О.М. ВАСИЛЬЄВ, Б.Є. СЕРГУШЕВ

Київський національний університет ім. Тараса Шевченка,
фізичний факультет, кафедра теоретичної фізики
(Вул. Володимирська, 60, Київ 01601; e-mail: alex@vasilev.kiev.ua)

УДК 577.3

ОСОБЛИВОСТІ ХЕМОТАКСИСУ БАКТЕРІЙ У ЦИЛІНДРИЧНІЙ ПОРІ

В статті розглядається процес перерозподілу бактерій в циліндричній порі за наявності атрактанту. Концентрація атрактанту лінійно зменшується вздовж пори. Перерозподіл бактерій відбувається за рахунок дифузії та за рахунок хемотаксису (рух бактерій у напрямку градієнта атрактанту). В статті з'ясовується питання про вплив просторового обмеження на характер розподілу бактерій в системі. За умови, що бокові стінки пори є "відштовхуючими" для бактерій, показано, що наявність просторового обмеження приводить до зміни характеру розподілу бактерій. Зокрема, зі зменшенням радіуса пори ефект від хемотаксису зменшується. Для оцінки неоднорідності розподілу бактерій у системі розраховується функція чутливості хемотаксису (відхилення від одиничного значення відношення середньої концентрації бактерій в певній області до середньої концентрації бактерій по всій системі). Знайдено залежність функції чутливості хематаксису від концентрації атрактанту на границях системи та від її лінійних розмірів.

Ключові слова: хемотаксис, атрактант, бактерія, дифузія, циліндрична пора.

1. Вступ

Важливим напрямком досліджень в сучасній біофізиці є розв'язання проблеми *хемотаксису* [1–5]. Явище хемотаксису пов'язане з тим, що деякі бактерії можуть "відчувати" наявність певної речовини, яка називається *атрактантом*. За наявності в системі атрактанту бактерії перерозподіляються відповідно до градієнта атрактанту. Таким чином, впливаючи на розподіл атрактанту, можна керувати розподілом бактерій. При цьому, крім безпосередньо величини градієнта атрактанту, важливу роль відіграють і інші фактори, такі, наприклад, як загальна концентрація атрактанту та режим підведення бактерій в систему.

Існують різні підходи щодо теоретичного дослідження бактеріального хемотаксису [6–11]. Один із способів полягає у тому, що моделюється поведінка окремих бактерій. Зокрема, на сьогодні достеменно відомо, що алгоритм поведінки бактерій у середовищі з атрактантом такий [6]:

• кожна бактерія рухається рівномірно і прямолінійно протягом певного часу;

• рівномірний рух бактерії закінчується *тамблінгом*: бактерія зупиняється і випадковим чином змінює напрямок свого руху;

• частота тамблінгу пов'язана з кількістю атрактанту, який був зареєстрований рецепторами бактерії протягом її руху. Чим більше було зареєстровано атрактанту, тим менша частота тамблінгу.

Цей алгоритм може бути застосований у тому випадку, якщо система досліджується на рівні моделювання поведінки окремих бактерій з подальшим статистичним усередненням їх траєкторій

© О.М. ВАСИЛЬЄВ, Б.Є. СЕРГУШЕВ, 2019

та просторового розподілу (див., наприклад, [6] і посилання, що містяться там). Хоча такий підхід цілком прийнятний, він має свої недоліки. Зокрема, досить часто необхідно отримати аналітичні вирази для функції розподілу бактерій та для інших характеристик системи. Якщо так, то більш доцільним є підхід, що базується на використанні нелінійних диференціальних рівнянь дифузійного типу. Основи цього підходу закладено в роботах [12–14], і на сьогодні він є загальноприйнятим.

