

平成 26 年 5 月 29 日現在

機関番号：17102

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2011～2013

課題番号：23684036

研究課題名(和文)細胞内部の非平衡力学に基づく非熱的揺動力の計測

研究課題名(英文)Nonequilibrium mechanics and athermal fluctuations in cytoplasm

研究代表者

水野 大介 (Mizuno, Daisuke)

九州大学・理学(系)研究科(研究院)・准教授

研究者番号：30452741

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 21,800,000円、(間接経費) 6,540,000円

研究成果の概要(和文)：細胞内部環境のモデルシステムとしてのアクチン・ミオシンゲル、および細胞内部の固形成分を抽出した後生理活性を持つ低分子のみ除去した試料の力学応答、および揺らぎを計測した。生理活性を持つシステムにおいて観測された揺らぎの統計分布は、べき乗則に従う広い裾野を持ち、明らかに非ガウスの形状を示した。観測された非平衡揺らぎはモータータンパク質等による力生成の動力学を反映する複数のLEVY分布の重ね合わせとして理解できることが分かった。LEVY分布は力生成体の特性や強度の分散によらず不変な安定分布であるため、得られた結果は異なる性質を持つ力生成体が同時に働く細胞内部環境にも適用できる可能性がある。

研究成果の概要(英文)：We use truncated Levy statistics model to investigate the non-equilibrium statistics and dynamics of active gel by analyzing the fluctuations of probe particles. The model incorporates both thermal and athermal fluctuations. A single myosin, which acts as a force dipole, in elastic actin network produced a displacement field proportional to  $1/r^2$ . We found out that the full displacement distribution of the athermal fluctuations of probe particles follows truncated Levy distribution with a power law tail exponent  $3/2$ . Sum action of multiple motor proteins, which drives the probe particle, only slowly converges to Gauss distribution because of the  $1/r^2$  spatial decay of the motor impacts.

研究分野：数物系科学

科研費の分科・細目：物理学、生物物理・化学物理

キーワード：非平衡力学 細胞力学 マイクロレオロジー レビ統計

1. 研究開始当初の背景

従来の生命科学研究は、細胞内外で進行する生化学的な信号変換過程を解明することを主要な目標としてきた。しかしながら近年、細胞内部で生み出された揺動力や細胞内外の力学的性質も、分化、成長、運動、物質生産等の様々な細胞の振る舞いに大きな影響を与えることが分かってきた。例えば、モータータンパク質と細胞骨格との間の相互作用により生み出された揺動力は細胞骨格ネットワーク中を伝搬するが、細胞骨格上あるいは細胞膜表面の様々な受容体や機能性分子に到達するとそこで生化学信号に変換されて生理機能が調節される。従って生命活動における力学的過程と生化学的過程との間のクロストークは極めて重要であるが、その動作原理は主に細胞内部の力学的環境に対する理解が不足しているために殆ど明らかとなっていない。この状況を打破するためには細胞内部における揺動力を定量化する技術を開発する必要がある。

2. 研究の目的

そもそも細胞内部は、熱的な揺らぎよりもはるかに大きな揺動力の生成と散逸のために、典型的な非平衡状態にある。最近になって非熱的に駆動された生体物質の力学特性は、平衡状態とは大きく異なることが発見されてきた。しかしながらこうした非平衡現象を統一的に理解するための普遍的な理論枠組みは存在せず、個別に究明する必要がある。他方、近年のマイクロレオロジー計測法の発展により、生体試料内部の非平衡度と力学特性を実験により定量化できるようになった。したがって計測したシステムについてそれらの従う非平衡力学をモデル化できれば、マイクロレオロジーにより得られる情報から試料内部の揺動力を定量化できる。

3. 研究の方法

ビデオマイクロレオロジー法を用いて細胞内部の力学環境のモデルシステムであるアクチン・ミオシンゲルの計測を行った。また、光トラップおよびレーザーインターフェロメトリー法を用いたマイクロレオロジーにより、細胞抽出液・および、モデルシステムとしての

