巻貝の貝殻を通してみるモデル化の意義 ー生物の形と情報デザインー

鎌 倉 快 之*, 森 田 敏 照

要旨

生物の持つ形の意味や機能の解明を試みる場合、個々の要素を個別に詳細に捉えるだけでなく、形の持つ多様性や固有性を性質、特徴、パターンなどの共通の視点から捉えなおし、形をひとつのシステムとして全体的に捉える必要がある。そのためには生物の形態の持つ情報の「デザイン」と可視化が必要であり、モデルの適用が考えられる。本稿では、形態の多様性と固有性を示す巻貝の巻殻を用い、巻殻のモデル化とモデルを用いた形態解析を通して、生物の形を捉える上での情報デザインとモデル化の意義について検討する。

1. はじめに

生物の持つ形は、実に多様で複雑であり、人工物とは異なる巧妙な構造を持つ。その形は、生物自身が各々の環境に適応しながら生活し、エネルギーの獲得、成長、増殖を繰り返し、生き残っていくための様々な機能の実現のために作りだされたものである¹⁾。さらに、その形には、遺伝や系統進化などとの関わりが刻まれており、種の固有性と多様性を表現している。生物の多様性や複雑性を、形やデザインの視点から整理し、見直すことは、その生物が進化の過程で形作ってきたデザインの持つ意味、生活環境などから生まれた機能を明らかにするとともに、形態形成の仕組みを明らかにしうるものと考えられる。さらに、それらを明らかにすることは、生物の形やデザインの持つ機構（機能や構造）を利用した新たな技術や思考への応用を実現すると考える。

2. 形を捉える上での情報デザインと理論モデル

2.1 生物の形と情報デザイン

生物の持つ形やデザインに関わる機構や形態形成の仕組みなどを解明しようとするとき、単に個々の要素を個別的に捉えるのではなく、多様性や固有性を性質、特徴、パター

ンなどの共通の視点から捉えなおし、形をひとつの系（システム）として全体的に捉える必要がある。その系に潜在し、系を特徴付ける関係、つまり、多様性や固有性に潜在する共通した関係こそが、対象となる生物の形の持つ「普遍的な情報」であり、その意味を解読し、理解することが、機構や形態形成の仕組みなど、生物の形の持つ最も基本的な性質の解明に繋がるであろう。

そしてそこには、「情報デザイン」の思考の適用が考えられる。情報デザインとは、多様で膨大な情報の中から、意味のあるものを抽出し、それらを整理、組織化して組み替える（デザインする）ことで可視化し、解析可能な、理解できる「かたち」として表現することであり、また、情報のデザインと可視化を通して、読み取るべき情報の本質を理解することである²⁾。生物の形の持つ膨大な情報を、何らかの共通した関係によって大まかに捉え、構造化、抽象化、一般化し、読み取り可能なかたちに「デザイン」した上で、解釈することは、形を捉え、その普遍的な情報である形の持つ最も基本的な性質（本質）を解明する有効な手段のひとつであると考えられる。

本稿では、生物の持つ形を捉える上での「情報デザイン」の意義について検討することとし、形の持つ情報をデザインし、その意味を可視化する手法としてのモデルの利用を考える。特に、モデル化手法のひとつである理論的モデル化を挙げ、その一例として、巻貝の貝殻形態における理論モデルの構築手法、モデルを用いた形態解析について述べることとする。

2.2 理論的モデル化の背景

生物現象や自然現象のモデルを通じた解析手法のうち、

2005年1月31日受付

* 同志社大学文化情報学部

〒601-8327 京都市南区吉祥院御池町 36-2

パインフィールド洛南 708 号

Tel : 075-681-3883

E-mail : y-kamakura@kyoto.zaq.ne.jp

キーワード：情報デザイン、モデル、可視化、形態解析、巻貝

最も一般的なものとして, D'Arcy Thompson が提唱した理論的モデル化手法がある³⁾。理論的モデル化手法では, 数学的法則や物理的法則をモジュールとして, それらの組み合わせによって, 対象となる現象を数理的に特徴付けるモデルを構築する。この数理的特徴付けは, 定性的な現象の多変量データによる定量的な扱いを可能にする。複雑多様な現象のモデルによる数理的特徴づけと, それを用いた定量的な表現は, 実験観察による従来までの手法では解明することが困難で複雑な事象を予測し, 解明し得る糸口としての有効性が認められてきており, 特に, 生物現象における形態, 機能, 発生, さらに系統進化の解析や, その仕組みの解明に有効であると考えられている。

