

研究課題別研究評価

1. 研究課題名：葉とシュートの分化に関する分子生物学的解析

2. 研究者名：塚谷 裕一

3. 研究のねらい:

通常の被子植物において、シュートの先端にあるシュート頂分裂組織は、葉と茎という 2 種の器官を形成する。逆に言えば、茎も葉も、共通のシュート頂分裂組織から形成される。もともと、テローム説によれば、二又分枝するのを繰り返すだけだった茎（言い換えれば一種のシュート）から葉が進化したとされている。したがって茎的要素から葉への進化は、植物の形と機能の進化にとって、根元的であったと考えられる。そこで、葉とシュートとの区分を成り立たせているしくみを明らかにすることができれば、葉の進化の背景を、ひいてはシュートという形態の背景を明らかにできると期待できる。

その葉とシュートの分化を考える上で興味深いことに、現生の種子植物の中には、葉と茎的要素・シュートとの間の分化が曖昧で、無限成長できる葉、「無限葉」を持つ種が知られている。本研究ではそのような「葉」の特質を活かし、それまで扱ってきたモデル植物における葉形態形成のしくみの知識を背景に (Dengler and Tsukaya 2001)、葉とシュートの分化、あるいは葉の進化に関わる遺伝子ネットワークを解明しようと試みてきた。

4. 研究結果及び自己評価:

本研究のこれまでの成果を以下にまとめる。

(1) 無限葉の形成過程について発生のしくみから整理し、2 型に分類した (Tsukaya 2000)。

(2) 無限葉形成の知られている Chisocheton, Guarea 2 属を含むセンダン科の類について、分子系統的な解析を行なった結果、センダン科の中での無限葉形成は、おそらく 1 回のみ進化したと推定された (Fukuda et al. in press)。またその結果、現在の本属の種分類と属内分類体系は、抜本的に見直す必要があることが強く示唆された (Fukuda et al. in press)。これは本研究の副産物である。

(3) マメ科植物において単葉と複葉との分化に関わっているとされている遺伝子、LEAFY のホモログの部分的 cDNA クローンを用いて無限葉型の複葉を作る Guarea より単離し、組織別の発現を解析した結果、葉の頂端分裂組織で特に強く発現していることが判明した。これはマメ科以外でも LEAFY のホモログが複葉形態を司っている可能性を示す最初の例である (Tsukaya in prep.)。

(4) 現地観察および組織培養の結果から、モノフィレアの phyllomorph はシュートの一変形とみてよいことが示唆された。すなわち、葉とシュートとの区別は、分裂組織制御系が有限であるか無限であるかと同時に、二次元平面上での形態形成にとどまるか、立体的形態形成をするかの差であると考えられる。phyllomorph は、分裂組織制御系が無限でありながら二次元平面上での形態形成にとどまる、という特異な形態形成系の産物であると解釈される (Tsukaya, in prep.)。

(5) モデル植物であるシロイヌナズナで、シュート頂・葉形制御遺伝子、ASYMMETRIC LEAVES2 (AS2) の機能について解析をおこなった結果、AS2 遺伝子は、シュート頂から葉原基が分化する際の鍵とされている KNOX 遺伝子群の、葉原基における発現を抑制していることが判明した (Semiarti et al. 2001)。

(6) さらに、as2 の表現型を劇的に強める新たな変異体、blp 変異体では、葉身基部及び葉柄部において分裂組織が持続的な形態形成をするばかりか、ある確率でシュート頂分裂組織の消失が起きること、またホルモン非存在下で葉より不定葉やシュートを形成するなど、極めて phyllomorph に類似した表現型を示すことが判明した。またシュート頂及び葉原基における遺伝子発現レベルの解析から、この BLP 遺伝子は、シュート頂分裂組織と葉原基との区分に関係するとされてきた、既知の遺伝子群の上流で働く可能性が強く示唆された (Ha et al. in prep.)。さらに、blp 変異と KNOX 遺伝子の構成

的発現系とを組み合わせると、葉が無限成長型に切り替わり、"super-compound leaf"になることが判明した。すなわち BLP は、この研究で求めてきた答えの 1 つである可能性が高い。

5. 領域総括の見解：

植物の葉や茎が分化する仕組みを遺伝子レベルで追究し、3 種類の遺伝子が分化の調節にあずかっていることを明らかにした。最近植物の形態形成がさかんに研究されているが、本研究は注目されること間違いない。この研究の基礎には、さまざまな植物の葉分化を丹念に調査して適切な材料を選定したことがある。

6. 主な論文等：

受賞：2001 年度 日本植物生理学会 奨励賞受賞

論文：計 8 編

1) Fukuda, T., Yokoyama, J. and Tsukaya, H. 2002. The evolutionary origin of indeterminate leaves in Meliaceae: phylogenetic relationships among species in the genera *Chisocheton* and *Guarea*, as inferred from sequences of chloroplast DNA. *Int.J. Plant Sci.* (in press)

2) Semiarti, E., Ueno, Y., Tsukaya, H., Iwakawa H., Machida C. and Machida, Y. (2001) The ASYMMETRIC LEAVES2 gene of *Arabidopsis thaliana* regulates formation of symmetric lamina, establishment of venation and repression of meristem-related homeobox genes in leaves. *Development* 128: 1771-1783. ほか

総・解説：計 10 編

1) Dengler, N. and Tsukaya, H. 2001. Leaf morphogenesis in dicotyledons: current issues. *Int. J. Plant Sci.* 162: 459-464. (当該号に特集を編集)

2) Tsukaya, H. 2000. The role of meristematic activities in the formation of leaf blades. *J. Plant Res.* 113: 119-126. ほか

総説書、教科書：8 編

口頭発表：10 件、特許：なし