4. 研究成果

(1) 細胞(骨格)の非平衡揺らぎの解析

我々はソフトマターのメソスケールでのゆらぎや力学応答を観測するために有効な手段としてマイクロレオロジー(MR)測定法を用いた研究を推進してきた。ここで、マイクロレオロジーとは、プローブとして媒質に分散させたコロイド粒子の運動から周囲の媒質のメソスケール(nm ~ μm)の力学物性を計測する手法のことである。MR測定法は、コロイド粒子に外場を加えてその応答を観測する active MR、および、外場を加えずに自発的な揺らぎを観測する passive MR に

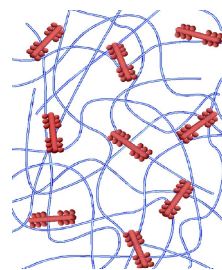
分けられる。揺動散逸定理が成り立つ平衡状態では active MR と passive MR が等価な情報を与える。逆に passive MR と active MR の差(揺動散逸定理の破れ)を系の非平衡性の指標として用いることができる。

我々は、細胞内部の力学環境を再現する単純なモデルシステムを作製し、これに本手法を適用することでその非平衡挙動を解析してきた。本モデルシステムでは、細胞骨格の主要構成要素であるアクチンフィラメントの架橋ネットワークが細胞内部と同じ機構により(モータータンパク質であるミオシン凝集体により)、力学的に駆動されている。このモデル細胞骨格(アクチン・ミオシンゲル)の非平衡挙動を制御しつつ、上記のマイクロレオロジー計測を行ったところ、この細胞骨格は自発的に生成した力(非平衡度)の度合いに応じて、(自らの化学組成や構造を変えることなく)その固さを百倍も変化させることが分かった。しかも観測された非平衡度の度合いと力学特性の間には、定量的に解析可能な密接な関連性が発見された。

今回我々は、揺動散逸定理の破れを生み出す非平衡揺らぎの統計的な性質をさらに深く解析した。平衡媒質の熱揺らぎを解析する従来のマイクロレオロジーでは、揺動散逸定理を用いて揺らぎの2次のモーメント(パワースペクトルや平均2乗変位)から周囲媒質の力学特性が求められてきた。等方的かつ均質な媒質中におけるコロイド粒子の熱揺らぎは、媒質の粘弾的な性質によらずあらゆる時間スケールでガウス分布になる。つまり、揺らぎの分布形状を解析する必要性は全くない。他方で、全く同じ媒質であっても、非平衡揺らぎに関する分布形状は、ガウス分布になることを a priori に期待する根拠はない。事実、モデル細胞骨格(アクチン・ミオシンゲル)中で観測される非平衡揺らぎの統計分布形状は、等方かつ均質な媒質にも関わらず非ガウスであり、かつ時間スケールやプローブ粒子サイズに依存して大きく変化することが分かった。したがって、揺らぎの分布形状を解析することで系の動力学に関するより詳細な情報が得られる可能性がある。

アクチンミオシンゲル

宇宙空間



変位場  $u \propto \frac{1}{r^2}$

Force  $F \propto \frac{1}{r^2}$

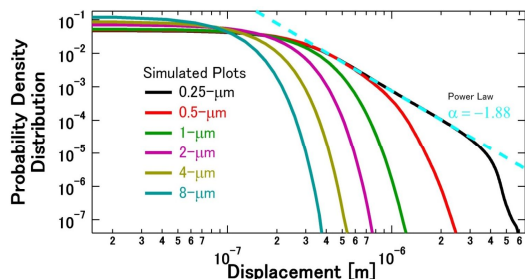
$P(u) \propto 1/u^{d+\alpha}$

$P(F) \propto 1/F^{d+\alpha}$

d:次元      α=1.5

細胞（骨格）中においてモーターたんぱく質が力生成することで生じる変位場は、大雑把に距離の2乗に反比例して減衰する。これは重力や静電気力と同様の距離依存性であるために、細胞骨格中における非平衡揺らぎと、宇宙空間における重力やプラズマ中における静電気力の揺らぎ（分布）との間にはアナロジーが成立する。