Однак навіть в найбільш простій постановці задача вивчення хемотаксису не є тривіальною. Окремий важливий випадок – хемотаксис бактерій у пористому середовищі [15–18]. З одного боку, дана проблема має безпосереднє відношення до реальних систем, і тому вона є актуальною. А з іншого боку, ми стикаємося із певними складностями математичного характеру. Далі пропонується математична модель, яка дозволяє описати особливості поведінки бактерій в системі, що має геометрію циліндричної пори. Дана робота є продовженням і методологічно базується на серії досліджень [19–21], виконаних для одновимірних та двовимірних систем. На відміну від попередніх робіт, в цьому дослідженні мова буде йти про просторово-обмежену тривимірну систему з геометрією скінченого (вздовж головної осі) циліндра.

2. Математична модель

Отже, ми розглядаємо тривимірну систему з геометрією обмеженого циліндра довжиною L і радіусом R, заповнену бактеріями та атрактантом. Для координати z вздовж осі циліндра покладаємо $0 \le z \le L$, а відстань ρ від осі циліндра до точки в області системи $0 \le \rho \le R$. Ми будемо розглядати граничні умови, які не залежать від азимутального кута, тому він у функціональні залежності входити не буде.

В основі нашого підходу лежить вираз для потоку бактерій $\mathbf{j}_b$. Ми припускаємо, що він містить два доданки: один пов'язаний із градієнтом бактерій в системі (дифузійний доданок), а інший пов'язаний із градієнтом атрактанту (доданок, що описує хемотаксис). Якщо через $b(t,z,\rho)$ позначити просторово-часовий розподіл бактерій, а через $c(z,\rho)$ позначити стаціонарний просторовий розподіл атрактанту, то потік бактерій буде визначатися таким співвідношенням:

$$\mathbf{j}_b = -D\boldsymbol{\nabla} b(t,z,\rho) + k\frac{b(t,z,\rho)\boldsymbol{\nabla} c(z,\rho)}{(a_0+c(z,\rho))^2}, \qquad (1)$$

де $\boldsymbol{\nabla}$ означає градієнт, через D позначено коефіцієнт дифузії, а k та a_0 є феноменологічними параметрами моделі. В другому доданку, який безпосередньо пов'язаний з хемотаксисом, в чисельнику стоїть добуток концентрації бактерій $b(t,z,\rho)$ та градієнта концентрації атрактанту $\boldsymbol{\nabla} c(z,\rho)$, оскільки ми виходимо із припущення, що потік бактерій, пов'язаний із хемотаксисом, пропорційний до градієнта атрактанту та концентрації бактерій. Наявність знаменника у даному виразі пояснюється тим експериментальним фактом (див., наприклад, [6]), що при збільшенні концентрації атрактанту рецептори бактерій виходять на режим насичення, і в результаті ефект від наявності градієнта атрактанту зменшується. Як було показано в роботах [19,21], якщо вибрати доданок, пов'язаний з хемотаксисом, так, як це зроблено у рівнянні (1), то отримаємо коректний опис ефекту хемотаксису не тільки на якісному, а й на кількісному рівні.

Якщо загальний вираз для потоку бактерій $\mathbf{j}_b$ визначено, а розподіл атрактанту $c(z,\rho)$ відомий, то просторово-часовий розподіл бактерій в системі визначатиметься (за умови відсутності розмноження та загибелі бактерій) рівнянням неперервності

$$\frac{\partial b}{\partial t} + \mathrm{div}(\mathbf{j}_b) = 0. \qquad (2)$$

Ми розглядатимемо стаціонарну ситуацію, коли розподіл бактерій встановився, а отже $b = b(z,\rho)$ і не залежить від часу, а концентрація атрактанту не залежить від радіальної координати ρ (іншими словами, $c = c(z)$ і градієнт концентрації атрактанту направлений вздовж осі z). За всіх цих умов з рівняння (2) ми отримуємо таке співвідношення, яке визначає просторовий розподіл бактерій:

$$\frac{\partial^2 b}{\partial \rho^2} + \frac{1}{\rho}\frac{\partial b}{\partial \rho} + \frac{\partial^2 b}{\partial z^2} - \frac{k}{D}\frac{d}{dz}\left[\frac{b\frac{dc}{dz}}{(a_0+c)^2}\right] = 0. \qquad (3)$$

Це рівняння має бути доповнене граничними умовами, а також необхідно визначитись із тим, який просторовий розподіл $c(z)$ атрактанту у системі.

