

9 Appendix

9.1 ヤリイカ巨大軸索における諸特性

9.1.1 膜骨格裏打ち構造モデル

細胞骨格は細胞質全体に張り巡らされたタンパク繊維でできた複雑な網目構造であり、細胞の移動や筋の収縮などに直接関与している。細胞骨格にはアクチンフィラメント、微小管、中間径フィラメントの三種類の重要な繊維がある。これらの繊維はそれぞれタンパク質の単量体が集まったもので、付随する蛋白質によって様々な構造、機能を作り出している。ここでは、本研究と関連の深いと考えられるアクチンフィラメントと微小管について、電気信号を作り出すチャンネルタンパクとの関連について説明する。

アクチンフィラメントは細胞全体に分布するタンパク質であり、ほとんどの動物細胞は細胞膜直下にアクチンフィラメントと付随蛋白とによる密な網目構造を持つ。微小管は極性を持った細長いひものような形をしており、軸索内においては細胞核と末端のシナプスとの間の伝達物質の輸送などに関与している。

Na チャンネルは有髄、無髄神経に関わらず細胞膜上にパッチ状に凝集するように存在しており、膜内を自由に動くことができない[64]。このような Na チャンネルの凝集の要因として、ヤリイカ巨大軸索において Na チャンネルが細胞骨格と結合した細胞膜裏打ち構造モデルが提案されている[25]。このモデルによれば、細胞膜骨格は主に微小管とアクチンフィラメントによって構成されていると仮定されている。微小管は細いひも状構造体を介して膜と結合しており、アクチンフィラメントは二次元の網目状構造体を介して膜蛋白質と結合している。このように、軸索膜は微小管が付着している領域とアクチンフィラメントが付着している領域とに分かれており、Na チャンネルはアクチンフィラメント付着領域にパッチ状に局在していると考えられている(図 58)。

9.1.2 軸索膜骨格の温度特性

温度変化によって、ヤリイカ軸索膜において膜骨格の形態変化が起こることが知られている。細胞膜裏打ち構造モデルについて 9.1.1 節において説明したが、このときの微小管とアクチンフィラメントとによる構造の分化と、これに付随した Na チャネル蛋白の凝集は、比較的高温 (例えば外液を自然海水とほぼ同じ 40Ca-ASW (Ca^{2+} 濃度 $40\text{ }\mu\text{M}$) として $16\text{ }^{\circ}\text{C}$) においておこり、より低温では異なる構造をとることがわかってきた。高温においては、電子顕微鏡観察によって明瞭に見られた膜裏打ち構造・構造分化が、より低温 (40Ca-ASW で $10\text{ }^{\circ}\text{C}$) では見られなくなる [17]。

一方、この構造変化の転移温度 ($10\text{ }^{\circ}\text{C}$) 付近において、軸索の電気的現象についても相転移がおこる。したがって、温度によって膜骨格・裏打ち構造が変化し、直接または間接的に神経活動の様相が制御されることが推測されている。以下の節では、温度変化に伴っておこる電気的神経活動の相転移に関して述べる。

9.1.3 軸索膜骨格と電気的特性

高温状態と低温状態とで、軸索の自励発振の状態 (相) は異なる。この現象の起こる原因が、膜電位ゆらぎの電気的空間的性質を調べることで明らかになった [17]。

この実験では、高温、低温それぞれの環境下において、 Ca^{2+} 濃度を変化させて膜電位ゆらぎを起こすことによって軸索の長軸方向における電気的位相ずれを検出し、この位相ずれの温度依存性を調べた。

実験は、温度を $16\text{ }^{\circ}\text{C}$ に設定し、 Ca^{2+} 濃度は 40Ca-ASW から 15Ca-ASW へと変化させることによって膜電位ゆらぎを誘起させる。すなわち図 6 では R_H 相から O_H 相へと変化させた。これによって高温では明らかな空間による位相ずれが観測できた。一方、温度を $5.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ に設定した場合の同様な実験では、空間による位相ずれがほとんど認められない。

