

流体力学相互作用による鞭毛と繊毛の集団ダイナミクス

内田 就也 (東北大学大学院理学研究科物理学専攻)

Nariya Uchida (Department of Physics, Tohoku University)

ラミン ゴレスタニアン (オックスフォード大学物理学科)

Ramin Golestanian (Department of Physics, University of Oxford)

1 概要

鞭毛や繊毛は微生物の遊泳や多細胞生物の体内での物質輸送を司る運動器官である。複数の鞭毛や繊毛が協調して運動することにより遊泳や物質輸送をコントロールしているが、協調運動のメカニズムはよく知られていない (レビューは [1] を参照)。われわれは鞭毛や繊毛の間に働く流体力学相互作用が協調運動を引き起こすとの仮定の下、個々の鞭毛や繊毛を剛体回転子で表現したミニマルモデルを提案した。このモデルでは分子モーターによる駆動力を受けた剛体球が一定形状の軌道上を動く。駆動力と粘性抵抗力のつりあいから剛体球の速度が決まる。粘性抵抗力は他の回転子が作る流れに影響されるため、流体力学方程式の Green 関数を含む結合振動子型の時間発展方程式が得られる。われわれはこのモデルを用いて、バクテリアカーペットにおける鞭毛の整列同期現象、および繊毛メタクロナル波の 2 つの集団運動を解析した。バクテリアカーペットは数千～数万本のオーダーの鞭毛バクテリアを基盤上に貼り付けたもので、鞭毛が作り出す流れによって自発的に整列する。われわれは鞭毛バクテリアを一定の推力を持つ剛体回転子でモデル化し、多数の回転子の集団運動を解析した。回転子間の流体相互作用が熱ノイズや内在的な不均一性に比べて十分強いとき、回転子が整列、同期して長距離方向秩序が発生する。この転移は擾乱が熱ノイズである場合には 2 次相転移に類似するが、内在的な不均一性が優勢である場合には緩やかなクロスオーバーとなる。繊毛メタクロナル波はゾウリムシやヒト気管上皮の細胞表面を覆う数百～数千本の繊毛が自発的に形成する進行波である。われわれは個々の繊毛の運動を円軌道上の回転運動とし、駆動力を位相の周期関数として与えて集団運動を解析した。駆動力のピーク位置、回転子間の間隔、基盤に対する軌道の傾き、基盤からの高さなどの条件を変えて、進行波が形成される条件を明らかにした。

2 モデル

バクテリアカーペット上の鞭毛ないし細胞膜上の繊毛の運動を、平面基盤 (xy 平面) 上に配置した回転子で表現する。回転子は間隔 d で直線上 (x 軸上) または正方格子上に整列しているものとする。個々の回転子は、回転中心を基盤から高さ h に保持する、回転半径 b の L 字型の回転腕の先端に付けられた半径 a の剛体球からなる。第 j 番目の回転子の位相を ϕ_j とすると剛体球の位置は、軌道が基盤に対して平行な場合、 $\mathbf{r}_j = \mathbf{r}_{j0} + (b \cos \phi_j, b \sin \phi_j, h)$ となる。ここで \mathbf{r}_{j0} は基盤上にある回転軸の根元の位置である。剛体球は回転軸から接線方向の駆動力 F_j を受けて円軌道上を回転するものとする。周囲の流体の流速場は、回転子が流体に及ぼす力を \mathbf{f}_j として

$$\mathbf{v}(\mathbf{r}) = \sum_j \mathbf{G}(\mathbf{r}, \mathbf{r}_j) \cdot \mathbf{f}_j \quad (1)$$

の形に表せる。ここで $\mathbf{G}(\mathbf{r}_1, \mathbf{r}_2)$ は流れを記述する Stokes 方程式の Green 関数であり、境界を持たない無限空間においては Oseen テンソル

$$\mathbf{G}(\mathbf{r}_1, \mathbf{r}_2) = \frac{1}{8\pi\eta r_{12}} \left(\mathbf{I} + \frac{\mathbf{r}_{12}\mathbf{r}_{12}}{r_{12}^2} \right), \quad \mathbf{r}_{12} = \mathbf{r}_1 - \mathbf{r}_2 \quad (2)$$

で与えられる。いま考える系では平面基盤上ですべり無し境界条件 $\mathbf{v}(x, y, 0) = 0$ が課されている。これを満たす Green 関数は Blake テンソルとよばれ、 $r_{12} \gg a, b, z_1, z_2$ の場合には

$$\mathbf{G}(\mathbf{r}_1, \mathbf{r}_2) = \frac{3h^2}{2\pi\eta} \frac{\mathbf{r}_{12}\mathbf{r}_{12}}{r_{12}^3} \quad (3)$$

