

階層的非線形制御系としての鞭毛・繊毛

普遍的制御原理の解明に向けて

村瀬 雅俊

「生物は形態学的な部分の階層性だけでなく、生理学的な過程の階層性をもあわせ示している。」(L.von Bertalanffy 著「生命」みすず書房より)

「明らかに異なった生物現象の間にいくつかの顕著で非常に実り豊かな類似性があることを示してみよう。」(R. Rosen 著「生物学におけるダイナミカルシステムの理論」産業図書より)

4年程前の夏、カリフォルニア工科大学海洋研究所に Brokaw を訪ねた。Brokaw とはいえ鞭毛・繊毛研究の第一人者である。当時、私は清水博先生の指導のもとで、骨格筋や昆虫飛翔筋に見られる振動的な収縮現象を、理論的に再現できた段階で⁽¹⁾、この振動機構を鞭毛運動にも応用してみようと考えていた。しかし、Brokaw の反応は、「振動機構だけでは鞭毛運動の再現は無理。まだ見落としている運動機構があるかも知れない。」といたって冷静であった。鞭毛・繊毛運動一筋に研究してきた Brokaw にしてみれば、すでに何度となく挑戦した課題であり、これ以上答えようもなかったのだろうが、当の私は出鼻を挫かれ、振り出しに戻った。

鞭毛・繊毛とは？

鞭毛と一口に言っても、真核生物と原核生物⁽²⁾とは構造も機能も全く異なる。本稿で扱う真核生物の鞭毛は、精子や原鞭毛虫類の尾に見られるように、平面的かつ対称的な屈曲運動を示している。この鞭毛がいくつか互いに接近して泳いでいる場合には、それぞれの鞭毛運動の振動数・位相・波長が揃う現象（位相差0の相互引き込み現象）を観察することができる（図

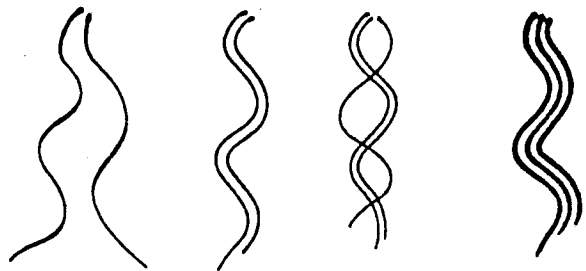


図1 鞭毛運動の同期とメタクロナル波
(文献(3))より。

各鞭毛同士は同期しており、鞭毛軸に沿ってメタクロナル波が伝わる。

1). この現象は、同期(synchronization)と呼ばれている⁽³⁾。これに対して、鞭毛軸にそった波動伝播は、各鞭毛セグメント上を一定の位相差を保って屈曲が次々と伝わることから、メタクロナル波(metachronal wave)と呼ばれている。

一方、繊毛（内部構造は鞭毛と同じであるため、鞭毛と繊毛の区別はあくまでも便宜的である）は、原生動物であるゾウリムシ、二枚貝の鰓、クシクラゲ、哺乳類の気管などの表面に、2次元格子を形成するように間隔をおいて多数生えている器官であり、この格子上の繊毛集団の運動によって、個体の移動や、異物の

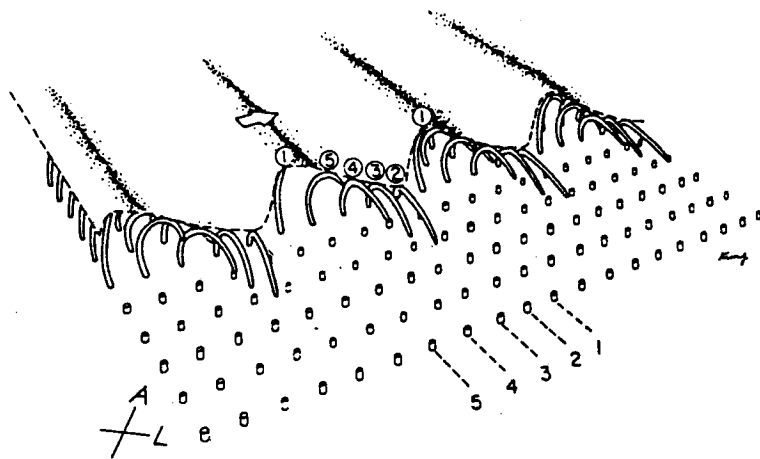


図2 ゾウリムシ繊毛運動の同期とメタクロナル波(Omoto & Kung, *Nature* 279 (1979)532 より).

