

中華民國第 61 屆中小學科學展覽會 作品說明書

高級中等學校組 物理與天文學科

051801

以程式模擬限制空間中大腸桿菌之化學趨向性

學校名稱：桃園市立武陵高級中等學校

作者： 高二 吳東彥 高二 劉昱佑	指導老師： 張峰誌
-------------------------	--------------

關鍵詞：生物物理、大腸桿菌、運動軌跡

摘要

本研究利用 Python 程式模擬大腸桿菌在自由空間、濃度梯度空間、濃度梯度隧道中的運動，並以所得數據分析對照大腸桿菌在現實實驗中的運動，歸納和預測其運動趨向性。經模擬我們得知，大腸桿菌在自由空間中的運動軌跡類似布朗運動，而在濃度梯度空間中的平均速率會隨著濃度梯度變大而增加，但會收斂在一定值上，濃度隧道則會對大腸桿菌產生引導的功能，使濃度梯度對大腸桿菌的影響更顯著。我們也透過模擬數據的分析與回歸，得出兩種不同環境下大腸桿菌在統計上所滿足的函數型式。

壹、研究動機

我們很容易在影音平台看到關於變形蟲化學趨向性的研究，研究以實驗觀測變形蟲在營養物質下的行為，可預測地，大部分變形蟲都明顯地往環境較好的地方遷移。然而，每隻變形蟲在同樣環境條件下運動的結果卻不盡相同，少數的變形蟲受環境影響的程度較小，撇除生物個別基因差異，我們認為這個現象或跟統計有關，也對其相關現象產生不少好奇。稍微了解相關主題後，發現講述大腸桿菌運動的文獻大量且是容易取得的，便嘗試藉由程式模擬，分析大腸桿菌在現實中的運動。

貳、研究目的

- 一、設計出可以與大腸桿菌運動行為擬合的演算法。
- 二、分析大腸桿菌在不同營養濃度下的化學趨向性。
- 三、分析大腸桿菌在特定障礙分布空間之運動行為。
- 四、將大量模擬大腸桿菌運動的數據進行統計分析。

參、研究設備及器材

- 一、程式模擬
 - (一) Python 3.7
 - (二) PyLab module
 - (三) 筆記型電腦
- 二、計算討論
 - (一) 筆
 - (二) 筆記本

肆、研究過程或方法

一、文獻探討

(一) 布朗運動

大腸桿菌形似一條圓柱上下各接半顆球殼，體長約介在 $3\sim 5\mu m$ ，因身長小而受到布朗運動影響。

(二) 鞭毛運動

大腸桿菌具有數條鞭毛，其遷移幾乎都由鞭毛運動影響。當鞭毛全以逆時針轉動時，大腸桿菌會往前移動(直線移動；run)；而鞭毛以逆時針轉動時，大腸桿菌將會隨機改變移動方向(隨機旋轉；tumble)。在營養濃度均勻分布的環境中，大腸桿菌每直線移動約1秒，就會進行約0.2秒一次隨機旋轉。

(三) 化學趨向性

承(二)，大腸桿菌的表面有化學受器能接收周圍的營養分子，並將當下接收到的營養分子數量與前幾秒(約四秒)的平均值做比較，亦即大腸桿菌可用移動來偵測環境的變好與變壞。如環境的營養濃度比上一刻好，就會減少進行隨機旋轉的機率，並增加直線前進的平均時間，反之亦然。

(四) 沿牆分布性

大腸桿菌無法穿過一般固體，在實驗上發現，若其運動過程碰到固態障礙，有傾向沿著牆運動的特性。

(五) 雷諾數

透過雷諾數，我們能定性地描述大腸桿菌在溶液中的運動模式。物體在流體當中運動時的雷諾數可近似為單位體積內所受到的慣性力與黏性力的比值，意即：

$$Re = \frac{\rho v D}{\mu} \cong \frac{\text{每單位體積受慣性力}}{\text{每單位體積受黏滯力}}$$

其中 ρ 與 μ 分別為液體的質量密度和黏滯係數， v 和 D 分別為物體相對於流場的特徵流速與特徵尺度。而大腸桿菌在水中運動時的雷諾數約為 10^{-4} ，代表大腸桿菌的運動幾乎沒有任何慣性作用。而大腸桿菌在轉動時的鞭毛轉向將使其停止向前移動，因此轉動的瞬間可視為停止移動。

二、演算法設計

(一) 考慮化學趨向性與布朗運動的演算法

根據文獻探討的幾個重要結果，我們可以用蒙地卡羅法(隨機亂數)構造演算法，模擬大腸桿菌在具有營養物環境運動的模型：

```
• In each step, compare  $C(x(t)) - C(x(t-\Delta t))$ 
  with  $r$  (random number)
  — if  $r > c \Rightarrow$  tumble
    if  $r \leq c \Rightarrow \theta$  change by a random
      angle in  $(\pi/8, -\pi/8)$ 
```

其中 r 是介於(-1,1)之間的亂數，每一次直線行走結束時大腸桿菌可以偵測行走距離間的濃度差。若濃度差為正值，則隨機亂數大於濃度差的機率減小，大腸桿菌便傾向維持相同方向移動，反之亦然。如果大腸桿菌在一次直線行走後選擇繼續向前，則會受到布朗運動造成的運動方向偏移。

(二) 考慮沿障礙行走的演算法

接續(一)，若大腸桿菌在運動時碰到環境中的固態障礙，則將遵守如下的演算法：

```
• In the presence of wall
  — if an E. coli hits a wall in a step
     $\Rightarrow$  it slide along the wall for the
      rest of this step.
```

當大腸桿菌在直線運動過程遇到障礙時，會沿著障礙走完此次運動剩下的步長，再進行隨機旋轉與否的判別。倘若大腸桿菌已沿著障礙運動，而隨機旋轉後的運動方向又恰會碰到障礙，則大腸桿菌繼續沿著障礙運動。

三、設定分析環境

本模擬將用三種模型與環境分析大腸桿菌的運動：

- (一) 無營養物分布、無空間障礙的二維平面
- (二) 有營養物分布、無空間障礙的二維平面
- (三) 有營養物分布、在通道寬度為 $2W$ 的二維平面

其中為了方便探討大腸桿菌的化學趨向性與沿牆分布的特性，我們假設空間中營養物的分布隨位置改變，且濃度梯度指向固定方向，量值不變；有障礙分布的空間中，障礙物的構型皆為通道，限定大腸桿菌在通道空間中運動且無法穿越。

