

特集 数理情報**研究ノート****なぜ細胞性粘菌の動きは微分方程式で表されるのか**

矢作由美*

細胞性粘菌は、周囲に餌があるときにはアメーバ状の形をして分裂を繰り返す。餌がなくなり飢餓状態に陥ると、ナメクジのような集合体となる。Keller-Segel系と呼ばれる偏微分方程式系が、その集合体形成の様子を記述する。ここでは、生物モデルとしてのKeller-Segel系を確率論的に再考し、細胞性粘菌を構成するおよそ10万個とも言われる細胞一つ一つの動きを、確率的点の動きとして表現してみたい。

キーワード：細胞性粘菌，Keller-Segel系，確率論

**Why the Motion of the Cellular Slime Molds
Can be Expressed by PDEs ?**

Yumi YAHAGI*

The cellular slime molds perform the cell division when there exist full feed around them. In this situation, they keep the form as ameba. After they eat whole of feed in their surrounding, they fall into starvation. Then, they are gathering and take a form like a slug (the hunger state). The Keller Segel system is the biological model which expresses the movement until the cellular slime molds fall in the hunger state and form an aggregate. Here, we reconsider the Keller-Segel system as a biological model, and express the motion of the cells from a probabilistic point of view.

Keywords: The cellular slime molds, Keller-Segel system, probability theory

*東京情報大学 総合情報学部
Faculty of Informatics, Tokyo University of Information Sciences

2017年5月15日受付
2017年7月14日受理

1 はじめに

細胞性粘菌 [注 1], 特に *Dictyostelium discoideum* (和名: キイロタマホコリカビ [注 2]) はその構造が単純であること, また培養が容易であることから, 近年遺伝子研究に用いられる生物として注目されている [注 3]. 一方で, 細胞性粘菌は周囲に餌があるときには単細胞アメーバの状態で分裂を繰り返すが, 餌がなくなり飢餓状態に陥るとナメクジのような集合体を形成する. このような特徴をもつ細胞性粘菌の動きは, 微分方程式で表されるのであろうか?

実は, その集合体形成現象を記述する生物モデルが 1970 年代に Keller, Segel (1970) [3] によって提唱され, 現在は Keller-Segel 系として幅広く数学者によって研究がなされている.

本稿では, 第 2 章で細胞性粘菌についての簡単な説明をし, 第 3 章で生物モデルとしての Keller-Segel 系を紹介する. しかしながら, 細胞性粘菌はおよそ 10 万個とも言われる個々の細胞が塊をなすことで構成されているのに対して, Keller-Segel 系が表すのは細胞の塊の動きであり, 個々の細胞の動きを記述することはできない. そこで第 4 章以降では, 確率論的あるいは統計学的観点から Keller-Segel 系の再考を試みる. 第 4 章では物体のランダムな動きを記述するブラウン運動について説明し, 最後に, 第 5 章で著者の最近の結果を紹介し, 細胞性粘菌を構成する個々の細胞の動きを, 確率的点の動きとして表現してみる.

2 細胞性粘菌

2.1 細胞性粘菌とは

細胞性粘菌は主として森林の土壌表層に生育する生物である. 形態上の特徴は, 孢子が集まって球形の塊となった 孢子塊が 柄 によって持ち上げられた 子実体 を形成することである. 子実体の全長はおよそ 1~5 mm である.

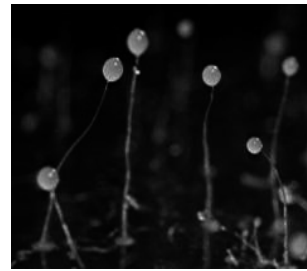


図 1. キイロタマホコリカビの子実体 [6]

2.2 細胞性粘菌のライフサイクル

細胞性粘菌のライフサイクルについて, 簡単にみてみよう. 細胞性粘菌は, 最終的には前述の子実体と呼ばれる植物のような構造を形作る. 子実体から放出された孢子は発芽して, アメーバの状態で餌を食べ分裂して増えていくが, 周囲のバクテリアなどのえさを食べつくして飢餓状態に陥ると, 細胞はナメクジのような細胞体を形成する. そのときにサイクリック AMP という化学物質を分泌する. この化学物質に誘引され細胞は走化性 [注 4] を有して, ナメクジのような集合体を形成する. そして光や熱のある方へと移動し, 成長して子実体を形成する. 尚, このライフサイクルに費やす時間は, およそ 24 時間である.



