

東京大学薬学部*) ○三宅美博, 矢野雅文, 田仲広明, 清水 博

Information Processing in Physarum Plasmodium as Parallel Distributed Autonomous System

Yoshihiro MIYAKE, Masafumi YANO, Hiroaki TANAKA, Hiroshi SHIMIZU

Faculty of Pharmaceutical Sciences, University of Tokyo

Abstract: Plasmodium of *Physarum polycephalum*, an apocyte without such a specially differentiated nervous system, behaves in a well coordinated manner even under a complicated circumstance. In such a living, it has been proposed that oscillators mediated by chemical reactions may act as information carriers and processors. In this study, we have investigated the mechanism of the information processing in *Physarum* plasmodium. Structurally, it can be regarded as two-level parallel distributed oscillators. In order to behave coordinately, it is necessary to circulate the information between the two level, resulted in a organization of a relevant relation among the oscillators. Then, the higher level oscillators encoding the information of the whole system enslave the lower one to control such a decentralized autonomous system.

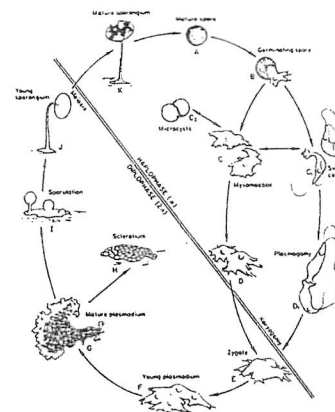
1. はじめに

1-1 目的

真性粘菌変形体は脳・神経系等を持たないにもかかわらず、複雑な外部環境下でも極めて協調的行動パターンを示す。本研究の目的は、そのような協調性ある行動を可能にする変形体内部での情報処理様式を調べることである。

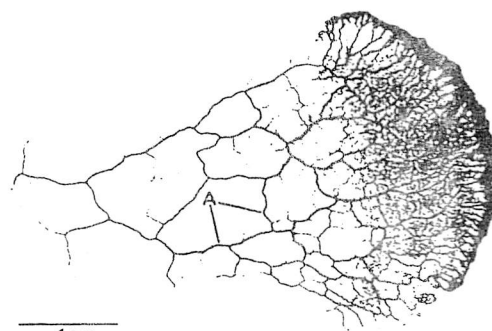
1-2 変形体

真性粘菌 (*Physarum polycephalum*) はカビの一種であり、Fig. 1 に示すような生活環を有する。胞子から発芽したアメーバが融合し、巨大なアメーバ状多核単細胞体となった状態を変形体 (plasmodium) と呼ぶ。寒天上をはっている様子を Fig. 2 に示す。図示の如く、はだかの原形質が複雑なネットワーク構造を形成しファンを構成しており、それ以外特に分化した運動器官、情報処理器官は見られない比較的単純な構造の生物である。しかし活発な運動能を有し、ファン前端方向へ形状を維持しながら時速数cmで移動する。また好ましい条件、好ましくない条件に対して、接近、逃避行動を示すことも知られている [1~5]。よって変形体は、生物における行動決定過程、つまり情報処理過程の研究に対するよいモデル系になると考えられる。



Life cycle of typical myxozoa. From C. J. Alexander and C. W. Allen (1971). "Introductory Mycology", 3rd ed., p. 95. Reprinted by permission of John Wiley & Sons, Inc.

Fig. 1



Plasmodium of *P. confertum*. The plasmodium is organized into a fanlike front with a network of strands or veins in the rear. From Stiemerling (1970).

Fig. 2

計測自動制御学会 第7回自律分散システム研究会:

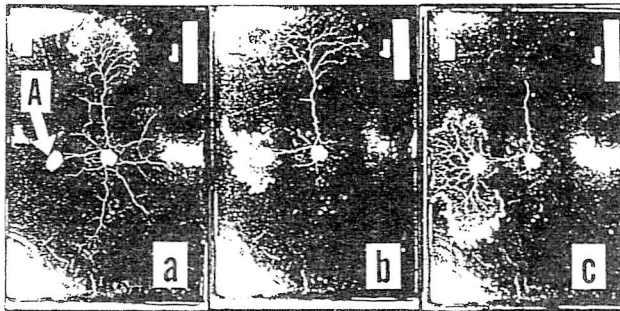
昭和63年 3月24日25日 東京

*) 〒113 東京都文京区本郷 7-3-1

電話: 03-812-2111 内 4802

1-3 協調性

さて変形体尾部にオートミール（好物）を与えた時、行動方向が反転する過程をFig. 3 a-3 cに示した。一部分に加えられた刺激が個体全体へ伝達され、新行動方向側ファンの生成、及び旧行動方向側ファンの積極的撤退という、非常に協調的な応答が観察された。また変形体はその面積が数 cm^2 から 1m^2 にも及ぶ巨大な生物であるため、実際の自然環境中においては極めて複雑な外部環境にさらされることになる。しかしそのような場合にも、1個の巨大な固体として生息していることから、何らかの全体的協調性をうむ仕組みを有していると考えられる。



A: oatmeal

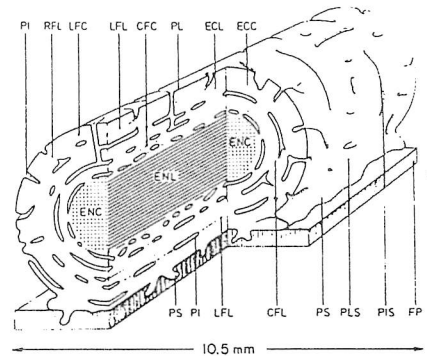
Fig. 3

1-4 振動現象

変形体においては、周期2~3分の種々の振動現象が観察されている[6~14]。変形体は切断しても各部分が固有の周期で振動すること[15]から、複数の振動子から構成されていると考えられ、実際、細胞内に多数存在する細胞内小器官のミトコンドリアが振動源であるという報告[16]もある。また同一個体内では空間的同調が観察されている[17, 18]。よって変形体を多数の振動子から構成される並列分散システムとしてとらえることが可能となる。特に変形体にとっての外部環境が好ましい場合と、好ましくない場合に対して、それぞれ振動の周期が減少、増加すること[19]が明らかになっており、さらにそれぞれの外部刺激に対して、非刺激部位との間に一定の位相関係が生成し、より好ましい部位の位相が進むことが報告されている[14, 20~22]。これらのことは神経系の代わりに、リズム及びそれらの空間的相互作用から構成される並列分散的振動子系が、変形体の情報処理において、重要な役割をはたしていることを示唆するものである。

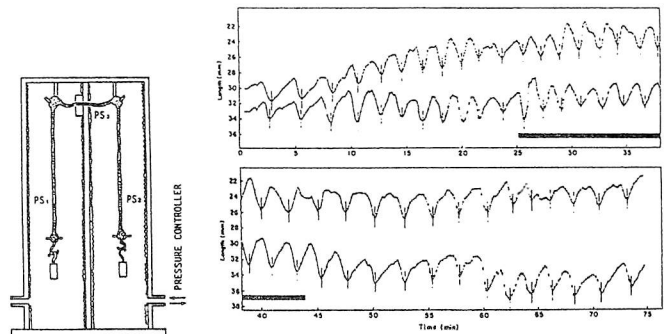
1-5 外質と内質

変形体ネットワーク部を構成する一次元のひも状原形質を変形体系(plasmodium strand)という。変形体系はFig. 4に示すように構造上、外質(ectoplasm)と内質(endoplasm)に分化している。外質はゲル状の原形質から構成されチューブ状の形態を有し、内質はゾル状原形質でありチューブ内を満たしている。外質の能動的収縮弛緩振動による内圧差によって内質は受動的に駆動され、半周期ごとにその流動方向を変え、最大流速 $1\text{mm}/\text{秒}$ にも達する往復原形質流動を示す[23, 24]。特にFig. 5に示すように一本の変形体系を左右両チェンバーにまたがって固定しておき、右側のチェンバーに補償圧を加え両チェンバー境界部において原形質流動を部分的に停止させると、流動停止部位をはさんで変形体系左右での空間的同調がはずれ、それぞれ異なる周期で振動すること[25]が報告されている。よって先に説明したリズムの空間的同調には内質の往復原形質流動が必要であり、外質だけでは同調できないものと考えられる。このことは構造上の分化に対応して、機能的にも外質、内質で分化していることを強く示唆するものである。



The arrangement of actomyosin fibrils in the ectoplasm of plasmodial veins. No fibrils are found in the endoplasm. CFC, circular fibrils, cross section; CFL, circular fibrils, longitudinal section; ECC, ectoplasm, cross section; ECL, ectoplasm, longitudinal section; ENC, endoplasm, cross section; ENL, endoplasm, longitudinal section; FP, filter paper; LFC, longitudinal fibrils, cross section; LFL, longitudinal fibrils, longitudinal section; PI, plasmalemma invaginations; PIS, plasmalemma invaginations, surface view; PL, plasmalemma; PLS, plasmalemma surface; PS, pseudopodium; RFL, radial fibrils, longitudinal section. From Fleischer and Wollfarth-Boettmann (1975).

