数理解析研究所講究録
第420巻 1981年 62-75

微生物の乱雑運動に対する一つのモデルとそのシミュレーション

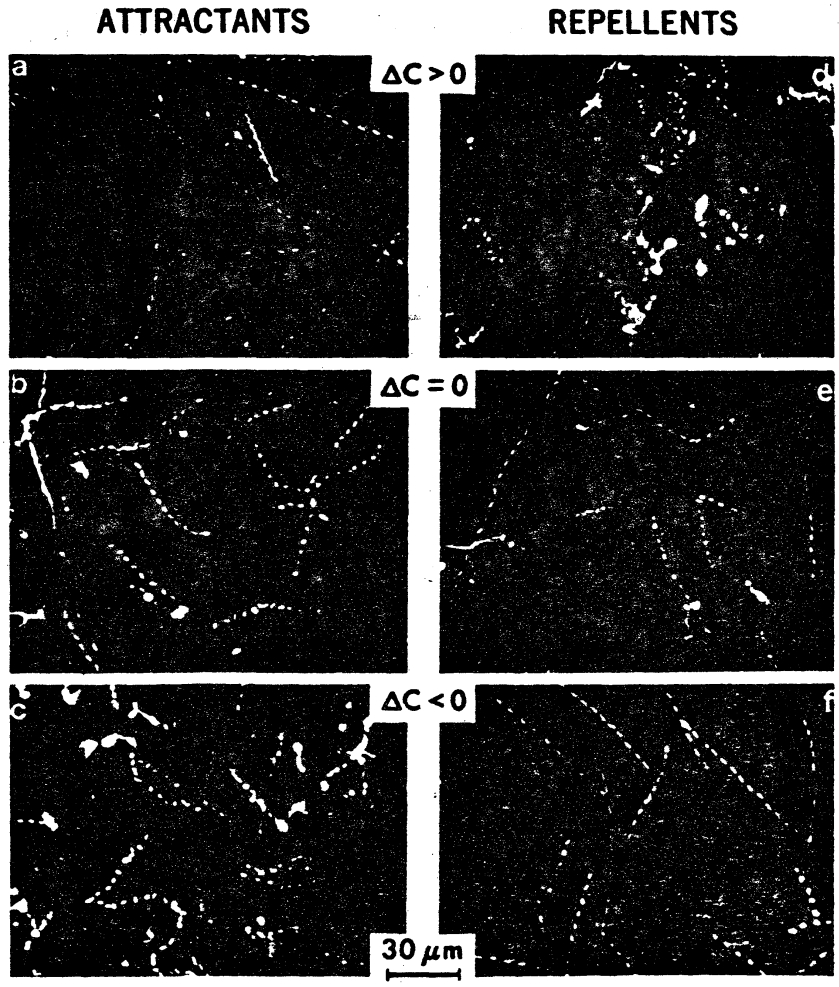
早大　理工　永井喜則
斎藤信彦

バクテリアは、培養液中を泳ぎながら時々不連続に方向変換を行う。このために、バクテリアの動きを長時間追跡していると、その行動は全く出鱈目に動き回っているように見える。このようなバクテリアの乱雑な運動を一つの確率過程としてとらえ、その観点からバクテリアの行動を考えた。

バクテリアは外界の環境を検知して、自己の生育に適した環境に集まる傾向（走化性，走光性等の走性）を有している。この場合に、バクテリアは自己の目指す最適の環境にまっしぐらに進みそこを動かないのではなく、動き回る中で、より適した方向を見出す事によって平均的に最適の環境を見つけ出し、そのまわりを動き回ると考えられる。[1)] この事は次の実験から窺い知ることができる。

化学物質にはバクテリアが好むものと嫌うものとがある。このような化学物質の濃度を急激に変化させて様子を観ると、

バクテリアの方向変換頻度が変わることが判明した。[2] 野性株のバクテリアは、化学物質の濃度変化がない場合には、ある一定の頻度で方向変換を時折り行う。このような定常状態に置かれたバクテリアの好きな物質の濃度を急激に上昇させると、バクテリアはしばらくの間方向変換を行わずに真直ぐ泳ぐ。しかし、やがてなれのために元の方向変換頻度で方向変換を行う状態になる。逆に好きな物質の濃度を急激に減少させると、頻繁に方向変換を行うようになる。嫌いな物質の場合には好きな物質の場合と全く逆になり、嫌いな物質の濃



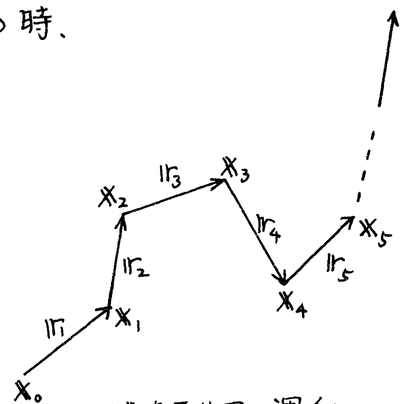
[N. Tang, R. Macnab, D.E. Koshland Science 181 (1973) より]