図 2 細胞性粘菌のライフサイクル [7]

3 細胞性粘菌と Keller-Segel 系

3.1 Keller-Segel 系

飢餓状態に陥った細胞性粘菌が集合体を形成する様子を記述するのが, Keller-Segel 系と呼ばれる偏微分方程式系である. では具体的にはどのような微分方程式であろうか. より詳しくは Bellomo et al. (2015) [1] や, Hillen, Painter (2009) [2] によって分類・記載されている. ここでは最もシンプルで標準型とされ, 盛んに研究がなされている以下の Keller-Segel 系 (KS) をみる.

$$(KS) \left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u - a \nabla \cdot (u \nabla v) \\ \qquad \qquad \qquad \text{in } \Omega \times (0, \infty) \cdots (1), \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \Delta v - \gamma v + \alpha u \\ \qquad \qquad \qquad \text{in } \Omega \times (0, \infty) \cdots (2), \\ \frac{\partial u}{\partial \nu} = \frac{\partial v}{\partial \nu} = 0 \\ \qquad \qquad \qquad \text{in } \partial\Omega \times (0, \infty) \cdots (3), \\ u(x, 0) = \bar{u}(x) \geq 0, v(x, 0) = \bar{v}(x) \geq 0 \\ \qquad \qquad \qquad \text{in } \Omega \cdots (4). \end{array} \right.$$

ここで a, α, γ は正の定数であり, $\Omega \subset \mathbf{R}^N$ は滑らかな有界領域である. \bar{u}, \bar{v} は位置 $x = (x_1, x_2, \dots, x_N)$ に依存し, 時刻 t には依存しない関数である. 解 $u = u(x, t)$ と $v = v(x, t)$ はそれぞれ位置 $x = (x_1, x_2, \dots, x_N)$, 時刻 t における細胞性粘菌の細胞密度 (細胞の総個体数), 細胞性粘菌が分泌する化学物質サイクリック AMP の濃度を表す. $\partial\Omega$ は Ω の境界を表す. また, $\frac{\partial}{\partial \nu}$ は $\partial\Omega$ における外向き単位法線ベクトル $\nu(x) = (\nu_1(x), \nu_2(x), \dots, \nu_N(x))$ 方向の微分

$$\frac{\partial f}{\partial \nu}(x) = \sum_{k=1}^N \nu_k(x) \frac{\partial f}{\partial x_k}(x)$$

を表す. (KS) の第 1 式 (1) に現れる記号 $\Delta, \nabla, \nabla \cdot$ はそれぞれ以下で定義される.

$$\Delta u := \sum_{k=1}^N \frac{\partial^2 u}{\partial x_k^2} = \frac{\partial^2 u}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial x_2^2} + \cdots + \frac{\partial^2 u}{\partial x_N^2},$$

$$\nabla u := \left(\frac{\partial u}{\partial x_1}, \frac{\partial u}{\partial x_2}, \dots, \frac{\partial u}{\partial x_N} \right),$$

$$\nabla \cdot (u \nabla v) := \sum_{k=1}^N \frac{\partial}{\partial x_k} \left(u \frac{\partial v}{\partial x_k} \right).$$

3.2 生物モデルとしての Keller-Segel 系

さて, (KS) の生物モデルとしての解釈を与えよう. まず, (KS) の第 1 方程式 (1) 式からみてみよう. (1) 式の右辺第 1 項に着目して第 2 項を無視すると,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \Delta u \quad \text{in } \Omega \times (0, \infty) \quad (5)$$

