T2R2 東京科学大学 リサーチリポジトリ
Science Tokyo Research Repository

論文 / 著書情報
Article / Book Information

題目(和文)	真性粘菌変形体糸における自励振動の動力学に関する研究
Title(English)	
著者(和文)	高橋賢吾
Author(English)	
出典(和文)	学位:博士(理学), 学位授与機関:東京工業大学, 報告番号:甲第3760号, 授与年月日:1998年3月26日, 学位の種別:課程博士, 審査員:
Citation(English)	Degree:Doctor (Science), Conferring organization: Tokyo Institute of Technology, Report number:甲第3760号, Conferred date:1998/3/26, Degree Type:Course doctor, Examiner:
学位種別(和文)	博士論文
Type(English)	Doctoral Thesis

Powered by T2R2 (Science Tokyo Research Repository)

真性粘菌変形体糸における
自励振動の動力学に関する研究

東京工業大学大学院
生命理工学研究科
バイオサイエンス専攻
高橋賢吾

1998年1月

目次

1.真性粘菌 *Physarum polycephalum* 1

1.1 *Physarum polycephalum* 2

1.2 変形体 5

1.2.1 変形体の走性 5

1.2.2 原形質流動 8

1.2.3 変形体糸における自励振動現象 8

1.2.4 変形体糸におけるアクチン・ミオシン 11

1.2.5 変形体糸における化学物質の振動 16

1.2.5.1 ATP濃度振動 16

1.2.5.2 Ca^{2+}濃度振動 17

1.2.5.3 その他の化学物質振動 17

1.2.6 変形体糸における同期化現象 19

1.2.7 変形体の粘弾性 22

1.2.8 変形体の環境応答における原形質流動の役割 22

1.3 本論文の構成 25

2.実験材料及び実験方法 26

2.1 粘菌の培養 27

2.2 自励振動の形成過程 29

2.2.1 変形体糸の採取 29

2.2.2 等張条件での自励振動の観測 29

2.2.3 張力の測定 32

2.3 温度・湿度変化に対する過渡応答 34

2.3.1 温度変化に対する過渡応答 34
2.3.2 湿度変化に対する過渡応答 34
2.4 原形質流動 36
2.4.1 変形体の準備法及び実験装置 36

3. 結果 39
3.1 自励振動の形成過程 40
3.1.1 形成過程の挙動 40
3.1.2 自励振動の負荷依存性 43
3.1.3 粘弾性 48
3.2 温度・湿度変化に対する過渡応答 50
3.2.1 温度変化に対する過渡応答 50
3.2.2 湿度変化に対する過渡応答 50
3.3 変形体糸管壁振動と原形質流動の形成 59

4.考察 67
4.1.自励振動形成過程 68
4.1.1 モデルの構成 68
4.1.2 自励振動の形成過程における自励振動振幅の負荷依存性 69
4.1.3 定常状態における自励振動振幅の負荷依存性 71
4.2.温度・湿度変化に対する過渡応答 74
4.2.1 振動子の特性 74
4.2.2 結果 75

4.2.3 固有角振動数分布変化に対する応答(1)
-振動数の低下に伴うオーバーシュート現象- 78
4.2.4 固有角振動数分布変化に対する応答(2) 80
4.2.5 角振動数分布の変化に対する結合系の応答のメカニズム 80
4.3 一次元結合振動子系としての自励振動現象 84
4.4 原形質流動 85
4.5 振動子の非対称性 93

5 総括 98
5.1 本研究の成果 99
5.2 今後の課題 101

6 参考文献 103

7 謝辞 108

1. 真性粘菌 *Physarum polycephalum*

1.1 *Physarum polycephalum*

Physarum polycephalum[注1] は真性粘菌[注2] の一種である。フィサルムは、図1-1のような生活環を持つ[3]。野外では、通常、腐敗した木や葉の上で黄色い網のような外観で見出す事が出来る(図1-2 [4])。これが図1-1中の変形体である。変形体は多数の細胞が融合した多核の生物であり、原形質の塊である。そのサイズは巨大であり、ときには1㎡もの大きさとなる。

変形体は外部環境が悪化（飢餓、乾燥、低温、高浸透圧）すると、体内にセルロースの仕切りを形成し、スクレロチウム（菌核）状態となる。スクレロチウム状態の粘菌は環境変化に対する耐性が強く、この状態で数年生存することが出来ると言われている。スクレロチウムは、環境条件が生育に適した状態に戻ると、変形体へと変化する。

変形体が飢餓状態にある時に短波長の光をあてると、半数体の胞子を中に擁した乳頭状の黒い突起を形成する。これが子実体であり、内部に多数の胞子を擁している。子実体より出てきた胞子は、発芽して直径10μm以下のプロトプラストとなる。発芽した環境が比較的乾いていた場合は粘菌アメーバとなり、水中等、浮遊状態だった場合には、粘菌アメーバではなく鞭毛をもった鞭毛細胞（あるいは遊走子）となる。このプロトプラストの２つの状態は環境により可逆的に変化する。

プロトプラストの状態ではフィサルムは、細胞に核を一つだけ持ち、核分裂とともに細胞分裂を行う。プロトプラストは主に細菌を食作用により取り込む。プロトプラストも変形体におけるスクレロチウムと同様に飢餓状態になったり、あるいは過密状態になると、細胞壁を形成しシスト（嚢子）と呼ばれる休眠状態をとる。

粘菌アメーバは他の粘菌アメーバあるいは遊走細胞と出会うと、接合して2倍体の接合子を形成する。さらに接合子が増殖して変形体となる。接合は異種株同士

注1 和名はモジホコリカビであるが、以下、1.1節では単にフィサルムと呼ぶ。また、本研究で単に真性粘菌、あるいは粘菌と呼んだときは、*Physarum polycephalum*のことを言う。

注2 True slime mold がその由来と思われるが、「真性」と「真正」の表記の両方が混在している。本研究では、「真性」粘菌と表記する。

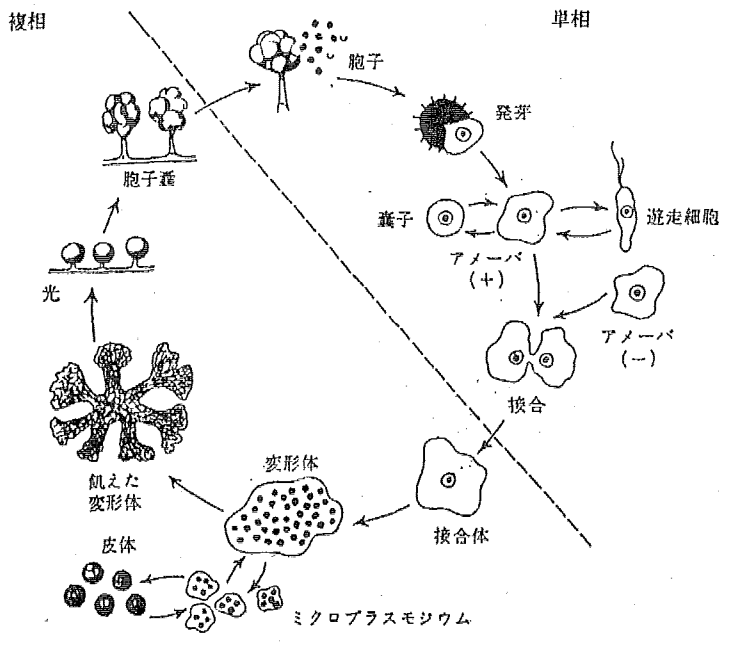


図1-1 真性粘菌*Physarum polycephalum*の生活環[3]

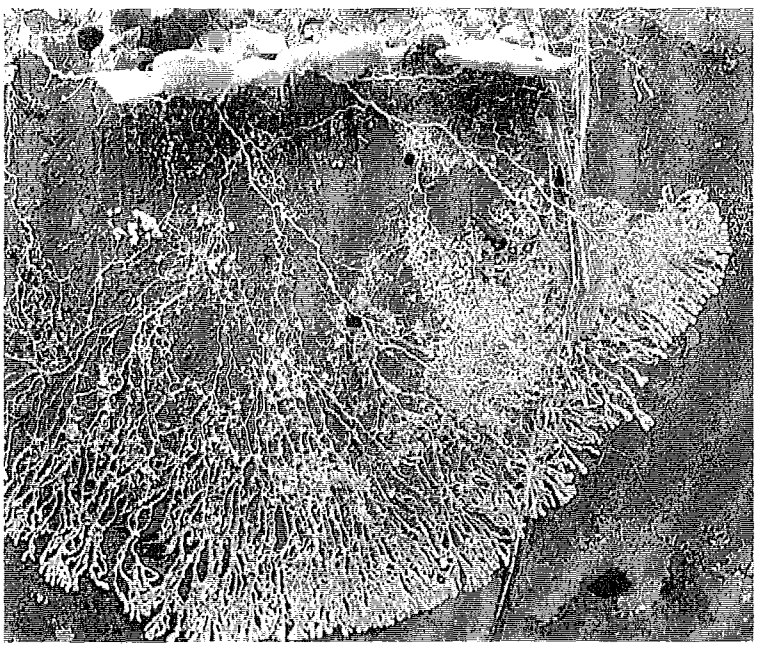


図1-2 真性粘菌変形体の外観[4]

で行われるが、同株でも起こる可能性も示唆されている。またクローナル培養をおこなっても変形体を生ずる変異株が知られており、変形体の形成は倍数性に依存しない可能性もある。

変形体は、プロトプラストとは異なり、同株同士が出会うと容易に融合するが、異種株同士の場合、両方とも死滅するときもある。

変形体は分割されると各々が独立した変形体として生き続け、またそれらが接触すると融合し、一つの生命体として振舞うようになる。このような、特異な生態を持つ粘菌は様々な研究分野の研究対象となっており、中でも、変形体の状態にある粘菌は、その形態の特異性や、外部環境に対する応答・行動、体内の協同的な化学反応現象等が研究者の興味をかき立てており、生物学・生化学・物理学・情報科学の面から見て非常に興味深い生物である。

次の節以降では本研究の研究材料である変形体について説明し、現在までの粘菌変形体の研究成果・問題点を紹介する。

1.2 変形体

1.2.1 変形体の走性

変形体は、変形体糸と呼ばれる直径数10-数100μm程度の管状の細い糸のような部分が、網状に結合し、平面的に広がった構造をしている（図1-3、[5]）。扇状に広がった先端部分ほど網状構造は密になっており、一次元的な構造から二次元的な構造へと変化している。変形体は原形質の塊であり、自然条件でも1m^{2}もの大きさになることもある[注3]。

変形体糸は原形質ゲルでできた管状構造をしていて(図1-4、[6])、その管の内部を、原形質ゾルが流動している（管壁を外質ゲル、内部の原形質ゾルを内質ゾルということもある）。流体的な原形質を共有している部分を細胞単位と考えるならば、変形体は巨大な（恐らく史上最大の）単細胞生物であるといえる。しかし、粘菌の変形体ほど"individual"-分割されないもの-という概念が当てはまらない生き物もいない。変形体のどの部分を切り取っても、どんなにその部分が小さくとも、傷が固まり（内部の原形質ゾルは空気に触れると界面膜を形成し、数分後には外質ゲルを形成する）、障害が回復されれば直ちに分割された部分は元の個体と同じように振る舞う。また、同じ遺伝子的な背景を持つ変形体同士が出会えば、自然に融合し、大きな一つの個体となるのである[8,9]。

変形体も、粘菌アメーバあるいは鞭毛細胞と同様に、自然界では細菌・酵母・菌類を餌として食胞により取り込む。研究室で培養する際には、オートミールを与える。

変形体の最も大きな特徴の一つは、その運動（走性）にある。すなわち、変形体は、自分のおかれた環境の物理化学的な状況、餌の有無を判断し、より生存に都合のよい環境を求めて移動してゆくのである。

変形体が走性を示す要因には、化学物質、光、温度、直流電場が知られている。

たとえば、化学物質ではKCl、$CaCl_2$、$LaCl_3$といった塩を局所的に付加するとその個所からの忌避行動を見せ、$Th(NO_3)_4$、$Ca(H_2PO_4)_2$、KH_2PO_4には誘因される。グ

注3 粘菌の研究で有名なボン大学のWolfarth-Botterman教授の退官記念には学生が大講堂いっぱいにWのイニシャルを粘菌で象ったという[7]。

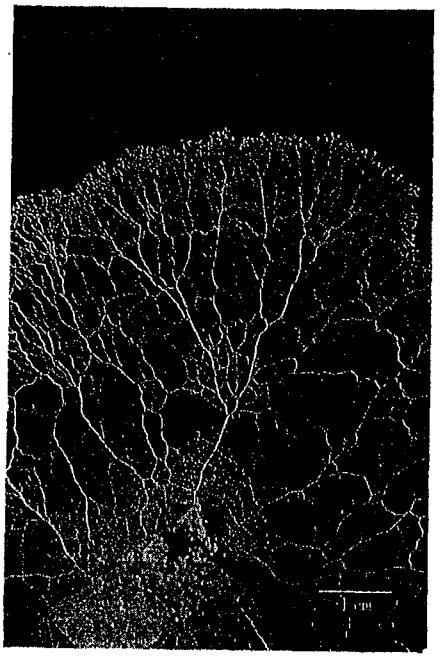


図1-3 寒天上を成長する
粘菌変形体[5]。

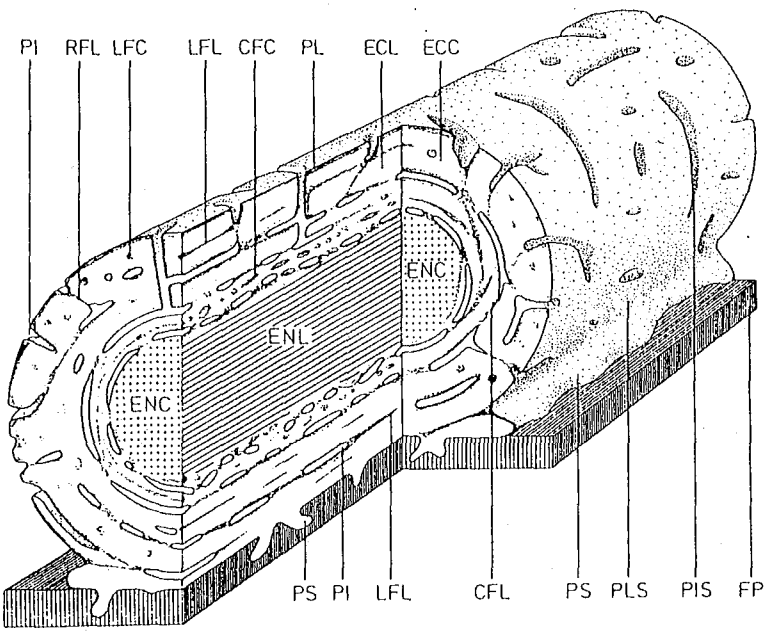


図1-4 変形体糸の模式図[6]。

ルコース、ガラクトース、マルトースといった糖には誘因されて集まるが、サッカロースからは逃避するといったことが知られている。さらに、各種のリン酸化合物に対しては正の走化性を示す[3,10,11,12,13,14]。

また、ある強さ以上の光を当てると、420-520nmの波長の光、720nmの近赤外光に対しては逃避行動を示し、680nmの赤色光には接近してゆく。赤色光は胞子形成を誘導し、逆に近赤外光は胞子形成を抑制する事から考えてもこれは粘菌にとって有利な行動であると考えられる。

温度に関しては、高温に対しては正の走性を示し、低温からは逃避することが知られている[15]。また、変形体を直流電場におくと、陰極側に移動することが知られている[8,16]。

このような行動は、変形体が、自らのおかれた環境の変化を認識することができるということを示している[17]。そして、変形体の局所的な刺激に対してそれが誘因刺激ならば、その部分へ集合し、忌避刺激ならば、その箇所から逃避するという走性を示す。しかし、その際に全体が協調して行動し、変形体が分裂してしまうことはない。変形体は、移動方向により構造の疎密、あるいは2次元的・1次元的の差はあるが、基本的に原形質の塊であり、分化した器官は持たず、高等動物のような神経系は備わってはいない。にも関わらず、このような局所的な刺激に対して全体が統一のとれた行動を行うという事実は、非常に興味深いが、その、局所環境の知覚→変形体内での情報の統合・環境勾配の認識→行動(移動)、という一連の機構の解明はいまだなされてはいない。この変形体の「移動」という語にも実はそれほどはっきりとした定義がなされてはいないように見える。すなわち、変形体の移動とは、変形体そのものが、動いていくのか、それとも、「移動」方向の前方が成長し、後方が退化していくのか、ということがはっきりしていない。しかし、いずれにしろ、変形体を構築する材料（栄養）を運搬するという意味においては、原形質流動が「移動」に重要な役割を果たしているといえる。

1.2.2 原形質流動

原形質流動が見られる生物のうちでも変形体のそれは最速の部類に入り、最大で1mm/sにも達する[18]。この原形質流動の最も大きな特徴は、それが、周期1-2分でその流動の方向が変わる往復流動を行っていることである[19-21]。

変形体糸内における原形質流動の速度分布を図1-5[22]に示す。1-5a図の分布を見ると、頭部が扁平化した回転放物体であり、中央部では、ゲルの塊のような状態で流動していることが分かる。これは、非ニュートン性流体が圧力差によって円断面をもつ菅の中を流れる時にとる速度分布と似ている。Kamiyaらは、2つの変形体を密閉した2つのセルに入れ、それらの変形体を別の変形体糸で接続し、一方の部屋の圧力を制御して、その変形体糸内の原形質流動を観測する、いわゆる複室法を考案した(図1-6)。そして往復流動が反転する際の流動が止まった瞬間に外部から圧力をかけ、その際に起きる流れが同じ流速分布をとることを示した（1-5b図)。これは、変形体糸内の原形質流動が、車軸藻に代表されるような、ゾル・ゲル界面で発生する”ズレ”の力によるものではなく、管の上流と下流の内圧の差によって生じる圧流であることを示している[22,23]。Kamiyaらは、同じく複室法を用いて、外部から流動を止めるように圧力をかけることで、この原形質往復流動を生じさせている圧力が、水圧差にして±15cmで振動していることをあきらかにした[24,25]。

1.2.3 変形体糸における自励振動現象[注4]

変形体糸を変形体から切り出して、下端に適当な荷重をかけて等張条件とし、鉛直に吊して湿度を高く保つと収縮・弛緩が起こりその長さが全長の1/10程度変化する、いわゆる自励振動現象が観測される（図1-7）。あるいは、変形体糸を張力計にセットして長さを固定し等尺条件にして、その張力を計測しても、その張力の振動が観測出来る（図1-8 [26,27]）。この変形体糸の自励振動の周期は1-2分程度であり、原形質往復流動の周期と同じである。すなわち、変形体糸の収縮・弛緩によって生じた圧力が、原形質流動を駆動する原動力であると推定され

[注4] 物理的にいえば英語でself-sustained oscillationと表記するが、生物関係の研究者の論文ではauto(-)oscillationとも書かれる。

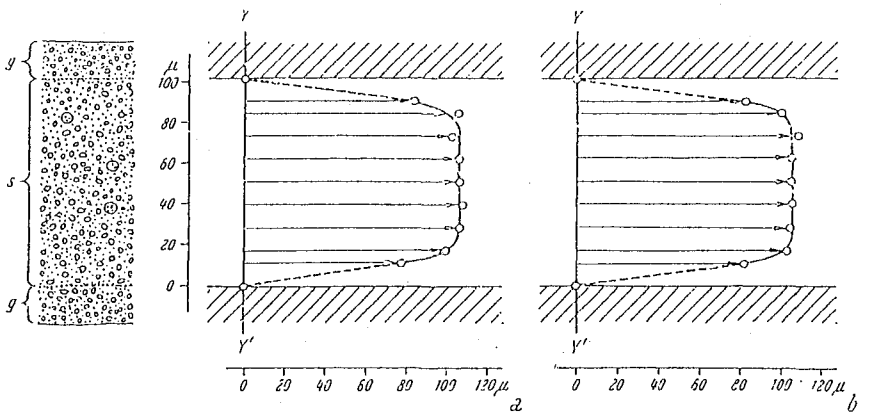


図1-5 変形体糸内の原形質流動[22]。a)変形体糸内で実際に観測された流動の流速分布。b)流動が停止している際に、外圧を加えて強制的に流動を起こした場合に見られる流速分布。

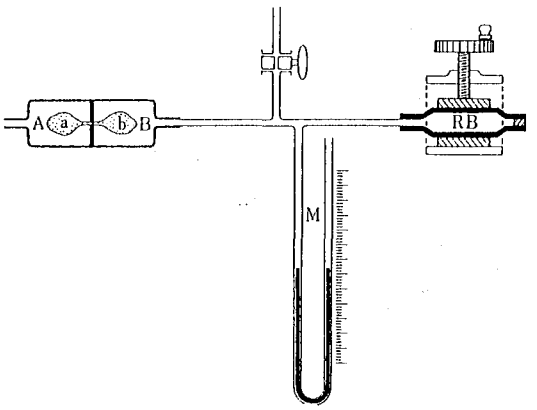


図1-6 複室法の実験装置[22]。AおよびBの二つの部屋に変形体をいれ、それらを別の変形体糸で結ぶ。人工的に片方の部屋の圧力を制御することが出来る。

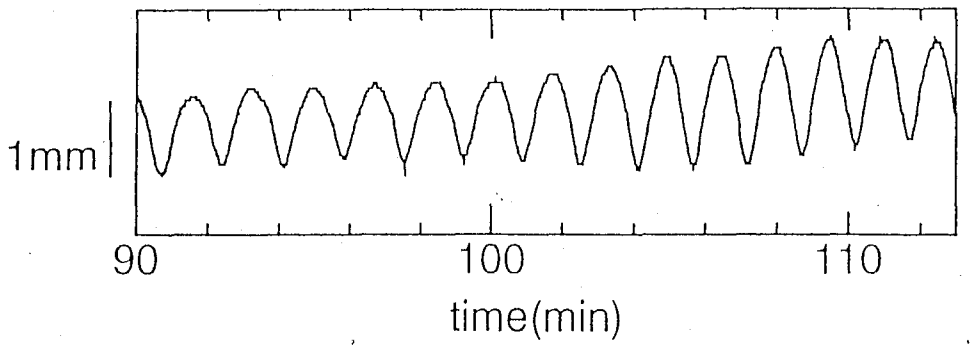


図1-7 等張条件下における変形体糸の自励振動

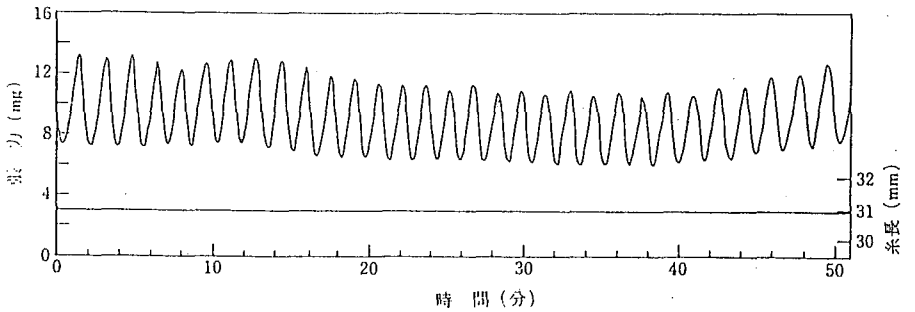


図1-8 等尺条件下における変形体糸の自励振動[26]

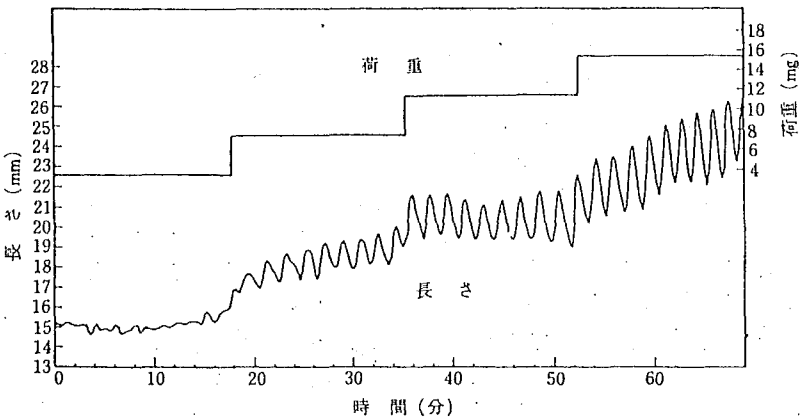


図1-9 等張条件下での変形体糸の自励振動[28]。変形体糸にかける荷重を段階的に重くしてゆくと、それに応じて振動振幅が大きくなるが、周期は変化しない。

る。したがって、この自励振動のダイナミクスを解明することが大変重要である。

Nagaiらは、変形体系の自励振動を等張及び等尺の両条件を瞬時に切り替えて測定する事の出来る装置を作成し、各条件での振動を調べた。

等張条件での荷重の変化に対する振動波形の応答が図1-9である[28]。変形体系の下端にかける荷重を段階的に重くしていくと、振動振幅が増してゆく。しかし、このとき、振動周期はほとんど変化しない。また、この荷重変化に対する応答は可逆的であり、荷重を軽くすると、逆に振幅は減少していく（図1-10、[29]）。図1-11は等尺条件下において変形体系を段階的に引っ張りその長さを変化させ、その張力応答を観測したものである[30]。変形体系を引っ張り長くすると、張力振動振幅が大きくなっている。このときもまた、振動周期は変化しない。

以上の応答は、変形体系という振動子は、単純な線形バネのようなものではなく、非線形な振動子であることを示唆している。かかる荷重が大きければ大きいほど、変形体系の収縮・弛緩振動の振幅が大きくなるという応答は、例えば急な斜面を変形体が登る際には、より強い力を出すという意味で、きわめて合目的的な応答であるといえる。しかし、このような荷重応答のメカニズムは未だ明らかにされていない。

1.2.4 変形体系におけるアクチン・ミオシン

変形体系の管状構造を形作っているゲルの主成分はアクチン及びミオシンというタンパク質であることが見い出されている[31,32]。

これは、様々な生物に見られるタンパク質であり、例えば、細胞骨格としても利用されているが、特に筋肉の収縮運動において力を発生するモータータンパク質としてよく知られている。このアクチン・ミオシンの相互作用により変形体系が収縮し、原形質ゾルにかかる圧力を生じさせている、というのが現在の定説である[31,33-35]。しかし、筋肉とは違い、変形体内ではサルコメアのような固定した構造は無く、アクチン・ミオシンが、実際どのように変形体系の中に配置され、そしてどのように変形体系を収縮・弛緩させているのかは今のところ明らか

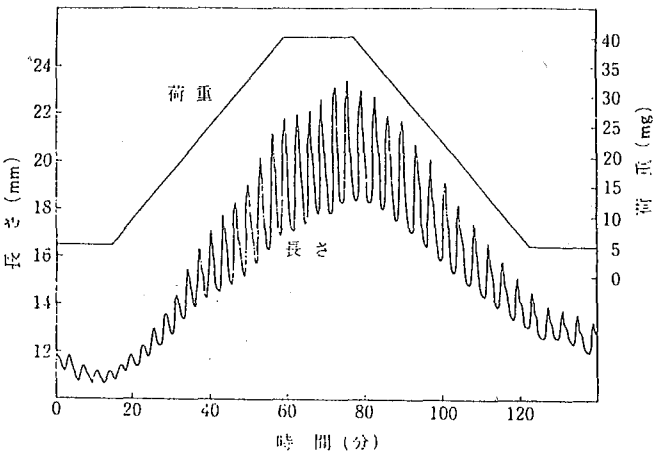


図1-10 負荷の変化に対する振動振幅の応答[29]。負荷の増減に対して振動振幅は可逆的に応答する。

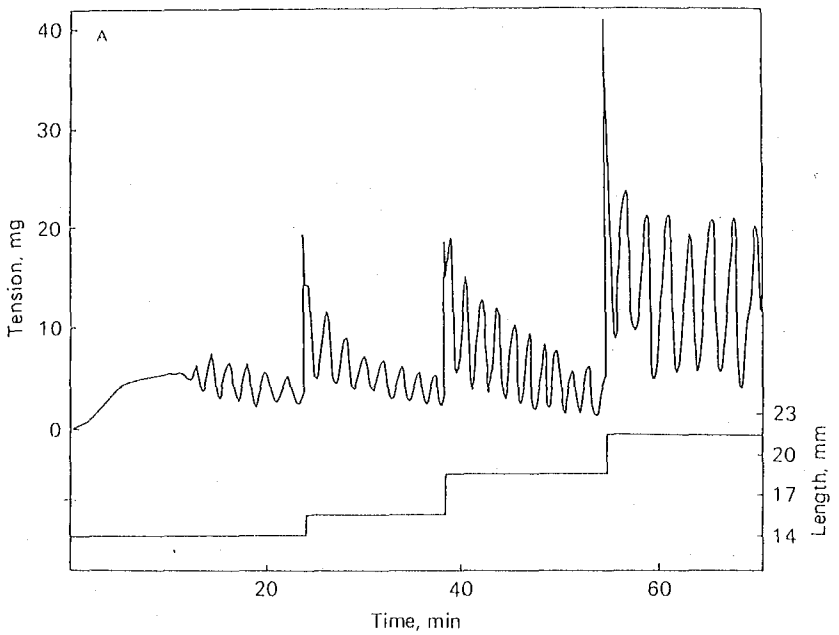


図1-11 等尺条件下での変形体糸の自励振動[30]。変形体糸を引っ張ると、張力振動の振幅は大きくなるが、周期は変化しない。

でない。しかし、アクチンのみに関して言えば、繊維状のFアクチンとして、変形体系の管壁の中に変形体系の長さ方向に沿って存在していることがわかっている[36]。

この、変形体系中のアクチン繊維が変形体系が振動を行っている際にどのような形態であるかということについて、大きく分けて2つの説がある。

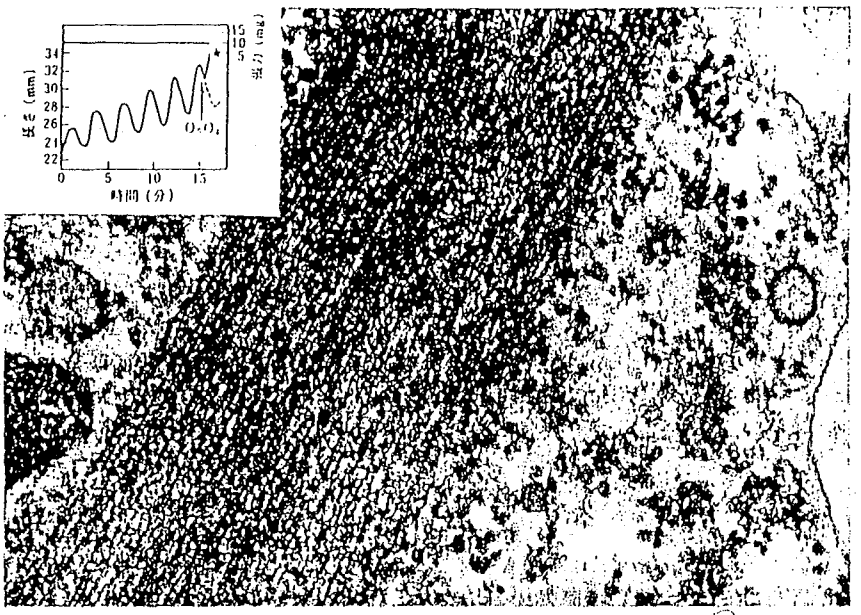
まず、以下にNagaiらの説を紹介する[30]。

図1-12は等張条件で自励振動している変形体系において変形体系が収縮を始めた所と、収縮しきって変形体系の長さが最小になった所で、それぞれ固定して電子顕微鏡でその構造を見たものである。この写真にとらえられている微少繊維がアクチン繊維であるということは、ヘビーメロミオシンと結合させると矢尻構造を形成すること、あるいは蛍光抗体法から判明している[37-41]。(a)の収縮し始めた所では繊維が一方向にきれいに揃っている様子が分かる。また(b)の収縮した変形体系の写真では、繊維が縮れ、方向性のない網状の構造をとっていることが分かる。これらの写真から、変形体系の自励振動においては、収縮・弛緩の各期間において図1-13のようにアクチン繊維が変化しているのではないか、と想像されている。

これに対して、Fleischerらの観察結果は若干異なる結果である[6]。彼らは、等尺条件下で張力を発している変形体系を観察し、張力の最大時でもマイクロフィラメントが平行に存在していることから、繊維が平行に滑り張力を発生しているのではないかと推定した。また、繊維の太さは変化しないことから、Hatanoの唱えた、アクチン繊維そのものがMg^{2+}によって収縮するのではないかというMg-polymer説[42]を否定した。そして、張力最大時に観測条件を等張条件に切り替えると、このマイクロフィラメントが消えることから、等張条件と、等尺条件の振動のメカニズムは異なり、等張条件では、アクチン繊維のG-F変換(重合・脱重合)が起きているのではないかと考えた。

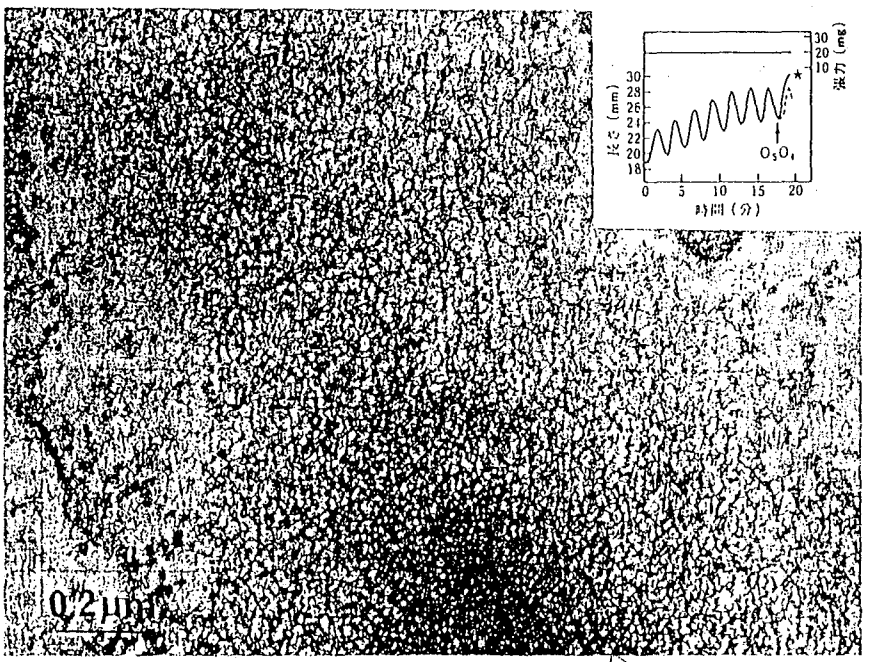
実際の粘菌変形体系の収縮時に、いずれの機構により実際に収縮・弛緩運動が起こっているかは議論の余地の残るところである（4.5を参照のこと）。

a



収縮期の変形体糸に見られるミクロフィラメント (mf) の束[32]
挿入図の矢印のところで固定。

b



糸の最短期における mf の集合状態[30]
挿入図の矢印のところで固定。

図1-12 等張条件下で自励振動している変形体糸のマイクロフィラメント[30]。変形体糸の長さが極大のときに試料を固定し、電子顕微鏡で観察すると、平行に並ぶフィラメントが見られる(a図)。長さが極小のときには、フィラメントが凝集している様子が見られる(b図)。