度が上がれば方向変換をしばしば行うようになり、逆に下がればしばらく真直ぐ泳ぐようになる。[2] このようなバクテリアの方向変換頻度は、定常状態であれば、化学物質に依らず一定である。従って、バクテリアは濃度変化を検知していることとなる。[1]

以上のような実験結果を踏えて、我々は次のような簡単化したモデルを考えた。

バクテリアは泳ぎ回りながら濃度変化を検知し、その変化に応じて変換方向を決めるものと仮定する。このバクテリアの運動を二次元平面内での確率過程と見做す。この時、バクテリアの持つ生物的行動特性は、確率過程を支配する遷移確率が持つ性質に帰着されるものとする。

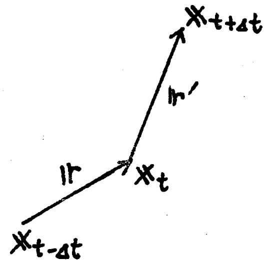
バクテリアの培養液中の運動は、この時、局所ベクトルの連鎖で表現される。各ベクトルの長さは簡単のために同じとし、その大きさを1にとる。方向変換を行う点での、方向変換方向を決定する遷移確率は、バクテリアが方向変換を行う前のベクトルでの化学物質の勾配に依存する形で決まるものとし、次の式で



バクテリアの運動を表わす確率過程の模式図

与えられるものとする。

$$W(\mathbf{r}';\mathbf{r},\mathbf{x})=A^{-1}(\mathbf{r},\mathbf{x})\ e^{\alpha\left(\frac{\partial c}{\partial \mathbf{x}}\cdot\mathbf{r}\right)(\mathbf{r}\cdot\mathbf{r}')} \qquad (1)$$



バクテリアは $\mathbf{x}_t$ で $\mathbf{r}$ から $\mathbf{r}'$ 方向に方向変換する

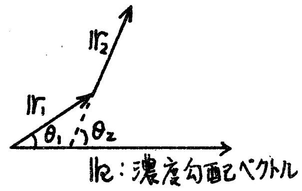
ただし $A^{-1}(\mathbf{r},\mathbf{x})$ は規格化定数で

$$A(\mathbf{r},\mathbf{x})=\int e^{\alpha\left(\frac{\partial c}{\partial \mathbf{x}}\cdot\mathbf{r}\right)(\mathbf{r}\cdot\mathbf{r}')}\,d\mathbf{r}'$$

であり、また c は濃度で場所の関数である。

ある特定の方向に一定の濃度勾配がある二次元の場合には、定濃度勾配ベクトル ($\mathbf{k}$) と各ベクトルのなす角を用いて、次のように書ける。

$$W(\theta_2|\theta_1)=A^{-1}\,e^{\gamma\cos\theta_1\cos(\theta_2-\theta_1)} \qquad (2)$$



ただし、$\gamma=\alpha\,|\mathbf{k}|$ であり規格化因子は、

$$A=\int_0^{2\pi} e^{\gamma\cos\theta_1\cos(\theta_2-\theta_1)}\,d\theta_2$$

で与えられる。

上のモデルを、急激な化学物質の時間的変化が惹き起こされた時のバクテリアの行動にそのまま適用するには一つの困難が伴う。則ち、その時には時間的変化が空間的に一様に起こっており、空間的な濃動勾配は生じないので、前述のモデルでは遷移確率が一様になってしまうからである。この困難を解決するために次のように考えた。

バクテリアは空間の中を時々刻々位置を変えて運動している。従って、空間的に一様な濃度の時間的変化が惹き起こされたとしても、濃度上昇前のバクテリアの位置と、上昇後のバクテリアの位置は異なっており、バクテリアはそれを物質の濃度の変化として感じるであろう。そして実験結果から考えると、バクテリアはそのような濃度変化をしばらく記憶にとどめておくと考えられる。

以上のような考察から、我々は前に述べたモデルを次のように書き換える。

$$W(\theta_2/\theta_1) = A^{-1} e^{\gamma(t)\cos(\theta_2-\theta_1)} \qquad (3)$$

