

運動性シアノバクテリア集団の遷移現象

高松敦子¹, 工藤亮太¹, 齋藤拓¹, 木村拓¹

¹ 早稲田大学 先進理工学研究科 電気・情報生命専攻

概要

運動性シアノバクテリアが、多様な運動性コロニーを形成し、その間を自発的に遷移することを見出した。この現象を自己駆動粒子モデルを用いて考察し、個体間相互作用だけでなく、個と環境の相互作用が、運動性コロニー形成に対する重要な制御パラメータであることを見出した。

Transition of collective behavior in motile cyanobacteria

Atsuko Takamatsu¹, Ryota Kudo¹, Taku Saito¹, Taku Kimura¹

¹ Department of Electrical Engineering and Bioscience, Graduate School of Advanced Science and Engineering, Waseda University, Tokyo, Japan

Abstract

Collective cell movement of motile cyanobacteria, was investigated. A variety of colony patterns and movements, additionally, transition among the patterns were observed. Combined with the analysis by a self-propelled particle model, we found that not only cell-cell interaction but also cell-environment interaction are key factors for the dynamical pattern formation.

1 はじめに

生物は個体同士が相互作用し、時には運動を伴いながら、集団の秩序構造を形成する。このような集団系は、バクテリアのような原始的な細胞群から、蟻、魚、鳥、四肢動物などの群れ、人の群集、自動車集団など、細胞レベルから個体レベルまで階層を超えて至る所で見られる [1, 2]。その振る舞いを記述する様々な数理モデルが、自己駆動粒子 (Self-propelled particle) をベースとして提案されてきた [1]。それらの結果は、個体要素の種類や階層に関わらず、「群れ」としての共通原理の存在を示唆してきた。本稿では実験室レベルで観察可能な運動性シアノバクテリアを用いて、細胞集団としての群れの挙動を定量的に解析し、数理モデルによる考察を交えることで、「群れ」による生物機能創発について議論したい。

2 運動性シアノバクテリア

本研究で用いる運動性シアノバクテリア (糸状藍藻ユレモ目 *Pseudanabaena* sp.) は、図 1 (A) に示した通り細胞が鎖状に連結した形態をとる。このバクテリアは、岩崎によって早稲田大学西早稲田キャンパスの池から採取・単離培養され、種が同定された [3]。自然状態では淡水中、または、バクテリア集団が形成したバイオフィーム中に生息する。ところが、この細胞を寒天培地上で培養すると顕著な運動性を示し、培養環境 (培地の堅さや無機栄養分濃度) の相違により多様な動的マクロ構造を持つ運動性コロニーが形成されることが見出された [3]。

最も運動性の高い培地条件 (1.5% agar+必須塩を含む BG-11 培養液) でコロニー形態とその運動を観察した。すると大きく分けて、1 本鎖のまま並進運動するもの (これを一個体と定義し、Single と呼ぶことにする)、複数の個体が束となって並進運動するもの (Bundle; 図 1 (B))、個体群が円盤状となり回転運

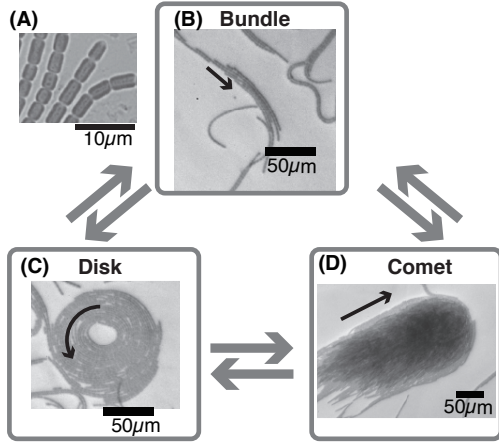


図 1: A variety of colony patterns. (A) Cells of *Pseudanabaena* sp. form a chain. (B) Bundles of several chains move translationally. (C) A group of chains rotates as a single disk. (D) A comet-like group moves translationally.

動するもの (Disk; 図 1 (C)), 個体群が彗星状となり並進運動するもの (Comet; 図 1 (D)) の 4 種類があることがわかった [4]. さらに, コロニーの一部の個体群が剥離したり, コロニー自体が分解したり, 衝突したりすることにより, 運動性コロニー形態間を遷移することがわかった. 寒天培地上で 10 日程度培養すると細胞の数は爆発的 (logistic 成長的) に増殖し, 細胞を播種した中心部にはコロニー重心移動量がほとんど 0 の Disk が, 周辺部には並進運動の結果移動してきた Comet が多く存在するようになる. Disk では, 恐らく, 細胞増殖に有利な環境を備えていると考え, Disk の生息場所で環境収容力を超えると新たな繁殖地を求めて移動形態である Comet になることは極めて生存に有利のように思える. そのような運動性コロニー形態間の遷移機構が, 集団化の効果だけでどこまで説明できるか議論する.

