

”Self-organization and Dynamics of Active Matter”¹

研究会の私的会議録、雑感、その他

竹内一将² 東京大学 理学系研究科物理学専攻

及川典子³ Max Planck Institute for Dynamics and Self-organization, Göttingen, Germany

稲垣紫緒⁴ 京都大学 理学研究科物理学・宇宙物理学専攻

坂上貴洋⁵ 九州大学 理学研究院物理学部門

和田浩史⁶ 京都大学 基礎物理学研究所

(2009年10月1日受理)

— 今年の1月から2月にかけてパリの Henri Poincare 研究所において、約一ヶ月にわたり”Self-organization and Dynamics of Active Matter”と銘打った長期研究会が開かれた。研究会全体は3週間にわたる滞在型のレクチャー期間（ウィンタースクール的な形式）とそれに引き続く約一週間の通常形式の研究会とで構成されていた。レクチャーを受け持ったのは統計物理学およびソフトマター物理分野における4名の著名な研究者である。ワークショップではアクティブマター研究をとりまく様々な分野において一線で活躍する研究者たちの約30の研究報告（実験、観測、理論および計算機シミュレーション）がなされた。しかしそもそも”Active matter”とはなんだろうか？この記事はそのような疑問をもたれた読者の皆さんをターゲットとしている。非平衡物理、ソフトマター研究の新たなブランチとして欧米を中心に急速に進展しているこの分野の雰囲気を紹介しようというのが企画の狙いである。研究会に参加した4人の若手日本人の研究者（坂上、稲垣、及川、竹内）に各自の印象に残った講演内容を中心にして、研究会の感想や意見を自由に記述していただいた。彼らの目を通してみたアクティブマター研究の最前線からこの分野の魅力と活気を感じとっていただければ、と思う。

はじめに

ソフトマター、ハードマターあるいはダークマターなどは今ではよく聞く業界用語ですが、アクティブマターというのはどうも耳慣れない用語かもしれません。そこで、まずは誤解を恐れずに

¹この原稿は今年1月から2月にかけてパリのボアンカレ研究所で開催された研究会”Self-organization and dynamics of active matter”の「感想記」である。編集部から若手日本人の参加者4人をお願いしてそれぞれの研究会報告および雑感を執筆していただいた。

²E-mail:kazumasa@daisy.phys.s.u-tokyo.ac.jp

³E-mail:noriko.oikawa@ds.mpg.de

⁴E-mail:inagaki@chem.scphys.kyoto-u.ac.jp

⁵E-mail:sakaue@phys.kyushu-u.ac.jp

⁶E-mail:hwada@yukawa.kyoto-u.ac.jp

いうならば、その理由はこれまでの物理学がもっぱらアクティブマターでないものだけを注意深く選んで研究してきたからなのです。

ひとまずアクティブマターというと、漠然となんらかの意味でエネルギーを消費して運動するすべての媒体やその集団およびそれらのしめす現象のことでと解釈しておきましょう。よくよく考えると、我々がふだん目にしているありふれた現象の多くがこれに当てはまりそうです。いくつか身近な例を挙げてみます。水族館に行くと、鯛の集団が巨大な円柱を形成して一方向に回転する様子を見ることが出来ます。魚類に限らず、昆虫類、鳥類、それからほ乳類の集団運動などは枚挙にいとまがありません。動物番組好きのひとならいろいろ思い浮かぶかもしれませんが、ひと例外ではありません。渋谷のスクランブル交差点でのひとの流れのダイナミクスというのは典型例のひとつといえます。しかし、一体なぜあんな整然とした集団運動やパターンが生じるのでしょうか [1]。そう問われると、じつに答えに窮します。ペースメーカーがいるのでしょうか、いないとしたらコヒーレントな協同運動を自発的に生み出す要素間の相互作用とはどんなものでしょうか [2]。集団現象を脳においても、個々の運動のメカニズムにも興味深い問題が沢山あります [3, 4]。魚はどうやって水中を泳ぐのか、ハチのホバーリングのメカニズムは？へびはどうして地面を進むのか？などなど [5]。これらはすべて古くから流体力学や機械工学における重要な研究課題です [6]。

さらにはミクロンスケールの生命現象のほうに視点を移してみます。たとえば我々が指先をけがすると、傷口を塞ぐために多数の細胞が傷口めがけて集団的に運動します。そのダイナミクスはどのように特徴づけられるのでしょうか。がん細胞は活発に動き回り、他の器官や組織へと転移します。その運動のメカニズムは何なのでしょう。さらには、個々の細胞内ではたくさんの分子モーターといわれるタンパク質たちが協同的に動き回っています。これらすべての運動のエネルギー源は ATP といわれる化学物質の加水分解から取り出されます。ナノスケールで分子モーター 1 個が動くメカニズム、あるいはミクロンスケールで細胞 1 個が動くメカニズム、などは生物物理の最も重要な問題であり、世界中で熾烈な研究競争が行われています。毎年 Nature や Science に掲載される論文の多さをみてもその重要性和競争の激しさがうかがいしれると思います。しかしそれらの要素間の相互作用や協同的なふるまいのメカニズムに関しては研究すべきことがさらに数多く残されているのではないかと思います。おおざっぱにいうと、生物のクラスやスケールを問わず、その生命活動を維持する分子から細胞レベルのダイナミクスはアクティブマター研究がターゲットとするもっとも主要なテーマのひとつです。

生き物を離れてもアクティブマターの例は数多くあります。例えば細かなガラスビーズの集まりを容器に入れて加振すると、加振の周波数や振幅に応じて実に多様で美しくかつ興味深い時空間パターンが出現します [7]。パターンを特徴づける長さスケールは粉体の粒径の何十倍にもなり、コヒーレントな協同運動が自発的に励起されていることを示しています。また各粒子の運動に着目すれば、異常拡散や中心極限定理の破れなど、熱平衡近傍の粒子集団の統計力学とはまっ

たく異なる性質が観測されます [8]。もっともこのような系が熱平衡とはまったく異質の統計を示すこと自体はある意味で当然の結果かもしれません。しかし、ではどのようなメカニズムが系の強い非ガウス性を特徴づけるのでしょうか。これはたいへんに難しくまた興味深い問題のように思われます。

アクティブマターとひとくくりされるこのような物質 / 現象群が、どうやって物理研究の枠組みにのっかるのか、ちょっと門外漢には想像もつかないかもしれません。しかしこれまでのソフトマターや生物物理の研究が証明している通り、これらの現象の多くには非平衡ソフトマターとしての側面があります。その意味でアクティブマターの研究は、これまでのソフトマターあるいは非線形物理の自然な延長線上にあるかもしれません。とはいえ「かくかくしかじかの手続きにしたがって計算すればよい」というような理論的な処方箋があるわけではありませんから、多種多様な現象から問題の本質的なところだけをうまく切り取って、適切なスケールで適切な記述にのせる、あるいは対象を選び実験系をデザインするところに研究者のセンスと腕が問われます。そして具体的な例をひとつずつ深く理解するという作業をじゅうぶんに積み重ねていくと、やがてそれらを見通す普遍的な考え方やもの見方、あるいは概念、がついには浮かびあがってくるのではないかと目論んでいるのです。現在の非平衡統計力学の研究では、たとえば粉体のように熱平衡という状態そのものがあいまいな系に対しても、そのマクロな動的状態を構成要素間の「微視的」な力学法則から特徴づけることがひとつの最終的な目標になると思います [9]。多種多様なアクティブマターをひとつずつ深く理解しようという作業は、やがて熱平衡状態を参照しない非平衡統計力学の枠組みを整備するための重要なベンチマークを提供することになると期待されます。そのような研究の現場の雰囲気以下に生き活きと描かれていると思いますので、ぜひご一読ください。(和田)

”Statistical Physics of Active Matter”

1st-week Lecture —

”Fish shoals, bacterial swarms, biofilaments, and granular flocks”

by Sriram Ramaswamy, Indian Institute of Science, Bangalore, India

この講義は、連続講義の一番初めということもあって、まずアクティブマターの定義から始まり、主に棒状の自己推進粒子 (self-propelled particles) の基盤上やバルク中におけるふるまいをどのように理論的に記述することができるかということが論じられた [10, 11]。具体的にはまず、高密度領域における粒子の配向を表現するために液晶のネマチック相で使われる秩序変数

$$Q_{\alpha\beta} = \langle n_{\alpha}n_{\beta} - \frac{1}{d}\delta_{\alpha\beta} \rangle, \quad (1)$$

を導入する： d は空間次元である。すると液晶の弾性論および流体力学とのアナロジーから方向秩序変数 $Q_{\alpha\beta}$ が満たすべき 発展方程式が

$$\frac{\partial Q}{\partial t} = -\frac{1}{\tau}Q + D\nabla^2 Q + \lambda_0 A \quad (2)$$

