

生物リズムと力学系

郡 宏, 森田善久

まえがき

生物の示すリズム現象は大変興味深い。身近な例として、拍動や睡眠のリズム、ホタルの明滅、歩行や飛翔といった運動などが挙げられるが、これらは多種多様な機能と時間スケールを持ち、その多くが生命維持や活動に欠くことのできない役割を果たしている。これらの生物のリズム現象には、科学的に興味深い問いが無数に潜んでいる。例えば、概日時計と呼ばれる、我々の睡眠と活動を司る約 24 時間の体内時計において、そもそも 24 時間のリズムはどのようにして形成されているのか？また、東南アジアの熱帯雨林などで、ホタルが大集団で同時に発光する同期現象が知られているが、どのようにして全体で秩序だった振動を起こすのだろうか？

このような謎の解明に向けて、分子生物学や生理学的アプローチによる様々な研究がなされている。一方、数式や数学的解析手法を用いてこれらの疑問に立ち向かう研究がある。現象を記述する数理モデルを構築し、それを数学的に解析することによって、現象が起こる条件を明快に示したり、まだ見つかっていない現象を予言したり、実験研究だけでは発見することが難しいような新しい概念や統一的理解を提示するような研究である。

このような研究を行うためには、まず、現象を記述する数理モデルを構築する、あるいは、すでに提案されているモデルの成り立ちを理解できなければならない。さらに、そのモデルを解析するスキルが必要である。これらの一連の流れを学ぶことはたいそう時間のかかる大変なことのように入る。事実、大学の学部で学ぶ数学や物理学では、微分方程式の初等的な解法は習っても、このような発展的な話題を学ぶ機会はほとんどない。かといって自習しようにも、手軽に学べる著書は少ない(少なくとも和書では適当なものがほとんどない)。

そこで本書は、具体的な現象から数理モデルを構築する過程や、そのモデルを通して現象を数学的に研究する方法をわかりやすく基礎から学べる場を提供することを目的として書かれた。読者は第 2 章まで読むと、様々なリズム現象が常微分方程式で記述でき、さらに、それらの方程式の有用な解析方法である力学系と呼ばれる体系の考え方を学ぶことができる。さらに本書の第 3 章と第 4 章では、生物のリズム現象を理解する上で有用な数学的概念と手法についても詳しく解説されている。本書を通して、数理的アプローチが現象の理解に極めて有用であることを実感して頂けると幸

いである。また、本書で学ぶ力学系の概念や手法はダイナミカルな現象に広く適用できるものであり、リズム現象以外に興味がある読者にも大いに役立つことを期待している。

本書の詳しい構成は以下の通りである。

第1章では生物リズムやそれに関連したリズム現象の解説とモデル化について述べる。この中で、開放系あるいは散逸系と呼ばれる系における非線形振動子、いわゆるリミットサイクル振動子が、これらのリズム現象を理解する上で基礎的な役割をしていることと、多くのリズム現象の背後には、同期現象と呼ばれる振動子集団の協同現象があることを解説している。また、数理モデルの数値シミュレーションによって同期現象に関する重要概念を具体的に紹介している。

第2章では微分方程式と力学系の入門的解説を行っている。この章の前半は初等的な話題から始め、力学系の考え方に慣れてもらうために、1変数と2変数の微分方程式の解の運動の性質を力学系の立場から見直すことに主眼を置いている。後半は、リズム現象の基本的モデルであるリミットサイクルを持つ微分方程式の解説とその分岐(ホップ分岐)理論を解説している。ホップ分岐は解が振動するののかしないのかを特徴付ける重要な概念である。この分岐を本格的に解説しようとするに相当な紙数を要するので、2変数の微分方程式系に絞って、分岐点の近くでは比較的簡単な形(標準形と呼ばれる)に変換できることを解説するに留めた。第4章の解説と合わせると、この標準形さえ得られれば分岐点近くでリミットサイクルが存在することが示せ、従って安定な振動が起こることを数学的に証明できる。なお、多次元でも成り立つ力学系の一般的な性質についても随所に簡単な解説を入れた。

第3章はリズム現象を数理的に理解するための有力な手法である位相ダイナミクスの考え方や位相感受関数の役割について、幾何学的あるいは直感的に訴えるような解説を行っている。さらに、位相ダイナミクスを記述する位相方程式をリミットサイクル振動子から具体的に導出したり、位相方程式を解くことによって同期現象が理解できることを解説している。

第4章では、第3章で解説した位相ダイナミクスの数学的基礎付けのために、フロケ理論や力学系理論を厳密に解説していく。ここでもリミットサイクルとその周りでの運動については2次元の力学系に話を限定し、初学者にもとつきやすい明快な解説を目指した。ただし、第3章の全ての話題についてその数学的基盤を与えてはいないので、興味のある方は自分で議論を発展させてほしい。

後半の第3章と第4章は、読み進めていくにつれて、入門レベルを少し超える専門的な内容も現れる。リズム現象の数理的研究の雰囲気や少しでも伝えたいという著者たちの思いにより、このような内容を盛り込むこ

とになったが、できるだけ丁寧に解説するよう努めた。また、より発展的な話題については本書の最後に付録を設けて、そちらで解説を加えることにしたので興味のある読者は見て頂きたい。

なお、奇数章は物理学者である郡によって、偶数章は数学者の森田によって書かれており、内容のみならず書き方のスタイルも異なる。相談の末、最低限の記法や用語は統一する一方で、無理にスタイルは統一せず、著者の専門性に因る特質を残すことにした。このシリーズのテーマである「現象を解明する数学」は学際的な話題を取り扱っているが、そこで繰り広げられる研究は必然的に異分野の研究者の共同作業となる。この本にもその雰囲気が垣間見えると思われる。このような構成なので、第1章から順に読むということに縛られず、読者の専門や興味に沿って柔軟に使って頂ければうれしい。

数学的部分に関してはかなり初等的な話題から始め、できるだけ具体例を使って解説しているのでそれほど予備知識がなくても読めるように工夫した。また、背景となる現象からあまり逸脱するような一般的な理論体系の解説を意図的に避けた。もっと一般化して定理として完成させた形にできるのではないかという指摘があるかもしれないが、そのように思われる読者は内容をよく理解されている方なので、是非とも各章の終わりに紹介した参考書なりを勉強して自身で議論を発展させていただくことを望む。なお、位相ダイナミクスに関連した問題については、まだまだ数学的に証明できていない問題が横たわっていることを指摘しておきたい。

生命現象の科学は20世紀の重要課題であったが、それは21世紀も変わらない。今後、生命現象に対する数理的研究は、その存在感をこれからますます増していくだろう。生物実験と観測の技術は現在急速に発展しており、生物リズムに関しても新規の発見や精密化されたデータが次々と報告されている。一方で、何を計測し何に着目すべきなのか、また、得られた膨大なデータをどのように解釈するかについて、理論的・系統的な視点が求められている。このような事情はあらゆる科学分野で見受けられる。現象のモデル化と解析はもちろんのこと、既存のデータや考え方に囚われずに我々のアイデアや仮説を具体化し、新しい概念を提示するような数理的研究がこれからもっと必要とされるだろう。中でもダイナミックな現象の研究において、基礎的で重要な役割を果たすのが力学系の考え方である。

この短い本書で、しかも著者らの限られた視野と専門的知識の中で解説できることにはむろん限りがある。しかし、もし読者が本書から数学の力を感じ、さらに、特定の分野や対象に縛られることなく数理的研究を行う発想や勇気を少しでも得て頂けたとしたら、これ以上に喜ばしいことはない。

2011年3月11日、本書の執筆作業も最終局面を迎えた頃、日本は東日本大震災に見舞われた。それは、我々がこれまで築き上げてきた科学がこの脅威の前に無力のように思える程の衝撃であった。しかし科学の可能性が否定されたわけではない。著者たちは、この教訓を胸に科学に携わる者の一員として、科学や科学技術に対して新たなる気持ちで向き合っていかなければならないと、思いを新たにしている。数学をすぐさま防災に役立てるのは確かに難しいかもしれない。しかし科学と技術を支えているのが基礎研究であり、またその土台が数学であることは紛れもない事実である。我々の研究も科学の営みの中で活着ていることを思えば、その先に何らかの貢献を信じていることができる。

謝辞

本書を書くにあたり、多くの方にお世話になった。特に、このテーマについて執筆する機会を与えて頂いた共立出版株式会社にはこの場を借りてお礼を申し上げたい。第1章で紹介した実験の資料は、本間さと氏、堀川一樹氏、石黒章夫氏、影山龍一郎氏、宮崎淳氏に提供して頂いた。お忙しい中資料を整理し提供して頂いたことに、お礼を申し上げたい。また、本書の原稿に対して貴重な意見を頂いた、伊藤浩史氏、小林康明氏、永井健氏、増田直紀氏、森史氏にもお礼を申し上げたい。

最後に編集委員の方々から頂いた貴重なご意見に感謝したい。最終稿に向けた作業の中で大変参考になったことを申し添えておく。

本書でよく使う記号

\mathbb{R}^n : n 次元ユークリッド空間. 特に $n = 1$ のときは \mathbb{R} で表す.

\bar{z} : 複素数 z の複素共役.

i : 虚数単位 $\sqrt{-1}$.

Re, Im : 複素数の実部と虚部を表す.

$a := b$: 定義を表す. a を b と定義 (表記) するの意味.

\forall : 全てのという意味. 例えば $\forall t \in \mathbb{R}$ は全ての $t \in \mathbb{R}$ を意味する.

$\mathbf{x}, \boldsymbol{\xi}, \mathbf{G}, \dots$: ベクトル記号. 原則として太字で表す. ベクトルは特に断りがなければ列ベクトルであり, その成分は $\mathbf{x} = (1, 2, \dots)$ などと表す.

$\|\cdot\|$: \mathbb{R}^n の標準的ノルムを表す. $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_n)$ に対して $\|\mathbf{x}\| = (\sum_{i=1}^n x_i^2)^{1/2}$ である.

A^\top, \mathbf{x}^\top : 行列 A , ベクトル \mathbf{x} に対する転置.

$\det A, \text{tr} A$: 順に行列 A の行列式とトレースを表す.

$\langle \mathbf{x}, \mathbf{y} \rangle$: \mathbb{R}^n におけるベクトルの内積. $\langle \mathbf{x}, \mathbf{y} \rangle := \mathbf{x}^\top \mathbf{y}$. 記法の簡略化のために, 誤解が生じない場合は $\mathbf{x} \cdot \mathbf{y}$ のように表す場合もある. なお, 複素ベクトル $\mathbf{u} = (u_1, \dots, u_n), \mathbf{v} = (v_1, \dots, v_n)$ の場合は $\langle \mathbf{u}, \mathbf{v} \rangle = \sum_{i=1}^n u_i \bar{v}_i$ とエルミート (Hermit) 内積を表す (頻繁に出てこない).

\bar{D} : D が集合の場合はその閉包, すなわち D を含む最小の閉集合.

\dot{x} : x の時間微分, すなわち, $\dot{x} := \frac{dx}{dt}$. また, $\ddot{x} = \frac{d^2x}{dt^2}$ である.

$D\mathbf{f}, \frac{\partial \mathbf{f}}{\partial \mathbf{x}}$: 写像 $\mathbf{f}: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ に対するヤコビ行列を表す.

$\frac{\partial \phi}{\partial \mathbf{x}}$: \mathbb{R} 値の関数 $\phi(\mathbf{x})$ に対してその勾配を表す.

$O(\cdot)$: ランダウ記号で, その項の大きさの程度 (オーダー) を表す. 例えば, $x = c_1\epsilon + c_2\epsilon^2 + c_3\epsilon^3 + \dots$ で ϵ が小さいときは, 第2項目以降は合わせて ϵ^2 程度の大きさであるが, 第2項目以降の表式が必要ないときはランダウ記号を使って $x = c_1\epsilon + O(\epsilon^2)$ と表すことがある. 厳密には $g(\epsilon) = O(\epsilon^2)$ は $|g(\epsilon)| \leq M|\epsilon|^2$ となる $M > 0$ がある小さい $\delta > 0$ に対して $|\epsilon| < \delta$ の範囲で一様にとれることを意味する.

