

『コケ植物の分布と分化—広域分布，隔離分布，長距離散布， そして隠蔽種・同胞種—』

人と自然の博物館
秋山弘之

『複数の大陸にまたがって広域分布する（分布域内の集団はしばしば隔離的である）種では，地理的に離れた集団間に全くといってよいほど形態的分化が見られない場合がある．構造の単純なコケ植物において，形態の類似性が進化的な停滞を意味するのか，あるいは見かけは似ていても，その背後には遺伝的な分化が隠されているのか，これはコケ植物系統学に関わる古くからある問題の一つである．』 (Shaw 2001)

1. はじめに

コケ植物における生物地理ならびに隠蔽種（すなわち形態の分化を伴わない種分化）に関する総説が Shaw (2001)によって発表されて以降，種々の分子マーカーを利用した研究論文の数は優に 100 を超えている．さらに 2007 年以降は，分子マーカーを使って推定された分岐図上に絶対年代を取り込んだ (dated chronogram と呼ばれる)，化石情報の乏しいコケ植物にとってある意味冒険的とも言えそうな，論文も出始めている．配偶体世代が優先し，分散能力にすぐれ，かつ最古の陸上植物であるコケ植物において，分子生物地理学の研究が進むことは，陸上植物全体としての分布のパターンと分化のプロセス・メカニズムへの総合的な理解に大いに貢献することが期待されている．

長い歴史の中で特定の種や種群がどのように分布を広げ，あるいは縮小し，その過程でいかなる分化を遂げたのかを知ることは，言葉を換えれば，分布域の中に島状に点在する「地域集団」が，お互いの関係をどのように保持し，また分断されているのか，そのダイナミズムを明らかにすることでもある．ここでは，「広域分布，隔離分布，長距離散布，隠蔽種／同胞種」というキーワードに着目して，コケ植物地域集団の「存在様式」に関する研究例を概観してみたい．[コケ植物の場合，サイズの違いから地域集団という用語の適用に問題が生じる．ここでは詳しくは触れないが，興味のある方は Boisselier-Dubayle and Bishler (1997)などを参照してほしい．またコケ植物全般についての入門的解説は秋山 (2004) がとりあえず参考になる]．

2. コケ植物の化石からわかること

植物が陸上へと進出した古い時代の地層から発見されるコケ植物化石は，量・質ともに貧弱で，またこれまでに発見された化石の多くは孢子や表皮の断片に過ぎず，植物体そのまま残されていることは少ない．これはコケ植物が当時存在していなかったからではなく，植物体が柔らかくリグニンをもたず，化石として残りにくいからだと考えら

れている。Taylor et al. (2009)に準拠して、コケ植物の化石の特徴について箇条書きにしてみると、以下ようになる。

1. はっきりとコケ植物だと断定できる最初の化石が見つかる時代（古生代シルル紀）においても、現生のコケ植物、特にゼノゴケなどの葉状タイ類と基本的に類似した構造が化石にも備わっている。
2. その反面、現生のコケ植物と形態的な類似性を示さない化石は、たとえそれが本当はコケ植物あるいはコケ植物の祖先であったとしても、コケ植物であると認識されていない可能性が高い。
3. これまで正体不明とされてきた微小化石（チューブ状やシート状のものが多い）のいくつかは、コケ植物（特に葉状タイ類）の仮根や表皮、あるいは胞子のうの一部である可能性が高い。
4. 古生代オルドビス紀やシルル紀からは、様々な形態の胞子化石(sporae dispersae)が産出し、その中でも四集粒胞子(permanent tetrad)は、減数分裂を伴った世代交代を行う陸上植物がすでに存在していたことを示唆する。ただしこれらの胞子がコケ植物のものかどうかについては不明な点も多い。今後さらに研究が進めば、コケ植物の初期進化の様相がより鮮明に分かるようになるだろう。
5. 琥珀内に封じ込められている新生代以降（始新世～漸新世～中新世初期）の化石は、ほぼすべてが現生属に分類可能であり、なかには現生種そのものに比定できる場合もある(Grolle and Meister 2004)。

上記5の特徴からもわかるように、コケ植物において形態分化のスピードが見かけ上非常に遅いことは広く認識されており、変化のない様子は"unmoving, unchanging sphinxes of the past" (Crum 1972)と例えられることもある。ここで問題なのは、形態分化と遺伝的分化のスピードが関連しないことであり、そこにコケ植物の特質、つまり最古の陸上植物であること、生活史の中で優占し自然淘汰を受けるのが半数体であることなどが、どう関係しているのかを調べるのが興味深く重要な視点の一つとなる。

