



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_summary.pdf, 全文の要約



博士論文の要約

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)

第一章：序論

植物は、多様な環境において生存および繁殖のために、器官の多様な形を進化の過程で獲得してきた。例えば、光合成を担う葉が平坦な構造は、太陽光の受光効率を最大化することに寄与している。また、種子を包み込む果実は、外部環境のストレスから種子を保護するとともに、動物による種子散布を促進するために特定のサイズや形状へなっている。このように、植物器官の形はその機能と密接に結びついており、器官がどのようにして固有の形を作り上げるのか、すなわち器官形成プロセスの制御メカニズムを理解することは、植物の生存戦略の根幹を解明する上で重要である。

本論文では、この複雑な器官の形態形成プロセスが、2つの異なる階層、すなわち「器官内」と「器官間」にまたがって機能していることを提案する。

「器官内」には、個々の器官に内在する遺伝的な発生プログラム、すなわち「自律的な成長制御」が存在する。この制御における最も重要な特徴は、環境変動に対する頑健性である。気温や湿度といった環境変動下においても、植物の発生プログラムは一定の成長を維持し、その機能に最適な器官の形をつくる。さらに、この器官形成は細胞レベルの分裂や伸長が組織の変形を引き起こし、最終的な器官の形を決定するマルチスケールなプロセスである。すなわち、自律的な成長制御の基盤は、細胞・組織レベルの成長の時空間的制御にある。

「器官間」は、発生中の器官と、その周囲の環境、特に隣接する組織や器官との相互作用に関わる。器官は独立して形成されるわけではない。近年の発生学研究において、隣接する組織や器官によって課される物理的相互作用と定義される「物理的制約」も、器官の形態形成に大きな影響を与えることが強調されている。これは、器官形状が「器官内」の自律的な成長制御のみで決定されるのではなく、「器官間」の物理的制約との相互作用も関わることを示唆している。したがって、本論文では数理モデリングと三次元定量化解析を用いて、(1)「器官内」において細胞・組織レベルの成長がどのように時空間的に制御され特定の形状を構築するのか、(2)それが「器官間」の物理的制約とどのように相互作用するのか、という二つの側面を統合的に解明することを目的とした。

第二章：細胞および組織レベルの成長解析から見出された、ダイズ莢形成における細胞分裂ルール

第二章では、種子の保護・収容の機能を持つダイズ (*Glycine max* L.) の莢をモデルとして、「器官内」における自律的な成長制御の理解を試みた。

植物器官は多様な形を示すが、1790年にゲーテが提唱して以来、一部の器官においては互いに相同な器官であることを支持する研究結果が多く示されてきた。また、その器官の形は、細胞

レベルの変化が組織レベルの成長をもたらすという、マルチスケールなプロセスによって制御されている。したがって「器官内」における自律的な成長制御を理解するためには、器官形成におけるマルチスケールなプロセスを解明することが不可欠である。本章では、器官内階層の動態を理解するため、定量測定、ライブイメージング、および数理モデリングを組み合わせることにより、ダイズの莢形成における組織成長と細胞増殖を解析した。

組織および細胞レベルの成長解析の結果、ダイズの莢の成長過程には、シロイヌナズナの葉などで報告されている発生プロセスと共通する成長パターンや細胞分裂の規則が利用されていることが確認された。これは、莢の形成メカニズムの基盤として、葉と共通して保存されたプログラムが再利用されていることを示している。しかし一方で、葉との相同性だけでは説明できない、ダイズ莢固有の成長メカニズムも複数見出された。

ダイズは巨大な種子を生産する戦略をとっており、それを内部に収容するためには莢側にも物理的な空間的余裕が必要となる。結論として、ダイズ莢は「巨大な種子の収容と保護」という固有の機能を満たすために、進化の過程で葉の成長プログラムを流用しつつも、組織成長および細胞分裂に関する新規の規則を獲得し、自身のプログラムを改変・最適化してきたことが示唆された。本章は、植物器官の自律的な成長制御が、保存されたメカニズムと機能に応じて獲得された新規メカニズムとの協調によって達成されるという、「器官内」における自律的な成長制御の柔軟性を示すものである。

