

中華民國第 63 屆中小學科學展覽會
作品說明書

高中組 物理與天文學科

051807

「腸」驅直入—大腸桿菌在 Y 型通道內的行為表現

學校名稱：桃園市立武陵高級中等學校

作者： 高二 汪煒翔 高二 林均庭 高二 葉書佑	指導老師： 洪于晟
-----------------------------------	--------------

關鍵詞：大腸桿菌、化學趨向性、生物物理

摘要

本研究以數值模擬討論大腸桿菌在自行設計之有濃度梯度的 Y 形通道內的運動情形。在自然界中，大腸桿菌會判斷周圍營養物質的多寡並隨機旋轉，最終大致朝向營養物質濃度較高的地方移動。本實驗設想大腸桿菌在現實中可能會有的運動情形設計演算法，用程式進行模擬，分析大腸桿菌在此環境內的各種表現，並首次建立對比的實驗以驗證理論計算。

本模擬透過改變自行設計之 Y 形通道中的通道寬度、濃度梯度及通道傾斜角等變數，進程式模擬後，觀察這些變數對大腸桿菌運動的影響，將數據點擬合成函數，輔以直觀分析後，分析方程式中各個特徵常數及函數本身具有的物理意義，以及在我們意料之外的特殊發現。最後進行實驗嘗試歸納出對於本研究模擬條件的理解。

壹、研究動機

從往年科展認識到有些科學家正在進行變形蟲走迷宮的實驗，覺得十分新奇，也好奇其真實性。便搜集了些相關資料，以前幾屆的科展作品為例，該組做的是關於大腸桿菌對於營養物質濃度梯度的化學趨向性研究，成功得到十分漂亮的結論，但該科展研究僅討論一維直線通道。

我們於本次的實驗創造出一個非直線的環境，先以數值模擬大腸桿菌在非直線通道中的運動行為。並從頭創造實驗以比對了解模擬的限制。透過本次的實踐發現實際狀況比預想的要複雜許多，最後本次報告決定先由較為簡易的 Y 形通道收斂這次的研究，利用兩條分支，模擬觀察在不同條件之 Y 型通道中的運動行為並比對實驗以說明其中的物理現象。

貳、研究目的

- 一、探討通道傾角對於大腸桿菌到不同通道的比例之影響
- 二、探討通道傾角對於大腸桿菌運動時間的影響
- 三、探討通道寬度對於大腸桿菌運動時間的影響
- 四、探討濃度梯度對於大腸桿菌運動時間的影響
- 五、觀察大腸桿菌隨機運動和現實中擴散現象的比較

參、研究設備與器材

一、程式模擬

(一) 軟體

1. Python 3.10 – 程式語言
2. Visual Studio Code – 程式語言編輯器
3. Matplotlib – 繪製圖表及動畫之模組
4. SciPy – 曲線擬合之模組

(二) 硬體

1. 電腦

二、擴散實驗

品項名稱	大小/數目	品項名稱	大小/數目
滴管	0.5ml,3ml/各 2 個	軟管	
醬油	約 30ml	塑膠盆	1 個
白塑膠袋	1 個	Y 型轉接頭	2 個(外徑 0.5cm/內徑 0.3cm)
燒杯	1000ml,500ml,250ml,50ml/各 2 個		



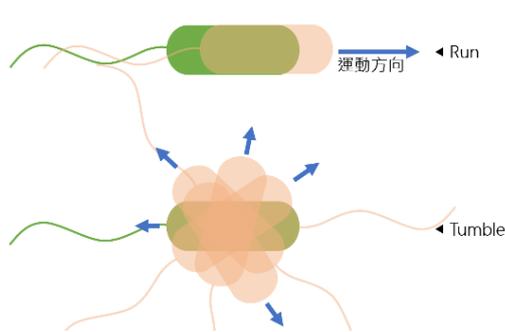
圖一、實驗器材

肆、研究過程與方法

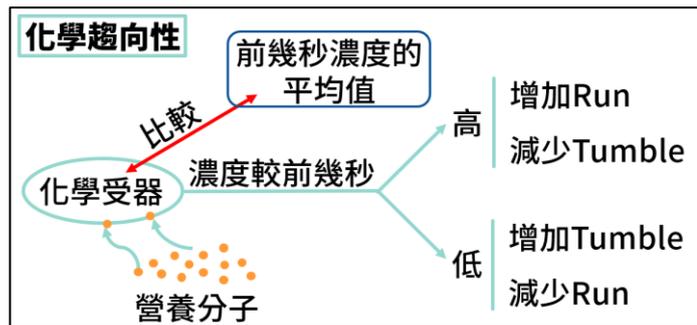
一、文獻探討

(一) 大腸桿菌的運動行為

參考參考資料 7.:大腸桿菌尾端具有數條鞭毛，其會根據周圍環境的反饋決定鞭毛如何旋轉。當所有的鞭毛逆時針旋轉(從細菌尾部看)，大腸桿菌會往前移動(直線移動；Run)；只要有鞭毛以順時針轉動，大腸桿菌將會隨機改變移動方向(隨機旋轉；Tumble)，如圖二。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。考慮到大腸桿菌體長僅約 3~5 μm ，因此與周圍分子之碰撞無法忽略，需將布朗運動納入考量。此外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，有傾向沿著障礙運動的特性。



圖二、Run 和 Tumble



圖三、化學趨向性示意圖

(二) 化學趨向性

根據參考資料 7.所述: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。示意圖如圖三。

(三) 雷諾數

由參考資料 1.所說:在流體力學中，雷諾數即為流體所受慣性力與黏性力之比值：

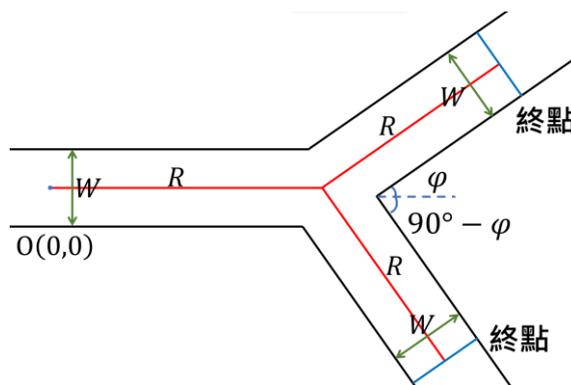
$$\text{Re} = \frac{\rho v L}{\mu} \cong \frac{\text{每單位體積受慣性力}}{\text{每單位體積受黏滯力}}$$

ρ 為液體密度、 μ 為黏滯係數、 v 為流體速度、 L 為通道邊界長。對於水中微生物而言 ($\rho = 1\text{g/cm}^3$)，典型的尺度大小 $L \sim 10\mu\text{m}$ 、 $v \sim 10\mu\text{m/s}$ 、 $\mu = 1.5 \times 10^{-6}(\mu\text{g} / \mu\text{m} \cdot \text{s})$ ，微生物在水中運動時的雷諾數約為 10^{-4} ，所受黏滯力遠大於慣性力，代表大腸桿菌的運動可以忽略慣性作用。因此大腸桿菌的鞭毛轉向使其停止向前移動的瞬間，可視其立即停止移動。為收斂實驗變因，暫時不把大腸桿菌和通道之間的黏滯力納入考量。

二、實驗設計

(一) 實驗系統

在我們的數值實驗中，我們設定大腸桿菌在有營養物質分布的環境中，由原點開始進行在 Y 形通道內的運動。原點沿正 x 軸到岔路的距離為 $R = 50 \text{ unit}$ ，1 unit 為程式中一個單位長(約為現實中 $30\mu\text{m}$)；上下通道夾角為 90° ；岔路中心沿方向角 $+\varphi$ 到上終點的距離為 $R \text{ unit}$ ；岔路中心到下終點的距離為 $R \text{ unit}$ ；通道寬度為 $W \text{ unit}$ ；大腸桿菌不可穿越通道牆壁。營養物質的濃度會隨著位置改變，營養物質濃度梯度為 $\delta (1/\text{unit})$ 且方向固定為指向正 x 軸；營養物質的濃度 C 為 x 的函數， $C(x) = \delta \cdot x$ 。為方便模擬，我們將大腸桿菌簡化為一個質點，在牆邊進行運動時不考慮大腸桿菌可能有部分細胞體穿出牆外。



圖四、Y 形通道之設定

(二) 大腸桿菌運動的演算法

我們設定大腸桿菌每經過一秒就會進行一次 Run 或 Tumble 並移動 $\text{length} = 1 \text{ unit}$ 的距離。實驗開始後，先將大腸桿菌置於原點，隨機進行一次 Run 或 Tumble。大腸桿菌運動時，其四周濃度會有變化，大腸桿菌會比較其差異，而改變 Tumble 的

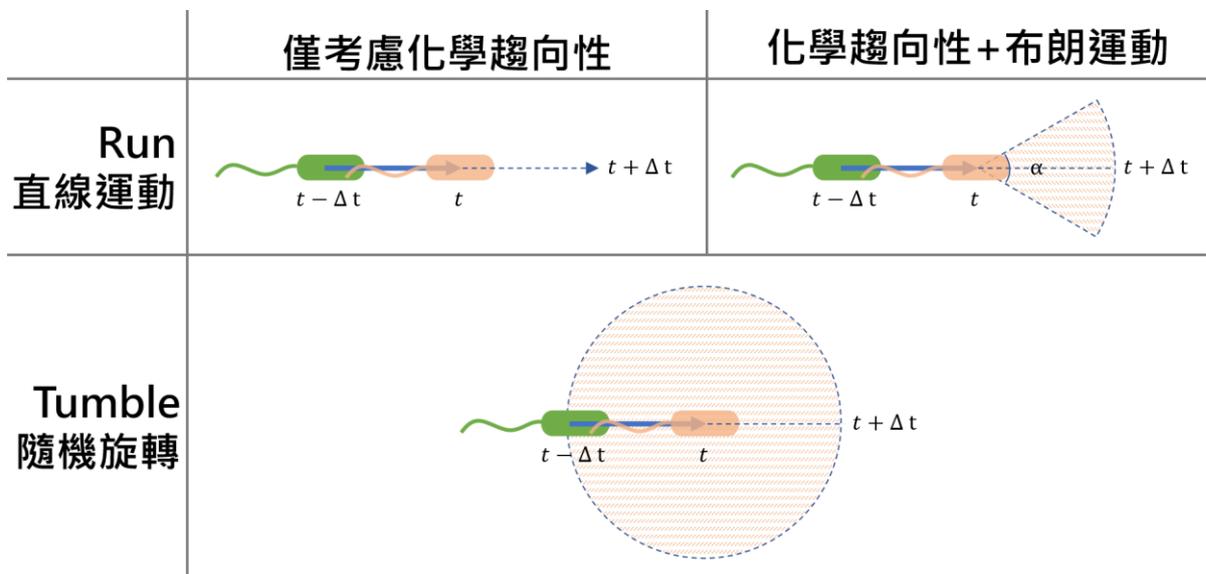
機率。之後便重複在通道內隨機進行 Run 或 Tumble 的運動。根據參考資料 5，我們使用隨機亂數構造演算法，模擬大腸桿菌在具有營養物質環境運動的模型，在考慮化學趨向性並結合參考資料 7.中之布朗運動影響，最終模型如下：