3. 現生コケ植物の多様性

コケ植物は、陸上植物の中では顕花植物について最も種数に富むグループであり、これまでに報告された種はゆうに7万種を超えている。もちろんこの数字には間違いや重複、絶滅種も含まれており、それらを整理すると、セン類 13,000 種、タイ類 7,500 種、ツノゴケ類 200 種、合計で 21,000 種をやや下回るというのが、今現在の地球上に生育しているコケ植物のおおよその数となる (Magill 2010, Konrat et al. 2010)。

普段我々の目にとまらないほど小さな植物であるにしても、これほどの種数があるからには、コケ植物には生活様式や乾燥への適応、分布の面で様々な特徴を持った種が含まれていることは容易に想像できるだろう。例えば石垣などの岩上に直接生育するヒジ

キゴケ *Hedwigia ciliata* (セン類ヒジキゴケ科; 口絵), タイ類カビゴケのように葉上で一生を終える微小な種, 動物の糞や死体だけに生える糞生種であるマルダイゴケ *Tetraplodon mnioides* (セン類マルダイゴケ科), 高山や極地などの極限環境でも旺盛に増えるギンゴケ *Bryum argenteum* (セン類ハリガネゴケ科), 湖底など淡水中に生育するいくつかの種 (南極昭和基地近くの池底に多数林立する「コケ坊主」をつくる種さえある), あるいは高い耐銅性を示し「銅ゴケ」とも呼ばれるホンモンジゴケ *Scopelophila cataractae* (セン類センボンゴケ科) など, 苛烈な環境下でも生育可能な, あるいはそういった場所を逆に好んで生育する種もある (図 1a-g). Shaw et al. (2005)は, 温帯から熱帯にかけての各地のコケ植物種類相を比較検討して, 温帯, 熱帯のいずれの環境において種多様性の程度に大きな差異が見られず, 少なくともコケ植物では熱帯に種多様性が偏在してはいないこと, 「あらゆる場所にすべての種が存在する (Everything is everywhere)」のがコケ植物の特徴であると指摘している. 実際, コケ植物は海水中を除く地球上のあらゆる場所にあまねく分布しているのである. では, その分布はどのような特徴をもっているのだろうか.

4. 分布パターンの解析—コケ植物における広域分布と隠蔽種

『コケ植物と顕花植物の両方に, 複数の大陸にまたがる広域隔離分布が認められ, そのような分布は伝統的に, 大陸移動によってもたらされたと説明されてきた. しかしながら, コケ植物では広域隔離分布が種レベルで存在するのに対して, 顕花植物ではずっと高次の分類群で認められる. この違いからは, コケ植物において形態進化の速度はきわめてゆっくりとしか起こらないことが導き出される.』(Devos and Vanderpoorten 2009)

北川 (1981)によれば, イイシバヤバネゴケ *Iwatsukia jishibae* (タイ類ヤバネゴケ科) は日本国内では数カ所からしか知られていない珍しい種なのだが, 国外では朝鮮半島, 東ネパール, タイ北部, レユニオン島(アフリカ), セーシェル諸島, コスタリカから見つかっており, 非常に奇妙な分布を持つタイ類である. その後ニューギニア, アフリカ大陸, シベリアからも報告されるにいたって (Konstantinova 2004), より一層不思議な分布パターンを示すことになった (図 2). このような種レベルでの奇妙奇天烈ともいふべき分布は, コケ植物において稀なことではなく, たとえばギンゴケ *Bryum argenteum* やオオハリガネゴケ *Bryum pseudotriquetrum* (ともにセン類ハリガネゴケ科), ヤノウエノアカゴケ *Ceratodon purpureus* (セン類キンシゴケ科) などでも知られており, 属レベルとなるとさらに多くの事例がある [例: ウニゴケ属 *Symphyodon* (セン類ウニゴケ科) や日本には産しない *Neolindbergia* 属 (セン類ヒムロゴケ科) では, 属内のうち 1 種だけが南米・中米に, 他種はすべて東アジア・東南アジアに分布する]. コケ植物の分布パターンそのものが, 高等植物における属以上のそれと対比できることは, 以前から多くの研究者によって指摘され注目されていた (Crum 1971, Shaw 2001). このことは同時

