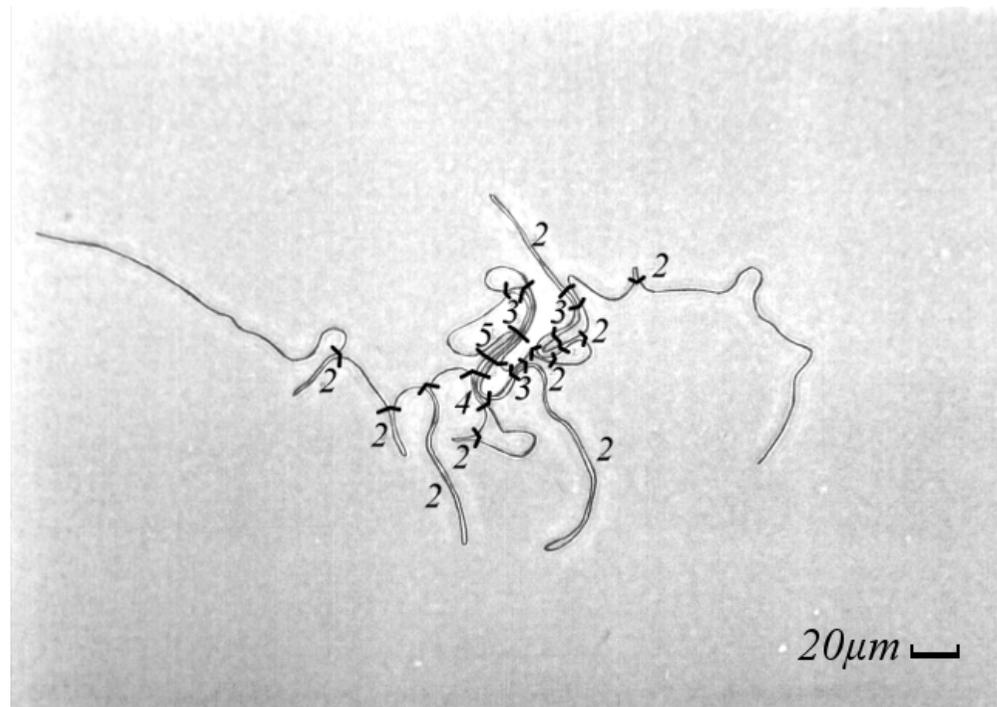


非線形微分方程式系による バクテリアの初期成長過程の解析

中大理工

本田良二郎, 脇田順一, 香取眞理

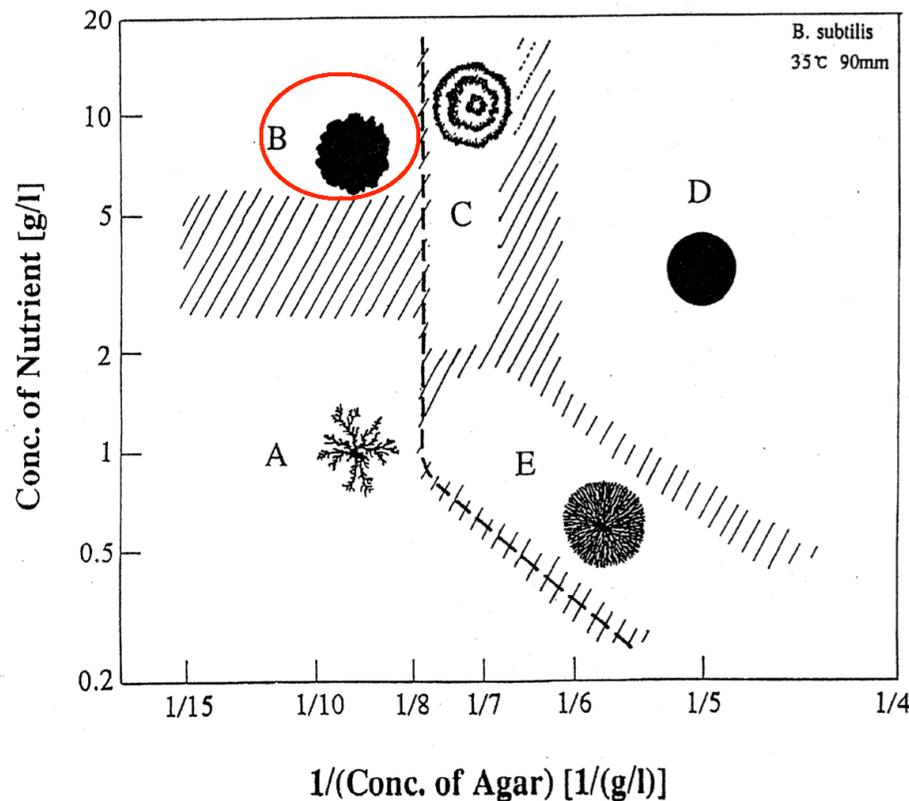


日本物理学会 秋季大会
2015年 9月19日

[1]R.Honda, J.Wakita, M.Katori: Self-elongation with sequential folding of a filament of bacterial cells, J.Phys. Soc. Jpn. に掲載決定

はじめに

- バクテリアの集団は, 寒天濃度, 栄養濃度によって多様な形のコロニーを形成し, 様々なパターンが見られることが知られている^[2]。



モルフォロジーダイアグラム(形態図)

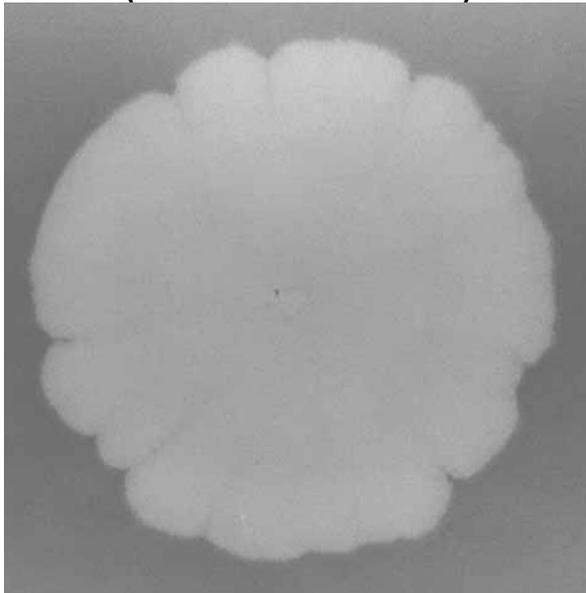
[2]M. Matsushita, et al., Colony formation in bacteria: experiments and modeling, *Biofilms* 1 (2004)