のように導かれる (τ : 緩和時間、 D : 平衡での拡散係数、 λ_0 : 流れの整列に関する現象論的パラメータ、 A : 対角化された歪速度テンソル)。これと粒子数密度および運動量の保存則をあわせて、

$$\begin{aligned} \frac{\partial c}{\partial t} &= -\nabla \cdot \mathbf{j} \\ m \frac{\partial \mathbf{j}}{\partial t} &= -\Gamma \mathbf{v} - \nabla \cdot \boldsymbol{\sigma} + f_R = -\Gamma \mathbf{v} - w_o \nabla c - w_1 \nabla \cdot (Qc) + f_R \end{aligned}$$

のように、基板上的ネマチックなアクティブ粒子に対する流体力学方程式のセットが得られる (m : 粒子の質量、 c : 粒子数密度、 $\mathbf{j} = c\mathbf{v}$: 粒子数密度流れ、 Γ : 基板と粒子の間の摩擦係数、 $\boldsymbol{\sigma}$: ストレステンソル、 f_R : 揺動力)。この方程式系を解析することで、二次元においては密度ゆらぎが平均密度に比例するという巨大密度ゆらぎ (giant density fluctuations) の存在が予言された。いうまでもなく熱平衡近傍の液晶流体においてはこのような異常なゆらぎは存在せず、この巨大密度揺らぎは アクティブ流体 (active fluid) に自発的に出現する協同運動を特徴づける著しい性質である。また、流体力学的な速度場は全体で 0 にもかかわらず、粒子速度の自己相関が時間 t の $-d/2$ 乗で減衰するロングタイムテール (long time tail) を持つことも予言された (d は空間次元)。通常の平衡状態にある流体では、このようなロングタイムテールが存在することはよく知られているが、これは運動量の保存が支配的な場合である。摩擦のある基板上的空間に閉じ込められたアクティブ粒子のような場合には、このような運動量保存は成り立たないにもかかわらず、平衡系と同じべきでロングタイムテールが存在する理由は自明ではない。これらの予言はアメーバ細胞の集団や粉体振動層など、幅広いアクティブ粒子系に対して、実際に実験で検証可能であるという点で非常に興味深い [8]。(稲垣)

2nd week Lecture —

”Collective behavior of animals”

by John Toner, University of Oregon, U.S.A.

この講義ではまず、群れなどの集団運動の基本モデルとして有名な Vicsek モデル [2] が紹介され、強磁性体との比較が示された。Vicsek モデルとは、Vicsek が鳥の群れにおける鳥一個体の速度ベクトルを強磁性体におけるスピンになぞらえ、鳥の群れを非平衡な動的システムとして解析するために提案したものである。全ての鳥が平均でみな同じ方向に向かって移動している場合に、それを「強磁性」の相にあると見なした。具体的には、 i 番目の粒子 (鳥) の運動を

$$\theta_i(t+1) = \langle \theta_j(t) \rangle_n + \eta_i(t), \quad (3)$$

$$\mathbf{r}_i(t+1) = \mathbf{r}_i(t) + v_0(\cos \theta_i(t+1), \sin \theta_i(t+1)), \quad (4)$$

$$\langle \eta_i(t) \rangle = 0, \quad \langle \eta_i(t)\eta_j(t') \rangle = \Delta \delta_{ij} \delta_{tt'} \quad (5)$$

で定義する ($\theta_i(t)$: 時刻 t での i 番目の粒子の向き、 $r_i(t+1)$: 粒子の位置、 v_0 : 粒子の速度 (全粒子で同一)、 $\langle \rangle_n$: 近接する n 個の粒子の平均、 $\eta_i(t)$: 粒子の向きのゆらぎ)。Vicsek モデルにおいて、粒子の速度が 0 の極限で、もしも動くことができなかつた場合には、短距離相互作用で周りとの向きをそろえようとするというのはまさに 2 次元での平衡系 XY モデルに相当する。このとき、Mermin-Wagner の定理によって「短距離相互作用しかない 2 次元以下の系は、有限温度で自発的に連続対称性は破れない」ことになっている。ひとたび、粒子が空間的自由度を与えられたときに、系は非平衡となり自発的な対称性の破れも許されることになる。彼らは、以下の連続の運動方程式から出発し [12]、

$$\partial_t \mathbf{v} + (\mathbf{v} \cdot \nabla) \mathbf{v} = \alpha \mathbf{v} - \beta |\mathbf{v}|^2 \mathbf{v} - \nabla P + D_L \nabla (\nabla \cdot \mathbf{v}) + D_1 \nabla^2 \mathbf{v} + D_2 (\mathbf{v} \cdot \nabla)^2 \mathbf{v} + \mathbf{f} \quad (6)$$

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \nabla \cdot (\mathbf{v} \rho) = 0 \quad (7)$$

これらを線形化して臨界指数を求めた。(ここで、 D_L, D_1, D_2 : 拡散係数、 α : $\alpha > 0$ で秩序相、 $\alpha < 0$ で無秩序相、 \mathbf{f} : ガウシアンランダムノイズである。 α と β の項は、秩序相において、ローカルな速度ベクトル \mathbf{v} を $\sqrt{\alpha/\beta}$ にしている。) また、非線形な摂動に対して線形化された流体力学方程式は破綻してしまうが、2 次元においては線形化を経ずに厳密な臨界指数を求めることができた。さらに動的繰りこみ群を用いて、システムサイズ無限大において進行方向に垂直な速度成分の平均二乗根が有限値をとることから、長距離秩序 (Long-range order) が安定に実現することを示した。また、彼らは秩序相のほかに、ネマチック相、無秩序相についても理論的解析を行っている。しかし、鳥の群れの強磁性体との類似からも見られるように、柔らかい凝縮物質の物理 (soft condensed matter physics) で見られているほかの多くの相も鳥の群れにおいて見られる可能性がある。このような多くの可能性を秘めているという点で、この群れの物理は今後も興味深い問題の一つである。(稲垣)

1 月 5 日から 2 月 6 日まであった「Statistical Physics of Active Matter」の thematic month の期間中、講義は全部で 4 つの講義があったが、それぞれの講義が 3 日か 4 日、1 日 1 時間半ずつ行われた。1 日の予定は 1 時間半の講義とそのあとのコーヒブレイクだけ、という、とても余裕のある構成になっていて、さすがフランスだな、と感心した。日本で会議があると、休憩もそこそこでタイトなプログラムになっていることが多いが、気さくな会話から研究の話までする余裕があるというのはとても貴重な。残念に思ったことがあるとすれば、講義での講師が共同研究者としてお互いにかなり絡んでいるような人選だったので、逆にある特定のグループの研究に講義の内容が偏っていた感が否めない。しかし、アクティブマターという新しい分野が急激に多くの関心を集め、精力的に研究されているときに、タイムリーに滞在型、という形でその分野を盛り上げていく、という意味で、この会議は非常に意義深いものだったと思う。また、thematic month の期間中は、参加者には個別のオフィスが提供され、生活で不便があれば秘書さんが親切に対応してくれるなど、Institut Henri Poincare の長期滞在のためのサポートシステムは大変素晴らしかった。今年は基研 (京大) で「Frontiers in Nonequilibrium Physics」なる滞在型の会議が開催

されるが、日本でもこのような滞在型の会議がもっと積極的に開かれるようになってほしいと願う。(稲垣)

上記以外の話題については、詳しくは講義ノート/スライドがオンラインで公開されているので、興味のある方は参考にされたい:

講義ノート/スライド: <http://www.lptl.jussieu.fr/user/voiturie/active>

3rd week Lecture —

Self-organization of the cytoskeleton

by K. Kruse, University of Saarland, Germany

& by F. Jülicher, Max-Planck-Institute for the Physics of Complex Systems, Germany

会議の第3週目に行われた講義の題目は Self-organization of the cytoskeleton であった。題目からわかるように、active matter の中でも、特に細胞骨格に焦点をあて、生体細胞内においてみられる様々な興味深い非平衡現象の紹介が行われた。それらを如何に物理学の視点から捉え、記述することが出来るかということが講義の主題である。講義は、前、後半の二部から成り、前半は Collective phenomena in the cytoskeleton、後半は Active processes in cells and tissues という題目で、講師はそれぞれ K. Kruse と F. Jülicher であった。以下、講義の雰囲気、内容を簡単にではあるが順番に見ていく。

0.1 Collective phenomena in the cytoskeleton

能動的ゲルとしての細胞骨格 細胞骨格 (cytoskeleton) とは、アクチンやマイクロチューブルを代表とする硬くてフィラメント状のタンパク質による形成されるゲル状の網目構造であり、細胞の形状維持や力学応答に本質的に重要である他、様々な動的機能においても関与している。細胞骨格における能動的過程として、まず、ミオシンのような分子モーターによる力の発生が挙げられる。また、アクチンやチューブリンのフィラメントは、方端においてモノマーを取り込み伸長し、他方の端においてはモノマーを脱離することにより (threadmilling)、動的に長さを制御し、“移動”することが出来る。どちらも ATP の加水分解において生じる化学エネルギーを消費することにより起こる過程であり、これらの要素のために、細胞骨格は通常の受動的なゲル (passive gel) と異なり能動的なゲル (active gel) としての挙動を示す。

