

種子形成を制御する因子に関する研究

学位論文内容の要旨

種子形成は植物の生活環の始点である。それゆえ、植物の生涯で起こりうる様々な生命現象は、種子形成の過程で起こる現象と深く関わっていると考えられる。種子形成を理解することは、植物の発生を理解する上で最も重要なことの一つであろう。植物ホルモン ABA (abscisic acid)、シロイヌナズナ *ABI3* 遺伝子 (abscisic acid insensitive 3)、及びシロイヌナズナ *FUS3* 遺伝子 (*fusca 3*) に欠損を生じた突然変異株では種子を形成する過程に様々な欠損を生じていることから、この 3 つの因子は種子形成に重要な因子だと考えられる。本研究ではこの 3 つの因子に焦点を当て、その機能を主に植物体を使って解析した。

fus3 突然変異株では、通常は発芽後に見られる現象が種子形成の段階ですで見られる。この突然変異株では、通常は本葉に形成されるトライコームが子葉で観察され、子葉の細胞の形態も本葉の葉肉細胞に近く、乾燥耐性も獲得しない。このことは、この突然変異株では通常は発芽後の段階で起こる発生プログラムが、種子形成の段階に移行して起こっていることを示唆している。つまり、*FUS3* 遺伝子は、発芽後の段階で起こる発生プログラムが、種子形成の段階で起こらないように、発生プログラムを時間的に制御する機能を持っていると考えられる。一方、*fus3* 突然変異株の種子での形質は、表皮細胞の発生に多面的な欠損を生じた *ttg* 突然変異によって抑制されることがわかり、*FUS3* 遺伝子が制御する現象と表皮細胞の分化が何らかの関わりを持っていることが考えられる。まず、種子形成の過程での *FUS3* 遺伝子の mRNA の局在を調べたところ、この遺伝子の mRNA は胚の表皮に局在していることがわかった。このことから、表皮で発現することが *FUS3* 遺伝子の機能発現に重要であると考えられた。そこで、表皮で発現することが *FUS3* 遺伝子の機能発現に十分であるかを検証するために、*FUS3* 遺伝子を *fus3* 突然変異株の表皮細胞で強制

発現させ、*fus3* 突然変異の形質を抑圧するかを解析した。子葉にトライコームが形成される、乾燥耐性を獲得しない、といった形質を含め、さまざまな *fus3* 突然変異形質は、*FUS3* 遺伝子を表皮細胞で強制発現させることで抑圧されることがわかり、*FUS3* 遺伝子が表皮細胞で発現することが *FUS3* 遺伝子の機能発現に十分であると考えられた。さらに、表皮で *FUS3* 遺伝子を過剰発現するこの植物は、植物体でも興味深い表現型を示した。花が葉の形態を持った器官に変化し、カウレン葉がロゼット葉の形態を持った器官へと変化した。機能欠損タイプの *fus3* 突然変異株では発芽後の発生プログラムが種子形成の段階へと移行 (juvenile transition) しており、機能獲得タイプの *FUS3* 遺伝子の過剰発現株では本葉の発生プログラムが花へ、ロゼット葉の発生プログラムがカウレン葉へ (adult transition) と移行していると考えられ、*FUS3* 遺伝子は植物の発生プログラムを遅らせる (juvenile transition) 機能があると考えられる。また、これらの全ての現象が表皮で発現する *FUS3* 遺伝子に起因すると考えられるため、*FUS3* 遺伝子は表皮細胞から器官全体へと細胞間を移行する何らかの因子の発現を制御して、あるいは *FUS3* タンパク質自身が細胞間を移行して植物の発生プログラムを制御している可能性が考えられる。

ABA は *FUS3* 遺伝子と同様、種子形成に重要な因子であると同時に、植物体では乾燥や塩といったストレスに対する耐性の獲得に重要な因子である。そのため、ABA の生合成に欠損を生じた *aba2* (abscisic acid deficient 2) 突然変異株の植物体はこういったストレスに弱く、萎れやすい。*abi3* 突然変異株は ABA に対する感受性が低下しており、*fus3* 突然変異株と同様に種子を形成する過程に様々な欠損を生じている一方で、*aba2* 突然変異株とは異なり、植物体は萎れやすくない。このことから、ABA を認識して作用を示すまでの過程に欠損を生じた *abi* 突然変異株の中でも、種子に特異性の高い因子に欠損を生じたものだと考えられる。*aba2* 突然変異株の植物体で見られる萎れやすいという形質を抑圧するサプレッサー突然変異株をスクリーニングした結果、形態的な欠損を伴った突然変異株に加え、*ABI3* あるいは *FUS3* 遺伝子を植物体で過剰発現した時に見られる形質を示すものが分離された。

種子形成を制御する *FUS3* 遺伝子は植物体でも機能することができ、その機能は種子形成におけるこの遺伝子の機能と深く関わっていると考えられた。また、乾燥耐性という形質を通して、ABA、*ABI3* 遺伝子、*FUS3* 遺伝子は植物体でも何らかの

