

博士論文

スイレンの理論形態モデル：花形態のデザインに向けて

切江 志龍



《Soui-Renn – A figure of impression》

Shota Ishida and Shiryu Kirie, 2019

献辞

故・若林三郎，富子への献花として

目次

扉絵	2
献辞	3
序論	7

第1章 育種の美学とスイレンの園芸史

1-1 議論の背景	10
1-2 園芸文化における文化	11
1-3 芸術における育種	12
1-4 スイレンの花の形態形成	15
1-5 スイレンの園芸史および文化史における状況	16
1-6 理論形態学の概説	20
1-7 本章のまとめ	22

第2章 スイレン(*Nymphaea*)の花被片形状の解析及び花型との関連

2-1 背景	24
2-2 材料と方法	29
2-2-1 材料	29
2-2-2 ImageJによる計測	33
2-2-3 楕円フーリエ解析	33
2-2-4 花型の割り当て	34
2-3 結果	34
2-3-1 花型ごとの花被片のアスペクト比の比較	34
2-3-2 花型ごとの花被片枚数の比較	39
2-3-3 花型ごとの花被片面積の比較	41
2-3-4 楕円フーリエ係数の主成分分析	44
2-4 考察	49
2-4-1 花被片のアスペクト比, 枚数, および面積の解析	49
2-4-2 花被片の楕円フーリエ解析	52
2-5 結論	52

第3章 スイレンの三次元花形態の定量的記述のための理論形態モデル

3-1 背景	54
--------	----

3-2	材料と方法	58
3-2-1	着生順に沿った花器官形状の遷移	58
3-2-2	らせん葉序	61
3-2-3	花器官の仰角	63
3-2-4	形態空間解析	67
3-2-5	材料	68
3-2-6	画像解析	71
3-2-7	幾何学的指標量を用いた花形態のシルエット解析	72
3-3	結果	72
3-3-1	理論形態モデルと形態空間	72
3-3-2	スイレンの花被片の形態解析	74
3-3-3	凸包を用いた花形態シルエット解析	78
3-4	考察	81
3-4-1	スイレンの花形態モデルとその適用性	81
3-4-2	観測データとモデル構造	83
3-4-3	特徴指標の性質と花シルエットの指標量	83
3-5	結論と展望	83

第4章 RAD-seq データを用いたスイレン形態のゲノミック予測

4-1	背景	85
4-2	材料と方法	87
4-2-1	スイレンの採取および DNA 抽出	87
4-2-2	RAD-seq ショートリードのトリミング, リファレンスゲノムへのマッピング, および遺伝子型の決定	92
4-2-3	形質の表現型データの準備	92
4-2-4	主成分分析および集団構造解析	93
4-2-5	ゲノムワイド関連解析およびゲノミック予測	94
4-3	結果	96
4-3-1	主成分分析	96
4-3-2	ゲノムワイド関連解析	106
4-3-3	ゲノミック予測	109
4-4	考察	111
4-4-1	育種家と育成品種の関連	111
4-4-2	遺伝子型と品種の特性との関連	112
4-4-3	GWAS およびゲノミック予測	113
4-5	結論と展望	114

第5章 スプライン曲面を用いたスイレン花形態モデルの拡張および花形態再

構築

- 5-1 背景 …… 116
- 5-2 材料と方法 …… 118
 - 5-2-1 花形態のモデリング …… 118
 - 5-2-2 花被片 …… 118
 - 5-2-3 花托 …… 124
 - 5-2-4 雄蕊 …… 126
 - 5-2-5 花の開度 …… 127
 - 5-2-6 花被片輪郭の画像からの花形態再構築 …… 129
 - 5-2-7 マーカー遺伝子型からの花形態予測 …… 133
- 5-3 結果 …… 136
 - 5-3-1 花被片画像および予測された表現型から生成されたモデルの比較 …… 136
 - 5-3-2 仮想的なマーカー遺伝子型から予測された表現型からの花形態再構築 …… 142
 - 5-3-3 交配シミュレーションから予測された表現型からの花形態再構築 …… 145
- 5-4 考察 …… 148
 - 5-4-1 花被片画像および予測モデルから再構築された形態モデルの表現能力および課題 …… 148
 - 5-4-2 仮想的なマーカー遺伝子型に基づく花形態の特徴 …… 149
 - 5-4-3 交配シミュレーションから得られた花形態モデル …… 150
- 5-5 結論と展望 …… 151

第6章 総合考察

- 6-1 総括 …… 153
- 6-2 本論文の意義及び課題 …… 155
- 6-3 花の「デザイン」と「造形」に向けて …… 157
- 6-4 睡蓮の育種史とその展望 …… 158

用語集 …… 160

摘要 …… 163

謝辞 …… 167

参考文献 …… 169

序論

モネの絵画『睡蓮』は印象派を代表する巨匠の晩年期の集大成であり、知らない人はほとんどいないだろう。この連作はモネがジヴェルニーの邸宅の庭に植えた色とりどりのスイレンを画題としており、水面のまどろむような静謐さが描かれている。では、これらの絵画の主役たるモネの「スイレン」についてはどの程度のことがわかっているのだろうか。意外なことに、モネのスイレンは 19 世紀末から 20 世紀初頭にかけてフランスやアメリカで作出された品種であり、人為的に改良ないし移入された植物である。一見「ナチュラル」な存在として語られるスイレンの存在そのものが実は『睡蓮』という作品に描かれた人為的な「作品」であることは、少なからず意外性をもって受け入れられることが多い。

本論文はスイレン（睡蓮, *Nymphaea*）の品種改良について、主として理論的な方法論を用いその多様な花形態の特徴の多様性について研究した結果をまとめたものである。材料には日本の植物園で提供していただいたスイレンのほか、かつてモネの庭の植物を提供した園芸家ラトゥール＝マルリアク（Joseph Bory Latour-Marliac）のナーセリの協力のもと筆者自らフランスでフィールドワークを行い、『睡蓮』にゆかりのある 19 世紀後期のフランスの品種のデータを限定的ながら収集することができた。こうした材料を用いながら、モデルベースでのスイレンの花形態の解析や遺伝子型からの表現型予測を行い、花を「デザイン」していくことについて議論を展開したいと考えている。本論文では以下のような内容について報告する。なお、人名は論文全体を通し敬称略とした。

まず第 1 章では「育種の美学とスイレンの園芸史」と題してスイレンの育種史を俯瞰しつつ、花卉に限らない観賞目的での育種とその美学について興味深いプロジェクトや議論を紹介する。ここでいう「美学」とは美術批評の根底にあるような、感覚的判断と理性的判断の調停を目指す哲学的な学であり、育種を主題にしたものもすでにいくつもの話題が存在する。こうした「抽象的」議論は直接農学的な議論には関与しないという立場もあるかもしれないが、虚心坦懐に向き合えば花の育種において鑑賞価値あるいは「美」は本質的な要素であって、避けることができない概念であるはずである。筆者にできるのはそのうち目についたいくつかの例を拾い上げて多少の検討を加えるのみであるが、農学的な問題との接点を見出す助けになればと考える。また、スイレンについての基礎生物学的な先行研究についても紹介し、次章からの解析に備える。

続く第 2 章では、「スイレンの花被片形状の解析及び花型との関連」について検討する。スイレンに限らず観賞花卉ではしばしば花の形態的特徴を捉える定性的記述が存在し、園芸家の手に成るカタログ等にまとめられている。この章では花被片の形態解析を行い、その定量的な特徴と定性記述の間にある関係を探る。これは見方を変えると、花形態についての自然言語による記述を、花形態を構成する要素的な器官（花被片）の定量的な特徴に還元できるかという問いだといえる。花は複合的な器官であり、要素の分析から人間が認識するレ

ベルでの特徴についてどの程度のことが議論できるのか、あるいは専門家の主観的な記述がどの程度定量的な特徴として翻訳できるのかは、人間の感性が強く影響する花の育種を考える上で潤沢な情報を含むと期待される。

第3章では、「スイレンの三次元花形態の定量的記述のための理論形態モデル」の提案を通して、前章で検討した個別の器官の特徴を統合し、花全体としての特徴の定量化を試みる。その際、「理論形態モデル」という古生物学に由来するアイデアを用いて、スイレンの花の3次元形態を表現する。理論形態モデルの特長の一つは、パラメタの変化を通じてある生物器官について様々な形態バリエーションを可視化できる点であり、可視化は実在しない、あるいは未知の形態についても可能である。こうした新しいアプローチの導入により、スイレンの多様な花形態の定量化を目指すことが本章の目的となる。さらに簡易な指標量をもちいることで、表現された花形態のシルエット形状の幾何学的特徴を定量化し、導入した指標量が花のどのような特徴を反映することができるのか、そして形態パラメタの変動がそうした幾何学的特徴に影響するのかについて定量的に評価する。

第4章は「RAD-seq データを用いたスイレン形態のゲノミック予測」である。近年は次世代シーケンサーの普及に伴い、ゲノムワイドなマーカー遺伝子型の利用が容易になり、非モデル生物の大規模な遺伝子型の解析が一般化した。本章ではスイレンの温帯性園芸品種を中心に RAD-seq を行い、取得したマーカー遺伝子型を用いて集団構造の可視化とゲノムワイド関連研究ならびにゲノミック予測を試みた。マーカー遺伝子型の情報を表現型との関係において理解することで、園芸品種が示す多様な特徴がどのように成立したかという育種史についての手掛かりが得られるばかりではなく、それら特徴の多様性がどのような遺伝的基盤に基づいているか把握することで、こうした情報をこれからの育種に活かすことも可能となるだろう。

第5章は「スプライン曲面を用いたスイレン花形態モデルの拡張および花形態再構築」について議論する。第3章で提案した理論形態モデルはパラメタの数を抑えるために花被片の表現力を限定したモデルであり、実際の園芸品種が示す微妙な形状の違いを表現することができない。この章では植物モデリング用のライブラリである PlantGL を用い、拡張版のモデルを実装する。さらに、この拡張モデルを用いて花被片の画像データから花被片の輪郭形状を抽出し、構築された花被片モデルを組み合わせることで元の三次元花形態の復元を試みた。また第4章のゲノミック予測モデルから予測された形態パラメタや、仮想のマーカー遺伝子型から予測された形態パラメタを拡張版形態モデルに適用し、これらの可視化も行った。

第6章の総合考察ではこれらの結果のまとめを行う。各章の主要な結果と課題をまとめた後、各章の手法を統合することでスイレンの育種におけるある種の「デザイン論」の提示を試みた。ここではゲノミック予測モデルと理論形態モデルを活用することで定量的なパラメタを用いて目的とする花を「デザイン」し、「デザイン」した花をつける品種を作出する可能性と、その意義について考える。その後、スイレンの育種史の観点からこうした「デ

ザイン」のプロセスがもたらす「育種の美学」、そしてヒトと花の関係についての謎の提起をもって論文を締めくくる。

現代において大規模なゲノム情報やゲノム改変技術の品種改良への応用は非専門家からも大きな注目を集めている。ヒトはどこまで「自然」に介入を許されるのか、そして安全と安心は両立するのかといった議論が盛んになされている。そんな中、誰にもなじみ深く、ときに「無垢」の象徴のように扱われるモネのスイレンが人為的な園芸品種であることは、我々の先入観に一石を投じるだろう。そして、ともすれば遺伝学に付随して回る「自然の改変」という素朴で単調なイメージが必ずしも現実の複雑さを正確に表現しているわけではないことに気づかされるはずである。ヒトは古くから身の回りの生物の遺伝子型に影響を与えてきた。そこに人為や人間の主体性を幻視することは容易であるが、選抜育種の基本的なメカニズムはダーウィンのような進化であり、自然の摂理の応用に他ならない。そしてヒトは物質的な実利に結びつかないにもかかわらず花を育て、あたかも昆虫や小動物との相互作用が種を分化させるように新たな品種を作ってきた。花の育種とはヒトによる送粉シンドロームのようなものなのだろうか。主導権を握っているのはヒトと花のいずれだろうか。園芸品種で飾られた街を歩いていると、ヒトとその文明とは被子植物の繁栄のために機能する生態系の一部であるようにすら思える。「モネのスイレンの育種」という遺伝学史的一場面を通じて、我々の複雑な生命観への思索の起点、そして農学との接面を提示することができればと思う。

第1章 育種の美学とスイレンの園芸史

1-1 議論の背景

ダーウィン（1809年-1882年）の「忌々しい謎」といわれるように、被子植物の多様性は植物の進化において重要な主題として認識されてきた[1]。今日、のべ300万種の被子植物が確認されており[2]、その生殖器官である花は多様な形態を示す。花形態はしばしば他種生物との相互作用の影響で特殊化・多様化することが知られており、代表的なものとしては「送粉シンドローム」と呼ばれる花粉媒介者との相互作用からもたらされる特殊化が挙げられる[3-5]。花形態の多様化をもたらすのは自然選択ばかりではない。人為選択、すなわち栽培化・園芸化を通すことによって形態の変化がもたらされることもある。花卉園芸において育種家は数々の美しく新奇な形態的特徴を備えた品種を創り出し、様々な場面で鑑賞に供してきた。花卉園芸の結果としてもたらされた形態の変化と多様化はドメスティケーションシンドローム[6-11]の一例としてみなすことができる。観賞花卉の中には日本における変化アサガオやキクのように、花の形態が文化や伝統[12-14]と結びついて多様化した品目もある。それゆえに観賞花卉の花形態のバリエーションは芸術文化との関連という文脈においても重要な要素となる。このように花の形態は進化学、生態学、育種学、芸術といった様々な分野の関心の対象となりうる。

本章ではまず花卉鑑賞の文化や現代における育種の美学についての議論をいくつか紹介する。美学の分野ではしばしば進化や生態系についての概念を扱っており、進化や生態についての自然科学的見解に対する補完的な議論をカバーしている。本章ではこうした議論の一部を取り上げて次章以降に展開する研究の根底にある問題、すなわち「園芸文化や育種が文化史においてどのように扱われ、生物学に関係する現代的な美学の問題として検討されているのか」について概観する。その後、本論文の主要な対象となるスイレンについてその文化誌と生物学的知識を共有する。スイレンは基部被子植物に属する祖先的な特徴をとどめる植物であり、植物の生殖器官の進化を研究するうえで重要な位置づけにある植物である。このような花の形態形成に関わる遺伝子についての研究をはじめとしていくつかの先行研究を紹介する。本論文では花形態の分子遺伝学的な側面についての解析は行っていないが、ここに挙げるような先行研究に報告されている現象は本研究のモデルに基づいた花形態解析の解釈に役立つだろう。さらに園芸におけるスイレンの育種がどのように展開したのか、そして育種の進展と並行してどのような文化的潮流が展開していたのかについて紹介を行う。これは第4章でのスイレンの園芸品種の集団構造解析の背景となる情報であり、スイレンの品種における花形態の多様化過程の理解に手掛かりを与えるだろう。最後に理論形態学についての概説を行う。理論形態学は生物形態の理論モデルを介して形態の多様性や制約について考察する分野であり、本論文で展開する解析において主要

な役割を果たす。

1-2 園芸文化における文化

「人はなぜ花を愛でるのか」という問いは人間と花の関係において根源的な問いである[15]。日高敏隆(1930年-2009年)は『人はなぜ花を愛でるのか』の序文において花は主要な食糧にも衣料にも道具の材料にもならないにもかかわらず、「無用」な存在である花を人間が社会においてその傍らに置き続けていることに対して疑問を呈している。この文献では「花を愛でる」ということに対して様々な分野の専門家がそれぞれの観点からこの問題に取り組んでいる。先史時代や古代文明において花はどのような存在であったか、人間の生活圏と花はどのように交わったのか、どのように花をまとい、詠み、描いてきたのか、そしてどのように花を育て、鑑賞してきたか、といった多様な問いがこの大きな問いから生まれ、考察が試みられている。これらの問いから察せられるように、花は人間の文化において極めて広範囲に表れ、そしておそらく複雑に絡み合っている。本書において元の問いの全体像に対する確定的な回答が与えられることはないが、それもやむをえないだろう。白幡洋三郎は本書のあとがきにおいて次のように個人的見解を述べている。すなわち、花は人と人そして人と神の間を取り持つ媒介者(「なかだち」として社会をつくり他者と共に生活していくうえで有用な道具であると考えられないだろうか、ということである。この見解は示唆的であるととも受け入れやすいものであろう。現代でもなお墓前に花を添えたり人生の節目では花束を贈ったりする習慣は一般的なものであり、実際に社会において他者との関係維持の目的で花を使った経験が多くの人にあると考えられるためである。象徴的な「なかだち」と見なすことで交流をとりなし円滑にするために用いられるということは、確かに花が人間との関係の中で示す特筆すべき特徴の一つであるように思われる。白幡は別の章で鑑賞植物の育種・栽培についても述べており、愛好会や品評会の存在が園芸文化において果たしてきた役割を紹介しつつ、他者の存在あるいは社会からの他律的な動機が花を栽培するうえでの強い動機になりうることを指摘している。〈人は自分の好みを社会関係の中で形成するように、人が「花を愛でる」のは、他人が「花を愛でるから」という答えが一つ考えられよう〉と白幡が述べるように、花と人間の間を考へるうえで他者や社会の存在は欠かせない要素であると考えられるだろう。

園芸文化の社会的側面を考へるうえで参考になる概念として中尾佐助(1916年-1993年)の「文化的美意識」がある。中尾『花と木の文化史』[16]では、花を愛でる意識は「本能的美意識」と「文化的美意識」に大別できるとする。そのうち「本能的美意識」とは人間のいわば動物的な認知能力に基づいて色や形のよしあしを判断し、より魅力的なものを選択的に身の回りに置こうとさせる美意識であるとされ、反対に「文化的美意識」は学習を通じて社会的に作り上げられる美意識だとされている。この「文化的美意識」を反映する代表的な園芸植物文化として中尾は「異国趣味」「奇形趣味」「矮小趣味」を挙げ

る。こうした判別が厳格にどの程度妥当であるかの判断は留保して便宜的に受け入れるとして、現実には誰しもが感覚的に「美しい」と感じる花ばかりでなく、ある特定の共同体のみ受け入れられ追及されている審美的価値が存在することは事実であり、個人の感性だけでない文化的な育種の駆動力が存在するように思われる。歴史的には変化アサガオやキク、アヤメといった植物の育種においてはかならずしも鮮やかな色や大きく豪華な花をつけない奇抜な品種が作出されており、中にはホメオティック変異体であることが知られているものもある[17]。

一方で、花の形態を評価する体系は品目（植物種）や時代、地域、花の評定を行う共同体の性質によって異なる。例えば George Gessert は著書“Green light”[18]の中で Ruth Duthie 著 “Florists’ Flowers and Societies” [19]を引き、19世紀の英国においてチューリップ愛好家の評価基準が地域の南北によって異なっていたという事例を挙げる。そのうえで、George Gessert は当時の英国の造園家である George Glenny (1793年-1874年) にとってはこうした「エクセレンスの定義の恣意性 “the definition of excellence arbitrary”」が園芸家と植物品評家の直面するディレンマだったと記述している[20]。George Glenny 自身が提案した花のかたちの鑑賞価値あるいは「美しさ」の基準とは、どのような品目の花であれ鋸歯がなく滑らかでシルエットが円ないしは球形に近いものを評価するというものであった[21]。George Glenny の基準はある種の美しさの基準として機能しうると考えることはできるが、唯一の基準としては不十分であることは日本の古典園芸文化の例を挙げるまでもなく明らかだろう。

このように「花を愛でる」という園芸の根源、そしてその具体的な表出の一種である園芸文化においては、個人の感性だけでなく共同体の中ではぐくまれた価値基準や文化の重要性が示唆される。近年は「文化進化」[22-24]という、文化現象を生物進化のアナロジーで扱う分野に注目が集まるようになったが、園芸もまた部分的にはこうした分野で扱っている性質を有しているのかもしれない。なお、ここでの文化現象とは具体的な道具の改良史から都市伝説の流布過程まで広く人間同士の社会的な関係を媒介に変化発展する系全般を意味している。方法論としても既存の生物学的なアイデアや手法が用いられることも多く、例えばバイオリンの胴部形状のバリエーションと工匠の社会的構造との関連を解析した研究では、生物形態測定の代表的な手法である楕円フリーエ法（第2章参照）を用いてバイオリンの形状を定量化し、歴史的な時間経過との相関のみならず師弟関係にある工匠たちの間にある形状の類似を指摘した[25]。文化が進化するという観点は「花を愛でる」文化が示す社会的な側面の重要性、そして花の育種がまさに進化的なプロセスの応用という事実と強い親和性を持っているといえるだろう。文化は進化し、また植物も進化する。それゆえに育種史の理解が育種の行為そのものに劣らず重要なのである。

1-3 芸術における育種

ここまで、花にまつわる園芸育種文化を取り巻く背景を社会や文化からの影響を強調しつつ論じた。ここからは園芸や育種の提示する美学について、二つの美術作品を例にとって検討したい。これらの作品は実際に生きた生物を用い育種のプロセスそのものを作品化しているという共通点があり、そうした生命の選抜過程を提示することで現代美術の文脈の中で我々の生命観や自然観を投射しようとしている。美を扱う営みである美術において育種による美の探求がどのように昇華されているのかは、翻って観賞価値を追求するための育種という営みにおける美の探求の根底にある複雑性を考察するうえで有意義だろう。

一つ目に紹介するのは、Georg Gessert によるアヤメ（菖蒲）のハイブリッド作出プロジェクト(1994年-)である。Georg Gessert は「バイオアート」と呼ばれる、バイオマテリアルや生命科学の知見を用いた作品制作において先駆的な役割を果たした作家である、彼はアヤメを交配し、生じたハイブリッドを交配にまつわるドキュメントと共にギャラリーに展示した。Gessert の作品展示では鑑賞者を巻き込むことがあり、ときに鑑賞者の判断に応じて美的な観賞価値に基づいた選抜プロセスを実際に遂行する[18,26]。美術館という空間で実際に育種のプロセスが遂行されることは、美術館という権威が様々な美術作品を判断しその価値に権威付けを行うという側面に重なるとともに、鑑賞者の視線というマスの力によって容姿を基準に生き残るべき命を決めるという優生学的な仄めかしをも感じさせる。Gessert の計算か否かは筆者にとって定かではないが、アヤメ（アイリス）はこの優生学的な含意をさらに強調すると考えられる。なぜならば、データサイエンスの世界においてテストデータとして広く用いられている「アイリスデータ」は元々フィッシャーによる「優生学紀要」に掲載された論文で発表された数値データに由来しており[27]、「優れた形質」の実現のために統計学や育種学が優生学において果たした役割を暗示しうるのである。花の育種が進み観賞価値を向上していくとともに強まる「危うさ」の感覚は一見して無垢な楽しみにも見える園芸育種に陰影を与え、園芸や花を愛でる文化に対してより複雑な次元を加えうる。Gessert の作品は植物そのものを表現の支持体としながら育種の実行をある種のパフォーマンスとして提示することで、芸術の文脈で園芸を展開した稀有な例であるといえる。

二つ目の作品として、より観賞目的の育種の歴史に踏み込んだ作品として石橋友也の『金魚解放運動』(2012年-)を紹介する[28]。この作品で扱われるのは花ではなくタイトルの通りキンギョ *Carassius auratus* である。キンギョもまた観賞を目的として盛んに品種改良が行われており、園芸とも部分的に類似した営みであるといえるだろう。キンギョでは1000年ほど前から東アジアを中心に品種改良盛んに行われ[11,29-32]、現在では300品種以上が存在している[30]。キンギョの品種の形態のバリエーションはその鑑賞形態に大きく依存しており、水盆の中で泳ぐキンギョを鑑賞するという「上見」と呼ばれる様式に合わせ上からの鑑賞に適した表現型が好まれる。たとえば琉金やらんちゅうのような品種では尾鰭が二つに分岐する形質（分岐尾鰭）がみられるほか、出目金や頂点眼に見られる出目は眼球が突出し上からでもよく目立つようになる。石橋は多彩な品種のキンギョを

掛け合わせ、原種のフナに近い表現型を取り戻す作品を展開した[28,33]。この作品において石橋がキンギョからフナへの逆育種を行う理由は、「金魚解放運動」という架空の動物愛護団体に成り代わり、もはや自然界では生きていけないキンギョに成り代わっていわばキンギョの「野生」を取り戻すべく「自然」な形態に戻すためである。これは明らかに環境保護団体へのパロディの体裁をとった皮肉になっている。というのは、この作品において金魚が「自然」な形態を取り戻すためのプロセスは単に恣意的に目的を「フナらしさ」にすり替えただけの選抜交配による育種であり、現在の多様なキンギョの形態を生み出したプロセスそのものだからである。この作品はこの皮肉によって身近な生物を生み出した育種の「人工」と「自然」の境界を問いつつ、同時に人間による膨大な「奇形」のコレクションとして人間の生活圏で繁栄を約束されたキンギョという生命体の生態を反転した形で示している[34]。人間の美意識や欲望に晒されながら多様な形態を獲得したキンギョのありようは、花の育種にも通ずる部分がある。また「上見」という独特の鑑賞形態の普及や長い歴史と共に地域ごとの金魚文化が存在する点は、花の育種において指摘されているような文化や社会との関わりをも共通点として示唆する。

ところで金魚の表現型は近年、進化発生学 (evo-devo) の観点から研究が進んでいる[11,29]。キンギョでは尾が分岐する表現型が見られることを述べたが、魚類のモデル生物であるゼブラフィッシュでも、尾鰭が分岐する *dino* と呼ばれる *chordin* 遺伝子の変異体が知られている。しかしながらこの変異体は生存率が著しく低く、器官の重複は自然環境下においてはほとんど見られることがない[29,31]。キンギョでも *chordin* 遺伝子の変異が尾鰭分岐を引き起こすとされ、遺伝子重複によって生じた二つのパラログのうち片方の遺伝子型が尾鰭分岐の表現型と著しい相関を示す。尾鰭が重複する個体では、遺伝子の変異により背側決定において重要な役割を持つ BMP リガンドの拮抗作用が減退し、胚の背腹パターンが変化することが示唆されているが[31]、正規の発生過程に致死的な攪乱をもたらさずにボディプランの変更を可能にしているのは、重複しているもう一つのパラログが、わずかに領域をずらしながら発現することで局所的に変異遺伝子をレスキューし、大規模な攪乱を防いでいると考えられている。尾鰭や尻鰭が分岐する形質は魚類において非常に珍しく、シルル紀からデヴォン期にかけて生息した絶滅種ユーファネロプス *Euphanerops*[35]のような限られた例のみが知られている。キンギョの尾鰭分岐における知見はこのような特異な古生物における形態形成機構やその進化に対する理解や、胸鰭や腹鰭のように元来対として発生する器官の進化発生学的基盤の解明に貢献することが期待される。このようにキンギョに見られる多様な表現型は、形態進化の研究においても重要な示唆を与える。このことは本論文で紹介するスイレンの品種でも見られる共通点である。

『金魚解放運動』を分子発生学的に解釈するなら、それはフナにおいて偶然起こったゲノム重複による新奇な器官形態の進化可能性を人為的にキャンセルする操作であると考えることが可能かもしれない。育種という人間の営みが生物の進化という遠大なスケールの現象と並列されるとき、人間が選び取る様々な表現型がどのような含意を持つのかという

ことは非常に興味深い問題である。この観点は現代生物学と美学の境界領域の問題として、現代の園芸に豊穡な含意をもたらすのではないだろうか。

1-4 スイレンの花の形態形成

本研究で扱うスイレン(*Nymphaea* spp.) 属は被子植物のうち祖先的なグループである基部被子植物のスイレン目スイレン科に属している[36,37]。スイレン属の植物の花では花弁と萼片の形態的な差が曖昧であり[38]、「花被片 (tepal)」としてまとめて扱われることがある。また萼片に相当する外側に配置している器官を外花被片 (outer tepal)、内側に配置している花弁相当の器官を内花被片 (inner tepal) と呼ぶことがある。スイレン属の花ではこうした花被片の数は不定数であり、同一の原種・品種内でもばらつきが見られる。花被片はらせん状に配置する。

花被片や雄蕊といった花器官のアイデンティティが明確に分化せず、しばしば隣接する種類の花器官同士の中間的な特徴を持った器官が生じることが知られている。特に花被片と雄蕊の「中間器官」がスイレンに生じることが、古くは Johann Wolfgang von Goethe によって植物のある器官から異なる種類の器官への変形を論じた「メタモルフォーゼ (metamorphosis)」論の例として挙げられている[39]、また外側の花器官から内側の花器官へ順に並べると、花器官の大きさや形状も変化していることが観察されている[40]。現代の植物科学的な文脈に照らした場合、スイレンの花に見られる花器官アイデンティティの曖昧さは減衰境界モデル (fading border model) [41-43] と呼ばれる ABC モデル[44] の変型として説明される。通常の ABC モデルではそれぞれの花器官のアイデンティティを決定する遺伝子が 3 つのクラスの遺伝子群を構成し、同心円状に区切られた各領域 (whorl) で各遺伝子群が異なる特定の組み合わせで発現することによって正常な花の形態形成が成立するとするが、減衰境界モデルでは領域分けが明確な境界をなしておらず、それぞれのクラスの遺伝子群の発現パターンが互いになだらかに重なり合っているとす。減衰境界モデルは分子発生的に基部被子植物の花形態を説明するための概念モデルの一つであり、スイレン属と同じスイレン科のサブグループであるコウホネ属の *Nuphar advena* を用いた花のトランスクリプトーム解析[45]では、隣接する whorl で発現する遺伝子に強い相関がみられ、シロイヌナズナ *Arabidopsis thaliana* (アブラナ科) やハナビシソウ *Eschscholzia californica* (ケシ科) と比べて領域間での発現遺伝子が独立していないことが示唆された。なお ABC モデルでは各クラスの遺伝子群の大部分は MADS-box 型転写因子であるが、境界減衰モデルで花の形態形成が説明されるとされるスイレン属植物でも MADS-box 型転写因子が各クラスの遺伝子群を構成している[46]。また、園芸品種の *Nymphaea* 'Tina' および *Nymphaea* 'Nang Kwag' の成熟した花の外側から内側に横断する 8 つの領域から花器官を採取し、AP2, AGL6, AP3, PI, AG, そして SEP1 の RNA 量を調べたところ、減衰境界モデルを支持する発現量パターンが得られた[47]。また

*N. 'Nang Kwag'*では外花被片の変形が見られ、一種の葉化だと考えられている。*N. 'Nang Kwag'*の花器官における AP2 と AGL6 の RNA 量は、すべての種類の花器官で *Nymphaea 'Tina'*と比較して著しく少なかった。*N. 'Tina'*において AP2 と AGL6 はもともと外側の 2つの Whorl で RNA 量が多く、A クラス遺伝子と関連している可能性もある。スイレンの園芸品種の花形態バリエーションに対して ABC (減衰境界) モデル関連遺伝子の発現パターン変化がどのように貢献しているかは知られていないが、従来型の ABC モデルでは見られない表現型を示す品種が作出されたり、既知の品種の中でも境界減衰モデルを用いることで新たな解釈が生じたりする可能性はあるだろう。スイレンに多くの園芸品種が知られていることは基部被子植物における花の形態形成についての知見を集積する上で有利であり、「モデルクレード」としての役割を期待する研究者もいる[48,49]。

近年、*Nymphaea colorata*の全ゲノム配列が解読され[50]、花の形態形成や芳香成分に関与する遺伝子についてもさらなる検討が行われ始めている。ゲノム情報を元にスイレンの多様な花形態を生む遺伝学的メカニズムの解明が進むことが期待される。

1-5 スイレンの園芸史および文化史における状況

スイレン *Nymphaea* 属の植物は園芸では「熱帯性品種」と「温帯性品種」に大別され、原則として別個のカテゴリとして扱われることが多い[51,52]。この区別は栽培に適した条件の違いに由来するが、スイレン属の下位分類である「亜属」のレベルの区別として生物学的な分類とも概ね符合している。熱帯性品種としては、オセアニア地域に生息し *Nymphaea gigantea* に代表される *Anecphyra* 亜属、昼咲性の熱帯種を多く含み *Nymphaea caerulea* や *Nymphaea colorata* が代表的な *Brachceras* 亜属、そして *Nymphaea rubra* や *Nymphaea lotus* 等の夜咲性の品種を含む *Lotos* 亜属由来の品種が該当するとされる。一方、温帯性品種としてはユーラシア大陸温帯地域と北米に生息し温帯性品種の基礎となっている *Nymphaea* 亜属が該当する[37,51]。これらの亜属間交配は極めて難しく、スイレンの育種史初期に亜属間交配に成功したという主張が見られるが、それは事実ではないとみられている[52]。しかし近年、タイを中心に熱帯性の *Anecphyra* 亜属や *Brachceras* 亜属の植物と温帯性の *Nymphaea* 亜属の植物を交配する試みがなされ、成功が報告されている[53]。こうした亜属間交配は、特に温帯性品種には見られない青みのある色のバリエーションを熱帯性品種から導入することにつながるため注目されているようである。他のスイレン科植物との交配品種は知られていない。

ではスイレンの園芸史はどのように始まったのだろうか。古来スイレンは食糧や伝統薬、宗教的シンボルとして主にエジプトやアジア地域で親しまれてきた [52,54]。後に品種改良が行われるようになるヨーロッパにおいても、もとは薬用植物という認識であったようである(例えば[55])。日本ではスイレン属植物にまつわる文化はあまり知られていないようである。日本本州における自生種は小型の白い花をつけるヒツジグサ *Nymphaea tetragona*

のみであり、ヨーロッパでの育種が開始される以前に作出された園芸品種は知られていない。スイレン属の本格的な品種改良が行われるようになるのは19世紀中期以降のことである。スイレンの品種として最初に作出されたものは1852年に *Lotos* 亜属の *Nymphaea rubra* と *Nymphaea lotos* の交配から生じた *Nymphaea* 'Devoniensis' (*Nymphaea devoniensis*, 以下品種名は現代の記法に修正している) とされ、Joseph Paxton (1803年-1865年) によって記述された [52]。しかしながら Henry Shoemaker Conard (1874年-1971年) は彼のスイレン属のモノグラフにおいて *N. lotos* に由来する特徴がほとんど見られないことから *N.* 'Devoniensis' は *N. rubra* の自家受粉から生じた可能性を指摘し、同時代の植物学者である Joseph Dalton Hooker (1817年-1911年) と Thomas Thomson (1817年-1878年) もインド原産の通常の植物であり、主張されている交配親は疑わしいと述べていると記述している。より信憑性の高い交雑品種は翌1852年に Planchon によって記述された *Nymphaea* 'Ortgiesiano-rubra' である。この品種も *N. rubra* と *N. lotos* (*Nymphaea ortgiesiana* と [52] には記述されているが、*N. lotos* のシノニムと思われる [56]) の交配であり、ローズピンク色の *N. lotos* のように大きく開く花をつけることとされる。こうした表現型はこれら2種の特徴を兼ね備えており、*Nymphaea* 'Ortgiesiano-rubra' がスイレン属のうち記載された初の交雑品種である可能性が高いと考えられる。Conard (1905) によればその後 *Lotos* 亜属の交配はアメリカで行われるようになり、さらに *Brachceras* 亜属を始めとする昼咲き品種の育種が進められた。なお、これらの最初期のスイレン属の育種の成果は1851年のロンドン万国博覧会の直後に発表された。1851年のロンドン万国博覧会のパビリオンは水晶宮と呼ばれ、*N.* 'Devoniensis' を発表した Paxton がスイレン科植物であるオオオニバス *Victoria* の葉の形態に着想を得て設計したといわれる [54]。またオオオニバスの当時の学名は *Victoria regina* すなわち「ヴィクトリア女王」を意味する。*N.* 'Devoniensis' が Paxton の使えていた第6代デヴォンシャー公爵ウィリアム・キャヴェンディッシュ (William Cavendish, 6th Duke of Devonshire, 1790年-1858年) に由来する点も含め、スイレンが極めて象徴的に産業や帝国主義と結びついていた時代であるといえるだろう。

一方、1885年以降、フランスの Temple-sur-Lot の Joseph Bory Latour-Marliac (1830年-1911年) により数多くの温帯性品種が作られた。彼の特筆すべき貢献は Conard がモノグラフに "Probably no one else has done so much for waterlily culture" と記しているほどである [52]。一方で Latour-Marliac はその商業的な成功を独占するために交配の情報を秘匿した。今日でも多くの Latour-Marliac 作出品種の交配については不明な点が多い。また Latour-Marliac は *Lotos* 亜属の *N. rubra* と *Nymphaea* 亜属の種を掛け合わせて赤い花をつける温帯性品種を得たと主張しているが、おそらくこれは事実ではないと Conard は見なしている [52]。Conard はまた表現型からの類推の域を出ないが、黄色の花をつける品種は *Nymphaea mexicana* に、ピンクの花の品種は *Nymphaea odorata rosea* に、花の中央部が赤く染まるものは *Nymphaea alba rubra* に起源をもつであろうと予想している。実際、これらの種は Latour-Marliac の遺したアーカイブ資料にも登場し、現 Latour-Marliac 社のオ

ーナで経営学者である Robert Sheldon 博士によれば、これらの種に *Nymphaea carnea* と Latour-Marliac が呼ぶ種（おそらく *N. odorata rosea* と *N. odorata* の自然交配と考えられる）を合わせたものが Latour-Marliac の作出したスイレン品種群の色彩の起源であり、さらに白い花をつけるいくつかの原種を加えたものが「Latour-Marliac のパレット」だろうと述べている[56]。これらの種のうち、*N. mexicana*、*N. odorata* および *Nymphaea odorata rosea* は北米大陸の原産である。*Nymphaea alba rubra* はヨーロッパから北アフリカにかけて生息する *Nymphaea alba* の変種であり、スウェーデンに生息していたとされる[51]。温帯性のスイレンの育種においてはこの他にも *Nymphaea tetragona*（北半球に広く分布）および *Nymphaea tuberosa*（アメリカ合衆国およびカナダに分布）などが用いられてきた。

Latour-Marliac にとって初めて作出した有色の品種は淡い黄色を呈する *Nymphaea Marliacea chromatella*' であるとされる。以降 Latour-Marliac は多彩な色彩を持った品種を作り出し、1889 年のパリ万博に出品し受賞した。1889 年の時点で Latour-Marliac が作出した品種は以下のとおりである；

Nymphaea 'Odorata roseacea', *Nymphaea* 'Marliacea chromatella', *Nymphaea* 'Odorata sulphurea', *Nymphaea* 'Marliacea albida', *Nymphaea* 'Pygmaea helvola', *Nymphaea* 'Marliacea carnea', *Nymphaea* 'Odorata exquisita', *Nymphaea* 'Laydekeri purpurata', *Nymphaea* 'Marliacea rosea' [56].

また当時の Latour-Marliac のナーセリの温帯性スイレンの販売数の記録によれば、*Nymphaea Marliacea chromatella*' の作出された 1887 年とその翌年の 1888 年ではスイレンの交雑種の販売数は増加しているものの原種のスイレンが上回っている。しかし 1889 年には交雑種の販売数が原種系スイレンを上回り、パリ万博の翌年の 1890 年にはスイレン全体の販売数が大幅に増えるとともに、交雑種の販売数は前年 1889 年に比べ 2 倍以上になっている[56]。こうしたスイレン市場の情報は Latour-Marliac が生み出した有色の温帯性品種という「イノベーション」がパリ万博をきっかけに急速に普及したことを示唆する。

万国博覧会により急速に普及した色とりどりのスイレンの品種に関心を持った一人に画家のクロード・モネがいた[57]。モネは 1883 年にジヴェルニーに移り、1893 年に追加の敷地を購入すると、のちに『睡蓮』（1895 年-1926 年）の連作の主題となる「水の庭」を造園した。この翌年の 1894 年、モネは Latour-Marliac のナーセリから他の植物と共にいくつかのスイレンを購入している。購入したスイレンは *Nymphaea mexicana*（黄）、*Nymphaea* 'Laydekeri Rosea'（ピンク）、*Nymphaea* 'Sulfurea grandiflora'（黄）である[57][58]。また 1903 年から『睡蓮』の連作が始まった直後には追加でスイレンを購入している。1904 年の購入履歴によればモネは *Nymphaea* 'Atropurpurea'（紅）、*Nymphaea* 'Arethusa'（ピンク～赤）、*Nymphaea* 'William Falconer'（紅）、*Nymphaea* 'James Brydon'

(濃いピンク)を新たに導入している。これらは1度目のスイレン導入の際にはまだ作出されていない品種であり、1度目より鮮やかな赤系統の品種を選んでいることがわかる。なお、2度目に導入された品種のうち Latour-Marliac が作出したものは *Nymphaea* 'Atropurpurea'のみである。その後、二度の世界大戦の時代を迎えるとヨーロッパにおけるスイレンの育種は停滞期に入る。戦後は温帯種でもアメリカを中心に品種改良が進められてきた。戦後アメリカの代表的なブリーダーとして Perry D. Slocum が挙げられる。彼は1980年代から1990年代にかけて多くの著名な品種を遺したばかりでなく、当時の代表的な品種をまとめたカタログを作製した。彼のカタログは次章以降において本論文でも参照している[51]。

ここまで、Latour-Marliac を中心にスイレンの育種園芸文化について概観した。今日でも様々な絵画やイラスト、アニメーションなどの視覚文化においてスイレンを描くとき、少なくない頻度で赤や黄色のスイレンが描かれることがあり、Latour-Marliac の品種の影響は彼の没後100年以上経過した今でも我々のスイレンに対するイメージを形作っている。また、こうした表象はしばしば自然の風景を描いた中にも紛れ込んでおり、モネの『睡蓮』の「ナチュラルな雰囲気」からくる、自然の植物を描いた絵画だろうという先入観が「睡蓮を描いた風景」という紋切り型に小さからぬ役割を果たしているのではないかと筆者は想像している。Latour-Marliac の品種とモネの表現は、有色のスイレンがあたかも自然にあるように思いこませる、あるいは人為的に作出された園芸品種であるということに疑いすらさせずにスイレンのイメージを形成するのに役立っているように思われる。こうした文化的な表現や社会的な関心がある植物のイメージに影響し、品種の鑑賞価値を形成するといった現象があるのかという問題は興味深い。この問題は、少なくとも異なるふたつの万国博覧会がスイレンの育種文化の揺籃期において市場流通や文化的関心に影響したとみられることとも間接的に関連する。また、モネの例を引けば「日本風のイメージ」あるいはジャポニズムやオリエンタリズムとともに語られることが多いこともスイレンが文化的な背景とともに注目されている可能性を支持する。

ピエール・ユイグの“*Nymphéas Transplant*” (2014年)はジヴェルニーのモネの池からスイレンの株や土壌、水、池に生息する動物を水槽に写し、モネがスイレンを制作した時期の気候や光の条件で栽培するという作品である。この作品における「移植」はモネが自らのまなざしのためにジヴェルニーの庭に人工的に日本的な世界観を構築し、さらに異種交配されたスイレンを導入したというある種の「テラフォーミング」、あるいは種と環境のハイブリッド化を含意しており、こうしたモネの庭の自然の一面を「環境ごとスイレンを庭から人工的な水槽に移す」という文字通りの「移植」操作により提示するという意味であった[34]。スイレンの園芸育種史はまさにユイグが示唆したように、モネの『睡蓮』の100年後を生きる我々のスイレンに対するイメージが、様々な園芸品種やそれらと符合して現れてきた文化的あるいは芸術的なイメージの「移植」により構成されてきたことを暗示する。スイレンは観賞価値というある種の審美的判断が植物育種を駆動するときのダイナミクスの

一端を顕著に示している例だといえるだろう。

1-6 理論形態学の概説

ここまで述べてきたスイレンの園芸学のおよび文化史的な背景を踏まえて、次章以降では花形態の定量化やモデル化を通じ、スイレンの品種における花の形態的特徴の解析や花形態を狙い通りに改良する、いわば「デザイン」の可能性について論じる。本論文ではこの目的を達成するために理論形態学 (Theoretical Morphology) の立場から様々な解析を行っており、本節ではその中心的なコンセプトと代表的な先行研究について述べておく。

理論形態学とは生物形態の幾何学的特徴や成長プロセスに着目して対象の生物形態を記述する数理モデルを構築し、そのモデルの解析を通じて形態を理解する分野あるいはそこで用いられるアプローチである[59,60]。もともと理論形態学は研究対象の情報を読み解くのに形態に大きく依存せざるを得ない古生物学の分野で生じ、特に進化学的な文脈において形態的な多様性に課される構造的制約や機能的な適応との関連、形態の個体発生および系統発生の機構について考察するために採用されてきた。理論形態学で用いられる数理モデルはしばしば理論形態モデルとよばれ、パラメタを変化させることでモデル化されている生物形態の変形させることができる。パラメタの設定は理論形態モデルにより様々な方法があり、単純に幾何学的な特徴をとらえただけのケースもあれば形態形成のメカニズムを踏まえたケースも存在する。どのようなスタンスでモデル化するかは数理モデルの一般的な運用と同じく関心のある現象と問いの質に応じて決定されるべきである。また原理的には標本から理論形態モデルのパラメタに対応する測定値を得ることができれば理論形態モデルにおける現実の形態の対応物を得ることが可能であるが、反対に現実には存在していないパラメタの組み合わせを理論形態モデルに適用することで、仮想的な生物形態を生成することも可能である。実際、後述する理論形態空間を用いた解析ではしばしば仮想形態を含めて解析を行うことで現実の形態に課せられている制約について考察を行うことがある。

理論形態モデルのパラメタを変化させることで架空の形態を含めた様々な形態のバリエーションが生じることを前段落では述べたが、パラメタを座標軸にとって空間を作り、空間上の各点に対応するパラメタの組み合わせから生成される理論形態と対応付けたものを理論的形態空間 (あるいは理論形態空間; Theoretical morphospace) と呼ぶ。反対に形態の多変量データから測定値間の関係を表現するために構成される場合を経験的形態空間 (Empirical morphospace) と呼び、空間上の点と何らかの形態が結びついている空間一般を形態空間 (morphospace) と呼ぶ[61]。経験的形態空間の代表的な例は形態の多変量データに対する主成分分析であろう。形態空間を用いた解析では形態同士の関係が視覚的に把握できる点が大きな利点となる。さらに適切な数学的構造が備わっていれば仮想的な中間的な形態を生成したり、形態間のその空間内における近さを定量的に考えたりすることが

できる。ただし、形態空間が必ずしも一様かつ連続（すなわち、ユークリッド空間である）とは限らない。形態「空間」は様々な構造を有しているものがあり、実際にはユークリッド空間より弱い仮定に基づいた空間であるか、局所的にしかユークリッド空間とみなせない場合がある[62]。例えば、標識点に基づく形態解析では、ケンドール空間と呼ばれる一種のリーマン幾何を考える必要がある[62]。リーマン幾何では局所的にしかユークリッド空間のように扱うことができない。また、離散的な形質の数え上げによって作られるデザイン空間と呼ばれる広義の形態空間の一種ではさらに弱い距離構造だけが存在しており、「距離」のアナロジーによる定量的な比較関係を抽出することは難しい[62]。形態空間は生物形態について明瞭な視覚的理解をもたらしてくれるだけでなく、幾何学的な定量的解析のツールともなりえるが、ミスリーディングともなりうる。特に形態間の定量的な比較を行う場合にはどのような操作が許されるのかについて十分な理解が必要となる。

