

マイクロ流動回転子系の流体力学的同期現象

Hydrodynamic Synchronization of Microfluidic Rotors

東北大学大学院理学研究科 内田 就也 (Nariya Uchida)
Department of Physics, Tohoku University

鞭毛や繊毛が示す同期現象を理解するため、アクティブなマイクロ流動回転子のモデルを導入した。基盤上に配列した回転子の流体力学相互作用が誘起する集団ダイナミクスを解析し、長距離相互作用を持つ系における同期現象の特徴を議論する。

1. 序論

大腸菌やゾウリムシなどの単細胞生物は鞭毛や繊毛などの運動器官を用いて水中を泳ぐ。その流体力学は低い Reynolds 数（運動物体のサイズや速度に比べて相対的に大きい粘性）で特徴づけられ、水の慣性を利用する大型生物の泳動とは本質的に異なる機構を持つ [1]。粘性が大きい極限での流体力学方程式（Stokes 方程式）は時間反転によってその符号を変えるため、平面翼の開閉のような単純往復運動では同じ所を行きつ戻りつするだけで、一方向に進むことができない。一方向への推進を得るためには力学系の相空間において不可逆な軌道を描く運動、すなわち回転的な運動が必要となる。たとえば大腸菌の鞭毛は長さ $\sim 10\mu\text{m}$ の螺旋状フィラメントであり、その基部（細胞膜内部）にある分子モーターに駆動されて回転することにより回転軸（螺旋軸）に平行な水流を作り出す。またゾウリムシの繊毛は、フィラメントに内包された微小管の屈曲により 3 次元的な複雑な回転運動を行なう。これらの運動器官は、複数で協同的に運動することにより細胞の泳動を制御していることが多い。たとえば大腸菌が持つ数本の鞭毛は、その回転の向きに応じて、整列して 1 つの束になった状態（推進力は大きい）と、ばらばらに異なる向きを指す状態（推進力は小さい）の 2 つの状態を取る。ゾウリムシが持つ数千本の繊毛は同期して 1 次元的な波動パターン（メタクロナル波）を作り出すことで細胞周囲の流

れを促進している. このような多数の細胞運動器官が示す協同現象には, 水を介して働く流体力学相互作用が大きな役割を果たしていると考えられる (レビューとしては文献 [3] を参照されたい).

近年, このような協同現象を応用したマイクロ流動デバイスが考案されている. バクテリアカーペットと呼ばれる系はエラストマー基盤に多数の鞭毛バクテリアを貼り付けて単層膜としたものである [2]. このとき細胞本体は基盤に固定されているが, 鞭毛は自由に向きを変えることができ, 他の鞭毛が作る水流を受けて自発的に整列する. これにより基盤の表面近傍に流れを生み出し, マイクロ流路における流体輸送や混合を促進することができる. 実験では, 鞭毛の方向が数十ナノメートルに及ぶ相関を示すとともに, 渦状の流動パターンが観測されている. われわれは流体力学相互作用がこれらの協同現象を生み出す機構を理解するための最小モデルとして, 流体に一定の力を及ぼしながら円軌道上を回転する剛体球からなる, 単純な回転子モデルを提案した [4, 5]. 以下ではこのモデルが示す集団ダイナミクスについて数値解析結果を示すとともに, 長距離相互作用を持つ結合振動子系としての特徴を議論する.

