【結】 おわりに

Prigogine らはエントロピーの2階の変分が Liapunov 関数となることを用いて不可逆過程の熱力学における安定判別条件を求め、不安定性の発生、対称性の崩壊、時間秩序・空間秩序の形成などについて議論を展開している。また、生物学的な化学反応過程の複雑性による不安定現象出現の階層性にもふれ、さらに多重定常状態の出現を記憶の機構と関連させようとしている。しかしながら、まだ階層構造の詳しい解析や記憶容量に関してはあまり研究がなされていないようである。また、彼らの方法論のみで生命現象が解明されるかどうかということに対しては、Eigen の進化論的観点からの批判もある。ともかく、Prigogine らのアプローチからは情報論的な観点が欠落していたことは明らかであろう。Shannon 以来、よくエントロピーと情報との関係がとりざたされるが、熱力学的エントロピーは安定論に重要な意味をみいだしたが、それでは生物学的状態に関する情報とはどうなるのだろうか。これからの熱力学はどういう形で情報なる概念をくみこむべきなのだろうか。この方向では Landauer の計算の理論における相転移論ともよぶべき研究があるが、まだ思弁的な段階にしかないと考えられ、今後の発展が期待される。

Prigogine らの解析した熱力学的な系でみられるトポロジカルな側面は単純であったが、もっと生物学的

に入り組んだ階層構造を調べようとするならば、現象に関係しているトポロジーを明確に把握し、物理的なもろもろの性格とはっきり分離する必要が生じる。このことは生物の基本的特徴をうかび上がらせることになるであろう。それが回路網論的熱力学の目標とするところだと考える。

文 献

- 1) I. Prigogine: "Introduction to Thermodynamics of Irreversible Processes", Charles C. Thomas, Publishers, (1955)
- 2) P. Glansdorff, I. Prigogine: "Thermodynamic theory of Structure, Stability and fluctuations", Wiley-Interscience, (1971)
- 3) P. Penfield, R. Spence, S. Duinker: "Tellegen's Theorem and Electrical Networks", M. I. T. Press, (1970)
- 4) G. Oster, C. Desoer: *J. T. B.*, 32, 219-241 (1971)
- 5) G. Oster, A. Perelson, A. Katchalsky: *Nature*, 234, Dec. 17, (1971)
- 6) G. Oster, D. Auslander: *J. F. I.*, 292, No. 1, 1-17 (1971)
- 7) G. Oster, D. Auslander: *J. F. I.*, 292, No. 2, 77-92 (1971)
- 8) C. Berge, A. Ghoulia-Houri: "Programmes, Jeux et Réseaux de Transport", Dunod, Paris, (1962)
- 9) 近藤一夫, 小野寺力男: "回路のトポロジー", 岩波講座, 現代応用数学 B. 8-C, (1957)
- 10) 小野寺力男: "グラフ理論の基礎", 森北出版, (1968)
- 11) M. Eigen: *Naturwissenschaften*, 58, Jg., Heft 10, 465-523 (1971)
- 12) R. Landauer: *Ferroelectrics*, 2, 47-55 (1971)

真性粘菌の枝形成のモデル

古 林 文 二*
森 部 幸 人**

§1. は し が き

真性粘菌 (*Physarum Polycephalum*) の変形体に見られるような原形質流動現象は、最も原始的で未分化な、いわば抽象的生命そのものの最も端的かつ普遍的表現形態と考えられる。そういう意味で、これまで純粋に生物学的な数多くの研究が長年にわたって行なわれてきた。その結果、原形質流動のメカニズムにつ

いても、生化学的、分子生物学的な膨大な知見の集積があり、それらに基づいた様々なモデルが考えられている。(たとえば太田)

ところで以下に述べるわれわれの研究は、そういった長い研究の歴史の自然な延長線上で行なわれたというより、それらとはほとんど無関係に、むしろ生物学的先入観の全然ない白色の状態での現象の直接観察と、その本質についての直観的洞察が、直接のキッカケになっている。俣野経一氏はそのようにして真性粘菌における原形質流動には何らかの負の粘性が本質的に重要であろうと示唆された。筆者達はこの示唆に刺激さ

A Mode for Branching of *Physarum Polycephalum* :

* Bunji FURUBAYASHI (Electrotechnical Laboratory)

** Yukihito MORIBE 大阪大学基礎工学部 (Osaka University)

れて、流体力学で昔から周知の渦粘性 (Starr, Gaunt,²⁾ Beran³⁾ 等) のアイデアを手がかりにして、問題を流体力学的に定式化し、原形質流動に最も特徴的と考えられる、チャンネルの形成、流れの自動的反転および枝分れのある規則性等を無理なく説明することができた (古林, 黒田, 森部, 鈴木⁴⁾).

