

# 円形プール内における枯草菌集団運動にみられる同期現象

Synchronization Phenomenon Found in Collective Motion of *Bacillus subtilis* Cells in a Circular Pool

物理学専攻 阿久津 遼

Department of Physics, Ryo Akutsu

## 1 研究背景

本研究では、寒天培地の表面に作成された深さ約  $1\mu\text{m}$ , 幅  $25\sim 50\mu\text{m}$  の円形プール (図1) にトラップされた枯草菌の集団運動を観察した. 円形プール内における枯草菌の集団運動は, 換算菌体長  $\lambda$  ( $\equiv$  平均菌体長/プールの直径) および菌密度  $\rho$  ( $\equiv$  菌の占有面積/プールの面積) によって図2の相図のように分類される. 図2をみると, 集団運動は, (a)~(f)の6つの運動パターンに分類されることがわかる. これらの運動パターンは, 横軸の換算菌体長  $\lambda$  のしきい値,  $\lambda_{c1} \approx 0.1$  および  $\lambda_{c2} \approx 0.2$  をまたいで質的変化をする.



図1 円形プールのスナップショット

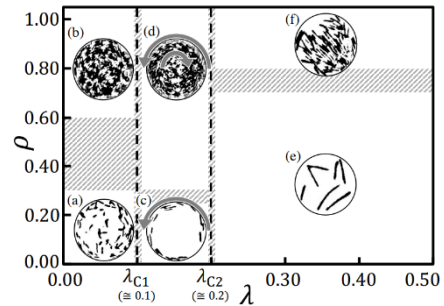


図2 円形プール内の枯草菌集団運動の相図

先行研究として, 円形プール内を枯草菌が単体で運動する”単体系”についても調べられている. 菌集団の”多体系”では菌同士の進行方向が揃う効果が働く. この効果を”菌同士の相互作用”(cell-cell interaction)と呼ぶ. 一方, 単体系では”菌同士の相互作用”は存在しない. 単体系において, 図2の相図の菌密度  $\rho$  の範囲が  $\rho \leq 0.3$  で換算菌体長  $\lambda$  のしきい値  $\lambda_{c1} \approx 0.1$  をまたぐ, (a)random motion と(c)one-way rotational motion の間の質的変化を定量化するため, 菌の速度ベクトルのプール周方向成分に着目する.

菌の速度ベクトルの解析のために, プールの中心を極座標系の原点とし, 動径  $r$ , 偏角  $\theta$  を用いて円形プール上の座標  $(r, \theta)$  を指定する. そして, 30fps で 600 秒間, 単体系に対して, 菌の重心座標のトラッキングを行う. 連続する時刻の座標  $(r(t), \theta(t))$  と  $(r(t + \Delta t), \theta(t + \Delta t))$  の差分を取ることで時刻  $t$  における速度ベクトル  $\mathbf{v}(r(t), \theta(t))$  を算出する.  $\mathbf{v}(r(t), \theta(t))$  を規格化することで, 各時刻  $t$  における単位速度ベクトル  $\hat{\mathbf{v}}(r(t), \theta(t)) = \mathbf{v}(r(t), \theta(t)) / |\mathbf{v}(r(t), \theta(t))|$  を計算し, プールの周方向の単位接ベクトル  $\hat{\mathbf{s}}(r(t), \theta(t))$  と内積をとり, その時間平均を,

$$\bar{Q}(T) = \frac{1}{T} \sum_{t=0}^T \hat{\mathbf{v}}(r(t), \theta(t)) \cdot \hat{\mathbf{s}}(r(t), \theta(t)) \quad (1)$$

と定義する. 単体系における秩序変数に対応する量として, 計測時間  $T=600\text{s}$  における  $\bar{Q}(T)$  を,  $\bar{Q} = \bar{Q}(600)$  として定義する. ここで  $\bar{Q}$  は 0 から 1 の値を取る. 菌の運動が完全にランダムであれば  $\bar{Q} = 0$  である. 反対に, 菌が完全に反時計回りの周方向の回転運動をすれば  $\bar{Q} = 1$  である.