各番号付けした繊毛列内の繊毛同士は同期しており、メタクロナル波はそれに垂直な繊毛列方向(5-1方向)に伝わる。1-2が有効打を、また3-5が回復打を示す。

排除などを行なっている。この時1本の繊毛は、平面的あるいは立体的な、しかも有効打(effective stroke)と回復打(recovery stroke)からなる非対称的な屈曲運動を示している。そのため、繊毛集団内では繊毛運動がすべて同期しているわけではなく、ある1次元の繊毛列上では同期しているが、その同期方向に直交する繊毛列上では一定の位相差を保って相互に引き込み合い、メタクロナル波を形成している。(そもそも、“メタクロナル波”はこの繊毛列上の伝播波を指す用語であった。)

この時、有効打の向きとメタクロナル波の伝播方向に基づいて、4種類のパターンが分類されている⁽⁴⁾。それによると、メタクロナル波が、有効打方向に伝わる順打型(symplectic type)と、有効打とは逆方向に伝わる逆打型(antiplectic type)とがあり、さらに、メタクロナル波が伝わる方向に向かって右に有効打が向いている右打型(dexioplectic type; 図2参照)と、左に向いている左打型(laeoplectic type)とがある。この4種類のメタクロナル波パターンは、生物種によって固有に定まっていることが多いが、ムラサキガイ鰓の ciliary pad と呼ばれる繊毛塊では、4種類のメタクロナル波すべてが共存して、不規則で不安定なパターンを示すことが報告されている。

このように、鞭毛・繊毛を取り巻く現象は、1次元格子あるいは2次元格子上に配列した非線形素子集団が作り出す時間・空間パターンの問題を数多く提供しており、ニューラル・ネットやセル・オートマトンなどに見られる諸問題⁽⁵⁾との関連性もあり興味深い。

そこで、本稿では鞭毛・繊毛における構造と機能の階層性に着目しながら、以下の2つの問いに答える形で、論を展開していきたい。

- (i) 1本の鞭毛・繊毛運動が、下位レベルのいかなる非線形素子によって自己組織されるか?
- (ii) 上位レベルの繊毛集団におけるメタクロナル波パターンが、構成要素である繊毛1本のいかなる性質によって自己組織されるか?

振動性と興奮性のパラドックス

鞭毛運動の屈曲波伝播は、局所的には鞭毛セグメントの時間的振動現象として捉えられる。そこで、問い(i)に対する答えとして、鞭毛に沿って、1次元的に配列した振動子が一定の位相遅れを伴って、引き込んだ状態が考えられる。しかし、この振動機構に基づいたモデル⁽⁶⁾では、実験事実と反して、定常的な屈曲波振動伝播の形成まで長い過渡的な状態を経ること、および、鞭毛の曲率をコントロール変数としてさらに導入しなければならないことが指摘されていた。Brokaw との議論ですっかり見通しをなくした私は、これまでの既成観念を捨てざるを得なかった。とは言うものの、単純明快な運動機構が思い浮かばず、暗礁に乗り上げた。

そんなとき、次のような論文に出会ったのである。“...Hysteresis may be interpreted as a manifestation of the existence of an energy barrier preventing the direct transition from one state to another. If the transition is imposed upon the system, in circumventing the barrier the system will follow the hysteresis cycle. The resultant rotations around the transition barrier appear to the observer as oscillatory phenomena.” Katchalsky and Spangler⁽⁷⁾

ここでは、2つの安定な状態間の遷移がシステムが

たどってきた過程に依存するというヒステリシスを示す場合について述べてあるが、“興奮性”を外部刺激に対するシステムの all-or-none 的な応答と広義に取るならば、ヒステリシスを示す双安定(bistable)システムも、1つの安定静止状態を持つ神経膜に代表されるような単安定(monostable)システムも、同様に興奮性として分類できる⁽⁸⁾。このような興奮性素子において、能動的な作用が次々としきい値以上の刺激によって trigger されると、結果的には振動現象を見ているのと何ら変わらないことになる。さらに、蔵本由紀氏の総説⁽⁹⁾の中で「興奮性媒質の化学反応で、容器の傷や微小な不純物粒子が pacemaker となり、それを核として伝播波が形成される。」という内容の記述を見て、媒質中の不均一性の存在が、興奮作用を持続的に trigger する刺激になることが理解できた。従って、問い(i)の答えとしては、鞭毛を興奮性素子の1次元集合体と仮定すると、鞭毛の頭部側にある基板(basal plate)と呼ばれる弾性要素の存在が刺激となり、力学的興奮波動伝播が trigger されると考えられる。こうしてみると、鞭毛における屈曲波動伝播は、神経膜における電気的興奮波動伝播⁽¹⁰⁾や、化学反応系における化学波動⁽¹¹⁾と似た者同士と言えそうだ。