四、預期探討物理量

- (一) 大腸桿菌在無空間限制且無濃度梯度環境之運動模擬

控制變因：步距、隨機旋轉機率(50%)；操縱變因：時間

將單個大腸桿菌置於無空間限制且無濃度空間的二維環境中，由座標

(0,0)出發，觀察不同時間下，大腸桿菌位移的分布並分析

大腸桿菌平均位移。

- (二) 大腸桿菌在無空間限制且有濃度梯度環境之運動模擬

- 1. 控制變因：時間、步距；操縱變因：濃度梯度

將單個大腸桿菌置於無空間限制且有濃度梯度空間的二維環境中，由座標(0,0)出發，觀察相同時間下，大腸桿菌在不同濃度梯度的位移的分布。

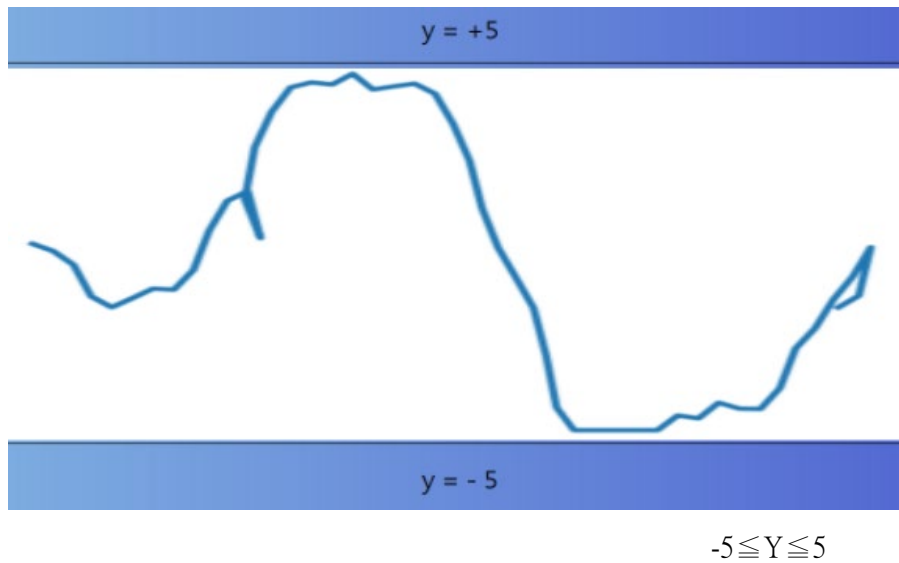
- 2. 控制變因：濃度梯度、步距；操縱變因：時間

將單個大腸桿菌置於無空間限制且有濃度梯度空間的二維環境中，由座標(0,0)出發，觀察不同時間下，大腸桿菌在相同濃度梯度的位移的分布以及位移的標準差。

- (三) 大腸桿菌在有空間限制且有濃度梯度環境之運動模擬

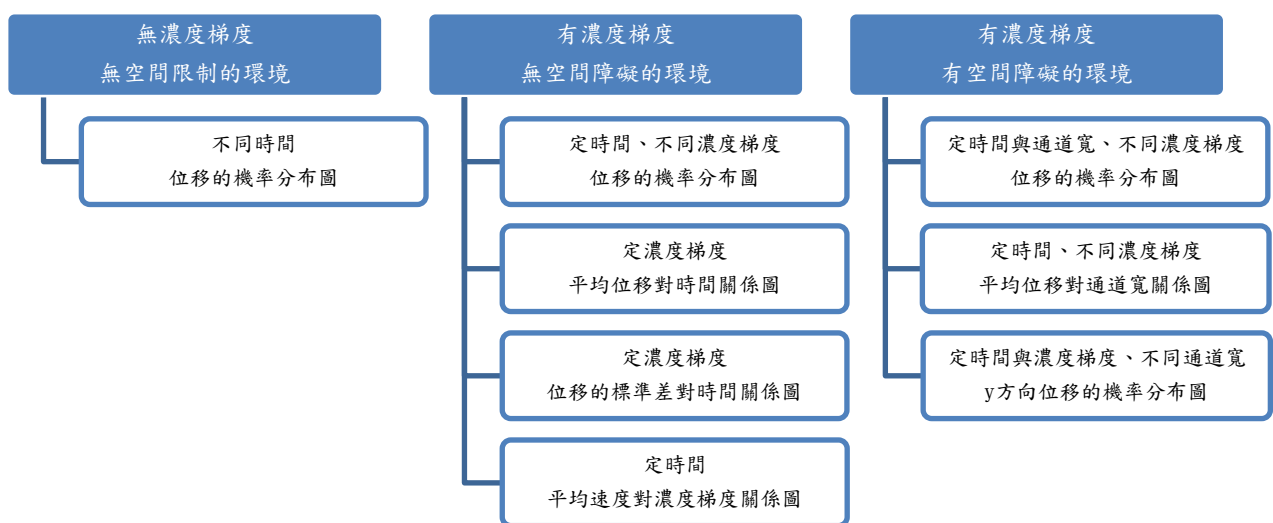
- 1. 控制變因：時間、步距、通道寬度；操縱變因：濃度梯度

將單個大腸桿菌置於有空間限制且有濃度梯度空間的二維環境中，所謂的空間限制(簡稱通道)是指大腸桿菌在Y軸移動具有一定範圍，若移動時Y座標超出範圍，就會沿平行X軸方向將剩下步距走完。由座標(0,0)出發，觀察相同時間和通道範圍下，大腸桿菌在不同濃度梯度的分布位置機率。



2. 控制變因：時間、步距、濃度梯度；操縱變因：通道寬度
 將單個大腸桿菌置於有空間限制且有濃度梯度空間的二維環境中，由座標 (0,0) 出發，觀察相同時間和濃度梯度下，大腸桿菌在不同通道範圍的平均位移。我們進行了不同濃度梯度版本的實驗 (三) - 2 以此互相比較。

3. 控制變因：時間、步距、濃度梯度；操縱變因：通道寬度
 將單個大腸桿菌置於有空間限制且有濃度梯度空間的二維環境中，由座標 (0,0) 出發，觀察相同時間和濃度梯度下，大腸桿菌在不同通道範圍的 Y 軸的分布情形。



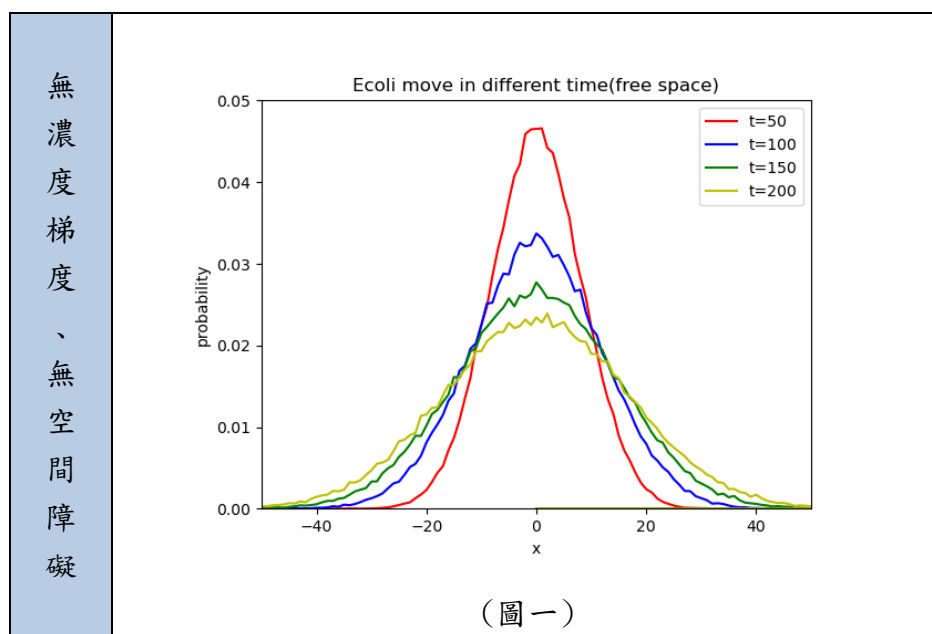
伍、研究結果

因本次模擬之數據皆為執行程式十萬次後所得，數據眾多不利於繪製成表格，故將直接做平均或其他統計處理，並在 Python 3.7 內運用 PyLab 模組繪製成圖以利統計分析。每張數據圖皆假設大腸桿菌在開始模擬瞬間($t = 0$)位在二維平面上的座標原點，每次直線行走的步距為 1 單位長度(實際其況約 $20\mu m$)，持續 1 單位時間(實際情況約 1 秒)。濃度梯度方向皆指向正 x 軸方向，在通道內行進時，大腸桿菌須滿足 $-W \leq Y \leq W$ 。

一、機率分布圖

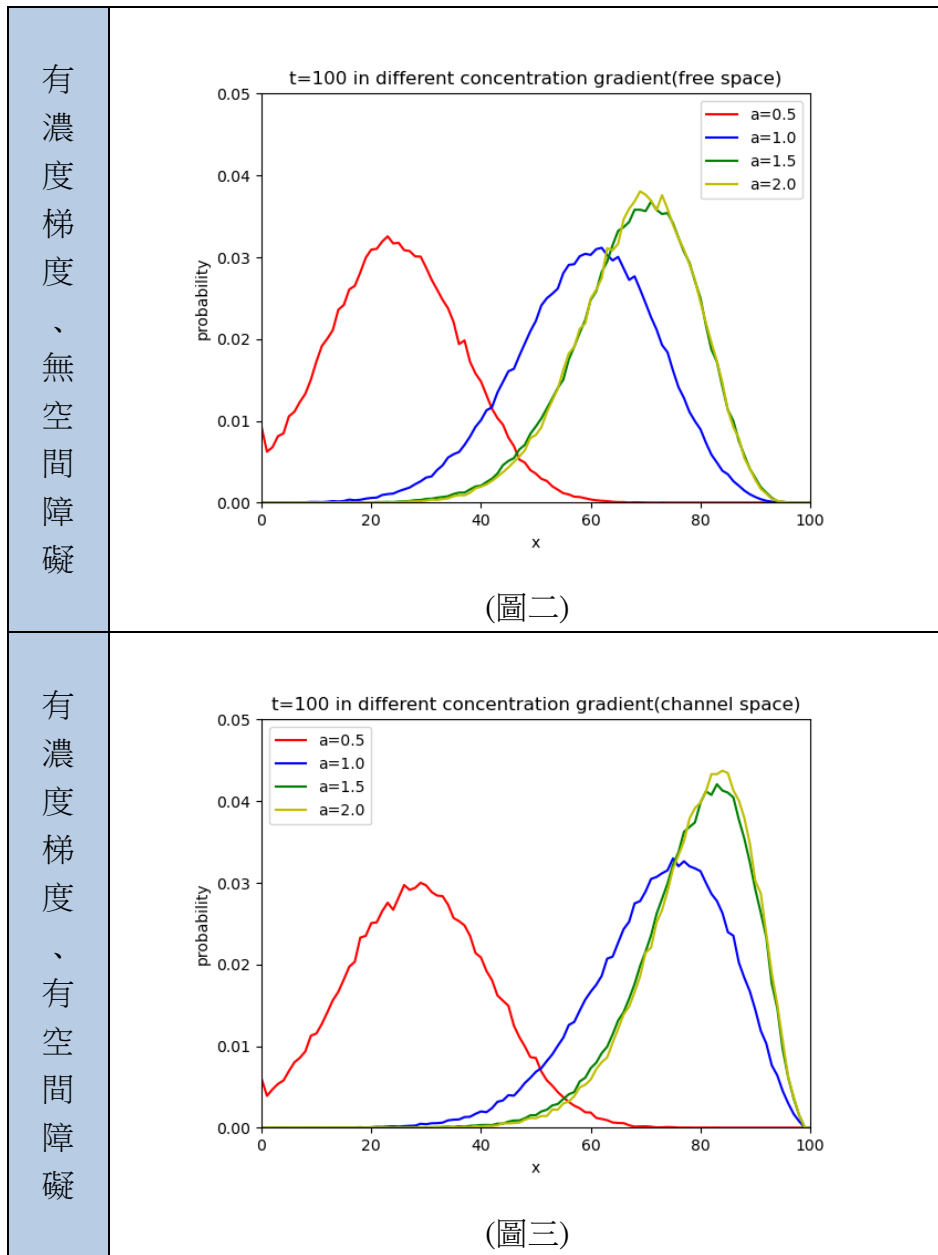
下列三張分別為模擬大腸桿菌在肆-三假設的三種環境中運動的機率分布圖，每條曲線都由 100,000 個數據繪製而成。

(一) 控制變因：步距、旋轉機率(50%)；操縱變因：時間



圖一繪製了大腸桿菌開始運動後四個時刻的機率分布曲線，橫軸表示大腸桿菌 t 時刻所在位置的 x 座標，縱軸表示在大腸桿菌分布在該位置的機率，由上圖可知在無濃度梯度下，大腸桿菌的分布隨時間均勻擴散，並無特定趨向性。

