生物体の“かたち”の形成

本 多 久 夫*

われわれは生物のいろいろな面に関心をもっているけれども、そのなかでかたちに対する興味はかなり根本的なものだろう。生物種を同定するいちばん有力な手がかりは、かたちであったし、おおすじはいまも変わらない。遺伝現象に気がついたのも（色とともに）かたちを通してであった。ところが分子遺伝学のすさまじい進歩は、形質として生物体のかたちを選ばなかったことによって達せられた。われわれはかたちの変異よりもむしろ微生物の栄養要求性にかんする変異に注目してきた。こうした進歩の結果、分子遺伝学はたんに生物体の自己増殖時における特殊な現象についての研究分野でなく、生物が日常生活していくうえでなくてはならない物質の代謝と調節についての非常に基本的な研究分野になってしまった。この分子遺伝学のおおすじが明らかになった現在、生命現象の重要なところは、だいたいわかってしまったかのような雰囲気である。ところが、かたちの問題——生物体はどのようにして定まったかたちを形成するのか——は以前のまま残されている。

ここでは形態という語を使わずわざわざかたちという語を使った。現在の生物学で形態といえば、ほとんどの場合、ウイルスや細胞器官の形態を意味してしまう。木の葉や樹木のかたち、けもの手足のかたちや全体のプロポーシオンも形態には違いないけれども現在の生物学ではほとんど問題にされていない。これらの多種多様なかたちが遺伝的に決定される形質ならば、現在の分子遺伝学の知識とどのように関係しているのか。分子遺伝学がかたちの多様性とは逆に、できるだけ生物種に共通な基本的なものを求めてきたことを考えると、われわれがこの問題に対していささか躊躇するのはもっともである。かたちを現代の生物学の問題としてとりあげるためには、多様なものと単純なものとの間の橋渡しが必要である。

この目的のために、この小文ではかたちの形成をそ

の構成単位の性質に帰着する試みについて述べてみたい。かたちを決定するのに、かたちそのものを直接に決めるのではなく、まずかたちを構成している単位の性質を決める。こうして性質の決められた単位が全体のかたちを構成するという考え方である。この考え方に基づいて第1節では正方形が構成単位となって多様な2次元パターンを形成する Maruyama³⁾ のモデルについて述べる。第2節以下では生物体の具体例について考える。

1. “かたち”形成のモデル

生物学というよりはむしろ情報理論の分野で、多様なパターンに関する情報を取扱うときに、パターンそのものに直接対応した情報を取扱うのではなく、そのパターンのできかたに関する情報を取扱う試みがいくつか^{1)~4)}なされている。この節ではこのような試みの一つである Maruyama³⁾ のモデルを紹介しよう。

図1 パターン形成のモデル (Maruyama³⁾ による)。

Pattern-formation of living organisms:

* Hisao HONDA: 京都大学理学部物理学教室自主研 (Department of Physics, Faculty of Science, Kyoto University)

同じ大きさの正方形が基盤の目のように並んでいる平面を考える。4種類の細胞A, B, C, Dがあって、この基盤の目をつぎつぎに埋めてゆき、細胞の集合体(組織)をつくることを考える。はじめに図1のように同種の細胞2個が対になって最小の組織を形成し、4種の最小組織がおのおの平面上の、まえもって定められた位置に存在している。細胞は自己と同種の細胞を以下に述べる規則に従ってつくり、細胞の集合体である組織を形成していく。

1) 細胞は死なない。いったんつくられれば以後ずっとそこに在る。

2) 組織の両末端は単位時間に1つ細胞を増殖する。もし細胞をつくる空間がなければその末端の増殖は止る。もし空間が2つ以上あればつぎに述べる規則3), 4), 5)の順で増殖の方向が定められる。

3) 末端の細胞とその直前の細胞(末端細胞の親)を結ぶ直線上に細胞が4個以上連続していなければ、末端細胞はこの直線方向(正面方向)に増殖する。もし正面がすでに他の細胞によってふさがっていたなら規則5)に従う。

