

論文審査の結果の要旨

氏名 米倉 崇晃

本論文は5章からなる。第1章は緒言、第5章は結言である。研究内容は大きく3つに分けられ、第2章～第4章に記述されている。

第1章では、植物の葉の配列様式、すなわち葉序について、パターン形成の観点から、研究の歴史と現状がまとめられている。まず過去の研究を振り返り、シュート頂分裂組織の辺縁部で、既存の葉原基からできる限り距離を取るように、新しい原基が発生するという原則が見出されたこと、この原則の背景として原基の周囲に新原基形成を妨げる阻害場を想定し、それによって葉序パターンを説明しようとするモデルが提案されたことが概説されている。とくに阻害場モデルを代表する Douady と Couder のモデル (DC モデル; 互生に特化した DC1 と輪生も扱える DC2) に関しては、各原基が一定の阻害作用を発揮し、その影響が距離とともに減衰するとの仮定の下、主要な葉序を安定パターンとして生み出せることが紹介されている。また分子レベルでは、オーキシンの濃度勾配と極性輸送の間にはたらく正のフィードバック制御がオーキシン集中部を生み出し、この集中部に葉原基が発生すると考える、オーキシンモデルが有力視されていること、オーキシンの収奪が DC モデルの阻害作用に相当することが述べられている。その上で、これらの研究には、主要でない葉序パターンを捉え切れていない、フィボナッチらせんの圧倒的優越を説明できていないなど、不十分な点があるとの認識が示されている。そして、これを踏まえ、コクサギ型とコスツス型という特異な葉序に着目した解析から、葉序パターン生成の基本機構を見直すという、研究の目的が述べられている。

第2章では、コクサギ型葉序の生成要件が検討されている。コクサギ型葉序は、開度が 180° 、 90° 、 180° 、 270° という周期的変化を示す4列互生で、いくつかの分類群に散見される。本章ではまず、コクサギの冬芽の観察により、実際のコクサギ型葉序の形態的特徴が記載されている。数理モデル解析では、DC モデルがコクサギ型葉序を生成し得ないことを明らかにした上で、阻害作用に原基齢依存的な変化を導入した拡張 DC モデル (DC1 を拡張した EDC1 と DC2 を拡張した EDC2) を構築してシミュレーションを行っている。その結果、EDC2 において阻害作用の増大を遅く緩やかに設定したときに、コクサギ型葉序の実現に成功している。さらに EDC2 ではフィボナッ

チらせんの優越度が高まるなど、自然界の葉序パターンの存在比がよく反映されていることも示され、これらを考え合わせて、原基齢に伴う阻害作用の増大が広く葉序パターン生成機構の重要要素となっていることが論じられている。

第3章では、阻害作用の増大について、オーキシンモデルとの対応が検討されている。まず時間スケールの考証から、この増大にはオーキシン輸送特性の変化が必要であることを示し、次にそうした変化をオーキシンダイナミクスに取り入れて、バーテックスモデルによるシミュレーション解析を行っている。結果としてコクサギ型パターンは一時的に生じたものの、長くは維持されなかったことから、コクサギ型葉序の成立には、オーキシン輸送特性の変化に加えて、何らかの安定化機構が関与する可能性が論じられている。

第4章では、コスツス型葉序の生成要件が検討されている。コスツス型葉序は、開度がきわめて小さく、急ならせんを描く点で他のらせん葉序と区別され、阻害場モデルと根本から合わないように見えることから、葉序研究における真の謎とも言われている。本章では、EDC2ではコスツス型葉序が生じ得ないことを示した後に、既存原基が新原基形成に対し阻害と同時に誘導的作用も及ぼすと仮定した誘導阻害場モデル（YSモデル）を構築して、コスツス型葉序の生成を模索している。YSモデルを用いた解析から、誘導域と阻害域の拡大が適度に拮抗したときにコスツス型葉序が生じること、コスツス型葉序における初期の開度変化が再現できることなどが明らかとなり、これらに基づいて誘導場の妥当性が論じられている。

第5章では、以上の研究が総括され、総合的な考察と結論、今後の展望が述べられている。

研究全体を通して得られた結果は多大であり、葉序パターンの生成機構に関し、重要な新知見と新たな理論的枠組みを提示している。本論文は、これらの成果を正確な図表と明快な英文で記述している。結果の考察では、丁寧な論考により合理的な結論が導かれている。また、当該分野の文献は、不足なく適切に引用されている。

なお、本論文に記載された研究は、岩元明敏、藤田浩徳、杉山宗隆の各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および論証を行ったもので、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。