HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	振動子ネットワークの引き込みと体内時計
Author(s)	郡, 宏
Description	ネットワーク最前線－世界の”つながり”を知る科学と思考(3)
Citation	数理科学, 522, 62-68
Issue Date	2006-12
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/17217
Type	journal article
File Information	suuri522.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

振動子ネットワークの引き込みと体内時計

郡　宏

1. はじめに

この世界には無数の生き物が存在し，それらは多様な「会話」で絶えず交信している．人間のように言葉を交わす種もあれば，食う食われるの関係で互いの種の数を伝え合う場合もある．「会話」によって秩序が生まれ，働き（つまり機能）が作り出される．体を構成する細胞も，ひとつひとつは非常に小さいものだが，細胞同士の物質のやりとりを通して秩序だち，体全体に作用する大きな機能を発揮する．同様のことは，生き物以外，例えば分子同士や機械同士の世界に，あるいはコンピュータープログラムやウェブといった仮想的な世界の中にも存在する．ネットワークの科学とは，その対象は広範であるが，結局のところ，ものとものとの「つながり」とその「会話」の内容を記述し，それがどのような秩序と機能を作り出すのかを明らかにする科学であると言えよう．

本稿では，先月に引き続き，複雑なネットワークで結合する振動子集団の同期現象を取り扱う[*1)]．振動子集団，つまりリズムを持つ個体の集団は，物質や情報のやりとりを通して秩序を形成する．これは一般に，同期現象と呼ばれている．今月は，その同期現象の一種である，周期外力よる引き込みに焦点を当てた研究[1,2)]を紹介する．ネットワーク構造が引き込みに与える影響と，これと生物との関連を簡潔に解説したい．

2. 周期外力による引き込み現象

取り扱う振動子ネットワークモデルは，図1に示されるように，振動子集団が，複雑なネットワークで結合しており，その内の一部が周期外力を受けている系である．周期外力の源を「ペースメーカー」と呼んで，特別な振動子とみなす．先月解説した系（蔵本モデル）には，このような独立したペースメーカーは存在しておらず，これが本質的な差異である．この系は蔵本モデルと異なる同期・非同期転移現象を示す．振動子間の結合強度がある閾値以上であると，振動子全てがペースメーカーと全く同じ振動数を持つ状態となる．これを「引き込み」(entrainment) と呼ぶ．ここで我々の興味は，この閾値が，ネットワークの「形」（厳密には，トポロジカルな性質）にどのように依存して変化するかにある．

解析に入る前に，ネットワーク振動子の引き込みを解析する動機と応用について説明しよう．ペースメーカーは，空間に広がる振動子集団でその重要な役割が知られてきた．Belousov-Zhabotinsky系と呼ばれる振動性の化学反応系ではターゲットパターンという同心円状の構造が容易に観測される．これはターゲットの中心部がほこりなどの何らかの触媒作用によって振動数が周囲より高くなっ

*1）　今月も，「振動子」は断らない限り「リミットサイクル振動子」，つまり安定な周期解を持つ非線形散逸系の振動子のことを意味する．

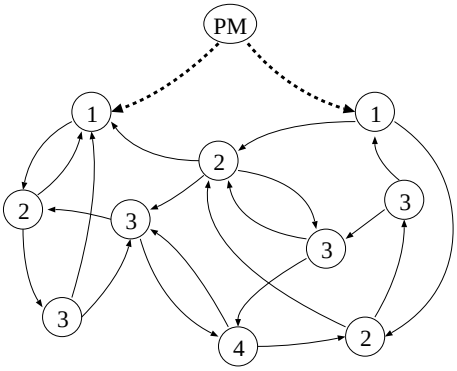

図 1　振動子ネットワークの模式図．“PM” はペースメーカーで，図中の数字は 4 章で定義するペースメーカーからの距離 l_i である．

ており，これが周囲を引き込むことによって生まれる（「BZ 反応」をインターネットで検索すると，化学反応系のレシピやターゲットパターンの動画を参照できる）．心臓では，洞房結節という部位がペースメーカーになっており，これが心筋細胞集団を引き込んで，心臓が機能する．この様な例が古くから知られていたこともあり，空間に広がる振動子集団の引き込み現象はよく調べられてきた[3~5]．

