

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 4 年 6 月 6 日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02495

研究課題名(和文) 小葉類開墾者仮説がもたらす根の初期進化研究の新展開

研究課題名(英文) Lycophyte Pioneer Hypothesis: a new driver for studies on the earliest land plant evolution

研究代表者

山田 敏弘 (YAMADA, Toshihiro)

大阪市立大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：70392537

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,100,000円

研究成果の概要(和文)：ヒカゲノカズラの祖先は維管束植物の中で最も早く根を獲得した。またヒカゲノカズラの仲間では、化石記録から、地下茎が根になった可能性が指摘されていた。本研究では、現生のヒカゲノカズラの根と茎の頂端分裂組織が共通した細胞分裂動態を持つことを明らかにした。また、両器官が同じメカニズムで分枝することを見出した。この結果は、ヒカゲノカズラの根が地下茎に由来することを支持する初めての発生の学的証拠である。

また本研究では、ベトナム北部に後期シルル紀の陸生層があることを発見した。そこには維管束植物化石が含まれていた。この化石群集は、初期維管束植物の進化を考える上で重要なデータを提供するだろう。

研究成果の学術的意義や社会的意義

根はすべての維管束植物が持つ基本器官であるにもかかわらず、その起源は長らく謎だった。本研究では、現生のヒカゲノカズラ(維管束植物の中で最も最初に根を獲得したグループの末裔)において、根と茎とが共通した成長点の維持機構を持つことと、両者が共通した機構で分枝することとを明らかにした。この結果は、根が地下茎に由来することを示す初めての発生の学的知見である。

また、本研究ではアジア最古の維管束植物群集をベトナム北部で発見した。この群集の解析により、維管束植物の進化がより理解できるようになるだろう。

研究成果の概要(英文)：Ancestor of extant clubmoss (Lycopodiaceae) acquired roots earliest among vascular plants. Fossil records imply that their roots evolved from a subterranean stem. In this study, we found that root and shoot apical meristems of extant clubmoss share a cell division dynamics as well as a branching mechanism. This finding provides a developmental basis for the first time which supports the origin of root from subterranean stem.

We also reported the upper Silurian deposits from the North Vietnam which abundantly contain vascular plant fossils. This fossil assemblage will provide novel data inevitable for elucidating evolutionary processes of the early vascular plants.

研究分野：進化古植物学、植物分類学

キーワード：根の起源 小葉類 ヒカゲノカズラ ベトナム シルル紀 デボン紀

1. 研究開始当初の背景

根は土壌から水や無機塩類を吸収する器官で、すべての現生維管束植物は根を持つ。ところが、約 4.5 億年前に出現した維管束植物の祖先は根を持たなかった。約 4.2 億年前になると、風雨による岩石の物理的風化が加速した。こうして生じた土壌は新天地であり、より性能の良い根を獲得した植物が、この新天地を征服できた。

維管束植物の主要系統(小葉類, シダ類, 種子植物)は、根の起源以前に系統分化した。それゆえ、主要系統の根は独立に進化したと解釈される。化石記録によれば、最初に根を獲得したのは小葉類で、デボン紀前期の中頃(約 4.1 億年前)のことであった。一方、真葉類(シダ類と種子植物)の祖先が根を獲得するのは、デボン紀前期の終わり頃(約 3.9 億年前)である。

しかし、そもそも「根の祖先となった器官は何か?」はわかっていなかった。これまでの古植物学的研究は、繰り返し地下茎が根へと進化した可能性を指摘してきた(根の地下茎起源説)。例えば、ヒカゲノカズラの祖先にあたるトレパノフィクス類では、地上茎から分枝した地下茎が発達したが、それらが根冠を獲得することで根ができたと考えられてきた。この仮説が正しければ、ヒカゲノカズラの根と茎は共通した発生機構を持つと予想される。ところが、それを支持する証拠はそれまでに提示されていなかった。

