

かたち・動き・成長の生物物理学

和田 浩史

立命館大学理工学部物理科学科

アブストラクト 生物の多様で多彩な形態は、成長という物理的プロセスをつうじて形成されます。成長をともなう連続体がどのようなダイナミクスを通じて安定な形状を実現するのか、それを調べるのが成長力学です。この講義ノートでは、成長力学の基礎と発展について概観します。

1 はじめに

生物界の際立った特徴は、その大きさ、色、かたち、そして動きの驚異的な多様性です。植物のかたちにだけに話を限っても、道ばたの雑草から花壇のいろ鮮やかな花々、あるいは道路沿いの樹木などを観察すると、その姿かたちが並外れて複雑で多彩であることに改めて驚きをもって気づかされます。美しい花をみてそれを美しいと感じたり、サボテンの不思議な形を面白がることは、多くの人にとって日常的な経験です。そういうとき、私たちは大抵、植物を静止した構造物だと考えています。けれども、私たちが目にしているのは実際には植物の動態のある瞬間を切り取った姿です。ちょうど私たちがこの世界に生まれ落ち、幼児から成人し、やがて老いて死んでいく直線的な時間の過程にあるように、生き物のすがたかたちはすべてその成長のある段階までの累積的な中間結果なのです。ただ、成長というプロセスは十分にゆっくり進行するので、我々は普段そのことを考えに入れ忘れているに過ぎません。

ところで、分子生物学が発達した今日では、生物の恒常性や成長因子の制御は遺伝子レベルにおいて窮屈なくらいにしっかりコントロールされているということを、私たちはみな熟知しています。だから、植物の形は植物の側の切実な事情で決まっているものであり、物理学者がとやかくいうものではないと感じる。けれども、本当にそうでしょうか。筆者はいま、オフィスのサンスベリア（図1）を眺めながらこれを書いています。この二次元的な構造物はたしかに地球の重力下でその特有の形を維持しています。これは「ある特別な境界形状をもつ弾性薄膜の力学的なつりあい状態」に他なりません。つまり、筆者がいま座っている椅子やオフィスが入っているこの建物そのものと「構造力学」という視点では大きく違わない。ある生き物がどうしてそんなかたちをしているのか、と問うことは、現に私が自分の全体重をあずけている椅子やこの建物がどうして安定に存在するのかと問うことと、ある側面では同じであるといえます。唯一の、そして決定的な違いは、生物はつねに成長しているということです。そしてこれこそが、サンスベリアの特徴的な形に「生き物らしさ」をもたらす特質です。



図 1: サンスベリアの葉は不思議なかたちをしている。

すべての生き物は、何らかの方法で物質や内部エネルギーを体内に汲み上げ（熱などの別のかたちで）それらを外の環境へ排出しています。ですから、物理学者の目には、生物の形態は「非平衡下での動的な力学平衡」の結

果として映現する。そのようなアプローチによって生物の形態にかんする我々の理解を深めることができるのではないかと期待することは、決して的外れな発想ではないだろうと筆者は思います。レタスの遺伝子はレタスの色や味を支配的に決めるかもしれませんが、レタスの葉の側面が何回波打つかまでは決めないでしょう [1]。しかし我々の「レタス」のイメージを決めるのは、その色や大きさや葉っぱの波うち具合、つまり「パターン」です。多細胞であれ単細胞であれ、すべての生物は、マクロな力学的条件が許容する構造のみを選択することができる、という厳然たる事実を勘定に入れたうえで、生存戦略を最適化しなければなりません。むしろこちらのほうが、生物のミクロな基本設計がもつ自由度を制限する大きな原理であるとさえいえるかもしれないのです [2]。

形態における動的なプロセスの重要性を最初に指摘したのは、ドイツの詩人であり生物学者でもあった J. G. Goethe (1749-1832) です。1790 年の「植物変形論」のなかで彼は、拡張、収縮、らせん成長、集合などによってはじめ同相であった部分が、やがてたがいに形態的に区別される多様な器官へと形成されていく、と述べています [3]。形態学 (Morphologie) はゲーテによる造語です。では、力学的な場は植物の生長やかたちのパターン選択にどのような役割を果たすのでしょうか。この講義ノートではまず、成長を含む力学場はどのようなものであるかということを基礎から考え、必要となる概念のいくつかをなるべく丁寧に解説したいと思います¹ そのあとに、筆者自身がかかわった研究を簡単に紹介し、この問いにひとつの回答を提示することを目指します。

2 成長の力学

成長というプロセスは、変形の力学に物理的に新しい効果をもたらします。それについて説明することがこのセクションの目的ですが、そのためには一次元の系について考察すれば十分です。大腸菌や枯草菌は棒状の細菌ですが、これらが金属や薬剤に曝されると細胞分裂が阻害され、長く連なって増殖します (図 2) [5]。このような系をすこし遠くから眺めると、自己増殖するフィラメントのようにみえます [6]。以下で展開するのは細菌の増殖に限らない一般的な議論ですが、同じ法則があてはまる系は生物界にはたくさんあります。まず「成長」を考察する準備として、連続体内部に発生する内部応力について復習しておきます。

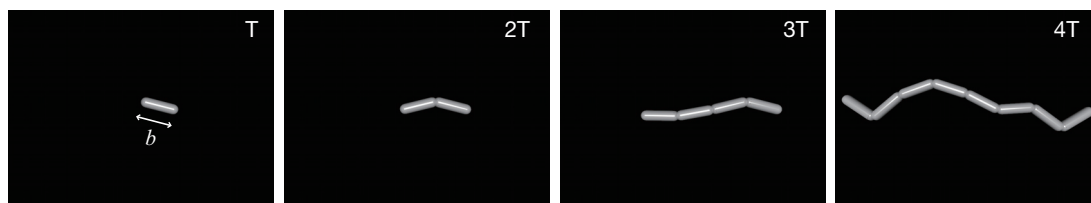


図 2: 連なって増殖する細菌のようす (コンピュータによる再現)。左から右へ時間が進行する。ひとつの細菌は一定時間 T ごとに二つの菌体に分裂するので、細菌の鎖の長さ $L(t)$ は $L(t) = b \times 2^{t/T}$ (b は菌体のサイズ)。つまり指数関数的に増大する。

半径 a の円形断面を持つ長さ L の均一な弾性棒を考えます。棒を構成する材質はヤング率 E , ポアソン比 ν の等方弾性体です。棒の断面の広がりはその全長にくらべて十分小さい $a/L \ll 1$ ので、棒のかたちはその中心線の形状で代表されます。弾性棒の力学にかんするより詳しい解説については、例えば [7] を参照してください。棒の各点はその一端からはかった中心線の弧の長さ (arclength) s で指定します。

棒の一端 $s = 0$ を原点にあわせ、棒の軸方向に x 軸を取ります。いま $s = 0$ の点を原点に固定したまま、もう一方の端 $s = L$ に外力 F を加えて棒の軸方向に引っ張ると、棒はつりあい状態に達します。この力学平衡においては、棒の各断面に作用する張力 (内部応力の断面にわたる総和) $U(s)$ は s によらず一定です。境界ではこれが

¹2000 年以降進展著しい成長力学は、バイオメカニクスの分野ではじつは歴史のある古い分野。歴史的な変遷や初期の理論的こころみの「まとめ」については文献 [4] を参照。