其中 r 為 -1 到 1 之間的隨機亂數

$$\Delta C = C(x(t)) - C(x(t - \Delta t)) = \delta \cdot (x(t) - x(t - \Delta t))$$

if $\Delta C > r \Rightarrow \text{run}$ (θ 改變為 $\theta + \alpha$, α 為介於 $-\frac{\pi}{6}$ 和 $\frac{\pi}{6}$ 之間的隨機亂數)

if $\Delta C \leq r \Rightarrow \text{tumble}$ (θ 改變為 0 到 2π 間的隨機亂數)



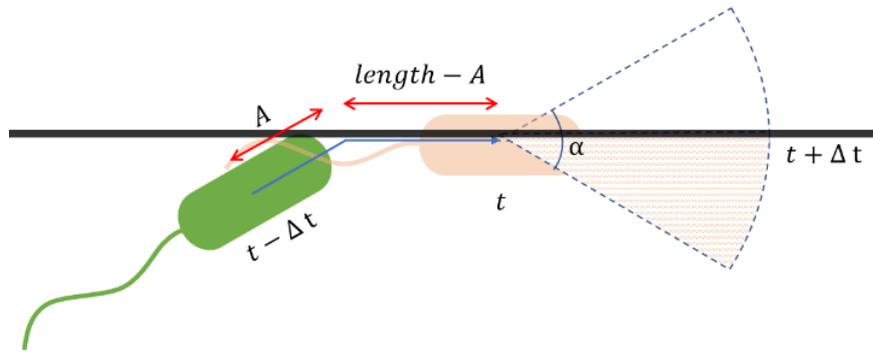
圖五、演算法中之大腸桿菌運動模式示意圖

(扇形塗色部分為大腸桿菌下一步可能運動的範圍)

透過 Run 和 Tumble 決定完運動角度後大腸桿菌會向該方向運動 $length$ 的距離，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 r 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。

(三) 考慮通道壁障礙的演算法

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距離，再判斷是 Run 或是 Tumble。若大腸桿菌已沿著障礙運動，而 Run 或 Tumble 完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(不考慮通道壁造成之黏滯力)。



圖六、大腸桿菌碰到牆壁後之示意圖

(四) 比較大腸桿菌在程式中模擬與現實中擴散效果的類比

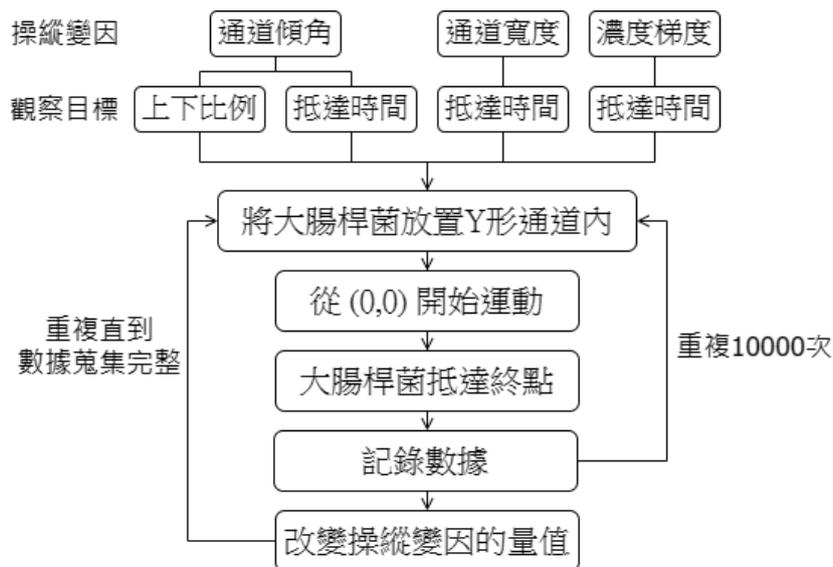
1. 程式

將多隻大腸桿菌同時置於原點開始運動，記錄其擴散前、中、後大腸桿菌分布之情形。(為收斂實驗變因，期間關閉濃度梯度，且模擬中忽略大腸桿菌之碰撞、生物性溝通等因素)

2. 實驗設計與對照

將醬油滴至 Y 型轉接頭內，靜置待其擴散完成。記錄其擴散前、中、後醬油分布之情形。

三、實驗變因及流程

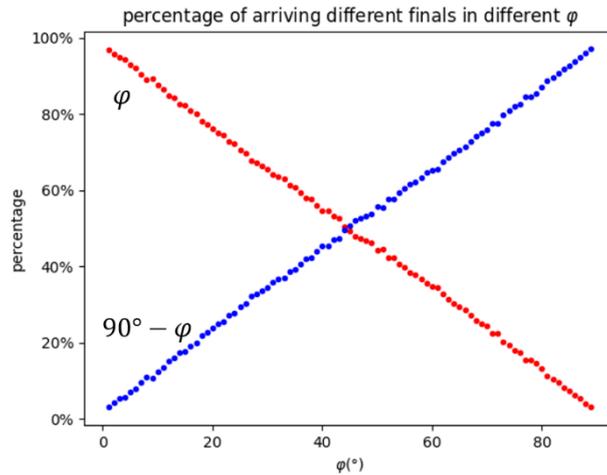


圖七、實驗變因與流程示意圖

伍、研究結果

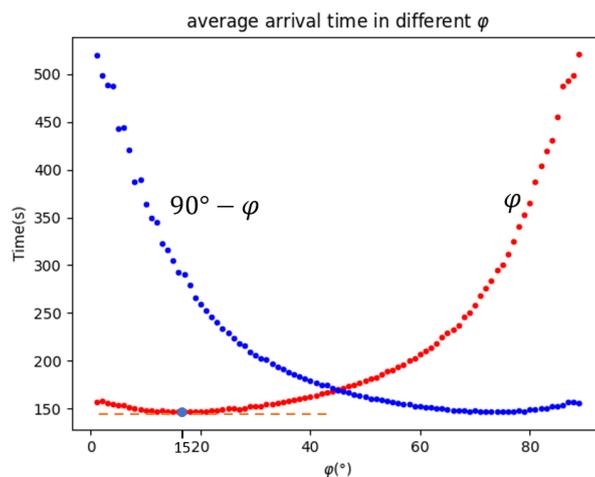
一、改變通道傾角

通道傾角：由 $+1^\circ$ 到 $+89^\circ$ ，每組間隔 $+1^\circ$ 。



圖八、大腸桿菌在不同通道傾角下到不同終點的比例

圖八中紅點為不同通道傾角下，大腸桿菌到上終點的比例；藍點則為抵達下終點的比例。在通道傾角最小 ($\varphi \cong 0^\circ$) 的時候抵達上方通道的比例接近 100%，隨著角度的增大，比例逐漸降低，到傾角最大時 ($\varphi \cong 90^\circ$) 比例接近 0%，而降低的趨勢和通道傾角成線性；抵達下方通道的比例則反之。



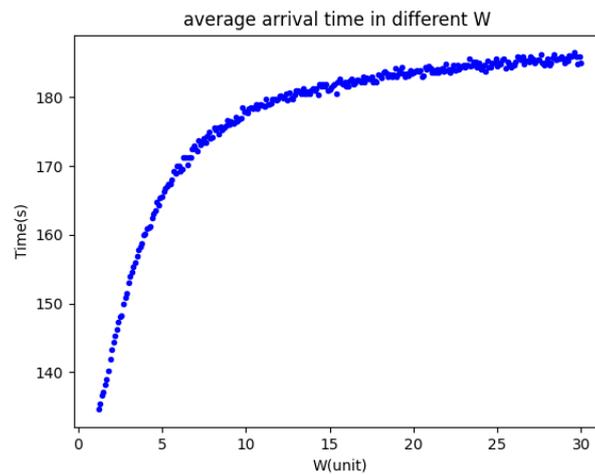
圖九、大腸桿菌在不同通道傾角下到終點的平均時間

圖九中紅點為不同通道傾角下，大腸桿菌到上方終點的平均時間；藍點則為抵

達下方終點之平均時間。隨著通道傾角逐漸增加，大腸桿菌抵達上方終點所需之時間也會隨之增加，下通道則反之。

二、改變通道寬度

通道寬度：由 1.2 unit 到 30.0 unit，每組間隔 0.1 unit。

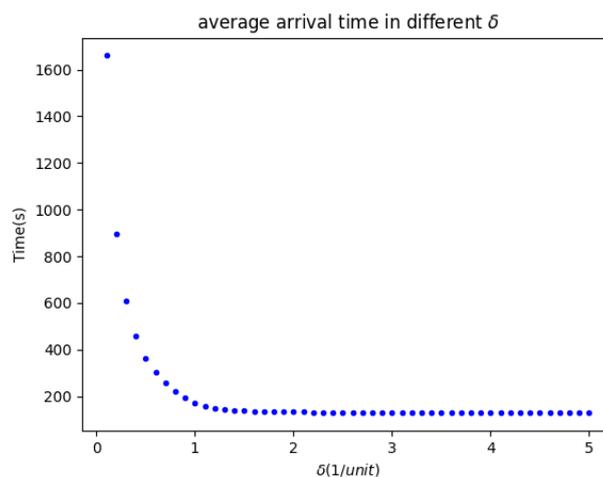


圖十、大腸桿菌在不同通道寬度下到終點所需要的平均時間

隨著通道寬度的增加，大腸桿菌抵達終點所需時間也會隨之增加。

三、改變濃度梯度

濃度梯度：由 0.1 ($1/\text{unit}$) 到 5.0 ($1/\text{unit}$)，每組間隔 0.1 ($1/\text{unit}$)。

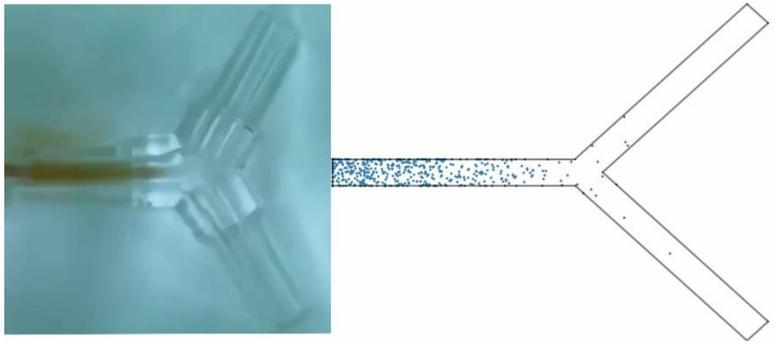
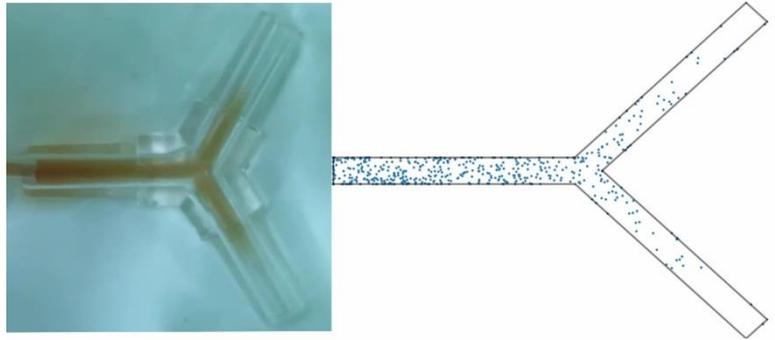
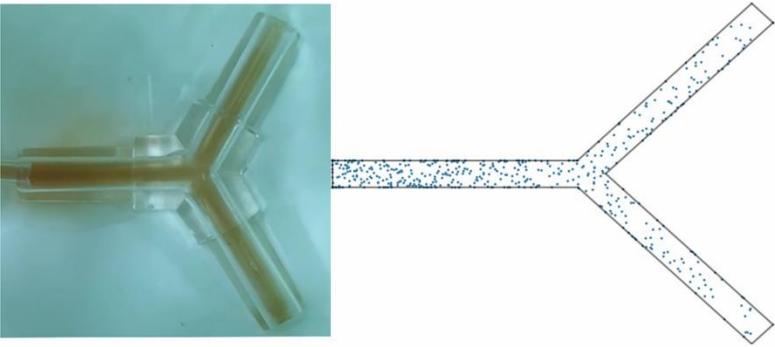