Що стосується атрактанту, то ми будемо виходити із того, що на границях системи (на лівій границі при $z = 0$ та на правій границі при $z = L$)

концентрація атрактанту є відомою, при цьому на лівій границі концентрація атрактанту вища, ніж на правій границі (тобто $c(0) = C_0$ та $c(L) = C_1$, і $C_0 > C_1$). Якщо так, то просторовий розподіл атрактанту буде лінійно змінюватися з координатою z і визначатиметься таким співвідношенням:

$$c(z) = C_0\Big(1 - \frac{z}{L}\Big) + C_1\frac{z}{L}. \tag{4}$$

Режим підведення бактерій в систему полягатиме у тому, що на правій границі (при $z = L$) концентрація бактерій задана

$$b(z = L) = B_0, \tag{5}$$

в той час, як потік бактерій через ліву границю (при $z = 0$) відсутній

$$\left(\frac{\partial b}{\partial z} - \frac{k}{D}\frac{b\frac{dc}{dz}}{(a_0 + c)^2}\right)\Big|_{z=0} = 0. \tag{6}$$

Також ми вважатимемо, що на боковій поверхні циліндра (при $\rho = R$) бактерії відсутні (тобто їх концентрація дорівнює нулю):

$$b(z, \rho = R) = 0. \tag{7}$$

Така умова відповідає ситуації, коли бокова поверхня циліндра є "відштовхуючою" для бактерій.

3. Функція чутливості хемотаксису

Фактично, ми маємо всю необхідну інформацію для того, аби розрахувати просторовий розподіл бактерій $b(z, \rho)$. Разом з тим, з практичної точки зору, інтерес викликає не локальне значення концентрації бактерій в певній точці, а середня кількість (середня концентрація) бактерій в певній області. В даному випадку в експерименті зручно вимірювати кількість бактерій на певному "зрізі" циліндричної пори. Скажімо, якщо нас цікавить "зріз" товщиною Δz, що знаходиться на відстані z від лівої границі циліндричної пори, то середня концентрація $\bar{B}(z)$ бактерій в цій області може бути розрахована так:

$$\bar{B}(z) = \frac{2}{R^2\Delta z}\int\limits_{z}^{z+\Delta z} dz' \int\limits_{0}^{R} d\rho b(z', \rho)\rho. \tag{8}$$

Ця формула в граничному випадку $\Delta z \to 0$ (товщина "зрізу" прямує до нуля) трансформується в таке:

$$\bar{B}(z) = \frac{2}{R^2}\int\limits_{0}^{R} \rho b(z, \rho) d\rho. \tag{9}$$

Середня концентрація $\bar{B}$ бактерій в системі при цьому дорівнює

$$\bar{B} = \frac{2}{R^2 L}\int\limits_{0}^{L} dz \int\limits_{0}^{R} d\rho b(z, \rho)\rho. \tag{10}$$

Найпростіше вимірювати концентрацію бактерій на границях системи. Як уже зазначалося вище, на правій границі (координата $z = L$) концентрація бактерій фіксована. Тому інтерес може викликати питання про те, яка концентрація бактерій на лівій границі (координата $z = 0$). Ми уведемо у розгляд таку числову характеристику:

$$F = \frac{\bar{B}(0)}{\bar{B}} - 1, \tag{11}$$

яка є, очевидно, відхиленням від одиниці відношення середньої концентрації бактерій на лівій границі до середньої концентрації бактерій по всій системі. Вираз (11) визначає *функцію чутливості хемотаксису*, яка є числовою характеристикою неоднорідності розподілу бактерій [6, 19–21]. Якщо функція чутливості хемотаксису дорівнює нулю, то це означає, що середня концентрація бактерій в даній області (на лівій границі системи) дорівнює середній концентрації по системі. Чим більша функція чутливості хемотаксису, тим більше середня концентрація бактерій на лівій границі відрізняється від середньої концентрації бактерій по всій системі. Від'ємні значення функції чутливості хемотаксису означають, що середня концентрація бактерій на лівій границі менша за середню концентрацію бактерій по всій системі. Саме функція чутливості хемотаксису є кінцевою метою нашого дослідження.

