

JAMB Newsletter No. 28

数理生物学懇談会
ニュースレター

第28号

1999年4月

*Japanese Association
for
Mathematical Biology*

第9回数理生物学シンポジウムのお知らせ

下記の要領で「第9回数理生物学シンポジウム」を開催します。今年度は、昨年度好評であったオーガナイズドセッションを継続するとともに、一般講演にポスター形式を可能な範囲内で取り入れます。オーガナイズドセッションを提案される方、講演を希望される方は、以下の申し込み要領をよく読んでご応募ください。

日時: 1999年10月14日(木)ー16日(土)

場所: 東京大学大学院数理科学研究科大講堂

東京都目黒区駒場3-8-1(駒場キャンパス 数理新棟)

最寄り駅: 京王井の頭線駒場東大前駅。

第9回数理生物学シンポジウムの基本方針

昨年に引き続き、若い方々に是非聞いてほしい内容の講演をオーガナイズドセッションでそろえます。一般講演は多くの方々に発表の機会を与えるとともに発表者と自由に討論できる場を保障するためポスター形式を可能な限り取り入れます。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

上記方針に基づいて、3時間程度のオーガナイズドセッションを3件程度設けます。企画を公募しますので、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にご配慮ください。また、ニュースレターで連載している「入門以前」的講演を最初にしていただくと若い方々に魅力的であると考えています。参考までに昨年度のオーガナイズドセッションは1. 集団遺伝学とその周辺における最近の展開:2. 生物現象に対する数学的手法でした。なお、応募多数の場合は事務局で選択いたします。応募締め切りは5月31日(月)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および関連する数理的手法について一般講演を募集します。今回はポスター形式と口頭発表形式を時間を区切って併用する予定です。プログラムの作成の都合上、まず一般講演の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・希望講演形式(口頭発表の場合は希望講演時間)・連絡先(住所とできれば電子メールアドレス、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12日(土)までに事務局まで申し込みください。講演要旨集の書式は昨年通りを予定しています。詳細は6月30日(水)までに講演希望者に電子メール又はファックスでご連絡します。要旨の締め切りは7月16日(金)としますので、あらかじめ準備を進めていただくと幸いです。

申し込み・問い合わせ先

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数理生物学懇談会事務局(竹内康博)

e-mail:y-takeuchi@eng.shizuka.ac.jp

Tel・Fax: 053-478-1200

第1回大久保賞受賞者決定について

数理生物学懇談会事務局長 竹内康博

大久保賞選考委員会から今年度の受賞者の連絡が入りました。

SMBの会長である Leon Glass さんと JAMB の事務局長竹内から受賞者 Martin Nowak さんあてに以下の受賞決定の電子メールを送りました。

尚、受賞者には招待講演をしてもらえるように JAMB は努力することになっています。昨年度の予算で特別会計として20万円確保してあり、数理生物学懇談会会則2条に従って20万円を Nowak さんの旅費として当てるなどを Glass さんと竹内のメールで Nowak さんに知らせてあります。この秋のシンポジュームで講演していただくこととなりました。また6／29—7／3のアムステルダムにおける Annual Meeting of the Society for Mathematical Biology では JAMB としても大久保賞授賞式に参加することになっています。

====SMB,JAMB から Nowak さんへの大久保賞決定を知らせる電子メール=====

January 20, 1999

Dr. Martin Nowak
Institute for Advanced Study
Princeton, New Jersey

Dear Dr. Nowak:

We are pleased to inform you that you have been selected as the winner of the Okubo Award sponsored by the Japanese Association for Mathematical Biology and the Society for Mathematical Biology. The Okubo Award, which is offered the first time this year is to be awarded every other year to honor alternately a distinguished work by a scientist under 40 and lifetime achievement, with the first award going to a scientist under 40. The selection committee cited you for your paper in Theoretical Population Biology on stochastic strategies in the prisoner's dilemma. In addition to its own merit of introducing the effects of error or uncertainty in strategies, this paper triggered a stream of related work on the evolution of cooperation.

The Award consists of a cash prize of \$500 US, as well as a plaque honoring your achievement.

As the winner of the Okubo award, we would like to invite you to address the Annual Meeting of the Society for Mathematical Biology, held jointly with the European Society for Mathematical and Theoretical Biology in Amsterdam on June 29-July 3, 1999. Funds of approximately \$600 are available to help defray your expenses at the meeting. The Japanese Association for Mathematical Biology also would like to invite you to address The Ninth Mathematical Topics in Biology, which will be held in Kyoto (Japan) this October. Funds of approximately 200 thousand yen are available to help your travel expenses.

With our best wishes and congratulations for your outstanding contributions.

Yours sincerely,

Yasuhiro Takeuchi
Secretary General of the Japanese Association for Mathematical Biology

Leon Glass
President, Society for Mathematical Biology

=====Nowak さんからの返事=====

dear professors glass and takeuchi,

many thanks for your letter.
i am extremely pleased and honoured.
i am very much looking forward to these meetings.

yours martin nowak

=====SMB, JAMB 会員へのお知らせ=====

A joint committee of the Japanese Association for Mathematical Biology and the Society for Mathematical Biology has selected Martin Nowak, who was recently appointed to a Professorship at the Institute for Advanced Study in Princeton, as the winner of the first Okubo prize.

The Okubo prize is to be awarded alternately for a distinguished work by a scientist under 40 and for lifetime achievement. The committee cited Nowak "for his paper in Theoretical Population Biology on stochastic strategies in the prisoner's dilemma. In addition to its own merit of introducing the effects of error or uncertainty in strategies, this paper triggered a stream of related work on the evolution of cooperation."

Committee members were L. Edelstein-Keshet, Y Iwasa, M. Mimura, L. Segel (Chair), and N. Sugesada.

1999年3月11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 竹内康博

大久保賞選考委員の選出方法について

大久保賞選考委員は 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います。昨年度は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名を数理生物学懇談会会員の投票で選出し、得票上位者から任期を3年、2年、1年といたしました。その結果、1年委員が重定南奈子氏、2年委員が三村昌泰氏、3年委員が巖佐庸氏となり、昨年10月16日に行われた数理生物学懇談会総会で決定されました。

今年の数理生物学懇談会総会(第9回数理生物学シンポジウム開催中の10月14日—16日のいずれかの日)では1年委員の重定氏に交代する委員を決定しなければなりません。昨年度はニュースレターに同封された投票用紙を用いて、郵送による投票を行いましたが、投票数が非常に少なかったということを前事務局長から伺っております。事務局で検討した結果、以下のような手続きで選考委員を決定することになりました。

1. ニュースレターを通じて候補者の推薦をお願いする。
2. 複数の候補者が推薦された場合は総会で投票して決定する。
3. 被推薦者が出来なかった場合は事務局が推薦して総会で承認を受ける。

大久保賞選考委員候補者推薦のお願い

数理生物学懇談会会則(1998年10月16日制定)第16条に基づき、以下のように大久保賞選考委員候補者の推薦をお願いします。

1. 被推薦者——本会会員であることを要しない。
2. 推荐方法——電子メール又は郵送により、数理生物学懇談会事務局宛に候補者名を送る。
3. 推荐の締め切り日——1999年8月31日

恩師山口昌哉先生を偲んで

平成10年12月23日これまで長い間指導して頂いた恩師の山口昌哉先生が亡くなられました。余りにも悲しい突然の知らせで、今だにそのことが実感できず、どこかの会議や研究集会でお会いできるような気がしてなりません。

追悼文を書くように事務局から依頼されましたが、それには、先生の履歴、業績等を主に紹介するのでしょうか、これらについては他の雑誌等で読む機会があるではと思い、ここでは、追悼文というよりも、山口先生を懐かしみながら、先生の思い出話を紹介したいと思います。

私は学部生(京都大学工学部数理工学科)の頃は非線形振動に興味を持っており、そのために常微分方程式の勉強をしていました。あるとき、非線形振動論の本の中で、溝畠一山口の定理というのを発見し、両先生が京都大学にいらっしゃること、特に山口先生は私の在籍している学科の教授であることがわかり、興奮したのを覚えています。何の迷いもなく、山口研究室に入ったのは昭和39年4月でした。

しかしながら、当時の先生の興味は非線形振動理論ではなくて、線形偏微分方程式理論であったのです。これは話が違うと思って、さてどうしようかと思ってた矢先、先生は、私の指導を助手の方に任せて1年近くクーラン研究所(アメリカ)へ出張されたのです。後でその理由を聞くと、(先生のお気持の中では)線形偏微分方程式の分野ではもうやりたいことはないと感じられて、新しいテーマを見つけるための旅立ちであったとのことでした。当時(恐らく)39歳であったと思われるお歳で、進路を変えるというのは大変勇氣のいることであったであろう思われますが、私にとっては大変幸運でした。

山口先生が持ち帰ったのは、「非線形現象のおもしろさ」でした。当時、山口先生のもとには、西田孝明(現京都大学理学部教授)、野木達夫(現京都大学工学部教授)両氏と私の3人だけというまったく寂しいスタートでしたが、先生は我々に「これからは非線形の時代だ」とことある毎に語ってくれたものでした。

私が博士課程後期に進んだとき、先生は工学部から理学部数学科に移られたのです。学生時代からの友人でありました寺本英先生もちょうどこの時期物理学科から新設の生物物理学教室に移って来られたのでした。分野は違いますが、新天地に移って来られたお二人はこれからどのような研究方向に進んでいくのか熱っぽく話し合ったことだと推測されますが、その方向の一つは数理生物学でした。このあたりの経緯を両先生に是非聞きたかったものです。その頃、私は京大医学部小児科の三河先生との協同研究で、小児ぜんそくの数理モデルに関わっていた(と言っても、数理モデルの意味もわからなかったというのが本当の所でしたが)からでしょうか、それとも自分に合った研究は何なのか迷っていた時期だったからでしょうか、先生は、私に「生きているものに関わる数学をやらないか」と言われました。その言葉に続い

て「数学から見れば、この分野はまだ海のものとも山のものともわからないが、辛抱して10年やるなら、何らかの結論は出るでしょう。うまくいけば、数学に新しい分野が確立出来るし、駄目なときでも、10年やつても出来ないのだから、あきらめがつくでしょう」。この言葉は無責任なようですが、そのときは、新しいものにチャレンジするために勇気を与えられたような気持ちでした。そんな訳で、先生と二人で、寺本先生の研究室セミナーに参加するようになったのです。これが私が数理生物学に足を踏み入れた最初です。

数理生物の勉強をしながらも、その当時の私は工学部の院生であり、研究テーマは非線形偏微分方程式の数値解析でしたので、その方面で学位をとることになりました。そのことを山口先生に報告すると、先生は「おめでとう」と言ってくれる代りに、「これからは、じっくりと自分の感性にあった研究を見つけなさい。のためにこの1年間、論文を書くようなことはやらないように」と言われたのです。恐らく、私が、学位論文を取るために、非常に狭い範囲の研究しか見ていなかっただように思われ、そして学位をとり、何となく研究者気分になっていたからでしょう。この言葉をきっかけに、私は数値解析から離れ、真剣に数理生物の研究をやろうと決心し、J. D. Murray(当時オックスフォード大学)の所に1年間お世話になることになったのです。あのときの先生の厳しいお言葉がなければ、このような決断は出来なかっただでしょう。

山口先生の門下生の間では知られていることですが、私は門下生の中で最も出来の悪い学生だったのです。そのためでしょうか、先生は常々 mathematical taste(数学としての味覚)を大切にするようにと言われ、そして又、どのような研究をしているのか、あるいは、どのような心構えで学生を指導しているのかと聞かれました。親は出来の悪い子供程心配であるということなのでしょうか。先生がお亡くなる2週間程前、大阪で私の研究分野とはかなり離れている研究集会で講演する機会がありました。私は「生きているものに関わる数学」として非線形非平衡系の面白さそして難しさの話をするつもりでした。もちろん、聴衆はほとんど知らない人ばかりです。しかし後の方の席で、山口先生が座っているのを見つけたのです。何故ここに先生がいるのか不思議に思いながらも講演を終えました。同時に、先生は「今から神戸だ」と席を立たれ、別れ際、に一言「君のやりたいことが少しあったよ」と言われたのです。この研究会に来たのは何か他の理由があったかもわかりませんが、私のこれからの研究方向を心配されていたのだろうと思わざるをえません。

私は東京大学から広島大学に移り、この4月から新しい専攻「数理分子生命」(Department of Applied Mathematics and Life Sciences)を開設することになりました。先生から言われた「生きているものに関わる数学をやらないか」と言われた言葉にはまだ答えられません。もう少し待ってください、そして安らかに見守っていて下さい。

広島大学理学部 三村昌泰

“Whole Life”

東京大学大学院工学系研究科
合原一幸

元旦の夜海外出張から帰国した。山口昌哉先生の訃報は出かける直前に入っていたが、先生からの年賀状が届いていた。「昨年漸く、五十年の数学教師生活を終わり、今は一週一度、文系の人達にカオスを教えております。」とあった。本当に突然の事態であったのだ。

ぼくはこれまで、山口先生の影響を強く受けながらカオスの研究を続けてきた。山口先生は、工学部での教育経験をお持ちのせいか、ぼくのように応用数学の边缘をさまよう数学好きの工学者の気持ちをよく理解して下さった。そして工学部の数学にはロマンチズムがあると励まして下さった。どれだけ勇気づけられたことだろう。

山口先生に初めて研究の話を聞いていただいたのは、確か大学院を修了する頃で、ヤリイカ巨大軸索のカオスに関するデータ解析結果と Hodgkin-Huxley 方程式の数値解析結果について御議論いただいたように記憶している。藤井 宏さん、三村昌泰さんや宇敷重広さん達と初めて御会いしたのもその折りだったようだ。藤井さんとはその後 10 年以上の潜時を経て、研究の大切なパートナーとなった。また、畠 政義さん、高橋 智さん、前田陽一さんをはじめ山口先生の多くの御弟子さん達とも親しく交友させていただいている。すべて山口先生との御縁によるものである。

山口先生が最近書かれた「“Spirituality” - from a Buddhist's view」という英文原稿のコピーを前田さんから見せていただいた。その中で、「すべての人間は自身が属する whole life とは何かを知りたいという願望を有しているように思う。この whole life はまさに、彼自身、彼のすべての祖先そして彼のすべての子孫を含んでいる。それは個人の所有物ではない。決して私的なものではない。しかしながらまた、もしもこのことに気がつけば、それは彼自身の存在にとっての真の存在理由となる。もちろん我々の存在は限られたものである。それは、我々の誕生とともに始まり、死をもって終わる。上述の願望を持ち始めるのは若い時分である。そしてこの願望は死の直前にもっとも強くなる。この whole life についての認識は、我々の真の自己についての認識と密接に関連している。……」といった意味のことを書かれておられる。

帰国した元旦の夜、偶然つけたテレビで、お父様の山口華楊氏について語っておられる山口昌哉先生のお声を耳にすることができた。山口華楊氏は様々な生き物の絵を鮮やかに描き出したことで知られている。山口先生がカオスと出会われた際に、カオスと生命の連関を直感されたのは、このような環境の影響が強かったのかもしれない。哲学者の黒崎政男氏を交えた鼎談で以前語っておられたことがある。whole life について山口先生は何を思索しておられたのだろうか？

Good-bye, 山口昌哉先生－または、数学科落ちこぼれの記－

稻葉 寿（東京大学数理科学研究科）

what a sad news

I do have a calendar with reproductions of his fathers paintings, very nice !

I will remember Prof. Yamaguti as an extra-ordinary person, a great and warm character,

Odo Diekmann の電子メールから (Mon, 4 Jan 1999)

1978

山口昌哉先生との出会いは、1978年の春に遡る。当時京大理学部数学科の4回生向けのセミナー（数学講究）は3回生から参加が可能で、この年にはぼくは3回生として初めて山口先生のセミナーに参加することになった。山口先生の名を知っていたわけではなく、当時先生が田村祐三氏と訳されたエミール・ピカールの「偏微分方程式論」というテキストに惹かれたのが理由であった。このときの「山口組」の仲間に龍谷大の森田さんや三菱総研の安田さんがいた。当時助手をしていた田端さんがいつも臨席していて、専ら質問する「つっこみ役」は田端さんだったように覚えている。

この頃の山口ゼミはいわば数学の正統からはみだした「落ちこぼれ」の吹き溜まりのような感じであった。数学科において数学をやるということになんらの疑問ももたずにいるということができないひとの集まりであった。70年代の後半は長引いた京大闘争が竹本処分をめぐって最終局面を迎えていた。1回生の頃、米山教授の文化人類学のセミナー（かの浅田彰氏が2回生として参加していた）の仲間の女子学生が、機動隊との乱闘で怪我をして松葉杖でゼミに現れた。湘南高校文芸部の先輩は入学するや直ちにノンセクトの活動家として活躍していた。勇敢だった彼や彼女達を思うと、なにもできなかつた自分の内心忸怩たる思いはいまでもある。先生と政治的な立場について深く話した記憶はないけれども、学生運動や部落解放闘争に積極的にかかわっていた先輩達に対して、先生はつねにあたたかな気持ちで接していたと思う。

専門の研究方面では、当時先生はカオスの研究や寺本研と連携しながら数理生態学の問題を取り組んでおられたはずであるが、ぼく自身はそうした問題への感性は全くなかつたためか、カオスについて何者も学ばずに卒業してしまい、いまだにまともに勉強せずにきてしまっている。カオスは量子力学とは違つて原理的な意味でラプラスのデーモンを否定しているわけではないのでは？、というのが当時からの疑問であったが、先生は量子力学はお嫌いであった。「あれは線形や」と一言。どこかにより根元的な非線形性が自然にはあると考えていらしたのかもしれない。先生の言によると、「ずっと数学が好きになれなかつたけれども、カオスがでてきて50にしてようやく面白くなつた」という。また大学闘争の時期に期せずして様々な分野の教官が話し合う機会が与えられたことが、その後の研究の展開に非常によかったとのことであった。後年、社会経済システム学会を立ち上げたり、晩年になって龍谷大学で高坂先生達と数理社会学のセミナーを組織されたように、先生は人間的・社会的なものにつねに関心をもたれ、どのような分野のひととの対話も大事にしていた。異なった領域に架橋することこそ先生の重要な活動の一つであったと思う。

1979

自分のことに戻ると、ピカールの偏微分方程式論のセミナーは、ぼくにとっては数学を無心に勉強できた最後の機会になった。79年の3月にゼミの単位認定のために先生に会った時の話であるが、「生きざま」という言葉をぼくがなにかの拍子に使ったところ、めずらしく激しい感じで「ぼくは生きざまということばはきらいや。死にざまという言葉はあるけどな。」と言われたことが、なぜ?という気持ちとともにずっと残っている。そのことを後年ぼくは勤務先の研究所の労働組合の同人誌に書いたことがある。単に審美的理由だった可能性は高いが、ぼくの解釈はそれは先生の当時の時代風潮への批判であったのではないか、ということだった。70年代の基調というのは解放思想の挫折の反動としての極私的世界への退行と居直りである。非現実的な理念にありまわされたあげくに日常生活世界に真実を発見する、というのはわかりやすいし十分な理由のことである。「かのひとの生き様をみよ」。しかしそれだけでいいのか?、日常的次元に横断的に屹立する超越性の次元は不要なものなのか。安易に理念を説くことなく生活世界の多様なあり方を常に肯定されていた先生だからこそ、それだけで自足する事のない何か、を求められていたのではないか?。しかしついにその真意を聞く機会はなくなってしまった。

4月に始まった4回生の山口ゼミのテキストはハーシュ・スメールの「力学系入門」、助手は宇敷さんであったが、もはやぼくの心は数学のうえにはなくなっていた。マルクーゼ(嗚呼、なつかしや!)やハーバーマス等の西欧マルクシズムや批判的社會理論にすっかりインスピアイアされてしまったあげくに、この世界が抱える諸問題を前に「なにをなすべきか」、という果てしのない問いにとらわれ続けて、どこへも歩き出すことのできない日々が始まったのである。「現存する社会主義」の崩壊の後、資本と市場の論理のグローバル化が無条件に肯定されているかのような現在からは隔世の感があるけれど、企業に就職することすら資本主義社会を肯定することとして躊躇されるという意識が当時はまだあったのである。本当はいまこそマルクーゼの one-dimensional man という批判に耳を傾けるべきなのかもしれない。おざなりに受けた京大数学科大学院は落ちてしまい、先生のところに詫びにいったところ、山で炭焼きをしている先生の知人の話をされた。あまり単線的価値観になるな、いろいろ道はある、というメッセージだと思って聞いていた。

1980-82

岡本総長のイニシアチブによって竹本処分が決定されると、時代の色ははっきりと転換して、さしもの「ガラパゴス諸島=京都大学」にも金ぴかの80年代がやってきた。アンガージュマンの教祖サルトルも「いま、希望とは」という論考を残して死んでしまった。年末にはジョン・レノンもN.Y.で射殺され、Power to the People!の叫びも遠いものになっていた。数学科の同僚達は大学院へ進学し、それぞれの専門の道を歩き出していたが、ぼくは相変わらず浪人や留年中の下宿仲間とともに、朝開店と同時にパチンコ台にとりつき、夜は徹夜で麻雀、昼過ぎに起きるとオートバイを山へ走らせるというあてどない日々(黄金の日々)を送っていた。80年から81年にかけて、たまに山口先生と話すだけで、京都の町をさまよっていたけれど、なにをなすべきか、という問にはついに答えを見つからず、なにもなさないまま、結局先生に就職先を紹介していただくことになった。無思想・無節操きわまる話である。しかも紹介されたシンクタンクを、ぼくは結局断ってしまい、自分で勝手に探してきた厚生省の人口問題研究所の研究員になってしまった。そのお

りも報告にいくと、「君にはそのほうがええかもしれん」といって快諾していただいた。1981年の暮れのことである。翌82年であったか、東京から鎌倉に戻る通勤電車のなかで「日刊ゲンダイ」を拝げると、滝田修氏（竹本処分問題の当事者。元京大経済学部助手の竹本信弘氏）の逮捕の記事。潜行10年のはてである。結局当初から言われていたように冤罪であることがわかったのはだいぶたってからでなかったか。

1982-90

京都をでるとき、先生に挨拶すると、「ぼくは卒業してからのほうがよくつきあうようになるよ」と言っておられた。実にその通りになった。ぼく自身は数学からすっぱり足を洗うつもりで東京にでたのだが、研究者のはしくれで生きていくためのツールはやはり数学しかなかった。86年に勤務先から留学の話がでたため、先生に相談すると、すぐにオランダの Odo Diekmann を紹介された。ちょうど京都の数理生物学の会議で Diekmann が初来日して先生と会ったばかりだったためであろうが、これがぼくのその後を決める第二の出会いになった。Diekmann の尽力と人口問題研究所の寛大な扱いのおかげで、その後 88年から90年までライデン大学の理論生物学研究所とアムステルダムのCWI（数学・コンピュータ科学研究所）に留学することができた。この頃のことは以前にもこのニュースレターに書いたので省略するけれど、まさに山口先生と Diekmann という二人の師に「アニメートされた」のであった。オランダでは、東京女子大の歴史学者、栗原福也先生のご家族に親しくさせていただいたが、栗原先生は山口昌哉先生の早世された弟さん（社会学者）とかつてオランダで留学生仲間であった。ここにも奇しき因縁があった。

1990-99

日本にもどってから先生が上京されたおりや、龍谷大学のセミナーなどで年に一度くらいのペースでお会いしていた。僕の職場があった霞ヶ関まで訪ねてみえたこともあった。またある時など、東大の山上会館に会いに出かけると、「ぼくのファンや」といって一人の弁護士の方を紹介された。その人は山口先生の著書を読んで触発されて、自分が主催する読書サークルで数学の勉強を始めたのだという。96年春にぼくは東大へ移動して、6月に遅まきながら人並みに結婚することになり、先生には主賓で結婚式に出席していただいた。先生の祝辞は晩年先生が非常な共感をもって語ることの多かったジョージ・ブルの生涯の紹介であった。98年の3月に先生は龍谷大学を退職されることになり、退職記念の研究会が瀬田の龍谷大学で開かれた。このとき会の後、初めて先生の奥様に妻ともどもお会いして挨拶することができたが、先生とはこれが最後の機会になってしまった。退職記念のご夫婦の旅行はできたのであろうか。ようやくフルタイムの教授職を離れて、人々自適という矢先の急逝はあまりにも残念な気がするが、最後まで淡々と、しかしせかせかと、風のように去ってしまわれたのは先生らしいのかもしれない。しかし京都の町はまたぼくにとってさびしいものになった。

99年の1月、先生が最後にそのために尽力されていた先生の御尊父、日本画壇の重鎮であった山口華揚画伯の回顧展が銀座松屋で開かれ、妻や両親とともに見に出かけた。山口先生ご自身も絵が上手であり、若い頃フランス留学時代の水彩画などは見事なものであった。華揚画伯の絵の主題は「命（いのち）」だという。生き生きとした動物、植物の絵が印象的である。そういうえば山口先生も数理をとおしていつも「生命」のことを考えておられた。「いのち」こそは親子二代にわたる主題だったのである。（終）

日本人口の50年

稻葉 寿（東京大学数理科学研究科）

1 はじめに

人間人口のダイナミクスは特有の数理的構造を持っているが、畢竟人々が如何に生き、家族を形成し、次世代を再生産していくかという選択の集積の結果でもある。そうした意味で日本の人口が来世紀初頭において縮小再生産と超高齢化への道を辿ることを確かなものとしたのは、80年代を通じて明らかとなつたひとびとの生き方の変貌であった。人口の減少や循環的変動は死亡率の変動の激しい前近代社会では普通のことであったが、今後10年以内に始まる予測される我が国の人口減少局面は、出生率の持続的低下と世界最高の平均寿命という動態のもとでおこるという意味では、かつて世界が経験したことのない出来事である。人口学の面白さの一つは無味乾燥な統計データの背後に人間の生き方がみえることであろう。

2 日本人口の50年

人口問題は我が国ではこれまでのところ研究されることの少ない分野であった。その中でも世界的な人口爆発については貧困、低開発、環境破壊などの諸問題とともに比較的よく語られても（といって、よく研究されているわけでもないが）、こと自らの人口再生産の問題についてはあまり省みられることがなかった。その理由は色々考えられるが、戦前期日本において対外的侵略を国内過剰人口問題の解決として合理化し、なおかつ国力増強のために結婚・出産奨励策を国策として打ち出したことへの反省が、人口政策を語ることを慎重にさせ、結果的には基礎的な人口研究へのニーズをも低下させたということがあったのかもしれない。しかしながら高度経済成長の達成により戦後日本の貧困と国内人口の過剰感覚が短期間のうちに解消されてしまったことが主要な要因であろう。ただ昭和30年代半ばに近代的人口再生産構造（少産少死）が達成されるまでの日本的人口転換過程は、いまでは近代化のモデルのように言われているが、その背後で展開された産児制限運動や新生活運動などの実態、年間100万件をこす中絶の存在等は忘れ去られている。何故このようなことが可能だったのかは日本の歴史的文化的背景を抜きにして「近代化」という普遍的概念で語ることではないのではなかろうか。経済の高度成長とともに、過剰労働力は労働力不足へと転回し、都市へ集積する大規模な人口移動による国内人口の不均衡分布の問題はあるにしても、総量としての人口とその構造を問題視する論調は陰をひそめてしまった。しかしながらその陰で研究者の間では昭和30年代から将来の人口構造の高齢化について警告がなされていたのである。人口の高齢化は人口転換過程を世界最速の10年たらずで成し遂げた結果として必然的なものであったのであるが、それが世論の注

*1 本稿は1998年3月17-18日に龍谷大学で開催された山口昌哉教授退職記念研究集会における筆者の報告のレジメを多少修正したものである。

目をひくのは第二の人口転換過程と経済の低成長が開始される70年代後半以降であった。

表1：戦後日本人口の主要指標の変化

	総人口 (単位:千人)	平均寿命 (男性:女性)		TFR	平均年齢	老人人口割合と 老年化指数**	
1947年	78,101	50.06	53.96	4.54	26.6	4.79 %	13.6
1955年	89,276	63.60	67.75	2.37	27.6	5.32 %	15.9
1970年	103,720	69.31	74.66	2.13	31.5	7.07 %	29.5
1996年	125,864	76.38*	82.85*	1.43	39.9	15.1 %	96.6
2025年	120,913	78.80	85.83	1.61	47.1	27.4 %	209.3

*1995年の統計 **老年化指数は65歳以上人口の0~14歳人口に対する比率、2025年の値は1997年の国立社会保障・人口問題研究所中位推計値

3 人口統計用語の基礎知識

ここで以下で使われる人口統計学のいくつかの用語について触れておきたい。まず出生に関わる指標としては、よく使用されるものに合計特殊出生率 (total fertility rate:TFR) がある。これは各歳での女子の年齢別出生率の総和であり、死亡による中断が無いとした場合に女性が生涯に生む平均子供数と解釈されている。さらに各歳の年齢別女児出生率に出生からその年齢までの女子生存率を乗じてすべての年齢について総和したものが純再生産率 (net reproduction rate:NRR) である。NRRはTFRと異なり、死亡と出生の効果を総合した「再生産」の指標であり、NRR=1の水準が人口が単純再生産される（母親世代とその娘世代の人口比が一対一となる）人口置き換え水準に他ならない。一方、TFRをNRRで割って得られる値は、与えられた出生パターンのもとで人口置き換えを達するために必要とされるTFRの値に他ならない。これを臨界出生率(critical fertility rate:CFR)とも言う。臨界出生率は出生性比と死亡水準に左右されるが、両者の変化の小さい近年では2.08付近で安定している。このような場合にはCFR=2.08を基準値としてTFRを再生産の指標としてNRRの代わりに用いてもよいことになる。

これらの指標はしかし非常に誤解されやすいものもある。例えばTFRは、その解釈からすればあるコードホート（同時出生集団）に対して測定され、親世代と子供世代の数の比に他ならないはずであるが、実際の統計ではTFRは専ら期間的指標、すなわちある年に観測された年齢別出生率の要約指標として用いられているのである。従って通常の人口統計におけるTFRはある年の年齢別出生率に従って再生産をおこなうと想定された仮想的コードホートの出生力を示すに過ぎない。年齢別出生率に変化のない場合は期間とコードホートのTFRを区別する必要はないが、そうでない場合（現実には常に）は両者の差異に注意しなければならない。期間的TFRの動きが必ずしも実体的な出生力変動を反映して

