

2015 年度 修士論文

バクテリアの紐状成長における
折り畳み過程

Folding Processes
in a Filament of Bacterial Cells

中央大学大学院 理工学研究科博士前期課程 物理学専攻

本田良二郎

概要

バクテリアは典型的な単細胞生物であり、それゆえ彼らはお互いに独立して生きていると考えられるが、成長と増殖を繰り返して膨大な個体が集まるとコロニーを形成して集団的に振る舞うようになる。そのコロニーの形は環境条件によって姿を変えるが、フラクタルという概念を用いて特徴付けることができる。特にこれまで、環境条件を変化させた場合にどのようにバクテリアのコロニーの形が変化するのかという研究がなされてきた。そしてパターンの特徴付けには、フラクタル次元 D を導入することが1つの有効な手段であることが知られている。

ひも状成長するバクテリアを観察すると、成長のごく初期段階においては紐の形状は単純な曲線であるが、折りたたみを繰り返して増殖することで次第に2次元的な広がりを持つ成長に移行し、やがては膨大な個体が密集したコロニーを形成する。本論文ではこのような、コロニー形成に至るまでの時間発展する成長過程に注目した。観察実験を動画で撮影した後に数値データとして整えることで、時間発展するパターンの定量化を試みた。解析では、フラクタル次元を用いて1次元から2次元へのパターン全体の大域的な変化を示し、その内部の紐が折り畳まれていく複雑な構造に対しては微分方程式系を導入してアプローチした。

目次

1	はじめに	4
1.1	バクテリアの増殖について	4
1.2	資料バクテリア <i>B. subtilis</i> について	4
1.3	バクテリアの紐状成長と折り畳み	5
1.4	本論文の構成	6
2	実験方法	7
2.1	実験の流れ	7
2.2	寒天培地の作成方法	7
3	<i>B. subtilis</i> の紐状成長の観察	9
3.1	バクテリアの増殖に関するモデル	9
3.2	初期成長過程のパターンによる分類	9
3.3	観察結果の数値化	9
4	折り畳みが生じるパターン	13
4.1	フラクタル次元の求め方	13
4.2	フラクタル次元の解析	14
5	実験データの解析	16
5.1	指数関数的な成長	16
5.2	微分方程式系とその解	16
5.3	非線形フィッティング	19
6	解析結果と考察	22
6.1	遷移率の計算	22
6.2	$\beta \rightarrow \gamma$ での $l_1^{(1)}(t)$, $l_2^{(1)}(t)$, $l_{3+}^{(1)}(t)$ の振る舞い	22
6.3	δ_1 , δ_2 について	25
7	結論と展望	27
7.1	結論	27
7.2	併合による 4 重部分の生成を考慮した微分方程式系	27

A	ボックスカウント法の計算	28
A.1	コンピューター処理によるボックスカウント法	28
B	$\gamma \rightarrow \beta$ の計算	29
B.1	式 (5.12) の 0 次近似解 $l_2^{(0)}(t), l_{3+}^{(0)}(t)$ の $\gamma \rightarrow \beta$ の計算	29
B.2	式 (5.14) の重積分 $I^{(1)}(t; t_*, a_1), I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1), I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ の $\gamma \rightarrow \beta$ の計算	30
B.3	$J^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1), J^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ において $a_2 = -\alpha(\gamma - \beta)$ である 場合の $\gamma \rightarrow \beta$ の計算	36

1 はじめに

1.1 バクテリアの増殖について

細菌培養においては、その増殖過程を表現するのに増殖曲線を用いる。これは菌の個体数と培養時間の関係を模式的に示したもので、誘導期、対数期（指数期）、静止期、死滅期により構成される。

- 誘導期 (lag phase): 培地接種後のしばらくの間は、菌は細胞分裂の準備をするために培地上の個体数は変化しない。
- 対数期 (log phase): 指数期とも呼ばれる。菌が細胞分裂を始め、個体数は指数関数的に急速に増加する。片対数グラフにプロットすると、その傾きにあたる比増殖率は一定値になる。
- 静止期 (stationary phase): 対数期へ至ると、菌は栄養不足や過密のために死滅する個体数も増える。そして増殖率と死滅率が平衡に達すると静止期へと移行し、生存個体数が一定値となる。
- 死滅期 (death phase): 静止期が一定期間経過すると、今度は死滅率が増殖率を上回り生存個体数が減少へ向かう。この時期を死滅期という。

1.2 資料バクテリア *B. subtilis* について

本論分での実験で用いた菌種は、枯草菌 *B. subtilis* であり、同研究科脇田研究室で培養している野生型 OG-01 を提供していただいた。この菌は鞭毛を持ち、フィラメントのような細長い形状をしている。水中を泳ぐときは鞭毛を束ねて回転させる事で推進力を得ていると考えられている。また、栄養濃度が低かったり、乾いているような、彼らにとって繁殖に適さない環境では、芽胞を形成する事が知られている。この芽胞状態では、極めて高い耐久性を持ち、細菌の完全な不活化には専用の滅菌処理を必要とする。寒天培地上に少量の菌を接種すると、約 2 時間の誘導期の後に対数期へ移行し、その後約 6 時間で 2 次元的なコロニーの形成に遷移する。

バクテリアに関する物理的な研究は、集団的振る舞いが作り出すコロニーパターンがよく知られている。菌を培養する培地の固さと、栄養の濃度という 2 つのパラメーターを調節することで、コロニーの形態が様々に変化するのである。例えば、培地が硬いと彼らは能動的に動けず、栄養が少ないと増殖率が低くなる。このような環境下ではコロニーは環

境から強い制限を受けるために、樹枝状結晶といった非生物の物理系で観測されるパターンと似た形態をとる。一方で、培地が柔らかいと自由に動き回ることが出来、栄養が豊富であれば増殖率が高くなる。そのような環境下では、コロニーは外部から制限を受けずに成長し、非生物系では見られないような生物特有の形態を示すと考えられる。個々のバクテリアは独立に動き回り自己増殖するが、コロニーの構成要素としてのバクテリアは強い相互作用を暗示しており、大変興味深い振る舞いをみせる。

1.3 バクテリアの紐状成長と折り畳み

誘導期から対数期に向かうバクテリア細胞を顕微鏡で観察すると、ちょうどバクテリアが細胞分裂を始めていて紐状の構造が確認できた。この研究は、その紐状構造の成長過程に焦点を当てたものである。まず、その紐状成長は、細胞分裂によってバクテリアの個体数が増加しながらも、隣り合う細胞同士が切り離されずに縦に連結することで生じる。培地が固く、栄養が豊富な本実験の環境下では、細胞分裂は一定の周期を保ち繰り返される。すなわち、はじめは1つの個体であるバクテリア細胞が、分離を伴わない細胞分裂により1本の長い細胞鎖を形成するのである。自己伸長するその紐状構造は、培地の凹凸や摩擦等の影響により、真っ直ぐには伸びず、曲がりくねったような不安定な伸びをみせる。細胞鎖はその至る所で細胞分裂を繰り返しており、成長とともにある特定箇所へ押し出す力が集中し、1次元的な成長にひずみが生じる。そしてついには、いくつかの部分が2重に折り畳まれる。図1は2重部分が生成された典型的な観察写真である。そしてこの後間もなく、3重や4重に折り畳まれる様子が観察出来るのである。このように、折り畳みを繰り返すことで、自己伸長する細胞鎖は寒天培地平面上を覆い尽くして行く。



図1 2重部分が生成された典型的な観察写真。1重部分が折り畳まれて2重部分が生成されているのが確認出来る。

1.4 本論文の構成

本修士論文は以下のような構成となっている。第2章では、バクテリア観察の実験方法について述べる。第3章は *B.subtilis* の紐状成長に注目し、その成長の特徴付けと数値化の方法、及び実験データの説明を行う。第4章は紐状成長の時間発展による全体的な広がりを、フラクタル次元を用いて特徴付けることを試みる。第5章、第6章では紐状成長の紐が折り畳みを繰り返す振る舞いに焦点を当てて、微分方程式系を導入することで定量的な解析を試みた。

2 実験方法

紐状成長の観察実験は、培地が固く、栄養が豊富な条件で行った。この章では、紐状成長の観察に用いた寒天培地の詳細な作成方法について述べる。試料バクテリアは、同研究科脇田研究室で培養しているものを提供していただいた。

2.1 実験の流れ

本実験は、以下の手順で行う。

1. 実験用寒天培地の作成
2. 菌液を 30 μ L 取り寒天培地中央に接種し、高温高湿器付き光学顕微鏡 (Olympus IX71) に取り付けて 35 $^{\circ}$ C で培養する。
3. 約 2 時間後に芽胞状態の菌が発芽し、細胞分裂が始まるのを確認後、バイオイメージ分析ソフト (Mitani Lumina Vision) を用いて、タイムラプスモードで撮影を行う。このタイムラプスモードというのは、1 分間に 1 枚撮影する機能である。また、本論文中では、撮影倍率は 20 倍とする。

2.2 寒天培地の作成方法

バクテリアを培養するための寒天培地の環境パラメーターとしては、寒天の固さを表す寒天濃度 (C_a) と寒天の栄養の高さを表す栄養濃度 (C_n) がある。ここでは、この 2 つのパラメーターを設定する寒天培地の作成方法を説明する。

1. 薬品はそれぞれ表 1 の分量で準備し、まずは純水に NaCl と K_2HPO_4 、そして栄養分である Peptone を加えて攪拌後、pH が 7.1 になるように HCl を滴下して調整する。
2. 出来た溶液を三角フラスコへ移し、寒天を加えた後にアルミホイルで蓋をして滅菌処理へ移る。培地作成には空中雑菌等の混入を防ぐため、完全な滅菌環境を準備する必要があり、専用機器を用いたオートクレーブ処理を行う。これは、温度を上昇させて 121 $^{\circ}$ C の状態を 15 分間保つ、高温高圧滅菌処理である。
3. オートクレーブ処理後、寒天溶液を 20 ml ずつ滅菌済シャーレに取り分けて、室温で 1 時間程寒天培地が固まるのを待つ。

4. 寒天が固化し、培地のシャーレへの固着を確認後、培地表面の余分な水分を蒸発させるために乾燥機で 50 , 90 分の乾燥処理を行う。

以上の工程により、 $C_a = 10 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $C_n = 10 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ の寒天培地が作成できる。

薬品名	分量
純水	100 mL
NaCl	0.5 g
K ₂ HPO ₄	0.5 g
Peptone	1.0 g
寒天	1.0 g

表 1 寒天培地の材料と分量

3 *B. subtilis* の紐状成長の観察

紐状成長の観察では、1 次元的な紐上構造がどのように 2 次元的な構造に変化して行くのかに注目した。次章で解析するにあたり、紐状成長の観察結果から、実験データを取り出す必要がある。この章では、紐状成長を数値化する行程を説明し、モデル化する準備を行う。

3.1 バクテリアの増殖に関するモデル

一般的に、バクテリアの増殖のような、個体数が 1, 2, 4, 8, 16, ... と増加するような現象は、全長 L , 時刻 t として、次の微分方程式で記述できる。

$$\frac{d}{dt}L(t) = \alpha L(t). \quad (3.1)$$

ここで、 α は比増殖率と呼ばれる定数である。

3.2 初期成長過程のパターンによる分類

紐状成長を観察していると、1 次元的な紐が折り畳みを繰り返して 2 次元的に広がりを見せ始める初期の成長過程を特徴付けるには、図 2 に描かれているような、基本となる 4 つのパターンに分類すれば良いと考えた。

3.3 観察結果の数値化

バクテリアの成長過程はタイムラプスモード (1 分間に 1 枚撮影) により撮影しており、1 回の観察実験でかかる約 6 時間の撮影で得るスナップショットは 360 枚前後に上る。しかしながら、1 分毎の成長の変化は僅かなものであるので、10 分毎の観察写真を解析対象とすることで効率化を図った。実験データを抽出する行程は次のようにした。

1. まず、観察結果のスナップショット 1 枚 1 枚を A4 サイズに拡大印刷して紐状部分を手動で鉛筆でなぞりトレースすることで、バクテリアの細胞鎖が確かに端から端までつながっていることを確認した。
2. 次に、紐が折り畳まれている部分に印を付けた。図の k を伴う区間は、 k 重に折り畳まれている事を表している。図では、 $k = 2, 3, 4, 5$ であり、最大で 5 重に折り畳まれている事を表している。数字を伴わない区間は 1 重部分を表す。

