

論文の内容の要旨

Studies on the comprehensive generation of various phyllotactic patterns with a predominant focus on uncommon phyllotaxes

(特異な葉序に着目した多様な葉序パターンの包括的生成に関する研究)

氏 名 米倉 崇晃

序論

葉の茎周りの配列様式のことを葉序と呼ぶ。葉序のパターンは、シュート頂分裂組織辺縁部において、新たな葉原基が先行する原基とどのような位置関係で作られるかによって決定する。多くの植物は、二列互生、フィボナッチ螺生（開度が黄金角に近い螺生）、十字対生、三輪生といった限られた葉序パターンのいずれかをとる。この理由については古くから研究されてきており、先行する原基から離れた点に新たな原基を形成させる機構が窺われていた。

このような機構を仮定した数理モデルの中で代表的なものに Douady と Couder のモデル（DC モデル；互生に特化した DC1 とより一般的な DC2）がある。DC モデルでは、原基が新たな原基形成を阻害する作用を周囲に及ぼし、それが原基形成位置を制御していると仮定している。DC モデルを用いたコンピュータシミュレーションにより、DC1 が互生葉序の特徴の多くを再現できること、DC2 が輪生を含む主要な葉序パターンを全て生成できること、パラメータの設定によって生じるパターンが切り替わることが明らかにされている。

しかし、DC モデルでは説明のできない事象がいくつか存在する。その 1 つがコクサギ型葉序（図 1A, B）の生成である。コクサギ型葉序は植物の遠く離れた分類群で散発的に見られることから、植物に共通の機構で形成されると考えられるが、DC モデルを用いたコンピュータシミュレーションでは、コクサギ型葉序の生成が見られていない。また、DC モデルは螺生におけるフィボナッチ螺生の優占を十分に説明できているとも言い難い。少なくともこれらの点で、DC モデルは不完全である。

さらに、葉序の中には、従来のモデルで仮定されているような、阻害作用を基本とする機構では全く説明できないパターンも存在する。その最たるものがコスツス型葉序（図 1C, D）である。コスツス型はショウガ目コスツス科に特有の螺生葉序で、開度が小さい急な螺旋に特徴がある。コスツス型のパターンは、葉同士が互いに離れて形成されるという基本則から逸脱しているため、葉序研究の「真の謎」と呼ばれている。

こうしたことから、コクサギ型葉序とコスツス型葉序はいずれも、葉序パターンの包括的な生成機構を理解する上で重要な意味を持つと言える。そこで本研究では、これらの特異な葉序に着目し、その生成要件から、葉序パターン生成の枠組みの検討を行った。

結果と考察

1. コクサギ型葉序の生成要件

コクサギ型葉序を示す代表的な植物種であるコクサギ (*Orixa japonica*) について、発達中の冬芽の形態学的解析を行い、葉原基が 180° 、 90° 、 180° 、 270° の開度周期で1つずつ発生していることを確認した(図 2A)。また、開度周期に合わせて葉間比が振動していることを捉えた(図 2B)。DC モデルの理論的解析から、葉原基が発する阻害作用が一定であることが、コクサギ型葉序が成立しない原因となっておりと考えられたため、阻害作用の原基齢依存的な変化を導入した拡張 DC モデル(EDC モデル; DC1 を拡張した EDC1 と DC2 を拡張した EDC2)を構築した。EDC モデルを用いたシミュレーションの結果、EDC2 において、開度周期からコクサギ型と判断されるパターンの生成が、阻害作用の漸増の起こる、ある程度広いパラメータ空間で見られた(図 3)。このパターンの葉間比が実際のコクサギの葉序と同様の振動を示したことから、コクサギ型葉序の再現が裏付けられた。さらに阻害作用の原基齢依存的な増大を仮定した EDC2 は、フィボナッチ螺旋の優占を DC モデルよりよく説明できることも分かった。以上のことから、阻害作用の増大は、コクサギ型葉序を示す種だけではなく、植物一般に広く通底するものと考えられた。

2. 阻害作用の原基齢依存的増大の分子的背景

葉原基発生の初発段階は、オーキシン濃度の高い細胞に向けてオーキシンを輸送する、極性輸送の再編と、それに伴うオーキシン集中部の自律的形成によって説明されている。このオーキシンモデルでは、オーキシン集中部が周囲からオーキシンを奪うことが、DC モデルの阻害作用に相当する。これより、EDC モデルにおける阻害作用の原基齢依存的な増大が、オーキシンを奪う範囲の拡大を反映している可能性を考えたが、オーキシン輸送特性を一定として検討した結果、タイムスケールが全く合わないことが判明した。そこで、阻害作用の増大に対応するよう、オーキシン輸送特性の原基齢依存的な変化を織り込んだオーキシンモデルを新たに構築し、シミュレーション解析により、コクサギ型葉序が生じる条件を探索した。しかし、コクサギ型に近いパターンが一過的に生成することはあったものの(図 4)、どのような条件でも安定には至らなかった。このことから、コクサギ型葉序の安定化には、オーキシンに依らない別の機構も関与している可能性が示唆された。

