

イヌツゲ葉脈網の形成過程とそのシミュレーション

松野 享

京都府立医科大学医学部医学科 生物学教室

Vein network formation of *Ilex crenata*(Aquifoliaceae) leaves and its simulation by a diffusion-reaction model

Toru Matsuno

Kyoto Prefectural University of Medicine

イヌツゲ(*Ilex crenata*)の高次の葉脈(*1)は樹枝状に分岐していることが多く、それは同時的ではなく前進的(*2)に形成されるように見えた。このような樹枝状形の形成を、簡単なチューリングモデル(*3)を使ってシミュレートした。シミュレーションの結果、葉脈形成に側方抑制(*4)が働いている場合そのような樹枝状形ができる、ということが分った。


目的と方法

網状脈を持つ植物では、葉脈は互いにつながりあった網目を形成しているが、最終的な細かな部分で樹枝状に分岐して終わることが多い(その端は遊離端になっている)。葉脈の樹枝状部分は、同時的あるいは前進的に形成されるなどいくつかの説があり、はっきりしない(原,1972)。今回イヌツゲ(*5)を用いた葉脈網形成の観察から、イヌツゲの樹枝状の葉脈は前進的に形成されるのではないかと、と思われる結果が得られた。

ところで葉脈網のパターン形成については2つの仮説、オーキシンの流れ説(Sachs,1991)(*6)と、チューリングモデル説(Meinhardt1978)(*7)が提案されている。近年、葉脈網のパターン形成においても分子生物学的研究が始まっていて、その結果、2つの仮説のうちオーキシンの流れ説の旗色が悪くなってきた(Koizumi等,2000)。また、遠矢等(2002)はシロイヌナズナ(*Arabidopsis thaliana*)の葉脈走行がチューリングモデルでうまく説明できることを報告している(*8)。松野(2002)はゲッケイジュ(*Laurus nobilis*)の網目状の(*9)高次

の脈についてチューリングモデルを作って実際と比較し、そのモデルがかなり満足できることを知った。今回は、ゲッケイジュの時のチューリングモデルをもとにして、イヌツゲの樹枝状になった葉脈の形成をシミュレートした。

葉脈の観察は、一本の木から成葉 8 枚(葉身長 16 ± 1 mm)と幼葉 18 枚(葉身長 2.5~12mm)を採集し、アルカリで透明化(松野,1989)し、全載標本にして行った。

- (*1)葉脈は一般的に中央を走る 1 次脈(主脈)、そこから左右に伸びる 2 次脈(側脈)、側脈をつなぐ 3 次脈、3 次脈同士をつなぐ 4 次脈... というように分けられる。ここでは 4 次以上の脈を高次の葉脈と呼んだ。
- (*2)葉脈網の形成において、その一部分に注目したとき、その部分全体が同時に形成される場合や、その部分が端からもう一方の端へ順に形成される場合などがある。葉脈は、前者の場合は同時的に、後者の場合は前進的に形成されると言われる(原,1972)。
- (*3)分化を担う物質が相互作用をしながら拡散し、その結果その物質の空間的パターンが定まり、それが構造物のパターン形成の元になるというモデル(例えば、本多,2000)。
- (*4)発生過程で、ある構造物が自分の周辺で同種の構造物の分化をさまたげることを側方抑制と言う。発生現象ではよく見られる(例えば、Korn,1981)。
- (*5)イヌツゲは次の理由によって、樹枝状の葉脈形成の観察には便利な植物である。すなわち、 1 に示した 2 次脈と 3 次脈に囲まれた★の部分(ここをエリアと呼ぶことにする)を成葉で観察したところ、その中の葉脈(この脈は 4 次以上の脈となる)はほとんどが樹枝状であった。したがってどの発達段階の葉脈でも、エリア内である限り、それが最終的に樹枝状になるとほぼ確実に言えるからである。
- (*6)葉内にオーキシシン(植物ホルモンの一種)の流れがあり、それが(あえて例えれば、雨水がやがて川の流れを形成するように)一定の流路を形成し、そこに葉脈が分化してくる、という説。チューリングモデルでは、出てくる物質やその性質はすべて仮定のものであるが、この説では実在の物質(オーキシシン)を使っていることが特徴である。
- (*7)Meinhardt はチューリングモデルを用いて樹枝状脈の形成をシミュレート

した。しかしそのモデルはかなり複雑で、7つの方程式とたくさんの物質（4種類の物質）とパラメータ（15種類のパラメータ）を仮定している。このためどうしても樹枝状のものができるのかは、（極端にいうと）計算機だけが知っている、ということにもなりかねない。そこで私は、（前回のゲッケイジュと同様に今回も）実際の葉脈と照らし合わせながらなるべく簡単なモデルで説明しようと試みた。

- (*8) 遠矢等はシロイヌナズナの1次と2次脈の形成過程をシミュレートした。シロイヌナズナでは2次脈がとぎれとぎれにしか形成されないミュータントが知られているが(Koizumi 等,2000)、遠矢等はその形成もチューリングモデルで説明できることを示した。なお私は（前回のゲッケイジュと同様に）、網状脈でしかも（4次以上の）高次の葉脈についてのみ調べ、その形成にチューリングモデルを適用した。
- (*9) 樹枝状でなく、互いにつながった（すなわち、遊離端を持たない）葉脈網を「網目状」の葉脈と呼ぶことにする。

結果と考察

成葉のエリア内葉脈網の特徴

成葉のエリアの大きさは様々で（面積 $0.14 \sim 1.07 \text{ mm}^2$, $n=37$: 図6の成葉のエリア面積分布のグラフも参照）、エリア内の葉脈の様子も様々であったが、一般的に次の①～③のような特徴が見られた。

- ① エリア内の葉脈網は網目状になることは少なく、ほとんど樹枝状であった(図2)、
- ② エリア内葉脈の総延長距離と分岐点の総数はどちらもエリア面積にほぼ比例していた(図3)、
- ③ エリアの外形が同じでも内部の葉脈の走行パターンは一致しなかった(図4)。

②の特徴は、葉脈はどのエリア内でも同じ「密度」で分布している、ということを示唆している(*1)。すなわち、葉脈は（もともと）葉全体に同密度に分布していて、エリアは単にそれを適当に囲んだだけのもの、というだけのことかもしれない。もしそうならエリアの場所としての特殊性は否定されることになるが、それは葉脈網の形成を一般論として考える場合には好都合である。