3. 巻貝の貝殻 (巻殻) 形態のモデル化

3.1 巻貝のモデル化の歴史 (Raup による巻殻モデル)

巻貝の持つ巻殻は, その名の示す通り, コーン状の管 (螺旋管) が螺旋形に巻くことで形成されており, その外形 (殻形) は通常, 円錐形または底面が半球形となった円錐形である。巻殻の巻き方に幾何学的特性が存在することは古くから知られており, 17 世紀前半には, その規則性が対数螺旋 (等角螺旋) であることがデカルトによって証明された。近年, David M. Raup は, この対数螺旋を利用し, 巻殻の開口部分を示す Generating-Curve (円または楕円) と, 螺旋と Generating-Curve の関係をあらわす 3 つのパラメータを用いて, 巻殻全般の外形を表現する理論モデルの構築を試みた⁴⁾。つまり, Raup は, 巻殻の複雑多様な形態を, 巻きの持つ対数螺旋という関係に基づいた数理的特徴付けによって捉え, その外形をわずか 3 つのパラメータで近似して表現する理論モデルを構築するという情報デザインを行ったといえる。

この巻殻形態モデルは, 自然界に存在する巻殻の外形を幅広く再現すると同時に, 自然界では観察されない巻殻形態の「再現」を可能にした。特に後者は, その形態が自然界に存在し得ない, または進化の過程で淘汰された理由を検討し, 予測できうる可能性を秘めている。そのため, Raup のモデルは, 形態解析だけでなく, 遺伝的要因や系統進化との関連性を含めたシミュレーションの可能性からも評価され, その後の形態計測学や古生物学の分野における様々な研究の基礎となっている⁵⁾。

3.2 巻貝のモデル化の歴史 (Raup 以降の巻殻のモデル化)

Raup の理論モデルは, 対数螺旋という関係に注目することで, 巻殻の形態を一般化して表現した。このとき Raup は, 巻殻の開口部 (殻口: Generating-Curve) の形を円または楕円として近似的に取り扱い, その形は巻殻の成長を通じて常に相似形としてデザインした。Raup のモデルの登場以降, それを基礎として, Raup のモデルを拡張したモデルや異なったデザインに基づいた様々なモデルが提案され, それらを用いた形態解析やシミュレーションなど, 数多くの研究がなされてきている。その代表的なものとしては, 対数螺旋

という関係とフーリエ級数で表現された殻口形態とを組み合わせることで, 巻殻の外形と構造との関係をより詳細に可視化したモデル, 対数螺旋という関係を見直し, 巻殻の巻き方とその成長との関係に注目することで, 螺旋の増大, 曲がり, 振れの 3 つのパラメータによって, 巻殻の成長の逐次的な可視化を可能としたモデルなどが挙げられる。特に, 巻殻の巻き方とその成長の関係によってデザインされた Okamoto の理論モデルは, 殻口部に新たな殻物質を付け加えて成長する, 付加成長を再現しており, Raup のモデルでは不可能であった, 巻殻の成長という時間的要素と, 軟体部分の姿勢, 体制やサイズといった生理生態的な要素との関わりを解析することを可能にした^{6, 7)}。

