

平成 21 年 4 月 23 日現在

研究種目：若手研究（B）
 研究期間：2006～2008
 課題番号：18770072
 研究課題名（和文） 裸子植物と被子植物の胚珠構造の比較に基づく被子植物の起源に関する研究
 研究課題名（英文） Ancestral characters of ovulate axis in proangiosperms inferred from genes regulating ovulate axis development.
 研究代表者 山田 敏弘（YAMADA TOSHIHIRO）
 金沢大学・自然システム学系・講師
 研究者番号：70392537

研究成果の概要：裸子植物のグネツムの胚珠における胚珠形成に関わる遺伝子の発現を観察し、他の裸子植物の胚珠での遺伝子発現と比較した。その結果、形態形成に関与する遺伝子の発現が胚珠軸の節間の短縮過程を反映している可能性が示された。被子植物においては胚珠軸の短縮過程がこれまで明らかになっていなかったが、裸子植物での結果を当てはめることで、内珠皮と外珠皮の間にあった節間が短縮されカラザが形成されたと推定された。

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合 計
2006 年度	1,900,000	0	1,900,000
2007 年度	900,000	0	900,000
2008 年度	800,000	240,000	1,040,000
年度			
年度			
総 計	3,600,000	240,000	3,840,000

研究分野：生物学

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：胚珠，珠皮，被子植物，裸子植物

1. 研究開始当初の背景

被子植物の祖先となった裸子植物は長らく謎で、この問題をダーウィンは“abominable mystery”（解けなくて忌々しい謎）と呼んだ。近年行われた分子系統解析の結果、現生の裸子植物と被子植物はそれぞれ単系統群となることが確実であり、被子植物の祖先裸子植物は絶滅したと考えられている。

被子植物の祖先裸子植物は、被子植物に固有なボディプランにつながるボディプランを持っていたはずである。従って、被子植物に固有なボディプランの進化過程を明らか

にすることは、祖先裸子植物を推定するために必須の作業である。

胚珠軸は、被子植物と裸子植物で異なる特徴を持つ。すなわち、被子植物の胚珠軸は先端から、珠心、内珠皮、外珠皮、珠柄からなるのに対し、裸子植物の胚珠軸は珠心と内珠皮のみからなる。つまり、外珠皮と珠柄は被子植物に固有な特徴である。また、被子植物は外珠皮と内珠皮の間にカラザと呼ばれる分裂活性の高い細胞群を持つ。従って、外珠皮、珠柄、カラザの進化過程を明らかにすることは、前述の目的に合致する。私たちは、これまでの進化発生古植物学的研究で、外珠

皮が葉と相同な器官であるという仮説を提唱した。

しかしながら、私たちの仮説は主に現生の原始的被子植物の胚珠発生のデータに基づいており、化石を用いた仮説の検証は充分に行えていない。また、裸子植物の胚珠軸のボディプランに関する情報はこれまでほとんど得られておらず、「どのようにカラザや珠柄のような被子植物に固有な胚珠軸の特徴が進化したのか？」は明らかになっていなかった。

2. 研究の目的

本研究では、私たちがこれまでに提唱した外珠皮と葉の相同性に関する仮説をさらに確かめる。また、本研究は、裸子植物の胚珠軸で発現する遺伝子の発現様式から、裸子植物の胚珠軸におけるボディプランを推定し、この結果を被子植物の胚珠軸におけるボディプランと比較することで、被子植物の胚珠軸に固有なボディプランを推定することを目的とする。