$h.o.t.$: 高次の項をまとめて略記する. 例えば, $x = c_1\epsilon + c_2\epsilon^2 + c_3\epsilon^3 + \dots$ の場合, $x = c_1\epsilon + h.o.t.$ あるいは $x = c_1\epsilon + c_2\epsilon^2 + h.o.t.$ などと略記する.

$a \approx b$: a は近似的に b であるという意味. 厳密な定義はない. 上述の例だと, $x \approx c_1\epsilon$ などと使う.

$a \ll b$: a は b より十分小さいという意味。厳密な定義はない。 $b \gg a$ も同じ意味。

δ_{ij} : クロネッカーのデルタ記号。 $i = j$ のとき $\delta_{ij} = 1$ で、それ以外では $\delta_{ij} = 0$ である。

$\delta(t - t_0)$: ディラックのデルタ記号で $\int_{-\infty}^{\infty} \delta(t - t_0) dt = 1$, $\int_{-\infty}^{\infty} \delta(t - t_0) f(t) dt = f(t_0)$ の性質を持つ超関数。直感的には $t = t_0$ に ∞ の値と 1 の面積を持ち、 $t \neq t_0$ では 0 の関数。

目次

第 1 章	様々なリズムと同期	1
1.1	生命のリズム現象	1
1.2	リズムの基本性質	9
1.2.1	安定性	9
1.2.2	応答性	11
1.3	リズムの数学的記述方法	12
1.3.1	アトラクタ	13
1.3.2	リミットサイクル	15
1.4	リミットサイクルの例	16
1.4.1	メトロノーム	16
1.4.2	化学反応	17
1.4.3	細胞の電氣的活動	19
1.5	リミットサイクル振動子の位相応答曲線	21
1.6	同期現象	24
1.6.1	同期の分類と用語	24
1.6.2	数理モデルにおける同期の例	25
1.6.3	同期の機構と条件	28
1.7	補足	30
1.7.1	その他の生物リズム	30
1.7.2	数理モデルに関して	31
第 2 章	力学系の初歩とリミットサイクル	32
2.1	力学系の考え方	32
2.1.1	1 変数の自律系常微分方程式	32
2.1.2	定性的な解の運動	35
2.1.3	平衡点と解の軌道	37
2.2	周期解とリミットサイクル	38
2.2.1	非自律系の周期解	38
2.2.2	平衡点と周期軌道	39
2.2.3	力学系の極限集合とリミットサイクル	46
2.3	リミットサイクルの分岐	48
2.3.1	解の分岐とは	48

2.3.2	周期解の分岐	50
2.3.3	周期解の分岐と標準形	55
2.4	常微分方程式の基礎的な定理	59
2.4.1	解の一意性と初期値に関する連続性	59
2.4.2	平衡点の安定性	62
2.5	補足	64
第3章	位相方程式による同期現象の解析	69
3.1	縮約とは?	69
3.2	位相方程式の導出	70
3.2.1	位相の定義とアイソクロン	71
3.2.2	摂動系の位相記述	73
3.2.3	位相感受関数	76
3.2.4	結合振動子系の位相記述	77
3.3	平均化近似	78
3.3.1	不均一性	78
3.3.2	結合	80
3.3.3	周期外力	82
3.3.4	結合関数のフーリエ級数による表示	82
3.4	位相縮約の解析的な計算: スチュアート・ランダウ振動子の例	83
3.4.1	位相とアイソクロン	84
3.4.2	位相感受関数	85
3.4.3	位相方程式	86
3.5	位相方程式の解法と同期現象	87
3.5.1	結合関数が基調成分だけの場合	87
3.5.2	一般の結合関数の場合	89
3.5.3	周期外力の場合	90
3.6	数値的な位相縮約	90
3.6.1	位相感受関数の数値的計算法	90
3.6.2	例: 周期外力を受けるフィッツフュー・南雲振動子	92
3.6.3	例: 2つの結合するフィッツフュー・南雲振動子	93
3.7	補足	96
第4章	位相ダイナミクスの力学系理論	100
4.1	周期軌道の周りの運動と位相ダイナミクス	100
4.1.1	準備	100
4.1.2	周期係数の線形微分方程式系とフロケ理論	104
4.1.3	周期軌道の周りの運動と安定性	106

4.1.4	摂動に対するリミットサイクルの安定性	113
4.2	位相と平均化法の理論付け	118
4.2.1	位相とアイソクロンの構造	118
4.2.2	平均化法	126
4.3	補足	128
付録 A	周期外力を受ける振動子の $m:n$ 同期の解析	131
A.1	平均化近似の拡張	131
A.2	位相方程式による同期解析	132
A.3	周期外力を受けるフィッツフュー・南雲振動子	132
付録 B	位相方程式の拡張	135
B.1	一般的な摂動に対する位相感受関数	135
B.2	結合の時間遅れ	135
付録 C	位相感受関数の数値的・実験的計測方法	137
C.1	位相感受関数の数値計算における注意点	137
C.2	位相感受関数と位相結合関数の実験系における計測	138
付録 D	不変多様体の理論の結合振動子系への応用	139

第1章 様々なリズムと同期

生物リズムは振動子集団の同期現象によって生まれる。この章では、生物リズムを中心に、自然界に現れる周期的な運動とその同期現象について幅広く紹介する。特に、生物リズムに特徴的な振動の安定性と刺激に対する応答性について詳しく説明する。また、メトロノーム、化学反応、神経細胞に現れる振動現象に対して、その時間発展を記述する微分方程式を導出し、計算機シミュレーションによって安定なリズムが現れることを確認する。最後に神経細胞が時間的に周期的な入力を受けるときに現れる同期現象をシミュレーションによって示す。生物リズムの基本的性質を知り、微分方程式による現象の記述に親しむことが本章の目的である。

1.1 生命のリズム現象

生物では様々なタイプの周期的な活動が営まれており、これらは生物リズムと呼ばれる。生物リズムは極めて重要な生命機能を担っている。心臓の拍動、歩行や羽ばたきなどの運動、一日のリズムを刻む概日時計、発生における体節形成など、その例は枚挙にいとまがない。

ほとんどの生物リズムの背後には同期現象がある。分子や細胞といった小さなレベルで作られたリズムの集団が同期し、組織や個体レベルの大きなリズムを作り出す。自発的にリズムを刻めるユニットは自励振動子 (self-sustained oscillator)、あるいは単に振動子と呼ばれる。振動子の実体は、分子や細胞、あるいは個体など、様々な可能性がある。振動子は必ずしも最小ユニットを指し示すわけではなく、振動子集団が同期して作られたリズムを振動子と呼ぶことも多い。生命現象は分子スケールから個体や個体集団のスケールまで階層的に構成されていることが多く、生物リズムもその例に漏れない。

いくつかの代表的な生物リズムを取り上げ、その機能や生成機構を簡単に解説しよう。

ホタルの発光

東南アジアでは、幾万ものホタルが集まって、一斉に同期して明滅することがある¹。ホタルは光を感じると次に光るタイミングが変化するため、ホタル間に相互作用があり、これによって大集団の同期現象が引き起こされる。

ホタルの集団同期発光は日本でも見ることができる。例えば志賀高原にあるゲンジボタルの生息地では、ホタルの明滅が広範囲にわたって長時間同期しているのを確認できる。おそらく、ホタルの同期が起こるかは、周囲の明るさが関係している。志賀高原の夜はかなり暗く、そのため同期するのに必要な十分強い相互作用があったのだと考えられる。

概日リズム

バクテリアなどの原始的な単細胞生物からほ乳類といった高等な生物まで多くの生物が概日リズムと呼ばれる約24時間周期の体内時計を持っている(図1.1)。たとえ光などの環境の影響を完全に遮断しても、この体内時計の作用によって、生物の活動に約1日周期のリズムが現れ、例えば約1日周期の寝起きのリズムが保たれる。概日リズムの周期は個体や種によってことなる。暗室においては、例えばマウス(ネズミの一種)は平均で23.5時間程度の周期、ヒトは平均で25時間程度であることが知られている。通常的生活環境下では、明暗サイクルの影響によって概日リズムは24時間の日周期に同期する。

自身の持つ体内時計を最も痛感するのは海外旅行時に時差ぼけに苦しむ時であろう。時差ぼけは、飛行機によって短時間の間に東、または西に移動したときに起こるのだが、これは、自己の体内時計が刻む時刻と実際の環境の時刻との差異によるものである。体内時計と実際の時刻にずれがあるときは、再び同調するまでに日数を要する。体内時計の環境との同調については、第1.2.2節で詳しく説明する。

ほ乳類では、体全体の概日リズムは視交叉上核と呼ばれる脳内の神経細胞集団によって統率されており、視交叉上核を破壊すると、約24時間周期の活動リズムが消失する。視交叉上核の神経細胞は時計細胞と呼ばれる。時計細胞を分離培養すると、個々の細胞に約24時間周期の活動度の変化が観察され、1細胞レベルで概日リズムが存在することが確認できる。細胞内の概日リズムは、時計遺伝子と呼ばれる特定の遺伝子群によって作られている。そして、時計細胞間には、神経伝達物質を介した相互作用があり、これによって組織全体で同期した活動をする。

¹文献 [1] に詳しく説明されている。

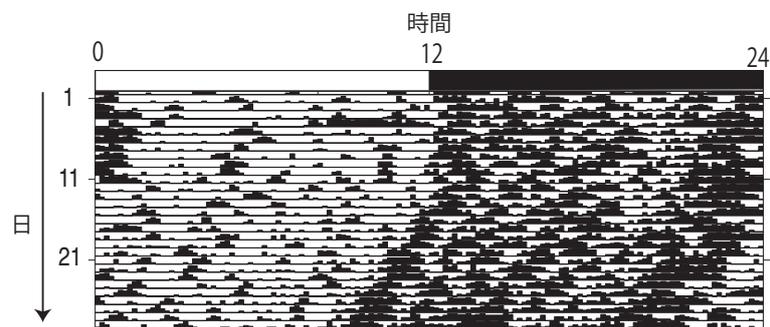


図 1.1: マウスの概日リズム。縦軸が日数，横軸が時間である。ケージ内のマウスの自発的な行動を赤外線探知機で測定し，10 分間あたりの行動量をヒストグラムで表している。ケージ内の温度やえさの状況などは一定に保たれ，外部環境の情報はほぼ排除されている。1 日目から 10 日目の 0 時から 12 時の間だけケージを明るくし，他の時間はずっと暗くしてある。10 日目までを見ると，マウスの行動リズムが，明暗サイクルに同期していることがわかる。マウスは夜行性のため，明暗サイクルがあると，暗いときに活動する。しかしずっと暗室となる 11 日目以降は，活動の開始時刻が毎日少しずつ早くなっており，これはこのマウスの体内時計の周期が暗室中では 24 時間より短いことを意味する。活動の開始時刻を直線でフィットすると，毎日約 10 分ずつ早起きしており，周期が約 23.8 時間であることがわかる。本間さと氏の提供による。

地球上に酸素をもたらしたことで有名なシアノバクテリアという原核生物の一種も、単細胞生物にもかかわらず概日リズムを持っている。シアノバクテリアでは概日リズムを生み出すことができるタンパク質群が同定されている。試験管にこのタンパク質群と生化学反応のエネルギー源であるアデノシン三リン酸 (ATP) を適切な配合で混ぜ合わせるだけで、タンパク質のリン酸化が約 24 時間周期で行われる。なお、試験管内では大量のタンパク質が同期したリン酸化リズムを示しておりその同期機構も興味深い問題である。

概日リズム特有の性質として、温度変化に対する周期の頑強性がある。通常の生化学反応では温度を 10 度上昇させると反応速度が 2 倍程度となることが知られているが、概日リズムでは周期がほとんど変化せず、高々 10% 程度しか変わらない。温度に対して周期がほとんど変化しない性質は温度補償性と呼ばれる。温度補償性の機構は概日リズムの重要な未解決問題である。

心臓

心臓の拍動リズムは洞房結節と呼ばれる部位の電氣的活動がペースメーカーとなって作られている。洞房結節は、ペースメーカー細胞と呼ばれる細胞の集団が密集した組織である。ペースメーカー細胞は単体でも電氣的な振動を作り出すことができる振動子である。心拍は状況に応じて大きく振動周期が変化するが、これは洞房結節単体の働きではなく、心臓に入射している自律神経によって振動周期が制御されているためである。運動時や緊張したときに心拍が早くなるのはこの作用による。

