

記憶を持つ自走粒子集団の 渦格子形成に関する数理モデル

永井 健*

東京大学理学系研究科

Ken H. Nagai

School of Science, the University of Tokyo

1 始めに

ムクドリなど一部の種の鳥において非常に規則だった群れ運動が観察されている [1]. この群れ運動は集団全体にかかる力によって引き起こされるわけではなく, 個々の鳥が周囲の鳥と相互作用することによって実現される. 鳥だけではなく, バッタの行進, 生物対流など様々なスケールの生物種で同様の現象が報告されている. またスピンドルフォーメーション [2,3] や植物の表皮細胞におけるマイクロチューブの再配列など同様のメカニズムによって引き起こされる幾つかの細胞内機能が知られている [4-7].

このような集団運動の中でも微生物運動に関しては化学物質によって引き起こされるものが多く報告されている. 例えばサイクリック AMP による細胞性粘菌のスパイラル状模様の形成があげられる [8]. また枯草菌は化学物質に対する走化性を示すわけではないが, その群れ運動によるパターン形成は化学物質場の解析に用いられる反応拡散系によって説明される [9,10]. この枯草菌のパターン形成は周囲の寒天中の栄養枯渇によって引き起こされるが, その栄養がパターンの外側から供給されるため実効的に化学物質による相互作用のように働く.

微生物運動には化学物質による相互作用だけでなく, 衝突による相互作用も働く. 近年 Drescher らによって大腸菌の遊泳運動中において衝突相互作用が大きな力を持つことが指摘されており, その影響は無視できない [11]. このような衝突相互作用について, 他の相互作用なしに群れ運動が相転移的に生じることが Vicsek らにより数理モデルを用いて示され, 近年大きな注目を浴びている [12,13]. この種の相転移の実験的な確認は加振された粉体によって初めて行われ [14], アクトミオシン系を用いて揺らぎの大きい微小系におい

*e-mail: nagai@daisy.phys.s.u-tokyo.ac.jp

でもその存在が確認された [15]. 微小系において存在が確認されたこともあり, 微生物の集団運動やバイオフィルムの形成などとの関わりが大いに期待される [16]. 我々はこのような衝突相互作用によって起こる群れ運動について, マイクロチューブとダイニンによるモーターリティアッセイ系を用いて新規の現象を発見した. マイクロチューブの濃度を上げるとこれまでに報告されていた群れ運動と異なり, 周期的な渦の格子パターンがマイクロチューブによって形成される. 孤立したマイクロチューブの運動様相や, マイクロチューブ間に働く相互作用を実験的に明らかにし, 次章に記すそれらを考慮した数理モデルを用いてパターンの形成メカニズムを明らかにした [17]. 我々は“生物流体力学における同期および関連する現象”研究会においてこれらの結果について報告した.

2 数理モデル

“粒子同士がネマチック相互作用する”, “運動の曲率が長時間の相関時間を持つ” という 2 つの微小管の運動特性を考慮に入れた数理モデルを構築し, 渦の格子形成メカニズムを探った. これらの性質を持つ最も簡単な数理モデルとしては下のようなものが考えられる.

$$\frac{d\mathbf{x}_i}{dt} = (\cos \theta_i, \sin \theta_i), \quad (1)$$

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega_i + \frac{A}{n_i} \sum_{|\mathbf{x}_j - \mathbf{x}_i| < 1} \sin 2(\theta_j - \theta_i), \quad (2)$$

$$\frac{d\omega_i}{dt} = -\frac{\omega_i}{\tau} + \xi_i(t). \quad (3)$$

このモデルにおいてマイクロチューブを速さ 1 で θ_i 方向に運動する粒子と考え, 各粒子の位置を $\mathbf{x}_i$ とする. 時間変化として θ に対して次のような相互作用及び揺らぎを考える. 各粒子は半径 1 内にいる粒子とネマチック相互作用をする. 相互作用の強さは A/n_i であり, n_i は粒子 i と相互作用する粒子数を表す. また長距離の曲率の相関を考慮し, θ_i は相関時間 τ の有色ノイズ ω_i の擾乱を受ける. ここで $\xi_i(t)$ は $\langle \xi_i(t) \rangle = 0$, $\langle \xi_i(t) \xi_j(s) \rangle = \sigma^2 \delta_{ij} \delta(t-s)$ を満たすホワイトノイズである. ただし δ_{ij} はクロネッカーのデルタ, $\delta(t-s)$ はディラックのデルタ関数を表す. 軌道の曲率は θ と定義されるため, 孤立した粒子の曲率は軌道にそって τ の相関距離を持つ. 今 $A = 0.1$, ω の分散 $\tau\sigma^2 = 0.03$ と固定し, τ と平均粒子密度 ρ の 2 つをパラメータとする.

