興奮現象の一模型

京都大学・理学部 村 上 力
物理学教室 富 田 和 久

1. はじめに

熱平衡状態にある系では、外部からの刺激に対する系の応答のしかたが線形応答の枠内で十分特徴づけられるのに対し、熱平衡から遠く離れた状態にある系の応答のしかたは多様かつダイナミックであると同時に現象論的なレベルでそれらを理解するにしても、非線形効果を考慮することが必要となってくる。非平衡系の刺激—応答という観点からみれば、生物の外界の刺激に対する受容、応答機能はその代表的なものであるといえよう。特に、その基本的な単位としての生体膜の化学的あるいは電気的興奮性に関しては多くの事実が明らかにされてきているが、中でも神経膜の興奮現象は最も古くから興味をもたれて来たものの一つである。^{1)~3)}

神経膜に沿って興奮電位の伝播する現象は、はじめケーブルによる信号の伝播（線形現象）に比べられたが、間もなく、エネルギー代謝を伴う能動的なインパルスの発生（非線形現象）が不可欠であることが明らかになった。ところで、この神経膜の場合には応答特性として二つの型があることが知られている。⁴⁾一つはシナプス後膜の化学的興奮にみられる“graded”型であり、これは刺激の大きさに応じて連続的に応答の大きさが変化するものである。他の一つは軸索の電気的興奮にみられる“all-or-none”型、即ち、刺激の大きさがある閾値を越えるか否によって、不連続的に性質の異なる二通りの応答をするようなものである。このような現象、特に神経軸索にみられる応答を理解する一つの方法として従来その特性を表現するような等価回路を基とした数学的モデルが種々提案されており、^{2), 5)}よく用いられるものに Fitz Hugh の模型がある。これは、Bonhoeffer と van der Pol の考えを合せたもので、定性的に膜とよく似た振舞を示すが、外から加える刺激に対する応答は連続的（graded型）であり、all-or-none型の応答の特徴である閾値現象等を十分に表現していないと思われる点がある。

本稿では、この様な見地から、まず非平衡系にお

ける非線形応答、あるいは興奮現象に対する簡単な模型⁶⁾を考察することから始めることにする。この模型は前述のような等価回路によるものではなく、燃焼等の現象の場合に問題となるように反応熱が反応速度に直接非線形な影響を及ぼすことをとり入れた熱化学反応的模型であるが、非線形性に基づく多重定常状態に関連して、連続的応答（graded型）、閾値をもつ応答（all-or-none型）、ならびに繰返し興奮（repetitive firing）の現象をすべて含んだ模型として、一つの存在理由があるかと思われる。さらについて、一過性興奮を示す状態から反復興奮状態への転移、及び両者の関連について、そして最後に揺らぎについても言及したい。

2 定常状態の安定性と一過性興奮

今、温度 T_0 の熱浴と接した反応器の中で、次の様な継起発熱反応が空間的には一様に進行している場合を考えよう。

このとき、物質 A、B の濃度及び T_0 は外部から制御されるものとすれば、系の状態は X の濃度と反応器内部の温度 T の値によって記述され、それらの時間変化は次の方程式に従うことになる。

$$\dot{X} = K_1(T)A - K_2(T)X \quad (1)$$

$$c \dot{T} = Q_1 K_1(T)A + Q_2 K_2(T)X - (\ell S/V)(T - T_0) \quad (2)$$

ここに、 Q_1 、 Q_2 は反応熱、C は系の単位体積あたりの熱容量、 S/V は反応器の表面積と体積の比、 ℓ は反応器壁の熱伝導率等であり、反応定数は Arrhenius 型の温度依存性をもつとする。

$$K_i(T) = k_i \exp(-E_i/RT) \quad (i=1, 2)$$

ここで、簡単のため無次元の変数 $S \equiv k_1 t$, $x \equiv X/A$, $\theta \equiv RT/E_1$ を導入すれば、(1)、(2)はさらに次の様に書ける。

$$\dot{x} = e^{-1/\theta} - \kappa x e^{-\epsilon/\theta} \quad (3)$$

$$\dot{\theta} = a(e^{-1/\theta} + \eta \kappa x e^{-\epsilon/\theta}) - \sigma(\theta - \theta_0) \quad (4)$$

