

真正粘菌変形体の振動パターンのモデリング

手老 篤史 (北海道大学), 小林 亮 (広島大学) 中垣 俊之 (北海道大学)

概要

ここでは真正粘菌変形体 *Physarum polycephalum* の変形体が融合時などに見せる厚みの振動パターンについて考えます。実際の変形体の実験結果に基づいて、私たちは体積という1つの保存量付の結合振動子によるモデル方程式を導入します。このモデル方程式によるシミュレーションは変形体の振動パターンをととてもよく再現します。

1. イントロダクション

真正粘菌 *Physarum polycephalum* は、そのライフ・サイクルの中でアメーバ状になる事があります。このアメーバ状の状態は変形体と呼ばれ、多くの核を備えた大きな単細胞生物です。場合によっては変形体は数十センチメートルの大きさになる場合もあります。この変形体をナイフなどでいくつか切った場合、そのそれぞれは独立した変形体になります。反対に、2つの変形体が接触すると、変形体は融合して1つの変形体になります。このように変形体は大きさや一個体という観点において独特の性質を持っています。また、変形体は有害な条件を回避する一方で、栄養物質と湿気に接近する性質を持っています。さらに、迷路を解いたり、栄養物質を循環させる管状の経路のネットワークを作るという興味深い振る舞いもします。そのような振る舞いにもかかわらず、変形体には中枢神経系や特別な器官が無く、それぞれの場所では均一な性質しか持っていません。このような分散化された自律システムの集合体がどのようにして「賢い」振る舞いをする事ができるかは大変に興味深い問題です。

ここではシート状に広がっている変形体を取り扱います。この変形体の中には無数の管状の構造があり、その中を原形質が往復流動しています。また、このシート状の部分のアクチンミオシン繊維は約2分周期で収縮弛緩運動を行います。この収縮弛緩運動は原形質を管の中に押し込み、先ほどの原形質の往復流動を引き起こしています。ここでは、往復流動を引き起こす変形体の振動パターンのいくつかを再現するモデル方程式を紹介します。

2. 実験結果

変形体の厚みの時空間パターンを様々な実験で測定した結果、2種類の位相反転が観察されました。ここでは実際の変形体が見せる振動パターンについて説明します。

2.1 周辺部位相反転 (Peripheral Phase Inversion)

図2は、周囲に広がっていった変形体の写真です。変形体の厚い部分は黒で、薄い部分は白で表されています。図2-1の時には周辺部分が薄く、内側の部分は厚くなっています。反対に図2-11の時には周辺部分が厚く、内側の部分が薄くなっています。このように、広がりつつある変形

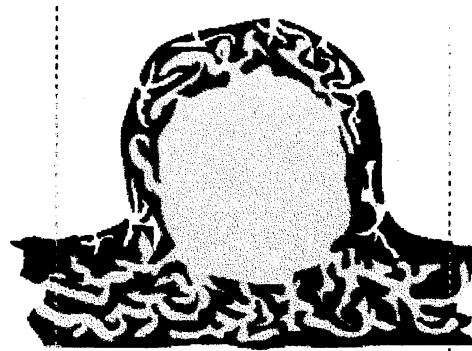


Fig. 1: 真正粘菌変形体の断面図の模式図。黒色がアクチンミオシン繊維、灰色が原形質のゾルをあらわします。この論文ではシート状の部分（下半分）と管状の部分（上半分）の2つから変形体が構成されているとみなします。

体はフロント部分と内側部分で振動の位相が反対になっています。これを私たちは周辺部位相反転 (Peripheral Phase Inversion) と呼んでいます。また、この時、フロント部分の堅さは中央部分に比べて軟らかくなっています。

私たちは「フロント部分の軟らかさが周辺部位相反転を引き起こしている」という予想をしました。この「フロント部分の軟らかさが周辺部位相反転を引き起こしている」という仮説の正当性をシミュレーションにより示す事が本論文の目標の1つとなっています。

