



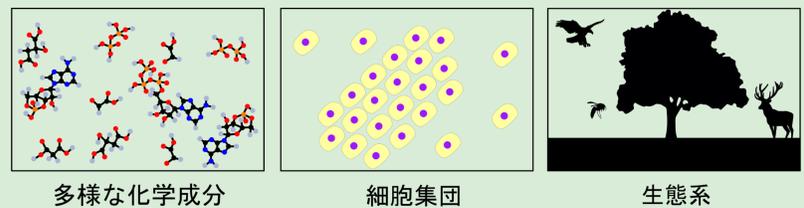
# はじめに

## 生物物理学とは何か

物理学とは、システムの普遍的な論理を抽出することで、自然現象を理解しようとする試みです。このようなシステムとして、とりわけ細胞集団や生態系などといった生命システムをとりあげるのが、**生物物理学**です。

自然現象を理解するためには、それに関連する要素を全て書き出したり、膨大な数の数式で表したりするだけではあまり意味はなく、できる限り単純化した説明をすることが必要になります。その際には現象を**モデル化**して考えることが有効になります。

今回のポスター展示では、**細胞性粘菌**という生物の**飢餓集合**という現象を通して、このモデル化の方法を見ていきます。



生命システム

## もくじ

- ・細胞性粘菌とは
- ・細胞性粘菌ギャラリー

生物物理班では**細胞性粘菌**を用いて実験を行いました。この細胞性粘菌とはどのような生物なのかを紹介します。

- ・波はどのようにしてできるのか？

細胞性粘菌を観察していると、ある条件の下で**“波”**が見られます。この波がどういった仕組みでできるかを、**モデル**を用いて説明します。

- ・細胞性粘菌を物理として実験する

**物理**の視点から細胞性粘菌の実験を掘り下げます。内容と結果を紹介し、なぜそのような結果になったかを考察します。

- ・まとめ（普遍性について）

生物物理班のテーマである**“普遍性”**の概念を説明します。

- ・力学系

生命システムを考える際によく用いられる**“力学系”**の手法について説明し、細胞性粘菌を力学系によりモデル化します。

- ・シミュレーション

モデルをもとに、らせんがあらわれる様子を**コンピューターシミュレーション**で再現してみました。モデルから本当に現象の再現・予測はできるでしょうか。

- ・情報熱力学

生物を情報の観点から理解しようとする試みがなされています。その際に有力なツールとなることが期待されている**“情報熱力学”**について紹介します。

現象の観察

モデル化

様々な現象をモデルで説明しようと試みる

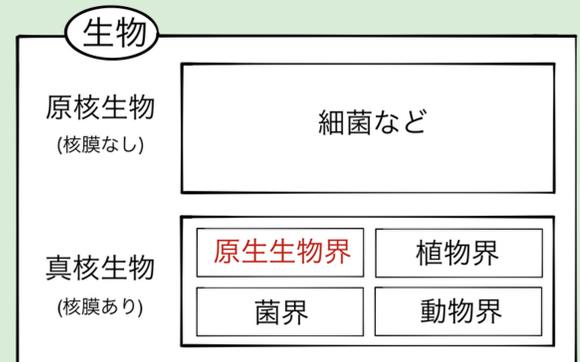
ミクロな現象からモデルを導き出す



# 細胞性粘菌の紹介

## 細胞性粘菌とは

細胞性粘菌は土壌の表層部に広く存在する生物であり、キイロタマホコリカビ、ツユタマホコリカビなどが含まれます。「粘菌」、「カビ」という呼称に反して、キノコ、カビなどの菌類（菌界）とは違った、原生生物（藻、アメーバなどが含まれる）の一種として分類されます。様々な形態をもちつつ、取り扱いが容易であるため、細胞研究において代表的に使われる生物の一つです。

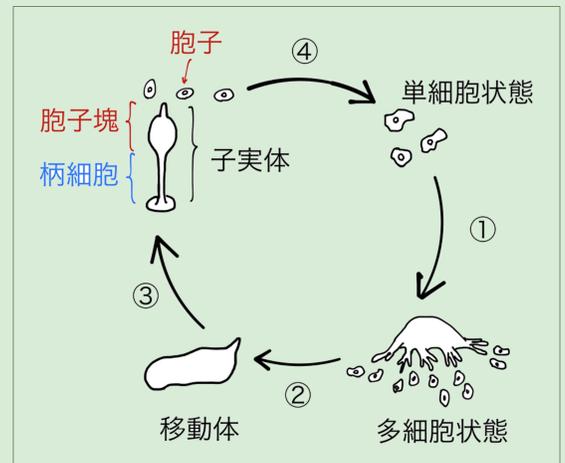


※生物の分類には諸説あり。

## 細胞性粘菌の生活環

細胞性粘菌は以下のようなサイクルで形態を変えていきます。このサイクルを**生活環**といいます。

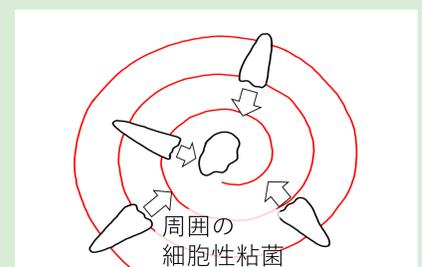
- ① 通常、細胞性粘菌は不定形・単細胞（アメーバ状）であるが、周囲の栄養分が不足した状態（飢餓状態）になると、集合して多細胞となる。
- ② ナメクジ状の移動体となる。
- ③ 移動体の前部は**柄細胞**として、後部は**孢子塊**として役割をもつように発達（分化）し、細胞性粘菌全体としては最終形態である子実体となる。
- ④ **孢子塊**から出た**孢子**がアメーバ状の細胞を生成する。その後、①からサイクルを繰り返す。



## 細胞性粘菌の集合

飢餓状態となった細胞性粘菌は、集合のために、**cAMP**（サイクリックエーエムピー）と呼ばれる物質の波を使います。

- ① 飢餓状態となった細胞性粘菌がcAMPのらせん波を形成する。
- ② 細胞性粘菌がらせん波に向かって進むことで集合する。



実際の細胞でも、cAMPの波がらせん状に伝わっていく様子が観察できます。



# 細胞性粘菌ギャラリー (1)

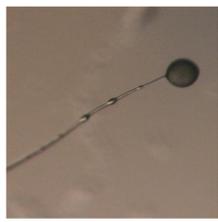
私たちが撮影した細胞性粘菌の写真です。今回、会場で実物や動画をお見せできないので、こちらにまとめています。細胞性粘菌の興味深い生態を感じ取っていただければ幸いです。

撮影協力: 澤井研究室、橋村秀典博士

画像のそばの黒い棒は1 mmを表しています

○まずは細胞性粘菌のさまざまな姿をご覧ください。

キイロタマホコリカビ  
*Dictyostelium discoideum* (Dd)



子実体

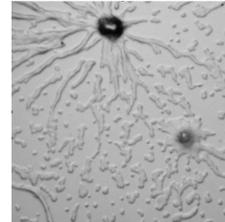


ストリーム  
(集合中にできる構造)

ツユタマホコリカビ  
*Dictyostelium rosarium* (Dr)

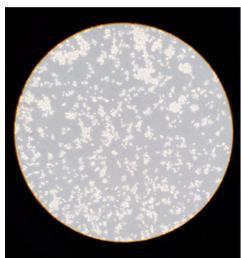


子実体



ストリーム

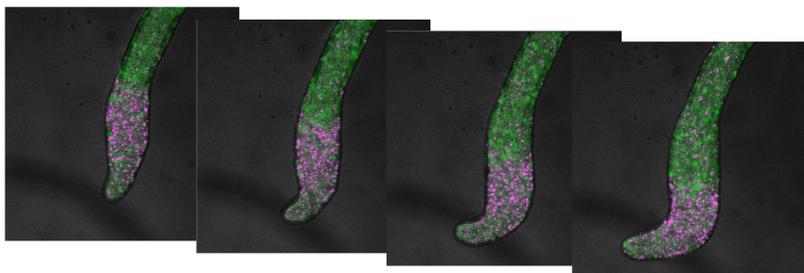
←細胞性粘菌にはたくさんの種類がいる。Ddは実験でよく使われる。Drは珍しく、性質もよく知られていない。



