

# 微生物流体力学：基礎理論からの展開

石本健太（京都大学数理解析研究所）



# はじめに

## 注意

この資料は2020年12月12日に開催された「関東非線形非平衡バイオソフトセミナー」の講演資料です。

## 履歴

公開 2020.12.12



# アウトライン

## **PART1: 微生物流体力学の基礎**

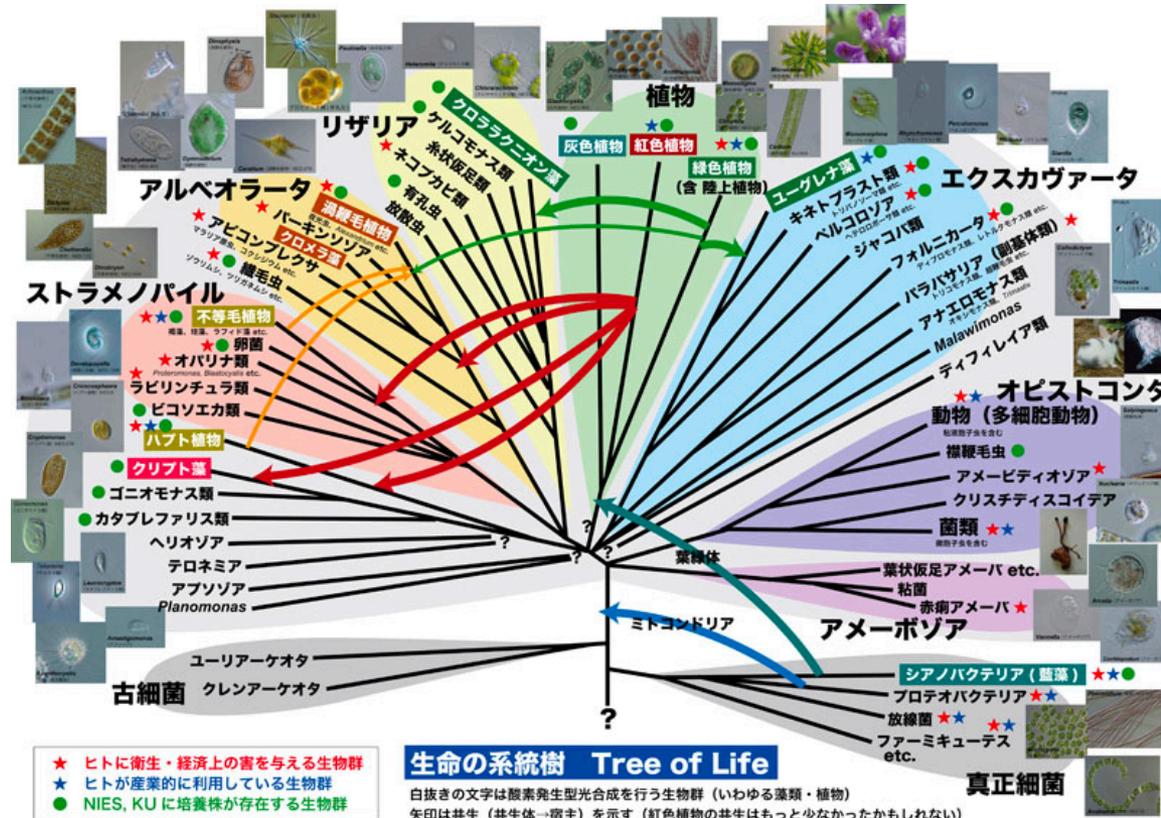
- §1-1 泳ぐ微生物と流体方程式
- §1-2 遊泳の運動方程式と帆立貝定理
- §1-3 流れの構造と流体計算の手法

## **PART 2: 流れの相互作用**

- §2-1 流れの中の微生物
- §2-2 境界との流体相互作用
- §2-3 個体間の流体相互作用
- §2-4 集団運動

# 微生物と進化と流体力学

鞭毛  
 繊毛  
 アメーバ運動

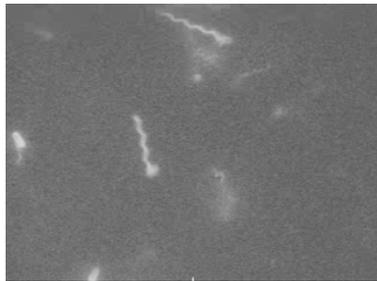


(図: NIESコレクション) [http://shigen.nig.ac.jp/algae\\_tree/Tree.html](http://shigen.nig.ac.jp/algae_tree/Tree.html)

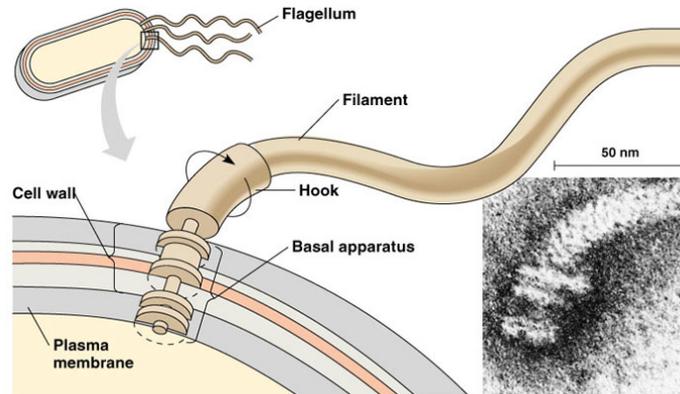
地球は水の惑星、そして微生物の惑星

# 鞭毛・繊毛・アメーバ運動

## 原核生物(細菌) : flagella (バクテリアべん毛)



H. Berg Lab



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



Karl Lehtreck

## 真核生物 : flagella/cilia (鞭毛/繊毛), アメーバ運動

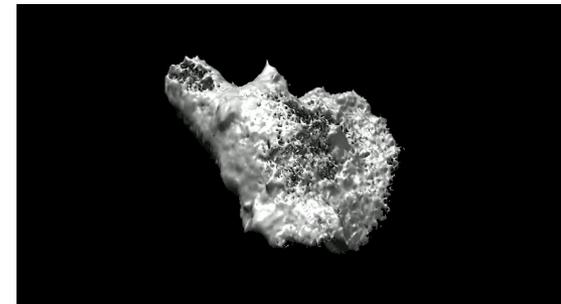
気道 (マウス)



精子 (ヒト)  
Ishimoto et al. (2017)



繊毛虫 (unpublished)



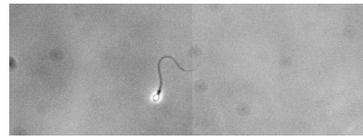
白血球(リンパ球) Aoun et al. (2020)

# マイクロスイマー

マイクロスイマー(microswimmer) : 流体中を自己推進する微小物体

## biological swimmers

eg. 鞭毛・繊毛・アメーバ運動



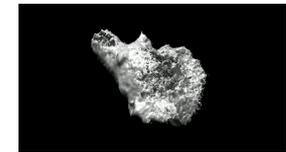
精子 (ヒト)

Ishimoto et al. (2017)



繊毛虫

(unpublished)



白血球(リンパ球)

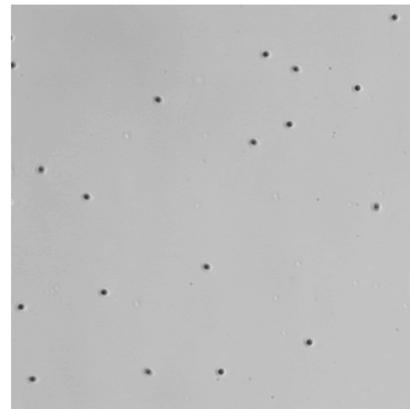
Aoun et al. (2020)

## artificial swimmers

eg. マイクロロボット・ヤヌス粒子・人工繊毛



Maria-Sanchez et al (2016)



YouTube@ETZ Soft Material



Sanchez et al (2011)

# 微生物流体力学の支配方程式

## Navier-Stokes

$$\cancel{\frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t}} + \mathbf{u} \cdot \cancel{\nabla} \mathbf{u} = -\nabla p + \frac{1}{R} \Delta \mathbf{u}$$

## Newton-Euler

$$R \cancel{\frac{d\mathbf{P}}{dt}} = \mathbf{F}, \quad R \cancel{\frac{d\mathbf{L}}{dt}} = \mathbf{T}$$

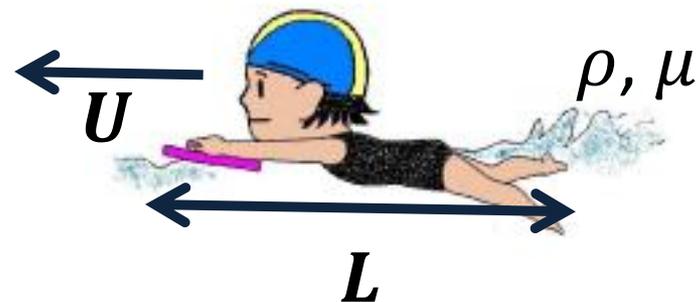
### ヒトの遊泳

( $U \approx 1\text{m/s}$ ,  $L \approx 1.5\text{m}$ )

$$R \approx 10^6$$

Reynolds数 (慣性力 vs 粘性力)

$$R = \frac{\rho UL}{\mu}$$



### 微生物(細胞)の遊泳

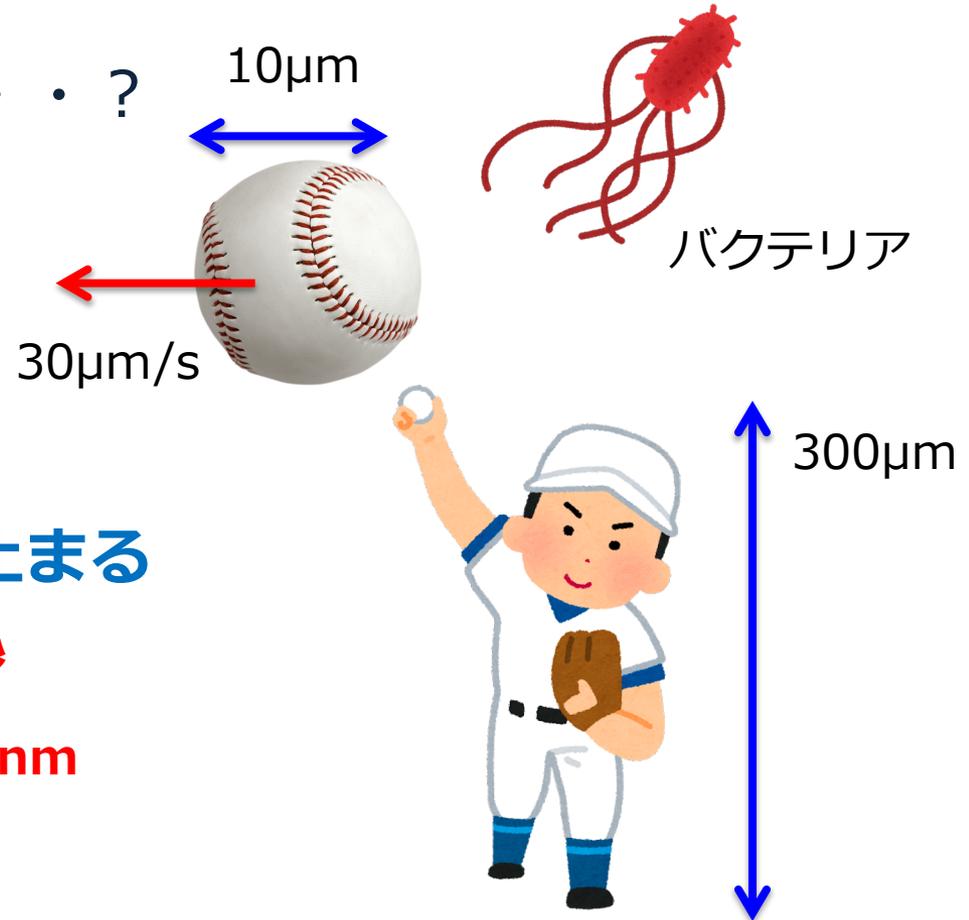
( $U \approx 50\mu\text{m/s}$ ,  $L \approx 50\mu\text{m}$ )

$$R \approx 10^{-3}$$

# 慣性の無視できる世界

微生物の世界 = 粘度の高い世界

ちょっと直感的ではない・・・？



微小世界でのピッチング

**手を離れた瞬間にボールは止まる**

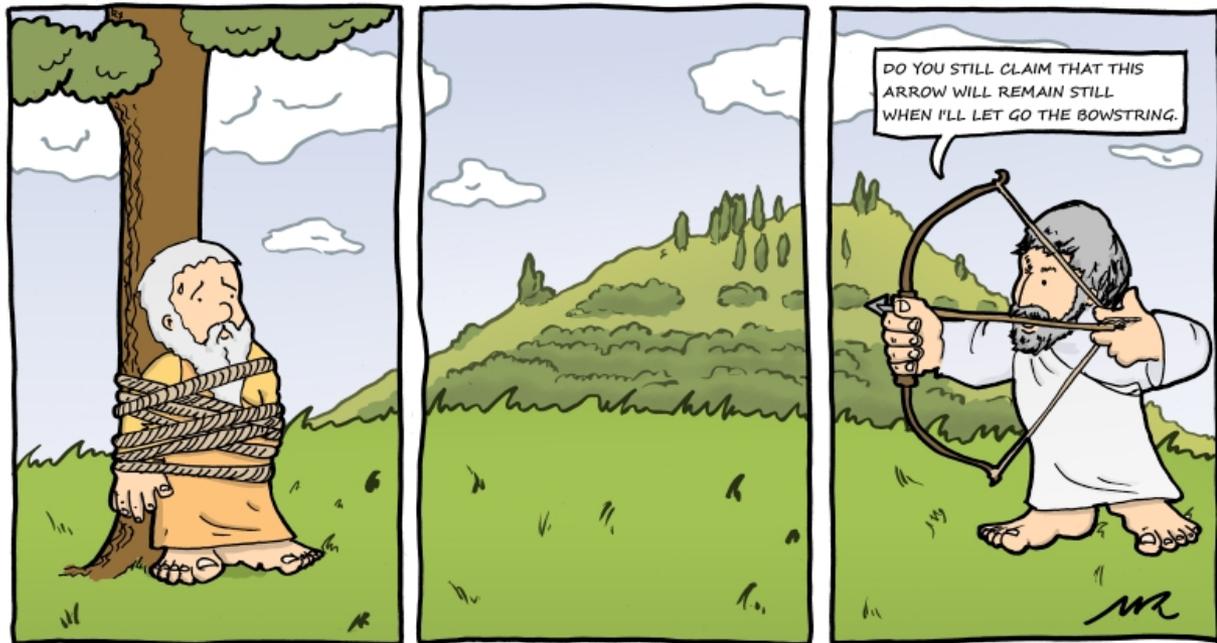
止まるまでの時間  $\approx$  **10万分の1秒**

止まるまで進む距離  $\approx$  **1Å = 0.1nm**

# 飛ぶ矢のパラドックス

The third is ... that the flying arrow is at rest, which result follows from the assumption that time is composed of moments ... . he says that if everything when it occupies an equal space is at rest, and if that which is in locomotion is always in a now, **the flying arrow is therefore motionless.** (Aristotle *Physics*, 239b.30)

From Stanford Encyclopedia of Philosophy



# 慣性のない世界の流れ

## Navier-Stokes

$$\cancel{\frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t}} + \mathbf{u} \cdot \cancel{\nabla} \mathbf{u} = -\nabla p + \frac{1}{R} \Delta \mathbf{u}$$

