

微生物の局在対流形成機構に関する光走性の数理モデル

飯間 信

広島大学大学院理学研究科

December 29, 2015

1 はじめに

粒子が液体中に分散した系を懸濁液という。微生物懸濁液は周囲の環境と、微生物個体が持つ環境への応答との相互作用により様々な挙動を示し、時に巨視的なパターンを形成することがある。ミドリムシ (*Euglena gracilis*) の場合その運動は光に依存する (光走性)。ミドリムシは体長 $50\mu\text{m}$ ほどの微生物で、運動に使われる鞭毛を一本もち、鞭毛が生えている方向に進む。光走性のうち、弱い光には集まり、強い光からは逃れようとする性質をそれぞれ正の走光性、負の走光性と呼ぶ。ミドリムシの懸濁液に下から強い光を照射した場合、負の走光性により界面付近のミドリムシ数密度が高まるが、ミドリムシの密度は周囲の水よりわずかに大きいためこの状態は不安定となり (Rayleigh-Taylor 不安定性 [1]), 不安定となった高密度領域は落下しつつ拡散する。微生物は走光性により再び上へ向かって泳ぎだす。このようにして流れと微生物の数密度分布からなる巨視的パターンが形成される。このパターンは生物対流と呼ばれている。

ミドリムシの生物対流ではパターンが空間的に局在することが特徴的であり、末松らにより初めて報告された [6]。我々は外径 25mm, 内径 20mm の 2 重円筒容器を用いることで擬 1 次元の周期境界条件の系を実現し、数密度 n が $0.5 \sim 1.2 \times 10^5$ cells/mL の範囲で変化させ、かつ、実験の初期状態として数密度分布が空間的に一様な状態と、空間のある領域内で高い値をもつ状態の 2 種類を用意して基本的な対流パターンを取得する実験を行った。[5]。その結果、2 種類の局在対流の基本構造を得ることに成功した。1 つは生物対流単位 (“bioconvection unit”) と呼ばれ、一対の対流セルに数密度の高い領域が挟まれた状態であり、局在対流構造として考える最小の単位で

ある。この他空間局在領域内で波動が伝搬する “localized traveling wave” という状態も得られている。

こういった2種類の局在構造は水-アルコール混合物に対する熱対流系で類似構造が観測されているが[7, 9], 生物対流系では報告がなかった。熱対流系では、浮力が駆動力となり、浮力の源となる密度揺らぎは温度場と濃度場によりもたらされる。局在構造が観測される場合は対流発生 of 分岐状態は亜臨界型となり、伸びた分岐枝はサドル・ノード分岐を経て方向を変える。これによりあるパラメータ範囲では熱伝導状態と対流が空間を埋め尽くした状態の双安定状態となっており、局在構造に対応する解はこのパラメータ領域近傍に存在する。一方でミドリムシ生物対流を記述する適切な流体力学モデルはまだ知られていない。

本講究録ではミドリムシ生物対流のモデル構築に関係する、ミドリムシの光走性および走光性微生物の生物対流モデルについて議論することを目的とする。通常、数学・数理科学の研究ではモデル方程式を構築した後の数学的解析が主題となることが多いが、本稿ではその背景部分、つまり生物学の知見からモデル方程式を構築する部分に焦点を当てる。

2 光走性

運動微生物の光環境への応答としては一般に以下の3種類が知られている[10]。第一に光走速性 (photokinesis) であり、これは平均移動速度が光強度に依存する現象である。第二に光驚動性 (photophobic) であり、これは環境としての周囲の光強度の変化が生物の移動速度 (大きさ及び方向) の一時的な変化をもたらす現象である。環境変化としては光強度の増大 (step-up) あるいは現象 (step-down) が考えられる。移動速度は一定時間後に微生物が新し環境に適合後、元に戻る。この反応には光の方向は重要ではない。第三に走光性 (phototaxis) であり、これは運動方向が光の方向に依存する現象である。

本研究で対象とするミドリムシにおいては、光を感じるのは鞭毛基部近くの複鞭毛体 (paraflagellar body; PFD) と呼ばれる器官で、その知覚には眼点と呼ばれるオレンジ色の器官がある。眼点は光受容機能を持たないが、光線が副鞭毛体に到達することを妨げる働きを持つ。光応答作用 (のうち step-up 反応) には、光活性化アデニル酸シクラーゼ (photoactivated adenylyl cyclase; PAC) という物質が重要な役割を果たしている事が示されている [3]。

ミドリムシの光走速性については野田の報告がある [12]。野田はミドリムシの遊泳速度を LED 白色光の光強度を変えて測り (200lx-2500lx), 概ね $55 - 90 \mu\text{m/s}$ の遊泳速度を得た。光強度が 500lx の場合が最も遅く、2500lx の場合が最も早い。ある程度以上光強度が強い場合は光強度に対し単調に増

加しており、これは光活動性が生成される光合成エネルギーへの応答であるという知見と一致する [10].