恒星や電荷は空間中にまばらに分布しそのサイズも無視できるとすると、重力や静電気力の揺らぎの分散は理想的には発散する。そのために通常の意味での中心極限定理は成立せず、ガウス分布とは異なるレヴィの安定分布と呼ばれるクラスに属する揺らぎが生成する。他方で、プローブ粒子の変位として観測される細胞骨格中の非平衡揺らぎはプローブ粒子の有限サイズ効果のために、その分散は厳密には発散しない。そのために、我々が truncate されたレヴィ分布と呼ぶガウスおよびレヴィ分布の両者を極限として含む分布則に従うことが分かった（下図）。



Larger probe: more Gauss  $\longleftrightarrow$  Smaller probe: power law, less Gauss  
truncated Lévy

しかも、モーターたんぱく質による力生成は、processive(連続的)に進行する応力の増加とアクチン繊維からの脱離に伴う急激な緩和過程からなるために、観測される揺らぎはそれぞれの過程を反映する複数のレヴィ分布が積み込まれた形状になる。こうした非平衡揺らぎの分布形状を解析することで、媒質中における力生成に関わる基礎的情報が得られることを示した。

## (2) 細胞抽出液の

細胞内の力学的性質は、従来アクチン等の細胞骨格によって決定されると考えられてきた。一方で細胞内は、様々なタンパク質等からなる高濃度の高分子溶液で満たされており、近年これら高分子の組み合わせも細胞内の力学特性へ強く影響することが示唆されてきている。

本研究では、単成分の高分子溶液と多成分高分子からなる3種類の細胞抽出液を用い、高分子濃度を変化させながら光褪色後蛍光回復法測定とマイクロレオロジー計測を行い、高分子濃度と粘性率の相関を評価した。単成分高分子溶液として、球状タンパク質で

あるBSA溶液を、多成分高分子溶液として3種類の細胞（原核である大腸菌、真核細胞であるカエル卵とHeLa細胞）の細胞抽出液を用い、高分子の質量濃度を変化させながら粘性測定を行った。その結果、全ての試料において、濃度増加に伴う粘性率の上昇が観察され、またその濃度依存性はガラス転移点近傍の振る舞いを表す経験的な式：Vogel-Fulcher-Tamman式に従うことが示された（図1）。そのフィッティングから粘性が発散する高分子濃度を見積もると、単一系（BSA）では乱雑最密充填の濃度と一致するが、多成分系では細胞種によらずほぼ一定となり、その濃度は単一系の約半分であった。細胞抽出液がニュートン流体的性質を持つことは、試料内で粒子を引っ張った際の力と速度の関係より確認できた。以上から、大きさや形状、表面電荷などが不均一となる多成分系の粘性は、単一系よりも高くなることが示唆された。さらに生細胞内の粘性は、その抽出液よりも低い粘性率を示すことも分かった。細胞内部では、モーターたんぱく質に駆動された細胞骨格により混雑状態が非熱的に“かき乱されて”いる。したがって、細胞骨格の隙間に存在するメソスケール空間では、本来ガラスとして固化すべき物質が、強制的に駆動されて流動化している可能性がある。こうした生細胞と多成分高分子系での力学挙動や特性を定量的に究明することが本プロジェクトにおける今後の課題である。

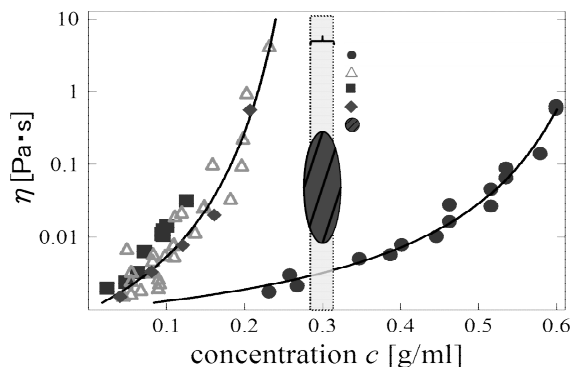


図1. 粘性率 の固形物濃度依存性

## 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 4 件)

[1] High-frequency affine mechanics and nonaffine relaxation in a model cytoskeleton:

David Head, Emi Ikebe, Akiko Nakamasu, Peijuan Zhang, Lara Gay Villaruz, Suguru Kinoshita, Shoji Ando and Daisuke Mizuno,

Physical Review E 42711 89 (2014) 査読有  
<http://journals.aps.org/pre/abstract/10.1103/PhysRevE.89.042711>

[2]local mechanical response in semiflexible polymer networks subjected to an axisymmetric prestress:  
David Head and Daisuke Mizuno, Physical Review E 22717 88 (2013) 査読有 (doi: <http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevE.88.022717> )

[3][High-resolution microrheology in the pericellular matrix of prostate cancer cells:

Nadja Nijenhuis, Daisuke Mizuno, Jos A. E. Spaan, and Christoph F. Schmidt, J. Royal Soc. Interface 1742-5662 (2012) 査読有 (doi:10.1098)

[4]Non-Gaussian athermal fluctuations in active gels Non-Gaussian athermal fluctuations in active gels:

T. Toyota, D. A. Head, C. F. Schmidt, and D. Mizuno, Soft Matter 7 3234-3239 (2011) 査読有(doi: 10.1039/C0SM00925C)

〔学会発表〕(計 55 件)

[1]水野 大介, 「揺動散逸定理を破る生き物の非平衡揺らぎの統計分布」, 第 69 回日本物理学会年次大会シンポジウム「動的ゆらぎの普遍法則」(東海大学 2014 年 03 月 28 日) 招待 口頭発表

[2]西澤賢治, 藤原慶, 柳澤実穂, 水野大介, 「細胞内部の粘性に対する多成分高分子混み合い効果の影響」, 日本物理学会 69 回年次大会 (東海大学, 2014 年 3 月 27 日).

[3]Masato Aridome, takasi kurihara, Heev Ayade, Irwin Zaid, Daisuke Mizuno, 「Non-Gauss athermal fluctuations in Bacterial bath」国際学会, 58th annual meeting of Biophysical Society, poster ( Moscone Convention Center, San Francisco, USA , 2014 年 02 月 18 日)

[4]Heev Ayade, Irwin Zaid, Daisuke Mizuno, 「 Athermal Fluctuations of Probe Particles in Active Cytoskeletal Network」国際学会, 58th annual meeting of Biophysical Society, poster, ( Moscone Convention Center, San Francisco, USA , 2014 年 02 月 16 日)

[5]Masato Aridome, takasi kurihara, Heev Ayade, Irwin Zaid, Daisuke Mizuno, 「 Non-Gauss athermal fluctuations in Bacterial bath」国際学会, KITP conference "Active Processes in Living and Nonliving Matter", poster ( Kavli Institute for Theoretical Physics, University of California, Santa Barbara, USA , 2014 年

02 月 12 日)

[6]Heev Ayade, Irwin Zaid, Daisuke Mizuno 「 Athermal Fluctuations of Probe Particles in Active Cytoskeletal Network」国際学会, KITP conference "Active Processes in Living and Nonliving Matter", 一般, 口頭発表 ( University of California, Santa Barbara, USA , 2014 年 02 月 10 日 )

[7]水野大介, 「生き物の非平衡揺らぎ・混みあい効果と力学特性」, 揺らぎと構造の協奏: 非平衡系における普遍法則の確率第一回領域研究会 (KKR ホテル熱海, 2013 年 12 月 25 日 12 月 27 日) 口頭発表

[8]西澤賢治, 藤原慶, 柳澤実穂, 水野大介, 「多様な高分子の混み合い効果が細胞内粘性へ及ぼす影響」, 第 3 回ソフトマター研究会 (首都大学東京, 2013 年 12 月 13 日)