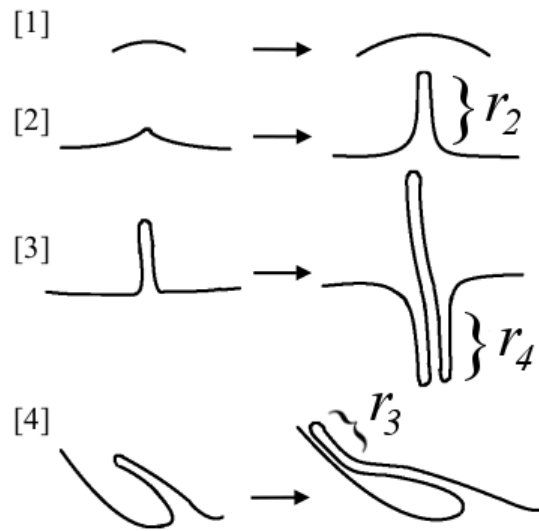


図 2 初期成長過程にみられるパターン：[1] 自己伸長する 1 重部分の紐状成長。[2] 1 重部分が折り畳まれて 2 重が生成する。[3] 2 重に折り畳まれた部分の根元が更に折り畳まれて 4 重を生成する。[4] 1 重部分と 2 重部分が接触し、併合することで 3 重部分を生成する。

3. その後、キルビメーターを用いて各 k 重部分を分類しつつ、長さを測った。キルビメーターは図 4 のようなアナログの計測器で、本来はマップメジャーとして地図上で目的地までの距離を算出する道具であるが、平面上の任意の曲線の長さを測定出来るので、今回の測定には有用であった。
4. 観察記録の統一のため、初めて 2 重部分が形成された時刻を基準に測定結果を整理した。その結果を表 2 に示し、今後この表を実験データとして用いる。

表 2 に実験データを整理するにあたり、1 重部分の長さを l_1 、2 重部分の長さを l_2 、3 重以上の長さをまとめて l_{3+} と表記した。すると全長 L は $L = l_1 + l_2 + l_{3+}$ と表すことができる。但し、バクテリアが成長して画面外に出てしまった場合や、画面外で成長していると考えられる各部分の長さは掲載していない。

また、初めて折りたたみが生じて 2 重部分が生成される時刻を $t = 0$ としている。このとき 3 重部分が初めて生成される時刻を臨界時刻 $t = t_*$ として後の章では扱う。

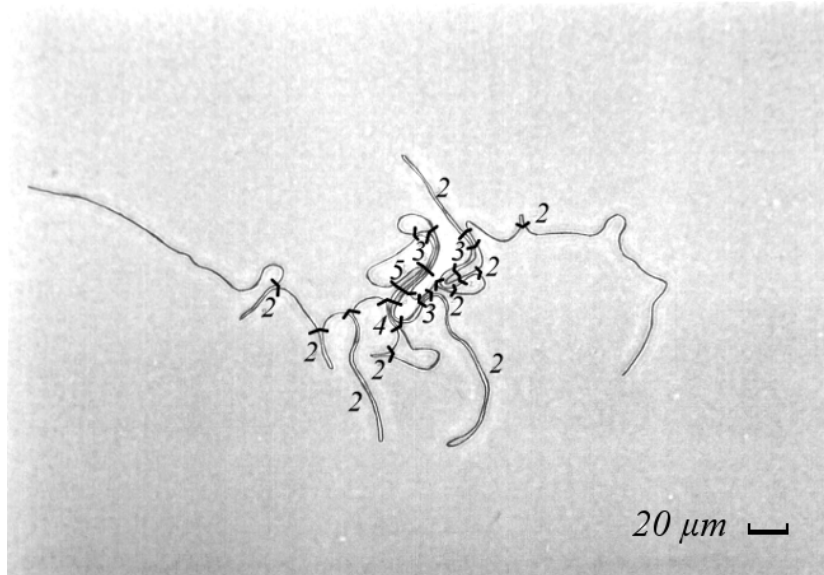


図3 紐上成長のスナップショットの観察: k ($k = 1, 2, 3, \dots$) と数字が添えてある部分は, k 重に折り畳まれていることを表す。

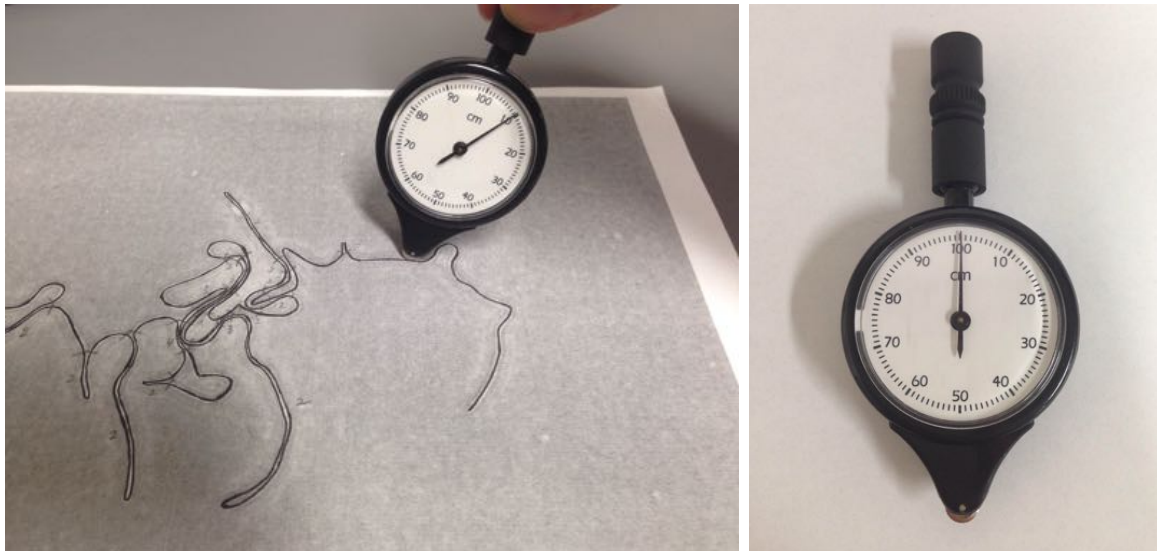


図4 左: キルビメーターを用いて紐状成長のスナップショットを測定している様子。右: キルビメーターの全体画像。本研究では東京磁石工業社製の MM-1 を用いた。

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

表 2 実験データ： l_1 , l_2 はそれぞれ, 1 重部分, 2 重部分の長さを表す。 l_{3+} は 3 重以上の部分をまとめた長さである。そして L は全長の長さを表す。また, 実験観察では, 顕微鏡の視野は固定している。丁度 $t = 70$ の手前でバクテリアの先端部分が画面外にでてしまうので, $t = 70$ 以後は画面外で 2 重部分を形成する可能性がある。そのため, $t = 70$ 以後の L , l_1 の値と, $t = 80$ 以後の l_2 の値はこの表には記していない。

4 折り畳みが生じるパターン

バクテリアは典型的な単細胞生物であり、それゆえ彼らはお互いに独立して生きていると考えられるが、成長と増殖を繰り返して膨大な個体が集まるとコロニーを形成して集団的に振る舞うようになる。そのコロニーの形は環境条件によって姿を変えるが、フラクタルという概念を用いて特徴付けることができる。特にこれまで、環境条件を変化させた場合にどのようにバクテリアのコロニーの形が変化するのかという研究がなされてきた。そしてパターンの特徴付けには、フラクタル次元 D を導入することが1つの有効な手段であることが知られている。

ひも状成長するバクテリアは、ごく初期におけるその紐の形状は単純な曲線だが、折りたたみを繰り返して成長することで次第に2次元的な成長になり、最終的にはフラクタル構造を持つコロニーへ遷移していくのである。その成長の過程をフラクタル次元を用いて特徴づけができるならば、それはどのように変化しているのだろうか。この章では、まずフラクタル次元の求め方について説明した後に、紐状成長が描く平面パターンについてフラクタル次元を調べた結果を述べる。

4.1 フラクタル次元の求め方

パターンが細部にわたって複雑な場合、コンピューター処理によりフラクタル次元を用いるのが有効である。実際には、以下に示すようなボックスカウント法と呼ばれる手法を用いて画像解析を行った。平面に描かれたパターンの場合、まずパターン全体を含む平面を一辺 ϵ のメッシュ (格子状) に分ける。これは一辺 ϵ の升目の方眼紙でパターンを覆うことに対応している。そして、パターンの一部が重なっているメッシュの数 $N(\epsilon)$ を数える。メッシュサイズ ϵ を変化させて $N(\epsilon)$ を数えた時に、 $N(\epsilon)$ が

$$N(\epsilon) \sim \epsilon^{-D} \quad (4.1)$$

の関係を満たすならば、その与えられたパターンは自己相似であり、フラクタル次元は D である。

一方で、自然界で見られるパターンは、ある単位となる構成要素を持つと考えられる。そのため、その最小単位が影響してくるサイズ ϵ_c で、フラクタル次元 D に変化がある。これは式 (4.1) を両対数グラフでプロットした時に、傾き D が $\epsilon = \epsilon_c$ で D' に変化することにより確認出来る。このような変化のことを、あるフラクタル次元 D から別のフラクタル次元 D' へのクロスオーバーが生じているという。現実に見られるような最小単位

を持つ自己相似フラクタルには必ずクロスオーバーが生じていて、 $\epsilon \rightarrow 0$ へ向かうような無限のフラクタル構造は自然界には存在しない。

4.2 フラクタル次元の解析

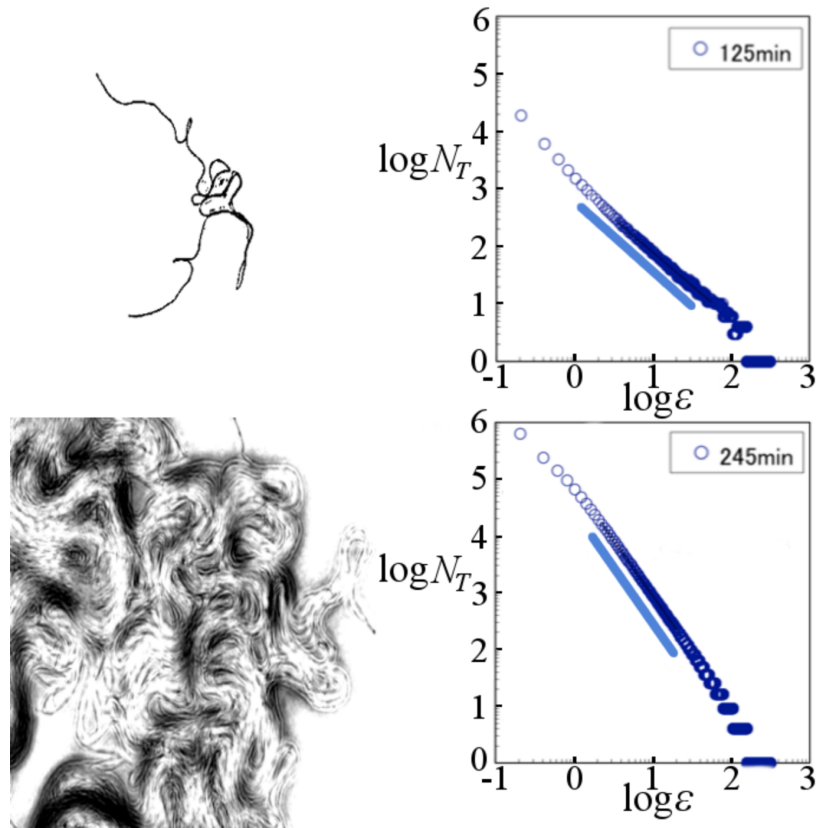


図5 紐状成長のスナップショットとボックスカウント法によるフラクタル次元解析。左上と左下の写真はそれぞれ $T = 125, 245$ min での様子。右側は各時刻における (4.1) 式の両対数プロット結果であり、傾きが直線の領域が存在する。評価したフラクタル次元はそれぞれ、 $D(125) = 1.16$, $D(245) = 1.96$ である。

バクテリアの紐状成長を観察したスナップショットに対して、ボックスカウント法を用いてフラクタル次元 D を調べた。但し、この節では時刻 $T = 0$ を菌が成長を開始した時刻としている。実験からは、菌は成長を開始してから約1時間後に初めて折り畳まれる様子が観察されている。したがって、 T と t の間には $T \sim t + 60$ という関係が成り立つと考えられる。図5のように、時刻を区切って解析を行った。図5の左上の写真は時刻 $T = 125$ min、右上は $T = 245$ min での紐状構造のスナップショットである。ボックスカウント法では、メッシュサイズ ϵ を、1 から 1536 ピクセルまで変化させてフラクタル