これらの実験から、ヤリイカ軸索では温度によって軸索長軸方向における電気的空間相同性が変化し、それは高温相では空間的に位相差を生じるが、低温相では空間固定の状態になること、そしてこのことが電気的な発火現象の相転移を引き起こすこ

とが明らかになった。

9.2 分岐現象の分類

9.2.1 スーパークリティカルな場合の分岐

実変数 x の非線形項 x^2, x^3 が線形項 x による不安定性を抑制する場合の分岐をスーパークリティカルな分岐という。このような分岐には 4 つの典型的な型がある。

(1) サドル・ノード型分岐 (図 59)

$$\dot{x} = \mu - x^2$$

(2) 交代型分岐 (図 60)

$$\dot{x} = \mu x - x^2$$

(3) くまで型分岐 (図 61)

$$\dot{x} = \mu x - x^3$$

(4) ホッフ分岐 (図 62)

$$\dot{z} = (\mu + i\gamma)z + z|z|^2$$

ここで、一例として交代型分岐の図 (図 60) について説明するが、他の分岐についても同様に説明され得る。交代型分岐 $\dot{x} = \mu x - x^2$ の場合、 $\dot{x} = 0$ となるための解は $x = 0, \mu$ である。

この解は、 x, μ の値によって安定な解と不安定な解が交代するため、この交代する点において分岐が起こる。図中の実線は安定点、点線は不安定点を示し、前出のように分岐点近傍の解である。

まず、 $x = \mu$ の解について、不安定解が分岐点を経て安定解へと代わる部分について説明する。ここでは常に $\Delta x > 0$ とする。まず $x(t)$ の値がわずかに増加した場合を考える。

$$x(t + \Delta t) = \mu + \Delta x \text{ のとき}$$

$$\dot{x} = \mu(\mu + \Delta x) - (\mu + \Delta x)(\mu + \Delta x)$$

$$\begin{aligned}
&= \mu^2 + \mu\Delta x - \mu^2 - 2\mu\Delta x - \Delta x^2 \\
&= -\mu\Delta x - \Delta x^2
\end{aligned}$$

よって、 x が μ の近傍においてわずかに増加すると、($\mu > 0$) のときは $\dot{x} < 0$ となり、 x の増加を抑制するように働くために安定(実線)となることがわかる。一方、($\mu < 0$) のときは、 x のわずかな増加が $\dot{x} > 0$ となって拡大するため、不安定(点線)となることがわかる。また $x(t)$ がわずかに減少した場合も同様に、

$x(t + \Delta t) = \mu - \Delta x$ のとき

$$\begin{aligned}
\dot{x} &= \mu(\mu - \Delta x) - (\mu - \Delta x)(\mu - \Delta x) \\
&= \mu^2 - \mu\Delta x - \mu^2 + 2\mu\Delta x - \Delta x^2 \\
&= \mu\Delta x - \Delta x^2
\end{aligned}$$

x が μ の近傍においてわずかに減少すると、($\mu > 0$) のときは $\dot{x} > 0$ となることによってその増加を拡大するように働くために不安定(点線)となるが、($\mu < 0$) のときは、 x のわずかな減少が $\dot{x} < 0$ となることで抑制されるため、安定(実線)となることがわかる。同様に、 $x = 0$ の解曲線においても安定解または不安定解を導出することができる。交代分岐では、 $x = \mu = 0$ の点において安定点と不安定点が衝突し、安定点が交代することがわかる。

