

葉のような枝，仮葉枝から探る植物の形の進化

中山 北斗 (生物科学専攻 博士課程修了^{注)})
塚谷 裕一 (生物科学専攻 教授)

植物の形態は多様である。しかし、その多様な形態がいかにして形づくられるのかはこれまでほとんど明らかになっていない。単子葉類のアスパラガス属植物は本来の葉が退化し、その代わりに枝ができる位置に、仮葉枝とよばれる葉状の器官を有する。私たちはこの仮葉枝が、本来は枝でありながら、葉の発生プログラムを流用することで、まるで葉のような器官と化していることを明らかにした。これは、既存の発生プログラムを本来とは別の場所で用いることで、仮葉枝のような新奇形態を獲得し進化した、ということを示した成果である。

植物の形態は多様である。その多様な形態を示す植物の地上部は、茎、葉、そして葉の脇芽から発生する枝という限られた要素から成る。そのため、植物の形態の多様性の解明には、それぞれの要素における形態の多様化メカニズムを明らかにすることが必要である。

単子葉類の *Asparagus* (アスパラガス) 属植物では、本来の葉が鱗片状に退化し、その代わりに一般的な植物では枝が



Asparagus asparagoides の地上部。葉のように見えるものはすべて仮葉枝。図中の白線が 1 cm。

できる位置に、葉状の仮葉枝とよばれる器官が発生する。また、その形態が種間で多様化していることも知られている。そこで私たちは、この仮葉枝を枝の形態の多様性を理解するためのモデルとして捉え、その発生過程、起源、そして多様化の過程を明らかにすることを目的として研究を行なった。

まず初めに、仮葉枝の形態が葉状の *A. asparagoides* を用いて、形態学的、発生的、分子生物学的解析を行なった。その結果、仮葉枝は明らか

かに枝が生じるべき位置にその原基を発生するが、枝とは異なり、葉のように形態学的に表と裏が分化すること、先端部に細胞分裂活性がある枝とは異なり、葉のように器官の基部に分裂活性が存在することが明らかになった。しかしいっぽうで、仮葉枝の維管束に着目すると、木部と師部の配置が葉とは異なることも明らかになり、仮葉枝は茎とも葉とも異なる独自の内部形態や発生様式を有することが判明した。さらに遺伝子発現解析を行なったところ、仮葉枝では、葉では発現せず枝が発達するさいにはたらく遺伝子が発現していることが明らかになった。仮葉枝の発生位置および、葉では発現しない枝の発達に関わる遺伝子の発現が確認されたことから、仮葉枝は枝の変形であるといえる。加えて、その葉状への変形は、葉を平らにする遺伝子の異所的なはたらきによるものであることも明らかになった。

さらに私たちは、属内における仮葉枝の形の進化を明らかにするために、棒状 (円筒形) の仮葉枝をもつ *A. officinalis* (食用アスパラガス) についても同様の解析を行なった。その結果、食用アスパラガスでは、仮葉枝で発現する葉を平らにする遺伝子のはたらき方が変化することで、棒状に進化したということが示唆された。

以上の結果から私たちは、アスパラガス属植物の仮葉枝は枝の変形であり、その葉状の形態は葉の形態形成に関わる遺伝子群の流用によりもたらされ、その発現パターンが変化することにより、属内の進化の過程で仮葉枝の形態が棒状に変化したというモデルを提唱した。これらの結果は、植物の形態の多様性には、既存の遺伝子群の流用と、その改変が重要であることも示している。本研究は、H. Nakayama *et al.*, *The Plant Cell* 24, 929 (2012) として掲載された。

(2012年3月13日プレスリリース)

^{注)} 現所属：京都産業大学総合生命科学部 博士研究員

表紙に関連する図を掲載してありますので、
そちらもご覧ください。

熱殺蜂球形成時のニホンミツバチの神経活動

宇賀神 篤 (生物科学専攻 博士課程 2年)
久保 健雄 (生物科学専攻 教授)

ニホンミツバチの働き蜂は天敵であるオオスズメバチに対し、集団で取り囲み「熱殺蜂球」を形成し、発熱して蒸し殺すという特異な防衛行動を示す。神経興奮のマーカーとなる遺伝子の発現を指標に、熱殺蜂球を形成している働き蜂の脳のどのニューロンが興奮しているか調べたところ、キノコ体（脳の高次中枢）の一部のニューロンが選択的に興奮していることが分かった。同様な神経活動は働き蜂を単に高温に曝しただけでも誘導されたことから、蜂球を形成している働き蜂の脳で検出された神経興奮はおもに高温情報処理を反映すると考えられた。

