



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Study on multi-layer morphodynamics in plant organ formation using computational modelling
Author(s)	曳地, 究
Description	この博士論文の全文は利用可能日以降に公開されます。利用可能日以前の閲覧方法は https://www.lib.hokudai.ac.jp/dissertations/copy-guides/ をご参照ください。
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第16763号
Issue Date	2026-03-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k16763
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/99608
Type	doctoral thesis
File Information	HIKICHI_Kiwamu_abstract.pdf, 論文内容の要旨 https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/



学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士の専攻分野の名称： 博 士（農学）

氏名 曳 地 究

学 位 論 文 題 名

Study on multi-layer morphodynamics in plant organ formation using computational modelling

（数理モデリングを用いた植物器官形成における多階層の形態学的動態
に関する研究）

植物は周囲の環境に適応し、生存を確実にするために多様な器官形態を進化させてきた。葉の扁平化による効率的な受光面の形成や、果実による種子の保護など、器官の「形」はその機能と密接に関係しており、精密な形態形成の制御は植物の生存戦略において不可欠な要素である。本論文では、この形態形成プロセスが「器官内」と「器官間」の2つの階層によって形成されていることを提案する。

「器官内」の階層には、個々の器官に内在する発生プログラム、すなわち「自律的な成長制御」が存在する。この制御の特徴は、環境変動に対する頑健性である。気温、湿度、日長といった環境条件の変動に対しても、発生プログラムは成長を特定の目標形状へと導く。この性質は Waddington が提唱した **Canalization** の概念と合致するものであり、「自律的な植物器官形成」は機能的に最適な表現型を安定して生み出す役割を果たしている。さらに、器官形成は、細胞分裂や細胞伸長といった細胞レベルの現象が、組織の変形を経て、最終的な形状を構築するマルチスケールなプロセスである。したがって、「自律的な成長制御」の基盤には、細胞および組織レベルの成長の時空間的制御がある。

対照的に、「器官間」の階層には、発生中の器官とその周囲、特に隣接する組織や器官との相互作用が存在する。近年の研究では、隣接する組織との物理的な相互作用、すなわち「物理的制約」が器官の形態形成に重大な影響を与えることが明らかになっている。これは、最終的な器官形状が「自律的な成長制御」によって決定されるのではなく、「物理的制約」によっても形成されることを示唆している。

したがって、形態形成プロセスを理解するためには、1. 「器官内」において「自律的な成長制御」がいかに関細胞・組織レベルの成長動態を調節し、特定の形状を形成するか、2. その「自律的な成長制御」がいかにして「器官間」の「物理的制約」と相互作用するのか、という2つの側面を解明する必要がある。本論文の第2章では、ダイズ (*Glycine max*) の莢をモデル系として用い、「自律的な成長制御」における細胞・組織レベルの成長動態に焦点を当て、「器官内」の制御機構を調査した。対して第3章では、イネ (*Oryza sativa*) の葉を対象に、器官形成に対する「物理的制約」の影響を調査した。イネの葉は、新しい器官が古い器官の内側で成長するという「入れ子構造」の中で発生するため、空間的な「物理的制約」を受ける可能性がある。そして総合考察において、これら2つの視点を統合し、植物がいかにして「器官内」および「器官間」の階層を協調させ、機能的な器官形状を獲得しているかを論じる。

第2章では、ダイズの莢（果実）をモデルとして、「器官内」における自律的な成長制御メカニズムを解析した。1790年にゲーテが提唱して以来、「花器官や果実は葉が変形したものである」という相同性の概念は広く支持されてきたが、本研究における組織レベルの解析結果も、この古典的概念と一致するものであった。具体的には、莢の背側が腹側に比べて、近位遠位軸に沿って著しく伸長するという点である。これは、葉の発生において中央部が側方部と比べて近位遠位軸に沿って著しく伸長する性質と対応しており、莢の背側における伸長促進メカニズムが葉

と共通して保存されていることを示している。さらに、莢における背腹軸に沿った細胞面積パターンは、シロイヌナズナの葉で観察された細胞分裂ルールによって説明できることが明らかになった。

一方で、葉との相同性だけでは説明できない、莢固有の制御機構も見出された。それは、細胞分裂閾値の勾配方向の逆転と、種子形成部位における独自の細胞分裂制御である。シロイヌナズナの葉や花弁では、近位側（基部）から遠位側（先端）にかけて細胞分裂の閾値が増加する勾配が知られているが、ダイズ莢ではその勾配が逆転していた。加えて、種子形成部位において特異的に分裂閾値が低下するという現象も観察された。数理モデリングによる検証の結果、これらの独自ルールを導入することで、実際の莢における複雑な細胞面積パターンを再現できることが示された。結論として、ダイズ莢は「種子の保護」という固有の機能を実現するために、葉の成長プログラムを流用しつつ、新たな組織成長および細胞分裂ルールを獲得・改変してきたことが示唆される。本研究は、「器官内」の自律的な形態形成が、保存されたメカニズムと機能に応じた新規メカニズムの協調によって達成されることを示すものである。

第3章では、イネのねじれ葉変異体をモデルとし、「器官間」における「物理的制約」が形状決定に果たす役割を解析した。これまでイネでは複数のねじれ変異体が報告されてきたが、それらの多くは細胞骨格の変異を原因とするものであった。本研究は、マイクロCTスキャンを用いた三次元計測と数理モデリングにより、本変異体の葉の捻れが、葉身の形態的な左右非対称性に起因する「物理的制約」によって生じることを明らかにした。具体的には、葉に生じる構造的な左右非対称性が、成長中の葉身と、その周囲を取り囲む葉鞘との物理的な接触を引き起こしていた。数理モデルにおいて、これら物理的な接触を再現すると捻れた構造が形成された。この発見は、「器官間」の「物理的制約」が植物の成長パターンに干渉し、本来意図しない器官の形へと変調させることを示す重要な知見である。さらに、この知見はイネの発生進化についても新たな洞察を与えるものである。イネ科植物に見られる、古い葉鞘の中に新しい葉が形成される入れ子状の構造は、未熟な組織を保護する上で有利な戦略であるが、同時に内部で成長する器官に対して空間的制約を課している。本研究で示されたように、左右非対称性が構造的変異につながるという事実は、逆説的に、正常なイネの成長パターンは、この「器官間」の「物理的制約」に適応するために「左右対称性を維持する」という選択圧の下で進化してきたことを示唆している。WaddingtonのCanalizationの概念に通じるように、本研究の結果は、イネの「器官内」における自律的な形態形成が、物理的環境に適応し、器官形状を確実に形成するためのロバストなシステムとして構築されてきた可能性を支持するものである。

本論文では、ダイズの莢とイネの葉という異なる対象を用いた解析を通じ、植物器官の形態形成が、遺伝的にプログラムされた「器官内」の「自律的な成長制御」と、成長に伴って生じる「器官間」の「物理的制約」との動的な相互作用によって成立していることを明らかにした。第2章では、器官が特定の機能を発揮するために、共通の成長パターンを維持しつつも、内部の細胞分裂や成長規則を柔軟に改変・最適化している実態を浮き彫りにした。一方、第3章では、器官形状が隣接器官との物理的関係性によって規定される事実、そして発生プログラム自体が物理的環境に適応して進化してきたという視点が導かれた。結論として、植物は、自律的な成長制御による機能的な形状構築と、物理的環境との整合性を保つための適応を統合させることで、多様かつ機能的な器官を作り上げているのである。