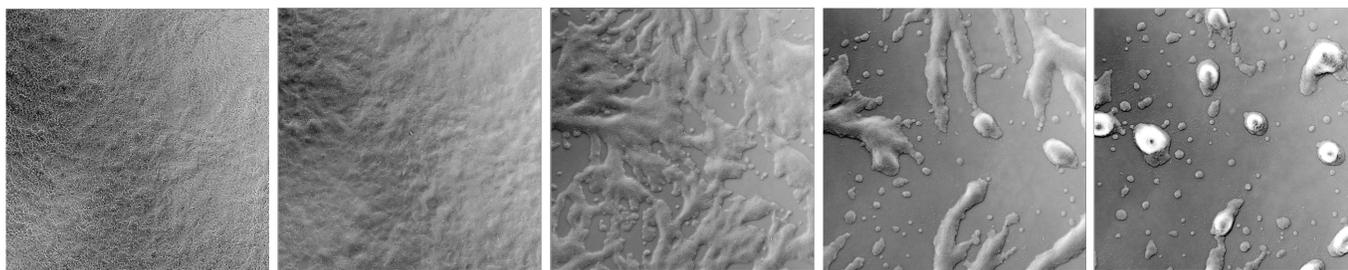
実験に使う細胞の集団



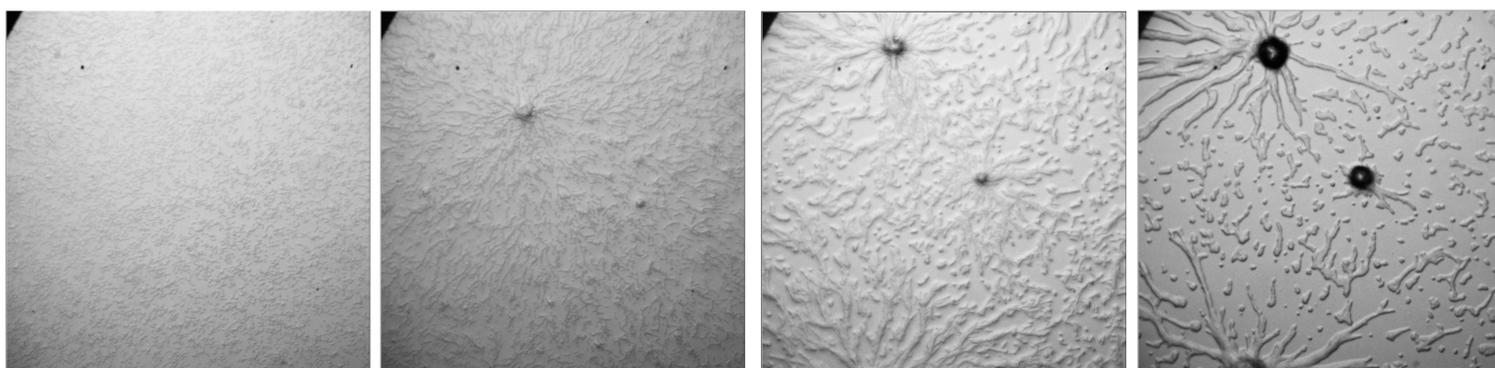
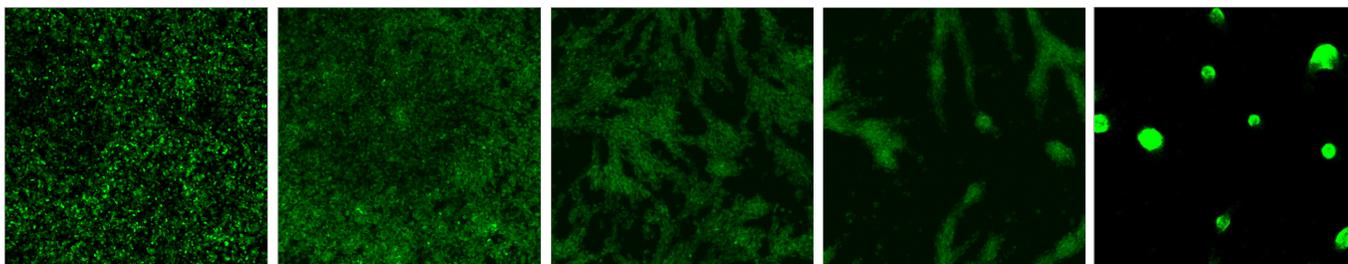
ツユタマホコリカビ(Dr)の各段階が並ぶように培養したもの  
左から単細胞、ストリーム、子実体(途中)、子実体



移動体(蛍光顕微鏡像、左から3分毎)  
ピンクは細胞核



←キイロタマホコリカビ(Dd)の集合の様子(左から約60分毎)  
単細胞→ストリーム→マウンド  
(この後移動体になる)  
上の写真は明視野像  
下の写真は蛍光顕微鏡像