③のことは、「エリアの外形がその内部の葉脈の走行パターンを一意的に決めるも

のではない」ことを示している。ということは、もし葉脈の走行パターンを決めるものがあるとすれば、それは何か(エリアに比べて)小さなスケールの作用(近接作用)ではないか、ということが可能性の1つとして考えられる。もし近接作用で葉脈が作られるとすれば(そしてその作用の仕方がどこでも同じなら)、どこでも「一様な」葉脈網が形成されるはずで、もしそうならそのことは②の説明になる。

(*1)本当は「密度」というあいまいな表現をさけ、正確に言葉を定義し議論しなければならないが、それをするには、葉脈網のパターン解析という問題にとりくまなければならない。しかし今のところどうしてよいか分からないので、この問題についてはあいまいな表現のままとした。

なお、②の特徴はアメリカセンダングサ(*Bidens frondosa*)のエリア内葉脈にも見られた(松野,1998)ので、②の特徴は網状脈を持つ植物に一般的に成り立っているのかもしれない。

幼葉でのエリア内葉脈の形成

葉脈の識別には仮道管などの分化した葉脈細胞を用いるが、幼葉では分化した葉脈細胞だけでなく、分化が始まったばかりの前脈管細胞(provascular cells)も葉脈の識別に用いた(*1)。さて、幼葉のエリア内葉脈網には次の①,②の特徴が見られた(n=46)。

①エリア内の葉脈網は、まれに網目状のところもあるが、大部分は樹枝状をしていた。

また、途中が切れたようにとぎれとぎれに見える葉脈はなかった(*2)。

②エリア内葉脈の分岐点の総数は、葉の成長とともに増える傾向にあり、それは葉が成葉の大きさになるまで続くように見えた(図5)。

この①,②の特徴を考え合わせると、イヌツゲのエリア内葉脈は成葉になるまで前進的に成長する、と考えるのが自然であると思われる。

ところで、イヌツゲ成葉でエリアの大きさが様々である(図2)ことは、葉脈網の発達の解析を困難にしている。なぜなら、今見ている幼葉のエリアが将来どんな大きさになるか分らなければ、その幼葉の(エリア内の)葉脈網が将来どうなるか見当もつかないので、葉脈網の発達について何も言えなくなるからである。そこで、以下では1つの仮定を置いて先へ進むことにする。その仮定とは、「葉の成長とともに、エリアの形は葉の大きさに比例して相似的に大きくなる」、

というものである(この仮定を**相似成長仮定**と呼ぶことにする)(*3)。相似成長仮定をおくと、幼葉と成葉のエリアの対応がつく。すなわち、今観察中の(幼葉の)エリアの将来像が推測でき、これからエリア内葉脈の成長過程が検討可能になる。また後述するように、シミュレーションはこの仮定のもとで行った。

図7はエリア面積(S)とエリア内葉脈の分岐点の総数(M)の関係を示したものである。ただし、幼葉のエリア面積は仮想エリア面積(*3参照)とした。この図から、幼葉のエリアの「成熟度」を計算し(計算の方法は図7に示す)、これを葉身長に対してプロットしたものが図8である。図8から、エリア内葉脈網は葉が成葉の大きさになるまでずっと成長し続ける、ということが分かる(相似成長仮定を認めれば、②で述べたことがはっきり言えるようになる)。

また図9は、ある成葉のエリアと、それと同じ仮想エリア面積を持つ幼葉のエリアを並べたものである。相似成長仮定が正しければ、これらのエリアはその発達順になっているはずである(*4)。この図から、エリア内葉脈が前進的に成長する様子がなんとなく分る。しかし、これを解析しようとするときパターン解析の問題となるので今回は見送った。

(*1)前脈管細胞の識別には、維管束特異遺伝子の発現を指標にするのが普通である(Baima 等,1995)。しかし、私はその手段を持ち合わせていないので、形態的に識別する古典的な方法(原,1972)を用いた(形態で同定できる前脈管細胞は、遺伝子で同定できるものより時期的に遅いものだと思われるが、確認はしていない)。形態的には、前脈管細胞は細長い細胞として認識されるが、ここでは、葉の表面から見て、細胞の長辺が短辺の3倍以上ある細長い細胞を前脈管細胞とした。

(*2)これに対して(ほとんど網目状である)ゲッケイジュのエリア内葉脈においては、(イヌツゲと同じ形態学的方法で同定した)葉脈はとぎれとぎれに作られやがて1本につながる、というやり方で形成された(松野,2002)。すなわち、ゲッケイジュのエリア内葉脈は(前進的でなく)同時的に形成されるようであった。

(*3)イヌツゲでは相似成長仮定が正しいかもしれないと思わせる2つの事実がある。1つは葉の外形で、幼葉も成葉も葉身の幅と長さの比がほぼ1:2だったという事実である(葉の幅÷長さは、幼葉と成葉でそれぞれ、 0.47 ± 0.06 ($n=16$)、 0.51 ± 0.03 ($n=8$)であった)。これは、葉の外形が相似的に成長

することを示唆しているので、葉の成長に伴って葉の各部（したがって、エリアも）が相似的に成長する可能性を示している。もう1つの事実は、成葉のエリア面積の分布と、幼葉の**仮想エリア面積**（幼葉のエリア面積を相似成長仮定を使って成葉のエリア面積に換算したもの。ただし成葉の葉身長は16 mmとして換算した。したがって、葉身長 L_{mm} の幼葉のエリア面積が S のとき、仮想エリア面積は $S \times (16/L)^2$ となる）の分布の様子がほぼ同じであった、という事実である(図 6)。相似成長仮定が正しいければ当然のことなので、このことは、相似成長仮定が正しいかもしれないということを示唆している。

(*4) もちろん、同じエリアでないので葉脈網の細部にわたるパターンは一致するものではない。葉脈網の「全体的雰囲気」の変化を見るためだけのものがある。

チューリングモデルによるエリア内葉脈網形成のシミュレーション

[ゲッケイジュで用いたシミュレーションの方法]

