

4. Protocell model : A mathematical model of self-maintenance in biology

群馬大・教養 樽 見 和 明

1. はじめに

私達は、ここ数年ある原始的な生命体の自己組織化のモデル (Protocell model) を、提案し検討を進めています (Schwegler and Tarumi, 1986)。このモデルは、反応拡散系に基づくものですが、形を自己調節するという機構を、考慮にいられた点が新しいところです。この形を自己調節するという機構を、私達は self-determined boundary と呼び生命体の持つ一つの重要な特徴として提案して来ました (An der Heiden et al, 1985)。

ここでは、そのモデルの検討結果を、定常状態からはるかに外れた非線形領域での振舞いを中心に紹介します。

2. モデルの定常状態, 及びその近傍での振舞い

モデルの詳細については、文献 (Schwegler and Tarumi, 1986) を参照して下さい。ここではスケール変換した系の方程式のみを記します。

$$\left. \begin{aligned} 0 &= \Delta \sigma - \sigma & (1-1) \\ \frac{\partial C}{\partial t} &= \Delta C + \sigma - rC & (1-2) \end{aligned} \right\} \text{ cell の中において}$$

$$\left. \begin{aligned} v_n &= -\frac{\partial c}{\partial n} - \beta & (1-3) \\ C &= C_1, \quad \sigma = \tau & (1-4) \end{aligned} \right\} \text{ cell の表面において}$$

Eq (1-1) は、 cell が外界から取り入れる nutrient σ に関する反応拡散方程式で、右辺の $-\sigma$ は cell の中で消費されることを、意味します。左辺がゼロになっているのは、他のタイムスケール (C の拡散, cell の成長速度) に比較して σ の拡散が速い、と仮定したからです。

Eq (1-2) は、 cell の構成要素である物質 C の反応拡散方程式です。右辺の $+\sigma$ は、 cell が nutrient σ を取り込み、一次の化学反応で構成物質 C を作り出す、という metabolism を表し

ています。 $-rC$ は、 cell の中での bulk decay を表しています。

さて cell の中を自由に拡散する C は、ある一定の濃度 C_1 を越えると、 aggregation を起こし、 cell を直接構成する固体の相である C^* に変化する、とします (但し、 C^* はスケール変換の為に上記の方程式には現れていない)。その aggregation は、 cell と外界との境界である表面においてのみ起こります。 Eq (1-3) は、表面での物質 C の保存則を表しています。 v_n は表面上のある点の normal 方向の成長速度、 $\partial C / \partial n$ は、 cell の内側から運ばれる normal 方向の flux、 $-\beta$ は、外界への disintegration rate を表しています。

Eq (1-4) は、 C と σ に関する境界条件ですが、 $\sigma = \tau$ は、境界から一定の濃度で nutrient が供給されることを表しています。

系の方程式は、結晶成長や DLA のモデル方程式と似た形をしており、場と境界条件が Stefan condition (1-3) を介して couple するという数学的には、いわゆる moving boundary problem です。しかし、場の方程式 (1-1)、(1-2) は、単なる拡散場ではなく、生命体の特徴である metabolism を表す化学反応をともなっており、系の dynamics をより複雑にしています。

系の定常状態及び近傍での振舞いを、方程式 (1-1) - (1-4) を定常解の回りで線形化することにより解析した結果を Figure 1 に示します。

Figure 1 は、球対称な定常解の半径 R と、 nutrient の供給量 τ の関係を表しています。 nutrient σ の供給量 τ に関して結果をまとめると、

$0 < \tau < \tau_0$; nutrient の供給が不十分の為に、 cell は死滅する。

$\tau_0 < \tau < \tau_2$; この中間領域でのみ cell は安定で、対応する半径 $R_0^* < R < R_2^*$ で存在する。

$\tau_2 < \tau$; すくなくとも一つの mode $l=2$ (spherical harmonics Y_l^m) が不安定化する。

ここで興味ある問題は、不安定化した mode $l=2$ が定常状態から遙かにはずれた非線形領域で、どのような振舞いをするか、ということです。 $l=2$ の mode は、ピーナッツ型をしており、この不安定性が非線形領域で更に拡大されれば cell の分化に至る事が予想されます。この問いに答えるためには、系の非線形領域での振舞いを論じなければなりません。以下にその一つのアプローチを紹介します。

3. Boundary layer model (BLM)

BLM は、最初 Ben-Jacob らによって結晶成長に関連して提案された model です。私達は、この手法を protocell model に適用することを考えました。系の方程式 (1-1) - (1-4) は、形式的には線形ですが、境界条件 (1-4) を与える境界が反応拡散場に依存する dynamical な方程式 ((1-3) が $\partial C / \partial n$ を含む) で支配されるという、境界と場の相互作用による非

