

# 論文審査の結果の要旨

氏名 鳥羽 大陽

本論文は6章からなる。第1章は、イントロダクションであり、本研究の学問的背景とその目的について述べられている。第2章から第4章までは、イネの発生と形態形成、特に、側生器官の背腹性の制御に着目しつつ、それを制御する遺伝子の同定とその機能に関する研究結果とその考察について述べられている。第5章では本研究で使われた材料と方法について述べられている。最後の第6章では、得られたすべての結果を受けて、イネの側生器官の背腹性の制御機構について、包括的な考察を行っている。

植物では、葉や花など成体のほぼすべての器官は、シュート頂や根端に存在するメリステムから発生する。葉や花は、一般に側生器官と呼ばれており、これらの側生器官の形がいかなるメカニズムで形成されるかは、植物発生学の大きなテーマの1つである。側生器官には、背腹軸、先端-基部軸および中央-周縁軸の3つの軸が存在し、この軸に沿った極性に依存して、側生器官の発生は制御されている。本論文において、論文提出者は、単子葉類のモデル植物であるイネを研究材料とし、花器官の発生・形態形成を、主に背腹性の制御面から明らかにすることを目的に研究を行った。

第2章は、イネの*YABBY* 遺伝子の包括的な解析とその1つのメンバーである*OsYABBY1*の空間的発現パターンの解析とその機能の解析について述べられている。*YABBY* 遺伝子は、シロイヌナズナの研究から、側生器官の背軸側の細胞の運命決定に関与することが知られている。論文提出者は、まず、イネゲノムから8つの*YABBY* 遺伝子を見出し、その包括的解析を行った。これら8つの*YABBY* 遺伝子は、タンパク質の相同性から4つのグループに分けられたが、組織別の発現パターンを解析したところ、グループ内の遺伝子は、類似した発現パターンを示すことが判明し、機能も類似していることが推定された。次に、*OsYABBY1* に着目し、空間的発現パターンの詳細な解析を行った。その結果、この遺伝子発現は、背腹軸に沿った極性を示さないこと、厚壁機械組織の細胞分化と密接な関係があることが判明した。したがって、*YABBY* 遺伝子は、被子植物の進化の過程で機能分化していることを示唆した。

第3章では、多面的表現型を示す *rod-like lemma (rol)* 変異体の表現型解析と、その原因遺伝子の単離について述べられている。*rol* 変異体では、花の器官に様々な変異が生じていた。最も顕著な表現型は、外穎に現れ、全く外穎が発生しない場合や棒

状の外穎へと変化する場合など、3つのパターンに分類された。表現型の詳細な解析から、棒状外穎では、向軸側の細胞が欠失している可能性が示唆された。背軸側、向軸側の細胞でそれぞれ特異的に発現する遺伝子を用いて、空間的発現パターンを解析したところ、棒状外穎の表皮では、向軸側のマーカー (*OsPHB*) が消失し、背軸側のマーカー (*OsARF3c*など) のみが発現していることが明らかとなった。内穎でも向軸側のアイデンティティが弱くなっていることが示され、*ROL* 遺伝子は向背軸に沿った側生器官の極性を制御していることが推定された。*ROL* 遺伝子を単離したところ、*tasiRNA*経路に参与する RNA dependent RNA polymerase (RDR) をコードしていることが判明した。そこで、*tasiRNA*によって制御されていると考えられる *OsARF3* 遺伝子の機能を解析した。*rol* 変異体で、*OsARF3* 遺伝子の機能を抑制すると、棒状穎など *rol* 変異の特徴が抑圧された。以上の結果から、*ROL* 遺伝子は、*tasiRNA*の生成を制御することにより、*OsARF3* 遺伝子の向軸側での抑制を通して、側生器官の向背軸の極性を制御していることを明らかにした。

第4章では、向背軸の極性形成に着目した、イネの葯の発生制御機構の解明について述べられている。被子植物の葯は、2つの花粉囊からなる半葯一对から構成される。*rol* 変異体では、葯全体の欠失、半葯の欠失、花粉囊の向軸側への偏在などの変異が現れる。野生型の発生過程において、*OsPHB*と*OsARF3* の発現パターンを解析したところ、発生初期に、向背軸の極性が大きく転換することを見出した。極性の転換後は、半葯を単位とした向背軸の極性に基づいて、葯の発生が進むと考えられる。花粉囊は、向軸側と背軸側の境界領域から突出してくる領域から形成されることが示唆され、葯の形成も、葉など扁平な側生器官の形成メカニズムと同様であることが推定された。向背軸の極性に基づく雄ずいの形成機構に関しては、シロイヌナズナでも報告されておらず、本研究は、花の側生器官の発生に新しい知見をもたらすオリジナリティーの高い研究である。

以上の3つの各章は、それぞれ、論文提出者が第一著者として印刷公表する独立した3報の論文（既報1報，第2章）に相当している。本研究により得られた知見は、イネの花の側生器官の発生メカニズムの解明にとどまらず、高等植物の全般に共通する発生制御機構にも貢献するものであり、学術上、極めて高い価値をもつものと考えられる。

なお、本論文第2章は、原田浩介，高村篤志，中村英光，市川裕章，寿崎拓哉，平野博之氏との共同研究であるが、論文提出者が主体となって解析を行ったもので、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。