となり, これは熱伝導方程式である (4.2, 4.3 参照). 熱伝導方程式は拡散方程式とも呼ばれ, 時間の経過に従い, 平滑化作用 [注 5] が働く (図 3). 次に, (1) 式の右辺第 2 項に着目して第 1 項を無視すると,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -a \nabla \cdot (u \nabla v) \quad \text{in } \Omega \times (0, \infty) \quad (6)$$

となり, これは流体力学における Euler の連続の式である. (6) は細胞性粘菌が速度 $a \nabla v$ で動くことを意味し, これにより集中現象 (細胞が集合して, ナメクジのような集合体を形成する現象) が起こりうる (図 4). このように (1) は (5) の表す拡散現象と (6) の表す集中現象を同時に加味した方程式であり, このことが (KS) をもっとも特徴付ける性質である.

同様に, (KS) の第 2 方程式 (2) の右辺第 1 項に着目すると熱伝導方程式

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \Delta v \quad \text{in } \Omega \times (0, \infty)$$

となり, v に関する拡散現象を表す. (2) の右辺第 2 項に着目して他の項を無視すると,

$$\frac{\partial v}{\partial t} = -\gamma v \quad \text{in } \Omega \times (0, \infty) \quad (7)$$

となる. (7) は, 化学物質サイクリック AMP の分解の割合が γ であることを意味する. また, (2) の右辺第 3 項に着目すれば,

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \alpha u \quad \text{in } \Omega \times (0, \infty)$$

となり, これは細胞自身による単位時間あたりの化学物質サイクリック AMP の分泌の割合が α であることを表す.

次に, (KS) の第 3 式 (3) をみてみよう. (3) 式をノイマン境界条件 または確率論的には反射壁条件という. これは Ω の境界 $\partial\Omega$ を通っての細胞や化学物質の出入りがないことを表す.

なお, ノイマン境界条件 (3) により,

$$\int_{\Omega} u(x, t) dx = \int_{\Omega} \bar{u}(x) dx \quad (8)$$

が成り立つ. (8) により, (KS) の解 u は質量保存則を有する. つまり, 細胞性粘菌の総個体数は時間に依存せずに一定である.

最後に, (KS) の第 4 式 (4) を 初期条件 といひ, これは, (KS) の解 u, v の時刻 $t = 0$ での初期状態が それぞれ $\bar{u}(x), \bar{v}(x)$ で与えられていることを意味する.

以上の理由から, (KS) という微分方程式が細胞性粘菌の動きを表すと解釈される [注 6]. これがタイトルで投げかけた問いに対する答えである.

3.3 具体例と数値シミュレーション

ここで, 数値シミュレーションの結果を紹介しよう. 簡単のために, 空間次元を 1 次元 ($N = 1$) とする. このとき, 細胞性粘菌は开区間 Ω (有限の長さの針金) 上を動く.

例 1 (KS) において, $a = 1, \alpha = 2, \gamma = 3$, $\Omega = (0, \pi)$, $u(x, 0) = \bar{u}(x) = 3 - \cos 2x$, $v(x, 0) = \bar{v}(x) = 3$ とする. このとき, 図 3 の数値シミュレーション結果を得る. この場合, 拡散現象が集中現象を勝り, 時間の経過とともに, 細胞の個数が位置によらずに平滑化する様子を表す.

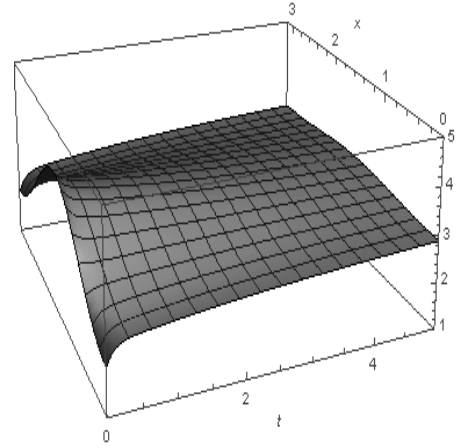


図 3. 例 1 における (KS) の解 $u(x, t)$ の数値シミュレーション (Yahagi (2016) [4])

例 2 (KS) において, $a = \frac{5}{4}, \alpha = 2, \gamma = 3$, $\Omega = (0, \pi)$, $u(x, 0) = \bar{u}(x) = 3 - \cos 2x$, $v(x, 0) = \bar{v}(x) = 3$ とする. このとき, 図 4 の数値シミュレーション結果を得る. この場合, 集中現象が拡散現象を勝り, 時間の経過とともに, 多くの細胞が中央に集まる様子を表す.