圖十一、大腸桿菌在不同濃度梯度下抵達終點所需要的平均時間

大腸桿菌在濃度梯度越高時，抵達終點所需時間越短。

四、大腸桿菌之隨機運動和現實中擴散作用之比較

令其最終擴散完成的時間為 T

$t = 0$	
$t = \frac{1}{2}T$	
<p>醬油及大腸桿菌皆未擴散出直線通道</p>	
$t = T$	
<p>醬油及大腸桿菌剛擴散經過分岔路口</p>	
<p>醬油及大腸桿菌皆完成擴散</p>	

陸、討論

一、不同通道傾角

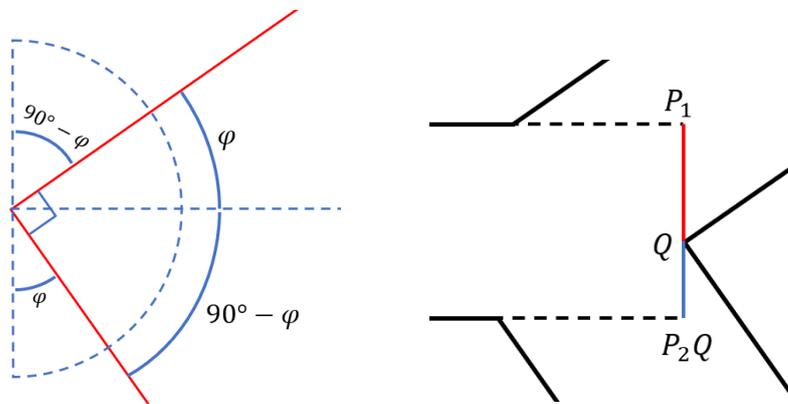
(一) 抵達上下通道的比例和通道傾角成一次函數之現象的討論

根據圖八，我們發現當上通道幾乎水平時 ($\varphi \cong 0^\circ$) 時，到上方終點的機率幾乎是 100%；而隨著角度增大，抵達上終點的比例會成直線逐漸下降，直到上通道幾乎垂直時 ($\varphi \cong 90^\circ$) 抵達上通道的機率會極低 $\cong 0\%$ 。下方終點則反之。

而比例變化的趨勢我們是可以預見的，當岔路後的通道和原本直線通道有角度差時，大腸桿菌需要撞到該通道的牆比較容易進到該終點。因此當通道和水平線夾角越大，進入該通道之機率就越低，於是可以推測抵達上終點的比例會隨著 φ 增大而減少；下終點則反之。

而比例和通道傾角呈一次函數之現象，因為在此是和「角度」而非「三角函數」呈一次函數，我們猜測成因可能與大腸桿菌運動角度有關。我們觀察圖八可以發現，抵達上終點的比例為 $\frac{90^\circ - \varphi}{90^\circ}$ ，抵達下終點的比例為 $\frac{\varphi}{90^\circ}$ 。

我們將模型簡化使 $W \cong 0$ (如圖十二)，大腸桿菌只能沿著中線走，為方便計算，令大腸桿菌位於通道中心，移動一步後會進入上或下通道(含撞牆後進入)，不考慮往回走的情形，即只能移動圖中扇形部分，且大腸桿菌面向每個方向的機率一樣。則若朝上方 $90^\circ - \varphi$ 的地方運動則會撞牆後進入上通道；反之朝下方 φ 的地方運動則會撞牆後進入下通道。對照到原始 Y 形通道中為撞到最外邊的兩面牆。



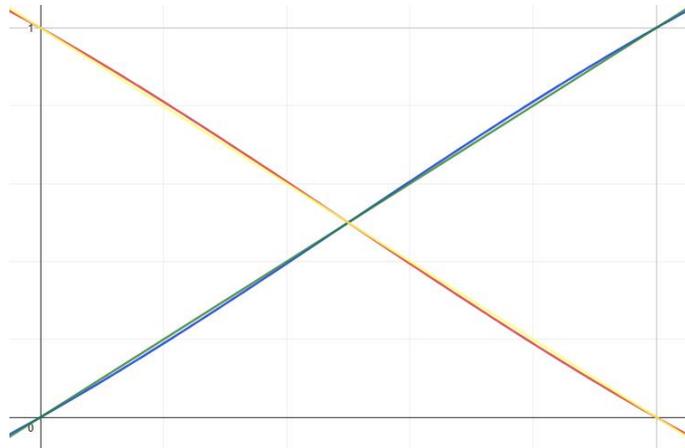
圖十二、簡化後之模型示意圖 圖十三、Y形通道岔路部分

接著中間 90° 的部分，走上通道或下通道則需要用另一種方式來討論。如圖十三，將兩面內牆之交點稱為 Q，計算後我們可以得知：

$$Q\left(\frac{W}{2}(\sin\varphi + \cos\varphi) + R, \frac{W}{2}(\sin\varphi - \cos\varphi)\right)$$

大腸桿菌若非在簡化模型中撞內牆就必然會進入上下通道其一，而實際在 Y 形通道中進入上通道的機率和進入下通道的機率之比，可以用 Q 到 $y = \frac{W}{2}$ 的距離和 Q 到 $y = -\frac{W}{2}$ 的距離之比來近似(大腸桿菌不斷直線前進後會進入的通道)。即為圖十三中 $\overline{P_1Q}:\overline{P_2Q} = \frac{1-\sin\varphi+\cos\varphi}{2}:\frac{1+\sin\varphi-\cos\varphi}{2}$ 。

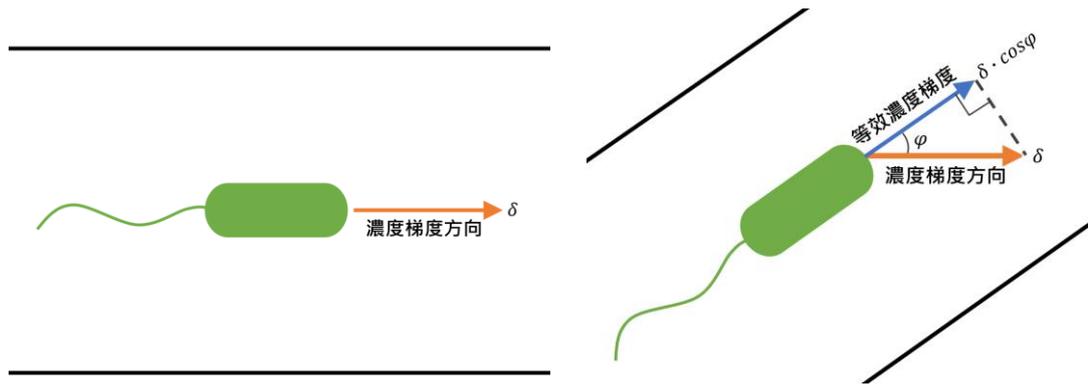
將上述情況計算過後，抵達上通道的機率 $= \frac{1}{2}\left(\frac{90^\circ-\varphi}{90^\circ} + \frac{1-\sin\varphi+\cos\varphi}{2}\right) \cong \frac{90^\circ-\varphi}{90^\circ}$ ；
 抵達下通道的機率 $= \frac{1}{2}\left(\frac{\varphi}{90^\circ} + \frac{1+\sin\varphi-\cos\varphi}{2}\right) \cong \frac{\varphi}{90^\circ}$ (如圖十四)。在簡化之模型中，進入上通道和下通道後幾乎就代表抵達同方向之終點。透過簡化模型進行之演算與實驗結果相符。



圖十四、黃: $\frac{90^\circ-\varphi}{90^\circ}$ / 紅: $\frac{1}{2}\left(\frac{90^\circ-\varphi}{90^\circ} + \frac{1-\sin\varphi+\cos\varphi}{2}\right)$ / 綠: $\frac{\varphi}{90^\circ}$ / 藍: $\frac{1}{2}\left(\frac{\varphi}{90^\circ} + \frac{1+\sin\varphi-\cos\varphi}{2}\right)$

當然實際在 Y 形通道內的運作並非這麼簡易，濃度梯度、通道寬度以及接下來會討論的迷途現象都會共同造成這個正比的現象，如何將實際情況逐漸的演算成我們簡化的通道，會是我們未來的課題。

(二) 平均時間隨著通道傾角增加而增加之現象的討論



圖十五、大腸桿菌在水平(左)及傾斜(右)通道內感測到的濃度梯度

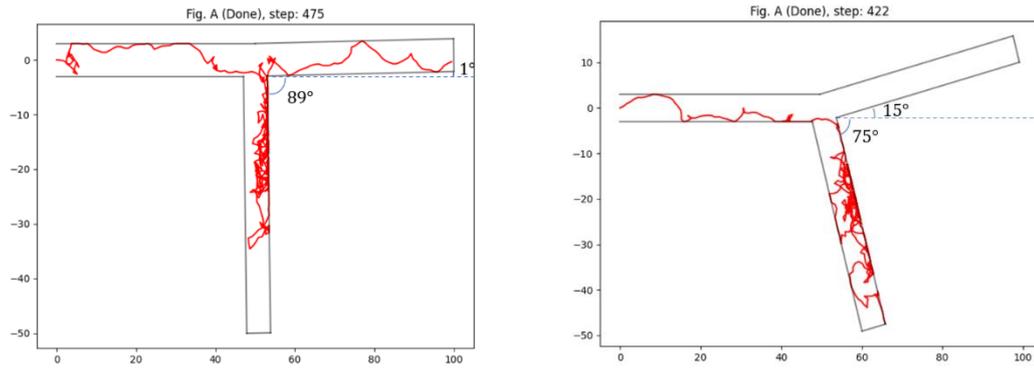
如圖十五中所繪，大腸桿菌在水平的通道中所感測到的濃度變化會是原始濃度梯度 δ 乘上 x 方向的位置變化；但當大腸桿菌經過岔路抵達上通道後，通道會向上仰 φ ，大腸桿菌所檢測的濃度梯度會等效成跟上通道平行的等效濃度梯度 $\delta \cdot \cos \varphi$ 。因此根據 Tumble 與否的判斷式，濃度變化越大，大腸桿菌越不容易 Tumble，越容易朝向終點前進。當 φ 越大時，等效濃度梯度 $\delta \cdot \cos \varphi$ 會越小，越容易選擇 Tumble，平均時間越長。

