

JAMB Newsletter No. 25

数理生物学懇談会
ニュースレター

第25号

1998年4月

*Japanese Association
for
Mathematical Biology*

1997年会計報告（1997年1月～12月）

収入

前年度より繰越	479,539-
会費（136件）	551,369-
計	1030,908-

支出

ニュースレター21号印刷費	41,457-
ニュースレター21号郵送料	42,130-
ニュースレター22号印刷費	47,827-
ニュースレター22号郵送料	44,780-
ニュースレター23号印刷費	52,447-
ニュースレター23号郵送料	46,890-
第7回数理生物学シンポジウム	223,563-
オーガナイズドセッション	200,000-
懇親会・お茶など	23,563-
通信費（切手・封筒代）	24,135-
小計	523,229-
次年度繰越	507,679-
計	1030,908-

1998年予算（1998年1月～12月）

収入見込

前年度より繰越	507,679-
会費	550,000-
計	1057,679-

支出見込

ニュースレター24号印刷費	59,000-
ニュースレター24号郵送料	47,000-
ニュースレター25号印刷費	52,000-
ニュースレター25号郵送料	44,000-
ニュースレター26号・会員名簿印刷費	100,000-
ニュースレター26号・会員名簿郵送料	55,000-
通信費（切手・封筒代）	24,000-
事務局移転費	10,000-
数理生物学シンポジウム特別会計	200,000-
小計	591,000-
次年度繰越	466,679-
計	1057,679-

会費振込先：郵便振替 00990-4-17369
加入者名 数理生物学懇談会

※会費に関する問い合わせは事務局（大阪女子大）あてにお願いします。

第8回数理生物学シンポジウムのお知らせ

下記の要領で、「第8回数理生物学シンポジウム」を開きます。今年度は、数理解析研究所の研究集会“Mathematical Topics in Biology”に相乗りする形での開催となりますので、昨年度のシンポジウムとはかなり違ったものになります。オーガナイズドセッションを提案される方や、講演を希望される方は、以下の申込要領をよく読んでご応募ください。

日 時：1998年10月15日(木)～17日(土)
場 所：京都大学数理解析研究所

第8回数理生物学シンポジウムの基本方針

今回のシンポジウムは、多くの方々に研究発表の場を与えることよりも、若い方々に是非この話を聴いて欲しいといった内容の講演をそろえ、じっくり勉強してもらう機会を提供することを重視した集会にする方針です。したがって、以下の要領でオーガナイズドセッションの企画と一般講演を募集しますので、趣旨をご理解の上ご応募ください。

オーガナイズドセッションの企画募集

上記の方針に沿って、各3時間程度のオーガナイズドセッションを3件設けることを予定しています。企画を公募いたしますので、新鮮な企画をお寄せください。内容は、1時間程度の講演を3本程度とし、短時間の講演に細分化することのないようご配慮ください。なお、応募多数の場合は事務局で選択いたします。応募締切は5月30日(土)とします。

一般講演の募集

生物学の分野における数理的研究及び関連する数理的手法についての一般講演を募集します。今回のシンポジウムでは、一般講演に提供できる時間に限りがあります。したがって、申込多数の場合は、例えば一人の講演時間は10分程度とし、別途用意した資料を手元において、内容に関心を持つ方々と講演の合間に討論していただく、簡易ポスターセッション形式などを取り入れることも考えています。プログラム作成の都合上、まず講演申し込みをいただき、事務局で調整をした上で講演要旨の執筆をお願いすることにいたします。なお、例年通り会員でない方の講演も歓迎いたします。

講演ご希望の方は、講演者氏名・演題・希望講演時間・連絡先（住所と、できれば電子メールのアドレス、ない場合は電話番号とファックス番号）を明記して、（できれば電子メールで）6月13日(土)までに事務局までお申し込みください。講演要旨集の書式は昨年通りを予定していますが、講演件数によって変更の可能性があります。詳細は、6月30日(火)までに講演者に電子メールまたはファックスにてご連絡します。要旨の締切は7月17日(金)としますので、あらかじめ準備を進めていただければ幸いです。

申し込み問い合わせ先

590-0035 大阪府堺市大仙町2-1 大阪女子大学学芸学部基礎理学科内

数理生物学懇談会事務局(難波利幸) e-mail: tnamba@center.osaka-wu.ac.jp

Tel: 0722-22-4811(ext.344) Fax: 0722-22-4791

1998年3月12日

数理生物学懇談会会員の皆様
大久保賞にご協力いただいているすべての皆様

大久保賞設置準備委員会
委員長 難波 利幸

大久保賞について

ご承知のように、数理生物学懇談会（JAMB）は、長年ニューヨーク州立大学で教鞭をとられ、1996年2月に肝臓癌で亡くなられた大久保明先生を記念する賞を設立すべく Society for Mathematical Biology (SMB)と協議を続けてきました。このプロジェクトは、巖佐前事務局長のもとに大久保賞設置準備委員会を組織することによって始まりましたが、その後事務局の交代に伴い難波が中心となって、SMB側の委員であるLee Segel教授、Simon Levin教授との話し合いを進めてきました。1997年10月の段階でほぼ合意に達しましたので、10月13日に大阪大学で行われた数理生物学懇談会の総会に案をお諮りし、大筋で承認をいただきました。しかし、交渉の過程でSMBの会長がLeah Edelstein-Keshet教授からLeon Glass会長に変わり、執行部間での引き継ぎが円滑でなかったためか、SMBは、10月段階の合意内容の中で、特に受賞者をSMBとJAMBの双方がそれぞれの組織の負担で年会に招待するという規定を認められないとの意向を伝えてきました。その後、再び、Lee Segel教授、Simon Levin教授と一時は振り出しに戻ったかのような議論を続けましたが、本年1月になってようやくSMBの新執行部との間で合意に達することができました。基本的には、昨年10月に総会にお諮りした内容と同じですが、招待者を年会に招待することについての記述を削ったこと、賞金額の明示をやめたことの2点が変更になっています。明示はされていませんが、賞金額は500ドル程度が想定されています。また、JAMBは受賞者を年会に招待する義務を負いませんが、賞の趣旨を生かすためには受賞者の招待に向けて努力するべきであると考えます。JAMBの財政に過大な負担がかからない範囲で、受賞者の招待が実現することを希望しております。大久保賞に関心をお持ちのすべての方に以下に示す案にご同意いただければ幸いです。

今後は、1999年に想定されている第1回の賞の授与に向けて、候補者の推薦や選考委員の選出の作業を進めなければなりません。SMBが第1回の賞についての交渉責任者に指名したSimon Levin教授との協議の結果、選考委員の選任作業を4月中に終え、受賞候補者の推薦を4月から8月1日まで受け付け、11月初めに受賞者を発表するというスケジュールで合意しました。数理生物学懇談会としては、このスケジュールにのっとって迅速に作業を進めなければなりません。今後とも皆様のご協力をお願ひいたします。選考委員の選出や候補者の推薦についての詳細は、本号の「大久保賞選考委員の選出について」と「大久保賞候補者推薦のお願い」をご覧ください。

これまで、大久保賞設置準備委員会委員として、稻葉寿、巖佐庸、江副日出夫、川崎廣吉、佐々木顕、重定南奈子、嶋田正和、瀬野裕美、竹内康博、中島久男、東正彦、松田裕之、三村昌泰、山村則男の各氏に多大なご協力いただきました。ここに記して厚く御礼申し上げます。

以下に、大久保賞についてのSMBとの合意文書を掲載します。

The Akira Okubo Prize

[1] Objective

The Akira Okubo Fund was established in memory of Akira Okubo, who made major contributions to many fields, including mathematical ecology and oceanography. Okubo was widely recognized for his scientific work, as well as for his exceptional humanity.

The objective of the Akira Okubo Prize is to honor a living scientist for outstanding and innovative theoretical work, for establishing superb conceptual ideas, for solving tough theoretical problems, and/or for uniting theory and data to advance a biological subject.

[2] Areas

Mathematical biology, bio-mathematics, theoretical biology, and biological oceanography.

[3] Timing

Every other year, beginning in 1999.

[4] Criteria

The Award is given alternately to two kinds of people: a junior scientist (under forty years old) who has published a splendid piece of recent work, and a senior scientist whose lifetime work has been exemplary. Candidates need not be restricted to members of SMB or JAMB. The first award in 1999 will be given to a junior scientist.

The following criteria will be used for ranking nominations and selecting the award winner: originality (discovering a new theory and opening a new research direction), breakthrough (solving outstanding problems in the field), new synthesis (leading to a new research area), and impact already made, or expected, on subsequent studies.

[5] Process

The President of SMB and the Secretary General of JAMB solicit and encourage all members of JAMB and SMB for nominations of individuals to serve on the Awards Committee. (Committee members need not be restricted to members of JAMB and SMB.) Three members of the Awards Committee are then selected from each of SMB and JAMB by the President and Secretary General of the two societies. A Committee member generally serves for three years and then cannot be reappointed in the following six year period. One new member is to be appointed each year by each society to make for a smooth transition (except for the initial appointments). The Committee chair

rotates between the two countries.

A member of the Awards committee is excluded from receiving the Okubo prize while serving on the Committee. The Committee can base their selection of a prize winner on consultation with other expert opinions. They can also solicit nominations as follows:

To nominate a person for the Akira Okubo Prize, the following information should be submitted:

- 1) Name, address, phone number, affiliation, and email address and/or fax number of the nominator.
- 2) Name, address, phone number, affiliation, and email address and/or fax number of the nominee.
- 3) A detailed statement describing why the nominee should be considered for the award.

[6] Award

The Akira Okubo Prize consists of a cash prize and a plaque given to the recipient.

1998年3月12日

数理生物学懇談会会員各位

数理生物学懇談会
事務局長 難波 利幸

大久保賞選考委員の選出について

「大久保賞について」でご説明しましたように、数理生物学懇談会では、Society for Mathematical Biologyと協力して、第1回の大久保賞を1999年に授与すべく準備を進めています。選考に係わる委員の選出方法について大久保賞設置準備委員会で検討しましたが、会員の総意を反映するために、会員全員の投票によるべきであるとの意見が大勢を占めました。つきましては、このニュースレターとともに投票用紙をお送りしますので、投票にご協力ください。

選考委員会はSMBとJAMBの双方から3名ずつの委員を選出して組織することになっています。委員の任期は3年で、毎年1名交代という規定になってますが、今年は初年度ですので、3年任期の委員を1名、2年任期の委員を1名、1年任期の委員を1名選出することとし、得票上位者から順に任期を3年、2年、1年といたします。

選考を円滑に進めるためには、これまでの経緯をご存じの方に選考委員になっていただくのが一つの方法かと思います。参考のために大久保賞設置準備委員及び準備委員が推薦する方を候補者として指名します。ただし、SMBとの連絡などの業務がありますので、事務局員の難波・江副は候補者から除いてあります。なお、指名された候補者にとらわれず、それ以外の方に投票していただいても結構です。お手持ちの会員名簿は2年近く前に発行されたものですので、その後会員の移動がかなりあります。しかし、大久保賞選考委員は数理生物学懇談会会員には限らないことになっていますので、被選挙権者名簿をお送りするというわけにもまいりません。ご了承ください。また、大久保賞については、多数の会員外の方々にもご協力いただいています。その方々に選考委員の投票に加わっていただけないのは大変残念なのですが、有権者の範囲を決めずに投票を実施することはできません。この点についても、どうかご了解ください。

投票はニュースレターに挟み込みの用紙を使い、封筒に「選考委員投票」と朱書して、4月30日までに下記あてにお送りください。

590-0035
大阪府堺市大仙町2-1
大阪女子大学学芸学部基礎理学科
数理環境科学研究室内
数理生物学懇談会事務局

大久保賞設置準備委員及び準備委員が推薦する候補者

稻葉寿、巖佐庸、川崎廣吉、佐々木顕、重定南奈子、嶋田正和、瀬野裕美、
竹内康博、中島久男、東正彦、松田裕之、三村昌泰、山村則男、細野雄三

以上

1998年3月12日

大久保賞に關心をお持ちのすべての皆様

数理生物学懇談会
事務局長 難波 利幸

大久保賞候補者推薦のお願い

数理生物学懇談会は、Society for Mathematical Biology (SMB)と共同で、長年ニューヨーク州立大学で教鞭をとられ、1996年2月に肝臓癌で亡くなられた大久保明先生を記念する賞を設立いたしました。1999年度に賞の授与が予定されている第1回の授賞は、優れた論文を発表した40才未満の若手研究者が対象となります。

受賞にふさわしい方をご存じの方は、以下の事項を明記した推薦書を、8月1日（必着）までに、数理生物学懇談会事務局あてにお送りください。なお、自薦は認めませんのでご注意ください。

- 1) 候補者の氏名、住所、電話番号、所属、電子メールアドレスまたはファクシミリ番号
- 2) 推薦者の氏名、住所、電話番号、所属、電子メールアドレスまたはファクシミリ番号
- 3) 候補者の略歴
- 4) 候補者が受賞に値すると考えられる理由を述べた詳しい説明
- 5) 上記の説明に関連する論文のコピーを1編または2編
- 6) 推荐状3通以内

なお、1, 2, 3については日本語と英語の両方で、また4と6については英文でお書きください。書式は特に指定しませんが、A4版の紙をご使用ください。

受賞者は、マーリングリストbiomathを通じて11月1日に発表する予定です。

連絡先

590-0035
大阪府堺市大仙町2-1
大阪女子大学学芸学部基礎理学科
数理環境科学研究室内 ◆
数理生物学懇談会事務局

以上

修士論文概要

姓の存続と絶滅に関する数理的考察

Mathematical Considerations for Persistence and Extinction of Family Names

佐藤 葉子

奈良女子大学大学院
理学研究科 修士課程 情報科学専攻

1. 目的

姓は親から子へと代々継承されるが、少子化や婚姻による改姓により、「姓の後継者」を失う場合もある。本論文では、姓が代々継承されていく状態を確率過程として数理モデルリングし、姓の存続と絶滅の可能性を数理的に論ずる。また、日本の姓の多様性を計量化し、姓におけるランク-サイズ関係を分析した結果をふまえて、姓の多様性を検討する。

2. 数理モデル

親は現世代における姓の「継承者」であり、親がもうけた子のうち、次世代で姓を継ぐ子は次世代の「継承者」であると定義する。1人の継承者が、生涯にもうける次世代継承者が k 人であるような確率分布 $\{p_k\}$ を仮定し、世代毎の継承者数の変化を、確率過程の1種である分枝過程として記述する。「Galton-Watson型分枝過程」(図1参照)と、継承者の寿命もまた確率分布に従う「年齢依存型分枝過程」を考察する。両者とも、姓がいつかは必ず絶滅する確率(最終絶滅確率) d などの姓の存続性に関わる特性量を、確率分布 $\{p_k\}$ に対する母関数等を利用して数理的に考察することができる。

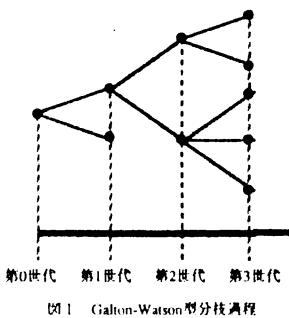


図1 Galton-Watson型分枝過程

3. 数理モデルの応用

日本における姓の存続・絶滅の可能性：姓は父から息子へ継承されると仮定し、1994年の統計データから、父1人が生涯にもうける息子の数が k 人であるような確率分布 $\{p_k\}$ を推定した結果、現代日本における姓の最終絶滅確率は $d = 97.99\%$ であり、2.01%の確率で、姓が永続する可能性があると評価された。

出生性比の影響：姓が男系のみで継承される場合、男子出生比が0.51値以下では、姓は必ず絶滅するが、その値よりも男子出生比が高くなるにつれ、姓の存続性が高まることが示された(図2参照)。

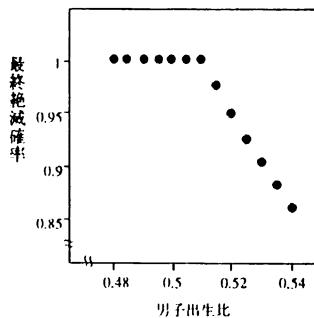


図2 男子出生比と最終絶滅確率

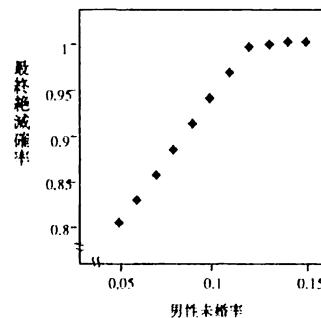


図3 男性未婚率と最終絶滅確率

未婚率の影響：未婚率が0.13よりも高くなると、姓の最終絶滅確率 d は、ほぼ1となる反面、未婚率が下がると、姓の最終絶滅確率は低くなることが示された(図3参照)。

性構成を取り入れた姓の継承：生涯にもうける子の数に対する確率が幾何分布に従うと仮定し、姓が、男系・女系ごとに独立に継承されると仮定した場合、近年の合計特殊出生率(1.5人以下)の状態では、将来的には、どちらの姓も必然的に絶滅するという評価が導かれた。

日本の姓におけるランク-サイズ関係：生命保険会社による、上位100位までの姓別の推定人口に関するデータを利用すると、姓別推定人口は、 $y = 3580453.41 / x^{0.48}$ (x : 姓の推定人口順位, y : 推定人口) と近似でき、「サイズ \propto ランク $^{-1}$ 」というZipfの法則が成立する好例であるとわかった。また、上位60位の姓で測った日本の姓の多様度は、1972年と1994年の間では大きな変化は認められず、この期間に急速に進行した出生率の低下傾向が、発現頻度の相対的に高い姓の多様性に与える影響は現段階では見られない。

4.まとめ

本論文において日本の現状に関する分析に用いた統計データが、母集団の特性をどの程度まで反映できているか、未婚率の評価などが十分に適切であるかといった問題はあるが、姓の存続と絶滅に関する評価を具体的に論ずることができた。また、夫婦別姓制度の中で、子の姓を両親の姓のいずれかから選択できるという法案は、姓の存続性に大きな影響を与えるが、現時点の出生率の低さが統ければ、姓は絶滅する可能性が非常に高いと推測される。