さらには、真葉類が小葉類よりも 2 千万年遅れて根を獲得した理由も不明だった。根は岩石を生物学的に風化させ、その遺骸は土壌中の有機物の供給源となる。つまり、根を持つ小葉類が広がるにつれ、土壌を構成する碎屑粒子は小さくなり、土壌中の窒素やリンの欠乏は緩和されたはずだ。すると、1) 小葉類は初期土壌での生育に適した根を持つ、2) 真葉類は利用可能になった土壌中の栄養分を奪い取るために根を獲得した、と考えれば、根の起源における時間差を上手く説明できる。本研究では、これを「小葉類開墾者仮説」と呼ぶ。

2. 研究の目的

本研究では、「根の地下茎起源説」を検証するため、現生ヒカゲノカズラの根と茎の発生機構を比較した。また、ヒカゲノカズラの培養実験と、デボン紀前期の化石の産状観察とを通じて、小葉類開墾者仮説の検証を試みた。

3. 研究の方法

(1) 「根の地下茎起源説」の検証

現生ヒカゲノカズラの根と茎における発生機構を比較した。特に根端分裂組織と茎頂分裂組織における細胞分裂動態を比較し、両者の維持機構に共通性があるかを検討した。また、根や茎が分枝する際における根端分裂組織と茎頂分裂組織の挙動を比較した。

(2) 現生植物からの「小葉類開墾者仮説」の検証

ヒカゲノカズラの培養実験により、小葉類の根が真葉類の根よりも初期土壌に強いかを検証した。初期土壌を模した培地や通常の培地で小葉類と真葉類を培養し、根のサイズや形態学的特徴の変化を観察した。

(3) 化石植物からの「小葉類開墾者仮説」の検証

根相と土壌形成の有無を時間軸に沿って観察するため、ベトナム北部に分布するデボン紀前期(後述も参照)の堆積物において、根の発達度合いと土壌形成との関係を調査した。

4. 研究成果

(1) 「根の地下茎起源説」の検証

私たちはこの研究を実施するまでに、ヒカゲノカズラの根端分裂組織の中心に、細胞分裂頻度が低い領域(QC 様領域)が存在することを明らかにしてきた(図 1D)。古植物学的研究が示唆するように根が地下茎に由来するなら、茎頂分裂組織にも細胞分裂頻度が低い領域が存在するはずである。そこで、ヒカゲノカズラの茎における細胞分裂動態を把握するため、S 期マーカーである *Histone H4* の発現を観察した。その結果、根と同様に茎頂分裂組織にも細胞分裂頻度が低い領域(OC 様領域)が存在することがわかった(図 1A)。

さらにヒカゲノカズラにおいて、分枝時の根端分裂組織と茎頂分裂組織の挙動を比較した。根の分枝時には、根端分裂組織の QC 様領域の中央付近に分裂活性の高い細胞群が現れた(図 1E)。根端分裂組織はこの細胞群によって、2 つの領域に分かれ、それぞれが娘根の QC 様領域となった(図 1F)。一方、茎の分枝時にも OC 様領域の中央付近に分裂活性の高い細胞群が現れ(図 1B)、それにより OC 様領域が二分された(図 1C)。つまり、根端分裂組織と茎頂分裂組織は同じメカニズムで娘分裂組織へと分配された。

以上の結果は、維持機構及び分枝機構が根端分裂組織と茎頂分裂組織とで共通することを示し、根と茎とが同じ祖先器官を共有することを支持する。私たちは、根の地下茎起源説を支持する初めての発生学的証拠を得たことになる。なお、この成果は Fujinami et al. (2021) として、