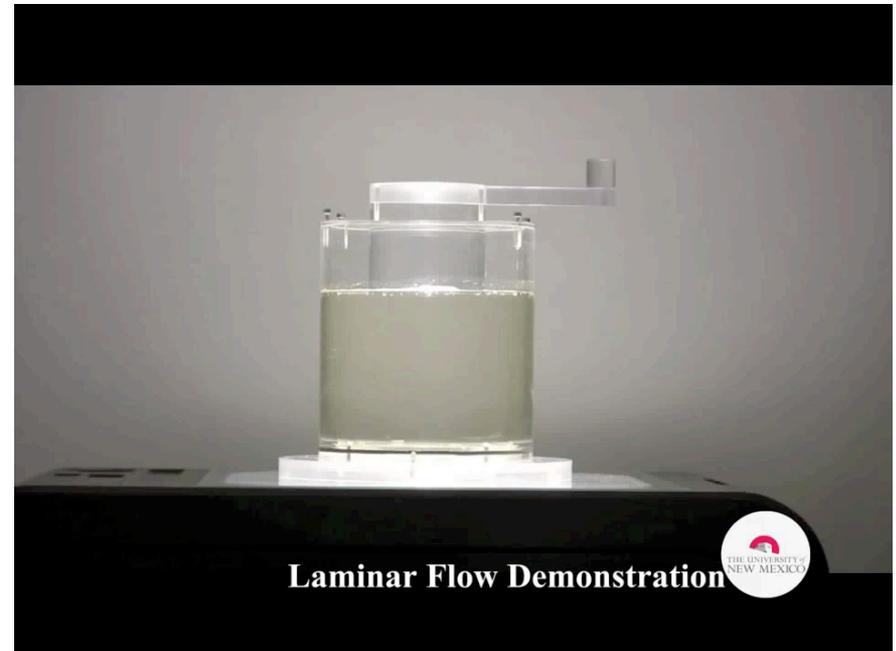
## Stokes方程式

$$\longrightarrow \mu \Delta \mathbf{u} = \nabla p$$

## 線形性・境界値問題

## 時間反転対称性

流れは瞬時に定まる・履歴が残らない



# 流体-構造結合分離

## 境界条件

$$\mathbf{u}|_{\text{surface}} = \mathbf{u}_S$$

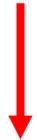
(no-slip BC = Dirichlet)

## Reynolds数

$$R = \frac{\rho UL}{\mu} \ll 1$$

## 流体構造連成問題(Elastohydrodynamics)

(表面)形状は未知関数  
物体の構成方程式が必要



変形を既知関数とする  
+ 慣性を無視する

$$\mathbf{u}_S = \mathbf{U} + \boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{x} + \mathbf{u}'$$

## Fluid-solid decoupling (at low Reynolds number)

変形を既知関数として、物体の(剛体)運動を求める

# 微生物流体力学

$$\left\{ \begin{array}{l} \mu \Delta \mathbf{u} = \nabla p \\ \nabla \cdot \mathbf{u} = 0 \\ \mathbf{u} = \mathbf{u}_S = \mathbf{U} + \boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{x} + \mathbf{u}' \\ + \text{力} \cdot \text{トルクのつりあい} \end{array} \right.$$

Given: **物体変形(速度)**

Solve: Stokes方程式 + **剛体運動**

応力テンソル:  $\sigma_{ij} = -p\delta_{ij} + \mu \left( \frac{\partial u_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u_j}{\partial x_i} \right)$

$$\frac{\partial \sigma_{ij}}{\partial x_j} = 0 \quad \frac{\partial u_i}{\partial x_i} = 0$$

$u_i = u_i^S$  (滑りなし境界条件)

$$F_i = \iint \sigma_{ij} n_j dS = 0$$

$$M_i = \iint \epsilon_{ijk} x_j \sigma_{kl} n_l dS = 0$$

流れ  $\longleftrightarrow$  かたち

**Stokes Equations**

線形PDE・境界値問題

時間反転対称性

**Active Boundaries**

複雑な形 + 変形

移動境界問題

# アウトライン

## §1-2 遊泳の運動方程式と帆立貝定理

# 帆立貝定理

## Purcell's scallop theorem(帆立貝定理)\*

往復運動(reciprocal motion)では

微生物は移動できない

(変形の1周期で回転も含めてもとに戻る)

## 微生物の運動に対する流体力学制限

流体を学べば微生物の気持ちがわかる！？



Navier - Stokes :

$$-\nabla p + \eta \nabla^2 \vec{v} = \rho \frac{\partial \vec{v}}{\partial t} + \rho (\vec{v} \cdot \nabla) \vec{v}$$

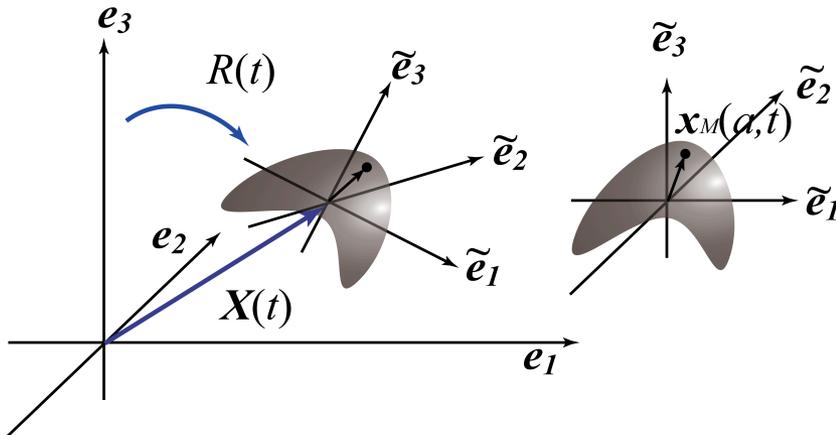
If  $Q \ll 1$  :

Time doesn't matter. The pattern of motion is the same, whether slow or fast, whether forward or backward in time.

The Scallop Theorem



# 物体の変形と表面速度



$\{e_i\}$  : 慣性座標系

$\{\tilde{e}_i\}$  : 物体座標系

(取り方には自由度がある=ゲージ自由度)

2つの座標系の差として  
並進ベクトル  $X$  & 回転行列  $R$  を定義

物体形状は表面のラグランジュ的な座標  $x_M(a, t)$  で定義

## 物体表面の座標

$$x_s = X(t) + R(t) \cdot x_M(a, t)$$

## 物体表面の速度

$$u_s = U + \Omega \times (x - X) + u'$$

$$\frac{dX}{dt} = U$$

$$\frac{dR}{dt} = \Omega \times R$$

$$\text{変形速度 } u' = R \cdot \frac{dx_M}{dt}$$

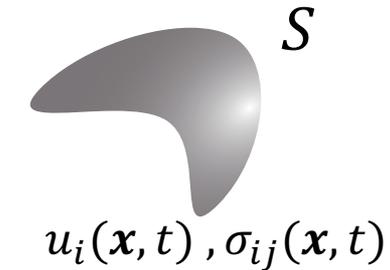
# Lorentzの相反定理

## Lorentzの相反定理(reciprocal theorem) H. A. Lorentz (1906)

同じ物体表面  $S$  で異なる境界条件をもつ

2つStokes方程式の解:  $(u_i, \sigma_{ij})$  と  $(\hat{u}_i, \hat{\sigma}_{ij})$

$$\int_S u_i \hat{\sigma}_{ij} n_j dS = \int_S \hat{u}_i \sigma_{ij} n_j dS$$



## Greenの定理とポテンシャル流れ

$$\int_S (\phi \nabla \psi - \psi \nabla \phi) \cdot d\mathbf{S} = \int_V (\phi \nabla^2 \psi - \psi \nabla^2 \phi) dV$$

渦なし流れ(ポテンシャル流れ):  $\nabla^2 \psi = \nabla^2 \phi = 0$

$$\hat{u}_i(\mathbf{x}, t), \hat{\sigma}_{ij}(\mathbf{x}, t)$$

$$\frac{\partial \sigma_{ij}}{\partial x_j} = \frac{\partial \hat{\sigma}_{ij}}{\partial x_j} = 0$$

# 積分定理

## Lorentzの相反定理

$$\int_S u_i \hat{\sigma}_{ij} n_j dS = \int_S \hat{u}_i \sigma_{ij} n_j dS$$

$$\begin{cases} u(x, t) : \text{生物まわりの流れ場} \\ \hat{u}(x, t) : \text{剛体運動をする物体まわりの流れ場} \end{cases}$$

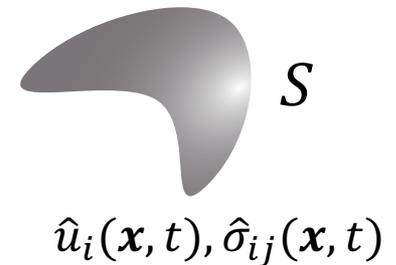
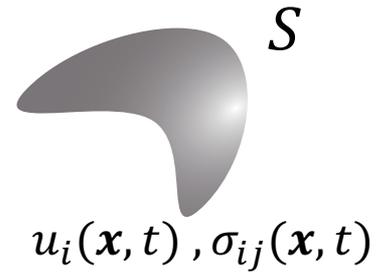
## 物体表面での境界条件

$$\begin{cases} u = U + \Omega \times (x - X) + u' \\ \hat{u} = \hat{U} + \hat{\Omega} \times (x - X) \end{cases}$$

## 積分定理(integral theorem)

$$F_i = M_i = 0 \quad \Rightarrow \quad U_i \hat{F}_i + \Omega_i \hat{M}_i = - \int_S u'_i \hat{\sigma}_{ij} n_j dS$$

剛体運動の周りの流体場の解を用いて、欲しい生物の運動を求めることができる



# 遊泳の運動方程式

$$U_i \hat{F}_i + \Omega_i \hat{M}_i = - \int_S u'_i \hat{\sigma}_{ij} n_j dS$$

応力の分解 :  $\hat{f}_i = -\hat{\sigma}_{ij} n_j = \Sigma_{ij} \hat{U}_j + \Pi_{ij} \hat{\Omega}_j$

流体力 = 抵抗力 + 推進力

抵抗テンソル  
(形状のみの関数)

$$\mathcal{K}_{ij} = \begin{pmatrix} K_{ij} & C_{ji} \\ C_{ij} & Q_{ij} \end{pmatrix}$$

推進力・推進トルク

$$\mathcal{F}_i^{\text{prop}} = \begin{pmatrix} \mathbf{F}^{\text{prop}} \\ \mathbf{M}^{\text{prop}} \end{pmatrix}$$

$$\mathcal{F}_i = -\mathcal{K}_{ij} \mathcal{U}_j + \mathcal{F}_i^{\text{prop}}$$

$$\mathcal{F}_i = \begin{pmatrix} \mathbf{F} \\ \mathbf{M} \end{pmatrix} \quad \mathcal{U}_i = \begin{pmatrix} \mathbf{U} \\ \boldsymbol{\Omega} \end{pmatrix}$$

つりあいの条件のもとでの遊泳速度

$$\mathcal{U}_i = (\mathcal{K}^{-1})_{ij} \mathcal{F}_j^{\text{prop}}$$

$$K_{ij} = \int_S \Sigma_{ij} dS$$

$$F_j^{\text{prop}} = - \int_S u'_i \Sigma_{ij} dS$$

$$Q_{ij} = \int_S \Pi_{ij} dS$$

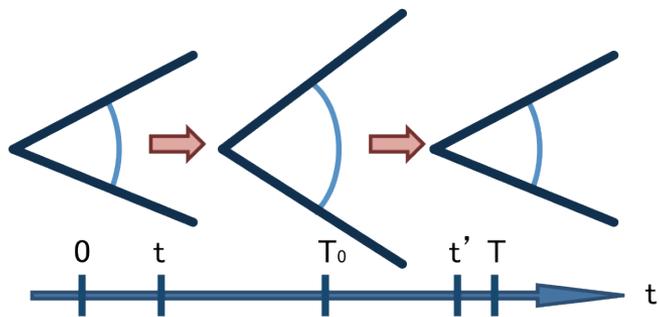
$$M_j^{\text{prop}} = - \int_S u'_i \Pi_{ij} dS$$

$$C_{ij} = \int_S \epsilon_{ikl} x_k \Sigma_{il} dS$$

# 帆立貝定理

**定義** (往復運動) 生物が $[0, T]$ で往復運動をするとは, 区分的に滑らかな連続関数  $g(t) : [0, T] \rightarrow [0, T]$  が存在し  $g(0) = g(T) = 0$  かつ, 形状変化が  $\mathbf{x}_M(t) = \mathbf{x}_M(g(t))$  を満たすことである。区間の幅  $T$  を変形の周期, あるいは往復運動の周期と呼ぶ。 (「行き」の形と「帰り」の形の対応付けの存在)

**定理** (帆立貝定理) 慣性項がすべて無視できるとき, 生物が周期  $T$  の往復運動をすれば, 時刻  $T$  で初期の位置に向きを含めて元に戻る。すなわち,  $X_i(T) = 0$  かつ  $R_{ij}(T) = \delta_{ij}$ .



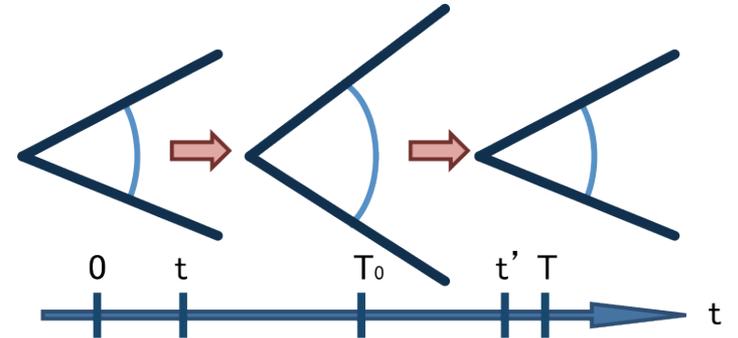
形状パラメータ:  $s \in [0, 1]$

行きと帰りの時刻の対応付け:  $g: [T_0, T] \rightarrow [0, T_0]$

$g(T_0) = T_0, g(T) = 0 \quad s(t) = s(g(t))$

# 簡単な証明

回転がない場合      形状パラメータ:  $s \in [0, 1]$



$$g(T_0) = T_0, g(T) = 0 \quad s(t) = s(g(t))$$

$$U = -K(s)^{-1} \int_S \frac{dx_M(s)}{dt} \Sigma_{ij}(s) dS =: L(s)\dot{s}$$

$$X = \int_0^T U dt = \int_0^{T_0} U dt + \int_{T_0}^T U dt$$

$$= \int_0^{T_0} L(s(t))\dot{s}(t) dt + \int_{T_0}^T L(s(t'))\dot{s}(t') \frac{dg}{dt} dt \quad (t' = g(t) \text{ と書いた})$$

$$= \int_0^{T_0} L(s(t))\dot{s}(t) dt + \int_{T_0}^0 L(s(t'))\dot{s}(t') dt' = 0$$



# もう少しちゃんとした証明

回転がある一般の場合はちょっとむずかしい

$$u_i = \begin{pmatrix} U \\ \Omega \end{pmatrix} = (\mathcal{K}^{-1})_{ij} \mathcal{F}_j^{\text{prop}}$$

$$F_j^{\text{prop}} = - \int_S u'_i \Sigma_{ij} dS = - \int_S R_{ik} \left( \frac{dx_M}{dt} \right)_k \Sigma_{kj} dS \quad \frac{dR}{dt} = \Omega \times R$$

## 証明のスケッチ

1. 物体座標系で書き直して次の対応関係を見つける：

$$(\mathcal{R}^{-1})_{ij}(t) u_j(t) = (\mathcal{R}^{-1})_{ij}(t') u_j(t') \frac{dt'}{dt} \quad \mathcal{R} = \begin{pmatrix} R & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & R \end{pmatrix}$$

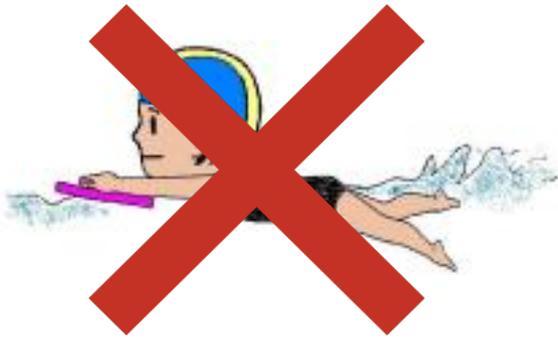
2.  $\dot{R}_{ik} = R_{ij} A_{jk}$  で定める  $A_{ij}$  に対して  $A_{ij}(t) = A_{ij}(t') \frac{dt'}{dt}$  を示す.

