

*JAMB Newsletter No. 26*

数理生物学懇談会  
ニュースレター

特集 第8回 数理生物学シンポジウム

第26号

1998年9月

*Japanese Association  
for  
Mathematical Biology*

# 第8回 数理生物学シンポジウム 日程

日時：1998年10月15日（木）～17日（土）

場所：京都大学数理解析研究所

\*会場周辺の地図や、会場へのアクセスの仕方は、京都大学数理解析研究所のホームページが参考になります。

<http://www.kurims.kyoto-u.ac.jp/~kenkyubu/map/map.html>

10月15日（木）

9：00～12：00 一般講演

13：00～16：00 オーガナイズドセッション1  
「集団遺伝学とその周辺における最近の展開」

⌚オーガナイザー：飯塚 勝

16：20～17：50 一般講演

10月16日（金）

9：00～11：50 一般講演

13：00～13：30 数理生物学懇談会総会

13：40～14：40 特別講演 Chon Tae-Soo, Sang Dong Lee,  
Young-Seuk Park & Ji Yoen An  
Application of Cellular Automata to the Dispersal of  
the Pine Needle Gall Midge *Thecodiplosis*  
*japonensis* (Diptera: Cecidomyiidae) Population

14：50～17：50 オーガナイズドセッション2

「生物現象に対する数学的手法」  
(Biological Phenomena and Mathematics)  
⌚オーガナイザー：三村昌泰

10月17日（土）

9：00～12：00 一般講演

13：00～18：00 一般講演

# 第8回数理生物学シンポジウム

1998年10月15日(木)~17日(土)  
京都大学数理解析研究所

15日 9:00- 12:00 一般講演

1. 9:00- 9:20 松浦弘幸<sup>1</sup>・藤正巖<sup>1</sup>・内田豪<sup>2</sup>・井街宏<sup>2</sup>・満渕邦彦<sup>2</sup>・野田信夫<sup>3</sup>・中野正博<sup>3</sup>  
1) 政策院・東大先端研 2) 東大先端研 3) 産業医大  
ナノマシンとしてのアクチン・ミオシン系 (2)
2. 9:20- 9:40 星野 修・樺森与志喜・神原武志 (電通大・電子物性工)  
動的写像理論に基づく感覚情報の抽出・統合・分離メカニズム
3. 9:40-10:00 加茂将史・巖佐 庸 (九大・理・生物)  
協和音・不協和音の区別はどの様にして与えられるか?
4. 10:00-10:20 武田裕彦 (九大・理・数理生物)  
ゲノムインプリントィングの数理  
—象から見てシロナガスクジとハツカ鼠は同等に近い生き物かを考える数理モデリング—

10:20-10:30 休憩

5. 10:30-10:50 横山剛・北村 純・樺森与志喜・神原武志 (電通大・電子物性工)  
人の個性と環境に依存して形成されるゴミの山の空間的分布
6. 10:50-11:20 宇佐見義之<sup>1,2</sup>・平野砂峰旅<sup>1</sup>  
1) 神奈川大・工, 2) 科技団さきがけ 2 1  
デジタル・ロストワールド計画
7. 11:20-11:40 鈴木泰博・田中博 (東京医科歯科大・難治疾患研・生命情報)  
抽象化学反応系にみられる自己触媒的サイクルについて
8. 11:40-12:00 元池育子 (名古屋大院・人間情報・物質・生命情報)  
興奮場(反応拡散場)を用いた情報処理

15日 13:00-16:00 オーガナイズドセッション1

オーガナイザー: 飯塚 勝

集団遺伝学とその周辺における最近の展開

- (1) 飯塚 勝 (九州歯科大・数学)  
イントロダクション
- (2) 館田 英典 (九大・理・生物)  
多重遺伝子族進化に関する集団遺伝学的研究
- (3) 田嶋 文生 (東大院・理・生物科学)  
DNA多型の解析法および維持機構に関する理論的研究
- (4) 伊奈 康夫 (生物分子工学研・情報解析)  
塩基置換モデルのパラメータ推定と分子系統樹の作成

16:00-16:20 休憩

**15日 16:20-17:50 一般講演**

9. 16:20-16:40 稲葉 寿 (東大院・数理科学)  
両性人口モデルの Persistent Solutions について
10. 16:40-17:10 藤曲 哲郎 (金沢大・理・数学)  
A Probabilistic Population Model in Polluted Environments
11. 17:10-17:50 難波利幸・橋本 智恵美 (大阪女子大・基礎理)  
パッチ状環境で餌をめぐって競争する2種の捕食者の共存可能性について

**16日 9:00-11:50 一般講演**

12. 9:00- 9:20 飯塚 勝 (九州歯科大・数学)・中橋孝博 (九大院・比較社会文化)  
弥生初期における渡来系弥生人の増加に関する数理的研究
13. 9:20- 9:40 泰中啓…・坂田智之 (茨城大・理)  
小集団における遺伝的多様性とパラドックス
14. 9:40-10:00 原口佳大・佐々木顕 (九大・理・生物)・吉田 弘 (国立感染症研・ウィルス第二部)  
ポリオウイルスの再流行確率と根絶計画
15. 10:00-10:20 中丸麻由子・巖佐 康 (九大・理・生物・数理生物)  
stepping stone model でのコリシン感受性菌と生産性菌、耐性菌のダイナミクス

10:20-10:30 休憩

16. 10:30-10:50 田尾知巳・泰中啓… (茨城大・理・数理科学)  
生態系における分断化の影響
17. 10:50-11:10 川口勇生・佐々木顕 (九大・理・生物)  
ミューラー型擬態における羽パターンの境界線の移動スピードの計測
18. 11:10-11:30 川崎廣吉<sup>1</sup>・南 泰彦<sup>1</sup>・高須夫悟<sup>2</sup>・重定南奈子<sup>2</sup>  
1) 同志社大・工, 2) 奈良女子大・理  
非一様環境における生物の分布域拡大速度  
—確率セル・オートマトンによるシミュレーションより—
19. 11:30-11:50 山本奈美子<sup>1</sup>・川崎廣吉<sup>2</sup>・高須夫悟<sup>1</sup>・富樫一巳<sup>3</sup>・重定南奈子<sup>1</sup>  
1) 奈良女子大・理・情報, 2) 同志社大・工, 3) 広島大・総合  
マツガレの空間的伝播に関する数理的研究

**16日 13:00-13:30 数理生物学懇談会総会**

13:30-13:40 休憩

**16日 13:40-14:40 特別講演**

Chon, Tae-Soo<sup>1</sup>, Sang Dong Lee<sup>2</sup>, Young-Seuk Park<sup>1</sup>, and Ji Yoen An<sup>3</sup>

1) Department of Biology, Pusan National University, 2) Department of Physics, Pusan National University, 3) Department of Physics, Ehwa Women's University

Application of Cellular Automata to the Dispersal of the Pine Needle Gall Midge *Thecodiplosis japonensis* (Diptera: Cecidomyiidae) population

14:40-14:50 休憩

16日 14:50-17:50 オーガナイズドセッション2

オーガナイザー：三村 昌泰

生物現象に対する数学的手法(Biological Phenomena and Mathematics)

(1) 俣野博 (東大院・数理科学研究所)

生物モデルと力学系理論

(2) M. A. Efendiev (ベルリン自由大学)

未定

(3) 二宮広和 (龍谷大・理工・数理情報)

競争拡散方程式の数学的議題

(4) 三村昌泰 (広大・理・数)

パターンダイナミクスと特異極限解析法

17日 9:00-12:00 一般講演

20. 9:00- 9:20 斎藤恭一 (慶大院・理工・計測工学)

遺伝子の相同組換えのランダムウォークモデルにおける遷移確率の非対称性の効果

21. 9:20- 9:40 河合淳二 (慶大院・理工・計測工学)

遺伝的組換えにおけるマップエクスパンジョンのランダムウォークモデルによる説明

22. 9:40-10:00 楊 肇・星野 修・樺森与志喜・神原武志 (電通大・電子物性工)

ニューロモジュレーターの時空間的ゆらぎによる意識状態の転移

23. 10:00-10:30 樺森与志喜・神原武志 (電通大・電子物性工)

弱電気魚のMidbrainでのサブミリ秒時間差検知における自発ノイズの役割

10:30-10:40 休憩

24. 10:40-11:00 青木 崇・樺森与志喜・神原武志 (電通大・電子物性工)

弱電気魚の電気定位におけるELL多重マップの役割

25. 11:00-11:20 服部聖彦・成田佳應・樺森与志喜・神原武志 (電通大・電子物性工)

時間遅延型ニューラルネットワークをもつ魚を用いた魚群行動のシミュレーション

26. 11:20-11:40 稲田喜信・河内啓二 (東大・先端科学技術研究センター)

魚群の行動パターンに影響を与える個体間の相互作用について

27. 11:40-12:00 馬場恵<sup>1,2</sup>・神谷 嘉<sup>1</sup>・A. S. ポペル<sup>2</sup>

1) 東大・医・医用生体工学, 2) ジョンズ・ホプキンス大・医・医用生体工学

Alpha1-Blockerによる哺乳類毛細血管-組織系構築変化のモデル解析

17日 13:00-18:00 一般講演

28. 13:00-13:30 前田卓哉 (立命館大・理工)

細胞レベルでの仮定に基づくセルソートティングモデル

29. 13:30-14:00 望月敦史 (九大・理・生物)

魚類網膜における錐体モザイクのパターン形成-細胞再配列モデル

30. 14:00-14:20 遠矢周作・望月敦史・巖佐 康（九大・理・生物）  
細胞分化モデルによるゼブラフィッシュ錐体モザイク形成
31. 14:20-14:40 福谷郁子（奈良女子大院・理・情報）・高須夫悟・重定南奈子（奈良女子大・理・情報）  
植物の根構造と環境との相互作用のコンピュータグラフィックスによるシミュレーション

14:40-14:50 休憩

32. 14:50-15:10 Haoling Liu (リュウ コウレイ)・星野 修・樺森与志喜・神原武志（電通大・電子物性工）  
A neural model of visual system and control system of foraging trips of honeybees
33. 15:10-15:30 佐竹暁子・佐々木 頸・巖佐 康（九大・理・生物）  
攪乱環境下での植物の繁殖タイミング わたしはいつ繁殖すれば良いの？
34. 15:30-15:50 中山木綿（奈良女子大院・理）・瀬野裕美（奈良女子大院・人間文化）  
定留性の娘が繁殖に有利なのはどのような環境か？
35. 15:50-16:10 向 草世香・藤井康司、巖佐 康（九大・理・数理生物）、酒井一彦（琉大・熱生園センター）  
樹枝状サンゴとテーブル状サンゴの共存と分布
36. 16:10-16:30 瀬野裕美（奈良女子大院・人間文化）・重本美紀子（奈良女子大・理・情報）  
シオマネキにおける鉗脚の左右不相称性生起に関する数理モデリング

16:30-16:40 休憩

37. 16:40-17:00 今 隆助・竹内康博（静岡大院・理工・システム工）  
宿主-寄生者モデルにおける宿主の侵入可能性
38. 17:00-17:20 青田容明・中島久男（立命館大・理工）  
物質循環を考慮した水界微生物系における共存条件の数理的解析
39. 17:20-17:40 Bo Feng (馮 波)・富永 梓・宮崎倫子・佐藤一憲・竹内康博・吉村 仁（静岡大・工・システム工）  
A Modified Logistic Model of Population Exposed to Environmental Hormones
40. 17:40-18:00 富永 梓・馮 波・宮崎倫子・佐藤一憲・竹内康博・吉村 仁（静岡大・工・システム工）  
環境ホルモンの影響を考慮したロジスティックモデル—生物学的意味

## ナノマシンとしてのアクチン・ミオシン系（2）

○松浦弘幸<sup>1)</sup>, 藤正巖<sup>1)</sup>, 内田豪<sup>2)</sup>, 井街宏<sup>2)</sup>, 満渕邦彦<sup>2)</sup>, 野田信夫<sup>3)</sup>  
中野正博<sup>3)</sup>

1) 政策院・東大先端研, 2) 東大先端研, 3) 産業医大

我々は、媒質分子の熱ノイズで駆動する、アクチン・ミオシンモデルを提唱した。そのモデルは、アクチン・ミオシン間の分子間力、Z膜—アクチン間の拘束力、弾性率を持つ、傾いたロッド、ミオシン頭部、そして、各ミオシン分子を束ねるミオシン束から構成されている。このモデルは、ランジュバン方程式で記述され、近似解析解や数値厳密解を求めることで、ミオシン・アクチン間の滑り運動が自然に帰結される。

ミオシン頭部とミオシン束の方程式は：

$$m\ddot{x} = -\partial_x(U_a + U_s) + F_x(t) - \alpha\dot{x}, \quad m\ddot{y} = -\partial_y(U_a + U_s) + F_y(t) - \beta\dot{y}$$

$$M\ddot{X} = \partial_X U_a + F_x(t) - \eta\dot{X}, \quad U_a = \sum_j U_a^0(\sqrt{(x-x_j)^2 + (y-y_j)^2} - R)^2$$

$$U_s = A \exp(-\sqrt{(x-X)^2 + (y-Y)^2} + L) + A \exp(\sqrt{(x-X)^2 + (y-Y)^2} - L) + 1/2K(\theta - \theta_0)^2$$

揺らぎ分散関係は、 $\langle F_A(t) \rangle = 0$ ,  $\langle F_A(t)F_C(u) \rangle = 2k_B T \delta_{AC} \delta(t-u)$  とする。

摂動法と逐次近似法を用いて近似解を求める

$$X = \frac{Dt}{2\mu} + \frac{D \sin \gamma t}{2\mu \gamma} - \frac{D(\mu \cos \gamma t + \gamma \sin \gamma t)}{2\mu(\mu^2 + \gamma^2)^2} + f, \quad \text{この近似解は、ミオシン頭部が並進滑り運動を示している。さらに、厳密数値解でも、熱ノイズ—ミオシン頭部—弹性体間の確率共鳴現象と、これに基づくミオシン束の並進運動を表している。また、この滑りのサイクルは、熱力学のシリングダ・ピストンのサイクルに置き換えることができる。}$$

我々のナノ・マシンは、ナイキストの定理の機械的応用であり、分子超音波モーターといえる。また、近似解を用いて、アクチン・ミオシン系の特性を見積もると、振幅  $A=10E-11m$ , 弹性定数  $K=10N/m$ , ミオシン束の質量  $M=10E-16kg$  の時、共鳴周波数は、 $10E16rad/s$ , ミオシン束当たりの出力は、 $10E-9N$  である。しかし、1秒間加水分解できるATPは、精々 33 であるので、1ミオシン頭部で生じる出力は  $3.3pN$  となる。また、最大滑り速度は、 $10E-6m/s$ , 最大仕事率は、 $10^{17}J/s$  となる。柳田グループの実験結果は、1分子あたりの最大出力は  $3pN$ , 最大滑り速度  $7\times10E-6m/s$ , 最大仕事率は、 $2.1\times10E-17J/s$  である。これららのデータは、われわれの近似解の見積もりと非常に良い一致を示している。

我々のモデルに対する多くの批判は、「熱平衡系において第2種永久機関の存在を主張されています」というものである。しかし、我々のナノマシンは、熱浴が1つの熱源であり、投入されるATPが別の熱源であり、我々のモデル系は、少なくとも2個の熱源を持っている。さらに、ATPの加水分解は非可逆過程であり、外部に非可逆的影響を残します。また、ナイキストの定理より、揺らぎがマクロな電流・力学的エネルギーに変化することは、明らかだ。つまり、この批判は誤りであり、我々のモデルは第二法則には反していない。

# 動的写像理論に基づく感覚情報の抽出・統合・分離メカニズム

星野 修, 横森 与志喜, 神原 武志  
電気通信大学電子物性工学科

## はじめに

特徴結合問題 (feature binding problem) は、脳内情報処理プロセスを理解する上で、極めて重要な問題である。個々の物体（または事象）は感覚系皮質で、構成要素（例えば、色、形、動き、匂いなど）に分解され、各皮質領域に個別の特徴情報として分散保存される。物体またはその断片が提示されたとき、これらの分散保存された特徴情報は再構成され、物体の全体像とその詳細な特徴が浮かびあがる。これは特徴結合問題として知られている。刺激などの提示により異なる多くの脳領域間でコヒーレント (coherent) な細胞群活動が現れることから、このことが特徴結合問題に重要な役割を果たしていることが推測できる。

したがって、コヒーレント活動の誘起メカニズムがどのようなものであり、また、得られたコヒーレント活動がその後の脳内情報処理プロセスにどう寄与するのかを知ることは重要である。コヒーレント状態では、しばしば数十～数百ヘルツの細胞活動が観測されていることから、規則的膜電位振動がコヒーレント活動の誘起に影響を及ぼしている可能性がある。さらに、コヒーレント活動は、広く脳内に分散する情報の、統合にも有效地に寄与することが指摘されている。本研究の目的は、動的写像理論 (Hoshino et al., Neural Netw., 1997) に基づきニューラルネットワークモデルを構築し、これらの基本メカニズムと脳内情報処理における役割を明らかにすることである。

## モデルの概要

動的写像理論に基づき、2つの感覚系皮質ネットワーク ( $S_1, S_2$ ) と1つの統合ネットワーク ( $W$ ) よりなるモデルと構築する（図1）。ネットワーク内のニューロンは興奮性と抑制性シナプス結合をもつ。 $S_1, S_2$  と  $W$  は相互に興奮性結合し、一つの細胞が複数の対象細胞に出力を送り、同時に、それは複数細胞から入力を受ける。細胞とシナプスのダイナミクスを微分方程式で記述する。細胞の出力は膜電位に依存しシグモイド関数により確率的に発火する。シナプスは入力刺激があるときのみ変化し、入力がないときは自然減衰する。ネットワーク内および  $W$  から  $S_1, S_2$  への結合はヘップ学習則により増強し、 $S_1, S_2$  から  $W$  への結合はシナプス前膜が発火するときシナプス後膜電位の大きさに依存し結合が増強する。

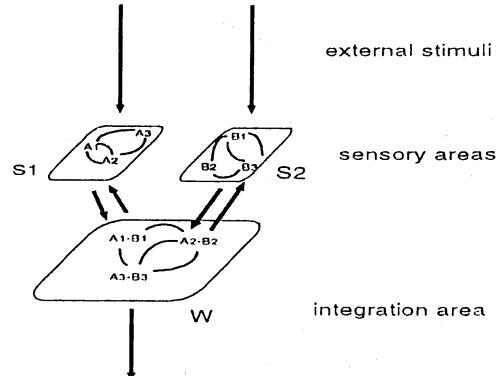


図1: Dynamical map model for feature binding problems. The sensory and integrated areas are reciprocally interconnected. Features of objects are extracted by the sensory areas  $S_1$  and  $S_2$ , and then integrated into the area  $W$ . The features and their integrated information are represented by the dynamical attractors ( $A_1, A_2, A_3, B_1, B_2, B_3$ ) of the sensory networks and ( $A_1-B_1, A_2-B_2, A_3-B_3$ ) of the integrated network, respectively.

## 結果

$S_1, S_2$  に、2つの特徴を構成要素としてもつ3個の物体 ( $\{A_1, B_1\}, \{A_2, B_2\}, \{A_3, B_3\}$ ) を提示し学習すると個々の特徴 ( $A_1, B_1, A_2, B_2, A_3, B_3$ ) に対応するアトラクターがそれぞれのネットワーク力学系に形成された。外部刺激等を与えないときネットワークの状態は、これらアトラクター間をランダムに遍歴する。その後、 $S_1$  と  $S_2$  に共通の正弦波膜電位振動 (約 10 Hz) を与え、3個の物体を順に提示すると、 $W$  には個々の物体に対応するアトラクター ( $A_1-B_1, A_2-B_2, A_3-B_3$ ) がそれぞれ形成された。一方、 $S_1$  と  $S_2$  に与える正弦波膜電位振動が、一致しないときアトラクターは形成されなかった。 $S_1$  と  $S_2$  細胞活動の相互相關関数を計算した結果、共通の正弦波膜電位振動を与えたとき、 $S_1$  と  $S_2$  間にはコヒーレントな活動が生じるが、そうでないときは、生じないことが判明した。ある物体の断片（例えば  $A_3$  に対応する特徴）を  $S_1$  に与えると、アトラクター ( $A_3$ ) が  $S_1$  に誘起され、その後順に、 $W$  にはアトラクター ( $A_3-B_3$ ) が、 $S_2$  にはアトラクター ( $B_3$ ) が誘起された。即ち、断片の提示により、物体の全体像が出現した。

# 協和音・不協和音の区別はどの様にして与えられるか？

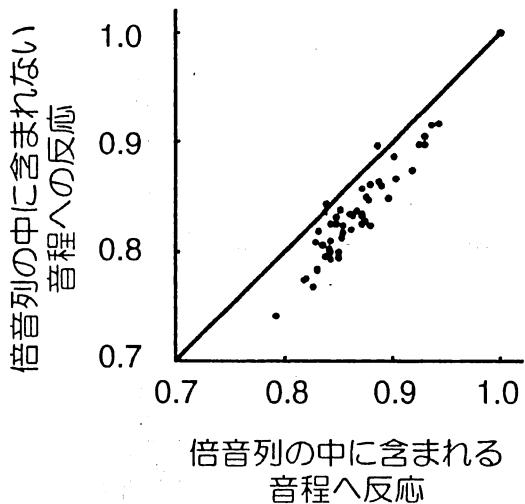
○加茂将史 岩佐庸（九大・理・生物）

2音以上の音の組み合わせは和音と呼ばれる。ヒトは、心地よく聞こえる和音を協和音、汚く聞こえる和音を不協和音として分類している。協和音と不協和音の区別はどの様に与えられるのかを調べた。

ヒトの声やアコースティックな楽器から発せられる音は、実際に鳴らした音（基音）に加え、基音の周波数の整数倍の音（倍音）を含むことが知られている。倍音を含む音（例えば親の声）を好み、含まない音（ノイズ等）を拒否する必要があれば、倍音列の中に含まれる音程に好みが生じ、結果、協和音に分類されるという仮説を立て、ニューラルネットを用いて検証した。内耳蝸牛内基底膜上にある有毛細胞をニューラルネットとしてモデル化した。入力層に機械的周波数同調性を持つ細胞を37個並べ、各細胞間の音程は半音と決めることによって、ネットワークは3オクターブの可聴域を持つ。

ネットワーク50個体を、倍音を含む音を好み、ノイズは拒否するように、バックプロパゲーションを用いて訓練を行った。その後、倍音列に含まれている音程と含まれていない音程への平均反応を比較した。

結果は、倍音列に含まれる音程をより好むネットが有意に多かった。このことは、倍音を含む音を好むという訓練をすれば倍音列の中に含まれる音程に自動的に好みが生じることを示す。倍音列に表れる音程は和声学的には協和音として定義されており、協和音・不協和音の区別は任意に決定されたのではなく、好まれる音程であるため協和音として分類されたということを示唆する。



講演者：武田裕彦（九大・理・数理生物）

takeda@biology.kyushu-u.ac.jp

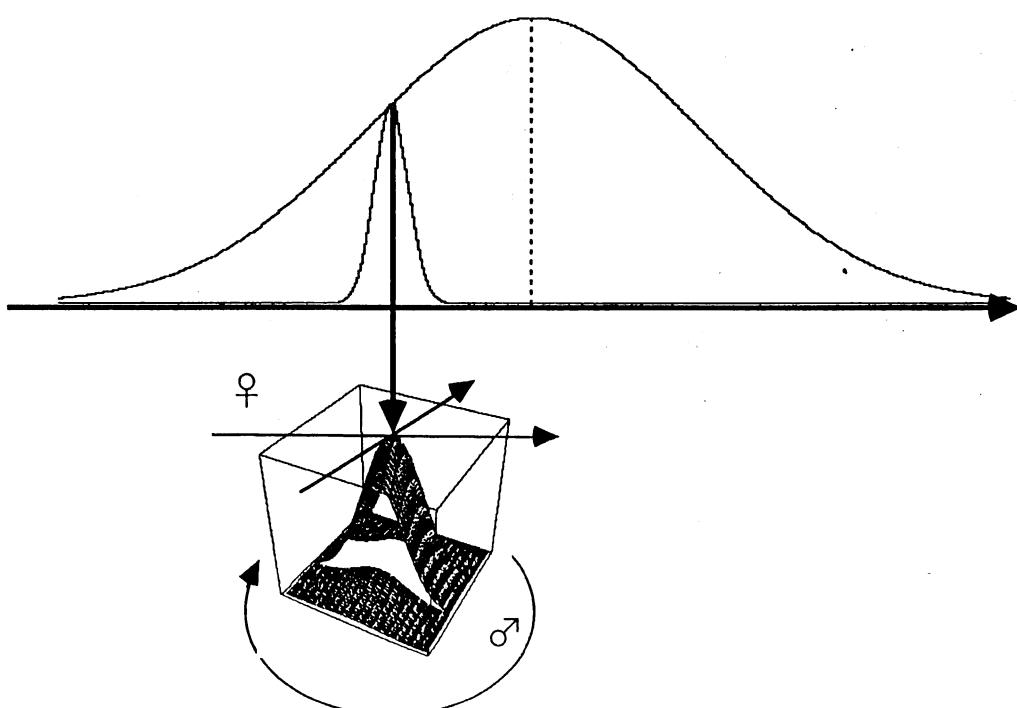
演題：ゲノムインプリンティングの数理－象から見てシロナガスクジとハツカ鼠は同等に近い生き物かを考える数理モデリング－

哺乳類におけるゲノムインプリンティングを調べるためにあたり、数理モデルの枠組みの上で、刷り込み多型が種間 (Igf2r) 、種内 (WT1) などで観察される原因を明らかにするために、流産のリスク、胎児間競争などの階層的な淘汰の総合を、可変な変数を持つマルコフ遷移行列で表わし、パレト面に沿った離散力学系の技法によって遺伝子刷込みの実現解を明らかにすることを考えます。統計力学の枠組みを用いて、世代数  $\gg 1$  で起こる状況をアンサンブル平均、分散として評価します。エピジェネティック過程に関わる遺伝子群はネットワークを形成し、胚のvulnerabilityはその胎児の発達過程に強くカップリングしている。