光驚動性については渡辺らの一連の研究が知られている [4, 3, 11, 13]. Matsunaga らは様々な波長・光強度を持つ光に対して光強度を急に変化させ、その時のミドリムシの運動変位ベクトルの変化を調べた [4]. 彼らはミドリムシの運動を水平面に射影し、前方に進行方向を対称軸とする双曲線の境界をおいた。光強度変化に伴い変化したベクトルの始点を原点に置いた時終点はその境界内にあれば変化なし、境界から外れていれば変化ありとした。計測を何度も繰り返してその頻度を S として、変化前の環境における同様の変化の頻度を F とした時に $(S - F)/(1 - F)$ という量を光驚動性指数として定義した。この指数は方向変化の頻度が変化前と同じならば 0、必ず変化が起きる場合は 1 となる。この指数の光強度に対する変化は光の波長により違いはあるものの概ね対数的であり、波長 470 nm(青色) では臨界値は step-up, step-down 共に約 $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 程度という結果がでている。

走光性に関しては、Häder は個体運動を計測することで光線が強い場合、光線ベクトルに平行で逆向きの運動をすることを実験的に明らかにした [15]. Vincent and Hill [8] は、理論モデルとして光線ベクトルに並行な運動を行い、その速度は光強度に依存すると仮定した。またごく最近では定量的な計測を行った報告が成され [2], 厚さ 3mm の水路の下部から点光源からの光を当てて平衡状態での数密度分布を計測した結果により、ミドリムシの数密度分布は Keller-Segel 型のモデルで良く説明されるとしている。しかしその実験では水路の大部分で斜めに光が入っているため、この環境下での数密度流束を説明したモデルと理解すべきである点に注意が必要である。

3 数密度流束のモデル

本研究ではミドリムシの局在対流の局在対流のモデルを考慮する。Vincent and Hill 型の走光性のみを取り込んだモデルでは局在性が見られない事が知られており [8], 光走速性や光驚動性のようなミクロな特性がマクロな数密度流束にどのように影響するのかも明らかではない。ミドリムシは Leewuenhoek が 17 世紀に顕微鏡を発明してすぐに観測されたと言われているが [13], 光走性の理論的なモデルはまだ良くわかっていない [2].

我々は、数密度流束に Vincent and Hill 型の走光性と、光強度勾配に比例した光走性が存在することを仮定したモデルを解析中である。2次元空間 $-\infty < x < \infty, -1 \leq z \leq 1$ を考え、数密度を $n(x, z, t)$, 数密度流束を $\mathbf{J}$ と

した時、数密度の保存則として

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{J} = 0, \quad (1)$$

$$\mathbf{J} = un - \nabla n + T(I)n\mathbf{e}_z + f(I)n\frac{\partial I}{\partial x}\mathbf{e}_x \quad (2)$$

という形を仮定する。\$\mathbf{J}\$ は移流項 ((2) 式右辺第一項), 拡散項 (第二項), 鉛直方向の走光性 (第三項) に加えて水平方向に光強度勾配に比例した流束を第四項で仮定している。通常光強度 \$I\$ と数密度分布の関係は Lambert-Beer の法則で結び付けられており, 考える領域を \$z = -1\$ での光強度を 1 とした場合,

$$I(x, z, t) = \exp \left\{ -\kappa \int_{-1}^z n(x, z', t) dz' \right\} \quad (3)$$

のようになる (\$\kappa\$ は定数)。

式 (2), (3) は, \$f(I) < 0\$ ならば数密度の濃い方へ数密度流束が向かうことを示唆する。この事情を理解するため, 仮に数密度分布の形状が \$z\$ 方向に一樣であると仮定する。このとき \$\int_{-1}^1 n(x, z', t) dz' = 2n(x, 1, t)\$ であるから

$$I(x, z, t) = e^{-2\kappa n(x, 1, t)z}, \quad \frac{\partial I}{\partial x} = -2\kappa e^{-2\kappa n(x, 1, t)z} \frac{\partial n(x, 1, t)}{\partial x} \quad (4)$$

従って, 今回考えている効果のみによる数密度流束の時空間分布は,

$$\frac{\partial n(x, 1, t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(2f(I)n\kappa e^{-2\kappa n(x, 1, t)} \frac{\partial n(x, 1, t)}{\partial x} \right) \quad (5)$$

という形となる。今, \$n > 0, \kappa > 0\$ であるから \$f(I) < 0\$ ならばこの効果は負の拡散を表し, 数密度の揺らぎが起こればそこへ集中が起こる。

そこで問題となるのは, このような関数形をもつ数密度流束は実際存在するのか, また係数 \$f(I)\$ の符号が負になる (より暗いところに集まる) ことが起こるのかという点である。我々は実験を行い, いずれも肯定的な結果を得ている。実験としては細いガラス管にミドリムシの懸濁液を入れ, その管を非一様な光強度の場に置いた時, 数密度の空間変動が生じうることを確認し, その空間変動と光強度の差の関係を明らかにすれば良い。結果は, 平均の光強度が強い場合はより暗いところに集まり, 平均の光強度が弱い場合はより明るいところに集まるというもので, 推定された数密度流束は光強度の差に比例していた [14]。つまり, 光強度が強い場合は逆拡散が起きる条件が満たされている事が明らかとなったわけである。

