

本 多 久 夫

- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K. & Kira, T. 1964 a. A quantitative analysis of plant form— the pipe model theory. I. Basic analysis. Jap. J. Ecol. 14: 97–105; 1964 b. Ibid. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Jap. J. Ecol. 14: 133–139.
- Watanabe, M. & Oohata, S. 1980. Studies on bamboo culm form. (I) On *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. J. Jap. For. Soc. 62: 9–16.

生物体にみられる幾つかの空間分割

鐘紡ガン研 本 多 久 夫

はじめに

「生物体の千差万別ともみえる形はどう遺伝情報と関わっているのか」という問題に、形の側から遺伝情報に向って遡るアプローチを試みてきた。それは複雑な形をその構成単位の性質によって理解しようとする試みであって、³⁾ 樹形を二股分枝の性質で¹⁾ 生物体組織を細胞の性質で^{6), 11)} 説明しようとするものである。こうするうちにいままで研究対象にしてきたものはどれも生物が空間をどう占めて利用しているのかという、空間分割による空間支配の観点からもながめられることに気付いた。この観点から自分の関わってきた仕事をここでもういちど振り返ってみたい。

1. 枝による葉の拡り

ここでは枝のいくつかの機能のうちで、葉を支持して日光に露出させることを考える。

東南アジア原産の樹木テルミナリア (*Terminalia catappa* L., Combretaceae) は鉛直で真直ぐな幹から枝が擬似輪生して、数層の葉の棚になっている喬木である。この樹木は規則的な成長をするから、少ないパラメータで樹形を決めることができる。⁴⁾ 輪生した1つの棚の枝の集りは例えば図1aのようになっていて、この枝振り(輪生の仕方)ははじめから決ったものと考えれば) 二股分枝の仕方だけで決まる。樹木の二股分枝は左右の分枝の2つの角度と、親の枝に対する左右の子の枝の長さの比だけで決められる。¹⁾ 図1aは、これらの値に観測値を使って枝振りを描いたものである。テルミナリアの葉は各枝の末端に束になって生え、これは円盤で近

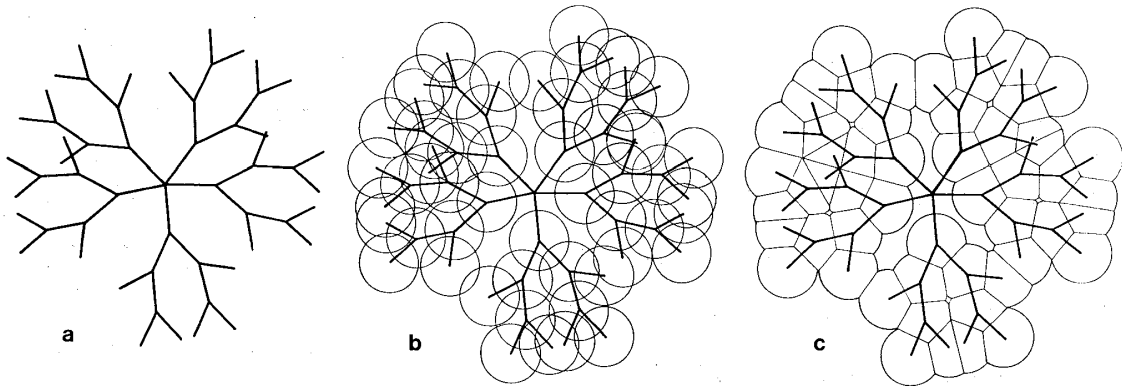


図 1

似することができる。図 1a の枝振りに葉の円盤を付けてみたのが b である。日光に露出する正味の葉の面積は b の円盤の重なりを Voronoi (または Dirichlet) の領域で分割することで求められる (図 1c)。この系を使うと、自然の枝振りははたして葉を有効に露出しているかどうか確かめることができる。枝の角度や比を変えて仮想的な枝振を作って正味の葉の面積を求めるわけである。比を観測値に据えおいて角度をいろいろ変えた場合のパターンを図 2 に示してある。面積の最大値は 1 つに決まって図 2c に示してある。この時の角度は 24.6° と 41.4° で観測値 24.4° と 36.9° に近い。枝の角度は葉を有効に露出する角度に近いところに決まって