外力 F に等しいので、我々は $U(s) = F$ という結論に到達します。

次に、似たような状況ですが、今度は棒が定常的な運動状態を維持する場合を考えます。棒のまわりは摩擦係数 η の粘性媒質で満たされているとしましょう。 $s = 0$ におけるピン止めの境界条件を外すと、棒は外力の方向に一定速度で運動します。棒の各点の運動速度は実験室系、つまり静止している粘性媒質に対して v であるとする、棒の各点に媒質から作用する抵抗力は単位長さあたり $-\eta v$ です。長さが ds の線要素を考えると、その両側に作用する「内部力」は $-U(s)$ と $U(s + ds)$ 、外力は $-\eta v ds$ です。力のつりあい状態では、すべての外力の和がゼロです： $0 = -U(s) + U(s + ds) - \eta v ds$ 。したがって $dU/ds = \eta v$ をえます。ところで $s = 0$ の端は自由端ですから、境界 $s = 0$ における力のつりあい条件から $U(s = 0) = 0$ が課されます。これをみたす $U(s)$ は

$$U(s) = \eta v s \quad (1)$$

です。つまり、棒の各場所 s の断面には $\eta v s$ だけの張力が発生している。他方、 $s = L$ 端での力のつりあい条件は境界条件 $U(s = L) = F$ を要請します。これより棒の並進速度 v と棒の端に作用している外力 F の間の関係式 $F = \eta v L$ が導かれます。当然、棒の全体としての抵抗係数は ηL です。

一般論として、物体がある外力のもとで力学的な平衡状態にあるとき、物体内部には応力場とひずみ場が発生しています。逆にいうと、外力を取り去って物体の表面が自由境界になると、物体は本来あるべき姿を回復すると同時に、物体内部の応力場や変形も消えてなくなります。これが物体の変形にかんする我々の基本的な理解の枠組みです。ところが、成長をとまなう系では、この慣れ親しんだ「ものの考え方」が必ずしもうまく適用できない。というより、このような考え方自体を改める必要性に迫られます。次に、その具体的な様子をみていきましょう。

2.1 成長する弾性棒

成長は体積あるいは質量の増大と言い換えることができます。すなわち、物質の供給が不可欠です [8]。引きつづき半径 a の均一な棒を考え、その単位長さあたりの質量密度を ρ とします。この棒が半径を一定に保ったまま、軸方向に一次的に伸びていく場合を考えます。棒の長さ L は、成長開始からの経過時間 t に依存します。棒は初期にはまっすぐ成長するかもしれませんが、いずれ時間の経過とともに力学的に不安定になり、より複雑な形状ダイナミクスへと分岐します。我々の当面の目的は、その安定限界がなぜどのようなにしてもたらされるのかを知ることです。以下では、先の例にしたがって指数関数的な成長則を考えます。すなわち、棒の全長 L と、棒の一端からはかる弧長 s は

$$L(t) = L(0)e^{\sigma t}, \quad s(t) = s_0 e^{\sigma t} \quad (2)$$

のように時間的に増大するとします。ここで σ は単位時間あたりの質量の増加率です。

成長の開始時点 $t = 0$ において、棒の中心線上の各点は s_0 で指定されるとします。時刻 t での各点 s の位置ベクトルを $\mathbf{r}(s, t)$ 、速度場を $\mathbf{v}(s, t)$ と表し、棒は成長以外の力学的な変形に対しては伸び縮みしないと考えます。すなわち、時間を止めてこの棒の中心線をいろいろと変形させる間、 s が指定する物質点はいつもおなじです²。けれども、時間が進むかぎり棒は成長しますので、異なる時間において同じ s の値が指定する物質点は異なります。

² 「棒は伸び縮みしない」という拘束条件は、一見わかりにくい仮定です。棒の全長 $L(t)$ は時間とともに増大していくわけですから、この仮定は問題設定と矛盾しているように思えます。けれども、これはこれでよいです。「棒は伸び縮みしない」というとき、それは「各時刻 t における全長 $L(t)$ のもとでは」というのを前提としています。我々は世界の時間を操作するストップウォッチを手にかけているとしましょう。ある任意の時刻 t において時間をストップさせると、棒の成長は全長 $L(t)$ で止まります。以降、時間を止めたまま、この棒を引っ張ったり、曲げたり、ねじったり、どのような変形を施そうとも、棒の各要素は厳密に伸縮不可能であると仮定することは理にかなっています。これを伸び縮みしない棒と表現します。そして、ストップウォッチを再びオンにして時間の進行を再開すると、棒の各点は定められた成長則にしたがって増大していきます。

はじめの s_0 と t は完全に独立な変数ですから、 s と t も独立に変化する変数であり、これらにかんする偏微分は交換します³。棒の中心線の位置ベクトル $\mathbf{r}(s, t)$ は $t = 0$ に $s = s_0$ にあった物質点です。速度ベクトル場は同じ物質点の微小変位 $d\mathbf{r}$ を微小時間 dt で割って得られるので

$$\mathbf{v}(s, t) = \frac{\mathbf{r}(s + ds, t + dt) - \mathbf{r}(s, t)}{dt} = \frac{\partial \mathbf{r}}{\partial t} \Big|_s + \frac{\partial s}{\partial t} \Big|_{s_0} \frac{\partial \mathbf{r}}{\partial s} \Big|_t \quad (3)$$

です [6]。ここで $\partial_s \mathbf{r} = \hat{\mathbf{t}} = \hat{\mathbf{e}}_x$ は接線ベクトルです。対称的な成長を考えると、棒の中心は原点に静止していますので、弧長パラメータ s をもちいると位置ベクトル $\mathbf{r}$ は $\mathbf{r}(s) = (s - L(t)/2, 0)$ と表現されます。これを (3) に代入し、指数関数的な成長則 $L(t) = L(0)e^{\sigma t}$, $s(t) = s_0 e^{\sigma t}$ を利用すると、ただちに $\mathbf{v}(s) = \sigma(s - L/2)\hat{\mathbf{e}}_x$ をえます。

同じ関係式は質量の保存則からも得られます。密度 ρ と速度場 $v(s, t)$ は質量保存則

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial s}(\rho v) = \sigma \rho \quad (4)$$

をみちます。棒は非圧縮（密度はいつでもどこでも均一）であるとする (4) より $\partial_s v = \sigma$ をえます。さて、棒は均一な粘性媒質に囲まれているとします。成長する棒がうける単位長さあたりの抵抗力は $K(s) = -\eta v(s)$ です。外力は一切作用していませんので、棒全体にわたる抵抗力の和はゼロでなければなりません。すなわち $\int_0^L \eta v(s) ds = 0$ 。この条件のもとで $\partial_s v = \sigma$ を解くと、ふたたび $v(s) = \sigma(s - L/2)$ を得ます。先ほどと同じ議論を繰り返して、棒の各断面に作用する内部応力 $U(s)$ を力のつりあい条件 $dU(s)/ds + K(s) = 0$ から求めると

$$U(s) = \frac{\eta \sigma}{2} (s^2 - Ls) \quad (5)$$

となります。この解は、両端（ともに自由端）での境界条件 $U(s=0) = U(s=L) = 0$ を満たします。(5) によると、棒全体 ($0 \leq s \leq L$) にわたって $U < 0$ です。すなわち、棒には実質的に「圧縮力」が作用しています。これは重要な結果です。圧縮力が最大になるのは $s = 0$ の付近、その大きさは $\eta \sigma L^2$ の程度です。棒の全長 L が長ければ長いほど、つまり成長が進めば進むほど、中央付近に作用する圧縮力は L^2 に比例して大きくなります。ところで、先ほど我々は棒に外力を加えて粘性媒質中を動かす場合を考察しました。そのさい、棒の各点がうける抵抗力の向きは今と同じであるにもかかわらず、棒の内部に発生する張力 $U(s)$ は伸張力、つまり $U > 0$ であり今と真逆であったことを思い出してください。これは、前者の例が外力による駆動系であるのに対し、今は外力の存在しないかわりに物質の定常的な供給によって内部的に駆動される系であるためです。周囲の物理的環境に対する相互作用の仕方がまったく同じであっても、どのようにその運動が引き起こされるのかというメカニズムの違いによって、運動する物体（この場合は棒）の内部に発生する応力場は全く異なったものになります。