図3(a)(b)に単体系の  $\bar{Q}$  の振る舞いを示す. 図3(a)は  $\lambda = \lambda_{c1} (\approx 0.1)$  近傍における  $\bar{Q}$  の  $\lambda$  依存性を表したグラフである.  $\bar{Q}$  と  $\lambda$  の間に相関はみられず, 一様に分布しており,  $\lambda$  のしきい値  $\lambda_{c1} \approx 0.1$  をまたいだ質的変化は確認で

きない。ここで、単体系では”菌同士の相互作用”が存在しない。したがって、*random motion* と *one-way rotational motion* の間の転移には、”菌同士の相互作用”が起因していることがわかった。一方、図 3(b)は菌の速さの時間平均値 $v_{ave}$ による $\bar{Q}$ の振る舞いを表したグラフである。 $\bar{Q}$ はほぼ $v_{ave}$ に比例して増加していることが確認できる。

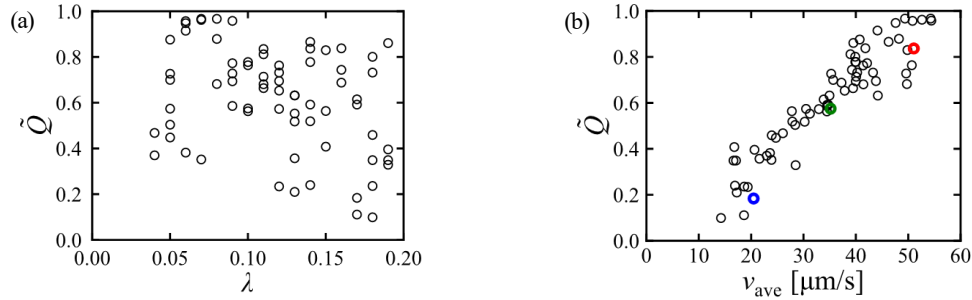


図3 単体系におけるパラメータ $\bar{Q}$ の振る舞い。(a)換算菌体長 $\lambda$ に対する振る舞い。(b)菌の速さの時間平均値 $v_{ave}$ に対する振る舞い。

## 2 研究目的

本研究では、先行研究の解析結果と考察を基に、円形プール内における枯草菌集団運動の *one-way rotational motion* (図2に示した相図の $0.1 \leq \lambda \leq 0.2$ ,  $\rho \leq 0.3$ の領域)で、”菌同士の相互作用”が考えられる最小の系である”2匹の系”と、円形プールの円周上に菌が満たされ始める約20匹 ( $\rho \approx 0.11$ )の”多体系”に着目する。2匹の系と多体系において、菌ごとに重心座標を計測し、速度と $\bar{Q}$ を導出して各菌の振る舞いを調べる。また、系の中の任意の2匹における位相の時間変化の相互相関関数を導出して、菌同士の振る舞いの相関を調べる。以上の方法で、2匹の系と多体系における菌の振る舞いの同期性を定性的かつ定量的に理解することを目的とする。

## 3 研究結果

2匹の系と多体系において、菌ごとに重心座標を計測し、速度と $\bar{Q}$ を導出して各菌の振る舞いを調べた。その結果を図4(a)(b)に示す。図4(a)は $\bar{Q}$ の振る舞いをプール直径で規格化した菌体長 $\tilde{\lambda}$  ( $\equiv$  菌体長/プール直径)に対してプロットしたグラフである。2匹の系と多体系の両方で $\bar{Q}$ と $\tilde{\lambda}$ の間に相関はみられず、2匹の系が $\bar{Q} \geq 0.44$ で多体系が $\bar{Q} \geq 0.78$ で分布している。さらに、今回導出した全ての $\bar{Q}$ の標準偏差は、2匹の系は0.186で多体系は0.063であった。一方、図4(b)は $\bar{Q}$ の振る舞いを菌の速さの時間平均値 $v_{ave}$ に対してプロットしたグラフである。 $\bar{Q}$ は2匹の系では $v_{ave}$ に比例して増加している様子がわずかに確認でき、多体系では $v_{ave}$ との間に相関はみられず、概ね一定の高い値であることが読み取れる。