に、化石からの証拠もあいまってコケ植物では形態分化のスピードが高等植物に較べて遅いのではないかという、上記のような想定をもたらすことになったのである。

広域分布という用語を、ここでは二つ以上の大陸にまたがって分布することと定義すると、広域分布するコケ植物の種では、集団間にどのような関係が存在しているのだろうか。単一種による広域分布は、コケ植物特有の「形態進化の遅滞」によるものなのか、あるいは孢子植物に一般的な、長距離散布による地理的にかけ離れた場所への容易な移入によってもたらされたものなのか。さらにはジャゴケ、ジンガサゴケなどで明らかにされているように、単一広域分布種の地域集団であると見なされていたものが、実は複数の隠蔽種（あるいは同胞種）から成り立っており、単に研究者が誤って同種とみなしたことが原因の、『幻の広域分布』なのかもしれない。

隠蔽種とはすなわち、「形態分化と遺伝的分化の間に大きな齟齬が生じている」事例であり、それゆえに、人間が種を識別する上で利用できる形質が少ない、言い換えれば植物体の小さな分類群ほど、隠蔽種の事例が多くなることが予想される。その意味で、コケ植物は隠蔽種を研究する上で良い材料となるだろう。ほんの十数年前まで、このような疑問を解決するための実証的な研究手段は存在しなかったのだが、現在我々には幸いなことに、分子系統解析という非常に協力的な手段が与えられている。そういった手法を駆使することで、コケ植物においても分布パターンの解析が急速に進みつつあり、広域分布種にも大きくわけて二つのパターンがあることがわかってきた。

4-1. 地域集団間に遺伝的分化がほとんどみられない場合＝孢子による長距離散布仮説

このパターンは、広域に隔離的に分布する分類群で観察される傾向がある。

ナンジャモンジャゴケ *Takakia lepidozoides* (セン類ナンジャモンジャゴケ科; Akiyama 1999) や *Dixonia orientalis* (セン類ヒラゴケ科; Akiyama and Tsubota 2004), あるいはフデゴケ属の *Campylopus oerstedianus* (セン類シッポゴケ科; Frahm 2008) などでは、地理的に離れた集団間に形態的な違いがなく、アロザイムや塩基配列など分子マーカーを使った検討で遺伝的分化を調べてもほとんど差が見られない。例えば、ナンジャモンジャゴケは北半球高緯度を中心に広範囲に分布するが、熱帯域では唯一ボルネオ島（キナバル山）に隔離的に分布している。この分布については、もともと広範囲にあまねく分布していたが、気候の変動等によって地域集団の分断が起こり、現在はボルネオ島だけに遺存的に隔離分布するようになったと想定されていた。しかしながら、本州中部（長野県・新潟県）集団と数千キロ離れたボルネオ島（キナバル山）の集団との間に遺伝的分化は認められず、また形態的な違いも見いだされないことから、なんらかの遺伝的交流がこれらの集団間に存在していることが推定された。ナンジャモンジャゴケは孢子体が未知で（雌株だけが知られている；同属のヒマラヤナンジャモンジャゴケ *T. ceratophylla* では雄株・孢子体が見つかった）、孢子による分散は期待できないため、遠くない過去のある時点で、無性繁殖器官などの飛ばされやすい散布体による長距離散布によつ

てキナバル集団が新たに成立したのかもしれない。Heinrichs et al. (2006)は、南半球に分布するハネゴケ属 *Plagiochila* (タイ類ハネゴケ科) を調べ、南米とアフリカに分布する種でも集団間の遺伝的分化は非常に低く、ゴンドワナ大陸の移動による分断ではなく、胞子の長距離撒布によって現在の分布を説明できると結論づけている。

コケ植物胞子による長距離撒布の可能性については、Zanten (1978)あるいは Zanten and Gradstein (1988)によって詳しく検討されている。顕花植物においては種や属レベルでの顕著な固有性が観察される小笠原諸島やハワイ諸島のような、大陸から遠く隔離された島嶼においても、コケ植物の固有率や形態の特殊化は非常に低いことも、胞子による長距離撒布が支持される一つの間接的な証拠となっている (Heinrichs et al. 2009)。島の分化に関して言えば、『コケ植物では、分布を広げるにあたって狭い島でも本土と同じ機能を果たす』ことが、地中海に広く分布する *Pleurochaete squarrosa* (セン類センボンゴケ科) の集団間遺伝的分化の調査から見いだされているのも興味深い (Grundmann et al. 2007)。コケ植物において、遺存固有というものは実は少ないのかもしれない。