この時粒子集団は図 1 に示すように分布する. 上図は粒子密度のスナップショットを表し, 下図は各場所での $\exp(2i\theta)$ の平均の絶対値である. 平均の意味はシミュレーション時間 $t = 100$ 中にいる全粒子の平均とした. 下図は局所的にネマチックオーダーがどの程度あるかを示している. 図 1 に見られるように密度が小さい ($\rho = 0.1$) と一様なランダムパターン, 密度が大きく ($\rho = 1$),

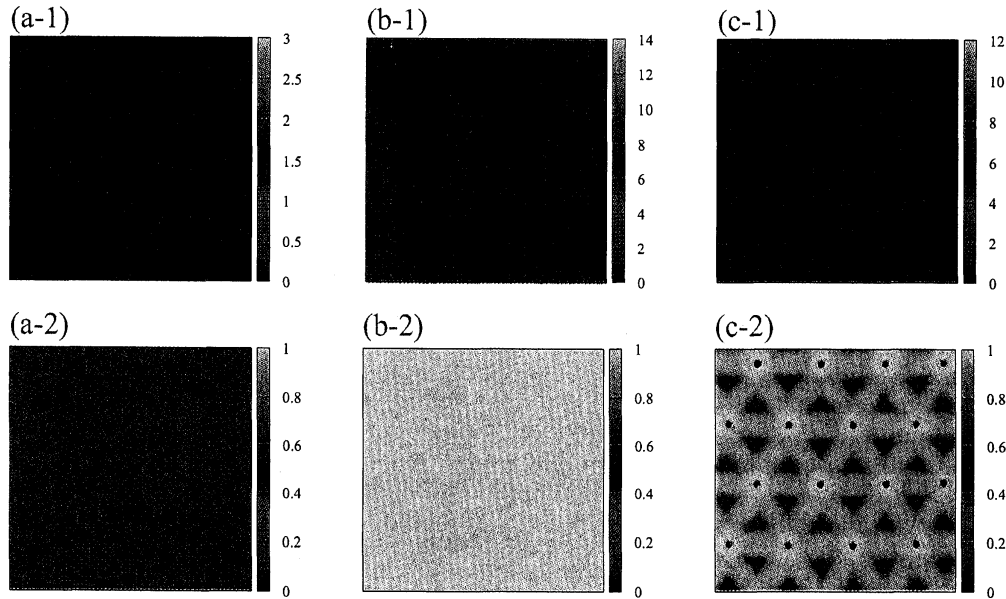


図 1: 粒子密度 (上図) と局所的なネマチックオーダー (下図). シミュレーション領域は 512×512 . (a) $\rho = 0.1$, $\tau = 1000$. (b) $\rho = 1$, $\tau = 1$. (c) $\rho = 1$, $\tau = 1000$.

τ が小さい ($\tau = 1$) と一様なネマチックパターン, 密度が大きく ($\rho = 1$), τ が大きい ($\tau = 1000$) と渦の格子模様が生じる. 実験に対応するパラメータを用いると渦の格子模様が生じることから, 長時間の τ とネマチック相互作用が実験で見られるパターンの形成メカニズムであることがわかった.

3 今後について

$\sigma = \sigma_0/\tau$ として $\tau \rightarrow 0$ の極限を取ると式 (2.1)-(2.3) は

$$\frac{d\mathbf{x}_i}{dt} = (\cos \theta_i, \sin \theta_i), \quad (4)$$

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \eta_i(t) + \frac{A}{n_i} \sum_{|\mathbf{x}_j - \mathbf{x}_i| < 1} \sin 2(\theta_j - \theta_i), \quad (5)$$

になる. ここで $\eta_i(t)$ は $\langle \eta_i(t) \rangle = 0$, $\langle \eta_i(t) \eta_j(s) \rangle = \sigma_0^2 \delta_{ij} \delta(t-s)$ を満たすホワイトノイズである. これは Ginelli らが報告しているネマチック相互作用を持つ自走粒子の数理モデルに対応すると考えられる [18]. 実際 τ が小さい時に一様なネマチックパターンや密度の濃いバンドなど [18] に報告されているパターンが生じる. しかしながら [17] に報告した相図では τ の 0 極限ではすべて一様なネマチックパターンとなる. これは [17] 中では ω の分散 $\tau\sigma^2$ を一定として相図を描いたため, τ が小さい時実質的にノイズの振幅も小さくなってしまったためだと考えられる. そこで τ が大きい時は軌道の曲率一定, τ が小さい時にはノイズの大きさ一定となるように $\Sigma^2 = \frac{\sigma^2 \tau^2}{1+\tau}$ を一定とした時

の相図を現在描いている. Σ を用いると η が十分小さい時に [18] に報告されている相図と一致することが期待される.