ただし、

$$A = \int_0^{2\pi} e^{\gamma(t)\cos(\theta_2-\theta_1)} d\theta_2 ,$$

である。

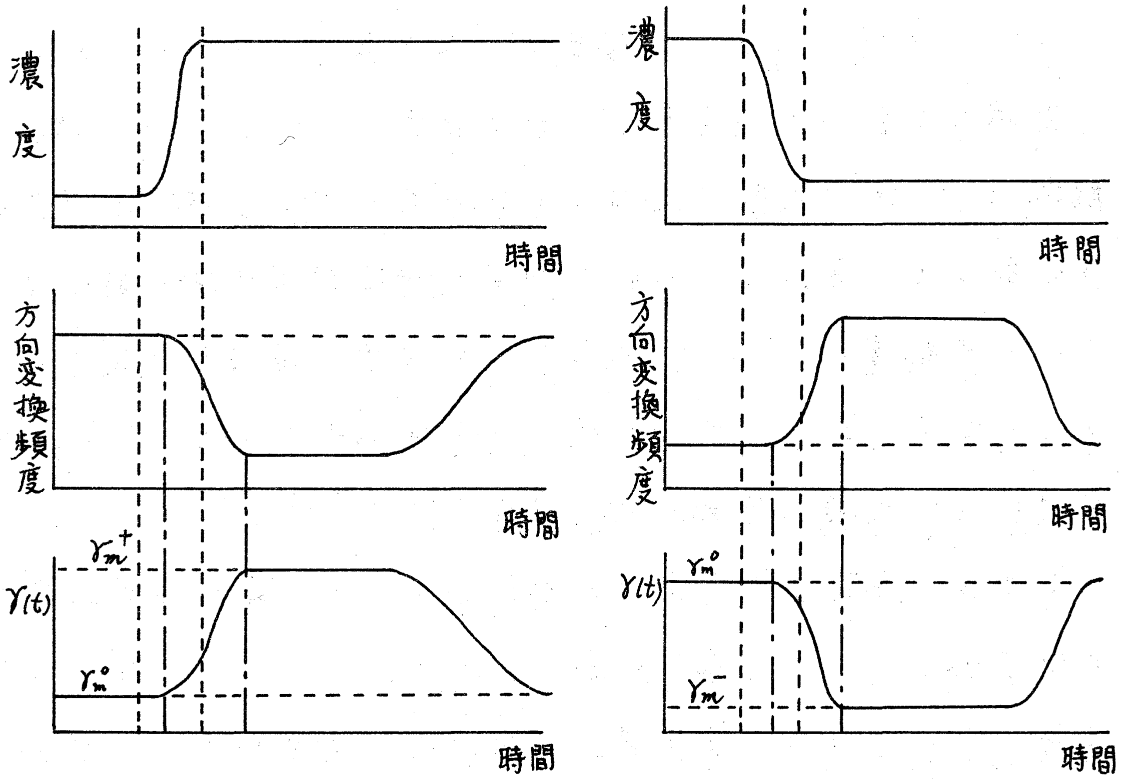
このモデルでは、物質濃度の急激な変化は$\gamma(t)$に取り込まれる。則ち、上の遷移確率は、γが大きければ、θ_2はθ_1に近い値を殆んどとり、γが小さくなると、θ_2はθ_1に関係なくどの値でも一様にとりうるようになるからである。

我々はγの時間的変化について、次のように考える。ただしここではバクテリアが好む物質について考える。嫌いな物

質については好きな物質の場合と全く逆の行動をとるので省略する。

$\gamma(t)$は好きな物質の濃度の急激な上昇が起きた時刻よりしばらく遅れて定常値より上昇し始め、濃度が高い定常値に達した時刻に少し遅れて最大値に達し．しばらくその値(γ_m^+)をとり続け、やがて元の定常値(γ_m^0)へと落ちてゆくと仮定する。好きな物質の濃度の急激な減少の場合は、上昇の時の議論のうちで変化の方向を逆にしたものとなる．その時の最

°濃度上昇の場合　　°濃度減少の場合



小値をγ_m^-とする。

先に示した実験では、濃度変化を数百ミリセコンドの間に行わせ、その後数分たってから、5分間位の間のバクテリアの行動を観察したものである。従って観察中のγの値は一定値（γ_m^0, γ_m^+, γ_m^-のうちの一つ）をとっていると考えられる。この仮定のもとに、我々はγの一定値（γ_m^-, γ_m^0, γ_m^+）に対して、バクテリアがどのように空間内を遷移してゆくかをシミュレーションしてみた。その結果は最後に示してある。シミュレーションは、$(\gamma_m^-, \gamma_m^0, \gamma_m^+)=(1.0, 5.0, 10.0)$に対して(3)を満足する凝似乱数を発生させて行った。

$\gamma=1.0$の場合はかなり頻繁に方向変換を行う。その時の方向変換には鋭いものがかなり含まれている。$\gamma=5.0$の場合の軌跡は$\gamma=1.0$に比較すればよりなめらかであるが、かなり曲りくねっている。$\gamma=10.0$の場合は全体的に円滑に動いてゆく。この結果は、$\gamma=5.0$を$\Delta C=0$のγの値γ_m^0に変えれば、$\gamma=1.0$が$\Delta C<0$の時の行動を示す場合であり、$\gamma=10.0$が$\Delta C>0$の時の行動に対応することになる。

