

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年5月31日現在

機関番号：82503

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2012

課題番号：21570104

研究課題名（和文） 苔類ツキヌキゴケ科の多様性と初期個体発生に基づく種分化

研究課題名（英文） Biodiversity and taxonomy of the family Calypogeiaceae (Marchantiophyta)  
based on the morphology of plants and their young stages.

研究代表者

古木 達郎 (FURUKI TATSUO)

千葉県立中央博物館・自然誌歴史研究部植物学研究科・主席研究員兼科長

研究者番号：40250146

研究成果の概要（和文）：

苔類ツキヌキゴケ科について多様性と種分化を研究し、*Mizutania*について雄枝を初めて発見し、かつ植物体は他に類縁を見いだせないほどネオテニーが進んでおり、非常に特異であることを論じた。また、日本産の分類学的再検討によって3属18種を認めた。トサホラゴケモドキとツキヌキゴケのタイプ標本の解釈の誤り、フジホラゴケモドキが台湾産*Calypogeia formosa*と同種であること、タカネツキヌキゴケが基本種と同種であることなどを確認した。更に、ハワイ諸島産について3属6種、マレーシアに2属種5を認めた。

研究成果の概要（英文）：

The family Calypogeiaceae, Marchantiophyta, was studied to clarify its biodiversity in relation to the neoteny between the genus *Mizutania* and other genera based on the morphology of plants and their young stages. Male branches of *Mizutania* are newly discovered, and discussed about its highly differentiated neoteny. The family was taxonomically revised in Japan, and 18 species in 3 genera are recognized, including one new combination and three new synonyms. Hawaiian taxa of the family are also taxonomically revised, and 6 species in 3 genera are recognized, with a new synonym. And 5 species in 2 genera are recognized in Malaysia.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
21年度	1,500,000	450,000	1,950,000
22年度	800,000	240,000	1,040,000
23年度	700,000	210,000	910,000
24年度	600,000	180,000	780,000
年度			
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

研究分野：植物分類学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：コケ植物、苔類、ツキヌキゴケ科、多様性、種文化

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

### 1. 研究開始当初の背景

研究代表者は 1989 年に東南アジアからヌエゴケ *Mizutania riccardioides* Furuki & Z.Iwats. を新科、新属、新種として記載した (Furuki & Iwatsuki 1989)。本種は葉状体をなし、シダの前葉体に酷似している。そのため、東南アジアのコレクションを持つヨーロッパの多くの標本庫にシダの前葉体として収蔵されていた。発表直後からシダではないかという多くの指摘を受けてきたが、染色体からも蘚苔類であることを証明した (Inoue & Furuki 1992)。また、この葉状体の形態はこれまで知られていたタイ類の概念を逸脱し、先端は複数の分裂組織からなることを報告し (Crandall-Stotler & Furuki 1994)、最近、更に成長点が消失するという特異な性質を突き止めた (Inoue et al. 2008)。

この葉状体は葉状性苔類フタマタゴケ科に似ている点が多々あり、この科に近縁であると考えられてきたが (Furuki & Iwatsuki 1989、古木 2000)、遺伝子の解析を行った結果、驚くべきことに茎葉性苔類のツキヌキゴケ科に含まれた。このような背景において、本科が含まれるツキヌキゴケ科の分類は、混乱していたが、断片的な研究成果を論文化してきたに過ぎなかった (Furuki & Ota 2001、2004)。研究が進まない理由は、乾燥標本での分類が難しく、周辺地域から記載されている種との比較がされていないことが原因だった。特に、東南アジアから東アジア・日本にかけては、世界的に見ても分類が検討されていない最後に残された地域であり、包括的に研究し、分類と種分化を明らかにする必要があった。

### 2. 研究の目的

ヌエゴケは雌性生殖器官しか発見されていないため、雄性生殖器官や胞子体を発見し、ツキヌキゴケ科他属の雄生殖器官と比較して、系統と種分化を明らかにする。また、ヌエゴケの植物体は、同科別属の植物体とは著しく異なっているため、無性芽や胞子の発芽を行い、初期個体発生を調べることで形態的な違いや種分化を探る。