4. Розподіл бактерій

Для розв'язання задачі про розподіл бактерій уведемо безрозмірні змінні та зробимо деякі нові позначення. Зокрема, покладемо $\rho = rR$, $z = xL$, $c(z) = a_0\gamma(x)$, позначимо $C_1 = \xi C_0$ $(0 \le \xi \le 1)$, та $C_0 = a_0 \cdot 10^p$. При цьому розподіл атрактанту в безрозмірних змінних дається залежністю

$$\gamma(x) = 10^p(1 - x(1 - \xi)). \tag{12}$$

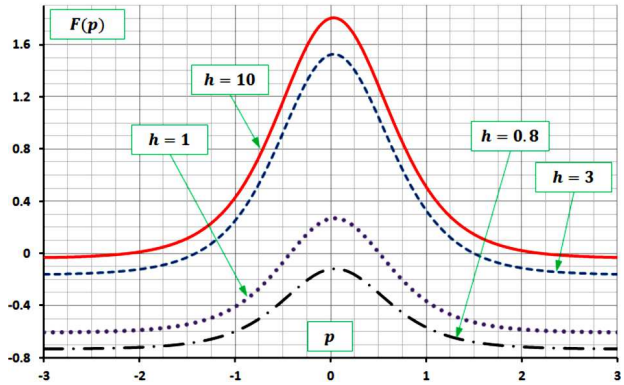

Рис. 1. Функція чутливості хемотаксису $F(p)$ при різних значеннях параметра h. Суцільна крива – для значення $h = 10$, штрихована крива – для значення $h = 3$, пунктирна крива – для значення $h = 1$, штрих-пунктирна крива – для значення $h = 0{,}8$

Фактично, параметр p визначає концентрацію атрактанту на лівій границі ($\gamma(0) = 10^p$), а параметр ξ визначає відношення концентрацій атрактанту на правій і лівій границях ($\gamma(1) = \xi\gamma(0)$).

Поклавши $b(z,\rho) = B_0 m(x,r)$, $h = \frac{R}{L}$ та $\lambda = \frac{k}{Da_0}$, отримаємо рівняння в безрозмірних змінних, яке визначає розподіл бактерій в системі

$$\frac{\partial^2 m}{\partial r^2} + \frac{1}{r}\frac{\partial m}{\partial r} + h^2\frac{\partial^2 m}{\partial z^2} - \lambda h^2 \frac{d}{dz}\left[\frac{m\frac{d\gamma(x)}{dx}}{(1+\gamma(x))^2}\right] = 0. \tag{13}$$

Функція $m(x,r)$ має задовольняти такі граничні умови:

$$\left(\frac{\partial m}{\partial z} - \lambda\frac{m(x,r)\frac{d\gamma}{dx}}{(1+\gamma(x))^2}\right)\Bigg|_{z=0} = 0, \tag{14}$$

$$m(x=1,r) = 1, \tag{15}$$

$$m(x=1,r) = 0. \tag{16}$$

Розв'язок доцільно шукати у вигляді ряду

$$m(x,r) = \sum_{n=1}^{\infty} m_n(x) J_0(\mu_n r), \tag{17}$$

де $J_0(u)$ є функцією Бесселя (нульового індексу), а через μ_n $(n = 1,2,...)$ позначені нулі функції Бесселя (визначаються з умови $J_0(\mu_n) = 0$). Функція $m_n(x)$ повинна задовольняти рівняння

$$m_n''(x) - \left(\frac{\mu_n}{h}\right)^2 m_n(x) - \lambda\frac{d}{dz}\left[\frac{m_n(x)\gamma'(x)}{(1+\gamma(x))^2}\right] = 0, \tag{18}$$

і тут штрих означає похідну. Граничні умови для функції $m_n(x)$ такі:

$$m_n'(0) + \frac{\lambda(1-\xi)10^p}{(1+10^p)^2} m_n(0) = 0, \tag{19}$$

$$m_n(1) = \frac{2}{\mu_n J_1(\mu_n)}, \tag{20}$$

а $J_1(u)$ є функцією Бесселя (першого індексу).