細胞骨格に見られる能動的振舞いの例 細胞運動についての現象はたくさん知られている。観測技術の発達もあり、実際の細胞中においても、in vitro 実験においても、きれいな動画を見ることが可能になってきている。ここでは、動画を見ながら、細胞分裂期における紡錘体 (spindle) の振動、筋線維における自発的収縮波、(細胞骨格の) リング収縮、細胞の移動 (crawling) といった現象が紹介され、それらを如何にモデル化していくかが講義された [13, 14, 15, 16, 17]。それぞ

れの現象において、役者とその役割は分子生物学的に大方同定されているので、それらの知見を用いてミニマムモデルを構築しようというのが基本姿勢である。例えば、spindle oscillation の場合 [13] には、紡錘体の正体は極 (spindle poles) から放射状に伸びたマイクロチューブルであり、その polymerization, depolymerization (threadmilling) は、紡錘体自身のポジショニングに影響する。マイクロチューブルは極めて硬い棒状分子のために、曲げ弾性による復元力は絶大である。また、マイクロチューブルの一端は細胞の表皮に内側から接触しているが、ここにおいて分子モーターがマイクロチューブルと相互作用し、力を及ぼしているということも、実験的にわかってきている。紡錘体の極の位置 (z) に対する式を摩擦係数 ξ 、復元力のスティフネス k とモーターによる力 G を用いて

$$\xi dz/dt = -kz + G \quad (8)$$

のように書き、能動的振舞いについての系の詳細な知見は G の項に含める。例えば、モーターは確率的にマイクロチューブルに結合し、負荷が掛った状態でマイクロチューブル上を能動的に動いていく。この時の負荷と速度の間には関係がある。そのうちに確率的に離脱する。これらの事情を実験的に知られる知見に基づき、出来るだけ簡単な形でモデルに含め、分岐解析を行い、紡錘体振動は、表皮における動力源 (モーター) の数が臨界値を超えることによる生ずる supercritical な Hopf 分岐であると結論。また、モデルの解析は、モーターがマイクロチューブルから離脱する時のレートが負荷に依存するということが本質的に重要であるということを示唆している。細胞内において見られる非常に面白い動的現象であるが、その生物学的な意義については未だにはっきりとはわかっていないようである。

0.2 Active processes in cells and tissues

線形非平衡熱力学の復習 莫大な構成要素から成る系の巨視的な振る舞いを記述するのに、ミクロな基礎方程式から愚直に取り組むのは通常とても大変で、実際、多くの場合、現実的には不可能である。このような場合に保存則や自発的対称性の破れに由来する時間的にゆっくりと変動する変数を切り出し、それらグロス変数の満たす方程式を解析するというのが、物理学における常道手段である。長時間、長波長スケールに着目した流体力学的記述の有用性は、これまでの臨界現象、相転移の研究において実証されており、同様の姿勢で細胞骨格系の振舞いを記述する一般的枠組みを構築しようという試みを紹介するのが、講義後半の主目的である [18]。

まず、準備体操も兼ねて、線形非平衡熱力学における flux と generalized force との関係、それを用いたエントロピー生成率などの基本事項についての復習から講義を始め、分子モーターにおける chemo-mechanical coupling や一成分単純流体における構成方程式などを例に、自由エネルギーの変化率の表式から、如何にして線形の force-flux 関係を得るかを解説。

Active polar gel 最初にも書いたように、細胞骨格は大ざっぱにみれば、ドロドロとして粘性の高いゲル様物質である。その主要な構成要素であるアクチン、マイクロチューブルなどの生体

高分子は非常に剛直なフィラメント状分子であり、一つ一つのフィラメントには向きがある（両端が異なる）。異方的（剛直なフィラメント）な要素がひしめき合えば、角度方向の対称性が低下した液晶状態が実現するが、今の場合には個々の要素は向きを持ったベクトルの対称性を有するので、その結果、ゲルは、polarization field \vec{p} により特徴づけられる polar gel として記述される。さて、polar gel の流体力学的記述については、液晶分野においてよく研究されてきている。これに ATP の加水分解によるエネルギー注入項をいれて、次の形の自由エネルギーを考える。

$$\mathcal{F} = \int dx^3 \left(\frac{1}{2} \rho \vec{v}^2 + f(\rho/m, p_\alpha, \partial_\alpha p_\beta) + n_{ATP} \Delta\mu \right) \quad (9)$$

ここで、右辺第一項、二項はそれぞれ運動エネルギー、polar gel の自由エネルギー密度であり、第三項にある n_{ATP} は ATP 分子濃度、 $\Delta\mu$ は、ATP とその加水分解物（ADP、リン酸）との化学ポテンシャル差を表す。式 (9) の解析から表 1 のような flux と generalized force の共役なペアを得る。ここで、 $\sigma_{\alpha\beta}$, $u_{\alpha\beta}$ は、応力、速度勾配テンソルのそれぞれ対称部分、 $h_\alpha = -\frac{\delta\mathcal{F}}{\delta p_\alpha}$ は分子場、 $r = \frac{\partial n_{ATP}}{\partial t}$ は、ATP 分子の消費率である。

パーマナントなクロスリンクはない場合を想定し、最も簡単なモデルを構築したいという狙いから、ダイナミクスの基本としては、Maxwell モデルを採用する。従って、polarization や、ATP による燃料項がないときのストレス緩和は、次式のようになる：

$$\left(1 + \tau \frac{D}{Dt} \right) \sigma_{\alpha\beta} = 2\eta u_{\alpha\beta} \quad (10)$$

ここで、ゲルの短時間挙動を特徴づける弾性係数を E として、粘弾性の緩和時間 τ と、シア粘性率 η は $\eta = E\tau$ と関係つく。また、 D/Dt は corotational derivative である。式 (10) は、表 1 の一行目の flux-force 関係を表現したものとなっているが、これを基に、 \vec{p} , $\Delta\mu$ がある場合に存在すべき二行目、三行目に対応する flux-force 関係を書く。この時、異なる自由度間の結合（非対角項）があり、それに応じて多数の現象論的な結合定数が必要となる。これらの構成方程式と力のバランスの式が active polar gel のダイナミクスの基本式となる。

表 1: Force-flux relation in active polar gel

flux	\leftrightarrow	force
$\sigma_{\alpha\beta}$	\leftrightarrow	$u_{\alpha\beta}$
$\frac{Dp_\alpha}{Dt}$	\leftrightarrow	h_α
r	\leftrightarrow	$\Delta\mu$

具体例 さて、結合項については、一般論の構築という立場から、有り得べきすべての項を書き下すが、その時、系の時間反転に対する対称性についての性質（flux の dissipative flux と reactive flux への分解）の考察と Onsager の相反関係の活用から、必要な結合定数の数を絞ることができる。とはいっても、得られた一般的な式は多数の現象論的結合定数を含み、複雑なものとなって

いる。講義では、二つの具体例をみた。第一の例では、二枚のプレートに挟まれた二次元的なゲルを考え、その場合に対応した簡略化した方程式と境界条件から、例えば、外的なストレスがなくても、ATPの加水分解により、系に自発的にシアフローが生み出されることを見た [19]。もう一つの例では、二次元系での液晶の欠陥を考え、化学エネルギーの項により、如何にして、非平衡定常の欠陥構造が生成されたり、異なる欠陥構造への転移が起きたりするかを見た [18]。

最終日には、active polar gel の視点から、基板上での細胞運動を考察した研究の紹介や、また、更なる展望として、細胞の集団を考え、組織の成長 (tissue growth) についての研究も紹介された。生物に見られる様々な動的現象が非平衡統計力学における一つの興味深い対象であるというのは、多くの人の同意するところであろう。国内の学会ではあまり聴き慣れないが、active matter として生物を捉え、細胞や組織のダイナミクス、機能を議論していこうという機運は、近年の観測技術の発展、定量的な実験データの集積とともに高まっているようであり、その雰囲気を感じられた。今回の講義にあった active polar gel の枠組みは、これまでに蓄積のあるゲルや液晶の理論を参照し、ATPによる化学エネルギーの効果を不可逆過程の熱力学の理論を基に自然な形で取り入れている。単に空間パターンを再現する数理モデリングとは異なり、応力や配向、ATP消費率など実測を基にしており、また、系の詳細によらない一般的枠組みであるという点が強調された。ここでは、個々の系の差異、詳細は現象論的パラメータに押し込められる。系の複雑さを反映し、多数のパラメータが存在する点は如何ともしがたいが、それらの性質のいくつかは、理論的にある程度の見積もりが可能であり、また、実験的にもアクセスが出来るようだ。その意味で、講義の前半部にあったように、分子モーターの確率的振舞いを明示的に含めたようなよりミクロなモデルからのアプローチは、相補的な役割を持つものと思われる。研究の動向や流行が国や地域によって異なっているのは当然のことかもしれないが、こと細胞運動のような物理学と生物学の境界領域については、欧米ではシステムティックな共同研究が行われており、日本国内よりもずっと活発な研究が行われているという印象を受けた。(坂上)