本稿では、特に形態形成の観点から見て興味深い枝分れの発生とその相対的に安定な離散的な定常パターンの存在ということを中心に論じてみよう。その際、まずそのようなアプローチの方法の前提として問題となることは、われわれの現象論が何らかの意味を持つとして、それと分子生物学的「分子論」との関係いかんということである。この点については、われわれの立場は明白で、ランダムな分子的個別運動が相互作用によって、巨視的コヒーレント運動に組織化されるという過程自身によって、ある意味で「因果的連鎖の切断」が生じ (ブートストラップ・メカニズム)、分子論的機構の詳細にあまり関係なく、エネルギーと運動量の保存則 (併進対称性) の表現である流体力学的記述が妥当すると考えられる。いうまでもなく、分子論的記述の試みはそれ自体として面白い問題であろうが、それが成功しているかどうかは直接的には無関係であろうと考えるわけである。流体力学の基本前提である局所平衡の仮定と矛盾しないような十分「遅く」かつ「長波長」の現象だけを問題にしなければならないのは当然である。

§2. 基礎方程式

流体中の音速に比べて流速が十分小さいと考えられるので、流体は非圧縮性と仮定し、その一定の密度を ρ , 流速ベクトルを $\mathbf{u}$, 圧力を P とすると、連続の方程式は

$$\nabla \cdot \mathbf{u} = 0. \quad \dots\dots\dots (1)$$

粘性の非 Newton 性も、最終的には無視しえないとしても、第1義的には重要でないと考え、議論を必要以上に複雑にしないために無視し、Newton 粘性項を持った通常の Navier-Stokes 方程式から出発する。

$$\frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t} + (\mathbf{u} \cdot \nabla) \mathbf{u} = -\frac{1}{\rho} \nabla P + \nu \Delta \mathbf{u}, \quad \dots\dots\dots (2)$$

ここで、 ν は kinematic viscosity 係数である。さらに $\mathbf{u}$ はその局所平均成分 $\bar{\mathbf{u}} = \mathbf{U}$ と、その周りの生物学的起源の乱れ成分 $\mathbf{u}'$ に分解できるとして、

$$\mathbf{u} = \mathbf{U} + \mathbf{u}', \quad \bar{\mathbf{u}}' = 0 \quad \dots\dots\dots (3)$$

とおくと、平均成分 $\mathbf{U}$ に関して Reynolds の方程式:

$$\frac{\partial \mathbf{U}}{\partial t} + (\mathbf{U} \cdot \nabla) \mathbf{U} = -\frac{1}{\rho} \nabla P + \nu \Delta \mathbf{U} + \nabla \cdot (-\overline{\mathbf{u}' \cdot \mathbf{u}'}) \quad \dots\dots\dots (4)$$

が導かれる。右辺の最後の項は、(2)の左辺の第2項、慣性項から由来し、乱れ成分に関して2次の局所相関テンソル (Reynolds 応力) $-\overline{\mathbf{u}' \cdot \mathbf{u}'}$ の発散で、その第 i ($i = x, y, z$) 成分が、

$$\nabla \cdot (-\overline{\mathbf{u}' \cdot \mathbf{u}'})|_i = \sum_j \frac{\partial}{\partial x_j} (-\overline{u'_i u'_j}) \quad \dots\dots (5)$$

で与えられるベクトルになる。

この Reynolds 応力項が以下の議論のポイントであって、それが条件で動的な見かけの負粘性を生じさせ (これが流れのチャンネルを形成する)、流れを自動的に反転させ、枝分れを生む。ところでこの項が無視しえないということは、乱れ成分が平均成分に比して必ずしも小さくなく、したがって微視的分子的ゆらぎではなく、巨視的サイズの大きなゆらぎとそれにとまなう巨視的不安定性に関する問題であることを意味する。つまり、平均成分の時間発展はそれだけで閉じないで、乱れ成分のそれと同時にセルフ・コンシステントに決定しなければならない。言い換えれば、平均流の発展があらわに乱れに依存するような、非線形非平衡領域の問題である (Nicolis, Prigogine⁵⁾).