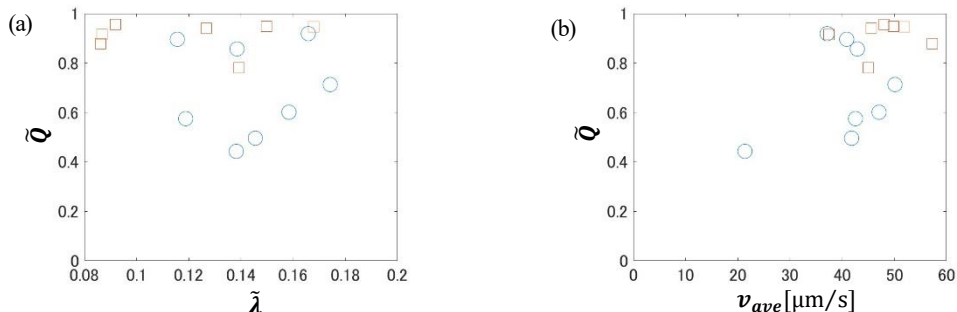


図4 2匹の系と多体系におけるパラメータ $\bar{Q}$ の振る舞い。(a)プール直径で規格化した菌体長 $\tilde{\lambda}$ に対する振る舞い。(b)菌の速さの時間平均値 $v_{ave}$ に対する振る舞い。青い丸(○)が2匹の系の値、赤い四角(□)が多体系の値を表す。

導出した速度を用いて、菌の速さの確率密度分布を導出した。その典型的な結果を図5(a)(b)に示す。2匹の系における典型的な結果を図5(a)に、多体系における典型的な結果を図5(b)に示す。2匹の系における菌の速さの確

率密度分布は、 $v \approx 0$ と $v \approx 50 \mu\text{m/s}$ のところに2つのピークがあることが確認された。一方、多体系における菌の速さの確率密度分布は、 $v \approx 50 \mu\text{m/s}$ のところに1つのピークがあるだけであった。

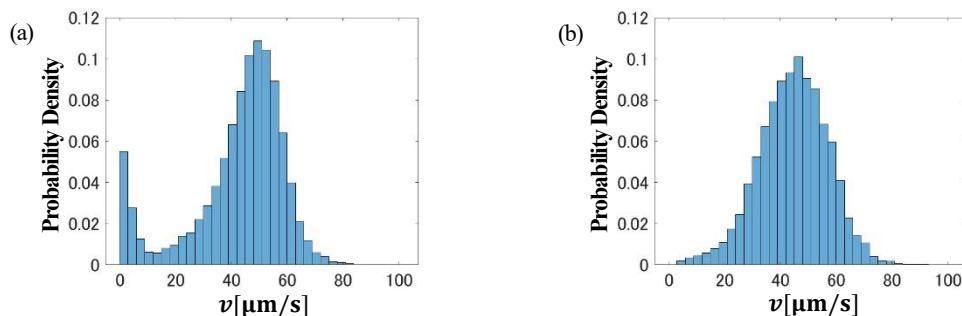


図5 菌の速さの確率密度分布の典型的な例. (a)2匹の系の菌の速さの確率密度分布の典型的な例. (b)多体系の菌の速さの確率密度分布の典型的な例. ヒストグラムのビンの範囲は0から99 $\mu\text{m/s}$ とし、1つのビン幅を3 $\mu\text{m/s}$ とした. ヒストグラムの全面積が1となるように規格化し、ビンの高さが確率密度を表すようにした.