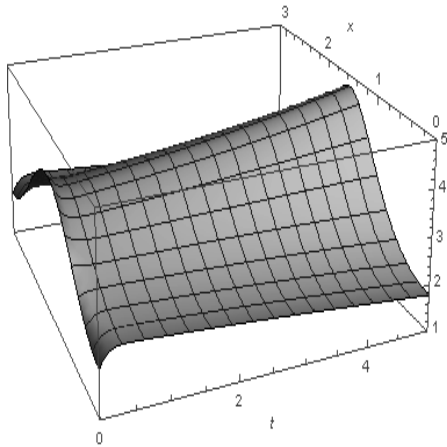


図 4. 例 2 における (KS) の解 $u(x, t)$ の数値シミュレーション (Yahagi (2016) [4])

4 確率過程と微分方程式

4.1 確率とは

確率と言うと、多くの人は「さいころを 1 回投げて 1 の目が出る確率は $\frac{1}{6}$ である」または「硬貨を 1 枚投げて表の出る確率は $\frac{1}{2}$ である」といった例を思い浮かべるのではないだろうか。もちろん、それらは正しいのだけれども、確率には離散型の確率と、本稿で扱う連続型の確率があることに注意してほしい。上の 2 つの例はともに離散型の確率である。さいころの例では、出る目として起こりうるのは、1, 2, 3, 4, 5, 6 の 6 通りである。このとき、 $X = \{1, 2, 3, 4, 5, 6\}$ を確率変数という。硬貨投げの例では、表が出ることを 0 で表し、裏が出ることを 1 で表すことにすると、確率変数 X は $X = \{0, 1\}$ である。それに対して、例えば、次にあの角を曲がって現れる人の身長（単位は cm）の確率変数はどうなるであろう？このとき、人の身長として起こりうるのは、せいぜい低くても 50cm、高くても 250cm であろうから、 $X = \{\omega; 50 \leq \omega \leq 250\}$ となる。さいころと硬貨投げの例の確率変数が離

散的であるのに対して、身長例の確率変数は連続的である。

4.2 空間 1 次元熱伝導方程式

ここでは、第 3 章でも紹介した熱伝導方程式において、特に空間 1 次元であり、かつ全空間で定義された次の初期値問題を紹介しよう。

例 3 熱伝導方程式の初期値問題

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} & \text{in } \mathbf{R} \times (0, \infty), \\ u(x, 0) = \bar{u}(x) (\geq 0) & \text{in } \mathbf{R}, \end{cases} \quad (9)$$

を考えよう。ここで、解 $u(x, t)$ は位置 x 、時刻 t における物体の温度を表す。この解 $u(x, t)$ は初期状態を表す関数 \bar{u} を用いて、

$$u(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} E(x - y, t) \bar{u}(y) dy \quad (10)$$

で与えられる。ただし、 $E(x, t)$ は基本解と呼ばれ、

$$E(x, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi t}} e^{-\frac{x^2}{2t}}$$

である。また、形式計算ではあるが、

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi t}} e^{-\frac{(x-y)^2}{2t}} \bar{u}(y) dy = 0$$

となり、時間が十分に経過すれば、物体の温度 u は位置 x によらずに 0 となることが従う [注 7]。これにより、解 u の平滑化作用が確認される。

4.3 確率過程とブラウン運動

水面に浮かぶ花粉の粒子が非常に不規則な運動をすることがイギリスの植物学者 R. Brown によって観察され、不規則な運動はブラウン運動と呼ばれるようになった。そして 1900 年代初頭に A. Einstein によって確率論の立場から、ブラウン運動の単純化されたモデルとして熱伝導