簡単のために、以下 Z 方向に関しては一様な2次元流を考える。 $\mathbf{U}$, $\mathbf{u}'$ の x, y 成分をそれぞれ (U, V) , (u, v) とし、suffix はそれに関する偏微分係数を表わすとする (1)式は

$$U_x + V_y = 0 \quad \dots\dots\dots (6)$$

となり、(4)式は

$$\begin{cases} U_t + U \cdot U_x + V \cdot U_y = \nu \Delta U + (\tau^{xy})_y \\ \quad + (\tau^{xx})_x - \frac{1}{\rho} P_x \quad \dots\dots\dots (7) \end{cases}$$

$$\begin{cases} V_t + V \cdot V_x + U \cdot V_y = \nu \Delta V + (\tau^{xy})_x \\ \quad + (\tau^{yy})_y - \frac{1}{\rho} P_y \quad \dots\dots\dots (8) \end{cases}$$

と書ける。 Δ は2次元ラプシアン、また

$$\tau^{xx} = -\overline{u^2}, \quad \tau^{xy} = \tau^{yx} = -\overline{u \cdot v}, \quad \tau^{yy} = -\overline{v^2} \quad \dots\dots\dots (9)$$

は Reynolds 応力成分である。平均流と乱れとに関するセルフ・コンシステント・サイクルを閉じさせるために、単位質量当たりの乱れエネルギー密度 w の局所平均

$$\bar{w} = \frac{1}{2} (\overline{u^2} + \overline{v^2}) = -\frac{1}{2} (\tau^{xx} + \tau^{yy}) = -\frac{1}{2} T_r(\tau^{ij}) \quad \dots\dots\dots (10)$$

の時間変化を(1)~(3)から求めると、

$$\begin{aligned} \overline{w_t} - \tau^{\alpha\beta} (U_y + V_x) - (\tau^{\alpha\alpha} U_x + \tau^{\beta\beta} V_y) + (U \cdot \overline{w}_x \\ + V \cdot \overline{w}_y) + \{(\overline{w \cdot u})_x + (\overline{w \cdot v})_y\} = -\frac{1}{\rho} \{(\overline{p \cdot u})_x \\ + (\overline{p \cdot v})_y\} + \nu \left\{ \Delta \overline{w} - \sum_{i,j} \left(\frac{\partial u_i}{\partial x_j} \right)^2 \right\} \dots\dots\dots (11) \end{aligned}$$

という、乱れエネルギー・バランスの式がえられる。 p は P の乱れ成分であるが、この右辺の第1項は無視できる (Landau-Lifshitz⁶)。

§3. 平均流が1次元の場合

さらに問題を簡単化して、この本質を浮き出させるために、平均流が1次元の場合 ($V \equiv 0$ とする) を考えよう。この時 (6) は $U_x \equiv 0$ であるから U は t と y だけの関数となる。一方 (7) は $Q \equiv -(1/\rho) P_x$ とおいて、

$$U_t = \frac{\partial}{\partial y} \left(\nu \frac{\partial U}{\partial y} + \tau^{\alpha\beta} \right) + \frac{\partial}{\partial x} \tau^{\alpha\alpha} + Q. \dots\dots\dots (12)$$

x 方向に十分長いまたは reentrant な流れを想定すれば、

$$\frac{\partial}{\partial x} \tau^{\alpha\alpha} = 0 \dots\dots\dots (13)$$

と置くことはかなりよい近似になるだろう。他方 (11) は (13) を使うと、

$$\begin{aligned} \overline{w_t} - \tau^{\alpha\beta} \cdot U_y + \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial y} (\overline{u^2 + v^2}) \cdot v \\ = \nu \frac{\partial^2}{\partial y^2} (\overline{u^2 + v^2}) - \nu \sum_{i,j} \left(\frac{\partial u_i}{\partial x_j} \right)^2. \dots\dots\dots (14) \end{aligned}$$

ここでもう1つ本質的な仮定を導入する。原形質流動の場合、乱れエネルギーが生物学的に複雑な過程の結果として、絶えず定常的に (流れ自体にとっては一応外的に) しかも空間的にほとんど一様に供給されていると考えてみよう。そしてさらに (14) 式の左辺の第3項は乱れについて3次の項 (対流項) であって、 $R = \overline{w_t}$ の均一性の仮定からみて重要でないと考えて無視し、さらに右辺の乱れエネルギー自体の散逸と拡散項もさしあたり無視すると、(14) は

$$R = \overline{w_t} = \tau^{\alpha\beta} \cdot U_y \dots\dots\dots (15)$$

となる。(15) は R の均一性と、しかもそれが非常に高い効率ではば局所的に Reynolds 応力に転化しているという仮定の下でしか成立しない。

こうして、(12), (13), (15) が1つの閉じた輪になり、 R を外部パラメーターとして含んだ U についての非線形偏微分方程式が得られた:

$$U_t = \left(\nu U_y + \frac{R}{U_y} \right)_y + Q. \dots\dots\dots (16)$$

さて、今問題にしている領域で R の不均一性が無視

できるとすると、(16) の右辺のはじめの2項の和は $(\nu - R/U_y^2) \cdot U_{yy}$ となって、(16) は見かけ上

$$\nu_{eff} = \nu - \frac{R}{U_y^2} \dots\dots\dots (17)$$

という有効拡散係数を含んだ非斉次「拡散」方程式になる。(17) の第2項が生物学的に誘起された見かけの動的な負粘性項で、この場合 (16) は

$$U_t = \left(\nu - \frac{R}{U_y^2} \right) \cdot U_{yy} + Q. \dots\dots\dots (18)$$