しかし、実際のバクテリアの行動は、このような簡単なモデルに従っているとは言い難い。シミュレーションをしてみて考えられるのは、長時間的には乱雑に見えるバクテリアの行動は、ミクロに発生するゆらぎは消失させて、時折り自発

的にゆらぎを惹き起こすことによって実現されているのではないかということである。バクテリアが自ら惹き起こす揺ぎは自身である程度コントロールできる性質のものであると考えられる。

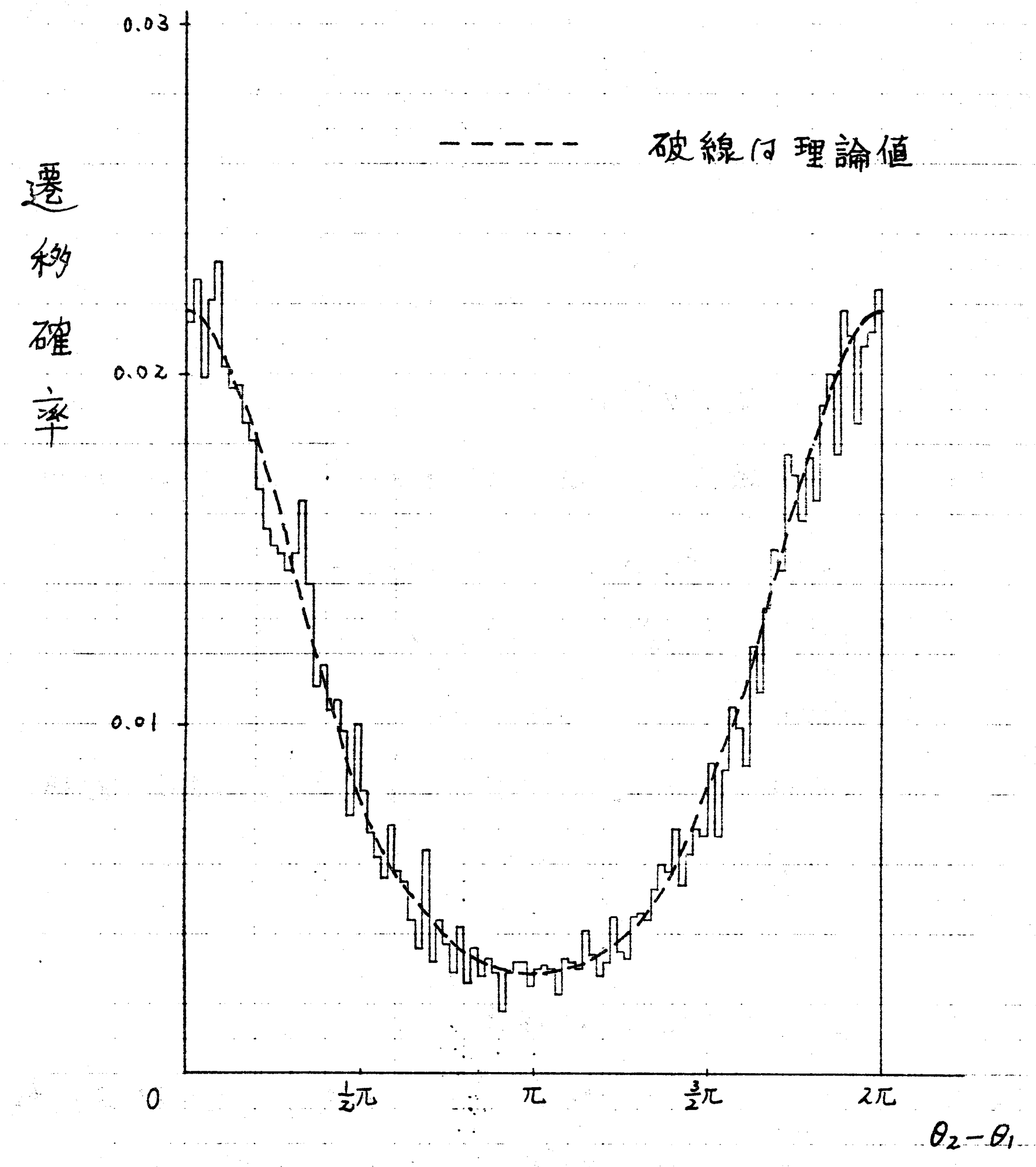