ペースメーカーは，複雑なネットワークで結合する振動子集団にも作用する．重要な例は，脳の神経回路網にある．まずは，先月に引き続き我々の概日リズムである．哺乳類の概日リズムは，視交叉上核という脳内にある時計細胞集団が組織しており，この集団の相互同期が機能の発現に重要であることを先月説明したが，引き込みもまた不可欠な役割を果たしている．概日リズムは，一般に 24 時間周期からずれており（これが「概」日と呼ばれるゆえんだが），例えば人間の場合は，平均的には約 25 時間周期であると言われている．したがって，概日リズムを正常に機能させるには 24 時間周期にする必要がある．つまり，視交叉上核は環境のリズムに引き込まれなくてはならない．また，環境の日周リズムの位相（つまり日の出と日の入りのタイミング）は，季節の変動や現代だと飛行機による長距離移動などによって変化する．この位相の変化にもすみやかに適応しなくてはならない．環境の日周リズムの情報は，光によって媒介される．光の情報は視神経を介して視交叉上核に射影しており，明暗の変化が 24 時間周期の外力として時計細胞に作用する．しかし，この射影を受けているのは一部の時計細胞のみで，残りは細胞間結合を経由して間接的に環境の影響を受けている[6]．この状況をモデル化したのが図 1 の系である．概日リズムは振動周期が 24 時間程度と極端に遅い特殊な例だが，神経細胞の発火レベル (数十から数百ミリ秒程度の周期) での引き込みも存在し，運動や情報処理機能，また，パーキンソン病での「震え」といった病的現象と関連があることが知られている[7]．

振動子ネットワークの引き込みは，このように重要な問題であるにもかかわらず，近年までほとんど研究されていなかった．この題材を最初に取り扱ったのは，おそらく，ネットワークとして木ネットワークを使った山田裕康氏の研究であろう[8]．木ネットワークはループがないため，解析計算が比較的容易である．一方，本稿で紹介する研究はループのあるネットワークを用いており，ループが引き込みに与える決定的な影響が，最も面白いところである．

3. 単一振動子の引き込み

大規模ネットワーク系に入る前に，最も簡単なケースである，1 振動子に周期外力が作用する系について簡単に解説する．外力の作用の強さを κ で表す．先月紹介した摂動論，いわゆる「位相縮約法」は，周期外力に対しても全く同様に適用でき，κ の一次摂動に対し次の運動方程式を得る[4,5,9]．

$$\dot{\phi} = \omega + \kappa f(\phi - \Omega t). \qquad (1)$$

ここで，ϕ は振動子の位相，ω は振動子の固有振動数，Ω は周期外力の振動数，関数 $f(\phi)$ は ϕ の 2π 周期関数である．位相差 $\psi \equiv \Omega t - \phi$ でこの式を書き換えると

$$\dot{\psi} = \Delta\omega + \kappa f(-\psi), \qquad (2)$$

となる．ここで $\Delta\omega \equiv \Omega - \omega$ である．振動数のミスマッチ $\Delta\omega$ が外力の大きさ ($\sim \kappa$) よりも小さい場合はこの式には，$\dot{\psi} = 0$(つまり $\dot{\phi} = \Omega$) なる安定解が必ず存在する．したがって，振動子は周期外力に引き込まれ，外力の振動数と完全に一致した振動数を持つようになる．なお，単一振動子の引き込みについては，文献[9] の 7 章に詳しいので，興味のある方はそちらも参照して頂きたい．