3. 研究の方法

(1) 外珠皮と葉の相同性に関する仮説検証
前述のように、外珠皮は被子植物に固有な器

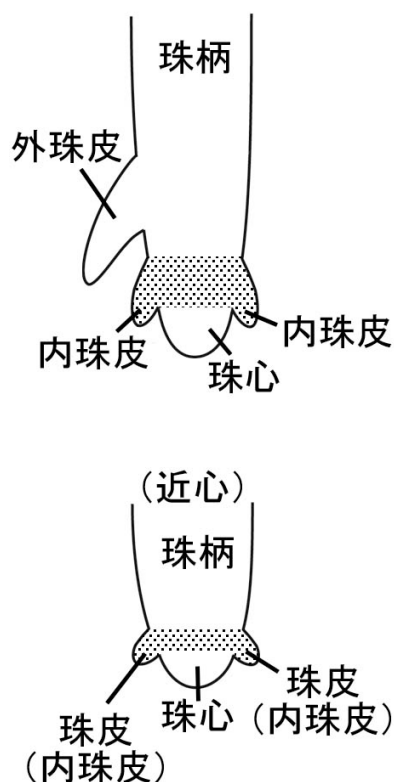


図1. 被子植物の胚珠原基(上)と裸子植物の胚珠原基(下)。

官である(図1)。私たちはこれまで、原始的被子植物の外珠皮は葉と同様に左右対称な原基を持ち、成熟した外珠皮も左右対称な幌型であることを示してきた。さらには、幌型の外珠皮を持つ胚珠は、珠孔とへそが隣接した珠孔—へそ複合体を持つ種子へと発生する。本研究では、被子植物が出現した白亜紀前期の鉱化化石から、被子植物の種子を探索し、珠孔—へそ複合体の有無を確かめることで、この仮説を検証する。

(2) 胚珠軸のボディプランの比較

被子植物の胚珠軸で発現する遺伝子の相同遺伝子を裸子植物から単離し、その発現を *in situ* ハイブリダイゼーション法で観察する。特に本研究では、被子植物のカラザ領域(図2)の成り立ちについて考えるため、カラザ領域での発現が知られている *AINTEGUMENTA* 相同遺伝子の裸子植物での発現に注目する。



図2. 被子植物のカラザ。

4. 研究成果

(1) 外珠皮の相同性について

私たちは、北海道三笠市奔別川流域に分布する蝦夷層群日陰ノ沢層(白亜紀アルビアン=約1億年前に堆積)の石灰質ノジュール中からトリメニア科(原始的被子植物の1つ)の鉱化種子化石を発見し、*Stopesia alveolata* と命名した(Yamada et al., 2008b; Yamada & Kato, 2008)。*S. alveolata* は、多細胞層からなる厚壁化した外種皮外層、多層の柔細胞からなる外種皮中層、外種皮表皮の蜂窩状の装飾、珠孔部に蓋が発達する内珠皮、など現生トリメニア属の種子に特徴的な種皮構造を持つ。一方で、珠心基部に柄のような構造が見られるなど、トリメニア属とは異なる特徴を持つため、トリメニア科の新属とした(図3)。この発見はトリメニア科の最古の化石記録であるだけでなく、本科が白亜紀前期に北半球に分布していたことを示す初めての記録である。また *S. alveolata* は、珠孔—へそ複合体を持ち(図4)、幌型の外珠皮を持つ胚珠から発生したと考えられ、初期の被子植物が左右対称な外珠皮を持っていた

ことを支持した。

現生トリメニア属の種子は栄養貯蔵組織として、内乳に加えて周乳を持つ。周乳は内乳よりも種子中で大きな体積を占め、トリメニア属の主たる栄養貯蔵組織である。ところが、*S. alveolata* は内乳と周乳を併せ持つと推定されたものの、内乳が周乳よりも大きな体積を占めている（図3）。このことは「現生の原始的被子植物において周乳を持つ種子が派生的である」とした仮説を支持し、化石種子は有周乳種子への移行段階にあると考えられる。従って、胚珠軸の珠心領域に縮小した胚囊およびそれに由来する内乳を持つことは、被子植物進化の初期段階から見られた特徴であると推定された。