(二) 針對迷途的定義及造成的現象之討論

根據上一個段落的討論，當 φ 越小時，平均時間也理應越短。但圖九中數據表示，大腸桿菌運動時間的最小值並非出現在角度最小的時候，而是接近 15° 的地方。

我們觀察多組大腸桿菌在通道傾角為 1° 、 15° 的運動軌跡之後，我們發現這和一個獨特的現象有關，我們將這一特殊情況取名為「迷途」。

我們定義若大腸桿菌進入非其最終抵達終點之通道中的步數超過 30 步即為「迷途」，如圖十六，大腸桿菌最終抵達上終點，但中途卻在下方通道徘徊。

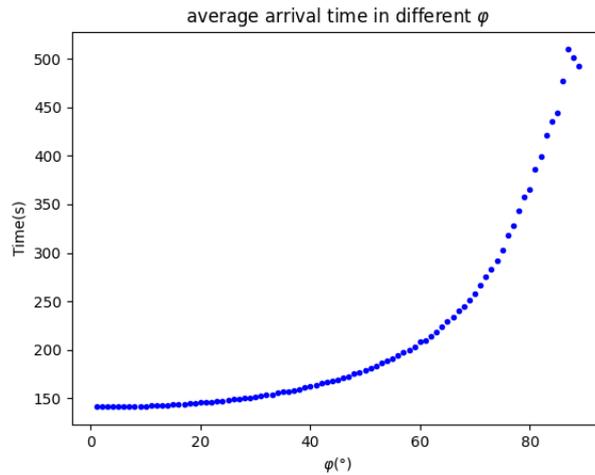


圖十六、大腸桿菌之運動軌跡(左:1°有迷途/右:15°沒迷途)

一旦大腸桿菌發生了迷途，則其該次運動的步數會大幅增加，以圖十六左為例，大腸桿菌進入下方通道後，低等效濃度梯度導致大腸桿菌大量 Tumble，在下方徘徊增加運動時間，最後進入上方通道完成運動。抵達上方終點因而將大步數記錄在上方通道，導致上方通道的平均時間增加。

而觀察通道傾角為 1°、15°的運動軌跡後，我們發現大腸桿菌在低角度時都會出現進入下通道後在下通道徘徊(大量 Tumble)的現象，但徘徊後形成迷途的卻是以接近 1° 最多，到了 15° 左右的徘徊幾乎不會形成迷途。也就是說，雖然 1°、15° 都有在下方通道徘徊的現象，但 1° 時，這樣徘徊的大步數會被記錄在抵達上方終點的數據；相反的，15° 時徘徊的步數就會被記到下方終點的數據，如圖十六右。

(三) 對函數圖形的討論



圖十七、不同通道傾角下大腸桿菌到終點的平均時間(去除迷途數據)

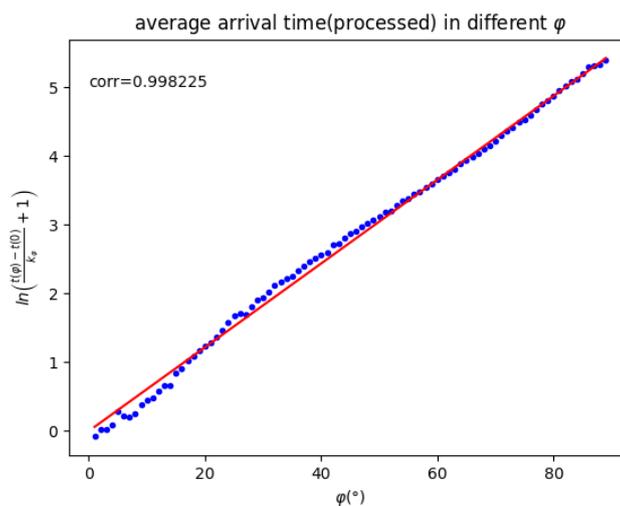
將數據中迷途的資料去除後得到圖十七，我們猜測該圖形滿足以下關係式：

$$t(\varphi) = t_0 + k_{\varphi} \left(e^{\frac{\varphi}{\varphi_0}} - 1 \right)$$

並且進行曲線擬合得到 $k_{\varphi} \cong 1.9 (s)$ 、 $\varphi_0 \cong 16.7 (^{\circ})$ ，

將其移向整理後如下：

$$\ln \left(\frac{t(\varphi) - t_0}{k_{\varphi}} + 1 \right) = \frac{\varphi}{\varphi_0}$$



圖十八、 $\ln \left(\frac{t(\varphi) - t_0}{k_{\varphi}} + 1 \right)$ 對 φ 之關係圖

等式左方和 φ 作圖後數據點會呈現類似直線的圖形(Pearson 相關係數 =0.99)，如圖十八，證實我們對函數式的預測是正確的，而在圖形前端有較不符合標準直線的狀況，我們認為是迷途帶來的影響，消除迷途一定程度上影響了數據平均下來後的準確性。

函數式中， φ_0 為一特徵角度，決定該函數在 φ 增加到多少時，函數的遞增量會開始快速增加； k_φ 為一特徵時間，決定函數的增加幅度。且在某些特殊情況下，該函數式可以被近似成以下形式：

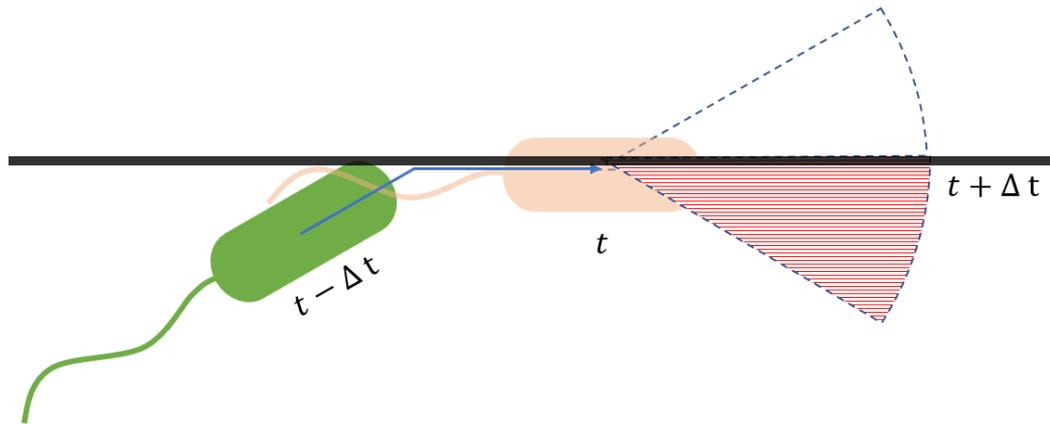
$$t(\varphi) = t_0 + k_\varphi \left(e^{\frac{\varphi}{\varphi_0}} - 1 \right) \cong \begin{cases} t_0 + \frac{k_\varphi}{\varphi_0} \cdot \varphi & , \quad \varphi \ll \varphi_0 \\ t_0 + k_\varphi \cdot e^{\frac{\varphi}{\varphi_0}} & , \quad \varphi \gg \varphi_0 \end{cases}$$

當 $\varphi \ll \varphi_0$ 時， $t(\varphi)$ 為 (φ) 的一次函數，截距為 t_0 。若取該圖形中前十組數據作回歸直線，斜率 $m \cong 0.05 \left(\frac{s}{\text{degree}} \right)$ 、截距 $t_0 \cong 141.1 (s)$ 的斜直線。其中 t_0 為通道幾乎水平 ($\varphi = 0$) 的時候，大腸桿菌抵達終點所需的平均時間。通道水平時長度為 $100 (unit)$ ，濃度梯度為 $1 \left(\frac{1}{unit} \right)$ ，但受到布朗運動的影響，大腸桿菌並不會一直都水平前進，因而造成平均時間比 $100 (s)$ 要大。

而根據曲線擬合所得到 $k_\varphi \cong 1.9 (s)$ 、 $\varphi_0 \cong 16.7(^{\circ})$ ，其中函數前端直線的斜率應為 $\frac{k_\varphi}{\varphi_0} = \frac{1.9}{16.7} = 0.11 \left(\frac{s}{\text{degree}} \right)$ ，和實際前面的數據之斜率些微誤差。

二、不同通道寬度

(一) 平均時間隨通道寬度增加而增加之現象的討論



圖十九、大腸桿菌撞牆後行為示意圖

當通道寬度比較窄的時候，大腸桿菌更容易撞到牆壁，如圖十九，撞牆後假設大腸桿菌沒有 Tumble，則其能移動的範圍從原本的整個扇形變為塗色扇形，上面一半的機率都被分配到水平直線前進，濃度變化相較斜著走要大，而下一步的大腸桿菌 Tumble 機率又是根據濃度變化來決定的，因此撞牆後大腸桿菌不 Tumble，也就是 Run 的機率會比較高。

在通道寬度逐漸增加時，大腸桿菌撞到牆壁的機率也隨之降低，當通道寬度達到無限大時，大腸桿菌等同於是在沒有通道障礙的空間中運動。當 W 趨近於無窮大時，平均時間會收斂到一定值 $t_{W \rightarrow \infty}$ 。

(二) 對函數圖形的討論

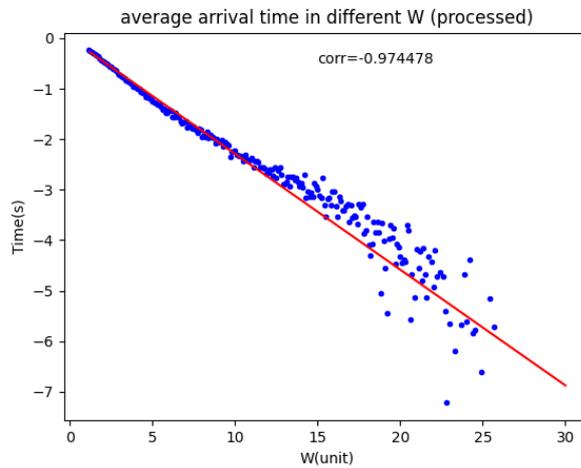
觀察圖十後，我們猜測該圖形滿足以下關係式：

$$t(W) = t_0 + k_w \left(1 - e^{-\frac{W}{W_0}} \right)$$

並且進行曲線擬合得到 $k_w \cong 63.5 (s)$ 、 $W_0 \cong 4.7 (unit)$ ，

將其移向整理之後如下：

$$\ln\left(1 - \frac{t(W) - t(0)}{k_W}\right) = -\frac{W}{W_0}$$



圖二十、 $\ln\left(1 - \frac{t(W)-t(0)}{k_W}\right)$ 對 W 的關係圖

等式左方和 W 作圖後數據點會呈現類似直線的圖形(Pearson 相關係數=-0.97)，如圖二十，證實我們對函數式的預測是正確的，而數據點在 W 越大時，數據點會和直線偏移越多，因為當 W 增加，大腸桿菌越接近在無障礙空間中運動，大腸桿菌不容易受到通道壁限制的情況下，運動的隨機性就會更大，每組的和標準值誤差也就會更大。

函數式中， W_0 為一特徵長度，決定該函數在 W 增加到多少時，函數的遞增量會開始趨於平緩； k_W 為一特徵時間，決定函數的增加幅度，以及當 W 趨近於無窮大時， $t_{W \rightarrow \infty}$ 的值。且在某些特殊情況下，該函數式可以被近似成以下形式：

$$t(W) = t_0 + k_W \left(1 - e^{-\frac{W}{W_0}}\right) \cong \begin{cases} t_0 + \frac{k_W}{W_0} \cdot W, & W \ll W_0 \\ t_0 + k_W, & W \gg W_0 \end{cases}$$

當 $W \ll W_0$ 時， $t(W)$ 為 W 的一次函數，截距為 t_0 ，斜率為 $\frac{k_W}{W_0}$ 。若取該圖形中前十組數據作回歸直線，會得到斜率 $m \cong 10.9$ ($s/unit$)、截距 $t_0 \cong 121.1$ (s) 的斜直線。其中 t_0 為通道寬度接近無限窄時大腸桿菌所需之時間，此時大腸桿菌應一直沿著通道走不轉向；但因為大腸桿菌在進入上通道後等效濃度梯度變小，使得大腸桿菌有機會 Tumble，使得大腸桿菌往反方向走， t_0 便會不只是 100 (s)。