2.2 弱結合位相反転

まず、広がっている変形体の中央に仕切りを入れ、図 3(a) のように変形体を2つに分けます。この仕切りは一部のみ、変形体を通る事ができるようになっていますが、変形体はお互いに弱くしか影響を与え合う事ができません。この時、図 3(b) に見られるように、仕切りの部分で変形体の振動の位相は逆位相になります。これは仕切りによって、両側の変形体の結合力が弱められているからだと予想し、これを弱結合位相反転と名付けました。

仕切りを入れるなどして、2つの領域間の影響力が弱い場合には2つの領域の間に位相反転が発生します。そのメカニズムをシミュレーションで再現し、理解しようというのがこの論文の目標の1つでもあります。

2.3 変形体の融合時の振動パターンについて

ここでは、2つの変形体が融合し、1つの変形体になる過程での厚みの振動パターンの測定結果を説明します。私たちは、最初に幅 1cm で十分な長さを持った長方形の容器に2つの変形体を置きました。それらは互いに接触するまで独立して振動しながら広がって行きました (図 4(a))。接触したばかりの初期段階では、融合は不完全であり、2つの変形体は弱結合位相反転を示しながら振動しました。加えて周辺部位相反転もおきています (図 4(b))。その後、2つの変形体の弱結合位相反転は消え、2つの変形体は1つになり、周辺部位相反転だけが残ります (図 4(c))。図 5 は、変形体の厚さの変化の時空間パターンを示します。2つの変形体が接触した後 30 分程度は変形体の

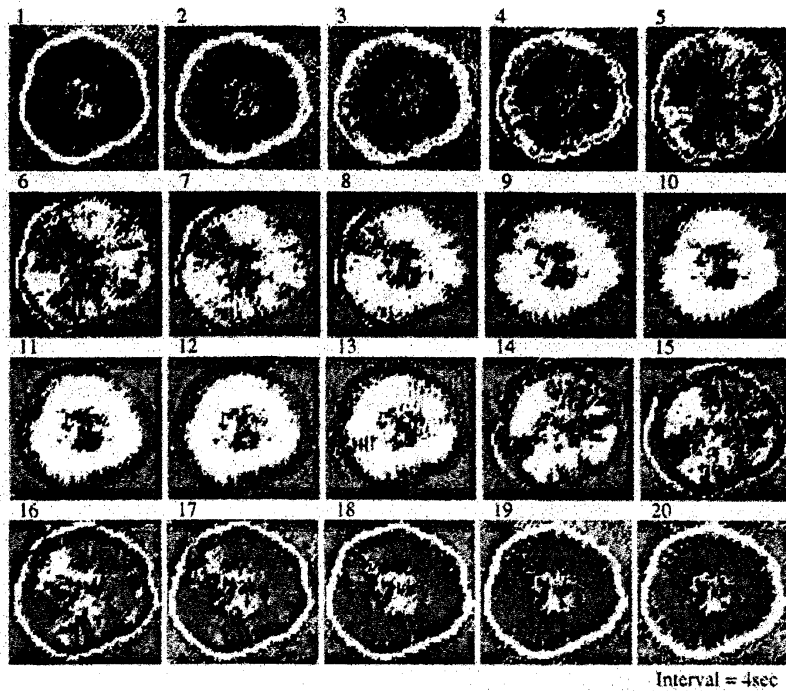


Fig. 2: 円形の変形体の厚さの上から撮った写真です。時間ごとに番号を付けました。画像は赤外線透過光ですので、白い部分は薄く、黒い部分は厚くなっています。また、この変形体の直径は4cm程度です。

弱結合位相反転が観察できますが、その後、この位相反転は消失し、同位相になっているところが観察できます。また、周辺部位相反転は常に観察されています。

3. モデル方程式

ここでは、2章で説明した実験結果を再現するためのモデル方程式を説明します。最初に述べたように、変形体は全体の行動を管理する中央統制器官を持っていません。そしてその構造はほとんど一様です。変形体が小さく切り分けられても、その前と同じようにその欠片それぞれはすぐに同じような周期で振動し始めます。これらの事から変形体は自律する振動子の集合体であるといえます。従って、私たちはモデル方程式を結合振動子系により構成します。モデル方程式は以下のとおりです。