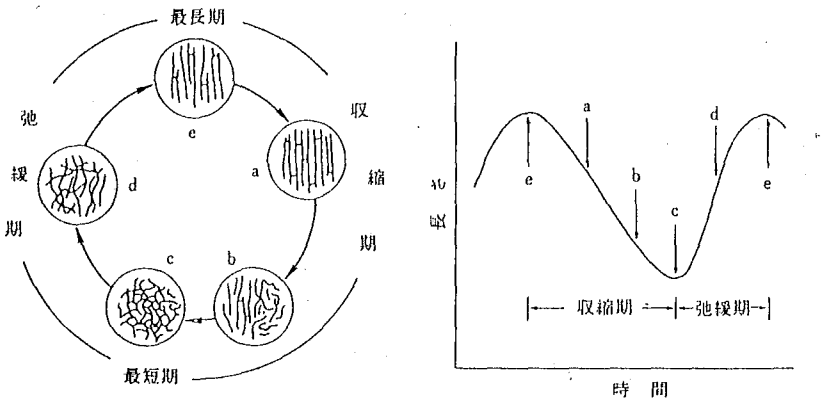


図1-13 変形体系の収縮・弛緩振動におけるアクチン繊維の形態変化の模式図[30]。

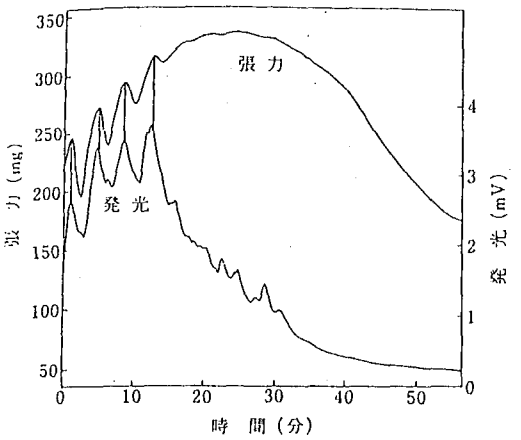


図1-14 透過化した変形体系の等尺条件下での振動と、外液中のルシフェリン・ルシフェラーゼの発光[44]。

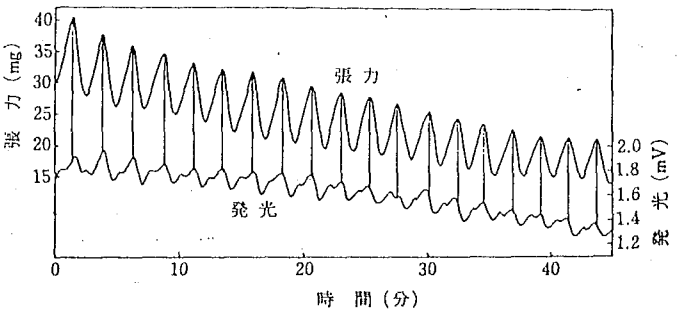


図1-15 変形体系内に顕微注射したルシフェリン・ルシフェラーゼの発光と、張力振動[44]。

1.2.5 変形体系における化学物質の振動

アクチン・ミオシンは、ATPの加水分解反応からエネルギーを取り出し、滑り運動を行うと考えられている。また、筋肉においては、Ca^{2+}が筋小胞体から放出されることにより収縮が開始されることが知られている。

そこで、非筋系の粘菌変形体でも、その振動現象の化学的な制御機構を調べるために、変形体系の自励振動と関連させて化学物質濃度が計測された。

1.2.5.1 ATP濃度振動

Yoshimotoらは、変形体を100℃の水で5分間熱処理してATPを熱抽出し、ルシフェリン・ルシフェラーゼで定量すると、変形体の全ATP濃度は平均0.5mMであったと報告しており、これはHatanoとTakeuchiの報告と一致する[43,44]。ところが、熱処理をせず、単なるホモジェナイズを行った試料のATPをルシフェリン・ルシフェラーゼで定量しても、その発光はきわめて少なく、10μM以下であった。すなわち、変形体中のATPは、なんらかの形で格納されており、通常原形質中に遊離しているATPは全ATP量の1/10-1/100程度に過ぎないのである。

この遊離ATP濃度と、自励振動の関係を調べたものが、図1-14である。変形体系をカフェイン、ヒ酸カリ、FLE-50(ルシフェリン・ルシフェラーゼ)、硫酸マグネシウム、PIPESを含む処理液に浸して表面の膜の透過性を増し、ATPが外液中に漏出するようにする。そして、張力振動とルシフェリン・ルシフェラーゼによる発光振動の時間変化を追うと、張力振動と発光振動は同位相であり、張力最大の時に遊離ATP量も最大となることが分かる。さらに、変形体系内部に対してルシフェリン・ルシフェラーゼ、PIPES、EDTAを含む溶液を顕微注射してその発光振動を観測したものが図1-15である。図1-14と同様に、張力振動とATP振動はほぼ同位相で振動している。この観測結果は、ATP振動を含む化学振動子[注5]が、アクチン・ミオシンの収縮振動に関与し、変形体系の自励振動を制御している可能性を示唆するものである。

[注5] 以下、本稿では自励的に化学物質の濃度・量の振動的変化を起こす機構を化学振動子と称し(例えばBZ反応系)、張力・長さ振動を起こす機構を力学的振動子と呼ぶ。両者の呼称を分けたのは、便宜上のものであって、粘菌変形体系においては、あるいは両者は不可分である可能性や、存在しない可能性もある。

ところが、張力振動を行っている変形体糸を急激に引っ張ると、1.2.3で述べたように、張力振動の振幅は増大するが、遊離ATPによる発光振動はまったく影響されていないように見える(図1-16)。これは、変形体糸の自励振動が、遊離ATP量の振動により制御されているわけではなく（振動は単に消費されたATP量を表す）、力学的振動子のみの応答である可能性を示唆している。

1.2.5.2 Ca^{2+}濃度振動

先に述べたように、アクチン・ミオシン系がCa^{2+}で制御されている例は多く、粘菌のアクトミオシン系にもCa^{2+}感受性があることが知られている[45,46]。また、フラグミン等のCa^{2+}関連物質も多数発見されている[47]。

変形体中で、Ca^{2+}の濃度が周期的に変動することを指摘する報告はあったが[48-50]、運動と同時計測を最初に行ったのは、Yoshimotoらである[51]。彼らは、変形体糸をEDTA、カルシウムイオノフォア、エクオリン、PIPESを含む溶液に浸して原形質のCa^{2+}を外液中に漏出させ、エクオリンによる発光振動と、張力振動を同時計測しその時間変化を調べた(図1-17)。これを見ると、Ca^{2+}による発光振動は張力振動と逆位相で振動している。ATP同様、Ca^{2+}を貯蔵する微小器官が変形体に存在することが知られており[49,52,55]、このCa^{2+}振動は変形体内の遊離Ca^{2+}量を反映していると考えられる。そのため、この結果は、Ca^{2+}がアクトミオシン系の張力発生を阻害する働きをすることを示唆している。

1.2.5.3 その他の化学物質振動

ATP、Ca^{2+}のほかにも多数の化学物質、例えばNADH[56]、H^{+}[57]、cAMP、GMP、cGMP[58-60]、フォスファチジル酸、フォスファチジルエタノールアミン[8]の振動が報告されている。これらは、生体内においてエネルギーを得る機構に関与する補酵素、情報伝達物質、生体膜の構成要素として知られている。また、pHの振動も報告されており[61]、変形体内ではあらゆる物質濃度が振動しているのではないかとも思える。

粘菌における化学振動子のモデルを構築して、アクトミオシン系の収縮振動、

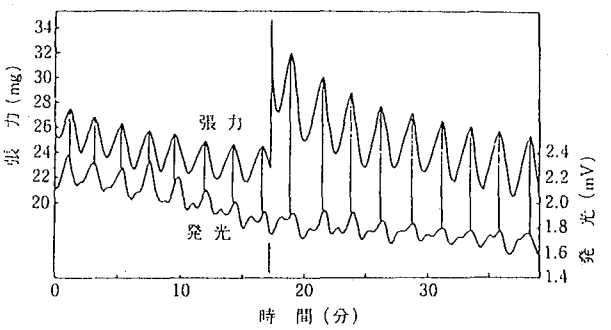


図1-16 引っ張りに対する張力振動の応答とATP振動[44]。変形体糸を引っ張り伸ばすと、張力振動の振幅は大きくなるが、ATP振動は影響を受けない。

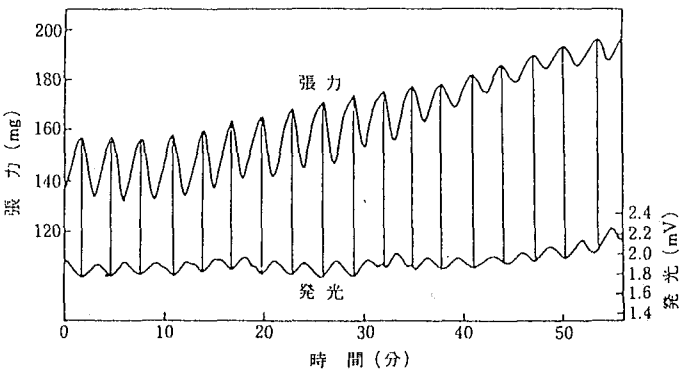


図1-17 Ca^{2+}イオノフォアで処理した変形体糸の等尺収縮と外液のエクオリンの発光[51]。

及びマクロな運動を解明する試みがこれまでにいくつかなされているが、これらの化学振動を統合して説明するには至っていない[62,63]。

1.2.6 変形体系における同期化現象

変形体が個体として移動するためには変形体各部の振動が協同的でなければ秩序のとれた行動は不可能である。この挙動において重要な役割をしていると考えられる変形体系はどのような動的性質を持つのであろうか。

YoshimotoとKamiyaは以下のような変形体系の自励振動における研究を行い、同期化現象についての注目すべき事実を報告している[27,64-66]。変形体から変形体系を切り出し、等張条件下で長さの自励振動を観測する。その際、変形体系の側面に指標をつけ、指標で分割された各部分の長さの振動を同時に計測する(図1-18)。すると、切り出してから10-20分後に各部分は振動を開始するが、この時、振動の位相に注目してみると、振動開始時には位相が揃っておらず、また周期もばらばらである。しかし、時間が立つにつれ、周期も次第に安定し、位相も揃ってくる(図1-19)。

図1-20は、等尺条件下で定常な張力振動を行っている変形体系を、その糸の途中で瞬間的に固定し、部分的な張力を計測してみたものである。張力を計測する部分の長さを変化させる前後での、張力振動の振幅・位相をみてみると、まったく変化がなく、この変形体系では、定常な振動を行っている際、各部が同期して振動していることが分かる。

さて、このような各部の同期化を生じさせる情報の媒体としては何が考えられるであろうか。まず原形質流動であるが、定常な自励振動を行っている変形体系では各部はほぼ同期して振動しており、位相差がなければ流動が生じないことから考えると、原形質流動の可能性は低い。NakagakiとUedaは、複室法により、外から往復流動を止めるように振動外圧を加えて流動を止めると、2つの変形体の部分の厚み振動の位相差が大きくなり、流動を駆動しようとする圧力が高まることを報告している(図1-21[67])。しかし、実際には流動は起きていないため、位相差形成が原形質流動以外の媒体で行われる可能性を指摘し、その候補として神経系のような膜電位と、粘弾性体による力学的な結合をあげている。

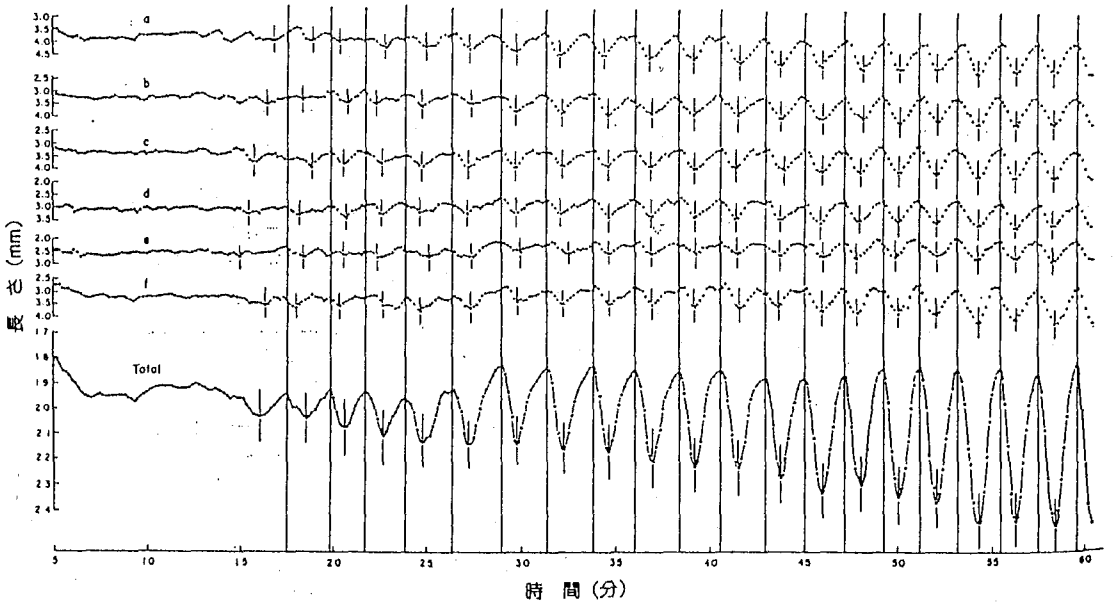


図1-18 変形体糸の自励振動形成における同期化現象[64]

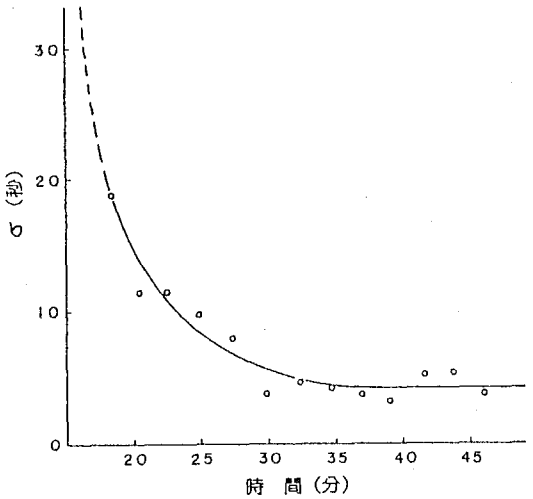


図1-19 自励振動形成過程における波形の谷の位置の標準偏差[64]

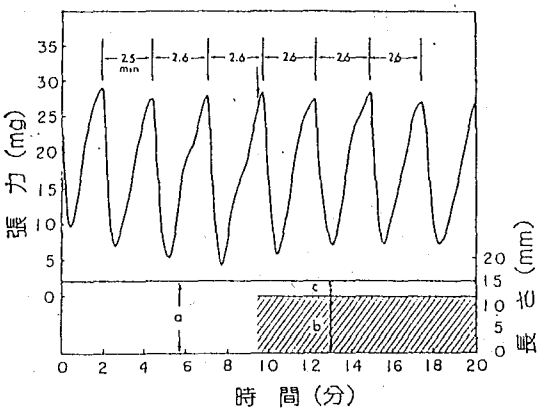


図1-20 等尺条件での自励振動の定常状態での自励振動[64]。変形体糸を途中でつまみ、長さを変えても、振動の位相・振幅は変化しない。

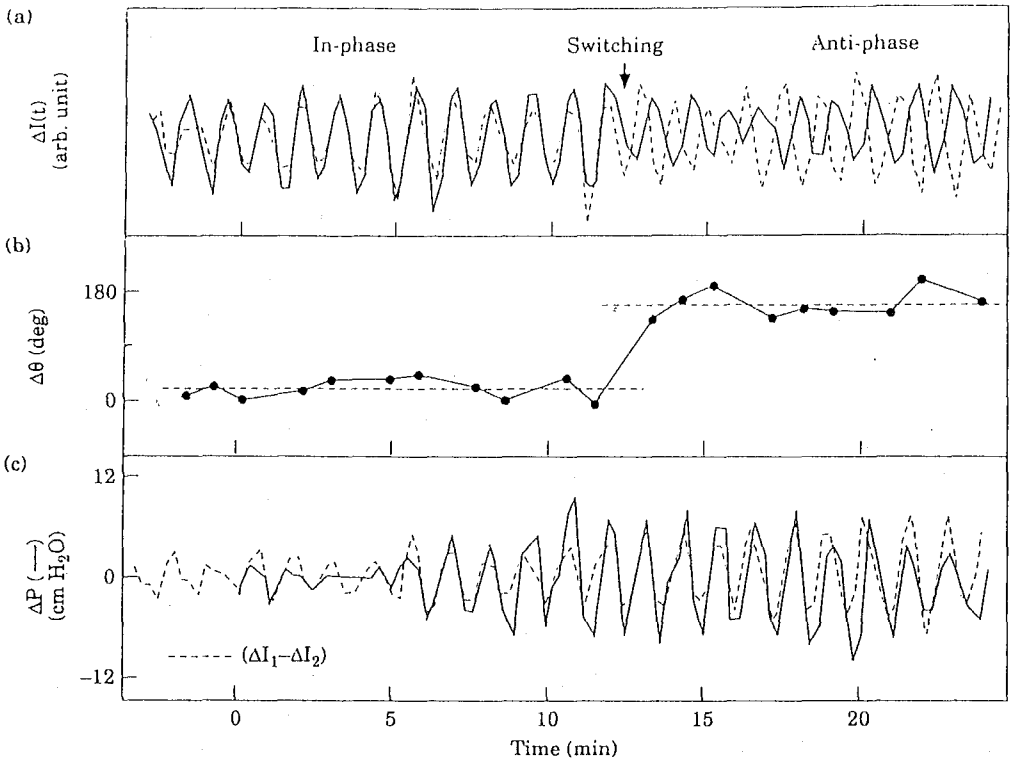


図1-21 原形質流動の阻害による厚み振動位相の反転[67]。始め複室の二つの部屋の変形体の厚み振動は同期しているが、時刻0で圧力をかけて原形質流動を阻害すると、厚み振動の位相が反転する。

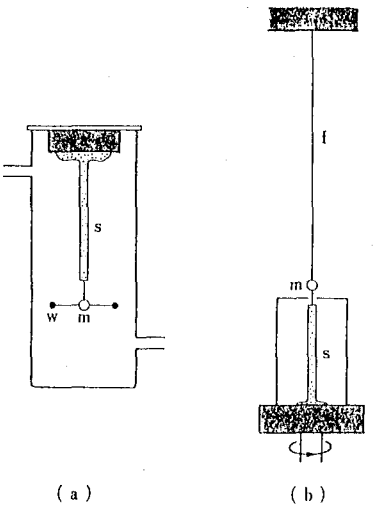


図1-22 変形体糸の粘弾性の二つの測定方法[73]。

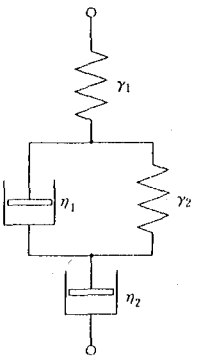


図1-23 変形体糸の粘弾性モデル[73]。

粘菌の変形体では流動にともない異なる2点間の電位差が変化することが古くから知られており[68,69]、また、その膜電位が振動していることも報告されている[70,71]。しかし、変形体で計測されている膜電位は、伝播せず、非常に短い距離で減衰してしまうので、情報伝達手段としては不適当である[72]。

1.2.7 変形体系の粘弾性

変形体系における情報伝播の手段として、力学的振動子が粘弾性的な力で相互作用する可能性が考えられる。

Abeは、変形体系を用いて以下のような2つの方法で変形体の粘弾性を測定した(図1-22、[73])。まず、1つめの方法は、変形体系を鉛直に吊し、糸にねじれを与えてその減衰振動を観測する方法である。減衰振動曲線から周期及び、対数減衰率を測定することで、剛性率γと粘性ηを求める事が出来、それぞれ2.8×10^3 N/m^2、4×10^3P(ポアズ)という値を得た。Norrisは変形体系に細いガラス針を差し込み変形体系の伸びとガラス針のたわみを測定することで$9\times10^3N/m^2$というヤング率を得ているが、一般に$E=3\gamma$が成り立つことを考慮すると$\gamma=3\times10^3N/m^2$であり、これはAbeの値とほぼ一致する[74,75]。2つめの方法は、変形体系をガラス繊維に吊し、変形体系の下端をまわして上端のねじれを計測する方法である。トルクに対する応答曲線から、Abeは変形体系が図1-23のような4要素モデルで近似できることに言及している。この場合、$\gamma1$と$\gamma2$は約$5\times10^3N/m^2$であり、第一の方法で得た値とよく一致するが、$\eta1$と$\eta2$は10^6Pとなり、10^3倍となっている。これは、第一の方法のような動的な方法では、チキソトロピーのために粘性が低下するためではないか、としている。

1.2.8 変形体の環境応答における原形質流動の役割

1.2.2で原形質流動は変形体系の自励振動により発生する受動的な流れであることを述べた。しかし、変形体の移動には原形質の流動が不可欠である。その役割

はどのようなものであろうか。

2本の独立に振動を行っている糸状の変形体を別の変形体を介して接続すると、二つの糸は同期して振動するようになる(図1-24)。ところが、この接続部分の原形質流動を、外部から往復流動を妨げるように圧力振動を加えることで阻害すると、振動の同期がとれなくなり、圧力をかけることを止めると再び同期を始める。これは、この2本の変形体の同期化には原形質の流動が関わりをもつのではないかと推測される。

変形体を誘因物質で刺激すると、その厚み振動の振動数が高くなることが知られているが、Miyakeらは、忌避物質を変形体に局所的に付加した際に刺激部位と非刺激部位の厚み振動を計測し、刺激情報が伝わる速度を計測したが、流動を阻害するとやはり振動数変化は伝わらないことを報告している(図1-25、[76])。

これらの実験事実から、長距離での同期化には、原形質流動が必要であるということが推測出来る。次に問題となるのは、原形質流動において「何」が同期化情報を運搬するのか、ということである。YoshimotoとKamiyaは外部からかける圧力振動の周期をいろいろ変化させて、強制的に原形質往復流動の周期を変化させても変形体糸の収縮リズムには変化がなかったと報告しており、彼らは往復流動の周期が情報を伝えるのではなく、流動で運ばれる化学物質が同期情報を伝えるのではないか、と推測している。

以上のように、変形体のより長距離の部分間相互作用には、原形質流動が関与している可能性が高いといえる。

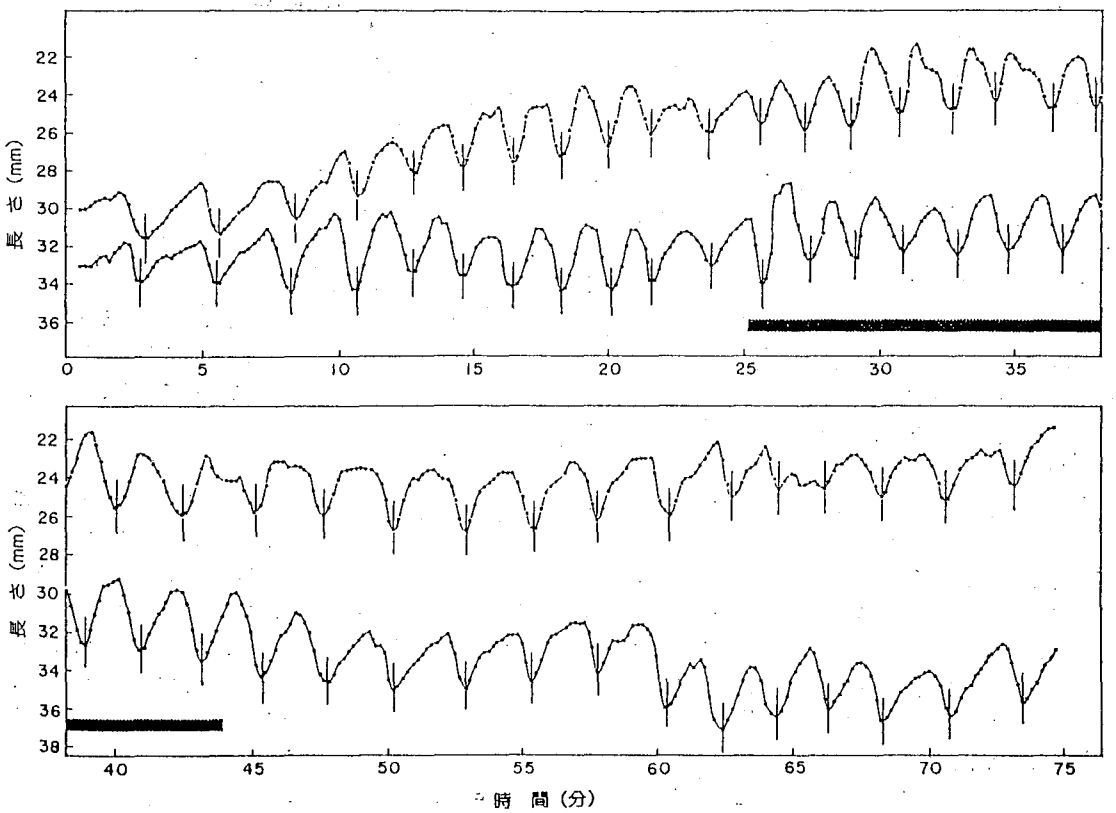


図1-24 変形体を介して接続された2本の変形体糸の振動[66]。2本の変形体糸は同期して振動しているが、圧力をかけて接続された部分の流動を阻害すると(図中の黒線)、位相が乱れる。

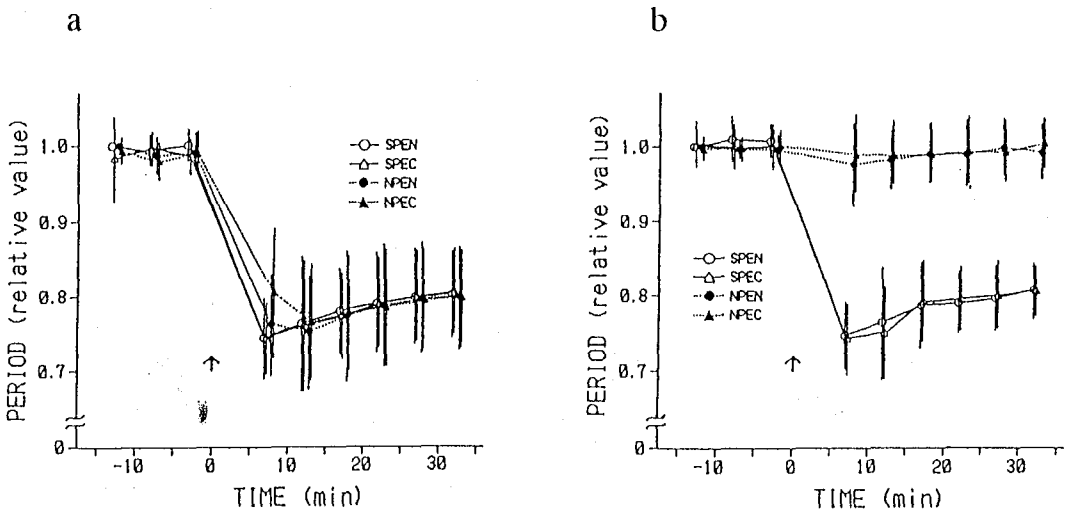


図1-25 変形体の局所的な誘因刺激に対する厚み振動の応答[76]。変形体にグルコースを局所的に与えると、刺激部位(SP)及び非刺激部位(NP)の外質(EC)及び内質(EN)の厚み振動周期は短くなるが(A)、空気を注入して原形質流動を阻害すると非刺激部位の周期は応答しない。

1.3 本論文の構成

本論文では、変形体糸の自励振動を研究対象とした。本稿の構成は、以下のとうりである。まず、第2章において、自励振動の形成過程及び温度・湿度変化に対する過渡応答を観測するための測定装置・方法について述べる。また、自励振動に伴う原形質流動の観測系についても述べる。次に、第3章において、実験結果について述べる。ここでは、自励振動形成過程の負荷依存性、及び、温度・湿度変化に対する過渡過程の際に見いだされた非対称な応答について報告する。また、自励振動と原形質流動振動を同時観測した結果について述べる。以上の実験結果を第4章において考察する。ここでは自励振動の負荷依存性と温度・湿度に対する過渡応答が一つの力学モデルで統一的に説明出来ることを示す。また、自励振動の形成に伴い原形質往復流動が形成される過程を検討する。さらに、自励振動の観測で見い出された波形の非対称性についても議論する。そして第5章において本研究を総括する。

2. 実験材料及び実験方法

2.1 粘菌の培養

粘菌の培養法にはいくつかの方法がある。

生化学的な実験に用いる際には、粘菌を無菌状態に保つ必要があるので、栄養を含んだ無菌の液体培地で振盪培養を行う[77,78]。この場合、変形体は微小な球形をしており、ミクロプラスモディウムと呼ばれる。無菌に保つ必要がない場合は、湿らせた濾紙上に変形体をはわせる[79]。

本研究では、比較的大きい変形体糸を扱い、かつそれを加工する必要があるので、寒天上で培養する方法を用いた。まず粘菌変形体の培養地として、直径30cmの大きさのシャーレの中に蒸留水で作成した1%の寒天培地を作る。次に、この上に濾紙の上でスクレロチウム状態となっている粘菌を濾紙ごと置き、水で適度に湿らす。湿度を保つために、シャーレにふたをして、気温を20度に保った暗室の恒温漕の中に保管する(粘菌の生育には26℃が最適であるという実験結果もある。15-29℃の間ならば成長が可能である。[80])。すると数時間の後にスクレロチウム状態が解かれ、粘菌変形体がシャーレに広がっていく。粘菌変形体には餌としてオートミールを与えるのがよいとされている。シャーレ上に広がった粘菌変形体に接触するようにオートミールを置くと、変形体はオートミールに集まってこれを摂取し、増殖してゆく。

寒天の劣化や、かびの発生等の問題を考えると、一つのシャーレで粘菌変形体を飼育する期間は１週間以内にするべきであり、それ以上の期間に渡り、変形体を培養する場合は、新たな寒天培地に植え替える。スクレロチウムから培養するよりも、植え替えを行う方が、成長が速く、実験には都合がよい[注1]

スクレロチウム製作のために、大量に粘菌を培養する場合は、上述のように寒天培地ではなく、湿らせた濾紙を内側に巻いた蓋付きプラスチックバケツを培地とする。バケツの底にオートミールと変形体（あるいはスクレロチウム）をおくき、成長して壁に這い登ってきた変形体を濾紙ごと切り取りスクレロチウムを作る。

長期間に渡って粘菌を保存したい場合には、スクレロチウム状態にして保存する。スクレロチウムを作るには次のようにする。粘菌変形体を、構造をなるべく

[注1]本研究室では、1cm/h程度の速さで成長するのが観測されたが、条件がよければ5cm/h以上の速さで成長=移動するのが観測されるという[80]。

崩さないようにして漉紙の上にへらで掻き集める。その漉紙を水でやや湿らせ、暗室中で徐々に乾燥すると、約１日で変形体はスクレロチウムとなる。スクレロチウムは環境の変化に強く、この状態で乾燥した暗室に保管すると約２年間の保存に耐え得る。

2.2 自励振動の形成過程

ここでは、変形体から変形体糸を切り出してから自励振動が形成していく過渡過程を調べるための実験手法について述べる[81-84]。

2.2.1 変形体糸の採取

等張条件での粘菌変形体糸の自励振動を観測するために、変形体から変形体糸を切り出す。変形体は、1.2で述べたように糸状の部分と成長しているシート状の部分が分化しており、この糸状の部分から長さ約1-2cm、直径数百μmの変形体糸をメスで切り取る。変形体糸の切り口からは少量の原形質ゾルが流れ出すが、すぐにゲル化して固まる。シャーレで培養する際に、２カ所に餌を置くと、通常見られる一方向に成長している最中の扇形ではなく、2個所の餌の間で丈夫な枝が生成し、実験に必要な変形体糸を得ることができる。

2.2.2 等張条件での自励振動の観測

基本的には、採取した粘菌変形体糸を鉛直に吊し、下端に任意の重さの荷重をかけることで収縮・弛緩の振動現象は観測される（図2-1）。

変形体糸に懸ける荷重は、銅製のものである。変形体は、この振動とともに、ねじれ[85,86]を示すので、この影響が取得データに加わらないようするために、重りは円形にする。このようにすれば、粘菌がねじれても横から見た場合、荷重はほぼ水平の線に見える。変形体は、乾燥すると死滅してしまう。そのため変形体糸は、下部に蒸留水を入れ濾紙を内側に巻いて密閉して飽和蒸気圧を保ったガラスセル（容量150ml）内に吊す。このセルは、温度を一定に保つために、恒温装置（ヤマト科学、CTR-220 & CTE-220）で水温を任意の温度にコントロールした水槽に浸されている。セルの内側には、変形体糸が観察しやすいよう曇止め（界面活性剤）が塗ってある。変形体糸の各部分の運動をより詳細に調べる場合は、変形体の任意の箇所にマーカーをつける。

自励振動する変形体糸の様子はビデオカメラ(Victor、GX-N7)で撮影し、ビデオレコーダーに記録する。それと同時にその映像は画像処理ボード(Photron、FRM1-

