Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

バイオメカニズム学会誌, VOL. 7 , №1 (1983)

解　説

血管と樹木の分岐の形態と機能

戸川達男*

はじめに

機械や構造物には、素材を効率よく活用しようといろいろ工夫した結果として、特徴のある形が見られる。たとえば、橋や建物のはりの設計においては、素材の弾性限界を越える応力が生じないかぎり、材料を節約するように工夫された結果、アーチ形のような特徴のある形が創り出された。機械や構造物の形には、このような機能的な意味を持った特徴がみられるが、生物の形にも同じようなものが見出されることから、生物の体の構築においても、機械や構造物と同様の原則が支配していることが古くから指摘されている。D'Arcy Thompson の書 (On Growth and Form, 1917, 訳書「生物のかたち」)[1] などにはいろいろな例が示されており、四足動物の骨格、鳥の翼の骨の構造などが、構造物と対比して、機能的に優れていることが説明されている。

このように、構造物の機能あるいは素材の活用の効率を極限まで追求しようとすると、必要な条件を満たすかぎり、ある評価を最大にしようとする極値問題の解として、形が決ることが考えられる。生物の形に、もし極値問題の解として決るような形がみられるとすれば、生物も機械の設計者と同様に、極限まで機能を追求するという原則に支配されていることが示唆される。R.Rosen の書、Optimality Principles in Biology[2]には、このような考え方が良く示されている。

しかし、実際の生物の形が、はたして機能的な極限にどれだけ近ずいているか、定量的に評価された例は少い。その中で、血管分岐の形態および樹木の形態にみられる特徴は、定量的な評価が成功している例として興味あるものである。

1. 血管系の形態

血管の機能は、毛細管および、血流の調節機能を持つ細動脈などを除けば、血液を流すための導管とみなしてよいと思われる。その形態が、血液を流すという機能をどれだけ効率良く行うように作られているかを評価しようとするわけである。ここで「効率」という概念は完全に説明することは難しいが、生物にとって有利か不利かを表わすのに適当と思われる評価関数を仮定してモデルを作り、評価関数が極値をとる条件を最適と考え、実際の生物の形態と比べるという方法をとる。

1.1. 最小仕事のモデル

Murray[3]は、血管を血液の導管とみなしたときの評価関数として、血液を流すために必要な機械的エネルギー E_1 と、血管内の血液を維持するために必要なエネルギー E_2 の和

$$E = E_1 + E_2 \tag{1}$$

をとり、E を最小とする条件を最適と考えた。長さ ℓ、半径 r の血管に流量 f の血液を流すのに必要なエネルギーは、Poiseuille の法則が成立つとすれば

$$E_1 = \triangle P \cdot f = 8\eta \ell f^2 / \pi r^4 \tag{2}$$

である。ここで $\triangle P$ は圧差、η は粘性係数である。血管内の血液を維持するエネルギー E_2 は、単位体積の血液を維持するエネルギーを b とすれば、

$$E_2 = b \cdot \pi r^2 \ell \tag{3}$$

である。血管径を変化させて E を最小にする条件を求めると、

$$\frac{\partial E}{\partial r} = \frac{\partial}{\partial r}\left(\frac{8\eta \ell f^2}{\pi r^4} + b\pi r^2 \ell\right) = 0 \tag{4}$$

より

$$f = \sqrt{\frac{\pi^2 b}{16\eta}} \cdot r^3 \tag{5}$$

が導びかれる。

このことから、種々の性質が導かれる[4]すなわち：

(1) 血流は管径の 3 乗に比例する。

(2) 流速（最大流速、平均流速）は管径に比例する。

3　流速分布は、流速が管径に比例するので、管

＊　東京医科歯科大学医用器材研究所
〒101　千代田区神田駿河台 2-3-10
電話　03-291-3721

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

径が違っても同じ形（相似形）である。

(4) 壁のずれ応力は流速分布と粘性によって決るので、(3)の結果から壁のずれ応力は管径によらず一定である。[5]