系の中の任意の2匹に着目し、 $i$ 番目の菌 $i$ と $j$ 番目の菌 $j$ の時刻 $t$ における位相 $\theta_i(t), \theta_j(t)$ の相互相関関数 $\Phi_{ij}(\tau)$ を導出した. ここで、 $i, j$ に2匹の系では $i=1, j=2$ とし、多体系では $i=1,2,\dots, j=1,2,\dots$ とする. ただし、 $i \neq j$ とする. 相互相関関数の導出は以下の手順で行った. まず、菌 $i$ と菌 $j$ の位相の時系列データ $\theta_i(t), \theta_j(t)$ に対してそれぞれフーリエ変換を行い、フーリエスペクトル $G_i(f), G_j(f)$ を導出した. 次に、フーリエスペクトル同士で内積を取ることで、クロス・パワースペクトル

$$\varphi_{ij}(f) = G_i(f)G_j(f)^* \quad (2)$$

を計算し、最後にクロス・パワースペクトル $\varphi_{ij}(f)$ に対して逆フーリエ変換を行うことで相互相関関数 $\Phi_{ij}(\tau)$ を導出した. なお、相互相関関数 $\Phi_{ij}(\tau)$ は、取りうる値の範囲が、

$$-1 \leq \Phi_{ij}(\tau) \leq 1 \quad (3)$$

となるように規格化している.

時刻 $t$ の菌 $i$ と菌 $j$ の位相 $\theta_i(t), \theta_j(t)$ の典型的な例を図6(a)(b)に示す. 図6(a)に2匹の系における典型的な例を、図6(b)に多体系における典型的な例を示す. ただし、 $\theta$ の範囲は $-\pi < \theta \leq \pi$ とした. これらのグラフを比較すると、2匹の系では2匹の位相が重なっている部分と、どちらか1匹の位相がある一定の値から動かない部分がある. 2匹の位相が重なっている部分は2匹が並走している部分であり、どちらか1匹の位相がある一定の値から動かない部分は位相が動かない方の菌が静止している部分である. 一方、多体系では2匹の位相が重なっている部分のみ認められる. また、図6(c)(d)に図6(a)(b)で示した2匹の系と多体系それぞれに対応する時刻 $t$ の位相 $\theta_i(t), \theta_j(t)$ の相互相関関数 $\Phi_{ij}(\tau)$ の典型的なグラフを示す. ここで、 $\Phi_{ij}(\tau)$ は、菌が1周する周期約3sの10周分である30sごとに $\theta_i(t)$ と $\theta_j(t)$ の相互相関関数を導出し、その平均値をとったものとした. 図6(c)に示した2匹の系の菌1と菌2の位相 $\theta_1(t), \theta_2(t)$ に対する相互相関関数 $\Phi_{12}(\tau)$ は、振動的な振る舞いから、周期的な相関があることが分かるが、その相関は時間の経過とともに減衰している(約9s, およそ菌が3周する時間). 一方、図6(d)に示した多体系の任意の2匹(菌2と菌3)の位相 $\theta_2(t), \theta_3(t)$ に対する相互相関関数 $\Phi_{23}(\tau)$ は、長い時間においても相関を保っている.