1995年に小野正人博士（現玉川大教授）らは、在来種であるニホンミツバチは、天敵のオオスズメバチが巣に侵入すると、数百匹の働き蜂が取り囲んで「熱殺蜂球」を形成し、飛翔筋を震わせ、46～47℃まで発熱してオオスズメバチを蒸し殺すことを発見した。ニホンミツバチとオオスズメバチの致死温度はそれぞれ49℃と45℃であり、この差を利用して敵を蒸し殺すのである。欧州原産のセイヨウミツバチが蜂球を形成しないことから、オオスズメバチと棲息域が重複するニホンミツバチが特異に獲得した行動様式とされる。しかし、この蜂球形成がどのような脳の働きにより産み出されるかは不明である。

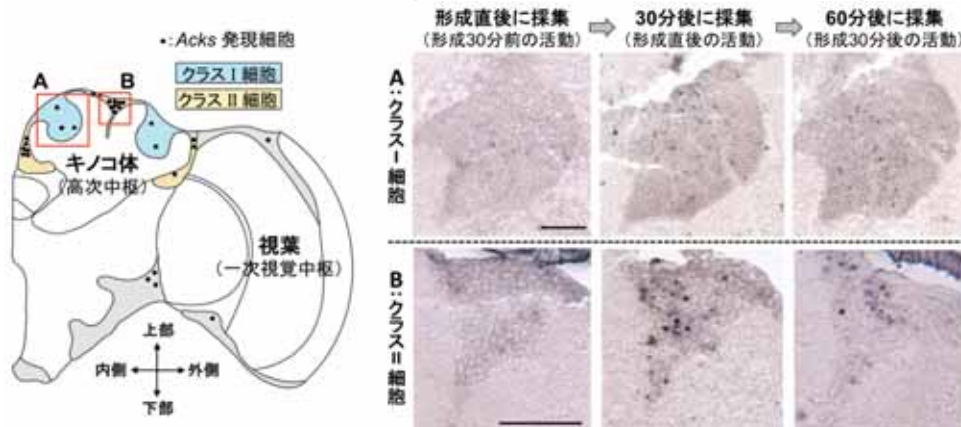
2007年に木矢剛智博士（当時当研究室大学院生、現金沢大特任助教）らはセイヨウミツバチから、その発現が神経興奮のマーカーとなる初期応答遺伝子を同定し、*kakusei*（覚醒）と命名した。今回われわれは*kakusei*の相同遺伝子(*Acks*と命名)をニホンミツバチから同定し、これを用いて蜂球形成している働き蜂脳の興奮領域を調べた（表紙写真）。その結果、蜂球形成直後の働き蜂では顕著な神経興奮は検出されないが、30分後には脳のキノコ体の一部のニューロンが興奮していた（図）。キノコ体は感覚統合の高次中枢であり、シヨウジョウバエでは記憶・学習に必要である。同様の神経興奮は働き蜂を実験室で

蜂球内と同じ高温（46℃）に曝しただけでも誘導された。いっぽう、働き蜂を、蜂球から放出されるミツバチの警報フェロモンに曝した場合にはこうした神経興奮は誘導されなかった。

このことは、蜂球を形成している働き蜂脳の神経興奮は、蜂球内の高温情報により誘導されることを示唆している。蜂球形成では蜂球内温度を46～47℃に保つことが重要である。高温で神経興奮が誘導されたことから、この神経興奮は飛翔筋の振動を抑え、蜂球内温度を調節する「サーモスタット」のような役割を担うのかも知れない。

恒温動物では、運動で高温を発生し、敵を攻撃する例は知られてない。ミツバチは発熱して巣内温度を35℃程度に保つが、敵を熱殺できるのはニホンミツバチだけである。進化の過程でどの程度の試行錯誤が繰り返されると、自分より敵の致死温度が低いことを利用した行動様式が獲得されるのだろうか。ミツバチはヒトの言語以外では唯一、尻振りダンスという記号的コミュニケーション能力をもつ動物でもある。ミツバチの脳は、動物の行動進化の最先端の「実験室」なのかも知れない。なお、この研究は東大、玉川大、金沢大の共同研究として実施し、A. Ugajin *et al.*, *PLoS ONE* 7(3), e32902 (2012) として論文発表した。

