

29) K. Toko & K. Yamafuji, J. Phys Soc. Jpn. 51 (1982) 3049.

28. せん毛メタクロナル波の生成機構

東京大・薬 山口 陽 子

生物の生物らしさはその自律性と調和性にある。そうした性質の一つである種々の生物リズムは引き込み現象によって調和性を生み出している。引き込み現象とは、リズム的な性質を持つ要素の集合が、本来個々に周期が異なっている場合でも全体として統一のとれたリズムを自己組織する現象である。せん毛メタクロナル波はその興味深い一例である。せん毛は原生生物の運動や粘液の輸送を司るオルガネラで、19世紀末にその協同的な運動パターンがメタクロナル液として観察された。せん毛は個々に周期的波打ち運動をするがせん毛集団としては同期的、一定位相差を保って細胞表面では運動パターンの波が伝播して見える。せん毛集団が示すこの動的パターンをメタクロナル波と言い、せん毛運動一般に共通した性質である。メタクロナル波の生成を統一的に説明する理論は未だ無いが、現在重要な実験的知見は次の3点である。

- 1) せん毛間相互作用は流体の粘性を介する。
- 2) 特定のペースメーカーは存在しない。
- 3) せん毛運動の一周期は有効打と回復打という二つの部分からなり、メタクロナル波の伝播方向は回復打の方向と一致する。

せん毛とべん毛とは分子構造的にも運動形態としても同等とみなすことができる。べん毛でも二匹集まると互いに波打ちリズムが同期することが知られている。そこでせん毛とべん毛に共通した力学モデルを構成し、その集団の流体力学的相互作用を検討する。

せん毛/べん毛運動の理論モデル

仮定 1) ダイニン・チューブリン (DT) の滑り運動による能動的な力の発生は、共通のメカニズムとされる筋肉の知見も合わせて、滑り座標 (DT間の相対距離の変化) の関数として与える。

仮定 2) せん毛内部の能動的な滑り、せん毛の弾性力、及び流体の抵抗に由来するモーメントの釣合いを仮定する。

仮定 3) 流体の影響は Gray-Hancock の近似で粘性項のみとする。

モデルの解析結果

このモデルを平均法近似の下に解析すると、周期的伝播する波動解が安定な解として存在することがわかる。仮定1の力の発生の要素過程のパラメーターに依存してべん毛型の対称な波、及びせん毛型の非対称な波の周期的伝播を再現することができる。外部から与えられた波状の流れの場に対しては波数が大きい程、引き込まれ易い性質を持つ。

また、平面上に並ぶせん毛/べん毛の集団においては、屈曲波の伝播方向にはせん毛/べん毛上での屈曲伝播の位相差を保存するかたちで、屈曲波の伝播に対して垂直な方向では全く位相を一致させて引き込みが生じる。この集合的波の生成には内部の力の発生機構の詳細には定性的には依存しないことが解析より示されるので、本モデルの仮定1の詳細な検討は不用である。せん毛/べん毛は、要素リズムが単なる振動でなく波の性質を備えているために引き込んで集合的な波を生ずることができることがわかった。

せん毛で、回復打を特徴付けるのはせん毛上に局所的に生じた屈曲が伝播する性質である。回復打のこの性質によって周囲の流体に空間的に伝播する波状の流速の場が形成される。一方、有効打ではせん毛はまっすぐなので、せん毛間の引き込みをもたらす難い。その結果、一般にせん毛相互の位相関係を決定するのは回復打であることになり、実験事実と一致する。

[1] せん毛メタクロナル波の生成機構

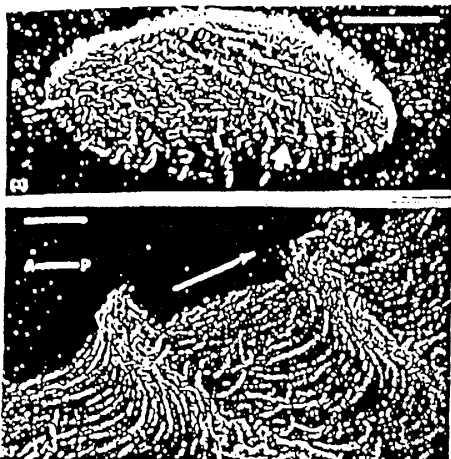


図1 原生動物（オパリナ）のせん毛打のメタクロナル波

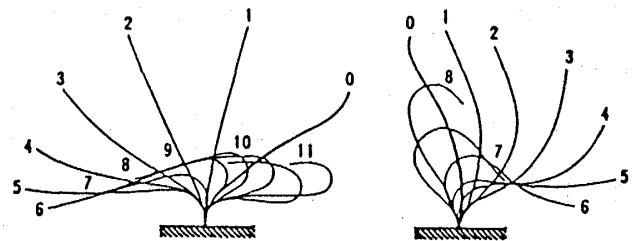
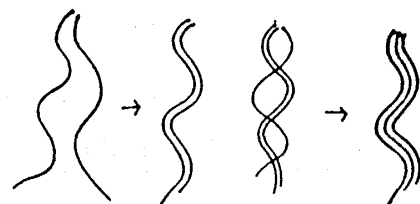
図2 せん毛打のパターン
0～6：有効打，7～：回復打