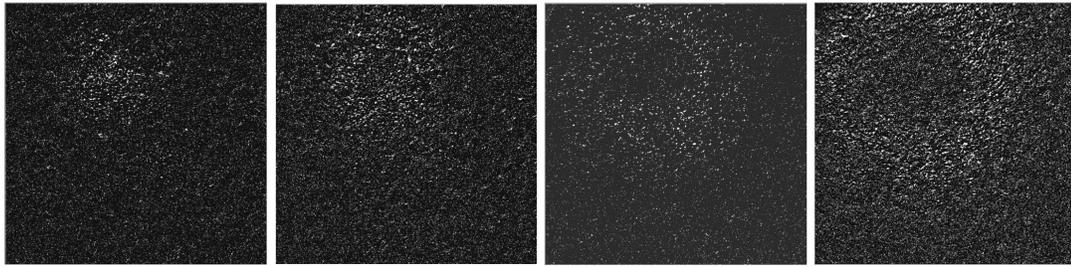


←ツユタマホコリカビ(Dr)の集合の様子(左から100分毎)  
ストリームがDdに比べて細くなっている

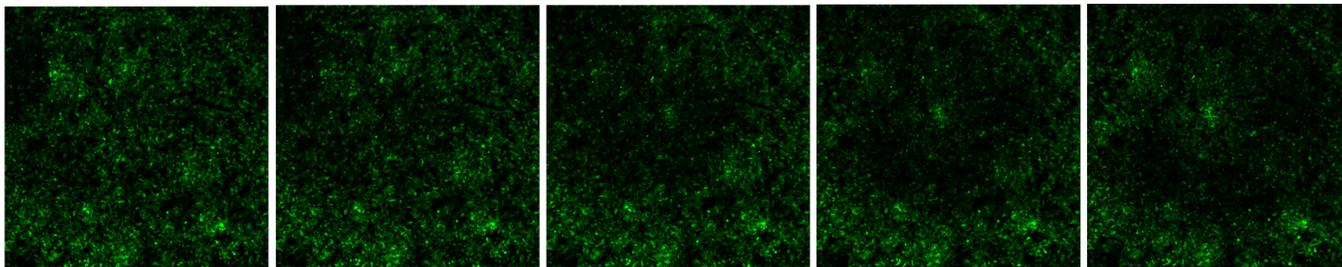


## 細胞性粘菌ギャラリー (2)

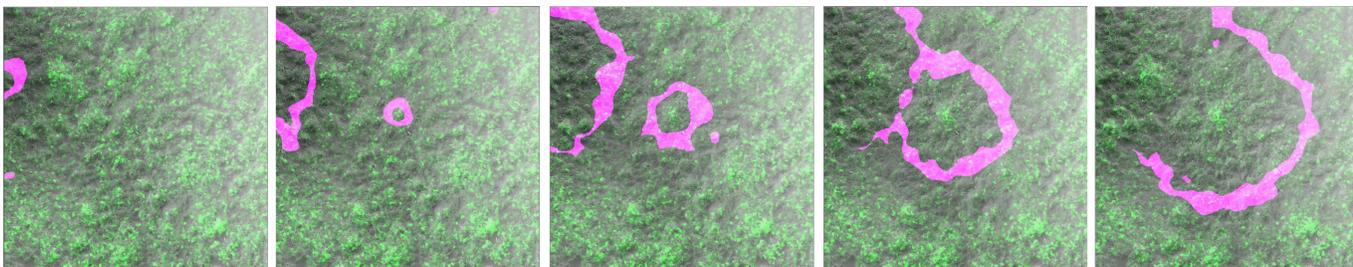
○ここからは細胞性粘菌がつくる波を見ていきましょう。



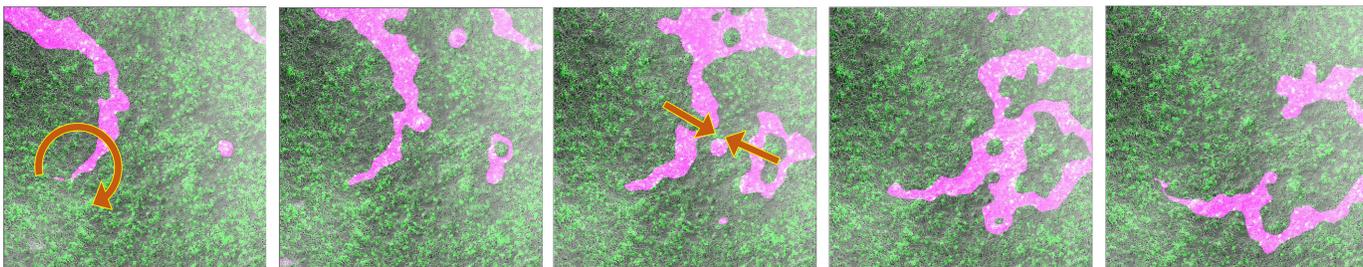
←Drの集合時の波の様子(80秒毎)。映像で前のフレームとの差をとることで動いた細胞だけが白く見えるようになっている。細胞の動く場所が円形に広がっていることがわかる。このような円形に広がるものを**ターゲットパターン**と呼ぶ。



←Ddの集合時の波の様子(40秒毎)。Ddの緑色に着色してある蛍光タンパク質は細胞内部のcAMP濃度に応じて明るさが変わるので波がDrより見やすい。動画でなくて見づらいがどうだろうか。



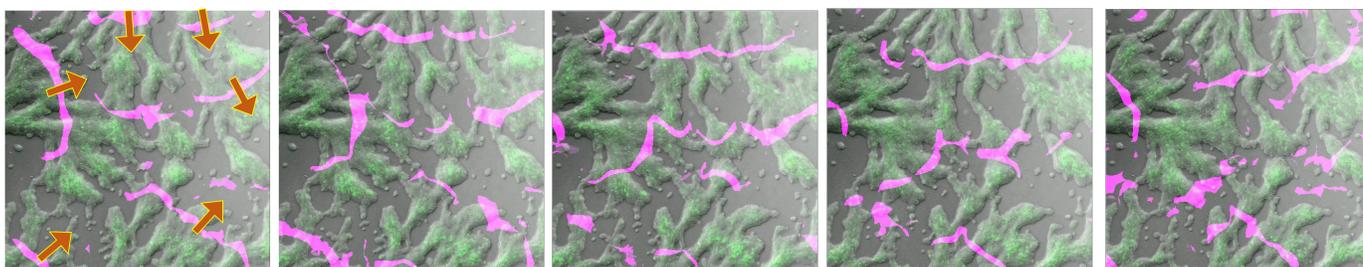
←ということで上の画像の波を見やすくしたのがこの画像である。後のポスターで紹介する実験では波の速さの測定にこうした映像を用いている。



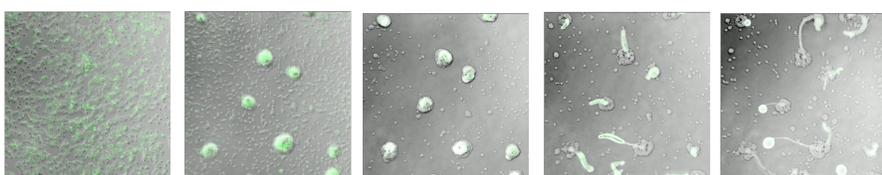
←上の集合の約50分前の時に波が伝わる様子(20秒毎)。左側の波は円形ではなく回転するように進んでいることがわかる。これが**らせん波**である。

どれも波が正面からぶつくと消えているのがわかる。ぶつくと消えるのがこの波の特徴である。後に登場する3状態モデルで説明される波はこの特徴を持つ。BZ反応(後のポスター参照)に現れる波も同じことが起こる。この波はスポーツの**観客がウェーブを作るように**して各細胞が連続してcAMPを作ることによって進んでいく。観客が体を起こしたり倒したりを繰り返すように、それぞれの細胞はcAMPを作ったり分解したりして**振動**している。

細胞性粘菌は進んでくる波に向かって動く性質を持つ。そのためターゲットパターンでもらせん波でも集合することができる。ちなみにストリーム形成後は次のような波ができていく。



←上の集合の約80分後のところに波が伝わる様子(40秒毎)。波と波の間隔が狭くなり、画像中にたくさんの波が見える。



←おまけ。DrとDdを1:1で混ぜてみたもの(200分毎)。ストリームがあまりできないが集合し、移動体も子実体もできた。ストリームがもっとはっきりするときもある。

集合の際にこのようなcAMPの波ができるメカニズムを、次のポスターで詳しく考えてみましょう。



# 波はどのようにしてできるのか？

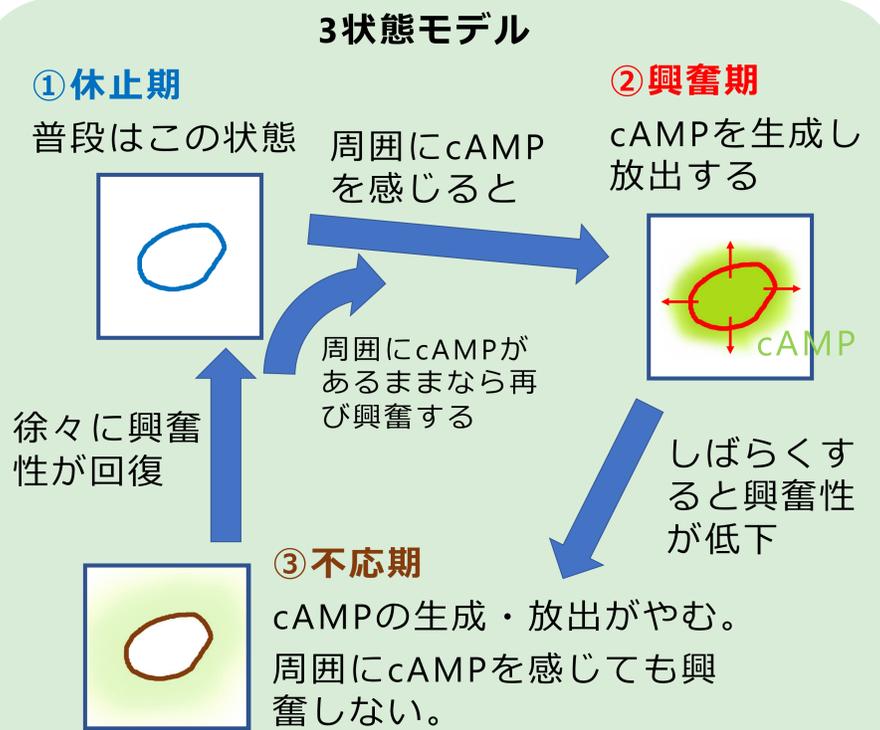
## 1匹のふるまい

手始めに1匹の粘菌のふるまいを調べてみましょう。

1匹の粘菌の周囲にcAMPを1滴垂らしてみたとして。粘菌はcAMPを感じると、自分もcAMPを作ればばらくの間放出します。放出はやがて止まり、あとは粘菌自身が出す酵素によって周囲のcAMPが分解され、なくなっていきます。