3. 形式的に  $\dot{R}_{ik} = R_{ij} A_{jk}$  の式を積分して  $R_{ij}(T)$  を書き下す.

(2) の関係式を使えば,  $R_{ij}(T) = \delta_{ij}$ . 同様に  $X_i(T) = 0$ .

# Art of Swimming

Q. which is the best way of swimming **in the microworld?**



(a) glide kick(バタ足)



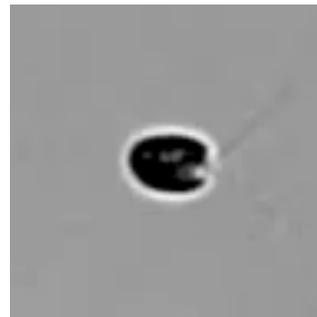
(b) breast stroke (平泳ぎ)

YouTube@0528hide1



(c) dolphin kick

scallop theorem



YouTube@Guasto Lab @Tufts  
Chlamydomonas (クラミドモナス)



human sperm

Ishimoto et al. (2017)

# 帆立貝定理の破れ

## 往復運動でない変形

往復運動の形状パラメータ： $s \in [0, 1]$

複数の自由度、回転運動  $s \in S^1$  であれば遊泳可能

## 慣性を無視しない

(一般には) 往復運動でも  $U \sim O(Re)$ , Ishimoto (2013)

ただし、前後対称的な往復運動の場合には有限の  $Re$  が必要

## やわらかさ

入力の内部力が時間反転対称的でも形状は(一般には)往復運動にならない

## 非ニュートン性

(一般には) 帆立貝定理は成り立たない。

ただし、線形Maxwell流体では成り立つ, Ishimoto & Gaffney (2017)

# 例：スクワーマ

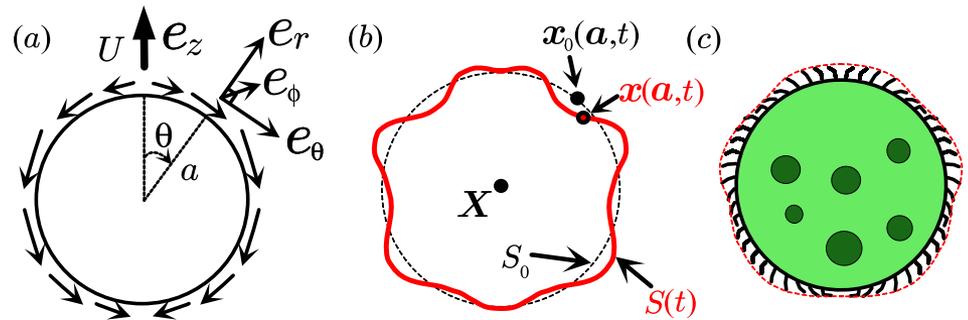
## スクワーマモデル

変形はせず表面速度によって遊泳する数理モデル

微小変形理論：  
展開の最低次はスクワーマ

$$u_i = (\mathcal{K}^{-1})_{ij} \mathcal{F}_j^{\text{prop}}$$

$$S(t) = S_0 + \epsilon S_1(t) + \dots$$



## 例：球形スクワーマ

$$u_\theta(\theta) = \sum_{n=1}^{\infty} B_n V_n(\cos\theta)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} V_n(x) = \frac{2\sqrt{1-x^2}}{n(n+1)} \frac{d}{dx} P_n(x) \\ P_n(x): \text{Legendre 多項式} \end{array} \right.$$

遊泳速度  $U = \frac{2}{3} B_1$

# アウトライン

## §1-3 流れの構造と流体計算の手法

# Stokes方程式の解

## Stokes方程式の基本解

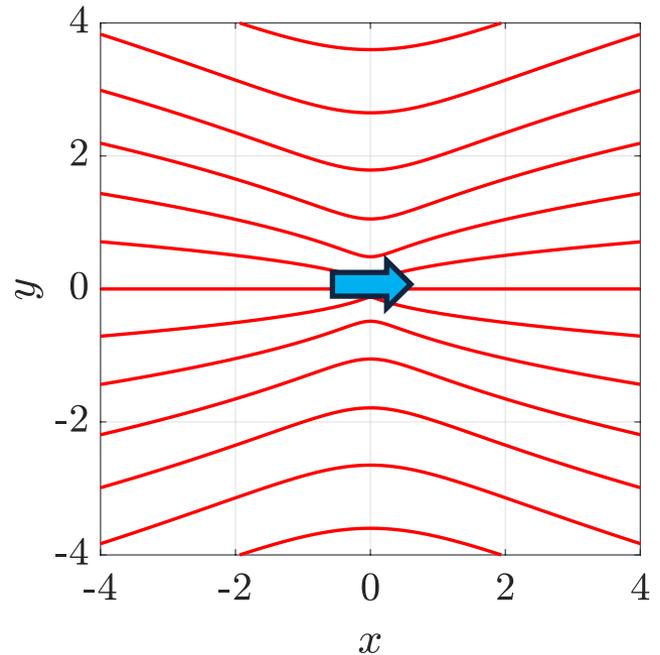
$$-\nabla p + \mu \Delta \mathbf{u} = -\mathbf{g} \delta(\mathbf{x} - \mathbf{x}_0)$$

ストークスレット  
(ストークス極, Stokeslet, Oseenテンソル)

$$u_i(\mathbf{x}) = G_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{x}_0) g_j$$

$$G_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{x}_0) = \frac{1}{8\pi\mu} \left( \frac{\delta_{ij}}{r} + \frac{r_i r_j}{r^3} \right)$$

$$r_i = (\mathbf{x} - \mathbf{x}_0)_i, r = |\mathbf{r}|$$



境界積分表示 生物の体積が保存する条件のもと

$$u_i(\mathbf{x}) = \int_S G_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{x}_0) g_j(\mathbf{x}_0) dS_{\mathbf{x}_0}$$

# 流れ場の多重極展開

**多重極展開** 物体座標系の原点を0として、その周りでテイラー展開

$$u_i(\mathbf{x}) = G_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{x}_0) \int_S g_j dS_{\mathbf{x}_0} - \frac{\partial G_{ij}}{\partial x_k}(\mathbf{x}, \mathbf{x}_0) \int_S g_j(\mathbf{x}_0) x_{0k} dS_{\mathbf{x}_0} + \frac{\partial^2 G_{ij}}{\partial x_k \partial x_l}(\mathbf{x}, \mathbf{x}_0) \int_S g_j(\mathbf{x}_0) x_{0k} x_{0l} dS_{\mathbf{x}_0} + \dots$$

$$= G_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{x}_0) M_j^{(0)} - \frac{\partial G_{ij}}{\partial x_k}(\mathbf{x}, \mathbf{x}_0) M_{jk}^{(1)} + \frac{\partial^2 G_{ij}}{\partial x_k \partial x_l}(\mathbf{x}, \mathbf{x}_0) M_{jkl}^{(2)} + \dots$$

ストークス二重極:  $G_{ijk}^D = -\frac{\partial G_{ij}}{\partial x_k} = O(r^{-2})$

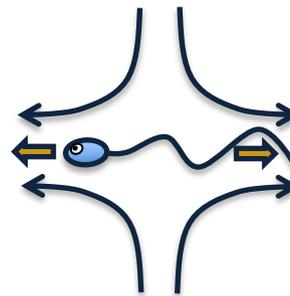
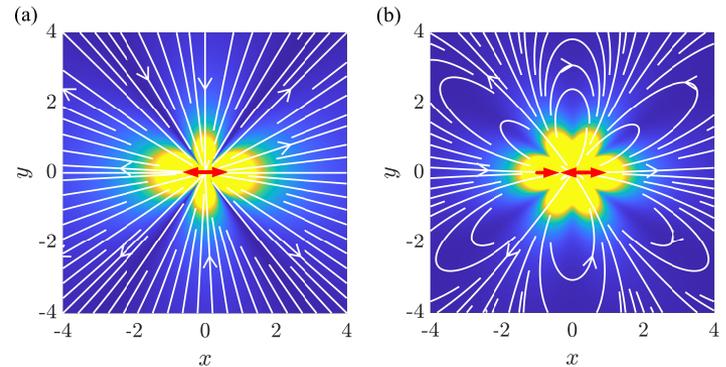
ストークス四重極:  $G_{ijkl}^Q = \frac{\partial^2 G_{ij}}{\partial x_k \partial x_l} = O(r^{-3})$

力・トルクのつりあいの条件より  $M_j^{(0)} = 0$ ,

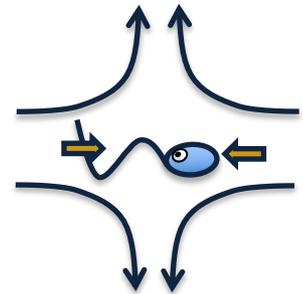
$M_{jk}^{(1)}$ の反対称成分 (ロットレット、カップレット、偶力極) = 0

無限遠での支配項は  $M_{jk}^{(1)}$ の(トレースレス)対称成分 (ストレレット、応力極)で決まる

$$G_{ijk}^S = -\frac{r_k}{r^3} \delta_{ij} + \frac{3r_i r_j r_k}{r^5}$$

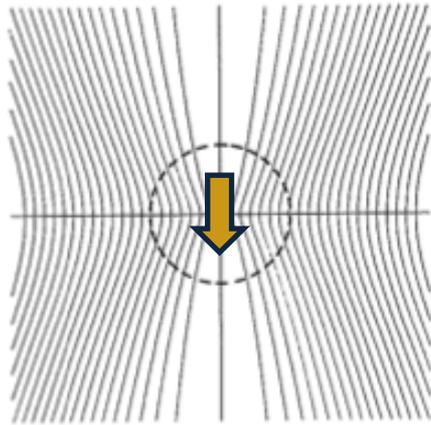


pusher  
(プッシュ型)

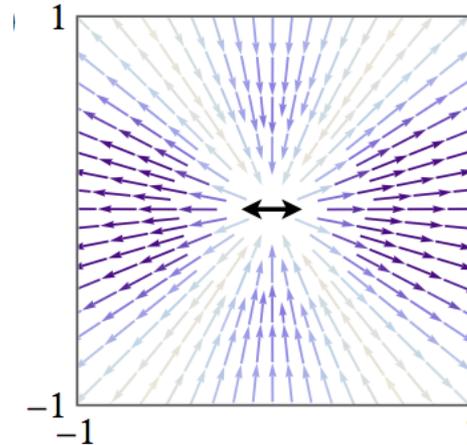


puller  
(プル型)

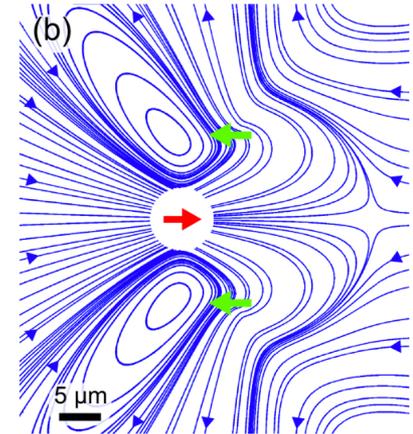
# 微生物まわりの流れ



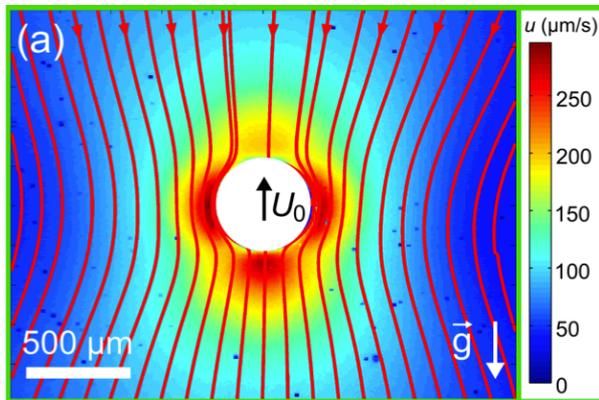
Stokeslet



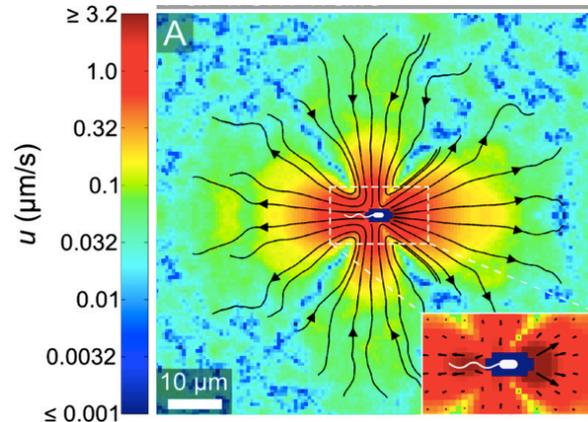
Stokeslet dipole



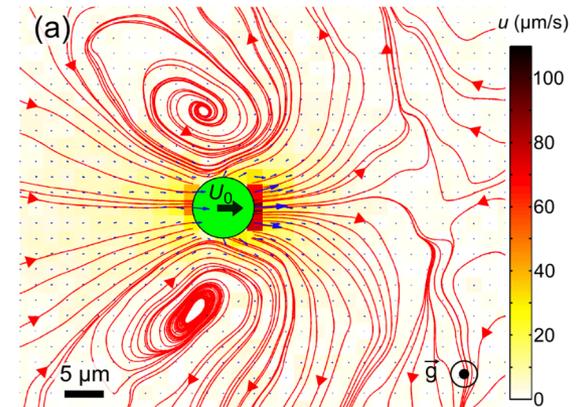
Stokeslet triplet\*



*Volvox*\*



*E. Coli*\*\*



*Chlamydomonas*\*

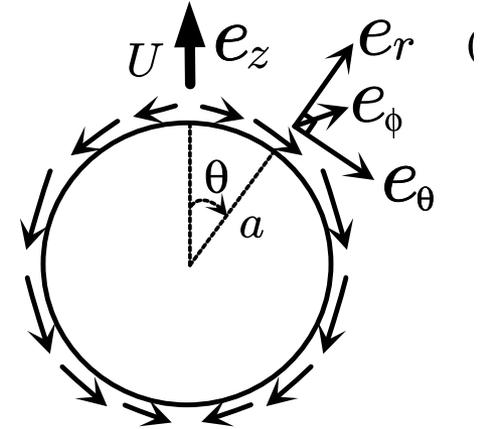
\* Drescher et al., PRL (2010), \*\*Drescher et al., PNAS (2011)

