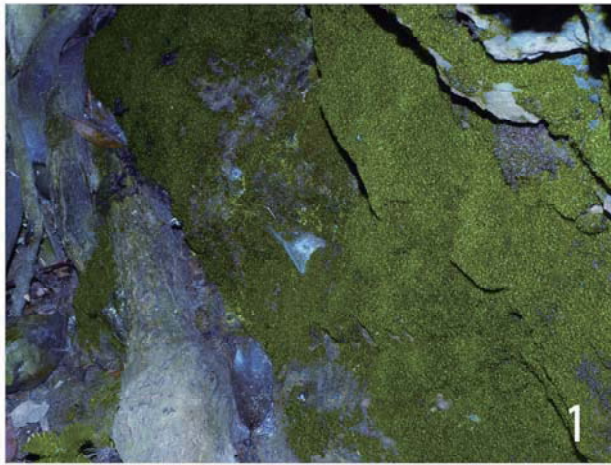
イワマセンボンゴケは同じ属に分類されるホンモンジゴ

ケ *Scopelophila cataractae* (Mitt.) Broth. と並んで銅ゴケの代表として言及されることが多いが^{3, 4)}、少なくとも日本の集団では高濃度の銅イオン存在下ではその成長が阻害されることや²⁾、鉄イオンに対しては大きな耐性を示すという報告⁵⁾がある。その一方で銅イオン耐性が高い集団の存在も国外からは報告されている⁶⁾。和名が示すごとく、岩の隙間などに群落をつくっていることが多い。野外では時に金属イオンと関係が薄いと考えられるような場所でも見つかることがある。特定の金属イオンに対して耐性を示すことは、本種が大陸をまたがるような広域に分布する一方で、それぞれの場所では比較的稀な種であるという事実と関係があることも指摘されており⁶⁾、植物地理学的に興味深い性質をもっている。

2 原系体の再生

著者は京都府レッドデータブック (RDB) 改訂作業の一環として 2012 年 11 月 29 日に京都市右京区清滝を訪

* 〒 669-1546 兵庫県三田市弥生が丘 6 兵庫県立大学自然・環境科学研究所／兵庫県立人と自然の博物館



れた際、川岸から数メートルあがった歩道沿いにある大きな岩の下に、イワマセンボンゴケが群落をつくっているのを見いだした。京都府 RDB⁷⁾ によれば、府内では南丹市美山町芦生研究林、北区菩提の滝～鷹ヶ峰間が産地としてあげられており、清滝からの報告は三番目の産地となる。この群落の一部で葉の表面が仮根と原糸体で覆われているのを見いだした。この原糸体には茎葉体の芽が多数生じており、一部では原糸体の先端が桿状の無性芽となっていることもわかった。さらにこの群落の周縁部では、クロネマ細胞の薄いマットが生じており、その間から新しい茎葉体が現れている様子が観察できた。また 2013 年 5 月 8 日に清滝の群落を再度調査して詳しく観察したが、同様な状態であることを確認できたので、これらについて報告する。

現場は嵐山へ向かう清滝川沿いの遊歩道の起点付近で、大きな岩がひさし状になった基部が少し奥まり、日中も陽が当たらない場所の岩面に密な純群落を形成していた (Fig. 1)。イワマセンボンゴケには主に生育環境と葉の形態の違いに基づいて二型が認められているが⁸⁾、清滝の植物は montane form に相当するものと考えられる。群落の一部を実験室に持ち帰って顕微鏡下で観察したところ、群落のほとんどの部分では通常の茎葉体が密な群落を構成していたが (Fig. 2)、その一部では原糸体と仮根によって葉の表面が覆われていた (Fig. 3)。この原糸体は茎の表皮細胞あるいは葉の中肋を構成する細胞から生じており、分枝を繰り返して仮根と原糸体（茶色で隔壁が斜めになるカウロネマ細胞と、円形の葉緑体が密集して隔壁が垂直な二次クロネマ細胞）を構成していた

(Figs 9, 12)。カウロネマ細胞から成り立つ原糸体上には多数の茎葉体の芽がつくられ、そこからは通常の植物体のサイズに較べて非常に小さい植物体が多数生じていることも観察された (Fig. 3 左側, Fig. 10 の矢印, ならびに Fig. 11)。イワマセンボンゴケの葉を実験室で培養した研究⁵⁾では、茎から切り離された葉の基部付近の細胞から原糸体が生じるが、隔壁が垂直であることから考えてこれはおそらくクロネマ細胞と考えられることが報告されている。