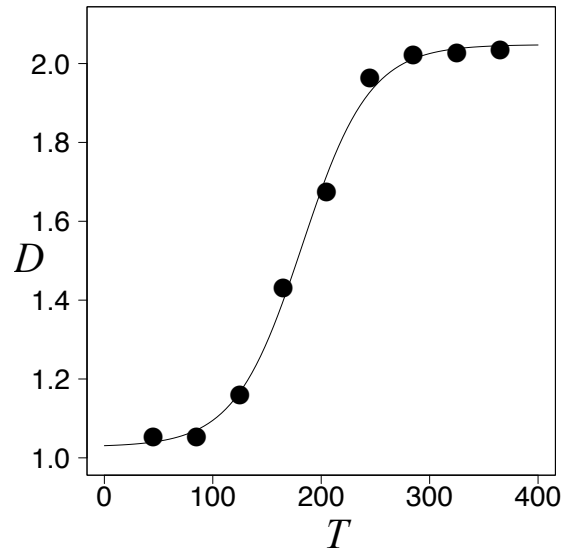


図 6 菌が成長を開始した時刻 ($T = 0$) からの紐状成長が描く平面パターンについて、時刻を区切ってボックスカウント法によりフラクタル次元 $D(T)$ を調べた結果。(4.1) 式により、パターン全体の大域的な時間発展を、1次元から2次元構造へのクロスオーバーとして特徴付けられる。

次元を評価した。これは実測値で 2.1×10^1 から $3.2 \times 10^2 \mu\text{m}$ にあたり、バクテリア1匹の菌体長は $2 \sim 5 \mu\text{m}$ なので、各個体に対しては十分に大きいスケールとなる。このとき、各時刻 $T = 125, T = 245 \text{ min}$ でのフラクタル次元はそれぞれ、 $D(125) = 1.16, D(245) = 1.96$ と評価できた。図5の右上と右下はボックスカウント法の結果をプロットしたものであり、この直線部分の傾きがフラクタル次元に相当する。

図6の点は時刻 $T = 45, 85, 125, 245, 165, 205, 285, 325, 365$ でのスナップショットについてフラクタル次元を評価した結果をプロットしたものである。この9つの点は、フラクタル次元を時刻 T の関数 $D(T)$ とした次の式で特徴づけられる。

$$D(T) = c_1 \tanh\{\sigma(T - T_0)\} + c_2. \quad (4.2)$$

ここで、フィッティングにより得られた各パラメータの値は、 $T_0 = 1.82 \times 10^2 \text{ min}$, $\sigma = 1.61 \times 10^{-1} \text{ min}^{-1}$, $c_1 = 5.1 \times 10^{-1}$, $c_2 = 1.54$ である。また、 $T_* = t_* + 60 = 105 \text{ min}$ より、これは図6ではちょうど、 $D(T)$ の傾きが急激に大きくなることに対応していることがわかる。

5 実験データの解析

5.1 指数関数的な成長

方程式 (3.1) の解は、次のように得られる。

$$L(t) = Ae^{\alpha t}. \quad (5.1)$$

但し、本論文では $A = L(0)$ は、初めて折り畳みが生じた時刻のバクテリアの全長を表す。 $0 \leq t \leq 60$ における $L(t)$ の時間発展は、式 (5.1) で上手く特徴付けられ、実験データの片対数フィッティングにより、次の値を見積もる事が出来た。

$$\alpha = 3.95 \times 10^{-2} \text{ min}^{-1}, \quad A = 1.50 \times 10^2 \text{ } \mu\text{m}. \quad (5.2)$$

5.2 微分方程式系とその解

時刻 $0 \leq t \leq t_*$ においては、図 2 のパターン [1], [2] のみ観察される。そこで、比増殖率 α を持つ自己伸長が、遷移率 $\beta/(1 - \beta)$, $0 \leq \beta \leq 1$ で折り畳まれると仮定した。すると、 $l_1(t)$ と $l_2(t)$ の時間発展は、次のような線形微分方程式系を用いて特徴付けられる。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} l_1(t) &= \alpha(1 - \beta)l_1(t), \\ \frac{d}{dt} l_2(t) &= \alpha l_2(t) + \alpha\beta l_1(t), \quad 0 \leq t \leq t_*. \end{aligned} \quad (5.3)$$

式 (5.3) において、2 つ目の式の第 1 項は、2 重部分の自己伸長を表している。そして、時刻 $t = 0$ を、初めて折り畳みが生じる時刻と設定したので、次のような初期条件の下で、式 (5.3) を解く。

$$l_1(0) = L(0) = A, \quad l_2(0) = 0. \quad (5.4)$$

すると、式 (5.3) の解は、次のようになる。

$$\begin{aligned} l_1(t) &= Ae^{\alpha(1-\beta)t}, \\ l_2(t) &= Ae^{\alpha t}(1 - e^{-\alpha\beta t}), \quad 0 \leq t \leq t_*. \end{aligned} \quad (5.5)$$

$t > t_*$ については、図 2 のパターン [1], [2] に加えて、次のものも考慮しなければならない。図 2 のパターン [3] のように、2 重部分が折り畳まれることにより、4 重部分が生じる。そこで、2 重から 4 重への遷移率を $\gamma/(1 - \gamma)$, $0 < \gamma < 1$ とした。

また、図2のパターン [4] の通り、3重部分の生成は2重部分が1重部分に接触し、併合する事によってのみ生じる。それゆえ、3重部分の生成は、 $l_1(t)$ と $l_2(t)$ それぞれに比例するはずである。そこで、3重部分の成長に比例して、1重部分は $\delta_1 l_1(t)l_2(t)$ で、2重部分は $\delta_2 l_1(t)l_2(t)$ でそれぞれの長さが減少すると仮定した。ここで、 $\delta_1 > 0, \delta_2 > 0$ はそれぞれ単位長さ当たりの遷移率である。

すると、3重以上の部分の長さをまとめて、 $l_{3+}(t) = \sum_{k \geq 3} l_k(t) = l_3(t) + l_4(t) + \dots$ と表記する事により、次のような非線形微分方程式系を得る。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} l_1(t) &= \alpha(1 - \beta)l_1(t) - \delta_1 l_1(t)l_2(t), \\ \frac{d}{dt} l_2(t) &= \alpha(1 - \gamma)l_2(t) + \alpha\beta l_1(t) - \delta_2 l_1(t)l_2(t), \\ \frac{d}{dt} l_{3+}(t) &= \alpha l_{3+}(t) + \alpha\gamma l_2(t) + (\delta_1 + \delta_2)l_1(t)l_2(t), \quad t \geq t_*. \end{aligned} \quad (5.6)$$

式 (5.6) に対して、 δ_1 と δ_2 が十分に小さい値であると仮定する事で、摂動計算を用いて近似解を求めた。この仮定は後の第節で説明するデータフィッティングにより正当化される。

$k = 1, 2,$ と 3_+ に対して、 $l_k(t)$ を δ_1 と δ_2 で次のように冪級数展開する。

$$\begin{aligned} l_k(t) &= \sum_{m_1=0}^{\infty} \sum_{m_2=0}^{\infty} \delta_1^{m_1} \delta_2^{m_2} \tilde{l}_k^{(m_1, m_2)}(t) \\ &= \sum_{n=0}^{\infty} \sum_{\substack{m_1 \geq 0, m_2 \geq 0, \\ m_1 + m_2 = n}} \delta_1^{m_1} \delta_2^{m_2} \tilde{l}_k^{(m_1, m_2)}(t), \end{aligned} \quad (5.7)$$

ここで、 $\tilde{l}_k^{(m_1, m_2)}(t)$ は時間に依存する展開係数である。 $N = 0, 1, 2, \dots$ として、 N 次近似解を次のように表記する。

$$l_k^{(N)}(t) = \sum_{n=0}^N \sum_{\substack{m_1 \geq 0, m_2 \geq 0, \\ m_1 + m_2 = n}} \delta_1^{m_1} \delta_2^{m_2} \tilde{l}_k^{(m_1, m_2)}(t), \quad k = 1, 2, 3_+. \quad (5.8)$$

このとき、0次近似解と1次近似解はそれぞれつぎのように表せる。

$$\begin{aligned} l_k^{(0)}(t) &= \tilde{l}_k^{(0,0)}(t), \\ l_k^{(1)}(t) &= l_k^{(0)}(t) + \delta_1 \tilde{l}_k^{(1,0)}(t) + \delta_2 \tilde{l}_k^{(0,1)}(t), \quad k = 1, 2, 3_+, \quad t \geq t_*. \end{aligned} \quad (5.9)$$

0次近似解 $\{l_k^{(0)}(t) : k = 1, 2, 3_+\}$ は、式 (5.6) で $\delta_1 = \delta_2 = 0$ とおいた線形微分方程式系の解である。初期条件は、(5.4) に対応した次のものとした。

$$l_1^{(0)}(0) = A, \quad l_2^{(0)}(0) = 0. \quad (5.10)$$

また、臨界時刻 t_* は、次を満たす。

$$l_{3+}^{(0)}(t_*) = 0. \quad (5.11)$$

これらの条件の下で、次の 0 次近似解を得る。

$$\begin{aligned} l_1^{(0)}(t) &= Ae^{\alpha(1-\beta)t}, \\ l_2^{(0)}(t) &= \frac{\beta A}{\beta - \gamma} e^{\alpha(1-\gamma)t} (1 - e^{-\alpha(\beta-\gamma)t}), \\ l_{3+}^{(0)}(t) &= \frac{A}{\beta - \gamma} e^{\alpha t} \left\{ -\beta(e^{-\alpha\gamma t} - e^{-\alpha\gamma t_*}) + \gamma(e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t_*}) \right\}, \quad t \geq t_*. \end{aligned} \quad (5.12)$$

次に、1 次近似解を計算するために、多重積分の表記として次のようなものを導入した。

$$\begin{aligned} I^{(1)}(t; t_*, a_1) &= \int_{t_*}^t ds e^{-a_1 s} l_1^{(0)}(s) l_2^{(0)}(s), \\ I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1) &= \int_{t_*}^t ds e^{-a_2 s} I^{(1)}(s; t_*, a_1), \\ I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1) &= \int_{t_*}^t ds e^{-a_3 s} I^{(2)}(s; t_*, a_2, a_1), \end{aligned} \quad (5.13)$$

ここで、 a_i , $i = 1, 2, 3$ は定数であり、被積分関数 $l_1^{(0)}(t)$, $l_2^{(0)}(t)$ は式 (5.12) を用いた。これらは次のように計算出来る。

$$\begin{aligned} I^{(1)}(t; t_*, a_1) &= \frac{\beta A^2}{\beta - \gamma} \left\{ \frac{e^{(p-a_1)t} - e^{(p-a_1)t_*}}{p - a_1} - \frac{e^{(q-a_1)t} - e^{(q-a_1)t_*}}{q - a_1} \right\}, \\ I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1) &= \frac{\beta A^2}{\beta - \gamma} \left\{ \frac{e^{(p-a_1-a_2)t} - e^{(p-a_1-a_2)t_*}}{(p-a_1)(p-a_1-a_2)} - \frac{e^{(q-a_1-a_2)t} - e^{(q-a_1-a_2)t_*}}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \right. \\ &\quad \left. + \frac{e^{-a_2 t} - e^{-a_2 t_*}}{a_2} \left(\frac{e^{(p-a_1)t_*}}{p-a_1} - \frac{e^{(q-a_1)t_*}}{q-a_1} \right) \right\}, \\ I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1) &= \frac{\beta A^2}{\beta - \gamma} \left[\left\{ \frac{e^{(p-a_1-a_2-a_3)t} - e^{(p-a_1-a_2-a_3)t_*}}{(p-a_1)(p-a_1-a_2)(p-a_1-a_2-a_3)} \right. \right. \\ &\quad \left. \left. - \frac{e^{(q-a_1-a_2-a_3)t} - e^{(q-a_1-a_2-a_3)t_*}}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)(q-a_1-a_2-a_3)} \right. \right. \\ &\quad \left. \left. - \frac{e^{-(a_2+a_3)t} - e^{-(a_2+a_3)t_*}}{a_2(a_2+a_3)} \left(\frac{e^{(p-a_1)t_*}}{p-a_1} - \frac{e^{(q-a_1)t_*}}{q-a_1} \right) \right\} \right. \\ &\quad \left. + \frac{e^{-a_3 t} - e^{-a_3 t_*}}{a_3} \left\{ \frac{e^{(p-a_1-a_2)t_*}}{(p-a_1)(p-a_1-a_2)} - \frac{e^{(q-a_1-a_2)t_*}}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \right. \right. \\ &\quad \left. \left. + \frac{e^{-a_2 t_*}}{a_2} \left(\frac{e^{(p-a_1)t_*}}{p-a_1} - \frac{e^{(q-a_1)t_*}}{q-a_1} \right) \right\} \right], \end{aligned} \quad (5.14)$$