4-2. 地域集団間に遺伝的分化が確認できる場合=分断

このパターンは、普通種が広域に分布している場合に観察されることが多く、以前はジャゴケやケゼニゴケ、ジンガサゴケなど、特に葉状タイ類で多くの研究例が先行し(総説としては秋山 2000, Shaw 2001 など)、また北米と欧州にまたがって分布する種群での研究例が多かった [例えばクロカワゴケ *Fontinalis antipyretica* (セン類カワゴケ科) とその近縁種 (Shaw and Allen 2000) やホソバゴケ属 *Mielichhoferia elongata* (セン類ハリガネゴケ科; Shaw and Scheider 1995) など]。近年になると、ヤノウエノアカゴケ (McDaniel and Shaw 2005) や *Pleurochaete squarrosa* (ともにセン類センボンゴケ科; Grundmann et al. 2007)、ユガミミズゴケ種群 *Sphagnum subsecundum complex* (セン類ミズゴケ科; Shaw et al. 2008)、アツブサゴケ属 *Homalothecium* (セン類アオギヌゴケ科; Huttunen et al. 2008)、シダレヤスデゴケ *Frullania tamarisci* (タイ類ヤスデゴケ科; Heinrichs et al. 2010)、テガタゴケ属 *Ptilidium* (タイ類テガタゴケ科; Kreier et al. 2010)、そしてミヤマフタマタゴケ *Metzgeria furcata* (タイ類フタマタゴケ科; Fuselier et al. 2009) などで詳しい解析がなされている。詳細については原著にあたるか、あるいは Shaw (2009) による総説が参考になる。

4-3. 見せかけの広域隔離分布 *Echinodium* 属

コケ植物の場合、形態に依存して種が判別・規定されることがほとんどである。たとえ生物学的種概念が援用されるにしても、広域に分布する種の場合、同所的でない形態が類似した二つの地域集団が別種か否かを判断するのはかなり困難である(同所的であれば、異なる形態を維持している実体の間には遺伝的交流が無いこと、つまり別種であることが容易に推測される)。そして隔離分布の場合、離れているがゆえに、類似の程

度をどう評価するかは主観的な判断に基づかざるを得ない。つまり、形態的な種認識はとりあえず分類群を弁別する上では便利なのだが、そこにとどまったままでは、その先に研究を進める際に障碍となる可能性がある。

形態に基づく種分類の限界を示す良い例が、セン類 *Echinodium* 属 (*Echinodiaceae* 科) の隔離分布についての詳細な研究である (Stech et al. 2008)。*Echinodium* 属の現生種は、マカロネシア (アゾレス諸島, カナリア諸島, マデイラ諸島などを含む大西洋北中部の島々で、大陸から隔離されており固有の動植物相をもっている) から 4 種, オーストラリア・ニュージーランドから 2 種が知られている (その他に欧州中部から化石種が 3 種報告されている)。これら 6 種の形態はお互いにきわめて類似しており, 種を識別するのが難しいのは別として, 同じ属に分類することに問題はないと考えられていた。そのため, これほど離れた場所に分布することを, 植物地理学的にどう説明するのかが長い間謎とされていた。Stech et al. (2008) は, *trnL* と *ITS* を使って現生種についての系統解析を行なったところ, 南半球の 2 種は全く類縁関係のない別科に含まれるべきことが判明した。つまり, *Echinodium* 属における一見異常な分布パターンは, 同定ミスという人によるみせかけの隔離的分布であったわけだ。さらにマカロネシアに分布する 4 種のうちの 1 種も, 別の科に所属されるべきことも判明した。この事例は, 形態的種認識にはっきりとした限界があり, 系統や植物地理的解析において, 形態で認識された種を操作単位に設定する事に危険がともなうことを意味している。さらにこのことから, これまでコケ植物には隔離分布の事例が多いという認識そのものが見せかけなのではないかという, もっともな疑問が生じてくる。逆にいえば, 広域に隔離分布する種や種群の個々の事例を丁寧に調査することで, コケ植物の分布のプロセスを知るだけでなく, 種の存在様式, とくに隠蔽種・同胞種についての理解を一層深める手段となり得るのだろう。