のことから境界条件として、

- [1] mitotic recombination (chromosome shuffling)
- [2] accidental occurrence of deamination of 5-methyle C in CG islands

によってもたらされるLOH及びLOIを評価することで、形態形成において細胞レベルで果たしている機能に応じて、Risk–Competitionを軸にプロットした相図のどの位置にその遺伝子が落ちるかが決まります。



[母方Mash2をノックアウトすると11dpcで、父方Mash2をノックインすると16dpcで死ぬ]

# 人の個性と環境に依存して形成されるゴミの山の空間的分布

横山 剛 北村 純 榎森 与志喜 神原 武志  
電気通信大学 神原研究室 e-mail yokoyam@glia.pc.uec.ac.jp

[目的] ゴミの処理が社会的に問題とされてかなり経つがいまだに最良の解決策を提示できずにいる。大きな問題としてはゴミ処理場不足、またそれによる様々なゴミの不法投棄などであり、身近の物としては空缶などのポイ捨てなどである。これらゴミの投棄を観察してみるとゴミを捨てられた場所には共通点があるようと思える。また、ある種の法則の様な物がある様に思える。この法則の様な物が分かればゴミ問題への対処法も明らかにできる。また、同じ状況化でも、人によりゴミを捨てたり、捨てなかったりする。この様な人による違いもゴミの山の形成の大きな要因である。そこで、本研究では、コンピュータシミュレーションによりゴミの山の出来方を再現し、そこに現れる法則性を見つけることにより、ゴミ問題の対処法を明らかにする。

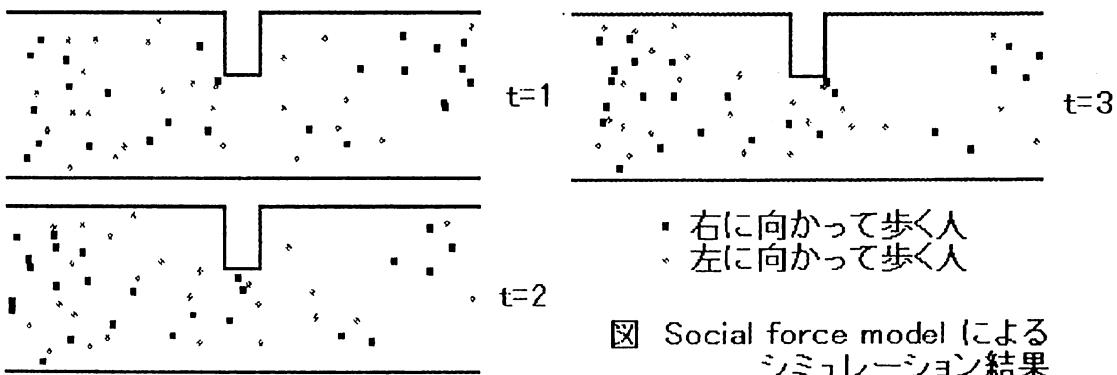
[モデルの概要] まず最初に、モデル空間の中を多数の人が木や建物にぶつからない様に歩きまわる事を表すために、Social force model(1)により人の動きを表した。Social force model とは、気体分子の運動よりその発想を得た物で、歩行の時に歩行者に影響を与える様々な要因を、force という言葉を使い説明している。このモデルにより、現実と同様に、行き交う歩行者群の中での歩行は自然と列を成して歩く事がわかった。この様に Social force model により歩行はうまく再現されるのだが、本研究は、歩行者とその土地との関係を議論したいので、Social force model だけでは、この環境との関係が表現できない。このモデルによるシミュレーション結果を図に示す。

その為、Active walker model (2)による歩行表現へのアプローチを考えた。Active walker model は 2 つの重要な要素から成り立っている。歩行者と環境である。この二つは、環境が人の歩行経路に影響を与え、逆に、環境は歩行に影響を受けて変わるという相互関係が歩行の本質とされている。この Active walker model の環境情報にゴミの捨て易さも一緒に表現するように発展させる事で、目標のモデルに使う事ができる。

同じ環境を歩いていても環境への影響の与えかたには個人差がある。各人が対向伝搬型のニューラルネットワークを持つようにし、経験の相違による行動の個人差を持つようにした。

環境としては、草や木の生えている河原に沿った道を考え、各種のごみを持った人々が昼夜及び夜にそこを通行する場合のシミュレーションを行う。

- (1) D.Helbing and P.Molnar , Socail force model for pedestrain dynaics , PHYSICAL REVIEW E , VOLUME 51 , NUMBER 5 , 4282-4286 , 1995
- (2) D.Helbing ,J.Keltsch and P.Molnar , Modelling the evolution of human trail systems , NATURE , VOL.388 , 47-50 , 3 JULY 1997



## デジタル・ロストワールド計画

宇佐見義之、神奈川大工、科技団さきがけ21  
平野砂峰旅、神奈川大工

221 横浜市神奈川区六角橋3-27-1  
神奈川大学工学部物理学教室  
tel 045-481-5661 ext(4454)  
e-mail usami@phsu1.phsc.kanagawa-u.ac.jp  
<http://www.phsc.kanagawa-u.ac.jp>

### 要旨：

生物の進化史上、過去に生存繁栄した後絶滅した生物の生態をコンピューターを用いて再現することを本研究の目的とする。

本研究においてはまず現生生物の水中での運動性を観察し、これらの様子を力学計算によりコンピューターシミュレーションで解析した。流体中における生物の力学計算は静止座標系から運動体が受ける力を計算し、その力を推進力としてモデル生物をニュートン方程式により運動させる。運動性には独自の進化アルゴリズムを適用し、形態から出現する運動を自発的に生成させる。進化アルゴリズムは運動角のパラメーターを変異、融合させ、運動性が高いものが生き残るという条件を課し集団中の個体を進化させる。

デジタル・ロストワールド計画においては、このような理論的な考察をもとに、古代の生態系をコンピューターで再現するデジタル・スタジオを建造することを目標としている。神奈川大学学内に建造中のスタジオにおいてヴァーチャルな環境内に人間が入り込み、電子的に復元されたバージェス動物群たちと戯れることができる空間を作る作業を進めている。

メディア・アーティストの平野砂峰旅氏(神奈川大学研究員)とのコラボレーションにより様々なセンサと音響技術を融合した形で、古代の生態系を再現するデジタル空間を創造する実験に取り組んでいる。講演では現在の進行状況を紹介する予定である。

# 抽象化学反応系にみられる自己触媒的サイクルについて

鈴木 泰博, 田中 博  
東京医科歯科大学 難治疾患研究所 生命情報学  
東京都文京区湯島 1-5-45  
suzuki.com@mri.tmd.ac.jp, tanaka@tmd.ac.jp

## 1 はじめに

生命システムの原理は何か。これらはシステムとしては近年「複雑適応系」という名称で語られている。その情報原理に関しては未だ明確なものがない。本研究では、計算機の上で実現できるぐらいに明確な生命の情報原理を明確にすることを目標としている。

我々は、生命は自己参照（自己言及）的発展系として定義できると考えている。そして、自己であって自己の情報であるという2重性を表現する数学的形式は、対象としての自己とこれを認知する自己の非同一性の解消から出発すると考えている。

**研究の概要** 我々はかかる課題を研究するために、生命システムの基礎系の一つになる化学系に注目している。実際の化学系は極めて複雑な系であり、そこで行なわれている事を精緻に把握することは困難である。そこで、理論計算機科学における一つの計算モデルである抽象書き換え系を用いて抽象化学反応系を構築した[1]。

我々は「文字の置き換え」をつかって抽象化学反応系を構築した(ARMS)。つまり、化学反応を「文字の置き換え」と見なすわけである。「文字の置き換え規則」が化学反応に、化学物質は文字(記号)が、ビーカーが(有限)マルチセットがそれぞれ対応する。

分子間の相互作用、基質特異性、分子の衝突確率やらは全く考えていない。単に、「マルチセット内の文字を「文字(記号)の置き換え規則」を使って置き換えるだけの極めて単純な系である。

## 2 研究成果について

我々はARMSの計算機シミュレーションから、生命の根幹である安定な循環反応系が出現することを明らかにした。また、Brusselator モデルを用いてB-Z反応様の化学振動的な現象が出現すること(図1)、また、非線形振動でみられる「引き込み」などの現象が再現できることを確認した[2]。さらに、この系の数理的特徴だけに関する研究を行ない、振動が発生する条件を明らかにし、振動の周期の増大・減少に関連するパラメータを発見した。また、このパラメータは Wolfram、Langton らによって提唱されているセルラ・オートマタの秩序パラメータ、(Wolfram classes,  $\lambda$  parameta) に関連が深いことを発見した[2]。

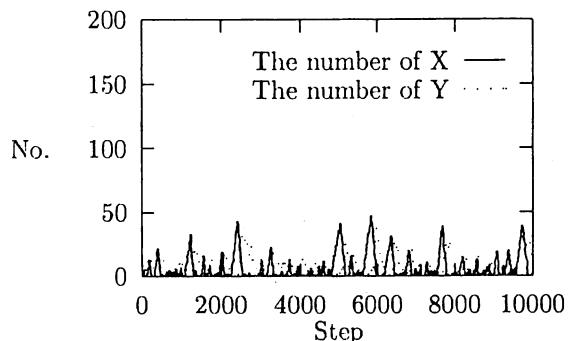


Figure 1: Brusselator モデルのシミュレーションでみられた疑似安定振動の例

## 3 関連研究

“Abstract Chemical System”的研究はその目的を大きく2つに分けることが可能である。

- なるべく、リアルに化学系を再現し、(実際の実験とリンクさせてたりして) 生命の起源などを探る... (Eigen, Schuster がその中心付近に居る)
- 実際の化学系は複雑なのでそれを鳥瞰できるような粗いモデルを作る

我々はこの分類では2に属する。この領域の研究は日本では余り行なわれていないが、米国ではロスアラモス非線形研究センター、Santa Fe 研、カルテク、NASA、欧洲ではドイツ(ドルトムント大)、ウイーン(ウィーン大)などを中心に比較的大きなプロジェクトとして研究が行なわれている。

## References

- [1] Y. Suzuki, S. Tsumoto, H. Tanaka, Analysis of Cycles in SYmbolic CHemical System based on Abstract Rewriting System on Multisets, Alife V, MIT press, 1996.
- [2] Y. Suzuki and H. Tanaka, Order parameter for symbolic chemical sysmte, Alife VI, MIT press, 1998.

# 興奮場(反応拡散場)を用いた情報処理

名古屋大学大学院人間情報学研究科物質・生命情報学専攻

京都大学大学院理学研究科物理学第一教室吉川研究室

元池 育子

神経系での並列処理の基本原理を解明しようと、これまでにモデル系での研究が数多くなされてきた。しかしながら、その多くは個々のニューロンの動的な興奮特性を必ずしも考慮に入れていたとは言えない。ところが、実際の神経細胞は決して静的なものではない。従って神経系のどの部分を本質としてモデル化するかによって、ネットワークが本来有しているはずの機能が損なわれてしまっていた可能性がある。我々は、時間演算を陽に含んだ情報処理モデルの構築を目指し、神経細胞の動的な興奮特性と実空間上の広がりに着目した。

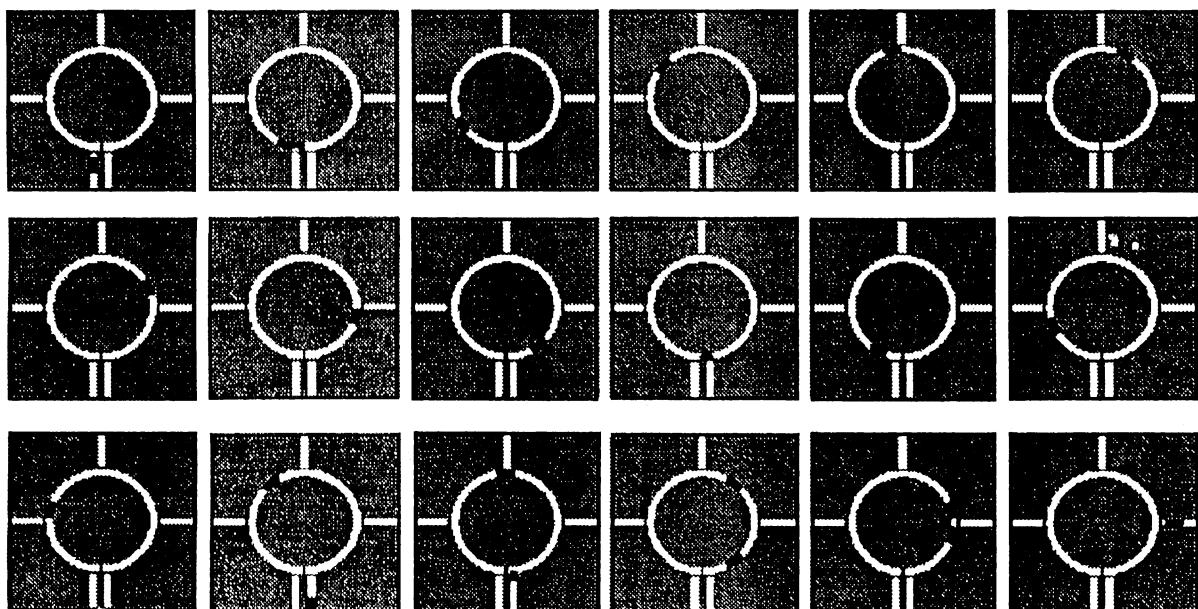
本研究では興奮特性は以下の FitzHugh-Nagumo 方程式を拡張したもので記述している。

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

生体内では細胞同士が離散的に存在する。上式で記述される興奮場(反応拡散場、 $\gamma = 1$ )を細胞と対応して考え、形状を非対称にして拡散場( $\gamma = 0$ かつ $v = 0$ )を介して配置し、その非対称性を変え、場から場への反応波の伝播の様子を調べた。

興奮場から拡散場への $u$ の拡散分布が、興奮場の形状や興奮波の進行状況にどのように依存するかを調べた結果、形状その他を変えることによって閾値を越える量の $u$ が拡散する距離を制御できることがわかった。この特性を用いて様々な形状を考え、シミュレーションを行なった。本研究中に考案したものに、ダイオード、ブール代数的論理演算を表現するもの、入力の時間差を検出するもの、そして情報(興奮波)の蓄積・取り出しをするものがある。

今回はこれらの形状とそれによって可能になる情報処理について報告する。以下に一例として、情報蓄積・取り出しを目的とした形状についてのシミュレーションを挙げる。



図：Memory like device. 白地は興奮場(反応拡散場)、灰地は拡散場、黒い部分は興奮波を表す。時間は右に行くに従って経過し、右端まで達すると下の列の左に続く。左下端から信号が入力され、環状に回ることで参考信号が入力されるまで保存される。右下端から参考信号が適当なタイミングで入力されると、右、上、左部の出力先のいずれかに出力される(図の場合は右部)。

参考文献：K.Yoshikawa, I.Motoike and K.Kajiya, IEICE Trans. Electron., E80-C, 931-934 (1997).

オーガナイズド・セッション

## 「集団遺伝学とその周辺における最近の展開」

オーガナイザー 飯塚 勝 (九州歯科大学・数学教室)

分子生物学的手法のめざましい発展により、分子レベルでの進化に関する多くのデータが蓄積されるようになり、生物進化のいろいろな側面を遺伝情報分子(DNA)の進化として定量的に解析できるようになってきた。また、これらのデータに触発されて、さまざまな数理的研究が行われるようになった。とくに、進化の機構を解明することを目的とする集団遺伝学では、これらの定量的データを説明するために、新たな展開が進行している。ここでは、以下のような観点からオーガナイズド・セッションを企画した。

DNA レベルの集団遺伝学の最近の発展の中で、これまでの数理生物学シンポジウムであまり取り上げられなかった話題で、かつ、生物学的に重要と思われる内容を選択する。各講演は方法論や階層の異なるものを選ぶ。また、講演者としては、これまでの数理生物学シンポジウムで講演をしていない人、とくに、数理生物学懇談会の会員でない人を中心に入れ替り、講演者と数理生物学懇談会の会員との研究交流の可能性に配慮する。

このような観点から、館田英典(九州大学)、田嶋文生(東京大学)、伊奈康夫(生物分子工学研究所)の3人の方に講演を依頼した。館田さんには、多重遺伝子族の進化に関する数理モデルを用いた研究についての講演をお願いした。田嶋さんには、DNA レベルのデータに直結した理論体系である遺伝子系図学を用いた研究や進化機構を解明するための統計量についての講演を依頼した。さらに、DNA レベルの集団遺伝学を研究する上で、DNA の配列解析のデータが必要となるが、この配列解析や分子系統樹作成に関連した最近の動向について伊奈さんに話していただくことにした。

講演者には、まず、背景や基本的概念などについて、平明に解説していただき、その上で、最近の展開を紹介していただくように要請している。本企画により、DNA レベルの集団遺伝学とその周辺における多彩な研究の一端が紹介され、集団遺伝学に対する興味が他の分野の研究者に拡がっていくことを期待する。

なお、集団遺伝学の最近の展開と密接に関連した確率過程論の研究も活発に行われているが、これに関しては、京都大学・数理解析研究所で「測度値確率過程に関する確率解析」という研究集会が11月4日から6日にかけて開催されるので、興味のある方はそちらも参考にされたい。

# 多重遺伝子族進化に関する集団遺伝学的研究

館田英典（九州大学・理学部・生物学科）

ゲノム当たりの総遺伝子数は、単細胞生物では数千、ショウジョウバエなどでは1~2万、ヒトなどでは10万と増加しているが、これは遺伝子重複が生み出す多重遺伝子族の形成によるところが大きい。多重遺伝子族の例としては、体軸に沿って発現を変えるHox 遺伝子群や、発生段階に伴って発現のスイッチングが起こるヘモグロビン遺伝子族（ $\alpha$ 、 $\phi$ 等）等が挙げられる。多重遺伝子族は遺伝子重複とそれに続く分化（機能の多様化）を経て作られてきたと考えられるが、このような過程がどのように遺伝的パラメータの影響を受けるかを明らかにすることは、数理生物学として興味のある問題である。この講演では、半数体生物での多重遺伝子族の進化モデルの解析について話す。半数体生物を染色体で表し、染色体上には複数の遺伝子座があるとする。最初二個に重複した同じ遺伝子を持った染色体の集団から、どのようにして異なる機能を持つ遺伝子を多く持つ染色体が進化していくかを考える。

異なる機能を持った遺伝子のコピーを異なるAlleleと呼ぶ。一世代に突然変異、重複・欠失、淘汰・ゲノムのサンプリングが起こって進化が進む。多遺伝子座を含む複雑な過程なので、まず集団が殆ど単型的であり、まれに状態の遷移が起こると仮定してマルコフ鎖近似を行った。染色体はそれが持つ異なるAlleleの数、それぞれのAlleleのコピー数、偽遺伝子（死んだ遺伝子）数で表される。マルコフ鎖の遷移率は集団サイズ（ $N$ ）、突然変異率（ $u$ ）などのパラメータを使って表される。最初に、同じ機能を持った一つのAllele classの進化を考える。コピー数を $m$ で表すと、 $m$ の確率分布遷移の式を導き平衡状態の分布を求めることができる。一染色体中、少なくとも一つの遺伝子に元の機能を保つ必要が有ると仮定しているが、この場合複数のコピーを持つクラス（冗長なクラス）からしか新しい機能を持った遺伝子は出来てこない。遺伝子冗長性を表す $m$ の平均値 $M_q$ を求め、異なる機能を持った遺伝子が生まれてくる率 $\alpha$ を近似的に求めることができた。一方冗長なクラスからは死んだ遺伝子も生まれてくる。 $M_q$ を使って偽遺伝子が出来て来る率 $\beta$ も求めることができた。これらの近似式を使うと、染色体当たりの異なる遺伝子数、冗長なコピー数、偽遺伝子数の変化を計算することができるが、染色体進化のマルコフ鎖近似シミュレーションの結果これらとの近似値はよく合うことがわかった。

次にマルコフ鎖近似がどの程度、単型性を仮定しない $N$ 染色体進化のモデル（Wright-Fisher simulation）を近似するかを調べた。予想されるように、集団サイズが小さいときはより単型的で近似がよくなりたつが、集団が大きくなると近似はずれてくる。一般に、集団サイズが大きくなると遺伝子数はマルコフ鎖近似で予測される値より大きくなり、特に偽遺伝子数値は過小評価となる。しかしこのことを除くとマルコフ鎖近似はおおむね良い近似値を与えることがわかった。

近似式を使って多重遺伝子族進化に関する幾つかの考察を行った。

1. コピー数の増加に伴うコストがない場合、一般に他のパラメーターと同じであれば大きい集団の方が遺伝子数の増加は早く起こる。しかし、コストを伴う場合は必ずしもそうではなく、サイズの増加に伴って異なる遺伝子数の増加率 $\alpha$ が減少する例が見つかった。
2. 異なる遺伝子の数が倍加するのに要する時間を、実際にショウジョウバエなどで測定された重複率（ $\gamma$ ）や突然変異率（ $u$ ）を使って推定した。コピー数増加に伴うコストがないと仮定すると、倍加に要する時間は1万から10万世代のオーダーであると予測されたが、実際の遺伝子数増加はこれよりも遅いので、遺伝子数増加に伴うコストがあることが示唆された。
3. 遺伝子族の遺伝子数は近縁種間でかなりの変化がみられる。これは異なる遺伝子数 $v$ の進化が、線型出生過程（分散が大きい）で近似できることから理解される。

# DNA多型の解析法および維持機構に関する理論的研究

田嶋文生（東京大学・大学院理学系研究科・生物科学専攻）

「遺伝的変異がどのような機構によって集団内に維持されているのか。そして、それがどのような機構によって変化していくのか」は集団遺伝学の重要な課題のひとつである。1960年代から1980年代の中頃までは、遺伝的変異はDNAレベルで調べることができるようになり、DNAレベルの遺伝的変異（DNA多型）に関するデータは蓄積している。

DNA多型の維持機構を知るためにには、まず集団中に維持されているDNA多型の量とパターンを知らなければならない。DNA多型の量は平均塩基相違数や多型的部位数などによって測ることができる。本講演では、これらの量の期待値を、以下のモデルの下で考えてみる。(1)無限部位中立突然変異モデル、(2)有限部位中立突然変異モデル、(3)無限部位自然選択モデル。また、集団の有効な大きさが変化した場合や集団が分集団化している場合についても考察する。

DNA多型の量やパターンは、中立説を検定するためにも利用できる。たとえば、平衡選択が働いていると、多型的部位数に比べ、平均塩基相違数は大きくなる。一方、弱有害突然変異は多型的部位数を増大させるが、平均塩基相違数にはほとんど影響を与えない。また、集団の有効な大きさが変化した場合や集団が分集団化している場合の影響についても考察する。

# 塩基置換モデルのパラメータ推定と分子系統樹の作成

伊奈康夫

生物分子工学研究所・情報解析研究部門

塩基置換数は、分子進化学の研究において非常に重要な量です。なぜなら、塩基置換数は、遺伝子や生物種の系統樹の作成、分歧時間の推定、分子進化の機構の解明等に用いられるからです。

本講演では、以下の話題に従って、塩基配列データを用いた系統樹の作成についてお話しします。

(1) 塩基配列データから系統樹を作成する代表的な方法（距離行列法、最尤法、最大節約法）を概説します。そこで、塩基置換は確率的事象であり、塩基置換の数学モデルに基づいて統計的に塩基置換数を推定する必要性を述べます。

(2) 今までに考案された塩基置換のモデルと塩基置換数の推定方法を紹介します。主に、定常状態（塩基組成値が時間に依らず一定）の時間可逆的（過去から現在への過程と現在から過去への過程が同等な）モデルについて紹介します。

(3) 塩基置換モデルのパラメータ推定と系統樹の作成に関する研究を紹介します。塩基置換モデルのパラメータの推定方法を紹介します。塩基置換モデルのパラメータを推定し、その情報を用いて塩基置換数を推定した場合とその情報を用いないで塩基置換数を推定した場合とで、正しい系統樹が得られる割合を比較した結果を示します。

(4) 上で述べなかつた重要な問題を幾つか紹介します。塩基置換のモデル選択、解析対象の配列間で塩基組成値が一定でない場合に生じる問題、塩基置換率がサイトごとに異なる場合に生じる問題、サイトごとの塩基置換が独立でない場合に生じる問題、等について簡単に説明します。

# 両性人口モデルの Persistent Solutions について

稲葉 寿（東京大学数理科学研究科）

人間人口のように両性が持続的なペア形成をおこなって次世代を再生産する人口集団に対しては、一つの性（大抵は女性人口であるが）にたいしてのみモデル化をおこなう単性モデルでは論理的な困難があることは古く 1930 年代から指摘されてきた。例えばシャープ・ロトカのモデルに従ってマルサスパラメータを計算する場合、形式的には男女どちらの人口をベースにしても計算可能であるが、当然ながら結果は一致せず、当該人口の再生産力について全く異なる判断を与えててしまう場合もある。これは男性の再生産と女性の再生産を別々に考えると、各々の再生産関数が時間的に不变であるという仮定が互いに共立可能ではないことを意味しているが、そもそも男女の相互作用を無視していることが原因である。両性の mating を考慮に入れた両性人口モデルは、人口学において早くから関心を持たれていたが、年齢構造をもつ決定論的両性人口モデルが提起されたのは 70 年代になってからであり [1]、しかもその数学的性質は 90 年代にいたるまでほとんど解明されなかった。しかし過去 10 年の間に、エイズ等の性的感染症の人口学的モデルに関心が集まるとともに両性問題の研究も活発化して、ようやくいくつかの結果が見られるようになってきている ([3], [4])。

両性モデルに関する一つの関心は、それが線形モデルのような安定な指数関数的成长軌道 (persistent solutions) をもつかどうかということである。線形モデルによる安定人口分布は現実にある期間においては観測可能であるから、一定の条件のもとで非線形両性モデルが同様な振る舞いを示すと考えるのは妥当であろうし、非線形モデルにおける人口再生産力を考える際にも、こうした解が手がかりになると期待される。年齢構造を無視した場合、両性人口モデルは非線形常微分方程式システムで表されるが、その場合は結婚関数が一次同次であれば安定な persistent solutions があることが示されている [2]。本報告では年齢構造を持つ両性モデルにおいても、結婚関数が一次同次であれば適当な仮定のもとで persistent solutions が存在することを示す。

## 参考文献

- [1] A. G. Fredrickson (1971), A mathematical theory of age structure in sexual populations: random mating and monogamous marriage models, *Math. Biosci.*, 10, 117-143.
- [2] K. P. Hadeler, R. Waldst  ter, A. W  rz-Busekros (1988), Models for pair formation in bisexual populations, *J. Math. Biol.* 26, 635-649.
- [3] H. Inaba (1993), An age-structured two-sex model for human population reproduction by first marriage, Working Paper Series No.15, Institute of Population Problems, Tokyo.
- [4] J. Pr  ss, W. Schappacher (1994), Persistent age-distributions for a pair formation model, *J. Math. Biol.* 33, 17-33.