4. ネットワーク系の数理モデル

図 1 のようなネットワーク系に入ろう．ネットワークのサイズを N とする．振動子の固有振動数は全て一様に ω であるが，このうちの振動子 $1 < i < N_1$ が振動数 $\Omega \equiv \omega + \Delta\omega$ を持つペースメーカーから直接接続を受けていると仮定する．簡単のため，ペースメーカーの影響が十分強く，直接結合を受ける振動子は完全に引き込まれており，他の振動子からの結合を無視できると仮定する．この状況を，次のようなモデル方程式で記述する．

$$\dot{\phi}_i = \omega + \frac{\kappa}{z}\sum_{j=1}^{N} A_{ij} f(\phi_i - \phi_j) \quad \text{for } i > N_1,$$
$$\phi_i = \Omega t \quad \text{for } i \leq N_1. \qquad (3)$$

振動子集団内部の結合ネットワークは結合行列 $\mathbf{A}$ で与えられ，各要素 A_{ij} は 1 か 0 の値を取る．平均次数 z は各振動子の持つ総入力数の平均である．正の定数 κ は結合の強さを表す．結合関数 f は蔵本モデルと同様に $f(x) = -\sin(x)$ で与える．これは振動子 j から振動子 i に結合があるとき，振動子 i が振動子 j に位相を合わせようとする効果，つまり，引力性の結合を表す．このモデルでは，N_1 個の振動子がペースメーカーとなっているが，便利のため，N_1 個の振動子に影響を与えている仮想的な外力のソース（図 1 参照）のみをペースメーカーと呼ぶ．

モデル (3) は，一般性を失わずに以下のように簡単化できる．まず，回転座標系 $\phi_i' = \phi_i - \omega t$ に移る．さらに，リスケールされた結合強度 $\kappa' = \kappa/\Delta\omega$ と時間 $t' = t\Delta\omega$ を導入する．この変換されたモデルからプライム記号 ($'$) をはずすと，モデル (3) で $\Omega = 1, \omega = 0$ とおいたものと同一になる．以後，これを取り扱う．なお，$\Delta\omega > 0$ を暗に仮定したが，モデルの対称性から，$\Delta\omega < 0$ でも，以下に得られる引き込みの条件は変化しないことが示せる．

系のダイナミクスに入る前に，ネットワーク構造の重要な性質をここでおさえておく．ペースメーカーが存在するため，ネットワークには階層的な構造があり，これは次のように定義できる．まず，振動子 i の距離 l_i を定義する．これはペースメーカーからの最短結合経路のステップ数である (図 1 参照)．まず，直接結合を受ける N_1 個の振動子の距離を 1 とする．次に，距離 1 の振動子から結合を受けている振動子の距離を 2，さらに距離 2 から結合を受けている振動子を距離 3，などと順に定義していく．図 1 の円の中に書いてある数字がこの距離である．最短結合経路で距離を定義しているので，ネットワークのループの存否にかかわらず，この定義は一意である．距離 h にある振動子の小集団を第 h 層と呼ぶ．距離の定義に伴って，各結合を次のように分類できる．ある層 h から次の層 $h+1$ への結合を「順方向結合」，ある層 h からそれ以前の層 $k < h$ への結合を「逆方向結合」，同一層内の結合を「層内結合」と呼ぶ．最後に，ネットワークの階層性を特徴づける量として，ネットワークの「深さ」$L \equiv \sum l_i/N$ を定義する．これは，ペースメーカーからネットワーク全体への平均距離である．この量が系の動的な性質に強く関わることが，次に示される．

5. ランダムネットワークでのダイナミクス

まず，もっとも基礎的で重要なネットワークである，ランダムネットワークを用いる．ランダムネットワークを次のように生成する．まず，接続されていていない振動子を N 個用意する ($\mathbf{A} = \mathbf{0}$)．次に，振動子 j から振動子 i への結合を確率 p で導入する ($A_{ij} = 1$)．これを全ての組合せについて行う．すると，一振動子あたりの平均入力結合

数 z はおよそ pN となる．このネットワークは結合が方向性を持つ，いわゆる「有向ネットワーク」(directed network) で，行列 $\mathbf{A}$ は一般に非対称行列である．以下，平均結合数 pN はそれなりに大きく，しかし N に比べて十分小さい「疎」なネットワークを用いる．実際のニューラルネットワークも，高い結合数を持ち，かつ疎な，有向ネットワークである．