分断化された2次元環境への生物の侵入と その伝播速度に関する数理的研究

北山真智子
奈良女子大学大学院 理学研究科 情報科学専攻

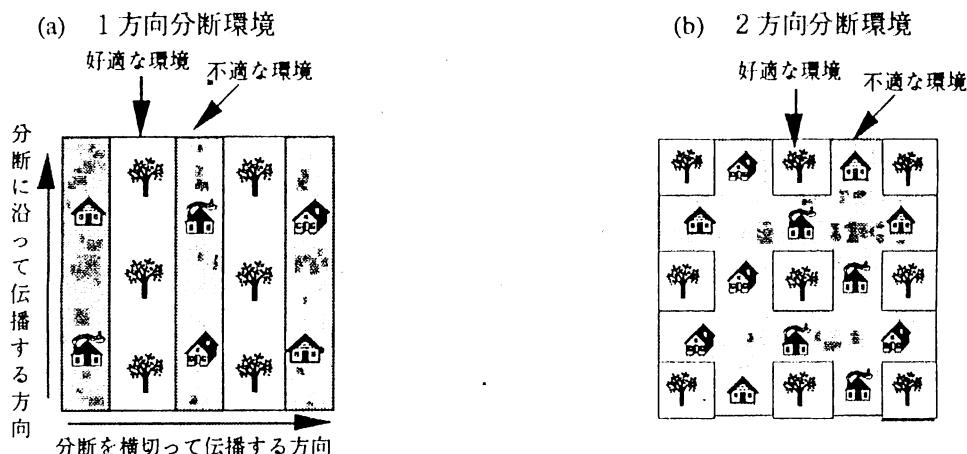
概要

ある生物がそれまで生息していなかった地域で繁殖し、その分布域を広げてゆく空間の状態は、生物の生存や繁殖に適した一様均質な環境ではなく、現実には、生物の生存や繁殖に好適な環境と不適な環境とが入り交じっている。このような環境の中では、生物は生息に不適な環境にさしかかると、そこをうまく通過して好適な環境にたどり着かなければ、分布域を広げてゆくことができない。不適な環境の面積が大きくなりすぎると、分布域を広げてゆく途中で絶滅してしまう可能性もある。近年、自然の至る所が人間活動によって分断化され、生物にとって好適な生息場所の孤立化がますます進んでいる例が増えている。こうした状況は、身近に起こっている環境問題の中に多く見出すことができる。

本研究では、環境の分断化が生物の分布域拡大に及ぼす影響を調べるために、いくつかの数理モデルを用いて解析を行った。

生物の生存と繁殖に好適な環境が不適な環境によって分断化された空間の簡単な例として、

- (a) 好適な環境と不適な環境がパッチ状に交互に分布している環境（1方向分断環境）。
- (b) 好適な環境が不適な環境によって縦横両方向に格子状に分断化されている環境（2方向分断環境）。
を取り上げ、分布域が拡大する速度と生物が絶滅に至る条件を解析した（下図参照）。以下に研究結果をまとめます。



・(a)において、分断に沿って伝播する速度の方が、分断を横切って伝播する速度より速くなるが、生物が絶滅するときの不適な環境の面積は、両者において等しい。また、環境を細かく分断化するより、分断間隔を大きくする方が、生物の生存条件が有利になる。

・(a)と(b)を比較した場合、(b)における伝播速度は、(a)において分断を横切って伝播する速度と分断に沿って伝播する速度の中間となる。また、(a)より(b)の方が、生物の生存条件の有利性が高く、この有利性は、分断間隔を大きくするほど高くなる。

これらの結果を実際の環境問題に応用して、生物により影響の少ない環境の分断方法を議論し、2方向分断環境は、1方向分断環境よりも生物の保全にかなっていることを示唆したい。

方向性のあるパーコレーションの ピボタルボンドの空間分布

横浜国大・工学部 関根 雅人

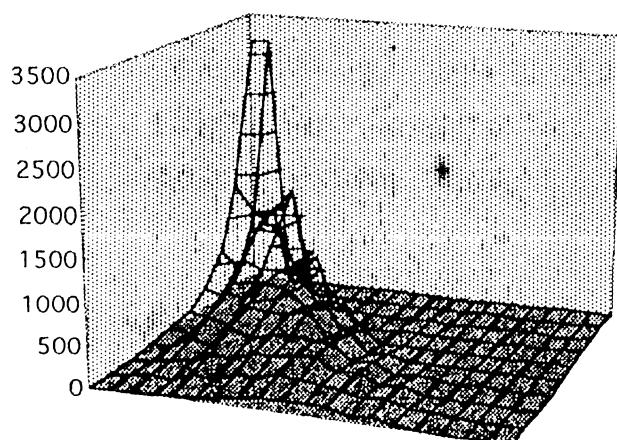
oriented bond percolation (方向性のあるパーコレーション) は 1957 年にブロードベンドとハマスレーによって導入されたモデルである。 R^2 上に配置された bond (最近接格子間を結ぶ線分) に対し、確率 p で open、 $1-p$ で close の状態を与えるもので、最初に濡れていた点から、open bond だけを伝って出来る path を通じて浸透がおこるような状態を再現することができる。

本研究では、まず有限範囲内での方向性のない bond percolation の浸透確率の変化率に関するルッソの公式について、方向性のある bond percolation モデルにおいても適用できることを確かめた。そして、同公式と深い関連のある、方向性のある percolation の pivotal bond (要のボンド) について、その空間分布をサイズや bond の開く確率 p を変化させながら、モンテカルロ・シミュレーションにより調べ、分布の傾向を得ることが出来た。

pivotal bond の分布の傾向は今までに明らかになっていたかったが、今回、浸透確率の変化率に連動する形で、概ねルッソの公式に従う形で総数が変化する様子を明らかに出来た。

分布の傾向は、二等辺三角形の領域の周縁部に集まりやすいのではと予想したが、シミュレーションの結果、中央部に多く集まる傾向があることが分かった。代表的な結果を以下に示す。サイズは 10 ステップ、bond が開く確率 0.6 である。

N=10,p=0.6,10000回



造礁サンゴの群体形の可塑性に関する数理的研究

向 草世香

奈良女子大学大学院理学研究科情報科学専攻

soyoka@ics.nara-wu.ac.jp

1) はじめに

造礁サンゴの大半は固着性の群体動物で、一般にその群体形は光や波などの環境要因によって様々に変化する。なかでもハマサンゴの1種 (*Porites sillimani*) の群体形は特に生息場所の光環境によって大きく変化し、明るい生息場所では樹枝状、暗い所では横に拡がる盤状、また中間の照度では盤からいくつかの突起が出た樹枝状と盤状の複合型を示すことが知られている。

2) 野外実験

盤状群体を採集後分割し、明暗2つの光条件に移植する実験を野外で行った。移植8ヵ月後、遺伝的に同一であるクローン間で比較すると、暗条件の移植片では投影面積が大きくなる、すなわち基部が横に広がる傾向があり、明条件では有意に突起の数が多くなった (Wilcoxon signed-ranks test, $p < 0.05$, $n = 7$)。このことから、本種の群体形は遺伝的に固定された形質ではなく光環境に誘導される可塑的なものであり、本来その環境で見られる同種個体に相似する変異の方向を取ることが示唆された。

3) 数理モデル

造礁サンゴは共生関係にある褐虫藻の光合成産物にエネルギー所得の多くを依存しており、光は重要な資源である。光環境への適応は分子レベルから群集レベルまで様々な生物学的段階で見られるが、本種の場合は群体全体として得られる光資源量が最も多くなるように群体レベルでの適応を行っていると考えられる。また群体動物であるサンゴにとって生存表面の大きさは繁殖能力に比例しており、適応度を評価する重要な指標と言える。そこで、生存に必要な受光量をもつポリップの数、すなわち生存表面を最大にするパターンを最適であると定義した。この仮定の下、2次元平面上で仮想的な骨格パターンを考え、枝の密度、長さ、間隔を変数として与えることで様々なパターンを想定した。光は2次元平面であらゆる方向から一様にくるものとしたときに骨格の表面を覆う各ポリップの受光量を計算し、様々な光条件下で最適なパターンを求めた。

4) 結果

光が充分強い場合はたくさんの枝を持つ樹枝状で生存可能な表面の大きさが最大となった。光が弱くなるにつれ枝を上方へ集めた形が選ばれ、やがて枝の本数が少ないパターン（複合型）が最適となった。そして光が十分弱くなると枝を出さない盤状が選ばれた（図1）。

以上の結果から、野外で観察される *P. sillimaniani* の群体形は生息場所の光環境に応じて可塑的に変化し、その変異は環境に適応するように生じていると考えられる。

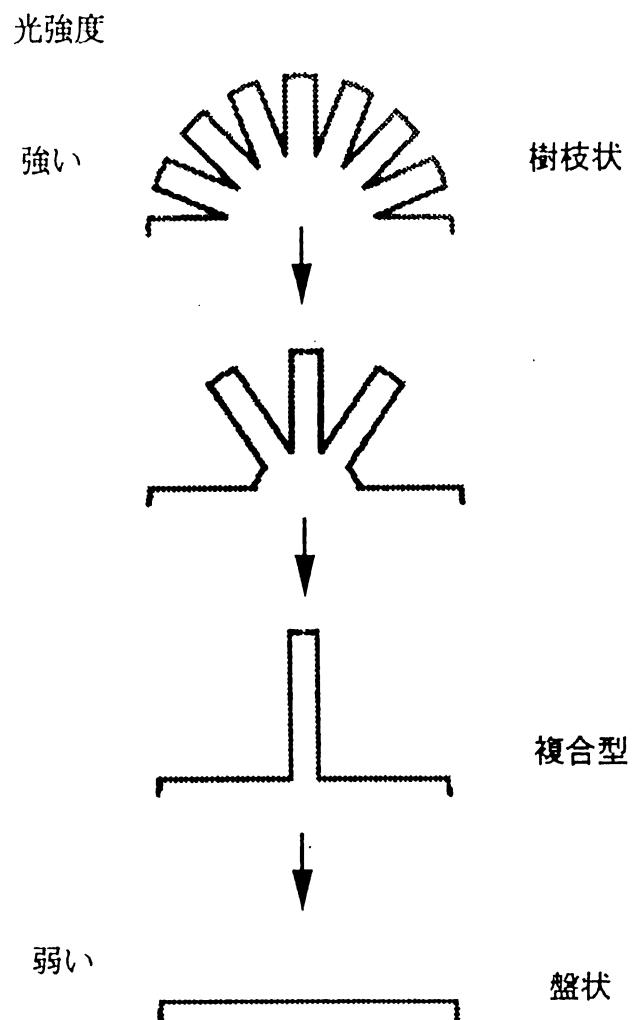


図1 光強度の減衰に伴う最適パターンの変遷

生物の適応戦略に関する数理的研究

大阪女子大学大学院理学研究科

草深 友美

生物の成長や繁殖には多様な方法がある。Darwinの進化論によると、生物は、突然変異と自然選択の繰り返しにより、適応度が高い形質や戦略が進化すると考えられている。

生物の適応戦略を解析する場合には、一般的には最適化理論が用いられる。しかし、ある個体の適応度が、他個体の戦略によっても左右される場合には、ゲーム理論を用いた「進化的に安定な戦略 (ESS)」の考え方がある (Maynard Smith, 1982)。

本研究では、以下の二つの問題について、それぞれ最適化理論と ESS の考え方を用いて生物の適応戦略を調べた。

1) 搾乱が予測できない環境下に生息する植物の地上部・地下部への資源配分スケジュール

多くの陸生植物は、その成長の段階で様々な撲滅（火事、洪水、被食等）を受ける。撲滅に対する植物の防御戦略には様々なものがあるが、その一つに地下などに貯蔵器官を持つという方法がある。

予測不可能な撲滅がある場合の植物の最適貯蔵サイズは、Iwasa and Kubo(1997)によって数理モデルを用いて解析されているが、彼らは、環境の季節性がなく一定環境が続くことを仮定している。しかし、季節的環境に生息する多年生植物にとって、貯蔵器官は光合成器官が撲滅を受けの場合に備えての保険としての役割の他に、好適な季節の終わりに地上部が枯れた後、次の成長の季節のはじめに芽を出すための資源の役割をもつ。

そこで本研究では、季節的に起こる撲滅に加えて成長期間が限られていることも考慮した数理モデルを構築し、貯蔵器官への最適な資源配分を求めた。モデルの解析には、動的計画法を用いたコンピュータによる解析と、Pontryagin の最大原理を用いた理論解析の二つの方法を用いた。

撲滅は一年のうちの非常に限られた時期にのみ起こると仮定し、撲滅が起こる時点を決める。また、撲滅は、(i)毎年起こるが、個体群内に撲滅に遭う個体と遭わない個体がある場合と、(ii)何年かに一度大規模な撲滅が起こり、起こると被害が個体群全体に及ぶ場合の二つについて考えた。

動的計画法を用いた数値計算の結果、次のことが明らかとなった。

- (1) 同時に地上部と地下部の両方に資源を配分する解が最適になることはなく、時期によってどちらか一方へのみ配分する解が最適である。
- (2) 資源配分のパターンは撲滅の起こる可能性のある時期に依存する。撲滅が局所的に起こる場合(i)には、次の三つのパターンが見られた。
 - ① 撲滅の起こる時期が早ければ、年のはじめに芽を出さず、撲滅の時期が過ぎてから芽を出して成長し、ある時点以降地下へ貯蔵する。
 - ② 撲滅が中間の時期に起こる場合には、はじめに芽を出して成長し、撲滅の起こる時期までの一定の期間地下へ貯蔵する。撲滅の時期が過ぎれば、地下部をすべて地上部にまわして地上部を成長させ、その後地下へ貯蔵する。
 - ③ 撲滅の時期が遅い場合、はじめに芽を出して成長するが、資源配分を地上部から地下部へ切り替えるタイミングが相対的に早くなる。

- (3) Pontryagin の最大原理より、攪乱の時期の前に攪乱に備えて貯蔵する期間の長さは攪乱の起こる確率に依存し、攪乱が個体群全体に及ぶ場合(ii)の方が局的に毎年起こる場合(i)よりも、攪乱に備えた貯蔵の期間が長くなる。

2) 空間構造がある場合の生物の最適な性表現

有性生殖する生物の性表現は多様であり、雌雄同体や雌雄異体の他に、雌性両全異株性、雄性両全異株性がある。その他にも、雌雄同体と雄と雌の個体が共存する種も見られている。Charnov ら(1976)は、ESS の考え方を用いて雌雄同体の進化について解析した。彼らは雌雄同体が適応的理由の一つとして、空間構造の影響を挙げている。移動性が限られていたり、生息密度が極めて低い場合、雄間で局所配偶競争(LMC)が起こることがあり、この場合、純粋な雄よりも雌雄同体の方が適応度が高くなる。さらに、雌雄同体は配偶相手と出会いやすいという効果が挙げられている(Charnov ら, 1976)。雌雄同体ならば、繁殖期内に出会う限られた数の同種個体の全てと交配することができる。個体群の空間構造を考える場合には、この効果と LMC の効果は不可分であるにもかかわらず、現在までこの効果を取り入れた数理的研究はなかった。

逆に雌雄同体の個体が不利になる要因として、両性の生殖器官を形成するコストがある(Heath, 1977)。

そこで本研究では、雌雄同体の生殖器官にコストがかかるとき、LMC のみを考慮した場合と雌雄同体の交配相手の見つけやすさも考慮した場合とで、ESS の性表現がどのように変わるかを調べた。

LMC のみを考慮した近似式の解析の結果、次のことが明らかになった。

- (1) LMC が起こると雌雄同体の性配分は雌に偏る。
- (2) コストのかかり方によって、雌雄同体と雌が共存する雌性両全異株性が安定になる場合がある。

配偶相手の見つけやすさの効果を考慮した個体基礎モデル(IBM)を用いたシミュレーションより次の結果が得られた。

- (3) 配偶相手の見つけやすさの効果により、雌雄同体の安定性は増す。
- (4) コストの大きさにより、雌雄同体と雄と雌の三型が共存する場合がある。

実際に、ヒサカキのように雌雄同体と雄と雌の個体を保持する種が存在するが、今までの理論解析からはこのような結果は得られていなかった。したがって、配偶相手の見つけやすさの効果は、雌雄同体の進化を考える上で非常に重要であることが示唆された。

参考文献

- Charnov, E. L., Maynard Smith, J., and Bull, J. J. (1976) Why be an hermaphrodite? *Nature* 263:125-126.
- Charnov, E. L. (1982) *The Theory of Sex Allocation*. Princeton Univ. Press: Princeton.
- Heath, D. J. (1977) Simultaneous hermaphroditism: cost and benefit. *Journal of Theoretical Biology* 64:363-373.
- Iwasa, Y., and Cohen, D. (1989) Optimal growth schedule of a perennial plant. *American Naturalist* 133:480-505.
- Iwasa, Y., and Kubo, T. (1997) Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evolutionary Ecology* 11:41-65.