5. 分布と分化 —コケ植物は, 他の陸上植物と較べて, 何が変わっているのか—

コケ植物に備わっている数々の特徴の中でも, 分布のパターンに影響を与えるのは, 分散と定着に関わる以下の 4 点だろう。

- 1) 受精には精子が泳いで移動するための水が必要であること。
- 2) 容易に風で長距離を飛ぶ孢子によって増えること。
- 3) 無性芽や植物体の断片などで, 旺盛に無性繁殖すること。
- 4) 大型の植物にとっては小さすぎて利用不能な, わずかな空間であっても, そこに適合する微環境が備わっていれば定着できること。

実験結果からは, 孢子のうでつくられた孢子は種子と同様にそのほとんどが親植物の直近に落下するのだが (Longton 1997), 直径が小さい孢子であれば落下することなくきわめて長時間空中を漂うことが可能で, 時には強い風によって空中高く舞い上がり, 長距離を移動することができる (Zanten and Pócs 1981)。コケ植物では孢子体が知られていない種も多く, その場合には植物体の一部がちぎれて, あるいは特別な無性繁殖器官を

つくって増えるのだが、小型の無性芽もその分散能力は孢子にひけをとらないという (Frahm 2008).

孢子をつくるためには精子が水中を泳いで卵まで到達して受精が起こらなければならず、これこそがコケ植物が抱えている陸上生活における最大の欠点なのだが、これを解決するためにコケ植物は無性芽による繁殖を編み出した。コケ植物は一般に無性芽をよくつけており、体の一部が落ちて地面に接するだけでも新しい植物体として再生できる場合もあるほど無性繁殖の能力が優れている。このことは、上記4)の微小生育地の活用とならんで、たとえ雌雄異株種の片方の性(の孢子や無性芽)だけが長距離散布されたとしても、落ちた場所で定着しさらに増える能力を持つことを示している。

今まさに分布を広げつつある種においても、同様の事例が知られている。コモチネジレゴケ *Tortula pagorum* (セン類センボンゴケ科) は、乾燥や大気汚染に強く都市環境下でも生育できる適応性の高い雌雄異株のセン類である。道路沿いの石垣や公園の樹木の幹の割れ目などによく見つかる。安藤(1979)や土永ほか(1985)、大石ほか(2008)によると、原産地と想定されるオーストラリアでは雄株と雌株の両方が分布し、また孢子体もよくつけているのだが、移入先である欧州では雄株のみが分布し、北米では雌株のみが見つかる。近年になって外来種として入り込んだと思われる日本では、各地から個体が報告されているものの、性についての報告はなく、旺盛に無性芽をつけることから、生殖器官をつけずに増え続けているようである。ちなみにコケ植物においては、性比の極端な偏りや片方の性の不在はそれほどめずらしいことではない。

コケ植物では植物体が小さいことから、植物体内部に複雑な組織や器官を作り出すことができず、結果として単純な構造となり、維管束の未分化、表皮系ならびに貯水組織の欠如をもたらす。このことは、植物にとって重要な乾燥への適応面において、コケ植物に普遍的な「変水性 *poikilohydry*」という特性をもたらすことになる。変水性とは、「周囲の湿度によって植物体の含水率が変動する」性質である(反対語は恒水性 *homoiohydry*。体温に関する恒温性・変温性と同じ関係)。つまり、コケ植物では乾燥への適応が「形態的適応ではなく生理的適応」として成立しており (Tayler et al. 2009)、このことがより乾燥の強い場所にコケ植物が進出できる理由の一つであり、分布を広げる上での強力な武器ともなっている。

6. 何を調べたらおもしろいだろうか

同胞種や隠蔽種の話は、必然的に分布と分化、「分断」vs「長距離散布」という問題設定に至る。その意味でも、飛散能力と長期耐性に富む孢子によって繁殖し、数々の無性繁殖手段を有し、飛散先での定着能力にも優れているコケ植物は、この問題を研究する上で欠くべからざる(理想的な?)材料となりえる。さらに、北半球高緯度に広がるミズゴケ湿原、亜高山帯林床に発達するタチハイゴケ *Pleurozium schreberi* やイワダレゴケ *Hylocomium splendens* (ともにセン類イワダレゴケ科)のように広大な面積を占め

