

振動と同期の数学的思考法 I

郡 宏[✉]

お茶の水女子大学 お茶大アカデミック・プロダクション&JST さきがけ研究者

1. はじめに

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。その代表例が概日リズムであるが、その他にも心臓の拍動、歩行や羽ばたきなどの運動、発生における体節形成など、重要な生命機能を担っているものが多数ある。

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**、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。

この解説では、ここのユニットの示す振動現象やユニットの集団の同期現象を数学的にどのように記述し、また、その結果どのようなことがわかるのかを解説する。読者の中には大学で数学を学んでない方もいると思うので、高校の数学の知識があれば理解できるように丁寧な解説を試みている。また、ところどころ「問」と太字で示した演習問題があるので、実際に手を動かして解いて頂くと、理解を深めるのに役立つと思う。

解説は2回にわたる。今回は、振動現象を具体的に考えながら、ダイナミクスを数学的に取り扱うために不可欠な物理学と数学の基礎を学ぶことに重きを置いている。そして次回に同期現象の数理を解説する予定である。

この解説の一部は、数学や物理学を学ぶ学生向け

に書いた文献 [1] の内容を、生物学者向けにより丁寧に加筆したものである。その中で数学的内容はかなり省略しているので、興味のある方は文献 [1] も合わせてご覧頂きたい。

著者の専門は数理物理学で、振動現象や同期現象の数理的な研究を行っている。その応用範囲は、体内時計以外の生物リズムや、あるいは化学反応などに多岐にわたる。この解説ではそういった様々な題材に触れる。読者にとって何かしら参考になることがあるのではと期待している。

今回の記事を読まれた方は、著者にフィードバックをしていただければ幸いである。次回の解説の改善に役立てたいと思う。

2. 生物リズムの例：ホタルと心臓

導入として、体内時計以外の生物リズムの例を2つ紹介する。

ホタル

同期現象の有名な例としてホタルの集団発光が知られている。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 [2]。ホタルは光を感じると、次に光るタイミングが変化する。これがホタル間の相互作用となり、結果的に大集団の同期現象が引き起こされる。文献 [3] ではホタルと概日リズムの同期現象の類似性が議論されており、ホタルの光に対する**位相反応曲線**も示されている。

著者は京都の町中にある疎水（運河）でホタルを観察したが、確信できるような同期は見られなかった。しかし、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た。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

✉kori.hiroshi@ocha.ac.jp

があったのだと著者は考えている。

また空間的なパターンも興味深い。テレビ番組などでホテルの集団同期の映像を見ると、発光のタイミングが広い範囲で同時に点滅する場合だけでなく、波状であったり、また少し離れた場所で発光のタイミングが反転している（つまり逆相の状態にある）ように見える場合も確認できる。あるホテルの発光が、その近くのホテルにより強く影響を受けるとすれば、空間的なパターンが出ることは自然であろう。

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。

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。

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 [4]。

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知られている。房室結節の振動数は洞房結節よりも低いので、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。洞房結節が正常に働いているときは、房室結節の振動は洞房結節のものに同期していると考えられる。正常なときに、房室結節が洞房結節の活動を邪魔しないために、房室結節の振動数が低くなっているのではないかと、著者は想像している。

3. リズムの基本性質

生物リズムには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。

3.1 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用することを示唆している。

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。どんなに軽く突いても振幅が変化し、もとの振動状態には戻らない。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？ もし手元にあれば次のような実験して欲しい (図1)。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うのだが、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

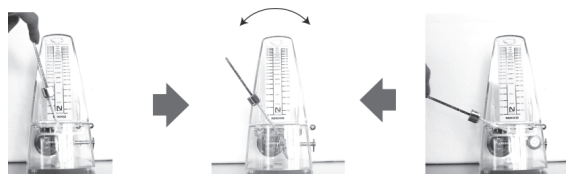


図1：メトロノームの振動、初期状態に寄らず同じ振幅状態に落ち着く。

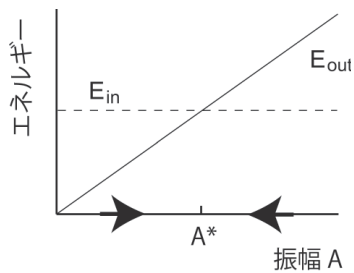


図2：メトロノームの1周期におけるエネルギー収支の振幅依存性。交点 A^* に自発的に収束し、そこでは得るエネルギーと失うエネルギーがバランスする。

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。

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2)。メトロノームの針の運動は、摩擦などによって減衰する。一周期の間に摩擦によって失うエネルギーは、振動の振幅 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に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の大きさは、振幅にはあまり関係しない。これをグラフにしたのが図2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2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。

エネルギー収支による安定化機構は、機械的な振動子では一般的に成り立つであろう。生物リズムにおいても、時間的に定常な振動現象が観測されているということはエネルギーの収支が合っているはずである。しかし、これが生物リズムの安定性の原理と言えるのか、著者はわかっていない。また、たとえそうであっても、そのような考え方が生物リズムの理解に役立つのかもわからない。さらなる考察が必要である。

3.2 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、振動の位相がずれているはずである。メトロノームの針をいじれば位相がずれることは容易に想像ができる。

一般に、位相の変化の大きさは、刺激を与えたときの位相に依存し、それをグラフにしたものが位相反応曲線(位相応答曲線とも呼ばれる)である。代表例が概日リズムの光の刺激に対する位相反応曲線である。前節ではホタルの位相反応曲線についても触れたが、他にも、化学反応で作られる振動子や周期的な電気活動をする神経細胞など、様々な振動現象について調べられている[5, 6]。位相反応曲線は、後で数理モデルで解説するとおり、同期現象の性質を理解する上で極めて重要な役割を果たす。

なお、位相反応曲線は刺激の強さによっても関数形が変化することに注意しておく。つまり、刺激の大きさと反応の大きさは必ずしも比例しない。

まとめると、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、針はある安定な振幅を持っており、初期条件や摂動によって一時的には変化するものの、次第にある一定の振幅に落ち着く。一方、応答性は振動の位相に関するものである。位相はずれってしまうと、時刻のずれた時計と同様、何もしなければずれっぱなしである。

