

論文審査の結果の要旨

申請者氏名 小原 真理

高等植物のシュートの形は、葉およびその腋に形成される枝の空間的配置により決定される。従って、葉の分化パターンがシュートの形作りの重要な要因である。本研究は、イネの葉における中央-葉縁軸および向軸-背軸に沿ったパターン形成について解析し、さらに、葉のパターン形成の異常を示す変異体の同定、解析を行ったものである。本論文は3章から構成される。

1. 野生型イネの葉のパターン形成

3次元構造を持つ葉は、基部-先端軸、中央-葉縁軸、向軸-背軸に沿ったパターン形成を行う。葉身は中央部にある中肋を軸に左右相称に見えるが、イネの葉身の左右の幅は規則的に変化し、重なり合った葉縁の内側にある方の幅が常に広がった。葉原基の発生様式を調べたところ、茎頂分裂組織(SAM)上で1つの葉原基の左右の分化位置は異なっており、相対的に高い位置から分化した方が内側になっていた。SAMの未分化な細胞で発現する *OSH1* 遺伝子の発現を調べ、SAM上での葉の始原細胞の高さも左右で違うことを示し、葉の左右非相称性はSAMの左右非相称性に由来するものであることを明らかにした。

次に、向背軸に沿ったパターン形成について解析した。葉身の向軸側表皮は特異的な機動細胞の分化により、背軸側表皮と区別される。しかし、葉肉組織の向背軸性は明らかでなかった。そこで、葉身の向軸側は薄緑になり、背軸側は緑色となる変異体 *adaxial snowy leaf (ads)* を同定した。*ads* 変異体の向軸側の葉肉組織には多くのアルビノ細胞が混在していたが、背軸側の葉肉組織にはアルビノ細胞は認められなかった。*ads* 変異体におけるアルビノ細胞の向軸側に特異的な分布は、イネの葉肉組織にも向背軸の極性が存在することを示している。

2. 葉の向軸-背軸パターン形成を制御する *ADAXIALIZED LEAF* 遺伝子の解析

イネ品種台中65号の受精卵にMNU処理したM2集団から、葉身の巻き方を指標にスクリーニングを行い、2遺伝子座に由来する *adaxialized leaf 1-1 (adl1-1)*, *adl1-2*, *adl2* 変異体を同定した。これら3系統はほぼ同じ表現型を示した。変異体の葉では向軸側表皮に特異的に形成される機動細胞が背軸側表皮にも分化していた。従って、これらの *adl* 変異体では背軸側の表皮組織が向軸側化していることがわかった。次に、葉肉組織における向背軸パターンを明らかにするために、向軸側葉肉組織だけにアルビノ細胞が分化する *ads* 変異体との二重変異体を作成した。二重変異体の葉肉組織には、向軸側だけでなく背軸側にもアルビノ細胞が見られた。従って、*adl* 変異体は、葉の向軸側領域が背軸側領域にまで広がったも

のと考えられる。

ad1 変異体の葉原基分化位置を調べたところ、*ad11*, *ad12* 変異体いずれも、葉原基の分化位置が野生型より SAM の先端側にあった。また、葉始原細胞で発現が抑制される *OSH1* 遺伝子の発現を調べたところ、やはり SAM の先端側で発現が抑制されていた。以上の結果は、SAM 上の葉原基分化位置が葉の向背軸パターンの形成に重要であることを示唆している。

3. 葉の中央—葉縁パターン形成を制御する *LEAF LATERAL SYMMETRY 1* 遺伝子の解析

次に、これまでほとんど明らかにされていない中央—葉縁軸のパターン形成を解析するために、品種日本晴に γ 線を処理した M2 集団の中から、左右非相称な葉を分化する変異体 *leaf lateral symmetry 1 (lsy1)* を同定した。*lsy1* 変異体の葉は主に2つのタイプに分けられた。第1タイプは左右の葉片のうち片側半分が欠損し、幅の狭い葉である。このタイプの葉原基は P2, 3 の段階で片側領域を欠損していた。第2タイプの葉は、幅が野生型よりやや広く、葉身の先端が2又に分かれ、それぞれの葉片には中肋が存在していた。このタイプの葉の P2 葉原基では将来中肋となる頂点が、本来の位置だけでなく、片側の葉片にも異所的に形成され、この葉原基の片側領域は1つの葉としてのアイデンティティを獲得したと考えられた。これら2つのタイプに分類できないような葉も低頻度で分化したが、いずれも葉の左右相称性の異常という共通性を示した。

このように、野生型では、葉に左右相称性を与える遺伝的制御機構が存在し、*LSY1* 遺伝子は左右の発生を同調させる重要な機能を果たしていると考えられる。

以上、本研究は、野生型イネの葉の中央—葉縁軸および向背軸に沿ったパターン形成の実態を明らかにするとともに、それぞれのパターン形成の鍵となる遺伝子を同定し、その機能を明らかにしたものであり、学術上、応用上価値が高い。よって、審査員一同は、本論文が博士（農学）の学位論文として価値あるものと認めた。