

葉序にみる生物形態進化の最適化問題

岡部 拓也

葉序とは、植物の葉のつき方にみられる「数学的に」「規則的な」配列をいう。規則的とは茎のまわりに一定角度おきに葉が並ぶ様子を指し、数学的とはその角度が数列的な規則をもつ点を指す。すなわち「規則的」という言葉には、葉の並びの規則性に加えて、角度（開度とよばれる）の規則性というより高次の（数学的な）意味が含蓄されている。葉序の規則性は非常によくみられることから、現象の背後に、植物が生き残るうえで、何らかの最適化があることは、疑問の余地がない。しかしながら、それがどのような最適化問題なのかは決して自明ではない。たとえば、受光（光合成収支）効率を最大化しているという「最古の仮説」は、現象を子細に検討すれば、組上に載るまでもなく、棄却されるのである。本稿では、葉序の法則を説明し、葉序法則の最適性について解説する。

キーワード：自然選択、適応度、シンパー・ブラウンの法則、葉序転移、黄金角、取れん進化

1. 生物進化の最適化問題

生物のかたち、ときに数学的な規則性がみられることは、古くより知られている。ダーシー・トムソンの『On Growth and Form』（生物のかたち）は、1917年に初版が出版され、改訂版は1,000ページを超える古典的大著だが、そこでは細胞、ハチの巣やクラゲのかたち、動物の角の牙の曲がり方、鳥の中空骨の内部構造などにみられる特性が、数学を用いて詳しく述べられている [1]。トムソンが取り上げたテーマの多くは、力学的現象として説明可能なものだが、そうした物理現象だけにとどまらず、現在アロメトリー（相対成長）と呼ばれる量的関係 [2] や、さまざまな生物の殻にみられる幾何学的形状 [3-5] など、数学が関与するありとあらゆる生命現象が紹介されている。本稿のテーマ、葉序にも独立な章が割かれている。

生物のかたちに数学的規則がみられるからといって、必ずしもそこに「最適化問題」があるとは限らない。たとえば、巻貝の貝殻は「対数らせん」とよばれる数学的曲線によく近似される [1, 4, 5]。対数らせんは「自己相似」のため、いわば「大人」と「子供」は大きさ（サイズ・縮尺）が異なる以外、形のうえでは区別がつかない。自己相似は指数関数的に成長する「下等」生物でみられるが、なぜそうなるかといえば、そのように（倍々に）分化・成長しつづける形態形成機構（遺伝的プログラム）をもつという以上の説明は難しい。当然ながら、指数関数的成長は、誕生以降しばらくの間、つまり限ら

れた時期にだけみられる成長様態にすぎない。いずれ成体（大人）になれば成長は止まり、その生物の典型的な大きさをもつようになる。最適化が問題になるのは、生物を特徴づける「パラメータ」がとりうる値に、いくつかの選択肢がある場合である。たとえば、生物の成体の典型的な大きさは、最適化問題として理解可能な例といえよう。陸上生物の大きさには重力に規定される上限（～10 m）が存在する。そうした物理的制約を大前提として、さらに生息環境による生態的制約から、各生物の最適サイズが決まってくる。当然ながら、最適サイズは、生態的地位（ニッチ）によるに違いない。物理的に孤立した島では、利用可能な生息域や資源量が著しく制限されるため、生物がほかの地域でみられるよりも大型化もしくは小型化することが知られている。このような最適化問題は、なにもサイズに限ったものではなく、生む子の数や男女性比、生む時期、年齢、成長パターンから寿命など、あらゆる生存・生活史戦略で問題になる。そして、現実がそうであるように、最適解はニッチによって、千差万別になるはずである。こうした問題は、どれも個別に興味深い題材に違いない。

同様な視点からみると、葉序の最適化問題で対象となるのは、隣り合う葉の間の角度（開度）である。葉序が特にユニークなのは、開度の最適値が環境にも植物種にもよらず、普遍的な値をとる点であり、この点は強調してもしすぎることはない。これは葉序の規則性が環境への適応や共生のような外部的条件によるものではないことを意味する。まずはなにより、直観的にありがちな単純な誤解を防ぐためにも、問題の説明は必要不可欠となる。

2. 葉序とは？

葉序にはいくつかの型があるが、とりわけ一般的か

おかべ たくや
静岡大学大学院工学研究科電子物質科学専攻
〒432-8561 静岡県浜松市中区城北 3-5-1
okabe.takuya@shizuoka.ac.jp