# A Probabilistic Population Model in Polluted Environments

## 環境汚染のある確率動態モデル

藤曲 哲郎 (金沢大学理学部数学教室)

一個体群の初期の指數関数的急成長から長期にわたる定常的持続の後の突然とも見える絶滅にいたる全過程が一つの簡単な密度依存的分枝過程  $\{Z_n : n = 0, 1, 2, \dots\}$  によって説明されることが示された ([1], [2])。ただし、これは理論的個体群についてのコンピュータシミュレーションに依るものであって、純数学的解析や実際のデータからのパラメータの推定などは将来の問題であるが、そこでの増殖のメカニズムは極めて単純であり、一般的にも認められ得ると思われる所以、いろいろな個体群の動態を考える上で一つの目安として有効であろうと期待される。

ここではこの確率モデルを次の点に関して拡張する。 $n$  世代目の各個体は同世代の他の個体とは独立に子供を産み育てるのだが、その数  $\xi_i^{(n)}$  はランダムで  $\xi_i^{(n)} = 0, 1, 2, \dots$  の各値を確率  $p_0^{(n)}(i), p_1^{(n)}(i), p_2^{(n)}(i), \dots$  で取り、これらの確率分布は同世代の個体数  $i = Z_n$  に依存する（密度依存）だけでなく、 $\ell$  世代前のサイズ  $i' = Z_{n-\ell}$  にも依存すると考える。この後の依存の仕方は  $\ell$  世代前の個体群による環境汚染を現していく次のようなものとする。環境収容力  $K$  について  $K = c(i')$  が成り立ち、 $c(i')$  は  $i'$  の増大と共に減少（非増大）する。

このように各個体による環境の汚染は  $\ell$  世代後の環境収容力を低下させると考えたとき、それは個体群にとってどのような悪影響を与えるだろうか。

具体的には、汚染が全く無い場合の環境収容力  $K_0$  にたいして、

$$c(i') = \begin{cases} K_0 & (i' \leq K_0) \\ K_0 - (i' - K_0)/d & (K_0 < i' < K_0(d+1)) \\ 0 & (i' \geq K_0(d+1)) \end{cases}$$

とする。ここで、 $d > 0$  は汚染度を表して、 $d$  が小さいほど汚染が酷いと考える ( $d = \infty$  は汚染無し)。

この場合、特に個体群の絶滅時間が汚染度  $d$  に依ってどのような悪影響を受けるかなどについて、シミュレーションの結果を報告する。

[1] T.Fujimagari : A simple probabilistic model of a population with a sigmoidal growth and an eventual extinction, 数理生物学京都会議, 1996

[2] 藤曲哲郎 : 確率動態モデルにおける絶滅時間, 第7回数理生物学シンポジウム, 1997

# パッチ状環境で餌をめぐって競争する2種の捕食者の共存可能性について

## 難波 利幸・橋本 智恵美（大阪女子大学基礎理学科）

二つのパッチにおいて、餌をめぐって競争する2種の捕食者の存続可能性を調べる。 $i$ 番目のパッチにおける被食者密度を $N_i$ 、捕食者の密度をそれぞれ、 $P_i$ ,  $Q_i$ , ( $i = 1, 2$ )とする。被食者はロジスティック成長をし、被食者-捕食者間の相互作用は Holling の II 型(飽和型)であると仮定する。簡単のために、被食者はパッチ間を移動せず、捕食者だけが移動すると考え、捕食者の移動は二つのパッチでの密度差に比例する拡散型であると仮定する。

$$\begin{aligned}\frac{dN_i}{dt} &= \left\{ r \left( 1 - \frac{N_i}{K_i} \right) - \frac{C_p P_i}{1 + C_p h_p N_i} - \frac{C_q Q_i}{1 + C_q h_q N_i} \right\} N_i \\ \frac{dP_i}{dt} &= \left( \frac{B_p C_p N_i}{1 + C_p h_p N_i} - d_p \right) P_i - \mu_p (P_i - P_j) \\ \frac{dQ_i}{dt} &= \left( \frac{B_q C_q N_i}{1 + C_q h_q N_i} - d_q \right) Q_i - \mu_q (Q_i - Q_j)\end{aligned}$$

$(i = 1, 2, \quad j \neq i)$

上記の系は、パッチ間移動がない場合は、間接競争をする2種の捕食者、つまり Competing Predators のモデルとなり、平衡状態では2種は共存できないことがよく知られている。また、Hsu, Hubbell, and Waltman (1978) らの研究により、餌密度が低い場合と高い場合とで、2種の捕食者の餌利用効率が逆転するならば、2種の捕食者が振動状態で共存できることが分かっている。

ここでは、餌密度が低いときは $P$ の方が有利であり、餌密度が高いときは $Q$ の方が有利であるようにパラメータの値を選ぶ。捕食者の移動がないとき、他のパラメータを適当な値に固定すると、被食者の環境収容力 $K$ が大きくなるにつれ、 $Q$ が絶滅して $P$ が生き残る安定な平衡状態、 $Q$ が絶滅して $P$ が残る安定な周期解、2種共存の安定周期解、 $P$ が絶滅して $Q$ だけが生き残る安定な周期解が現れる。 $K$ が小さなパッチは、孤立しているときには $Q$ が存続できないので、 $Q$ にとっては sink となり、 $K$ が大きなパッチは、 $Q$ にとっては source であるが $P$ にとって sink となる。

次に、二つのパッチで被食者の環境収容力が異なるときに、2種の捕食者のパッチ間移動を導入し、平衡状態と周期解を数値的に探す。拡散係数 $\mu_p$ と $\mu_q$ をうまく選べば、以下のことがなりたつことを示し、さらに不均一環境での Lotka-Volterra 型の競争の場合と比較して論ずる。

1. パッチ1は、 $P$ にとって source,  $Q$ にとって sink であり、パッチ2はその逆であるとき、それぞれの種にとって有利なパッチからの rescue effect によって2種の共存が可能である。
2. パッチ1もパッチ2もともに $P$ にとって source,  $Q$ にとって sink であっても、2種の共存が可能な場合がある。

### 参考文献

- Hsu, S. B., Hubbell, S. P., and Waltman, P. 1978. Competing predators, SIAM J. Appl. Math. 35, 617-625.
- Takeuchi, Y. 1989. Diffusion-mediated persistence in two-species competition Lotka-Volterra model. Math. Biosci. 95, 65-83.

## 弥生初期における渡来系弥生人の増加に関する数理的研究

飯塚 勝 九州歯科大学・数学教室

中橋 孝博 九州大学大学院・比較社会文化研究科

渡来系弥生人は弥生初期に渡来し、その後、急速に人口を増加させていったと考えられている。北部九州の弥生人は、死者の埋葬に甕棺を用いる風習があり、そのため、人骨の保存状態も良好である。また、この甕棺はほぼ25年の間隔でその形態を変化させており、年代の推定も容易である。縄文系弥生人は顔の幅が広く、鼻根部あたりの彫りが深いという特徴を持つ。一方、渡来系弥生人は面長でのっぺりとした顔つきをしており、大陸や朝鮮半島の古人骨と強い類似性を持っている。弥生人の人口増加における縄文系弥生人と渡来系弥生人の相互作用に関する数理的解析を行った。

縄文系弥生人と渡来系弥生人の遺伝因子を、それぞれ、 $A_1$  と  $A_2$  とする。2つの集団を考え、第1集団には縄文系弥生人  $A_1A_1$  のみが存在するとする。一方、第2集団において渡来系弥生人と縄文系弥生人が混合集団を形成して農耕社会を発展させていった状況を考える。第2集団では任意交配が行われ、縄文系弥生人  $A_1A_1$ 、渡来系弥生人  $A_2A_2$ 、混血個体  $A_1A_2$  の人口増加率は、同じ生活環境下に共存していたとして互いに差は無いものとする。簡単のために、2つの集団間の遺伝的交流はごく初期に限られるとする。モデルのパラメータとしては、古人類学、考古学的知見から以下のように設定した。

- (1) 弥生前期末以降の、主に中期所属の古人骨集団の中における縄文系弥生人の比率を、古人類学における判別分析の結果などから、10～20%とする。
- (2) 弥生開始期に渡来してきた人々の具体数は不明だが、土着縄文系集団に較べてごく少数であったとして、この時期の縄文系弥生人に対する渡来系弥生人の比率を0.1～10%とする。
- (3) 第1、第2集団の人口増加率を、それぞれ、年率0.1～0.3%、0.5～3%とする。
- (4) 弥生開始期から前期末までの時間を200～300年とする。

このモデルを用いて、第2集団形成時には男性は殆どが渡来系弥生人であったとしたとき、第2集団形成時における縄文系弥生人女性と渡来系弥生人女性の比率などに関する考察を行った。

## 小集団における遺伝的多様性とパラドックス

茨城大学 理学部 泰中啓一、坂田智之

生物種の個体数が減少すると、その生物の遺伝的多様性が低下することがよく知られている。本講演では、「近親交配のモデルとそれを回避するモデルとでは、どちらが早く遺伝的多様性が低下するのか？」という問題を考える。

これまでの集団遺伝学の多くの研究によれば、ほんのわずかな例外を除いて近親交配モデルの方がより早く多様性が低下するという結論が得られている。これらの研究は、対立遺伝子の多様性を調べたものであり、主として2または数個の対立遺伝子モデルに基づく成果であった。しかし、親から子への遺伝においては、たくさんの遺伝子はまとまって遺伝する。もし仮に交叉を無視すれば、染色体として遺伝するのである。本研究では、これまでの対立遺伝子モデルとは異なり、「遺伝子はまとまって遺伝する」ことによる影響を調べる。つまり、小集団における染色体の多様性を調べた。決定論的婚姻モデル（完全近親交配、いとこ婚、最大近交回避モデル等）を使い、具体的な家系図からコンピューターシミュレーションによって、近交係数と血縁度を求めた。その結果次のような結論を得た：

- [1] 近交係数でみると、確かにこれまでの研究と同じく、近親交配モデルの方がより早く多様性が低下した。
- [2] 他方、血縁度でみると、これまでの結論とは逆に、近親交配を回避するモデルの方がより早く多様性が低下した。

前者は結果的には対立遺伝子の多様性を見たことと同じことであるが、後者の結果は染色体の多様性を見たことによるパラドックスである。たとえば、オスとメス各2個体から成る集団を考える。仮に1対のオスとメスは兄弟で、残りはすべて他人であるとしよう。近親交配を回避するモデルの場合、交配の相手は自動的に決まり、次の世代では全て親戚になってしまう。しかし、近親交配モデルでは、そのように集団全体が親戚とはならない：染色体の多様性が相対的に保持されるのである。

## **ポリオウイルスの再流行確率と根絶計画**

原口佳大(九州大学・理・生物)、佐々木顯(九州大学・理・生物)、吉田弘(国立感染症研究所ウイルス第二部)

\*e-mail: yoharscb@mbox.nc.kyushu-u.ac.jp

本研究ではポリオウイルス根絶にむけ以下の2つの数理的アプローチを行った

### **【ポリオウイルス絶滅確率の分枝過程モデル】**

日本では高い率の生ポリオワクチン投与の結果、野生型ポリオウイルスの流行が抑えられてきた。しかし一方では生ワクチンは神経毒力が復帰する危険性が指摘されている。小児麻痺患者の報告がなくても、生ワクチン接種を止めると非接種者が増加し、生ワクチン接種者からポリオウイルス感染が起こるおそれがある。そこで強毒化しない不活化ワクチンの利用が考えられるが、生ワクチンに比べて免疫応答システムの違いから効力がやや弱い。

本研究では、分枝過程を用い病原体の絶滅確率モデルを構築しその解析し、生ワクチンを止め不活化ワクチンを与えない場合、生ワクチン停止後に病原体の再流行が非常に高い時期が存在することが解った。不活化ワクチンの投与による再流行確率の制御を考察する。

### **【重回帰分析による中和抗体価予測】**

西太平洋地域では生ワクチンの一斉投与によって、野生型ポリオウイルスの流行がようやく収束に向かいつつある。すでに過去十年間に分離された野生型ポリオウイルス1型の抗原決定基のアミノ酸配列データと、各抗原型に対する、ワクチン株より作成したポリクローナル抗体を用いた中和抗体価に関するデータが得られている。しかしこれらのデータだけでは、将来の新しい突然変異体に対するワクチンの効力を知ることはできない。

本研究では、突然変異体の中和抗体価が各サイト変異の中和抗体価減少寄与率の積で決まるモデルを構築し、重回帰分析によりそれぞれの寄与率を計算した。その際に赤池の情報量規準を基に中和抗体価減少に重要なサイトを選択した。しかし今回あつかったデータ数からではうまく説明できない。他のウイルスに対して各サイトの中和抗体価寄与率の予測について紹介したい。

# stepping stone model での コリシン感受性菌と生産性菌、耐性菌のダイナミクス

○中丸 麻由子・巖佐 庸（九州大学・理学部・生物・数理生物）

大腸菌であるコリシン生産性菌はコリシンという毒を作り、周りにいるコリシン感受性菌を殺す。もちろん生産性菌はコリシンに対して耐性があるので、感受性菌の死んだ跡地にコリシンが残存しているにも関わらず増殖することができる。しかし、生産性菌はコリシンを作るにはかなりのコストをかけてしまう。このような、相手の適応度を下げる代わりに自分の適応度も下げてしまう生産性菌の振舞いは「スパイト行動」というが、従来の進化ゲームではスパイト行動の侵入可能性を説明することが出来なかつた。ところが格子モデルのような空間構造を仮定すると、感受性菌の集団に生産性菌は進入できることが説明できる (e.g. Iwasa et al. (in press))。

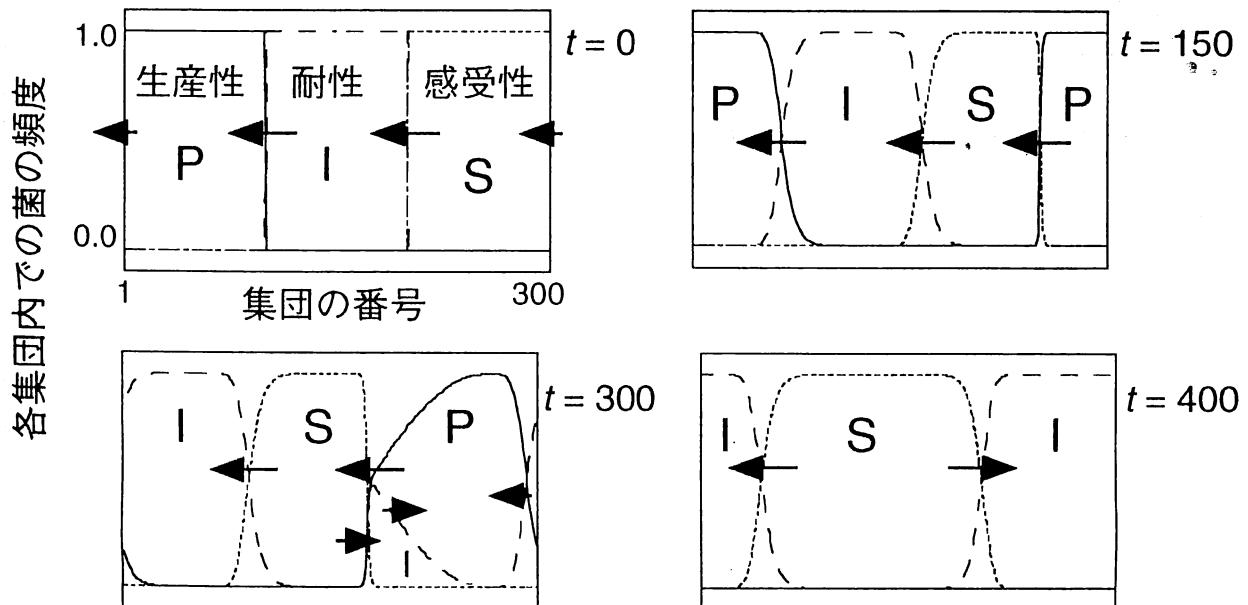
現実には他に、コリシンを作る能力を持ちながら作らないが、耐性は持つという、コリシン耐性菌も存在している。

そこで今回は空間構造として、多数の集団が一次元の円上に並び、隣接集団へ移住率 ( $m$ ) で移住する stepping stone model を用いて、3種の共存条件や侵入条件を調べた。また、空間構造のないモデル（完全混合モデル）と比較した。

モデルでは、生産性菌と耐性菌、感受性菌の増殖率をそれぞれ  $\beta_p$ 、 $\beta_i$ 、 $\beta_s$  とすると、大小関係は  $\beta_p < \beta_i < \beta_s$  であり、 $\beta_s - \beta_i$  は耐性を持つコスト、 $\beta_i - \beta_p$  はコリシン生産をするコストであるとする。3種の菌で自然死亡率は等しいが、感受性菌ではコリシンによる死亡も付け加えるとする。

初期状態を図  $t=0$  のようにする。 $m \ll 1$  と仮定すると進行波解析をすることができる。感受性菌と生産性菌の境界の進行波では  $\beta_p / \beta_s$  が比較的高い時に生産性菌の波が進入するが、それ以外では感受性菌が進入する。感受性菌と生産性菌のみを考えると、stepping stone model でも生産性菌は進入可能になることがわかる。それ以外の進行波では常に進入関係は一定である（図参照。注・矢印は進行波の進行方向）。

この3つの進行波が同じ方向で同じ速度になるパラメーターがあるので共存が起ころと思われたが、共存は起こらなかった（図参照）。この理由について議論したい。また、格子モデル上での3種の菌のダイナミクスとも比較したい。



## 生態系における分断化の影響

田尾知巳、泰中啓一（茨城大 理 数理科学）

生態系が人工的な建造物によって分断化されるとどのような影響を受けるか？ そのようなモチベーションをもとに、格子モデルによるシミュレーションを行なった。

今回、コンタクトパーコレーションプロセスというモデルを提案する。このモデルは、生息地間で行われている個体間の相互作用（出生および死亡）をコンタクトプロセスによって表し、分断化の影響を表すものとしてパーコレーションモデルを使っている。このモデルでは、コンタクトプロセスと同様に相転移（生物の絶滅）を示す。分断化の程度 ( $P$ ) が大きくなると絶滅が起き易くなる。絶滅確率と  $P$  の関係は平均場近似では割と単調であるが、格子モデルでは閾値現象が見られた。 $P$  がある閾値を超えると絶滅確率が急上昇した。この閾値は予想とは異なり、パーコレーション転移点よりも小さな値であった。

またこれまでの研究で、コンタクトプロセスを改良したさまざまなモデルにおいて Directed Percolation (DP) ユニバーサリティークラスという臨界現象が成立する事がよく知られている。しかし、今回の我々のモデルでは、それとは異なる結果が出てきている。DP仮説では、臨界指数  $\beta = 0.58$  であるが私たちのモデルでは連続的に変化するという結果になった。

以上です。田尾 知巳

Tao Tomomi

[tao@physun1.sci.ibaraki.ac.jp](mailto:tao@physun1.sci.ibaraki.ac.jp)

Nonlinear Physics Laboratory

Department of Mathematical Science

Ibaraki University

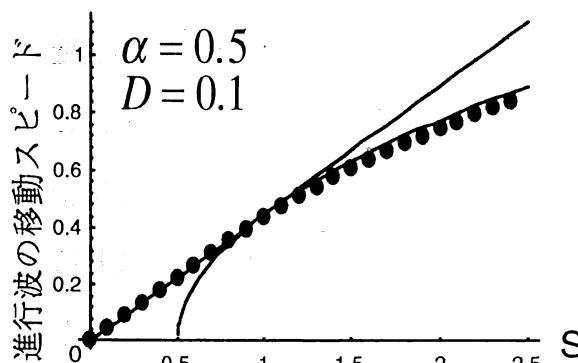
# ミューラー型擬態における羽パターンの境界線の移動スピードの計測

○川口勇生 佐々木顕 (九大・理・生物)

亜熱帯性のチョウ *Heliconius erato* と *H. melpomene* はミューラー型擬態の関係にある。ミューラー型擬態は味のまずい種同士が互いに似通ってくるというような擬態で、同じ地域に同じ羽の模様の種類がいると言うような、平行的な地理分布をしている。本研究ではこの地理分布に注目し この羽のパターンの境界線の移動のスピードについて調べた。

(1) 羽の模様のパターンが A、B、2 種類あるチョウを仮定して、捕食者はチョウを食べるとまずいと思い、まずさの度合いによって羽の模様を覚えるとする。つまりチョウは同じ羽の模様を持ったものが多いと死にくくなる。A パターンの羽の模様を持っている種の頻度を  $p$  とすると、チョウが 1 種で 1 次元上にいるとき

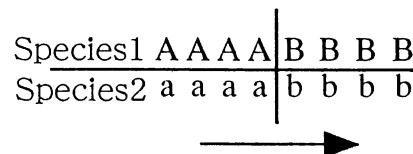
$$\frac{\partial p}{\partial t} = \{s + \alpha(2p - 1)\}p(1-p) + D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}$$



点は拡散方程式をシミュレーションして得られたもの  
曲線はFisher型、直線はBarton型の進行波の  
スピードを表す。

ここで  $\alpha$  は捕食者の覚え易さの平均を表し、  $s$  は A パターンがその平均からどれだけ覚えられやすいかということを表す。この式は従来の Fisher 型  $\sqrt{D(s-\alpha)}$  と Barton 型  $s\sqrt{D/\alpha}$  の 2 つの進行波のスピードを持って いる。この拡散方程式から直接シミュレーションした値は二つのスピードが節する点  $s = \alpha$  で乗り換えるが、起こることを示した。

(2) 1 次元の格子上に 2 種のチョウを下図のように並べた場合のパターンの境界線の移動スピードを調べた。解析的に得られた式と、シミュレーション値はよく一致しており、これらは 2 種の同じ羽の模様のパターンが自分と似ていれば似ているほど境界線の移動スピードは遅くなることがわかった。また現在 2 次元についても解析中であり、その結果について報告する。



# 非一様環境における生物の分布域拡大速度

## —確率セル・オートマトンによるシミュレーションより—

川崎廣吉・南 泰彦（同志社大・工）

高須夫悟・重定南奈子（奈良女大・理）

生物がその分布域を拡大していく過程あるいはその拡大速度を調べることは、外来種の侵入の阻止や害虫の駆除あるいは伝染病の流行の抑制などに役立つものと思われる。そこで、本報告では分布域の拡大速度を確率セル・オートマトンを用いて調べた結果を報告する。特に、環境が空間的に非一様な状況でその速度がどのような影響を受けるかを報告する。

モデルは2次元の格子空間あるいはセル空間に確率オートマトンを配置したものとする。オートマトンの状態は「0」と「1」の2状態をとり、「1」は生物が存在する状態を、「0」は生物が存在しない状態を表す。状態の遷移は確率的に起こるとし、 $\Delta t$ の時間に「0」から「1」に遷移する確率を  $p n \Delta t$  で与える。ここで、 $p$  は遷移速度で、 $n$  は隣接する8セル（Moore近傍）の内、状態が「1」であるセルの数である。これは生物が近傍のセルから遷移速度  $p$  で侵入することを表す。シミュレーションでは空間は  $m \times n$  の有限なセル構造とし、セルの初期状態は左端の縦1列のみ「1」、残りはすべて「0」とする。さらに、空間は一様でなく、セルによって遷移速度  $p$  が異なるものとする。

結果は、反応拡散方程式のモデルの結果と比較して報告する。

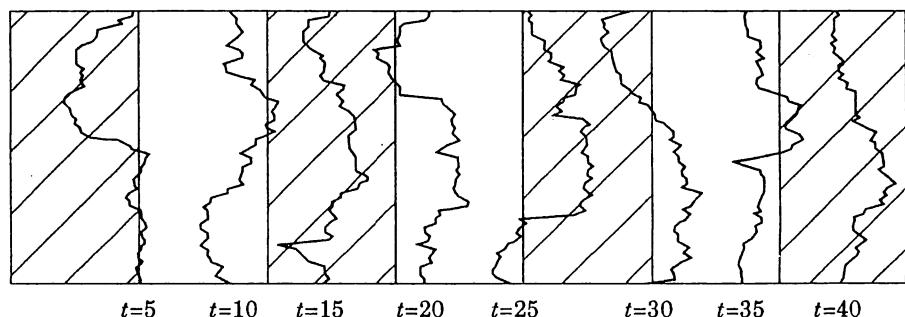


Fig. 1 分布域の拡大のシミュレーションの例。折れ線は各時刻での分布域の先端を表す。斜線領域では  $p=0.5$ 、残りの領域では  $p=1$  である。

# マツガレの空間的伝播に関する数理的研究

山本 奈美子<sup>1</sup>、川崎 廣吉<sup>2</sup>、高須 夫悟<sup>1</sup>、富樫 一巳<sup>3</sup>、重定 南奈子<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>奈良女子大・理・情報、<sup>2</sup>同志社大・工、<sup>3</sup>広島大・総合)

1900年代初期より、マツが劇的に枯損するという現象が起きている。多くの研究者達によって、現在の激害型マツ枯損の主要因は、マツノマダラカミキリによって媒介されるマツノザイセンチュウであることは間違いないこととされている。

これまでのマツガレの理論研究は、主として局所でのカミキリの個体群密度と未感染マツ密度の個体群動態に焦点がおかれしており、空間的分布に関する研究はほとんどない。それゆえ、私たちはカミキリの空間移動を考慮に入れたモデルを作成した。

カミキリの移動距離の実験データより、大半のカミキリは移動距離が100m未満の短距離移動をするが、わずかながら長距離移動をするものもいる。よってカミキリの短距離分散と長距離分散の2種類の分散を取り入れた移動距離分布を用い、一次元空間におけるマツとカミキリの分布状況を記述する積分差分方程式を構築した。これを解析することにより、マツガレの分布領域の拡大速度が、初期マツ密度やカミキリの移動距離分布に依存してどのように変化するかを議論する。

# Application of Cellular Automata to the Dispersal of the Pine Needle Gall Midge, *Thecodiplosis japonensis*, (Diptera: Cecidomyiidae) Population

Chon, Tae-Soo<sup>1</sup>, Sang Dong Lee<sup>2</sup>, Young-Seuk Park<sup>1</sup>, and Ji Yoen An<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> Department of Biology, Pusan National University, Pusan, Korea

<sup>2</sup> Department of Physics, Pusan National University, Pusan, Korea

<sup>3</sup> Department of Physics, Ehwa Women's University, Seoul, Korea.