最後に、この「圧縮力」の引き起こすもっとも重要な帰結について述べておきます。棒内部に生成する圧縮力が十分に大きくなると、もはやまっすぐな棒はその形状の安定性を失い、「座屈」(buckling) という現象を通じてより低い弾性変形エネルギー状態を模索するようになります。これは、棒の中心線自体が3次元的な変形を行うことによって、物体が広がっている方向（棒の軸方向）へのひずみを減らし、棒全体として弾性エネルギーを低下させるためです。棒の曲げ弾性率 A は棒を構成する弾性素材のヤング率 E および半径 a をもちいて $A = \pi E a^4 / 4$ です [7]。一般に、棒が曲率半径 R 程度のまげを起こすとき、その復元力によるモーメントは A/R の程度です。棒の座屈は $R \sim L$ のときはじめて引き起こされます。このとき、圧縮力による（まげを誘起する）モーメントは $UL \sim \eta \sigma L^3$ のオーダーです⁴。これが A/L と同程度になると座屈が引き起こされるので、形状安定の限界を決めるスケーリング則は

$$\sigma_c \sim \frac{A}{\eta L^4} \sim \frac{E}{\eta} \left(\frac{a}{L} \right)^4 \quad (6)$$

³もし変形に際して棒が伸縮するならば、 s と t にかんする微分は交換しません。詳しくは [9] を参照。計算上の煩雑さを回避することが棒を伸縮不可能と仮定するもうひとつの理由です。

⁴座屈した棒の振幅を h とすると、このモーメントは Uh 。座屈の発生点では $h \ll L$ ですが、 h は L に比例するので、スケーリング的には UL と考えます

であることがわかります。 $(a/L)^4 (\ll 1)$ という強い依存性に注目してください。かりに σ が十分に小さく、初期には安定に成長する棒であっても、 L は時間とともにゆっくりですが単調に増加します。ですから、実際にはどのような成長する系も「必ずいつか」は力学的な不安定性に遭遇する運命にあります。これは成長する系に特有の性質かもしれません。また、ある成長率 σ をもつフィラメントが座屈を起こすとき、その波長 λ は (6) より $\lambda \sim (E/\eta\sigma)^{1/4}a$ であることもわかります。図 3 は弾性フィラメントモデルによる計算結果を示しています。このような「しわ」や波打ちパターンは生体の様々なところにみつけることができます [10, 11, 6, 12]。

3 生物の形づくり：偏差成長

ここまでは、物体全体にわたって均一な成長が起きる場合、座屈現象を通じて非自明なパターンが出現する、という事例について紹介してきました。しかし、座屈のように予測も制御も難しい不安定現象を頼りにして形態を形成するというのは、なんと心許ないという気がします。もちろん、座屈を巧妙に利用して器官の形態を整えるという実例が、近年次々と明らかにされつつあります [14, 12, 15, 11]。しかし、座屈以外の成長過程を利用してデザインされている生物界のパターンはおそらくもっとたくさんあるでしょう。そのなかでもっとも重要な仕組みのひとつが偏差成長 (differential growth) とよばれる機構ではないかと思います。ダーシー・トムソンが彼の著書のなかで展開した理論的考察の基盤にすえた概念が、この偏差成長というアイデアでした [2]。現在、偏差成長の考え方は、植物学において生物のかたちづくりを理解するための基本的な概念のひとつに登録されています [16]⁵。

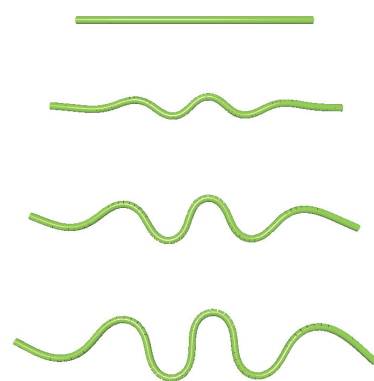


図 3: 弾性棒モデルによる成長するフィラメントの計算機シミュレーション [13]。

生物の構成単位は細胞ですが、個体と細胞の間にはさまざまな階層が存在します。ひとくちに細胞といっても、それらはかたちや働き異なるさまざまな種類の細胞に分化しています。たとえば、神経細胞や筋細胞、生殖細胞などです。同じ形と働きをもった細胞は集合して組織 (tissue) を形成しており、さらに複数の組織が集まってひとまとまりの生物学的機能を担う器官 (organ) を構成します。動物の器官は臓器とも呼びます。植物の器官といえば、花、葉、根、茎、種子などのレベルの構造物をさします。

さて、とりあえず空間的に近くに配置された細胞の集まりが、それらが担うべき機能を果たすために形態を整えていく過程は、まさに動力学的な物理過程です。動物細胞では、細胞運動のような一細胞レベルでの運動能力がその主要な駆動力になる場合があります。しかし植物の場合、組織を構成する個々の細胞はとなりあう細胞と強く接着しており、お互いの位置を入れ替えるということは (少なくとも短い時間の間には) 起こりません [18]。その意味で、動物の組織はより流体的 [19]、植物のそれらはより固体的であるという言い方ができます。植物やバクテリアの細胞は、内部の大きな膨圧 (静水圧) を支えるためにたいへん頑丈な細胞壁に囲まれており、細胞壁の弾性の「ゆるみ」によってさまざまな形態をとることが可能になります [20, 18]。一方、我々の体を構成する細胞のかたちを定義するのもっぱら柔らかい細胞骨格であり、その細胞骨格に存在するモーター分子が生み出す力に応じて細胞はダイナミックに形を変えます。このような細胞の基本的構造と力学特性の相違点に留意しておくことは、動物と植物の形態形成を仕組みを考えるうえでたいへん有益です。

⁵より正確には、偏差成長によって座屈を起こすことで葉っぱや花びらのひだひだ模様は生成されます [17]。以下にみるように、計量テンソルを使って偏差成長を表すことで力学的な取り扱いが可能になります。ちょうど、ビニール袋をひっぱったときにできる波うち模様と同じです [1]。あるいはフライパンで焼いたベーコンが波打つのも、赤みと脂身の間の収縮率の違いのためであると理解できます。弾性エネルギー的には厚みが小さいほど曲げに比べて伸縮がおきにくい [7]、薄いベーコンほど細かい波うち模様が観測されるはずですが、キッチンで観察してみてください。

個々の細胞が移動できない植物において形態形成の駆動力となるのが、偏差成長です。となりあう組織同士の間で成長率に違いがあると、必然的に「ひずみ」が生じ、内部に応力場が生成します。すると、全体としての力のつりあいを実現すべく（全体の弾性変形エネルギーを最小化するため）、組織あるいは複数の組織集合体は大域的な変形を行います。とはいえ、これは生物に特有の力学現象ではありません。むしろ、その逆です。