而根據曲線擬合所得到 $k_w \cong 63.5 (s)$ 、 $W_0 \cong 4.7 (unit)$ ，根據擬合及近似結果，函數前端直線的斜率應為 $\frac{k_w}{W_0} = \frac{63.5}{4.7} = 13.5 (s/unit)$ ，和實際前十組的數據之斜率相差不大。

觀察圖十三 $t_{W \rightarrow \infty} \cong 185 (s)$ ，根據函數圖形擬合出之數據和函數式的近似，
 $\lim_{W \rightarrow \infty} t(W) = t(0) + k_w \cong 184.4 (s)$ ，也符合實驗結果。

三、不同濃度梯度

(一) 平均時間隨著濃度梯度增加而減少之現象的討論

大腸桿菌在運動過程中會檢視運動時的濃度變化來決定 Tumble 的機率，濃度梯度越高時表示 Tumble 的機率也相對較低，濃度梯度超過一定值之後運動時間變會收斂於一固定時間 $t_{\delta \rightarrow \infty}$ 。

當我們的演算法中 δ 較大時 ΔC 很容易就大於隨機亂數，因而造成 Tumble 的機率不高，大腸桿菌有更高的傾向直線運動。

(二) 對函數圖形的討論

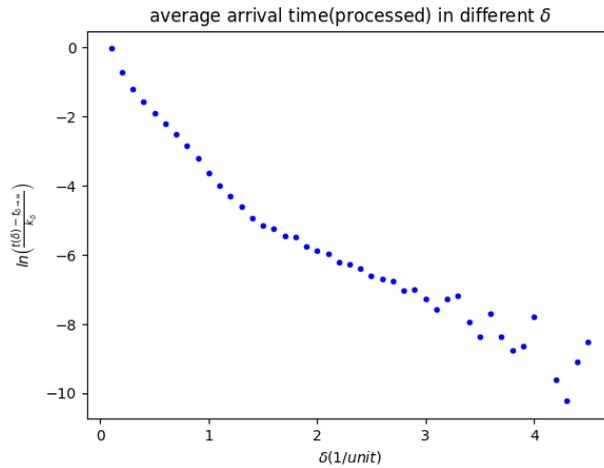
觀察圖十一之後，我們猜測該圖形滿足以下關係式：

$$t(\delta) = t_{\delta \rightarrow \infty} + k_\delta \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_0}}$$

並且進行曲線擬合得到 $k_\delta \cong 1579.8 (s)$ 、 $\delta_0 \cong 0.27 (1/unit)$ ，

將其移向整理之後如下：

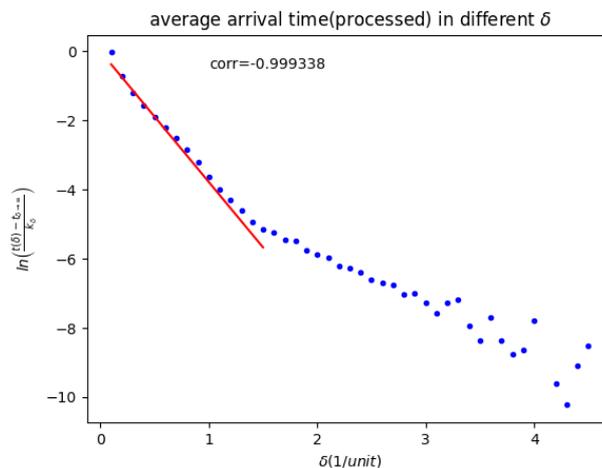
$$\ln\left(\frac{t(\delta) - t_{\delta \rightarrow \infty}}{k_\delta}\right) = -\frac{\delta}{\delta_0}$$



圖二十一、 $\ln\left(\frac{t(\delta)-t_{\delta \rightarrow \infty}}{k_{\delta}}\right)$ 和 δ 關係圖

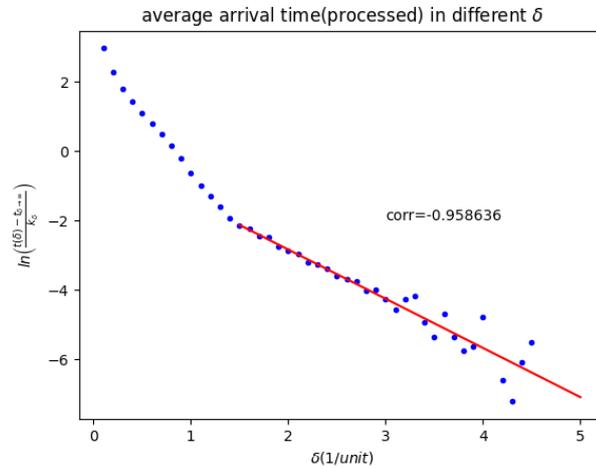
等式左方和 δ 作圖後數據點會呈現類似直線的圖形，如圖二十一，證實我們對函數式的預測部分是正確的。但當 δ 增加到約 $1.5 (1/unit)$ 後，圖中的數據點開始改變成另外一個斜率，這可能表示此圖不只符合一個指數函數，當 δ 較大時其可能符合另一個指數函數。

於是我們將函數分成 $\delta \leq 1.5 (1/unit)$ 及 $\delta > 1.5 (1/unit)$ 兩部分。若只取 $\delta \leq 1.5 (1/unit)$ 時的數據，再次進行曲線擬合後得到 $k_{0\delta} \cong 1582.5 (s)$ 、 $\delta_0 \cong 0.26 (1/unit)$ 。並同理移向後得到圖二十二(Pearson 相關係數=-0.99)。



圖二十二、 $\ln\left(\frac{t(\delta)-t_{\delta \rightarrow \infty}}{k_{\delta}}\right)$ 和 δ 關係圖($k_{0\delta} \cong 1582.5 (s)$ 、 $\delta_0 \cong 0.26 (1/unit)$)

同理只取 $\delta > 1.5$ ($1/unit$) 的數據時，得到 $k_{1\delta} \cong 78.8(s)$ 、 $\delta_1 \cong 0.70$ ($1/unit$)，並同理移項後得到圖二十三(Pearson 相關係數=-0.95)。



圖二十三、 $\ln\left(\frac{t(\delta)-t_{\delta \rightarrow \infty}}{k_{\delta}}\right)$ 和 δ 關係圖($k_{1\delta} \cong 78.8(s)$ 、 $\delta_1 \cong 0.70$ ($1/unit$))

根據以上分析，我們認為 $t(\delta)$ 的函數式如下：

$$t(\delta) = t_{\delta \rightarrow \infty} + k_{0\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_0}} + k_{1\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_1}}$$

其中，因為 $k_{0\delta} = 1582.5(s) \gg k_{1\delta} = 78.8(s)$ 。

當 δ 比較小時， $k_{0\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_0}} \gg k_{1\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_1}}$ ， $t(\delta) \cong t_{\delta \rightarrow \infty} + k_{0\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_0}}$ ；

反之當 δ 很大時， $k_{0\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_0}} \cong 0$ ， $t(\delta) \cong t_{\delta \rightarrow \infty} + k_{1\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_1}}$ 。

若取該圖形中後十組數據作回歸直線，截距 $t_{\delta \rightarrow \infty} \cong 128.2$ (s) 的水平線。而其中 $t_{\delta \rightarrow \infty}$ 之意義為濃度梯度無限大時大腸桿菌所需之時間，此時大腸桿菌應一直 Run 而不 Tumble。但此時大腸桿菌仍會受到布朗運動的影響隨機改變角度。

四、大腸桿菌的模擬與現實擴散的類比

模擬的大腸桿菌，多組在不互相干擾、關閉濃度梯度的情況下，我們的驗算法中便只有根據隨機亂數 r 決定是否 Tumble。最終經過一段時間後，所得出的結果會類似於現實中濃度高往濃度低的擴散作用類似。

但在實驗過程中，發現了許多和實驗結論有不符的情況。舉例來說，我們在 Y

型轉接頭上套上軟管，並嘗試以此裝置來模擬大腸桿菌時，會發現另有因為通道寬度的改變導致染料(醬油)無法順利擴散。以及其他現實中會影響實驗的變因，例如染料種類之選擇對於其擴散速率的影響，或是溫度是否有大幅影響擴散速率等。要取舍許多變因才能收斂出可控的實驗裝置

柒、結論

本研究探討了 Y 形通道中，不同變因對大腸桿菌運動的影響。

一、改變通道傾角

(一) 抵達上下終點之比例

抵達上終點的比例隨著通道傾角增加而遞減，抵達下終點的比例隨著角度增加而遞增。而兩者變化的趨勢都和通道傾角成一次函數。上通道水平時，抵達上通道的比例接近 100%；上通道鉛直時，抵達上通道的比例接近 0%。下通道之結果反之。

(二) 抵達終點所需時間(以上方終點為例，下方終點與其結果對稱)

抵達終點所需時間大致上有隨著通道傾角增大而更長的趨勢。但大腸桿菌在通道傾角小(15°以下)時，迷途現象，亦即單次運動時在非終點通道徘徊導致平均步數增加的情況，會相對明顯。此現象使抵達時間最小值落在約 15°，而非理論上單次運動時間最短的 1°。去除發生迷途現象的資料後，通道傾角便與抵達終點所需時間呈遞增的指數型相關，其中關係式中的特徵常數可能與其他變因有關。

二、通道寬度後大腸桿菌抵達終點所需時間

隨著通道寬度增大，抵達終點所需時間更長，且兩者呈遞增的指數型相關，其中關係式中的特徵常數可能與其他變因有關。此外，通道寬度越大時，抵達終點所

需時間的增加速度趨緩，最終有收斂於某值之趨勢。推測其原因為大腸桿菌越來越趨近於無障礙空間中的活動模式。

三、改變濃度梯度後大腸桿菌抵達終點所需時間

隨著濃度梯度增大，抵達終點所需時間更短，且兩者呈遞減的指數型相關，時間的函數為兩個指數函數之和。其中關係式中的特徵常數可能與其他變因有關。此外，濃度梯度越大時，時間的減少速度趨緩，最終有收斂於某值之趨勢。推測其原因為 Tumble 的機率會因為大腸桿菌的運動模式而隨著濃度梯度的升高逐漸降低，濃度梯度到一定數值後，大腸桿菌會不斷的 Run，幾乎不 Tumble。

四、大腸桿菌的隨機運動和現實擴散作用的類比

大腸桿菌多組同時運動所呈現的圖形藉由本實驗收斂出可控的研究設計,本研究設計出可以擴散的實驗佐證。

捌、未來展望

一、透過分析及更多計算從實際 Y 形通道各個變數出發來推導出大腸桿菌抵達上下終點的比例關係。

二、透過理論分析以及更多數值模擬實驗來得到函數式中:

1. t_0 、 k_W 、 W_0 與 δ 、 φ 的關係。

2. $t_{\delta \rightarrow \infty}$ 、 $k_{0\delta}$ 、 δ_0 、 $k_{1\delta}$ 、 δ_1 與 W 、 φ 的關係。