いないことは1966年に「ひのえうま」迷信によって生み控えが発生し、TFRが前年の2.14から1.58へ急減し、翌年2.23へ復帰した事象をあげれば十分であろう。また例えば現在の我が国のように、各コーホートにおける出産タイミングが遅れる（晩産化）場合には、各世代のコーホート出生力に変化がなくとも期間指標であるTFRは一時的に低下し、遅れの停止とともに再上昇してコーホートTFRの値に一致するまで増加するよう見える。これをみて各世代の出生力が実際に低下してさらに回復したと考えるのは誤りである。この間、死亡率の効果によってNRRは実際に低下しているがその割合はわずかであり、世代間の人口比としての再生産力はほとんど変化していない。ただし平均世代間隔の増大は将来の人口規模（ストック）の減少をもたらすという効果はある。

さて一方、観測された年齢別死亡率からは各歳での死亡確率が計算され、これをもとに出生から各歳までの生存率、生存のペ年数、平均余命等が計算される。これを表にしたもののが生命表である。こうして年齢別の出生率と死亡率が与えられると、移民を考慮しなければ、封鎖人口の毎年の成長や年齢構造は一意的に決定されてしまう。ロトカの安定人口理論が示すように、一定の年齢別出生率と死亡率のもとでは人口は長時間の後には一定の成長率と時間的に不变な人口構造をもつ安定人口に漸近する。NRR=1であればこの漸近的成長率はゼロであり、人口は（大きさも構造も一定な）定常人口へ収束することになる。例えば1995年の日本の人口動態(NRR=0.69)から計算される安定人口成長率はマイナス1.28%であり、安定人口の老年人口割合は34%に達する。要するにこの年の人口動態がそのまま維持されれば、人口の三分の一が高齢者という構造をもちながら年1.28%で指数関数的に人口が減少していくことになる。この安定人口分布と実際の人口の年齢分布は終戦直後には非常に似通っていたが、その後は乖離が大きい。これは出生力の急速な変動のためである。

4 第二の人口転換－70年代後半以降－

60年代後半に世界的に発生した大学闘争、反体制運動を我が国で担ったのは戦後の第一次ベビーブーム世代（年260万以上の出生のあった1947年から49年生まれをコアとする団塊の世代あるいは全共闘世代）であり、それは突出した人口数を持つ世代の自己主張のエネルギーに支えられていたとも言えよう。この世代の結婚・出産ブームが過ぎた1970年代半ばは日本の人口学的な第二の分水嶺と考えられる（言うまでもなく第一の分水嶺は1955年頃であり、純再生産率が1前後に定着したときである）。約20年間安定していた期間出生力はこの後人口置き換え水準を割り込んで持続的低下を開始し、今日に至るまでこの傾向が反転する兆候は見えない。この現象の背後には日本人の結婚、出産に関わる行動の大変貌があったと考えられる。

そもそも団塊の世代（戦後生まれ第一世代）の結婚・出産パターンは、その「革命的言辞」にもかかわらず、昭和初期生まれの世代から始まっていた「適齢期」規範のもとでの親子4人の「標準家庭」の形成と家庭内性別役割分業を前提とする再生産構造の完成であったと言える。この世代による結婚ブームが最高潮に達した1972年の初婚カップルの平均婚姻年齢は夫26.7歳、妻24.2歳であり、戦後上昇を続けた平均婚姻年齢はこの付近では減少した。1995年に47～49歳に達した時点でのこの世代の未婚率は男11.2%、

女 5.6%であり、特に男性側で戦前生まれ世代よりは明らかに未婚率の上昇がみられるものの、再生産の主体となる女性では未婚という選択をしたものは 5 %程度である。出産についてみるとこの世代の結婚した女性の平均子供数は 2.1 から 2.2 程度で、無子割合は 4 %程でしかない。要するに女性をベースに考えると、95 %の人が結婚して、そのうちのまた 95 %以上の人がひとが出産して、ほぼ親世代と同じ数の子供世代（第二次ベビーブーム世代）を再生産したことになる。

その後に進行したことは簡単にいえば「結婚力の持続的低下＝結婚離れ」である。上記の結婚ブームの後、1974年からは平均初婚年齢の持続的増加（晩婚化）が始まり、1996年までに夫側で 2.5 歳、妻側で 2.8 歳の上昇をとげる。同時に未婚者割合も急増し、特に出産の主たる担い手とも言える 20 代後半の女性の未婚割合は 1970 年の 18 %が 1995 年には 3 倍増して 48 %に達している。こうした晩婚化は単に結婚タイミングの遅れだけに止まらず、生涯未婚者の著しい増加（非婚化）につながるであろうことは高齢層の未婚割合が着実に増大してきていることから明らかである。

日本では現在でも婚姻外出生は全出生数の 1 %程度でしかなく、平均で 25 %程度の婚姻外出生のある西欧諸国とは著しく事情が異なり、婚姻・出産の連関はいまだ強固である。従って未婚、非婚の増大は直ちに出生力の低下をもたらす。さらにこれまでのところ夫婦出生力は安定しているものの、晩婚であれば出生児数は減少する。大ざっぱにいえば結婚年齢に反比例して夫婦出生児数は減少するといってよい。戦後生まれに起こったであろう平均婚姻年齢と生涯未婚率の上昇と、80年代に観測された結婚出生力を合成してシュミレートしてみると、前節でのべたような期間指標のみかけの低下メカニズムと相まって 70 年代後半から 90 年代初頭に至る日本の期間出生力の低下はほぼ説明され得る。しかしながらその後の止まらない TFR 低下をみると、結婚力の変化だけでなく夫婦の産み方の変化（予定子供数の低下などの「夫婦の子供離れ」）が寄与している可能性が考えられる。

5 人口分布の問題

人口の地域的分布の問題は戦後の日本の人口問題のもう一つの重要な側面をなす。産業構造の近代化と平行した都市への人口の大移動は、日本人のライフスタイルや家族構成に決定的とも言える影響を及ぼしたことは明らかである。1950年代半ばから経済成長とともに県間および県内人口移動数は増加を続け、1971年に年間 836 万件のピークに達し、その後 90 年代初頭まで減少する。バブル経済崩壊後、県内移動は増加したが県間移動は相変わらず減少を続けている。

かつて 1960 年代に日本の国内人口移動にマルコフモデルを適用した清水良平は非常に興味深い観察をおこなっている。彼は 1950 年代のデータを用いて地域間人口移動の OD 表をマルコフ行列に変換してその定常分布を計算した。その結果、定常分布は実際の人口分布とはかけ離れているが、当時の県民所得分布等の経済力指標の分布によく一致することを見いだした。またこのマルコフ過程を時間的に反転させて過去の定常分布をもとめると、農業生産関連指標の分布によく一致したという。清水は観測時点での経済活動力や所得分布と人口分布に不均衡があり、人口移動が過去の産業（第一次産業）地帯から新たな産業（第二次、三次産業）地帯へ、一人あたりの経済活動力の均衡化を目指して起こ

っていると主張した。この観察は大局的には経済構造の近代化と高度成長の時期における人口移動の動向をうまく説明していたと言えよう。しかしその後はどうであろうか。

筆者は1954年から1993年までの40年間の県間人口移動データをマルコフ行列に変換して、その定常分布を各時点における人口分布と県民所得分と比較してみた。その結果わかつることは、(1) 清水の観察の通り、定常分布と県民所得分布の相関は常に高いといえるが、1955年から70年までの間および1985年以降は両者の乖離は拡大傾向にあった；(2) 人口分布と定常分布の乖離は1960年以降急速に縮小し、近年では両者は一致してきている；(3) 所得分布と人口分布の乖離をみると、確かに1960年から80年にかけて乖離は縮小したが、その後は拡大してきている。総じて言うならば、人口移動が特に高度成長期に地域間経済格差解消に大きな役割をはたしたであろうことは確認されるが、70年代後半以降にはそうした解釈は妥当せず、現実の人口分布が定常分布に接近して、人口移動が人口再配置の能力を喪う一方で、所得格差は拡大する傾向にあったのである。ただし名目的な所得格差と生活の豊かさは別物であるというのが80年代以降の実感でもあろうが。とまれ、総量としての日本人口が出生力の急減によってますます不均衡を深める一方で、その地域的分布は均衡化を達したと言えよう。

6 21世紀の日本人口

「将来人口予測はアートである」といった人口学者がいたそうである。要するにまだ科学ではないということであろうが、アートと言うほど洗練されているとも思われない。確かに人間の再生産行動を予測することは、今までのところ全くロジカルにできるようなことではない。生物学的な原則、社会的・文化的な規範、経済的動機などが人間の再生産行動を複雑に規定しているからである。少なくともこれまでのところ公的な人口予測がなんらかの人間行動の説明理論にもとづいてなされたことはないであろうし、例えば社会経済的環境変数との相互作用も通常は考慮されないのが普通である。ただし当たらなくともいまの行動を続けた場合の含意・帰結については知ることができる。

人口問題研究所は戦前から日本の将来人口予測を行ってきたが、それは人口学的パラメータのみを考えた一種のシナリオ予測である。その結果をみると長期の予測の誤差は当然ながら結構大きいことに気づく。1950年代から60年代前半までの推計は現実の人口よりもかなり過小推計になっていて、特に50年代のものは最大人口規模が1億1千万以下でしかない。一方、69年、75年、87年の各推計はむしろ過大気味と言えよう。82年、92年、97年の3本の推計は21世紀の最初の10年くらいで人口は1億3千万程のピークを迎えた後減少を開始するという似たような経過を示している。80年代以降の各推計が方法的にほぼ同一の基盤にたちながら異なる結果となった原因是、ほとんどすべて出生率の将来動向についての想定の違いによると考えられる。死亡率は十分に低位水準にあってその動きは安定的であるからである。また90年代の推計（中位）はTFRが長期的に人口置き換え水準に復帰しないと想定した点で画期的であった。長期的には定常状態に到達すると想定するのがこの業界の常識だったからである。それだけ出生力の回復のシナリオを描く根柢が見いだしがたかったということであろう。

最新の97年推計の中位の仮定では、世代間出生変動のターゲットとされた1980

年生まれの女子コードホートのTFRは1.61、生涯未婚率は13.8%、無子割合は23%と想定されている。この世代はいまや再生産期間に入りつつあるが、この想定が実現されるとすると、その可能性はかなりありそうだが、団塊の世代までの常識とはかけ離れたライフコースが待っていることになろう。同一世代内の4分の1弱の女性（男性の場合は未婚率が女子を上回るので、この割合はもっと大きい）が子供無しのライフコースを選ぶとすれば、公的な社会保障制度の果たす役割はきわめて重いものにならざるを得ない。しかもこの世代が60歳になる2040年には60歳以上の人口割合は38%に達する。

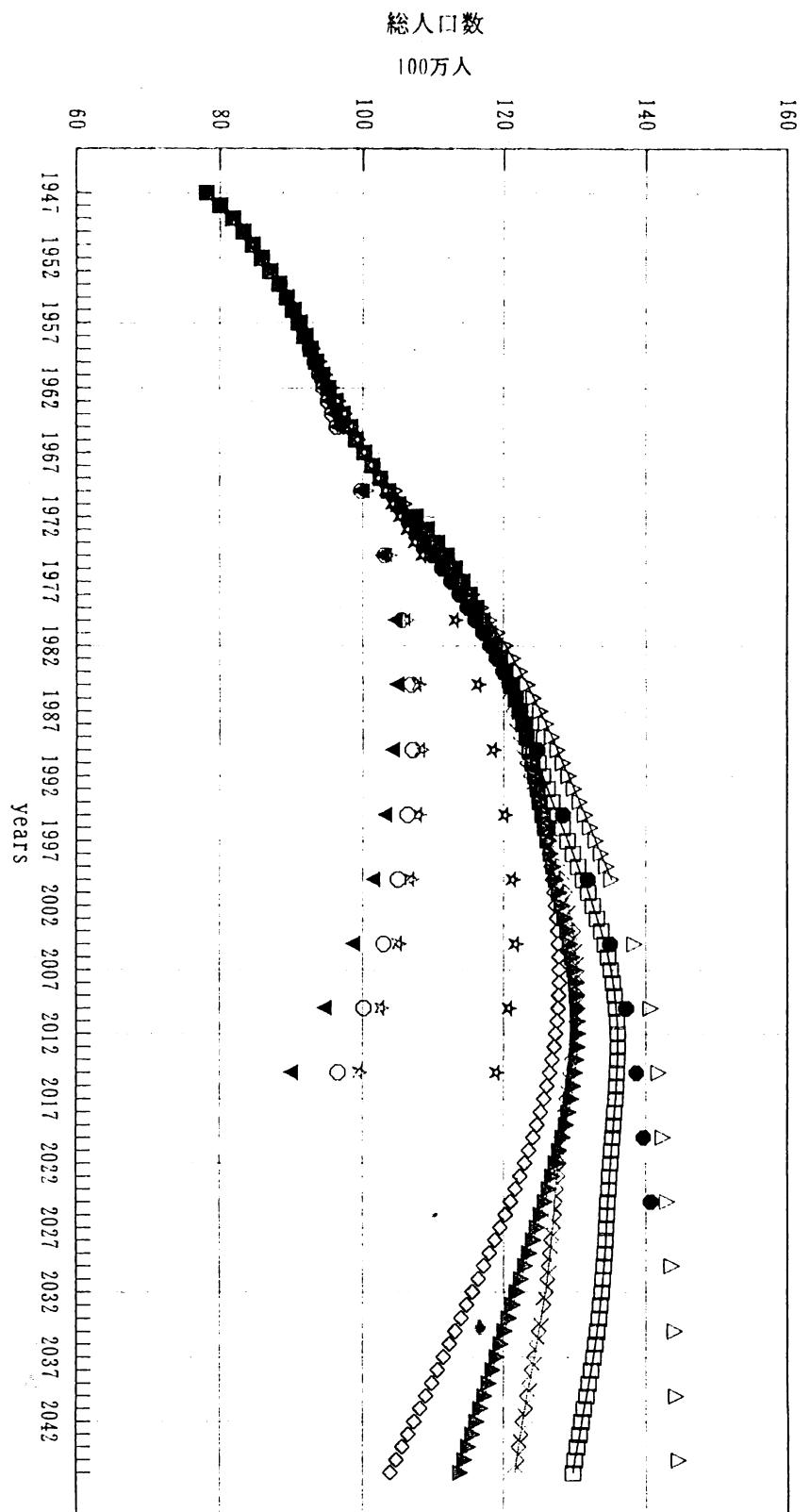
婚姻は長らく人口再生産の安定的な基盤をあたえる社会的制度と考えられていたが、いまやその役割は急速に縮小しつつあるようにみえる。西欧諸国では70年代以降、伝統的な恋愛・婚姻・出産のパッケージが崩壊して、同棲、事実婚、非嫡出出生が一般化した。今日では欧州連合では平均して25%程度の新生児は婚姻外の出生である。統計に把握されない共同生活が多いから、統計上の未婚率は西欧諸国においては実体的なシングル割合よりも高くでているはずである。にもかかわらず、20代後半までの女性、30代前半までの男性をみると日本人の未婚率は男女ともスウェーデンをのぞく欧州連合諸国やアメリカ合衆国よりも高いのである。しかも日本人の同棲率は1~2%でしかない。要するに日本では「婚姻・出産」のパッケージは規範として未だ強固であるが、その敷居はますます高くなっていて、しかもそれは家族形成や再生産のスタイルの多様化につながっていない。男女の生活形態からすると、単身、親との同居（パラサイトシングルまたは垂直的共生）、法律婚という選択しかないので現状であるが、事態がこのまま推移すると考えるのはいさか不自然な気がするのは筆者だけであろうか。法的な整備が進めば、欧州諸国のように同棲、事実婚のような水平的共生関係の多様化と非嫡出出生が一般化するのであろうか？。

7 おわりに

マルクスの贋みにならうならば、人口はその存在のうえに社会の一切のものが展開される下部構造=土台をなしている。無論この場合も上部と土台の関係は相互規定的なのであるが、人間の生物的・文化的特性やその巨大な慣性のゆえに、人口の動きは容易にコントロールを許さない独自のものがある。それだけに我田引水かもしれないが、周到な研究が必要であると思われるのであるが、我が国ではこれまで全体としてみれば不思議なほど人口学・人口問題研究に無関心であった。気にしなくてもやっていけたことは幸福であったということなのかもしれないが、これからはそうでもなさそうである。自分たちの再生産という生命としての基本について明晰な理解なしに健全な社会発展はあり得ないと思うのであるがいかがであろうか。

(終)

日本人口の実績値と推計値



Dynamical Neural Network Models for Hippocampal Memory (海馬記憶の動的神経回路網モデル)

東京大学大学院工学系研究科計数工学専攻博士課程 荒木 修
araki@sat.t.u-tokyo.ac.jp

リアルタイムに入力される感覚信号の中から、脳はどのようにして重要な情報を抽出し、記憶しているのであろうか。海馬は日常的なイベントを記憶するエピソード記憶に中心的な役割をしていると言われている。しかし、その情報処理のメカニズムはよく分かっていない。海馬の記憶のダイナミックな情報処理機能を明らかにするために、本論文では、海馬に関する生理学的、解剖学的知見に基づいてニューラルネットワークモデルを構築しその動的特性を調べるアプローチを取る。今まで提案してきた海馬モデルの多くは、平均発火率の高い細胞の空間パターンを情報表現として仮定してきた。低頻度のスパイクは、コーディングに参加しないノイズとして無視される。しかし、実際の海馬のダイナミックな発火パターン変化は、低頻度の発火パターンも情報処理に大きく寄与していることを示唆する。本論文では、従来の海馬モデルの次の2つの問題点に焦点を当てた。第1点は、海馬全体の閉ループバスにおいて発火細胞へ回帰する結合の存在を前提としていること、第2点は、平均発火率の高い細胞の空間パターンだけを対象とし低頻度スパイクを無視していることである。

最初に、海馬と同様の divergent/convergent な閉ループネットワーク構造において、高頻度発火するバスを自己組織化する学習メカニズムを示す。各シナプスに割り当てられた $s_{ij}(t)$ の値がある閾値以上になれば LTP(長期増強) を起こし、ある閾値以下になれば LTD(長期抑制) を起こす。 $s_{ij}(t)$ の値は入力と発火の相関が高いほど増加し、相関が低いほど減少する。この局所的ダイナミクスに加え、Fitzsimonds らの海馬細胞における実験データに基づく LTD の逆伝搬という大局部性を持つ(図 1)。これによって、海馬閉ループにおける発火スパイクの相間に応じたシナプス結合パターンが構成される。高頻度に発火する空間パターンが記憶され、想起されることが、コンピュータシミュレーションによって示される。これは、学習によってシナプス荷重に LTP/LTD が起こり、高頻度発火の入力パターンに応じたシナプス結合バスが自己組織化されるからである。

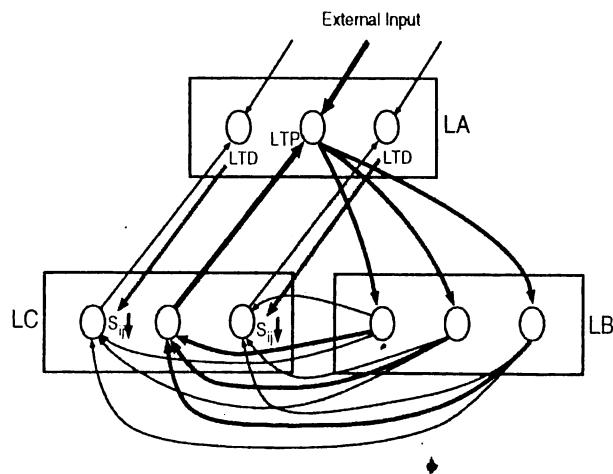


図 1: 学習メカニズムにおける LTD の逆伝搬。A 層で起こった LTD が逆伝搬して C 層のシナプスの s_{ij} 値を下げる。

海馬の神経回路網は、大きく階層型ネットワークモデルと相互結合型ネットワークモデル (CA3) とに分けられる。次に、それぞれのモデルに低頻度発火スパイクを入力した時の動的特性を示す。

層内に回帰的抑制性結合を持ち、層間が divergent/convergent の結合を持つ階層型スパイクニュー

ラルネットワークモデルにおいて、ポアソン過程スパイクの非同期パターンを入力すると、下流層で同期的パターンが発生する。非同期から同期パターンへの変換の原因を調べると、膜電位の時定数程度の数十msオーダーのタイムウインドウにおける特定の時空間パターンによって起こっていることが分かった。一方、その7、8倍程度の長さのタイムウインドウ内の微小な変動によって同期が起らなくことがあるため、100ms程度の時空間パターンからある構造が検出されたことを同期信号が示していると考えられる。また、結合の伝達遅延の分散が小さい場合や部分結合の割合が大きいネットワークほど同期が起こりやすい特性がある。

次に、相互結合をしているスパイクニューロンモデルの発火パターンが、不安定な時空間パターンと安定した平均発火率という2つの特性を持つことを示す。モデルの結合は全結合ではなく、部分的（シミュレーションでは40%）に結合する。 y_i を内部活動度、 x_i を細胞の出力値とすると、細胞のダイナミクスは(1)式に従う。(1)式の右辺3項目は不応性であり、 $f()$ はヘビサイド関数である。

$$y_i(t+1) = A_i(t) + \beta \sum_{j=0}^N \sum_{r=0}^{t+\Delta_{ij}} \exp\left(-\frac{r}{\tau_{act}}\right) w_{ij} x_j(t-r-\Delta_{ij}) - \alpha \sum_{r=0}^t \exp\left(-\frac{r}{\tau_{ref}}\right) x_i(t-r) - \theta \quad (1)$$

$$x_i(t+1) = f(y_i(t+1)) \quad (2)$$

ポアソン過程スパイク列と一定値の入力を与えた時のそれぞれのスパイク列は、いずれの場合も非周期的発火パターンが観測される（図2(a)左）。モデル全体の力学系への微小揺動を加えると、カオス的不安定性を持つことが分かった。一方、ニューラルネットワークモデルが同一であれば細胞ごとの平均発火率の空間パターン（図2(a)右）は安定する。図2(b)は、同一のニューラルネットワークモデルにおいてポアソン過程入力スパイクの平均スパイク間隔とランダム種を変化させた時の、平均発火率の空間パターンの相関係数である。ネットワークを変化させると相関が低くなるので、平均発火率の空間パターンはネットワーク固有のものである。ニューロンの膜時定数を小さくすると、安定した平均発火率を得るのに必要な時間が長くなるので、ニューロンのintegrate-and-fireによってシナプス結合の構造が現れていると考えられる。これらの結果は、脳内情報表現において、時空間パターンと平均発火率の空間パターンという2つの可能性を示す。

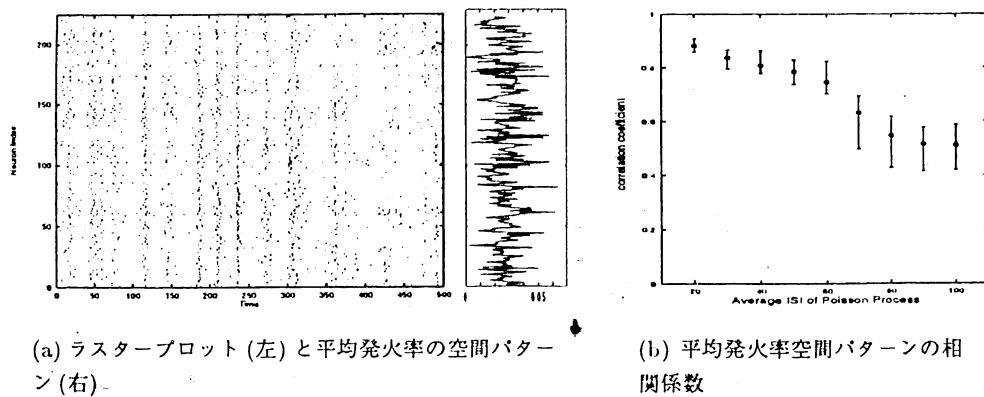


図2：相互結合型ネットワークのシミュレーション結果

最後に、階層型と相互結合型で構成された海馬全体のニューラルネットワークモデル構成し、前述の学習メカニズムを適用した時のスパイクの挙動を示す。モデルの構造は、A、B、Cの3層構造であり、B層だけが相互結合型ネットワークである。ポアソン過程による系列を周期的に($T = 100$)各細胞に入力する。学習メカニズムが働くことによって、A層に周期的な時空間パターンが出現する(図3)。これは、B層内のリカレント結合や他の層間で起こったLTDとLTPが効いていると考えられる。特に、LTDによって相関の少ないスパイクが抑制され、入力の周期性に合うスパイクが全体の閉ループに残ったと考えられる。この結果は、不安定で非周期的なスパイクの挙動が、学習メカニズムによって安定な時空間パターンへ変換される可能性を示唆している。学習されていないパターンが入力された時、CA3内と全体のリカレント結合のために、不安定だが時空間構造に敏感な変化をすると考えられる。この不安定な挙動が、学習メカニズムによって周期的パターンや平均発火率の空間パターンのような安定したダイナミクスや情報表現に変換される過程を、エピソード記憶を一時的に蓄える処理と考えられる。

以上のように、焦点を当てた2つの問題点について次のように解決した。まず、提案したLTD逆伝搬を用いた学習メカニズムによって従来モデルの問題点を解決できることが分かった。また、従来は無視されていた低頻度スパイクの動的特性が、海馬機能としての何らかの役割を果たしている可能性を示した。

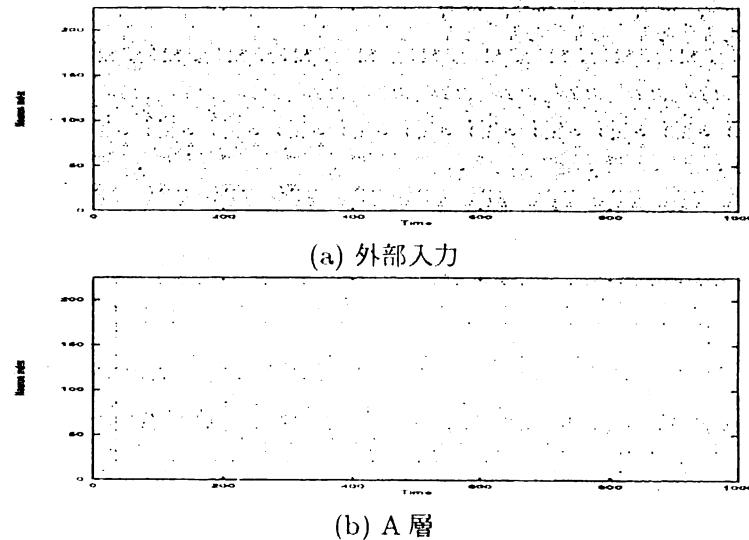


図3: 学習メカニズム適用海馬全体モデルにおける外部入力とA層の出力パターン。入力はポアソン過程(平均 ISI=100)による周期パターン(周期 100)。

博士論文： Roles of Neuronal Active Properties in a Single Neuronal Information Processing

(単一ニューロンの情報処理における神経膜能動特性の役割に関する研究)

東京大学大学院工学系研究科計数工学専攻 作村勇一 (saku@sat.t.u-tokyo.ac.jp)

1 はじめに

数理的・工学的アプローチによる脳研究は長年にわたって行なわれてきたが、現実の脳の情報処理機構の本当の原理を解明するという目的から少し離れている所が見受けられた。ところが近年、bottom-up 的な研究が見直され、1個の神経細胞の性質を改めて考え直すための数理工学的研究も盛んになってきた。集団(脳)の挙動は、それを構成する要素(神経細胞)の性質によって大きく変化するため、その要素の機能を解明することは非常に重要なことである。そのような経緯から、本研究では単一神経細胞レベルの脳内情報処理を解明するため、現実の神経細胞の性質を良く表現する Hodgkin-Huxley 方程式の解析を行なった。

2 Hodgkin-Huxley 方程式とシナプスモデル

神経細胞はシナプス入力を受けると内部の電位を急激に上昇させて電気パルス(スパイク)を発生し、結合先の神経細胞に情報を伝達すると考えられている。以下に示す Hodgkin-Huxley 方程式 [1] はこの様子を上手く表現する。

$$1.0 \frac{dV}{dt} = 120m^3h(V_{Na} - V) + 36n^4(V_K - V) \\ + g_l(V_l - V) + I_{syn} \quad (1)$$

$$dx/dt = \{\alpha_x \cdot (1-x) - \beta_x \cdot x\} 3^{(15-6.3)/10} \quad (2)$$

ここで内部電位 V は静止電位 $V_{rest} = -65$ (mV) を基準としており、他のパラメータは $V_{Na} = 50.0 - V_{rest}$, $V_K = -77.0 - V_{rest}$, $V_l = -54.4 - V_{rest}$ (mV) である。Na チャンネルの活性化、不活性化、K チャンネルの活性化を表わす m , h , n の方程式における α_x と β_x ($x = m, h, n$) は V の関数¹である。

(1) 式における I_{syn} は細胞膜の単位面積当たりのシナプス電流であり、シナプスコンダクタンス g_{syn} を使って以下のように表わされる [2, 3]。

$$I_{syn} = \sum_i^N g_{syn}(t - t_i) \cdot (V_{syn} - V) / 4\pi r^2 \quad (3)$$

$$g_{syn}(t) = \begin{cases} 0 & (t < 0) \\ \frac{g_{peak} \cdot e}{t_{peak}} \cdot t \cdot e^{-t/t_{peak}} & (t \geq 0) \end{cases} \quad (4)$$

¹ $\alpha_m = 0.1(25-V)/\{e^{(25-V)/10}-1\}$, $\beta_m = 4e^{-V/18}$, $\alpha_h = 0.07e^{-V/20}$, $\beta_h = 1/\{e^{(30-V)/10}+1\}$, $\alpha_n = 0.01(10-V)/\{e^{(10-V)/10}-1\}$, $\beta_n = 0.125e^{-V/80}$.

