

論文の内容の要旨

生産・環境生物学専攻

平成30年博士課程入学

氏名 切江志龍

指導教員 岩田洋佳

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量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。