理論形態学という言葉は Raup によって提案され、複数の分類群にまたがる貝殻の形態解析に用いられた[63,64]。貝殻形態の理論形態学的研究は研究史的にも非常に重要な位置づけにあり、また理論形態学的アプローチの適用および発展例として典型的なものである。以下に概説する。Raup は貝殻の形態を表現するために開口部の拡大率、巻き軸方向への変位および巻き軸との距離の3つのパラメタからなる理論形態モデルをつくり、各パラメタを座標軸に取った理論形態空間上でモデルが表現可能なありうる形態のスペクトラムを示した[60,64]。理論形態空間の各領域と様々な分類群に属す貝殻を形成する動物（軟体動物門の頭足類、腹足類、二枚貝類と腕足動物門）との間に対応付けを試み、それぞれ異なる領域にマッピングした。このとき実在する種に対応する理論形態は理論形態空間のうち一部の領域に偏って分布していた。Raup はこの偏りを貝殻の機能や発生過程の制約に関連付けて論じた。Raup モデルは貝殻の形態成長を再現していないが、貝殻の概形から課せられる制約について考察するには十分な表現力がある。

一方で Raup モデルは形態の表現能力に限られ、扱えない貝殻形態が存在するという問題点があるのも事実である。この問題を解決するために貝殻の理論形態モデルとして様々なモデルが提案された。代表的な例を挙げると特定の巻き軸を仮定せずに拡大率、曲率、捩率の3つのパラメタで貝殻形態を表現する成長管モデルでは、Raup モデルでは表現が難しい「異常巻き」の貝殻形態を容易に表現することができる[65]。またパラメタのとり方も人為性を極力排除し、より「自然な」モデルになっている[59]。また、Noshita et al. (2016)[66]は成長管モデルをベースに貝殻の開口部の成長速度と方向の分布（成長ベクトルマップ； Growth Vector Map）を推定する手法を提案した。この手法では自由度が高く計算が煩雑になりがちな GVM のパラメタを、標本の CT 画像から成長管モデルを元に推定する。これにより成長管モデルの表現力を活かしつつ、成長率という形態のミクロな発生プロセスを背景に持つ情報と併せて理論形態の議論を行うことが容易になった。

このように理論形態学的アプローチは貝殻形態の研究において盛んに用いられてきたが、植物学における適用例は限定的である。被子植物の研究でも形態空間を用いた研究は少

なからず報告されているものの (e.g. [67]), 多くは理論形態空間ではなく花形態や花粉形態の定量的・定性的な特徴を主成分分析や多次元尺度法によって生成した経験的形態空間を用いた研究である。一方で植物形態の数理モデルは葉序や枝分かれ構造など様々な器官・スケールで存在しており, これらを理論形態モデルの一種とみなすことは可能だろう。明示的な例としては Prusinkiewicz らによる研究[68]で提示された葉の形状の理論形態空間が挙げられる。また植物体の枝分かれ構造を適応度に関連させて論じた Niklas[69-71]も理論形態空間を示している。葉序モデルを花の花弁の数性を議論するために応用した北沢らの研究[72]も, パラメタ空間内での花弁配置パタンの質的な差を論じており, 理論形態空間とみることが可能だろう。

1-7 本章のまとめ

本章では, 文化的史および美学的な観点から園芸や育種を扱っている周辺領域を紹介し, 本論文の主題である観賞価値あるいは「美しさ」を高めることを目標にした品種改良を巡る議論を俯瞰した。またスイレンの花形態に関する生物学的な先行研究およびスイレンの園芸史についてモネの『睡蓮』を中心に触れることで, 本論文の研究背景にあるスイレンに関する知見をまとめた。これらの議論は必ずしも明示的でないものの本論文の根底にある仮定を形作っており, 以降の章で展開する解析の解釈を補ってくれると期待している。

最後の節では, 理論形態学について基本概念と研究史について簡単にまとめた。これまでに理論形態学を育種に関する研究に応用した例はほとんど知られていないと考えられる。一方で, 理論形態学のアプローチは品種改良とりわけ花の改良に対して新しい観点をもたらしてくれると筆者は考えている。すなわち花を「デザイン」という観点である。本章の前半で見えてきたように, 花の育種には創作的な側面があり, 文化的な文脈において審美的価値を成立させる。そこでは単純に特定の形質を高めるだけではなく, 様々な形質の均衡が重要になる。こうした直接的に何らかの形質を最適化するだけでは十分でないようなケースにおいてこそ, いくつかの優れた選択枝を発見し, 選択枝を提示するような「デザイン」のアイデアが重要になる。理論形態学はその実現において有用な道具立てを用意してくれるだろう。

また, 観賞用植物の育種は理論形態学の関心とも多くのアナロジーを考えることができる。たとえば, 理論形態学は生物のかたちに対する適応度や制約を考察するためにしばしば用いられるが, 観賞価値を高めるための花の育種においてこの適応度のある文化における「趣味」と関連付ける場合を考えてみよう。このとき, ある文脈における「理想形態」が存在するような状況のなかで利用可能な遺伝資源やスイレンの形態形成機構, さらに生育環境への適応といった条件を制約としつつ, その「理想形態」を達成するためにどのように形態空間を移動すればよいかを検討できると考えられる。また, このとき理論形態学は「仮想形態」としての「理想形態」を現実の形態と関連付けながら扱う方法も提供することができ

るだろう。また、Raup は多様な貝殻形態からなる形態空間を生成し、様々なパラメタ領域に現実の動物群を対応付けた。同様のことが「花型」でも可能だろう。すなわち、典型的な花形態を類型化した概念を形態空間に重ねることで、形態の量的な関係のみならず質的な関係をも扱うことができるはずである。

当然のことながら、こうした展望を実現するためには理論形態学のみならず様々な側面からスイレンの花の形態を理解する必要がある。花型とはどのように成立しているのか、花の全体とそれぞれの要素的な器官はいかなる関係にあるのか、ゲノムワイド多型の遺伝子型はどのように表現型と結びついているのかといった多面的な理解が不可欠である。次章以降では、こうした問題について考察し、その全体の概略図を提示しようと試みている。そして最終章ではそれらの個別の章の結果をスイレンの花の改めて「デザイン」というテーマに沿って検討する。

まず次章では個々の要素的な花器官の形態の解析とその特徴からの花型の解釈を行う。

第2章 スイレン(*Nymphaea*)の花被片形状の解析 及び花型との関連

2-1 背景

かたちは花の観賞価値を左右する重要な要素のひとつであり、様々な植物において多様な花形態をもつ品種が作出されてきた。花のかたちは時に類型化され、それら類型の基準は品種の分類や品評に用いられている。例えば、変化アサガオでは極めて洗練された特徴記述の体系が存在しており、文政から嘉永期には花をはじめとする株の特徴を規約に沿って並べることで、見た目の色や形を記述する「見立て名」の利用が確立していた[12]。見立て名の運用にあたっては形態的特徴の基準化が必須であり、かたちを典型的に表現するという発想が必須である。例えば「花形」としては「丸、星、渦川、獅子、采、台」などが用いられており、定性的かつ比喩的な名称が用いられている。こうした類型への当てはめは必ずしも定量的な測定値に基づくものではなく、しばしば専門家により定性的に鑑定される。

一方で、生物器官のかたちの定量的記述方法としては長さやその比による伝統的な形態測定に加え、幾何学的形態測定と呼ばれるアプローチが長く用いられてきた。この幾何学的形態測定では、対象器官形態の幾何学的特性を座標上の点や曲線を介して量的な記述子に還元し解析する。幾何学的形態測定は標識点と呼ばれる器官の相同な位置の座標点を用いる標識点法[73,74]と、対象の輪郭に沿った各座標を評価する輪郭記述法に大別される。後者では特に対象の輪郭曲線の軌道を周期関数の一部とみなしてフーリエ変換しその係数をかたちの記述子として用いる楕円フーリエ法[75]がよく用いられる。植物の葉や根、果実の形状を解析する際には相同点を設定するのが難しいケースが多く、楕円フーリエ法がしばしば好まれる。

前述のように、楕円フーリエ法では輪郭曲線を xy 平面上の関数と見なしてフーリエ変換し、その係数列を形状の記述子として用いる。いま等速で輪郭曲線上を反時計回りに移動する点 $P(x,y)$ が存在すると仮定する(図2-1)。この時、ある時点 t における点 P の x 座標および y 座標はフーリエ級数を用いて

$$x(t) = \sum_{n=1}^N \left(a_n \cos \frac{2n\pi t}{T} + b_n \sin \frac{2n\pi t}{T} \right)$$
$$y(t) = \sum_{n=1}^N \left(c_n \cos \frac{2n\pi t}{T} + d_n \sin \frac{2n\pi t}{T} \right)$$

と書くことができる。ここで、 N は調和数、 T は点 P が輪郭を1周するのに要する時間であり、 a_n, b_n, c_n, d_n は n 番目の楕円フーリエ係数である。この $4N$ 個の係数を形状記述子として扱うが、第1調和楕円の長軸に基づく形状の基準化[75]を行う際に3つの係数を定数化するため、実際には $4N - 3$ 個の係数を記述子として用いる。また、第1調和楕円の長軸方向を x 軸方向に合わせるように基準化した場合、正弦関数 (sin) と余弦関数 (cos) がそれぞれ奇関数、偶関数であることから、 a_n, d_n は形状変異のうち x 軸に対して対称な成分に、 b_n, c_n は非対称な成分に対応することになる。そのため、 a_n と d_n のみを選択することで、形状の x 軸に対して対称成分のみを評価することも可能[76]である。なお、楕円フーリエ法を用いる際には、輪郭曲線の抽出のためにデジタル画像のピクセルとして離散化された輪郭上の各点について、隣接点との連結方向(4または8方向)に対応づいた記号列で記述するチェーンコードという別の記述子をあらかじめ用いることが多い[77]。楕円フーリエ法によって得られる記述子は楕円フーリエ記述子 elliptic Fourier descriptor (EFD)と呼ばれる。

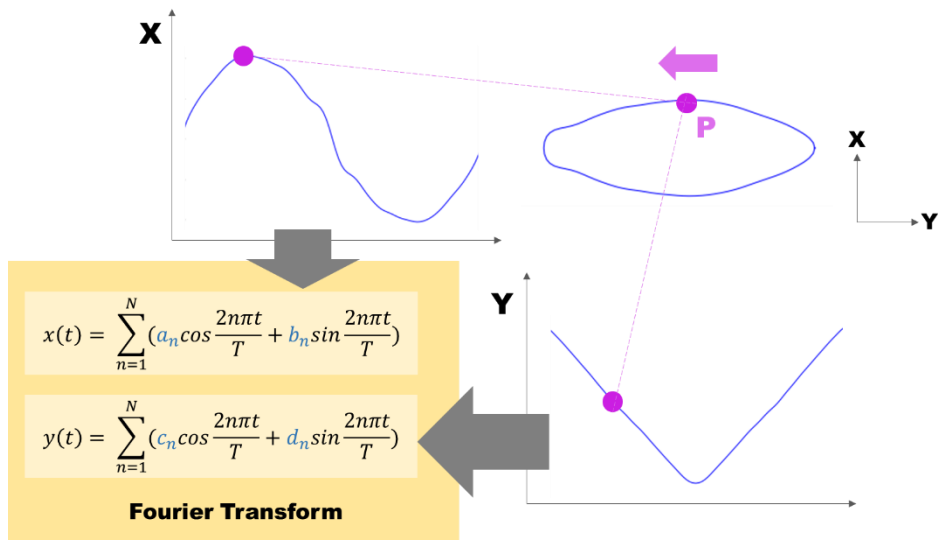


図 2-1 楕円フーリエ法の概念図

楕円フーリエ法の園芸花卉に対する応用例として、サクラソウ *Primula sieboldii* の花卉形状の評価に用いられた研究がある[78,79]. Yoshioka *et al.* [79] は日本の野生個体群と江戸時代の伝統的なサクラソウ品種を比較し、日本の園芸史におけるサクラソウの花卉の形状およびサイズにおける変化と多様化を評価した。結果として花卉のアスペクト比、切れ込み、輪郭の曲がり、重心位置といった花卉形状の変異を定量的に抽出し、園芸品種における特徴の変化や多様化をとらえた、また、トルコギキョウ *Eustoma grandiflorum* では、花卉と花冠のシルエット形状の関係が EFD と主成分分析 (principal component analysis: PCA) の組み合わせにより解析された[80]。この研究では花卉形状から花冠形状を説明しようと試みており、花卉輪郭の情報から「ベル型 (bell-shape)」および「漏斗型 (funnel-shape)」の花冠形状の判別ができなかったものの、「カップ型 (cup-shape)」の花や「浅鉢型 (shallow-bowl-shape)」の花とは明瞭な花卉輪郭の差が見られている。この研究は立体的な花形態とその構成要素である花卉形態のあいだに定量的な関係が存在することを示唆しており興味深い。

スイレンでは典型的な花形態の記述を本論文では花型 (Flower shape) (後述のカタログ等では「花形」とも) とよぶ。スイレンの花型としては統一のあるいは明示的な記述体系は見られないものの、例えばカタログ[51]では、flower shape として “stellate”, “cup-like, then stellate”, “cup-like” といった花型が挙げられている (図 2-2)。また農水水産省生産局の「すいれん (ひつじぐさ) 属」特性表[81]では「花の形 Flower: shape」と「花の型 Flower: type」の二種類の概念が存在し、前者には「カップ形 cup shaped」「皿形 plate shaped」「星形 star shaped」、後者に「平咲き normal」「アネモネ咲き anemone flowered type」「獅子咲き disordered double」が挙げられている。こうした「花型」や「花形」で扱われている特徴は他のカタログでは混合されて扱われているケースもある。しかしながら「cup」や「star (stellate)」のように一定の共通性が見られる記述もあり、特に「カップ型」, 「星型」およびそれらの中間型については複数のカタログで対応する記述を見つけることができる[51,81-83]。



図 2-2 本章で扱う花型

上段左から星型 (Stellate), カップ-星型 (Cup-like, then stellate), カップ型 (Cup-like), 下段左から球型 (Globular), 球形星型 (Globular star), 大花型 (Quite large), 八重菊型 (Double chrysanthemum). 花型は文献[51]による.

本章ではスイレンの花被片形状と園芸カタログなどに見られる花形態の定性的記述の関連を調べた。スイレンの花では不定数の花被片がらせん状に配置し、互いに重なり合いながら花全体の形態をなしている。またスイレンは日周に合わせて開閉し、開花状態が変化する。このように複数の器官が組み合わさり、さらに見かけが時刻に応じて変化する花を三次元形態としてそのまま定量データとして取得することは困難である。そこで本研究では各花被片を花から外して画像を取得し、花被片のアスペクト比、面積、枚数および楕円フーリエ記述子を花型ごとに比較した。本章の解析には図 2-2 に示した各花型を示す品種の花を用いた。各花型の形態的特徴は明瞭に定義されていないものの、星型の花では花被片が長く伸長し先端部が突出している、カップ型では全体として花形態が丸みを帯び、花被片の長さが短くみえるというような大まかな傾向が見受けられる。本章では花被片の特徴の定量化を通じて、各花型の特徴を説明することが目的である。専門家によって定性的かつ主観的に判別される花型を定量的な特徴と結び付けて理解することができれば、類型に対する異なる基準を持つ異なる地域、時代、共同体の専門家同士の知識共有の助けとなるばかりではなく、花型の解釈が潜在的に依拠している形態学的根拠について手掛かりを得ることができ、形態情報を通じて育種において花型を扱うことが可能になるだろう。

2-2. 材料と方法

2-2-1. 材料

植物試料は SARL Latour-Marliac (フランス共和国, Temple-sur-Lot) で屋外栽培されている植物体から採取した。解析には 41 品種から得た 103 試料を用いた(表 2-1)。測定は 2019 年 8 月に行った。

表 2-1 本章の解析で用いた花の内訳（品種名、花型、解析に用いた花数）

ID	品種名	花型	花数
lam002	<i>N.</i> ‘Arc En Ciel’	Stellate	3
lam003	<i>N.</i> ‘Arethusa’	Globular	3
lam004	<i>N.</i> ‘Atropurpurea’	Stellate	3
lam005	<i>N. candida</i>	Cup	3
lam008	<i>N.</i> ‘Chrysantha’	Cup	4
lam009	<i>N.</i> ‘Comanche’	Cup Stellate	4
lam010	<i>N.</i> ‘Conqueror’	Stellate	3
lam011	<i>N.</i> ‘Fulva’	Cup	3
lam012	<i>N.</i> ‘Hermine’	Stellate	3
lam013	<i>N.</i> ‘James Brydon’	Cup	3
lam015	<i>N.</i> ‘Laydekeri Rosea Prolofera’	NaN	3
lam016	<i>N.</i> ‘Marliacea Albida’	Cup	3
lam018	<i>N.</i> ‘Marliacea Chromatella’	Cup	3
lam020	<i>N.</i> ‘Marliacea Ignea’	NaN	3
lam021	<i>N.</i> ‘Marliacea Rosea’	Cup Stellate	3
lam022	<i>N.</i> ‘Marliacea Rubra Punctata’	Cup	3
lam024	<i>N. mexicana</i>	Cup Stellate	2
lam026	<i>N. odorata</i>	Stellate	2
lam027	<i>N. odorata var rubra</i>	NaN	4
lam028	<i>N.</i> ‘Odorata Sulphurea’	Cup Stellate	3
lam030	<i>N.</i> ‘Aurora’	Cup	3
lam032	<i>N.</i> ‘Sulphurea Grandiflora’	NaN	3
lam035	<i>N.</i> ‘Odorata Exquisita’	NaN	3
lam036	<i>N.</i> ‘Splendida’	Quite Large	3
lam037	<i>N.</i> ‘Pygmaea Rubis’	NaN	3
lam038	<i>N.</i> ‘Gloriosa’	Cup	3

ID	品種名	花型	花数
lam039	<i>N.</i> 'Pygmaea Helvola'	Cup Stellate	3
lam040	<i>N. tetragona</i>	Cup	3
lam041	<i>N.</i> 'Formosa'	Cup	3
lam042	<i>N.</i> 'Moorei'	Cup Stellate	3
lam043	<i>N.</i> 'Odorata Suavissima'	NaN	1
lam044	<i>N.</i> 'Vesuve'	Stellate	2
lam045	<i>N.</i> 'Wanvisa'	NaN	1
lam046	<i>N.</i> 'Queen Sirikit'	NaN	1
lam047	<i>N.</i> 'Red Cup'	Cup	1
lam048	<i>N.</i> 'Texas Dawn'	Stellate	1
lam049	<i>N. gigantea</i>	Globular Star	1
lam050	<i>N. caerulea</i>	Stellate	1
lam051	<i>N. colorata</i>	Cup	1
lam052	<i>N.</i> 'Caloliniana'	NaN	1
lam053	<i>N.</i> 'Gloire Du Temple Sur Lot'	Double Chrysanthemum	1
計 41 品種			計 103 輪

採取した花の外側から順に花被片を外し、フラットベッドスキャナ (CanoScan LIDE220, Canon) に並べた。花被片の順番は目視により決定した。また、花被片の背景は黒い画用紙で覆い、スキャナの蓋は閉めて撮像を行った。画像は 300 dpi の JPEG 形式で保存した。

2-2-2. ImageJ による計測

花器官の長さ及びアスペクト比（花被片の遠位-近位を結ぶ長さ/幅の比）の測定には、オープンソースの画像解析ソフトである ImageJ [84] のディストリビューションのひとつである Fiji v1.53c [85] を用いた。まず花被片のセグメンテーションを行うために画像ごとに手動で閾値を決め、画像の二値化を行った。続いて Fiji の “Analyze Particles” コマンドにより各花器官を楕円で近似したときの面積とアスペクト比を求めた。その後、花ごとに全花被片のアスペクト比の平均を計算し、花型ごとにクラス分けをしてまとめ、ヒストグラムと箱ひげ図を作成した。また花ごとに各花被片のアスペクト比を順にならべ折れ線プロットを作成した。花被片枚数については花ごとに計数し、花型ごとにまとめてヒストグラムと箱ひげ図を作成した。可視化には R の ggplot2 を用いた。また星型とカップ型の二群の平均アスペクト比、花被片枚数、平均花被片面積についてマン・ホイットニーの U 検定を行った。マン・ホイットニーの U 検定は R の wilcox.test 関数で実行した。

2-2-3. 楕円フーリエ解析

画像形式を JPEG から BMP (8bit RGB) に変換し、SHAPE [86] の ChainCoder を用いて各花被片のセグメンテーション、二値化、花被片輪郭のチェーンコード取得を行った。その後、CHC2NEF に生成された chc ファイルを読み込ませ楕円フーリエ記述子を nef 形式で取得した。このとき、調和級数は 20 に設定し、第 1 調和楕円を基準として向き、サイズ、計測開始点に対する基準化を行った。

得られた楕円フーリエ係数の解析には R パッケージの Momocs 1.3.2 を用いた [87]。まず各花被片の輪郭形状を読み込むために nef ファイルを Momocs の OutCoe オブジェクトに格納した。このときそれぞれの各花被片輪郭に花被片ごとの ID、由来する花の ID、品種の ID、品種の花型の情報を付加するために、OutCoe オブジェクトの fac (要素) にこれらの情報を格納した。

続いて Momocs の PCA 関数を用いて全花被片輪郭データの楕円フーリエ係数に対する主成分分析を行い、結果を経験的形態空間 [61] として可視化した。経験的形態空間とは何らかの形態多変量データから生成される、空間の各点が形態と対応付けられた空間である。本章の解析の場合、花被片の楕円フーリエ係数の主成分分析から生成される主成分得点の空間が経験的形態空間に該当する。可視化に際して各品種にあてがわれている花型に応じてデータ点に色をつけた。また、経験的形態空間内で花型ごとのデータ点を凸包で囲ってその分布域を視覚化した。平均輪郭形状の計算と可視化には Momocs の MSHAPE 関数を用いた。平均形状の計算にあたっては fac に格納されている各階層（花被片、花、品種、花型）の情報を扱い、花ごと、品種ごと、花型ごとに階層的に平均を求めた。

2-2-4. 花型の割り当て

花型の参照は[51]の記述に基づいて行い、測定を行った花では“星型 (stellate, 18 輪)”, “大花型 (quite large, 3 輪)”, “球形星型 (globular star, 1 輪)”, “球型 (globular, 3 輪)”, “八重菊型 (double chrysanthemum, 1 輪)”, “カップ-星型 (cup-like, then stellate, 18 輪)”, “カップ型 (cup-like, 36 輪)”, “対応なし (NaN, 23 輪)”がみられた (表 2-1). 花型が割り当てられた 80 輪のうち 72 輪が星型, カップ型, カップ-星型のいずれかに割り当てられた. 前述のように, 星型やカップ型に対応する記述は特性表や多くの市販のカタログ[51]でもよくみられることから, 本論文では特にカップ型と星型に着目して解析を行った. “カップ-星型 (cup-like, then stellate)”については花型の時間的な変化が含意されている可能性がある. これはスイレンの花においては開花度合いが開花日数に応じて変化することがあるため, その度合いによって二つのいずれかの花型と見なされうるという意味を示唆する. カップ-星型の花は開花度合いに依存して花型が変化しうる中間的花型であると仮定し, カップ型と星型をその両端と仮定した. このことを踏まえ, 相当数の品種が該当すること, また別のカタログ (例えば[82]) では“開カップ型 (open-cup)”等に対応しているケースが多いことからここではカップ型や星型に含めず個別のカテゴリとした.

2-1-3. 結果

2-3-1. 花型ごとの花被片のアスペクト比の比較

花ごとの花被片のアスペクト比の系列の折れ線プロットを作成したところ, 図 2-3 のようになった. “八重菊型 (double chrysanthemum)”の *N.* ‘Gloire Du Temple Sur Lot’では花の内側の花被片ほどアスペクト比が上昇する傾向が見られた (図 2-3A). その他の品種ではアスペクト比がやや上昇, ないし下降するものが見られたが, “八重菊型”程度のアスペクト比の変化は見られず, おおむね平坦であった. さらに星型とカップ型の花に着目すると, このふたつの花型で計測順 (花の外側から内側への並びに概ね対応) に沿って花ごとの各花被片のアスペクト比を表示すると, 花ごとにとるアスペクト比の値の範囲は一部重なるものの, 全体的な傾向として違いが見られた (図 2-3B). すなわち花被片のアスペクト比では, 星型の花ではカップ型の花よりも大きい値を示した. カップ型で最も大きいアスペクト比を持つのは *N. colorata*であった.

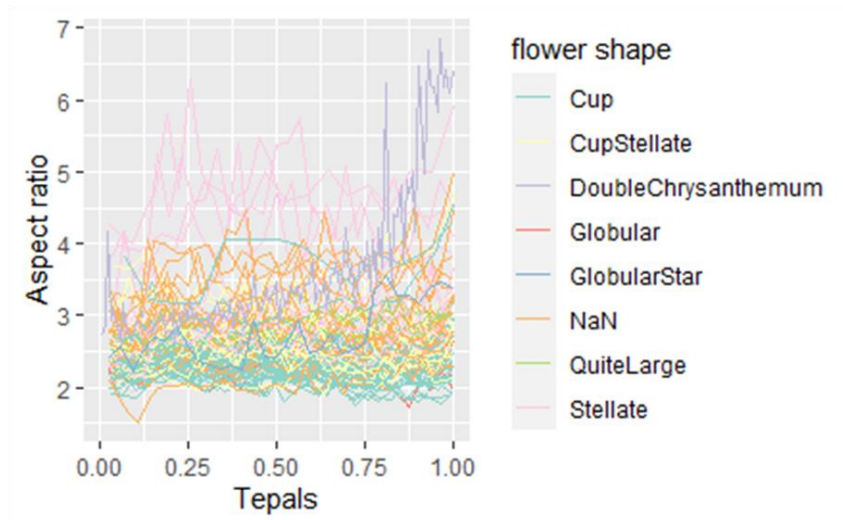
A**B**

図 2-3 花ごとの各花被片のアスペクト比. それぞれの花ごとに各花被片のアスペクト比をプロットし, それを折れ線をつないだものを, 各花の花型で色分けして示す. (A) すべての花型のアスペクトの変化を表すグラフ. 花型ごとに線に彩色している. (B)(A)のうちカップ型と星型のみ抜粋したグラフ. 図 2-3 の(A)とは異なる色で示されている点に注意する.

花ごとの花被片のアスペクト比の平均について、花型ごとにさらなる比較を行った。図 2-4 は花ごとの花被片のアスペクト比の平均を、花型ごとに計数して箱ひげ図およびヒストグラムを用いて示したものである。

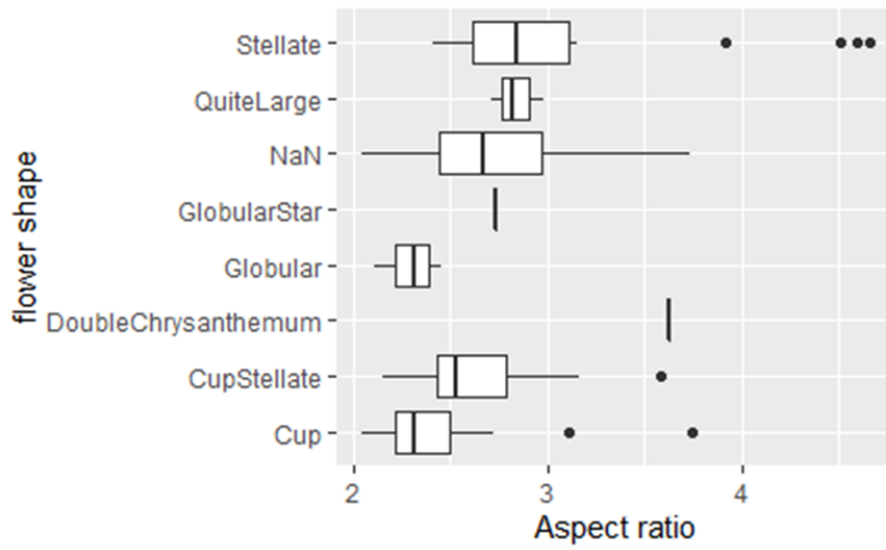
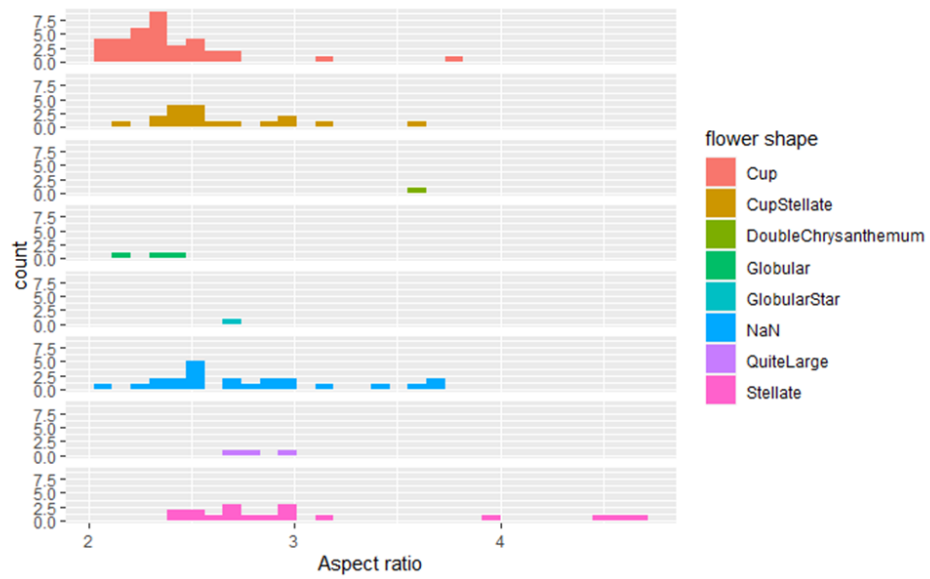
A**B**

図 2-4 花ごとの全花被片のアスペクト比の平均. 花ごとに全花被片のアスペクト比の平均を求め、花型でグループ分けして示した. (A) 箱ひげ図, (B) ヒストグラム

箱ひげ図の中央値は、八重菊型の *N. 'Gloire Du Temple Sur Lot'* が最大 (=3.624) であり、ついで星型の中央値が大きかった (=2.838) (図 2-4)。中央値がもっとも小さいのはカップ型だった (=2.316)。カップ-星型の中央値 (=2.529) はカップ型と星型の花の中央値の平均 (=2.577) 付近に見られた。また、最も大きい平均アスペクト比を持つ花被片は *N. caerulea*, *N. 'Arc En Ciel'* の 3 輪であり、いずれも星型の花であった。続いてカップ型の *N. colorata* が大きな平均アスペクト比を示した。最も裾の広い分布を示したのは対応する花型がない (NaN) グループで、外れ値を除いた他の花型の分布がその範囲に収まった。ヒストグラムについては、“大花型 (quite large)”, “球形星型 (globular star)”, “球形 (globular)”, “八重菊型 (double chrysanthemum)” はそれぞれ 3 輪未満であり、十分に分布の形状を見ることができなかった。カップ型、カップ-星型、星型、および、対応する花型がないグループについては非対称であり、カップ型の花以外では全体として扁平な分布形状であった。花型によっては平均アスペクト比が極端に大きな外れ値をとるものが見られた。また、カップ型よりも星型の花で平均アスペクト比が大きいものが多いことが示唆された。

2-2-4 で記述したようにカップ型と星型はカップ-星型と併せ測定した花の大部分を占める花型であり、これらの花型はカップ型と星型を両端としたスペクトラムを構成している可能性がある。そこで星型およびカップ型の花の平均アスペクト比についてマン・ホイットニーの U 検定を行ったところ、 p 値 < 0.01 で有意な差が見られた (表 2-2)。このことから、星型の花ではカップ型の花に比べて花被片の平均アスペクト比が大きい傾向があることが示唆された。

表 2-2 星型・カップ型の花に対する形態的特徴に対するマン・ホイットニーの U 検定

形態的特徴	p 値
平均アスペクト比	1.902e-07
花被片数	0.002545
平均花被片面積	0.7643

*** p 値 < 0.01

2-3-2. 花型ごとの花被片枚数の比較

花型に影響する要素として、花ごとの花被片枚数の計数を行った（図 2-5）。最も花被片数の平均値が大きいのは八重菊型（=116）であり、ついで球形星型と球型（ともに=32）であった。星型の花では平均値がカップ型の平均値よりも大きく（星型=28.61, カップ型=24.83）、花被片がやや多い傾向が示唆された（図 2-5A）。カップ-星型の花被片数の平均値は 27.11 で星型とカップ型の平均（26.72）程度であった。星型の花に見られる外れ値は *N. caerulea* に由来するものであった。ヒストグラムからは、星型とカップ型の花被片数でそれぞれ一つずつのピークがみられた（図 2-5B）。

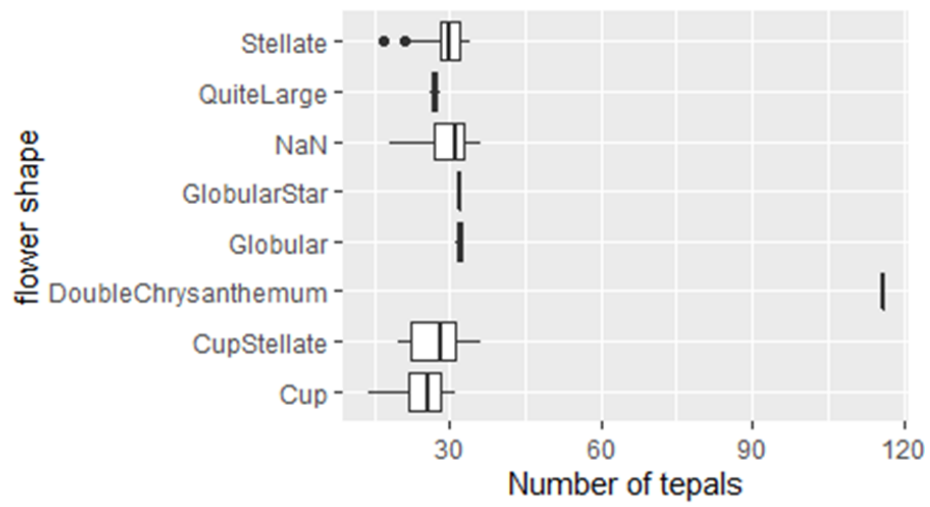
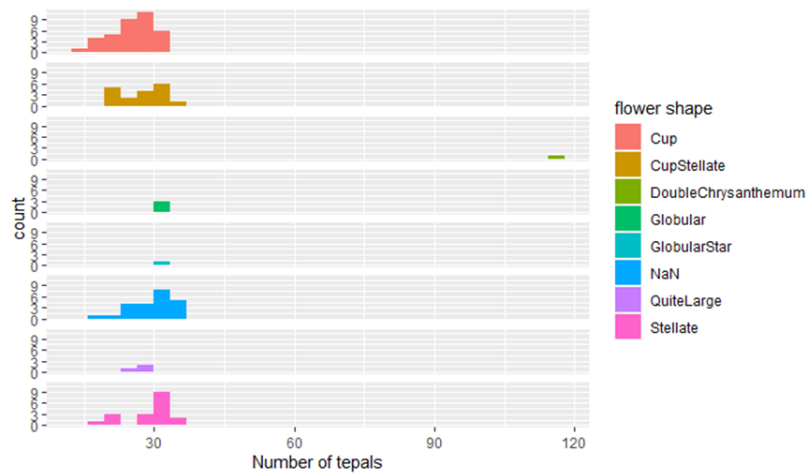
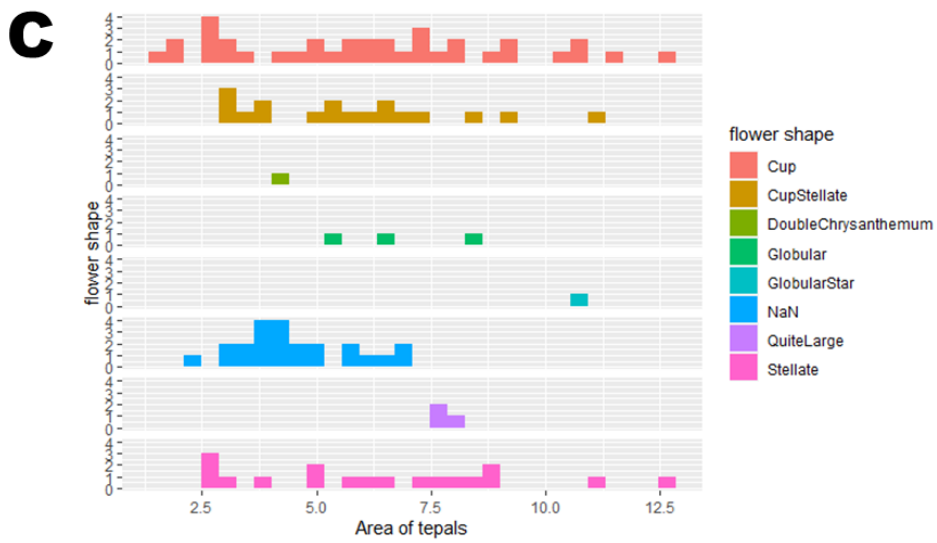
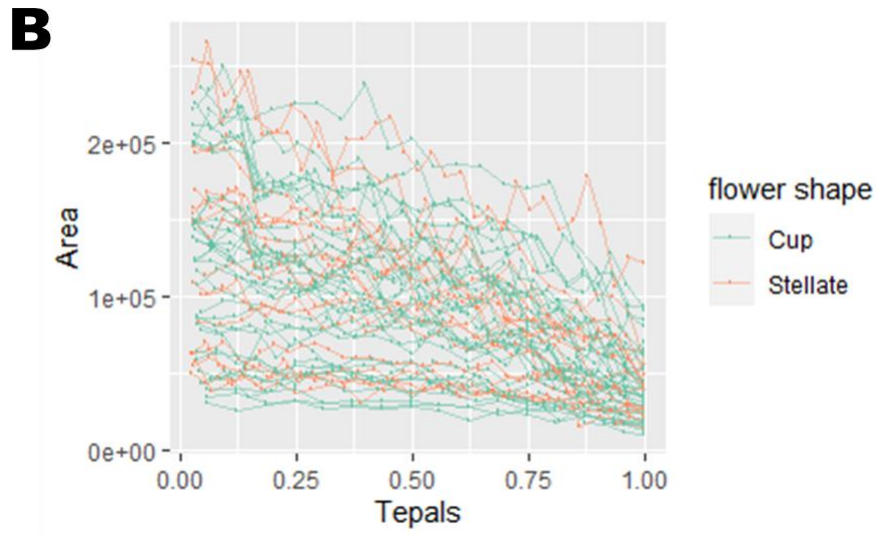
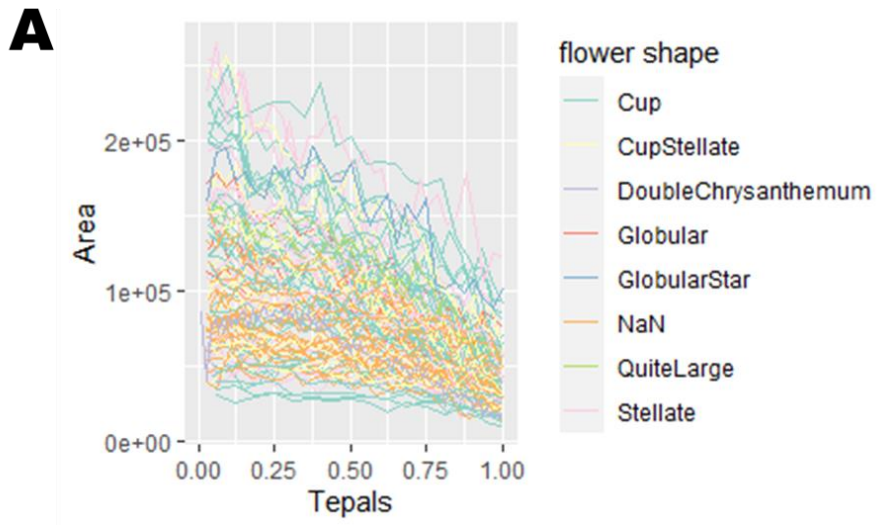
A**B**

図 2-5 花ごとの花被片枚数. それぞれの花ごとに全花被片のアスペクト比の平均をとり, 各花の花型でグループ分けしたもの. (A) ボックスプロット, (B) ヒストグラム

さらに星型の花とカップ型の花被片枚数に対してマン・ホイットニーの U 検定を実施したところ、 p 値 <0.01 で有意な差が見られた (表 2-2)。このことから星型の花ではカップ型の花に比べて花被片枚数が多い傾向があることが示唆された。

2-3-3. 花型ごとの花被片面積の比較

花被片の面積についても花型との関連を検討した (図 2-6)。図 2-6A は全花型の花に対して各花被片の面積を花の外側から順に並べたプロットである。全体として花の外側に位置する花被片はサイズが大きく、内側に位置するものほどサイズが小さくなる傾向がみられた。図 2-6B は星型とカップ型についてのみ、花ごとの各花被片の面積を計測順に沿って示したものである。ここではアスペクト比のときのような両花型の分離は見られなかった。花ごとに全花被片の平均面積を計算し、各花型でグループ分けしてヒストグラムにまとめたところ、ほとんどの花型における花被片平均面積の分布が、カップ型の平均面積の分布の範囲に収まった (図 2-6C)。すなわち星型を含むどの花型においても、カップ型の花には存在しないサイズの花被片平均面積をもつものは見あたらなかった。また、花ごとの花被片の平均面積について花型ごとに箱ひげ図を用いて表示したところ、星型、カップ-星型、カップ型、球型の中央値に大きな違いは見られなかった (図 2-6D)。星型の花とカップ型の平均花被片面積に対するマン・ホイットニーの U 検定では、 p 値= 0.7643 となり、有意な差はみられなかった (表 2-2)。



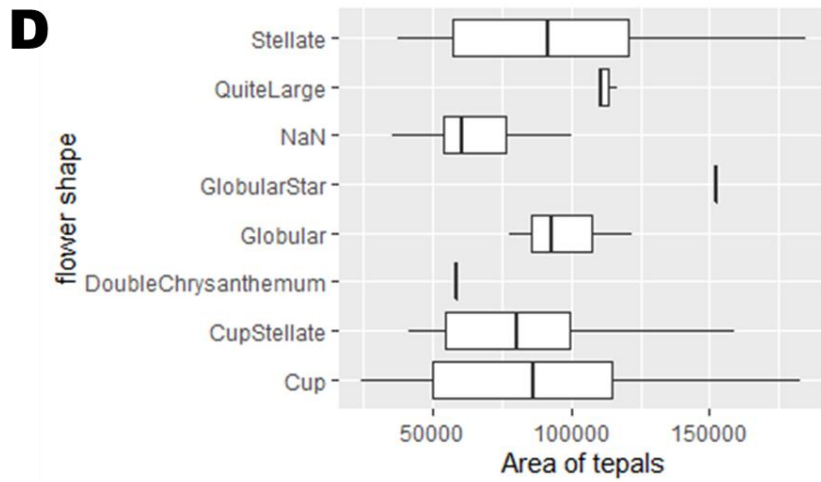


図 2-6 花型ごとの全花被片の面積の比較.

(A), (B)花ごとの各花被片の面積. それぞれの花ごとに各花被片の面積をプロットし, 折れ線をつないだのち, 各花の花型でグループ分けした. (A) すべての花型について表示したグラフ. 花型ごとに折れ線に色付けした. (B)(A)のうち、カップ型と星型のみを抜粋したグラフ. (A)とは異なる色で示されている点に注意する. (C), (D)それぞれの花ごとに全花被片の平均面積をとり, 各花の花型でグループ分けしたもの. (C) ヒストグラム, (D) 箱ひげ図.

2-3-4. 楕円フーリエ係数の主成分比較

楕円フーリエ記述子を用いて花被片輪郭形状を記述したのち、記述子の主成分分析を行い、その結果を経験形態空間にまとめた（図 2-7）。図 2-7A, B の各点はそれぞれ一枚の花被片に対応しており、花型ごとに凸包で囲み色付けした。寄与率は、第 1 主成分で 65.5%、第 2 主成分で 14.2%、第 3 主成分では 4.8%であった。また、第 1 主成分から第 3 主成分までの累積寄与率は 84.4%であった。それぞれの主成分が説明する形態的特徴を可視化すると、第 1 主成分は花被片形状の幅の広さ（アスペクト比）に、第 2 主成分はふくらみの位置（重心位置）と先端形状に、第 3 主成分は左右の偏りに対応していた（図 2-7A, B）。

また花ごとに花被片の楕円フーリエ係数の平均を求めた後に主成分分析を行い、平均花被片形状の形態空間を得た（図 2-7C）。第 1 主成分の寄与率は 88.8%で第 2 主成分の寄与率は 6.7%だった。第 1 主成分が花被片形状の幅の広さに、第 2 主成分が重心位置に対応する傾向が花被片の平均形状の形態空間でも見られた。第 1、第 2 主成分において各花型の凸包は互いに重なり合っていたものの、星型の花では花被片平均形状の第 1 主成分が大きい花が典型的にみられ、細長い花被片をもつ傾向があることが分かった。一方、第 1 主成分が小さい幅広の花被片形状をもつものはカップ型の花でよく見られた。第 2 主成分ではカップ型と星形の両方で重心が基部側に近い（第 2 主成分の得点が小さい、卵形の）形状の花被片をもつ花が見られたが、重心が先端部に近い（第 2 主成分の得点大きい）形状については、カップ型でより主成分得点大きい花がみられた。カップ-星型の花については星型とカップ型の間近的な形状を持つ傾向が見られ、凸包のほとんどの部分が星型およびカップ型の凸包と重なっていた。

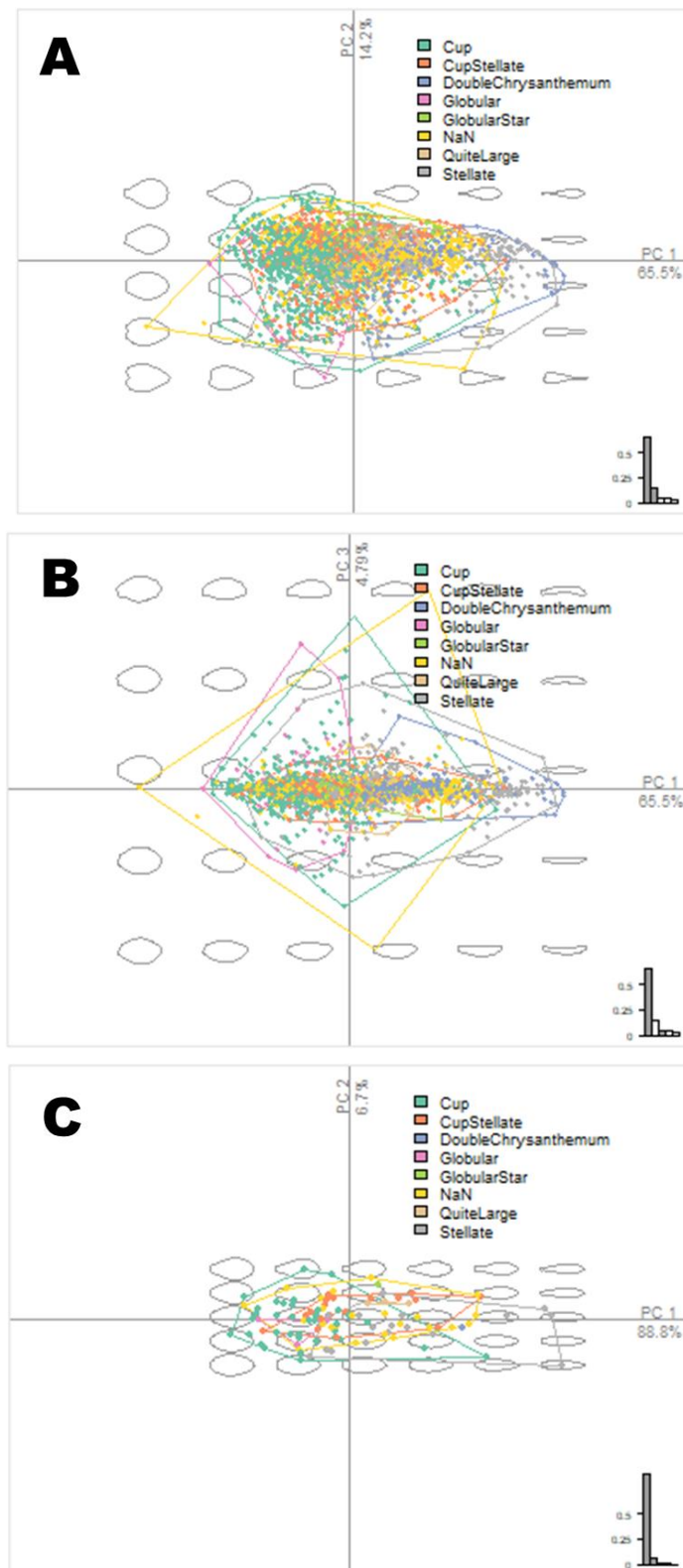


図 2-7 楕円フーリエ記述子の主成分分析により構築された花被片の経験形態空間
 (A) 第 1 主成分 (横軸) と第 2 主成分 (縦軸) の形態空間. (B) 第 1 主成分 (横軸) と第

3 主成分（縦軸）の形態空間. (C) 花ごとに花被片の楕円フーリエ係数の平均を求め主成分分析を行った結果. いずれの図も花型の種類ごとに色分けされており, 凸包で囲んである. 背景の形状は各領域の中心座標に対応する仮想形状を表す. 右下のヒストグラムは各主成分の寄与率を表す.