参照文献

1) 生物科学講座 7 個体の行動 朝倉書店 1977

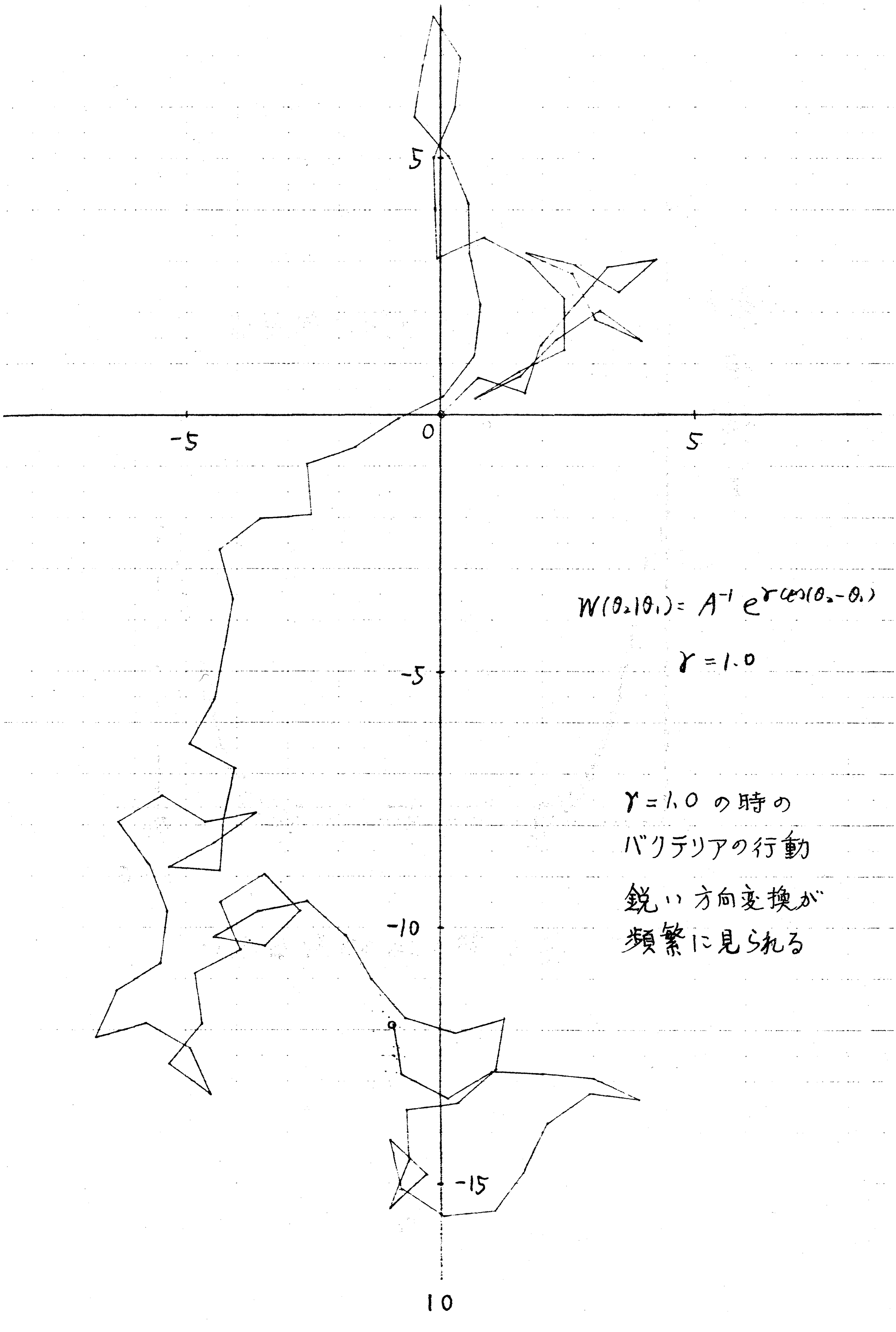
2) N. Tsang, R. Macnab, D. E. Koshland
SCIENCE 181 (1973) 60～63
R. Macnab, D. E. Koshland
Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69 (1972) 2509～2512