# 例：スクワーマ

## スクワーマ周りの流れ場

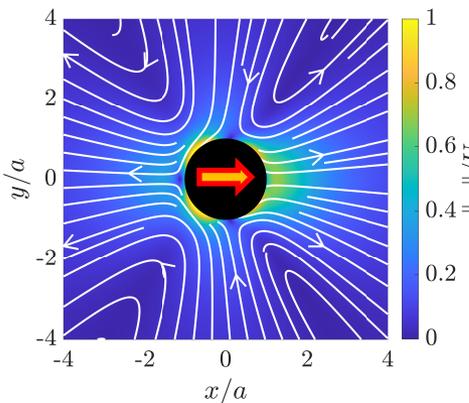
$$u_\theta(\theta) = B_1 V_1(\cos\theta) + B_2 V_2(\cos\theta)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} V_n(x) = \frac{2\sqrt{1-x^2}}{n(n+1)} \frac{d}{dx} P_n(x) \\ P_n(x): \text{Legendre polynomial} \end{array} \right.$$

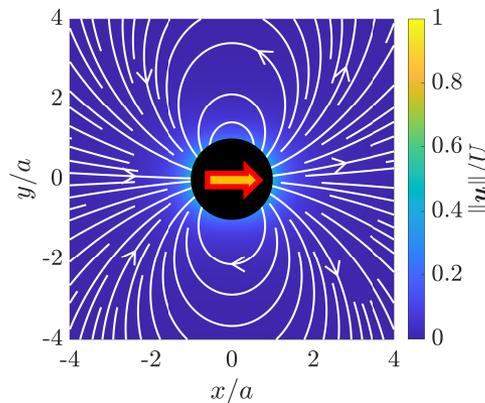


$\beta = B_1 / B_2$  : スクワーマパラメーター

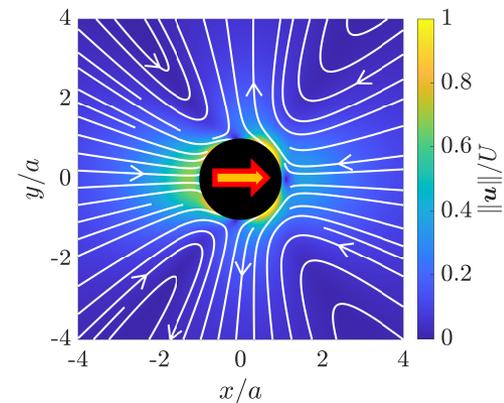
$\beta = -3$ : pusher



$\beta = 0$ : neutral



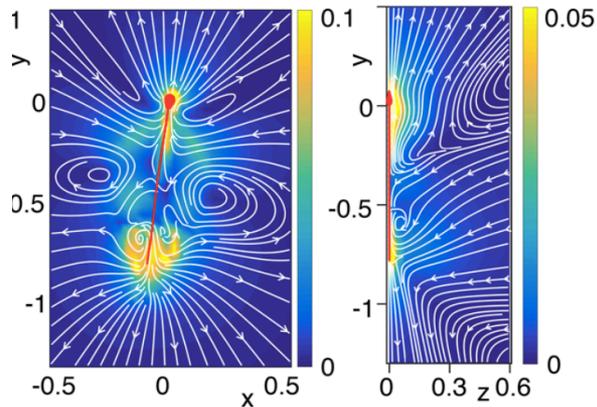
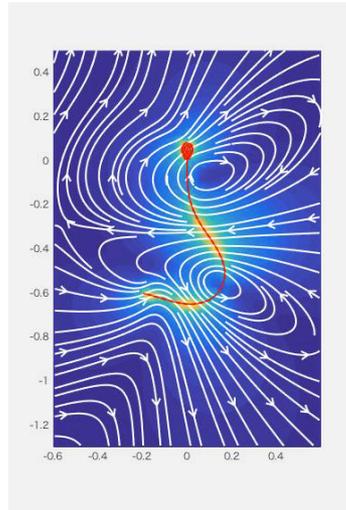
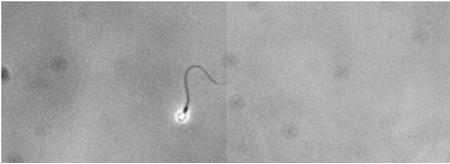
$\beta = 3$ : puller



# 例：精子まわりの流れ

## 通常粘度

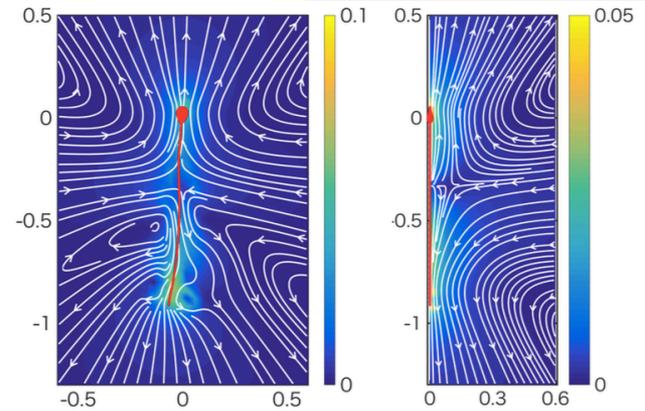
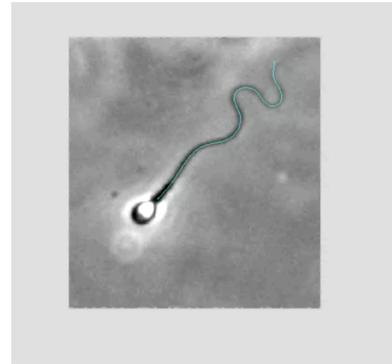
pusher/pullerを  
繰り返す+横の流れ



時間平均場はpusher

## 高粘度(1%MC)

pusher+横の流れ



時間平均場はpusher

# 流体の直接計算法

## 境界要素法(Boundary element method, BEM)

表面を三角形(要素に)分割して直接Stokes方程式を計算する方法

$$u_i(\mathbf{x}) = \int G_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{x}') q_j(\mathbf{x}') dS_{x'}$$

$$\mathbf{F}_{tot} = \int_S \mathbf{q}(\mathbf{x}') dS_{x'} = 0$$

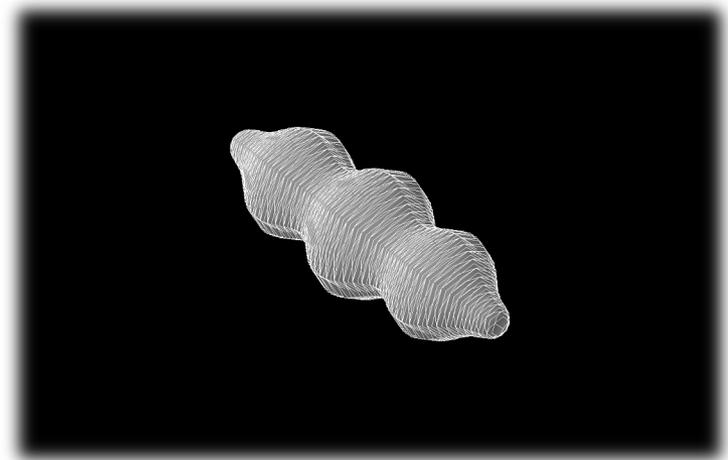
$$\mathbf{T}_{tot} = \int_S (\mathbf{x}' - \mathbf{X}_0) \times \mathbf{q}(\mathbf{x}') dS_{x'} = 0$$

$$\text{境界条件: } \mathbf{u} = \mathbf{U} + \boldsymbol{\Omega} \times \mathbf{x} + \mathbf{R} \cdot \frac{d\mathbf{x}_M}{dt}$$

$3N + 6$  次元の線形問題  
 $N$ : 表面の要素の数

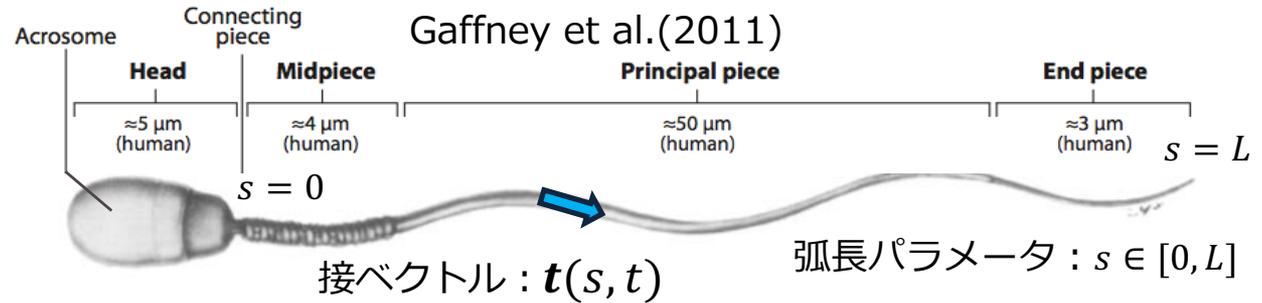
**input: shape deformation**

**output:  $\mathbf{q}(\mathbf{x}), \mathbf{U}, \boldsymbol{\Omega}$**



# 細長物体理論

鞭毛や繊毛は1次元の  
アスペクト比： $\epsilon \ll 1$



## 細長物体理論 (slender-body theory, SBT)

Lighthill (1976), Keller & Rubinow (1976), Johnson (1980)...

$$u_i(s) \approx \int_0^L G_{ij}(s, s') f_j(s') ds' + O(\epsilon)$$

## 抵抗力理論 (resistive force theory, RFT)

局所的な流体相互作用のみ Gray & Hancock (1955), Batchelor (1970) ...

$$u_i(s) = -[c_t t_i t_j + c_n (\delta_{ij} - t_i t_j)] f_j(s) + O(1/\log \epsilon)$$

# アウトライン

## §2-1 流れの中の微生物

# 流れの中の微小物体

## Jefferyの解 (Jeffery orbit)/Jeffery方程式 Jeffery (1922)

背景流れ場： $u_i^\infty(\mathbf{x}) = U_i^\infty(\mathbf{x}) + \epsilon_{ijk}\Omega_j^\infty x_k + E_{ij}^\infty x_j + O(|\mathbf{x}|^2)$

### 回転体の流体中の運動

$$E_{jk}^\infty = \frac{1}{2} \left( \frac{\partial u_j^\infty}{\partial x_i} + \frac{\partial u_i^\infty}{\partial x_j} \right) \quad \Omega^\infty = \frac{1}{2} \nabla \times \mathbf{u}^\infty$$

$$\dot{d}_i = \epsilon_{ijk}\Omega_j^\infty d_k + B (\delta_{ij} - d_i d_j) E_{jk}^\infty d_k$$

回転楕円体  
の場合： $B = \frac{r^2 - 1}{r^2 + 1}$   $r$  : アスペクト比      球だと  $B = 0$ . 背景の渦度場に従って回転する

単純シア流中で物体の向きベクトル  $\mathbf{d}$  は非線形周期軌道を描く  
細長い物体では流れに沿った向きの滞在時間が長くなる

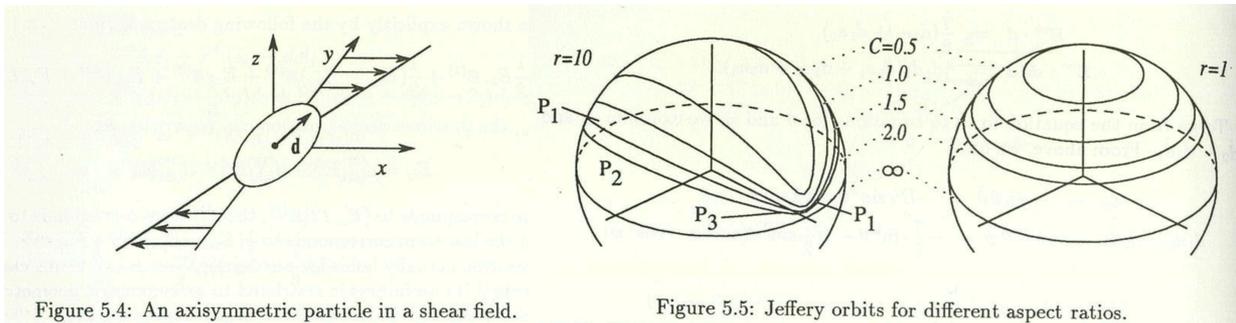


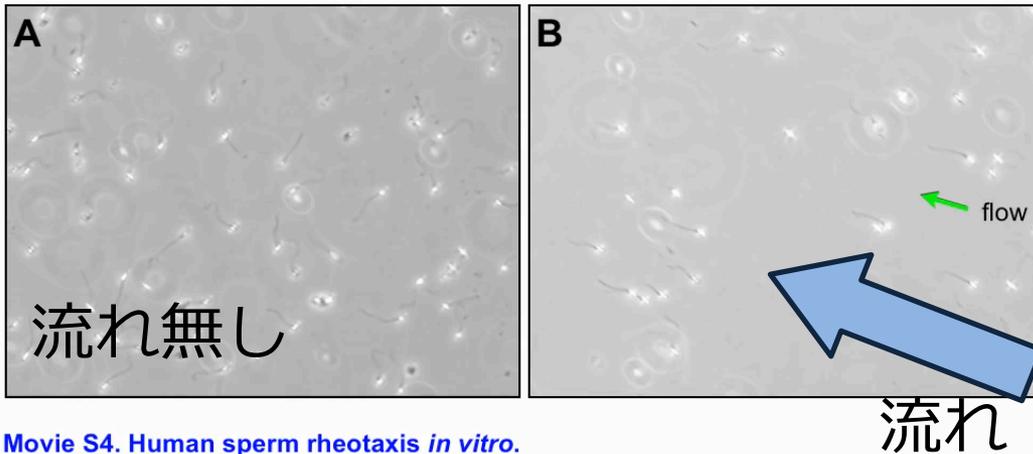
Fig. Kim & Karrila, Microhydrodynamics

# 精子走流性

哺乳類精子は流れに逆らって泳ぐ (精子走流性)

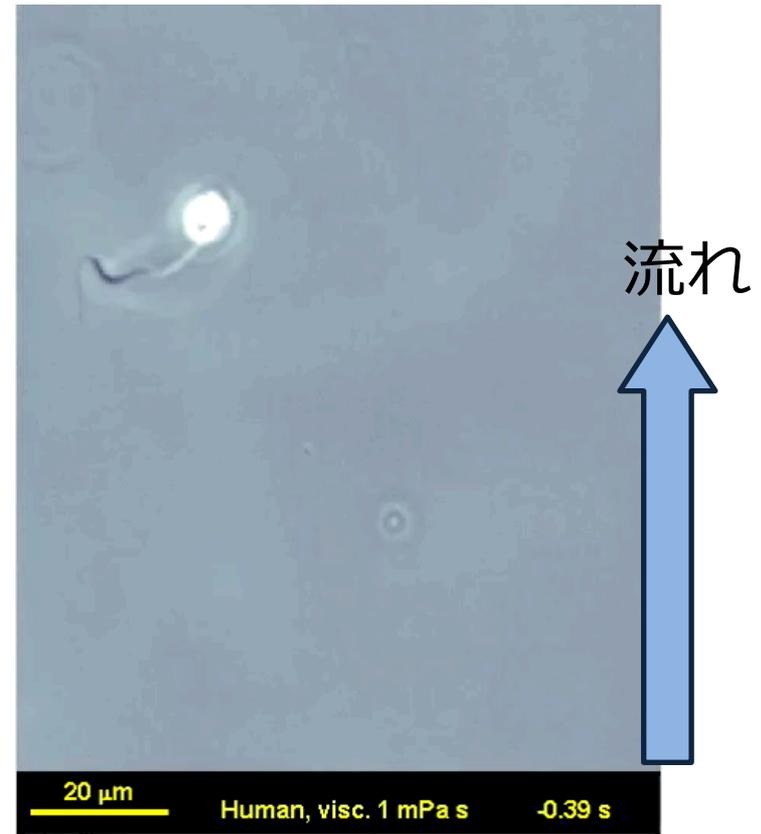


140年以上前から知られているもののそのメカニズムは長らく論争が続いていた



Movie S4. Human sperm rheotaxis *in vitro*.

