

# 植物の葉序の規則性

6年A組 山田莉彩

指導教諭 櫻井 昭

## 1. 要約

これまで私は植物の形態にみられる数学的な規則性について研究してきた。特に私は植物の葉序、つまり葉のつき方の規則性について興味を持った。これまでの研究で、植物の葉序の回転角は黄金角なのではないかと考えたが、前回までの研究で黄金角であると断定するには至らなかった。そこで本研究では葉の発生の仕組みから葉序がどのようなパターンを描くのかを求めるため、植物の葉序の数理モデリングを行った。オーキシンが葉の原基に与える影響から、原基が等速直線運動および等加速度直線運動で動くモデルをそれぞれ考案し、**Mathematica** というソフトを用いて葉序のパターンを表現し、パラメータを変化させシミュレーションを行った。結果、パラメータの値によって植物の成長戦略を読み取ることができるということが示唆された。

キーワード 葉序 茎頂分裂組織 シュート 原基 オーキシン

## 2. 研究の背景と目的

植物には美しい幾何学的な形態を持つものがある。ヒマワリやアロエ、ロマネスコといったものがその代表例である。特に私は植物の葉序、つまり葉のつき方の規則性について興味を持った。そこで私は葉序の規則性はどのようなものに由来するのか、規則性を持つことで植物に一体どのようなメリットがあるのか、ということについて調べることにした。

まず私は、黄金角が植物の葉序に関係するのではないかと考え、葉と葉の間の角度を直接測ることで角度の分布を調べたり、植物の切片から維管束という組織の本数を数えることによって回転角を算出したりした。しかし、どちらのアプローチも失敗に終わり、黄金角であると断定するには至らなかった。

そこで、直接測って回転角を求めるのではなく、葉の発生の仕方を理論的に説明できれば、葉序の規則性が何に由来するのか分かるのではないかと考え、植物の葉序を数学的にモデリングすることにした。

## 3. 研究内容

### 3.1 先行研究

セイタカアワダチソウの葉の回転角が黄金角に従っていると考えて、標本を採集し回転角の計測を行ったが、黄金角  $137.5^\circ$  に近似しているとは断定できなかった。

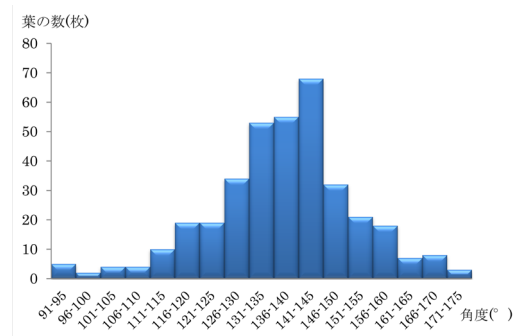


Fig.1 葉の回転角の分布

## 3.2 葉序モデルの構築

### 3.2.1 植物の葉の発生

数理モデルを考案するにあたって、私は植物の葉が発生するシステムに着目した。植物体の先端部分である、シュートと呼ばれる部分には、茎頂分裂組織という分裂組織が存在する。茎頂分裂組織では植物の体細胞が発生しそれが繰り返されることにより植物体は成長してゆく。茎頂分裂組織には植物体を構成する体細胞だけでなく、成長して葉となる葉原基とよばれる細胞の塊も発生する。ここで生み出された原基は、様々な要因によってその位置が決定され、一定の間隔で発生する。植物のシュートでは、特にオーキシンと呼ばれる植物ホルモンが作用すると考えられている。このオーキシンは原基から放出され、新しい原基の発生を阻害するという作用を持つ。このため、古い原基のまわりに新しい原基が発生しにくくなる。つまり、オーキシンの濃度勾配によって新しい原基が発生すると考えられている。

#### 3.1.2 仮定

葉の発生をモデル化するため、3.1.1 で示した葉が発生する仕組みの生物学的知見に基づき葉の発生する仕組みを単純化した。その際に以下の4つの条件が葉の発生に関与すると仮定した。

- ① 葉の原基(葉になる前段階のもの)は、シュートにある茎頂分裂組織の細胞分裂によって発生する。
- ② 茎頂分裂組織では、新たな原基が発生するときにオーキシン(植物ホルモン)が作用する。
- ③ オーキシンは新しくできた原基から放出される。

