

氏 名 Palfalvi, Gergo

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 2202 号

学位授与の日付 2020 年 9 月 28 日

学位授与の要件 生命科学研究科 基礎生物学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 Evolution and Development of Carnivorous Plants

論文審査委員 主 査 教授 川口 正代司

教授 長谷部 光泰

教授 新美 輝幸

特任准教授 吉田 聡子

奈良先端科学技術大学院大学 研究推進機構

(Form 3)

Summary of Doctoral Thesis

Palfalvi, Gergo

Evolution and Development of Carnivorous Plants

食虫植物の発生と進化

Carnivorous plants possess complex traits composed of multiple unique evolutionary novelties. How such complex traits emerged is a frequent question in evolutionary and developmental biology. Studying how carnivory and related traits, like the digestion and absorption systems and the specific trap morphologies evolved can help to shed light on this question.

In this study, first I focused on Droseraceae carnivorous plants, namely on *Drosera spatulata*, *Dionaea muscipula* and *Aldrovanda vesiculosa*, and by assembling genomes from each representative genus in the family, I reconstructed the evolutionary events of their genomes. It was shown that whole genome duplications, massive gene space reductions, and sudden transposable element increases parallelly shaped these plants. The origin of carnivory appears to be related to these genomic phenomena, suggesting the role of genomic plasticity in the evolution of complex traits. This, however did not give much information about the relationships between the complex carnivorous traits: attraction, digestion, nutrient absorption and transport, and the development of the special trap leaves in the family.

Secondly, to understand the relationships between development of trap shapes and other carnivorous traits in the Droseraceae, I analyzed the temporal developmental transcriptome of two representative species, *Drosera spatulata* with adhesive traps and *Dionaea muscipula* with snap traps. *Drosera* tentacles were speculated to originate from lobed or compound leaves, however there were no experimental supports. We showed that genes involved in lobed or compound leaf development in some angiosperms are expressed during the leaf development of *Drosera spatulata* and *Dionaea muscipula*. This supports the previous hypothesis and gives a direction for future research in the development and evolution of Droseraceae traps. Furthermore, I found that genes related to carnivorous functions, such as digestion and nutrient transport are predominantly expressed just before the maturation, which brought a drastic change in the transcriptional profile compared to those in previous stages. This transition was unexpectedly similar to that of a senescing leaf in *Arabidopsis*. Looking into the detailed processes of senescence and comparing those of the carnivory, it turned out that these two processes share a substantial number of transcription factors and other

proteins. Hydrolytic processes, nutrient absorption, and transportation are the core processes for both leaf senescence and carnivory. Thus, I hypothesize that carnivory is originated as an exaptation of leaf senescence, which is concordant with the simultaneous evolution of digestion and absorption in carnivorous traits.

Thirdly, I focused on the development of pitcher shaped leaf in *Cephalotus follicularis*. *C. follicularis* is a pitcher-bearing carnivorous plant in the order Oxalidales and it is unique in the sense that it forms both carnivorous pitcher leaves and photosynthetic flat leaves, which makes it ideal to compare their development within one genetic background. The leaf fate changes under seasonal temperature and photoperiodic conditions. In this thesis, I found that nutrient availability in the substrate can override this program. As pitchers can serve as a nutrient capture organ as roots, this demonstrates the importance of carnivory in the plant's nutrient homeostasis in connection to development. Furthermore, I present the transcriptome of shoot apices in various environmental conditions and also a single cell level transcriptomic map of pitcher development in comparison to that of flat leaf. I found that cell types characterized by the single cell transcriptomic maps differentiate at the young leaf primordia between pitcher and flat leaves, suggesting that the leaf fate is determined before their morphological differentiations.—I could also detect specific cell types potentially related to carnivory, such as waxy epidermal cells and digestive gland cell. Genetic analyses with transformed *C. follicularis* should facilitate to examine my hypotheses, thus I also report my trials to establish the technique.