4. 物理学入門

さて、本稿の目的は、生物リズムの数理的な取り扱い方法を解説することである。しかしその前に、生物リズムに限らず、物質の運動や状態の時間変化を表現する微分方程式の基礎を知らなければならない。そこで、まずは微分方程式の起源とも言えるニュートン方程式から始めよう。つまり、物理学(力学)の基本を少しおさらいする。

物体の運動はニュートン方程式 $ma=F$ によって記述できる。この方程式は物体の質量 m と加速度 a をかけたものは、物質にかけられた力 F と一致するという、力学の基本法則を表現している。以下では簡単のため $m=1$ とする。

4.1 バネ振り子の運動

具体的にバネ振り子の運動を考え、微分方程式と振動現象の基礎をおさえよう。ここで言うバネ振り子とは、バネの先の重りが水平に運動する系である(図3)。重りの位置 x の原点 $x=0$ をバネの自然長

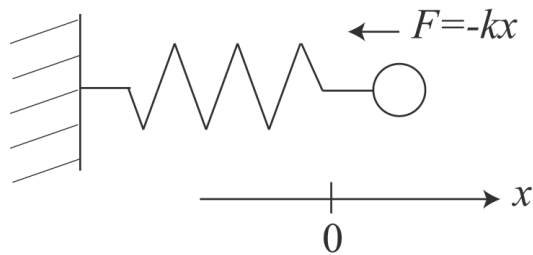


図3：バネ振動子。バネが自然長のときの重りの位置を $x=0$ としている。

の位置とする。バネは重りに対してバネの伸びに比例した力 $F=-kx$ を与えるとする。力は伸びの方向と逆向きに働くためにマイナス符号がついている。

ある時刻 t における質点の速度 $v(t)$ は位置 $x(t)$ の時間微分 dx/dt であり、加速度 $a(t)$ は速度 $v(t)$ をさらに時間微分した d^2x/dt^2 であるので、バネ振り子の運動を表すニュートン方程式は

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -kx \quad (1)$$

という微分方程式で表される。ここでは摩擦などの減衰力は完全に無視している。重りの位置 x は時間の関数 $x(t)$ であることに注意する。一般に微分方程式を満たす時間の関数 $x(t)$ は、**微分方程式の解** と呼ばれる。微分方程式 (1) の解は簡単で

$$x(t) = A \sin(\omega t + \theta) \quad (2)$$

である (図4a)。ここで ω 、 A 、 θ は、それぞれ、振動の振動数、振幅、初期位相と呼ばれる。またこのように \sin (あるいは \cos) 関数で表される振動は **調和振動** と呼ばれる。なお、速度 v は $v=dx/dt$ なので、式 (2) を時間微分することにより

$$v(t) = A\omega \cos(\omega t + \theta) \quad (3)$$

を得る。

この解の**振動周期** T は位相が 2π 増加するのに必要な時間なので $\omega T=2\pi$ より、 $T=2\pi/\omega$ である。ここで $x(t)=x(t+T)$ がどのような t についても成り立つことに注意する (問。ヒント：式 (2) の t を $t+T$ とし、 $\omega T=2\pi$ を使う)。このような解は**周期解** と呼ばれる。周期解の様子は、 $x(t)$ を時間の関数ではなく、 x と v の平面に、各時刻 t の状態点 $(x(t), v(t))$ を表示するとよくわかる (図4b)。このような空間は**状態空間** や **相空間** などと呼ばれる。

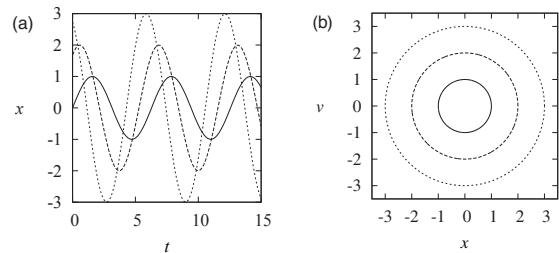


図4：調和振動。(a) 時系列。(b) 相平面における軌道。3つの異なる振幅と初期位相を表示。

なお、今回のように空間が2次元である場合は特に、**相平面** と呼ばれることが多い。さらに、 $((x(t), v(t)))$ の軌跡は**軌道** と呼ばれる。周期解の場合は**周期軌道**、あるいは、軌道が**閉曲線** となることから**閉軌道** と呼ばれる。ここで、状態空間の一点を指定すると、振動の振幅 A と位相 $\omega t + \theta$ が一意に決まり、その後の運動が完全に特定される事に注意しよう。そのため、状態空間を使うと、系の示すダイナミクスを包括的に理解しやすい。理論研究者がしばしば状態空間を用いるのはこのためである。是非、図4(b)のようなプロットの仕方に慣れて頂きたい。

式 (2) を式 (1) に代入することにより、式 (2) が確かに式 (1) を満たしていることと、 $\omega = \sqrt{k}$ であることがわかる (問)。しかし、 A と θ を決定する条件がこの微分方程式からは得られないことに注意しよう。このような定数は**任意定数** と呼ばれる。 A ははじめにばね振り子をどのくらい引く張るかによって決定される。また θ は $t=0$ のときの振動の位相でこれも我々が決められる。つまり、 A と θ は、 $t=0$ で振動をどのような状態に設定するかによって決定される。これは**初期条件** と呼ばれる。

振幅 A が任意であることをさらに注意深く考察しよう。バネ振り子を突くなど何かしらの操作を行うと、バネ振り子の振幅は変化する。すると、また外から操作をしない限りは、その変化した振幅がずっと保たれる。これは図4bの相平面で考えると、異なる閉軌道に遷移することを意味する。バネ振り子が安定性を持っていないことは、振幅 A が任意であることから自然に理解できる。

