数理解析研究所講究録 第2087巻 2018年 103-107

京都大学数理解析研究所
生物数学の理論と応用

上皮シートの形態形成における微分幾何エネルギーとその群構造

金澤洋隆 *
京都府立医科大学，国際高等研究所

Differential geometrical energy of epithelial sheet in morphogenesis and its group structure

Hirotaka KANAZAWA
Kyoto prefectural university of medicine, Kyoto, Japan
International Institute of Advanced Studies, Kyoto, Japan

概要

本プロシードでは生体で観察される形態を決定する物理量の一つである微分幾何エネルギーを導入したのちに，そのエネルギーが持つ数学的構造について考察する．Gauss-Bonett の定理を用いることにより形態の曲面 $\boldsymbol{S}$ が持つ微分幾何エネルギーは $\boldsymbol{S}$ の面積 $Area(\boldsymbol{S})$，Euler 数 $\chi(\boldsymbol{S})$，境界 $\partial\boldsymbol{S}$ の形により決定されることを示し，それらを変化させるいくつかの写像は群であることを示す．最後に，それらの結果に対して生物学的解釈を与える．

1 微分幾何エネルギー

上皮シートの形態はある種の物理量が極小化あるいは極大化する形を選択していると考えられている [1]．以前，報告者は同様の観点から形態を物理量の一つとして以下の物理量を検討した [2].

定義 1.1 (微分幾何学エネルギー)
$\mathbb{R}^2$ に埋め込まれた *2* 次元曲面 $\boldsymbol{S}$ に対して次のような物理量を定義する．実変数 $u_1, u_2 \in \mathbb{R}$ により定められる定義域 $\mathbb{D}$ において曲面 $\boldsymbol{S}$ の面積 $Area(\boldsymbol{S})$ とその主曲率 κ_1, κ_2 に対して

$$\varepsilon(\boldsymbol{S}) = \alpha Area(\boldsymbol{S}) + \beta \int_{\boldsymbol{S}} K dS$$

と定め，これを微分幾何エネルギーと呼ぶ.

ここで α, β は比例定数, K は曲面 $\boldsymbol{S}$ の主曲率 κ_1, κ_2 の積で表される Gauss 曲率 $\kappa_1\kappa_2$ である．一方，本多の研究によれば，その形態を実現する過程をいくつかの基本要素に分けることが可能

* kusanagi0013@gmail.com

であるとしている [3][4]．この考えをさらに進めると，生物に見られる形態単位の間には代数構造が存在することが考えられる．本プロシードにおいては，上で定義した微分幾何エネルギーによって与えられる形態の変化が代数構造を有するかどうかを考察する．

2 微分幾何エネルギーが与える形態変化の代数構造

次の定理は基本的である．

定義 2.1 (Gauss-Bonett の定理)
曲面 S の全曲率 $\int_D KdS$ に対して次が成り立つ．

$$\int_{\boldsymbol{S}} KdS = 2\pi\chi(\boldsymbol{S}) - \int_{\partial\boldsymbol{S}} k_{\boldsymbol{g}} ds$$

但し，$\partial\boldsymbol{S}$ の弧長パラメーターとして s とした．
微分幾何エネルギーを与える式は Gauss-Bonett の定理を用いることで次のように変形することができる．

$$\varepsilon(\boldsymbol{S}) = \alpha Area(\boldsymbol{S}) + \beta(2\pi\chi(\boldsymbol{S}) - \int_{\partial\boldsymbol{S}} k_{\boldsymbol{g}} ds)$$

但し，$\chi(\boldsymbol{S})$ は曲面 $\boldsymbol{S}$ の Euler 数 $\kappa(\boldsymbol{S})$，$k_{\boldsymbol{g}}$ は境界 $\partial\boldsymbol{S}$ における測度ベクトルである．従って微分幾何エネルギーは本質的に曲面 $\boldsymbol{S}$ の面積 $Area(\boldsymbol{S})$，Euler 数 $\chi(\boldsymbol{S})$，境界 $\partial\boldsymbol{S}$ の性質によって決定される．次にこれらの物理量に関する写像を考える．