洞房結節の電氣的活動は、心臓全体を電氣的な波として伝播する。ほとんどの心筋細胞は、ある程度大きな電氣的刺激があったときにだけ一過性の強い電氣的活動を示す。このように閾値を超える入力に対して、入力よりも大きな反応を示すユニットは興奮子 (excitable unit) と呼ばれる。細胞の収縮は、この一過性の電氣活動によって引き起こされる。つまり、振動子の電氣的活動を興奮子がリレーして、心臓全体で適切な収縮パターンを作り出している。

しかし、正常な収縮パターンと全く異なる複雑な時空間パターンが生成される場合がある。突然死を引き起こす心室細動では、回転するらせん状の波、いわゆるスパイラルパターンがいくつも現れ、秩序だった収縮が行えなくなる。振動子や興奮子の集団では単純な同期現象以外にも多種多様なダイナミクスが現れる。

なお、洞房結節が何らかの理由で働かなくなると、洞房結節よりも下部にある房室結節という部位が代わりに心臓のペースメーカーとなることが

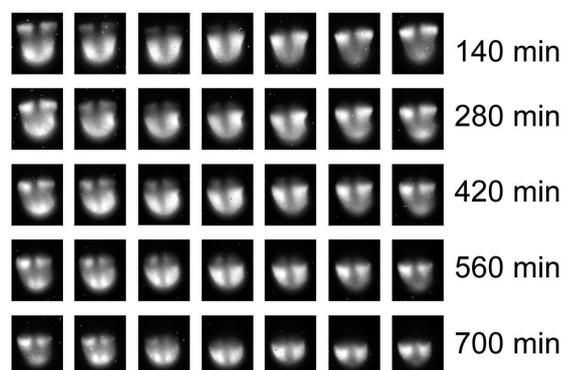


図 1.2: 分節時計ダイナミクス. 分節時計に関わる HES 7 と呼ばれるタンパク質の濃度が高い部分が白色で示されている (20 分間隔, 左から右に向かって時間が進行). 尾 (下部) から頭 (上部) の方向に周期的に波が伝わっている様子がわかる. 波は上部にたどり着くと, そこで分節が行われる. ムービーが文献 [2] の supporting information としてインターネット上に公開されている. 影山龍一郎氏の提供による.

知られている. 房室結節の振動数は洞房結節よりも低いいため, 房室結節がペースメーカーになると心拍数の低い, いわゆる徐脈の状態となる.

体節形成

発生, つまり生き物が受精卵から形作られる過程は, 生命の神秘である. その発生過程においても生物リズムが決定的な役割を果たしている.

脊椎動物では発生初期に体節形成が行われる. 体節は脊椎や肋骨, 皮下組織の元になる節状の細胞集団である. 体節は頭側から1つ1つ作られていき, この過程は分節と呼ばれる. 分節はリズムカルに行われ, その周期はゼブラフィッシュという魚の一種では30分程度, マウスでは2時間程度, ヒトでは8時間程度である. そして最終的に, マウスは60~65個程度, ヒトは40~42個程度, また, 蛇では数百程度もの体節が作られる.

体節が作られる過程は大変興味深い. 体節を構成する個々の細胞において, 分節過程に関係するタンパク質量が周期的に増減している. これは遺伝子の制御ネットワークによる振動機構で, 分節時計と呼ばれる. 分節時計には細胞間コミュニケーションがあり, 近くの細胞同士ではほぼタイミングのそろった振動を行っている. しかし, 全体が単純に同期しているわけではなく, 尾に相当する部分から振動が始まり, それが頭部の方向に流れ, そして, この波が止まるところで分節が起こる (図 1.2). マウスでは, 遺伝子を改変することによって分節時計を止めることができ, すると

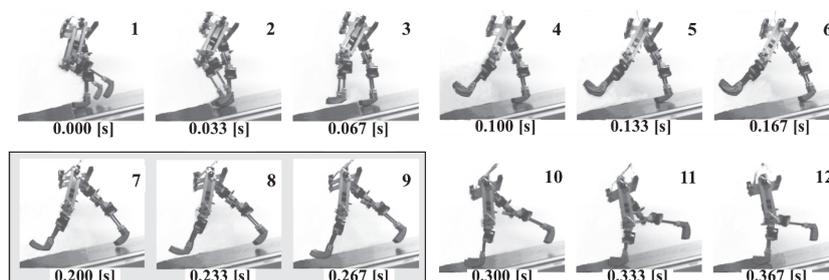


図 1.3: 受動歩行ロボット. エネルギー源や制御系を一切持たないが, 坂道を自然に歩くことができる. 写真のロボットは石黒章夫氏らによって開発された, 世界で初めての受動「走行」ロボットであり, 足が全て浮く瞬間がある (7-9 番目). 石黒章夫氏の提供による.

分節が正常に行われなくなり, 形態に致命的な異常が現れることが知られている.

動物の運動

試しに歩いてみよう. そして歩行をリズムという視点で捉えてみよう. 体は足や腕などの, それぞれある程度の自由度をもつユニットが関節や筋肉などで結合した集合体である. 歩行とは, これらのユニットの集団が全体で作る, ある周期的な運動パターンである.

2足歩行や多足歩行の研究はロボットへの応用で特に重要であり, 安定性やエネルギー効率性, また動きの制御といった様々な観点から研究が進められている. 歩行に対しては, 能動歩行と受動歩行という2つの異なる観点がある. 能動歩行とは, 組み込まれた制御系によって複雑なダイナミクスを操り, 歩行を実現するものである. 一方, 受動歩行は, 制御系やエネルギー源を一切もたず, 下り坂を安定に歩くものである (図 1.3). 現在ある歩行ロボットの多くは前者である. 後者はエネルギー効率や安定性の面で優れており, 生物に近い自然な歩行を実現できるのだが, デザインが難しい. 将来的には, 両者が適切に組み合わせられた理想的な歩行ロボットができるかもしれない.

歩行自体を1つの振動子と見なすことができる. そして, 複数人の歩行が同期することがある. ロンドンのミレニアム橋では, 大量の人間の歩行が同期してしまったために橋に強い横揺れが生じ, 危険な状態に陥ったことがあった. この橋は揺れやすい構造を持っており, その揺れの周期は歩行の周期と近かったようだ. 橋が揺れ出したとき, 人々はバランスを取るために歩行のタイミングを調節したのだが, その結果, 人々の歩行のタイミングがますます合ってしまい, 揺れをさらに増幅させた.

人間の運動には走行もある。これは同じユニット集団が形成する異なる周期的運動パターンである。動物が移動する際には、関節などの身体可動部を周期的に動かすことで、歩行や走行、飛翔、遊泳、這行といったさまざまな運動パターンを示す。これらを総称してロコモーション (locomotion, 移動様式) と呼ぶ。人間は少なくとも、歩行と走行の2種類のロコモーションがある。馬には、ウォーク (並足), トロット (早足), ギャロップ (早駆け) などの8つものロコモーションがあり、移動速度に応じて切り替わる。

生物が多様なロコモーションを生成する機構はよくわかっていない。中枢パターン発生器 (central pattern generator, CPG) と呼ばれる神経回路網がロコモーションの生成機構であるとする立場があり、多くの研究がなされている。一方、中枢パターン発生器を持たない受動歩行でも、下り坂の勾配によって自然に歩行パターンが変化するという理論的研究がある。

また細胞の運動にもリズムや同期が関係している。細胞表面には、鞭毛や繊毛と呼ばれる毛のような器官があり、細胞はそれを動かして移動する。精子は一本の鞭毛を振動させて泳ぐ。微生物の中には複数の鞭毛を持ち、それらの同期した振動によって泳ぐものもある。

社会性アメーバのコミュニケーション

細胞性粘菌と呼ばれる単細胞微生物はまことに興味深い。個々の細胞は独立にアメーバ運動をするのだが、飢餓状態になると数十万の細胞が集集合して長さ数ミリのナメクジ状の集合体を作り、集団で遠くまで能率良く移動する。そして胞子の固まりである子実体とよばれる構造を作り、それを持ち上げて胞子を分散させる。単細胞生物が集団で秩序だった行動をとることから、このようなアメーバは社会性アメーバと呼ばれる。

細胞性粘菌は集合場所を決定するときリズムを利用する。各細胞は飢餓状態になると、cAMP という化学物質をリズムカルに分泌する。cAMP には他の細胞の cAMP の分泌を促す作用があるため、cAMP の分泌が次々と近隣の細胞によってリレーされ、cAMP の波が作られる。このときターゲットパターン) と呼ばれる同心円状の波構造や、スパイラルパターンが作られる (図 1.4)。

多くの細胞は特定の化学物質の濃度がより高い方向に動く、走化性と呼ばれる性質を持っている。細胞性粘菌には cAMP に対する走化性があるため、cAMP の波の発生源に向かって移動していく。このようにして細胞性粘菌は集合体を作る。

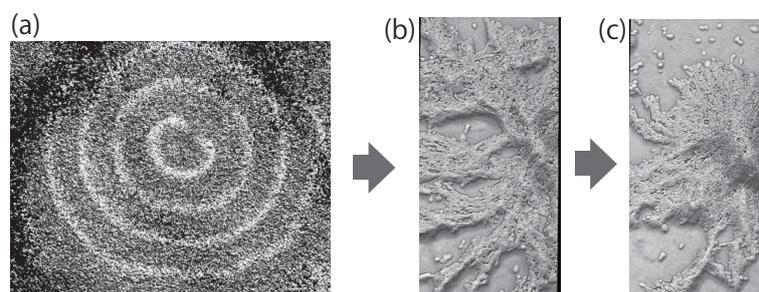


図 1.4: 細胞性粘菌における化学物質の波状パターンと集合の様子。(a)cAMP のリレーの様子。測定は cAMP 濃度と正の相関を持つカルシウム濃度によって行っており、濃度が高い部分が白色で示されている。長辺は約 2mm. (b), (c) 飢餓時の集合の様子。リレーパターンの中心部に集まる。飢餓後 6 時間 (b) と 6 時間半 (c)。短辺は約 0.2mm で、写真で見えているつぶつぶが 1 つ 1 つの細胞である。堀川一樹氏の提供による。

脳

脳においても、リズムや同期が重要な役割を担っていると考えられている。脳は神経細胞集団のネットワークである。神経細胞は心筋細胞と似た電氣的活動を行い、興奮を起こす。神経細胞が興奮すると、接続する他の神経細胞にイオンや神経伝達物質を送り、それらの細胞の興奮を促したり抑制したりする。神経細胞ネットワークはこのような電氣的なやりとりによって、情報伝達や情報処理を行っている。個々の神経細胞は基本的には興奮子であるが、条件によっては振動子にもなる。

近年の研究によって、複数の神経細胞の同期した興奮が注意や認知などにおいて重要な役割を果たしていることが示唆されている。また、脳波は、神経細胞集団の同期した活動によって作られていると考えられている。脳波はその周波数によって α 波、 β 波、 θ 波などに分類されており、それぞれの役割が盛んに調べられている。

また脳においては、同期は悪影響を持つ場合もある。例えばてんかん発作では、神経細胞の活動が広範囲にわたって同期した活動が起こり、発作の原因となっていると考えられている。また、パーキンソン病の症状に手の震え(振戦)があるが、これは脳の神経細胞の異常な同期的活動に起因すると考えられている。効果的な治療法として、脳深部刺激療法 (deep brain stimulation) が注目されている。この手法では、脳に電極を埋め込み、問題を起こしている部位に強い電気刺激を直接与えることによって神経細胞のリズミカルな活動を抑制し、その結果、体の震えをとめることができる。

1.2 リズムの基本性質

生物リズムには、一見相矛盾する2つの重要な性質がある。外部刺激に対する安定性と応答性である。

1.2.1 安定性

生物リズムは安定である。例えば、運動した直後の拍動は安静にしていた時の状態とは異なっているが、しばらく休めば再び安静時の拍動に戻るであろう。また、歩いている時に地面に多少でこぼこがあっても、無意識に運動が調節され、一定のペースで歩き続けることができる。また、多少の坂道でも、歩行のスピードは変わるだろうが、やはり安定して歩き続けることができる。