4.2 エネルギー保存則

ここで別の見方をする。

まず式 (1) の両辺に v を乗じる。 $v=dx/dt$ であることに注意する。このとき左辺は

$$\frac{dx}{dt} \frac{d^2x}{dt^2} = \frac{d}{dt} \left(\frac{1}{2} v^2 \right) \quad (4)$$

と変形できる (問)。また右辺も同様に

$$-\frac{dx}{dt} kx = -\frac{d}{dt} \left(\frac{1}{2} kx^2 \right) \quad (5)$$

と変形できる (問)。右辺を左辺に移項すると

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{1}{2} v^2 + \frac{1}{2} kx^2 \right) = 0 \quad (6)$$

を得る。左辺の括弧の時間微分がゼロということは、括弧の中身が時間的に変化しないことを意味する。つまり

$$E = \frac{1}{2} v(t)^2 + \frac{1}{2} kx(t)^2 \quad (7)$$

が定数である。この E は力学的エネルギーと呼ばれ、これが時間変化しないことはエネルギー保存の法則と呼ばれる。式 (7) の右辺第1項は重りの持つ運動エネルギー、第2項はバネがためる位置エネルギーで、力学的エネルギーとはこれらの和のことである。

試しに、式 (7) に式 (2) と式 (3) を代入し、 $\omega = \sqrt{k}$ を使うと

$$E = \frac{1}{2} kA^2 \quad (8)$$

を得る (問)。式 (8) より、 E は時間に依存しない定数であることが確かめられる。振幅 A はどのような値であれ、一度決めてしまえばそれがずっと保たれるのは、エネルギー保存則のためである。

エネルギー保存則が成立するのは式 (1) で表されるバネ振り子に限らない。保存力と呼ばれる力を受け、さらに、ゼンマイ駆動や摩擦などといったエネルギーを増減させる要因のない系では、エネルギーが保存する。例えば、非線形バネを考える。バネの生み出す力は、小さな変位では変位に比例した力を生み出すが、大きな変位では比例関係が破れるのが普通である。そこで

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -k_1x - k_2x^3 \quad (9)$$

のような系を考える。再び両辺に v を乗じて書き直すと

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{1}{2} v^2 + \frac{1}{2} k_1x^2 + \frac{1}{4} k_2x^4 \right) = 0 \quad (10)$$

を得る (問)。つまりこの系の力学的エネルギーは $E = \frac{1}{2} v^2 + \frac{1}{2} k_1x^2 + \frac{1}{4} k_2x^4$ であり、これが保存する。したがって、この系でも振動振幅は任意である。非線形バネ振り子の解は式 (1) のようには求めることができないのだが、エネルギー保存則によって振動が安定でないことが結論できる。

また、重力の作用による、いわゆる普通の振り子では、式 (1) の $-kx$ が $-mg \sin x$ (g は重力定数) に置き換わるが、この場合もエネルギーは保存し、振動振幅が任意である。

4.3 減衰振動

次にエネルギー保存則が破れる例を見よう。簡単な例としてバネ振り子に、摩擦などといった、運動を阻害する力を考える。実は、摩擦の表現は少々難しいので、ここでは空気抵抗のような力を考えよう。走ったり自転車に乗ったりすれば経験できる通り、自分の速度が上がれば、その運動を阻害する逆方向の力がより大きく働く。そこで式 (1) に、速度 v に比例した逆方向に力を加えた

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -kx - 2\gamma v \quad (11)$$

を考える。ここで γ は正の定数であり。後で便利なため 2 をかけてある。ちなみにこのような力は物理

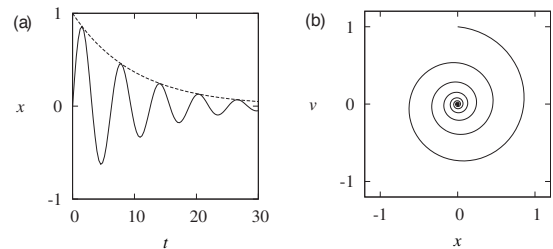


図5：減衰振動。(a) 時系列。(b) 相平面における軌道。 $x(t) = e^{-0.1t} \sin t$ 。(a) の点線は指数関数 $e^{-0.1t}$ である。

学では粘性力と呼ばれ、 2γ は粘性抵抗係数である。このような系は減衰バネ振り子と呼ばれる。式(11)の解は、 $0 \leq \gamma < \sqrt{k}$ の場合には

$$x(t) = Ae^{-\gamma t} \sin(\omega_\gamma t + \theta) \quad (12)$$

となる(図5)。式(12)を式(11)に代入することにより、式(12)が解になっていることが確かめられ、さらに $\omega_\gamma = \sqrt{k - \gamma^2}$ を得る(問)。式(12)は式(2)で与えられた調和振動が指数関数的に減衰していくもので、**減衰振動**と呼ばれる。振動数 ω_γ は粘性力の効果で調和振動の振動数 $\omega = \sqrt{k}$ より小さくなっている。

式(7)で与えられる力学的エネルギーを調べてみよう。力学的エネルギーは一般には時間の関数 $E(t)$ であることに注意する。簡単のため $\theta = \pi/2$ とした場合の $E(0)$ と $E(T_\gamma)$ を比べる。ここで T_γ は減衰振動の周期 $T_\gamma = 2\pi/\omega_\gamma$ である。こうすると、 $t=0$ と $t=T_\gamma$ に対して $v(t)=0$ となり、式(7)が楽に計算でき、 $E(0) = kA^2/2$ 、 $E(T_\gamma) = kA^2 e^{-2\gamma T_\gamma}/2$ を得る(問)。つまり

$$\frac{E(T_\gamma)}{E(0)} = e^{-2\gamma T_\gamma} \quad (13)$$

であり、エネルギーが時間とともに指数関数的に減少することが確かめられる。なお、エネルギーが失われることを、エネルギーが**散逸**するということがある。

物質やエネルギーの出入りのある系は**開放系**、あるいは**散逸系**などと呼ばれる。世の中のほとんどの系は開放系であり、生命現象に関わる(生)化学反応や遺伝子の制御ネットワークなども当然そうである。開放系ではエネルギーが保存しないので、調和振動のように任意の振幅を持つことができる振動現象は通常現れない。