3. コスツス型葉序の生成要件

コスツス・メガロブラクテア (*Costus megalobracteata*) の葉序の形態学的解析の結果、コスツス型葉序は小さい開度を持つとともに、極めて大きな葉間比を持つことが分かった(図 5)。これらの特徴から、コスツス型葉序の生成では、原基形成の制御要因として阻害場だけではなく、葉原基によって形成されるなんらかの誘導場が関わっていることが示唆された。そのため、EDC2 に仮想的な誘導作用を導入した誘導阻害モデル(YS モデル)を構築し、コンピュータシミュレーションを行った。ほとんどのパラメータ

条件では葉原基自体ができないか、EDC2 と全く同じパターンが生成するかのどちらかであったが、その境界の、原基形成阻害作用と原基形成誘導作用の漸増が拮抗するごく狭い条件で、コスツス型の葉序パターンが見られた (図 6B)。この条件ではわずかな設定の違いにより、コスツス型だけでなく、偏二列互生も出現した (図 6C)。この結果は、コスツス型も偏二列互生もショウガ目で見られる葉序パターンであることと符合しており、YS モデルを支持するものと考えられた。また、コスツス・メガロブラクテアの若い芽生えの茎頂を観察したところ、初期の葉では比較的大きかった開度が、後発の葉では小さくなっていたが、芽生えの成長過程に一般的なシュート頂分裂組織の拡大を想定すると、YS モデルでこの開度の変化が合理的に説明できた。このことから、YS モデルの妥当性が支持された。

まとめと展望

本研究により、原基形成阻害作用の原基齢依存的な増大が葉序パターンの生成の枠組みの一部をなしており、とくにコクサギ型葉序の成立には必須の要件となっていることが示された。また、原基形成阻害作用と原基形成誘導作用の原基齢依存的漸増が拮抗したときにコスツス型葉序が実現することが判明し、初めて誘導作用の存在が示唆された。今後、これらの実体の探究によって、葉序のパターンをもたらす根元的機構の理解がさらに深まることが期待される。

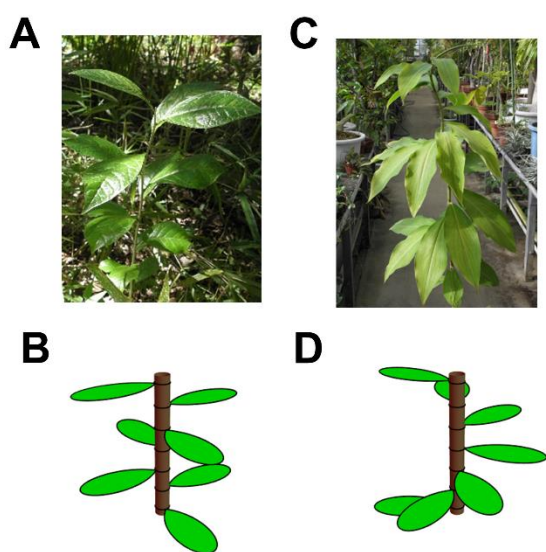


図1. コクサギ型葉序とコスツス型葉序

- (A) コクサギ (*Orixia japonica*) .
- (B) コクサギ型葉序の模式図 . 互生の一様で、開度が $180^\circ \rightarrow 90^\circ \rightarrow 180^\circ \rightarrow 270^\circ \rightarrow \dots$ という周期的変化を示す点を特徴とする.
- (C) コスツス・メガロブラクテア (*Costus megalobracteata*) .
- (D) コスツス型葉序の模式図. 螺生の一様で、開度がきわめて小さい点を特徴とする.

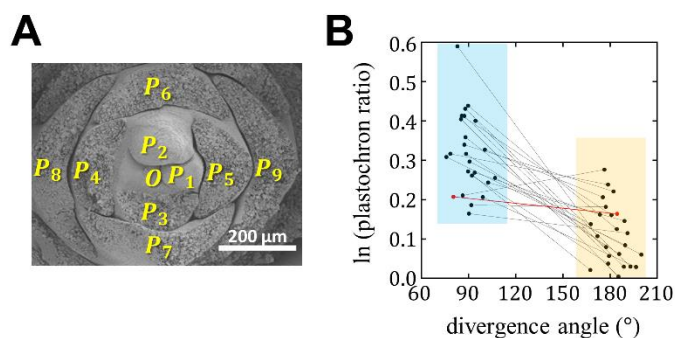


図2. コクサギの葉序の形態学的解析

- (A) コクサギの冬芽の茎頂. P_3 以降の原基は取り除いた.
- (B) コクサギの葉序の開度と葉間比. 各データは $P_1 - P_2$ 及び $P_2 - P_3$ から取得した. 同じ個体からとったデータ同士を線で結んだ.

