



Title	Geometry and mechanics of single apical stem cell-based meristem in the land plant morphogenesis
Author(s)	鎌本, 直也
Citation	大阪大学, 2026, 博士論文
Version Type	
URL	https://hdl.handle.net/11094/105656
rights	
Note	やむを得ない事由があると学位審査研究科が承認したため、全文に代えてその内容の要約を公開しています。全文のご利用をご希望の場合は、大阪大学の博士論文についてをご参照ください。

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

The University of Osaka

論文内容の要旨

氏 名 (鎌 本 直 也)	
論文題名	Geometry and mechanics of single apical stem cell-based meristem in the land plant morphogenesis (単一の頂端幹細胞が生み出す陸上植物の器官配置の理論的研究：幾何学・力学的な決定基盤の解明)
論文内容の要旨 基部陸上植物の螺旋的な器官配置を伴う体制は、単一の頂端幹細胞 (apical stem cell: AC) の繰り返し非対称分裂により確立される。四面体型のACはコケ植物などに広く見られ、自由表面と周囲の細胞との3つの共有壁を持つ。ACの非対称分裂における分裂面は細胞周期毎に120度回転して形成され、分化細胞を旋回的に切り出す (旋回分裂)。この分化細胞が茎の一部と一枚の葉を形成するため、分化細胞を単位としたモジュラーで螺旋的な体制が確立する。すなわち動物における触手や腕の配置が、基部陸上植物では単一の幹細胞の細胞分裂により決まる。ACの形状と分裂パタンの対応にも関わらず、ACにおいて分裂方向がどう決まるか、また多様な角度の器官配置がどのような角度の旋回分裂から生じるのか明らかになっていない。本研究では画像解析と数理モデルにより、3種の異なる器官配置の角度を示すコケ植物を用いて分裂面の旋回角度の推定を行った。さらに普遍的に見られる120度の旋回分裂が生じる幾何学的な仕組みを細胞形状や力学に着目して解明した。 1. 3種のセン類の器官配置の角度は旋回分裂の角度と一致する コケ植物セン類では種に応じて異なる角度の器官配置を持つ。ACの旋回分裂の旋回角度がこの器官配置の角度と定量的に対応するか検証するため、旋回分裂による分化細胞の配置を表す2次元の幾何学モデルを構築した。モデルの数値計算により、一定角度の旋回分裂においても分化細胞の配置の角度は再現性のある変動を示すことを明らかにした。これは共同研究者が取得した切片画像の測定結果を再現した。分化細胞の配置の角度とモデルのフィッティングにより、旋回分裂の角度と器官配置の角度が3種それぞれで対応することを示した。すなわち、旋回角度の多様性が器官配置の多様性を規定することを推定した。 2. 3次元多細胞発生モデルによる旋回分裂における分裂方向決定則の検証 円錐形状の分裂組織を扱った2次元の幾何学モデルにより、細胞の重心を通る最小の分裂面が選ばれるという最小分裂面則と円錐の曲率が旋回分裂を導くことが予測されている (Couturier et al., 2025)。私はACの3次元発生幾何学モデルを開発し、AC表面の曲率が3次元の最小分裂面則によりACのプロポーションの回転を通して旋回分裂を導くことを示した。幾何学モデルで見出した旋回分裂とその仕組みを現実の植物に近い細胞成長の下で検証するため、3次元多細胞発生力学モデルを開発した。一定の膨圧に駆動される細胞成長の下で最小分裂面則が旋回分裂を導くことを示した。さらに細胞にかかる張力が最大方向に沿った分裂面が選ばれるという最大張力則もまた旋回分裂を説明することを示した。2つの分裂則の比較を行った結果、最小分裂面則がACの自己相似性を保つのに対し、最大張力則はノイズに対して頑健に旋回分裂を維持することを示した。 これらの結果により、ACの3次元的な細胞形状や力学による分裂方向決定則が分裂方向の旋回を通して基部陸上植物のモジュラーな体制構築と3次元的な器官配置の対称性を説明することを示した。また今回開発した3次元多細胞発生力学モデルは3次元の細胞形状・細胞成長・細胞分裂を再現可能な初めての植物細胞モデルである。さらに細胞ベースのモデルであるため、遺伝子制御ネットワークや表層微小管など細胞生物学的な制御因子を導入可能であり、多様な発生現象の研究に応用可能である。	