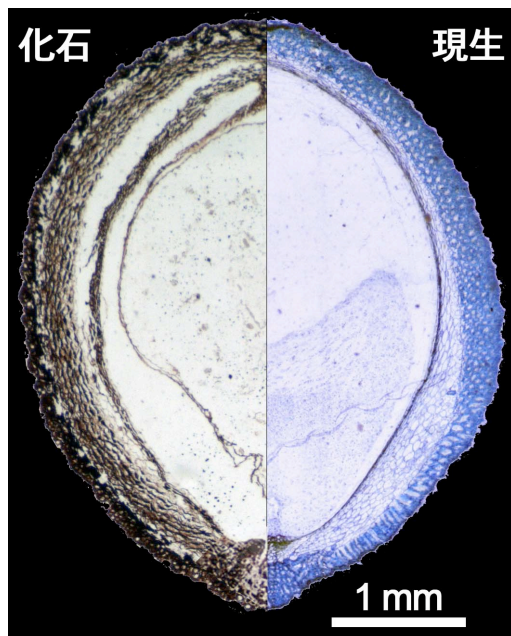


図3. *Stopesia alveolata*と現生トリメニア種子

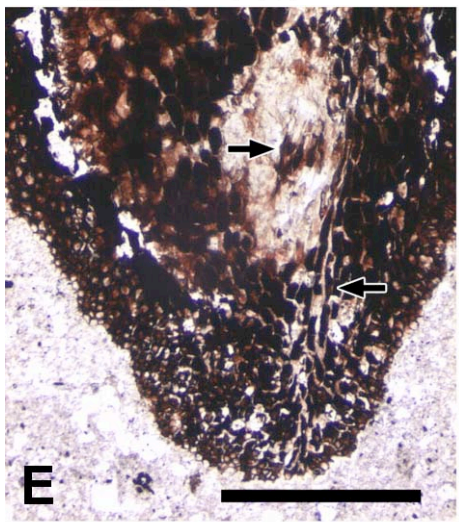


図4. 珠孔付近に見られるへその維管束（矢印）．写真下側が珠孔

（2）胚珠軸のボディプランの比較

前述の結果から、被子植物の胚珠軸は、裸子植物型の胚珠軸の内珠皮の基部側に葉が付け加わった体制であることになるが（図5）、内珠皮と外珠皮の境界は、表皮付近を除いて、組織学的に不明瞭である（図6）。またシロイヌナズナの胚珠軸において、内珠皮や葉的器官（外珠皮を含む）の伸長に關与する *AINTEGUMENTA* (*ANT*)や *BELL-1* は、内珠皮と外珠皮原基を含むカラザ領域全体で発現する（図7）。

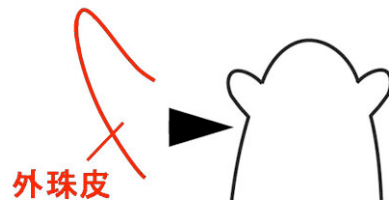


図5. 裸子植物型胚珠軸への外珠皮の付加.

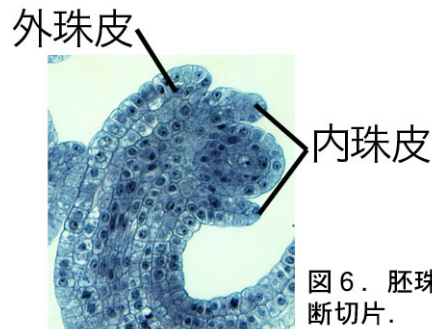


図6. 胚珠の縦断切片.

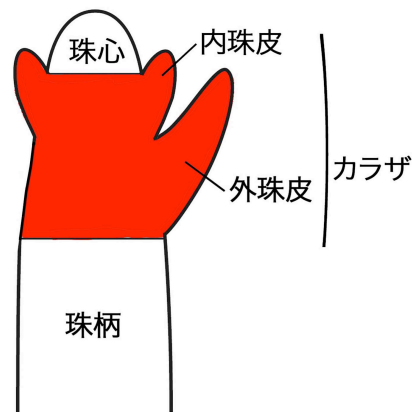


図7. シロイヌナズナの胚珠軸における *ANT*, *BELL-1* の発現 (赤)

つまり、被子植物の胚珠軸においては節間が失われ、内珠皮と外珠皮が部分的に癒合している可能性があり、*ANT* や *BELL-1* の発現様式は節間の消失を反映しているのかもしれない。そこで、節間の短縮と *ANT* の発現の関係を考えるためのアナログとして、内珠皮と葉が癒合した針葉樹目と、内珠皮と葉の間の節間が維持されているグネツム目の胚珠軸での *ANT* オーソログの発現を比較した（図8）。

なお、両者は分子系統解析から姉妹群であることが明白である。

これまでの研究から、針葉樹目における ANT オーソログの発現は内珠皮と葉の共通原基全体で発現することが分かっていたが (Shigyo M & Ito M. 2004. Dev Gen Evol 214: 105-114) , グネツム目における発現は、珠皮原基と孢子葉原基に見られ、節間では発現が観察されなかった (図 9) . 従って、胚珠軸における節間の短縮が、ANT オーソログの発現部位を近接させると推定でき、被子植物の胚珠軸においても、内珠皮と外珠皮の間の節間が短縮した可能性が支持された。この結果は、孢子葉上に節間を経ずに胚珠を持つカイトニア目やペトリエラエ目と被子植物の類縁を示す新しい証拠である (Yamada et al., 2008a) .