[9]水野大介 (九大理) 「生き物の非平衡揺らぎの統計分布と力学特性」, 第 7 回物性科学領域横断研究会 (領域合同研究会) 口頭発表 (東京大学・武田ホール 2013 年 12 月 1 日)

[10]栗原喬, 有留真人, 水野大介 「高分子ゲルの広帯域マイクロレオロジー」, 日本物理学会第 119 回九州支部例会 (久留米工業大学, 2013 年 11 月 30 日) 口頭発表

[11]有留真人, 栗原喬, Heev Ayade, Irwin Zaid, 水野大介 「遊走バクテリア懸濁液中における非平衡揺らぎの統計分布」, 日本物理学会第 119 回九州支部例会 (久留米工業大学, 2013 年 11 月 30 日) 口頭発表

[12]西澤賢治, 藤原慶, 柳澤実穂, 水野大介, 「細胞内の力学環境に対する分子混み合い効果」 "Molecular crowding effects on intracellular mechanical environments", 日本生物物理学会 2013 年会 (京都国際会議場, 2013 年 10 月 29 日)

[13]Zaid Irwin, Ayade Heev, Yeomans Julia, Mizuno Daisuke, 「Athermal Fluctuations of Probe Particles in Active Cytoskeletal Networks」第 51 回日本生物物理学会年会 The 51st Annual Meeting of the BSJ, poster, (京都、アネックスホール, 2013/10/28 )

[14]水野 大介 1, Villaruz Lara 1, 中益 朗子 1, 池辺 詠美 1, Head David 2 「 nonlinear stress propagation, anisotropic stiffening, and nonaffine relaxations in cytoskeletal networks」第 51 回日本生物物理学会年会 The 51st Annual Meeting of the BSJ, poster, (京都、アネックスホール, 2013/10/28 )

[15]Daisuke Mizuno, 「Levy statistics and dynamics in active cytoskeletons」国際, 15th SPVM National Physics Conference in

Davao, 招待, 講演, (Davao City, Philippines, 2013年10月26日)

[16] Daisuke Mizuno, 「Levy statistics and dynamics in active cytoskeletons」国際, 2013 SPP Physics Congress, 招待, 講演, (University of San Carlos, Cebu city, Philippines, 2013年10月24日)

[17] 西澤賢治, 藤原慶, 柳澤実穂, 水野大介, 「細胞内マイクロレオロジーに対する分子混み合い効果」, 日本物理学会 2013 年秋大会 (徳島大学, 2013年9月25日)

[18] 西澤賢治, 藤原慶, 柳澤実穂, 水野大介, “Microrheology study of crowding effects on cell mechanics”, International Soft Matter Conference, (ローマ大, 2013年9月18日).

[19] Heev Ayade, Irwin Zaid, Daisuke Mizuno, 「Levy statistics and dynamics in active cytoskeletons」国際学会, International Soft Matter Conference, poster (Rome Italy, 2013年09月17日)

[20] 水野大介 「マイクロレオロジーを用いた非平衡系(生き物)の力学計測」, ミクロからマクロへ階層を超える秩序形成のロジック夏合宿研究会(淡路夢舞台国際会議場, 2013年8月26日 28日)

[21] 水野大介, 「生体ソフトマターの非平衡力学計測システムの開発」, 2013 旭硝子財団助成研究発表会(ホテルグランドヒル市ヶ谷, 2013年7月29日)

[22] Daisuke Mizuno, 「Levy statistics and dynamics in active cytoskeletons」国際, 研究会, Taiwan International Workshop on Biological Physics and Complex Systems (BioComplex-Taiwan-2013), (national Taiwan University, 2013年07月19日)

[23] Rigidity sensing and active cytoskeleton (invited): Daisuke Mizuno Regional Bio-Soft Matter Workshop-2011, National Taiwan University, Taipei, 2013 July 18

[24] 西澤賢治, 藤原慶, Marcel Bremerich, 柳澤実穂, 水野大介, “Glass-like behavior in cells”, 7th Mini-Symposium on Liquids, (九州大学, 2013年7月6日)