Якщо так, то розрахунок функції чутливості хемотаксису зводиться до розрахунку такого виразу:

$$F = \frac{\sum\limits_{n=1}^{\infty} m_n(0)\frac{J_1(\mu_n)}{\mu_n}}{\sum\limits_{n=1}^{\infty}\int\limits_0^1 m_n(x)dx\frac{J_1(\mu_n)}{\mu_n}} - 1. \tag{21}$$

Таким чином, необхідно знайти функції $m_n(x)$, після чого на основі співвідношення (21) розрахувати функцію чутливості хемотаксису.

5. Ефект граничних умов та просторового обмеження

Розв'язок для $m_n(x)$ доводиться шукати у числовому вигляді. Також важлива обставина пов'язана з тим, що функція чутливості хемотаксису, визначена співвідношенням (21), неявно залежить від параметрів p та h, оскільки від цих параметрів залежать розв'язки для функцій $m_n(x)$. Фактично, мова йде про те, що функція чутливості хемотаксису залежить від концентрації атрактанту на границях системи та від співвідношення лінійних розмірів пори.

Для розрахунку залежності $F(p)$ функції чутливості хемотаксису від параметра p, що визначає концентрацію атрактанту на границях системи, використовувалися параметри $\xi = 0{,}75$ та $\lambda = 40$. Останнє значення є близьким до оцінки, яку можна отримати на основі інформації щодо характеристик реальних бактерій (див., наприклад, [6]). Розрахунки виконувались для декількох різних значень параметр h (зокрема, $h = 10$, $h = 3$, $h = 1$ та $h = 0{,}8$). Параметр p змінювався у межах $-3 \le p \le 3$. Результати розрахунків для залежності $F(p)$ проілюстровано графіками на рис. 1.

Залежність $F(p)$ має куполоподібний вигляд (так само, як це має місце для одновимірних та двовимірних систем [6, 19–21]). Пояснення для такого типу залежності наступне. Справа в тому, що

при заданому значенні p градієнт концентрації (в безрозмірних змінних) дорівнює $\gamma'(x) = (\xi - 1)\cdot 10^p$. Таким чином, при збільшенні параметра p зростає (за абсолютним значенням) градієнт концентрації атрактанту. Тому спочатку зростає і неоднорідність розподілу бактерій (а отже, і функція чутливості хемотаксису). Однак разом зі збільшенням градієнта атрактанту зростає і загальна кількість атрактанту в системі. В якийсь момент рецептори бактерій виходять на режим насичення і бактерії перестають "відчувати" градієнт атрактанту. Розподіл бактерій стає більш однорідним, функція чутливості хемотаксису зменшується. Зокрема, при значенні $h = 10$ функція чутливості хемотаксису зростає від нуля до деякого максимального значення, а потім знов зменшується до нуля. При більших значеннях параметра h залежність $F(p)$ якісно не змінюється. Однак, якщо параметр h зменшувати, то спостерігається такий ефект: висота піка для функції чутливості хемотаксису зменшується, а сама функція зсувається вниз, в область від'ємних значень. Це є наслідком просторового обмеження (оскільки зменшення параметра h означає зменшення радіуса пори по відношенню до її довжини). Більше того, даний ефект реалізується внаслідок нульових граничних умов на боковій поверхні циліндра. Такі умови, як зазначалось вище, відповідають ситуації, коли бокова поверхня циліндра є "відштовхуючою" для бактерій. Тому відбувається нівелювання хемотаксису. І цей ефект тим сильніший, чим менший радіус пори.