また有限の η が粒子の集団挙動にどのような影響を与えるのか調べるために式を粗視化した連続場記述を試みている. 方法としては Bertin 等が用いた方法を元に計算を行なっている [19]. この文献中では粒子の向き相互作用をボルツマンの衝突項を用いて評価し, 粒子密度及び粒子の運動方向の平均場の 2 変数を用いて Vicsek モデルの連続場記述を行った. この方法による連続場記述は元のモデルと非常によくあっており, 大きな成功を収めている. 我々のモデルでは粒子間相互作用はネマチック相互作用であるため上記の 2 変数に加え $\exp 2(i\theta)$ の局所的な平均値であるネマチックオーダーパラメータを考慮する必要がある. また運動方向のノイズが有限の相関時間を持つため ω の局所的な平均値や分散などに対応する変数が必要になると考えられる. ω に関しては衝突項に対する考察も必要となる. なぜなら衝突中 ω が変化しないとすると, 衝突により粒子の方向がそろうためには粒子の持つ ω の差が小さくなくてはならない. そのため衝突項の評価に ω の分布を考慮に入れる必要があると考えられる.

参考文献

- [1] Vicsek, T. and Zafeiris, A, Collective motion, *Phys. Rep.*, (2012), 1-70.
- [2] Nédélec, F. J., Surrey, T., Maggs, A. C., and Leibler, S, Self-organization of microtubules and motors, *Nature*, **389**, (1997), 305-308.
- [3] Surrey, T., Nédélec, F., Leibler, S. and Karsenti, E., Physical properties determining self-organization of motors and microtubules, *Science*, **292** (2001), 1167-1171.
- [4] Tindemans, S. H., Hawkins, R. J., and Mulder, B. M., Survival of the Aligned: Ordering of the Plant Cortical Microtubule Array, *Phys. Rev. Lett.*, **104**, (2010), 058103.
- [5] Allard, J. F., Ambrose, J. C., Wasteneys, G. O. and Cytrynbaum, E. N., A mechanochemical model explains interactions between cortical microtubules in plants, *Biophys. J.*, **99**, (2010), 1082-1090.
- [6] Yuan, M., Shaw, P. J., Warn, R. M. and Lloyd, C. W., Dynamic re-orientation of cortical microtubules, from transverse to longitudinal, in living plant cells, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **91**, (1994), 6050-6053.
- [7] Wasteneys, G. O. and Ambrose, J. C., Spatial organization of plant cortical microtubules: close encounters of the 2D kind, *Trends Cell Biol.*, **19**, (2009), 62-71.

- [8] Sawai, S., Thomason, P. A and Cox, E. C., An autoregulatory circuit for long-range self-organization in Dictyostelium cell populations, *Nature*, **433**, (2005), 323-326.
- [9] Ben-Jacob, E., Cohen, I. and Levine, H., Cooperative self-organization of microorganisms, *Adv. Phys.*, **49**, (2000), 395-554.
- [10] Kawasaki, K., Mochizuki, A., Matsushita, M., Umeda, T., and Shigesada, N., Modeling Spatio-Temporal Patterns Generated by *Bacillus subtilis*, *J. Theor. Biol.*, **188**, (1997), 177-185.
- [11] Drescher, K., Dunkel, J., Cisneros, L. H., Ganguly, S., and Goldstein, R. E., Fluid dynamics and noise in bacterial cell-cell and cell-surface scattering, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **108**, (2011), 10940–10945.
- [12] Vicsek, T., Czirók, A., Ben-Jacob, E., Cohen, I. and Shochet, O., Novel Type of Phase Transition in a System of Self-Driven Particles, *Phys. Rev. Lett.*, **75**, (1995), 1226-1229.
- [13] Grégoire, G. and Chaté, H., Onset of Collective and Cohesive Motion, *Phys. Rev. Lett.*, **92**, (2004), 025702.
- [14] Narayan, V., Ramaswamy, S. and Menon, N., Long-lived giant number fluctuations in a swarming granular nematic, *Science*, **317**, (2007), 105-108.
- [15] Schaller, V., Weber, C., Semmrich C., Frey, E. and Bausch, A. R., Polar patterns of driven filaments, *Nature*, **467**, (2010), 73-77.
- [16] Sokolov, A., Aranson, I. S., Kessler, J. and Goldstein, R., Concentration Dependence of the Collective Dynamics of Swimming Bacteria. *Phys. Rev. Lett.*, **98**, (2007), 158102.
- [17] Sumino, Y., Nagai, K. H., Shitaka, Y., Tanaka, D., Yoshikawa, K., Chaté, H. and Oiwa, K, Large-scale vortex lattice emerging from collectively moving microtubules, *Nature*, **483**, (2012), 448-452.
- [18] Ginelli, F., Peruani, F., Bär, M. and Chaté, H., Large-Scale Collective Properties of Self-Propelled Rods, *Phys. Rev. Lett.*, **104**, (2010), 184502.
- [19] Bertin, E., Droz, M. and Grégoire, G., Boltzmann and hydrodynamic description for self-propelled particles, *Phys. Rev. E*, (2006), **74**, 022101.