Miki & Clapham (2013)



Kantsler et al. (2014)

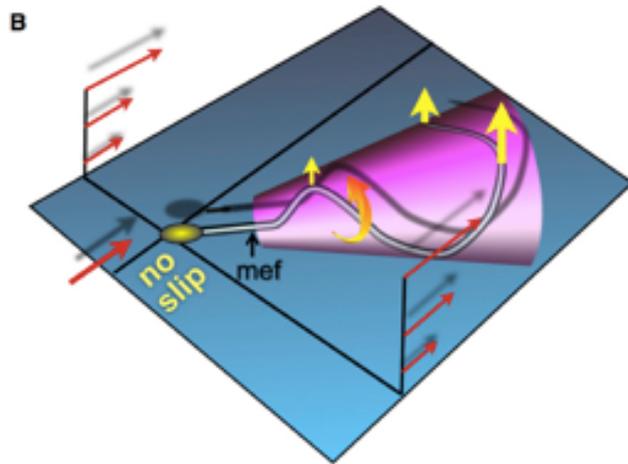
# Sperm Guidance

卵管内の流れが精子を卵まで導く？



受動的な力学メカニズム？

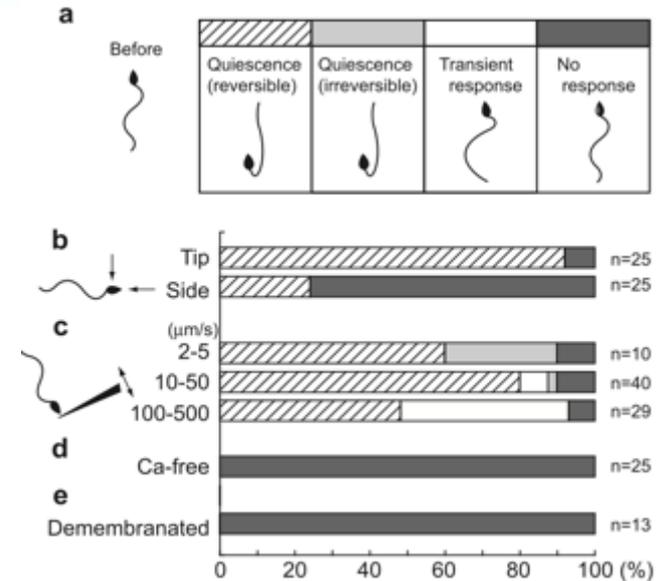
能動的な生化学メカニズム？



Miki & Clapham (2013)

“現段階ではどの可能性も捨てきれない”

Sugiyama & Chandler (2013)

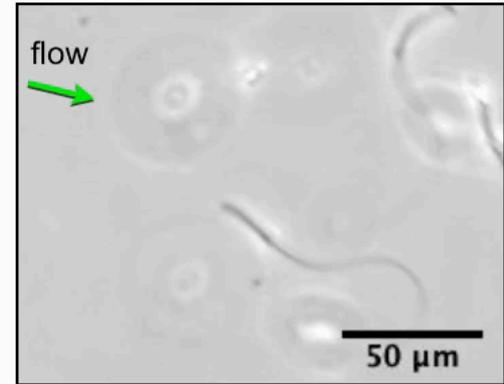


Kambara et al. (2011)

# 精子のモデル

## らせん進行波の鞭毛波形

$$\begin{cases} \mathbf{X}(s) = (-\alpha A \cos(kz + \omega t), A \sin(kz + \omega t), z) \\ s(z') = \int_{z'}^0 \sqrt{1 + \left(\frac{dx}{dz}\right)^2 + \left(\frac{dy}{dz}\right)^2} dz, s \in [0, L] \end{cases}$$

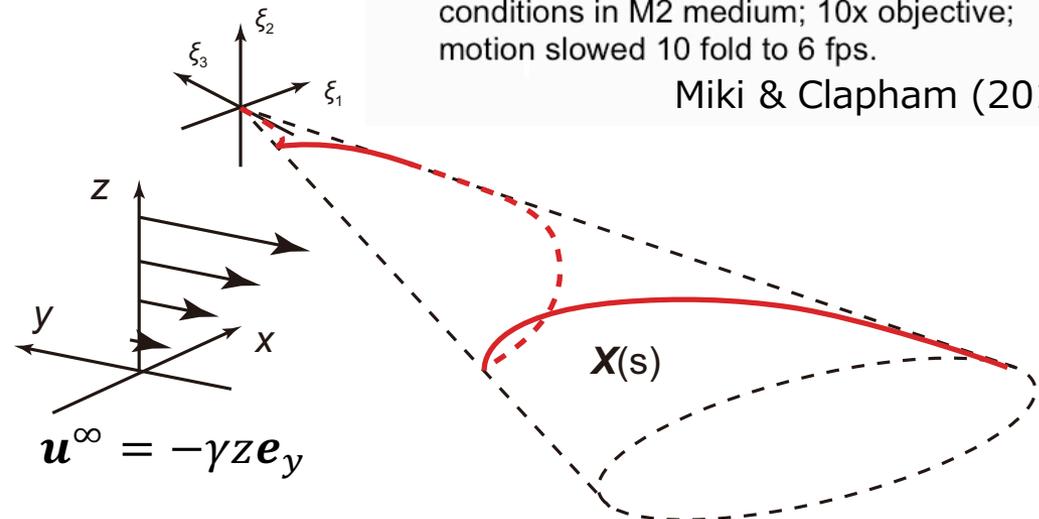


**Movie S10. Headless sperm rheotax.**

Flow rate = 6.2 μm/s in uncapacitated conditions in M2 medium; 10x objective; motion slowed 10 fold to 6 fps.

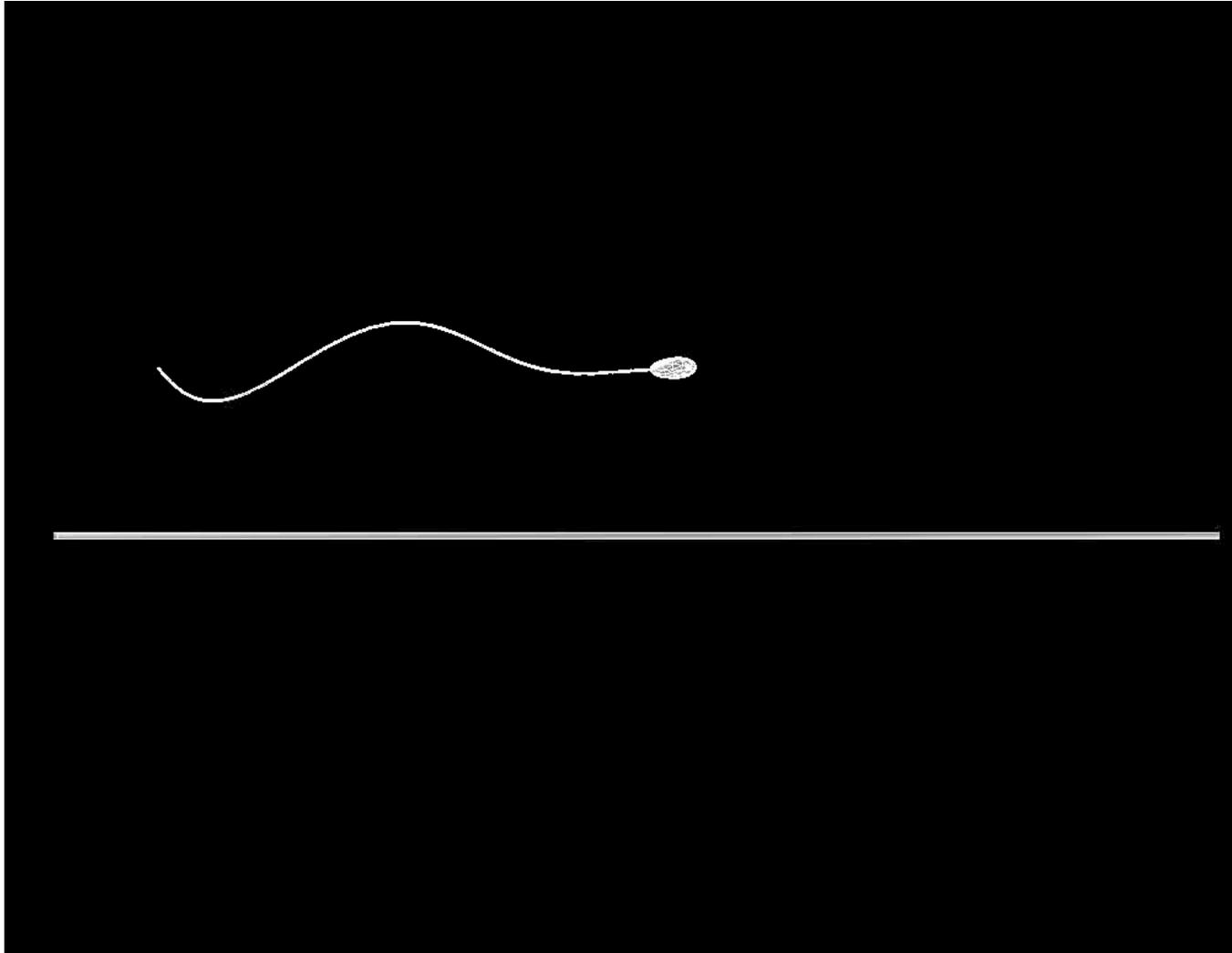
Miki & Clapham (2013)

- $\alpha < 0$  : 左巻き
- $\alpha = 0$  : 平面波
- $\alpha > 0$  : 右巻き
- $|\alpha| = 1$  : らせん波

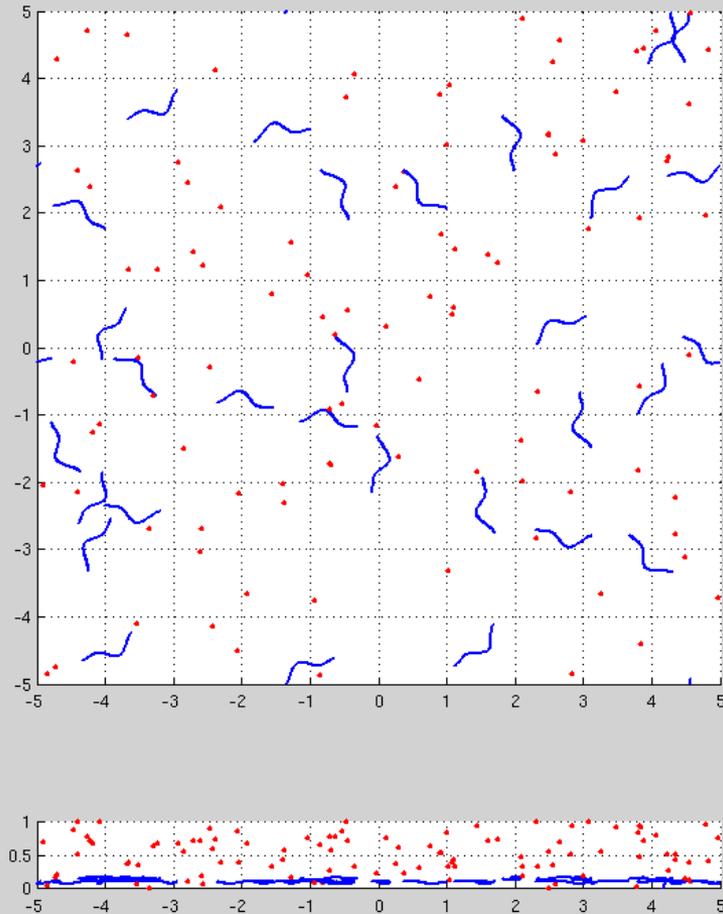


$$|\alpha| = 0.2, kL = 3\pi, B = 0.2L, \gamma = 0.1$$

# 精子遊泳ダイナミクス



# 流体数値計算



精子走流性は  
流体力学的現象！

流れをかける



←上からの視点

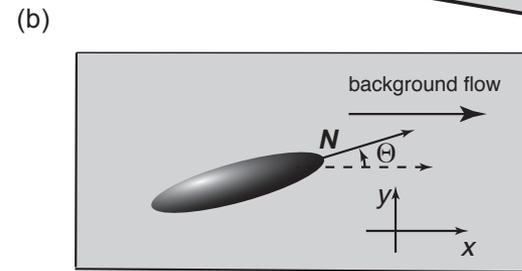
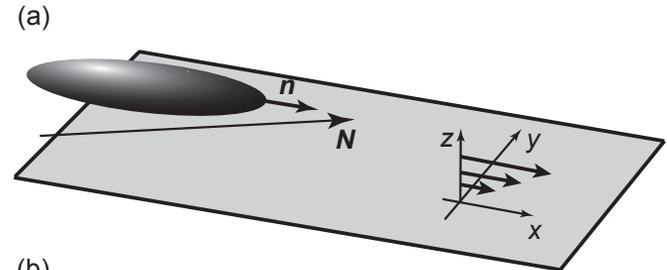
←横からの視点

# 風見鶏メカニズム

## Jefferyy方程式

$$\dot{n}_i = \epsilon_{ijk} \Omega_j^\infty d_k + B (\delta_{ij} - n_i n_j) E_{jk}^\infty d_k$$