ここで t_i はシナプス入力時刻(ミリ秒)であり、神経細胞は半径 $r = 20\mu\text{m}$ の球体と見なした。 g_{syn} がこのように時間の関数で近似できることは生理学的に分かっていることである。本研究では、全ての興奮・抑制シナプスはそれそれが以下のようバターメータであるとする。

	興奮性	抑制性
V_{syn} (mV)	$-10 - V_{rest}$ ($= V_{exc}$)	$-70 - V_{rest}$ ($= V_{inh}$)
t_{peak} (msec)	2.0	5.0
g_{peak} (nS)	0.5	5.0

3 情報処理の時間スケール

これまでの単一神経細胞の数理モデルの多くは、単位時間のスパイク頻度を入出力に使われる情報と仮定している。そして神経細胞の内部状態は、入力スパイク頻度にシナプス結合の強さをかけることによって決定されるとしてきた。単位時間の頻度のみを情報としているということは、単位時間内における入力スパイクの時間的なパターンは出力に無関係であることになる。そのような時間幅はどれくらいであろうか。このような疑問を抱く理由は、もしこの時間幅が非常に小さいものであるならば、入力の頻度というものを決めることができないからである。

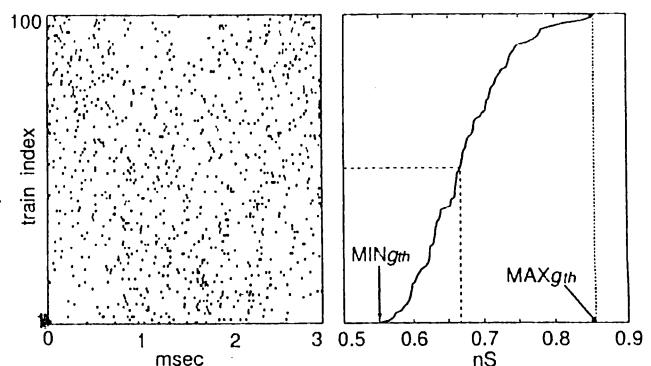


図 1: (左) 一様分布で作成した入力パターンを、発火のしくい順に上から並べたもの($t_{peak} = 1.0$ msec, $N = 9$, and $W = 3.0$ msec)。(右) 左図のパターンで発火に必要な g_{peak} の大きさを横軸にとって描いたもの。

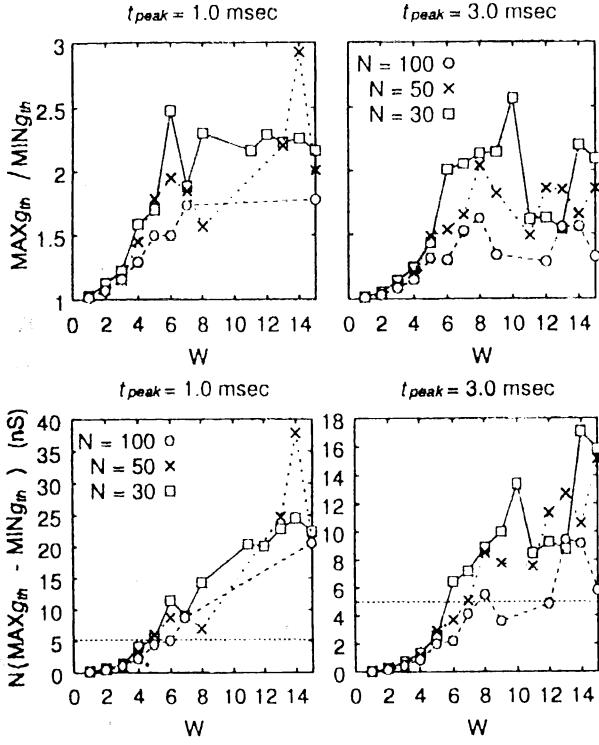


図 2: (左) $\text{MAX}_{g_{th}}$ と $\text{MIN}_{g_{th}}$ の比をいくつかの時間幅 W (横軸) と入力個数 N について求めたもの. (右) 全ての入力の g_{peak} の差の総和 ($\text{MAX}_{g_{th}}$ と $\text{MIN}_{g_{th}}$ の差と N の積) をいくつかの時間幅 W と入力個数 N について求めたもの. 点線は 5.0 nS であり, 細胞は $g_{peak} = 5.15$ nS ($t_{peak} = 1.0$ msec) である入力 1 個で発火することから, その値の大きさが分かる.

この時間幅を推定するために, いくつかの時間幅 W 内で N 個の入力タイミング t_i を一様分布で作成し, (1) 式の数値計算を行なった. 図 1 は N 個目の入力で発火するために必要な g_{peak} の大きさ (g_{th} ; g_{peak} の閾値) を求めた例である. 図は入力パターンによって細胞の発火のしやすさが大きく異なることを示している ($\text{MAX}_{g_{th}}$ と $\text{MIN}_{g_{th}}$). ではこの違いは時間幅 W にどれだけ依存しているであろうか? これを見るために $\text{MAX}_{g_{th}}$ と $\text{MIN}_{g_{th}}$ の比と差を求めたのが図 2 である. 発火の如何が入力パターンに依存しない理想の状況を考えると, 比は 1 となり, 差は 0 とならなければならない. しかし図よりそのような値になるためには 1 ミリ秒程度ということになってしまう. 比や差に関して多少の許容範囲を認めたとしても, 数ミリ秒が妥当なところである. したがって, 神経細胞の入力スパイクを処理する時間スケールも数ミリ秒とすべきである. 細胞が発火したとき, スパイクとその後に必ず発生する不応期の時間幅の総和も数ミリ秒レベルであることから, この計算で得られた時間幅における 1 つのシナプスから受けとるスパイク数は 1 か 0 となる. この事実は, 発火頻度よりもむしろそのような短かい時間幅に入力されるためのタイミングの方を細胞が情報としていると言つてよいだろう.

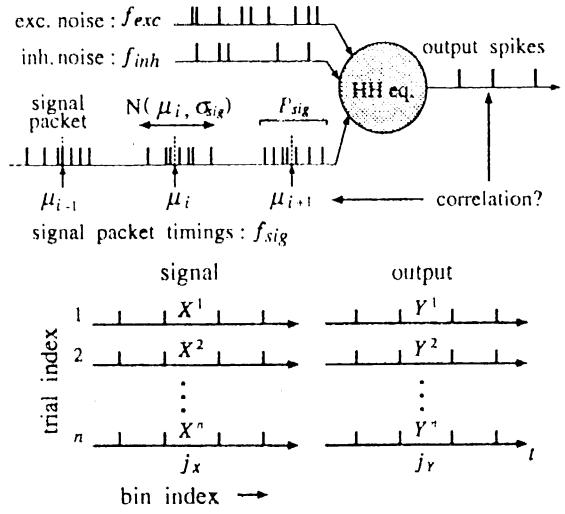


図 3: (上) 細胞の入出力関係の模式図. まず Poisson 過程から f_{sig} Hz の頻度で時刻 μ_i を決め, 次に各 μ_i を平均とする標準偏差 σ_{sig} の正規分布で P_{sig} 個のスパイクタイミング (興奮性) を決めて 1 つの信号パケットとする. こうして作られた凝集性のスパイクパケット列と, 興奮性と抑制性の Poisson ノイズ (頻度はそれぞれ f_{exc} , f_{inh} Hz) を細胞に入力し, 出力スパイク時刻を計測する. (下) 入力信号パケット時刻 (μ_i) と出力スパイク時刻からなる n 組のスパイク列を一定の bin 幅で区切ったもの. このとき各 bin のスパイク数は X^i , $Y^i \in \{0, 1\}$ ($i = 1, \dots, n$) となるように 4 ミリ秒とした. 計測時間は 1200 ミリ秒であり, 解析には後半の 1000 ミリ秒のスパイク列を用いた.

4 バックグラウンドノイズの役割

近年 Stochastic Resonance (確率共振, 以下 SR) という現象に関する研究が様々な分野で盛んに行なわれている [4, 5, 6]. これは弱い信号がノイズと確率的に共振することによって增幅され, 非線形システムからその信号が検出されるという現象である. その際, 最も良い検出をするためにはノイズが強すぎても弱すぎてもいけない. 脳研究における SR 研究も含めて, ノイズとしては平均 0 の白色ノイズ, 信号として sin 関数などが用いられている. しかし特に脳研究においては, もう少し現実的なモデルを仮定できると思われる. そこで本研究では, ノイズとして Poisson 過程のランダムスパイクを, 信号としてはある程度凝集したスパイクパケットのタイミングを仮定し, SR の可能性を試みた.

図 3 は本研究における SR の方法を模式化したものである. SR では入力信号が何如に出力として検出されたかを数値化する必要があるので, ここでは “shuffled predictor” [7, 8] と呼ばれる以下の式を用いる.

$$C_0(j_X, j_Y) = \frac{Z - X \cdot Y/n}{\{(X(1 - X/n) \cdot Y(1 - Y/n)\}^{1/2}} \quad (5)$$

ここで $Z = \sum_{i=1}^n X^i$, $Y = \sum_{i=1}^n Y^i$ はそれぞれ bin 番

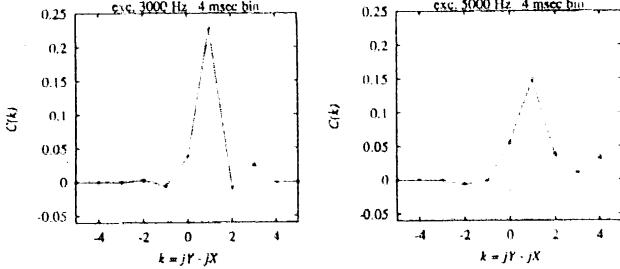


図 4: 信号スパイク列と出力スパイク列との相互相関の例. $f_{sig} = 40\text{Hz}$, $\sigma_{sig} = 0.5\text{msec}$, $P_{sig} = 6$, $f_{inh} = 50\text{Hz}$ で左が $f_{exc} = 3000\text{Hz}$, 右が $f_{exc} = 5000\text{Hz}$.

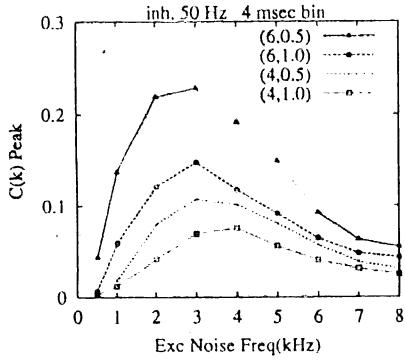


図 5: $C(k)$ のピーク値を興奮性ノイズスパイクの頻度別にプロットしたもの. $f_{inh} = 50\text{Hz}$ の抑制性の場合について計算した. 図中の数字の組は (P_{sig}, σ_{sig}) を表わす.

号 j_X と j_Y における総スパイク数であり, $Z = \sum_{i=1}^n X^i$. Y^i はその bin 番号間の同期スパイク数である. この $C_0(j_X, j_Y)$ はベクトル $x = (X^1, X^2, \dots, X^n)$, $y = (Y^1, Y^2, \dots, Y^n)$ がどれだけ近いかを表わす, $[-1, 1]$ の正規化された相互相関係数である. しかしここではスパイク列全体の相互相関を見る必要があるので, 入出力スパイク列間で bin 数 k だけディレイのある全ての bin 間の $C_0(j_X, j_Y)$ の平均 $C(k) = \frac{1}{240} \sum_{j_X=6}^{245} C_0(j_X, j_X+k)$ を求める (bin 幅 4 ミリ秒, $n = 300$). 図 4 は上式を用いて実際に $-5 \leq k \leq 5$ の k に対する $C(k)$ を描いたものである. この図から f_{exc} が 5000 Hz のときよりも 3000 Hz のときの方が相関係数のピーク値が大きく, そのピークは信号入力時刻から数ミリ秒後であることが分かる. しかし, 本当に確率的な共振によって信号が検出されているのであろうか? というのは f_{exc} の増加に共なって, 入力平均も増加しているため, 図 5 の結果は単に比較的平坦な興奮性入力の底上げ効果に過ぎないのではないかという反論が考えられるからである. 確かに図 6 からも分かるように, f_{exc} の増加とともに総シナプスコンダクタンス ($\sum_i^N g_{syn}(t-t_i)/4\pi r^2$) の平均と標準偏差は増加している. しかも平均は標準偏差よりも 1 衝オーダーが大きい. したがって上の反論は信憑性が高く, もしその通りであればこの信号検出に確率的因素はほとんどないことになってしまう.

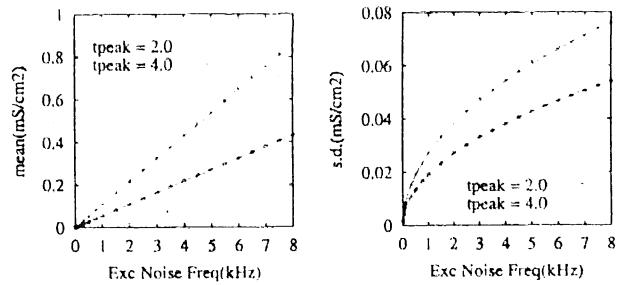


図 6: 興奮性シナプス入力 ($g_{peak} = 0.5$) を異なる頻度 (横軸) で行なったときの, 興奮性シナプスコンダクタンスの平均 (左) と標準偏差 (右).

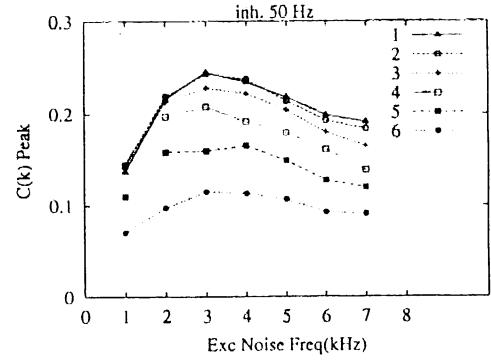


図 7: 図 5 の $(P_{sig}, \sigma_{sig}) = (6, 0.5)$ の場合と同じパラメータを使い, かつコンダクタンスの平均に一定のバイアスを強制的にかけたときの $C(k)$ のピーク値を描いたもの. 図において興奮性コンダクタンスの変化の仕方 (または標準偏差) は各 f_{exc} で同じであり, 同じ線でリンクされた点は全て同じ平均コンダクタンスであることを意味する.

そこで, 図 5 と同じ計算を, 興奮性ノイズの総シナプスコンダクタンスの平均値にバイアスをかけて行なった結果が図 7 である. つまり, 興奮性ノイズの総コンダクタンスの時間変化 (または標準偏差) は図 5 で使ったものと同じであるが, 平均値を強制的に変えている. この図の結果は平均値の大きさが信号検出のための底上げをしているわけではないことを示している. では何が信号検出を行なっているかは図 8 がよく示している. つまり, 興奮性ノイズが一度減少した後, 急激な増加をし, 同時に抑制性ノイズが減少しているときに信号が検出されているのである. これはシナプス電流 (I_{syn}) が急激に増加するときであり, 各 f_{exc} におけるノイズの標準偏差 (変化の度合) が信号検出の指標であることを意味する. 興奮・抑制のノイズの変化は確率的であると言えるので, 図 5 の結果は SR 現象であると言える.

5 細胞の能動的性質

以上のような結果は神経細胞の「刺激の変化に対する鋭敏性」による. これは変化の少ない刺激に対しては細胞の

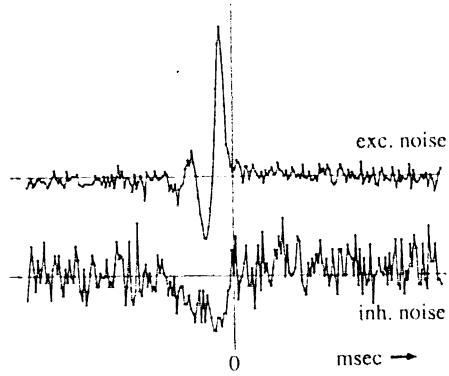


図 8: $f_{exc} = 3000$ のときの reverse correlation. 信号が入力された時刻から 5 ミリ秒内に output されたスパイクの時刻を 0 とし、その前後で興奮性・抑制性ノイズがどのように入ってきたかをヒストグラムにして正規化したもの。

閾値が上昇するためであるが、図 9 はその閾値がどれだけ変化するかを表わしている。この図から、コンダクタンスの底上げとそれによる膜電位の上昇があったとしても、閾値が下がるわけではないことが分かる。こういった閾値上昇現象は生理学的にも古くから研究されており [9, 10]、Na チャンネルの不活性化などが原因とされている。この事実は神経細胞が modulation detector (変調検出器) という側面を持っていることを示すと同時に、伝統的な数理モデルとは大きく異なることを物語っている。

6 まとめ

Hodgkin-Huxley 方程式の数値計算を行ない、神経細胞のシナプス入力を処理する際の時間スケールを推定した。またそのような時間幅内で凝集する入力スパイクのタイミングを信号として、ノイズスパイク入力による SR 現象があり得ることを示した。そしてこの現象が細胞膜の能動的性質によってなされていることも分かった。脳内に発火頻度をコントロールでき、ランダム発火する領野があれば、それは本研究のようなバックグラウンドノイズのような働きをして、情報処理をする際に特定の情報を選んで検出する、いわゆる「選択的注意」のような役割を果しているかもしれない。

参考文献

- [1] A. L. Hodgkin and A. F. Huxley. *J. Physiol.*, 117:500–544, 1952.
- [2] W. Rall. *J. Neurophysiol.*, 30:1138–1168, 1967.
- [3] J. J. B. Jack, D. Noble, and R. W. Tseim. *Electrical Current Flow in Excitable Cells*. Clarendon Press, Oxford, second edition, 1975.

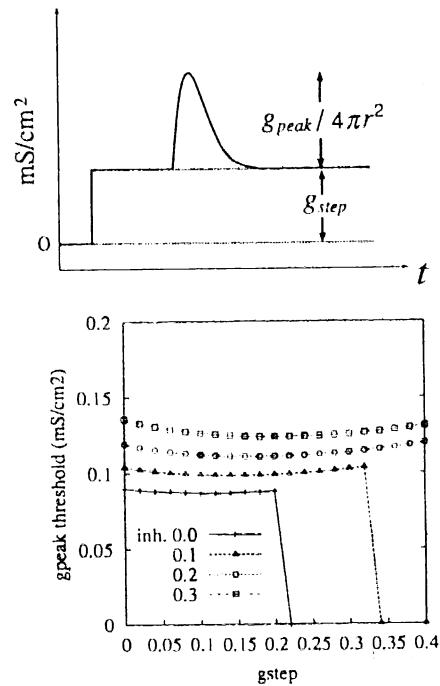


図 9: 興奮性のステップ入力 g_{step} で膜電位が静止した後に(4)式のシナプス入力 ($t_{peak} = 2.0$ msec) を上乗せして、ニューロンが発火するのに必要な g_{peak} の大きさ g_{th} を求めたもの(上図はコンダクタンス変化の模式図)。横軸は g_{step} の値 (mS/cm^2) で、縦軸は g_{th} の値 (nS)。4種類の抑制性 g_{const} (上から 0.3, 0.2, 0.1, 0.0 mS/cm^2 , $E_{syn} = E_{inh}$ mV) がある場合についてプロットした。途中で g_{peak} が 0 になるのは興奮性 g_{step} のみでニューロンが連続発火することを示す。

- [4] A. R. Bulsara, T. C. Elton, C. R. Doering, S. B. Lowen, and K. Lindenberg. *Phys. Rev. E*, 53(4):3958–3969, 1996.
- [5] J. J. Collins, C. C. Chow, and T. T. Imhoff. *Nature*, 376:236–238, 1995.
- [6] B. J. Gluckman, T. I. Netoff, E. J. Neel, W. L. Ditto, M. L. Spano, and S. J. Schiff. *Phys. Rev. Lett.*, 77(19):4098–4101, 1996.
- [7] G. Palm, A. M. H. J. Aertsen, and G. L. Gerstein. *Biological Cybernetics*, 59:1–11, 1988.
- [8] A. M. H. J. Aertsen, G. L. Gerstein, Habib. M.K., and G. Palm. *J. Neurophysiol.*, 61(5):900–917, 1989.
- [9] T. Araki and T. Otani. *Jap. J. Physiol.*, 9:69–83, 1959.
- [10] K. Bradley and G. G. Somjen. *J. Physiol.*, 156:75–92, 1961.

修士論文：ダイナミカルニューロンモデルから成る非線形ネットワークの性質について

東京大学大学院工学系研究科 計数工学専攻 陸衛強 (michael@sat.t.u-tokyo.ac.jp)

指導教官：合原一幸教授

本研究では、二つの側面から、ダイナミカルニューロンモデルが結合して出来た非線形ネットワークについて考察する：

- 定量的:Hodgkin-Huxley ニューロンからなる非線形ネットワークにおける抑制性入力の働き
- 定性的:FitzHugh-Nagumo ニューロンなどからなる反応拡散非線形ネットワークにおけるカオスの縁

1 Hodgkin-Huxley ニューロンからなる非線形ネットワークでの抑制性入力の働き

最近、抑制性入力がニューロン集団の同期発火に関する生理実験の結果が得られた。そこで、本物の脳に近い Hodgkin-Huxley モデルを用いて、Temporal Coding の視点から、ニューロンへの抑制性入力の働きについて考察した。

抑制性入力による発火確率の振動

ランダムな興奮性入力 (Background Activity) に晒されたニューロンの抑制性入力後の発火時間ヒストグラムより抑制性入力が発火確率に与える影響をみた。(図 1)

この時、ニューロンの発火確率は変化は一時減少したあと、高くなりバウンドし、減衰振動の末、本来の発火確率レベルに戻る。この振動は、興奮性入力の平均頻度、興奮性と抑制性のシナプス結合の変化によって、振動周期、減衰速度などが変化することも確認された。

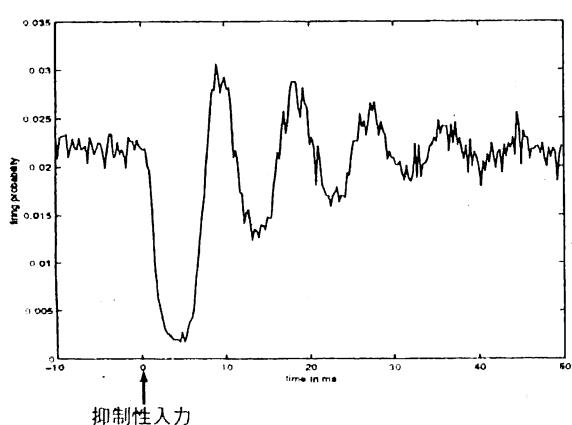


図 1: 抑制性入力前後のニューロン発火確率

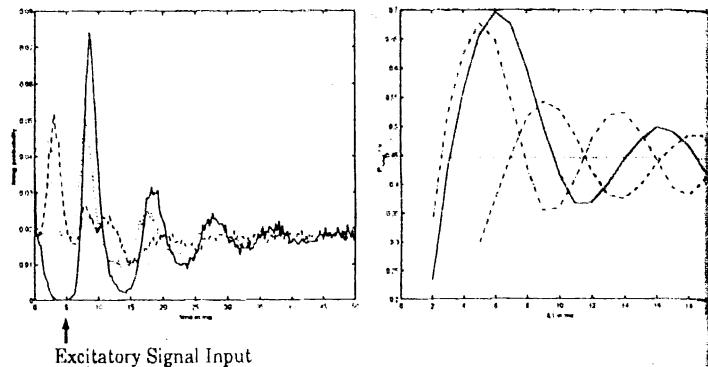


図 2: (左) 抑制性入力の Δt_{ms} 後に興奮性入力が入るときの発火確率変化 (右) 瞬間最高発火確率と Δt との関係：実線：抑制・興奮入力、破線：興奮・興奮入力、点線：興奮入力のみ、一点鎖線：Background Activity の平均頻度を変えた場合の抑制・興奮

抑制入力による瞬間最大発火確率への影響

一方、Background Activity に晒されているニューロンに、抑制性入力の Δt_{ms} 後に入力信号として興奮性入力が続いているとき、ニューロンの発火確率を求めてみた。興奮性のみ (点線)、興奮・興奮 (破線) が続く場合の結果も同じ図に示した。(図 2 左, $\Delta t=5ms$) 抑制・興奮入力による発火確率のピークは、明らかにその他の場合よりも鋭くて高い。 Δt と、発火確率のピークの高さの関係は、図 2 右で示した。瞬間発火確率の大きな上昇は、抑制性入力後の 4ms ~ 8ms でのみ見られた。

ニューロン集団の同期とスパイク列検出器

今まで見てきた発火確率は、エルゴードを仮定すれば独立なランダム Background Activity を受けるニューロン集団の発火する割合と見ることができる。抑制性入力によってニューロン集団は

- 同期発火する
- 興奮性入力への応答感度が高められる

と考えられる。この二つの現象を利用して、特定なスパイク列に対してのみ反応する二つのスパイク列検出ネットワークを提案した。図 3 のネットワークに、外部入力として右から左へ順に t_d の遅れを持った興奮性入力が入

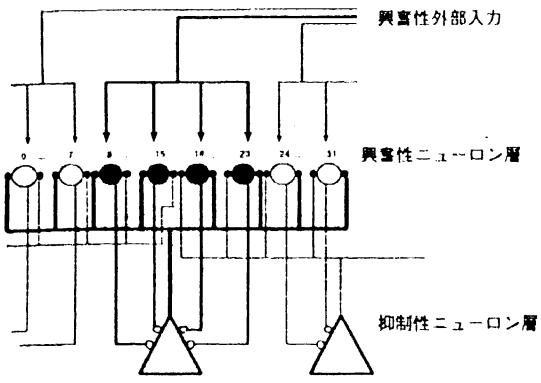


図3: 抑制性入力後興奮性入力への感度が上昇する性質を用いた一次元ネットワーク

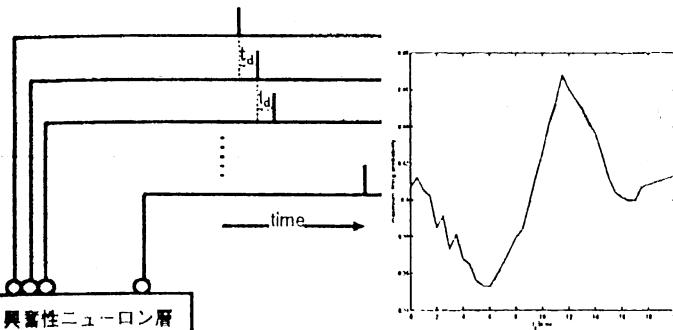


図4: (左) 一次元ネットワークへ与えた時空間スパイク入力 (右) 違うスパイク間遅れに対するネットワークの瞬間最大発火割合率

るとする。そのときネットワークの応答(瞬間最大発火割合)は、特定な t_d に対して高い値を示すのである。(図4)

2 反応拡散非線形ネットワークにおけるカオスの縁

FitzHugh-Nagumo ニューロンモデルで作られた細胞膜モデルの振るまいは、モデルのパラメータ条件に依存する。そのモデルは反応拡散ネットワークという構造に属し、ここでは反応拡散ネットワークが空間非一様の複雑な解を持つため、素子が満たさなければいけないと言われる「カオスの縁」条件を検証する。

Chua の能動性とカオスの縁

m 次元反応拡散ネットワーク内素子の内部状態 \mathbf{x} (n 次元ベクトル) は次のように記述される:

$$\begin{aligned} \frac{d\mathbf{x}(t, i_1, \dots, i_m)}{dt} &= f(\mathbf{x}(t, i_1, \dots, i_m)) \\ &+ D(\mathbf{x}(t, i_1 + 1, \dots, i_m) + \mathbf{x}(t, i_1 - 1, \dots, i_m) \\ &+ \dots + \mathbf{x}(t, i_1, \dots, i_m + 1) + \mathbf{x}(t, i_1, \dots, i_m - 1) \\ &- 2m\mathbf{x}(t, i)) \end{aligned}$$

反応拡散ネットワークは、 n 端子電気素子を抵抗でつないだネットワークと考えることが出来、物理的にエネルギー供給がなければネットワークは一様解に陥るしかない。従って複雑な振るまいを持つには素子が能動的でなければならない。素子の平衡電位 x_f からのズレを信号電位 $v(t)$ とし、入力電流 $i(t)$ に対する素子の応答として線形近似で求まるが、 $\partial E \equiv \int < v(t), i(t) > dt$ が負となるような i が一つでも存在すれば、その安定平衡点は能動的だという。安定かつ能動的な平衡点が存在するパラメータ条件をカオスと縁と Chua は定義し、それがネットワークの解が複雑性を持つための必要条件だと主張した。[2, 3]

リミットサイクル解への拡張

Chua は能動性の定義を安定平衡点の近傍で定義したが、素子が安定なリミットサイクル解の近くで作動する場合も同じように、ある入力電流 $i(t)$ に対する素子の周期解からのズレ $v(t)$ を線形近似で求めることが出来、それらを用いてリミットサイクルの能動性が定義できる。計算により、能動性条件は周期的に変化するヤコビ行列 $A_p(t)$ に対する条件として表せる。

能動性とカオスの縁の数学的な意味

しかし、実際のシミュレーションでは能動性を満たさなくても複雑解を持つ場合がある。

仮説:

安定平衡点 x_f の能動性は反応拡散ネットワークの空間一様平衡解 $\mathbf{x}(t, i) = \mathbf{x}_f$ が不安定となるような拡散定数行列 D を持つことの必要条件である。

二次元素子の場合、この定理はヤコビ行列を用いて数式的に簡単に証明できた。

カオスの縁の条件「素子が安定から能動的な平衡点を少なくとも一つ持っている」というのはつまり「【ネットワークが不安定な空間一様平衡解を少なくとも一つ持つ】ことの必要条件」である。それを満たした場合でも拡散定数 D によってはその空間一様平衡解が安定だったり、満たない時でも非線形性によって他に非一様解が存在したりするので、Chua 「カオスの縁」はネットワークの振るまいの複雑性とは直接関係ないのである。

参考文献

- [1] W.K.Luk, "Synchronization of Neurons Caused by Inhibitory Input" Proceedings of NOLTA'98, volume 2, pp. 715-718
- [2] L.O.Chua, "CNN: A vision of complexity" Int. J. Bifurcation and Chaos Vol.7 ,No.10,(1997) pp.2219-2425.
- [3] R.Dogaru & L.O.Chua, "Edge of Chaos and Local Activity Domain of FitzHugh-Nagumo Equation" Int. J. Bifurcation and Chaos Vol.8 No.2.(1998) pp.221-257.