4. 新規モデルの構築による Raup のモデルの検証

4.1 Raup のモデルと新規モデル

Raup のモデルでは, 対数螺旋を基本に, 巻殻の観察から導いた, Generating-Curve の拡大率, 回転軸との相対的距離, 回転軸上の移動率の 3 つの比率をパラメータとし, 巻殻の外形のみを近似して表現した。本稿では, X 線 CT 装置を用いて巻殻の内部構造と厚みを実際に計測することで, その巻殻が持つ対数螺旋を抽出し, パラメトリックに表現した。さらに, 対数螺旋と内部構造との関係を導くことで, 実測データに基づいた, 内部構造を含む形態の復元モデルの構築を試みた⁸⁾。このモデルは, 実測値を用いたことで, Raup のモデル及び対数螺旋が実際の巻殻をどの程度反映しているのかの検討を可能とする。また, 構造上の力学的特徴を顕著にあらわし, 殻の形成過程を考察しうる要素と考えられる殻の内部構造や厚みを含めたことで, 巻殻の形態に潜在するさらなる情報を可視化し, 詳細な巻殻の形態解析を可能にすると考ええる。

4.2 巻殻の断層画像の取得

巻殻の内部構造と厚みの計測に際し, X 線 CT 装置を用いて, 巻殻の断層画像を取得した。巻殻の断層画像は, 巻殻の巻きの中心軸に当たる殻軸に直行する平面に投影された X 線像 (直行 X 線像) と, 殻軸に平行する平面に投影された X 線像 (平行 X 線像) の両者とした。

4.3 断層像からのモデル化データの取得

対数螺旋は, 螺旋半径と中心軸方向の拡大率によってパラメトリックに表現された Helico-Spiral 方程式を用いて表現することが可能である⁹⁾。Helico-Spiral 方程式を (1) に示す。ただし, t は螺旋の回転角度, r は角度 t における螺旋の半径, z は角度 t における中心軸上の相対位置をあらわし, ξ はそれぞれの拡大率を示す。

$$t = \theta, \quad r = r_0 \cdot \xi_r^t, \quad z = z_0 \cdot \xi_z^t \quad (1)$$

実際の巻殻の断層像に Helico-Spiral 方程式を適用し, 最小二乗法などを用いて, 方程式のパラメータである 2 つの

図1 標本巻殻から復元した巻殻形態
X線透過像を取得した35種類47個のうち、外形と内部構造が共に本モデルに適した21種類24個の復元を行った。図は、そのうちで巻殻の代表的な形態をとるものを示す。

拡大率を算出することで、その巻殻が実際に持つ螺旋のデータをパラメータとして取得した。また、殻口の形態は、実際の巻殻の断層像から、殻口形態を示す特徴点を、その厚みも含めて検出し、それらをパラメトリック曲線 (Spline 曲線) で補完して、2次元座標群として取得した。

5. 再構築されたモデルの可視化

実標本巻殻から得たデータを基に、厚みを含めた殻口形態を対数螺旋に沿って移動させた軌跡をとることで復元した、巻殻形態の描画結果の一部を図1に示す。また、その内部形態の復元状況は図2(a)のような結果となった。この結果から、Raup らが示したように、対数螺旋という関係を利用した形態の再現は巻殻の外形の特徴的な一面を捉えている。また、多くの巻殻においては、その内部構造の再現も可能となった。

6. モデルの検証と可視化された情報の検討

6.1 内部構造の再現の検証

復元された形態の断面と平行X線像を重ね合わせた結果の一例を図3に示す。復元を行ったすべての標本について、X線像と復元形態の断面との比較・検討を行った結果、ほとんどの巻殻について、外形と内部構造双方の2次元断面上での一致がみられた。しかし、主にイモガイ類にみられる巻殻の復元においては、その外形は再現されたものの、薄く特殊な形状を持つ内部構造の再現は不可能であった。平行X線像との重ね合わせにおいて、その内壁は常に復元形態と一致し、殻の内側に巻き込まれた巻殻の外壁は復元形態に対して削れたような痕跡がみられたことから、対数螺旋に沿って成長した巻殻が内側に巻き込まれた時点で、その外壁を溶解しているのではないかと考える (図2(b))。逆に、タカラガイ類をはじめ、その巻きの一番外側 (体層) がそれまでとはまったく異なった成長をみせる複数の巻殻では、その外形の再現は不可能であった。このような特異な形態の体層を持つ巻殻は、これまでのほとんどの形態モ