これと同じ原理をもつ現象として我々にもっともなじみのあるもの、それはバイメタルです。バイメタルとは、熱膨張率の異なる二枚の金属板を向かい合わせに張り合わせたものです。熱膨張率が異なるため、周囲の温度変化に対してひずみを生じ、その結果、金属板の曲げ変形が生じます。

例えば温度の上昇に対しては、膨張率が大きい側が外側、小さい側が内側になるように曲がります：図 4。この原理を利用すれば、バイメタルは簡単な温度センサーとして機能します。これとほぼ同じ原理による（と考えられている）生物現象には、植物の芽生えの光屈性や重力屈性が挙げられます。その場合、温度変化の代わりを担うのは、細胞の浸透圧変化です [21]。この例から推測されるように、生物の成長現象は、それが引き起こす変化が十分小さいうちは、非生物的な物質における熱膨張などの熱力学的なパラメータの変化にとまなう体積変化が引き起こす現象とパラレルにとらえることが可能です。実際、そのようなアナロジーを利用して、生物の形態形成や運動を、温度や化学感受性のあるゲルを使って再現するという研究が近年大きく進展しています [22]。しかし、これらの間の決定的な相違点は、先に考察したとおり、成長には質量の供給があるという点です。熱力学パラメータの変化にとまなう物体の体積変化が線形の範囲にとどまるのに対し、定常的な質量の供給によって促される成長変形は、各時刻では弾性体としての力学特性を維持しつつ、長時間では流体的に姿かたちを変えていきます。このような特質をうまく定式化するには、少なくともまず弾性論の枠組みから「線形」という制約を外す必要があります。それらの理論的な枠組みについては他の文献、例えば [4, 17]などを参照して下さい。

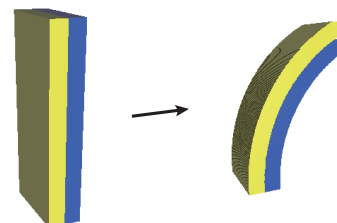


図 4: バイメタルの原理。2 枚の金属板に熱膨張率の差があると、温度変化に対して異なる体積変化をするので中心面は曲げ変形を示す。黄（左側）には引っぱりの、青（右側）には圧縮の内部応力が発生している。

4 植物のパターンを成長力学の視点からみる

ここまで、物体（とくに線状の物体）の変形のメカニクスに「成長」というプロセスを取り入れるにはどうすればよいか、ということを考えてきました。とくに、基本的なところから考え起こして、基礎的な知識の整備に多くの紙面を費やしました。最後に、実際の生物系の理解にどのように役立てるかということを示す目的もかねて、具体例をひとつ紹介したいと思います。

図 5 をみてください。これはシロイヌナズナ (*Arabidopsis Thaliana*) の根の表面で観測される表皮細胞パターンの左右対称性の破れを示しています。*Arabidopsis* は植物学におけるモデル生物であり、その全ゲノムが解読された最初の植物でもあります。左端の野生型 (wild-type) では、根の成長方向に沿って平行に表皮細胞（細長い縦縞）が規則正しく配列しています（図 5 上段）。ところが、ねじれ変異株 (twisting mutants) では、この表皮細胞のパターンが右または左にゆるやかにねじれてしまいます（図 5 中段）。表皮細胞の細胞壁の内側では、微小管の束が液晶的な配向を形成して細胞壁を裏打ちしているのですが、興味深いことに、ねじれ変異株ではこの微小管の配列が右巻きの変異株では左巻きに、左巻きの変異株では右巻きにねじれるのです（図 5 下段） [23]。他方、野生型では微小管束は閉じた円形状に積み重なっており、そもそもらせん性を持っていません。つまり、らせん構造は階層的になっており、各階層のらせんはちょうど作用反作用のように逆巻きの関係にあるということが実験的な観測からわかっています [24]。

巨視的なスケールにみられるこのような単純な関係は、分子や遺伝子の詳細とは無関係に力学的あるいは幾何

学的な理由によって決まっていると予測されます。たとえば、「成長」というキーワードをもとにして、次のように考えてみると、少なくとも手持ちの実験結果にはひとつも矛盾することなく、この左右の関係性をうまく説明することができます。

まず、表皮細胞は器官の成長とともに急速に軸方向へ一次元的に成長します。これは先に考察した指数関数的成長でうまく表現できます。一方で、微小管のネマティックな配向は細胞壁の形成に先行し、しかも細胞壁の構成材料であるセルロース繊維の沈着方向を導くことが知られています [25]。つまり、このことは、膜の内側で先に微小管のバンドルが形成され、その配列方向を道標として細胞壁の成長が進行していくことを意味します [26]。したがって、もし微小管の配向が表皮細胞の長軸に対して少しでも傾いているならば、表皮細胞自身が主軸のまわりにゆっくりとねじれながら成長します [27]。このような成長は、じつは植物と同じように細胞壁をもつ他のいくつもの生物系で古くから知られています [28]。重要なことは、微小管の示すらせんと細胞壁が成長する向きを決めるらせんのカイラリティがつねに反対向きになるという事実です。これは成長がもたらす純粋に幾何学的な関係であり、その自発ねじれは次のセクションで導出します。実際に観測される根の表面形状は、全体として力のつりあいをみたまのものです。成長とともに系にはいわゆる残留応力 (residual stress) が蓄積され [8, 4]、これが器官スケールにマクロな（逆向きのカイラリティを持った）らせんパターンを駆動する原動力になります。このようにして、細胞以下のレベルにおいて微小管束の配向に生じたわずかな対称性の破れが、弾性効果をつうじて何百倍にもスケールアップされ、ついには巨視的ならせんとして観測されるのです [29]。

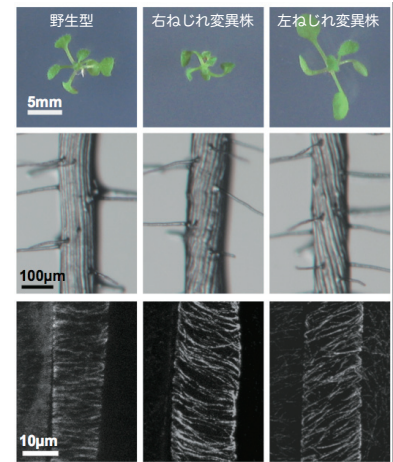


図 5: シロイヌナズナの根の表面に現れる階層的なねじれの関係。上段：シロイヌナズナ。中段：その根の表面。表皮細胞が縦にならぶ筋としてみえる。下段：表皮細胞の細胞壁の内側にある微小管の配向。白くみえるのが微小管の束。橋本教授（奈良先端科学技術大学）のご好意による。

4.1 成長の幾何学

表皮細胞を半径 R の均一な円筒とみなし、微小管は右巻きのらせんを形成しているとします。以下では、円筒座標系 (r, φ, z) を使いましょう。 $r = R$ が細胞壁の中心面を表します。微小管層のらせんの周期（ピッチ）を λ とします。一般に、ある構造がらせん対称性をもつならば、 z 軸にかなする $2\pi z/\lambda$ の回転に対して系は不変です。文献 [30] にしたがって、微小管束にそった自然な直交座標系として $(r = R, \chi, H)$ を導入します。ここで $\chi = \varphi + 2\pi z/\lambda$ であり、基底ベクトルは $\hat{e}_r, \hat{e}_\chi = \nabla\chi/|\nabla\chi|$ および $\hat{e}_H = \hat{e}_r \times \hat{e}_\chi$ です。円筒座標における基底ベクトル $\hat{e}_r, \hat{e}_\varphi, \hat{e}_z$ とは

$$\hat{e}_\chi = \frac{1}{\rho} (\hat{e}_\varphi + \kappa R \hat{e}_z), \quad \hat{e}_H = \frac{1}{\rho} (-\kappa R \hat{e}_\varphi + \hat{e}_z), \quad (7)$$