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \underbrace{-\omega v + Pu(1 - u^2 - v^2)}_1 + \underbrace{\frac{k}{\beta} w}_4 + \underbrace{\nabla \cdot (D_u \nabla u)}_5 \quad (1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \underbrace{\omega u + Pv(1 - u^2 - v^2)}_2 + \underbrace{\nabla \cdot (D_v \nabla v)}_6 \quad (2)$$

$$\frac{\partial w}{\partial t} = \underbrace{\omega v + Pu(1 - u^2 - v^2)}_3 - \underbrace{\frac{k}{\beta} w}_4 + \underbrace{\nabla^2 (D_w w)}_7 \quad (3)$$

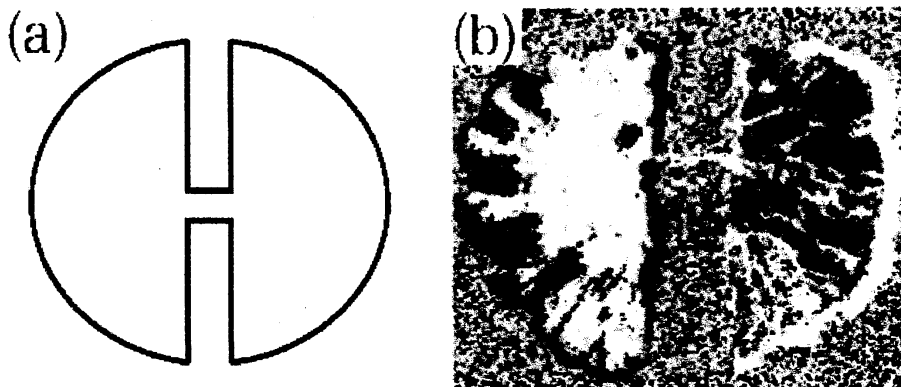


Fig. 3: 部分的に分離された変形体の観察結果です。(a)の形に変形体を分離しました。(すなわち、円形の変形体から一部分だけを残してベルト型に取り去りました。このようにしてボトルネック型の変形体が作り出されました。) (b) は変形体の厚みの観察結果であり、仕切りの左右で逆位相ができています。変形体大きさはおよそ 5cm 程度です。

ここで変数 u は変形体のシート状の部分の厚みを表し、 v はその厚みの振動を引き起こす化学物質を表しています。また、 w は変形体の管内の原形質の量を表します。このモデル方程式のそれぞれの項について説明します。

下線部 1, 2 ; 変形体のシート部分のアクチンミオシン繊維による収縮弛緩運動を表します。ここでは振動パターンを $\lambda-\omega$ システムで表記しました。この振動子のリミットサイクルは単位円上を角速度 ω で振動するというものです。ここでは変形体が振動する理由ではなく、振動した場合の時空間パターンに着目する為にこのようなシンプルな振動子を採用しました。

下線部 3 ; 下線部 1, 2 の収縮弛緩運動により、変形体の原形質はシート部分から管部分に押し込まれます。この流れ込んだ分の原形質をあらわすのが、下線部 3 です。下線部 1 のちょうど -1 倍になっています。

下線部 4 ; 管の内部の圧力によって管の中から原形質が押し出される量をあらわしています。 β はシート部分の堅さを、 k は管の壁の堅さをあらわします。管内の原形質の圧力 p は w に比例する ($p = kw$) という仮定から得られます。

下線部 5 ; 変形体の振動の位相拡散をあらわします。

下線部 6 ; シート部分の化学物質の拡散をあらわします。

下線部 7 ; 管内の原形質流動 Q による原形質の増減 ∇Q をあらわします。

ここでは管内の原形質流動がポワズイユ流で近似されると仮定します。すると、この原形質流動の流量 Q は公式によって次のように表わされます:

$$Q = -\frac{\pi R^4}{8\eta} \nabla p \quad (4)$$

ここで η は原形質の粘性で、 ∇p は圧力勾配です。 $p = kw$ を代入し、 $D_w = k\frac{\pi R^4}{8\eta}$ と変数を置き直す事により、次の式が得られます。