(18) は R ばかりでなく Q も一定の時定常解をもつ。(古林他)⁴ x 軸を適当にとると、その両側の上下対称な巾 $2a \equiv 4\sqrt{\nu R}/Q$ の領域外では、 U_y は上下対称で、 $\eta \equiv y/a$ として、 $\eta \geq 1$ の領域だけ考えると、 $\eta \rightarrow 1+0$ での U の境界値を U_0 とすると、定常解は

$$U = U_0 - \frac{R}{Q} \cdot \{ \eta^2 - 1 - \eta \sqrt{\eta^2 - 1} + \ln(\eta + \sqrt{\eta^2 - 1}) \}. \dots\dots\dots (19)$$

$|\eta| < 1$ では定常解は存在せず、本質的に非定常なチャンネル流ができるが、 $\eta \rightarrow 1+0$ で $\nu_{eff} \rightarrow 0$ となるので、外側の定常流と内側の非定常流の間で U_{yy} に関して「スリップ」が起こってもかまわない。

規則的なあるいはランダムな初期値に対して (18) の数値シミュレーションが行なわれ、いろいろ興味深い結果がえられている (古林他)⁴ が、ここでは $Q=0$ のときに流れの自動反転がえられたことだけを付記するにとどめる。この反転の時間スケールは R と ν から作られる時間次元の量 $t_0 = \sqrt{\nu/R}$ のオーダーと考えられる。

§4. 平均流が2次元の場合への拡張

前節の考え方をこの場合に拡張するために、(13) に対応して、

$$U \cdot \overline{w}_x + V \cdot \overline{w}_y = (U \cdot \nabla) \overline{w} = 0 \dots\dots\dots (20)$$

と仮定し、さらに、(11) において (15) の場合と同じ考え方から、

$$R = \overline{w_t} = \tau^{\alpha\beta} (U_y + V_x) + (\tau^{\alpha\alpha} U_x + \tau^{\beta\beta} V_y) \dots\dots\dots (21)$$

とおく。もう1つの仮定として、乱れ成分の自乗平均は等方的であるとして、

$$\tau^{\alpha\alpha} = \tau^{\beta\beta} = -\overline{w} \dots\dots\dots (22)$$

とおけば $\tau^{\alpha\alpha} \cdot U_x + \tau^{\beta\beta} \cdot V_y = (\tau^{\alpha\alpha} - \tau^{\beta\beta}) \cdot U_x$ であるから、(21) の右辺の第2項は消えて、

$$R = \overline{w_t} = \tau^{\alpha\beta} \cdot (U_y + V_x). \dots\dots\dots (23)$$

(20), (22), (23) によって τ^{ij} は完全に規定され、輪は閉じられた。容易にわかるように、

$$\bar{w}_x = -V \cdot \varepsilon, \quad \bar{w}_y = U \cdot \varepsilon, \quad \varepsilon \equiv \frac{(U \cdot \nabla) R}{V \cdot U_t - U \cdot V_t} \quad \dots\dots\dots (24)$$

がえられ、(24)のコンシステンシイから ε 、したがって R は

$$(U \cdot \varepsilon)_x + (V \cdot \varepsilon)_y \equiv \nabla \cdot (U \cdot \varepsilon) = 0 \quad \dots\dots\dots (25)$$

を満たすものでなければならない。

さて、ここで

$$W = \sqrt{U^2 + V^2}, \quad \phi = (U_y + V_x)/W, \quad r = R/W$$

とおくと、基礎方程式(7)、(8)において、

$$\begin{cases} (\tau^{xy})_y + (\tau^{xx})_x = (r/\phi)_y + V \cdot \varepsilon \\ (\tau^{yx})_x + (\tau^{yy})_y = (r/\phi)_x - U \cdot \varepsilon \end{cases} \quad \dots\dots\dots (26)$$