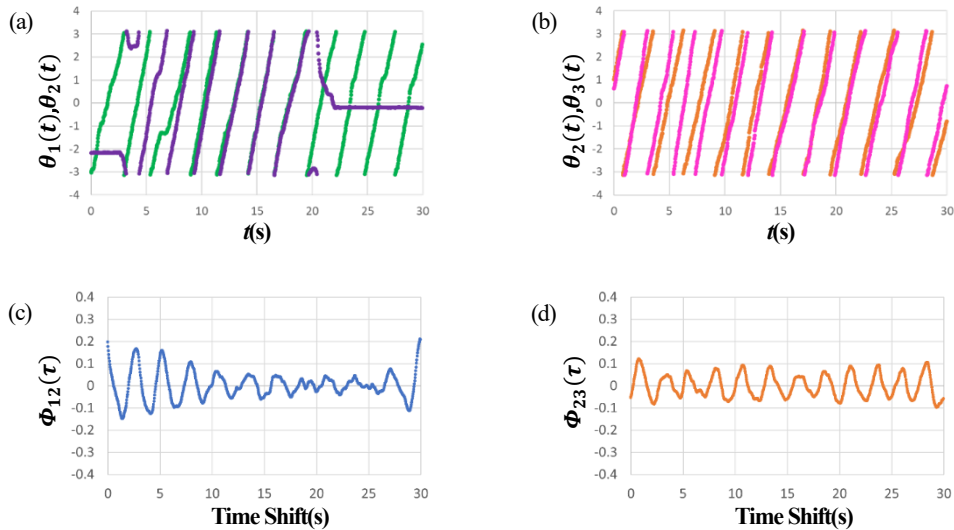


図6 (a)(b)位相 $\theta_i(t)$ と $\theta_j(t)$ の時間変化の典型的な例.  $\theta$ の範囲は $-\pi < \theta \leq \pi$ とした.

(a)2匹の系(換算菌体長 $\lambda = 0.141$ ,  $i = 1, j = 2$ )を表す.

(b)多体系( $\lambda = 0.137$ , 菌密度 $\rho = 0.072$ , 23匹の系,  $i = 2, j = 3$ )を表す.

(c)(d)位相 $\theta_i(t)$ と $\theta_j(t)$ の相互相関関数 $\Phi_{ij}(\tau)$ の典型的な例. (c)は(a)に対応しており, (d)は(b)に対応している.

#### 4 考察およびまとめ

$\bar{Q}$ の振る舞いから, 多体系は菌がプールの円周上をほぼ満たしているため, ”菌同士の相互作用”による菌が進行方向を揃えようとする効果がプールの円周上全体にはたらく, 2匹の系よりもさらに菌が一体となってプール壁に沿って運動する傾向が強くなり, 菌ごとの振る舞いのばらつきが小さくなることが分かった. 菌の速さの確率密度分布から, 2匹の系では $v \approx 0$ と $v \approx 50 \mu\text{m/s}$ の2か所にピークがあることから, 菌は”菌と培地の凹凸ノイズの間の相互作用”と”菌とプール壁の間の相互作用”の2つの相互作用の影響を受けているのに対し, 多体系では $v \approx 50 \mu\text{m/s}$ のところのみにピークがあることから, 菌は”菌と培地の凹凸ノイズの間の相互作用”の影響をほとんど受けないことが分かった. そして, 系の任意の2匹(菌 $i$ と菌 $j$ )における位相の時間変化 $\theta_i(t)$ ,  $\theta_j(t)$ とその相互相関関数 $\Phi_{ij}(\tau)$ から, 2匹の系での菌の振る舞いは短い時間では相関があるが時間とともに減衰し, 長い時間では相関はほとんどなくなる一方, 多体系での菌の振る舞いは長い時間でも相関を保っていることが分かった.

以上のことから, 2匹の系と多体系の両方とも”菌とプール壁の間の相互作用”により菌はプール壁に沿って回転運動する傾向が認められた. 2匹の系は”菌同士の相互作用”が生じることで菌同士が進行方向を揃えようとする効果ははたらくが, ”菌と培地の凹凸ノイズの間の相互作用”の影響を強く受けることで2匹のうちの1匹が静止する時間が多くなり, 2匹の振る舞いのばらつきが大きくなると考えられる. 一方, 多体系は”菌と培地の凹凸ノイズの間の相互作用”の影響をほとんど受けず, ”菌同士の相互作用”による菌同士が進行方向を揃えようとする効果がプールの円周上全体にはたらくことで, 菌の振る舞いが全体で同期する傾向が強くなると考えられる.

#### 参考文献

1. T. Vicsek and A. Zafeiris, Physics Reports **517**, 71 (2012).
2. Petit, O., Bon, R., Decision-making processes: The case of collective movements. Behavioural Processes **84**, 635–647 (2010).
3. R. Honda, S. Umeda, J. Wakita, J. Phys. Soc. Jpn. **88**, 054005, (2019).
4. T. Vicsek, A. Czirók, E. Ben-Jacob, I. Cohen, and O. Shochet, Phys. Rev. Lett. **75**, 1226 (1995).
5. 梅田 大: 2次元円形プール内における枯草菌集団運動の動的転移 (2019年度修士論文)