

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

前回に引き続き、振動と同期の数理を解説する。前回は振動現象を記述するための微分方程式の基礎の解説を行い、ついで、数理モデルに現れる振動現象であるリミットサイクルについて解説を行った。今回は、いよいよ同期現象についてである。まず、リミットサイクルの示す同期現象を数値シミュレーションで確認する。次に、同期現象を理解するための重要概念である位相反応曲線を数値シミュレーションで求める。そして、同期現象を理解する上で大変有用な方程式である、位相モデルの解説を行う。最後に、位相モデルを用いた応用研究についても簡単に触れる。

2 同期現象

同期 (synchronization あるいはentrainment) とは、そもそも異なる周期を持つ複数のリズムが、なんらかの相互作用 (あるいは一方的な作用) の結果、完全に (あるいはほぼ) 一致した振動周期を持つ現象、と行うことができるだろう。例えば、個体の概日リズムが、日周期と同じ周期を持つ現象が挙げられる。この場合は、環境から個体への一方的な作用があり、個体のリズムは環境のリズムに同調する (この解説では、同調も同期も同じ意味で用いる)。また、視交叉上核では、細胞同士のなんらかの相互作用の結果、細胞集団で同期が起きている。

まず、数理モデルにおける同期現象の様子を数値シミュレーションで調べてみよう。ここでは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などが想定される。ここでは神経細胞や心筋細胞に周期的に強度の変化する電流が入力されている状況を想定しよう。例えば心臓では同房結節と呼ばれるペースメーカー部位が周期的な電

氣的活動を行い心臓全体がその活動に引き込まれている。また、神経細胞ではパッチクランプ法と呼ばれる手法で細胞に直接電流を入力でき、同期が観察できる。

心筋細胞や神経細胞の電氣的興奮を記述する数理モデルである、FitzHugh・南雲モデルを考える。モデル方程式は次式で与えられる。

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

$$\tau \frac{dy}{dt} = x - by \quad (1b)$$

ここで $x(t)$ は細胞の膜電位を、 $y(t)$ は細胞のチャネルの状態を表す変数である。 I_{ext} は細胞に入力される電流であり、これを介して細胞同士は相互作用する。 a 、 b 、 τ はパラメタである。このモデルの詳細については他書 [1, 2] を参照していただきたい。

まず、入力電流のないときの挙動を確認する (図1)。このパラメタ値のとき、振動子の周期は $T \approx 126.5$ 程度であり、**自然振動数** (固有振動数とも呼ばれる) は $\omega = 2\pi/T \approx 0.05$ である。

次に、この振動子に周期的入力 $I_{ext} = A \sin \Omega t$ を作

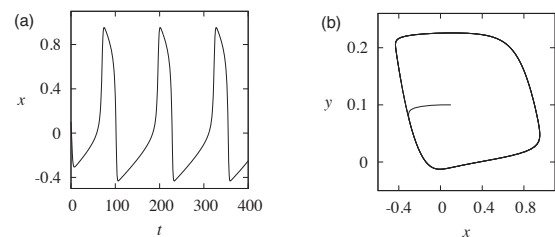


図1：外部入力がないときのFitzHugh・南雲方程式の数値シミュレーション。安定な周期軌道 (リミットサイクル) が確認できる。パラメタ値は $a = -0.1$ 、 $b = 0.5$ 、 $\tau = 100$ としている。このときの振動周期は $T \approx 126.5$ 程度である。

✉kori.hiroshi@ocha.ac.jp

用させる。ここで A は入力の高さ、 Ω は入力波の振動数（つまり周期は $T_0=2\pi/\Omega$ ）を表す。 $A=0.03$ に固定し、入力の振動数 Ω を変化させたときに、振動子の振る舞いを調べる。図2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2(a)の点線は周期外力の関数形である。図2(a)、(b)は $T_0=150$ の場合で、系の自然周期は外力の周期と異なるにもかかわらず、系の描く軌道は周期軌道（つまり閉じた軌道）となり、さらに、その周期が外力の周期 T_0 とぴたりと一致している。これが同期である。一方、図2(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2(e)、(f)の $T_0=230$ の場合に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。

より詳しく調べるために、様々な入力振動数 Ω に

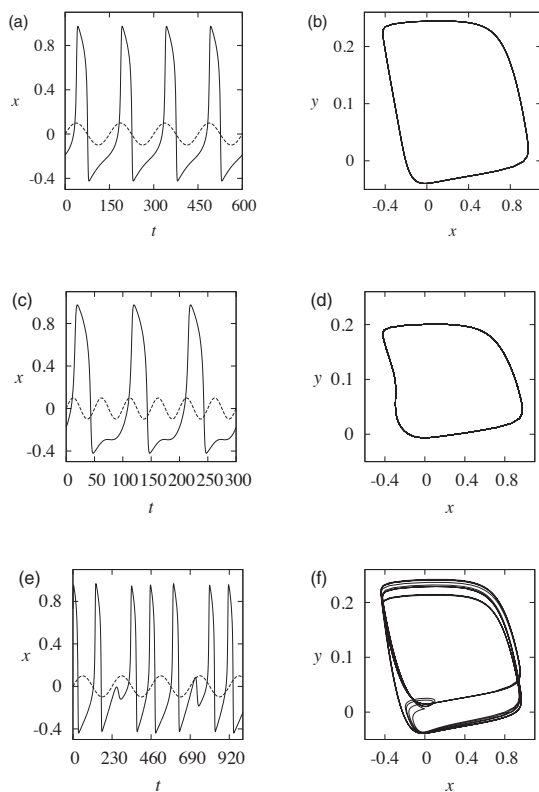


図2：周期外力をうけるFitzHugh・南雲モデルの時間発展と軌道。入力の高さは $A=0.03$ 、入力の振動周期は(a)、(b) $T_0=150$ 、(c)、(d) $T_0=50$ 、(e)、(f) $T_0=230$ である。(a)、(b)では1:1同期、(c)、(d)では2:1同期が起きている。