ただし、 $\theta_0 \equiv RT_0/E_1$, $a \equiv (RQ_1/C E_1) A$, $\epsilon \equiv$

E_2/E_1 , $\eta \equiv Q_2/Q_1$, $\kappa \equiv k_2/k_1$, $\sigma \equiv \ell S/CV k_1$ である。

定常状態, 即ち方程式(3), (4)の定常解を (x_s, θ_s) と書けば,

$$x_s = \frac{1}{\kappa} e^{(\varepsilon-1)/\theta_s} \quad (5)$$

であり, θ_s は次の方程式から得られる。

$$(\theta_s - \theta_0) e^{1/\theta_s} = \frac{(1+\eta)}{\sigma} a (\equiv \alpha) \quad (6)$$

θ_s は α と θ_0 (即ち, A と T_0) に依存しており, その様子を図1に示してある。 $\theta_0 < 0.25$ では α のある範囲で多重定常状態になっていることがわかる。ただしこの図及び以下の図では特にことわらない限り $\varepsilon=2.0$, $\eta=1.0$, $\kappa=20.0$, $\sigma=1.0$ なる値を用いてある。

は, $\Delta > 0$, $\Gamma < 0$ が安定のための条件であることに注意して次の様になる。

(i) SM不安定: $\Delta \rightarrow 0$, $\Gamma < 0$

(ii) HM不安定: $\Delta > 0$, $\Gamma \rightarrow 0$

従って, 各々の臨界条件として (i) $\Delta(\alpha, \theta_0) = 0$ 及び (ii) $\Gamma(\alpha, \theta_0) = 0$ を得る。図1に, 対応する二つの曲線を描いてある。また, これらの曲線を境にして影をつけてある側の領域にある定常状態は不安定である。この図からわかるように $\Delta = 0$ という条件は $\partial \theta_s / \partial \alpha = \pm \infty$ に対応している。一方, $\Gamma = 0$, $\Delta > 0$ なる点は一般に Hopf 分岐点と呼ばれるものになっており, 例えば θ_0 を固定して α を変化させるときこの点を境にして周期解 (limit cycle) が定常解から分岐してくることが期待される。実際, 図2にその状況が示

図1 定常状態 θ_s とその安定性

次に, これらの定常状態の安定性を調べてみよう。

それには定常状態からの微小な変位 $\delta x \equiv x - x_s$,

$\delta \theta \equiv \theta - \theta_s$ の従う線形方程式

$$\frac{d}{ds} \begin{pmatrix} \delta x \\ \delta \theta \end{pmatrix} = K \begin{pmatrix} \delta x \\ \delta \theta \end{pmatrix} \quad (7)$$

を(3), (4)から求め, 係数行列 K の固有値を調べればよい。 K の固有値の実部が全て負であれば, 定常状態は微小な摂動に対して安定であるが, α の値が小さければ θ_0 によらずこの条件は満たされていることがわかる。そこで, α と θ_0 を変化させていくときに定常状態が不安定化する条件を求めることにする。このとき次の二つの場合を区別する必要がある。即ち, Soft-mode 的 (以下 SM と書く) 不安定と Hard-mode 的 (以下 HM と書く) 不安定であり, $\Delta \equiv \det K$, $\Gamma \equiv \text{tr } K$ とおくと, これらの二つの型の不安定化の条件

してある。

●で示してあるのは, 各 α に対して数値的に得られた安定な limit cycle において θ のとる最大値と最小値である。但し, 横軸の α の値は図1とは異なる尺度で書いてある。

$\theta_0 = 0.27$ の場合には, 定常状態が HM 不安定を起こす2つの Hopf 分岐点にはさまれた領域にわたって limit cycle が存在している。また各分岐点での分岐のしかたは安定な limit cycle の振幅が零から徐々に大きくなっていく正常分岐 (normal bifurcation) と呼ばれるものになっている。

$\theta_0 = 0.23$ の場合には, α の値のある範囲で多重定常状態になっており, 特に興味ある状況が現われる。即ち, α の値が小さいところでは唯一つの安定な定常状態が存在しているが, α の値を徐々に大きくしてゆ