イヌツゲでのシミュレーションはゲッケイジュのもの(松野, 2002)を踏襲した。ゲッケイジュでは、「葉脈分化に関係する物質 A, B があり、それらが、既存の葉脈をシンク(吸い込み場所)にしなが、細胞間を互いに反応しながら拡散し、物質 A の濃度が低くなる場所に新しい葉脈が同時的にできる」、と仮定すれば、葉脈網の形成がかなりうまくシミュレートできた。上述した「」内の仮定をもう少し詳しく述べると以下の①～③のようになる。

- ①エリアの形を長方形として、その中に細胞を縦横に敷き詰める。この細胞シート内を、2つの拡散性物質 A と B が互いに反応しながら拡散していくと仮定する。
- ②これらの物質の細胞内濃度(これも A, B と表す)が次式にしたがって変化すると仮定する。

$$A' = D_A \Delta A + pA - qB$$

$$B' = D_B \Delta B + rA$$

ここで、' (ダッシュ) は時間の微分を表す。また Δ はラプラシアンであり空間に関する2回微分である。 D_A と D_B はそれぞれ A, B の拡散定数、 p, q, r は正の定数である。また、拡散は細胞シートの縦と横方向にのみ起こるとする。

- ③さらに、次の4つの仮定をおく。すなわち、(1)物質 A, B の拡散は、未分化な細胞同士と、未分化な細胞と分化した細胞(すなわち葉脈)との間に同じように起こる、

(2) $D_A < D_B$ 、(3)葉脈内ではA,Bの濃度はつねに0とする、(4)時間が経って状態が安定したとき(定常状態になったとき)、物質Aの濃度の低い場所に葉脈が同時的に分化してくる、という4つの仮定である。

[イヌツゲでの樹枝状脈形成のシミュレーション]

イヌツゲでは、ゲッケイジュの時に用いた仮定のうち、一か所のみを変えてシミュレートした。すなわち、上記③の(4)の中の「同時的に」を「前進的に」に置き換えた(*1)。この置き換え後のシミュレーションの結果を考察を交えて以下に述べる。

- (I) しばらくはエリアの形として、辺の長さの比が約 1:2 の長方形を考える。初めに最小のエリアとして 2×4 細胞のエリアを考える(*2)。ここでは物質Aの濃度は(物質A,Bのどんな初期分布からでも)すぐにエリア全体で飽和する(物質A,Bともある濃度まで濃くなると、それ以後は飽和するとした)。やがてエリアが成長して、大きさが 3×6 細胞、 4×8 細胞の大きさになっても、物質Aはエリア内で飽和したままである(*3)。
- (II) エリアが 5×9 細胞まで大きくなると(*4)、エリアの中央部に物質Aの濃度の低い部分が現れる(図 10a)。ここまでの経過はゲッケイジュと同じで、ゲッケイジュでは、この部分に葉脈が同時的に形成されるとした(すなわち、ゲッケイジュでは葉脈は図 10b'のようにできるとした)。イヌツゲでは葉脈は前進的にできるとした。すなわち、図 10bのように、エリアの一方の辺から葉脈が少しずつ形成されると仮定した。そのとき葉脈は2か所に伸び始める場所があっても、どちらか一方の辺からのみ伸び初めるとした。
- (III) 次の図 10cは図 10bからしばらく時間の経った状態で、新しい葉脈ができたため、物質Aの濃度分布は少し変化する。葉脈がさらに伸びると物質Aの濃度分布は図 10dのようになるが、次にさらに葉脈が伸びたときに、物質Aはエリア全体で飽和し(図 10e)、葉脈のそれ以上の伸長は阻止される(*5)。

ここまでの経過を定性的に述べると以下のようなになる。物質A,Bは相互作用をしていて、物質Aの濃度は(物質Bに抑制されるので;式参照)普通は低い値になる。エリアの周辺部では(葉脈が物質A,Bのシンクになっているため)物質A,Bは拡散で減少するが、物質Bは物質Aよりより多く失われる($D_A < D_B$)。そのため物質Aに対する抑制が減って、物質Aの濃度は葉脈近辺で高くなろうとする(葉脈付近で物質Aの濃度が高くなろうとする性質を葉脈効果と呼ぶことにする。葉脈効果により葉脈の形

成がおさえられるので、葉脈効果は側方抑制の一種である。1つの葉脈による葉脈効果は大きくなく、物質 A は低濃度のままであるが、2つの葉脈が集まる「角」の近くでは葉脈効果が「重なり」、物質 A が高濃度になる。エリアが小さい間はエリア全体が「角」でおおわれるため、エリア全体で物質 A は高濃度になっている。エリアが大きくなると、「角」がカバーできない部分がエリアを分断する形で現れる。そこでは物質 A の濃度は下がり、その部分に葉脈が前進的に伸びてくる。新たな葉脈がある程度伸びてくると(その葉脈がまだエリアを閉め切っていない段階で)エリア全体で葉脈効果が重なった状態になり、物質 A がエリア全体で飽和して、葉脈のそれ以上の伸長が阻止される。以上が、定性的に述べた図 10a→e の経過である(*6)。

要するにこのシミュレーションでは、①エリアが成長すると葉脈効果の重なり「すきま」ができ、そこに新たに葉脈が形成される(*7)、②そのすきまに葉脈が徐々に伸びていくと、葉脈がすきまを閉め切る前に(葉脈効果がエリア全体で重なって)、葉脈の伸長が途中で止まる、ということである。

(IV) そのままエリアが 6×11 細胞まで大きくなっても、葉脈効果の重なりがエリア全体を覆っていて、エリア全体で物質 A は飽和したままである。しかし、エリアが 7×13 細胞の大きさになったとき(*8)、葉脈効果が重なれない「すきま」が生じて、その部分で物質 A の濃度は下がる(図 10f)。このとき、新たな葉脈の伸びる候補地は「▶」で示した4か所が考えられる。しかし葉脈は、1つの「囲み」(*9)からは一か所だけしか伸びることができないとすると、図の左右の「囲み」それぞれ1か所から葉脈が伸びることになる。この状態は図 10a を 90° 回転して2つくっつけた状態とよく似ている。したがって、左右それぞれの「囲み」で図 10a→f の変化が繰り返されることが期待される。