9.2.2 サブクリティカルな場合の分岐

サブクリティカルな分岐の場合、非線形項 x^2, x^3 が、 x による不安定性を助長する方向に働く。

$$(5) \dot{x} = \mu + x^2 \quad (\text{図 63})$$

$$(6) \dot{x} = \mu x + x^2 \quad (\text{図 64})$$

$$(7) \dot{x} = \mu x + x^3 \quad (\text{図 65})$$

$$(8) \dot{z} = (\mu + i\gamma)z + z|z^2| \quad (\text{図 66})$$

次節で述べる Type-III 型の間欠カオスの理論式 27 は、サブクリティカル分岐の (7) 式と同型であることに注意されたい。

このサブクリティカル分岐の (7) 式は本研究で議論する分岐構造であり、本稿では極めて重要であるため、ここに分岐図 (図 65) の証明を記す。

この (7) 式の方岐の場合には、 $\dot{x} = 0$ となるための解は $x = 0, \pm\sqrt{\mu}$ である。この解の安定性について調べると、まず $\mu < 0$ の場合には $\pm\sqrt{\mu}$ が虚数となるため解とはならない。よって $x = 0$ の解の安定性について述べる。ここでは常に $\Delta x > 0$ とする。まず $x(t)$ の値がわずかに増加した場合を考える。

$x(t + \Delta t) = \Delta x$ のとき、 $\Delta x < \sqrt{|\mu|}$ であれば、

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \mu\Delta x + \Delta x^3 \\ &< 0\end{aligned}$$

式の第1項が負となるため $\dot{x} < 0$ となり、 x のわずかな増加に対して方程式はそれを抑制する方向へ働くことがわかる。次に、 $x(t)$ の値がわずかに減少した場合を考える。このときも同様に

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -\mu\Delta x - \Delta x^3 \\ &> 0\end{aligned}$$

式の第1項が正となるため $\dot{x} > 0$ となり、 x のわずかな減少に対して方程式はそれを抑制する方向へ働くことがわかる。このように、 $\mu < 0$ のときの解 $x = 0$ は安定解である。

次に $\mu > 0$ のとき、解は $x = 0$ であるが、上記の式と同様な展開によって明らかに不安定解となる。

これにより、分岐式 (7) が、分岐図 (図 65) によって説明できることが示された。

9.2.3 間欠性カオス

カオスは現在までにいくつかの典型的な分岐タイプがあることがわかっていることは前節で述べたが、ここでは間欠性カオス [18] 中の Type-III に分類されるカオスへの分岐について述べる。間欠カオスの理論は、一つの周期解の不安定性にともなっ

てゆっくりと周期的振動が増幅され、続いてバーストが生じ、再び層流状態に戻るメカニズムをおよそ以下のように説明している [32]。

相空間内のある一次元写像による局所的な記述によってこの現象を考える。この一次元方向は周期解の不安定多様体の方向とすると、ここでの局所的な写像は

$$x_{n+1} = -(1 + \epsilon)x \quad (= G(x))$$

と表わせる。固定点 $x = 0$ は、 $\epsilon = 0$ で丁度中立安定であり、 $\epsilon > 0$ で不安定、 $\epsilon < 0$ で安定である。(ここでは原点近く $x \simeq 0$ での臨界点付近 $\epsilon \simeq 0$ を考えている) ここで非線形効果を二次および三次の項とすると以下のように表わされる。

$$G(x) = -(1 + \epsilon)x + \alpha x^2 + \beta x^3$$

実験データを分数調波部と基本調波部とに分けて解析しやすくするため、二回写像関数にして考える。この二回写像を $G^2(x)$ とすると、

$$\begin{aligned} G^2(x) &= -(1 + \epsilon)(-(1 + \epsilon)x + \alpha x^2 + \beta x^3) \\ &\quad + \alpha(-(1 + \epsilon)x + \alpha x^2 + \beta x^3)^2 \\ &\quad + \beta(-(1 + \epsilon)x + \alpha x^2 + \beta x^3)^3 \end{aligned}$$