それでは、鞭毛・繊毛運動における要素レベルの興奮性やヒステリシスの実体とは何だろうか。

滑り運動と屈曲運動

鞭毛の屈曲運動が、微小管同士の能動的滑り運動によって引き起こされることが確立したのは、筋肉研究よりさらに20年近くも後の1970年代である⁽¹²⁾。これらの研究成果をもとに、次節で展開する理論モデルの根拠および作業仮説を、滑り運動の空間的制御と時間的制御の観点からまとめてみよう。

(1) 滑り運動の空間的制御

〈根拠〉 微小管上に周期的に配列したダイニン(dynein)と呼ばれる運動性酵素がATPの化学エネルギーを用いて活性化し、能動的な力を出すことによって、隣りの微小管を滑らせる。この過程では、微小管の能動的滑り運動は、ダイニンの異方性に従って、一方向にしか起こらない。屈曲は、このような一方向性の滑り運動が微小管に沿って不均一に生じることにより形成される。

〈作業仮説〉 ダイニンは、ATPの化学エネルギーによって常に活性化状態(不安定状態)にあって能動

的な力を出しているわけではなく、絶対不応期(不活性化状態)を経て前期活性化状態(休止状態)に至るメカノ・ケミカルサイクルを回る。まず第一の仮定として、このサイクル内の異なる時間スケールにおいて各状態間の遷移が生じ、前期活性化状態から活性化状態への自発的な遷移が妨げられる。次に、この妨げられた遷移が、隣のダイニンによる滑り運動によって trigger され、ダイニンに“興奮性”が現われる。その結果、微小管上に並んだ興奮性ダイニン列の順方向へ、trigger 波(すなわち滑り運動)が自己組織的に伝播し(この巨視的なレベルの動的な秩序を介した、要素間に生じる協力は動的協力性と呼ばれている⁽¹³⁾)、この滑り運動によって形成された屈曲が、微小管上を伝わると考えられる。そこで、“興奮性”の実体は、ダイニンのメカノ・ケミカルサイクルの時定数の差に基づくことになる。

(2) 滑り運動の時間的制御

〈根拠〉 微小管の能動的な滑り運動は、一方向で

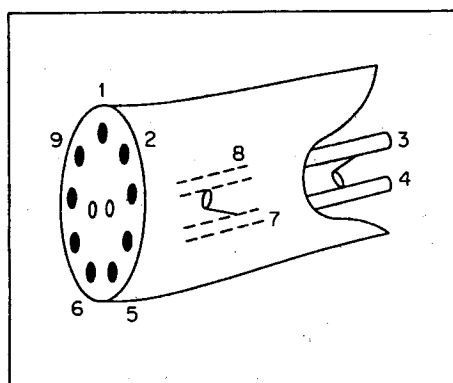


図3 鞭毛・繊毛の9+2型内部構造(文献(17)より)

あるが、図3に示したように、9本の微小管が円筒形に並んでおり、さらに、微小管を取り巻くネクシンと呼ばれる弾性要素の為に、1-4番の微小管上のダイニンによる滑り量は、6-9番の微小管上の逆向きのダイニンの能動的滑り運動や弾性要素による引き戻しによって、受動的に解消される。

〈作業仮説〉 9本の微小管上に存在するダイニンすべてが同時に活性化したのでは、効果的な滑り運動が生じない。そこで、1-4番の微小管上のダイニンが活性化して一方向の滑り運動を生じている間は、相反する6-9番の微小管上のダイニンは絶対不応期にあると考える。つまり、ダイニンの活性化を決めるスイッチ

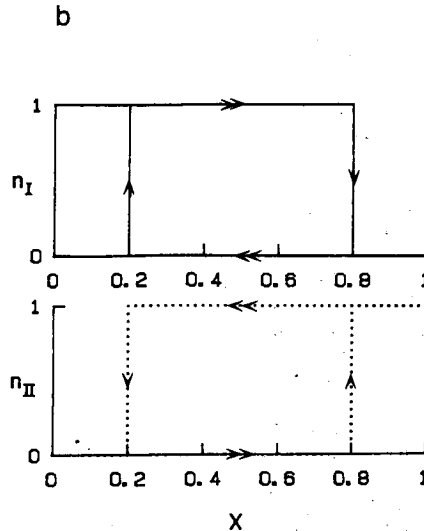
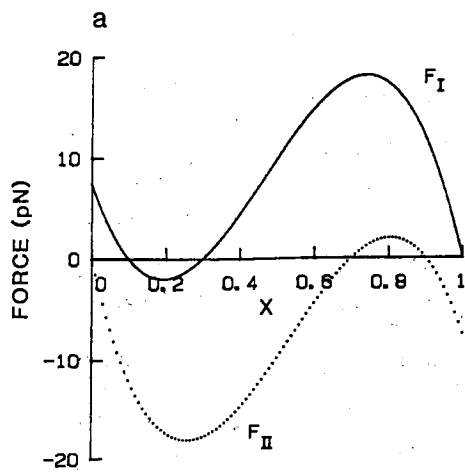