(V) ただし、図 10f では葉脈がエリアを締め切っていないし、それぞれの「囲み」の大きさも図 10a と少し異なるため、図 10a→f の変化がまったく同じように繰り返されるとは考えられない。しかし、例えば新たに伸び始める葉脈を図 10g のように設定すると、以後の変化は図 10h→o のようになり、最終的にはほぼ予想通りの結果となる(*10)。

すなわちエリアの成長とともに、基本的には図 10a→f の過程が繰り返されると考えてよいと思われる。その場合新たな葉脈はその伸長が途中で阻止されるので、遊離端を持った葉脈が形成されることになる。また、エリアが大きくなるにつれて物質 A の「すきま」が次々にでき、そこに葉脈が形成されていくので、「エリアの一定量の成長

に対して一定量の葉脈が形成される」ということが期待される(*11)。また「すきま」のできる位置から分かるように、新たにできる葉脈は既存の葉脈の途中から伸びる。したがって、「エリアの一定量の成長に対して一定量の分岐点が形成される」ということも期待される(*11)。ところで、1つの「囲み」内では新たな葉脈は1本だけ伸びるとしたが、その生えてくる場所を指定しなければ(偶然どちらかの場所に決まるとすれば)、葉脈の走行パターンは同じ形のエリアでも何通りもできることになる(*12)。このように、このシミュレーションの結果は成葉のエリア内葉脈の特徴とかなりよく一致するように思われる(*13)。

(VI) 以上は辺の比が約1:2の長方形のエリアの結果であった。辺の比が約1:3のもっと細長い長方形では図11a→eの経過をたどり、葉脈が3本並ぶ。実際にも細長いエリアでは、葉脈が多数並ぶ状況が見られた(図2の0.50mm²のエリアを見よ)。

(VII) 辺の比が約1:1.5の場合は、図11f→mのようになる。図11hの段階で葉脈の伸長は阻止され、その次は反対側から葉脈が伸びてくる(図11i)。その結果、最終的に葉脈はつながってしまう(ただし、図11k以後両側から伸びてきた葉脈は同時に伸長するとした)。これは、葉脈の先端では葉脈効果が弱く、葉脈の先端同士の葉脈効果は重なっても効果がないからである。もしこのシミュレーションが実際に反映しているなら、遊離端のない葉脈は、初めから一本としてできたものではなく、たまたま伸びてきた葉脈がぶつかってできたものである、ということになる。実際の葉脈を観察した結果、そうかもしれないと思わせる像があった(図12)。

(*1) エリア内の葉脈形成シミュレーションにおいては、同時的あるいは前進的ということとは、それぞれ幼葉の観察をもとに前提条件とした(すなわち、ゲッケイジュでは同時的、イヌツゲでは前進的とした)。したがって当然、同時的とか前進的という現象が現れるメカニズムについてはこれらのシミュレーションからは考察することはできない。

(*2) 以下の記述において、例えば2×4細胞のエリアとはその中身が2×4細胞のエリアを意味する。

(*3) このように、シミュレーションでは、エリアの形は葉の成長に伴って相似的に大きくなる、という前提で話を進めた(相似成長仮定)。また、物質Bの分布については、(今後)これといった特徴が見られなかったので言及しない(物質Bの分布の1例を図10a'に示す。これは図10aに対応するものである)。

- (*4)本当は 5×10 細胞であるが、中央部分の細胞を 1 列に限定したいため、便宜的にこのようにした。このような便宜的な処置は以下でもとった。
- (*5)このシミュレーションでは、「エリアの成長速度 \times 葉脈の伸びる速度 \times 物質 A,B が定常状態になる速度」、とした。したがって、変化の順番は、物質 A,B の分布が定常状態になる \rightarrow 葉脈が伸びる \rightarrow 物質 A,B の分布が新たに定まる \rightarrow 葉脈がまた伸びる \rightarrow この過程が繰り返されているうち物質 A がエリア全体で飽和し葉脈の伸長が止まる \rightarrow その後エリアが大きくなる、となる。
- (*6)実は、こうなるように各パラメータの値をうまく決めただけである。それらの値は、 $p=0.03$ 、 $q=0.03$ 、 $r=0.035$ 、 $D_A=0.01$ 、 $D_B=0.1$ である。また物質 A,B の濃度は 100 で飽和するとした。なおこれらの値はゲッケイジュの時と同じままである。
- (*7)①この性質は、他の植物で見られた葉脈網の特徴を説明できるかもしれない。たとえば、ナンキンハゼ (*Sapium sebiferum*) やヒイラギモクセイ (*Osmanthus \times fortunei*) の樹枝状の葉脈では、個々の枝は他の葉脈からなるべく離れるように生えていた (松野; 1989, 1998)。この事実は、葉脈効果の重なりやすきに葉脈ができる、という性質があれば自然に説明できると思われる。
- (*8)エリアが大きくなる時、その外形は相似的に大きくなると仮定したが、内部の葉脈も相似的に伸びると仮定した。したがって図 10f では中央の葉脈は図 10e より伸びている。
- (*9)図 10f で、新たにできた葉脈はエリアを左右 2 つの区域に分ける (分け切っていないが)。このような区域を「囲み」と呼んだ。
- (*10)ただし図 10i \rightarrow j の過程で、中央縦の葉脈の長さを相似成長から期待されるより 10% 多い目に伸ばした (葉脈の長さに対して結果が敏感に反応し、こうしなければ典型的な結果が得られなかったためそうした。ここにこのシミュレーションの不備な点が現れている)。このシミュレーションでは、エリアの形や初期条件や境界条件の変化に結果が過敏に反応するなど、欠点が多くあるが、今回のような荒いシミュレーションでは、とりあえずそれでよしとした。
- (*11) この両者の事柄はまとめて、「エリア内の葉脈の総延長距離や分岐点の総数はエリア面積に比例することが期待される」、と言い換えることができる。また、「期待される」と表現したのは、数学的に厳密に証明されていないからである。今回は、このような半定量的な議論にとどめた。
- (*12)この程度のバリエーションでは、図 4 のような走行パターンの違いが生じる理由

を説明できないであろう。しかし、このシミュレーションは(例えば、上下左右の4方向のみの相互作用を考えるような)荒い近似であり、また、実際にあるはずの種々のバラツキはいっさい考えていない。それらの点を改良すれば、**図4**のような事柄も説明できるかもしれないが、今回はそこまではふみこまなかった。