図2 定常状態からの limit cycleの分岐

くとき、まずこの定常状態 HM不安定を起こし limit cycle が現われる ($S \rightarrow H$)。しかし、 α の値が多重定常状態の領域に入るところで突然 limit cycle の存在が終わってしまうということが起こる ($H_1 \rightarrow M$)。この様な一連の状態変化において典型的と思われるい

くつかの α の値に対して、適当な初期条件のもとでの x と θ の時間変化の様子、及びそれらに対応する相平面上での軌道を示したのが図3である。

この図に示されているように、 H_1 から M への変化は limit cycle の軌道上に新たな安定な結節点 (node)

図3. 典型的な α の値に対する x , θ の時間変化 (右側) と相平面における軌跡 (左側)。
S から I までの記号は図2のそれに対応する。

と鞍状点 (saddle) の性質をもつ二つの定常解が出現することによるものであることがわかる。このMの場合とSの場合を比較してみると、いずれも安定な定常状態が唯一存在しており、それらの定常状態からわずかに離れた初期値Bから出発する軌道がS、Mいずれの場合においても一度大きく定常状態から遠ざかる。このことは、定常状態に対するわずかな摂動が非線形性のために一度大きく増幅される現象、即ち、一過性の興奮現象を表わしている。しかしながら、定常状態の応答特性という点からみると、SとMは明らかに異なっている。各場合において初期値AとBの二つの軌道の性質を比較すればわかるように、Sはgraded型に属しており、Mはall-or-none型である。特にMの場合は、鞍状点の存在が閾値の存在に対応しており同時にその鞍状点と安定な結節点を結ぶ二つの軌道が軌道としての安定性をもっているため、閾値上、下の刺激に対する二つの応答のしかたを代表することになる。

さて、この模型において一過性の興奮を示す状態が limit cycle の存在する領域の近傍で現われたのは偶然ではなく、充分に期待されることなのである。何故ならば、一過性の興奮とは相空間における状態点の軌道でみると、SやMにおける初期値Bの軌道の様に、定常状態の近傍から出発して再び定常状態へ漸近する“大きな”ほとんど閉じた軌道が存在することに他ならず、その様な状況は、例えば、パラメーターのわずかな変化で“大きな”閉じた軌道 (limit cycle) が現われる様な場合に容易に実現されるからである。実際、神経膜においては、ある条件の下で一過性興奮を示す静止状態から反復興奮という振動状態へ移行することが知られており、この時の振動の現われ方が突然有限振幅の振動が現われる様なものであると考えられている⁸⁾ことは、上に述べたことと考えあわせると興味深い。しかしながら注意すべきことは、振動状態の出現という事実だけでは定常状態がHM不安定を起こして“limit cycle”が現われたのかどうかは判断できないことである。実際、MからH₁への転移のように定常状態がSM不安定を起こし、しかも limit cycle が現われるという場合もあるので、関与する不安定性のタイプを決めるにはさらに揺らぎを含む他の事実をも検討することが必要となる。

3. 反復興奮状態への転移と揺らぎ

前節の議論からも予想されるように、定常状態が不安定化して振動状態が現われるとき、その振動の現わ

れ方、即ち limit cycle の分岐 (bifurcation) の様子を調べることによって、逆に不安定化する前の定常状態の応答の特性をある程度知ることができる。例えば急に大振幅の振動が現われる場合には、非線形性の顕著な一過性興奮の様な応答特性が期待される等。この様な視点をふまえて、以下では主に limit cycle の分岐について述べることにする。多少なりとも解析的な方法を用いることができるのは、HM不安定を通じて limit cycle が現われる Hopf 分岐の場合であり⁹⁾ 前節でみたMからH₁への転移の様な場合は数値的に調べる以外に今のところ方法はない。

まず、Hopf 分岐においてみられる二つの基本的な分岐のしかたを次の例で示すことにする。

$$\dot{x} = \alpha\beta - \beta y + x f(x^2 + y^2) \quad (8)$$

$$\dot{y} = \beta x + \alpha y + y f(x^2 + y^2) \quad (9)$$

ただし

$$f(x^2 + y^2) \equiv \mu(x^2 + y^2) - (x^2 + y^2)^2 \quad (10)$$

である。容易にわかる様に、この方程式の定常解 $(x, y) = (0, 0)$ は $\beta > 0$ として α を負から正へ変化させるとき、 $\alpha = 0$ で HM 不安定を起こす。さらに、limit cycle を表わす解も簡単に求めることができ、