3 原糸体から生じる無性芽

イワマセンボンゴケでは、原糸体上につくられる無性芽はこれまで報告されていない。またイワマセンボンゴケの葉から二次的に生じた原糸体を長期間にわたり培養・観察した実験でも、原糸体上に生じる無性芽については全く触れられていない⁵⁾。今回確認されたイワマセンボンゴケ原糸体上につくられる無性芽は、上記のように茎葉体の葉の上に広がる原糸体（クロネマ細胞）から生じている。多くの場合 4-5 細胞からなりたち、原糸体と連絡する一番基部の細胞は他の細胞と少し形が異なり、側壁が突出していることもある (Figs 13-14. いくつかの分離した無性芽が Fig. 12 にも見えている)。

ホンモンジゴケではこれまでに、(1) 葉身細胞から直接生じ、葉面から突出する形状をもつ無性芽、(2) 茎上部の仮根、あるいは地下部にある仮根から生じる仮根性塊茎、(3) 原糸体から生じる桿状で 3 細胞性の無性芽、という 3 種類の無性芽がつくられることが知られている^{1, 5, 11)}。

Scopelophila ligulata (Figs 1-4 : H. Akiyama 22696.) and *S. cataractae* (Figs 5-8 : H. Akiyama 22988).

Fig. 1 Forming a large population on moist, shaded boulder under an overhanging rock cliff.

Fig. 2 Population mostly composed of shoots without rhizoids and protonema on leaves.

Fig. 3 Population partly covered with a dense mass of protonema and rhizoids. Newly produced shoots from the protonema (left) are smaller than normal shoots (right).

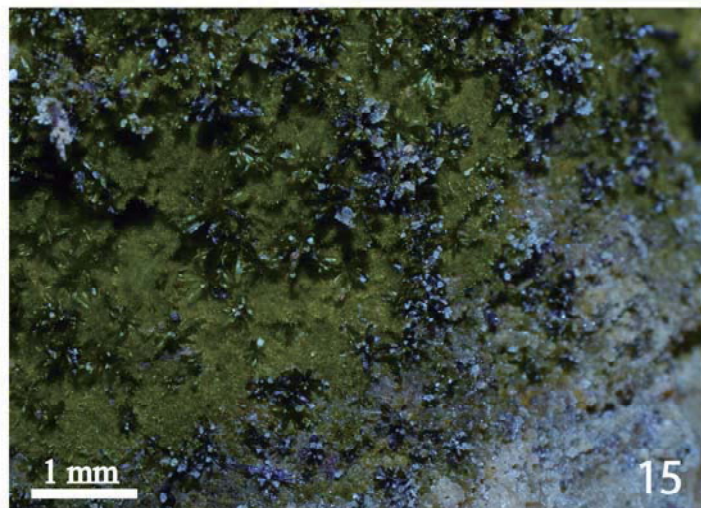
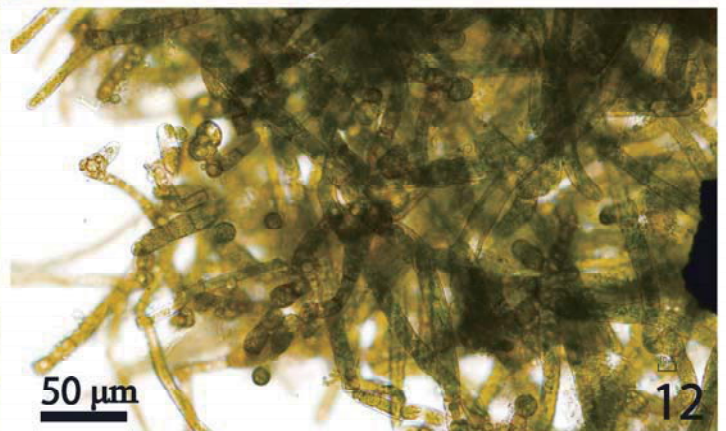
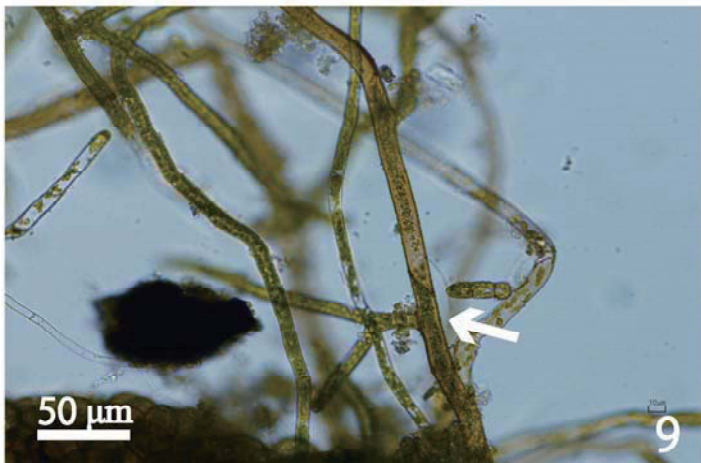
Fig. 4 Protonema emerging from leaf costa cells, well-branching and forming buds and filamentous gemmae.