(*13) 成葉の葉脈走行をまねることはできたかもしれない。しかしこのシミュレーションがより確かであることを言うには、実際の幼葉で**図10a→f**の過程が繰り返されていることを確かめる必要がある。しかし幼葉の実際の葉脈走行からそのことを調べようとすると、それはまさにパターン解析の問題となる。残念ながらどう解析してよいか分らなかったため、この件についてはこれ以上議論できなかった。

まとめと感想

(これ以上は簡単にできないと思えるほどの)簡単なチューリングモデルで、イヌツゲの(高次の)樹枝状脈の形成をシミュレートした。結果的に、(成葉の)葉脈網の特徴をかなりうまくまねできたと考えている。モデルを簡単にしたおかげで、側方抑制が樹枝状脈形成のキーポイントであるらしいことがよく分った(正確には、側方抑制が生じるようにパラメータを決めるとうまくシミュレートできた、と言うべきで、側方抑制の存在の証明にはなっていない)。

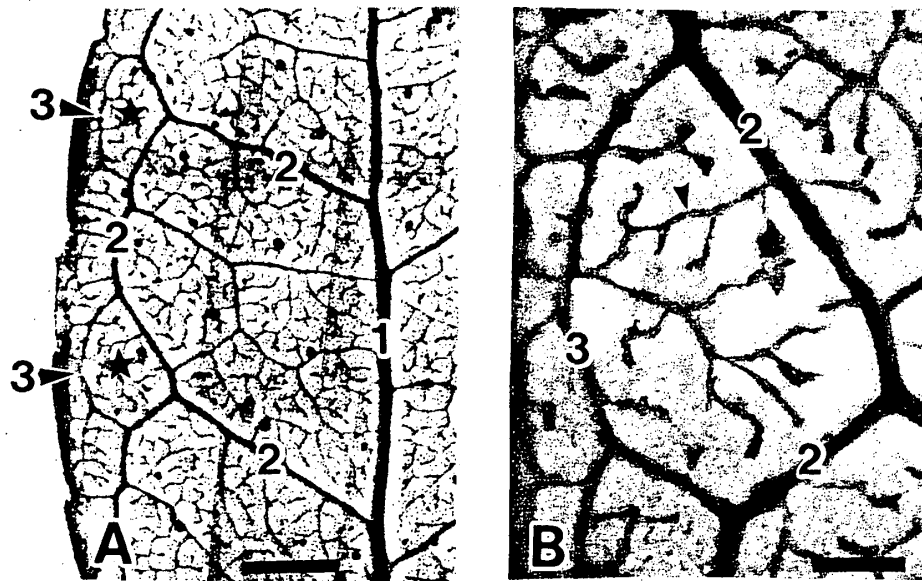
ゲッケイジュの(網目状の)葉脈網もイヌツゲのと同様のシミュレーションでうまくいった(松野,2002)ので、側方抑制が(高次の)葉脈網形成のベースになっていることを強く感じる。なおこれらの場合、2つ(以上)の葉脈からの側方抑制が共同してはじめて効果を現す、としたのが特徴で、そうでなければ、抑制がかかって葉脈のどこからも新たに葉脈は生えることができなくなる。

当然のことだが、このようなシミュレーションでは、その結果と実際とを詳しく比較しなければならない。そのためには(実際の)葉脈走行のパターン解析がどうしても必要になる。しかし、これは大きな問題であり、今回はその解析法が分らなかったため、以上に示した以上の掘り下げた議論はできなかった。

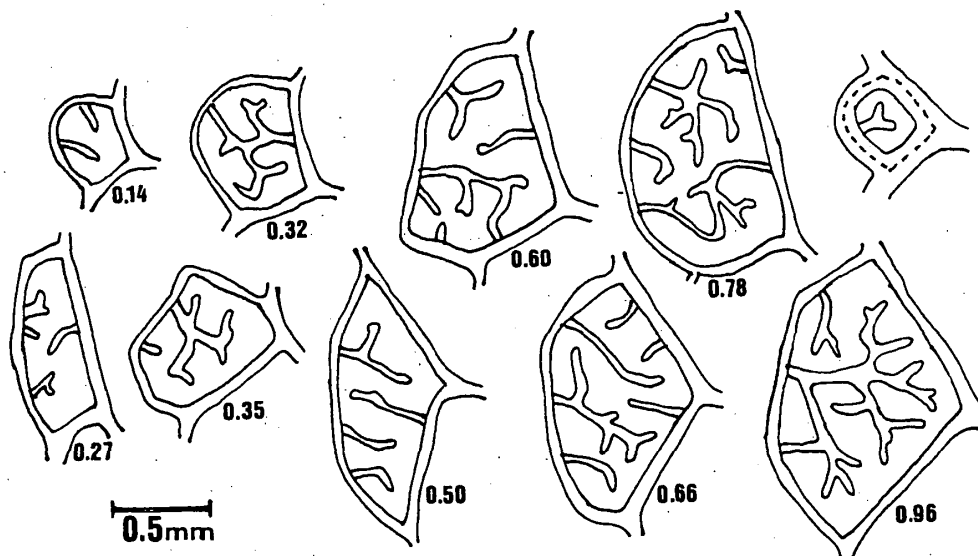
しかし、そのようなことより、チューリングモデルにおける最大の欠点は、物質A,Bの存在やその性質などすべてが仮定のもので、実証されたものは1つもない、ということである。やはり物質A,Bなどの存在の証明が先決であろう。

(参考文献)