4.4 リミットサイクル

エネルギーの減衰は、現実の振り子には必ず存在する。また、考えている系のエネルギーが減少するということは、別の系に対して何らかの働きかけ(物理学で**仕事**と呼ばれる)を行っているということである。先ほど考えたような抵抗力は熱などになって無為に失われるだけなので振り子にとっては嬉しくない仕事である。しかし、例えば時計の針を

動かすとか、かちかちと音を鳴らすとか、時計として働くために欠かせない仕事も存在する。振り子はけなげに仕事をしながら、自らは減衰していくのである。

しかし、真の時計たる物、これではいけない。倒れずに仕事し続けなくてはならない。そこで、振り子時計につるされている重りやメトロノームのゼンマイのように、振り子にエネルギーが供給される仕組みが必要になる。エネルギーの供給と散逸があるとき、自然に安定なリズムが生まれることを3.1節で考察した。ここでは安定なリズムの誕生を数学的に考えよう。リミットサイクルの登場である。

例としてメトロノームを模倣する数理モデルを構築する。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。まず減衰振動を式(11)の減衰バネ振り子で表す。これに、 $x=0$ 付近で弾力力を表す $p(x, v)$ を加えた次の運動方程式を考える。

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -kx - \gamma v + p(x, v). \quad (14)$$

関数 $p(x, v)$ は次のようなものが適切であろう。

$$p(x, v) = \begin{cases} p_+(x) & \text{for } v > 0, \\ p_-(x) & \text{for } v < 0. \end{cases} \quad (15)$$

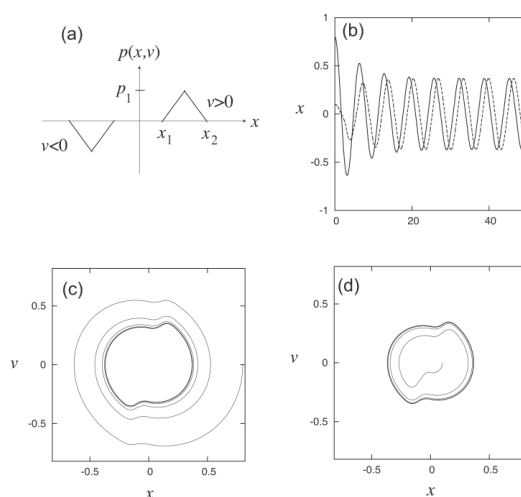


図6: メトロノームの数理モデル。(a) 関数 $p(x, v)$ 。(b) 大小2つの異なる初期条件からの時系列。(c) (d) 大小2つの異なる初期条件に対する軌道。周期軌道(リミットサイクル)に接近していく様子がわかる。パラメータ値は $m=1$ 、 $k=1$ 、 $\gamma=0.2$ 、 $x_1=0.01$ 、 $x_2=0.11$ 、 $p_1=0.4$ である。

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6aのような関数を仮定するが、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。

ここで問題に直面する。式(14)の厳密な解は求まらない。実は、微分方程式の解が求まることはまれである。たいていの場合は計算機を使って数値的に近似的な解を求める。このような作業は、(計算機)シミュレーションや数値積分と呼ばれる。図6bでは2つの異なる初期振幅から振動を始めているが、どちらの場合もある振動振幅に接近していく様子が見られる。この様子を相平面で見たのが図6cと図6dである。軌道は、時間と共に、ある閉軌道に吸い込まれていく様子が確認できる。軌道が、時間無限大(limit)である閉軌道(cycle)になることから、このような振動はリミットサイクルと呼ばれる。

4.5 その他の振動現象

安定な振動現象はリミットサイクル以外では、カオス振動が知られている。カオス振動は、リミットサイクルのような一本の閉軌道ではなく何重にも重なったようなふくらんだ軌道を持つ。カオスの度合いには強弱があり、弱い場合はリミットサイクルに少しノイズがのった程度のものである。何かしらノイジーな振動が観察されたときに、そのノイズの原因がカオスなのかノイズなのかを区別できる場合があり、実際、化学反応系でそのような研究が行われている[7]。しかし、種々のノイズが常に存在する生命現象において、リミットサイクルとカオス性の弱いカオス振動を区別することにどの程度の意味があるか著者にはよくわからない。

またこれまででは、外から周期的な作用を受けている系を考えてこなかった。例えば、減衰バネ振り子に外から周期的に力をかけた

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -kx - 2\gamma v - c \sin \Omega t \quad (16)$$

でもリミットサイクルが現れる。ただし、このように外力によって振動する場合は**強制振動**と呼んで、自発的に振動する場合と区別することが多い。なお、外力の振動数 Ω が、減衰振動の振動数 ω_p と近いと、より大きな振幅を持つ振動が得られ、これは**共鳴現象**と呼ばれる。

4.6 線形と非線形

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式(11)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^2 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。

線形な微分方程式の特徴は、**重ね合わせの原理**が成り立つことである。例えば、水たまりで2つ波を作れば、衝突時に振幅は2つの波を足し合わせたものになり、その後、何も無かったかのように通過する。これはこの系が線形であることを意味する。非線形の世界ではもっと複雑なことが起こる。次節に紹介する化学反応系の波がその例である。そこでは波と波は衝突すると消えてしまう。

微分方程式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。オームの法則の言う電圧と電流の比例関係も、大きな電圧に対しては成立しない。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。

5. 安定性の数学的基礎

化学反応系に現れるリミットサイクルを具体例に、数学的必須概念である解の分類と安定性、そして分岐現象について簡単に解説する。

5.1 化学反応系の数理モデル

化学反応系でも振動現象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溶液を適切な分量比で混ぜるだけで起こる。よくある溶液の組み合わせでは、室温では約1分周期で酸化還元反応が繰り返される。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、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、金



図7：ベロウソフ・ジャボチンスキー反応。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、波がターゲットの外側へ進行する。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。この写真は、中心付近のターゲットパターンに風をあてて波を壊し、その結果1組のスパイラルパターンが出現した様子をとったものである。Youtubeなどでムービーが見れるので参照していただきたい。伊藤賢太郎氏の提供による。