Workshop "Self-organization and dynamics of active matter", January 26-30, 2009, Paris

O. Dauchot : A tentative experiment of vibrated polar isomorphic particles as an active liquid model

集団運動は哺乳類からバクテリア、細胞内の分子モーターなど、あらゆるスケールで至る所に見られる現象である。近年、Vicsek モデル [2] に代表される基本モデルの数値計算・理論研究によって、自走粒子の集団運動が平衡系では見られない数々の特徴を示すことが明らかになり、その普遍的性質の理解に向けて、制御された構成要素・環境での実験が強く望まれている。本研究はそのような意識のもとで行われている実験であり、ゴム片を取り付けた真鍮円盤を垂直加振することで自走粒子を実現し、粉体的な散逸によって他の粒子や壁と相互作用している。これは粒子の非

等法性から協調的運動が生じる可能性を排している点で Narayan らの棒状粒子の垂直加振実験 [8] と相補的なものである。Dauchot らの実験は、講演題目にあるとおり現時点ではまだ予備的な段階ではあるが、個々の粒子の超拡散的な運動や粒子ペアの協調的な並進運動など、既に興味深い結果がいくつか得られている。今後の多粒子での実験結果が待ち望まれるところである。(竹内)

F. Ginelli : Giant density fluctuations and other out-of-equilibrium properties of active matter

集団運動の基本モデルである Vicsek モデル [2] は、自走粒子がノイズの影響を受けつつ周りと同方向を揃えようとするという極めて単純なものであるにもかかわらず、非平衡特有の様々な特徴的統計則を有することが注目を集めている。中でも特筆すべきは巨大密度揺らぎ (Giant density fluctuation) であり、集団運動相で、局所的な粒子密度 n の揺らぎ Δn が $\Delta n \sim n^\alpha (\alpha > 0.5)$ と、中心極限定理で期待される $\alpha = 0.5$ より異様に強くなる現象である。本研究は、Vicsek 型自走粒子の運動および相互作用における極性の有無や空間次元 d を変え、それぞれの状況での巨大密度揺らぎや相転移の様子を大規模数値計算により調べたものである [20]。その結果、運動および相互作用に極性がある場合は、2次元・3次元ともに $\alpha \approx 0.8$ となり、繰り込み群による結果 $\alpha = 4/5$ ($d = 2$)、 $\alpha = 23/30 \approx 0.76$ ($d = 3$) と一致した。また、運動および相互作用に極性がない場合は2次元で $\alpha = 1$ 、すなわち密度揺らぎが密度に比例する極めて強い揺らぎが実現し、Ramaswamy らによる流体力学的な解析 [11] の結果 $\alpha = \frac{1}{2} + \frac{1}{d}$ と一致している。巨大密度揺らぎは、メソスコピックレベルでの確率記述などまだまだ未知の部分が多く、本研究の数値的証拠から理論レベルでの理解が一層進むことが期待される。(竹内)

G. Grégoire : Comparison of kinetic approach and agent-based model of polar self-propelled particles

自走粒子の集団運動に伴う普遍的性質を調べる上で重要なステップとなるのが、モデルの振る舞いをメソスコピックレベルで有効に記述する確率偏微分方程式の確立である。このようなメソスコピック記述はこれまで保存則や対称性といった見地から現象論的に導入されてきたため (例えば [11, 12])、ミクロレベルでの根拠を持たず、Vicsek モデル [2] などの微視的モデルとの対応も不明瞭であった。それに対し、本研究では微視的モデルから Boltzmann 方程式による運動論的アプローチによって、希薄極限での流体力学的方程式の導出を行っている [21]。これは Toner らにより導入された現象論的方程式 [12] とも合い、これまでの現象論的アプローチに微視的根拠を与えるものである。この研究は集団運動のメソスコピック記述への重要な一歩であり、揺らぎが強く関与する高密度領域で有効な確率記述の導出が強く望まれている。(竹内)

Y. Kafri : Finding a target on DNA with speed and stability

遺伝子発現が正常に機能するためには、調節タンパク質がDNA上のターゲット配列を素早く見つけ、そこに強く結合する必要がある。しかし、ターゲット配列と強く結合するタンパク質は、それと似た配列にも長時間トラップされてしまうためターゲットに素早く辿り着くことはできない、いわゆる speed-stability paradox が問題とされてきた。Kafriらは、調節タンパク質がDNA上を拡散する際にDNAと弱く結合する探索モードと強く結合する認識モードの2状態を取り得るとするモデル [22] を数値的ないし理論的に取り扱い、調節タンパク質は、先行研究で調べられてきた平均探索時間より典型的に遥かに短い時間でターゲットを見つけられることを示した [23]。この効果は複数の調節タンパク質が探索にあたる際には一層顕著になり、またDNAがもつ不均一性を考慮に入れても損なわれないことから、speed-stability paradox を解決するメカニズムと期待される。実験的検証が待たれるところである。(竹内)

J. Kurchan : Reversibility in hydrodynamic echo experiments

近年 Pine と Gollub らは、高密度の懸濁液にシアをかけると、Reynolds 数が小さく可逆的運動が期待される状況であってもある閾値以上の歪みで運動が不可逆になることを実験的に発見し [24]、その可逆-不可逆転移の起源や性質が活発に議論されている。Corté らは不可逆性が粒子接触による非流体的(従って不可逆的)相互作用に起因すると考え、可逆-不可逆転移を一種のパーコレーション的な動的相転移として説明した [25]。これに対し、Kurchan らによる本研究では、系に内在するノイズがカオスで増幅されることで不可逆性が生じるとする [26]。シア下の粒子運動の最大 Lyapunov 数を λ とすると、粒子が受ける微小な揺らぎは $T \approx \lambda^{-1}$ の時間で有意な大きさに増幅され、初期条件の情報が失われるため、歪みが大きくシアをかける時間が T より長いと運動が不可逆になる、というわけである。このシナリオでは明確な転移点は存在せず、Corté らの描像と対照的であるが、拡散係数などで実験やシミュレーションと定性的に近い振る舞いも見られる。Pine、Gollub らの実験では臨界性が見られている [25] ため Corté らの提唱する動的相転移が関与していると思われるが、一般には2つの不可逆性が競合あるいは混合する場合も考えられ、可逆-不可逆転移の解析には注意を要することを本研究は示唆している。(竹内)

D. Marenduzzo : Non-equilibrium phase transitions in active fluids: a numerical investigation

本研究では、バクテリアの集団運動に代表される「アクティブ流体」を記述する連続体方程式を数値的に解くことで、集団運動相の発現する条件を調べている。バクテリアの一種、*B. subtilis* などが示す生物対流に対しては、速度場と液晶的なオーダーパラメータの流体力学的方程式にアクティブ流体の伸縮性による相互作用を導入することで、対流の起こるアクティブ相と静的なパッシブ相が出現する [27]。また、重力場中のバクテリア増殖に関しては、密度場の拡散方程式に重力による堆積項と logistic モデル的な増殖項、そして揺らぎを入れることで、アクティブ粒

子が沈殿・堆積する相と一様分布する相が現れる [28]。このようなアプローチは、一般的な連続体方程式にアクティブマターの特定の性質を加えることで意外に広範な現象を説明できる可能性を示唆するものであり、興味深い研究と言えよう。(竹内)

G. Theraulaz : Collective animal behavior

アリ *M. sancta* は死骸を発見するとそれを集積し、クラスターを形成するという習性をもつ。本研究はそのダイナミクスを実験的に測定し、クラスター形成過程が、まず小規模クラスターが多数形成されたのち、大きいものは自己触媒的により大きく成長していき、小さなクラスターは死骸が持ち去られて消えていくという2つのプロセスから成ることを示した。前者はアリが死骸を集めるべく持ち運ぶという局所的な活性化プロセスで、後者はクラスター外の死骸数が全体的に減っていくという大域的な抑制プロセスであることを考えると、これはまさに Turing 的なパターン形成であり、実際に反応拡散型のモデルで実験と良い一致が得られている。この結果は、単に Turing パターンが自然界に偏在することの一例であるだけでなく、反応拡散モデルをなす各項が実験的に測定可能な貴重な現象である [29]。(竹内)

