

A03 アクティブフィラメントの運動の多階層モデリング

東北大学大学院理学系研究科 内田就也

本研究課題および平成 26, 27 年度研究課題「低レイノルズ数における自己駆動素子の流体効果による集団運動」の成果を報告する。これらの課題ではべん毛や繊毛、バクテリアなどアクティブなフィラメント状物体の集団運動を、流体力学的効果を中心に、異なる時空間スケールにおいて理論的に記述することを目的とした。研究テーマと成果は以下の通りである。

・ バクテリアカーペットにおける集団相転移 (1)

固体基板上に接着したバクテリアの単層膜（バクテリアカーペット）において流体力学相互作用によって自発的に方向秩序が形成される現象のモデル化および実験的検証を、国立中央大学（台湾）の Wei-Yen Woon 教授のグループと共同で進めた。単一べん毛を持つ *V. alginolyticus* の変異株からなるカーペットについて、研究代表者らが先に考案した平面回転子モデル（レビューは (2)）の予測と比較することによって、平均場的な相転移挙動を確認し、秩序相におけるドメインサイズを推定した。また不純物として野生株を混入した 2 成分カーペットにおいて、不純物比率が低い領域では相転移点 (Na^+ イオン濃度) が上方にシフトし、高い領域では秩序変数のプラト一値が下がることを見出した (1)。次に、基板垂直方向の集団的な流れを説明するため、3 次元的方向自由度を持つ回転子モデルを開発した。べん毛を複数のアクティブ球の直列鎖として表現することにより、排除体積効果と自己配向効果（基板付近で水流を生成するべん毛は、流体抵抗の異方性によって基板に平行になる）を導入した。またべん毛フックの弾性と初期配向を考慮することによりクエンチド・ランダムネスの効果を導入した。3 次元流動パターンを数値計算により解析し、基板面内方向に整列した配向ドメインが形成されること、およびドメイン境界において垂直方向の流れが生じることを示した。また秩序相におけるドメインサイズとべん毛フックの弾性係数に負の相関があることを示した。

・ バクテリア乱流中のコロイドの集団運動 (3)

バクテリア懸濁液中に分散したコロイド粒子の集団運動のモデル化および数値シミュレーションをデュッセルドルフ大学（ドイツ）の Hartmut Löwen 教授と共同で進めた。バクテリア乱流を記述する Toner-Tu 型の流体力学方程式を、スムーズ・プロファイル法によりコロイド粒子の密度場と接続して、アクティブ流体・コロイド分散系に対する高速な数値解析手法を確立した。アクティブ乱流によって突き動かされるコロイド粒子の表面では、すべりなし境界条件によって渦が生成されるため、パッシブ粒子の添加によってアクティブ乱流が増強されることを見出した。粒子密度が低い場合は粒子表面とバルク乱流相の間で大きな流速勾配が生じる結果、粒子表面近傍で渦度がピークを持ち、高密度領域では粒子間隙において渦度が抑制される結果、平均渦度は粒子密度に対して非単調な依存性を示すことが分かった。またアクティブ渦が誘起する粒子の回転によって粒子ペアの間隙に非対称な渦度分布が生じ、それによって粒子間に有効的な流体力学的引力が働くことを示した。この有効引力によって粒子はクラスターを形成する。またこの有効引力は、粒子間隙距離ゼロではゼロとなる非単調な距離依存性を示す。さらにバクテリア懸濁液・固体境界での流体力学的境界条件について既存の実験結果を整理し、バクテリアのアスペクト比が小さいときにはすべりなし条件が妥当であることを見出した。

・ バクテリアの走化性による集団運動 (4)

走化性物質を分泌して他の個体を引き付ける性質（自己走化性）によるバクテリアの凝集について、排除体積による整列効果を取り入れたモデルを開発した。ラン・アンド・タンブル運動を行うバクテリアを格子上をランダムウォークする極性粒子として表し、走化性物質の拡散場と結合して、濃度の時間差検知による走化性のモデルを作成した。またこの確率モデルのマスター方程式を粗視化することで古典的な現象論モデル（Keller-Segel 方程式）を再導出した。次に格子点の排他的占有ルールおよび隣接粒子とのネマティック相互作用を

導入して、数値計算によってクラスター形成のダイナミクスを解析した。最大クラスターサイズは走化性パラメーターの関数として不連続な転移を示す。ネマティック相互作用の効果によって凝集は阻害、遅延される傾向を持ち、形成されたクラスターは伸長して直進運動する。またクラスター内部は極性秩序を持つ配向ドメインと位相欠陥からなることを示した。