属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。表面化学反応の複雑な現象については、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。

BZ反応の空間パターンは、心筋細胞集団で見られるパターンとも著しい類似性がある。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、その実体に依らず広く現れる。

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 (例えば文献 [9] を参照)。例えば y は、式 (17c) から bx に比例して増加し、式 (17b) 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

$$\dot{x} = a + x^2y - bx - x, \quad (18a)$$

$$\dot{y} = bx - x^2y \quad (18b)$$

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。なお \dot{x} は dx/dt と同じで x の時間微分を表す。簡潔な記法なのでよく使われる。うんちくであるが、 dx/dt はライプニッツの記法、 \dot{x} はニュートンの記法と呼ばれ、それぞれ「ディエックス ディティ」、「エックス ドット」と発音するのが普通である。前者を「ディティ プンノ ディエックス」と言うと、潜りだとはれる (※そう言う物理学者もたまに見かけるが)。

5.2 数値シミュレーション

まずブラッセレータの数値シミュレーション結果を見てみよう (図8)。 $a=1.0$ に固定する。 b の値によって、減衰振動 (8a) とリミットサイクル (図8b) が得られることが確認できる。 b 値依存性をもう少し詳しく見るために、様々な値の b に対して、振動振幅と振動周期を調べた (図9)。図9では、各 b の値に対し、初期の遷移過程を取り除くために十分数値シミュレーションを走らせた後に、 $x(t)$ の最大値 x_{\max} と最小値 x_{\min} 、および、振動周期を調

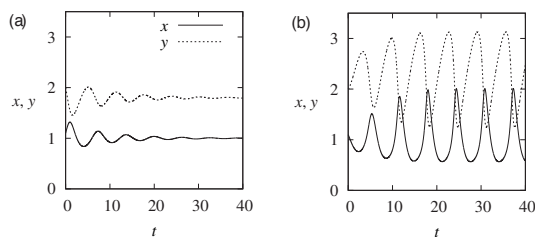


図8：ブラッセレータの時系列。(a) 減衰振動。(b) リミットサイクル。パラメタ値： $a=1.0$ 、(a) $b=1.8$ 、(b) $b=2.3$ 。初期値： $x(0)=1.0$ 、 $y(0)=2.0$ 。

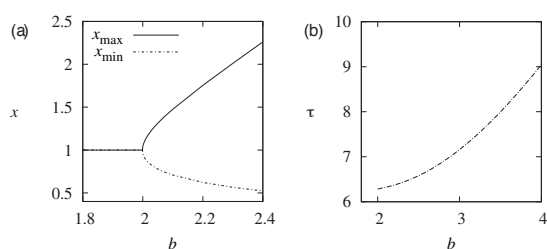


図9：ブラッセレータの (a) 振動振幅と (b) 振動周期。 $a=1.0$ 。

べてプロットしている。 $b < b_{cr} = 2.0$ に対しては定常状態だが、 $b > b_{cr}$ 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。

これらの現象の機構を反応式 (17) から考察してみよう。式 (17b) は物質 X が増えると、ますます X を増加させるという自己触媒的な表し、 X の爆発的な増加を可能としている。しかし、この反応には Y が必要である。その Y は式 (17c) で生成されるが X の量に比例した程度しか作られない。そのため X の量が大きくなりすぎると、式 (17b) で Y がどんどん消費されてしまい、 Y が減少する。すると式 (17b) の反応があまり進まなくなり、やがて X の増加よりも、式 (17c) と式 (17d) による X の減少が勝ってしまう。しかし少し時間がたち X が十分減れば、 Y はまた増加できる。すると X の爆発的な増加が再び始まる。図8の時系列を注意深く見ると、このようなシナリオで x と y が増減を繰り返していく様子がわかる。

しかしこのような言葉による説明に確信を持つのは難しい。本当かという疑念が常につきまとう。また、この説明によって X と Y が増減を繰り返すことはなんとなく想像がつくが、その振動が減衰していくのか、あるいは、リミットサイクルになることが可能であるのかは、皆目見当がつかない。いわん

や、 B を増やしていくと、減衰振動からリミットサイクルに変化することを予言できる人は、相当の人物である。ところが、さほど難しくない数学を使うと誰でもそのような人物になれることを、これから説明する。

5.3 平衡解の安定性とリミットサイクル

さきほどの数値シミュレーション結果はかなりの部分を数学的に説明することができる。まずは平衡解の安定性を調べよう。式 (18) で $\dot{x}=\dot{y}=0$ と置くと x と y に対する連立方程式が得られ、それを解くと

$$x = a, \quad y = \frac{b}{a} \quad (19)$$

を得る (問)。この解は時間微分が0であるという条件から出てきているので、時間的に変化しない定常な状態を表す。このような解は平衡解と呼ばれる。同じ意味の言葉に定常解や不動点など様々なものがあるが、ここでは平衡解で統一する。この平衡解は図8aにおいて $t \rightarrow \infty$ で得られる状態に対応している。

この平衡解は式 (18) において全てのパラメタ値に対して存在しているが、この平衡解が安定な状態を表しているとは限らない。実際、図9aは $b = 2$ で平衡解の安定性が変化していることを示唆している。そこで線形安定性を調べよう。ある平衡解の線形安定性とは、ざっくりばらんに言うと、その平衡解の十分近くに初期状態を選んだときに時間とともに平衡解に接近していくか、近づきも遠ざかりもしないか、あるいは遠ざかっているかを区別する概念である。それぞれ、その平衡解が漸近安定、中立安定、不安定であると表現される。

線形安定性は以下のように調べる。まず、平衡解から少しずれた状態を

$$x(t) = a + \Delta x(t), \quad (20a)$$

$$y(t) = \frac{b}{a} + \Delta y(t) \quad (20b)$$

と表現する。ここで Δx は Δ と x のかけ算ではなく、セットで1つの量を表した普通の変数である。小さい量 (微量) を表現するときによく使われる記法である。