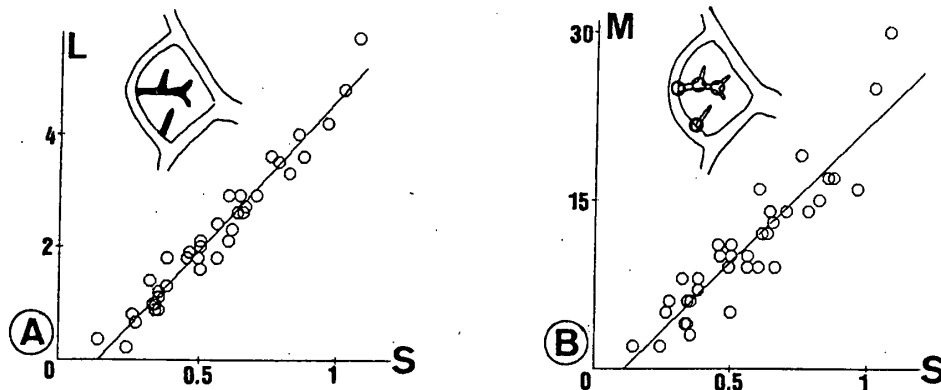
- Baima, S. et al. (1995) The expression of the *At hb-8* homeobox gene is restricted to provascular cells in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, **121**, 4171-4182.
- 原 襄 (1972) 植物の形態. 裳華房, 東京, 213 頁.
- 本多久夫(編) (2000) 生物の形づくりの数理と物理, 共立出版, 東京.
- Koizumi, K. et al. (2000) A series of novel mutants of *Arabidopsis thaliana* that are defective in the formation of continuous vascular network: calling the auxin signal flow canalization hypothesis into question. *Development*, **127**, 3197-3204.
- Korn, R. W. (1981) A neighboring-inhibition model for stomate patterning. *Dev. Biol.*, **88**, 115-120.
- 松野 享 (1989) 葉脈(2) : ナンキンハゼ脈端の分岐, *Studia Humana et Naturalia*, **23**, 137-140.
- 松野 享 (1998) ヒイラギモクセイ成葉における末端部葉脈の分岐様式, *Studia Humana et Naturalia*, **32**, 54-59.
- 松野 享 (1998) アメリカセンダングサ成葉の細い葉脈の走行様式, *Studia Humana et Naturalia*, **32**, 61-67.
- 松野 享 (2002) ゲッケイジュの葉脈網形成に見られた規則性. *Studia Humana et Naturalia*, **36**, 31-38.
- Meinhardt, H. (1978) Models for the ontogenetic development of higher organism. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* **80**, 47-104.
- Sachs, T. (1991) Cell polarity and tissue patterning in plants. *Development*, **Supplement 1**, 83-93.
- 遠矢周作 et al. (2002) auxin 消費型反応拡散モデルによる葉脈パターン形成の説明. 九大数理生物学研究室 ME セミナー・レジメ. 7.Sep., 16p.



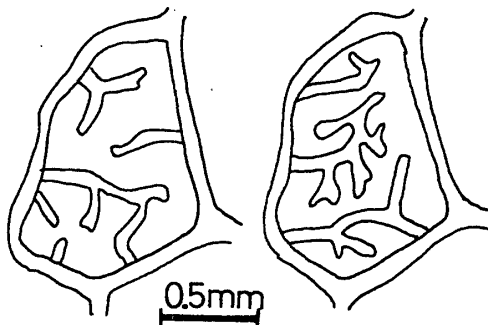
(図1) A: イヌツゲ成葉の葉脈。図の上方が葉の先端方向。1,2,3はそれぞれ1,2,3次脈。★で示した2次脈と3次脈で囲まれた領域をエリアと呼ぶ。バーは1mm。B: A図下方のエリアの拡大図。エリア内の葉脈は樹枝状に枝分かれして大部分は遊離端で終わるが、矢印のようにエリア内で端から端までつながる場合もある。バーは0.3mm。



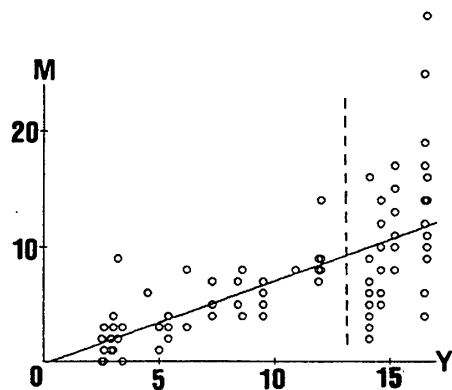
(図2) 成葉のエリアの例。図1Bと同じ方向で示した。エリアの大きさ、形、内部の葉脈の走行パターンは様々である。エリアの側の数字はエリア面積 (mm^2)。右上の図はエリア面積の測り方を示す。エリア面積は葉脈の中央部分で囲まれる面積(点線で囲んだ部分)とした。



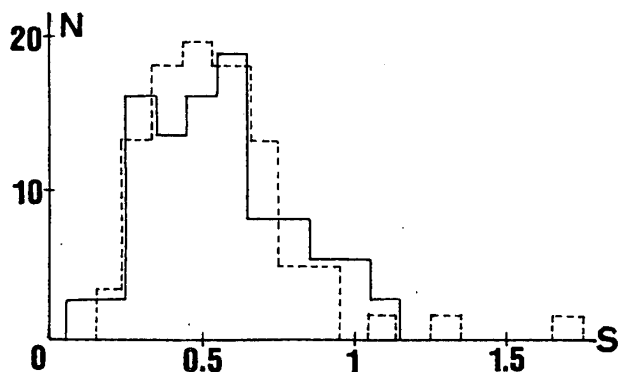
(図3) A: 成葉におけるエリア面積(S; mm²)とエリア内葉脈の総延長距離(L; mm)の関係。回帰直線は $L=5.4S-0.7$ ($n=37, \gamma=0.98$)。挿入図で、黒く塗った部分がエリア内葉脈で、Lはこの部分の長さの合計である。B: 成葉におけるエリア面積(S; mm²)と分岐点の総数(M; 個)の関係。分岐点はエリアの外周から計上する。挿入図の場合、丸印の4個が分岐点の総数となる。回帰直線は $M=24S-3$ ($n=37, \gamma=0.92$)。