Overall, carnivorous plants can serve as a useful material for evolutionary and developmental studies as they present novel and interconnected physiological traits with the complex leaf morphology. Genomic rearrangements provided potential toward the evolution of carnivory by recruiting duplicated genes and altering their regulatory networks. Such events result in co-option of multiple physiological processes simultaneously, that is the senescence in the Droseraceae. This leverages larger systems in order to establish novel complex traits. It is worth to emphasize that the carnivorous morphology and physiology are combined traits in carnivory and their simultaneous evolution may be related to interlacing of their regulatory networks, which would serve as a fascinating research field in the future.

博士論文審査結果

Name in Full
氏 名 Palfalvi, Gergo

Title
論文題目 Evolution and Development of Carnivorous Plants

食虫植物は、特殊な形態をした捕虫葉で小動物を捕獲、消化、吸収して栄養を得ることで、貧栄養地に生育可能な植物である。食虫植物が進化するには、捕獲、消化、吸収の機能が全て進化する必要があるとあり、複合的な形質進化の代表例である。Palfalvi 氏は、これらの形質がどのような遺伝子の変化によって進化したかを明らかにすることを目的に、次の 3 つの研究を行った。

第 1 に、モウセンゴケ科に属する、モウセンゴケ属のコモウセンゴケ、ハエトリソウ属のハエトリソウ、ムジナモ属のムジナモのゲノム解析を行った。モウセンゴケ科 3 種と外群の非食虫植物のゲノム比較から、モウセンゴケ科の共通祖先において全ゲノム重複が起きたことを発見し、このことが遺伝子機能の冗長性を増大し、食虫性進化を促進した可能性があるのではないかと考察した。また、ゲノム重複後、3 属とも多くの遺伝子、とりわけ、根の形成や機能に関わる遺伝子が消失していること、ハエトリソウ属でトランスポゾンが大量に増幅していることなどを明らかにした。

第 2 に、捕虫葉の発生過程において、食虫性関連遺伝子の発現がどのように変化するかを調べるために、コモウセンゴケとハエトリソウの発生過程におけるトランスクリプトーム変化を比較解析した。その結果、葉形成過程で複葉形成関連遺伝子として知られる複数の遺伝子が発現しており、コモウセンゴケの辺縁触毛、ハエトリソウの葉縁の刺は、従来、葉が切れこんで進化したという仮説を支持していると考察した。また、捕虫葉成熟時に発現上昇する一群の遺伝子に、消化液中の消化酵素をコードする食虫性遺伝子や、機能未知の輸送体など吸収に関わる可能性のある食虫性遺伝子候補が含まれていることがわかった。しかも、これら一群の遺伝子は、通常の植物の葉が老化するときに発現上昇する一群の遺伝子と類似していることを発見した。通常の植物の老化は、自己消化と消化産物の他細胞への吸収を伴い、食虫植物の消化、吸収過程に類似していることも勘案し、食虫植物の消化と吸収は、老化過程の遺伝子系を流用することで、進化したのではないかと仮説を提唱した。

第 3 に、15°C で通常の植物のような扁平葉、25°C で袋型の捕虫葉を形成するフクロユキノシタを用いて、温度以外に、培地中の栄養分が十分にあるときは、25 度でも扁平葉を形成することを明らかにした。このことは、捕虫葉の発生過程が、食虫性の必要度に応じて制御されていることを示唆している。さらに、フクロユキノシタにおけるシングルセルトランスクリプトーム法を確立し、扁平葉と捕虫葉で特異的な細胞タイプを検出することに成功した。

以上の研究より、食虫植物の進化における複合的な形質の進化は、ゲノム重複による進化速度の増大、老化という祖先で複合的だった遺伝子ネットワークを流用することによ

て消化と吸収を同時に進化させることができたのではないかと推定した。この仮説は食虫植物進化において、従来に無い斬新なものであり、今後の複合形質進化研究にインパクトを与えるものである。以上より、博士論文に値する研究であると審査委員全員が一致して判断した。