(二) 控制變因：步距、時間；操縱變因：濃度梯度

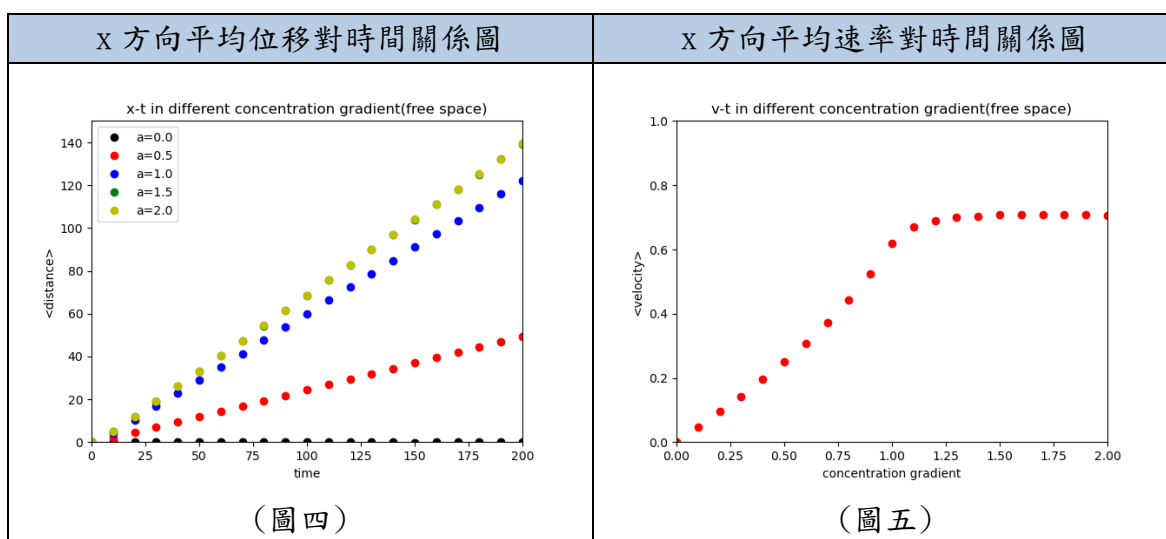


圖二與圖三當中，橫軸表示大腸桿菌行經 100 單位時間後末位置的 x 座標，縱軸表示在大腸桿菌分布在該位置的機率， a 為環境中營養物的濃度梯度。將圖一與圖二中濃度梯度常數為 0.5、1.0 與 1.5 的分布機率曲線比較可知隨著濃度梯度的上升，大腸桿菌分布趨向正 X 方向，但濃度梯度常數為 1.5 及 2.0 的分布機率曲線並無顯著差異。而將圖三與圖二比較可知，此模型中的跑道空間確實對大腸桿菌的運動造成影響，使大腸桿菌更趨向於濃度高的地方移動，並且代表相同濃度梯度的曲線寬度有變窄的趨勢，而圖三中濃度梯度為 1.5 及 2.0 的曲線依然沒有太大的差異。

二、化學趨向性

由圖二可知，大腸桿菌在具化學濃度梯度空間中確實有往濃度高的地方運動的趨勢，此種化學趨向性隨濃度梯度增加而更顯著，直到濃度梯度超過 1.5 為止，以下數據圖特別分析大腸桿菌在有濃度梯度的自由空間運動的相關物理量。圖中每個數據點都由 100,000 個數據平均而得。

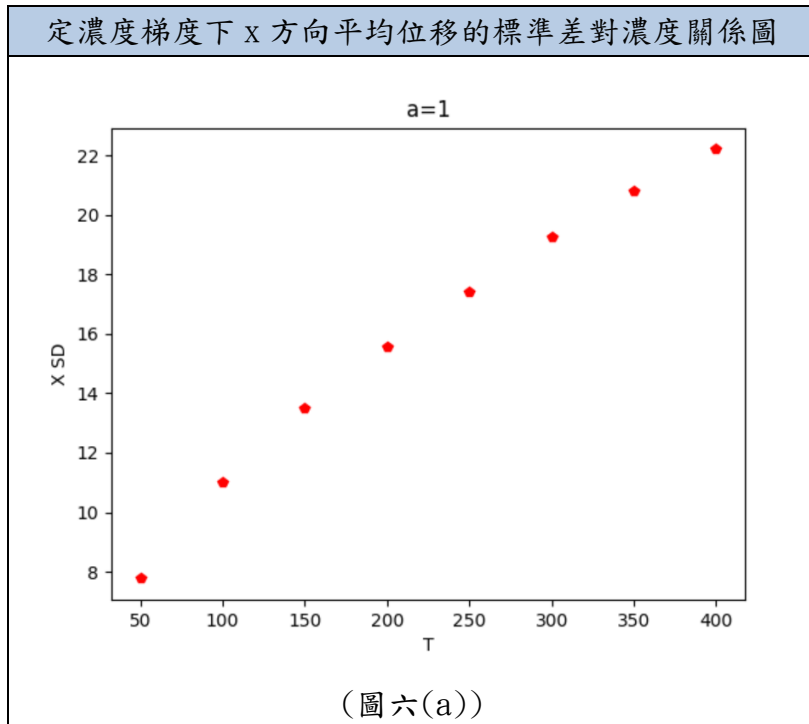
(一) 控制變因：步距、時間；操縱變因：濃度梯度



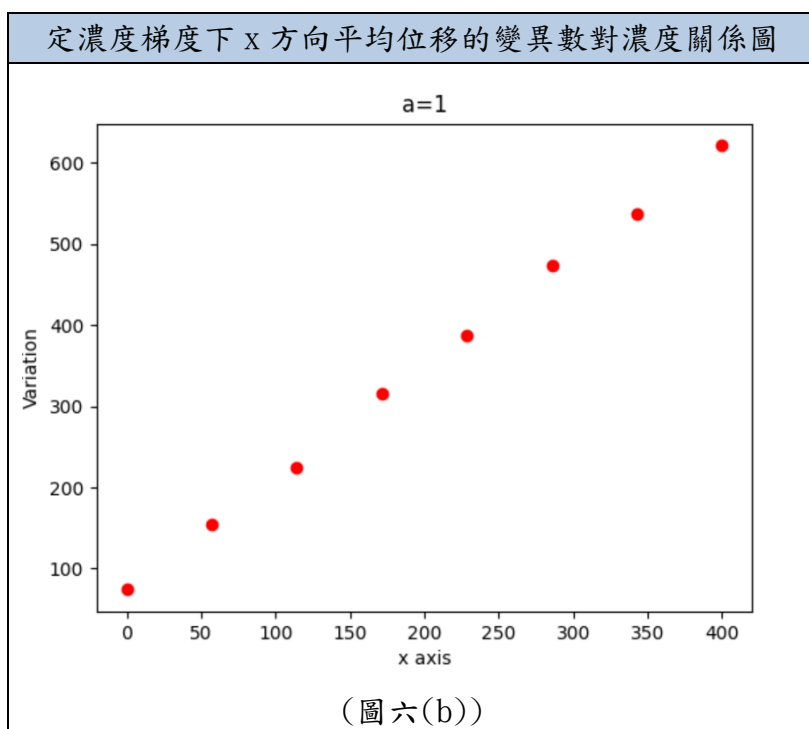
圖四橫軸表示大腸桿菌移動的時間，縱軸表示大腸桿菌在 X 方向上的位移。濃度梯度為 0 時，大腸桿菌在 X 方向的平均位移為零。濃度梯度不為 0 時，位移的平均值和運動時間成正比，且圖形的斜率在濃度梯度 <1.5 時會隨著濃度梯度增加，濃度梯度 >1.5 時收斂在一定值。

圖五橫軸表示濃度梯度，縱軸表示大腸桿菌在經 100 個單位時間後所得平均速度（淨位移／單位時間）。大腸桿菌平均速率隨濃度梯度上升，至濃度梯度達到約 1.2 以後達到一定值。

(二) 控制變因：濃度梯度、步距；操縱變因：時間



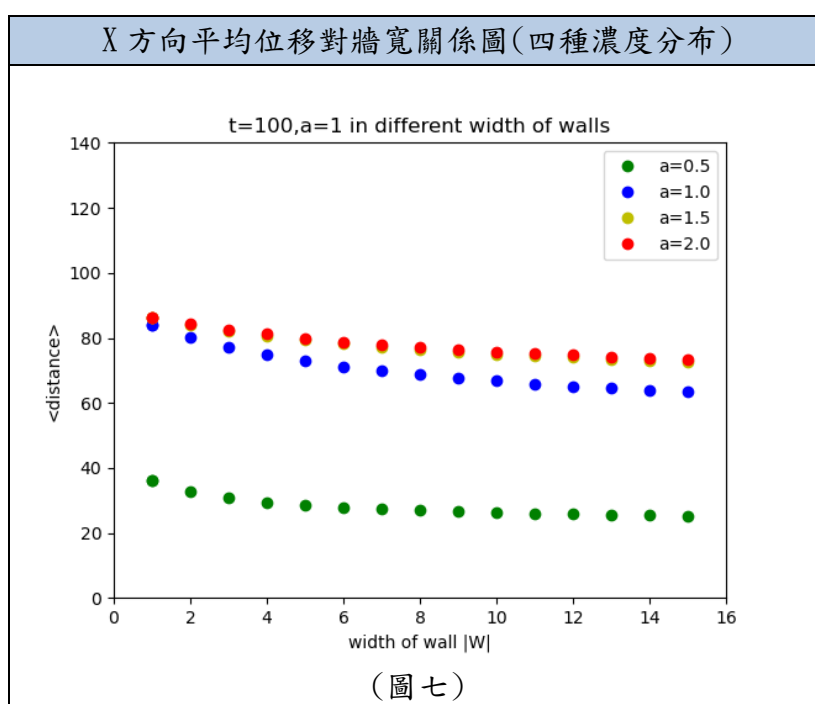
圖六(a)當中，橫軸表示大腸桿菌移動多少時間，縱軸表示大腸桿菌 x 方向位移的標準差。位移的標準差隨著時間增加。圖六(b)為標準差平方，可以從看出 x 方向位移變異數對時間呈正比。