3. t_0 、 k_φ 、 φ_0 與 W 、 δ 的關係。

三、分析模型解釋為何關於濃度梯度的函數為兩個指數函數合成而來

四、計算 W 、 δ 、 φ 對 Tumble 頻率的影響。

五、迷途

1.計算將「迷途」以不同標準定義時，對於函數的誤差帶來的影響，

例如迷途定義改為在非終點方向的另外一個通道走 20 步以上。

2.在不同通道仰角、寬度、濃度梯度下「迷途」的機率。

3.計算迷途在不同環境設定下所帶來的實驗數據統計上的確切偏差。

六、將大腸桿菌的運動環境改的更複雜，例如在迷宮，或是模擬人類腸道中運動。

七、將大腸桿菌之間的生物性溝通、碰撞、營養物質和通道壁造成的黏滯力等因素納入考量。

八、找到能類比有濃度梯度模擬之現實擴散實驗並加以分析

1.將管道直立的情況下，溶劑可能會因為密度差受到重力影響，進而與有濃度梯度的模擬類似。

2.找到程式中不同濃度梯度所對應的密度差。

玖、參考資料

1. 賴靜瑤(2016.07.05)--跳著水中圓舞曲的細菌 科學 online 2022 年 11 月 22 日取自：

<https://highscope.ch.ntu.edu.tw/wordpress/?p=73048>

2. 郭家宏(2014.12.29)--雷諾數 科學 online 2022 年 11 月 22 日取自：

<https://highscope.ch.ntu.edu.tw/wordpress/?p=59422>

3. 姜禮帆(2014)--細菌鞭毛集體旋轉的時空結構分析 2022 年 11 月 22 日取自

<https://ir.nctu.edu.tw/bitstream/11536/76238/1/272201.pdf>

4. 啾啾鞋(2020 年 9 月 9 日)--你走得出這道迷宮嗎？這群單細胞生物可以！2022 年 11

月 22 日取自：<https://www.youtube.com/watch?v=p9kMRWykf2U>

5. 吳東諺、劉昱佑(無日期)--以程式模擬限制空間中大腸桿菌之化學趨向性 2022 年

11 月 22 日取自：[https://twsf.ntsec.gov.tw/activity/race-1/61/pdf/NPHSF2021-](https://twsf.ntsec.gov.tw/activity/race-1/61/pdf/NPHSF2021-051801.pdf?0.8471393475774676)

[051801.pdf?0.8471393475774676](https://twsf.ntsec.gov.tw/activity/race-1/61/pdf/NPHSF2021-051801.pdf?0.8471393475774676)

6. 什麼是「蒙地卡羅方法」？它是一種數值方法，利用亂數取樣 (random sampling)

模擬來解決數學問題(無日期) 2022 年 11 月 22 日取自：

<http://www.ablmc.edu.hk/~scy/cprogram/Monte-Carlo.pdf>

7. Howard C. Berg(2004). E.coli in Motion. Retrieved November 22,2022

【評語】 051807

本作品以數值模擬探討大腸桿菌在自行設計之有濃度梯度的 Y 形通道內的運動，作品以模擬為主，並有少數實驗並比較擴散結果。本實驗創造出一個非線性的環境，模擬大腸桿菌在非直線通道中的運動行為。探討的問題為不同幾何情況下 random walk 的情形。這是一個老問題，模擬與實際實驗有不合的情形顯示模擬模型並不符合，報告中應該做較深入討論或比對，模擬與實驗環境不匹配之設計內涵。

作品海報



摘要



在自然界中，大腸桿菌會判斷周圍營養物質的多寡並隨機旋轉，最終大致朝向營養物質濃度較高的地方移動。本實驗根據大腸桿菌在現實中會有的運動情形設計之演算法，以數值模擬其在自行設計之有濃度梯度的Y形通道內的運動情形。

透過改變Y形通道中的通道寬度、濃度梯度及通道傾斜角等三個變數，進行程式模擬後，觀察這三個變數對大腸桿菌行為的影響，並將數據擬合成函數，輔以直觀分析後，分析函數中各個特徵常數及函數本身代表的物理意義，以及在我們意料之外的特殊發現。



研究動機



從往年科展認識到有些科學家正在進行變形蟲走迷宮的實驗，覺得十分新奇，也好奇其真實性，便搜集了些相關資料。以前幾屆的科展作品為例，該組做的是關於大腸桿菌對於營養物質濃度梯度的化學趨向性研究，成功得到十分漂亮的結論，但該科展研究僅討論一維直線通道。

於本次的實驗我們創造出一個非直線的環境，以程式模擬大腸桿菌在迷宮中的運動行為。但實際狀況比預想的要複雜許多，最後決定先收斂成較為簡易的Y形通道，利用兩條分支，觀察大腸桿菌在不同條件之Y型通道中的運動行為。



研究過程



一、文獻探討

(一)大腸桿菌的運動行為



大腸桿菌形似一條圓柱上下各接半顆球殼，尾端具有數條鞭毛，體長約 3~5 μm 。
 當所有的鞭毛逆時針旋轉 → 大腸桿菌會往前移動(直線移動；Run)；
 只要有鞭毛以順時針轉動 → 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。
 一秒之內布朗運動所累積的效應會使大腸桿菌的運動方向隨機旋轉(至多30°)。
 若運動過程碰到固態障礙，有傾向沿著障礙運動的特性。

(二)化學趨向性

大腸桿菌會根據周圍環境的反饋決定鞭毛如何旋轉。表面有化學受器能接收周圍的營養分子，比較當下接收到的營養分子數量與前幾秒的平均值。

如果環境的營養物質濃度比上一刻好
 就會減少進行隨機旋轉(Tumble)的機率
 並增加直線前進(Run)的平均時間

二、實驗設計

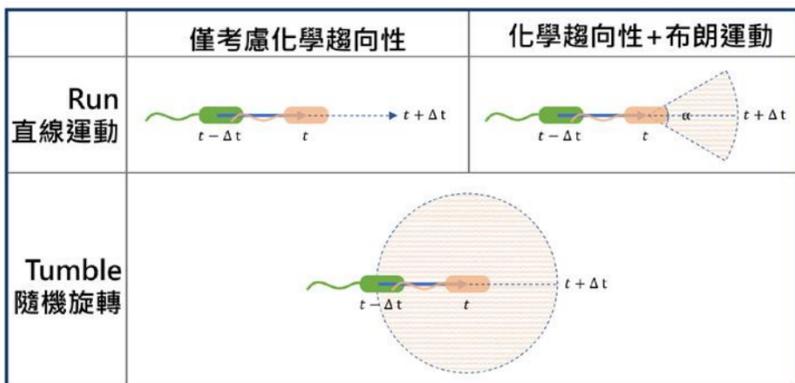
(一)大腸桿菌運動的演算法

我們設定大腸桿菌每經過一秒就會進行一次Run或Tumble並移動 length=1 unit，並使用蒙地卡羅法(隨機亂數)構造演算法。綜合以上文獻探討後總結出以下模型，其中濃度對位置的關係: $C(x) = \delta \cdot x$

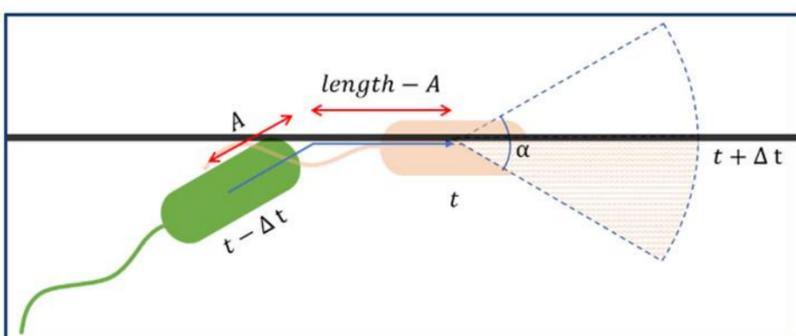
$$\Delta C = C(x(t)) - C(x(t - \Delta t)) = \delta \cdot (x(t) - x(t - \Delta t))$$

 if $\Delta C > \text{random}(-1,1) \Rightarrow \text{run}$ (θ 改變為 $\theta + \alpha$, α 為介於 $-\frac{\pi}{6}$ 和 $\frac{\pi}{6}$ 之間的隨機亂數)
 if $\Delta C \leq \text{random}(-1,1) \Rightarrow \text{tumble}$ (θ 改變為 0 到 2π 間的隨機亂數)

大腸桿菌的運動演算法模型

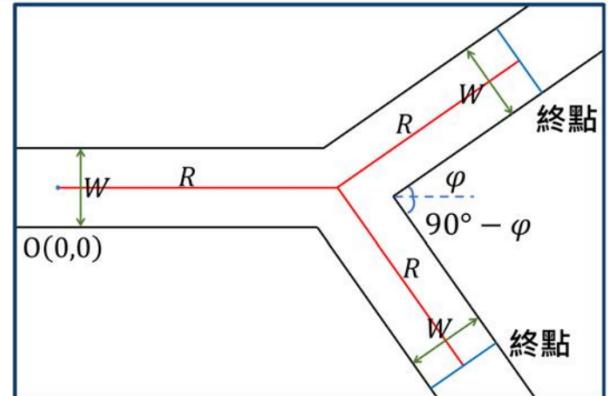


大腸桿菌的運動演算法示意圖



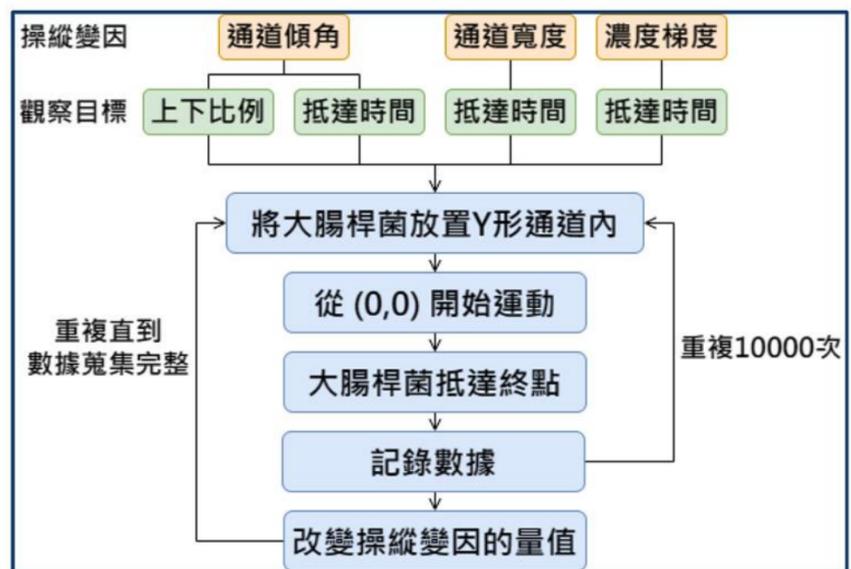
大腸桿菌碰到牆壁後行為的示意圖

(二)實驗系統



Y型通道

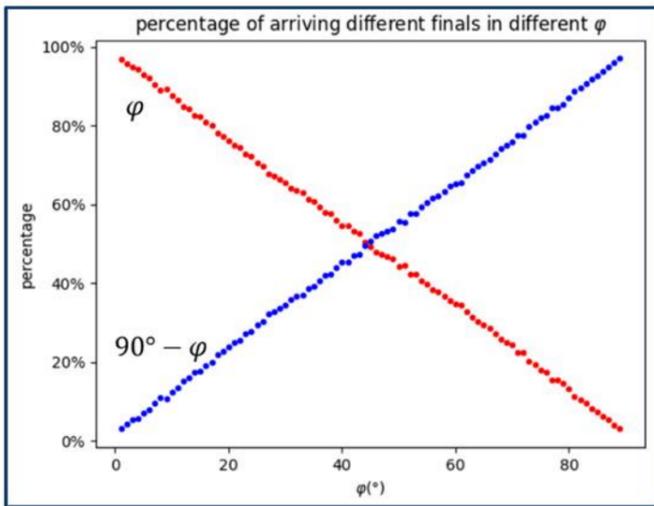
三、實驗變因與流程



實驗流程圖

一、改變通道傾角

(一) 抵達上下通道的比例



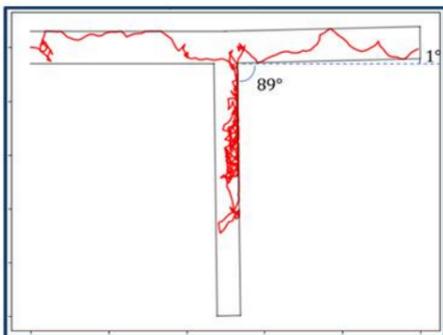
大腸桿菌在不同通道傾角下到不同終點的比例

上通道幾乎水平($\varphi \approx 0^\circ$)抵達上方終點的機率幾乎是100%，上通道幾乎垂直時($\varphi \approx 90^\circ$)抵達上方終點的機率會極低($\approx 0\%$)。隨著角度增大，抵達上終點的比例會成直線逐漸下降。