という関係で結びついています。ここで $\kappa = 2\pi/\lambda$ はらせんの波長、 $\rho^2 = 1 + \kappa^2 R^2$ です。あるいは、図のように野生型からの微小管束の傾き角 θ を定義すると $\kappa R = \tan \theta$ です。要するに、(7) は二つの座標系が角度 θ だけの回転変換によって一致することを示しています。らせん座標系では $d\mathbf{r} = dr\hat{e}_r + r \cos \theta d\chi\hat{e}_\chi + dH/\cos \theta \hat{e}_H$ となり、計量テンソルは単位計量です。表面 $r = R$ における線要素は $ds^2 = R^2 \cos^2 \theta d\chi^2 + dH^2/\cos^2 \theta$ と表現されます。

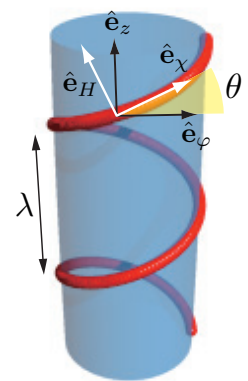


図 6: 表皮細胞のジオメトリ。右巻きらせん (赤) が微小管の配向を表す。

セルロース繊維の供給によって、表皮細胞の各面要素が $\hat{e}_\chi$ および $\hat{e}_H$ それぞれの方向に α および β 倍だけ拡大

するとします。この成長変形にともなう、単位テンソルであった計量テンソルは

$$\bar{g}_{\text{target}} = \begin{bmatrix} \alpha^2 & 0 \\ 0 & \beta^2 \end{bmatrix} \quad (8)$$

と変化します。 α, β は任意の定数です。成長の結果、線要素 ds^2 は $ds^2 = \alpha^2 R^2 \cos^2 \theta d\chi^2 + \beta^2 dH^2 / \cos^2 \theta$ と変化し、面積要素は $Rd\chi dH$ から $dA = \sqrt{\bar{g}_{\text{target}}} r d\chi dH = \alpha\beta r d\chi dH$ と変化します⁶。

計量 g_{target} の行列表現は、基底を取り替えれば変化します。(8) の表現は簡潔ですが、らせんにそった座標系の基底ベクトルを採用しているため、実際にはなにかと面倒です。そこで実験室系（もとの円筒座標系）でこの計量テンソルを表すことにしましょう。そのためには、角度 θ の回転変換を施すだけでよいので

$$g_{\text{target}} = \mathcal{R}^{-1}(\theta) \cdot \bar{g}_{\text{target}} \cdot \mathcal{R}(\theta) = \begin{bmatrix} \alpha^2 \cos^2 \theta + \beta^2 \sin^2 \theta & -(\alpha^2 - \beta^2) \cos \theta \sin \theta \\ -(\alpha^2 - \beta^2) \cos \theta \sin \theta & \alpha^2 \sin^2 \theta + \beta^2 \cos^2 \theta \end{bmatrix}$$

となります。このテンソルの非対角項 $g_{\varphi z} = g_{z\varphi} = -(\alpha^2 - \beta^2) \cos \theta \sin \theta$ が主軸まわりのねじれ変形にかんする情報を含んでいます。

一般に、与えられた計量 g に一致する曲面というのは、ただひとつだけ存在するとは限りません。そこで次に、いま考えている変形の範疇でその計量が (9) に一致するものを探します。基準状態の円筒表面の物質点を (R, Φ, Z) で指定します。表面の成長にともなう長軸のまわりに均一なねじれ変形を行う場合、同じ物質点はラグランジュ記述で $(r(Z), \Phi + \psi(Z), z(Z))$ へと移動します。つまり、変形後の各物質点は $\mathbf{r} = [r(Z) \cos(\Phi + \psi(Z)), r(Z) \sin(\Phi + \psi(Z)), z(Z)]$ と表現できるということです。計量テンソルは次のように計算されます：

$$g = \begin{bmatrix} r^2/R^2 & r^2\psi'/R \\ r^2\psi'/R & r'^2 + r^2\psi'^2 + z'^2 \end{bmatrix} \quad (9)$$

($'$) は Z にかんする微分を表します。この計量テンソル g が、成長が要請する target の計量テンソル g_{target} (8) に一致する場合、曲面はひっぱりも圧縮もすることなく、円筒表面に貼付け可能です。このとき、細胞表面は内部応力を発生することなく、各点での成長則をみたすような構造を実現できます。必ずしもそういう埋め込み (isometric embedding) が存在するとは限りませんが、もしあるとしたら弾性エネルギーが最小化されるその形が選択されるはずです [31]。そのような解を探してみましょう。まず、 α, β や θ は Z に依存しないと仮定します。 $g = g_{\text{target}}$ を要請すると、たしかに

$$\frac{r}{R} = \sqrt{\alpha^2 \cos^2 \theta + \beta^2 \sin^2 \theta}, \quad z' = \frac{dz}{dZ} = \frac{\alpha\beta}{\sqrt{\alpha^2 \cos^2 \theta + \beta^2 \sin^2 \theta}} \quad \psi' = \frac{d\psi}{dZ} = -\frac{1}{R} \frac{(\alpha^2 - \beta^2) \cos \theta \sin \theta}{\alpha^2 \cos^2 \theta + \beta^2 \sin^2 \theta}, \quad (10)$$

であれば、 $g = g_{\text{target}}$ が満たされることが確認できます。したがって成長が引き起こす細胞の軸まわりのねじれ率 (twist density) $\omega = d\psi/dz$ は

$$\omega = \frac{d\psi}{dz} = -\frac{1}{r} \frac{\alpha^2 - \beta^2}{\alpha\beta} \cos \theta \sin \theta \quad (11)$$

となります。野生型の場合、微小管繊維の配向は長軸に垂直 $\theta = 0$ ですから、 $\omega = 0$ 。つまりねじれはありません。また $\theta = \pi/2$ の場合にも $\omega = 0$ です。 ω が最大になるのは成長率によらず $\theta = 45^\circ$ のときです。また、もし成長率が等方的 $\alpha = \beta$ であるならば、 θ によらずつねに $\omega = 0$ です。つまり、非自明な変形が発生するためには成長は異方的でなければならない。このことは重要です。