更に、分類学的な再検討が進んでいない東南アジア、東アジア、ハワイ諸島産について、研究を行い、分類を明らかにすることを目的とする。

### 3. 研究の方法

#### (1) 現地調査

日本産については、亜高山帯・高山帯性の種類に分類学的な問題が多いため、東北、北

海道、本州中部山岳地帯で主に調査を行った。同時に、関連する台湾、マレーシアにおいても調査した。

#### (2) 胞子および無性芽の発芽・初期発生の観察

採集した植物体から無性芽や胞子を分離して、1/2 希釈クノップ培地に播種し、20° C、12 時間明暗周期の人工気象器内において培養して、適宜観察した。

#### (3) 染色体数の確認

通常の前処理、固定、染色により、染色体数を調べた。

#### (4) タイプ標本の借覧

関連するタイプ標本を国内外から借覧して、研究した。

### 4. 研究成果

#### (1) ヌエゴケの雄性花序の発見

ヌエゴケ *Mizutania riccardioides* Furuki & Z.Iwats. の雄性花序を新たに発見し、雌性花序とほぼ同じであることを突き止めた (Masuzaki et al. 2010)。このことは、ヌエゴケが高度にネオテニー化していることを示唆している。

#### (2) ヌエゴケの幼形成熟を論じる

ヌエゴケの配偶体は、ツキヌキゴケ科他属とあまりにも形態的に異なるため、類縁性を見いだすことが難しい。そのため、無性芽による発芽を行い、形態を比較しようと試みた。ツキヌキゴケ属 *Calypogeia* ではどの種ももこれまでの報告 (Nehira 1983) と同じであり、特に新たな知見は得られなかった。しかし、改めてヌエゴケの配偶体を形態的に解釈し、原糸体段階にあることを論じた。更に、通常の子類に見られるような原糸体の先端にできる配偶体本体の成長点はなく、成長点は原糸体の縁に作られ、直ぐに生殖枝を形成するネオテニーであるとの結論に達した (古木 2012)。

#### (3) 染色体数

多くは従来の研究と同じであったが、ミズホラゴケモドキ *Calypogeia sphagnicola* について、日本産は  $n=18$  であり、欧米産と同じであることを初めて確認した。

#### (4) 日本産ツキヌキゴケ科の分類学的研究

下記に列挙した 3 属 17 種を認めた。分類学的な研究の結論については、一部のタイプ標本について、他の研究者が借出中であるため、研究できないものがあり、最終結論には至っていない。タイプ標本を研究した後に速やかに論文として公表する予定である。

*Calypogeia aeruginosa* Mitt. マルバホラゴケ  
モドキ

*Calypogeia arguta* Nees & Mont. チャボホラ  
ゴケモドキ

= *Calypogeia furcata* Steph., 1908 マタバ  
ツキヌキゴケ

*Calypogeia asakawana* S.Hatt. ex Inoue 1964  
アサカワホラゴケモドキ

= *Calypogeia nasuensis* Inoue, 1969 ナスホ  
ラゴケモドキ

*Calypogeia azurea* Stotler & Crotz, 1984 ホラ  
ゴケモドキ

= *Calypogeia trichomanis* (L.) Corda, 1892  
ホラゴケモドキ

= *Calypogeia angusta* Steph., 1908, syn.  
proposed by Hattori (1952) under *C.*  
*trichomanis*.

タイプ産地の青森県恐山において採集  
したツキヌキゴケ *C. angusta* Steph. のタイ  
プ標本に一致する標本は油体が青く、腹葉  
の切れ込みが深いなど、ホラゴケモドキ *C.*  
*azurea* に一致する。Inoue (1974) は本タイプ  
標本は *Calypogeia mulleriana* によく似てい  
るとしたが、解釈の間違いである。また、  
*C. mulleriana* は亜高山帯に生育する種であ  
り、生育する植生帯が異なる (古木・太田、  
2013. 学会発表)。

*Calypogeia contracta* Inoue, 1975 イイデホラ  
ゴケモドキ

*Calypogeia formosana* Horik. フジホラゴケ  
モドキ

= *Calypogeia fujisana* Inoue, 1975, syn. nov.  
フジホラゴケモドキ

フジホラゴケモドキ *C. fujisana* は富士山  
固有とされてきたが、台湾から記載されて  
いる *C. formosana* と同種であり、インドネ  
シアから記載されている *C. apiculata*  
(Steph.) Steph. や雲南省から記載されてい  
る *C. cordistipula* (Steph.) Steph. と同種であ  
る可能性が高い。〔古木、2012. 学会発表〕