論文審査の結果の要旨及び担当者

氏 名 (鎌本 直也)			
論文審査担当者	(職)		氏 名
	主 査	教授	柿本 辰男
	副 査	教授	近藤 侑貴
	副 査	教授	藤本 仰一
	副 査	講師	北沢 美帆

論文審査の結果の要旨

基部陸上植物では、葉などの器官が3次元にらせん状に配置される対称性が種を超えて広く現れる。この器官配置の発生過程に先立ち、茎頂に一つだけ存在する頂端幹細胞（apical stem cell: AC）の細胞分裂面が、細胞周期ごとに約120度旋回する。ACは隣接する分化細胞との三つの共有壁と一つの自由表面からなる四面体の形を持ち、分裂面が共有壁とほぼ平行に作られることから、細胞の幾何学的性質が旋回分裂の成立に寄与することが示唆されていた。しかし、旋回角度と器官配置の対応関係や、旋回分裂を生み出す幾何学的性質は理解されておらず、それらを定量的に解析・検証するための方法論開発も立ち遅れていた。

本博士論文において、まず、ACの旋回分裂と成長を通じて2次元の多細胞組織を構築する数理モデルが新たに開発された。その結果、コケ植物セン類3種が示す多様な器官配置の角度（開度）を実現する旋回分裂の角度が推定された。

この旋回分裂の仕組みに関して、これまでに、ACを含む茎頂メリステムを2次元曲面（円すい表面）で近似した数理モデル研究により、メリステムの曲率が高いとき最小分裂面則（分裂面の面積が最小）に従う細胞分裂から旋回分裂が生じることが報告されていた。本博士論文において、ACの3次元の幾何学的性質に基づき細胞が分裂・成長する幾何学モデル（3次元発生幾何学モデル）が開発された。その結果として、ACの自由表面の曲率と最小分裂面則に基づく旋回分裂が実現された。さらに、3次元の多細胞組織において細胞間に働く力学や幾何学的性質を計算する力学モデル（3次元多細胞発生力学モデル）が開発された結果、旋回分裂が現実に近い細胞分裂・成長の下で成立することが報告された。加えて、最小分裂面則の代わりに、最大張力則（細胞にかかる張力が最大の方向に分裂）に基づく旋回分裂が初めて示された。最小分裂面則はACの形の自己相似性を保つのに対して、最大張力則はノイズに対して頑健に旋回分裂を維持することが報告された。つまり、これら2つの細胞分裂面決定則が実現する旋回分裂は異なる機能特性をもつことが明らかにされた。

これらの結果に基づき、本博士論文では、ACの曲率に加えて、最小分裂面則あるいは最大張力則に従う細胞分裂面決定則により旋回分裂が実現し、ひいては、個体の対称性を規定するというユニークな仕組みが提唱されている。曲率や最小分裂面則は細胞の3次元形状から直接的に、最大張力則は細胞壁の局所曲率から間接的に検証できることが議論されている。加えて、本博士論文で開発された力学モデルは、これらの仕組みの背後にある候補因子（細胞骨格系、ホルモンなど分子の輸送・拡散、遺伝子発現、等）の働きを導入して検証できる。そのため、被子植物の胚発生など3次元の多細胞組織の形態形成を細胞形状および細胞分裂の仕組みに基づいて議論できる初めての数理モデルである。

よって、本論文は博士（理学）の学位論文として十分価値あるものと認める。