

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 27 日現在

機関番号：14301

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2015～2016

課題番号：15H06314

研究課題名(和文) 遊泳における生物の推進力発生メカニズムに関する流体力学的研究

研究課題名(英文) Hydrodynamic study on propulsive mechanisms of undulatory swimming

研究代表者

石本 健太 (Ishimoto, Kenta)

京都大学・白眉センター・特定助教

研究者番号：00741141

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,100,000円

研究成果の概要(和文)：低レイノルズ数流れにおける波動遊泳(undulatory swimming)に関する研究を行った。遺伝的アルゴリズムを用いて調べた遊泳効率の最大にする遊泳形態は、実際の生物の泳ぎ方と整合的であった。また、流体方程式に基づく数値解析により、哺乳類精子の超活性化による遊泳形態の変化が、受精において複合的な力学的役割を持っていることも明らかになった。

研究成果の概要(英文)：Undulatory swimming at low Reynolds number has been investigated. By using a genetic algorithm, optimal swimming on the swimming efficiency is computed, and it is found that the results are compatible with real biological swimmers. Further studies on hyperactivation of mammalian spermatozoa has demonstrated multiple mechanical functions in fertilization processes by our fluid dynamic numerical computation.

研究分野：流体力学

キーワード：生物流体力学 低レイノルズ数流れ 最適化

1. 研究開始当初の背景

ウナギのように体を屈曲させる波動運動 (undulatory motion) は、ミクロスケールからマクロスケールまで多くの遊泳生物に普遍的に見られる。精子鞭毛に代表される低 Reynolds 数領域では、粘性抗力によって推進力を得ている。一方で、魚や爬虫類・鳥類など高 Reynolds 数領域では、圧力勾配によって推進力を発生させている。このように波動遊泳は進化生物学的にも普遍的な遊泳形態であり、流体力学的にも流体中の生物遊泳の理論の基礎 (Taylor, 1951; Lighthill, 1960) として研究が進められてきた (Lighthill, *Mathematical Biofluidynamics*)。特に、細長い物体の遊泳に対して、低 Reynolds 数領域では Stokes 流れに基づいた理論が (Taylor, 1951)、高 Reynolds 数ではポテンシャル流に基づく理論 (Lighthill, 1960) が作られ、slender-body theory として知られている。ところで、実際の生物遊泳の問題は生物の構造と密接に関わった流体構造連成問題である。生物の変形や移動に伴い境界条件が刻一刻と変化する移動境界型の流体計算は計算量が非常に大きく、ようやく近年の計算機の発展に伴い生物の構造を考慮した流体数値計算が可能になってきた (Kern and Koumoutsakos, 2006; Tytell et al., 2010)。また、多くの生物種に対する計測データが整うことで、流体力学の理論と数値計算、生物の計測データの比較が可能になってきた (Gazzola et al., 2014)。

2. 研究の目的

流体中の生物の最も普遍的な移動形態のひとつがウナギのように体を屈曲させる波動遊泳 (undulatory swimming) であり、精子鞭毛に代表される粘性が支配的なミクロスケールから魚や爬虫類・鳥類など慣性力が支配的なマクロのスケールまで多くの生物に普遍的に見られる。大小2つのスケールの極限で成り立つ推進力に関する流体理論がそれぞれ半世紀以上前から研究されてきたが、その2つの領域の遷移の過程は十分に研究が進められていない。本研究の当初の目的は、数値計算を用いた解析と理論解析の比較により、(1) 波動遊泳の推力発生メカニズムのスケールによる違いを明らかにし、基礎理論の適用範囲を明確にすること (2) これらの違いと生物の構造との関係を明らかにし、異なる推進メカニズムを生物がどのように利用しているのかを理解することの2つであった。

3. 研究の方法

まず、波動遊泳の推進発生メカニズムのスケールによる違いを明らかにするために、波動遊泳を行う生物を1次的な物体としてモ

デル化を行う。流体運動は Navier-Stokes 方程式をスペクトル法を用いて計算した。スペクトル法は地球流体電脳クラブの数値計算ライブラリを使用した。生物の形状は1次元物体の埋め込み境界法で取り扱う (Lim et al., 2008) ことを念頭に、まずは低レイノルズ数極限での理論との比較に取り組む。生物の形状を境界条件として与えることで、低 Reynolds 数極限では slender-body theory や境界要素法による結果との比較が可能であり、この理論や計算については既に Ishimoto and Gaffney (2014a, b) で発表している。