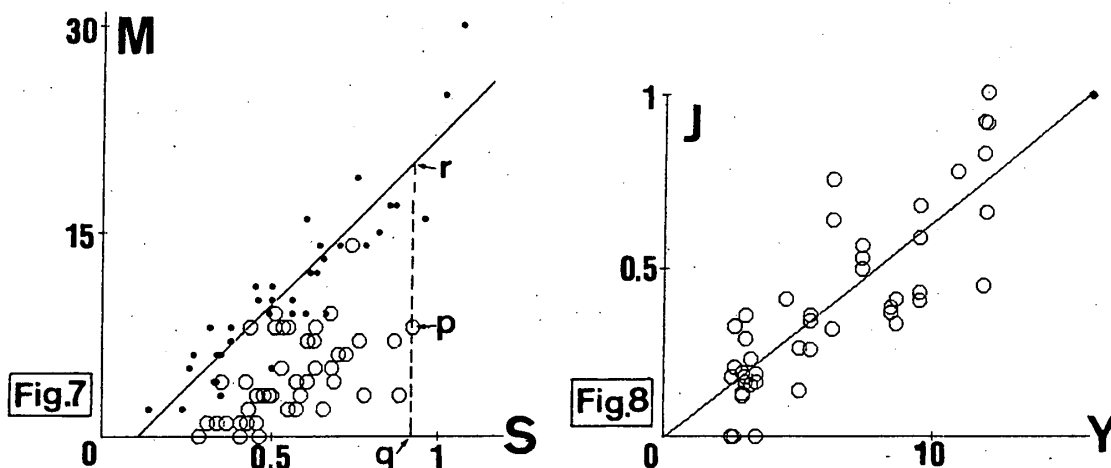
(図4) 成葉のエリア2例。外形は同じだが、内部の葉脈走行パターンは異なる。



(図5) 葉身長(Y; mm)とエリア内葉脈の分岐点総数(M; 個)との関係。点線より右側が成葉のもの。回帰直線は $M=0.73Y-0.23$ ($n=83, \gamma=0.68$)。成葉の大きさになるまでエリア内葉脈は成長し続けるように見えるが、バラツキが大きく断定困難。

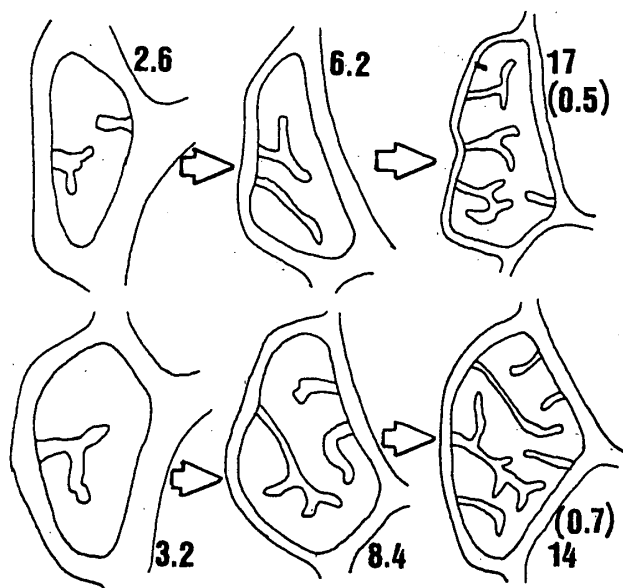


(図6) 成葉(実線, $n=37$)と幼葉(点線, $n=61$)におけるエリア面積(S; mm²)の出現頻度(N; %)。ただし、幼葉のSは仮想エリア面積(その幼葉のエリアが成葉になったときに期待される面積; 詳細は本文)。