さらに花被片平均形状の形態的特徴を観察するため、花型および品種ごとの楕円フーリエ係数の平均を計算し、花被片の平均形状を可視化した(図 2-8A, B)。品種ごとの花被片平均形状を可視化し花型ごとに色付けしたところ図 2-8A が得られた。*N. caerulea* (lam050) および *N. colorata* (lam051) では重心が基部側が近い形状が見られたが、両者の花型はそれぞれ星型とカップ型で異なっていた。*N. 'Chrysantha'* (lam008), *N. 'Fulva'* (lam011), *N. 'Laydekeri Rosea Prolofera'* (lam015), *N. 'Queen Sirikit'* (lam046) *N. gigantea* (lam049) では重心が先端部に近く、基部側がすぼまった形状がみられ、カップ型や球星型の花が含まれていた。一方、星型の花ではこうした平均形状を顕著にもつ品種は見当たらなかった。その他の品種は概ね中央付近に重みのある紡錘形を示していた。

花型ごとの花被片平均形状では、カップ型の花および球型の花で幅広の花被片が見られ、八重菊型で最も細い花被片平均形状が見られた(図 2-8B)。次いで星型の花で細い平均形状が見られた。幅以外の形態的特徴に関しては、大花型および球星型では基部側がややすぼまった先端部に重みのある形状が見られた。星型、カップ-星型、カップ型、球型では紡錘形で中央付近に重みのある形状であった。

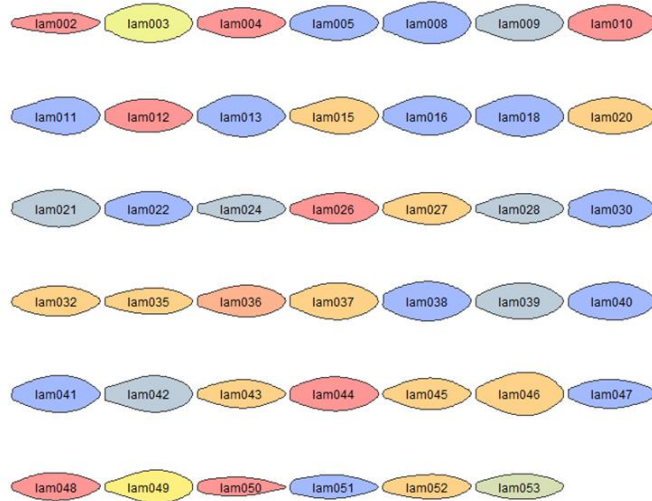
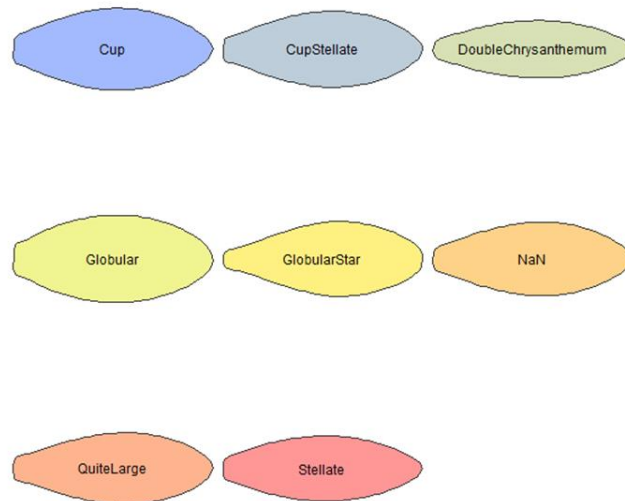
A**B**

図 2-8 花被片の平均形状

(A) 各品種の平均形状, (B) 各花型の平均形状

2-4. 考察

2-4-1. 花被片のアスペクト比, 枚数, および面積の解析

本章ではスイレンの花被片を材料に古典的形態測定 (アスペクト比) および幾何学的形態測定 (楕円フーリエ法) を行い, 花被片のサイズ (面積) および枚数と併せて花型の構成にもたらす影響を調べた。

アスペクト比の比較においては, 星型の花ではカップ型の花に比べて各花被片の花被片のアスペクト比および花ごとの平均アスペクト比が大きい傾向があることが示唆された (図 2-3)。このことは星型の花ではカップ型の花よりも細長い花被片が形成されている傾向が強いことを示唆する。特に *N. colorata*, *N. caerulea*, *N. 'Arc en Ciel'* は細長い花弁を持ち, 他の星型の花と比べても特に細い花弁を持っていた。これらの品種の中で *N. colorata* のみカップ型であるが, *N. colorata* と *N. caerulea* に関しては *Brachyceras* 亜属に属しており, 今回測定を行った他のほとんどの品種とは異なる由来を持っていることに注意する [51]。スイレンの園芸において温帯性品種と熱帯性品種は原則的に独立に扱われ, 交配もまた原則的にはそれぞれのグループ内で行われている。*N. colorata* は熱帯性品種の交配に用いられており, *N. colorata* をカップ型とする基準は, 今回の測定に用いた温帯性品種群で用いられている基準とは異なるものである可能性もある。

N. 'Gloire du Temple-sur-Lot' もまた大きな平均アスペクト比を持ち, 個々の花被片の観察においてもアスペクト比が花の内側で大きくなる (より細い花被片を持つ) 傾向がみられた。八重菊型の花被片で平均形状が特に細長くなった原因として, 雄蕊の花被片化が影響していると考えられる。*N. 'Gloire du Temple-sur-Lot'* では本来雄蕊が配置する領域に花被片が配置する八重咲性の品種であり, 本来雄蕊が形成される領域の花被片は通常の花被片より細くなる傾向が見られた。このような発生の由来が異なる可能性のある器官の存在が本品種の花被片平均形状を細く見せていると考えられる。

カップ-星型の花ではカップ型および星型の花と, 形態特徴の計測値の分布範囲の大部分が重なり, かつアスペクト比と花被片枚数では, その平均値がカップ型と花型の平均に近い値を示した。これらのことから, カップ-星型の花はカップ型と星型の花の中間的な特徴を備えた花であると考えられる。また, 対応する花型がないグループ (NaN) に属する花は, 花被片枚数と平均アスペクト比において他の花型の分布の大部分を包含する広い範囲の測定値をとっていたことから, カップ型および星型を含めた様々な花型の花が混合したグループであると考えられる。

花被片枚数の比較において星型の花ではカップ型の花に比べて花被片枚数が多い傾向が示唆された。単純な仮説としては, 星型のような花被片が細いグループの花では, 花被片枚数を増やすことでボリュームのある花形態を実現していることが考えられる。ヨーロッパ

やアメリカではスイレンは池で栽培されることも多く[88], 鑑賞者と花との距離が遠ざかる傾向があることから細い花被片を疎に持つだけの花では鑑賞に堪ええず選抜されなかった可能性がある。この仮説の検証には異なる鑑賞形態（例えば金魚鉢での屋内栽培）を想定した品種改良の例を探す必要があるだろう。より検証が容易な仮説としては、カップ型の花は花被片数が多い場合には他の花型に分類されている可能性がある。実際、今回用いたものとは異なるカタログ ([82]) によれば *N.* 'Arethusa' は球型ではなくカップ型であった。同品種は、アスペクト比の中央値はカップ型相当 (図 2-3) であったが、花被片枚数は星型に匹敵する 32 枚前後であった (図 2-5)。また、別の仮説として、花被片枚数と花被片形状の細さが同一の原種に由来しており、それぞれの表現型の遺伝が独立していない可能性もありうる。一方、花型間で花被片の平均面積には大きな差はみられず、花型と花の大きさには強い関連は見いだせなかった。

以上より、スイレンの花型は花被片のアスペクト比および花被片枚数と関連があり、特に星型およびカップ型に分類される品種の比較では、星型の花でより花被片のアスペクト比が大きく（細長く）、数が多い傾向が存在することが示唆された。星型とカップ型の花の関係をアスペクト比と花被片枚数からまとめると図 2-9 上図のようになると考えられる。このとき、星型とカップ型で重複する領域では、花型の分類が花被片のふくらみや花の開度といった立体的な形態特性に影響されると考えられる。またカップ-星型の花は星型とカップ型の間中間的な形態として存在しており、カタログの記述者によっては星型やカップ型に移行するケースがありうる。実際に平均アスペクト比と花被片数を軸にとって星型、カップ型、カップ-星型の花をプロットすると、カップ型と星型はある程度分離したクラスタをなし、両者の間にカップ-星型の花が分布する (図 2-9 下図)。それぞれの領域の境界を定量的に推定するには本解析に用いたデータは部分的で不十分であるが、形態空間中の各花型に対応する領域はアスペクト比と花被片数からある程度定められると考えられた。

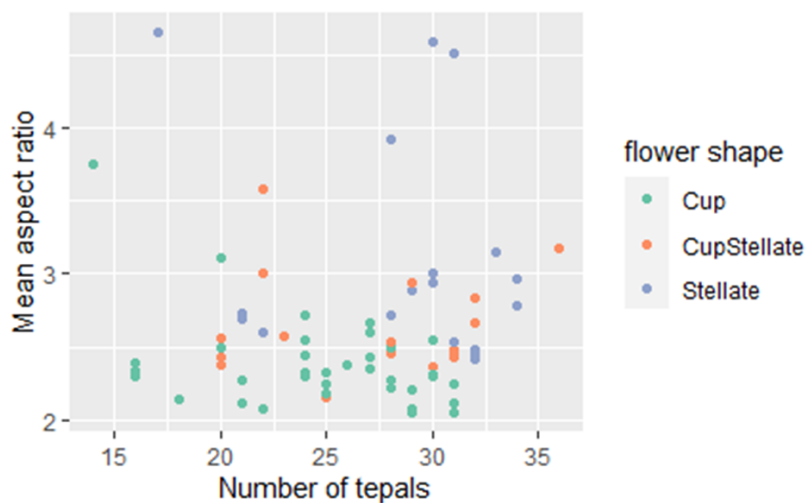
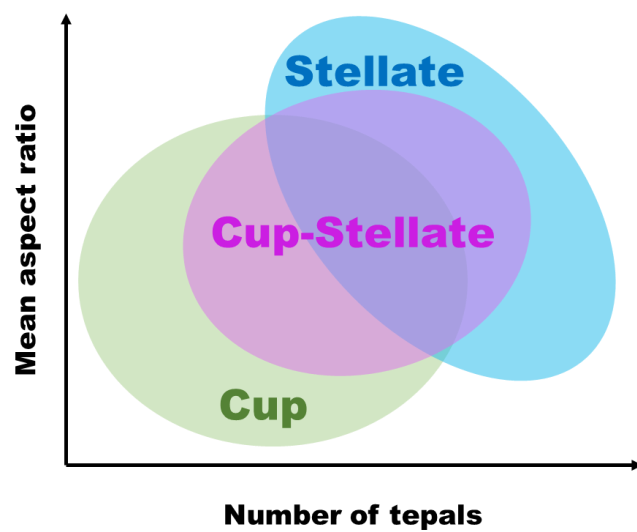


図 2-9 花被片枚数及び平均アスペクト比と花型の関係の概念図および花被片枚数と平均アスペクト比の散布図. 各点はカップ型, カップ-星型, 星型のいずれかに該当する花に対応.

2-4-2. 花被片の楕円フーリエ解析

楕円フーリエ解析の結果、第1主成分は花被片のアスペクト比に、第2主成分は重心位置および先端形状に、第3主成分は左右の偏りに対応していた。このうち第3主成分については、非対称な花被片形状を特徴とする品種が知られていないことから、花被片をスキャナに並べた時に生じる花被片のずれや花被片輪郭のゆがみが現れたものと考えられる。第1主成分に関しては平均形状における第1主成分得点の比較からは星形の花でカップ型の花よりも細長い花被片をもつ傾向がみられ(図2-7)、アスペクト比ベースの形態解析での結果をなぞる結果となった。第2主成分では、多くの品種で中央付近に重みのある紡錘形を示したが、カップ型の一部の品種および球星形の品種で先端側が重く基部側がくびれた平均形状をもつ品種がみられた(図2-7)。

カップ型の花では花被片先端部に重心が寄る「へら型」の平均形状がみられた一方で星型の花では確認できなかったことは、花型と花被片形状の関係を考察するうえで興味深い点である。全花被片の散布図でみてもより大きな第2主成分得点をもつ(「へら型」の花被片形状をもつ)花被片はカップ型の花由来の花被片であり、星型の花には「へら型」の花被片をもつものは確認できなかった。「へら型」の花被片をもつ花は開花時に花被片の先端部分の丸みが目立つため、相対的に細長く鋭い形状の花被片を持つ傾向がある星型の花として見なされにくいと考えられる。また *N. caerulea* (lam050) および *N. colorata* (lam051) で観察された基部側が重い剣型の花被片は他の温帯性品種では明瞭には確認できず、*Brachyceras* 亜属の花に特有の形状である可能性がある。第2主成分はアスペクト比の計測ではとらえられない花被片の形態的特徴をとらえており、さらにその特徴の中には星型とカップ型の花を分けることができる特徴も含まれている可能性が示唆された。

2-5. 結論

本章では花被片のアスペクト比、数、そして面積の計測、および楕円フーリエ法と主成分分析を用いた花被片輪郭形状の解析を通じて、花被片という花の形態を決定づける個々の要素がどのように「花型」という定性的・直感的な花形態の把握と関連しているかについて検討した。様々な器官から複合的に構成される形態を解析するにあたり、それぞれの構成要素の特徴に還元することは元の全体形態についての理解をそのままたらずものではない。しかし、スイレンの花の形態においては、花被片のアスペクト比と重心位置そして花被片の枚数といういくつかの単純な要素に分解することで、花型に反映されている花形態の全体としての特徴の構成要件について手掛かりを得ることができた。

特に星型、カップ-星型、カップ型の花の間の関係は互いに重なり合う花被片の特徴を備えながらも一定の連続性をもって記述しうるものであった。今後、花被片の曲面のような立体的な特徴を併せることで、これらの各花型間の境界をより明瞭に提示できると考えら

れる。場合によっては花被片の色合いや配色といった色覚的な効果が花の印象に与える影響も考慮する必要があるかもしれない。花形態の構成要素としての花被片形状を花型との関係において正確に理解することは、育種においては花被片形状の変化を通じて花全体の形態を自由にデザインすることにもつながる。そのためにはそれぞれの花に形成される花被片の大きさや形状におけるばらつきの分布や遷移の様子、そして花形成における位置情報との関係についても定量的に理解を深める必要がある。

一方で、最終的な目標は三次元形態としての花の理解であることを忘れてはならない。各花被片がどのように花形態の幾何学的特徴に反映されるのかについて、いわば構成的に理解することが重要である。この内容については続く第3章においてスイレンの理論3次元花形態モデルを用いた解析をもとに検討する。

今回の解析は19世紀末から20世紀初頭にフランスで作出された温帯性品種を中心に行ったが、様々な地域や年代で作出された品種の網羅的なデータを用いて解析を拡張することが今回の解析で示唆された傾向や仮説を検証する上で重要である。また複数の育種家や園芸家による記述を比較し、花型等の花形態の認識や分類における揺らぎについても検討することが必要であろう。特に時代や地域差だけでなく、年齢や性別、色覚能力の差異を踏まえて検討されることが重要であると考えられる。

第3章 スイレンの三次元花形態の定量的記述の ための理論形態モデル

3-1 背景

前章では花被片の特徴と花型との関連を考察したが、前述のようなサクラソウの品種のように花卉の重なりがほとんどなく、かつ一輪の中で花卉の形状が概ね同じであれば花卉の形状をもってある程度花形態の特徴を代表させつつ議論を行うことが可能であろう。一方でスイレンの花形態は不定数の花器官、とくにサイズの異なる花被片が組み合わさることで花全体の概形を構成しており、花被片の形態的特徴のみをもって花形態について検討することは難しいと考えられる。個々の花被片の特徴だけでなく何らかの方法でスイレンの花の3次元形態を評価する必要がある。

前章の研究背景では、トルコギキョウ *Eustoma grandiflorum* において楕円フーリエ法と主成分分析を組み合わせ、花卉形状と花冠のシルエット形状およびトルコギキョウにおける花型の関係が解析された例を紹介した[80]。この研究のように複合的な器官全体（花冠）の形状評価と個々の要素的な器官（花卉）の形状評価の間の関係性を解析するアプローチは、花の3次元形態を2次元平面への投影として間接的に扱うことで異なる形態的階層の橋渡しをすることができる。その後トルコギキョウの研究では、花卉の曲率の経時的な変化、および花卉の曲率と花冠シルエットの関連が解析され、花の3次元形態についても検討がなされている[89]。また3次元花形態そのものを直接定量的に解析した例として、マイクロCTスキャンと標識点法の一般化プロクラステス解析（generalized Procrustes analysis, GPA）によるオオイワギリソウ *Sinningia speciosa* の3次元花形態の解析がある[90,91]。Hsuらは3次元定量化が花の開口や非対称性のうち2次元的な投影では認識困難な変形パターンが存在することを示し、これらの3次元形態の特徴が放射相称花から左右対称花への形態的な遷移を表現する上で有用であることを示した[90]。引き続き研究では、Hsuらは曲率や筒部の膨大といった形態的特徴と *CYCLOIDEA2*-like gene のホモログであり放射相称花から左右対称花への形態的な遷移に関連するとされる *SsCYC* 遺伝子の遺伝子型の定性的関係についても解析した[91]。このように、立体的な花形態を定量化することで、立体的な花形態に対する形態の発生遺伝学的基盤についての研究も可能となる。近年ではCTスキャン以外にも写真測量（フォトグラメトリ）を植物形態の構築に用いる研究も行われるようになり、3次元形態情報取得に新たな選択肢を提供している[92-95]。

本研究では、しかしながら、研究対象であるスイレンについて3次元形態情報を直接取

得するためにマイクロCTスキャンや写真測量法 (photogrammetry) を用いることは困難であった。本研究では一般公開用の植物園や育種家のナーセリで栽培されているスイレンの園芸品種を用いている。マイクロCTのような設備が必要な手法はフィールドでの運用に向かず、また、水揚げ後急速に水が抜けて変形してしまうスイレンの花に対して適用するには大きなコストを要する。写真測量法はデジタルカメラがあればフィールドでもデータを取得することができるが、多数の花被片が互いに重なり合いながら位置しているスイレンの花では、撮像対象の立体的な情報を得るための特徴点のマッチングが非常に難しいという課題があった。

そこで本章では理論形態モデル (Theoretical morphological model) および形態空間 (Morphospace) のアイデアを用いて、比較的簡便なデータ取得により花被片形状から3次元花形態への橋渡しを可能にするスイレンの花形態の理論形態モデルについて検討する。理論形態モデルを用いることで花形態を記述することが可能となれば、花の特徴を定量的に解析し評価することが可能になる。理論形態学とは、第1章で説明したように、生物の形態や成長プロセスに基づいたパラメタによって制御される数理モデルを用いて、対象となる生物形態の記述および解析を行い、形態的多様性と制約、あるいは形態の個体発生および系統発生の機構を研究するアプローチである。また、理論形態モデルとは、この理論形態学の中で用いられるモデルである。研究史的には、理論形態モデルはRaupによって貝殻の形態的多様性とその制約を議論するために最初に用いられた、ここでは、巻きの変位率、巻き軸との距離、断面の拡大率のパラメタにより系統的に多様な貝殻の形態を表現するモデルが提案された[64]。その後、より実際の貝殻の成長プロセスを反映させた様々なモデルが提案された。こうした理論形態学に基づくモデルにより、化石種を含む軟体動物の形態的多様性に対する理解が深められた[59,96]。理論形態学の強みの一つは形態空間というアイデアである。形態空間は、やはり第1章で説明したように、経験的形態空間 (Empirical morphospace) と理論的形態空間 (Theoretical morphospace) の二つに大別される[61]。第1章でも概説したように、前者は形態情報の実データから生成される空間であり、形態と空間内の点が結び付けられている、形態データの主成分分析などがこの例にあたる。一方の理論的形態空間はある理論形態モデルから生成される空間であり、ありうるパラメタの組み合わせから構成される形態のスペクトラム (連続的に変化する形態のバリエーション) である。理論的形態空間では現実にはないパラメタの組み合わせでもモデルが許容する範囲において自由に形態を想定することができ、形態の制約を考える場合など現実に存在しない形態パターンを検討するときに効果を発揮する。理論形態学的なアプローチは貝殻の形態に限らず様々な生物の系統で利用されており、植物においては植物体形態[70,71]や葉の形状[68]でもモデルベースでの形態解析が行われている。しかしながら経験的形態空間の研究例[67]に比べて理論形態モデルを用いた例は少ない。また花形態の解析に理論形態モデルを用いたアプローチが導入された例はほとんどない。

本章ではスイレンの花形態を評価するための新しい手法として新規理論形態モデルを提

案し、本モデルを用いた花形態の定量評価を試みた。理論モデルの構築にあたり、スイレンの花形態の観察を行ったのが図 3-1 である。図 3-1 (A-D) は様々な花型の花の全体図である。これらの花から花被片を除くと、花被片の配置はらせん状の葉序パターンに従っていることがわかる (図 3-1 (E))。また配置している花器官は花の外側から内側に向かってサイズが変化しており (図 3-1 (F))、形状を楕円形で近似することで簡略に花形状の長さの遷移をとらえることができた (図 3-1 (G-I))。したがって、本研究ではスイレンの理論モデルを 3 つのレベル、すなわち (1) 花器官形状の系列、(2) 花器官を配置するための葉序パターンの表現そして (3) 各花器官の開度の付与の各段階を計算することで階層的に構築した。さらに本章では生成された花形態モデルの概形を定量化するために、理論形態モデルから生成された花のシルエットを 2 種類の幾何学的特徴指標を用いて評価した。特徴指標には凸度 (convexity) および稠密度 (solidity) を用いた。本章の最後には進化生物学及び園芸科学に対するこのモデルの活用について論じる。

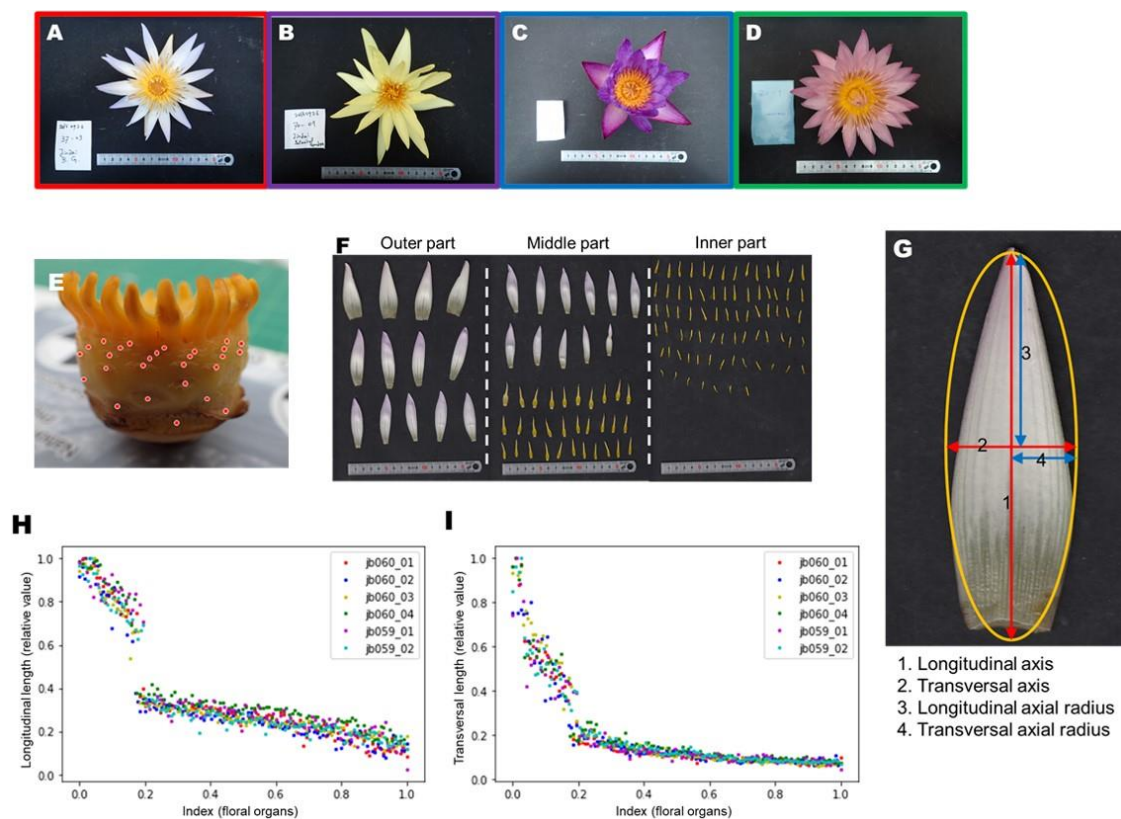


図 3-1. 花構造の観察

(A - D) 花全体の形態 (A) *Nymphaea* 'Dauben' (カップ型), (B) *Nymphaea* 'Eldorado' (星型), (C) *Nymphaea* 'Lindsey Woods' (不明), and (D) *Nymphaea* 'Pink Platter' (その他). 画像の枠色は花型に対応. 赤: カップ型, 紫: 星型, 緑: その他, 青: 不明. (E) 花器官を除去した後の花の構造. 花器官の付着していた位置に赤い点で印をつけてある. (F) 花器官画像 (花被片と雄蕊). 図中の "outer part", "middle part", "inner part" は花托上に配置していた時の相対的な位置を意味する. (G) 花器官の楕円近似. (H), (I): *Nymphaea* 'Dauben' の花器官の長さの着生順 (測定順) に沿った漸次的変化の様子. (H) 幅 (短軸の長さ) の変化, (I) 長さ (長軸の長さ) の変化. 長さは 1 輪中の相対値であり各花における最大値を 1 として 0 - 1 の範囲で規格化している. グラフ横軸は規格化された花被片の数であり, 花の外側を 0 として 1 番内側の花器官を 1 としている. 点の色はそれぞれの花を表し, 2 つの株からそれぞれ 4 輪, 2 輪の花を採取した結果を示している.

3-2 材料と方法

理論形態モデル

本節ではスイレンの三次元花形態を記述する理論形態モデルの提案を行う。ここで紹介する理論形態モデルは花を階層的かつ複合的な形態として扱う。スイレンの花はらせん葉序を示し、花器官のサイズおよびシェイプが形成位置に応じて漸次遷移する。本研究で用いる理論形態モデルは(1)花器官系列の形状の変化、(2)花托上の花器官の空間配置、(3)花の開度を表現する花器官の仰角の三つの要素から構成される(図 3-2)。ここではそれぞれの花における花器官の大きさおよび形状の変化が線形に変化すると仮定した。さらにそれぞれの花器官を花托上にらせん状に配置し、らせん葉序を表現した。最後に花の開度を花器官の仰角によって定めた。

3-2-1 着生順に沿った花器官形状の遷移

本研究では、それぞれの花器官を楕円形に近似しており、楕円の長さ y および幅 x の二つのパラメタにより表現する。幅 x および長さ y それぞれの漸次変化については二つの区間からなる区分線形関数で表す。区分関数のうち前半のものは花被片、後半のものは雄蕊における変化をそれぞれ制御するものとする。 i 番目の花器官における幅 x_i および長さ y_i は

$$x_i = \begin{cases} x_0 - s_{x1}l_{x,i} & (0 \leq i < nt_x) \\ x_t - s_{x2}l_{x,i} & (nt_x \leq i) \end{cases} \dots (1)$$

$$y_i = \begin{cases} y_0 - s_{y1}l_{y,i} & (0 \leq i < nt_y) \\ y_t - s_{y2}l_{y,i} & (nt_y \leq i) \end{cases} \dots (2)$$

と書ける。ここで x_0 および y_0 は幅および長さの初期長 (initial lengths, すなわちもっとも外側に配置している花器官の幅および長さ) であり、 x_t および y_t は遷移閾値 (区分関数を切り変える花器官の番号) t_x および t_y での花器官の幅および長さである。また、 $l_{x,i}$ および $l_{y,i}$ は花器官の総数 n に対する i 番目(0番目から $n-1$ 番目まで数えるとする)の花器官の相対的位置のパラメタである。すなわち、

$$l_{x,i} = \begin{cases} \frac{i}{nt_x - 1} & (0 \leq i < nt_x) \\ \frac{i - nt_x}{n(1 - t_x) - 1} & (nt_x \leq i) \end{cases}$$

$$l_{y,i} = \begin{cases} \frac{i}{nt_y - 1} & (0 \leq i < nt_y) \\ \frac{i - nt_y}{n(1 - t_y) - 1} & (nt_y \leq i) \end{cases}$$

とした。遷移パラメタは花被片と雄蕊の境界を定めるパラメタであり、これらのパラメタは花器官から雄蕊への器官アイデンティティの切り替えを行うものとする。すなわち、花器官の長さおよび幅は器官アイデンティティの影響を独立に受けうるものとし、実際の発生機構については想定を置かないものとする。 $t_x = 1$ あるいは $t_y = 1$ のとき、すべての花器官は花被片と見なされ、逆に $t_x = 0$ または $t_y = 0$ のときすべての花器官は雄蕊である。以降の解析では図 3-3B の解析を除き $t_x = t_y = 0.20$ を仮定する。すべての解析で花器官の総数は 100 枚とする。したがって本解析では 20 枚の花被片を持ち、長さや幅を制御する関数の切り替えは同時に起こる花を仮定している。

式 1 および 2 に現れる下付き添え字 “1” と “2” はそれぞれ区分関数の最初の区画（花被片に相当）および第二の区画（雄蕊に相当）を意味する。係数 $s_{x1}, s_{x2}, s_{y1}, s_{y2}$ は区分関数の傾き、すなわち花器官長の短縮幅（shortening length, 花被片または雄蕊のうち、最も外側の器官と最も内側の器官における長さあるいは幅の差）のパラメタである。花器官数が遷移閾値 t_x あるいは t_y を超えると、短縮幅のパラメタを s_{x1} から s_{x2} あるいは s_{y1} から s_{y2} へそれぞれ切り替える。 x_i および y_i は花托の半径 r_b によって基準化されている。シミュレーションでは、花托の半径を $r_b = 1$ としている。

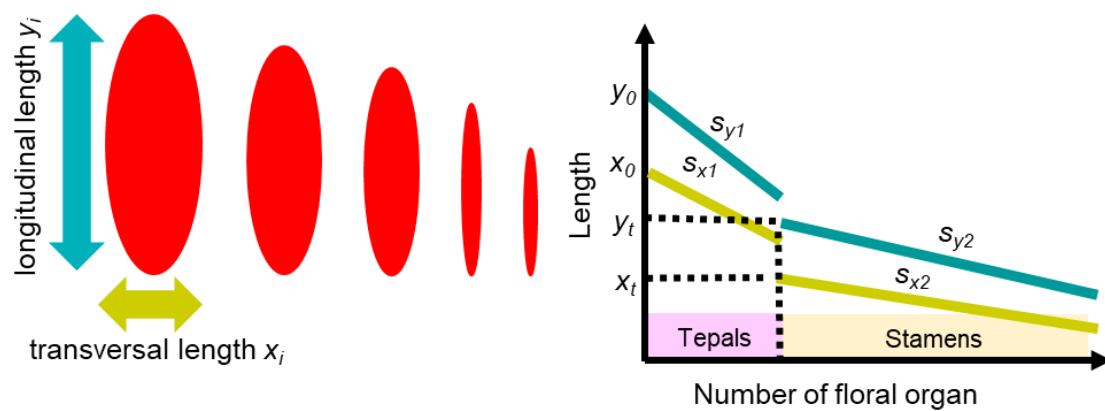


図 3-2. 花器官における大きさおよびサイズの着生順に沿った漸次的変化.

赤い楕円は花器官を表しており、「幅 transversal length」と「長さ longitudinal length」で記述される. 右のグラフ模式図における青および黄色の線は花器官の長さ・幅の漸次的変化を示す. 点線は遷移閾値 t_x および t_y における長さパラメタ x_t および y_t の値である.

3-2-2. らせん葉序

花器官は花托の表面にらせん状に配置するとした。花器官の花托上の配置は2つのパラメタ ϕ (回転角) および h (高さ) によって記述される。 i 番目の花器官の回転角 ϕ_i は

$$\begin{aligned}\phi_0 &= 0 \\ \phi_{i+1} &= \phi_i + \Delta\phi_i \\ \Delta\phi_i &= \begin{cases} 90.0^\circ & (i = 1,2,3) \\ 137.5^\circ & (i \neq 1,2,3) \end{cases} \dots (3)\end{aligned}$$

によって与えられる。ここで、花器官ごとの回転角の増加分は 90.0° あるいは 137.5° とした。先行研究に基づき[97]、最初の4枚の花被片を除いて回転角は黄金角 ($\sim 137.5^\circ$) (式3)とした。最初の4枚の花被片はスイレンでは十字に花被片が配置するため [52]これらの花被片については 90.0° ずつ角度をおいて配置した。花被片の着生位置の高さは花托のもっとも下から花被片までの距離として定義した。ここでは指数関数に従って各花被片の着生位置の高さの間隔が決まると仮定した。

$i+1$ 番目の花器官の高さ h_{i+1} は

$$h_{i+1} = h_i + e^{p\phi_i}$$

で与えられる。ここで p 「ピッチ」と呼ばれる、間隔の狭さを制御する (らせんの巻きの「きつさ」を決める) 定数である $i = 0$ のとき、 $h_0 = 0$ とした。

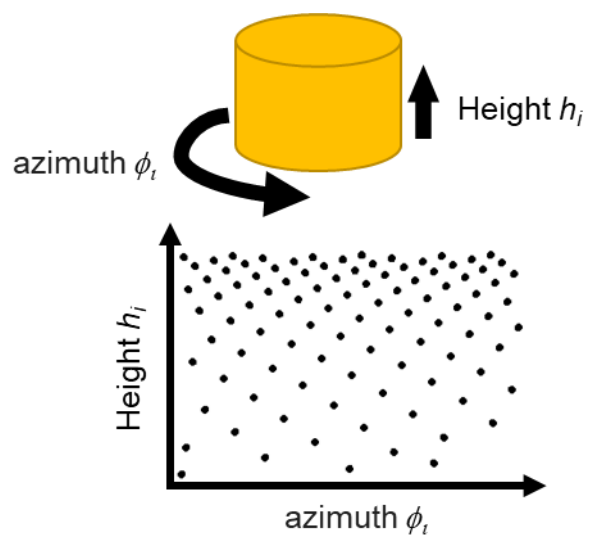


図 3-3. らせん葉序のモデル

黄色い円筒形は花器官のついていない花托を表現している。散布図の点は花器官が形成されている回転角と高さの座標に対応している。

3-2-3. 花器官の仰角

花托上に花器官を配置したのちに、仰角 θ で傾きを与えた。最初の4枚の花被片については最小仰角 θ_{min} を与え、最後の花被片、つまり、 $t_{max} = \max(t_x, t_y)$ 番目の花被片には最大仰角 θ_{max} を与えた。それらの中間の花被片の仰角は θ_{min} から θ_{max} へ線形に上昇するように花被片の番号に応じて与えた。すべての雄蕊は花托に対して垂直になると仮定した。まとめると、 i 番目の器官の仰角 θ_i は

$$\theta_i = \begin{cases} \theta_{min} & (i = 0, 1, 2, 3) \\ \theta_{i-1} + \frac{\theta_{max} - \theta_{min}}{t_{max} - 4} & (4 \leq i \leq t_{max}) \\ \frac{\pi}{2} & (t_{max} < i) \end{cases}$$

で与えられる。実際のスイレンの花は日周リズムに合わせて開閉する（つまり花の見え方が1日の間で変化する）が、ここでは簡略化のために仰角パラメタを定数と仮定した。図3-6Aのための解析を除き最大仰角 θ_{max} と最小仰角 θ_{min} をともに 45° とした。ここで、仰角のパラメタについては本研究では測定を行っていない点に注意する。実際の花の最大仰角 θ_{max} と最小仰角 θ_{min} は、ある範囲内で開花時間や環境によって変動している可能性がある。

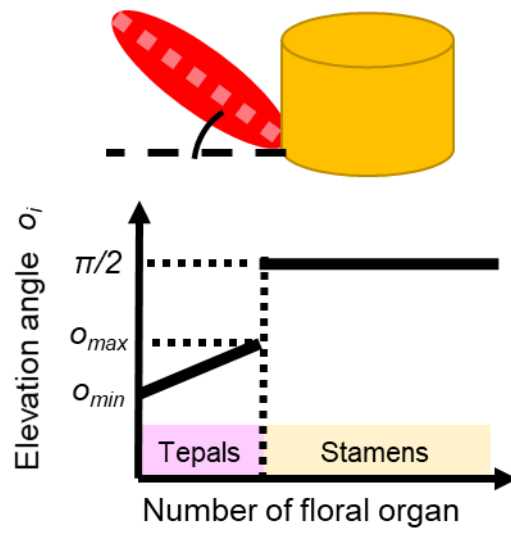


図 3-4 花の開度の設定

グラフの太い実線は花器官の仰角を表す。点線は雄蕊の仰角 $\pi/2$ と花被片の仰角 o_{max} と o_{min} である。

本モデルのためのパラメタの標準値および形態空間解析におけるパラメタの範囲を表 3-1 にまとめた。最終的な花形態モデルは図 3-5 のようになった。

表 3-1. 理論形態モデルのパラメタと形態空間解析に用いたパラメタの範囲

	説明	値	範囲	分解度
n	花器官の総数	100	-	-
s_{x1}	花被片の幅の減少幅	0.80	0 - 1.00	0.04
s_{x2}	雄蕊の幅の減少幅	0.02	-	-
x_0	花被片の幅の初期長	1.00	0.50 - 9.00	0.50
x_t	花器官遷移後の幅	0.20	-	-
t_x	花器官の幅の遷移閾値	0.20	0 - 1.00	-
s_{y1}	花被片の長さの減少幅	1.40	0 - 3.50	0.14
s_{y2}	雄蕊の長さの減少幅	0.28	-	-
y_0	花被片の長さの初期長	3.50	0.50 - 9.00	0.50
y_t	花器官遷移後の長さ	1.20	-	-
t_y	花器官の長さの遷移閾値	0.20	0 - 1.00	-
o_{max}	花被片の仰角の最大値	45°	0° - 90°	-
o_{min}	花被片の仰角の最小値	45°	0° - 90°	-
p	らせん葉序のピッチ	-0.01	0 - 10 ⁻¹	-
r_b	花托の半径	1.00	-	-
h_b	花托の高さ	0.50	-	-



図 3-5 提案する理論形態モデルにより生成された花形態

パラメタ値は表 3-1 に掲載している. この花形態モデルは具体的な品種の花形態を表現したものではなく, 仮想的なものである.

3-2-4. 形態空間解析

本節では形態空間におけるスイレン花形態の理論的な多様性を概観する。ここでの形態空間とは、上述の理論形態モデルのパラメタを座標軸に取った理論形態空間であり、各座標は仮想的なスイレン花形態に対応している。本研究では（1）花被片の仰角、（2）花器官の遷移閾値、（3）花被片の短縮幅および（4）花被片の初期長の4種類の形態空間を評価した。

3-2-5. 材料

植物試料は東京都立神代植物公園（東京，日本）で展示されている植物体および早稲田大学先端生命医科学センター（東京，日本）にて育成した植物体から採取した。解析には 28 品種から 100 試料を用いた(表 3-2)。測定は 2016 年 8 月から 11 月，および 2017 年 5 月から 9 月にかけて行った。

表 3-2. 本章の解析で用いた花の内訳

品種名	花型 ^[36]	採取した数
Red Cup	Cup-like	2
<i>rubra</i>	Stellate	2
Lindsey Woods	Unknown	1
Murasaki-Shikibu	Unknown	3
Marliacea Carnea	Cup-like	2
Marian Strawn	Stellate	4
Margaret Randig	Other	1
White Pearl	Unknown	11
White Delight	Stellate	2
Pennsylvania	Stellate	2
Blue Smoke	Unknown	3
Blue Indian Goddess	Unknown	2
Pink Platter	Other	2
Trailblazer	Unknown	3
Dauben	Cup-like	13
Tina	Cup-like	2
St. Louis Gold	Stellate	1
General Pershing	Cup-like	3
<i>colorata</i>	Cup-like	8
Queen of Siam	Unknown	1
<i>capensis</i> var. <i>Zanzibariensis</i>	Stellate	4
Enchantment	Other	4
Eldorado	Stellate	2
Independence	Unknown	1
Albert Greenberg	Cup-like	4
Afterglow	Other	1
M. E. Whitaker	Stellate	3
M. E. Hutchings	Unknown	1
unknown cultivar #1	Unknown	1
unknown cultivar #2	Unknown	3
unknown cultivar #3	Unknown	1
unknown cultivar #4	Unknown	2
unknown cultivar #5	Unknown	1

品種名	花型 ^[36]	採取した数
unknown cultivar #6	Unknown	3
unknown cultivar #7	Unknown	1

3-2-6. 画像解析

花器官は外側から内側へ花から外してフラットベットスキャナ (CanoScan LIDE220, Canon) に並べた. 花器官の配列順は目視により決定した. スキャンの解像度は 300 dpi で形式は JPEG とした. 花器官の背景は黒い紙で覆い, スキャナの蓋を閉めて撮像を行った.

画像の解析には Fiji v1.53c を用いた. 初めにオリジナル画像に対し手動で閾値を設定し二値化を行った. 続いて, 各花器官を楕円で近似したときの長軸の長さ (花器官の長さ) および短軸の長さ (花器官の幅) を Fiji の “Analyze Particles” コマンドにより求めた. 各花被片の系列に対し初期長および短縮幅のパラメタは scikit-learn 0.18.1 [98] を用いた線形回帰により求めた. 花被片の幅の初期長 x_0 と長さの初期長 y_0 は計算式

$$x_0 = \frac{b_x}{2}$$

$$y_0 = \frac{b_y}{2}$$

により計算した.

一方, 花被片の幅の短縮幅 s_{x1} と長さの短縮幅 s_{y1} は計算式

$$s_{x1} = a_x$$

$$s_{y1} = a_y$$

により求めた. ここで a_x と a_y は線形関数の傾きであり b_x と b_y は切片である. これらのパラメタの値は花托の半径によって標準化している.

花型の割り振りには Slocum (2005) [51] の記述を用い, “星型 (stellate)”, “カップ型 (cup-like)”, “その他 (other)” または “不明 (unknown)” の 4 つのカテゴリに分類した (表 2). このとき “星様 (star-like)” は “星型 (stellate)” の同義語 (シノニム) とみなした. また, “その他 (other)” には “星型 (stellate)” および “カップ型 (cup-like)” のいずれでもない花型の記述を含めた. “不明 (unknown)” の花は, 品種情報が Slocum (2005) にないもの, あるいは採取した花の品種名が不明であるものである. 上述の定義は第 2 章の定義と一部異なり, カップ-星型 (cup-like then stellate) のグループを設けなかった. *Nymphaea* General Pershing のように cup-like then flat といった then つなぎの記述が見られるものに関しては, then の前の花型 (この例ではカップ型 cup-like) に統合した. 同カタログには narrow petal のような花被片の特徴記述も花型の記述中に見られることもあるがこれらについては無視した.