- ④ オーキシンには次の原基の形成を阻害する効果がある。

つまり、オーキシンが次に作られる原基、即ち次に出る葉の位置を決定していると仮定して、その仮定をもとに葉序の数理モデルを考案した。

#### 3.1.3 設定

3.1.2の葉の発生に関する4つの条件から、葉序の数理モデルを考案する上で5つの設定を設けた。

- ① シュートを上から見て、極座標平面と考える。
- ② 茎頂分裂組織を円、原基を点とみなし、その円周上の任意の地点から新しい原基(点)が発生する。
- ③ 原基はできた地点からその地点の円の接線と垂直に(法線方向に)円から離れていくように移動する。
- ④ 既に発生している原基に対して、他の原基からの影響が最も小さい位置(他のどの原基からも遠い位置)に新しい原基は発生する(Fig.2)。他の原基からの影響が最も小さい位置とは、他のすべての原基からの距離の逆数の和が最小になる位置と定義した。例えば Fig.2 の場合、 $X_3$  の位置を決定するのに各点から引かれた3本の直線のそれぞれの距離の逆数を求め、その和が最小になるときに  $X_3$  の位置が決定されるとする。
- ⑤ パラメータを設定する。

以下、この5つの設定を満たすように原基(点)は動き、葉序のパターンを形成すると考えた(Fig.3)。

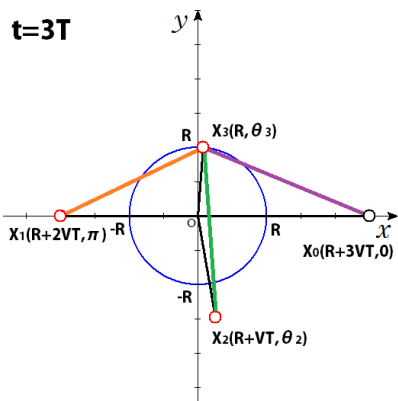


Fig.2 他の原基からの影響が小さい位置

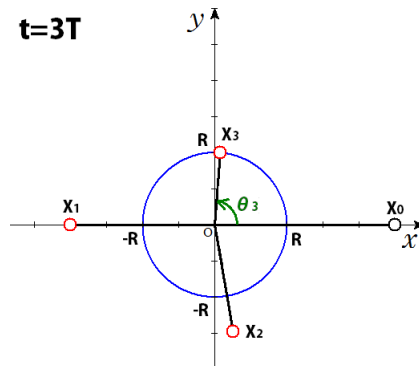
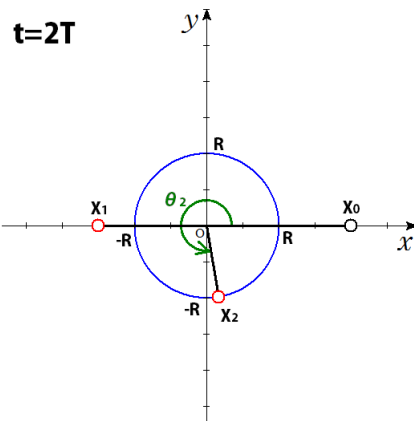
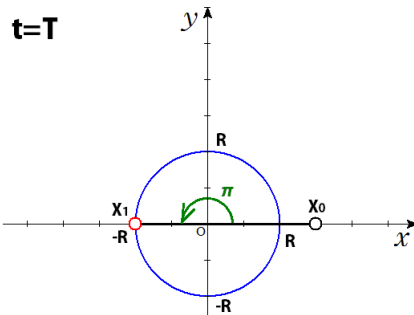
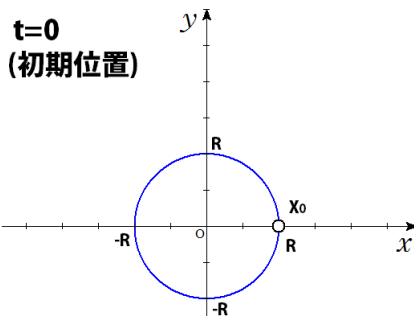


Fig.3 原基の動きのモデル化 (t=0 から t=3T まで)



この設定を用いて原基の動きを表したものが Fig.3 である(等速直線運動の場合)。具体的に原基がどのように発生し動いていくのかを、原基が 3 つ発生するまでの動きで座標を使って説明する。

t=0(初期位置)のとき、原基は座標中の茎頂分裂組織の円上に 1 つあるとする。原基は一定の周期で発生するので、t=T で新しい原基が発生しその間古い原基は円から離れるように法線方向に移動する。新しい原基はオーキシンの効果によって既にある原基から最も遠い位置に発生するため、このときはちょうど反対側、つまり  $\pi$  回転した位置の円周上に新しい原基は発生する。t=2T のとき、すでにある 2 つの原基は茎頂分裂組織から遠ざかる。初めからある原基は t=T のときに発生した原基よりも茎頂分裂組織から離れているので、t=2T で発生する原基はオーキシンの影響の少ない、つまりより遠い方である X0 に近づく。このように、新しい原基の位置は既にある 2 つの原基の位置関係によって決定される。同様に、t=3T のときも既にある 3 つの原基の位置関係によって新しく発生する原基の位置が決定される。