⁶ $\sqrt{\bar{g}_{\text{target}}} = \alpha\beta$. r/R はヤコビアン。

4.2 連続的な成長による変形

上では1ステップの成長(変形)が起きる場合を考察しました。これに対して、細胞壁の成長は単位面積あたり一定の割合でセルロース繊維が供給される過程であるとみなせます。時間的に連続的なプロセスと考えるさいには、一旦、これを離散化し、たくさんのステップが引き続いて起こると考えることで数学的に扱いやすくなることがあります。その処方箋にしたがいましょう。我々は $(n-1)$ ステップ後の形状 $\mathbf{r}^{(n-1)}$ を基準にして、 n ステップ後の変形 $\mathbf{r}^{(n)}$ を記述します。

$$d\mathbf{r}^{(n)} = \mathbf{F}_n \cdot d\mathbf{r}^{(n-1)} \quad (12)$$

という変形テンソル $\mathbf{F}_n$ を求めます。そして計量テンソル $g_n = \mathbf{F}_n^T \cdot \mathbf{F}_n$ が g_{target} に等しくなるような形状を探してみましょう。 $\mathbf{r}^{(n-1)} = (r_{n-1}e^{i\phi_{n-1}}, z_{n-1})$ を基準として $\mathbf{r}_n$ を表現すると $\mathbf{r}^{(n)} = (r_n e^{i\phi_{n-1} + i(\psi_n - \psi_{n-1})}, z_n)$ です。ただし複素数の実部と虚部が x, y 座標を表すとします。先ほどの議論をそのまま踏襲すれば(10)に相当する方程式を得ますので、 $Z = z_{n-1}$ に関する積分を実行して

$$\frac{r_n}{r_{n-1}} = \sqrt{\alpha^2 \cos^2 \theta + \beta^2 \sin^2 \theta}, \quad \frac{z_n}{z_{n-1}} = \frac{\alpha\beta}{\sqrt{\alpha^2 \cos^2 \theta + \beta^2 \sin^2 \theta}}, \quad \psi_n - \psi_{n-1} = \frac{z_{n-1}}{r_{n-1}} \frac{(\alpha^2 - \beta^2) \cos \theta \sin \theta}{\alpha^2 \cos^2 \theta + \beta^2 \sin^2 \theta}, \quad (13)$$

が得られます。単位時間あたりの面積拡大率をそれぞれ σ_1, σ_2 、1ステップあたりの時間間隔を dt とすれば $\alpha = 1 + \sigma_1 dt$ 、 $\beta = 1 + \sigma_2 dt$ です。これを(13)に代入し、 dt の1次までで残して時間連続的な変形の場合の式を導出すると

$$\dot{r}(t) = \sigma_{\perp} r(t), \quad \dot{z}(t) = \sigma_{\parallel} z(t), \quad \dot{\psi}(t) = (\sigma_1 - \sigma_2) \frac{z(t)}{r(t)} \sin 2\theta, \quad (14)$$

となります。ここで長軸方向の成長率 $\sigma_{\parallel} = \sigma_1 \sin^2 \theta + \sigma_2 \cos^2 \theta$ およびそれと垂直な動径方向の成長率 $\sigma_{\perp} = \sigma_1 \cos^2 \theta + \sigma_2 \sin^2 \theta$ を定義しました。これを $t=0$ に $r=r_0, \psi=0, z=z_0$ という初期条件の下に解くと

$$r(t) = r_0 e^{\sigma_{\perp} t}, \quad z(t) = z_0 e^{\sigma_{\parallel} t}, \quad \psi(t) = -\frac{z_0}{r_0} \left[e^{(\sigma_{\parallel} - \sigma_{\perp})t} - 1 \right] \tan 2\theta, \quad (15)$$

をえます。細胞の長さ $z(t)$ は指数関数的に増大することが確認できました。主軸まわりの回転率 τ_0 は $d\psi = \tau_0 dz$ から求まり

$$\tau_0(\tau, \alpha) = \frac{d\psi}{dt} \frac{dt}{dz} = \frac{1}{r} \frac{(\sigma_1 - \sigma_2) \sin 2\theta}{\sigma_1 \sin^2 \theta + \sigma_2 \cos^2 \theta} = -\frac{2}{r} \frac{\alpha \sin 2\theta}{1 + \alpha \cos 2\theta} \quad (16)$$

をえます⁷。ここで $\alpha = (\sigma_2 - \sigma_1)/(\sigma_2 + \sigma_1)$ は成長の異方性をあらわす無次元パラメータです。実際の観測結果によると、細胞の半径 r はほとんど変化しないので、(16)において r は定数とみなします。したがって、回転率(ねじれ成長率)は時間 t には依存せず、成長率の異方性と微小管束の傾き角 θ という二つのパラメータのみの関数です。

このセクションで強調したいことは、微小管の配向が左右にずれることによって細胞壁がらせん成長をおこなう、という事実です。軸対称で均一な成長変形に限ると、(16)のような解析解の表式を得ることができます。このとき、細胞壁は引っぱりも収縮もともなわない。つまり標的の曲面形状は円筒表面にisometricに埋め込み可能です。一方、ねじれ変位株からとった表皮細胞を溶液中で成長させると、らせん状にねじれた細胞が観測されます[32]。この実験結果は、ねじれ変位株のねじれの起源がたしかに表皮細胞レベルにあることを強く示唆しています。と同時に、現実には軸対称性は容易に破れるということも意味しています。その理由として、変異株の微小管の配向角度 θ は細胞にわたって一定とは限らないからです。たとえば θ が Φ に依存する場合、細胞断面の向かい合う側で軸方向 Z の成長率が異なるので、「バイメタルの原理」により中心軸にまげ変形が誘起されます。その結果、細胞は全体としてらせん形状をとることが予測されます(図7(a)) [33]。あるいは、もし θ が Z 方向に変化しているとすると、径方向の成長率が Z に依存するので、半径 $r(Z)$ が変化する形状が出現します(この場合は軸対称性を保ちます)(図7(b))。さらに、このふたつの効果が組み合わさるとき($\theta = \theta(\Phi, Z)$ のとき)、実験結果に非常によく似た形状が再現されます(図7(c))。

⁷文献[29]では(16)の係数2が抜け落ちています。ここに訂正します。

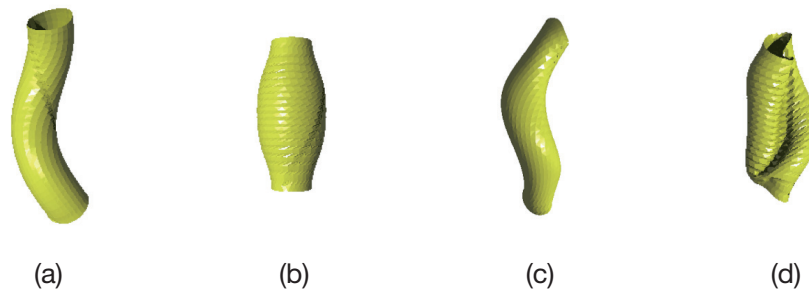


図 7: 2次元弾性膜モデルにもとづく計算機シミュレーション結果 [13]。計算に用いた離散弾性モデルは連続極限において成長による計量テンソル $g_{\alpha\beta}$ をもつ Foppl-von Karman 方程式に一致する。ターゲット計量は (9), ただし θ は z および Φ に依存する。(a) 傾き角 θ が円周方向 φ に変化する場合、細胞はらせん形をとる (b) θ が軸方向 z に変化する場合 (c) (a) と (b) が組み合わさった場合 (d) (c) と同じだが成長によるせん断 (shear) が大きすぎるとしわや陥没を伴う形状不安定性が生じる。

4.3 組織の集合と応力の発生

さて、ここまでは表皮細胞レベルの現象についてみてきました。問題は、この一細胞レベルで生じるねじれ変形がどうやって根の表面のマクロなねじれパターンへと「スケールアップ」されるのか、その仕組みです。いうまでもなく、円筒状の細胞がそのまわりにねじれながら成長しても、それを妨げるものがない限り、応力が発生することはない、したがって円筒の変形が引き起こされることもありません。