4) 末端細胞とその直前の細胞を結ぶ直線上に細胞が4個以上連続していれば増殖は左側で起こる。もし左側がふさがっていたなら増殖は右側で起こる。

5) 規則に従えば正面方向で増殖すべきなのだが、正面方向がすでに同種の細胞でふさがっていた場合、増殖は左側で起こる。もし他種の細胞でふさがっていた場合、増殖は右側で起こる。

6) この増殖は単位時間に細胞の種類A, B, C, Dの順でおのおの1回づつ起こる。

以上述べた規則に従って細胞A, B, C, Dのおのおの2個、計8個を図1のA, B, C, Dで示す位置において増殖を開始する。この場合、44単位時間経てば全ての増殖は止った。こうして得られた組織のパターンを図1に示す。ここでは2個の細胞からなるたった4種の組織から始めたのにかわらずかなり複雑なパターンを呈することがわかる。もしこの数を増やせば驚くほどの多様なパターンができるであろう。この多様さは先に述べた6つの規則のなかに組織同志の相互作用(同種の組織がぶつかったときどのようにふるまうか、異種のときはどうか)に関することが含まれているためである。構成単位である細胞の局所的な環境の影響が規則のなかに含まれているのである。1つ注意すべきことは、このようにしてできあがったパターンだけをながめて、このパターン形成の規則を知るこ

とはこのような簡単な場合でもかなりめんどうなことである。もっと複雑な場合には不可能でないにしても非常に困難になるだろう。この困難は、実在する生物体のかたちの多様性にまごつきを感じるということとちまぐ通じている。Maruyamaのモデルにおいて全体を構成している単位がまえもって種々の可能性(増殖が正面で起こるか左か右かそれとも増殖しないか)のある同等なものであり、その単位の位置している場所によって可能性の1つが選ばれる。この選択によって次にできる単位の位置が違ってくる。このようにして決められた各部分の全体として、あるパターンが形成されるという考えに注目したい。しかしそれにしてもこのモデルはあまりにも実在の生物体を抽象化しすぎている。実在の生物体においてこの考えがどれだけあてはまるのか検討するためにも、実在の生物体に目を向けたい。次の節ではわれわれが日常見慣れている樹木の形をその二又分枝に注目して考えたことについて述べる。

2. 樹木の形⁵⁾

樹木の形は同種であっても個々の木によって異なっている。ところが枝ぶりなど同種の木には共通なパターンがみられる。枝ぶりを特徴づけているものはなんだろうか。このような問題を意識してこの節では樹木を二又分枝の総体であると考え、二又分枝の仕方が樹木全体の形にどのような影響をするかしらべることにする。樹木類似体を以下に述べる規則に基づいてつくる(図2)。

図2 枝 P_AP_A , P_BP_1 , P_BP_2 と重力の向き $G-G$ との関係(Honda⁵⁾による)。

1) 末端の1本の枝 PA_{PB} から二又分枝が起こり2本の新しい枝 PBP_1, PBP_2 ができる. $R_1 = PBP_1 / PA_{PB}$, $R_2 = PBP_2 / PA_{PB}$ において R_1, R_2 は枝が末端に近くなるほど短くなる比をあらわす.

2) 新しい枝 PBP_1, PBP_2 の空間幾何学的位置は, 枝 PA_{PB} と重力の向きと2組のパラメーター θ_1, θ_2 , R_1, R_2 によって決定される. すなわち枝 PA_{PB} を含みかつ, 重力の向きと平行である平面に垂直でしかも PA_{PB} を含む平面内に新しい枝 PBP_1, PBP_2 は存在し, PA_{PB} とそれぞれ角 θ_1, θ_2 をなす. PA, PB の座標を $(x_A, y_A, z_A), (x_B, y_B, z_B)$ とし重力を z 軸に平行とすれば, 新しい枝の末端 P の座標 (x, y, z) は角 θ と比 R をつかってつぎのようにあらわされる.

$$x = x_B + R(u \cos \theta - Lv \sin \theta / \sqrt{u^2 + v^2}),$$

$$y = y_B + R(v \cos \theta + Lu \sin \theta / \sqrt{u^2 + v^2}),$$

$$z = z_B + R w \cos \theta.$$

ここで $u = x_B - x_A$, $v = y_B - y_A$, $w = z_B - z_A$,

$$L = \sqrt{u^2 + v^2 + w^2} \text{ である.}$$

直立している樹木を考えると第1番目の分枝を起こす枝(すなわち幹)は重力に平行である. この時は上

の式は使えないので, 第1番目の二又分枝は $z-x$ 面で行くと決める.