しかしもしcAMPを注ぎ続けると、放出する時期としない時期を**周期的に繰り返す**ようになります。

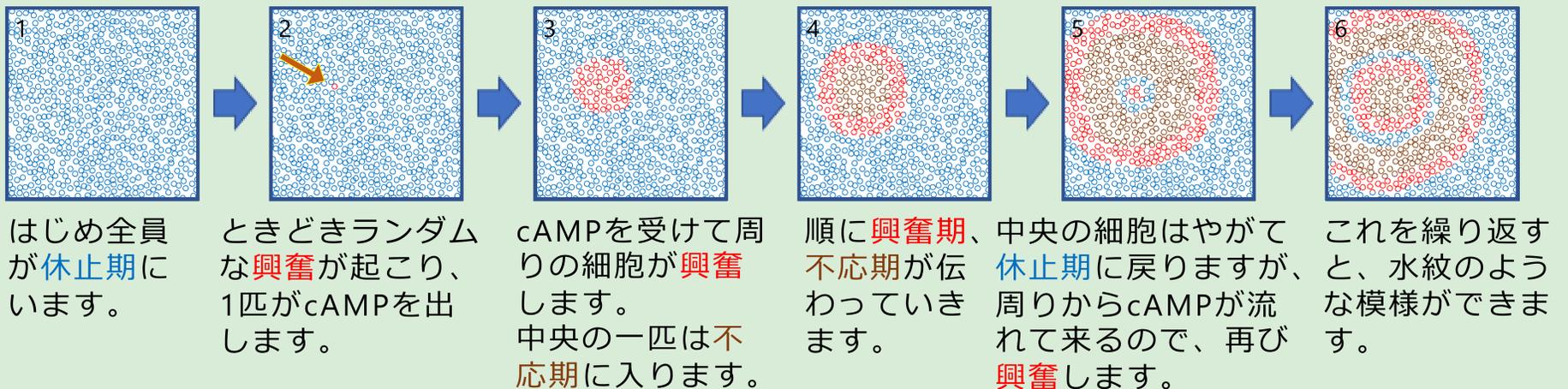
このふるまいは、細胞が3つの状態をぐるぐるたどるモデル（**3状態モデル**）で説明できます[1]。



[1] D. A. Kessler, H. Levine. Physical Review E, 48(6), 4801-4804 (1993).

## 集団のふるまい

次に細胞性粘菌が何千匹もいる状況を考えましょう。1匹が出したcAMPを近くの粘菌が感じ、cAMPを出します。それをまた近くの粘菌が感じて.....と続くことで、複雑な相互作用が起こります。

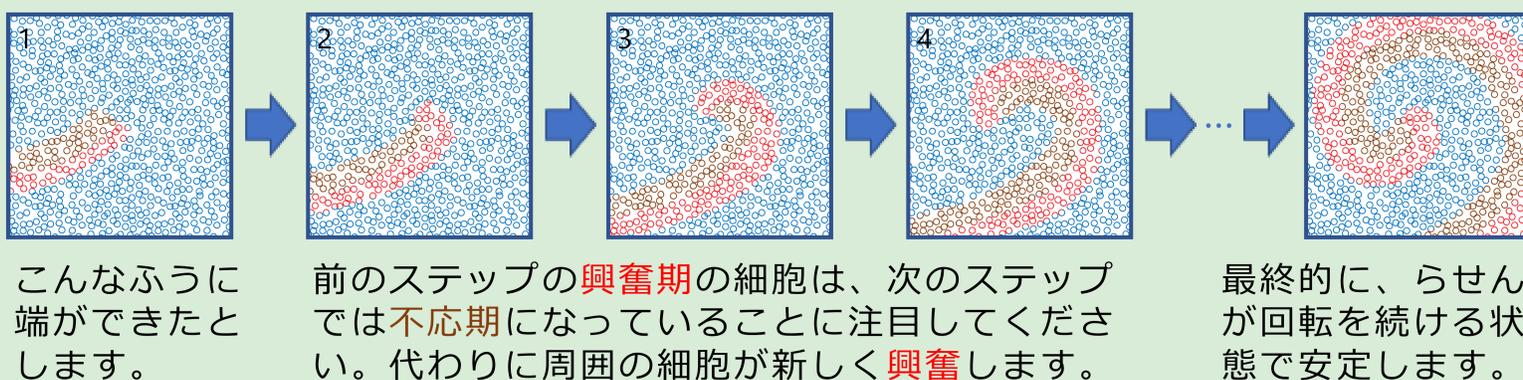


興奮期の細胞の付近でcAMP濃度が高くなるので、cAMPの濃淡も同じような模様になります。

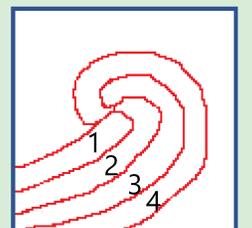
## らせんができる

[2] E. Palsson, E. C. Cox. Proceedings of the National Academy of Sciences, 93(3), 1151-1155 (1996).

実際には細胞の性質に個体差や不均一性があります。また複数の模様衝突することがあります。そのため上のようにきれいに模様が広がるとは限らず、しばしば欠けて端ができます。これをきっかけにして、実験で見られたようならせんが生じます[2]。



興奮期の配置のみに着目した図



興奮が順に周囲に伝わっていくと、自然にらせんになるのです。



# 細胞性粘菌を物理として実験する (1)

ここまではらせん波を全体的に眺めてきました。ここからはポイントをしぼり、詳しい実験をしていきます。さあ物理学の出番です！

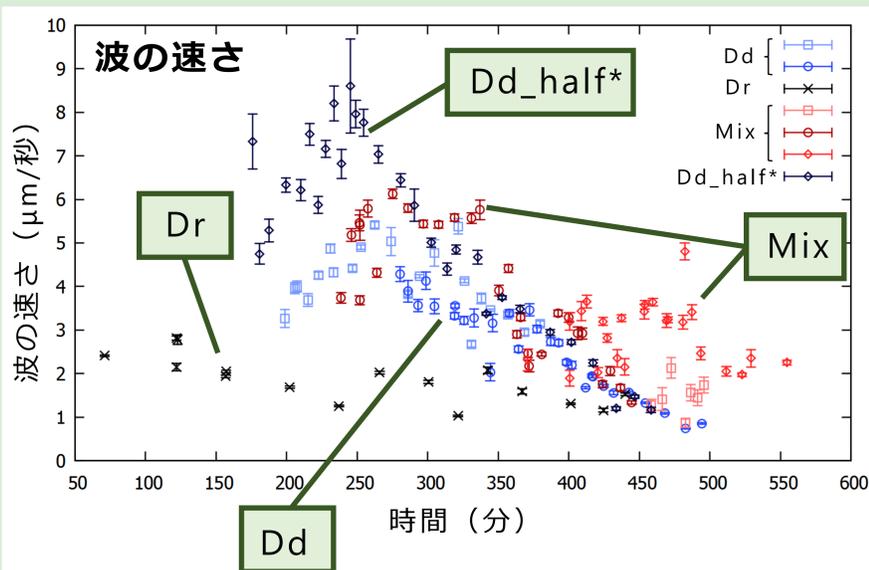
## 今回行った実験

今回私たちは、細胞性粘菌の一種であるキイロタマホコリカビ(Ddと呼ぶ)とツユタマホコリカビ(Drと呼ぶ)、そしてそれらを1:1で混ぜたもの(Mixと呼ぶ)が集合する様子を観察しました。

Dd, Dr, Mixが集合する際にできるcAMPの波を詳しく測定し、それぞれの**波の周期**と**波の速さ**(正確には位相速度)を求めました。周期とはある地点でcAMP濃度が一度高くなってから下がって再度高くなるまでの時間のことです。波の速さとは濃度の高いところ(や低いところ)が伝わっていく速さのことです。これらに何か特徴や性質はあるでしょうか。