興奮場の特質を活用したロジック演算に関する研究

名古屋大学大学院 人間情報学研究科 元池育子

1 はじめに

神経系での並列処理の基本原理を解明しようと、これまでにモデル系での研究が数多くなされてきた。しかしながら、その多くは個々のニューロンの動的な興奮特性を無視したものであった。

ところが、実際の神経細胞は決して静的なものではない。従って神経系のどの部分を本質としてモデル化するかによって、ネットワークが本来有しているはずの機能が損なわれてしまっていた可能性がある。そこで我々は、現在のニューロンモデルでは説明できないような、時間演算を陽に含んだ情報処理モデルの構築を目指し、神経細胞の動的な興奮特性と実空間上の広がりに着目した。

2 方法

生体内では細胞同士が離散的に存在する。そこで興奮場を細胞と対応して考え、これを拡散場を介して配置した。方法としては、興奮場及び拡散場の性質を偏微分方程式で記述し、入力側と出力側の興奮場の形状を非対称にして、興奮波の伝播の様子を差分のシミュレーションで調べた。

本研究では興奮特性を記述する式としては FitzHugh-Nagumo 方程式を用いた [3]。この式は神経伝導方程式であると同時に非常に一般化された反応拡散方程式であり、特定の物理量に拘束されない。

$$\begin{cases} \tau \partial u / \partial t = -\gamma \{ku(u-\alpha)(u-\beta) + v\} + D_u \nabla^2 u \\ \partial v / \partial t = \gamma u \end{cases}$$

ここで、 u は activator、 v は inhibitor に相当する。この方程式の性質を持たせた反応拡散場 ($\gamma = 1$) を形状を非対称にして拡散場 ($\gamma = 0$ かつ $v = 0$) を介して配置した。このような条件下において興奮場形状の非対称性を変えることによって、場から場への反応波の伝播の様子を調べた。

3 興奮場でのロジック演算

3.1 整流作用

現象としては、閾値を超えた量の activator u が拡散場を介した他の興奮場に到達した場合、対岸の興奮場でも興奮反応が起こる。この現象を以下の文中では信号が伝播したと呼ぶことにする。

ロジック演算素子を作製する前に、実現しておきたいのが—整流作用(ダイオード特性)を持つ素子である。興奮場から拡散場への activator u の拡散分布が、興奮場の形状や興奮波の進行状況にどのように依存するかを調べた結果、形状その他を変えることによって閾値を超える量の activator u が拡散する距離を制御できることが

わかった。この事実を用いて、次の二種類の形状のダイオードを考え、シミュレーションを行なった。

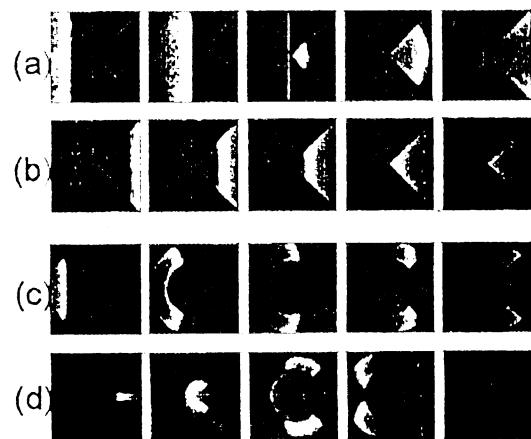


図 1: (a),(b),(c),(d) 二種類のダイオード。灰地は興奮場(反応拡散場)、黒地は拡散場を、白っぽい部分は興奮波を表し、白いほど inhibitor v の濃度が高いことを表している。右に行くに従って時間が経過する。(a),(c) は左端から入力が行なわれ、(b),(d) は右端から入力が行なわれる。

図 1 の (a)(b) では左から右方向のみ、(c)(d) では右から左方向のみ信号(興奮波)を伝播させるという整流作用を示すことがわかる。なお、図のどちらの形状でも、興奮場間の距離を変えることによって、双方向性、単方向性(ダイオード)、そして対岸に伝播せず信号の消滅という 3 種類の応答を示すことがわかった。ちなみに (a)(b) の形状では、現実空間で、時空間的パターンを生み出すので知られている、BZ 反応という系を用いてダイオード特性が見られることが既に実証されている [6]。

3.2 論理演算

次に、論理演算についてであるが、論理和、否定、論理積の論理演算を実現する論理素子があれば任意の論理関数が合成できる。本文では一般的な 3 つの論理素子を作製した。

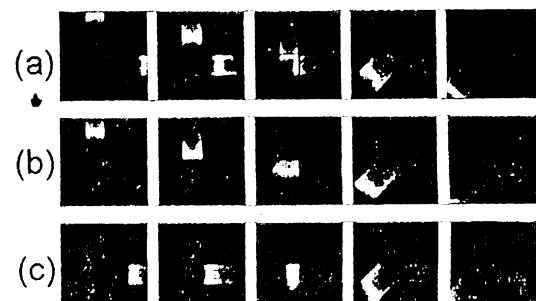


図 2: 論理和演算。右に行くに従って時間が経過する。右端と上端から入力が行なわれ、左下端に出力される。(a) は入力が二つ、(b) は入力が一つの場合を示している。どちらの場合も信号は出力側に伝わり、出力される。灰地は興奮場(反応拡散場)、黒地は拡散場を表している。

論理和では(図2)のような形状、配置に設定した。興奮波の存在の有無を真理値の1及び0で表現すると、入力が二方向からでも($1 \vee 1 \rightarrow 1$)一方からでも($1 \vee 0 \rightarrow 1$)左下方向に出力され、論理和に対応すると言える。なお、片方の入力からもう片方の入力への逆流を防ぐような条件に幅をとった。

次に否定演算についてであるが図3の様に左方向からの参照信号を必要とするものを設定した。上方からの入力がされた場合、参照信号と打ち消しあって右方向への出力はない($-1 \rightarrow 0$)。入力がない場合、参照信号がそのまま右側に伝わり出力される($0 \rightarrow 1$)。この素子でも、信号の逆流を防ぐ条件に幅をとった。

論理積(図4)では通常の論理積にさらに時間条件を課したものとなっている。先の2つの演算素子とは異なり、真理値の1には興奮波が存在し、かつタイミングが一致すること、という条件が対応する。この性質を用いれば、入力の場と出力の場の間隙を調整することによって検出する入力のタイミングの幅を持たせたり、出力先を複数作ることで特定の時間差の入力を検出したりすることができる。

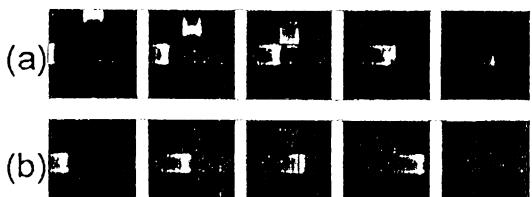


図3: 否定演算。右に行くに従って時間が経過する。左端からは参照信号が入力される。演算する入力は上端から行なわれ、右端に出力される。(a)では、入力信号は参照信号と衝突し、出力側には何も伝播しない。(b)では、入力がないため、妨害するものもなく、参照信号がそのまま伝播して出力となる。

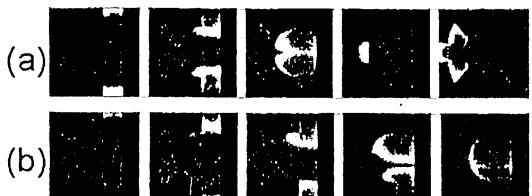


図4: 論理積演算。右に行くに従って時間が経過する。上端と下端から入力され、左端に出力される。(a)は入力のタイミングが同時に入力同士が真中で衝突した場合で、左側に出力される($1 \wedge 1 \rightarrow 1$)。(b)は入力のタイミングがずれ、下の方で衝突した場合で出力はされない($1 \wedge 0 \rightarrow 0$)。

3.3 時間演算

先の論理積回路での入力の時間差検出という機能を目的に形状を作製すると、次の様になる。この素子では出力先を3つ設置してあるが、論理積素子と同じメカニズムで検出したい時間差を持った入力のみを簡単に検出できることがわかる。これは、例えば生物は聴覚の神経に入ってきた音の時間差などの情報から音源方向を定位するが、その定位のメカニズムの解明に対して、モデル研究の立場から何らかの知見を与えられるのではないかと考えられる。

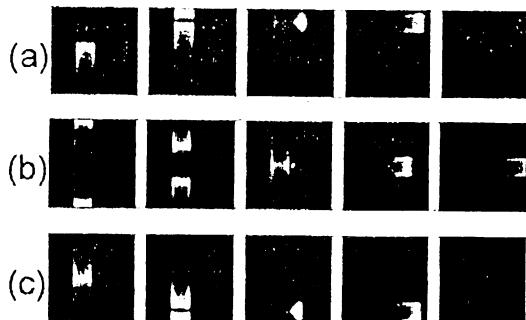


図5: 時間差検出回路。右に行くに従って時間が経過する。上端と下端から入力され、右側に出力される。(a)は入力同士が上方で、(b)は入力同士が中央で、(c)は入力同士が下方で、丁度それぞれの出力先の付近で衝突した場合、それぞれの出力先に伝播することを示している。なお、それ以外のところで衝突した場合はそこで興奮波は消滅する。

4 考察及び今後の課題

本論文において、反応拡散場の形状のみを変化させることによって、ダイオードや論理演算素子を作製することができた。さらに論理積素子などは同時に入力の同期をとる回路としても働くことがわかった。形状で演算の種類を変えられること、参照クロックなしで演算できる可能性があること、及び動的な時間特性を積極的に利用していることは従来までの研究にはない観点であり、興味深い点だと言える。今回は演算素子のみの報告であるが、時系列のデータをそのまま保存する様な短期メモリを作ることも可能であることを指摘しておきたい。

現在の神経研究の流れの一つとして、入力の同期が重要^[5]、という説が最近有力視されており、本研究と関連するものとして注目される。また、同じ形状の素子であっても活性度を調節したり、拡散係数を調節したりすることによって、信号の伝播状況が異なるのは興奮場(反応拡散場)という性質からは明らかであるが、このような性質は生物における各種伝達物質(メッセンジャーやホルモン等)の役割と対応させることができる。

今後は、さらに時間演算のアイデアを発展させること、個々の素子をつなげて、高度な情報処理を行なう回路を設計すること、そして興奮場を固体表面上に作製し、演算回路を現実空間で組立てることを目標としている。

参考文献

- [1] W.McCulloch and W.Pitts, *Bull. Math. Biophys.*, 5, 115-133 (1943).
- [2] A.Hodgkin and A.Huxley, *J. Physiol. (London)*, 117, 500-544 (1952).
- [3] R.FitzHugh, *Biophys. J.*, 1, 445-466 (1961).
- [4] K.Yoshikawa, I.Motoike and K.Kajiyama, *IEICE Trans. Electron.*, E80-C, 931-934 (1997).
- [5] E.Vaadia, I.Haaland, M.Abeles, H.Bergman, Y.Prut, H.Slovic and A.Aertsen, *Nature*, 373, 515-518 (1995).
- [6] K.Agladze, R.R.Aliev, T.Yamaguchi and K.Yoshikawa, *J. Phys. Chem.*, 100, 13895-13897 (1996).

Sensory Exploitationに基づく好みの進化

九大・理・生物 加茂将史

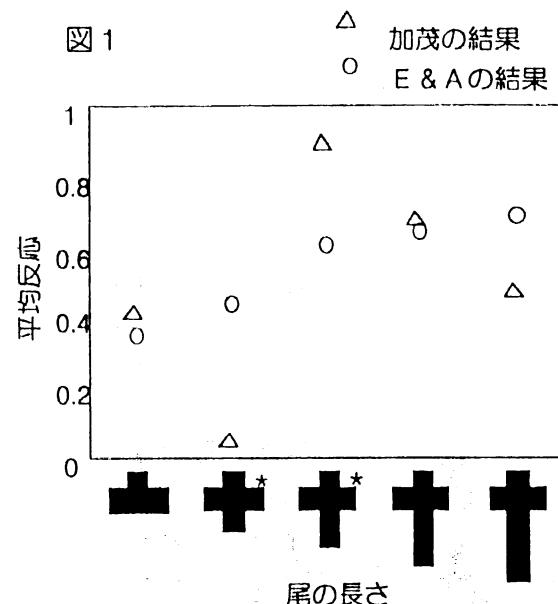
クジャクの羽など、一見したところ適応度を下げるような形質の進化は性淘汰の範疇において議論されている。中でも Sensory Exploitationと呼ばれる考え方では、雌が持っている感覚上の偏り（例えば長い尾を好み短い尾に対して嫌悪感を示すような偏り）にうまく合致した雄の形質が進化するとしている。Enquist&Arak(1993)は雌鳥の視覚系を模したニューラルネットワークに、長い尾を持つ雄鳥（同種）を交尾相手として選択させ、短い尾を持つ雄鳥（異種）を交尾相手として拒否させると、より長い尾を持つ雄鳥をより高い確率で交尾相手として選択するという結果を得ている。本研究では、Enquist&Arak(1993)と同じニューラルネットワークモデルを用い、感覚に偏りが生じるかを比較、検討した。また視覚系ニューラルネットワークを聴覚系に応用し、協和音への選好性はどのようにして生じるかを検討した。

1. 視覚系ネットワーク

視覚系ニューラルネットワークは3層からなり、雌鳥の視覚系を模している。各層間のニューロンは互いにある重みを持った結線によって結びつけられている。重みが正であると次の細胞を興奮させる働きが、負であると抑制する働きがある。出力細胞からの反応が得られた場合この雌鳥はこの雄鳥を交尾相手として選択したと考える。同種の雄鳥（長い尾）が提示されたときには、出力細胞を発火させるように、異種の雄鳥（短い尾）が提示されたときは発火しないように重みを適切に変えることによっ

てネットワークに弁別能力を与えることができる。この適切な重みの探索を学習と呼ぶ。学習には遺伝的アルゴリズムを用いた。

結果は、Enquist&Arak(1993)とは異なり、同種の雄鳥よりも高い反応を引き出す図形は見られなかった。結果を図1に示す。

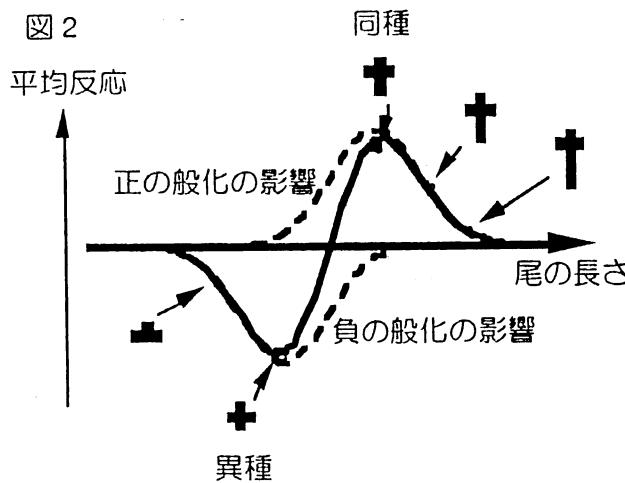


*の付いている图形が学習に用いられた图形。短い尾を持つ图形が異種の雄鳥、長い尾を持つ图形が同種の雄鳥を表している。その他の图形は学習時には用いていない。全ての图形は可能な限り移動、回転したものをネットワークに与え、平均反応を求めている。

この結果はさまざまな修正に対して不变であり、Enquist&Arak(1993)の結果の一般性に疑いのあることを示した。

本研究の結果で、ネットワークは同種の雄鳥に最も高く、異種の雄鳥に最も低く反応していた。また尾の長さが同種の鳥よりも少しだけ長いものに対しても高い反応をしていることがわかった。この結果はネットワークの認識系も般化性を示すことを表している。般化とは条件刺激（この場合、

学習に用いられた図形) によく似た刺激には条件刺激への反応と同じ様な反応をするという神経系が持つ一般的な性質である。本研究では長い尾を持つ雄鳥に対して反応するように、短い尾を持つ雄鳥には反応しないように学習を行った。ゆえに、同種の雄鳥からは反応を高めるような(正の)般化の影響が、異種の雄鳥からは反応を低くするような(負の)般化の影響が考えられる。この、正の般化、負の般化の影響の組み合わせによって、新たな図形への反応は図2の様になると考えられる。



破線で表された曲線が正負それぞれの般化の影響を表している。学習に用いられた図形と形が異なって行くと反応が下がる(もしくは上がる)。実線で表された曲線がその組み合わせによって生じる般化の影響を表している。

2. 聴覚系ネットワークへの応用

視覚系ネットワークの研究においてネットワークも般化性を示すことが確認できたのでこの研究を聴覚系に応用した。

2音以上の音の組み合わせは和音と呼ばれる。ヒトでは和音を、好ましい和音(協和音)と、好ましくない和音(不協和音)に区別している。協和音への選好性は般化によって与えられるのではないかという仮説の下で研究を進めた。

ある音をならしたとする(例えば声を出す)。その音の周波数の整数倍の周波数も必ず同時になり、それらは倍音と呼ばれている。例えば、周波数220Hzの音と330Hzの音が同時に与えられるとする。それらの音から派生する倍音は、

220Hz 440Hz 660Hz 880Hz etc..
330Hz 660Hz 990Hz etc...

となる。また一般に倍音は高周波になるほどなりにくくなる。上の二つの音は低周波の倍音に同じ音を含む。低周波の倍音に同じ音が含まれると、般化の影響を受けて「よく似た音」として認識され、協和音として分類されるという仮説を立て、ニューラルネットワークに和音を聞かせてみた。聴覚系ネットワークは、入力層に37個の細胞をもち、各細胞はそれぞれ特定の周波数に機械的同調性を持つ。これは、内耳、蝸牛内にある基底膜及び、有毛細胞をモデル化したものである。

結果は予想に反して、協和音に対して選好性は現れなかった。

どのような条件下で、協和音に対して選好性を示すのか現在模索中である。

嗅皮質内の記憶形成における嗅内野-海馬システムのリバーベレーションの効果

堀江 齊

電子物性工学専攻

電気通信大学

e-mail: horie@nerve.pc.uec.ac.jp

Abstract

In order to clarify the neural mechanism of odor memorization in olfactory cortex, we made a neural network model of the olfactory cortex (OC), the entorhinal cortex (EC), and the hippocampus (HI). The neural activity pattern induced by odor stimulation reverberates in the entorhinal-hippocampal system (EC+HI). Even if the input to OC is stopped, the neural activity is successively induced in OC by the continual feedback input from EC. This continual activity in OC may generate synaptic changes enough to memorize the activity pattern in OC.