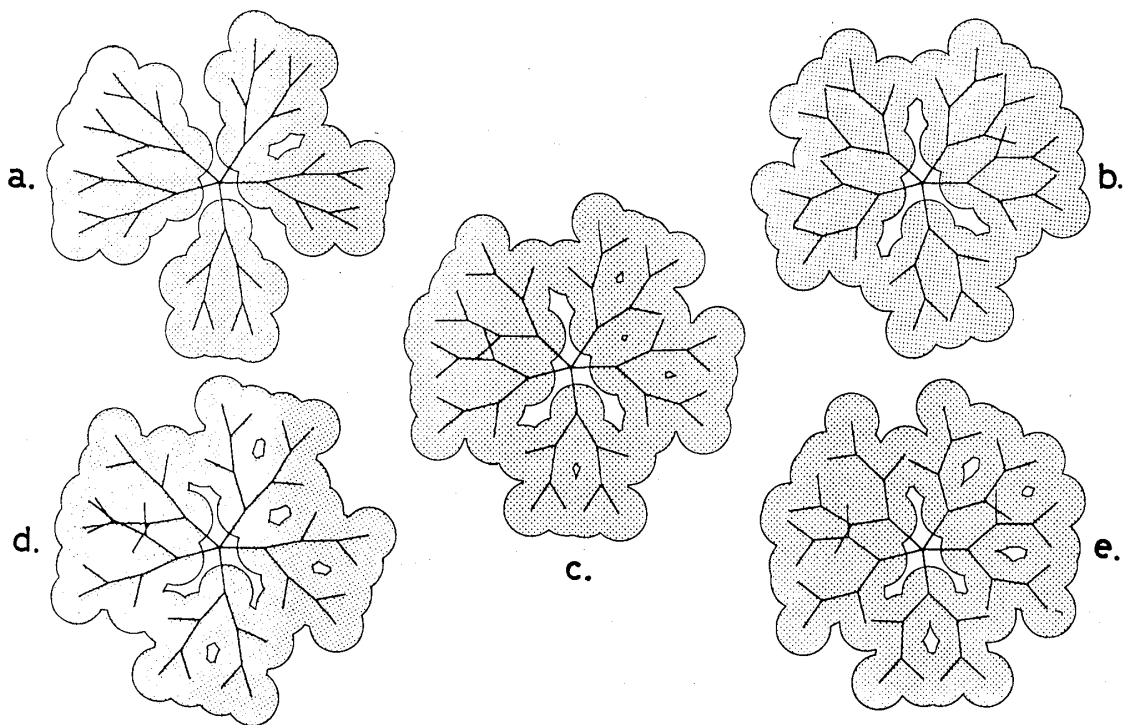


図 2

本 多 久 夫

いるようである^{5), 7), 8)}。

こんどは角度は観測値に固定して枝の長さの比を変えてみよう⁹⁾。左右の比の和は一定である条件で、すなわち、右の方の比を大きくすればその分だけ左の比が小さくなるように、比を変えた場合を図3に示してある。面積が最大になるのはfでこれは自然の枝振りdと相当違っている。fは露出した葉束をあらわす領域の面積にひどく大小があるのに自然の枝振り(d)ではその程度は少ない。面積を最大にするかわりに、露出した葉束の領域の面積の偏差を最小にする枝振りを求めてみるとeになり自然の枝振り(d)に近い。枝の長さの比は葉ができるだけ均一に広がる枝振りに近いように決まっているようである。枝の角度と比とで枝振りに対する役割が違っている