## 結果

周期と波の速さは下のグラフのようになりました。横軸は時間で、右へ行くほど集合が進んでぎゅっと集まった状態です。



波の速さははじめ遅く、一旦速くなり、その後再び遅くなります。前半では種ごとに異なりますが、後半では差が縮まります。

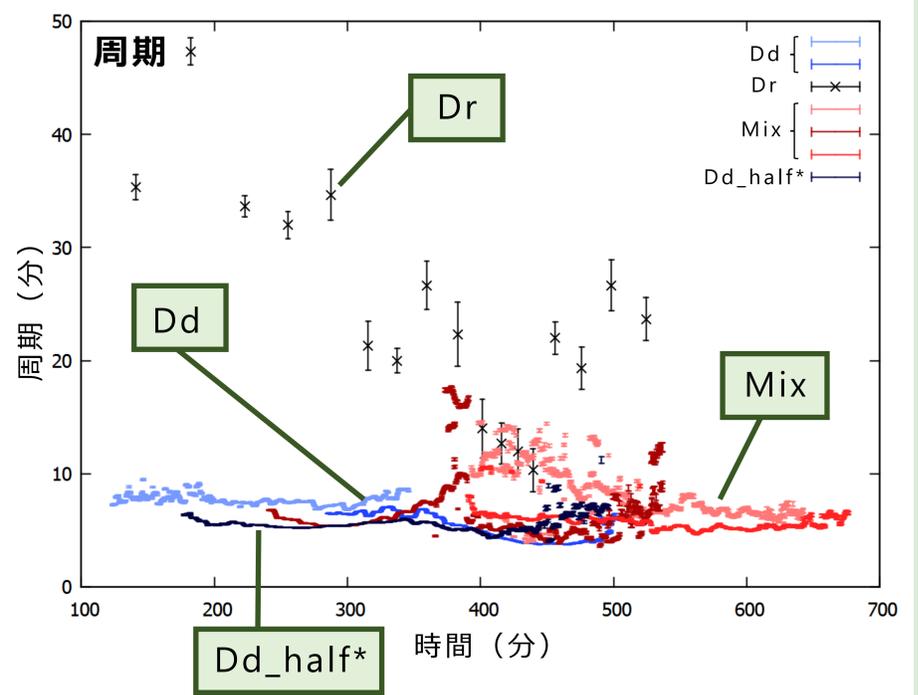
**DdとDrの比較** Drは周期がとても長く、Ddの3~5倍ほどあります。波の速さは遅く、最大値はDdの半分程度になります。総じてDrはゆっくりしています。

**細胞密度による比較** Dd\_halfのみ細胞密度が他の半分ですが、Dd\_halfは波の速さが突出して速くなっています。

**Mixのふるまい** Mixの周期はDdとDrの間に広がっています。これは、2つの種を混合した状況においてもDdとDrの性質が両方残っていることを示していると考えられます。

一方波の速さについてはDr・Ddの双方より速く、DdとDd\_halfの間ほどにあります。

\*Dd\_halfはDdの細胞密度を半分にしたものです。Dd, Dr, Mixは総細胞密度が揃えてあるので、Dd\_halfはMixからDrの細胞を除いたものに相当します。



周期ははじめ長く、一旦長くなったあと、再び短くなります。前半ではDrのみが非常に長い周期ですが、後半では差が縮まります。

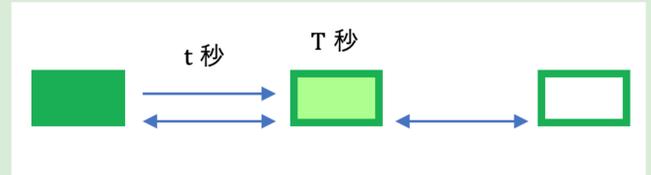
次のページでは、3状態モデルに「時間」の概念を入れたモデルを使って、これらの結果を考察していきます。



# 細胞性粘菌を物理として実験する (2)

## cAMP波を伝える簡単なモデル

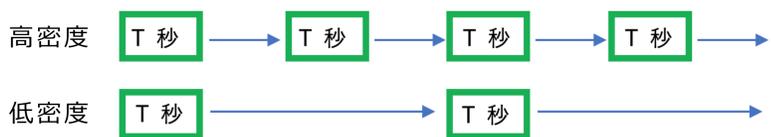
細胞性粘菌はcAMPを感じると、自身もcAMPを作り出して放出します（3状態モデルでは「興奮」と呼びました）。そのcAMPが近くの細胞へと流れて、近くの細胞が興奮します。このようにして興奮が伝わっていく様子は、cAMPリレーと呼ばれます。



隣へ伝わっていく時間は、①放出されたcAMPが細胞間を流れる時間（ $t$ 秒と書く） ②cAMPを受け取ってから自身が放出するまでの時間（ $T$ 秒と書く）の足し算になるでしょう。これは非常に単純化されたモデルですが、これを用いると先ほど見たcAMP波の速さについて様々なことが考えられます。

## 細胞密度と波の速さ

同じ距離を波が伝わるのにかかる時間を、状況を変えて考えてみましょう。細胞の密度が高いと、同じ距離の間にいる細胞数が多くなります。そのため②の時間( $T$ 秒)が多く繰り返され、伝わるのに時間がかかると予想されます。



実際に実験で $D_d$ と $D_{d\_half}$ のグラフを比べると、初めは $D_{d\_half}$ が2倍程度速くなっていますが、集合が進むと同じ程度になります。最初は密度が半分程度ですが、集合するとどちらも密集して同じ密度になるためと考えられます。

これを使って、実験で波の速さが遅い→速い→遅いと変化したことを説明してみましょう。

**集合初期：** 飢餓状態になっている細胞が少なく、全体的にcAMP濃度が低く、細胞があまりcAMPの増加に反応できないため、細胞間にリレーをしない邪魔な細胞が多く入ることになります。そのため細胞間をcAMPが運ばれるのにより時間がかかり( $t$ が大きくなり)、波が遅くなると考えられます。

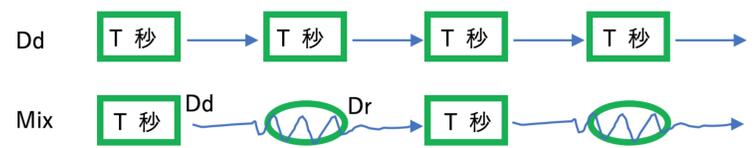
**集合中期：** cAMPが全体的に増えてくるとリレーに参加する細胞が増えてきて効率的に波を伝えられるようになり速くなると考えられます。

**集合後期：** 集合が進むにつれて細胞の密度が高くなり、波がだんだん遅くなるのでしょうか。

## 混合実験 (Mix) のふるまい

同じモデルを使って、 $D_d$ と $D_r$ の混合実験(Mix)のふるまいを説明してみましょう。

Mixの中の $D_r$ は $D_d$ より周期が長いので、 $D_r$ は一度波を伝えると長い不応期に入ります。すると、半分の $D_d$ のみでリレーをしなくてはなりません。そのため、波の速さは $D_{d\_half}$ と同じくらい速くなると予想されます。



しかし実験では、確かに $D_d$ 単独より速いものの、 $D_{d\_half}$ ほど速くはありません。これは $D_r$ が波を遅くする働きをしていると考えられます。その要因は次の2つが考えられます。

1. 不応期の $D_r$ が壁となり、細胞間のcAMPの受け渡しを遅くしている( $t$ が大きくなる)。
2.  $D_r$ は周期が長くてもたまたまにリレーに参加できるので、一部の $D_r$ がリレーに参加して実質の細胞密度を上げている。

集合後期になると、速さはますます $D_d$ 単独に近づきます。これも原因は2つ考えられ、

1.  $D_r$ の集合後期の周期が取れていないが、外挿すると同じくらいになっているように見える。集合後期では $D_d$ も $D_r$ もそろってリレーをしているかもしれない。
  2. 集合後期には細胞が立体的に積み重なるため、半分の密度でも隣接して繋がることのできる。
- このように、モデルと実験事実を比較することで、現象のメカニズムを考えることができます。



# まとめ

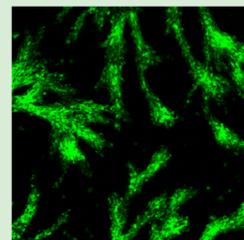
## 単純化、理想化

ここまで、細胞性粘菌の細胞内外のcAMP濃度が振動すること、それによってらせん波が現れることを見てきました。その様子を3状態モデルやそこから派生したモデルを用いて記述することで、さまざまな考察が可能となることを紹介しました。さらに、この3状態モデルを細胞性粘菌の化学反応から導き出すこともできます（次のポスターで扱います）。