$$x(t) = \rho(\alpha, \mu) \cos \beta t,$$

$$y(t) = \rho(\alpha, \mu) \sin \beta t \quad (11)$$

となる。ただし $\rho(\alpha, \mu)$ は図4の様になり、実線は安定な、破線は不安定な limit cycle に対応する。

図4 limit cycleの振幅。μ < 0 は正常分岐に、μ > 0 は反転分岐に対応する。

さて、μ < 0 の場合のように定常状態が不安定である領域 (α > 0) に安定な limit cycle が現われる場合を正常分岐 (normal bifurcation)、逆に μ > 0 の場合のように定常状態が安定である領域 (α < 0) に不安定

な limit cycle が現われる場合を反転分岐 (inverted bifurcation) と呼ぶ。反転分岐の場合は、この例のように不安定な limit cycle の外側にさらに安定な limit cycle が存在することが多く、その場合 $\alpha = 0$ で突然有限振幅の振動へのジャンプが起こることになる。

さらに一般の常微分方程式系に対しても分岐のしかたを調べることができる。多自由度系であっても Hopf 分岐点の近傍では中心多様体 (center manifold)⁹⁾ を考えることによって自由度を 2 におとして議論することができるので、はじめから 2 自由度系を考えることにする。まず、今問題にしている Hopf 分岐点の近傍では適当な変換によって一般に与えられた方程式の線形部分を次の形にすることができることに注意する。

$$\dot{x} = \alpha x - \beta y + \sum_{k,l} P_{k,l} x^k y^l \quad (12)$$

$$\dot{y} = \beta x + \alpha y + \sum_{k,l} Q_{k,l} x^k y^l \quad (13)$$

ただし、 $\beta > 0$ であり、 $(x, y) = (0, 0)$ が HM 不安定を起こす定常解である。このとき、前述の例におけるパラメータ μ に対応する

$$\begin{aligned} \mu_3 = & \frac{\pi}{4\beta} [3(P_{30} + Q_{03}) + (P_{12} + Q_{21})] \\ & - \frac{\pi}{4\beta^2} [2(P_{20}Q_{20} - P_{02}Q_{02}) - P_{11}(P_{02} + P_{20}) \\ & + Q_{11}(Q_{02} + Q_{20})] \end{aligned} \quad (14)$$

なる量を計算すれば、 $\mu_3 < 0$ のときは正常分岐であり

図5 熱化学反応模型に対する μ_3 の θ_0 依存性。

$\mu_3 > 0$ のときは反転分岐であることが知られている^{6),9)} この量を前節の熱化学反応模型に対して計算してみると、これは θ_0 に依存しており結果は図5のようになる。ただし、 $0.248 < \theta_0 < 0.284$ の範囲では各 θ_0 に対し二つの分岐点が存在する (図1で $\Gamma = 0$ と θ_s 曲線の交点を見よ) が、 μ_3 はそれらの分岐点のうち θ_s の大きな方に関するものである。この結果からわかるように θ_0 を小さくしてゆくとき二つの分岐とも正常分岐から反転分岐に変わる。また、図2に示してある $\theta_0 = 0.23$ の場合の左側の分岐は正常分岐であることがわかる。既に述べたように、有限振幅の振動が突然現われるのは反転分岐の場合の特徴であるが、 $\theta_0 = 0.23$ の場合は正常分岐でありながら、そのようなほとんど反転分岐に近い特徴を示している。しかしこのことは θ_0 を減らしてゆくとき $\theta_0 = 0.188$ で分岐のしかたが反転するという事実を考え合わせるならば、容易に理解されることである。

ここまでの議論は主として決定論的な力学系としての性質に関するものであったが、以下では確率論的な問題、即ち揺らぎについて少し述べてみたい。考察の対称となっているのは、非平衡定常状態での揺らぎ、さらには振動状態への転移点近傍でのゆらぎのふるまいであるが、ここでは一般的な議論はさけて、前述の例(8)、(9)の方程式に揺動力を加えた Langevin 方程式を扱うことにする。

$$\dot{x} = \alpha x - \beta y + x f(x^2 + y^2) + \xi \quad (15)$$

$$\dot{y} = \beta x + \alpha y + y f(x^2 + y^2) + \eta \quad (16)$$

ただし、揺動力 ξ , η は次の性質をもつ互いに独立な Gaussian white noise であるとする。

$$\langle \xi(t) \rangle = \langle \eta(t) \rangle = 0, \quad \langle \xi(t) \eta(t') \rangle = 0$$

$$\langle \xi(t) \xi(t) \rangle = \langle \eta(t) \eta(t) \rangle = \sigma^2 \delta(t - t') \quad (17)$$