次に、スケールによる推進発生メカニズムと生物構造との関係性を明らかにするために、物体を1次元の Kirchhoff 弾性棒としてモデル化を行う。この場合、生物の形状を未知のものとして扱うことになり、流体構造連成問題を考える必要がある。そこで、regularized Stokeslet 法による計算手法 (Olson et al., 2013) との比較が可能である。regularized Stokeslet の計算精度に関してはすでに Ishimoto and Gaffney (2015) で検討済みである。

生物の変形のうち active な部分と passive な部分の区別は簡単ではない。そこで、本研究では各生物種の詳細な内部構造や解剖学的な運動器官の特徴に立ち入らず、流体物理の立場から考えることにする。自然界の長年の進化の過程を経ることで、生物の運動は洗練されてきていると期待できる。そこで、何かしらの意味で生物運動は最適化されていると考え、本研究では最適化問題の解となる形状変化を与える内部力の関数が、生物の変形の active な部分に対応すると考える。この最適な内力関数の弾性係数への依存性などを調べることで、異なるスケールの生物がどのような仕組みで遊泳を行っているのかを理解する。

最適化問題の評価関数としては、変形の1周期あたりの遊泳距離、または内部の駆動力の消費エネルギーあたりの遊泳距離、の2種類を検討する。生物の変形が周期的であることから、内部力の関数を少数の Fourier 係数で表現することで、(必要であれば) 最適化を行うパラメータ空間の次元を小さくして計算時間の短縮を図る。また、実際の生物の進化と密接に関連した問題であることから、遺伝的アルゴリズムによる大域的な探索が非常に有意義である。アルゴリズム内での世代の経過に伴い、いくつかの極値を見つけられることが期待できる。それらが、同じ生物種の異なる場面での戦略や異なる環境化の生物の戦略として表現できる可能性がある。

4. 研究成果

まず、物体を1次元の Kirchhoff 弾性棒としてモデル化を行った。この際、active な内部力を既知関数とし、変形と運動を同時に求め

るために、regularized Stokeslet 法による計算手法(Olson et al., 2013)を一般の3次元運動へ拡張し、数値計算の実装を行った。当初の予想と異なり、計算が数値的にあまり安定でない、十分な計算制度で計算を行うためには、計算にあまりにも時間がかかってしまう、などの問題点が浮上した。さらに、Navier-Stokes 方程式自体の数値計算にも計算時間がかかるため、当初の計画を変更し、定レイノルズ数の Stokes 方程式での問題に焦点を当てることにした。

そこで、変形の形状を既知関数とし、内部の力を Kirchhoff 弾性棒の構成式で評価し、運動の効率性の最適化問題を解くことにした。最適化の評価関数として、無次元の遊泳効率(変形のために消費された仕事のうち、どれだけ遊泳に変換されたか)を定義し、遺伝的アルゴリズムに基づいた非線形最適化を行った。ウナギのような波動遊泳は広く微生物に見られるが、3次元のらせん運動も同様に多くの種に見られる。そこで、平面的な波動運動が最適になる条件に注目して解析を進めた。回転楕円体上の頭部と1次元状の遊泳器からなる生き物の場合(バクテリアや精子、単鞭毛のプランクトンが該当する)、頭部の体積が大きくなると、最適な遊泳形態が平面の波動遊泳から、3次元のらせん遊泳に変化することがわかった。このことは頭部の体積が小さい精子の場合には平面打が有効であり、バクテリアのような頭部が大きな場合にはらせん運動が再帰的であることを意味しているが、これは実際の精子やバクテリアの遊泳形態や鞭毛自身の構造とも矛盾しない。これらの結果は、流体力学に基づいた遊泳効率によって、微生物の遊泳形態がある程度理解できることを示している。また、これらの結果は、Chwang and Wu (1971)による2次元遊泳と3次元遊泳の運動効率の違いを拡張する結果にもなっており、流体力学的に重要な結果といえる。これらの結果を Journal of Theoretical Biology 誌に論文として発表した。