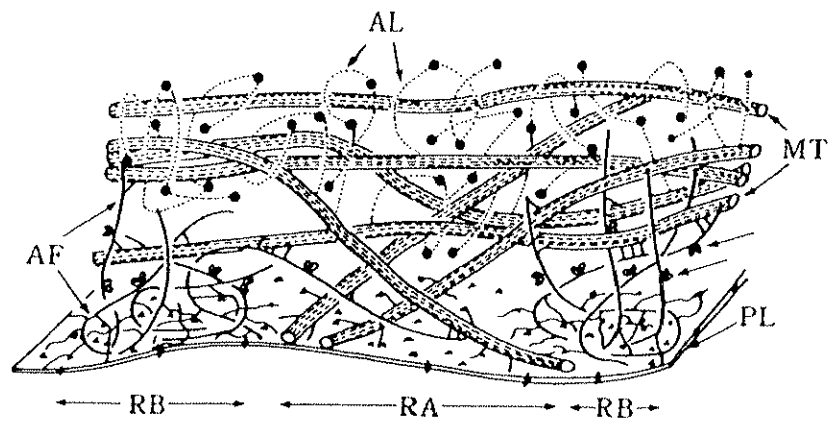
さらにこれを展開して

$$\begin{aligned} G^2(x) &= x + 2\epsilon x + \epsilon^2 x + \alpha\epsilon x^2 + \alpha\epsilon^2 x^2 \\ &\quad - 2\alpha^2 x^3 - 2\beta x^3 - 2\alpha^2 \epsilon x^3 - 4\beta \epsilon x^3 - 3\beta \epsilon^2 x^3 - \beta \epsilon^3 x^3 \\ &\quad + \alpha^3 x^4 + \alpha\beta x^4 + 4\alpha\beta \epsilon x^4 + 3\alpha\beta \epsilon^2 x^4 - \alpha^2 \beta x^5 + 3\beta^2 x^5 \\ &\quad - 3\alpha^2 \beta \epsilon x^5 + 6\beta^2 \epsilon x^5 + 3\beta^2 \epsilon^2 x^5 + \alpha^3 \beta x^6 - 5\alpha\beta^2 x^6 - 6\alpha\beta^2 \epsilon x^6 \\ &\quad + 3\alpha^2 \beta^2 x^7 - 3\beta^3 x^7 - 3\beta^3 \epsilon x^7 + 3\alpha\beta^3 x^8 + \beta^4 x^9 \end{aligned}$$

とあらわせる。このとき ϵ の二次以上と、 x の四次以上の項さらに ϵ の乗数として x の二次以上の項の寄与を無視すると、($\beta = -2(\beta - \alpha^2)$) とおいて

$$G^2(x) \simeq (1 + 2\epsilon)x + \beta x^3 \quad (27)$$

と書くことができる。これにより、Type-III 間欠カオスでは二回写像関数が (27) 式のように記述できる離散力学系が存在し、 $\beta > 0$ のときには分岐パラメータ ϵ の符号が負から正に変化する際に、非線形性によって x の高次の項が発散する方向に働くサブクリティカルな分岐がおこることがわかる。バースト後は、また $x = 0$ 付近に戻るような構造が各力学系固有の条件によって存在すると考えると、このようにして層流状態とバースト状態を繰り返す間欠性の振動が続く系において、層流状態が不安定化する部分で近似的に成り立つ非線形方程式を表わすことができる。