ネットワークを固定してダイナミクスを見てみよう．ダイナミクスの性質は結合強度によって以下のように変化する．モデルの定義から，第一層の振動子は常にペースメーカーに引き込まれている．結合強度が小さいと，第一層を除く振動子集団は内部で振動数同期を保ち，位相も比較的揃うのだが，ペースメーカーの振動数に比べるとずっと低い振動数を持った運動をする．結合強度を上げて行くと，内部の同期性を保ちながら，しだいにペースメーカーの振動数に近付いて行く．そして，ある結合強度 ($\kappa = \kappa_{\rm cr}$) で，全集団が一気にペースメーカーに引き込まれる．結合強度をさらに上げると，引き込みは保たれたまま，ペースメーカーと振動子集団との位相差が小さくなっていく．

この引き込み閾値 $\kappa_{\rm cr}$ は，用いるネットワークによって大きく変化する．図 2 は，ネットワークサイズ $N = 100$，平均結合数 $pN = 10$ のネットワークを大量に生成し，各ネットワークに対して引き込み閾値 $\kappa_{\rm cr}$ を数値シミュレーションで求め，それを対数スケールでプロットしてある．つまり，各点が 1 つのランダムネットワークに対応する．見やすくするため，N_1 の値によって記号をわけてある．まず $N_1 = 1$ の集合に注目する．ネットワーク構造のパラメタは完全に同一であるにも関わらず，生成されるネットワークよって，$\kappa_{\rm cr}$ の値が大きく変化している．この図の横軸は，各ネットワークの深さ L であり，これも生成されるネットワークよって揺らぐ量である．この図から明らかなように，$\kappa_{\rm cr}$ と L には強い相関がある．他の N_1 を持つネットワークについても，同様な相関が見える．驚くべきことに，引き込み閾値の深さ L に対する依存性は，次の指数関数で非常によく

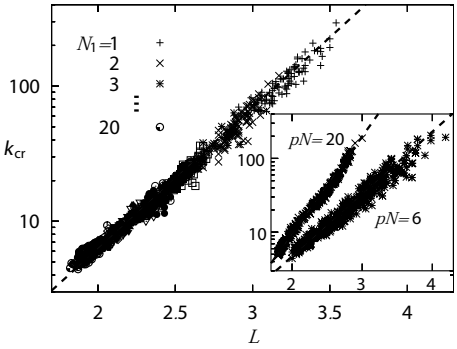

図 2　引き込み閾値の深さに対する依存性．点線は式 (4)．

フィットできる．

$$\kappa_{\rm cr} \propto (1 + pN)^L. \qquad (4)$$

図 2 の挿入図にあるとおり，他の平均結合数 pN でも同様の指数関数的依存性を持つ．

つまり，深い（階層性の高い）ネットワークでは引き込み閾値が指数関数的に大きくなり，引き込みが非常に難しくなることがわかった．振動子ネットワークが引き込まれるためには，浅い構造を持っていなければならない．

6. 解析

非線形微分方程式は，たとえ次元が低くても，解く (つまり解軌道を解析的に求める) のは一般に困難である．まして，ランダムネットワークに対しモデルを解析的に解くというのは，望みがかなり薄い．かといって，計算機から出てくる数値積分の結果だけから物事の本質を理解するのも，また困難である．従って，近似理論を駆使し「解けるモデル」に簡略化することが重要となる．我々のモデルでの最大の困難は，ランダムネットワークの複雑性である．だから，ネットワーク構造を巧く簡略化したい．数値シミュレーションの結果は，ネットワークの階層性が重要であることを示唆する．従って，この階層性を残したままネットワーク構造を簡略化すれば，現象の本質をとらえた解けるモデルを構築できる可能性がある．そこで次のようなグラフを用いる．