以後、このような設定で点は動き、葉序のパターンを形成してゆくと考えた。

### 3.3 考案したモデル

#### 3.2.1 モデル 1: 等速直線運動

3.1.3 設定③の、原基の移動する運動を等速直線運動とみなした。これは、等速直線運動がモデル化の際に最もシンプルな運動だと考えたためである。

設定⑤のパラメータ設定では

$$f(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_{n-1}) = \sum_{k=0}^{n-1} \frac{1}{\sqrt{R^2 + \{R + (n-k)VT\}^2 - 2R\{R + (n-k)VT\} \cos(\theta_n - \theta_k)}}$$

が最小の値をとるときの角  $\theta_n$  を求めることによって決定する。

#### 3.2.2 モデル 2: 等加速度直線運動

モデル 1 で仮定した「原基が発生し運動をし始めるとき、初速を持たないものが急に等速で運動を行う」ということは現実的に起こりにくい。そこで、3.1.3 設定③の、原基の移動する運動を等加速度直線運動とみなし、原基の動きは速度が一定の等速直線運動ではなく加速度を持った等加速度直線運動と設定し数理モデル化を行った。

設定⑤のパラメータ設定では

$$f(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_{n-1}) = \sum_{k=0}^{n-1} \frac{1}{\sqrt{R^2 + [R + \frac{1}{2}a\{(n-k)T\}^2]^2 - 2R[R + \frac{1}{2}a\{(n-k)T\}^2] \cos(\theta_n - \theta_k)}}$$

が最小の値をとるときの角  $\theta_n$  を求めることによって決定する。

#### 3.2.3 モデル 3: 影響する原基を制限

モデル 1、2 では新しい原基形成にすべての原基が関わると考えてシミュレーションを行った。一方、オーキシンには下から上には移動しにくいという極性がある (Fig.4)。

そのため、ある程度原基が茎頂分裂組織から下方に遠ざかってしまうと古い原基が

V : 原基の移動する速度

T : 原基が発生する周期

R : 茎頂分裂組織の半径

と設定した。

このモデルでの原基の座標は、時刻  $t=nT$  で  $k$  番目に発生した原基の座標を極座標平面で表すと

$$X_k(R + (n-k)VT, \theta_k)$$

と表される。原基の回転角  $\theta_n$  の決定法は

a : 原基の移動する加速度

T : 原基が発生する周期

R : 茎頂分裂組織の半径

と設定した。

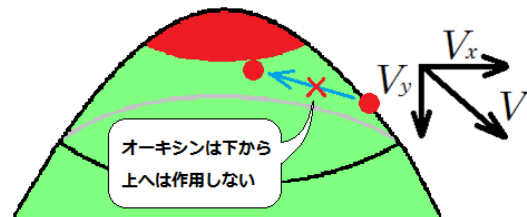
このモデルでの原基の座標は、時刻  $t=nT$  で  $k$  番目に発生した原基の座標を極座標平面で表すと

$$X_k\left(R + \frac{1}{2}a\{(n-k)T\}^2, \theta_k\right)$$

となり、

原基の回転角  $\theta_n$  の決定法は

Fig.4 オーキシンの極性



放出するオーキシンは新しい原基に対して作用せず、新しい原基の形成には影響しな

い。言い換えると、鉛直方向の成長速度  $V_y$  が速いとき、新しい原基の発生に関する原基の数は少なくなるということが言える。そこで新しい原基の発生に関する原基の数を制限しモデル化を行った(Fig.5)。