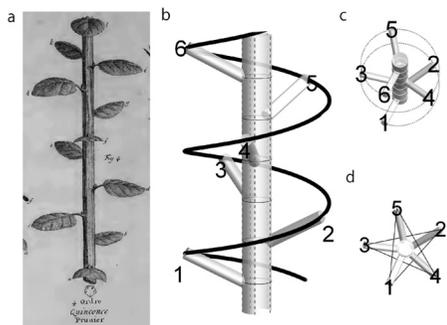


図1 2/5 葉序

a. ウメ (Bonnet [8] より転載). b. 下から順番に葉に番号が振ってある (1, 2, 3, 4, 5, ...). 順番にたどると「らせん」を描くことから「らせん葉序」とよばれる. 2/5 葉序では, 6 番目の葉は 1 番目の葉のちょうど真上にくる. c. 上からみたもの. 連続する二つの葉 (1 と 2, 2 と 3, etc.) のなす角度は, 一周 360 度の 2/5. d. らせんではなく直線で結ぶと「星形 (五芒星)」になるのが 2/5 葉序の特徴.

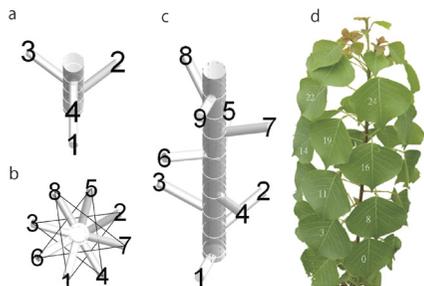


図2 1/3 葉序と 3/8 葉序

a. 1/3 葉序. 4 番目の葉が 1 番目の真上にくる. b. 3/8 葉序. 8 角形の頂点を三つおきに結ぶ「八芒星」を描く. 2/5 葉序の「五芒星」(図 1d) と比べてほしい. c. 3/8 葉序. 9 番目の葉が 1 番目の真上にくる. d. ポプラの 3/8 葉序.

つ興味深いのが「らせん葉序」である [6, 7]. 図 1 にしめすように, らせん葉序では, 葉は茎の周囲に一定角度おきに, らせん状に並ぶ. この角度は「開度」とよばれ, 葉序を特徴づける重要な量である. 図の例では, 開度は 144 度, すなわち 1 周 360 度の 2/5 であるため ($144 = 360 \times 2/5$), 下から順に葉を 5 枚たどると茎を 2 周することになり (図 1b), 6 番目の葉は 1 番目の葉の真上にくる (図 1c). この型の配列は 2/5 葉序とよばれ, 最もよくみられるタイプである. 2/5 葉序では, 葉は縦に 5 列をなし, 葉を生まれた順 (1, 2, 3, 4, 5, etc.) に線で結ぶと「星」を描く (図 1d). 次の葉までの角度, すなわち, 1 と 2, 2 と 3, etc. のなす角度が「開度」2/5, すなわち 144 度である.

同様に, 開度 1/3 (120 度) や 3/8 (135 度) もよくみ



図3 モミの葉序 [11, 12]

針状の葉が左右 2 列に開くが, 葉序は典型的な「らせん葉序」である.

られる (図 2). 観察事実として, 開度がとる値は 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, というように, 「フィボナッチ数列」をなす, というのが, 葉序の規則性 (法則) である (シンパー・ブラウンの法則). フィボナッチ数列とは, 1, 2, 3, 5, 8, 13 というように, 隣り合う 2 数の和を次の数とする数列である ($1 + 2 = 3$, $2 + 3 = 5$, $3 + 5 = 8$, etc.). つる植物のつるとは異なり, らせん葉序のらせん (図 1b) の巻く向きは決まっておらず, 左右巻きが同じ頻度で生じる.

以下, 注記となる. まず第 1 に, 以上のような理想的な分数葉序は, 茎が伸び始めたばかりの若い「シュート」でのみみられることが多い. シュートとは茎と葉を一体として指す語で, 根 (ルート) との対比で用いられる. つまり, 生え始めでは理想的な分数葉序をみることができが, 植物は生長につれて葉の向きを変えてしまうため, われわれが普段日常的にみている十分に育った植物に幾何学的な配列がみられることは, むしろ例外的といってよい. これが, 植物学の祖 テオプラストス (紀元前 3 世紀) から葉序法則の発見 (18~19 世紀) [8-10] まで 2 千年を要した理由である. 本来の葉序がどうであれ, 生長とともに, 植物は適応的に葉の向きを変化させる. たとえば, モミは理想的な「らせん葉序」をしめすものの, 針状の葉は団扇 (うちわ) のように左右に開くため, 一見して「らせん」にはみえない (図 3). 外見上の並びこそが, 受光効率にとって最大の問題となるため, これは葉序が受光効率とは無関係ということを如実にしめす例となっている.