菌種: *Bacillus subtilis*(枯草菌)

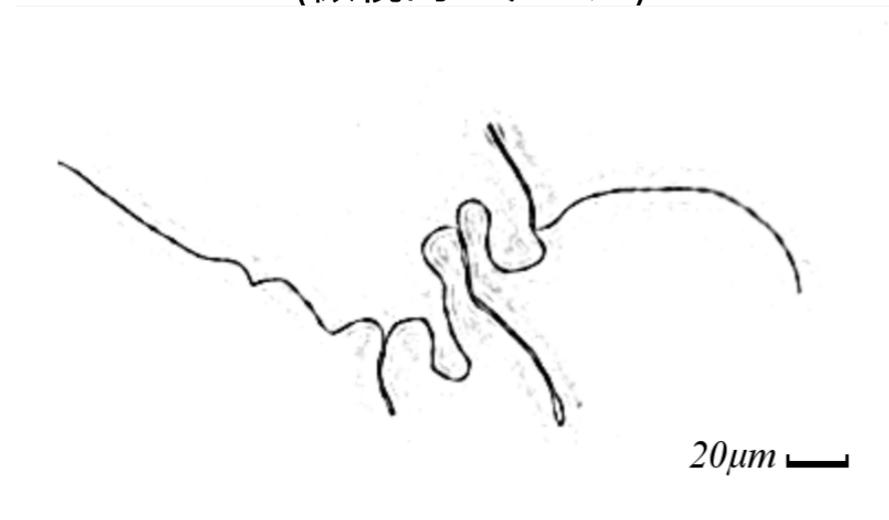
はじめに

- 寒天培地上に接種した細菌は、その集団的振る舞いにより多様なパターンを形成することが知られている^[2]が、稀薄菌液を用いると、局所的に菌が単体から成長する様子が観察された。

集団的振る舞い
(巨視的スケール)

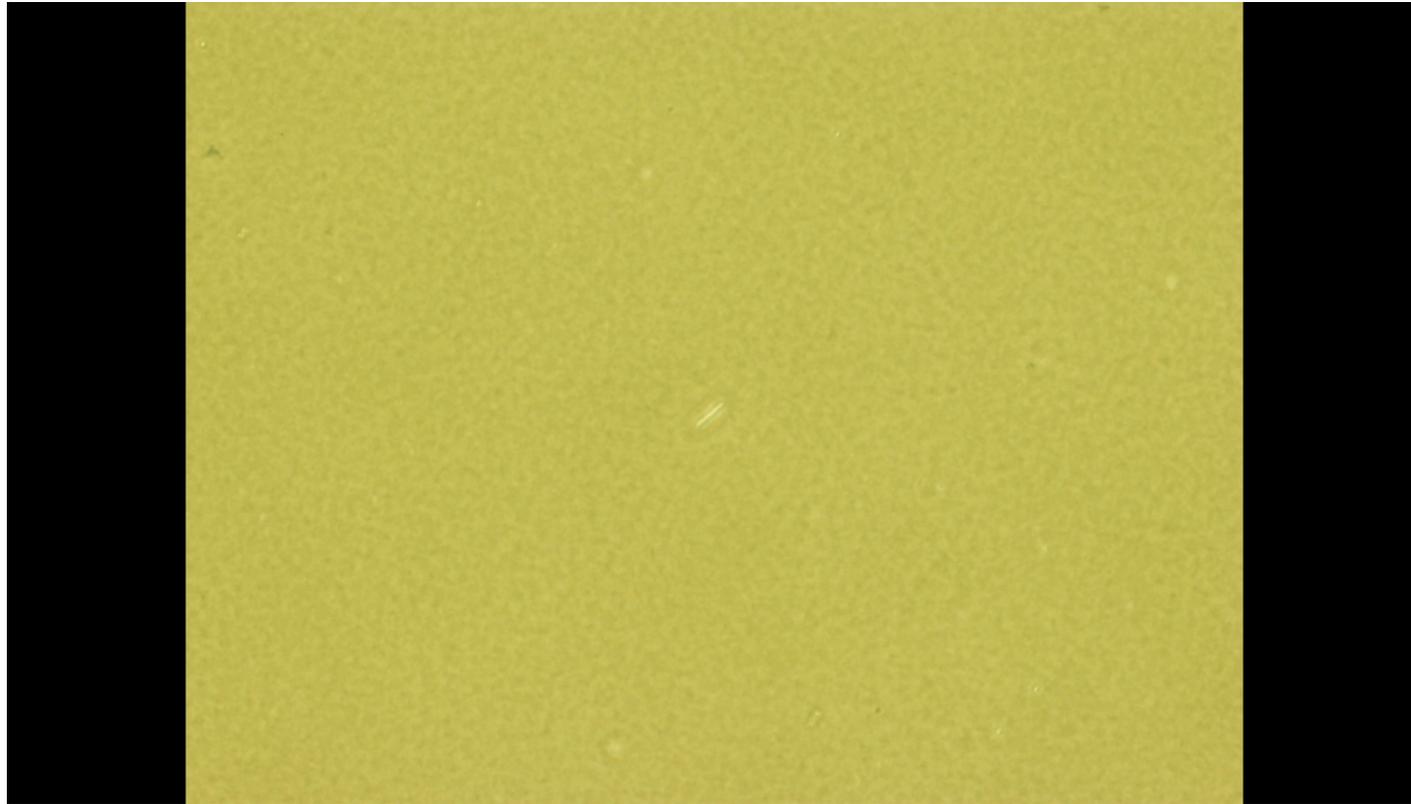


局所的なひも状成長
(微視的スケール)