*Calypogeia granulata* Inoue, 1968 ミドリホ  
ラゴケモドキ

本種については、分類学的に東南アジ  
ア産の *C. goebelii* と同種ではないかと指  
摘されたこともあったが、再検討の結果、  
独立した種として認める。(古木、2010,  
2012. 学会発表)

*Calypogeia integrispula* Steph. 1908 ミヤマ

ホラゴケモドキ (マルハラホラゴケモ  
ドキ)

= *Calypogeia neesiana* (C.Massal. &  
Carestia) Müll.Frib. var. *japonica* S.Hatt.,  
1955

*Calypogeia japonica* Steph. 1924 フソウツキ  
ヌキゴケ

= *Calypogeia tsukushiensis* Amakawa, 1958  
(fide Furuki & Ota 2001) ツクシホラゴケ  
モドキ

= *Calypogeia ovifolia* Inoue, 1983 (fide  
Furuki & Ota 2004) アサヒホラゴケモド  
キ

*Calypogeia muelleriana* (Schiffn.) Müll.Frib.,  
1901 オゼホラゴケモドキ

= *Calypogeia angusta* sensu Inoue, 1966 &  
1971 as *C. granditexta* Steph., non Steph.,  
1908

= *Calypogeia granditexta* Steph. var.  
*anisophylla* S.Hatt., 1944, syn. nov. オゼホ  
ラゴケモドキ

Inoue (1974) では *C. angusta* Steph. の異  
名にされているが、解釈が間違っている。  
(古木・太田、2013. 学会発表)

*Calypogeia neesiana* (C.Massal. & Carestia)  
Müll.Frib. タカネツキヌキゴケ

= *Calypogeia subalpina* Inoue = *Calypogeia*  
*neesiana* (C.Massal. & Carestia) Müll.Frib.  
subsp. *subalpina* (Inoue) Inoue, syn. nov.  
タカネツキヌキゴケ

日本固有の亜種とされてきたが、基本種  
とよく一致する。

*Calypogeia sphagnicola* (Arnell & J.Perss.)

Warnst. & Loeske, 1906 ミズホラゴケモ  
ドキ

*Calypogeia tosana* (Steph.) Steph. 1908 トサ  
ホラゴケモドキ

= *Kantia tosana* Steph., 1985

= *Calypogeia yoshinagana* Steph. 1908 =  
*Calypogeia tosana* Steph. var. *yoshinagana*  
(Steph.) S.Hatt., 1944 ヨシナガホラゴケ  
モドキ

= *Calypogeia tosana* (Steph.) Steph. var.  
*septentrionalis* S.Hatt., 1957

トサホラゴケモドキ *Calypogeia tosana* の  
タイプ標本には2種が混生しており、これ  
まで解釈されてきた北川 (1981) の概念は、  
Stephani (1895) のイコネスとは一致せず、

微量に混生するもう一種がトサホラゴケモドキのタイプである。このことから従来トサホラゴケモドキとされてきたタイプの概念は、葉や腹葉の特徴から別種とすべきであり、*Calypogeia tosana* Steph. fo. *obtusa* S.Hatt.を種にランク変更することを提案する。(古木, 2011. 学会発表)

*Calypogeia obtusa* (S.Hatt.) Furuki, comb. nov.  
= *Calypogeia tosana* Steph. fo. *obtusa* S.Hatt., 1944, syn. nov.

*Eocalypogeia quelpaertensis* (S.Hatt. & Inoue) R.M.Schust., 1996 サイシュウホラゴケモドキ  
= *Calypogeia quelpaertensis* S.Hatt. & Inoue = *Metacalypogeia quelpaertensis* (S.Hatt. & Inoue) S.Hatt. & Inoue, 1962

*Metacalypogeia alternifolia* (Gottsche, Lindenb. & Nees) Grolle, 1964 アオホラゴケモドキ  
= *Calypogeia verruculosa* S.Hatt. 1943 タカネホラゴケモドキ  
= *Metacalypogeia remotifolia* (Herzog) Inoue, 1963.  
= *Metacalypogeia montana* (Horik.) Inoue, 1959

雄性花序を世界で初めて発見し、本属の特徴であるとされた短腹枝と別に、茎に頂生することがあることを発見した。茎に頂生する雄性花序は*Eocalypogeia*の特徴とされていたが、両属を区別する特徴にはならないことが示唆された。雌性花序や孢子体の発見が望まれる