第 2 の注意点として, 伸びきらないシュートの葉序では, 分数による表現はあいまいになる. 葉序を分数で表現するには, 葉は茎に沿って縦に並び「縦列」をなしていなければならない. 2/5 葉序では 5 本 (図 1), 3/8 葉序では 8 本 (図 2b, c, d), というように, 分数の分母は「縦列」の数をあらわす. ところが, 茎が伸びきらないと葉は縦にはそろわない. 伸びきらないシュートでは,

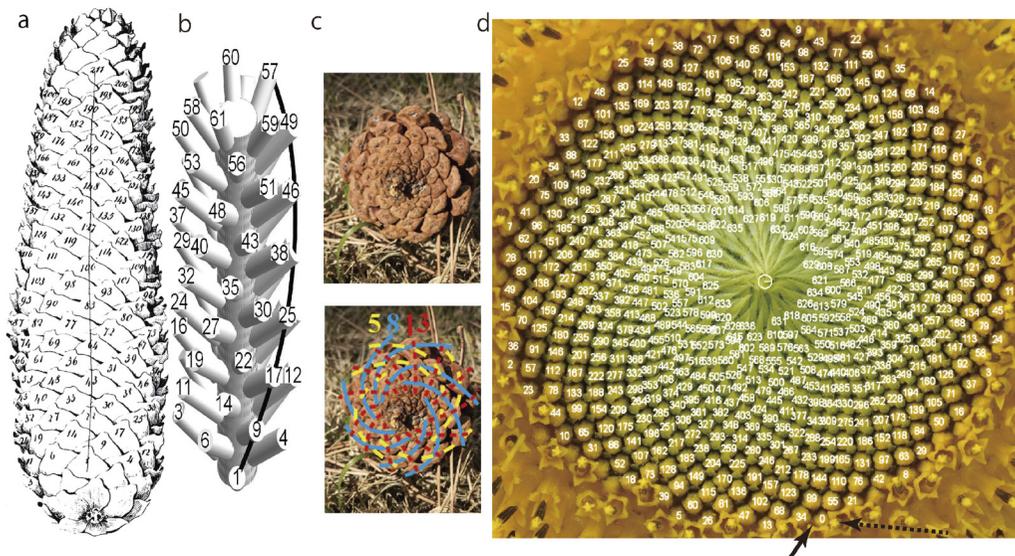


図4 身近な葉序

a. モミの球果。直線は21番ごとの縦列。8/21葉序 (Braun [10] より転載)。b. 黒線は1番からはじまる8番ごとの「斜列」(1, 9, 17, 25, ...)。このほか、2番からはじまるもの、3番からはじまるもの、など、斜列の数は八つある。「葉」の間隔が詰まると縦列よりも斜列の方が目につく。21/55葉序。c. 松ぼっくり。5列の斜列, 8列の斜列, 13列の斜列。d. 向日葵の頭花 [13]。点線矢印の向きに34本の斜列が、実線矢印の向きに55本の斜列がある。中央下の0を基準として、フィボナッチ数(1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, 610, ...)に印を打てば規則性がはっきりする。

茎に沿った縦方向の並び(縦列)が判然とせず(図4a),むしろ斜め方向の並び(斜列)が視覚的に顕著になる(図4b)。花は葉の変形であるから、花や実の並びにも葉序の規則はあてはまる。マツは理想的な葉序をしめすが、幾何学的に美しい葉序配列は、枝ぶりより、むしろ松ぼっくりにみられる(図4c)。縦列の数と同様に、斜列の数にもフィボナッチ数があらわれる。ひまわりの種(頭状花)の配列は、葉序の代表例であり、非常に大きなフィボナッチ数をみることができる(図4d)。

伸びたシュートでみられる葉序の規則性(1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, etc.)は、生長点(シュートの先端)で生じた葉の「原基」(後に葉に分化する組織)の並びの規則性に起因する。生長点で、原基は一定の開度137.5度をしめず(図5a)。奇しくも、この角度は「黄金角」として古来知られる角度であり、円周360度を黄金分割 $1 : (\sqrt{5} + 1)/2$ することで得られる(図5b)。ここで $\tau = (\sqrt{5} + 1)/2 \approx 1.618$ は「黄金比」で、

$$1 : \tau = \tau : 1 + \tau$$

の関係をみatus(2次方程式 $\tau^2 - \tau - 1 = 0$ の解)。このため、縦横比が黄金比 $1 : \tau \approx 1 : 1.618$ の矩形(黄金矩形, 黄金方形)から正方形を切り落とした残りの矩形(2辺の比 $0.618 : 1 \approx 1 : 1.618$)は、やはり黄金