[25] 水野大介 「細胞集団が形成する組織の非線形・非平衡メカニクスと自発生成力の観測」, ミクロからマクロへ階層を超える秩序形成のロジック 2013 年度班会議(淡路夢舞台国際会議場, 2013年6月12日 14日)

[26] 西澤賢治, 藤原慶, 柳澤実穂, 水野大介, 「マイクロレオロジーを用いた細胞内部の力学特性の研究~分子の混み合い効果~」, 第一回西日本非平衡ミニシンポジウム, (九州大学, 2013年5月31日)

[27] Feedback-enhanced Microrheology : HEEV AYADE, MARCEL BREMERICH, HIROSHI ARIMATSU, DAISUKE MIZUNO APS March meeting 2013, Baltimore, Maryland, USA, 2013 March 20

[28] Nonlinear force propagation, anisotropic stiffening and non-affine relaxation in a model cytoskeleton : D. Mizuno APS March meeting 2013, Baltimore, Maryland, USA, 2013 March 20

[29] Athermal Fluctuations of Probe Particles in Active Cytoskeletal Networks : HEEV AYADE, IRWIN ZAID, DAISUKE MIZUNO APS March meeting 2013, Baltimore, Maryland, USA, 2013 March 20

[30] Nonlinear force propagation, anisotropic stiffening and non-affine relaxation in a model cytoskeleton : D. Mizuno Self-organization and Emergent Dynamics in Active Soft Matter Kyoto, Japan, Feb. 18(Mon.) - 20(Wed.), 2013

[31] マイクロレオロジーを活用した塗膜構造形成過程の理解: 水野大介 平成 24 年度先端膜工学研究推進機構春季講演会、神戸大学、2013 3・5

[32] フィードバック増強 active/passive マイクロレオロジーによる細胞骨格の力学計測: Marcel Bremerich, 有松寛, 水野大介 第 118 回日本物理学会九州支部例会、2012 年 12 月 8 日

[33] 広帯域マイクロレオロジーにより観測される細胞骨格の非線形かつ異方的かつ非アファインな力学応答: 水野大介, David Head 第 118 回日本物理学会九州支部例会、琉球大学 2012 年 12 月 8 日

[34] Athermal Fluctuations of Different Probe Sizes in Active Cytoskeletal Networks : Heev Ayade, Irwin Zaid, 山本匠, 豊田聖啓, Peijuan Zhang, Julia Yeomans, 水野大介 第 118 回日本物理学会九州支部例会、2012 年 12 月 8 日

[35] 揺動散逸定理を破る非平衡揺らぎの時空間構造(招待講演): 水野大介 第 17 回久保記念シンポジウム「ゆらぎのなかの構造」東京、2012 年 10 月 6 日

[36] 力生成する細胞(骨格)が示す非平衡揺らぎの統計分布(招待講演): 水野大介 第 2 回ソフトマター研究会, 福岡, 2012 年 9 月 26 日

[37]AFM Probing Opioid Signalosome on Neuroblastoma : Lara Villaruz, Junhua Li, Catherine Tardin, Daisuke Mizuno  
第 50 回日本生物物理学会年会、名古屋大学、2012 年 9 月 24 日

[38]Non-Gauss athermal fluctuations in active cytoskeletons (invited) : D. Mizuno  
The 50th Annual Meeting of the BSJ, Symposium "Living matter far from equilibrium: from DNA to cytoskeletons and cells" Nagoya, Japan, 2012 年 9 月 23 日 .

