

作物の形態研究法：マクロからミクロまで

仮想植物の作成

2. 形態と生長のモデル化 L-studio の利用

渡邊朋也

(中央農業総合研究センター)

植物各器官の連結状態およびそれらの生長規則を L-system の文法により記述し、前回報告した 3 次元デジタイザを利用して収集した形態情報、生理的生育情報と併せて、3 次元「仮想植物」を作成する手順を紹介する。

1. L-system

複雑に見える植物の形態も、葉、茎、根、成長点などから構成される基本構造（モジュール）が何度も繰り返し、枝分かれをすることで構成されている（Room ら 1994）。L-system は Lindenmayer (1968) が開発した生物の形態形成を記述するのに適したアルゴリズムであり、植物体の各基本構造の変化を初期状態および発展の規則列（例えばプラストクロン単位における各器官の分化ルール）を表す。

いま単純な形の植物の生長点 A は時間が経つと茎 B と新しい生長点 A になるとする。この植物の生長は時間とともに

A
BA
BBA
BBBA

と育つので、その生長規則を L-system では

$A \rightarrow BA$

と表す。矢印の左側の記号が 1 単位時間が経過すると矢印の右側の記号に変化するという意味である。

水稻の形態・生長の特徴として、1) モジュールは葉鞘および葉身、さらに分げつ芽をそれぞれ 1 組と複数の根をもつ、2) 分げつ芽は成長すると分げつとなり親の葉鞘内側から伸長する 3) 葉序は互生（180 度ごとに出現する）などが挙げられる。そこで水稻地上部の頂芽を A、節間を I、分げつ芽を B、葉鞘を S、葉身を L、ひとつの構造から派生する別の構造を [] で表すと、1 プラストクロンに頂芽は、節間、分げつ芽、葉鞘葉身を 1 組生成するので、この生長規則は

頂芽 $\rightarrow$ 節間 [分げつ芽] [葉鞘・葉身] /180 頂芽 と
なり

$A \rightarrow I[B][SL]/180A$

と書き表すことができる。分げつ芽 B は一定期間後分げつとして生長を開始するので、

分げつ芽 $\rightarrow$ 節間 [分げつ芽] [葉鞘・葉身] /180 頂芽
すなわち

$B \rightarrow I[B][SL]/180A$

と表現できる。ここで「/180」は、稲の葉鞘、葉身、分げつ芽が節ごとに互い違いに（頂芽の進展方向に対して 180 度回転して）出現することを表している。

いま第 N 番目の分げつ芽は母茎第 N + 3 番目の葉の生長と同期して分げつ第 1 葉を生長させるとすると、器官の生成はプラストクロン単位で下記のように記述できる（簡単のため葉鞘葉身 [SL] ならびに /180 を省略）。