(2012年3月15日プレスリリース)



「熱殺蜂球」を形成している働き蜂脳の神経興奮。(左模式図) 脳右半球における *Acks* 発現細胞 (=興奮した神経細胞、黒点で示す) の分布。クラスI (青色) よりクラスII細胞 (黄色) が多く興奮している。(右写真) 左模式図に赤枠で示す、クラスI (A) とクラスII細胞 (B) における蜂球形成直後 (左)、30分後 (中)、60分後 (右) の *Acks* 発現細胞の分布を *in situ* hybridization 法により調べた。黒染された細胞が *Acks* 発現細胞で蜂球形成後30分と60分に採集した働き蜂のクラスII細胞で顕著に見られる。

宇宙線加速の新理論：乱流磁気リコネクション

星野 真弘（地球惑星科学専攻 教授）

物理学者フェルミが1949年に提唱した宇宙線の加速機構「フェルミ加速」は、ランダムに運動する「磁気雲」と衝突を繰り返すことで宇宙線が加速されるというメカニズムであった。今回の研究では、相対論的プラズマ粒子コードによる数値シミュレーションを用いて、フェルミが考えた磁気雲の代わりに、磁気リコネクションによる「磁気島」との衝突を考えることで、宇宙線の加速効率が著しく向上することを明らかにした。この加速メカニズムは、非熱的高エネルギー粒子で満たされた宇宙、とくにパルサー星雲や宇宙ジェットなどでの宇宙線加速として有望である。

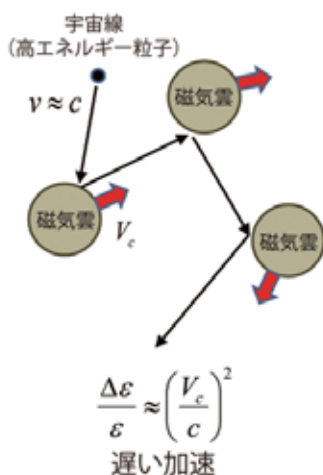
宇宙空間を飛び交う高エネルギー粒子の放射線のことを宇宙線とよぶが、宇宙線研究の歴史は1912年頃、V.F.ヘス（Victor Franz Hess）の気球実験に始まる。ヘスは、当時地球内部から来ていると考えられていた放射線を気球に乗って測定したところ、驚くことに放射線強度は高度が上がるほど強くなることを発見し、1936年にはノーベル賞を受賞した。宇宙線の起源については、今年が発見から100年目を迎えるが、未解決問題が山積している（2008年5月号「理学のキーワード第13回」参照）。

宇宙線（高エネルギー粒子）の加速研究で、いまでも基本となっているのが「フェルミ加速」である。フェルミ加速は、図左に示したように、宇宙に存在する磁場を伴った沢山の散乱体（磁気雲）の乱雑な運動（乱流）により、粒子が何度も散乱されエネルギーを獲得するメカニズムのことである。粒子と散乱体とが正面衝突するときはエネルギーを得るが、追突（後面からの衝突）のときはエネルギーを失う。正面衝突と追突が混在しているときは、正面衝突の方が追突よりも発生確率が高いので、正味としてエネルギーを得ることができる。しかし、この加速効率（一回の散乱で獲得する平均エネルギーの増加率）は、（乱流速度 V_c ） / （光速 c ）の2乗程度の小さな量となるので、

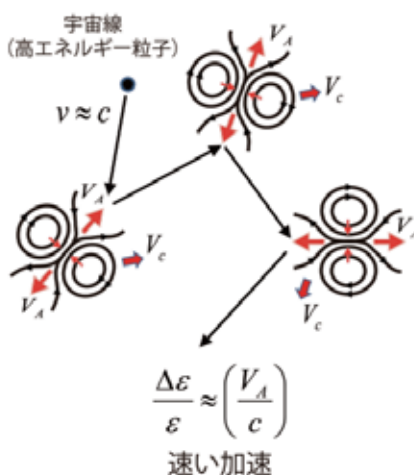
宇宙線を説明するメカニズムとしては効率が悪い「遅い加速」であった。この遅い加速の困難を克服するために1970年代後半には、マッハ数の大きな衝撃波の上下流の乱流場を使った衝撃波フェルミ加速が提唱された。この加速効率は、（衝撃波速度 V_s ） / （光速 c ）の1乗程度となることが示され、高効率の加速として今日まで広く受け入れられている。