2. モデル

平面基盤上に格子状に配列した N 個の回転子からなる系を考える. 各回転子は, L 字型の支持腕によって基盤から高さ h , 半径 b の円軌道上に保持された, 半径 a の剛体球とする (図1左). 回転子の運動は, 円軌道上の剛体球の位相 $\phi_i(t)$ (i は回転子のインデックス) によって記述される. 基盤表面を xy 平面として高さ方向に z 軸を取ると, 剛体球の位置は $\mathbf{r}_i = \mathbf{r}_{i0} + b\mathbf{n}_i + h\mathbf{e}_z$ と表される. ここで \mathbf{r}_{i0} は基盤上の格子点の位置であり, 間隔 $d (\gg h, b)$ の正方格子をなすとする. また $\mathbf{n}_i = (\cos \phi_i, \sin \phi_i, 0)$ および \mathbf{e}_z は, それぞれ動径方向と高さ方向の単位ベクトルである. 剛体球の速度は, 接線方向の単位ベクトル $\mathbf{t}_i = (-\sin \phi_i, \cos \phi_i, 0)$ を用いて $\dot{\mathbf{r}}_i = b\dot{\phi}_i\mathbf{t}_i$ となる. 各剛体球は流体に対して動径方向に一定の力 $\mathbf{f}_i = f\mathbf{n}_i$ を及ぼしながら, 一定のトルク τ に駆動されて回転するとする. これらは回転子に内蔵する分子モーターが生成, 維持する力であり, 以下ではアクティブ力と呼ぶ. また,

剛体球は周囲の流体（粘性率 η ）から摩擦力 $\mathbf{g}_i = \zeta[\mathbf{v}(\mathbf{r}_i) - \dot{\mathbf{r}}_i]$ を受ける。ここで $\zeta = 6\pi\eta a$ は抵抗係数, $\mathbf{v}(\mathbf{r})$ は流体の速度場で, Stokes 方程式に対する Green 関数 $\mathbf{G}(\mathbf{r})$ (Blake テンソル) を用いて

$$\mathbf{v}(\mathbf{r}_i) = \sum_{j \neq i} \mathbf{G}(\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j) \cdot \left(\frac{\tau}{b} \mathbf{t}_j + f \mathbf{n}_j \right) \quad (1)$$

と表せる。この Green 関数は基盤表面での境界条件 $\mathbf{v} = 0$ を満たすよう定められ, $h \ll d$ のときは近似形 $\mathbf{G}(\mathbf{r}) = (3h^2/2\pi\eta)\mathbf{r}_\perp\mathbf{r}_\perp/r_\perp^5$, $\mathbf{r}_\perp = (x, y, 0)$ を用いてよい。これらの関係式を接線方向の力のつりあいの式 $(\tau/b)\mathbf{t}_i + \mathbf{g}_i \cdot \mathbf{t}_i = 0$ に代入して解くと, 回転子の運動方程式は次の形となる。

$$\frac{d\phi_i}{dt} = \omega_t + \gamma \sum_{j \neq i} \mathbf{t}_i \cdot \frac{\hat{\mathbf{r}}_{ij} \hat{\mathbf{r}}_{ij}}{\hat{r}_{ij}^5} \cdot (\omega_t \mathbf{t}_j + \omega_n \mathbf{n}_j), \quad \hat{\mathbf{r}}_{ij} = \frac{\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j}{d}. \quad (2)$$

ここで $\gamma = 9ah^2/d^3 (\ll 1)$ は無次元の結合定数であり, $\omega_t = \tau/\zeta b^2$ および $\omega_n = f/\zeta b$ はそれぞれアクティブ力の接線成分及び動径成分に比例する特性振動数である。動径方向に対するアクティブ力の角度 $\delta = \tan^{-1}(\omega_t/\omega_n)$ は, 以下に見るようにこの系の挙動を支配するパラメーターである。

結合が弱いとき, 位相 ϕ_i の代わりに相互作用による位相変化 $\Phi_i = \phi_i - \omega_t t$ を遅い変数とみなして運動方程式 (2) を単純化することができる。すなわち $\gamma \ll \sin \delta$ のとき, 相互作用項に現れる Φ_i, Φ_j は一定とみなして式 (2) を 1 周期にわたって時間平均すること (断熱近似) により, 次式を得る。

$$\frac{d\Phi_i}{dt} = -\frac{\gamma\omega}{2} \sum_{j \neq i} \frac{1}{r_{ij}^3} \sin(\Phi_i - \Phi_j - \delta), \quad \omega = \sqrt{\omega_t^2 + \omega_n^2}. \quad (3)$$