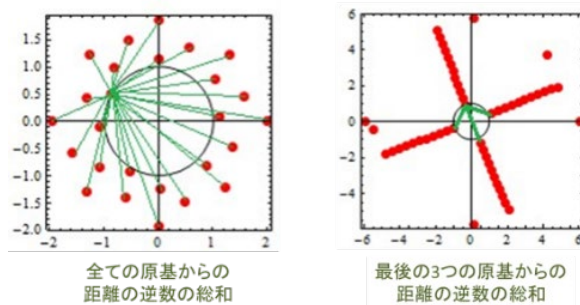


Fig.5 原基の数の制限

パラメータ設定ではモデル 1 の等速直線運動モデルと同様に

$V$  : 原基の移動する速度

$T$  : 原基が発生する周期

$R$  : 茎頂分裂組織の半径

$x$  : 原基の発生に関する原基の数

$$f(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_{n-1}) = \sum_{k=n-x}^{n-1} \frac{1}{\sqrt{R^2 + \{R + (n-k)VT\}^2 - 2R\{R + (n-k)VT\} \cos(\theta_n - \theta_k)}}$$

が最小の値をとるとき、角  $\theta_n$  を求めることによって決定する。

と設定した。

このモデルでの原基の座標は、時刻  $t=nT$  で  $k$  番目に発生した原基の座標を極座標平面で表すと

$$X_k(R + (n - k)VT, \theta_k)$$

と表される。原基の回転角の決定法は

### 3.3 平面モデルのシミュレーション

#### 3.3.1 解析方法

3.1.3 の設定から、原基の運動を仮定し数式化することで上から見た葉のつき方(葉序のパターン)と、何のパラメータがパターンの形成に依存しているのかを求めた。設定④で、「最も遠い位置」を「他のすべての原基からの距離の逆数の和が最小になる位置」と定義したため、原基(点)の位置を決定するのに関数が最小値になる角を求める作業が必要であった。このような関数から最小値になるときの角度を求める計算は手計算では困難であり、大変な労力を要するため、Mathematica というソフトを用いて実際に考案したモデルのシミュレーションを行った。実際には一つ点をプロットしパターンを得るたびにその状態の関数が最小値になる角をグラフから求め、極座標平面に

プロットするという操作を行っている(Fig.6)。

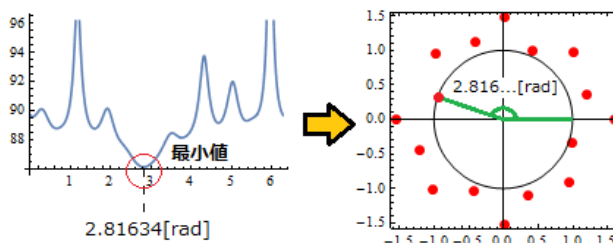


Fig.6 Mathematica によるシミュレーション

#### 3.3.2 目的と方法

目的 : モデル 1 の葉序のパターンは何に依存しているのかを調べる。

方法 : 原基の出現する数(点の数) $n$  を固定し、パラメータの値をそれぞれ変化させる。

#### 3.3.3 モデル 1: 等速直線運動

仮説 : ある時刻  $t=nT$  のときの葉序のパターンはパラメータ  $VT/R$ (1 周期に原基が移動する距離と茎頂分裂組織の半径の比)に

依存する。

方法：

- i)  $n$  と  $VT$  を固定し  $V$  と  $T$  を変化させる。
- ii)  $n$  を固定し  $VT/R$  の値を変化させる。

結果：葉序のパターンは  $VT$  を固定すると  $V$  や  $T$  を変化させても変化しなかったが、 $VT/R$  の値によって変化した。 $VT/R$  の値が小さくなるほど点が円上に近づいて円の周りを敷き詰めるように並び、大きくなると一直線上に並んだ。(Fig.7)

### 3.3.4 モデル 2：等加速度直線運動

仮説：ある時刻  $t=nT$  のときの葉序のパターンはパラメータ  $aT^2/2R$  (1 周期に原基が移動する距離と茎頂分裂組織の半径の比) に依存する。

方法：

- i)  $n$  と  $aT^2/2R$  を固定し  $a$  と  $T$  を変化させた。
- ii)  $n$  を固定し  $aT^2/2R$  の値を変化させた。

結果：葉序のパターンは  $aT^2/2R$  を固定すると  $a$  や  $T$  を変化させても変化しなかったが、 $aT^2/2R$  の値によって変化した。 $aT^2/2R$  の値が小さくなると点が散らばって配置され、大きくなると一直線上に並んだ。等速直線運動のモデル 1 の結果と比較する。モデル 1 では、葉序パターンを決定するパラメータ  $VT/R$  が小さくなったときに点が円の周りに配置された。しかし、モデル 2 では葉序パターンを決定するパラメータ  $aT^2/2R$  が小さくなったときに点は円に近付くほど密集しているが、円から遠ざかってもある程度重ならない形で配置されていることが分かった。(Fig.8)