(5) レイノルズ数は管径の2乗に比例する。

(6) 管軸方向の圧力勾配は管径に反比例する。

(7) 管軸方向の壁張力勾配は管径によらない。[6]

(8) 分岐した場合、親枝の径の3乗は子枝の径の3乗の和に等しい。

(9) 分岐した子枝の断面積の和は、一様な径の子枝に分岐したとすれば、径に反比例する。

これらの結果が実際の血管系にあてはまるかどうかに関しては、いろいろな評価があるが、比較的正確に評価できるのは分岐点における親枝と子枝の径についての性質(8)である。すなわち、2分岐の場合親枝の径を r_0、子枝の径を r_1, r_2 としたとき、

$$r_0^3 = r_1^3 + r_2^3 \tag{6}$$

が成り立つかどうかを調べることは、形態的な観察のみによってできる。Hutchinsら[7]は、剖検例において造影剤を注入してX線写真を撮り、冠動脈の分岐点における親枝の径と子枝の径を測り、r_0 と $(r_1^3 + r_2^3)^{1/3}$ を比較している。図1は冠動脈硬化のない群についての結果で、ほぼ(6)式が成り立っていることがわかる。

$$r_0^n = r_1^n + r_2^n \tag{7}$$

とおいて統計的に n を推定すると、3.2 ±1.6 であった。しかし冠動脈硬化の強い群では n は減少し、3度および4度の冠動脈硬化群では $n = 2.2 \pm 2.1$ であったとのことである。またSuwaら[8]は、やはり剖検例において樹脂で血管内腔のcastをとり、各種臓器の血管の分岐における親枝と子枝の径を計測し、(7)式の n の値を統計的に推定し、半径100 μm 以上の血管では $n = 2.66$（95% 信頼限界2.62～2.69）、100 μm 以下の血管では $n = 2.71$（95% 信頼限界2.67～2.75）を得ている。これらの結果から、実測値にはかなりばらつきがあるが、近似的に(6)式の法則が成り立っていることが確かめられている。また、血流量が管径の3乗に比例すること、管壁のずれ応力がほぼ一定であることなども、実測値から裏付けられている。[9]

1.2. 分岐角と血管径の関係

血管が分岐する角度は、細い血管は親枝の方向に対して大きい分岐角を持ち、太い血管は分岐角が小さいことが古くから知られていた。[1] Murray[10]は、血管内血液量を最小にするという条件から、分岐角と血管径の間の法則を導いている。すなわち、分岐の親枝および子枝の径をそれぞれ r_0, r_1, r_2 とし、図2のように端点 A.C.D を固定して、各枝の体積の和が最小となる条件は、分岐点Bの微小変位に対して体積の和が変らない点として、幾何学的に求めることができる。その結果、

$$\cos\theta_1 = \frac{r_0^4 + r_1^4 - r_2^4}{2 r_0^2 r_1^2}$$

$$\cos\theta_2 = \frac{r_0^4 - r_1^4 + r_2^4}{2 r_0^2 r_2^2} \tag{7}$$

$$\cos(\theta_1 + \theta_2) = \frac{r_0^4 - r_1^4 - r_2^4}{2 r_1^2 r_2^2}$$

が導かれる。また

$$r_1^2 r_2^2 \sin(\theta_1 + \theta_2) = r_0^2 r_1^2 \sin\theta_1 = r_0^2 r_2^2 \sin\theta_2 \tag{8}$$

とも書ける。[11] この式からわかるように、細い枝の分岐角は大きく、太い枝の分岐角は小さい。すなわち図3のような形が、血液量が最小となる条件から求められる。[12]