図4
興奮性ダイニンモデル
(a) 能動的滑り力曲線
(b) ヒステリシススイッチ曲線

の“on”と“off”が、滑り量ばかりでなく、その方向にも依存することになる。このヒステリシススイッチ機構が、滑り運動の方向を時間的にタイミング良く制御し、相反する屈曲を交互に形成・伝播する。そこで、“ヒステリシス”の実体は、ダイニンの異方性に基づくと考えられる。

以上を踏まえて、次に理論モデルについて述べてみよう。

理論モデル

(1) 非線形素子としての興奮性ダイニンモデル

興奮性素子のモデルと言えば、BVPモデル⁽¹⁴⁾やリングモデル⁽¹⁵⁾が有名であるが、本稿では、ダイニンの分子機構に基づいたオリジナルなモデルを提出する⁽¹⁶⁾。前述したように、ダイニンによる能動的滑り力は、一方向にのみ働き、逆方向の滑り運動は別の機構が働いた結果、受動的に起こる。そこで、図3にあるような互いに逆方向を向いた1組のダイニン（以後、添字IとIIで区別する）と弾性要素からなる単純化システムを考える。前期活性化状態のダイニンは、活性化状態へ遷移しながら滑り座標 x の上を移動すると考えられている⁽¹⁷⁾。そこで、この2つの状態をまとめて1つの活性化状態として捉え、それを4次型力学ポテンシャル（能動的滑り力は、力学ポテンシャル関数の滑り座標 x による微分で与えられるため、3次関数となる；図4(a)参照）で近似する。その力学ポテンシャル上の粒子の運動によって、“興奮性”ダイニンのダイナミクスを表すことができる。（ここで、滑り座標 x は、0と1の範囲に規格化する。）このとき、運動方程式は以下のようなになる。

$$C \frac{dx}{dt} = F_I n_I + F_{II} n_{II} - k(x - x_0) \quad (1)$$

ただし、 C は鞭毛内部の粘性抵抗係数、 F はダイニンの出す能動力、 k は弾性係数（ x_0 はその平衡位置）、また n はダイニンの活性化度を示す変数（ n が1の時は活性化状態、 n が0の時は絶対不応期の状態に対応）である。ここで、ダイニンの異方的な動きは、活性化状態の“ヒステリシス特性”（図4(b))で表現することができる。このモデルの特徴は、 k が小さければ双安定、大きければ振動、また F を適当な非対称形とすれば単安定を示し、少ないパラメータで様々な非線形性が表現可能な点である。

(2) 非線形素子の1次元集団モデル

上の非線形素子を1次元的に配列すると、鞭毛モデルができる。ここでは、屈曲を伝える内部機構に着目するという立場から、鞭毛が泳ぎ回っている流体中の粘性抵抗を無視する。その運動方程式は、次のような反応・拡散タイプで与えられる⁽¹⁷⁾。

$$C \frac{\partial x}{\partial t} = E \frac{\partial^2 x}{\partial s^2} + F_I n_I + F_{II} n_{II} - k(x - x_0) \quad (2)$$

ここで、滑り量 x は時間 t と鞭毛軸に沿った長さ座標 s の関数であり、 E は弾性抵抗である。

このモデルによって、鞭毛における屈曲伝播波の自己組織現象を再現するために、鞭毛の一端には弾性要素のみを置き（式(2)で右辺第2項・3項を省く）、残りのセグメントには双安定素子を置く（式(2)で、小さい k の値を用いる）。これによって、鞭毛モデルに不均一性を付加する。静止しているまっすぐな鞭毛を初期条件として与え、自由端の境界条件のもとで計算機実験を行なった結果が、図5である（ここで、 $x > x_0 = 0.5$ の部分を黒いバーで示してある。時間は、上から下