実際の系では数密度分布は一様ではなく、関数 $T(I)$ が定数とみなせる場合は $n(x, z, t) = A \exp(-Tz)$ (A は定数) という分布になり、Navier-Stokes 方程式と連立した系の線形安定性解析が必要である。この場合、平均数密度がある臨界点を超えると不安定になることが筆者らの解析で分かっている。

4 まとめ

本稿では自然現象から数学的なモデル方程式を構築する過程に焦点をあて、ミドリムシの局在性物対流のモデル方程式を構築する試みを紹介した。前章で得られた数密度流束のモデルが正しいとなれば後の解析は直接的に可能であり、線形安定性や分岐構造の解析が筆者らにより平行して進められている。しかしモデルが寄って立つ仮定に新規性がある場合、実験的に実証するには(想像以上に)時間がかかる。現在その作業が終わりつつある状況であり、実証が済めばモデル方程式の詳細な解析について稿を改めて述べることにしたい。

なお、本研究においては庄司江梨花氏(広島大院卒)及び小川拓馬氏(広島大院)が実験を行った。本研究の一部は、CREST(PJ74100011)及び科研費(26400396)の補助により行われた。

References

- [1] S. Chandrasekhar. *Hydrodynamic and Hydromagnetic Stability*. Dover Publications, 1981.
- [2] A. Giometto, F. Altermatt, A. Maritan, R. Stocker, and A. Rinaldo. Generalized receptor law governs phototaxis in the phytoplankton *Euglena gracilis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(22):7045–7050, 2015.
- [3] M. Iseki, S. Matsunaga, A. Murakami, K. Ohno, K. Shiga, K. Yoshida, M. Sugai, T. Takahashi, T. Hori, and M. Watanabe. A blue-light-activated adenylyl cyclase mediates photoavoidance in *Euglena gracilis*. *Nature*, 415:1047–1051, 2002.
- [4] S. Matsunaga, T. Hori, T. Takahashi, M. Kubota, M. Watanabe, K. Okamoto, K. Masuda, and M. Sugai. Discovery of signaling effect of UV-B/C light in the extended UV-A/blue-type action spectra for step-down and step-up photophobic responses in the unicellular flagellate alga *Euglena gracilis*. *Protoplasma*, 201:45–52, 1998.

- [5] E. Shoji, H. Nishimori, A. Awazu, S. Izumi, and M. Iima. Localized Bioconvection Patterns and Their Initial State Dependency in *Euglena gracilis* Suspensions in an Annular Container. *Journal of the Physical Society of Japan*, 83:043001, 2014.
- [6] N. J. Suematsu, A. Awazu, S. Izumi, S. Noda, S. Nakata, and H. Nishimori. Localized Bioconvection of *Euglena* Caused by Phototaxis in the Lateral Direction. *Journal of the Physical Society of Japan*, 80(6):064003, 2011.
- [7] T. Watanabe, K. Toyabe, M. Iima, and Y. Nishiura. Time-periodic traveling solutions of localized convection cells in binary fluid mixture. *Theoretical and Applied Mechanics Japan.*, 59:211–219, 2011.
- [8] R. V. Vincent and N. A. Hill. Bioconvection in a suspension of phototactic algae. *Journal of Fluid Mechanics*, 327:343–371, 1996.
- [9] T. Watanabe, M. Iima, and Y. Nishiura. Spontaneous formation of travelling localized structures and their asymptotic behaviour in binary fluid convection. *Journal of Fluid Mechanics*, 712:219—243, 2012.
- [10] H. Wolfgang. Photomovement: past and future. In Jori Ginlio Häder D-P, editor, *Comprehensive Series in Photosciences 1: Photomovement*, chapter 1, pages 1—13. Elsevier B.V., Amsterdam, 2001.
- [11] 渡辺 正勝. 光を見る微生物の仕組み. 自然科学研究機構シンポジウム講演収録集 2 科学者が語る研究最前線 爆発する光科学の世界 – 量子から生命体まで –, pages 175—194. クバプロ, 東京, 2007.
- [12] 野田脩平. ミドリムシの光強度に依存した集団運動と時空パターン形成. 修士論文, 広島大学大学院, 2012.
- [13] 渡辺正勝 鈴木武士. 単細胞生物の「目」. 日本比較生理生化学会, editor, 動物の多様な生き方 1 見える光, 見えない光動物と光の関わり, chapter 1-6, pages 96—113. 共立出版, 2009.
- [14] 庄司江梨花. ミドリムシ生物対流の局在メカニズム: 数理構造の解析及び走光性特性の計測. 修士論文, 広島大学大学院, 2015.
- [15] D.-P. Häder. Polarotaxis, gravitaxis and vertical phototaxis in the green flagellate, *Euglena gracilis*. *Archives of Microbiology*, 147:179–183, 1987.