三、沿牆分布性

由圖三可知，大腸桿菌在通道中，更會往濃度高的環境移動、且分布更集中，以下數據圖分析大腸桿菌在有濃度梯度的通道中運動的相關物理量。圖中每個數據點都由 100,000 個數據平均而得。

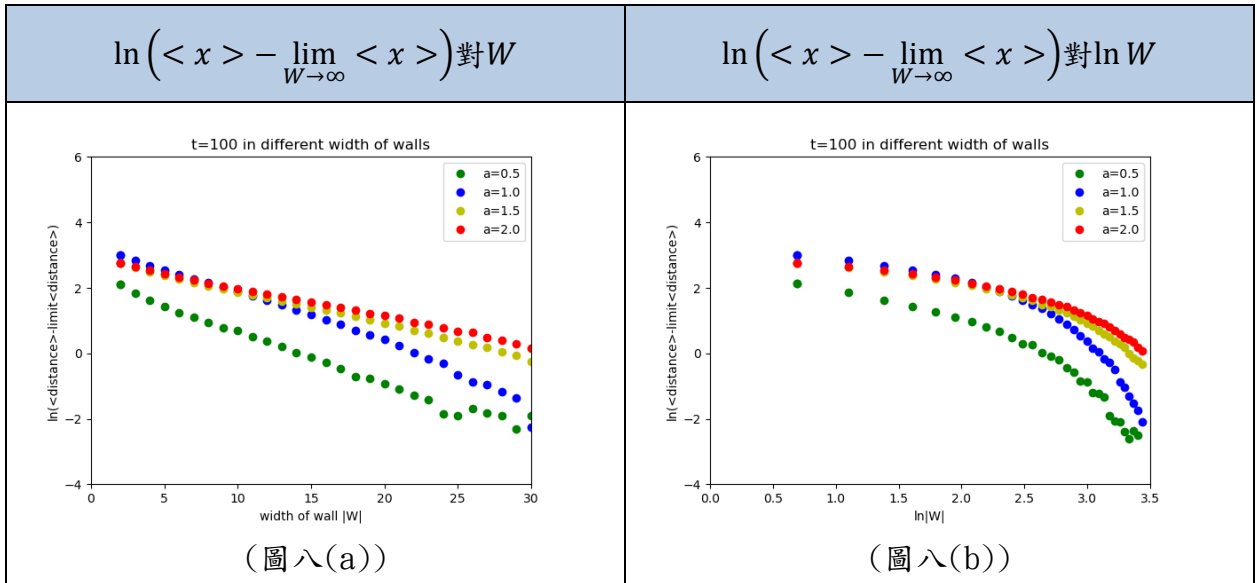
(一) 控制變因：時間、步距、濃度梯度；操縱變因：跑道寬



(圖七)

圖七當中，橫軸表示通道範圍（通道道範圍為 $\pm W$ ），縱軸表示大腸桿菌在 100 單位時間後的 x 位移。觀察四種不同濃度梯度常數的曲線，可知大腸桿菌的平均速度會隨通道寬度減小而上升，而且在通道寬度小時上升較顯著。濃度梯度大於 1.5 時則曲線隨 W 無明顯改變。

為了得到平均位移與通道寬度的定量關係，我們另外將通道中與自由環境中大腸桿菌平均位移的差取對數，然後將其與(a)通道寬度及(b)通道寬度的對數作圖。



圖八(a)中的各條曲線中，縱軸與橫軸呈線性關係，直線斜率為負且不同濃度的斜率也不相同。圖八(b)中則無法判斷圖形縱軸與橫軸的簡單關係。綜上兩點，推論大腸桿菌平均位移和通道寬滿足以下關係：

$$\langle x \rangle - \lim_{W \rightarrow \infty} \langle x \rangle \sim e^{-f(a)W}$$

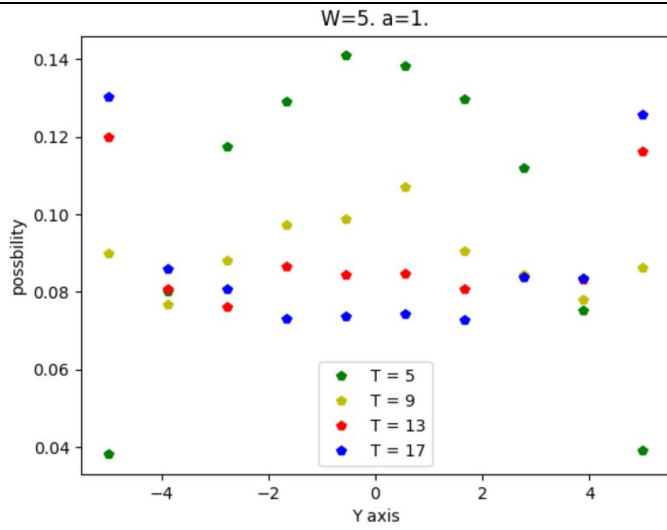
其中， $f(a) > 0$ 。

(二) 控制變因：步距、跑道寬、濃度梯度；操縱變因：時間

針對特定的跑道寬繪製了不同時間下大腸桿菌的 Y 位移機率分布圖。跑道分布於 $-5 \leq y \leq 5$ ；空間中的濃度梯度 = 1。

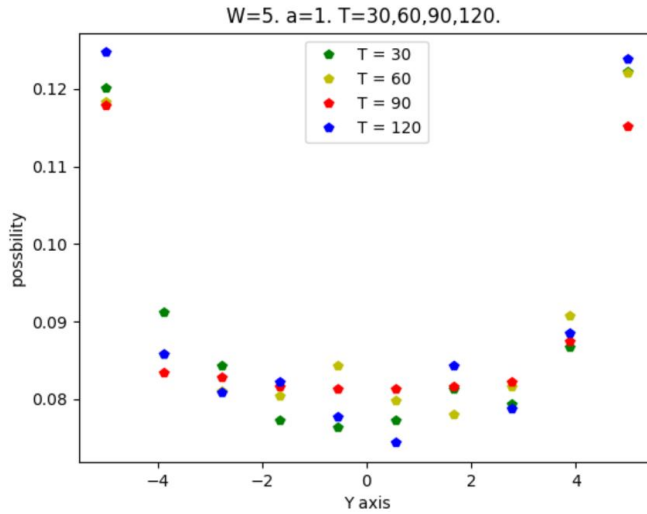
圖九(a)顯示大腸桿菌在 y 方向上確實隨時間而擴散，在 $t=5$ 時傾向集中於通道中央， $t=9$ 時開始接觸到通道壁。在這之後，大腸桿菌在通道壁附近的機率不段隨時間上升，直到不在隨時間改變為止。而在圖九(b)與(c)顯示，超過一定時間後，各條分布曲線幾乎沒有改變。

時間 T 介於 5 到 17



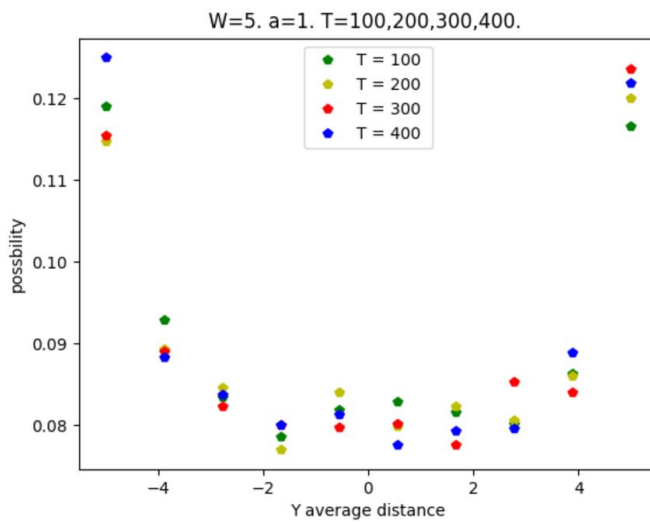
(圖九(a))

時間 T 介於 30 到 120



(圖九(b))

時間 T 介於 100 到 400



(圖九(c))

陸、討論

一、圖一顯示大腸桿菌在無化學濃度梯度的自由環境中，其機率分布與高斯分布圖類似，這說明了大腸桿菌進行隨機漫步，與其行為模式相符。

二、圖四顯示，有化學濃度梯度分布的空間中，大腸桿菌的平均位移與時間呈正比，推測這與隨機漫步的結論「平均位移為行走次數乘以位移平方」與化學趨向性的綜合結果有關。因大腸桿菌較易往濃度較高的地方移動，而步數正比於時間，造成了濃度梯度分布方向上的位移正比於時間，即 $\langle x \rangle = q(a)t$ 。

三、圖二、圖三與圖五顯示，化學趨向性會隨著化學濃度梯度變大而增加，直到化學濃度梯度高於一定值為止。推測上述現象是因，當化學濃度梯度由小變大時，大腸桿菌的環境營養濃度改變量 C 容易超過亂數 R ，大幅降低隨機旋轉的次數，進而改變化學趨向性。而當濃度梯度常數本就高時，大腸桿菌不易進行隨機旋轉，這時再增加化學濃度梯度常數也只會減少極少量的隨機旋轉，故不影響化學趨向性。