## ABSTRACT

Investigating dispersal pattern of forest pests is essential in forest ecosystem management (e.g., damage assessment, sustaining productivity, etc.). Due to the problem of complexity embedded in the dispersal of pest populations, however, few studies have been conducted in Korea. Pine Needle Gall Midge (PNGM) has caused a serious problem in pine trees, a dominant species in Korean forest. Since it has invaded in the beginning of 1920's through sea ports such as Mokpo, Pusan and Inchon, it became one of the most serious pests and established all over the country through early 1990's. We investigated the spatio-temporal pattern of the dispersal of the insect, and the coalescing colony model, which includes the neighborhood diffusion and long-distance dispersal, was implied to pattern the field data of PNGM dispersal. It appeared as the "Type 2" in the model proposed by Shigesada and colleagues, biphasic expansion with an initial slow spread followed by steep linear slope of dispersal velocity, and the jump distance was calculated by this model. We incorporated the concept of Cellular Automata (CA) to explain this dispersal pattern of the insect. Based on the additive rule in CA it was tried to investigate the relationship with the diffusion process of the insect dispersal. Through kernel analyses and simulations, we further implemented CA to explain the short and long-distance dispersal of PNGM. This model showed the possibility of representing the pattern of range expansion including neighborhood diffusion and long-distance dispersal, which could be associated with biological and environmental entities in PNGM dispersal such as fecundity and wind effects.

# 遺伝子の相同組換えのランダムウォークモデルにおける遷移確率の非対称性の効果

慶應義塾大学大学院 理工学研究科 計測工学専攻 藤谷研究室  
斎藤恭一

遺伝子の相同組換えのランダムウォークモデルは、その中間体の交叉部分が1次元のランダムウォークをすると仮定するもので、従来の色々な実験データをうまく説明する\*。そこではしかしながら遷移確率が左右対称とされてきたが、実際には交叉部分の運動は方向性があると考えられている。

そこで我々は左右への遷移確率を各々  $g\delta$  及び  $g\epsilon$  として左右非対称性を導入した。 $\epsilon=\delta$  の時は対称な場合となる。

Fig. 1 は組換え頻度の相同長  $N$  への依存性の解析的な結果であり、 $(\epsilon, \delta) = (1.0, 1.0)$  の対称な時のグラフは藤谷ら(1995)の結果と一致している。Fig. 2 はシミュレーションの結果を両対数プロットしたものである。対称な場合に見られる  $N^3$  領域から  $N^1$  領域への遷移は少々非対称性が入っても見られるが、非対称性が増すにつれて、移行部分が曖昧になる。

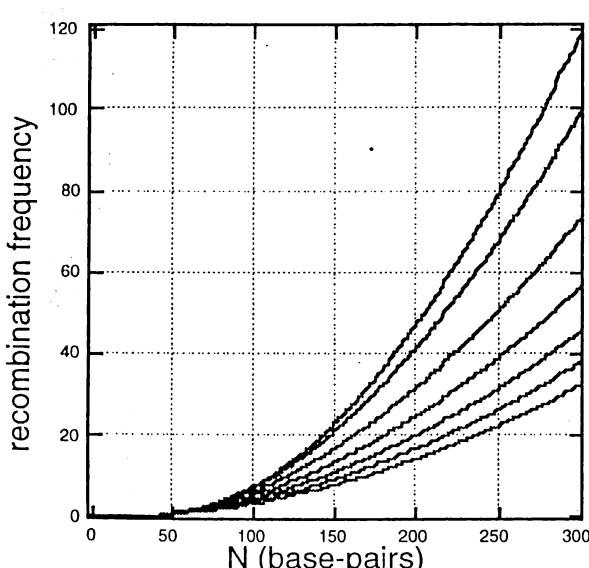


Fig. 1 : 上から  $(\epsilon, \delta) = (1.0, 1.0)$ ,  $(1.01, 0.99)$ ,  $(1.02, 0.98)$ ,  $(1.03, 0.97)$ ,  $(1.04, 0.96)$ ,  $(1.05, 0.95)$ ,  $(1.06, 0.94)$  の場合である。

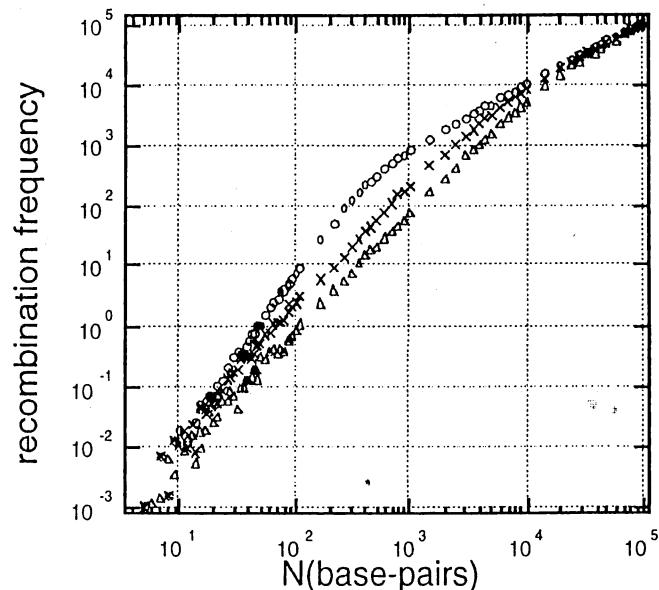


Fig. 2 : 上から  $(\epsilon, \delta) = (1.0, 1.0)$ ,  $(1.1, 0.9)$ ,  $(1.3, 0.7)$  の場合である。

\* Y. Fujitani., K.Yamamoto., & I. Kobayashi., Genetics 140: 797-809 (1995)  
Y. F., & I. K., Phys. Rev. E 52: 6607-6622 (1995)  
Y. F., & I. K., J. Theoret. Biol. 189: 443-447 (1997)

# 遺伝的組み換えにおけるマップエキスパンションのランダムウォークモデルによる説明

慶應義塾大学大学院 理工学研究科 計測工学専攻 藤谷研究室 河合 淳二

遺伝的組み換えにおいて、3つの近接したマークー $a, b, c$ に関して、 $a$ と $c$ の組み換え率 $R_{ac}$ は $a$ と $b$ の組み換え率 $R_{ab}$ と $b$ と $c$ の組み換え率 $R_{bc}$ の和よりも大きくなるという現象が知られている (Map expansion) :  $R_{ac} > R_{ab} + R_{bc}$ 、この現象のある中間体構造(交叉部分)がランダムウォークするというモデル(ランダムウォークモデル、Fujitani et al., 1995)を用いて説明する。

2つのマークー $a$ と $c$ に挟まれた相同領域(サイト $1, 2, \dots, N-1$ )にマークー $b$ が1つ含まれているとする。時刻 $t=0$ でサイト当たりに確率 $\alpha$ で生じる交叉部分は、マークー $b$ 以外のサイトで確率 $h$ で処理され(組み換えが完了する、または、組み換え体を生じることなく消える)、このうち確率 $k$ で組み換えが完了するとする。また、マークー $b$ のところでは確率 $h'$ で処理され、このうち確率 $k'$ で組み換えが完了するとする。サイト $l$ にマークーがある時、組み換え率は以下の式で表される。

$$\begin{aligned}\Pi(l; N) = \alpha h k \sum_{n,m=1}^{N-1} & \left\{ \left(M_0^{-1}\right)_{nm} - \frac{(h'-h)}{1+(h'-h)\left(M_0^{-1}\right)_{ll}} \left(M_0^{-1}\right)_{nl} \left(M_0^{-1}\right)_{lm} \right\} \\ & + \alpha(h'k' - hk) \frac{1}{1+(h'-h)\left(M_0^{-1}\right)_{ll}} \sum_{m=1}^{N-1} \left(M_0^{-1}\right)_{lm}\end{aligned}$$

但し、 $M_0$ はマークー $b$ のない時のマスター方程式の係数行列である。

サイト数を固定し、マークー $b$ の位置を変えた場合と、マークー $b$ の位置を相同領域の端か真ん中に固定し、サイト数を変えた場合の組み換え率をそれぞれ計算した。結果は図1と図2である。ここで、図1の縦軸は組み換え率であり、横軸はマークー $b$ の位置である。これより、マークーの位置によってマップエキスパンションの程度が異なると示唆される。また、図2の縦軸はマークー $b$ のある時の組み換え率であり、横軸はマークー $b$ がない時の組み換え率である。一点鎖線はマークー $b$ が相同領域の真ん中にあるときであり、破線はマークー $b$ が相同領域の端にあるときである。●は実験のデータ(Leupold, 1961)であり、ばらついているが、上下の2本の理論曲線で囲むことができる。この事より、実験のデータのばらつきの理由はデータ毎にマークー $b$ の位置が違ったためと推測される。

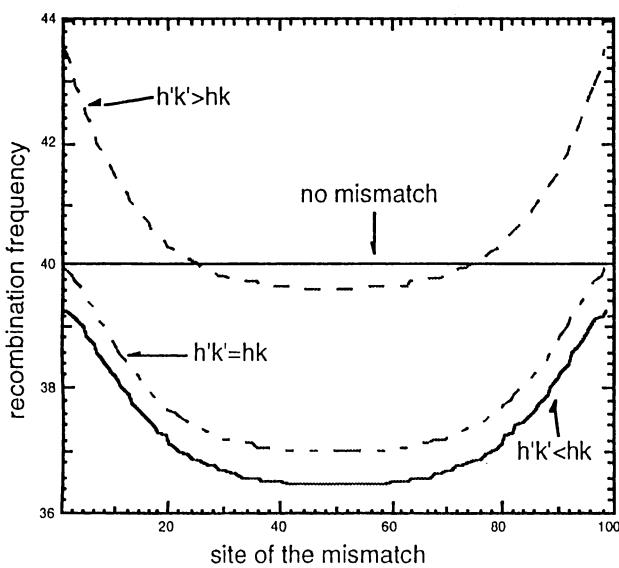


図.1

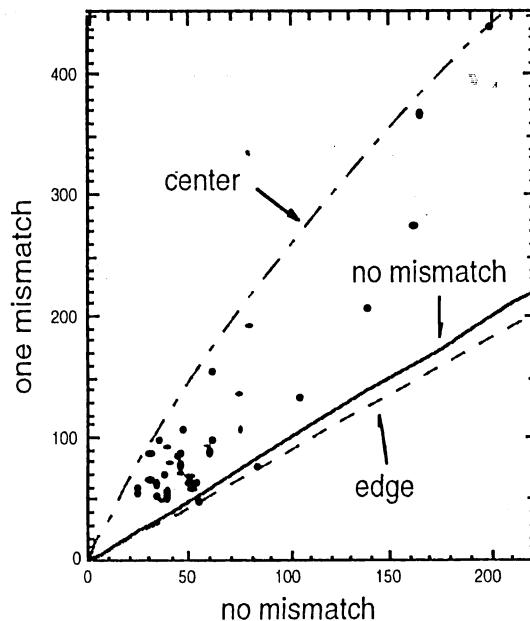


図.2

# ニューロモジュレーターの時空間的ゆらぎによる意識状態の転移

楊 崑、星野 修、櫻森 与志喜、神原 武志  
電気通信大学 e-mail: yang@glia.pc.uec.ac.jp

意識は、脳の活動状態を統括するものとして考えられているけれども、それがどのようなニューラルメカニズムによって実現されているのかは、不明である。

脳の意識レベルは、覚醒状態と睡眠状態に大別され、サークルディアンリズムに従って交互に繰り返して現れる。この意識レベルの継続や切り替えは、脳幹からの司令によって、大脳皮質への興奮性および抑制性の神経伝達物質（ニューロモジュレーター）の放出や停止によって行われる。

本研究では、脳幹から大脳皮質に投射されているアミン作動性（抑制性）ニューロンおよびコリン作動性（興奮性）ニューロンによってグローバルに放出されるニューロモジュレーターの時空間的分布パターンによって、大脳皮質のニューラルネットワークの動的状態がどのように変化するかを調べる。

ニューラルネットワークとしては、図に示すような一つのメインニューロンと二つの介在ニューロンをユニットとし、ユニット間が相互結合しているもの (Hoshino et al, 1997) を用いる。このニューラルネットワークは、通常はポイントアトラクター間を遍歴するカオス的遍歴状態にある。一つのポイントアトラクターに対応する入力があると、そのポイントアトラクターに固定されるが、入力がなくなるとしばらくして、遍歴状態に戻る。このような応答特性が、ニューロモジュレーターのグローバルな分布が時空間的に変化する場合にどのように変化するかを調べることによってニューラルネットワークの状態に転移を起こすようなニューロモジュレーターの時空間的分布を探す。

ニューロモジュレーターのグローバルな拡散による分布パターンの時空間的な変化については Barbour and Hausser (1997) のモデルを用いる。

これらのニューロモジュレーターが、ニューラルネットワークにおけるニューロン間のシナプス結合に影響を与える方法は、シナプス間隔における信号伝達におけるノイズのレベルを変えることによるとした。ニューロモジュレーターのシナプス間隔への拡散によって、シナプスにある本来の信号伝達はノイズ的な信号が加算されることになる。

ノイズは本来は、信号伝達を邪魔するものであるけれども、確率共振によって微弱な信号が伝達可能になることがある (Traynelis and Jaramillo, 1998; Kashimori et al, 1998)。本研究では、グローバルなニューロモジュレーターの効果は、この確率共振による微弱信号の伝達をコントロールすることであるという仮説を提案し、それにより意識レベルの転移に対応したニューラルネットワークの応答特性の変化が得られる条件を探る。

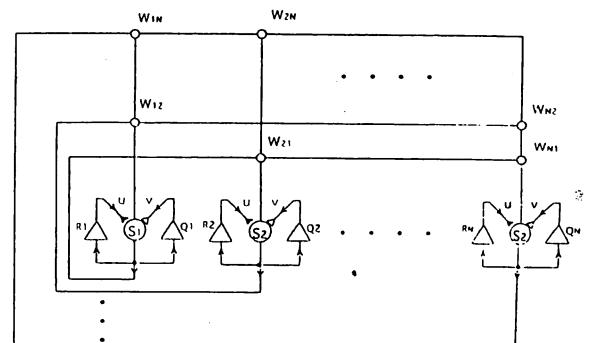


図. ニューラルネットワークモデル

## 「参考文献」

Barbour B and Hausser M; 1997 / "Intersynaptic diffusion of neurotransmitter" Trends Neurosci, 20, 377-384.

Hoshino O, Usuba N, Kashimori Y and Kambara T, 1997 / "Role of itinerancy among attractors as dynamical map in distributed coding scheme" Neural Networks, 10, 1375-1390.

Kashimori Y, Funakubo H and Kambara T, 1998 / "Effect of syncytium structure of receptor systems on stochastic resonance induced by chaotic potential fluctuation" Biophys,J, 75, in press.

Traynelis S.F and Jaramillo F, 1998 / "Getting the most out of noise in the central nervous system" 21, 137-145.

# 弱電気魚の Midbrain でのサブミリ秒時間差検知における自発ノイズの役割

権森 与志喜、神原 武志(電気通信大学 電子物性工学科) e-mail:kashi@nerve.pc.uec.ac.jp

## 1. はじめに

弱電気魚の混信回避行動では、自分が発した電場が近くの他の魚によって変調されたためにおこる位相の変化を、驚くほど高い精度で検出している。その検出能力は、行動学的には、 $0.5\mu\text{sec}$  の精度であり、Midbrain 内においても  $10\mu\text{sec}$  の精度で時間差の検知が可能である(この能力を、hyperacuity という)。この精度は、神経細胞の膜の時定数が  $1\text{ msec}$  のオーダーなので、その  $1/100$  以下ということになる。このような高い時間差検知能力は、どのような神経細胞の性質や神経ネットワークのアーキテクチャーから生じるのか、まだわかっていない。ここでは、我々は、神経細胞の微視的モデルをつくり、soma と active dendrite の相互作用によって、数十  $\mu\text{sec}$  の時間差検知が可能であることを示す。また、これらをユニットとして、位相差の遅れとすすみを検知するネットワークを提案し、入力パルス列がもつ自発ノイズやユニットの検出感度がブロードに分布する方が、その検出の精度が向上することを示す。

## 2. モデル

### 単一の神経細胞のモデル

神経細胞は soma と active dendrite からなり(Fig. 1)、左右からの入力パルス列が soma と active dendrite にそれぞれに入力される。これらの膜電位は、active channel model にもとづいて計算された。

### Jeffress ネットワークモデル

単一神経細胞モデルは、左右の時間差の遅れとすすみの両方に応答するため、それらを区別する検知器にはならない。位相差(時間差)の遅れと進みを検出するため、Fig. 2 のような単一神経細胞モデルをユニットとした Jeffress ネットワークをつくり、位相のすすみと遅れを発火率でコードするニューロン A, D と結合させる。

## 3. 結果

単一神経細胞モデルは、左右の入力の時間差が  $30\mu\text{sec}$  のとき発火し、 $40\mu\text{sec}$  では発火しなかった。この  $10\mu\text{sec}$  のオーダーの応答感度は soma や dendrite の active channel の dynamics に由来する。また、神経細胞モデルは、左右の入力の遅れと進みの両方に応答するので、これをユニットにした Jeffress ネットワークは、 $100\mu\text{sec}$  程度の発火の巾をもつ。この発火の巾は、複数の Jeffress 層を用い、それぞれの入力に様々な自発ノイズを加えることで、シャープになる。そこには、最適のノイズが存在する(Fig. 3 curve (a))。また、単一神経細胞の感度をブロードにすると、ノイズの大きさに対する急激な変化は緩和され、より広い範囲のノイズに対して応答の精度が保証される(Fig. 3 curve (b))。

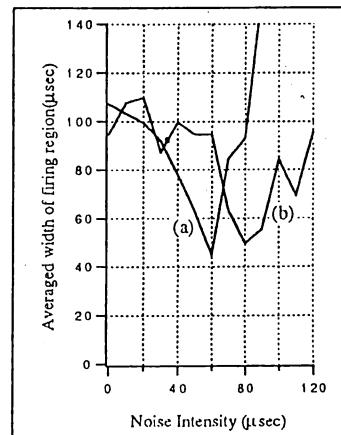
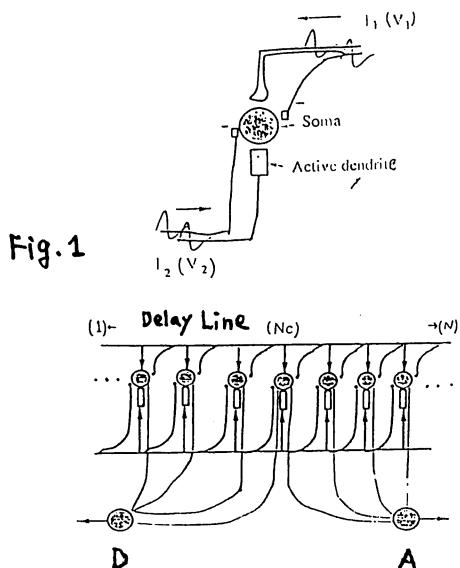


Fig. 3

## 弱電気魚の電気定位における ELL 多重マップの役割

青木 崇 榎森 与志喜 神原 武志  
電気通信大学 E-mail:neki@glia.pu.ttc.ac.jp

[目的] 中枢神経系での多重マップの存在は、視覚系、聴覚系、体性感覚系などいくつかの感觉系でよく知られているが、これらの系では、その構造や、情報処理形態が複雑なため、神経生理学に基づく理解が十分にはなされていない。多重マップが、刺激に含まれる環境の様々な情報をどのようなメカニズムで抽出し、対応する行動と結びついているのかを調べるために、我々は電気感覚の一次核である電気感覚側臓葉(ELL)内に存在する3つの脳内マップに注目する。電気魚は発振器官から一定周波数の放電(EOD)を行なっている。このEODの振幅変調(AM)に情報が乗っているが、その主な変調周波数(AM周波数)が3種類ある。すなわち3種類の情報を多重マップで同時に処理している。これらのマップはEODの振幅変化に対して時間的なフィルターとして働き、エレクトロロケーションやエレトロコミュニケーションに対応した時間情報を、EOD AMから抽出していると言われている。ここでは、多重マップの時間的フィルターがどのような微視的機構から生じるのか、また、多数の異なるEOD AM周波数が混合したシグナルから、どのように、行動に対応する時間情報を抽出できるのか、その神経機構について考える。

[一次核 ELL のモデル] ELL の構造や生理学的性質については、多くの研究がなされている。ELLには主に2つのタイプのニューロン、basilar pyramidal cell(bp cell)と non basilar pyramidal cell(nbp cell)が存在する。bp cell は EOD の振幅が増加するとき、また、nbp cell は EOD の振幅が減少するときに発火する。今回は bp cell とその周辺のネットワークをモデル化する(Fig.1)。bp cell は soma、apical and basal dendrite からなり、それらは、いくつかの active channel を含んでいる。また、この bp cell は電気受容器からの入力だけでなく、上位核である Npd や EGP 内のニューロンからも、descending input を受けている(Fig.1)。Fig.1 に示した構造に基づいて、bp cell については active channel model を用いて、シミュレーションを行なった。また p-fferent からの入力は、微視的な電気受容器モデルから計算した。

[結果] 単一 bp cell は、soma to dendritic interaction を介して、直流電流に対しては固有の周波数をもつバーストスパイクを放出する。この周波数は dendrite に含まれる active channels の dynamic range に依存して変化する。Fig.2 は、 $f = 3.3 \text{ Hz}$  に tuning された単一 bp に、2種類の EOD のうなり波形を入れた時の応答結果である。うなり波形の EOD AM 周波数が、バースト tuning の周波数と一致する時は、EOD AM 周波数のサイクルごとに応答がみられる((a)図)が、EOD AM 周波数を大きくすると、1 : 1 の応答が起こらなくなる((b)図)これは、EOD AM 周波数を小さくした場合も同様である。このことは、EOD AM 周波数が単一の bp cell の固有のバースト周波数と同期した時は、最も発火が促進されることを意味する。これにより、単一 bp cell は、この同期作用を使って入力の時間フィルターとして働くことができる。また、チューニング能力が共通の同期周波数から少し分布している系でも、bp cell 間に興奮性結合があれば、多数の bp cell で同期が起りネットワークとして単一の周波数のバーストが出力されることも示された。つまり、bp cell 間の興奮性結合は、よりシャープなチューニング能力の重要な役割をはたす。

[複雑の AM を含む EOD AM 刺激から目的とする時間情報の抽出] 単一の bp cell、及び、bp cell のネットワークは、チューニング能力とネットワーク間の結合によって、同期的な応答をすることが示せた。多数の EOD AM 周波数を含む EOD AM 刺激では、受容器や afferent nerve 上では、断片的に成分の時間情報を抽出できるので、多数の時間的に断片的な成分情報を、並列に bp cell ネットワークに入力してやることによって、それぞれのチューニング領域に応じた領域で安定したひき込み応答が可能であると考えられる。

Fig.1

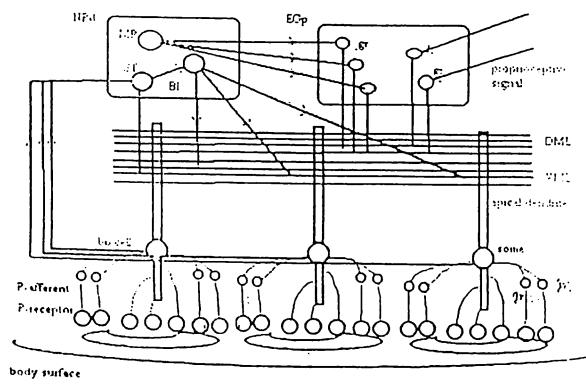
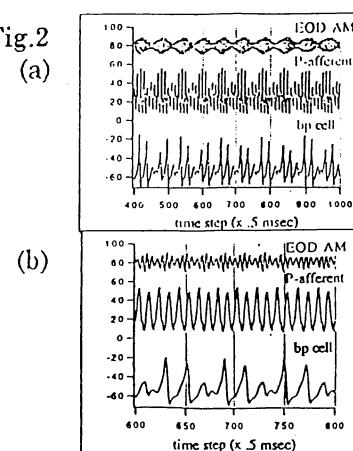
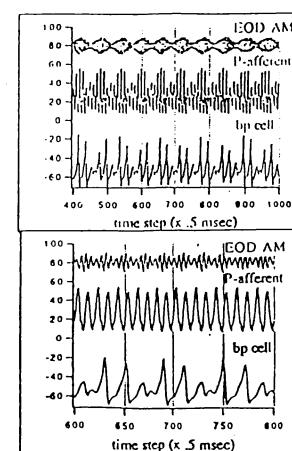


