



Title	Theoretical Approach for the Developmental Basis of the Robustness and Stochasticity in Floral Organ Numbers
Author(s)	北沢, 美帆
Citation	大阪大学, 2015, 博士論文
Version Type	VoR
URL	<a href="https://doi.org/10.18910/52294">https://doi.org/10.18910/52294</a>
rights	
Note	

***Osaka University Knowledge Archive : OUKA***

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

Osaka University

## 論文内容の要旨

氏名 ( 北 沢 美 帆 )

## 論文題名

Theoretical Approach for the Developmental Basis of the Robustness and Stochasticity in Floral Organ Numbers  
(花器官数の頑健性とばらつきを生み出す発生基盤の理論的探究)

## 論文内容の要旨

被子植物の花器官の数は、植物の進化と強く連関している。真正双子葉植物は4または5の倍数個の花器官をもつ (四・五数性) のに対し、単子葉植物と基部双子葉植物の多くは3の倍数個の花器官をもつ (三数性)。本研究では、真正双子葉植物の中で早くに分岐したキンポウゲ科に注目し、真正双子葉植物が四・五数性の花を持つ傾向と発生過程の関係、花器官数のばらつきと発生過程の関係 (植物はどの過程をよく制御しているか) について、数理モデル・統計解析などの理論的手法で取り組んだ。花器官の発生初期過程を数理モデル化し、四・五数性は発生過程の特性として現れやすい配置であることを示した。キンポウゲ科イチリンソウ属・キンポウゲ属を中心に花器官数のばらつきについて野外調査を行い、統計量を計算することで、各種または属ごとに特有の数でのみばらつきが小さくなり、それ以外の数ではばらつきが大きくなることを発見した。この時に得られた花器官数の頻度分布は、花器官原基の発生運命を決める遺伝子の発現境界が揺らぐと仮定したモデルが最もよく説明した。

## 1. 葉序モデルを発展させた花器官原基配置モデル (花器官配置モデル)

イチリンソウ属などの花発生では、花器官原基が1個ずつらせん順に形成され、開花時には複数の花器官が中心からほぼ等距離に並ぶ。中心からほぼ等距離にある器官群をwhorlと呼び、各花は複数のwhorlから成る。葉序の輪生と異なり、花のwhorlを構成する複数の原基の間では中心からの距離がややばらつく (以下、準輪生配置)。らせん状の原基形成は葉序の数理モデルで説明されるが、多くの葉序モデルは原基形成後の成長を一定の方向・速度と仮定しているため、らせん状の原基形成から準輪生配置は得られない。そこで、葉序モデルの条件 (既存の原基による新しい原基形成の抑制と一定の時間間隔での原基形成) に加え、原基間の反発と時間的な抑制の減少を仮定した。この数理モデルを数値計算した結果、原基間に恒常的な反発的相互作用がある時、準輪生配置がらせん順の原基形成から自発的に現れることを見出した。各whorl内の原基数が4, 5, 8個となる配置は、6, 7個の配置にくらべ広いパラメータ範囲で現れた。また、時間的な抑制の減少があるとき、五数性の配置がより広いパラメータ範囲で現れた。モデルから得られた花器官配置はナデシコ科*Silene coeli-rosa*の花弁、萼片の実測値 (Lyndon, 1978) と定量的に一致した。

## 2. 花器官数のばらつきの野外観察と統計的解析

キンポウゲ科の花被片数をはじめとする複数の種・花器官について野外観察を行い、各花器官数の頻度を複数の地域で調査し、花器官数の平均と標準偏差を算出した。多数の頻度分布の平均と標準偏差の関係を見ると、キンポウゲ科キンポウゲ属の花被片数の標準偏差は平均が3, 5, 8の時のみ0に近づき、これらの数から離れるにつれて大きくなる傾向にあった。つまり、キンポウゲ属の個体群全体で花被片数のばらつきがなくなる数は3, 5, 8個に限られ、それ以外の数には必ずばらつきが生じることがわかった。一方、同科イチリンソウ属は平均が5のときに標準偏差が0に近づく群と、平均が6のときに0に近づく群に分けられた。