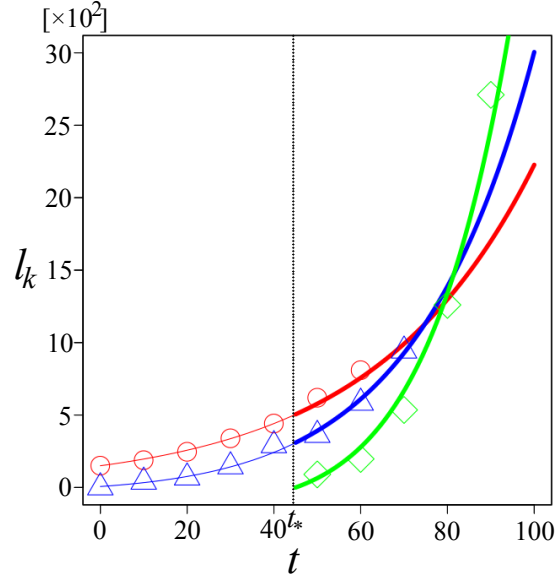


図7 $l_1(t)$, $l_2(t)$, $l_{3+}(t)$ の実験データをそれぞれ, \circ , \triangle , \diamond でプロットした。細い曲線は, 式 (5.2), (5.16) の値をパラメーターとして用いて, 式 (5.5) を $0 \leq t \leq t_*$ の範囲で描いたものである。太い曲線は, 式 (5.17) のパラメーターを用いて, 式 (5.15) を, $t \geq t_*$ で描いたものである。

但し, $p = \alpha(2 - \beta - \gamma)$, $q = 2\alpha(1 - \beta)$ である。

式 (5.13) を用いる事で, 1 次近似解は次のように与えられる。

$$\begin{aligned}
 l_1^{(1)}(t) &= l_1^{(0)}(t) - \delta_1 e^{\alpha(1-\beta)t} I^{(1)}(t; t_*, \alpha(1-\beta)), \\
 l_2^{(1)}(t) &= l_2^{(0)}(t) - \delta_1 \alpha \beta e^{\alpha(1-\gamma)t} I^{(2)}(t; t_*, -\alpha(\gamma-\beta), \alpha(1-\beta)) \\
 &\quad - \delta_2 e^{\alpha(1-\gamma)t} I^{(1)}(t; t_*, \alpha(1-\gamma)), \\
 l_{3+}^{(1)}(t) &= l_{3+}^{(0)}(t) \\
 &\quad + \delta_1 \left\{ -\alpha^2 \beta \gamma e^{\alpha t} I^{(3)}(t; t_*, \alpha \gamma, -\alpha(\gamma-\beta), \alpha(1-\beta)) + e^{\alpha t} I^{(1)}(t; t_*, \alpha) \right\} \\
 &\quad + \delta_2 \left\{ -\alpha \gamma e^{\alpha t} I^{(2)}(t; t_*, \alpha, \alpha(1-\gamma)) + e^{\alpha t} I^{(1)}(t; t_*, \alpha) \right\}, \quad t \geq t_*. \quad (5.15)
 \end{aligned}$$

但し, 初期条件は $l_1^{(1)}(0) = l_1^{(0)}(0) = A$ であり, 式 (5.15) の第 1 行目の $l_1^{(1)}(t)$ は δ_2 とは独立であるという事を記しておく。

5.3 非線形フィッティング

実験データのフィッティングには, まず, 表 2 の $t = 0, 10, \dots, 40 < t_* = 45$ についての $(l_1(t), l_2(t))$ の 5 つのデータを用いた。 α と A については, 式 (5.2) の値を用いる。

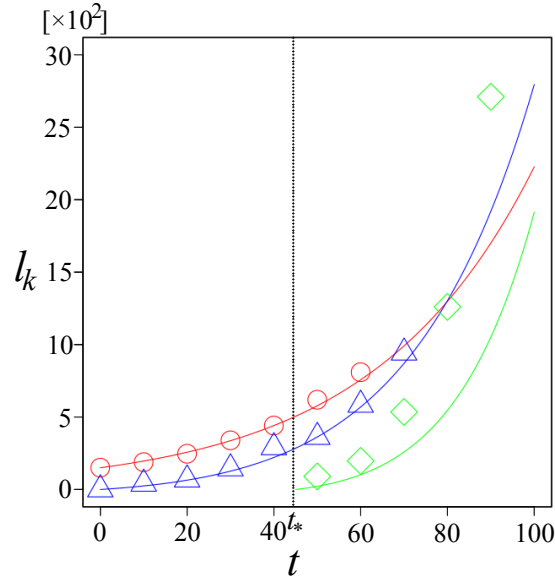


図8 $l_1(t)$, $l_2(t)$, $l_{3+}(t)$ の実験データをそれぞれ \circ , \triangle , \diamond でプロットした。曲線は、式 (5.12) で与えられる 0 次近似解を用いており、非線形項を無視したフィッティングである。この場合は実験データとのフィッティングが上手くいかない。

$0 \leq t \leq t_*$ での線形微分方程式系 (5.3) の解 (5.5) のフィッティングにより、遷移率 β を次のように見積もった。

$$\beta = 0.317. \quad (5.16)$$

次に、表 2 の $t = 50, 60, \dots, 90 > t_* = 45$ での $l_k(t)$, $k = 1, 2, 3_+$ の実験データを用いて、非線形微分方程式系 (5.6) の解である、式 (5.15) へのフィッティングを行った。ここで、 A, α, β は、式 (5.2) と (5.16) で既に見積もられた値を用いて、 γ と δ_1, δ_2 の値を次のように評価した。

$$\begin{aligned} \gamma &= 0.316, \\ \delta_1 &= 2.05 \times 10^{-9} \text{ min}^{-1} \cdot \mu\text{m}^{-1}, \quad \delta_2 = -7.23 \times 10^{-7} \text{ min}^{-1} \cdot \mu\text{m}^{-1}. \end{aligned} \quad (5.17)$$

ここまでで得られたパラメータを用いて、再度実験データと微分方程式系をプロットした結果が図 7 である。図 7 では l_{3+} については少しずれが見られるが、これは δ_2 のフィッティング結果が負となってしまっていることに理由があると考えられる。この問題については第 6 章の考察で議論することにするが、 δ_1 が負になってしまったのは解の補正を 1 次までとしていることに原因があると考えられる。したがって、このずれは高次の補正で消せる可能性がある。また、 δ_i , $i = 1, 2$ については、5.2 節の摂動計算で仮定した、 $|\delta_i| \ll 1, i = 1, 2$ を満たしていることが式 (5.17) で確かめられる。

ここで注意しておきたいのは、非線形項は十分に小さいが、フィッティングには確かに影響があり、重要な役割を果たしていることである。比較のために非線形項を無視した場合の、0次近似解をフィッティングした結果を図8に示す。図8のフィッティングでは、 A, α, β は図7と同じ値を用いているが、 $\delta_1 = \delta_2 = 0$ として非線形項の影響を無視している。このフィッティングでは、 $l_{3+}(t), t \geq t_*$ が上手く出来ていないことがわかる。

6 解析結果と考察

ここまで、紐のようなバクテリアの細胞鎖が折り畳みを繰り返して 2 次元平面上を広がって行くという、シンプルながらも複雑な現象について議論してきた。第 5 章で得られた結果で注目したいのは、2 つのパラメーターが $\beta = 0.317, \gamma = 0.313$ となりほぼ等しい値が見積もられたことである。この結果から以下の議論を行う事が出来る。

- 2 つのパラメーター β と γ はそれぞれ、1 重から 2 重、2 重から 4 重への遷移率を与える物理量であった。このパラメーターを用いた計算から、遷移率を得ることができる。
- $\beta = 0.317$ と $\gamma = 0.313$ という、異なりながらも非常に近いフィッティング結果が得られた。そこで、 $\beta = \gamma$ とした場合にフィッティング関数 (5.15) 式がどのように振る舞うかを調べた。しかしながら、単純に $\beta = \gamma$ としようとする、フィッティング関数 (5.15) 式の、重積分 ($I^{(1)}(t; t_*, a_1), I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1), I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$) を含む項の分母に $\beta - \gamma$ があるため発散してしまう。そこで、まずは (5.15) の極限 $\gamma \rightarrow \beta$ を取れるか調べた。
- 式 (5.15) を用いた実験データのフィッティング結果では、 δ_1 と δ_2 の値が異なる結果を得た。この δ_1 と δ_2 はどのような意味を持つと考えられるか。

6.1 遷移率の計算

5.2 節で議論したように、1 重から 2 重への遷移率は $\beta/(1-\beta)$, $0 \leq \beta \leq 1$ であり、2 重から 4 重への遷移率は $\gamma/(1-\gamma)$, $0 < \gamma < 1$ で定義している。仮に $\beta = 1/3$ として、 β の値を代入してみると、 $\beta/(1-\beta) = 1/2$ となる。これは 1 重部分の伸びに対する、2 重部分の伸びが $1/2$ である事を示している。同様の議論は γ についても適用できるので、2 重に対しての 4 重の伸び率も $1/2$ であるといえる。この結果は、紐が倍々に折り畳まれる割合が、元のおよそ半分である可能性を暗示していると言える。

6.2 $\beta \rightarrow \gamma$ での $l_1^{(1)}(t), l_2^{(1)}(t), l_{3+}^{(1)}(t)$ の振る舞い

フィッティング関数 (5.15) が $\beta \rightarrow \gamma$ の極限で発散しない形に書き直せるか調べた。まず考慮すべきなのは、式 (5.15) が発散するのは、重積分 (5.14) が、分母に $\beta - \gamma$ を含んでいるためであり、極限 $\beta \rightarrow \gamma$ を取る過程で分母の $\beta - \gamma$ が打ち消し合っただけで無くなる必要があ

る。また, (5.15) の $l_2^{(1)}(t)$ と $l_{3+}^{(1)}(t)$ の $I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1)$, 及び $I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ について, $a_2 = -\alpha(\beta - \gamma)$ のとき, 重積分 (5.14) を考慮すると, $a_2 \rightarrow 0$ とした時にも, 極限がとれる必要がある。したがって, 以上の 2 つの計算ができれば, $\gamma \rightarrow \beta$ の極限が存在するといえる。そこでまず, (5.14) の重積分 $I^{(1)}(t; t_*, a_1), I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1), I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ が, $\beta \rightarrow \gamma$ の極限をとれる事を確認した。

その詳細な計算過程は, 付録 B に示した。(B.2) 節の式 (B.7), (B.12), (B.23) を用いて, $\gamma \rightarrow \beta$ での式 (5.13) の極限形を次のように表記する。

$$\begin{aligned}\lim_{\gamma \rightarrow \beta} I^{(1)}(t; t_*, a_1) &= J^{(1)}(t; t_*, a_1), \\ \lim_{\gamma \rightarrow \beta} I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1) &= J^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1), \\ \lim_{\gamma \rightarrow \beta} I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1) &= J^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1).\end{aligned}\quad (6.1)$$

このとき, $\gamma \rightarrow \beta$ の極限では, $a_2 = -\alpha(\gamma - \beta) \xrightarrow{\gamma \rightarrow \beta} 0$ であることを考慮すると, 付録 B.2 節の式 (B.21), (B.23) を用いて, 式 (5.15) の 1 次近似解は次のように表せる。

$$\begin{aligned}\lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_1^{(1)}(t) &= Ae^{\alpha(1-\beta)t} - \delta_1 e^{\alpha(1-\beta)t} J^{(1)}(t; t_*, \alpha(1-\beta)), \\ \lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_2^{(1)}(t) &= \alpha\beta Ate^{\alpha(1-\beta)t} \\ &\quad - \delta_1 \alpha\beta e^{\alpha(1-\beta)t} J^{(2)}(t; t_*, 0, \alpha(1-\beta)) \\ &\quad - \delta_2 e^{\alpha(1-\beta)t} J^{(1)}(t; t_*, \alpha(1-\beta)), \\ \lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_{3+}^{(1)}(t) &= -A\{(e^{\alpha(1-\beta)t} - e^{\alpha(1-\beta)t_*}) + \alpha\beta(te^{\alpha(1-\beta)t} - t_*e^{\alpha(1-\beta)t_*})\} \\ &\quad + \delta_1\{-\alpha^2\beta^2 e^{\alpha t} J^{(3)}(t; t_*, \alpha\beta, 0, \alpha(1-\beta)) + e^{\alpha t} J^{(1)}(t; t_*, \alpha)\} \\ &\quad + \delta_2\{-\alpha\beta e^{\alpha t} J^{(2)}(t; t_*, \alpha, \alpha(1-\beta)) + e^{\alpha t} J^{(1)}(t; t_*, \alpha)\}.\end{aligned}\quad (6.2)$$