方程式が導かれた。短的に言うと、無限個の粒子 1 つ 1 つの確率的運動を表すものがブラウン運動（過程）であり、その（統計力学的）平均を表すものが熱伝導方程式（拡散方程式）である。そのことをみてみよう。

硬貨を 1 回投げて、表が出れば 1 を加え、裏が出れば 1 を引くこととする。その操作を 1 秒に 1 回ずつ繰り返す。 n 秒後の値を X_n で表すと、これは 1 つの確率過程と呼ばれるものとなる。確率過程とは、時間が進むことに従い、確率的に値や大きさ、位置、形が変化するものである。

1 枚の硬貨を何回も投げるとき、 k 回目に表が出たら $a_k = 1$ 、裏が出たら $a_k = -1$ として数列 $\{a_n\}$ を定める。すると、はじめの値を x とすれば

$$X_n = \sum_{k=1}^n a_k + x$$

となる。このときの n は自然数であるので、 X_n は離散型の確率過程である。

$$B_n(x, t) = \frac{X_{[nt]}}{\sqrt{n}} + x$$

とすると（記号 $[a]$ はガウス記号、つまり、 a を超えない最大の整数を表す）、

$$B(x, t) = \lim_{n \rightarrow \infty} B_n(x, t)$$

は（1次元）標準ブラウン運動過程 [注 8]

となる。標準ブラウン運動過程 $B(x, t)$ は連続型の確率過程である。 $B(x, t)$ の確率密度関数 $\mu_B(x, t)$ は

$$\mu_B(x, t) = E(x, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi t}} e^{-\frac{x^2}{2t}}$$

で与えられ、（1次元）熱伝導方程式

$$\frac{\partial \mu}{\partial t} = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \mu}{\partial x^2}$$

の解である。また、初期値問題 (9) の解 (10) は、時刻 0 において位置 x を通る標準ブラウン運動 $B(x, t)$ の平均として表現される。すなわち

$$u(x, t) = E[\bar{u}(B(x, t)) | B(x, 0) = x] \quad (11)$$

が成り立つ。ここで、 E は期待値を表す。

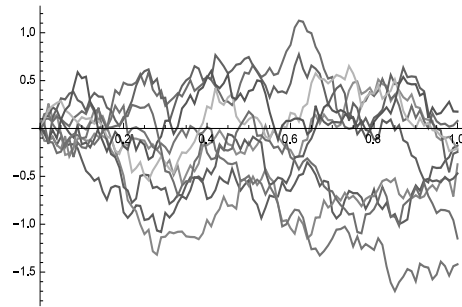


図 5 標準ブラウン運動過程 $\{B(x, t) \mid B(x, 0) = 0\}$ の数値シミュレーション（著者作成）

4.4 確率微分方程式

第 5 章で Keller-Segel 系の解に付随した確率微分方程式を定義するが、ここでは、ごくシンプルな人口モデルを例にして、常微分方程式に付随した確率微分方程式を説明しておこう。

例 4 時刻 t における人口密度 $u(t)$ がロジスティック方程式

$$\frac{du}{dt} = au(1 - u)$$

で与えられているとする。ただし、 a は正の定数で、出生率を表す。

ここで、出生率が偶然の揺らぎから影響をうけるとき、出生率は ホワイトノイズ $\zeta(t)$ [注 9] とその強さを表す正数 σ によって、 $a + \sigma\zeta(t)$ と表されるならば、

$$\frac{du}{dt} = (a + \sigma\zeta)u(1 - u),$$

つまり、確率微分方程式によって、

$$du = au(1 - u)dt + \sigma u(1 - u)dB$$

と表される（ここで B は標準ブラウン運動を表す）。

5 Keller-Segel 系と確率過程

第 3 章で, Keller-Segel 系 (KS) の生物モデルとしての解釈を紹介した. しかし, (KS) が表すのは, 細胞塊としての細胞性粘菌の動きである. 本章では, 細胞塊を構成する個々の細胞の動きについて考えよう. 簡単のために空間次元を 1 次元とし, $\Omega \times (0, T)$ 上の (KS) の解を (u, v) とおく. そして, 確率過程 $X(s), Y(s)$ をそれぞれ以下の確率微分方程式の解とする.

