※以下、変数の上のドットは時間に関する微分を表わしている (ex.  $\dot{x} = \frac{dx}{dt}, \ddot{x} = \frac{d^2x}{dt^2}$ )

# 付録 D 安定性と振動

#### D-1) バネの運動方程式とのアナロジー

図 d-1 のように、質量 m の物体が、バネ定数 k のバネ、および 粘性摩擦係数 c を持つダッシュポットで支えられている系を考える。 ただし、ダッシュポットは物体の速度 x に比例して cx という抵抗力 (摩擦力)を生じる。

いま、物体へ外力F(t)が作用するとき、この系の運動方程式は  $m\ddot{x} + c\dot{x} + kx = F(t)$  (D.1)

で与えられる。

ただし、 $\dot{x}$ は位置xを時間tに関して1 階微分したもの(= 速度)、 $\ddot{x}$ は同様に2 階微分したもの(= 加速度)、を表す。

式(D.1) の両辺を m で割って、 $\gamma = c/m$ ,  $\omega_0^2 = k/m$ とおくと

(※ω を**固有角振動数**という。ωについては補足2参照。また、γは見かけの摩擦係数と みなせる。)

$$\ddot{x} + \gamma \dot{x} + \omega_0^2 x = \frac{F}{m}$$
(D.2)

ここで、外力 F が  $F(t) = \hat{F} \sin \omega t$  で与えられるときを考えてみよう。(強制振動)

付録 C で触れたように、(入出力関係が線形のシステムでは)正弦波の入力を与えた場合、 出力も入力と同じ周波数を持った正弦波となるはずなので、ここでも同様にして  $F = \hat{F}e^{i\omega t}$ ,  $x = \hat{x}e^{i\omega t}$  と複素数で解を仮定してみる。 このとき

$$\dot{x} = i\omega \, \hat{x} e^{i\omega t} \tag{D.3}$$

$$\ddot{x} = -\omega^2 \hat{x} e^{i\omega t} \tag{D.4}$$

であるので、これらを式(D.2) へ代入すると

(※簡単のため m=1 とする)

$$-\omega^2 \hat{x} e^{i\omega t} + \gamma i \omega \hat{x} e^{i\omega t} + \omega_0^2 \hat{x} e^{i\omega t} = \hat{F} e^{i\omega t}$$
(D.5)

$$\left(-\omega^2 + \gamma i\omega + \omega_0^2\right)\hat{x} = \hat{F}$$
(D.6)

→ RLC 電気回路のインピーダンスに相当

$$\therefore \frac{\hat{x}}{\hat{F}} = \frac{1}{\omega_0^2 - \omega^2 + \gamma i \omega}$$
(D.7)

www.kurodalab.org Kuroda Lab



図 d-1

すると gain は

$$\left|\frac{\hat{x}}{\hat{F}}\right|^{2} = \frac{1}{\left|\omega_{0}^{2} - \omega^{2} + \gamma i\omega\right|^{2}}$$

$$= \frac{1}{\left\{\left(\omega_{0}^{2} - \omega^{2}\right) + \gamma i\omega\right\}\left\{\left(\omega_{0}^{2} - \omega^{2}\right) - \gamma i\omega\right\}}$$

$$\overleftarrow{\mathbf{a}}_{\mathbf{x}}\mathbf{x}\mathbf{\mathcal{W}} \quad \left(|z|^{2} = z \cdot \overline{z}\right)$$

$$= \frac{1}{\left(\omega_{0}^{2} - \omega^{2}\right)^{2} + \gamma^{2}\omega^{2}}$$
(D.8)

より

$$gain = \left|\frac{\hat{x}}{\hat{F}}\right| = \frac{1}{\sqrt{\left(\omega_0^2 - \omega^2\right)^2 + \gamma^2 \omega^2}}$$
(D.9)