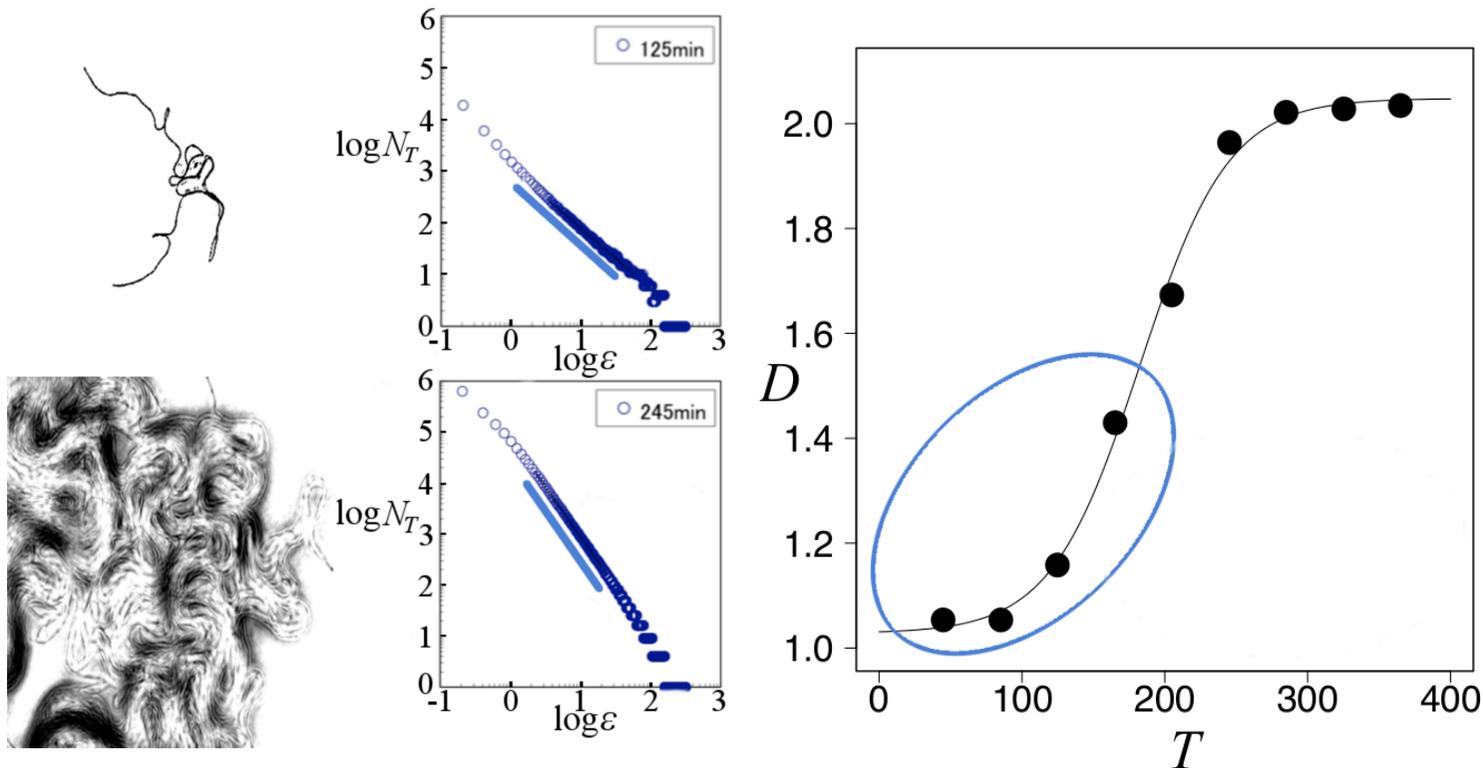
ひも状成長の観察

- 動画



ひも状成長のフラクタル次元解析

- バクテリアの全長は指数関数的な成長を保ちながら, その平面構造は1次元的なひも状から, 2次元的なコロニーへと遷移していく。



先行研究

- バクテリアのひも状成長は, Neil H. Mendelson 氏らにより1976年頃より研究されている^[3]。
- 熊田氏らは, バクテリアの初期の成長過程について, 寒天濃度を変化させた観察を行っている^[4]。

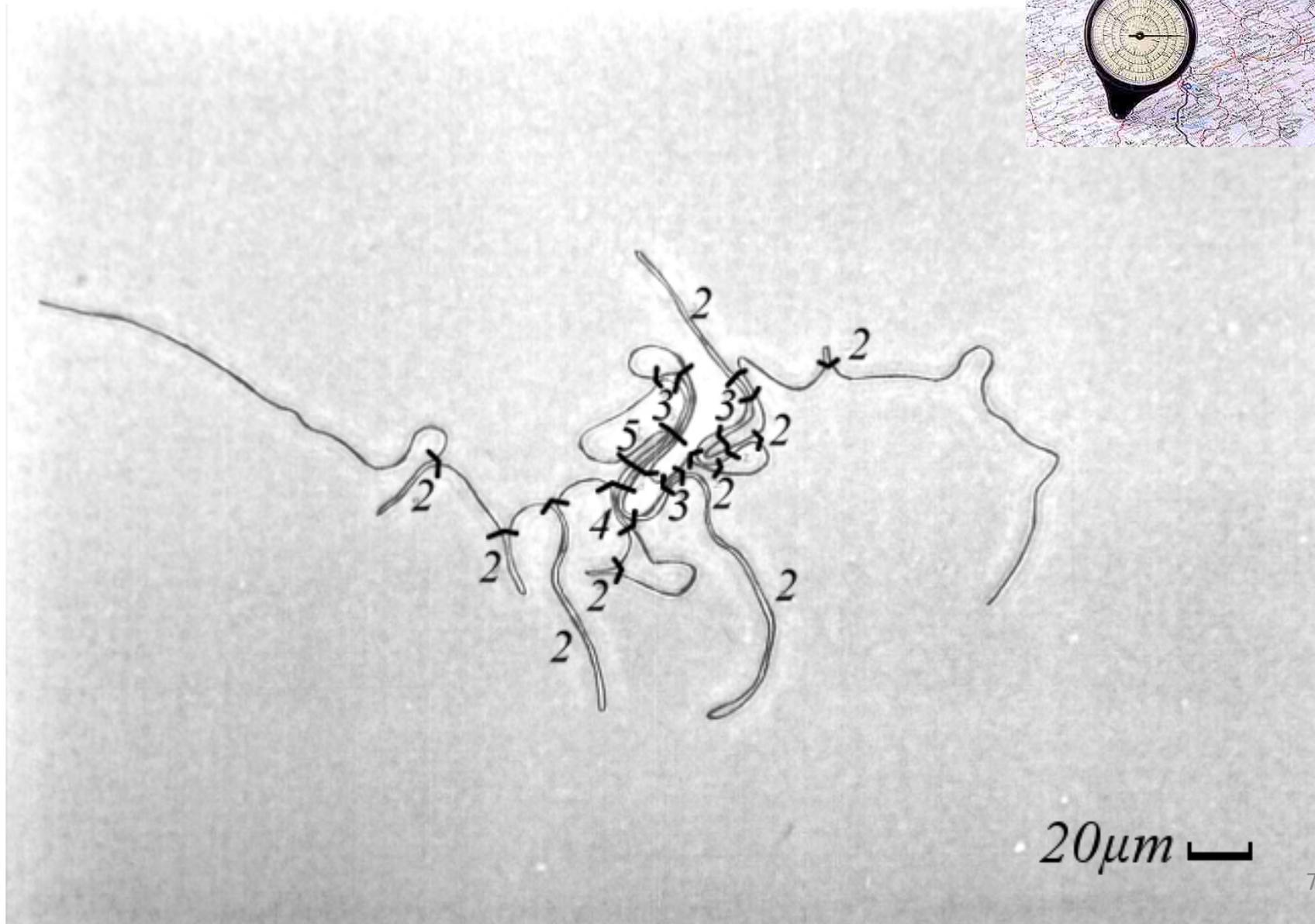
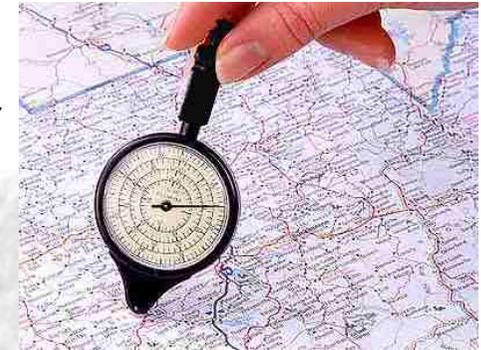
[3] N. H. Mendelson, J. E. Sarlls, C. W. Wolgemuth, and R. E. Goldstein, Phys. Rev. Lett. 84, 1627 (2000).