Fig.2  
(a)



(b)



## 時間遅延型ニューラルネットワークをもつ 魚を用いた魚群行動のシミュレーション

服部 聖彦、成田 佳應、檜森 与志喜、神原 武志

一匹の力だけでは生き残ることが難しい小さな魚は同種の魚と群れを作ることによって生き残る確率をあげている場合がある。これは群を作ることによって捕食者に見つかる確率を下げるとともに、仮に見つかった場合にも群でいることによって捕食者の一匹の魚に対する注意が減少するため、生き残れる確率が高くなるからである。こういった魚群の群は一般的にリーダーの魚がいるわけではなく個々の魚の相互作用によって維持されている。

群が捕食者に襲われたとき、群はsplitやcruise、flash expansion、そしてvacuoleといった集団的で高度な回避行動を示す。これらは魚の群としての知能、群知能によって起こされていると考えられる。しかし、このような群知能による回避行動をがどのようにして生まれてきたのか、またこの集団行動を生み出す個々の魚間の相互作用については細かなことはなにも解っていない。我々は力学モデルによって魚の群れに回避行動の一つである噴水行動を再現させることができた。しかし、このモデルは個々の魚と捕食者との相互作用を実験データに基づいて噴水行動が出やすいようにしたものなので、根本的な群知能の発生の原因は分からぬ。そこで本研究では、この群知能の発生を解明するために、群れ全体の行動を与えた場合に、その行動についていくことを学習し、未知の状況に対応する汎化能力をもったニューラルネットワークを魚に持たせて、学習によって群を作ることおよび回避行動ができるかどうかをコンピュータシミュレーションによって調べた。

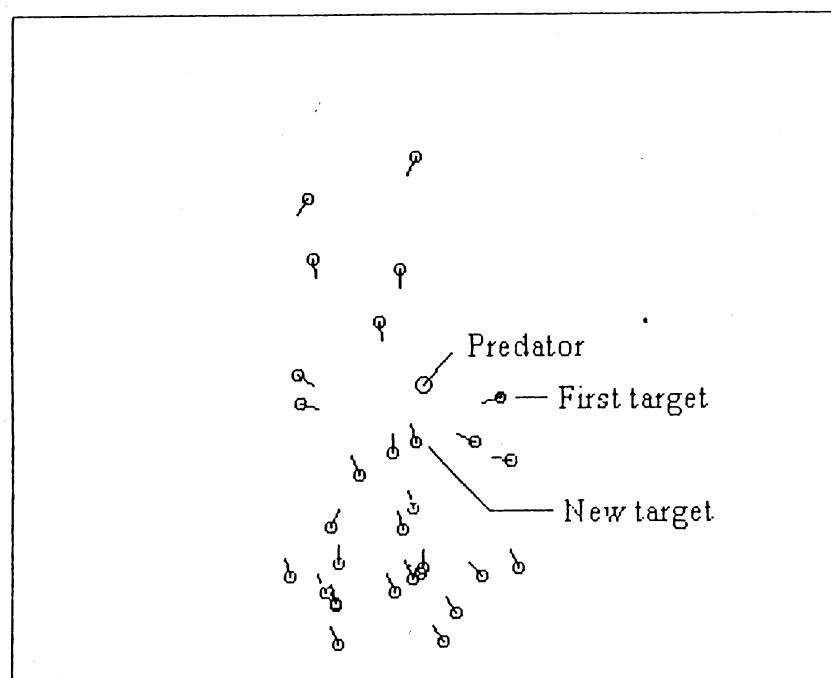


Fig. 8-2 The snapshot of the computer experiment in which the predator attacks the school. The first target shown in Fig. 8-1 has evaded the attack of predator. At this moment, the predator has chosen the another nearest fish as the new target.

# 魚群の行動パターンに影響を与える 個体間の相互作用について

稻田 喜信、河内啓二  
東京大学先端科学技術研究センター  
Email: inada@kawachi.rcast.u-tokyo.ac.jp

海洋などで見られる魚の群には、群を作る個体の種類や大きさがほぼ同一で、遊泳の速さや方向がそろった秩序ある群がよく見られる。群を形成する要因としては個体間の誘引力、反発力、また遊泳速度をそろえる整列力の3つがあげられており、これらの力を個体間に作用させた自律分散的なモデルで実際の魚の群の動きをよく表現することができる。本研究ではこのような自律分散モデル（図1）によるシミュレーション的手法を用いて、魚群が示す群全体としての動きと個体間の相互作用との関係を分析した。

群が示す行動パターンの例としては捕食者に襲われて逃避する際に見られる各種の行動パターン（図2）があるが、作成したシミュレーションモデルで捕食者に群を追跡させると、これらのパターンを実際に出現させることができた。そこで、個体間の相互作用を操作して群に階層構造を設定し、階層構造の有無とパターンの出現頻度との間の相関を調べた。その結果、特定のリーダーが存在せず、階層構造のない群では逃避する際の群の変形が容易に起こり、群が捕食者を避けて頻繁に分裂するが、リーダーの存在する階層構造のある群ではリーダーを中心に群が集結し、変形や分裂が生じにくかった。この結果、捕食者の攻撃に対して前者では逃避の成功率が高く、後者では低いという結果が得られた。実際の魚群の構造は一様で階層構造がないが、これには優れた防衛効果があることが指摘できた。

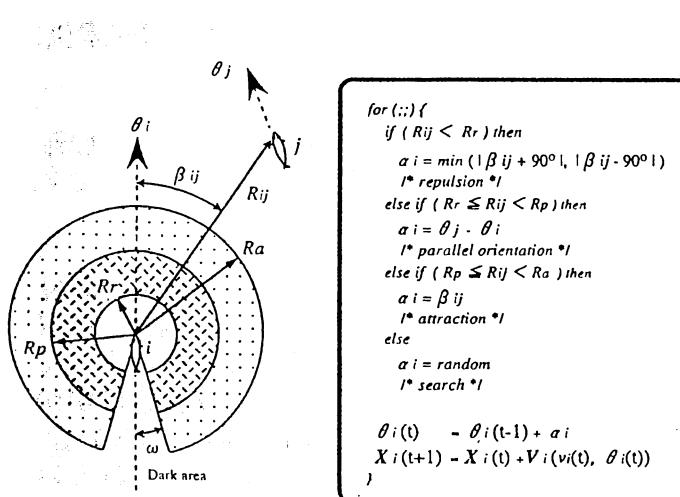


図1 個体の行動モデル

Behaviours	Schematic patterns
Hurd	
Hourglass	
Split	
and others	

図2 逃避行動のパターン

# Alpha1-Blockerによる哺乳類毛細血管-組織系構築変化のモデル解析

○馬場 恵一1),2) 神谷 瞭1) A.S. ポペル2)

- 1) 東京大学 医学部 医用生体工学講座 システム生理学
- 2) ジョンズ・ホプキンス大学 医学部 医用生体工学講座

Keiichi Baba 1), 2), Akira Kamiya 1), and Aleksander S. Popel 2)

- 1) System Physiol., Dept. of Biomed. Eng., Facul. of Med., Tokyo Univ., Tokyo
- 2) Dept. of Biomed. Eng., School of Med., Johns Hopkins Univ., Baltimore, MD, USA

骨格筋微小循環動態に変化を及ぼす一例として長期血流負荷によって血管内皮細胞に加わるせん断応力の増加に起因する毛細血管密度の増加が指摘されており、*in vivo* で血管拡張剤によって血流負荷をかけた際のデータが報告されている。この方法によれば酸素分圧の変化や物理的欠損等を伴わずに血流負荷をかけられる利点があるが、一方、内皮細胞等への薬理的効果がどの程度のものか、その判断は難しい。本研究では $\alpha$ 1-blocker Prazosin投与時に報告された微小循環動態変化が血流量の増加や血圧の降下等の生理学的变化によるものか、それ以外の薬理的効果などによるものかをモデルによって評価した。計算モデルには哺乳動物の骨格筋が運動時に酸素の利用効率を最も高くするような最適条件を満たしているという仮説の基に、骨格筋内の毛細血管-組織系の形態を非常に良く説明できる最適酸素供給モデルを用い、これに $\alpha$ 1-blocker Prazosin投与時に報告してきた動脈圧、酸素消費率、血流量の変化を考慮して入力し、それによる骨格筋の最適構築の変化を求めて骨格筋内微小循環動態変化を評価した。Prazosin投与時とControlとの骨格筋内毛細血管数、毛細血管密度、毛細血管血流量等の比較を行なった結果、

(1) 骨格筋毛細血管数、毛細血管密度はPrazosin投与時の生理学的データと最適酸素供給モデルを用いた計算値とで非常に良い一致を見た。

(2) 毛細血管血流速度はPrazosinを投与した当初は生理学的な値を越えているが、毛細血管が新生することによってControl状態における血流速度に戻る様子がシミュレートされた。

これらの結果はPrazosin投与時に増加した実際の毛細血管数や毛細血管密度が、Prazosin投与によって生じた血圧や血流の物理的変化と同じ大きさの物理変化が起こった場合に生じる最適酸素供給状態と等しい事を示している。そして毛細血管数を増加させる事によって毛細血管血流速度を元に戻し、Control状態と同じ大きさのずり応力が血管内皮細胞にかかるような制御がされていると考えられる。また、もしPrazosinが今だ報告されていない骨格筋微小循環動態への影響を持っているとしても、それは非常に小さいか、相殺されると結論づけられる。

## 細胞レベルでの仮定に基づくセルソーティングモデル

前田卓哉 立命館大学・理工

初期胚の中の異なる2種類の組織片を取り出して細胞単位に分離し、これらをランダムに混ぜ合わせた集合体をつくると、その内で細胞の移動が起こり、同種の細胞が集まって種ごとに分離した相をつくる。この現象をセルソーティングと言う。セルソーティングは、発生の形態形成や組織形成に関わるメカニズムと考えられ、多くの実験がなされている。これらの実験的考察によって様々な仮定・仮説が考えられているが、これらの中で、セルソーティング全体を統一的に説明しているのは、Steinbergの提唱するdifferential adhesion hypothesis (DAH) だけである。集合体の中の各細胞は、細胞膜の接着性によって互いに接着しているが、DAHでは、この細胞間の接着力を接着エネルギーという物理量で表し、この接着エネルギーを用いて、物理学的な（熱力学的な）観点からセルソーティングを説明する。しかし、DAHに基づくコンピュータシミュレーションモデルは、セルソーティングをうまく再現することができないか、あるいは、再現できたとしても、いくつかの技巧的な仮定を必要とする。さらに、DAHを支持する決定的な実験結果はない。また、細胞は、特異的に特定の細胞間でのみ強い接着力を示すことが、実験で明らかにされている。このような特異的な接着によってセルソーティングを説明するが、specific adhesion hypothesis (SAH)である。しかし、SAHは、特異的な接着がセルソーティングに関わっていることを述べているに過ぎず、DAHのようにセルソーティングに統一的な説明を与えるものではない。

DAHの物理的な観点に対して、本発表では、生きた細胞に見られる現象としてセルソーティングを捉え、生きた細胞が行い得る振舞いを仮定したコンピュータシミュレーションモデルを紹介する。このモデルは、SAHのもとで、セルソーティング全体に統一的な説明を与える。

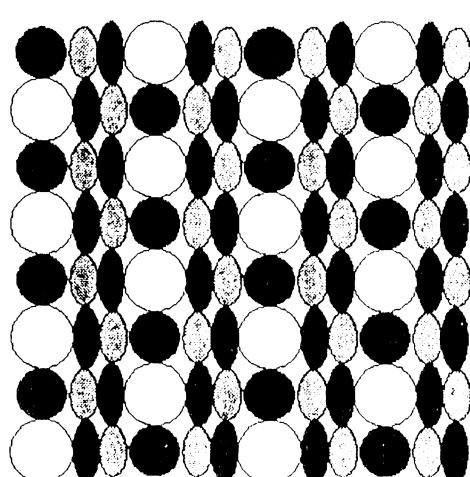
# 魚類網膜における錐体モザイクのパターン形成 —細胞再配列モデル

望月 敦史（九州大学理学部生物学科）

魚類の網膜上では吸収波長の異なる多種類の光受容細胞が2次元面上で周期的に配置するモザイクパターンが見られる。魚種により様々なパターンが報告されている。成長に伴い少しづつパターンが拡大する事等が観察されているが、形態形成機構は実験的には未だ明らかにされていない。異なる仮定に基づく複数の数理モデルを解析し、それぞれについてモザイクパターンが形成される条件を求めた。本発表では特にCell Sortingモデルについて報告する。

あらかじめ分化している細胞がランダムに配置した初期状態から細胞間接着力に依存して細胞の移動が起きると仮定したモデルで、*Zebrafish*のモザイクパターンの生成を試みた。細胞間には細胞種に依存して異なる大きさの接着力が働くとし、接着力の合計が大きくなる方向へと細胞がより動きやすいとする。

細胞の種類を4種類に増やしただけの単純な細胞選別モデルでは、*Zebrafish*のモザイクのような異方性を持ったパターンを生成できない。しかし、2つの錐体細胞が結合しているdouble coneに注目し、これがつながったまま移動すると考えると、適当な接着力のもとで*Zebrafish*と同じパターンが形成された。接着力の大きさに関して、モザイクパターンの生成される条件を求めた。また空間が大きく含まれる細胞の数が多いとパターンの生成に非常に時間がかかる。



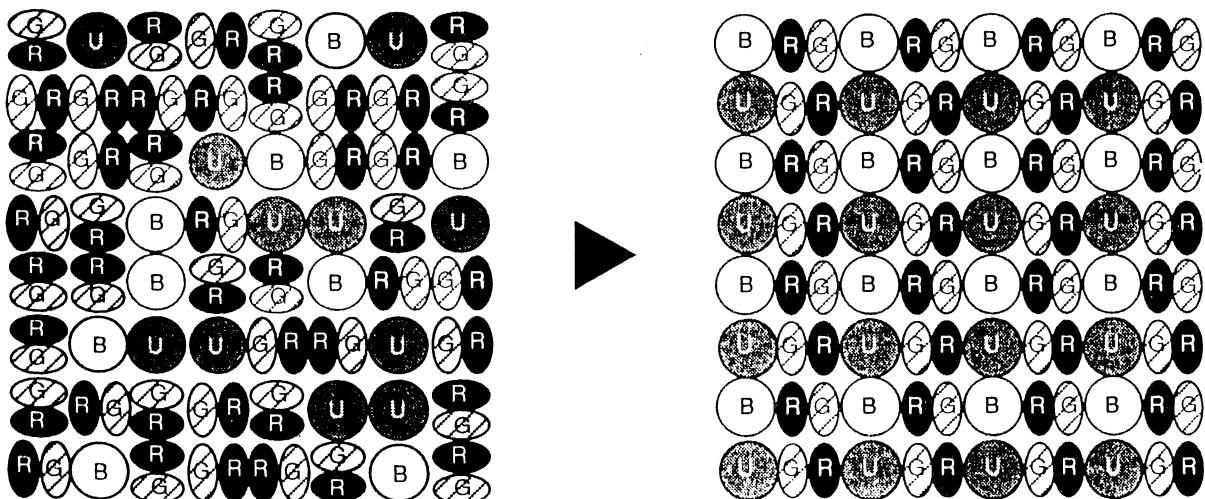
このことから、実際の生物の発生で同じメカニズムが機能する為には、パターンが少しづつ作られるとしなくてはいけない。実験事実との対応から、モデルの妥当性について考察する。

# 細胞分化モデルによるゼブラフィッシュ錐体モザイク形成

○遠矢周作, 望月敦史, 巖佐庸 (九大・理・生物)

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、規則正しく並んだ錐体モザイクをつくる (図の右側)。また、緑 (G) と赤 (R) 感受性の錐体細胞のペアがひとつのダブルコーンを形成している。実験的にはこの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として、未細胞が、可逆的分化を経てpre-patternを形成し後に最終分化するとして数理モデルをたてた。pre-pattern形成の段階では、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変化し、最終的に分化するまで細胞の状態遷移は繰り返された。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。



# 植物の根構造と環境との相互作用の コンピュータグラフィックスによるシミュレーション

福谷郁子（奈良女子大学大学院・理・情報科学）  
高須夫悟、重定南奈子（奈良女子大・理・情報科学）

自然界の植物の根系は、土壤中の水と無機養分の吸収や通道、そして植物体の支持を主な機能として持っている。

植物は花や葉からは難なくその種類を識別することができるが、根は種類を識別できる顕著な外的特徴をほとんど持たない。しかし構造パターンに着目すると、主根を下へ長く深く伸ばすものや側根を横方向へ広く伸ばすものなど種間で構造パターンが異なることはもちろん、種内でも年齢や環境、遺伝子に大きく依存して構造パターンを変化させる。

根系の構造パターンは始めに主根を主軸としそこから側根が分岐し、さらにその側根を主軸として側根を分岐するというように二分岐を繰り返しながら成長するのが一般的である。

本研究では、このような基本的な根系の構造パターンをリンデンマイヤ・システム（L-system）で構成した。L-systemは入れ子構造を記載できるシステムで、植物の成長パターンを構成するのに広く用いられているものである。

このようにして成長する根系の構造パターンを作り、それに土壤という環境を組み込み、「土壤中の水と無機養分の吸収や通道」という根系の機能に焦点をあてたシミュレーションを行う。とくに組織の構築と維持そして物質の輸送に関わる「コスト」と、水・養分摂取による「ベネフィット」を計算し、正味のベネフィットを最大とする、つまりこの機能を最大限に活かせる構造パターンがどの様なものであるかを議論する。

# A neural model of visual system and control system of foraging trips of honeybees

Haoling Liu, Osamu Hoshino, Yoshiki Kashimori, and Takeshi Kambara  
The University of Electro-Communications  
E-mail : liu@nerve.pe.uec.ac.jp

Bees of several genera make foraging trips on which they visit a series of plants in a fixed order, because they do not find usually enough food for a full load at a single site. In order to generate their sequential motion along the route, they remember sensory and motor information, which allows them to reproduce the complex route.

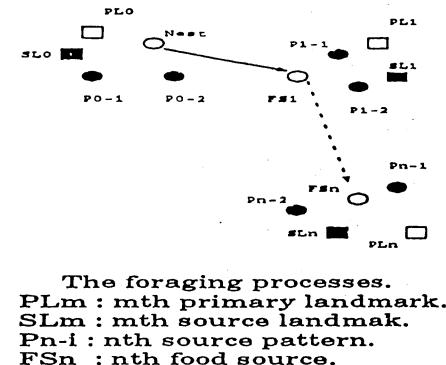
We present a neural model of bee's brain to clarify the neural mechanism by which bees learn the route and find correctly each food source on the route.

First, we present the network model corresponding to the route map by which the bee can know the order of visiting of food sources along the trip route. Each food source is represented by a point attractor of the network. The order is memorized in the network as cyclically associated attractors of the network. When the bee is going to one food source, the dynamical state of the network corresponding to the route map stays in the point attractor state relevant to the food source. The bee reaches the source using the direction map and collect honey. When the bee leaves the source, the dynamical state of the route map network is turned into the point attractor state relevant to the next food source. This state transition is induced by applying noise stimuli to the network.

Second, we present the neural network model by which the bee at every position can find the direction of the source landmark based on its own position relative to the primary landmark. This network corresponds to a direction map which begins working after the point attractor relevant to the present food source appears in the route map network. We adopted a back propagation network with three layers as the direction map. We assumed that the bees use a few primary landmarks to make the map. The input layer receives the information about the direction towards the primary landmarks at bee's current position. The output neuron indicates the direction of the source landmark at each site in the environment.

Third, when the bee approaches some source landmark, it anticipates the local environmental pattern around the source, which is memorized in its brain. The neural model of the pattern recognition system was constructed based on the structure and the function of fly visual system. The model consists of the four network layers: lamina, medulla, labula, and brain layers.

Fourth, when the bee reaches the source landmark, it can identify the source by recognizing the matching of the pattern anticipated with the pattern appeared. We made a network model making this process based on the model of working memory which can accomplish the pair association task.



# 搅乱環境下での植物の繁殖タイミング

## わたしはいつ繁殖すれば良いの？

○佐竹暁子、佐々木顕、巖佐庸（九州大学理学部生物学教室）

### ■はじめに

予測不可能な搅乱に対する防御として生物はどのような戦略を進化させているのだろうか？本研究では、生物の中でもとくに植物の繁殖タイミングの問題に焦点を当て、予測不可能な搅乱環境下で植物はいつ繁殖を開始すれば良いかを理論的に明らかにする。

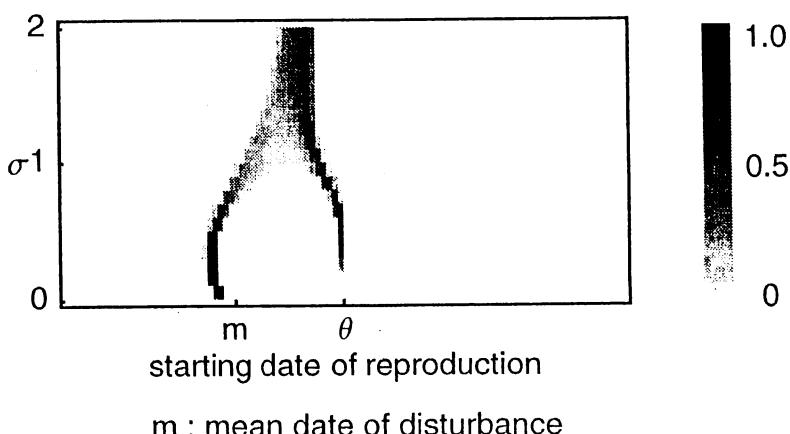
### ■仮定

- ・ランダムに搅乱される無数のパッチに生息する植物集団を想定する。ただし、一部分のパッチは搅乱を受けない。搅乱日  $H$  は平均  $m$  分散  $\sigma^2$  の正規分布に従う。
- ・搅乱以前に繁殖した個体は生息サイズに応じた種子量を生産できる。
- ・搅乱後に繁殖を開始する個体はほとんど種子を生産できない。
- ・種子生産量は時刻  $\theta$  で最大となる。

### ■結果

搅乱日の確率分布の分散  $\sigma^2$  に依存して以下のパターンが得られた。

- ・毎年ほぼ決まった時期に搅乱が生じる場合  $\sigma \approx 0$ ：平均搅乱日以前に繁殖を終える「慎重派」戦略が進化的に安定である。
- ・搅乱時期にややばらつきがある場合  $0 < \sigma < 1$ ：慎重派と搅乱を無視して種子生産量が最大になる時期に繁殖する「無謀派」戦略の二型が維持される。
- ・搅乱時期の分散が大きい場合  $\sigma > 1$ ：中間派が進化的に安定である。



$m$  : mean date of disturbance

## What environment makes the daughter stay in the mother's home range? 定留性の娘が繁殖に有利なのはどのような環境か?

中山木綿\* (奈良女子大学院理学研究科)  
瀬野裕美 (奈良女子大学大学院人間文化研究科)

帰化動物であるタイワンリスは、本来の生息地である台湾とでは性比が異なるという。タイワンリスは母親がなわぱりを構え、オスは繁殖時期になると複数のメスのなわぱりを訪れる。普通なわぱり内には1メスが普通だが、娘が居残っている時もある。息子は一年以内になわぱりから出していく。

熱帯モンスーン林に位置する台湾と温帯混合林の鎌倉では生息環境が大きく異なる。個体の繁殖成功度は、繁殖のためのエネルギーを供給する土地の資源量と直結していると考えられる。これら生息環境の異なる生息地で、どのような戦略で適応しているのかについて考察したい。

本研究では母親が出生地に居残る娘の数を戦略とし、血縁度を考慮に入れた母親の包括適応度を最大にする居残り娘の数について議論する。

子どもが母親の保護を受け母親の元で生活するのとは違って、新しい生息地を求めて分散するのは、居残ることに比べて生き残る確率が低い。分散に際しては被食率が高いことや他の土地にうまく定着できるかといったリスクを伴う。数理モデルとして以下のような仮定をおいた。

1. 考える集団の性比や構成個体の個体数変動は安定定常状態である。
2. なわぱりには、母親のみ一個体がいる。
3. 母親が産む娘は、母親のなわぱりから分散する個体とそこに居残る個体が存在する。ただし、息子はすべて分散する。
4. 分散して繁殖期に至った娘は、一時的ななわぱりを構える。しかし、母親のなわぱりより質は悪い。

5. 母親とそのなわぱり内の娘はなわぱり内の資源がある割合で共有する。
6. 居残り娘の生存率は分散娘の生存率と比べると無視できるほど小さい。
7. 子どもの出生性比は母親によらず一定で、子個体を産む際の母親のコストは子の性によらず一定である。

母親の適応度  $W$  は、ある繁殖期に母親が産んだ子供の数と前回の繁殖期に母親が産んだ子供（居残り娘、分散娘、息子）による寄与分を考えて、構築した。

$$W = \frac{1}{4} K_m \{3 - p + \tilde{K}p(1 - r) + \delta F_h\}$$

ただし、母親が産める子どもの期待数  $K_m$ 、居残る娘の数  $F_h$ 、分散個体が次の繁殖時に生存している確率  $p$ 、オス比  $r$ 、繁殖期に至った分散娘が産める子どもの数  $\tilde{K}$  を定義し、母親と娘は資源を1対  $\delta$  で分割するとしている。