式 (6.2) を実験データと比較した結果を図 9, 10, 11, 12 に示す。

まず, 図 9 は, δ_1 の値を $1 \times 10^{-7} \sim 1 \times 10^{-17}$ まで変化させて描いた式 (6.2) の $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_1^{(1)}(t)$ のグラフである。 $\delta_1 = 1 \times 10^{-7}$ のときは, $t = t_* = 45$ min を縦断する形で急激な減少を見せるが, 徐々に δ_1 の次数を下げていくと, 実験データのような指数関数的増加の傾向を見せる。式 (6.2) の 1 行目の δ_1 を含む項を見ると, $J^{(1)}(t; t_*, \alpha(1-\beta))$ は付録 B.2 節の (B.7) 式で与えられる単調増加関数であるから, そこに負が掛かった第 2 項は単調減少となる。この式の中では, δ_1 はどのタイミングで $l_1^{(1)}(t)$ の長さを急激に減少させるかを担うパラメーターとなっている。図 10 は図 9 と似た振る舞いをしていることがわかる。このグラフでは, 図 9 の中で, 最も実験データに近いと考えられる $\delta_1 = 1 \times 10^{-7}$ を用いたときに, δ_2 の値を変化させた時の $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_2^{(1)}(t)$ の振る舞いを見

ている。 δ_2 は $1 \times 10^{-7} \sim 1 \times 10^{-17}$ の範囲で変化させた。 δ_1 の結果と同じく、 δ_2 が小さい値の方が実験データの再現性が高いと考えられる。

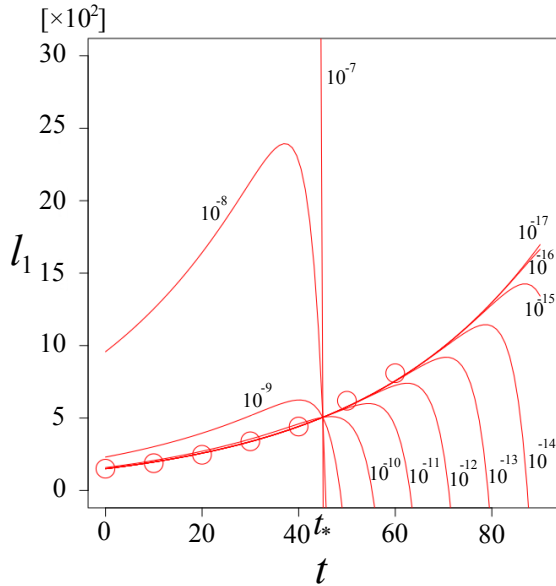


図 9 $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_1^{(1)}(t)$ のグラフ: δ_1 の値を $10^{-7} \sim 10^{-17}$ まで変化させて描いた。

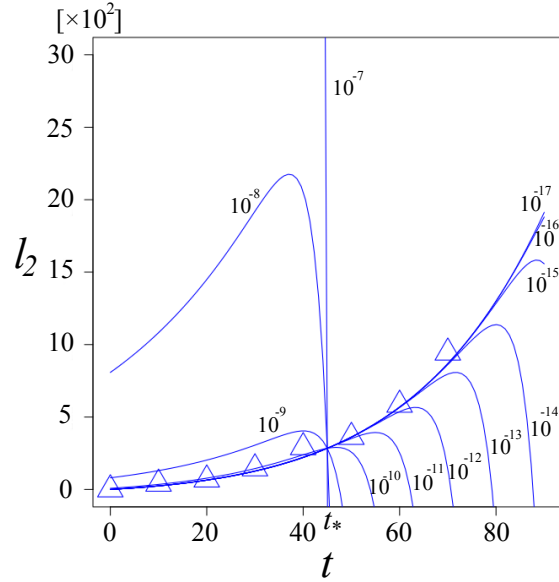


図 10 $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_2^{(1)}(t)$ のグラフ: 図 9 の結果で、 $\delta_1 = 10^{-17}$ としたときに、 δ_2 の値を $10^{-7} \sim 10^{-17}$ まで変化させて描いた。

図 11 は、 $\delta_1 = 1 \times 10^{-11}$ で固定し、 δ_2 の値を $1 \times 10^{-11} \sim 10^{-5}$ まで変えたときの $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_{3+}^{(1)}(t)$ のグラフである。 $l_{3+}^{(1)}(t)$ が意味を持つのは、 $t \geq t_*$ 、 $l_{3+}^{(1)}(t) \geq 0$ の領域であるから、この場合は良い結果は得られなかった。また、図 12 は $\delta_2 = 1 \times 10^{-11}$ で固定し、 δ_1 の値を $1 \times 10^{-6} \sim 3 \times 10^{-5}$ まで変えたときの $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_{3+}^{(1)}(t)$ のグラフである。この場合では、 $t \geq t_*$ で $l_{3+}^{(1)}(t) \geq 0$ となっているが、実験データからは外れた値をとることがわかった。しかしながら、 $1 \times 10^{-6} \leq \delta_1 \leq 3 \times 10^{-5}$ 、 $\delta_2 = 1 \times 10^{-11}$ という値は、図 9, 10 では実験データからは外れているため、図 12 のグラフが実験データと良い一致を見せたとしても、適切な結果が得られたとは言えない。この点については、まだ課題が残っている。一方で、図 9, 10, 12 を見ると、 $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} I_1^{(1)}(t)$ 、 $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} I_2^{(1)}(t)$ 、 $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_{3+}^{(1)}(t)$ の関数形は、はじめは指数関数的な増加であるが、あるところで急激に減少する振る舞いを見せている。実験データの増加の勢いを見ると、おそらく初めに減少へと向かうのは $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} I_1^{(1)}(t)$ であり、次に急激な減少を迎えるのは $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} I_2^{(1)}(t)$ である。紐が自己伸長しながら折り畳みを繰り返す時、その中心部分の方が外側よりも応力が大きくなり、折り畳まれる機会が増える。するとさらに中心に力が集まり、やがては空間を埋め尽くすような高次に折り畳まれた部分が出現する。この高次に折り畳まれた部分は、周りを飲み込

むように広がり、それはつまり単純な 1 重部分や 2 重部分が急速になくなることを意味する。そして最終的には、密集したバクテリアがコロニーを形成すると考えられる。

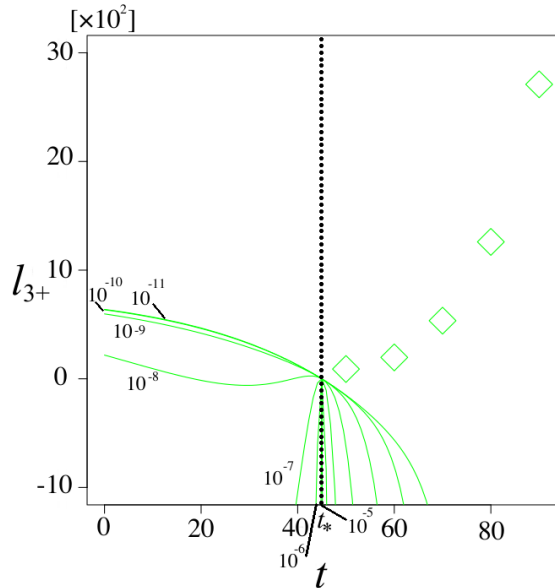


図 11 $\delta_1 = 10^{-11}$ で固定し、 δ_2 の値を $10^{-11} \sim 10^{-5}$ まで変えたときの $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_{3+}^{(1)}(t)$ のグラフ

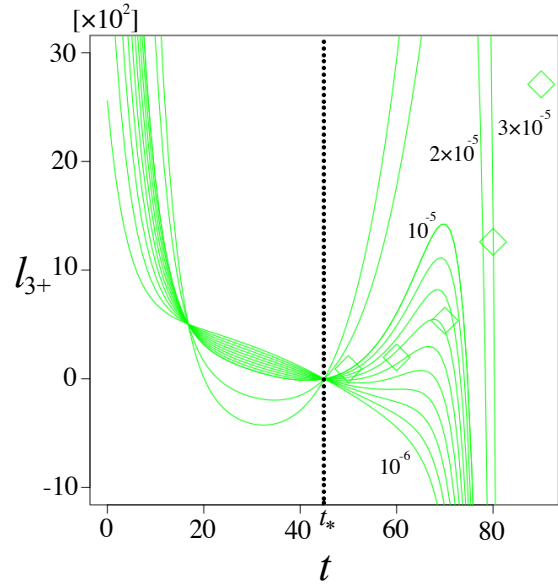


図 12 $\delta_2 = 10^{-11}$ で固定し、 δ_1 の値を $10^{-6} \sim 3 \times 10^{-5}$ まで変えたときの $\lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_{3+}^{(1)}(t)$ のグラフ

6.3 δ_1, δ_2 について

この節では、 δ_1 と δ_2 にへの意味付けについても触れておきたい。はじめに、 δ_1, δ_2 を導入した経緯と、そこで期待していた結果を述べておく。まず δ_1 と δ_2 は、式 (5.6) の 1 行目の第 2 項、2 行目の第 3 項、3 行目の第 3 項で与えられるものであり、これらの項の存在により式 (5.6) は非線形微分方程式系となっている。 δ_1, δ_2 を無視した場合は線形微分方程式系となり、その解は式 (5.12) で与えられる 0 次近似解である。はじめに解が得られたのは非線形項を考慮していない場合であり、2 重部分の次に 4 重部分が生成されたと考えていた。しかしながら、やはり 3 重部分の生成を無視していたために、実験データのフィッティングを行うと図 8 のようにうまくいかなかった。

そこで 3 重部分についても組入れるために、 δ_1, δ_2 を用いて式 (5.6) のように修正した。この段階では、 δ_1, δ_2 を含む項の持つ意味は次のように考えていた。まず、3 重自身が組の折りたたみから単独で生じる可能性はほとんどなく、1 重部分と 2 重部分が併合してのみ 3 重部分は生成されると考えられる。ここで併合して 3 重部分が生成される可能性と

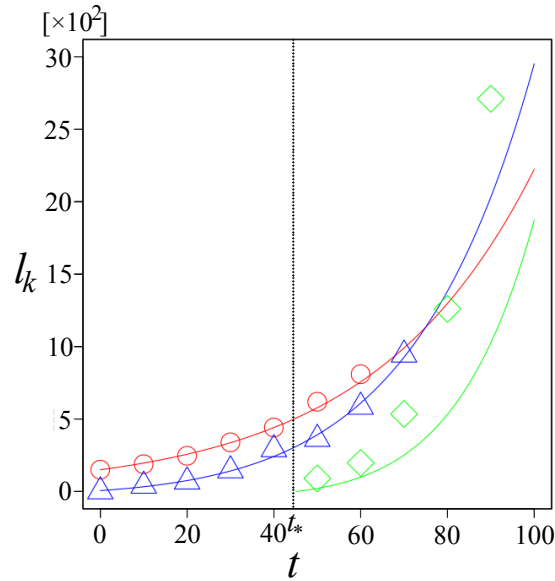


図 13 $l_1(t)$, $l_2(t)$, $l_{3+}(t)$ の実験データをそれぞれ \circ , \triangle , \diamond でプロットした。曲線は、式 (5.15) で与えられる 1 次近似解において、 $\delta_2 = 2\delta_1$ の関係を考慮した場合のものである。実験データと比較すると、 $l_1(t)$, $l_2(t)$ はよくフィッティングできているが、 l_{3+} にはずれが見られる。

というのは、1 重部分と 2 重部分それぞれの長さが長くなるほど大きくなるはずであるから、 $l_1(t)$, $l_2(t)$ それぞれに比例した量として表現できる。すると 3 重部分の長さの増分というのは、3 重自身の伸びに加えて、1 重部分と 2 重部分の中からの 3 重部分への寄与分を考慮すればよく、この寄与分だけ $l_1(t)$, $l_2(t)$ から差し引いておけば良い。式 (5.15) においては、1 重部分と 2 重部分から 3 重部分への寄与分を差し引いたものが、1 行目の第 2 項と 2 行目の第 3 項にあたる。また $l_1(t)$, $l_2(t)$ の寄与分を $l_{3+}(t)$ に加えたものが 3 行目の第 3 項となっている。

しかしながら、上記のように考えた場合、 δ_1 , δ_2 はそれぞれ 1 重部分、2 重部分からの 3 重部分への寄与を表す量であり、正の値であると考えられる。ここで式 (5.15) の 1 次近似解の実験データとのフィッティング結果を見ると、 δ_1 は正だが δ_2 は負である。 δ_2 を寄与率として考えてその値が負であるならば、3 重部分から 1 重部分が生成されるという意味になるが、実験観察ではそのような現象は見られなかった。

一方で、実験データを測定するとき、線に沿って長さを測った影響で、2 重の長さの増分は 1 重の長さの増分の 2 倍と考えるのが自然である。このとき、微分方程式系 (5.6) 式で定義される δ_1 と δ_2 には $\delta_2 = 2\delta_1$ の関係が成り立つことが最もらしいと言える。そこで $\delta_2 = 2\delta_1$ とした場合の 1 次近似解を用いたフィッティング結果が図 13 である。