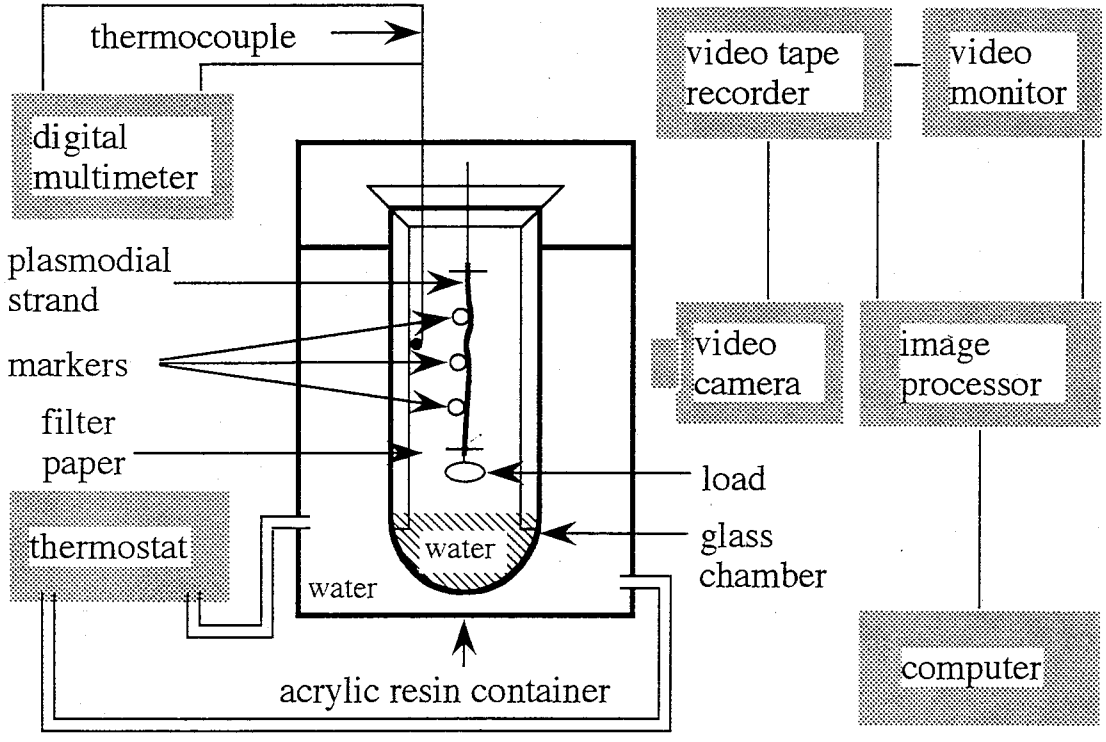


図2-1 粘菌変形体糸の等長条件での自励振動を観測するための実験装置。

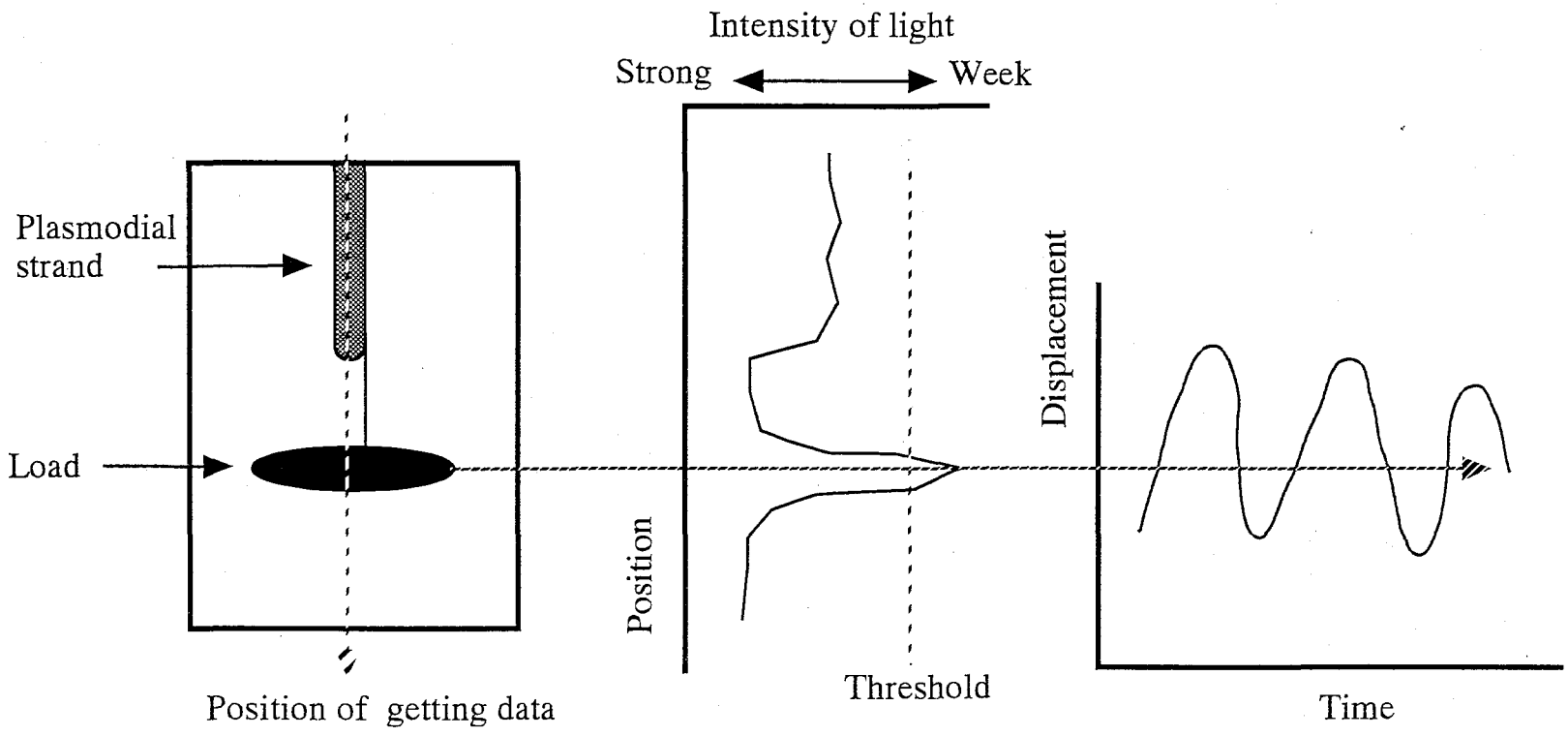


図2-2 粘菌変形体糸の長さの取得。自励振動を撮影した画像において、変形体糸に吊るした重り、あるいは変形体糸につけたマーカーの映像の光強度は周囲(バックグラウンド、変形体糸)の光強度に比べて弱い。そこで、ある閾値と交わる位置を重り、あるいはマーカーの位置とする。コンピューターに取り込んだ変位から実際の長さ変化を算出するために、あらかじめ映像の倍率と変形体糸の全長を計っておく（変形体の全体が画面に写っている場合は全長を計っておく必要はない）。

512またはInterface、AZI-5503)を取り付けたパーソナルコンピューター(NEC、PC-9801VM)及びモニターにも送られ、画像から計算した変形体系の変位は、自動的にパーソナルコンピューターに記録される（図2-2）。

2.2.3 張力の測定

変形体系の張力を測定するための装置を図2-3に示す。変形体系は水で湿らせた濾紙を内側に貼って湿度を保ったアクリルセルに吊す。変形体系の下端を張力計(日本光電、TB-68184)に固定する。変形体系の発生した張力は張力計で計測され、張力計用アンプ(日本光電、EF-601G)を通してペンレコーダに記録する。アクリルセルはXYZ軸ステージによってその位置を変化させる事が出来る。

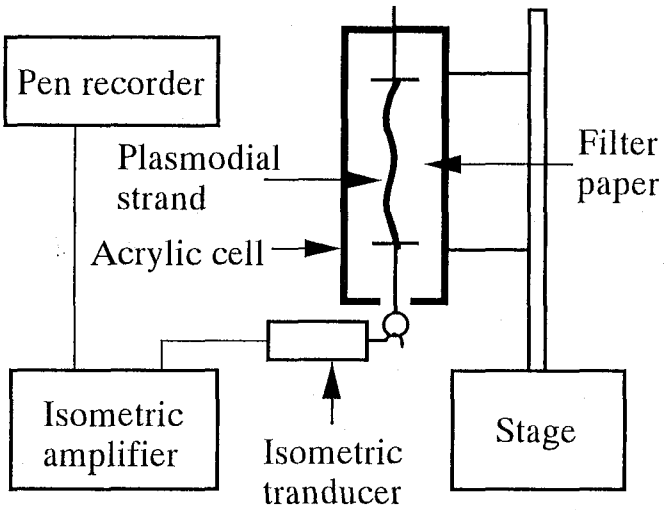


図2-3 粘弾性を測定するための装置。

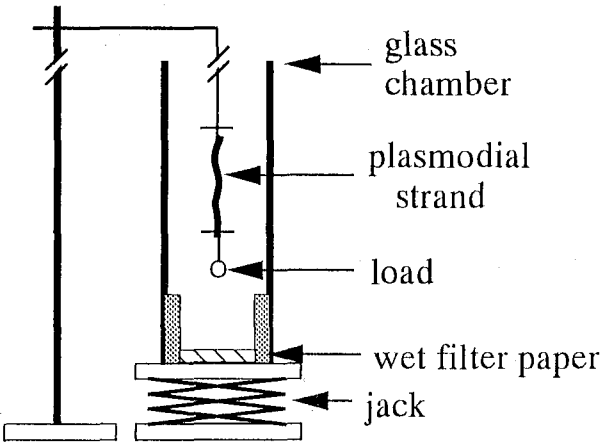


図2-4 変形体糸に対して湿度変化を
与えるための装置。

2.3 温度・湿度変化に対する過渡応答

ここでは、定常的な自励振動を行っている変形体系に対して、温度や湿度といった外部環境のパラメーターを急激に変化させ、それに対する自励振動の過渡的な応答を観測するための実験装置・方法について述べる[87-90]。

2.3.1 温度変化に対する過渡応答

変形体系の自励振動の温度変化に対する応答を見る場合、実験方法・装置は2.2.1、2.2.2と共通である。ただし、過渡応答を調べる場合、急激に温度変化を行う必要があるため、変形体を吊すセルを容量10mlのものに変え、恒温槽もより小型のものを用いる。恒温槽の水圧は大きくなるので、観測に支障を来さないよう密閉して空気の混入を防ぐ必要があるが、メンテナンスのために、蓋はポリ塩化ビニル（小林製薬、タフグリップ）で固定し、取り外しが可能な構造になっている。また、恒温装置は温度変化の速度等がプログラム出来る機種（ヤマト科学、CTR-42WS & CTE-42WS）を使用する。2度の温度差を1分以内に得られるよう、またその際、オーバーシュート、アンダーシュート、ハッチングがおきないようプログラムする。

また、変形体系を吊しているセルの内部の温度も同時に計測する。セル内部には、その温度を計るために、Cu-Constantan熱電対が挿入されていて、セルのガラス壁面に熱伝導性のよいコンパウンド（信越シリコーン、オイルコンパウンドG-746）を用いて付着させている。熱電対の電圧は、デジタルボルトメーター(ADVANTEST、TR6847)で計測され、GPIBボードを経由してパーソナルコンピューター(NEC、PC-9801VMあるいはVX)に記録される。熱電対の起電力はあらかじめ計測しておき、これを用いて電圧を温度に変換する。

2.3.2 湿度変化に対する過渡応答

湿度変化に対する変形体系の自励振動の応答を見る場合は、図2-4のようなセルに変形体系を吊す。この場合、変形体系のさらされる温度は実験室の温度であり、これはエアーコンディショナーで一定に保つ。変形体系は一端をスタンドに

固定され、吊り下げられている。セルの上部は開口しており、鉛直方向に湿度勾配を形成するためにセルの下部に蒸留水を入れ、濾紙を内側にまく。セルは、高さを変化させ変形体系に湿度変化を与えるために、ジャッキの上に乗せられている。セル内の湿度分布はあらかじめ湿度計（HANNA INSTRUMENTS、HI-8564）で計測しておく。

2.4 原形質流動

第1章で述べたように、粘菌変形体の移動(成長)には、原形質流動が本質的な役割を果たしている。そこで、変形体系の管壁の収縮・弛緩振動と原形質流動を同時計測し、その往復流動の形成過程について調べた[91]。

2.4.1 変形体の準備法及び実験装置図

流動を観測するための実験装置が図2-5である。倒立顕微鏡（オリンパス、IX-70）のステージ上で観測を行うために、10×10×2cmのセルに１％の寒天を厚さ５mm程度敷き、その上で粘菌を培養する。観測に都合のよい細い変形体糸を得るためには、あらかじめ他のシャーレで培養しておいた変形体から１mm^3程度の量の変形体を掻き取り寒天上にを置くとよい。これを恒温培養槽に1日ほど置くと、細い枝状の変形体が成長する。これを倒立顕微鏡上に置き実験に用いる。

変形体は、微小電極作成器（NARISHIGE、PN-3）、砥ぎ器(NARISHIGE、EG-6)を使用して作成したガラスマイクロニードルおよびマイクロマニピュレータを用いて加工し、顕微鏡に接続したモニターの視野に収まる大きさにする（変形体糸のサイズはおおよそ長さ500μm、直径50-100μmである）。変形体の映像は、CCDカメラ(NEC、TI-23A)を通してモニターと同時に8mmビデオデッキ（SONY、CVD-1000）に送られ、記録される。

観測中は、寒天が乾燥して厚さが変化するのを防ぐために界面活性剤を曇止めとして塗った蓋をしておく。

観測終了後、画像取り込みカード(MATROX、METEOR)を備えたパーソナルコンピュータ(GATEWAY2000、P5-200)を用いて、ビデオテープに録画された映像から変形体糸の直径変化の時系列を自動計測する。変形体の画像は20倍の対物レンズを用いて取り込んだ。その結果、画像取り込みカードを介して数値データとして粘菌を見た場合、1pixel=1μmの分解能となり、例えば全長500μmの粘菌ならば、500点の同時計測が可能であった。そして、このシステムでは、100点/sのデータ取り込み速度が実現された。

また、原形質流動の流速は、画面上の流動の様子から、手動計測した(図2-6)。

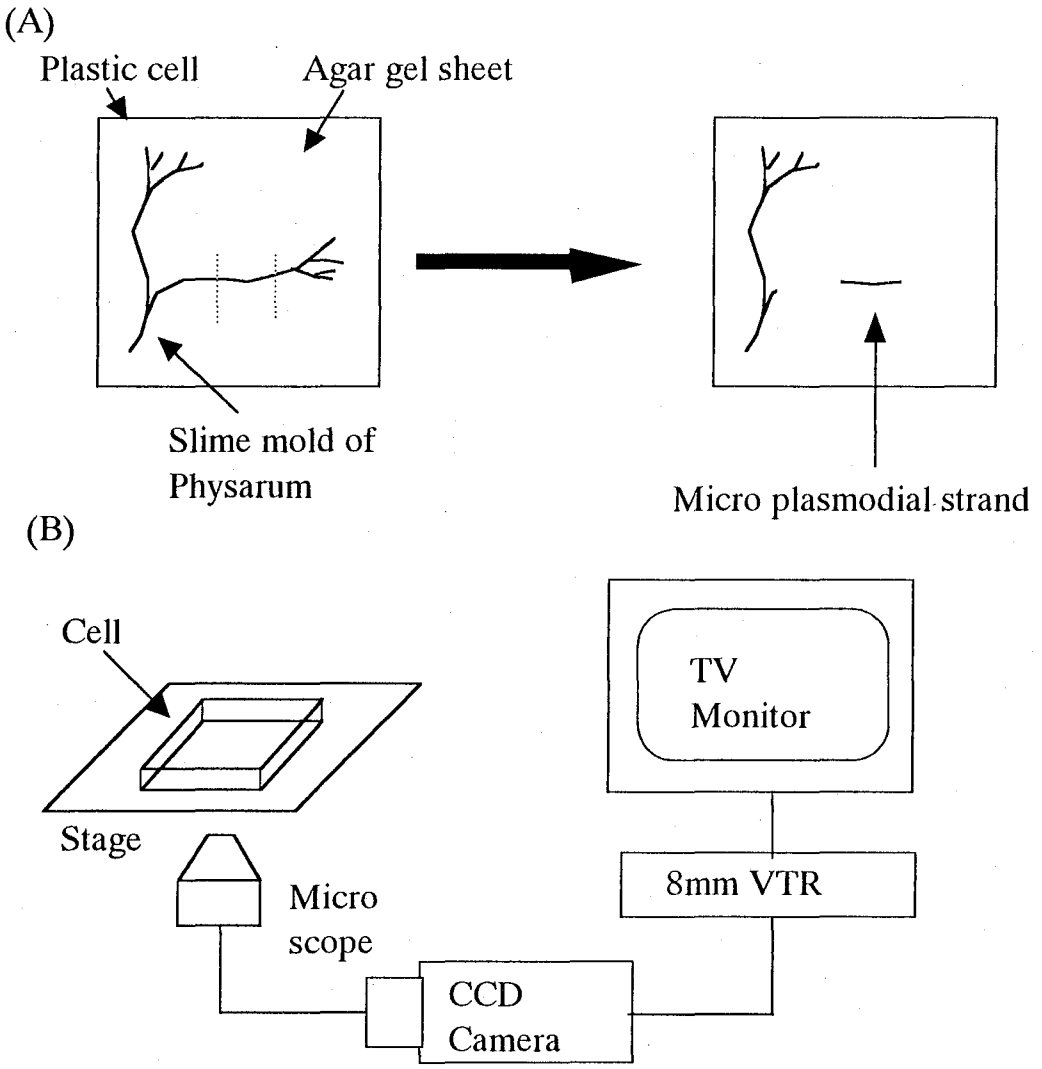


図2-5 原形質流動と管壁の振動を観測するための実験装置図。(A)セルの上にをはっている変形体から、観察に都合のよい大きさの変形体糸を選び出し、ガラスニードルで切り出す。(B)観測系。倒立顕微鏡の上にセルをのせ、CCDカメラを通じて8mmVTRに映像を記録する。

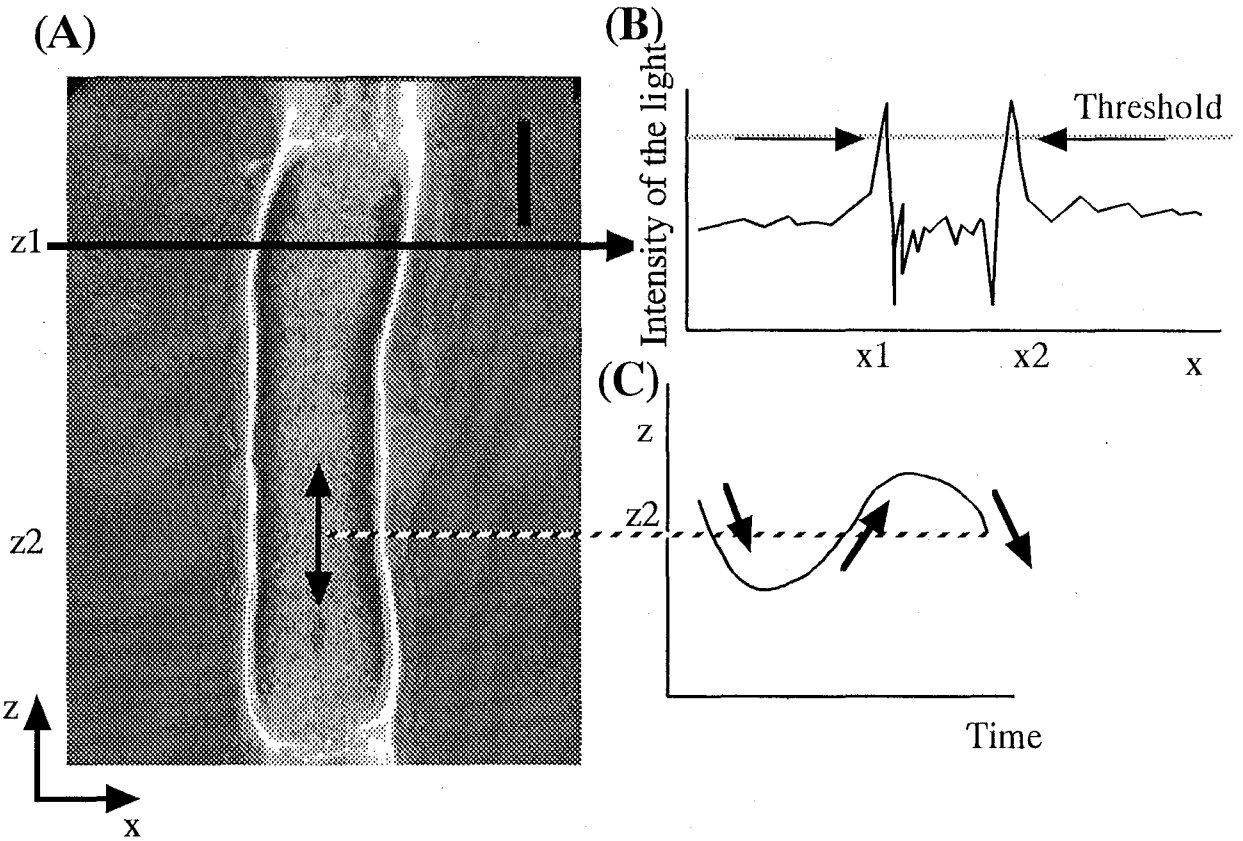


図2-6 微小変形体糸の管壁の太さの振動の取得及び原形質流動の速度の取り込み。(A)の変形体糸の位置z1における管壁の太さを計る場合には、横断面の光強度を取り込む(B)。適当な閾値と光強度曲線が交わる位置x1、x2の差をz1での太さとする。位置z2での原形質流動の速度を計る場合は、まず、原形質流動に伴って流れる原形質内の顆粒をコンピューターのディスプレイ上でマウスを使って追跡し、その軌跡を取り込む(C)。その軌跡から、z2における傾き、すなわち流速を求める。写真(A)中のバーは100 μm。

3. 結果

3.1 自励振動の形成過程

3.1.1 形成過程の挙動

図3-1の(A)は粘菌変形体糸自励振動の形成までの過渡過程である。
変形体糸は鉛直に吊しているので、変位は上から下へ向かう方向が変形体糸の弛緩する方向であり、逆に下から上へ向かう方向が収縮する方向である。これ以降の変形体糸の自励振動の時系列を表す図は全てこのように表示する。

形成過程を時間に沿って見ていくことにする。まず、変形体から変形体糸を切り出し鉛直に吊すと、振動はせず、単に収縮していく。そして、約20分後に振動を開始し、次第に振動の振幅が大きくなっていく。その後、55分頃に振幅の成長は止まり、安定した定常状態となる。変形体糸の自励振動の波形は、明らかに非対称であり、収縮過程の周期のほうが長い。このことについては、4.5で言及する。次に、この振動の成長していく過程における振動の振幅・周期の時間変化をプロットしたのが図3-1の(B)である。これを見ると、振幅の増大とともに、周期が次第に短くなっていき、やがて定常になることがわかる。

さて、変形体全長の自励振動がこのような形成過程を経る際に、変形体糸の各部分はどのような振る舞いをしているのであろうか。そこでこれを見るために、変形体の3箇所に重さの無視できるマーカーをつけて変形体を4分割してそれぞれの振動を記録したものが図3-2である。それぞれの部分も全体の振動と同様に、周期が次第に短くなっていき、振幅が大きくなっていくことがわかる。ここでさらに各部分の振動の位相に注意すると、振動開始時の15分ころでは、振動はしているが波形の頂点がずれていて、位相がそろっていないことがわかる。しかし、時間が進むにつれて、次第に位相がそろい、振幅の成長のほぼ終わった40分頃では、各部の位相もほぼそろっていることがわかる。すなわち、変形体糸における自励振動の形成過程において、各部分の振動が同期してゆく現象が見られるのである。

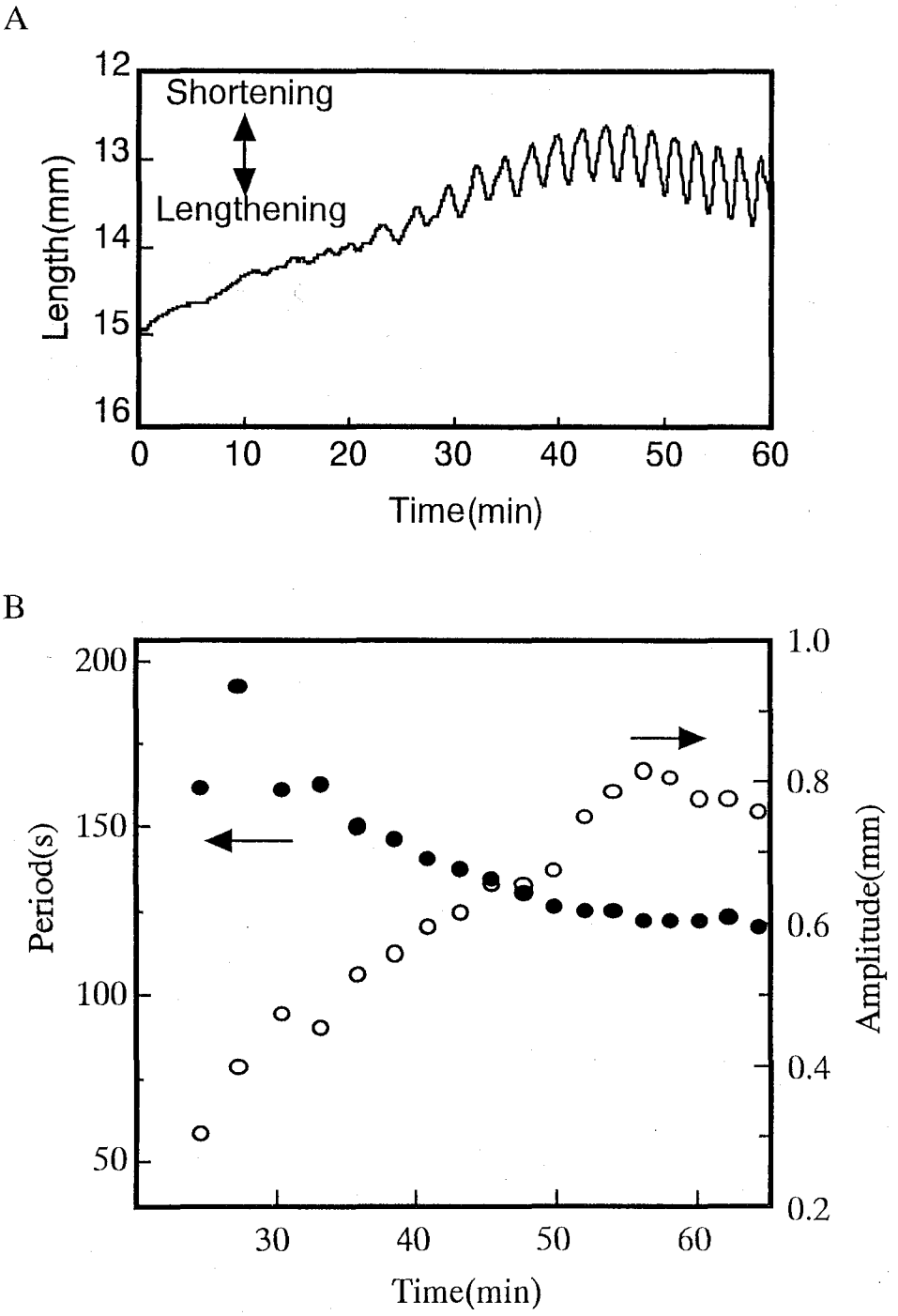


図3-1 等張条件下における粘菌変形体糸の自励振動形成の過渡過程。(A) 自励振動の波形。変形体糸は上から鉛直に吊るしてその長さの変化を観測しているので、目盛りは上から下へ向けふってある。(B) 過渡過程における周期及び振幅の時間変化。●:周期。○:振幅。

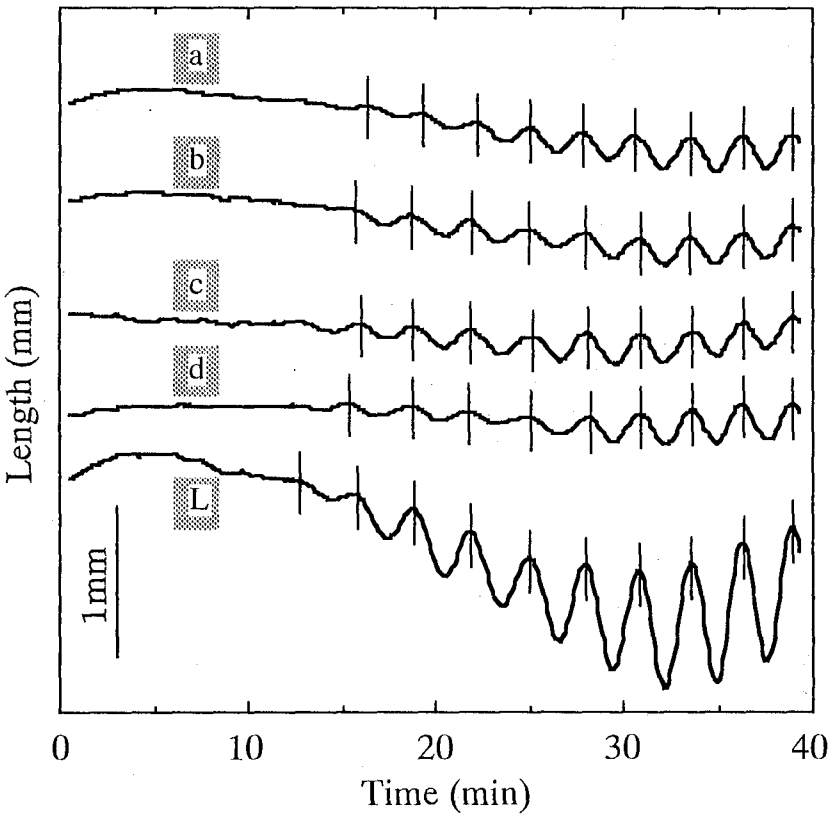


図3-2 等張条件下での粘菌変形体糸の自励振動における変形体各部の振動の同期化。

3.1.2 自励振動形成の負荷依存性

粘菌変形体の同期化現象を調べるために、次に、自励振動形成の負荷依存性を観測した。図3-3は、図3-2の実験と同様に、変形体系を4分割し、それぞれの部分の振動を観測したものだが、aとbの部分には8mg、cとdの部分には4mgの荷重がかかるように、変形体系の中間と下端にそれぞれ4mgの荷重をかけた。この図をみると、8mgの荷重がかかっているa、bの部分の振幅は、4mgの荷重のかかっているc、dの部分の振幅にくらべて大きいことがわかる。

この振動の同期の速さを見るために、各部分の間の相互相関係数をプロットしたものが、図3-4である。離散データx_iとx_jの相互相関係数C_{ij}は、

$$C_{ij}(t) = \frac{\sum_{k=-N}^{N}[x_i(t+ks) - E_i(t)][x_j(t+ks) - E_j(t)]}{(2N+1)\sigma_i\sigma_j}$$

で定義される。ここで、x_iとx_jはそれぞれ変形体系のi番めとj番めの部分の時刻tでの長さであり、E(t)はxのtを中心とする一周期の平均値で、σはxの標準偏差、2N+1は一周期のサンプリング数、sはサンプリング間隔である。

この相互相関係数は、それぞれの波形データの位相に相関が完全になければ0、相関がある、すなわち位相が揃っているならば、1を与える（逆位相で揃っている場合には-1となる）。図3-4をみると、かかっている荷重の大きいa-b間の相関係数のほうが、c-d間の相関よりもよりはやく1に近づいている、すなわち、より速く同期していることがわかる。すなわち、負荷の増加は引き込みをより速くする作用をもたらすのである。

図3-5は、変形体系の3箇所の部分に異なる大きさの負荷がかかるように重りをつけて、それぞれの部分の振動を観測したものである。明らかに、かかっている負荷の大きい部分の振幅は大きい。この自励振動の形成過程における振幅・周期の時間発展をプロットしたものが図3-6、3-7である。負荷の大きいほど振幅の成長率は大きいことがわかる。これに対して、周期は、各部分ともほぼ同じ長さであり、同じ割合で減少している。つまり、負荷の大きさは、周期には影響を与えないのである。このことは、定常状態における振幅・周期の負荷依存性を調べた図3-8、3-9からもわかる。これは、一つの変形体系の下端に懸ける荷重の大きさをに変えて、その平均振幅・周期をプロットしたものである。サンプル間で違いはあ