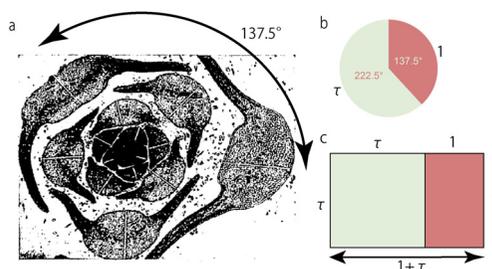


図5 黄金角 137.5 度

a. ハツユキソウの生長点を輪切りにしたもの (Bilhuber [14] より転載)。目印として、137.5度おきに放射状の切れ目が刻んである。b. 黄金角 137.5度は、円周を黄金比 $1 : \tau \approx 1 : 1.618$ で分割することで得られる。c. 定義 $(1 : \tau = \tau : 1 + \tau)$ により、黄金矩形(縦横比 $1 : \tau$)から正方形を切り出すと、残る矩形は(元の $1/\tau \approx 0.618$ 倍の)黄金矩形となる。

比の矩形となる(図5c)。

まとめると、植物は根(ルート)と茎・葉(シュート)からなる。シュートの先端には生長点があり、活発な細胞分裂により、葉の原基(葉原基)が一定開度(137.5度)おきに発生する。生長とともに、近隣の原基どうしは維管束(道管・師管, 比較的硬い組織)で結ばれ、シュートが伸長するのにともない、葉は縦にそろようになる。結果的に、開度は1/3(120度),

2/5 (144度), 3/8 (135度) などへと変化する。葉序の問題は、要するに、なぜ葉原基の開度は137.5度(黄金角)にプログラムされているのか? となる。

3. なぜフィボナッチ数?

葉序の法則にフィボナッチ数(1, 2, 3, 5, 8, 13, etc.)が出てくる理由を説明する前に「葉序転移」について説明が必要となる。

さまざまな植物にみられる葉序として、表1のようなリストを、しばしばみかける(たとえば文献[15])。こうしたリストで紹介される「分数」は、典型的によくみられる葉序型という程度の意味合いであって、特定の植物が特定の葉序分数を必ずしめすと誤解しないよう注意が必要である(ただし、イネの1/2やカヤツリグサの1/3はそれぞれのグループの特徴であり、ほかと同列には扱えない)。たとえば、カシやポプラの木で、ある枝が2/5葉序をしめしていたとしても、別の枝で1/3や3/8がみられることなどは珍しいことではない。それどころか、一本の枝の付け根付近が2/5だが、先の方は3/8に葉序が変化(葉序転移)していることすらよくある。一般に、らせん葉序の分数は、植物の生長とともに変化する。外見上の変化に呼応して、茎の内部の維管束の配列

(何番目おきの葉がつながるか)も段階的に変化していく[16]。葉序分数を曖昧さなく判定するには、維管束の並び(葉のつながり方)を解剖学的にみる必要がある。

開度137.5度(黄金角)の葉原基の並びから、どうしてフィボナッチ分数(1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, etc.)が生じるかを説明するには、図に頼るのが最も簡単だろう。

生長点での葉原基の並びを、模式的に図6aにしめす。点でしめされる葉原基は一定の開度137.5度(黄金角)にて並んでいる。生長点(中心)では常に新たな葉原基が生まれつづける。生長につれて、各原基は分化しながら、外側にそして上へと移動していく。生まれた順に番号が振ってあるが、図よりわかるように、0番目の原基(図6a中央下)の近隣には、3, 5, 8, 13などフィボナッチ数番目の原基が現れる。一般に、フィボナッチ数を $F(=1, 2, 3, 5, 8, \dots)$ として、 n 番目の近くには $n \pm F$ 番目がくる。図6aでは6番の周囲に1, 11, 14があるが、6との番号差はフィボナッチ数 $-5, 5, 8$ である。この特質は、黄金角137.5度があつて数学的性質による。黄金比 τ を用いて、黄金角は $360 \times 1/(1+\tau)$ 度とあらわされる(図5)。ここで現れる比 $1/(1+\tau)$ は無理数(整数比の分数としてあらわせない数)であるが、有理数(整数の比)で近似するとフィボナッチ数が自然に出てくる、そのような数になっている。すなわち、小数であらわすと、黄金比 $\tau \approx 1.618$ より

$$\frac{1}{1+\tau} \approx \underline{0.382}$$

であるが、下線部0.382と比較して、葉序の分数は、

$$\frac{1}{3} \approx 0.333 = \underline{0.382} - 0.049$$

$$\frac{2}{5} = 0.4 = \underline{0.382} + 0.018$$

表1 いろいろな植物の葉序 [15]

植物	葉序
アヤメ, イネ	1/2
カヤツリグサ, スゲ	1/3
バラ, カシ, シイ	2/5
オオバコ, アサ	3/8
ウルシ, ヤナギ	5/13
センネンボク	8/21