[4] K. Kumada, A. Iwama, and T. Takahashi, Microbes and Environments 11, 1 (1996)

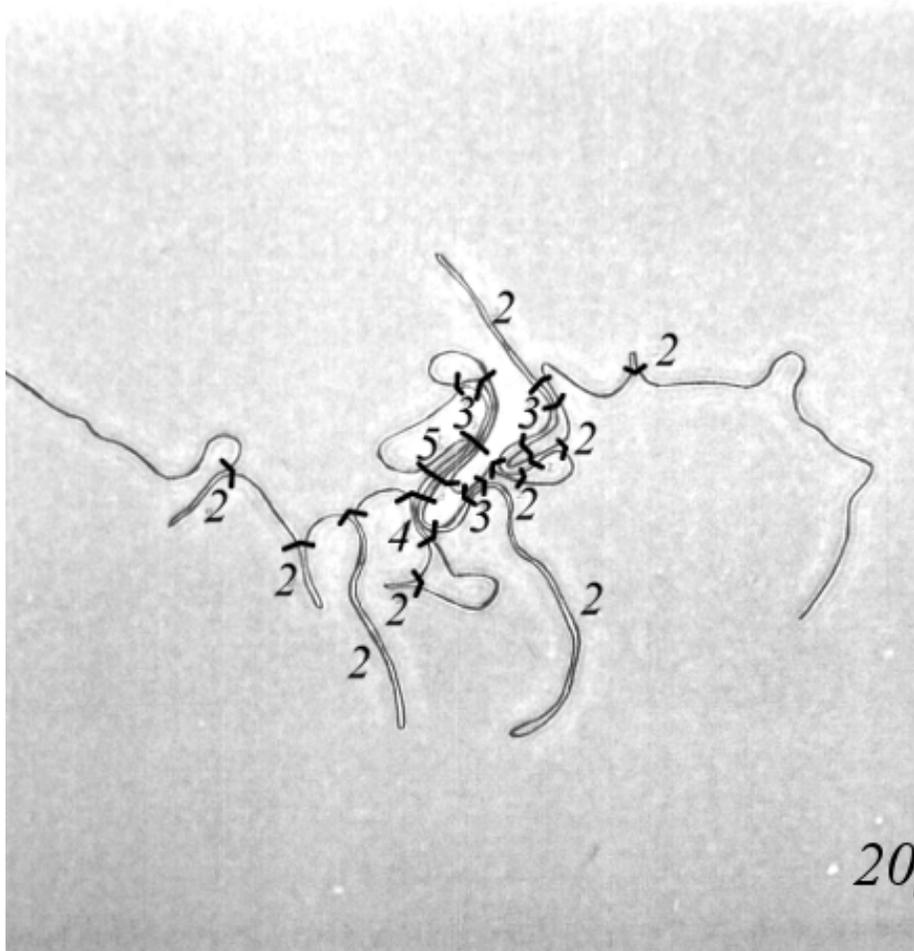
研究目的

- 1次元的なひも状の成長から, 2次元的なコロナーが形成されていく初期の過程を,
 1. 数値化する。
 2. 非線形微分方程式系によるモデル化, 及び解析を行う。