1 Introduction

臭い記憶は、嗅皮質内のシナプスがLTPの効果により選択的に変化することにより形成される。形成された記憶はかなり長い間保存することができる [Lynch and Granger]。

また、臭い記憶は、LTPの実験で用いられるテタヌス刺激のような刺激が与えられなくとも、少ない試行で形成される。

そこで、我々は、嗅内野-海馬システム内のリバーベレーションによる刺激が、テタヌス刺激と同様の効果を持ち、繰り返し入力を必要とする長期記憶の形成を担っていると仮説を立てた。つまり、LOTより入力されたニューロンの興奮パターンは、嗅皮質ではやがて消失するが、嗅皮質から嗅内野-海馬システムへ送られた後は、閉回路をなす嗅内野-海馬システム内でリバーベレーションとしてある程度の期間伝播し、嗅皮質への繰り返し刺激となる。この刺激が、嗅皮質のシナプスを徐々に変化させ、記憶を形成する要因となると考えた。嗅内野システム内の閉回路と嗅内野-海馬システムにおける経路を、興奮が伝播することは実験により発見されており、我々の仮説は実験を基に立てたものである [Iijima et al., 1996]。

我々はこの仮説の信憑性を確かめるため、嗅皮質、嗅内野-海馬システムの簡略化したモデルを構築し、コンピューターシミュレーションにより、嗅皮質における長期記憶の形成を試みた [Horie et al., 1997]。

2 A Model of the System

我々の構築した嗅皮質(OC)、嗅内野-海馬(EC)モデルを図1に示す。嗅内野は3層、海馬は5層から成ると言われているが、簡略化して構築した。また、境界の存在による興奮伝播の不連続性をなくすため、周期的境界条件とし

て、嗅皮質を筒型、嗅内野-海馬をドーナツ型とした(ただし、図は展開した状態で示す)。

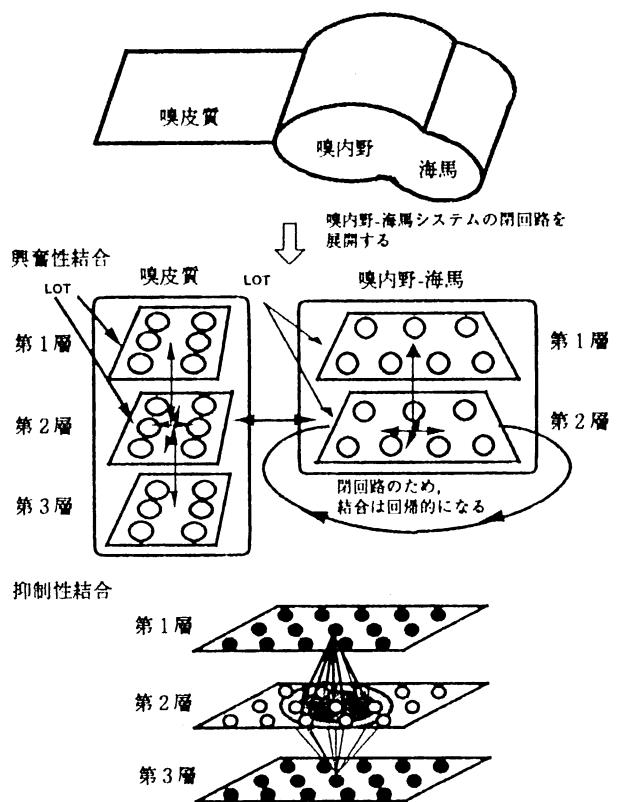


図1: 嗅皮質、嗅内野-海馬モデル：上段は概観。中段の矢印は興奮性結合を、下段は抑制性結合を表す。

OCはOC(1), OC(2), OC(3)の3層から構成される。OC(2)はピラミダルセルからなるメイン層であり、層内で興奮性相互結合している。OC(1)とOC(3)は介在ニューロンからなり、OC(2)と抑制性結合を成している。また、ECはEC(1), EC(2)の2層から成る。EC(1)ニューロンはEC(2)ニューロンと抑制性結合しており、EC(2)内でニューロンは興奮性相互結合している。LOTからの入力は、OC(1), OC(2), EC(1), EC(2)へ与えられる。

モデル内のニューロンは、Hodgkin-Huxley方程式をベースとした以下の式に従って振る舞う [Destexhe, 1997]。

$$\begin{aligned} C_m \dot{V} &= -\bar{g}_{Na} m^3 h (V - E_{Na}) - \bar{g}_{Kd} n^4 (V - E_K) \\ &\quad - g_{leak} (V - E_{leak}) + I_{LOT} \\ \dot{m} &= \alpha_m (V) (1 - m) - \beta_m (V) m \\ \dot{h} &= \alpha_h (V) (1 - h) - \beta_h (V) h \end{aligned}$$

$$\dot{n} = \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n$$

また、 m 層 j ニューロンと l 層 i ニューロンとの結合強度 $w_{m,j,l,i}$ 、伝搬遅延 $t_{m,j,l,i}$ は以下の式に従う。

$$w_{m,j,l,i} = p_{m,j,l,i} \cdot c_{m,l} \cdot \frac{\exp\left(-\frac{d_{m,j,l,i}}{\lambda_{m,j,l,i}}\right) + a_s}{1 + a_s}$$

$$t_{m,j,l,i} = t_{m,j,l,i,s} + t_{syn}, \quad t_{m,j,l,i,s} = \frac{d_{m,j,l,i}}{\nu_s}$$

ここで、 $d_{m,j,l,i}$ は j と i の間の距離を、 $p_{m,j,l,i}$ は $j - i$ 間の結合の存在確率を、 $c_{m,l}$ は m 層ニューロンから l ニューロンへの結合の最大値を、それぞれ表す。これらの式から結合強度、伝搬遅延ともに距離に依存することがわかる。

3 Results

長期記憶を保持しているとされる嗅皮質ネットワークのニューロン数を 100 個 (10^*10) とし、記憶形成のシミュレーションを行う。今回は入力パターンを 2 つ用意し(図 2)、各々に応じた記憶の形成を試みた。学習則は Hebb 則

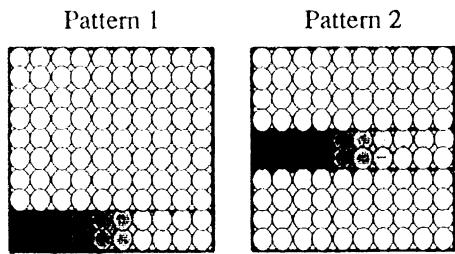


図 2: 2つの入力パターン：いずれのパターンも横2列分の嗅皮質ニューロンに対してのみ LOT より入力がある。

に従い、これを嗅皮質の全てのシナプス結合に対し適用する。ただし、適応させるタイミング及び領域は、アドレナリンなどのシナプス変化を促進させる化学物質の効果を考慮し、パターンに応じて制限した。また、リバーベレーションによる入力に対してのみ学習を行う。

学習前後の全シナプス結合の強度を図 3 に示す。縦・横軸に沿って書かれた数字は、ニューロンに割り当てたナンバーを指す。また、黒から白になるにつれ、結合は強くなる。

次に、学習後の嗅皮質ネットワークへ、Pattern 1 に類似したパターン Pattern 1' と、Pattern 2 に類似したパターン Pattern 2' を入力する。Pattern 1' を入力した結果を図 4 に示す。ここで、縦軸は膜電位を表す。

24 msec から 32 msec の間、Pattern 1 のアトラクターが想起されていることがわかり、Pattern 1' は Pattern 1 へ引き込まれている。この結果は、我々の仮説が正しいことを立証しており、これにより記憶形成のメカニズムについて一つの考え方を提示できたと考える。

参考文献

- A.Destexhe, CONDUCTANCE-BASED INTEGRATE AND FIRE MODELS, Neural Computation 9, 503-514, 1997.

- H.Horie, T.Oyamada, Y.Kashimori and T.Kambara The Effect of the Activity Reverberation in the Entorhinal-Hippocampal System on the Odor Memorization in the Olfactory Cortex, International Conference on NeuroInformation Processing, 32-35, 1997.

- T.Iijima, M.P.Wiffer, M.Ichikawa, T.Tominaga, R.Kajiwara and G.Matsumoto, Entorhinal-hippocampal interactions revealed by real-time imaging, Science 272, 1176-1179, 1996.

- G.Lynch and R.Granger, Serial steps in memory processing: Possible clues from studies of plasticity in the olfactory-hippocampal circuit. In Olfaction, J.L.Davis and H.Eichenbaum(eds), The MIT press, 141-165, 1991.

- T.Oyamada, Y.Kashimori and T.Kambara, Hierarchical classification of odor quality based on dynamical property of neural network of Olfactory Cortex, Proc. of the IEEE International Conference on Neural Networks, IEEE Serv. Center, 1, 686-690, 1997.

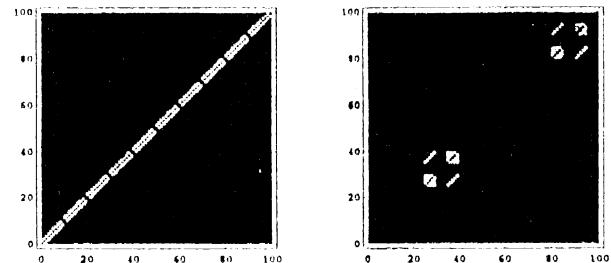


図 3: 学習前後の全シナプス結合強度：左図は学習前、右図は学習後の結合強度を規格化して表している。

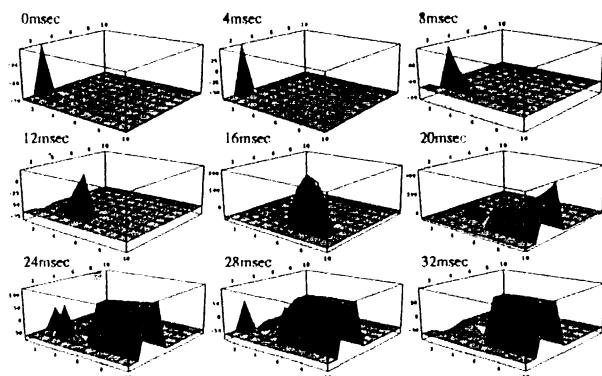


図 4: Pattern 1' を入力した時の嗅皮質ネットワークの応答の時間的変化

メンフクロウの音源定位行動に利用される 2 次元定位マップ形成メカニズム

井上 聰

電気通信大学大学院 情報システム学研究科 情報ネットワーク学専攻

e-mail inoue@nerve.pc.uec.ac.jp

1.はじめに

聴覚系感覚システムの基本能力である音源定位メカニズムについて考察する。音源定位はその検出する領域や、その方法は違いこそそれほどんど全ての生物で行われている。特に我々は、その音源定位において際立って高い検出精度を持つメンフクロウに注目し、生理学的にも現象的にも妥当な聴覚系感覚システムのモデルを構築し、そのメカニズムを解明するのが研究の目的である。メンフクロウは音源定位を音源位置の水平・垂直成分に分けてそれぞれ独立した領域で検出を行う。水平方向は音の両耳到着位相差で、垂直方向は音の両耳到着強度差で検出する。それら個別に処理された情報は上位核で統合され、2 次元音源定位マップを形成する。本論文においてはメンフクロウの両耳到着位相差検出のメカニズムについて考察している。

2.従来のモデルでは何が問題か？

メンフクロウの脳内で位相差検出が行われる最初の領域を層状核といい、これまで考えられた層状核のモデルとして Jeffress のモデル[1]があるが、このモデルは主に 2 つの理由でメンフクロウの位相差検出領域のモデルとして採用できない。

- ①メンフクロウは位相差検出において $10 \mu\text{s}$ オーダーの精度を実現し、これは神経細胞の活動サイクルの $1/100$ 程度であり、これが Jeffress のモデルでは実現できない。
- ②Jeffress モデル内の一致検出細胞は左右の耳からの音刺激の同時到着が発火の条件となるが、生理学実験において層状核を構成する神経細胞が片側の音刺激に誘起されて頻繁に発火している[2]。

などがあげられる。これらの問題を解決するために、我々は位相差検出領域を構成する単一ユニットの構造の見直し、ならびに検出領域のネットワーク構造の見直しを行うことによりこれらの問題解決を目指す。

3.一致検出ユニットのモデルとその性質

3.1 一致検出ユニットのモデル

図 1 は我々が提案する一致検出ユニットを示している。このユニットはメインニューロンと興奮性・抑制性のシナプス結合をする介在ニューロンペアからなる。1 つのユニットは左右から複数の遅延神経線維を介して入力を受ける。

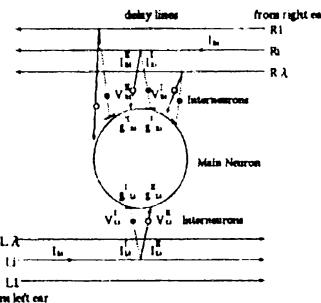


図 1:一致検出ユニットのモデル

3.2 片側・両側入力に誘起される一致検出ユニットのアクティビティ

この一致検出ユニットに両側・片側入力を与えてそのレスポンスを計算した。図 2 の実線は両側入力に、点線は片側入力に誘起されたユニット内メインニューロンの膜電位を示している。このモデルにより、先程問題にされていた片側入力による、細胞の発火の再現が可能になり、その片側・両側発火頻度の比も実験事実[2]と近い結果が得られている。しかしこの点線で示されている、片側入力による、細胞の発火は両耳への音刺激の位相差というものを含んでいないので、無駄な発火といえる。この発火は、上位核で除去する必要がある。

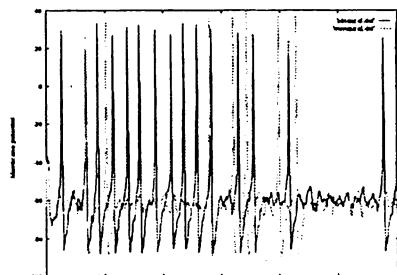


図 2:両耳への音刺激と片耳への音刺激に誘起される一致検出ユニットの膜電位

3.3 単一の一一致検出ユニットの検出精度

では、このユニットは単一で位相差検出においてどの程度の解像度を持つのかを計算してみる。図 1 のユニットに左右から様々な時間差で入力を与える。その場合の規格化した発火頻度を図 3 に示す。これによると $100 \mu\text{s}$ の時間差を与えた場合、発火頻度は最大発火頻度の 50% までに減少しているが、この結果からいえることは单一ユニットレベルでは、実験で報告されているような際立って高い検出精度は実現できていないといえよう。

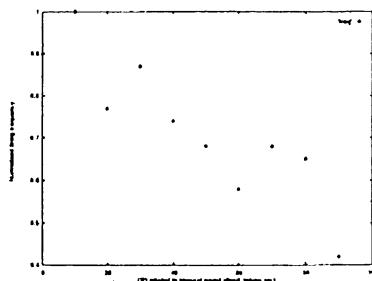


図 3:一致検出ユニットの検出精度。X 座標の値は両耳への音刺激内に含まれる時間差、Y 座標の値は規格化された発火頻度。

4.層状核と統合層のモデルとその性質

4.1 層状核と統合層のモデル

3 節で述べた一致検出ユニットを 1 次元的に配置して位相差検出層を構築する。更に複数の位相差検出層(Phase Difference Detection Layer: PDD Layer)を並列に配置し、位相差検出における情報処理経路の上位にあたる統合層を導入する。統合層の i 番目のニューロンは全ての PDD 層の i 番目のユニットから入力を受ける。(図 4)

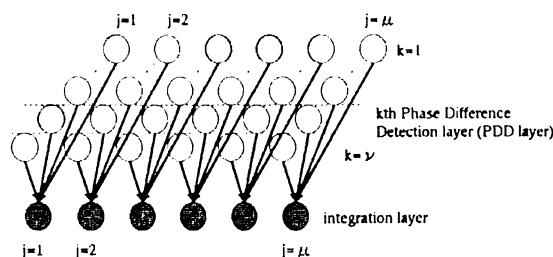


図 4:位相差検出層と統合層のモデル。 \circ 1つが一致検出ユニットに相当し、 \bullet が統合層を構成するニューロンである

4.2 統合層における位相差検出精度

図 4 のように実際に構築した層状核と統合層のモデルに入力を与えて、統合層を構成するニューロンのレスポンスを計算した。その結果を図 5 に示す。図は時間差 0 の両側入力を、与えた場合の統合層内ニューロンの発火頻度を示している。ネットワークに両側入力を与えた場合、その検出精度は $30\sim40 \mu s$ 程度に向上しているのがわかる。また一方で、片側入力をネットワークに与えた場合は統合層のニューロンが全く発火しないという、結果が得られた。これから片側入力に誘起された一致検出ユニットの無駄な発火が統合層で抑止されたといえる。

ここで検出精度が $30 \mu s$ 程度という高い検出精度を得られた理由は、PDD 層のニューロンの発火の同期性にある。それを示すのが図 6 である。図 6 は図 5 において最も高い発火頻度を持った中央のニューロンに入力を与える全てのニューロン、つまりは全 PDD 層の中央のニューロンの発火時間相関を計算したものである。これによると $t=0$ 付近で強い相関を持っている。つまり発火が同期しているといえる。一方で、発火頻度が低い領域で同様の計算を行うと、相関のピークが $t=0$ からずれたとこ

ろに現れた。すなわち発火が同期していないことになる。この結果より、高い検出精度は PDD 層の発火の同期性にあったと我々は結論した。

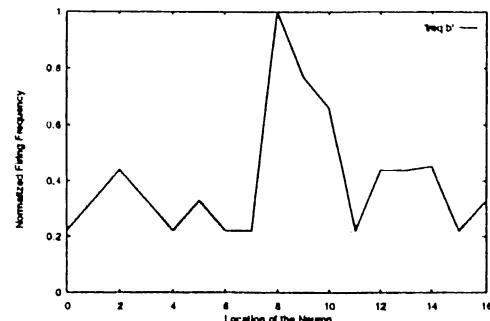


図 5:位相差検出層に入力を与えた場合の統合層の発火頻度。X 座標の値は統合層のニューロンの位置を示し、Y 座標の値は規格化された発火頻度を示す。時間差 0 の両側入力を与えた場合

