

円周上の自己駆動粒子模型とバクテリア集団の円運動観察

Self-driven particle models on a circle and observations of circular motions of bacteria

物理学専攻 山田 泰之

Department of Physics, Yasuyuki Yamada

生物や車は、それぞれ本能やドライバーの意思によって自発的に運動する．このような自発的に運動をする粒子の事を自己駆動粒子という．本論文では、相互作用する自己駆動粒子系についての二つの研究の結果について報告する．一つは交通流のシンプルな模型である Totally Asymmetric Simple-Exclusion Process (TASEP) の速度相関についての研究であり、もう一つはバクテリアの集団運動観察実験である．

1 TASEP の速度相関

1.1 研究の目的とその背景

TASEP とは排他効果を与えた粒子が 1 次元格子上一方向に進む確率模型である．特に、本研究では時間が離散的で、系には周期境界条件を課した場合の「円周上の離散時間 TASEP」を取り扱う．また粒子の更新は 1 ステップで全ての粒子の遷移を考える、パラレルアップデートを適用する．

円周上の離散時間 TASEP の定常状態の分布関数は、各粒子が進行方向に対して持つ空きサイト数 n を変数とするサイトウェイト関数 ($f(n) = f(1)^n(1-p)^{n-1}/f(0)^{n-1}, n \geq 1$) の積の形で以下のように与えられる [1, 2] ．

$$\mathbf{P}_{L,N}(\mathbf{n}) = \frac{1}{Z_{L,N}} \prod_{j=1}^L f(n(j)), \quad \mathbf{n} = \{n(j)\}_{j=1}^L \in \Omega_{L,N}. \quad (1)$$

また、先行研究 [3] において、粒子数 L 、空きサイト数 N 、 $F(\cdot)$ をガウスの超幾何関数として、分配関数 $Z_{L,N}$ と粒子の平均速度 $\mathbf{E}[V]$ がそれぞれ以下のように与えられている．

$$Z_{L,N} \equiv \sum_{\mathbf{n} \in \Omega_{L,N}} \prod_{j=1}^L f(n(j)) = \frac{(-p)^{L+N} L}{(1-p)^{L+1}} F\left(L+1, N+1; 2; \frac{1}{1-p}\right), \quad (2)$$

$$\begin{aligned} \mathbf{E}_{L,N}[V_j] &= p \sum_{\mathbf{n} \in \Omega_{L,N}} \mathbf{1}(n(j) \geq 1) \mathbf{P}_{L,N}(\mathbf{n}) \\ &= \frac{\sum_{n=0}^{N-1} (-1)^{N+1-n} Z_{L,n}}{Z_{L,N}} \\ &= -\frac{1-p}{L} \frac{F(L, N; 1; 1/(1-p))}{F(L+1, N+1; 2; 1/(1-p))}. \end{aligned} \quad (3)$$

本研究では円周上の離散時間 TASEP の粒子の速度の相関に着目し、その統計的な性質を詳しく調べた．

1.2 研究結果

着目する k 個の粒子を $1 \leq j_1 < j_2 < \dots < j_k \leq L$ と順番付けし、 j_ℓ 番目の速度を V_{j_ℓ} とする．このとき着目する粒子速度の積の期待値として、速度相関関数を以下のように定義する．

$$F_{L,N}(\{V_{j_\ell}\}_{\ell=1}^k) = \mathbf{E}_{L,N} \left[\prod_{\ell=1}^k V_{j_\ell} \right] = p^k \sum_{\mathbf{n} \in \Omega_{L,N}} \prod_{\ell=1}^k \mathbf{1}(n(j_\ell) \geq 1) \mathbf{P}_{L,N}(\mathbf{n}). \quad (4)$$

計算の結果は以下のように、分配関数の和で表わされる。

$$\begin{aligned}
F_{L,N}(k) &\equiv F_{L,N}(\{V_{j\ell}\}_{\ell=1}^k) \\
&= \frac{p^k}{Z_{L,N}} \sum_{s=0}^k (-1)^s \binom{k}{s} Z_{L-s,N} \\
&= \frac{p^k}{LF(L+1, N+1; 2; 1/(1-p))} \sum_{s=0}^k (L-s) \binom{k}{s} \left(\frac{1-p}{p}\right)^s F\left(L-s+1, N+1; 2; \frac{1}{1-p}\right).
\end{aligned} \tag{5}$$