対して、振動子の平均振動数 $\langle\omega\rangle$ を計測する（ $\langle\cdot\rangle$ のような括弧はしばしば平均を表すために使われる）。平均振動数は次のように定義する。まず $x(t)$ に適当な閾値を設定し、その閾値の k 回目の閾値通過時刻を t_k とする。ここでは、 $x=0.4$ を x の負の方向から正の方向に通過した瞬間を t_k とする。適当な初期条件から系を十分長い時間観測し、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 $\langle\omega\rangle := 2\pi / \langle T \rangle$ と定義する。周期外力がないとき（つまり $A=0$ のとき）は、振動子の振動数は $\langle\omega\rangle = \omega$ で、 Ω に無関係である。

図3(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。 $A=0$ のときは $\langle\omega\rangle = \omega$ なので図中の直線に乗るのだが、 $A \neq 0$ 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、いびつな構造を持っている。また、1:1同期が破れても、振動子の平均振動数は、自然振動数にはならないことに注意したい。つまり、同期が破れても完全にフリーランしているわけではない。

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3(b)）。すると、さきほどの特殊な構造が Ω/ω 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2(e)、(f)の場合を調べると、3:5と2:3の領域の間にあり、より大きな m と n の値を持つ $m:n$ 同

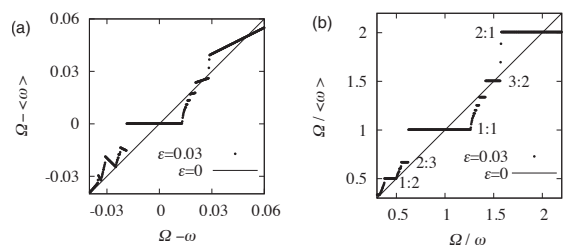


図3：周期的入力をうけるFitzHugh・南雲モデルの入力振動数 Ω と系の平均振動数 $\langle\omega\rangle$ の関係。(a)では、入力波の振動数と振動子の振動数の差を、(b)では振動数の比を表示している。(a)と(b)は同一のデータで、 Ω の範囲はほぼ同じである。(b)の図中の数字は、いくつかの主要な $m:n$ 同期を指し示している。

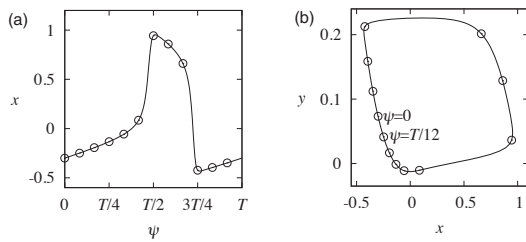


図4：入力電流のないFitzHugh・南雲モデルの周期解と位相。(a) 位相 ψ と周期解 $x(t)$ の関係。(b) (x, y) 平面における周期軌道 $q(t)$ と位相 ψ 。位相が $T/12$ 間隔となる場所に白丸を打った。 $T \approx 126.5$ 。

期である可能性がある。しかし、カオスと呼ばれる非周期的な運動をしている可能性もある。

3 リミットサイクル振動子の位相反応曲線

同期現象を理解する鍵となるのが位相反応曲線 (Phase response curve, PRC) である (物理分野ではしばしば「位相応答曲線」と呼ばれる)。FitzHugh・南雲モデルの位相反応曲線を数値シミュレーションによって求めてみよう。モデル方程式は (1) とし、パラメータ値は図1と同じとする。

まず位相を定義する必要がある。位相は、ある時刻 t において、振動子の振動がどのステージにあるかを指し示す量である。概日時計ではCT(circadian time)という0から24の間で定義されている指標を用いることが多いが、これは位相の一種である。慣例的にCT=0は、主観的夜明け (つまり昼行性であれば活動の開始時刻)、CT=12を主観的日の入りとして、あとはCTの刻みが時間的に等間隔になるように定義する。

数理モデルには主観的夜明けなどの概念がない。しかし、 $x(t)$ などの状態変数から位相を定義することができる。図4に外部入力を受けないFitzHugh・南雲振動子の周期解を表示した。 ψ が位相であり、 $x(t)$ が適当な値をとっているところを $\psi=0$ としている (図4(a))。そこから時間 T 経過すると $\psi=0$ と同じ状態に戻る。ここでは ψ の上限を振動周期と同じ T とし、位相は時間的に等間隔になるように定義する。CTと異なるのは定義域が0から24でなく、 $0 \leq \psi \leq T$ であることだけである。各位相 ψ に対応する状態を $x-y$ 平面で見ると図4(b)のようになる。