しかし高エネルギー天体の観測が進むにつれて、衝撃波フェルミ加速だけではなく磁場エネルギー変換（磁気リコネクション）による加速も重要だと考えられるようになってきた。実際、太陽コロナや地球・惑星磁気圏での高エネルギー粒子は、磁場のエネルギーを爆発的に解放することで作られている。爆発現象を担うメカニズムは、「磁気リコネクション」とよばれる、磁場極性が異なる領域での磁力線の繋ぎ替え過程である（2010年1月号「理学のキーワード第23回」参照）。磁力線の繋ぎ替えに伴い、磁場のエネルギーがプラズマの運動エネルギーに変換され、プラズマは、アルフベン速度（磁場の強さに比例し、密度の平方根に反比例）のジェット流を作る。この磁気リコネクションが作る乱流ジェット場を、磁気雲の代わりに利用したのが、今回の研究である。相対論的プラズマ粒子コードを用いて乱流磁気リコネクションの数値シミュレーションを実施すると、「磁気島（磁力線の閉曲線）」が多数形成された（図右）。熱的プラズマは磁気島内に閉じ込められるが、高エネルギー粒子は磁気島の外側に局在化する性質を発見した。この乱流リコネクションの性質により、磁気島近傍のジェット流と選択的に高エネルギー粒子が衝突することで、加速効率（アルフベン速度 V_A ） / （光速 c ）程度の「速い加速」が実現していることを示した。磁気リコネクションによる粒子加速の研究は、最近いくつかの大きな新しい進展があり、今回の研究と併せて今後の進展が期待される。本研究は、M. Hoshino, *Physical Review Letters*, 108, 135003 (2012) に掲載された。

物理学者フェルミが提唱した宇宙線加速



磁気リコネクションによる宇宙線加速



■ 従来のフェルミ加速と、本研究で提案した新しい加速モデルの模式図

(2012年3月28日プレスリリース)

原子核の「歪な変形」の謎を解く

大塚 孝治 (物理学専攻 教授)
野村 昂亮 (物理学専攻 博士課程修了^注)

原子核は形をもち、球か楕円である。楕円の場合の多くは、断面をうまく切ると円になる「端正な変形」(軸対称変形)である。いっぽう、どう切っても円にならない(つまり楕円になる)「歪な変形」(3軸非対称変形)のものもある。それを理論的に発現させる機構は数十年來の謎であり、歪な原子核で観測される励起準位の特徴的なパターンも、説明が難しかった。それを「相互作用するボソン模型」を微視的に導出する東大グループの一連の成果の一環として解明し、今後はどの原子核でどのように歪な変形が起こるか予言できるようにもなった。

原子核は孤立した量子系で、しかも密度はほぼ一定なので、表面が明瞭であり、原子核自らが決める形を成す。その形のパターンは、図に示されているように、(1) 球、(2) アメリカン・フットボールのような扁長で端正な楕円体(プロレート変形)、(3) みかんのような扁平で端正な楕円体(オブレート変形)、(4) それら以外の歪な楕円体、に分類される。(2)の場合が多数派であり、(3)が少ないのは本稿のテーマとは別の興味深い謎のひとつである。

これらの変形は原子核を構成する多数の核子(陽子と中性子の総称)が参加して起こる集団運動のために生じ、原子核を支配するダイナミクスの複雑さからは想像もつかない単純で美しい規則性を生じる。歪な変形に関しては1950年代に、ある決まった幾何学的な形をとるというダヴィドフ・フィリポフ模型や、さまざまな形状の重ねあわせであるというウィレット・ジャン模型があり、よく参照されるものの、どちらも実験データを説明できてはいない。現象論としては成功している「相互