(修士論文) ゴール指向性推論と融合した強化学習モデル

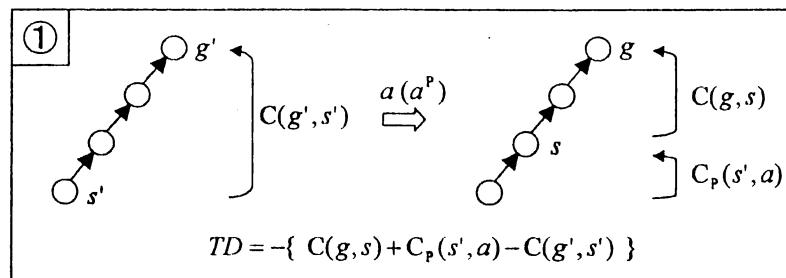
指導教官 合原 一幸 教授 東京大学大学院工学系研究科計数工学専攻 伊藤 秀昭
E-mail: hideaki@sat.t.u-tokyo.ac.jp

1 はじめに

基底核の計算論的なモデルとして強化学習モデル、特に actor-critic モデルが提案されている。一方、基底核が関わる機能は脳の高次機能にまで及ぶことが予想されているので、もし基底核のモデルとして actor-critic モデルを考えるならば、高次機能まで自然な形で説明できなければならない。そこで本論文では高次機能の中のゴール指向性推論について考え、actor-critic モデルの枠組みで自然に実現されたアルゴリズムを考えてゆく。まず、ゴールの転換を行動ととらえて actor-critic モデルに組み込んだアルゴリズムを提案する。そしてシミュレーションにより学習ができる事を示す。次に、「悪いサブゴールの禁止」と「二重学習」という 2 つの改良を加え、学習速度が加速されることと、新しいタスクに対しての適応能力が上がることを示す。

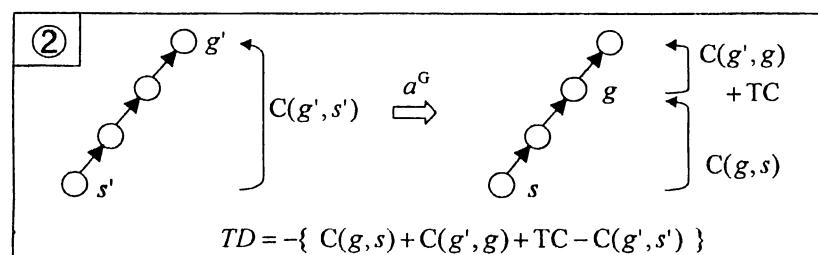
2 CASE1 ゴール指向性の強化学習

CASE1 はゴール指向性の強化学習を actor-critic モデルで実現したものである。下図のように TD 誤差を計算し、これが正ならば状況 (g', s') における行動 a を強化し、負ならば弱めるということをする。ここで g' はゴール状態、 s' は現在の状態を表す。



3 CASE2 ゴール指向性推論と融合した強化学習

CASE2 は、ゴール指向性推論における「ゴールの変更」（「サブゴールの設定」といってもよい）を行動 (a^G) ととらえて、actor-critic モデルに組み込んだものである。CASE1 と比べると自然な拡張になっていることが分かる。ただし、学習が進んでいったときに推論に頼らない行動が獲得されるように、行動 (a^G) に対するペナルティーとして TC (thinking cost) を与えた。シミュレーションにより、学習はするが性能は悪いことが分かった。これは行動のレパートリーが増えて探索が大変になったためと考えられる。

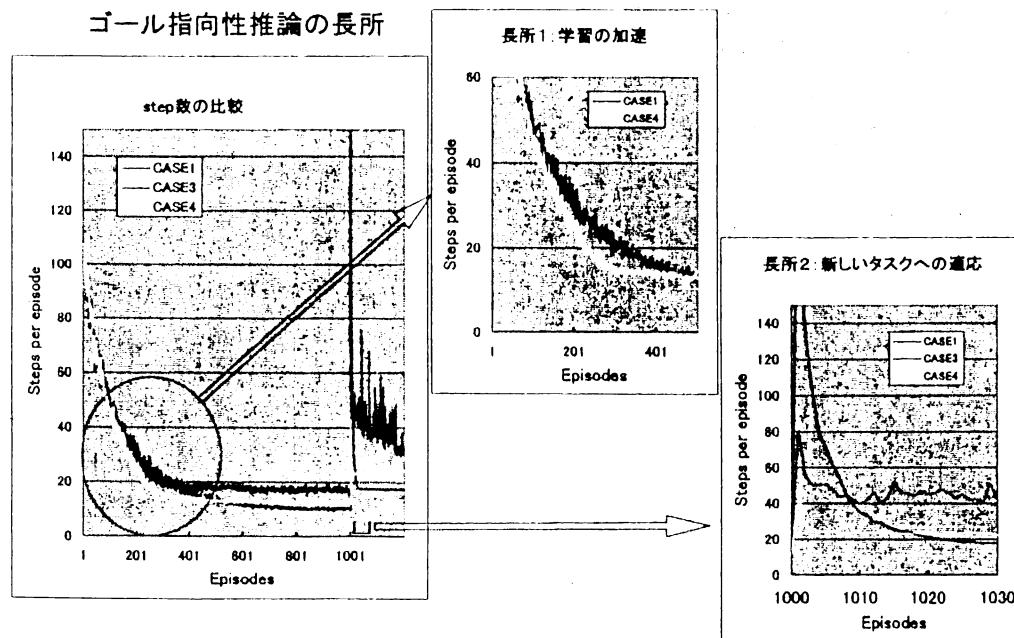


4 CASE3 改良1 (よいサブゴールのみ使用)

CASE3では、「悪いサブゴール」を使用しないようにした。具体的には、 $TD \leq 0$ となるサブゴールの設定動作をしないようにした。これにより、CASE1に匹敵する学習速度が得られたが、新しいタスクに対する適応については性能がよくなかった。これはサブゴールに頼りすぎて各ゴール自体を達成するための知識の学習が進みにくいためと考えられる。下図にCASE1/2/4を比較したシミュレーション結果を示す。簡単な迷路でシミュレーションを行ない、ゴールに到達するまでを1episodeとし、それまでに要した行動の数(step数)を比較した。

5 CASE4 改良2 (二重学習の導入)

CASE4では、学習を加速するために二重学習を加えた。これは簡単に言うと次のようなものである。すなわち、あるサブゴール(g_1)のために別のサブゴール(g_2)を設定し、さらに何らかの行動(a)をしたとき、 g_2 のために a をしたとみなして学習するだけではなく、 g_1 のために a をしたとみなして学習する。これによりサブゴールの使用が減り、より大域的な知識が得られるようになった。結果として学習速度も上がり、新しいタスクに対する適応についても十分な効果が見られるようになった(下図)。サブゴールの設定を下位のサブルーチンの呼びだしと見ると、学習されたスキルに階層性が発生したと言えることもできる。



6 まとめ

ゴール指向性の強化学習から、ゴール指向性推論の自然な構成を試み、その有効性について調べた。改良を加えることで、学習の加速と新しいタスクへの適応において効果が見られた。

今後の方針としては、まずゴールが複数個ある場合の対応や他の推論則の説明などを考えに入れて、さらに包括的な強化学習モデルを作る必要がある。それから、状態空間の形成法や探索方法を検討してトータルシステムを考えていきたい。一方、サルの行動学習の実験との対応づけを考えるなどして、脳の行動学習のモデルとしての妥当性についても議論していきたい。

周期解を持つ生態系への類似種の侵入の研究

松田淳 倉田耕治

大阪大学大学院基礎工学研究科

同種個体間だけでなく異なる種の間でも生物は互いに成長速度や生存率出産率に影響を及ぼしあう。現在までに種間の関係を表すロトカ・ボルテラの方程式を用いて2~3種類の動物の関係が調べられてきた。ところが現実的には多数の生物がお互い影響を及ぼしあっていると考えられる。そのため他の生物からの影響を考慮に入れたいが、一般的にこの状態を考えるのは非常に困難である。卒業研究時には一版の生態系のモデルとして他の生物の影響を入れるためにまず n 種の生物(x_1, \dots, x_n)が安定に共存している時を考えて、その後にもともと生存していた動物 x_1 に突然変異が起こり x_1 の類似な生物種 y_1 が少數だけ侵入するときについて考えた。この場合はマルチスケール摂動法を利用すれば全体のシステムをたった一つの変数で近似的に表現できる。同様に x_1 と類似な生物 y, z が侵入するときについても考えた。この研究の延長として修士論文ではこのシステムで共進化現象の起こる条件を調べるために生物種(x_1, \dots, x_n)が安定に共存している時を考えて、その後に2種類の既存種で突然変異がおき x_1 と類似な生物 y_1 と x_2 と類似な生物 y_2 が侵入するときについて考えた。

ところで今回行なったモデルで最も簡単なものを例にあげて研究の内容を説明する。競争関係の2種類の生物が存在するシステムは、一般的に、

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = x_1(t)f_1(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2(t) = x_2(t)f_2(x_1, x_2) \end{cases} \quad (1)$$

とかける。また(1)の解が安定平衡解をもつと仮定する。

$$\begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \phi_1 \\ \phi_2 \end{pmatrix} \quad (2)$$

ここで x_1 が突然変異を起こし、 x_1 と非常に良く似た y_1 が生まれたとする(図1)。

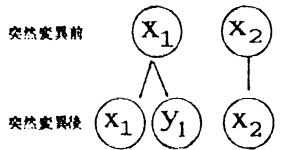


図1: 今回説明に使うモデル

x_1 と y_1 は非常に良く似た性質を持っているのでこの小さな違いを摂動項で表し、これらの関係を一般的に表すと

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = x_1(t)(f_1(x_1 + y_1, x_2) + \varepsilon y_1(t)g_1(x_1, x_2)) \\ \dot{x}_2(t) = x_2(t)(f_2(x_1 + y_1, x_2) + \varepsilon y_1(t)g_2(x_1, x_2)) \\ \dot{y}_1(t) = y_1(t)(f_1(x_1 + y_1, x_2) + \varepsilon I_1(x_1, x_2, y_1)) \end{cases} \quad (3)$$

ε は非常に小さい正の数($0 < \varepsilon \ll 1$)であり、ここで $\varepsilon y_1(t)g_1, \varepsilon y_1(t)g_2$ や εI_1 は摂動項を表している。

(3)の解を予想するために(3)の摂動項がなかった時($\varepsilon = 0$ のとき)について考える。

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = x_1(t)f_1(x_1 + y_1, x_2) \\ \dot{x}_2(t) = x_2(t)f_2(x_1 + y_1, x_2) \\ \dot{y}_1(t) = y_1(t)f_1(x_1 + y_1, x_2) \end{cases} \quad (4)$$

(4)の解は

$$\begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ y_1(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (1 - \alpha)\phi_1 \\ \phi_2 \\ \alpha\phi_1 \end{pmatrix} = \hat{\phi}_\alpha \quad (5)$$

となる。ただし α は $0 < \alpha < 1$ を満たす任意定数。(5)を利用してれば(3)の解は

$$\begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ y_1(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (1 - \alpha(\tau))\phi_1 + \varepsilon \tilde{x}_1(\tau) \\ \phi_2 + \varepsilon \tilde{x}_2(\tau) \\ \alpha(\tau)\phi_1 + \varepsilon \tilde{y}_1(\tau) \end{pmatrix} = \phi_\alpha$$

のように書けると仮定できる。ただし $\tau (= \varepsilon t)$ はゆっくりとした時間変化を表し、もともと任意の定数であった α が摂動によってゆっくり動き出したことを表している。 $\varepsilon \tilde{x}_1(\tau) \varepsilon \tilde{x}_2(\tau), \varepsilon \tilde{y}_1(\tau)$ はそれぞれ摂動をいたした事による高次のゆらぎを表している。

(3) に (6) を代入して、テイラー展開したのちゆらぎの部分を消去すると x_1 と y_1 の割合を計算する方程式が導出できる。

$$\frac{d\alpha(\tau)}{d\tau} = \alpha(\tau)(1 - \alpha(\tau))(-\alpha(\tau)\phi_1 g_1(\hat{\phi}_\alpha) + I_1(\hat{\phi}_\alpha)) \quad (7)$$

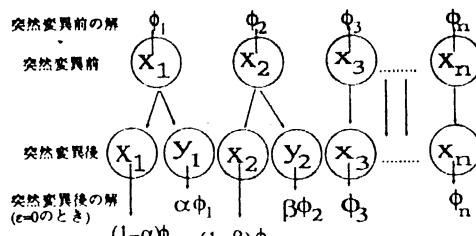


図 2: 共進化のモデル

ここで共進化現象を説明するためのモデルに適応して (7) を書きなおすと (8) のようになる。導出された位相方程式(競争系)

$$\begin{cases} \frac{d\alpha(\tau)}{d\tau} = \alpha(\tau)(1 - \alpha(\tau))(B_{11}\alpha(\tau) + B_{12}\beta(\tau) + R_1) \\ \frac{d\beta(\tau)}{d\tau} = \beta(\tau)(1 - \beta(\tau))(B_{21}\alpha(\tau) + B_{22}\beta(\tau) + R_2) \end{cases} \quad (8)$$

この方程式を利用してシミュレーション結果をのせる。グラフは x_1 と y_1 の割合 α を横軸に x_2 と y_2 の割合 β を縦軸にした結果である。

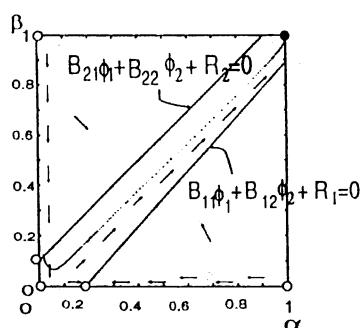


図 3: 共進化が起こる場合

突然変異が片方のみで起こり単独で侵入した場合は多形にしかならないが同時に起こると既存種と置き換わる。

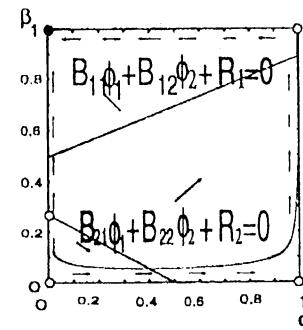


図 4: 恩を仇でかえす場合

y_2 は少數のとき単独では侵入できず y_1 は単独では既存種 x_1 を置き換えるが同時に侵入すると y_2 は y_1 のおかげで不安定ノードを回避して x_1 を置き換えるが最終的に y_1 は死に絶える。

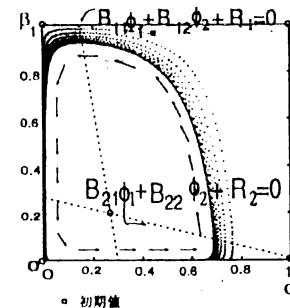


図 5: 類似種の個体数が周期変動する場合

また安定平衡状態ではなく解がリミットサイクル上にのるような捕食者非捕食者系の方程式 (9) で同じ議論をする。

$$\begin{cases} \frac{dx_1(t)}{dt} = rx_1(t)(1 - b_{11}x_1(t) - \frac{ax_2(t)}{1+hx_1(t)}) \\ \frac{dx_2(t)}{dt} = x_2(t)(\frac{bx_1(t)}{1+hx_1(t)} - c) \end{cases} \quad (9)$$

このとき (7) と同様に導出された方程式は

$$\frac{d\alpha(\tau)}{d\tau} = p\alpha(\tau)(1 - \alpha(\tau))H(\alpha) \quad (10)$$

である。またこの (10) を解くことと (9) を解くことの結果がよく一致していることをシミュレーションで確かめた。

タスクに依存した空間情報を表現するマップ形成のニューラルメカニズム

内山 実

電気通信大学 情報システム学研究科 情報ネットワーク学専攻

Email: uchiyama@nerve.pc.uec.ac.jp

1. はじめに

我々は日ごろ通いなれた道筋を歩くのに、「次は右に曲がって」などと考えて移動している人はいないだろう。ましてや、道に迷って出てきた家の方向や位置まで忘れる人はほとんどない。これは我々人が知らず知らずのうちに、同じ道を毎日通うことによって駅までの道順が記憶の中に蓄えられ、その蓄えられた道順を思い出し、自分の今いる位置から向かう方向を認識することによって行動しているからと思われる。しかし、このような我々の当たり前の能力について、それを実現するための脳内の仕組みや動作原理は分かっていないかった。しかし近年、この能力についての生理学的、解剖学的な実験が多く行われ、その生理的な仕組みが解明されつつある。

その生理学的、解剖学的な一例がラットの実験による海馬にあるPlace cellと呼ばれる細胞の発見である。Place cellは、その名の通り、位置認識情報を表現する細胞で、ネズミの現在位置に対して選択的に反応する。またそれ以外にも、タスクに依存した“行動に関係する性質”にも、特異的に応答するPlace cellsが発見されている。たとえば、次に行く正しい場所を示させるタスクでは、その正しい位置に到着するまで発火し続けているPlace cellである。

我々はこのPlace cellの性質と生物の方向感覚と行動の原理を探ってゆく。

2. タスク

ネズミを図1左に示すような四辺を壁で覆われた実験フィールドに入れる。壁はそれぞれ独特な色が塗られており、壁により方向と一を認識できるようになっている。この時の位置固有の視覚情報を図1右のようなLocal view patternとする。そして右上と右下に書かれたSP1、2(Special Place)は、それぞれ目に見えないスイッチがあり、ネズミがそこを横切るとき左上と左下のCup1、2と書かれてあるところに水の入ったカップが出現する。

タスクは以下のように進行する。

- 1 ネズミを実験フィールド内にいれ、実験フィールドに十分慣れさせる。
- 2 ネズミを隔離して、しばらくの間水を与えないでおく。
- 3 ネズミを再びフィールドに戻す。ネズミがSP1もしくはSP2に来たときにCup1と2の両方に水の入ったカップが配置される。しかし、SP1のときにCup2にSP2のときにCup1にネズミが行き水を飲もうとすると電気ショックが与えられる。そして次に水を飲もうとする時

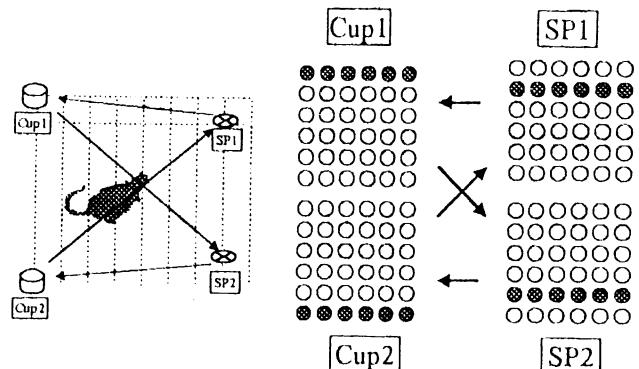


図1 水飲みタスクとLocal view pattern

には1つ前に押したスイッチは押せなくなる。

以上のプロセスにより、ネズミはSP1→Cup1→SP2→Cup2へ至る規則的行動を学習する。

このタスクを基にしてPlace Cellsの性質である“現在場所を表現する性質”と“行動に関係する性質”的ニューラルメカニズムを解明してゆく。

3. Position recognition mapとGoal position map

我々はまず、Place cellの基本的性質であるラットの位置を示す性質をニューラルモデル化したPosition recognition mapを図2に示す。

Position recognition map上のニューロン1つ1つがタスクフィールドに対して1つの好みの位置を持ち、ネズミがその位置に行くと対応するニューロンが発火する、位置を表現する局所的細胞群が形成される。このニューラルネットワークの構造は、図2左のように興奮をしている細胞から近隣の細胞には興奮性の結合で結ばれ、離れた細胞には抑制性の結合で結ばれている。これにより、Winner take allのような効果が得られPlace cell全体で1つのピークができる、これが位置を表している。

また、Place cellの行動を示していると思われる性質を“この細胞はネズミが次に行く目的地の場所を示し、ネ

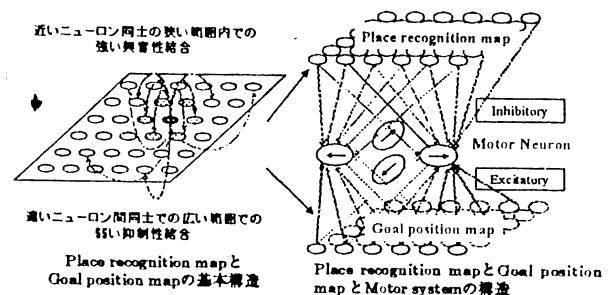


図2 Position recognition mapとGoal position map
とMotor neuronのニューラルネットワーク

ズミが到着するまで発火し続けることで、ナビゲートしている”と仮定して、Goal position mapを形成した。ネットワークモデルは位置を表わす性質は同じなのでPlace recognition mapと同じ構造とした。また、行動情報を出力するものとしてMotor neuronを加えた。楕円で囲まれた矢印が四ヶ所のMotor neuronで矢印が移動方向を示す。Motor neuronはネズミの現在位置を表すPosition recognition mapと次に行くべき場所を示す

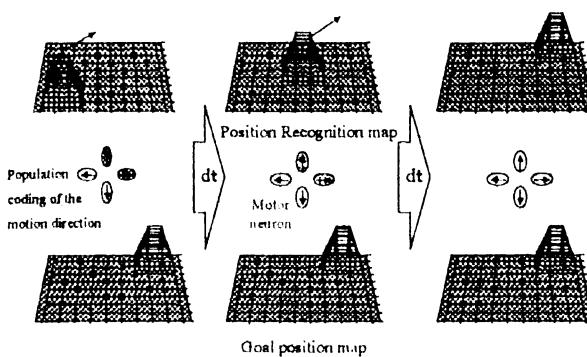


図3 Position recognition mapとGoal position mapとMotor neuronのシミュレーション結果

Goal position mapの差を図2右のように、Motor neuronとmapとの結合荷重に差をつけることにより位置のずれを感じることができ、次に行く方向に対応するMotor neuronが発火する。それによりネズミが実際の移動のためにこの情報が使われる。

これをコンピュータシミュレーションした結果が図3である。

図3に示したようにそれぞれのマップに位置が示されると、Goal position mapの示す位置とPosition recognition mapが示す位置が同じになるまで右と左を示すMotor neuronが発火しつづけている。

4. Task dependent map

先のネットワークによって、1つの目的地に行く場合には対応が取れるようになった。しかし、水飲みタスクのようにいくつもの目的地があり、しかも順番が決まって

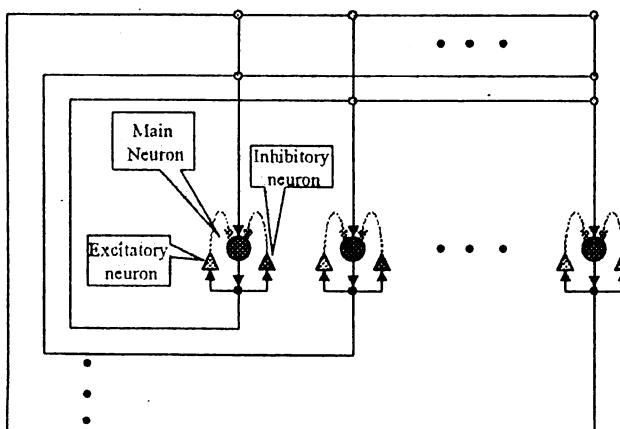


図4 Task dependent mapのニューラルネットワーク

いるようなタスクに関しては先のモデルでは実現不可能となる。そのために、動的に目的位置を変化させるための機構がTask dependent mapとなる。

図2の場所に対して一意的なLocal view patternを覚えておき、それを順番ごとに思いだし、それとGoal position mapにリンクさせるという様式でこれを実現させることにした。これは海馬が記憶を蓄えていると考えられる前頭皮質からの投射を受けている実験事実から、Task dependent mapは前頭皮質に対応すると考えられる。このTask dependent mapを実現するために図4に示す、1つのメインニューロンと2つの介在ニューロンからなる

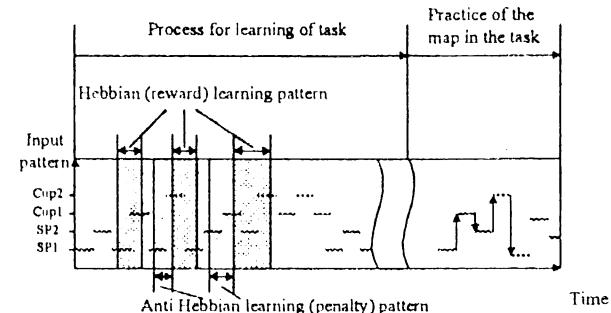


図5 Task dependent mapのニューラルネットワーク

基本素子をHopfieldのような相互結合型のネットワークとして組み、時間的にパターンが変動するダイナミカルマップをモデルとして使う。

このダイナミカルマップはLocal view patternとその順番を次々に想起させることができる。

これを図5のように、Local viewパターンをランダムに見せて行った。実験ではネズミがランダムに動き回ってタスクを学習している過程に対応する。

図は縦軸が見せたパターンと想起されたパターンで横軸が時間である。タスク成功として水を得ることができた過程(SP1 → Cup1など)においては、パターンとそれと前後のパターン間の結合を強くしていく。また逆にタスク失敗の合図として電気刺激を受けた過程(SP1 → Cup2)に対しては、パターンとそれに関与したパターン間の結合を弱めて行く。これを繰り返すことにより、最終的に図の右に示すような最適なルート(SP1 → Cup1 → SP2 → Cup2)のみ残りそれ以外は記憶に残らなくなる。そしてこの順序データがGoal position mapに投射され、先のネットワークにより自動的に移動が開始され、タスクを覚え、こなして行くことができるようになる。

5.まとめ

海馬のPlace cellをPosition recognition mapとGoal position mapとしてモデル化し、そしてその行動の出力としてMotor neuronを考えることにより海馬のPlace cellの構造とその役割をモデルにより提示することができ、“Task dependent map”的導入により、水飲みタスクのような複雑な動作に対する、脳内処理にたいして1つの提案ができた。

そして、空間情報の認識から行動まで1連の動作に対してのフレームワークの提唱ができたのではないだろうか。

蜜蜂の採食行動をコントロールするニューラルシステム

劉 畏 氣

電気通信大学 情報システム学研究科 情報ネットワーク専攻

liu@nerve.pc.ucc.ac.jp

1. はじめに

生物が、ある目標点に向かって移動したい時、どのような情報に基づいて、どのような情報処理が行なわれ、その結果に基づいてどう行動するのか、興味ある問題である。どのような行動を行なうかは、外部の視覚情報が感覚システムによりコードされ、脳中枢でその情報が階層的に処理され、運動システムに指示が出される、というプロセスで行われる。感覚システムから、運動システムまでのプロセスが、どのようなニューラルメカニズムによって行われるかを解明するために、我々は蜜蜂の例を取り上げて、蜜蜂の採食行動をコントロールするのに必要な情報処理を行なう脳中枢のトータルシステムモデルを作り、コンピュータシミュレーションを行った。蜜蜂を取り上げた理由は、行動が比較的単純であることと実験が多く行われているからである。

2. Foraging process

通常、蜜蜂が一つの食源を訪れるではなく、ある順番で複数の食源を訪れる。多くの実験結果に基づいて、蜜蜂の採食行動のプロセスが図1で表わしている。

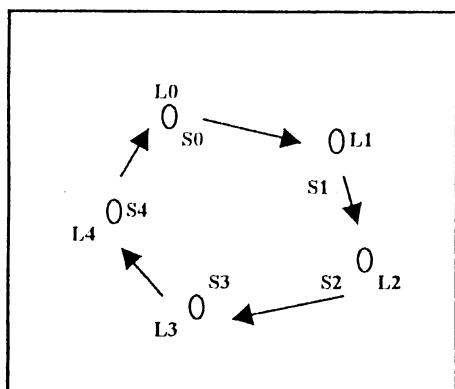


図1. Foraging process. Li: ith primary landmark.
Si: nth source pattern.