複雑な化学反応が起こっているような生命システムでは、非常に多くの要素が相互作用しているので、そのまま考察するのは困難です。しかし、紹介したモデルを用いると、簡潔に記述することができます。

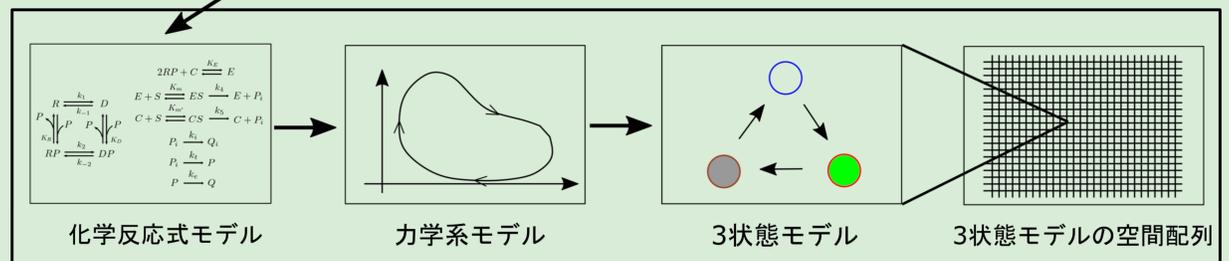
このように、ある現象を**単純化、理想化**して考えることは、科学のあらゆる分野ではしばしば行われています。このような単純化を行うと、現象の細かい部分に余計な注意を払う必要がなくなり、考察しやすくなります。

一方で、モデルは現象の一面だけを切り取っているに過ぎず、本来の自然の姿を再現しているとは限りません。モデルの正当性は、実験結果と比較して判断されるべきものです。



現象

モデル



## 普遍性

今回の細胞性粘菌の実験では、ターゲットパターンやらせんパターンが観察されています。同じようなパターンが現れる現象として、心筋におけるシグナルの伝播、メダカの卵の中のカルシウムイオンの波、アフリカツメガエルの卵細胞の中のミトコンドリアの活動などがあります。この他、BZ反応と呼ばれる、化学成分の濃度が振動する化学反応があります。これを薄く広げて2次元系になるようにして観察すると、ターゲット・らせんパターンが見られます(右図参照)。

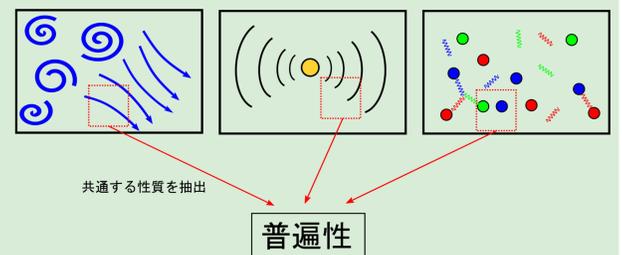
様々な場所にこのようなパターンが現れますが、これらはすべて3状態モデルで説明できる可能性があります。

ここに見たように、全く違う対象の現象に現れる共通点は、それぞれモデル化を行うことで共通のモデルに帰着できることがあります。このとき、これらの現象には**普遍性**があると言えます。普遍性の観点から眺めると、生物と非生物の垣根を超えて現象を理解することができ、さらに相互に理解を深めることができます。



BZ反応で見られるターゲットパターン  
画像提供: 東京大学サイエンスコミュニケーションサークルCAST 様

様々な自然現象





# 力学系入門

力学系と呼ばれる数学の手法を用いて細胞性粘菌のふるまいをモデル化し、3状態モデルを裏付ける試みを紹介します。

## 力学系とは

右の例のような、未知関数（バネの例なら変位）とその導関数（速度や加速度など）の関係式を**微分方程式**と呼び、これを満たす関数を**微分方程式の解**と呼びます。

このような微分方程式（や差分方程式）などの時間変化を記述する方程式を**力学系**と呼びます。そこでは、その解を具体的に求めることなく解の性質（周期軌道の有無、十分時間が経つとどうなるかなど）を明らかにするような手法が研究されています。

例) ・バネ（質量 $m$ , バネ定数 $k$ ）の運動方程式

$$m \frac{d^2 x}{dt^2}(t) = -kx(t)$$

・ロトカ・ボルテラ方程式（捕食・被食関係のモデル）

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt}(t) = ax(t) - bx(t)y(t) \\ \frac{dy}{dt}(t) = cx(t)y(t) - dy(t) \end{cases}$$

（被食者の個体数 $x(t)$ , 捕食者の個体数 $y(t)$ , 定数 $a, b, c, d > 0$ ）

## 1次元力学系

1次元力学系とは、

$$\dot{x} = f(x)$$

の形で記述されるシステムのことです。

（ただし $x = x(t)$ は未知関数、 $\dot{x} = \frac{dx}{dt}$ ）

例)  $\dot{x} = ax$  ( $a$ は実数)

1)  $a > 0$ のとき（人口増加の単純なモデルなど）  
 $\dot{x}$ は $x$ の変化率であり、 $\dot{x} > 0$ のところでは $x$ が増えるほうに、 $\dot{x} < 0$ のところでは $x$ が減るほうに動きます。  
 $x = 0$ を（不安定な）**固定点**と言います。

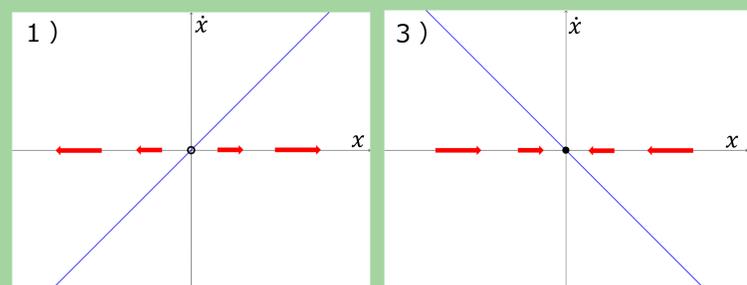
2)  $a = 0$ のとき  
 常に $x$ は一定値を取ります。（全ての点が固定点）

3)  $a < 0$ のとき（核分裂など）  
 $x = 0$ は（安定な）固定点です。

この方程式を実際に解いて見ると、解は

$$x(t) = Ce^{at} \quad (C = x(0) \text{ は任意定数})$$

となります。右上の図を見ると、具体的な解が持つ性質をこの図が表していることがわかります。



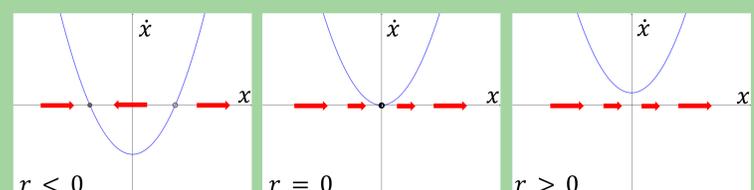
上図) 1次元力学系 $\dot{x} = ax$ の相図

○ 1次元分岐

**分岐**とは、系のパラメータ（下の例では $r$ ）が変化することにより、固定点の安定性などが変化することです。

例)（サドルノード分岐）

$$\dot{x} = r + x^2$$



$r < 0$ から徐々に $r$ を増やしていくと、二つあった固定点（安定・不安定）が近づいていき、 $r > 0$ で消失することがわかります。



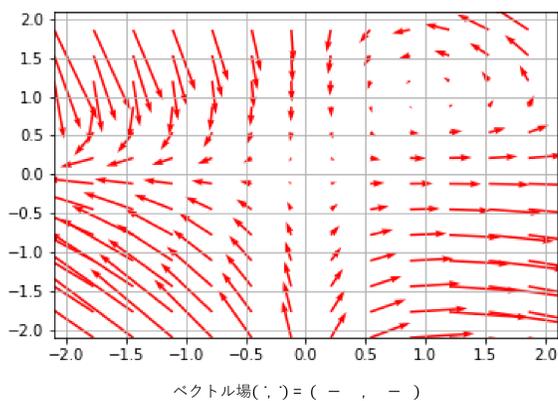
# 2次元力学系と細胞性粘菌のモデル

## 2次元力学系とリミットサイクル

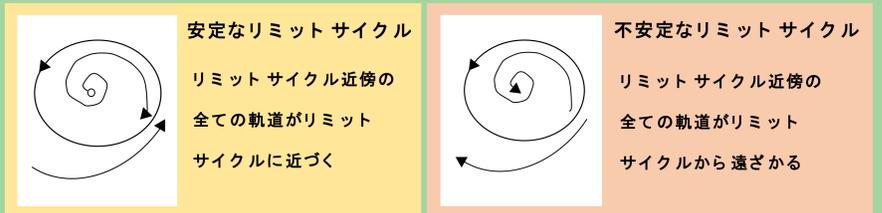
2次元力学系は一般に次のように書けます。

$$\begin{cases} \dot{x} = f_1(x, y) \\ \dot{y} = f_2(x, y) \end{cases}$$

$\dot{x} = (x, y)$  は  $(x, y)$  平面(相平面)上のベクトル場を表します。相平面上にこのベクトル場を書くことで解の定性的な挙動がわかります。