これを横軸に*a*, 縦軸に gain をとってグラフを書くと 図 d-2(上)のようになる。また、両対数軸で描いたもの を図 d-2(下) に示した。

gain を最大にする角振動数 $\omega$ を求めるため、gain を  $\omega$ の関数 gain ( $\omega$ ) とみて、 $\omega$  について微分すると

$$gain'(\omega) = \frac{\omega \left(2\omega_0^2 - \gamma^2 - 2\omega^2\right)}{\left(\left(\omega_0^2 - \omega^2\right)^2 + \gamma^2 \omega^2\right)^{\frac{3}{2}}}$$
(D.10)

ω≠0のとき

$$gain'(\omega) = 0 \Leftrightarrow 2\omega_0^2 - \gamma^2 - 2\omega^2 = 0$$

$$0 \Leftrightarrow 2\omega_0^2 - \gamma^2 - 2\omega^2 = 0 \qquad \log(\omega_r)$$
$$\Leftrightarrow \omega^2 = \omega_0^2 - \frac{\gamma^2}{2} \qquad \boxtimes d-2$$

よって、 gain は $\omega = \sqrt{\omega_0^2 - \frac{\gamma^2}{2}} (\equiv \omega_r$ とおく)のときに極大値

$$gain_{\max} = \frac{1}{\sqrt{\gamma^2 \omega_0^2 - \frac{\gamma^4}{4}}}$$
 (D.11)

をとる。

このとき、図 d-2 より、外力の角振動数 $\omega$  が $\omega_r$ に 近づくにつれて gain は急増し、やが  $\tau_{\omega = \omega_r}$ となるところで最大となっていることがわかる。





特に、摩擦係数γが非常に小さい場合 ( $\gamma \ll \omega_0$ ) には、gain は $\omega = \sqrt{\omega_0^2 - \frac{\gamma^2}{2}} \cong \omega_0$ で極大値 $gain_{\max} = \frac{1}{\sqrt{\gamma^2 \omega_0^2 - \frac{\gamma^4}{4}}} \cong \frac{1}{\gamma \omega_0}$ (D.12)

をとることがわかる。

このように、外部から振動が与えられる場合に、その外力の角振動数が系の固有角振動数に近づくと gain が急激に大きくなることを共振現象といい、gain が最大となるときの角振動数 $\omega_r$ を共振角振動数という。特に、 $\gamma \ll \omega_0$ の場合は、固有角振動数と共振角振動数は 一致する( $\omega_r \cong \omega_0$ )。

### ※<u>補足1</u>

以下のx とy の相互作用の式 (質量作用ではない) と運動方程式  $\ddot{x} + \gamma \dot{x} + \omega_0^2 x = 0$  は本質的 に同じである。



(※「D-2) 概念的な生化学反応と力学系」にて詳述)

#### ※<u>補足 2</u>

文章中で、「周波数」と「振動数」という言葉が使われているが、これらは本質的に同じ ものであり、英語ではいずれも frequency である。単位はいずれも[Hz] (ヘルツ)を用いる。 また同様に、角周波数、角振動数、角速度も本質的に同義である。単位はいずれも[rad/s]。 周波数 f と角周波数 $\omega$  との関係は $\omega = 2\pi f$  で与えられる。

これらの用語は、見ている現象によって使い分けられ、振動数は物理現象や機械系の分野などで、周波数は制御工学や電気系の分野で用いられることが多い。



概念的な生化学反応ネットワークを簡単にモデル化することを考えよう。x と y を分子 と見立て、a,b,c,d は反応の強さと向きを表すとする。A の場合、a < 0 なので x は速度定 数 a に従い分解されていくとみなせる。同様に y も d (< 0) に従い分解されていくと見なせ る。一方、B の場合は、a > 0 なので x は速度定数 a に従い増加していくため、一種のポジ ティブフィードバックと見なすこともできる。ただし、ポジティブフィードバックは時間 とともに発散していき、双安定性は示さない(現実的に細胞では何かの分子が発散するこ とはなく、分子数は有限なのでどこかで落ち着くことになる。ただし、そこは後で述べる 安定な点ではない!)。