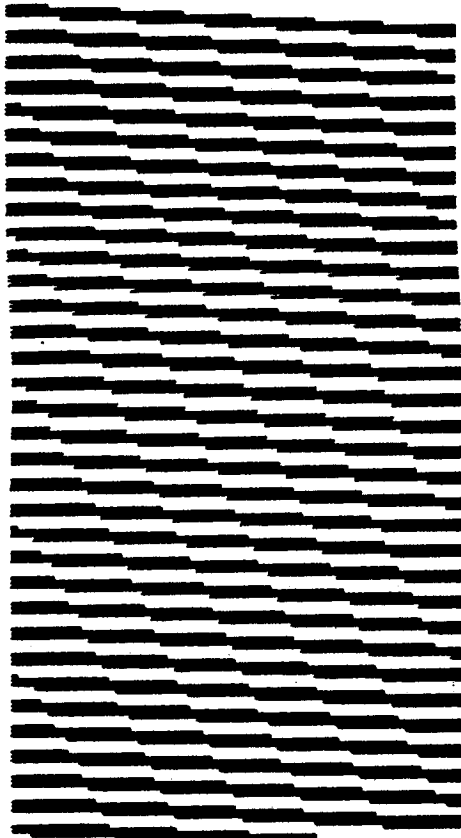


図5 鞭毛モデルの時・空間パターン
縦軸は時間 t (上から下へ経過), 横軸
は鞭毛座標 s (左端が頭部になる).
 $x > 0.5$ の領域を黒いバーで表示.

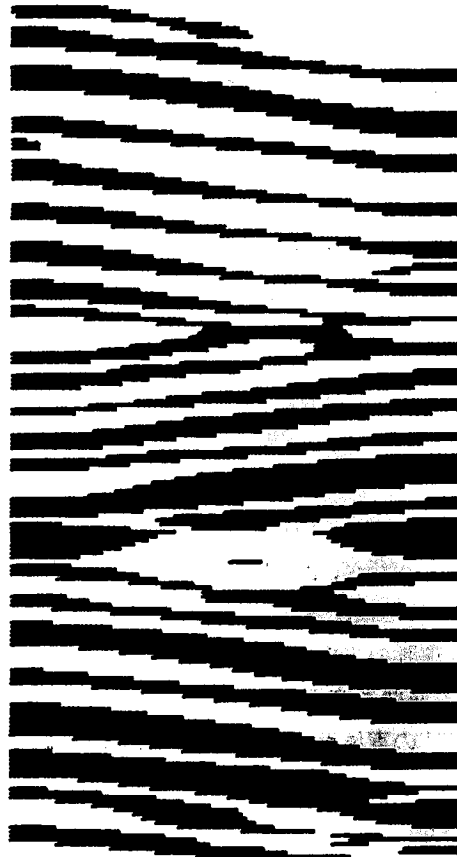


図6 鞭毛モデルの時・空間パターン

へ経過し, 左端が頭部側である). この図により, 屈曲運動が速やかに自己組織するようすを視覚的に捉えることが可能となる. ここで特に注意しておきたい点は, このモデルには pacemaker が無いということである. 単に, 鞭毛の1端には弾性体があり, その他は双安定素子だけである. この時, どちらのサブシステムとも, それぞれの安定状態に留まろうとするが, 頭部側とその他では安定化する位置が違うために, 一種のフラストレーションが生まれ, 結果的に鞭毛全体が振動モードを選択することになる. つまり, 不均一性の存在が持続的な刺激となって, 興奮性素子集団に定常的な伝播波が生まれるのである.

(3) 粘性流体中の鞭毛・織毛モデル

上で述べた運動機構を粘性流体中の鞭毛運動に適用してみよう. 粘性流体による“ずり応力”を, Gray-Hancock⁽¹⁸⁾の近似によって与えると, 次のような4階の偏微分方程式が得られる⁽¹⁷⁾.

$$R \frac{\partial x}{\partial t} + \frac{\partial^2 F}{\partial s^2} + E \frac{\partial^4 x}{\partial s^4} = 0 \quad (3)$$

ただし, $F = F_{11}n_1 + F_{11}n_{11} - k(x - x_0)$ で, R は外部粘性係数である.

前述した式(2)の場合と同様に, 鞭毛モデルに不均一性を与え, 同一の初期条件, 境界条件のもとで計算機実験を行なった. すると, まっすぐな鞭毛が頭部の弾性要素によって運動を開始し, 定常状態に達したかに見えたとき, 突然, 屈曲波の伝播方向が逆転し, さらに, しばらくして伝播方向が再び逆転するという現象が生じたのである(図6). そして, この現象は終わることなくいつまでも続き本来の鞭毛らしい安定な伝播波に落ち着かなかった.