Fig. 4



Yoshimoto and Kamiya (1978)

Fig. 5

1-6 方針

以上より我々はFig. 6にまとめるように、外質、内質にそれぞれ内在すると予想される振動子系が機能上分化しており、その相互作用を通して協調的に情報処理されるのではないかと考えた。実際、外質、内質はゾルーゲル変換により互換性があり、振動子系が一方にしか存在しないとは考えにくい。しかし内質は外質にとり囲まれており、構造上分離しにくいので、従来より振動現象を外質、内質で区別して測定した例はない。そこで、まず外質、内質で区別してリズムを測定できる新しい実験系を作成した。次にそれを用いて情報処理過程における両リズムのダイナミクスを調べた。ここではそれらの方法及び結果について報告し、さらに変形体という協調的行動パターンを示す生物の情報処理における特徴について考察する。

外質、内質の振動子系の
機能上の分化及び相互作用

↓
協調的情報処理 Fig. 6

2. 実験系の作成

2-1 外質、内質を区分する方法

外径0.4 ~ 0.6mmの変形体系をFig. 7の如く、寒天プレート上にてスペーサー0.2mmを介して上下から透析膜ではさむ。これにより変形体系の厚さは約0.2mmに保たれる。室温にて飽和水蒸気中に1~2時間放置すると外質、内質が区分されたように見えてくる。

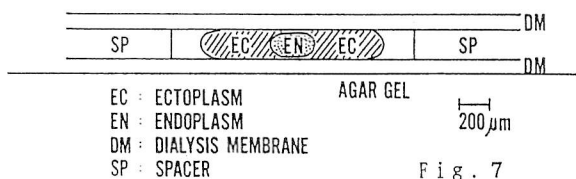


Fig. 7

2-2 透過光強度測定

Fig. 8に示すように上記変形体系を顕微鏡にセットし、下側より照射光として白色光約 300 μ xを入力する。透過光像はテレビカメラを通してFig. 9の如くモニターに投影され、モニター上外質、内質に対応する部分にフォトトランジスタを接着し、電気信号に変換しマイクロコンピュータに記録した。透過光強度振幅と記録電位振幅の間に近似的に直線性のある条件下で測定した。代表的測定例をFig. 10, 11に示す。外質をEC、内質をENで表す。また位相差 (PHASE DIFFERENCE) はEC、EN間で相互に最も近いピーク間における、その時間差を周期で割ったものである。