となる。そして図1に示すような次の記号を導入する：

$$\begin{cases} \dot{U}_{||} = (U \cdot U_t + V \cdot V_t)/W, \quad \dot{U}_{\perp} = (V \cdot U_t - U \cdot V_t)/W, \\ \Delta U_{||} = (U \cdot \Delta U + V \cdot \Delta V)/W, \\ \Delta U_{\perp} = (V \cdot \Delta U - U \cdot \Delta V)/W, \\ \nabla_{||} R = (U \cdot \nabla) R/W. \end{cases} \quad \dots\dots\dots (27)$$

こうすると(24)から

$$\varepsilon = \nabla_{||} R / \dot{U}_{\perp} \quad \dots\dots\dots (28)$$

となり、 $\dot{U}_{\perp}$ は流線の局所的曲率 κ と、 $\kappa = -\dot{U}_{\perp}/W^2$ の関係にある。

前節の $Q=0$ に相当して、 $P_x = P_y = 0$ とおき、2次元の場合の特徴はなんであるかみてみよう。(26)~(28)を(7)、(8)に代入して、流線の接線方向と法線方向とを座標軸とする局所座標系に書き換えると、

$$\begin{cases} \dot{U}_{||} + (U \cdot \nabla) W = \nu \cdot \Delta U_{||} \\ \quad + \frac{-U \cdot r_x + V \cdot r_y}{W\phi} - r \frac{V \cdot \phi_x + U \cdot \phi_y}{W\phi^2}, \dots (29) \\ \dot{U}_{\perp} + (U \times \nabla)_z W = \nu \cdot \Delta U_{\perp} + \frac{W \cdot \nabla_{||} R}{\dot{U}_{\perp}} \\ \quad + \frac{-U \cdot r_x + V \cdot r_y}{W\phi} - r \frac{U \cdot \phi_x + V \cdot \phi_y}{W\phi^2}. (30) \end{cases}$$

ここで $(U \times \nabla)_z W = (V \cdot W_x - U \cdot W_y)$. それゆえ $\dot{U}_{||}$ と $\dot{U}_{\perp}$ とが decouple するばかりでなく、 $\dot{U}_{\perp}$ は $\dot{U}_{||}$ と違い2次方程式に従い、一般に2価になることが直ちにわかる。ここに枝分れの可能性がでてくる。

§5. 枝分れの発生

枝分れの様子をもっと立ち入って考えてみよう。簡単のために分れはじめの起こる近傍では、流速の大きさ W は変わらないとし、また反転時間 t_0 に比べて十分長い時間について考えるならば $\nu=0$ とおくことが許される。

① R が一定の領域 この場合、(29)、(30)はそれぞれ

$$\dot{U}_{||} = -r \frac{V \cdot \phi_x + U \cdot \phi_y}{W\phi^2}, \quad \dot{U}_{\perp} = -r \frac{U \cdot \phi_x + V \cdot \phi_y}{W\phi^2} \quad \dots\dots\dots (31)$$

となり、枝分れは生じないが、図1で

$$\tan \theta = \dot{U}_{\perp} / \dot{U}_{||} = (-U \cdot \phi_x + V \cdot \phi_y) / (V \cdot \phi_x + U \cdot \phi_y) \quad \dots\dots\dots (32)$$

であるから $r \neq 0$ であることによって、流れの加速方向 θ が現在の流速ベクトル U と ϕ の勾配の関係によって変わる。(32)で仮りに、もし $U \rightarrow -U$ または $V \rightarrow -V$ の置換をすれば、単純に

$$\tan \theta = \nabla_{||} \phi / \nabla_{\perp} \phi \quad \dots\dots\dots (33)$$

となるから、 $\theta = \varphi$ (φ は等 ϕ 線の方角と U の間の角) とはならず、図2のようになる。しかしいろいろの点

図2 点線: $U_t \perp \nabla \phi$ の時

から考えて、 $\varphi = \theta = 0 \pmod{\pi}$ だけが ϕ と U の間のセルフ・コンシステントな関係であると予想される。そうだとすれば R が一定の領域では ϕ はセルフ・コンシステント流れ関数と考えられる。そしてその時 ϕ は

$$\phi_t = \Delta \left(\phi + \frac{r}{\phi} \right) \quad \dots\dots\dots (34)$$

という自己決定方程式を満たす。ただし、 $P_x = P_y = 0$ と $R = \text{一定}$ の仮定だから W の一定性は仮定せずに導出できる。

② R の不均一性が無視しえない領域 この場合、(29)、(30)の右辺の最後の項は(31)で考えたものの

で、第1近似として落し、注目している点での局所座標系を、その原点でちょうど $V=0$ 、ゆえに $W=U$ となるように設定すれば①の場合と同様 $v=0$ 、 $W=一定$ と仮定して

$$\dot{U}_{||} = -r_a/\phi, \quad \dot{U}_\perp = \frac{W^2 \cdot r_a}{U_\perp} - \frac{r_a}{\phi}, \quad \dots\dots\dots (35)$$