θ_1 または θ_2 が0の場合(すなわち直立した直線状の幹からつぎに分枝が起こる場合)には隣りあった枝を $x-y$ 面(水平面)に投影した像がたがいに角 α をなすとする.

3) 単位時間に全ての枝の末端で分枝が起こる. すなわち N 単位時間目の分枝で 2^N 本の新しい枝ができる.

このような規則でつぎつぎに枝の末端の座標を計算する. ただし単位時間ごとに θ_1 と θ_2 の値を入れかえる. 5つのパラメーター $R_1, R_2, \theta_1, \theta_2, \alpha$ に種々の値を入れ, 第9単位時間($N=9$)まで計算し結果をブラウン管に表示した. この一例を図3に示す. 分枝の角 θ_1, θ_2 と枝の長さの比 R_1, R_2 によって樹木類似体のかたちが大きく変化することがわかる. また図3(e)~(h)は植物形態学でのいわゆる頂芽優性(apical dominance)とこれによる樹木全体の形の関係を具体的に示したことになる.

この樹木類似体は樹木全体の形に対する分枝角と枝

図3 樹木類似体の $y-z$ 面への投影図. (a)~(d): $N=9$, $\alpha=137.5^\circ$, $R_1=0.9$, $R_2=0.7$, $\theta_1=0^\circ$, $\theta_2=-20^\circ$ (a), -30° (b), -45° (c), -60° (d). (e)~(h): $N=9$, $\theta_1=6^\circ$, $\theta_2=-30^\circ$, $R_1, R_2=0.9, 0.7$ (e); $0.9, 0.8$ (f); $0.9, 0.9$ (g); $0.7, 0.9$ (h).

の長さの影響をしらべるのに適切な近似物であると考えられる。このモデルの大切なところは、枝が分枝する時に常に重力の向きを知って、次の枝の幾何学的性質を決めている。すなわち重力の刺激にตอบสนองしていることである。枝の向きが重力と深くかかわっていることは実験でもよく知られている。樹木は環境（重力の向き）に応じて構成単位（枝）がその性質（枝の方向）を決めながら形成されたものとみることができる。

この節で述べたモデルは、たしかに具体的な生物体のモデルであるけれども、従来から知られていた知識を基にしてよく知られている樹形の類似物を再現したものにはすぎない。モデルをつくる役割の1つが、対象をより詳しく正確に研究する刺激剤だとすれば、対象を自から詳しく観察でき、それに基づいてつくったモデルを、より詳しい観察によって確かめたり壊したりできることが望ましい。次の節では緑藻類に属するビワクンショウモの光学顕微鏡下での観察を基にして、これまでに得られたいちばんもっともらしいモデルについて述べる。

3. ビワクンショウモのパターン⁷⁾

ビワクンショウモ (*Pediastrum Biwae* Negoro)⁸⁾ は

淡水に浮遊するプランクトンで緑藻綱クロロコッカス目アミミドロ科に属する。2ⁿ (4, 8, 16, 32 または 64) 個の細胞が平面に配列し図4(a)~(e)のような独特なパターンを呈する。琵琶湖より採集したビワクンショウモを培養し、幸いにも1個体 (coenobium) から出発した株を得ることができた。ビワクンショウモのパターンの観察と増殖過程（無性生殖）の観察から次のことがいえる：このパターンは1つの袋に閉じ込められた同等な性質の2ⁿ 個の球状の遊走子のでたらめな運動の結果であって、それ以外のなにか全体的なパターン形成を支配するシステムがあるのではないらしい。