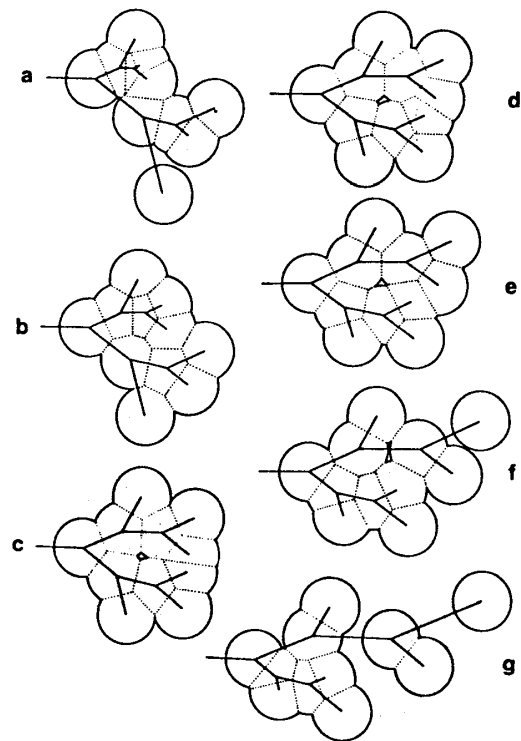


図 3

かのようにけれども実際はそれぞれに敏感に対応するだけのことで、角度と比とは両方で、葉が露出する面積が大きくてしかも広がり均一なところに決まっているのだろう。

2. 葉脈による領域の分割

葉脈は水分や植物体内物質の通路であって、葉脈に囲まれた領域には物質は拡散によって運ばれている。成長している葉では領域は新しい葉脈の形成によって幾つかに分割され、分割された小さな領域がまた幾つかに分割されることが繰り返されている。ここには多角形をできるだけ短い線分で、できるだけ均等に分割するという問題が含まれている。

与えられた凸多角形内に(図4)境界から遠く離れた場所を決める。それにはaのように内接円の群を考えその中心の軌跡(図b)を考える。多角形の中心附近の黒丸と太い線分は境界から遠く離れたところとなる。領域を分割する場合にこの太い線分を含む境界を考えるとよい。分割する線分をできるだけ短くするためにcの破線のような垂線を考える。例えばこの領域を3つに分割するとすればこの場合6本の垂線から3本を選ぶわけだが ${}_6C_3$ の組合せの中で3つの領域の大小がいちばん少ない場合をえらぶとdのようになる。この方法をトベラの若い葉について行ったのが図5である。

葉脈形式の発端が領域の境界からできるだけ離れたところであることの機構としては、葉脈の形成を阻害する物質が葉脈から拡散して領域の中央でその濃度がいちばん低いとか、または