図2 (a) 巻殻の切断面 (上) と復元形態の内部 (下)
(b) イモガイのX線像と復元された特徴点 (白点)
(c) キョウタカラガイの写真 (上) とそのX線像

図3 X線投影像と復元断面の比較
X線投影像上に描画された、螺旋断面をあらわす。
白線: Spline-Curve, 白点: 復元された特徴点
左: ペニシリダカ, 右: チグサガイ

デルでは再現することができない。しかし、平行X線像との重ね合わせから、体層部分を除いたその内部の構造においては、対数螺旋の関係を保つと推測された (図2(c))。

6.2 本モデルによって可視化された情報

次に、復元形態を用いて、形態の特徴をあらわす、全体積 (殻体の体積と容積の和)、表面積、巻殻の容積を算出した。巻殻の幅である殻幅を横軸に、それら復元形態の特徴値を両対数グラフとしてプロットしたものを図4に示す。この結果、標本巻殻の表面積及び容積は、その形態によらず直線状に分布し、殻幅との相関性が顕著にみられた。その近似直線の傾きは、表面積が1.87、容積が2.75であった。このことから、巻貝の巻殻は、その多様な形態にもかかわらず、殻幅の2乗にほぼ比例する表面積と、殻幅の3乗にほぼ比例する容積を持つと考えられる。なお、標本巻殻の螺旋に水を満たすことで計測した実容積に対する復元形態の容積の割合から算出した差異は、最大でも±5%以内であった。

図4 殻幅と特徴値の両対数グラフ
(横軸: 殻幅 縦軸: 特徴値)

6.3 モデルによる巻殻の形態解析

本モデルによって, Raup らのモデルにおける対数螺旋が, 自然界に存在する多くの巻殻の, 多様性の中に潜む規則性をほぼ正確にあらわしていること, その螺旋と殻口形態との関係は, 外形だけでなく, 内部構造にも適用が可能であることが示された. このことから, 巻殻の付加成長という特性からも, 巻殻形態の成長を通じた恒常性の保持という性質が読み取れる.

また, 殻幅と巻殻の容積や体積との間には相関性がみられることも示された. 類似した形態を持つ生物のスケールと, 機能や消費エネルギー, 個々の器官のサイズなどとの関係を検討するスケーリングにおいては, その基本的な考え方として, 表面積は長さ(縦・横・高さ)の2乗に比例し, 体積(体重)は長さの3乗に比例する相関があるとされている¹⁰⁾. このことから, 巻殻にみられる相関性や恒常性を考えると, 殻口の形態によって複雑な外形を取る巻殻であるが, その多くは, 実測と復元形態の差異を考慮に入れても, 巻殻は守るべき軟体の成長(サイズの増大)に合わせ, 形態の恒常性を保持しながら成長するといえる. その上で, イモガイ類のように一部の巻殻では, その内部を溶解することで, 殻の強度と恒常性をできる限り保持しつつ, 軟体のスペースを最大限確保しているのではないかと考える.

これらのことから, その種や環境によって複雑多様な形態を示す巻貝の巻殻であるが, そこには対数螺旋という共通した規則性によって殻を巻き, 形態の恒常性を保つという機構が存在することが示唆された. 巻殻の右巻きと左巻きを制御する遺伝子が存在する¹¹⁾ように, そこには生物を制御する機構としての遺伝的要素が関連していると考えられる.