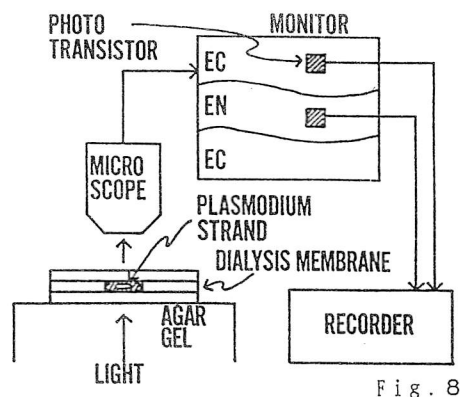


Fig. 8

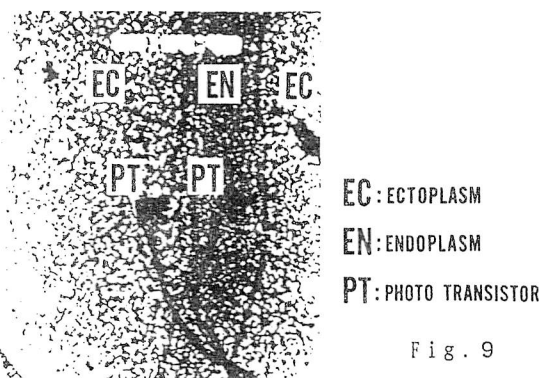


Fig. 9

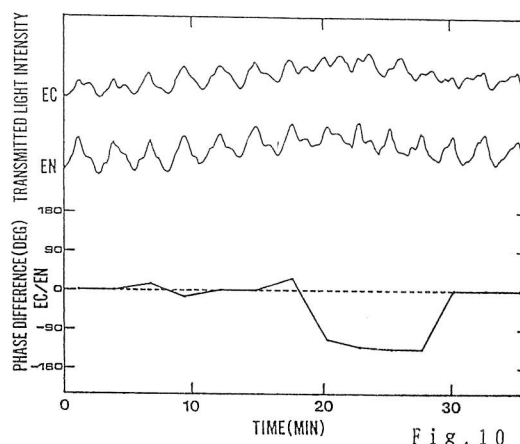


Fig. 10

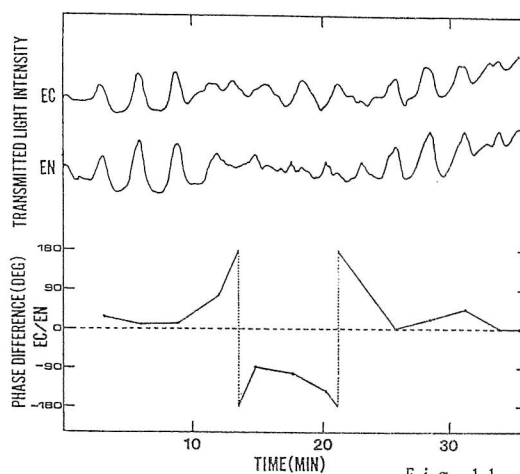


Fig. 11

2-3 区分のチェック

変形体系外質はチューブ状構造ゆえ、上記方法で区分しても、内質として観察される領域の押圧上下面には外質が存在し区分は不完全になる。しかしFig.10に示すように外質、内質のリズムのピークの位相関係には同位相と逆位相が観察されること、及びFig.11に示すように両リズムのビート状振動が観察されることより、内質として観察される部位における外質からの影響は相対的に小さく、両リズムは定性的には区分して測定されていると考えられる。

2-4 測定パラメーターのチェック

透過光強度振動は変形体系の透過率つまり、細胞内分子のコンフォメーション変化及び、厚さ変化の2つの要因を反映していると考えられる。さらに内質では往復原形質流動による、内質の空間的移動の要素も加わる。高酸素透過性プラスチックシートで変形体系をはさんだ場合、厚さ変化は透析膜の場合の1/20以下に押えられるがFig.10, 11とほぼ同様の振動を示す。このことは厚さ変化の要因が相対的に小さいことを示している。また原形質流動方向との同時測定をしてみると、内質の透過光強度のピークと流動方向変化のタイミングが一致していないことより、内質における空間的移動の影響も小さい。したがって、透過光強度変化は主として、細胞内コンフォメーション変化を反映するものと考えられる。

3. 情報処理過程の観察

3-1 刺激に対する外質、内質の遷移過程

情報処理における外質、内質のダイナミクスに関しては、処理過程つまり遷移過程を観察することにより、その知見が得られると考えられる。ここでは長さ約30mmの変形体系の一端に $10^{-2}M$ グルコース（好物）を与え、約20mm離れた非刺激地点において上記方法で外質、内質のリズムを区別して測定した。好ましい条件に対しては周期の短縮が生じることはすでに触れたが、この時Fig.12に示すように、グルコース刺激による短周期リズムはまず非刺激部位の内質に伝達され、その後外質に伝達し両リズムが再同調した。再同調するまでの遷移期間、両リズムは異なる周期で振動しており、このことは外質、内質がそれぞれ異なる振動子系から構成されることを強く示唆する。また受容された刺激はリズムとして内質中の振動子系を介して空間的に長距離伝達され、それから外質に伝達するという伝達経路が予想される。