また、x のy に対する作用は、c > 0 のとき活性化、c < 0 のとき抑制化であると見なせる。 y のx に対する作用も同様である。a, b, c, d はそれぞれ速度定数とみなして、x のy の関係を以下のような連立微分方程式に書き下すことにする。

$$\begin{cases} \dot{x} = ax + by \text{ (D.15)}\\ \dot{y} = cx + dy \text{ (D.16)} \end{cases}$$

ただし、 $\dot{x}$ はxの時間変化 $\frac{dx}{dt}$ ,  $\dot{y}$ はyの時間変化 $\frac{dy}{dt}$ を表す。

式(D.15)×dより

$$d\dot{x} = adx + bdy \tag{D.17}$$

式(D.16)×bより

$$b\dot{y} = bcx + bdy$$
 (D.18)

式(D.17) - 式(D.18) より

$$d\dot{x} - b\dot{y} = (ad - bc)x$$
  
$$\therefore b\dot{y} = d\dot{x} - (ad - bc)x$$
 (D.19)

また、(D.15)の両辺をtについて微分すると

$$\ddot{x} = a\dot{x} + b\dot{y} \tag{D.20}$$

式(D.19) を式(D.20) に代入すると

$$\ddot{x} = (a+d)\dot{x} - (ad-bc)x$$
  

$$\therefore \ddot{x} - (a+d)\dot{x} + (ad-bc)x = 0$$
が得られる。(同様に、  $\ddot{y} - (a+d)\dot{y} + (ad-bc)y = 0$  も得られる)
(D.21)

この式は、D-1)の補足1でも触れたように、(D.2)で外力が働かない場合のバネの運動方 程式  $\ddot{x} + \gamma \dot{x} + \omega_0^2 = 0$  (ただし  $\gamma = c/m$ ,  $\omega_0^2 = k/m$ )と非常によく似た形をしている。式(D.21) をバネの運動方程式と対応させた場合、質量 m = 1、 $\gamma = -(a+d)$ 、固有角振動数は  $\omega_0^2 = ad - bc$ となる。(ただし、 $\gamma > 0$ ,  $\omega_0^2 > 0$ より、a+d < 0, ad - bc > 0)

つまり、分解が摩擦に対応しており、また、角周波数 $\sqrt{ad-bc}$ を持つような入力刺激に対して、この系は最大の応答をすることになる(共振現象)。

(※詳しい対応関係については「D-3)線形微分方程式の対応表」参照)

一方、式(D.15), (D.16) は、行列を用いて

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$
(D.22)

と表せる。

ここで
$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$
とおいて、行列 $A$ の固有値を $\lambda_1, \lambda_2$ とすると、 $\lambda_1, \lambda_2$ は固有方程式

$$\lambda^2 - (a+d)\lambda + (ad-bc) = 0 \tag{D.23}$$

の解である。

trA = a + d, det A = ad - bc であるから、式(D.23) の解 $\lambda_1, \lambda_2$ は

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{\operatorname{tr} A \pm \sqrt{(\operatorname{tr} A)^2 - 4 \cdot \det A}}{2} \tag{D.24}$$

これより

$$\lambda_1 + \lambda_2 = \operatorname{tr} A = a + d$$
  
 $\lambda_1 \cdot \lambda_2 = \det A = ad - bc$ 

と表せる。

※行列 A の対角成分の和 a + d を、A のトレース(trace) といい、tr A と表す。また、det A は A の行列式 ad - bc のことである。

$$\ddot{x} - \left(\lambda_1 + \lambda_2\right)\dot{x} + \lambda_1\lambda_2 x = 0 \tag{D.25}$$

と書ける。

ここで、 $\lambda_1 \neq \lambda_2$ のとき、それぞれの固有値に対する固有ベクトルを、 $\mathbf{v}_1 = \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \beta_2 \end{pmatrix}, \mathbf{v}_2 = \begin{pmatrix} \alpha_2 \\ \beta_2 \end{pmatrix}$ とすれば、v1とv2 は一次独立だから、式(D.22)の一般解は

$$\binom{x}{y} = C_1 e^{\lambda_1 t} \binom{\alpha_1}{\beta_1} + C_2 e^{\lambda_2 t} \binom{\alpha_2}{\beta_2}$$
(D.26)