FitzHugh・南雲モデルに、電流 p を短い時間幅 h の間与えて位相の変化を調べる。ここでは単純のため、時間幅 h がとても短い状況を想定し、膜電位 $x(t)$

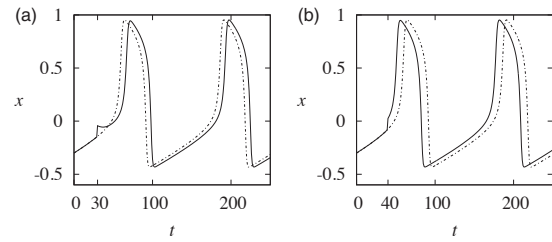


図5：瞬間的な入力を受けたFitzHugh・南雲モデルの時系列 (実線)。点線は入力を受けていないもの。 $t=0$ が位相 $\psi=0$ に対応しており、刺激は $t=t_0$ で与えている。 t_0 によって最終的な位相の増減が違ってくる。 $\varepsilon=0.1$ 。(a) $t_0=30$ 。(b) $t_0=40$ 。

が刺激を受けた瞬間にある幅 $\varepsilon = ph$ だけ変化するとしよう。例を図5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。 $t=t_0$ の瞬間に刺激が加えられ、 $x(t_0)$ が $x(t_0) + \varepsilon$ にジャンプする。その結果、位相に変化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、リミットサイクルの安定性のため、振動子の状態は再び周期軌道に戻る。このときの位相を、刺激を受けていない場合の位相と比べると、位相の変化量がわかる。この変化量を、刺激を与えた瞬間の振動子の位相 $\psi = t_0$ の関数として表したものが、位相反応曲線PRC(ψ)である (図6(a))。

位相反応曲線はなかなか面白い。まず、位相反応がほとんどない位相が存在している。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。位相反応曲線の $60 < \psi < 70$ 付近にこの特性が現れている。体内時計にも、ほとんど時計の動かない不応期が存在することがよく知られている。さて、位相反応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、時計を進めていることに対応しそうなので位相が進みそうなものである。逆に、 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5(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、位相反応の符号が異なっている。位相反応曲線は直感的な予想と合わないことがよくある。なお、図6はタイプ1と呼ばれる種類の位相反応曲線である。もっと強い刺激を与えるとタイプ0と呼ばれる定性的に異なる位相反応曲線が得られる。これらのタイ

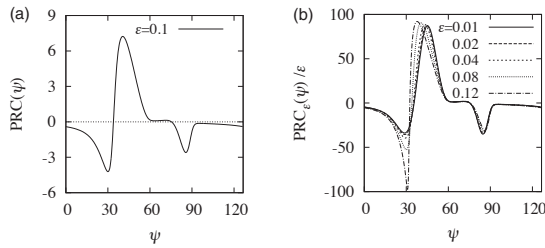


図6：FitzHugh・南雲モデルの位相反応曲線。(a) 刺激強度が $\varepsilon=0.1$ の場合。(b) 様々な刺激強度に対する位相反応曲線を刺激強度で割ったもの。

プの差異は、次の通りである。図6(a)ではPRC(0)からPRC(T)までの曲線をたどっていくと、連続につながっている。刺激強度を大きくしていくと、位相シフト量は一般に増えていく。このとき、位相シフトの範囲が T （あるいは $-T$ ）を超えることがある。するとPRCは図6(a)のような連続な曲線にはもはやならず、どこかで切れてしまう。これがタイプ0である。タイプ0はグラフにすると不連続な曲線に見えるが、これはある意味表示の問題である。図6(a)の縦軸は $T/2$ と $-T/2$ は同じ点を表すので、実際には筒の構造をしている。タイプ1では、PRCの曲線は、 $\psi=0$ から $\psi=T$ まで筒を回ることなく接続している。一方タイプ0では、PRCが筒を一周回ってしまっている。より詳しい解説は[3、4]などを参照していただきたい。

次に位相反応曲線の刺激強度依存性を調べる。図6(b)は、いくつかの刺激の強さ ε に対して計測した位相反応曲線 $PRC_\varepsilon(\psi)$ を ε で割ったものである。位相反応曲線が刺激の強さ 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が大きくなると単純に比例していないことが観察できる。十分弱い刺激に対しては、位相反応量は刺激の大きさに対して比例することは、普遍的事実である。数学的には以下のように説明できる。位相反応関数の ε 依存性に注目しよう。便宜的にある位相 ψ における $PRC_\varepsilon(\psi)$ を $f(\varepsilon)$ とあらわす。 $f(\varepsilon)$ を ε でマクローリン展開すると $f(\varepsilon) = f(0) + f'(0)\varepsilon + \frac{f''(0)}{2!}\varepsilon^2 + \dots$ となる。 $\varepsilon=0$ のときは位相変化がないので $f(0) = 0$ である。 ε^n ($n=1, 2, \dots$)の係数を c_n と置く。関数 $f(\varepsilon)$ は ψ の値によって異なる関数になるので、係数 c_n は ψ の関数 $c_n(\psi)$ である。すると結局

$$PRC_\varepsilon(\psi) = c_1(\psi)\varepsilon + c_2(\psi)\varepsilon^2 + c_3(\psi)\varepsilon^3 + \dots \quad (2)$$