実際の血管の分岐角がこの法則に合っているかどうかを調べた報告は少いが、Zamir[13]は眼底血管像の写真計測によって、分岐角と血管径の計測を試みている。すなわち、2分岐の血管径の太い方を r_1 細い方を r_2 として、

$$\alpha = r_2^2 / r_1^2 \tag{9}$$

とおき、非対称性の指標とした。多くの分岐について、α と θ_1, θ_2 の関係を調べた結果、図4のようになり、(7)式から予想される値（図中実線）に比べてかなりばらつきが大きいが、おおよその傾向は一致しているように思われる。

1.3. 最適血管系の構築のモデル

血管系が、最小仕事のモデルから導かれる最適構造に近い形態をとっていることが、いろいろな観察から裏付けられて来たが、生体はどのようにして最適に近い血管系を構築することができるか

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

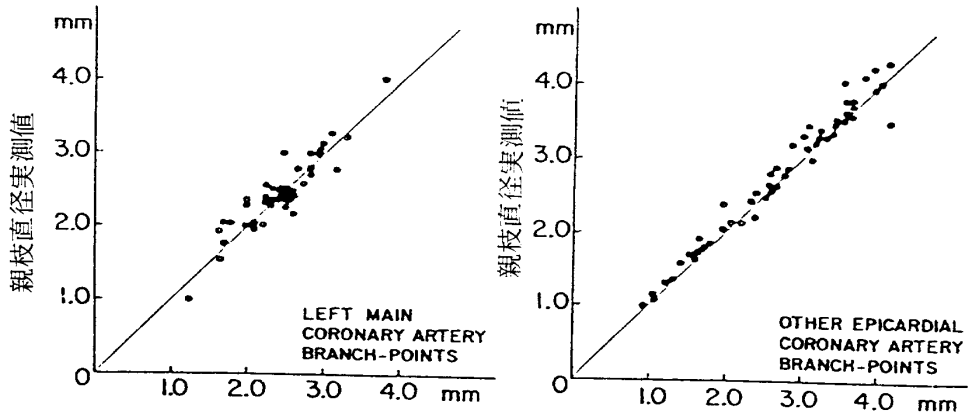


図1　冠動脈の分岐における親枝の直径の実測値 (縦軸) と (6)式で子枝の径から計算された親枝の直径(横軸)の関係。左は主幹の分岐、右は心表面の他の分岐の計測値(Hutchinsら[7]による)。

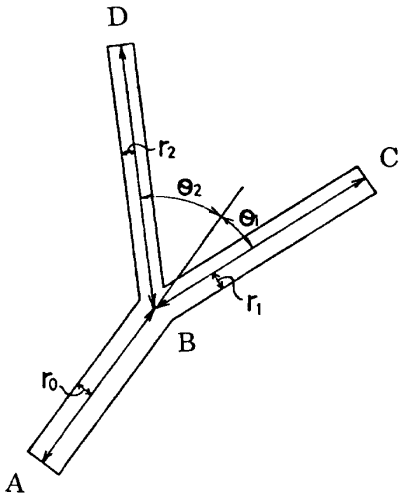


図2

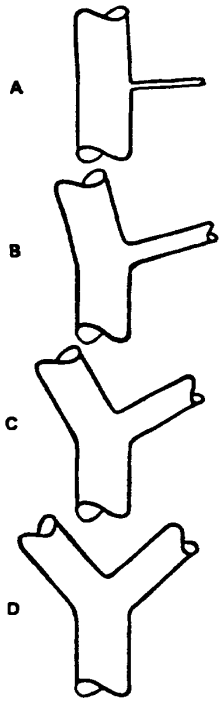


図3　子枝の径と分岐角の関係についての(7)式から予想される形(Zamir[12]による)。

説明を試みることは興味あることである。

まず、血管系の設計図に相当する情報が、遺伝情報として伝えられているという説明は、人の体内におよそ10^9本もある血管形態が独立な情報として伝えられるとは考え難く、また血管の発生過程を観察すると、血流の多いところの血管が太くなっていく性質がみられることからも、先天的に与えられた情報によって形態が一意的に決ることは考え難い。むしろ血管の形態には適応性がみられ、血管が閉塞したような場合、側副路の血流が増し、側副血管が太くなって、減少した血流を代償する働きのあることが知られている。このことは、血管自体が血流を感知して、自動的に形態を調節する機能を持っていることを示唆している。

