葉脈パターン形成に関する2つのモデルの比較

明治大学総合数理学部現象理学科

導入

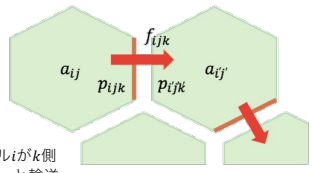
われわれを取り巻く自然界の中でも葉脈は馴染み深い形の1つである. 葉脈パターンは非常に多様性に富んでおり, そのため葉脈パターンに影響を与える要素が多く長年研究されてきたメカニズムであるにもかかわらず, 不明な点が多いのが現状である. 本研究では, これまでに提案された葉脈パターン形成のモデルの中から運河仮説とビジュアライズモデルを紹介する. これらはモデルの構築にあたって全くアプローチの仕方が異なる特徴的なモデルである. この2つのモデルを比較することで, 互いのモデルの検証や葉脈パターン形成におけるメカニズムの理解を深めることができる. よって, 葉脈パターン形成のモデル化という同じ目標を持った2つものデルについてシミュレーション結果を比較し考察する.

目標

運河仮説とビジュアライズモデルのシミュレーションを行い, 比較する.

運河仮説：生物学的知見から構築された数理モデル

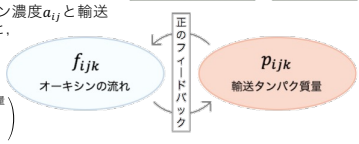
植物ホルモンの一種であるオーキシンは葉脈の発達に関与していることがわかっている. オーキシンは「オーキシン極性輸送」という性質を持っており, この性質からオーキシンは葉身の中でフラックスを持つ. その流れる過程で流路を築き運河を形成すると想定していのが運河仮説である.



まず, オーキシンの正味の流量を数式化する. セルiがk側から排出するオーキシンの量をオーキシン濃度a_{ij}と輸送タンパク質量p_{ijk}の積に比例するとすると,

$$f_{ijk} = p_{ijk}a_{ij} - p_{i'j'k'}a_{i'j'}$$

f_{ijk}：セルijからセル$i'j'$へ流れるオーキシンの正味の流量
p_{ijk}：セルijのk側の細胞膜に含まれる輸送タンパク質量
a_{ij}：セルijないのオーキシン濃度



運河仮説ではf_{ijk}とp_{ijk}との間に正のフィードバックを設定する. これによってオーキシンの流れが大きい場所ではより流れやすくなるという性質を付与できる.

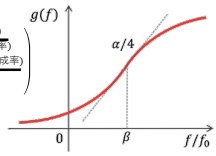
次に, オーキシン濃度と輸送タンパク質量について微分方程式を立てる.

$$\frac{dp_{ijk}}{dt} = B\frac{g(f_{ijk})}{\sum_k g(f_{ijk})} - p_{ijk}$$

$$\frac{da_{ij}}{dt} = 1 - Aa_{ij} - \sum_k kf_{ijk}$$

$$g(f_{ijk}) = \frac{1}{1+\exp[-\alpha(f_{ijk}/f_0 - \beta)]}$$

$A = \frac{d_a(\text{オーキシンの分解率})}{d_p(\text{輸送タンパク質の分解率})}$
$B = \frac{c(\text{定数}) * s_p(\text{オーキシンの合成率})}{d_p^2}$
α, β：曲線$g(f)$の定数

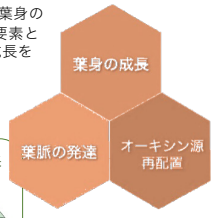


シグモイド曲線$g(f)$は増加関数であり, ポジティブフィードバックをモデルに組み込んでいる.

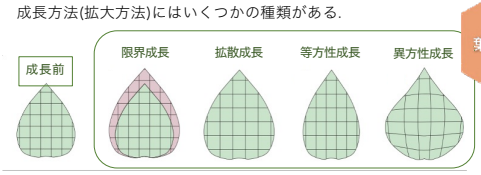
最後に, 細胞分化を組み込む. オーキシンを沢山流す細胞が葉脈細胞へ分化するとする. よって, オーキシン濃度に域値を設けてそれを超えたと可逆的な細胞分化を起こすとする.

ビジュアライズモデル：視覚的情報から構築されたモデル

細胞単位のようなミクロな視点は持たず, 観察して分かる情報(葉身の形状, 葉の成長方法, etc...)が葉脈パターン形成に影響を与える要素として考慮し, 右の3つの要素を繰り返し試行することで葉脈の成長をシミュレーションする.

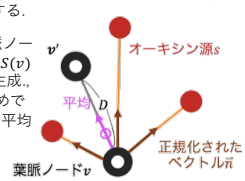


葉身の成長：葉脈の成長は, 葉身の成長と強い相関がある.
成長方法(拡大方法)にはいくつかの種類がある.



オーキシン源の再配置：新しい葉脈ノードを出力するために必要. オーキシン源は互いに閾値距離b_sだけ, 葉脈ノードと閾値距離b_vだけ離れた場所に配置できる. オーキシン源の位置は*dart-throwing*アルゴリズムを用いた乱数によって決定する.