$$\begin{cases} dX(s) = -a \frac{\partial v}{\partial x}(X(s), s) \chi_{\Omega}(X(s)) ds \\ \quad + \sqrt{2} \chi_{\Omega}(X(s)) dB + d\phi_1(s), \\ X(t) = x. \end{cases} \quad (12)$$

$$\begin{cases} dY(s) = \sqrt{2} \chi_{\Omega}(Y(s)) dB + d\phi_2(s), \\ Y(t) = x. \end{cases} \quad (13)$$

ここで $\chi_{\Omega}(\cdot)$ は指示関数, つまり

$$\chi_{\Omega}(z) = \begin{cases} 1 & (z \in \Omega) \\ 0 & (z \notin \Omega), \end{cases}$$

であり, B はブラウン運動過程, $\phi_1(s), \phi_2(s)$ はそれぞれ確率過程 $\{X(s)\}, \{Y(s)\}$ が境界 $\partial\Omega$ で反射境界となる局所時間である. このとき, 次の等式が成り立つ (Yahagi (2015) [5]).

$$\begin{aligned} u(x, t) \\ = E [\bar{u}(X(0)) e^{-\int_0^t a \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}(X(\tau), \tau) d\tau} | X(t) = x], \end{aligned} \quad (14)$$

$$\begin{aligned} v(x, t) &= E [\bar{v}(Y(0)) e^{-\gamma t} | Y(t) = x] \\ &+ E [\int_0^t \alpha u(Y(s), s) e^{-\gamma(t-s)} ds | Y(t) = x]. \end{aligned} \quad (15)$$

ここで, E は期待値を表す. 式 (14), (15) は Keller-Segel 系の解 u, v が u, v と初期値関数 \bar{u}, \bar{v} および, 確率過程 $X(t), Y(t)$ たちを用いた式の期待値で表されることを意味する. 言い換えると単に (KS) の解である u, v ではあるが, それぞれ確率過程

$$\bar{u}(X(0)) e^{-\int_0^t a \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \bar{v}_{xx}(X(\tau), \tau) d\tau},$$

$$\bar{v}(Y(0)) e^{-\gamma t} + \int_0^t \alpha u(Y(s), s) e^{-\gamma(t-s)} ds$$

の平均で表現されるのである.

上で与えた確率微分方程式 (12), (13) について考察してみよう. 第 3 章で紹介したように, 細胞性粘菌は速度 $a \nabla v$, つまり $a \frac{\partial v}{\partial x}$ で動くわけであるので, (12) の右辺第 1 項は自然である. 右辺第 2 項はランダムな動きを表すブラウン運動過程を加えた項であり, 右辺第 3 項は, 境界の外部と内部が遮断されているノイマン境界条件より導かれる. また, (13) は確率過程 $Y(s)$ がブラウン運動過程と同様の動きをすることを意味する. 一方で, (12) は (KS) の解 v の微分を用いて定義されているため, (KS) と切り離して扱うことはできない.

6 おわりに

6.1 モジホコリカビとイグ・ノーベル賞

粘菌といえば, 真正粘菌 [注 10] モジホコリカビを思い浮かべる人も少なからずいるであろう. 2008 年と 2010 年に中垣俊之教授 (北海道大学) らのグループがこのモジホコリカビ用いた研究によりイグ・ノーベル賞 [注 11] を受賞した.

2008 年の認知科学賞を受賞した研究テーマは「単細胞生物の真正粘菌にパズルを解く能力についての発見」で, 迷路の出発点と終点の 2 か所に餌をおいたところ, 粘菌は体の形を変え, 最短経路を選んだというものである.

2010 年の交通計画賞を受賞した研究テーマは「粘菌を使つての最適な鉄道網の構築」である. 例えば関東地方の形をした寒天培地で, 主な駅や人口の多い町に餌を置いておくと, 首都圏の鉄道とよく似たネットワークを作ったという. 粘菌とは, すごいものである.