図1で示した範囲の中で、Primary landmarkはどこでも見られるランドマークで、source patternは巣に近づかないしか見えないパターンである。

地形の視覚情報（ランドマーク）は採食行動に

おいて重要な役割を演ずる。長距離のナビゲーションにおいては、グローバルな地形な視覚情報が空間の認知マップと順路マップを形成するために使われる。短距離のオリエンテーションは、近距離の地形視覚情報が予期した空間パターンとのマッチングチェックを行なうために使われる。目的地の地形パターンは記憶されている。我々はニューラルネットワークによる分散コーディング手法を使って、目的地に関する地形視覚情報の特徴を抽出し、ニューラルネットワークのポイントアトラクターとしてコード化した。

3. モデル

我々の脳中枢のトータルシステムモデルは3つの部分から成り立つ（図2）。順路マップ、空間認知マップとマッチング認識マップである、それらは自己組織的に形成され、階層的に機能する。

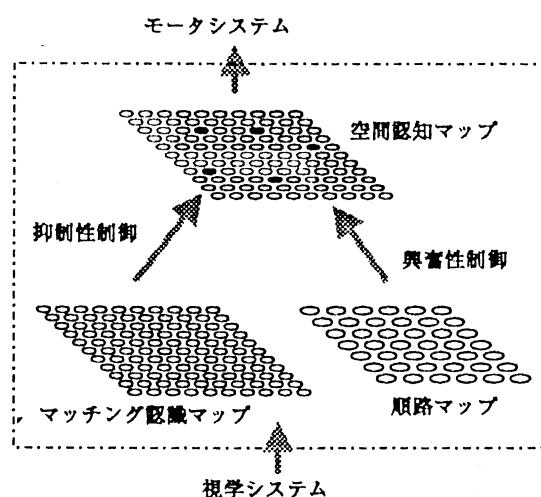


図1. コントロールシステムモデル

まず、順路マップについては、蜜蜂が複数の蜜源を連続的に訪れるルートを覚えて、順次餌を見いだすことを学習するメカニズムを明確にするために、我々はワーキングメモリーニューラルネットワークモデルを作った。この柔軟な学習と記憶メカニズムを使うと、蜜蜂がそのルートに新しい蜜源サイトを加えたり、古いサイトを削除することができる。

空間認知マップについては、スナップショット仮説と海馬のプレスセルの機能に基づいて、空間の認知マップが自己組織的にされるようにした。蜜蜂は空間の認知マップを使って、モータシステムをコントロールし、任意の地点から正しい方向に向う行動をすることができる。

マッチング認識マップはワーキングメモリーニューラルネットワークを使って、学習により、自己組織的に形成することができた。ミツバチはこのマップを用い地形の視覚刺激に基づいて蜜源に着く前にその周りにあるパターンを予想し、蜜源に着いた時に予想されたパターンと現実のパターンの間のマッチングに基づいて、蜜源を認識することができる。

4. 結果

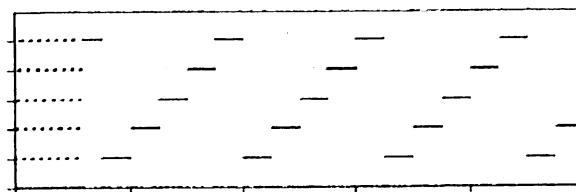


図3. 順路マップモデルで形成 Sequence route

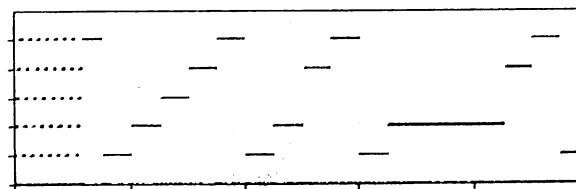


図4. 形成した Sequence route から古いサイトを削除する結果

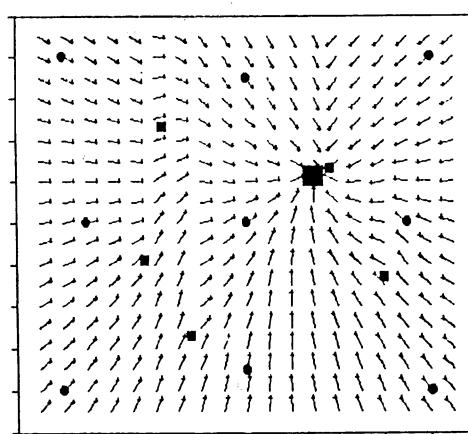


図5. 空間認知マップモデルで形成した一個食源に向かう方向マップ

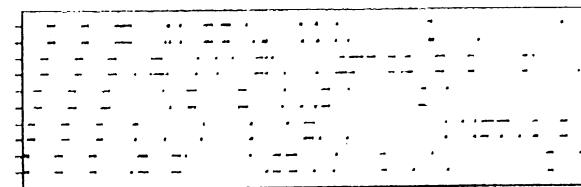


図6. マッチング認識マップモデルで形成したランドマーク視覚刺激より食源近傍のパターンを想起する結果および食源近傍のパターン視覚刺激よりパターンのマッチングする結果

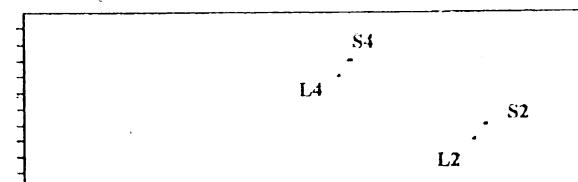


図7. ランドマーク視覚刺激及び食源近傍のパターン視覚刺激

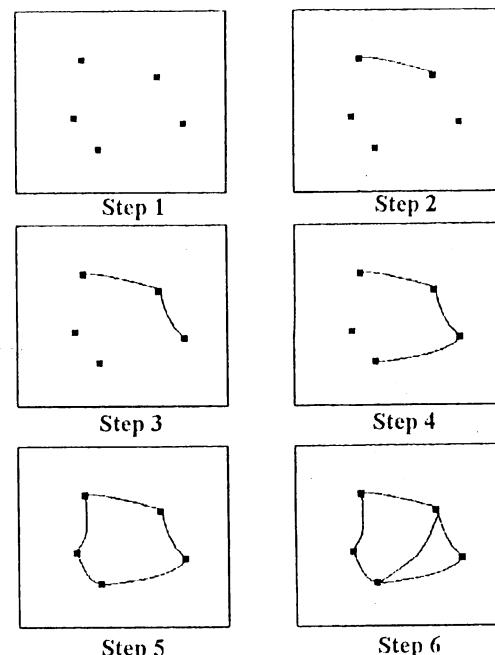


図8. コントロールシステムのコンピュータシミュレーションの結果。蜜蜂が巣から出発して、自己組織で複数の食源を訪れる。(Step6は古いサイトを削除すること)

5. まとめ

コンピュータシミュレーションの結果によると、感覚システムからの情報を処理して運動システムを動かすための脳中枢の我々が構築した階層的ニューラルネットワークモデルは、多くの実験結果を説明することができるので、本質をとらえたモデルと考えられる。

コウモリのエコロケーションにおける距離検出ニューラルネットワークモデル

木明 学

電気通信大学 情報システム学研究科情報ネットワーク学専攻

Email:kimyou@nerve.pc.uec.ac.jp

1.はじめに

コウモリは自らが発する定位音とそのエコーを種々に加工して比べ、解析することにより驚くほど詳細な外界の情報を取り出すことができる。このような行動は、エコロケーションと呼ばれる。エコロケーションにおいてコウモリは、発射したパルス音とそのエコーの到達時間差から標的との距離を、エコーの周波数がどれだけドップラーシフトするかによって標的との相対速度を、数mm、および数cm/秒の精度で取り出し、そのほかエコーにのみ含まれる周波数の微小な揺らぎから標的の羽ばたきや表面材質といった標的を特徴づける情報を得ることができる。コウモリはこのような情報から、人における視覚並に詳細な外界情報“Acoustic image”を取り出すことができる。

われわれの最終目標はコウモリの聴覚神経系においてどのようなメカニズムで“Acoustic image”が取り出されるのかを解明することである。それは聴覚野の各機能局在領域の情報処理マップを表現するネットワークモデルを構築することで為されるように思われるが、その前に解決しなければならないひとつの問題がある。それはコウモリは高速移動しながらエコロケーションを行うので、距離測定には“標的との相対速度に依存したずれ”が含まれてしまうことである。コウモリはこの問題を、図1に示すような速度測定のための持続時間の長いCF音と距離測定のためのFM音を使い分けることで解決している。コウモリは相対速度に依存したずれを含まない距離測定のために、相対速度が変化してもパルス音とそのエコーの相関がとり易いある範囲の傾きを持った周波数下降FM音を用いている。

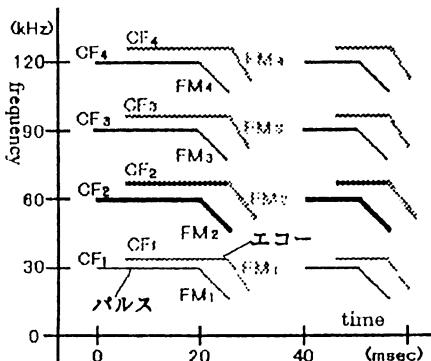


図1 ヒゲコウモリの定位音とそのソナグラム
(著 乃武男「音波情報を処理するコウモリの神経機構」、日系サイエンス、PP74-83、1990年より抜粋したもの)を改変)

この周波数下降FM音を用いた距離測定がコウモリ

の脳内でどのようなメカニズムで実現されているかは、まだわかっていないかった。われわれは、この“標的との相対速度に依存したずれ”を含まずに距離測定を行うニューラルネットワークモデルを提案する。

2.FM音からの多数の距離情報を統合する多層一致検出ネットワークモデル

図2にFM音パルスとそのエコーの周波数成分ごと組み合わせに含まれる多数の距離情報を統合し、相対速度に依存しない距離情報を検出するニューラルネットワークの概要図を示す。このモデルは、FM音パルスとそのエコーの各周波数成分での時間差から距離情報を取り出す一致検出層とこの層が検出した多数の距離情報を統合する統合層の二つの層からなる。

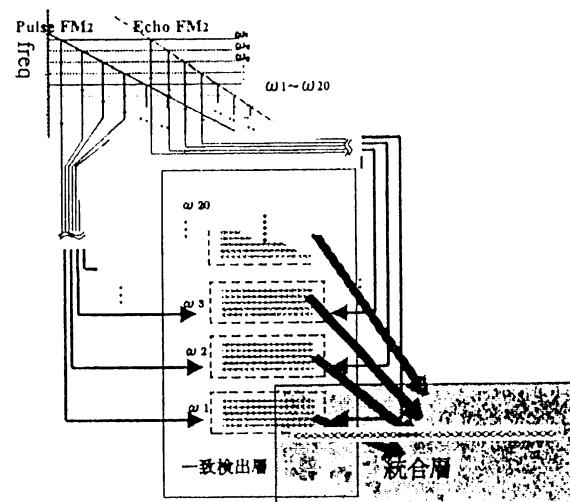


図2 多層一致検出ネットワークモデルの概要図

2.1 一致検出層

一致検出層は20の領域からなり、一つの領域は、パルス音のFM成分を20等分した各周波数成分に同調し、その周波数でのパルス音とそのエコーの時間遅延から距離情報を検出する。図3に一つの周波数成分に同調した一致検出層の一領域のモデルを示す。この領域は32個の一一致検出ネットワークからなり、個々の一一致検出ネットワークは、図4に示すように400個の一一致検出ニューロンからなる。これは1ニューロン間の伝達遅延が $10\mu\text{sec}$ の遅延線をパルス音からの刺激入力側にのみ持つことを除けば、Jeffressの一一致検出ネットワークモデルと同様なメカニズムによりパルス

音とエコーの時間遅延をニューロン列でのニューロンの発火領域の位置として検出できる。個々の一一致検出ニューロン(CD neuron)の応答特性は Hodgkin-Huxley 方程式を元にした微分方程式で表わされる。この単一の一一致検出ネットワークモデルでの單一周波数成分でのパルス音とエコーの時間遅延を検出させるシミュレーションを行ったところ、このネットワークは、0~4 msec の時間遅延を $200 \mu\text{sec}$ の精度で、20 ニューロンの発火領域として検出できることが確認できた。

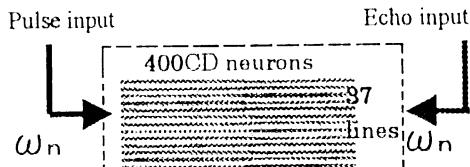


図3 一周波数成分に同調した一致検出層の領域のモデル

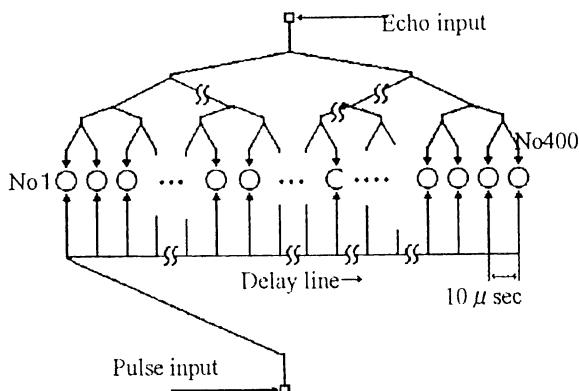


図4 単一の一一致検出ネットワークモデル

図3に示すように一致検出層の一領域が同一の一一致検出ネットワークにより構成されているのはノイズによる影響を考慮するためである。ノイズの影響により、32個のネットワークの内いくつかのネットワークが検出する時間遅延にずれが生ずる。

2.2 統合層

統合層は図3に示すように直線状に並んだ400個の統合ニューロンからなる。統合ニューロンは列での同じ位置にある一致検出層での全ての一一致検出ニューロンからの入力を受ける。例えば、列での一番目の統合ニューロンは、一致検出層の20の領域にそれぞれ37個ある一致検出ネットワークの一番目のニューロン全て、 20×37 個の一一致検出ニューロンからの入力を受ける。統合層はこのような一致検出層からの入力の総和をシグモイド関数としてとることにより、一致検出層から得られる多数の距離情報を統合して相対速度に依存しない距離情報を検出する。検出された距離情報は一致検出ネットワークと同様に、1ニューロン間隔 $10 \mu\text{sec}$ の列でのニューロンの応答が高い領域として表わされる。

3. 統合層での距離情報の検出

このモデルの妥当性と周波数下降 FM パルス音の必要性を確認するために、パルス音として周波数下降 FM 音($-11.1 \text{Hz}/\mu\text{sec}$)と周波数上昇 FM 音($11.1 \text{Hz}/\mu\text{sec}$)を選び、標的との相対速度 $+4.0$, -4.0m/sec において距離測定を行うシミュレーションを行った結果を図5に示す。

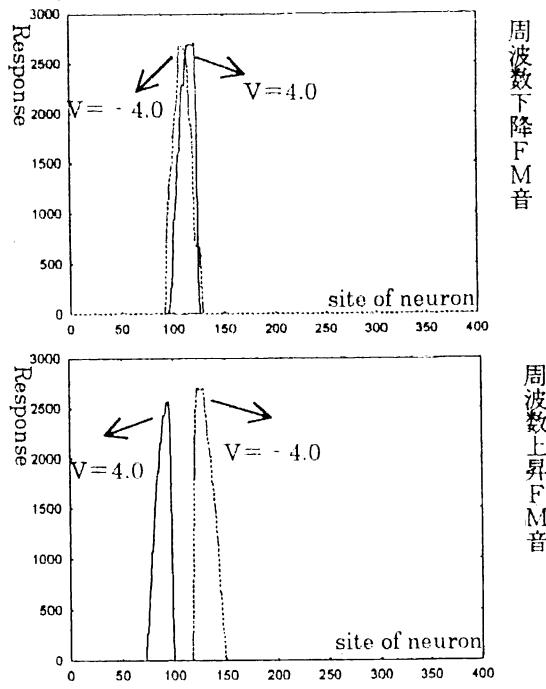


図5 総合層の応答

周波数下降 FM 音においてのみ相対速度に依存したずれを含まない距離測定が行えることが確認された。

4.まとめ

コウモリの標的の距離検知における2つの問題

- ①「定位音は何故周波数下降 FM 音を発するのか。」
- ②「定位音の音源である自らも高速で移動するためにエコー音に生じる時間情報のずれは、どのようなメカニズムで克服されているのか。」

を解決するための糸口として、jeffress のモデルを基に、一致検出ネットワークモデルを構築した。しかし、その精度はあまり良くなく、検出した距離情報は幅広いニューロンの発火領域として表された。そこでこの一致検出ネットワークを多層に連ね、複数の距離情報を統合することで、問題②を解決するモデルを構築した。このモデルは、相対速度に依存した距離情報の‘ずれ’を、一致検出ネットワークの発火領域の広さで吸収または平均化してしまうことにより、「ずれ」を相対速度に依存させなくなる。よって、一致検出ネットワークの発火領域を適度に広げるノイズは、統合された距離情報の精度を上げるのに役立つ。また、この‘ずれ’を一致検出ネットワークの発火領域に收めるためにはパルス音が周波数下降 FM 音であることが必要である。

時間遅れを含む Lotka-Volterra 型微分方程式系の大域的漸近安定性とパーマネンス

大阪府立大学大学院工学研究科博士前期課程

齋藤 保久

本修士論文では主として、数理生態系に現れる2つの時間遅れをもつ Lotka-Volterra 型 predator-prey system

$$\begin{cases} x'(t) = x(t)[r_1 + ax(t) + \alpha x(t - \tau_1) - \beta y(t - \tau_2)] \\ y'(t) = y(t)[r_2 + ay(t) + \beta x(t - \tau_1) + \alpha y(t - \tau_2)] \end{cases} \quad (\text{E})$$

の大域的安定性とパーマネンスを考察する。ここで $r_1, r_2, a, \alpha, \beta, \tau_1, \tau_2$ は定数で $a < 0, \tau_1 \geq 0, \tau_2 \geq 0$ であり、初期条件として

$$x(s) = \phi(s) \geq 0, -\tau_1 \leq s \leq 0 ; \phi(0) > 0$$

$$y(s) = \psi(s) \geq 0, -\tau_2 \leq s \leq 0 ; \psi(0) > 0$$

であるものを考える（ ϕ, ψ は連続）。また、(E) がただ1つの正の平衡点 (x^*, y^*) を持つと仮定して考える。このとき

$$x^* = \frac{-(a + \alpha)r_1 - \beta r_2}{(a + \alpha)^2 + \beta^2} > 0, \quad y^* = \frac{\beta r_1 - (a + \alpha)r_2}{(a + \alpha)^2 + \beta^2} > 0$$

である。

(E) のようなタイプの非線形微分方程式系に対し、大域的安定性やパーマネンスに関する研究は数多くなされている（例えば、[1] や [2]）。しかしながら筆者の知る限り、どの結果も十分条件ばかりで必要条件はほとんど得られていない。そこで (E) のように係数に対称性を付け、それをフルに活用すれば (E) の大域的安定性とパーマネンスに関するギリギリの判定条件（必要十分条件）を得ることができるのでないかというのが研究動機である。

今回 (E) に対し、次の2つの必要十分条件を得ることができた：

定理 1.

(E) の正の平衡点 (x^*, y^*) が任意の遅れ $\tau_1 \geq 0, \tau_2 \geq 0$ に対して大域的漸近安定であるための必要十分条件は

$$\sqrt{\alpha^2 + \beta^2} \leq -a.$$

定理 2.

(E) が任意の遅れ $\tau_1 \geq 0, \tau_2 \geq 0$ に対してパーマネントであるための必要十分条件は

$$a + \alpha < 0.$$

Gopalsamy [1] は (E) に対し, $|\alpha| + |\beta| < -a$ ならば任意の $\tau_1 \geq 0$ と $\tau_2 \geq 0$ に対して (x^*, y^*) が大域的漸近安定であることを示した. これは明らかに定理 1 に含まれていることがわかる. また最近になって Lu and Wang [3] により, (E) に対して $\alpha = 0$ のときの (x^*, y^*) の大域的漸近安定性が考察されている. この結果も定理 1 に含まれている.

定理 1 の証明は, LaSalle の不变原理を少し改良して行った. また (E) の n 次元系への拡張も試み, その平衡点が大域的漸近安定であるための十分条件を得た. さらに, その n 次元系における時間遅れの項をスチルチェス積分で置き換えた方程式系に対しても同様の結果を得た.

パーマネンスに関しては従来, $\alpha \leq 0$ の場合が多く研究されている(例えば [2] を見よ). Wang and Ma [4] は (E) に対し, $a < 0$ かつ $\alpha \leq 0$ の条件の下で (E) が任意の遅れ $\tau_1 \geq 0, \tau_2 \geq 0$ に対してパーマネントであることを示した. 定理 2 の条件 $a + \alpha < 0$ は $a < 0$ かつ $\alpha \leq 0$ のとき必然的に成り立つことがわかる. したがって定理 2 は Wang and Ma の結果を一般化したものとなっている.

$\alpha > 0$ のとき, (E) の右辺の $\alpha x(t - \tau_1)$ と $\alpha y(t - \tau_2)$ の項は, 時間遅れを持った正のフィードバックで (E) の不安定化要素 (destabilizer) となる. このことから, 上述の Wang and Ma の結果において $\alpha > 0$ を許したときのギリギリの α を求めているのが定理 2 であると意味づけられる.

定理 2 の証明方法は [4] に似ているが, [4] よりも簡単な方法となっている. また (E) の時間遅れの項に関する拡張も行い, その系がパーマネンスであるための十分条件を得た.

参考文献

- [1] K. Gopalsamy, Global asymptotic stability in Volterra's population systems, *J. Math. Biol.* **19** (1984), 157-168.
- [2] Y. Kuang, "Delay Differential Equations with Applications in Population Dynamics," Academic Press, New York, 1993.
- [3] Z. Lu and W. Wang, Global stability for two-species Lotka-Volterra systems with delay, *J. Math. Anal. Appl.* **208** (1997), 277-280.
- [4] W. Wang and Z. Ma, Harmless delays for uniform persistence, *J. Math. Anal. Appl.* **158** (1991), 256-268.

生物のパターン形成に関する数理的研究

遠矢周作（九大・理・生物）

e-mail: tohya@bio-math10.biology.kyushu-u.ac.jp

生物におけるパターン形成は、個体全体に及ぶボディプランからショウジョウバエの眼の形成、バクテリアのコロニー形成といったように、様々な空間的、時間的なスケールで生じる。パターン形成に関する数理的手法を用いた研究は発生や形態形成のメカニズムを理解する上で有用であり、Turing(1952)を筆頭に様々な研究がなされてきた。

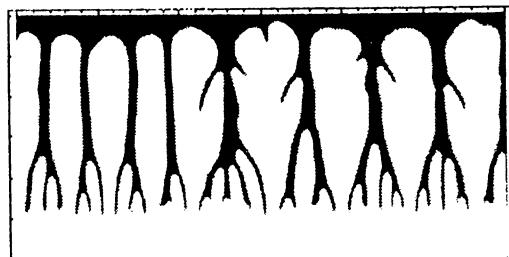
本論文では、ふたつのパターン形成について研究を行った。ひとつめは皮膚ガンのパターン形成に関するものであり、反応拡散方程式を用いた。もうひとつは魚類錐体モザイクに関する研究であり、格子モデルを用いた。以下でそれらについて詳しく述べる。

1. 基底細胞上皮腫におけるパターン形成

ヒトの皮膚は表皮と真皮から構成され、この二つの間には基底膜が存在する。皮膚ガンの一種である基底細胞上皮腫（Basal Cell Carcinoma, 以下BCC）は、表皮の基底細胞がガン化したものである。このBCCは表皮に沿って2次元的に広がるが、その一方で真皮側（体の内側）へと盛り上がり、コロニーを形成する。BCCは枝分かれをもつコロニーをつくり、断面写真ではほぼ等間隔に並んだ島状のパターンとして観察される。このような形状のコロニーは他のガンでは知られておらず、たとえば肝臓ガンのコロニーは丸い形をしている。このような枝分かれパターンが栄養供給の制約のもとで形成される可能性について、反応拡散方程式モデルを用いて解析した。



左) BCC の写真標本



右) シミュレーションの例（白い部分がガン細胞）

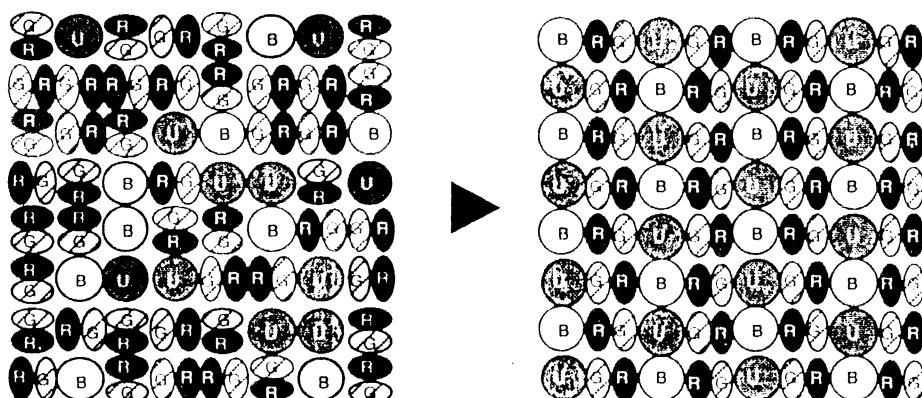
コロニーの形状の指標として、ガンの空間に占める割合、ガンの枝の幅の変動係数、のふたつの統計量を導入した。空間中に占める割合は栄養濃度に比例して増加することがわかった。またガンの枝の割合は栄養濃度に依存せず、一定であった。枝の幅の変動係数はガンの枝がそろうことを示し、この過程で形成されるコロニーを特徴づける。

次にB,C,Cの写真標本に対して統計量の測定を行い、写真標本におけるパラメータを推定した。変動係数はモデルの予測値と近かった。またガンの空間中に占める割合の測定から、写真標本の栄養濃度がかなり低いと推定された。これは皮膚では栄養条件が劣悪であるという事実と一致した。

2. 魚類（ゼブラフィッシュ）錐体モザイクのパターン形成

zebrafishの網膜上では異なる光波長に感度のピークを持つ4種類の錐体細胞（B,U,G,R）が規則正しく並んでおり、錐体モザイクと呼ばれている（図の右側）。また、緑（G）と赤（R）感受性の錐体細胞は融合してダブルコーンと呼ばれるペアを形成している。このような錐体モザイクは硬骨魚類一般で広く観察されている。錐体モザイクに対して様々な実験的アプローチがなされているが、パターンの生成メカニズムはまだ明らかではない。

zebrafishでの錐体モザイクパターンを形成するメカニズムを数理モデルを用いて明らかにした。未分化細胞がのちに何に分化するかという状態が変化する段階（pre-pattern形成）を考える。その段階では各細胞の状態は隣接する細胞間の親和性に依存して確率的に決定されるとし、最終的に分化するまで細胞の状態遷移はくり返されたとした。ダブルコーンがひとつの細胞としてふるまうと仮定することで、細胞間の親和性が適当な大きさのとき、ランダムな状態から規則的パターンが再現できることを確かめた（図参照）。またパターンが規則的であるためには、細胞間の親和性が特定の関係を満たす必要があることを確かめた。



一斉開花結実現象の理論的研究

佐竹暁子（九大・理・生物）

森林を構成する樹木の種子生産量は年によって大きく変動かつ広い範囲に渡って同調することが報告されている。これは一斉開花結実現象とよばれ、ブナ林では5~7年に一度の大量種子生産が観察される。この現象を樹木の物質収支に基づいて捉えたモデルが Isagi et al.(1997)によって提案された。これによると、各樹木は毎年の光合成産物を蓄積し、それが閾値を超えると開花、続いて受粉量に応じた結実を行い、結果として貯蔵物質量の減少を経験する。

森林を各々の物質収支様式を持った樹木が花粉を媒介して結合された一つのシステムと捉えることで、彼等のモデルと大域結合マップ (Globally Coupled Map:GCM) を対応付けることができる。GCMはカオスを示すような差分力学系を大域的に相互作用させた大自由度力学系である。このような系ではしばしば規則的な集団運動があらわれる。本研究では、一斉開花結実現象を森林を形づくる樹木の集団運動とみなし、この現象の解明を理論的に試みる。

Isagi et al.(1997)によって提案されたモデルを定式化すると以下の写像であらわされる。

$$Y_i(t+1) = \begin{cases} Y_i(t)+1 & \text{if } Y_i(t) \leq 0 \\ -kP_i(t)Y_i(t)+1 & \text{if } Y_i(t) > 0 \end{cases}$$

ここで、 $Y_i(t)$ は森林を構成する i 番目の樹木 ($i=1, \dots, N$) の t 年における貯蔵物質量である。 k は繁殖に投資されることで減少する貯蔵物質量をあらわすパラメーターであり、 $P_i(t)$ は樹木 i の t 年における結実効率である。具体的には、

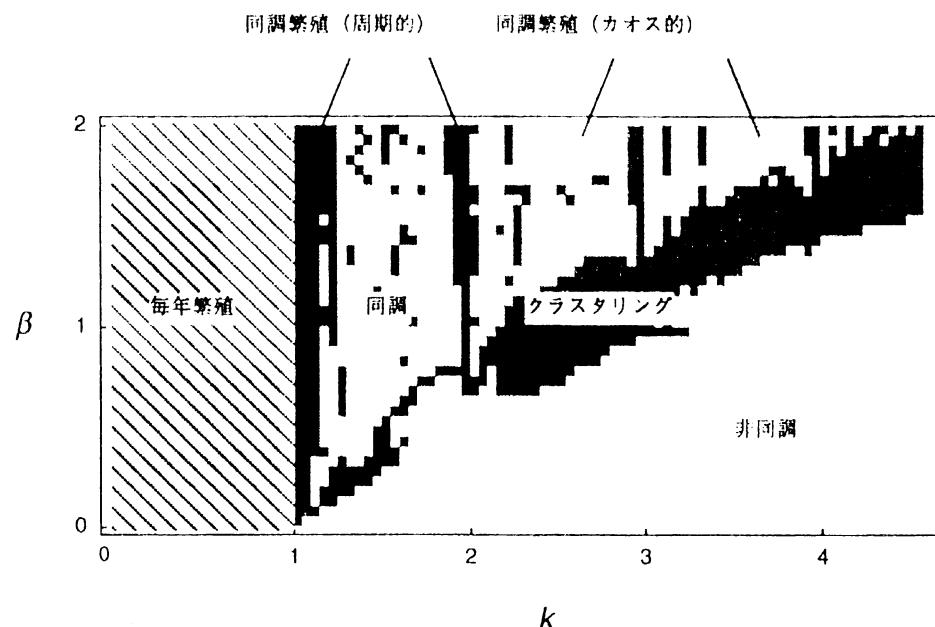
$$P_i(t) = \left(\frac{1}{N-1} \sum_{j \neq i} [Y_j(t)]_+ \right)^\beta \quad \text{where } [Y]_+ = Y \text{ if } Y > 0, [Y]_+ = 0 \text{ if } Y \leq 0$$

で与えられ、() 内は森林全体における繁殖活動の総体量に等しい。各樹木は貯蔵物質量が正の年 ($Y_i(t) > 0$) にのみ繁殖を行い、結実効率に応じて結実し、貯蔵物質量の減少を経験する。それ以外の年 ($Y_i(t) \leq 0$) には、光合成により貯蔵物質量は一定量増加する。

β は結実効率を操作するパラメーターである。毎年結実効率が良ければ ($\beta << 1$, $P_i(t) \approx 1$)、樹木は開花後、成熟種子を生産し、その結果貯蔵物質量は著しく減少する。この場合、種子生産量の時間変化は結実による貯蔵物質量の減少量 k に依存して、毎年一定量の種子生産から大きな年変動を示すカオス的な種子生産様式へと移行する。しかし、種子生産は樹木間で同調せず、森林全体としては毎年ほぼ一定量の種子生産を行う。

一方、結実効率が林内の繁殖量に依存して変化する場合、貯蔵物質量の変化が樹木

間で引き込みあい、森林全体の種子生産様式はカオスと引き込みのバランス（ k と β の大きさ）で決定される。森林全体では、毎年の種子生産、林内で同調し時間的に周期的な種子生産、また森林内で形成された幾つかのクラスターの中での同調した種子生産、などさまざまな様式があらわれる（以下の図を参照）。



リアプノフ指数の解析により、同調した種子生産が安定となるためには以下の条件が満たされる必要性が明らかになった。

$$\prod_{\substack{t \text{ s.t.} \\ Y(t)>0}} k \left(1 - \frac{\beta}{N-1}\right) P(t) < 1$$

これによると、森林が多くの樹木から形成され、各々の樹木が種子生産の年変動を示す場合 ($N>1, k>1$)、林内で同調した種子生産が安定となるためには、 $P(t)(=Y(t)^\beta) << 1$ が満たされる、つまり“結実効率が悪く、少量の種子生産を行う年が含まれねばならない”ことが示唆される。

これまで、樹木の種子生産の時系列データに含まれる少量の種子生産年（凶作年）はあまり重要視されることはないかった。しかし、本研究の結論として、凶作年が林内の同調した種子生産をもたらす重要な因子である可能性を主張する。

魚類における3倍体、4倍体の進化に関する数理的解析

細川安都佐

長崎大学大学院 水産学研究科

1. はじめに

生物では2セットのゲノムを持つ2倍体が一般的であるが、中には3セット、4セットのゲノムを持つ3倍体、4倍体の存在も知られている。このような倍数体の存在は植物でよく知られているが、魚類においても、サケ科やサッカーレでは、その科の祖先型において4倍体化が起ったと考えられている。多くの種が2倍体である中で、なぜこのように一部の種でのみ倍数性が進化したのであろうか。そこで本研究では特にサケ科魚類を念頭におき、2倍体の集團に倍数性が広がる条件を数理的に解析した。