このような安定性は生物分野では恒常性(ホメオスタシス)と呼ばれる。恒常性とは生命が状態を一定に保とうとする性質のことである。つまり、何らかの作用が外部から加わったときに、それを打ち消すような作用、いわゆる負のフィードバックが作動することを意味している。

安定なリズムは生物リズムに限らず広く見られる。機械式のメトロノームや振り子時計が好例である。ここで、安定の意味を明確にするために、振り子とメトロノームの差を考えてみよう。

摩擦のない振り子があるとして、それを突いた場合を想定しよう。突けば、振動の振幅が変化する。つまり、違う周期軌道に遷移する。どんなに軽く突いても振幅が変化し、もとの周期軌道には戻らない。あるいは振り子に摩擦が少しでもあれば、振動は減衰していき、やがて止まってしまう。この意味で振り子のリズムは安定ではない。

一方メトロノームはどうであろうか？ もし手元があれば次のような実験して欲しい(図1.5)。針を目一杯振った状態にして手を離す。すると針は振動しながら、やがてある一定の振幅を持った振動に落ち着く。一方、針を少しだけ振った状態にして手を離す。あまり振り幅が小さいと振動は減衰してやがて止まってしまふのだが、ある程度以上の振り幅から始めれば、振動の振幅は時間とともに大きくなっていき、やがてある一定の振幅を持った振動に落ち着く。この最終的な振幅は初期の振幅の大小によらない。さらに、振動しているメトロノームを軽く振るなりして乱れを加えても、少し時間がたてば、再びもとの振動状態に戻る様子が観察できる。また多少、接合部分が汚れるなどして摩擦が増えても、上述の性質は失われない。この意味で、メトロノームのリズムは安定である²

²安定性の数学的な定義について補足する。振り子のようにどんなに小さな摂動によっても違う周期軌道に遷移するような安定性を中立安定と呼ぶ。一方、メトロノームのように摂動を受けても、時間が十分たったときに元の周期軌道に戻るような安定性を漸近安定と呼ぶ。本節でいう安定性は後者のものである。詳しくは第2章で解説する。

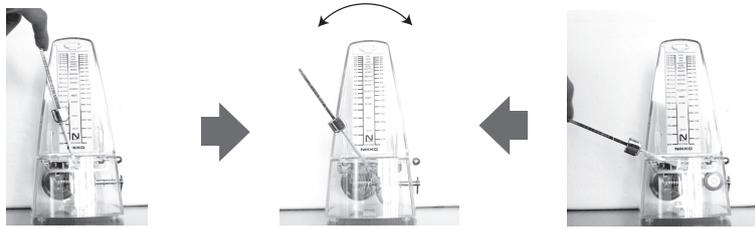


図 1.5: メトロノームの振動. 初期状態に寄らず同じ振動状態に落ち着く.

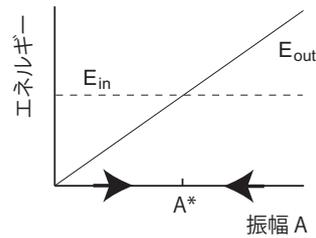


図 1.6: メトロノームの1周期におけるエネルギー収支の振幅依存性. 交点 A^* に自発的に収束し, そこでは得るエネルギーと失うエネルギーがバランスする.

メトロノームにおけるリズムの安定化機構は次のように説明できる(図 1.5). メトロノームの針の運動は, 摩擦などによって減衰する. 摩擦によって失うエネルギーは, 振動の最大振幅 A が大きいと, 摩擦を受ける距離が増加し, その結果, よりたくさんのエネルギーを失う. 一方, 針には, 中央付近を通過するとき運動している方向に弾かれる仕組みがある. 弾くのに必要なエネルギーはゼンマイに蓄えられている. このとき, ゼンマイから得るエネルギーは, 振幅にはあまり関係しないであろう. これをグラフにしたのが図 1.6 である. 振幅が大きいと, 失うエネルギー E_{out} の方が得るエネルギー E_{in} よりも大きい. 従って振幅は小さくなっていく. 一方, 振幅が小さいと, 得るエネルギーの方が失うエネルギーよりも大きいため, 振幅は大きくなっていく. その結果, エネルギー収支がバランスする交点 $A = A^*$ に, メトロノームは自発的にたどり着く. 図 1.6 の E_{out} と E_{in} は直線で描いたが, 同様の大小関係で交点を持ってさえすればどのような曲線でも話は同じである.

同様の安定化機構が, 下り坂における受動歩行にも当てはまる. 安定な歩行の状態は, 重力によるエネルギー供給と, 地面との衝突や関節における摩擦などで失うエネルギーとがバランスすることによって生まれている. エネルギー収支による安定化機構は, 他の生物リズムにも成立すると

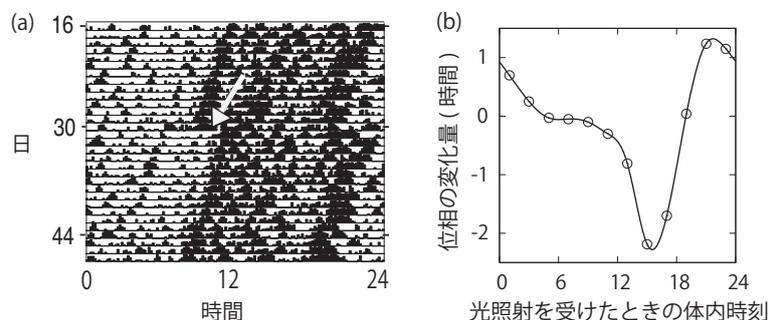


図 1.7: マウスの (a) 活動リズムと (b) 位相応答曲線. (a) 暗室にいるネズミに、30 日目の 11:45 分頃 (白抜き矢印) に 30 分の強い光を与えた結果、次の日以降の活動時間帯が 2 時間ほど遅れている. (b) 位相応答曲線. 本間さと氏の提供による.

想像される.

1.2.2 応答性

安定な振動子になんらかの刺激を加えても、やがてもとの振動状態に戻る. しかしこの時、刺激を与えなかった場合に比べると、振動のタイミング、すなわち位相にずれが生じる. 位相とは振動が 1 周期の中でどのステージにあるかを指し示す量である. メトロノームの針をいじった時に位相にずれが生じることは容易に想像ができる.

このような位相の変化は、概日リズムで重要である. 概日リズムにおける位相は体内時計が指し示す時刻、つまり体内時刻のことである. 毎朝きちんと起きられるのも、また、時差ぼけが数日で直るのも、体内時刻が外部からの刺激に適切に応答して変化するためである. この応答現象を特徴付けるために、位相応答曲線 (phase response curve, PRC), あるいは、位相反応曲線と呼ばれるものが計測される (図 1.7). 位相応答曲線は、概日リズムに限らず、様々な振動現象について調べられている. 本書を読み進めていくと、位相応答曲線がリズム集団の同期現象において極めて重要な役割を果たすことが理解できる.

動物の概日リズムの位相応答曲線の測定について説明する. 体内時刻 (位相) は、ある日の活動の開始時刻と次の日の活動の開始時刻を 24 時間で等分割して定義する. 慣習として、ネズミのような夜行性の動物に対しては、行動の開始時刻を体内時刻の 12 時と定義する. 図 1.7(a) はマウスの行動リズムで図 1.1 の実験の続きである. 30 日目の矢印で記した時間

に、30分間、強い光をネズミに照射している。すると、31日以降の活動時間帯が遅れており、最終的には−2時間程度の位相変化が生じている。位相の変化量は、光を照射されたときのマウスの体内時刻に依存する。図1.7(a)の場合では、30日目に刺激を与えているが、その時刻は行動開始から約2時間ほど後なので、体内時刻の14時に刺激を与えていることに相当する。図1.7(b)の横軸は光刺激を与えたときのマウスの体内時刻で、縦軸は体内時刻の変化量である。これが概日リズムの位相応答曲線である。

マウスの位相応答曲線は、夜に活動時間を合わせるのに適している。たとえばマウスが活動を開始する時刻、つまり、体内時刻の12時付近で、まだ日が出ているとしよう。するとマウスは光を浴び、このときの位相シフトは負であるので、マウスの体内時計は遅れ、次の日以降の活動時刻はその分だけ遅くなる。活動の終了時刻である体内時刻の0時付近に光を浴びれば体内時計が進む。マウスの体内時計はこのようにして、夜間に活動できるように自動的に調節される。

ヒトなどの昼行性の動物では活動の開始時刻（つまり朝）を体内時計の0時と定義する。ヒトの位相応答曲線はマウスの図1.7(b)と似ている。ヒトの活動開始時刻の前後では位相応答が正であり、光を浴びると体内時計が進む。ヒトの体内時計はずっと暗室にいると25時間程度なので、朝に光を浴びて体内時刻を進めることが、24時間周期で活動するために重要である。逆に体内時計の12時以降に強い光をあびると時計が遅れてしまい、夜型の生活に陥ることになる。

海外旅行時にはこの位相応答曲線を意識すれば時差ぼけを効率よく治すことができそうなものであるが、著者はかつて一度も成功したことがない。時差ぼけ時の体内時刻を、正しく認識するのが難しいためであろうか。

さて、結局のところ、安定性と応答性は矛盾しない性質であることがわかる。安定性は振動の大きさに関するもので、例えばメトロノームの場合では、針はある安定な振れ幅を持っていた。一方、応答性は振動の位相に関するもので、位相はずれてしまうと、何もしなければずれっぱなしである。この性質を特徴付けるのが位相応答曲線である。

1.3 リズムの数学的記述方法

リズム、つまり振動ダイナミクスはどのように数式で表されるだろうか？ ダイナミクスを数学的に記述する道具は微分方程式や差分方程式（漸化式）などの時間発展方程式である。微分方程式の代表例は、物体の運動を記述するニュートン方程式

$$m \frac{d^2 x}{dt^2} = F \quad (1.1)$$

であろう。ここで x は物体の座標、 m は質量、 F は物体にかかる力である。ある時刻の物体の位置 x と速度 dx/dt が与えられれば、この方程式によってその後のダイナミクスが決定される。ニュートン方程式を基礎とした物体の運動を取り扱う学問は力学 (mechanics) と呼ばれる。

しかしながら、我々が記述し理解したいと思う現象は、ニュートン方程式に従うような物体の動きに限らない。たとえば、拍動を生み出す心筋細胞の電氣的活動や、ホタルの明滅の時間発展を理解したいのである。このように時間発展するありとあらゆる対象は力学系 (dynamical systems) と呼ばれる。力学系という日本語を聞くと力学の一種に感じるかもしれないが、英語からわかるとおり時間発展するもの一般を取り扱う広い枠組みである。当然、動く物体 (mechanical systems) も力学系に含まれる。

1.3.1 アトラクタ

力学系の重要な概念にアトラクタがある。アトラクタとは、様々な初期状態から時間とともに接近していき、やがてはそこに収束する安定な状態のことである。例として、次のニュートン方程式で表される減衰振動

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -kx - 2\gamma v \quad (1.2)$$

を考えよう。簡単のため $m = 1$ とした。この微分方程式は減衰のあるバネ振り子のモデルである。右辺第1項はバネによる復元力を表し、 k はバネ定数である。右辺第2項は摩擦のような減衰の効果を持つ力で、速度 $v = dx/dt$ に比例した大きさで運動と逆向きに働くと仮定している。係数 2γ は減衰率である。この系は、 $0 \leq \gamma < \sqrt{k}$ の場合には

$$x(t) = Ae^{-\gamma t} \sin(\omega t + \theta) \quad (1.3)$$

を解として持つ。ここで、 ω は振動数、 A, θ は初期条件によって決まる定数で、それぞれ、 $A = \sqrt{x(0)^2 + v(0)^2}$ で与えられる初期振幅と、 $\tan \theta = x(0)/v(0)$ で与えられる初期位相である。

問 1.3.1 式(1.2)の解を求め、(1.3)を確かめよ。[ヒント] $x(t) = \xi(t)e^{-\gamma t}$ と置いて $\xi(t)$ について解くと見通しがいい。この方法は定数変化法と呼ばれる。 $0 \leq \gamma < \sqrt{k}, \gamma = \sqrt{k}, \gamma > \sqrt{k}$ のそれぞれの場合で解が異なることに注意する。