3 個と個, 個と環境の相互作用

シアノバクテリアの個体が接近すると, 互いに引き合い一体化して前進する現象が観察できる (図 2). 生物学的な実態は今のところ不明であるが, 個体間には引力を想定できる. 個体同士が一体化して集団化すると, Bundle から Comet まで様々なサイズの運動性コロニーが形成される. それらの運動速度を計測すると, 集団化した方がより速度が大きくなることが確認された (図 3). この細胞は粘液を分泌することを染色によって確認しているが, 粘液のある

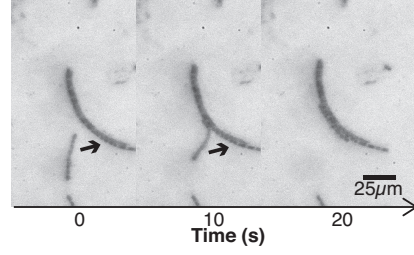


図 2: Cell-cell interaction.

培地上では, そうでない培地上に比べて運動性コロニーの運動速度が有意に大きいことがわかった (図 4). 纏めると, 個と個の間, 個 (または集団) と (粘液を介して) 環境との間の 2 種類の相互作用が存在するということになる.

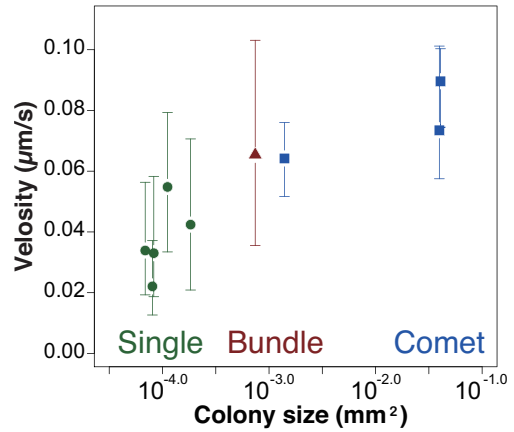


図 3: Collective effect.

4 粒子集団モデル

運動性シアノバクテリア集団のつくる多様な運動性コロニー形態と遷移現象について, 自己駆動粒子モデルを用いて考察する. ここでは, 次式のように下山らによって提案されたモデルを踏襲する [2]:

$$m_i \frac{d\mathbf{v}_i}{dt} = f_i(s) \mathbf{n}_i - \gamma(s) \mathbf{v}_i + \sum_{j \neq i}^N \alpha(\theta_{ij}) h_{ij}(r_{ij}) \frac{\mathbf{r}_{ij}}{r_{ij}}, \quad (1)$$

$$\tau \frac{d\mathbf{n}'_i}{dt} = \mathbf{n}_i \times \frac{\mathbf{v}_i}{|\mathbf{v}_i|} \times \mathbf{n}_i. \quad (2)$$

ここで, 個体 i は大きさ $f_i(s)$, 方向 \mathbf{n}_i (単位ベクトル) の自己駆動力を持つとする. 個体 i は運動速度 \mathbf{v}_i のとき $\gamma(s)$ を比例係数とした抗力を受ける. さらに, その他の全ての個体 j から相互作用を受ける. 相互作用の大きさは図 5(A) に示したように, 個体間

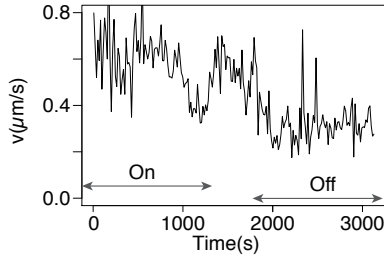


図 4: Effect of slime on velocity. The colony speed larger on slime than off slime.

の距離 $r_{ij} = |\mathbf{r}_{ij}|$ ($\mathbf{r}_{ij} = \mathbf{r}_j - \mathbf{r}_i$; \mathbf{r}_i は個体 i の位置) に依存し, 個体サイズ r_0 以内には斥力が, その外側の一定の範囲内には引力があるとする. 個体間相互作用によって個体の運動方向が転換するが, 自己駆動力の向きが運動方向の向きに揃うまでに緩和時間 τ があるとし, \mathbf{n}_i のダイナミクスは式 (2) に従うとする¹(図 5(B)). 運動性シアノバクテリアの系では, レイノルズ数が非常に小さい ($Re \sim 10^{-6} \ll 1$) ので慣性項は無視し (式 (1) の左辺を 0 とする), 速度 \mathbf{v}_i と駆動力の向き \mathbf{n}_i についての連立微分方程式をオイラー法で数値計算した. ここまでは, 下山らのモデルとほぼ同一である². これを基に, 運動性シアノバクテリア用に条件をチューニングする.