これを解いて

$$\dot{U}_\perp = -\frac{R_a}{2W\phi} (1 \pm \sqrt{1+z^2}), \quad z^2 = \frac{4W^2\phi^2}{R_a} \quad \dots\dots\dots (36)$$

$$\tan \theta = \dot{U}_\perp / \dot{U}_{||} = \frac{1}{2} (1 \pm \sqrt{1+z^2})$$

となる。(図3)

図 3

($R_a > 0$ として) パラメーター z は非定常チャンネル内でその中心軸から距離とともにある範囲で単調増大すると期待される。(36)によると、 $\nabla_{||} R \neq 0$ のときに枝分れが生じ、そのうちの1つの分枝はほとんど現在の流れと同じ方向に、そしてもう1つはそれと $\pi/4$ 以上の角をなしてわかれていくことになる。(35)で落した項をいれても、(35)の第1式の r_a が $r_a + (r\phi_v/\phi)$ に、そして(36)は

$$\dot{U}_\perp = -\frac{R_a}{2W\phi} \left(1 - \frac{r\phi_v}{r_a\phi}\right) \cdot (1 \pm \sqrt{1+z'^2}),$$

$$z'^2 \equiv z^2 / \left(1 - \frac{r\phi_v}{r_a\phi}\right) \quad \dots\dots\dots (37)$$

となるだけで、図3の横軸を $\{1 - (r\phi_v/r_a\phi)\}^{-1/2}$ 倍し、縦軸を $\{1 - (r\phi_v/r_a\phi)\} / \{1 + (r\phi_v/r_a\phi)\}$ 倍すればよく、定性的には2分枝構造は不変である。

§6. 離散的な分岐パターンの存在

前節で論じた枝分れはその後どのような形に落ちつくだろうか。実際に顕微鏡写真*) に見られるような

*) 「自然」1973年1月号103頁に見事な写真がある。

枝分れ構造は何らかの安定性を持つと考えられるので、ここでは「安定」なパターンの存在の可能性と、その可能なタイプいかに問題を考えてみよう。§5 ①でわかったように、「安定」な流れに対して R が一定のとき、 ϕ が流れ関数としてふるまうはずであるから、 ϕ の決定方程式 (34) の定常解 $\phi_t = 0$ を求める。というのは、 R の不均一性は枝分れのキッカケには不可欠であるが、一度形成された流れパターンの「安定性」の問題には本質的でないと考えられるからである。その結果はいうまでもなく、

$$\Delta\psi = 0, \quad \psi = v\phi + \frac{r}{\phi} \quad \dots\dots\dots (38)$$

である。さらに反転時間 ω に対応した「拡散長」 $l_0 \sim \sqrt{\nu \cdot l_0} \sim \sqrt{\nu^3/R}$ よりも狭い範囲での解の性質を問う限り、そのような局所領域では、自己相似な(伸縮不変な)解が「中間的漸近状態」と考えられる。

そしてそのような1つの自己相似な平面調和関数 ψ に対して実関数 ϕ は $|\psi| > 2\sqrt{\nu R}$ でしか存在しない(図4)。したがって§3と同様、 $|\psi| \geq 2\sqrt{\nu R}$ ($|\eta| \geq 1$ に対応)では定常流ができ、 $|\psi| < 2\sqrt{\nu R}$ は非定

図 4

*) 筆者はまだ見る機会を持たないが、*Ann. Rev. Fluid. Mech.*, Vol. 4 (Ann. Rev. Inc., Palo Alto, 1972) の中に "Self-Similar Solutions as Intermediate Asymptotics" という一項目がある。

常チャンネルとなる。定常領域では §3 の場合と同じく $|\psi| \rightarrow \infty$ で $\phi \rightarrow 0$ の分岐だけが実際には実現するであろう。要するに、局所的には自己相似な平面調和関数、特にその零値付近の構造が問題となる。

ところで、ちょうどその問題を Frank が液晶の *disclination* の分布の問題としてすでに解いている。図

図 5

5 に示す平面極座標 (r, θ) で書くと, (38) は,

$$\frac{d^2\psi}{d\theta^2} = 0 \quad \therefore \psi = A\theta + \psi_0, \quad \dots\dots\dots(39)$$

ただし A, ψ_0 は積分定数。その各点で引いた接線ベクトル $\mathbf{n}$ が x 軸となす角がちょうど ψ になるような点の軌跡 (*flux line*) の方程式は図からわかる通り