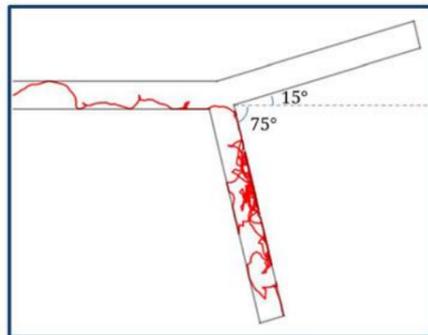
(三) 迷途

大腸桿菌在通道傾角越小的通道內平均時間理應越短，但實際數據圖表示大腸桿菌運動時間的最小值並非出現在角度最小的時候，而是接近15°的地方。我們觀察多組大腸桿菌在通道傾角為1°、15°及30°時的運動軌跡，發現這和一個特殊的現象有關，我們將其稱為「迷途」。

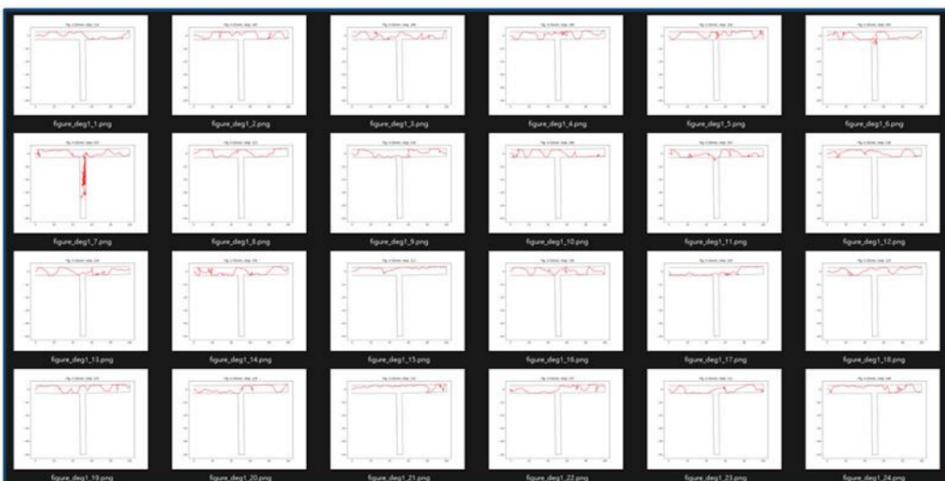
進入非最終抵達終點之通道中的步數超過30步即為「迷途」。一旦大腸桿菌發生了迷途，該次運動的步數會大幅增加。下通道造成的大步數原應記錄在下方通道，但其抵達上方終點因而將大步數記錄在上方通道，導致上方通道的平均時間增加。



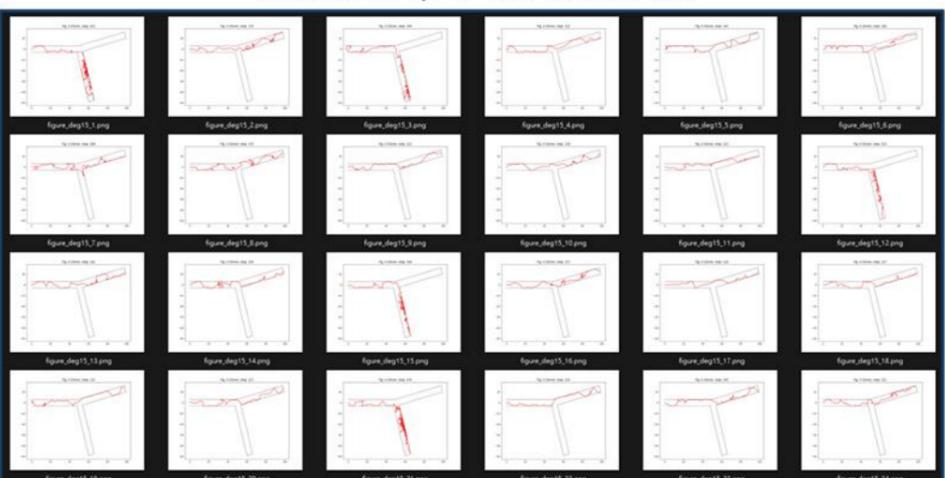
大腸桿菌運動軌跡(1)
($\varphi \approx 1^\circ$, 有迷途現象)



大腸桿菌運動軌跡(2)
($\varphi \approx 15^\circ$, 無迷途現象)

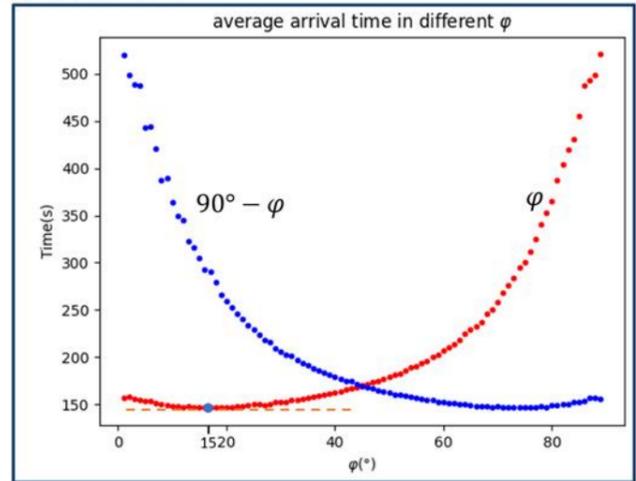


大腸桿菌在 $\varphi \approx 1^\circ$ 的24組運動軌跡

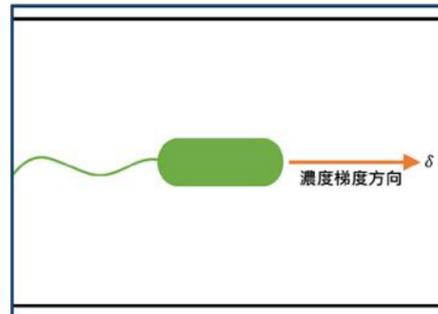


大腸桿菌在 $\varphi \approx 15^\circ$ 的24組運動軌跡

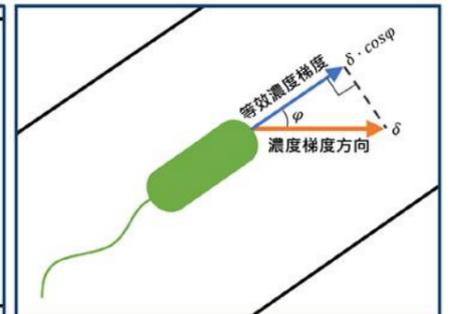
(二) 抵達終點所需時間



大腸桿菌在不同通道傾角下到不同終點的平均時間



大腸桿菌在水平通道內感測到的濃度梯度

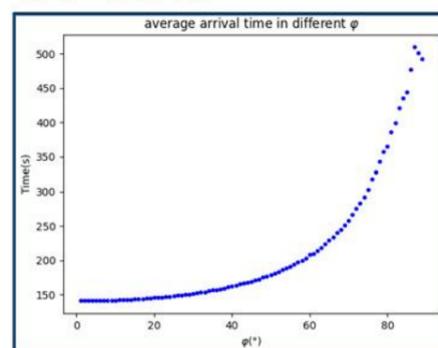


大腸桿菌在傾斜通道內感測到的濃度梯度

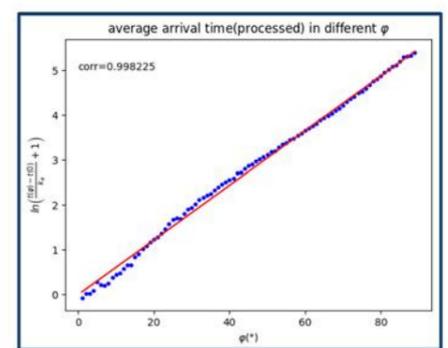
濃度變化越大，大腸桿菌越容易Run，越容易朝向終點前進。當 φ 角越大時，等效濃度梯度 $\delta \cdot \cos \varphi$ 越小，越容易選擇Tumble，也就更不容易往終點前進。

通道傾角增加
抵達上方終點所需之時間也會增加。

(四) 函數圖形



不同通道傾角到上終點的平均時間(去除迷途數據)



$\ln \left(\frac{t(\varphi) - t_0}{k_\varphi} + 1 \right)$ 對 φ 之關係圖

$$t(\varphi) = t_0 + k_\varphi \left(e^{\frac{\varphi}{\varphi_0}} - 1 \right) \cong \begin{cases} t_0 + \frac{k_\varphi}{\varphi_0} \cdot \varphi & , \quad \varphi \ll \varphi_0 \\ t_0 + k_\varphi \cdot e^{\frac{\varphi}{\varphi_0}} & , \quad \varphi \gg \varphi_0 \end{cases}$$

$t_0 \approx 141.1 (s)$ 、 $k_\varphi \approx 1.9 (s)$ 、 $\varphi_0 \approx 16.7 (^\circ)$ 。

φ_0 為特徵角度； k_φ 為特徵時間；

t_0 為通道幾乎水平 ($\varphi = 0$) 時，抵達終點所需的平均時間。

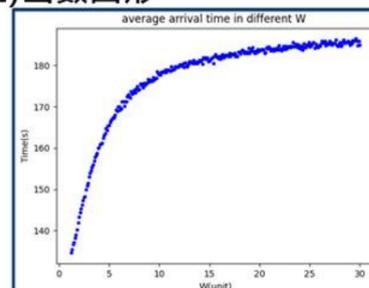
二、改變通道寬度

(一) 抵達終點所需時間

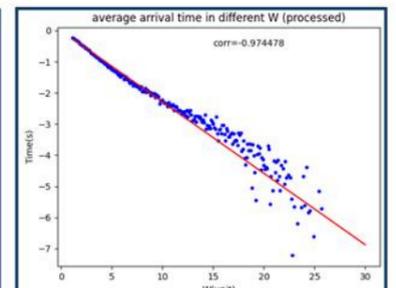
通道寬度較窄時，大腸桿菌更容易撞到牆壁，也就更容易順著通道往終點前進。

通道越窄時抵達時間應越短。

(二) 函數圖形



不同通道寬度到上終點的平均時間



$\ln \left(1 - \frac{t(W) - t_0}{k_W} \right)$ 對 W 的關係圖

$$t(W) = t_0 + k_W \left(1 - e^{-\frac{W}{W_0}} \right) \cong \begin{cases} t_0 + \frac{k_W}{W_0} \cdot W & , \quad W \ll W_0 \\ t_0 + k_W & , \quad W \gg W_0 \end{cases}$$