葉脈の発達：任意のオーキシン源が, それに最も近い葉脈ノードに影響を与えると仮定する. このオーキシン源の集合を$S(v)$とすると, 集合Sが空でないならば新しい葉脈ノードv'を生成., 辺(v, v')によってvと接続される. 葉脈ノードv'はvから詰めでのオーキシン源$s \in S(v)$に向かい性聞かされたベクトルの平均をとって示される方向に, vから距離Dに配置される.

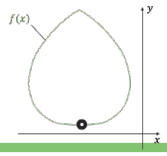


$$v' = v + D\frac{\vec{n}}{\|\vec{n}\|}$$

$$\vec{n} = \sum_{s \in S(v)} \frac{s - v}{\|s - v\|}$$

D：葉脈ノード間の距離
s：vが最も近いオーキシン源の位置
v, v'：葉脈ノードの位置

初期条件の設定
- 葉の輪郭→パラメトリック曲線$f(x)$
- 葉脈ノードの初期位置

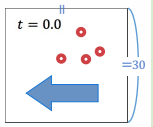


シミュレーション：初期条件の操作により近い環境でシミュレーションを行う.

初期条件

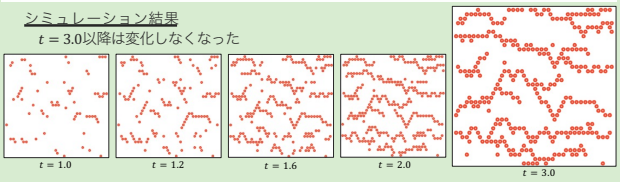
- セル数30×30の2次元平面
- 境界条件：周期条件
- オーキシン / 輸送タンパク質] 一様に分布 (1.0%のノイズ)
- 左向きに緩やかなオーキシンの流れ

葉脈細胞へ細胞分化
→オーキシンの濃度に閾値を設定し, 閾値を超えた細胞をプロット



シミュレーション結果

$t = 3.0$以降は変化しなくなった



運河仮説において, 葉脈らしいシミュレーション結果が得られた.

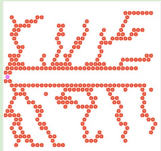
特徴
- 直線部分もあるが, 全体的に上下に振れてジグザグというような線を描いている.
- 葉脈に接続しておらず, 独立した葉脈細胞が複数存在する
- 左辺から右辺に繋がる葉脈は, 複数本存在する.

初期条件を変更

周期境界条件 → ディリクレ境界条件 に変更.

葉柄の部分の再現：オーキシンを葉の外へ排出する細胞を設定(オーキシンシンク)

主脈らしき葉脈が形成され, そこから枝分かれするようなシミュレーション結果が得られた.
→ 主脈が根元で2つに分かれてしまう

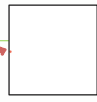


モデルの簡略化と初期条件

葉身の成長 → 考慮しない, 正方形領域でシミュレーションを行う.
オーキシン源の再配置 → (*dart-throwing*アルゴリズムではなく, 一様分布に従う乱数を使う. オーキシン源同士の閾値距離b_sを考慮しない.
葉脈の発達 → 葉脈ノード間の辺を出力しない, またその幅も考慮しない.

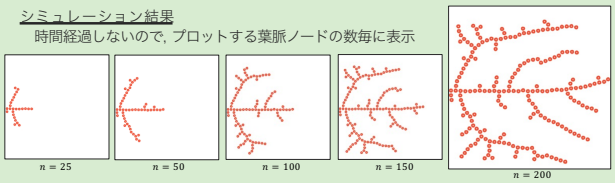
葉の輪郭を決定する関数は必要ない
葉脈ノードの初期条件について, 位置と個数を決定する.

葉柄の部分に葉脈ノード



シミュレーション結果

時間経過しないので, プロットする葉脈ノードの数毎に表示



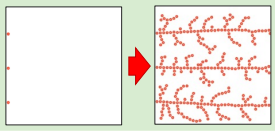
ビジュアライズモデルにおいて, 葉脈らしいシミュレーション結果が得られた.

特徴
- 主脈と側脈にはっきり分かれており, 葉脈がなだらかな直線または曲線である.
- 全ての葉脈ノードが連続である. (単独で存在しない)
- 左辺から成長する葉脈は一つである. (初期条件における葉脈ノードの数と同じ)

初期条件を変更

初期条件における葉脈ノードを3つに変更

各葉脈ノードから葉脈が形成される.
葉脈ノードとオーキシン源との閾値距離b_sを設定しているため, 3つの葉脈は接続しなかった.



比較と結論

運河仮説ではの成長を組み込んだシミュレーションも存在し, その結果羽状脈が生成されている. つまり, ノイズを排除し葉の成長をシミュレーションに組み込めれば, ビジュアライズモデルとより近い葉脈が生成できるようになるのではないだろうか.

大きな特徴の差が現れる原因 → 初期条件による環境の違い or 葉の成長の有無

比較の結果, 運河仮説でより現実に近い葉脈を生成するには葉の成長を組み込まなければならない. 一方, ビジュアライズモデルは多様性を幅広く表現できるモデルであり, 本研究においてこのモデルを簡略化して葉の成長を省いても葉脈を生成できることがわかった. つまり, ビジュアライズモデルにおいて葉脈の生成に必要なシミュレーションループの要素は「オーキシンの再配置」と新しい葉脈ノードの配置」の2つなのかもしれない. 「葉の成長」という要素には, 葉の形状や拡大方法が含まれており, この要素こそが多様性の根元になんていると予想できる.