数理解析研究所講究録 1356 巻 2004 年 128-131

真正粘菌変形体の運動と形態形成の数理モデル

北海道大学電子科学研究所　小林　亮, 中垣俊之, 手老篤史
(Ryo Kobayashi, Toshiyuki Nakagaki, Atsushi Tero)
Research Institute for Electronic Science, Hokkaido University

真正粘菌変形体

真正粘菌モジホコリの変形体は、多核で巨大なアメーバ様単細胞生物であり、まるでパンに塗り広げたマスタードペーストのように見える。しかし、このねばねばした高分子溶液の如き変形体は、ちゃんと機能的に振舞える。たとえば、好きなところへは近寄っていくし、嫌いなところからは逃げてくる。さらに、迷路の最短経路を探し出すなど単細胞などと侮ることができない計算能力を示す [3-7]。このようなことができるということは、なんらかのレベルで情報処理が行なわれているはずであるが、この生物は単細胞生物であるから、当然神経系を持っていない。それでいて、大きな体制をうまくコントロールできているのは実に不思議なことである。我々はこの変わった生物が、何に情報をコードし、それをどのように用いて環境に対する適応を行なっているかを理解することを目的として、実験と数理モデルを相補的に用いて研究を行っている。本稿では、真正粘菌変形体の運動の最も基礎的な部分である自励振動と原形質の往復流動を記述する数理モデルの一例を紹介したい。

往復原形質流動と収縮リズム [1]

変形体の外層はゲル状の原形質で内部はゾル状である。原形質ゾルは流動しその向きが周期的に逆転する。この場合の周期は約２分であるが、これを往復原形質流動と言う。この往復原形質流動と同じ周期を持った周期的な力の発生が細胞のあらゆる場所で観察され、これが流動の駆動力と考えられる。変形体を切り刻むと、各小片は完全な個体として再生し元通りの収縮リズムをみせることから、この収縮振動は原形質の微小部分で自励振動的に起きていることがわかる。従って変形体を収縮振動子の集団と見なすことは妥当だろう。この収縮運動は変形体の外層ゲルとくにゾルゲル界面に存在するアクトミオシン繊維の能動的な張力発生に基づいている。発生する張力が場所によって異なるので圧力差が生じ、その圧力差に駆動されてゾルが受動的に流れる。

細胞融合実験

２つの変形体を接触させると、融合し一つの変形体になる。このときに、融合過程の初期では２個体の厚みの振動が反位相になり、２個体間で往復原形質流動を活発にした。その後、十分に融合が進むと反位相であった２つの部位の厚みの振動は完全に同調した。また、すべての過程を通して、変形体の外縁部の厚みの振動は、その連接する内部と反位相になっていた。これらの結果の時空プロットを図１に示す。

細胞分離実験

この実験では前の融合実験とは逆に、ほぼ円形の変形体を細い通路を1本だけ残して隔壁によって左右に分離する。このことにより２つの部位が弱く結合しているという状況を人工的に作り出した。すると数回の振動の後、図２に見られるように左右の部位の（中心部の）厚み振動が反位相モードに遷移した。この実験においても終始、外縁部とその連接する内部の振動は反位相になっていた。

