

令和 6 年 6 月 5 日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2021～2023

課題番号：21K06301

研究課題名(和文) 被子植物キク類(Asterids)における初期形態進化の解明

研究課題名(英文) Evolution of the embryological characters in basal Asterids.

研究代表者

徳岡 徹(Tokuoka, Toru)

静岡大学・理学部・准教授

研究者番号：90303792

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、被子植物の大部分を占めるキク類(asterids)において、2珠皮性胚珠から1珠皮性胚珠への進化の解明を目的としている。研究対象はキク類のツツジ目、ツバキ科とした。ツバキ科ナツツバキ属3種(ナツツバキ、ヒメシャラ、ヒコサンヒメシャラ)について観察を行った結果、ナツツバキ連は2珠皮性胚珠で薄層珠心を持つことや、外珠皮が表皮由来の組織から発生することでツバキ科の他の2連と共通していることが明らかになった。2珠皮性胚珠から1胚珠性胚珠への進化がツバキ科より派生的なツツジ目植物群で起こったことが示唆された。また、ツバキ科内における生殖器官の解剖学的形質の進化が明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究ではツバキ科において最初に分岐したナツツバキ連についての生殖器官の解剖学的形質の詳細が明らかになった。その結果、ナツツバキ連は2珠皮性胚珠で薄層珠心を持つことや、外珠皮が表皮由来の組織から発生することでツバキ科の他の2連と共通していることが明らかになった。従って、ツバキ科より派生的なツツジ目植物群において、2珠皮性胚珠から1胚珠性胚珠へ進化したことが示唆された。しかし、2珠皮性胚珠がツバキ科の固有派生形質である可能性も排除できないため、今後は広義サクラソウ科における生殖器官の解剖学的形質の解明が必要である。また、ツバキ科内における生殖器官の解剖学的形質の進化が明らかになった。

研究成果の概要(英文)：The purpose of this study is to elucidate the evolution from bitegmic ovules to unitegmic ovules in asterids of angiosperms. The subject of the study is the Theaceae of Ericales, and observations were conducted on three species of the genus *Stewartia* (*S. monadelphae*, *S. pseudocamellia*, and *S. serrata*) of the tribe Stewartieae (Theaceae). As the result, the tribe Stewartieae shares with the other two tribes of the Theaceae that they have bitegmic and tenuinucellate ovules and that the subdermal outer integument. It was suggested that the evolution from bitegmic ovules to unitegmic ovules occurred in the families of Ericales after Theaceae. And, the evolution of embryological characters within the family was revealed.

研究分野：植物系統分類学

キーワード：被子植物 生殖器官 解剖学的形質 Asterids ツツジ目 ツバキ科 進化

1. 研究開始当初の背景

近年の分子データの急速な蓄積と系統解析のアルゴリズムの進展によって被子植物全体の系統はほぼ解明された。現在広く用いられている APG 4 分類体系によると、原始的被子植物群が分岐し、単子葉植物、原始的双子葉植物群、バラ類 (rosids: 17 目が含まれる) が分岐し、最後にキク類 (asterids: 17 目が含まれる) が分岐したと考えられている。現在はこの系統を基に、進化の本質である形態の進化も幾つかの形態形質について議論されている。本研究代表者はこれまでに被子植物の生殖器官の比較解剖学、いわゆる embryology の研究を行ってきた。植物の embryology では胚発生だけでなく葯や小孢子(花粉)、若い胚珠から成熟した種子までの様々な解剖学的形質を扱っている。本研究では研究対象を被子植物の大部分を占めているキク類とした。キク類は APG 分類体系以前、主に合弁花類として扱われてきたグループであり、1 珠皮性胚珠や薄層珠心、細胞型胚乳形成などの派生的な特徴を持っていると考えられてきた。実際、本研究代表者らはアジサイ科、ツツジ科、シャクジョウソウ科、リョウブ科などにおいて生殖器官の比較解剖学の研究を行ったところ、これらの分類群は 1 珠皮性胚珠や薄層珠心で共通していた。しかし一方で、モチノキ科では厚層珠心が見られ、エゴノキ科 (Shinke and Tokuoka, 2020) では 2 珠皮性胚珠をもつ例外的な分類群が見られた。このような状況から 1 珠皮性胚珠や薄層珠心が派生形質であることは定説となっているものの、これらの形質状態が系統樹上のどこで派生したのかは研究者によって見解が異なっていた。