これは位相遅れ δ と等方的な長距離相互作用を持つ位相振動子系の方程式である。

3. 数値解析

前節で導入した回転子モデルの動力学を調べるため, 時間発展方程式 (2) を正方格子上で数値的に解いた。位相場 $\phi(\mathbf{r})$ および速度場 $\mathbf{v}(\mathbf{r})$ には周期境界条件を課し, 速度場を与える式 (1) は FFT を用いて波

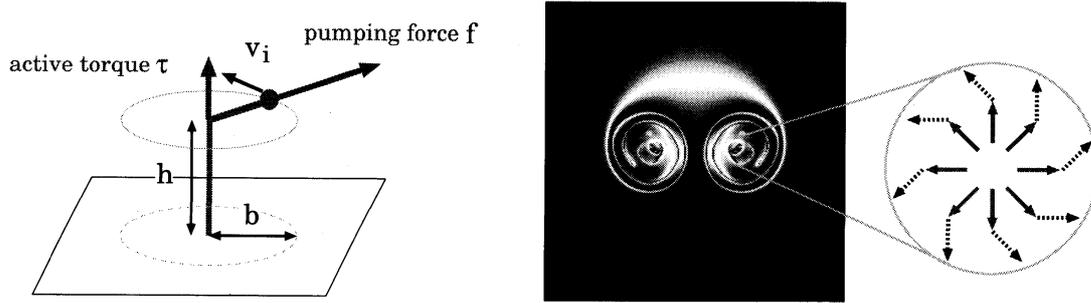


図1: (左) 回転子モデル. (右) 回転数 ± 1 の位相欠陥の対から生じたらせん波 ($\delta = 60^\circ$). 回転子の腕が放射状になっている場合, 反時計回りのらせん波が生じる.

数空間において計算する. 初期条件として $\phi(\mathbf{r})$ には $[0, 2\pi]$ の間の一様乱数を与えた. パラメータは結合定数を $\gamma = \pi/15$ に固定し, アクティブ力の角度 δ をいろいろ変えて計算を行なった [4].

(i) $\delta = 0^\circ$ の場合

$\delta = 0^\circ$ すなわちトルクがゼロでアクティブ力が動径方向に作用する場合は, 理想化したバクテリアカーペットのモデルとみなせる. この場合, 全ての回転子が同期して方向のそろった状態 ($\phi(\mathbf{r}) = \phi_0 = \text{const}$) が安定な状態となる. ランダムな初期条件からスタートした系は, 位相場が不連続となる特異点 (位相欠陥) を過渡的に形成する. 回転数 (ホモトピー数) ± 1 の位相欠陥が対消滅することにより系は一様に方向のそろった状態に収束する. 方向相関距離を $\xi = \langle (\nabla\phi)^2 \rangle_{\mathbf{r}}^{-1/2}$ で定義する. ここで $\langle \dots \rangle_{\mathbf{r}}$ は空間平均を意味する. 相関距離は時間の関数として $\xi \propto t^\nu$, $\nu = 0.75$ のように増大することが分かった. べき指数の値は拡散律速の場合の値 $\nu = 1/2$ より大きく, 相互作用の長距離性を反映している. なお, 発展方程式 (2) に対するスケーリング解析からは $\xi \propto t$ が予想される.

(ii) $\delta = 90^\circ$ の場合

接線方向のアクティブ力, すなわちトルクだけで駆動される剛体球は同期しない. このことは剛体球が2つだけの場合, 式 (3) が $\dot{\Phi}_1 = \dot{\Phi}_2 \propto \cos(\Phi_1 - \Phi_2)$ と書け, 位相差 $\Phi_1 - \Phi_2$ が時間的に変化しないことから分かる. 格子系では数値計算の結果, 回転子間の位相差は初期条件で決まるランダムな値に収束することが分かった. これは幾何学的なフ