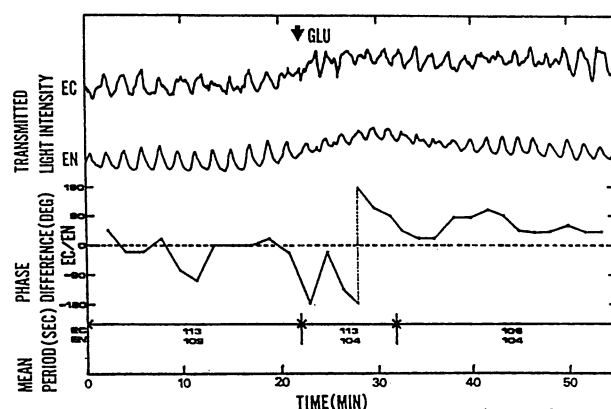


Fig. 12

3-2 内質におけるリズムの空間伝達特性

上記実験結果をふまえた上で、ここでは内質におけるリズムの空間伝達特性を調べてみた。Fig.13に示す2つのタイプの実験を行なった。Aは長さ約7mmの変形体系全域に刺激を与えた場合、内質リズムの平均周期の刺激前後での比を示す。Bは長さ約30mmの変形体系の一端約7mmに刺激を与えた時、約20mm離れた他端で同様の測定を行なった結果を示す。刺激は $10^{-2}M$ グルコース、 $6 \times 10^{-2}M$ KClの2種を用いた。その結果Aでは従来からの報告どおり、好ましい条件（グルコース）では周期減、好ましくない条件（KCl）では周期増が観察された。ただし、Bではグルコースの場合のみ非刺激部位での周期減少が観察された。よって刺激前後で周期が減少する場合のみ空間的に長距離伝達される可能性がある。このことは内質振動子系でのリズムの空間伝達に、周期の大小関係に依存した非対称性が存在することを意味しており、さらにリズム間での競合性の存在も示唆される。

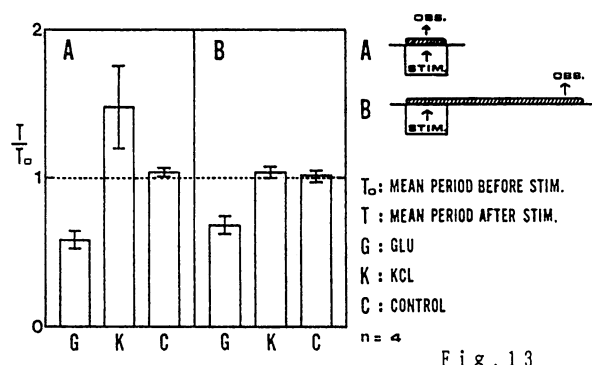


Fig. 13

3-3 協調的行動方向反転におけるリズムのダイナミクス

変形体系尾部にオートミール（好物）を与えると、その行動方向が極めて協調的に反転することはすでに述べた。ここでは上記2つの実験をふまえた上で、その過程における外質、内質の両リズムを行動とあわせて測定す

ることにより、協調的情報処理様式を調べた。長さ約30mmの変形体糸を寒天上に数時間放置すると、Fig.14aのようにいずれかの端へファン（FAN）を形成し行動する。このときFig.14bのように尾（TAIL）側に $10^{-2}M$ グルコース入り寒天を与え、その時間的前後を通して両端より約7mmの2地点で外質、内質のリズム及びファン側の地点では、往復原形質流動の流動方向も同時に測定した。結果の一例をFig.15に示す。同図中FLOWは流動方向を示している。また途中透過光強度が不連続な点はオーバーフロー防止のため入力光を弱めたことによるが、周期、位相に関してはそれと関係なく解析できる。このままでは特徴がつかみにくいので解析結果をFig.16に示す。行動量を示すパラメーター（NET FLOW）は流動方向により符号を変え流動時間を積分したもので、実際の行動量と定性的に対応することは確認してある。まず行動量（NET FLOW）に関しては刺激前、左向き（L）であったが、刺激後約40分にわたり行動の停止する相が存在し、その後刺激側、右（R）へ行動方向反転している。次に各リズムの平均周期（MEAN PERIOD）は、刺激前は左右の外質、内質共にほぼ一致しているが、行動停止相においては刺激側の外質、内質（REC, REN）及び非刺激側の内質（LEN）がグルコース刺激による短周期リズムで一致し、非刺激側の外質（LEC）だけが刺激前と同周期で振動している。その後行動方向反転相では全リズムが再同調している。位相差（PHASE DIFFERENCE）では、刺激前及び行動反転後は内質中での空間的位相関係（REN/LEN）は、比較的そろっているが、行動停止相においては、ゆらぎはあるものの、平均的に刺激側の位相進みの傾向が見られる。以上より外部刺激はリズムとして受容され、内質振動子系における空間的相互作用を介して、内質中にリズムに関する巨視的秩序状態が出現し、非刺激部位の外質にその内質の状態が伝達されることが示された。また行動反転に先だって上記過程が出現することより、外質、内質両リズムは行動方向決定過程における情報を担っていると予想される。特にそれぞれの性質上の差に基づいて内質は全体的統合情報を、外質は部分的情報を担っている可能性がある。