四、圖六(a)與(b)顯示，大腸桿菌在濃度梯度分布的空間中，滿足「濃度梯度方向上的位移的變異數」正比「時間」，和二項式分布的變異數公式 $Var(x) = Npq$ 非常相似，上兩數學關係中物理量時間和次數 N 是對應的， p 與 q 則可理解為大腸桿菌向 $+x$ 方向或 $-x$ 方向的機率，而大腸桿菌的運動與二項式試驗的結果相似，是由於在化學濃度梯度空間中，大腸桿菌較容易往高濃度的地方運動。

五、假設圖七裡四條曲線各自有漸進線 $\langle x \rangle = C(a)$ ， $C(a)$ 為跟空間中濃度梯度有關的函數，當空間中的通道寬很大時，大腸桿菌已經接近在無障礙的空間中運動，推測 $C(a) = \lim_{W \rightarrow \infty} \langle x \rangle$ ；另外，圖八(a)的線性分佈顯示以下關係：

$$\ln(\langle x \rangle - \lim_{W \rightarrow \infty} \langle x \rangle) \cong f(a)W + q(a)$$

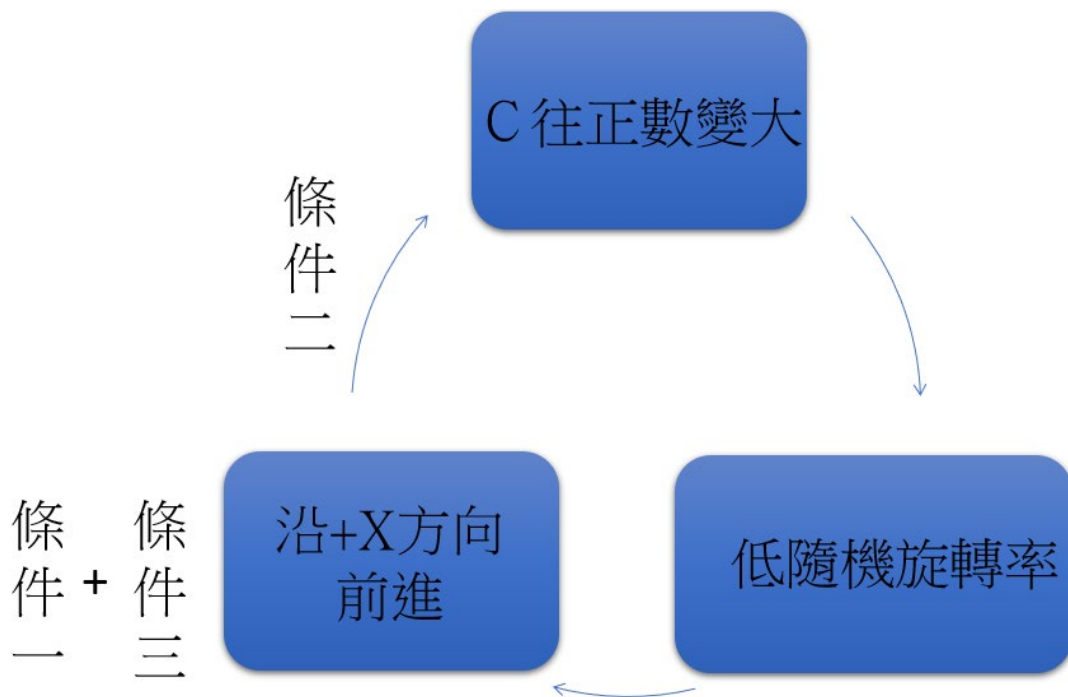
由於各濃度曲線的斜率、截距明顯不同，因此暫以 $q(a)$ 表示之，整理後得環境中平均位移對牆寬的方程式：

$$\langle x \rangle = X_0(a, t)e^{-f(a)W} + \lim_{W \rightarrow \infty} \langle x \rangle$$

六、綜合圖二與圖三顯示，通道使大腸桿菌往濃度高的地方運動，符合已知實驗結果。由此也可以推論這個沿通道運動的傾向導致了（有障礙分布）大腸桿菌在 + X 方向的分布比圖二中（無障礙分布）的大腸桿菌更遠且密集的機制為：

- （一）當大腸桿菌在通道中行進時，會有高機率觸碰到通道壁而使剩下步距都沿平行 X 軸方向行進。
- （二）大腸桿菌平行 X 軸方向運動時，化學濃度改變量 C 的絕對值變大（大腸桿菌的 Y 方向位移都被移到 X 方向位移上）。
- （三）大腸桿菌處在濃度梯度環境中傾向正 X 方向

條件（三）+ 條件（一）令大腸桿菌增加沿平行 + X 方向移動的機率，進而使條件（二）化學濃度改變量 C 往正數變大，隨機旋轉的機率因此下降，增加沿平行 + X 方向移動的機率，組成一個正回饋(如下圖)。



柒、結論

- 一、在空間中不存在濃度與通道的情況下，大腸桿菌的運動模式無特定偏好，符合隨機漫步且位置的機率分布為常態分布。倘若空間中有不均勻的化學濃度存在，大腸桿菌的每次直線運動都代表著一次二項式試驗

二、在濃度梯度的空間中，大腸桿菌會因化學趨向性而往濃度梯度的方向前進，平均位移高於無濃度梯度的環境，且隨濃度梯度上升而增加。但當濃度梯度達到 1.2 以上時，在固定時間下的平均位移趨於一個定值。

三、化學濃度梯度呈一維線性分布時，大腸桿菌的在濃度梯度方向上的平均位移正比於時間平方而與濃度梯度常數有關；而同樣方向上位移的標準差則和時間開根號呈正比：

$$\begin{aligned}\langle x(t) \rangle &= f_1(a)t \\ \sigma_x(t) &= f_2(a)\sqrt{t}\end{aligned}$$

四、大腸桿菌在跑道寬 $2W$ 空間中運動時，遵守如下的方程式：

$$\langle x(t) \rangle = \lim_{W \rightarrow \infty} \langle x(t) \rangle + X_0(a, t)e^{-f_3(a)W} = f_1(a)t + X_0(a, t)e^{-f_3(a)W}$$

其中 $f_3(a) > 0$ ，且因次為 $1/\text{長度}$ ； x 和 W 的因次皆為長度。

五、在通道中，大腸桿菌傾向貼著通道移動，使多數的大腸桿菌分布在接近通道處，這一現象會加強大腸桿菌的化學趨向性，令大腸桿菌更往高化學濃度的地方運動。

捌、未來展望

- 一、將 $f_1(a)$ 、 $f_2(a)$ 與 $f_3(a)$ 對 a 回歸及透過因次分析，得出其各自的函數式。
- 二、考慮環境障礙分布更複雜、更貼近現實(如:碎形)的環境下大腸桿菌的行為。
- 三、本研究未考慮大腸桿菌彼此的「生物性溝通」，盼能將其設計進演算法，模擬大腸桿菌彼此的訊息傳遞。

捌、參考資料

1. Allison P. Berke, Linda Turner, Howard C. Berg, and Eric Lauga, (2008). Hydrodynamic Attraction of Swimming Microorganisms by Surfaces. Physical Review Letters, 101, 038102.

- 2 .Howard C. Berg,(1993). Random Walks in Biology. Princeton University Press.
- 3 .Howard C. Berg,(2000),Motile Behavior Of Bacteria. Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- 4 .Trung V. Phan, Ryan Morris, Matthew E. Black, Tuan K. Do, Ke-Chih Lin, Krisztina Nagy, James C. Sturm, Julia Bos, and RobertH.Austin.(2020) Bacterial Route Finding and Collective Escape in Mazes and Fractals. Phys. Rev. X 10, 031017. doi:10.1063/1.882934
- 5 .陳宣毅(2006),在細胞尺度下游泳、逃出能井、以及搜尋. 物理雙月刊 廿八卷四期(頁 685-691). 中華民國物理學會, 台北市.
- 6 .Victor Sourjik and Ned S Wingreen (2012). Responding to chemical gradients: bacterial chemotaxis. Curr Opin Cell Biol. 2012 Apr; 24(2): 262 - 268. doi: 10.1016/j.ceb.2011.11.008

【評語】 051801

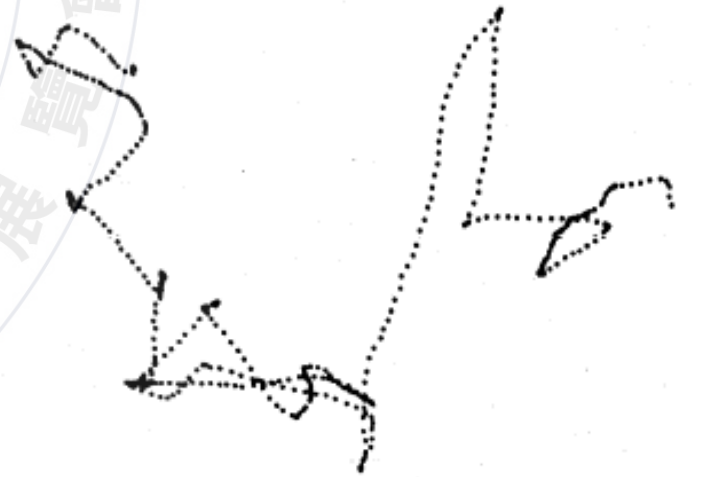
本實驗利用布朗運動來模擬微生物運動是很好的研究方向，模擬分析的結果與預期也具有一致性，建議可分析桿菌的外形與自由度的關聯性，並設計真實性的實驗佐證，這樣結論會更有力，以強化物理理論探討的不足處。