### 3.3.5 モデル 3：影響する原基を制限

仮説：ある時刻  $t=nT$  のときの葉序のパターンはパラメータ  $VT/R$  (1 周期に原基が移

動する距離と茎頂分裂組織の半径の比) を固定すると、 $x$  (原基の発生に関与する原基の数) に依存する。

方法：

- i)  $n$  と  $VT$  を固定し  $V$  と  $T$  を変化させた。
- ii)  $n$  を固定し  $VT/R$  の値を変化させた。
- iii)  $n$ 、 $VT/R$  を固定し  $x$  を変化させた。

結果：原基形成に影響する原基を制限することによって螺旋状の線が見える配列が確認でき、 $x$  の値を大きくするほど、つまり影響を与える原基の数を多くするほど螺旋の数は増えた。

$x$  の値を小さくするという事は新しい原基を作るのに関与する原基の数が少ないということであるから、これは鉛直方向の成長速度  $V_y$  が速いということと同じであるといえる。また、同じ線もしくは螺旋上にある点は原基が葉になった時に重なりやすくなってしまふので、螺旋の数が増えるほど原基は重なりにくくなると考えられる。以下に示す図は、 $[n, V(a), T]=[200, V(a), 1]$  として各モデルでパラメータの値を変化させたものである(Fig.9)。

### 3.4 3D におけるシミュレーション

モデル 1,2,3 とそれらのシミュレーションを応用し、植物の茎を円柱、原基を球と見立てて 3 次的に原基の発生を表現した。茎頂分裂組織では体細胞分裂が行われ、茎が伸びる。それに伴い、茎頂分裂組織に注目すると新しい葉が下へ移動しているように見える。そこで、茎頂分裂組織からある半径  $r$  までは原基は茎頂分裂組織と同じ平面を移動し、半径  $r$  を超えると鉛直方向に移動し下部へ下りていくとした。ここでは  $r=2$  と固定している。(Fig.10)