2. モデル

倍数性の進化の過程は2倍体集團に少数の倍数体が突然変異体として侵入し、それらが徐々に集團全体に広まることで集團全体が倍数体化したと考えられる。そこで、集團中の倍数体の頻度の変化をモデル化するために2倍体、3倍体、4倍体が混在するような集團での交配関係を考えてみたい。そのためにはまず、それらの配偶子形成について考える。2倍体、4倍体では減数分裂が起こると考え、それぞれ、半数体、2倍体の配偶子を形成すると仮定する。それに対し3倍体は減数分裂が起りづらいなどの理由から3倍体の配偶子を形成すると仮定する。そしてこのような配偶子を持つ2倍体、3倍体、4倍体の間では、2倍体同士、4倍体同士での有性生殖が生じることに加え、2倍体が作る半数体配偶子と3倍体が作る3倍体の配偶子が接合することで4倍体が生じ、また2倍体が作る半数体配偶子と4倍体が作る2倍体の配偶子が接合することで3倍体が生じると仮定する。さらに、3倍体の魚類が作る3倍体の卵が単為発生を行う例も知られているので、そのような場合も考慮する。以上のような交配関係は図1のようにまとめることができる。

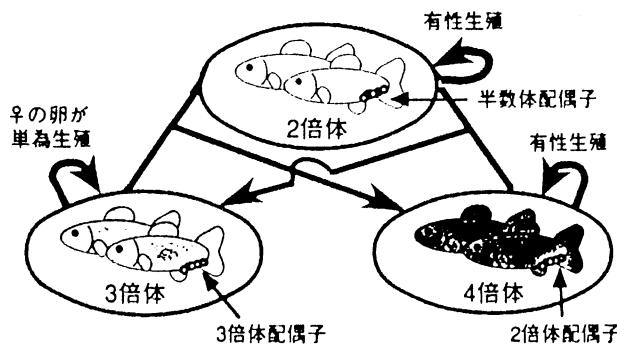


図1. 2倍体、3倍体、4倍体の交配様式

実際の魚類の交配は雌雄の間で生じるものなので、性決定様式に着目して雌雄の区別をする必要がある。現在のサケ科は、基本的にはXY染色体性決定であり、Y染色体を一本でも持つものはオスとなる。そこでサケ科魚類の祖先型においてもXY染色体性決定がなされていたと仮定すると、倍数化が起こる以前の2倍体でXXはメス、XYはオスとなる。3倍体、4倍体に関してはXとYの組み合わせから、9通りの遺伝子型を考えることができる。しかし、単為生殖を除けば交配は雌雄の間で起ることから、Y染色体を3本以上持つような遺伝子型は数世代の交配で消えてしまうことが分かる。そこで2倍体も含めて考慮すべき遺伝子型は表1のようにまとめることができる。

染色体の数	頻度	雌雄	遺伝子型	配偶子
2倍体	$x_1(t)$	♀	XX	X
	$x_2(t)$	♂	XY	X, Y
3倍体	$x_3(t)$	♀	XXX	XXX
	$x_4(t)$	♂	XXY	XXY
	$x_5(t)$	♂	XYY	XYY
4倍体	$x_6(t)$	♀	XXXX	XX
	$x_7(t)$	♂	XXXY	XX, XY
	$x_8(t)$	♂	XXYY	XX, XY, YY

表1. 時刻tにおける各遺伝子型

これらの個体間での交配と単為生殖によって生じる次世代について考えると、各倍数体は異なった適応度を持つと思われる。そこで、2倍体の適応度に対して有性生殖を行う3倍体の適応度を α 、4倍体の適応度を β という相対値で表すことにする。また、有性生殖によって生じる個体と単為発生で生じる個体では適応度が異なると考えられるので、単為生殖によって生じる3倍体の相対適応度を γ と表すことにする。以上のようない仮定の下である世代tに対して次世代t+1での各遺伝子型の頻度を定式化すると、

$$x_1(t+1) = \frac{1}{2} x_1(t) x_2(t) / W$$

$$x_2(t+1) = \frac{1}{2} x_1(t) x_2(t) / W$$

$$x_3(t+1) = \alpha \left(\frac{1}{2} x_1(t) x_7(t) + \frac{1}{6} x_1(t) x_8(t) + \frac{1}{2} x_2(t) x_6(t) \right) / W + \frac{1}{2} \gamma x_3(t)^2 / W$$

$$x_4(t+1) = \alpha \left(\frac{1}{2} x_1(t)x_7(t) + \frac{4}{6} x_1(t)x_8(t) + \frac{1}{2} x_2(t)x_6(t) \right) / W,$$

$$x_5(t+1) = \alpha \frac{1}{6} x_1(t)x_8(t) / W,$$

$$x_6(t+1) = \beta \left(\frac{1}{2} x_6(t)x_7(t) + \frac{1}{6} x_6(t)x_8(t) + \frac{1}{2} x_2(t)x_3(t) \right) / W,$$

$$x_7(t+1) = \beta \left(\frac{1}{2} x_6(t)x_7(t) + \frac{4}{6} x_6(t)x_8(t) + x_1(t)x_4(t) + \frac{1}{2} x_2(t)x_3(t) \right) / W,$$

$$x_8(t+1) = \beta \left(\frac{1}{6} x_6(t)x_8(t) + x_1(t)x_5(t) \right) / W,$$

ただし、

$$W = x_1(t)x_2(t) + \alpha \left(x_1(t)x_7(t) + x_1(t)x_8(t) + x_2(t)x_6(t) \right) + \beta \left(x_6(t)x_7(t) + x_6(t)x_8(t) + x_1(t)x_4(t) + x_1(t)x_5(t) + x_2(t)x_3(t) \right) + \frac{1}{2} x_3(t)^2,$$

と表わすことができる。このダイナミクスから平衡状態を求め、安定性解析を行うことで進化過程を調べた。

3. 結果

進化の初期状態は2倍体のみで占められている状態だと考えられるので、まずその状態について注目してみると、それは平衡状態であることが分かる。そこで、この2倍体のみで占められている平衡状態に関してダイナミクスの固有値を求めたところ、0、 $\pm\sqrt{2\alpha\beta/3}$ 、 $\pm\sqrt{4\alpha\beta}$ の5つの値が得られた。これらを整理することで2倍体のみの状態の安定条件は $\alpha\beta \leq 1/4$ であることが示される。さらに2倍体のみの状態が不安定な場合について、その他の平衡状態を調べてみたところ、集団が3倍体のみで占められた状態、4倍体のみで占められた状態、3倍体と4倍体が共存する状態の3つの平衡状態があることが分かった。さらに、これらの平衡状態の安定性について調べたところ、3倍体のみで占められた状態と4倍体のみで占められた状態は安定であり、両者が共存する状態は不安定であった。

以上のことから、 $\alpha\beta > 1/4$ の時には2倍体のみで占められた状態は不安定であり、3倍体のみの状態と4倍体のみの状態がbi-stableになることが明らかになった。そこで、倍数性が進化する時に3倍体化と4倍体化のどちらに収束するのか調べるために α 、 β 、 γ の値を変化させてコンピュータ・シミュレーションを行った。その結果が図2に示されている。そこでは各軸が3つのパラメタの値を示しており、各パラメタに対し、集団が最終的にどの倍数体に収束するのかを図示している。 $\alpha\beta = 1/4$ の面を境に、2倍体が維持される領域と倍数化が生じる領域に分

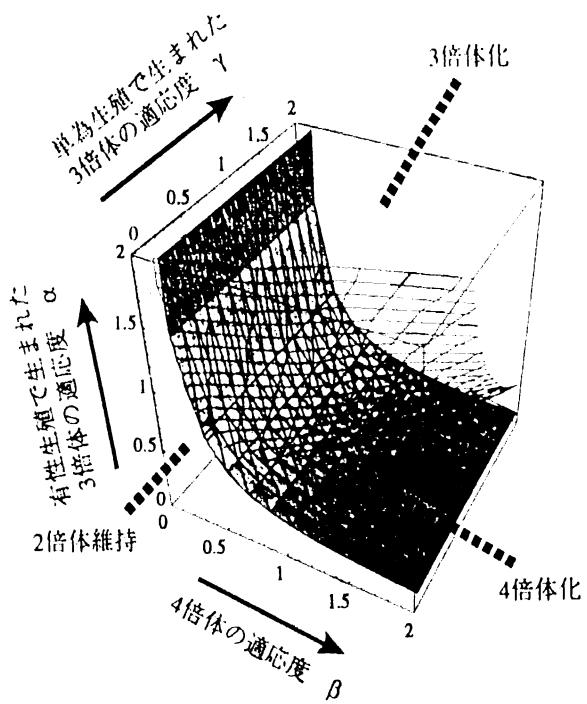


図2. パラメータと2倍体、3倍体、4倍体で占められる領域の関係

かれることは前述の通りである。この図ではそれに加えて、倍数化が起こる領域が、パラメタによって3倍体化する領域と4倍体化する領域の2つの領域に分かれていることが示されている。

4. 考察

本研究の結果より、2倍体集団から倍数性が進化するためには3倍体と4倍体の適応度の積が $1/4$ よりも大きいことが必要条件であることが分かった。これは言い換れば、3倍体もしくは4倍体のどちらか一方のみの適応度が高くても倍数性は進化し得ず、両者の適応度がある程度高いときのみ倍数性は進化し得るということを示している。また、侵入した倍数体の適応度が2倍体と比べて劣っていたとしても、3倍体と4倍体の適応度の積が $1/4$ よりも大きいという条件を満たしていれば、倍数性が進化し得ると言える。さらに、倍数体化が進む際に、3倍体に関する適応度 α 、 γ が大きいときには3倍体化が生じ、4倍体の適応度 β が大きいときには4倍体化が生じる傾向があることが分かった。

また、3倍体と4倍体にはいくつかの遺伝子型がありうるにも関わらず、最終的に3倍体で占められた集団ではXXX ($x_1 = 1$)、4倍体で占められた集団ではXXXX、XXYY ($x_6 = x_7 = 1/2$)という遺伝子型のみで占められる。特に、4倍体化した時について見ると、基本的に一本のY染色体によって性決定がなされていることが示されており、これは現在のサケ科魚類の性決定様式とよく対応している。

宿主-寄生系に対する進化の影響 (THE EFFECT OF EVOLUTION TO HOST-PARASITE SYSTEMS)

理工学研究科 システム工学専攻 竹内研究室 今 隆助

1 INTRODUCTION

It is well known that a simple first-order difference equation can exhibit a complicated dynamics. Such a model has three regimes of dynamic solutions specified in its parameter space, namely a stable equilibrium, stable cycles and chaos. An interesting problem is whether these combinations of parameters which exhibit stable cycles or chaos are expected to occur in a real population.

A natural ecosystem is by no means arbitrary, because it is the result of a long evolutionary process. Therefore, we should expect that the distribution of demographic parameters corresponding to real populations is not at all random (Gatto, 1993). Evolution of demographic parameter in a single-species population in a constant environment is described in Godfray *et al.* (1991), Metz *et al.* (1992) and Gatto (1993). Gatto (1993) investigated for a two-host model the conditions under which type characterized by oscillatory or chaotic dynamics may be favored by natural selection in detail mathematically and pointed out a general methodology to approach this kind of problems.

There are many types of interactions between species in natural ecosystem. One of the most popular interactions between species is a host-parasite interaction. The purpose of this paper is to consider the effect of evolution to a host-parasite system.

2 HOST-PARASITE MODEL

The following model is known as a host-parasite model:

$$\begin{cases} u_{n+1} = ru_n \exp[-av_n] \exp[-\mu u_n] \\ v_{n+1} = bu_n(1 - \exp[-av_n]) \end{cases} \quad (1)$$

where u_n and v_n are the host and parasite population densities at generation n respectively, r is the intrinsic rate of increase of the host, μ is the self-regulation parameter of the host, a is the per capita parasite attack rate and b is the number of the parasite which develops per host. The four parameters r , μ , a and b are positive. Beddington *et al.* (1975) showed that the dynamics of this model indicates a sustained oscillation and chaos according to the values of the parameters. The stability properties of model (1) are shown in Fig.1

3 2-HOST 1-PARASITE MODEL

To investigate which type of hosts are favored by natural selection in the host-parasite system, we use a model of competition between two types of hosts. The equation of

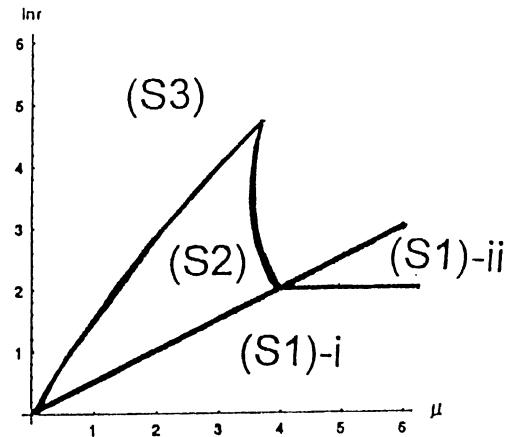


Figure 1 – The stability properties of model (1) as the function of the parameters μ and r . The solid lines demarcate regions of the parameter space with different stability properties. (S1)-i:Model (1) does not have a positive equilibrium and the boundary equilibrium is stable, (S1)-ii:Model (1) does not have a positive equilibrium and the boundary equilibrium is unstable, (S2):Model (1) has a positive equilibrium and it is stable, (S3):Model (1) has a positive equilibrium and it is unstable. The parameters a and b are fixed ($a = 2, b = 1$).

the competition model is

$$\begin{cases} u^1_{n+1} = r_1 u^1_n \exp[-a_1 v_n] \exp[-\mu_1(u^1_n + u^2_n)] \\ v_{n+1} = \sum_{i=1}^2 b_i u^i_n (1 - \exp[-a_i v_n]) \\ u^2_{n+1} = r_2 u^2_n \exp[-a_2 v_n] \exp[-\mu_2(u^1_n + u^2_n)] \end{cases} \quad (2)$$

where u^1 is a resident, u^2 is an invader and the subscripts 1 and 2 to the symbols (μ, r, a, b) indicate the type of the hosts. The competitive ability of each type of the hosts is identified by the pair (μ, r, a, b) . Note that the dynamics of model (2) in the absence of parasite ($v_n = 0$) was investigated by Gatto (1993) and the one in the absence of one host ($u^2_n = 0$) was investigated by Beddington *et al.* (1975) (model (1)).

4 CRITERION FOR INVADIBILITY

When the resident community (u^1, v) (described by (1) with $u = u^1, \mu = \mu_1, r = r_1, a = a_1$ and $b = b_1$) has stable cycles (equilibrium or sustained oscillation) of period m , the criterion for invadability of u^2 is given by

$$\frac{\ln r_2}{\mu_2} > \frac{\sum_{i=1}^m v(i)}{m} \frac{a_2}{\mu_2} + \frac{\sum_{i=1}^m u^1(i)}{m} \quad (3)$$

where $(u^1(i), v(i))$, $(i = 1, 2, \dots, m)$ is the periodic orbit of period m of the resident community (1). When the parameter (μ_2, r_2, a_2, b_2) satisfies the inequality (3), the resident community (u^1, v) is invadable by the invader u^2 .

5 THE DYNAMICS OF 3 SPECIES (2-HOST 1-PARASITE)

Criterion (3) for invadability is given by the local instability of the periodic orbit in the resident community (u^1, v) . After u^2 invades the community (u^1, v) successfully, the resident u^1 will not always go to extinction. There is a possibility that two hosts coexist with the parasite.

We see that if the parameters satisfy one of the following inequalities, coexistence of two hosts do not occur.

- $\ln r_1/\mu_1 < \ln r_2/\mu_2$ and $a_1/\mu_1 > a_2/\mu_2$
- $\ln r_1/\mu_1 > \ln r_2/\mu_2$ and $a_1/\mu_1 < a_2/\mu_2$
- $a_1/\mu_1 < a_2/\mu_2$ and $\ln r_1/a_1 < \ln r_2/a_2$
- $a_1/\mu_1 > a_2/\mu_2$ and $\ln r_1/a_1 > \ln r_2/a_2$

If the parameters do not satisfy the above inequalities, there is a possibility that two hosts coexist with the parasite.

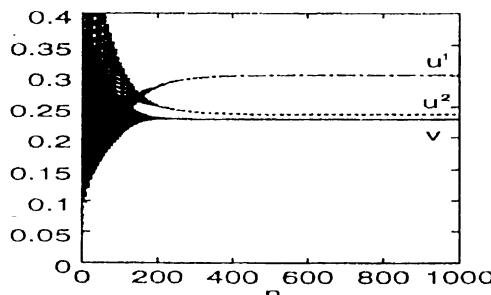


Figure 2 – The example of the temporal fluctuation of the number of three species. Three species coexist at an equilibrium point.

6 EVOLUTION OF HOST

We consider model (1) and investigate the dynamics which are favored by natural selection. To simplify, we assume that only the parameters r and μ are allowed to evolve (i.e., fix $a_1 = a_2$ and $b_1 = b_2$), so that we can discuss the evolution on the 2-dimensional parameter space $(\mu - \ln r)$.

The boundaries of the invadability to the resident host in the absence of parasite are shown as the dot-dashed lines and the one to the resident community which has a stable positive equilibrium of host-parasite system are shown as the solid lines in Fig.3. These boundaries can be treated as contour lines which represent fitness values. Therefore, the parameters of the host-parasite system will change in the direction of the arrow in Fig.3. From Fig.3, we see that the host in the absence of parasite ((S1)-i or (S1)-ii) will evolve to have a positive equilibrium ((S2) or (S3)). We also see that the host-parasite system

which has a stable equilibrium (S2) will be invaded by the invader with the parameter belonging to (S3).

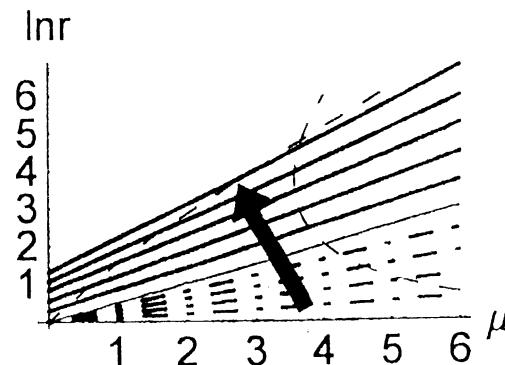


Figure 3 – The $\mu - \ln r$ parameter space. The dot-dashed lines represent the boundary of the invadability to the resident host in the absence of parasite and the solid lines represent the boundary of the invadability to the resident community which has a stable positive equilibrium of host-parasite system.

7 CONCLUSION

First, we obtained the parameter space demarcated with different dynamical properties for the host-parasite system approximately. Next, we investigated the invadability of the host in the resident host-parasite system which has a stable cycle and obtained the criterion for invadability.

Using the parameter space which is demarcated with different stability properties and the criterion for invadability, we considered the evolution of the host. We see that the dynamics that host and parasite coexist with a stable equilibrium will not be favored by natural selection without the trade-off of the parameters.

The criterion for invadability we obtained can be applied only when the resident community has a stable cycle. To obtain the criterion for invadability of host to the resident community which doesn't have a stable cycle is a future problem. To consider the case where all the parameters are allowed to evolve is also a future problem.

REFERENCES

- GATTÓ, M., (1993). *Theor. Pop. Biol.* 43, 310-336.
- BEDDINGTON, J. R., FREE, C. A. & LAWTON, J. H. (1975) *Nature*, 255, 58-60.
- GODFRAY, H. C. J., COOK, L. M. & HASSELL, M. P. (1991). In: *Genes in Ecology* (Berry, R. J., Crawford, T. J. & Hewitt, G. M., eds) pp. 55-86. Blackwell Science.
- METZ, J. A. J., NISBET, R. M. & GERITZ, S. A. H. (1992). *Trends Ecol. Evol.* 7, 198-202.

連続多重マップモデルによる時計画像の認識

大阪大学基礎工学部生物工学科福島研究室
和田 浩司 倉田 耕治

脳の高次の領野が処理する情報は高次元空間の所々にクラスタをなしてい、個々のクラスタは高々数個のパラメータで記述でき、互いにはほぼ無関係だと仮定する。

このような信号の、神経場へのトポロジカルなマッピングを行なうとき、Kohonen の SOM に代表される従来の方法では、各クラスタは神経場の一定の領域をそれぞれ占有し、その中にクラスタ内部の信号のマップが形成される。これを棲み分けマップと呼ぶ。

しかし他に、各々のクラスタのマップを 1 枚の神経場の上に重ねてマップする方法が考えられる。この方法では、神経場の 1 点が発火しても、それがどのクラスタの情報なのか分からないので、その信号がどのクラスタに属するのかを示す細胞が他に必要となる。これをクラスタ検出細胞と呼ぶ。このようなモデルを多重マップモデルと呼ぶ。

つまりこのモデルでは各クラスタ内部のマップを作る神経場と、クラスタの種別だけを表す低分解能のクラスタ検出細胞群を合わせて完全な情報表現を行なう。

もしこのとき二つのクラスタ間に滑らかな対応関係があるならば、多重マップモデルの重なりあった各クラスタのマップはその対応関係にしたがって互いに引き込まれることが知られている。つまり多重マップモデルの神経場上の各細胞は、入力信号の属するクラスタに依らず、それらに共通する特徴に対して反応する。

多重マップモデルのクラスタ検出細胞群に近傍学習を導入したものと連続多重マップモデルと呼ぶ。このクラスタ検出細胞群の神経場を第 1 層、従来の神経場を第 2 層と呼ぶ。このモデルは、クラスタ内の連続領域を多数に分割し、それぞれの領域のマップを重ねて一枚の神経場にマップする。

連続多重マップモデルの学習則を以下に示す。

第 1 層については

$$\Delta w_1(x_1) = \tau_1^{-1} \{ -w_1 + \alpha_1 f_1(|x_1^* - x_1|) v \}$$

$$\Delta s_1(x_1) = \tau_3^{-1} \{ -s_1 + \beta_1 f_1(|x_1^* - x_1|) \}$$

$$x_1^* = \arg \max_{x_1} \{ w_1(x_1) \cdot v - \gamma_1 s_1(x_1) \}$$

第 2 層については

$$\Delta w_2(x_2) = \tau_2^{-1} \{ -w_2 + \alpha_2 f_2(|x_2^* - x_2|) v \}$$

$$\Delta s_2(x_2, x_1) = \tau_4^{-1} \{ -s_2 + \beta_2 f_2(|x_2^* - x_2|) f_1^o(|x_1^* - x_1|) \}$$

$$x_2^* = \arg \max_{x_2} \{ w_2(x_2) \cdot v - \gamma_2 \int s_2(x_2, x_1) f_1^o(|x_1^* - x_1|) dx_1 \}$$

ただし、 v は入力信号、 w_i は入力から第 i 層への結合荷重ベクトル、 x_i は第 i 層での位置、 x_i^* は信号を入力した時の第 i 層での winner の位置、 s_i は第 i 層への抑制性結合荷重、 t は時間、 τ_i は時定数、 $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i$ は定数、 f_i は学習の近傍関数の形、 f_i^o は出力の近傍関数で、どちらもガウス関数とする（図 1）。

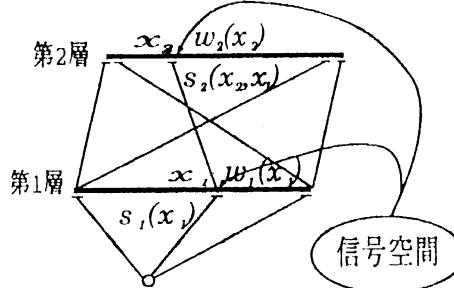


図 1：連続多重マップモデルの模式図

連続多重マップモデルは、入力情報の含む 2 種の情報を 2 つの層に分離してマップすることができる。これは主成分分析と同じであるが、連続多重マップモデルは主成分が非線形の場合でも、これを抽出することができる。

本研究では、連続多重マップモデルに、アナログ時計の画像群を学習させた（図 2）。左図が第

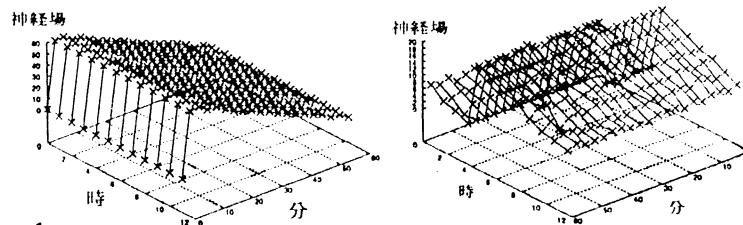


図 2：第 1 層（左）と第 2 層（右）の結果

1 層、右図が第 2 層のグラフである。第 1 層と第 2 層に、短針の情報と長針の情報とが分離抽出されていることが分かる。

また、連続多重マップモデルが汎化能力を持つことを確認した。つまり、データセットの内いくつかの時刻の画像を入力せずに学習を行なっても、学習終了後にはそれらの学習していないデータに対しても正しい出力を出すことを確認した。

セルオートマトンによる音信号の圧縮に関する基礎的研究

和田 昌人

広島大学総合科学部数理情報科学コース

wada@umihiko.mis.hiroshima-u.ac.jp

1. 目的

19世紀末に、単純な法則から生みだされるカオス・ダイナミクスが発見されて以来、生物学・情報科学・脳神経科学など、様々な分野においてその存在が明らかにされている。本研究では、そのなかでも1次元2状態3近傍のセルオートマトンにおけるルール・ダイナミクスから生みだされる複雑な現象に注目し、生体系の諸現象を分析・研究することを長期的な目的とし、その一例として、デジタル音声・音楽信号の記述に関する研究をすすめている。特に今回はこの手法を用いた音声・音楽信号の圧縮記述について研究を行った。

2. 方法

1次元2状態3近傍セルオートマトンの離散時刻 t ($t = 0, 1, \dots$)、位置 i ($i = 1, \dots, N$) での状態 a_i^t (= 0 or 1) は以下のように与えられる。

$$a_i^t = f(a_{i-1}^{t-1}, a_i^{t-1}, a_{i+1}^{t-1}) \quad (1)$$

f は遷移関数と呼ばれる。遷移関数は 8 ($= 2^3$) 種類あり、それらを f_i ($i = 0, 1, \dots, 8$) とすると、ルール数は全部で 256 通りある。

ここで考える音信号は、適切な周波数による標本化及び 16bit 量子化処理が施された、デジタル信号である。したがってこのデジタル音信号（ビットパターン）の時間発展は、上記のセルオートマトンのルール番号を与えることで記述可能と考えられる。今回試みた圧縮法は、次の 2 つである。

（手法 1）「初期状態として原音の第一ステップのビットパターンをとる。それに全ルールを適用し、求められたビットパターンによる音振幅値と原音の振幅値の誤差（差の絶対値）が最小となるルールを求める。ただし原音との誤差が閾値以上である場合（原音振幅の 5% 以上）、その時刻でのビットパターンを原音によるものと置き換え、再びルール選択の処理を繰り返す。」

（手法 2）「手法 1 と同様に、まず原音から初期値を与える。そして音信号の時間変化を誤差基準の範囲内で 1 つのルールで最も長いステップ記述できるルールを採用する。ただし、各ステップで 2箇所までのビット訂正を許す。そして最も長いステップ記述できるルールを採用する。」

ここで、現採用のデジタル音信号は、各時刻ステップ毎に 16 bit で記述され、ルール番号は 8 bit である。よって情報量を bit 数として定義すると、セルオートマトンのルールダイナミクスによる記述は音信号データの圧縮となる。

3. 結果

上で述べた方法による圧縮効率を評価するために、音楽信号を用いて計算機実験を行った。用いたデータは、音楽 CD 5 枚 (44100 Hz で標本化、16 bit で量子化) から任意の 1 秒間の区間データそれぞれ 30 サンプルを採用した。得られた結果は、下の表に与える。また手法 2 においてルール適用の回数を 8 bit、訂正箇所を 1 つにつき 4 bit 確保したまた再現音の聴取性は原音と同レベルであった。

4. 考察

手法 1 において全てがルールで記述されると考えた場合、圧縮率は、0.5 になるはずであるが、実際は 0.5 より大きい。これは、ルールによる記述が我々が期待しているほど続いていないことを示している。手法 2 においても改善されているものの、平均的な数値では改善値があまりよくない。その理由について考察してみる。そこで 16 bit での可能な各振幅値に対してルールの適用により生み出された振幅値の 2 次元プロットを実行した。その結果セルオートマトンの場合は中心付近にかなりの構造をもった空白をともなっている。一方音楽データの場合は、この中心付近に集中していた。このことが記述を困難にし、同じルール番号が続かない原因と考えられる。よってより、ルール遷移の手法に最適化が必要と思われる。

表 1: 圧縮率の結果

圧縮率	平均	最良	最悪
手法 1	0.777	0.697	0.814
手法 2	0.7?	0.52	0.8?