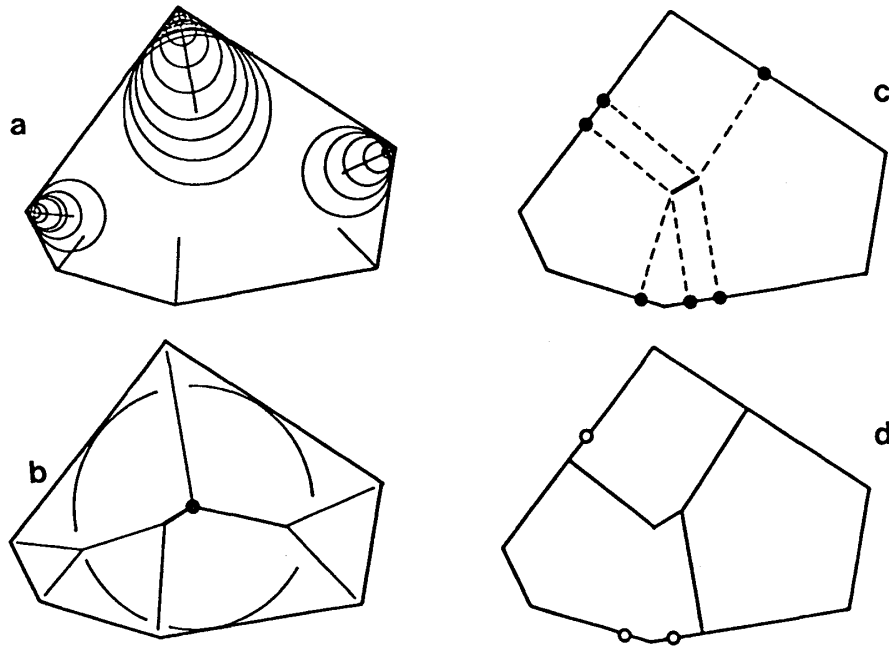


図 4

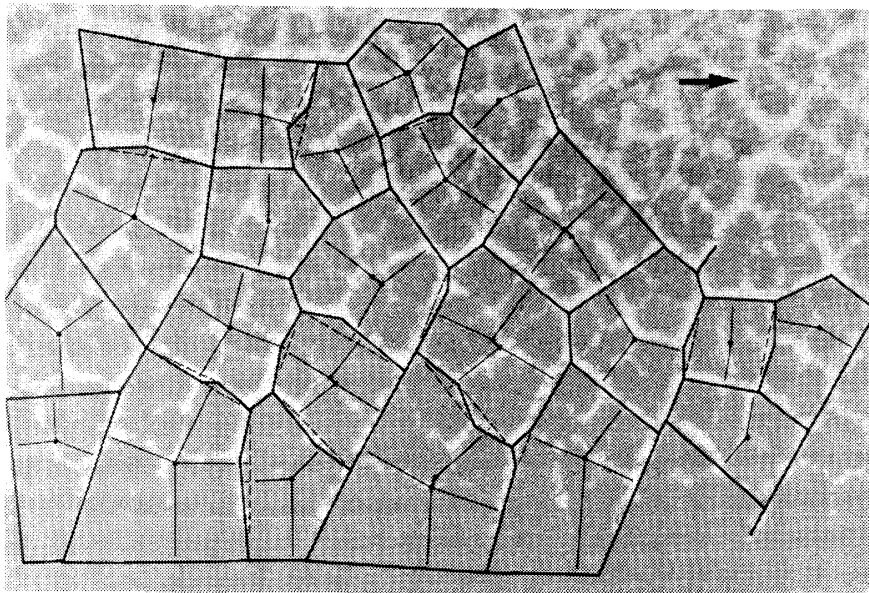


図 5

葉脈の形成を誘導する物質がいちめん合成されているが葉脈に近いところは葉脈によってはこびさられるのに対して、中央部にはどんどん蓄積されるようなことが考えられる。

葉脈の形成は、短い境界でできるだけ空間を均一に分割していく例のように思われる。

3. 空間に敷詰った細胞

こんどは空間を支配するために同じ性質をもつ構成単位（細胞）を敷詰めることを考える。多角形が平面上に隙間を空けたり、重さなったりせずにきっちりと敷詰まった細胞パターンは生物体でしばしば見受けられる。これに Voronoi（または Dirichlet）の多角形をあてはめる⁶⁾。これは図6に示すように平面に固定した円が大きくなって隣合った円が重さなったとき、2つの円の交線を境界とする多角形のことである。これを使って点の分布→多角形のパターンがきっちりと決まる。逆に多角形のパターン→点の分布が近似的に決まり Voronoi 多角形からのずれは Δ 値⁶⁾ で表わすことができる。