ネットワークの階層性は，ペースメーカーから始まる順方向結合がつくり出している．まずこれを木ネットワークで置き換える．つまり，どのノードも順方向結合を 1 つしか受けないネットワークを用いる．実は，ランダムネットワークは最後の層の近くまでこれと似た構造を持っており，この置き換えは (場合によるが) いい近似であることが期待できる[*2)]．この近似のもとでは，各層のノード数は下流に行くにつれて次のように指数関数的に増加する．第一層のノード数は，モデルの定義から N_1 である．この層の各ノードから pN 本の結合が次の層にたどり着くので，第二層のノード数は $N_1 pN$ となる．以下同様にして，第 h 層のノード数は $N_1(pN)^{h-1}$ である．ある層で，総ノード数がシステムサイズ N と同数になるので，そこが最終層である．平均結合数 pN が大きい場合（我々の仮定）は，最終層のノード数が他の層のノード数より圧倒的に大きい．すると，最終層の位置は，ネットワークの深さ L と近似的に一致する．従って，最終層を第 L 層とすることができる．

次に，逆方向結合を次のように近似する．最終層のノード数が圧倒的に多いので，各ノードが受け取る結合のほとんどは，最終層からくることになり，他の層からの結合は無視できる．最終層から受ける結合数は，平均 pN 本である．十分 pN が大きければ，この値からのずれ ($\sim \sqrt{pN}$) は相対的に無視できる．従って，各ノードの受ける逆方向結合は，最終層から pN 本であると近似できる．結局，この簡略化されたネットワークでは，順方向結合を最終層まで辿って行くと，どのような経路も図 3 で示される構造を持っている．

このネットワークでは，各層内の振動子は同一形式のネットワーク構造（直前の層から 1 結合，最終層から pN 結合）を持つため，層内の全ての位相が完全に同一である状態が存在する．この状態では，層 h の位相 θ_h は，次の運動方程式に従う．

*2) 大きなサイズのランダムネットワークは，層のノード数がネットワークサイズと同程度の大きさになる直前まで，いい近似で木ネットワークである．これは，ある層から出てくる総結合数が，ネットワークのサイズに比べて十分小さい限り，ほとんどの結合が別々のノードに接続するからである．

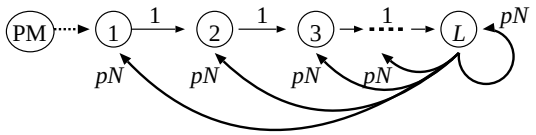

図 3　簡略化されたネットワーク．

$$\dot{\theta}_h = \frac{\kappa}{pN}\sin(\theta_{h-1}-\theta_h)+\kappa\sin(\theta_L-\theta_h), \quad (5)$$

ここで，右辺第一項は直前の層からの結合を表し，第二項は最終層からの結合を表す．

ここでさらに，引き込み状態 $\dot{\theta}_h = 1$ を仮定すると，$L-2$ 個の代数方程式が得られ，これを解けば引き込み状態の解が求まる．この代数方程式は，$\sin(\theta_L-\theta_h) \simeq \theta_L-\theta_h$ と線形近似（後の議論で正当化される）をすると，最終層 $h=L$ から解いて行くことができ，隣り合う層間の位相差は次のように求まる．

$$\sin(\theta_{h-1}-\theta_h) = \kappa^{-1}pN(1+pN)^{L-h}. \quad (6)$$

式 (6) から，最下流の位相差は $\kappa^{-1}pN$ で，ここから一層上流に上がるごとに $1+pN$ 倍され，指数関数的に位相差が増大していくことがわかる．従って，第 1 層と第 2 層の間が最大の位相差を持つ．引き込み解は式 (6) の右辺が 1 より小さいければ存在する．これより $\sin(\theta_1-\theta_2) \le 1$ が解の存在条件であり，結合強度の下限が次のように求まる．

$$\kappa_{\rm cr} = pN(1+pN)^{L-2}. \quad (7)$$

このようにして，深さに対する指数関数的依存性 (4) を解析的に求めることができた．なお，位相差は，下流に行くにしたがって指数関数的に減少するので，$\theta_L-\theta_2$ がたかだか $O(1/pN)$ であることが示せ，先ほど用いた線形近似が正当化される．