7 結論と展望

7.1 結論

本論文で得られた結論, 及び具体的な課題を述べる。

- δ_1, δ_2 を独立なものとして捉えた場合の $\gamma, \delta_1, \delta_2$ のフィッティングでは, l_1, l_2, l_{3+} の式が実験データに近い振る舞いをするのがわかった。しかしながら, δ_2 が負となってしまったことについては疑問があった。
- そこで, δ_1, δ_2 に対して $\delta_2=2\delta_1$ という関係を持たせ, 再度 $\gamma, \delta_1, \delta_2$ のフィッティングを行ったが, l_{3+} の式が実験データと大きくずれてしまった。
- この理由としては, 2 つ考えられる。1 つは解を求める時に, 微少量の 1 次までで打ち切ってしまったこと。もう 1 つは, 2 重から 4 重へのプロセスについて, 併合する場合を考慮していないことがあげられる。前者は高次まで次近似解を計算し, 解析し直す必要がある。後者は微分方程式系を再構築し, 解を求める必要がある。

7.2 併合による 4 重部分の生成を考慮した微分方程式系

(5.6) 式において $\delta_2=2\delta_1$ の関係と, 併合による 4 重部分の生成を考慮した微分方程式系は以下のように書き直せる。

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}l_1(t) &= \alpha(1 - \beta)l_1(t) - \delta l_1(t)l_2(t), \\ \frac{d}{dt}l_2(t) &= \alpha(1 - \gamma)l_2(t) + \alpha\beta l_1(t) - 2\delta l_1(t)l_2(t) - \epsilon\{l_2(t)\}^2, \\ \frac{d}{dt}l_{3+}(t) &= \alpha l_{3+}(t) + \alpha\gamma l_2(t) + 3\delta l_1(t)l_2(t) + \epsilon\{l_2(t)\}^2, \quad t \geq t_*. \end{aligned} \quad (7.1)$$

但し, 式 (5.6) で δ_1 と表記していたものを式 (7.1) では簡潔に δ と表記した。そしてこの式の 2 行目右辺第 4 項と 3 行目右辺第 4 項にある ϵ を含む項が, 2 重部分の併合による 4 重部分の生成を表している。この方程式系の解を求めることは, この研究の今後の課題である。

付録A ボックスカウント法の計算

ここでは、第4章で用いたボックスカウント法の処理について説明する。

A.1 コンピューター処理によるボックスカウント法

ボックスカウント法によるフラクタル次元解析は、画像解析ソフト Cosmos32 と数値計算言語 MATLAB を用いたコンピューター処理を行った。

- まず、前処理として実験観察のスナップショットを Photoshop のペイントツールで菌を黒く塗りつぶしていく。これを Cosmos32 へ取り込み、画像全体について1ピクセルごとに黒かそれ以外かを RGB 値で判定し、2値化を行った。これにより、細菌がいない領域といる領域に分けた白黒の画像が作成できる。但し、成長中期段階 $T = 165 \text{ min}$ までは、上記の前処理を行っているが、その時刻を過ぎてからは手動補正が困難になるため、前処理なしで Cosmos32 による2値化を行っている。
- 2値化した画像データは行列として MATLAB に取り込まれ、メッシュサイズ ϵ を1ピクセルから1ずつ大きくしてボックスカウンティングし、テキストデータとして出力するプログラムを適用した。
- 最後に、テキストデータを Excel に手動で取り込み、グラフ化を行った。

以上の行程を経て、図7, 8のボックスカウント法の結果を得た。

付録B $\gamma \rightarrow \beta$ の計算

第6章の考察で, $\gamma = \beta$ の可能性が示唆された。この章では, 1次近似解 (5.15) についての $\gamma \rightarrow \beta$ の極限形を計算する。

B.1 式 (5.12) の0次近似解 $l_2^{(0)}(t)$, $l_{3+}^{(0)}(t)$ の $\gamma \rightarrow \beta$ の計算

はじめに, 式 (5.12) の $l_2^{(0)}(t)$, $l_{3+}^{(0)}(t)$ について見てみると, 単純に $\beta \rightarrow \gamma$ としただけでは不定形になる。そこで, 以下のように $\beta - \gamma$ の1次まで残るように展開し計算する。

$$\begin{aligned}
 l_2^{(0)}(t) &= \frac{\beta A}{\beta - \gamma} e^{\alpha(1-\gamma)t} (1 - e^{-\alpha(\beta-\gamma)t}) \\
 &= \frac{\beta A}{\beta - \gamma} e^{\alpha(1-\gamma)t} \{1 - (1 - \alpha(\beta - \gamma)t + O((\beta - \gamma)^2))\} \\
 &= \alpha\beta A t e^{\alpha(1-\gamma)t} + O(\beta - \gamma), \\
 l_{3+}^{(0)}(t) &= \frac{A}{\beta - \gamma} e^{\alpha t} \left[-\beta(e^{-\alpha\beta t} e^{\alpha(\beta-\gamma)t} - e^{-\alpha\beta t_*} e^{\alpha(\beta-\gamma)t_*}) \right. \\
 &\quad \left. + \{\beta - (\beta - \gamma)\}(e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t_*}) \right] \\
 &= \frac{A}{\beta - \gamma} e^{\alpha t} \left[-\beta e^{-\alpha\beta t} (1 + \alpha(\beta - \gamma)t + O((\beta - \gamma)^2)) \right. \\
 &\quad \left. + \beta e^{-\alpha\beta t_*} (1 + \alpha(\beta - \gamma)t_* + O((\beta - \gamma)^2)) \right. \\
 &\quad \left. + \beta(e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t_*}) - (\beta - \gamma)(e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t_*}) \right] \\
 &= \frac{A}{\beta - \gamma} e^{\alpha t} \left[-\beta(e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t_*}) \right. \\
 &\quad \left. - \alpha\beta(\beta - \gamma)(te^{-\alpha\beta t} - t_*e^{-\alpha\beta t_*}) \right. \\
 &\quad \left. + \beta(e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t_*}) \right. \\
 &\quad \left. - (\beta - \gamma)(e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t_*}) + O((\beta - \gamma)^2) \right] \\
 &= -Ae^{\alpha t} \{(e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t_*}) \\
 &\quad + \alpha\beta(te^{-\alpha\beta t} - t_*e^{-\alpha\beta t_*}) + O((\beta - \gamma))\}. \tag{B.1}
 \end{aligned}$$

$\gamma \rightarrow \beta$ の極限では $O(\beta - \gamma) \rightarrow 0$ になるので, $l_2^{(0)}(t)$, $l_{3+}^{(0)}(t)$ の極限は次のように表せる。

$$\begin{aligned}
 \lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_2^{(0)}(t) &= \alpha\beta A t e^{\alpha(1-\beta)t}, \\
 \lim_{\gamma \rightarrow \beta} l_{3+}^{(0)}(t) &= -Ae^{\alpha t} \{(e^{-\alpha\beta t} - e^{-\alpha\beta t_*}) + \alpha\beta(te^{-\alpha\beta t} - t_*e^{-\alpha\beta t_*})\} \\
 &= -A\{(e^{\alpha(1-\beta)t} - e^{\alpha(1-\beta)t_*}) + \alpha\beta(te^{\alpha(1-\beta)t} - t_*e^{\alpha(1-\beta)t_*})\}. \tag{B.2}
 \end{aligned}$$

B.2 式 (5.14) の重積分 $I^{(1)}(t; t_*, a_1)$, $I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1)$, $I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ の $\gamma \rightarrow \beta$ の計算

重積分 $I^{(1)}(t; t_*, a_1)$, $I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1)$, $I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ には, $p = \alpha(2 - \beta - \gamma)$ と $q = 2\alpha(1 - \beta)$ が含まれている。そこで $\beta - \gamma = \epsilon$ とおくと, $\gamma = \beta - \epsilon$ であるから $p = \alpha(2 - \beta - \gamma) = 2\alpha(1 - \beta) + \alpha\epsilon = q + \alpha\epsilon$ と表せる。これは $\gamma \rightarrow \beta$ の極限, すなわち $\epsilon \rightarrow 0$ では $p \rightarrow q$ となる。

はじめに, $I^{(1)}(t; t_*, a_1)$ の $\beta \rightarrow \gamma$ の極限形を求める。 $I^{(1)}(t; t_*, a_1)$ は (5.14) 式により与えられるが, $\beta \rightarrow \gamma$ の時 $p \rightarrow q$ であるので, そのままでは不定形となる。そこで, 次のように第 1 項の分母と分子をそれぞれ ϵ の 1 次まで残して展開する。

$$\begin{aligned} \frac{1}{p - a_1} &= \frac{1}{(q - a_1) + \alpha\epsilon} \\ &= \frac{1}{q - a_1} \left(1 - \frac{\alpha}{q - a_1} \epsilon + O(\epsilon^2) \right). \end{aligned} \quad (\text{B.3})$$

$$\begin{aligned} e^{(p-a_1)t} - e^{(p-a_1)t_*} &= e^{(q-a_1)t} e^{\alpha\epsilon t} - e^{(q-a_1)t_*} e^{\alpha\epsilon t} \\ &= e^{(q-a_1)t} (1 + \alpha t \epsilon + O(\epsilon^2)) - e^{(q-a_1)t_*} (1 + \alpha t_* \epsilon + O(\epsilon^2)) \\ &= \left(e^{(q-a_1)t} - e^{(q-a_1)t_*} \right) \\ &\quad + \alpha \left(t e^{(q-a_1)t} - t_* e^{(q-a_1)t_*} \right) \epsilon + O(\epsilon^2). \end{aligned} \quad (\text{B.4})$$

すると式 (5.14) の $I^{(1)}(t; t_*, a_1)$ の第 1 項は,

$$\begin{aligned} \frac{e^{(p-a_1)t} - e^{(p-a_1)t_*}}{p - a_1} &= \left\{ \frac{1}{q - a_1} - \frac{\alpha}{(q - a_1)^2} \epsilon + O(\epsilon^2) \right\} \\ &\quad \times \left\{ \left(e^{(q-a_1)t} - e^{(q-a_1)t_*} \right) + \alpha \left(t e^{(q-a_1)t} - t_* e^{(q-a_1)t_*} \right) \epsilon + O(\epsilon^2) \right\} \\ &= \frac{e^{(p-a_1)t} - e^{(p-a_1)t_*}}{p - a_1} + \left\{ \frac{\alpha}{q - a_1} \left(t e^{(q-a_1)t} - t_* e^{(q-a_1)t_*} \right) \right. \\ &\quad \left. - \frac{1}{(q - a_1)^2} \left(e^{(q-a_1)t} - e^{(q-a_1)t_*} \right) \right\} \epsilon + O(\epsilon^2). \end{aligned} \quad (\text{B.5})$$

となる。 ϵ の 1 次以上の項を整理してまとめると次のようになる。

$$\begin{aligned} I^{(1)}(t; t_*, a_1) &= \beta A^2 \alpha \left\{ \frac{1}{q - a_1} \left(t e^{(q-a_1)t} - t_* e^{(q-a_1)t_*} \right) \right. \\ &\quad \left. - \frac{1}{(q - a_1)^2} \left(e^{(q-a_1)t} - e^{(q-a_1)t_*} \right) \right\} + O(\epsilon). \end{aligned} \quad (\text{B.6})$$

$\gamma \rightarrow \beta$ の極限では、 $O(\epsilon) \rightarrow 0$ となるので次の計算結果を得る。

$$\begin{aligned} \lim_{\gamma \rightarrow \beta} I^{(1)}(t; t_*, a_1) &= \beta A^2 \alpha \left\{ \frac{1}{2\alpha(1-\beta) - a_1} \left(te^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t} - t_* e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*} \right) \right. \\ &\quad \left. - \frac{1}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^2} \left(e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t} - e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*} \right) \right\} \\ &\equiv J^{(1)}(t; t_*, a_1). \end{aligned} \quad (\text{B.7})$$

但し、 $J^{(1)}(t; t_*, a_1)$ は $I^{(1)}(t; t_*, a_1)$ の $\beta \rightarrow \gamma$ の極限形とする。

次に $I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1)$ についても同様に、 ϵ について展開することで、 $\gamma \rightarrow \beta$ の極限の計算を行う。

$$\begin{aligned} \frac{1}{(p-a_1)(p-a_1-a_2)} &= \frac{1}{(q-a_1+\alpha\epsilon)(q-a_1-a_2+\alpha\epsilon)} \\ &= \frac{1}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \left(1 - \frac{\alpha}{q-a_1} \epsilon + O(\epsilon^2) \right) \\ &\quad \times \left(1 - \frac{\alpha}{q-a_1-a_2} \epsilon + O(\epsilon^2) \right) \\ &= \frac{1}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} - \alpha \frac{1}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \\ &\quad \times \frac{2q-2a_1-a_2}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \epsilon + O(\epsilon^2) \\ &= \frac{1}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \\ &\quad - \alpha \frac{2q-2a_1-a_2}{(q-a_1)^2(q-a_1-a_2)^2} \epsilon + O(\epsilon^2). \end{aligned} \quad (\text{B.8})$$

$$\begin{aligned} e^{(p-a_1-a_2)t} - e^{(p-a_1-a_2)t_*} &= e^{(q-a_1-a_2)t} - e^{(q-a_1-a_2)t_*} \\ &\quad + \alpha \left(te^{(q-a_1-a_2)t} - t_* e^{(q-a_1-a_2)t_*} \right) \epsilon \\ &\quad + O(\epsilon^2). \end{aligned} \quad (\text{B.9})$$