次に、式 (18) を Δx 、 Δy に対して線形化す

る。線形化とは次のような作業である。式 (18b) に式 (20) を代入する。すると

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{b}{a} + \Delta y \right) = b(a + \Delta x) - (a + \Delta x)^2 \left(\frac{b}{a} + \Delta y \right) \quad (21)$$

となる。左辺は $\dot{\Delta y}$ である。右辺を展開すると結局

$$\dot{\Delta y} = -b\Delta x - a^2\Delta y + \frac{b}{a}\Delta x^2 - 2a\Delta x\Delta y - \Delta x^2\Delta y \quad (22)$$

を得る (問)。ここで Δx と Δy が十分小さい量だとする。例えば、0.01 くらいを想像してみよう。すると Δx^2 や $\Delta x\Delta y$ といった高次の量は 0.0001 といった非常に小さい量となる。そこでこれらの高次の項を全て無視すると

$$\dot{\Delta y} = -b\Delta x - a^2\Delta y \quad (23)$$

を得る。このような近似は、微小量の 1 次の項 (つまり線形項) のみを残す作業なので線形化と呼ばれる。同様の作業を式 (18a) に対して行うと

$$\dot{\Delta x} = (b-1)\Delta x + a^2\Delta y \quad (24)$$

を得る (問)。なお、どのような大きさの微小量を無視するかを明確に示すときには、

$$\dot{\Delta y} = -b\Delta x - a^2\Delta y + O(\Delta x^2, \Delta x\Delta y, \Delta y^2) \quad (25)$$

と表記する。ここで $O(X^n)$ はランダウの記号と呼ばれるもので、本来はそこには X の n 次と n 次より大きなべきの項が存在することを意味する。近似の意味を明確にするのに便利でよく使われる。

次に、式 (24) と式 (23) の連立微分方程式を解くことにより微小量 Δx と Δy が時間の経過とともに

に増大するのか減少するのかを調べる。減少する場合は漸近安定である。この微分方程式を解く直感的な方法は、線形な微分方程式において解は指数関数の重ね合わせで書き表されることを利用する解法である。まずはだまされたと思って、次の式

$$\Delta x = ae^{\lambda t}, \quad \Delta y = \beta e^{\lambda t} \quad (26)$$

を式 (24) と式 (23) に代入する。そして得られる 2 式から a/β を消去する事によって

$$\lambda^2 + (a^2 - b + 1)\lambda + a^2 = 0 \quad (27)$$

という λ の 2 次方程式を得る (問)。これを解くと

$$\lambda = \frac{-(a^2 - b + 1) \pm \sqrt{(a^2 - b + 1)^2 - 4a^2}}{2} \quad (28)$$

が得られる (問)。ここでルートの中が負、つまり λ が複素数である状況に限定する。このとき

$$\lambda = \mu \pm i\omega \quad (29)$$

と置ける。ただし i は虚数単位 ($\sqrt{-1}$) で、 $\mu = (b - (a^2 - 1))/2$ と $\omega = \sqrt{4a^2 - (a^2 - b + 1)^2}/2$ は実数である。小説「博士の愛した数式」(小川洋子著)でも活躍したオイラーの公式により、複素数の指数関数は

$$e^{\lambda t} = e^{\mu t}(\cos \omega t + i \sin \omega t) \quad (30)$$

と表される。しかし、これをそのまま使うと式 (26) の Δx や Δy が複素数になってしまい、おかしい。実は式 (26) では、そもそも右辺の実数部分をもって Δx や Δy の定義とすべきであった。しかし、実数部分としてもしなくても λ は正しく求まるので通常は式 (26) のように置いてしまう。さて、実数部分だけとすると、 Δx は

$$\Delta x \propto e^{\mu t} \cos \omega t \quad (31)$$

という解を持つことになる。

式 (31) は減衰振動で現れた式 (12) と同じものである。この解は振動数 ω で振動し、振動振幅は $\mu < 0$ の場合は時間とともに指数関数的に減少する。しかし今回は $\mu > 0$ の場合があり得る。このとき振動振幅はどんどん大きくなるので、この平衡解は不安定である。そして $\mu = 0$ のときが中立安定である。 $\mu = (b - (a^2 + 1))/2$ なので、 $b_c = a^2 + 1$ とすると、

- $b < b_c$ のとき：平衡解は漸近安定
- $b = b_c$ のとき：平衡解は中立安定
- $b > b_c$ のとき：平衡解は不安定

と分類できることがわかる。図 8 や図 9 では $a = 1$ なので $b_c = 2$ であり、確かに $b > 2$ で平衡解が得られなくなっている。

なお λ は固有値と呼ばれる。固有値は線形代数における言葉である。解の安定性と線形代数の関係は、5.5 節で簡単に触れる。

さて、 $b > b_c$ では平衡解が不安定であることがわかったが、するとどうなるのであろう？式 (31) にしたがうと、解は振動しながらやがて無限大に発散してしまう。しかし現実の系でこのような発散が起こるとは思えない。ここで、式 (31) の基になっている式 (24) と式 (23) が、そもそも小さな Δx と Δy を仮定して導いたものであることを思いだそう。 Δx と Δy が大きくなっていくと、やがて式 (25) のにある高次の項が 1 次の項と同じくらいの大きさになり、それらを見捨てることができなくなり、式 (31) の解は正しくなくなる。系の非線形性が効いてくるのである。

一般に非線形性といっても様々な効果が含まれるが、非線形性のよくある役割の 1 つは量が大きくなりすぎるのを防ぐことである。ブラッセレータにおける振動現象は、平衡点の不安定性と、非線形性による頭打ちの効果で説明ができる。つまり、平衡点の近傍では、線形項の効果により、振動振幅をより大きくしようとする。一方、平衡点から遠く離れると、非線形項の効果によって、逆に振動振幅を抑え