3-2-7. 幾何学的指標量を用いた花形態のシルエット解析

本節の解析では形態モデルのパラメタの花形態への影響を評価するために、理論花形態を X-Y 平面上（上からの視点）および Y-Z 平面上（横からの視点）に投影されたシルエットとして扱った。また、評価対象となるパラメタとして、初期長パラメタと短縮長パラメタを選んだ。さらに、理論形態モデルと異なるパラメタ値から生成されるシルエットの形状評価を行うため、シルエットの凸度（convexity）および稠密度（solidity）を次のように定義して評価に用いた[99]。凸度 C は対象シルエットとシルエットを覆う凸包の周長の比である。すなわち、

$$C = \frac{L_c}{L_t}$$

ここで L_t は対象シルエットの周長であり、 L_c は凸包の周長である。稠密度 S は凸包の面積 A_c と対象シルエットの面積 A_t の比である。すなわち、

$$S = \frac{A_t}{A_c}$$

これらの幾何学的特徴指標の計算には OpenCV 3.0.3 [100]を用いた。

3-3. 結果

3-3-1. 理論形態モデルと形態空間

この理論形態モデルをもとに、各パラメタ範囲で形態空間を生成した(図 3-6)。この解析で用いたパラメタ、およびパラメタの範囲は表 3-1 に記載した。

花の開度は最大仰角 θ_{max} および最小仰角 θ_{min} により制御された(図 3-6A)。 $\theta_{min} = 90^\circ$ の時、花は閉じた状態をとった。

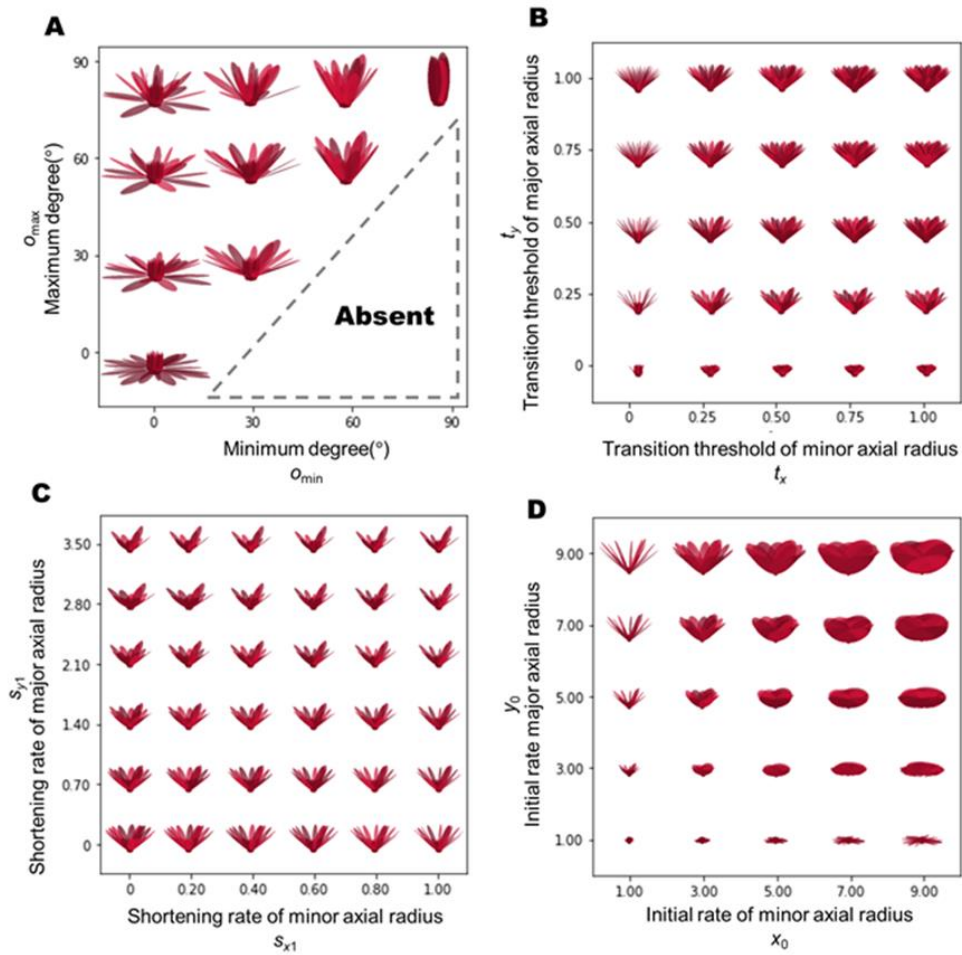


図 3-6. 理論形態における各パラメタの効果. 各形態空間は (A)開度, (B)花被片数, (C)短縮幅, (D)初期長のパラメタを変化させることで得た.

花器官の幅および長さを制御する花被片から雄蕊へ「アイデンティティ」が移り変わる花被片の相対的位置 (t_x, t_y), すなわち, 遷移閾値で基底された形態空間における形態的多様性は図 3-6B に示されている. このモデルでは, t_x と t_y は相互に独立に決められるものとした. 遷移閾値は花器官の全体の数のうち, 何枚が花被片であるかを定めるパラメタである. t_x が t_y に等しいとき, 花被片から雄蕊への遷移は長さ変化と幅変化の両方において同じ花被片から反映されることを意味する. $t_x = 0$ の時, 細い花被片を持つ花が得られた. 一方で, $t_y = 0$ の時, 丸い花被片を持つ花が得られた.

花被片の幅の短縮幅 (s_{x1}) および長さの短縮幅 (s_{y1}) を変化させた際の形態空間における仮想的な多様性を図 3-6C に示した. 形態空間中の s_{y1} の高い領域で外花被片がその他の花被片に比べて目立つ十字型の花が見られた. s_{x1} を増加させていくに従い, 葉序の回転角 ϕ に比べて急速に花被片の幅が狭まることで花被片の間の空間は広がった. 初期長パラメタ x_0, y_0 のパラメタ空間(図 3-6D)では, $x_0 > y_0$ を満たす領域においてしばしば花被片同士が重なり合った花が見られた. $x_0 = y_0$ となる時, 丸い花被片を持つ花が見られた.

3-3-2. スイレンの花被片の形態解析

採取した花の花被片から初期長 x_0, y_0 および短縮長 s_{x1}, s_{y1} を計算し, それらの対散布を図 3-7 に示した. 相関係数はすべての組み合わせで 0.8 以下であった. 測定されたパラメタの要約を表 3-3 にまとめた. 長さの初期長 y_0 は幅の初期長 x_0 より大きく, 常に新門より縦方向に長い形状であった. 星型の花における長さとの短縮幅の比 (s_{y1}/s_{x1}) はカップ型の花における s_{y1}/s_{x1} よりも大きい傾向が見られた. このことから, 星型の花の長さはより短縮しやすい傾向をもつことが分かった. また, 長さの短縮幅 (s_{y1}) が同程度のとき, 星型の花における長さの初期長 y_0 はカップ型の花における y_0 よりも大きい傾向が見られた.

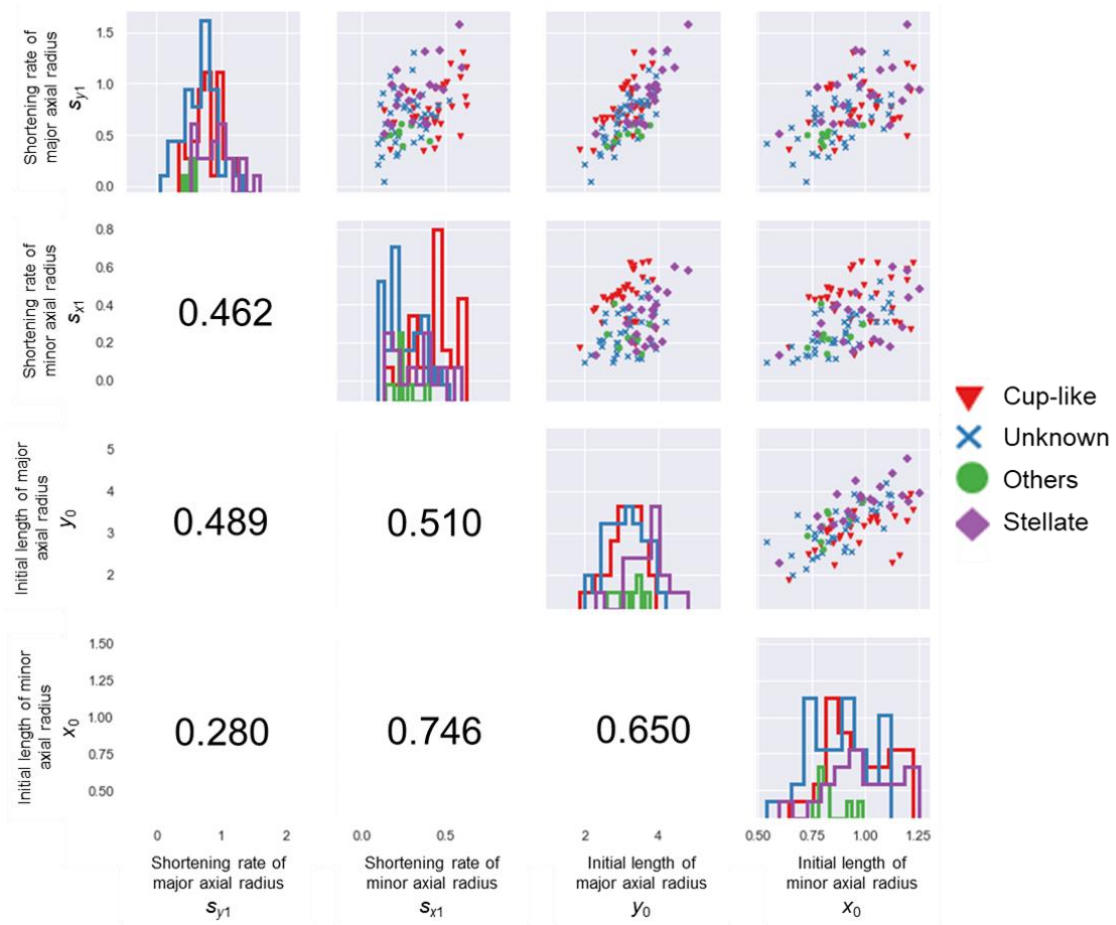


図 3-7 計算されたパラメタ値の対散布. 対角線上: パラメタの組み合わせごとの散布図. 対角線下: ピアソンの相関係数 (Pearson's correlation coefficients). 対角線: 各パラメタのヒストグラム. マーカーの色及び形状は花型に対応している. 赤い三角: “カップ型 (cup-like)”, 紫の菱形: “星型 (stellate)”, 緑の円: “その他 (others)”, 青い十字: “不明 (unknown)”. ヒストグラムの色はマーカー色に対応している.

さらに、カップ型における花被片の幅の短縮幅 (s_{x1}) は多くのサンプルで星型の花における s_{x1} より大きかった。また、星型の花における初期長の比 (y_0/x_0) はカップ型の花より大きく、星型の花の最も外側の花被片はカップ型の最も外側の花被片よりも細長い形状をもつことを示唆していた。

表 3-3. パラメタの要約

花型		s_{y1}	s_{x1}	Y_0	x_0
Stellate (n = 20)	Mean	0.919	0.328	3.714	0.986
	Std.	0.286	0.140	0.531	0.166
	Min	0.516	0.134	2.285	0.595
	Max	1.588	0.600	4.784	1.249
Cup (n = 34)	Mean	0.780	0.430	3.080	0.962
	Std.	0.236	0.130	0.469	0.151
	Min	0.342	0.133	1.859	0.638
	Max	1.300	0.627	3.933	1.225
Other (n = 8)	Mean	0.508	0.241	3.194	0.835
	Std.	0.074	0.081	0.399	0.084
	Min	0.390	0.140	2.597	0.726
	Max	0.607	0.404	3.761	0.989
Unknown (n = 38)	Mean	0.656	0.255	3.110	0.877
	Std.	0.265	0.111	0.539	0.146
	Min	0.048	0.092	1.980	0.537
	Max	1.310	0.525	4.192	1.121
Total (n = 100)	Mean	0.739	0.328	3.227	0.924
	Std.	0.274	0.144	0.555	0.155
	Min	0.048	0.092	1.859	0.537
	Max	1.588	0.627	4.784	1.249

3-3-3. 凸包を用いた花形態のシルエット解析

花全体の形態の特徴を評価するため、初期長 x_0, y_0 (図 3-8) および短縮幅 s_{x1}, s_{y1} (図 3-9) を変化させたときの仮想花形態のシルエットの稠密度と凸度を計算した。上から見たときのシルエットにおいて、初期長の比 (x_0/y_0) が 1 に近い時、稠密度と凸度はともに 1 に近い値をとった (図 3-8C と 3-8D)。横から見たときのシルエットは花被片の幅の初期長 x_0 と長さの初期長 y_0 がともに大きいとき、稠密度が高い値をとった (図 3-8E)。横から見たときのシルエットの凸度は y_0 が小さいときを除いて、図 3-8E で見られるものと類似のパターンを示した (図 3-8F)。そのため x_0 と y_0 の変化をもとに張られる形態空間では、各視点と指標の組み合わせにおいて、指標量の勾配として互いに類似したパターンが見られた。稠密度と凸度が高いシルエットは上から見たときは丸く (図 3-8A)、横から見たときには半円の形状をしていた (図 3-8B)。上から見たシルエットでは、深い切れ込みをもつシルエットほど稠密度と凸度の両方においてより小さな値をとった。こうした深い切れ込みは花被片が細長い形状を持つことに起因しており、 y_0 あるいは x_0 が大きいときに見られた。

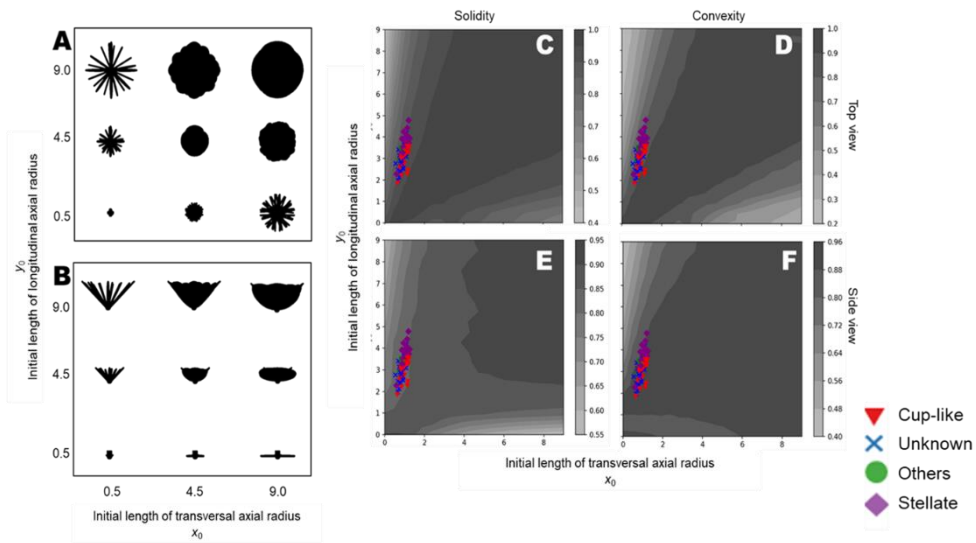


図 3-8 凸包を用いた初期長パラメタの評価 (A) 上視点のシルエット (B) 横視点のシルエット (C) 上視点から見たときの稠密度の分布 (D) 上視点から見たときの凸度の分布 (E) 横視点から見たときの稠密度の分布 (F) 横視点から見たときの凸度の分布. 色は各指標量の値の相対値を表す. 点は測定した花のパラメタをプロットしたもの. 点の形状と色は花型に対応している. 赤い三角: “カップ型 (cup-like)”, 紫の菱形: “星型 (stellate)”, 緑の円: “その他 (others)”, 青い十字: “不明 (unknown)”.

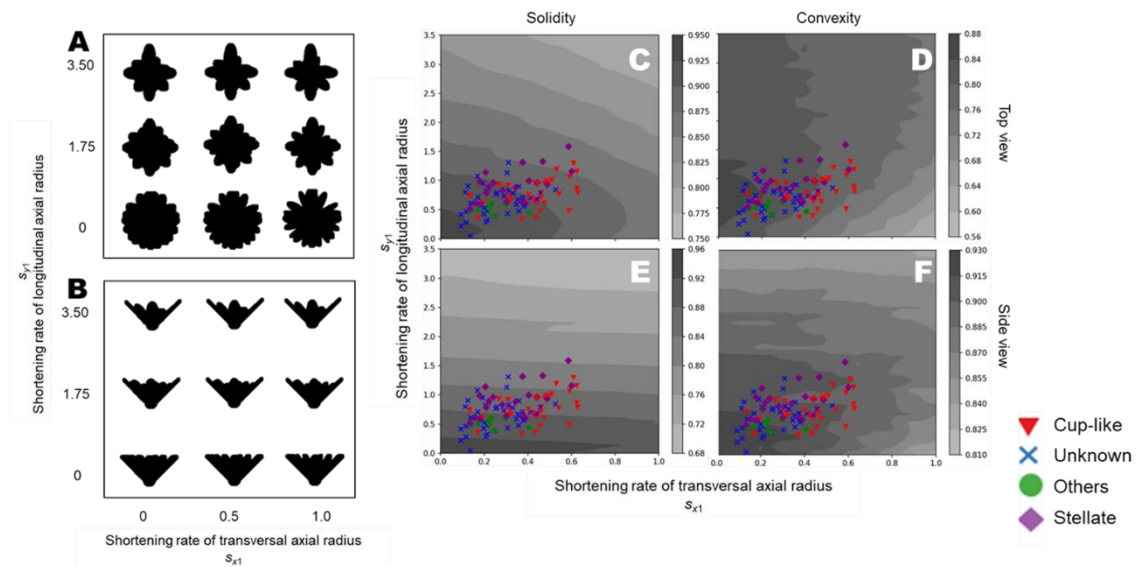


図 3-9 凸包を用いた短縮幅パラメタの評価. (A) 上から見たときのシルエット (B) 横から見たときのシルエット (C) 上から見たときの稠密度の分布 (D) 上から見たときの凸度の分布 (E) 横から見たときの稠密度の分布 (F) 横から見たときの凸度の分布. 色は各指標量の値の相対値を表す. 点は測定した花のパラメタをプロットしたもの. 点の形状と色は花型に対応している. 赤い三角: “カップ型 (cup-like)”, 紫の菱形: “星型 (stellate)”, 緑の円: “その他 (others)”, 青い十字: “不明 (unknown)”.

短縮幅 s_{x1} および s_{y1} が小さいとき、花被片の幅と長さはほとんど変化しない。そのため花被片の大きさや形状が揃うことでシルエットから突出する花被片が現れず、シルエットに空隙が生じづらくなり稠密度および凸度の値は大きかった (図 3-9)。上から見たシルエットでは s_{x1} と s_{y1} の値が大きくなると稠密度が小さくなった (図 3-9C)。凸度は s_{x1} が大きくなるにしたがって概ね小さな値をとったが、 s_{y1} を増加させていくに従い大きな値をとった (図 3-9 D)。横から見たシルエットの稠密度は s_{y1} を増加させることで減少したが、 s_{x1} の値からはほとんど独立であった (図 3-9E)。横から見たシルエットの凸度は s_{y1} が特に小さいときを除いて、 s_{x1} と s_{y1} を増加させると減少した (図 3-9F)。またいずれの視点においても凸度の値がもっとも小さい値となるのは $s_{x1} = 1$ かつ $s_{y1} = 0$ のときであった。高い s_{y1} をもつ花は上から見たときに小さな稠密度の値を示し、横から見たときには両方の指標で小さな値を示した。このように、いずれの指標 (凸度または稠密度) を用い、いずれの視点 (上または横) からのシルエットを評価するかに応じて、それぞれが定性的に異なる勾配パターンを示した。

3-4 考察

3-4-1 スイレンの花形態モデルとその適用性

提案した理論形態モデルは単純ではあるが、スイレンに見られる多様な花形態を記述することができた (図 3-2 ~ 3-6)。本研究では、花の開度 (図 3-6A)、花被片の花器官総数に占める割合 (図 3-6B)、花器官の遷移パラメタ (図 3-6C および D) について、軸に取ったパラメタに応じて連続的に形態が変化する一連の花形態モデルを生成した。スイレンの花は時間帯や品種に応じて様々な開度を示すが (図 3-6A)、“Water lilies and lotuses: species, cultivars, and new hybrids” [51] のようなスイレンのカタログによれば花の開度に関連する性質として “flat”, “wide open”, “plate” のような記述がみられる。モデルの仮想形態と現実の花の間に一対一の対応を見つけることは難しいが、仮想形態として現実に見られる開度を概ね再現できた。例えば、*Nymphaea lotus* に代表される *Lotos* 亜属には平らに開いた花が見られるが、開度パラメタを $o_{max} = o_{min} = 0^\circ$ とすることで再現できる。同様に、*Nymphaea caerulea* (*Brachyceras* 亜属) は $o_{max} = o_{min} = 60^\circ$ 程度に設定することで表現できる。*Nymphaea tuberosa* や *Nymphaea odorata* が属する *Nymphaea* 亜属では o_{max} および o_{min} に関する多数の組合せについて検討する必要があるだろう。ただし、花被片は日周に合わせて動くため、適切な開度の設定するにはその点を念頭においておく必要がある。

遷移閾値 t_x および t_y の形態空間においても、実際の品種と仮想形態の間の対応付けを試みた (図 3-6B)。観賞用品種の花ではしばしば雄蕊が花被片に置換する「八重咲」の

花がみられる。この章で提案したモデルでは、こうした八重咲の花を $t_x \approx 1$ あるいは $t_y \approx 1$ （すなわち、ほとんどの花器官が花被片として扱われる）とすることで表現できる（図 3-6B）。こうした花には *Nymphaea* ‘King of Siam’ や *Nymphaea* ‘Midnight’ が該当する（図 3-6B）。花被片から雄蕊への遷移閾値 t_x, t_y は八重咲の花を表現するために重要なだけではない。密な（“full”）花[51]は多くの花被片をもつが、これは遷移閾値を調整することで表現できるだろう。逆に $t_x = 0$ あるいは $t_y = 0$ となるような花の形態をもつ品種は見当たらなかった。

現実の品種の幅の短縮幅 s_{x1} は 0.091 から 0.627 の範囲であった。一方、長さの短縮幅 s_{y1} の範囲は 0.048 から 1.588 であった。短縮幅の形態空間では最も外側の 4 枚の花被片が他の花被片に比べて突出する「十字型」の花がみられたが、対応する花型や品種をカタログ中で見つけることはできなかった。

初期長 x_0, y_0 の形態空間（図 3-6D）の大部分の仮想形態は現実には見られない形態を示した。 $x_0 = y_0$ のとき花被片は円形となったが、*Nymphaea* 属の花では円形の花被片を持つものはない。なお、同じスイレン科のコウホネ属 *Nuphar* では円形の花被片は典型的な形状である。また、 $x_0 > y_0$ をみたす領域では花被片が互いに交差してしまい、花形態として成立させるには複雑に花被片同士が重なり合う構造が必要となる。こうした構造は周期的に開閉を繰り返すスイレンの花では機能的でないため現実には存在が難しいと考えられる。さらに花托の直径に対して極端に大きな花被片をもつ花も存在が難しいだろう。このことは花托サイズに対して極端に大きな x_0 や y_0 を持つ花は機能的あるいは発生的拘束のために生じるのが困難であることを示唆する。ひとつの仮説としては水中で蕾が作られ水上に浮上する際に、大きな花被片を持つ花は抵抗が大きく、花を支持する茎の太さや花托の直径が相対的に細すぎると機能的でないことが考えられる。こうした仮説に関して水中での蕾の器械的な振る舞いを理論形態モデルを用いてシミュレーションすることで検討することができるだろう。また、花被片の測定ではスイレンの花のもっとも外側の花被片は常に縦に長い形状をとり、横幅のほうが長いものはなかった。

理論形態モデルを用いたアプローチは花器官と花全体の形態の関係を記述し理解するうえで有効に活用しうる。花器官の統合として花形態を考えることで、容易に測定が可能なパラメータと関連付けて 3 次元花形態の構築が可能となる。本研究のアプローチは花器官の 2 次元画像に基づく簡易な計測と理論形態モデルを組み合わせて援用することで花の 3 次元形態の解析を促進すると期待される。一方、本章で提案した理論形態モデルでは実際の品種の花で見られる特徴のいくつかを検討することができない。例えば、花被片の先端形状や面のうねりや曲がり表現することはできない。そのため、花被片の「尖り」や「丸み」といった特徴や、*Nymphaea gigantea* や *Nymphaea* ‘Gloire du Temple-sur-Lot’ で見られるようなしわや凹凸のあるテクスチャの特徴を仮想形態上で表現することができない。この理論形態モデルは概形の特徴を捉えることに特化しているが、省略した特徴に着目した解析を行いたい場合には理論形態モデルの拡張が必要になるだろう。本論文では

第5章において楕円以外の花被片の形状を表現可能にする拡張を理論形態モデルに組み込んでいる。花の育種においては様々な細部の特性が観賞価値の向上に結び付いている可能性があり、理論形態モデルの拡張性は柔軟な解析の設定を可能にするうえで重要な役割を果たすだろう。

3-4-2. 観測データとモデル構造

本研究では実際にスイレンの花を分解し花被片の測定を行い、育種家のカタログに基づいて花型ごとに分類した(図 3-7)。星型の花はスイレンの花型として最もよくみられるものの一つであり、花被片の幅と関連がみられる。星型の花のうち、もっとも外側に配置する花被片はカップ型の花のもっとも外側の花被片よりも細長い傾向があり、図 3-8 にみられるように、「星型」の花は相対的に大きい y_0 の値をもつ傾向がみられた。カタログ [51] によれば、幅広の花弁(“broad petal”)や細い花弁(“narrow petal”)といった記述がみられることがあるが、こうした特徴は s_{x1} の値を変化させることで表現できるだろう。また、星型の花の花被片では内側に位置する花被片ほど急速に短くなり形状が丸みを帯びていく一方で、カップ型の花では花被片は細くなっていくことが示唆された。星型の花では一枚一枚の花被片の幅が狭いため間隔が開きやすく、カップ型の花では互いの間隔が近くなり、丸みを帯びたシルエットが生じやすいと考えられる。したがって、3次元花形態を評価するためには花被片の幅や長さを計測するだけではなく、それらの花構造における変化過程を把握することが重要だと考えられる。

3-4-3. 特徴指標の性質と花シルエットの指標量

本研究では2種類の幾何学的特徴指標(稠密度および凸度)を計算し、初期長 x_0 , y_0 および短縮幅 s_{x1} , s_{y1} のパラメータと各パラメータの組合せから生成される花形態のシルエットの特徴の関係を解析した。稠密度はシルエットの面積とシルエットを覆う凸包の面積の比として定義され、凸度はシルエットの周長と凸包のシルエットとして定義された。凸度はシルエットの切れ込みの深さを反映しているように見える一方で、こうした切れ込みの深さは稠密度にはあまり影響しなかった。このことは凸度が花被片配置のまばらさ(例えば花被片の配置の間でできる切れ込みの大きさや出現頻度)を評価することに向いており、稠密度は花被片の張り出しの度合い(花被片先端の突出部の広さ)を評価することに向いていることを示唆する。

仮想形態のシルエットと幾何学的特徴指標は、花被片の特徴を制御するパラメータを変化させたときに花全体に生じる特徴の変化を特定することを可能にする。例えば、 s_{x1} の変化は上から見たときのシルエットの凸度を変化させるが、 s_{y1} の変化は凸度の変化をもたらさない(図 3-9D)。同様に、 s_{x1} の変化は横から見たシルエットの稠密度に大きな影響をもた

らさないが、 s_{y1} の変化は大きく影響する(図 3-9E)。理論パラメタの花全体の形態的特徴への影響を理解することは常に容易というわけではないが、本研究で提案したアプローチは花全体の概形を理論形態モデルのパラメタに翻訳するための有用な方法を提供する。ある評価体系における「理想形態」をいくつかの幾何学的特徴指標の組み合わせとして表現することができれば、形態空間へ投影された指標の値を手掛かりにして理想的な花形態と対応する理論形態モデルのパラメタを発見することが可能になるかもしれない。

3-5 結論と展望

この章では、スイレンの 3 次元花形態についての理論形態モデルを提案し、さらに生成された仮想形態のシルエットの形態的特徴を、凸包を用いて定義された幾何学的指標量によって評価した。理論形態モデルは園芸的に流通するスイレン属植物の大部分の概形を表現することができた。加えて、花被片の大きさと形状の漸次的変化を定量化することが、花の形態を理解する上で重要であることが示唆された。本章では実際の植物試料を測定し、理論形態モデルをベースにして花被片形状の漸次的変化を評価した。スイレンの花形成を説明する減衰境界モデル[41,45,101]では花器官アイデンティティの漸次的変化を想定しており、また本研究で用いた理論形態モデルでも花器官の大きさと形状の変化を導入している。このことから、本理論形態モデルにさらに一般化・形式化を施すことで、減衰境界モデルの観点から形態形成機構を考慮したモデルに改良することができれば、分子的な観点からの結果と比較可能な解析を行うことが可能と考えられる。例えば本研究では単純な花被片の着生順の線形関数で花器官形状の変化を記述したが、現実の花器官形態の変化をより適切に表現する関数を見つけて適用することが必要だろう。

本モデルにおいて、凸包を用いて定義される幾何学的指標である凸度と稠密度を用いて仮想花形態のシルエットの評価を行った。これらの指標量は比較的単純なものではあったが、効果的に花形態のシルエットの特徴を捉えるために利用することができた。理論形態モデルとシルエット評価を併用したアプローチは園芸カタログなどに記載された花形態の定性的な記述(花型)とモデル上で表現される定量的な形態のバリエーションの関係の解明に利用できる可能性がある。

本章では実際の花から測定されたパラメタと花型の記述の関連を評価した。カテゴリ記述は簡略で直感的という利点があるが、主観的要素が強く、判定には専門家としての経験が要求される。本章で提案した理論形態的なアプローチを利用することで、園芸家や育種家によるカテゴリによる記述を定量的な表現に翻訳することが可能になるかもしれない。また、花型の構成要件としての器官形態の複合的な関係が、どのように全体形態として構造的な意味を持つのかについて見通しを得ることも可能だろう。

第四章 RAD-seq データを用いたスイレン形態の ゲノミック予測

4-1. 背景

花の鑑賞価値の向上のために、あるいは園芸史の中で達成された品種改良の過程の理解のために、表現型とマーカー遺伝子型の関係を理解することは重要なステップの一つである。分子マーカーを用いた花卉育種はバラ[102]、カーネーション[103]、キク[104]などで行われ、花色や花形態といった鑑賞価値に関連する形質の改良に用いられてきた。また、サクラソウでは葉緑体ハプロタイプやマイクロサテライトマーカーの分析から古典的な園芸品種の遺伝資源がどのようなサクラソウ野生集団に起源をもつかについて解析がなされた[14,105]。こうした先行例が示すように、マーカー遺伝子型と表現型の関係を理解することで、園芸花卉が示す多様な表現型の由来を知り鑑賞価値の向上のために役立てることができると考えられる。

近年では次世代シーケンサーの普及によりゲノムワイドなマーカー遺伝子型情報を得ることが容易になり、多くの動植物種でゲノムワイド関連研究 (GWAS; Genome-Wide Association Study) を用いた原因遺伝子の探索や、ゲノミック予測 (GP; Genomic Prediction) に基づいた表現型予測と選抜がなされるようになった[106-108]。さらに RAD-seq[109]のように、参照配列を必要とせずに生物集団のゲノムワイドな DNA 多型の検出を可能にする技術は、非モデル生物における集団構造解析や量的遺伝子座 (QTL) 解析の促進にも貢献してきた[110]。RAD-seq はゲノムを制限酵素で切断して生じた断片の末端近傍にある DNA 多型の探索を行う手法であり、全ゲノムの配列を解読するよりも低コストで実施することが可能である。

本論文の材料であるスイレン属では、2019年に *Nymphaea colorata* のゲノムが公開された[50]。そこでは、*N. colorata* のゲノムの 94.4% をカバーする 409 Mb が解読され、14 の疑似染色体 (Pseudo-chromosome) から構成されていた。また、31,580 のタンパク質コード遺伝子にアノテーションが付けられ、その中には ABC モデル[44]に関連する MADS-box 遺伝子群や、芳香分子の産生に関連する遺伝子も含まれていた。前述のようにスイレンは基部被子植物に属し、被子植物の中では祖先的な構造の花をつけることから花の形態や芳香など送粉者を誘引する要素を司る遺伝子と表現型進化の関連は植物の進化の問題を考える上でも興味深い。またスイレン属のこうした位置づけから「モデルクレード」としてスイレン属植物に注目する研究者も存在する[101]。さらに、スイレンの園芸品種は花の形態に関

して多様な表現型を示すことから、その多様性の遺伝的基盤の理解は、花形態の進化について重要な知見を含む可能性がある。しかし、スイレンの園芸品種については正確な交配の記録が残っていない品種も多く、花形態のもつ多様な表現型がどのように成立したのかはよくわかっていない。

本章ではスイレンの育種史の遺伝的背景について知見を得るため、園芸的に流通するスイレンの原種および品種をから得た RAD-seq のデータを用いて、それら原種・品種のもつ集団構造の解析を行った。さらに、マーカー遺伝子型と花の表現型の関連を調べるため GWAS および GP を用いた花形態とゲノムワイドマーカーの関連の解析およびモデル化を試みた。集団構造解析では各品種のもつ特性（カタログに記載されている作出に関する情報や形態的特徴、さらには、本研究で計測された形質の表現型）で色付けし、集団構造とそれら特性との関連を可視化した。材料には 19 世紀末にフランスで活躍した育種家である Joseph Bory Latour-Marliac および 20 世紀のアメリカを代表する育種家である Perry D. Slocum の作出品種を中心に用いた。Slocum は Latour-Marliac とは異なる時代、地域で活躍し、自身の名を冠した多彩な品種を作出した著名な育種家であり、Latour-Marliac 作出品種とマーカー遺伝子型や花の特性において比較することによって、育種家が花の改良にもたらす影響について検討することが可能となる。マーカー遺伝子型の解析から得られる育種史に関する知見は、花形態の作出過程についての遺伝学的な理解を促すと期待される。GWAS と GP では、スイレンのカタログに記載されている花型、花被片数、花径の記述、および、第 2 章で計測した花被片輪郭形状の楕円フーリエ解析における第 1 主成分得点、第 2 主成分得点、花被片の初期長および短縮幅の計測値を用いてマーカー遺伝子との関連ならびにマーカー遺伝子型からの各表現型の予測を試みた。特に GP は花形態の定量的解析と組み合わせ、マーカー遺伝子型から花形態を予測することで、目標となる花形態を効率よく実現することにつながると考えられる。

4-2 材料と方法

4-2-1 スイレンの採取および DNA 抽出

採取は 2018 年 10 月に Temple-sur-Lot(フランス共和国)にある SARL Latour-Marliac にて実施した。サンプルには若い葉をえらび、シリカゲルと共にマイクロチューブに封入した。採取したサンプルの一覧については表 4-1 にまとめた。

表 4-1 サンプル一覧

サンプル名	品種名	対応するデータ
R002	<i>N. 'Odorata Sulphurea'</i>	lam028
R003	<i>N. 'Newton'</i>	-
R004	<i>N. 'Graziella'</i>	-
R005	<i>N. 'Virginalis'</i>	-
R007	<i>N. '1000 white petals'</i>	-
R009	<i>N. 'Marliacea Rosea'</i>	lam021
R010	<i>N. candida</i>	lam005
R012	<i>N. 'Hermine'</i>	lam012
R013	<i>N. 'Marliacea Ignea'</i>	lam020
R014	<i>N. 'Odorata Sulphurea Grandiflora'</i>	lam032
R015	<i>N. 'Caroliniana Nivea'</i>	-
R016	<i>N. odorata rubra</i>	lam027
R017	<i>N. 'Arc-en-ciel'</i>	lam002
R018	<i>N. 'Gloriosa'</i>	lam038
R019	<i>N. 'Laydekeri Rosea Prolifera'</i>	lam015
R020	<i>N. 'Arethusa'</i>	lam003
R021	<i>N. 'Pygmaea rubis'</i>	lam037
R022	<i>N. 'Alba candissima'</i>	-
R023	<i>N. 'Splendida'</i>	lam036
R024	<i>N. 'Luciana'</i>	-
R027	<i>N. 'Odorata Exquisita'</i>	lam035
R028	<i>N. 'Marliacea Albida'</i>	lam016
R029	<i>N. 'Chrysantha'</i>	lam008
R030	<i>N. 'Comanche'</i>	lam009
R033	<i>N. 'Sioux'</i>	-
R034	<i>N. 'Martha'</i>	-
R035	<i>N. 'Indiana'</i>	-
R036	<i>N. 'Murillo'</i>	-
R037	<i>N. 'Darwin'</i>	-
R038	<i>N. 'Fulva'</i>	lam011
R040	<i>N. 'Alba Plenissima'</i>	-
R041	<i>N. 'Conqueror'</i>	lam010
R039	<i>N. 'Albina'</i>	-

サンプル名	品種名	対応するデータ
R043	<i>N. tuberosa</i>	-
R045	<i>N. 'Meteor'</i>	-
R046	<i>N. 'Escarboucle'</i>	-
R032	<i>N. 'Fabiola'</i>	-
R048	<i>N. 'Candidissima rosea'</i>	-
R049	<i>N. 'Atropurpurea'</i>	lam004
R050	<i>N. 'Marliacea Chromatella'</i>	lam018
R051	<i>N. 'Caroliniana Perfecta'</i>	-
R052	<i>N. 'Caroliniana rosea'</i>	-
R053	<i>N. 'Odorata Eugenia de Lande'</i>	-
R054	<i>N. 'Perry's baby red'</i>	-
R055	<i>N. 'Liou'</i>	-
R056	<i>N. 'Lucida'</i>	-
R057	<i>N. 'Lucitania'</i>	-
R058	<i>N. 'Marliacea Flammea'</i>	-
R059	<i>N. 'Marliacea rubra punctata'</i>	lam022
R060	<i>N. 'Odorata Juliana'</i>	-
R061	<i>N. 'Odorata Luciana'</i>	-
R063	<i>N. 'Odorata Suivissima'</i>	lam043
R064	<i>N. 'Odorata Turicensis'</i>	-
R065	<i>N. 'Odorata W.B. Shaw'</i>	-
R066	<i>N. 'Perry's double Yellow'</i>	-
R067	<i>N. 'Perry's fire opal'</i>	-
R068	<i>N. 'Perry's magnificent'</i>	-
R069	<i>N. 'Perry's pink'</i>	-
R071	<i>N. 'Perry's red glow'</i>	-
R073	<i>N. 'Perry's red beauty'</i>	-
R074	<i>N. 'Perry's red ruby'</i>	-
R075	<i>N. 'Perry's red star'</i>	-
R076	<i>N. 'Perry's strawberry pink'</i>	-
R077	<i>N. 'Perry's super red'</i>	-
R078	<i>N. 'Perry's white wonder'</i>	-
R079	<i>N. 'Perry's wildfire'</i>	-
R081*	<i>N. gigantea</i>	lam049
R083	<i>N. 'Texas dawn'</i>	lam048

サンプル名	品種名	対応するデータ
R084	<i>N.</i> 'Colossea'	-
R085	<i>N.</i> 'Tuberosa maxima'	-
R086	<i>N.</i> 'Tuberosa rosea'	-
R087	<i>N.</i> 'Rose Magnolia'	-
R088	<i>N.</i> 'Formosa'	lam041
R089	<i>N.</i> 'Rosita'	-
R090*	<i>N.</i> 'Director G T Moore'	-
R091*	<i>N.</i> 'Marian Strawn'	-
R093	<i>N.</i> 'Black Princess'	-
R094	<i>N.</i> 'Nobilissima'	-
R095	<i>N.</i> 'Lactea'	-
R098	<i>N.</i> 'Mayla'	-
R099*	<i>N.</i> 'King of Siam'	-
R100	<i>N.</i> 'Wow'	-
R097	<i>N.</i> 'Sultan'	-
R006	<i>N.</i> 'Ellisiana'	-

*は外れ値として解析から排除した。

項目の色は分類されたクラスター（図 4-1）に対応。青色：第 1 クラスター、黄色：第 2 クラスター、ピンク：第 3 クラスター、緑色：第 4 クラスター、灰色：除外

サンプルからの DNA の抽出には NucleoSpinPlantII (タカラバイオ株式会社) を用い、付属のマニュアルに従い操作した。各サンプルは $20\text{ng}/\mu\text{l}$ に濃度をそろえ、RAD-seq を実施した。RAD-Seq は龍谷大学農学部の永野研究室 RAD-Seq/RNA-Seq 共同利用事業に外注して実施した。RAD-Seq で用いる制限酵素として EcoRI と BglIII を選択し、シーケンサーには Illumina HiSeq X Ten を選択した。

4-2-2 RAD-Seq ショートリードのトリミング、リファレンスゲノム

へのマッピング、および遺伝子型の決定

RAD-Seq 法で得られたショートリードからマーカー遺伝子型を決定するための解析は、東京大学農学生命科学研究科生物測定学研究室の石森元幸博士によって以下の手順で行われた。

RAD-Seq 法で読み取ったショートリードは、Trimmomatic v0.39 を使用してトリミングとフィルタリングが行われた[111]。操作法およびオプションは Trimmomatic 添付のマニュアルに従い、実行された。トリミング後のショートリードは、Burrows-Wheeler Aligner (BWA) v0.7.17 の BWA-MEM アルゴリズムによってリファレンスゲノムにマッピングされた[112]。リファレンスゲノムには *Nymphaea colorata* RefSeq Genome sequencing and assembly (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/587754>) が用いられた。その後、アラインメントファイル (BAM 形式) からマッピングクオリティ値の高いものだけを SAMtools v1.10 を使用して抽出された[113]。遺伝子型の決定 (variant calling) は Genome-Analysis ToolKit v3.5 の UnifiedGenotyper コマンドにより行われた[114]。得られた遺伝子型ファイル (VCF フォーマット) から、信頼性の高いマーカーサイトのみが VCFtools v0.1.16 により抽出された[115]。その際の条件は、読み取り深度 (read depth) : 3–200, マイナー対立遺伝子頻度 (MAF) : 1%以上, マーカーサイトあたりの遺伝子型 (系統) 欠測率 : 20%未滿, サイトクオリティ値 : 20 以上, であった。その他の欠測遺伝子型は Beagle v4.0 により補完された[116]。その後、対立遺伝子数が 2 のマーカーのみ (bi-allelic) が選択された。

以上の解析から、最終的に得られたマーカー数は 107,810 であった。

4-2-3 形質の表現型データの準備

形質として、花型スコア、花被片数、花径、花被片輪郭形状の楕円フーリエ解析における第 1 主成分得点、第 2 主成分得点、花被片サイズの初期長および短縮幅を用いた。

花型スコア、花被片数および花径については[82]の記載を参照し、見当たらないものに関しては[51]からさらに参照した。花型スコアに関しては、星型 (“Stellate”) = 1, 開カップ型 (“Open cup”あるいは“Cup then Stellate”) = 2, カップ型 (“Cup-like”) = 3 を割り振り、連続値変数とみなして解析した。それ以外の花型を持つものは欠測値とした。また、花被片数と花径についてカタログ記述に幅がある場合には最大値を採用した。対応する花型スコアが得られたものは 69 サンプル、花被片数が得られたサンプルは 74 サンプル、花径が得られたサンプルは 74 サンプルだった。

花被片輪郭形状の主成分得点は、RAD-seq でマーカー遺伝子型が得られた品種と同一の品種が第 2 章の解析に含まれていた場合に限り、その品種に属する全花の全花被片の主成

主成分得点の平均を表現型として用いた。対応する品種がないサンプルの主成分得点は欠測とし、解析には用いなかった。第2章の解析に対応する品種のデータが含まれており、主成分得点の平均が計算できたサンプルは26サンプルだった。

花被片のサイズとして、花被片を楕円近似した場合の長軸の長さを採用した。本章では花被片の長さの遷移が以下の線形の式に従うと仮定し、長さの遷移を規定するパラメタを表現型として利用した。

$$s_i = \kappa \cdot i + s_{initial} \quad (i = 0, \dots, n - 1)$$

s_i は i 番目の花被片の長さ、 κ は花被片の短縮長（花被片の長さの差）、 $s_{initial}$ は初期長（もっとも外側に配置している花被片のサイズ）、 n は花被片数である。長さの遷移を規定するパラメタとしては κ および $s_{initial}$ を用いた。 κ および $s_{initial}$ は花ごとに計算することができるため、それぞれの品種に対するパラメタ値としてはその品種に属す全ての花においてパラメタを平均した値を用いた。長さの遷移パラメタが得られたサンプルは26サンプルだった。

またその他の特徴として、色、育種家、作出年の違いについても解析をした。色については[51,57,83,117]を参考に、赤系(英 Red, 仏 Rouge)、ピンク系(英 Pink, 仏 Rose)、黄色系(英 Yellow, 仏 Jaune)、銅色系(英 Copper, 仏 Cuivre)、白系(英 White, 仏 Blanc)、青系(英 Blue, 仏 Bleu)に分類した。カタログ間で色の記述に揺らぎがみられる場合は記述の偏りを加味しつつ資格に基づいて割り振った。育種家の割り振りは、原種=0、Latour-Marliac およびそのナーセリの作出品種=1、Slocum およびそのナーセリの作出品種=2、その他の育種家の作出品種=3を割り当てた。作出年は[82]を参考に品種が作出された年を西暦で記述した。ただし、原種に関しては便宜上全て“0”を割り当てた。色については84サンプル、育種家については73サンプル、作出年については69サンプル分のデータが得られた。

4-2-4 主成分分析および集団構造解析

マーカー遺伝子型データに対し主成分分析を行い、各系統の多型パタンの類似性の検討および各表現型、特徴との関連を解析した。主成分分析には `pcaMethods` パッケージ (バージョン 1.82.0) の `pca` 関数を用いた。アルゴリズムには `ppca`(probabilistic pca)を用い、センタリングのみ行った。得られた第1および第2主成分スコアを軸とし、各サンプルをデータ点とするような散布図を作成し、第1、第2主成分得点を基にして得られたクラスター、表現型、および、品種特徴に基づいて各点を色付けした。第1、第2主成分得点を基にしたクラスター解析には R の `hclust` 関数を用いた。距離の計算法として `ward.D2` を用いた。サンプル番号 R081, R090, R091, R099 については、ほかのサンプル点から著しく離れた位置にまとま

って配置されたため、外れ値としてマーカー遺伝子型の主成分分析から除外した(表1の*についての説明を参照)。RAD-seq で得られた 107,810 マーカーのうち、マイナーアレル (minor allele frequency: MAF) 頻度が 0.05 以下のマーカーを除いた 54,931 マーカーを用いた。

プロットの各点の色付け方法はデータの型に応じて以下のように使い分けた。クラスタ、花型スコア、育種家、花色についてはカテゴリを表す値として各カテゴリに対応する色を割り当てた。花被片枚数、花径、および、作出年については値の昇順に並べ、順位に応じて色付けした。花被片形状の主成分および花被片の長さの遷移における短縮長と初期長については値の大きさに応じて色付けした。

4-2-5 ゲノムワイド関連研究およびゲノミック予測

対応する表現型値が全て欠測値であるようなサンプルを除いた 74 サンプルに対して、ゲノムワイド関連研究 (GWAS; Genome-Wide Association Study) およびゲノミック予測 (GP; Genomic Prediction) を行った。マーカー遺伝子型データとしては RAD-seq で得られた 107,810 マーカーのうち、マイナーアレル頻度が 0.05 以上である 56,081 マーカーを用いた。

GWAS では、次の線形混合効果モデルへの当てはめをマーカーごとに行い、各マーカーに対する仮説検定を行った [118]。

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{S}_i\boldsymbol{\alpha}_i + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}$$

と書ける。ここで、 \mathbf{y} は各要素が各系統の表現型値に対応するベクトル、 $\mathbf{X}\boldsymbol{\beta}$ 、 $\mathbf{S}_i\boldsymbol{\alpha}_i$ は母数効果を表す項、 $\mathbf{Z}\mathbf{u}$ は変量効果を表す項、 \mathbf{e} は残差に対応するベクトルである。 $\boldsymbol{\beta}$ は $\mathbf{S}_i\boldsymbol{\alpha}_i$ 以外の全ての母数効果を表し、 \mathbf{X} は $\boldsymbol{\beta}$ に対応する計画行列である。本研究では、切片としての役割を果たす。 \mathbf{S}_i はマーカー遺伝子型のうち検定される*i*番目のマーカーの遺伝子型を表し、 $\boldsymbol{\alpha}_i$ はそのマーカーの効果である。 \mathbf{u} は次式を仮定した微働遺伝子の効果の総和 (ポリジーン効果) を表し、 \mathbf{Z} は \mathbf{u} に対応する計画行列を表している。

$$\mathbf{u} \sim \text{MVN}(\mathbf{0}, \mathbf{K}\sigma_u^2)$$

ここで、 \mathbf{K} は系統間の血縁関係を表すゲノム関係行列であり、本研究ではこれを後述する方法で計算された相加的分子血縁行列 \mathbf{A} で置き換え、すなわち $\mathbf{K} = \mathbf{A}$ とした。 σ_u^2 は相加的遺伝分散であり、上記の線形混合効果モデルを解くことにより推定される。最後に、残差に関しては次式にあるように、系統ごとに独立して同一の正規分布に従うものと仮定した。相加的分子血縁行列 \mathbf{A} は、上記の 56,081 マーカーから、R の RAINBOWR パッケージ (バージョン

ン 0.1.19) [119] の calcGRM 関数を用いて推定した。推定手法には, [120] による手法を用いた。

$$\mathbf{e} \sim \text{MVN}(0, \mathbf{I}\sigma_e^2)$$

\mathbf{I} は単位行列で, σ_e^2 は線形混合効果モデルを解くことにより推定される残差分散である。

GWAS における各マーカー効果の検定は, 帰無仮説 $H_0: \alpha = 0$ を棄却できるかに基づいて行われ, 各マーカー効果の有意性を表す p 値を計算することで, 表現型と有意に関連するマーカーの探索を行った。本章の解析では R の RAINBOWR パッケージバージョン 0.1.19 [119] の RGWAS.normal 関数を用いて GWAS を実行した。このとき, 多重検定に対する補正をボンフェローニ補正により行い, 有意水準を 5% としたときの閾値を計算した。結果は, 各形質に対して, Q-Q プロットおよびマンハッタンプロット (各マーカーに対する $-\log_{10} p$ の値を染色体上の位置の順番に基づいて順に描画した図) によって可視化した。

一方, GP では, 次の線形の混合効果を仮定した GBLUP (Genomic Best Linear Unbiased Prediction) とよばれるモデルを用いて, 遺伝子型値の推定を行った [121]。

$$\mathbf{y} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}$$

\mathbf{y} , $\mathbf{Z}\mathbf{u}$, \mathbf{e} は GWAS における線形混合効果モデルに登場する変数と同じであり, $\boldsymbol{\mu}$ は表現型値の平均値を想定したベクトルである。この混合モデルを解き, 遺伝子型値 \mathbf{u} を計算することが GP の主目的となる。本研究では, 分散成分, および, 遺伝子型値の推定には RAINBOWR パッケージ (バージョン 0.1.19) [119] の EMM.cpp 関数を用いた。モデルの予測精度の計算のために, データセットをサンプル数で分割し, 1 サンプルを検証データ, 残りのサンプルを訓練データとして混合モデルを解き, 除外した 1 サンプルの遺伝子型値を予測した (1 個抜き交差検証)。交差検証により全サンプルに対する予測を行ったのち, 得られた予測値と実際の表現型値の間の相関係数を計算することで, モデルの予測精度を求めた。

4-3 結果

4-3-1 主成分分析

RAD-seq から得られた遺伝子型を用いて主成分分析を行い第 1,第 2 主成分スコアに基づいてワード法を用いたクラスタ解析を行った。その結果, 4つの顕著なクラスタが見られた(図 4-1, 表 4-1)。なお, この解析では, 材料と方法でも述べたように, 熱帯性の 4 品種は除外されている。これらのクラスタと他の情報との関係を見るために, サンプルに関する様々な特性に応じて各点を色付けした(図 4-2, 図 4-3, 図 4-4, 図 4-5)

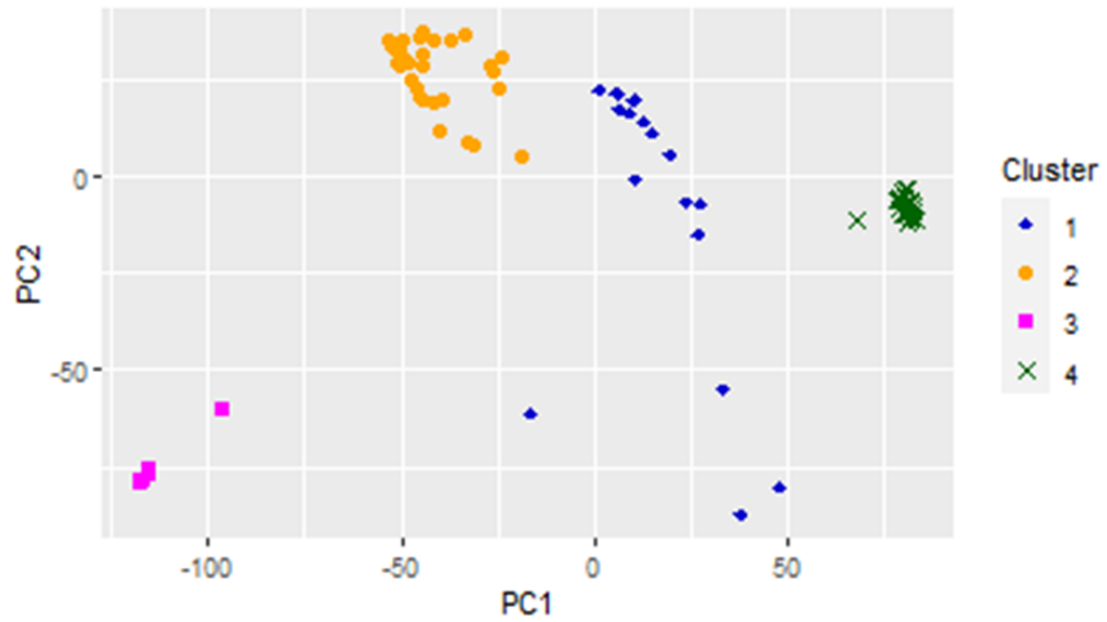


図 4-1 マーカーの遺伝子型に対する主成分スコアに基づくクラスタの可視化. 各色はそれぞれの番号のクラスタに対応する.