プラストクロン

1 A
2 I[B]A
3 I[B]I[B]A
4 I[B]I[B]I[B]A
5 I[I[B]A]I[B]I[B]I[B]A
6 I[I[B]I[B]A]I[I[B]A]I[B]I[B]I[B]A

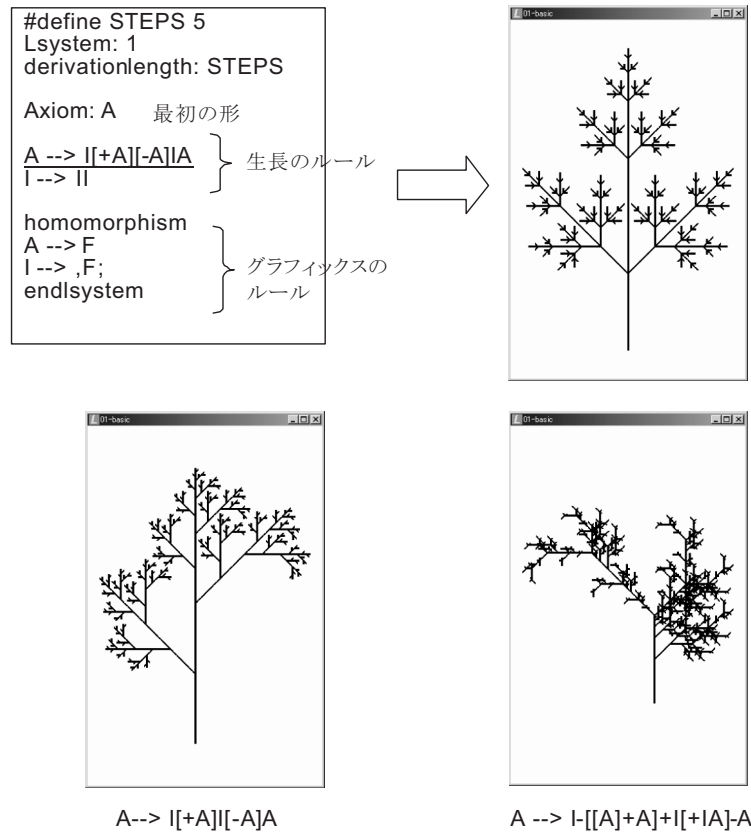
プラストクロンのステップ 4 から 5 の段階で最初に出現していた分げつ芽 B が分げつとしてスタートしている（アンダーラインの部分）。

水稻が栄養生長から生殖生長に切り替わると、頂芽は葉の原基の代わりに穂の原基 P を形成するので、

頂芽 $\rightarrow$ 節間・穂 すなわち $A \rightarrow IP$

となる。基本的にイネはこのわずか 3 つのルールに従って生長しているのである。

L-system は様々な植物の形態形成、生長パターンを記述するのに応用されているが、カルガリー大学（カナダ）の Prusinkiewicz のグループは植物形態形成を記述するための専用言語 cpfg (C-like plant and fractal generator) を開発し、それを利用するためのコンピュータ環境を整備し、仮想植物実験室 (virtual plant laboratory, vlab) と呼んでいる。詳しくはカルガリー大学の web サイト Algorithmic Botany (http://algorithmicbotany.org/virtual_laboratory/) を参考にされたい。現在、Unix、Linux および Windows で稼働するシステムが開発されているが、ここでは Windows で利用できる L-studio を紹介する。



第1図 L-studio 画面上での簡単なL-systemとグラフィックスのプログラム例(左上)とそのアウトプット(右上).
L-systemの一部(アンダーラインの部分)を変更すると異なる形態となる.

2. L-studio

L-studioでは、L-systemによって記述された生長ルールに、形態の特徴やその空間配置(幾何的構造)を3次元グラフィックスで表現する技術を組み合わせて、現実感のある植物形態を出力することができる。本システムの試行版はカルガリー大学の上記webサイトからダウンロードできる。

第1図に簡単な例を示す。Axiomの部分は最初の構造(ここでは頂芽A)を定義し、その後にL-systemの生長ルールが並ぶ、homomorphism以降は各構造のグラフィックスルールである。例えばFは単位長さの直線を描く、「,」および「;」は各構造の色の指示である。L-systemの一部(アンダーライン部分)を若干変化させるだけで、第1図下図のように構造が大きく変化することがよくわかる。

(1) 形態の表現方法

個々の器官の生長、サイズ、形態は、前回報告した出葉調査、3次元デジタイザなどを利用した計測結果にもとづいた数式が利用できる。例えば水稻の各葉位 n の葉身長 L_n は下記のように数式化して導入した(Watanabeら2005)。

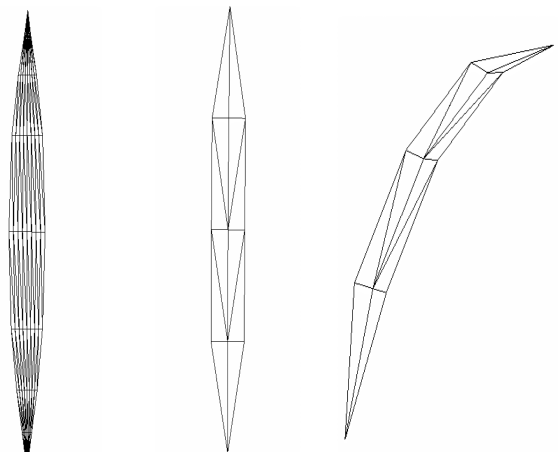
$$L_n = L_{\max} \exp(-n \cdot n_{\max}^2) / (2d)$$