と表すことができる。但し、C1, C2は定数である。(※補足3参照)

ここで、固有値が異なる 2 つの実数であるとき、  
すなわち式(D.24) において (tr A)<sup>2</sup> - 4 · det A > 0 であるとき、  
例えば解が 
$$x(t) = e^{\lambda_t}$$
となる場合を考えてみると  
 $\lambda_1 > 0$  のとき  $x(\infty) \rightarrow 0$   
 $\lambda_1 < 0$  のとき  $x(\infty) \rightarrow \infty$   
となる。  
 $t$   $\lambda_1 > 0$   $\lambda_1 < 0$   $\lambda_1 <$ 

となる。

また、固有値が複素数のとき、すなわち式(D.24)において $(tr A)^2 - 4 \cdot det A < 0$ であるとき、 例えば解が $x(t) = e^{\lambda_t t} + e^{\lambda_2 t}$ となる場合を考えてみる。 $\lambda_1 = a + bi, \lambda_2 = a - bi$ とすれば

$$x(t) = e^{\lambda_{1}t} + e^{\lambda_{2}t} = e^{(a+bi)t} + e^{(a-bi)t} = e^{at} \left( e^{ibt} + e^{-ibt} \right)$$

オイラーの公式
$$e^{i\theta} = \cos\theta + i\sin\theta$$
より

 $x(t) = 2e^{at} \cos bt$ (D.27)

このとき

$$a > 0$$
 のとき $x(\infty) \rightarrow \infty$  $a < 0$  のとき $x(\infty) \rightarrow 0$ 

また、a=0, すなわち 固有値が純虚数の場合は 式(D.27) は調和振動(単振動)となる。

つまり、虚数解は振動成分を生むということがわかる。

以上のことから、A1, A2 の取り得る値(正負、実虚)、すなわち tr A, det A の関係によっ て式(D.26)の挙動が変化することがわかる。

これより、固有値ん, ん の取り得る値によって解の挙動の様子をまとめると次の表のよう になる。

www.kurodalab.org Kurotia Lab



 $\rightarrow t$ 

	固有値	$\operatorname{tr} A = \lambda_1 + \lambda_2$	$\det A = \lambda_1 \cdot \lambda_2$	解の挙動	解の時間
	の正負	の正負	の正負		変化の様子
実数解	$\lambda_1 > 0, \ \lambda_2 > 0$	+	+	発散	
$\det A < \frac{1}{4} (\operatorname{tr} A)^2$	$\lambda_1 < 0,  \lambda_2 < 0$	_	+	減衰	
(振動しない)	$egin{aligned} \lambda_1 > 0,  \lambda_2 < 0 \ & \left\{ egin{aligned}  \lambda_1  >  \lambda_2  \  \lambda_1  <  \lambda_2  \end{aligned}  ight. \end{aligned}$	+ _	_	発散	
虚数解	実数部 >0	+	+	発散振動	
$\det A > \frac{1}{4} (\operatorname{tr} A)^2$	実数部 <0	-	+	減衰振動	
(振動する)	実数部 =0 (純虚数)	0	+	単振動	

式(D.23) が重解をとなるときは (すなわち $\lambda_1 = \lambda_2$ , det  $A = \frac{1}{4} (\operatorname{tr} A)^2$ のとき)、振動するかしな いかの境界となっている。

次に、trAとdetAの取り得る値によって式(D.22)の解(x, y)がどうふるまうのか考えてみよう。

いま、以下のような連立微分方程式

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y) \end{cases}$$

を考えたとき、この方程式を満たす解を x(t), y(t) とすると、点(x(t), y(t))の軌跡は平面上の 曲線を表す。この平面を**相平面**といい、解を描く曲線を**解軌道**という。