New Phytologist 誌に発表した。

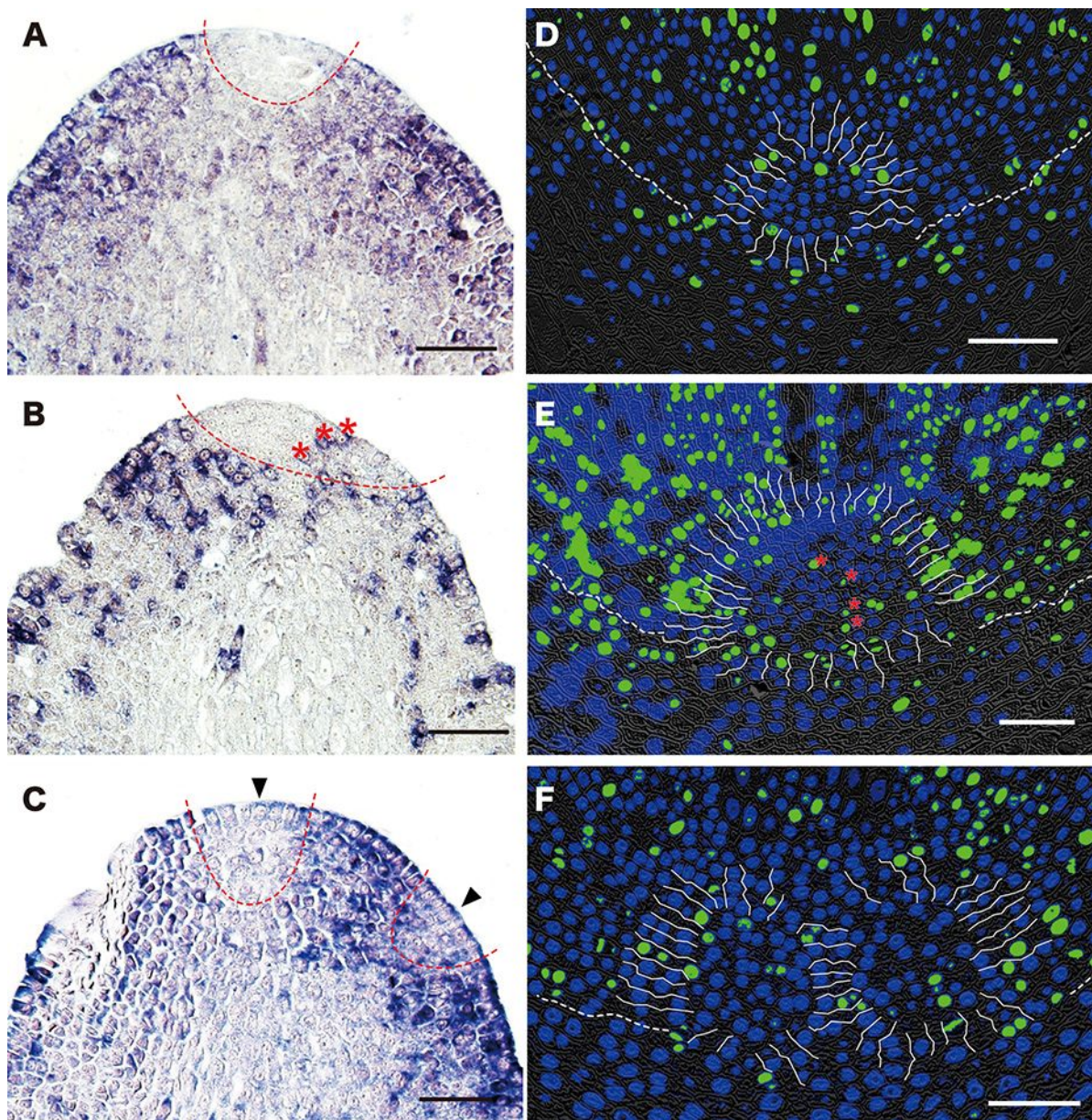


図1. A-C, 茎の縦断切片。青紫色に染まった細胞は、分裂直前の細胞。A, 分枝期にない茎。茎の先端のメリステムに細胞分裂頻度が低い組織がある(赤点線内)。この組織が茎の無限成長を担う可能性がある。B, 分枝しはじめた茎。細胞分裂頻度が低い組織の中に分裂する細胞群(*)が出現し、メリステムが2つに割れる。C, 分枝直後の茎。矢頭で2つの先端を示す。2つの細胞分裂頻度が低い組織(赤点線内)が分裂を盛んに行う細胞群によって隔てられる。D-F, “根”の縦断切片。青色の染色で細胞の核を、緑色の染色で分裂直前の細胞の核を示す。D, 分枝期にない“根”の先端。メリステムに細胞分裂頻度が低い組織がある(放射状の線群の内側)E, 分枝しはじめた“根”の先端。細胞分裂頻度が低い組織の中に分裂する細胞群(*)が出現し、メリステムが2つに割れる。F, 分枝直後の“根”。細胞分裂頻度が低い組織が2つあり、根が分枝したことがわかる。スケールバーは、すべて50 μm。

