

花器官配置の進化過程の解明に向けた数理モデルの構築

大阪大学全学教育推進機構 北沢美帆

Miho Kitazawa

Center for Education in Liberal Arts and Sciences, Osaka University

1 植物形態学における理論研究

数学を用いて植物形態を理解しようとする試みの代表例として、Phyllotaxis（葉序；葉の付き方）についての研究が挙げられる [1]。葉序のパターンは多くの植物で共通していることから、統一的な理論で説明できることが期待され、数学による記述が試みられてきた。特にらせん葉序は、いわゆる花の咲く植物である被子植物から、松ぼっくりのような裸子植物、さらにはスギゴケなどコケ植物まで、陸上植物の広い範囲で見られる。なぜ陸上植物で共通した葉序が見られるのだろうか？この問いに答えるにあたっての一つの考え方として、機能面でのメリットが挙げられる。たとえば、今日最も多く見られるタイプのらせん葉序は、葉が重なりにくく、日光を有効に受けられるというメリットがある。別の考え方として、形成メカニズムが多くの植物で共通しているため、という可能性もある。例えば最密充填の問題として考えたり、発生過程のダイナミクスを数理モデル化すると、自然界に多く見られるタイプの葉序が安定に現れることが知られている。後者に基づくと、植物の形態形成過程の特性により、共通したパターンに落ち着くのは不思議ではないと言える。こうした植物形態の理論研究の視点から、今日の植物学に対し、どのような提案ができるだろうか。

2 花の数性の数理モデル

植物の花の形態に関する古来の謎の一つに、花形態を特徴づける「数性」が特定の数に限定される、というものがある。花は花被片（花弁、萼片）、雄蕊、雌蕊といった、複数の花器官の集合である。一つの花における花器官の配置は、多くの場合、同心円状である。通常、各同心円には同一の花器官が並び、それぞれの同心円を構成する花器官の数は種ごとに決まっている。特に萼片や花弁の一周上の数が、花器官の構成の基本となる数、すなわち数性となる。この花器官の基本数として最も多いのは真正双子葉植物に見られる五と単子葉植物に見られる三で、次いで四や二が多く、他の数、特に七数性を示す植物は稀である。

それでは、特定の数性をもつことが植物にとって何らかのメリットとなるのだろうか。例えば数を安定に制御することが、特定の送粉者との相互作用を安定化する、というシナリオはあり得る。しかし特定の数性でなければ送粉者が来ないわけではないし、逆にそうした事実があるならば、送粉者との共進化により多様な数性が表れていても良いのではないか。なぜ、花の数性は少数のタイプに限定されるのだろうか。

私たちはこの問いに対し、葉序の研究と同様のアプローチを試みた [2]。花は葉の相同器官であることが知られている。葉が茎頂分裂組織の縁に盛り上がるドーム状の葉原基からできると同様に、花器官は花芽分裂組織の縁に盛り上がる花器官原基から形成される。葉序、すなわち葉原基のパターン形成についてのモデルの多くは、「新しい原基の形成位置が既存の原基による抑制によって決まる」という観察に基づく仮定のもとに設計されている（Inhibitory field model）。Inhibitory field modelの代表例として Douady と Couder による数理モデル（以下 DC1 モデル） [3] がある。DC1 モデルでは、既存の原基による抑制に依存した新しい原基の形成位置の決定と、先端成長による茎頂からの遠心移動の二つのプロセスの繰り返しによってパターン形成がシミュレーションされる。シンプルな設定から多様な葉序パターンを再現でき、扱いやすく応用のきくモデルである。

私たちは DC1 モデルに、新たな仮定を二つ加えた。一つは既存の原基からの抑制が原基が古くなるにつれて変化すること、二つ目は相互反発によってすべての原基の位置が常に調整されることである。前者は原基の成長に伴う性質の変化、後者は原基の化学的な境界の形成や原基間の物理的接触を考慮している。これらの過程は葉序のパターン形成でも存在するが、葉の間の茎がよく成長する葉序と異なり、先端成長が小さく器官間の距離が近い花ではこういった要素が無視できなくなると考えた。この二つの仮定を加えて数値計算を行ったところ、四、五数性がパラメータ変化に対して安定であった [2]。すなわち、発生過程のダイナミクスの当然の帰結としてらせん葉序が安定的に現れるのと同様に、花発生のダイナミクスを考えると特定の数性が安定的に現れることが示唆された。

パラメータ変化に対する安定性が自然界に広く見られる形態を説明する、という考え方に対しては、そのパラメータ自体に対し特定の値しか取れないよう何らかのバイアスがかかっている、という反論が可能だ。葉序と花の数性に共通する主要パラメータの一つに、分裂組織のサイズがある。分裂組織のサイズは実測可能であり、分裂組織のサイズが変化する変異体が知られている [4]。植物自身はたしかに分裂組織のサイズを制御しているが、遺伝的な変異によってサイズが変化し得るとともに、種間でのサイズ差も存在する。よって、この場合については、とれるパラメータの値が限られているのではない、と答えることができる。ただし、分裂組織のサイズに対して強い淘汰が働いていて、発生過程においても厳密に制御されている、という可能性は否定できない。いずれにしても、発生過程のダイナミクスの安定性が広い系統群で共通してみられる形態を支えている、という視点は、植物形態の進化を理解する上で無視できないものだろう。