となる。 ε が小さいときは、 ε^2 や ε^3 といった高次の項は無視できるので $PRC_\varepsilon(\psi) \approx c_1(\psi)\varepsilon$ となり、位相反応量は刺激強度 ε に比例する（曲線が局所的にはその接線で近似できるという自明な事実を言っているに過ぎない）。 ε が大きくなると高次の項の効果が無視できなくなるため、比例関係は一般に破れる。

4 位相モデル

さて、本稿の本題である同期の数理についてである。位相反応曲線を利用した単純な数理モデルである、位相モデル（位相振動子モデルとも呼ばれる）について解説する。

位相モデルは、振動子の挙動を位相と呼ばれるただ1つの変数で表す数理モデルである。刺激を受けていない（つまり、フリーランをしている）振動子の位相は、時間 h 経過したときに、 h だけ増加する、つまり、

$$\psi(t+h) = \psi(t) + h \quad (3)$$

であるとする。ここで、 $\psi(t)$ は時刻 t における振動子の位相である。位相は長さ T の円環上で定義され、 $\psi = \theta + nT$ (n は整数)と $\psi = \theta$ は同一視する。つまり、位相は一定速度で増加し、時間 T で位相が一周し、もとの状態に戻る。次に外部からの影響を位相反応曲線を再現するように式(3)に取り入れる。振動子に $p(t)$ の刺激を与えたとしよう。光の入力を考えるならば $p(t)$ は時刻 t における光の強度である。ここで、時刻 t から $t+h$ の間の位相の変化を考える。 h は短い時間であるとする。刺激を受けた後、位相がすぐに位相反応曲線にしたがって変化するとすれば、

$$\psi(t+h) = \psi(t) + h + PRC_\varepsilon(\psi) \quad (4)$$

となる。ただし、 ε は、時間 h の間に入力された刺激の総量 $p(t)h$ である。

ここで入力が小さいこと、つまり ε が十分小さいことを仮定しよう。すると、図6や式(2)で説明したとおり、位相の変化は刺激の強さ ε に単純に比例した $PRC_\varepsilon(\psi_0) \approx c_1(\psi)\varepsilon = c_1(\psi)p(t)h$ となる。

つまり、式(4)は

$$\psi(t+h) = \psi(t) + h + c_1(\psi)p(t)h \quad (5)$$

となる。右辺の $\psi(t)$ を左辺に移項し、両辺 h で割ると

$$\frac{\psi(t+h) - \psi(t)}{h} = 1 + c_1(\psi)p(t) \quad (6)$$

を得る。この式の左辺は時間 t から $t+h$ の間の $\psi(t)$ の平均的な速度であることに注意しよう。 $h \rightarrow 0$ の極限をとると、左辺は $\psi(t)$ の瞬間的な速度になる。これは高校の数学で習ったとおり、 $\psi(t)$ の時間微分 $\frac{d\psi(t)}{dt}$ の定義である。また式(6)の右辺は h に関係ない。したがって式(5)は $h \rightarrow 0$ の極限をとることにより、

$$\frac{d\psi(t)}{dt} = 1 + c_1(\psi)p(t) \quad (7)$$

という微分方程式に帰着する。なお、 $c_1(\psi)$ は位相感受関数と呼ばれる。弱い刺激に対する位相反応曲線を刺激の強度で割ったもので、つまりは、位相反応曲線と同じ形をした関数である。

式(4)のようにある大きさをもった時間 h ごとの変化を記述する方程式は差分方程式と呼ばれる(高校で学んだ漸化式の一つである)。この方程式はPittendrighが光刺激に対する同期を考えたときに用いたモデルと基本的に同じものであり、この式からも同期が議論できる[5]。なぜ、差分方程式を、わざわざ $h \rightarrow 0$ の極限をとって微分方程式にするのだろうか? 理由はいくつか挙げられるのだが、大事なものは以下の2点であろう。まず、入力刺激として時間的に連続な関数 $p(t)$ を取り扱うことができる点である。式(4)では無理である。次に、微分方程式は我々が行う種々の解析的な計算に適しているからである。微分には便利な公式がたくさんあり、差分よりも計算しやすいのである。一方、計算機をつかってシミュレーションさせる場合は、微分、つまり無限に小さいという概念を計算機では取り扱えないため、結局のところ式(4)を時間 $t = 0, h, 2h, 3h, \dots$ という順番で次々と $\psi(t)$ の数値を計算させることによって $\psi(t)$ を得る。

さて、ここまで位相の単位を時間と同じ(つまり T で一周)ものとしたが、 2π で一周とすることも多く、またこの方が取り扱いが便利な場合も多い。この位相を ϕ としよう。これまでの位相 ψ とは単純

な比例関係

$$\phi(t) = \frac{2\pi}{T}\psi(t) \quad (8)$$

にある。式(8)を式(7)に代入すると

$$\frac{d}{dt}\phi(t) = \omega + \omega c_1\left(\frac{\phi}{\omega}\right)p(t) \quad (9)$$