F. MacKintosh : Non-equilibrium activity in cytoskeletal networks in vitro and in vivo

ネットワーク構造をもつ高分子からなるゲルの中に、その高分子と相互作用しながら特定の化学反応のエネルギーをネットワーク鎖の力学的運動に変換するモーターたんぱく質を加えると、その運動によって新たな揺らぎが生じることが予想される。著者らはこれまでに、アクチン繊維ネットワークと、その収縮を引き起こすモーターたんぱく質であるミオシンを混ぜたゲルを用いて、モーターたんぱく質に起因する揺らぎの特性を調べてきた。ここでモーターたんぱく質を加えたゲルをアクティブゲル、加えていないゲルをノンアクティブゲルと呼ぶ。本研究では、動的粘弾性測定によりゲルの粘性率を求め、またゲル中に入れたプローブ粒子の位置から揺らぎのスペクトルを求めて、両者の間の揺動散逸定理が成立するか否かについて検証を行った。その結果ノンアクティブゲルの場合には揺動散逸定理に従う結果が得られたが、アクティブゲルでは低周波数領域で揺らぎが大きくなり、アクティブゲルに熱揺らぎ以外の揺らぎが存在していることが示された [30]。本研究ではこの新たな揺らぎを作り出しているミオシンの力の詳細について調べるため、アクチン繊維の粘弾性特性を考慮した理論を用いて考察を行った。その結果、ネットワーク鎖がミオシンから受けている力の解放が時間的にランダムかつステップ関数的に起こると仮定することによって、アクティブゲルに見られる上述の揺らぎの特性が再現された。またネットワークの密度(収縮)を見ることによってネットワークに生じている力の揺らぎを求めると、力の揺らぎは時間ラグに対して拡散的に依存しながら増加することも示された [31]。これらの特性は文献 [30] で実験的に得られた結果と一致していることから、本研究における理論はモーターたんぱく質の力学的運動の一面を正確に捉えているものと考えられる。(及川)

G. Koenderink : Active biopolymer gels : from cells to tissues

細胞骨格に埋め込まれている微小管は、細胞の直径より数十倍も長い持続長をもっているにもかかわらず、柔らかく折れ曲がった状態で細胞内に存在している。これは微小管にモーターたんぱく質の力が働いているためであり、この微小管の形状を調べることによって、モーターたんぱく質による力の大きさや時間変化を知ることができると考えられる。本研究ではアクチン繊維と微小管を入れた人工的な細胞システムを構築し、そこへアクチン繊維に作用するモーターたんぱく質であるミオシンを加え、微小管の形状の変化および揺らぎについてミオシンによる影響を調べた。微小管の形状から得られる各波数モードの振幅の時間的な揺らぎを求めると、振幅の長時間揺らぎの波数依存性は、モーターたんぱく質を含まない場合には熱揺らぎから期待される振る舞いを示すのに対し、モーターたんぱく質を含む場合には短波長側における揺らぎが著しく増加することがわかった。またモーターたんぱく質を含む場合には振幅の揺らぎの分布がガウス分布から外れることや、その緩和が拡散的な時間依存性をもつことが明らかになった [32]。これらの結果は生体分子の揺らぎの特性を表しており、MacKintosh 氏の講演内容にある文献 [30] においても実験的に同様の揺らぎの特性が見られていることから、著者らの研究は細胞骨格を形成する最小限の要素を含むシステムの中で生じる揺らぎに対して、その普遍的な特徴を抽出することに成功していると言える。(及川)

A. Mikhailov : Nonlinear elastic dynamics of single-molecule protein machines

モーターたんぱく質の機能の発現原理は生物における主要な問題のひとつであるが、モーターたんぱく質が機能する際その構造の変化を伴うことから、機能の発現は構造と深く関わっていると考えられる。本研究ではたんぱく質の構造ダイナミクスについて、非線形領域に対するシミュレーションを行った [33]。まずモーターたんぱく質を弾性的につなげたネットワークと見なし、たんぱく質の構造を node(残基) を用いて再現した後、一定の距離より近い node 同士を弾的に相互作用させる。そしてそれを平衡構造とし、node の位置を任意にずらすことで初期変形を与えて平衡構造への緩和を観測した。たんぱく質には F1-ATPase と myosin の 2 つを採用し、これらと比較するための一般的な弾性ネットワークとして node をランダムに配置した”ランダムネットワーク”を用いた。たんぱく質の場合にはいずれの初期変形に対してももとの平衡構造へと緩和し、F1-ATPase では 1 次元的、myosin では 2 次元的な安定多様体をもつことが示された。安定多様体内では緩和が非常に遅く、またネットワーク構造をより大きく引き伸ばすことができる。myosin ではその安定多様体が myosin のチェーン構造を含む平面と一致していることから、構造ダイナミクスがたんぱく質の形と密接に関連していることがわかる。一方ランダムネットワークの場合には、もとの平衡構造へは緩和せず、緩和過程において多重安定な定常状態のうちの 1 つへと引き込まれた。このように、ランダムネットワークでは平衡位置のごく近傍でしか線形性が成り立たないのに対し、たんぱく質では平衡位置から大きく引き離しても速やかに少数のモード

の運動へ遞減され、より線形的な特徴を保持しているという違いがあることが明らかになった。本研究はモーターたんぱく質に含まれる莫大な数の分子を全て考慮しながらその構造ダイナミクスの非線形領域のふるまいを調べた初めての研究例であり、さらにそれによってモーターたんぱく質の形状と構造ダイナミクスとの新たな関係性が示されたという点からも重要な成果であると言える。(及川)

C. Sykes : Experimentally mimicking cell motion and shape

細胞膜に存在するアクチン繊維は細胞の推進力として働き、アクチン繊維の細胞膜に対する”付着/脱離”のダイナミクスは細胞の形や移動性を決定する重要な要素の一つである。この付着/脱離のバランスが何によってチューニングされているかということは未だわかっておらず、その候補の一つにアクチン繊維に局在する *Drosophila enabled/vasodilator-stimulated phosphoprotein(VASP)* が挙げられる。一方著者らによる先行研究で、水性媒質中に分散させた油滴にアクチン繊維を形成させる人工的な細胞システム(水/油-界面系) [34] の構築に成功していることから、今回この水/油-界面系に新たに VASP を加え、VASP が介在することによる油滴の形状および運動の変化について調べた。まず油滴の形状については、VASP なしの場合には見られなかった長円型などの形が確認された [35]。アクチン繊維の脱離の割合については、VASP を加えた事により増加する傾向が得られた。油滴がアクチン繊維に押されて移動する際には後方中央部分で垂直応力が最も強く働くため、アクチン繊維の脱離は後方中央部分から起こりやすい。このことから脱離の割合の増加は結果としてアクチン繊維からなる尾ひれの部分の形を空洞へと変化させることとなり、またアクチン繊維自体も枝分かれの少ないまっすぐな形へと変化した [36]。これらのアクチン繊維の構造の変化により油滴に作用する抵抗力が下がり、油滴の速度が速くなることがわかった。著者らを筆頭としたこのような細胞模擬実験に関しては多くのプロジェクトが各所で進められており、細胞骨格を正常に機能させるために最低限必要な物質のみを備えた物理システムで実際の細胞の特性がどこまで再現されるかということに多くの関心が集まっている。(及川)

J. Gollub : Effective mixing produced by a cloud of swimming algae cells

これまで細胞の運動に関する研究は主に 2 次元システムにおいて進められてきており、3 次元システムに関しては細胞の培養、イメージングの困難さなどからあまり調べられていない。本研究では 3 次元システム中を泳ぐ algae 細胞を対象とし、2 次元投影画像における追跡を行った。サンプル溶液には細胞と流体の流れを観測するための蛍光トレーサー粒子を入れ、顕微鏡で撮影した画像から Ouellette らによって開発された”predictive algorithm” [37] を用いて各細胞の運動を追跡した。トレーサー粒子の 1 次元の移動距離の分布はガウス分布に従い、細胞の量が多いほどその拡散定数が大きくなった。これは細胞密度が高くなると細胞集団が作る流体の乱れが大きくなるためと考えられる。それに対し、細胞の 1 次元の移動距離の分布はガウス分布から大きく外

れることがわかった。拡散的な振る舞いは長時間経過した後に現れ、クロスオーバーが見られた。この細胞の運動は移流と拡散の2つの確率過程を含んでいると考えられることから、実験結果の分布に対して指数関数とガウス関数を足し合わせた関数形を用いたフィッティングを行った。その結果、両者の間に良い一致が得られ、分布の裾の部分でガウス分布から外れて指数関数的となっていることがわかった。このような自己推進力を持つ粒子の3次元システム中における運動に関する研究はまだ始められたばかりであり、今後の展開が期待される。(及川)

I. Aranson : Dynamics and rheology of active bacterial suspensions

生物集団における集団運動は個体の密度が高い状況で起こる。本研究では流体中のバクテリア細胞集団の示す集団運動について、細胞密度依存性を調べるための新しい実験系を構築した [38]。細胞の入った溶液において観測領域の周囲を電気分解によって酸性にすると、細胞は中性を好むため観測領域に向かって集まってくる。酸性の領域はイオン拡散によって中心部へ広がることから、細胞のこの性質によって観測領域における細胞密度が連続的に増えることになる。細胞密度 p を観測領域の面積に対する細胞の占有面積の割合として定義すると、 p は最大でおよそ 90% まで達した。またこの実験系には、細胞が2次元に分散しているため観測領域における全ての細胞を追跡することができる、細胞の運動のバイアスとなる酸素の濃度勾配がない、溶液の厚みを一定に保つことができる、といったメリットがある。この実験系を用いて細胞の位置および速度を調べた結果、細胞の向きと速度の向きの関係については、 p が低い場合には相関が高いが、 p が高くなると相関が低くなることがわかった。これは p が高くなると細胞集団が作る流体の乱れが大きくなり、流れによる移動が生じるためと考えられる。また細胞の平均速度については p が高くなるにつれて速くなり、速度の向きの相関長および細胞の向きの相関長も p の増加とともに長くなった。しかしながらいずれの量においても p の変化に対するシャープな転移は見られなかった。このことは集団運動についてのこれまでの報告とは異なっており、本研究の結果では細胞の大きさのばらつきや自発的な運動などといった”ノイズ”によって転移点における立ち上がりが鈍くなっているのではないかと考えられる。著者らのアイデアによるこの新しい実験系では、上述のように従来の実験系における多くの問題点が改善されており、本研究から2次元における細胞の集団運動についての本質的な理解が進むことが期待される。(及川)