Залежність $F(h)$ функції чутливості хемотаксису від параметра h (відношення радіуса пори до її довжини) наведено на рис. 2. Розрахунки виконувались при значенні параметра $p = 0$.

Як і слід було очікувати, при зростанні значення параметра h функція чутливості хемотаксису зростає, з виходом на граничне значення. Суттєве відхилення від цього значення спостерігається лише якщо радіус пори порівняний або менший за довжину пори.

6. Результати та висновки

Таким чином, в роботі запропонована феноменологічна модель, яка дозволяє дослідити явище хемотаксису і визначити розподіл бактерій в циліндричній порі з атрактантом. Моделювалася ситуація, близька до умов можливого експерименту: в системі концентрація атрактанту фіксується на границях пори, з одного боку пори фіксується концентрація бактерій, а з іншого боку пори реєструється середня концентрація бактерій. Для такої системи розраховано функцію чутливості хемотаксису, яка дає уявлення про неоднорідність розподілу бактерій в системі. В роботі отримано два якісних ефекти, які пов'язані з наявністю просторового обмеження та особливостями просторового розподілу атрактанту. Так, куполоподібний характер залежності функції чутливості хемотаксису від концентрації атрактанту на границі (точніше, показника, що визначає концентрацію на границі) цілком відповідає особливостям поведінки одновимірних та двовимірних систем з бактеріями та атрактантом. Разом з тим, зменшення величини екстремуму і зсув функції чутливості хемотаксису в область від'ємних значень при зменшенні радіуса пори пов'язані з наявністю просторового обмеження і є наслідком специфічних граничних умов на боковій поверхні пори. Отже, просторове обмеження може бути фактором, який послаблює процеси, пов'язані з хемотаксисом. Отримані в роботі результати цілком узгоджуються з наявними експериментальними та теоретичними даними, і можуть бути корисними при обробці експериментів з дослідження хемотаксису в капілярних системах та у пористому середовищі.

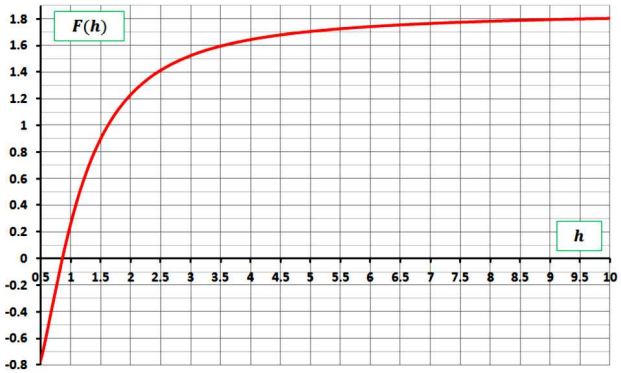

Рис. 2. Функція чутливості хемотаксису $F(h)$ (розрахунки виконувались при значенні параметра $p = 0$)

1. J.D. Murray. *Mathematical Biology: I. An Introduction* (Springer, 2007).
2. H.C. Berg. *E. coli in Motion* (Springer, 2004).
3. J. Adler. Chemotaxis in bacteria. *Science* **153**, 708 (1966).