を得る。ここで $\omega = 2\pi/T$ で、 ω は自然振動数と呼ばれる。さらに、 $\omega c_1\left(\frac{\phi}{\omega}\right) = Z(\phi)$ と置き換えることにより

$$\frac{d}{dt}\phi(t) = \omega + Z(\phi)p(t) \quad (10)$$

を得る。 $Z(\phi)$ も $c_1(\psi)$ 同様、位相感受関数と呼ばれる。

式(7)や式(10)を位相モデルと呼ぶ。本稿では便利のため、式(10)を使って解説をすすめる。振動子固有の性質は自然振動数 ω と位相感受関数 $Z(\phi)$ で記述され、両方とも実験的に容易に計測できるものである。この方程式は、1967年にAether Winfreeによってリミットサイクルのモデルから一般的に導出されることが示された[6]。Winfreeはさらに、このモデルを振動子集団に拡張し、モデルの数値シミュレーションによって多振動子システムの集団同期現象を初めて報告した[6]。

5 位相振動子モデルの解析

式(10)に対して具体的な関数を考え、同期現象を解析する。

5.1 強制同期

まず強制同期から考える。強制同期とは、周期的な入力を受けた振動子が入力と全く同じ振動数で振動する現象である。2節で解説したものがこれに相当する。また、個体の日周活動を1つの振動子とみなせば、環境の日周期への同調は強制同期にあたる。

簡単な例として $Z(\phi) = \cos \phi$ と $p(t) = 2K(1 + \sin \Omega t)$ を考えよう。つまり、外から与えられる周期は $T_{\text{ext}} = 2\pi/\Omega$ であり、入力大きさが K である。このモデルをシミュレーションで解析してもいいのだが、少し近似を使うことにより手計算で同期の条件を示すことができ、格段に理解が深まる。ただし近似を使うために、 Ω と ω が近いことと、 K が小さいことを仮定する。

まず三角関数の加法定理を用いると

$$Z(\phi)p(t) = K \{ \sin(\phi + \Omega t) - \sin(\phi - \Omega t) + 2 \cos \phi \} \quad (11)$$

と変形できる。ここで $\sin(\phi - \Omega t)$ 、 $\sin(\phi + \Omega t)$ と $\cos \phi$ の効果について別々に考える。仮に結合のない状況 ($K = 0$) を想定する。このとき位相は $t = 0$ のときの位相を $\phi(0) = \phi_0$ とすると $\phi(t) = \omega t + \phi_0$ である。したがって $\sin(\phi - \Omega t) = \sin(\omega t - \Omega t + \phi_0)$ である。 ω と Ω が近いことを仮定しているので $\sin(\phi - \Omega t) \approx \sin(\phi_0)$ となり、値はほぼ定数である。一方、 $\sin(\phi + \Omega t) = \sin(\omega t + \Omega t + \phi_0) \approx \sin(2\omega t + \phi_0)$ であり、この項は急速に時間変化する。特に、外部の周期 T_{ext} の間に、約2回振動し、この項の効果はほぼ平均化される。 \sin 関数の平均値は0なので、この項は振動子のダイナミクスにほとんど寄与しない。同様に $\cos \phi$ の効果も平均化され、振動子にほとんど影響を与えない。このような事情は K が0でなく小さな値をとるときにも同様で、結局3つの項のうち $\sin(\phi - \Omega t)$ 以外は近似的に無視できる。すると、式(10)は

$$\frac{d}{dt} \phi(t) = \omega - K \sin(\phi - \Omega t) \quad (12)$$

に近似される。

このような考え方は、数学用語で平均化と呼ばれる。一般に、 K が小さく ω と Ω が近いときは、式(10)は

$$\frac{d}{dt} \phi(t) = \omega + K f(\phi - \Omega t) \quad (13)$$

という位相差のみの形式に近似できることが、蔵本によって示されている [7]。ここで関数 f は 2π 周期関数で、結合関数と呼ばれる。関数 f の具体的な形は $Z(\phi)$ と $p(t)$ の関数形によって決まる。式(13)は式(10)に比べてかなり解析しやすい。

平均化のイメージは次の例を考えるとつかみやすいかもしれない。ブランコを押すとき、ブランコが後ろから前に通過するときに1回だけ前に押せば、ブランコは大きな影響を受ける。一方、これに加えて、ブランコが前から後ろに来るときにも前に押ししまうと、2回の作業が平均化され、トータルで考えるとブランコはあまり影響を受けない。つまり、振動子の周期とちょうど一致する(つまり共鳴する)ような周期の入力のみが振動子に大きな影響

を与え、それ以外の周期を持つ入力的作用はだいたい無視できる。式(11)では $\sin(\phi - \Omega t)$ は共鳴項、 $\sin(\phi + \Omega t)$ と $\cos \phi$ は非共鳴項と呼ばれ、非共鳴項を無視するのが平均化である。