(15), (16) を直接扱うよりはそれと同等な、確率密度関数 $P(x, y, t)$ に対する Fokker-Planck 方程式に移った方が便利である。即ち次の方程式を得る。

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} P = & - \frac{\partial}{\partial x} \{ \alpha x - \beta y + x f(x^2 + y^2) \} P \\ & - \frac{\partial}{\partial y} \{ \beta x + \alpha y + y f(x^2 + y^2) \} P \\ & + \frac{\sigma^2}{2} \left(\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \right) P \end{aligned} \quad (18)$$

この Fokker-Planck 方程式の定常解 $P_s(x, y)$ は容易に決まり

$$P_s(x, y) = N \exp \left[-\frac{\alpha}{\sigma^2} r^2 + \frac{2}{\sigma^2} \int_0^r u f(u^2) du \right] \quad (19)$$

となる。ただし、 $r \equiv \sqrt{x^2 + y^2}$ であり N は規格化定数である。 f を(10)のようにとったときの定常分布 P_s

図6 定常分布 $P_s(x, y=0)$. $\alpha=0$ が分岐点であり, $\mu=-1.0$ は正常分岐に $\mu=1.0$ は反転分岐に対応する.

($x, y=0$)の様子を図6に示してある.既に述べたように $\alpha=0$ が分岐点になっており, $\mu=-1.0$ は正常分岐に, $\mu=1.0$ は反転分岐の場合に対応している.

(19)式からも明らかのように, α を負から正へと変化させてゆくと, ちょうど揺動のない場合に得られた安定な limit cycle の軌道上に定常分布の尾根というべき部分があらわれてくる.特に反転分岐の場合には $-\sqrt{\mu/2} \leq \alpha \leq 0$ で安定な定常状態と安定な limit cycle が共存しており, いわゆる双安定な状態であるための特徴が現われている.

ところで, 定常分布の表式(19)をみると, これには, (15), (16)において原点のまわりの回転運動の速さを表わしている β という量が現われていない.さらに, x, y の定常分布での平均値 $\langle x \rangle_s, \langle y \rangle_s$ は常に零である.従って limit cycle が現われている様な場合には平均値は系の時間発展のしかたを代表し得ないし, 定常分布だけでは分岐点近傍での揺らぎのふるまいをみるには不十分である.そこでさらに次の様な量を考える必要がある.

$$C_{ij}(t) = \langle x_i(0) x_j(t) \rangle_s \quad (20)$$

ただし, (x, y) をあらためて (x_1, x_2) と書くことにする.この量を計算するのは一般には容易ではないが, $C_{ij}(+0), \dot{C}_{ij}(+0) = \lim_{t \rightarrow 0+} \frac{d}{dt} C_{ij}(t)$ 等は簡単に求まり次のようになる.

$$C_{11}(+0) = C_{22}(+0) = I(\alpha, \mu),$$

$$C_{12}(+0) = C_{21}(+0) = 0$$

$$\begin{aligned} \dot{C}_{11}(+0) &= \dot{C}_{22}(+0) = -\sigma^2/2, \\ \dot{C}_{12}(+0) &= -\dot{C}_{21}(+0) = \beta I(\alpha, \mu) \end{aligned} \quad (21)$$

ここで

$$I(\alpha, \mu) = \frac{1}{2} \int_0^\infty dr \, r^3 P_s(r)$$

である.即ち, $\dot{C}_{ij}(+0)$ の非対称部分が系の相平面での回転運動,あるいは転移前 ($\alpha > 0$) における揺動の非可逆的循環⁷⁾に対する情報を含んでいる.このことは,転移後の limit cycle の分岐をみることによって転移前の定常状態の性格を予測するという前述の議論と対照的に,転移前の定常状態の揺動によって振動状態への転移を予測できるということを意味している.ただし,この例においては $I(\alpha, \mu)$ は α に関してゆるやかに変化する量であり,分岐点 $\alpha=0$ でも有限であり,揺動の大きさに異常性は現われない.一方 $\alpha > 0$ の場合に(15), (16)で線形近似 ($f \equiv 0$) をしてみると,定常分布は Gaussian となり

$$I(\alpha, \mu) = 1/|\alpha|$$

となつて,この量は分岐点で発散する.この意味でも正常分岐,反転分岐のいずれの場合においても分岐点付近での線形近似はあまりよい近似にはなっていない.