ひも状成長の観察

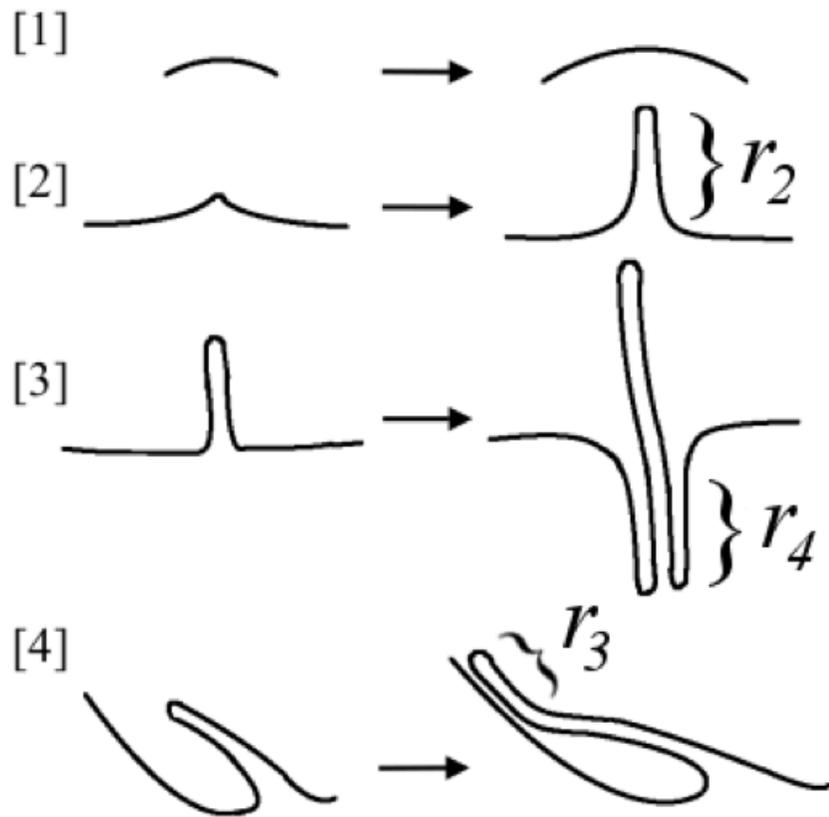


ひも状成長の数値化



t [min]	L [μm]	l_1 [μm]	l_2 [μm]	l_{3+} [μm]
0	151	151	0	0
10	228	189	39	0
20	315	247	68	0
30	485	340	145	0
40	733	442	291	0
50	1070	620	362	90
60	1590	810	584	197
70	-	-	944	535
80	-	-	-	1260
90	-	-	-	2710

初期成長過程における パターンの分類



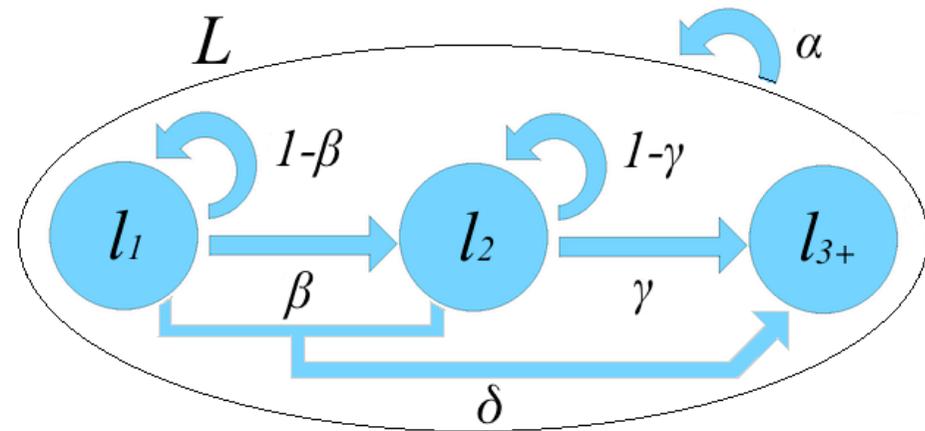
初期の成長過程には、どのようなパターンが見られるのか分類した。

- [1]:時間とともに成長する。
- [2,3]:折り畳まれることで, 2重部分, 4重部分ができる。
- [4]:折り畳まれた2重部分が1重部分に接触し, 併合することで3重として成長する。

r_2, r_3, r_4 はそれぞれ2重, 3重, 4重になっている部分を示す。

ひも状成長のモデル化

- l_1, l_2 はそれぞれ1重部分の長さ, 2重部分の長さを表し, l_{3+} は3重以上の部分の長さを表す。
- 1重から2重への遷移率を β , 2重から4重への遷移率を γ とする。
- 1重と2重から, 3重になる結合係数を δ とする。
- L は全長を表し, その増加率は α とする。



非線形微分方程式系

- 微分方程式系(*)の導入

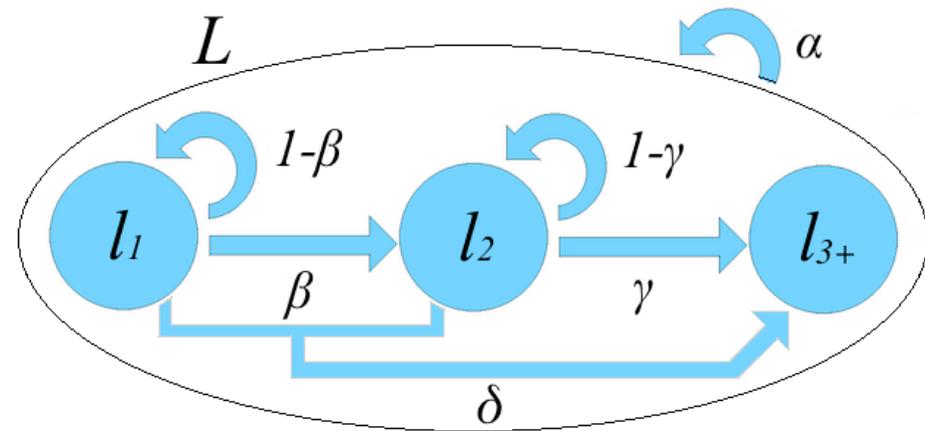
$$L(t) = l_1(t) + l_2(t) + l_{3+}(t)$$

$$\frac{d}{dt}L(t) = \alpha L(t)$$

$$\frac{d}{dt}l_1(t) = \alpha(1 - \beta)l_1(t) - \delta_1 l_1 l_2(t)$$

$$\frac{d}{dt}l_2(t) = \alpha(1 - \gamma)l_2(t) + \alpha\beta l_1(t) - \delta_2 l_1 l_2(t)$$

$$\frac{d}{dt}l_{3+}(t) = \alpha l_{3+}(t) + \alpha\gamma l_2(t) + (\delta_1 + \delta_2)l_1(t)l_2(t)$$