さて、式(12)を解析しよう。 $\theta = \Omega t - \phi$ と置くと、式(12)は

$$\frac{d}{dt} \theta(t) = \Delta \omega - K \sin \theta \quad (14)$$

と変形される。ここで $\Delta \omega = \Omega - \omega$ である。このように変形すると、方程式には $\sin \omega t$ といった時間の関数が存在しない。このような系は**自律系**と呼ばれる。1変数自律系の方程式の解析は極めて簡単である。まず、横軸を θ 、縦軸を $\dot{\theta}$ ($d\theta/dt$ のこと)としたグラフを作る(図7)。 K と $\Delta \omega$ の関係によって、図7(a)と(b)の2つの状況に大別できる。横軸上の矢印は $\theta(t)$ の時間発展する方向で、 $\dot{\theta} > 0$ の場合は正の向き(右向き)、 $\dot{\theta} < 0$ の場合は負の向きである。曲線と横軸に交点では $\dot{\theta} = 0$ となるので、交点は平衡解に対応する。図7(a)は1組の平衡解が存在し、図から明らかのように、左側の解($\theta = \theta_1$)は安定解、右側の解($\theta = \theta_2$)は不安定解である。初期条件を $\theta = \theta_2$ にとらない限りは、時間とともに $\theta(t)$ は θ_1 に接近していき、やがて収束する($\lim_{t \rightarrow \infty} \theta(t) = \theta_1$)。 $\theta = \Omega t - \phi$ であることを思い出すと、 $\theta(t) = \theta_1$ という平衡解は、 $\phi(t) = \Omega t - \theta_1$ に対応する。すなわち、位相は振動数 Ω で増加するので、振動子が入力振動数と完全に一致した振動を行っている同期状態であることがわかる。位相差 θ がある特定の値にロックされている状態なので、この現象を**位相ロック**と呼ぶこともある。

一方、図7(b)のように曲線と横軸に交点が存在しない場合は $\theta(t)$ は増え続ける。あるいは、曲線が $\dot{\theta} < 0$ 負の領域にあるときは $\theta(t)$ は減り続ける。いずれにしろ、 $\dot{\theta}$ は Ω と一致しない。

図7(a)と(b)の差は曲線と横軸に交点が存在するかである、つまり、 $\theta = 0$ を満たす解 θ が存在するかしないかである。

$$\dot{\theta} = 0 \Leftrightarrow \sin \theta = \frac{\Delta \omega}{K} \quad (15)$$

なので、 $\dot{\theta} = 0$ における解の存在は、 $\sin \theta = \frac{\Delta \omega}{K}$ の解の存在と同値である。ここで $-1 \leq \sin(\theta) \leq 1$ に注意すると、

$$|K| \leq |\Delta\omega| \quad (16)$$

が同期が起こる条件であると結論できる (図 8 (a))。

同期が起こらないときの振動子の平均振動数も計算できる。これを調べるには、 $\theta(t)$ の平均速度を調べればよい。大学で学ぶ積分のテクニックを使うとこれが計算できるのだが、ここでは結果だけ示す (図 8 (b))。図の 2 つの線は K と ω をある値に固定し、 Ω を変化させていった場合の $\theta(t)$ の平均速度 $\langle \dot{\theta} \rangle$ をプロットしたものである。点線は $K=0$ で、この場合は $\langle \dot{\theta} \rangle = \Omega - \omega$ なので直線を描く。一方、 $K > 0$ の場合は曲線に平らな部分が現れ、これは同期を起こす Ω の領域を表している。

5.2 相互同期

次に、少し自然周期の異なる 2 つ振動子が相互作用する系として、次の位相モデルを考える。

$$\frac{d}{dt} \phi_1(t) = \omega_1 + Z(\phi_1) p(\phi_2) \quad (17a)$$

$$\frac{d}{dt} \phi_2(t) = \omega_2 + Z(\phi_2) p(\phi_1) \quad (17b)$$

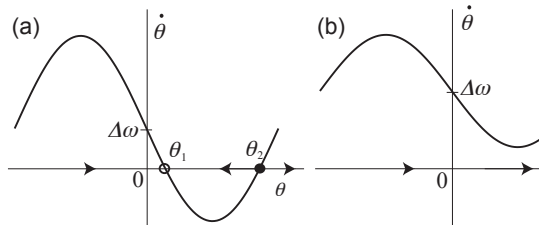


図 7：式 (14) における $\theta(t)$ の時間発展方向。

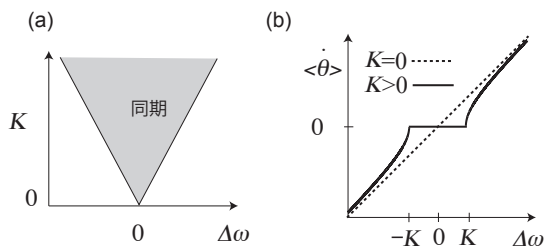


図 8：(a) パラメータ空間における 1 : 1 同期の領域。 K は入力大きさ、 $\Delta\omega$ は自然振動数と外力の振動数の差 $\omega - \Omega$ 。三角形の領域内で同期が起こる。この領域は時にアーノルドの舌と呼ばれる。位相モデルでは同期の領域はこのような三角形となるが、一般の振動子では K が小さいときは同様の三角形だが、 K 大きくなると様々なゆがみ方をする。(b) 位相差の平均速度 $\langle \dot{\theta} \rangle$ の $\Delta\omega$ 依存性。

ここで $\phi_i(t)$ は振動子 i の位相である。このモデルは以下の状況を仮定している。各振動子は、自分の位相の応じて相手の振動子に何らかの物質を作用させる。この物質は、振動子の位相を変化させるが、この物質に対する位相反応曲線は 2 つの振動子で同じ関数 $Z(\phi)$ である。

このモデルも前節と同じように、 $Z(\phi) = \sin \phi$ 、 $p(\phi) = K(1 + \cos \phi)$ とする。さらに、 ω_1 と ω_2 が近く、また K が小さいことを仮定すると、

$$\frac{d}{dt} \phi_1(t) = \omega_1 + \frac{K}{2} \sin(\phi_2 - \phi_1) \quad (18a)$$

$$\frac{d}{dt} \phi_2(t) = \omega_2 + \frac{K}{2} \sin(\phi_1 - \phi_2) \quad (18b)$$