(5) は着目する粒子数 k に依存するが、着目する粒子の位置に依らない。このことはサイトウェイト関数 $f(n)$ がシステムサイズに依存しないことに起因する。また、(5) は $k \geq 2$ で、 $F_{L,N}(k) \neq (F_{L,N})^k$ という事を主張している。つまり、粒子速度は相関を持っている。

本研究では、速度相関の特徴づけを行うために (5) の $k = 1, 2$ の場合を用いて速度共分散を計算した。計算結果は以下ようになる。

$$\begin{aligned}
\text{Cov}_{L,N}[V, V'] &= p^2 \left\{ \frac{Z_{L-2,N}}{Z_{L,N}} - \left(\frac{Z_{L-1,N}}{Z_{L,N}} \right)^2 \right\} \\
&= (1-p)^2 \left\{ \frac{(L-2)F(L-1, N+1; 2; 1/(1-p))}{LF(L+1, N+1; 2; 1/(1-p))} - \left(\frac{(L-1)F(L, N+1; 2; 1/(1-p))}{LF(L+1, N+1; 2; 1/(1-p))} \right)^2 \right\}.
\end{aligned} \tag{6}$$

図 1 ではシステムサイズ $K = 100$ 、ホップ確率 $p = 0.5$ として、密度に対して速度共分散をプロットした。点が数値シミュレーションによる結果、曲線が理論式 (6) である。この結果からは、速度共分散が常に負の値を持っていることが見て取れる。つまり、粒子は互いの進行を妨げる働きをしている。また、本研究では、速度共分散の熱力学的極限 ($\rho = L/(L+N) = \text{const.}$, システムサイズ $K (= L+N) \rightarrow \infty$) を計算し、速度共分散の値は熱力学的極限の下ではゼロになることを示した。このことは、粒子の速度は漸近的に互いに独立な確率変数となることを示している。図 2 では $p = 0.5, \rho = 0.6$ とし、システムサイズの増加と共に速度共分散がゼロに漸近することを数値シミュレーションを行い検証した。

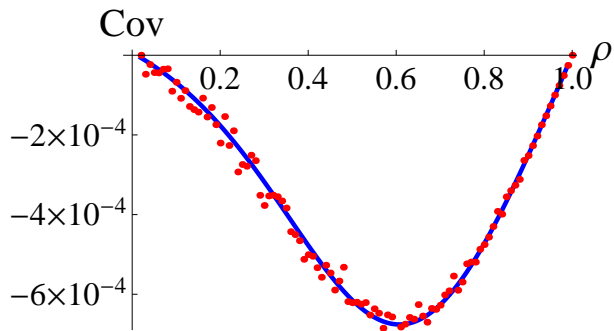


図 1: 密度対速度共分散の図。

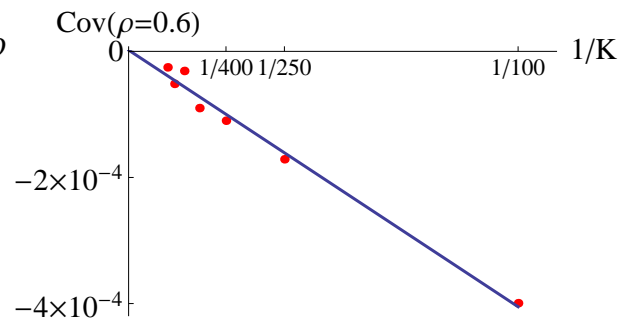


図 2: 速度の漸近的独立性

2 バクテリアの集団運動観察実験

2.1 研究の目的及び背景

寒天培地上に接種した枯草菌, *Bacillus subtilis* (*B. subtilis*) は培地の栄養濃度と寒天濃度の値を変化させることで5つのコロニーパターンを示す [5]。寒天濃度が低く培地が柔らかい場合、成長途中のコロニー内部で *B. subtilis* は活発に動き回る。特に栄養濃度と菌密度が共に高い場合では、数匹の個体がまとまっ

て、ランダムな方向へ集団運動することが観察により知られている．群れの集団運動の研究では、移動方向に近接的な相互作用を与えた自己駆動粒子模型を用いて *B. subtilis* の集団運動の特徴が再現されている [6]．数値シミュレーションにより、このモデルでは菌密度が高く移動方向のノイズが少ない場合に、粒子が一方方向に揃って集団運動するという結果が得られている．しかし、*B. subtilis* が移動方向を揃えて集団運動することを示す定量的な実験結果は得られていない．