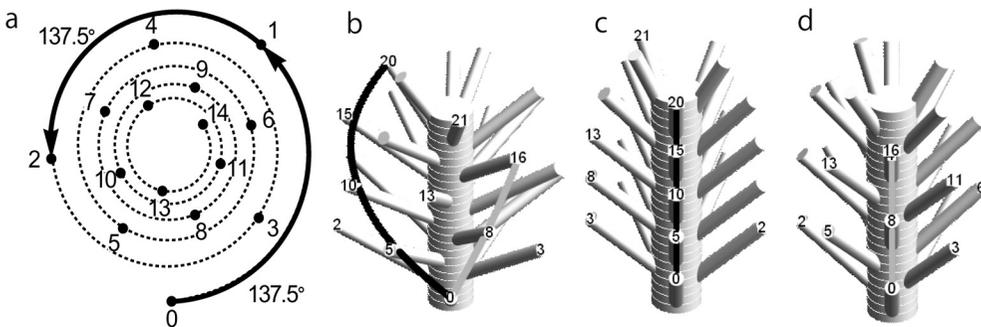


図6 生長点の葉序とシュートの葉序
a. 生長点で葉原基(点)は開度137.5度で(137.5度おきに)並ぶ。b. 開度137.5度の配列を茎のまわりの枝の配列としてしめたもの。5番おきの枝を結ぶ斜列(0, 5, 10, 15, 20)を黒線でしめし、8番おきの枝を結ぶ斜列(0, 8, 16)を薄い灰色線でしめしている。c. 2/5葉序。5の斜列が引き延ばされて縦に並ぶ。d. 3/8葉序。8の斜列が縦列に。

$$\frac{3}{8} = 0.375 = \underline{0.382} - 0.007$$

$$\frac{5}{13} \approx 0.385 = \underline{0.382} + 0.003$$

のように、いずれも $1/(1+\tau) \approx 0.382$ に近い値となる。逆に、分母がフィボナッチ数でない分数では近似が悪くなる ($4/11 \approx 0.382 - 0.018$ や $5/12 \approx 0.382 + 0.035$ よりも分母の小さい $3/8 = 0.382 - 0.007$ の方が $1/(1+\tau)$ のよい近似になる)。こうして、純粋に数学的な性質として、無理数 $1/(1+\tau)$ を近似する分数の列を分母の大きさの順に並べると、葉序のフィボナッチ分数

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}, \dots$$

が得られるのである。この性質により、たとえば、 137.5 度を 13 回足し合わせると、だいたい円周 5 周分になる ($137.5 \times 13 \approx 5 \times 360$)。ということで、基準となる「 0 番目の葉」から数えて、 13 番目は、らせんを 5 周して (0 番目と)「同じ」方向に現れることになる (図 6a)。細かいことを言うならば、 0 と 13 の向きは同じではなく、 $137.5 \times 13 - 5 \times 360 \approx -12.5$ 度だけずれる。この「ずれ」がマツの球果や向日葵の頭状花で視覚に訴える「ゆるいらせん」(斜列)をもたらす (図 4)。逆に考えると、実際の植物の葉序パターンにもとづき、斜列の角度から開度を実測により評価することが可能となる。得られた開度値 (の分布) は驚く精度で黄金角 137.5 度に一致する [17]。葉序の秩序が自然法則とよばれる所以である。

話は逸れるが、関連する話題として「うるう年」について触れておこう。グレゴリオ暦では、次の規則に従って「 400 年間に 97 回」の閏年を設ける。すなわち、西暦年が 4 で割り切れる年のうち (400 年に 100 回)、 100 で割り切れる年を除き (400 年に $100 - 4$ 回)、 400 で割り切れる年を加えた「 400 年に $100 - 4 + 1 = 97$ 回」が閏年となる。ここで出てくる数字 (4 や 97) の由来は、第 1 に地球が太陽を 1 周するのに約 365.2422 日かかり、第 2 に端数 0.2422 日をよく近似する分数が $1/4 = 0.25$ や $97/400 \approx 0.2425$ であることによる。分母を 400 にしてあるのは (わかりやすいという) 人間の都合にすぎない。理屈のうえでは、 33 年に 8 回とする方がよりよい近似になる ($8/33 \approx 0.2424$ 。これには 8 回は 4 年おきだが 9 回目は 5 年目をうるう年にすればよい)。人間にとって (33 がわかりにくく) 100 がわかりやすいのは指の数が $5 \times 2 = 10$ 本のためである。 5 枚の花びらのように、植物では 5 という数

字をよくみかける (数性とよばれる)。これは、らせん葉序の黄金角 137.5 度による [18]。脊椎動物の 5 本指とフィボナッチ数との間に関連があるかは謎だが、あながち非科学とは言い切れない問題かもしれない。