作品簡報

目錄

- 一. 背景知識
- 二. 研究方法
- 三. 數據分析
- 四. 結論與展望

變「化」無「腸」 - 以程式模擬分析在限制空間中大腸桿菌之化學趨向性 Chemotaxis of *E. coli* in Confined Space

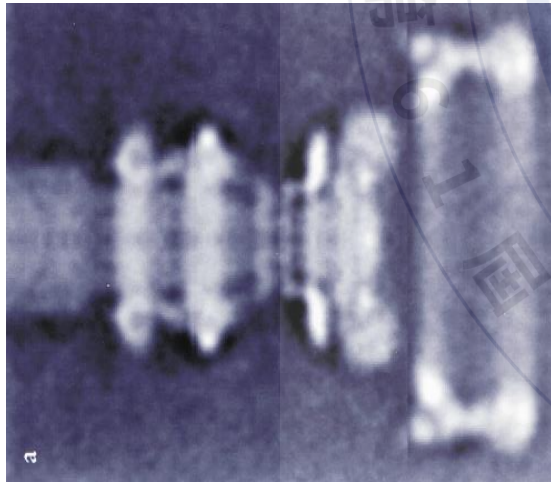


ONE 背景知識



布朗運動與慣性

身軀圓柱狀、兩側半圓 身長 $3\sim 5\mu\text{m}$
尺度小而做布朗運動
同時也不易受慣性影響



鞭毛運動

大腸桿菌具有數條鞭毛
透過鞭毛轉動方向決定前進或旋轉
鞭毛改變旋轉方向的機率受環境影響

ONE 背景知識

化學趨向性

以時間而非空間偵測濃度差
環境變好時→直線運動
環境變壞時→傾向轉動

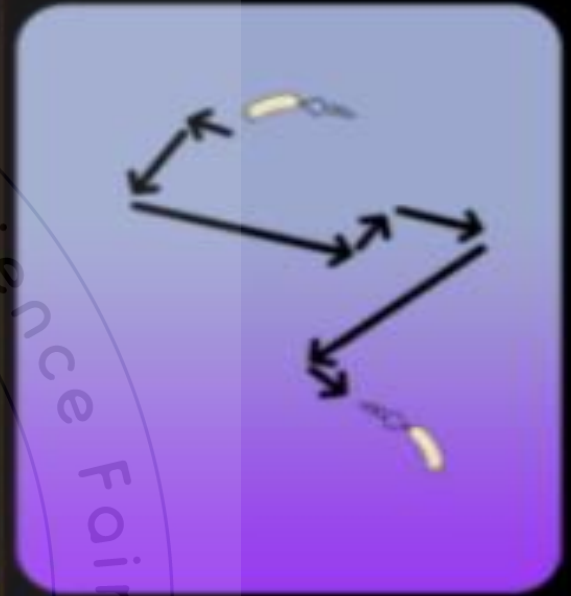
沿牆分布性

靠牆後繼續沿牆前進機率高

Bacterial Movement



Random walk
(No stimulus)



Chemotaxis
(Positive stimulus)



Move along the wall

TWO 研究方法—演算法

1. 偵測新舊兩步的濃度差
2. 將濃度差與隨機數做比較

濃度差較大 → tumble

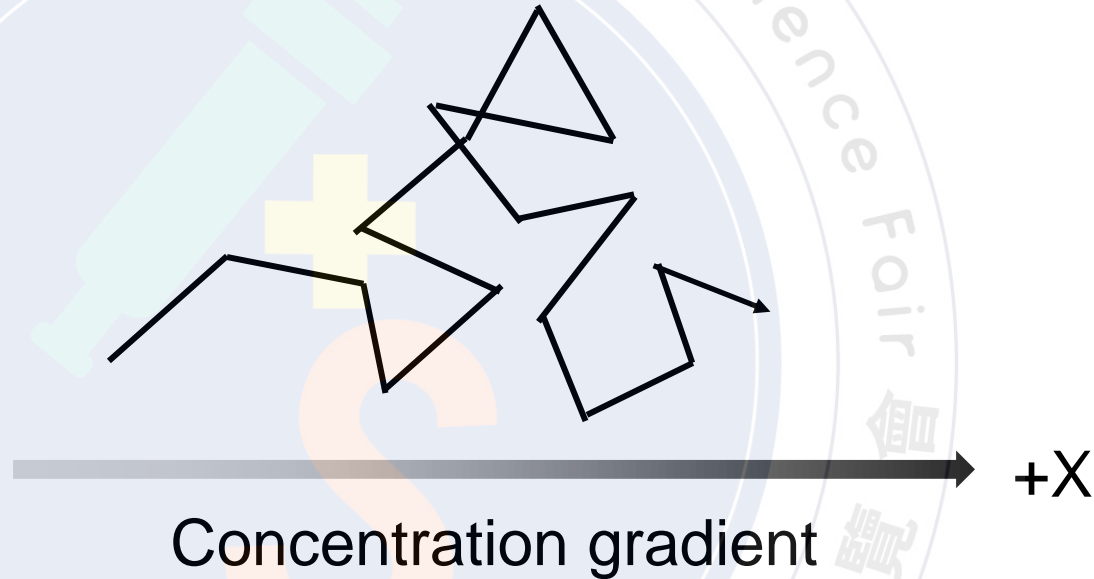
濃度差較小 → brownian motion

- In each step, compare $C(x(t)) - C(x(t-\Delta t))$ with r (random number)
 - if $r > c \Rightarrow$ tumble
 - if $r \leq c \Rightarrow \theta$ change by a random angle in $(\pi/8, -\pi/8)$