さらに、居残った娘が繁殖できない鎌倉の場合を考える。同様にしてモデルを構築すると母親の適応度  $W$  は次のように書ける：

$$W = \frac{1}{4} K_m \{3 - p + \tilde{K}p(1 - r)\}$$

本研究の研究発表では、母親の適応度を最大にする居残り娘数の解析に基づき、環境の違いが母親の最適戦略にどのように寄与するか？ 母親が居残り娘の繁殖行動を制御するとき、どの様な環境で居残り娘が繁殖可能であるか？また、母親と娘の間の個々の適応戦略によるコンフリクトの可能性についても考察を試みる。

\*e-mail. yu@ics.nara-wu.ac.jp

# 樹枝状サンゴとテーブル状サンゴの共存と分布

○向草世香、藤井康司、巖佐庸（九大・理・数理生物）  
酒井一彦（琉大・熱生圈センター）

一般に、波の静かな内湾部では樹枝状サンゴが、波当たりの激しい外湾部はテーブル状サンゴが多く見られ、分布には偏りがある。

生息地の異質性や攪乱、幼生の移住が、樹枝状サンゴとテーブル状サンゴの共存や空間分布に与える影響を予測するためにロッタリーモデルを考える。複数種のサンゴが岩盤を埋め尽くし、毎年攪乱によって空いた隙間はその年に作られた幼生が埋めるとする。 $h$ 番目の生息地における $s$ 種の成体 $X_{sh}$ 、及び幼生 $L_{sh}$ の時間変化は、幼生の移住 $m_h$ を考えると

$$\begin{cases} X_{sh}(t+1) = (1 - \delta_{sh}) X_{sh}(t) + \sum_s \delta_{s'h} X_{s'h}(t) \frac{L_{sh}(t)}{\sum_s L_{s'h}(t)} \\ L_{sh}(t) = (1 - m_h) \beta_{sh} X_{sh}(t) + \sum_{h'(\neq h)} m_{h'} \beta_{sh} X_{sh}(t) \end{cases}$$

となる。ここで $\delta$ は年当たりの攪乱率、 $\beta$ は幼生の生存・競争の強さを含めた生産率を表す。2種( $s=1,2$ )の共存について、以下のような結果を得た。

[1] 生息地が1つである場合、 $\beta/\delta$ が大きい種が勝つ。共存は不可能である。

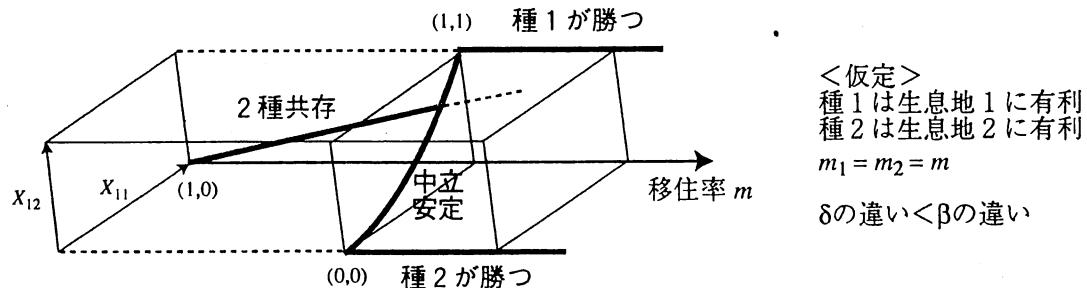
[2] 生息地が2つ( $h=1,2$ )である場合、幼生が完全混合する状況では、

・攪乱率 $\delta$ が共通のとき、共存は不可能である。

・幼生生産率 $\beta$ が共通のとき、攪乱率 $\delta$ が生息地間で逆転してれば共存できる。

・ $\delta$ と $\beta$ が一般的のとき、それぞれの種に対する生息地の攪乱率 $\delta$ が大きく異なれば2種が共存し、近いと初期値に依存してどちらかが勝つ双安定になる。

[3] 幼生の移住率が小さいと、共存しやすくなる（下図参照）。



また、沖縄県瀬底島周辺の過去2年間の群集遷移を示した方形区の写真を解析することにより、攪乱率 $\delta$ を推定する。これにもとづいて、樹枝状サンゴとテーブル状サンゴの共存のメカニズムと内湾部・外湾部における分布に関し議論する。

# シオマネキにおける鉗脚の左右不相称性生起に関する数理モデリング

瀬野裕美\* (奈良女子大学大学院人間文化研究科)

重本美紀子 (奈良女子大学理学部情報科学科)

**A Mathematical Modelling for Handedness of Fiddler Crab (H. Seno & M. Shigemoto)** An enourmously developed giant cheliped with another small one characterizes the adult male fiddler crab. Some researches about the handedness, with the experiments to remove the cheliped and observe the size of regenerated one, imply that the determination of handedness would be controlled with some unknown physiological system. With two hypothesized factors relevant to the regeneration of removed cheliped, we construct a mathematical model to describe the experimental results about the handedness of fiddler crab, and analyze it to show that the model could describe the other type of regeneration results, which might correspond to the case of another species of crab.

熱帯から温帯にかけての干潟やマングローブ域に生息するシオマネキ類の特徴は、雄の鉗脚（はさみ）2本のうち1本が非常に巨大なことである。左右のどちらの鉗脚が巨大であるかは個体によって異なる。また、希ではあるが、左右両鉗脚が共に小さいサイズである成雄（雌型）や共に巨大なサイズの成雄も存在している。<sup>[1, 2]</sup>

山口<sup>[3, 4]</sup>は、ハクセンシオマネキ *Uca lactea* について、右大、左大、両小、両大といった特徴を持つ成雄の鉗脚の除去実験を詳細に行った。山口の実験結果によれば、幼ガニ期の雄については、脱落した鉗脚の再生サイズは小になり、鉗脚脱落のなかった場合には成ガニ期で鉗脚は両方大になる。一方、鉗脚が両方とも巨大な成雄の両鉗脚の除去実験によって再生してくる鉗脚は両方小になるが、それ以外の場合（右大、左大、両小）の鉗脚の脱落は、鉗脚のサイズの左右不相称性を変えない。このような幼ガニ期における鉗脚脱落後の鉗脚再生と成ガニ期におけるそれの様相の違いについての生理的な機構は全くわかっていない。

本研究では、山口の鉗脚再生に関する実験結果を説明できる生理的機構についての仮説を立て、その生理機構を表現する数理モデルを構築し、解析した。我々は、鉗脚の再生に関わる二つの異なる生理因子 A と B を仮定した。ザリガニ類において、体長やハサミの成長には、生殖腺刺激ホルモン、雄性ホルモンが関与していることが知られており、仮定される因子 A や B も何らかのホルモンである可能性がある。

具体的な数理モデルを構築するために、鉗脚再生における生理的ダイナミクスについて以下のような仮定をおいた：

1. 生理因子 A は、ある組織から常時生成されている。
2. 鉗脚の脱落によるシグナルによって組織 Z の成長が開始される。
3. 組織 Z の成長速度は生理因子 A の濃度に比例するが、組織 Z のサイズ増大により抑制される。
4. 組織 Z は生理因子 B を生成し、その生成速度は組織 Z のサイズとともに大きくなるが、生理因子 B は、その生成速度に対して抑制的に働く。
5. 生理因子 A と B は、相互作用によって活性を失う関係にある。
6. 鉗脚成長は、左右独立に定まる飽和サイズに至るロジスティック的成長に従い、その飽和サイズは鉗脚の再生時に生理因子 A と B の協同作用によって減少する。

これらの仮定の下、本研究では、生理因子 A の体内濃度  $a(t)$ 、生理因子 B の体内濃度  $b(t)$ 、組織 Z のサイズ  $z(t)$ 、右鉗脚サイズ  $r(t)$ 、左鉗脚サイズ  $l(t)$ 、右鉗脚サイズ成長に対する飽和サイズ  $k_R(t)$ 、左鉗脚サイズ成長に対する飽

和サイズ  $k_L(t)$  についての次のような数理モデルを構築した：

$$\begin{aligned}\frac{da(t)}{dt} &= \alpha \left\{ 1 - \frac{a(t)}{k_a} \right\} a(t) - (\theta_L + \theta_R) \mu a(t) b(t) \\ \frac{dz(t)}{dt} &= (\theta_L + \theta_R) \left[ \gamma \left\{ 1 - \frac{z(t)}{k_z} \right\} a(t) \right] \\ \frac{db(t)}{dt} &= \beta \left\{ 1 - \frac{b(t)}{k_b} \right\} z(t) - (\theta_L + \theta_R) \delta a(t) b(t) \\ \frac{dr(t)}{dt} &= \sigma \{ k_R(t) - r(t) \} r(t) \\ \frac{dl(t)}{dt} &= \sigma \{ k_L(t) - l(t) \} l(t) \\ \frac{dk_R(t)}{dt} &= \theta_R [-ca(t)b(t) \{ k_R(t) - r(t) \}] \\ \frac{dk_L(t)}{dt} &= \theta_L [-ca(t)b(t) \{ k_L(t) - l(t) \}]\end{aligned}$$

ただし、 $\theta_R$  ( $\theta_L$ ) は、右（左）鉗脚が初めて脱落するまでは 0 であり、初めて脱落した後は 1 となる変数である。初期状態としては、 $a(0) = k_a$ 、 $z(0) = b(0) = 0$ 、 $r(0) = l(0) = x_0 < k_L(0) = K$  を考える。

本研究発表では、この数理モデルにおける鉗脚脱落の時期や脱落の繰り返しによって、鉗脚再生の結果として生起する鉗脚の左右不相称性のパターンに関する数理的解析の結果に基づき、この数理モデルによって山口による実験結果を適切に記述できること、さらに異なる実験による再生結果の予想、そして、ハクセンシオマネキの場合とは異なる再生パターンの存在可能性も示す。

## References

- [1] Morgan, T.H., 1923. The development of asymmetry in the fiddler crab. *Amer. Natur.* **57**: 269-273.
- [2] 山口隆男 1973. ハクセンシオマネキ巨大鉗脚の左右性と二型性について. 動物学雑誌 (Zoological Magazine) **82**: 154-158.
- [3] Yamaguchi, T., 1977. Studies on the handedness of the fiddler crab, *Uca lactea*. *Biol. Bull.* **152**: 424-436.
- [4] 山口隆男 1978. ハクセンシオマネキにおける巨大鉗脚の左右性とその決定機構について. *CALANUS* **6**: 29-51.

\*Corresponding person: phone & fax. +81-(0)742-203442, E-mail. seno@ics.nara-wu.ac.jp

# 宿主-寄生者モデルにおける宿主の侵入可能性

今 隆助、竹内 康博

静岡大学理工学研究科システム工学専攻  
kon-r@sec.eng.shizuoka.ac.jp

$$\begin{cases} u_{1n+1} = r_1 u_{1n} \exp[-a_1 v_n] \exp[-\mu_1(u_{1n} + u_{2n})] \\ v_{n+1} = b_1 u_{1n} (1 - \exp[-a_1 v_n]) + b_2 u_{2n} (1 - \exp[-a_2 v_n]) \\ u_{2n+1} = r_2 u_{2n} \exp[-a_2 v_n] \exp[-\mu_2(u_{1n} + u_{2n})] \end{cases}$$

本研究では、2種の宿主が同じ資源を求めて競争関係にあり、寄生者がその宿主をランダムに探索し寄生する上記の宿主( $u_1, u_2$ )-寄生者( $v$ )モデルにおける宿主の侵入可能性を考える。すなわち、システム( $u_1, v, u_2$ )の境界の平衡点( $u_1^*, v^*, 0$ )と $m$ 周期軌道( $u_1^{(i)}, v^{(i)}, 0$ ), ( $i = 2, \dots, m$ )の安定性を考える。

このモデルでは、宿主はパラメータのペア( $r, \mu, a, b$ )で特徴づけられている。寄生者がいない場合、すなわち $a = 0$ の場合、 $\frac{\ln r_2}{\mu_2} > \frac{\ln r_1}{\mu_1}$ というパラメータの条件が満たされると、 $(r_1, \mu_1, a_1, b_1)$ の集団に、 $(r_2, \mu_2, a_2, b_2)$ は侵入できる。また、侵入後、宿主同士は共存しないことが分かっている(宿主1が絶滅する)。

$u_2$ が寄生者のいる集団( $u_1, v$ )に侵入できるための条件として以下のものが得られた。

- 在来の集団( $u_1, v$ )が $m$ 周期状態( $u_1^{(i)}, v^{(i)}$ ), ( $i = 1, \dots, m$ )にあるとき

$$a_2 \frac{\sum_{i=1}^m v^{(i)}}{m} + \mu_2 \frac{\sum_{i=1}^m u_1^{(i)}}{m} < \ln r_2$$

$m = 1$ のとき、すなわち集団( $u_1, v_1$ )が平衡状態にあるとき、以下のことが分かった。

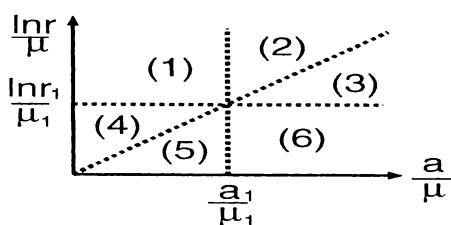


図 1: パラメータ空間( $\frac{a}{\mu}, \frac{\ln r}{\mu}$ )

- |         |   |
|---------|---|
| (1)     | : $u_2$ は侵入可能。<br>(大域的に $\lim_{n \rightarrow \infty} u_{1n} = 0$ )  |
| (2)     | : $u_2$ は侵入可能。  |
| (3),(4) | : 2種の宿主が共存することがある。  |
| (5)     | : $u_2$ は侵入不可能。   |
| (6)     | : $u_2$ は侵入不可能。<br>(大域的に $\lim_{n \rightarrow \infty} u_{2n} = 0$ ) |

- 寄生者に関するパラメータ( $a, b$ )が在来種と侵入種とで同じである場合、お互いに侵入可能な宿主のペアはない。
- 寄生者がいないときには侵入後共存できなかつたが、寄生者がいることによって2種の宿主は領域(3),(4)において、共存可能なことが数値計算により確かめられた。

# 物質循環を考慮した水界微生物系における共存条件の数理的解析

\*青田容明・中島久男

立命館大・理工

## 1. はじめに

水界には多種多様な微生物が生息している。そこでは、微生物生態系の各個体群の共存を維持する何らかの機構が働いていると考えられる。この多種共存維持機構は、微生物の生息環境の多様さや種間相互作用のバランス等が考えられるが、本研究では、種間相互作用のバランスに焦点を当て、どのような種間相互作用の組合せが多種共存維持を可能とするのかを中心にモデル系を構築して調べた。

複数種の共存がどのような条件の下で維持され続けるのかと言う問題は、数理生態学における重要な問題の一つとして様々な角度から論じられている。その際に幾つかの数学的な基準が用いられるが、ここでは、パーマネンスという数学的概念を用いて、共存と絶滅の閾値を求め、得られた条件の生物的な意味について議論する。

パーマネンスという概念は、系を構成する全ての種が、たとえ環境の微小な擾乱が生じたとしても永続的に共存できることを意味している。すなわち、任意の共存状態から始まる全ての軌道が、少なくとも一種生物が絶滅する状態から常に一定距離だけ離れている時、系はパーマネンスであるという。数学的には、「全ての  $i$  に対して、 $x_i(0) > 0$  ならば、 $\liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) > \delta$ かつ  $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) < 1/\delta$  なる  $\delta > 0$  が存在する」系として定義される。

ここでは、植物プランクトン一バクテリア一栄養物質で構成される相互作用モデルを構築し、パーマネンスの概念を用いて共存条件（モデル系がパーマネンスであるための条件）を導いた。モデル系構築の際には、生物体の死骸や排出物が、バクテリアによる懸濁物質分解を通じて溶存物質や（生物が利用可能な）懸濁物質になる過程も考慮した。

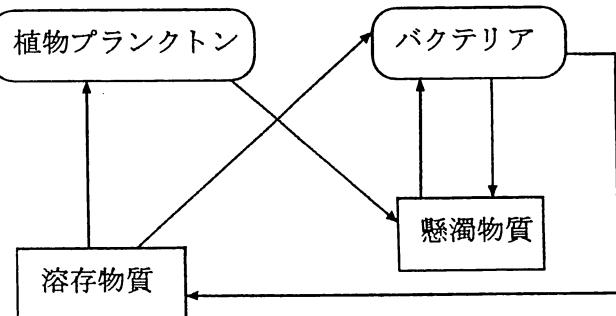
## 2. モデルの構築と解析

植物プランクトン一バクテリア一栄養物質間の相互作用に対して、栄養物質のリサイクルを考慮したモデルは以下のようない方程式であらわすことができる。

$$\begin{aligned}\frac{dx_i}{dt} &= f_i(x_1, \dots, x_4)x_i \\ \frac{dx_j}{dt} &= f_j(x_1, \dots, x_4)x_j + g_j(x_1, \dots, x_4) \quad (i = 1, 2 \quad j = 3, 4)\end{aligned}$$

ただし、 $x_1, x_2$  は植物プランクトンとバクテリアの密度を示し、 $x_3, x_4$  は溶存物質と懸濁物質の濃度を表す。また右辺第一項は生物間・生物一栄養物質間の相互作用を、第二項は植物プランクトンやバクテリアの死骸や排出物が溶存物質や懸濁物質となることを表している。また、相互作用項は Lotka-Volterra 型で与えた。

上のモデルに対して系がパーマネンスであるための条件を求めた。求められた共存条件から、この条件は種の侵入条件に対応することが分かった。更にそれは、バクテリアが懸濁物質を利用する際の最小の要求量や、植物プランクトンの懸濁物質に対する最大の許容量と関連があることが分かった。



図：モデルの概念図（矢印は栄養物質の流れを示す）

# A Modified Logistic Model of Populations Exposed to Environmental Hormones

Bo Feng , Azusa Tominaga , Rinko Miyazaki ,  
Kazunori Sato , Yasuhiro Takeuchi , Jin Yoshimura  
Department of Systems Engineering  
Faculty of Engineering, Shizuoka University  
r5645009@ipch.shizuoka.ac.jp

A great disaster is befalling to the animals world, especially to human being before we know it unconsciously because of environmental hormones. We hope to know the damage of environmental hormones to the birth rate and to the number of populations. Basing on the general logistic model , we introduce the damage function  $D(t)$ , which is a non-decreasing function with time  $t$  and its value belongs to  $[0, 1]$ , to the birth process of population and get the modified logistic model as follows:

$$(E) \frac{dN(t)}{dt} = \{[b_K + (b_0 - b_K)(1 - \frac{N(t)}{K})](1 - D(t)) - [m_0 + (m_K - m_0)\frac{N(t)}{K}]\}N(t)$$

For a system without the damage (i,e, (E) with  $D(t) = 0$ ),  $b_0(m_0)$  expresses the birth (death) rate when the number of population is near 0,  $b_K(m_K)$  is the birth(death) rate at the time when the number of populations gets  $K$ .It is trivial to assume that  $b_0 > b_K = m_K > m_0$ .

For (E) with the damage the first term of the right hand side describes the birth process of populations under the damage of environmental hormones, and the second one describes the death process of populations .We assume that the damage of environmental hormones to the death process is relatively smaller than the damage to the birth process, and here we ignore the damage to the death process.

The solution of (E) is obtained as follows:

$$N(t) = \frac{Kb_0N(0)I(t)}{KC + (b_0 - b_K)N(0)I(t) + b_K(b_0 - m_0)N(0) \int_0^t I(s)ds}$$

Here

$$I(t) = e^{\int_0^t [b_0(1-D(\xi)) - m_0]d\xi}, C = b_0\left(1 - \frac{N(0)}{K}\right) + b_K\frac{N(0)}{K}.$$

We found that:

If  $\lim_{t \rightarrow \infty} D(t) = D^*$ , here  $D^* \in [0, 1]$  and  $0 < N(0) \leq K$

then (1)When  $D^* < 1 - \frac{m_0}{b_0}$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = \frac{|b_0(1-D^*)-m_0|K}{(b_0-b_K)(1-D^*)+b_K-m_0}$ ;

(2)When  $D^* \geq 1 - \frac{m_0}{b_0}$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$ .

This showed that if the damage is not too big( $D^* < 1 - \frac{m_0}{b_0}$ ), the population will decrease to the much lower value than  $K$  but can survive; conversely if the damage is too big( $D^* \geq 1 - \frac{m_0}{b_0}$ ) the population will be doomed to extinction.

# 環境ホルモンの影響を考慮した ロジスティックモデル—生物学的意味

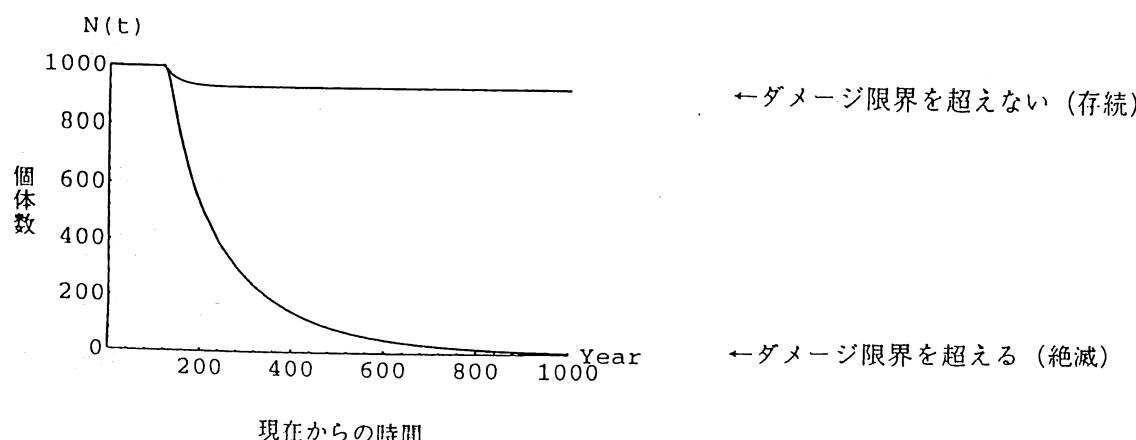
富永梓、馮波、宮崎倫子、佐藤一憲、竹内康博、吉村仁

(静岡大学工学部システム工学科)

ビスフェノールA、ダイオキシン、PCBなど、環境ホルモン（外因性内分泌攪乱化学物質）による危険性が指摘されて久しい。自然界にたれ流されるこれらの化学物質の被害を被るのは、われわれ人間だけではなく、食物連鎖を通して濃縮されながらあらゆる生物の体内に蓄積する。そして食物連鎖網の頂点にいる生物は、今度は非常に濃縮された化学物質を取り込むことになるのである。環境ホルモンはたとえ微量であっても、精子量の減少として現れる生殖能力の低下や、肉体的な性別とは異なる性行動を引き起こすことによって、生物の存続が危険にさらされる。また、母体で暴露した個体への影響はすぐに目に見える形では現れないでの、繁殖年齢に達したときにはもはや対策を講じることが不可能である。

このような、環境ホルモンが生物の繁殖に及ぼす効果や個体群が存続するための条件を調べるときに、数理モデルによる将来予測の解析が極めて有効である。そこで、そのもっとも単純なモデルとしてロジスティックモデルにおいて繁殖項だけに環境ホルモンの影響を入れたモデルの構築と解析をした。このモデルでは、各個体が生殖不能になるダメージがなくても、ある限界値を越えると個体群全体での成長率がマイナスになり、個体群が絶滅に向かうことが明らかとなった。環境ホルモンの影響の発現が出生前後から成人し生殖にいたる約2-30年遅れることや、生物濃縮、製造・使用禁止などのダメージの時間遅れをふまえて、このダメージの限界値を越さないよう早急に対策が必要である。

環境ホルモンの影響を組み込んだ数理モデルは世界的にもまだ例がなく、得られた将来予測により、早急な対策を講じる必要のある環境ホルモンの規制への指針となる可能性は大きいものと思われる。



# シミュレーション人口学：入門以前

中澤 港(東京大学大学院医学系研究科人類生態学教室)

人口学でシミュレーションといえば、ふつう、人口モデルの数値計算による予測あるいは過去の推計をさす。これらは、メカニズムよりも数値間に現れる関係式に基づいてアприオリに立てたものが多く、観測不可能な変数も多い。この推計においてもつとも重視されるアウトプットは、幅はついているにせよ「推計値」である。この種のシミュレーションを Dyke (1981)は、「marginal use(訳してみれば『枠外の使用法』とでもなろう)」と呼んで批判している。モデルが正しいかどうかを評価する手段がないのに推計値に意味をもたせるのは危険だというのである。では、人口学におけるシミュレーションの正当な用法とは何になるだろうか。同じく Dyke によれば、次の2つに集約される。

一つは、シミュレーションによるデータの生成である。本質的に観測不可能な事象でも、シミュレーションによってデータを生成すれば、完全なデータセットを得ることが可能である。例をあげよう。無文字社会における過去の人口復元のために使える手段は、ふつう、聞き取りによる家系図の再構成である。その上で復元された人口がどのように変化してきたかを解析する。しかし、データとして信頼できる聞き取りが可能なのはたかだか50～100年程度であり、対象者がどんなにすばらしい伝承能力をもつ人々で、かつ研究者がどんなにすばらしい聞き取り能力をもつとしても、200年以上にわたる個人レベルの詳細な人口動態を完全に復元することは不可能である。したがって、信頼性のないデータが解析モデルにどういうバイアスを与えるかを評価する必要がてくる。こういう場合にシミュレーションを使えば、出生、死亡などについていろいろなレベルを設定した上で、完全な人口動態データを短時間のうちに得ることができる。この完全なデータに対して解析モデルを適用して得られる結果と、何らかの脱落を仮定して得られるデータに対して同じモデルを適用して得られる結果がどの程度一致するかによって、聞き取りの不完全さに対する解析モデルの頑健性を評価できるわけである。さらに、乱数の初期値だけを変えて何度もシミュレーションを実行すれば、与えた初期条件の下でのデータの分布を得ることができる。これは一般にコンピュータ集約型統計学と呼ばれる方法で、解析的に求めにくい分布関数を、シミュレーションならば容易に求めることができる。