$$Q = -\nabla(D_w w) \quad (5)$$

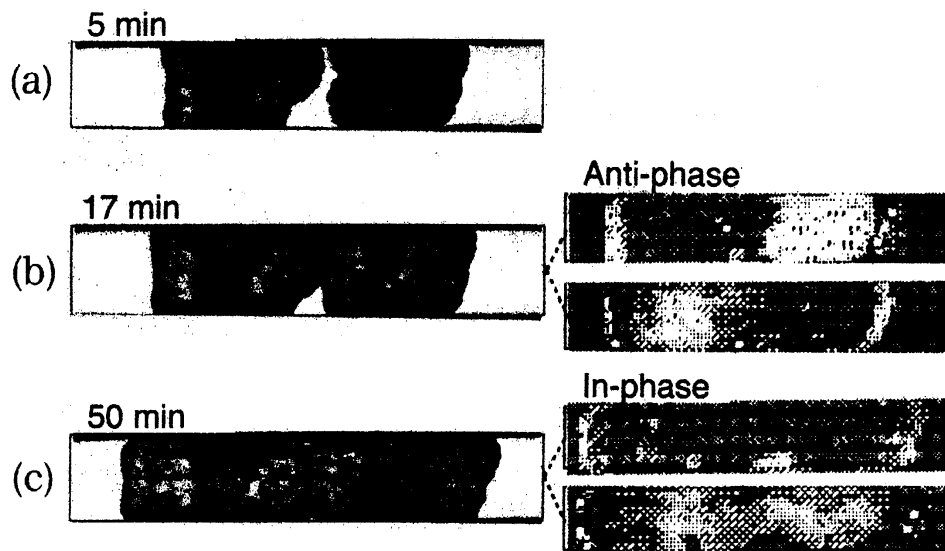


Fig. 4: 変形体融合時の厚さのパターン: (a) この実験の初期状態。変形体は振動しながら広がって行き、互いに接触します。(b) 2つの変形体は接触の後しばらくは逆位相で振動します（弱結合位相反転）。この時、周辺部位相反転も発生しています。(c) 最終的には弱結合位相反転は消滅し、周辺部位相反転のみが残ります。

管の壁の堅さ k が場所によって変化するので、 D_w も場所によって変化する事に注意してください。

この系で原形質の総量 $\int(u+w)$ が保存されている事はとても重要です。これは原形質の総量がこの系によって扱われる時間スケール上では一定であるという事実に相当します。

4. シミュレーション結果

ここでは前節のモデル方程式を用いて行ったシミュレーション結果を説明します。これらの境界条件は全てノイマン境界条件とします。

4.1 1次元シミュレーション

まずは周辺部位相反転と弱結合位相反転の再現した1次元シミュレーションを紹介します。

4.1.1 周辺部位相反転の再現

広がりつつある変形体のフロント部分は他の部分に比べて軟らかい事が実際にわかっています。この事から、シート状部分の堅さをあらわすパラメーター β および D_w を周辺部分では低くします。他のパラメーターは全て場所や時間にはよらず、一定です。その結果、図6に示されるようなシミュレーション結果が得られました。この結果は周辺部位相反転をととても良く再現しています。

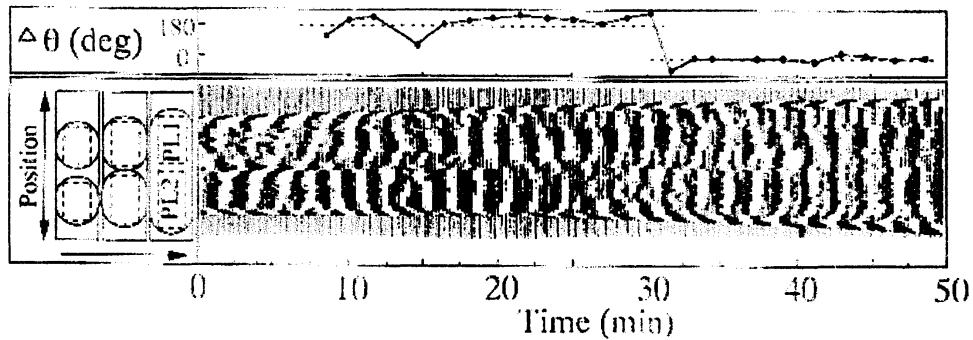


Fig. 5: 細胞融合実験における変形体の厚みの時空間パターンです。融合したばかりの時に観察されていた弱結合位相反転は接触後約30分を境に消滅しています。また、周辺部位相反転は常に観察されています。