7. 方向性の偏ったネットワーク

深いネットワークで，引き込みが劇的に難しいことがわかった．このメカニズムは式 (5) から理解できる．右辺第一項は順方向結合の効果を表し，

符号は正である．つまり，この結合は振動子の振動数をあげる効果を持つ．ところが，右辺第二項，これは逆方向結合の効果を表すのだが，この符号が負である．つまり，この結合は振動数を下げる効果があり，引き込みを阻害していることがわかる．しかも逆方向結合の数は順方向の pN 倍あり，この負荷は大きい．引き込むためにはこれを順方向結合の効果で打ち消す必要があり，これが順方向側の位相差が大きく増大する理由である．結果として，位相差は深さと共に指数関数的に増大する．つまり，順方向の結合が 1 本なのに対し，逆方向が pN 本とずっと大きいことが引き込みを難しくする原因である．

以上の考察から，引き込みを促進するネットワークに，新たな「形」が見えて来る．引き込みを阻害する逆方向結合を減らしてしまえばいい．ランダムネットワークを用いて，逆方向結合の少ないネットワークを創り出し，このアイディアを検証してみよう．

次のような「方向性の偏ったネットワーク」を生成する．まず，先程と同様に普通のランダムネットワークを作る．次に，各逆方向結合を確率 $1-\xi(0 \leq \xi \leq 1)$ で消去してしまう．つまり，$\xi = 1$ だと，このネットワークはもとのランダムネットワークと一致する．逆に $\xi = 0$ では，逆方向結合の一切存在しない，いわゆる「フィードフォワードネットワーク」が得られる．パラメタ ξ を逆方向結合性と呼ぶ．

この方向性の偏ったネットワークに対応する簡単化されたネットワークは，第 6 節で導入したネットワークの最終層からの結合数を pN から ξpN に置き換えたものである．このネットワークに対して，第 6 節と同様の解析ができ，引き込み閾値は次のように求まる．

$$\kappa_{\rm cr} = pN(1+\xi pN)^{L-2}. \qquad (8)$$

従って，逆方向結合性 ξ が減少すると，深さに対する依存性は極端に弱くなり，特に $\xi = 0$（つまりフィードフォワードネットワーク）では依存性が消失する．この意味で，引き込みにより適したネットワーク構造は，フィードフォワードネットワークにより近いものであることがわかる．

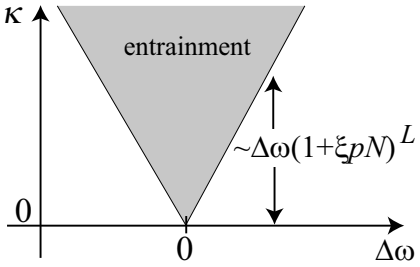

図 4　引き込み可能なパラメタ領域.

この結果を模式的に表すと，図 4 のようになる．この図の $\Delta\omega$ と κ は，モデル (3) のリスケールされていないパラメタである．引き込みは三角形のパラメタ領域で可能である．この領域は，ネットワークの深さ L とともに指数関数的にせまくなる．しかし，逆方向結合性 ξ が小さくなると，深さの効果は劇的に弱まる．

8. 体内時計に対する考察

引き込みに適したネットワークは，浅く，そして方向性の整ったネットワークであることがわかった．では実際，生物の細胞ネットワークはどうなっているのだろうか？哺乳類の体内時計を制御している視交叉上核について，最近の研究結果[6, 10~12]から考察してみよう．

視交叉上核は，解剖学的かつ機能的に異なる二つの部分に大別することができ，これらの部分は「コア」と「シェル」と呼ばれる[6]．コアは，視交叉上核の $10-20\%$ 程度のサイズを持つ．光の情報は「コア」部分に射影している．従って，我々の振動子ネットワークモデルでは，第一層がコアで，残りの部分がシェルに対応する．視交叉上核の細胞集団は，ギャップジャンクションや，神経伝達物質を介した化学シナプスによる結合など，多様な細胞間コミュニケーションを持っている．我々が取り扱った有向ネットワークは，化学シナプスに対応する．そこでここでは，化学シナプスによるコ