る群落を発達させる種において、遺伝的に分化した分集団構造（種分化の一手前？）が存在するのか、あるいは単一の遺伝子型が広がっているだけなのか、そういった問題についても、マイクロサテライトなどの DNA fingerprinting の活用でさらに細かい（しかし安定した）違いを検出できるようになれば、おもしろい展開が期待できるだろう。

上に紹介した *Echinodium* 属の研究事例のように、地中海とマカロネシアはヨーロッパの研究者に理想的な調査場所と研究対象となる種群を提供している。その意味では、私たち日本の研究者も、日本が置かれている地理的利点を活かして、研究を行うことが重要なのだと思う。日本列島がとても興味深い地理的な位置にありながら、高等植物とちがって、日本ではいまだその良さを活かしたコケ植物についての植物地理的研究が進んでいないのは、とてももったいないことだ。手始めとして、中国大陸と日本列島という組み合わせの中で分化を調べるのが、コケ植物においてはちょうど良いスケールなのだろう。あるいはこれまで多数の日本人研究者が数十年にわたってフィールドワークを行ってきた東南アジア各地の島々に注目して研究テーマを探すのも、地の利を生かした研究といえるのかもしれない。

文献

- 安藤久次. 1979. コケ植物の性. 植物と自然 **13**: 18–23. 書かれた年代は古いが、コケ植物の奇妙な性表現を知るには一番わかりやすい総説.
- 秋山弘之. 2000. コケ植物の進化, pp. 186–215. 岩槻邦男・加藤雅啓（編）多様性の植物学 2. 植物の系統. 東京大学出版会, 東京.
- 秋山弘之. 2004. 苔の話. 中公新書. 中央公論新社.
- Akiyama, H. 1999. Genetic variation of the asexually reproducing moss, *Takakia lepidozoides*. J. Bryol. **21**: 177–182.
- Akiyama, H. and H. Tsubota. 2004. Morphological and genetical variations and familial affinity of the genus *Dixonia* (Musci). Bryol. Res. **8**: 229–237.
- Boisselier-Dubayle, M.-C. and H. Bischler. 1997. Enzyme polymorphism in *Preissia quadrata* (Hepaticae, Marchantiaceae). Pl. Syst. Evol. **205**: 73–84.
- Crum, H. A. 1972. The geographic origins of the mosses of North America's eastern deciduous forest. J. Hattori Bot. Lab. **35**: 269–298.
- Davis, E. C., J. B. Franklin, A. J. Shaw and R. Vilgalys. 2003. Endophytic *Xylaria* (Xylariaceae) among liverworts and angiosperms: Phylogenetics, distribution, and symbiosis. Amer. J. Bot. **90**: 1661–1667.
- Davis, E. C. and A. J. Shaw. 2008. Biogeographic and phylogenetic patterns in diversity of liverwort-associated endophytes. Amer. J. Bot. **95**: 914–924.
- Devos, N. and A. Vanderpoorten. 2009. Range disjunctions, speciation, and morphological transformation rates in the liverwort genus *Leptoscyphus*. Evolution **63**: 779–792.