$n_z = \text{const.}$  仮定：壁面に対する角が一定



## 流れの相互作用

$$\dot{\theta} = -\alpha \sin\theta$$

$$\alpha = \frac{\gamma}{2} (1 + B) n_z$$

$$-1 < B < 1$$

$n_z < 0$  (壁面に突入する向き) のとき  
流れの上流方向が安定

$n_z > 0$  (壁面から逃れる向き) のとき  
流れの下流方向が安定

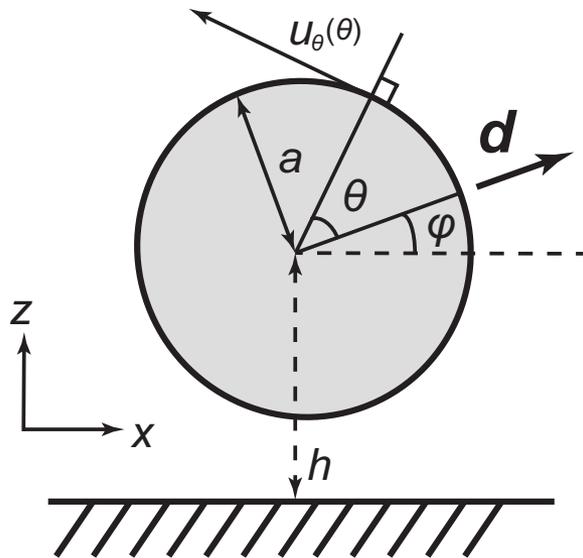


球形 ( $B = 0$ ) のスイマーでも同様の安定性

# スクワーマの走流性

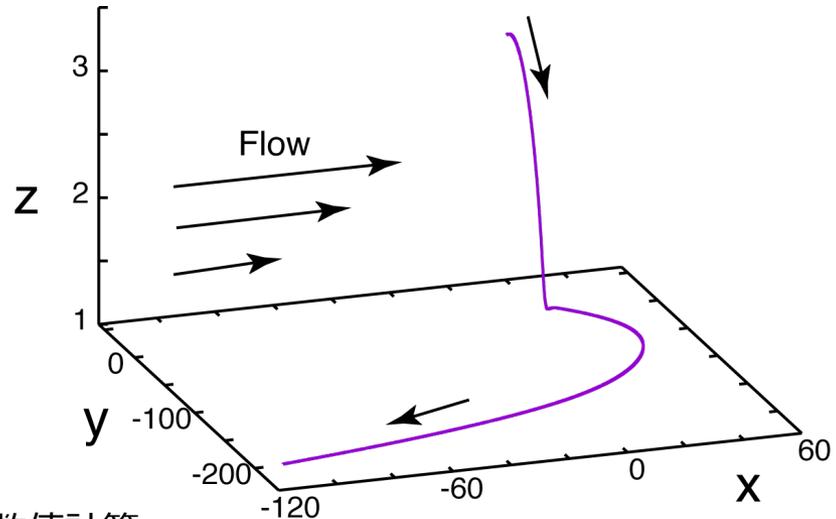
## 球形スクワーマ

壁面付近で向きが一定になっていれば  
「風見鶏メカニズム」で走流性を示す



境界要素法による数値計算

$$u_\theta(\theta) = \sum_{n=1}^2 B_n V_n(\cos\theta)$$
$$\left\{ \begin{array}{l} V_n(x) = \frac{2\sqrt{1-x^2}}{n(n+1)} \frac{d}{dx} P_n(x) \\ P_n(x): \text{Legendre polynomial} \end{array} \right.$$



$$\beta = B_2/B_1 = 9 \text{ (puller)}$$

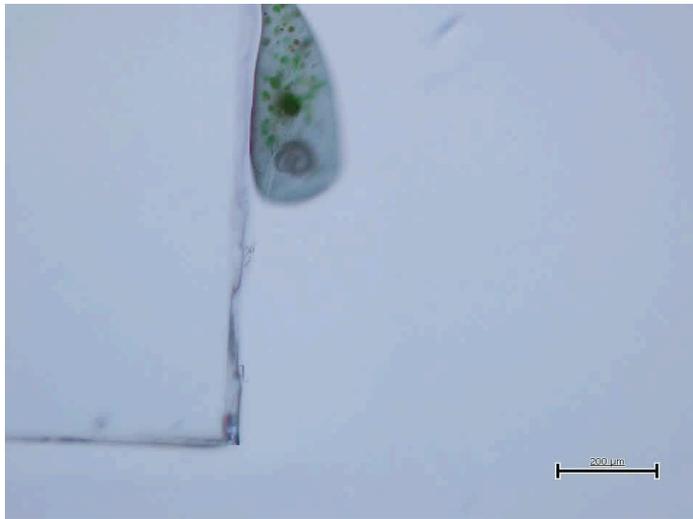
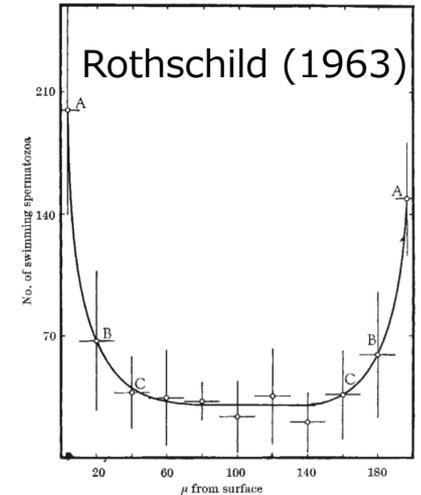
# アウトライン

## §2-2 壁面との流体相互作用

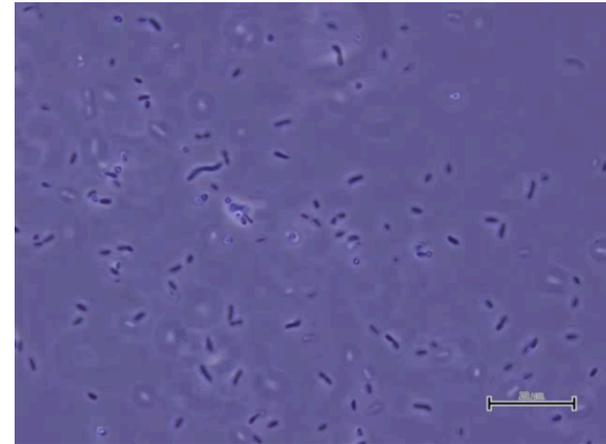
# 微生物は壁が好き！？

## 顕微鏡下の世界には壁(境界)が常に存在

精子やバクテリアを始め多くの微生物は壁面付近に凝集する接触走性(thigmotaxis)とも呼ばれる



ソライロラップムシ(unpublished)

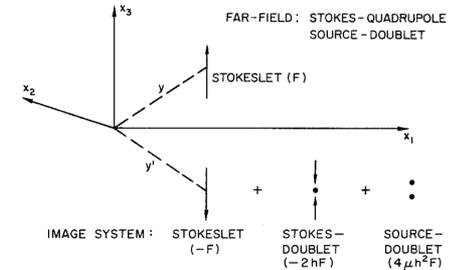
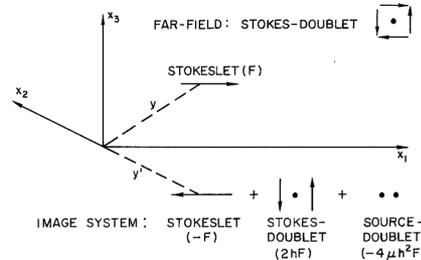


バクテリア(unpublished)

# 壁面との流体相互作用

## ブレイクレット(Blakelet)

固体表面が存在する場合、  
ストークスレットは鏡映のストークスレットと  
その多重極の重ね合わせで書ける



Blake & Chwang (1974)

## 遠方での流体相互作用

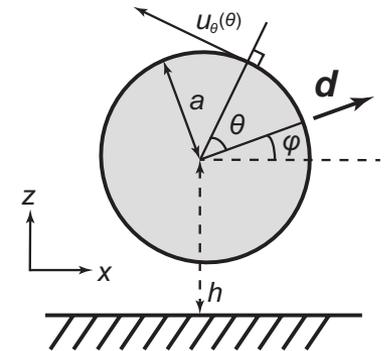
生物周りの流れ場の支配項はストレスレットの流れ場(pusher or puller)  
鏡映による流れ場+Jeffery方程式から壁面の存在による誘導速度を求める

壁面に平行なとき :

$$U_{wall} = -\frac{3p}{64\pi\mu h^2} \quad \begin{array}{l} p > 0 : \text{pusher} = \text{壁から引力} \\ p < 0 : \text{puller} = \text{壁から斥力} \end{array}$$

流体相互作用による回転

$$\Omega_{wall} = -\frac{3p \cos \varphi \sin \varphi}{64\pi\mu h^3} \left[ 1 + \frac{B}{2} (2 - \cos^2 \varphi) \right] \quad \begin{array}{l} \text{pusher} = \text{壁面に平行が安定} \\ \text{puller} = \text{壁面に垂直が安定} \end{array}$$

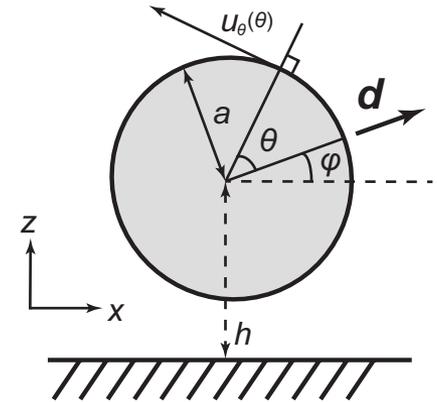


# 壁面との流体相互作用

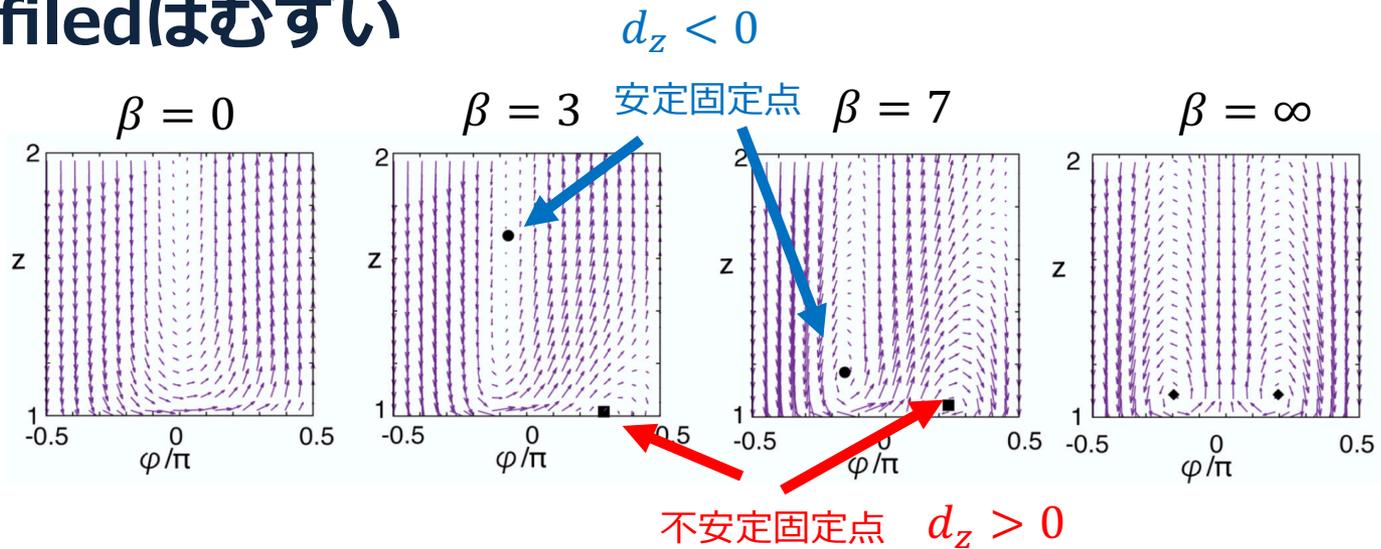
## pusher-puller双対性

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \varphi \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F(\varphi, z) \\ G(\varphi, z) \end{pmatrix} \quad \text{pusherとpullerの安定性は真逆}$$

$$\begin{cases} t \mapsto -t \\ \varphi \mapsto -\varphi \text{ の変換に対して不変} \\ \beta \mapsto -\beta \text{ (squirmerの場合)} \end{cases}$$



## near-filedはむずい



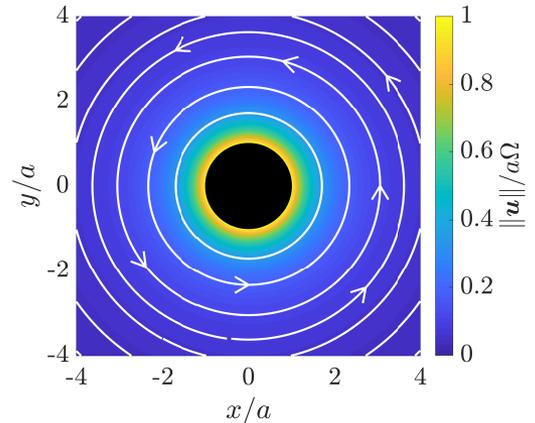
# 壁面との流体相互作用

## ロットレットとバクテリア

**ロットレット**(rotlet) :  $M_{jk}^{(1)}$ の反対称成分(=トルク)のグリーン関数

$$G_{ij}^R = \epsilon_{ijk} \frac{r_k}{r}$$

回転する球の周りの流れ :  $u_i = G_{ij}^R M_j$

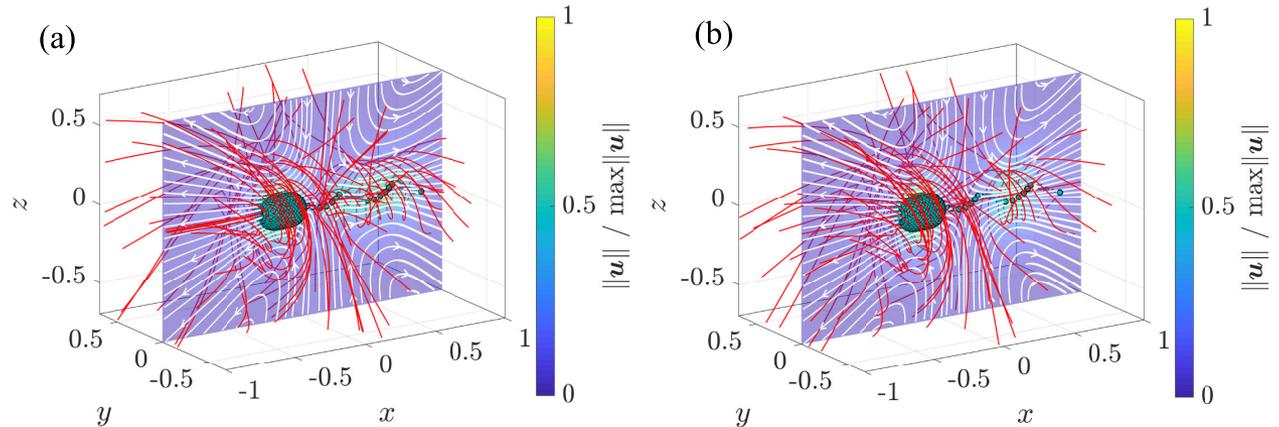


バクテリアの周りの流れ場はストークス二重極と

ロットレット二重極

$$G_{ij}^{RD} = -\frac{\partial G_{ij}^R}{\partial x_k}$$

の和として書ける



境界要素法による流れ場

ストークス極とロットレットの重ね合わせ

# 壁面との流体相互作用

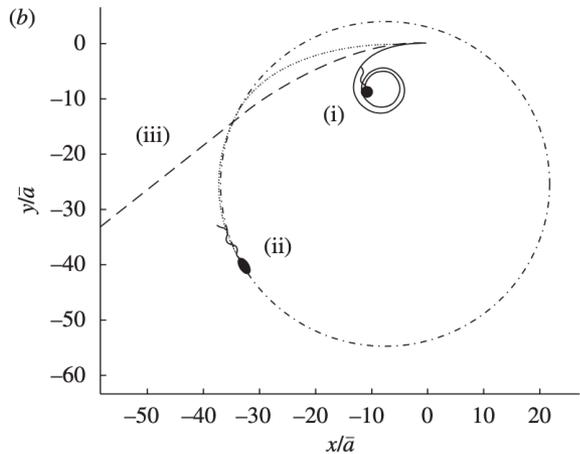
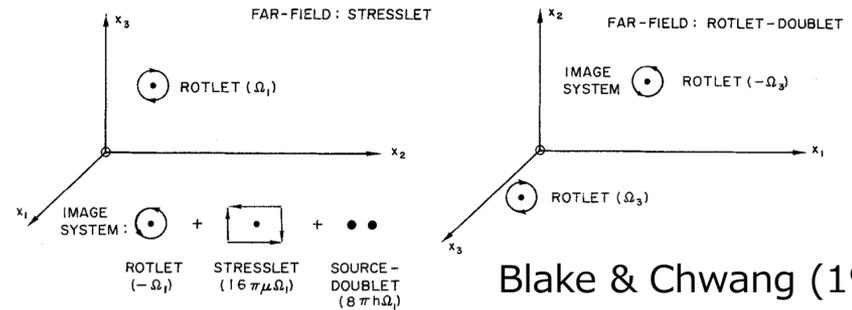
## バクテリアの円運動