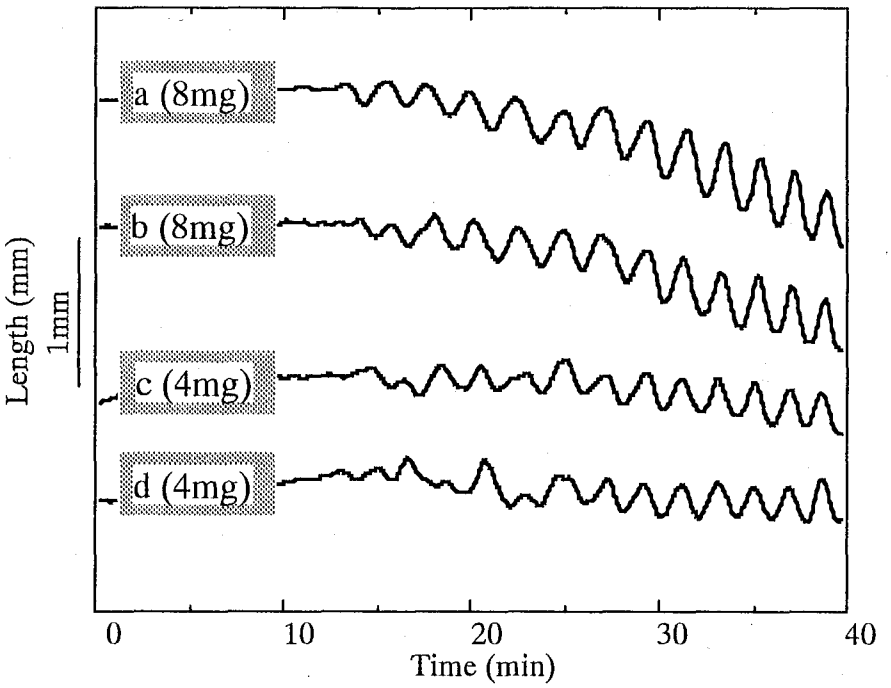


図3-3 負荷の異なる変形体糸の振動の同期化

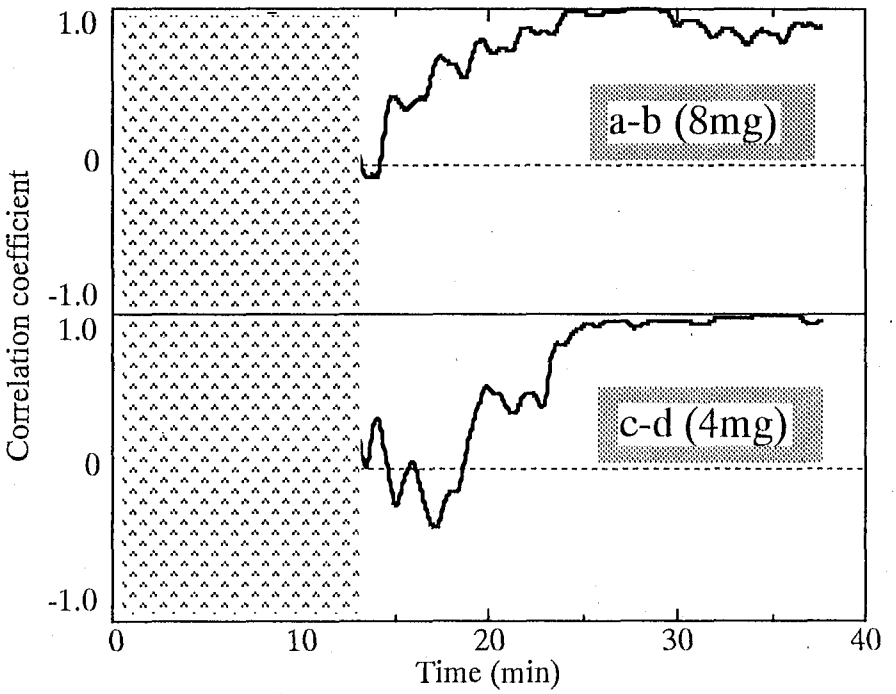


図3-4 負荷の異なる変形体糸の部分間の空間相関係数

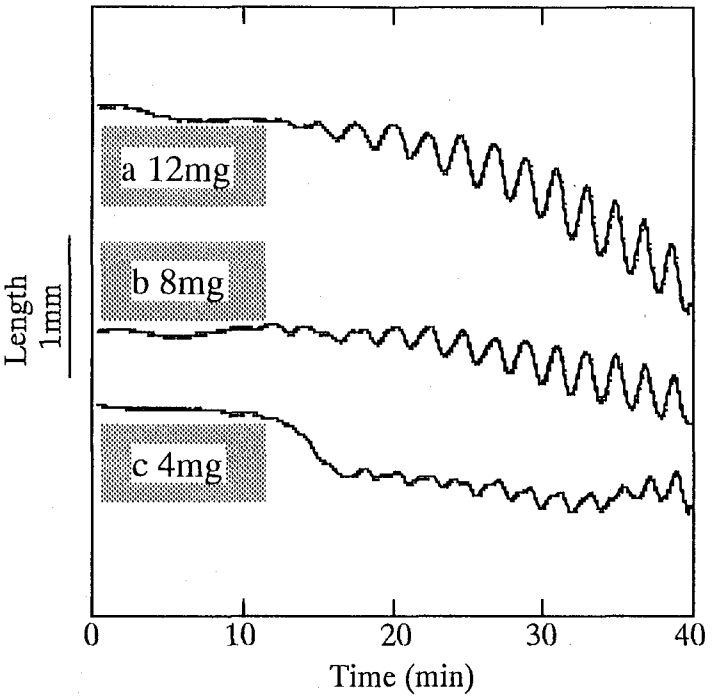


図3-5　変形体糸の自励振動過渡過程の異なる負荷に対する応答

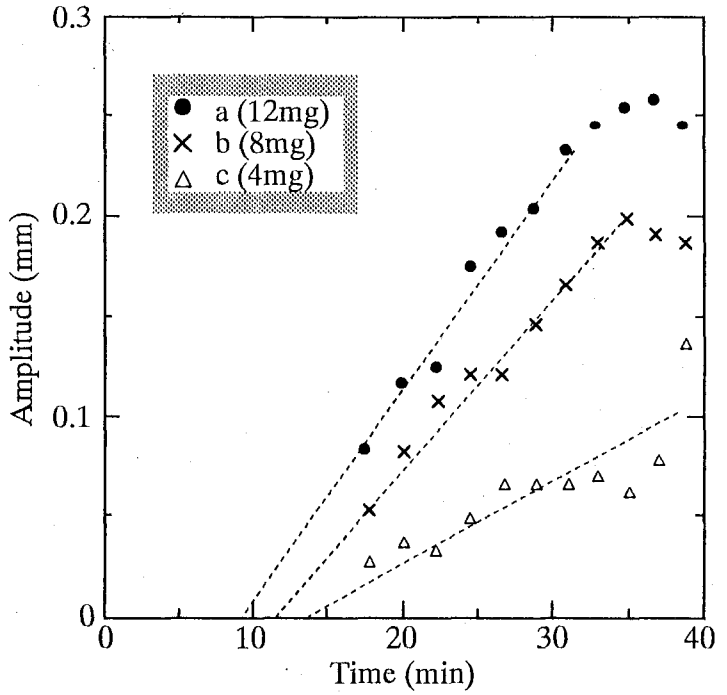


図3-6 過渡過程における変形体系の各部分の振動振幅の時間変化

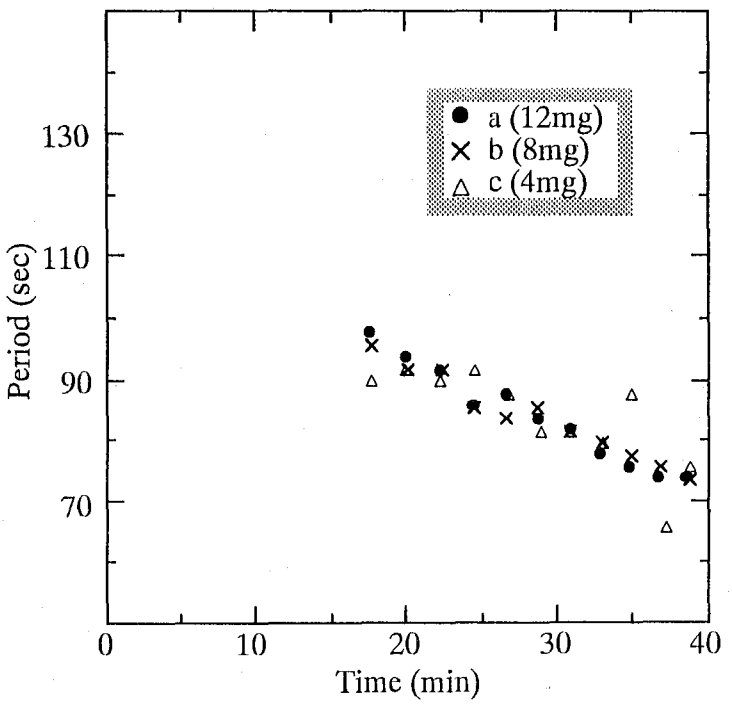


図3-7 過渡過程における変形体系の各部分の振動周期の時間変化

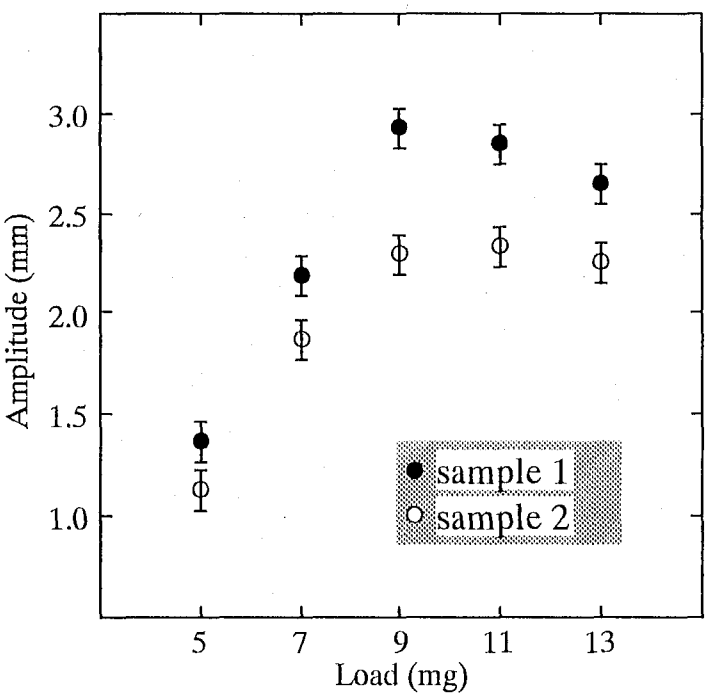


図3-8　変形体系の振動振幅の負荷依存性

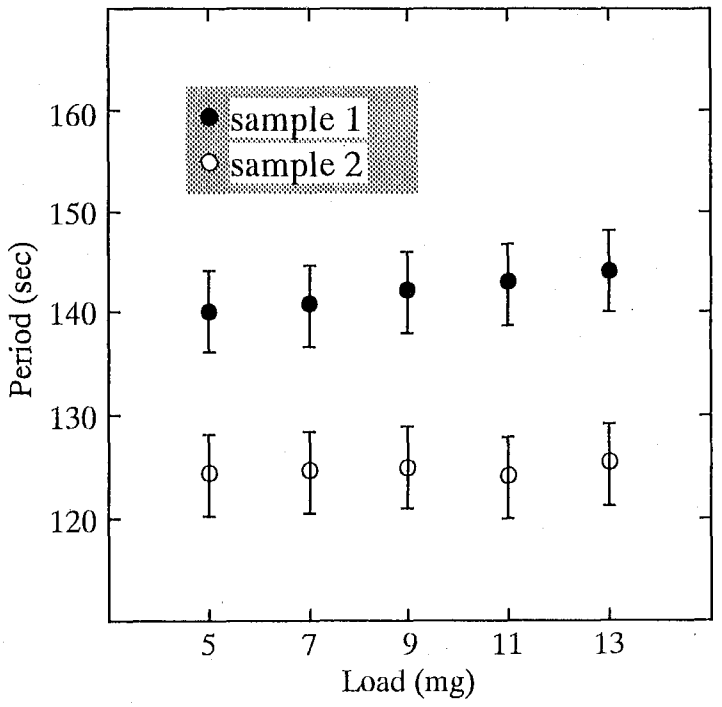


図3-9　変形体系の振動周期の負荷依存性

るが、負荷を大きくしていくと、振幅は大きくなっていくが（ある程度まで大きくなるとそれ以上変化しない）、周期はほとんど変化しないということが分かる。

3.1.3 粘弾性

変形体の力学的な性質を考える場合、そのバネ的な性質、すなわち粘弾性が重要である。振動変形体系の長さをパルス的に変化させ、その応答を見るとその応答は標準線形モデルで近似できる。図3-10に、外部負荷に対する平均構造粘弾性率を示す。これを見ると、外部負荷が大きいほど、粘弾性率は大きくなっており、変形体系は非線形性を持つ粘弾性体であるといえる。

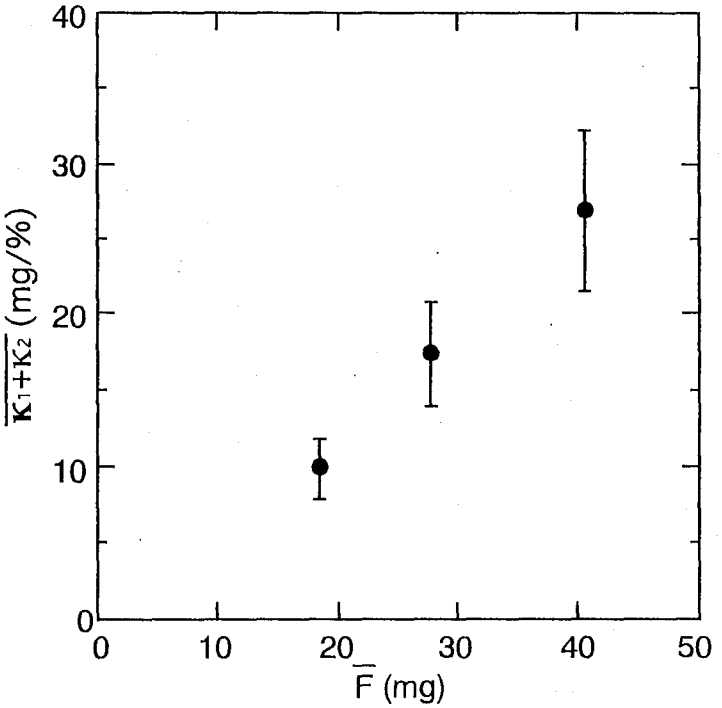


図3-10 変形体糸の平均構造弾性（単位長さあたり）の外部負荷依存性

3.2 温度・湿度変化に対する過渡応答

3.2.1 温度に対する過渡応答

過渡過程における自励振動を見る前に、まず定常状態における、自励振動の温度依存性を調べた。等張条件において、形成過程を経て定常な自励振動を行っている変形体に対して、環境温度を21-25℃に変化させたときの、自励振動を示したのが図3-11である。これを見ると、温度が上昇すると、振幅が大きくなり、周期が短くなることがわかる。定常状態での周期の温度依存性を詳しく見るために、図3-12に温度に対して周期をプロットした（各点はおよそ5周期の平均値である）。これを見ると、サンプル間での違いはあるが、周期は温度の増加に対してこの温度範囲ではほぼ直線的に減少していることがわかる。なお、この周期変化は可逆的である（図3-13、各点はおよそ5周期で平均化してある）。

次に、急激な温度変化に対する周期変化を見る。図3-14は、定常な自励振動を行っている変形体糸に対して、培養温度である20℃と、18℃を40分おきに交互に与えた結果である。温度を下げると、周期が長くなり、逆に、温度を上げると周期は短くなっていることがわかる。この図から、温度変化に対する過渡的な周期の応答を見るために、周期の時間変化をプロットしたものが図3-15である。この図で注目すべき点は、温度を20度から18度に下げると、一旦振動周期が長くなり、その後短くなる、という「オーバーシュート」現象が再現性をもって繰り返し現れているという事である。これに対して温度を18度から20度に上げた場合は、温度を下げた場合のようなオーバーシュートは見られず、緩やかに周期が短くなっており、温度変化に対する振動周期の応答に温度の上げ下げによって違いが生じている。

3.2.2 湿度変化に対する過渡応答

次に、湿度変化に対する自励振動周期の応答を示す。粘菌は、高い湿度の下で生息し、環境の湿度が低い場合、スクレロチウムを形成するか、あるいはその前に死滅する。このため、長時間低湿度の環境にさらすことはできない。また、ここで用いた実験装置では、指定した湿度を形成することは困難である。そこで、

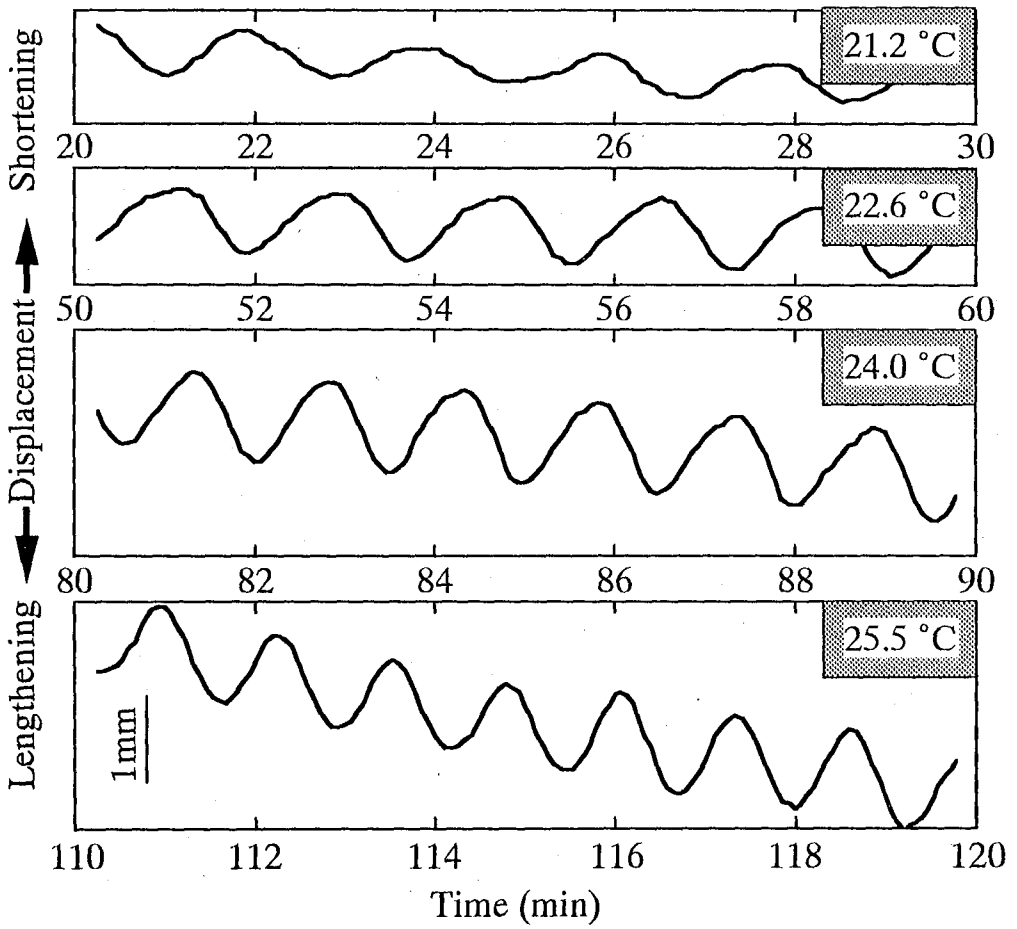


図3-11 変形体の自励振動の温度変化に対する応答。温度を上げると、振動の振幅は大きくなり、周期は短くなる。

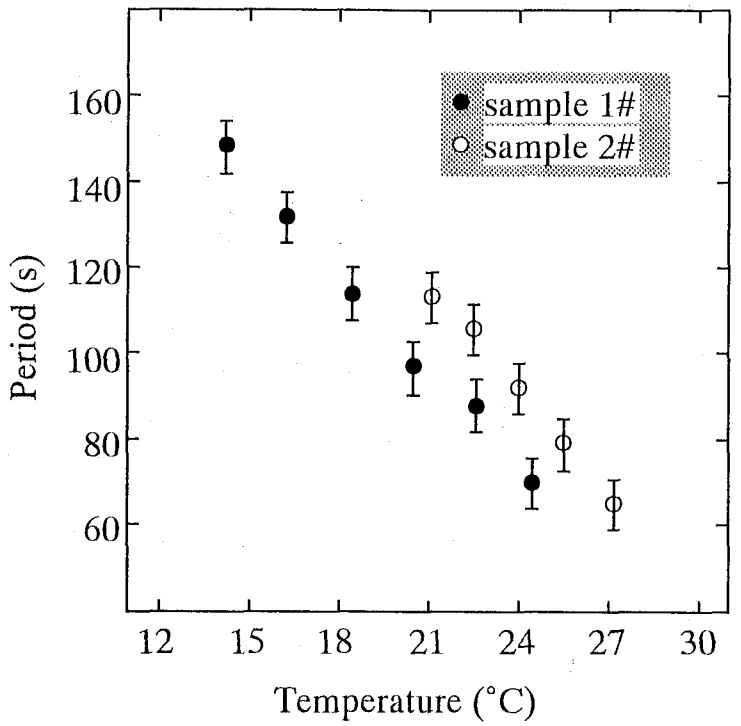


図3-12 自励振動の各温度に対する平均周期。温度の増加と共に直線的に周期は減少する。

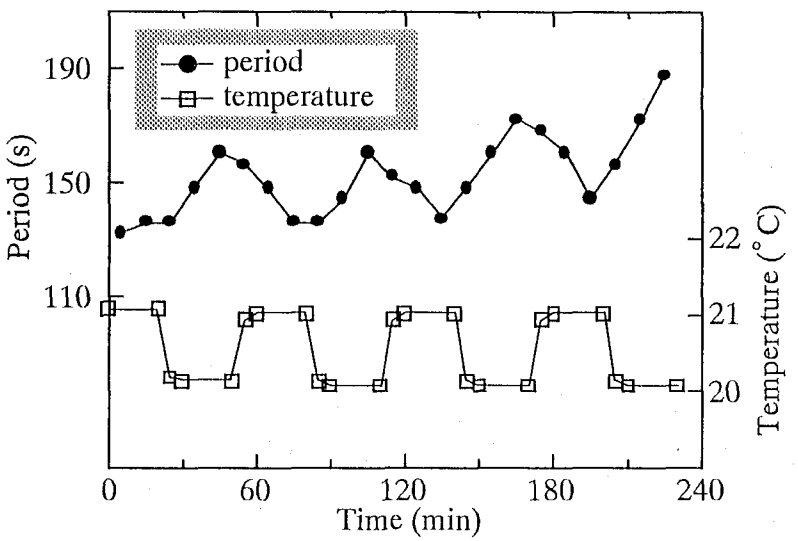


図3-13　周期的な温度変化に対する変形体糸の振動周期の応答

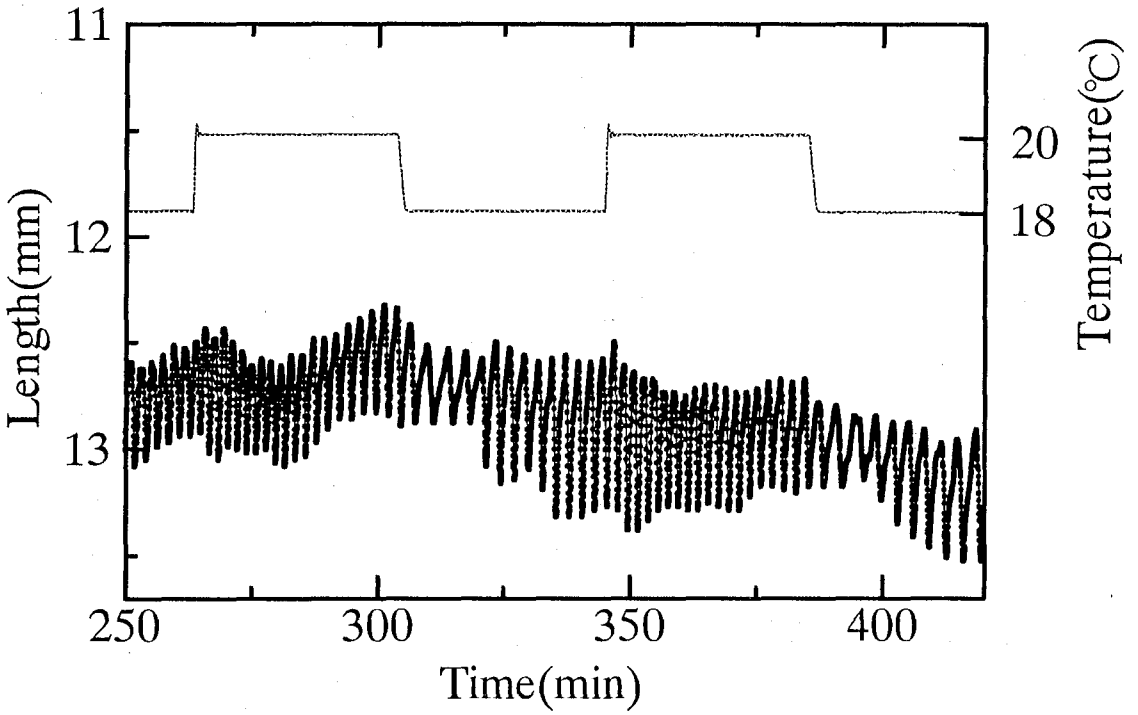


図3-14 急激な温度変化に対する粘菌変形体糸の自励振動の過渡応答。

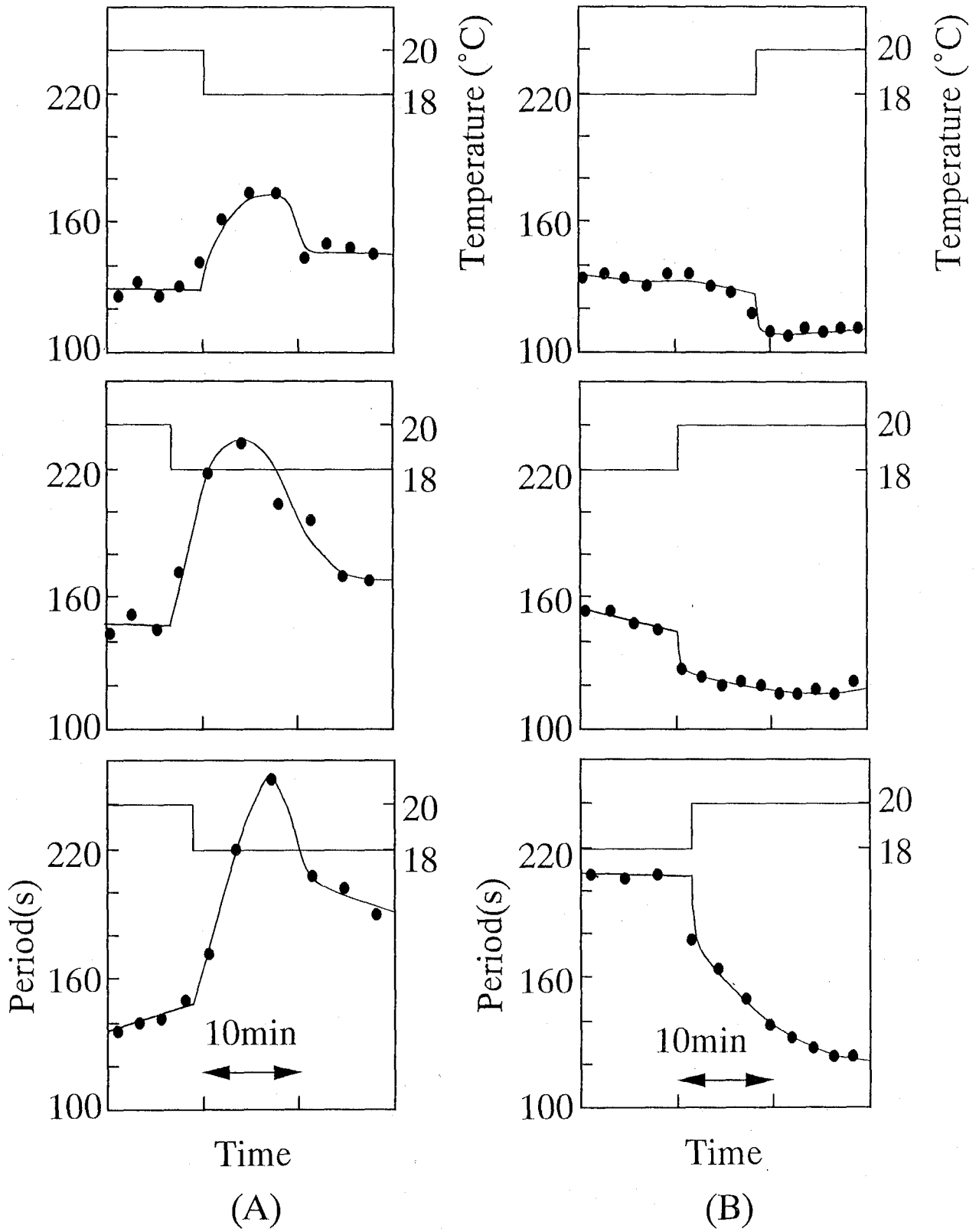


図3-15 振動周期の急激な温度変化に対する過渡応答。温度を20℃から18℃へ低下させた場合は、周期がオーバーシュートを起こすが、18℃から20℃へ上昇させた場合には、そのような応答は見られない。

定常な自励振動状態での湿度依存性は調べず、ここでは、湿度の上下に対する応答を主に観測した。

図3-16に、湿度を上げ下げした場合の、自励振動の応答を示す。図をみると、湿度を低下させた場合は、温度を低下させた場合と同様に、周期が長くなることがわかる。逆に、湿度を高くした場合は、周期が短くなっている。この応答は、可逆的であり、再現性のある応答である。時間に対して周期をプロットした図3-17を詳しくみると、湿度を低下させた場合には、周期が長くなってから、自発的に短くなっている箇所がある（170分、230分付近）。逆に、湿度を上げた場合には、このような応答はみられない。湿度の低下に対する周期の過渡応答を詳しくみたのが、図3-18である。これにより、湿度の低下に対しても、温度の低下と同様な周期が長くなってからやや短くなるという、周期のオーバーシュートがおきていることがわかる。

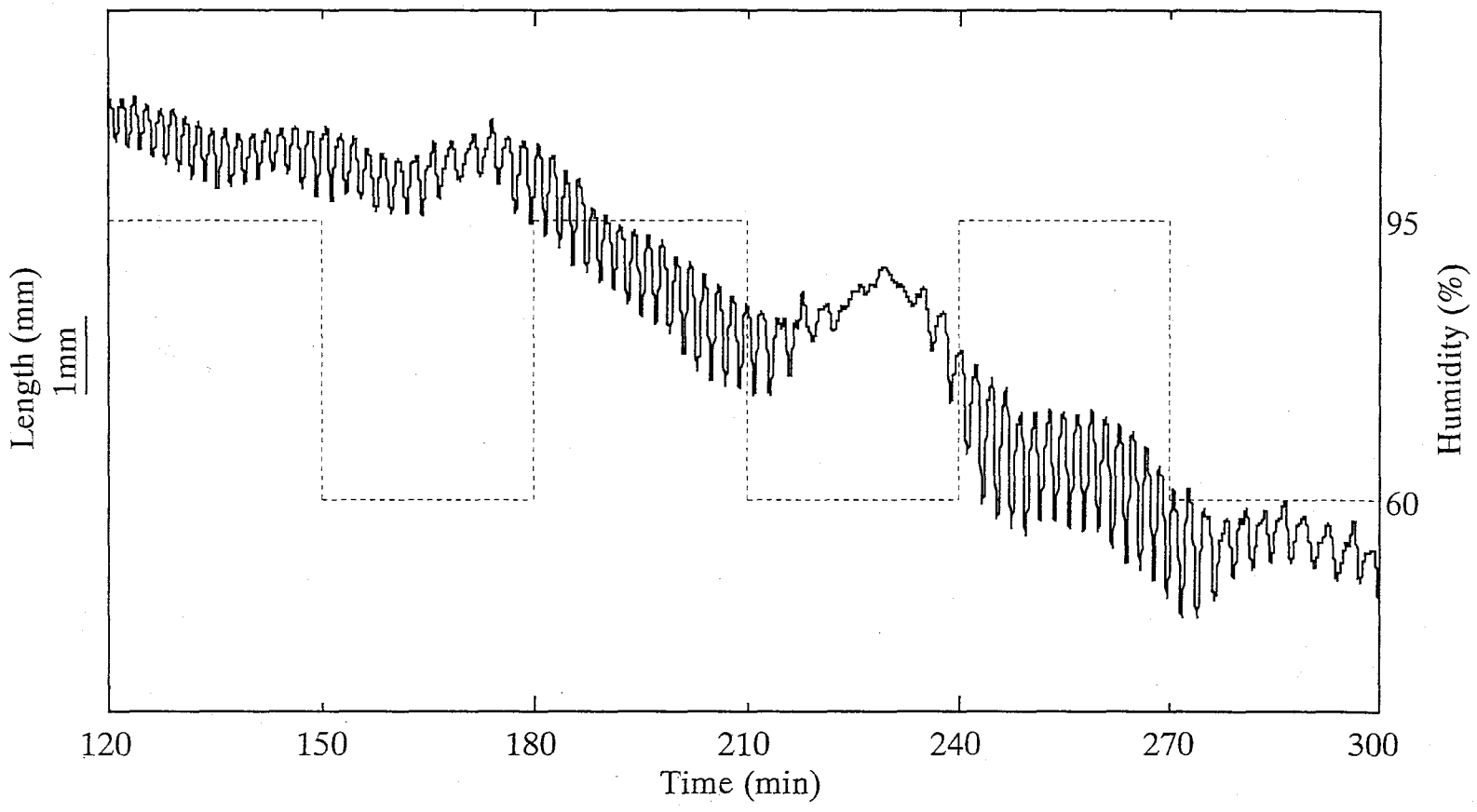


図3-16　周期的湿度変化に対する変形体糸の自励振動の応答

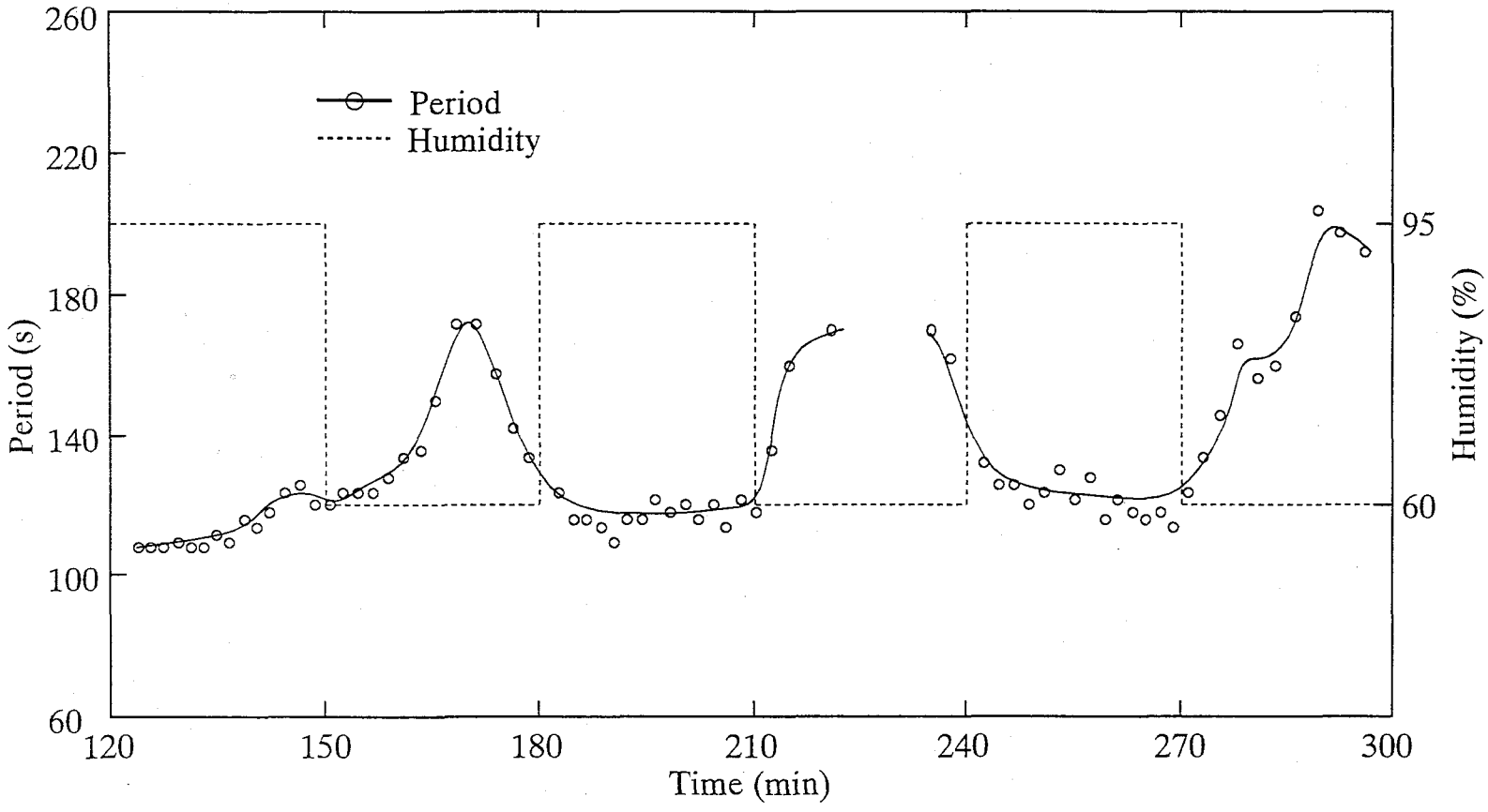


図3-17　周期的湿度変化に対する変形体糸の振動周期の応答。周期が自発的に短くなる現象が、170min・230min付近でみられる。220-230minでは振動がほとんど停止しているので、周期はプロットしていない。