- PL:軸索膜
 MT:微小管
 AF:アクチンフィラメント
 RA:微小管付着領域
 RB:アクチンフィラメント付着領域

図 58: 軸索膜裏打ち構造モデル

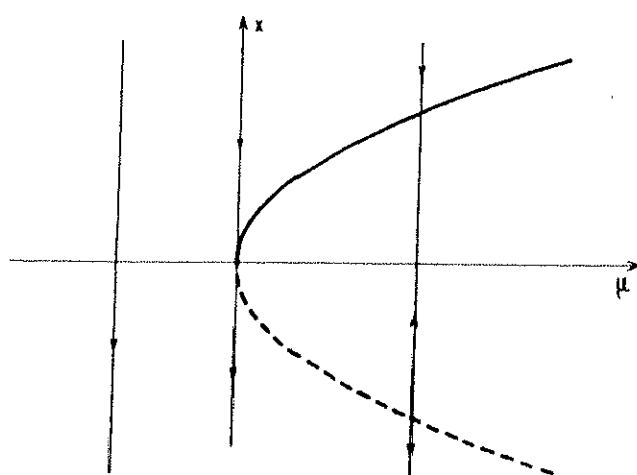


図 59: サドル・ノード型分岐

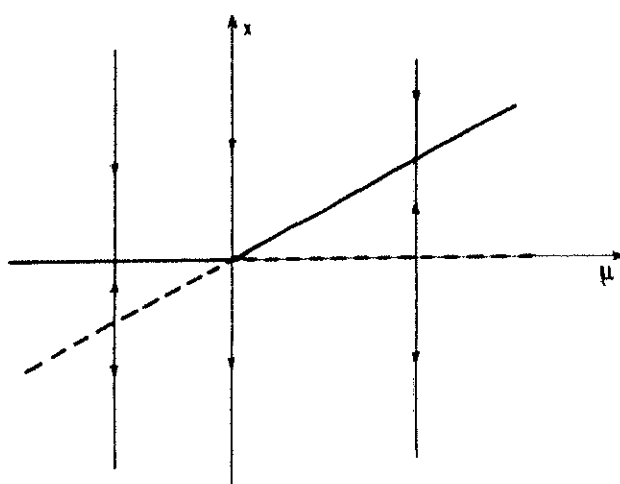


図 60: 交代型分岐

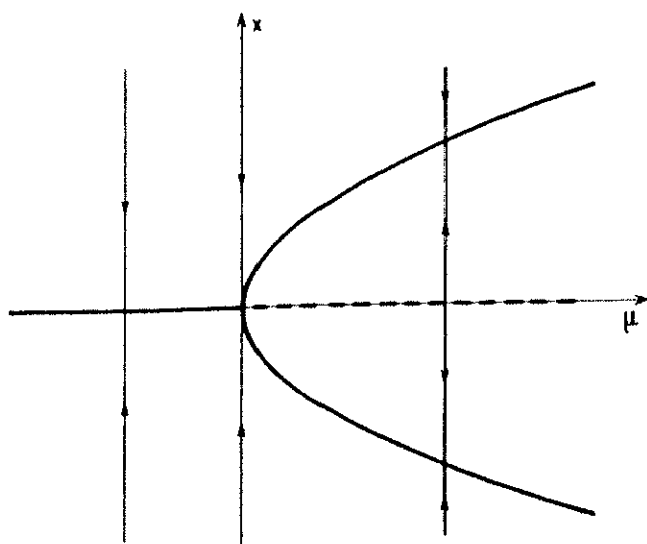


図 61: くまで型分岐

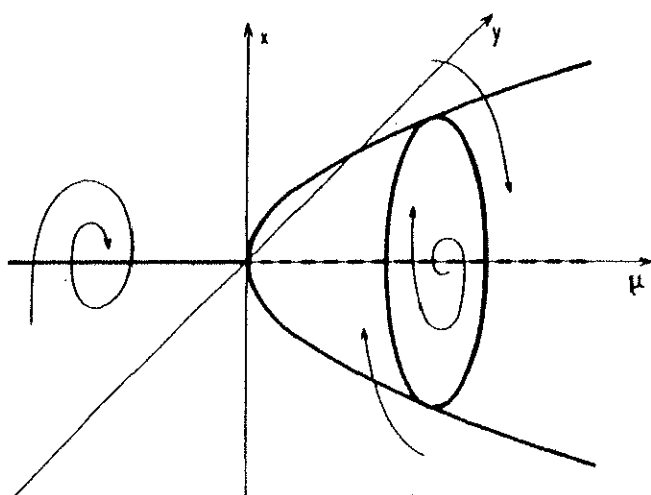