ビワクンショウモのパターンを観察すると、 $\circ$ の細胞と三角細胞の2種類の細胞からできていることがわかる (図4a~e)。いろいろなパターンの個体で $\circ$ の細胞と三角細胞の個数を数えてみると非常にまちまちである。たとえば、32細胞からなる個体について $\circ$ の細胞と三角細胞の数が、14, 18; 15, 17; 16, 16; 17, 15; 18, 14; 19, 13; 20, 12; 21, 11 のものが見つかった。これは $\circ$ の細胞と三角細胞が同一の起源で、その存在する位置によってどちらかに決められていることを示唆している。じっさい、周辺の細胞が $\circ$ の細胞

図4 ビワクンショウモ (*Pediastrum Biwae*). (a); 無性生殖後の空の細胞からなる個体. (b), (c); 32-細胞からなる個体. (d); 32-細胞からなる個体, 細胞が渦巻状に配列している. (e); 細胞の配列が乱れている個体. (f)~(j); 無性生殖の過程. (f); 細胞表面に膜が開いて遊走子が外にでる: (g); 透明な袋の中で遊走子が激しく泳いでいる: (h); 袋はほぼ球形のまま遊走子は平面にならぶ: (i); 遊走子が同心円状にならぶ: (j); 遊走子は $\circ$ の細胞か三角細胞になる.

胞であることが多い(図4a~d)。ところが内部にあっても空間があればつの細胞である場合がある(図4e)。また空間があっても必ずしも全てつのになるとは限らない(図4e, 三角印)。いままで観察したところでは1つの細胞から2本以上のつがある細胞は見つかったことがない。これらのことから、細胞には3つの突起があるけれどこれらはすべてが同等なのではなく、1つの突起(H-点)は他の2つの突起(C-点)と区別される。H-点だけが、突起の方向に空間があればつの(horn)になると考えられる。細胞は一見3回軸対称性があるように見えるがじつはそうではなく2つのC-点の midpoint とH-点とを結ぶ面(この面はH-点と2つのC-点とを含む平面に垂直である)に関する面対称性がある。無性生殖後の空の細胞の扉は2つのC-点のどちらかとH-点とを結ぶ線上にある(図4a)。

以上に述べた細胞の性質を考慮にいれてパターン形成の過程を述べると：親の個体を構成している細胞のうちで成熟したものが夜明けに細胞表面の蓋をあける。そこから細胞の内容物が透明な袋につつまれて外にでる(図4f)。袋の中は2個の遊走子がありべん毛によって激しく泳ぎはじめる(g)。遊走子は球形でその赤道上に2つのC-点(connection-point)と1つのH-点(horn-point)が存在すると推測される。3次元空間で激しく動いていた遊走子は透明な袋が立体的な球形であるのかかわらず平面に配列する(h, この理由については後で考える)。この頃、C-点同志が接着しはじめて遊走子のじゅず状の連なりができる。ついには何重かの同心円(i)や渦巻状に配列するようになる。こうして連なった遊走子はH-点が外にべ

ん毛が内に向いている。(このように配列するのは、隣りあった遊走子のべん毛がからまり、くっつきあって向きがそろうためではないかと推測される。この結果、成長した個体のつのはほとんど全て外側を向いている。)やがて(親の細胞からとびだしてから10分くらい)遊走子はほとんど動かなくなり形はH-点がとんがった三角形になる。この時期にH-点が他の遊走子に接触すればこの遊走子は三角細胞に生長するし、H-点がどこにも接触しなればH-点はつの(horn)に成長し遊走子はつの細胞になる(j)。とんがった遊走子のH-点は特にじゅず状にならんだ遊走子の接触部分(すなわちC-点同志が接触した部分)と接着性がある。このためH-点がつのにならずに第3の突起となっている場合、必ず外がわの細胞と細胞の間に接触している(j)。

この過程で遊走子がどんな機構で平面に並ぶのかは、はっきりしたことはわからない。しかし、(a)球形の遊走子の赤道上に弱い親和性があること、(b)遊走子の運動や衝突の際、赤道の向きはできるだけ保存されることと、(c)泳ぐ方向は赤道面内であることを仮定すると、遊走子のでたらめな運動で平面に並ぶことは説明できそうである：はじめでたらめな位置と向きに、透明な袋の中で配置された遊走子のうちの2つが衝突すると、赤道の親和性(a)のために2つの遊走子の赤道が同じ面にそろう。そろう面は、赤道の向きができるだけ保存されるという仮定(b)から、衝突前の2つの赤道面のなす2つの角のうち小さい角($\leq 90^\circ$)を分割するような面となる。ここでは簡単のため角を2等分する面を考えた。こうして赤道面がそろった後もまた泳ぐ機会があれば2つの遊走子はおのおの新しく決