壁面があるときのロットレット二重極の流れ場も鏡映法が有効  
鏡映による流れ場+Jeffery方程式から壁面の存在による誘導速度を求める

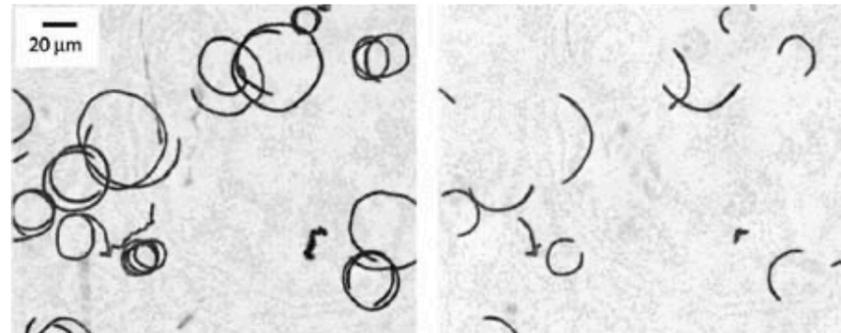
壁面に平行なとき：

$$\Omega_{wall} = -\frac{3q}{256\pi\mu h^4}(1-B)$$

$q$  : ロットレット二重極の強さ



Shum & Gaffney (2010)



Lauga et al. (2006)

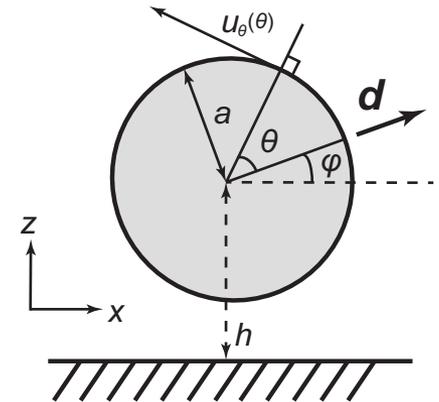
# 極近距離での相互作用

## no-collision paradox

潤滑理論( $h \ll a$ )による球の抵抗係数:  $K = -6\pi\mu \frac{a^2}{h}$

一定の外力のもと  $h = h_0 \exp\left(-\frac{Ft}{6\pi\mu a^2}\right)$

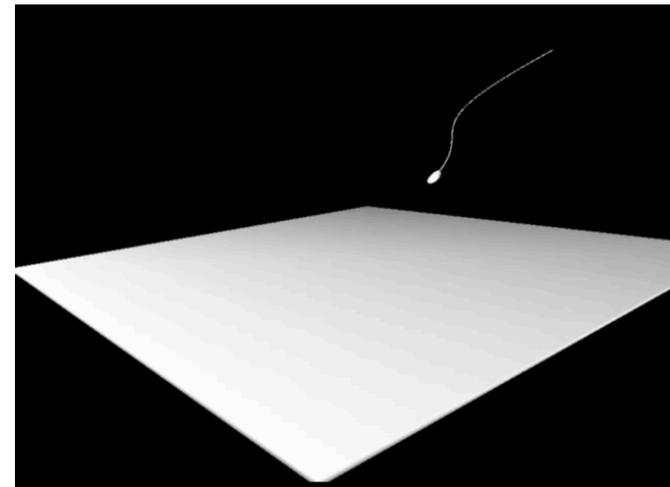
壁面に当たるまで無限大の時間がかかる



## 流体以外の相互作用

表面の静電相互作用  
レセプター・リガンド結合, etc.  
(表面のラフネスでもパラドックスは解消)

パウリ先生「表面は悪魔が作った」



# アウトライン

## §2-3 個体間の流体相互作用

# 個体間の流体相互作用

## 遠距離での相互作用

pusher(puller)は側面方向から引力(斥力)

遠方場(ストレスレット)の速度場とJeffery方程式から誘導される回転速度が求まる

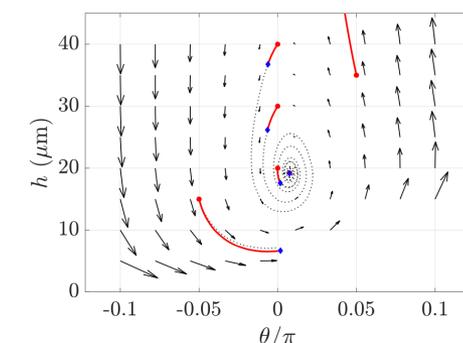
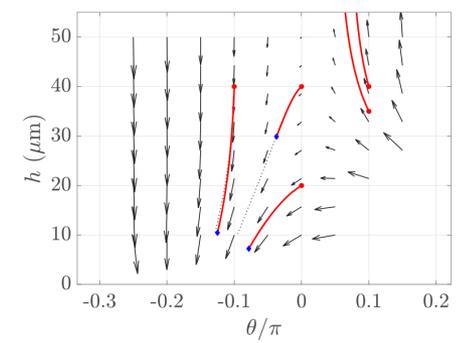
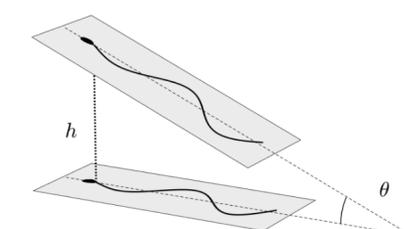
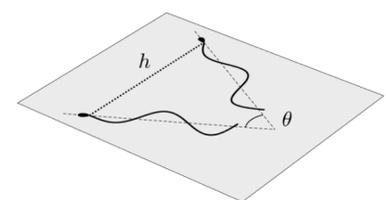
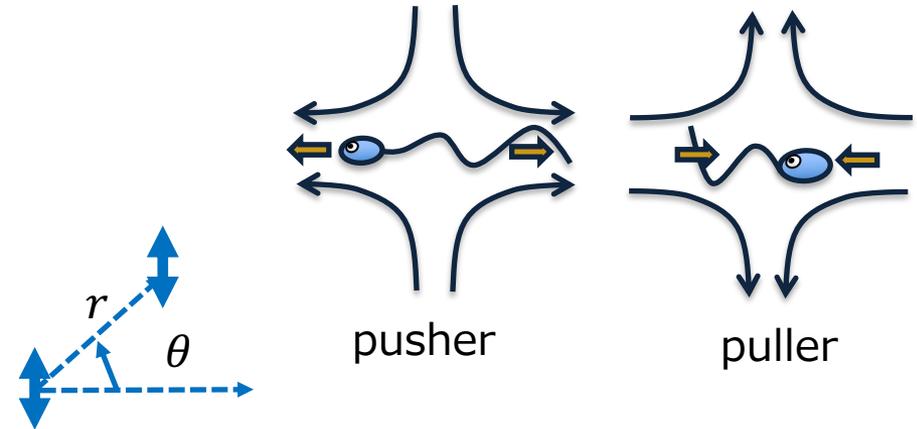
同じ向きを向いている時

$$\Omega_{cell-cell} = \frac{3p}{8\pi\mu r^3} [(1 + 2B) - 5B \sin^2 \theta] \sin \theta \cos \theta$$

力学系の次元が多くなり(4D以上)、さらにその時間発展はすぐにはわからない

## near-filedはむずい

例：同じ波形の精子ペアの遊泳ダイナミクス

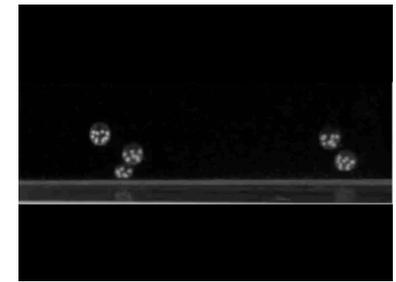
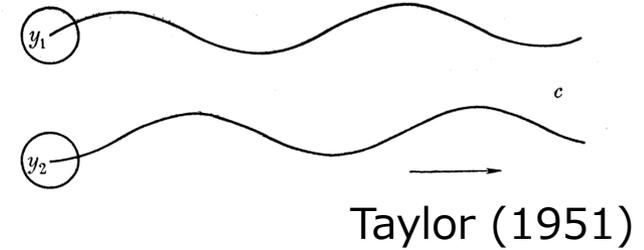


# 流体相互作用と同期現象

## 対称性の破れが必要

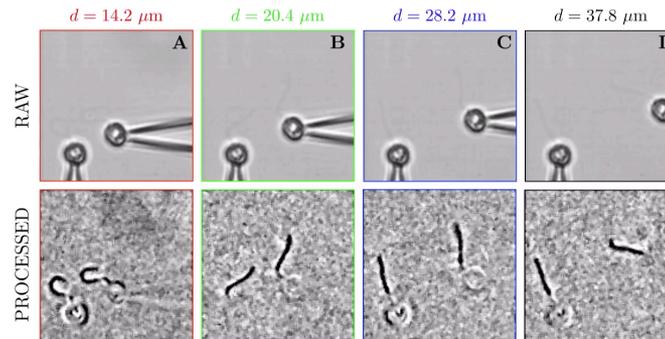
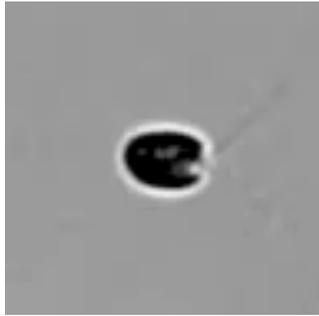
前後対称な無限シートモデル(テイラーシート)では  
時間反転対称性から同期は起こり得ない

前後非対称波形であれば流体相互作用のみで鞭毛の同期は可能  
やわらかさ・非ニュートン性によっても同期できる



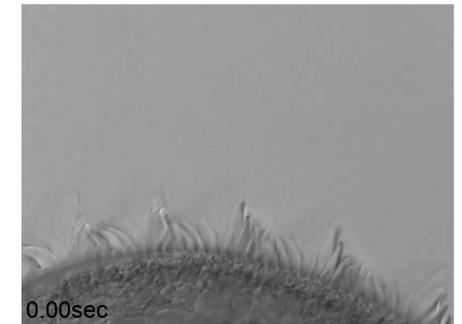
Drescher et al. (2009)

## 双鞭毛・繊毛



YouTube@Guasto Lab @Tufts  
クラミドモナス

somatic cell, *Volvox carteri*  
Brumley et al. (2014)



YouTube@Kenta Ishimoto  
ソライロラップムシ

# アウトライン

## §2-4 集団運動

# 集団の統計的性質

## Batchelor理論とレオロジー

ストレスレット(応力極)は応力の源

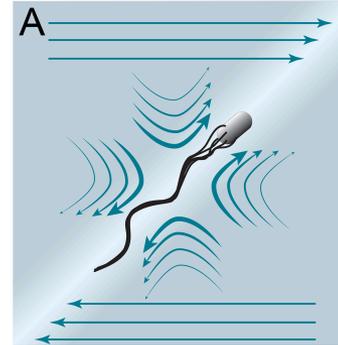
$$u_i = G_{ijk}^S S_{jk}$$

任意形状の物体(遊泳体)に対して

$$S_{ij} = W_{ijkl} E_{kl}^\infty$$

粒子応力  $\sigma_{ij}^P = \frac{1}{V} \sum_n S_{ij}^{(n)}$

Batchelor (1970)



希薄溶液に対して  
(ブラウン運動を無視すれば)

$$\mu_{ijkl}^{\text{eff}}/\mu = \delta_{ik}\delta_{jl} + \frac{5\phi}{2} \langle W_{ijkl} \rangle + O(\phi^2)$$

$\phi$  : 体積分率

一般に非ニュートン

球粒子の場合 (Einsteinの粘度式)

$$\mu^{\text{eff}}/\mu = 1 + \frac{5\phi}{2} + O(\phi^2)$$

# 集団的な性質

## 微生物懸濁液の粘性

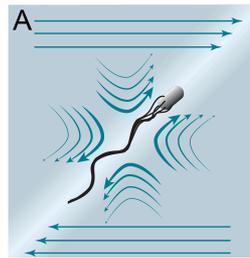
細長物体 ( $B \rightarrow 1$ ) で  
weak shear-limit ( $\gamma \rightarrow 1$ )

$$\mu^{\text{eff}}/\mu \rightarrow 1 + kc \left(1 - \frac{3p}{4k_B T}\right)$$

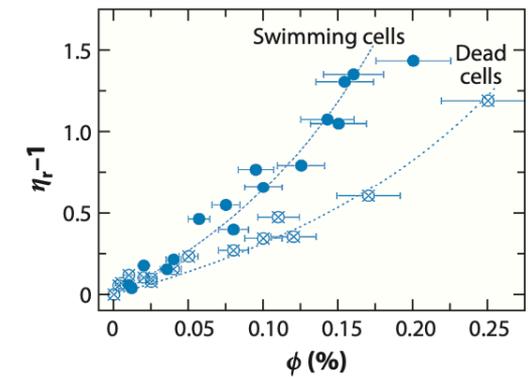
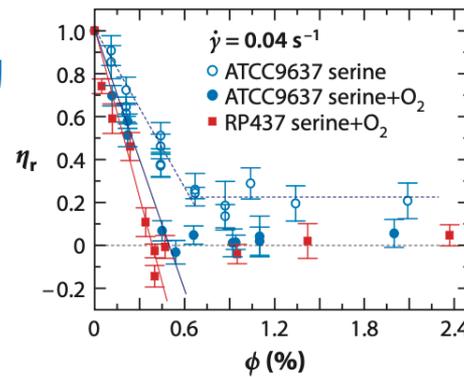
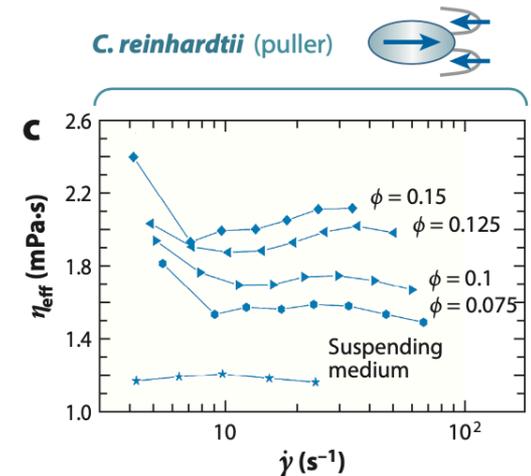
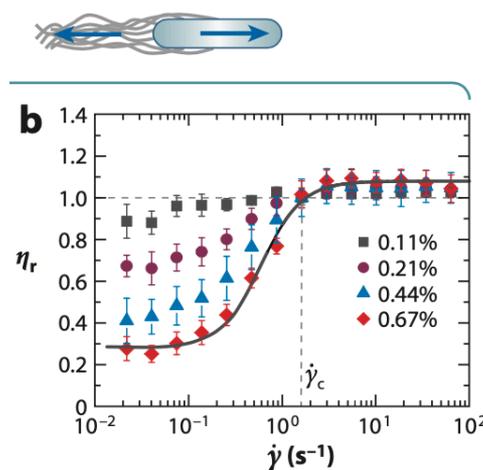
$p > 0$  : pusher=粘性下がる