ミュニケーションのみに注目する．多種類存在する神経伝達物質の中で，VIP (vasoactive intestinal polypeptide) と GABA（γ-アミノ酪酸）の二つが時計細胞集団の同期に中心的な役割を果たしていると考えられている[10]．

我々のモデル研究の結果から，もし体内時計が最大の引き込みの能力を持とうとするならば，視交叉上核はフィードフォワード構造を持つべきである．つまり，コアとシェルの間は，コアからシェルへの一方向性結合であると期待される．VIP による結合は，実際，この構造をとっている．これは VIP が，シェルを構成する細胞で合成されないためである．一方，GABA は視交叉上核内のほとんどの細胞で合成され，またその受容体もほとんどの細胞が持つ[10]．ところが，面白いことに，シェルからコアへの結合が，コアからシェルへのものに比べて弱いことが，実験結果から推測されている[12]．つまり，GABA による結合も，対称な双方向結合ではなく，一方向性に近い可能性がある．つまり，視交叉上核は引き込みに適したネットワーク構造を実際に持つようだ．

さらに，日周期の突然のシフト (長距離移動に相当) を与えたときの，コアとシェルの応答の差位が非常に興味深い[12]．コア部分はシフトに対する応答が速いのに対し，シェル部分はこれに比べて著しく遅い．本稿では解説しなかったが，我々のモデルでも，このようなシフトに対する応答速度を解析することができ，例えコア部分が環境と強く結合していても，シェル部分が深い階層的構造を持つと，シェル部分の応答が劇的に遅くなる[2]．この結果と照し合すと，視交叉上核のシェル部分にもさらなる階層的構造があると考えられる．

つまり，視交叉上核のネットワーク構造は，階層性があり，また，フィードフォワードに近いとはいえ完全にそうではない．なぜ引き込み (つまり環境への順応) を妨げるような構造を持っているのだろうか？これは，体内時計の自律性を保つためではないだろうか．環境の影響をあまり敏感に受け過ぎれば，体内時計は容易に狂い，その存在意義がなくなってしまう．一方，環境と適切に同期する必要もある．つまり，体内時計は，自律性と順応性の双方をバランスよく持つ必要がある．哺乳類の体内時計は，ネットワーク構造の階層性と方向性の偏りを利用して，このバランスを調節している可能性がある．

9. おわりに

先月に引き続き，振動子ネットワークについて解説をした．シンプルなモデル，解析性のよさ，幅広い応用分野などといった，振動子ネットワークの面白さが伝われば幸いである．また，本稿で紹介したネットワーク構造の近似は、振動子系以外にも応用できるのではないかと期待している．他の題材を取扱う研究者にとっても有用な情報であれば，なおのこと幸いである．

参考文献

1) H. Kori and A. S. Mikhailov. *Phys. Rev. Lett.*, **93**, 254101 (2004).
2) H. Kori and A. S. Mikhailov. *cond-mat/0608702*.
3) A. T. Winfree. *The Geometry of Biological Time*. Springer, New York (1980).
4) Y. Kuramoto. *Chemical Oscillation, Waves, and Turbulence*. Springer, New York (1984).
5) 蔵本由紀［編］．『リズム現象の世界』．東京大学出版会 (2005).
6) E. E. Abrahamson and R. Y. Moore. *Brain Reserch*, **916**, 172 (2001).
7) J. Skurski *et.al. Neuron*, **43**, 883 (2004).
8) H. Yamada. *Prog. Theo. Phys.*, **108**, 12 (2002).
9) A. Pikovsky, M. Rosenblum, and J. Kurths. *Synchronization*. Cambridge University Press (2001).
10) S. J. Aton and E. D. Herzog. *Neuron*, **48**, 531 (2005).
11) S. J. Aton, *et. al. Nature neuroscience*, **8**, 476 (2005).
12) H. Albus, *et. al. Current Biology*, **15**, 886 (2005).

（こおり・ひろし，北海道大学大学院理学研究院）