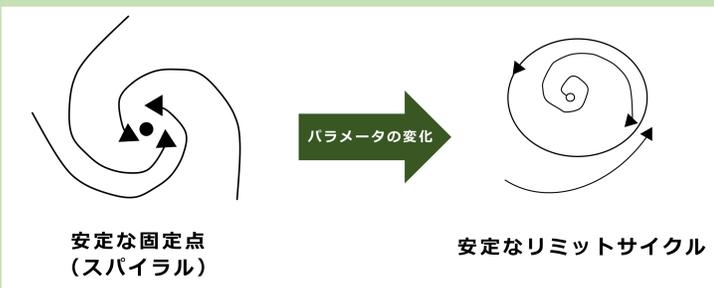


相平面上の閉軌道で、その近くの軌道が閉じないものをリミットサイクルと言います。



安定なリミットサイクルは振動が持続する状態を示す系のモデルになります。リミットサイクルに関する分岐の一つにホップ分岐があります。

### 超臨界ホップ分岐

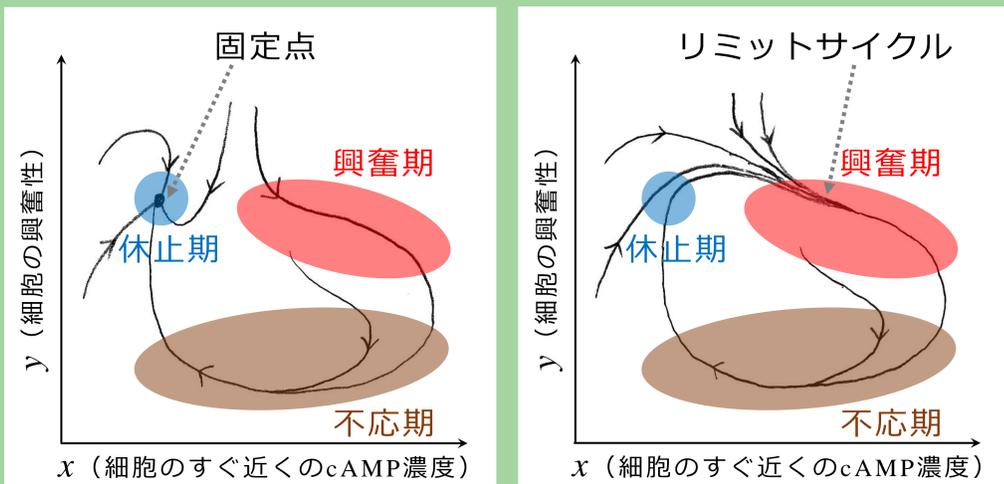


## 細胞性粘菌の力学系モデル

- [1] J. L. Martiel, A. Goldbeter. Biophysical journal, 52(5), 807-828 (1987).
- [2] J. J. Tyson, K. A. Alexander, V. S. Manoranjan, J. D. Murray. Physica D, 34(1-2), 193-207 (1989).

細胞性粘菌のふるまいを、2次元力学系をでモデリングしてみましょう[1][2]。細胞内外の12個の化学反応を取り上げて反応速度式と呼ばれる微分方程式を書くと、力学系になります。次に**力学系の縮約**と呼ばれる操作をしてこの力学系を簡単にすると、右のモデルになります。

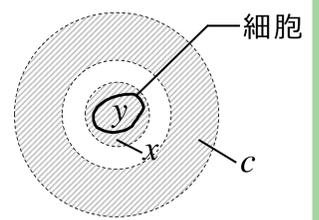
このモデルのふるまいは下の図のようになります。 $c$  (周囲のcAMP濃度) が低いときは固定点で止まります(左)。しかし $c$ が高くなると分岐が起こり、サイクルを続けるようになります(右)。



$c$  (周囲のcAMP濃度) が低いとき       $c$  (周囲のcAMP濃度) が高いとき

$$\begin{aligned} \frac{dx(t)}{dt} &= \frac{\epsilon}{d}c - \frac{\epsilon}{d}x + \frac{1}{\epsilon} [s\Phi(x, y) - x] \\ \frac{dy(t)}{dt} &= -f_1(x)y + f_2(x)(1 - y) \end{aligned}$$

$x(t)$ : 細胞のすぐ近くの cAMP 濃度  
 $y(t)$ : 細胞の興奮性  
 $c$ : 周囲の cAMP 濃度



図のように  $xy$  平面に休止期・興奮期・不応期を対応づけてみましょう。

すると次の性質が見て取れます。

- 休止期:**  $c$  が低ければ停止するが、 $c$  が高いと興奮期へ移行する。
- 興奮期:**  $c$  にかかわらずやがて不応期に入る。
- 不応期:**  $c$  にかかわらず休止期に向かう。

これらの性質はまさに3状態モデル(P. 5)と同じです。つまり、複雑な化学反応から粘菌のふるまいを導けたわけです。



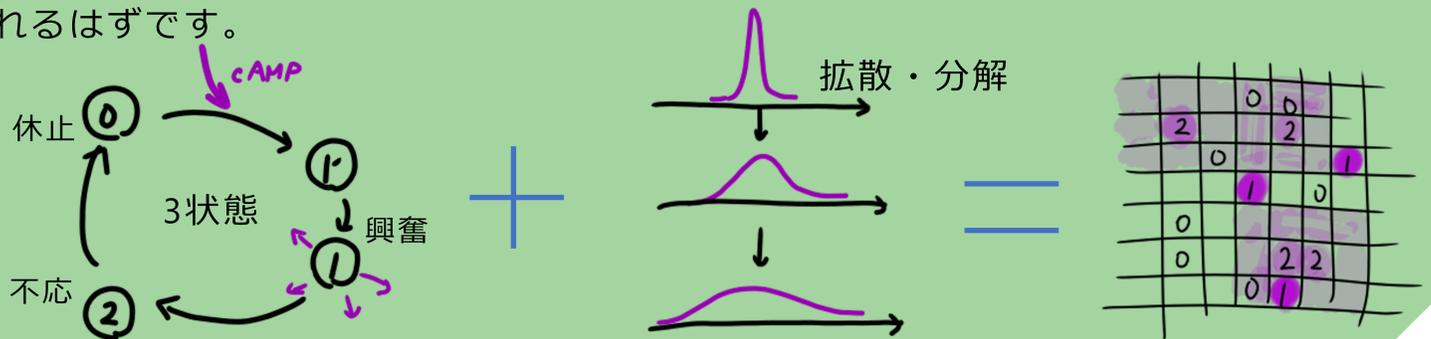
# cAMP波のシミュレーション

## シミュレーション

現象をモデル化して方程式などにして、計算を進めることで現象を予測することをシミュレーションと言います。コンピュータを用いることで、人の力では計算できない複雑な現象も予測できるようになります。