- 土永浩史・中西哲・神宝節子. 1985. コモチネジレゴケの新産地. 日本蘚苔類学会会報 **4**: 4–6.
- Frahm, J. P. 2008 Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). *Biodiv. Conserv.* **17**: 277–284.
- Fuselier, L., P. G. Davison, M. Clements, B. Shaw, N. Devos, J. Heinrichs, J. Hentschel, M. Sabovljevic, P. Szövényi, S. Schuette, W. Hofbauer and A. J. Shaw. 2009. Phylogeographical analyses reveal distinct lineages of the liverworts *Metzgeria furcata* (L.) Dumort. and *Metzgeria conjugata* Lindb. (Metzgeriaceae) in Europe and North America. *Biol. J. Linnean Soc.* **98**: 745–756. 類似した結果は、クロカワゴケや *Mielichhoferia elongata* で見つかっている.
- Grolle R. and K. Meister. 2004. The liverworts in Baltic and Bitterfeld Amber. Weissdorn-Verlag, Jena. カラー版の写真を使って、琥珀中から見つかったタイ類化石を網羅的に紹介している.
- Grundmann, M., S. W. Ansell, S. J. Russell, M. A. Koch and C. V. Johannes. 2007. Genetic structure of the widespread and common Mediterranean bryophyte *Pleurochaete squarrosa* (Brid.) Lindb. (Pottiaceae) – evidence from nuclear and plastidic DNA sequence variation and allozymes. *Mol. Ecol.* **16**: 709–722.
- Heinrichs, J., M. Lindner, H. Groth, J. Hentschel, K. Feldberg, C. Renker, J. J. Engel, M. von Konrat, D. G. Long and H. Schneider. 2006. Goodbye or welcom Gondwana? – insights into the phylogenetic biogeography of the leafy liverwort *Plagiochila* with a description of *Proskauera*, gen. nov. (Plagiochilaceae, Jungermanniales). *J. Syst. Evol.* **258**: 227–250.
- Heinrichs, J., J. Hentschel, K. Feleberg, A. Bombosch and H. Schneider. 2009. Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. *J. Syst. Evol.* **47**: 497–508. 特に隠蔽種に関する重要な総説.
- Heinrichs, J., J. Hentschela, A. Bomboscha, A. Fiebige, J. Reisea, M. Edelmann, H.-P. Kreiera, A. Schäfer-Verwimp, S. Casparid, A. R. Schmidte, R.-L. Zhuf, M. von Konrat, B. Shaw and A. J. Shaw. 2010. One species or at least eight? Delimitation and distribution of *Frullania tamarisci* (L.) Dumort. s. l. (Jungermanniopsida, Porellales) inferred from nuclear and chloroplast DNA markers. *Mol. Phyl. Evol.* **56**: 1105–1114.
- Huttunen S., L. Hedenäs, M. Ignatov, N. Devos and A. Vanderpoorten. 2008. Origin and evolution of the northern hemisphere disjunction in the moss genus *Homalothecium*. *Amer. J. Bot.* **95**: 720–730.
- 北川尚史 1981. イシバヤバネゴケの奇妙な分布型. 日本蘚苔類学会会報 **3**(3): 46.
- Konrat et al. 2010. Early Land Plants Today (ELPT): How many liverwort species are there? *Phytotaxa* **9**: 22–40. タイ類の種数の推定.
- Konstantinova, N. A. 2004. *Iwatsukia jishibae* (Steph.) Kitagawa (Cephaloziaceae, Hepaticae)

- in Russia. *Arctoa* **13**: 203–209. イイシバヤバネゴケの分布についての続報. 詳細な形態を示した写真が掲載されている.
- Kreier, H.-P., K. Feldberg, F. Mahr, A. Bombosch, A. R. Schmidt, R.-L. Zhu, M. von Konrat, B. Shaw, A. J. Shaw and J. Heinrichs. 2010. Phylogeny of the leafy liverwort *Ptilidium*: Cryptic speciation and shared haplotypes between the Northern and Southern Hemispheres. *Mol. Phyl. Evol.* **57**: 1260–1267.
- Longton, R. E. 1997. Reproductive biology and life history strategies. *Adv. Bryol.* **6**: 65–101.
- McDaniel, S. F. and A. J. Shaw. 2005. Selective sweeps and intercontinental migration in the cosmopolitan moss, *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. *Mol. Ecol.* **14**: 1121–1132.
- Magill, R. E. 2010. Moss diversity: New look at old numbers. *Phytotaxa* **9**: 167–174. セン類の種数の推定.
- Natcheva, R. and N. Cronberg. 2004. What do we know about hybridization among bryophytes in nature? *Can. J. Bot.* **82**: 1687–1704. コケ植物の自然界での雑種形成についての総説.
- 大石善隆・村上健太郎・森本幸祐. 2008. 京都市におけるコケ植物外来種; *Tortula pagorum* (Milde) De Not.の生育分布に関する研究. *日本緑化工学会誌* **34**: 81–84.
- Pressel, S., M. I. Bidartondo, R. Ligrone and J. Duckett. 2010. Fungal symbioses in bryophytes: New insights in the Twenty First Century. *Phytotaxa* **9**: 238–253.
- Ramaiya, M., M. G. Johnson, B. Shaw, J. Heinrichs, J. Hentschel, M. von Konrat, P. G. Davison and A. J. Shaw. 2010. Morphologically cryptic biological species within the liverwort *Frullania asagrayana*. *Amer. J. Bot.* **97**: 1707–1718.
- Shaw, A. J. 2001. Biogeographic patterns and cryptic speciation in bryophytes. *J. Biogeo.* **28**: 254–261. コケ植物の植物地理と隠蔽種についての総説であり, その後 10 年の研究の流れを決定したともいえる画期的内容の論文.
- Shaw, A. J. 2008(2009). Bryophyte species and speciation. pp. 445–485. *In*: Goffinet, B. and A. J. Shaw (eds), *Bryophyte biology*, Cambridge. 種概念, 集団間分化 (アロザイムと分子マーカー), 種分化のモードとしての allopolyploid についての総説. コケ植物における microsatellite を含む fingerprinting や配列データを使った種についての具体的研究事例が的確に紹介されている (p.457–462). AFLPs, RAPDs は, 植物体内外に存在する菌類がコンタミとなる可能性が高く, 推奨されないことも指摘している. (コケ植物でも endosymbiotic fungi が多数報告されている. 例えば Davis et al. 2003, Pressel et al. 2010). 実際に自分の目で顕微鏡下で確かめてみると, 実にさまざまな原生動物や菌類がそこに生きていることがすぐわかる. そういったコンタミを避けるためにも, その生物固有の配列を用いる microsatellite が有効なのだろう).
- Shaw, A. J. and R. E. Schneider. 1995. Genetic biogeography of the rare copper moss, *Mielichhoferia elongata* (Bryaceae). *Amer. J. Bot.* **82**: 8–17.
- Shaw, A. J. and B. H. Allen. 2000. Phylogenetic relationships, morphological incongruence, and