非線形項

- 微分方程式系(*)の導入

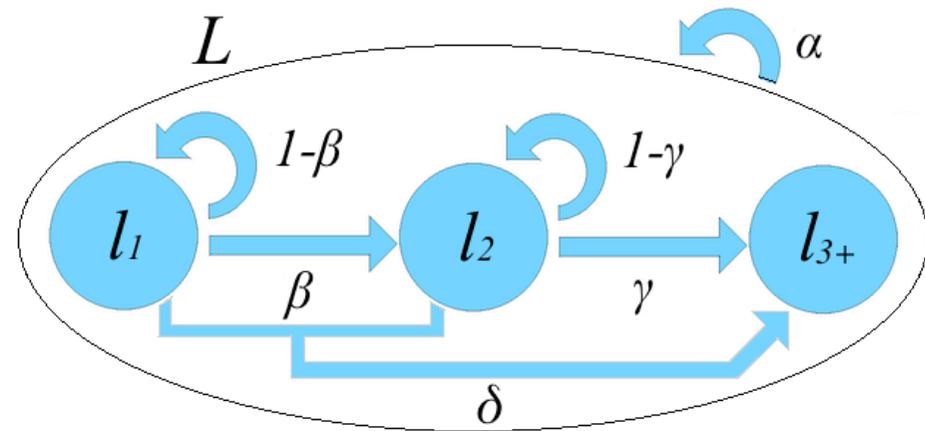
$$L(t) = l_1(t) + l_2(t) + l_{3+}(t)$$

$$\frac{d}{dt}L(t) = \alpha L(t)$$

$$\frac{d}{dt}l_1(t) = \alpha(1 - \beta)l_1(t) - \delta_1 l_1 l_2(t)$$

$$\frac{d}{dt}l_2(t) = \alpha(1 - \gamma)l_2(t) + \alpha\beta l_1(t) - \delta_2 l_1 l_2(t)$$

$$\frac{d}{dt}l_{3+}(t) = \alpha l_{3+}(t) + \alpha\gamma l_2(t) + (\delta_1 + \delta_2)l_1(t)l_2(t)$$



微分方程式系の解

• 微分方程式系(*)の導入 • 摂動計算

$$L(t) = l_1(t) + l_2(t) + l_{3+}(t)$$

$$\frac{d}{dt} L(t) = \alpha L(t)$$

$$\frac{d}{dt} l_1(t) = \alpha(1 - \beta)l_1(t) - \delta_1 l_1 l_2(t)$$

$$\frac{d}{dt} l_2(t) = \alpha(1 - \gamma)l_2(t) + \alpha\beta l_1(t) - \delta_2 l_1 l_2(t)$$

$$\frac{d}{dt} l_{3+}(t) = \alpha l_{3+}(t) + \alpha\gamma l_2(t) + (\delta_1 + \delta_2)l_1(t)l_2(t)$$

– δ_1, δ_2 を十分に小さい値と仮定し, $k=1, 2, 3_+$ について, $l_k(t)$ を冪級数に展開する。

– N 次近似解は次のように表せる。

$$l_k^{(N)}(t) = \sum_{n=0}^N \sum_{\substack{m_1 \geq 0, m_2 \geq 0 \\ m_1 + m_2 = n}} \delta_1^{m_1} \delta_2^{m_2} \tilde{l}_k^{(m_1, m_2)}(t)$$

– 0次近似解と1次近似解はそれぞれ次のように表せる。

$$l_k^{(0)}(t) = \tilde{l}_k^{(0,0)}(t)$$

$$l_k^{(1)}(t) = l_k^{(0)}(t) + \delta_1 \tilde{l}_k^{(1,0)}(t) + \delta_2 \tilde{l}_k^{(0,1)}(t)$$

0次近似解

- 微分方程式系(*)の導入

$$L(t) = l_1(t) + l_2(t) + l_{3+}(t)$$

$$\frac{d}{dt}L(t) = \alpha L(t)$$

$$\frac{d}{dt}l_1(t) = \alpha(1 - \beta)l_1(t) - \delta_1 l_1 l_2(t)$$

$$\frac{d}{dt}l_2(t) = \alpha(1 - \gamma)l_2(t) + \alpha\beta l_1(t) - \delta_2 l_1 l_2(t)$$

$$\frac{d}{dt}l_{3+}(t) = \alpha l_{3+}(t) + \alpha\gamma l_2(t) + (\delta_1 + \delta_2)l_1(t)l_2(t)$$

- 0次近似解は, (*)式で, $\delta_1 = \delta_2 = 0$ とした線形微分方程式の解である。

$$l_1^{(0)}(t) = Ae^{(1-\beta)t}$$

$$l_2^{(0)}(t) = \frac{\beta A}{\beta - \gamma} e^{(1-\gamma)t} (1 - e^{-\alpha(\beta-\gamma)t})$$

$$l_{3+}^{(0)}(t) = \frac{A}{\beta - \gamma} \{-\beta(e^{-\alpha\gamma t} - e^{-\alpha\gamma t_*})$$

$$+ \gamma(e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t_*})\}$$

1次近似解

- 1次近似解は, 0次近似解+非線形項で表される。

$$l_1^{(1)}(t) = l_1^{(0)}(t) + \delta_1 e^{\alpha(1-\beta)t} I^{(1)}(t; t_*, \alpha(1-\beta))$$

$$l_2^{(1)}(t) = l_2^{(0)}(t) + \delta_1 \alpha \beta e^{\alpha(1-\gamma)t} \times I^{(2)}(t; t_*, -\alpha(\gamma-\beta), \alpha(1-\beta)) \\ - \delta_2 e^{\alpha(1-\gamma)t} I^{(1)}(t; t_*, \alpha(1-\gamma))$$

$$l_{3+}^{(1)}(t) = l_{3+}^{(0)}(t) + \delta_1 \{-\alpha^2 \beta \gamma e^{\alpha t} \times I^{(3)}(t; t_*, \alpha \gamma, -\alpha(\gamma-\beta), \alpha(1-\beta)) \\ + e^{\alpha t} I^{(1)}(t; t_*, \alpha)\} \\ + \delta_2 \{-\alpha \gamma e^{\alpha t} I^{(2)}(t; t_*, \alpha, \alpha(1-\gamma)) + e^{\alpha t} I^{(1)}(t; t_*, \alpha)\}$$