そこで、式(D.22)の解軌道が tr A と det A の値によってどのように変化するのかを図示 すると、図 d-3 のようになる。



図 d-3

※グラフ中のローマ数字は「D-6) 平衡点の分類」における表に対応している。そちらも参 照にされたい。

それでは、式(D.21):  $\ddot{x} - (a+d)\dot{x} + (ad-bc)x = 0$ を運動方程式 $\ddot{x} + \gamma \dot{x} + \omega_0^2 = 0$ と対応させた場合には、解の挙動はどのようになるのだろうか。図 d-3 を用いて、調べてみよう。

運動方程式と対応させた場合には、 $\gamma = -(a+d) > 0$ ,  $\omega_0^2 = ad - bc > 0$ となるので

$$\begin{cases} \operatorname{tr} A = a + d < 0\\ \det A = ad - bc > 0 \end{cases}$$

を満たす。よって、この場合は図 d-3 の第2象限にあたることがわかる。

したがって、図 d-3 の第2 象限を見てみると、(I)と(IV) の解軌道の場合があるとわかる が、いずれ場合のも解(x(t), y(t))は時間とともに**減衰し、ある一点へ収束する**と考えられる。 (ただし外力は無いものとする)

さらに det  $A < \frac{1}{4} (\text{tr } A)^2$  を満たす場合には(すなわち式(D.23) で固有値 $\lambda_1, \lambda_2$  が実数のとき)、解軌道は図 d-3 (I) のようになり、減衰するが振動しないと予想される。(これを過減衰という)

また、逆に det  $A > \frac{1}{4}$ (tr A)<sup>2</sup> である場合には、解軌道は図 d-3 (IV) のようになり、**減衰しな** がら振動すると考えられる。(これを減衰振動という) このときの *a*, *b*, *c*, *d* の関係を調べてみると、 det A = ad - bc, tr A = -(a+d)より

$$\det A > \frac{1}{4} (\operatorname{tr} A)^2 \Leftrightarrow ad - bc > \frac{1}{4} (a + d)^2$$
$$\Leftrightarrow \frac{(a + d)^2}{4 \cdot (ad - bc)} < 1$$
$$\Leftrightarrow \frac{-(a + d)}{2 \cdot \sqrt{ad - bc}} < 1 \quad (\because (a + d) < 0, ad - bc > 0)$$

すなわち

$$\frac{-(a+d)}{2\sqrt{ad-bc}} < 1$$
 ⇒振動する

同様にして、

det 
$$A < \frac{1}{4} (\operatorname{tr} A)^2 \Leftrightarrow \frac{-(a+d)}{2\sqrt{ad-bc}} > 1 \Rightarrow 振動しない$$

とわかる。

にこの場合を**臨界減衰**と呼ぶ。

一方、摩擦(分解)がない場合、すなわちγ=-(a+d)=0⇔ tr A=0の場合には、常に
 det A><sup>1</sup>/<sub>4</sub>(tr A)<sup>2</sup>を満たし、解軌道は図 d-3 (VI)のようになる。したがって、減衰せずに振動
 し続けると考えられる。(つまりこれは単振動である)

以上をまとめると、tr A < 0, det A > 0の条件下では

つまり、固有値が実数であるか虚数であるかによって振動の有無が、摩擦(分解)があ るかないかによって減衰の有無が決まる。

※以上は生化学反応の式にあわせて振動条件を求めたが、運動方程式 $\ddot{x} + \gamma \dot{x} + \omega_0^2 = 0$ の振動 条件を求めると、 det  $A = \omega_0^2$ , tr  $A = -\gamma$  なので、 det  $A > \frac{1}{4}$ (tr A)<sup>2</sup>より

$$\omega_0^2 < \frac{\gamma^2}{4} \qquad \therefore 1 < \frac{\gamma^2}{4\omega_0^2}$$
$$\downarrow \neg \subset \quad \frac{\gamma}{2\omega_0} > 1 \qquad (\because \gamma > 0, \, \omega_0 > 0)$$