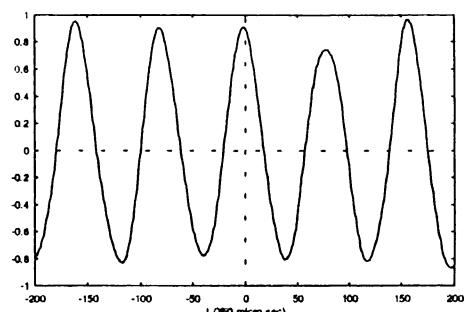


図 6:PDD 第 1 層と 2 層の中央のニューロンの発火時間相関。 $T=0$ 付近で相関のピークを持つ。他の層での組み合わせにおいても、同様の結果が得られた。

参考文献

- [1] L.A.Jeffress, "A PLACE THEORY OF SOUND LOCALIZATION" J.Comp.Physiol.Psychol., Vol.41 pp.35-41
- [2] C.E.Carr and M.Konishi "Circuit for Detection of Interaural Time Differences in the Brain Stem of the Barn Owl", The Journal of Neuroscience, October 1990 10(10):3227-3246
- [3] S.Inoue, et al, "A Neural Network Model of Nucleus Laminaris Accomplishing Hyperacuity in Sound Location in the Barn Owl "Progress in Connectionist-Based Information Systems, Addendum Session Proceedings of the 1997 International Conference on Neural Information Processing and Intelligent Information Systems, eds, R.Kozma et al, 57-61, 1997

脳内のワーキングメモリーの機能を持つ ニューラルネットワークモデル

桐山 典之

電気通信大学大学院 電気通信学研究科 電子物性工学専攻

e-mail: kiryama@nerve.pc.uec.ac.jp

Abstract

我々は、ワーキングメモリーにおける Feature Binding Problemについて研究を進めてきた。ニューロンの Coincidence Detectorとしての機能と我々の主張する Dynamical Map 理論を考慮したモデルにより、下位層におけるコヒーレントな複数のセルアセンブリ間の活動により、上位層であるワーキングメモリーに、一時的にそれらに対応するニューロン群の動的結合が形成されることが示された。この機能の実現により、Feature Binding 機能を持つモデルの一つのあり方を提示することができた。

1 Introduction

本研究を進めるにあたり、我々の主張する Dynamical Map [1, 2] (Dynamical Map とは分散表現における空間的なマッピングに加え、時間軸をマップの一軸にもつ時空間マップである。) をモデルのベースとし、Vaadia、桜井らの実験による、ニューロンの相関活動によるセルアセンブリの存在、また彼らの実験から、"ニューロンは Coincidence Detector である" という藤井らの仮説等を考慮した、二つの下位層と Coincidence Detector の機能をもつワーキングメモリ層を相互結合したモデルを考案した。

このモデルによってどのようにして Feature Binding を実現するかを説明する。図 1 のように、外界からの入力待ち状態では、各下位層 Feature detection Layer (A), (B) (以後 A, B Layer と呼ぶ)において、ある特徴を示すセルアセンブリ群 $\{\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3\}$ 、 $\{\beta_1, \beta_2, \beta_3\}$ が Dynamical Map の要素として存在し、それぞれの間を遍歴している状態にある。ここで具体的に話を進めるため A Layer には色の特徴情報をもつセルアセンブリ (α_1 は赤、 α_2 は青、 α_3 は緑を表すとする) が存在し、B Layer には形の特徴情報をもつセルアセンブリ (β_1 は丸、 β_2 は四角、 β_3 は三角を表すとする) が存在するとする。外界からの入力があると、例えば "赤い丸と青い四角" という情報が入ってくると、 α_1 (赤) と β_1 (丸)、 α_2 (青) と β_2 (四角) の発火の同期性が他の組み合わせよりも高まる。このような発火活動により下位層と相互結合した Working Memory Layer に流れ込んでくる入力を、W ニューロンの Coincidence Detector の機能により 2 つの情報 "赤い丸 $\{\alpha_1, \beta_1\}$ "、"青い四角 $\{\alpha_2, \beta_2\}$ " の情報に選り分け、

相互結合された W ニューロン層において Hebb 学習することにより独立したセルアセンブリを形成する。このようにして形成された各セルアセンブリは、振動性の外部入力によりアセンブリ間の遍歴状態に移る。このようにして Dynamical Map が Working Memory Layer に短期的に形成される。しかしこの Dynamical Map は、次の外界の状態に対応すべく短い時間で消滅してしまう。この Dynamical Map の短期的保持を実現しているのは、この層の速いシナプス結合の変化によるものであり、このような速いシナプス結合の変化は様々な実験から確かめられている。

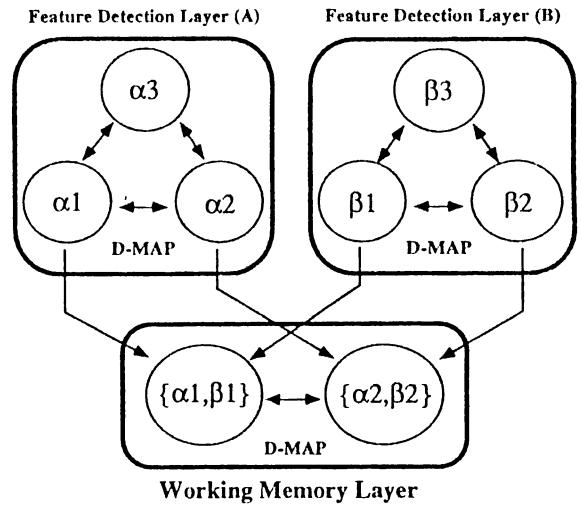


図 1: Feature Binding を実現するための我々の構想

2 A Model of System

このモデルの詳細を説明する [2]。図 2 のように、A Layer 及び、B Layer から Working Memory Layer の W ニューロンへの結合は、興奮性のシナプス結合で相互結合されており、Working Memory Layer 内の W ニューロンは、お互いに興奮性の相互結合をもっている。また W ニューロンから G ニューロンへの結合は、 i 番目の W ニューロ

ンと i 番目の G ニューロンへの興奮性のシナプス結合のみであり、G ニューロンから W ニューロンへの結合は、 i 番目の G ニューロンと i を除く全ての j に対する W ニューロンへの抑制性のシナプス結合となっている。また下位層から Working Memory Layer への結合は、W ニューロンの Coincidence Detector の機能による一致検出による学習法により更新され、Working Memory Layer 内の結合は Hebb 則により更新される。

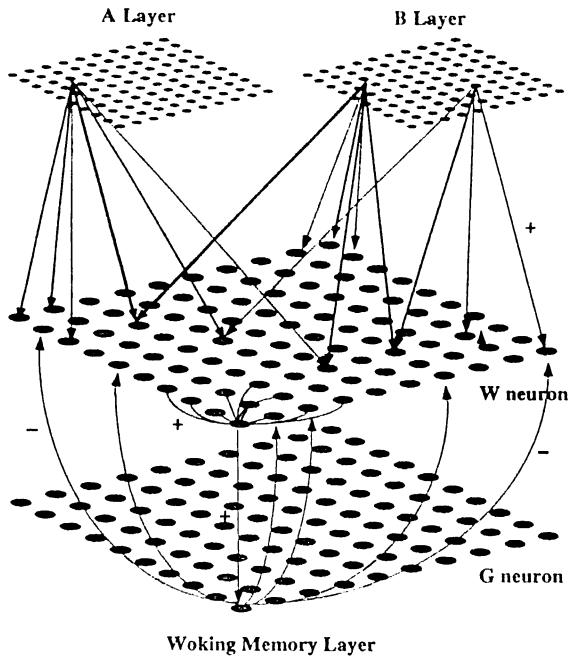


図 2: A Model of Feature Binding System

3 Result

$\{\alpha_1, \beta_1\}$ 、 $\{\alpha_2, \beta_2\}$ に対応する下位層からの入力の同期性により、Working Memory Layer 上で学習されることによって形成された W ニューロンが構成するセルアセンブリを図 3 に示す。このときシミュレーションでの学習時における各下位層での $\{\alpha_1, \beta_1\}$ 、 $\{\alpha_2, \beta_2\}$ の組み合わせによる発火活動は、それぞれ全体の組み合わせ ($3 \times 3 = 9$) の 35% であるとした。

このような結果によって、下位層におけるコヒーレントなセルアセンブリ間の活動により、上位層であるワーキングメモリーに、一時的にそれらに対応する上位セルアセンブリが独立に形成されることが示された。しかし、独立なセルアセンブリが形成されたものの Dynamical Map 形成には至っていないことや、下位層でのコヒーレントな発火

活動を実現するためのメカニズムの解明など問題は山積みしている。しかしこのモデルによって、Feature Binding Problem の一つの解決法を提案できたと我々は考えている。

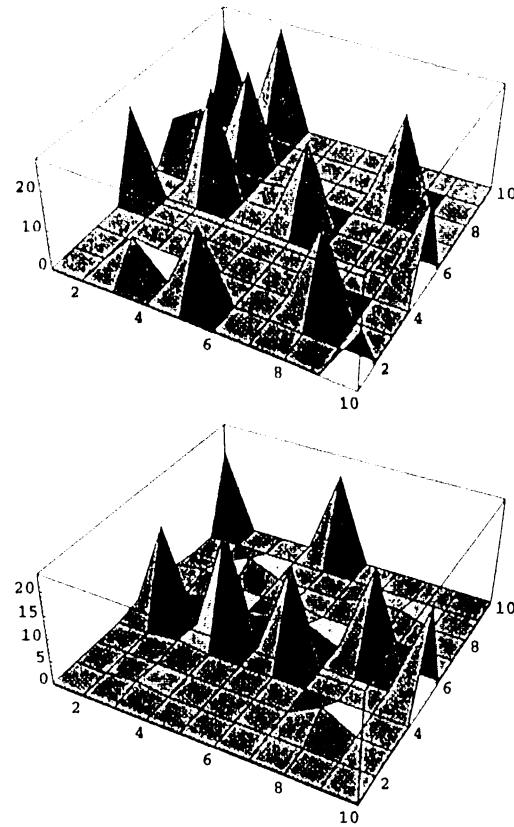


図 3: $\{\alpha_1, \beta_1\}$ (上)、 $\{\alpha_2, \beta_2\}$ (下) に対応する上位セルアセンブリ $x - y$ 軸は 10×10 の W ニューロン層を表す。学習終了後しばらくの間、下位層から $\{\alpha_1, \beta_1\}$ に対応する入力を入れた後、その入力を切断し、 $\{\alpha_1, \beta_1\}$ に対応するアトラクターが形成されているかどうか調べた。z 軸は入力切断時からの一定時間内の W ニューロンの発火数を合計したものである (上)。 $\{\alpha_2, \beta_2\}$ に対しても同様である (下)。

Reference

1. O.Hoshino, N.Usuba, Y.Kashimori, and T.Kambara (1997). Role of itinerancy among attractors as dynamical map in distributed coding scheme. Neural Networks 10. 1375-1390.
2. N.kiriyama, O.Hoshino, Y.Kashimori, and T.Kambara (1997). A neural network model of working memory system processing temporal correlation between stimuli, pro.of Int.conf.on Neural Information prcessing (Dunedin, New Zealand) PP.49-52.

免疫寛容・免疫記憶の発現の機構を探る免疫系モデル

電気通信大学 電気通信学研究科

電子物性工学専攻 神原研究室

越智 由浩

E-mail: ochi@nerve.pc.uec.ac.jp

1 はじめに

免疫系は外来の有害抗原や体内で発生した有害な細胞を攻撃する一方で、自己に属する無害な細胞や組織を強く攻撃することはない（自己に対する免疫寛容）。つまり、免疫系は抗原を“攻撃する”，“しない”を判断している。また、ある抗原に対して一度免疫反応を起こした免疫系は、同じ抗原の二度目の侵入に対し、一度目の時よりも効果的に、強力に反応する。これは免疫系が反応を起こした抗原を“記憶”する働きを持つからである。

この寛容と記憶は、免疫系の持つ働きの中でも特に重要で、これまでに多くの研究がなされ、いくつかの有力な説が提案してきた。しかし現時点において寛容と記憶を統一的に記述するモデルはほとんどない。

最近の研究によって、免疫細胞の振る舞いが、抗原との接触の頻度によって異なることがわかつてきた。そこで我々は、接触の頻度を定量的に表す chronicity という変数を導入し、免疫細胞がこの chronicity によって三つの状態を持つと考え、少量の抗原と共にし、一定の chronicity を保つ状態を“記憶状態”，自己抗原のように慢性的に存在する抗原と頻繁に接触することで、高い chronicity を繰り返し持つ状態を“寛容状態”と定義した。本研究では、この chronicity という概念に基づいて、寛容と記憶を統一的に捉えた免疫系モデルを構築し、コンピュータ上でシミュレーションを行うことで、寛容と記憶のメカニズムを探った。

2 モデル

我々のモデルでは、実際の免疫反応が起こるリンパ節を 100×100 の格子で表し、実際の免疫細胞群の働きを仮想的に合せ持った“Im (immune cell)”と、抗原“Ag (antigen)”，そして免疫反応を活性化させるサイトカイン“PC (positive cytokine)”，免疫反応を抑制するサイトカイン“NC (negative cytokine)”の四種類のキャラクターを相互作用させるセルオートマトンを用いた。

免疫細胞の働きを持つ Im は、Ag との接触の頻度を表す chronicity を変数として持ち、図 1 に示すように、二つ

の閾値 (θ_L, θ_H) によって分けられた三つの状態によって、異なった振る舞いをする。

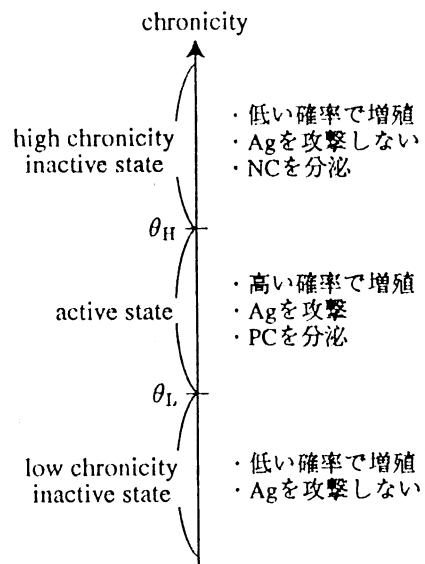


図 1: 二つの閾値 θ_L, θ_H によって区切られた chronicity の三つの状態によって、Im は異なった振る舞いをする。

θ_L, θ_H は、Im がそれぞれ PC, NC を吸収すると下がる。このことにより、Ag とある程度の頻度で接触して active 状態になった Im が PC を放出することで、周りの Im は active 状態になりやすくなる。一方、自己抗原などの慢性的な抗原と高い頻度で接触し、high chronicity inactive 状態になった Im が NC を放出することで、周りの Im も high chronicity inactive 状態になりやすくなる。

このように我々のモデルでは、免疫細胞 Im が特異的な抗原 Ag と直接的に、そして空間的に広がりを持つ「場」としての非特異的な二種類のサイトカインと相互作用を繰り返すことで、系の状態が時間的に変化する。

3 シミュレーションの結果

我々はこの免疫系モデルを用い、外来の有害抗原のように存在が急性的な抗原と、無害な自己抗原のように慢性的に存在する抗原に対する免疫反応のシミュレーションを行った。

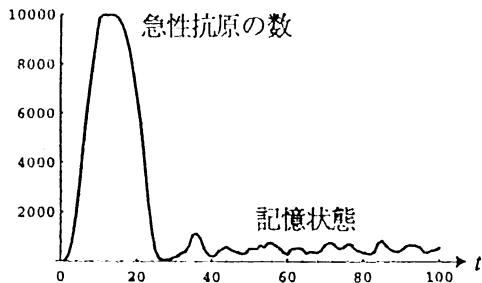


図 2: 急性的な抗原の総数の変化。

図 2に示すグラフは、外来抗原のように急性的に存在する抗原の総数が、免疫反応によってどのように変化するかを示したものである。増殖する有害抗原が、免疫細胞によってある程度除去された後、 t が 30 を越える辺りから、抗原の数が低い値で維持されている。これは抗原の増殖と、免疫細胞による攻撃が釣り合うことによって生まれる状態である。我々はこの少量の抗原との共存状態を“記憶状態”と定義する。記憶状態においては、共存する抗原に特異的な免疫細胞が記憶状態以前よりも多く存在するので、同種の抗原の二度目の侵入に対し、免疫系が敏速・効果的に反応することができる。

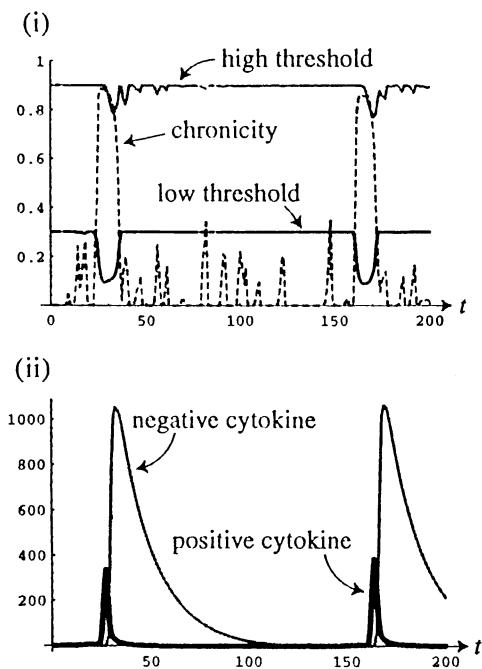


図 3: (i) 慢性的に存在する抗原に特異的な免疫細胞の chronicity と二つの閾値の平均値の時間的推移。(ii) PC と NC の総量の時間的推移。

一方、体内的自己抗原のように常に供給され、免疫細胞によって攻撃を受けても数が減らない慢性的な抗原に対する免疫反応の場合、図 3 のグラフ (i) からわかるように、特異的な免疫細胞は非常に頻繁に抗原と接触を起こすため、chronicity が急激に上昇し、high threshold を越える。そし