4. R.M. Macnab, D.E. Koshland. The gradient-sensing mechanism in bacterial chemotaxis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **69**, 2509 (1972).
5. H.C. Berg, D.A. Brown. Chemotaxis in Escherichia coli analysed by three-dimensional tracking. *Nature* **239**, 500 (1972).
6. T. Namba, M. Nishikawa, T. Shibata. The relation of signal transduction to the sensitivity and dynamic range of bacterial chemotaxis. *Biophys. J.* **103**, 1390 (2012).
7. Г.Р. Иваницкий, А.Б. Медвинский, М.А. Цыганов. От беспорядка к упорядоченности – на примере движения микроорганизмов. *Успехи физических наук* **161**, № 4, 13 (1991).
8. Г.Р. Иваницкий, А.Б. Медвинский, М.А. Цыганов. От динамики популяционных автоволн, формируемых живыми клетками, к нейроинформатике. *Успехи физических наук* **164**, № 10, 1041 (1994).
9. J. Zhuang, G. Wei, R.W. Carlsen, M.R. Edwards, R. Marculescu, P. Bogdan, M. Sitti. Analytical modeling and experimental characterization of chemotaxis in Serratia marcescens. *Phys. Rev. E* **89**, 052704 (2014).
10. T. Sagawa, Y. Kikuchi, Y. Inoue, H. Takahashi, T. Muraoka, K. Kinbara, A. Ishijima, H. Fukuoka. Single-cell E. coli response to an instantaneously applied chemotactic signal. *Biophys. J.* **10**, 730 (2014).
11. M.J. Tindall, S.K. Porter, P.K. Maini, G. Gaglia, J.P. Armitage. Overview of mathematical approaches used to model bacterial chemotaxis. II: Bacterial populations. *Bull. Math. Biol.* **70**, 1570 (2008).
12. E.F. Keller, L.A. Segel. Travelling bands of chemotactic bacteria: A theoretical analysis. *J. Theor. Biol.* **30**, 235 (1971).
13. E. Keller, L. Segel. Model for chemotaxis. *J. Theor. Biol.* **30**, 225 (1971).
14. E. Keller, L. Segel. Initiation of slime mold aggregation viewed as an instability. *J. Theor. Biol.* **26**, 399 (1970).
15. R.M. Ford, R.W. Harvey. Role of chemotaxis in the transport of bacteria through saturated porous media. *Adv. Water Resourc.* **30**, 1608 (2007).
16. M. Stone Olson, R.M. Ford, J.A. Smith, E.J. Fernandez. Quantification of bacterial chemotaxis in porous media using magnetic resonance imaging. *Environ. Sci. Technol.* **38**, 3864 (2004).
17. M.L. Porter, F.J. Valdés-Parada, B.D. Wood. Multiscale modeling of chemotaxis in homogeneous porous media. *Water Resourc. Res.* **47**, W06518 (2011).
18. F.J. Valdés-Parada, M.L. Porter, K. Narayanaswamy, R.M. Ford, B.D. Wood. Upscaling microbial chemotaxis in porous media. *Adv. Water Resourc.* **32**, 1413 (2009).
19. О.М. Васильєв, Д.Е. Сакович. Моделювання бактеріального хемотаксису в одномірній системі. *Журнал фізичних досліджень* **19**, № 1/2, 1801 (2015).
20. Д.В. Богданов, О.М. Васильєв. Функція чутливості хемотаксису для двовимірної системи з радіальною симетрією. *Журнал фізичних досліджень* **21**, 3801 (2017).
21. A.N. Vasilev. Analytical approach for calculating the chemotaxis sensitivity function. *Ukr. J. Phys.* **63**, 255 (2018).

Одержано 23.09.18

A.N. Vasilev, B.Y. Serhushev

PECULIARITIES OF BACTERIAL
CHEMOTAXIS IN A CYLINDRICAL PORE

S u m m a r y

The process of bacterial redistribution in a cylindrical pore filled with an attractant has been considered. The attractant concentration decreases linearly along the pore, and the redistribution of bacteria occurs due to their diffusion (the motion of bacteria along the gradient of their concentration) and chemotaxis (the motion of bacteria along the gradient of attractant concentration). The influence of a spatial confinement on the bacterial distribution in the pore is analyzed. It is shown that if the pore wall is "repelling" for bacteria, the spatial confinement can change the bacterial distribution. In particular, as the pore radius decreases, the chemotaxic effect becomes weaker. The non-uniformity of a bacterial distribution in the system is estimated. The chemotaxis sensitivity function (the deviation of the ratio between the local average bacterial concentration and the average bacterial concentration over the whole system from unity) is calculated, and its dependence on the attractant concentration at the system ends and on the pore size is determined.