もう一つは、単純な解析的モデルが存在しないような、複雑な現象についてシミュレーションを用いることである。たとえば、人口再生産過程について、出生、死亡、結婚を分けてモデルを構築することは可能だが、現実に即した結婚過程を解析的に表現することはまず不可能である。なるほど、稻葉(1997)が指摘するとおり、Fredrickson (1971)以来、男女のペア形成の分布を考慮した非線形微分方程式モデルはいくつか提案されているが、いくつかの仮定のもとで指数関数的成长解の存在が示せたなどの成果はあるものの、推定の誤差も大きく、かつそれと現実の婚姻規制との関連が「年齢間競合の公理」など基本的な点をのぞいては明示されていない。たとえば、交叉イトコ婚を数学的に表現するには、まず交叉イトコという親族関係の変数を作り、年齢構造とは別にモデルに組み込んで、親族関係ごとに関数を定義しなければならないわけで、この手口ではきわめて難しい。その点、個人レベルのシミュレーションならばルールベースという形で結婚を表現することは容易である。そのルールベースが正しいという保証がないのが本質的な弱点であるが、それ以外の方法ではまったく解が得られないような場合なら、シミュレーションの利用は大いに価値がある。個人レベルの単純なルールを決めるとき全体の動きがうまく表現できるという意味では、生態学の Individual-based model におけるシミュレーションの利用法(DeAngelis and Gross, 1992)と同等である。MacCluer らのグループによって 1970 年前後からおこなわれた一連の研究は、まさにこの意味でシミュレーションを利用していたが(MacCluer *et al.*, 1971; MacCluer, 1980)その後はあまり進展しなくなった。近年では、杉藤(1991)によるヨロンゴの複雑な婚姻規制のシミュレーションが見事な例であるが、あまり報告が多いとはいえない。

「シミュレーション人口学」は、上記2つの目的でおこなうシミュレーションを含む人口分析をさす、私の造語である。ペア形成を含めて人口再生産のシミュレーションを個人レベルでおこなうことは、2つの目的のどちらにも利用でき、シミュレーション人口学の基本といってよい。そこで本稿では、個人レベルの人口再生産シミュレーションについて説明することにする。

### 個人レベルの人口再生産シミュレーションの枠組み

個人レベルで人口再生産を表現するには、おおまかにいえば、(1)「個人」を定義する、(2)死亡の発生確率を決める(年齢の関数とすることが多い)、(3)ペア形成のル

ールを規定する, (4)ペアの出生力を決める, の4段階が必要である。しかる後に, それらを組み合わせることによって, 集団全体の人口再生産がおこなわれる。ただし, Goldman らの一連の研究が既婚未婚が死亡に影響を与えることを示唆しているので(たとえば Hu and Goldman., 1990), 死亡を個人レベルのイベントとするこの枠組み自体も検討の余地を残している。

実装としてはコンピュータ上のプログラムとすることが一般的であり, 確率事象の発生は擬似乱数を使って表現される。プログラム言語としては, かつてはライブラリが充実していることから FORTRAN が使われることが多かったが, 現在では共通のライブラリがフリーで使えるので, 自分の使いやすい処理系を選べばよい。ただし, 個人を定義する必要上, C++や Java のクラス, あるいは C の構造体や Pascal のレコード型のような変数の型を宣言できる言語が適していると思われる。シミュレーション専用の言語を使うこともできるが, パーソナルコンピュータでもワークステーションでもメインフレームでもスーパーコンピュータでも使えるという点から考えると C や Fortran の方が便利であり, 筆者は C を使っている。なお, どの段階でも単位時間決めることは重要である。世代を単位時間とするのか, 年か月か週か日かというのは, 大きな違いである。

かつては, ペア形成を考えない, 单性のシミュレーションもよくおこなわれていた。なぜなら, 人口再生産はほぼ女性のみによって決まるとする考え方が一般的だった(Wood, 1994)からである。しかし近年では, 男性の寄与も小さくないことが明らかになっており, 单性のモデルでは人口再生産をあらわすのに不十分だとわかつってきた。最近マスコミを騒がせている, 「環境ホルモン」による精子数減少や精巣ガンの増加と少子化の関連の指摘(Skakkebæk et al., 1998)ばかりでなく, 育児に対する男性の意識や行動の違いがカップルの出生力と関係している(Gohel et al., 1997)といった社会経済的側面についての指摘もある。それゆえ, ペア形成を考えることには大きな意味がある。

## 「個人」の定義

「個人」を定義するとは, ヒトの属性のうち, どの部分をピックアップするかということである。最低限必要なのは, 個体識別子, 親子関係, 年齢(月齢, 日齢), 配偶関係であるが, 居住地や疾病抵抗性遺伝子といった属性を扱うこともできる。どの属性を要素

に含めるかは、死亡やペア形成のルールベースを決める際の必要性から決定する。シミュレーションの実装を C 言語でおこなう場合、個人は構造体として定義するのが自然である。たとえば、下記のようなコーディングができる（なお、C 言語そのものについては本稿では説明するスペースがないので、成書（たとえばカーニハン＆リッチャー、1989）を参照されたい）。

```
typedef struct individual
{
    struct individual *next; /* the pointer to next person */
    struct individual *spouse[MAXNUMSPOUSE]; /* the pointer to the spouse */
    unsigned long idnumber; /* idnumber */
    unsigned long pspouseid; /* primary spouse's idnumber */
    unsigned int generation; /* generation */
    unsigned int numchild; /* number of children */
    unsigned int clan; /* clan */
    unsigned int numspouse; /* number of spouses */
    unsigned int gender; /* male or female */
    unsigned int age; /* age */
    unsigned int region; /* region, risk of mosquito bites */
    unsigned int allele[2]; /* now population */
    unsigned int marriage; /* marrige status */
    unsigned int infect; /* infected by malaria or not */
} idv;
```

この構造体 `idv` へのポインタの連鎖として集団全体を定義することができ、さらに全員の挙動を各単位時間において決定し、属性値を変えることで、シミュレーションが進行する。上の例では属性値を数値のまま扱っているが、列挙型を使って見やすくし、ビットフィールドを使うなどしてメモリ使用量を減らす工夫をする方が良い。

### 死亡確率の決定

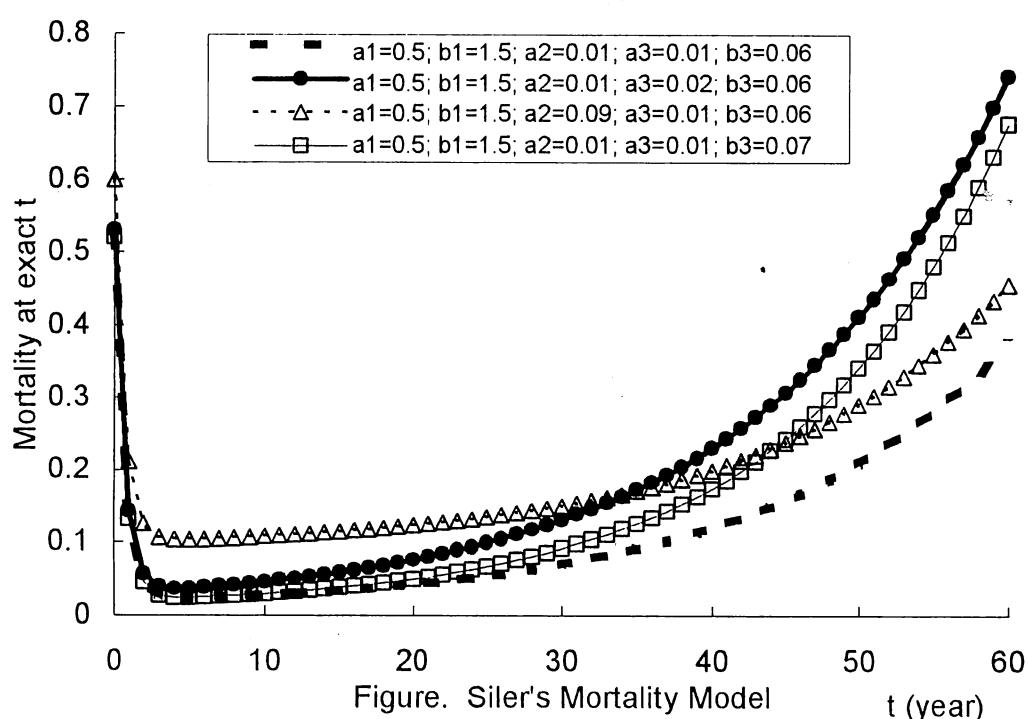
次は、全員の挙動を各単位時間において決定する。生存時間解析の加速モデルでは死亡ハザードや生存関数に単純な分布を仮定し、生存時間データを使って最尤法でパラメータを求めるが、逆にある分布に対してパラメータを与えれば生存時間分布が計算できるので、それにしたがって各個人の死亡が起こるようにシミュレーション条件を設定することができる。ハザード解析では、指数分布あるいはワイブル分布が用いられることが多いが、シミュレーションでは分布を表の形で与えてもよいので、「モデル生命表」（たとえば、Coale and Demeny, 1983）もよく用いられる。

いくつか「意味のある」パラメータを与えて年齢別死亡確率（コホートで見れば生存時間分布）を決めるためには、ゴンペルツ曲線など古くからいろいろ提案してきた死

亡曲線の考え方方が有効である。なかでも、死亡のメカニズムを十分に考慮したモデルは、Siler の 5 パラメータモデル以降といってよい。Siler モデルは、乳幼児死亡が高いことと、成人してからは年齢とともに死亡リスクが上がってゆくことを考慮したものである (Mode and Salsberg, 1993)。年齢別(正確な時刻  $t$  における)死亡ハザード  $h_t$  が次の式で表される。

$$h_t = a_1 e^{-b_1 t} + a_2 + a_3 e^{b_3 t}$$

右辺第一項は、幼児期の間、年齢とともに減少する死亡率を示している。この減少パターンは、出生の瞬間に未成熟であることからくる死亡の大きさを表すパラメータ  $a_1$  と、小児期の減少のしかたを示すパラメータ  $b_1$  によって決まる。第二項は、年齢と関係なくランダムに起こる死亡をあらわす Makeham の定数  $a_2$  である。第三項は、加齢に伴う死亡の増加を示すゴンペルツ成分である。 $a_3$  は出生の瞬間に決まるこの成分からくる死亡の初期値の大きさを示し、 $b_3$  は加齢にともなう死亡の増加率の大きさを示す。ゴンペルツ成分は、死亡というものを、生命体を構成する複数の部品が順次壊れていき、ある程度故障がたまつたところで起こると考えれば納得できる。Siler モデルではいくつかの国レベルの生命表に対してあてはめを行って得られたパラメータも発表されているので、シミュレーションのベースラインを決めるのが容易である。



Siler モデルから得られる死亡曲線の例を図示した。 $t$  に対して乗算になるため、ゴンペルツ成分の増加パラメータ  $b_3$  のわずかな変化にも死亡曲線が敏感に変化している。Siler モデル以降、パラメータを増やして実人口の死亡パターンへの適合度を上げるための努力はいろいろされてきており、10パラメータのMode-Jacobson モデルなどかなりあてはまりはよいが、反面、複雑化しすぎているために個人レベルのシミュレーションを行うには向いていない。

別のアプローチとして、老年期における生活習慣病などの死亡の増加を、加齢自体が「相互に依存し合った故障の滝のようなもの」によって引き起こされると考えて説明する、「雪崩モデル」も提案されている(Gavrilov and Gavrilova, 1991)。この考え方は、本質的に個人ベースのシミュレーションに馴染むものであり、年齢別死亡ハザードという形でなく、より自然に死亡をモデル内にとりこむことができる。 $\lambda_0$  をランダムに蓄積する加齢効果のパラメータとし(つまり年齢が増えるとともに死亡ハザードが $\lambda_0$ だけ増える)， $\lambda$  が一つの故障から「滝」が誘導される確率とする。さらに、故障の「滝」によって起こる死亡のハザードが故障数に比例する(つまり、 $n$  個の故障をもつ個人についての死亡のハザードが  $n\mu$  である)とするわけである。シミュレーションにはこのままの形で導入できるが、この場合の死亡ハザードの式を考えてみよう。 $t = 0$  での故障数が 0 であり、故障数に上限がないとすると、死亡の総ハザードは、

$$h(t) = \frac{\mu \lambda_0 \{1 - \exp[-(\lambda + \mu)t]\}}{\{\mu + \lambda \exp[-(\lambda + \mu)t]\}}$$

となる。ここで  $\lambda >> \mu$  であれば、この式は Siler モデルの第2項と第3項を合わせたものに縮退するので、乳幼児死亡を別に考えさえすれば、このモデルで得られる年齢別死亡ハザードがもっともらしい形になることは保証される(注: Wood *et al.*, 1992 にはこう書かれているが、筆者は原著を読んでいないので式変形の確認はしていない)。

一方、マクロな人口モデルでは2つという少ないパラメータで any population の年齢別死亡確率を表せる Brass (1975)のロジットシステムもよく使われており、これも個人レベルの死亡スケジュールとして利用できる。簡単に言えば、基準となる年齢別死亡率を決め、2つのパラメータ  $\alpha$  と  $\beta$  でその形を変える方法であり、計算が簡便なこととパラメータの意味(実際の集団にあたはめたときの値を含む)がよくわかっているのが利点である。 $\alpha$  によって全体の死亡水準、 $\beta$  によって乳幼児期と成人してからの死亡水準

の比を表現することができる。しかし、大規模な人口の生命表との適合度で検証した結果によれば、Siler モデルや Mode-Jacobson モデルに比べると、かなりあてはまりは悪いといわざるをえない。人口研究に使われた例はまだ少ないが、今後は雪崩モデルのようなアプローチが有望と思われる。

### ペア形成のルール

解析的なモデルではペア形成は2変量間の結婚関数として定義する必要があるが、シミュレーションではそういう形になりにくい複雑な関係も、条件式のかたまりとして設定できる。たとえば、

```
if(((sspouse->age)<=spouseage+SPOUSEAGEDIFHMAX) &&
((sspouse->age)>=spouseage-SPOUSEAGEDIFLMAX) &&
(sspouse->gender==MALE) &&
(sspouse->numspouse<nmaxnumspouse) &&
(qs->region==sspouse->region) &&
(qs->clan!=sspouse->clan)) {
    list->next=lastlist;
    lastlist=list;
    list->pointer=sspouse;
}
```

というように、年齢差何歳未満で、異なるクランに属していて、配偶者が何人以内といった条件を満たす配偶者を探して配偶者候補リストに入れるというアルゴリズムは、わずか数行で記述できる。

一方、解析的なモデルの結婚関数を条件式のかたまりにすることでもペア形成は実現される。結婚関数は、ふつう、二変量の確率密度関数である。たとえば、Farlie-Morgenstern 関数(Mode and Salsberg, 1993)の例がある。このモデルでは、まず対数正規分布を使った「結婚市場への加入」を考え、結婚市場の男女のカップリングが Farlie-Morgenstern 関数にしたがう、という2段階のモデル化を行っている。これを条件式に書き換えるのは難しくないが、パラメータの意味づけが難しい。

### ペアの出生力の決定

次は、ペア単位で出生力を決める。出生力を規定する要因の分解としては、Bongaarts (1978)の近成要因モデルが有名である。これは、出生力に直接影響する要因を、曝露要因(既婚者割合)、意図的な有配偶出生力制限要因(避妊及び人工妊娠)

娠中絶), 及び有配偶自然出生力要因(授乳性無月経, 性交頻度, 不妊, 子宮内自然死亡, 妊娠可能期間)として, 間接的に影響するその他の要因とは区別して考えるものである。有配偶出生力については, Coale and Trussell (1974)のモデル出生スケジュールが有名である。しかし, 出生力を年齢別既婚者割合と年齢別有配偶出生力の積の和とする考え方の問題点は少なくともふたつある。ひとつは, 「年齢別」出生力という時間軸の切り方である。年齢だけでなく結婚後の年数も明らかに出生力には影響するし, 出生コホートによる違いもありうる(たとえば国立社会保障・人口問題研究所, 1998)。もうひとつの問題点は, 女性についてしか考えられていないことである。かつて男性は一生精子供給能力をもつとされてきたが, 男性側の出生力もライフステージによって変わることはいまや常識である。

したがって「ペアの出生力」というものを考えねばならないが, この問題についての研究は皆無に近いため, これまで行われたシミュレーションではそれを理由にして女性の年齢だけを出生力を規定するパラメータとしているものが多い(たとえば, Mode and Salsberg, 1993)。一つの案としては, 先にあげた Bongaarts の近成要因モデルに男性側の要因も追加することも考えられるが, これをきちんと定式化するのはきわめて難しく, 今後の課題である。

## 乱数の生成

デタラメに選び出した数を乱数といい, その列びを乱数列といふわけだが, そもそも「乱数」とは何かと改めて考えてみると, 数学的に厳密に定義することはきわめて難しい。Knuth (1981)にも, 「この話題について思考をめぐらす人々は, ほとんど必然的に“乱数”とは何かという哲学的な議論にのめり込んでしまう」と書かれている。その上で, Knuth は, 次のように論を進めている。「まず, 1個の乱数などというものは存在しない。たとえば, 2は乱数であろうか。そうではなくて, われわれは, ある特定の“分布”をもつ“独立な乱数の系列”を扱う。その大体の意味は, 各数が単に偶然によって選ばれており, 系列中の他の数とは何の関係もなく, 各数が任意の区間に落ちる確率が定まっている, ということである。」さらに, Lehmer の定義「乱数列とは曖昧な概念であって, 説明を聞かないものにとっては各項を予測することが困難であり, 各数字は統計学者になじみの検定のうち, 利用目的に応じて選んだいくつものに合格しているような数

列である」と Franklin の定義「数列(1)が、一様分布にしたがう確率変数の独立な標本の無限系列がもっているすべての特徴をもっているならば、でたらめであるという」を引用して、Franklin の定義を厳密に適用すると乱数列といふものは存在しなくなるので、Lehmer の定義を精密化する、といって、次の2つの定義を与えている。

**定義 R5:**  $b$  進数列より計算可能な部分列規則により定まる部分数列がすべて1次均等分布であるならば、この  $b$  進数列を“乱数列”と定義する。 $[0,1)$  数列  $\langle U_n \rangle$  から作られる  $b$  進数列  $\langle \lfloor bU_n \rfloor \rangle$  がすべての整数  $b \geq 2$  に対して“乱数列”であるならば、 $\langle U_n \rangle$  を“乱数列”と定義する。

**定義 R6:**  $b$  進数列  $\langle X_n \rangle$  にたいして、相異なる非負整数  $s_n$  の無限数列を、 $n$  と  $X_{s_0}, \dots, X_{s_{n-1}}$  の関数として定める任意の実効的算法を適用したときに、得られる部分数列  $\langle X_{s_n} \rangle$  が定義 R5 の意味で“乱数列”であるときに、 $\langle X_n \rangle$  を乱数列と定義する。 $[0,1)$  数列  $\langle U_n \rangle$  から作られる  $b$  進数列  $\langle \lfloor bU_n \rfloor \rangle$  がすべての整数  $b \geq 2$  に対して、上の意味で“乱数列”ならば、 $\langle U_n \rangle$  を乱数列と定義する。

明らかに、この定義によれば有限乱数列といふものは存在しないので、Knuth は「有限乱数列」の定義も与えているが、それは算法の集合依存であり、実用的でない。また、Wald 数列のようなものも計算時間がかかりすぎるので実用的でない。したがって、コンピュータでは、「乱数列らしく見える」という意味での擬似乱数列しか生成できないのが現状である。

しかし、シミュレーションで用いるには、次の4つの性質を満たしていれば、擬似乱数列で十分である。(1)連続する値の間に線形の関係がない、(2)値の出現する期待値がとりうる値全部について等しい、(3)短い周期の繰り返しにならない、(4)算法で生成される。つまり、「ある確率で事象が起こることをあらわせればよい。確率 0.3 で事象 A が起こるなら、100000 回シミュレーションをしたときに  $30000 \pm 1500$  回くらい A が起こってくれて、起こると起こらないのが適度に散らばっていればよいのである(ただし、実験と同じで、条件を同じにした場合に結果が再現できなくてはいけないので、実行時刻を変換するとか、計算時間を使うとかいうのは駄目である。あくまで、算法でなければならない)。

この意味でよく用いられる擬似乱数列生成アルゴリズムは Lehmer の乗算合同法であり(Park and Miller, 1988), ふつうはこれで問題はない(他には加数が素数の線形合同法(L'Ecuyer, 1997)や遅れのあるフィボナッチ数列(Mascagni et al., 1998)など)。

32 ビットで計算を行う場合の「よい」乱数列を与える乗算合同法のアルゴリズムを C 言語でコーディングしたものを以下に示す。これは 32 ビットのオーバーフロー演算をサポートしていない処理系でも正しく動作する。周期は  $2^{31}-1$  になる (Park and Miller, 1988)。

```
double frand()
{
    unsigned long const a=16807L;
    unsigned long const m=2147483647L;
    unsigned long const q=127773L;          /* m div a */
    unsigned long const r=2836L;            /* m mod a */

    extern unsigned long rnd_seed;

    unsigned long lo,hi;
    signed long test;
    double xf;

    hi=rnd_seed/q; /* / equals to div for int operand */
    lo=rnd_seed%q;
    test=a*lo - r*hi;
    if (test>0) { rnd_seed=test; }
    else { rnd_seed=test+m; }
    xf=(double)rnd_seed/(double)m;
    return xf;
}
```

なお、Knuth 自身が提案している擬似乱数列生成プログラム (<http://www-cs-faculty.stanford.edu/~knuth/programs/rng.c>) も可搬性が高い擬似乱数列発生器とされているが、少々難解である。

### シミュレーションの実行

こうして決めた部品を組合せ、全体のプログラムを作るのは難しいことではない。とにかく局所変数が使える言語処理系なら他の部分を気にしなくてよいので、組合せ自体は容易である。

その上で直面する問題がいくつかある。まず問題になるのは、初期人口の設定である。安定人口モデルなどに基づいて計算し、合成することももちろんできる（むしろそうすることがふつうである）。しかし、実在する集団のデータを初期人口として与えることを可能にするため、合成するにしても、一旦はファイルに書き出すようにすべきである。また、パラメータだけを変えて結果を比較したいときに、同一の初期人口を使えるようにするためにも、初期人口はファイルから読む方がよい。また、人口規模を何人にする

かといふことも、目的にあわせて慎重に考える必要がある。たとえば、TFR(合計出生率)と避妊の関係を評価するためのシミュレーションを行う場合に、人口規模が 500 人未満では、TFR の指標としての安定性が悪すぎて、避妊との関係をみるという目的に使うには向かなくなくなってしまう(詳しくは後述)。

次に問題となるのは、何回のシミュレーションを行うべきかということである。これは、もちろん目的による。たとえば、データの生成を目的としてシミュレーションを行う場合は、1回でも十分意味がある。分布を得るために、最低でも 1,000 回; ふつうは 10,000 回のシミュレーションが要求される。後述する評価の軸の話とも関係するが、検出力にみあつたサンプル数ということである。複雑な事象の再現としての個人レベルの人口再生産シミュレーションの場合なら、10 回とか 100 回でもそれなりに意味がある。最後のケースでは1回のシミュレーションにかかる時間が長いことが多い、10,000 回ものシミュレーションを行うことは非効率的である。回数を決めてしまえば、後は、乱数列の初期値を変えてプログラムを指定回数実行するループを書き、バッチ処理として実行されればよい。

### シミュレーション結果の評価

こうして結果は得られるわけだが、まだ大きな問題が残っている。「評価」である。評価の目的は2つある。1つはプログラムの正しさの評価で(プログラムにはバグがつきものであり、それをチェックすることは絶対に必要である)、もう1つはモデルの評価である。

個人ベースの人口再生産シミュレーションでプログラムの正しさを評価することは、意外に難しい。C 言語の場合、プログラムが文法的におかしくないかは `lint` のようなツールを使えばチェックできるし、`cflow` のようなツールでプログラム構造を出力させれば、意図した構造になっているかどうかはわかる(注:どちらのツールも unix なら標準であるか `port` されている)。アルゴリズムのチェックも、個々の関数については既知パラメータを入れて出力結果をみればよい。しかし、それらが正しく組み合わされたかどうかは、100 人くらいの少人数でシミュレーションを1ないし数ステップやってみて結果を出力させ、目で見ておかしくないかチェックするしかない。動いたと思って安心してはいけないのである。1度目に書いたプログラムでは、想定したメカニズムからは存在するはず

のない人がいたり、新生児に ID が割り振られなかつたりということがままある。100 人で正しく動いても、それだけでは十分ではない。初期人口を大きくして動かすとメモリアロケーションエラーになってしまことがある。確保したメモリを解放することを忘れているような場合である。Checker (<http://www.gnu.org/software/checker/checker.html>) を使えば C のメモリ処理はチェック可能であるため、一応の安定動作が実現できた段階で Checker をかけてみるとよい。

こうして正しく動作するプログラムが得られたとして、次にすべきことはモデルの評価である。つまり、妥当性検証(validation)と感度分析(sensitivity analysis)である。どちらにおいても、結果をどの変数で評価するかということと同時に、表現方法が問題となる。人口再生産シミュレーションで評価対象としてよく選ばれる変数は、人口あるいはその増加率である。目的によってはもっと特異的な変数を選んでもよいが、少なくとも妥当性検証については、実測データが得やすいことが選択基準となる。表現方法としては、平均と標準偏差であらわされることが多いが、注意すべきなのは、一例でも「偶然変わったことが起こりうる」なら重要だということである。つまり、たとえば、同じパラメータで乱数列の初期値だけが異なるシミュレーションを 100 回実行した場合に、100 回中 99 回は人口が単調増加したとしても、残りの 1 回で集団が絶滅するならば、その 1 回の試行には大きな意味がある。それゆえ、結果の表現としては、全部のシミュレーション結果のグラフ表示を含むべきである。