6.2 今後の課題

本稿において, 細胞の塊の動きを表すのが偏微分方程式系であるが, 確率微分方程式を導入

することで、個々の細胞の動きを表しうることをみてきた。今後の研究課題は、真に個々の細胞の動きを記述する確率微分方程式を導入し、その動きを考察することである。また、気温の変化や株価の推移など、確率微分方程式の応用性は広い。細胞性粘菌を研究対象にするのみならず、広い意味での数理モデルを研究対象として、偏微分方程式の解を確率論的に考察することで、新たな結果を見出したい。

[注]

[注 1] 博物学者・生物学者である南方熊楠翁が動物と植物の中間的性質についての研究対象としたことで、粘菌という言葉は、一般に広く知られるようになったようである。なお、今年は翁の生誕からちょうど 150 年となる。

[注 2] 細胞性粘菌はカビではない。

[注 3] 例えば、平成 25 年には桑山秀一准教授（筑波大学）らのグループにより、細胞性粘菌における実験結果に基づき、脂肪の蓄積が生命に与える影響についての研究発表がなされている。

[注 4] 化学物質の濃度勾配に反応して、細胞が移動する性質を走化性という。

[注 5] 平らにすること。

[注 6] 本稿における (KS) の場合は、細胞は化学物質サイクリック AMP の濃度勾配にのみ影響を受け、濃度の高さや低さに影響されない。

[注 7] 例えば、熱い飲み物を買っても時間がたてば冷たくなる。

[注 8] 標準ブラウン運動 $B(x, t)$ は連続な加法過程であり、 dB は平均 0, 分散 1 の正規分布に従う。

[注 9] ホワイトノイズ $\zeta(t)$ は（微分可能でない）ブラウン運動を形式的に微分したものであり、 $\zeta(t) dt = dB(t)$ が成り立つ。

[注 10] 細胞性粘菌とは異なるグループの粘菌である。

[注 11] 人々を笑わせ、次に考えさせる研究に贈られる賞のこと。1991 年より開催。日本人の受賞者も多い。

[引用文献]

- [1] Bellomo, N., Bellouquid, A., Tao, Y. and Winkler, M., “Toward a mathematical theory of Keller-Segel models of pattern formation in biological tissues”, Math. Models Methods Appl. Sci., 25, pp.1663- 1763, (2015)
- [2] Hillen, T. and Painter, K.J., “A user’s guide to PDE models for chemotaxis”, J. Math.

Biol., 58, pp.183-217, (2009)

- [3] Keller, E.F and Segel, L.A., “Initiation of Slime Mold Aggregation Viewed as Instability”, J Theor. Biol., 26, pp.399-415, (1970)
- [4] Yahagi, Y., “A probabilistic consideration on one dimensional Keller Segel system”, Neural Parallel Sci. Comput., 24, pp.15-18, (2016)
- [5] Yahagi, Y., “Asymptotic behavior of solutions to the one-dimensional Keller-Segel system with small chemotaxis”, Tokyo J. Math., 40, (to appear).
- [6] 京都大学細胞性粘菌グループ, 細胞性粘菌の子実体, <http://cosmos.bot.kyoto-u.ac.jp/csm/photos-j.html>, (2017.06.19)
- [7] 日本細胞性粘菌学会, 細胞性粘菌とは, <http://dicty.jp/about-dicty1.html>, (2017.06.19)

[参考文献]

1. 漆原秀子, 『細胞性粘菌のサバイバル』, サイエンス社, (2006)
2. 成田清正, 『確率解析への誘い-確率微分方程式の基礎と応用』, 共立出版, (2016)
3. 柳田英二編, 『爆発と凝集（非線形・非平衡現象の数理 3）』, 東京大学出版会, (2006)
4. reaseach map, 北海道大学中垣俊之教授, <http://article.researchmap.jp/tsunagaru/2016/08/> (2017.06.19)