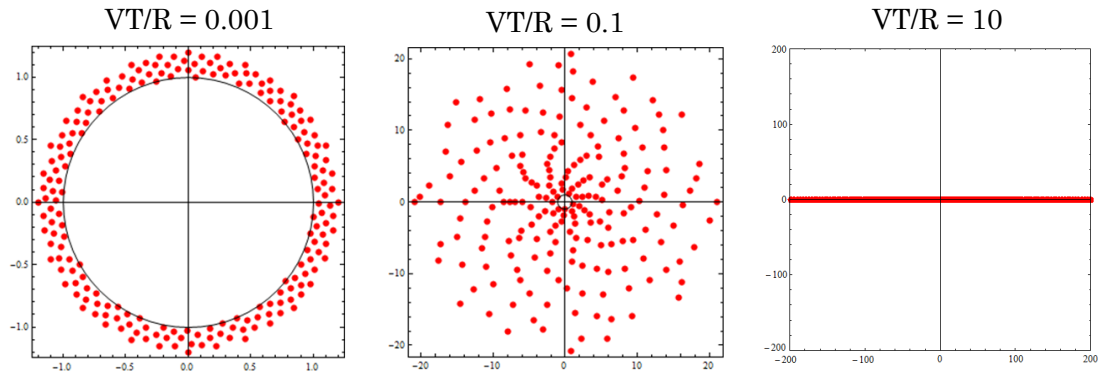


Fig.7 モデル 1：等速直線運動

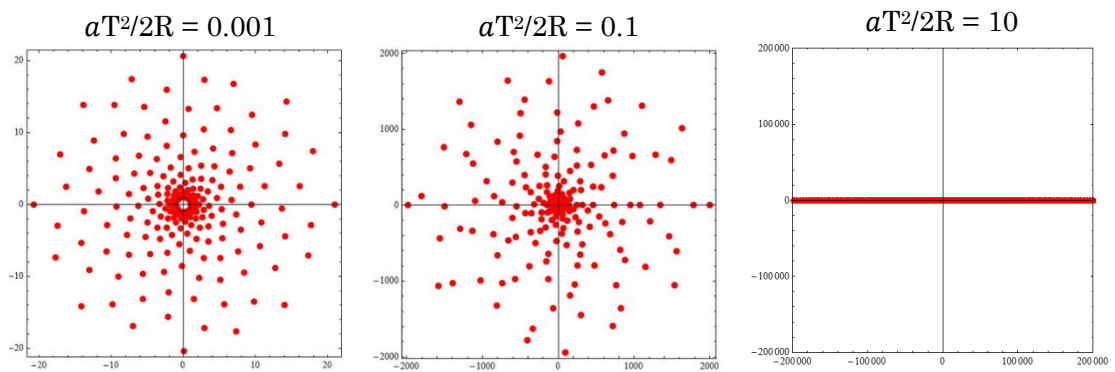


Fig.8 モデル 2：等加速度直線運動

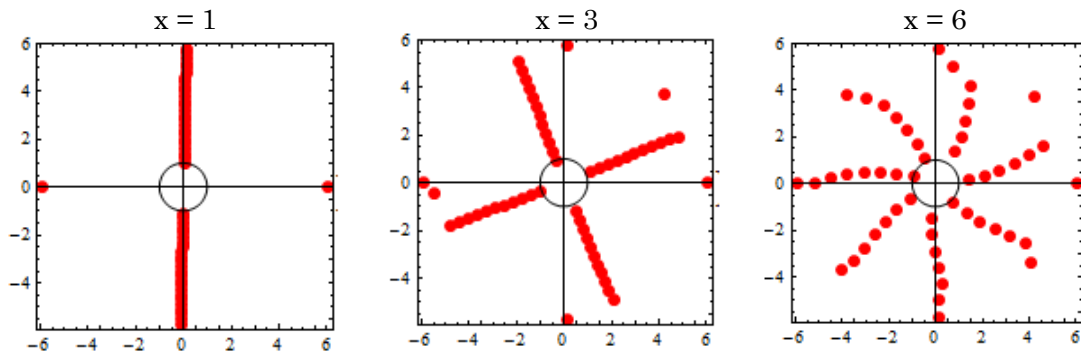


Fig.9 モデル 3：影響する原基を制限

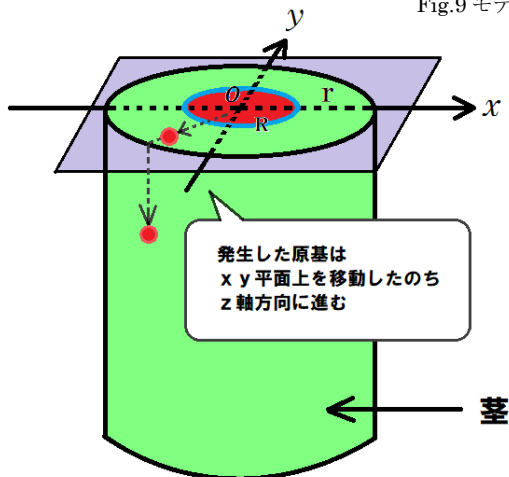


Fig.10 3D モデルでの原基の移動

パラメータは

V：原基の移動する速度

T：原基が発生する周期

R：茎頂分裂組織の半径

r：原基が xy 平面を移動する限界半径

x：原基の発生に関与する原基の数

とした。葉の発生条件はモデル 3 を用いた。

このモデルを用い、3 次元でも原基の配置は平面とほぼ同様になることを示した。

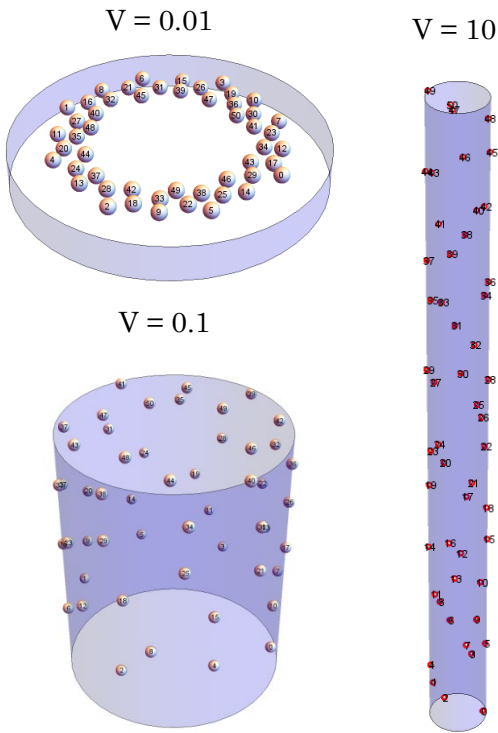


Fig.11 Vを変化させた場合

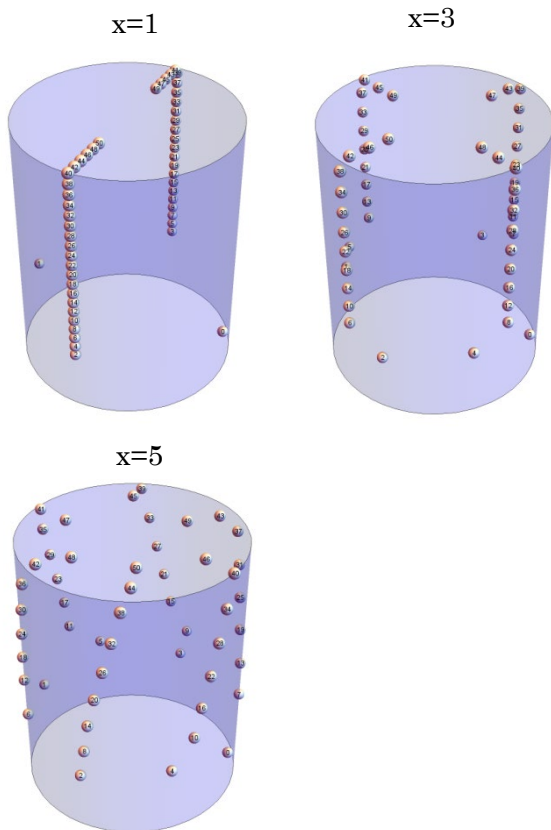


Fig.12 xを変化させた場合

3次元での原基の位置を直角座標系によって表すと、以下ようになる。

$R+(n-k)VT < r$  のとき

$$Xk(\{R+(n-k)VT\}\cos\theta, \{R+(n-k)VT\}\sin\theta, 0)$$

$R+(n-k)VT \geq r$  のとき

$$Xk(r \cos\theta, r \sin\theta, -[r-\{R+(n-k)VT\}])$$

仮説：3DにおいてもVやxによって葉序の配列が変化し、平面と同様のパターンが確認できる。

方法：

- i)  $VT/R$  を固定した上で成長速度Vのみを変化させた。
- ii)  $VT/R$  を固定した上で原基の発生に関与する原基の数xを変化させた。

結果：成長速度Vを変化させると、平面モデルのモデル1(等速運動モデル)と同様に、成長速度が小さいとき点が円上に近づいて茎頂分裂組織の円の周りを敷き詰めるように並び、大きいとき一直線上に並ぶという結果が得られた(Fig.11 方法1の  $[n,V,T,x]=[50, V, 1, 50]$  のときの結果)。