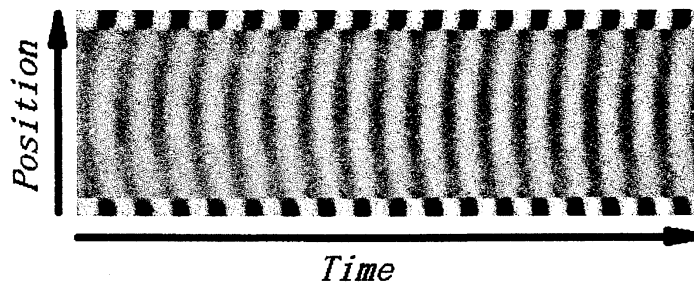


Fig. 6: 変形体のシート部分の厚みをあらわすパラメータ u の時空間パターン。黒い部分は u は大きく、白い部分は u は小さい事を示しています。(この後の図 7-9 も同じ方法で描かれています)。この結果から周辺部位相反転が再現されている事がわかります。

4.1.2 弱結合位相反転の再現

次に、パラメーター D_u , D_v , D_w および k を中央部分で小さく設定しました。この設定は変形体の中央部分の接合が弱い事をあらわしています。図 7 のようなシミュレーション結果を得ました。

4.1.3 2つの位相反転の共存

仕切りを入れた実験では、中央部分に結合の弱い部分が存在し、かつ、周辺部分は軟らかいという性質を持っています。その結果、実際の変形体では周辺部位相反転と弱結合位相反転が存在しています。この位相パターンを再現するために、図 6 と図 7 の 2 つのシミュレーションのパラメータを組み合わせました。結果は、図 8 のようになり、2 つの位相反転が再現できました。

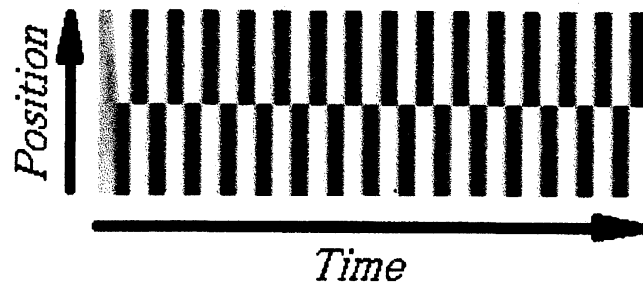


Fig. 7: パラメーター D_u , D_v , D_w , k は中央部分でのみ小さく設定されており、それ以外の場所では一定です。その結果、中央部分で弱結合位相反転が発生しています。

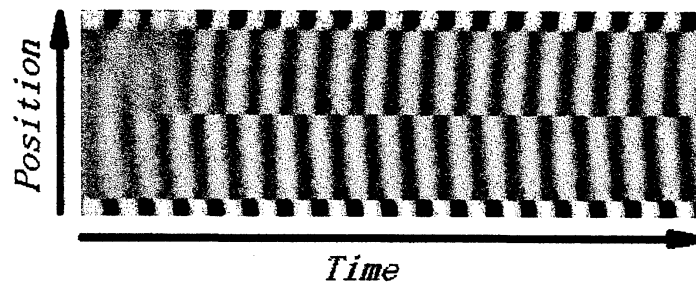


Fig. 8: 図6のパラメータを元に、図7のように中央部分に結合の弱い部分を作りました。その結果、弱結合位相反転と周辺部位相反転が両方発生しました。これは仕切りを入れた実験の結果を良く再現しています。