TWO 研究方法—分析模型

在笛卡爾坐標系進行模擬；大腸桿菌步距 = 1 單位長度；時長 = 1 單位時間

濃度梯度
指向正X方向
不隨時間改變



直線通道
在X方向



TWO 研究方法—目標物理量

無濃度梯度自由空間

位移機率與時間關係

有濃度梯度自由空間

位移機率分布
受濃度梯度影響

平均位移與時間關係

位移標準差與時間關係

平均速度受濃度梯度影響

有濃度梯度的通道

位移機率分布
受濃度梯度影響

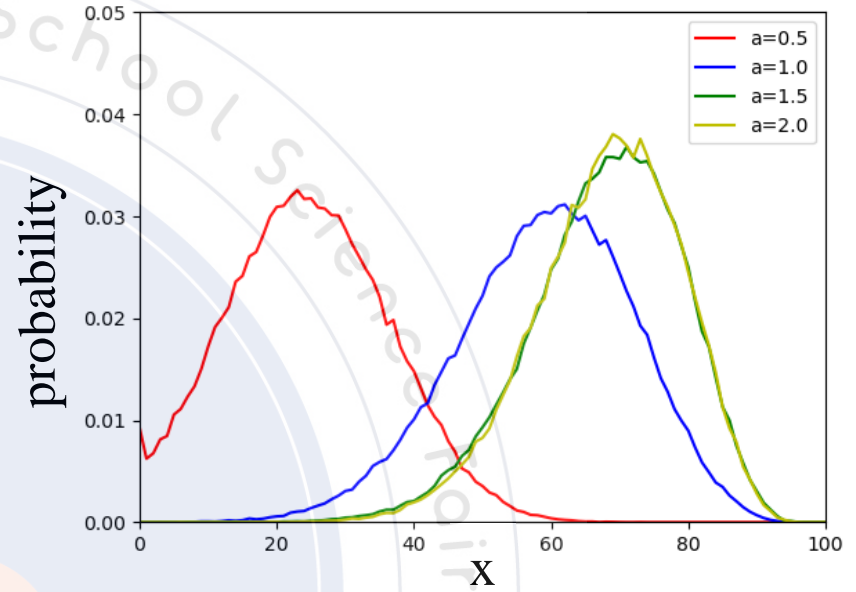
通道寬與平均位移關係

通道寬與y座標分布關係

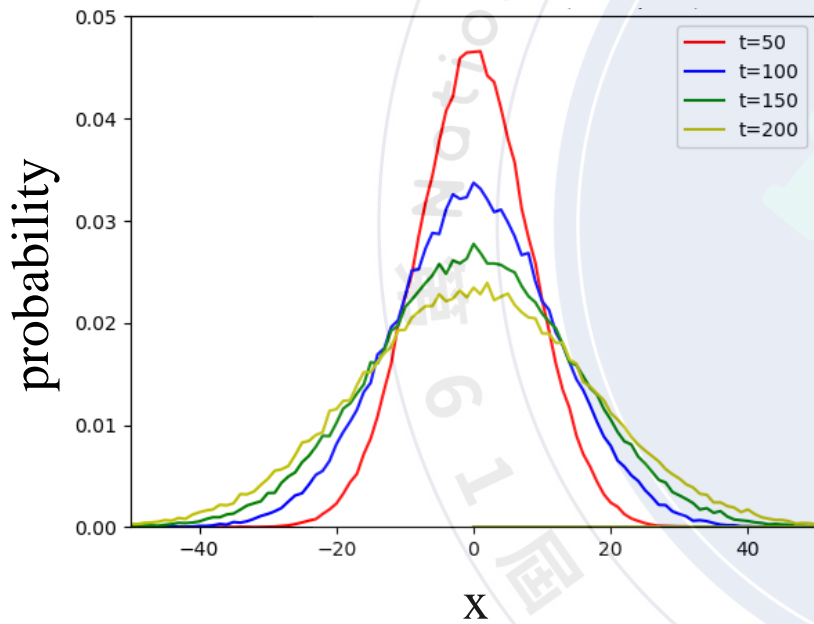
重複10萬次模擬做統計

THREE X 位移機率分布圖

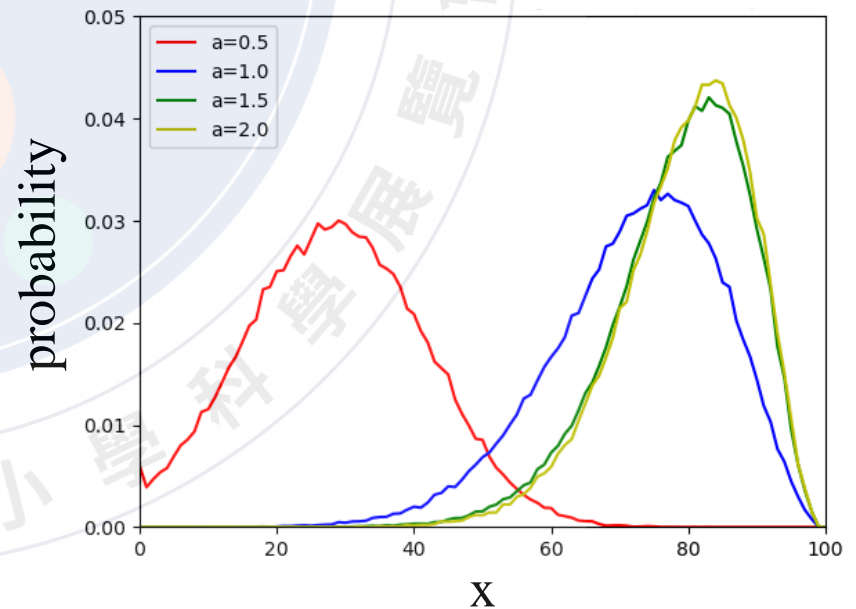
有濃度梯度的自由空間



無濃度梯度的自由空間

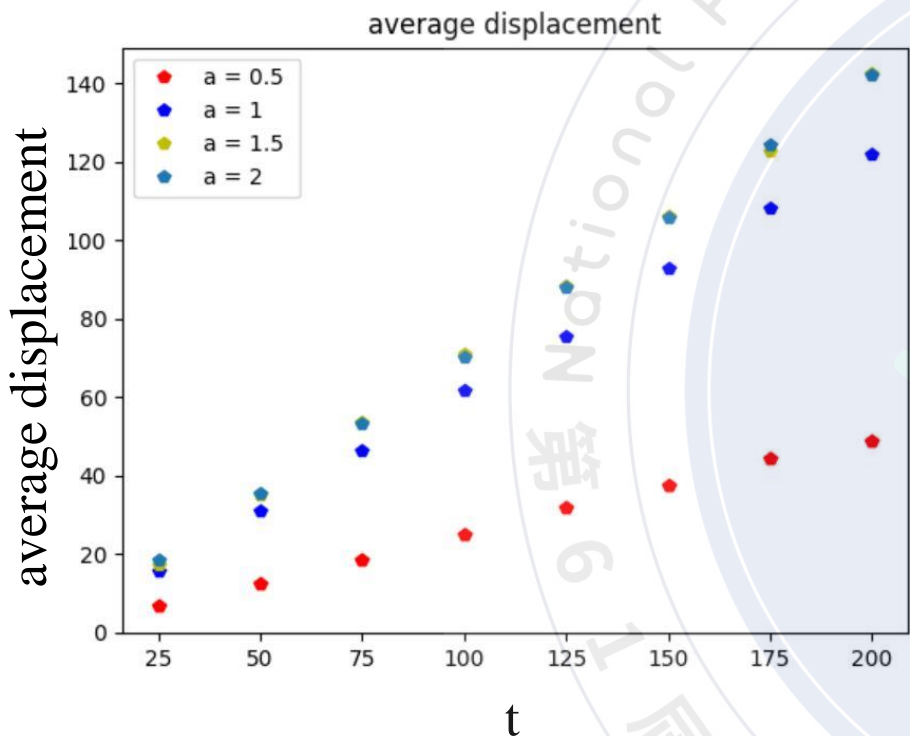


有濃度梯度的跑道空間

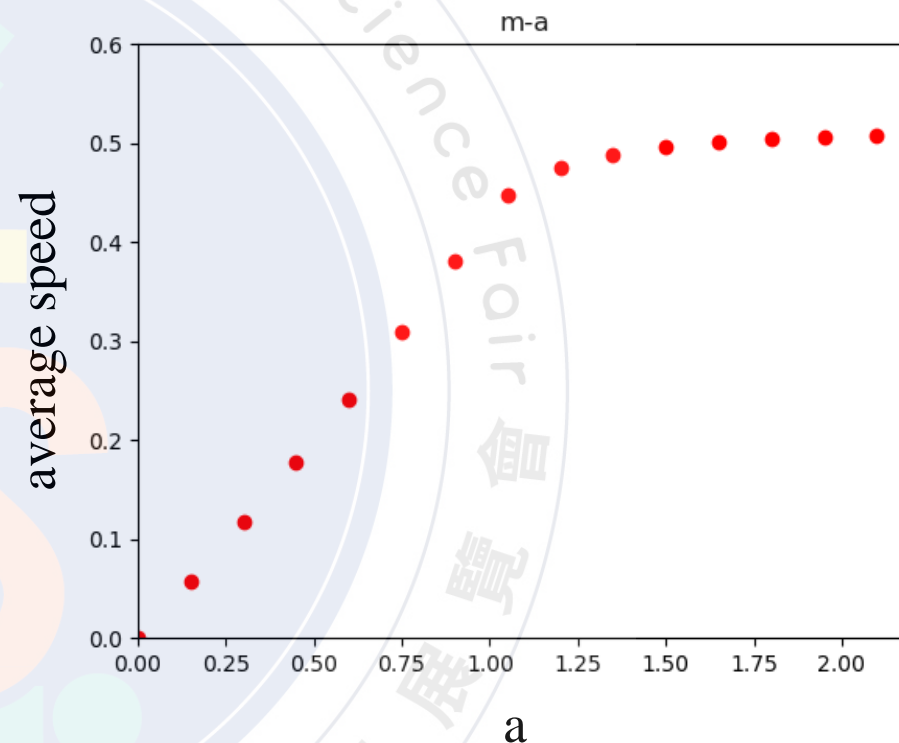


THREE 化學趨向性

自由空間中濃度梯度與平均位移的關係



自由空間中濃度梯度與平均速率的關係

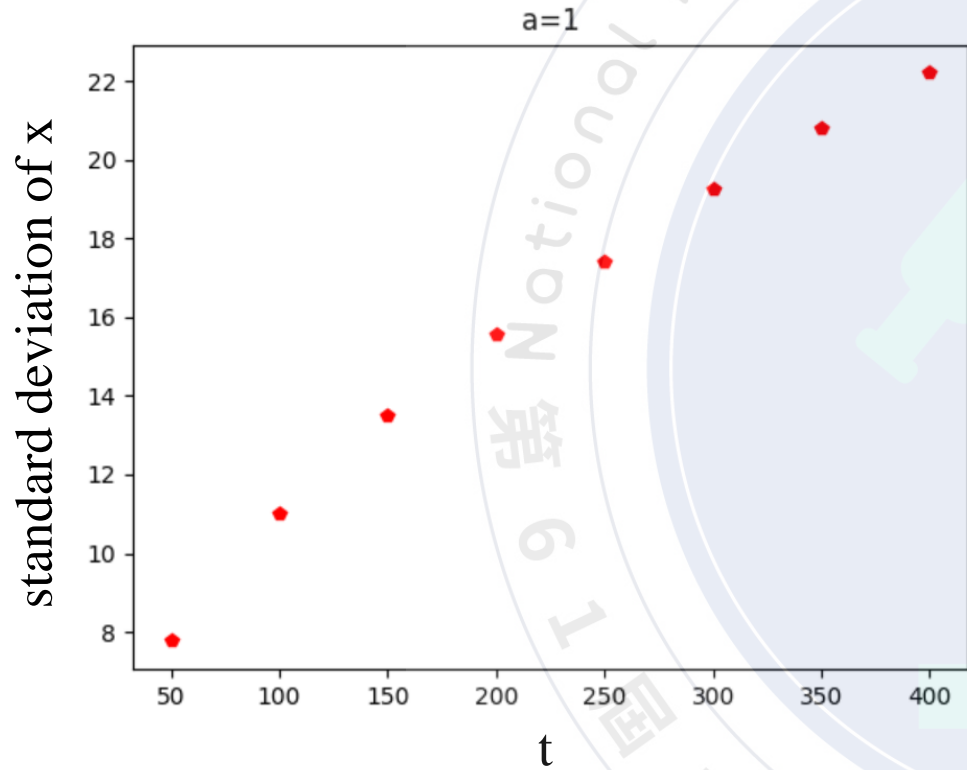


空間中濃度梯度固定時
平均位移與時間成正比

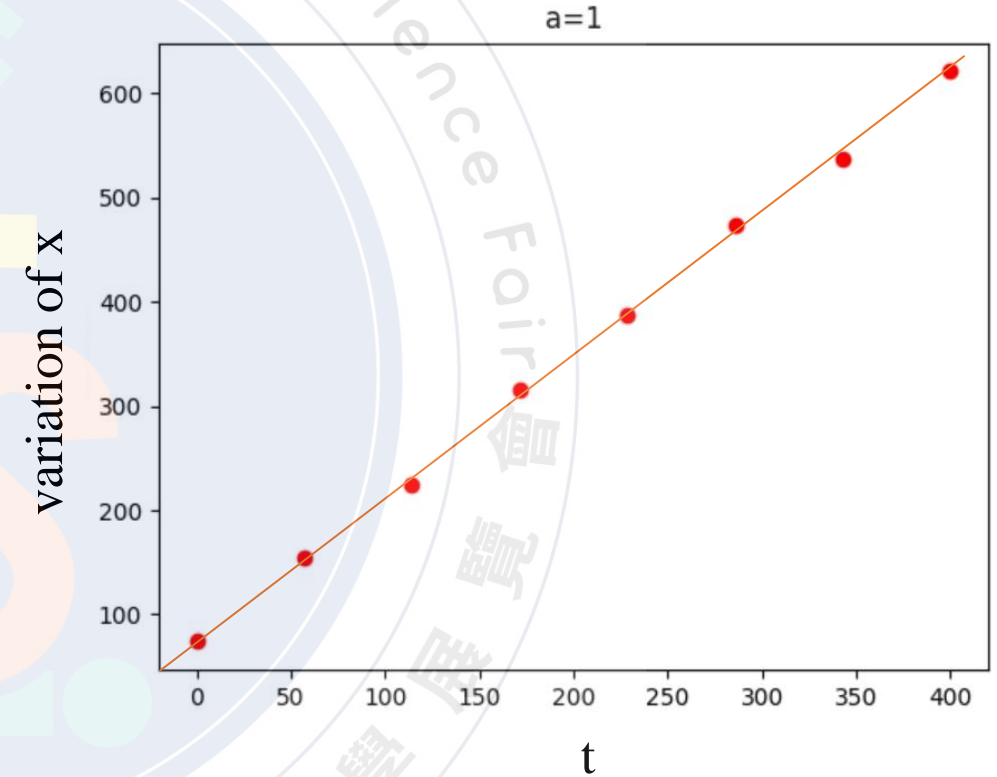
濃度大於1時
平均速率隨濃度增加的程度逐漸飽和

THREE 化學趨向性

位移標準差對時間的關係



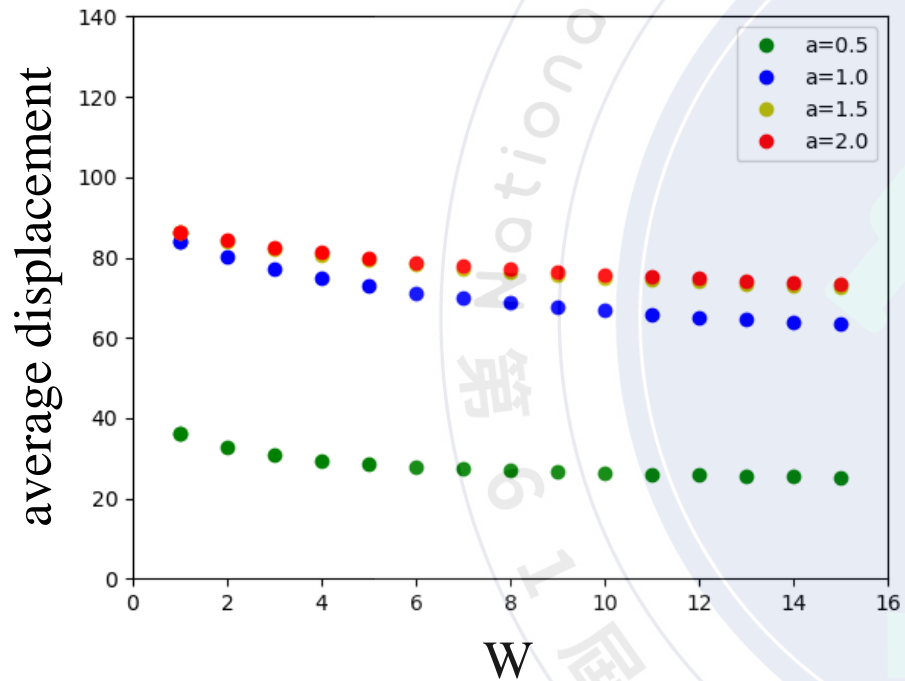