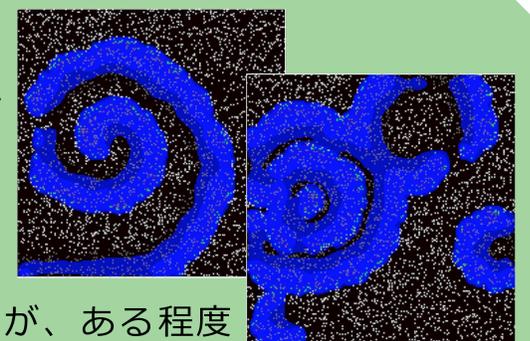
生物を研究する手法として観察のほかに、シミュレーションを用いてモデルの妥当性を調べたり様々な環境や状態における生物の挙動を実験することなく予測したりすることができます。

今回は次のような3状態をとる細胞をばらまき、cAMPが拡散して広がっていくモデルで計算を行いました。休止期(0)の細胞は周囲のcAMPの濃度が上がると時間経過で興奮期(1')(cAMPを出す準備)→興奮期(1)(cAMPを出す)→不応期(2)→休止期(0)と状態が変わり、そのとき出されたcAMPは徐々に広がっていきます。また全体でcAMPは一定割合で分解され減少していくようにしてあり、細胞の周りではより分解されるようにしています。これでcAMPリレーが起こり、実験で見られたような現象が見られるはずでした。



## 結果

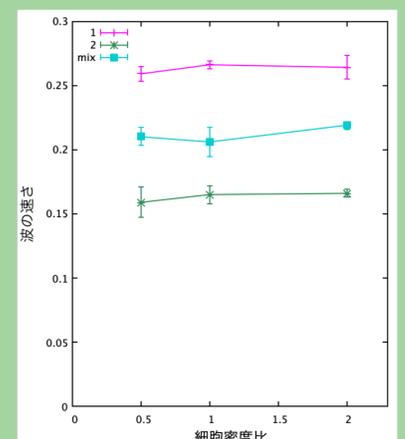
まずらせん波、ターゲットパターンができることを確認しました。しかし、これらの模様はある程度できるものの、どれだけ整うか、どれだけの波長になるか(波が詰まるか)、どれだけ安定するかは、パラメータや初期条件やシミュレーションの刻み幅に強く依存するようでした。



刻み幅やパラメータ、分解の入れ方など、様々なものを試しましたが、それぞれ少しずつ違いや特徴があり、困難なものでした。ひとまずですが、ある程度現実的な設定をした上で、細胞の密度と細胞の種類を変えて波の速さを測定してみました。

細胞の種類については、周期を変え、長いものと短いものを用意しました。(1', 1, 2の期間にいるステップ数は定数で設定。それぞれ(2,2,40), (4,4,70)とした。)

結果は右の図のようになりました。予想とは大きく異なり、密度によっては波の速さはあまり変化しませんでした。むしろ安定した波の速さが出ています。種によっては変化しているのでcAMPを受けてから放出するまでの時間は効いているようです。混合したものが遅くなっているのも密度依存性より放出するまでのタイムラグによるものと考えられます。



残念ながら現実の性質がほとんど再現されておらず、改善するには細胞性粘菌の性質をより詳しく調べてモデルに組み込む必要があります。



# 情報熱力学

## Maxwellのデーモンとは

### <熱力学第2法則>

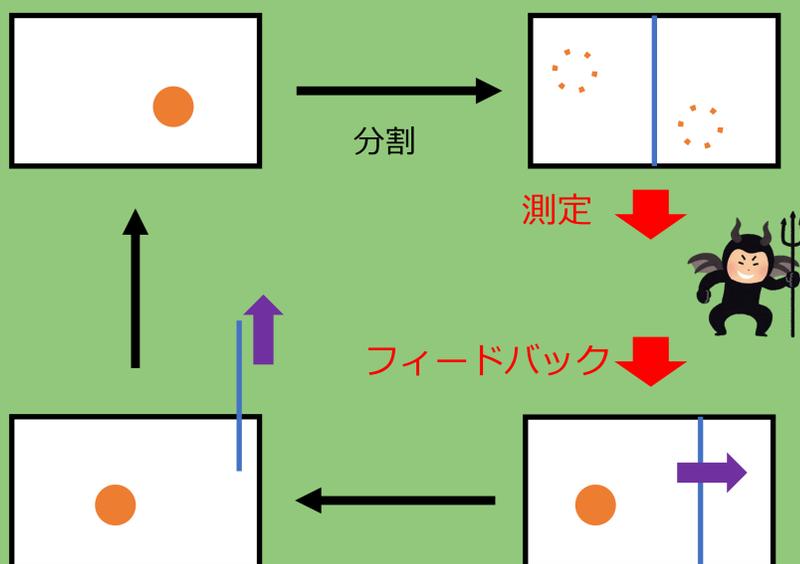
永久機関が存在しないというのは有名な話ですが、これを物理の言葉では熱力学第2法則が成立すると表現します。

$$W_{\text{ext}} \leq -\Delta F$$

$W_{\text{ext}}$ は熱機関がなす仕事、 $\Delta F$ はHelmholtzの自由エネルギーの変化。

### <MaxwellのデーモンとSzilardエンジン>

しかし、この熱力学第2法則を破っているように見える存在をMaxwellが提唱しました。それがMaxwellのデーモンと呼ばれるものです。このデーモンをシンプルに再現する方法として例えばSzilardエンジンというものがあります。



### <熱力学と情報>

なぜこのようなパラドックスが生まれるのでしょうか？まず、このデーモンの本質は系を測定して情報をメモリに保存し、その後フィードバックを行いメモリを消去することにあります。



そこで、このパラドックスを解決するためには、熱力学に情報の概念を取り入れる必要があるのではないかと考えられます。

## 情報熱力学の世界

### <一般化された熱力学第2法則>

熱力学に情報の概念を取り入れると、熱力学第2法則を次のように一般化することができます。

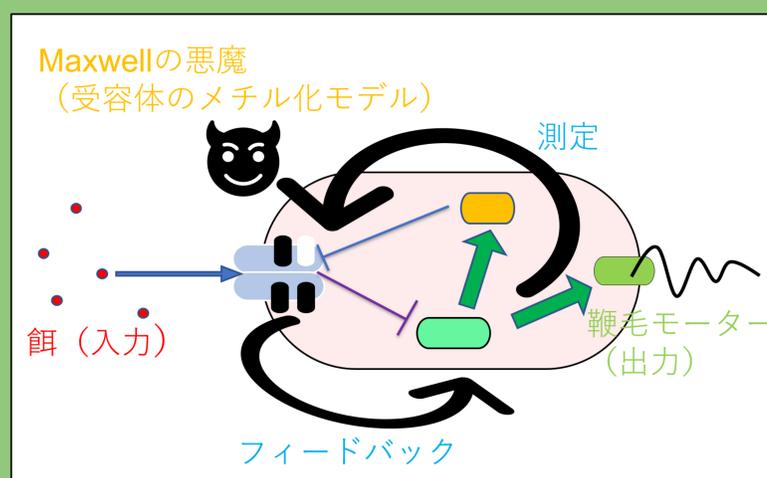
$$W_{\text{ext}} \leq -\Delta F + k_B T I$$

ここで、新たに加わった項は測定でメモリが得た情報量に由来しています ( $I$ は分割後の系とメモリとの相互情報量)。

すると、この不等式はSzilardエンジンと矛盾しないものとなっています！

このMaxwellのデーモンから始まった情報熱力学の世界は奥の深いものとなっています。

### <生物への応用>



大腸菌には細胞内で情報を上手く処理することで、環境の変化に適応しながらエサを探す「走化性」というメカニズムがあり、この走化性におけるシグナル伝達にはMaxwellのデーモンのようなフィードバック機能があります。

このメカニズムは熱力学的な効率は悪いにもかかわらず、情報熱力学的には効率的であることが分かっています。この他にも実験でデーモンを再現など、情報熱力学の生物内の情報処理へ応用する研究が行われています。

### 参考文献

[1] Ito, Sosuke, and Takahiro Sagawa. "Maxwell's demon in biochemical signal transduction with feedback loop." *Nature communications* 6.1 (2015): 1-6.

[2] 沙川貴大、上田正仁「Maxwellのデーモンと情報熱力学」