と近似できる。回転子が流れから受ける抵抗力 \mathbf{g}_j は、剛体球の抵抗係数 $\zeta = 6\pi\eta a$ (η は流体の粘性係数) を用いて $\mathbf{g}_j = \zeta[\mathbf{v}(\mathbf{r}_j) - \dot{\mathbf{r}}_j]$ と表せる。剛体球が受ける駆動力と抵抗力のつりあいは、軌道接線方向の単位ベクトル $\mathbf{t}_j = (-\sin \phi_j, \cos \phi_j, 0)$ を用いて $F_j = \mathbf{g}_j \cdot \mathbf{t}_j$ で表せる。これらの式から、位相の時間発展方程式が

$$\dot{\phi}_j = \frac{1}{\zeta b} \left[F_j - \mathbf{f}_j \cdot \mathbf{t}_j - \mathbf{t}_j \cdot \sum_{k \neq j} \zeta \mathbf{G}(\mathbf{r}_j, \mathbf{r}_k) \cdot \mathbf{f}_k \right] \quad (4)$$

と得られる。角括弧内の第 1, 2 項は剛体球が回転軸と流体から受ける力によって自己駆動する効果を、第 3 項は流れを介した他の回転子との相互作用 (流体相互作用) を表す。

3 バクテリアカーペット

バクテリアカーペットのモデルにおいて、回転軸は細胞本体、剛体球は鞭毛を表す。細胞本体は鞭毛に対して駆動力を及ぼさないが ($F_j = 0$)、鞭毛は分子モーターによって自転することでその軸に平行な推進力 $\mathbf{f}_j = f_0 \mathbf{e}_j$ を流体に及ぼす。ここで f_0 (定数) は推進力の大きさ、 \mathbf{e}_j は鞭毛の軸方向の単位ベクトルである。鞭毛の軸が回転子の軌道と同じ平面内にある場合、 \mathbf{e}_j が回転子の腕となす角度を β_j とし $\mathbf{e}_j = (\cos(\phi_j + \beta_j), \sin(\phi_j + \beta_j), 0)$ と書ける。この場合、式 (4) は無次元形で

$$\frac{\dot{\phi}_j}{\omega_0} = -\sin \beta_j - \gamma \mathbf{t}_j \cdot \sum_{k \neq j} \widehat{\mathbf{G}}(\mathbf{r}_j, \mathbf{r}_k) \cdot (\cos \beta_j \mathbf{n}_j + \sin \beta_j \mathbf{t}_j) \quad (5)$$

となる。ここで $\omega_0 = f_0/\zeta b$ は特徴的な周波数、 $\gamma = 9ah^2/d^3$ および $\widehat{\mathbf{G}} = d\mathbf{G}$ は無次元化した相互作用定数および Green 関数、 $\mathbf{n}_j = (\cos \phi_j, \sin \phi_j, 0)$ は動径方向の単位ベクトルである。鞭毛の傾き角 β_j の分布について以下の2つの場合を考える。

- $\beta_j = \beta_0$ (一定) の場合 [2]

$\beta_0 \gg \gamma$ の場合、式 (5) は遅い変数 $\Phi_i = \phi + \omega_0 \sin \beta_0 t$ を導入して周期平均を取ることにより次の形に近似できる。

$$\frac{\dot{\Phi}_j}{\omega_0} = -\gamma \sum_{k \neq j} \frac{d^3}{|\mathbf{r}_j - \mathbf{r}_k|^3} \sin(\Phi_j - \Phi_k + \beta_0) \quad (6)$$

すなわち β_0 は位相シフトを表す。 $\beta_0 = 0$ の場合は、平衡スピン系とのアナロジーが成立し、全ての回転子の位相がそろった整列状態が安定解となる。さらに熱ノイズを加えることで整列状態から無秩序状態への相転移が得られた。方向秩序変数 $S = \langle \cos \phi_j \rangle$ は有効温度 τ の関数として $S \propto \sqrt{\tau - \tau_c}$ のような臨界挙動を示す。また数値計算の結果、 $\beta > \beta_c = 40^\circ$ の場合は多数のらせん波が生成、消滅をくり返す動的定常状態が得られた。こうして整列状態、無秩序状態、らせん波乱流の3つの状態からなる相図が τ と β_0 をパラメータとして得られた。

- β_j が平均 0、標準偏差 σ_β の Gauss 分布を持つ場合 [3]

定常状態における秩序変数 S はランダムネス σ_β の関数として滑らかに減少することが数値計算から示された。これは、集団同期転移の平均場理論 (蔵本モデル) が予測する2次相転移的な挙動とは定性的に異なっており、べき乗的に減衰する相互作用を持つ振動子系の特徴であることが解析的理論によっても示せる [4]。