図 4-2 では育種家と作出年代で色分けを行った。育種家に関しては第 3 クラスタがすべて Latour-Marliac に関連する品種で占められていた他、第 2 クラスタにも Latour-Marliac の品種が見られた。一方で、第 1・第 4 クラスタではあまり見られず、Perry Slocum に関連する品種が見られた。原種については第 2 クラスタに *N. candida*、第 4 クラスタに *N. tuberosa* と *N. odorata rubra* が含まれていた。また、第 4 クラスタには‘Odorata’を品種名に含む品種が多く含まれていた。作出年代については育種家の情報を大きく反映し、第 2・第 3 クラスタは比較的古い（19 世紀後期から 20 世紀初頭）の品種が配置し、第 1 クラスタには新しい品種（20 世紀後半）の品種が見られた。

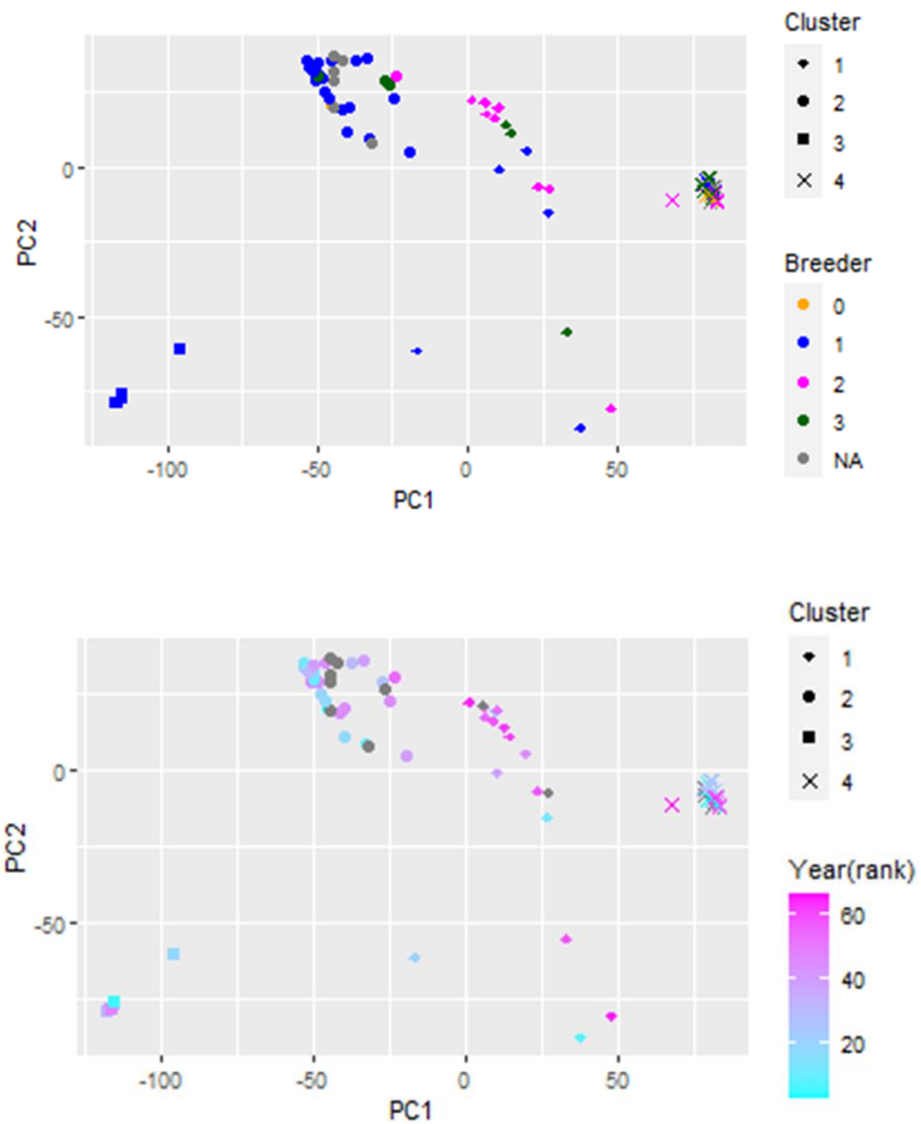
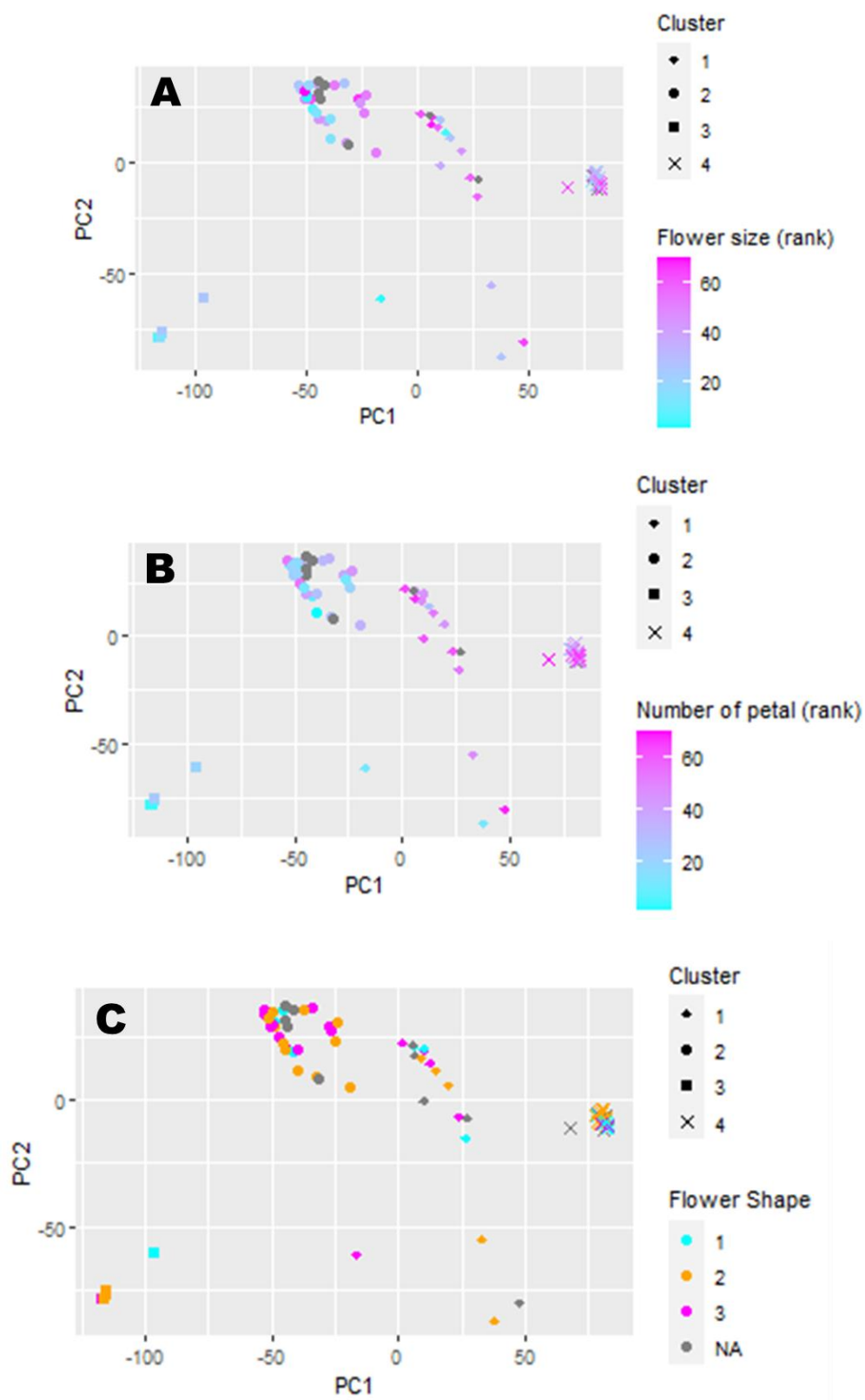


図 4-2 主成分の散布図への花の作出情報のマッピング。(上) 育種家 (下) 作出年度。育種家の情報は原種=黄 (0), Latour-Marliac およびそのナーセリの作出品種=青 (1), Slocum およびそのナーセリの作出品種=マゼンタ (2), その他のブリーダの作出品種=緑 (3) で色分けしている。作出年度は順位で色付けしている。情報が無いサンプルについては灰色で色付けした。

図 4-3 ではカタログに記載された特性の記述をもとに色分けを行った。第 2・第 3 クラスタに見られる Latour-Marliac の品種群では比較的小型の花が見られる一方で、Slocum の品種では大型の花が多く見られた。類似した傾向は花被片枚数でもみられ、Slocum の品種で花被片枚数が多い傾向が示唆された。花型については、全体として星形の花は少なく、カップ型ないし開カップ型の花が多かった。色に関しては、熱帯性品種を除くと青い花は今回のデータセットには含まれていなかった。第 2・第 4 クラスタおよび第 1 クラスタの大部分では赤、ピンク、白の花が多く見られた。第 1 クラスタのうち相対的に第 2 主成分が小さい一部の品種と第 3 クラスタでは黄色や銅色の品種が多く見られた。



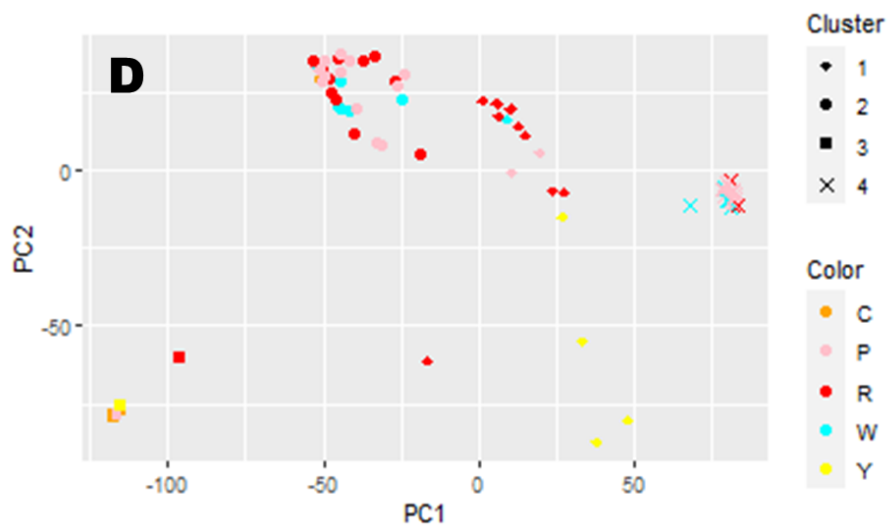


図 4-3 主成分の散布図への花の特性記述のマッピング。(A) 花径, (B) 花被片枚数, (C) 花型, (D) 色. 花径および花被片数についてはデータセット中の順位で色分け (値の高いものはマゼンタ, 低いものはシアン) した. 花型については, 星型 (“Stellate”) = シアン (1), 開カップ型 (“Open cup”あるいは“Cup then Stellate”) = オレンジ (2), カップ型 (“Cup-like”) = マゼンタ (3) で色分けした. また, 花色については赤系 = 赤, ピンク系 = ピンク, 黄色系 = 黄色, 銅色系 = オレンジ, 白系 = 水色で彩色した. 情報が無いサンプルについては灰色で色付けした.

花被片の長さの遷移パラメタ (図 4-4) および花被片の輪郭形状の主成分スコア (図 4-5) に関しては, 第 1, 第 4 クラスターの品種について十分なデータを得られなかった. データが得られた範囲において, これらの表現型については遺伝子型の第 1, 第 2 主成分との明瞭な関連は見られなかった. また, カタログ記述や育種情報との関連も明瞭に得ることはできなかった.

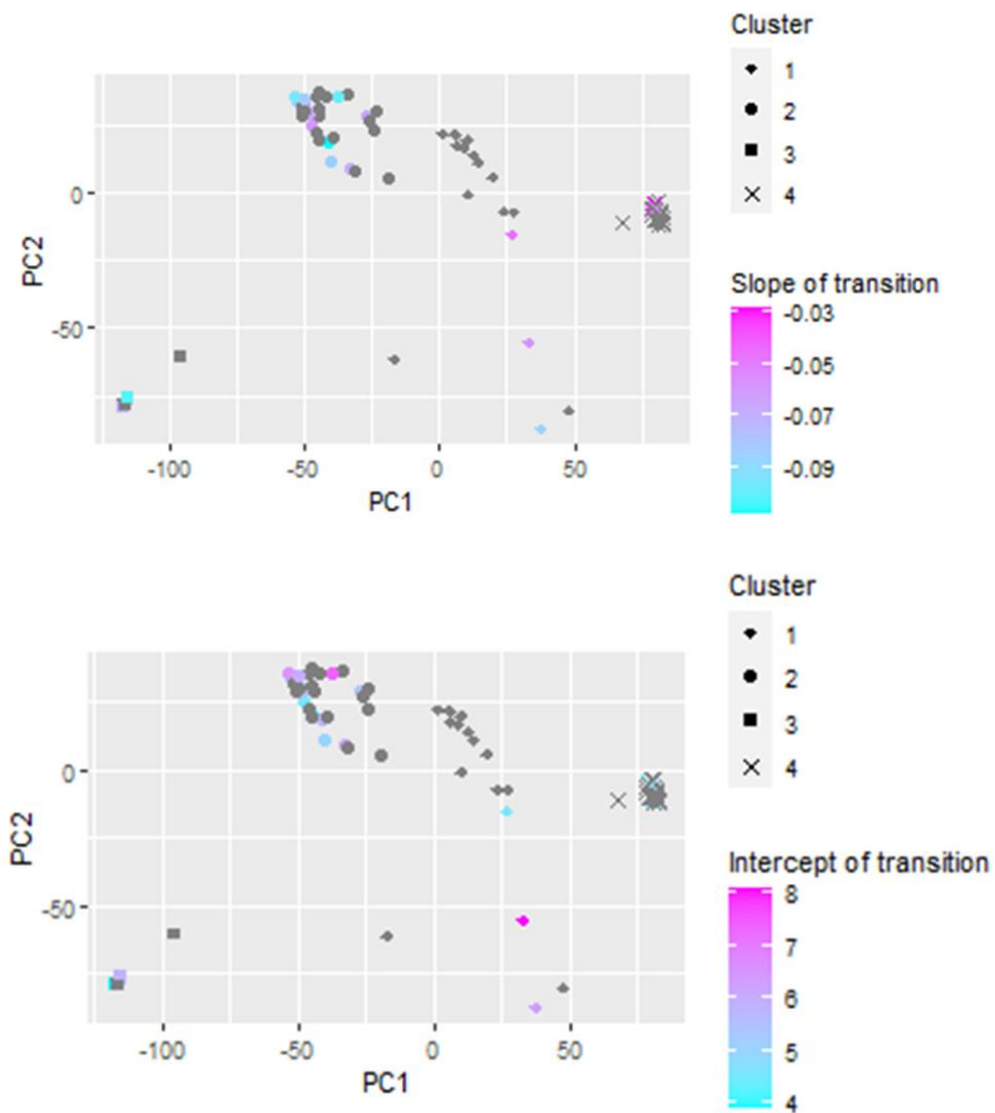


図 4-4 主成分の散布図への花被片の長さの遷移パラメタのマッピング。(上) 傾き (短縮長に対応), (下) 切片 (初期長に対応)。データセット中の値で色分け (値の高いものはマゼンタ, 低いものはシアン) した。情報が無いサンプルについては灰色で色付けした。

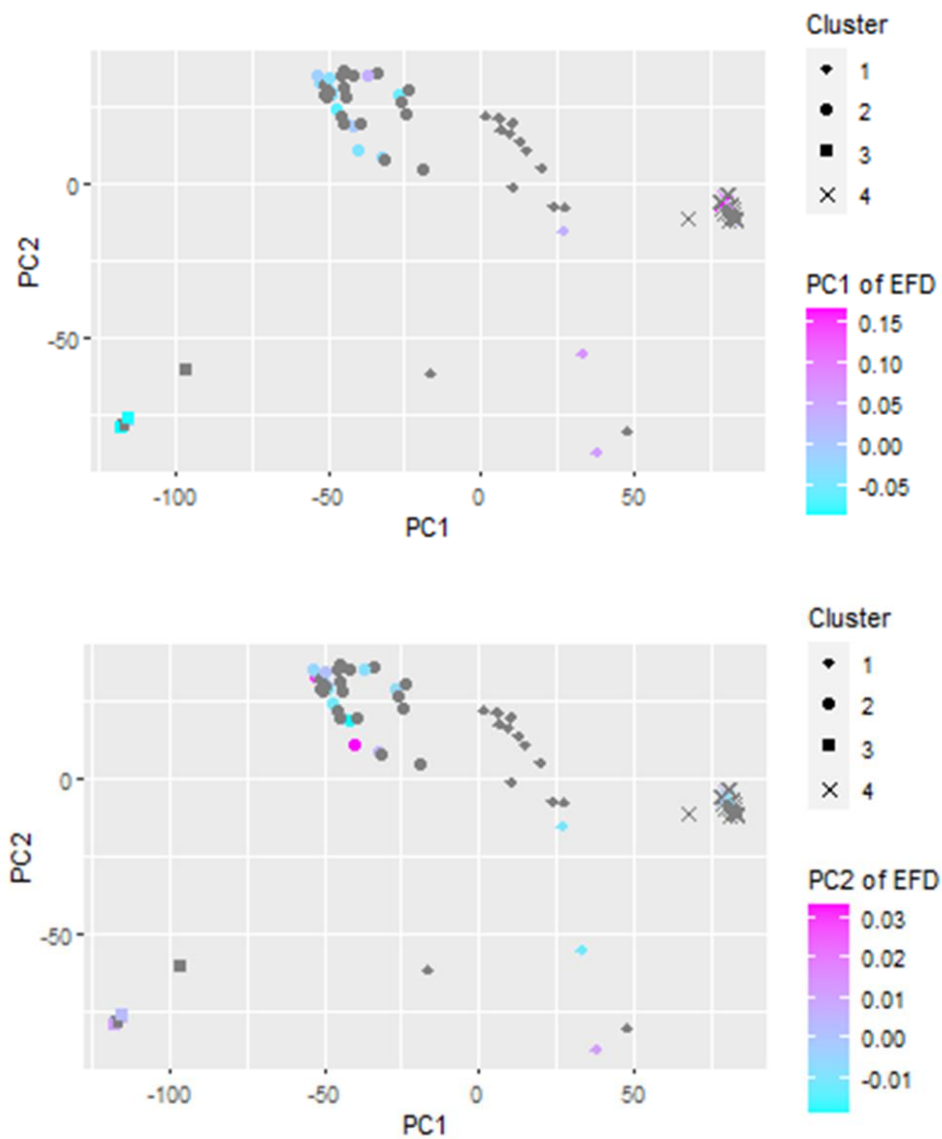


図 4-5 主成分の散布図への花被片形状の主成分のマッピング。(上) 第 1 主成分得点, (下) 第 2 主成分得点. データセット中の値で色分け (値の高いものはマゼンタ, 低いものはシアン) した. 情報が無いサンプルについては灰色で色付けした.

4-3-2 ゲノムワイド関連解析

カタログの特性記述（花型，花径，花被片数）および実測データ（花被片の長さ遷移パラメタ，花被片輪郭形状の主成分）に対し GWAS を行った結果を Q-Q プロット（図 4-6）とマンハッタンプロット（図 4-7）に示した．Q-Q プロットでは，花被片枚数、及び、花被片輪郭形状の第 2 主成分において期待される $-\log_{10}(p)$ の値からの逸脱が見られた．しかしながら花被片枚数のプロットでは大部分のマーカー遺伝子型が有意水準を超えており，実際に関連の強いマーカー遺伝子型を見つけ出すことはできなかった．マンハッタンプロットでも花被片枚数については大部分のマーカー遺伝子型が有意水準を大幅に超えており，関連を見つけることはできなかった．全体として有意水準を超えたマーカー遺伝子型は見られなかった．

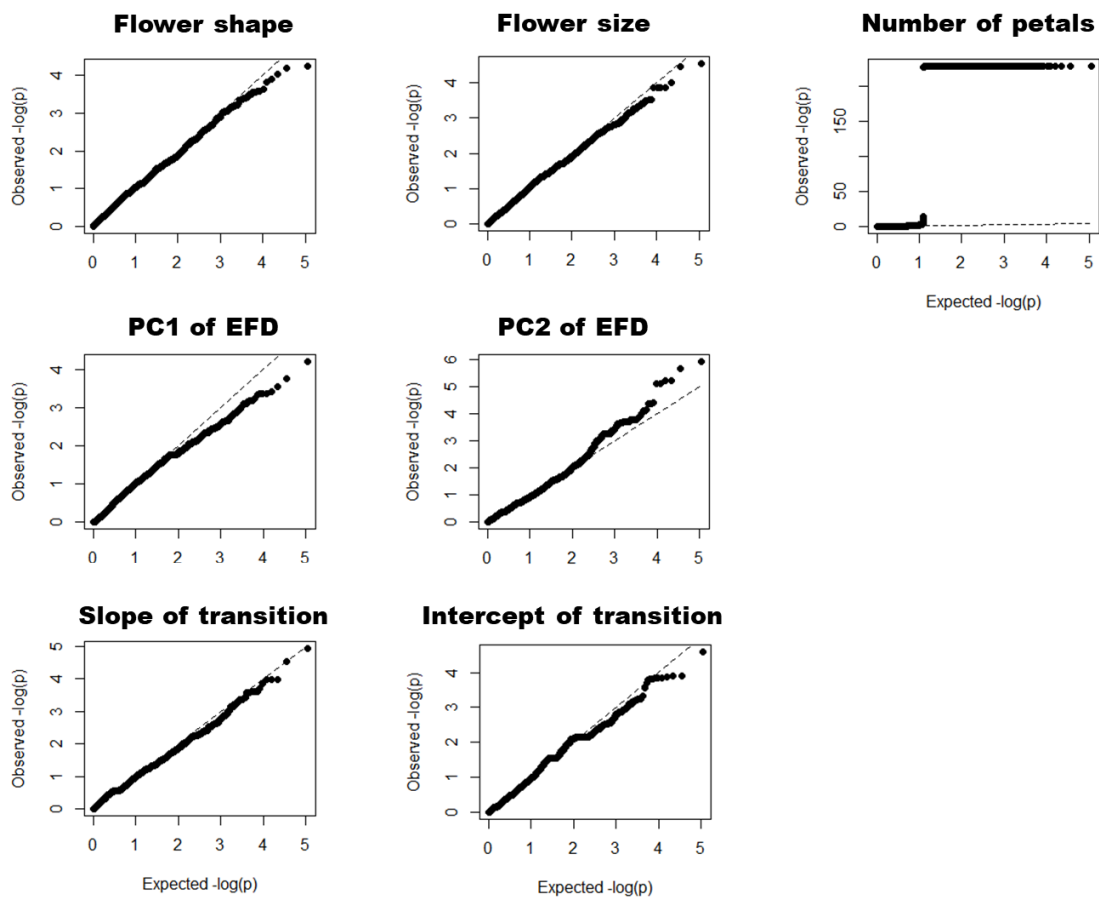


図 4-6 各表現型に対する GWAS の Q-Q プロット.

(上段左) 花型, (上段中央) 花径, (上段右) 花被片数, (中段左) 花被片輪郭形状の第一主成分, (中段中央) 花被片輪郭形状の第二主成分, (下段左) 花被片の長さ遷移の傾き (短縮長), (下段中央) 花被片の長さ遷移の切片 (初期長). 横軸は全マーカー遺伝子型間にアソシエーションがない場合に期待される $-\log_{10}(p)$ の値, 縦軸は観測された $-\log_{10}(p)$ の値. 点は各マーカー遺伝子型を表し, 点線は $y = x$ を表す.

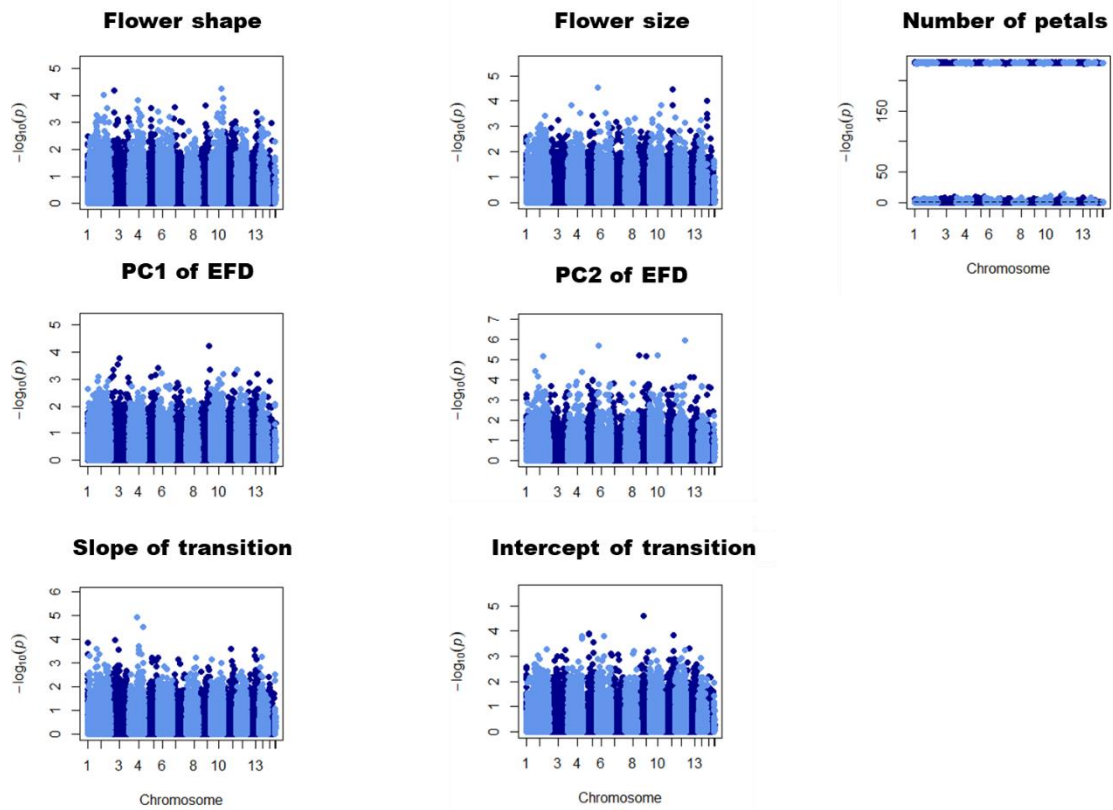


図 4-7 各表現型に対する GWAS のマンハッタンプロット。

(上段左) 花型, (上段中央) 花径, (上段右) 花被片数, (中段左) 花被片輪郭形状の第一主成分, (中段中央) 花被片輪郭形状の第二主成分, (下段左) 花被片の長さ遷移の傾き (短縮長), (下段中央) 花被片の長さ遷移の切片 (初期長). 縦軸は観測された $-\log_{10}(p)$ の値, 横軸は各マーカー遺伝子型のもっている染色体. 各染色体番号は便宜的なものであり先行研究[50]の番号とは対応していない.

4-3-3 ゲノミック予測

各表現型について交差検証を用いてゲノミック予測の精度評価を行った結果、花被片形状の第1主成分スコア（相関係数 0.70）、花被片遷移の短縮長（同 0.52）、花径（同 0.56）で比較的精度の高い予測が行えた。一方、花型（相関係数 0.27）および花被片枚数（同 0.16）では十分な予測ができなかった。また、花被片形状の第2主成分スコア（相関係数 0.08）、および、花被片の初期長（同-0.66）に関してはほとんど予測ができなかった。

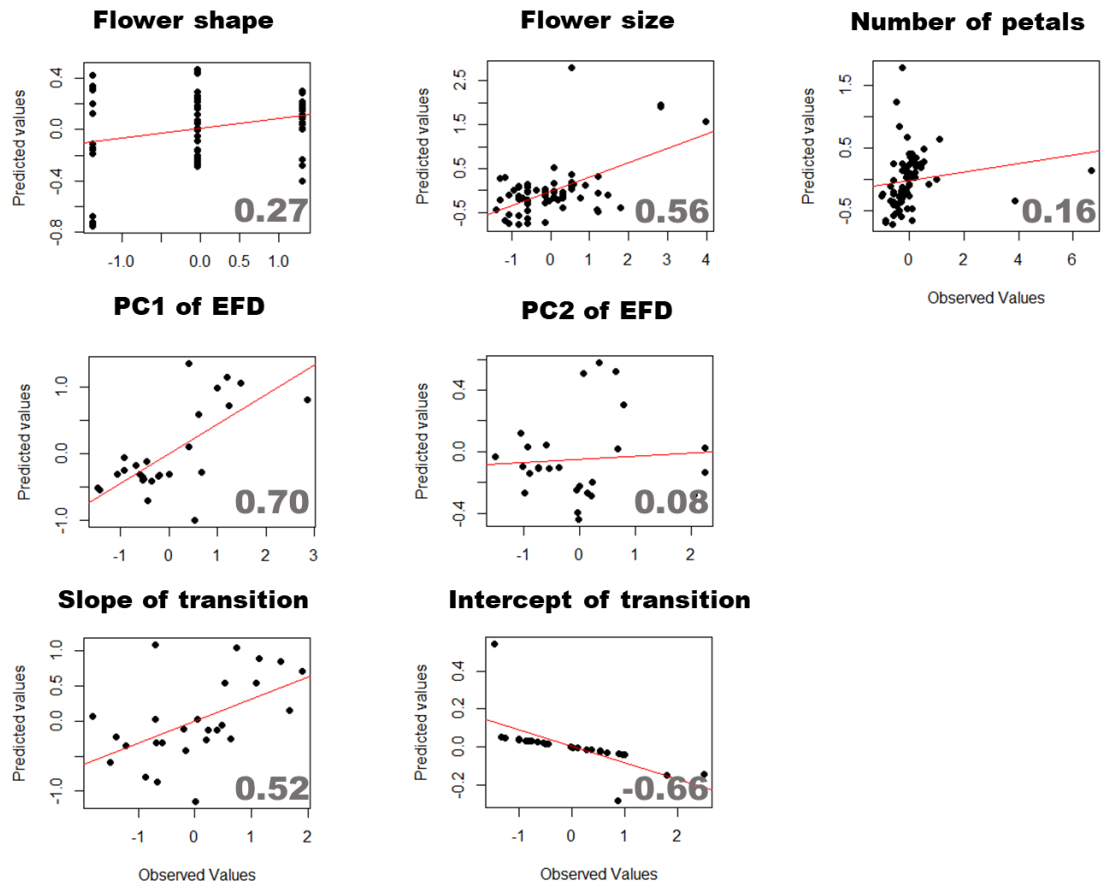


図 4-8 各表現型に対するゲノミック予測の結果.

(上段左) 花型, (上段中央) 花径, (上段右) 花被片数, (中段左) 花被片輪郭形状の第 1 主成分, (中段中央) 花被片輪郭形状の第 2 主成分, (下段左) 花被片の長さ遷移の傾き (短縮長), (下段中央) 花被片の長さ遷移の切片 (初期長). 各散布図において縦軸は予測された表現型の値, 横軸は観測された表現型の値を表す. 各点はそれぞれの品種に対応し, 赤い線はそれらの線形回帰, 数字は相関係数である.

4-4 考察

4-4-1 育種家と育成品種の関連

本章の解析ではまずマーカー遺伝子型の主成分分析を行い、全品種を4つのクラスタに分割した(図4-1)。これらのクラスタのうち、第2, 第3クラスタには Latour-Marliac の品種が、第1クラスタには Slocum の品種が多く見られたことはスイレンの育種史の観点から非常に興味深い(図4-2上)。Latour-Marliac は19世紀後半から20世紀初頭にフランスで活躍した育種家である一方、Slocum は20世紀にアメリカの育種家であり両者がスイレンの育種を展開した条件は時空間的に大きく隔たっている。このことは作出年代が両クラスタ間で離れていることから示唆される(図4-2下)。Latour-Marliac のナーセリの現オーナーである Robert Sheldon 博士と園芸史家の Caroline Holmes は、Latour-Marliac の当時の手紙や帳簿、販売カタログなどのアーカイブ資料を調査し、それぞれ経営学あるいは歴史的観点から Latour-Marliac が育種に使ったスイレンの苗の入手経路や、作出した品種の販売ルートについて記述している[56,57]。特に Sheldon 博士は、Latour-Marliac が当時のスイレンの園芸における育種家や植物取扱業者のネットワークの中心的人物であり、彼が育種に用いたスイレンはその多くが著名な育種家たちから入手したものであったことを指摘している[56]。第2・第3クラスタを中心に、その構成品種の交配親が Latour-Marliac による交配に用いられる前にそれぞれのナーセリから提供されたかを調べることで、スイレンの品種改良の初期における品種の由来・生成過程について、園芸コミュニティにおけるマクロな動態として理解することも可能となると期待される。

本解析で見られたような育種家ごとの優占的なクラスタの存在は、育種家同士の社会的なつながりや市場構造が作出品種の多様性に影響を与えることを示唆する。つまり、園芸家のコミュニティの中においては、限られた遺伝資源を利用して育種を行うため遺伝子型に偏りが生じ、そうしたコミュニティで流行する品種や話題性を持った品種は時代や地域によって異なっている可能性がある。この仮説の検証には同時代の複数の育種家の品種の比較をすることが重要であろう。地域や年代による育種家同士の「隔たり」がマーカー遺伝子型パタンの差を介してそれぞれのクラスタとして可視化されれば、育種家の「作風」を遺伝資源の観点から説明できるかもしれない。

今回の解析結果は育種に用いられたと考えられるすべての原種を含んだものではないが、解析に含まれていた原種がマーカー遺伝子型から得られた主成分空間でどのように配置されているのかを見ることは非常に重要であろう。今回の結果では、第4クラスタに *Nymphaea odorata rubra* が含まれているが、これは北米を原産とする *Nymphaea odorata* という芳香を放つ白花をつける種のうち、花が赤桃色化した変種であるとされる。この種の周辺には赤みを持ち、かつ“Odorata”を品種名に冠する品種が集中して分類されており、この種と系統的に極めて強い関連を持つ品種群だと考えられる。他の原種がどのように配置

し、各時代、地域の品種との関係を検討することで花の形態的特徴の多様化の過程とその遺伝子的背景についての見取り図が得られると期待される。

4-4-2 遺伝子型と品種の特性との関連

本研究では育種にまつわる情報に併せて、カタログ記述、および実測データと遺伝子型の関連も可視化を行った。残念ながら花被片形状の主成分と花被片の長さの遷移に関連する表現型については、測定した品種のクラスタに大きな偏りがあったため遺伝子型との関連は明らかにできなかった（図 4-4, 図 4-5）。今後 Slocum 作出品種についても形態情報の取得を進めていきたい。

一方、カタログ記述からは各クラスタに分類される品種特性ごとに、以下のような傾向を見つかることができた。第 1・第 4 クラスタでは第 2・第 3 クラスタに比べ花被片の枚数が相対的に多く、また花径も大きいものが多い傾向がみられた（図 4-3A, B）。この傾向は育種家の情報で色分けした際に Latour-Marliac の品種が集まる第 2・第 3 クラスタ、Slocum の品種が多い第 1 クラスタに塗り分けられたことと符合する（図 4-2）。すなわち、Slocum の品種は Latour-Marliac の品種に比べ、花被片が多く花径が大きい花が多い傾向を持っている可能性があり、こうした符合がみられることは品種の「作風」の存在を示唆する。前節で述べたようにこうしたマーカー遺伝子型の偏りや複数の表現型の間に関連は利用可能な遺伝資源の限定から規定をうけた結果と考えられるが、同時に育種家やその帰属文化における好みや居住環境、育種家の掲げる「育種の目標」といった概念的・文化的要因にもまた影響された可能性がある。花が大きく花被片枚数が多いことは庭の池で栽培する場合には遠景からでも視覚的な特徴を捉えやすくなると期待され、育種家により注目された要素である可能性がある。実際、George Gessert は八重咲が様々な園芸花卉にみられる極めてありふれた特徴だと指摘しており、園芸家に歓迎されやすい表現型である可能性がある[18]、しかしながら、こうした形態的特徴に関する一定の傾向がそのクラスタに特有のマーカー遺伝子型と、どの程度相関しているかについては今後、より詳細な検討が必要である。

また、第 2 主成分が小さい領域では黄色及び銅色の花が頻出し、白花がみられなかった（図 4-3D）。温帯性スイレンの育種史初期においては、*Nymphaea mexicana* という原種が黄色の花をつける花として Latour-Marliac により導入されたとされている。今回の解析には *N. mexicana* を含めていないが、遺伝子型の第 2 主成分が小さい領域、とくに第 3 クラスタの近傍にマッピングされると予想される。第 3 クラスタには Latour-Marliac の作出品種の中でも特に古い *N. mexicana* 交配品種 (*Nymphaea* 'Marliacea chromatella') が含まれており、黄色および銅色の品種の作出過程の解明において重要な役割を持つことが示唆される。一方、白花はユーラシア大陸及び北アメリカ大陸に複数の原種が存在しており、育種にも利用されている。今後それぞれの原種の遺伝子型を比較することで白い花を

つける品種の由来がいずれの原種に由来するのか、そして原種の違いが遺伝資源として既存の品種にどのように影響しているのかが理解できるだろう。

4-4-3 GWAS およびゲノミック予測

本章では、RAD-Seq から得られたゲノムワイドマーカーの遺伝子型を用いて、GWAS およびゲノミック予測を試みた。GWAS では残念ながらほとんどの表現型で強い関連を示すマーカーを見つけることはできなかった。特に、花被片枚数の GWAS では広範囲にわたってマーカーが有意水準を超過することにより、かえって表現型との関連が見られなくなってしまった。これは花被片の枚数が著しく多い（100 枚を超える）八重咲性の品種が少数だけデータに含まれており、これらの品種に由来するマーカー遺伝子型が偽陽性をもたらし、結果を攪乱したためと考えられる。いずれの表現型についてもデータ数の少なさに加え、八重咲の例にみられるような極端な表現型値の存在、カタログに記述されている離散的ないしは精度の粗い記録といった条件が、GWAS によるマーカー遺伝子型と表現型の関連の検出において大きな障害となったと考えられる。

一方、ゲノミック予測では花被片形状の第 1 主成分スコア、花被片遷移の短縮長、花径などの形質である程度の精度での予測ができた。これらの形質は実数（花径は 0.1 cm 刻み）で記述されており、大きな外れ値がなかったことが少数データでも比較的精度のある予測につながったと考えられる。ただし、これらの予測においては強い関連をもつマーカーが存在することによってその遺伝子型から表現型が予測されているのではなく、特徴的な形態を示す品種群とそのマーカー遺伝子型の共通性がモデル化されている可能性がある。例えば前節で指摘した通り第 4 クラスには“Odorata”を品種名に含む品種群と *N. odorata rubra* が分類されていた。これらの園芸品種の表現型が相対的に類似したものであると仮定すると、マーカー遺伝子型が第 4 クラスに属する他の品種のマーカー遺伝子型と類似しているか否かを判定することで一定の予測効果を上げることができる。“Odorata”系の品種は花被片がやや細いものが多い傾向があり、このことはほとんど花被片の平均アスペクト比を評価している花被片形状の第 1 主成分の予測での高い相関係数と整合的である。

花型（3 段階のカテゴリ値）および花被片枚数（整数値）で十分な予測ができなかったのはデータ数に対して表現型データの情報が少なかったことが原因だろう。花被片形状の第 2 主成分得点と花被片の初期長については実数値であるが、条件が類似している第 1 主成分得点や花被片遷移の短縮長で比較的予測精度が良好であったにもかかわらず、これらの形質ではほとんど予測できなかった。特に花被片の初期長では相関係数が -0.66 となった。これは 1 サンプルずつ除外する交差検証において、除外したデータを残りのデータからほとんど予測できなかったことを意味し、まったく予測ができない場合は相関係数が -1 となる。すなわちこれらの形質についてはいずれもほとんど予測できなかったことを示唆する。これらの形質の表現型値には他のデータと比べてやや大きな外れ値の存在が示唆され（図 4-

4 下および図 4-5 下) , 予測を改善するためにはこれらの間を埋めるような品種/系統を見つけることが1つの方法であろう. 花被片の初期長に関しては, 花のもっとも外側の花被片の大きさであることから, データ数を増やすことで花径と同程度の予測が可能になると期待される. 一方, 花被片形状の第2主成分については第2章でも示したように, 平均形状として高い値を示す(へら型の先端部が重い形状に対応する)のは一部の品種のみであることから, 単純にデータ数を増やすだけでなく花被片形状に特質のある品種を揃える必要がある. なお, 染色体数が倍数性を示していると考えられる品種もあり, 本解析でも同祖的な染色体の情報が混同され, 結果に影響を与えている恐れもある. 今後の解析では倍数性を考慮した解析[122-124]について検討する必要があるだろう.

4-5 結論と展望

本章では RAD-seq から得られたマーカー遺伝子型とスイレンの園芸品種が示す花形態の多様な表現型との関連について解析を試みた. マーカー遺伝子型の主成分分析からは育種家ごとに特定のクラスタに集中的に配置される様子がみられ, スイレンの育種における遺伝資源の利用の制約から, 作出品種の遺伝子型が空間の特定の領域に偏っている可能性が示唆された. また Latour-Marliac の品種と Slocum の品種では花径の大きさや花被片枚数に違いもみられ, 育種家ごとの「作風」の違いが示唆された. この「作風」の差が利用可能な遺伝子資源の違いから結果的に生じたものなのか, あるいは表現型の違いを狙った結果として生じたものなのかを検証することで, 園芸における一種の「ドメスティケーションシンドローム」[9,125]が生じるメカニズムについて理解できるだろう. 表現型や遺伝子型の時間的な変化(作出年代ごとの変化)に一定の方向性が見られるかを評価することができれば, このメカニズムについて大きな示唆を得られると考えている.