この系において、状態 $(x, v) = (0, 0)$ は時間がたってもその状態にとどまり続ける、平衡点 (equilibrium point) である。このことは、(1.3)において初期振幅 A が0の時に任意の時刻で $x(t) = 0$ となることから確認できる。

平衡点以外を初期状態として選んだとき、解 (1.3) の振る舞いは $\gamma = 0$ と $\gamma > 0$ の場合で質的に異なる。 $\gamma = 0$ の場合は振幅が一定の振動が起こる (図 1.8(a))。 また、違う初期状態から出発すると一般には異なる振幅 A を持つ振動状態となる。 この振動は調和振動 (harmonic oscillation) と呼ばれる。 調和振動に何らかの乱れを与えると、一般には違う A を持つ振動状態へと遷移するため、この系のどの周期解もアトラクタではない。

一方、 $\gamma > 0$ のときは、振動の振幅が時間とともに減衰し、 $t \rightarrow \infty$ で平衡点 $(x, v) = (0, 0)$ に収束する。 つまり、 $\gamma > 0$ の場合には周期解が1つも存在せず、平衡点 $(x, v) = (0, 0)$ がアトラクタとなる (図 1.8(b))。

さて、図 1.8 のように (x, v) 平面での $x(t)$ の軌跡を考えてみよう。 状態空間上にある閉じた集合を考え、この集合内の点が時間とともにどのように発展していくかを考える。 この集合は時間とともに変形するが、 $\gamma = 0$ の場合のようにエネルギーが保存する場合は、第2章で示すとおり、その集合の面積は一定に保たれることが示される (図 1.8(a) 参照)。 一方、 $\gamma > 0$ の場合は、図 1.8(b) のように集合の面積は時間とともに減衰し、最終的には平衡点に収束する。 アトラクタは、様々な初期状態からやがてたどりつく状態であり、このとき状態の集合の縮小が必然的に起こる。 エネルギー保存則の成り立つ系では、状態の集合の面積が時間とともに変化しないことが示せ³、従ってアトラクタは存在し得ない。

エネルギー保存則とは、エネルギーの獲得と流出が一切ないことを意味する。 実際のほとんどの系ではエネルギー保存則が成立しない。 例えば生物を1つの系とみなすと、系は太陽光や食料などによってエネルギーの供給を受け、そして外部に仕事をするなどしてエネルギーを消費する。 このようなエネルギー的に開放した系のことを、エネルギー開放系、あるいは散逸系と呼ぶ。 エネルギーの獲得と消費がバランスしているときはエネルギーは保存しているように見えるが、それでもエネルギー保存則の成立する系とは性質が大きく異なる。 その一例がアトラクタの存在である。

平衡点で表される時間的に定常な状態だけでなく、次節で紹介するように、振動状態もアトラクタになることがある。 アトラクタのある系では、系になんらかの乱れを与えても、その乱れが小さい限りは系の状態はアトラクタの近傍に留まる。 したがって、系のアトラクタとアトラクタ付近の性質を明らかにできれば、系のダイナミクスについてかなりの理解が得られる。

なお、アトラクタに吸引される状態の集合はベイスン (basin of attraction) と呼ばれる。 図 1.8(b) の場合は明らかに、全ての (x, v) が平衡点 $(0, 0)$ のベイスンである。

³エネルギー保存則の成り立つ力学系はハミルトン系と呼ばれる。 ハミルトン系ではリウヴィルの定理 (Liouville's theorem) によって、状態の集合の面積が時間的に不変であることが示せる。 第 2.5 節参照。

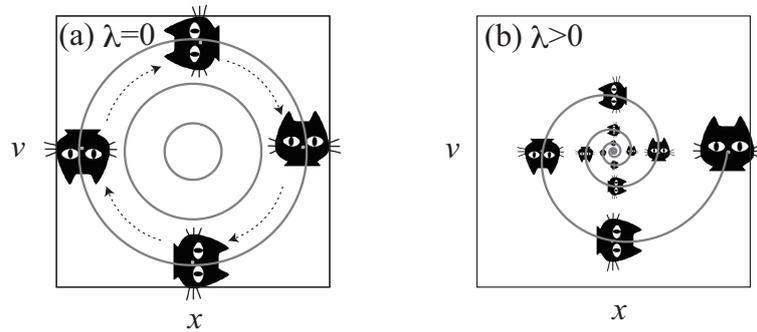


図 1.8: (a) 調和振動子 ($\lambda = 0$) と (b) 減衰振動子 ($\lambda > 0$) の軌道 (実線). 調和振動子については3つの異なる初期条件に対する軌道である. 黒の領域は状態の集合で, どのように時間発展するかが描かれている.

1.3.2 リミットサイクル

生物リズムのような安定なリズムを, 数式でどのように表すことができるだろうか?

安定な振動現象が得られるということは, 振動解がアトラクタになっていることを意味する. 微分方程式系においてアトラクタとなる振動解は, リミットサイクル (limit cycle) と呼ばれる⁴. リミットサイクル振動を示す系をリミットサイクル振動子と呼ぶ. 本書では特に断らない限り, 振動子はリミットサイクル振動子を指し示す.

リミットサイクルは, 生物リズムだけではなく, 散逸系に広く現れる一般的な振動現象である. 次節に, 生物リズムに限定せず, 様々なリズム現象を示す微分方程式を紹介する. また, それらのモデルの数値シミュレーションによってリミットサイクルの出現を確かめる.

なお, リミットサイクルは微分方程式が非線形でないと現れない. 線形な微分方程式とは (1.2) のように, 変数の1次関数だけで表されるものである. 非線形な微分方程式はそれ以外のもの, つまり, x^n といった変数のべきや $\sin(x)$ といった関数が含まれる方程式である. 線形な方程式 (1.2) では, k の値によらず, $\gamma > 0$ の場合には静止状態に収束し, $\gamma < 0$ の場合には無限遠に発散し, また $\gamma = 0$ では摂動に対して安定ではない周期解が現れたが, 任意の定数係数の線形微分方程式も同様な性質を持つ⁵.

⁴より正確にいうと, リミットサイクルには不安定なものも存在し, これは先ほどの振り子の例で述べた中立安定とも異なる. 本書では, リミットサイクルは漸近安定なもの, つまり, アトラクタとなるものだけを取り扱う. 周期軌道の安定性については第4章で詳しく解説する. また「リミット」は第2章で解説する極限集合のことで, 状態空間において時間無限大で閉軌道を描くことから, リミットサイクルと呼ばれる.

⁵定数係数の線形微分方程式の場合は, 変数の数や微分の階数によらず, 任意の解が指

関数が非線形であることは、因果関係が単純な1次関数で表せないことを意味する。例えば我々がカルシウムをとっても、その摂取量に比例して骨が増えるとは限らない。電圧と電流の比例関係を言うオームの法則も、大きな電圧に対しては比例関係が破れる。このような非線形な関係(非線形性と呼ばれる)は自然界では一般的なものであり、リミットサイクルを含め、自然界の複雑な現象を生み出す要因となっている。

1.4 リミットサイクルの例

現象を記述する方程式を構築することは、数理モデル化、あるいはモデル化と呼ばれ、また構築した方程式は(数理)モデルと呼ばれる。この節ではいくつかの振動現象をモデル化する。

1.4.1 メトロノーム

メトロノームの針は基本的には減衰振動子である。しかし、針が中心付近を通過するときに、その運動方向に力が加わるような仕組みがある。正確にモデル化するためには、重力に起因する復元力や摩擦といった減衰力をきちんと考察するべきなのだが、ここでは本質を逃さない程度にできる限り単純化してモデルを作る。まず減衰振動を(1.2)の減衰バネ振り子で表す。これに、 $x = 0$ 付近で弾く力を表す $p(x, v)$ を加えた次の運動方程式を考える。

$$m \frac{d^2 x}{dt^2} = -kx - \gamma v + p(x, v). \quad (1.4)$$

ここで、 $p(x, v)$ が位置 x と速度 $v = dx/dt$ のみの関数で、時間を陽に含まないものとした点に注意したい。メトロノームは、針の状態によって与えられる力が決まる、いわゆる自己駆動系であり、時間的に予定されている外力が加わっているわけでない⁶。関数 $p(x, v)$ は次のようなものが適切であろう。

$$p(x, v) = \begin{cases} p_+(x) & \text{for } v > 0, \\ p_-(x) & \text{for } v < 0. \end{cases} \quad (1.5)$$

ここで $p_+(x)$ は、 $x > 0$ のある限られた領域で正の値を持つ関数であり、 $p_-(x)$ は $p_-(x) = -p_+(-x)$ のように $p_+(x)$ を反転させたものとする。具体的には、図1.9(a)のような2等辺3角形の関数を仮定するが、以下の結果は似たような関数であれば定性的に保たれる。

数関数の重ね合わせによって書ける。すると解は、平衡点への収束解、発散解、中立安定な周期解(の重ね合わせ)の3つの可能性しか無いことが示せる。リミットサイクルは存在しない。

⁶式(1.4)のように時間に陽に依存しない運動方程式で表される系を自律系と呼び、例えば、右辺に $\sin t$ のような時間に陽に依存するような項がある系を非自律系と呼ぶ。

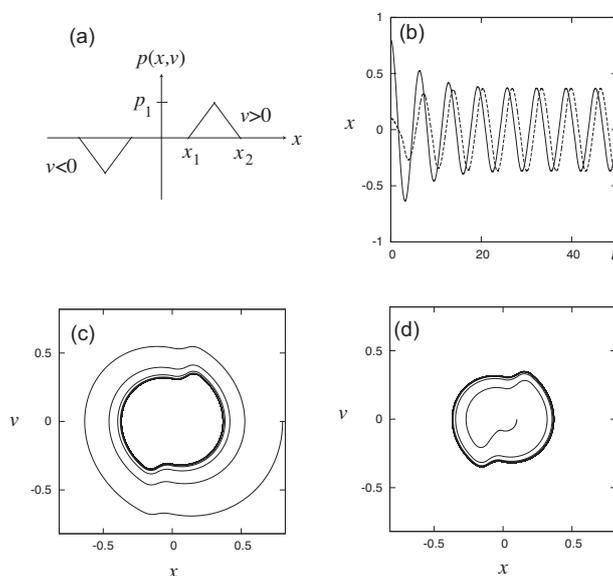


図 1.9: メトロノームの数理モデル. (a) 関数 $p(x, v)$. (b) 大小 2 つの異なる初期条件からの時系列. (c)(d) 大小 2 つの異なる初期条件に対する軌道. 周期軌道 (リミットサイクル) に接近していく様子がわかる. パラメータ値は $m = 1, k = 1, \gamma = 0.2, x_1 = 0.01, x_2 = 0.11, p_1 = 0.4$ である.

式 (1.4) を計算機でシミュレーションすると⁷, 確かに周期軌道がアトラクタとなっていることが確かめられる (図 1.9). 図 1.9(b) では, 振幅の大きい状態を初期条件としたもの (実線) と, 振幅の小さい状態から始めたもの (点線) の 2 つの軌道を示している. どちらの場合もある一定の振幅に接近していく様子がわかる. これらの軌道は (x, v) 平面ではそれぞれ図 1.9(c),(d) となる. アトラクタとなる閉軌道が確かに存在している.

1.4.2 化学反応

化学反応でも振動性の反応が現れることが知られており, その代表例はベロウソフ・ジャボチンスキー (Belousov-Zhabotinsky, BZ) 反応である. BZ 反応の概略を説明しよう⁸. BZ 反応は硫酸やマロン酸といった数種類の薬品を適切な分量比で混ぜるだけで起こる. 約 1 分周期で酸化還元反応が繰り返されるのだが, それに伴い, 溶液の色が還元状態の赤色から酸化状態の青色へ, そして再び赤色へと鮮やかに変化するため, 振動が容易に観測できる. 攪拌しながら観察すると, 反応液全体でほぼ周期的に酸化

⁷数値積分法については本書では解説しないが, 第 1.7 節で文献を紹介する.

⁸詳しくは文献 [3] を参照.