線形効果が働いています。そのためにある表面の一点の成長速度は、その近傍の局所的な量で決まりません。ところが protocell の半径が大きくなると nutrient のほとんどが境界の近傍で消費されてしまい、このような場合には系の複雑な dynamics が本質的には、境界の近傍領域 (boundary layer) で決定されると期待されます。すなわち成長速度が、その局所的な量 (arclength, curvature, etc) で記述できるのではないかと考えました。ここでは簡単にその手続きをしめします 詳細は文献 (Tarumi and Schwegler, 1987) を参照ください。

Boundary layer での C の保存則は、

$$\frac{d}{dt} \int_V C dv = \int_V \frac{\partial C}{\partial t} dv + \oint_{\partial V} C v_n dA$$

ここで V は boundary layer の一つの element。 dV はその境界を表します。

左辺については、 $\frac{d}{dt} \int_V C dv = 0$ なる adiabatic assumption を採用しました。

右辺には (1-2) の C の反応拡散方程式を代入し、(1-3) を考慮にいれて計算を行うと、最終的に次の方程式に到達します。

$$0 = \tau/2 - rI(\kappa) - g(\kappa) + (-v_n - \beta) + (C_1 - h(\kappa))v_n + \kappa v_n I(\kappa) + \frac{\partial^2}{\partial s^2} h(\kappa) \quad (3-2)$$

ここで κ は、 curvature を s は、 arclength をあらわします。

各項の物理的な意味は次の通りです。

$\tau/2$; 化学反応による gain

$-rI$; bulk decay

$-g, -v_n - \beta$; boundary layer の両表面を通しての C の flux

$(C_1 - h)v_n$; 境界が動く事による gain と loss

$\kappa v_n I$; arclength の変化による幾何学的な gain

$\frac{\partial^2}{\partial s^2} h$; tangential diffusion

Eq(3-2) を書き改めると、

$$(1 + h - C_1 - \kappa I)v_n = \tau/2 - \beta - rI - g + \frac{\partial^2}{\partial s^2} h \quad (3-3)$$

なお g, h, I は、既知の関数。詳細は、上記の文献 (Tarumi and Schwegler, 1987) を参照下さい。Eq(3-3) は、cell の表面のある一点の成長速度が、その局所的な量 (arc-length, curvature, 及びその微分) で与えられる事を示しています。もっとも Eq(3-3) はいつでも正しい訳ではなく、例えば局所的に曲率半径が boundary layer の幅に比べて、大きいことが

必要です。その外にもいくつか問題がありますが、系の非線形領域での振舞いのヒントは得られると考えています。

ある形の初期条件が与えられれば、(3-3)によって時間を追って積分できます。その一つの例を Figure 2 に示しました。Figure 2 における 1, 2, 3 は時間経過を表しており、結果的に分化に到ると考えられます。

私達の提案したモデルは、地上に初めて誕生した原始的な cell に対応すると考えられますが、簡単なモデルにもかかわらず、生命体のもつ最小限の特徴である、destructive な外界の中で metabolism を通して自己の形を調節する、という機構を説明できることのみならず、自己増殖機能も備えていることが、分かりました。

文 献

- An der Heiden, U., G. Roth and H. Schwegler. 1985. Acta Biotheor. **34**, 125.
 Ben-Jacob, E., N. Goldenfeld, J. S. Langer and G. Schoen. 1984. Phys. Rev. A. **29**, 330.
 Schwegler, H. and K. Tarumi. 1986. Biosystems. **19**, 307.
 Tarumi, K. and H. Schwegler. 1987. Bull. Math. Biol. **49**, 321.

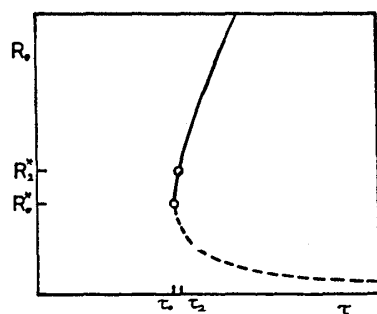


Figure 1: Bifurcation diagram; steady state radii R_0 vs nutrient supply τ .

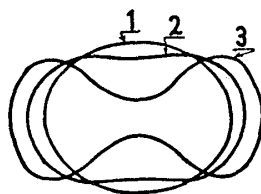


Figure 2: A numerical result in the nonlinear region. The numbers 1, 2, 3 represent successive times.