ようとする。これらがバランスするところにリミットサイクルが生まれる。

5.4 分岐

非線形系（非線形な微分方程式によって記述されるシステム）においてパラメタ値を変化させていったときに、ある解の安定性が変化したり、あるいは、解が生まれたり消失したりするでしょう。このとき、系には定性的な変化が起きる。このような変化が起こることは分岐と呼ばれる。分岐と呼ばれるのは図 9 a) にも見られるとおり、解があたかも枝分かれしているように見えることに起因する。分岐が起こるパラメタ値を分岐点と呼ぶ。ブラッセレータでは $b = b_c$ が分岐点である。

分岐には様々な種類がある。今回ブラッセレータで見たように平衡解の安定性を特徴付ける固有値 γ が分岐点で純虚数となる場合は、ホップ分岐と呼ばれる。ホップ分岐はリミットサイクルが現れる典型的なシナリオである。しかしホップ分岐はリミットサイクルが現れる十分条件にはなっていない。ホップ分岐は超臨界ホップ分岐と亜臨界ホップ分岐の 2 種類に分類され、これは非線形性によって決まる。数学的にはどちらが起こるかは五分五分である。超臨界ホップ分岐とは、平衡解が不安定化する分岐点を「超」えたところに振幅の小さいリミットサイクルが現れる状況で、今回紹介した例はこれにあたる。この場合は必ずリミットサイクルが現れる。

これに対し、亜臨界ホップ分岐とは、分岐点から逆向きに不安定なリミットサイクル解が現れる状況である。この場合も、分岐点を越えた領域で大きな振幅のリミットサイクルが現れることがよくある。詳しくは文献 [10] に詳しい。超臨界ホップ分岐と亜臨界ホップ分岐は英語ではそれぞれ supercritical Hopf bifurcation と subcritical Hopf bifurcation と呼ばれる。

5.5 線形代数を使った取り扱い方

5.3 節で解の安定性を調べるとき式 (26) を用いたが、よりプロフェッショナルな方法は線形代数を用いる事である。

次のように微小量を縦に並べたベクトル ξ を定義する。

$$\xi = \begin{pmatrix} \Delta x \\ \Delta y \end{pmatrix} \quad (32)$$

ベクトルは、 $\vec{\xi}$ のように矢印を使うこともあるが、 ξ のように太字で表記することもある。さて、このベクトルを使うと、式 (24) と式 (23) はまと

$$\dot{\xi} = L\xi \quad L = \begin{pmatrix} b-1 & a^2 \\ -b & -a^2 \end{pmatrix} \quad (33)$$

と表記できる。この線形化したときに現れる行列 L はヤコビ行列と呼ばれる。

解の線形安定性はヤコビ行列 L の固有値問題によって解析できる。固有値問題とは、式 $Lu = \lambda u$ を満たす λ とゼロでないベクトル u の組を探す問題である。 λ は固有値、 u は固有ベクトルと呼ばれる。 E を単位行列 (対角成分が1で残りは0) の行列とすると、固有値は $L - \lambda E$ の行列式が0であるという条件 (固有方程式と呼ばれる) から得られる (線形代数のあらゆる教科書に載っている)のでそちらを参照。例えば文献 [11] を奨める)。式 (33) の L に対しては固有方程式は式 (27) が得られ、結局、式 (28) の固有値が求まる。

この例だと線形代数の威力はわかりづらいが、さらに高度な数学的解析を行うときには線形代数が必須になる。

6. 概日リズムのモデル

最後にリミットサイクル振動を示す概日リズムの数理解モデルを1つ紹介する。概日リズムの数理解モデルは様々なものが提案されている。ここでは、文献 [12] で提案されているとてもシンプルなモデルを紹介する。

この数理解モデルでは、時計遺伝子によって作られる時計タンパクの量を $P(t)$ とし、その時間発展を次の微分方程式で表現する。

$$\frac{dP}{dt} = \nu f(R) - kP. \quad (34)$$

右辺第二項はタンパク質の分解を表し、パラメタ k は分解レートである。右辺第一項はタンパク質の合成を表し、パラメタ ν は発現レートである。しかしタンパク質の発現は抑制因子 $R(t)$ によって抑制されるとし、その効果を次の関数 $f(R)$ で表す。

$$f(R) = \frac{1}{1 + \left(\frac{R}{R_0}\right)^n}. \quad (35)$$

ここで n はヒル係数と呼ばれ、抑制因子の協同効果を現す。 R_0 は抑制の効果が半分 ($f(R_0)=0.5$) となる抑制因子の量である。図10にいくつかの n に対してグラフを書いた。 n が大きくなるほど R_0 を境によりシャープに抑制がかかる様子が見える。

さて、抑制因子 $R(t)$ をどのように決めればいいのか。通常は R は P によって生成が活性化されるとか、その後複合体を作るとか、核の内外を移動するとか、そのような様々な過程を微分方程式で書き表す。しかし、これを単純化すれば、 $R(t)$ は、ある時間の後に $P(t)$ と似た増減を示すということである。そこで、次のように表現してしまう。

$$R(t) = P(t - \delta). \quad (36)$$

ここで a は時間遅れを表す。こうすれば、この数理解モデルの変数は実質的に $P(t)$ のみであり、またパラメタも ν, k, R_0, n, δ の5つだけである。またこれらのパラメタは、時間 t と変数 $P(t)$ を適当に変換することによって2つ減らして考えることが可能であり、結局3つのみを考えれば十分であるのだ

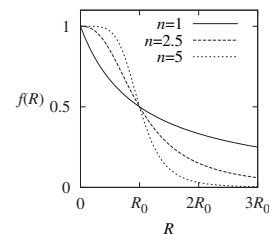


図10：式 (35) のグラフ。

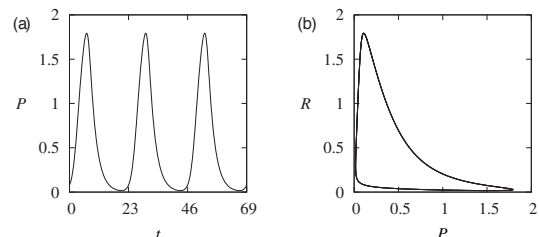


図11：概日リズムモデル (式 (34)) の (a) 時系列と (b) 相平面 (P, R) での周期軌道。十分時間が経過し、周期軌道に十分接近した状態をプロットしている。パラメタ値： $\nu=1, k=0.4, R_0=0.04, n=2.5, \delta=8$ 。