ラストレーションによって無数にある安定状態の1つに系が落ち込んだことを示唆する。

(iii) $0^\circ < \delta < 90^\circ$ の場合

回転子が流体に及ぼす力が動径方向からずれていると、位相欠陥のまわりに流動場はらせん状に巻こうとする。回転数 ± 1 の位相欠陥の周囲にそれぞれ（中心から外に向かって）反時計回り、時計回りのらせん波が生じる（図1右）。数値計算の結果、 $40^\circ < \delta < 90^\circ$ では多数のらせん波が相互作用により生成、消滅をくり返すらせん波乱流状態が得られた。一方 $0^\circ < \delta < 40^\circ$ ではらせんの巻きが弱く、最終的には位相欠陥が対消滅して一様状態になった。

(iv) δ がランダムな場合

さらに我々は δ が回転子によってランダムに異なる場合を考えた [5]。 δ は平均値 0 のまわりに幅 δ_0 の Gauss 分布を持つとする。これはバクテリアカーペットにおける鞭毛の折れ曲がりや細胞形状の非対称性などのモデルと考えられる。ランダムネス δ_0 を大きくすると、系のマクロな方向秩序を表す秩序パラメータ $\rho = |\langle e^{i\phi_i} \rangle|$ の値は 1（一様に整列した同期状態）から 0（方向秩序を持たない非同期状態）へと滑らかに減少した。これは大域結合振動子系で知られているシャープな同期・非同期転移とは定性的に異なる。

4. 長距離結合振動子系の同期・非同期転移

数値計算で得られた滑らかな同期・非同期転移を理解するため、一般の長距離相互作用を持つ位相振動子系における空間ゆらぎの効果を解析した [6]。 d 次元立方格子に並んだ $N (\gg 1)$ 個の振動子からなる次のモデルを考える：

$$\frac{d\phi_i}{dt} = \omega_i - \sum_{j \neq i} g(\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j) \sin(\phi_i - \phi_j), \quad g(\mathbf{r}) = \frac{g_0}{r^\alpha} \quad (4)$$

ここで ω_i は i 番目の振動子の固有振動数であり、平均 0、標準偏差 ω_0 の Gauss 分布に従うとする。また結合定数 g_0 は規格化条件 $\sum_{j \neq i} g(\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j) = 1$ を課すことで、格子次元 d と相互作用の指数 α 、および N の関数となる。 $\alpha = 0$ の場合、式 (4) は蔵本モデルに帰着する。この場合 $g_0 = 1/N$ であり、ランダムネス ω_0 を大きくしていくと位相同期の度

合を表す秩序変数 $\rho = |\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N e^{i\phi_i}|$ は臨界点 $\omega_0 = \omega_c = \sqrt{\pi/8}$ で 0 となる (同期・非同期転移) [7]. また最近, $\alpha > \frac{3}{2}d$ の場合はマクロな位相同期は起こらないことが強結合極限 ($\omega_0 \ll \omega_c$) での線形解析によって示された [8]. しかし $0 < \alpha < \frac{3}{2}d$ での同期・非同期転移について知られていることは極めて少ない.