#### ※補足3 連立同次線形微分方程式の一般解

同次連立微分方程式 
$$\dot{X} = AX$$
 に関して次の定理が成り立つ。ただし、 $X = \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix}, A = \begin{pmatrix} a_{11} & \cdots & a_{1n} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{n1} & \cdots & a_{nn} \end{pmatrix}$ 

A が n 次の定数行列で n 個の異なる固有値( $\lambda_1, \lambda_2, ..., \lambda_n$ )とそれに対する固有ベクトル ( $C_1, C_2, ..., C_n$ )をもつならば、この微分方程式の一般解は

$$X(t) = \sum_{i=1}^{n} C_i X_i(t)$$

で与えられる。ただし、 $X(t) = C_i e^{\lambda_i t}$  ( $i = 0, 1, \dots, n$ ) はそれぞれ X' = AX の解であり、一次独立である。

この定理の詳しい証明は線形代数の教科書を参考に譲るが、微分方程式 $\dot{x}(t) = ax(t)$ の一般 解は $x(t) = e^{at}$ で与えられることと、重ね合わせの原理( $X_1, X_2, \cdots$ が線形方程式の解となる場 合、 $\alpha X_1 + \beta X_2 + \cdots (\alpha, \beta$ は任意の定数)も同様に解となる)を勘案すると上述のように一般 解が求まる。

# D-3) 線形微分方程式の対応表

(i) バネの振動

$$\underbrace{m\ddot{x}}_{\text{[慣性力]}} + \underline{c\dot{x}}_{\text{[]}} + \underline{kx}_{\text{[]}} = \underbrace{F(t)}_{\text{[]}}$$
  
慣性力 摩擦力 弾性力 外力
  

$$\begin{pmatrix} \Leftrightarrow \ddot{x} + \gamma \dot{x} + \omega_0^2 x = \frac{F}{m} \end{pmatrix}$$

(iii) 生化学反応(2 変数の場合)

濃度: 
$$\ddot{x} - (a+d)\dot{x} + (ad-bc)x = I$$
  
刺激

$$\begin{array}{c}
 k \\
 k \\
 m \\
 \sqrt{x(t)} \\
 \sqrt{F(t)} \\
 R \\
 AAA$$



$$\begin{array}{c}
x & \mathbf{a} \\
b & \mathbf{b} \\
y & \mathbf{c} \\
y & \mathbf{b} \\
\end{array}$$

前几百万开车小子	バネ	RLC	生化学反応	
一放印码	(力学)	(電気回路)	(濃度)	
独立変数	時間(t)	時間(t)	時間(t)	
従属変数	位置 $(x)$	電気量 $(q)$	濃度(x)	
慣性 (慣性要素)	質量(m)	インダクタンス(L)	1	
抵抗 (減衰要素)	粘性摩擦係数 $(c = \gamma m)$	電気抵抗(R)	分解速度 −(a + d)	
かたさ (復元要素)	バネ定数(k)	$\frac{1}{$ 電気容量 $\left(\frac{1}{C}\right)$	ad – bc	
固有角振動数 (共振角周波数)	$\omega_0^2 = \frac{k}{m}$	$\omega_0^2 = \frac{1}{LC}$	$\omega_0^2 = ad - bc$	
周期	$T = 2\pi \sqrt{\frac{m}{k}}$	$T = 2\pi\sqrt{LC}$	$T = \frac{2\pi}{\sqrt{ad - bc}}$	

## D-4) ヌルクライン

ヌルクラインは、微分法式系を解析するのに有効な方法の一つである。以下の微分方程式

$$\begin{cases} \dot{x}_{1} = f_{1}(x_{1}, \cdots, x_{n}) \\ \vdots \\ \dot{x}_{2} = f_{n}(x_{1}, \cdots, x_{n}) \end{cases}$$