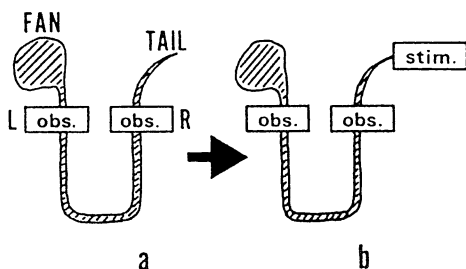


Fig. 14

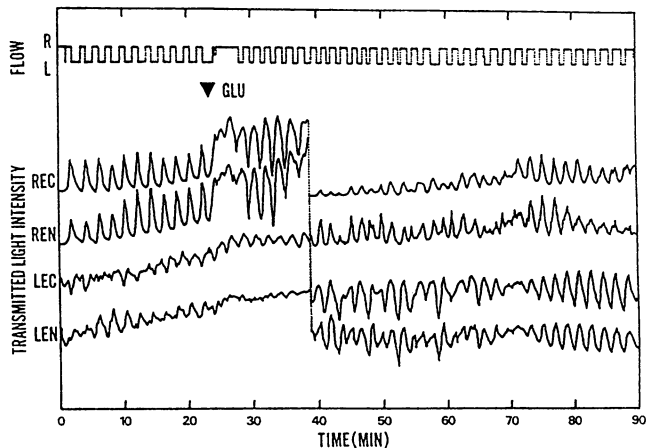


Fig. 15

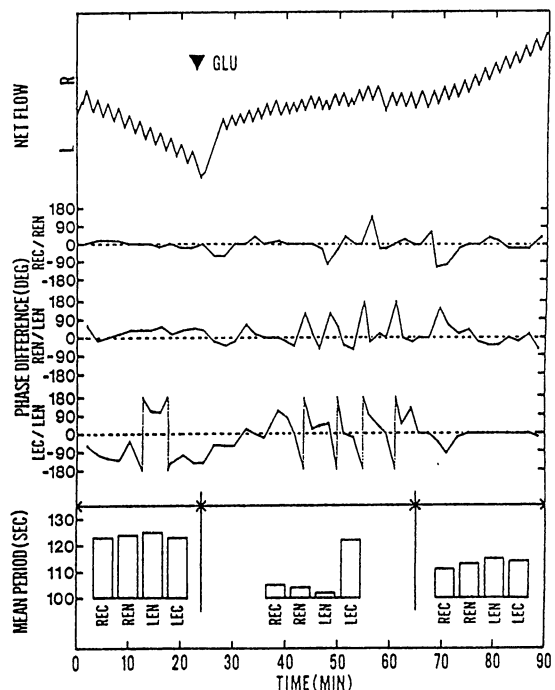


Fig. 16

3-4 まとめ

以上の結果をまとめると次のようになる。

- (1) 外質、内質は異なる振動子系を構成し、特に内質振動子系には、長距離相互作用及び周期の大小関係に依存した相互作用の非対称性がある。
- (2) 外部環境はリズムとして受容され、内質振動子系における上記相互作用を介して、リズムに関する巨視的秩序状態が内質に生成し、非刺激部位の外質に内質のリズムが伝達される。
- (3) 上記構成及び過程は、変形体の行動決定過程における情報処理を担っている可能性がある。

4. 考察

したがって変形体の情報処理における特徴は、階層間における循環的過程を経て情報統合されるということであり、Fig.17に示す2-level modelのようにまとめられる。モデルの構成として、各階層は並列分散的振動子系であり、

- a) level 2 は内質に相当し、振動子間には長距離相互作用及び非対称相互作用がある。
- b) level 1 は、外質に相当し、外質ゲル中でも拡散効果は考えられるので、短距離相互作用を仮定する。
- c) さらに2つの階層間で、各部分ごとに並列的に相互作用が存在する。