N. mexicana に由来すると考えられる黄色い花をつける品種がマーカー遺伝子型の主成分空間における第2主成分の小さい領域で偏って見られたほか *N. odorata rubra* に関連すると考えられる品種が特定のクラスタに集中するなど品種の由来する原種の遺伝子型の影響を強く受けていると考えられる傾向も見られた. それぞれの原種がもたらす遺伝子型や表現型についてもデータを集める必要があるだろう.

また, 本章ではゲノムワイド関連解析, および, ゲノミック予測も試みた. ゲノムワイド関連解析からは表現型に関連するマーカー遺伝子型を検出することはできなかった. 今後はより多数の品種/系統を解析に含める必要があるだろう. 一方, ゲノミック予測についてはいくつかの形質ではほとんど予測ができなかったものの, 花被片の短縮長や花径, 花被片形状の第1主成分では, 比較的精度の良い予測ができた. しかしながらこれらの予測結果についても原因となるマーカー遺伝子型との関連を正確に抽出しているわけではなく, 品種/系統のもつ大まかな遺伝的背景に基づく予測を行っている可能性がある. しかし, 将来的には, より多くの訓練データを用いて予測モデルを構築することで, マーカー

遺伝子型から花形態の表現型を精度良く予測できるようになれば，マーカー遺伝子型に基づいた選抜（GS；Genomic Selection）[126]も用いて，花の形態を「造形する」ことも可能となると考えられた。

次章では拡張した花形態モデルを用い，今回の予測結果に基づいたマーカー遺伝子型からの花の3次元形態の生成を試みる。このような生成モデルは遺伝子マーカーに基づいた花のデザイン過程におけるインターフェースとして重要な役割を果たすだろう。

第5章 スプライン曲面を用いたスイレン花形態 モデルの拡張および花形態再構築

5-1 背景

第3章では花被片を楕円形で近似することで簡略的にスイレンの花形態をモデル化し、パラメータを変化させることで花被片の形状やサイズが花形態のシルエットに及ぼす影響を解析した。このアプローチは、特に細部にこだわらない概形における変化の傾向を考察するには十分である。しかしながら、実際のスイレンの花において花被片形状が示す多様性は楕円体による近似により大きく損なわれている。したがって現実の花形態に近い形態を解析に利用したい場合には、より表現力の高い形態モデルを用意する必要がある。

植物科学においては植物のもつ3次元構造のモデリングについて様々な研究が行われており、Aristid LindenmayerによるL-system[127,128]やらせん葉序を記述するための数理モデル[129–132]を応用しリアリスティックな植物構造の表現を得る研究が行われてきた[97,133–135]。またコンピュータ上でのモデリングそのものだけでなく植物構造の記述に適した形式言語の研究もなされており、植物構造の数理的な性質をもとに効率的な形態記述の方法を提示している[136]。このような数理的形式の観点から知見は、例えばPythonライブラリのPlantGL[137]やL-py[138]のような植物形態3次元モデリング環境で活用されており、様々なスケールや解像度の植物構造モデリングを容易にしている。一方でより直感的なモデリングインターフェースの開発も行われており、オープンソースのモデリングプラットフォームであるOpenaleaが提供するグラフィカルなモデリング環境[139,140]や、手書き曲線からの植物構造のモデル生成[141,142]のように植物構造モデルを利用するための環境は充実を続けている。理論モデルに基づくモデリングだけでなく、近年では画像データから植物構造を再現する研究や[143,144]、形態情報の抽出に機械学習を応用した研究例もみられる[145,146]。

植物構造モデルはただ植物の形態を表現するために生成されるのではなく、実際の植物研究にしばしば応用される。機能構造植物モデル (Functional Structural Plant Modeling; FSPM) と呼ばれる分野[147]では、画像データや理論モデルから植物構造を構築するだけでなく、形態モデルからの植物学的・農学的な情報の抽出、あるいは形態モデル上での生理学的なシミュレーションのために形態モデルを活用している。FSPMを通じて得られる植物学的情報の例としては、光利用に関するもの[148]や器官内の水分および物質輸送に関連するもの[149,150]などが挙げられる。こうしたシミュレーションは特に農作物の栽培特性の向上に役立つものも多く、植物の構造と機能の関係において最適化された形態はしばしば理想型 (イデオタイプ、ideotype) と呼ばれる[148,151]。

花構造の理論モデリングの例としては、葉序モデルをベースとしたものがいくつか知られている[72,135]. 近年では花の集合である花序の構造を、葉序モデルを応用した位置計算とオブジェクトの衝突計算を併用したモデルが提示されており[135], 生物学的なプロセスに基づいたモデリングとして極めて再現度の高い表現を達成している. また構築された仮想的な花形態の機能を分析するために、花を取り巻く環境と形態モデルを組み合わせたユニークな応用が報告されている[152–155]. これらの研究では花形態が送粉者の訪花行動の誘導にもたらす影響を、仮想形態を再現した造花[152–154]あるいは実データ由来の3Dプリント[155]を用いてそれぞれの訪花昆虫の接近頻度の計測することで調べている.

一方、花卉育種では、理論的な形態モデルベースでの解析を育種に応用するような研究はほとんど行われていない. これは前述の研究例のように花の機能として形態的特徴が注目される場合、その形態の「良し悪し」を判断する鑑賞者や育種家のシミュレーションが難しいことが一つの理由であろう. もっとも、花形態の幾何学的あるいは定量的特徴と、記述された何らかの評価語句との関連を明らかにできれば育種を通じて観賞価値の高い花を「デザイン」するための知見を得ることは可能だろう. そのためには花形態の特徴をとらえた3次元形態モデルの生成は重要なプロセスとなる. 一方で、前述のように、第3章で提案したスイレンの理論形態モデルでは花被片形状の表現力が不十分である. 花形態モデルの表現力が向上することによって、花形態の育種において交配結果の予測を行った際に概形にとどまらない精密な予測結果を可視化することが可能となる.

本章では、数理的手法による予測に基づいた花形態の育種実現を目的として、理論形態モデルの拡張及び当該モデルとGPを組み合わせた花形態予測シミュレーションの方法論を提示する. 研究内容としては、前述のPlantGLを用いたスイレンの形態モデルの拡張、および拡張モデルを用いた(1)花被片画像から抽出された輪郭情報をもちいた3次元花構造の再現、(2)ゲノミック予測モデルから予測された形態パラメタを用いた花形態の再現、(3)架空のマーカー遺伝子型をもちいて予測モデルから得られた形態パラメタを用いた花形態の構築、(4)花形態の交配シミュレーションを行った. ゲノミック予測により植物器官形態を予測し可視化した例として、イネの種子形状の楕円フーリエ記述子を表現型データとして用いてゲノミック予測を行い、様々な品種・系統の種子形状をマーカー遺伝子型から予測した研究がある[156]. 本研究では花3次元形態のパラメタのうち花被片枚数、花被片の短縮長および初期長、花被片形状の主成分得点を予測対象としてゲノミック予測を行い、予測されたパラメタの値から3次元の花を生成する. こうした手法は現実の花のみならず仮想的なマーカー遺伝子型に対しても適用可能であり、本章で構築される花形態モデルをもとにあらゆるマーカー遺伝子型に対する3次元花形態を生成できる. このようなアプローチは、新しい花形態を遺伝的に作出しようとする花卉育種において非常に重要である. 本章では理論形態モデルがもたらす育種の展望についても議論する.

5-2 材料と方法

5-2-1 花形態のモデリング

本章で提示する花形態モデルでは、各花器官は Non-Uniform Rational B-Spline (非一様有理 B スプライン, 以下 NURBS) 曲面を計算する演算子から生成され、輪郭の座標セットおよび曲率の情報をパラメタとしてとる。花托は自己交差のない 2 次元曲線を軸周りに回転させることで得られる曲面として表現される。らせん葉序は花托上の花器官の配置を決定する演算子であり、らせん葉序における花器官の間隔は各花被片のサイズに基づいて設定される。本研究では、原則として一つ前の花器官に対し黄金角(137.5 度)ずつ回転させながら配置をした。また、葉序の設定において回転角を 137.5 度とした点は文献[97]を参考にした。前の章と同じように、花の開度はもっとも外側の花器官ともっとも内側の花被片の仰角として定義し、中間の花器官の仰角はそれらの角度を線形補間することによって決定した。これらの各要素を構成し 3 次元形態モデルの生成を行った。各要素の演算子の詳細について以下に説明する。

5-2-2 花被片

本章のモデルでは花被片を NURBS (非一様有理 B スプライン) 曲面で表現した。NURBS 曲面は 2 つの NURBS 曲線のテンソル積で得られ、

$$S(u, v) = \sum_{i=0}^n \sum_{j=0}^m R_{i,p}(u) R_{j,q}(v) P_{i,j}$$
$$R_{i,p}(u) = \frac{w_i N_{i,p}(u)}{\sum_{i=0}^n w_i N_{i,p}(u)}$$
$$R_{j,q}(v) = \frac{w_j N_{j,q}(v)}{\sum_{j=0}^m w_j N_{j,q}(v)}$$

で表現される。ここで $u, v \in [0, 1]$, $P_{i,j}$ は制御点, w_i, w_j は制御点に対する重みである, $R_{i,p}(u), R_{j,q}(v)$ はそれぞれ p 次, q 次の有理基底関数であり, 単調増加な要素を持つノットベクトル $T = \{t_0, \dots, t_{k+n+1}\}$ に対して,

$$N_{i,0}(t) = \begin{cases} 1 & \text{if } t_i \leq t \leq t_{i+1} \\ 0 & \text{else} \end{cases}$$
$$N_{i,k}(t) = \frac{(t - t_i)N_{i,k-1}(t)}{t_{i+k} - t_i} + \frac{(t_{i+k+1} - t)N_{i+1,k-1}(t)}{t_{i+k+1} - t_{i+1}}$$

である。実際の描画にあたっては制御点の指定のみを形態パラメタとし、花被片の制御点には 3×5 点の計 15 点を用いた。また重みパラメタを 1 に設定（すなわち、 $w_i = w_j = 1$ ）し、遠位と近位を結ぶ曲線と左右を結ぶ曲線を NUBS(Non-Uniform B-Spline：重みパラメタを考慮しないケース)として表現した。花被片先端部の 3 つの制御点については、これらを重ね合わせることで尖った形状を作り出すことができる。

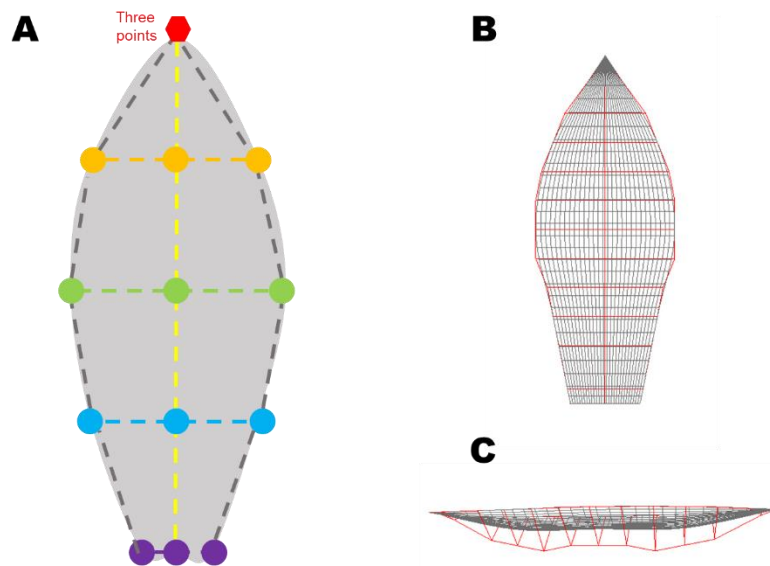


図 5-1 花被片の NURBS 曲面による表現

A. 制御点の配置についての模式図. 色付きの点は各制御点を表し, 同色の点は花被片の遠近軸に関して, 対称に配置されている. 点線は花被片の輪郭であり, 灰色の点線は花被片輪郭の平面上にあり, 黄色の点線は深さ方向に張り出している. B. 向軸側から見た PlantGL 上で描画された花被片. C. 花被片先端を右方向に向けたときの側面図.

さらに NURBS の平面として得られた花被片輪郭形状に花托表面上の花被片の位置および花被片の幅に応じてふくらみを与えた (図 5-2) . 本モデルでは花托曲面の下端中央から距離 l に配置している i 番目の花被片の幅を ω_i とした時のふくらみの深さ c_l を

$$\theta_i = \frac{\omega_i}{r_l}$$
$$c_l = -r_l \left(1 - \cos \frac{\theta_i}{2} \right)$$

で与えた. ここで r_l は距離 l における花托の半径である.

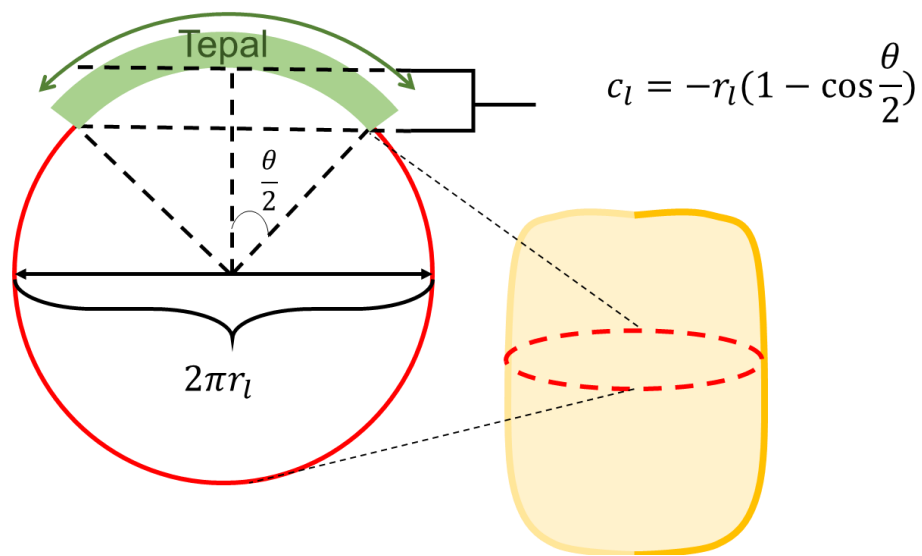


図 5-2 花被片のふくらみを表現するモデル

各花被片の大きさの制御には花被片の基部から頂点までの長さを用い、それぞれの大きさに合わせて各花被片形状を相似拡大した。

5-2-3 花托

花托の表現には交差のない曲線を遠位-近位軸周りに回転させることで得られる NURBS 曲面を用いた (図 5-3)。

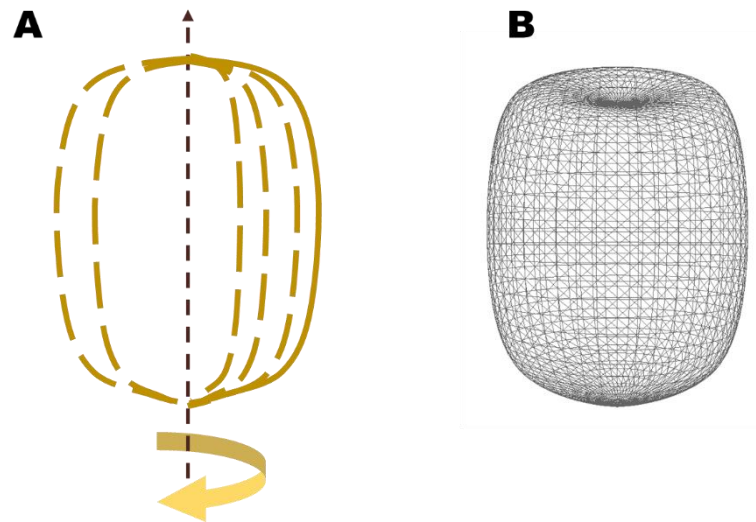


図 5-3
(A) 花托曲面の生成. (B) 生成された花托曲面

花托の表面における花器官の配置はらせん葉序を模した。ただし観察上、最初の 8 枚の花被片の角度は四輪生に近い配置がみられた。これを再現するためそれらの花被片については、

$$\{\varphi_0, \varphi_1, \varphi_2, \varphi_3, \varphi_4, \varphi_5, \varphi_6, \varphi_7\} = \left\{0, \frac{\pi}{2}, \frac{3\pi}{2}, \pi, \frac{\pi}{4}, \frac{7\pi}{4}, \frac{3\pi}{4}, \frac{5\pi}{4}\right\}$$

としてあらかじめ角度を与えた。一方、 $i > 7$ のとき隣接する各花被片が 137.5 度ずつ角度をとるとした。すなわち、

$$\begin{aligned}\varphi_i &= \varphi_{i-1} + \Delta\varphi_i \quad (i > 7) \\ \Delta\varphi_i &= 137.5^\circ\end{aligned}$$

によって花托周上の花被片の方位角を与えた。

花被片同士の間隔については隣接する花器官同士のサイズの和に応じて分割した。花被片が n 枚の時、 i 番目の花被片の高さ h_i は

$$h_0 = 0$$

$$h_i = H \frac{\sum_{j=1}^i (s_{j-1} + s_j)}{\sum_{j=1}^n (s_{j-1} + s_j)} + H_0$$

によって計算した。ここで、 H は花托表面のうち花器官が配置可能な領域の高さの幅であり、 H_0 は配置可能な領域の下限位置である。本研究では花被片は花托輪郭の長さに 0.25 および 0.50 を掛けた範囲に、雄蕊は花托輪郭の長さに 0.50 および 0.75 を掛けた範囲に配置した。すなわち、

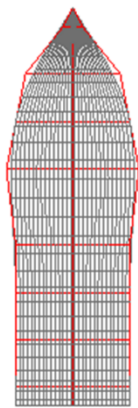
$$\begin{aligned}[0.25L_{recept}, 0.50L_{recept}] &:= \{l_{tepal} \in \mathbb{R} \mid 0.25 \times L_{recept} \leq l_{tepal} \leq 0.50 \times L_{recept}\} \\ [0.50L_{recept}, 0.75L_{recept}] &:= \{l_{stamen} \in \mathbb{R} \mid 0.50 \times L_{recept} \leq l_{stamen} \leq 0.75 \times L_{recept}\}\end{aligned}$$

の範囲に配置した。このとき \mathbb{R} は実数、 l_{tepal} は花被片の配置可能な位置、 l_{stamen} は雄蕊の配置可能な位置である、

5-2-4 雄蕊

モデル表現のリアリティのため、20枚の雄蕊を花托の周上に配置した。各雄蕊は3×4点の計12点の制御点から形成されるNURBS曲面で表現し、サイズおよび形状はすべて一定とした。配置範囲については前節で述べた。

A



B

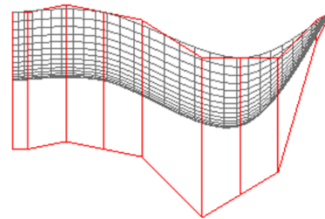


図 5-4 雄蕊のモデル

(A) 向軸側に向けた図, (B) 先端に向けた図

5-2-5 花の開度

第3章と同様に、花の開花状態を制御するために、花托上の花被片の角度を仰角パラメータ θ で与えた。すなわち、最初の4枚の花被片については最小仰角 θ_{min} を、最後の花被片には最大仰角 θ_{max} を与えた。ここで、最大仰角は最も開度の大きい花被片の角度であり、最小仰角よりも値が小さい ($\theta_{min} \geq \theta_{max}$) であることに注意されたい。また、それ以外の花被片の仰角は θ_{min} から θ_{max} を結ぶ線形関数に従う補間から計算した。まとめると、花被片が n 枚の時、 i 番目の器官の仰角 θ_i は

$$\theta_i = \begin{cases} \theta_{min} & (i = 0, 1, 2, 3) \\ \theta_{i-1} + \frac{\theta_{max} - \theta_{min}}{n-4} & (4 \leq i \leq n) \\ \frac{\pi}{2} & (n < i) \end{cases}$$

となる。花被片の仰角を変化させることで品種ごとの様々な開度や日周に従った開花状態を表現することができる (図 5-5)。

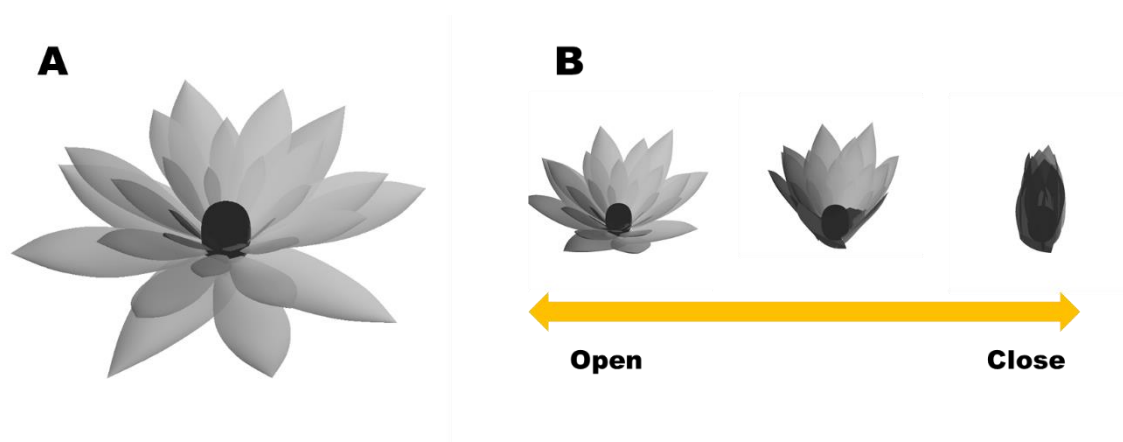


図 5-5 NURBS 曲面を用いた花形態モデルのデモンストレーション

(A)三次元花形態モデル. (B)異なる開度を与えたときの各花形態. 左から $\theta_{min} = \theta_{max} = 45^\circ$, $\theta_{min} = \theta_{max} = 60^\circ$, $\theta_{min} = \theta_{max} = 90^\circ$.

5-2-6 花被片輪郭の画像からの花形態再構築

本研究では花被片画像から輪郭形状を抽出し、その形態記述子に基づく NURBS 曲面の生成を行った。画像からの輪郭抽出には SHAPE[86]を用いた。まず SHAPE の Chain Coder を用いて画像の二値化及びチェーンコードの取得を行った。次に得られた chc ファイルを CHC2NEF を用いて基準化および楕円フーリエ記述子 (nef ファイル) への変換を行った。nef ファイルを CSV 形式のファイルに変換してから Python2 で書かれた自作関数に読み込み、各花被片の生成を行った。この関数では読み込んだ楕円フーリエ記述子から輪郭軌道の関数を

$$x(t) = \sum_{n=1}^N (a_n \cos \frac{2n\pi t}{T} + b_n \sin \frac{2n\pi t}{T})$$

$$y(t) = \sum_{n=1}^N (c_n \cos \frac{2n\pi t}{T} + d_n \sin \frac{2n\pi t}{T})$$

によって計算した。ここで、 a_n, b_n, c_n, d_n は n 番目の楕円フーリエ係数を、 N は調和数を、 T は関数の刻み幅であり、それぞれ $N = 20$, $T = 100$ とし、 $t = 1, 2, \dots, 100$ とした。ただし、実際には花被片形状については x 軸に対して対称な成分のみ考慮するために b_n, c_n についてはすべて 0 とした。

続いて得られた軌道関数上の点から制御点を配置する 5 か所の座標を探索した。各点の座標は、

$$P_{dis} = (x(\tau_{distal}), y(\tau_{distal}))$$

$$P_{md} = (x(\frac{\tau_{distal} + \tau_{widest}}{2}), y(\frac{\tau_{distal} + \tau_{widest}}{2}))$$

$$P_{mid} = (x(\tau_{widest}), y(\tau_{widest}))$$

$$P_{mp} = (x(\frac{\tau_{proximal} + \tau_{widest}}{2}), y(\frac{\tau_{proximal} + \tau_{widest}}{2}))$$

$$P_{pro} = (x(\tau_{proximal}), y(\tau_{proximal}))$$

と書くことができる (図 5-6)。ここで、 τ_{distal} は最も遠位にある (花被片の先端にある) 点を通過する時の t を、 τ_{widest} は遠位-近位軸までの垂線の長さが最も大きくなる (最も幅が広い位置の) 点を通過する時の t を、 $\tau_{proximal}$ は軌道の二回差分の絶対値が最も大きいもののうち符号が負でありかつ τ_{widest} より近位側にあるような点を通過する時の t である。さらに花被片形状の生成関数の中で左右対称の位置および左右軸上の対応する位置にも制御点を配置した (合計 15 点)。

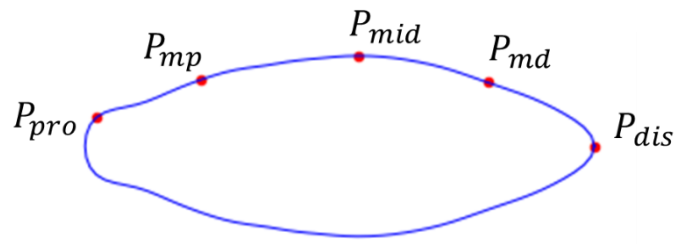


図 5-6 花被片形状復元における制御点の配置. 赤い点が各制御点を表す. 曲面の生成にあたって, 左右対称な位置および中心軸上にも制御点を配置する.

各花の花被片輪郭形状をすべて NURBS 曲面による表現に変換した後、上述の方法で花被片のふくらみを与えた。各花被片のサイズについては、第二章で計算した花被片の長さを対応する形状に対して与え、形状そのものは相似拡大した。

本研究では第 2 章で用いたものと同じ画像セット (SARL Latour-Marliac で採取) のうち *Nymphaea* ‘Odorata sulphrea grandiflora’ (画像データ : lam032_03, RAD-seq データ : R014), *Nymphaea* ‘Arethusa’ (画像データ : lam003_03, RAD-seq データ : R020), *Nymphaea* ‘Marliacea chromatella’ (画像データ : lam018_03, RAD-seq データ : R050), *Nymphaea* ‘Arc-en-ciel’ (画像データ : lam002_03, RAD-seq データ : R017) を基に花形態再構築を行った。これらの品種は、第 4 章におけるマーカー遺伝子型の主成分空間における各クラスターから品種ずつ選んだ。形態モデルの描画には植物形態モデリング用ライブラリである PlantGL[137] (Python2) を用いた。輪郭形状以外の任意に設定可したパラメタについては表 5-1 にまとめた。

表 5-1

共通のパラメタ	
花托輪郭の制御点	(0, 2), (0.8, 2), (1.0,1.0), (0.8,0), (0, -0.4)
雄蕊の数	20
雄蕊の制御点	(0.1,0), (0.1,0.1), (0.1, 0.2), (0, 0.3)
雄蕊の配置範囲	$[0.25L_{recept}, 0.50L_{recept}]$
花被片の配置範囲	$[0.50L_{recept}, 0.75L_{recept}]$
品種ごとに異なるパラメタ	
N. 'Arc-en-ciel'	
花被片の最大仰角 θ_{max}	0
花被片の最小仰角 θ_{min}	90
花被片の色 (R,G,B)	(120,120,70)
N. 'Arethusa'	
花被片の最大仰角 θ_{max}	45
花被片の最小仰角 θ_{min}	90
花被片の色 (R,G,B)	(150,100,100)
N. 'Marliacea Chromatella'	
花被片の最大仰角 θ_{max}	0
花被片の最小仰角 θ_{min}	90
花被片の色 (R,G,B)	(150,150,100)
N. 'Odorata sulphrea grandiflora'	
花被片の最大仰角 θ_{max}	90
花被片の最小仰角 θ_{min}	30
花被片の色 (R,G,B)	(120,100,100)

L_{recept} :花托の輪郭曲線の長さ

5-2-7 マーカー遺伝子型からの花形態予測

第四章で算出したマーカー遺伝子型および仮想的なマーカー遺伝子型を用いて、花形態のゲノミック予測を行った。マーカー遺伝子型データとしてはRAD-seqで得られた107,810マーカーのうち、マイナーアレル頻度が0.05以上である56,081マーカーを用いた。仮想的なマーカー遺伝子型についてはすべてのマーカーが1のもの（Pseudo-genotype(all 1)）、0のもの（Pseudo-genotype(all 0)）、-1のもの（Pseudo-genotype(all-1)）の三種類を用意した。表現型の予測にはRのRAINBOW Rパッケージ(バージョン0.1.19)[119]のEMM.cpp関数を用い、混合モデル

$$\mathbf{y} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \boldsymbol{\varepsilon}$$

を解いた。ここで、 \mathbf{y} は各要素が各系統に対応するような表現型の値（ここでは、3次元モデルのパラメタ）のベクトル、 $\boldsymbol{\mu}$ は表現型の平均値、 \mathbf{Z} は計画行列、 \mathbf{u} はランダム効果のベクトル、 $\boldsymbol{\varepsilon}$ は残差分散である。その後、推定された表現型の変量効果のベクトルに各表現型値の平均値を加え、表現型値の推定値を得た。また、実在する品種のマーカー遺伝子型からの花の3次元形態を予測するときには、各品種のデータを訓練（training）データから除いて予測モデルを構築する一つ抜き交差検証(Leave-one-out cross-validation)を行い、得られたモデルをもとに除いておいた品種についてのパラメタの予測値を算出した。また、仮想的マーカー遺伝子型については、実在する品種の全ての表現型とマーカー遺伝子型データを予測モデルの構築に使用し、得られたモデルを仮想的なマーカー遺伝子型に適用して、パラメタの予測値を得た。

花形態の復元は、花被片形状の楕円フーリエ記述子を主成分分析した際の第1主成分得点および花被片枚数、花被片の長さの変化幅および初期長を対象とした。なお復元にあたり表5-1にまとめたパラメタについては計測を行っていないため、推定を行わずに表中の値を与えた。推定された主成分得点からの第*i*番目の楕円フーリエ記述子 $\hat{\mathbf{f}}_i$ を復元するために、

$$\hat{\mathbf{f}}_i = \bar{\mathbf{f}} + \mathbf{A}\hat{\mathbf{y}}_{PC}$$

を計算した。ここで \mathbf{A} は楕円フーリエ記述子の主成分分析から得られた全主成分の固有ベクトルを列ベクトルとして束ねた行列、 $\bar{\mathbf{f}}$ は楕円フーリエ記述子の平均、 $\hat{\mathbf{y}}_{PC}$ はマーカー遺伝子型から予測された主成分得点のベクトルである。このとき、第1・第2主成分以外の主成分得点については0とした。輪郭形状は計算された第*i*番目の楕円フーリエ記述子 $\hat{\mathbf{f}}_i = \{\hat{a}_1, \dots, \hat{a}_{20}, \hat{b}_1, \dots, \hat{b}_{20}, \hat{c}_1, \dots, \hat{c}_{20}, \hat{d}_1, \dots, \hat{d}_{20}\}$ を用いて、

$$\hat{x}(t) = \sum_{n=1}^N (\hat{a}_n \cos \frac{2n\pi t}{T} + \hat{b}_n \sin \frac{2n\pi t}{T})$$

$$\hat{y}(t) = \sum_{n=1}^N (\hat{c}_n \cos \frac{2n\pi t}{T} + \hat{d}_n \sin \frac{2n\pi t}{T})$$

のように計算できる。Nは調和数を、Tは関数の刻み幅であり、それぞれ $N = 20$, $T = 100$ とし、 $t = 1, 2, \dots, 100$ である。花被片形状を左右対称にするため \hat{b}_n, \hat{c}_n はすべて0とした、花被片の長さの遷移は、以下の線形の式に従うと仮定した。

$$s_i = \kappa \cdot i + s_{initial} \quad (i = 0, \dots, n-1)$$

s_i は i 番目の花被片の長さ、 κ は花被片の短縮長（花被片の長さの差）、 $s_{initial}$ は初期長（もっとも外側に配置している花被片のサイズ）、 n は花被片数である。ゲノミック予測では κ および $s_{initial}$ のそれぞれの表現型ベクトルについて推定を行った。一方、各花被片の長さの推定値は以下のように計算できる。

$$\hat{s}_i = \hat{\kappa} \cdot i + \hat{s}_{initial} \quad (i = 0, \dots, \hat{n}-1)$$

\hat{s}_i は i 番目の花被片の長さ、 $\hat{\kappa}$ はゲノミック予測モデルをもとに予測された花被片の短縮長、 $\hat{s}_{initial}$ は予測された初期長、 \hat{n} は予測された花被片数である。花被片は形状を一定、かつサイズのみ変化するものとし、花被片の長さに応じて相似拡大した。また、花被片枚数については小数点以下1桁以降をRのint関数で切り捨てた。

また本章では、架空のマーカー遺伝子型を第4章におけるマーカー遺伝子型の主成分空間にマッピングし、他の予測形態と併せて示した。第4章で示したマーカー遺伝子型の主成分空間における主成分スコアの計算には以下の式

$$z_i = (\mathbf{x} - \bar{\mathbf{x}})^T \mathbf{u}_i$$

を用いた。ここで、 z_i は第 i 主成分スコア、 \mathbf{x} は元のマーカー遺伝子型のベクトル、 $\bar{\mathbf{x}}$ はマーカー遺伝子型ベクトルの平均、 \mathbf{u}_i は i 番目の主成分の固有ベクトルである。マーカーの主成分空間に対するマッピングにはRAD-seqで得られた107,810マーカーのうち、系統の遠い4品種を除外した後でマイナーアレル頻度が0.05以下のマーカーを除いた54,931マーカーを用いた。ここで予測モデルでは56,081マーカーを用いていることに注意されたい。主成分空間上へのマッピングにあたっては、予測モデルでは用いていないマーカーについても全ての遺伝子型が1, 0, -1のいずれかであると仮定した。

最後に *N. 'Arethusa'*と *N. 'Odorata sulphurea grandiflora'*のマーカー遺伝子型のベクトル

を用いて交配後代で期待されるマーカー遺伝子型のベクトルを生成した。すなわち、マーカー遺伝子 A, a があると仮定すると、AA と Aa を交配した時の期待遺伝子型頻度は AA, Aa が 50%ずつとなる。したがって AA にマーカー遺伝子型のスコアとして 1, Aa に 0 を割り当てると、後代は $1 \times 0.5 + 0 \times 0.5 = 0.5$ となる。実際にはマーカー遺伝子型として 0.5 は存在しないが、ここでは交配後代のマーカー遺伝子型の期待スコアと考える。すなわち、後代で期待されるマーカー遺伝子型のベクトルは両親のマーカー遺伝子型スコアベクトルの要素平均から計算されるベクトルとなる。なお、実際には、後代において形状の分離が期待されるが、ここでは簡単のため分離については検討しなかった。なお、AA と aa の交配についても同様に計算できる。したがって、*N.*'Arethusa'のマーカー遺伝子型のスコアのベクトル $\mathbf{x}_{\text{arethusa}}$ と *N.*'Odorata sulphurea grandiflora'ののベクトル $\mathbf{x}_{\text{o.s.g.}}$ の交配から得られる後代（雑種）の期待遺伝子型スコアの期待値 $\mathbf{x}_{\text{hybrid}}$ は

$$\mathbf{x}_{\text{hybrid}} = \frac{1}{2}(\mathbf{x}_{\text{arethusa}} + \mathbf{x}_{\text{o.s.g.}})$$

と書ける。表現型パラメタの予測にあたっては、得られた後代（雑種）のマーカー遺伝子型スコアの期待値 $\mathbf{x}_{\text{hybrid}}$ を実際のマーカー遺伝子型と見なした。予測モデルには仮想的マーカー遺伝子型からの予測と同様に、実在する品種の全ての表現型とマーカー遺伝子型データを予測モデルの構築に使用してモデルを計算し、表現型パラメタの予測を行った。予測を行っていないパラメタ（色, 花被片の開度）に関しては *N.*'Arethusa'と *N.*'Odorata sulphurea grandiflora'のパラメタを平均した値を与えた。

5-3. 結果

5-3-1. 花被片画像および予測された表現型から生成されたモデルの比較

本章では第 3 章で提案した理論形態モデルを発展させ、より表現力の高い形態モデルを提案した。ここでは第 4 章で検討した表現型の予測結果をもとに提案した形態モデルを用いて 3 次元花形態として表現し、実際の花形態、花被片画像から再構築された花形態モデル、予測モデルから得られた形態モデルパラメタの予測値から生成された花形態の比較を行った。ゲノミック予測モデルから予測されたパラメタおよび比較に用いた花の実測データは表 5-1 にまとめた。以下では具体的な品種を 4 つ挙げて比較結果を示した。

表 5-2：各表現型パラメタの実測値と予測値

ID Cultivar name	PC1 of tepal shape	Number of tepals	Shortening length	Initial length
lam002_03	0.145	28	-0.029	4.000
<i>N.</i> 'Arc-en-ciel'	0.047	34.7	-0.050	5.480
lam003_03	-0.084	33	-0.070	5.935
<i>N.</i> 'Arethusa'	-0.005	21.8	-0.072	5.448
lam018_03	-0.067	29	-0.126	6.872
<i>N.</i> 'Marliacea chromatella'	-0.033	19.5	-0.082	5.431
lam032_03	0.047	36	-0.040	4.303
<i>N.</i> 'Odorata sulphurea grandiflora'	0.033	36.7	-0.058	5.484

上段（白）：実測値，下段（灰色）：ゲノミック予測での予測値. ID は図 5-6～5-9 における Original image の花の ID であり，実測値はその花におけるパラメタである.

5-3-1-1 *Nymphaea* 'Arc-en-ciel'

Nymphaea 'Arc-en-ciel'では、予測モデルから実際よりも6枚花被片の多い花が生成された(図5-7)。画像から生成された花形態と予測モデルから生成された花形態を比較すると、予測された花形態では全体として幅が広い形状の花被片を持っていた。また、実際の花と画像から再構築された花を比較すると、再構築された花では花被片の深さが表現できておらず平面的な表現が得られた。結果として実際の花に見られるような丸みを帯びた側面図は得られなかった。

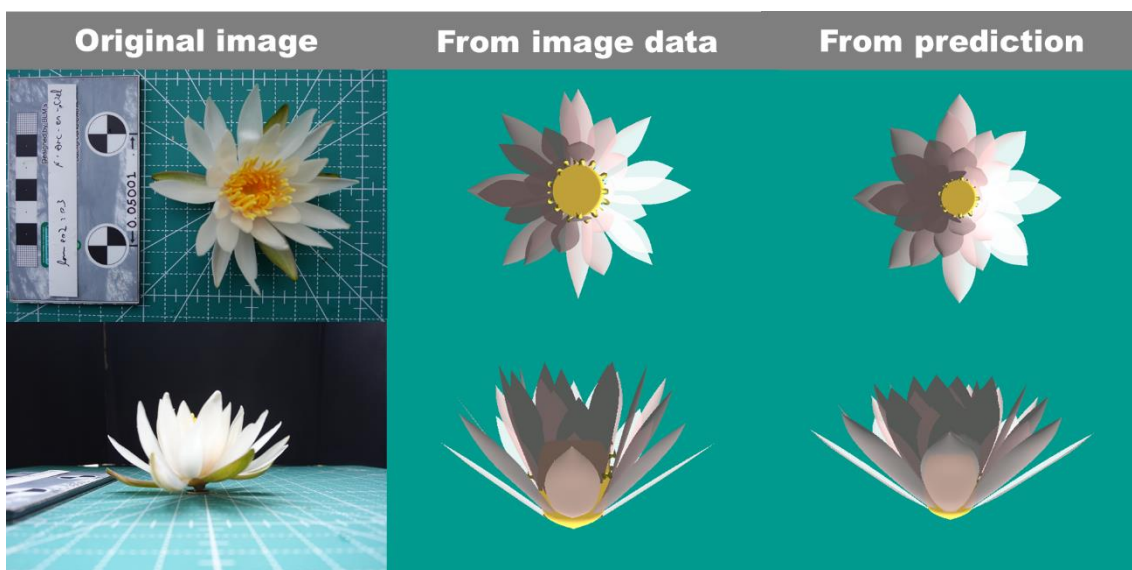


図5-7 *Nymphaea* 'Arc-en-ciel'のモデル表現。(左)オリジナル画像、(中央)花被片画像から再構築された形態モデル、(右)マーカー遺伝子型から予測された表現型の値から再構築された形態モデル。それぞれ、上段は上面図、下段は側面図。色は任意に設定した。

5-3-1-2 *Nymphaea* 'Arethusa'

Nymphaea 'Arethusa'においては、予測モデルから生成された花は画像から再構築された花と比べ花被片が細長く、花被片間の空間は深かった（図 5-8）。また、側面から見た花形態は高さ方向に長い形状をもち、実際の花が持つ丸みの強い形状は再現できていなかった。予測された花被片は実際の花より 12 枚少なかった。一方で画像から再構築された花では、実際の花を上から見たときの形状の丸みを概ねとらえていた。側面の丸みは表現できていなかった。

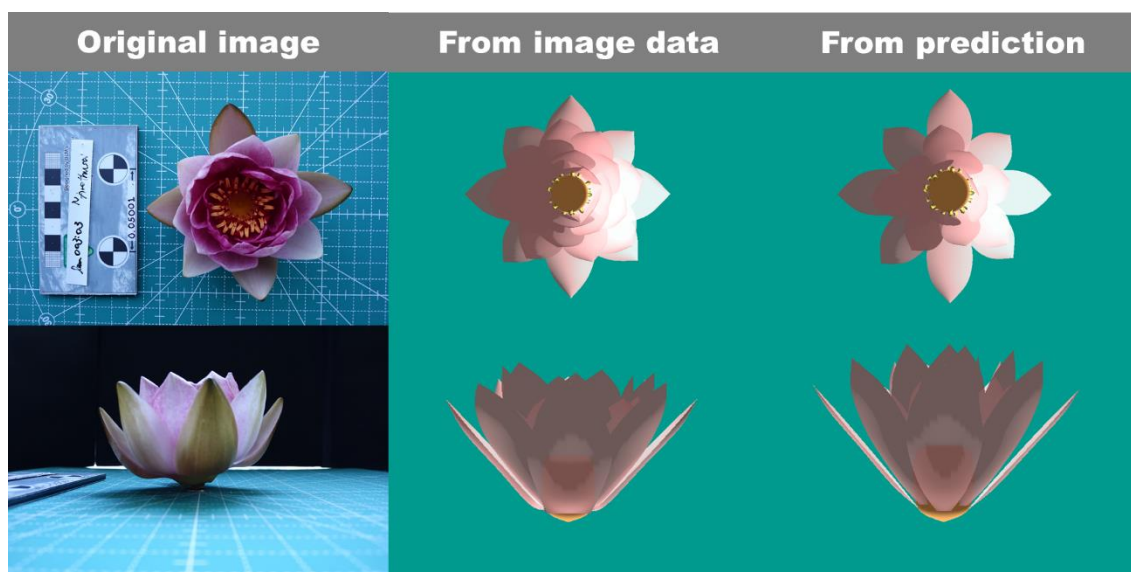


図 5-8 *Nymphaea* 'Arethusa' のモデル表現。（左）オリジナル画像，（中央）花被片画像から再構築された形態モデル，（右）マーカー遺伝子型から予測された表現型の値から再構築された形態モデル。それぞれ，上段は上面図，下段は側面図。色は任意に設定した。

5-3-1-3 *Nymphaea* 'Marliacea chromatella'

Nymphaea 'Marliacea chromatella'において、実際の花では外側の8枚の花被片が大きく水平に広がり、その内側の花被片が持ち上がっている開度は、線形補間による花被片仰角の設定からは再現できなかった(図5-9)。これにより再構築された花では実際の花ほど外側の花被片の基部側が露出せず花被片間の空間が浅くなっており、さらに花被片間の空間に他の花被片の先端部分が現れている。画像から再構築された花では実際の花の花被片より先端が鋭利であり、やや幅が広がった。*Nymphaea* 'Marliacea chromatella'の予測モデルからは実際より花被片が10枚少ない花形態が得られた。予測された花被片は実際の花の花被片に比べて先端部が重い形状であった。

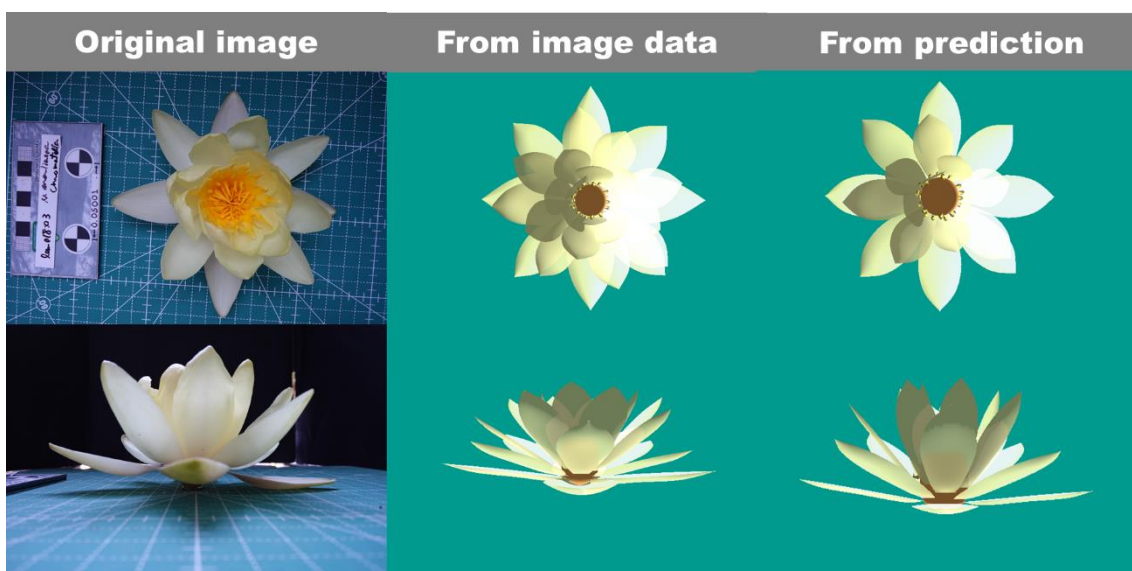


図5-9 *Nymphaea* 'Marliacea chromatella'のモデル表現。(左)オリジナル画像、(中央)花被片画像から再構築された形態モデル、(右)マーカー遺伝子型から予測された表現型の値から再構築された形態モデル。それぞれ、上段は上面図、下段は側面図。色は任意に設定した。

5-3-1-4 *Nymphaea* 'Odorata sulphurea grandiflora'

Nymphaea 'Odorata sulphurea grandiflora'の画像から再構築された花では、実際の花の形態の花被片位置、花被片の形状、花被片間の空間を概ね再現した。一方で花の側面図における外花被片の向軸側に曲がった形状は再現できなかった。予測された花形態では花被片数が実際の花と一致した。予測された花被片形状についても再構築された花の花被片と類似していたものの、概してやや先端が重い形状であった。また短縮長も実際の花よりやや大きく花被片の短縮が早く進んだものの、画像から再構築された花形態と概形の特徴が類似していた。