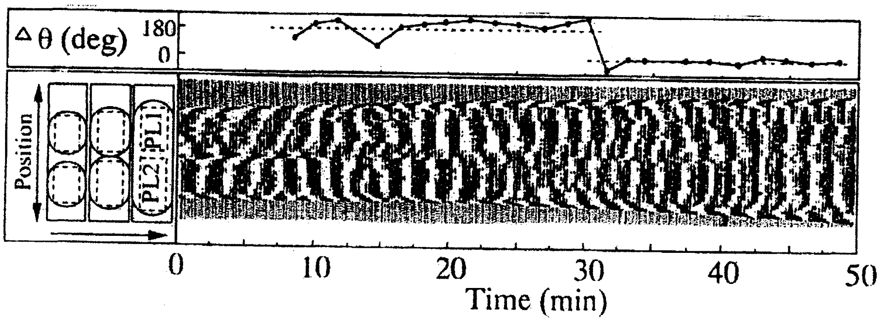

図 1: 融合実験における変形体厚みの時空プロット

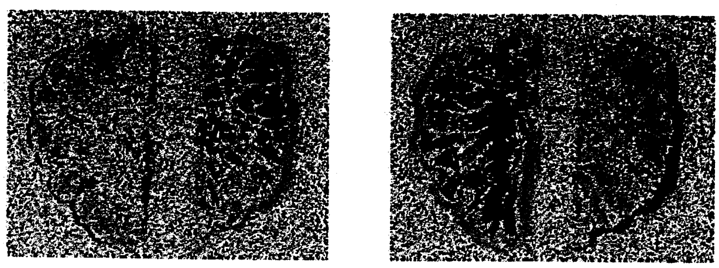

図 2: 分離実験における変形体厚みのスナップショット

数理モデルとシミュレーション

ここでは上記の細胞融合実験や分離実験における厚み振動の位相分布を再現できるような数理モデルを考えてみよう。変形体ではシート構造の中にチューブ構造が埋め込まれている。そこで、変数 u によってシート構造に含まれるゾルの量を表し、変数 w によってチューブ構造に含まれるゾルの量を表すことにする。ここで考えている時間スケールでは、ゾルとゲルの間の変換はほとんどおこらないと考えてよい。すなわちゾルは移動するだけであり、ゾルの量は保存量でなくてはならない。またゾルの移動に関しては、チューブ構造の中ではゾルの移動は速く、シート構造のなかでは遅いはずである。変数 v は変数 u とカップルすることで、局所的な自励振動子を構成する変数である。この振動子は mechano-chemical な振動子であると考えられるので、v は実質的な振動子の記述の u 以外の変数をまとめたものである。ただし、ここでは局所的な振動子そのものよりも、結合振動子系の全体挙動に

興味があるので、さしあたりは v はスカラー変数と考えて、2変数で記述されるシンプルな振動子を仮定することにしよう。この局所的な振動子を用いて結合振動子系を考え、さらにゾルを保存量とするように構成したのが次のモデルである。

$$
\begin{aligned}
\frac{\partial u}{\partial t} &= f(u,v) + \nabla\cdot(D_u \nabla u) + \frac{kw}{\beta} \\
\frac{\partial v}{\partial t} &= g(u,v) + \nabla\cdot(D_v \nabla v) \\
\frac{\partial w}{\partial t} &= -f(u,v) + \nabla\cdot(D_w \nabla w) - \frac{kw}{\beta}
\end{aligned}
$$

$f(u,v)$, $g(u,v)$ は局所的な振動子を記述する関数のペアである。ここで $D_u, D_v \ll D_w$ である。k はチューブ構造の固さ、β はシート構造の固さを表している。この方程式系の第1式と第3式をたせば、$u+w$ が保存量になっていることが簡単にわかる。

この式を用いて空間1次元のシミュレーションを行ない、実験で観察された厚み振動の位相分布の変遷の再現を試みた。シミュレーションでは局所振動子として λ-ω システムを用いている。シミュレーションのすべての時間を通して、係数 β は外縁部では内部より小さくとってある。このことは変形体の外縁部が壁などに接触していずに自由に広がれる状況では、外縁部が内側の領域に比べて柔らかいという我々の conjecture[2] を反映している。ある時刻 t_0 より前では、領域の中心の1点においてすべての拡散係数を他の部分より小さくとっている。このことは融合初期においては、2個体が十分に融合していずに、管構造もシート構造も十分に連結していないという事実を考慮したものである。現実にはこの結合は徐々に強まっていくはずであるが、ここでは時刻 t_0 において(不連続的に)全ての拡散係数を空間一様にした。これによって得られた結果が、図3である。まず、β を外縁部で小さくとったことによって、外縁部の振動は常に隣接する内側の領域と反位相になっていることがわかる。これは、外縁部が「弱い」振動領域であるために、保存則を通して内部の「強い」振動領域の逆の位相にならざるを得ないという事情による。左右の領域の結合が弱い段階 $(t < t_0)$ では、左右の領域は反位相で振動しており、結合を強めた $(t = t_0)$ 後、しばらくして同位相に遷移するという過程が再現されている。

