

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 20 日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2016

課題番号：25440205

研究課題名(和文) 双子葉植物・バラ類における初期形態進化の解明

研究課題名(英文) Embryology and its character evolution in Rosids

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) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：被子植物の大部分を占める真正双子葉植物の初期形態進化を明らかにすることを目的として、ミツバウツギ科(クロッソソマ目)とブドウ科(ブドウ目)の生殖器官の比較解剖学的研究を行った。ミツバウツギ科の研究から、珠心帽の形成がクロッソソマ目を特徴づける重要な形質であることが明らかになった。また、種皮の形成様式はバラ類の進化を考える上で重要な情報である事が示唆された。

研究成果の概要(英文)：This study represent the embryology of Staphyleaceae (Crossosomatales) and Vitaceae (Vitales) in order to clarify the evolution of the anatomical characters. The presence of the nucellar cap is possible synapomorphy for Crossosomatales.

研究分野：植物系統分類学

キーワード：種子 種皮 解剖学 バラ類 初期進化 ブドウ目 クロッソソマ目 ミツバウツギ科

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 APG3 分類体系によると、被子植物の進化は次のようになる(図1)。まず、原始的な被子植物群(アンボレラ、スイレン、モクレン、クスノキなど)が分岐し、次に単子葉植物が分岐した。次に、キンポウゲ目などの原始的な双子葉植物群(キンポウゲ目、ヤマグルマ目など)が分岐し、続いてバラ類(rosids: 17の目が含まれる)とキク類(ミズキ目、ツツジ目など)が分岐したと考えられている。



図1 被子植物の系統 (APG3 (2009) を改変)

このように分子データを基にした被子植物の大系統はほぼ解明されたと言って良い段階に到達している。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について議論されている。例えば、原始的な被子植物群の共有原始形質は花葉の配列様式が螺旋生であることや、離生心皮、花糸が幅広くなるなどが挙げられる。また、単子葉植物の共有派生形質は花が3数性であること、葉に多数の維管束が走ることなどが挙げられる。しかし一方で、被子植物の大部分を占めている真正双子葉植物(被子植物から原始

的被子植物群と単子葉植物を除いた植物群)の中の形態形質の進化はほとんど分かっていない。真正双子葉植物の中でも比較的まとまった特徴を持っているキク類ですらも、珠皮が1枚であることや薄層珠皮であることなどが共有派生形質である可能性が指摘されている程度であり、それ以外で形態形質の進化が議論された事はほとんど無い。多くの系統分類学研究者が引用している Stevens (2001 onward)でも、例えば本研究で対象としているバラ類(rosids)の共有派生形質(形態形質)としては、苦し紛れに「胚が長い」ことを挙げているのみである。

一方で申請者はこれまでにトウダイグサ科 (Tokuoka and Tobe 1995 など)、 コミカンソウ科 (Tokuoka and Tobe 2001)、 スミレ科 (Tokuoka submitted)、 トケイソウ科 (Tokuoka 投稿準備中)などのキントラノオ目の種皮の構造についての研究を行ってきた。被子植物では胚珠に2枚の皮(珠皮)をもち、成長して種子の皮(種皮)になる。キントラノオ目ではその2枚の珠皮のうち内珠皮の外側の表皮(内種皮外層外層)が繊維状に肥厚して、種子に機械的強度を与える層になるものが多く見られた。キントラノオ目は40科を含む大きな目であり、科間の系統については未だに不明であるが(Tokuoka and Tobe 2006)、申請者らによる分子系統解析(キントラノオ目; Tokuoka and Tobe 2006, トウダイグサ科; Tokuoka 2007, スミレ科; Tokuoka 2008, トケイソウ科; Tokuoka in press)と種皮の解剖学的研究(トウダイグサ科; Tokuoka and Tobe 1998, 1999, 2001, 2002, 2003, スミレ科; Tokuoka in prep、日本植物学会第75回大会@東京大学、トケイソウ科; Tokuoka in prep、日本植物学会第76回大会@兵庫県立大学)を統合すると、この繊維状に肥厚する内種皮外層がキントラノオ目内において共有原始形質である可能性が非常に高いことが示唆された(Tokuoka

and Tobe 2006)。

ではこの繊維状内種皮外層は被子植物の系統上どこで派生したのであろうか。これまでの目内の系統関係と断片的な種皮の解剖学的研究をまとめたのが図2である。この図によると内種皮外層が種子の成長過程で崩壊してしまうものが原始形質であり、繊維型内種皮外層が派生形質であることが示唆される。しかし、ブドウ目、クロツソマ目、ハマビシ目などが非常に断片的なデータしかなく、はっきりしないため、残念ながら、どこでこの進化が起こったのかははっきりしない。つまり、もしブドウ目やクロツソマ目が断片的なデータ通り内種皮外層が繊維型であれば繊維型の内種皮外層はバラ類(rosids)の共有派生形質である。また、逆にハマビシ目がもし内種皮外層が崩壊型であるならば繊維型内種皮外層はニシキギ目、カタバミ目、キントラノオ目からなる単系統群の共有派生形質となる可能性が高い。また、キントラノオ目では最初の分岐である広義クリソバラヌス科の内種皮外層の構造が分かっていない。