作用するボソン模型」も、歪な変形に関してはウィレット・ジャン模型と同等になり、同じ問題が生じる。

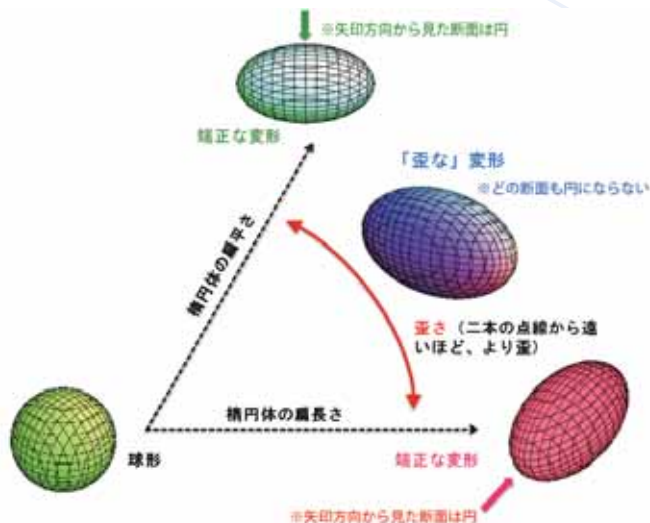
東大グループでは、原子核の密度汎関数法という核子多体系のミクロな理論から出発し、核子の集団的な運動をボソンによって表して、相互作用するボソン模型の導出や予言能力獲得に成功してきた。本研究では、上に述べた歴史的背景も踏まえつつ、歪な変形を研究した。

原子核の変形はほとんどの場合、適当なパターンのボソン間の2体力で記述できる。ところが、歪な変形を起こした原子核で発生する附加的な結合エネルギーは、こうした2体力では説明できず、3個のボソンの間に同時に働くボソン3体力を考慮することで、初めて説明が可能とわかった。ボソン3つが特定の状態を取る時に働く力は、3軸で異なる長さをもつ楕円体が安定化される機構を表わす、と解釈できる。ボソン3体力の現象論的研究は以前よりあったものの、本研究では、それが統一的でミクロな枠組の中での帰結として導かれ、3体力の必然性とその強さが示された。それによる、オスミウム190原子核の実験データの詳細な分析、ルテニウム、バリウム、白金、オスミウムのアイソトープの系統的な解析により、実験との一致が示された。また、未知の原子核での歪な変形の予言も可能になった。

このようにして長年の課題のひとつが解決されたこの研究は東大とクロアチアのザグレブ大学の共同研究の成果でもある。本稿の筆者に加えて同大学のD. ヴレテナー(Dario Vretnar)教授、T. ニクシチ(Tamara Niksic)助教が、清水則孝本研究科特任准教授とともに共著者となり、*Physical Review Letters* 誌108巻132501に出版された。筆者の一人の野村は2012年3月まで本研究科物理学専攻博士課程に在籍し、本研究を含む研究成果により本学理学系研究科研究奨励賞を修士、博士の2回にわたって受賞した。

(2012年3月30日プレスリリース)

注) 現所属：学振海外特別研究員(ケルン大学原子核物理学研究所)



原子核の表面の変形。球形の原子核の扁長さが増すとアメリカン・フットボール型(赤)の回転楕円体に、扁平さが増すと鏡餅型(緑)の回転楕円体に変形する。これらでは、断面をうまく選ぶと円になり、端正な変形とよぶことにする。二本の点線からのずれが「歪さ」に対応し、ずれが大きいほどより歪な形をとり、どの断面も円にならない。

細胞内シグナリングの多重通信システム

久保田 浩行 (生物化学専攻 助教)
黒田 真也 (生物化学専攻 教授)

生体内のインスリン分泌は一過性、持続性、周期的振動など複数の時間パターンを示し、それぞれ異なる生理作用を制御することが知られているが、そのメカニズムは不明であった。われわれは、実験とシミュレーション解析により、インスリンの複数の時間パターンをシグナル伝達経路のひとつであるAKT経路が多重に通信して、下流分子がそれぞれ選択的に応答することにより多彩な生理作用を制御することを見出した。この結果は、細胞は、限りある種類の分子を用いて効率よく情報処理を行うために、多重通信システムを用いていることを示している。