て high chronicity inactive 状態に陥り、negative cytokine を分泌することで、周辺の免疫細胞を inactive 状態に巻き込む。グラフ (ii) からわかるように、サイトカインは減衰するので、 t が 150 を越えた辺りで再び positive な免疫反応が起きている。しかしその直後に chronicity が急激に上昇し、再び分泌された NC により免疫反応は抑制される。このように、殆どの時間においては慢性的な抗原に対する寛容が維持されるが、間欠的に positive な反応を起こす余地が残されている。これは、自己抗原に対する免疫反応を完全に抑えてしまうことで、空間的に近い場所に存在する有害抗原が、拡散した NC に守られる形で全く攻撃されなくなるということを防ぐためである。

実際の体内では、(慢性的) 自己抗原と (急性的) 外来抗原が混在しているが、それらの抗原を混在させた状態でのシミュレーションを我々の免疫系モデルで行った結果、それぞれの抗原に特異的な免疫細胞が、それぞれに対応した免疫反応を起こし、我々の免疫系モデルが chronicity という量によって、攻撃すべき外来抗原と、攻撃すべきでない自己抗原を正しく判別できることがわかった。

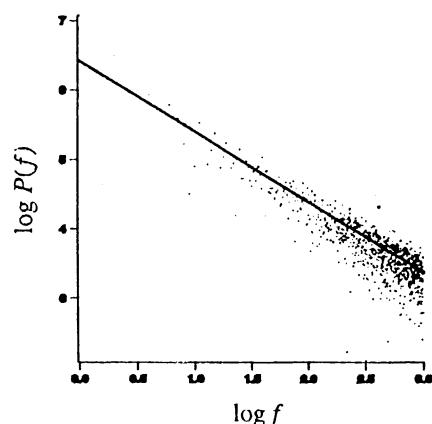


図 4: 記憶状態における抗原の数のパワースペクトル。

急性抗原に対して、我々の免疫系モデルが記憶状態を保つことは先程述べたが、記憶状態における抗原の数のゆらぎの性質を調べるために、抗原の数のパワースペクトルを取り、低周波から 1000 個のデータを log-log プロットしたものを図 4 に示す。重ねて示された直線は、最小二乗法によって求められた線形適合であり、方程式は $y = -1.01x + 6.30$ である。直線の傾きがほぼ -1 であることから、記憶状態における抗原数が $1/f$ ゆらぎを持つことがわかる。つまり、この免疫系モデルの記憶状態は、十分安定でありながらも、状態の変化に対応できるフレキシビリティを持ちあわせていることがわかる。

電気魚のエレクトロロケーションのマップを自己組織的に形成する ニューラルネットワークモデル

大和田 博道
電気通信大学
情報システム学研究科
owada@nerve.pc.uec.ac.jp

1 はじめに

生物はいかにして外界を認識するのかという疑問は古くから議論され、これまでにもいくつかの研究がなされてきた。しかしまだなお明確な答えは得られていない。

生物の認識に対する研究はあらゆる側面からなるべきであるが、その中で比較的生理学的知見が多く、ヒトのそれよりもはるかに単純である弱電気魚のエレクトロロケーション [5] に着目し、それをモデルシステムとして生物の外界認識について研究する。

我々はこの系を研究することで、受容器から上位神経核に至るまでの情報がどのように統合され、モーターニューロンを介在した行動によって、どのようにフィードバックされ、認識に至るかの理解を目指している。今回はその第一段階として、体表面全体に分布している電気受容細胞からの外界の電圧分布情報を統合することにより、電圧の歪みと移動している物体の移動方向と結びつける脳内のマップを形成するプロセスまでを調べた。

また、受容細胞の応答を統合する神経細胞のバースト的な応答は、物体の移動方向に対する局所的な受容細胞の情報に対して、時間相関を形成するのに重要であることを示す。

2 構築したシステム

弱電気魚における実験データ [4] をもとに、弱電気魚自らがつくり出す電場と、その電場変化から物体の移動方向を区別するマップ形成までの課程をシミュレーションした(図 1)[1][2][3]。

3 ELL のモデル

ELL は複数のリセプターから情報を受け取り、それを統合して、振幅変調の特徴を抽出する。今回は ELL に存在する basilar pyramidal cell(bp) だけを用いてネット

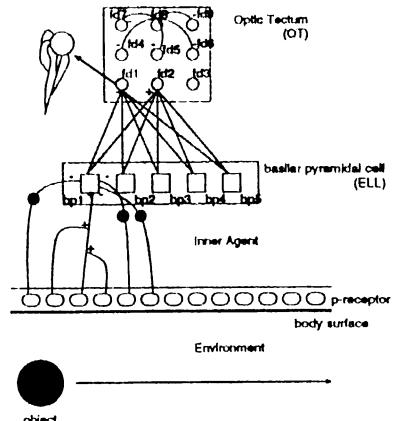


図 1: それぞれの bp は特定の受容野から入力を受け、それぞれの振幅変調の登りをバーストによってコードする。特徴抽出層ではそれぞれの bp から異なる時間遅延をもったシナプス結合を複数持つ。

ワークを構築した。

対表面上の各受容器に入力される刺激は、物体の移動によって電気魚が発生する交流電流の振幅が時間的に変化するとして、振幅変調を持つ sin 波で表した(図 2(a))。この入力を受けた p-afferent の応答を図 2(b) に示す。p-afferent は刺激強度の高いところで大きく反応する。

この bp は振幅変調の登りの部分のみに応答する。

このモデルには Hodgkin-Huxley model を簡略化した MacGregor のニューロンモデル [6] を採用した。図 2(c) に bp の膜電位の変化を示しておく。この bp モデルは EOD 刺激の振幅増加の部分をうまくコードしている。

4 自己組織マップ

ELL の上位核のモデルとして自己組織的に物体の移動方向を区別できるネットワークを用い、ELL の出力からこれを形成させてみた。

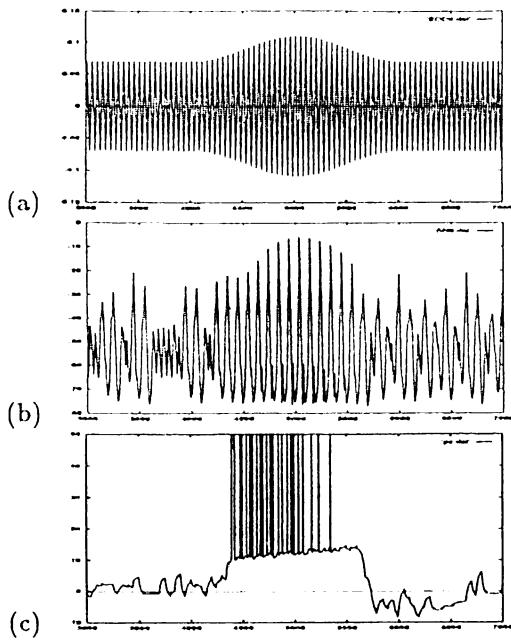


図 2: 縦軸はそれぞれの電位を示し、横軸は時間軸になる。(a): 電流刺激パターン (b):p-fferent の応答 (c):bp cell の応答

bp を 5 個用い、マップを形成する層には 9 個の特徴抽出細胞 (fd) を準備した(図 1)。それぞれの bp と fd は完全相互結合をしている。また、一つの bp から一つの fd に出ている結合は 5 個の時間遅延の異なるシナプス結合をもち、これにより各々の bp の持つ受容野の違いから生じる時間差に見合う fd だけが発火し、その部分のシナプス結合が強化される。これによって、マップを形成する層に物体の左右の動きを区別する fd ニューロンが形成された。また、bp cell のバースト応答は、特徴抽出層における時間相関を形成するのに重要な役割を果たすことも判った。

5 まとめ

以上の結果から、生理学的知見に基づいた認識系の基礎部分を構築できた。人間が行う認識系に比べると簡単な認識しか行えないが、生体内で行う認識としては十分にテストモデルとなるであろう。以後このモデルを用いて生体内での神経生理現象の、システム内での意味を検証していく足掛かりとなった。

紙面の都合により、ここには掲載していないが、この自己組織マップの形成は、MacGregor の one-point モデルを用いた bp ではうまくいかず、同 two-point モデルで今回の結果が得られた。この one-point モデルはバーストを出力せず、刺激に反応してスパイクを出力する。これにより、今回のような時空間的な外界認識においては、

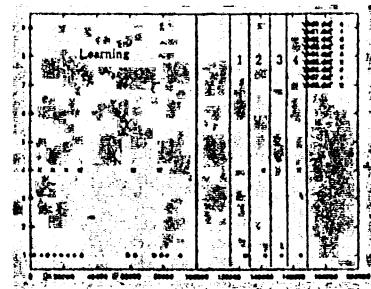


図 3: 縦軸の数字は fd の番号を示し、横軸は時間軸になる。太い縦線以前はシナプス結合が学習状態にあり、それ以降左方向刺激と右方向刺激を交互に与えている。学習時には刺激をランダムに与えている。縦線で挟まれた 1 と 3 の時間帯では物体は左方向に移動している。2 と 4 の時間帯では物体は右方向に移動している。

一見情報の損失の様に見えるバーストがスパイクだけを出力する素子に比べて有用である事が示唆される。

参考文献

- [1] Hiromichi Owada et al. Models of electroreceptor and electrosensory lateral line lobe for electrolocation of electric fish. Technical report, proceedings of JNNS '96, 1996.
- [2] Hiromichi Owada et al. Models of electroreceptor and electrosensory lateral line lobe for electrolocation of electric fish. Technical report, proceedings of IWB '96, 1996.
- [3] Hiromichi Owada et al. A neural network model for electrolocation of electricfish : Self-organization of neural map for detection of moving objects. Technical report, proceedings of ICONIP '97, 1997.
- [4] Walter F. Heiligenberg. *Neural Nets in Electric Fish*. The MIT Press, 1991.
- [5] J.Bastian. *Electrolocation : behavior, anatomy, and physiology*. Eiley, 1986.
- [6] R.J.MacGregor. Simplified models of single neurons, in : Neural and brain modeling. Technical report, Academic Press, 1987.

論文内容の要旨

競争-拡散系に現れる3相分離問題

井古田 亮
東京大学大学院数理科学研究科

数理モデルを通して生態学に現れる諸現象を理解しようとする試みが古くから行われ、それらは数理生態学として重要な研究分野になっている。生物の絶滅・共存のメカニズムの数理的解明を目指し、競争関係にある3種個体群の時間空間分布を記述する反応拡散系を扱う。本論文では、この系にどのような棲み分け時間空間パターンが出現するのか、そしてその時間変化を数理的にどのように理解するのかを問題提起とし、そのための理論的・数値的方法の考察を目的とする。

1章でモデル方程式を導入し、パターンが出現することをみる。2章ではある特定の場合について界面方程式を導出する。3章でその界面方程式の数値計算法について述べ、4章で界面方程式の数値計算を行い、また進行波の厳密解の存在証明をする。5章では界面方程式がまだ求まっていない場合についての数値計算を行い、3種の共存のあり方を考察する。6章で今後の課題について述べる。

(1章): パターンの出現

$$(1) \quad \begin{cases} \frac{\partial u_i}{\partial t} = \epsilon^2 D_i \Delta u_i + g_i(u_1, u_2, u_3) u_i, & (i = 1, 2, 3) \\ \frac{\partial u_i}{\partial n} = 0, & (i = 1, 2, 3) \end{cases} \quad t > 0, \quad x \in \Omega \subset \mathbb{R}^2$$

ここで、 $g_i(u_1, u_2, u_3) = r_i - \sum_{j=1}^3 a_{ij} u_j$ であり ($i = 1, 2, 3$)、 Ω は2次元有界領域とし、 $\partial\Omega$ はその境界とする。 n は境界での外向き単位法線ベクトルとする。 $u_i(t, x)$ ($i = 1, 2, 3$) は個体群密度であり、 ϵ は十分小さな正定数、 D_i ($i = 1, 2, 3$) は ϵ に関して $O(1)$ の拡散係数である。また、 r_i は u_i の成長係数、 a_{ii} 、 a_{ij} ($i \neq j, i, j = 1, 2, 3$) はそれぞれ種内、種間競争係数である。

3種の生物の空間分布を考慮しないとき、系(1)は以下の常微分方程式系となり、Gause-Lotka-Volterra方程式と呼ばれている：

$$(2) \quad \frac{\partial u_i}{\partial t} = g_i(u_1, u_2, u_3) u_i \quad (i = 1, 2, 3),$$

系(2)の平衡点

$$(3) \quad P_1 = (p_1, 0, 0), \quad P_2 = (0, p_2, 0), \quad P_3 = (0, 0, p_3) \quad (p_i = r_i / a_{ii}, \quad i = 1, 2, 3)$$

は、一種 u_i のみが生き残り、他の2種が死滅している状況に対応する。本論文を通して以下の要請を置く。

(仮定) 系(2)の平衡点 P_1, P_2, P_3 は線形安定であり、他の平衡点はすべて不安定である。

この仮定のもとで (1) を数値計算すると, Ω は u_i のみが生存している領域 Ω_i ($(u_1, u_2, u_3) \sim P_i$ であるような領域) によって分割される ($i = 1, 2, 3$). このことから 3 種の棲み分けパターンが生じることがわかる. このとき, u_1 と u_2 との棲み分け領域は非常に狭い層領域となり, 近似的に境界と見なせる. これを Γ_3 としよう. 同様に u_2 と u_3 との境界 Γ_1 , u_3 と u_1 との境界 Γ_2 が現れ、また $\Gamma_1, \Gamma_2, \Gamma_3$ の 3 つの境界がぶつかる点 γ (triple junction と呼ぶ) が現れる.

パターンダイナミクスを分類するため各 u_i 間の強弱関係を定義し, u_i が u_j より強いとき $u_i \succ u_j$ と書き, u_i と u_j が同じ強さのときには $u_i \approx u_j$ と書くことにする. 次の 3 つの case を考える:

I. $u_1 \succ u_2, u_1 \succ u_3$ の場合, つまり u_1 が他の 2 種よりも強い場合,

II. $u_1 \approx u_2, u_2 \approx u_3, u_3 \approx u_1$ の場合, つまりどの 2 種も対等である場合,

III. $u_1 \succ u_2, u_2 \succ u_3, u_3 \succ u_1$ の場合, つまり 3 すくみの場合.

本論文では case II を扱うことにする. その生態学的理由は競争関係にある生物は似たような生態を持つことが観察されているので、競争の強さはほぼ対等であると考えるのが自然だからである.

(2 章): 界面方程式の定式化

系 (1) のパターンダイナミクスを理解するため, ϵ が十分小さいときの系 (1) の内部遷移層を近似する界面方程式を導出する.

triple junction を持つ 界面方程式は以下のように定式化される:

$$(4) \quad \frac{\partial \Gamma_i}{\partial t} = L_i \frac{\partial^2}{\partial s^2} \Gamma_i \text{ in } D_t \equiv \{(s, t) | 0 \leq s \leq S_i(t)\}, (i = 1, 2, 3)$$

$$(5) \quad \Gamma_i(s, 0) = \Gamma_i^0(s), (i = 1, 2, 3)$$

$$(6) \quad \frac{\partial \Gamma_1 / \partial s}{|\partial \Gamma_1 / \partial s|} \cdot \frac{\partial \Gamma_2 / \partial s}{|\partial \Gamma_2 / \partial s|} = \cos \alpha_3 \text{ at } s = 0,$$

$$(7) \quad \frac{\partial \Gamma_2 / \partial s}{|\partial \Gamma_2 / \partial s|} \cdot \frac{\partial \Gamma_3 / \partial s}{|\partial \Gamma_3 / \partial s|} = \cos \alpha_1 \text{ at } s = 0,$$

$$(8) \quad \Gamma_1(0, t) = \Gamma_2(0, t) = \Gamma_3(0, t),$$

$$(9) \quad \Gamma_i \perp \partial \Omega \text{ at } s = S_i(t) (i = 1, 2, 3),$$

(3 章): 界面方程式の数値計算アルゴリズム

2 章で導出された界面方程式の数値計算法を考案する.

(4 章): 界面方程式の計算

界面方程式の数値計算結果と, もとの競争-拡散系 (1) の数値計算結果の内部遷移層とを比較する. これにより, 界面方程式の理解が系 (1) のパターンダイナミクスの理解につながることがわかる.

(5 章): 3 種競争-拡散系に現れるスパイラルパターン

1 章で分類した case III について数値計算を行う. ここで行う数値計算は, 時間・空間的な変動による共存状態が存在する可能性を示唆している.

