

生物の形づくりを再現するモデル

岡本 隆 (Takashi Okamoto)

愛媛大学理工学研究科

生物の形を理解するためには、それが何によってできていて、何の役に立っているかを知るだけでは十分ではない。それがどのように形づくられているかも非常に重要な要素である。形を把握するためには何らかのモデルが必要となるが、生物（古生物）の形を幾何学的モデルを用いて理解しようとするアプローチを「理論形態学」という。特に生物の形の中に見られる様々な規則性は、古くから多くの研究者の興味を引いてきた。本講演では、軟体動物の殻形態を主たる材料に、理論形態学のアプローチによってそれらの形をどのように捉え、どの様に理解してきたか、そしてその結果として何が示唆されたのかを振り返ってみたい。

例えば、二枚貝の長さ・高さ・厚さから、直方体を想定することで殻形態を代表させるなら、それは一つの理論モデルともいえる。このとき長さ・高さ・厚さをそれぞれパラメータと呼ぶ。形態を数値で表わすことは客観的であり、また統計処理を可能にするという点で大きな利点を持つ反面、それによって多くの形態情報が失われてしまうことにも留意すべきであろう。

上のように貝殻を直方体で近似するのはあまりに粗雑であるかも知れない。繰り返しに関する規則性を用いれば、よりよく形態を再現することが可能となる。二枚貝をはじめ付加成長をするような巻殻の場合、巻軸とその周りを周る母曲線を想定し、母曲線の辿った軌跡として形態を近似する巻軸-母曲線モデルが有効である。その代表であるラウプモデル(Raup, 1966)では、同じく3つのパラメータを用いているにも関わらず、格段にリアルな殻形態を再現できている。ラウプモデルとそのパラメータを用いた形態空間の利用価値は高く、その後、これに立脚した多くの研究が産生された。しかしながら、このモデルは、巻軸とそれに拘束された対数螺旋的な殻成長を前提としているため、一部、上手く表現できない殻形態（例えば、カサガイ、直角貝、ある種の異常巻アンモナイトなど）が存在することも事実である。

付加成長をする巻殻に関してさらに広く適用できるのが、微分幾何に立脚し、局所的な成長の積み重ねの結果として形態を表現する動標構モデルである。標構というのは座標軸とほぼ同義である。成長を表現するためには、標構は常に成長点に最も接合した位置と向きに設置されるのが良いのだが、必然、そうすると標構は成長と共に動いてしまう。この動きを自らの尺度で測ることで成長それ自体を表現するのがこのモデルの特徴である。例えば、巻殻について、伸長と共に拡大する・曲がる・捩れるの3つの微視的な成長パラメータで表現する成長管モデル(Okamoto, 1988a)は、巻が滑らかである限りどのような巻き方を示す殻でも十分満足に表現することが可能である。

巻殻の形態を記述するという点に関しては、巻軸-母曲線モデルと動標構モデルの登場をもって帰結してしまった感がある。それでは、巻殻の理論形態学は、今後、ど

のような方向に焦点が移るのだろうか。第一の方向性のヒントは、成長管モデルによって用いられた拡大する・曲がる・振れるといった殻の基本的な成長パラメータも、まだ形づくりの素過程からは程遠いという点にある。このような局所成長が細胞レベルの成長から如何にして具現されるかは、今後解き明かされるべき問題であろう。

第二は、Okamoto (1988b)の異常巻アンモナイト *Nipponites* の研究が示唆的である。成長管モデルで作りに出される殻形態の多様性は、実は成長と共にパラメータを変化させない限り、ラウプモデルのそれとあまり変わらない。奇抜な巻を示す異常巻アンモナイトを再現するには成長と共にパラメータを適切に変化させる必要がある。では *Nipponites* はそれらをどのように変化させたのだろうか。Okamoto はそのルールを解き明かそうとした。彼は先ず、化石標本から *Nipponites* に右巻・左巻・平面巻の3通りの巻方があることを見出し、このアンモナイトは生息姿勢が一定の範囲に収まるようこれらを適宜切り替えて調節していたという仮説を立てた。そしてこの仮説に基づくコンピュータシミュレーションによって *Nipponites* の巻を再現したのである。他の例についても、巻方を決めるパラメータがどのように制御されているのかを明らかにしていくことは今後の重要な問題と考えられる。

第三は、母曲線の軌跡として近似できない部分をモデル化し理解することである。例えば、二枚貝の両殻の接合部にはそれらを開閉するためにヒンジ構造が発達する。ヒンジの形態は二枚貝類を分類するうえで重要な形質の一つとされている。しかしながら、この構造は面的に形成されていくので、従来の母曲線ではなく母曲面を想定する必要がある。時間が許せば、これに関する演者の最近の研究も紹介する予定である。

Okamoto, T., 1988a: Analysis of heteromorphy ammonoids by differential geometry. *Palaeontology*, **31**: 35-52.

Okamoto, T., 1988b: Developmental regulation and morphological saltation in the heteromorphy ammonite *Nipponites*. *Paleobiology*, **14**: 272-286.

Raup, D. M., 1966: Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, **40**: 1178-1190.