血管径について考えると、血管壁がその血管を流れる血流量を感知することができるなら、(5)式によって径が決るので、その値に近ずけるように成長が調節されるとすれば、自動的に最適血管系が構築されることになる。しかし、血流量は血管の全断面に関する量であり，血管壁の局所の細胞がそれを感知する機構を想像することは難かしい。

そこで血管壁の細胞が局所において感知できる

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

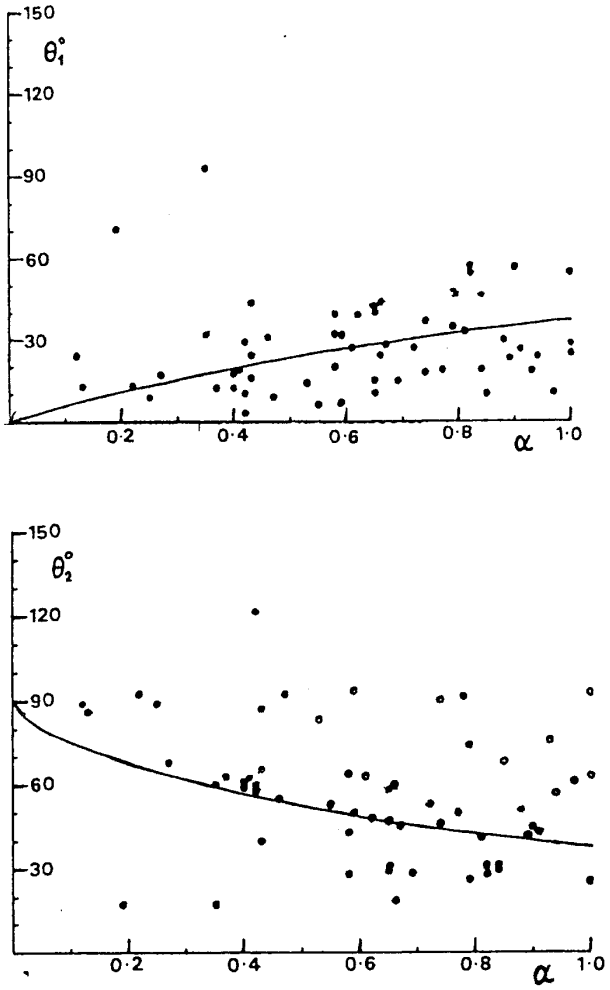


図4　$\alpha\ (=\gamma_2^2/\gamma_1^2)$と分岐角$\theta_1$，$\theta_2$の、網膜血管における実測と(7)式による理論値(実線)(Zamir[13]による)。