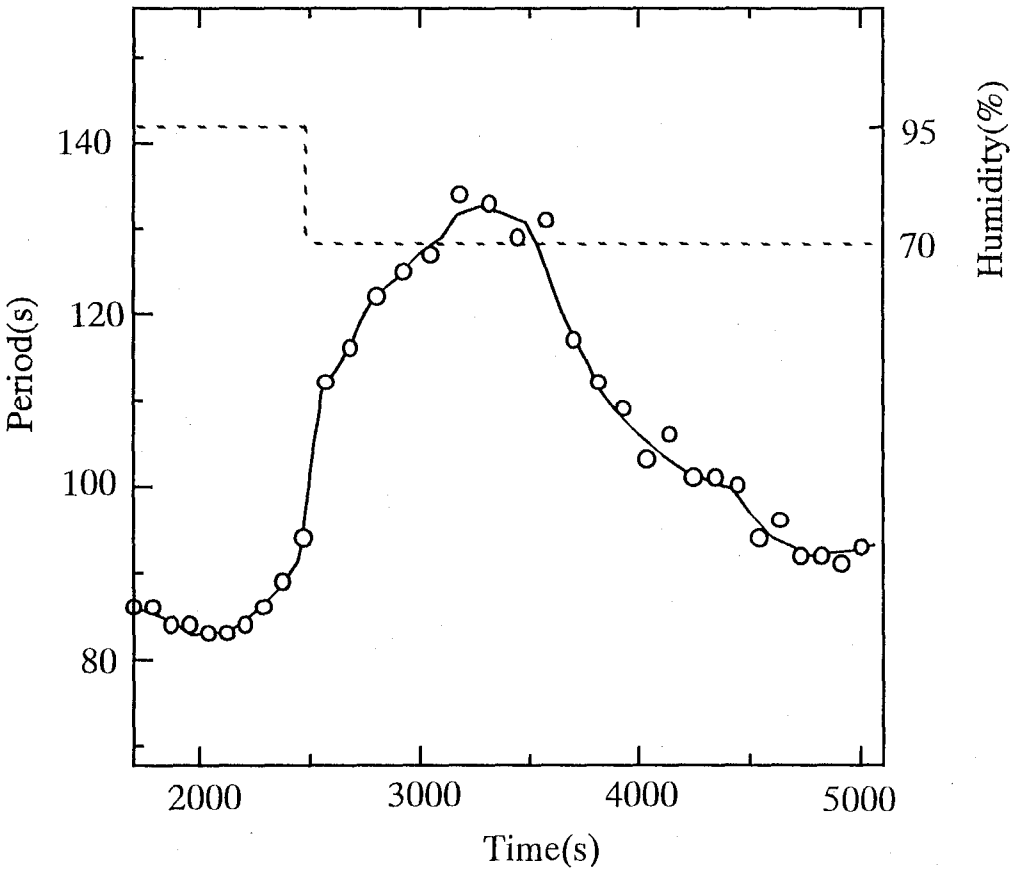


図3-18 自励振動周期の湿度低下に対する過渡応答。湿度を低下させると、周期のオーバーシュートがおきる。

3.3 変形体糸管壁振動と原形質流動の形成

図3-19、3-20に変形体糸の5箇所の位置で計測した、管壁の自励振動の様子を示す。この図で、150μm、225μm、300μm、375μm、450μmは管壁の幅を測定した点をあらわし、変形体の端からの距離である(この変形体は長さが約600μm)。

変形体を準備してから、60s程度たった段階では、各部の振動は顕著に見られず、微弱な振動が見られるだけであるが、1000s過ぎから次第に周期の長い振動を開始する。この段階では、各部分の振動の位相は揃ってはいない。さらに時間が進むと、各部の振動の周期は短くなり、次第に位相がそろってくることがわかる(1000-1800s)。1800s過ぎには、変形体糸の中ほどの3点（225μm、300μm、375μm）は定常な振動をしている。35分頃には、450μmの管壁も規則的に振動を開始し、最終的には、40分すぎで、他の部分と位相がほぼ揃う。

これらの挙動は、変形体糸を変形体から切り出し荷重をかけて吊した際に見られた振動の形成過程と似ている。

さらに、詳しくこの過渡過程の様子を見るために、図3-21に管壁の振動の周期及び振幅の変化を示す。これを見ると、周期が次第に短くなり、2000sごろ一定となっていることがわかる。これは、変形体糸を変形体から切り出して吊した際の自励振動の形成と同じような挙動である。これに対して、振幅の時間変化は、吊した場合、つまり等張条件下での形成過程とはあまり似ていない。振幅は、初期過程ではかなり複雑である。しかし、最終的には、振幅が減少するか増加して次第に一定の値になる。

次に、管壁の振動がこのような挙動を行っている際に、原形質の流速がどのような挙動を行っているかを調べてみた結果が図3-22、3-23である。これは変形体糸の5箇所の点での流速である。計測開始直後から、ほとんど秩序だった往復流動は見られず、局所的に周期の定まらない流動を繰り返していることがわかる。特に1800-2000sの付近では、局所流動も止まっており、2200s頃から周期的な流動が開始する。

往復流動の開始時刻は流速の周期・振幅を時間に対してプロットした図3-24を見ると、よくわかる。始めは周期は乱れているが、2200s付近から急に安定し、およそ70sの周期の往復流動を行っていることがわかる。流速の振幅は、周期の安定にともない、これも2200s付近から、増加している。

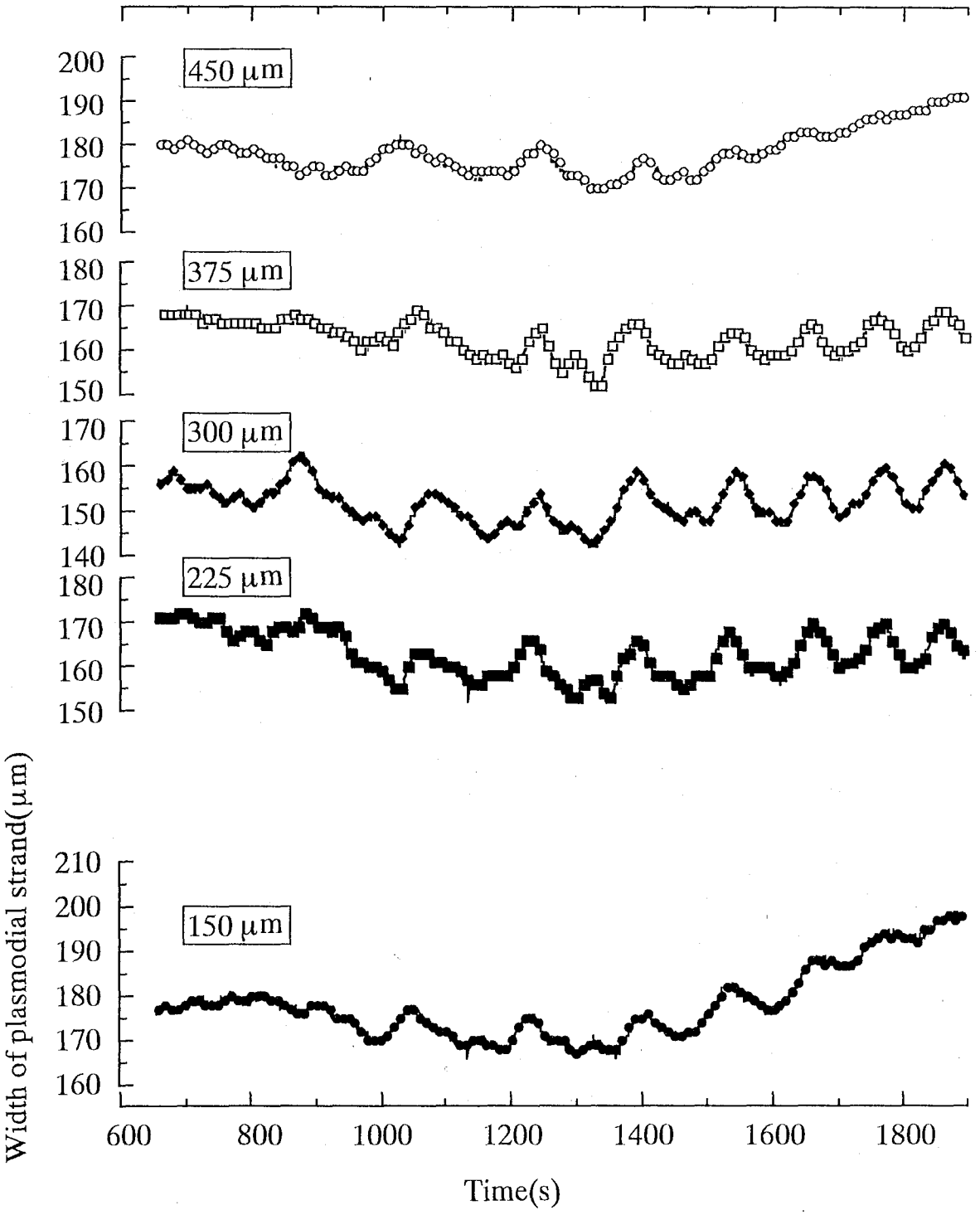


図3-19 管壁の幅の自励振動（その1）。自励振動形成の初期では、各部の位相は乱れており、周期が長い。

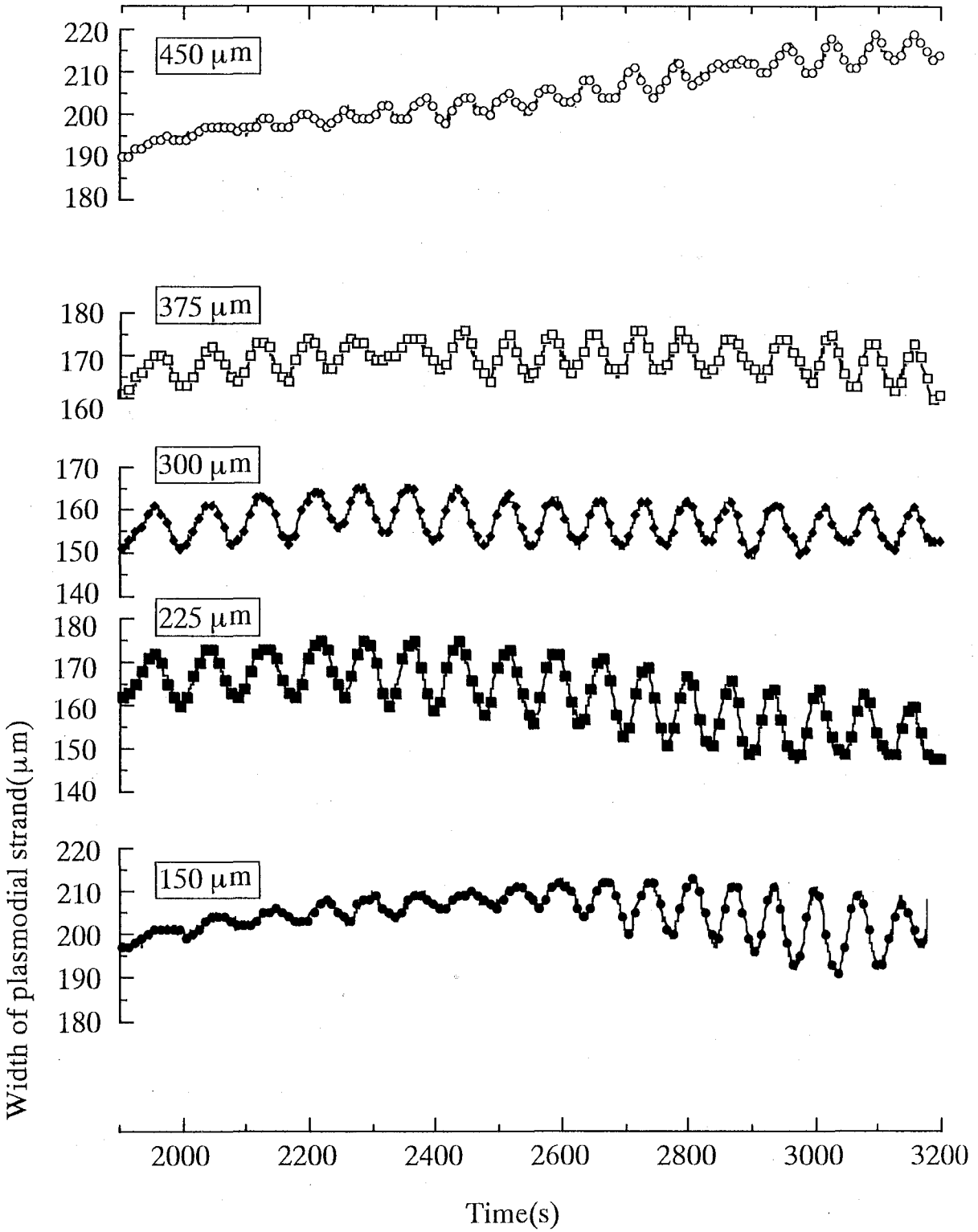


図3-20 管壁の幅の自励振動（その2）。周期が短くなっており、振幅が一定になっていく。

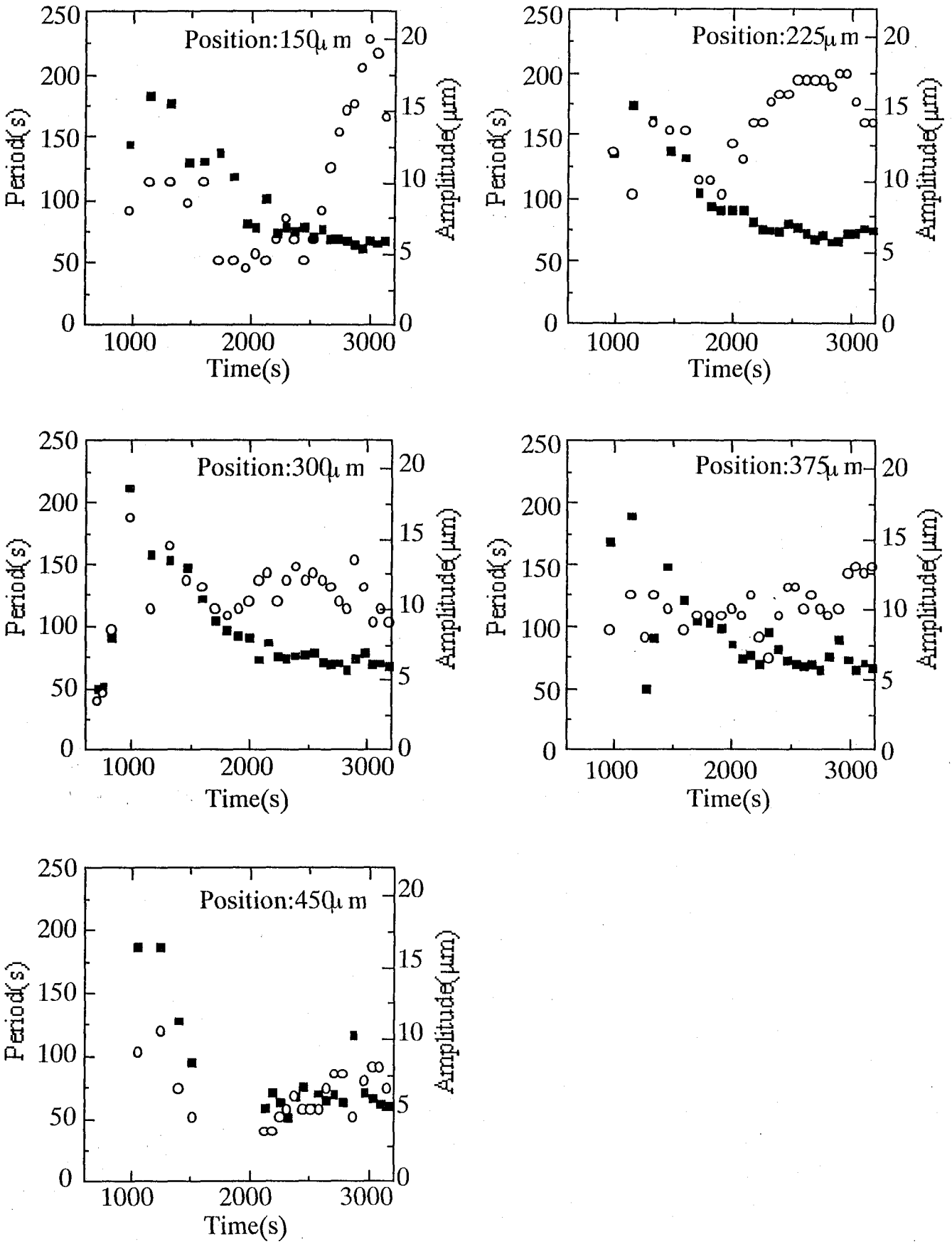


図3-21 管壁の幅の振動の周期及び振幅。図中、■:周期、○:振幅をあらわす。どの箇所の振動も、周期が次第に短くなっている。

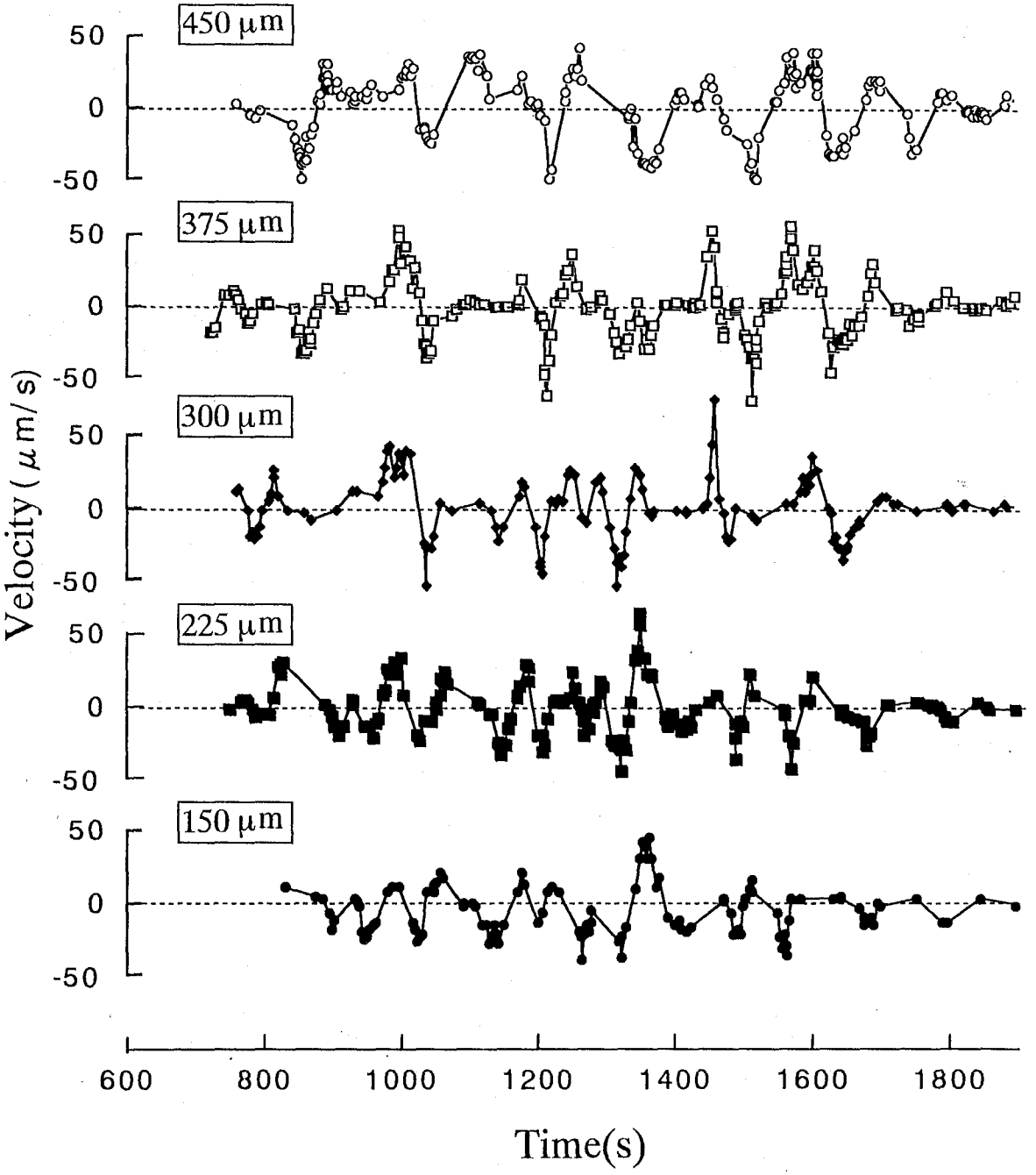


図3-22 微小粘菌変形体糸における原形質往復流動(その1)。この図の時間では、まだ往復流動は形成されておらず、局所的に微小な流動が見られるのみである。

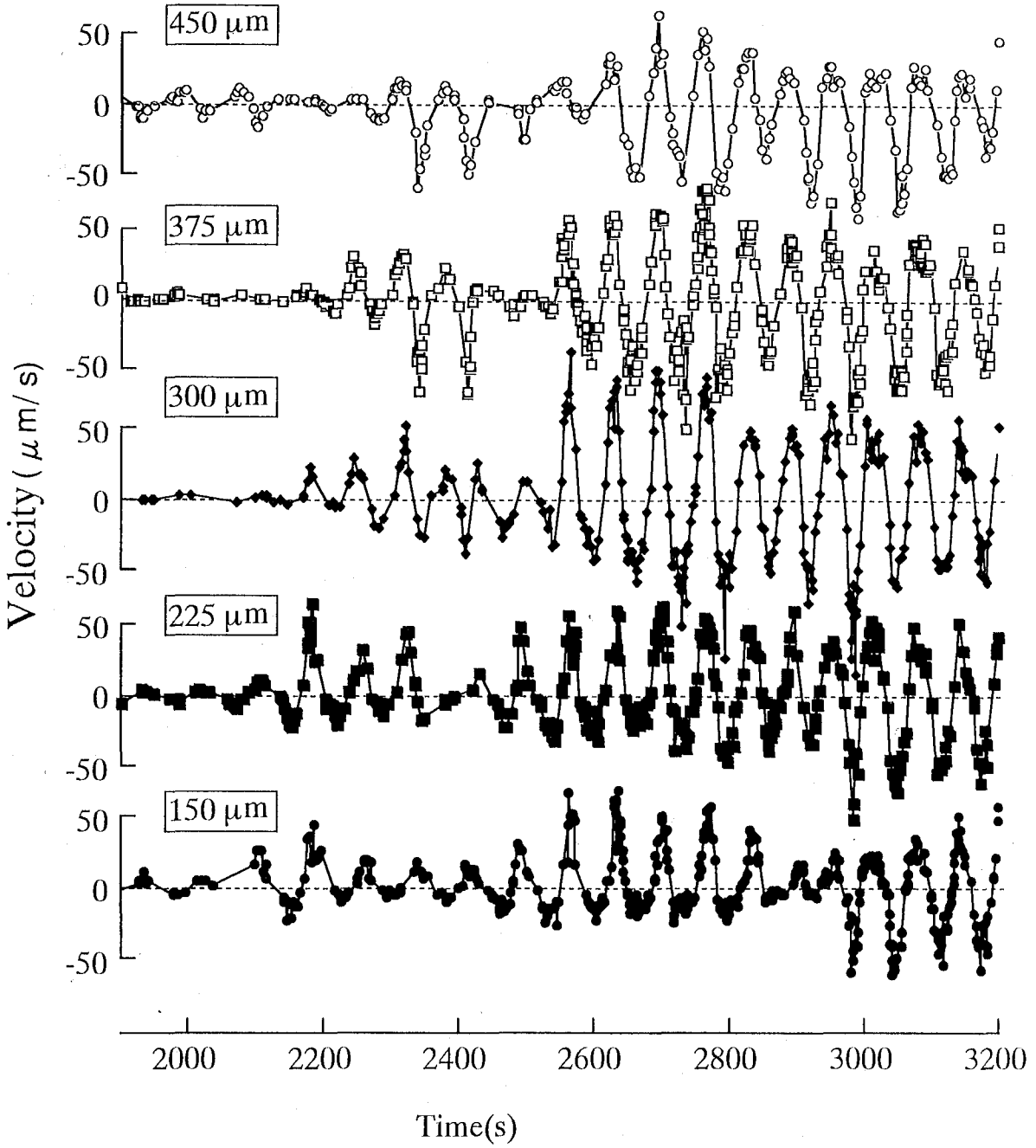


図3-23 微小粘菌変形体糸における原形質往復流動(その2)。2200sから、往復流動が形成されはじめ、急激に流速振動の振幅が大きくなる。

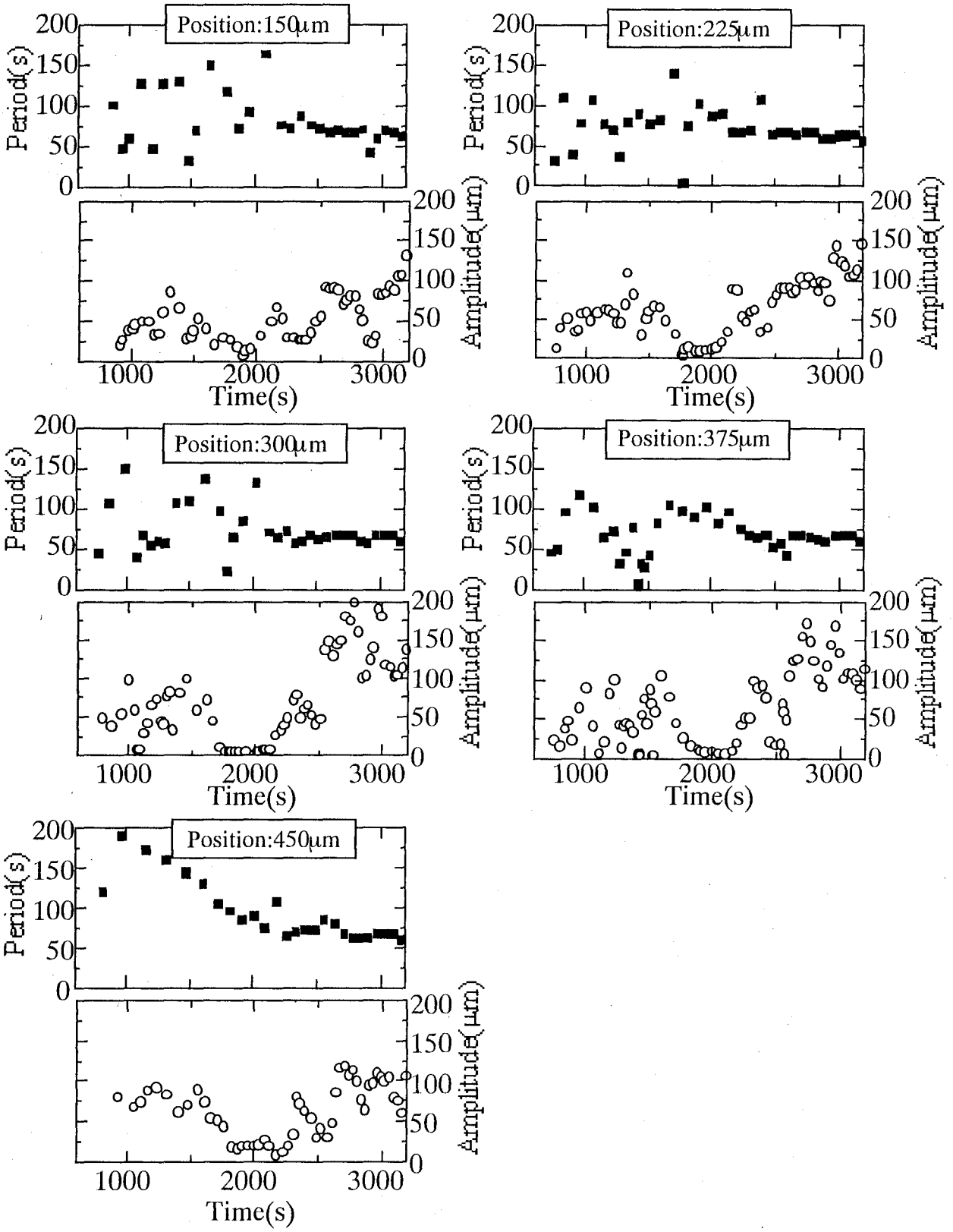


図3-24 原形質の流速振動の周期・振幅の時間変化。■:周期、○:振幅をあらす。

以上のように、管壁の振動は、各部の振動の同期化、周期の変化の点で等張条件化での変形体系の自励振動形成と同じような挙動を示すことが分かった。

4. 考察

4.1 自励振動形成過程

変形体系の自励振動形成過程において、負荷を大きくすると、形成の速さが速くなり、振幅の成長率が大きくなることが分かった。そして、定常状態においては振動振幅に負荷依存性があり、負荷が大きいほど振幅は大きくなるが、周期は変化しないという結果を得た。しかし、このような、振動振幅の負荷依存性に見られる合目的的な特性を示す物理的振動子はこれまで知られていない。

4.1.1モデルの構成

3.1.1では、変形体系の自励振動形成過程において、各部の振動の引き込み現象がみられることを示した。多核で原形質の塊である変形体は、その一部分を切り出すと、それがまた独立した一生命体である変形体としての振舞いを示し、また変形体系は切り出した長さに依らず振動を行うこと、振動を行っている変形体系を二分しても各々がそれぞれ振動すること等が観測されている。これらを考慮すると、変形体系を結合振動子系として考える方が妥当であるように思われる。

そこで実際に、非線形振動子を結合したモデルを考え、変形体系のダイナミクスを説明することを試みる。ここでは、自励振動子として典型的なvan der Pol振動子(以降vdP振動子と呼ぶ)を用いて、モデルを構築する。

変形体系各部の振動機構の単位をvdP振動子であらわし、それらが変形体系の軸方向に連続的に分布し、局所的な変位は均一化すると考えると、

$$\frac{\partial^2 x}{\partial t^2} - \varepsilon(1-x^2)\frac{\partial x}{\partial t} + \omega(z)^2 x = C\frac{\partial^2 x}{\partial z^2}$$

という偏微分方程式で表す事が出来る。ここで、εは非線形性の強さ、Cは拡散的係数であり振動子間の結合の強さを表す。ωは各部分の振動数をあらわしており、変形体系の構造の不均一性を考えれば正規的に分散していると考えるのが妥当である。xはそれぞれの振動子の伸縮をあらわし、zは変形体系の軸方向の座標をあらわす。

以下で行う数値計算でこの偏微分方程式の解の挙動を調べるため差分形式にして

$$
\begin{cases}
\dfrac{d^2x_1}{dt^2} - \varepsilon(1-x_1{}^2)\dfrac{dx_1}{dt} + \omega_1{}^2 x_1 = C(x_2 - x_1) & (i=1) \\
\dfrac{d^2x_i}{dt^2} - \varepsilon(1-x_i{}^2)\dfrac{dx_i}{dt} + \omega_i{}^2 x_i = C(x_{i+1} + x_{i-1} - 2x_i) & (i=2,\ldots,n-1) \\
\dfrac{d^2x_n}{dt^2} - \varepsilon(1-x_n{}^2)\dfrac{dx_n}{dt} + \omega_n{}^2 x_n = C(x_{n-1} - x_n) & (i=n)
\end{cases}
$$

を得る。ここでω_iはi番目の振動子の固有振動数であり、nは振動子の数である。

変形体系にかける外部負荷を変えると、その振動振幅には顕著な応答が見られるが、周期変化には、負荷依存性が見られない(図3-7)。このことから、負荷は、振動子そのものには影響を与えないと考えられる。従って、負荷は振動子間の結合に関係すると推定される。そこで変形体の弾性に注目すると、外部負荷に依存し粘弾性率が非線形性をもつことが、図3-10から分かる。したがって、変形体系における実験で外部負荷を大きくすることは、このモデルでの、C、すなわち最近接振動子間の結合の強さが大きくなることに対応すると考える。

このモデルを自由端条件下で数値解析を行った。

4.1.2 自励振動の形成過程における自励振動振幅の負荷依存性

図4-1は、40個のvdP振動子を結合させた系にランダムな初期値を与えて自励振動を行わせた場合の、i=1-20の振動子の振動と、i=21-40の振動子の振動の相互相関係数をプロットしたものであり、C=0.5、1.0、1.5の場合を示している[注1]。図から明らかなように、結合定数が大きいほど相関係数が速く1に近づき、同期のスピードが速いことがわかる。これは、変形体系での実験結果図3-4をよく再現している。図4-2は、C=0.5、1.0、1.5の場合の形成過渡過程における結合系全体の自励振動の振幅の時間変化をあらわしている。これを見ると、結合定数が大きいほど、振幅の成長率は大きくなっており、図3-6の実験結果をよく再現している。