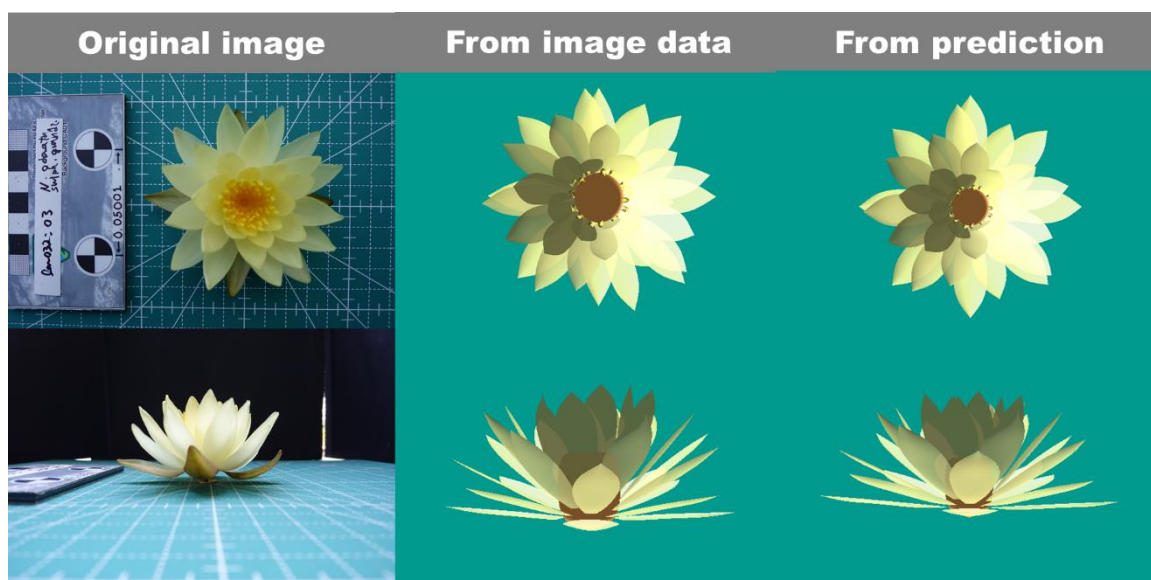


図 5-10 *Nymphaea* 'Odorata sulphurea grandiflora' のモデル表現。 (左) オリジナル画像, (中央) 花被片画像から再構築された形態モデル, (右) マーカー遺伝子型から予測された表現型の値から再構築された形態モデル。それぞれ, 上段は上面図, 下段は側面図。色は任意に設定した。

5-3-2. 仮想的なマーカー遺伝子型から予測された表現型からの花形態再構築

本研究では、仮想的なマーカー遺伝子型を基にゲノミック予測モデルを用いた表現型パラメタの予測を行い、花形態モデルをもちいた可視化を試みた。それぞれのマーカー遺伝子型はすべての遺伝子型がそれぞれ“1”，“0”，“-1”の3種類について検討した。予測された各パラメタについては表 5-3 にまとめた。

表 5-3 仮想的なマーカー遺伝子型に対応する表現型パラメタ

Pseudo-genotype	PC1 of tepal shape	Number of tepals	Shortening length	Initial length
All 1	0.007	51.6	-0.044	5.448
All 0	-0.019	19.7	-0.077	5.448
All -1	-0.045	-12.1	-0.109	5.448

表 5-3 のパラメタに基づいてそれぞれの花形態を描画したものが図 5-10 である。すべてのマーカー遺伝子型を“-1”としたもの (Pseudo-genotype (all -1)) は、花被片数が負の値になってしまったため描画することができなかった。すべてのマーカー遺伝子型を“1”としたもの (Pseudo-genotype (all 1)) では 51 枚の花被片をもつ花形態が生成された。また、すべてのマーカー遺伝子型を“0”としたもの (Pseudo-genotype (all 0)) では 19 枚の花被片をもつ花形態が生成された。Pseudo-genotype (all 1) の花被片は Pseudo-genotype (all 0) の花被片に比べやや細長かった。これらの 3 種の仮想形態の花では初期長はいずれも 5.4 cm 程度になった。

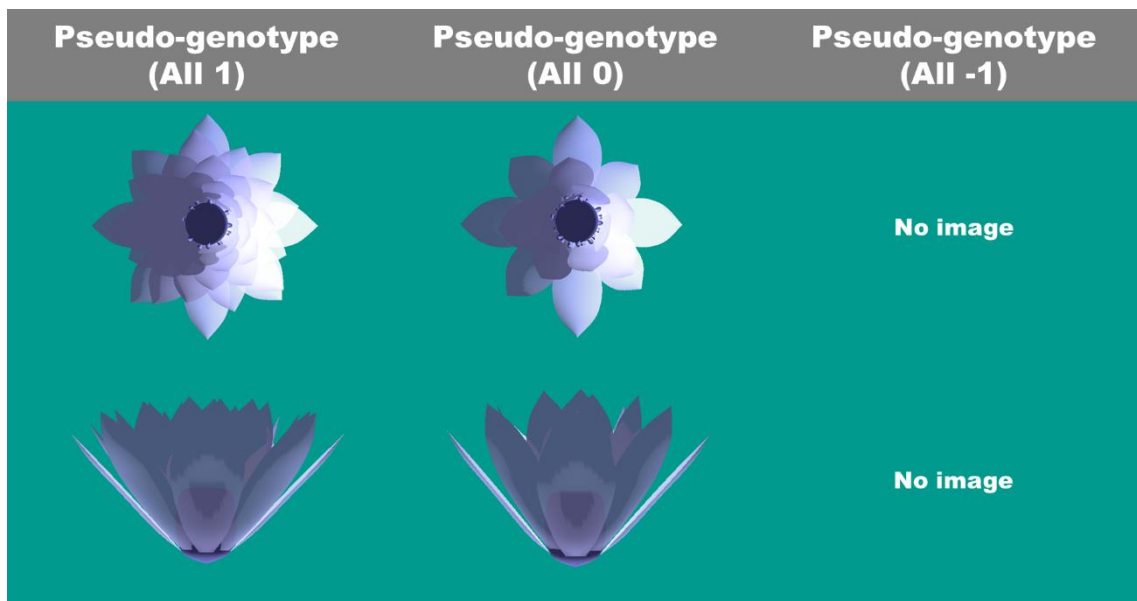


図 5-11 仮想的なマーカー遺伝子型から予測された花形態。(左)全マーカーの遺伝子型が“1”，(左)全マーカーの遺伝子型が“0”，(左)全マーカーの遺伝子型が“-1”(花被片枚数が負の値になったため可視化できなかった)。それぞれ，上段は上面図，下段は側面図。色は任意に設定した。

さらに，Pseudo-genotype (all 1)，Pseudo-genotype (all 0)，および Pseudo-genotype (all -1)のそれぞれのマーカー遺伝子型から第 4 章のマーカー遺伝子型の主成分空間における第 1・第 2 主成分得点を計算し，この主成分空間上にマッピングした(図 5-11)。Pseudo-genotype (all 0)の第 1・第 2 主成分スコアはそれぞれ-51.688，-27.903，Pseudo-genotype (all 1)の第 1・第 2 主成分スコアは-11.961，-31.015，Pseudo-genotype (all -1)の第 1・第 2 主成分スコアは-91.415，-24.791であった。

マーカー遺伝子型の主成分空間上では Pseudo-genotype (all 1)と Pseudo-genotype (all -1)は Pseudo-genotype (all 0)を挟み対称な位置にマッピングされた。Pseudo-genotype (all 1)，Pseudo-genotype (all 0)，Pseudo-genotype (all -1)のいずれも近傍に他の品種は見られなかった。

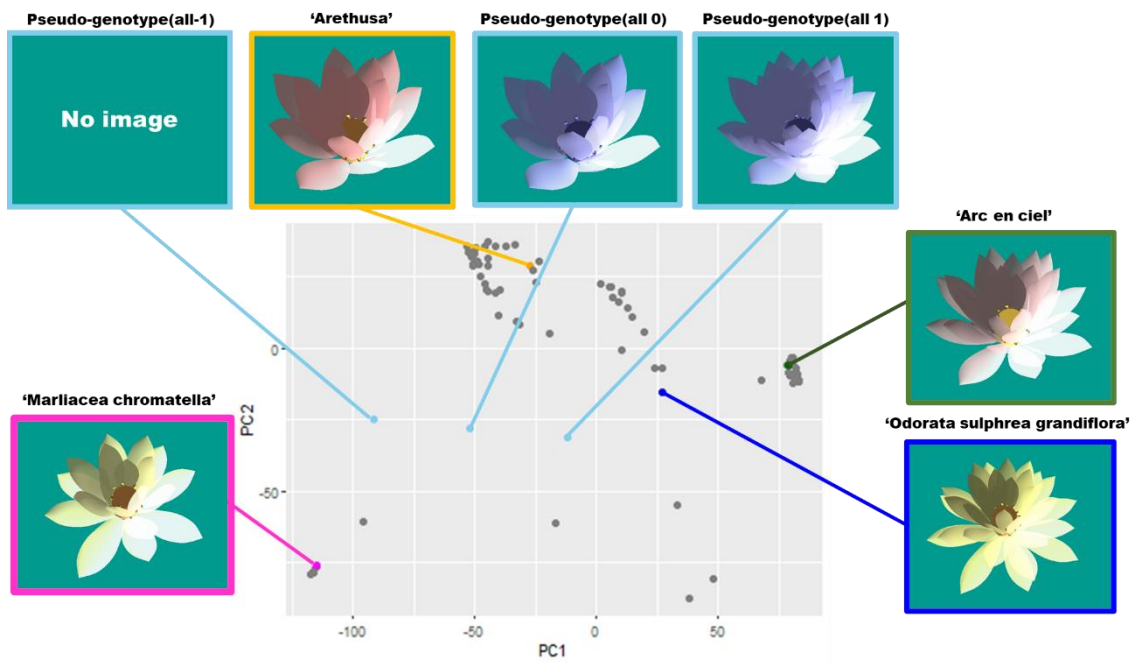


図 5-12 予測された表現型パラメタに基づいて生成された花形態のマーカー遺伝子型の主成分.

5-3-3. 交配シミュレーションから予測された表現型からの花形態

再構築

N. 'Arethusa' × *N.* 'Odorata sulphurea grandiflora'の交配について、両親品種のマーカー遺伝子型スコアから交配後代のマーカー遺伝子型スコアの期待値を計算し、その期待値をもとに表現型パラメタを予測したところ、表現型パラメタの予測値として表 5-4 の結果が得られた。これらのパラメタをもとに花形態モデルを生成したところ図 5-13 が得られた。マーカー遺伝子型スコアの期待値から予測されたパラメタはいずれも交配親の花被片画像から測定されたパラメタの中間の範囲に入っていた。一方、ゲノミック予測モデルから計算された予測値との比較では、花被片形状の第 1 主成分得点において交配親の予測値の中間程度の値となった。また花被片の初期長は交配親と同程度の値となった。花被片数と短縮長は *N.* 'Odorata sulphurea grandiflora'により近い値であった。

表 5-4 *N.* 'Arethusa' × *N.* 'Odorata sulphurea grandiflora' (simulated hybrid) から得られる後代のマーカー遺伝子型スコアの期待値に基づく表現型パラメタの予測値と交配親の測定値および予測値

Name	PC1 of tepal shape	Number of tepals	Shortening length	Initial length
Simulated hybrid	0.017	34.2	-0.058	5.448
lam003_03	-0.084	33	-0.070	5.935
<i>N.</i> 'Arethusa'	-0.005	21.8	-0.072	5.448
lam032_03	0.047	36	-0.040	4.303
<i>N.</i> 'Odorata sulphurea grandiflora'	0.033	36.7	-0.058	5.484

Simulated hybrid のパラメタ以外は表 5-2 の再掲

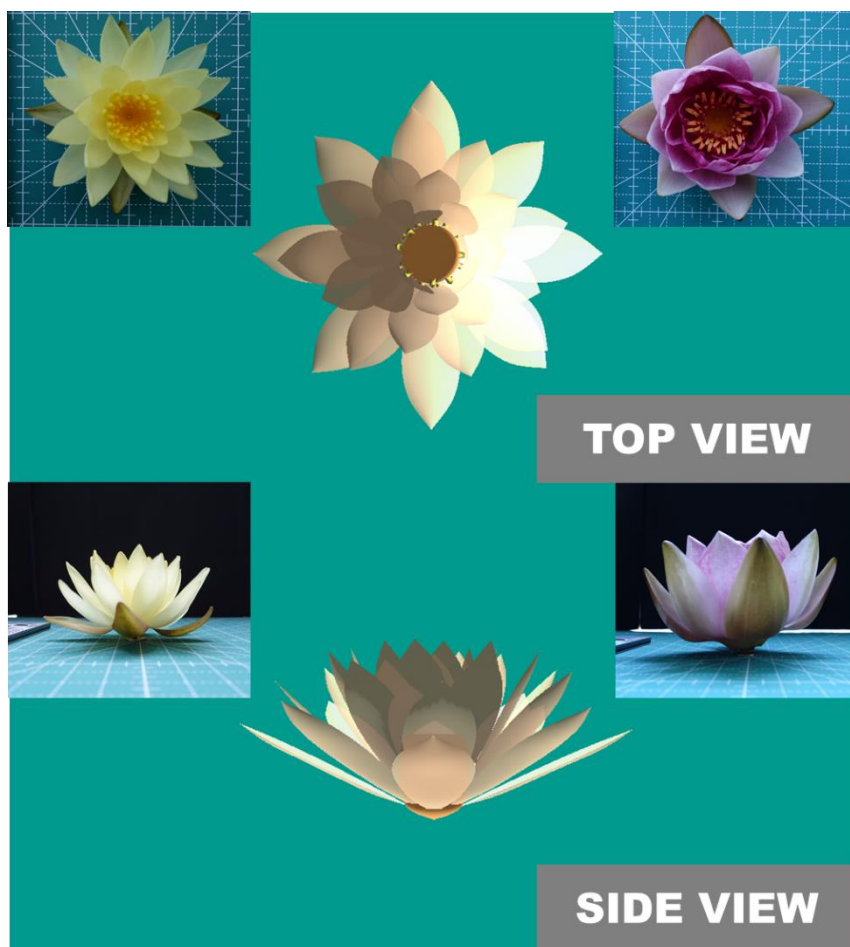


図 5-13 *N.* 'Arethusa' × *N.* 'Odorata sulphurea grandiflora' の花形態モデルシミュレーション. 上: 上面図. 下: 側面図. 各図の左右上の画像は交配親の画像. 右: *N.* 'Arethusa', 左: *N.* 'Odorata sulphurea grandiflora'

5-4. 考察

5-4-1. 花被片画像および予測モデルから再構築された形態モデルの表現能力および課題

本研究では NURBS 曲面をもちいて第 3 章で示した理論形態モデルを拡張し、花被片の形状を形態モデル表現に反映させることを可能にした。これにより楕円型の花器官しか表現できなかった第 3 章のモデルと比較して大幅に表現力を向上することができた。

また実際に花被片の画像から抽出した輪郭情報を、楕円フーリエ法をベースにモデル上に再現し、これらの花被片の形状モデルを組み立てることで 3 次元形態を再構築することを試みた。花被片画像から抽出された輪郭に基づく花被片モデルは実際の花被片よりやや幅広で、側面から見たときの丸みが足りない傾向が見られた。花被片の幅がやや広く表現されてしまうのは、花被片画像を取得するときフラットベッドスキャナを使用したことが一つの原因であろう。すなわち、花被片をスキャナに並べてカバーを下した際に、やや花被片が押しつぶされてしまい花から未分離の状態よりも幅の広い画像が取得されてしまっていると考えられる。花被片の深さについては花托の半径と花被片の幅から簡易に計算したが、実際の花では花被片の面に対する深さ方向により丸みを帯びているケースが多く、また花被片の基部側にふくらみが寄っていた。こうしたことから花被片画像からの花形態再構築においては今回十分な検討をすることができなかった花被片の立体的な曲がりやふくらみといった特徴のモデル化が必要である。さらに花被片曲面の画像からの生成において、制御点位置の決定は花被片輪郭の幾何学的な特徴点を計算する一種の疑似ランドマーク法で行った。しかしながらこの方法は図形の曲率や長さに基づいてアプリアリに仮定された点を探す方法であり、必ずしもそれらの点が輪郭を再現するのに最適な制御点のセットを与える保証はない。今後の研究では何らかの評価関数を用いて描画される輪郭を評価し、最も精度良く輪郭を再現できる制御点の探索を行うアルゴリズムを検討する必要がある。

ゲノミック予測モデルから予測されたパラメタ値をもとに生成された花形態では、*N. 'Arethusa'* と *N. 'Marliacea chromatella'* では花被片枚数が少なく見積もられた。10 枚程度の花被片枚数の違いは、花被片同士の重なりから生じる花形態のシルエットに大きな差異をもたらす。また今回用いた理論形態モデルでは一定の長さを花被片の番号に応じて減算していくことで各花被片のサイズを調整するため、花被片枚数の違いは一輪の花のうちの花被片のサイズのバランスにも影響をもたらす。花被片数は第 4 章におけるゲノミック予測でも十分な予測ができておらず、予測精度向上のためには訓練データセットの拡充が必要と考えられた。花被片の形状については、ゲノミック予測から予測された一輪中の全花被片

の平均形状の第1主成分(花被片のアスペクト比に関連)を全花被片に適用した。その結果、予測された花形態モデルの花被片が全体としてやや幅広になる傾向が見られたが、これは前述したように、予測のもとになった画像データの取得方法にくわえ、形状の平均を利用したことで実際の花の外花被片(萼片に相当する花の外側に配置する花被片)の形状情報が形態モデル上の多数の内花被片(花弁に相当する花の内側に配置する花被片)の形状に影響を与えたためだと考えられる。外花被片は多くの品種において内花被片と比べて幅が広い傾向があり、形態モデルでもこうした各花被片形状の違いを反映することで形態モデルの表現力が向上すると考えられる。こうした花被片毎の形態的な差異のパターンを理論形態モデルに導入するには、スイレンの花の形態形成についての発生学的過程、あるいは花被片の形状や大きさの統計的な解析を通じて花被片の配置パターンとその位置における花被片の形状および大きさの相関を明らかにする必要があるだろう。これらの実データから得られる知見をもとに花被片の成長率のようなパラメタを導入することで、実際の発生過程を盛り込んだモデル化が可能になると考えられる。このような発生過程に基づく理論モデルは実際に花のかたちをデザインする上で、目的の花形態に至るための現実的な選択肢を与えてくれるだろう。

5-4-2 仮想的なマーカー遺伝子型に基づく花形態の特徴

3種の仮想的なマーカー遺伝子型のうち、すべてを“-1”としたもの(Pseudo-genotype (all -1))では花被片が負の値になり、花形態を描画することが出来なかった。前節および第4章でも述べた通り、花被片枚数のゲノミック予測は十分な予測ができておらず改善が必要である。一方で、すべてのマーカー遺伝子型を“1”とした場合(Pseudo-genotype (all 1))では花被片枚数が51枚にも及んだ。八重咲の品種は100枚程度の花被片を持つことがあるが、通常の品種では20から30枚前後であることを考えると花被片の多い部類に入るだろう。またすべてのマーカー遺伝子型を“0”としたもの(Pseudo-genotype (all 0))では花被片は19枚であった。これら仮想的なマーカー遺伝子型から予測された表現型の違いは、マーカー遺伝子型の集団構造解析における各クラスターの示す表現型の傾向と関連付けて説明できる可能性がある。第4章のマーカー遺伝子型の主成分分析において第1クラスターに分類された品種の花では、第2クラスターに分類された品種の花に比べて花被片枚数がやや多い傾向が見られていた(第4章図4-3)。興味深いことに、Pseudo-genotype (all 1)は相対的には第1クラスター近傍にマッピングされており、第2クラスター側にずれた位置にあるPseudo-genotype (all 0)に比べて花被片が多かった。このことは第1クラスターに多く見られるSlocum作出品種が、第2クラスターに多く見られるLatour-Marliac作出品種に比べて花被片数が多い傾向があることと関連している可能性があり、こうした花被片数の増加をもたらす何らかのマーカー遺伝子のパターンが存在する可能性を示唆する。本研究では花被片をはじめと

する花形態の特徴と明確に関連しているマーカー遺伝子の存在を明らかにすることはできなかったが、遺伝子型と表現型の潜在的な関係な反映されている可能性がある。

また 3 次元花形態が生成できた 2 つの仮想マーカー遺伝子型のうち、Pseudo-genotype (all 0)は幅広の花被片と相対的に少ない花被片数からカップ型の花と見なされる可能性が高いと考えられる (第 2 章図 2-9) . また Pseudo-genotype (all 1)についても花被片の幅からカップ型と見なされる可能性が高いと考えられるが、花被片数が著しく多いため実際には「八重性」といった単語が付随する花型か、あるいは固有の花型に分類される可能性もあるだろう。ただし、花型形状の変化や花の開度によっても花型への分類に影響すると考えられる。このように仮想的なマーカー遺伝子型から予測される花が、どのような定性的判断、あるいは、審美的評価を受けるかという問題は、理論形態モデルとゲノミック予測を組み合わせた花形態の「デザイン」アプローチを実現する上で極めて重要である。従来ゲノミック予測の典型的な対象とされてきた収量のような形質は評価基準が明確に設定しやすいが、花のような審美的・官能的要素が重要視される器官では評価基準体系そのものを定量的に表現しなければならない。本論文の第 2 章においてスイレンの花型と花被片の特徴の間の関連を考察したように、実際の育種の場面で観察される花の記述や評価を仮想形態に当てはめたときにどのような記述および評価がなされるかについて考察することは、モデルベースのデザイン用フレームワークにおいて本質的な意義があるだろう。すなわち、仮想形態からどのような形態情報を抽出したいのか、そしてどのような形態モデルを用いることで必要な評価が可能になるのかを考察する上で重要だと考えられる。

5-4-3. 交配シミュレーションから得られた花形態モデル

2 品種のマーカー遺伝子型の平均をとることで、*N. 'Arethusa'* × *N. 'Odorata sulphurea grandiflora'*の交配から得られる後代の期待遺伝子型スコアを計算し、期待される表現型を提示した。これらの品種はいずれもジヴェルニーにあったモネの庭園に栽培されていた記録が残っており、モネ自身がこれらの品種で交雑が行っていたらどのような花が描かれていたかという仮想としても興味深いだろう。なお、これらの品種は実際に交雑可能であるとは限らない。スイレンの品種には稔性がないものも知られており、これらの品種がそれらに該当している可能性は排除できない。

予測された後代のパラメータは、ゲノミック予測から得られた交配親のパラメータの予測値との比較においては *N. 'Odorata sulphurea grandiflora'*により近い値を示した。一方で、交配親品種の花被片画像から測定されたパラメータとの比較においては、それぞれの親の中間の値を示した。これは一つ抜き交差検証による予測の結果と異なり、全マーカー遺伝子型を使った予測では交配親の表現型に対して予測モデルが過剰適合 (overfit) したことが原因と考えられる。すなわち、モデルが過剰適合したときの推定値はその標本の表現型の観察値に非常に近い値になってしまうため、得られた後代のマーカー遺伝子型期待値から得られる

表現型も、ほぼ観察された表現型の平均となってしまう。今後は、データの拡充により過剰適合の効果を緩和する必要があるだろう。また、今回は簡単のため後代に生じる対立遺伝子の分離を考慮しなかった。しかし、分離を考慮することで、交配後代に現れる多様な表現型を予測することが可能となる[157]。分離を考慮するためには、マーカー間の乗換え頻度が分かる必要があり、染色体連鎖地図の情報が必要となる。今回、仮想的な交配親として用いた 2 品種間から得られた染色体地図は存在しないが、ゲノムが公開されている *Nymphaea colorata* の連鎖地図が分離を考慮した後代の表現型の予測を可能にする手掛かりになる可能性がある。

5-5 結論と展望

本章では第 3 章で提示した楕円形の花被片をもつ形態モデルを、NURBS 曲面をもちいて拡張し、スイレンの花形態についてのより高い表現力を持った形態モデルを提案した。さらに花被片画像から輪郭を抽出して花被片モデルを生成し、それらの花被片をモデルに従って組み立てることで花形態の再構築を試みた。再構築された花形態と実際の花との比較では、観察に基づいた定性的な評価を行い今回の再構築手法の課題を明らかにした。特に花被片の面の曲がりやふくらみといった三次元的な花被片の形態情報はフラットベットスキャナを用いた画像取得では得ることが難しく、画像からこうした形態情報を取得するには花被片の新たな撮像手法を検討する必要があるだろう。また花被片輪郭についても NURBS 曲面を生成するための制御点を最適に配置できている保証はなく、今後の研究では生成される曲面を評価しながら最も再現度の高い制御点の組を探索するようなアルゴリズムを開発することは形態モデルの精度向上に貢献すると考えられる。

またゲノミック予測モデルからの花形態の生成では十分に正確な花形態が得られたとは言えないものの、花形態という複雑な形態を持つ器官に対しマーカー遺伝子型からその形態パラメタを予測し、理論形態モデルを用いて対応する花形態を生成するという新しいアプローチを実践的に示すことができた。また予測パラメタの誤差は今後データセットを整備していく中で改善されていくものと考えられ、遺伝子型情報を用いた理論花形態モデルの応用としてのスキームそのものは有効だと考えている。このようなゲノミック予測と理論形態モデルを組み合わせた手法のさらに興味深い応用は、仮想的ないし効果が未知な遺伝子型に対して予測される花形態を示すことである。本章でも、架空のマーカー遺伝子型を用意し、そこから予測された形態パラメタを用いて花形態の生成を試みた。花被片枚数が負値となってしまう花形態が生成できない例もあったものの、二つの例で花形態を生成することができその花型について考察することもできた。仮想的に生成された花が既存の評価及び記述体系でどのように解釈されるかは花の鑑賞価値を向上させる育種のアプローチとしては極めて重要な意味をもつ。

したがって、本研究で提示したゲノミック予測と理論形態モデルを融合させるアプロー

チは萌芽的かつ不完全な部分を含むものの、植物の形態を自由に「デザイン」するための新しい手法として一定の実現性があると考えられる。マーカー遺伝子型情報と表現型の関連をモデル化し、ある未知の遺伝子型から生じる花の形態を予測および解釈することで花をデザインが可能となれば、植物を素材とした表現としての花卉育種の新しい方法論となりうると期待される。

第6章 総合考察

6-1. 総括

本論文では、各章で花被片の特徴と花型記述の関係（第2章）、理論形態モデルに基づく花形態の特徴の定量化（第3章）、マーカー遺伝子型情報を用いた集団構造の解析およびGWASとGP（第4章）、スイレンの花形態モデルの発展と画像およびマーカー遺伝子型からの花形態再構築（第5章）について研究した成果を示した。この節ではこれら各章での主要な成果と課題をまとめ、論文全体を俯瞰する。

まず第2章では花被片の解析を行い、花型との関連を検討した。花被片は花の形態を特徴づける器官であり、その特徴は花を構成する要素として重視されるばかりでなく、花としての全体の特徴を強く印象付ける。既存の品種において花被片に関連する様々な特徴がどの程度の自由度を持ち、それらの組み合わせがどのような評価に結び付けられ記述されているかは、明確な記述の基準が必ずしも明確ではない花の育種において観賞価値の向上のためにどのような花のかたちを目指すべきかについて大きな手掛かりをもたらすだろう。また本研究では特定の育種家によって書かれたカタログを用いたが、花型の記述については本来様々な属性をもった評価者からの判断に耳を傾ける必要があっただろう。普遍的な基準が存在しないという点から言っても、多様な記述体系や記述基準が存在しておりそれらは必ずしも統一されるものではないということを念頭に置く必要がある。

第3章では、スイレンの3次元花形態についての理論形態モデルを提案することによって花形態の要素である花被片をはじめとする諸器官を統合し、それによって生じる形態的特徴を凸包によって定義された簡略な幾何学的指標量によって評価した。第2章で扱ったような花被片に関連する特徴は比較的解析が容易で確立した手法も多い（e.g. 楕円フーリエ法）が、実際の鑑賞においては花の全体的な形態として鑑賞者の前に提示されることを考えれば、個々の器官の解析にとどまらずそれらが組み合わさった複合的な形態を解析する方法の確立は非常に重要である。本研究における理論形態モデルでは、花被片の長さの遷移に着目したモデリングによって、花被片と花という異なる階層の形態の間が橋渡しできるようにした。このように花の理論形態モデリングを洗練させていく場合、異なる階層の形態特徴間のつながりを意識することが重要である。形態における部分-全体の関係を意識し、モデルのレベルで整合性をとることで、着目する階層ごとに必要な形態情報の利用が可能となるだろう。また第3章では凸包を用いた形態の指標を採用したが、より実際の育種の関心に近い幾何学的指標量の定義も不可欠である。

第4章ではRAD-seqから得られたマーカー遺伝子型を用いて、スイレンの園芸品種の集団構造や多様な表現型と遺伝子型の関係についての解析を試みた。第2章及び第3章で示したような様々な形態的特徴の遺伝子基盤を明らかにすることは、実際に目指す形質を備

えた品種を作出するためのコストを大幅に減らすと期待される。本研究では GWAS や GP から、表現型と遺伝子型の関係を十分に明らかにできたとは言えないが、いくつかの形質ではマーカー遺伝子型から表現型を一定程度予測することができた。また、集団構造の解析ではスイレンのカタログに記載されている育種家や表現型の情報との間に関連性が示唆された。こうした「作風」とも呼べる傾向がスイレンの育種において見られたことは、創作表現の一種としての園芸という観点からみて興味深い。育種家ごとに利用可能な遺伝子資源や育種家同士の交流関係が品種の「作風」といかなる関係にあるのかは花卉育種がもつ社会的側面を反映しており、希少価値や新奇性といった概念と結びつきながら鑑賞価値の醸成とも関与している可能性が考えられる。マーカー遺伝子型情報の利用は、GWAS や GP を駆使して表現型を制御し構想された花のデザインに従って造形する上で有用であるだけでなく、スイレンの育種のバックグラウンドに潜在する歴史や遺伝資源についての情報を推察できる可能性がある。スイレンの園芸品種では由来や家系が不明な品種も多く、形態的多様性の遺伝子的基盤についての情報がマーカー遺伝子型データを用いた系譜の解析からもたらされると考えられる。

第 5 章では理論形態モデルを拡張し、よりリアリスティックな表現が可能なモデルを提案した。スイレンの花形態モデルが高い表現力をもつことは、花形態についての様々な定量的解析が可能になる（解析法の選択肢が増える）ということであり、この章では画像から抽出された花被片輪郭形状をもとに 3 次元の花形態モデルとして再構築し、さらに予測モデルから形態パラメータを予測して形態モデルに反映させることができた。現状ではフォトグラメトリや CT スキャンにより自然な開花状態の 3 次元花形態が得ることが難しいため、このように簡易な手法で取得したデータをモデルベースで組み合わせて関心のある特徴をとらえた花形態モデルが得られることは、スイレンの花形態を解析する上で解析手段の選択肢を増やすために役立つ。また、理論形態モデルがベースにあることによってパラメータを操作することによって現実の花を元に特徴に改変を加えた形態がどのようなものになるかシミュレーションを行うことができる。将来的にマーカー遺伝子型と表現型の関連が十分に精度よくモデル化することができれば、そうした花形態の改変がどのような遺伝子あるいは染色体領域の選抜によって実現できるかを逆算することも可能だろう。本論文では架空のマーカー遺伝子型から予測された花形態の生成も試みたが、未知の遺伝子型の組み合わせがどのような花形態をもたらすか予測することは、大量の交配を試して有望な個体の選抜を行うという発見的なアプローチだけでなく、より計画的・設定的なアプローチを可能にするかもしれない。こうした仮想的な花の形態に対する解釈が、既存の評価体系の中でどのように記述されるか、あるいは、記述の困難さが顕在化するかを考察することは有意義であろう。なぜならば前述のように花卉育種において観賞価値を決定づける唯一の特別な基準は存在せず、常に新しい可能性との兼ね合いの中で変化を続けていくものと考えられるからである。

以上のように、本研究では歴史的に古いスイレンの園芸品種を用いながら、花卉育種にお

ける新しいデザインプロセスの諸段階を実践的に提案した。そのプロセスは (1) 個別の要素の分析, (2) 要素の統合と統合から生じる特徴の定量化, (3) 様々な特徴の遺伝学的背景の解析, そして (4) 遺伝学に基づく形態モデルの提示という各段階からなり, 最終ステップから生じた新しい形態の評価を通じて, 最初のステップ (すなわち, 要素のかたちと評価基準の関係) へ戻るサイクルをなしている。花の鑑賞価値, あるいは「美しさ」を向上させようという試みにおいて, 花形態の改変のみならずその評価体系もまた変化していくとすれば, 花の育種には花の形態とそれを評価するための基準が共進化していくような側面があるのではなかろうか。

6-2. 本論文の意義及び課題

本論文では理論形態モデルを用いた花形態の定量評価を中心に, 鑑賞価値を向上させることを目的としたスイレンの育種における花形態の改良のための方法論を提示した。本節では各章において達成された研究成果の育種学的意義についてまとめる。

鑑賞価値を追求する育種, すなわち花の「デザイン」としての育種においては, まず花の形態と花を観賞する人間の認知を対応付けることが重要であると考えられる。なぜならば, 典型的な育種目標である「収量の最大化」や「ある環境における栽培特性の最適化」でみられるような解釈の余地のない目標設定を「デザイン」としての育種においても可能にするためである。つまり観賞価値という抽象的な価値を, 表現型すなわち花形態に関連する何らかの判断基準に基づいて評価することが必要とされるが, この課題については第 2 章において「花型」という順序のないカテゴリカルな主観評価が, 花被片の数や大きさ, 形状といった量的な値による表現とどのように関連するかについて検討した。結果として, Slocum のカタログ[51]にみられる花型のうち「星型」「カップ-星型」「カップ型」の花が花被片の枚数及びアスペクト比によって説明しうることが示唆された。これらの花型は同様ないし類似の花型が他のカタログでも見られ, 掲載されている品種の大部分がこれらに分類されているカタログもあることから, 花型のうち代表的なものであると考えられる。こうした代表的な花型について数量的な解釈の可能性が示せたことは, スイレンの花型についての理解に大きく貢献するものである。一方で, 今回の解析ではこれらの花型の識別は十分に明瞭とは言えず, その他の花型との関連についても明らかにすることはできなかった。今後の研究では花被片のみならず花構造に関する特徴量を設計, 定量化することで量的な関係として花型と花形態を理解することができるだろう。

理論形態モデルは花形態の定量的解析アプローチとしてはこれまで研究がほとんど行われてこなかったが, 本論文では Raup モデル[64]を参考に新たにスイレンの理論形態モデルを設計し, 花形態の幾何学的特徴量計算 (第 3 章), 画像ベースでの花形態構成 (第 5 章), ゲノミック予測と組み合わせた花形態の予測 (第 5 章) といった育種学的な応用を展開した。上述のように, 第 3 章における特徴量計算は花型を定量的に解釈するための 3 次元花

形態の特徴量を設計，計算するために用いることが可能である。

このアプローチの優れた点の一つは，花の構造が持つ階層性が明示的に示されていることである。これによりモデルを階層ごとに部分的に差し替える拡張性を実現し，スイレンの花形態に対する生物学的な理解の発展や解析に必要な精度に合わせて適切なモデリング環境を選択し同一の枠組みの中で扱うことが可能となった。またモデルの拡張性のみならず，花被片形態を制御するパラメタが花全体の形態に及ぼす影響について，階層を追うことである特徴が変化する理由を解明する上でも役立つだろう。もう一つの優れた点は理論形態モデルのパラメタを変化させることで花形態の特徴がどのように変化するかを計算的に見積もることが可能となった点である。第3章のシルエット解析でも，凸包を用いた2種類の特徴量が花被片の長さや幅の遷移の様相に応じて異なる応答を示した。特に初期長の変化では稠密度と凸度の変化に大きな差は見られなかったが，短縮幅を変化させた際にはこれらの特徴量の変化パターン間で違いが見られた。例えば，花形態シルエットの凹凸を変化させたいという育種上の目標があった場合に，どのように凹凸を変化させたいのか（稠密度あるいは凸度のいずれかで評価するのが適切か），その目的を達成するには花被片をどのように変化させればよいのか（初期長か短縮幅か）といった課題を定量的・明示的に検討することが可能となった。このように理論形態モデルによるアプローチを導入し花形態をパラメトリックに表現したことで，花という多数の器官からなる複合的な器官の形態を効果的に記述し，解析することが可能となった。

また，第5章で提示した花器官画像からの花形態モデル生成では，理論形態モデルをベースにすることでこれまでフェノタイプングが困難であったスイレンの花形態を3次元形態データとして解析することができた。さらに第5章では，第4章で用いたゲノミック予測モデルを用いて理論形態モデルパラメタを推定し，理論形態モデルと組み合わせることによって，ジェノタイプ情報から花の特徴を予測し可視化した。実際の育種計画の中での運用こそ実施していないものの，本研究ではスイレンの花の新奇フェノタイプング手法およびゲノミック予測結果の可視化手法を実データを用いて実践的に提案した。まとめると，本研究において理論形態モデルを導入したことにより，これまで育種の対象として扱うことが困難であった花形態のバリエーションに対して定量的に記述・解析するための枠組みを提示できた。さらに，ゲノミック予測と結びつけることにより，ゲノム情報をもとにした表現型予測を花の構造情報も踏まえて適用することが可能となった。これにより本論文の主題である「スイレンにおける花形態のデザイン」の実現が射程に入ったと考えられる。

第4章のマーカー遺伝子型の解析では，主に集団構造の解析において成果があった。マーカー遺伝子型の主成分分析とカタログに記載されている育種情報や品種の特性を併せることによって，育種家ごとに作出品種の特徴，特に花被片枚数と花径に偏りが見られることがわかった。このことは花の育種において育種家ごとの改良目的が存在していたことを示唆する。本研究では十分なデータセットを用意できなかったことからこの仮説はさらなる解析と考察が必要であるが，歴史上どのような特徴が花の改良において好まれてきたかを

示す手掛かりになるだろう。また花被片の枚数は代表的な花型の差を生み出す上で寄与があることが示唆されており、第 2 章で検討した花型の基準とも強く関連している可能性がある。

本論文全体を通じた成果をまとめる。理論形態モデルを花形態の記述に導入することによって、ゲノミック予測に基づく花形態の予測や幾何学的特徴量を用いた表現型解析を理論形態学の枠組み上で展開することができた。幾何学的特徴量の組合せとして花型や育種目標となる形態を表現することができれば、特徴量の組合せを実現するような形態の探索とその形態パラメタの算出を通じて目標となる花形態を定量的に定義することが可能である。今後の研究で表現型と遺伝子型の関連について一層の理解が進めば、目標の花形態を示す品種作出に最適な交配を設計することも可能となるだろう。集団構造の解析はこういった遺伝子型と表現型の関係を理解する一助となるだけでなく、過去の育種における育種目標を読み解く上で手掛かりとなる可能性が示唆された。

6-3. 花の「デザイン」と「造形」に向けて

6-1 節では各章の流れを俯瞰しなら重要な課題について言及し、それぞれの章を総合すると選抜交配を通じた一種の花の「デザインプロセス」を構成していると述べた。本節ではこのような花のデザインの過程が、花卉育種の文脈においてどのような意味をもつかについて検討する。

本研究ではこれまでも育種研究に用いられてきた GWAS や GP のモデル以外に、理論形態モデルという形でモデルを導入し、形態の探索や評価に用いている点はこのプロセスの大きな特徴である。その強みは、未知の形態や仮想的な形態を含む「ありうる」形態のスペクトラムを可視化できることにある。花は複合的な器官であり、一つの形態として要素的な特徴が統合されたときどのような形態として成立するのかをイメージするのは必ずしも容易ではない。しかし理論形態モデルを用いて花の様々な視覚的特徴をパラメタに応じて変化させることで、形態同士の関係を直感的に把握することにつながる期待できる。こうしたインターフェースの存在は育種家の構想する「デザイン」を明確化する助けになるだろう。

また、パラメタ操作の中で思いがけない花形態を「発見」することもあるかもしれない。このような仮想形態の実現を目的とした試みは理論形態モデルを用いるがゆえに可能になる「デザイン」のアプローチであろう。かつてデザインやメディアアートの領域では数理的なモデルないしはアルゴリズムに基づいてプロダクトの形態を設計するアルゴリズムックデザインあるいはジェネラティブデザインと呼ばれる領域に注目が集まったことがあった [158]。これらのデザイン手法のメリットは人工物でありながら数理的な合理性や有機性、また人為を超えた意外性を手軽に実現できる点にあった。理論形態モデルの操作からの形態発見もまた、ある種の意外性が得られると期待される。しかしながら、人工物のデザインと異なり、花はそれが生きた植物の一部であるという意味で自然物である。そのためその意

外性において強調されるのは、むしろ形態の合理性を完全に損なってしまうために花の形態が植物の発生制約や物理的制約に抵触し、実現不可能なものになってしまうようにしなければならないという制約をもつ「人為性」ということになるかもしれない。この点について、将来的には美学的な観点からの考察も可能かもしれない[159]。育種の美学に対するさらなる考察が必要である。

また、目標となる花形態をあらかじめ明示的に仮説として置いたうえで、その実現が可能かを検証するような育種のありかたは、合成生物学に代表されるような「作って理解する」という構成論的アプローチに通ずる部分があるといえるだろう[160]。構成論的アプローチは、出現した様々な表現型を分析するのみならず、理論に従って現象の誘導を試みることで、その十分条件を示すアプローチであるといえるだろう。前述のようにスイレンは基部被子植物として陸上植物の進化における生殖器官の進化を考える上での「モデルクレード」として注目される植物でもある。スイレンの育種においてある特定の花形態が実現できるかを検証することが、被子植物において多様な花形態が進化し、様々な送粉者と特有の関係を結ぶことができる理由を示唆するかもしれない。これは「ダーウィンの忌々しい謎」[1]の手掛かりをダーウィン自身が進化の身近な例として挙げた品種改良によって構成論的に解く、という試みであるともいえるだろう。

このように、こうしたデザインのプロセスを花卉育種に導入することは単純に「美しさ」のありようを考えるだけでなく、反面から見れば生物学的に重要な問いに対する知見を蓄積する行為ともなりうると思われる。しかしながら、本研究では実際にこうしたデザインのプロセスがどの程度実現性があるか、すなわち現実の花の「造形」が可能であるかについて、実践的な見通しをもっていない。今後の研究では実際の交配実験を含めた予備的な解析を進めていく必要があるだろう。

6-4. 睡蓮の育種史とその展望

ここまで述べてきたような様々な試みや「デザイン」論を、育種史の観点からまとめ、本論文の締めくくりとしたい。本論文では、モネのスイレンという、美術史においてもっとも親しみのある植物を植物学的あるいは育種という観点から改めて考察することで、花の改良という実利の少ない行為の中に価値を追求していく人々の営みや生命観を逆照射することを文脈の基底に置いていた。

ジヴェルニーの庭に植物を提供した Latour-Marliac のかつて作出した品種群は、基本的に白色の花をつける原種のみが自生している西ヨーロッパにおいて色とりどりのスイレンを庭で栽培する選択肢もたらした。これらの品種が現代の視覚文化においてもスイレンのイメージとしてよく利用されていることは第 1 章で指摘したとおりであり、身近な植物や自然のイメージとしてほとんど無意識に受容されている。この論文では第 4 章において集団構造を解析したが、特定のクラスタに Latour-Marliac の品種が集中的にみられる傾向が

見られた。一方で色のバリエーションとしては Latour-Marliac の品種は温帯性品種でみられる主要な色をカバーしており、限られた遺伝資源の中でも色のバリエーションについては徹底的な探求がなされたことを示唆する。驚くべきことに、主要な色系統はその後約 100 年間であまり変化がないとみられ、2000 年代以降に温帯性品種と熱帯性品種の交配がなされ青紫系の温帯性品種がカタログに加わったことで初めて色のバリエーションに大きな拡張が加えられることとなった。この意味でスイレンの色彩に関しては Latour-Marliac の貢献により基礎が築かれたといえ、また現代におけるスイレンのイメージにおいて極めて強い影響を及ぼすこととなったといえるだろう。その後の育種家は、そうしたカラーバリエーションの中でより目を引く花形態を探求したと考えることは興味深い仮説である。本研究においても、Slocum の作出品種では Latour-Marliac の品種に比べて花被片が多く、大型の花が多い傾向が示唆された。このようないわば色彩空間と形態空間を併せた育種の歴史的展開過程は今後の研究テーマとして興味深い。この展開過程を理解することは花のビジュアルがどのように発展し、それと呼応してどのようなイメージが社会に普及していくのかを理解する鍵となる。こうしたかたちとイメージの共進化は花卉育種という行為の本質の一つではないだろうか。現代ではソリッドな色だけでなく、模様やバイカラーといったより複雑なパターンを持った品種も増え、こうした品種の普及がスイレンの育種の歴史とイメージにおいてどのような意味をもつのかも興味深い。

また、前節で理論形態モデルとスイレンの花の「デザイン」に言及したが、元来理論形態モデルは形態の情報に大きく依存せざるを得ない古生物学の領域で提案され、形態進化の制約や理論的な適応度といった生物進化に関連する概念について考察可能にするためのツールであった。観賞価値の向上を目的とした花の育種においては、例えばある評価体系における価値判断が適応度のアナロジーとして用いることができるかもしれない。このケースでいえば、「適応」はすなわちある共同体において好まれる特徴をもつ花はその長所を引き継がせるために交配により多く採用される機会を得るということに対応付けられることになるだろう。仮にこういった定式化が可能であるとするならば、理論形態モデルは定量化された花形態の特徴を通じて、形態空間の中に「適応度」の情報を乗せつつ議論を行うことができるかもしれない。また、本論文の議論の範疇を超えるものの、あるグローバルな育種家の共同体の「好み」と各育種家の個人的な「好み」は「適応」にどのように影響するかなど関心を引く問題もある。こうした問題に取り組む場合、育種史の中に文化進化的な側面を見出すことも可能であろう。そうであれば花の育種は生物進化と文化進化のハイブリッドな現象として、進化現象に対する普遍的な理解をもたらすかもしれない。

花は昆虫や小動物のような送粉者以外にも、ヒトという生物と相互作用しながら「進化」してきた。こうした「進化」が他の動物との関係と異なるのはそこには先験的・本能的な認識だけでなく文化的な文脈が明示的に関与することである。そして文化もまた花のありかたに影響を受ける。モネの『睡蓮』を中心としたスイレンの育種を巡る歴史はそのことを端的に象徴している。

用語集

RAD-seq (Restriction Site Associated DNA Sequence)

ゲノムワイドなマーカー遺伝子型情報を取得するための方法のひとつ。制限酵素でゲノムを切断することで生じる核酸断片の末端近傍の配列を読むことで、マーカー遺伝子型の探索を行う。

遺伝子型値

表現型値のうち、遺伝的に決定される値。

花被片

花を構成する部分の一つ。生殖に直接関与せず、雄蕊や雌蕊の保護等を担う器官。外側のものと内側のもので形態的な違いがある場合、外側のものを外花被片、内側のものを内花被片と呼ぶ。外花被片と内花被片に明瞭な形態的差異を認める場合、それぞれ萼片および花弁と呼ぶ。