・ アーキアのべん毛を用いた遊泳 (5)

アーキア *H. salinarum* のべん毛を用いた遊泳について、学習院大学の西坂崇之教授 (A03 班) の実験グループと共同して流体力学的モデルを開発した。量子ドットを添加したべん毛らせんおよび菌体の蛍光顕微観察により、菌体の歳差運動を伴う特徴的な遊泳パターンが明らかになった。抵抗力理論を用いてべん毛らせんと菌体の粘性抵抗係数を決定し、形状パラメータおよびモーター周波数の測定値をもとに数値解析によって遊泳パターンを再現した。得られた重心速度および歳差運動の角速度は実験結果とよい一致を示した。また、モーターがステップ回転することを示して単位ステップあたりの ATP 消費量から推定されるエネルギー注入率と、流体粘性によるエネルギー散逸率の比から、遊泳におけるモーターのエネルギー効率を約 6-10% と決定した。これらの結果はアーキアの運動メカニズムが巨視的にはバクテリアとの類似性を持つ一方、モーターの機構においては大きく異なることを示す。

・ マウス気管繊毛のビーティング運動 (6)

繊毛ビーティング運動の定量的解析のため、西坂崇之教授 (A03 班) のグループと共同で、単離してガラス基板上に接着したマウス気管繊毛の 3 次元トラッキングデータを用いて、その流体力学および弾性的性質を解析した。剛体円筒とみなした繊毛の粘性抵抗係数を抵抗力理論により求め、ビーティング運動の 1 周期における粘性抵抗力の時間変化から、有効打と回復打における駆動力のピーク形状を決定した。またビーティング運動による流量を計算し、既存 *in vivo* 測定によって求められた繊毛集団が作る流量と比較した。次に繊毛の曲率データから、繊毛の曲げ弾性定数および基板との接着部の弾性定数を推定した。これらにより繊毛ビーティング運動の力学的特性を従来にない高い精度で決定することができた。

・ 光駆動コロイドの同期現象 (7)

駆動力を粒子の位置 (位相) の関数として自由に制御できる光駆動コロイド粒子系を用いて、研究代表者らが以前提案した繊毛の回転子モデル (2) の実験的検証を、ケンブリッジ大学の Pietro Cicuta 教授らのグループと共同で行った。各コロイド粒子はレーザーツイーザーに誘導されて円軌道上を回転し、その位置をほぼリアルタイムでツイーザーの焦点移動速度にフィードバックすることで、駆動力をその瞬間の粒子位置 (位相) の関数とした。駆動力プロファイルが第 2 次変調成分のみを持つ場合について、2 粒子系の同期パターンを変調の振幅、位相遅れの関数として解析し、同期ダイナミクスを記述する有効ポテンシャルを実験データから再現し、理論的予測との定量的な一致を示した。有効ポテンシャルは駆動力の変調に起因する部分、粒子の動径方向の弾性変位に依存する部分、それらの交差効果の 3 つの成分を持つ。このうち駆動力の変調は位相遅れの値によって同位相または逆位相同期を誘起するのに対して、弾性変位はつねに同位相同期を誘起する傾向を持つことが分かった。

参考文献：

- (1) Y.-T. Hsiao, K.-T. Wu, N. Uchida, and W.-Y. Woon, *Appl. Phys. Lett.* **108**, 183701 (2016).
- (2) N. Uchida, R. Golestanian, R. R. Bennett, *J. Phys. Soc. Japan* **86**, 101007 (2017).
- (3) N. Uchida and H. Löwen, talk 22pJ16-8 at JPS 2017 Autumn Meeting (2017).
- (4) G. Kim and N. Uchida, poster PA208 at SFS2017 International Symposium, Sendai (2017).
- (5) Y. Kinoshita, N. Uchida, D. Nakane, and T. Nishizaka, *Nature Microbiology* **1**, 16148 (2016).
- (6) T. A. Katoh, K. Ikegami, N. Uchida, T. Iwase, D. Nakane, T. Masaike, M. Setou, T. Nishizaka, *Sci. Rep.* **8**, 15562 (2018).
- (7) A. Maestro, N. Bruot, J. Kotar, N. Uchida, R. Golestanian, P. Cicuta, *Commun. Physics*, **1**, 28 (2018).