そこで, まず初めに考えた対策は, 頭部側に強い pacemaker (安定な振動子) をおいてみることであった. つまり, これによって, 一定方向の屈曲波伝播のみが常に出現することを期待したのだが, 残念ながらこの現象は押えられなかった. その原因としては, このシステムの場合, 4階微分の影響が考えられる. つまり, 4階微分によって強い側抑制効果⁽¹⁹⁾が生じ, その効果によって自己を刺激するという状態が繰り返され, 自律的な運動性を獲得するに至り, pacemaker の運動までもを押さえてしまうのである.

事実, 双安定素子のみからなる均一な鞭毛モデルで

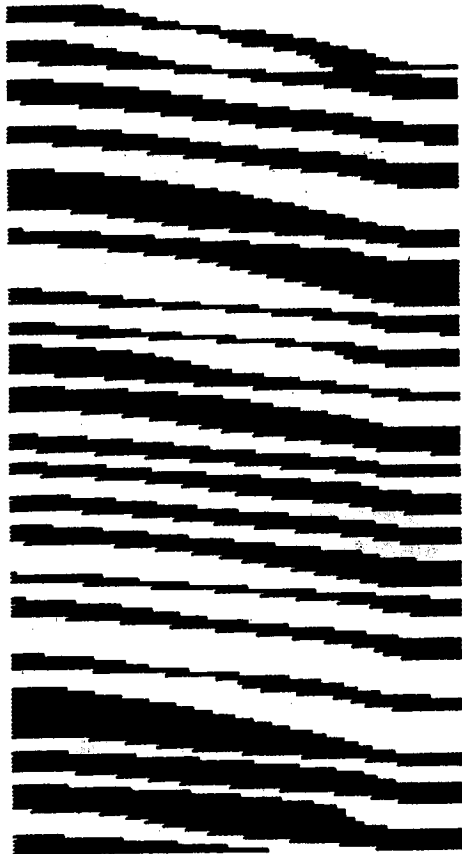


図7 鞭毛モデルの時・空間パターン

すら、一端を一度刺激しただけで運動を開始し、前述と同様、いつまでも屈曲伝播方向を自律的に逆転する現象を確認することができる。

それでは、一方向性の屈曲伝播波を再現する為には、どのような方法が考えられるであろうか。そこで、視点を変えて、以前のモデルを眺めてみると、次のようなことに気がついた。以前のモデルは、鞭毛の曲率をコントロール変数として用いている。曲率は、 dx/ds で定義される1階微分量であり、この式と2階と4階の微分項のある(3)式を見比べてみると、曲率の導入で鞭毛軸に沿った非対称性を陽に仮定していることになる。要するに、一方向性の伝播波のみが選択されるようになっていたのである。そこで、もう一度鞭毛の構造を考えてみると、頭部にある基板のほかに、鞭毛の先端に terminal piece と呼ばれるダイニンのない受動的な終末部があることに思い至った。この終末部の存在により、鞭毛軸に沿って非対称性を導入できる可能性が生じた。そこで、鞭毛モデルの先端部に全体の1割程度の長さの受動的な領域を挿入してみたところ、図7のように、一方向性の伝播波が得られたのである。

最後に、問い(ii)に答えるために、織毛モデルを構

築する⁽²⁰⁾。文献⁽¹⁷⁾のアイディアに基づいて、互いに逆向きのダイニンの運動性パラメータ(式(3))において F_{I1} と F_{II1} を非対称的に選ぶ。つまり、鞭毛は双安定素子の集団と考えた訳だが、織毛の場合は単安定素子の集団とみなす。これによって、回復打と有効打の非対称性を再現できる。また鞭毛の場合と同様に、織毛の先端には受動的な終末部を挿入することによって、一方向性の伝播波を得ることができるよう考案した。境界条件については、織毛の置かれている環境を考慮した上で、根本側を固定端、先端側を自由端とした。計算機実験の結果、根本側の弾性要素のパラメータを変えるだけで、織毛モデルが回復打と有効打を交互に繰り返す“振動型”を示したり、あるしきい値以上の刺激によって回復打と有効打をそれぞれ1回のみ示す“興奮型”を示したりすることが明らかになった。この2つのタイプの運動性は実験的にも充分観察されており、例えば、ゾウリムシでは“振動型”，クシクラゲでは“興奮型”を示している。興味深いことに、定常的な流速場を“興奮型”織毛モデルに与えると、それが刺激となり、あたかも“振動型”織毛でもあるかのように織毛が運動している現象が捉えられた(図8)。その時、