バクテリアは繁殖に適した環境を求めて個々の菌が自発的に運動する．そのため、道路交通とはスケールが大きく異なるが、バクテリア集団の移動方向を揃えた運動は TASEP のような相互作用する自己駆動粒子の流れである．本研究では観測的に知られている *B. subtilis* の移動方向を揃えた集団運動を定量的に示すために実験系の作成を行い、撮影した動画の解析を行った．

2.2 研究結果

本研究では、寒天培地上で *B. subtilis* の培養を行い、コロニー界面付近に実験系の円形プールを作成して観察を行った (図 3)．円形プールの直径は約 $42[\mu\text{m}]$ 、最大水深は約 $1[\mu\text{m}]$ であり、プール内部で *B. subtilis* は 2 次元的な運動する．観察中、プールは菌の流入を制限した．本研究では動画撮影を寒天培地底面から行ったため、バクテリア集団の運動方向はシャーレ底面において時計回りか反時計回りかを議論する．また、本研究では、流体解析ソフト Flow-PIV を用いて観察動画の解析を行った．解析では Flow-PIV によりプール内のバクテリアの輝度パターンの追跡を行い、バクテリア集団の平均的な流れの速度計測を行った．図 4, 6, 8 は、時計回りを正の向きとして、バクテリア集団の流れの周方向の速度を円形プール平面に対して 3D プロットした速度分布図である．速度分布図では、時計回りの向きの速度の値が高いほど赤色で、反時計回りの向きの速度の値が高いほど青色で示した．

本研究では菌密度が 0.36, 0.5, 0.72 の三つの場合について観察を行い、動画をそれぞれ 10 分間撮影し Flow-PIV で解析した．以下では観察の結果と速度分布図の説明を行う．

菌密度が 0.36 の場合 (図 3); 観察では菌はプールの縁に沿って時計回りに運動する様子が見てとれた．図 3 の矢印は移動方向を示している．また、縁に沿って運動する菌の内側を少数の菌が反時計回りに運動する様子が見て取れた．速度分布図 (図 4) では、プールの縁に沿って時計回りの速度が一定の大きさの速度で分布するという結果が得られ、観察の結果と一致した．また、プールの中心から距離 $10[\mu\text{m}]$ までの領域では、反時計回りの速度が分布しており、プール全域でバクテリアの集団運動を捉える事ができた．プール内の菌の周方向の平均速度は $6.47[\mu\text{m}/\text{s}]$ であり、バクテリア集団が時計回りの向きに運動することを定量的に示すことができた．

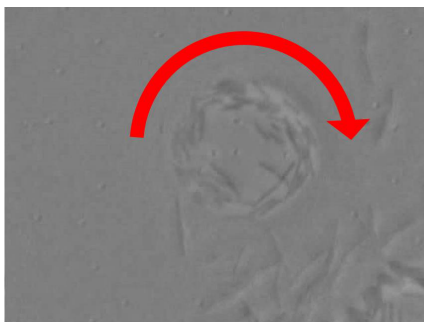


図 3: 円形プール内の菌集団の運動．菌密度 0.36

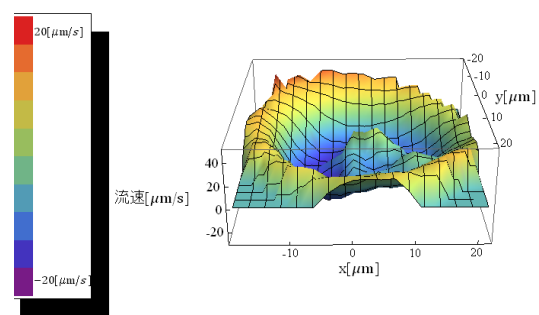


図 4: 周方向の速度分布図．菌密度 0.5

菌密度が 0.5 の場合 (図 5); 観察では、菌密度が増すと、プールの縁を時計回りに集団運動する菌が頻繁に培地に引っ掛かり、渋滞が発生する様子が見てとれた．図 5 の黒色の矢印で示した箇所でも菌が培地に引っ掛かり、渋滞が発生した．渋滞が発生すると、縁を時計回りに運動する後続の菌は止まっている菌を追い越して時計回りの運動を続けるか、渋滞の後方で進行方向を反転させ、縁に沿って運動する集団の内側を反時計回りに運動した．速度分布図 (図 6) では、プールの縁で時計回りの向きの速度が一定の大きさで分