しかし、実際の根の表面では、表皮細胞はたがいにしっかりと接着しており、比較的固い表面を構成しています。表皮細胞の内側の cortex はことなる細胞群からなることなる組織であり、表皮の組織と物理的に強く集合することによって全体としての根としての器官を構成しています。これは tissue tension (組織間緊張) とよばれ、メカニカルな視点から生物の形態を理解するうえで欠くことのできない概念です [34]。この tissue tension があるために、個々の表皮細胞はねじれながらまっすぐ成長したくても、できない。自分の軸のまわりに「スピン」することは許されていないからです。そのため、成長が進むほど、ねじれの応力は内部に溜め込まれていくことになります。やがて、成長にともなう変形の弾性エネルギーを少しでも下げようと、表皮は内側の皮質細胞層をも巻き込んで、根の主軸のまわりに全体としてゆるやかにねじれるということが起こります。これが、我々がねじれ変位株の根の表面に見出すらせんパターンです。このらせんのピッチがどの程度になりうるかということは、成長によるねじれの強さ $\tau_0(\alpha, \theta)$ だけでなく、表皮細胞層と内側の組織層の弾性定数の比にも大きく依存します。異なる組織の間の弾性率の比が器官や個体の形態を大きく左右するという事実は、植物に限らず、他の様々な系でも近年深く認識されるようになってきています [35, 36]。

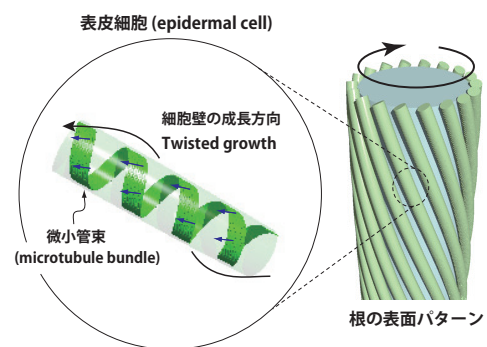


図 8: *Arabidopsis* の根の表面にみられるねじれの機構に対するモデル。

ここで述べたことを連続体力学的に実装するには、線状の構造物のまげやねじれといった変形を弾性論でどのように扱うかという事柄について解説しなければなりません。その目的のためにはそれなりの紙数を必要としますが、残念ながらすでに紙面は尽きました。弾性棒の理論については文献 [9, 7] などをご覧ください。

5 まとめ

この短い講義ノートでは、「成長」をキーワードにして、物質の供給があるやわらかい連続体の示す力学的特徴について概観してきました。物性物理学では、放っておいても勝手に物質の供給があるような系に遭遇することはまずありませんし、理論的にそういったものを仮想するというところに積極的な意味を見出すことも難しいでしょ

う。一方で、生き物の形態形成・ボディプランの仕組みや設計原理を探る科学は長い研究の歴史を持ち、これまでつねに生命科学の中心的研究課題でありましたし、これからもそうだろうと思います。本稿で考察した成長の力学もまた、その大きな目標に貢献することを目指した（比較的新しい）ころみのひとつであるといえます。ですが、よくみると、成長のもたらす力学現象は、熱力学パラメータの変化に対応する体積変化やひずみの生成がソフトマターに引き起こす変形や相転移を想起させる、という点についても指摘しました。事実、これらの間には表層的な類似以上の共通性や普遍性があることが理解されつつあります [1]。つまり、二つの分野はある意味、地つづきなのであり [37]、それこそが本稿でこのような生物物理学を取り上げた理由です。

他方、生物をも含めた物質世界は多種多彩であり、物性物理学とのアナロジーだけでは到底カバーしきれない本質的に新しい現象や概念が潤沢にあります。それらのうち研究の手がつけられているのは、まだほんのわずかだと思います。しかし、特定の現象や物質の詳細に依存する各論的側面に拘泥することなく、成長という概念を持ち込むことで本質的に新しい「ものの見方」を確立しようというのが、この分野を押し進める真の原動力です。最初のサンスベリアの例に戻ると、水のやり方が違えば、部屋の温度が違えば、あるいは無重力環境で生育すれば、違う大きさやかたちにつくでしょう。でも、環境は変わっても生物の構造をかたちづくる法則というか、ルールのようなものは変わらない。植物の形態を決めるのは温度や水の量や重力の大きさではなく、それらをインプットパラメータとして発動するマシナリーのほうです。我々が見出そうしているのは、その仕組みです。生物と無生物を切り分けせず、成長の関与する現象という視点から俯瞰的なものの見方をするとき、そこで得られる概念や法則にどれだけの多くの現象や情報を詰め込めるのか。それがこの研究分野の醍醐味だと思います。図 9 は成長の計量テンソル g_{target} を使ったサンスベリアのかたちの再現です。計量 g を通して形の力学的な起原を知ることにはできるようになりましたが、何が成長 g を決めるのか、応力場から g へのフィードバックはどうなっているのか [38, 39]、など未解明の問題がたくさん横たわっています。

成長の関与する力学の理論的基盤は現在、めざましい勢いで整備されており、様々な系への応用や発展が報告されています。従来の生物科学や数理生物学では解決できなかった形態形成の問題にも突破口をもたらすなど、貴重な役割を果たしています [15]。この講義ノートではそれらのエキサイティングな研究例の紹介や重要な概念の解説はできませんでした。興味を持たれた方は総説 [40] などをみていただきたいと思います。

細胞や組織、器官の大きさやかたちは、直接「測れる」量です。現在の実験技術の水準ならば、組織のひずみ場や応力場もその場観察が可能な測定量に含めることができます。これらの測定は、分子や遺伝子解析よりもずっと手間も時間もかからないだろうと思います。もし、形や動きのような「すぐにアクセスできる」物理量から病変にかんする重要な知見をシステマテックに引き出すことができるようになれば、臨床医学の現場においてこれらがどれほど重要な判断材料となりうるか、想像には難くありません。細胞や細胞以下のレベルで起きていることと、組織や器官の形状や変形をむすびつける基礎科学のプラットフォームを整備するために、物理学や応用数学は今後ますます欠くことのできない学問分野になると予想されます。



図 9: 弾性薄膜モデルの数値シミュレーションによるサンスベリアのかたちの再現 [13]。計算モデルは図 7 に用いたものと同じ。初期の形状は長軸 (x) の長さ A 、短軸 (y) の長さ B の楕円面 (上半面のみ)。ターゲット計量は $g_{xx} = 1 + 0.5(y/B)^2 + 0.5e^{-B+|y|}$, $g_{xy} = g_{yx} = 0$, $g_{yy} = 1$ を仮定している。 $g_{\alpha\beta}$ の指定する曲面は非ユークリッド的であり実現できないため、実際には曲げと引っ張り弾性によるエネルギーを最小化する構造が選択される [31, 17, 14]。色はそれらしくみえるよう勝手につけただけで、計算結果とは無関係。