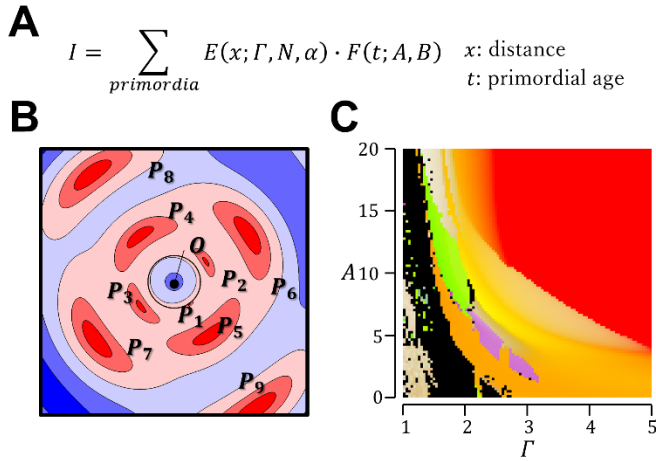


図3. EDC2のコンピュータシミュレーション

- (A) EDC2において阻害場を規定する式. 各原基からの阻害の影響は, 原基の発する阻害作用の大きさと原基からの距離の積で決まる.
- (B) EDC2のシミュレーションで生成したコクサギ型葉序. 赤は阻害の影響の強い領域, 青は阻害の影響の弱い領域を示す.
- (C) EDC2のパラメータ空間における生成パターンの分布. 紫がコクサギ型, 赤が二列互生, 橙がフィボナッチ螺旋を示す.

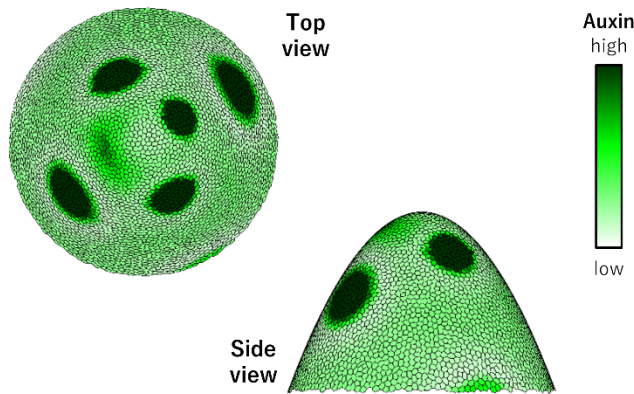


図4. オーキシン輸送特性の変化を仮定したオーキシンモデルのコンピュータシミュレーション
一時的に出現したコクサギ型葉序様のパターンを示す.

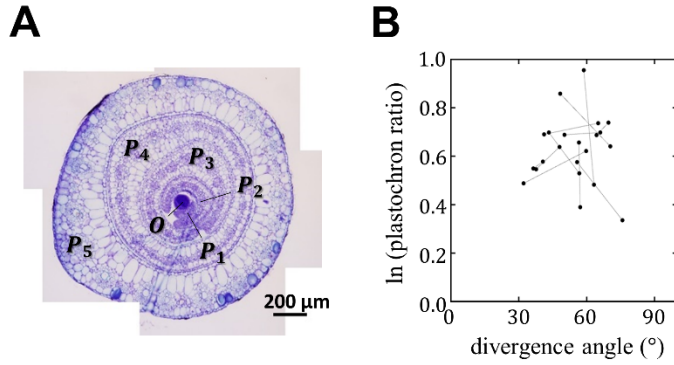


図5. コスツス・メガロブラクテアの葉序の形態学的解析

- (A) コスツスの茎頂の横断切片.
- (B) コスツスの葉序の開度と葉間比. 各データは $P_1 - P_2$ 及び $P_2 - P_3$ から取得した. 同じ個体のデータを線で結んでいる.

A

$$Y = \sum_{\text{Induction}} \sum_{\text{primordia}} E_Y(x; \Gamma_Y, N, \alpha_Y) \cdot F_Y(t; A_Y, B_Y)$$

$$S = \sum_{\text{Inhibition}} \sum_{\text{primordia}} E_S(x; \Gamma_S, N, \alpha_S) \cdot F_S(t; A_S, B_S)$$

x : distance t : primordial age

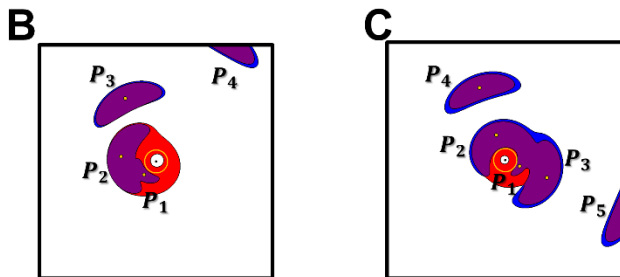


図6. YSモデルのコンピュータシミュレーション

- (A) YSモデルにおいて誘導場と阻害場を規定する式.
- (B) YSモデルのシミュレーションによって生成したコスツス型葉序. 青が誘導の, 赤が阻害の及んでいる領域を示す.
- (C) YSモデルのシミュレーションによって生成した偏二列互生. 青が誘導の, 赤が阻害の及んでいる領域を示す.