P. Silberzan: Sociology of living cells

細胞が損傷を受けた際に、細胞は自ら動きまわってその部分を修復しようとする。細胞修復の機能のうえで、こうした細胞の自動性 (motility) は非常に重要である。従来は、基板上に培養した細胞集団に対して、ピペットの先などで細胞を部分的に取り除き、その後再構成していく「治療」経過を観察することによって、細胞の自動性について多くの研究がなされてきていた。しかし、人工的に「傷」をつくることで細胞の自動性を誘発する、というこの手法では取り除かれた細胞とその境界で細胞が破壊され、その浸潤液などの作用で自動性が誘起されている可能性も考えら

れていた。しかし、彼らの研究では、培地上の矩形のフレーム内に細胞を十分密になるまで培養し、そのフレームをはずすことで培養された細胞の境界を解放し、細胞の自動性が誘起されることを示した [39]。境界を解放するという力学的環境の変化が細胞の自動性を誘起するのに充分だということを、陽に示した点で非常に興味深い。また、この研究は、細胞の力学的刺激に対する応答 (mechano-sensing) という観点からも、力学的刺激がどのように細胞内部での生化学的活動に関与しているのか、を知る上でも非常に興味深いといえる。(稲垣)

A. Arneodo: From DNA sequence to chromatin organization : the fundamental role of genomic long-range correlations

例えば、ヒトの DNA は、太さ約 2nm、長さは全染色体 (クロマチン) を合わせると 2m にも及ぶが、それが約 10 μ m の核の中にコンパクトに収容されている。二重らせんの DNA がヒストンと呼ばれる円筒状の 8 量体タンパク質に約 1.75 回 (180–200 塩基対分) 巻き付いたものをヌクレオソームという。DNA は、さらに幾層もの階層構造をなして効率よく折りたたまれていると考えられているが、その構造もまだよく理解されていない。クロマチン内部でのヌクレオソームの配置によって DNA 結合たんぱく質を結合しやすくしたり、結合しにくくしたりすることで DNA の遺伝子発現を制御しているのではないかと考えられている。彼らは、ヌクレオソームの配置について高解像度で測定した Yuan らの実験データ [40] をもとに、統計的な解析を行った。また、DNA 構造の長距離相関について、モンテカルロシミュレーションで塩基配列に依存した簡単なヌクレオソームモデルを行い、ヌクレオソーム密度の高い秩序 (結晶) 相と低い液体のような相が共存する結果を示した [41]。クロマチンの構造と機能を理解するうえで、高解像度でのヌクレオソームの配置を明らかにすることは非常に重要であると思われる。(稲垣)

M. Sano: Out of equilibrium Microsystems : making micro-swimmers and wheels

一般に、溶液中に温度の不均一性があると溶質 (と溶媒) の拡散が駆動される現象は Ludwig-Soret 効果として古くから知られている。例えば、コロイド分散液に外部から定常的な温度勾配を課すとコロイドの不均一分布が定常状態において実現する。コロイドの泳動速度は温度勾配に比例し、Soret 係数 S_T と呼ばれる量はその移動度を特徴づける。一般に Soret 係数、すなわち低温側あるいは高温側のどちらへ移動するかという性質、は強く物質に依存することが知られている。彼らは、温度勾配下における高分子溶媒中のコロイドの非平衡分布に関する実験および理論的研究を報告した [42]。マイクロチャンバーのコロイド溶液 (ポリスチレンビーズ + 水) に赤外線レーザーを照射し局所的に高温部を作り出す。このときビーズは自身の Soret 効果によって低温側へ局在する。しかしここへポリエチレングリコール (PEG) を添加していくと、ポリスチレンビーズの Soret 係数は PEG 濃度に強く依存するようになる。PEG 濃度の増加とともに S_T は符号を反転し、さらに増加する。すなわちビーズをレーザーの焦点付近にトラップする

ことができる。彼らはこの効果の PEG 濃度依存性を実験的に測定し、データと定量的に一致する流体力学的解析を示した。これらの結果は、温度分布と高分子溶媒濃度を適切に制御することによって、コロイドを任意の位置にトラップすることが可能であることを示している。この結果は粒子や高分子固有の物性によらないことから、今後、あらゆるコロイド粒子や DNA 分子などの操作に幅広く適用する可能性が期待される。

さらにはこれとは別に、分子モーターの非平衡熱力学に関する最近の日本における研究 (Toyabe-Muneyuki) [43] の紹介もなされた。細胞内の多くの活動は、ATP を ADP とリン酸に加水分解することによって得られている。その ATP を再びリン酸とともに ADP を合成する ATP 合成酵素の一つである、F₁-ATPase (F1 モーター) は中心の サブユニットが一方向に回転しながら ATP を合成する。彼らの実験では、回転電場法を用いて F1 モーターに一定の外部トルクをかけることで、ATP を合成する方向に回転させることに成功した。さらに、F1 モーターに周期的トルクをかけることによって、周波数に依存した応答関数を測定した。この応答関数を無負荷状態での応答関数と比較することで、低周波数領域において一分子レベルで揺動散逸定理が破れることを示した [2]。細胞骨格を構成する生体高分子 (アクチン・ミオシン・架橋剤) の媒質に対して、ミオシンの力生成を調整することによって、平衡状態と非平衡状態を実現し、非平衡状態において揺動散逸定理が破れることを陽に示した実験がある [30] が、彼らの実験ではそれを一分子レベルで実現している、という点で非常に興味深い。(稲垣)

R. E. Goldstein: Flagellar Synchronization and Eukaryotic Random Walks

Ray E. Goldstein はクラミドモナスの鞭毛運動に関する実験結果とその理論的考察を報告した。クラミドモナス (*Chlamydomonas*) とは緑藻綱に属する単細胞の真核生物の総称をいう。観測に用いられたコナミドリムシ (*Chlamydomonas reinhardtii*) は分子生物学において広く用いられているモデル生物である。細胞のサイズは 10-20 ミクロンの楕円形で先端にほぼ同じ長さの鞭毛を有する。クラミドモナスはこの二本の鞭毛を使って水中を遊泳する。Goldstein らはその空間 3 次的軌道を追跡する手法を開発し、単一のクラミドモナスの運動の様子を観測している。彼らはまず、細胞の運動は直線的に泳ぐ領域とその運動方向をすどく変化させる運動からなることを見いだしている。さらに彼らはこの方向転換がどのようなメカニズムで達成されるのかを、高解像度の顕微鏡を用いて二本の鞭毛の波打つ様子を観測することで明らかにしている。一般に、一定のトルクで周期的に駆動される弾性フィラメント同士が流体力学的にカップルすると、流体を介したダイナミックな相互作用によってその振動周期が同期する。Goldstein らはクラミドモナスの直線的運動モードは実際、二本の鞭毛が同期して波打つ phase に対応していることを示した。ところがさらに興味深いことは、間欠的に二本の鞭毛の同期状態が大きく乱れる phase があり、実はそれが方向転換の運動モードに対応していることを明らかにした点である。Goldstein らはこれを真核細胞の running-tumbling モード変換であると報告している [44]。Running-Tumbling 運動モードは原核生物 (バクテリア) の運動モードとしてよく知られている。たとえば大腸菌は細胞のまわりに数本のらせん状の鞭毛フィラメントをもち、直線的に運動する際にはこれらを回

転モータを用いてすべて同じ方向に回転させる。結果として、フィラメントがバンドルを形成してスクリューのように細胞は推進する（このバンドリングは先に述べた流体相互作用によっておこる）。これが running モードである。他方、方向転換する際には、いくつかの鞭毛の回転方向を逆転させることで同期状態のバンドリングを解消し、推進力をランダムに分散させる。これが tumbling モードである。原核生物と真核生物では生物としてのデザインは大きく異なり、またおなじ鞭毛といえどもそのサイズや構造は根本的に異なっており実際には全く別物であることから、これまで真核生物では running-tumbling に対応するような運動モードが存在するとは期待されていなかった。その意味で今回報告された観測は真核生物の運動やそれを実現する細胞のデザインを考える上でたいへん重要な結果であると思われる。（和田）