布しており，一方プール中央付近では渋滞による反時計回りの向きに速度が分布しているのが見てとれる．周方向の平均速度は $4.25[\mu\text{m}/\text{s}]$ となり，バクテリア集団が時計回りの向きに集団運動することを定量的に示すことができた．

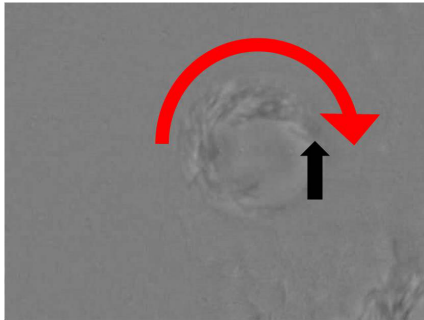


図 5: 渋滞が発生した場合．菌密度 0.5

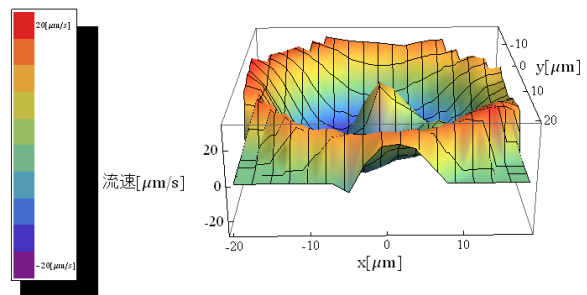


図 6: 周方向の速度分布図．密度 0.5

菌密度が 0.72 の場合 (7); 観察の結果，プールが菌で埋め尽くされるほど高密度の場合では，縁に沿って時計回りに運動する集団と，その内側で反時計回りに運動する集団とがレーンを形成する様子が見てとれた．図 7 ではレーンの境界を赤い円で示した．レーンの境界は時間の経過と共に揺らいでいたが，10 分の観察の間，どちらの向きの流れももう一方の流れに吸収されることなく存在し続けた．速度分布図 (図 8) では，プールの縁では時計回りの速度の分布が見られた．また，プールの中心から距離約 $12[\mu\text{m}]$ の地点を境に反時計回りの速度が分布しており，レーンが形成されているのが見てとれる．周方向の平均速度は $-0.3[\mu\text{m}/\text{s}]$ となり，互いに逆方向の流れがほぼ同じ大きさでレーンを形成しているという結果を得た．

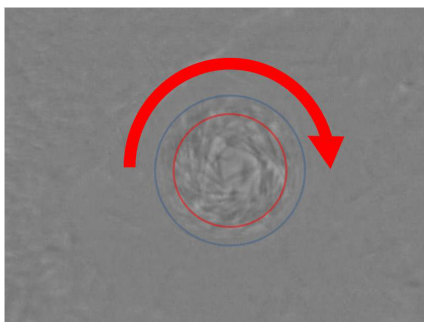


図 7: レーン形成が起こる場合．密度 0.72

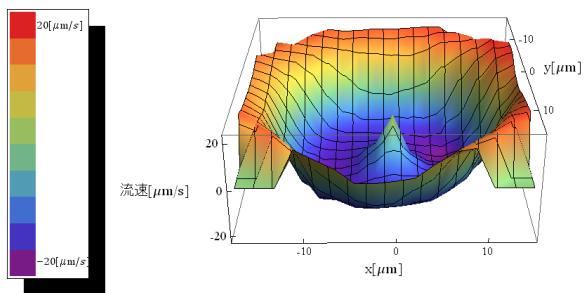


図 8: 周方向の速度分布図．密度 0.72

参考文献

- [1] M. R. Evans, Braz. J. Phys. **30**, 42 (2000).
- [2] M. R. Evans, T. Hanney, J. Phys. A: Math. Gen. **38**, R195 (2005).
- [3] M. Kanai, K. Nishinari, T. Tokihiro, J. Phys. A: Math. Gen. **39**, 9071 (2006).
- [4] Y. Yamada, M. Katori, Phys. Rev. E **84**, 041141 (2011)
- [5] M. Matsushita, F. Hiramatsu, N. Kobayashi, T. Ozawa, Y. Yamazaki and T. Matsushita, Biofilms **1**, 305-317 (2004)
- [6] T. Viscek, A. Czirok, E. Ben-Jacob, I. Cohen and O. Shochet, Phys. Rev. Lett. **75** 1226 (1995).