3 多様な花発生の再現：マメ科を例に

ここまで、植物の形態に関し、数理モデルを用いて発生のダイナミクスに基づく提案ができることを見てきた。それでは、より細かな個別の事象に関しても何らかの提案ができるだろうか。その一例として、花の対称性に注目し、属・種レベルの系統関係についての示唆が行える可能性を紹介する。

花は被子植物の生殖器官であり、花の形態は被子植物の進化に大きな影響を与えてきた。中でも花の対称性は、送粉者との相互作用を制御し、生殖の成功を左右する要因となり得る。花の対称性は、大別すると放射相称と左右相称に分けられる。左右相称花は、送粉者と対応した背腹軸（あるいは花序の主軸に対する向背軸）について左右対称性を示し、背腹方向には非対称性を示す（図 1）。左右相称花は、昆虫など送粉者の接触部位や行動の制御、送粉者の選別などにより、特定の送粉者との安定的な関係を築くことができる。そのため、左右相称花の系統は爆発的な種分化を示すことが多い [5]。ここで注目するマメ科は、ジャケツイバラ亜科の一部などを除いて、左右相称花をもつ。それでは、左右相称性はどのような発生過程の変化により確立されてきたのだろうか。



図 1: マメ科の左右相称花

左右相称花の分子生物学的研究は、主にキンギョソウ *Antirrhinum majus* を用いて行われてきた。古来、整正花 (peloria) といって、本来左右相称になるべき花が放射相称花化する現象が知られていた。キンギョ

ソウの整正花は、放射相称になるだけでなく、本来5個ずつあるはずの花弁と萼片の数が1個増え、6個ずつになる。この原因遺伝子として発見された *CYCLOIDEA* は、向軸側（背側）に限定された発現を示す。また、整正花変異体では背側の原基数が増えることから、*CYCLOIDEA* が背側限定的に原基形成を抑制する可能性が示唆された [6]。

CYCLOIDEA の発現パターンと左右相称性の関連は、キンギョソウだけでなく、マメ科を含む被子植物の多くの種で観察されている [7]。また、特定の位置における原基形成抑制は Douady & Couder による葉序の数理モデルに簡単に導入できるので、背腹軸に沿った原基形成抑制勾配により花器官の発生パターンがどのように変化するかシミュレーション可能だ。ただし、らせん葉序と異なり、左右相称花の花発生では複数の原基が同時に出現することが観察されている。すると一定時間ごとの原基出現を仮定した DC1 モデル [3] ではなく、既存原基の抑制がある閾値を下回ったときに新原基が出現するという仮定を置くことで原基の同時出現が可能となるモデル [8]（以下、DC2 モデル）が相応しい。

マメ科の花発生に話を戻すと、花器官の配置および発生順には多様なパターンがあり、花の左右相称性との関連がみられる [9]（図 2）。左右相称花と放射相称花が混在するジャケツイバラ亜科ではらせん順の萼片発生がみられる一方、マメ科の中でも特に安定な左右相称性がみられるマメ亜科では基本的に腹側（背軸側）から一方向に発生が進むことから、花器官の発生順の変化がマメ亜科における安定な左右相称性の確立に影響したと考えられている。しかし、マメ亜科の中でも、*Adesmia* の逆転した一方向発生 [10]、*Amburana* の二方向発生 [11] など、特殊な発生パターンを示す属もある（図 2）。これらの属では、萼片の発生パターンが属内で共有される一方で花卉の発生パターンに種間の違いがあり、花器官の発生順が属間や属内の細かな分類に使えることが期待されている [10]。

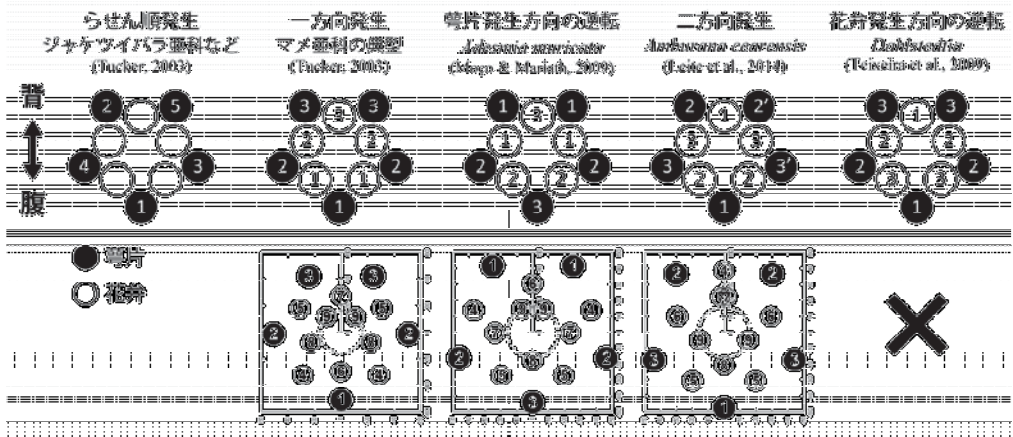


図 2: マメ科の萼片・花卉発生順（上段）と数値計算の結果（下段）。数字は発生順を示す（上段は花器官（萼片・花卉）の種別ごと、下段は全ての花器官の通し番号）。ジャケツイバラ亜科の花弁の発生順は多様であるため表示していない。なお、一方向性の発生において、萼片と花卉、花卉と雄蕊など、連続する花器官の発生順は前後することがある。2 と 2'、3 と 3' は連続的にできるが、左右のどちらが先にできるかには個体差がある。