に帰着する。今度は、 $\theta = \phi_1 - \phi_2$ と置くと、式 (14) とまったく同じ方程式が得られる (ただし $\Delta\omega = \omega_1 - \omega_2$ であり、 K は $2K$ に置き換わる)。よって式 (17) によって表される 2 つの振動子の運動は、図 8 と同じ振る舞いをする。

式 (18) の心を少し説明しておこう。2 人がトラックを走っていることを想像していただきたい。振動子 i さんの自然な速度は ω_i である。しかし、2 人はお互いに意識し合っており、振動子 2 さんが振動子 1 さんの前方を走っていると、 $\sin(\phi_2 - \phi_1) > 0$ より、振動子 1 さんはスピードアップし、振動子 2 さんは $\sin(\phi_1 - \phi_2) < 0$ より、スピードダウンする。このようなルールであれば、2 人の速度は自然と一致することが想像できると思う。ただし、お互いが速度を変化させようと努力の大きさ K (愛の大きさ?) が小さすぎると、2 人の速度差 $\Delta\omega$ のギャップは埋まらず、同期がおこらない。

5.3 集団同期

最後に振動子集団を考えよう。 N 個の振動子を考え、各振動子の位相を $\phi_i(t) (i=1, 2, \dots, N)$ とする。すべてがすべての振動子と同様に相互作用し、

また結合関数を $f(\phi) = -\sin \phi$ とすると、系のダイナミクスは

$$\frac{d}{dt} \phi_i(t) = \omega_i + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \sin(\phi_j - \phi_i) \quad (19)$$

という N 個の位相方程式で記述される。ここで自然振動数 ω_i は適当な分布関数にしたがってランダムに分布する。結合強度が N で割られているのは、 N

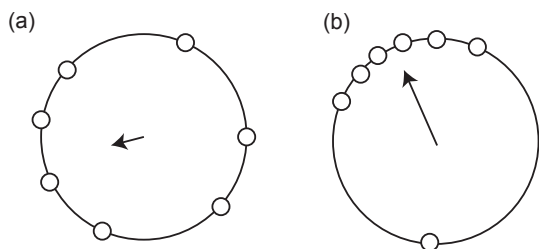


図9：蔵本秩序パラメータのイメージ。図は各振動子の位相を半径1の円上で表している。矢印は振動子集団の重心を円の中心からのベクトルで表している。蔵本秩序パラメータ $R(t)$ はこの矢印の長さである。

を変化させたときに振動子 i のうける結合の大きさが N に比例して大きくなるのを防ぐためである。式(19)は蔵本モデルと呼ばれる大変有名な式で、蔵本はこのモデルを使ってリズム集団の同期現象を初めて数学的に示した[8]。

このモデルも2人のランナーと場合と同様にイメージできる。つまり、 N 人のランナーがトラックを走り、それぞれ全員を意識しながら走るスピードを変化させる。固有の速度 ω_i がちがうため、自然にはばらばらに走ろうとするのだが、それぞれの努力の大きさ K が十分大きいと、さてどうなるであろうか。

このような集団の同期を考えるときには、何らかの指標を導入する必要がある。式(19)の場合には

$$R(t) = \left| \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N e^{i\phi_j(t)} \right| \quad (20)$$

が適切な指標である。式(20)は蔵本秩序パラメータと呼ばれる量である。指数関数や虚数単位などが入っており、見た目は複雑だが、その意味は至ってシンプルである。それは、半径1の円上に振動子を並べて、円の中心から各振動子へのベクトルを考え、その集団平均をとったものの長さである(図9)。つまり、 $R(t)$ が大きいほど、振動子は円上の偏った場所に集まっている。特に $R=0$ 、のときは振動子は円上に一様に広がっており、また、 $R=1$ のときは円上の一点に振動子が集っている。 $R=1$ の状態のことを完全同期と呼ぶことがある。なお、振動子が2つでも R は計算できる。この場合、同期状態でも位相差が π のときは $R=0$ であり、位相差が小さくなるにしたがって $R=1$ に近づく。

詳細には立ち入らないが、蔵本は振動子の総数 N を無限大として数学的な解析を行った[8、7、

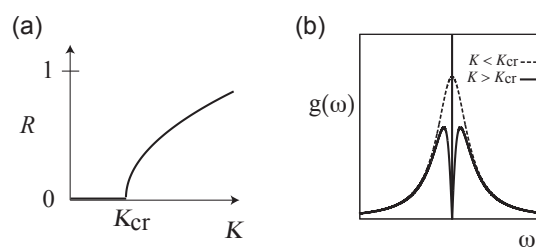


図10：(a) 蔵本秩序パラメータ R と結合強度 K の関係。(b) 平均振動数の分布関数 $g(\omega)$ 。平均振動数のヒストグラムと見ていただければよい。