このとき、

- i) 複雑な外部環境は各部分ごとにlevel 1の振動子系のリズム(部分的情報)として受容され、並列的にlevel 2の振動子系へ伝達される。
 - ii) level 2のリズムの長距離相互作用及びその非対称性(競合性)を通して、level 2に、より統合された巨視的秩序状態(全体的統合情報)が生成する。
 - iii) level 2の振動子系の状態(全体的統合情報)が、並列的にlevel 1の振動子系の各部分のリズム(部分的情報)へフィードバックされる。
- という階層間の並列的循環的過程を経て、情報統合されるものと考えられる。このような階層的情報処理により部分と全体の関係が決まり、さらにその循環的過程を経て両者の関係が調整され協調性が生じるのであろう。特に、変形体のようにその巨大なサイズゆえ極めて不均一な環境に身を置く生物にとって、この階層間での循環はそのような環境に対して個体内部で発生する種々のフラストレーションを緩和させ、スムーズに情報統合させるのに不可欠なものであろう。

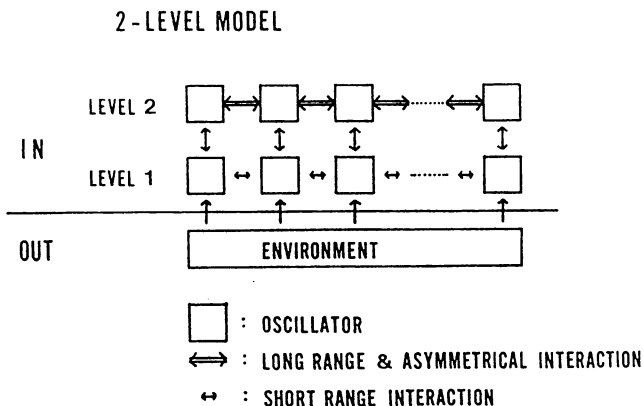


Fig. 17

参考文献

- 1) Coman, D.R. (1940) Arch Pathol, 29, 220
- 2) Carlile, M.J. (1970) J.Gen.Microbiol., 63, 221
- 3) Ueda, T., Terayama, K., Kurihara, K., Kobatake, Y. (1975) J.Gen.Physiol., 65, 223
- 4) Knowles, D.J.C., Carlile, M.J. (1978) J.Gen.Microbiol., 108, 17
- 5) Ueda, T., Kobatake, Y. (1982) Cell biology of Physarum and Didymium, Vol.1, pp 111-143, Academic Press, New York
- 6) Kamiya, N. (1950) Cytologia, 15, 194
- 7) Kamiya, N. (1970) Proc.Japan Acad., 46, 1026
- 8) Wohlfarth-Bottermann, K.E. (1975) Z.Pflanzenphysiol., 76, 14
- 9) Samans, K.E., Gotz von Olenhusen, K., Wohlfarth-Bottermann, K.E. (1978) Cell Biol.Int.Repts., 2, 271
- 10) Yoshimoto, Y., Matsumura, F., Kamiya, N. (1981) Cell Motility, 1, 433
- 11) Yoshimoto, Y., Sakai, T., Kamiya, N. (1981) Protoplasma, 109, 159
- 12) Nakamura, S., Yoshimoto, Y., Kamiya, N. (1982) Proc.Japan Acad., 58, 270
- 13) Akitaya, T., Hirose, T., Ueda, T., Kobatake, Y. (1984) J.Gen.Microbiol., 130, 549
- 14) Ueda, T., Matsumoto, K., Akitaya, T., Kobatake, Y. (1986) Exp.Cell Res., 162, 486
- 15) Takeuchi, U., Yoneda, M. (1977) J.Cell Sci., 26, 151
- 16) Satoh, H., Ueda, T., Kobatake, Y. (1982) Cell Struct.Funct., 7, 275
- 17) Grebecki, A., Cieslowska, M. (1978) Cytobiologie, 17, 335
- 18) Yoshimoto, Y., Kamiya, N. (1978) Protoplasma, 95, 89
- 19) Durham, A.C.H., Ridgway, E.B. (1976) J.Cell Biol., 69, 218
- 20) Hejnowicz, Z., Wohlfarth-Bottermann, K.E. (1980) Planta, 150, 144
- 21) Matsumoto, K., Ueda, T., Kobatake, Y. (1986) J.Theor.Biol., 122, 339
- 22) Tanaka, H., Yoshimura, H., Miyake, Y., Imaizumi, J., Nagayama, K., Shimizu, H. (1987) Protoplasma, 138, 98
- 23) Kamiya, N. (1950) Cytologia, 15, 183
- 24) Kamiya, N., Kuroda, K. (1958) Protoplasma, 49, 1
- 25) Yoshimoto, Y., Kamiya, N. (1978) Protoplasma, 95, 111