2.1 境界 $\partial\boldsymbol{S}$ の変化における代数構造

曲面 $\boldsymbol{S}$ の境界 $\partial\boldsymbol{S}$ の変化について考える．

定義 2.2 (凸閉曲線)
写像 $c\colon \mathbb{R} \to \mathbb{R}, t \in [a,b]$ に関し，$c(a) = c(b)$ を満たしかつ任意の二点 $p_1, p_2 \in c(t)$ を結ぶ線分が曲線 $c(t)$ と端点以外交差しない時，閉曲線 $c(t)$ を凸閉曲線と呼ぶ．

閉曲線 $\partial\boldsymbol{S}$ が時刻 t により変化する場合，$\boldsymbol{n}$ を $\partial\boldsymbol{S}(t)$ の向きを定める単位法ベクトル場とし，$V = V(\boldsymbol{p}, t)$ を $\partial\boldsymbol{S}(t)$ の各点 $\boldsymbol{p}$ での $\boldsymbol{n}$ 方向の成長速度とする．この時，次の定理は重要である．

定理 2.3 (Grayson1987)
曲面 S の成長速度 V が

$$V = -\kappa_1\kappa_2$$

で与えられているとする．この時，初期の曲線 $\boldsymbol{S}(0)$ が滑らかでありかつ自己交差しなければ，任意の閉曲線 $\boldsymbol{S}$ には任意の時刻 t における曲線 $\boldsymbol{S}(t)$ で滑らかであり，かつある時刻で凸となる．

この結果により，滑らかで自己交差しない任意の閉曲線は必ず凸閉曲線へと移すことが可能である．次に任意の凸閉曲線の間で互いに写しあう写像があるかを考える．

定理 2.4
単位円を任意の凸閉曲線に移す写像が必ず一つは存在する．

次の補題は基本的である.

補題 2.5
任意の凸閉曲線は極座標表示が可能である.

定理 2.4 は上の補題を用いることで直ちに証明される.

証明
任意の閉曲線 $c(t)$ の点 $p = (x_1, x_2)$ に関し

$$\begin{aligned} r &= \sqrt{{x_1}^2 + {x_2}^2} \\ \theta &= sgn(x_2) arccos(x_1 / \sqrt{{x_1}^2 + {x_2}^2}) \end{aligned}$$

とする. この時, 単位円 $\boldsymbol{C}$ 上の点 p に関して写像 γ を次のように定める.

$$\begin{array}{ccc} \mathbb{R}^2 & \xrightarrow{\gamma} & \mathbb{R}^2 \\ \Cup & & \Cup \\ \begin{pmatrix} cos\theta \\ sin\theta \end{pmatrix} & \longmapsto & r(\theta) \begin{pmatrix} cos\theta \\ sin\theta \end{pmatrix} \end{array}$$

ただし $\theta \in [0, 2\pi]$ であり, $r(0) = r(2\pi)$ を満たすものとする □

上のように定めた写像 γ の集合 $\Gamma = \{\gamma_i(i = 1, 2 \cdots)\}$ に関し, その任意の元 γ_1, γ_2 に対して次のように定義された演算を与える.

$$\gamma_1 \circ \gamma_2 : \begin{pmatrix} cos\theta \\ sin\theta \end{pmatrix} \longmapsto r_1(\theta) r_2(\theta) \begin{pmatrix} cos\theta \\ sin\theta \end{pmatrix}$$

このように定められた演算を持つ集合 Γ に関して次の命題が成り立つ.

命題 2.6
$\Gamma = \{\gamma_i(i = 1, 2 \cdots)\}$ は群である.

この命題に対する証明を与える.

証明
(G0) 定義より $r_1(0) = r_1(2\pi), r_2(0) = r_2(2\pi)$ であるので, $r_1(0) r_2(0) = r_1(2\pi) r_2(2\pi)$ となり, 写像 $\gamma_1 \circ \gamma_2$ で写された単位円上の点集合 $\gamma_1 \circ \gamma_2(\boldsymbol{C})$ は凸閉曲線である. したがって任意の Γ の写像 γ_1, γ_2 で上のように定められた演算により閉じている.
(G1)$(\gamma_1 \circ \gamma_2) \circ \gamma_3 = \gamma_1 \circ (\gamma_2 \circ \gamma_3)$ が成り立つのは明らか.
(G2) 回転行列 $r(\theta) = \begin{pmatrix} cos\theta & -sin\theta \\ sin\theta & cos\theta \end{pmatrix}$ を e と置く.
この時 $\forall \gamma; \gamma * e = e * \gamma = \gamma$ となり e は単位元である.
(G3) 任意の γ に対し $\dfrac{1}{r(\theta)}$ は逆元 γ^{-1} である (ただし $r(\theta) \neq 0$ とする). □

同様の議論により, $Area(\boldsymbol{S})$ および $\chi(\boldsymbol{S})$ に関しても, 次の命題を成立させる写像が存在すると思われる.