局所的な秩序変数 ψ_i およびその振幅 ρ_i , 位相 θ_i を $\psi_i = \rho_i e^{i\theta_i} = \sum_{j \neq i} g(\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j) e^{i\phi_j}$ によって定義すると, 式(4)は $\dot{\phi}_i = \omega_i - \rho_i \sin(\phi_i - \theta_i)$ の形に書ける. 蔵本モデルの解析にならって $|\omega_i| < \rho_i$ の場合と $|\omega_i| > \rho_i$ の場合に分けることにより, 時間平均 $E(\rho_i, \omega_i) = \langle e^{i(\phi_i - \theta_i)} \rangle_t$ を明示的に計算することができる. 秩序変数の時間ゆらぎを無視すると $\psi_i = \sum_{j \neq i} g(\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j) e^{i\theta_j} E(\rho_j, \omega_j)$ と書ける. この非線形連立方程式を空間平均 $\bar{\psi}$ からのずれについてべき級数展開し, ω_i の分布についてのアンサンブル平均を取る. これは多体系の物理で用いられる標準的なダイアグラム法を用いて定式化でき, 計算の結果, $\bar{\psi}$ についての自己無撞着方程式を得る. 空間ゆらぎの効果は結合関数 $g(r)$ のモーメントで表すことができる. 例えば2体モーメントは $\sigma_n = \sum_{i \neq j} g(\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j)^n$ ($n = 2, 3, 4, \dots$) である. ここで $\alpha \leq d$ のときは, 前述した g_0 の規格化により $N \rightarrow \infty$ で $g_0 \rightarrow 0, \sigma_n \rightarrow 0$ となるため, 空間ゆらぎの効果は無視できて平均場近似が正しいことが分かる. 一方 $\alpha > d$ のときは, $\epsilon = (\alpha - d)/d$ を微小パラメータとして $g_0 = O(\epsilon), \sigma_n = O(\epsilon^n)$ となる. $O(\epsilon^2)$ の近似で自己無撞着方程式を解いた結果, マクロ秩序変数 $\bar{\psi}$ の振幅はランダムネス ω_0 の関数として滑らかな減少を示す (図2).

これは直観的には, 多数の局所的な同期・非同期転移の重ね合わせとして理解できる. すなわち固有振動数がより均一な領域では同期が起きやすく, ばらけた領域では同期が起きにくい. 相互作用の指数 α が大きいほど空間不均一性の効果が強く現れ, 転移は緩やかになると考えられる.

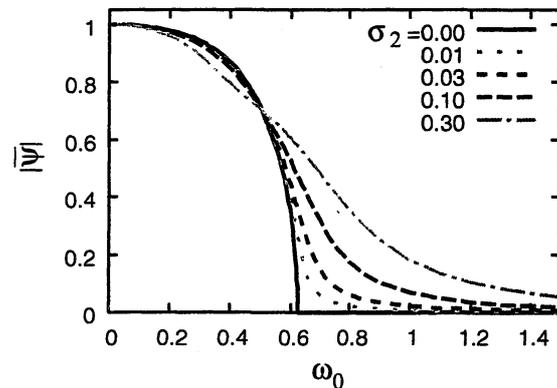


図2: 秩序変数の振幅プロファイル.

5. 結論

われわれが導入したマイクロ流動回転子モデルは、その単純さにも関わらず多様な集団ダイナミクスを示す。このモデルをベースとして、鞭毛や繊毛のより現実的なモデルを構築していくことができると考える。平面基盤上に配列した回転子系の流体力学相互作用は、系が一様同期を示すために必要なぎりぎりの長距離性 ($d = 2, \alpha = 3$) を持っており、空間ゆらぎの効果が大きく現れる。系のジオメトリを変えたときに集団ダイナミクスがどのように変化するかは今後の興味深い問題である。

謝辞

本講演の内容の大部分は Ramin Golestanian 氏 (Oxford 大学) との共同研究 [4, 5] に基いている。またそれ以外の部分についても多くの議論を頂いたことをここに記して感謝したい。

参考文献

- [1] D. Bray, *Cell Movements: From Molecules To Motility*, 2nd Ed., Garland Publishing (New York, 2000).
- [2] N. Darnton, L. Turner, K. Breuer, and H. Berg, *Biophys. J.* **86**, 1863 (2004).
- [3] R. Golestanian, J. M. Yeomans, and N. Uchida, *Soft Matter*, doi:10.1039/C0SM01121E.
- [4] N. Uchida and R. Golestanian, *Phys. Rev. Lett.* **104**, 178103 (2010).
- [5] N. Uchida and R. Golestanian, *Europhys. Lett.* **89**, 50011 (2010).
- [6] N. Uchida, arXiv:1066.5766.
- [7] Y. Kuramoto, *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence*, (Springer, New York, 1984).
- [8] D. Chowdhury and M. C. Cross, *Phys. Rev. E* **82**, 016205 (2010).