[注1] 他のパラメーターは、ε=0.5、全てのiについてω_i=1.0としている。形成の過渡過程をシミュレートするので、ここではω_iに分布は与えず、初期値$x_i(0)$にランダム性を与えた。

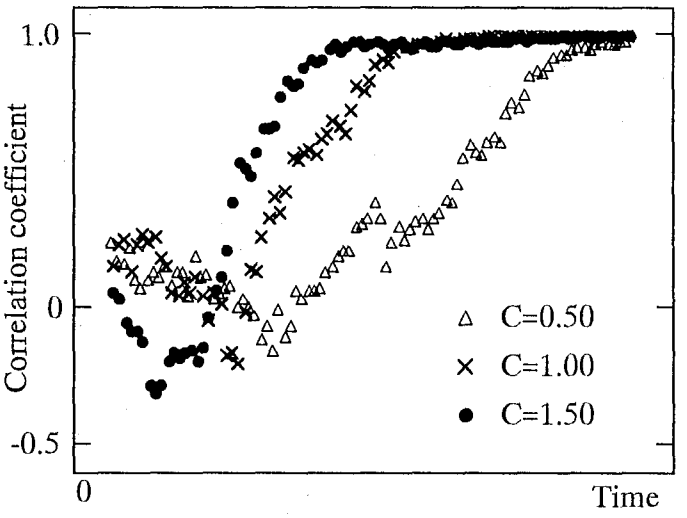


図4-1 結合強さの異なる振動子系の過渡過程における二つ部分間の空間相互相関係数の時間変化。

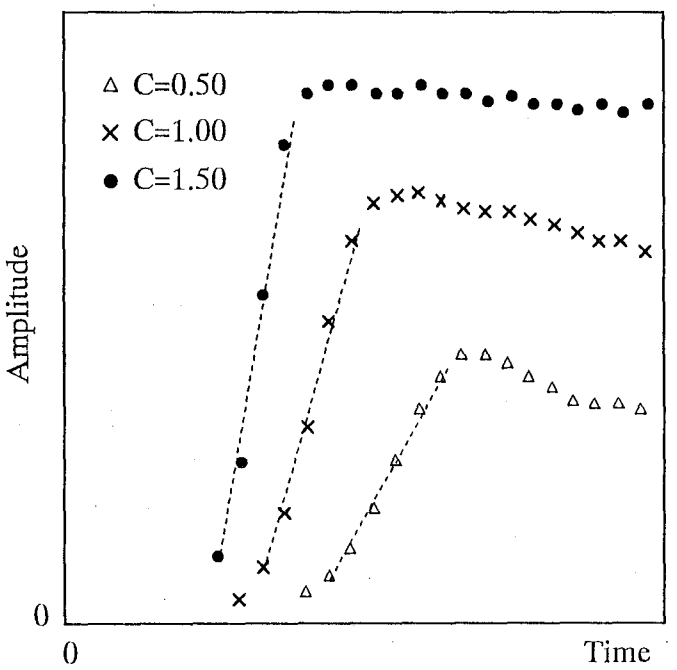


図4-2 過渡過程における結合強さの異なる振動子系の振動振幅の時間変化。

4.1.3定常状態における自励振動振幅の負荷依存性

図4-3Aは、定常な振動を行っている結合振動子系に対してt=500ごとに次々に結合定数を強くしていった場合の、振幅の時間変化をプロットしたものである[注2]。図から明らかなように、結合定数を強くしていくと、結合系の定常状態での振幅はそれにつれて大きくなっており、これは、図3-6の結果を示しており、変形体系の合目的的に見えた性質を再現している。

それでは、このような振幅の応答がなぜ起きるのであろうか。これを見るために図4-3A中における(a)、(b)、(c)、の3点での振動子の振動の同期の状態をあらわしたものが、図4-3Bである。この振動パターン図は、結合系を構成するそれぞれの振動子の振動振幅が正のときに線を引き、負のときに白く抜いたもので、各振動子間の位相関係を示している(図4-4)。

これを見ると、実は定常状態でも各部分が完全に同期して振動しているわけではなく各振動子の固有角振動数が分散しているために、ミクロ(個々の振動子)のレベルでは引き込まれている度合いにばらつきがある。そして、結合定数を大きくしていくと、この同期の度合いが進み、各部分の振動の位相差が小さくなっていき、その結果、結合系の振動振幅は大きくなるのである。

[注2] ω_iは正規分布N(1.0,0.01)で与えた。

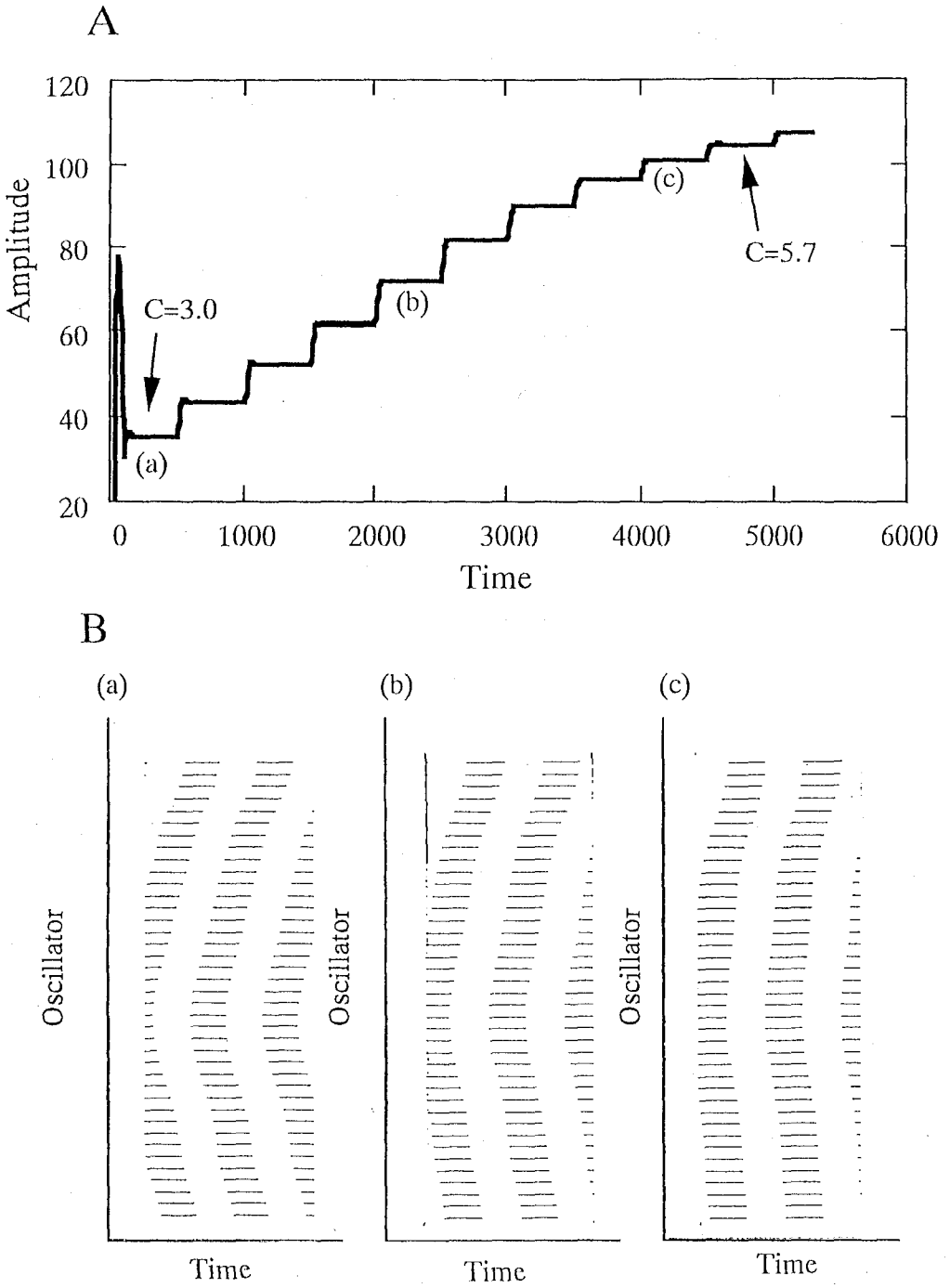


図4-3 A)結合振動子系の振幅の結合強度依存性。結合強度を強くすると、振幅が増大する。ε=0.5、ω=N(1.0,0.1)とし、cを3.0からはじめてt=500ごとに0.3ずつ強くしていった。B)結合振動子系の位相勾配。それぞれの図はAの三箇所の付近の振動パターンを表わす。結合強度Cが強くなると、位相勾配が小さくなる。

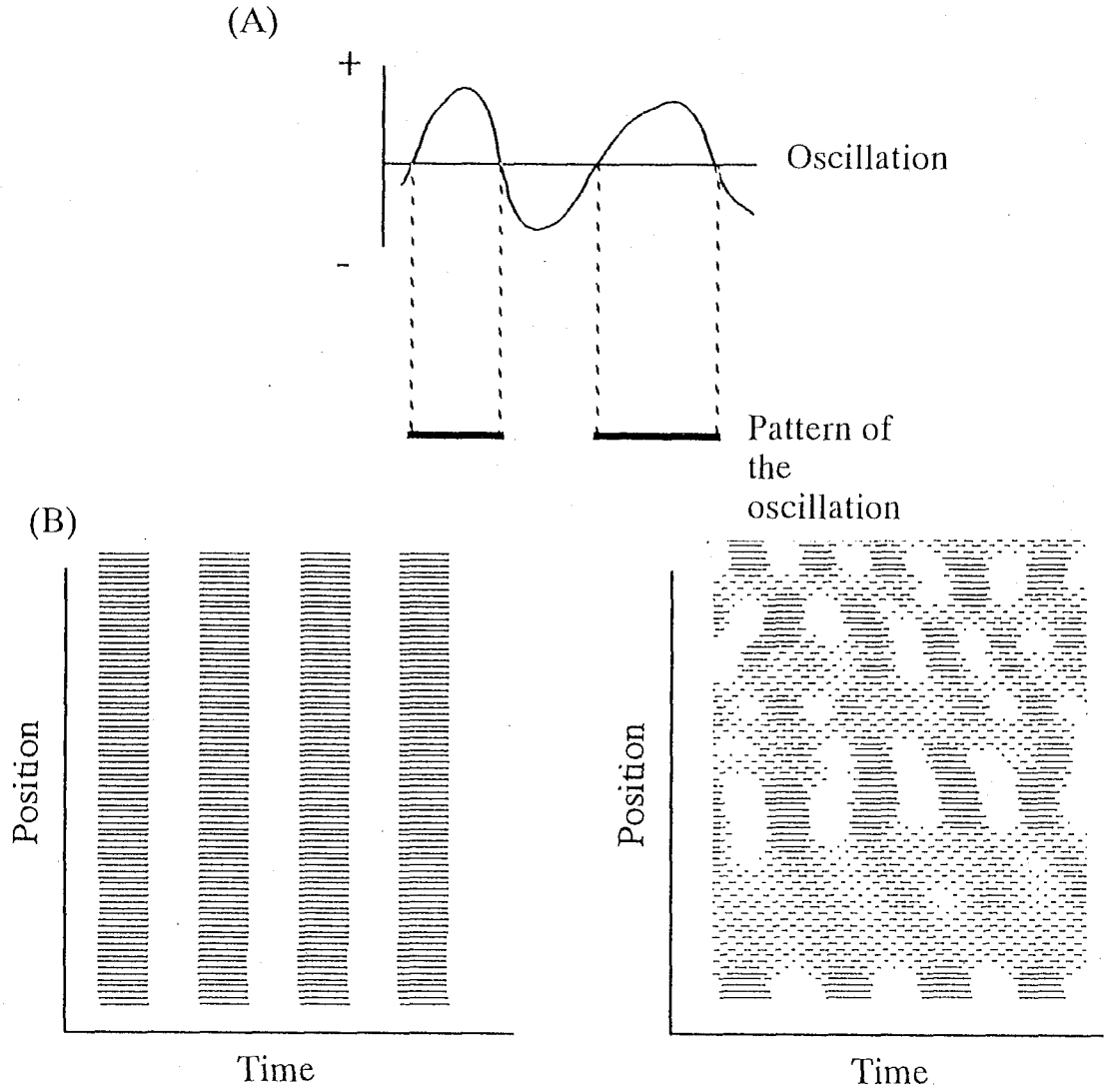


図4-4 振動パターン図の書き方とその例。(A)振動波形が正のときに黒く線を引き、負のときに、白く線をぬく。これを振動子の位置の順にならべると、各部の位相の関係を見る事が出来、同期の度合いを見ることができる。(B)位相パターンの例。左図は完全に位相が同期している。右図では、同期がとれていない箇所がある。

4.2 温度・湿度変化に対する過渡応答

4.2.1 振動子の特性

4.1では、変形体の自励振動の形成過程における挙動を振動子自身の構造を考えることなく、非線形振動子の一次元結合系のカップリングの強さを変化させることにより説明することができた。ここでは、その結果を踏まえて温度や湿度に対する過渡応答、すなわち、温度・湿度の上げ下げに対する非対称な応答、特にオーバーシュート現象が集団系の挙動として再現できるのか、そして、どのようなメカニズムにより生じるものなのかを考えていく。

まず、4.1と同じく、vdP振動子を一次元的に結合した振動子系、

$$\begin{cases} \dfrac{d^2x_1}{dt^2} - \varepsilon(1-x_1{}^2)\dfrac{dx_1}{dt} + \omega_1{}^2 x_1 = C(x_2 - x_1) & (i=1) \\ \dfrac{d^2x_i}{dt^2} - \varepsilon(1-x_i{}^2)\dfrac{dx_i}{dt} + \omega_i{}^2 x_i = C(x_{i+1} + x_{i-1} - 2x_i) & (i=2,\ldots,n-1) \\ \dfrac{d^2x_n}{dt^2} - \varepsilon(1-x_n{}^2)\dfrac{dx_n}{dt} + \omega_n{}^2 x_n = C(x_{n-1} - x_n) & (i=n) \end{cases}$$

を考える。

ここで、 一次元的に結合した各振動子の固有角振動数に対し、正規分布N($\overline{\omega}$, $\omega_\sigma{}^2$)を考え、その最確値が、

$$\overline{\omega} = \overline{\omega}(T, H, \ldots)$$

で与えられるとする。ここで、Tは粘菌がさらされている外部環境の温度をあらわし、Hは湿度をあらわす。...は、その他、粘菌の自励振動の周期に影響を及ぼすと考えられるパラメータであり、例えば、化学物質、光強度などが考えられる(1.2を参照のこと)。

温度依存性に関しては図4-3の実験結果から、$\overline{\omega}$は（この実験の温度範囲では）

$$\overline{\omega} \propto 1/T$$

である。その他のパラメーターに対する依存性は実験的には未だ明らかではないが、ここでは具体的に関数の形を考えず、単にω_iはTあるいはHの減少関数であるとする。すなわち、実験において、温度・湿度を上げ下げすることを、$\overline{\omega}$を増減

させ、新たに正規的な分布を各振動子の固有角振動数として与えることと対応づける。

数値解析において各パラメーターは、振動子数n=50、非線形性ε=0.5、結合定数 C=4.0、固有角振動数分布を与える正規分布の最確値 $\overline{\omega}$=1.0 及び 0.7、標準偏差 ω_{σ}=0.1、とした[注3]。

4.2.2 結果

図4-5は、安定した定常振動を行っている結合系において、振動子の固有角振動数分布を急激に変化させた時の周期の過渡応答である。ここでは、t=100において角振動数の最確値を1.00から0.70へと変化させた（与えた角振動数の分布は図4-6に示してある）。すると、周期が一度かなり長くなってから、やや短くなり定常に至るという、周期のオーバーシュート現象が発生した。

次に、新しい定常状態にある結合系に対して、再びt=400において0.70の角振動数分布から1.00の角振動数分布へ変化させると、今度はただ単に周期が短くなり、定常状態となった。これらの角振動数分布の変化に対する非対称な応答は、粘菌変形体系の自励振動の過渡応答をよく再現している。ここで注目すべき点は、各々の定常状態において、与えた分布の最確値よりはやや高い値で系は引き込まれ振動しているということである。

変形体の等張条件での振動の観測では、付着させることのできるマーカーの数に制限があるために、その各部分の詳細な運動を知ることは難しいが、数値計算においては任意の精度で詳細な挙動を知ることが出来る。そこで、以下では、なぜこのような非対称な応答が得られるのかを知るために、過渡過程での振動数分布の時間変化を追い、実際の粘菌変形体系でおきている角振動子の振る舞いを推測する手がかりを得る事にする。

[注3] 初期値は全てのiについてx_i=$\dot{x}_i$=0.001とした。これらのパラメーターの下で、系が定常状態に至る割合は約80%である。

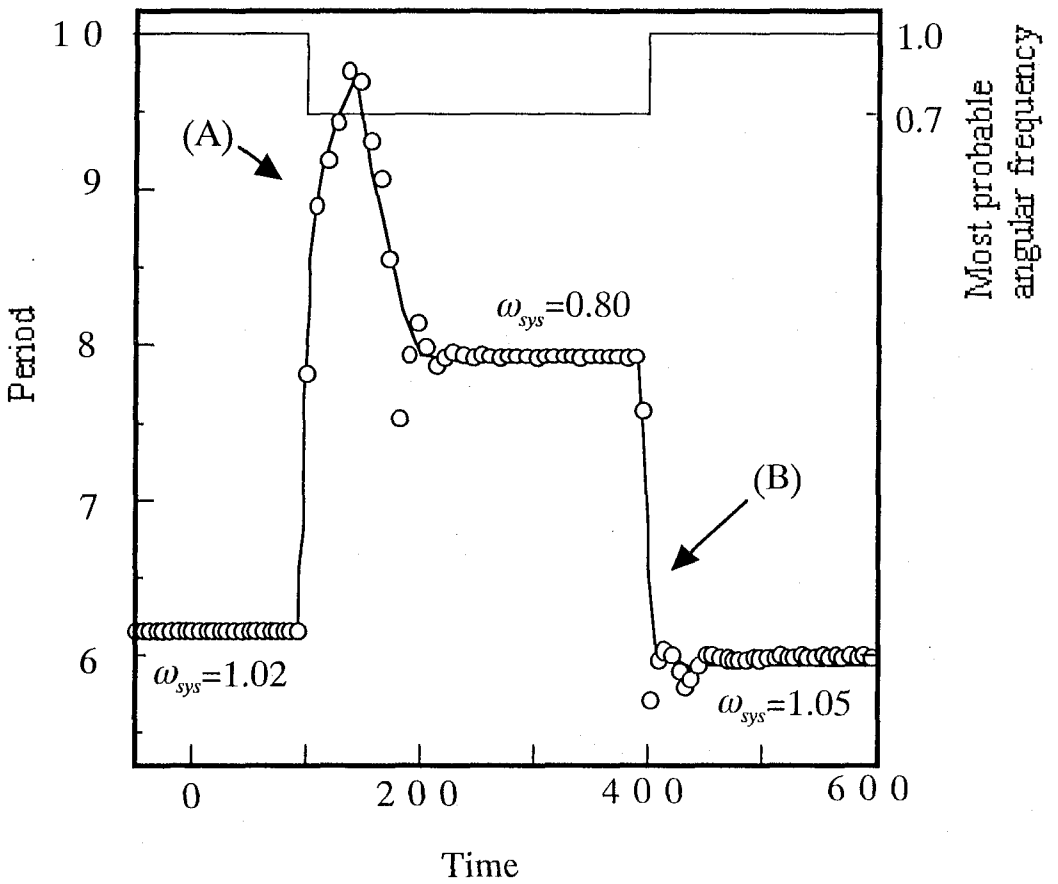


図4-5 定常な自励振動を行っている結合系に対して振動数分布を突然変化させた場合の系の周期の応答。振動数分布の最確値を低くした場合には、周期はオーバーシュートを起こすが(A)、高くした場合、オーバーシュートせず、単に周期は短くなるだけである(B)。ω_{sys}は、結合系の角振動数をあらわす。実際に与えた振動数分布は図4-5に示す。

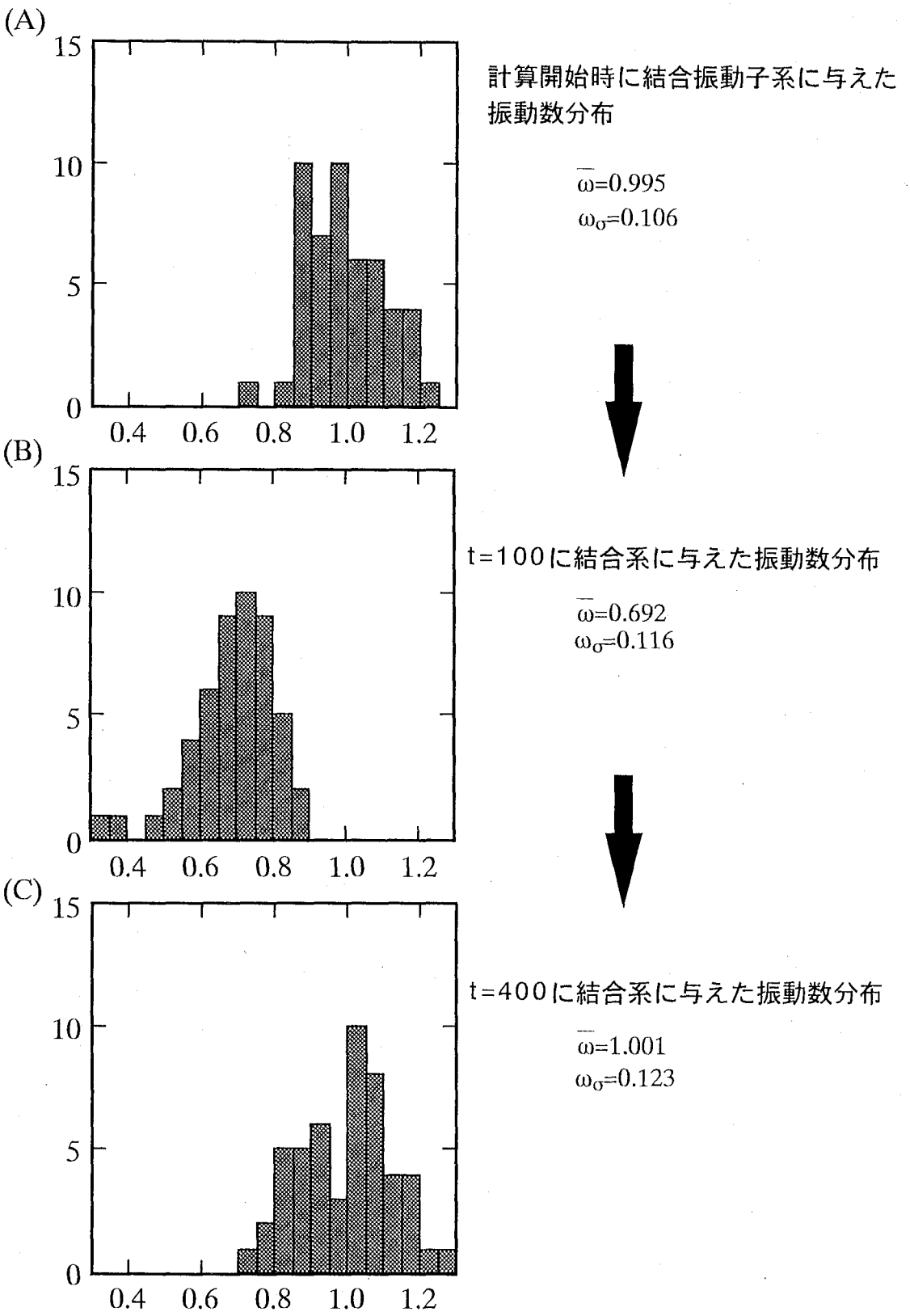


図4-6 結合振動子系に与えた正規分布。(A)、(C)は正規分布N(1.0,0.1)に、(B)はN(0.7,0.1)に従う乱数で与えた。

4.2.3 固有角振動数分布変化に対する応答(1)
-振動数の低下に伴うオーバーシュート現象-

振動数分布の最確値を低くした場合に発生するオーバーシュート現象において、それぞれの振動子の同期状態と振動数分布がどのように時間変化しているのかを見るために、固有角振動数分布を変化させた前後のいくつかの時点における実際の角振動数分布のスナップショットを図4-7に表示した。図は、各振動子の実際の角振動数のヒストグラムであり、薄い色の分布は、計算開始時に与えたそれぞれの振動子に固有角振動数のヒストグラムをあらわす。固有角振動数分布と実際の角振動数分布がずれているということは、引き込みなどにより、強制的に振動数を変化させられている振動子があるということを意味している。結合定数が0であるならば、2つの分布は一致する。白い三角印は、結合系の振動（$=\Sigma x_i$）の角振動数の位置をあらわす。

まず、t=40、すなわち始めに定常な自励振動を行っている結合振動子系での角振動数の分布を見てみると、1.00付近で鋭いピークが立っており、各振動子が互いに引き込まれ、同期していることが分かる。このとき、結合系の角振動数は1.02であり、与えた角振動数分布の最確値1.0より高い角振動数で振動している。

次に固有角振動数の変化を与えたt=100での分布を見てみると、同期状態が崩れ出していることが分かる。角振動数の最確値として0.70を与えたのであるが、直ちにその値をとるわけではない。

更に、t=104での分布を見てみる。ここでは、t=100で変化させた固有角振動数の分布より低い角振動数成分が現れており、分布の幅が広がっていることが分かる。これは互いの引き込み状態がかなり崩れていることを示唆している。

t=140はほぼ周期のオーバーシュートのピーク位置である。ここでの角振動数の分布図を見てみると、t=104での分布と同様に、広く横に広がっている。注目すべき点は、0.80付近にピークが立ちはじめているということである。

この特徴はt=170になるとはっきりとしてくる。0.80付近のピークが鋭く立ち上がり、低い角振動数側にある振動子の数は少なくなってきている。最後に定常状態に至ったt=430での分布図を見てみると、全ての振動子が角振動数0.80で振動しており、ここで振動子が互いに引き込み、同期化したことが分かる。

このように、オーバーシュート現象の起きる過程において、角振動数分布が一

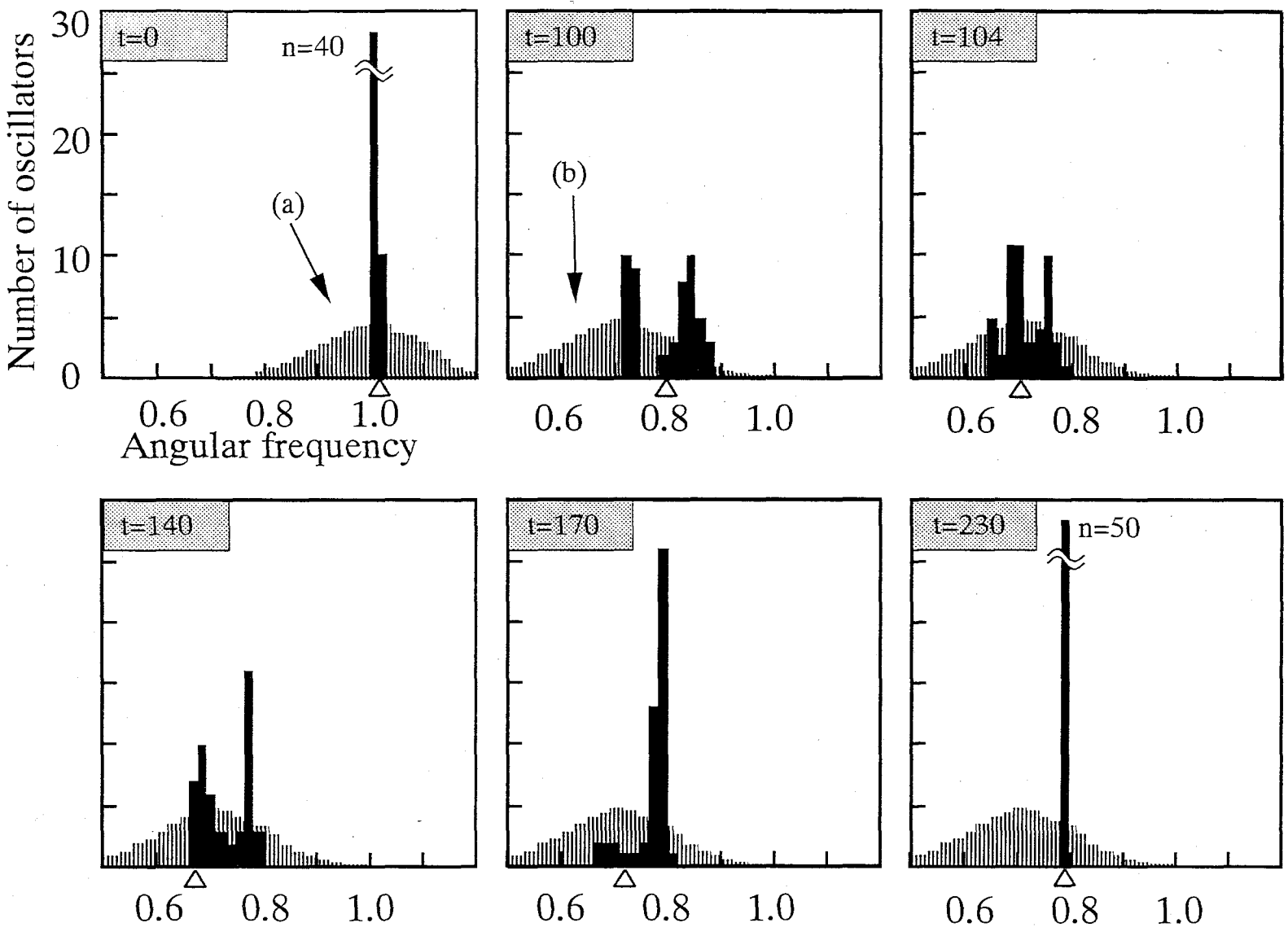


図4-7 定常な自励振動を行なっている結合系に対して低い振動数分布を急激に与えた場合の結合系の過渡応答における振動数分布のスナップショット。△は結合系の角振動数である。(a)(b)は結合系に与えた正規分布である。詳しくは、図4-6を参照のこと。

旦崩れ、その後新しい定常状態に対応する角振動数へ次第に引き込まれていき定常状態へ至ることが分かった。

4.2.4 固有角振動数分布変化に対する応答(2)

次に、4.2.3とは逆に、固有角振動数分布を高くした場合のそれぞれの振動子の応答について見ていく。

角振動数分布の時間変化を示したのが図4-8である。まず、t=360においては、鋭いピークが0.80の所に立っており、ここですべての振動子が互いに引き込み、同期している。次に、t=400において最確値1.00の新しい固有角振動数分布を与えた結果、引き込み状態が崩れ、実際の各々の振動子の角振動数分布は最確値1.00のまわりに分散する。このとき、結合系の角振動数は1.00程度である。

t=405、424では、系の角振動数はまだ安定していないが、角振動数分布の幅は次第にせまくなり、与えた最確値1.00よりやや高い値の角振動数の位置にピークが立ち始めている。そして、t=459において、角振動数1.05の付近に全ての振動子が引き込まれており、同期化が完了したことがわかる。

この一連の過程においては、オーバーシュートは起きず、結合振動子系の角振動数は単に高くなる方向へ変化するだけである。

4.2.5 角振動数分布の変化に対する結合系の応答のメカニズム

結合振動子系の過渡的な応答を模式的に図示したものが、図4-9である。定常状態にある結合振動子系に対して固有角振動分布を突然低くした場合の応答が、図中の(A)(B)であり、(A)は系の振動数分布の変化を、(B)は系の角振動数の過渡的な変化をあらわしている。

(A)において、まず系は、与えられた固有角振動数分布の最確値よりも高い値で振動している。ここで、低い固有角振動数分布を与えると、引き込み状態がとかれ、平均的には、系の角振動数は与えた分布の最確値付近にある。その後、再び引き込みにより分布の最確値よりも高い角振動数を持った振動子に系の振動子が

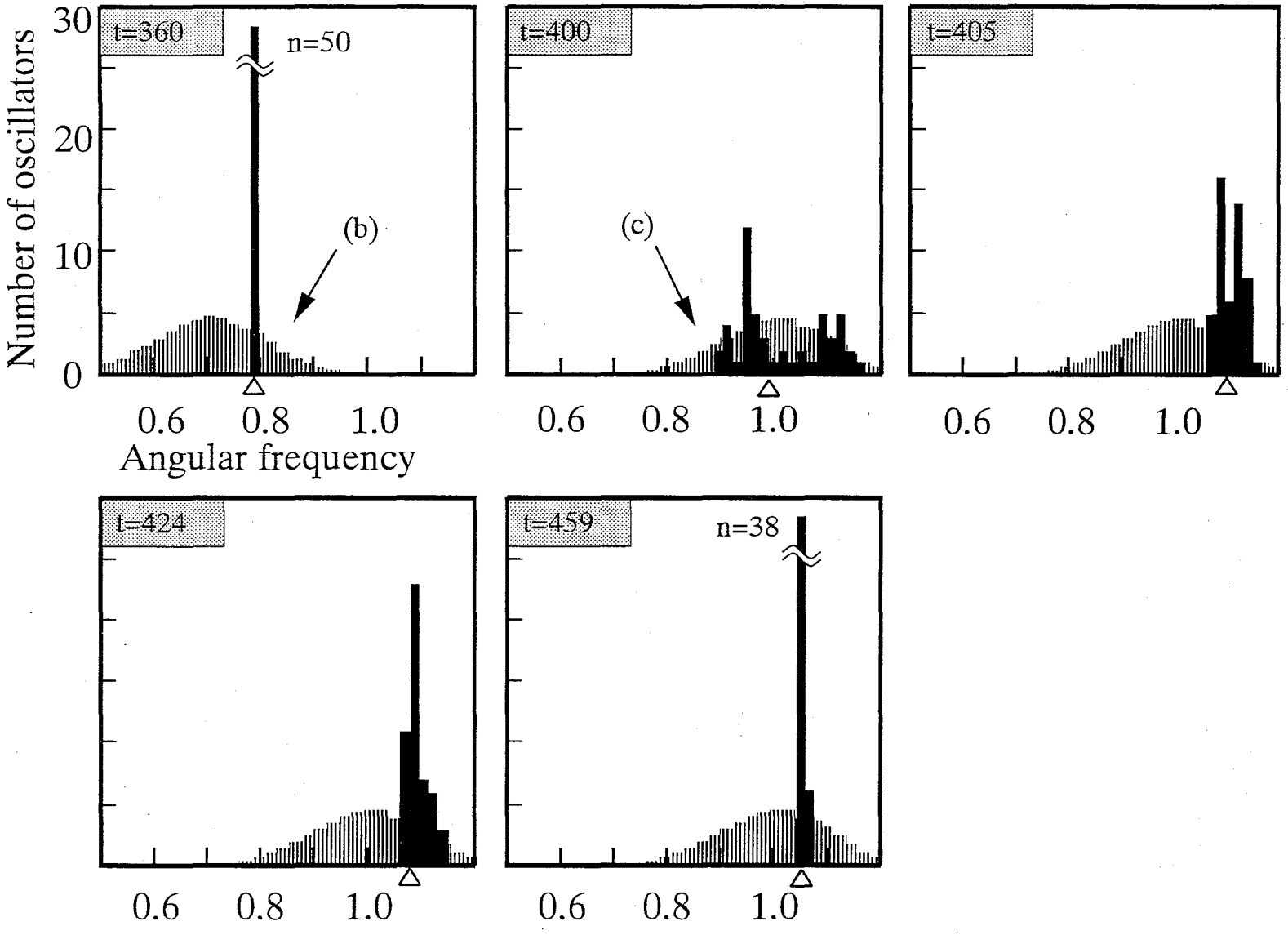


図4-8 定常な自励振動を行なっている結合系に対して高い振動数分布を急激に与えた場合の結合系の過渡応答における振動数分布のスナップショット。△は結合系の角振動数である。(b)(c)は結合系に与えた正規分布である。詳しくは、図4-6を参照のこと。