の場合、ヌルクラインとは、 $\dot{x}_j = 0$  つまり、 $f_j(x_1, \dots, x_n) = 0$ によって定まる点の集合(つまり平衡曲線)のことである。

まずは簡単のため以下のような生化学反応モデル(総和保存あり)のヌルクラインを考える。

$$x \xrightarrow{a}_{b} y$$

a > 0, b > 0, x + y = C (定数) とすると<math>x > 0, y > 0, C > 0 $\begin{cases} \dot{x} = -ax + by = 0 \\ \dot{y} = -ax - by = 0 \end{cases}$ 

の直線がヌルクラインである。

いま、 $\dot{x} = -ax + by = 0$ なので、x成分のヌルクラインは、 $-ax + by = 0 \Leftrightarrow y = \frac{a}{b}x$ 



ここで、x+y=Cなので

x,y平面上での解軌道を図示すると以下のようになる。



続いて、一般的な経路を想定した(総和保存がない)右図のような生化学反応 を考える。  $x \bigcirc a$  $b \begin{pmatrix} \\ \\ \end{pmatrix} c$  $y \oint_d$ 

$$\dot{x} = ax + by$$
 (D.28)  
 $\dot{y} = cx + dy$  (D.29)

$$\Leftrightarrow \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = J \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

x, y は負であってもよい。また、その時はある値(平衡点など)からの差を考える。 今、(D.28), (D.29) が下図の場合を考える。(x = y = 0のとき、 $\dot{x} = \dot{y} = 0$ となる場合)



 $\dot{x} = 0$ のとき  $y = -\frac{a}{b}x$  $\dot{y} = 0$ のとき  $y = -\frac{c}{d}x$ であり、また、左図において、傾きは $\dot{y} = 0$ のほうが $\dot{x} = 0$ より大きく、また右上がり であることから

$$-\frac{c}{d} > -\frac{a}{b} > 0 \tag{D.30}$$

ここで*b*と*d*が同じ符号とすると (*bd*>0) -*bc*>-*ad*より *ad*-*bc*>0

また、式(D.30) から
$$-\frac{c}{d} > 0, -\frac{a}{b} > 0$$
なので

上記のケースでは、行列 $J = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ の符号には以下の2つの場合がある。

$$\begin{pmatrix} \mathbf{i} \\ - \\ - \\ - \\ + \end{pmatrix} \quad \text{or} \quad \begin{pmatrix} \mathbf{i} \\ + \\ + \\ - \\ + \\ - \end{pmatrix}$$

## (i) のとき

xはyが増えれば増加し、yはxが増えれば減少する。

つまり、y は x に対して活性化因子(activator)とみなせ、x は y に対して抑制化因子 (inhibitor)であるとみなせる。

# (ii) のとき (i) の逆であり、(i) のx とy を入れ替えたものになる。(i) と本質的に変わらない。 $(i) \begin{pmatrix} - & + \\ - & + \\ - & + \end{pmatrix}$ のときを考える。 $y = -\frac{a}{b}x$ ý = 0 のとき $y = -\frac{c}{d}$ $\dot{x} = 0 \mathcal{O} \mathcal{E} \mathcal{E}$ $\dot{x} > 0$ のとき ax + by > 0より $y > -\frac{a}{b}x$ $\dot{y} > 0$ のとき cx + dy > 0より $y > -\frac{c}{d}x$ $\dot{x} < 0$ のとき ax + by < 0より $y < -\frac{a}{b}x$ $\dot{y} < 0$ のとき cx + dy < 0より $y < -\frac{c}{d}x$ $\dot{y} = 0$ $\dot{y} > 0$ $\dot{x} = 0$ $\dot{x} > 0$ $\dot{y} < 0$ $\dot{x} < 0$ х したがって $\dot{v} = 0$ $\dot{x} = 0, \dot{y} = 0$ で区切られた4 領域をみると それぞれ $\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix}$ の方向が異なっており、 $\dot{x} = 0$ 時計回りになりうることがわかる。 0 х