また、xを変化させても平面モデルのモデル3(影響する原基を制限したモデル)と同様に螺旋状の線が見える配列が確認できた。また、xの値を大きくするほど、螺旋の数は増えた(Fig.12 方法2の  $[n,V,T,x]=[50, 0.1, 1, x]$  のときの結果)。

これらの結果より、同様のパラメータと設定を用い原基の動きを3次元的に表しても平面モデルとほぼ同様の結果が得られた。つまり、立体的に茎がつく実際の植物においても平面モデルで得られたパターンとほぼ同様の性質を読み取ることができ、従って平面モデルは立体を考える上でも有効であるということが示唆された。



#### 4. 考察

モデル1とモデル2では、葉序の回転角はそれぞれのモデルで  $VT/R$ 、 $aT^2/2R$  というパラメータによって決定されることが分かった。これは原基が一周期に進む距離と茎頂分裂組織の半径の比である。以上から、私は成長速度の変化によって葉序のパターンを表すことができる「オーキシンによる葉序の数理モデル」という新たなモデルを考案することができた。

また、モデル1ではパラメータの値が小さくなるほど茎頂分裂組織の近くに密集して原基が配置され、茎頂分裂組織は非常に小さな組織であるためあまり現実的でないパターンとなってしまったが、モデル2ではパラメータの値が小さくなくても茎頂分裂組織の周りに原基が密集して配置されるものの茎頂分裂組織から遠い位置にある原基はある程度散らばって原基が配置されたため、モデル2の加速度モデルの方が実際の原基の動きにより近く、適したモデルであると考察された。

また私は、シミュレーションを通して1つ推論を得ることができた。それは、一周期に進む距離の違いによって植物の成長戦略が読み取れるというものである。

一周期に進む距離が比較的長いとき、植物の葉はほぼ一直線上に配列したため、その植物は葉の配列よりも成長を優先させているということができる。その主な代表例として挙げられるのがイネである。イネは一般的に田植え後から収穫までの夏の短期間の間に上に(鉛直方向に)高く急激に伸びることが知られている。このような植物は早く、高く成長することによって葉は重なりやすいものの高さによって日光を得てい