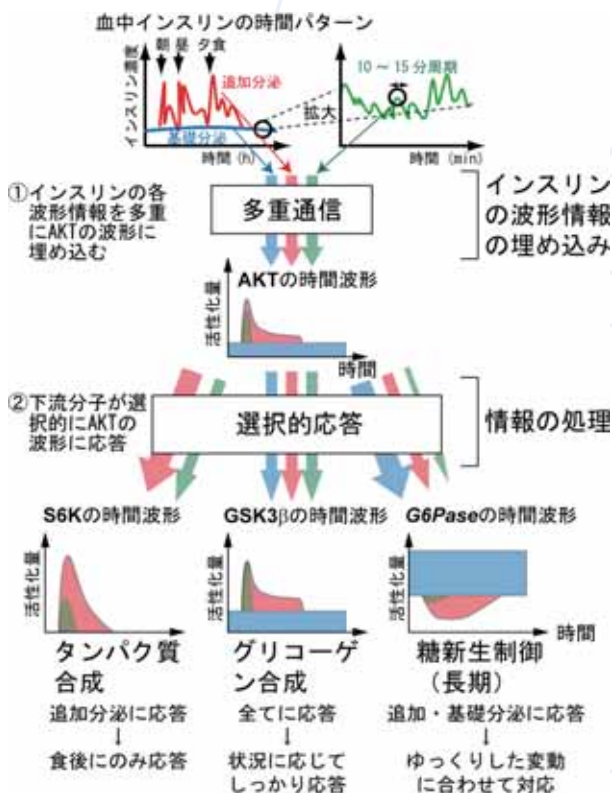
細胞は限られたシグナル伝達経路を用いて外界の変化という複雑で多くの情報を処理しなくてはならない。これを達成するために、細胞は分子の組み合わせにより情報を通信することが知られている。近年、われわれはこの分子の組み合わせ以外に、分子の時間変化（波形）に情報を埋め込み通信処理する「時間情報コーディング」の概念を世界に先駆けて提唱している。

インスリンは血糖値を下げることのできる唯一のホルモンであり、すい臓から分泌される。糖尿病との関係は深く、いくつかの原因によりインスリンに対する応答性が低下すると糖尿病になることが知られている。生体内におけるインスリンの分泌

は、食後に一過的に分泌される追加分泌や空腹時にも微量に分泌される基礎分泌、15分程度の周期波形からなる血中波形など複数の時間波形成分の存在が知られている（図の上段）。さらに、インスリン作用のいくつかはこれらの波形に特異的に制御されていることが報告されているが、そのメカニズムは不明であった。

われわれは実験により、インスリン作用の中心的分子であるAKTとその下流でタンパク質合成に関与するS6K、グリコーゲン合成に関与するGSK3 β 、長期の糖新生抑制に関与するG6Paseの活性化の時間パターンを取得し、コンピューターシミュレーションを用いてこれらの波形を再現するモデルを作成した。その結果、上流に位置するAKTがインスリンの複数の時間波形を多重に通信して、下流に位置するS6K、GSK3 β 、G6Paseを選択的に制御できることを明らかにした（図）。さらに、下流の3つの分子が、制御構造や酵素の性質の違いにより、AKTに埋め込まれた多重の情報をそれぞれ選択的に取り出していることを明らかにした。その結果、S6Kは追加分泌には応答できるが基礎分泌や15分の刺激には応答できないこと、G6Paseは追加分泌や基礎分泌には応答できるが、15分の刺激には応答できないこと、さらにGSK3 β はいずれの刺激にも応答できることが明らかになった。本研究により、生体内におけるインスリンの複数の時間波形が同時にAKTの波形に埋め込まれ、AKTがこれらの情報を多重に通信することで下流の分子を選択的に制御し、インスリンの異なる生理作用が生まれることを明らかにした。

本研究は、シグナル分子は制御情報をコードする媒体であり、シグナル伝達経路上を伝わる時間パターンが情報の実態であるという「時間情報コーディング」の概念を生理的意義にまで踏み込んで実証した。また、本研究の概念を用いることで、糖尿病や他の多くの周期性をもつホルモン異常の治療に応用できると考えられる。本研究はH. Kubota *et al.*, *Molecular Cell* 46, 1 (2012) に掲載された。



① 3つの血中インスリンの波形（上段）の情報は多重にAKTの時間波形に埋め込まれる（青：基礎分泌、赤：追加分泌、緑：15分の刺激）。
② AKTの下流のS6K、GSK3 β 、G6Paseは分子の制御構造や酵素の性質の違いにより、AKTに埋め込まれた多重の情報をそれぞれ選択的に取り出して応答している（矢印の太さが応答のしやすさを表現している）。

(2012年5月25日プレスリリース)