$L_{\max}$ は同じ構造内の最大葉身長、 $n_{\max}$ は $L_{\max}$ をもつ葉身

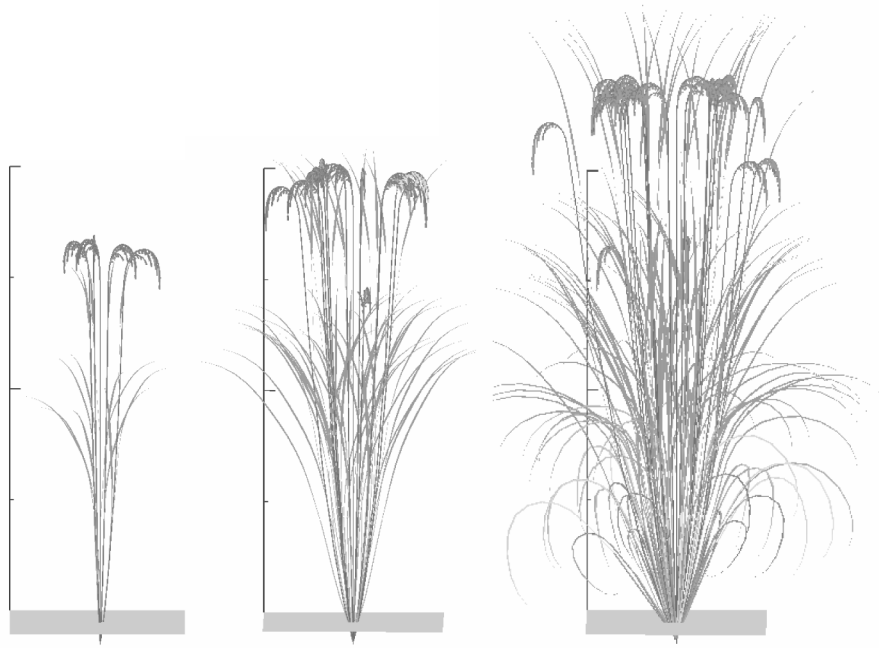
の葉位、 d はパラメータであり、各分げつの葉位 n は同伸葉関係にある主茎の葉位で表した。また各葉身の葉身曲面はcpfgに準備されているHermite曲線を応用してを表現した(第2図左)が、より少ない三角形を組み合わせた構造として表現することも可能である(第2図中央、右)。

(2) フェノロジーの導入

出芽から栄養成長、花芽形成、出穂(開花)から登熟に



第2図 形態の測定結果にもとづくイネ葉身のグラフィックス化の例。



第3図 4月15日に播種し、異なる3地点（左から那覇、つくば、札幌）で栽培した場合のコシヒカリの登熟時の状況をWatanabe et al.(2005)のモデルに、分げつモデル（高橋ら，2001）を導入してシミュレーションした結果。

いたるフェノロジーを記述するために、DVIモデルおよび葉齢予測モデル（中川・堀江 1991，中川・堀江 1995）を仮想稲に組み込んだ。これにより気温と日長に応じて、出葉速度や出穂、登熟時期が変化するため、移植日や場所による生育の違いを表現することが可能となった。主茎葉齢増加に伴う分げつ芽の増加や分げつへの生長は、分げつ芽の分化した際の稲のエイジや気温によりその後の生長に変化がみられることから（高橋ら，2001），分げつの出現確率をエイジと気温の関数であらわす確率 L-system としてモデルに組み込んだ。モデルの出力例を第3図に示す。これはコシヒカリを4月15日に播種し、異なる3地点（左から那覇、つくば、札幌）で栽培した場合の登熟時の状況を示している。葉身長や節間伸長の具体的データが不足しているため、まだ改良の余地は大きいが、那覇では短日と高温のため非常に早く登熟してしまうこと、札幌では出葉