*Metacalypogeia cordifolia* (Steph.) Inoue, 1958 ヒロハホラゴケモドキ  
= *Calypogeia cordifolia* Steph., 1908 ヒロハホラゴケモドキ  
= *Calypogeia viridis* Steph., 1924 アオホラゴケモドキ  
= *Calypogeia sendaica* Steph., 1924 センダイツキヌキゴケ  
*Calypogeia granditexta* Steph., 1924 タイプ標本は行方不明である。タイプ産地の宮城県大白山における調査でも発見できなかった。Inoue (1974)では*C. angusta* Steph.の異名にされているが、Inoue (1974)の*C. angusta*の解釈が間違っているため、本種の正体は不明である。

(4) マレーシアマレー半島及びボルネオキ

ナバル山産の分類学的研究  
次ぎのような結論に至った。

- マレー半島  
*Calypogeia arguta* Nees & Mont.  
*Calypogeia goebelii* (Schiffn.) Schiffn.  
*Calypogeia granulata* Inoue 新産
- キナバル山  
*Calypogeia apiculata* (Steph.) Steph.  
*Calypogeia arguta* Nees & Mont. 新産  
*Calypogeia goebelii* (Schiffn.) Schiffn. 新産  
*Calypogeia granulata* Inoue 新産  
*Metacalypogeia fusca* (Lehm.) N. Kitag. 新産

ミドリホラゴケモドキ*C. granulata*は、日本固有とされてきたが、マレーシアマレー半島、ボルネオ島において生育を確認した(古木, 2012. 学会発表)。東南アジアから*C. lunata*として報告されている標本は、本種であると思われる。

(5) ハワイ諸島産の分類学的再検討  
下記に示す3属6種を認めた。

*Calypogeia aeruginosa* Mitt.  
= *Calypogeia aeruginosa* var. *waialealeensis* Miller & Kuwah. ≡ *C. waialealeensis* (Miller et Kuwah.) Miller

*Calypogeia arguta* Nees et Mont., ex Nees  
= *Calypogeia bifurca* Aust.  
= *Calypogeia pacifica* Steph.  
= *Calypogeia quadrifida* Steph. in herb., nom. nud.

*Calypogeia confertifolia* Steph.  
*C. azurea* に似るが、腹葉が下延し、仮根が少ないほか、葉や腹葉の形が異なる。

*Calypogeia cuspidata* (Steph.) Steph.  
= *Calypogeia hawaica* Steph., Spec. Hepat., syn. nov.  
Miller (1963)によってトサホラゴケモドキ*C. tosana*であるとされてきたが、葉が細長く、先端が徐々に細くなるなど明らかに異なるハワイ諸島固有種である。

*Metacalypogeia alternifolia* (Nees) Grolle  
*Metacalypogeia fusca* (Lehm.) N. Kitag.  
= *Calypogeia baldwinii* Aust.  
= *Calypogeia rockii* Steph.  
かつて報告されていた *Calypogeia goebelii* (Schiffn.) Steph. は除外した。

(6) 台湾新産苔類の発見  
台湾の調査において採集した標本を分類学的に研究し、8種の台湾新産を確認し、論文文化を進めている：*Bazzania yoshinagana*

(Steph.) Steph. ex Yasuda, *Cephaloziella rubella* (Nees) Warns., *Gymnomitroin noguchianum* S.Hatt., *Pseudolophozia sudetica* (Nees ex Huebener) Konstant. & Vilnet, *Lophoziopsis longidens* (Lindenb.) Konstant. & Vi.net, *Reboulia hemisphaerica* subsp. *acrogyne* R.M.Schust., *Riccardia subexalata* Schiffn., *Sauteria spongiosa* (Kash.) S.Hatt.。

(7) ボルネオ島キナバル産の新種

キナバル山の調査により採集した標本を分類学的に研究し、アカウロコゴケ属 *Nardia* およびシロコオイゴケ属 *Diplophyllum* の新種をそれぞれ1種ずつ見出し、論文文化を進めている。

(8) その他新たな分布の確認

現地調査付随して、コマチゴケやニセヤハズゴケ、コムチゴケについて、新たな分布の北限として報告した(古木 2012, 古木・木口 2012, 古木・太田 2012)。