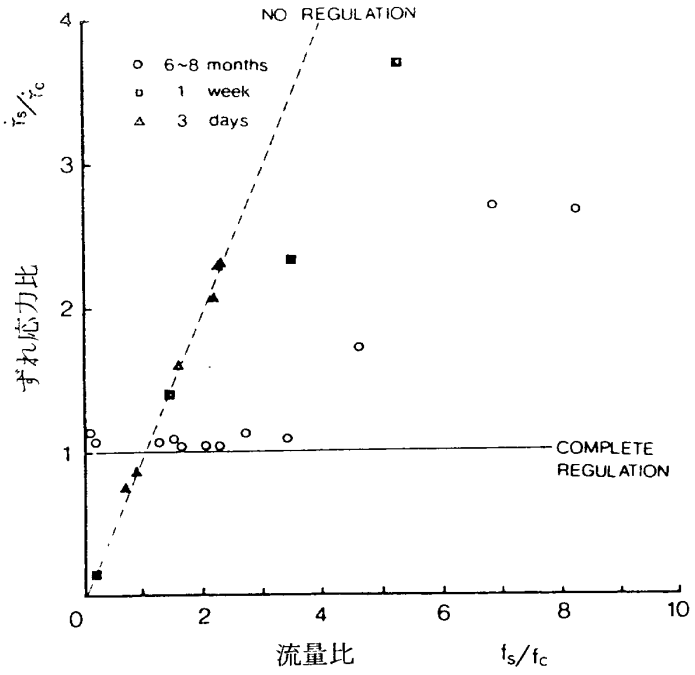


図5　動静脈シャントを作成して流量を増加させた犬頸動脈の流量比とずれ応力比(いずれも対照側に対する比)の関係(Kamiyaら[15]による)。

量は何かと考えると、血液の粘性が一定であれば、血管内壁のずれ応力が血流を感知する情報として用いられることが考えられる[5]。血管内壁のずれ応力は、粘性係数η、流量f、血管内半径rのとき

$$\tau = 4\eta f / \pi r^3 \qquad (11)$$

であり、fがr^3に比例するならばτは一定となるはずである。血流が増加すればτが増すが、もし血管壁がτを感知して成長が刺激されrが増すとすれば、次第にτは減少するはずである。したがって、血管壁にある値以上のずれ応力が発生したときに管壁を拡大するような変化が起るとすれば、自動的にτは一定の値に収束するはずである。

血管の適応過程は実験的にも観察することが可能である。血管の内皮細胞が血流の増加によって変化を受けることはFry[14]によって観察されていることから、内皮細胞がずれ応力を感知する可能性は示唆されていたが、Kamiyaら[15]は、犬の頸部に動静脈シャントを作成して血流量を増し、血管径の変化を慢性的に観察した。その結果図5のように、流量の増加率(対照側との比)と内壁ずれ応力の比(対照側との比)の関係を見ると、シャント作成3日後および1週後では流量の増加とともにずれ応力が増加しているが、6～8ケ月後では、流量が対照側の4倍以下では、ずれ応力がほぼ対照側と等しいことが示された。

ずれ応力が血管の適応性調節の情報となっていることは、これらの実験結果から裏付けられて来ているが、ずれ応力を感知する機構については正確なことはわかっていない。ずれ応力を増加させた血管内壁は、物質透過性が高まり、色素(evans blue)に染りやすいこと[15]が観察され、また電顕的観察によっては壁面に切れ込みが生ずるなどのことから、ずれ応力が加わることによって内壁の物質透過性が増し、それが刺激となって

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

壁の成長が促進されることが考えられるが,[16] その正確な機構の解明は今後の課題である。

2. 樹木の枝の形態

樹木の枝の機能は、物質の導管としての働きのほかに、枝の重量を支える構造体ともなっており、血管とは機能的に異る。しかし、見かけ上樹木の枝の分岐形態は、血管分岐系とかなりよく似ている。それは、樹木の枝の形態にも一定の法則性があり、血管系の形態に見られる法則に類似していることによると思われる。

2.1. 最大応力一定のモデル

枝の機能として、荷重を支えることを主要な機能とみなして、荷重を支えられるかぎり枝の素材をできるかぎり節約すると考える。簡単のため、枝を水平に伸びた円断面の片持ばりと仮定すると、つけ根の部分の応力が最大となり、その応力 Tは枝の重量を W、つけ根から重心までの長さ L、直径 D とすれば、

$$T = \frac{WL}{Z} \tag{11}$$

$$Z = \frac{\pi D^3}{32} \tag{12}$$

である。ここで枝を一様密度の丸棒と考えると、その重量 W は、密度 ρ とすれば、

$$W = \frac{\pi D^2}{4} \rho L \tag{13}$$

であり、L を消去すると

$$T = \frac{128}{\rho \pi^2} \cdot \frac{W^2}{D^5} \tag{14}$$

となる。もし素材の弾性限界を越える応力が生じないかぎり素材を節約しようとすれば、つけ根部分の最大応力をある値以下に制限しなければならない。そこで最大応力一定と仮定すると、(14) 式より枝の径 Dは重量 W と

$$W \propto D^{2.5} \tag{15}$$

の関係を持つことになる。[17) 18)]