4 繊毛の同期とメタクロナル波

繊毛の運動の特徴は、速く水をかいて (有効打) ゆっくり元に戻る (回復打) 周期的なビーティング運動である。この特徴を表すため、繊毛の重心運動を表す剛体球が、周期的な駆動力 $F_j = F(\phi_j)$ を受けて運動すると仮定する。また繊毛の変形の自由度は無視し、繊毛が流体に及ぼす力は剛体球に働く抵抗力の反作用として $\mathbf{f}_j = -\mathbf{g}_j$ と表せるとする。時間発展方程式 (4) は固有位相速度 $\omega(\phi_j) = F(\phi_j)/\zeta b$ を用いて

$$\dot{\phi}_j = \omega(\phi_j) + \gamma \sum_{k \neq j} \mathbf{t}_j \cdot \hat{\mathbf{G}}(\mathbf{r}_j, \mathbf{r}_k) \cdot \mathbf{t}_k \omega(\phi_k) \quad (7)$$

の形に書ける。2個の回転子のダイナミクスを解析するため、固有位相速度が一定になるような新しい位相変数 (ゲージ) Φ_j を導入する。固有周期を T として、変換 $\phi \rightarrow \Phi$ は

$$\dot{\Phi} = \frac{d\Phi}{d\phi} \omega(\phi) = \frac{2\pi}{T} \quad (8)$$

で定義される。この新しいゲージにおいて、2個の回転子の位相差 $\Delta = \Phi_1 - \Phi_2$ は流体相互作用によってのみ時間変化する遅い変数となり、ある有効ポテンシャル $V(\Delta)$ の下で緩和型の時間発展方程式

$$\dot{\Delta} = -\frac{dV}{d\Delta} \quad (9)$$

に従うことが示せる [5]。例として基本調和モードのみを含む駆動力プロファイル

$$F(\phi_j) = f_0[1 + A \sin(\phi_j + \delta)] \quad (10)$$

($A > 0$, δ は定数) を考えよう。この場合、有効ポテンシャルは

$$V(\Delta) = -\frac{\pi\gamma A^2}{2T} \sin(2\delta) \cos \Delta \quad (11)$$

となり、 $\delta \in [n\pi, (n + \frac{1}{2})\pi]$ (n : 整数) の場合には同位相同期 ($\Delta = 0$)、 $\delta \in [(n - \frac{1}{2})\pi, n\pi]$ の場合には逆位相同期 ($\Delta = \pi$) を安定化することが分かる [5, 6]。次にメタクロナル波のモデルとして、 x 軸の周りに角度 α だけ傾けた回転子を基盤上に正方格子状に配列した系を考える。数値計算の結果、軌道が基盤に平行な場合 ($\alpha = 0$) には進行波は見られず、基盤に垂直な場合 ($\alpha = \pi/2$) には2つの方向に進む進行波の共存が見られた。 $\alpha = \pi/4$ の場合には $\delta \in [\pi/4, \pi/2]$ の範囲で1つの進行方向を持つ進行波が得られた。また波の進行方向は軌道半径 b と回転子の間隔 d の比 b/d によって非単調に変化した。

5 まとめ

鞭毛や繊毛を剛体球回転子で表す簡単なモデルにより、整列相転移やらせん波乱流、メタクロナル波のような多様な集団運動が得られた。このモデルはスピン系の平衡相転移や結合振動子系の集団同期相転移の古典的なモデルとアナロジーを持つ一方、べき乗的な長距離相互作用に特有の性質を示す。実験との比較においては、鞭毛の3次元的な方向自由度や繊毛の弾性変形を取り入れたより詳細なモデルが必要であると考えられる。

謝辞

本研究の一部ならびに講演は、文部科学省科学研究費補助金新学術領域研究「ゆらぎと構造」(No. 26103502) および独立行政法人日本学術振興会先端研究拠点事業「ソフトマターと情報に関する非平衡ダイナミクス」による支援を得て行われた。

参考文献

- [1] R. Golestanian, J. M. Yeomans and N. Uchida, *Soft Matter* **7**, 3074 (2011).
- [2] N. Uchida and R. Golestanian, *Phys. Rev. Lett.* **104**, 178103 (2010).
- [3] N. Uchida and R. Golestanian, *Europhys. Lett.* **89**, 50011 (2010).
- [4] N. Uchida, *Phys. Rev. Lett.* **106**, 064101 (2011).
- [5] N. Uchida and R. Golestanian, *Phys. Rev. Lett.* **106**, 058104 (2011).
- [6] N. Uchida and R. Golestanian, *Eur. Phys. J. E* **35**, 135 (2012).