もちろんすべての巻殻が常にこの結果に従うわけではない. 浮遊性の種や, 海綿などの中に潜り込んで生息する種などをはじめ, 主に不安定な環境下に生息する貝類では, 対数螺旋をとらず, 恒常性を保たない巻殻を持つ種も存在する. しかし, 殻を巻くという機構自体は存在しており, Okamoto のモデルでは, 巻殻の巻きの方向は, 軟体の重心

を一定に保ち, 姿勢を維持するために, 重力や浮力などの外力に合わせて修正されるとされている. 巻殻の形の持つ意味, 形の持つ機能などを明らかにしていくには, これら外的要因の与える影響と形態の恒常性を保つ機構との関係についての検討も必要になるであろう.

7. まとめ

Raup らのモデルを基に, 実測値を基にしたパラメータと殻の厚みという要素を加えた, 新たなモデルの構築を通して, 巻殻の巻きを特徴付ける関係としての対数螺旋が改めて実証された. また, その関係は内部構造にまで適用できることから, 巻殻の巻きを制御する系(システム)や, それに関わる遺伝的要因の存在が考えられる. また, 殻幅と形態の特徴との相関性が可視化されたことから, 形態の恒常性を保持する系の存在が示唆された. これらの多くは, 複雑多様な巻殻全般に共通する最も基本的なメカニズムであり, 巻殻の形態の持つ意味を示すものである. 巻貝の巻殻形態を, 幾つかの関係に基づいてデザインし, モデルという「かたち」で捉えなおすことで, 形の持つ普遍的メカニズムという, 視覚的に得られるものとは異なった情報が可視化されたといえる.

生物の形を捉える上で, その形態の視覚的可視化を精細に行うことも重要であるが, 形態全体をひとつの系と捉え, そこから読み取れる多様な情報を取捨選択し, 時に簡略化し, 強調し, デザインして捉え直すことで, 新たに「可視化」される情報も存在する. それらの情報を解釈して得られた結果は, 生物学的実験によって再度検証される必要がある. しかし, 生物の形が形作られる, そしてその形自身が生み出す, 多様で複雑なメカニズムについて理解しようとするとき, 情報デザインとモデルを用いた解釈は有力な手段であると考えられる.

参考文献

- 1) 養老孟司: 形を読む, 培風館, (1988).
- 2) 渡辺保史: 情報デザイン入門, 平凡社新書, (2001).
- 3) Thompson, D'Arcy: On Growth and Form, Cambridge University Press, (1917).
- 4) Raup, D.M. and Michelson, A.: Theoretical morphology of the coiled shell, SCIENCE, 147, 1294-1295, (1965).
- 5) 棚部 一成, 森 啓 (編): 古生物の形態と解析, 朝倉書店, (1999).
- 6) Okamoto, T.: Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry, Palaeontology, 31, 35-52, (1988).
- 7) Okamoto, T.: Changes in life orientation during the ontogeny of some heteromorph ammonoids, Palaeontology, 31, 381-294, (1988).
- 8) 鎌倉 快之, 片山 洋至, 土山 明, 森田 敏昭: 巻貝形状

の3次元表示(3) - モデルによる形態解析, 形の科学会誌, 19(2), 178-187, (2004).

- 9) Coxeter, H.S.M.: Introduction to Geometry, John Wiley & Sons Inc, (1961).
- 10) 本川 達雄: ゾウの時間ネズミの時間, 中公新書, (1992).
- 11) Ueshima, R. and Asami, T.: Single-gene speciation by left-right reversal, Nature, 425, 679, (2003).

鎌倉 快之 (かまくら よしゆき)

2002 ~ 2005 年 大阪工業大学情報科学部嘱託助手. 2005 年 大阪工業大学大学院情報科学研究科博士後期課程中退, 修士(情報学). 2005 年同志社大学文化情報学部実習助手. 自然現象(主に生物の形態)のモデル化, 情報科学的な解析. 日本動物学会, 形の科学会各会員.

森田 敏照 (もりた としあき)

1959 年 大阪大学大学院理学研究科生理学専攻博士課程中退, 理学博士, 大阪大学名誉教授. 1996 ~ 2005 年 大阪工業大学情報科学部教授. 日本動物学会, 形の科学会各会員.