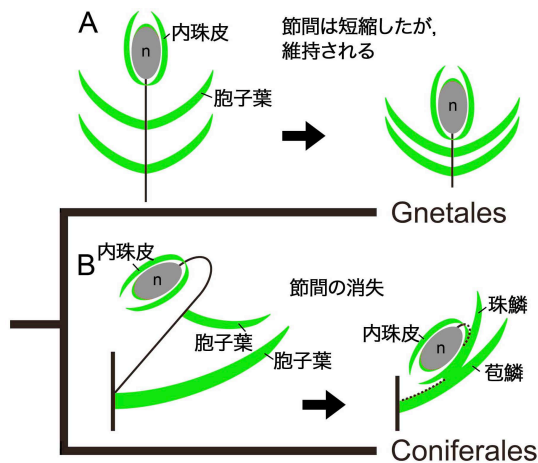


図 8. グネツム目 (A) と針葉樹目 (B) の胚珠軸の進化過程

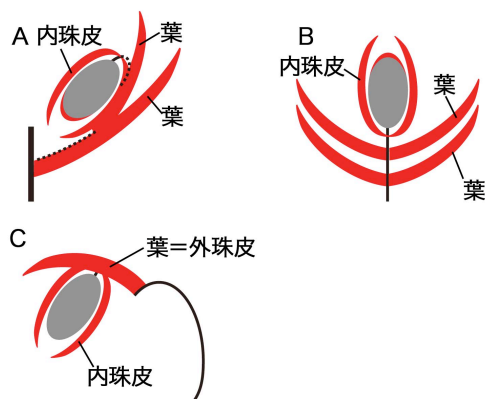


図9. 針葉樹目 (A), グネツム目 (B), 被子植物 (C) におけるANT遺伝子の発現 (赤). 点線は失われた節間を示す。

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)

①山田敏弘. ジュラ紀中期～白亜紀前期の日本における植物相の変遷. 分類. 印刷中. 査読なし

②Yamada T, Kato M. *Stopesia alveolata*, a fossil seed of Trimeniaceae from the Lower Cretaceous (Albian) of Hokkaido, northern Japan. Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 59 巻, 228-230 頁, 2008 年. 査読有.

③Yamada T, Nishida H, Umebayashi M, uemura K, Kato M. Oldest record of Trimeniaceae from the Early Cretaceous of northern Japan. BMC Evolutionary Biology 8 巻, 135 頁 (電子板のみ), 2008 年. 査読有.

④Yamada T, Hirayama Y, Imaichi R, Kato M. *AINTEGUMENTA* homologue expression in *Gnetum* (gymnosperms) and implications for the evolution of ovulate axes in seed plants. Evolution & Development 10 巻, 280-287 頁, 2008 年. 査読有.

〔学会発表〕 (計 5 件)

①山田敏弘. 白亜紀のフローラ研究から分かること. 日本植物分類学会奨励賞受賞講演. 日本植物分類学会第 8 回大会 (仙台) 2009 年 3 月 14 日. ②横田真哉, 平山裕美子, 今市涼子, 加藤雅啓, 山田敏弘. スイレン目における YABBY 遺伝子の発現様式. 日本植物学会第 72 回大会 (高知) 2008 年 9 月 26 日.

③山田敏弘, 西田治文, 植村和彦, 加藤雅啓. 北海道日陰ノ沢層 (白亜紀アルビアン) から産出したトリメニア科種子化石. 日本植物分類学会第 7 回大会 (東京) 2008 年 3 月 23 日.

④山田敏弘, 平山裕美子, 今市涼子, 加藤雅啓. グネツムにおける *AINTEGUMENTA* 相同遺伝子の発現様式. 日本植物学会第 71 回大会 (野田) 2007 年 9 月 9 日.

⑤山田敏弘. 被子植物の胚嚢と内乳の進化. 日本植物学会第 70 回大会 (熊本) 2006 年 9 月 14 日.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山田 敏弘 (YAMADA TOSHIHIRO)

金沢大・自然システム学系・講師

研究者番号: 70392537