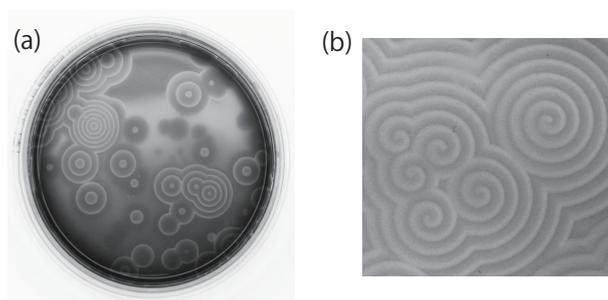


図 1.10: ベロウソフ・ジャボチンスキー反応. (a) ターゲットパターン. ペトリ皿に反応液を広げると自然と同心円状のパターンができ, 中心から波が広がっていく. それぞれのパターンの中心には, 埃や皿の傷などといった触媒になる要素があり, そこでは化学反応が周りに比べて早く起こる. 中心の反応で生まれた生成物が周りに拡散し, 周囲の振動を誘発することによって波状のパターンが生まれる. 波と波が衝突すると2つの波は対消滅し, 最終的には早い振動を持つ(つまり波長の短い)パターンが全体を支配する. ペトリ皿の直径 9cm. (b) 波の一部を風などをあてて壊すと, そこから回転方向の異なる2つのスパイラルパターンが現れる. 宮崎淳氏の提供による.

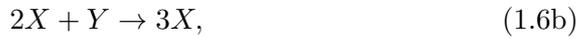
還元反応が続く. また, ペトリ皿に広げて攪拌せずに観察すると, 図 1.10 のように, ターゲットパターンと呼ばれる同心円状の波や, スパイラルパターンが観察される.

化学反応の中でも実用上極めて重要なものに, 個体表面上で起こる化学反応があるが, そこでもこのようなパターンが現れる. 例えば燃料電池の触媒にはプラチナが使われているが, プラチナ表面上で起こる化学反応は条件によっては振動をおこし, スパイラルパターンが現れることがある. 2007年にノーベル化学賞を受賞した Ertl の先駆的研究が有名である.

また, 細胞性粘菌の集団で見られたパターンとの著しい類似性に注意したい. ターゲットパターンやスパイラルパターンは, 振動子や興奮子の集団が拡散性の物質で相互作用するとき, その実体にかかわらず広く現れるものである.

さて, 化学反応の振動現象をモデル化しよう. BZ 反応は多くの素過程からなっており, その数理モデルをまじめに構築すると極めて複雑なものとなる. そこでここでは, プリゴジンらによって考案されたブラッセレータ (Brusselator) と呼ばれる仮想的な化学反応系を紹介する. ブラッセレー

タの化学反応は次の反応式で表される.



各分子の濃度を対応する小文字で表す. 反応式からわかる通り, a と b は時間と共に減少していくのだが, ここでは, その量があまり変化しない程度の時間領域を考えるか, あるいは量が変化しないように外部から供給し続けている状況を考えよう (BZ 反応の振動もそのような状況においてほぼ定常な振動が現れる). よって a と b を定数とし, x と y の時間変化に着目する. なお, d と e は時間とともに増加するのだが, 反応に寄与しないので考える必要がない.

化学反応の反応速度論における基礎的法則である質量作用の法則にしたがって微分方程式を書き下す. 質量作用の法則では, 単位時間あたりに起こる反応の頻度が分子の濃度の積に比例するとする⁹. 例えば y は, (1.6c) から bx に比例して増加し, (1.6b) から x^2y に比例して減少する. x についても同様に考えると, 結局

$$\dot{x} = a + x^2y - bx - x, \quad (1.7a)$$

$$\dot{y} = bx - x^2y \quad (1.7b)$$

を得る. ここで, 反応係数 (つまり各項の係数) は全て 1 と仮定している.

第2章で詳しく解析する通り, この系は $b > a^2 + 1$ の時に振動が発生する. 例として, $a = 1.0, b = 2.2$ の時の時系列を図 1.11(a) に示す. 時間とともに周期解へ接近していく様子がわかる. 次に, $a = 1.0$ に固定し, 様々な値の b を考える. 図 1.11(b) は, 適当な初期条件から数値シミュレーションを行い, 十分時間が経過してから, $x(t)$ の最大値と最小値を求めたものである. $b < b_{\text{cr}} = 2.0$ に対しては定常状態だが, $b > b_{\text{cr}}$ では最大値と最小値が異なり, つまり, 振動状態になっていることがわかる. また, 振動の振幅が $b = 2$ 付近で急激に大きくなっていることが観察できる.

1.4.3 細胞の電氣的活動

心筋細胞や神経細胞は, 細胞膜に埋め込まれたチャネルやゲートと呼ばれるイオンの通り道によって細胞外と電荷のやりとりを行い, 興奮など

⁹例えば文献 [4] を参照.

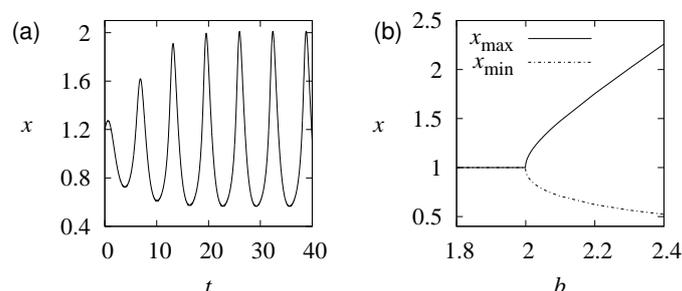


図 1.11: ブラッセレータの数値シミュレーション。(a) 時系列。(b) 相図。

の電気的活動を行う。心筋細胞や神経細胞では、細胞の種類や条件によって、興奮子や振動子となる。

細胞の電気的活動は、細胞を電気回路と見なすことによって微分方程式で記述される。まず、細胞を内部に電荷をためられるコンデンサとみなす。細胞内と細胞外の電位差を x 、細胞内にためられた電荷を q 、コンデンサの静電容量を C とすると $q = Cx$ となる。次に、細胞外から細胞内への電荷の流れ、すなわち電流を I とする。この電流 I によってコンデンサに電荷が蓄えられるが、電流が電荷の時間微分 dq/dt であることに注意すると $dq/dt = I$ を得る。これらより

$$C \frac{dx}{dt} = I \quad (1.8)$$

という運動方程式を得る。これが細胞の電気的活動を記述する基本方程式である。 I は外部からの入力電流であったり、また、電位 x や細胞のチャネルやゲートの状態の関数であったりする。ホジキン (Hodgkin) とハクスリー (Huxley) は、イカの軸索 (神経細胞の一部) について詳細な実験観測を行い、 I の表式と、 I が依存するチャネルやゲートの状態を記述する運動方程式を巧妙に求め、そのシミュレーションによって細胞の興奮性を初めて説明した。これはホジキン・ハクスリー (Hodgkin-Huxley) 方程式と呼ばれる。ホジキン・ハクスリー方程式は 4 変数の多少複雑なモデル方程式であるが、このモデルのエッセンスを保ちつつ、多項式で構成される 2 変数の微分方程式に簡略化したものが、次式で与えられるフィッツフュー・南雲 (FitzHugh-Nagumo) 方程式である。

$$\frac{dx}{dt} = x(x - a)(1 - x) - y + I_{\text{ext}}, \quad (1.9a)$$

$$\tau \frac{dy}{dt} = x - by \quad (1.9b)$$

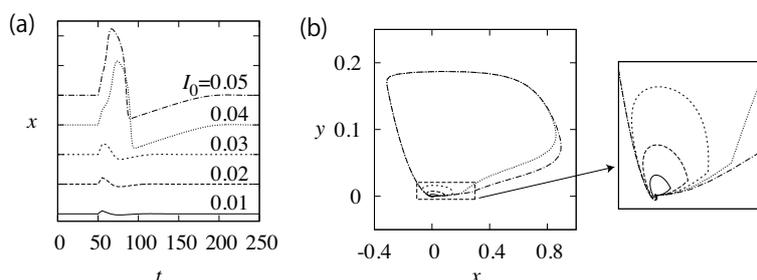


図 1.12: フィッツフュー・南雲方程式の数値シミュレーション. (a) 時系列. (b) (x, y) 平面における軌道. パラメータ値は $a = 0.1$, $b = 0.5$, $\tau = 100$ で, この場合は平衡点 $(x, y) = (0, 0)$ が安定である. 系が平衡点にあるときに, 短時間の様々な強さの外部入力を入れたときの挙動を示している. $t = 50$ から $t = 55$ の時間帯だけ, $I_{\text{ext}}(t) = I_0$ とし, その他の時間帯は $I_{\text{ext}}(t) = 0$ としている. $I_0 = 0.03$ と $I_0 = 0.04$ の間に閾値を持つ興奮子であることがわかる. 閾値を超えたとき, 軌道は (x, y) 平面では大きく遠回りして平衡点へと戻る.

ここで α, β, τ はパラメータ, I は細胞膜内への入力電流である. パラメータ α は $0 < \alpha < 1$ の範囲にとる. また, ϵ は小さい値に設定する. つまり, y は x に比べて遅い時間発展をする変数とする.

フィッツフュー・南雲方程式はパラメータの値によって, 興奮子となったり振動子となったりすることをシミュレーションで確認してみよう. まず, $a = 0.1, b = 0.5, \tau = 100, I_{\text{ext}} = 0$ とする. この場合は興奮子となる (図 1.12). 次に, $a = -0.1$ とする. このパラメータでは平衡点 $(x, y) = (0, 0)$ は不安定解となっており, 自発的に興奮を繰り返す振動子となる (図 1.13). この系をフィッツフュー・南雲振動子と呼ぶことにしよう.

1.5 リミットサイクル振動子の位相応答曲線

第 1.1 節で概日リズムの位相応答曲線を紹介した. 位相応答曲線は刺激に対する振動子の位相の応答を表す関数である. 位相応答曲線は同期現象の理解に不可欠であり, 第 3 章の解析でも中心的な役割を果たす. この節では位相応答曲線をリミットサイクル振動子のシミュレーションによって計測し, この曲線に対する理解を深めよう.

フィッツフュー・南雲振動子を用いる. モデル方程式は (1.9) とし, パラメータ値は図 1.13 と同じとする. 振動子の周期軌道を $\mathbf{p}(t)$ とし, 周期軌道上の各点 $\mathbf{p}(t)$ の位相 ψ を $\psi = t$ と定義する (図 1.14).

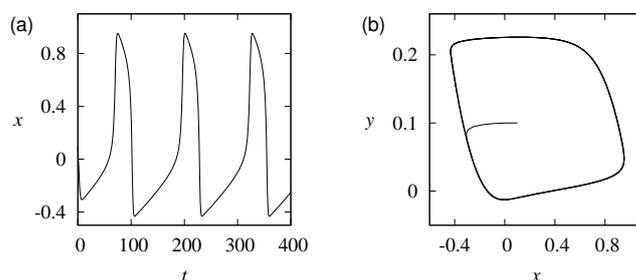


図 1.13: フィッツフュー・南雲方程式の数値シミュレーション. パラメタは $a = -0.1$, $b = 0.5$, $\tau = 100$ で, この場合は振動子となる. このときの振動周期は $T \simeq 126.5$ 程度である.

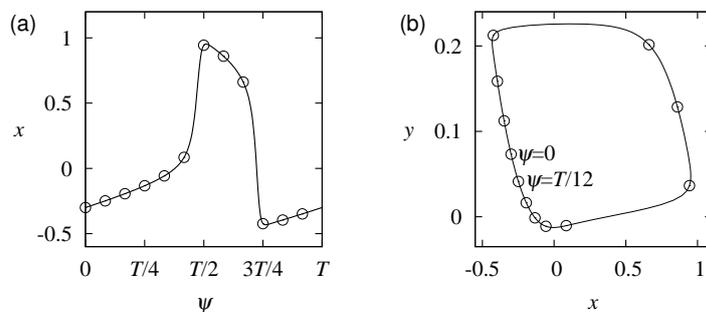


図 1.14: フィッツフュー・南雲振動子の周期解と位相. (a) 位相 ψ と周期解 $x(t)$ の関係. (b) (x, y) 平面における周期軌道 $\mathbf{p}(t)$ と位相 ψ . 位相が $T/12$ 間隔となる場所に白丸を打った. $T \simeq 126.5$.