※ヌルクラインの平衡解が安定か不安定かどうか、また発散振動、減衰振動、収束するの か等に関してはヌルクラインのみでは判定できず、 $J = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ の det *J*, tr *J* の値、及び *J* の固有値 $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$  の関係によって決まる。ここで再び「D-2) 概念的な生化学反応と力学

系」に立ち戻って確認しておくことをお勧めする。また、「D-6) 平衡点の分類」の表も 併せて参照すると良い。

先に挙げたヌルクラインの解の挙動を調べてみると、

det J > 0,および下の表から

- ・tr J = a + d = 0 のとき 振動し続ける (摩擦がない場合( $\gamma = 0$ )に相当、つまり単振動)
- ・tr J=a+d<0 のとき 振動しながら or 振動せずにある一点 (この場合は原点) に収束

このとき、振動するのは
$$\frac{-(a+d)}{2\sqrt{ad-bc}} < 1$$
のとき  $\left(\det A > \frac{(\operatorname{tr} A)^2}{4}$ のとき \right)

・tr J = a + d > 0のとき 振動しながら or 振動せずに発散

## <u>※グラフから行列 J の符号を判定する方法</u>

平衡点 ( $\dot{x} = \dot{y} = 0$ の点、すなわちヌルクラインの交点)を x の正方向へ少しだけずらす と、その点における $\dot{x}, \dot{y}$ の符号がそれぞれ a, c の符号となる。

同様に、平衡点から y の正方向へ少しだけずらした点における x, y の符号がそれぞれ b, d の符号となる。



ここで、ヌルクラインは同じで行列 J の符号が異なる他の 3 つの場合について同様の考察 を行う。





このとき、振動する場合は反時計回りと なる。

次に、bとdの符号が異なる場合を考える。



傾きから 
$$-\frac{c}{d} > -\frac{a}{b} > 0$$
  
ここで  $b \ge d$  の符号は異なり  $bd < 0$  なので  
 $-bc < -ad$   $\therefore ad - bc < 0$   
つまり  $\det J < 0$ 

また $-\frac{c}{d} > 0, -\frac{a}{b} > 0$ より 以下の2通りが考えられる。

(iii) 
$$\begin{pmatrix} - & + \\ + & - \end{pmatrix}$$
 or  $\begin{pmatrix} + & - \\ - & + \end{pmatrix}$ 



上図よりどちらもサドル型となる。

一方の固有ベクトルは時間とともに収束し、他方の固有ベクトルは時間とともに発散する。

また、ヌルクラインが以下のような場合も考えてみよう。

傾きから 
$$-\frac{c}{d} < -\frac{a}{b} < 0$$



以上の条件で、 trJ≥0のとき振動(発散)

また、以下の場合



傾きから  $-\frac{a}{h} > 0 > -\frac{c}{d}$ 

bd>0(b とd が同符号)のとき ad-bc<0 (det J<0) bd<0(b とd が異符号)のとき ad-bc>0 (det J>0)

上の例と同様に、振動の必要条件 *bd* < 0 を考えると (I) *b* > 0 かつ *d* < 0 のとき

$$-\frac{a}{b} > 0, 0 > -\frac{c}{d} \downarrow \emptyset \ a < 0 \ \forall \forall c < 0 \qquad \therefore \begin{pmatrix} - & + \\ - & - \end{pmatrix}$$

(II) 
$$b < 0$$
 カック  $d > 0$  のとき  
 $-\frac{a}{b} > 0, 0 > -\frac{c}{d}$ より  $a > 0$  カック  $c > 0$   $\therefore \begin{pmatrix} + & - \\ + & + \end{pmatrix}$ 

(I)の場合、trJ<0なので減衰振動する。</li>
 (II)の場合、trJ>0なので発散振動する。







なお、本文2-3)で示したモデルにおいて、ネガティブフィードバック単独のときの振動は (IV) 安定焦点型になり、ネガティブフィードバックとポジティブフィードバックの組み合 わせによる振動は(VI) 中心点型になる。