図 62: ホッフ分岐

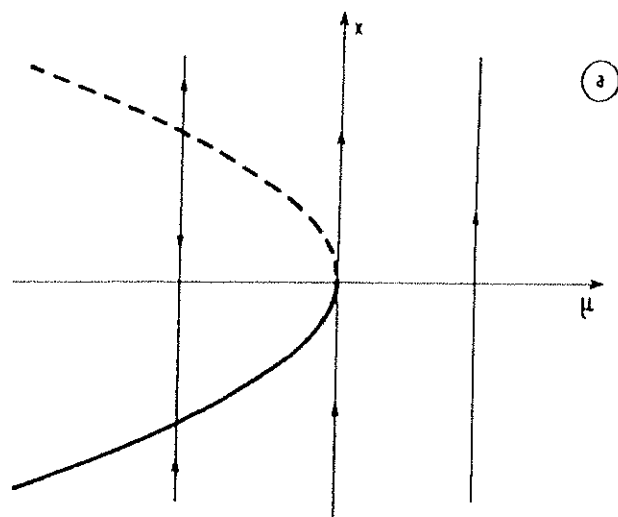


図 63: サブクリティカル分岐 (5)

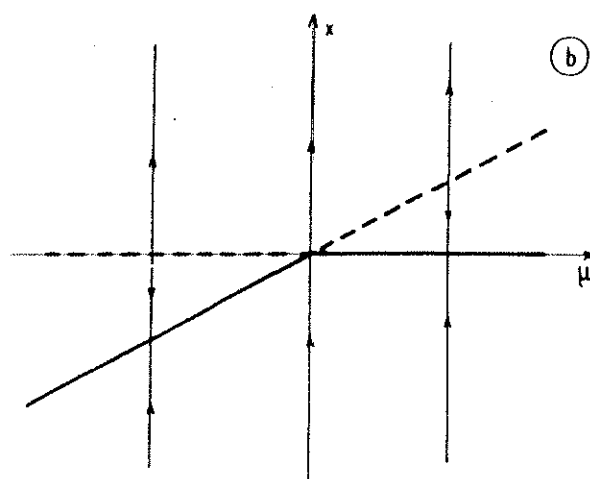


図 64: サブクリティカル分岐 (6)

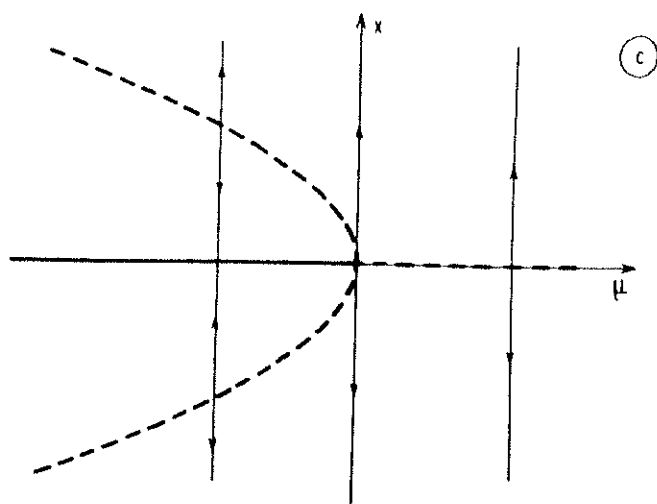


図 65: サブクリティカル分岐 (7)

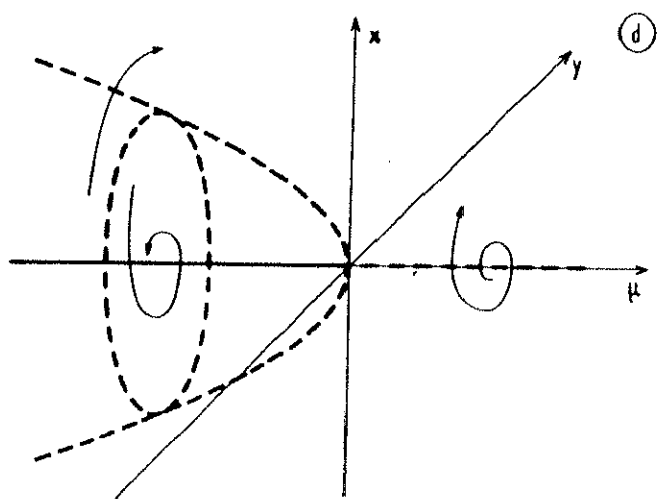


図 66: サブクリティカル分岐 (8)