緑藻類に属するプランクトンであるクンショウモは細胞が平面に一層に並んでいる（図7実

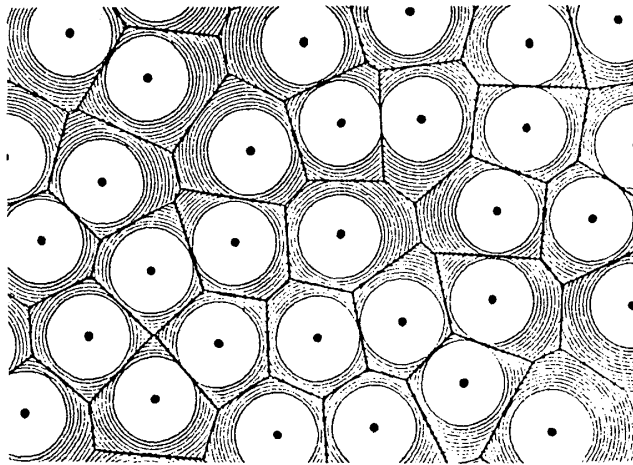


図6

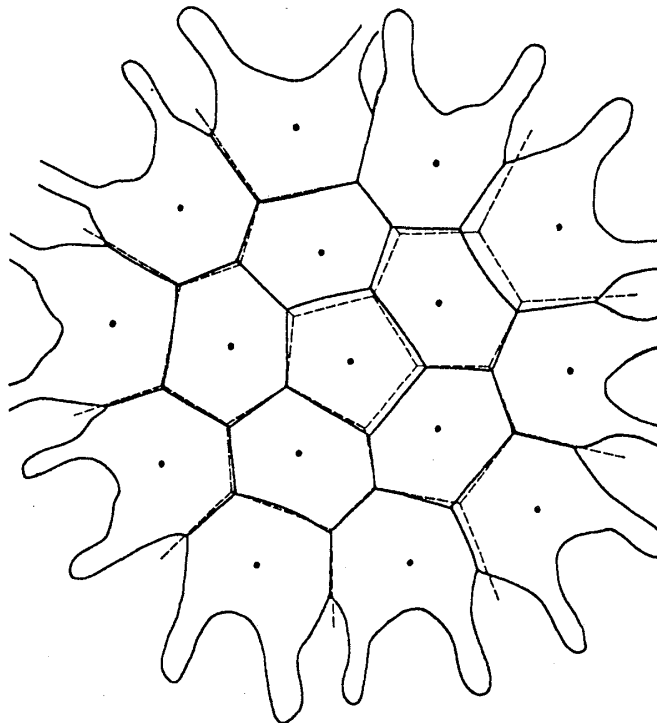


図7

線)。このパタンの形成は平面内で混みあった球形の細胞が成長したものである。²⁾ Voronoi 多角形で良く近似(図7破線)することができる。

棘皮動物であるヒトデの初期発生は¹³⁾ 卵割を繰り返して 2^6 細胞期頃に球形の細胞が一層に並んで球面を形成し胞胚となる。このあと球形の細胞は混みあって胞胚の球面上に多角形のパタンをつくり Voronoi 多角形で近似できる。 2^7 細胞期以降の Δ 値を求めると図8の黒丸のようにはじめは Voronoi 多角形とよく合っていたのがだんだんはずれていく。独立なひしめきあった細胞だったのが何か相互作用をし組織化されていく。

この相互作用を調べるために多角形の境界はどれだけ収縮しているかに関する s 値を導入する。¹¹⁾

s 値とは多角形パタンの各領域の面積は一定のままで仮想的にはあとどれだけ境界長を短くできるかという量であって細胞シートの力学的緊張に関わるものである。 s 値が小さいパタンは境界がもともと短縮している。 s 値が大きいのは境界が無駄をしていて仮想的にはまだまだ短い境界のパタンに変え得るということで、細胞シートの弛緩を示唆している。実際にもっと境界が短くなったらどんな多角形パタンになるかは境界短縮操作を繰り返したあと予言的に描くことができる。¹¹⁾

ヒトデの初期発生の過程で s 値を求めたものを図8の白丸で示してある。細胞シートはだんだん緊張していく。Voronoi 多角形からのずれは、独立でただ混みあっていただけであった細胞が、隣りあった細胞との接触は保ったまま緊張していくという事情のせいらしい。

このようにして多角形細胞パタンで Δ 値と s 値を求めることでその細胞シートが力学的に緊張しているかどうかについて示唆を得ることができる。実際に完全した多角形細胞パタンにあてはめた結果、 Δ 値についてはほぼ同じ値を示す細胞パタンの内で、上皮性のものは s 値が小さく、これは他のもの(軟骨細胞とか繊維状の筋細胞の束を横切りにした細胞パタン)に比べ際立っている。¹¹⁾ 上皮性細胞シートは内側の内容物を包み込んで保持するという機能からすると細胞シートが緊張していることは理に適っている。

この節を終るにあたってここで述べた細胞パタンに関する2つの考え、Voronoi 多角形と境界短縮操作のいくつかの応用について述べたい。多角形の細胞パタンを Voronoi の中心点で記述する方法は、両生類の胆のう表面の細胞パタンのうちの1つの細胞を除去したことによる細

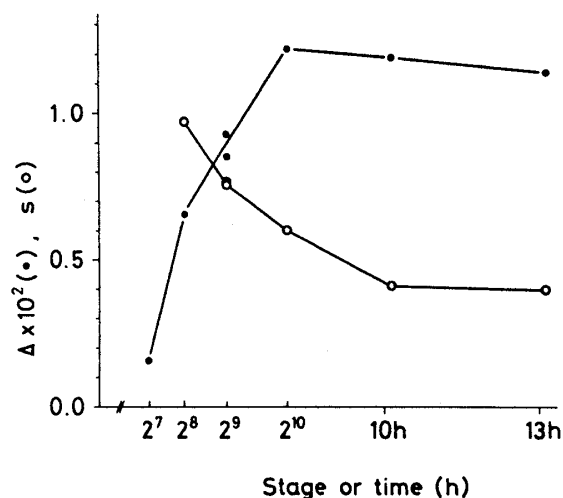


図8

胞パタンの変化をうまく説明できたし⁶⁾、また哺乳動物の表皮組織の角質層にみられる見事な秩序ある細胞配列の成因の基本的なところは説明することができた¹⁰⁾。

境界短縮過程は細胞パタンの経時的変化の説明に役立っている。1つはニワトリ胚の角膜内皮細胞が発生過程に奇妙な多角形パタンから、まとまりのある5～7角形パタンに変化していく過程の説明¹⁴⁾で、もう1つはネコの角膜内皮を傷つけたあとの修復過程で見られる細胞の移動と並びかえの説明¹²⁾である。細胞境界が短縮しようとする性質はいくつかの細胞で明瞭にみられ、細胞を種類分けするために着目すべきよい性質の1つのように考えられる。