## 3. 頻度分布からのばらつきの起源の推定

発生過程における花器官数のばらつきの起源として、花器官配置モデル・先行研究・野外観察をもとに、(1) 花器官配置モデルのパラメータのゆらぎ、(2) 原基の分裂・挿入によるばらつき (Bachmann and Chamber, 1978によりポアソン分布に従うとされた)、(3) 花器官原基の発生運命の確率的变化 (ホメオシス; 同心円状に発現する発生運命決定因子の発現境界のゆらぎ)、の三者を想定した。三者それぞれ数理モデル化し、野外で観察した頻度分布に最小二乗法を用いてフィッティングして、最もよく説明するモデルを統計的モデル選択法により決定した。キンポウゲ科の花被片数のばらつきの多くは、ホメオシスに基づくモデルにより最もよく説明された。一方、Bachmannらによって計測された、キク科*Microseris*属の種間雑種の冠毛 (萼由来) 数の頻度分布はポアソン分布がよりよく説明した。この結果から、ばらつきの発生起源は頻度分布に反映されることが示された。

## 論文審査の結果の要旨及び担当者

氏 名 ( 北 沢 美 帆 )			
	(職)	氏 名	
論文審査担当者	主 査	教授	柿本 辰男
	副 査	教授	上田 昌宏
	副 査	教授	菊池 誠
	副 査	准教授	藤本 仰一

## 論文審査の結果の要旨

北沢美帆さんは、生き物の形の最も基本的な特徴のひとつである器官の数に興味を持ち、器官を特定の数に決める性質（頑健性）、および、同種個体間で数がばらつく性質（確率性）について、数理モデルの数値計算と解析計算および実データの統計解析を組み合わせた研究を行った。数を決める仕組みについては、葉序の数理モデルを拡張して、花器官がほぼ同心円に配置する（準）輪生配置の数理モデルを提案し、ナデシコ科の花器官配置を定量的に再現した。双子葉植物で優勢に現れる4数性および5数性の輪生配置が現れるための発生過程の2つの特徴を計算機実験から発見し、それらの責任因子が持つべき遺伝子発現の時空間パターンと遺伝子変異が器官配置に及ぼす影響とを予測した。器官の数のばらつきについては、野外の花の集団内において、頻度分布を様々な種および器官について網羅的に測定するとともに、過去約100年間に出版された論文のデータも収集した。系統ごとあるいは器官ごとに成立するばらつきの特徴を明らかにするために、器官の数の平均値と標準偏差の間に成り立つ性質をまず調べた。その結果、キンポウゲ科の萼片と花卉の数の標準偏差は平均値の1/2乗に比例するのに対して、キンポウゲ科の雄しべや雌しべやキク科の舌状花の数の標準偏差は平均値の1/2乗に比例は比例しないが高い相関を持つことを発見した。前者と後者のどちらの場合についても、これらのばらつきの性質を生み出す発生過程の原因はホメオシスであることを、ばらつきの実データに対する統計的モデル選択法を通じて予測した。このホメオシスは、前出の花器官の（準）輪生配置に加えてホメオティック（器官運命決定）遺伝子の発現境界の個体間でのばらつきから導かれることを本論文で提案した。この発現境界のばらつきは、キンポウゲ科の花弁と萼片の場合には正規分布に従う一方で、キンポウゲ科の雄しべや雌しべやキク科の舌状花の場合には対数正規分布に従うことを予測した。すなわち、花器官数の確率性には、系統および器官ごとに2つの特徴があることを初めて示し、それぞれ、発生過程（花器官配置）で生じる確率性に起因するモデルを提案できた。本論文全体としては、真正双子葉植物の多様な系統群における花器官数の頑健性と正確性を統一的に理解する視点の一つを、花器官の（準）輪生配置に基づき提案できた。

博士論文の執筆内容については、自身が明かにしたことにフォーカスして明瞭に書かれている。公聴会での発表は分かりやすく、質疑応答にも的確に答えていた。原著論文も2報（1報出版、1報受理）ある。以上のことから、本学の博士論文に十分に値すると判断した。