話をもどすと、葉原基は個々それぞれ分化・生長していくわけだが、いずれ維管束で結ばれることになる。互いの位置関係の都合で、上で説明したとおり、「フィボナッチ数」番目おきの葉どうしが結ばれることになる。図 6b では、葉 (枝) の並びを茎の周囲に配置する形でしめしてある。正面の 0 番の近隣に 5 番や 8 番 (フィボナッチ数) が位置することになるが、図 6b では、 5 番ごとの葉 ($0, 5, 10, 15, 20$) を黒い太線 (斜列) で結び、これらが維管束で結ばれると考えている。茎が伸長し、維管束が引き延ばされると、結ばれた 5 番ごとの葉 ($0, 5, 10, 15, 20$) は縦に整列することになる (図 6c)。こうして $2/5$ 葉序ができあがる [6]。これに対して、図 6b に薄灰色の太線でしめすように、 8 番ごとの葉 ($0, 8, 16$) が結ばれるとすると、得られる葉序は $3/8$ となる (図 6d)。このように、黄金角 137.5 度配列から得られる葉序分数は、フィボナッチ分数 ($1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13$, etc.) のいずれかとなるが、いずれになるかは固定的に決まっているわけではない。前述のとおり、一般に葉序分数は個体の生長とともに変化する (葉序転移)。

4. なぜ黄金角？

そもそも、なぜ葉原基が黄金角 137.5 度で並ぶよう「プログラム」されているのか。ここでいう「プログラム」とは、遺伝により引き継がれてきた発生過程をつかさどる遺伝情報を指す。生物の発生過程は極めて複雑である。この数字になんらかの意味で「最適性」がない限り、黄金角 137.5 度という「数学的な」数値を生み出す複雑な過程が、生物進化の長大な時間尺度で精妙に維持されつづけるとは考え難い。適応上の特別な理由がない限り、自然選択による進化の圧力 (選択圧・淘汰圧) は「収れん」より「放散」をもたらすのである。

黄金角 137.5 度の最適性を理解するには、もし仮に異なる角度であつたらどうなるかを「仮想的に」考察することが重要となる。黄金角 137.5 度の図 6a との対比として、現実にはみられない二つの角度値 (111.1 度、 123.4 度) に対するパターンを図 7 にしめす。これらのケースでは、いずれの場合も開度が 120 度 ($1/3$ 葉序) に近いので、 3 番おきの斜列 ($0, 3, 6, 9$, etc.) が結ばれ、結果として、いずれも $1/3$ 葉序となるに違いない。結果的に、 $1/3$ 葉序が実現し、かつ他の葉序にならないのであれば、最初から開度 120 度で並ぶのが最適になる。つ

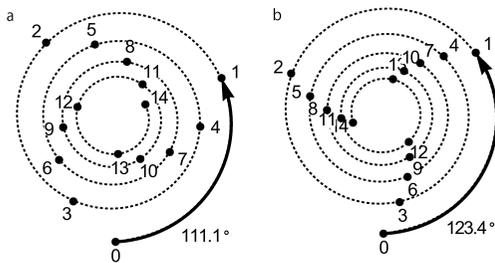


図7 仮想的な葉序
a. 開度 111.1 度. b. 開度 123.4 度.

まり、仮にこうした角度値 (111.1 度, 123.4 度) で葉原基が並んだとしても、葉原基の開度には「最適値」120 度に向かう方向に選択圧 (自然選択の圧力) が加わるはずである。実際、3 列の葉序はカヤツリグサ科の特徴となっており (表 1)、葉の配列のみならず茎の断面が三角形のものが多い。このように、固定的に整数列の葉序をしめすケースでは、最適性の問題は自明なものとなる。

式で表現するなら、適応度を葉原基の開度の関数として考えることになる。適応度とは、自然選択による形質の最適化を最大化問題として考える際の目的関数である。適応度 f を葉原基の開度 α の関数として、3 列葉序をしめすケースでは、適応度関数 $f = f_3$ は開度 $\alpha = 1/3$ にて最大値をとる (たとえば $f_3(\alpha) = -(\alpha - 1/3)^2$ のように)。同様に考えると、5 列葉序をしめすケースでは、適応度関数 $f = f_5$ は $\alpha = 1/5$ および $\alpha = 2/5$ にて最大となり、いずれが実現するかは α の初期値による。初期値が小さければ前者 $1/5$ へ、180 度に近ければ後者 $2/5$ に向かうよう選択圧が加わるだろう。

ちなみに、 $1/5$ のような固定的な 5 列葉序は、極めて稀ではあるものの、自然界で全くみられないわけではない ($1/5$ 葉序では図 1d の星形 (1, 4, 2, 5, 3) が五角形 (1, 2, 3, 4, 5) になるが真上からみると同じく 5 列の $2/5$ 葉序と区別がつかない)。その他、例外的な分数をしめす例についても、葉序法則の発見者 Braun によって記載されている [10]。