(9) 日本産苔類とツノゴケ類の学名、分類体系の再検討

研究に付随して、日本産苔類とツノゴケ類の学名と分類体系を整理した(片桐・古木 2012, 2013)。

主な参考文献

- Furuki, T. & Z. Iwatsuki. 1989. *Mizutania riccardioides*, gen. et sp. nov. (Mizutaniaceae, fam. nov.), a unique liverwort from tropical Asia. *J. Hattori Bot. Lab.* 67: 291-296.
- Furuki, T. & M. Ota. 2001. Taxonomical study of *Calypogeia japonica* Steph. (Hepaticae) described from Japan. *Bryol. Res.* 7: 381-384.
- Furuki, T. & M. Ota. 2004. Taxonomical study of *Calypogeia ovalifolia* Inoue (Hepaticae) described from Japan. *Bryol. Res.* 8: 293-295.
- Inoue, A., T. Furuki & R. Imaichi. 2008. Developmental morphology of irregularly-shaped gametophytes of the liverwort *Mizutania riccardioides* (Mizutaniaceae). *Acta Phytotax. Geobot.* 59: 239-247.
- 井上 浩 1966. 日本産 *Calypogeia* 属の問題点. *J. Jpn. Bot.* 41: 134-140.
- 井上 浩 1976. 続・日本産苔類図鑑, 193 pp. 築地書館, 東京.
- Inoue, S. & T. Furuki 1992. Chromosome study of *Mizutania riccardioides* (Hepaticae). *J. Hattori Bot. Lab.* 71: 263-266.
- Miller, H. A. 1963. Notes on Hawaiian Hepaticae V. Collection from recent Swedish expedition. *Arkiv Bot.* 5: 489-531.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 4 件)

- 古木達郎. 2012. コマチゴケが青森県で見つかる. *蘚苔類研究* 10: 226.
- 古木達郎・木口博史. 2012. ニセヤハズゴケが埼玉県で見つかる. *蘚苔類研究* 10: 227.
- 古木達郎・太田正文. 2012. ニセヤハズゴケが新たな分布の北限として青森県で見つかる. *蘚苔類研究* 10: 293.
- 古木達郎・太田正文. 2012. コムチゴケが新たな分布の北限として青森県で見つかる. *蘚苔類研究* 10: 293-294.
- 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, 2012. *蘚苔類研究* 10:193-210.
- 片桐知之・古木達郎. 2013. 日本産タイ類およびツノゴケ類の分類表. *蘚苔類研究* 10:325-332.
- Masuzaki, H., M. Shimamura, T. Furuki, H. Tsubota, T. Yamaguchi, H. Mohamed bdul Majid & H. Deguchi. 2010. Systematic position of the enigmatic liverwort *Mizutania* (Mizutaniaceae, Marchantiophyta) inferred from molecular phylogenetic analyses. *Taxon* 59: 448-458.

[学会発表] (計 4 件)

- 古木達郎. 2009. 08. 19. ミドリホラゴケモドキ *Calypogeia granulata* Inoue (苔類、ツキヌキゴケ科) の分類学的研究. 日本蘚苔類学会第 40 回埼玉大会. 立正大学.
- 古木達郎. 2011. 08. 09. トサホラゴケモドキのタイプ標本. 日本蘚苔類学会第 40 回奈良大会. 川上村やまぶきホール.
- 古木達郎. 2012. 09. 09. ミドリホラゴケモドキ *Calypogeia granulata* Inoue (苔類、ツキヌキゴケ科) の分類学的研究 2. 日本蘚苔類学会第 41 回北海道大会. 斜里町公民館ゆめホール知床.
- 古木達郎・太田正文. 2013. 08. 06. ツキヌキゴケ *Calypogeia angusta* Steph. (タイ類ツキヌキゴケ科) のタイプ標本. 日本蘚苔類学会第 42 回岡山大会. 岡山理科大学.

[図書] (計 1 件)

- 古木達郎. 2012. タイ類ヌエゴケの正体を探る. 日本植物分類学会 (監修), 新しい植物分類学 II, 34-38 pp. 講談社, 東京.

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

名称:

発明者:

権利者:

種類：  
番号：  
出願年月日：  
国内外の別：

○取得状況（計0件）

名称：  
発明者：  
権利者：  
種類：  
番号：  
取得年月日：  
国内外の別：

〔その他〕  
ホームページ等

## 6. 研究組織

(1) 研究代表者 古木達郎 (FURUKU TATSUWO)  
千葉県立中央博物館・自然誌歴史研究部  
植物学研究科・主席研究員兼科長  
研究者番号：40250146

(2) 研究分担者

(3) 連携研究者