$p < 0$  : puller=粘性上がる

### バクテリア超流動



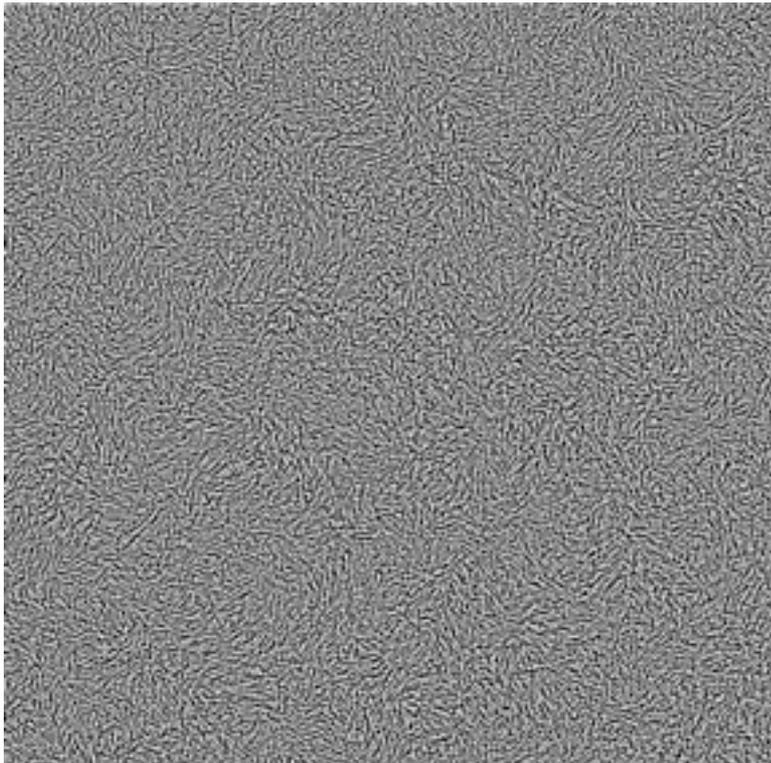
Lopez et al (2015)



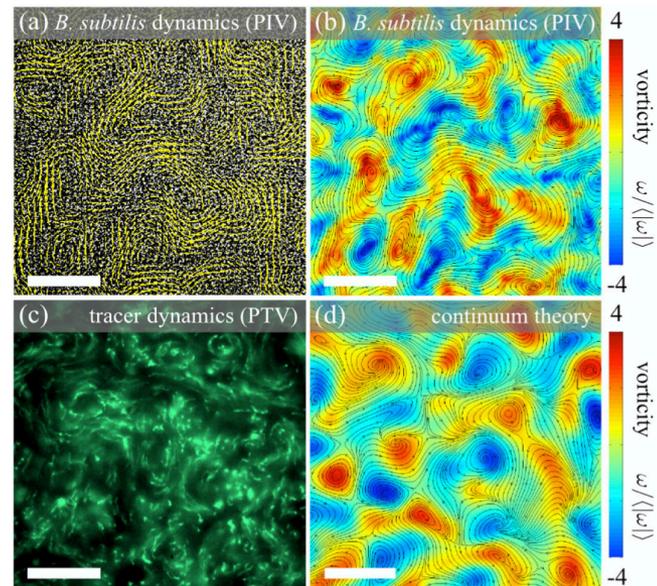
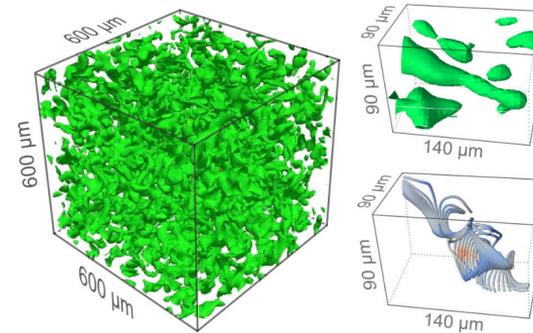
Taylor-Couette rheometer Saintillian (2018)

# バクテリア乱流

*B. subtilis*, quasi2D (5 $\mu$ m-chamber)



Wensink et al. PNAS (2012), Suppl Mov 7



Dunkel et al. Phys Rev Lett (2013)

# 集団運動のモデル

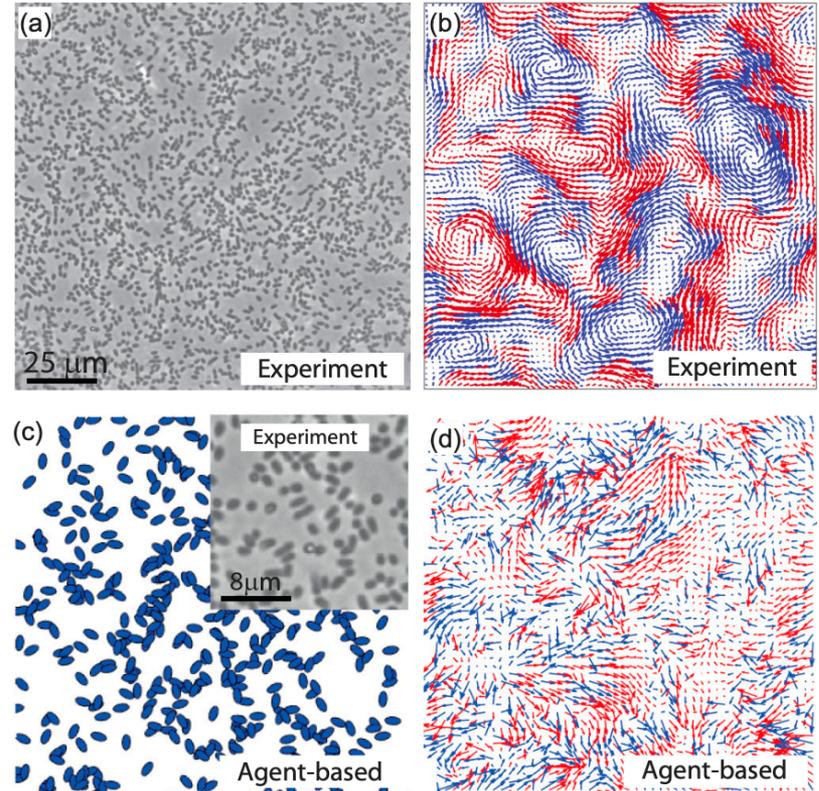
## よくあるアクティブ粒子集団のモデル

$$\frac{d\mathbf{X}^{(i)}}{dt} = \mathbf{U}_{swim}^{(i)} + \mathbf{U}_{noise}^{(i)} + \mathbf{U}_{steric}^{(i)} + \sum_{j \neq i} \mathbf{u}^{(j)}(\mathbf{X}^{(i)} - \mathbf{X}^{(j)}; \mathbf{d}^{(j)})$$

希薄であれば相互作用はストレスレット

$$u_k^{(j)}(\mathbf{r}; \mathbf{d}) = -p G_{klm}^S \left( \frac{1}{3} \delta_{lm} - d_l d_m \right)$$

$\mathbf{d}$ の時間発展はJeffery方程式



Ariel et al. (2018)

# 集団運動のモデル

## 運動論モデル Saintillian-Shelly理論(2008)

$\Psi(\mathbf{r}, \mathbf{d}, t)$  : 粒子分布の確率密度関数

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial \Psi}{\partial t} + \nabla_{\mathbf{d}}(\dot{\mathbf{r}}\Psi) + \nabla_{\mathbf{r}}(\dot{\mathbf{d}}\Psi) = D\nabla_{\mathbf{r}}^2\Psi + D_R\nabla_{\mathbf{d}}^2\Psi \\ \dot{\mathbf{r}} = U\dot{\mathbf{d}} + \mathbf{u} \quad \dot{\mathbf{d}} = \text{Jefferyy方程式} \\ \nabla \cdot \mathbf{u} = 0 \quad -\nabla q + \mu\nabla^2\mathbf{u} = p\nabla \cdot \langle \mathbf{d}\mathbf{d} \rangle \end{array} \right.$$

密度

$$C(\mathbf{r}, t) = \int \Psi(\mathbf{r}, \mathbf{d}, t) d\mathbf{d}$$

秩序変数

$$N_i(\mathbf{r}, t) = \int d_i \Psi(\mathbf{r}, \mathbf{d}, t) d\mathbf{d}$$

$$Q_{ij}(\mathbf{r}, t) = \int \left( \frac{1}{3} \delta_{ij} - d_i d_j \right) \Psi(\mathbf{r}, \mathbf{d}, t) d\mathbf{d}$$

適切なクロージャー条件での連続体近似で、  
アクティブマターの連続体モデル、  
及びバクテリア乱流の現象論モデルを導出できる

Heidenreich et al. (2016), Reinken et al. (2018)

# 流体力学的不安定性

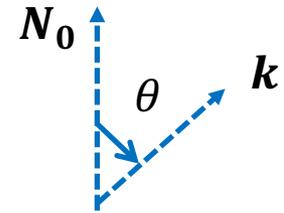
## 秩序状態の安定性 Saintillian-Shelly理論

$$\Psi(\mathbf{r}, \mathbf{d}, t) = C(\mathbf{r}, t)\delta(\mathbf{d} - N_0) \quad D = D_R = 0$$

場の量 $\sim \exp(\sigma t + i\mathbf{k} \cdot \mathbf{r})$ として基本場からの線形安定性解析

$$\text{長波長極限}(k \rightarrow \infty) \text{で } \sigma = 0, \frac{pC_0}{2\mu} (B \cos 2\theta + 1) \cos 2\theta$$

$p \neq 0$ なら常に不安定な方向が存在



## 空間等方状態の安定性

$$\Psi(\mathbf{r}, \mathbf{d}, t) = C_0/4\pi \quad D = D_R = 0$$

場の量 $\sim \exp(\sigma t + i\mathbf{k} \cdot \mathbf{r})$ として基本場からの線形安定性解析

$$\text{長波長極限}(k \rightarrow \infty) \text{で } \sigma = \frac{pBC_0}{5\mu}$$

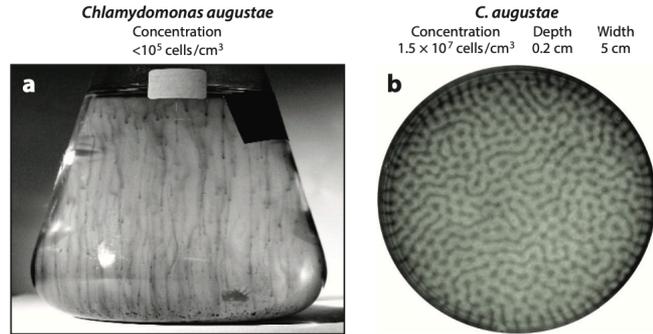
細長物体( $B > 0$ )かつpusher( $p > 0$ )なら不安定

球形物体( $B = 0$ ) なら中立安定

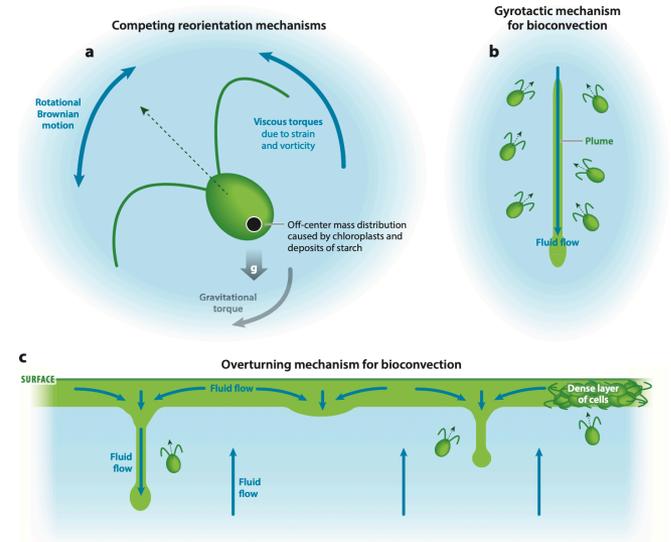
細長物体( $B > 0$ )かつpuller ( $p < 0$ )なら安定

# その他の集団運動

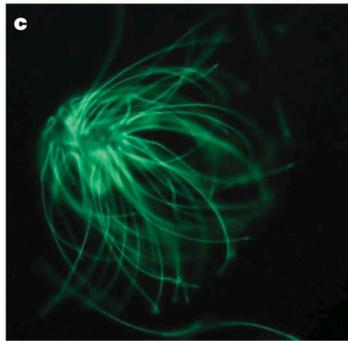
## 生物対流



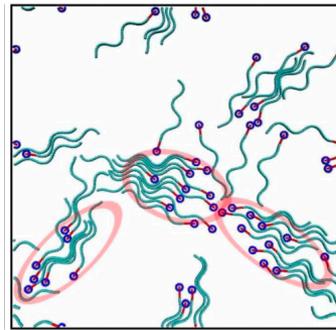
Bees(2020)



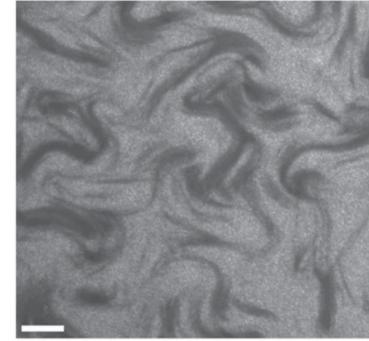
## 精子集団(sperm cluster, sperm train, sperm turbulence)



Fisher et al (2010)



Yang et al (2008)



Creppy et al (2015)

# まとめ

## 微生物流体力学と3つの階層

- (1) 個体の遊泳：変形・形状で定まるダイナミクス
- (2) 流体相互作用：弱かったり強かったり
- (3) 集団運動：マクロスケールの流体記述

一つの基礎方程式から生まれる多様性  
(流体力学の面白さ)

流れ  $\longleftrightarrow$  かたち

**Stokes Equations**

線形PDE・境界値問題

時間反転対称性

**Active Boundaries**

複雑な形 + 変形

移動境界問題

# いくつかRemark

## 取り扱えなかったけど(学んでおくべき)重要なトピック

やわらかさ：弾性流体力学(elastohydrodynamics)

ブラウン運動・ノイズ・走化性・物質拡散・遊泳効率

非ニュートン流体中の遊泳

## これからの微生物流体力学 (勝手な話)

どんどん生物学に取り込まれ、生物学を形作っていゆくだろう

流体を含む細胞圏の複雑システム + 生態・進化

細胞内シグナル + 遊泳ダイナミクス + 外部環境

例：受精ダイナミクス、バイオフィルム

# 参考文献

Lauga & Powers, The hydrodynamics of swimming microorganisms, *Rep. Prog. Phys.*, **72** (2009) 096601

Purcell, Life at low Reynolds number, *Am. J. Phys.* **45** (1977) 3-11.  
(拙訳：物性研究・電子版, **6**, 063101, 2017)

Elgeti, Winkler & Gompper, Physics of microswimmers—single particle motion and collective behavior: a review, *Rep. Prog. Phys.*, **78** (2015) 056601.

Gompper et al., The 2020 motile active matter roadmap, *J. Phys. Cond. Mat.*, **32** (2020) 19300.

E. Lauga, *The Fluids Dynamics of Cell Motility*, Cambridge University Press, 2020

