

論文内容の要旨

Developmental genetic studies on floral organ morphogenesis in *Oryza sativa*

イネ花器官の形態形成に関する発生遺伝学的研究

鳥羽 大陽

序論

花の器官は葉から派生したものと考えられている。しかしながら、雄蕊や雌蕊は生殖器官として分化し、その形態は葉とは大きく異なっている。また、雄蕊と雌蕊以外の花器官の形態も植物の種類によって様々であり、我々を魅了する多種多様な花が存在する一因である。イネの花序には、小穂、小花といった特殊な構造単位があり、小花には、外側から各1枚の外穎と内穎、2個のりんぴ、6本の雄蕊、1本の雌蕊が存在している。外穎と内穎は内部器官を包み込む特殊な形態をもち、外穎の内側に存在するりんぴが、花弁に相当すると考えられている。このように、イネは独特な形態の花器官を持っているが、その形態を制御する機構解明は、その端緒についたばかりである。本研究ではイネの花器官の形成機構に新たな知見を得ることをめざし、花器官が背軸化するなどの多面的な形態異常を示す *rod like lemma (rol)* 変異体の発生学的・遺伝学的解析を行った。また、モデル植物であるシロイヌナズナにおいて、背軸側の細胞運命決定に関わる *YABBY* 遺伝子ファミリーに着目し、逆遺伝学的手法によりイネの *YABBY* 遺伝子の機能と花器官形成との関係を解析した。

結果と考察

1. 多面的な形態異常を示す *rol* 変異体の表現型解析と原因遺伝子の単離

当研究室において単因子劣性変異体として単離された *rol* 変異体は、すべての花器官において形態的な異常が生じていた。この変異体にみられる大きな特徴の一つは、扁平な組織を持たない、棒状の外穎である。この外穎を詳しく観察した結果、その表皮組織は完全に背軸化していることが明らかとなった。また、外穎以外の扁平な構造を持つ花器官も共通して向背軸に沿った組織分化が損なわれていた。したがって、*ROL* 遺伝子は向背軸に沿った組織分化に関与し、背軸側の細胞運命の抑制または、向軸側の細胞運命の促進を行っていると考えられる。さらに、野生型ではほとんど形成されない芒が *rol* 変異体では形成されていることも明らかとなり、*ROL* 遺伝子は様々な形態形成に関与していることも示唆された。次に、花器官形態の制御機構の分子レベルでの解明を目指し、*ROL* 遺伝子の単離を行った。その結果、*ROL* 遺伝子は small RNA の生成に関わっているタンパク質をコードしていることが明らかとなった。*rol* 変異体の示す表現型の多面性は、花器官の形成において様々な遺伝子が small RNA により制御されている可能性を示唆していると考えられる。

2. 雄蕊の形態形成機構の解析

イネの雄蕊は先端部に葯を、基部に花糸を持つ。葯は2つの半葯とよばれる単位からなり、それぞれの半葯には2つの葯室が存在する。また、半葯同士をつなぐ葯隔が存在する。*ROL* 変異体の雄蕊は、葯が全て欠失する、一方の半葯が欠失する、4つの葯室が向軸側に偏在する、という3つのパターンに分類できることが判明した。この結果は、*ROL* 遺伝子は葯のパターン形成に関与していることを示唆している。雄蕊の発生過程をより詳しく理解するために、側生器官の向軸側と背軸側にそれぞれ特異的に発現するマーカー遺伝子 (*OsPHB4*, *OsARF3d* など) の発現パターンを解析した。その結果、野生型の雄蕊の発生過程において、これらマーカー遺伝子の発現パターンが劇的に変わること、また、*ROL* 変異体においては、その発現パターンが大きく影響を受けていることが明らかとなった。以上の結果を総合して、雄蕊における葯のパターン形成モデルを提唱した。このモデルに基づく、半葯が向背軸を持つひとつの葉に相当すると考えることができ、4つの葯室を持つ葯の形成は、二つの葉 (半葯) が互いに背軸側を向けあって発生することによってできると説明される。

3. イネ *YABBY* 遺伝子ファミリーの解析

シロイヌナズナにおいて *YABBY* 遺伝子ファミリーは、側生器官の背軸側の細胞運命決定に関わっていることが示されている。イネにおいては、この *YABBY* 遺伝子ファミリーに属

する *DROOPING LEAF (DL)* が心皮の器官アイデンティティ決定と中肋形成に重要であることが明らかとされているがその他の *YABBY* 遺伝子に関する知見は乏しい。そこでまず、イネの *YABBY* 遺伝子ファミリーの全体像をつかむことを目的に包括的解析を行った⁽¹⁾。その結果、イネの *YABBY* 遺伝子は4つのグループに分けられることが示された。発現解析の結果から *OsYABBY1* は背軸側の細胞運命決定には関与せず、厚壁機械組織などの組織分化に関わっている可能性が示唆された。そこで、*OsYABBY1*、および、同じサブファミリーに属する *OsYABBY2* と *OsYABBY6* の機能を解明することを目的として、RNAiによる発現抑制体と構成的発現体を作製した。その結果、これら3つの遺伝子は互いに重複した機能をもつこと、背軸側の細胞運命決定とは異なる機能を持っていることなどが示唆された。

結論と展望

本研究によって、イネの花器官において扁平な器官の形成には向背軸に沿った組織分化が重要であることが示された。また、向背軸に沿った組織分化において、背軸側の細胞運命の抑制または、向軸側の細胞運命の促進に small RNA を介した遺伝子制御機構が関与する可能性が示された。しかしながら、イネの側生器官形成において向背軸に沿った分化を制御する機構はほとんどわかっていない。イネの花器官の発生について、より理解を深めるためには、向背軸に沿った組織分化に関わる small RNA とその制御を受けている遺伝子の同定が必要であると考えられる。被子植物では、一般的に葯は4つの葯室から構成される。本研究により提唱した葯のパターン形成モデルが、どの程度普遍的に当てはまるのかは、今後の重要な課題である。