4.1.4 細胞融合過程における位相パターンの推移

ここでは2つの変形体が接触して1つの変形体に融合する、変形体の細胞融合の過程における位相パターンの推移を再現します。このシミュレーションでは常に周辺部分を「軟らかく」設定しておきます（図6のパラメータ参照）。また、2つの変形体が接触したばかりの時はお互いの間の結合は弱いです。その為、最初は接触した点の結合を弱くしておきます（図7のパラメータ参照）。そして、ある時間から、中央部分の結合を他の点と同じになるまで、少しずつ強めます。2点間の結合が完全に他の点と同じになるまでに時間がかかるので、パラメーターは振動の3周期程度の時間をかけてゆっくり変更されます。このパラメータによるシミュレーション結果は図9のようになっています。

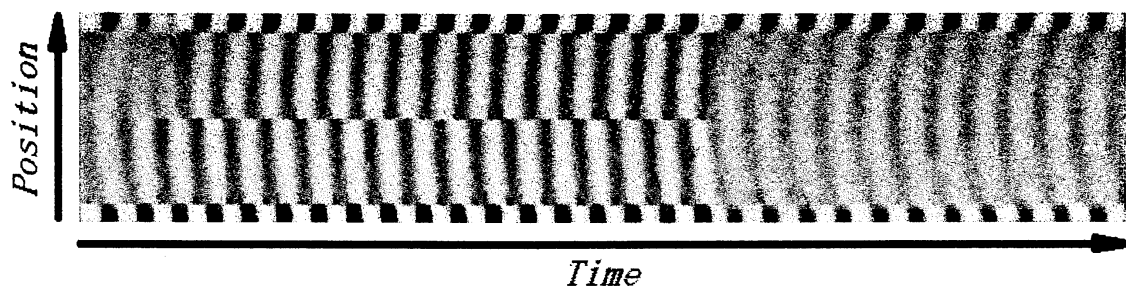


Fig. 9: 細胞の融合過程における位相パターンの推移の再現結果。周辺部が軟らかいという効果は常に入れ、中央部の結合が弱いという効果は途中で取り除きます。その結果、周辺部位相反転は常に発生し、弱結合位相反転は途中で消滅しています。

4.2 2次元のシミュレーション

次に、2次元のシミュレーションを行います。

4.2.1 周辺部位相反転の再現

このシミュレーションでは、円領域内でのみ数値計算を行います。境界はノイマン条件です。図6と同様に周辺部分に軟らかいという効果を入れます。その結果、図10のようなシミュレーション結果が得られます。この結果から周辺部位相反転が発生している事がわかります。この時、管内の原形質流動は円の中心部分から放射状に往復流動します。実際の変形体でもこのような原形質の往復流動が観察されます。

4.2.2 仕切りを入れた実験の再現

最後に、仕切りを入れた実験の再現結果を説明します。このパラメータは図10と同じですが、領域の形のみが違います。このようなダンベル型の領域を取る事によって、中央部分での弱結合を再現しています。シミュレーション結果は図11のようになります。周辺部位相反転と弱結合位相反転が再現されています。