分岐点においては、重量が分割されるが総和は変らないので、親枝の径 D_0 と子枝の径 D_1 と D_2 の間に

$$D_0^{2.5} = D_1^{2.5} + D_2^{2.5} \tag{16}$$

の関係が成り立つことが予想される。この法則は、血管の分岐における径の法則を示す(6)式に相当するものであるが、血管の場合子枝の径の3乗の和が一定であったのに対して、樹木の場合2.5乗の和となっている。したがって、親枝の径が同じとすると、子枝の径は、樹木は血管に比べてやや細いことになるが、わずかの違いであり、見たところだいたい似たように見えても当然である。

2.2. 枝の重さと径の実測値

重量と径の関係を表わす(5)式を実際に調べることは容易であるが、実際に測られた報告は少い。最大応力一定のモデルを検証するために行った観察ではないが、Murray [19]は9種の木の枝116本を葉のついたままつけ根から切り、つけ根部分の周径 C および重量 W を測った。周径0.25～56.4 cm 、重量0.18～120 kg の枝について周径と重量の関係を両対数にプロットすると図6のようによく直線に乗り、W (g) と C (cm) の間に

$$W = 7.08\, C^{2.49} \tag{17}$$

の関係を得た。山越ら[18]も7種、286本の枝について同様の計測を行い

$$W = 5.65\, C^{2.53} \tag{18}$$

を得た。いずれも(15)式をよく裏付ける結果とみなすことができる。また、山越らは枝のつけ根の最大応力を求め、各種の木についてのつけ根の応力の平均に対する比として表わすと、図7のように周径によらずつけ根の応力はほぼ一定であることを示した。

2.3. 分岐角度の性質

枝の分岐角度は、水平面内で図8のような分岐を考えると、親枝にねじれのモーメントが生じないように決定されることが考えられる。すなわち

$$W_1 L_1 \sin\theta_1 = W_2 L_2 \sin\theta_2 \tag{19}$$

ここで、(11)、(12)式において応力 Tを一定とすれば $WL \propto D^3$ となり

$$D_1^3 \sin\theta_1 = D_2^3 \sin\theta_2 \tag{20}$$

(周径 C_1, C_2 としても同様)となるはずである。このことも山越ら[18]によって調べられており、図9のように周径比 C_2 / C_1 と分岐角の正弦比 $\sin\theta_1 / \sin\theta_2$ は対数尺度で良く直線に乗り