第三章：イネ捻れ葉変異体における葉身の左右非対称性と器官間物理的相互作用による捻れ発生メカニズム

第三章では、「器官間」における物理的制約が器官の最終的な形状決定にどのような役割を果たしているかを解明するため、イネ (*Oryza sativa* L.) の捻れ葉変異体を用いた解析を行った。イネ科植物は、新しく発生する葉が、すでに成長した古い葉の葉鞘に包み込まれるようにして成長する「入れ子構造」をとる。この構造は外部ストレスに対して弱い若い組織を保護する上で有利であるが、同時に発生中の新しい葉は限られた空間内で成長を行わなければならない。したがって入れ子構造は、周囲の古い組織から空間的な「物理的制約」を受けるというリスクをもつ。

これまで、イネにおいて葉が捻れる変異体の多くは、細胞骨格の異常による細胞自身の伸長方向の変化が原因であった。しかし、本研究で着目した変異体で観察される葉身の捻れは、葉身の左右非対称性に起因する「器官間」の物理的制約によって引き起こされていることが明らかになった。具体的には、古い葉の葉鞘に囲まれた発達中の葉身が左右非対称になることで、その発達中の葉身と周囲の葉鞘が物理的な接触が発生していた。数理モデルにおいて、この葉身と葉鞘の物理的な接触を再現したところ、捻れた構造を形成することが示された。さらに、この物理的な接触を取り除いた実際の植物では、捻れた葉身は形成されなかった。以上の結果から、本研究で用いた変異体で観察される捻れは、「器官間」の物理的制約によって生じると結論付けた。

本研究で明らかになった「器官間」の物理的制約の捻れ形成メカニズムは、イネ科植物の発生進化について新たな深い洞察を与えるものである。イネ科において葉鞘に囲まれた限られた空間内で捻れることなく正常な葉を展開するには、厳密に左右対称性でなければならない。すなわち、葉身の左右対称性は、効率的な受光面の形成に重要な扁平な形状を維持するために選択されてきた結果と考えられる。この知見は、イネの発生システムが、周囲の物理的環境に対しても適応し、正常な器官形状を保証するように進化してきたことを示すものである。

第四章：総合考察

本研究では、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、植物の器官形成プロセスが、「器官内」の自律的な成長制御と「器官間」の物理的制約という、二つの階層における動態な相互作用によって成立していることを明らかにした。

第二章におけるダイズ莢の解析からは、器官が特定の機能を獲得するために、葉から受け継いだ共通の成長パターンを基盤としつつも、自身の細胞分裂や組織成長のルールを柔軟に改変・最適化している実態が浮き彫りになった。これは、「器官内」における自律的な成長制御が、その器官の機能に応じて進化的な柔軟性を持つことを示している。

一方、第三章におけるイネ葉の解析からは、器官の最終的な形状が隣接する器官からの物理的制約によって強く規定される事実が導かれた。「入れ子構造」という限られた空間内で、正常な葉を展開するためには、成長過程で厳密に左右対称性を維持する必要がある。これは、植物の発生プログラムが、「器官間」の過酷な物理的環境に適応し、正常な器官形状を保証するための頑健性を獲得してきたことを示している。

結論として、植物の器官形成は、機能に応じた「器官内」における自律的な成長制御の適応と、「器官間」における物理的環境への適応という、二つの適応プロセスを統合させることで成立しているのである。本研究が提示した器官形成の進化に関する統合的な理解は、植物発生学の基礎概念を更新するものである。さらにこの細胞の動態から器官間の相互作用にまで及ぶ多層的な成長に関する包括的な理解は、変化する環境において植物の形態形成を予測し、制御するための基盤を提供するものである。