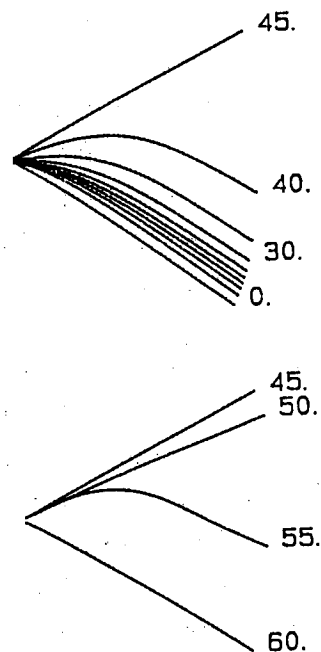


図8 鞭毛モデルの回復打(上)と有効打(下)からなる1サイクル。

“興奮型”織毛モデルに、定常的な流速場を与えると“振動型”織毛のようにふるまう。この時、定常流は有効打方向(上から下)へ与える。数字は、時間経過を示す。

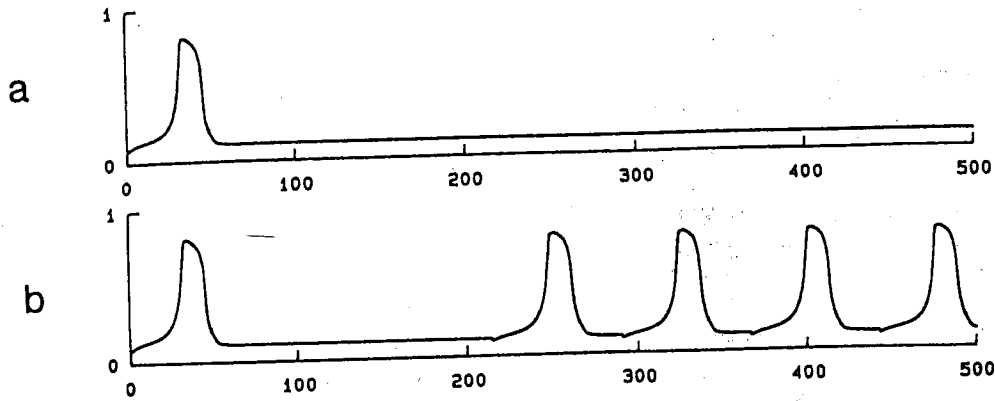


図9 繊毛運動における滑り量 x の時間変化

(a) 流速を与えない場合 (興奮型運動)

(b) $t=200$ の時点からしきい値以上の定常流を与えた場合 (振動型運動)

(注) 回復打方向 (図8の下から上) へ定常流を与えても、繊毛運動は trigger されない。

この繊毛モデルは絶対的な流速量ばかりでなく、流速方向にも依存して応答するのである (図9)。この特性によって、繊毛運動が特定方向の繊毛列上にもみ次々と trigger され、メタクロナル波が発生すると考えられる。

本稿では、ダイニン分子が滑り量および滑り方向によって活性化のスイッチを切り替える要素レベルのモデルから出発して、その集合体である鞭毛・繊毛モデルを構築した。ところが、そのモデルが再び“興奮性”を示し、流速量とその方向に応答するという現象が出現した。これはまさに Von Bertalanffy 言う“過程の階層性”であると言えよう。この階層的な機構は、分子レベルの興奮性 (即ち、順方向の刺激のみに応答する性質) を繊毛レベルの興奮性にまで増幅する効果を持ち、その結果、繊毛集団においてメタクロナル波が発生すると考えられる。ところで、山口⁽²¹⁾は、繊毛運動の回復打に顕著にみられる波動性がメタクロナル波発生機構として重要であることを指摘しているが、この指摘は“振動型”繊毛の場合、特に重要である。

従って、前述の問い(ii)に対する答えとしては、以下のように結論づけられる。繊毛レベルの興奮性と波動性の組み合わせによって、マクロな流速場の波動性をさらに増幅させる結果、メタクロナル波が自己組織される。

鞭毛・繊毛のカオティックな運動

以上の議論は、鞭毛・繊毛運動の秩序状態に焦点をあてて展開してきた。しかし、実際の鞭毛・繊毛運動は、他の生命現象と同様に、奇妙な運動が多数存在す

る。例えば、ムラサキガイ鰓の繊毛塊⁽²²⁾では、繊毛運動が不規則であり、4種類のメタクロナル波が共存する。そのために、メタクロナル波同士がぶつかり合って消滅したり、また一方のみが生き残ったりする現象が生じる。さらに、メタクロナル波には、その伝播速度が速くて安定なもの、遅くて不安定なものがある。周期的機械刺激については、外力周期に応じて同期する場合と、同期からはずれて不規則になる場合が観察されている。