この系にパルス的な入力電流を与えて, 位相の変化を調べる. 具体的には $I_{\text{ext}} = \epsilon \delta(t - \psi_0)$ とする. ここで $\delta(t)$ はディラックのデルタ関数である. つまり, 系は $t = \psi_0$ の瞬間にパルスを受け, 変数 $x(t)$ の値が $x(t) + \epsilon$ と正の方向に ϵ だけ瞬間的に変化する. このときの時系列を図 1.15 に描いた. 比較のために刺激を与えていないものも点線で表示している. 刺激によって時系列に変化が現れ, 振動のタイミングにずれが生じていることがわかる.

刺激を与えた場合と, 与えていない場合の振動のタイミングの差に注目する. 刺激を与えてから十分時間が経過すると, 系の状態は再び周期軌道に戻るため, 刺激による位相の変化を計測できる. この変化量を, 刺激を与えた瞬間の振動子の位相 ψ の関数として表したものが, 位相応答曲線 PRC(ψ) である (図 1.16(a))¹⁰. 位相応答曲線はなかなか面白い. ま

¹⁰図 1.16 はタイプ 0 と呼ばれる種類の位相応答曲線である. もっと強い刺激を与える

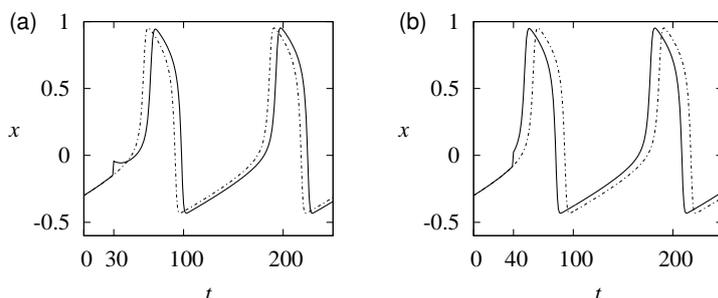


図 1.15: パルス的な刺激を受けたフィッツフュー・南雲振動子の時系列 (実線). 点線は摂動を受けていないもの. 刺激を受けるタイミング ψ_0 で位相の増減が違ってくるのがわかる. $\epsilon = 0.1$. (a) $\psi_0 = 30$. (b) $\psi_0 = 40$.

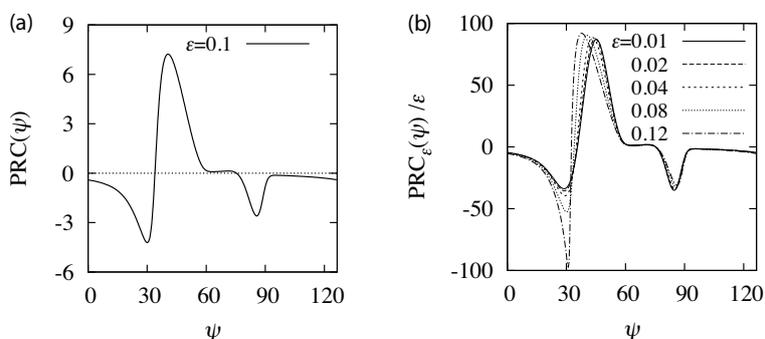


図 1.16: フィッツフュー・南雲振動子の位相応答曲線. (a) 刺激強度が $\epsilon = 0.1$ の場合. (b) 様々な刺激強度に対する位相応答曲線を刺激強度で割ったもの. $T \approx 126.5$.

ず、位相によっては位相応答がほとんどない。神経細胞の特性として、興奮直後に刺激を与えてもほとんど反応しないことが知られており、この期間は不応期 (refractory period) と呼ばれる。位相応答曲線の $60 < \psi < 70$ 付近にこの特性が現れている。また、位相応答の正負はどのように決まるのだろうか？ 直感的には、 x が増加しているときに x の正の方向に刺激を与えれば位相が進み、 x の減少しているときに同様の刺激を与えれば位相が戻りそうなものである。しかし、図 1.15(a), (b) 両方とも x が増加しているタイミングに刺激を与えているのにも関わらず、位相応答の符号が異なっている。位相応答曲線は直感的な予想と合わないことがよくある。

次に位相応答曲線の刺激強度依存性を調べる。図 1.16(b) は、いくつかの刺激の強さ ϵ に対して計測した位相応答曲線 $\text{PRC}_\epsilon(\psi)$ を ϵ で割ったもので

とタイプ 1 と呼ばれる定性的に異なる位相応答曲線が得られる [5, 6]. 第 3 章の演習問題参照.

ある。位相応答曲線が刺激の強さ ϵ に比例して大きくなるのであれば、全ての曲線は一致するはずである。大まかには一致しているが、 $20 < \psi < 50$ あたりでは刺激の強さに単純に比例していないことが観察できる。

第3章ではこの曲線によって様々な同期特性が説明できることが示される。

1.6 同期現象

1.6.1 同期の分類と用語

まず、同期現象に概念を整理しながら、第1.1節で紹介した生物リズムやその他の系の同期現象についてもう少し詳しく考察しよう。

同期現象は振動子が何らかの作用を受けたときに振動数が変化することによって引き起こされる。孤立した(つまり結合を受けていない)振動子の持つ振動数 ω を固有振動数 (intrinsic frequency), あるいは, 自然振動数 (natural frequency) と呼んで, 相互作用によって変化する振動数と区別する。同期 (synchronization) の類義語に, 同調, 引き込み (entrainment), ロッキング (locking) などがある。本書ではこれらの用語の使い分けに特別な意味はない。他書でもおおむね同様な取り扱いをしている。

同期は強制同期 (forced entrainment) と相互同期 (mutual synchronization) の2つのタイプに分類できる。前者は概日リズムの日周期への同調に代表されるもので, 周期外力を一方的に受ける振動子や興奮子が, 外力の振動数に一致した運動をする現象のことを言う。後者はホタルの集団同期発光に代表されるもので, 複数の振動子が相互作用し振動数をお互いに変化させて一致させる現象のことを言う。相互同期では, 同期したときの振動数はいずれかの振動子の固有振動数や, 固有振動数の平均値などに通常一致しない。お互いに振動を早め合って, 全体的に大きな振動数で同期することもある。

これらの同期現象は, 振動数が一致する現象のことである。このことを明瞭にするために振動数同期 (frequency synchronization) と言うこともある。また, 振動数だけでなく振動子間の位相関係に注目する場合もある。振動のタイミングがぴったりと合うことは, 位相同期 (phase synchronization) や同相同期 (in-phase synchronization) と呼ばれる。また, 2つの振動子の振動のタイミングがちょうど交互になることは, 逆相同期 (anti-phase synchronization) と呼ばれる。これらの同期が起きているときは当然振動数同期も起きている。

複数の振動子が結合した系では, 相互作用が両方向的か一方向的かで強制同期と相互同期が区別できるが, その線引きが明瞭にできない場合がよくある。例えば, 概日リズムは体中の器官がそれぞれ固有の時計を持つ

だが、それらは視交叉上核のリズムに統率されており、一見強制同期である。しかし、運動や食事などの活動によって体内時計が影響を受けることが知られており、従って、視交叉上核は何らかの作用を他の部位から受けている。このように強制同期に見える系でも、実は両方向的な相互作用を持っており、単に一方からの作用が比較的強いという場合がある。

なお、第3章で同期現象を解析するとき、強制同期と相互同期がほぼ同じ手法で取り扱えることを示す。従って、両者の区別にそれほど頭を悩ます必要はない。

次に、振動子集団の同期という視点から、ここまで紹介してきた振動現象のいくつかを再考察してみよう。

BZ反応は十分攪拌し続けられれば、1つの振動子と見なすこともできるし、分子レベルのミクロな振動子が強く相互作用して同期しているとも見なせるだろう。また、攪拌しないときに見られるターゲットパターンは、パターンのコア部分に固有振動数の大きな領域があり、その部分がパターンの広がる領域全体を引き込んでいる。ただし、コアの部分も周りから影響を受けているので、相互同期の一種だと言える。また、図1.10(a)のようにいくつかのターゲットパターンがある場合は、より早い振動を持つ(つまり、同心円の間隔の短い)パターンがより遅い領域を侵食していき、やがて最も早い振動数をもつパターンが全体を引き込む。心臓においても、大きな固有振動数を持つ洞房結節と小さな固有振動数を持つ房室結節の関係がこれと似た状況であると想像される。つまり、洞房結節が正常に働いていれば、房室結節はそのリズムに引き込まれて、ペースメーカーとしての性質が自然に隠れるのだろう。

ミレニアム橋の歩行同期は、橋の横揺れの振動に歩調が同期している現象である。しかし、橋の横揺れを引き起こしているのは同調した歩行なので単純な強制同期ではない。この現象を捉えるためには橋の揺れと人の歩行の相互作用を考える必要がある。なお似た現象が、複数のメトロノームがあれば簡単に再現できる(図1.17)。

1.6.2 数理モデルにおける同期の例

同期現象のイメージをより明確につかむために、モデル方程式を使って「数値実験」を行おう。ここでは、比較的状況設定が単純な強制同期を取り扱う。相互同期の例は第3章で紹介する。

振動子が周期的な入力を受けている系を考える。例えば概日リズムの場合であれば、周期的に強度の変化する光を受けている状況を想定すればよい。あるいは、神経細胞や心筋細胞に周期的な電流が入力されている状況を想定してもよい。ここでは後者の例に対応するフィッツフュー・南雲振動子を考えよう。モデル方程式は(1.9)とし、パラメータ値は図1.13と同

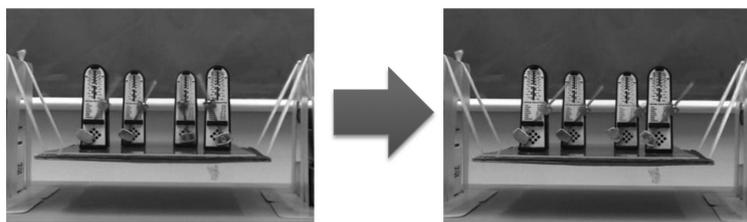


図 1.17: 「吊り橋」上のメトロノームの同期現象. 揺れる台の上に振動数をほぼそろえたメトロノームを置き, ばらばらのタイミングで振動させると (左図), 数十秒ほどで全てのメトロノームの振動がそろい (右図), ゼンマイが切れるまで同期し続ける.

じとする. このとき, 振動子の周期は $T \simeq 126.5$ 程度であり, 固有振動数は $\omega = 2\pi/T \simeq 0.05$ である. この振動子に周期外力 $I_{\text{ext}} = \epsilon \sin \Omega t$ を作用させる. ここで ϵ は周期外力の強さ, Ω は周期外力の振動数を表す. 外力の周期は $T_0 = 2\pi/\Omega$ である. $\epsilon = 0.03$ に固定し, 外力の周期を変化させたときに, 振動子の振る舞いがどのように変化するかに着目しよう.

時系列

まず, 波形を見よう. 図 1.18 に, $T_0 = 50, 150, 230$ の 3 つの場合の波形と, (x, y) 平面における軌道を表示した. 初期の遷移過程は除いてある. 図 1.18(a) の点線は周期外力の関数形である. 1.18(a), (b) は $T_0 = 150$ の場合で, 系の周期は外力の周期と異なるにもかかわらず, 系の描く軌道がちょうど外力の周期 T_0 と一致した周期軌道となる, 振動数同期が起きている. 一方, 図 1.18(c), (d) の $T_0 = 50$ の場合には, 周期外力が 2 回振動する間に系がちょうど 1 回振動する特殊な同期がみられる. このような同期を 2:1 同期と呼ぶ. 一般に, 外力が m 回振動する間に振動子が平均 n 回振動することを $m:n$ 同期と呼ぶ (ここで m と n は互いに素な整数である). 図 1.18(e), (f) の $T_0 = 230$ の場合は不規則な運動しており, このデータからはどのような同期が起きているのか判別がつかない.

平均振動数

別の見方をしてみよう. 様々な外力の振動数 Ω に対して, 系で実際に観測される平均振動数 $\langle \omega \rangle$ を調べる. 平均振動数は次のように定義する. まず状態空間に適当な断面を定義し, そこを通過したときに系が振動したと考える. 図 1.18 から判断すると, 例えば, $x = 0.4$ の直線を断面として, この断面を x の負の方向から正の方向に通過した瞬間を振動と見なすの

が適当だろう. k 回目の断面通過時刻を t_k とする. 適当な初期条件から系を十分長い間観測し, 実効的な平均周期を $\langle T \rangle = (t_{k_1} - t_{k_0}) / (k_1 - k_0)$ として求める. ここで, $1 \ll k_0 \ll k_1$ である (初期の遷移過程を除くために k_0 も大きくとる). 平均振動数は, この $\langle T \rangle$ を用いて, $\langle \omega \rangle := 2\pi / \langle T \rangle$ と定義する. 周期外力がないとき (つまり $\epsilon = 0$ のとき) は, 当然, $\langle \omega \rangle = \omega$ となる.