図5 遊走子が平面にならぶ過程の電子計算機によるシミュレーション。大きな球(半径 R)中に球形の遊走子(半径 r)が16個あり、衝突しながら泳いでいる。 $R/r=4.9$ 。ZX, XY はそれぞれ x -面, x - y 面への投影図。数字は計算機シミュレーションのステップ数。

まった赤道面内の任意の方向(c)に泳いで互いに離れ、別の遊走子と衝突する。狭い袋の中で 2^n 個の遊走子のこのような衝突がじゅうぶん多く起これば、遊走子は平面に並ぶことが期待される。

じっさい計算機で乱数を使ってシミュレートした結果を図5に示す。これは N 個の小さい球 (半径 r) を大きな球 (半径 R) の中に乱数を使ってでたらめに分布させる。おのおのの球には赤道面がありこの向きも乱数によってきめる。 N 個の球のうち1つの球をでたらめに選び、その球の赤道面内の任意の方向に泳がせる。他の球と衝突すれば先に述べたように2つの赤道面のなす角を二等分する面に赤道がそろう。次にまた乱数をつかって N 個の球から1つの球を選んで同じことを行なう。図5はこの過程を数千回くりかえした結果である。この過程を4,000回ほどくりかえせば、ほぼ平面に並ぶことがわかる。同じような結果が別のシリーズの乱数をつかってでも得られている。

このビクンショウモの例もまた全体の形 (ビクンショウモ) がその構成単位である細胞または遊走子の性質で決定される例であると考えられる。この場合は遊走子が時間的に変化する。すなわち赤道にそった弱い親和性 $\rightarrow$ C-点の接着性 $\rightarrow$ べん毛によると推測される隣りあった遊走子の同じ向きへの配列 $\rightarrow$ H-点がつつになるかどうかの決定 $\rightarrow$ H-点が接点となる場合、外側の細胞と細胞の間への接触。H-点がつつになるかどうかの決定の段階は、決定に感応するある時期があってその期間の局所的な環境すなわち H-点のどっばりが他の遊走子と接触するかどうかによって、まえて準備されている2つの可能性 (三角細胞になるか、つつの細胞になるか) の1つが決定される。この結果、周辺に位置するほとんどの細胞はつつの細胞となり内部に位置するものはほとんど三角細胞となる。

ビクンショウモのいっけん幾何学模様のような特異なパターンをみていると、 2^n 個の遊走子を包んでいる透明な袋が変形して遊走子を平面に並べたり、形態形成を支配するある物質の勾配が袋の中に存在するといったふうな全体的にパターンを構成するシステムがあったり、またははじめから (たとえば遺伝的に) 個々の遊走子が異なっていて個体のどの部分を構成するか決められている、といったような考えも浮かんでくる。ところがいままで述べたようにそのような複雑な機構のいくつかは否定されたし、そのようなことを考えなくてもある性質をもった同等な遊走子のでたらめな運動だけで、この特異なパターンを説明できそう

である。ここで秩序あるパターン形成のために構成単位のでたらめな激しい運動が必要なことは興味深いことである。じっさいの観察で、元気のいい遊走子のパターン形成の場合、クンショウモのパターンは平面に並びにくく、たとえ並んでも非常に不規則なものになる。でたらめな激しい運動は、衝突をひんばんにし、この節で述べたパターン形成に重要な役割を果す遊走子間の相互作用の機会を多くしていると考えられる。

