

論文審査の結果の要旨

氏名 山田 敏弘

本論文は2章からなり、第1章は原始的被子植物の種子と胚珠の形態学的研究と外珠皮の進化について、第2章は原始的被子植物の YABBY 遺伝子の発現解析結果と進化について述べられている。

被子植物は現生植物の中で著しく多様化した最大のグループであるが、その進化はいまだに明らかではない。現生植物の中には被子植物の祖先群は存在せず、その祖先は絶滅した裸子植物であるという最近の分子系統解析結果を踏まえ、論文提出者は、被子植物が絶滅した裸子植物のどの分類群から進化したかを推定するために、被子植物の共有派生形質の進化過程を解明し、その祖先器官を推定することを試みた。内外2枚の珠皮をもつ胚珠が心皮に包まれる状態が被子植物の共有派生形質であるため、本論文では、外珠皮・心皮の祖先器官を推定し、さらに“前被子植物”の特徴を推定することを試みた。

第1章では、論文提出者の修士論文および他の研究から、ANITA 群やその他の原始的被子植物では幌型の外珠皮をもつ倒生胚珠が原始的であり、コップ型の外珠皮が派生的である可能性が指摘されてきた。そこで、幌型の外珠皮が原始的であるかどうかを、進化の直接的証拠である化石記録から検証するために、化石として残りやすい種子から外珠皮の形態を推定した。アウストロバイレヤ目について種子観察を詳細に行い、これまでに知られている本目の外珠皮の形態との比較を行った。幌型の外珠皮をもつ胚珠では珠孔と珠柄の間に外珠皮が形成されず、この胚珠から発達した種子は、珠孔とへそ（珠柄に由来）の

間に外種皮（外珠皮に由来）が形成されることはなく、珠孔とへそは一体化した珠孔・へそ複合体をなすことを明らかにした。それに対して、コップ型の外珠皮をもつ胚珠から発達した種子では珠孔とへそが外種皮によって隔てられる。その結果、種子における珠孔とへその位置関係から外珠皮の形態が推定できることを明らかにした。この相関関係から、最古の被子植物種子化石が幌型の外珠皮をもっていたと推定した。

また、原始的被子植物の1つであるモクレン科タイサンボクの胚珠発生を詳細に観察し、コップ型をした外珠皮は、幌型の外珠皮と珠柄突起からなる複合器官であることを明らかにし、外珠皮をコップ型とみる従来の解釈は支持されないと主張した。さらに、見かけ上コップ型の外珠皮が複数の進化過程を経て生じたことを示唆し、コップ型の外珠皮が派生的であるとする仮説を支持した。以上から、原始的な外珠皮は幌型で左右対称性をもつことを示唆し、同様に左右対称性を示す葉から由来したとする仮説を提唱した。

第2章では、形態学的解析結果から得られた仮説をさらに遺伝子発現解析によって検証した。外珠皮が背腹性をもつかどうかを *INNER NO OUTER (INO)* 相同遺伝子を用いて解析した。*YABBY* 遺伝子群に属する *INO* は、派生的な真生双子葉類シロイヌナズナにおいて、2細胞層の外珠皮の外層のみで発現し、外珠皮は背腹性をもつといえる。論文提出者は原始的被子植物スイレンから *INO* 相同遺伝子 (*NaINO*) を単離し、*in situ* ハイブリダイゼーション法を用いて *NaINO* が外珠皮の3細胞層のうち外側表皮のみで発現するという結果を得た。これによって、スイレンの外珠皮も同様の背腹性をもつことを明らかにし、外珠皮が葉に由来する仮説を裏づけた。

さらに、もっとも原始的なアンボレラから *YABBY2* 相同遺伝子 *AmbF1* を単離し、側生器官における発現を観察した。興味深いことに、*AmbF1* が葉、心皮ともシロイヌナズナとは正反対の向軸側で発現することを発見した。この結果は、*YABBY* 遺伝子が原始的被子植物でも背腹性のある発現を示すことを示す一方、発現する側が被子植物の進化の途中で変化した可能性を示唆した。心皮は孢子葉に由来したと示唆されてきたが、その進化過程に関しては異なった仮説（2つ折れ説、盾状説など）が提唱されている。アンボレラの遺伝子発現解析から、*AmbF1* が発現している向軸側領域内で子房室が形成されるという予想を覆す結果をえた。それから、それら有力2仮説を否定し、子房室は葉的器官の向軸側につくられた窪みであるとする新解釈を提唱した。

以上から、葉的な器官が裸子植物型の1珠皮性直生胚珠を包み込んで被子植物型の胚珠が生じ、それが別の葉的器官の向軸側にできた窪みに閉じこまれて心皮が生じたとする説を提唱した。この説は形態学および遺伝子発現様式の根拠に基づき、しかも従来の諸説とは異なる斬新なものである。本仮説は胚珠・心皮の祖先状態を統一的に把握するものであり、被子植物の進化を解明する上で特筆すべき寄与を果たしたと評価できる。

なお、本論文第1章は Nallamilli Prakash・今市涼子・加藤雅啓との、第2章は伊藤元巳・加藤雅啓との共同研究であるが、論文提出者が主体となって分析及び検証を行ったもので、論文提出者の寄与が十分であると判断する。

したがって、博士（理学）の学位を授与できると認める。