るのではないかと考えられる(Fig.13)。

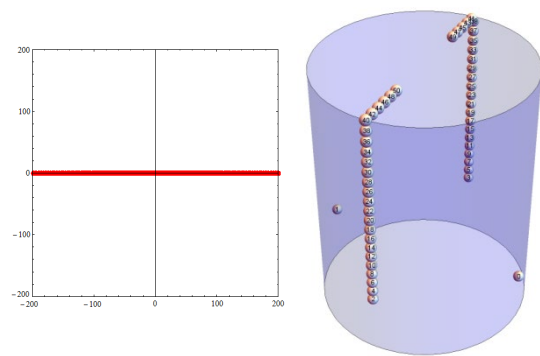


Fig.13 イネと成長速度が速い葉序パターン

対照的に、一周期に進む距離が比較的小さいとき、植物の葉は同一直線状にある程度重なりにくい配置となったため、その植物は成長よりも葉の配列を優先させているといえる。その主な代表例として挙げられるのがアロエである。アロエは葉肉植物の一種であり植物体の維持に水をあまり必要としない。そのため背丈は低く、ゆっくりとしか成長しない。このような植物は、成長速度は遅く背は低いものの、葉を無駄なく敷き詰めることによって効率よく日光を得ているのではないかと考えられる(Fig.14)。



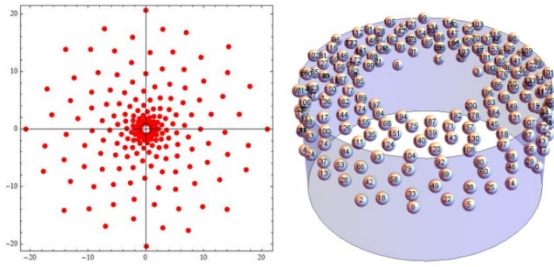


Fig.14 アロエと成長速度が遅い葉序パターン

つまり、植物は茎頂分裂組織の半径と比べた原基が一周期に進む距離(葉序のパターンを変化させたパラメータ  $VT/R$  や  $aT^2/2R$ )、つまり成長速度によって日光を効率よく受け取るための方法を変えていると考えられた。

## 5. 今後の展望

今回の研究では、平面・立体のモデルを考案することで、より生物学的根拠に基づいた条件で疑似的に葉の原基の発生を表現した。しかし、葉の位置を決定しているのはオーキシンの作用のみによるものではなくほかにも様々な要因がより複雑に関係している。ゆえに、どのようなモデルがより植物の葉が発生する条件に近いのか吟味しその条件に近づくようにさらにモデルの改良を重ねていきたい。また、植物は何によって  $V$ (速度)や  $a$ (加速度)といったパラメータを変化させ、成長戦略を変えているのか分析していきたい。

今回制作した 3D モデルでは、ある範囲を境に  $z$  軸下向き方向に原基が移動するとした。このように平面となる範囲を設定したのは、オーキシンが下から上へと作用しない性質を考慮し、影響する原基の数  $x$  を用いずに鉛直方向の速度  $V_y$  を表すためであった。しかし、 $r$  という半径で範囲を設定

し 3 次元のモデルを構築することには成功したものの、今回の研究では平面上の原基だけが新しい原基の発生に関与するというプログラムを作成することはできなかった。今後はこのモデルをさらに改良し、あらゆる葉序を統合的に表現できるモデルを構築したいと考えている。

まとめると、

- モデルの妥当性の吟味・改良
- パラメータを変える要因の分析
- 3D モデルの改良

以上 3 つが今後の主な課題である。

## 6. 参考文献

- [1]S.Douady, Y.Couder, (1996) Phyllotaxis as a Physical Self Organizing Growth Process Part I : The Spiral Modes Resulting from Time-Periodic Iterations. *J.Theor.Biol.* 178:255=274
- [2]「波紋と螺旋とフィボナッチ: 数理の眼鏡でみえてくる生命の形の神秘」 近藤 滋 著 学研メディカル秀潤社, 2013

## 7. 謝辞

奈良女子大学の吉田信也先生にはモデルの作成や数式などで本研究に協力いただきました。またこれまで私を指導して下さり生物学・数学的知見からモデルの妥当性を検討していただいた櫻井先生、川口先生などその他本校の理数科の先生方にはたくさんアドバイスをいただきました。私の研究に協力して下さった皆様に深く感謝の意を表します。