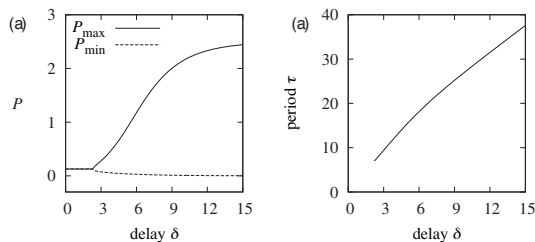


図12: 概日リズムモデル (式 (34)) の (a) 振動振幅と (b) 振動周期の時間遅れ δ 依存性。パラメータ値: $\nu=1$, $k=0.4$, $R_0=0.04$, $n=2.5$ 。

が、ここではこのことには立ち入らない。

モデルは単純ではあるが、やはり厳密には解けないので、数値シミュレーションでその挙動を確認することになる。このモデルはパラメータ値と初期条件を適切に選ばばリミットサイクルを描く (図11)。

次に、 ν , k , R_0 , n を固定し、 δ のみを変化させて、時間遅れの効果を調べよう。様々な δ に値に対して、ある程度時間が経過した後に、変数 $P(t)$ の最大値 P_{\max} と最小値 P_{\min} を計測したものを図12aに示した。 $\delta < 2.1$ では、 $P(t)$ は平衡解に落ち着いている。一方、 $\delta > 2.1$ ではリミットサイクルである。詳しい説明はしないが、この転移も5.3節で解説したHopf分岐である。図12bには振動周期をプロットした。振動周期が時間遅れにほぼ比例して大きくなっている様子がわかる。このように、時間遅れによって振動する系の振動周期は、時間遅れの大きさに強く依存する。

他のパラメータ値を変化させても、振動と非振動状態の転移が起きる。詳しい解析は文献 [12] を参照していただきたい。

7. 補足

本解説の最後に、有用な参考文献について補足したい。ダイナミクスを解析する分野は、数学分野では力学系 (dynamical systems) と呼ばれる。文献 [13] は常微分方程式の入門書の良書として有名であるが、その6章に力学系について簡潔な説明がある。なお、この本も含め、常微分方程式の解説書では dx/dt ではなく dy/dx の形式で書かれることが多いので、その場合は y を物質の量、 x を時間として解釈するとイメージしやすくなる。また、洋書であるが、文献 [10] には力学系の基礎がよくまとめられており、具体例とともにわかりやすく説明されている。また数学自体を勉強したいときには例えば文献 [11] をおすすめしたい。この本には大学で学ぶ道具としての数学の基礎がほぼすべて入っており、

それでいてわかりやすい。線形代数や微分方程式を手取り早く学びたいときに便利である。本解説では計算機シミュレーション結果をいくつか出した。シミュレーションの入門書は多数あり紹介が難しいが、とにかく初歩的なものが必要な方は文献 [14] はどうだろうか。C言語とFortran言語のサンプルプログラムが掲載されている (著者はC言語でプログラミングしている)。この本が理解できれば、ネット上の情報などを検索しながら、なんとか自習していけるかもしれない。またより高度な知識を必要とする方は、数値計算のバイブルとも言える文献 [15] などを参照していただきたい。

謝辞

本原稿の内容に関して、重吉康史氏と岩崎秀雄氏に貴重な意見をいただいた。また、森史氏には原稿を丁寧にチェックしていただいた。ここにお礼を申し上げます。

参考文献

- [1] 郡宏, 森田善久. 生物リズムと力学系. 共立出版, 2011.
- [2] スティーヴン・ストロガッツ [著], 蔵本由紀 [監修], 長尾力 [訳]. Sync (シンク): なぜ自然はシンクロしたがるのか. 早川書房, 東京, 2005.
- [3] J. Buck. Synchronous rhythmic flashing in *re. ies. ii. Q. Rev. Biol.*, Vol. 63, p. 265, 1988.
- [4] A. T. Winfree. *The Geometry of Biological Time*. Springer, New York, 2nd edition, 2001.
- [5] Istvan Z. Kiss, Craig G. Rusin, Hiroshi Kori, and John L. Hudson. Engineering complex dynamical structures: Sequential patterns and desynchronization. *Science*, Vol. 316, pp. 1886-1889, 2007.
- [6] R. F. Galán, G. B. Ermentrout, and N. N. Urban. Efficient estimation of phase-resetting curves in real neurons and its significance for neural-network modeling. *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 94, p. 158101, 2005.
- [7] F. Argoul, A. Arneodo, P. Richetti, JC Roux, and H.L. Swinney. Chemical chaos: from hints to confirmation. *Accounts of Chemical Research*, Vol. 20, No. 12, pp. 436-442, 1987.
- [8] 三池秀敏, 森義仁, 山口智彦. 非平衡系の科学III. 講談社サイエンティフィク, 1997.

- [9] James Keener and James Sneyd. 数理生理学
〈上〉細胞生理学. 日本評論社, 2005. 中垣俊
之 (監訳).
- [10] S. H. Strogatz. *Nonlinear dynamics and
chaos*. Westview, 1994.
- [11] 千葉逸人. これならわかる工学部で学ぶ数学.
プレアデス出版, 2009.
- [12] M.A. Lema, D.A. Golombek, and J. Echave.
Delay model of the cir-cadian pacemaker.
Journal of theoretical biology, Vol. 204, No. 4,
pp. 565-573, 2000.
- [13] 矢島信男. 常微分方程式. 岩波書店, 1989.
- [14] 河村哲也. 数値計算の初歩! コンピュータ環
境科学ライブラリー. インデックス出版,
2002.
- [15] W. H. Press. Numerical Recipes in C 日本語
版: C言語による数値計算のレシピ. 技術評
論社, 1993.