経験形態空間

形態空間のうち、実際の測定データに基づいて構成されるもの。

形態空間

空間の各点がある形態に対応づけられているような数学的空間。

ゲノミック予測 (GP)

モデル式を用いてゲノムワイドなマーカー遺伝子型の情報から表現型を予測する手法。

ゲノミックワイド関連解析 (GWAS)

モデル式を用いて関心の表現型と強く関連するゲノム領域を検出する手法。

楕円フーリエ法 (EFD)

形態測定手法の一つ。生物器官の輪郭形状を一定速度でなぞったときの座標値の変化を波形関数と見なしてフーリエ変換し、得られたフーリエ係数をその形状の記述子とする。

花型

本論文では、花の形態的類型を自然言語によって表現した語を意味する。品種カタログや特性表に品種の特徴を記述するために用いられる。

非一様有理 B スプライン曲面 (NURBS 曲面)

幾何学的なオブジェクトのひとつ。なめらかな自由な形状の曲面を生成可能であることからコンピューターグラフィックス分野で多用されている。数理的な定義は 5-2-2 を参照。

表現型値

表現型のとる値。

マーカー遺伝子型

ある個体や系統のゲノムの特徴を反映する DNA 多型の遺伝子型。

理論形態モデル

ある形態をいくつかのパラメタの組により表現し、数理モデル化したもの。

理論形態空間

理論モデルのパラメタに基づいて構成される形態空間。

スイレンの理論形態モデルに関連する用語

初期長 (パラメタ)

ある花器官のうち、最も番号の小さい器官の長さないし幅。本論文では、特に最も外側に配置している花被片の長さないし幅を指すことが多い。花器官の長さや幅の遷移を制御する線形関数において、切片に対応する。

短縮幅 (パラメタ)

順序づけられた花器官における長さないし幅の遷移を考えたとき、減少 (短縮) の程度を表すパラメタ。本論文では主に花被片の遷移を指す。花器官の長さや幅の遷移を制御する線形関数において、傾き (係数) に対応する。

遷移閾値 (パラメタ)

理論形態モデルにおいて、花被片から雄蕊に切り替える地点の花器官の番号。

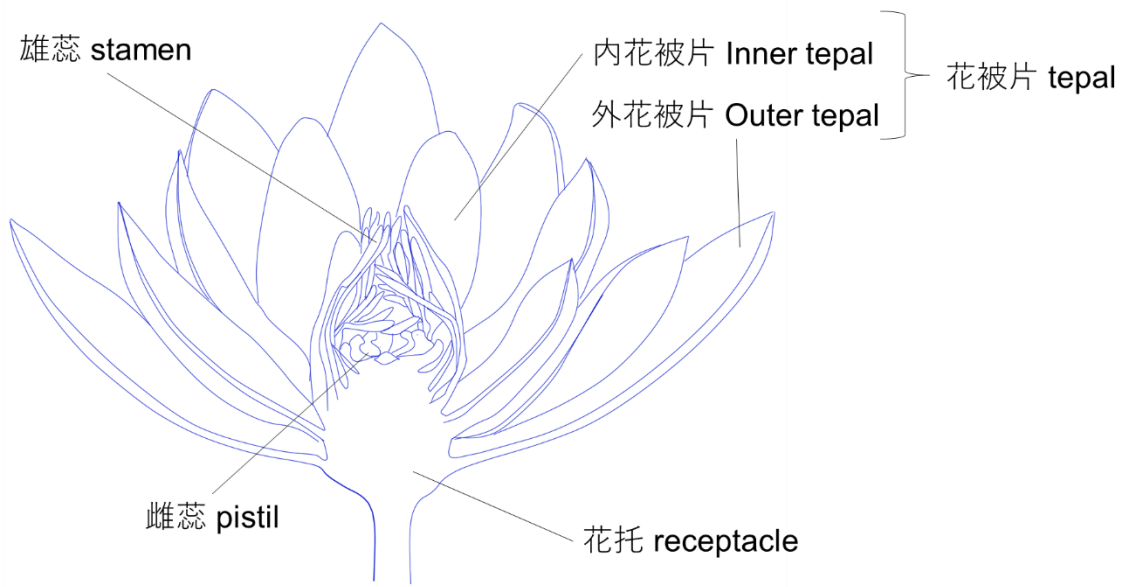
方位角 (パラメタ)

理論形態モデルの葉序モデルにおいて、花器官の位置を指定する座標の一つ。円筒座標の角度位置に相当し、形態モデル上では花托の周上に沿った方向に相当する。

仰角 (パラメタ)

花器官の最基部を固定して，面方向に動かした際に掃く角度．花の開閉を表現する．

スイレンの花の構造の模式図



Slocum[51]をもとに改変

摘要

論文題目

スイレンの理論形態モデル：花形態のデザインに向けて

スイレン（睡蓮, *Nymphaea*）は 19 世紀後半にヨーロッパで品種改良が開始され、現代までに様々な品種が作出され続けている。園芸花卉の育種では、花の「観賞価値」あるいは「美しさ」を向上させるという目的が花形態の多様化をもたらすことがある。スイレンにおいてもまた、多様な形態の花をつける品種が作出されてきた。

本論文ではスイレンの育種における花形態の多様性をテーマに、スイレンの花形態の定量化とモデル化、育種家による花の特徴記述の評価、そしてゲノムワイドなマーカー遺伝子型の解析を組み合わせ、育種家の感性の影響下で生じる花形態のバリエーションをいかに評価し、その形態を「デザイン」するかについて論じた。また本研究では『睡蓮』で知られる画家モネにかつてスイレンを提供したナーセリであるフランスの SARL Latour-Marliac に実際に滞在し、ベルエポック期に育種された貴重な品種を用いてデータを取得するとともに、モネの作品とも関連の深いスイレンの育種初期の状況についても調査を行った。

スイレンの花被片形状の解析と花型との関連の評価

スイレンの花は不定数の花被片がらせん状に配置することで構成されており、カタログや特性表に記載されている花型の記述を定量的に理解するためには、まず花被片の形態を定量的に評価することが重要である。そこで、フランスの SARL Latour-Marliac にて採取させていただいた 41 品種 103 輪の花について花被片の長さ、アスペクト比、楕円フーリエ記述子を用いて、花被片の形状を定量的に計測した。また、計測された形状について花型間で比較した。スイレンの園芸品種に特によくみられる花型である「カップ型」、「星型」および「カップ-星型」に着目し、花型として捉えられる花全体の形態の表現と花被片の形状との関連を明らかにすることを目的とした。

アスペクト比の比較から、「星型」の花の花被片は、全体として「カップ型」の花の花被片よりも細長い傾向を持つことが分かった。「カップ-星型」は両花型の中間であった。このことから、花型という花全体の形態の表現には、各花被片の形状が強く関連していることが示唆された。一方、花被片枚数を比べたところ、「星型」の花は「カップ型」の花よりも枚数が多い傾向があることが分かった。また、楕円フーリエ記述子の主成分分析から、第 1 主成分は花被片のアスペクト比、第 2 主成分は重心位置と先端形状を評価していることが

分かった。品種ごとの平均形状を見ると、「星型」の花は第1主成分が「カップ型」の花より大きい傾向があり、細長い花被片を持つことが示唆された。同様の傾向が、花型ごとの花被片の平均形状の可視化からも確認することができた。

以上から、「星型」の花は「カップ型」の花よりも細長い花被片を持ち、その枚数は「星型」のほうが多いと考えられる。しかし、両花型の花被片形状は互いに重なりをもち、花被片形状のみで花型を判断することは難しいと考えられた。花被片形状に加えて、花被片のふくらみや開度が、花型という特徴の記述に影響していると考えられる。

スイレンの3次元花形態の定量的記述のための理論形態モデルの開発

スイレンは、その多様な花形態から観賞花卉として親しまれ重要な園芸植物であるだけでなく、基部被子植物の1グループとして花形態の多様性の進化の研究においても重要な植物である。スイレンの花形態の解析は、園芸学や進化生物学において重要な知見をもたらすと考えられるが、3次元構造をもつ花の形態を記述し解析することは容易ではない。

スイレンの花形態の定量的な記述と解析を可能とするために、3次元理論形態モデルを開発した。本3次元理論形態モデルは、以下3つの要素を統合して導出した。すなわち、(1)花器官の漸次的な形態変化、(2)らせん葉序、そして(3)花器官の仰角、を要素とするモデルである。同モデルのパラメータを変化させることで、理論形態空間を構築した。「理論形態空間」とはあるモデルによって与えられる仮想的な形態のスペクトラムからなる数学的な空間であり、構築された形態空間はスイレンの花の形態的バリエーションと定性的に対応付けることができた。さらに同モデルをもとに、神代植物公園で採取させていただいた28品種100輪の花の花被片画像からモデルパラメータを計算し、理論形態空間における各花型の占有パターンを明らかにした。また、理論形態モデルから生成された花形態のシルエットに対して幾何学的特徴指標を計算し花の概形の特徴を定量化することによって、花形態全体の特徴とパラメータ変化を通じた花被片形態の特徴を結び付けることができた。これらの結果から、定量的にスイレンの花形態の多様性を解析し、花器官形状と花形態、そして花型の関連を解析する上で、本手法は有効と考えられた。

マーカー遺伝子型による品種の遺伝的背景の推定と花の形態特徴のゲノミック

予測

園芸スイレンの既存品種が持っている遺伝的背景を理解するうえで育種史の知見は有用である。スイレンの育種史とその表現型の遺伝的背景についての知見を得るために、マーカー遺伝子型を用いた集団構造解析および、花形態パラメータに対するゲノムワイド関連解析とゲノミック予測を行った。材料には SARL Latour-Marliac にて採取させていただいた温

帯性園芸品種を中心に用い、抽出した DNA 試料を用いた RAD-Seq によりマーカー遺伝子型の情報を得た。

マーカー遺伝子型の主成分分析による集団構造の解析では、ある育種家に開発された品種が特定のクラスタに集中的に配置されており、スイレンの育種において遺伝資源の利用に制約が存在した可能性が示唆された。また、育種家ごとに花径の大きさや花被片枚数に違いがみられ、各育種家のもつ「作風」の違いが示唆された。なお、こうした「作風」が利用可能な遺伝資源の違いにより生じたものなのか、あるいは、育種で目指した表現型の違いにより生じたものなのかという点については、表現型や遺伝子型の作出年代ごとの変化の様子を評価することで大きな示唆を得られると考えられる。こうした検証は、スイレンの育種が辿った歴史の理解につながるとともに、「美しさ」を探求する育種がどのように新たな表現型を実現してきたのかという、より一般的な問いに対する答えを得ることにつながると考えられる。

ゲノムワイド関連解析では、花形態の表現型変異に有意に関連するマーカーを検出することはできなかった。一方、ゲノミック予測では、花被片の短縮長、花径、花被片形状の第 1 主成分で評価されるアスペクト比については比較的精度の高い予測ができたが、花被片数などの形質では予測が難しかった。また、比較的精度の高い予測ができた形態特徴についても、マーカー遺伝子型と表現型変異の関連を抽出しているとは限らず、各品種のもつマクロな遺伝的背景を手がかりに予測が行われた可能性が高いと考えられた。こうした結果が得られた原因として、形質によっては欠測が多かったことや、解析対象とした品種数の少なかったことが挙げられる。ゲノムワイド関連解析の検出力とゲノミック予測の精度を向上させるためには、多数の品種を用いた解析が必要と考えられる。

スプライン曲面を用いた 3 次元理論形態モデルの精緻化

花被片の形状についてより高い表現力を持った形態モデルを開発することを目的として、上述の理論形態モデルを NURBS (Non-Uniform Rational B-Spline) 曲面をもちいて拡張した。このモデルを用いることで、花被片画像から楕円フーリエ法を用いて抽出された輪郭形状をもとに花被片の形状モデルを生成し、同モデルを葉序のモデルと組み合わせることで、より精緻な 3 次元花形態の生成を可能とした。

さらに、拡張したモデルを上述のゲノミック予測と組み合わせることで、実在の品種のマーカー遺伝子型から予測されるパラメータに基づいて花形態を可視化することができた。上述したように、現在のゲノミック予測モデルでは花形態の正確な推定には至らなかったものの、今後のデータセットの拡充により改善できると考えられた。また仮想的に生成されたマーカー遺伝子型や、実在する品種間の交配シミュレーションから花形態の予測を行うことも可能であった。仮想マーカー遺伝子型からの花形態生成では 3 例中 2 例において花形態を生成することができ、特に花被片数に違いがみられた。交配シミュレーションから得ら

れたマーカー遺伝子型の期待値からは交配親の平均的な表現型を示す花形態が生成された。ゲノミック予測モデルと理論形態モデルを組み合わせることで、仮想的なマーカー遺伝子型からどのような花形態が形成されるかを予測できれば、理論形態モデルを用いた花形態の探索や交配シミュレーションにより花形態を「デザイン」し、マーカー遺伝子型に基づいた効率的な選抜によって、実際に花を「造形」することも可能だろう。

さらに鑑賞価値を高めるための育種においてはその評価基準は一定ではなく、既存の品種の希少性や多様性と連動しながら変化すると考えられるが、本研究では、仮想的なマーカー遺伝子型から生成された花形態がどのような花型に対応するか解釈を試み、動的な評価体系の変化と共により高い観賞価値の実現を目指す「デザイン」のサイクルを実践的に提示した。

スイレンは、文化史・芸術史においても馴染みが深い植物であり、農学的な文脈のみならず広く我々の文化に影響を与えているといえる。総合考察では、スイレンの育種史の観点からこうした「デザイン」がもたらす「育種の美学」についての考察、そしてヒトと花の関係についての議論を提起し、生物進化と文化進化のハイブリッドな現象としての花の育種という視点を示した。

謝辞

本研究の遂行にあたり、東京大学農学生命科学研究科の岩田洋佳准教授に厚く御礼申し上げます。岩田准教授には、博士課程入学以前から様々なご助言・ご指導を頂きました。異質なバックグラウンドを持つ筆者を受け入れ、魅力的な農学・遺伝学の世界の一端に触れさせていただいたことに心から感謝申し上げます。

早稲田大学先進理工学研究科の岩崎秀雄教授には早稲田大学での修士課程以来、多くのご助言・ご指導を賜りました。本論文にまとめたスイレンの研究は岩崎研究室在籍時に考えられたものであり、こうして学位論文としての開花をお見せできるのを嬉しく思います。岩崎研究室の皆様にも併せて感謝申し上げます。

九州大学理学研究院の野下浩司助教には早稲田大学時代から主に理論形態学について手ほどきをしていただきました。また圃場でのフェノタイピングや勉強会など、様々な機会にお誘いいただき、楽しい時間を過ごさせていただきました。こうした経験は筆者が研究を遂行する上でのかけがえのない蓄積となり、いくつものアイディアの源となりました。

CIRAD の Christophe Pradal 博士と INRA/SupAgro の Pascal Neveu 博士にはフランス滞在中とりわけお世話になりました。お二方とのオープンな議論は非常に刺激的で、楽しくまた充実したものでした。特に Pradal 博士には PlantGL の作者としてのアドバイスのみならず、応用数学や幾何学に関する内容についても多くのコメントやアドバイスを頂きました。感謝申し上げます。

東京大学農学生命科学研究科の樋口洋平准教授、同研究科の高梨秀樹助教、龍谷大学農学部永野惇准教授には、スイレンの植物試料からの DNA 抽出および RAD-seq の遂行のうえで多大なご協力を頂きました。貴重なお時間と資材を費やしていただきましてありがとうございました。また皆様のご助言がなくては解析の遂行は困難でした。重ねて感謝申し上げます。

岸野洋久教授、大森宏助教を始めとする東京大学生物測定学研究室の皆様は博士課程から研究室に加わり右も左もわからない筆者に親しく接して下さいました。遺伝学や生物統計学の知識が要求される局面では、皆様のプロフェッショナルな知識にいつも助けられました。特に、石森元幸博士、濱崎甲資氏には第 4 章および第 5 章においてマーカー遺伝子型の解析において多大なご協力をいただきました。この場を借りて感謝申し上げます。また Julien Diot 氏に研究室の内外での気分転換に付き合っていたいただいたおかげで、本研究にお

いて継続的な努力をすることができたと思います。

早稲田大学生命美学プラットフォーム metaPhorest のメンバーの皆様とのディスカッションでは主に美学的側面での着想を頂きました。本論文にまとめた研究では、農学・生物学的な自然科学的側面と美学的側面は表裏の関係にあり、どちらが欠けても成立しえないものです。感謝申し上げます。

また、本研究の試料は東京都立神代植物公園（調布市，東京都）および SARL Latour-Marliac (Temple-sur-Lot, France) にて提供を受けました。いずれの植物園もスイレンの花を採取したいという私の要望に貴重な展示中の花を提供してくださいました。また、Robert Sheldon 博士を始めとする SARL Latour-Marliac のスタッフの皆様には現地での生活も含めたサポートをして頂きました。ランドスケープデザイナーの Thierry Huau 氏には、旧 Latour-Marliac 邸への滞在許可を出していただきました。Latour-Marliac というスイレンの育種における中心人物にゆかりの地で研究を進められたことは、スイレンの研究者としてこれ以上なく貴重な経験でした。こうした機会を恵んでくださったことに感謝申し上げます。

フランスへの渡航にあたり東京大学農学生命科学研究科の国際交流促進プログラム「留学支援プログラム」および独立行政法人日本学生支援機構の官民協働海外留学支援制度「トビタテ！留学 JAPAN 日本代表プログラム」(11 期)からの助成を受けました。また本研究を実施するにあたり一部 JST CREST JPMJCR16O2 の助成を受けました。ここに感謝申し上げます。

参考文献

1. Friedman WE. The meaning of Darwin's "abominable mystery." *Am J Bot.* 2009;96(1):5–21.
2. Crepet WL. Progress in understanding angiosperm history, success, and relationships: Darwin's abominably "perplexing phenomenon." *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2000;97(24):12939–41.
3. Schemske DW, Bradshaw HD. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proc Natl Acad Sci U S A.* 1999;96(21):11910–5.
4. Bleiweiss R. Mimicry on the QT(L): Genetics of speciation in *Mimulus*. *Evolution (N Y).* 2001;55(8):1706–9.
5. Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD, Fenster CB, et al. Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Rev Lit Arts Am [Internet].* 2004;35(2004):375–403. Available from: <http://www.jstor.org/stable/30034121>
6. Wilkins AS, Wrangham RW, Tecumseh Fitch W. The "domestication syndrome" in mammals: A unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics. *Genetics.* 2014;197(3):795–808.
7. Driscoll CA, Macdonald DW, O'Brien SJ. From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication. *Light Evol.* 2009;3:89–109.
8. Meyer RS, Purugganan MD. Evolution of crop species : genetics of domestication and diversification. *Nat Publ Gr [Internet].* 2013;14(12):840–52. Available from: <http://dx.doi.org/10.1038/nrg3605>
9. Milla R, Osborne CP, Turcotte MM, Violle C. Plant domestication through an ecological lens. *Trends Ecol Evol.* 2015;30(8):463–9.
10. Gerbault P, Allaby RG, Boivin N, Rudzinski A, Grimaldi IM, Pires JC, et al. Storytelling and story testing in domestication. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2014;111(17):6159–64.
11. Ota KG, Abe G. Goldfish morphology as a model for evolutionary developmental biology. *Wiley Interdiscip Rev Dev Biol.* 2016;5(3):272–95.
12. 似田坂英二. 変化朝顔図鑑. 初版. 化学同人; 2014.
13. 柴田道夫[編]. 花の品種改良の日本史. 悠書館; 2016.
14. 山口裕文[著・編]. 栽培植物の自然史II 一東アジア原産有用植物と照葉樹林帯の民族文化. 北海道大学出版会; 2013.
15. 日高敏隆[編], 白幡洋三郎[編集]. 人はなぜ花を愛でるのか. 八坂書房; 2007.
16. 中尾佐助. 花と木の文化史. 岩波書店; 1986.
17. Nitasaka E. Insertion of an En/Spm-related transposable element into a floral homeotic gene *DUPLICATED* causes a double flower phenotype in the Japanese morning glory.

- Plant J. 2003;36(4):522–31.
18. Gessert G. *Green Light Toward an Art of Evolution*. Cambridge: MIT press; 2010. 233 p.
 19. Duthie R. *Florists' Flowers and Societies*. Shire Pubns; 1988.
 20. Carter T. *The Victorian Garden*. Bracken Books; 1988.
 21. Glenny G. *The Culture of Flowers and Plants*. Houlston and Wright; 1861.
 22. アレックス・メスーディ[著], 竹澤正哲[解説], 野中香方子[訳]. 文化進化論:ダーウィン進化論は文化を説明できるか. NTT出版; 2016.
 23. 中尾央[著], 松木武彦[著], 三中信宏[著]. 文化進化の考古学. 勁草書房; 2017.
 24. 田村光平. 文化進化の数理. 森北出版; 2020.
 25. Chitwood DH. Imitation, genetic lineages, and time influenced the morphological evolution of the violin. *PLoS One*. 2014;9(10).
 26. Gessert G. *Why I Breed Plants*. In: *Signs of Life Bio Art and Beyond*. the MIT press; 2007.
 27. Fisher RA. The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Ann Eugen*. 1936;7:179–88.
 28. 石橋友也. キンギョの逆品種改良と実験生物学を内包するアート作品としての展開. 早稲田大学; 2014.
 29. Abe G, Ota KG. Evolutionary developmental transition from median to paired morphology of vertebrate fins: Perspectives from twin-tail goldfish. *Dev Biol* [Internet]. 2017;427(2):251–7. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ydbio.2016.11.022>
 30. Chen Z, Omori Y, Koren S, Shirokiya T, Kuroda T, Miyamoto A, et al. De novo assembly of the goldfish (*Carassius auratus*) genome and the evolution of genes after whole-genome duplication. *Sci Adv*. 2019;5(6):1–13.
 31. Abe G, Lee SH, Chang M, Liu SC, Tsai HY, Ota KG. The origin of the bifurcated axial skeletal system in the twin-tail goldfish. *Nat Commun*. 2014;5:1–7.
 32. Kon T, Omori Y, Fukuta K, Wada H, Watanabe M, Chen Z, et al. The Genetic Basis of Morphological Diversity in Domesticated Goldfish. *Curr Biol* [Internet]. 2020;30(12):2260-2274.e6. Available from: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.04.034>
 33. ISHIBASHI T. TOMOYA ISHIBASHI [Internet]. [cited 2020 Dec 3]. Available from: <https://www.shibashiishibashi.com/>
 34. 美術手帖編集部. 美術手帖6月号. 美術出版社. 2020 Jun;77.
 35. Sansom RS, Gabbott SE, Purnell MA. Unusual anal fin in a Devonian jawless vertebrate reveals complex origins of paired appendages. *Biol Lett*. 2013;9(3).
 36. Chase MW, Christenhusz MJM, Fay MF, Byng JW, Judd WS, Soltis DE, et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot J Linn Soc*. 2016;181(1):1–20.

37. Borsch T, Löhne C, Wiersema J. Phylogeny and evolutionary patterns in Nymphaeales: integrating genes, genomes and morphology Thomas. *Taxon*. 2008;57(November):1052–81.
38. Warner KA, Rudall PJ, Frohlich MW. Environmental control of sepalness and petalness in perianth organs of waterlilies: A new Mosaic Theory for the evolutionary origin of a differentiated perianth. *J Exp Bot*. 2009;60(12):3559–74.
39. Goethe JW von, Miller. GL. THE METAMORPHOSIS OF PLANTS. London, England: MIT press; 2009.
40. Volkova PA, Choob V V., Shipunov AB. The flower organ transition in water lily (*Nymphaea alba* s.l., Nymphaeaceae) under cross-examination with different morphological approaches. *Belgian J Bot*. 2007;140(1):60–72.
41. Buzgo M, Soltis PS, Soltis DE. Floral developmental morphology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Int J Plant Sci*. 2004;165(6):925–47.
42. Soltis DE, Chanderbali AS, Kim S, Buzgo M, Soltis PS. The ABC model and its applicability to basal angiosperms. *Ann Bot* [Internet]. 2007 Aug 1;100(2):155–63. Available from: <http://academic.oup.com/aob/article/100/2/155/104506/The-ABC-Model-and-its-Applicability-to-Basal>
43. Theissen G, Melzer R. Molecular mechanisms underlying origin and diversification of the angiosperm flower. *Ann Bot*. 2007;100(3):603–19.
44. ES C, EM M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature*. 1991;353(6339):31.
45. Chanderbali AS, Yoo MJ, Zahn LM, Brockington SF, Wall PK, Gitzendanner MA, et al. Conservation and canalization of gene expression during angiosperm diversification accompany the origin and evolution of the flower. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2010;107(52):22570–5.
46. Yoo M, Soltis PS, Soltis DE. Expression of Floral MADS - Box Genes in Two Divergent Water Lilies: Nymphaeales and *Nelumbo*. *Int J Plant Sci*. 2010;171(2):121–46.
47. Luo H, Chen S, Jiang J, Chen Y, Chen F, Teng N, et al. The expression of floral organ identity genes in contrasting water lily cultivars. *Plant Cell Rep*. 2011;30(10):1909–18.
48. Chanderbali AS, Berger BA, Howarth DG, Soltis PS, Soltis DE, Museum F, et al. Evolving Ideas on the Origin and Evolution of Flowers : New Perspectives in the Genomic Era. *Genetics*. 2016;202(April):1255–65.
49. Chen F, Liu X, Yu C, Chen Y, Tang H, Zhang L. Water lilies as emerging models for Darwin's abominable mystery. *Hortic Res* [Internet]. 2017;4(July). Available from: <http://dx.doi.org/10.1038/hortres.2017.51>
50. Lohaus R, Chang X, Dong W, Ho SYW, Liu X, Song A, et al. The water lily genome and

- the early evolution of flowering plants. *Nature* [Internet]. 2020;577(January):79–84. Available from: <http://dx.doi.org/10.1038/s41586-019-1852-5>
51. Slocum PD. *Waterlilies and Lotus Species, Cultivars, and New Hybrids*. TIMBER PRESS; 2005.
 52. Conard HS. *The Waterlilies: A Monograph of the Genus Nymphaea* [Internet]. the Carnegie Institution of Washington; 1905. Available from: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/64590>
 53. Songpanich P, Hongtrakul V. Intersubgeneric cross in *Nymphaea* spp. L. to develop a blue hardy waterlily. *Sci Hortic (Amsterdam)* [Internet]. 2010;124(4):475–81. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2010.01.024>
 54. ガブリエル・ターギット [著], 遠山茂樹 [訳]. 図説 花と庭園の文化史事典. 八坂書房; 2014.
 55. Hariot P, Hariot P. *Atlas colorié des plantes médicinales indigènes* [Internet]. Paris : P. Klincksieck,; 1900 [cited 2020 Dec 3]. 1–377 p. Available from: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/23170>
 56. Sheldon RC. Inventing water lilies: Latour-Marliac and the social dynamics of market creation. *Entrep Hist*. 2018;88(3):147–65.
 57. Holmes C. *Water Lilies: and Bory Latour-Marliac, the Genius Behind Monet's Water Lilies*. Garden Art Press ACC; 2015.
 58. SARL Latour-Marliac Webpage - history [Internet]. [cited 2020 Dec 3]. Available from: <http://latour-marliac.com/en/content/category/4-history>
 59. 岡本隆. 理論形態学の方法. In: 古生物学の形態と解析 [普及版] . 朝倉書店; 1999. p. 140–73.
 60. McGhee GR. Limits in the evolution of biological form: A theoretical morphologic perspective. *Interface Focus*. 2015;5(6).
 61. Stone JR. The spirit of D'Arcy Thompson dwells in empirical morphospace. *Math Biosci*. 1997;142(1):13–30.
 62. Mitteroecker P, Huttegger SM. The Concept of Morphospaces in Evolutionary and Developmental Biology: Mathematics and Metaphors. *Biol Theory*. 2009;4(1):54–67.
 63. Raup DM, Michelson A. Theoretical morphology of the coiled shell. *Science (80-)*. 1965;147(3663):1294–5.
 64. Raup DM. Geometric Analysis of Shell Coiling: General Problems. *J Paleontol*. 1966;40(5):1178–90.
 65. OKAMOTO T. Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry. Vol. 31, *Palaeontology*. 1988. p. 35–52.
 66. Noshita K, Shimizu K, Sasaki T. Geometric analysis and estimation of the growth rate

- gradient on gastropod shells. *J Theor Biol* [Internet]. 2016;389:11–9. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.10.011>
67. Chartier M, Jabbour F, Gerber S, Mitteroecker P, Sauquet H, Von Balthazar M, et al. The floral morphospace - a modern comparative approach to study angiosperm evolution. *New Phytol*. 2014;204(4):841–53.
 68. Runions A, Tsiantis M, Prusinkiewicz P. A common developmental program can produce diverse leaf shapes. *New Phytol*. 2017;216(2):401–18.
 69. Niklas KJ. The evolution of plant body plans - A biomechanical perspective. *Ann Bot*. 2000;85(4):411–38.
 70. Niklas KJ. Evolutionary walks through a land plant morphospace. *J Exp Bot*. 1999;50(330):39–52.
 71. Niklas KJ. Morphological evolution through complex domains of fitness. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1994;91(15):6772–9.
 72. Kitazawa MS, Fujimoto K. A Dynamical Phyllotaxis Model to Determine Floral Organ Number. *PLoS Comput Biol*. 2015;11(5):1–27.
 73. Miriam Leah Zelditch DLS, Sheets HD. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. 2nd ed. Academic Press; 2012.
 74. Bookstein FL. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge: Cambridge University Press; 1991.
 75. Kuhl FP, Giardina CR. Elliptic Fourier Features of a Closed Contour. *Comput Graph image Process*. 1982;18:236–58.
 76. Hiroyoshi Iwata, Satoshi Niikura, Seiji Matsuura, Yasushi Takano YU. Evaluation of variation of root shape of Japanese radish (*Raphanus sativus* L.) based on image analysis using elliptic Fourier descriptors. Vol. Volume 102, *Euphytica*. 1998. p. 143–9.
 77. Freeman H. Computer Processing of Line-Drawing Images. *ACM Comput Surv*. 1974;6(1):57–97.
 78. Yoshioka Y, Iwata H, Ohsawa R, Ninomiya S. Analysis of petal shape variation of *Primula sieboldii* by elliptic fourier descriptors and principal component analysis. *Ann Bot*. 2004;94(5):657–64.
 79. Yoshioka Y, Iwata H, Ohsawa R, Ninomiya S. Quantitative evaluation of the petal shape variation in *Primula sieboldii* caused by breeding process in the last 300 years. *Heredity (Edinb)*. 2005;94(6):657–63.
 80. Kawabata S, Yokoo M, Nii K. Quantitative analysis of corolla shapes and petal contours in single-flower cultivars of lisianthus. *Sci Hortic (Amsterdam)*. 2009;121(2):206–12.
 81. 農林水産省生産局知的財産課種苗審査室. すいれん（ひつじぐさ）属. 2010.
 82. International water lily society. Identification of hardy nymphaea. *Stapeley Water*

- Gardens Ltd; 1993.
83. Detienne P. *Les nymphéas rustiques*. Editions “Jardins et décors aquatiques”; 2006.
 84. Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods*. 2012;9(7):671–5.
 85. Schindelin J, Arganda-Carrera I, Frise E, Verena K, Mark L, Tobias P, et al. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nat Methods*. 2012;9(7):676–82.
 86. Iwata H, Ukai Y. SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *J Hered*. 2002;93(5):384–5.
 87. Bonhomme V, Picq S, Gaucherel C, Claude J. Momocs: Outline analysis using R. *J Stat Softw*. 2014;56(13):1–24.
 88. Conard HS, Conard HS, Hus H. *Water-lilies and how to grow them, with chapters on the proper making of ponds and the use of accessory plants* [Internet]. New York,: Doubleday, Page & company,; [cited 2020 Dec 3]. 1–284 p. Available from: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/91862>
 89. Kawabata S, Nii K, Yokoo M. Three-dimensional formation of corolla shapes in relation to the developmental distortion of petals in *Eustoma grandiflorum*. *Sci Hortic (Amsterdam)* [Internet]. 2011;132(1):66–70. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2011.09.034>
 90. Wang CN, Hsu HC, Wang CC, Lee TK, Kuo YF. Quantifying floral shape variation in 3D using microcomputed tomography: A case study of a hybrid line between actinomorphic and zygomorphic flowers. *Front Plant Sci*. 2015;6(September).
 91. Hsu HC, Wang CN, Liang CH, Wang CC, Kuo YF. Association between petal form variation and CYC2-like genotype in a hybrid line of *Sinningia speciosa*. *Front Plant Sci*. 2017;8(April):1–13.
 92. An N, Palmer CM, Baker RL, Markelz RJC, Ta J, Covington MF, et al. Plant high-throughput phenotyping using photogrammetry and imaging techniques to measure leaf length and rosette area. *Comput Electron Agric* [Internet]. 2016;127:376–94. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.compag.2016.04.002>
 93. An N, Welch SM, Markelz RJC, Baker RL, Palmer CM, Ta J, et al. Quantifying time-series of leaf morphology using 2D and 3D photogrammetry methods for high-throughput plant phenotyping. *Comput Electron Agric* [Internet]. 2017;135:222–32. Available from: <http://dx.doi.org/10.1016/j.compag.2017.02.001>
 94. Andújar D, Calle M, Fernández-Quintanilla C, Ribeiro Á, Dorado J. Three-dimensional modeling of weed plants using low-cost photogrammetry. *Sensors (Switzerland)*. 2018;18(4):1–11.
 95. Guo W, Fukano Y, Noshita K, Ninomiya S. Field-based individual plant phenotyping of

- herbaceous species by unmanned aerial vehicle. *Ecol Evol.* 2020;10(21):12318–26.
96. Gerber S. The geometry of morphospaces: Lessons from the classic raup shell coiling model. *Biol Rev.* 2017;92(2):1142–55.
 97. Prusinkiewicz P, Mündermann L, Karwowski R, Lane B. The use of positional information in the modeling of plants. *Proc 28th Annu Conf Comput Graph Interact Tech SIGGRAPH 2001.* 2001;289–300.
 98. Pedregosa F, Varoquaux G, Gramfort A, Michel V, Thirion B, Grisel O, et al. Scikit-learn: Machine Learning in Python. *J Mach Learn Res.* 2012;12:2825–30.
 99. Chacón B, Ballester R, Birlanga V, Rolland-Lagan AG, Pérez-Pérez JM. A quantitative framework for flower phenotyping in cultivated carnation (*Dianthus caryophyllus* L.). *PLoS One.* 2013;8(12).
 100. Bradski G. The OpenCV Library. *Dr Dobb's J Softw Tools.* 2000;
 101. Chanderbali AS, Berger BA, Howarth DG, Soltis PS, Soltis DE. Evolving ideas on the origin and evolution of flowers: New perspectives in the genomic era. *Genetics.* 2016;202(4):1255–65.
 102. Qi W, Chen X, Fang P, Shi S, Li J, Liu X, et al. Genomic and transcriptomic sequencing of *Rosa hybrida* provides microsatellite markers for breeding, flower trait improvement and taxonomy studies. *BMC Plant Biol.* 2018;18(1):1–11.
 103. Yagi M, Shirasawa K, Waki T, Kume T, Isobe S, Tanase K, et al. Construction of an SSR and RAD Marker-Based Genetic Linkage Map for Carnation (*Dianthus caryophyllus* L.). *Plant Mol Biol Report [Internet].* 2017;35(1):110–7. Available from: <http://dx.doi.org/10.1007/s11105-016-1010-2>
 104. Su J, Jiang J, Zhang F, Liu Y, Ding L, Chen S, et al. Current achievements and future prospects in the genetic breeding of chrysanthemum: a review. *Hortic Res [Internet].* 2019;6(1). Available from: <http://dx.doi.org/10.1038/s41438-019-0193-8>
 105. Yoshida Y, Ueno S, Honjo M, Kitamoto N, Nagai M, Washitani I, et al. QTL analysis of heterostyly in *Primula sieboldii* and its application for morph identification in wild populations. *Ann Bot.* 2011;108(1):133–42.
 106. Minamikawa MF, Nonaka K, Kaminuma E, Kajiya-Kanegae H, Onogi A, Goto S, et al. Genome-wide association study and genomic prediction in citrus: Potential of genomics-assisted breeding for fruit quality traits. *Sci Rep.* 2017;7(1):1–2.
 107. He Y, Wu D, Wei D, Fu Y, Cui Y, Dong H, et al. GWAS, QTL mapping and gene expression analyses in *Brassica napus* reveal genetic control of branching morphogenesis. *Sci Rep [Internet].* 2017;7(1):1–9. Available from: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-017-15976-4>
 108. Yamamoto E, Matsunaga H, Onogi A, Kajiya-Kanegae H, Minamikawa M, Suzuki A, et al.

- A simulation-based breeding design that uses whole-genome prediction in tomato. *Sci Rep*. 2016;6(January):1–11.
109. Baird NA, Etter PD, Atwood TS, Currey MC, Shiver AL, Lewis ZA, et al. Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS One*. 2008;3(10):1–7.
 110. Peterson BK, Weber JN, Kay EH, Fisher HS, Hoekstra HE. Double digest RADseq: An inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS One*. 2012;7(5).
 111. Bolger AM, Lohse M, Usadel B. Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*. 2014;30(15):2114–20.
 112. Li H, Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics*. 2009;25(14):1754–60.
 113. Li H, Handsaker B, Wysoker A, Fennell T, Ruan J, Homer N, et al. The Sequence Alignment/Map format and SAMtools. *Bioinformatics*. 2009;25(16):2078–9.
 114. McKenna A, Hanna M, Banks E, Sivachenko A, Cibulskis K, Kernytsky A, et al. The Genome Analysis Toolkit : A MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data. *Genome Res*. 2010;20:1297–303.
 115. Danecek P, Auton A, Abecasis G, Albers CA, Banks E, DePristo MA, et al. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*. 2011;27(15):2156–8.
 116. Browning SR, Browning BL. Rapid and accurate haplotype phasing and missing-data inference for whole-genome association studies by use of localized haplotype clustering. *Am J Hum Genet*. 2007;81(5):1084–97.
 117. SARL Latour-Marliac Webpage - catalog [Internet]. [cited 2006 Jan 20]. Available from: <http://latour-marliac.com/en/12-hardy-water-lilies>
 118. Yu J, Pressoir G, Briggs WH, Bi IV, Yamasaki M, Doebley JF, et al. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nat Genet*. 2006;38(2):203–8.
 119. Hamazaki K, Iwata H. Rainbow: Haplotype-based genome-wide association study using a novel SNP-set method. *PLoS Comput Biol* [Internet]. 2020;16(2):1–17. Available from: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.1007663>
 120. Vitezica ZG, Legarra A, Toro MA, Varona L. Orthogonal Estimates of Variances for Additive ., *Genetics*. 2017;206(July):1297–307.
 121. VanRaden PM. Efficient methods to compute genomic predictions. *J Dairy Sci* [Internet]. 2008;91(11):4414–23. Available from: <http://dx.doi.org/10.3168/jds.2007-0980>
 122. de Bem Oliveira I, Amadeu RR, Ferrão LFV, Muñoz PR. Optimizing whole-genomic

- prediction for autotetraploid blueberry breeding. *Heredity (Edinb)* [Internet]. 2020;125(6):437–48. Available from: <http://dx.doi.org/10.1038/s41437-020-00357-x>
123. de Bem Oliveira I, Resende MFR, Ferrão LF V., Amadeu RR, Endelman JB, Kirst M, et al. Genomic prediction of autotetraploids; influence of relationship matrices, allele dosage, and continuous genotyping calls in phenotype prediction. *G3 Genes, Genomes, Genet.* 2019;9(4):1189–98.
 124. Santantonio N, Jannink JL, Sorrells M. Prediction of subgenome additive and interaction effects in allohexaploid wheat. *G3 Genes, Genomes, Genet.* 2019;9(3):685–98.
 125. Larson G, Piperno DR, Allaby RG, Purugganan MD, Andersson L, Arroyo-Kalin M, et al. Current perspectives and the future of domestication studies. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2014;111(17):6139–46.
 126. Meuwissen THE, Hayes BJ, Goddard ME. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics.* 2001;157(4):1819–29.
 127. Lindenmayer A. Mathematical models for cellular interactions in development II. Simple and branching filaments with two-sided inputs. *J Theor Biol* [Internet]. 1968;18(3):300–15. Available from: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0022519368900805>
 128. Prusinkiewicz P, Lindenmayer A. *The Algorithmic Beauty of Plants.* Springer-Verlag; 1990.
 129. Ridley JN. Ideal phyllotaxis on general surfaces of revolution. *Math Biosci.* 1986;79(1):1–24.
 130. Douady S, Couder Y. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process part I: The spiral modes resulting from time-periodic iterations. *J Theor Biol* [Internet]. 1996;178:255–74. Available from: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022519396900247>
 131. Douady S, Couder Y. Phyllotaxis as a Dynamical Self Organizing Process Part II: The Spontaneous Formation of a Periodicity and the Coexistence of Spiral and Whorled Patterns. *J Theor Biol.* 1996;178(3):275–94.
 132. Douady S, Couder Y. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process part III: The simulation of the transient regimes of ontogeny. *J Theor Biol.* 1996;178(3):295–312.
 133. Fowler DR, Prusinkiewicz P, Battjes J. Collision-based model of spiral phyllotaxis. *Comput Graph.* 1992;26(2):361–8.
 134. Prusinkiewicz P, Erasmus Y, Lane B, Harder LD, Coen E. Evolution and development of inflorescence architectures. *Science (80-).* 2007;316(5830):1452–6.
 135. Owens A, Cieslak M, Hart J, Classen-Bockhoff R, Prusinkiewicz P. Modeling dense inflorescences. *ACM Trans Graph.* 2016;35(4).
 136. Godin C, Caraglio Y. A Multiscale Model of Plant Topological Structures. *J Theor Biol.*

- 1998;1–46.
137. Pradal C, Boudon F, Nouguier C, Chopard J, Godin C. PlantGL: A Python-based geometric library for 3D plant modelling at different scales. *Graph Models*. 2009;71(1):1–21.
 138. Boudon F, Pradal C, Cokelaer T, Prusinkiewicz P, Godin C. L-Py: An L-system simulation framework for modeling plant architecture development based on a dynamic language. *Front Plant Sci*. 2012;3(MAY).
 139. Pradal C, Dufour-Kowalski S, Boudon F, Fournier C, Godin C. OpenAlea: A visual programming and component-based software platform for plant modelling. *Funct Plant Biol*. 2008;35(10):751–60.
 140. Pradal C, Fournier C, Valduriez P, Cohen-Boulakia S. OpenAlea: Scientific workflows combining data analysis and simulation. *ACM Int Conf Proceeding Ser*. 2015;29-June-20.
 141. Lintermann B, Deussen O. Interactive modeling of plants. *IEEE Comput Graph Appl*. 1999;19(1):56–65.
 142. Boudon F, Prusinkiewicz P, Federl P, Godin C, Boudon F, Prusinkiewicz P, et al. Interactive design of bonsai tree models To cite this version : HAL Id : hal-00827461. 2013;
 143. Dror R, Shimshoni I. Using phyllotaxis for date palm tree 3D reconstruction from a single image. *VISAPP 2009 - Proc 4th Int Conf Comput Vis Theory Appl*. 2009;2(c):288–96.
 144. Isokane T, Okura F, Ide A, Matsushita Y, Yagi Y. Probabilistic Plant Modeling via Multi-view Image-to-Image Translation. *Proc IEEE Comput Soc Conf Comput Vis Pattern Recognit*. 2018;2906–15.
 145. Ubbens J, Cieslak M, Prusinkiewicz P, Stavness I. The use of plant models in deep learning: An application to leaf counting in rosette plants. *Plant Methods [Internet]*. 2018;14(1):1–10. Available from: <https://doi.org/10.1186/s13007-018-0273-z>
 146. Toda Y, Okura F, Ito J, Okada S, Kinoshita T, Tsuji H, et al. Training instance segmentation neural network with synthetic datasets for crop seed phenotyping. *Commun Biol [Internet]*. 2020;3(1):1–12. Available from: <http://dx.doi.org/10.1038/s42003-020-0905-5>
 147. Sievänen R, Godin C, De Jong TM, Nikinmaa E. Functional-structural plant models: A growing paradigm for plant studies. *Ann Bot*. 2014;114(4):599–603.
 148. Han L, Costes E, Boudon F, Cokelaer T, Pradal C, Da Silva D, et al. Investigating the influence of geometrical traits on light interception efficiency of apple trees: A modelling study with MAppleT. *Proc - 2012 IEEE 4th Int Symp Plant Growth Model Simulation, Vis Appl PMA 2012*. 2012;152–9.
 149. Braghieri RK, Gérard F, Evers JB, Pradal C, Pagès L. Simulating the effects of water

- limitation on plant biomass using a 3D functional-structural plant model of shoot and root driven by soil hydraulics. *Ann Bot.* 2020;126(4):713–28.
150. Cieslak M, Cheddadi I, Boudon F, Baldazzi V, Génard M, Godin C, et al. Integrating physiology and architecture in models of fruit expansion. *Front Plant Sci.* 2016;7(NOVEMBER2016):1–19.
 151. Donald CM. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica.* 1968;17(3):385–403.
 152. Yoshioka Y, Ohashi K, Konuma A, Iwata H, Ohsawa R, Ninomiya S. Ability of bumblebees to discriminate differences in the shape of artificial flowers of *Primula sieboldii* (Primulaceae). *Ann Bot.* 2007;99(6):1175–82.
 153. Campos EO, Bradshaw HD, Daniel TL. Shape matters: Corolla curvature improves nectar discovery in the hawkmoth *Manduca sexta*. *Funct Ecol.* 2015;29:462–468.
 154. Peng F, Campos EO, Sullivan JG, Berry N, Song B Bin, Daniel TL, et al. Morphospace exploration reveals divergent fitness optima between plants and pollinators. *PLoS One.* 2019;14(3):1–12.
 155. Policha T, Davis A, Barnadas M, Dentinger BTM, Raguso RA, Roy BA. Disentangling visual and olfactory signals in mushroom-mimicking *Dracula* orchids using realistic three-dimensional printed flowers. *New Phytol.* 2016;210(3):1058–71.
 156. Iwata H, Ebana K, Uga Y, Hayashi T. Genomic prediction of biological shape: Elliptic Fourier analysis and kernel Partial Least Squares (PLS) regression applied to grain shape prediction in rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS One.* 2015;10(3):1–17.
 157. Iwata H, Hayashi T, Terakami S, Takada N, Saito T, Yamamoto T. Genomic prediction of trait segregation in a progeny population: A case study of Japanese pear (*Pyrus pyrifolia*). *BMC Genet.* 2013;14.
 158. ケイシー・リース, チャンドラー・マクウィリアムス, 久保田晃弘[監], 吉村マサテル [訳]. *FORM+CODE -デザイン／アート／建築における、かたちとコード*. ビー・エヌ・エヌ新社; 2011.
 159. 秋庭史典. *あたらしい美学をつくる*. みすず書房; 2011.
 160. 秀雄岩崎. *〈生命〉とは何だろうか——表現する生物学、思考する芸術*. 講談社; 2013.