[39]Feedback-enhanced active-passive microrheology in cells : 有松寛, Bremerich Marcel, 水野大介, Ayade Heev, Zhang Peijuan  
第 50 回日本生物物理学会年会、名古屋大学、2012 年 9 月 23 日

[40]Athermal Fluctuations in Active Cytoskeletal Networks Follow Truncated Levy Distribution: Ayade Heev, 山本匠, 水野大介  
第 50 回日本生物物理学会年会、名古屋大学、2012 年 9 月 23 日

[41]Force transmission and anisotropic stiffening of reconstituted cytoskeletons: Head David, 池辺詠美, 中益朗子, Zhang Peijuan, 安藤祥司, 水野大介, 第 50 回日本生物物理学会年会、名古屋大学、2012 年 9 月 22 日

[42]Anisotropic stiffening of cytoskeletons by local force transmission : D. Mizuno  
Physcell 2012, Hyeres, France, Sep. 2-8, 2012

[43]Non-Gauss a-thermal fluctuations in active cytoskeletons (invited) : D. Mizuno  
Biological & Pharmaceutical Complex Fluids: New Trends in Characterizing Microstructure, Interactions & Properties An ECI Conference, Tomar, Portugal, 2012 年 8 月 1 日 .

[44]細胞(骨格)の非平衡揺らぎと非線形かつ異方的かつ非 affine な力学応答: 水野大介, 第 2 回ソフトな物工の未来を考える会、かずさアカデミアホール 千葉 2012.7.7

[45]AFM probing opioid signalosome on neuroblastoma : Lara Gay M. Villaruz , Catherine Tardin, Daisuke Mizuno  
日本物理学会 第 67 回年次大会 関西学院大学 2012 年 3 月 27 日

[46]Dynamic behavior of non-equilibrium mechanics in cell models: Peijuan Zhang Heev Ayade, Daisuke Mizuno, 日本物理学会 第 67 回年次大会、関西学院大学 2012 年 3 月 26 日

[47]Thermal and Athermal Fluctuations in

an Active Gel: Heev L. Ayade , Peijuan Zhang , Toshihiro Toyota , Irwin M. ZaidA , Julia YeomansA and Daisuke Mizuno  
日本物理学会 第 67 回年次大会 関西学院大学 2012 年 3 月 25 日

[48]ビメンチン細胞骨格の非線形かつ異方的な力学応答: David A. Head, 池辺詠美, 中益朗子, Peijuan Zhang, 木下英, 安藤祥司, 水野大介, 日本物理学会 第 67 回年次大会、関西学院大学 2012 年 3 月 25 日

[49]The thermal and athermal fluctuations in active gel: Heev Ayade, Peijuan Zhang, 豊田聖啓, 水野大介  
第 117 回日本物理学会九州支部例会、佐賀大学 2011 年 12 月 3 日

[50]非熱的に駆動された細胞モデルの非平衡レオロジー: Peijuan Zhang, Heev Ayade, 水野大介  
第 117 回日本物理学会九州支部例会佐賀大学 2011 年 12 月 3 日

[51]AFM probing opioid signalosome on neuroblastoma: Lara Gay M. Villaruz , Catherine TardinA, Daisuke Mizuno  
第 117 回日本物理学会九州支部例会佐賀大学 2011 年 12 月 3 日

[52]外力下における vimentin ネットワークのマイクロレオロジー: 張通, Peijuan Zhang, 木下英, 安藤祥司, 水野大介  
第 117 回日本物理学会九州支部例会佐賀大学 2011 年 12 月 3 日

[53]Mechano-sensing and active cytoskeleton (invited): Daisuke Mizuno  
5TH SICBM 2011, Shanghai, China, 2011 11/6

[54]Non-Gaussian athermal fluctuations in active gels: Daisuke Mizuno  
17th IUPAB International Biophysics Congress (17th IBC), Beijing, China, 2 nov. 2011

[55]Exploring the physical calibration mechanism for cellular mechano-sensing: Daisuke Mizuno  
17th IUPAB International Biophysics Congress (17th IBC), Beijing, China, 31 Oct, 2011

〔その他〕  
ホームページ等  
<http://sleipnir.sci.kyushu-u.ac.jp/mizuno/index.html>

6. 研究組織  
(1) 研究代表者  
水野 大介 (MIZUNO, DAISUKE)  
九州大学・大学院理学研究院・准教授

研究者番号 : 30452741