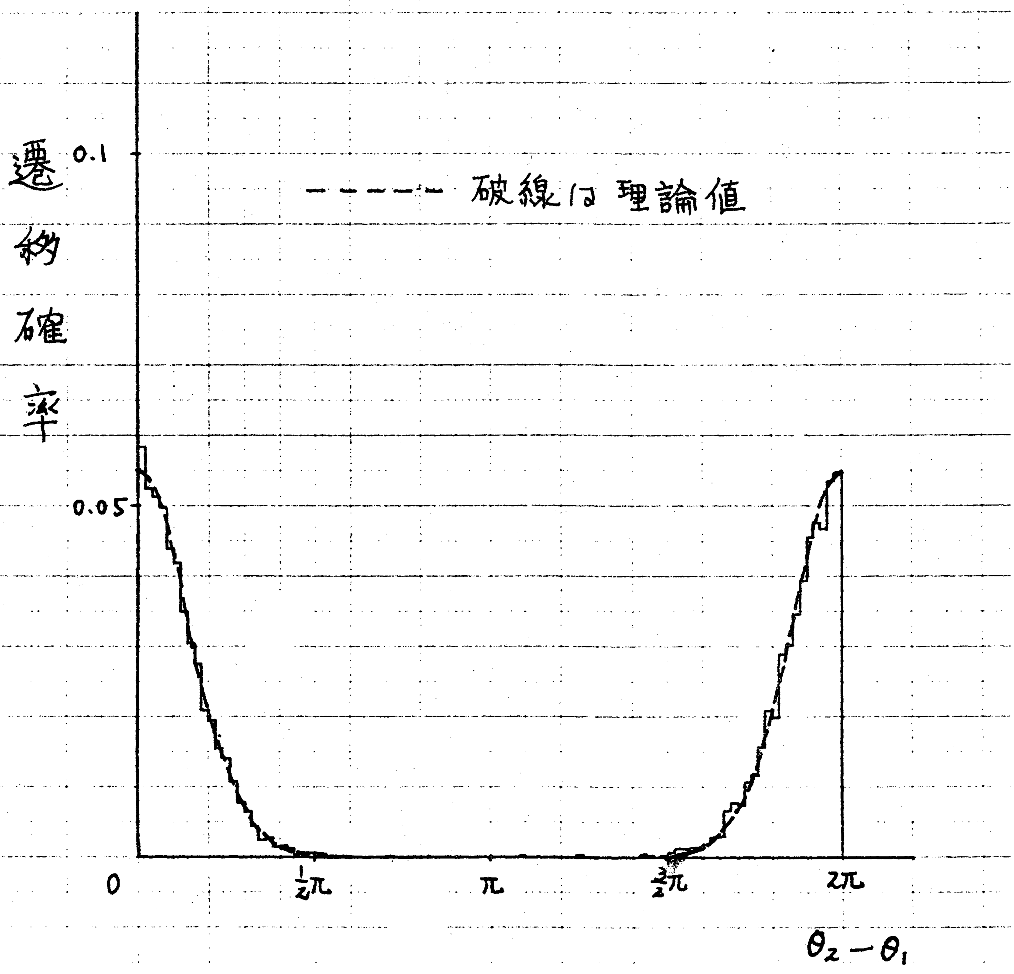
シミュレーションの結果

$\gamma = 1.0,\ 5.0,\ 10.0$ に対して、発生させた凝似乱数の分布とバクテリアの運動のサンプルを示しておく。凝似乱数は $\gamma=10.0$ の時は $\theta_2-\theta_1$ の値が零附近で理論値と合わない。$\gamma=1.0, 5.0$ は理論値と凝似乱数の一致が良い。運動は γ の値が大きくなるにつれて滑らかになる。$\gamma=1.0$ では鋭い方向変換が頻繁に見られる。