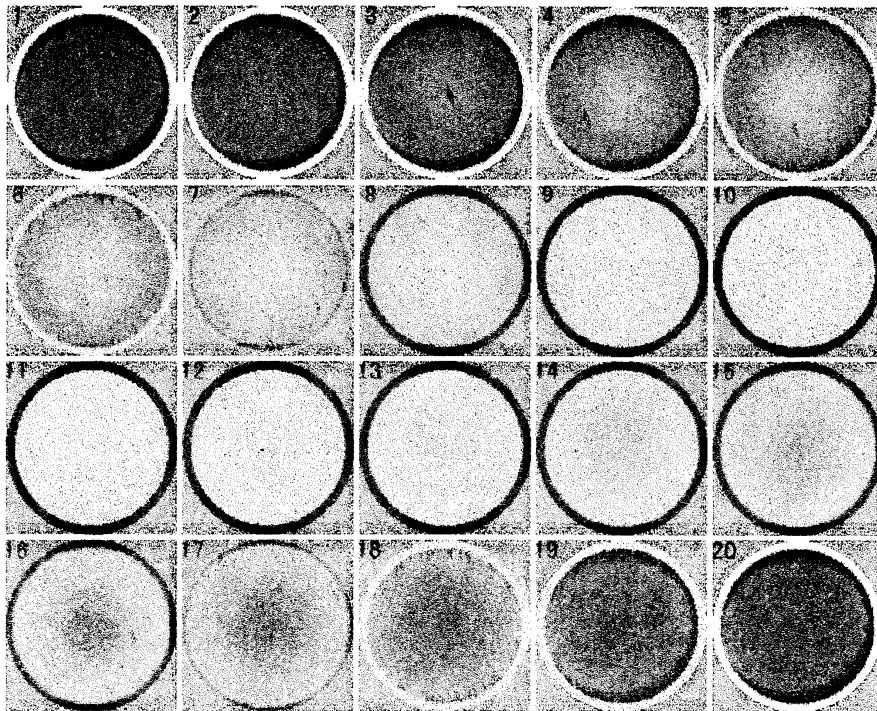


Fig. 10: 円形の変形体のシミュレーション結果。周辺部位相反転が再現されている。また、中心部から放射状に原形質が往復流動している様子も実際の変形体と同じようになっている。

5 Summary

ここでは変形体が見せる周辺部位相反転と弱結合位相反転という2つの位相反転を再現しました。周辺部分に軟らかいという効果を入れた時のみ周辺部位相反転が発生する事から、周辺部分が軟らかい事が周辺部位相反転発生の原因であるという事ができます。また、弱結合位相反転は2つの変形体の結合が弱いという効果を入れた結果発生しました。この事から結合の弱さこそが弱結合位相反転の発生原因となっているという事ができます。これらの位相反転は変形体の原形質の総量が保存している事が重要です。この位相反転の結果、原形質は変形体の各場所を往復流動し、栄養物質や情報を伝達しています。この往復流動によって、変形体は管を太く成長させて効果的な管ネットワークを作り出します。現在、ここで説明した変形体の振動パターンのモデル方程式を元に、変形体の作るネットワーク構造に対する研究が行われています。

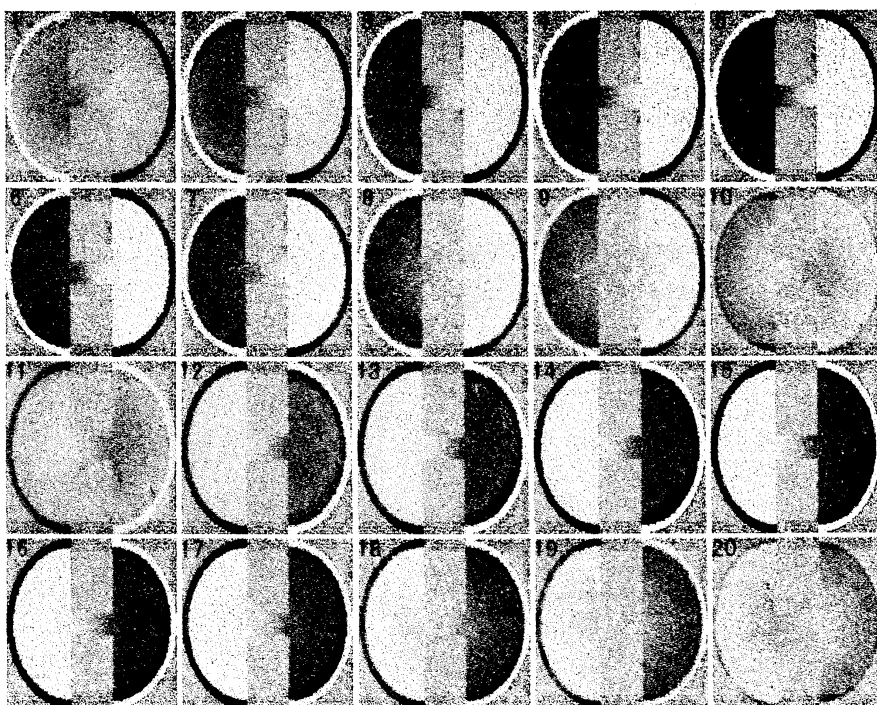


Fig. 11: 仕切りを入れた実験の再現結果。領域をダンベル型に取りました。その結果、中央部分で弱結合位相反転が発生している事がわかります。