HIV複製モデル及び免疫モデルの解析

静岡大学大学院 理工学研究科 システム工学専攻

竹内研究室所属

日高智広

1 はじめに

HIV感染プロセスは、HIV複製、免疫反応、また薬物抵抗ウイルスの出現や抗原物質の変化（ウイルスの進化）等の様々な現象を含み、多くの年月を経てCD4細胞数が減少していくことを特徴にもつ。

このようなHIV感染プロセスに限らず非線形現象を解析するための数学モデリングの基本戦略は、無用な複雑化を避け、最も簡潔な理論を探ることにある。優れたモデルは、現象を細部まで表現したモデルより、しばしば非線形現象の原因の本質的な構造を説明することができる。

本研究は、このような観点から、Martin A NowakとCharles R.M.Banghamにより導出された免疫モデル（ウイルス複製モデルとCTL反応モデル）の解析を行い、感染力学の数学的定式化を図ることを目的とする。

2 感染力学モデル

本研究において解析を行う数学モデルは(1)、(2)で与られる。

ウイルス複製モデル

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \lambda - dx - \beta xv \\ \dot{y} &= \beta xv - ay \\ \dot{v} &= ky - uv\end{aligned}\quad (1)$$

CTL反応モデル

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \lambda - dx - \beta xv \\ \dot{y} &= \beta xv - ay - pyz \\ \dot{v} &= ky - uv \\ \dot{z} &= cyz - bz\end{aligned}\quad (2)$$

ここで x, y, v, z はそれぞれ、非感染細胞、感染細胞、ウイルス分子、キラーT細胞の個体数を表す変数である。

また λ （非感染細胞の発生率） β （感染率） k （ウイルス複製率） a （感染細胞の死亡率） u （ウイルスの死亡率） d （非感染細胞の死亡率） p （殺傷率） b （キラーT細胞の死亡率） c （キラーT細胞の増殖率）であり、全て正の定数とする。（図1、2参照）

ウイルスの再生産割合（発生率／死亡率）として、 $R_0 = (\lambda\beta k)/(adu)$ を定義する。ウイルス複製モデルの平衡点は次の2つである。

$$(x_0, y_0, v_0) = \left(\frac{\lambda}{d}, 0, 0\right) \quad (3)$$

$$(x^*, y^*, v^*) = \left(\frac{au}{\beta k}, \frac{\lambda}{a} - \frac{du}{\beta k}, \frac{\lambda k}{au} - \frac{d}{\beta}\right) \quad (4)$$

内部平衡点(4)の存在条件は $R_0 > 1$ である。

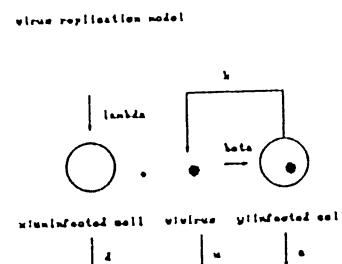


図1 ウィルス複製モデル

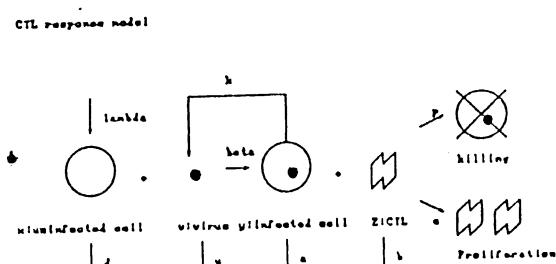


図2 CTL反応モデル

CTL反応モデルの平衡点は次の3つである。

$$(x_0, y_0, v_0, z_0) = \left(\frac{\lambda}{d}, 0, 0, 0\right) \quad (5)$$

$$\begin{aligned}(x^*, y^*, v^*, z^*) &= \left(\frac{au}{\beta k}, \frac{\lambda}{a} - \frac{du}{\beta k}, \right. \\ &\quad \left. \frac{\lambda k}{au} - \frac{d}{\beta}, 0 \right) \quad (6) \\ (\hat{x}, \hat{y}, \hat{v}, \hat{z}) &= \left(\frac{\lambda cu}{cd u + \beta b k}, \frac{b}{c}, \frac{b k}{c u}, \right. \\ &\quad \left. \left(\frac{1}{p} \right) \left(\frac{\lambda \beta c k}{cd u + \beta b k} - a \right) \right) \quad (7)\end{aligned}$$

ここで平衡点(6)の存在条件は $R_0 > 1$ である。また内部平衡点(7)の存在条件は $R_0 > 1 + (\beta \hat{v})/d$ である。

3 平衡点における局所的安定性

平衡点における局所的安定性を議論する。具体的には、Jacobian行列を求め、その固有値の判別を行う。固有値の決定が困難な場合は、Routh-Hurwitz の安定判別条件を適用することで解析を行う。結果を以下に記す。

ウイルス複製モデル

- (1) 境界平衡点(3)は $R_0 < 1$ のとき局所的安定で、
 $R_0 > 1$ のとき局所的不安定である。
- (2) 内部平衡点(4)は $R_0 > 1$ のとき局所的安定である。

CTL反応モデル

- (1) 境界平衡点(5)は $R_0 < 1$ のとき局所的安定で、
 $R_0 > 1$ のとき局所的不安定である。
- (2) 境界平衡点(6)は $1 < R_0 < 1 + (\beta \hat{v})/d$ のとき
 局所的安定で、 $1 + (\beta \hat{v})/d < R_0$ のとき局所的
 不安定である。
- (3) 内部平衡点(7)については、Routh-Hurwitz 条件を満たすいくつかの十分条件が得られた。十分条件を満たさないようないくつかの数値例を計算したところ Routh-Hurwitz 条件を満たすことが分かった。このことより(7)は存在条件の下すなわち $1 + (\beta \hat{v})/d < R_0$ のとき局所的安定であると予想される。

4 大域的安定性

ウイルス複製モデルの境界平衡点(3)の大域的安定性を議論するため、Liapunov直接法(Liapunov's direct method)を採用する。本研究では、Liapunov関数を

$$V = \frac{1}{2}W^2 + \alpha_1 \left(X - x_0 \ln \left(\frac{X + x_0}{x_0} \right) \right) + \alpha_2 \frac{1}{2}V^2 \quad (8)$$

(α_1, α_2 は正の定数)

とし解析を行う。

解析の際、(1)の解に沿った Liapunov 関数(8)の時間微分を表現する 2 次形式の負定値性を示すために、微分不等式の比較定理を用いて解析する。

定理 ウイルス複製モデルの境界平衡点 (x_0, y_0, v_0) は

$$\lambda \beta k < \min\{ud^2, adu\} \quad (9)$$

が成立すれば、大域的に漸近安定である。

5 まとめ

ウイルス複製モデルの平衡点における局所的安定性を解析した結果、内部平衡点の存在条件と安定条件が一致することが示せた。このことから、内部平衡点は存在条件の下で大域的に漸近安定である可能性を示した。

そこで本研究では、Liapunov 直接法による安定判別を用い、非感染細胞だけが生き残る境界平衡点 (x_0, y_0, v_0) の大域的安定性を証明することに成功した。これは免疫学的には、生体内においてウイルスが侵入してきても、時間の経過とともに定理の条件を満たしていれば健康状態に回復することが示せたことになる。

CTL反応モデルの局所的安定性を解析した結果、内部平衡点の存在条件と安定条件が一致することが示せた。このことから、内部平衡点は存在条件の下で大域的に漸近安定である可能性を示した。しかし、大域的漸近安定性の研究は今後の課題である。

参考文献

- [1] Martin A. Nowak and Charles R.M. Bangham
 "Population Dynamics of Immune Responses to Persistent Viruses", Science(1996)
- [2] 竹内康博
 "Conflict Between the Need to Forage and the Need to Avoid Competition: Persistence of Two-Species Model", Math Biosci(1990)

著者：加藤 元海（京都大学生態学研究センター）

題目：Evolution of Mutualistic Symbiosis without Vertical Transmission

（垂直感染を伴わない相利共生の進化）

要旨：

Mutualistic symbioses are considered to evolve from parasitic relationships. Vertical transmission, defined as the direct transfer of infection from a parent organism to its progeny, has been suggested as a key factor causing reduction of symbiont virulence and evolution of mutualism. On the other hand, there are several mutualistic associations without vertical transmission, such as those between plants and mycorrhizal fungi, legumes and rhizobia, and some corals and dinoflagellates. It is expected that all mutualisms evolve perfect vertical transmission if the relationship is really mutualistic, because hosts may fail to acquire symbionts if they do not transmit the symbionts by vertical transmission. I have developed a mathematical model to clarify the conditions under which mutualistic symbiosis without vertical transmission should evolve. The evolution may occur when and only when

- (i) vertical transmission involves some costs in the host,
- (ii) the symbiont suffers direct negative effects if it exploits the host too intensively,
- (iii) the host establishes ability to make use of waste products from the symbiont, and
- (iv) the mechanism of vertical transmission is controlled by the host.

I also clarify the conditions under which mutualistic symbiosis with vertical transmission evolves.

生物の進化に見るゲームの世界：入門以前

酒井 聰樹（東北大学大学院理学研究科生物学教室）

世の中を見渡すと、相手がどう出るかによって自分の利益が変わってしまう状況が多いことに気づく。たとえばサッカーのペナルティーキックでは、ボールがどっちにくるかゴールキーパーは山を張って、キッカーが蹴った瞬間にそちらへ飛ぶ。自分が飛んだ方向にボールが来てくれればセーブできる可能性があるが、反対側に行ったらセーブの可能性はゼロである。キッカーにとってもゴールキーパーの裏をかくのは大切であり、ときには、ゴールキーパーが左右どちらかに飛ぶのを見越して真ん中に蹴ることもある（私の知る範囲内では、ペナルティーキックで真ん中に蹴った初めての例は、1974年のワールドカップ西ドイツ大会決勝でのオランダのニースケンスであった）。こうした、自分が同じ行動を探っていても、相手がどういう行動を探るのかによって利益が変わる状況は生物の世界でもごく普通に見られることである。そしてゲーム理論は、こうした状況における生物の進化を理解する上で協力な武器となっている。本稿では、二つの例を通して、生物進化に見られるゲームの世界を紹介したい。

雄と雌の数の比はなぜ1対1なのか？

ほとんどの生物で、雄と雌の数の比は1対1である。たしかに、人間のようにXY型の性決定機構をもつならば、男(XY)と女(XX)が1/2の確率で産まれるのはしごくもつともである。しかし、雌親が子の性比を自由に決めることができる生物（ハチなど）においても、性比は1対1であることが多い。なぜ、多くの生物で性比は1対1なのであろうか？この問題を解決するのにゲーム理論は大きな役割を果たした。なぜゲーム理論がなのかな？それは下記で見るように、集団の性比がどういう状態にあるか（これは、雌親がどういう性比で子を産むのかによって決まってくる）によって、自分がどれくらい交尾相手に恵まれるかが変わってくるからである。

たとえば、雄と雌の数の比が1対3である集団があるとする（図1）。この集団において、雄の子を1個体と雌の子を3個体産む平均的な雌親を考えよう（この集団においては、雌は平均4個体の子を産むとする）。雌の子は、成熟したら4個体の子を産むから、

この雌親は、3 個体の雌の子を通して合計 12 個体の孫を持つと期待できる。一方、雄の子を通して残す孫の数は何個体になるであろうか？この集団の雌の数/雄の数は 3 なので、雄は平均して 3 個体の雌と交尾できる。交尾相手の雌はそれぞれ 4 個体の子を産んでくれるから、雄の子は、 $4 \times 3 = 12$ 個体の子を産ませることになる。つまり、平均的な雌親は、合計して 24 個体の孫を持つと期待できる。一方、この雌親と同じ世代に、雄を多く産む雌親が混ざっていたとしよう。たとえば、雄の子だけを 4 個体産んだ雌親の孫は何個体になるであろうか？雄の子は 1 個体あたり 12 個体の子を産ませるから、4 個体あわせて 48 個体もの孫を残してくれることになる。雄を多く産む雌親の方が多くの孫を持つ、つまり、雄を多く産むという性質の方が孫の世代で広がりやすいということである。

それでは逆に、雄と雌の数の比が 3 対 1 である集団を考えてみよう（図 2）。雄の子を 3 個体と雌の子を 1 個体産む平均的な雌親は、雌の子を通して 4 個体の孫を持つことができる。しかし、雌の数/雄の数 = 1/3 なので（交尾期待数は 1/3）、3 個体の雄の子を通しての孫の数は $4 \times 1/3 \times 3 = 4$ 個体しかない。つまり孫の数は合計 8 個体となる。一方、この雌親と同じ世代に、雌の子だけを 4 個体産んだ雌親が混ざっていたならば、その雌親の孫の合計は $4 \times 4 = 16$ 個体となる。つまり先ほどとは逆に、雌を多く産むという性質の方が孫の世代で広がりやすいということである。

これらの議論から、

雄よりも雌が多い集団では、雄を多く産む性質が広まる
雌よりも雄が多い集団では、雌を多く産む性質が広まる

ということが一般化できそうである。このことを、簡単な数式を用いて示してみよう。R = 集団中の雌の数/雄の数とする。R は、集団の性比であると同時に雄の交尾期待数でもある。そして、雌親 1 個体あたり N 個体の子を産むとする。ある雌親が、F₁ 個体の雌の子と N - F₁ 個体の雄の子を産むならば、この雌親の孫の数は

$$N \times F_1 + N \times R \times (N - F_1)$$

である。第一項は雌の子を通して残す孫の数、第二項は雄の子を

通して残す孫の数である。一方、 F_2 個体の雌の子と $N - F_2$ 個体の雄の子を産む雌親の孫の数は

$$N \times F_2 + N \times R \times (N - F_2)$$

となる。ここで、前者の雌親の方が雌の子を多く産むとする ($F_1 > F_2$)。孫の数の差は

$$\begin{aligned} & N \times (F_1 - F_2) + N \times R \times (F_2 - F_1) \\ & = N \times (1 - R) (F_1 - F_2) \end{aligned}$$

である。 $R < 1$ のときこの式は正なので、雌の子が多い前者の雌親の方が多い孫を残すことができる。つまり、雌よりも雄が多い集団においては、雌を多く産む性質が広がっていくということである。 $R > 1$ のときは負なので、雌の子が少ない後者の雌親の方が多くの孫を残すことができる。つまり、雄よりも雌が多い集団においては、雄を多く産む性質が広がっていくということである。 $R=1$ ならば、どのような割合で子を産もうとも孫の数に差はない。結局、雄と雌の数の比が 1 対 1 となるところで集団の性比は安定する。これが、ほとんどの生物で性比が 1 対 1 である理由である。ここで、個々の雌親が 1 対 1 の性比で子を産む必要はなく、集団の性比が 1 対 1 であればよいことに注意していただきたい。

草丈の進化

大まかに言うならば、植物の地上部は、光合成を行う葉・葉を支える茎・花や実などの繁殖器官からなる。前者の二つは、光合成生産に関わるものである。光合成の直接の担い手である葉が多いに越したことはないが、光を十分に受けることができないと光合成生産量は低下してしまう。光を受けるために重要な働きをするのが茎である。茎を高く伸ばせば伸ばすほど葉を高く掲げることができるので、周りの個体に光を遮られることなく十分な光を受けることができる。それでは、ある一定の資源を用いて葉と茎を作ると、両者にどれくらいの資源を投資すればいいであろうか？これもゲーム理論の状況である。なぜならば、自個体が同じ高さの茎を伸ばしていても、周りの個体の草丈が高いと少ししか光を受けることができず、周りが低いと十分な光を受けることができ

るからである（図3）。

それではまず、どの個体も茎を作らず、葉にすべての資源を投資している集団を考えよう。そこへ、葉への投資をほんの少し減らして茎を少し伸ばした突然変異型が現れたとする。この突然変異型は十分な光を受けることができるから、葉が少々減った分を差し引いても、他の個体に比べて多くの光合成産物を生産できるであろう。そのため種子生産により多くの資源を投資できるので、この突然変異型の子孫は次の世代で頻度を増すことになる。そして何世代も後には、この型の子孫が集団の大多数を占めるようになる。そこへ、茎がもう少し高い突然変異型が新たに現れたとする。この型の方が光合成生産量が高ければ、今度はこの型の子孫が集団を占めるようになる。そしてそこへまた新しい突然変異型が現れて……。こんなことを繰り返していたら草丈がどんどん高くなってしまいきそうであるが、どこかで、葉を少なくする不利益の方が茎を高くする利益よりも大きくなってしまうであろう。その点で茎の高さの進化は止まることになる。逆に言うならば、ある茎の高さを持つ集団に、それよりも茎が高い突然変異型や茎が低い突然変異型が現れたとしても、突然変異型の光合成生産量の方が低いならば、その集団の茎の高さはもはや変わらないということである（図4）。このときの集団の茎の高さが、進化の末に到達すると期待される茎の高さであり、一般には、進化的に安定な戦略と呼ばれるものである。

このことを数学的に見てみよう。大多数の個体（野生型と呼ぶ）の茎の高さが S^* である集団に、茎の高さが S ($\neq S^*$) であるごく少数の突然変異型が現れた場合を考える。大多数の個体の茎の高さは S^* であるので、野生型にとっても突然変異型にとっても周りの個体の茎の高さの平均はほぼ S^* である。そして、突然変異型の光合成生産量を $\phi(S|S^*)$ と表すことにする。これは、自身の茎の高さが S であり、周りの個体の茎の高さの平均が S^* であるときの光合成生産量を表す。同様に、野生型の光合成生産量は $\phi(S^*|S^*)$ となる（自身の茎の高さが S^* で、周りの個体の茎の高さの平均も S^* ）。突然変異型の光合成生産量が野生型の光合成生産量よりも小さければ、突然変異型の子孫はやがて消滅してしまう。そして、どんな突然変異型が現れても野生型の光合成生産量の方が大きいならば、野生型の茎の高さは進化的に安定な戦略である。つまり、

$$\text{すべての } S \neq S^* \text{ に対して } \phi(S^*|S^*) > \phi(S|S^*)$$

が成り立つことが進化的に安定な戦略の条件である。

たとえば、どの個体も一定の資源 T を持っており、この資源を用いて葉 (L) と茎 (S) を作るとする。つまり、野生型の葉と茎への資源投資量が L^*, S^* ($L^* + S^* = T$) である集団に、それぞれへの資源投資が L, S ($L + S = T$) である突然変異型が現れたとする。周りの個体の茎の高さの平均が S^* であるとき、突然変異型の光合成生産量は

$$\begin{aligned}\phi(S|S^*) &= f(L)g(S - S^*) \\ &= f(T - S)g(S - S^*)\end{aligned}$$

であるとする。 $S - S^*$ は周りの個体との茎の高さの差であり、 $S - S^*$ が大きいほど受光量 $g(S - S^*)$ は大きい。 $f(L)$ [$= (T - S)$] は光合成能力を現し、 L が大きいほど $f(L)$ は大きい。しかし、葉が増えすぎると葉同士の重なりが生じてしまうため、 $f(L)$ の増加は頭打ちとなるのが普通である。同様に、野生型の光合成生産量は

$$\begin{aligned}\phi(S|S^*) &= f(L^*)g(S^* - S^*) \\ &= f(T - S^*)g(0)\end{aligned}$$

である。 S^* が進化的に安定な戦略であるための条件は、

$$\text{すべての } S \neq S^* \text{ に対して } f(T - S^*)g(0) > f(T - S)g(S - S^*)$$

が成り立つことである。この条件を見ると、関数 $f(T - S)g(S - S^*) - f(T - S^*)g(0)$ が $S = S^*$ のところで最大値を取っているということに気づく（図 5）。だから S^* を見つけるためには、 $f(T - S)g(S - S^*)$ を S で微分して、それが S^* のところでゼロになっているとすればよい（ $f(T - S^*)g(0)$ は S に依存していないので考えなくてよい）。

$$\partial\phi(S|S^*)/\partial S = -f(T - S)g(S - S^*) + f(T - S)g'(S - S^*)$$

の S に S^* を代入して得られた式をゼロとおくことにより、

$$-f(T - S^*)g(0) + f(T - S^*)g'(0) = 0$$

つまり

$$g'(0)/g(0) = f(L^*)/f(L^*)$$

が求める解である。この式の意味することを考えてみよう。一般に、集団の個体密度が高いほど周りの個体による被陰の影響は大きくなる。つまり、高さの差が同じでも受光量は小さくなってしまう。このときこの式の左辺は、集団の個体密度が高いほどその値は大きくなる（図6）。一方右辺は L^* が小さいほど大きくなる（図6）。したがって、集団の個体密度が大きいほど葉への投資を減らし茎への投資を増やす、つまり、相対的により多くの資源を茎に投資するということになる（Givnish 1982; Sakai 1991）。

本稿では、身近な例を用いて、生物進化に見られるゲームの世界を紹介した。要は、他個体がどうでるかによって自身の利益が変わることが、生物の性質の進化に大きな影響を及ぼしているということである。たとえば、周りの個体の被陰がなかったら茎は高く伸びなかつたであろう。こうした視点を持って生物を見れば、生物進化のさまざまな場面でゲーム理論の状況を発見することができると思う。

Givnish, T. J. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. Am. Nat. 120:353-381.