（手法 2 に関しては計算中）

(a)

(b)

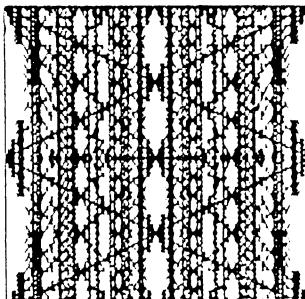


図 1: 各々は (a) 原音データ、(b) セルオートマトンに関する 2 次元リターンマップ

神経回路網におけるカオスと記憶ダイナミクス

三上 小吾

広島大学総合科学部数理情報科学コース
nikami@umihiko.mis.hiroshima-u.ac.jp

— 目的 —

最近、生体の様々な活動においてカオス的な現象が発見され注目を集めている。カオスダイナミクスは非常に複雑な運動であるが、場合によって単純な規則で記述できることが知られている。そこで我々は、こうしたカオス的現象が脳の情報処理においても何らかの機能的役割を果たしていると考える。本研究の大きな目的は、実際にカオスダイナミクスを神経回路網モデルに導入した際に、どのような機能が発現するかを数値シミュレーションを用い発見論的に示すことである。

特に、今回の研究では神経回路網モデルに内在するカオス的ダイナミクスを用いた「記憶の探索のダイナミクス」に注目し、カオス的ダイナミクスの特徴や機能を明らかにする。これは、知人の顔を判別する場合においての、限定的な情報からのほぼ瞬時の記憶の探索といった、我々の脳の記憶探索のメカニズムを探ることに繋がる研究であると考えられるからである。

— 方法 —

(A) 素子数400のリカレント型、非対称神経回路網モデルを計算機上に構成する。モデルに埋め込む記憶として $20 \times 20 = 400$ ピクセルからなる、白黒の顔のパターンを30個作成し、それを $v^\alpha (\alpha = 1, \dots, 30)$ とする。例えば、 α 番目の顔パターンは $v^\alpha = (v_1^\alpha, v_2^\alpha, \dots, v_{400}^\alpha)^T$ のように記述される。ここで、 $v_i^\alpha = +1$ or -1 である。

(B) 素子 $S_i (i = 1, \dots, 400)$ の時刻 (t) から時刻 $(t+1)$ への状態変化を以下のように定義する。ここで W は各素子の信号伝達に際しての結合強度を表す行列、 h は閾値を表し、関数 $sgn(x)$ は $x \geq 0$ で 1, $x < 0$ で -1 の値をとる。

$$S_i(t+1) = sgn\left(\sum_{j=1}^{400} W_{ij} \cdot S_j(t) - h\right) \quad (1)$$

十分長時間の状態更新の結果、ネットワークがある定常状態（固定もしくは周期状態）に達した場合、その時点での記憶想起ができたと定義する。式(1)において W_{ij} は

$$W_{ij} = \sum_{m=1}^5 \sum_{l=1}^6 v_i^{m,l+1} \cdot v_j^{m,l} \quad (v^{m,7} = v^{m,1}) \quad (2)$$

と取る。この場合、周期6のサイクル状のパターンを1セットとする、5種類の記憶アトラクタが形成される。しかし、実際の数値シミュレーションにおいては式(2)に擬逆行列を用いた直交化学習法を採用することで、各パターン間の重なりが大きいことによる偽記憶の発生を防ぐ。

(C) ネットワークにおける各素子の結合数を減少させて、モデルにカオス的ダイナミクスを発現させる。[文献]

(D) 部分的に入力を加えた状態でのカオス的ダイナミクスの遍歴軌道を、記憶ペインに写像することにより、外部入力に対するカオス的ダイナミクスの遍歴軌道特性を調査する。減少させる結合数と入力強度の2つをパラメータとして、様々な組合せでシミュレーションを行なう。

— 結果 —

得られた応答特性は図(1)に示されている以下の4通りである。

- (1) 入力強度の増減に依存して、カオス的ダイナミクスの遍歴特性が滑らかに変化する。
- (2) 入力強度が十分に強い時、強度に関わらず入力に対応した記憶ペインに遍歴特性が局在する。
- (3) 入力とは類似性のない状態に遍歴特性が局在する。
- (4) 入力強度の増減に依存せず、遍歴特性が入力のない状態から変化しない。

— 考察 —

図1の(2)や(3)のような入力強度が強過ぎる場合には、遍歴軌道が局在する。これは内在するカオス的ダイナミクスが弱まってしまうためと思われる。一方、図1の(1)の領域においても強度が弱過ぎる場合には、遍歴軌道に対して入力の影響が出にくいと思われる。つまり、(1)と(2)の領域の境界付近では、僅かな入力に対して敏感な応答特性を示すと考えられ、機能的に見た場合に大きな重要性を持つと思われる。これは、この領域では外部入力とカオス的ダイナミクスが絡み合って複雑な影響を及ぼし合うからである。

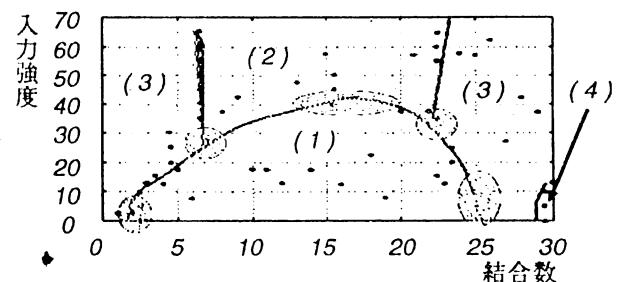


図1: 部分的な外部入力を与えた場合に得られた相図

[文献] S. Nara, P. Davis, M. Kawachi, H. Totsuji: "Chaotic memory dynamics in a recurrent neural network with cycle memories embedded by pseudo-inverse method", Int. J. Bifurcation & Chaos 5, p. 1205(1995).

パターン認識における動的側面

末光 昌和

広島大学総合科学部数理情報科学コース

sue@umihiko.mis.hiroshima-u.ac.jp

目的

将棋やオセロのようなテーブルゲームの上級者は過去の経験をもとにすべての手を検索することなく瞬時に最善手(又はそれに近い手)を導きだす。こういった人間の脳が有する瞬時の記憶サーチの機能の解明を目指して、我々は神経回路網モデルを用いて研究をおこなっている。この際、モデルの記憶サーチダイナミクスに近年さまざまな分野において注目されている決定論的カオスを導入する。単純なルールから発生する決定論的カオスは非常に複雑なダイナミクスではあるが、単なる確率過程とは全く異なるものである。これを利用することによって、従来の方法とは異なった記憶のサーチ方法が可能となるのではないかと考えられる。また、決定論的カオスの持つ初期値に対する鋭敏性は記憶のサーチにおいて、なんらかの機能を有するかもしれない[1]。以上のことから、複雑な情報処理において決定論的カオスを導入することで新たな情報処理様式の可能性を明らかにすることが本研究の目的である。

特に、今回の研究においては、上記の目的を達成するための第一歩としてオセロの三手詰め問題を神経回路網モデルで表現する方法を考える。

方法

オセロの神経回路網モデルによる表現法

本研究では、問題をより単純化するために通常オセロは8マス×8マスの盤面であるところを6マス×6マスの盤面にする。その後、1つのマスが黒の駒、白の駒、空白のいずれであるかを以下の図1(a)のように4×4のニューロン素子の状態で表し、盤面全体を再構成する。図1(b)はある局面とそれをニューロン素子の状態で表したものである。そこで黒の点を+1(興奮状態)、白の点を-1(非興奮状態)としている。そうすると、ある時点での盤面は576個のニューロンの状態ベクトルで表すことができる。すなわち、 $\mathbf{x} = {}^t(\{x_i \mid x_i = \pm 1, i = 1 \sim 576\})$ とする。(“ t ”は行列及びベクトルの転置を表す。)この神経回路網モデルのシミュレーションとしては次のような状態更新を行う。

$$x_i(t+1) = \text{sgn}\left(\sum_j w_{ij} x_j(t)\right) \quad (1)$$

ただし、 $\text{sgn}(u)$ は u が正の時+1、 u が負の時-1をとる関数である。 $\mathbf{x}(t)$ は t 時刻における神経回路網モデルの状態ベクトルであり、 $\{w_{ij}\} = \mathbf{W}$ は各ニューロン間の結

合の強度を表わす行列である。

神経回路網への記憶としてのうめこみ方

本研究においては、オセロゲーム終了三手前の局面の状態ベクトルを初期局面として、そこから派生するすべての系列を神経回路網モデルに幾通りか記憶させる。その際、神経回路網モデルに初期局面を入力として与えたとき、状態更新を繰り返すとオセロの局面が次々と変化していく、最後にゲーム終了の状態に落着くように記憶として埋め込む。このような埋め込み方として以下のように結合行列 \mathbf{W} を決定する。

$$\mathbf{S} = (v_1, v_2, v_3, v_4), \mathbf{Y} = (v_2, v_3, v_4, v_1) \quad (2)$$

$$\mathbf{W} = \mathbf{Y}({}^t \mathbf{S} \mathbf{S})^{-1} {}^t \mathbf{S} \quad (2)$$

ここで、 v_i ($i = 1, 2, 3, 4$) はオセロの各局面を表現する状態ベクトルである。(2)式のような \mathbf{W} の決定法を直交学習法とよぶ。このように決定した \mathbf{W} を用いて、(1)式の状態更新を行う。

結果

上記の方法を用いて、白番が勝つオセロの系列を同時に複数個記憶させ、更にその系列を(1)式に従って再現可能なことが分かった。

考察

上記の方法がオセロの系列を神経回路網モデルによって表現する方法の1つになり得ることがわかった。今後はどのようにして本モデルにカオスを導入し、そのカオスダイナミクスを利用するかについて研究する予定である。

参考文献

- [1] Functional Chaos in Neural Networks:S.Nara, *The Third Riken-Tamagawa International Dynamics Brain Forum*, (1988), p.15

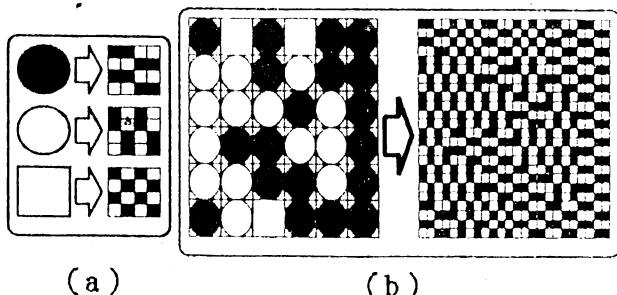


図1: オセロの局面のおきかえ

神経回路網のカオスを用いた不良設定問題解法

中山 里志

広島大学総合科学部数理情報科学コース
satoshi@umihiko.mis.hiroshima-u.ac.jp

目的

最近、人間の持つ複雑な情報処理機能機能を実現させるために、カオスを利用しようというアイデアがある。ひるがえって、脳における卓越した情報処理について、神経回路網モデル上に発生するカオスという側面から研究し、その卓越性のメカニズムを明らかにすると共にカオスに潜在する情報処理機能を調べることが本研究の大きな目的である。

そのためには、リカレント型神経回路網モデルにいかにしてカオスダイナミクスを導入するかについて研究する。その後、発生したカオスダイナミクスが、どのような動的構造を持つのかを明らかにする。

内容

N 個のニューロン素子をそれぞれ相互に結合してリカレント型神経回路網モデルを構成する。素子 i ($i = 1, \dots, N$) の状態 v_i は 1 または -1 を取るものとし、その全体の状態をベクトル \mathbf{v} で表す。

時刻 t における、素子 i の状態 $v_i(t)$ の更新は、以下のように定義される。

$$v_i(t+1) = sgn \left(\sum_{j=1}^N W_{ij} v_j(t) \right) \quad (1)$$

ただし、関数 $sgn(x)$ は $x \geq 0$ の時 1, $x < 0$ の時 -1 の値をとる。ここで W_{ij} は素子 i と j とのシナプス結合強度と呼ばれ、例えば $W_{ij} = \sum_{\alpha=1}^P u_i^\alpha u_j^\alpha$ ($W_{ii} = 0$) とすることにより、ある特定の P 個のパターン u^α ($\alpha = 1, \dots, P$) を神経回路網モデルに記憶させることができる。本研究では、この方法に擬逆行列を用いることにより、各パターンを直交化させて記憶させる。

このような W_{ij} を用い、式 (1) に従う状態更新を行なうと、 $E(t) = -\frac{1}{2} \sum_i \sum_j W_{ij} v_i(t) v_j(t)$ で定義されるエネルギー関数 E が、単調減少することが知られている。

つまり、ニューロンの状態はエネルギー E の値が極小値となるような固定点へ近付き、一度固定点へ到達するとそこから抜け出ることはなくなる（このような極小値をアトラクタと呼び、その極小値に収束する初期状態の集合をベイスンと呼ぶ）。

このような最急降下的なダイナミクスに以下のような考えのもとに、複雑なダイナミクスを発生させることを考える。ある時間ごとに W_{ij} の一部を反転させると、エネルギー E の N 次元空間内での多峰性が変化し、一度固定点へ行っても別の固定点へ行くことが可能になり、よ

り複雑な状態変化が発生すると思われる。以下にその結果を与える。

結果

数値シミュレーションにより、900 個のニューロン素子を用いた神経回路網モデルに、先に述べた方法により図 1 の顔パターンを記憶させて、各素子 i に対してランダムに選んだ 400 個のシナプス結合強度 W_{ij} を 5 回状態更新させる毎に符号反転させた。その際に各時刻毎に発生した状態がどのベイスンに属しているかを調査した結果が図 2 である。ここで到達可能なアトラクタは、記憶させた顔に対応するアトラクタ $8 \times 10 = 80$ 個、その偽アトラクタ $3 \times 10 = 30$ 個、どのアトラクタにも属さないもの 1 個の計 111 個である。

考察

図 2 より、状態更新によって様々なベイスンを通過していることがわかる。また、偽アトラクタが多く現れているので、記憶した顔に似た別のパターンが数多く作られていることがわかった。つまり、シナプス結合強度の一部を反転させることにより、複雑なダイナミクスが発生することがわかった。

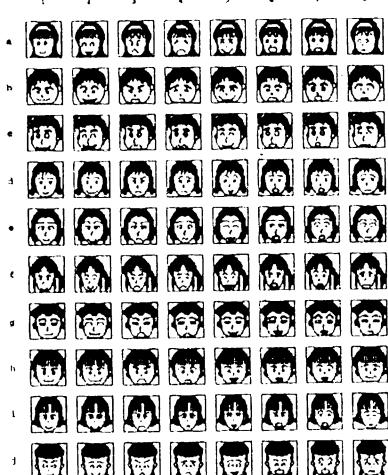


図 1: 記憶させた顔パターン

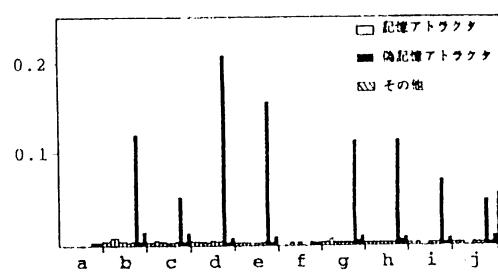


図 2: 各ベイスンを通過した回数の割合

頑張れハンマーオーキッド：
蜜を出さない花はなぜ存在するのか
川村有紀（九州大学・理・生物）

多くの植物は花蜜を出すことで昆虫を誘引し、送受粉を行っている。昆虫は蜜を栄養源として利用している。つまりこれら2者は、蜜の利用と送受粉との関係からなる相利共生関係にある。ところが、一部の植物、たとえばランの一種であるドラカエア属のハンマーオーキッドは、メス蜂に擬態した花弁を持つことでオス蜂を誘引し蜜を出すことなしに一方的に蜂を利用している。このような報酬を出さない花はどのようにして進化するのかを調べた。

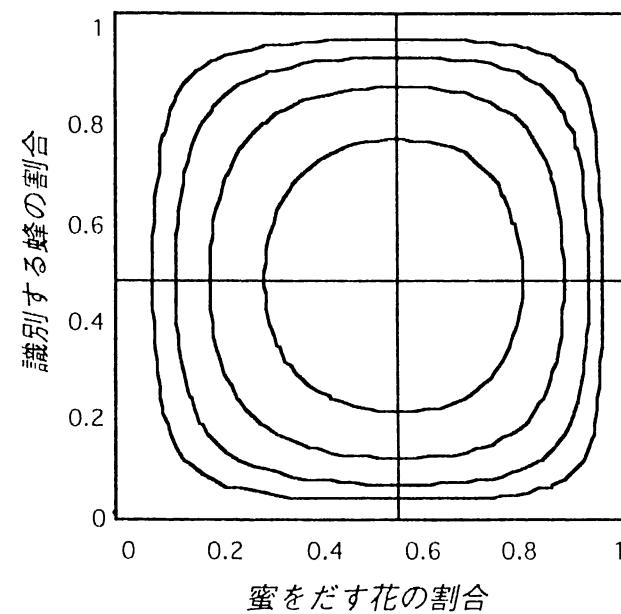
花と蜂の共進化ゲームのモデルを作り、コストをかけて報酬を出す花と、コストをかけて識別行動をとる蜂の頻度の時間変化を調べた。結果は、蜜を取るときの処理コストが花の識別コスト（蜜を出すか出さないか）より小さいと報酬を出さない花のみが進化することが分かった。このとき蜜を出すコストと受粉の利益の大きさは無関係であった。また、ある条件では識別する蜂と蜜を出す花の割合の時間変化は完全な閉軌道をとることが分かった（図1）。

さらに蜂の最適採餌行動に注目したモデルをつくり、蜜を出さずに他の花に擬態することにより、蜂を一方的に利用する花が進化する条件を調べた。蜂はある確率で、擬態している花、擬態されているが蜜を多く出す花、擬態されていないが蜜を少ししか出さない花にそれぞれ出会う。蜂が識別をせずにすべての花に訪花するとき、擬態花は進化できる。蜂が識別行動をしない条件は、擬態花に出会う確率は無関係で、擬

態されている花に出会う確率が大きいと識別行動をしないことが分かった。また、処理コストが識別コストより小さいとやはり識別行動をしないことが分かった。

図1

識別行動をする蜂の割合と、蜜を出す花の割合のダイアグラム。蜜を出すはなのうちある率は消費されており、蜜を供給できないとした。ほとんどすべての花が蜜を出すと蜂は識別行動をやめ、ついで花は蜜を出さなくなるが、ほとんどすべての花が蜜を出さなくなると蜂は識別行動を開始する。「蜜を出すコスト < 授粉の利益」かつ「(蜜が送粉者に持ち去られない花の割合 × 処理コスト) < 識別コスト」が満たされると、完全な閉軌道になる。



(1999年度 卒業論文)
造血幹細胞システムに関する数理モデル
理学部 生物学科 4年
1sc95286R
日下亞紀

ヒトの造血組織は細胞交代が激しく、この細胞交代を支えているのが造血幹細胞とよばれる少数の集団である。造血幹細胞は「自己再生能」と「多分化能」という2つの特徴を持つ。この能力を活かしながら、分化を繰り返し、前駆細胞を経て、膨大な数の血液細胞を造成する。そのため、造血組織はツリー状構造となっている。本研究では、造血組織がツリー状構造をとるのは、突然変異に対して有効なかたちだという一つの理由があるのではないかと考えた。

そこで、本研究では、造血幹細胞が前駆細胞を経て血液細胞へ分化するといった、ツリー状構造のモデルと、造血幹細胞から直接に血液細胞が分化するといった、ツリー状構造ではないモデルをたてた。これらのモデルでは突然変異が起こり、突然変異血液細胞が造成されると仮定した。そして、モデル式から突然変異血液細胞の理論式を求め、同時に数値解析も行った。その結果、突然変異血液細胞は、突然変異が起こり始めた初期段階において、指数増殖的に増加することが解った。

また、モデルで用いたパラメータのうち、1つ以外のものを固定するといった方法でシュミレーションを行った。その結果、血液細胞中の突然変異血液細胞の占める比率に強い依存性を持つ、2つのパラメータが解った。1つは、血液細胞が分化する1つ前の段階の細胞の環境収容力Kである。もう1つは、その細胞が分化して血液細胞になる際の分化率（本研究では成熟率mとしてある）である。

ツリー状構造のモデルと、ツリー状構造ではないモデルの突然変異血液細胞の量を比較したところ、ツリー状構造ではないモデルの方が、常にこの量が大きくなつた。これは、血液細胞中の突然変異血液細胞の占める比率を比較しても、同じ結果が得られた。この比率に関しては、上述したパラメータKが小さいほど、また、mが大きいほど、これらのモデルの比率の差は大きくなつた。

以上のことから、造血システムのかたちがツリー状構造の方が、そうでないものよりも、突然変異の影響を小さく抑えられることが解った。換言すれば、このツリー状構造は、突然変異に対して有効なかたちであるといえる。

サンゴ群集の格子モデルによる動態シミュレーション

藤井 康司（九州大学 理・生物）

ほとんどのサンゴは多くのポリップから構成される群体性動物で、ポリップの配列の違いによって樹枝状、テーブル状、葉状など様々な群体形をとる。サンゴ礁を見てみると、場所によって特徴的なサンゴ群集がよく見られる。このような種の優先は、どのような理由によるものであろうか。成長の速さか。幼生を多く作れる種が勝つか。それとも、死なずに生き残ることが重要なのであろうか。

第1章では、成長率、幼生生産率、死亡率の3つのパラメーターを種ごとに与え、格子モデルを使ったシミュレーションを行った。

成長：4近傍に空き格子があれば、成長率に応じて格子が埋まる。

幼生の定着：4近傍が全て空いていれば、一定の定着に応じて格子が埋まる。どちらの種が埋めるかは幼生の数に応じて決まる。

死亡のパターンとして3つのモデルを構築した。

モデル1：群体の周りのポリップが死ぬ。

→空いた空間を埋める効果は成長が重要。

モデル2：群体全体が死ぬ。

→空いた空間を埋める効果は幼生の定着が重要。

モデル3：ある空間の中のポリップがすべて死ぬ。

→死ぬ空間が小さければ成長が重要。大きければ幼生の定着が重要。

以上のことより、空間の大きさに応じて、近隣格子への成長と幼生定着の重要性が変化することがわかる。ただし、優先種の決定には死亡率が大切であるという結果となった。

次に、造礁サンゴの生活史に着目してみる。サンゴはプラヌラ幼生と呼ばれる浮遊幼生期を持つ。礁池とリーフエッジは一つの海域であるため幼生が交流する可能性は非常に高い。このことを考えると、一方でつくられた幼生がもう一方の生息地に進出してその場を独占することは十分に起こりうる。では、グローバルな海域での多種の共存はどのように導くことができるのだろうか。

第2章では、一つの海域で浮遊幼生を通じて交流があるいくつかの生息地があり、産子能力、死亡率が生息地に応じて異なる状況を想定したモデルを構築し、2種類のサンゴが共存できる条件を調べた。解析の結果、種の共存を導くのは、種間、生息地間の産子能力の違いではなく、死亡率の違いであることが明らかになった。つまり、第1生息地では第1種が死にやすく、第2生息地では第2種が死にやすいというような死亡率のずれが種の共存に重要であるという結果となった。

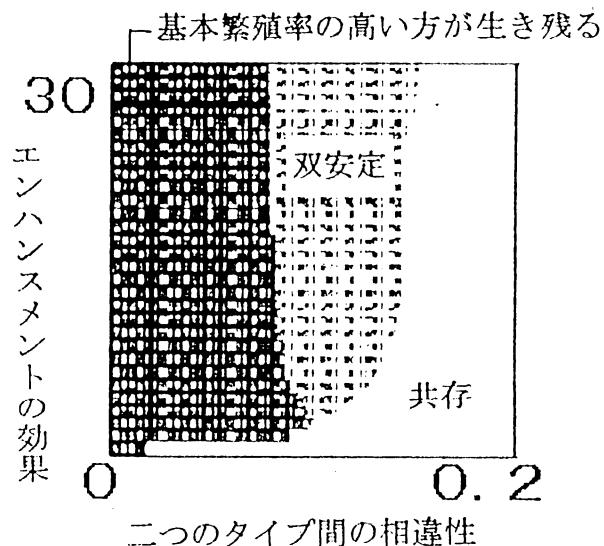
デング・ウイルスのエンハンスメントについて

九州大学理学部生物学科 米倉 のぞみ

デング熱は蚊が媒介するウイルス性の病気で、抗原性の異なる4つのタイプのウイルスが同じ地域に長い時間共存しており、現在これらのタイプ間の相違性は高いと考えられている。通常は軽症であるが、2回目に1回目とは異なるタイプに再感染すると、アレルギー反応を起こし、デング出血熱、デングショック症候群へと重傷化することがあり、10%から15%が死に至るとされている。このような現象をエンハンスメントと呼んでいる。そこで今回の研究では、このエンハンスメントとはどういうことか、また二つの異なる抗原タイプの共存は可能かどうか、数理モデルを用いて解析を行った。

その結果、再感染のときには、初期免疫力が高いためウイルスの最適な増殖率が高くなり、それとともに宿主の病気による死亡率が上がるという現象が起こっていることが分かった。またひとつのタイプが平衡状態にあるときに別のタイプを入れたときの時間変化を見ると、二つの異なる抗原タイプ間には、基本繁殖率の高いタイプが生き残る状態と、両者が共存する状態、初期値依存の双安定の状態とが見られることが分かった。右図より、エンハンスメントがないときは、両者の相違性がわずかであっても共存することができるが、エンハンスメントがあるときは両者の相違性はある程度高くなければ共存できないと言える。

つまり、デング・ウイルスでは2回目に1回目とは異なるタイプに再感染すると、ウイルスの最適な増殖率が高くなり、宿主の病気による死亡率が上がるという現象が起こり、4つの抗原タイプの相違性が高いのは、エンハンスメントがあるからだと言うことができる。



ササ・タケによる一斉開花現象の数理モデル

九州大学理学部生物学科 檜見崎 貴子

ササやタケの多くは、長い間栄養成長即ち地下茎による繁殖を行い、ある年一斉に開花・結実し枯死してしまうという長寿命一回繁殖の植物である。このようなササやタケにみられる一斉開花結実現象、これをmastingと呼ぶが、このmastingの要因としてこれまでのところ捕食者飽食戦略仮説が最も重要視されている。これはササが一斉に大量結実することで種子捕食者を飽食させその結果種子生存率が高まるといった進化的利点を考慮した説である。本研究ではその仮説以外の要因によるmastingの可能性を探る為、多数のコホートからなる林を想定し、コホート間競争が行われる場合と捕食者による種子捕食がある場合についてそれぞれ数理モデルを用いてシミュレーションを行い検証した。その結果、コホート間競争によってmastingが引き起こされ得ることを理論的に示すことができ（コホート間競争説）、この際コホート間で他コホートからの抑圧のされ方の非対称性が必要であることがわかった。また捕食者による種子捕食によってもmastingが起こることが理論的に示せた。ここで捕食者がササの種子のみを餌とする捕食者である場合、種子捕食によってmastingが引き起こされるが、このmastingが起こった為に捕食者は絶滅してしまう。即ち捕食者の存在がmastingの引き金となり得るが、mastingが起こっているときに捕食者は存在していないことからこれを捕食者ゴースト説とした。

Symmetry, Beauty, &Mimicry

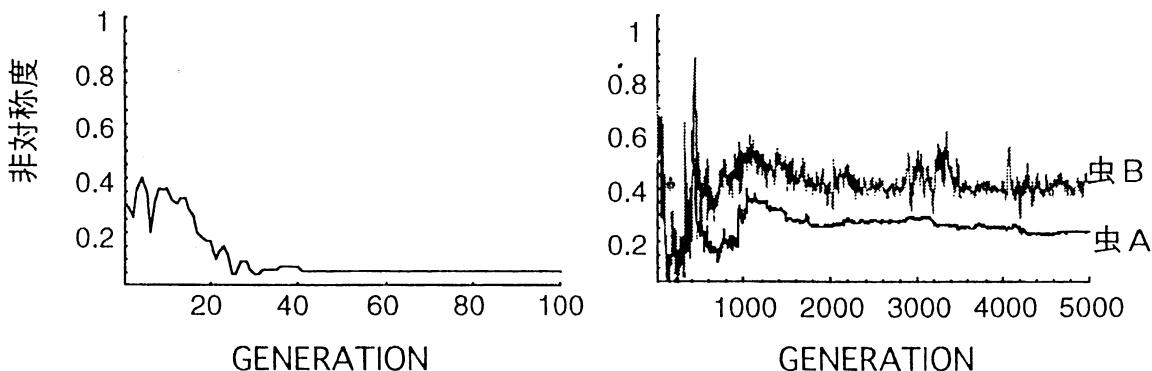
九州大学・理・生物 山之内 伸宏

ヒトを含め多くの動物種は対称なパターンをより魅力的と感じる。これら、対称性に対する好みは、視覚系に存在するバイアスによって普遍的に進化するものであることを Enquist & Arak(1994)は報告している。彼らはより高く反応するネットワークと、より高く反応してもらえる図形を集団中に残すと、高い対称性を持つ図形とそれへの好みが進化することを示した。

本研究では毒を持った虫A、毒を持たない捕食可能な虫Bと捕食者を模したネットワークの共進化を調べた。ネットワークは虫Aが与えられたときには「まずい虫」であると認識し高い反応をしなければならない。虫Bが与えられたときには「まずい虫」とは認識せず、低い反応をしなければならない。ネットワークから高い反応を引きだす虫は捕食から逃れるということを意味している。つまり、虫Bはネットワークから高い反応を引き出したいがネットワークは高い反応をしたくないというコンフリクトが加えられたときにどのようなパターンが進化するのだろうか。

結果は、虫AはEnquist & Arak(1994)が報告するように対称なパターンへと最初は進化する。虫Bは虫Aに「擬態」する事で、ネットワークから高い反応を引き出そうとする。さらに虫Aは虫Bの「擬態」から逃れるため対称性を崩しても虫Bのパターンとは異なるとする、「追いかけっこ」が観察された。結果として、それほど高い対称性を持つパターンはあらわれなかった。このように、おじゃま虫の存在は対称性進化を著しく阻害することがわかった。

図



Enquist & Arak (1994)(左)ではほんの40世代ぐらいで対称性が高くなり変化しなくなるが、右図では左図にくらべあまり対称性は上がりず変化し続ける。,

魚群のシミュレーション：入門以前

稲田 喜信（東京大学先端科学技術研究センター）

1. はじめに

魚の群は私たちにとって最も馴染み深い生物の群の一つだろう。この記事が書かれた時期（2月）ではまだ早いが、春の小川に行けば流れのよどみに魚の稚魚が群れていたり、堤防で魚を釣ればイワシやアジなどの群をつくる魚が鈴なりにかかるてくる。水族館でも円柱水槽に入ったイワシの大群をご覧になった方は多いと思う。また、私たちの食卓に上る魚の多くは海洋で群を作り、一度に大量に捕獲される魚である。こういった身近さ、あるいは重要な水産資源としての注目度の高さから魚群の研究は数多く行われてきた。古くは Parr(1927)が群を生物学的、理論的に研究した論文を残しており、1950 年代あたりから本格化して、Breder(1951, 1954), Shaw(1970), Partridge(1982), Pitcher(1973)などが、群形成のメカニズムについて多くの文献を残している。特に、今回の魚群のシミュレーションモデルに関する群の数理モデルに関しては Breder (1954) が最初で、この中で Breder は魚群の個体間に力の概念を導入し、分子間に働く力を応用して、魚群の個体間に働く相互作用力を定式化している。その後 1980 年代に入って、魚群行動の数理モデルは大きく 2 つのグループに別れた。一つは Breder が定式化したような魚群の構成個体を粒子とみなして、個体に働く外力を定式化し、ニュートンの運動方程式を解くモデルであり、もう一つは魚の行動観察から行動ルールを得、そのルールを定式化してコンピュータシミュレーションによって行動を解析するルール規範型のモデルである。どちらも日本人が発案したモデルがオリジナルとなっている。また、これらシミュレーション的手法以外にも、魚群や生物集団のダイナミクスを定式化し、統計力学の手法を用いることによって群のサイズや移動速度の変動などを解析的に導いた例がある。以下にいくつかに分類して魚群のシミュレーションモデルについて解説していく。