細胞シートが示した空間支配の例は、同一の構成単位を空間に撒いて敷詰め、その単位の境界に収縮する機能を作ることによって、多角形の緊張した綱目で空間を被うというものである。

おわりに

生物体にみられる空間支配の仕方について、できるだけ広く均一に広がる樹木の枝振り、できるだけとり残されたところがないようにしかも短い境界で空間を分割していく葉脈、同一の構成単位を敷き詰めてできた境界を収縮することで均一に張りつめた面になる上皮性細胞シートの例を示してきた。このような例はまだあるだろう。こうしてみると、遺伝情報が最終的な形そのものを決めるのではなく、形の形成のための材料と形成の仕方だけを決めている例の多いことがわかる³⁾。形と遺伝情報を結ぶにはいくつかの段階があるのだろう。多くの具体的な事実が明らかになり、それに基づいてやがてはこの全容を推察できるようになるのだろうが、いまのところこの間には見当すらつきかねる未知の部分がある。

参 考 文 献

- 1) Honda, H. (1971) J. Theor. Biol. 31 331–338.
- 2) Honda, H. (1973) J. Theor. Biol. 42 461–481.
- 3) 本多久夫(1973)生物物理13 27–33.
- 4) Fisher, J. B., Honda, H. (1977) Bot. Gaz. 138 377–384.
- 5) Honda, H., Fisher, J. B. (1978) Science 199 888–890.
- 6) Honda, H. (1978) J. Theor. Biol. 72 523–543.
- 7) Fisher, J. B., Honda, H. (1979) Am. J. Bot. 66 633–644.
- 8) Fisher, J. B., Honda, H. (1979) Am. J. Bot. 66 645–655.
- 9) Honda, H., Fisher, J. B. (1979) Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. 76 3875–3879.
- 10) Honda, H., Morita, T., Tanabe, A. (1979) J. Theor. Biol. 81 745–759.

- 11) Honda, H., Eguchi, G. (1980) J. Theor. Biol. 84 575–588.
- 12) Honda, H., Ogita, Y., Higuchi, Y. 準備中.
- 13) Honda, H., Dan-Sohkawa, M., Watanabe, K. 準備中.
- 14) Honda, H., Kodama, R., Eguchi, G. (1980) 日本生物物理学会第 18 回年会.

なわばりの形

統計数理研究所 長谷川 政 美

なわばりとは動物の個体が同種他個体を排除して占有する空間である。なわばり性動物の生息地は、互いに重ならないたくさんのなわばりに分割されるが、このような空間分割のパターンは生息地の地形や、木、岩の配置など環境の不均一性の影響を強く受ける。気体分子運動論における理想気体の理論に対応するものとして、われわれは空間的に均一な理想的な環境のもとにおけるなわばりの形をモデル化した。^{1,2,3,4)}

個体の密度が高く、なわばりを持たないあふれ個体が生ずる程であるとする。各なわばりの所有者は、侵入者を追い払うが、彼の強さはなわばりの中心から離れるにつれて単調に減少する。環境が均一であると共に、個体間に差がないと仮定すると、2次元生息地の場合には、隣り合った2個体のなわばりの境界は2つのなわばりの中心の間の垂直二等分線になると考えられる。多数の個体が限られた平面的生息地に入れられた場合、このような垂直二等分線によって仕切られる最小領域は多角形となる。この多角形は他のどの中心からよりもそれ自身の中心に近い点の集合であり、Voronoi 多角形と呼ばれるものである。

Meijering⁵⁾ は、結晶粒が溶融体の中でランダムに分布する結晶核から同時にあちこちで等方的に成長する状況を理論的に扱ったが、その結果できる結晶粒の形がまさに Voronoi 多面体であった。自然界でみられる Voronoi 多角形に似たパターンとしては次のようなものがある。

- [1] 細胞性粘菌 *Dictyostelium discoideum* が集合状態に入る時に見られるパターン⁶⁾
- [2] Leduc の拡散実験でできる“人工組織”⁷⁾
- [3] 生体組織中の細胞の形⁸⁾
- [4] キクメイシなどのある種のサンゴに見られる模様 (図 1)
- [5] 森林における各樹木の勢力範囲 (樹冠など)³⁾ (図 2)