よって、

$$\begin{aligned} \frac{e^{(p-a_1-a_2)t} - e^{(p-a_1-a_2)t_*}}{(p-a_1)(p-a_1-a_2)} &= \frac{e^{(q-a_1-a_2)t} - e^{(q-a_1-a_2)t_*}}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \\ &= \frac{1}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \alpha \left(te^{(q-a_1-a_2)t} - t_* e^{(q-a_1-a_2)t_*} \right) \epsilon \\ &\quad - \alpha \frac{2q-2a_1-a_2}{(q-a_1)^2(q-a_1-a_2)^2} \left(e^{(q-a_1-a_2)t} - e^{(q-a_1-a_2)t_*} \right) \epsilon \\ &\quad + O(\epsilon^2). \end{aligned} \quad (\text{B.10})$$

$$\begin{aligned}
& \frac{e^{(p-a_1)t_*}}{p-a_1} - \frac{e^{(q-a_1)t_*}}{q-a_1} \\
&= \frac{1}{q-a_1} \alpha t_* e^{(q-a_1)t_*} \epsilon - \frac{\alpha}{(q-a_1)^2} e^{(q-a_1)t_*} \epsilon + O(\epsilon^2). \tag{B.11}
\end{aligned}$$

ゆえに,

$$\begin{aligned}
& \lim_{\gamma \rightarrow \beta} I^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1) \\
&= \beta A^2 \alpha \left\{ \frac{te^{(q-a_1-a_2)t} - t_* e^{(q-a_1-a_2)t_*}}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \right. \\
&\quad - \frac{2q-2a_1-a_2}{(q-a_1)^2(q-a_1-a_2)^2} \left(e^{(q-a_1-a_2)t} - e^{(q-a_1-a_2)t_*} \right) \\
&\quad \left. + \frac{e^{-a_2t} - e^{-a_2t_*}}{a_2} \left(\frac{t_* e^{(q-a_1)t_*}}{q-a_1} - \frac{e^{(q-a_1)t_*}}{(q-a_1)^2} \right) \right\} \\
&= \beta A^2 \alpha \left\{ \frac{te^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)t} - t_* e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)t_*}}{(2\alpha(1-\beta)-a_1)(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)} \right. \\
&\quad - \frac{4\alpha(1-\beta) - 2a_1 - a_2}{(2\alpha(1-\beta)-a_1)^2(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)^2} \\
&\quad \times \left(e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)t} - e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)t_*} \right) \\
&\quad \left. + \frac{e^{-a_2t} - e^{-a_2t_*}}{a_2} \left(\frac{t_* e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{2\alpha(1-\beta)-a_1} - \frac{e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{(2\alpha(1-\beta)-a_1)^2} \right) \right\} \\
&\equiv J^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1). \tag{B.12}
\end{aligned}$$

また, $I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ についても計算すると,

$$\begin{aligned}
& \frac{1}{(p-a_1)(p-a_1-a_2)(p-a_1-a_2-a_3)} \\
&= \frac{1}{(q-a_1)+\alpha\epsilon} \times \frac{1}{(q-a_1-a_2)+\alpha\epsilon} \times \frac{1}{(q-a_1-a_2-a_3)+\alpha\epsilon} \\
&= \frac{1}{(q-a_1)(1+\frac{\alpha\epsilon}{q-a_1})} \times \frac{1}{(q-a_1-a_2)(1+\frac{\alpha\epsilon}{q-a_1-a_2})} \\
&\quad \times \frac{1}{(q-a_1-a_2-a_3)(1+\frac{\alpha\epsilon}{q-a_1-a_2-a_3})} \\
&= \frac{1}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)(q-a_1-a_2-a_3)} \\
&\quad \times \left\{ 1 - \left(\frac{\alpha}{q-a_1} + \frac{\alpha}{q-a_1-a_2} + \frac{\alpha}{q-a_1-a_2-a_3} \right) \epsilon + O(\epsilon^2) \right\} \\
&= \frac{1}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)(q-a_1-a_2-a_3)} \\
&\quad - \frac{\alpha}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)(q-a_1-a_2-a_3)} \\
&\quad \times \left(\frac{1}{q-a_1} + \frac{1}{q-a_1-a_2} + \frac{1}{q-a_1-a_2-a_3} \right) \epsilon + O(\epsilon^2). \tag{B.13}
\end{aligned}$$

ここで

$$\begin{aligned}
& \frac{1}{q-a_1} + \frac{1}{q-a_1-a_2} + \frac{1}{q-a_1-a_2-a_3} \\
&= \frac{1}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)(q-a_1-a_2-a_3)} \\
&\quad \times \{ (q-a_1-a_2)(q-a_1-a_2-a_3) \\
&\quad + (q-a_1)(q-a_1-a_2-a_3) + (q-a_1)(q-a_1-a_2) \} \\
&= \frac{1}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)(q-a_1-a_2-a_3)} \\
&\quad \times \{ q^2 - (a_1+a_2+a_3)q - (a_1+a_2)q + (a_1+a_2)(a_1+a_2+a_3) \\
&\quad + q^2 - (a_1+a_2+a_3)q - a_1q + a_1(a_1+a_2+a_3) \\
&\quad + q^2 - (a_1+a_2)q - a_1q + a_1(a_1+a_2) \} \\
&= \frac{1}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)(q-a_1-a_2-a_3)} \\
&\quad \times \{ 3q^2 - 2(3a_1+2a_2+a_3)q \\
&\quad + (3a_1^2+a_2^2+4a_1a_2+2a_1a_3+a_2a_3) \} \epsilon. \tag{B.14}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& e^{(p-a_1-a_2-a_3)t} - e^{(p-a_1-a_2-a_3)t_*} \\
&= e^{(q-a_1-a_2-a_3)t} e^{\alpha\epsilon t} - e^{(q-a_1-a_2-a_3)t_*} e^{\alpha\epsilon t_*} \\
&= e^{(q-a_1-a_2-a_3)t} (1 + \alpha t \epsilon + O(\epsilon^2)) - e^{(q-a_1-a_2-a_3)t_*} (1 + \alpha t_* \epsilon + O(\epsilon^2)) \\
&= e^{(q-a_1-a_2-a_3)t} - e^{(q-a_1-a_2-a_3)t_*} \\
&\quad + \alpha \left(t e^{(q-a_1-a_2-a_3)t} - t_* e^{(q-a_1-a_2-a_3)t_*} \right) \epsilon + O(\epsilon^2). \tag{B.15}
\end{aligned}$$

よつて,

$$\begin{aligned}
& \frac{e^{(p-a_1-a_2-a_3)t} - e^{(p-a_1-a_2-a_3)t_*}}{(p-a_1)(p-a_1-a_2)(p-a_1-a_2-a_3)} - \frac{e^{(q-a_1-a_2-a_3)t} - e^{(q-a_1-a_2-a_3)t_*}}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)(q-a_1-a_2-a_3)} \\
&= \alpha \frac{t e^{(q-a_1-a_2-a_3)t} - t_* e^{(q-a_1-a_2-a_3)t_*}}{(q-a_1)(q-a_2-a_3)(q-a_1-a_2-a_3)} \epsilon \\
&\quad - \alpha \frac{e^{(q-a_1-a_2-a_3)t} - e^{(q-a_1-a_2-a_3)t_*}}{(q-a_1)^2(q-a_1-a_2)^2(q-a_1-a_2-a_3)^2} \\
&\quad \times \{3q^2 - 2(3a_1 + 2a_2 + a_3)q \\
&\quad + (3a_1^2 + a_2^2 + 4a_1a_2 + 2a_1a_3 + a_2a_3)\} \epsilon + O(\epsilon^2). \tag{B.16}
\end{aligned}$$

また,

$$\begin{aligned}
& e^{(p-a_1-a_2)t_*} = e^{(q-a_1-a_2)t_*} e^{\alpha\epsilon t_*} \\
&= e^{(q-a_1-a_2)t_*} (1 + \alpha t_* \epsilon + O(\epsilon^2)) \\
&= e^{(q-a_1-a_2)t_*} + \alpha t_* e^{(q-a_1-a_2)t_*} \epsilon + O(\epsilon^2). \tag{B.17}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& \frac{e^{(p-a_1-a_2)t_*}}{(p-a_1)(p-a_1-a_2)} - \frac{(q-a_1-a_2)t_*}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \\
&= \frac{\alpha t_* e^{q-a_1-a_2} t_*}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} \epsilon \\
&\quad - \alpha \frac{2q - 2a_1 - a_2}{(q-a_1)^2(q-a_1-a_2)^2} e^{(q-a_1-a_2)t_*} \epsilon + O(\epsilon^2). \tag{B.18}
\end{aligned}$$

よって, $I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ について $\gamma \rightarrow \beta$ の極限をとると,

$$\begin{aligned}
& \lim_{\gamma \rightarrow \beta} I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1) \\
&= \beta A^2 \alpha \left[\frac{te^{(q-a_1-a_2-a_3)t} - t_*e^{(q-a_1-a_2-a_3)t_*}}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)(q-a_1-a_2-a_3)} \right. \\
&\quad \frac{e^{(q-a_1-a_2-a_3)t} - e^{(q-a_1-a_2-a_3)t_*}}{(q-a_1)^2(q-a_1-a_2)^2(q-a_1-a_2-a_3)^2} \\
&\quad \times \{3q^2 - 2(3a_1 + 2a_2 + a_3)q + (3a_1^2 + a_2^2 + 4a_1a_2 + 2a_1a_3 + a_2a_3)\} \\
&\quad \frac{e^{-(a_2+a_3)t} - e^{-(a_2+a_3)t_*}}{a_2(a_2+a_3)} \\
&\quad \times \left(\frac{t_*e^{(q-a_1)t_*}}{q-a_1} - \frac{e^{(q-a_1)t_*}}{(q-a_1)^2} \right) \\
&\quad \left. + \frac{e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}}{a_3} \right. \\
&\quad \times \left\{ \left(\frac{t_*e^{(q-a_1-a_2)t_*}}{(q-a_1)(q-a_1-a_2)} - \frac{(2q-2a_1-a_2)e^{(q-a_1-a_2)t_*}}{(q-a_1)^2(q-a_1-a_2)^2} \right) \right. \\
&\quad \left. + \frac{e^{-a_2t_*}}{a_2} \left(\frac{t_*e^{(q-a_1)t_*}}{q-a_1} - \frac{e^{(q-a_1)t_*}}{(q-a_1)^2} \right) \right\} \left. \right] \\
&= \beta A^2 \alpha \left[\frac{te^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2-a_3)t} - t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2-a_3)t_*}}{(2\alpha(1-\beta)-a_1)(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2-a_3)} \right. \\
&\quad \frac{e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2-a_3)t} - e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2-a_3)t_*}}{(2\alpha(1-\beta)-a_1)^2(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)^2(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2-a_3)^2} \\
&\quad \times \{3\{2\alpha(1-\beta)\}^2 - 2(3a_1 + 2a_2 + a_3) \cdot 2\alpha(1-\beta) \\
&\quad + (3a_1^2 + a_2^2 + 4a_1a_2 + 2a_1a_3 + a_2a_3)\} \\
&\quad \frac{e^{-(a_2+a_3)t} - e^{-(a_2+a_3)t_*}}{a_2(a_2+a_3)} \\
&\quad \times \left(\frac{t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{2\alpha(1-\beta)-a_1} - \frac{e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{(2\alpha(1-\beta)-a_1)^2} \right) \\
&\quad \left. + \frac{e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}}{a_3} \right. \\
&\quad \times \left\{ \left(\frac{t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)t_*}}{(2\alpha(1-\beta)-a_1)(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)} \right. \right. \\
&\quad \left. \left. - \frac{(2 \cdot \{2\alpha(1-\beta)\} - 2a_1 - a_2)e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)t_*}}{(2\alpha(1-\beta)-a_1)^2(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_2)^2} \right) \right. \\
&\quad \left. + \frac{e^{-a_2t_*}}{a_2} \left(\frac{t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{2\alpha(1-\beta)-a_1} - \frac{e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{(2\alpha(1-\beta)-a_1)^2} \right) \right\} \left. \right] \\
&\equiv J^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1). \tag{B.19}
\end{aligned}$$

但し, $J^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ は $I^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ の $\beta \rightarrow \gamma$ の極限形とする。