命題 2.7
曲面 $\boldsymbol{S}$ における $Area(\boldsymbol{S})$ 関する写像 ϕ の集合 $\boldsymbol{\Phi}$ は群である.

命題 2.8
曲面 $\boldsymbol{S}$ における *Euler* 数の変化に関する写像 ψ の集合 $\boldsymbol{\Psi}$ は群である．

これらの命題が成り立つ場合，曲面 $\boldsymbol{S}$ の $Area(\boldsymbol{S})$，$\chi(\boldsymbol{S})$，$\partial\boldsymbol{S}$ に関する写像の集合 $\boldsymbol{A}\times\boldsymbol{X}\times\boldsymbol{\Gamma}$ は群であろう．

3　形態変化の生物学的意義

以上考察したように，微分幾何エネルギー方程式で決定される形態とここで導入した写像 γ, ϕ, ψ で構成される形態変化は，群構造を持ちうることが予想される．この予想を認めた上で，これに対する生物学的解釈を本章では考察する．

まず $Area(\boldsymbol{S})$ の変化はその曲面を構成する細胞数の変化を意味していると思われる．従って，写像 ϕ は細胞増殖（あるいは減少）を意味していると考えられる．第二に，$\chi(\boldsymbol{S})$ は上皮シートのトポロジカルな性質を表しており，その性質の重要性を表している．Euler 数が増加及び減少するには局所的に細胞の増殖あるいは減少，すなわち集団的なアポトーシスが生じる必要があり，生物学的にはどのような状況でも起こりうるものではなく，厳密な制御の下でのみ生じると考えられる．しかしこの Euler 数およびその値の変化が生物学的にどのような意義を持つかは不明である．第三に境界 $\partial\boldsymbol{S}$ の変化は曲面 $\boldsymbol{S}$ を構成する細胞骨格に関わると考えられるが，特に細胞骨格の変化の中でも $\partial\boldsymbol{S}$ を構成する細胞骨格が協調的に働いていることが予想される．一般的に形態変化における細胞骨格の変化は局所的な細胞同士の再配列が重要であると考えられ，形態の境界というより大局的な細胞骨格の同調が予見される．

一方，この様な形態変化を担う写像により形態それ自体はどの様に変化するのだろうか．$\boldsymbol{S}$ に関して次の定理が知られている．

定理 3.1 (Nietsche1973)
閉曲線 $\partial\boldsymbol{S}$ の全曲率$=\int_{\Gamma}\kappa ds$ が 4π より小さいならば，$\partial\boldsymbol{S}$ で貼られる円盤型極小曲面 $\boldsymbol{S}$ はただ一つしかない．

この様に閉曲線に関して一定の条件を満たせば，その $\partial\boldsymbol{S}$ で貼られる $\boldsymbol{S}$ の形態は決定される．したがって写像 γ の中で $\partial\boldsymbol{S}$ の全曲率を 4π 以下であることを保つものが存在するかどうかは興味深い問題である．

参考文献

[1] Satake, K. et al. Evolution towards the Solution of a Shape Optimization Problem. Forma 17, 253-274 (2002).

[2] Kanazawa, H. Some mathematical considerations about a small intestine morphology in the human body. RIMS kokyuroku 2043, 160-163 (2017).

[3] Honda, H. Essence of Shape Formation of Animals. Forma 27, S1-S8 (2012).

[4] Honda, H. The world of epithelial sheets. Dev. Growth Differ. 59, 306-316 (2017).

[5] Grayson, M. A. The heat equation shrinks embedded plane curves to round points. J. Differ. Geom. 26, 285-314 (1987).

[6] Nitsche, J. C. C. On New Results in the Theory of Minimal Surfaces. Bull. Am. Math. Soc. 71, 195-270 (1965).

[7] Nietsche, J. C. C. A new uniqueness theorem for minimal surfaces. Arch, Rational Mech. Anal. 52 , 319-329(1973).