E. Clement : Active diffusivity of a passive tracer in a bacterial bath

バクテリア溶液の中に直径数マイクロメートル程度のラテックスビーズを入れ、その拡散挙動を観察、解析したという話題。バクテリアの能動的運動により、ビーズの拡散挙動は通常のブラウン粒子とは異なる様相を示す。典型的には、初期に super-diffusion 的挙動が見えた後に通常拡散へと移行するようであるが、その背後には、バクテリア集団の濃度に応じた時空間的な泳動パターンがあるようである。用いたバクテリアの activity は温度や化学物質により制御することができ、条件を系統的に変化させて、それに伴う拡散挙動の変化を定量化。これを基に、tracer particle の拡散挙動から、バクテリア溶液の activity を測るための議論が為された。（坂上）

D. Lacoste : Non-equilibrium fluctuations in models of molecular motors and active filaments

タイトルにはないが、active membrane の話題が講演のメインであった [45, 46]。リン脂質二重膜は、細胞膜のモデルとして興味を持たれ、その熱平衡状態におけるメソスケールでの物理的性質は Helfrich ハミルトニアンにより良く記述される。一方、実際の生体膜にはイオンチャンネルやイオンポンプをはじめとした膜蛋白質が埋まっており、それらを通してのイオンの流入出があり、また、膜蛋白質自体が ATP による化学エネルギーを消費して構造変化を起こしたりしており、非平衡状態に駆動されている。このような膜を active membrane と呼び、active matter における一例として研究が進められている。本講演では、これまでの研究では考慮されてこなかったイオンの輸送に伴う静電的な効果を Debye-Huckel 近似の枠組みで取り入れ、その重要性が議論された。もともと、平衡系において、静電的な効果は、流体膜のメソスケール記述に現れる曲げ弾性定数や表面張力などの物質定数に大きな影響があることが知られており、その意味で、active membrane においても、その重要性は容易に窺い知れる。講演では、定常状態における膜近傍での電荷分布から求められる繰り込まれた物質定数の表式が示され、また、膜の動力学の式のなかに、平衡系では存在しなかった非平衡系特有の項が存在することが示され、その項の物理的意味や、それによる instability の可能性などが議論された。（坂上）

D. Levine : Correlations and Response in Dissipative Systems

平衡系における揺動散逸定理を念頭に、そこからの逸脱具合から非平衡系を特徴付けようという試みは、様々な系で為されている。ここでは、相互作用によるエネルギー散逸と外からのエネルギー注入の二点を取り入れた簡単な散逸系の確率モデルを導入し、観測量の自己相関関数と応答関数を厳密に計算し、その関係を議論 [47, 48]。複数のバージョンのモデルでの結果が示され、相関関数、応答関数の時間発展が異なる場合があることなどが議論されたが、大概の場合は、熱浴の温度とも粉体温度とも異なる有効温度を導入することにより、揺動散逸定理類似の関係が成り立っている。この有効温度の意味するものについては、触れられなかったように思う。駆動散逸系における厳密な揺動散逸関係の研究はこれまでになかったようであり、モデルの一般性から、他の駆動散逸系においても同様の特徴が見られるのではないかと言及された。(坂上)

K. Sekimoto : Passive object subject to multiple non-equilibrium systems

講演は二部構成であり、まず、前半部では、in vitro motility assay におけるアクチンフィラメントの動的不安定性についての話題が紹介された [49]。in vitro motility assay では、基板上に多数の分子モーター（ミオシン、キネシンなど）が固定され、その上をアクチンや微小管などのフィラメント蛋白質が方向性のある滑り運動をする。ところが、もし、フィラメントの一端が空間的に固定されていると、並進運動が妨げられ、その代わりに (i) 回転運動、もしくは (ii) はためくような振動運動 (flapping oscillation) が起きる。これら現象を、分子モーターの及ぼす力による弾性棒の bucking 不安定性という観点から定式化し、分岐解析が行われた。どちらのタイプの運動が実現するかには、フィラメント固定端における境界条件が重要であり、実験結果との好一致を得た。後半部では、微小な系における自律性の問題が取り上げられた [50, 51]。例えば、分子機械は外的なプロトコルによって制御されているわけではなく、熱揺らぎの大きな世界において自律的に巧みに作動しているように見え、それが如何にして実現されているのかは興味深い問題である。この問題について、双方向制御 (bidirectional control) という概念が提示され、感知 (sensing) の問題を例に取り上げ、議論が為された。(坂上)

これらの他にも I. Giardina によるムクドリ集団飛行の観測とそのメカニズムに関する興味深い報告、Y. Couder による植物の表皮細胞の異方的成長に関する報告、I. Couzin による動物の群れの運動のレビュー、B. Derrida による一次元の非平衡可解模型に関する報告、C. Marchetti による active fluid の流体力学的モデルに関する報告、そして L. Tsimring による細胞の集団運動に関する実験結果の報告など、全部で 27 の研究報告があった。

研究会およびアクティブマター分野の雑感

アクティブマター、すなわち、外部からのエネルギー供給により自己推進や増殖等をする構成要素の集合体として大雑把に特徴づけられる対象は、自然界に偏在するものである。例えば生命現

象であれば、我々人類はもちろんのこと、哺乳類、鳥、魚、果てはバクテリアや細胞内の分子モーターまで、あらゆるスケールで自己推進ないし増殖をする個体の集団が見られるし、物理的な対象にしても、加振粉体や界面上の液滴など、例の枚挙に暇がない。このようなアクティブマターは学問的にも、分野によっては既に長く研究されている場合も珍しくない。生物学や行動学は言うに及ばず、ロボット工学、腫瘍成長や自然治癒に纏わる医学などが、その一方で物理学者が参入したのはごく最近のことである。しかし、ひとたび基礎物理の視点での研究が始まるやいなや、アクティブマターは様々な協調的運動が自発的に生じ、なおかつ本質的に非平衡であるため伝統的な熱統計力学では扱えない、非平衡統計力学として大変興味深い対象であることが判明し、物理の一分野として急激な成長を見せている。

“Self-organization and dynamics of active matter” と題しパリで開催された本研究会は、まさにアクティブマターという分野の急激な成長をはっきりと印象付けるものであった。講演がなされた研究対象は物理、生物、化学の多岐に渡り、アプローチも観測、制御された実験、数値計算、理論と多様である。研究会の雰囲気は活発そのもので、講演中にも多くの質問がなされ、コーヒブレイクやスケジュール時間外であっても常に議論がなされていた。

アクティブマターという分野は、その急成長を反映するかのように、“Soft Active Materials: From granular rods to flocks, cells and tissues” (2009年5月、アメリカ)、“Giant Fluctuations in Population Dynamics” (2009年8月、オランダ)、“Statistical Physics and Biology of Collective Motion” (2010年11月、ドイツ)など関連研究会が各地で企画されている。研究会の開催地や研究者の所属などを見てみると、アクティブマター分野は、誕生して間もない現時点では欧米諸国中心に研究がなされている感は否めない。しかし、日本においても、分子モーター、細胞運動、界面上の油滴の運動など、アクティブマターの範疇にある対象で先端的な研究成果があげられており、アクティブマター分野の1つの中心地になる下地は十分にあると思われる。アクティブマターという分野が日本においてもより認知され、日本を含む世界各国の研究者によって同分野に益々の科学的発展がもたらされるならば、これ以上の喜びはない(竹内)。

おわりに

今年1月にパリのポアンカレ研究所で開催されたワークショップ“Self-organization and dynamics of active matter” [53] に出席していた四人の若手日本人研究者にお願いして、その研究会で印象に残ったトークとそれに先立って行われたレクチャーの様子をレポートしてもらいました。彼らの目を通して、いままさに成長著しいこの分野の活気を伝え、その研究内容がどんなものであるかを物性研究の読者に紹介することを目的としました。今回のレポートを通して、1) この分野がきわめて学際的な研究分野であり、2) 物理学としては新旧混在するエキサイティングな問題の宝庫であり、そして3) 熱平衡とはそもそも無縁のシステムに対してどんな統計力学が打ち立てられるだろうかというたいへん大きな問題に取り組む野心的分野である、ということがいづらかでも伝わったならば、望外の喜びです。

さいごにひとつ、たいへん重要なことを忘れてはなりません。それは本稿の竹内さんの雑感の中で言及されているとおり、これらアクティブマターの多くはそれぞれの分野ですでに長く研究されてきた独自の歴史を持っているということです。一例を挙げると、工業化学や生物学、動物行動学、医学、心理学、ロボット工学その他の工学分野などです。そこでは基礎から応用にわたる広い範囲において膨大な数の優れた知識が蓄積されています。ここへ物理学者が参入し、ある意味で領域横断的にこれらの研究成果や残された課題を再検討し、よりファンダメンタルな理解を目指して新しくアプローチしようということが行われるようになったのがつい最近であるということに過ぎません。もしアクティブマターの研究が欧米を中心に進んでおり日本が遅れをとっているという見方が正しいとすれば、それは既存の分野の境界を飛び越え、物理学の水際を押しひろげようという試みの差かもしれません [52]。しかしそういった分析はさておき、今後、日本でもさらにアクティブマターを中心とする研究が活性化し、独自の発展を世界へ発信することを期待しつつ、この小企画の結びにしたいと思います。