4. むすび

我々は熱化学反応に類似性を求めて,外力に対する膜の非線形応答の示す特性を定性的に導くことができた.特に,1)外力の大きさに対して連続的に変化する応答(graded型),2)外力の大きさに対して明確

な閾値を示す応答 (all-or-none型), さらに3) 反復興奮 (自己発振) のいずれもが一つの模型から導びかれることは興味がある。例えば, インパルスの発生に関して graded型と all-or-none型とが対立するかのごとく論ぜられることがあるが, 我々の模型によれば, 両者は制御パラメータの僅かの差に対応するものであって, 背景をなす機構からみれば縁の近い現象であることが判明する。このことはより現実的な模型に進んでもおそらく同様であろうから, 実験的特性を知って, 制御パラメータの値を逆に推測する根拠を与えるものであろう。

反復興奮現象は, 物理学の言葉でいえば, 興奮可能相と相接した別の「相」と考えられ, パラメータの変化によるその移りかわりは一つの相転移, あるいは分岐現象と考えられる。従って, 転移に伴う系の揺動のふるまいを調べることは重要である。本稿では揺動に関しては単に簡単な例を示したに過ぎず, 揺らぎに関する詳細な知識を得るためには, さらに進んだ理論的取扱いが必要であろう。特に, 本稿では空間的な変化を含む現象¹⁰⁾について言及しなかった。しかし, 現実の問題として応答の非局所性, あるいは空間的なゆらぎ等を見のがす訳にはいかず, これらについても現在のところ充分な理解が得られているとはいえない¹¹⁾。

最後に, 本稿で扱った模型は熱化学反応に学んだものであるが, これまでに述べてきたような特性は必ずしも熱化学的現象に固有のものでなく, 非線形な feed backの存在する系には同様の特性が充分期待される

ということをあらためて記しておきたい。

文 献

- 1) B. Katz: "Nerve, Muscle, and Synapse", McGraw-Hill (1966).
- 2) K. S. Cole: "Membrane, Ions and Impulses", University of California Press (1968); 岸本卯一郎, 向畑恭男訳; 「膜・イオン・インパルス」, 上 下, 吉岡書店 (1969上 1970下)
- 3) 田崎一二, 松本元: 「神経興奮のメカニズム」, 産業図書 (1974)
- 4) 香川靖雄: 「生体膜」, 岩波書店 (1978)
- 5) A. C. Scott: Rev. Mod. Phys. 47 (1975), 487.
- 6) C. Murakami and K. Tomita: J. theor. Biol. 78, (1979) 印刷中
- 7) K. Tomita and H. Tomita: Prog. Theor. Phys. 51 (1974), 1731.
- 8) G. Matsumoto and T. Kunisawa: J. Phys. Soc. Japan 44 (1978), 1047.
- 9) J. E. Marsden and M. McCracken: "The Hopf Bifurcation and Its Applications", Springer-Verlag (1976).
- 10) G. Matsumoto and H. Shimizu: J. Phys. Soc. Japan 44 (1978), 1399.
G. Matsumoto and W. Stühmer: J. Phys. Soc. Japan 45 (1978), 1069.
- 11) L. Kramer and W. Stühmer: preprint (1979).