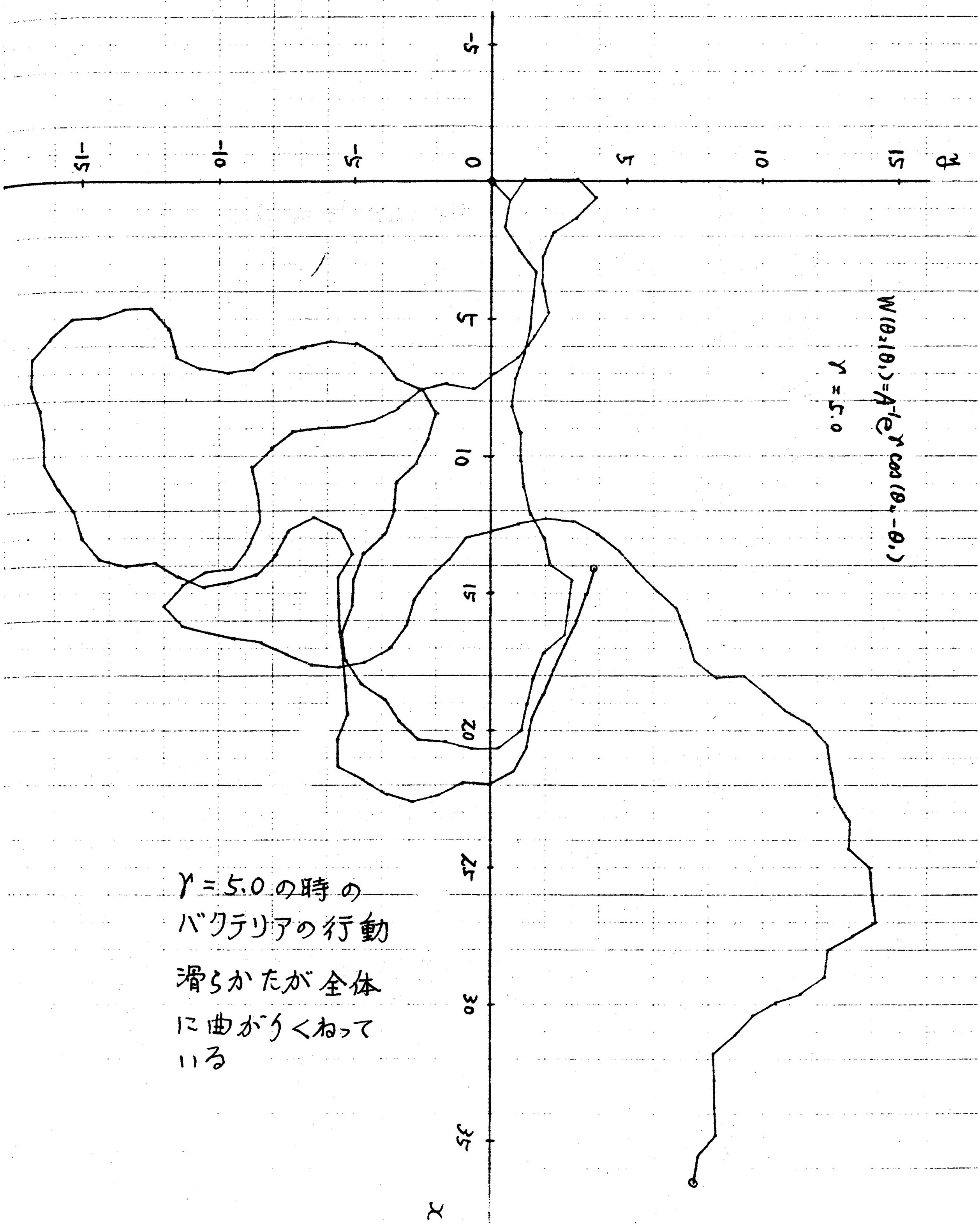


$\gamma=1.0$ の時の遷移確率分布

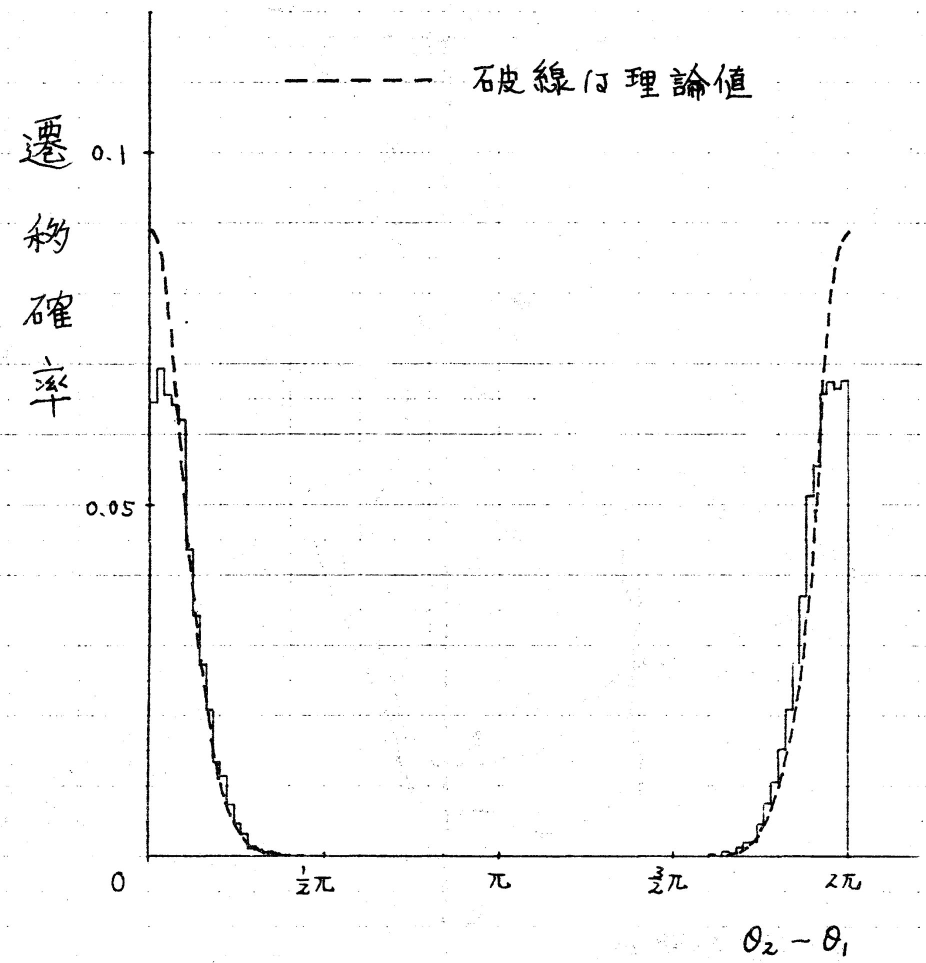

5
-5
0
5
-5
-10
-15
10
$W(\theta_2|\theta_1) = A^{-1} e^{\gamma \cos(\theta_2-\theta_1)}$
$\gamma = 1.0$
$\gamma=1.0$の時の
バクテリアの行動
鋭い方向変換が
頻繁に見られる