(2) 現生植物からの「小葉類開墾者仮説」の検証

私たちは本研究の申請段階で「小葉類開墾者仮説」を着想したが、この仮説は正式に公表していなかった。そこで、関連する化石記録をレビューし、Fujinami et al. (2020)として Journal of Plant Research 誌に公表した。

ヒカゲノカズラの根を、リン飢餓および窒素飢餓の状態で培養し、形態学的変化(根の分枝)と根の長さの変化量を観察した。その結果、ヒカゲノカズラの根の伸長は、リン酸・窒素濃度とそれぞれ負に相関することがわかった。また、根の分枝パターンには変化を及ぼさなかった。従って、貧栄養状態に対する根の伸長応答は、被子植物(大葉類)と小葉類とで大きく変わらないと推定された。一方、根毛密度の変化など根の形態変化については、さらに培養して観察する必要があると思われる。

(3) 化石植物からの「小葉類開墾者仮説」の検証

ベトナム北部に分布する Si Ka 層は、これまで前期デボン紀の堆積物であると考えられてきた。

私たちが2018年度に調査を行った結果、Si Ka層からは豊富な維管束植物化石が見つかることがわかった。そこでSi Ka層の年代を正確に決定するため、持ち帰ったサンプルでパリノモルフ（孢子・植物片など）に基づく生層序対比を行った。その結果、Si Ka層の堆積年代は後期シルル紀であると推定された。シルル系陸生層の発見はインドシナ半島で初めてである。また、アジアからはシルル紀の維管束植物化石群集は報告されておらず、Si Ka層の維管束植物化石群集はアジア最古である。

2019年度からSi Ka層における維管束植物の産状と土壌形成のデータを収集する予定であったが、コロナ禍に見舞われ、ベトナムへの渡航ができなくなった。そのため、小葉類開墾者仮説を化石記録に基づいて検証できなかった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Yamada Toshihiro, Sasaki Yusuke, Sakata Kohei, Gasser Charles S.	4. 巻 180
2. 論文標題 Possible Roles of BELL1 and Class III Homeodomain-Leucine Zipper Genes during Integument Evolution	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 International Journal of Plant Sciences	6. 最初と最後の頁 623 ~ 631
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1086/703237	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Fujinami Rieko, Yamada Toshihiro, Imaichi Ryoko	4. 巻 133
2. 論文標題 Root apical meristem diversity and the origin of roots: insights from extant lycophytes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 291 ~ 296
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10265-020-01167-2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Fujinami Rieko, Nakajima Atsuko, Imaichi Ryoko, Yamada Toshihiro	4. 巻 229
2. 論文標題 <i>Lycopodium</i> root meristem dynamics supports homology between shoots and roots in lycophytes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 460 ~ 468
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/nph.16814	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 1件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 山田敏弘
2. 発表標題 化石と分子生物学を融合した進化古植物学的研究
3. 学会等名 日本古生物学会2018年年会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Julien Legrand、山田敏弘、小松俊文、Mark Williams、Tom Harvey、Tim De Backer、Thijs R.A. Vandenbroucke、Phong Duc Nguyen、Hung Dinh Doan、Hung Ba Nguyen
2. 発表標題 初期植物の微化石群集から解明する北部ベトナム Si Ka層の地質年代と古環境
3. 学会等名 日本古生物学会2019年年会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	小藤 累美子 (KOFUJI Rumiko) (40324066)	金沢大学・生命理工学系・助教 (13301)	
研究分担者	小松 俊文 (KOMATSU Toshifumi) (40336201)	熊本大学・大学院先端科学研究部(理)・准教授 (17401)	
研究分担者	藤浪 理恵子 (FUJINAMI Rieko) (40580725)	京都教育大学・教育学部・講師 (14302)	
研究分担者	西山 智明 (NISHIYAMA Tomoaki) (50390688)	金沢大学・学際科学実験センター・助教 (13301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
ベトナム	ベトナム地質鉱物資源研究所	ベトナム国立自然史博物館		
英国	レスター大学			
ベルギー	ゲント大学			
米国	カリフォルニア大学デービス校			