まず, このバクテリアは鎖状であり, 個体間の引力は前後よりも側面で, より強いと思われることから, 二つの個体の接近方向 (θ_{ij}) によって引力に異方性を与える ($\alpha(\theta_{ij})$; 図 5(C))³. 次に粘液の効果を考える. 個体は粘液を分泌し, その運動速度を高めるが, そのメカニズムには, 粘液が個体の駆動力を上昇させる場合と ($f_i(s)$), 培地からの抗力を緩和する効果がある場合 ($\gamma(s)$) が考えられる. 本稿では後者を想定した. まず, 個体がいる場所に一定の時間速度 $ds/dt = k$ で粘液が分泌されるとする (粘液の量 s). その場所を通過する個体の運動の抗力係数 $\gamma(s)$ を培地上の粘液量が多いほど小さくなるように設定した (図 5(D)).

5 シミュレーション結果

100 個の個体を平面空間の中心に 2 次元ガウス分布に従い配置し, 自己駆動力の大きさは一律, 向き

¹ただし, \mathbf{n}'_i は大きさ 1 とならないので, $\mathbf{n}_i = \mathbf{n}'_i/|\mathbf{n}'_i|$ のように単位ベクトルに修正する

²ただし, 群れ重心に向けた引力は取り入れない.

³下山らのモデルでも異方性は取り入れられているが, 魚や鳥の群れを想定して前後方向の引力が強いとしている

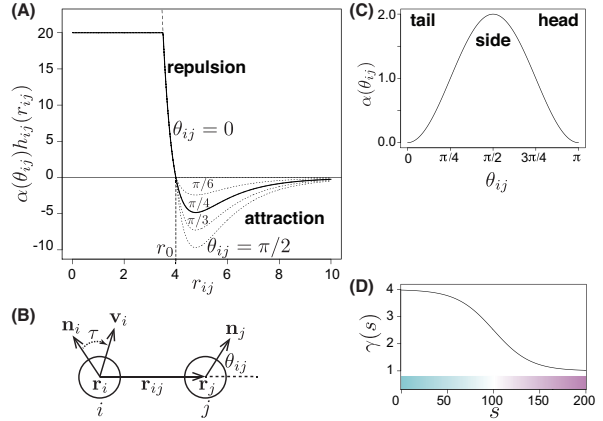


図 5: A model based on a group of particles. (A) Interaction between particle i and j . (B) Schematic diagram of interaction between particle i and j . (C) Anisotropy in interaction. (D) Slime effect.

は一様分布でランダムに与えた. 個体は自己集合し, 様々な運動形態を示した. 運動形態は, 緩和時間 τ に最も大きく影響を受けた (図 6). 緩和時間がないとき ($\tau = 0$), 重心位置にほとんど移動のない凝集体 (Aggregation; 図 6(A)) か, 回転方向に揺らぎのある回転体 (Fluctuating rotation 図 6(B)) となった. $\tau > 0$ として緩和時間を取り入れると, 回転体の回転方向が 1 方向に安定化し (Unidirectional rotation 図 6(C)), 並進運動する群れも出現した (Marching; 図 6(D)). τ をさらに大きくすると, Marching の出現率が高くなった. τ が多くなるにつれ, より秩序的になることは既に下山らによって報告されている.

側面方向をピークとする引力の異方性を導入すると, 群れが不安定化し, 時には 2 つの群れに引きちぎられる現象が観察された. これは, 前後方向をピークとする引力の異方性を考慮した下山らの結果とは反対の結果となった.