4]。この結果を簡単に説明する。無限の振動子集団をイメージしづらい場合は、1千個あるいは1万個程度の振動子があると思ってもだいたいよい。この系はどのような初期条件を選んでも、十分時間がたつと $R(t)$ はある値に接近する。結合強度 K がある閾値(K_{cr} と置く)より小さい時には、この接近する R の値が0であり、 K がしきい値を超えると0より大きい値に接近する(図10(a))。つまり、結合が小さすぎると、系はあたかも結合が全く無いように振る舞う。一方、ある程度大きくなると、結合の大きくなるにつれて、同期がより促進される。また、 K_{cr} は自然振動数の分布の広がり(つまり分布の偏差)に比例する。次に、 $K < K_{cr}$ の場合と $K > K_{cr}$ の場合の平均振動数の分布を比べたのが図10(b)である。 $K < K_{cr}$ のときの平均振動数は自然振動数の分布とまったく同じである(点線)。一方、 $K > K_{cr}$ では、分布の中心にくぼみができ、変わりにシャープなピークが中心に形成される。これは分布の中心に近い振動子の振動数が完全に一致していることを示している。しかし、分布の中心から離れている振動子は同期していない。このような同期現象は部分同期と呼ばれる。 K が大きくなれば、部分同期を起こす振動子数が増えていき、 R も増加する。

5.4 位相モデルを用いた応用研究について

位相モデルを使った応用研究はこれまで多く発表されている[4、9]。著者も、これまで行ってきた同期現象に関する研究のほとんどで、位相モデルを活用してきた。そのいくつかを紹介する。

論文[10、11]では、化学反応で作られた振動子集団の同期ダイナミクスの制御を行った。この研究は位相モデルを使って理論を作り、化学反応を用いて実験的に実証したものである。この研究では、フィードバック入力を適切に設計することにより、何らかの結合によって同期している振動子集団を脱

同期させたり、結合していない振動子集団をクラスター化（いくつかの同期している小集団を作ること）を行ったりした。この手法は、シアノバクテリア集団のような均一な時計集団には、もしかしたら適用できるかもしれない。論文 [12, 13] では、複雑なネットワークで相互作用し同期している振動子集団を考え、その一部に周期的な入力があったときに、振動子集団がどのように周期的入力に同期するかを解析した。その結果、ネットワークが階層的であればあるほど、同期が格段に難しくなることを明らかにした。また、同期に適したネットワーク構造について議論した。視交叉上核がどのように外部からの光情報に同調するのが問題意識としてあった。

また、論文 [14] では、振動周期の安定性（つまりどれだけ正確に振動するか）と同期の関係について解析し、以下の一般的な結論を得た。振動子の数が増えれば増えるほど、振動はより安定する。しかし、安定性の増強には限界があり、ある程度の振動子数までしか増強しない。この限界の振動子数は結合強度や細胞間結合ネットワークに依存しており、特に、結合強度をより強くすると、限界振動子数が増える。この研究については、また機会があれば詳しく紹介したい。

6 おわりに

2回にわたり、振動と同期の数理について解説した。できる限り丁寧な解説を心がけたが、書き終えてみると力の至らなさを痛感する。それでも、この解説が読者と数学との和解に少しでも貢献できればと願う。最後に、この解説を書くにあたり、重吉康史氏と岩崎秀雄氏にたいへんお世話になった。また、伊藤浩史氏と森史氏には、原稿を細かくチェックしていただき、解説の改善案を示していただいた。そして、これまでのたくさんの時間生物学者たちとの有意義な議論が、本稿の礎となっていることを申し添えたい。この場を借りてみなさまにお礼申し上げたい。

参考文献

- [1] 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).
- [2] 郡宏, 森田善久. 生物リズムと力学系. 共立出版, 2011.
- [3] A. T. Winfree. *The Geometry of Biological*

- Time*. Springer, New York, 2nd edition, 2001.
- [4] 蔵本由紀, 河村洋史. 同期現象の数理. 培風館, 2010.
- [5] C.S. Pittendrigh and S. Daan. A functional analysis of circadian pace-makers in nocturnal rodents. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, Vol. 106, No. 3, pp. 291|331, 1976.
- [6] A. T. Winfree. Biological rhythms and the behavior of populations of coupled oscillators. *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 16, pp. 15|42, 1967.
- [7] Y. Kuramoto. *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence*. Springer, New York, 1984.
- [8] Y. Kuramoto. International symposium on mathematical problems in theoretical physics. In H. Araki, editor, *Lecture Notes Phys.*, pp. 420|422. Springer, N.Y., 1975.
- [9] Arkady Pikovsky, Michael Rosenblum, and Jurgen Kurths. 同期理論の基礎と応用: 数理科学、化学、生命科学から工学まで. 丸善, 2009. 徳田功訳.
- [10] 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.
- [11] Hiroshi Kori, Craig G. Rusin, Istvan Z. Kiss, and John L. Hudson. Synchronization engineering: Theoretical framework and application to dynamical clustering. *Chaos*, Vol. 18, p. 026111, 2008.
- [12] H. Kori and A. S. Mikhailov. Entrainment of randomly coupled oscillator networks by a pacemaker. *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 93, p. 254101, 2004.
- [13] H. Kori and A. S. Mikhailov. Strong effects of network architecture in the entrainment of coupled oscillator systems. *Phys. Rev. E*, Vol. 74, p. 066115, 2006.
- [14] H. Kori, Y. Kawamura, and N. Masuda. Structure of cell networks critically determines oscillation regularity. *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 297, pp. 61|72, 2012.