お わ り に

構成単位の性質によって全体の^{かたち}が決まるという考えは物理学の分野 (結晶成長) でもみられる。しかしこれまで考えてきた細胞や細胞以上のものが構成単位となっている場合、構成単位の性質はもっと能動的なものでありうる: 構成単位の性質は時間とともに次々と変化していく。また構成単位にいくつかの可能性があって (樹木では枝の延びる向き、ビクンショウモでは遊走子がつつ細胞になるか三角細胞になるか)、環境 (重力の向き) や構成単位が全体の中でしめる位置 (周辺か内部か) によってどれかの可能性が選ばれる。またこの選択に感応する特別な時期がある。この考えはいままでばくぜんと^{かたち}は遺伝と環境によって決められるといってすまされてきたことに対して1つの具体的な両者の^{かかわり}あい方を示すことになるだろう。また個体が種々の分化された細胞からなる複雑な構成体であるときにも、その形態形成は意外に単純なものに帰着できる場合がありそうである。

構成単位の能動的な性質に着目する考え方は、樹木とかクンショウモとか、数多くある生物種の中で限られたほんの特殊なものに対してだけしか考えられないのだろうか。べつ、たとえば動物の多くの細胞のように柔らかく1つ1つの細胞が定まった形を保持しないで、また細胞間で運動が起こるようなものの場合、どうだろうか。

^{かたち}の問題を現代生物学の^{まな板}に乗せるためには、細胞の性質を分子生物学的にわかつとする努力はもちろん必要なことであるが、それとともにこの小文の最初の節で述べた、多様なものと単純なものとの橋渡しがどうしても必要である。細胞にどんな性質があれば全体のか^{かたち}が説明できるのかという問題がすぐ目前にひかえているのである。

ビクンショウモの採集にたびたび便宜をはかっていただきました京都大学理学部附属大津臨湖実験所、

根来健一郎博士, 川端秋夫氏と, 日夜いろいろ議論していただいた, 京都大学理学部物理学第1教室自主研の諸氏に感謝します。なお電子計算機は京都大学大型計算機センターのものを使用しました。

文 献

- 1) M. Eden : In "Symposium on Information Theory in Biology." (H.P.Yockey, R. L. Platzman and H. Quastler, eds.) p. 359. Oxford : Pergamon Press. (1958).
- 2) S. Ulam : *Proc. Symp. appl. Math.*, 14, 215 (1962).
- 3) M. Maruyama : *Am. Scient.*, 51, 164 (1963).
- 4) R. Gordon : *Proc. natn. Acad. Sci. U. S. A.*, 56, 1497 (1966).
- 5) H. Honda : *J. theor. Biol.*, 31, 331 (1971).
- 6) P. F. Wareing and T. A. A. Nasr : *Ann. Bot.*, 25, 321 (1961).
- 7) H. Honda : *J. theor. Biol.*, 印刷中.
- 8) K. Negoro : *Acta. Phytotax. Geobot.*, 15, 135 (1954).

「生物物理投稿規定」

本会の会員は誰でも本誌に投稿することが出来ます。原稿の内容および投稿規定は下記の通りです。【A】の原稿の採否は編集実行委員会で決定します。【B】の原稿は直接学会事務局にお送りください。採否は事務局で決定いたします。(原稿用紙は400字詰のものとする)

【A】

1. 解説または総説; 原稿用紙15~30枚(2部必要とします)
 - a) 重要な基礎理論や研究方法の解説とその生物学への応用の総合的な解説。
 - b) 生物物理的な主題について総合的な見地から専門以外の人にも理解できるような解説。
2. 教育または研究体制についてのご意見; 原稿用紙15~30枚(2部必要とします)
3. Short Note; 原稿用紙3~4枚
研究の成果を簡単に発表することを目的とする。図表は2つまでとし, オリジナルな研究結果のみに限ります(日本語)。
4. 談話室; 原稿用紙15~25枚
研究室の紹介, 帰朝談, 研究に関する質疑応答など, また面白い研究アイデア等も歓迎します。

【B】

1. 学会ニュース; 原稿用紙1枚
シンポジウムグループ活動の計画, 会合ニュース, 国内国外における生物物理に関する重大ニュース, また, 人物消息等も含みます。
2. 交流; 原稿用紙1/2枚
求職, 求人欄, 大学会社等における求職または求人の仲介を目的とします。

原稿送り先

【A】 606 京都市左京区田中門前町87

吉 岡 書 店 宛付
生物物理編集実行委員会

【B】 464 名古屋市千種区不老町

名 古 屋 大 学 理 学 部 内
日本生物物理学会事務局