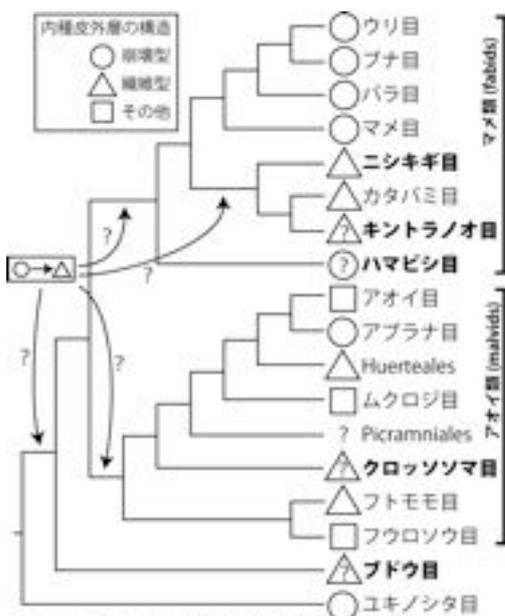


図2 バラ類(rosids)の系統と内種皮外層の進化

2. 研究の目的

本研究では、被子植物の大部分を占める真

正双子葉植物の進化の初期段階でどのような形態進化が起きたのかを明らかにするものである。本研究では、特にバラ類(rosids)における種皮の構造(内種皮外層)を詳しく調べることで、バラ類のなかで種皮形態がどのように進化したのか、また、バラ類が独自に持つ特徴、つまりその共有派生形質を見つけ出すことを目的としている。本研究ではここで挙げた系統上重要な位置にあり、種皮の構造がよく分かっていないブドウ目、クロツソマ目を対象にして内種皮外層の構造を明らかにし、被子植物の中でも大きな分類群であるバラ類(rosids)における種皮形態の進化を明らかにすることを目的としている。

3. 研究の方法

バラ類(rosids)における系統上重要な位置にあり、種皮の構造がよく分かっていないミツバウツギ科(クロツソマ目)とブドウ科(ブドウ目)の種皮の構造を観察する。これらの結果を基に、知られている分子系統学からの結果と併せて種皮の構造の進化を解明する。これにより、種皮の解剖学的形質の進化を明らかにする。バラ類のように非常に大きな分類群で、分子系統と形態形質の進化が明らかになることは、植物系統分類学に非常に大きな貢献になる。また、目以上の高次分類群での共有派生形質を明らかにする。このような高次分類群で共有派生形質を明らかにすることは、つまり、バラ類を特徴づける重要な特徴を発見することであり、植物系統分類学の発展に大きな寄与となる。

さらに、分子系統学からの結果と本研究の種皮の形態学の結果を統合することで、種皮形態の進化を明らかにする。その結果、2つの種皮形態の関係が明らかになる。例えば、キントラノオ目とフトモモ目で見られる繊維型内種皮外層が相同(homology)なのか相似(analogy)なのかが明らかになる。もし相似であれば、今までは外見上、同じ繊維型

と同定されていてもその起源は異なっているのである。このように、具体的に形質状態の相同・相似が明らかになれば、いままでの形態学は新しい形態学として飛躍できる可能性がある。

4. 研究成果

(1) ミツバウツギ科の生殖器官の比較解剖学

2013年4月から2015年6月にかけて、静岡県富士宮市の富士山(西臼塚)および静岡市の高山で *Staphylea bumalda* (ミツバウツギ) の非常に若い花のつぼみから成熟種子までを採集、静岡大学構内および静岡市の浜石岳で *Staphylea japonica* (ゴンズイ) の非常に若い花のつぼみから成熟種子までを採集、高知県南西部の足摺岬および鹿児島県鹿児島市の城山で *Dalrympelea ternata* (ショウベンノキ) の開花した花から成熟種子までを採集し、FAA で固定し、材料として用いた。通常のパラフィン法によりこれらの各発達段階の薄切切片を作製し、光学顕微鏡でその形質を観察した。