Abstract

A Thermokinetic Model for Excitation Phenomena

Chikara MURAKAMI and Kazuhisa TOMITA

Department of Physics, Faculty of Science, University of Kyoto

Giant transitory excitation, as is familiar in nerve impulse propagation, is derived from a simple thermokinetic model. Excitations of all-or-none type, the graded type, and also the repetitive pulsing have been derived from a single model depending on the value of control parameter. The temperature, or the concentration of energy is included as an independent reference variable which is affected by the reaction heat. The rate of reaction is affected in

turn by the temperature through Arrhenius' formula. The strong nonlinearity involved in the Arrhenius' formula leads to a multiple steady state which is connected with the existence of a threshold for the excitation. The dynamic large excursion along an almost closed path in phase space is related to the existence of a nearby limit cycle, which is generated by an inverted bifurcation. Thus the interplay of the soft- and hard-mode instabilities is shown to form the background of the giant transitory excitation.

The transition into repetitive pulsing is also investigated from the point of view of fluctuation which reflects the difference between normal and inverted bifurcation.

光生物学 <上・下>

柴田和雄・石衛門佐重雄・原 富之・宮地重遠編 生物が光によって営む多様な光生命現象について、40余名の研究者により、基礎的な物理化学の解説から実学における物質生産に至るまでの問題を提起し、基本的な知見を簡潔に述べた。

<上> 菊判/240頁/3400円 <下> 菊判/270頁/予価3800円

<上巻目次> 太陽光と生物 柴田和雄/光反応の物理化学 分子の励起と光化学反応 長倉三郎/励起エネルギーの緩和過程と電子移動 又實 昇/不均一系の光電子移動過程 坪村 宏/エネルギーとしての光 光合成における光吸収、エネルギー転移、発光 村田紀夫/高等植物の系Ⅰおよび系Ⅱ電子 廣就 宏/反応中心における光化学反応 加藤 崇/光合成系における励起エネルギー移動と電子移動 石衛門佐重雄/光合成における酸果発生 井上重直/膜における電場の形成 西村光雄/光リン酸化と膜 向畑恭男/ラン藻の光合成系 藤田壽彦/光合成細菌の光合成 森田茂広/パワテリスロトブシン 竹内安明/光呼吸 白田秀明/光水素発生 角野富三郎
<下巻目次> 情報としての光 視物質と生理機能 原 富之/視物質と光反応 西沢 遼/視物質の光活性化機構の電子論 堀谷徹郎/光化学反応と電気的応答 藤原保夫/下等動物の光受容 吉田正夫/フィトクロムによる生体調節 古谷正徳/植物の光周期反応 荒本 敦/フィトクロム発色面のモデル 鈴木英雄/光合成における光調節 神谷明男/光による気孔調節 小川晃男/クロロフィルの生成 富田謙一/植物の光電位反応 田沢 仁/光走性 三好泰博/光とカイロ加藤 崇/光による振動、修復、防御 伊藤 隆/皮膚の光反応 森川麗子/微生物の発光 中村隆雄/ホタルの発光 後藤俊夫/光と生物 光と大気 奥田典夫/光化学スモッグと生物 菅原 淳/個体と群落における光合成 村田吉男/陸上における物質生産 木村 允/海洋における物質生産 宝月成二/資料 大沢多美子

ナノ・ピコ秒の化学

化学総説 24/日本化学会 田中郁三他編 超高速反応下では電子・分子などはいかなる挙動を示し、いかに測定するか、また超高速反応をいかにして捉え解析できるか、本書では、これらの化学領域(生体反応も含めて)における時間の意義と極限を探る。

日5判/250頁/予価2400円

同位体の化学

化学総説 23/日本化学会 安盛岩雄他編 同位体を用いる物質の分析・検索の範囲は、化学・医学にとどまらず、最近では宇宙の生成過程や年代測定まで至っている。本書は、同位体の広い範囲にわたる利用と研究を、化学を軸として総合的にまとめたものである。

日5判/270頁/2500円

生物による太陽エネルギー変換

サン ビエトロ他著 2500円
柴田和雄・宮地重遠監訳

太陽エネルギーの生物・化学的利用

柴田和雄・今村 昌・池上 明編著 2500円

太陽エネルギーの生物・化学的利用Ⅱ

柴田和雄・池上 明・山田 瑛編著 2700円

日本生物物理学会編

生命科学の基礎

<継続刊行>

1 生物と協同現象

池上 明・斎藤信彦編 2800円

2 自己組織化

伏見 譲・野田春彦編 2800円

3 形態形成

郷 信広・和田昭九編 2800円

学会出版センター

113 東京都文京区本郷 6-2-10 電話 03(814)2001 目録呈