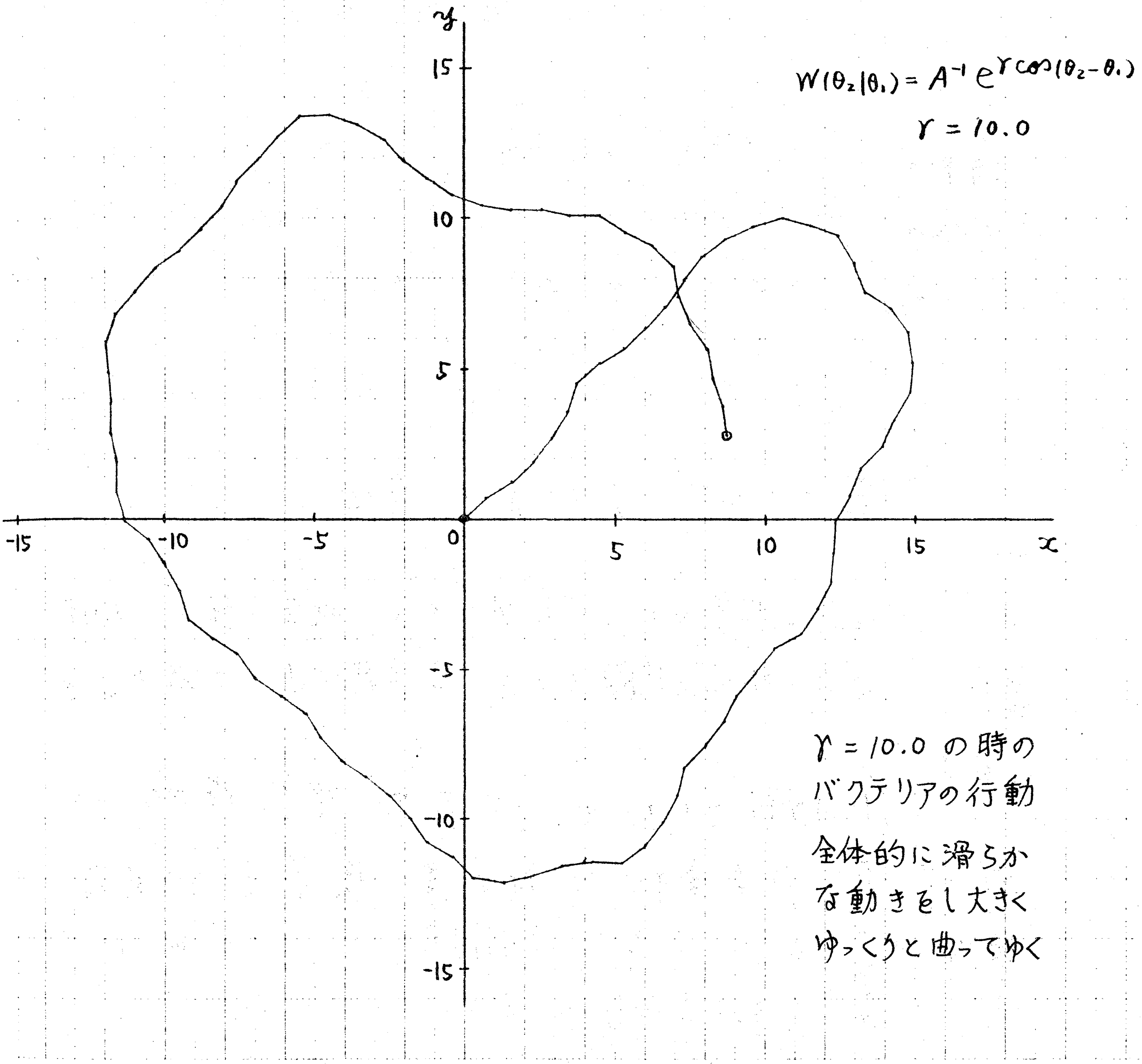
$\gamma = 5.0$ の時の遷移確率分布



-15
-10
-5
0
5
10
15
y
-5
5
10
15
20
25
30
35
x
W(θ₂|θ₁)=A⁻¹e^{γcos(θ₂−θ₁)}
γ = 5.0
γ = 5.0の時の
バクテリアの行動
滑らかだが全体
に曲がりくねって
いる



$\gamma = 10.0$ の時の遷移確率分布


$W(\theta_2|\theta_1) = A^{-1} e^{\gamma \cos(\theta_2 - \theta_1)}$
$\gamma = 10.0$
$\gamma = 10.0$ の時の
バクテリアの行動
全体的に滑らか
な動きをし大きく
ゆっくりと曲ってゆく
y
x
15
10
5
0
-5
-10
-15