以上、固定的に整数列の葉序をしめす場合を考えたが、葉序転移をしめし、葉序が固定的ではないケースでは、適応度関数は、それぞれの葉序分数にピークをもつ関数の重みづけ平均となる。こうして適応度関数が黄金角近傍にピークをもつことになる。以上が、黄金角の最適性をしめす理論の基本的アイデアである [19, 20]。3 列葉序のみをしめす場合の適応度は開度 $360\alpha = 120$ 度にて最大値をとるが (図 8a)、3, 4, 5 列が同頻度で生じる場合のピークは黄金角 137.5 度近傍になる (図 8b)。なお、後者では 100 度付近に第 2 のピークがみられるが、これ

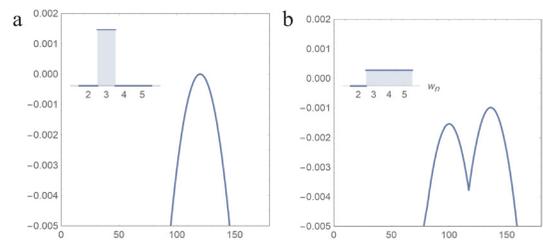


図8 生長点での開度 α に対する適応度 $f(\alpha)$
a. 固定な葉序. 頻度 (確率) $w_3 = 1$ で $1/3$ 葉序となる場合. $360\alpha = 120$ 度にピークをもつ. b. 変動的な葉序. 同じ頻度 ($w_3 = w_4 = w_5 = 1/3$) で 3 列, 4 列, 5 列葉序が生じる場合. 黄金角 137.5 度近傍にて最大値をとる. 100 度近傍の第 2 のピークは副列に相当 [20].

は通常の黄金角 (主列 1, 2, 3, 5, 8, ...) に混じって時折みられる変異型 (副列 1, 3, 4, 7, 11, ...) に対応する。

5. おわりに

葉原基が黄金角 137.5 度で並ぶことにより、成葉の葉序には複数の選択肢 ($1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13$, etc.) が生じる (図 6)。葉原基の開度が黄金角 137.5 度に伴われる一方で、動径 (半径) 方向の「つまり具合」(密度) は植物の年齢や栄養状態により一般に変化する。密度が低いとき近隣の葉の番号差は (たとえば 3 など) 小さなフィボナッチ数になる一方で、密度が高まると近隣の葉の番号差は (たとえば 8 など) 大きなフィボナッチ数になる。こうして、ときに $1/3$ 葉序をしめす同じ植物個体の別の枝では $3/8$ 葉序がみられるようになる。マツは葉序法則の理想的な研究対象となってきたが、松ぼっくり (球果) では言うまでもなく (図 4a, c)、葉の並びにおいても、21, 34, 55 列のように高次のフィボナッチ数が観察される [10]。イネのように、大きくならず寿命も短い草本植物にしてみれば、発芽から枯れるまで、固定的な葉序 (2 列) をもつことは、なんら生存上の差しさわりにはならない。しかし、マツのように寿命も長く巨大化する木本植物にとっては、葉の列の数が固定されておらず変化するという性質は、生存上、重要な意味をもつに違いない。既述のとおり、葉序 = 葉の並びは維管束の配列を反映している (図 6c, d)。建築物にたとえるなら、維管束は配管に相当する。高層建築物でトイレの位置が各階ごとに好き勝手な場所に設置されてはいないように、葉の並びにも設計上の効率・最適性が問題となる。生長しつづける植物は、完成した建築物とは異なり、常に屋上に屋を重ねるかたちで、事実上無限に「階」を重ねつづける。にもかかわらず、日照エネルギーや養分の供給が一定しているとは限らず、

いわば各階の「敷地面積」(枝茎の太さ)は、その時々により大きく変化する。らせん状に際限なく新たな葉を生み出しつづける生長様式をとり、変化する環境の下で世代を重ねるなかで、最適であるがゆえに黄金角を生じる発生過程が確立し、そして現在も変わらず維持されている。以上が、葉序の黄金角の進化シナリオである。