関わりを持っていると考えられた。種子形成を制御する因子の機能を通して、種子形成で起こる現象と植物体で起こる現象の関係について考察した。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 内 藤 哲
副 査 教 授 田 原 哲 士
副 査 助 教 授 石 川 雅 之

学 位 論 文 題 名

種子形成を制御する因子に関する研究

種子形成は植物の生活環の始点であり、植物の生涯で起こりうる様々な生命現象は種子形成の過程で起こる現象と深く関わっていると考えられる。植物ホルモンの一つであるアブシジン酸の生合成に欠損を生じた変異株や、シロイヌナズナの *ABI3* (*abscisic acid-insensitive 3*) 遺伝子および *FUS3* (*fusca 3*) 遺伝子に欠損を生じた変異株では種子を形成する過程に様々な欠損を生じることから、これら3つの因子は種子形成に重要な役割を担っていると考えられる。本論文はこの3つの因子に焦点を当て、その機能を植物体レベルで解析したものである。

*fus3*変異株では、通常は発芽後に見られる現象が種子形成の段階ですで見られる。この変異株では通常は本葉に形成される毛であるトライコームが子葉で観察され、子葉の細胞の形態も本葉の葉肉細胞に近く、乾燥耐性も獲得しない。このことは、この変異株では通常は発芽後の段階で起こる発生プログラムが、種子形成の段階に移行して起こっていることを示唆している。つまり、*FUS3*遺伝子は、発芽後の段階で起こる発生プログラムが種子形成の段階で起こらないように、発生プログラムを時間的に制御する機能を持っていると考えられる。*fus3*変異株の種子が示す形質は、表皮細胞の発生に多面的な欠損を生じた *ttg* (*transparent testa glabra*) 変異によって抑制されることがわかり、*FUS3*遺伝子が制御する現象と表皮細胞の分化が何らかの関わりを持っていることが考えられた。種子形成の過程での*FUS3*遺伝子のmRNAの局在を調べた結果、この遺伝子のmRNAは胚の表皮に局在していることがわかった。このことから、表皮で発現することが*FUS3*遺伝子の機能発現に重要であると考えられた。そこで、表皮で発現することが*FUS3*遺伝子の機能発現に十分であるかを検証するために、*FUS3*遺伝子を*fus3*変異株の表皮細胞で強制発現させ、*fus3*変異の形質を抑圧するかを解析した。子葉にトライコームが形成される、および乾燥耐性を獲得しないという形質を含め、

さまざまな*fus3*変異株の形質は、*FUS3*遺伝子を表皮細胞で強制発現させることで抑圧されることがわかり、*FUS3*遺伝子が表皮細胞で発現することが*FUS3*遺伝子の機能発現に十分であると考えられた。さらに、表皮で*FUS3*遺伝子を過剰発現するトランスジェニック植物は、種子以外でも興味深い表現型を示した。即ち、花が葉の形態を持った器官に変化し、カウレン葉がロゼット葉の形態を持った器官へと変化した。機能欠損型の*fus3*変異株では発芽後の発生プログラムが種子形成の段階へと移行しており（juvenile transition）、機能獲得型の*FUS3*遺伝子の過剰発現株では本葉の発生プログラムが花へ、ロゼット葉の発生プログラムがカウレン葉へとそれぞれ移行している（adult transition）と考えられ、*FUS3*遺伝子は植物の発生プログラムを遅らせる（juvenile transition）機能があると考えられる。また、これらの全ての現象が表皮で発現する*FUS3*遺伝子に起因すると考えられるため、*FUS3*遺伝子は表皮細胞から器官全体へと細胞間を移行する何らかの因子の発現を制御して、あるいは*FUS3*タンパク質自身が細胞間を移行して植物の発生プログラムを制御していると考えられる。

アブシジン酸は*FUS3*遺伝子と同様、種子形成に重要な因子であると同時に、植物体では乾燥や塩などのストレスに対する耐性の獲得に重要な因子である。そのため、アブシジン酸の生合成に欠損を生じた*aba2* (*abscisic acid deficient 2*) 変異株の植物体はこれらのストレスに弱く、萎れやすい。また、*abi3*変異株はアブシジン酸に対する感受性が低下しており、*fus3*変異株と同様に種子を形成する過程に様々な欠損を生じている一方で、*aba2*突然変異株とは異なり、植物体は萎れやすくはない。このことから、アブシジン酸を認識して作用を示すまでの過程に欠損を生じた*abi*変異株の中でも、*abi3*変異株は種子に特異性の高い因子に欠損を生じたものだと考えられる。*aba2*突然変異株の植物体で見られる萎れやすいという形質を抑圧する変異株をスクリーニングした結果、形態的な欠損を伴った変異株に加え、*ABI3*あるいは*FUS3*遺伝子を植物体で過剰発現した時に見られる形質を示すものが分離された。

これらの結果により、種子形成を制御する*FUS3*遺伝子は植物体でも機能することができ、その機能は種子形成におけるこの遺伝子の機能と深く関わっていることを明らかにした。また、乾燥耐性という形質を通して、アブシジン酸、*ABI3*および*FUS3*因子は植物体においても機能を持つことを示した。

よって審査員一同は、土屋 雄一郎が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。