$t_0 \cong 121.1(s)$ 、 $k_w \cong 63.5(s)$ 、 $W_0 \cong 4.7(unit)$ 。

W_0 為一特徵長度、 k_w 為一特徵時間、 t_0 為通道寬度接近無限窄時抵達終點所需的平均時間。 W 很大時，函數會收斂，大腸桿菌幾乎是在無障礙空間中運動。

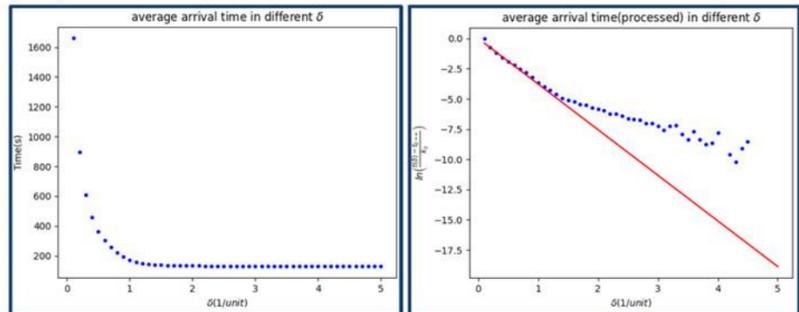
三、改變濃度梯度

(一)抵達終點所需時間

濃度梯度越高時，濃度變化越大，Tumble的機率也越低，更傾向直線運動。

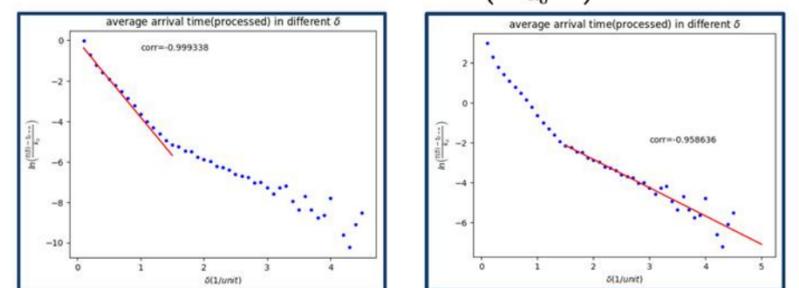
濃度梯度越大時抵達時間應越短。

(二)函數圖形



不同濃度梯度到上終點的平均時間

$\ln\left(\frac{t(\delta)-t_{\delta \rightarrow \infty}}{k_{\delta}}\right)$ 對 δ 的關係圖



$$t(\delta) = t_{\delta \rightarrow \infty} + k_{\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_0}}$$

$\delta \leq 1.5 (1/unit)$ 、 $k_{0\delta} \cong 1582.5(s)$ 、 $\delta_0 \cong 0.26 (1/unit)$ ；

$\delta > 1.5 (1/unit)$ 、 $k_{1\delta} \cong 78.8(s)$ 、 $\delta_1 \cong 0.70 (1/unit)$ 。

$$t(\delta) = t_{\delta \rightarrow \infty} + k_{0\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_0}} + k_{1\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_1}}$$

其中，因為 $k_{0\delta} = 1582.5(s) \gg k_{1\delta} = 78.8(s)$

當 δ 比較小時，

$$k_{0\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_0}} \gg k_{1\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_1}}, t(\delta) \cong t_{\delta \rightarrow \infty} + k_{0\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_0}}；$$

反之當 δ 很大時，

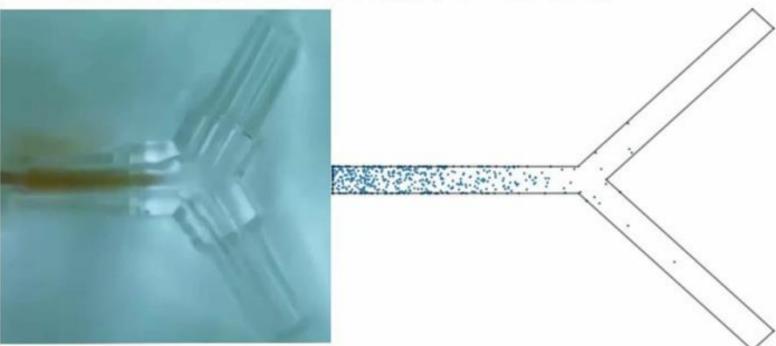
$$k_{0\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_0}} \cong 0, t(\delta) \cong t_{\delta \rightarrow \infty} + k_{1\delta} \cdot e^{-\frac{\delta}{\delta_1}}。$$

其中 δ_0 、 δ_1 為特徵角度； $k_{0\delta}$ 、 $k_{1\delta}$ 為特徵時間； $t_{\delta \rightarrow \infty}$ 為濃度梯度無窮大時所需要的時間。

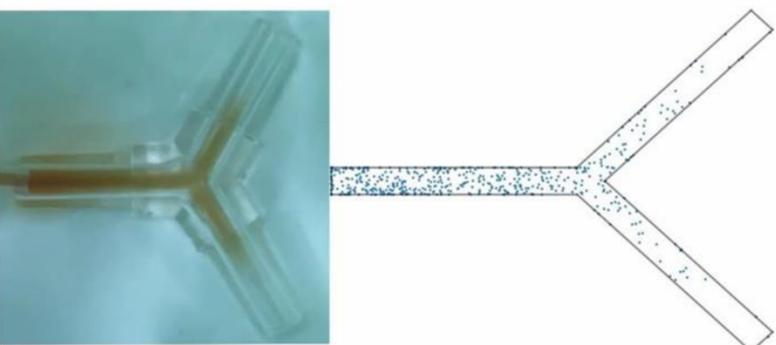
四、大腸桿菌隨機 vs 運動現實中擴散

令其最終擴散完成的時間為 T

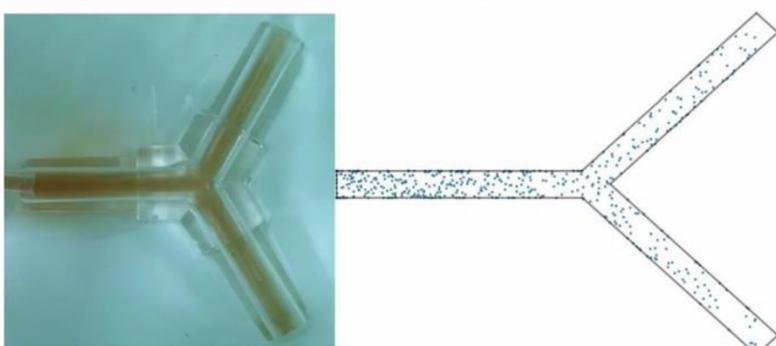
$t=0$ [醬油及大腸桿菌皆未擴散出直線通道]



$t=0.5T$ [醬油及大腸桿菌剛擴散經過分岔路口]



$t=T$ [醬油及大腸桿菌皆完成擴散]



結論

本研究探討Y形通道中，不同變因對大腸桿菌運動的影響。

一、改變通道傾角

(一)抵達上下終點之比例

上通道幾乎水平($\varphi \cong 0^\circ$)幾乎全數抵達上方終點，

上通道幾乎垂直時($\varphi \cong 90^\circ$)抵達上方終點的機率會極低。

隨著角度增大，抵達上終點的比例會成直線逐漸下降。

(二)抵達終點所需時間(以上方終點為例說明)

抵達終點所需時間大致隨著通道傾角增大而更長。

但大腸桿菌在通道傾角小(15° 以下)時，迷途現象會相對明顯。

此現象使抵達時間最小值落在約 15° ，而非理論上單次運動時間最短的 1° 。

去除迷途現象的資料後，通道傾角便與抵達終點所需時間呈遞增的指數型相關。

二、改變通道寬度後抵達終點所需時間

通道寬度越大，抵達終點所需時間越長，且兩者

呈遞增的指數型相關。通道寬度很大時，函數會收斂，

因為大腸桿菌越來越趨近於無障礙空間中的活動模式。

三、改變濃度梯度後抵達終點所需時間

濃度梯度越大，抵達終點所需時間越短，且兩者呈

遞減的指數型相關，時間的函數為兩個指數函數之和。

濃度梯度越大時，時間的減少速度趨緩，最終有收斂於

某值之趨勢。因為Tumble的機率會隨著濃度梯度的升

高逐漸降低，濃度梯度到一定數值後，大腸桿菌會不斷

的Run，幾乎不Tumble。

四、大腸桿菌的模擬與現實擴散的類比

大腸桿菌多組同時運動所呈現的圖形藉由擴散實驗收

斂出可控的研究設計，設計出可以參照之擴散作用佐證。

未來展望



一、透過分析及更多計算從實際Y形通道各個變數出發來推導出大腸桿菌抵達上下終點的比例關係。

二、透過理論分析以及更多數值模擬實驗來得到函數式中：

1. t_0 、 k_w 、 W_0 與 δ 、 φ 的關係。
2. $t_{\delta \rightarrow \infty}$ 、 $k_{0\delta}$ 、 δ_0 、 $k_{1\delta}$ 、 δ_1 與 W 、 φ 的關係。
3. t_0 、 k_φ 、 φ_0 與 W 、 δ 的關係。

三、分析模型解釋為何濃度梯度對時間的函數為兩個指數合成而來

四、計算 W 、 δ 、 φ 對Tumble頻率的影響。

五、分析以下關於迷途的因素

1. 計算將「迷途」以不同標準定義時，對於函數的誤差帶來的影響，例如迷途定義改為在非終點方向的另外一個通道走20步以上。
2. 在不同通道仰角、寬度、濃度梯度下「迷途」的機率。
3. 計算迷途在不同環境設定下帶來的實驗數據統計的確切偏差。

六、將大腸桿菌的運動環境改的更複雜，例如在迷宮，或是模擬人類腸道中運動。

參考資料



1. 賴靜瑤(2016.07.05)--跳著水中舞的細菌 科學Online 2022年11月22日取自：
<https://highscope.ch.ntu.edu.tw/wordpress/?p=73048>
2. 郭家宏(2014.12.29)--雷諾數 科學Online 2022年11月22日取自：
<https://highscope.ch.ntu.edu.tw/wordpress/?p=59422>
3. 姜禮帆(2014)--細菌鞭毛集體旋轉的時空結構分析 2022年11月22日取自
<https://ir.nctu.edu.tw/bitstream/11536/76238/1/272201.pdf>
4. 啾啾鞋(2020年9月9日)--你走得這道迷宮嗎? 這群單細胞生物可以! 2022年11月22日取自：
<https://www.youtube.com/watch?v=p9kMRWykf2U>
5. 吳東諺、劉昱佑(無日期)--以程式模擬限制空間中大腸桿菌之化學趨向性 2022年11月22日取自：
<https://twsf.ntsec.gov.tw/activity/race-1/61/pdf/NPHSF2021-051801.pdf?0.8471393475774676>
6. 什麼是「蒙地卡羅方法」? 它是一種數值方法，利用亂數取樣 (random sampling) 模擬來解決數學問題(無日期) 2022年11月22日取自：
<http://www.ablmc.edu.hk/~scy/cprogram/Monte-Carlo.pdf>
7. Howard C. Berg(2004). E.coli in Motion. Retrieved November 22,2022