本研究ではキク類のツツジ目に着目して研究を行った。ツツジ目はキク類のなかでミズキ目に次いで分岐した分類群であり、キク類の進化を考える上で重要な系統上の位置にある。ツツジ目の生殖器官の解剖学については先行研究から、2 珠皮性胚珠から 1 珠皮性胚珠が派生したことは明らかだが、この進化がキク類の共有派生形質であり、ツツジ目の一部の科で 2 珠皮性胚珠に逆進化したのか (例えば Stevens, 2001 onward)、キク類内で複数回平行進化したのか (Endress, 2011) 明らかとなっていなかった。このような見解の相違は生殖器官の解剖学の研究例が全体の分類群の数に対してほんの僅かなためである。またその一方で、2 珠皮性胚珠から 1 珠皮性胚珠へ派生する進化がどのような発生学的な過程で起こったのかについて 4 つの仮説が提唱されている。それは、内珠皮もしくは外珠皮が退化する、内珠皮と外珠皮が融合する、“integumentary shifting”つまり、表皮下組織由来の外珠皮が肥大することで内珠皮の基部が上昇する、表皮由来である内珠皮と外珠皮の基部で、その表皮下組織が肥大して内珠皮と外珠皮の境界基部が上昇する、の 4 つである (Boesewinkel and Bouman, 1991)。ツツジ目では、エゴノキ科、ツリフネソウ科、サガリバナ科で 2 珠皮性胚珠から 1 珠皮性胚珠への進化がの発生過程によって生じたことを示唆している可能性が報告されている。しかし、ツツジ目には 2 珠皮性胚珠をもつ科 (ツバキ科、サクラソウ科、ペンタフィラ科など) が知られているが、その発生過程を詳細に観察した例は前述の 3 科以外にはない。

2. 研究の目的

本研究の目的は、①分子系統樹を参照して効率的に観察例を増やすことにより、珠皮の枚数の進化を明らかにする。続いて、②特に 2 珠皮性胚珠をもつ分類群を対象にその珠皮の発生を明らかにし、2 珠皮性胚珠から 1 珠皮性胚珠への進化がどのような発生過程の変化によって引き起こされたのかを明らかにする。本研究が遂行されれば、ツツジ目全体における珠皮の進化を明らかにすることができる。これにより、1 珠皮性胚珠がキク類全体の共有派生形質なのか、キク類の中で複数回の平行進化によって派生したのか、研究者によって見解が異なっているが、この混乱に終止符を打つことができる。キク類のような高次分類群で形態の進化が明らかになることは植物系統分類学に大きな貢献となる。また、その発生過程も明らかになることで、キク類に見られる 1 珠皮性胚珠の進化の過程を明らかにすることができる。

具体的には、ツツジ目のツバキ科についての生殖器官の比較解剖から着手する。ツバキ科は 9 属約 376 種を含み、最新の分類体系 (APG, 2016) ではツツジ目の中程に位置し、ハイノキ科やツツジ科など 9 科を含む大きな単系統群と姉妹群となっている。科内の分類ではナツツバキ属のみからなるナツツバキ連とタイワンツバキ連 (3 属)、ナツツバキ連 (5 属) の 3 連に分類される。近年の分子系統解析により、科内の系統関係も詳細に明らかになっており、ナツツバキ連が最初に分岐し、姉妹群となるタイワンツバキ連とチャノキ連が分岐することが分かっている (Zhang et al (2022))。ツバキ科の生殖器官の比較解剖学については、タイワンツバキ連やチャノキ連で研究が進められてきた。その結果、これらの 2 連では葯隔からの偽花粉の形成、薄層珠心、珠皮が 2 枚、内珠皮もしくは外珠皮に維管束を持つことなどが報告されていた。しかし、ツバキ科内の系統の基部にあたるナツツバキ連についての生殖器官の解剖学はまだ研究されておらず、科内におけるこれらの形質の進化は明らかではない。そこで本研究ではナツツバキ連を対象に生殖器官の解剖学的形質を明らかにし、ツバキ科内における生殖器官の解剖学的形質の進化を明らかにするとともに、ツバキ科における珠皮の枚数の進化を明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