B.3 $J^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1)$, $J^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ において $a_2 = -\alpha(\gamma - \beta)$ である場合の $\gamma \rightarrow \beta$ の計算

まず, 式 (B.12) の $J^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1)$ で, $a_2 = -\alpha(\gamma - \beta)$ である場合の $\gamma \rightarrow \beta$ の極限形 $J^{(2)}(t; t_*, 0, a_1)$ を考えたい。式 (B.12) で $a_2 \rightarrow 0$ の極限を取った時に, 不定形になってしまう第 3 項について次のように計算する。

$$\begin{aligned} \frac{e^{-a_2 t} - e^{-a_2 t_*}}{a_2} &= \frac{1}{a_2} \{1 - a_2 t + O(a_2^2) - (1 - a_2 t_* + O(a_2^2))\} \\ &= \frac{1}{a_2} (1 - a_2 t - 1 + a_2 t_* + O(a_2^2)) = -(t - t_*) + O(a_2) \\ &\xrightarrow{a_2 \rightarrow 0} -(t - t_*). \end{aligned} \tag{B.20}$$

すると,

$$\begin{aligned} &J^{(2)}(t; t_*, a_2, a_1) \\ &\xrightarrow{a_2 \rightarrow 0} \beta A^2 \alpha \left\{ \frac{te^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t} - t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^2} \right. \\ &\quad \left. - \frac{2(2\alpha(1-\beta) - a_1)}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^4} \right. \\ &\quad \left. \times (e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t} - e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}) \right. \\ &\quad \left. - (t - t_*) \left(\frac{t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{2\alpha(1-\beta) - a_1} - \frac{e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^2} \right) \right\} \\ &= \beta A^2 \alpha \left\{ \frac{te^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t} - t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^2} \right. \\ &\quad \left. - \frac{2}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^3} \right. \\ &\quad \left. \times (e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t} - e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}) \right. \\ &\quad \left. - (t - t_*) \left(\frac{t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{2\alpha(1-\beta) - a_1} - \frac{e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^2} \right) \right\} \\ &\equiv J^{(2)}(t; t_*, 0, a_1). \end{aligned} \tag{B.21}$$

$J^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ についても, $a_2 = -\alpha(\gamma - \beta) \rightarrow 0$ とした場合について計算する。式 (B.23) について, $a_2 \rightarrow 0$ とした時に不定形となる第 4 項について以下のように計算

する。

$$\begin{aligned}
& -\frac{e^{-(a_2+a_3)t} - e^{-(a_2+a_3)t_*}}{a_2(a_2+a_3)} + \frac{(e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*})}{a_2a_3}e^{-a_2t_*} \\
& = -\frac{e^{-a_3t}e^{-a_2t} - e^{-a_3t_*}e^{-a_2t_*}}{a_2a_3(1+\frac{a_2}{a_3})} + \frac{e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}}{a_2a_3}e^{-a_2t_*} \\
& = -\frac{1}{a_2a_3} \left(1 - \frac{a_2}{a_3} + O(a_2^2) \right) \\
& \quad \times \{ e^{-a_3t}(1 - a_2t + O(a_2^2)) - e^{-a_3t_*}(1 - a_2t_* + O(a_2^2)) \} \\
& \quad + \frac{1}{a_2a_3} (e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*})(1 - a_2t_* + O(a_2^2)) \\
& = -\frac{1}{a_2a_3} \left(1 - \frac{a_2}{a_3} + O(a_2^2) \right) \\
& \quad \times \{ (e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}) - a_2(te^{-a_3t} - t_*e^{-a_3t_*}) + O(a_2^2) \} \\
& \quad + \frac{1}{a_2a_3} (e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}) \\
& \quad - \frac{1}{a_3} (e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*})t_* + O(a_2) \\
& = -\frac{1}{a_2a_3} (e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}) \\
& \quad + \frac{1}{a_3} (te^{-a_3t} - t_*e^{-a_3t_*}) \\
& \quad + \frac{1}{a_3^2} (e^{-a_3t} - t_*e^{-a_3t_*}) \\
& \quad + \frac{1}{a_2a_3} (e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}) \\
& \quad - \frac{1}{a_3} (e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*})t_* + O(a_2) \\
& = \frac{1}{a_3} (te^{-a_3t} - t_*e^{-a_3t_*} - t_*e^{-a_3t} + t_*e^{-a_3t_*}) \\
& \quad + \frac{1}{a_3^2} (e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}) \\
& = \frac{t-t_*}{a_3} e^{-a_3t} + \frac{1}{a_3^2} (e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}). \tag{B.22}
\end{aligned}$$

このとき,

$$\begin{aligned}
& J^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1) \\
& \xrightarrow{a_2 \rightarrow 0} \beta A^2 \alpha \left[\frac{te^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_3)t} - t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_3)t_*}}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^2(2\alpha(1-\beta) - a_1 - a_3)} \right. \\
& \quad \frac{e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_3)t} - e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1-a_3)t_*}}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^4(2\alpha(1-\beta) - a_1 - a_3)^2} \\
& \quad \times \{3\{2\alpha(1-\beta)\}^2 - 2(3a_1 + a_3) \cdot 2\alpha(1-\beta) \\
& \quad \quad \left. + (3a_1^2 + 2a_1a_3)\} \right. \\
& \quad + \frac{1}{a_3} \left\{ (t - t_*)e^{-a_3t} + \frac{e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}}{a_3} \right\} \\
& \quad \times \left(\frac{t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{2\alpha(1-\beta) - a_1} - \frac{e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^2} \right) \\
& \quad + \frac{e^{-a_3t} - e^{-a_3t_*}}{a_3} \\
& \quad \times \left(\frac{t_*e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^2} \right. \\
& \quad \quad \left. - \frac{2(2\alpha(1-\beta) - a_1)e^{(2\alpha(1-\beta)-a_1)t_*}}{(2\alpha(1-\beta) - a_1)^4} \right) \Big] \\
& \equiv J^{(3)}(t; t_*, a_3, 0, a_1). \tag{B.23}
\end{aligned}$$

式 (B.23) は $J^{(3)}(t; t, a_3, a_2, a_1)$ が $a_2 = -\alpha(\gamma - \beta) \xrightarrow{\gamma \rightarrow \beta} 0$ の極限で a_2 を含まず発散しない形に書き直している。すなわち, $J^{(3)}(t; t_*, a_3, a_2, a_1)$ は $a_2 = -(\gamma - \beta) \xrightarrow{\gamma \rightarrow \beta} 0$ の極限を取ることができ, 極限形 $J^{(3)}(t; t_*, a_3, 0, a_1)$ が存在することが確かめられた。

謝辞

最後になります。本修士論文の作成と大学院での研究生生活を送るにあたり、多くの方に支えられていることについて、ここに感謝の意を述べておきたいと思います。

指導教官である香取眞理先生には、学部4年での研究室配属からこれまでの3年間、研究の方向性や、研究発表のアドバイス、そして論文の執筆について大変丁寧に指導していただきました。また、学外セミナーへの案内や、外国の研究者との交流の機会を多く与えていただき、刺激のある充実した研究生生活を送ることができました。今後博士後期課程に進学する私にとって、研究生生活の礎となる研究に対する姿勢と、研究の面白さを学ばせていただきました。

脇田順一先生にはバクテリアの紐状成長の研究のお話をいただき、フラクタル次元に関する研究データを提供していただきました。そして、実験方法を丁寧に指導していただき、論文の執筆にもお力添えいただきました。大変感謝しております。また、脇田研での賑やかな催し物にもしばしば招待していただき、学生生活をより有意義なものとさせていただきます。

石井靖先生と田口善弘先生には、お忙しい中修士論文の副査を引き受けていただき、大変有益なコメントをいただきました。厚く御礼申し上げます。

香取研の高橋君、田平君、星谷君には毎週の研究室セミナーを通して各々の研究内容の議論を重ねたり、一緒に学会発表の準備に取り組みました。日々の生活を共に過ごし、助け合い、良い刺激を与え合うことができたと思います。

最後に、私の勉学を支え、いつも励ましてくれる両親に深く感謝いたします。

参考文献

- [1] R. Honda, J. Wakita, and M. Katori, *J. Phys. Soc. Jpn.* **84**, 114002 (2015).
- [2] M. Matsushita, F. Hiramatsu, N. Kobayashi, T. Ozawa, Y. Yamazaki, and T. Matsuyama, *Biofilms* **1**, 305 (2004).
- [3] O. Rauprich, M. Matsushita, C. J. Weijer, F. Siegert, S. E. Esipov, and J. A. Shapiro, *J. Bacteriol.* **178**, 6525 (1996).
- [4] J. Wakita, H. Itoh, T. Matsuyama, and M. Matsushita, *J. Phys. Soc. Jpn.* **66**, 67 (1997).
- [5] H. Ito, J. Wakita, T. Matsuyama, and M. Matsushita, *J. Phys. Soc. Jpn.* **68**, 1436 (1999).
- [6] F. Hiramatsu, J. Wakita, N. Kobayashi, Y. Yamazaki, M. Matsushita, and T. Matsuyama, *Microbes Environ.* **20**, 120 (2005).
- [7] T. A. Witten and L. M. Sander, *Phys. Rev. Lett.* **47**, 1400 (1981).
- [8] P. Meakin, *J. Theor. Biol.* **118**, 101 (1986).
- [9] M. Eden, *in Proc. 4th Berkeley Symp. Mathematical Statistics and Probability*. ed. H. P. Newman (University of California Press, Berkeley, 1961) Vol. IV, p. 223.
- [10] F. Family and T. Vicsek, *J. Phys. A* **18**, L75 (1985).
- [11] T. Vicsek, *Fractal Growth Phenomena* (World Scientific, Singapore, 1992) 2nd ed.
- [12] T. Vicsek, A. Czirók, E. Ben-Jacob, I. Cohen, and O. Shochet, *Phys. Rev. Lett.* **75**, 1226 (1995).
- [13] T. Vicsek and A. Zafeiris, *Phys. Rep.* **517**, 71 (2012).
- [14] H. R. Brand, H. Pleiner, and D. Svensěk, *Eur. Phys. J. E* **34**, 128 (2011).
- [15] H. Pleiner, D. Svensěk, and H. R. Brand, *Eur. Phys. J. E* **36**, 135 (2013).
- [16] H. R. Brand, H. Pleiner, and D. Svensěk, *Eur. Phys. J. E* **37**, 83 (2014).
- [17] J. Wakita, S. Tsukamoto, K. Yamamoto, M. Katori, and Y. Yamada, to be published in *J. Phys. Soc. Jpn.*
- [18] J. Wakita, H. Kuninaka, T. Matsuyama, and M. Matsushita, *J. Phys. Soc. Jpn.* **79**, 094002 (2010).
- [19] N. H. Mendelson, *Proc. Natl. Acad. Sci.* **73**, 1740 (1976).
- [20] N. H. Mendelson: *Proc. Natl. Acad. Sci.* **75**, 2478 (1978).

- [21] N. H. Mendelson, J. J. Thwaites, J. O. Kessler, and C. Li, *J. Bacteriol.* **177**, 7060 (1995).
- [22] N. H. Mendelson, B. Salhi, and C. Li, in *Bacteria as Multicellular Organisms*, ed. J. A. Shapiro and M. Dworkin (Oxford University Press, New York, 1997) p. 339
- [23] N. H. Mendelson, *Environ. Microbiology* **1**, 471 (1999).
- [24] N. H. Mendelson, J. E. Sarlls, C. W. Wolgemuth, and R. E. Goldstein, *Phys. Rev. Lett.* **84**, 1627 (2000).
- [25] N. H. Mendelson, J. E. Sarlls, and J. J. Thwaites, *Microbiology* **147**, 929 (2001).
- [26] N. H. Mendelson, D. Morales, and J. J. Thwaites, *BMC Microbiology* **2**, 1 (2002).
- [27] N. H. Mendelson, P. Shipman, D. Roy, L. Chen, and J. J. Thwaites, *BMC Microbiology* **3**, 18 (2003).
- [28] K. Kumada, A. Iwama, and T. Takahashi, *Microbes and Environments* **11**, 1 (1996) [in Japanese].
- [29] S. Takeuchi, W. R. DiLuzio, D. B. Weibel, and G. M. Whitesides, *Nano Lett.* **5**, 1819 (2005).
- [30] B. Peters, A. Heyden, A. T. Bell, and A. Chakraborty, *J. Chem. Phys.* **120**, 7877 (2004).
- [31] C. W. Wolgemuth, R. E. Goldstein, and T. R. Powers, *Physica D* **190**, 266 (2004).
- [32] A. Goriely and S. Neukirch, *Phys. Rev. Lett.* **97**, 184302 (2006).
- [33] D. E. Moulton, T. Lessinnes, and A. Goriely, *J. Mech. Phys. Solids* **61**, 398 (2013).