環境へ分泌する粘液には, 粘液の分泌速度に応じて 2 つの相反する効果があることがわかった. 分泌速度が小さいとき, 当初回転運動をしていた群れが, 並進運動に遷移する現象が見られた (図 7(A)). 安定的な回転運動は, 自己駆動力の向きが群れの中で回転対称的に分布している場合によく観察されたが, 粘液によって駆動力の大きさのバランスが崩されて, 並進運動モードに遷移するものと思われる. 実際に, 初期値として駆動力をランダムに与えた場合には, 並進モードの出現率が格段に高まることが確認され

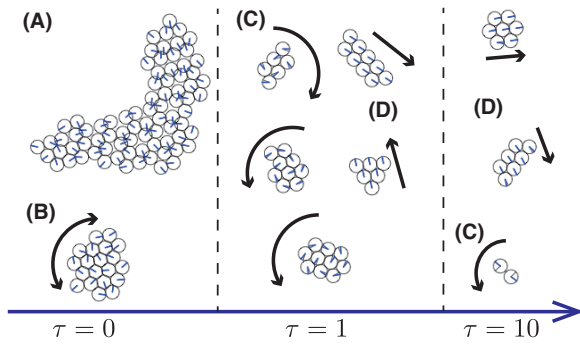


図 6: Collective movement emerged in the particle based model without slime effect. (A) Aggregation. (B) Fluctuating rotation. (C) Unidirectional rotation. (D) Marching.

ている。ところが、粘液の分泌速度が大きいとき、粘液の溜まり場に群れがトラップされ、回転運動が持続する現象が観察された(図 7(B))。このとき、周囲と比べて溜まり場での粘液量が極端に多いので、粘液量の空間勾配は大きい。反対に粘液の空間勾配が小さい場合には、並進モードとなり粘液のある場所から抜け出せるが、空間勾配が大き過ぎる場合には、抜け出せずトラップされるものと思われる。

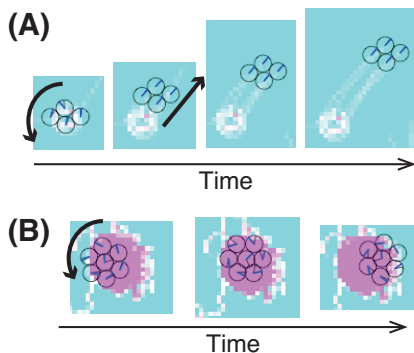


図 7: Effect of slime. $\tau = 0.1$. (A) Transition from rotation to marching. Secretion rate of slime is low ($k = 1$). (B) Trapped in a slime reservoir. Secretion rate of slime is high ($k = 4$).

6 まとめ

運動性シアノバクテリアで観察された多様な運動性コロニー形態の一部が、粒子集団モデルで再現された。Disk は粘液溜まりにトラップされた群れに対応し、Bundle と Comet は粘液トラップから脱出し

た並進運動の群れに対応すると推察できる。実験系で、Disk 周りの粘液をぬぐい去り、粘液の空間勾配が大きい環境を人工的に作ると、Disk は数時間にわたって安定的に回転運動を続ける。一方で、空間勾配が小さいと思われる環境下の Disk を観察すると、崩壊して Bundle や Comet へと遷移する様子が観察されている。粒子シミュレーションでは、トラップされた回転運動個体は自発的にそのトラップから抜け出すことはできないが、実際の系では、運動しながら細胞増殖するので、その効果によって、群れの安定性が崩れることを期待される。今回のモデルでは、Bundle と Comet は区別できなかったが、粒子が鎖状に連結するよりリアルスティックなモデルを導入して検討する予定である。

以上のように、粒子モデルで取り入れた単純な相互作用(個体間相互作用, 個体と場の相互作用)だけで複雑な集団運動の一部が記述できることがわかった。バクテリア集団の生存に有利な機能をこれらの単純なルールだけで実現できる可能性が見えてきた。

謝辞

Pseudanabaena sp. は早大岩崎秀雄教授が提供し、培養方法は当研究室員が指導した。ここに感謝の意を表す。本研究は科研費(23127511, 25127717)の助成による。

参考文献

- [1] T. Vicsek et al. (1995) Phys. Rev. Lett. 75 1226; G. Grégoire and H. Chaté (2004) Phys. Rev. Lett. 92 025702; 76 3870; D. Helbing (2001) Rev. modern phys. 73, 1067-1141; Bando et al., (1994) Phys.Rev.E, 51, 1035; Tadaki et al. (1998) J. Phys. Soc. Jp. 67, 2270; Nakayama et al. (2005) Phys. Rev. E 71 036121.
- [2] N. Shimoyama et al. (1996) Phys. Rev. Lett.
- [3] H. Iwasaki (2010) Kagaku, Iwanami, 7 747-754 (in Japanese); H. Iwasaki (2011) Jikken Igaku 29 (7) 1188-1196 (in Japanese).
- [4] A. Takamatsu, Y. Fukazawa, K. Tanaka, H. Iwasaki (2011) International Symposium on Complex Systems, The university of Tokyo.