

## 論文要旨

Dynamic properties of bioconvection:  
Approach from the detailed analysis of the pattern transition  
(生物対流の動的特性の解明：  
パターン遷移現象の詳細解析からのアプローチ)

鹿毛あずさ

生物対流は微小生物の遊泳と重力の作用によって起こる自己組織化現象である。遊泳微小生物の濃い懸濁液では、水玉模様や縞模様のような微小生物の濃淡パターンが自発的に形成されることが古くから知られていた。微小生物の濃い領域では微小生物が重力によって塊状に落下し、希薄な領域では微小生物が上昇する流れが生じている。微小生物のサイズが 10-100  $\mu\text{m}$  のスケールであるのに対し、生物対流パターンの波長はミリメートルからセンチメートルのスケールであり、微小生物個体の約 100 倍大きい。

この生物対流現象が、物質循環の促進、それによる増殖の促進など、生理的機能を持つ可能性が提唱されてきた。対流が生理的機能を持つためには、対流が長時間維持されることが重要だと考えられる。しかし従来の研究は対流の形成過程に注目する傾向があり、長時間の発展を定量的に調べていなかった。

単細胞緑藻クラミドモナスの生物対流では、パターン遷移現象と呼ばれる特異な相転移の現象が観察される。ひとたび定常状態に達したように見えたパターンが、突然自発的に崩壊して新たな定常状態に至る。対流の生理的機能の解明に資することを旨とし、このパターン遷移現象に注目して、120 分以上の長時間の挙動を定量的に記載した。

第 1 部では、*Chlamydomonas reinhardtii* (以下単にクラミドモナスと呼ぶ) の生物対流について、パターン遷移現象を含む長時間のふるまいの定量的な記載を行った。まず、直径約 10 cm のチャンバーを用いた上面観察において、初期パターン (onset)、遷移前の定常状態 1 (steady-state 1)、遷移後の定常状態 2 (steady-state 2) について、懸濁液の深さと細胞密度の影響を調べた。初期パターンの波長は懸濁液の深さに対して単調増加の関係を示した一方、定常状態の波長と深さとの間には明確な関係がなかった。また、細胞密度が大きいほど定常状態の波長は減少する傾向があった。遷移が始まる時間は細胞密度が大きい

ほど短くなる傾向があった。

さらに、水平方向に加えて垂直（重力）方向の情報を取得するため、 $3 \times 3 \times 40$  mm の石英ガラス製セルを用い、生物対流の二軸観察の手法を開発した。垂直観察によって、パターン遷移現象が起こるときに、クラミドモナスが全体として急激に下に移動することがわかった。下への移動の過程で下降流の中心部分が細い“beam”を形成することから、「下向きの流れに引き込まれる性質 (gyrotaxis)」の関与が示唆された。

また、クラミドモナスの生物対流が赤色光の強さに対して応答することを発見した。時間平均した光強度が大きくなると定常状態 2 のパターンの波長が大きくなり、光強度が小さくなるとパターンの波長が小さくなった。この応答は光強度を変えてから 5-10 分程度で起こり、可逆的であった。また、初期パターンおよび定常状態 1 のパターンは赤色光強度に対して応答しなかった。クラミドモナスは赤色光に対して走光性を示さないことが知られている。この結果は遊泳速度を含む鞭毛運動の変化によると解釈される。

以上の結果により、パターン遷移現象が gyrotaxis により引き起こされること、さらに鞭毛運動が gyrotaxis の程度を変化させていることを示唆した。

第 2 部では、クラミドモナスの鞭毛運動変異体を用いて生物対流の挙動を調べた。Gyrotaxis の程度は重力依存性トルクと流体力学的トルクのバランスによって決まるため、鞭毛を含む細胞全体の形状の影響を受ける。鞭毛波形の変化は、gyrotaxis の程度に寄与する細胞の前後の形態的非対称性を変化させると考えられる。そこで鞭毛波形が異常な変異体 *ida1* を用いた。さらに比較のため、鞭毛波形は正常であるが鞭毛打頻度が低い変異体 *oda2* を用いた。

*ida1* の生物対流は野生型および *oda2* より波長が短く、下降流の形態が顕著に異なっていた。また、*ida1* の下降流は野生型・*oda2* にはみられない周期的な振動を示した。個体遊泳を解析した結果、*ida1*、*oda2* ともに平均遊泳速度は野生型の半分以下であった。ここから、対流挙動の違いは遊泳速度からは説明しにくいと考えられた。*ida1* は野生型および *oda2* より強い負の重力走性を示した。*ida1* を含め、鞭毛軸糸内腕ダイニン *f* が欠損したクラミドモナスの変異体は走光性に異常があることが知られている。これは内腕ダイニン *f* の欠損により、*cis* 鞭毛と *trans* 鞭毛の shear amplitude を別々に調節できないためである。重力走性においても、野生型では内腕ダイニン *f* による何らかの調節がはたらいており、その調節機能が欠損した *ida1* は野生型より強い負の重力走性を示す可能性が考えられる。