は遅くまで継続するが、そのため出穂後の温度不足で完全に登熟に至らないことなどが理解できる。

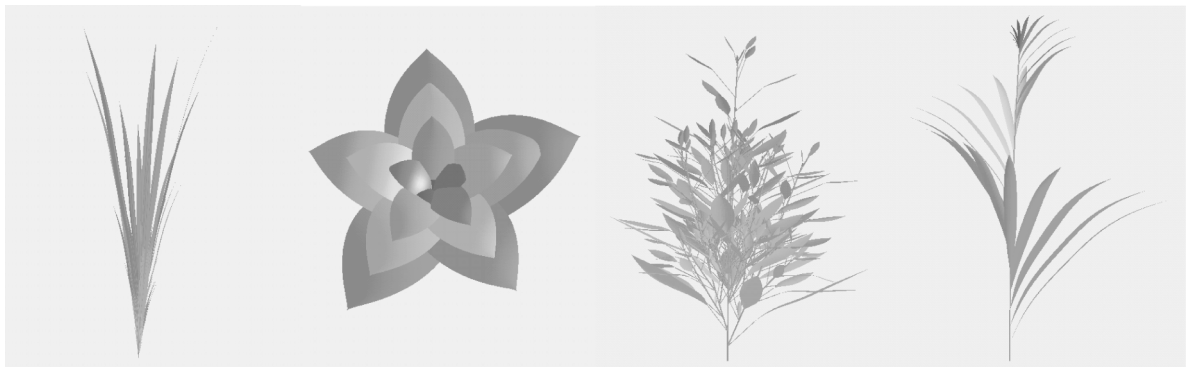
（3）その他の応用

L-studio を用いると、生長ルールと形態の数式情報を組み込んだ仮想植物が比較的容易に作成できる。第4図はすべて同じ生長ルールで、それぞれの器官（葉身、葉柄、茎）のサイズ（長さ、幅）や角度（葉序、葉身の屈曲程度）、色などを変化させた出力例である。これらは実際には存在しない植物だが、左からイネ科幼植物、花、灌木、単子葉植物のようなさまざまな「かたち」が作り出せている。このとき生長ルールは

$A \rightarrow I[PL][B]A$

$B \rightarrow A$

に従っており、Aは頂芽（先端の芽）、Iは節間（茎の節



第4図 同じ生長ルールに異なる形態情報を導入した場合の様々な仮想植物の出力画像。

と節の間), P は葉柄, L は葉, B は側芽である. このように, L-studio は植物生長, 形態の共通性と多様性を理解するためのツールとしても利用可能である.

引用文献

- Lindenmayer, A 1968. Mathematical models for cellular interactions in development, Parts I and II. *Journal of Theoretical Biology* 18 : 280–315.
- 中川博視・堀江武 1991. イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究 (10) 葉齢増加と主稈総葉数の気象的予測モデル 日作紀 60 (別 1) : 272–273.
- 中川博視・堀江武 1995. イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究 第 2 報 幼穂の分化・発育過程の気象的予測モデル. 日作紀 64 : 33–42.
- Room, P. M., L. Maillette, and J. S. Hanan 1994. Module and metamer dynamics and virtual plants. *Advances in Ecological Research* 25 : 105–157.
- 高橋渉・長谷川利拡・中川博視・渡邊朋也 2001. 水稻の 3 次元生育シミュレータの開発 第 3 報 分げつ数モデルの考え方とその検証. 日作紀 70 (別 2) : 127–128.
- Watanabe, T., J. S. Hanan, P. M. Room, T. Hasegawa, H. Nakagawa and W. Takahashi 2005. Rice morphogenesis and plant architecture: measurement, specification and the reconstruction of structural development by 3D architectural modelling. *Annals of Botany* 95 : 1131–1143.