- 重積分の公式

$$I^{(1)}(t; t_*, a_1) = \int_{t_*}^t ds e^{-a_1 s} l_1^{(0)}(s) l_2^{(0)}(s)$$

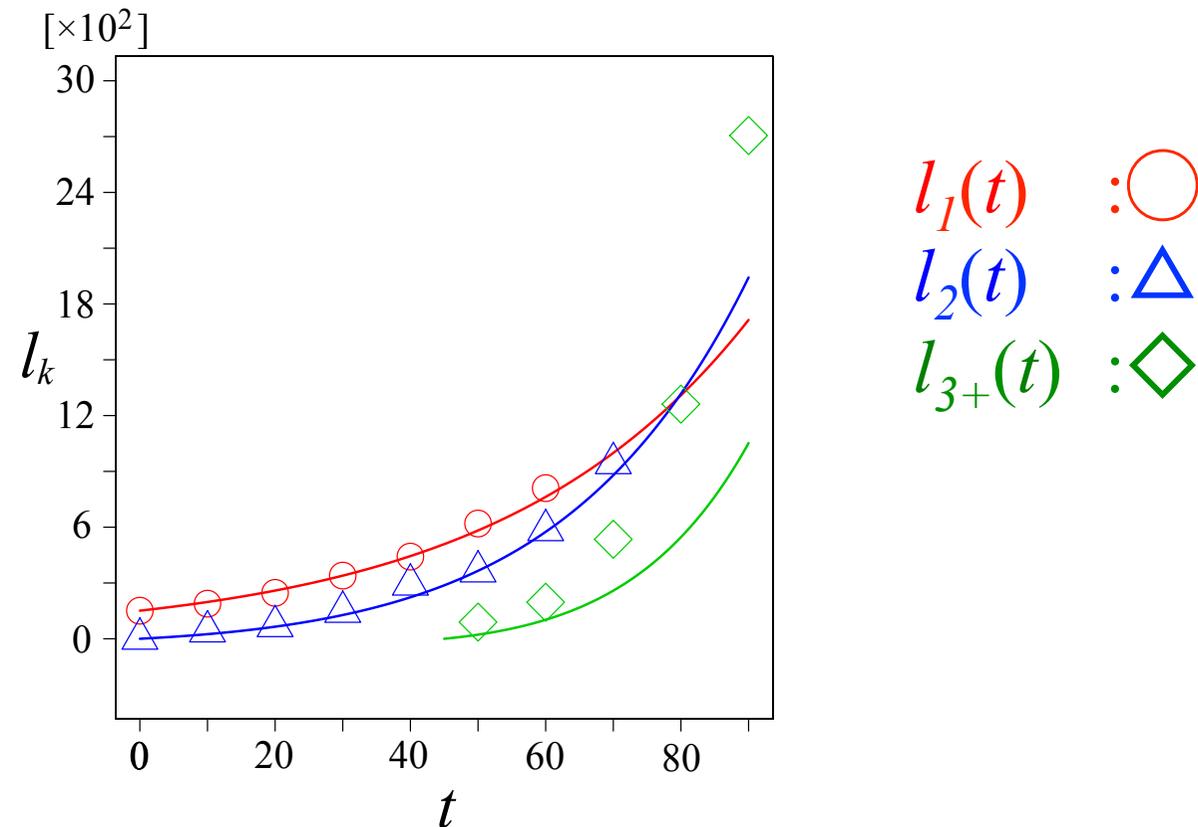
$$I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1) = \int_{t_*}^t ds e^{-a_2 s} I^{(1)}(s; t_*, a_1)$$

$$I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1) = \int_{t_*}^t ds e^{-a_3 s} I^{(2)}(s; t_*, a_2, a_1)$$

0次近似解のフィッティング結果

- $\delta_1 = \delta_2 = 0$ とした0次近似解を用いたフィッティングは, l_{3+} がうまくいかない。

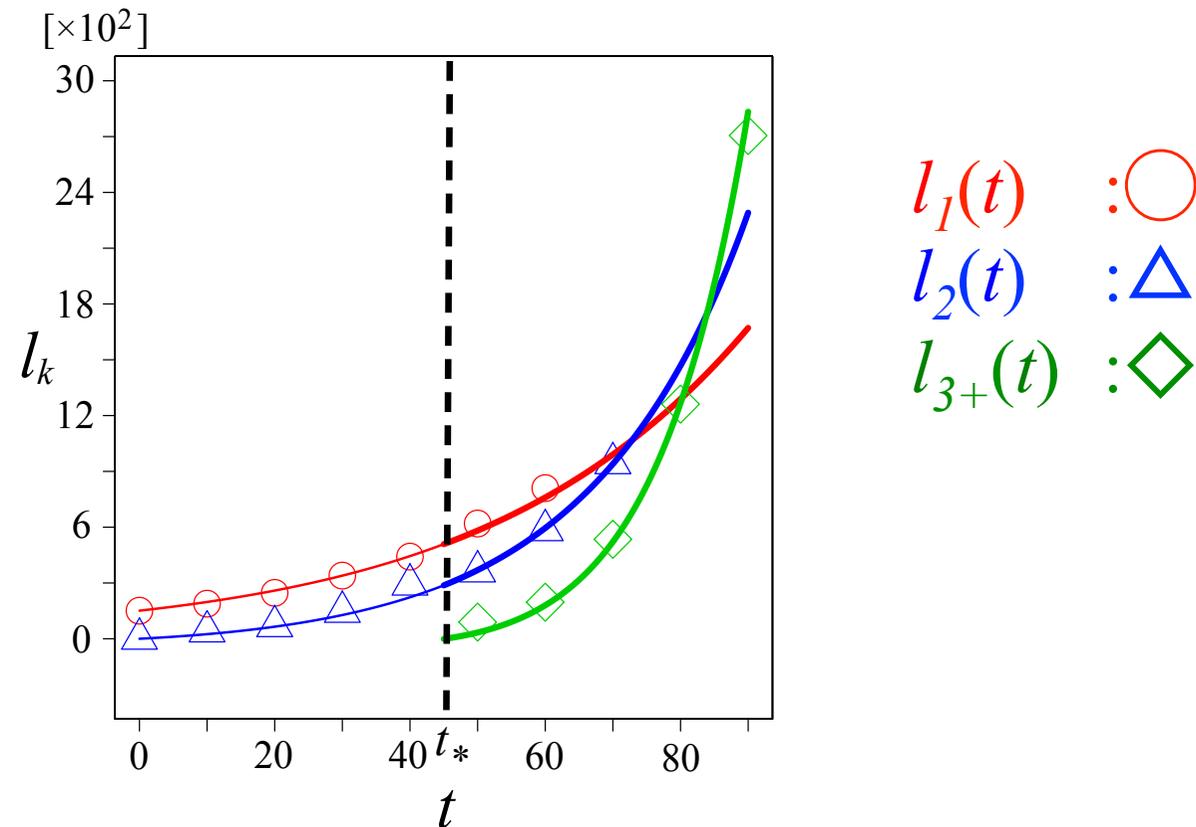
$$\begin{aligned} A &= 1.50 \times 10^2, \\ \alpha &= 3.95 \times 10^{-2}, \\ \beta &= 0.317, \\ \gamma &= 0.313 \end{aligned}$$