位移變異數對時間的關係



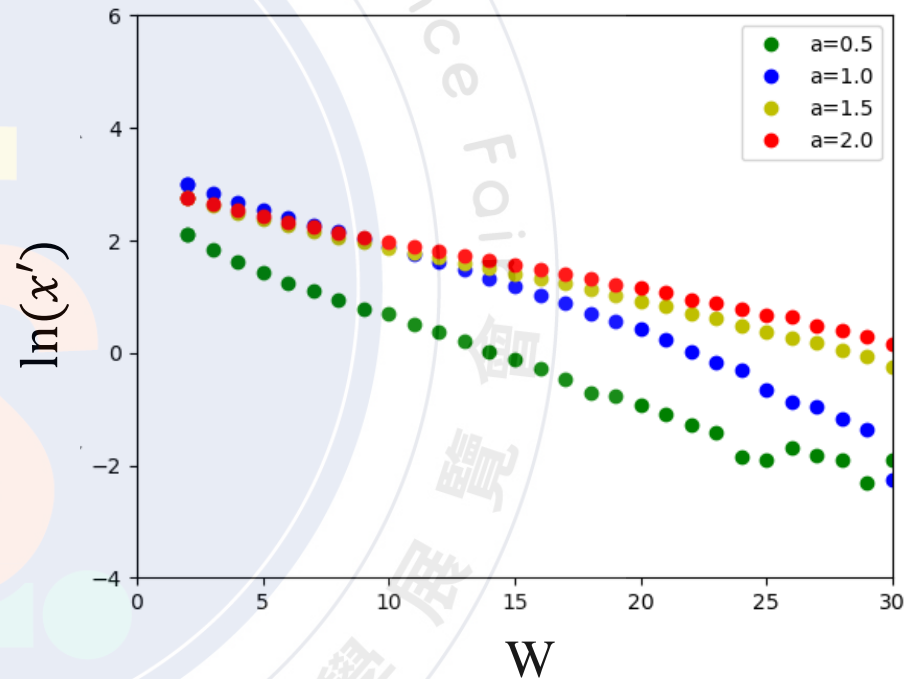
空間中濃度梯度固定時
平均位移的變異數與時間呈根號正比

THREE 通道與化學趨向性

跑道空間
平均位移對跑道寬關係圖



跑道空間
平均位移對跑道寬半對數關係圖



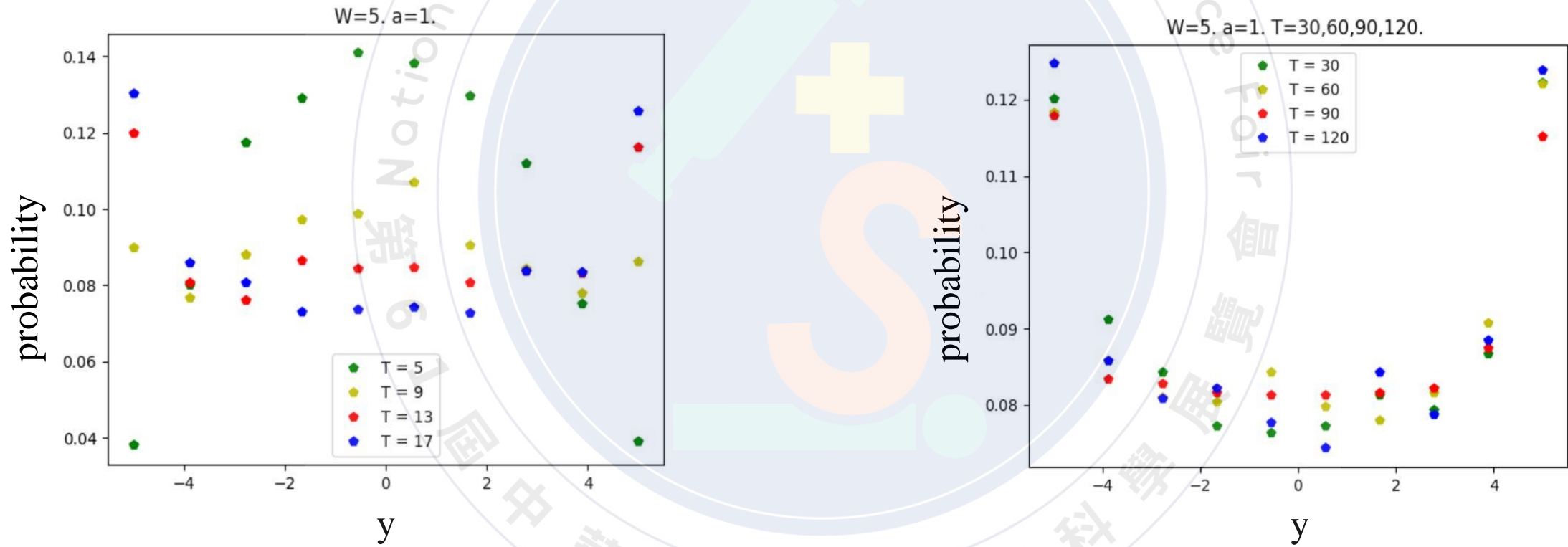
$$\langle x(t) \rangle = \lim_{W \rightarrow \infty} \langle x(t) \rangle + X_0(a, t) e^{-f_3(a, t)W}$$

$$x' = \langle x(t) \rangle - \lim_{W \rightarrow \infty} \langle x(t) \rangle$$

$$\ln(x') = -f_3(a, t)W + q(a, t)$$

THREE 沿牆分布性

跑道空間
Y方向平均位移的機率分布圖



FOUR 結論

1. 沒有濃度與障礙時大腸桿菌的運動近似於隨機漫步。
2. 化學分子濃度梯度對大腸桿菌的運動有顯著影響，但在濃度梯度數值大於一定值時影響將逐漸達到飽和。
3. 空間中均勻的濃度梯度將使大腸桿菌的平均位移與時間成正比、位移標準差與時間跟號成正比：

$$\begin{aligned}\langle x(t) \rangle &= f_1(a)t \\ \sigma_x(t) &= f_2(a)\sqrt{t}\end{aligned}$$

4. 我們預測跑道空間中，大腸桿菌的平均位移可表示成如下的函數：

$$\langle x(t) \rangle = f_1(a)t + X_0(a, t)e^{-f_3(a, t)W}$$

這個結果能藉由未來的實驗驗證。