分離実験における変形体の形状を模した領域を用いて2次元シミュレーションを行った。ここでも前のシミュレーション同様、係数 β は外縁部では常に内部より小さくとってある(ただし、円周に沿った部分のみ)。他の係数は一様にとってある(結合通路の部分も同じ)が、これは融合実験の初期段階と違い、分離実験では領域形状により左右の結合を弱めているということに対応している。図4のように、左右の領域の反位相振動と、外縁部と隣接する内部との反位相振動の両方を再現することができた。前のシミュレーション結果とあわせて、中央に結合の弱い部位があるときには、左右の振動が反位相になりやすく、その結果左右の領域間の原形質流動が強められるということが確かめられた。保存系である限り厚み振動が同期しにくいことは明らかで、結合が弱い部位があるとそこに位相のジャンプを集中させる

ような振動が励起されやすいのだろうと考えられる。

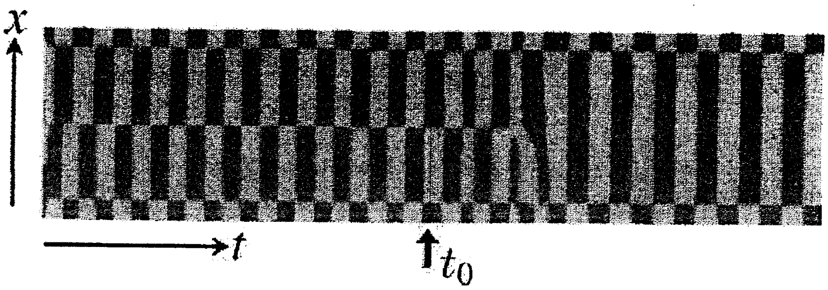

図 3: 空間1次元シミュレーションの時空プロット

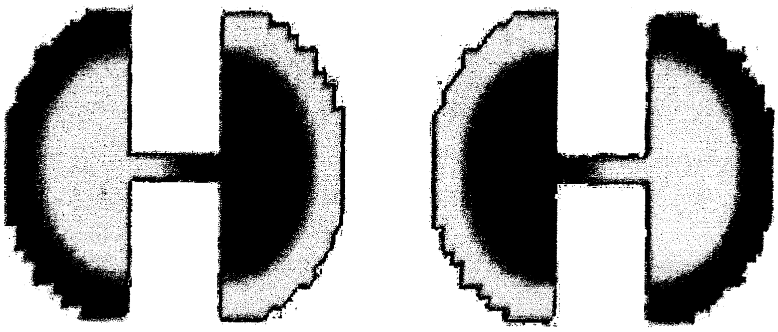

図 4: 分離実験のシミュレーションのスナップショット

参考文献

[1] 神谷宣郎: 細胞の不思議（ブレーンセンター）(1989)

[2] 小林亮, 中垣俊之: "真正粘菌変形体の運動と形態形成に関する数理モデル", 京都大学数理解析研究所講究録 NO.1305, 8-14（2003)

[3] 中垣俊之, 小林亮: "真正粘菌変形体の運動とゾルゲル流路ネットワークの生理", 京都大学数理解析研究所講究録 NO.1305, 1-7（2003)

[4] Nakagaki, T.: Smart behavior of true slime mold in labyrinth, Res. Microbiol., 152, 767-770, (2001)

[5] Nakagaki, T., Yamada, H., and Toth, A.: "Path finding by tube morphologenesis in an amoeboid organism", Biophys. Chem., 92, 47/52, (2001)

[6] Nakagaki, T., Yamada, H., and Toth, A.: Maze-solving by an amoeboid organism, Nature, 407, 470, (2000)

[7] Nakagaki, T., Yamada, H., and Hara, M.: Smart network solutions in an amoeboid organism, Biophys. Chem., in press, (2003)