もっとも奇妙であるのは、なんといっても間欠的運動である。原生動物 *Euplotes*⁽²³⁾ の繊毛では、休止期をはさんで burst と呼ばれる頻打現象が見られる。さらに、クシクラゲの繊毛やハワイ産のウニの精子鞭毛⁽²⁴⁾では、運動と停止を繰り返すものが知られている。また、原鞭毛虫 *Leishmania*⁽²⁵⁾ の鞭毛では、屈曲伝播の方向を自律的に逆転しており、この現象は、先に述べた計算機実験結果 (図6) を考えると大変興味深い。今までは、生命現象の中でも特に規則正しい動的な秩序状態に関心が払われ、生物機能との関わりが指摘されてきた。しかし、この鞭毛の例は、秩序の形成と破壊を繰り返すというプロセスに、走性 (taxis) という生物らしい機能を組み込んでいる点で、改めて生物情報の処理機構を捉え直す必要性を示唆していると言えないだろうか。この不規則な運動がカオスであるという証明は、残念ながらなされてはいないが、相沢⁽²⁶⁾によって、不応期という非マルコフ効果がカオスを誘起することが示されており、想像を駆り立ててくれる。

(注) 本稿は、米国 Duke 大学留学中の研究成果をもとにまとめた。

文献

- (1) M. Murase et al. *J. Musc. Res. Cell Motility* 7 (1986)2.
- (2) 村田 勉, 「細菌鞭毛モーターの回転運動の理論的研究」東京大学修士論文(1987).
- (3) J. Gray, *Ciliary Movement* (Cambridge Univ. Press, 1928).
- (4) 村上 彰, 細胞運動(日本動物学会編, 東京大学出版会, 1974) 131. J. R. Blake & M. A. Sleight, *Biol. Rev.* 49(1974)85.
- (5) 数理科学: オートマトン構造, 1985, 7; ニューラル・ネット, 1987, 7.
- (6) C. J. Brokaw, *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 72 (1975)3102; C. J. Brokaw, *Symp. Soc. Exp. Biol.* 35(1982)313; J. J. Blum & M. Hines, *Quart. Rev. Biophys.* 12(1979)103.
- (7) A. Katchalsky & R. Spangler, *Quart. Rev. Biophys.* 1(1968) 127.
- (8) R. Blumenthal et al., *J. Membrane Biol.* 2(1970) 351.
- (9) 蔵本由紀, 生物物理, 19(1979)11.
- (10) 松本 元, 神経興奮の現象と実体(上, 下), (丸善, 1981, 1982); J. Cronin, *Mathematical aspects of Hodgkin-Huxley neural theory*, (Cambridge Univ. Press, 1987).
- (11) A. T. Winfree, *Sci. Am.* 230(1974) 82; V. I. Krinsky (Ed.), *Self-Organization*(Springer, 1984).
- (12) 細胞運動と細胞骨格, 蛋白質・核酸・酵素 臨時増刊(共立出版, 1983).
- (13) H. Shimizu, *Adv. Biophys.* 13(1979)195; 西山賢一・清水 博, 数理科学: 連載 生体における秩序と無秩序(1980, 9-1981, 6).
- (14) R. FitzHugh, *Biophys. J.* 1(1961)445; R. Fitz-Hugh, *Biological Engineering* (MacGraw Hill, 1969)1.
- (15) Y. Kuramoto, *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence* (Springer, 1984).
- (16) M. Murase et al., *J. Theor. Biol.* (投稿中).
- (17) M. Murase & H. Shimizu, *J. Theor. Biol.* 119 (1986)409; 村瀬雅俊, 清水 博, 特大号: タンパク質の運動を見る, 遺伝 40(1986)28.
- (18) J. Gray & G. J. Hancock, *J. Exp. Biol.* 32(1955)802.
- (19) 蔵本由紀, 数理科学: 乱れと秩序, (1985, 9)23; 津田一郎, 数理科学: 自己組織, (1986, 7)10.
- (20) M. Murase et al., *J. Theor. Biol.* (投稿中).
- (21) 山口陽子, ヒューマンサイエンス(石井威望他編集, 中山書店, 1984)第3巻.
- (22) A. Murakami, *J. Fac. Sci., Univ. Tokyo, IV*, 10 (1963)23.
- (23) M. A. Sleight & D. I. Barlow, *Symp. Soc. Exp. Biol.* 35 (1982)139.
- (24) I. Gibbons, *J. Musc. Res. Cell Motility* 7(1986)245.
- (25) J. Alexander & R. G. Burns, *Nature* 305(1983)313.
- (26) 相沢洋二, 文部省科学研究費研究報告書(1978).

(むらせ・まさとし, 東京都老人総合研究所)