CYCLOIDEA から推測される、背腹軸に沿った原基形成抑制は、マメ亜科の多様な花器官の発生順を再現できるのだろうか？DC2 モデルに背腹軸に沿った原基抑制勾配を導入して数値計算を行ったところ、マメ亜科で典型的に見られる一方向性の発生 [9]、*Adesmia* および *Amburana* に見られる萼片の発生順の変化 [11, 10] は、花卉の発生順を含めて再現できることが分かった（図 2）。以上の三例については、パラメータ空間上で連続はしていないが、背腹軸に沿った原基形成抑制の変化のみで切り替えられることが分かった。今後、主要パラメータと実測可能な特徴との対応付けを進めるとともに、発生パターンの違いをパラメー

タの変化の程度で示すことができれば、系統的な近さを示す指標として使える可能性がある。

現在再現できていない発生パターンとして、*Dahlstedtia* [12] のように花卉の発生順が逆転する花発生が挙げられる (図 2 右端)。また、マメ科の進化の中で左右相称性がどのように安定的に確立したかを理解するには、マメ亜科より広い範囲の検討、特にジャケツイバラ亜科などに見られるらせん順の発生とマメ亜科の一方方向性の発生を切り替えるパラメータの探索を行う必要がある。これらの変化を引き起こすパラメータがわかれば、マメ科の左右相称性確立の進化シナリオが見えてくるだろう。

4 まとめ

植物形態学においては、葉序パタンの数学的記述に代表されるように、理論研究が盛んに行われてきた。近年、数理モデルによる研究により、らせん葉序など自然界に安定に見られる形態が、発生過程のダイナミクスの当然の帰結であるという提案がなされてきた。葉序の数理モデルを応用すると、花の数性が特定のタイプに限られるという古来の謎も、発生過程の特性によって説明できた。個別の現象に関していえば、マメ科に見られる多様な花発生を葉序の数理モデルの応用により再現することができ、系統関係の指標として使える可能性が示された。今後、花の対称性など花形態の大きな変化を引き起こした発生パラメータを推定することで、花の発生進化の解明に貢献できるだろう。

参考文献

- [1] Irving Adler, Denis Barabe, and Roger V. Jean. A history of the study of phyllotaxis. *Annals of Botany*, 80:231–244, 1997.
- [2] Miho S Kitazawa and Koichi Fujimoto. A dynamical phyllotaxis model to determine floral organ number. *PLoS Computational Biology*, 11(5):e1004145, 2015.
- [3] S. Douady and Y. Couder. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process part I: The spiral modes resulting from time-periodic iterations. *Journal of Theoretical Biology*, 178(3):255–273, 1996.
- [4] Heiko Schoof, Michael Lenhard, Achim Haecker, Klaus FX Mayer, Gerd Jürgens, and Thomas Laux. The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes. *Cell*, 100(6):635–644, 2000.
- [5] Risa D. Sargent. Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1539):603–608, 2004.
- [6] Da Luo, Rosemary Carpenter, Coral Vincent, Lucy Copesey, and Enrico Coen. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature*, 383(6603):794–799, 1996.
- [7] Lena C Hileman. Trends in flower symmetry evolution revealed through phylogenetic and developmental genetic advances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1648):20130348, 2014.
- [8] S. Douady and Y. Couder. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process part II: The spontaneous formation of a periodicity and the coexistence of spiral and whorled patterns. *Journal of Theoretical Biology*, 178(3):275–294, 1996.
- [9] Shirley C Tucker. Floral development in legumes. *Plant Physiology*, 131(3):911–926, 2003.
- [10] Maria Cecília de Chiara Moço and Jorge Ernesto de Araujo Mariath. Comparative floral ontogeny in *Adesmia* (leguminosae: papilionoideae: Dalbergieae). *Australian Journal of Botany*, 57(1):65–75, 2009.
- [11] Viviane Gonçalves Leite, Simone Padua Teixeira, Vidal Freitas Mansano, and Gerhard Prenner. Floral development of the early-branching papilionoid legume *Amburana cearensis* (leguminosae) reveals rare and novel characters. *International Journal of Plant Sciences*, 176(1):94–106, 2014.
- [12] Simone de Pádua Teixeira, Neusa Taroda Ranga, and Shirley C Tucker. Inflorescence and floral development of *Dahlstedtia* species (Leguminosae: Papilionoideae: Millettieae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204(10):769–781, 2009.