謝辞

原稿にコメントと激励をくださったパリ第七大学の関本謙教授に感謝いたします。本企画の主旨に賛同し、励ましをいただいた東京大学の佐野雅己教授に感謝いたします。

参考文献

- [1] I. D. Couzin, J. Krause, N. R. Franks, and S. A. Levin, *Nature* **433**, 513 (2005); I. D. Couzin, *Nature* **445**, 715 (2007).
- [2] T. Vicsek, A. Czirók, E. Ben-Jacob, I. Cohen, and O. Shochet, *Phys. Rev. Lett.* **75**, 1226 (1995).
- [3] J. Gray *Animal Locomotion* (Cambridge Univ Press, Cambridge, UK), 2nd Ed. (1986).
- [4] S. Childress *Mechanics of swimming and flying* (Cambridge Univ Press, Cambridge, UK), (1981).
- [5] 最近の文献の一例として M. Iima and T. Yanagita, *Europhys. Lett.* **74**, 55 (2006); Z. V. Guo and L. Mahadevan, *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **105**, 3179 (2008). など多数。
- [6] 東 昭「生物の動きの辞典」朝倉書店 (1997).
- [7] 粉体のみならず、自然界に見られる様々なパターン形成のレビューとして P. Ball, *The self-made tapestry –Pattern formation in nature* (Oxford Univ. Press, New York, U.S.) (2004).
- [8] V. Narayan, S. Ramaswamy, and N. Menon, *Science* **317**, 105 (2007).

- [9] S-H. Chong, M. Otsuki and H. Hayakawa, preprint arXiv:0906.1930.
- [10] R. Aaditi Simha and S. Ramaswamy, Phys. Rev. Lett. **89** 058101 (2002).
- [11] S. Ramaswamy, R. Aaditi Simha and J. Toner, Europhys. Lett. **62**, 192 (2003).
- [12] J. Toner and Y. Tu, Phys. Rev. Lett. **75** 4326 (1995).
- [13] S.W. Grill, K. Kruse and F. Jülicher, Phys. Rev. Lett. **94**, 108104 (2005).
- [14] K. Kruse, A. Zumdieck and F. Jülicher, Europhys. Lett. **64**, 716 (2003).
- [15] S. Günther and K. Kruse, New J. Phys., **9**, 417 (2007).
- [16] K. Kruse and F. Jülicher, Phys. Rev. E **67**, 051913 (2003).
- [17] K. Doubrovinski and K. Kruse, Phys. Rev. Lett. **99**, 228104 (2007).
- [18] K. Kruse, J.F. Joanny, F. Jülicher, J. Prost and K. Sekimoto, Eur. Phys. J. E **16**, 5 (2005).
- [19] R. Voituriez, J.F. Joanny and J. Prost, Europhys. Lett. **70**, 404 (2005).
- [20] H. Chaté, F. Ginelli, G. Grégoire, and F. Raynaud, Phys. Rev. E **77**, 046113 (2008); H. Chaté, F. Ginelli, G. Grégoire, F. Peruani, and F. Raynaud, Eur. Phys. J. B **64**, 451 (2008).
- [21] E. Bertin, M. Droz, and G. Grégoire, Phys. Rev. E **74**, 022101 (2006).
- [22] M. Slutsky and L. A. Mirny, Biophys. J. **87**, 4021 (2004).
- [23] O. Bénichou, Y. Kafri, M. Sheinman, and R. Voituriez, arXiv:0901.4185 (2009).
- [24] D. J. Pine, J. P. Gollub, J. F. Brady, and A. M. Leshansky, Nature **438**, 997 (2005).
- [25] L. Corté, P. M. Chaikin, J. P. Gollub, and D. J. Pine, Nat. Phys. **4**, 420 (2008).
- [26] G. Düring, D. Bartolo, and J. Kurchan, Phys. Rev. E **79**, 030101(R) (2009).
- [27] D. Marenduzzo, E. Orlandini, and J. M. Yeomans, Phys. Rev. Lett. **98**, 118102 (2007).
- [28] C. Barrett-Freeman, M. R. Evans, D. Marenduzzo, and W. C. K. Poon, Phys. Rev. Lett. **101**, 100602 (2008).
- [29] G. Theraulaz *et al.*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA **99**, 9645 (2002).
- [30] D. Mizuno, C. Tardin, C. F. Schmidt, and F. C. MacKintosh, Science **315**, 370 (2007).
- [31] F. C. Mackintosh and A. J. Levine, Phys. Rev. Lett. **100**, 018104 (2008).

- [32] C. P. Brangwynne, G. H. Koenderink, F. C. MacKintosh and D. A. Weitz, *Phys. Rev. Lett.* **100**, 118104 (2008).
- [33] Y. Togashi and A. S. Mikhailov, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **104**, 8697 (2007).
- [34] A. B.-Groswasser, S. Wiesner, R. M. Golsteyn, M.-F. Carlier and C. Sykes, *Nature* **417**, 308 (2002).
- [35] L. Trichet, O. Campàs, C. Sykes and J. Plastino, *Biophys. J.* **92**, 1081 (2007).
- [36] J. Plastino, S. Olivier and C. Sykes, *Current Biology* **14**, 1766 (2004).
- [37] N. T. Ouellette, H. Xu and E. Bodenschatz, *Exp. Fluids*, **40** 301 (2006).
- [38] A. Sokolov, I. S. Aranson, J. O. Kessler and R. E. Goldstein, *Phys. Rev. Lett.* **98**, 158102 (2007).
- [39] M. Poujade *et al.*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **104** 15988 (2007).
- [40] G.-C. Yuan *et al.*, *Science* **309** 626 (2005).
- [41] C. Vaillant, B. Audit, and A. Arneodo, *Phys. Rev. Lett.* **99**, 218103 (2007).
- [42] R-H. Jiang, H. Wada, N. Yoshinaga, and M. Sano, *Phys. Rev. Lett.* **102**, 208301 (2009).
- [43] S. Toyabe *et al.* to be published.
- [44] M. Polin, I. Tuval, K. Drescher, J. P. Gollub, and R. E. Goldstein, *Science* **325**, 487 (2009).
- [45] D. Lacoste, M.C. Lagomarsino and J.F. Joanny, *Europhys. Lett.* **77**, 18006 (2007).
- [46] D. Lacoste, G.I. Menon, M.Z. Bazant and J.F. Joanny, *Eur. Phys. J. E* **28**, 243 (2009).
- [47] Y. Srebro and D. Levine, *Phys. Rev. Lett.* **93**, 240601 (2004).
- [48] Y. Shokef, G. Bunin and D. Levine, *Phys. Rev. E* **73**, 046132 (2006).
- [49] K. Sekimoto, N. Mori, K. Tawada and Y.Y. Toyoshima, *Phys. Rev. Lett.* **75**, 172 (1995).
- [50] K. Sekimoto, *Physica D* **2005**, 242 (2005).
- [51] K. Sekimoto, *C.R. Physique* **8**, 60 (2007).
- [52] 実際にはアクティブマターに関連する日本発の優れた研究成果は以前から数多い。物理分野に限定して、たまたま手元にある最近の文献のみ挙げておくと：N. Shimoyama, K. Sugawara, T. Mizuguchi, Y. Hayakawa, and M. Sano, *Phys. Rev. Lett.* **76**, 3870 (1996);

Y. Sumino, N. Magome, T. Hamada, and K. Yoshikawa, Phys. Rev. Lett. **94**, 068301 (2005); T. Saigusa, A. Tero, T. Nakagaki and Y. Kuramoto, Phys. Rev. Lett. **100**, 018101 (2008); T. Nakagaki and R. D. Guy, Soft Matter **4**, 57 (2008); T. Ishikawa and T. J. Pedley, Phys. Rev. Lett. **100**, 088103 (2008); T. Ishikawa, J. T. Locsei and T. J. Pedley, J. Fluid Mech. **615**, 401 (2008); T. Mashiko, Phys. Rev. E **78**, 011106 (2008); T. Ohta and T. Ohkuma, Phys. Rev. Lett. **102**, 154101 (2009); M. Iima and A. S. Mikhailov, Europhys. Lett. **85**, 44001 (2009); T. Shimada, D. Kadau, T. Shinbrot, and H. J. Herrmann, Phys. Rev. E **80**, 020301 (2009). 言うまでもないが、これらは本当にほんのごく一部に過ぎない。また今年7月24-25日に東大で行われた特定領域「非平衡ソフトマター」の研究会”Workshop of Active Matter – Physics of Biokinetics”は、この分野における日本の研究の潜在的なレベルの高さを深く印象づけるものであった。

[53] スクールとワークショップのホームページが

<http://www.lptl.jussieu.fr/user/voiture/active>

にある。スクールの講義ノートやスライドもみることができる。