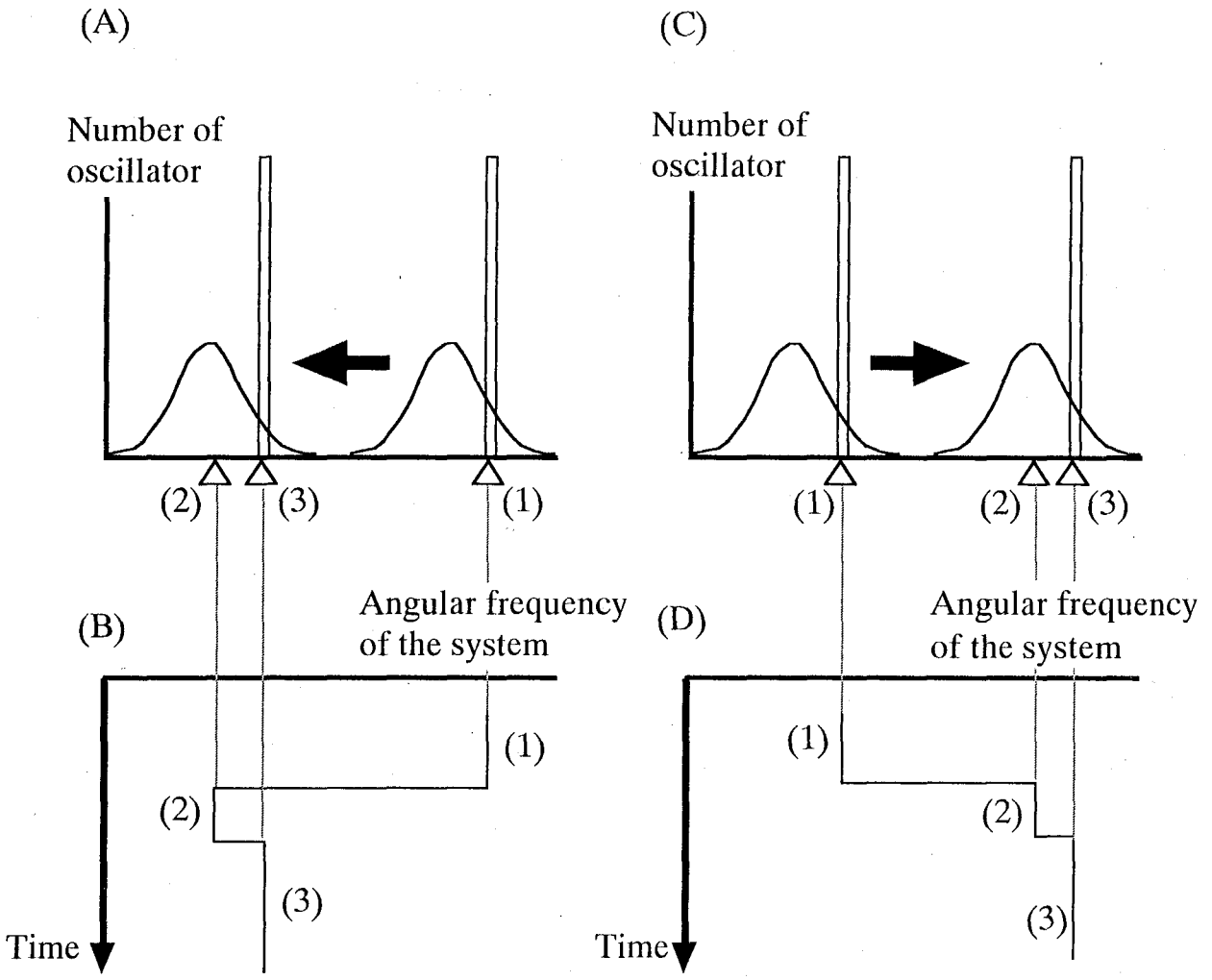


図4~9 角振動数分布の変化にともなう結合系の角振動数の変化。(A)角振動数分布を低くすると、一端引き込み状態とかれるため、結合系の角振動数は平均的には分布の最確値となる。その後、高い角振動数を持った振動子に引き込まれる。この際、系の角振動数は(B)のような順をおって変化するため、オーバーシュートする。分布を高くした場合は、(C)(D)のように、高い振動数の方へ順に引き込まれるためにオーバーシュートは起こらない。

引き込まれることにより、結合系の角振動数は最確値よりも高い角振動数で振動することになる。そしてこの過程における系の角振動数の変化を時間に対してプロットすると、(B)のように、オーバーシュート現象が起きることになる。ここで重要なことは、与えた角振動数分布の最確値よりも高い値を持った振動子に系の振動子が全て引き込まれるということである。これが、オーバーシュートが発生するメカニズムの本質である。

次に、図(C)(D)は、固有角振動数分布を高くした場合についての系の過渡応答である。始めに、系は与えられた固有角振動数分布の最確値よりも高い値で振動している。ここで、高い固有角振動数分布を与えると、引き込み状態がとかれ、系は平均的には分布の最確値を角振動数として持つ事になる。その後、さらに高い角振動数を持った振動子に引き込まれる。この過渡応答では、系の角振動数は高い方向へシフトするのみであり、オーバーシュートは発生しない。

4.3 一次元結合振動子系としての変形体系における自励振動現象

以上のように、変形体系の自励振動現象における

・形成過程における同期化の速さの負荷依存性

・振動の定常状態における振動振幅の負荷依存性

・環境変化に対する過渡応答

等の現象が、1つの振動子そのものの性質ではなく、結合振動子系としての性質であることが、数値解析によって明らかとなった。自励振動の負荷に対する依存性は、負荷により結合系の振動子の同期化の度合いが変化することで説明することが出来た。また、環境変化に対する過渡応答では、定常状態での振動子の引き込み状態が環境変化によって崩れ、再び引き込みが起きるという過程であり、その際、最確値より高い固有角振動数を持つ振動子に結合系全体の振動子が引き込まれるために、非対称な応答が生じることも分かった。

このように、変形体系の自励振動の過渡過程における挙動は、変形体系を結合振動子系、すなわち集団系のダイナミクスが本質的であることが示された。

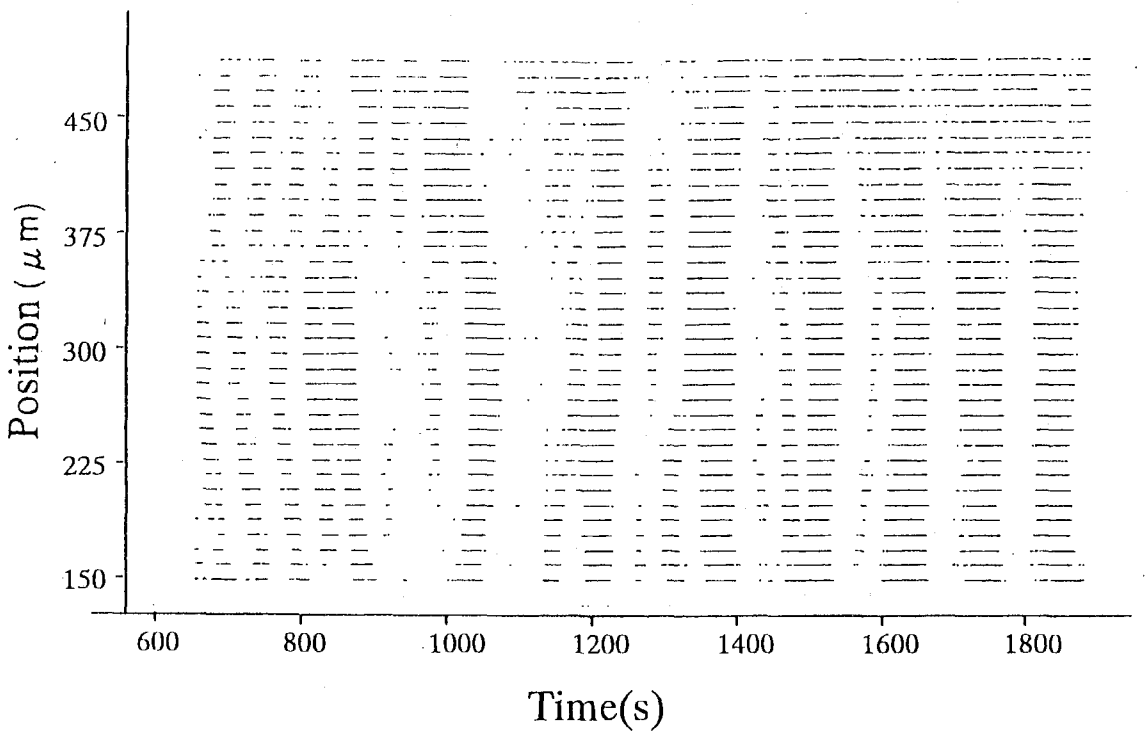
4.4 原形質流動

変形体の管壁の自励振動の形成過程を観測すると次第にその振動周期が短くなっており、等張条件下での変形体系の自励振動形成と似た過程が得られた。また原形質の流速振動は始めは振幅・周期ともに乱れた挙動を示しているが、周期が急に安定し、振幅が次第に増加する過程が見られた。次に、管壁の振動子同士の位相関係がどのような時間変化をたどるのかを見るために、各部分の管壁の幅の位相関係を振動のパターン図を描いて調べた（図4-10）。これは、波形を微分して、それが正の場合、すなわち、管壁の幅が増加している場合に黒い線を引き、微分が負の場合、すなわち、幅が減少している場合には白く抜き、破線を作り、それを管壁の位置の順番にならべたものであり、各部分の振動の位相関係を見ることができる。これをみると、各部の振動の位相が、始めは乱れているが、次第に同期してゆく様子がわかる。150μm-375μm付近の管壁は、1600s付近でほぼ同期しているが、450μm付近の管壁は2200s付近まで同期しない。2200sは、図3-23によれば往復流動が形成されはじめた時刻である。その後、管壁の各部の振動は全ての部分が同期し、ある傾きをもった位相勾配を形成する(例えば、2600s付近では図で右下がりの位相勾配が形成されている)。そしてそれに伴い原形質流動の流速振動の振幅が大きくなり、周期が安定することがわかる(図3-23、図3-24)。このように、往復流動の形成には管壁の各部の振動の同期化が必要であるということが言える。

次に、管壁の振動と流動の関係をさらに考察するために、往復流動が形成された後の管壁および流動の時間変化を詳細に見てみる。

管壁の振動振幅・周期、流動の周期がほぼ一定の安定状態になった後の、管壁の振動と流動の振動の位相関係を見るために、2100-3400s付近における、変形体系の5箇所の部分での管壁の振動パターンと、流動の振動パターンを調べたものが、図4-11である。図中、灰色の線は、原形質が正の方向へ流れている時間をあらわし、黒い線は、管壁の振動の微分が負、すなわち収縮している時間をあらわす（図4-10と異なり、収縮過程をあらわすことに注意。収縮過程は、変形体系が能動的に力を出している過程であると考えられる。4.4を参照のこと）。

これを見ると、管壁の振動波形の位相と、流速振動の波形の位相は、周期一定の定常状態であると考えられる状態においても、一定の位相差を保っているわけ



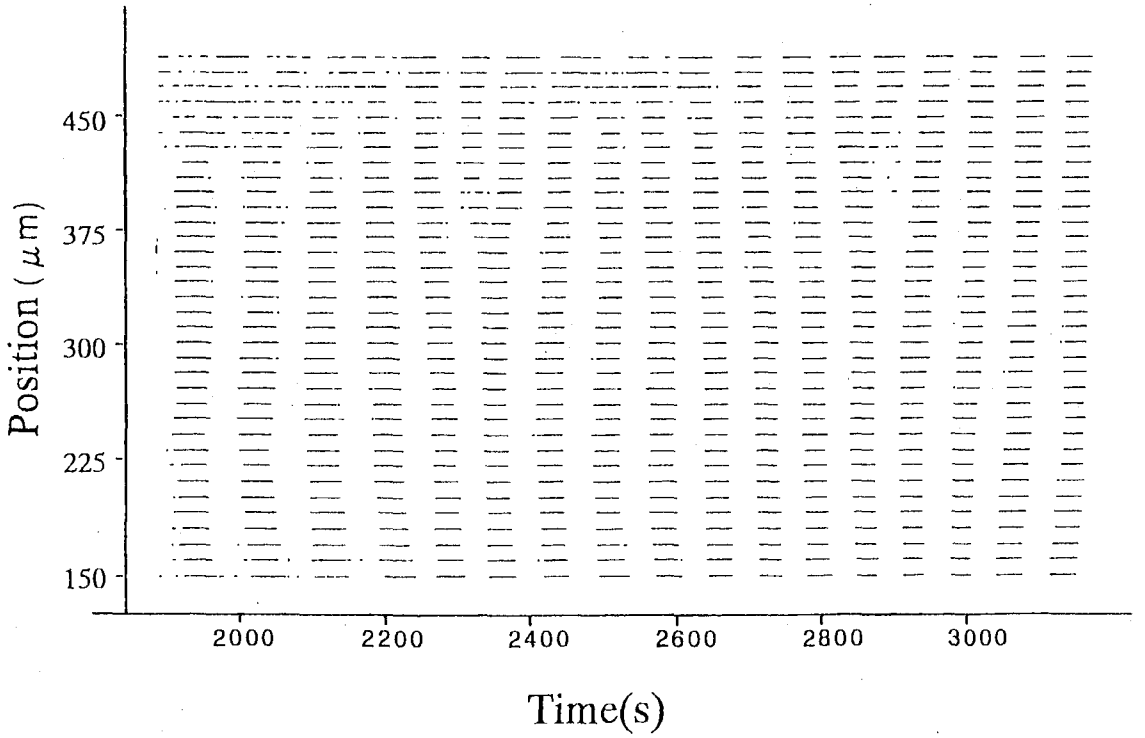


図4-10 管壁の幅の振動パターン図。黒い線は、管壁の幅が大きくなっていることを示し、白く抜いた時間では、幅が減少していることを示す。

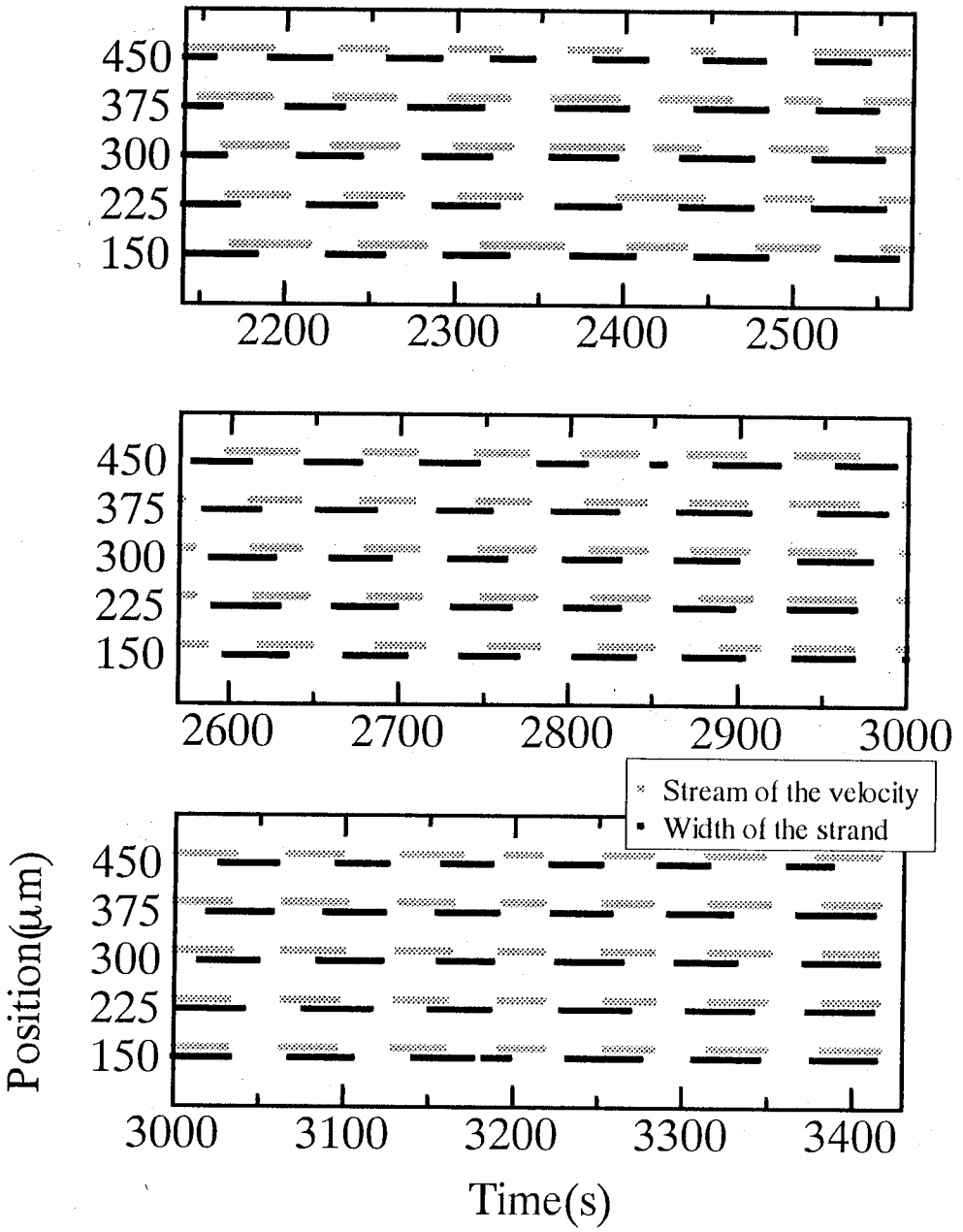


図4-11 変形体糸管壁の振動の位相と原形質流速振動の位相。往復流動が形成された後でも、二つの振動の位相関係は一定ではない。

ではない事がわかる。また、管壁の位相勾配そのものも、傾きが決まっている分けではなく、自発的に反転している。

流速振動と管壁の振動の位相差、そして管壁の自発的な位相勾配の傾きの変化が何を意味しているのかを考えるために、次に、原形質往復流動の流量差について考えてみる。

変形体糸のある部分の内質の断面積が分かり、かつ流速が知れれば、「断面積」×「流速」でその部分を流れる単位時間当たりの原形質量を知る事が出来る。しかし、本実験では、管壁の振動を阻害する恐れがあったために、特に厚さを制御しなかったために、断面積の時間変化は不明である。もしも円形に近いのであれば、「原形質量」∝「管壁の幅」^{2}であり、また、厚さがほぼ一定であるならば、「原形質量」∝「管壁の太さ」である。しかし、このどちらの時間変化も、原形質流速の振動の時間変化との相関係数を調べた結果、観測データの全時間にわたって0.9以上であった。すなわち、定性的な議論を進める場合には、原形質流速の時間変化をもって流量の時間変化を考察してもかまわない。

そこで、ここでは、往復流動の半周期（流動が一度止まり流れはじめてから、再び止まるまでの時間）にわたって、流速を積分したものを一方向（往あるいは復）に流れた原形質量の目安とする。

図4-12は、往復流動の連続する半周期の流量を加算したものの時間変化をプロットしたものである。つまり、この図において、0以上、あるいは以下のプロットは、往復流動により運ばれた原形質量にかたよりがあることを示している。例えば、往流で流れた原形質が復流で全て戻ってくるわけではないことを意味している（図4-13に、原形質流量の偏りの詳しい計算法を示す）。

時間変化を順に追ってみていくと、まず150μmの部分において2200s付近で変形体糸の位置の正の方向へ向かう原形質量の偏りがあり、さらに、225μmの部分でも、2200-2300sで正の方向への偏りがある（図中A）。以下同様に、2300-2500sにおいて負の方向への偏り(図中B)の次に、2500-2900sにおいて正への偏りが生じ(図中C、ただし、400μmにおいては負の偏りも見られる(F))、また2900-3200sで負への偏り(図中D)、次に3200s-で正への偏りが見られる(図中E)。

これらA～Eのそれぞれの流量の偏りは、一時的なものではなく、全て往復流動の何周期かに渡って続いている。すなわち、変形体は、往復流動により、ある期

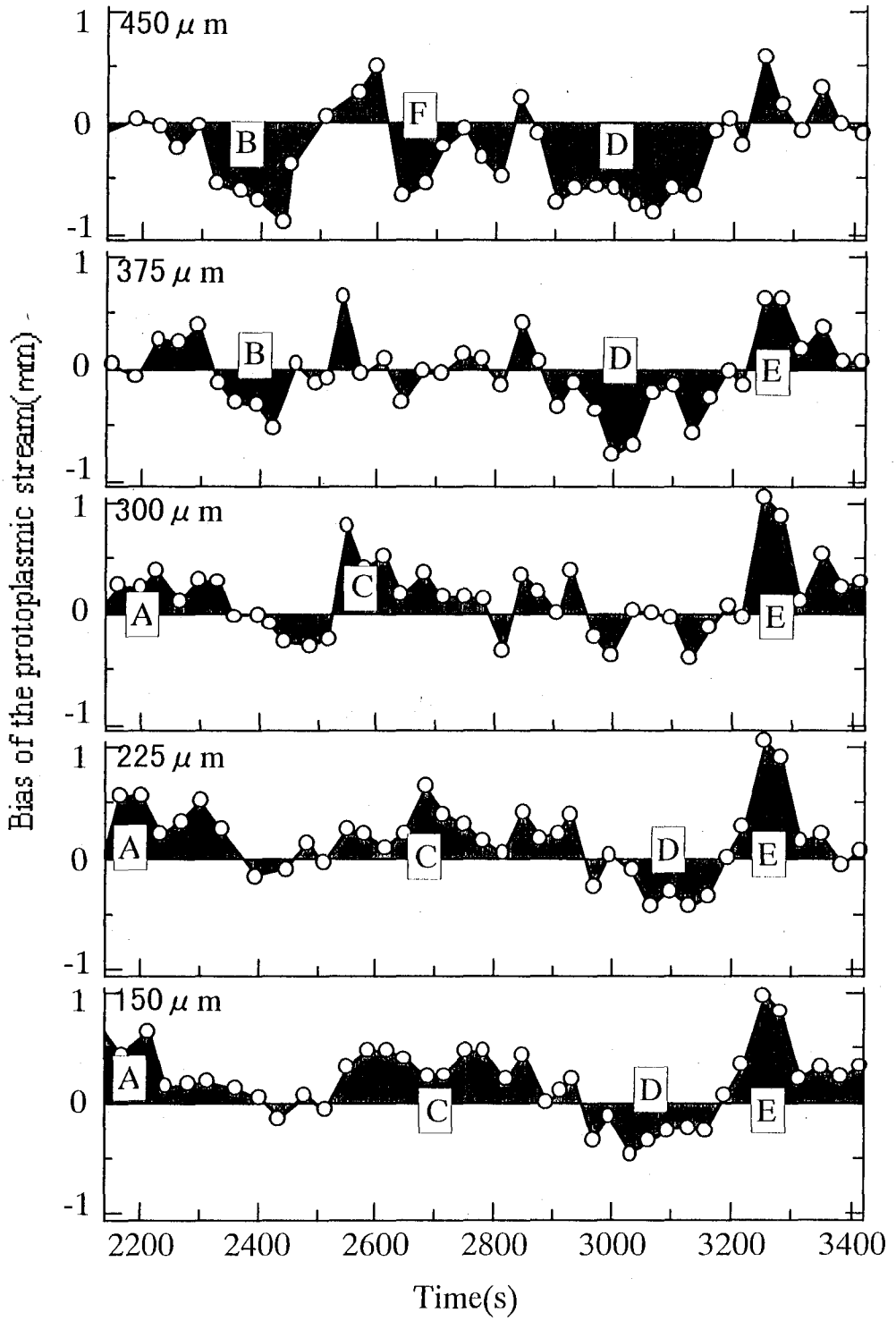


図4-12 原形質流量の偏り。往復流動では、原形質は対称に流れるのではなく、一方向への偏りがある。図中、A→B→C→D→Eの順で、原形質流量の偏りの方向(原形質の正味の量が流れる方向)が反転する。

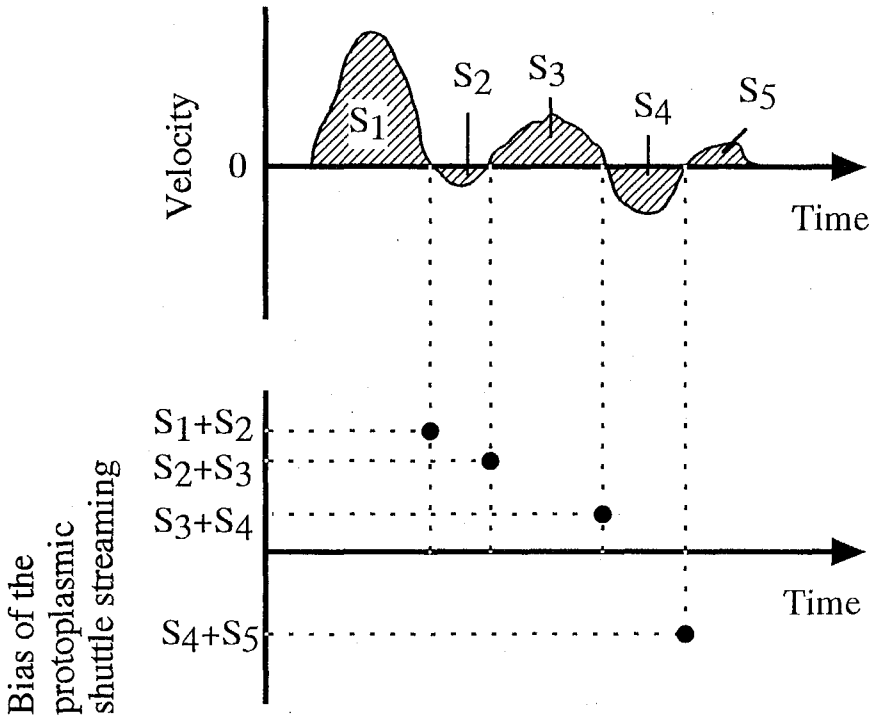


図4-13 原形質流動の偏りの図示法。往復流動の半周期での流速を積分し、流量の指標とする(S_1-S_5)。連続した半周期での流量の指標を加算し、往復流動の偏りを計算する。

間、一方向に向かって原形質を輸送しているのである。そして、その輸送の方向が、A→B→C→D→Eと、自発的に反転している。

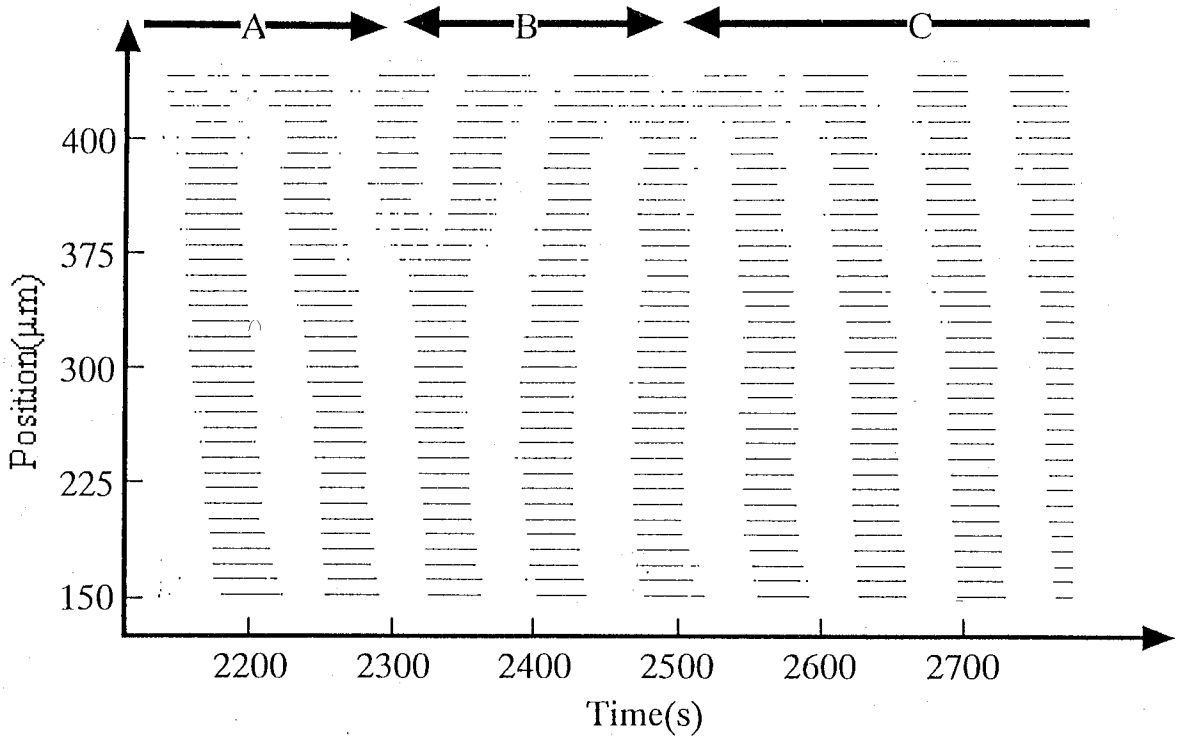
この流量差の偏り=原形質の一方向への輸送と管壁の振動との関係を見るために、図4-14に、管壁の振動パターン図を拡大したものを再掲する。

これを見ると、2200-2300sでは、位相勾配は右下がり、すなわち正の方向の位相が進んでいることがわかる。また、2300sでは、位相パターンに枝別れが生じ、2400sまで勾配はやや左下がりになっている。2500-2900sでは、再び右下がりの勾配が形成され、再びここで位相勾配の反転が生じ、左下がりの勾配が形成される。そして、3200sで、また右下がりの勾配に戻る。この、反転のタイミングは、図4-12において、流量の偏りが反転した時間とほぼ同一であることがわかる。すなわち、管壁の振動の位相が進んでいる方向へ、原形質は運ばれていくのである。

原形質の移動こそが、変形体の移動であるとするならば、変形体は、振動の位相の進む方向へ移動する、といえる。これは、誘因刺激、あるいは忌避刺激により粘菌が走性を示す際に、透過光強度（これは変形体の厚み振動と負の相関があると考えられる）振動の変形体における位相勾配が移動方向から湧き出すという観察結果とも一致する[92、93]。

本実験での変形体糸の観測中は、特に刺激を加えていなかったが、このように環境が定常である時にも、粘菌がその成長方向を絶えず変化させているということは大変興味深い事実である。生物学的にいうならば、これは、粘菌が餌を探す際に、空間を効率よく探索するために決まった一方向には成長しない、ということがいえるかもしれない。

以上、本実験では、変形体糸の管壁の自励振動の形成過程が、等張条件下での変形体糸自励振動の形成過程と同じものであること、そして、その管壁の自励振動の形成とともに、原形質の往復流動という秩序が形成されることを示した。
また、流速振動と、管壁の振動の位相関係は一定ではなく、自発的に管壁の振動の位相勾配の方向が変化し、それに伴い正味の原形質の輸送される方向が分かった。



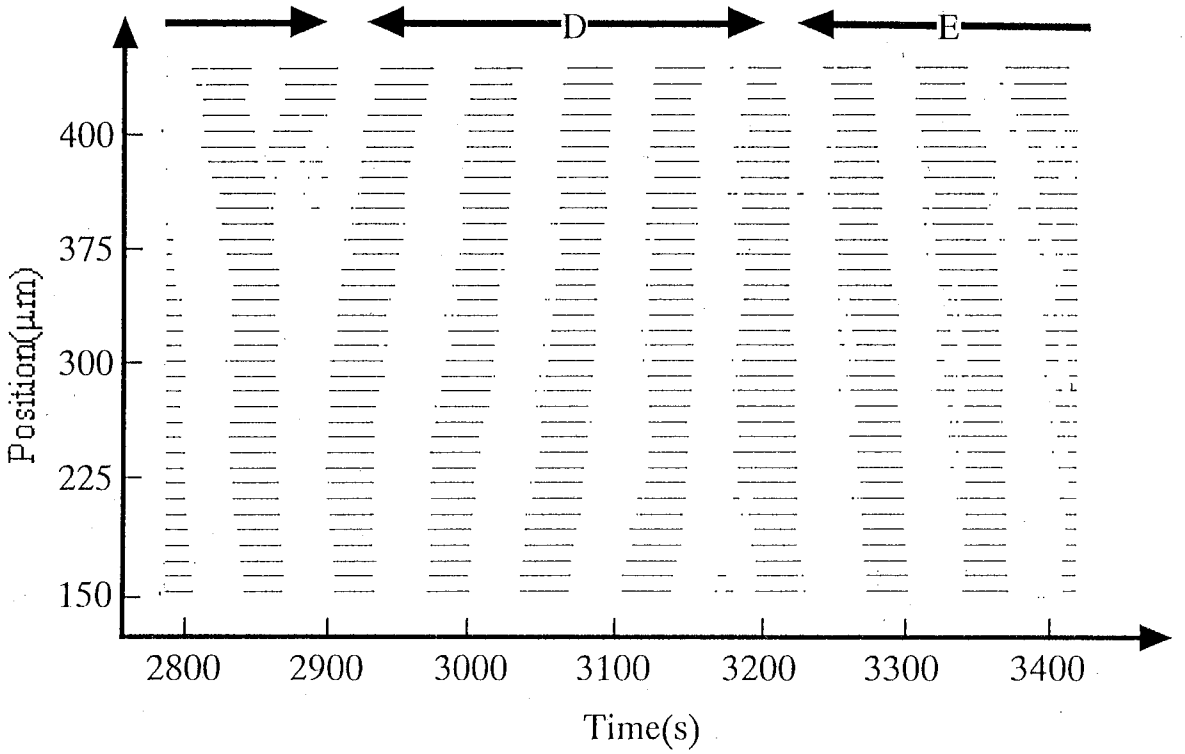


図4-14 原形質流動に偏りがある場合の管壁の振動パターン図(図5-5の拡大)。原形質の流量が正味流れている方向の位相が進んでいる。図中、A～Eは図5-10の流動の偏りがある期間をあらわす。