Sakai, S. 1991. A model analysis for the adaptive architecture of herbaceous plants. J. theor. Biol. 148: 535-544.

$$\text{♀} / \text{♂} = 3$$

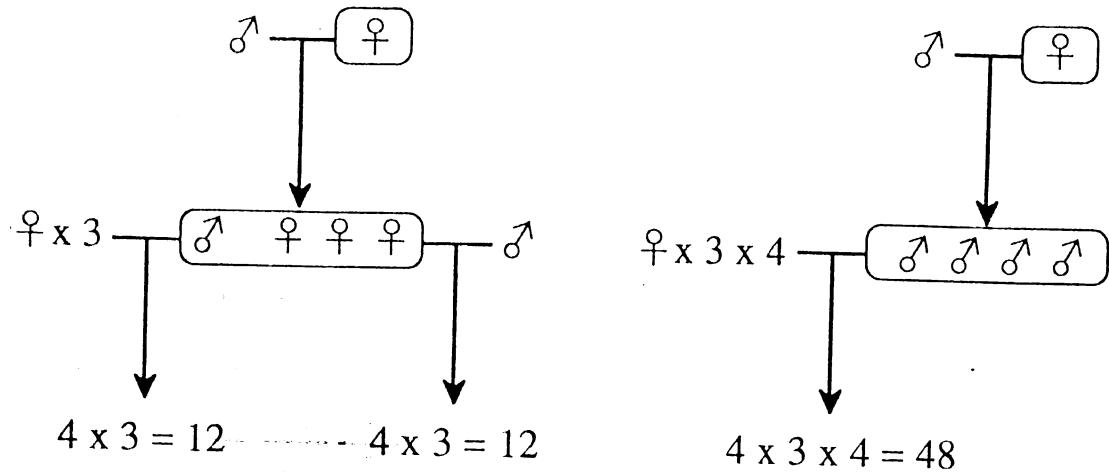


図 1 雄と雌の数の比が 1 対 3 である集団における雌親の孫の数

$$\text{♀} / \text{♂} = 1/3$$

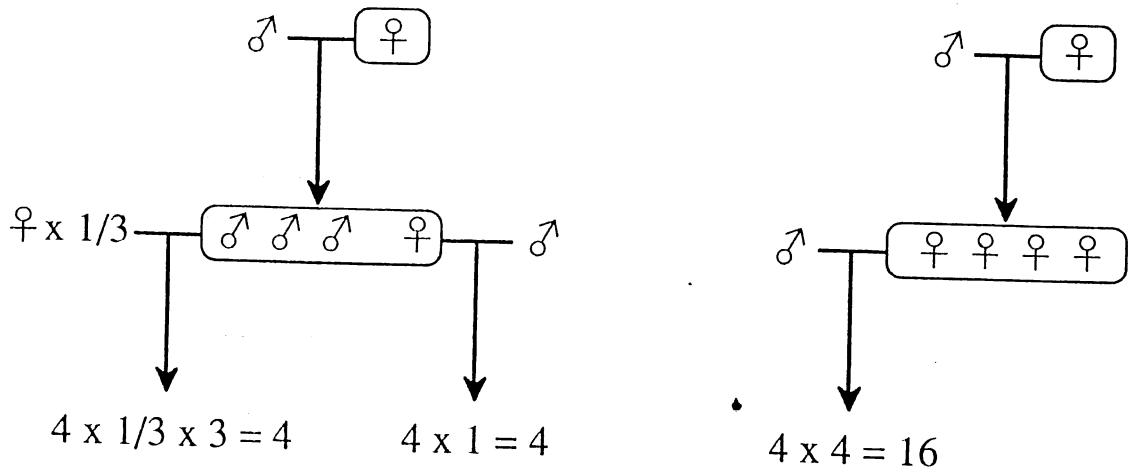
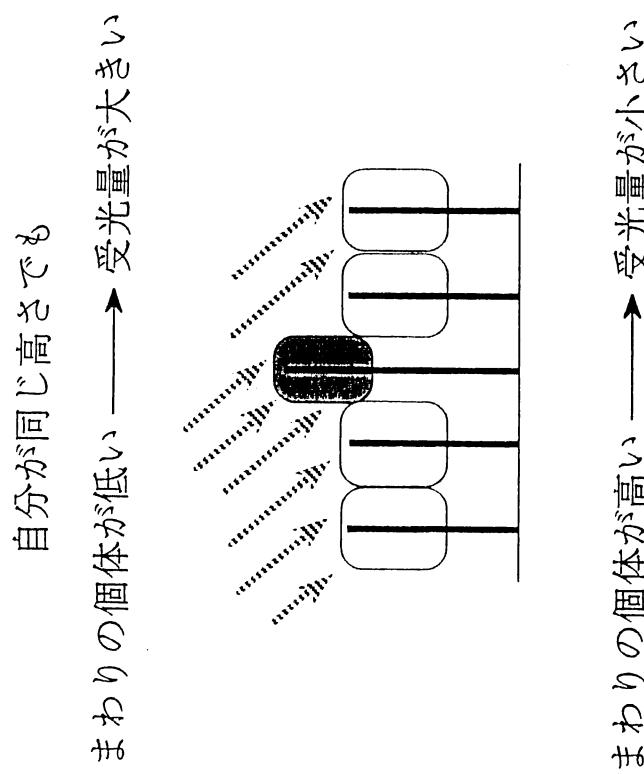


図 2 雄と雌の数の比が 3 対 1 である集団における雌親の孫の数



- 40 -

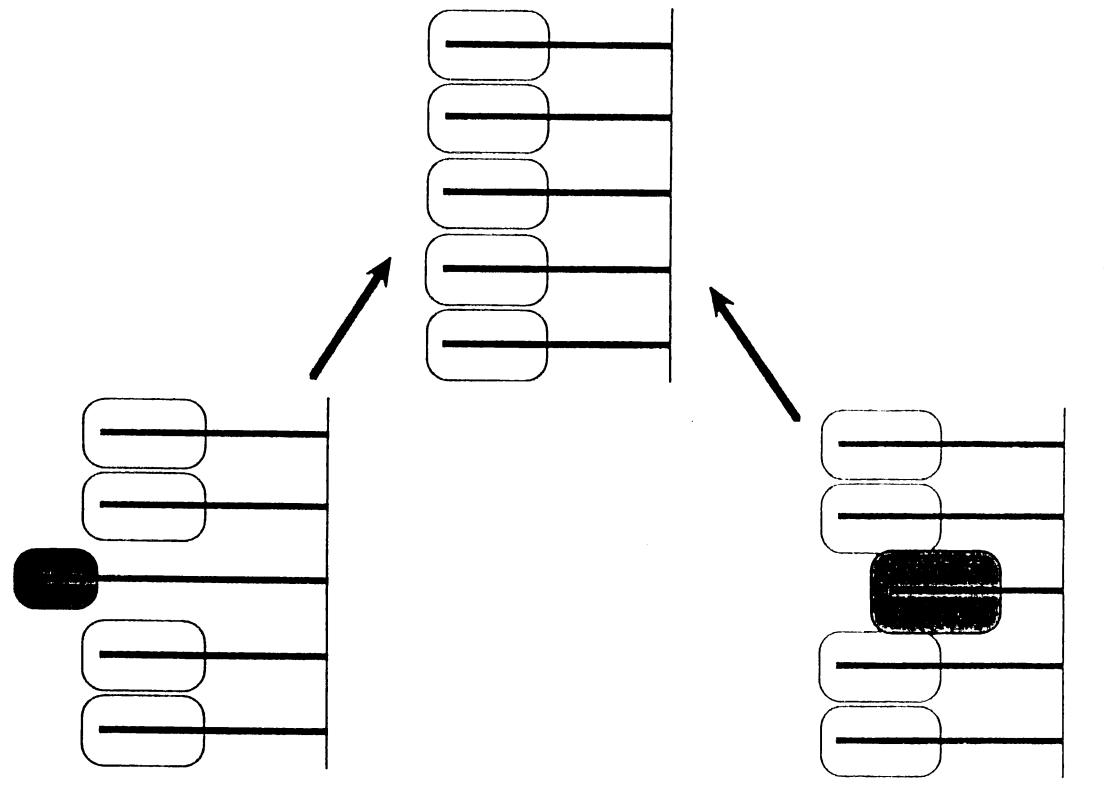
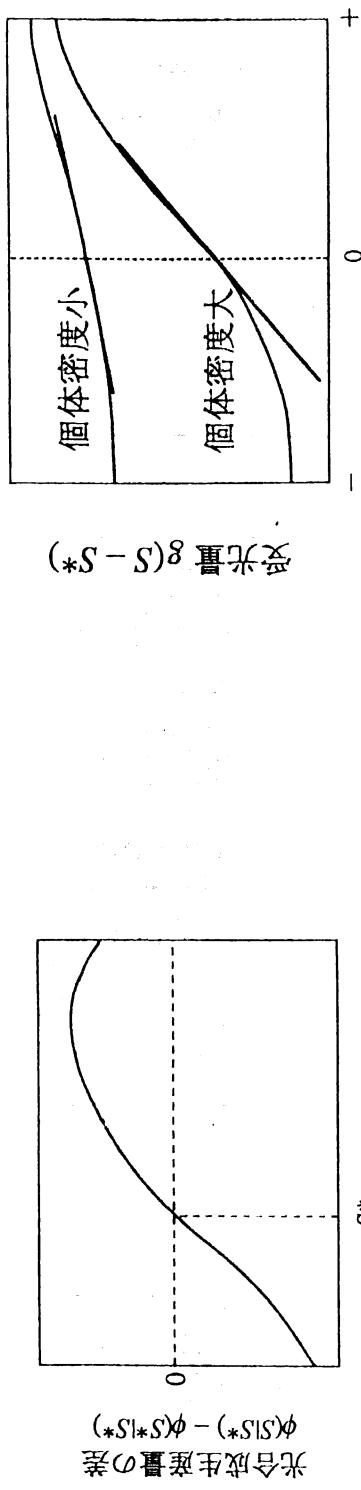


図 4 進化的に安定な戦略。どんな突然変異型が現れても、野生型の方が多くの子孫を残す（ここでは光合成生産量が大きい）ことができるならば、やがてその突然変異型は消滅してしまう。このとき、野生型の戦略（茎の高さ）は進化的に安定な戦略である。

図 3 草丈のゲーム

S^* は進化的に安定な戦略ではない



S^* は進化的に安定な戦略

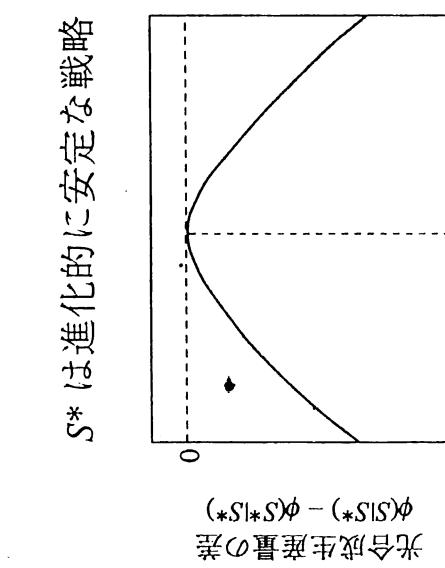
突然変異型の茎への投資量 S

S^*

S^*

$-$ 0 $+$

茎の高さの差 $S - S^*$



突然変異型の茎への投資量 S

S^*

葉への資源投資量 L

図 5 上の図では、 $S > S^*$ のところで突然変異型の方が光合成生産量が大きいので、 S^* は進化的に安定な戦略ではない。下の図では、 $S \neq S^*$ ならば突然変異型の方が光合成生産量が小さい。したがって S^* は進化的に安定な戦略である。このとき $\phi(S)S^* - \phi(S^*S)$ は、 $S = S^*$ で最大値のゼロをとっている。

図 6 集団の個体密度が高いほど、 $g(0)$ は小さく $g'(0)$ は大きくなる。したがって $g'(0)/g(0)$ は大きくなる。一方、 L が小さいほど $f(L)$ は小さく $f'(L)$ は大きくなる。したがって $f'(L)/f(L)$ は大きくなる。つまり、個体密度が高いほど $g'(0)/g(0) = f'(L^*)/f(L^*)$ を満たす L^* は小さくなる。

編集後記

今号は修士論文要旨特集です。15人から要旨を頂きました。内訳は男10人・女5人です。いろいろな大学の学生から送って頂きましたが、なかでも突出しているのが、電気通信大学の5人です。皆様どうもありがとうございました。まだまだ各地で沢山の修士修了予定の人が数理生物学関連の論文を書いていることと思います。今回の掲載に間に合わなかったものは次号に引き継ぎますので、まだまにあいます。随時原稿をお送りください。また来年度も同様ですので来年修了予定者にもお知らせ頂けると幸いです。

今号の「入門以前」シリーズは東北大学大学院生物学教室の酒井聰樹先生に大変わかりやすく生物進化におけるゲーム理論の話を執筆して頂きました。数理生物学はその中の専門分野間の理解・交流が難しいと思われますが、この試みが少しでも分野間の交流を深めるのに役立ってくれればと思っています。

また、今号には秋の京大数理解析研でのシンポジウムの案内が載っています。オーガナイズドセッションの企画募集や一般講演ともに奮って応募して下さい。沢山の応募をお待ちしております。

最後に大久保賞が難波先生をはじめ多くの先生方の努力でやっとSMBとの合意に至り、候補者の推薦を始めることになりました。40才未満の若手研究者を対象にしておりますのでお近くに彼・彼女こそはという人がありましたら、是非推薦して下さい。ニュースレター26号は9月上旬発行予定です。原稿締め切りは7月17日(金)になります。会員の皆様のご投稿をお待ちしています。（吉村）

ニュースレター編集局：〒432-8561 浜松市城北3-5-1

静岡大学工学部システム工学科内

JAMB Newsletter 編集局

FAX 053-478-1200

青木一郎 tel: 053-478-1211

e-mail : taiaoki@eng.shizuoka.ac.jp

竹内康博 tel: 053-478-1200

e-mail : y-takeuchi@ipch.shizuoka.ac.jp

吉村仁 tel: 053-478-1215

e-mail : jin@sys.eng.shizuoka.ac.jp

佐藤一憲 tel: 053-478-1212

e-mail : sato@sys.eng.shizuoka.ac.jp

目次

1997年会計報告・1998年予算	表紙見返し
第8回数理生物学シンポジウムのお知らせ	1
大久保賞設置準備委員会からのお知らせ	2
修士論文特集	
姓の存続と絶滅に関する数理的考察	佐藤 葉子 7
分断化された2次元環境への生物の侵入と その伝播速度に関する数理的研究	北山 真智子 8
方向性のあるボンドパーコレーションの ピボタルボンドの空間分布	関根 雅人 9
造礁サンゴの群体形の可塑性に関する数理的研究	向 草世香 10
生物の適応戦略に関する数理的研究	草深 友美 12
興奮場の特質を活用したロジック演算に関する研究	元池 育子 14
Sensory Exploitationに基づく好みの進化	加茂 将史 16
嗅皮質内の記憶形成における嗅内野-海馬システムの リバーベレーションの効果	堀江 齊 18
メンフクロウの音源定位行動に利用される 2次元定位マップ形成メカニズム	井上 聰 20
脳内のワーキングメモリーの機能を持つ ニューラルネットワークモデル	桐山 典之 22
免疫寛容・免疫記憶の発現の機構を探る免疫系モデル	越智 由浩 24
電気魚のエレクトロロケーションのマップを 自己組織的に形成するニューラルネットワークモデル	大和田 博道 26
競争-拡散系に現れる3相分離問題	井古田 亮 28
HIV複製モデル及び免疫モデルの解析	日高 智広 30
垂直感染を伴わない相利共生の進化	加藤 元海 32
研究紹介（入門以前シリーズ第2弾）	
生物の進化に見るゲームの世界：入門以前	酒井 聰樹 33
会員情報の更新 ('97.12～'98.3)	42
編集後記	裏表紙見返し
目次	裏表紙

数理生物学懇談会ニュースレター第25号
 1998年4月発行
 〒432-8561 浜松市城北3-5-1
 静岡大学工学部システム工学科
 数理生物学懇談会ニュースレター編集局
 印刷・製本 うめだ印刷（株）