図 6

$$\frac{d \ln r'}{d\theta} = \cot \chi, \quad \chi = \psi - \theta. \quad \dots\dots\dots(40)$$

さて、 ψ の 1 価性の要求から、 ψ は周期 2π の θ の周期関数でなければならないことと、 t_0 より十分長い時間を考えるかぎり $\mathbf{n}$ と $-\mathbf{n}$ が区別できない、つまり ψ は m を整数として $m\pi$ だけ不定であることから、 n を正、負の整数 (**Frank index**) として、

$$A = \frac{n}{2}, \quad \therefore \chi = \frac{n-2}{2}\theta + \psi_0. \quad \dots\dots\dots(41)$$

$n \neq 2$ ならば、原点の周りの座標軸の適当な回転によって $\psi_0 = 0$ とおけるが、 $n = 2$ の場合 ψ_0 ごとに違ったパターンが得られる (図 6):

$$r' = \text{const. exp}(\theta \cot \psi_0). \quad \dots\dots\dots(42)$$

(40) からわかるように、 $\chi = m\pi$ に対して *flux line* は singular になる (*disclination*) $n = 2$ には *disclination* がなく、 $n = 0$ は §3 の 1 次元流に対応し、 $n \neq 2$ では (41) から $\theta_m = 2\pi m / |n-2|$ の角度の方向に $|n-2|$ 本の放射状の *disclination* が走る。 ψ と $\psi + m\pi$ とは区別できないから、 $\psi = 0$ だけでなく、すべての *disclination* に沿って巾 $|\psi - m\pi| < 2\sqrt{\nu}R$ の非定常チャンネルができると考えなければならない。だから、大ざっぱに言って、図 6 自身が枝分れパターンと見てよいわけである。

要は、**Frank index** n で指定される離散的なパターンだけしか高々安定でないということである。液晶の場合非定常チャンネルに相当するものがないので問題は相当に簡単で、 $|n|$ が大きくなるとそれに付随した自由エネルギーも大きくなって不安定化し、結局図 6 のものしか見つからないらしい。

今の問題では定常パターン自身が内部に非定常流を包み込んでいるので、各パターンの相対的安定度、したがってそれらの頻度分布の問題を考えるためには、安定性についての新しい概念が要求されるだろう。

§7. 真性粘菌の変形体にみられる枝分れパターンの観察との比較

真性粘菌の変形体を用いて枝分れの実際のパターンを観察した。試料の作製法は次の通りである。無栄養の寒天を薄く塗ったカバー・ガラスの上に、変形体の先端部から取った少量の原形質を植えつけ、少量の水を入れたシャーレの中に入れ、 $18 \sim 20^\circ\text{C}$ で暗室に放置すると約 4~5 時間で変形体

図7 変形体の広がり

は寒天の上に樹枝状に広がる。それを暗視野顕微鏡で約百倍に拡大して観察する。次に10~25倍で合成写真を作り、枝分れの角度や枝の長さについて測定した。

枝分れの形成段階を実際に観察してみると、原形質が一様に分布している状態から始まり、形成されるチャンネルはかなり変動し、過渡的段階ではこれらは枝分れしたり他のチャンネルと融合したりするが、やがて完全な枝に成長してある定常的な樹枝状パターンをつくる。図7に形成されたパターンの1例を示す。またすでに安定した状態での枝分れの角度の分布を図8に示してある。測定した範囲では90°が他に比較して圧倒的に多いことと、図には示していないが、 $n=-1$ またはその部分と解釈されるパターン(120°)がそれにおとらず多く、正六角形に近い亀の甲型がかなり見られることが注目される。

図8

図7の各段階ごとにおける枝の長さの統計分布はほとんど変わらない。それを図9に示した。これは平均 $\bar{l}=0.7\text{mm}$ のPoisson分布に非常によく合う。 $\bar{l}$ は§6の拡散長 $l_0 \sim \sqrt{v^2/R}$ と関係付けられるであろう。Poisson分布によく合うという事実は、各局所構造間の相関が弱く、「拡散」方程式による記述の妥当性を暗示している。

§8. まとめと展望

以上の議論によってわれわれの現象論が原形質流動

図9

の巨視的な特質、たとえば流れのチャンネルの形成、自動的反転、枝分れの規則性等を説明することができ、それによって原形質流動現象のある重要な側面に全く新しい観点と照明を与え、今後の研究に何程かのヒントを与えることを希望したい。2次元問題に関して数値シミュレーション等の手段によって、予想として述べられたいくつかの事柄の確証または訂正をすることもまだ残されている。しかし最大の難問はパラメーター R の生物学的意味づけや生物学的な制御のメカニズムとの関係という問題であるが、今後の発展に期待したい。