4.5 振動子の非対称性

ここでは、変形体系の自励振動を研究する過程で得られた興味深い実験結果について述べる[82,87,94]。

変形体系の自励振動の波形は、3.1.1で述べたように非対称な波形をしている。自励振動形成過程において、振動の周期は次第に短くなっていくが、この図をみると、変形体系の収縮にかかる時間のほうがより顕著に短くなっているようにみえる。実際、収縮過程のみの周期（半周期）と、弛緩過程のみの周期にわけて(図4-15)その時間発展を見てみると、それは明らかに異なっており(図4-16)、自励振動形成過程における振動の周期変化は収縮過程の半周期の変化に由来するものであることが分かる。

多数のサンプルによる形成過程の実験でも、周期変化を収縮過程と弛緩過程の半周期に分けてそれぞれの変化率を直線近似して求めてみると、全てのサンプル（n=24）において、収縮過程の半周期の変化率が負であるのに対し、弛緩過程の半周期の変化率は0を中心として分布していることが図4-17からわかる。

この、収縮過程と弛緩過程の半周期の変化のしかたの違いは、自励振動形成過程のみで見られるものではない。図4-18は、湿度の低下に対する変形体系の自励振動周期の過渡応答をあらわしているが、収縮過程の半周期と全体の周期が同じような曲線を描いて長くなっているのに対し、弛緩過程はやや長くなる程度で、ほとんど変化しない。この過渡過程においても、収縮過程と弛緩過程の半周期の応答には違いが生じており、収縮過程の時間変化が、自励振動の周期変化の大部分を占めている。

定常状態での、振動周期においてもこのような、収縮過程と弛緩過程の差は見られる。図4-19は、定常状態における、各温度に対する収縮過程と弛緩過程の半周期の平均をプロットしたものである。図から明らかなように、収縮過程の半周期のほうが、弛緩過程の半周期よりも、温度変化に対する応答が大きく、温度が上がると長くなっている。このデータからも、自励振動の周期変化が(図4-3)、収縮過程の変化によるものである、と言える。

このような非対称な挙動が過渡過程（自励振動の形成、温度、湿度に対する過渡応答）だけでなく、定常状態（異なる温度に対する半周期の依存性）でも見ら

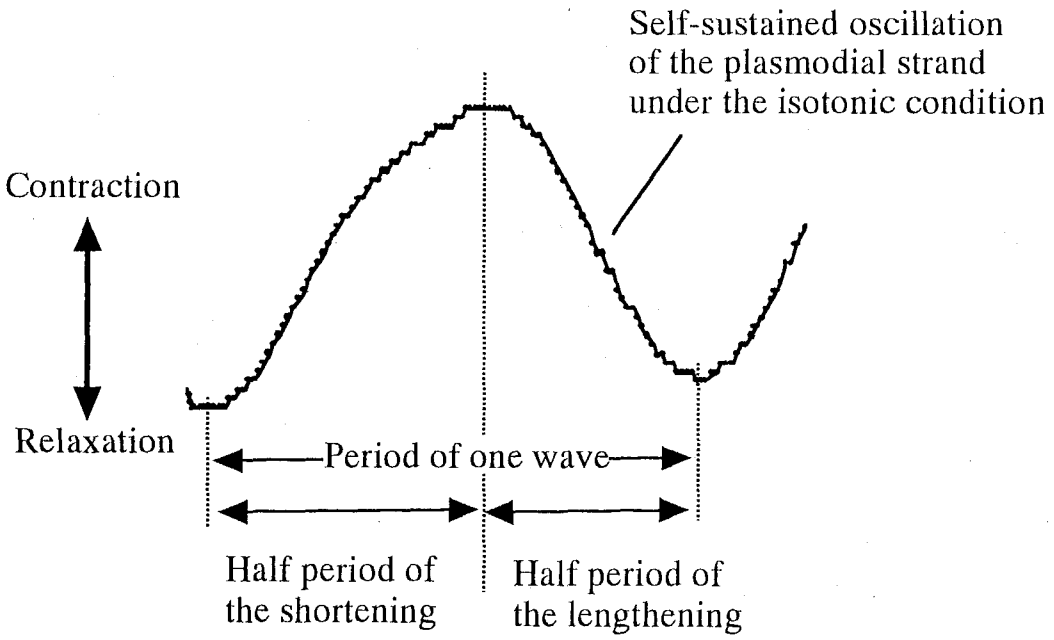


図4-15 等張条件における自励振動の収縮過程と弛緩過程。振動周期を収縮と弛緩の半周期に分けて調べる。

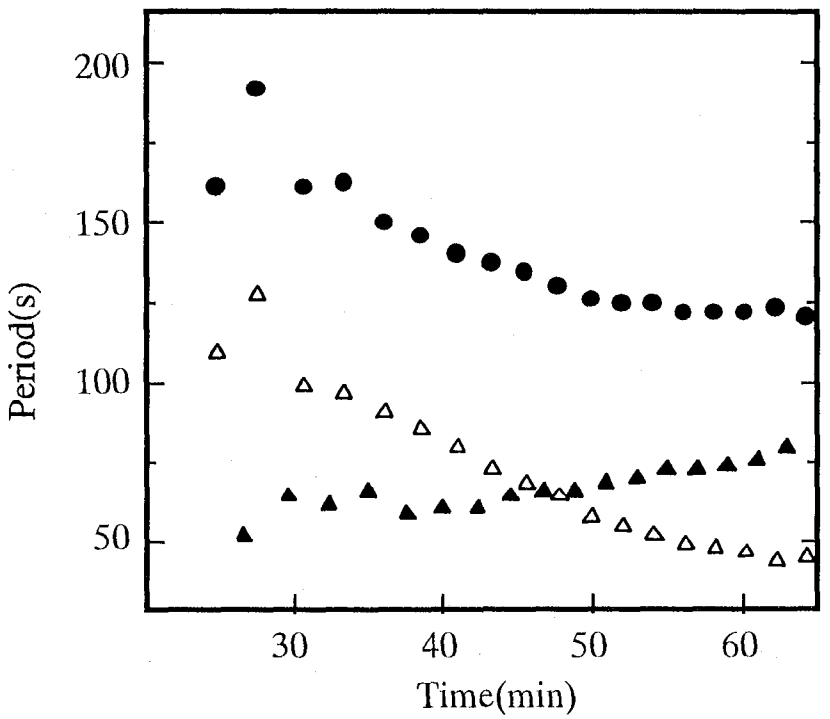


図4-16 自励振動形成の過渡過程における周期および収縮過程・弛緩過程の半周期の時間変化。●:周期。△:収縮過程。▲:弛緩過程。周期の時間変化は、収縮過程の半周期の時間変化に由来する。

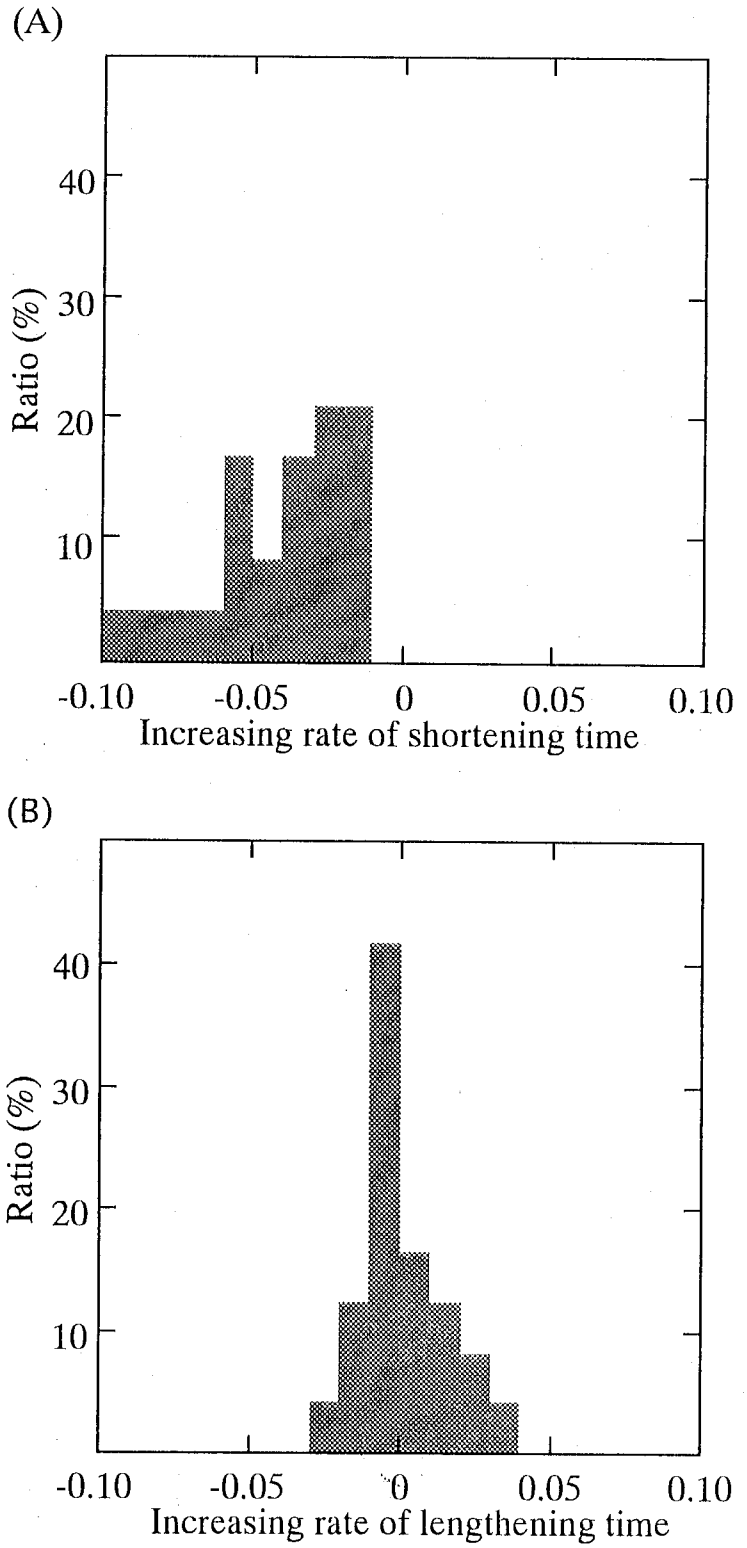


図4-17 自励振動形成過程における収縮過程と弛緩過程の半周期の変化率。縦軸は24例中の割合、横軸は半周期の変化率(s/s)をあらわす。(A)過渡過程においては収縮過程が全て負の変化率、すんなわち短くなっているのに対し、(B)弛緩過程の変化率は0を中心に分布している。

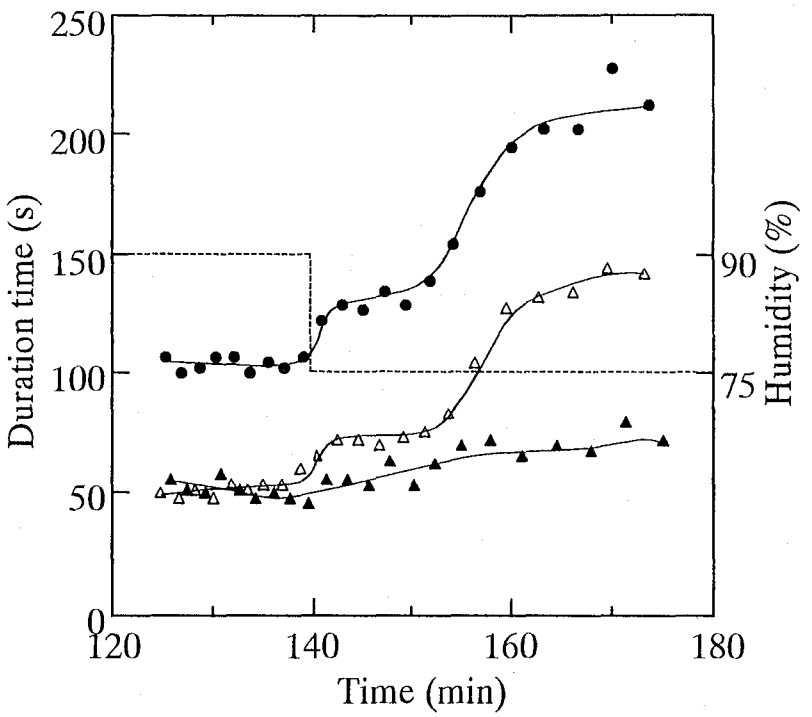


図4-18 粘菌変形体糸における自励振動の湿度低下に対する過渡応答。●:周期。△:収縮過程の半周期。▲:弛緩過程の半周期。湿度の低下に対し、自励振動周期は長くなるが、それは、収縮過程の半周期の時間変化に由来するものであり、弛緩過程はほとんど変化しない。

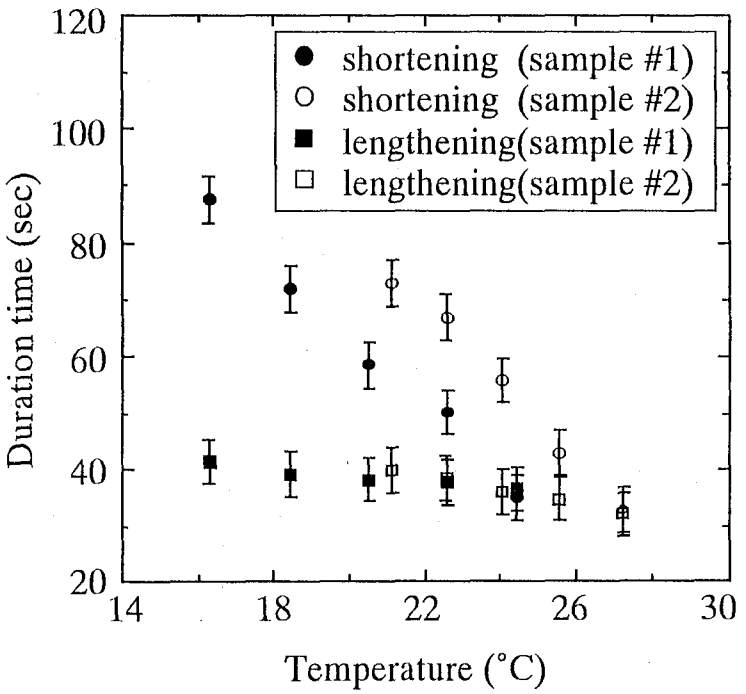


図4-19 定常状態における収縮過程と弛緩過程の温度に対する平均周期。温度を上げると、平均周期は短くなるが(図4-3)、その変化は収縮過程の長さの変化による。

れることから、これは結合振動子集団としての性質というより、むしろ、個々の振動子の性質を反映しているものであり、変形体糸の収縮と弛緩が異なる機構で駆動されている可能性を示唆している。

等張条件での変形体糸の実験において、収縮過程は、荷重を重力に逆らって持ち上げる、すなわち能動的な過程である。それに対して弛緩過程は、荷重によって変形体糸が引き伸ばされる、受動的な過程であるといえる。

そして、以上の実験結果は、能動的な収縮過程が、環境変化に対して顕著に応答することを示している。1.2.4で述べたように、変形体糸の収縮・弛緩はアクチンおよびミオシンというモーター蛋白質により駆動されていると考えられている[33]。さらに、変形体糸内でのマイクロフィラメント（F-actin）の電子顕微鏡や偏光顕微鏡での観察から、変形体糸の収縮・弛緩過程におけるマイクロフィラメントの構造変化について2つの生化学的なモデルが提案されている。すなわち、F-actinの周期的な凝集が起こっているという説と、actinのG-F変換が起きているとする説である[6,33,36]。本実験の結果は、この変形体糸の繊維の構造変化の2つのモデルのうち、自励振動においてはF-actinの周期的な凝集が起こっているのではないかというモデルを支持する結果である。なぜならば、G-F変換が起こっていると考えた場合には、常にアクチン・ミオシン相互作用により力が発生していると考えられ、これは本実験結果、すなわち能動的な過程と受動的な過程が区別できるという実験結果と反するからである。

いずれにせよ、その詳細なメカニズムの解明には生化学的な、あるいはよりミクロな生物物理学的な研究を行うことが重要であろう。

5. 総括

5.1 本研究の成果

本研究では、真性粘菌*Physarum polycephalum*の変形体系における自励振動のダイナミクスの解明を試みた。粘菌変形体は、変形体系が互いに結合し、網状に広がった外観をしている。変形体は神経系を持たない単細胞生物であるにも関わらず、局所的な刺激に対して応答し、原形質を流動させて移動を行う。変形体系内の原形質流動は、変形体系の収縮・弛緩により駆動されている。そのため、変形体系の収縮・弛緩という自励振動現象のダイナミクスを解明することは、変形体の、環境の知覚→行動という情報処理機構を理解する上で重要である。

等張条件下で変形体系の長さの自励振動の形成過程を観測すると、振幅が次第に成長し、周期が次第に短くなる。その際、変形体系をマーカーで分割してそれぞれの部分の振動を計測すると、振動の初期では各部分の振動の位相は乱雑であるが、変形体系全体の自励振動が成長するにつれ次第に位相が揃い、同期していく過程が観測された。この自励振動の同期化現象の負荷依存性を調べてみると、負荷の大きいほど同期化の速さが速く、また、振幅の成長率が大きいという結果を得た。さらに定常状態における自励振動の負荷依存性を調べてみると、負荷が大きいほど振幅が大きいが、周期は負荷の影響を受けない事が分かった。

変形体には分化した構造がなく、任意の大きさに分割してもそれぞれが一個体として振る舞うこと、自励振動している変形体系は全ての部分が振動しており、自励振動の形成過程では同期化現象が見られることから、変形体系を振動子集団と考えることが妥当であると推定した。そして、自励振動の負荷に対する応答を説明するために、変形体系を一次元結合振動子系と考え、典型的な自励振動を表すvan der Pole方程式を結合したモデルを構成した。そして、負荷によって自励振動の振幅は影響されるが周期は変化しない事、変形体系が非線形な粘弾性を示すことから負荷の増加は結合振動子系の結合を強くすると仮定し、モデルの数値解析を行った。その結果、結合の強い系のほうがより速く各振動子の同期化が進み、かつその結合系の振幅の成長率が速いという変形体系における挙動を再現することが出来た。さらに、定常状態における、負荷が大きいほど振幅が大きいということも再現することが出来た。これは、負荷が大きいほど結合系の各部の振動の同期化の度合いが大きくなることにより生じる現象であることが分かった。

次に、定常な自励振動を行っている変形体系に対してその外部環境温度を急激

に変化させると、温度を低下させたときには、周期が一度大幅に長くなってからやや短くなり定常に至るというオーバーシュートが観測されたが、温度を上昇させた場合には周期は単に短くなるだけであり、オーバーシュートは起きなかった。このような周期変化の非対称性は外部環境湿度を変化させた際にも見られた。このような、環境の変化に対する非対称な過渡応答がなぜ起きるのかを考えるために、再び結合振動子系を用いて数値解析を行った。定常状態における知見から、温度・湿度の上げ下げを数値計算では各振動子の固有角振動数の高さを決めているパラメーターであると考え、温度・湿度が高いときには角振動数は高く、温度・湿度が低いときには角振動数が低くなると考えた。そして、定常な自励振動をしている結合系に対して、その固有角振動数分布を変化させた際にどのような応答が見られるのかを観測した。その結果、固有角振動数分布を低くした際には、結合系の周期が一度長くなってから短くなるという周期のオーバーシュートが見られ、固有角振動数分布を高くした際の過渡過程ではオーバーシュートは起きず、変形体系における実験結果を再現することが出来た。この過渡過程における結合系の各振動子の角振動数分布の時間変化を追うことにより、この現象が、振動子集団の過渡過程での引き込み状態の崩壊・再引き込みの際に、高い固有角振動数を持った振動子に系の振動子が引き込まれるために、生じることが分かった。

以上のように、変形体系を結合振動子系と考えることで、変形体系の自励振動形成過程、及び定常状態での外部環境変化に対する過渡応答の際の応答を統一的に理解出来ることを示し、これが変形体系のダイナミクスの本質であることを明らかにした。

5.2 今後の課題

本研究では、変形体糸の自励振動に研究対象をしぼり、そのダイナミクスを明らかにしたが、次に、粘菌変形体の「行動」の機構を解明するには、変形体糸の自励振動と原形質流動とがどのように関連しているのかを解明する必要がある。

本研究では、変形体糸の管壁の自励振動の形成と原形質往復流動の形成を同時計測してその関係を調べた。その結果、管壁の幅の自励振動の形成過程に、等張条件下での変形体糸の自励振動と同様に周期が次第に短くなっていく様子が見られ、また、各部分の振動が次第に同期じていく過程が観測された。また、管壁の自励振動の形成過程段階では、原形質は、各部分で微小な流動を不規則に行っている状態であったが、管壁の振動が同期すると、急激に流速振動の周期が安定し、往復流動が形成されてその振動振幅が増大した。さらに、往復流動の形成後に、原形質流量の時間変化を調べてみると、往復流動は原形質を単に往復させているのではなく、一方向へ原形質を運んでいること、そしてその原形質を輸送する方向が自発的に反転することが判明した。このとき、管壁の振動の位相勾配と、原形質の運搬方向の反転の関係を調べてみると、管壁の振動の位相が進んでいる方向へ原形質が運搬されていることが分かった。以上の研究では、管壁の自励振動の形成により、往復流動形成がなされること、自発的に原形質の輸送方向が変化すること等を明らかにしたが、これらの過程をモデル化するには至っていない。また、外部刺激応答に対して管壁及び流動がどのような挙動を示すのかは明らかではなくさらに研究を進める必要がある。

変形体糸の自励振動は、環境の変化に応答してその周期が変化するが、これは振動子それ自身の性質であると考えられる。すなわち、本研究では多数の振動子の結合系として変形体糸を考えたが、環境応答を考える際には、その個々の振動子の構造を知る必要がある。本研究では、変形体糸の自励振動波形は非対称であることに着目し、その収縮過程と弛緩過程の半周期の時間過程を、過渡過程及び定常状態において調べた。その結果、自励振動形成過程では収縮過程の半周期が短くなっており、弛緩過程の半周期はほとんど変化していないことが判明した。また、湿度変化の際の周期変化の際にも、収縮過程の半周期が変化し、弛緩過程の半周期は変化していなかった。定常状態において、変形体糸の自励振動周期の長さは温度依存性を持っており、温度が高くなるほど周期は短くなる。これを収

縮過程と弛緩過程とにわけてその半周期の温度依存性を調べてみると、やはり収縮過程の半周期に顕著な温度依存性があり、弛緩過程の半周期はほとんど変化しなかった。このような結果は、変形体糸の収縮過程と弛緩過程が異なる機構で駆動されている可能性を示唆している。しかし、それぞれの機構がどのようなものであるかはまだ明らかにされてはおらず、さらなる研究が必要である。

6. 参考文献

以下に参考文献を記す。具体的な引用箇所はあげないが、第1章の生物学的な記述は[1,2]によるところが大きい。

[1] J.M.アシュウォース J.ディー 山田卓三訳 (1980) 粘菌の生物学 朝倉書店 東京

[2] 前田みね子 前田靖男 (1978) 粘菌の生物学 東京大学出版会 東京

[3] 上田哲男 栗原堅三 小畠陽之助 (1977) 生物科学講座7 個体の行動 (大沢文雄 編) 74 朝倉書店 東京

[4] 萩原博光 伊沢正名 (1983) 森の魔術師たち 朝日新聞社 東京

[5] 新免輝男 (1992) 細胞の運動 裳華房 東京

[6] Fleischer M, Wolfarth-Bottermann KE (1975) Cytobiologie 10:339

[7] 上田哲男 中垣俊之 (1996) 自己組織化 生物に見る複雑多様性と情報処理 (都甲潔 松本元 編) 86 朝倉書店 東京

[8] 上田哲男 (1993) 日経サイエンス no.7 32

[9] 黒田清子 (1978) 生体の科学 30:334

[10] 小畠陽之助 (1989) 別冊数理科学 現象にひそむ非線形 -カオスの母- (数理科学編集部 編) 97 サイエンス社 東京

[11] Coman DR (1940) Arch Pathol 29:220

[12] Ueda T, Terayama K, Kurihara K, Kobatake Y (1975) J Gen Physiol 65:223

[13] Ueda T, Kobatake Y (1982) Cell biology of Physarum and Didmium(Aldrich HC, Daniel JW)111 Academic Press New York

[14] Knowles DJC, Carlile MJ (1978) J Gen Microbiol 108:17-25

[15] Tsuo W, Mansour TE (1975) J Behav Biol 14:499

[16] Anderson JD (1951) J Gen Physiol 35:1

[17] 矢野雅文 三浦治己 (1997) 数理科学 35:15

[18] Kamiya N (1950) Cytologia 15:183

[19] Achenbac U, Wohlfarth-Bottermann KE (1980) J Exp Biol 85:21

[20] Achenbac U, Wohlfarth-Bottermann KE (1980) Planta 150:180

[21] Kamiya N (1970) Protoplasmatologia. 8:1

[22] Kamiya N, Kuroda K (1958) Protoplasma 49:1

[23] 神谷宣郎 黒田清子 (1971) 生物の物理 (日本物理学界 編) 165 丸善 東京

[24] Kamiya N (1940) Science 92:462

[25] Kamiya N (1953) Ann Rep Sci Works Osaka Univ 1:53

[26] Kamiya N (1970) Proc Japan Acad 46:1026

[27] Yoshimoto Y, Kamiya N (1978) Protoplasma 95:123
[28] Kamiya N, Allen RD, Zeh R (1972) Acta Protozoologica 8:113
[29] Kamiya N (1979) Cell Motility: molecules and Organization (Hatano S, Ishikawa H, Sato H ed.) 399 University of Tokyo Press Tokyo
[30] Nagai R, Yoshimoto Y, Kamiya N (1978) J Cell Sci 22:205
[31] Nakajima H (1960) Protoplasma 52:413
[32] Loewy A (1952) J Cell Comp Physiol 40:127
[33] Hatano S, Owaribe K, Matsumura F, Hasegawa T, Takahashi S (1980) Can J Bot 58:750
[34] Hatano S, Oosawa F (1966) Biochem Biophys Acta 127:488
[35] Hatano S, Ohnuma J (1970) Biochem Biophys Acta 205:110
[36] Ishigami M (1986) Cell Motil 6:439
[37] Allea A, Beck R, Wohlfarth-Bottermann KE (1971) Cytobiolegie 4:437
[38] Nakajima H, Allen RD (1965) J Cell Biol 25:361
[39] Allea A, Wohlfarth-Bottermann KE (1972) Cytobiologie 6:261
[40] Nagai R, Kato T (1975) Protoplasma 86:141
[41] Naib-Majani W, Stockem W, Wohlfarth-Bottermann KE, Osborn M, Weber K (1982) Eur J Cell Biol 28:103
[42] Hatano S (1973) Advan in Biophysics 5:143
[43] Hatano S, Takeuchi I (1960) Protoplasma 52:169
[44] Yoshimoto Y, Sakai T, Kamiya N (1981) Protoplasma 109:159
[45] Kato T, Tonomura Y (1975) J Biochem 77:1127
[46] Nachmias VT, Asch A (1976) Biochemistry 15:4273
[47] 長谷川孝幸，秦野節司 (1980) 生体の科学 31:389
[48] Ridgway EB, Darham ACH (1976) J Cell Biol 69:223
[49] Kuroda R, Kuroda H (1982) J Cell Sci 53:37
[50] Yoshimoto Y, Kamiya N (1982) Protoplasma 110:63
[51] Yoshimoto Y, Matsumura F, Kamiya N (1981) Cell Motility 1:433
[52] Braatz R, Komnick H (1970) Cytobiologie 2:457
[53] Braatz R(1975) Cytobiologie 12:74
[54] Ettienne E(1972) J Cell Biol 54:179
[55] Kato T, Tonomura Y (1977) J Biochem 81:207
[56] Mori Y, Ueda T, Kobatake Y (1987) Protoplasma 139:141
[57] Nakamura S, Yoshimoto Y, Kamiya N (1982) Proc Japan Acad 58:270
[58] Ueda T, Matsumoto K, Akitaya T, Kobatake Y (1986) Exp Cell Res 162:486

[59] Akitaya T,Hirose T, Ueda T, Kobatake Y (1984) J Gen Microbiol 130:549
[60] Ueda T, Mori Y, Nakagaki T, Kobatake Y (1988) Photochem Photobiol 47:271
[61] Nakamura S, Kamiya N (1985) Cell Struct Funct 10:133
[62] Smith DA, Saldana R (1992) Biophys J 61:368
[63] Odell G (1984) J Embryol exp Morph 83:261
[64] Yoshimoto Y, Kamiya N (1978) Protoplasma 95:89
[65] Yoshimoto Y, Kamiya N (1978) Protoplasma 95:100
[66] Yoshimoto Y, Kamiya N (1978) Protoplasma 95:111
[67] Nakagaki T, Ueda T (1996) J Theor Biol 179:261
[68] Watanabe A, Kodati M, Kinoshita S (1937) Bot Mag Tokyo 51:337
[69] Iwamura T (1949) Bot Mag Tokyo 62:735
[70] Kamiya N, Abe S (1950) J Colloid Sci 5:149
[71] 酒井鉄博 (1983) 植物電気生理研究法 (岡本尚 岸本卯一郎 柴岡孝雄 千田貢 田沢仁編) 139 学会出版センター 東京
[72] Tasaki I, Kamiya N (1964) J Cell Comp Physiol 63:365
[73] Abe S (1963) Proc 4th Internat Cong on Rheology Part 4 Symposium on biorheology 147
[74] Norris CH (1940) J Cell Comp Physiol 16:313
[75] 田沢仁 (1990) 細胞のバイオメカニクス (日本機械学会 編) 179 オーム社 東京
[76] Miyake Y, Yano M, Shimizu H (1991) Protoplasma 162:175
[77] Daniel JW, Baldwin HH (1964) Eur J Cell Biol 65:94
[78] Daniel JW, Rusch HP (1961) J Gen Microbiol 25:47
[79] Camp WG (1936) Bull Torrey Bot Club 63:205
[80] Wolf R, Niemuth J, Sauer H (1997) Protoplasma 197:121
[81] Hu Z, Takahashi K, Tsuchiya Y (1994) J Phys Soc Jpn 63:383
[82] 胡子松 (1995) 真性粘菌における変形体糸の自励振動に関する研究. 東京工業大学大学院博士論文
[83] 高橋賢吾 鷲津仁志 槌屋嘉実 (1996) 日本物理学会講演概要集 (vol.51, no.1, part 3) 756
[84] 胡子松 高橋賢吾 槌屋嘉実 (1993) 日本物理学会講演概要集 (vol.48, no.1, part 3) 563
[85] Kamiya N, Seifriz W (1954) Exp Cell Res 6:1
[86] Kamiya N, Yoshimoto Y (1972) Aspects of cellular and molecular physiology (Hamaguchi K ed.) 167 University of Tokyo Press Tokyo
[87] 高橋賢吾 胡子松 槌屋美實 (1994) 生物物理 34:s51

[88] 高橋賢吾 槌屋美實 (1995) 東京工業大学総合情報処理センター広報 152:86

[89] 高橋賢吾 内田豪 槌屋嘉実 (1995) 日本物理学会講演概要集 (vol.50, no.2, part 3) 662

[90] Takahashi K, Uchida G, Hu Z, Tsuchiya Y (1997) J theor Biol 184:105

[91] 高橋賢吾 槌屋嘉実 (1997) 日本物理学会講演概要集 (vol.52, no.1, part 3) 761

[92] Takamatsu A, Takahashi K, Nagao N, Tsuchiya Y (1997) J Phys Soc Jpn 66:1638

[93] 高松敦子 (1997) 粘菌変形体における外部刺激応答の非線形振動子集団としてのダイナミクス. 東京工業大学大学院博士論文

[94] Takahashi K, Takamatsu A, Hu Z, Tsuchiya Y (1997) Protoplasma 197:132

[凡例]

・論文・レビュー
著者 (年次) 雑誌 巻数:頁
・講演概要
著者 (年次) 雑誌 (巻数 号数 分冊) 頁
・単行本中の論文
著者 (年次) 単行本名(編者) 頁 出版社 出版地
・単行本
著者 (年次) 単行本名 出版社 出版地
・学位論文
著者 (年次) 論題 大学院名

7. 謝辞

謝辞

学部、修士課程、そして博士後期課程の六年間もの長きに渡って暖かいご指導を頂きました槌屋美實助教授に感謝します。先生からは、いきものを物理的にみるという面白さを教えていただきました。

弘津研究室の山本達之博士（現島根大学助教授）には、実験装置を作る上で快く工作機械を貸して頂き、工作環境の貧弱な生命理工学部にあって研究を進める上で、大変助かりました。

槌屋研究室の諸先輩方には大変お世話になりました。特に、胡子松博士には、研究の全般に渡ってご指導、ご助言を頂き大変感謝しております。

その他槌屋研究室の皆さんには、公私に渡り、いろいろ助けて頂き、本当に有り難うございました。