波動遊泳を理解するための、2つ目の視点として、遊泳の安定性に注目した。変形を未知関数とする弾性体モデルでは、先に述べたような数値的な困難がある。そこで、すでに遊泳形態の違いが観測されている生物現象に注目し、その力学的な安定性と、生物現象における役割について調べることにした。注目した生物現象は、哺乳類精子が受精能獲得の際に見せる超活性化(hyperactivation)と呼ばれる遊泳形態の変化である。超活性化は精子鞭毛が左右対称的な波動遊泳から、左右非対称で波の数も少ない波動遊泳への遷移として特徴付けられる。また、しばしば「じたばた」したような運動、とも言われ70年代に発見されて以降、生理学的な役割があると考えられてきた。例えば、哺乳類精子は卵管壁面に付着しているが、そこから離脱し、卵管の奥まで進むために必要である、あるいは

卵を包む高粘度の卵丘細胞組織を通過するために必要である(Suarez and Dai, 1992)、卵の殻に対応する透明体の通過のための力を発生させるために必要である、などの生理学的な役割が示唆されてきた。しかし、これらの仮説を包括的に検討した力学計算はされていなかった。そこで、鞭毛の変形を実際の観測データに基づくモデリングを行い、既知関数として与え、Stokes 方程式を境界要素法で直接数値計算した。壁面と精子頭部の間にはレセプターリガンド型の相互作用を仮定し、結合の大きさと壁面からの離脱の関係性、壁面への力の大きさを計算した。その結果、超活性化する前と後では、流体力学的に消費するエネルギーがほとんど変化しないにもかかわらず、壁面からの離脱に関しては、臨界の相互作用係数に関して10倍程度の違いが生じ、確かに超活性化が卵管壁面からの離脱に寄与していることが明らかになった。また、透明体へ作用する力の大きさを調べてところ、超活性化後の鞭毛運動では超活性化前に比べて、2~3倍程度大きな力を生み出すことがわかり、生物学的な仮説が力学計算によって示されたと言える。これらの結果は、受精現象の力学的側面の理解を大きく推進するだけでなく、遊泳形態と生理学的な役割の間の関係を明確にした点で重要である。以上の研究結果を Journal of the Royal Society 誌に論文として発表した。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 2 件)

- ① Kenta Ishimoto, Hydrodynamic evolution of sperm swimming: Optimal flagella by a genetic algorithm, Journal of Theoretical Biology, 査読有, 399, (2016) 166-174

DOI: 10.1016/j.jtbi.2016.03.041

- ② Kenta Ishimoto and Eamonn A. Gaffney, Mechanical tuning of mammalian sperm behaviour by hyperactivation, rheology, substrate adhesion: a numerical exploration, Journal of the Royal Society Interface, 査読有, 13 (2016) 20160633.

DOI: 10.1098/rsif.2016.0633

[学会発表] (計 5 件)

- ① Kenta Ishimoto and Eamonn A. Gaffney, Multiple mechanical functions of sperm hyperactivation, International Conference: Microswimmers 2016, Bonn (Germany), 4-7, October, 2016.
- ② 石本健太, 最適な鞭毛遊泳について、RIMS 研究集会「生物流体现象におけるマイクロ運動とマクロ運動」京都大学、10月24-26

- 日、2016.
- ③ Kenta Ishimoto, Sperm dynamics near adhesive boundaries, Interdisciplinary Applications of Nonlinear Science, Kagoshima University, 3-6, November, 2016.
 - ④ 石本健太, Eamonn A. Gaffney, 哺乳類精子の超活性化運動の力学的側面、2017 年生体運動研究合同班会議、神戸市、1 月 6-8 日、2017.
 - ⑤ 石本健太、流体力学的に最適な鞭毛遊泳について、日本物理学会第 72 回年次大会 (2017 年)、大阪大学、3 月 17-20 日、2017.

[図書] (計 0 件)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

[その他]

ホームページ等：

<http://www.kurims.kyoto-u.ac.jp/~ishimoto/jp>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

石本 健太 (ISHIMOTO, Kenta)
京都大学・白眉センター・特定助教
京都大学・数理解析研究所・特任助教
研究者番号：00741141

(2) 研究分担者

(3) 連携研究者

(4) 研究協力者

Eamonn Gaffney (GAFFNEY, Eamonn)
Associate Professor, Wolfson Centre for
Mathematical Biology, Mathematical
Institute, University of Oxford

竹広 真一 (TAKEHIRO, Shin-Ichi)
京都大学・数理解析研究所・准教授
研究者番号：30274426