われわれは個人的には以上のような理論体系とその発展は単に原形質流動という特定の生命現象だけでなく、生命現象全体の本質的解明という課題にとって基本的重要性を持っていると感じているが、たとえ、それが全然見当違いであったとしても、形態発生というもっと広い立場から見て、それが1つの興味ある観点を提供している点に注意しておきたい。具体的には、たとえば「割れ目」(たとえば寺尾⁸⁾)や超新星爆発、銀河系外星雲の爆発におけるフィラメント形成の問題

9)
10)
(たとえば大谷)のような均質破壊現象, それから Ridley が論じている放電やある種のバルク半導体微分負性抵抗素子における電流フィラメント形成の問題等々である. 筆者がもっと興味をそそられるのは, Kelvin 卿の エーテル・モデルや特にハドロン反応における dual-tube モデル¹¹⁾との関係であるが, これらは今後の問題である.

終りに, 本研究の発想, 展開にあたって, 鋭い直観による問題点の指摘, 刺激的討論, はげまし, ご指導に対して鈴木良次教授と俣野経一氏に深謝したい. その他多くの方々のご指導, ご援助をいただいた. ここに記して謝意を表したい.

文 献

- 1) 大田次郎: 'アメーバ', 日本放送出版協会, 東京 (1970)
- 2) Starr, Gaunt: *Sci. Amer.*, 72頁 (1970, July)
- 3) M. J. Beran: *Statistical Continuum Theories, Chap. 7*, Inter-science, New York (1968)
- 4) 古林, 黒田, 森部, 鈴木: '医用電子・生体工学研究会資料' MBE 71—36 (1972—03), (電子通信学会).
- 5) G. Nicolis, I. Prigogine: *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, 68, 2102 (1971)
- 6) L. D. Landau, E. M. Lifshitz: "Fluid Mechanics," § 42, Pergamon Press, London (1962)
- 7) F. C. Frank: *Disc. Faraday Soc.*, 25, 19 (1958)
- 8) 寺尾宣三: '破壊の秘密', 法制大学出版会, 東京 (1968)
- 9) 大谷浩: 「自然」56頁 (1972年3月)
- 10) B. K. Ridley: *Proc. Phys. Soc., (London)* 82, 954 (1963)
- 11) C. Lovelace: *Phys. Lett.*, 32B, 703 (1970); J. A. Shapiro: *Phys. Lett.*, 33B, 361 (1970)

生物対流とベナール問題

森 部 幸 人*

1. は じ め に

われわれは, 生物における形態形成の仕組みに興味をもち, またその過程の数学的な論理がどのようなものであるかを解明することによって, 生物の持つ様々な存在形式の本質をすることができ, 生物の持つ機能をも理解できると考えている.

形態形成と言った場合には, 生物の発生学で取り扱われる卵の発生, 細胞性粘菌の集合期や移動体の形成などが考えられるが, 神経系における多数ニューロンによる reverberation の発生, また少数ニューロン群における出力の特定モードの出現, Volterra の方程式で表現される生態系のモデル, また物理系においてはベナール・セル, ジェット気流の発生などをも含めてわれわれは考えている. すなわちもともと均一に存在していた場から, その生物, 生物群や物理系に特有の形態が形成されることを形態形成という言葉でわれわれは意図している.

この形態形成に対して, 系の中に存在する空間的に局所的な相互作用が系を不安定にし, その結果として, 巨視的な構造が形成される現象であるとわれわれは考えている. このような考えは, すでに Turing の形態形成モデル (化学反応と拡散の方程式系によって記述されたセル構造¹⁾モデルに発生する濃度パターンのダイナミックスの解析) Keller と Segel による細胞性粘菌の集合期のモデル (拡散と酵素反応を仮定することによって生じる不安定性の結果としての集合²⁾) などにあられている.

これらの方法に共通なことは, 現象を記述する方程式をたて, 方程式の平衡状態が安定であるか不安定であるかを調べることであり, もしこの平衡状態が不安定であれば, そのような平衡状態は現実には存在できなくなり, 他の安定な状態へ系は遷移するということが結論できる. このようにこれらの系の解析には不安定性の存在の検討が重要な鍵となっている. Prigogine たちはこのような考えのもとに, 熱力学的観点から安定判別の基準を確立した.^{3), 4)}

ここでは, ベナール問題とよばれる物理系に発生する不安定性について述べ, 生物対流という現象に焦点をあててみる.

Bioconvection and Bénard Problem :

* Yukihito MORIBE 大阪大学基礎工学部生物工学科
(Department of Biophysical Engineering, Faculty of Engineering Science, Osaka University)