参考文献

- [1] M. Marder, E. Sharon, S. Smith, and B. Roman, “Theory of edges of leaves,” *Europhys. Lett.*, vol. 62, pp. 498–504, 2003.
- [2] D. W. Thompson, *On Growth and Form: The Complete Revised Edition*. Dover, New York, 1992.
- [3] 中沢真午, **形態形成の原理**. 裳華房, 1982.
- [4] A. Goriely, M. Robertson-Tessi, M. Tabor, and R. Vandiver, “Elastic growth models,” in *Mathematical Modeling of Biosystems* (R. P. Mondaini and P. M. Pardalos, eds.), pp. 1–44, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 2008.
- [5] B. Rosenberg, E. Renshaw, L. Vancamp, J. Hartwick, and J. Drobnik, “Platinum-induced filamentous growth in *escherichia coli*,” *J. Bacteriol.*, vol. 93, pp. 716–721, 1967.
- [6] C. W. Wolgemuth, R. E. Goldstein, and T. R. Powers, “Dynamic supercoiling bifurcations of growing elastic filaments,” *Physica D*, vol. 190, pp. 266–289, 2004.
- [7] B. Audoly and Y. Pomeau, *Elasticity and Geometry*. Oxford University Press, New York, 2010.
- [8] E. K. Rodriguez, A. Hoger, and A. D. McCulloch, “Stress-dependent finite growth in soft elastic tissues,” *J. Biomech.*, vol. 27, pp. 455–467, 1994.
- [9] T. R. Powers, “Dynamics of filaments and membranes in a viscous fluid,” *Rev. Mod. Phys.*, vol. 82, pp. 1607–1631, 2010.
- [10] B. Li, Y.-P. Cao, X.-Q. Feng, and H. Gao, “Mechanics of morphological instabilities and surface wrinkling in soft materials: a review,” *Soft Matter*, vol. 8, pp. 5728–5745, 2012.
- [11] T. Hirashima, “Pattern formation of an epithelial tubule by mechanical instability during epididymal development,” *Cell Rep.*, vol. 9, pp. 866–873, 2014.
- [12] T. Savin, N. A. Kurpios, A. E. Shyer, P. Florescu, H. Liang, and L. Mahadevan, “On the growth and form of the gut,” *Nature*, vol. 476, pp. 57–63, 2011.
- [13] H. Wada unpublished (2014).
- [14] H. Liang and L. Mahadevan, “Growth, geometry, and mechanics of a blooming lily,” *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 108, pp. 5516–5521, 2011.
- [15] T. Tallien, J. Y. Chung, J. S. Biggins, and L. Mahadevan, “Gyrification from constrained cortical expansion,” *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 111, pp. 12667–12672, 2014.
- [16] A. Boudaoud, “An introduction to the mechanics of morphogenesis for plant biologists,” *Trends Plant Sci.*, vol. 15, pp. 353–360, 2010.
- [17] J. Dervaux, P. Ciarletta, and M. B. Amar, “Morphogenesis of thin hyperelastic plates: A constitutive theory of biological growth in the foppl-von karman limit,” *J. Mech. Phys. Solids*, vol. 57, pp. 458–471, 2009.
- [18] V. Mirabet, P. Das, A. Boudaoud, and O. Hamant, “The role of mechanical forces in plant morphogenesis,” *Annu. Rev. Plant Biol.*, vol. 62, pp. 365–385, 2011.

- [19] J. Ranft, J. Elgeti, J.-F. Joanny, J. Prost, and F. Julicher, “Fluidization of tissues by cell division and apoptosis,” *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 107, pp. 20863–20868, 2010.
- [20] S. X. Sun and H. Jiang, “Physics of bacterial morphogenesis,” *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, vol. 2011, pp. 543–565, 2011.
- [21] J. Dumais and Y. Forterre, “Vegetable dynamics: The role of water in plant movements,” *Ann. Rev. Fluid Mech.*, vol. 44, pp. 453–478, 2012.
- [22] E. Sharon and E. Efrati, “The mechanics of non-euclidean plates,” *Soft Matter*, vol. 6, pp. 5693–5704, 2010.
- [23] S. Thitamadee, K. Tuchiara, and T. Hashimoto, “Microtubule basis for left-handed helical growth in *arabidopsis*,” *Nature*, vol. 417, pp. 128–129, 2002.
- [24] T. Ishida, S. Thitamadee, and T. Hashimoto, “Twisted growth and organization of cortical microtubules,” *J. Plant Res.*, vol. 120, pp. 61–70, 2007.
- [25] T. I. Baskin, “Anisotropic expansion of the plant cell wall,” *Annu. Rev. Cell. Dev. Biol.*, vol. 21, pp. 203–222, 2005.
- [26] O. Hamant, M. G. Heisler, H. Joensson, P. Krupinski, M. Uyttewaal, P. Bokov, F. Corson, P. Sahlin, A. Boudaoud, E. M. Meyerowitz, Y. Couder, and J. Traas, “Developmental patterning by mechanical signals in *arabidopsis*,” *Science*, vol. 322, pp. 1650–1655, 2008.
- [27] P. A. Roelofsen, “Ultrastructure of the wall in growing cells and its relation to the direction of the growth,” *Adv. Bot. Res.*, vol. 2, pp. 69–149, 1966.
- [28] A. Goriely and M. Tabor, “Spontaneous rotational inversion in phycomyces,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 106, p. 138103, 2011.
- [29] H. Wada, “Hierarchical helical order in the twisted growth of plant organs,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 109, p. 128104, 2012.
- [30] J.-W. van de Meent, I. Tuval, and R. E. Goldstein, “Nature’s microfluidic transporter: Rotational cytoplasmic streaming at high péclet number,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 101, p. 178102, 2008.
- [31] M. Marder and N. Papanicolaou, “Geometry and elasticity of stripes and flowers,” *J. Stat. Phys.*, vol. 125, pp. 1069–1096, 2006.
- [32] H. Buschmann, M. Hauptmann, D. Niessing, C. W. Lloyd, and A. R. Schaffner, “Helical growth of the *arabidopsis* mutant *tortifolia2* does not depend on cell division patterns but involves handed twisting of isolated cells,” *Plant Cell*, vol. 21, pp. 2090–2106, 2009.
- [33] H. Aharoni, Y. Abraham, R. Elbaum, E. Sharon, and R. Kupferman, “Emergence of spontaneous twist and curvature in non-euclidean rods: Application to *erodium* plant cells,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 108, p. 238106, 2012.
- [34] W. S. Peters and A. D. Thomas, “The history of tissue tension,” *Ann. Bot.*, vol. 77, pp. 657–665, 1996.
- [35] E. Hannezo, J. Prost, and J.-F. Joanny, “Mechanical instability of biological tubes,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 109, p. 018101, 2012.

- [36] J. Yin, Z. Cao, C. Li, I. Sheinman, and X. Chen, “Stress-driven buckling pattern in spheroidal core/shell structures,” *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 105, pp. 19132–19135, 2008.
- [37] D. Gonzalez-Rodriguez, K. Guevorkian, S. Douezan, and F. Brochard-Wyart, “Soft matter models of developing tissues and tumors,” *Science*, vol. 338, pp. 910–917, 2012.
- [38] B. I. Shraiman, “Mechanical feedback as a possible regulator of tissue growth,” *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 102, pp. 3318–3323, 2005.
- [39] S. Robinson, A. Burian, E. Couturier, B. Landrein, M. Louveaux, E. D. Neumann, A. Peaucelle, A. Weber, and N. Nakayama, “Mechanical control of morphogenesis at the shoot apex,” *J. Exp. Bot.*, vol. 64, pp. 4729–4744, 2013.
- [40] D. Ambrosi, G. A. Ateshian, E. M. Arruda, S. C. Cowin, J. Dumais, A. Goriely, G. A. Holzapfel, J. D. Humphrey, R. Kemkemer, E. Kuhl, J. E. Olberding, L. A. Tabor, and K. Garikipati, “Perspectives on biological growth and remodeling,” *J. Mech. Phys. Solids*, vol. 59, pp. 863–883, 2011.