Fig. 5 Photograph of the edge of a natural population. Arrow indicates the area observed under a microscope.

Fig. 6 Surface view of a population. Green protonema (chloronema cells) covering stems and leaves.

Fig. 7 Close-up of protonema. Well-branching protonema with a number of lateral branches bearing filamentous gemmae at the tips.

Fig. 8 Protonema emerging from both stem epidermal cells and rhizoids.



一方イワマセンボンゴケでは、これまでに茎葉体の葉腋に生じる（おそらくは葉腋から生じた仮根上に分化する）塊茎¹⁰⁾、地下部の仮根から生じる塊茎^{9, 12)}が報告されているのみであった（ただし後者には葉原基などが見られず、これを塊茎と認識するには多少問題が残る）。従来知られていた仮根由来の塊茎に加え、原糸体から生じる桿状の gemmae が見つかったことはホンモンジゴケとの比較の上でも興味深い。

4 ホンモンジゴケでも同様の現象

同属のホンモンジゴケの野外自然集団でも、イワマセンボンゴケと同様の現象を観察することができた。2013年5月28日、丹波市市島町神池寺の明治大覚殿の銅葺き屋根下に大きな群落をつくっているホンモンジゴケ群落を観察したところ、群落中心部では茎葉体が密に厚いクッションをつくっているが、攪乱を受けやすい群落の周囲（Fig. 5）では、茎の上部が緑色の原糸体で覆われていた（Fig. 6）。この原糸体はイワマセンボンゴケの場合と同様に、茎の表皮細胞から生じる仮根、あるいは葉の中肋沿いの細胞から二次的に生じた原糸体である。イワマセンボンゴケの場合とは異なり、さかんに分枝して短い枝（二次クロロネマ細胞）を多数つくり、結果として密生した原糸体が茎や葉の上を覆い、その原糸体の先端部のほとんどが3細胞性の無性芽に分化している（Figs 6-8）。この無性芽は従来ひろく認識されている原糸体がつくる無性芽と全く同様の形状である¹⁴⁾。二次的に生じた原糸体が茎葉体を覆い、かつその先端部が無性芽に分化するという点で、イワマセンボン

ゴケであらたに観察された現象（こちらでは二次クロロネマ細胞、カウロネマ細胞、そして仮根が茎を覆う）と共通していることになる。今回ホンモンジゴケ原糸体から茎葉体の芽が生じているかどうかを確認することはできなかったが、持ち帰った植物体を十分に湿らせたのち透明なプラスチックのカップ容器に入れ、密閉した過湿状態で数日間室内で栽培したところ、クロロネマ細胞の塊から新たに糸状の原糸体が多数生じた。この原糸体の細胞は、茶色で隔壁が斜め、葉緑体は疎らで楕円形という特徴を備えており、カウロネマ細胞であると考えられる。

茎葉体の群落から原糸体が生じることは、茨城県筑波山神社の集団にもとづいて既に報告されている¹³⁾。野外自然集団における原糸体による再生と無性芽形成は、普通に起こっている現象なのかもしれない。また筑波山神社集団については、2012年5月にも同様な状態の原糸体が生じていることが確認されており（中島啓光博士私信）、長期間にわたって同様の状態が維持されていることが伺える。

5 原糸体による群落の維持と拡大

清滝のイワマセンボンゴケ群落をさらによく観察してみると、群落の周縁部では原糸体が基物上を拡がり薄いマットを形づくっていることがわかった。顕微鏡下で確認すると、この原糸体はほとんどがクロロネマ細胞からなりたち、その先端に無性芽は見られない（Fig. 16）。そしてその原糸体のマットの中から茎葉体が散生しているのである（Fig. 15）。これは朽木上などに原糸体の薄い

Scopelophila ligulata (Figs 9-16: All from H. Akiyama 22696)

Fig. 9 Protonema (caulonema cells) emerging from rhizoids (arrow).

Fig. 10 Two young shoots from buds on caulonema cells (arrows). Left upper body is a part of lamina of a leaf.

Fig. 11 A young shoot (arrow) emerging from caulonema cells on a stem leaf.

Fig. 12 Close-up of protonema on stem leaves (Fig.11); caulonema cell, secondary chloronema cells and filamentous protonemal gemmae.