1次近似解のフィッティング結果

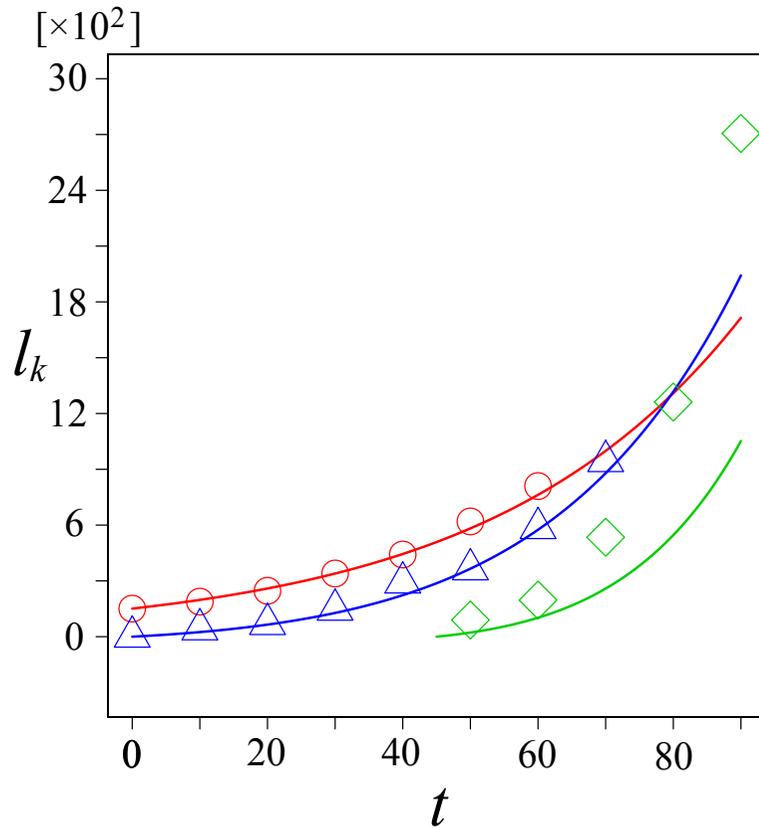
- δ_1, δ_2 を十分小さい値と仮定した1次近似解では, l_{3+} を含めてよくフィッティング出来ている。

$$\begin{aligned} A &= 1.50 \times 10^2, \\ \alpha &= 3.95 \times 10^{-2}, \\ \beta &= 0.317, \\ \gamma &= 0.313, \\ \delta_1 &= 6.24 \times 10^{-7}, \\ \delta_2 &= 3.75 \times 10^{-8} \end{aligned}$$

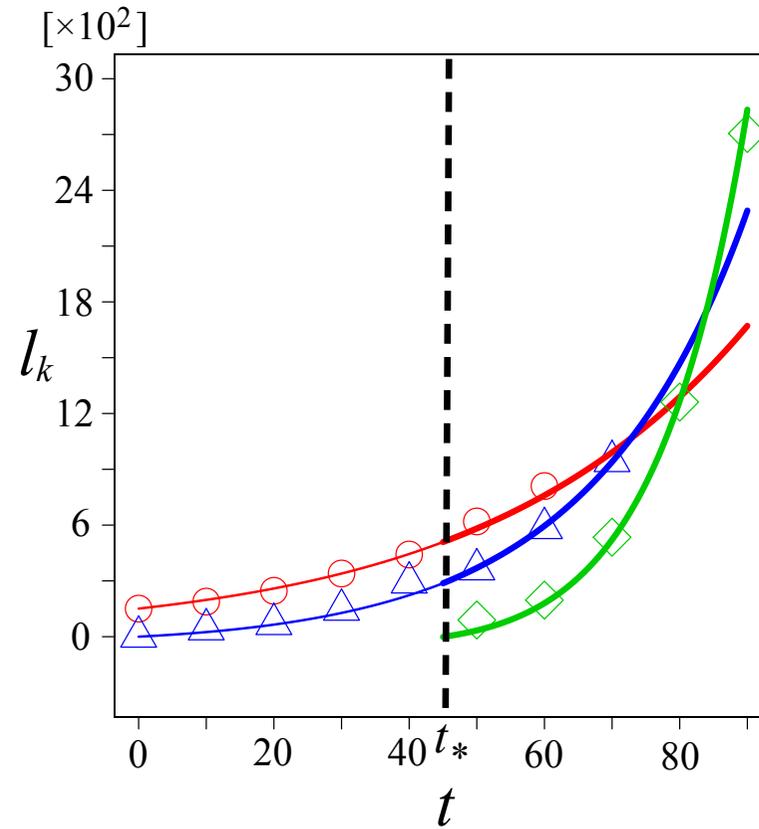


解析結果

0次近似解
(非線形項無し)



1次近似解
(非線形項有り)



$l_1(t): \circ$, $l_2(t): \triangle$, $l_{3+}(t): \diamond$, $A=1.50 \times 10^2$, $\alpha=3.95 \times 10^{-2}$,
 $\beta=0.317$, $\gamma=0.313$, $\delta_1=6.24 \times 10^{-7}$, $\delta_2=3.75 \times 10^{-8}$

研究課題

- フィッティング結果より, $\beta=0.317$, $\gamma=0.313$ であり, β と γ の値は非常に近い値をとる。
- この結果から, 仮に $\beta=\gamma=1/3$ とすると, 1重部分自体の伸びに対する, 1重から2重に遷移する割合が, $\beta/(1-\beta)=1/2$ となる。これは2重から4重への遷移に対しても同じである。
- この $\beta\sim\gamma\sim 1/3$ という値が, ひもの折り畳みに対して普遍的なものなのか調べたい。

粘性流体中の弾性棒

2次元空間内に、曲げ弾性を持つフィラメントが時間とともに指数関数的に伸びて行くときの様子。周りの空間は、速度に比例する抵抗力を発生する一様な媒質とみなしている。



和田 浩史 氏 より提供(立命館大学 理工学部)