最後に、進化上の最適性とは無関係に葉序の黄金角を説明する理論が存在する点を指摘したい。葉原基の発生過程を数理モデル化したもので、既成の葉原基が新たに生じる原基の位置を決定するとの仮定のもとで、黄金角を発生過程の必然的帰結として導くものである [21, 22]。冒頭で紹介したダーシー・トムソンの思想的スタンスに沿った物理化学的理論といえる。生物における数学を網羅した先駆的著書『On Growth and Form』(生物のかたち)は、長大な導入部を読めば明らかかなように、ダーウィン-ウォレス進化論へのアンチテーゼとして著されている [1]。そのため、生物のかたち(形態)を論じるうえで適応進化や進化史の果たす役割を等閑視していると批判される [23]。物理法則の強調よりも深刻なのは、ダーシー・トムソンの思想的色彩を帯びた葉序理論には生氣論の匂いが漂う点である(たとえば「(生命エネルギー)等ポテンシャル理論」[24])。生氣論とは、生命現象の合目的性を認め、その合目的性は有機的過程それ自体に特異な自律性の結果である、とする説を指す(岩波生物学事典)。葉序の問題では「有機的過程それ自体に特異な自律性の結果である」点が強調される。現代の生物学では、合目的性は進化による適応として理解されており、生氣論は一般的に認められていない。にもかかわらず、こと葉序に限っては、上記のような説明が時折見受けられる点においても、葉序は極めてユニークな生命現象といえる。

謝辞 この機会をいただいた ORS 学会と東京理科大学の朝日弓未教授に感謝します。本成果は京都大学数理解析研究所拠点事業「準周期的秩序の数理とその周辺」の支持を得ました。

参考文献

- [1] D. W. Thompson, *On Growth and Form*, Dover, 1992
- [2] 本川達夫, 『ゾウの時間ネズミの時間』, 中央公論新社, 1992.
- [3] D. M. Raup, "The geometry of coiling in gastropods," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **47**, pp. 602-609, 1961.
- [4] M. Cortie, "The form, function, and synthesis of the molluscan shell," *Spiral Symmetry*, I. Hargittai and C. A. Pickover (eds.), World Scientific, pp. 369-387, 1992.
- [5] T. Okabe and J. Yoshimura, "Optimal designs of mollusk shells from bivalves to snails," *Scientific Reports*, **7**, 42445, 2017.
- [6] 藤田哲夫, 『植物の器官形成』, 河出書房, 1948.
- [7] 岡部拓也, "葉序の究極要因," *生物科学*, **69**, pp. 140-153, 2018.
- [8] C. Bonnet, *Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes*, Göttingen and Leyden, Elie Luzac, fils, 1754.
- [9] K. F. Schimper, "Beschreibung des Symphytum Zeyheri und seiner zwei deutschen verwandten der S. bulbosum Schimper und S. tuberosum Jacq." *Magazin für Pharmacie*, **28**, pp. 3-49, 1829; **29**, pp. 1-71, 1830.
- [10] A. Braun, "Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen als Einleitung zur Untersuchung der Blattstellung," *Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*, **15**, pp. 195-402, 1831.
- [11] Wikimedia Commons, *Abies alba*, leaves, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Abies_alba,_Wei%C3%9F_Tanne.1.JPG (2021年8月18日閲覧)
- [12] Wikimedia Commons, *Abies amabilis*, twig close up, <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Abama-twig.jpg> (2021年8月18日閲覧)
- [13] Wikimedia Commons, *Helianthus annuus*, flower head close up, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Yellow_sunflower_001%2B.jpg (2021年8月18日閲覧)
- [14] E. Bilhube, "Beiträge zur Kenntnis der Organstellungen im Pflanzenreich," *Botanisches Archiv*, **35**, pp. 188-250, 1933.
- [15] 柄内新, 左巻健男, 『新しい高校生物の教科書』, 講談社, 2006.
- [16] P. R. Larson, "Phyllotactic transitions in the vascular system of *Populus deltoides* Bartr. as determined by ^{14}C labeling," *Planta*, **134**, pp. 241-249, 1977.
- [17] T. Okabe, "The riddle of phyllotaxis: exquisite control of divergence angle," *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, **85**, 3527, 2016.
- [18] M. Hirmer, "Zur Kenntnis der Schraubenstellungen im Pflanzenreich," *Planta*, **14**, pp. 132-206, 1931.
- [19] T. Okabe, "Biophysical optimality of the golden angle in phyllotaxis," *Scientific Reports*, **5**, 15358, 2015.
- [20] T. Okabe, A. Ishida and J. Yoshimura, "The unified rule of phyllotaxis explaining both spiral and nonspiral arrangements," *Journal of the Royal Society Interface*, **16**, 20180850, 2019.
- [21] 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**, pp. 255-274, 1996.
- [22] I. Stewart, *The Mathematics of Life*, Basic Books, 2011. (水谷淳訳, 『数学で生命の謎を解く』, SBクリエイティブ, 2012.)
- [23] Wikipedia, On Growth and Form, https://en.wikipedia.org/wiki/On_Growth_and_Form (2021年8月18日閲覧)
- [24] A. H. Church, *On the Interpretation of Phenomena of Phyllotaxis*, Humphrey Milford and Oxford University Press, 1920.