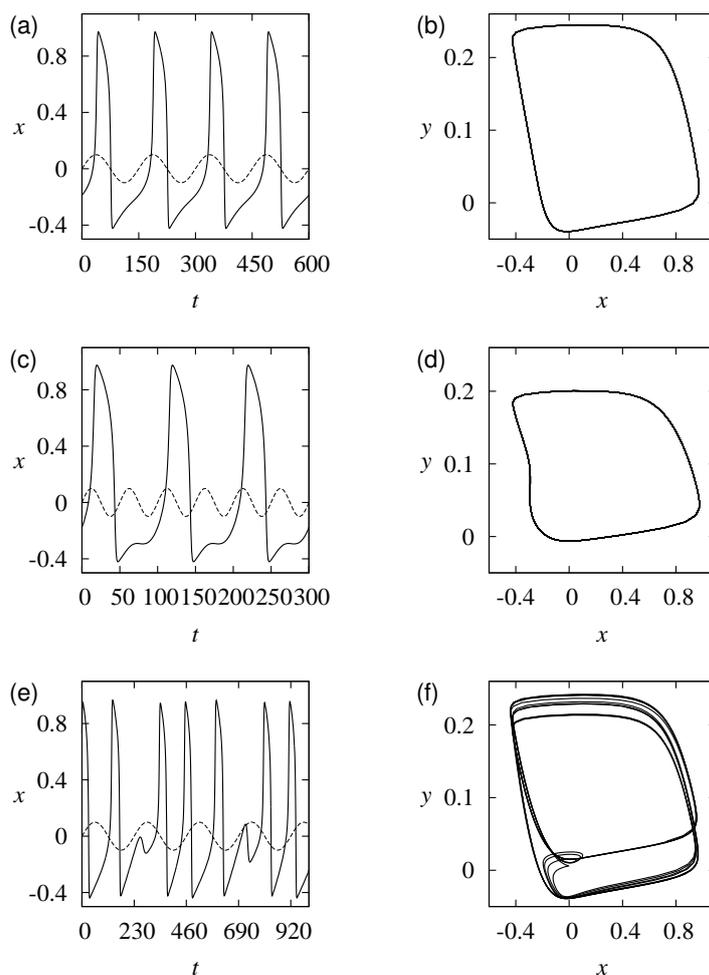


図 1.18: 周期外力をうける FitzHugh-Nagumo 振動子の時間発展と軌道. 外力の強さは $\epsilon = 0.03$, 外力の周期は (a), (b) $T_0 = 150$, (c), (d) $T_0 = 50$, (e), (f) $T_0 = 230$ である. (a), (b) では 1 : 1 同期, (c), (d) では 2 : 1 同期が起きている.

図 1.19(a) の点は, 様々な Ω に対してシミュレーションで得られた $\langle \omega \rangle$

を、横軸を $\Omega - \omega$ 、縦軸を $\Omega - \langle \omega \rangle$ として表示したものである。 $\epsilon = 0$ のときは $\langle \omega \rangle = \omega$ なので図中の直線に乗るのだが、 $\epsilon \neq 0$ では興味深い構造が現れる。まず $\Omega - \omega = 0$ 付近を見てみよう。ここでは $\Omega = \langle \omega \rangle$ 、つまり、1:1同期が達成されている。1:1同期の領域はある程度の幅を持っているが、 Ω が ω から離れすぎると、外力の振動数と系の平均振動数に乖離が現れる。しかし、一様に離れていくのではなく、がたがたとした構造を持っている。

さらによく調べるために、横軸を Ω/ω 、縦軸を $\Omega/\langle \omega \rangle$ に取り直す(図 1.19(b))。すると、さきほどの特殊な構造が $\Omega/\langle \omega \rangle$ が一定である領域に起因していることがわかる。つまり、 $\Omega:\langle \omega \rangle$ がちょうど $m:n$ となる $m:n$ 同期が起きている。さきほどの図 1.18(e), (f) の場合を調べると、3:5と2:3の領域の間にあり、従って、より大きな m と n の値を持つ $m:n$ 同期であると考えられる。

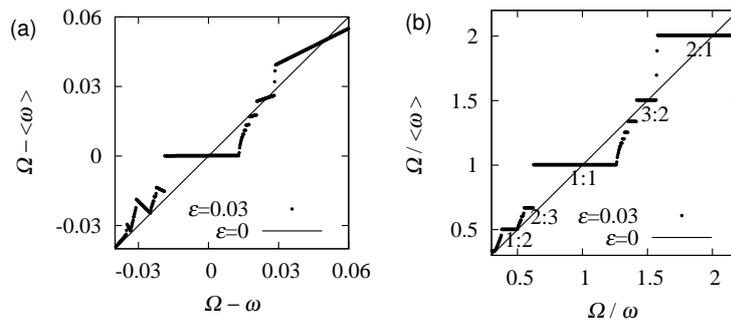


図 1.19: 周期外力をうけるフィッツフュー・南雲振動子の周期外力の振動数と系の平均振動数の関係。(a) と (b) は同一のデータで、 Ω の範囲はほぼ同じである。(b) の図中の数字は、いくつかの主要な $m:n$ 同期を指し示している。

なお、図 1.19(b) と同様のグラフがサークル写像と呼ばれるモデル方程式でも得られる。その解析からこのグラフが特殊な構造を持っていることが知られており、悪魔の階段 (devil's staircase) と呼ばれる¹¹。

この系の詳しい解析は第 3.6.2 節と付録 A で解説する。

1.6.3 同期の機構と条件

同期はそもそも何故起こるのだろうか？ そしてその条件は何であろうか？ これらを議論して問題を提起する。

¹¹詳しくは文献 [7] を参照。

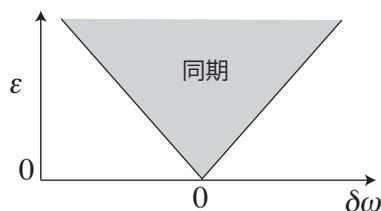


図 1.20: パラメータ空間における 1:1 同期の領域. κ は周期外力の強さ, $\delta\omega$ は固有振動数と外力の振動数の差 $\omega - \Omega$. 三角形の領域内で同期が起こる. この領域は時にアーノルドの舌 (Arnold's tongue) と呼ばれる.

まず強制同期を考えよう. 振動子の固有振動数と外力の振動数に差があるとすると, 結合があると振動子の振動数は変化するのだが, このときの外力の振動数に近づく方に振動数が変化するか, あるいはその逆なのかは自明ではない. しかし, 自然界で同期現象が広く観察されることから, 振動数は周期外力に歩み寄る方に変化するのが一般的であると推測される. 実際, この事実は前節のフィッツフュー・南雲振動子でも観察できた.

同様に, 異なる固有振動数を持つ複数の振動子が相互作用するとき, 振動子間の振動数差は減少するのが一般的であると想像される. しかし, 強制同期の場合も相互同期の場合も, これらの推測を正当化する説明を与えるのは実は難しい.

同期現象を初めて発見したのはホイヘンス (Huygens) であると言われている. ホイヘンスは 17 世紀に活躍した科学者で, ホイヘンスの原理の発見などで有名だが, 振り子時計の設計者でもあった. ホイヘンスは自ら作った 2 つの振り子時計 (当然固有振動数は一致しない) を同じ場所につるしておく, 2 つの時計の振り子の振動がちょうど逆相にロックし, 振動数が一致することを発見した. 時代は飛んで 20 世紀になると, 化学反応や生命現象において様々な同期現象が知られるようになった. これらの現象に対してモデル化と計算機シミュレーションを行えば, 結合が振動数を近づける効果を持つことを確かめられる. しかし, これだけでは同期の理由や条件を明らかにできない.

この問題に取り扱む手法を身につけるのが, 本書の目的の 1 つである. 周期外力や振動子間の結合が小さい状況に限定すると, 第 3 章と第 4 章で解説する位相方程式が使える, 結合によって互いの振動数が近づくことが一般的に示される. また同期の領域が図 1.20 のように, 結合強度 ϵ と共に広がっていくことが示せる. つまり, 固有振動数に差があっても, それを補償するのに十分な強度の結合があれば, 同期は一般的に起こる.

1.7 補足

1.7.1 その他の生物リズム

体内時計には約一日を刻む概日リズムだけでなく、周期が一日より短いものや長いものが多数知られている。これらは、それぞれウルトラディアン・リズムとインフラディアン・リズムと呼ばれる。概日の英語はサーカディアンでこれは約 (circa) 一日 (dian) という意味である。ウルトラとインフラはこれより早い振動と遅い振動を指し示している。

ウルトラディアン・リズムは、先ほどあげた分節時計の他にも睡眠で見られる約 90 分周期のレム・ノンレム睡眠の遷移振動がある。また、図 1.1 を注意深く見ると活動のリズムに数時間周期のリズムが明瞭にあることがわかる。インフラディアン・リズムとしては、ヒトの月経や珊瑚の産卵などに見られる約 1ヶ月周期の概月 (circalunar) リズム、開花や繁殖などの季節性に見られる約 1年周期の概年 (circaannual) リズムがある。体内時計の入門書は文献 [8] を含め色々ある。

電気魚の発電パターンは生物リズムの中でもっとも正確なものとして知られている。電気魚はこの発電パターンをえさの位置の特定や魚同士のコミュニケーションに使っている [9]。また、細胞性粘菌以外にも、真性粘菌と呼ばれる巨大な単細胞生物がリズムを活用している [10]。

生物の代謝活動にも呼吸や拍動を始め、様々なリズムがある。生理学一般について解説されている文献 [11] に広く紹介されている。

個体間の同期現象は、歩行やホタル以外にもコオロギやキリギリス、カエルなどの鳴き声の例が知られており、2匹や集団で同時に鳴いたり交互に泣き合ったりする。

文献 [12], [1] には、それぞれ、物理学者と数学者からの視点から様々な同期現象について語られている。また、生物リズムに関する特集が文献 [13] にあり、体内時計、体節形成、発毛のリズムなどがわかりやすく解説されているので、一読をおすすめしたい。

また、情報収集にはインターネットの活用をお奨めしたい。美しい動画を含む有用な情報が無料で多数公開されている。英語による検索を行うと能率良く動画を見つけることができる。動画の検索サイトで、“passive walk”(受動歩行) “Dictyostelium”(社会性アメーバの一種の学術名)、“development, somite”(発生、体節)などを検索してみると、実に興味深い映像が見つかる。また、Scholarpedia というネットで無料で閲覧できる学術情報専門の情報サイトも活用したい。例えば “FitzHugh Nagumo”, “cardiac model”(心筋細胞の数理モデル)、“cardiac arrhythmia”(不整脈)などを検索すると、数理モデルの詳しい解説だけでなく、シミュレーションの映像も見ることができる。

1.7.2 数理モデルに関して

(生) 化学反応の数理モデルについては文献 [4] に詳しい。質量作用の法則や、酵素による触媒反応のモデル化の基礎であるミカエリス・メンテン (Michaelis-Menten) 式の解説や、ホジキン・ハクスリー方程式とフィッツフュー・南雲方程式の導出方法、さらに興奮子集団における波の伝播などが詳しく解説されている。また文献 [14] には、本章で触れることのできなかった概日リズムや生態系のモデルなどが詳しく解説されている。脳の数理的研究については文献 [15] によくまとまっている。

計算機シミュレーションについては文献が多数あるが、例えば文献 [16,17] などを参照して頂きたい。また、C 言語などでプログラミングしなくても、Matlab, Maple, Mathematica, Scilab (Matlab と互換性のある無料のソフト), などの各種の科学計算ソフトでも手軽に行える。また、微分方程式のシミュレーションや、第3章で解説する位相ダイナミクスの解析に使える Xppaut (無料) も便利である。それぞれ文献やインターネット上の情報を参照して頂きたい。