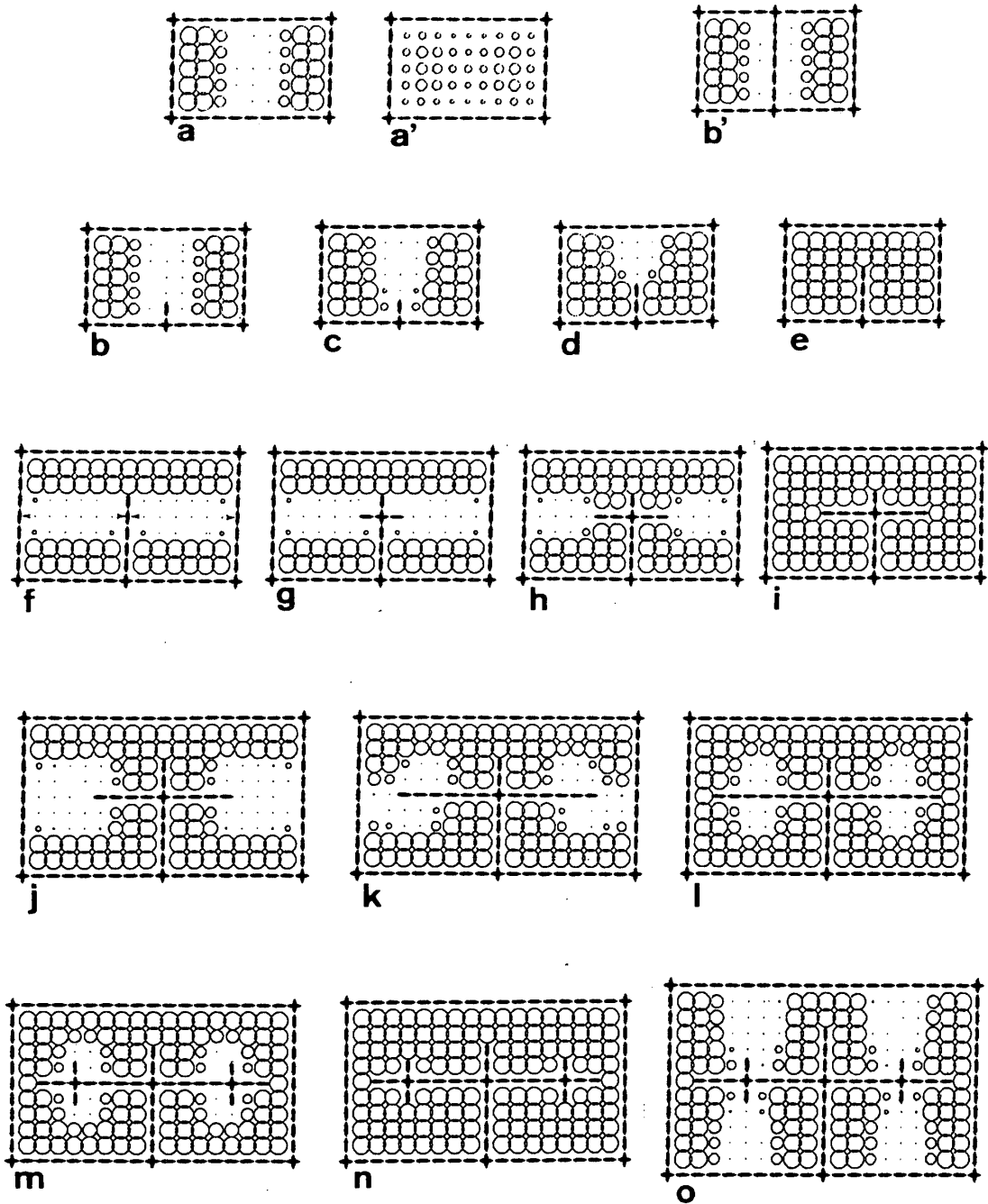


(図7) エリア面積(S; mm²)とエリア内葉脈の分岐点総数(M; 個)の関係。黒丸は成葉、白丸は幼葉。ただし、幼葉のSは仮想エリア面積。実線は成葉に対する回帰直線(これは図3Bのものと同じ)。ここでたとえばpのエリアについて考える。pから縦に引いた直線がS軸や回帰直線と交わる点をそれぞれq, rとする。0qはpの仮想エリア面積(幼葉のエリアpが成葉になったときの予想されるエリア面積)だから、pが成葉になったときのMの期待値はqrである。したがって、 $p q \div q r$ の値(=Jとする)はpのエリア内葉脈の「成熟度」を表していると考えられる。

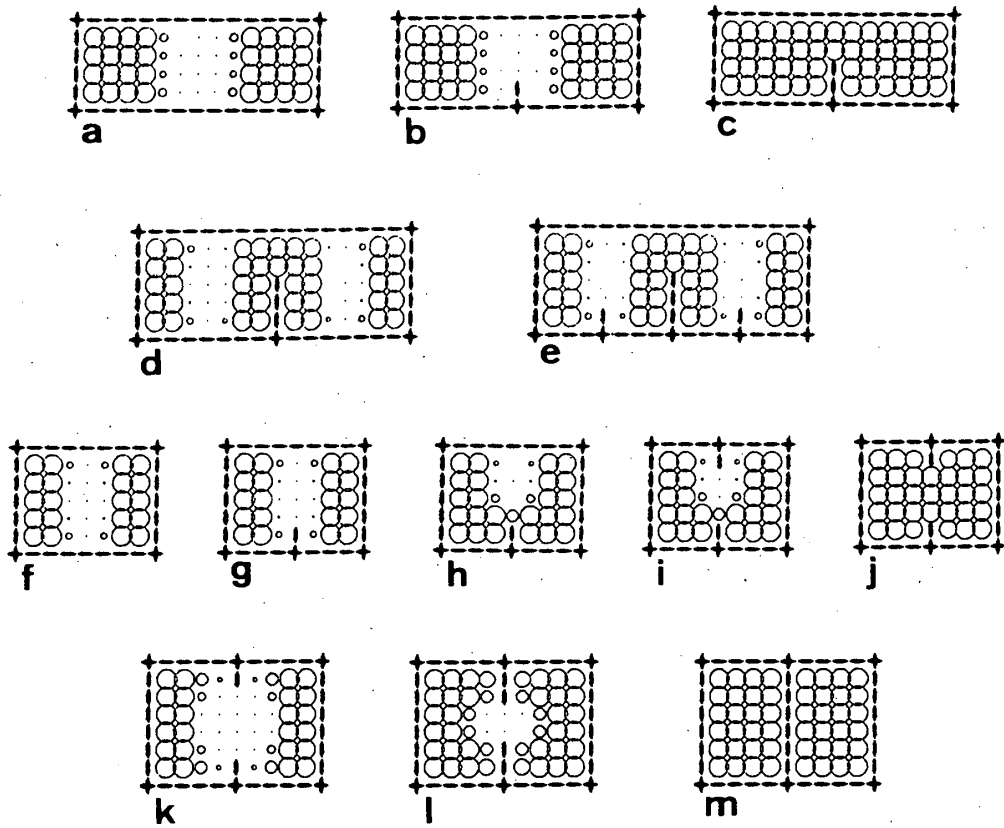
(図8) 幼葉の葉身長(Y; mm)と「成熟度」(J)の関係。回帰直線は $J=0.063Y-0.005$ (n=46, $\gamma=0.83$)。右上の黒点は成葉の値(仮想エリア面積の計算において成葉の葉身長は16mmとした)。したがって、Y=16, J=1が成葉の値となる。回帰直線は原点と成葉の値をちょうど結ぶ。すなわち、相似成長仮定(エリアは葉の大きさに比例して相似的に大きくなる、という仮定。この仮定の上で仮想エリア面積を計算した; 詳細は本文)が正しければ、エリア内葉脈は成葉になるまで成長し続ける、と言える。



(図9) 予想されるエリア内葉脈の変化。右側2つは成葉、その他は幼葉。図の数字は葉身長(mm)。括弧内の数字は成葉のエリア面積(mm²)。成葉と同じ仮想エリア面積を持つ幼葉のエリアを並べ、矢印でつないだ。相似成長仮定が正しければ、エリア内葉脈はこのように成長すると考えられる。ただし、実際の時間的変化でないので、走行パターンの変化は全体的な「感じ」としてとらえるべきものである。なお、エリアの縦の長さを同一にしたので、縮尺はすべて異なる。



(図 10) エリア内葉脈の形成シミュレーション。エリアの形が長方形で、その辺の長さの比 (縦 : 横) が約 1 : 2 の場合 (辺の比はエリア内部での値)。黒の点線は葉脈、白丸はエリア内の細胞を表す。白丸の大きさ(直径)は細胞内の物質 A の濃度に比例している (a' のみ例外。a' では物質 B の濃度を表す。なお b' はイヌツゲではなくゲッケイジュの場合)。この場合葉脈の形成は、基本的に a → f の繰り返しとなる。詳細は本文参照。



(図 11) エリア内葉脈の形成シミュレーション。a→eは辺の比が約1:3のもの。エリアがこの程度細長くなると葉脈は3本並んで形成される。f→mは辺の比が約1:1.5のもの。この場合、新たにできる葉脈はつながってしまう。



(図 12) 互いに伸びてきてつながったと思われる葉脈の例。Aは葉身長8.6mm、Bは葉身長8.4mmの幼葉のエリア。枠内の拡大図はそれぞれ上方に示す。バーはどちらも0.2mm。Aは両側から伸びてきた葉脈のくつつく直前、Bはくつついてしばらく経った時、と思われる。