- geographic speciation in the Fontinalaceae (Bryophyta). *Mol. Syst. Evol.* **16**: 225–237.
- Shaw, A. J., C. J. Cox and B. Goffinet. 2005. Global patterns of moss diversity: taxonomic and molecular inferences. *Taxon* **54**: 337–352.
- Shaw, A. J., S. Boles and B. Shaw. 2008. A phylogenetic delimitation of the "*Sphagnum subsecundum* complex" (Sphagnaceae, Bryophyta). *Amer. J. Bot.* **95**: 731–744.
- Stech, M., M. Sim-Sim, M. G. Espuível, S. Fontinha, R. Tangney, C Lobo, R. Gabriel and D. Quandt. 2008. Explaining the 'anomalous' distribution of *Echinodium* (Bryopsida: Echinodiaceae): Independent evolution in Macaronesia and Australasia. *Org., Diver. and Evol.* **8**: 282–292.
- Stech, M and D. Quandt. 2010. 20,000 species and five key markers: The status of molecular bryophyte phylogenetics. *Phytotaxa* **9**: 196–228. Vanderpoorten and Shaw (2010)とはまたひと味違う, これまでの分子系統学で用いられた分子マーカについての評価を行った総説.
- Taylor, T. N., E. L. Taylor and M. Krings. 2009. *Paleobotany*. 2nd ed., Academic Press, Elsevier Inc. コケ植物の化石についての大まかな知識を得るには最適の教科書.
- Vanderpoorten, A. and Shaw, A. J. 2010. The application of molecular data to the phylogenetic delimitation of species in bryophytes: A note of caution. *Phytotaxa* **9**: 229–237. 形態の比較だけでは判別できなかったこのような事例に対して, 分子マーカは有効な手段を与えてくれる. *Fingerprinting* の手法や, どの座位を使えばよいのかなど, 今後 10 年の研究で使用すべき分子マーカについての提言. また, 今後さらに種問題を切り開いてゆく上で, RFLPs, ISSRs, microsatellite の積極的利用を勧めている. さらに, 彼らは次のように書いている: "We suggest that if species delimitation, and species differentiation, are the primary goals in a research program, nucleotide sequence data should be complemented with approaches that focus on larger numbers of unlinked loci that are more variable."
- van Zanten, B. O. 1978. Experimental studies on trans-oceanic long-range dispersal of moss spores in the Southern Hemisphere. *J. Hattori Bot. Lab.* **44**: 455–482.
- van Zanten, B. O. and S. R. Gradstein. 1988. Experimental dispersal geography of Neotropical liverworts. *Beih. Nova Hedwigia* **90**: 41–94.
- van Zanten, B. O. and T. Pócs. 1981. Distribution and dispersal of bryophytes. *Adv. Bryol.* **1**: 480–562.