$$\sin\theta_1 / \sin\theta_2 = (C_2 / C_1)^{2.89} \tag{21}$$

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

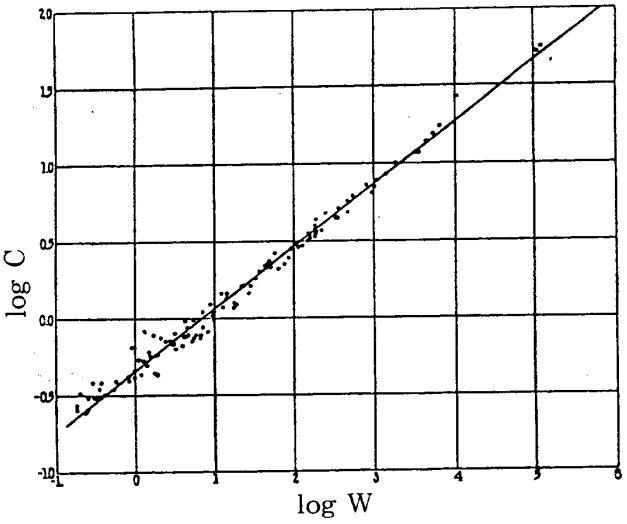


図6　枝の重量と周径の実測結果
(Murray [19]による)。

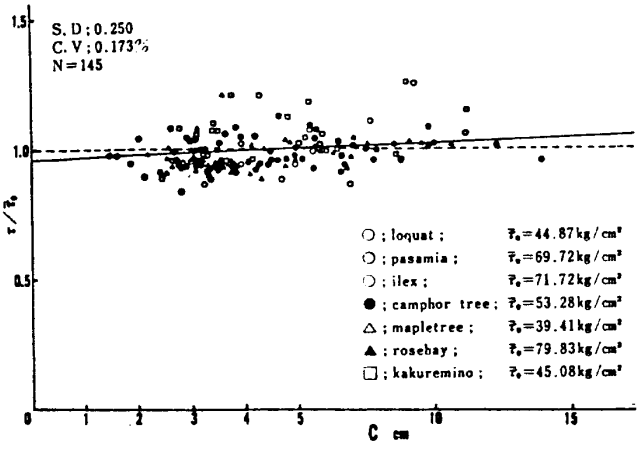


図7　枝のつけ根の最大応力と周径Cの関係、最大応力は樹の種類によってそれぞれの平均値で規格化されている。(山越ら[18]による)。

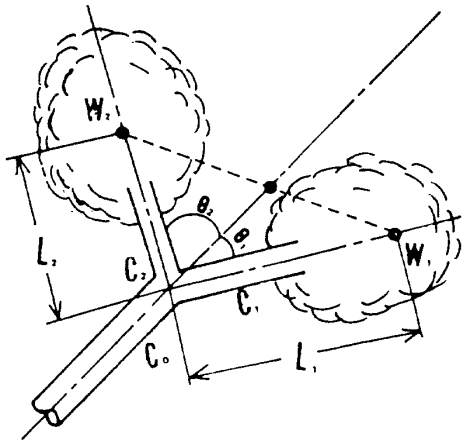


図8

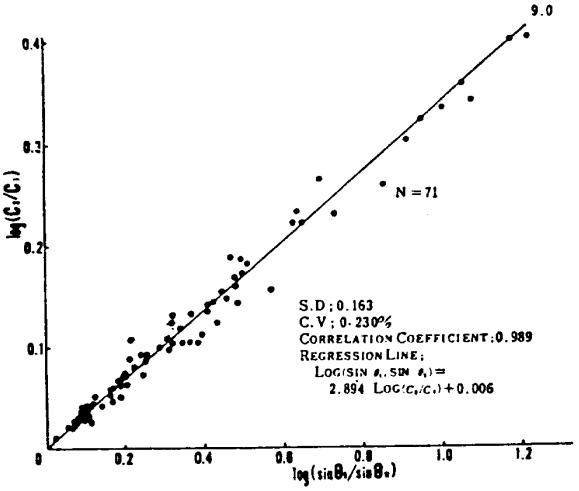


図9　樹木の枝の分岐角の正弦化と周径比の関係
(山越ら[18]による)。

を得ている。これは(20)式とほぼ一致する結果である。

3. 結　　語

血管や樹木の枝の形にみられるように、生物界には特徴のある形が多く、その形がまた生体の営みに結びついていることが想像される。場合によっては、その形が生体機能の単純なモデルによって説明され、機能的に最適な形態が、実際の生体器官の形態とよく一致することを示すことができる。樹木の枝の重量と太さの関係、水平面内での分岐の場合のモーメントのつり合いなどは、形態が単純なモデルにおける最適条件から説明できるよい例である。