2. 粒子モデル

魚群に含まれる個体を移動能力を持つ粒子とみなして、粒子に働く外力を定式化し、ニュートンの運動方程式を解くことによって魚群の動きを解析するモデルである。坂井・鈴木 (1973) が一般的な集団を想定したモデル化を行い、三宮・松田(1980) が魚群行動に対する数理モデルを提案した。三宮・松田(1980) では魚群の運動方程式を以下のように記述している。

$$m_i \ddot{\mathbf{x}}_i + \nu_i |\dot{\mathbf{x}}_i| \dot{\mathbf{x}}_i = \mathbf{F}_{ai} + \mathbf{F}_{bi} + \mathbf{F}_{ci} + \mathbf{F}_{wi} + \mathbf{F}_{pi} + \mathbf{F}_{qi}$$

左辺の第 2 項は流体の抵抗成分、右辺第 1 項 (\mathbf{F}_{ai}) は個体の推進力で

設定でのシミュレーションが可能で、漁具の設計などに応用されている。特にこのモデルにおいて重要なのは、同じモデルによる異なった魚種間での物理パラメータの比較で(Matsuda et.al., 1993)、魚種による生態の違いがパラメータの値として定量的に表現されるのは興味深い。ただし、現段階では全ての群を作る魚種に対して適用できるように統一されたモデルではなく、生態に応じた外力の表現方法などの使い分けが必要となっている。

3. ルール規範型モデル

魚の行動を観察すると、ある一定のルールを持って行動している。例えば、群を作る魚では、他の個体がある程度近くに存在すればその個体に近寄り、逆に近すぎると遠ざかろうとする。また、他の個体が近くにいる時は、動く向きと速さをその個体に揃えようとする。こういったルールに従った行動パターンをモデル化したものがルール規範型モデルである。このモデルは青木(1982)によって提案され、その後 Huth & Wissel(1992)が改良を加えてシミュレーションに用いた。また、稲田(筆者)ら(Inada & Kawachi)はこのモデルを改良して、魚群の逃避行動を解析している。このモデルでは粒子モデルのような運動方程式や外力の設定は用いられず、群の個体を知覚、判断、行動能力をもった自律個体として扱っている。個体はその周囲に知覚領域を持ち(図1)、他の個体がその領域のどこに位置するかによって自身の行動を次のルールに従って決める。

- i) 他の個体が最も外側の領域 A にいるとき、その個体にむかって進む(接近)
- ii) 他の個体が A の内側の領域 B にいる時、その個体の進行方向と同じ向きに進む(整列)
- iii) 他の個体が最も内側の領域 C にいる時、その個体との衝突を避けるため離れる(回避)
- iv) 他の個体がどの領域にもいない時、進行方向をランダムに変えて他の個体を探す(探索)

以上のルールに従って個体が次の瞬間にどの方向を向くかという首振り角度が決められるが、実際の角度決定には外乱や内部の生理状態の不確定な要因の影響が加わると考えて、次に示すように実際の首振り角度を確率的な方法で決めている。

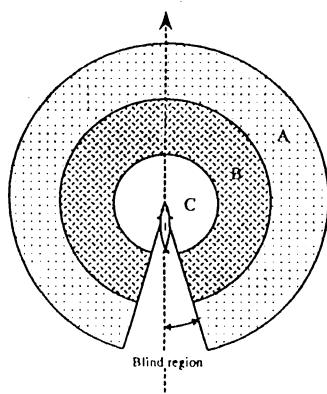


図1 知覚領域

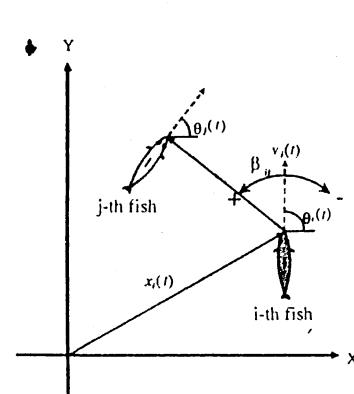


図2 座標系

$$F_{ai} = a\dot{x}_i / |\dot{x}_i|$$

第2項 (F_{bi}) は個体間誘引力で

$$F_{bi} = \sum_{j=1}^{N_i} b(r_{ij}) f(\phi_{ij}) \frac{\dot{x}_j - \dot{x}_i}{r_{ij}}$$

ここで、 j は i と同一の群に含まれる個体の番号、 N_i はその群の個体数、 $r_{ij} = |\dot{x}_j - \dot{x}_i|$ 、 ϕ_{ij} はベクトル \dot{x}_i と $\dot{x}_j - \dot{x}_i$ とのなす角度を表す。 $b(r_{ij})$ は次のような距離依存の関数で仮定する。

$$b(r_{ij}) = k_b(r_{ij} - \alpha) / [(r_{ij} - \alpha)^2 + \beta^2]$$

これにより、 $b(r_{ij})$ は $r_{ij} < \alpha$ で反発力、 $r_{ij} > \alpha$ で引力、 $r_{ij} = \alpha + \beta$ で最大値を取る。 $f(\phi_{ij})$ は個体間誘引力の方位依存性を表し、次式で与える。

$$f(\phi_{ij}) = 1 - [(1 - \cos \phi_{ij}) / 2]^2$$

即ち F_{bi} は個体 j が個体 i の正面にいる時 ($\phi_{ij} = 0$) に最大となり、背後 ($\phi_{ij} = \pi$) にいる時は作用しない。

右辺第3項 (F_{ci}) は群が進行方向を揃える作用 (成群力) を表し、次式で与える。

$$F_{ci} = \sum_{j=1}^{M_i} c(r_{ij}) f(\phi_{ij}) \frac{\dot{x}_j - \dot{x}_i}{M_i}$$

ここで、 $f(\phi_{ij})$ は上記と同じ関数で、 $c(r_{ij})$ は次のような距離依存の関数で仮定する。

$$c(r_{ij}) = \begin{cases} k_c \left\{ 1 - \left[\frac{1 - \cos(\pi r_{ij} / \sigma)}{2} \right]^2 \right\} & \text{for } r_{ij} \leq \sigma \\ 0 & \text{for } r_{ij} > \sigma \end{cases}$$

即ち $c(r_{ij})$ は $r_{ij} = 0$ の時最大で、 r_{ij} の増加に伴って減少し、 $r_{ij} > \sigma$ で 0 となる。また M_i はこの力の影響範囲内にいる個体数を表す。

右辺第4項 (F_{wi}) は壁や漁網からの反発力、第5項 (F_{pi}) はある一定の方向を向いた場の力、第6項 (F_{qi}) は外乱である。三宮らはこのモデルを用いて、漁具に対する魚群の行動の観察実験を行い、そのデータからモデルの各パラメータ値の推定および検定を行っている。そして検定されたパラメータ値を用いて差分化された運動方程式を積分し、得られた各個体の動きは実際の群の動きとかなり近いものになっている。その後、新しい魚種や新しい環境設定に対応するようにモデルは改良され、上記モデルの F_{ai} , F_{bi} , F_{ci} にはいくつかの異なった形が提案されている(三宮 et.al., 1990, 1993, 梁 et.al., 1995)。

このモデルの長所はその汎用性の高さである。各種の漁具に対する魚群の行動パターンを知るために考案されたこともあり、様々な環境設定でのモデル化が可能で、推進力の項などを多少改めれば異なった種の魚にも適用できる。さらに、式に含まれるモデルパラメータも物理的な有次元量として評価され、魚が外界や他個体に対して持つ反応性のレベルを定量的に示すことができる。また、システム工学の思想が基本にあるため、同定されたパラメータを用いた予測実験、すなわち異なる環境

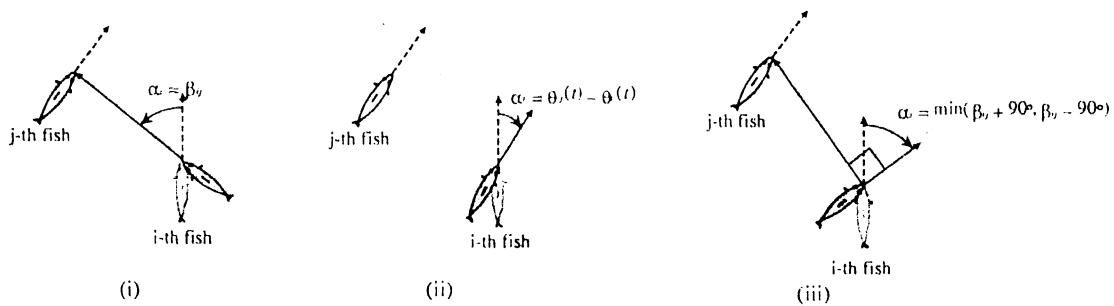


図3 首振り角度

(iii)において $\min(A,B)=A$ for $|A|<|B|$, $\min(A,B)=B$ for $|B|<|A|$

ルールによって決められた暫定的な首振り角度を α_i とすると (図 2,3) 、実際の首振り角度 ϕ_i は次のような平均値 α_i 、標準偏差 σ の正規分布を持つ確率密度関数に従って決められる。

$$p_i(\phi) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(\phi-\alpha_i)^2}{2\sigma^2}}$$

同じ知覚領域内に複数の他個体が存在する場合、より前方に位置する個体から数えて n_b 個体のみを選択し、との個体は無視する。これは、魚群中の個体では、より前方に位置する個体との行動の相関が強い（前方優先）ことが観察記録からわかっているためである(van Olst & Hunter, 1970)。 n_b 個体のそれぞれに対して首振り角度が定義されるが、青木(1980)と Huth & Wissel(1992)とでこれらの首振り角度の扱いが異なっていて、青木では各個体に対する角度に、前方優先を考慮した係数をかけて足しあわせる方法を取っている。すなわち、以下のように各個体に対して決められた確率分布関数に重みをかけて足しあわせている。

$$p_i(\phi) = \sum_k^n \frac{b_k}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(\phi-\alpha_{i,k})^2}{2\sigma^2}}$$

ここで、 $\alpha_{i,k}$ は n_b 個体中 k 番目の個体に対して決められた暫定的な首振り角度、 b_k は前方優先を考慮するための係数で、より前方に位置する個体が大きな値を持つように以下のように決められる。

$$b_{k+1} = Z \cdot b_k \quad (1 \leq k \leq n_b - 1, \quad 0 \leq Z \leq 1)$$

最も前方に位置する個体から順に $k=1,2,\dots$ が割り振られる。青木では $Z=0.5$ とし、確率密度関数の積分値が 1 となるように、 $\sum_k^n b_k = 1$ として b_1 の値を決めている。一方 Huth & Wissel は n_b 個体に対して定められた首振り角度の単純な算術平均を取り、この平均角度 ($\bar{\alpha}_i$) を用いて以下のような確率分布関数を定義している。

$$\bar{\alpha}_i = (\sum_k^n \alpha_{i,k}) / n_b$$

$$p_i(\phi) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(\phi - \bar{\alpha}_i)^2}{2\sigma^2}}$$

これは、青木のモデルのように確率分布関数を重みづけして足しあわせる方法だと、確率密度の分布に複数のピークが生じ（図4）、首振り角度がこのピークの間を行き来することによって個体の方向転換が増え、結果として群の整列性が悪くなることに対する対策で、ピークの数を一つにまとめている（図4）。そのかわりここでは n_b 個体における前方優先の効果は考慮されていない。稻田らは双方のモデルのメリットを合せ持つ方法として以下のような確率密度の定義を提案している。

$$\bar{\phi}_i = \angle \sum_k^{n_b} b_k a_{i,k}$$

$$p_i(\phi) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(\phi - \bar{\phi}_i)^2}{2\sigma^2}}$$

ここで、 $a_{i,k}$ は $\alpha_{i,k}$ の向きを持つ単位ベクトル、 b_k は青木のモデルと同様な前方優先を考慮するための係数で、

$$b_{k+1} = Z \cdot b_k \quad (1 \leq k \leq n_b - 1, \quad b_1 > 0, \quad 0 \leq Z \leq 1)$$

また、 \angle 記号はそれに続くベクトルの角度成分を表す。この確率分布も単峰性で、ピーク値はより前方の個体に対する首振り角度に近く、整列性と、前方優先の双方の効果を考慮できる（図4）。

首振り角度が決まればその個体の進行方向が定まる。速さ(v)の方は観察データから得られた速度の統計分布である以下の式に従って決められる。

$$p(v) = \frac{A^K}{\Gamma(K)} \cdot \exp(-Av) \cdot v^{K-1}$$

式中の $\Gamma(K)$ はガンマ関数で、上記の確率分布はガンマ分布と呼ばれている。

Huth & Wissel は彼らのモデルを用いて魚群のシミュレーションを行い、知覚領域のサイズや首振り角度の最大値、相互作用する周辺個体の数 n_b を変更した場合の群の構造への影響などを調べた。シミュレーションによる群の動きと実際の群との比較が行われ、実際の群の動きと十分近い結果が得られている。

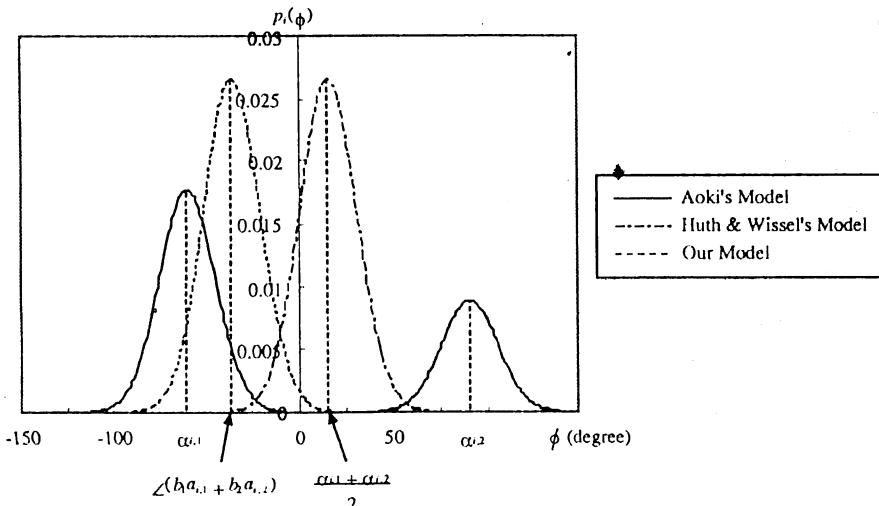


図4 首振り角度の確率分布

稻田らは、Huth & Wissel のモデルを改良し、上述のような首振り角度の決定方法を用いて、群が敵に遭遇した際に現れる逃避行動の分析を行った。その結果、キビナゴの群において観察されている 10 種類の逃避行動のパターン(Pitcher & Wyche, 1983) のうち、代表的な 5 種類のパターンをシミュレーション上で再現することができた。このことは、個体間の基本的な相互作用のルールである上記 i)~iv) のルールのみで、群が全体として示すマクロなパターンや動きが説明できることを示す。また群の階層構造の有無が群の行動パターンに影響を与えることも示された。

このモデルのメリットは観察されている生態学的、行動学的なルールをそのままの形でモデルに組み込める事、ルールの記述がシンプルなため必要なパラメータの数が少ないと、個体の生理的な条件、あるいは学習効果などを考慮したモデル化が可能のことなどである。デメリットとしては、モデルの記述が定性的であるため、粒子モデルに比べてパラメータの値の定量的な評価が難しいこと、力の物理的考察ができないことがあげられる。

4. その他のモデル

魚群を含めた群のダイナミクスを解析的に導いたモデルとして大久保、および丹羽のモデルがある。どちらも粒子モデルと同様に魚の個体を気体粒子にみたて、粒子間に相互引力や整列性をもたせて、統計力学の手法を用いて解析解を導いている。大久保(1986)は群の動態を個体間の相互引力と環境からの外力、運動に付随する摩擦力という一般的な外力で記述し、集団の拡散と成群状態との違いを指摘している。また、魚の群のように整列して移動する群ではなく、ある地点に集まって移動しない群集(Swarm)のモデルを用いて、平衡状態における群集のサイズやその変動を調和解析を用いて導いている。そして、これらの結果をふまえて、プランクトンや昆虫、鳥、魚、草食動物などといった種による群の性質の違いを考察している。一方、丹羽(1994, 1996)は粒子モデルの考え方を用い、魚の群を対象にして個体間の誘引力や整列力、および外乱の影響下での群のダイナミクスを解析的に導いている。この解では群全体のマクロなダイナミクスと群個体に作用するミクロなダイナミクスが区別して記述され、双方のダイナミクスが互いの状態を決定しあうことから、魚の群は自己組織型システムであると指摘している。また、群の静止状態と巡航状態とを切り替えるパラメータを示し、群全体にかかるランダムな外力がこのパラメータ値を変化させて、群を静止状態から巡航状態へ遷移させるしくみ (noise induced transition) を詳細に記述している。

人工生命の分野からも魚の群の研究が試みられている。カナダ、トロント大的 Terzopoulos ら(1995)は、計算機の中に作りだした人工の魚モデル "Go Fish" で 3 次元 CG を駆使した見事な魚の動きを再現している。この魚は網膜を模した目を持ち、人工筋肉・骨格系とそれを制御する神経系、および中枢を持ち、仮想空間の中を自

律的に泳ぎ回ることができる。捕食者は空腹になれば餌となる小魚を襲い、同種の魚は時期がくれば互いに求愛行動をする。3次元空間内に再現された各種の魚の動きはその一つ一つが実にリアルで再現性が高い。しかしながら残念なことに（筆者にとっては）、基本的に人工物として魚の動きを再現しようという思想で作られており、使われた神経系や骨格系は生物のそれとは相同ではなく、現時点ではあくまでそれらしく見えるように作られたロボットという印象が強い。

5. まとめ

現在までに提案されている魚群のシミュレーションモデル、あるいは解析モデルについて簡単に解説した。それらは大きな流れとして粒子モデルとルール規範型モデルとに分けられ、それぞれの長所を生かすように使い分けられている。得られる魚群の動きはどちらも実際の魚に近いものを再現できるため、どちらが適しているかは設定された環境や行動、あるいは評価したい項目によって違ってくるだろう。例えば漁具に対する魚群の動きを解析する場合には、漁網の配置や網の種類、設置場所の周辺環境などが魚群の動きに与える影響を知る必要がある。そのためには様々なパラメータを設定して、その値を物理的に評価できる粒子モデルのような方法が有効であろう。一方、雌雄の違いや空腹状態などを含めた生理条件、学習などの条件付け行動を扱う場合はルール規範型モデルでないと表現しにくい。特に高度な知能や精神構造が備わった高等動物の行動を表現しようとすれば、粒子モデルのような個体や環境との相互作用を定式化する方法では無理があると思われる。この意味で魚は相互作用が単純で、高度な学習能力や精神構造を備えているわけではなく、双方のモデルで使い分けができる対象といえる。

今後こういったシミュレーションモデルがどのように発展していくかについては、計算機環境の充実と共に、個体のより詳細なモデル化が行われ、環境も実環境に近いものが再現されていく方向に進むと予想される。数年後には Terzopoulos が "Go Fish" で見せたような人工生命体が、より忠実な形で仮想世界を動き回っている様子が見られるかもしれない。しかしながら、生物の思考や精神構造を忠実に再現するにはまだ解決すべき問題が多くあるであろうし、魚のような流体力を利用して推進するメカニズムをシミュレーションによって忠実に再現するには、流体と魚体との相互作用を数値流体力学 (CFD) や有限要素法 (FEM) などを使って解く必要が出てくるが、これらの研究はまだ始まったばかりである (Liu et.al., 1997)。しかし、現段階においてもシミュレーションモデルは、群というマクロな構造と個体間の局所的な相互作用との関係を目にする形で表現できるし、自己組織、自律分散などといった生物システムのダイナミクスを解析するためのツールとしても十分価値があると思う。この分野の今後の発展に期待したい。

6. おわりに

この記事に先立って雑誌「数理科学」で“集団運動の数理”というテーマでリレー連載が始まっている。1999年3月号の段階では第4回を数えているが、1998年10月号(第2回)に群の数理モデル、シミュレーションモデルに関する特集がある(早川・水口, 1998)。そこで群運動の記述は、ここで扱った魚群モデルとは整列性の扱いの点で異なっているが、群全体が直線的に動いたり、迷走したりという状態の違いが統一的なパラメータで識別されていて興味深い。他にも交通渋滞や、インターネット上のパケット流など“群”や“集団”を定義する範疇が広く、今後も特集が続く模様である。興味を持たれる方はご覧いただければと思う。また、次に紹介している文献は群の知見としては一部で、他にも生態学や水産学関係の文献が多数ある。ここに紹介した文献をもとに参考されたい。

参考文献

- Aoki, I. (1982). A simulation study on the schooling mechanism in fish. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 48, p.1081-1088.
- Breder, C. M. Jr. (1951). Studies on the structure of fish schools. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 98, p.3-27.
- Breder, C. M. Jr. (1954). Equations descriptive of fish schools and other animal aggregations. *Ecology* 35, p.361-370
- 早川・水口(1998). 群運動の数理モデル. 数理科学, No.424, October, p.63-70
- Huth, A. & Wissel, C. (1992). The simulation of the movement of fish schools. *J. Theor. Biol.* 156, p.365-385.
- Inada, Y. & Kawachi, K. Analytical study on behavioral patterns of fish schools by using a simple reaction-mechanism model., submitted
- 梁・東海・松田・兼広(1995). ティラピアの魚群行動モデルにおける前方推進機構の検討. 日本水産学会誌, 61(3), p.375-379.
- Liu, H., Wassersug, R., & Kawachi, K. (1997). The three dimensional hydrodynamics of tadpole locomotion. *J. Exp. Biol.* 200(22), p.2807-2819.
- Matsuda, K., Liang, Z., & Sannomiya, N. (1993) Comparison among fish species of parameters in a fish behaviour model. *ICES mar. Sci. Symp.* 196, p.103-107.
- Niwa, H.-S. (1994). Self-organizing Dynamic Model of Fish School. *J. Theor. Biol.* 171, p.123-136.
- Niwa, H.-S. (1996). Newtonian Dynamical Approach to Fish School. *J. Theor. Biol.* 181, p.47-63.
- Olst, J. C. van & Hunter, J. R. (1970). Some aspects of the organization of fish schools. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 27, p.1225-1238

- Okubo, A. (1986). Dynamical aspects of animal groupings, swarms, schools, flocks and herds. *Adv. Biophys.* 22, p.1-94.
- Parr, A. E. (1927) A contribution to the theoretical analysis of the schooling behavior of fishes. *Occasional Papers, Bingham Oceanogr. Coll.*, no.1, p.1-32
- Partridge, B. L. (1982). The structure and function of fish schools. *Scientific American* June, p.114-123.
- Pitcher, T. J. (1973). The three-dimensional structure of schools in the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.). *Anim. Behav.* 21, p.673-686.
- Pitcher, T. J. & Wyche, C. J. (1983). Predator-avoidance behaviours of sand-eel schools: why schools seldom split. In: *Predators and Prey in Fishes*, Noakes, D. L. G. et al. Ed., The Hague: Dr W. Junk Publishers, p.193-204.
- 坂井・鈴木(1973). 群れの構造のモデルとその行動. 電子通信学会医用電子生体工学研究会資料, MBE 73-4
- 三宮・松田(1980). 魚群の行動のモデリング. 計測と制御, 19(7), p.704-707
- 三宮・中峯・岩崎(1990). 魚群行動を表わす物理モデルの妥当性の検討. システム制御情報学会論文誌, 3(1), p.14-20
- 三宮・島田・中峯(1993). 魚群行動における自律分散機構のモデリング. 計測自動制御学会論文集, 29(2), p.211-219
- Shaw, E. (1970). Schooling in fishes: critique and review. In: *Development and evolution of behaviour*, Aronson, L. Ed., San Francisco, CA: Freeman, p.452-480.
- Terzopoulos, D., Tu, X. & Grzeszczuk, R.(1995). Artificial Fishes: Autonomous Locomotion, Perception, Behavior, and Learning in a Simulated Physical World. *Artificial Life*, 1, p.327-351

1998年度会計報告(1998年1月-12月)

収入	前年度より繰越	507,679
	会費(170件)	744,015
	計	1,251,694
支出	ニュースレター24号印刷費	59,062
	ニュースレター24号郵送料	44,800
	ニュースレター25号印刷費	50,977
	ニュースレター25号郵送料	36,320
	ニュースレター26号印刷費	87,832
	ニュースレター26号郵送料	57,600
	通信費(切手・封筒代)	12,726
	数理生物学シンポジウム特別会計に繰入	200,000
	小計	549,317
	次年度繰越	702,377
	計	1,251,694

数理生物学シンポジウム特別会計

収入	前年度より繰越	0
	一般会計より繰入	200,000
	第8回数理生物学シンポジウム懇親会費	162,000
	計	362,000
支出	第8回数理生物学シンポジウム関連	95,870
	(お茶代)	7,775
	(懇親会)	88,095
	次年度繰越	266,130
	計	362,000

監査報告

数理生物学懇談会の1998年の収入及び支出に関する証憑類を調べ、すべて適正に執行され決算報告にも誤りのないことを確認しました。

監事 難波 利幸

1999年度予算案(1999年1月-12月)

収入見込

前年度より繰越	702,377
会費（会員約240名）	550,000
計	1,252,377

支出見込

ニュースレター27号および会員名簿印刷費	120,000
ニュースレター27号および会員名簿郵送料	50,000
ニュースレター28号印刷費	70,000
ニュースレター28号郵送料	40,000
ニュースレター29号印刷費	70,000
ニュースレター29号郵送料	40,000
通信費(切手・封筒代)	30,000
数理生物学シンポジウム特別会計に繰入	200,000
小計	620,000
次年度繰越	632,377
計	1,252,377

数理生物学シンポジウム特別会計予算

収入見込

前年度より繰越	266,130
一般会計より繰入	200,000
計	466,130

支出見込

第9回シンポ関連	10,000
大久保賞	200,000
次年度繰越	256,130
計	466,130

編集後記

今回のニュースレターは博士論文・修士論文・卒業論文要旨特集です。2年前は10編、昨年は15編であったのに比べ今年は24編になり、締めきりの関係で次号に何編か掲載される予定です。ページ数も大分増えましたが、全国で様々な分野の数理生物が研究されていることが分かり大いに刺激になりました。

第9回数理生物学シンポジウムは10／14－10／16と東大駒場キャンパスで開催されます。今年は昨年までと異なり、ポスター形式の一般講演も取り入れて、発表者と講演者が気楽に討論できる場を設定しました。これは稻葉寿氏と東京大学大学院数理科学研究科のご協力によるものです。ありがとうございました。また、第1回大久保賞受賞者のMartin Nowak氏の記念講演も計画されています。

山口昌哉先生の追悼特集は先生のお人柄と研究に対する姿勢がよく分かりました。私も昨年12月に先生にお会いしたのが最後になりました。謹んでご冥福をお祈りいたします。秋のシンポジウムでは山口先生に因んだオーガナイズドセッションを作りたいという提案が事務局に届いています。

入門以前シリーズも今回第5弾です。「内容的には入門と言うより、門を遠くから眺めて近づき、門外から門内を少しのぞいてみよう」という趣旨で始められたシリーズ。いかがでしょうか？会員からのご意見・ご希望を編集局までお願いします。シンポジウムでは「入門以前的講演」からスタートするようなオーガナイズドセッションも作りたいと考えていますので、事務局宛に「自分で組織するのはしんどいけど、こんなセッションを誰かやってくれませんか？」というメールを（特に学生の方）送ってもらえませんでしょうか？

前号で私のパソコンが「すうせいこん」と入力すれば数生懇と出力するようになったと書きましたが、最近は「地味狂句」「地味極」「スリ生物」となる入力ミスが多くなっています。

最後に、2月23日現在で1999年度会費の納入状況は73人（会員約240人）ですので、お忘れの方宜しくお願ひいたします。（竹内）

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 053-478-1212

編集委員長 佐藤一憲 ☎ 053-478-1212

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

竹内康博 ☎ 053-478-1200

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

吉村仁 ☎ 053-478-1215

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

宮崎倫子 ☎ 053-478-1224

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

目次

第9回数理生物学シンポジウムのお知らせ	表紙見返し
第1回大久保賞受賞者決定について 大久保賞選考委員の選出方法について	竹内 康博 2 竹内 康博 5
追悼 山口 昌哉 先生	
三村 昌泰	6
合原 一幸	8
稻葉 寿	9
寄稿	
日本人口の50年	稻葉 寿 12
特集：博士論文・修士論文・卒業論文	
海馬記憶の動的神経回路網モデル	荒木 修 19
単一ニューロンの情報処理における神経膜能動特性の 役割に関する研究	作村 勇一 22
ダイナミカルニューロンモデルから成る 非線形ネットワークの性質について	陸 衛強 26
ゴール指向性推論と融合した強化学習モデル	伊藤 秀昭 28
周期解を持つ生態系への類似種の侵入の研究	松田 淳 30
タスクに依存した空間情報を表現するマップ形成の ニューラルメカニズム	内山 実 32
蜜蜂の採食行動をコントロールするニューラルシステム	劉 昊瓴 34
コウモリのエコロケーションにおける 距離検出ニューラルネットワークモデル	木明 学 36
時間遅れを含む Lotka-Volterra 型微分方程式系の 大域的漸近安定性とパーマネンス	齋藤 保久 38
生物のパターン形成に関する数理的研究	遠矢 周作 40
一斉開花結実現象の理論的研究	佐竹 晓子 42
魚類における3倍体、4倍体の進化に関する数理的研究	細川 安都佐 44
宿主-寄生系に対する進化の影響	今 隆助 46
連続多重マップモデルによる時計画像の認識	和田 浩司 48
セルオートマトンによる音信号の圧縮に関する基礎的研究	和田 昌人 49
神経回路網におけるカオスと記憶ダイナミクス	三上 小吾 50
パターン認識における動的側面	末光 昌和 51
神経回路網のカオスを用いた不良設定問題解法	中山 里志 52
頑張れハンマーーキッド	川村 有紀 53
造血幹細胞システムに関する数理モデル	日下 亜紀 54
サンゴ群集の格子モデルによる動態シミュレーション	藤井 康司 55
デング・ウイルスのエンハンスメントについて	米倉 のぞみ 56
ササ・タケによる一斉開花現象の数理モデル	検見崎 貴子 57
Symmetry, Beauty, & Mimicry	山之内 伸宏 58
研究紹介（入門以前シリーズ第5弾）	
魚群のシミュレーション：入門以前	稻田 喜信 59
1998年度会計報告・監査報告・1999年度予算案	68
会員情報の更新 ('99.1~'99.3)	70
編集後記	裏表紙見返し
目次	裏表紙