その結果、ミツバウツギ、ゴンズイ、ショウベンノキの3種において、生殖器官の解剖学的形質のほとんどは共通していた。胚珠と胚嚢の発生過程の観察から、胚珠は厚層珠心で、胚嚢はタデ型の形成様式であることが分かった。胚嚢成熟時に内珠皮は3細胞層、外珠皮は3~4細胞層からなっていた。この2枚の珠皮は受精後も成長を続けた。成熟時の種子の種皮は、外種皮の外層は1細胞層、外種皮中層は種ごとに異なっており6~26細胞層、外種皮内層は1~3細胞層からなっていた。いずれの種も外種皮中層が厚膜化していた。内種皮外層は1細胞層で特に分化せず柔細胞となっていた。内種皮中層は6~12細胞層が見られ、内種皮内層は1細胞層が見られたが、いずれも未分化のままであった。また、科内の変異も見られた。ミツバウツギとショウベンノキでは外種皮外層の細胞壁も厚膜

化してタンニンを蓄積し、外種皮中層は6~10細胞層とやや薄い一方で、ゴンズイでは外種皮外層は種子の放射方向に伸長するが細胞壁は厚くならず、外種皮中層が20~26細胞層となり非常に厚膜化していた。

以上の結果から、内種皮外層の細胞はミツバウツギ科では特に分化せず、キブシ科も同様に未分化のままであることから、バラ類の多くに見られる仮道管型内種皮外層は各分類群で並行進化によって獲得したものである可能性が示唆された。今後、その他のクロツソマ目植物や、バラ類の進化を考える上で重要な系統上の位置にあるハマビシ目やブドウ目などの情報が必要である。また、キブシ科とミツバウツギ科では外種皮の構造が大きく異なっており、クロツソマ目のその他の科での種皮の構造の研究が必要である。さらに、ミツバウツギ科内には外種皮外層の構造に違いがあったことから、外種皮外層の形質は科内の進化を考える上で重要である可能性が示唆された。

(2) ブドウ科の生殖器官の比較解剖学

ブドウ科は14属およそ850種を含み、食用となる果実が世界中で利用されている非常になじみ深い植物群である。ブドウ科はクロンキスト体系ではムクロジ科とともにムクロジ目に含まれていたが、近年の分子系統学を基礎にしたAPG分類体系ではブドウ科のみでブドウ目とされている。被子植物の大系統では原始的被子植物群と単子葉類が分岐した後、バラ類とキク類のいわゆる双子葉植物が派生する。このブドウ目はバラ類のなかでユキノシタ目に続いて分岐し、バラ類における初期の形態進化を考える上で非常に重要な位置にある。一方、ブドウ科内における属間および種間の系統関係は良く分かっている。Liu et al. (2013)は5つのDNA領域を用いた系統解析の結果、科内に7つの単系統群が認識されることを報告している。

一方で、我々の研究室では生殖器官の解剖学的形質に注目して研究を行ってきた。これらの形態形質は直接生殖に関係する形質であるために変異が少なく、高次の分類群の進化を明らかにする為に非常に有用であることが知られている。また、種子に機械的強度を与える内種皮外層の構造がバラ類における進化を考える上で重要であることが示唆されている。ブドウ科の生殖器官の解剖学は比較的研究されてきており、胚珠は二珠皮、厚層珠心を持ちタデ型の胚乳形成をすることなどが報告され、珠孔の形成様式や胚のうに吸器を持つなどの点で科内に変異がある事が知られている。しかし、内種皮外層の発達などが知られていないものも多く、また、科内に変異のある珠孔の形成様式や胚のうの吸器の形態などがどのような分類学的意義があるのかは分かっていない。そこで、ブドウ科における生殖器官の解剖学的形質を明らかにし、その形態進化を明らかにすることを目的として研究を行った。

観察の結果、ツタとノブドウの葯に関する特徴が分かった。葯は4室あり、葯壁は5細胞層からなっていた。葯壁の中層は2細胞層あり、エンドテシウムは繊維状肥厚し、タペート細胞は分泌型の形態をしていた。小孢子母細胞の減数分裂時における細胞質分裂は同時型であることがわかった。また、胚珠に関しては、非常に若い段階の胚珠を観察することが出来た。今後は更に成長した胚珠の観察を続け、特に胚のうの形態やその吸器の構造、および種皮がどのように成熟するのかを明らかにしていく計画である。

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 0件)

[学会発表](計 2件)

石田卓也、徳岡徹：ミツバウツギ科の生殖器官の比較解剖学 日本植物学会第79回大会 新潟市朱鷺メッセ(新潟県、新潟市) 2015年9月7日

石田卓也、徳岡徹：ミツバウツギ科の生殖器官の比較解剖学 富士学会2014年春季学術大会 ラ・ホール富士(静岡県、富士市) 2014年5月24日

6. 研究組織

(1) 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

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

石田 卓也 (ISIDA, Takuya)