Fig. 13 Variation of protonemal gemmae with a single basal cell slightly differentiated in shape.

Fig. 14 Filamentous gemmae differentiated at the tip of secondary chloronema cells.

Fig. 15 Protonema carpet in green color at the peripheral part of a population.

Fig. 16 Close-up of protonema carpet (Fig.15) mainly composed of chloronema cells.

マットを広げながら群落を拡大してゆく性質をもつコウチワ
 チョウチンゴケ *Rhizomnium parvulum* (Mitt.) T.J.Kop. や
 ウチワチョジゴケ *Buxbaumia aphylla* Hedw., あるいは土
 上に原糸体を展開するハミズゴケ *Pogonatum spinulosum*
 Mitt. の姿を彷彿とさせるものである。以下はあくまで著者
 の憶測にすぎないが、茎葉体が密集する群落中心部で
 は原糸体は葉の上など群落の表面部分に塊をつくり、カ
 ウロネマ細胞から無性芽や茎葉体の芽を生じさせることで
 まます密生した群落を維持してゆく。一方群落の周辺
 部では、原糸体が薄く広がってゆくことで群落の規模自
 体の拡大に貢献しているのではないだろうか。つまり、群
 落の中心部か周縁部かで、原糸体の果たす役割が群落
 の維持か拡大かの切り替えが行われているのかもしれない。
 今後とも観察を継続することで、茎葉体が占める位
 置の違いによって群落維持における役割分担が実際に生
 じているのかについて確認してゆきたい。

***Scopelophila ligulata* (Spruce) Spruce**

Specimens examined: Japan, Kyoto Pref., Kyoto-shi,
 Ukyo-ku, Kiyotaki, Nov. 29, 2012, *H. Akiyama 22696*
 (HYO); ibid., May 8, 2013, *H. Akiyama 22859 & 22861*
 (HYO).

Habitat: Forming a dense mat on boulders at moist and
 shaded area under an overhanging rocky cliff along a river
 in a deep valley.

註：イワマセンボンゴケは標本袋の紙を黒く染めることが知られて
 いるが、今回の清滝の標本でも同じ現象を確認できた。これは植
 物体に含まれる鉄分と深い関係があることが指摘されている⁶⁾。

***Scopelophila cataractae* (Mitt.) Broth.**

Specimen examined. Japan, Hyogo Pref., Tanba-shi,
 Ichijima-cho, Jinchi-ji temple, May 28, 2013, *H. Akiyama*
22988 (HYO).

Habitat: Forming a dense and thick mat on boulders and
 concrete structures under a copper roofing.

引用文献

- 1) 北川尚史：Nature Study, **33** (1), 9-11 (1987).
- 2) Noguchi, A.: Kumamoto J. Sci. ser. B, sec. 2, **2** (2),
 239-254 + I-V pls. (1956).
- 3) 岩月善之助, 水谷正美：“原色日本蘚苔類図鑑”
 (1972), (保育社).
- 4) Noguchi, A.: Illustrated moss flora of Japan, part 2
 (1988), (Hattori Bot. Lab.).
- 5) Noguchi, A. & Furuta, H.: J. Hattori Bot. Lab., **17**,
 32-44 (1956).
- 6) Shaw, A. J. & Anderson, L. E.: *Lindbergia*, **14**, 55-58
 (1988).
- 7) 京都府：“京都府レッドデータブック上巻（野生生物
 編）” (2002), (京都府企画環境部環境企画課).
- 8) Zander, R.: *Bryologist*, **70** (4), 405-413 (1967).
- 9) Mökemyer, W.: “Die Laubmoose Europas, IV”,
 (1927). (cited from Corley & Perry 1985).
- 10) Zander, R.: *Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci.*, **32**, 1-378
 (1993).
- 11) Arts, T. : *Lindbergia*, **14**, 59-62 (1988).
- 12) Corley, M. F. V. & Perry, A. R. : *J. Bryol.*, **13** (3),
 323-328 (1985).
- 13) Satake, K., Nishikawa, M. & Shibata, K.: *J. Bryol.*, **16**
 (1), 109-116 (1990).
- 14) Nomura, T. & Hasezawa, S.: *J. Plant Res.*, **124** (5),
 631-638 (2011).

(2013 年 6 月 5 日受付, 2013 年 8 月 26 日受理)

草稿に対して有益なコメントをいただいた横浜国立大学の中島啓
 光博士ならびに匿名審査員の方に感謝します。この調査は京都府
 文化環境部環境・エネルギー局自然環境保全課による京都府レ
 ッドデータブック改訂作業の一環として行われたものです。記して謝
 意を表します。