ナツツバキ属 3 種 (ヒメシャラ; *Stewartia monadelphica*、ヒコサンヒメシャラ; *Stewartia serrata*、ナツツバキ; *Stewartia pseudocamellia*) の蕾から果実までの段階を FAA で固定し観察の材料とした。材料は t-ブチルアルコールシリーズで脱水し、パラフィンに包埋した。材料はミクロトームにより 6 マイクロメートルの厚さで切片とし、ヘマトキシリン、サフランニン、ファストグリーン の 3 重染色を行い、樹脂で包埋して永久切片とした。切片を光学顕微鏡 (オリンパス BX53F2) で観察し、顕微鏡像を DP74 で撮影した。成熟した種子や種皮の観察には樹脂切片を用いた。材料はアセトンシリーズで脱水し、テクノビット 7100 樹脂に包埋した。材料は 4 マイクロメートルの厚さで切片とし、トルイジン 0 で染色した。また珠皮の維管束の有無を確認するために透明標本を作成し、実体顕微鏡で観察した。胚珠を雌しべから取り出し、次亜塩素酸で脱色した後、シッフ試薬で染色した。キシレンに包埋して光学顕微鏡で観察した。偽花粉の表面構造を観察するために、FAA で固定された偽花粉を取り出し風乾させ走査型電子顕微鏡で観察を行った。

4. 研究成果

切片の観察の結果、葯隔からの偽花粉の形成、薄層珠心、珠皮が 2 枚、珠皮が表皮由来であることなど複数の形質で、ツバキ科 3 連が共通していた。一方、珠皮に維管束がない、タデ型の胚嚢形成様式、倒生胚珠、偽花粉の表面構造が不規則な畝状であることなどがチャノキ連及びタイワンツバキ連と異なっていた。これらの結果から、ツバキ科内の解剖学的形質の進化を明らかにすることができた。珠皮の維管束については、通っていないことが原始形質であり、チャノキ連・タイワンツバキ連でそれぞれ外珠皮・内珠皮に通るように進化したと考えられた。胚嚢形成様式についてはタデ型からチャノキ連の一部の属でネギ型へ独自に進化したと考えられた。胚珠の形については倒生からタイワンツバキ連の一部の属で湾性胚珠へと独自に進化したと考えられた。偽花粉の表面構造については、不規則な畝状となるのが原始形質であり、タイワンツバキ連の 2 属からなる単系統群で独自に汎孔状に、また、チャノキ連で畝が平行に並ぶようになったのち、チャノキ連の 1 部の属で独自に不規則な畝状へ戻ったことが考えられた。また、本研究によりツバキ科の珠皮は 2 枚であり、内外珠皮は表皮由来の組織から生じていた。このことはツツジ目における珠皮が 2 枚から 1 枚への進化において、内珠皮と外珠皮の基部で、その表皮下組織が肥大して内珠皮と外珠皮の境界基部が上昇することで、その進化が起こったことを示唆している。この進化パターンが確実なものであるのか確証を得るためには、含まれる種数が多いため科内の進化の過程が不明なサクラソウ科についての詳細な研究が必要であり、引き続き研究を進める計画である。

以上の結果をまとめ、2024 年度日本植物学会宇都宮大会で発表を行うとともに、投稿論文として投稿した (Plant Systematics and Evolution)。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計1件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 高木美菜、徳岡徹
2. 発表標題 ナツツバキ属(ツバキ科)の生殖器官の比較解剖学
3. 学会等名 富士学会秋季学術大会(オンライン) 2021年11月13日
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
---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------