血管系の形態においても、最小仕事、最小体積のような要請から決る形が、統計的に見ればほぼ実現されているようであるが、個々の血管についてはばらつきが大きく、モデルから予想される値とかけはなれた値をとることも少くないようである。とくに分岐角の法則性は明確でない。このことは、実際の血管系の形態を決定する機構に、モデルに考慮されていない種々の因子が関与していることによるとも考えられる。実際、樹木が自由空間に枝を張るのと異り、血管はすき間なく組織で満たされている中での配管であり、空間的に多くの制約を受けていることが考えられる。

しかし一方では、あくまで仮設には違いないが、

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

生体組織器官の形態構築は、機械部品を設計図の通りに組立てるような方法ではなく、個々の部品が構築機能を持っており、ちょうど原子、分子の性質によって結晶が作られるように、特徴的な形態が構築されると考えることは魅力的であり、示唆に富んでいる。また、その形態が特徴的であるだけでなく、機能的でもあり、しかも機能的に最適な条件に合致するということは、生物の洗練された知恵の一端を現わしているように思われ、興味深いことである。

文　　献

1. Thompson,D.W. (1917) On growth and form, Macmillan, New York.
訳書、生物のかたち（1973）柳田、遠藤、古沢、松山、高木訳、東京大学出版会
2. Rosen,R. (1967) Optimality principles in biology, Butterworths, London.
3. Murray,C.D. (1926) The physiological principle of minimum work I, The vascular system and the cost of blood volume, Proc. nat. Acad. Sci. 12 207–214.
4. Sherman,T.F. (1981) On connecting large vessels to small, The meaning of Murray's law, J. gen. Physiol. 78 431–435.
5. Zamir,M. (1976) The role of shear forces in arterial branching, J. gen. Physiol. 67 213–222.
6. 戸川、神谷(1972) 血管壁の張力勾配一定の仮説による最適血管系の構築の理論、医用電子と生体工学、10 217–221
7. Hutchins,G.M.,Miner,M.M. and Boitnott,J.K. (1976) Vessel caliber and branch-angle of human coronary branch-points, Circ. Res. 38 572–576
8. Suwa,N.,Niwa,T.,Fukasawa,H. and Sasaki,Y. (1963) Estimation of intravascular blood pressure gradient by mathematical analysis of arterial casts, Tohoku J. Exper. Med. 79 168–198
9. Zamir,M. (1977) Shear forces and blood vessel radii in the cardiovascular system, J. gen. Physiol. 69 449–461.
10. Murray,C.D. (1926) The physiological principle of minimum work applied to the angle of branching of arteries, J. gen. Physiol. 9 835–841.
11. 神谷、戸川、山本 (1970) 血管分岐系の最適構造、医用電子と生体工学 8 136–141.
12. Zamir,M. (1978) Nonsymmetrical bifucations in arterial branching, J. gen. Physiol. 72 837–845.
13. Zamir,M.,Medeiros,J.A. and Cunningham,T.K. (1979) Arterial bifurcations in the human retina, J. gen. Physiol. 74 537–548.
14. Fry,D.L. (1968) Acute vascular endotherial changes, Circ. Res. 22 165–197.
15. Kamiya,A. and Togawa,T. (1980) Adaptive regulation of wall shear stress to flow change in the canine carotid artery, Am. J. Physiol. 239 H14–H21.
16. 増田、神田、根本、戸川、神谷 (1982) ずり応力負荷過程における犬頸動脈内皮表面の走査顕微鏡による観察、脈管学 22 11–19.
17. 山越、藤井、神谷、戸川、土屋 (1974) 樹木の枝の形態と力学的最適構造、電子通信学会資料、BME 74–25 、21–33.
18. 山越、神谷、戸川、藤井、土屋 (1975) 血管および樹木にみられる形態と機能の関係、バイオメカニズム3 、東大出版会、17–26.
19. Murray,C.D. (1927) A relationship between circumference and weight in trees and its bearing on branch angles, J. gen. Physiol. 10 725–729.

NII-Electronic Library Service