図3 べん毛運動の引き込み

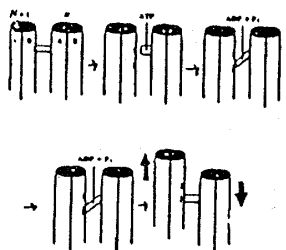


図4 微小管の9+2構造とダイニン・チューブリンの滑り運動

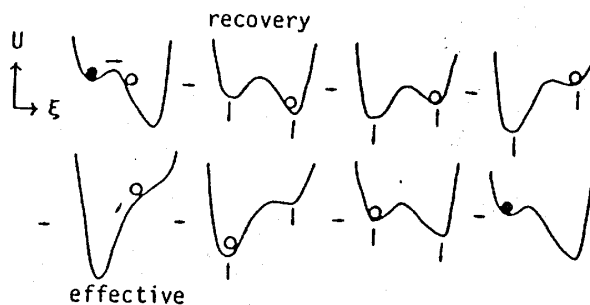
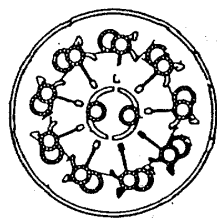


図6 滑り運動による力の発生
のスキーム

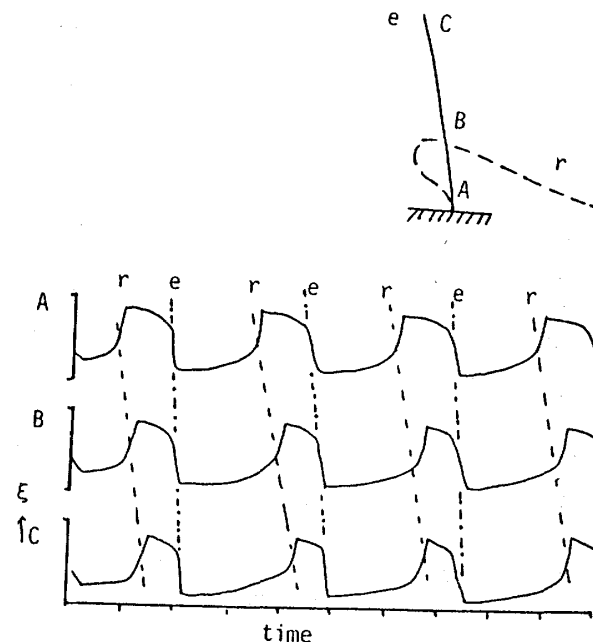


図8 簡単化した方程式で計算した周期的伝播波
回復打・有効打の非対称性が出ている

Equation of Motion of Cilium/Flagellum

$$\partial V_N / \partial s = \partial \alpha / \partial t - V_T \partial \alpha / \partial s$$

$$\partial V_T / \partial s = V_N \partial \alpha / \partial s$$

$$\partial F_N / \partial s + F_T \partial \alpha / \partial s = -C_N (V_N - V_{NE})$$

$$-F_N \partial \alpha / \partial s + \partial F_T / \partial s = -C_T (V_T - V_{TE})$$

$$F_N = E_b \partial^2 \alpha / \partial s^2 + S$$

Effective Shear Force: S

$$S = -C_s \dot{\xi} - \partial U / \partial \xi$$

$$U = -c \eta \xi - \frac{a}{2} \xi^2 + \frac{b}{4} \xi^4$$

$$\partial \eta / \partial t = \lambda \xi - \gamma \eta - \lambda \xi_0$$

$$\xi = r_0 \alpha$$

図5 せん毛/べん毛モデルの基本方程式

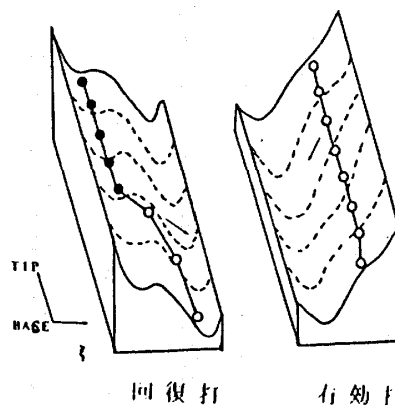


図7 回復打・有効打時の滑り座標
の模式図

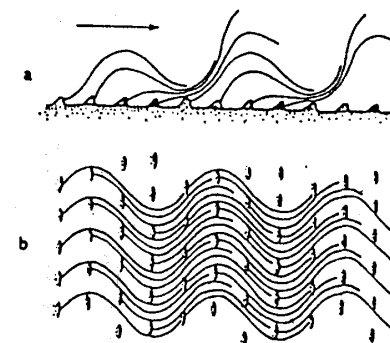


図9 せん毛の波打運動が周囲の流体の流れの場を介して相互に引き込ん
でできる集合的な波：
メタクロナル波

せん毛メタクロナル波の生成機構