

個体モデルによるバクテリアコロニーの微視的挙動の研究

東京薬科大学 生命科学部 森河 良太¹, 宮川 毅, 高須 昌子

バクテリアが寒天培地上に形成するコロニーの形については、非平衡系におけるパターン形成の観点から多くの理論的・実験的研究が行われてきた。特に理論研究に関しては、反応拡散系のモデル方程式を用いて、2次元平面上におけるバクテリアの連続的な個体密度分布と、その巨視的なダイナミクスが解析されてきた。これらの結果は、実験で示される幾つかのコロニーパターンを定性的に説明しており、バクテリアの増殖と拡散、培地中の養分の拡散、およびその捕食関係が系の挙動を決定する第一要因であることを示唆している。

次に考えられるコロニーパターンの決定要因としては、バクテリア個体が遺伝的形質として有している特徴的な運動様式や増殖方法が挙げられる。これらの要素を考慮したコロニーパターンの数理解析を行うには、バクテリアを個体レベルから扱うモデルが適切であると我々は考えている。よって本研究では、コロニーのパターン形成と個々のバクテリアの集団的挙動との関係を調べるために、培地上で増殖・運動する桿状バクテリアの個体レベルのモデルを提示し、モンテカルロ・シミュレーションによる解析を行った¹⁾。

シミュレーションで用いるバクテリアの個体モデルは、大腸菌や枯草菌のような鞭毛を使って能動的な運動を行う桿菌を対象としている。まずバクテリア個体は培地と見立てた2次元平面上を移動、分裂する。また個体が互いに重なることは禁止する。個体の誕生時の長さは $l = 8a$ (a はバクテリアの幅の半分であり、 $0.5\mu\text{m}$ に相当)であり、ステップが経過する毎に最大 $0.08a$ ずつ伸長し、 $16a$ になった時に頭部と尾部から派生した新個体に分裂する。また個体は培地中を拡散する養分を摂取するが、摂取できる養分がなくなって一定時間を過ぎると、個体は芽胞を形成して休眠状態となり、移動も伸長も行わなくなる。

適度な養分と空間が与えられていれば、個体は環境からのノイズ(培地の凹凸や不純物など)に応答する受動的な弱い運動と、養分の獲得を目的とした能動的な強い運動を行う。前者は個体のランダムな並進運動と回転運動に対応するが、後者は過去に摂取した養分量の記憶を元に前進(run)と回転(tumble)を切り替え、より養分の多い方向へと移動する走化性を与える。

バクテリアの大きさは μm のオーダーであるので、受動的・能動的に関わらず、個体の運動は慣性よりも粘性に支配される。よって鞭毛運動によって誘起される能動的な前進運動では、1ステップあたり平均 $\sqrt{2\tau A/f_a}$ だけ移動するように設定する。ここで τ は1ステップに相当する実時間、 A はバクテリア個体の活発さを表す量である。または $f_a = 2\pi\eta l/\{\ln(l/a) - (1/2)\}$ は、桿状バクテリアを扁長回転楕円体とみなした時の長軸方向の摩擦抗力係数である。ここで η はバクテリアが実際に受ける粘性係数である。この η はバクテリアが放出する潤滑剤の影響により、培地本来

¹E-mail: morikawa@toyaku.ac.jp

の粘性係数 η_0 よりも小さくなっていると考えられる。バクテリアの放出する潤滑剤の量は、個体周囲の他のバクテリアの数 N が大きくなればなるほど多くなると考えられるので、本モデルでも η は N の単調減少関数であると仮定している。

シミュレーションは、バクテリア個体 8 個を放射状に並べた配置を初期状態とし、20,000 モンテカルロ・ステップまで実行した。また培地中に与える初期養分量は、コロニーが密に成長する様に $\phi_0 = 25$ とした。実験では培地の寒天濃度を変化させて、コロニーパターンの変化を調べているが、ここでは培地の粘性係数 η_0 を 5 ~ 500 まで変化させて、培地の粘性に対するコロニーパターンおよび個体の挙動について解析した。

シミュレーションの結果、 η_0 が大きくなればなるほどコロニーの成長速度は遅くなり、シミュレーション終了時に見られるコロニーの大凡の外形は、その大きさを除いて η_0 による違いは見られなかった。しかしコロニーを構成するバクテリア個体を、分裂時における頭部派生の個体と尾部派生の個体に分けて解析を行うと、幾つかの量に η_0 に依存する特徴を見ることができた。

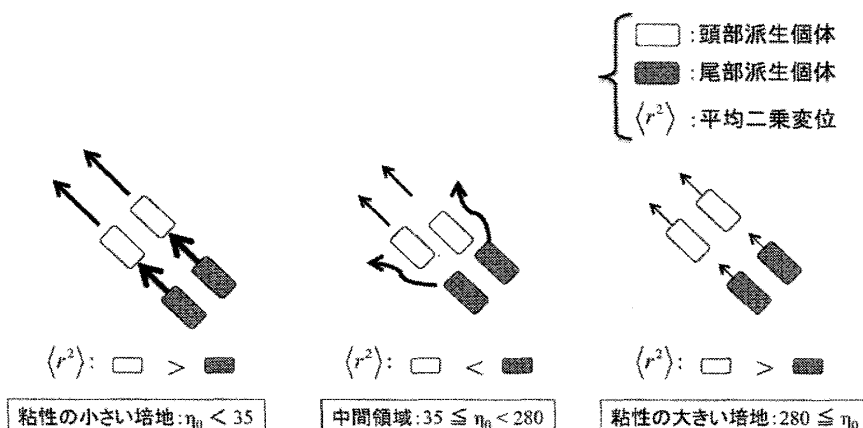


図 1: コロニー界面付近におけるバクテリア個体の挙動

例えば、個体の誕生から休眠あるいは分裂までの平均二乗変位 $\langle r^2 \rangle$ を、頭部派生と尾部派生の個体に分けて平均をとると、培地の粘性係数が小さい領域 ($\eta_0 < 35$) もしくは大きな領域 ($280 < \eta_0$) では、頭部派生個体の方が値が大きくなる。しかしその中間領域 ($35 < \eta_0 < 280$) では、尾部派生の個体の方が $\langle r^2 \rangle$ の値は大きくなっている。実際、個々の個体の挙動を動画で確認すると、後ろから追いついた尾部派生個体が頭部派生個体の側面に寄り添い、頭部派生個体の周囲の個体数を増加させることで、その動きをより活発にしている様子が見られる (図 1)。

この中間領域における個体の挙動と実験で観察されているコロニーパターンとの関係については、これからのシミュレーション解析の課題である。その中で、個体の動き易さ(難さ)と個体が集合することで得られる運動活性との競合関係が、生命現象特有のパターンを形成する要因となっているかどうかを調べていきたい。

参考文献

- 1) R. Morikawa, M. Kasahara, Y. Ueno and M. Hayashi, FORMA 18 (2003), 59.