妥当性検証については、「1 度でも実測値と完全に一致するならば、現実がそのシミュレーションで想定したメカニズムの通りに起こった可能性を否定できなくなる」という意味で、完全一致するまでパラメータや乱数を変えて試行を繰り返すのが王道である。Dyke (1981) も MacCluer (1980) も、これを「シミュレーションならではの妥当性検証」として強く支持している。しかし現実には、平均値の変化のグラフを書いて、実測データの変化と重ねて「だいたい合っている」といって済ましている論文が多くみられるのは、完全一致を達成するのが難しいからである（不可測なパラメータを増やせば容易だが、それでは意味がない）。次善の策としては、平均値に標準偏差や標準誤差をつけたり、中央値に上下 5 パーセンタイルまでの幅をつけ、その範囲内に実測データが入ることを確認するとか、カイ二乗適合度検定で「適合していないとはいえない」ことで消極的に妥当性検証を行うことである。

感度分析とは、モデルが妥当であるといえた上で、個々のパラメータを変えたときの結果の変化を検討することである。「単純な解析モデルが存在しないような複雑な現象のシミュレーション」モデルを作る目的はここにある場合が多い。分布を求めることが目的なら必須ではないが、パラメータの性質を知るためにも有効なので、常に感度分析はすることを奨める。

### 個人ベースの人口再生産シミュレーションの実行例

長々とシミュレーション人口学について述べてきたが、最後に実行例を示す。パプアニューギニア低地に居住するギデラという人たちについてのシミュレーションである。これは、個人の定義には配偶関係(一夫多妻婚がある)とマラリア感染、それに対する抵抗性の遺伝子を含み、マラリア流行度の異なる2地域間での移動があるものとし、死亡の発生については Brass のロジットモデルを用い、ペア形成のルールはある年齢差以内のクラン外婚かつ一夫多妻を許すもので(ただし可能なペアについては等確率)、ペアの出生力は扱わず従来通りの女性の出生力にしている、甚だプリミティヴなものである。しかし、小集団での抵抗性遺伝子の世代間伝達を考える場合にはペア形成を含むモデルにすることが重要な意味をもつし、出生力のパラメータを検討するためのデータ合成にも役に立つ。初期人口規模を変えて 200 年間のシミュレーションを行って得られる、TFR(合計出生率)と完結バリティの関係をプロットしたものを下に示す。人口規模が小さいときの TFR の不安定性が読みとれる(中澤・大塚, 1997)。

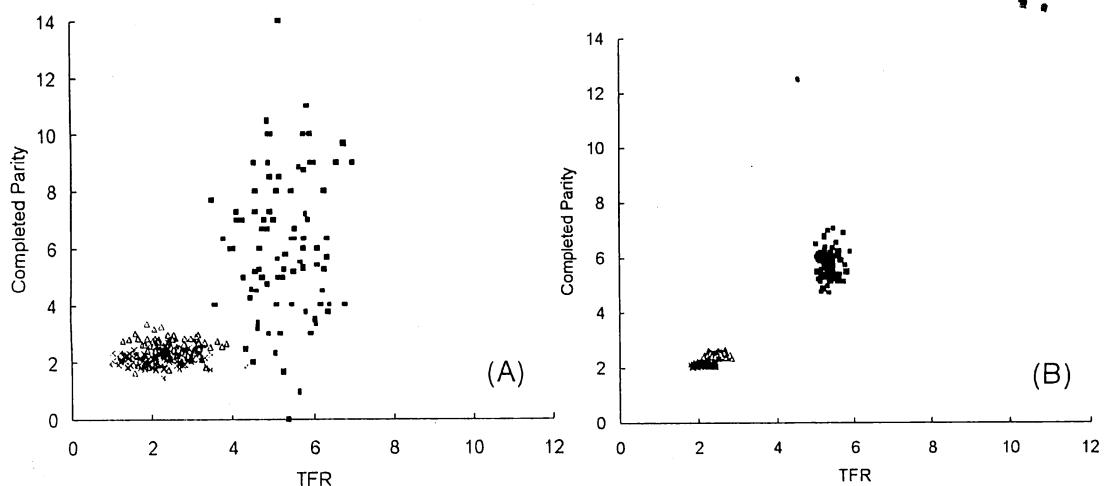


図 TFRと完結バリティの関係(出生・死亡水準: ■「高」; △「中」; ×「低」;  
初期人口規模: (A)500人. (B)10000人)

なお、このプログラムは、<http://www.humeco.m.u-tokyo.ac.jp/~minato/demogsim.lzh>としてダウンロード可能なので(プログラムのインストール方法及び使い方については英語マニュアルしか入っていないが)、関心のある方は自分のコンピュータで実行することをお薦めしたい。

### 謝辞

本稿執筆の機会をお与えくださった巖佐 庸先生ならびに編集部の皆様に深く感謝いたします。また、原稿を読んで助言をくれた研究室の萩原 潤氏にも感謝します。なお、舌足らずな点と冗長な点があつてわかりにくい点は、すべて著者の能力不足からくるものであり、申し訳なく思います。人口学におけるシミュレーションの意義を何か少しでも汲んでいただければ幸いです。

### 引用文献

- Bongaarts, J. (1978) A framework for analyzing the proximate determinants of fertility. *Pop. Develop. Review.* 4: 105-132.
- Brass, W. (1975) *Methods for Estimating Fertility and Mortality from Limited and Defective Data.* Univ. North Carolina, Chapel Hill.
- Coale, A. J. and P. Demeny (1983) *Regional Model Life Tables and Stable Populations.* 2nd Ed., Academic Press, New York.
- Coale, A. J. and J. Trussell (1974) Model fertility schedules: variations in the age structure of childbearing in human populations. *Pop. Index*, 40: 185-201.
- DeAngelis, D. L. and L. J. Gross, Eds. (1992) *Individual-based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems.* Chapman & Hall, New York.
- Dyke, B. (1981) Computer simulation in anthropology. *Ann. Rev. Anthropol.*, 10: 193-207. (◆人類学におけるシミュレーション研究のレビュー。古いが、その後も質的に革新的な進歩はないので今日でも価値を失っていない)
- Fredrickson, A. G. (1971) A mathematical theory of age structure in sexual populations: Random mating and monogamous marriage models. *Math. Biosci.*, 10: 117-143.
- Gavrilov, L. A. and N. S. Gavrilova (1991) *The Biology of Life Span: A Quantitative Approach.* Harwood, London.
- Gohel, M., J. J. Diamond, C. V. Chambers (1997) Attitudes toward sexual responsibility and parenting: an exploratory study of young urban males. *Family Planning Perspectives*, 29: 280-283.
- Hu, Y. and N. Goldman (1990) Mortality differentials by marital status: An international comparison. *Demography*, 27: 233-250.

- 稻葉 寿 (1997) 数理人口学の発展. 人口学研究, 21: 7-17.
- カーニハン, B. W., リッチャー, D. M. (石田 晴久 訳)(1989) プログラミング言語 C [第2版],共立出版
- Knuth, D. E. (1981) 「THE ART OF COMPUTER PROGRAMMING 3. 準数値算法/乱数」サイエンス社
- 国立社会保障・人口問題研究所 (1998) 第 11 回出生動向基本調査:結婚と出産に関する全国調査:夫婦調査の結果概要. 国立社会保障・人口問題研究所, 東京.(◆ <http://www.ipss.go.jp/Japanese/doukou11/doukou11.html> 参照)。
- L'Ecuyer, P. (1997) Tables of linear congruential generators of different sizes and good lattice structure. <http://www.iro.umontreal.ca/~lecuyer/myftp/papers/latrules.ps>
- MacCluer, J. W. (1980) The simulation of human fertility - strategies in demographic modeling. In: Mielke, J. H. and M. H. Crawford [eds.] *Current developments in anthropological genetics vol. 1 Theory and methods*, Prenum Press, New York, pp. 111-131.
- MacCluer, J. W., J. V. Neel and C. Napoleon (1971) Demographic structure of a primitive population: A simulation. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 35: 193-208.
- Mascagni, M., M. L. Robinson, D. V. Pryor, and S. A. Cuccaro (1998) Parallel pseudorandom number generation using additive lagged-Fibonacci recursions. <ftp://ftp.super.org/pub/mascagni/prng2.ps.Z>(◆発表年度は明示されていない。<http://141.142.3.76/Apps/CMP/RNG/www/refs.html>から, L'Ecuyer (1997)とともにダウンロードできる文書である。)
- Mode, C. J. and M. A. Salsberg (1993) On the formulation and computer implementation of an age-dependent two-sex demographic model. *Math. Biosci.*, 118: 211-240.
- Nakazawa, M. and R. Ohtsuka (1997) Analysis of completed parity using microsimulation modeling. *Math. Pop. Studies*, 6: 173-186.
- 中澤 港, 大塚柳太郎 (1997) 出生力の指標としての TFR と完結パリティの評価. 人口学研究, 21: 61-63.
- Park S. K. and K. W. Miller (1988) Random number generators: Good ones are hard to find. *Communications of the ACM*, 31(10): 1192-1201.
- Skakkebæk, N. E., E. Rajpert-De Meyts, N. Jorgensen, E. Carlsen, P. M. Petersen, A. Giwercman, A. G. Andersen, T. K. Jensen, A. M. Andersen, and J. Muller (1998) Germ cell cancer and disorders of spermatogenesis: an environmental connection? *APMIS*, 106: 3-11.
- 杉藤重信 (1991) 人口制御要因としての婚姻規制 -コンピュータ・シミュレーションによる分析 - 国立民族学博物館研究報告別冊 15 号, 251-275.
- Wood, J. W. (1994) *Dynamics of Human Reproduction: Biology, Biometry, Demography*. Aldyne de Gruyter, New York.(◆ヒト出生力研究の最高のText. 653ページ一杯に詰め込まれた情報が約5,000円で入手できるのはすばらしい。ただし男性の寄与については最終章で短く触れているだけなのが惜しい)
- Wood, J. W., D. J. Holman, K. M. Weiss, A. V. Buchanan, and B. LeFor (1992) Hazards models for human population biology. *Yearbook Phys. Anthropol.*, 35: 43-87.(◆生物人口学におけるハザード解析のレビュー。実例が豊富でわかりやすい)

# 振動と波動の引き込みによる 生物システムの計算原理への展開

我妻 広明 山口 陽子  
東京電機大学 理工学部 情報科学科

## 1. 環境変化に対応する生物システム

予測不能な環境変動の中で、生物は驚くべき適応性を示す。複雑な環境において、「生命保持」あるいは「種の保存」というシステムのより長期的な安定性を実現するために生物の持つ情報システムとしての特性はいまだ人工システムの及ぶ範囲をはるかに超えたところにある。無限定な環境から受ける様々なシグナルが生物にとっての意味のある情報となる認知過程はおおまかに言って、シグナルの分解と統合という段階を経る。分解は環境の連続情報が個々のユニット（受容器、神経細胞）の活動の分布に置き換えられる過程であり、その後、個体の行動決定等に向けた情報の統合が起きなければならない。この時、そのどの情報が重要かそうでないかで整理することは、そのシステム固有のまた状況に依存した問題である。外界シグナルの列を「量」としての情報圧縮のみでなく「質」的なレベルでの変換を伴って始めてシステム固有の、その個体にとっての意味ある情報となる。生物はそのシステムにとっての固有の情報の質的構成を行なっているという意味で、それをシステムにとっての「意味情報の生成」と考える必要がある。

一方、生物システムの物質的構成を考えると、多数の自由度を持ち、自由度間の相互作用がシステム全体に大きな影響を持つ複雑系になっている。生物システム内部で時々刻々生成されるこれら多自由度系の秩序パターンの時間発展的様相は神経などの情報系でも顕著にみられ、それらの秩序生成作用が情報を意味化する表現形態に深く関わっているものと考えられる。ここではいくつかの例をあげて秩序生成の自己記述と自己限定のルールを、生物システムの計算原理として考えてみよう。

## 2. 認知過程の計算原理に求められるもの

生物システムの認知過程で、その環境の無限定性に由来する困難な問題として2点を挙げることができる。

第1は、「図と地の分離」といわれるもので、システムが置かれたある内的、外的な状況の下で、膨大な情報から意味のつく部分、つまり「図」としてのまとまりを生成し、他を背景、地として分離することである。第2は、不完全な情報から完全であろう情報を再構成する情報の「完結化」である。これはノイズの除去といった単純なロバスト性と混同してはならない。つまり、情報をより精密に処理することで不完全さを縮小化していくといった誤差修正的なものではない。生物のその場の解釈としてより完結した情報というものは、実際多分にコンテキスト依存であるもので、状況によって多義的なものである。

これらの例は、視覚系の心理学では錯視としてよく知られている。これらはいずれも分解された情報が脳内で新たなまとまりを形成する過程であると考えると脳内の一箇の神経の振舞ではなく、神経が集団としていかに振る舞うかという問題設定から出発しなければならないことは明らかである。さらにこれらは、概念想起、概念形成といった高次機能の

問題への入り口に直接つながっている。「秩序生成の自己記述と自己限定のルールを持つ生物システムの計算原理」がこれらの問題を解決するものでなければならないことになる。

### 3. 脳神経回路の機能要素としての非線形振動子とその集合系の性質

脳の機能が神経細胞の集団的活動の結果であるとする立場からの研究としては神経回路の研究がある。その中心的な手法は、神経細胞を素子として入出力関数によって記述し、ある時刻での神経回路としての状態を、各素子の出力状態によって記述する。その状態は素子数次元の状態空間上の点として表わされ、その点の時間的な遷移が期待する答えとしてのアトラクターにどのように収束させられるか等の数理的な解析において成果を見た。ここではアトラクターは任意であり、システムにとっての意味情報としてどのように生成されどのように働くかといった問題は、その対象から除外されていたことになる。

「秩序生成」として捉えるといったとき、そこには何らかのルールがあり、そのルールにしたがって個々の素子の活動が突き動かされていると考えられる。無論、より普遍的なルールを模索し、設計者が与えるということでは問題は逆戻りである。また、常に中心的に命令、指示、制御を与えるユニットを仮定するようなことでは、計算機論的で生物システムとしての新たな発展はない。ときにある部分で発生した協調的な活動が全体としての活動へと発展する、あるいは局所的な協調的活動の複数のグループがあたかも独立に存在するような振る舞いを見せるかもしれない、自己組織的なものである。つまり、ルールは空間的、時間的な種々のレベルで自己生成され、自己消滅し、その発展性と拘束性は互いのレベルで相補的に働くものであろう。このように全体と個の相互作用としての対話が成立することがシステムの創発的な情報生成を可能にすると考えられる。

そこで、我々は意味化された情報の表現形態に関わるものとしての「秩序」が非線形ダイナミクスの上で展開可能である、つまり「意味化された情報」が生成、処理されるという仮説を立てている。非線形ダイナミクス、特に非線形振動は、自然界における物質系の非平衡秩序化現象において基本的な性質とされるものである。多数の要素から構成される系において、線形系では要素活動の単純な重ね合せとして解が得られるが、非線形系では互いの置かれた条件によって均衡するような解が、協調的かつ生成的に得られるからである。また、解はパラメータの変動に対して、安定化の維持（構造安定）、不安定化（分岐）を繰り返して多様な変遷を示す（山口, 1994a; 我妻, 山口, 1998）。つまりパラメータの設定は系のダイナミックスに対する拘束条件となっているが、生物システムでは、この拘束条件自体を、環境に応じてシステム自らが作りだすことで、システムの多様な情報活動を可能にしていると考えられる。

非線形振動子におけるリミットサイクルは、要素同士の振動リズムの相互作用の結果、互いの条件を折り合うような形で新たな同期活動を安定的に形成する。複数の局所的なリズムが相互に協調して、よりグローバルなリズムを安定的に形成することを「引き込み」という。振動の引き込みは、活動の時間的まとまりを作ることを意味し、図と地の分離の問題における脳の神経機構として近年、その実験的報告とともに注目してきた。この場合、脳の機能的円柱（コラム）を振動のユニットとしてみなすことが妥当だと考えられる。同じ強度で活性化された神経集団の中で振動が同期であるか非同期であるかによって集団としてまとまりかどうかを区別することが可能になるのである。静止画のパターン認識の

モデル (Yamaguchi and Shimizu, 1994; Hirakura et al., 1996) はこの原理を利用している。

ところが、振動の同期状態への移行はリミットサイクルアトラクターへの収束過程であるので、この秩序パターンは時間に依存しない空間パターンとしてコードされる情報に有効であるが、連続的な時間発展そのものが本質的に情報の統合には不適切である。音声認識においては母音は定常的な周波数分布として捉えることができるのでやはり適用可能であるが、子音は、周波数の過渡的な遷移自体が特徴を構成しており、それを振動の同期で扱うことは特徴を消してしまうことになる。

そこで、われわれは「波動伝播」（または簡単に「波動」）が情報生成における神経回路のもう1つの基本的ダイナミックスとなっており、波動伝播性が時間発展を伴う情報の生成に関するこことを提唱する。この場合系を構成するユニットはやはり非線形振動子なので、振動モデルからの自然な拡張として得られる。波動は時間一空間的なパターンであり、非線形振動子の時間差を伴った協調を基本とする。波動が神経回路上で複数発生した場合、さらにそれら波動同志の空間的相互作用によって伝播の引き込みが起きることがある。ここで空間軸における活動の集合的な展開が、時間発展を伴う秩序化を可能にするのである。

#### 4. 波動ソナグラム仮説

～音節という意味単位に分離可能な聴覚神経回路モデル～

視覚認知と同様、生物システム独特の情報処理プロセスの一つが音声認識である。視覚認知が空間的情報を扱うのに対し聴覚認知は時間的に展開された情報を扱う。聴覚皮質には、特定の周波数の刺激に対して選択的に活動を示すバンド状の細胞集団が周波数順に並んでいることがわかっている。谷口らによる麻酔モルモット聴覚野における音刺激依存的神経活動の光学的測定 (Taniguchi et al., 1992) では、与えた周波数変化に対応した皮質上の活動の伝播が観測されている。

この実験結果の波動伝播を再現した上で聴覚の波動伝播神経回路としてのダイナミックスの解析を試みているのが、山口らの聴覚神経回路の波動伝播モデルの研究である (山口ら, 1994b; 山口, 谷口, 1995; 山口ら, 1996a; 山口ら, 1996b; 山口ら, 1997a; Yamaguchi, 1997b; 山口, 1997f)。このモデルでは単純な入力の場合は、それが入力のソナグラムの時間軸を空間軸に置き換えた皮質上の表現を構成する。時間変化を特徴とする刺激としての音入力を皮質上波動伝播として展開することで特徴抽出と結合を行っていると考え、これを「波動ソナグラム仮説」として提唱している。入力が複雑になると波動の特性に由来したある種の情報圧縮が起きる。複雑な入力の例として音声入力の場合を想定すると、興味深い現象が見られる。

音声認識における処理をアルゴリズム的に整理するとすれば、まず、入力時系列情報を、音節毎に区切る、そして母音と子音によって、異なる時間スケールでテンプレート情報とマッチングするという2段階であろうか。しかし、先に主張したように情報というものはそのシステム内部で規定されて始めて顕在化するものであり、外界から普遍的に与えられるテンプレートなど存在しない。音節あるいは母音、子音の特徴は、固定的に定式化できるものではなく個人差、年齢差から文章の前後の言葉の影響などで様々に変化する。このモデルでは入力の周波数ピーク (フォルマント) 每に励起された回路上の活動が伝播軸と名付けられた皮質平面の特定の軸方向に対して前方に活動伝播する。その際、伝播軸方向

に空間展開された時間変化のコンテキストから分節を伴う活動のまとまりを生成し、また複数のフォルマントに由来する波動活動がそれぞれの周波数帯を伝播する際に伝播の進行が互いに引きあって波動の集団を形成する、つまり引き込みが可能になっている。さらに、伝播の開始と進行は回路全体の活動と入力の特性との関係から決まる。これらは時間発展する入力情報を、内的時間の上で有機的に特徴化したものとして考えてよい。つまり、伝播軸には一様なタイムスケールが与えられている訳ではなく、内的時間の上で展開されるソナグラムの上で分離、統合が起きている。母音の認識については既に定常パターンとして振動の同期を利用することで母音の記憶に基づいた特徴抽出と統合が可能なことが示されている。波動ソナグラム仮説によって母音、子音を区別しない音声認識の神経回路の原理が得られることが期待される。

## 5. 海馬のシータリズム活動による「場所」の認知と循環による記憶生成の可能性

一連の行動の中で変化する自分の環境の中での相対的な位置づけ、「場所」の把握は、生物システムの意味情報の生成の上で、最上位のグローバルなレベルでの拘束条件の1つであると考えられる。つまり行動のコンテキストの中で知覚認識は拘束をうけて、その場で必要な情報を生成するように秩序生成過程が拘束条件を受けていることになる。

このような上位の拘束条件としての場所の情報に関する知見として海馬シータリズムの活動に注目すべきものがある。それが「海馬場所ユニットのシータ位相歳差」と呼ばれるものである。

ラット海馬の錐体細胞は特定の場所 (Place field) に選択的に活動しており、このような選択的活動を示す錐体細胞を場所ユニット、またその選択的な場所の place cell と呼ぶ。特定の環境でラットが移動するとこれら場所ユニットが交互に活動する。つまりその環境全体に対しては場所ユニット集合で場所を表現して認知地図を構成していると考えられる。これがオキーフらによって提唱された認知地図説である (O'Keefe and Recce, 1993)。

最近の報告によれば、place field 内での場所ユニットの活動が local field potential として得られるシータリズムと、非常に興味深い位相関係 (シータ位相) の時間変化を示している。ラットが place field に入ってから中心を経て place field から出るまでの時間経過において、place field にかけこむ時点では場所ユニットは一定のシータ位相で発火活動を開始するが、ラットが place field を前進するにつれて、シータリズムに対する発火の位相が進んでいき、place field を横切る間にシータリズムの1サイクル分、位相がずれるのである。この現象はシータ位相歳差と呼ばれている。この現象のある時点の場所ユニット集団の活動でみると、発火活動が、ある場所ユニットの集団の中で一定の位相差で伝播的に次々活動することになる。これから出ようとする place field に対する場所ユニットの活動が最初の位相で、中間に発火するのはラットが現在いる地点を place field の中心として持つような場所ユニット、最後に来るのは、ラットがこれから入ろうとしている場所に対応する場所ユニットである。これらは一連のシータリズムのサイクルの中で整然とした位相関係を構成しながら、ラットの行動による位置の変化にともなって、活動する細胞集団自体も変化していく。場所ユニットをその対応する place field の順番で並べてみたとすると、活動はラットの移動の過去から未来へと周期的に波動を作りながら、その活動のポケット自体が移動していくことになる。したがって、ある時刻の集団的発火はその集団の区別によって空間的位置を表現し、

集団内の位相関係によって時間的経緯としての進行方向が表現されていると考えられる。

この現象の機構および役割についてはいくつかの説が出ているが (Skaggs et al., 1996; Tsodyks et al., 1996; Samsonovich and McNaughton, 1997)、注目すべきは、シータリズムという活動の中で波動が周期的に生みだされること、そしてその個々の周期における波動はラットの行動、空間移動の情報をシータの1周期という短い時間 (100~200ミリ秒) に圧縮して表現していることである。

ここで波動は行動レベルでの時間発展性を、そしてリズムはその情報を圧縮するための基本的な時間単位として働いていると考えられる。このことは我々の主張するリズムと波動の相補的な役割を示す興味深い例になっている。

山口は海馬の神経回路の記憶生成がシータリズムによる結合と分離で進むという仮説を出していたが (山口, 1994c; 草谷, 山口, 1996; 山口, 椎名, 1997c)、この仮説に対して位相歳差という現象を付加的に加えると (山口, 池田, 1997d; 山口, 池田, 1997e)、時間発展としての行動の情報が時系列として海馬 (CA3) の神経回路に結合の重みとして固定化できることを最近示した (Yamaguchi and McNaughton, 1998)。今後はこのような振動と波動の混合系としての活動が知覚皮質の活動とどのように関係するのかということを見ることによって、知覚認識の拘束としての場所の情報の役割が解明されるものと期待される。

## 6. 結論

生物システムの計算原理の本質は、秩序性の自己生成及びその秩序性を自己限定する拘束性であり、その記述として「振動」と「波動」を生成する非線形振動子が妥当であると主張した。その仮説を検証するものとして「認知」の問題を取り上げ、その主要な側面を「振動」と「波動」が相補的に実現可能であり、脳機能のモデル化によって検証できることを示した。その上で主な主張において妥当性を得たと考えている。

今後は、各種の情報を展開する場に対してグローバルな拘束性を与える意味的記憶というものの詳細な検討が必要である。「波動ソナグラム仮説」による聴覚モデルにおいては、「波動」が入力のコンテキストに依存して情報の分離・統合が実現できることを確認したが、更にグローバルな拘束性としての音の特徴の記憶が波動からどのように形成されるか、またその自然な表現を考える余地がある。それは、海馬の閉回路における波動に対する位相制御と循環の構造に見ることが可能であろう。階層的に拘束されるグローバルな情報生成の原理を非線形振動のモデル化からアプローチすることは、認知科学に対する有効な手段と期待される。

## 〔参考文献〕

- Hirakura Y., Yamaguchi Y., Shimizu H. and Nagai S. (1996): Dynamic Linking Among Neural Oscillators Leads to Flexible Pattern Recognition with Figure-Ground Separation, *Neural Networks*, 9(2) pp.189-209.
- 草谷茂樹, 山口陽子 (1996) : フィードフォワード結合多層振動神経回路の学習モデル, 電子情報通信学会技術研究報告 ニューロコンピューティング研究会 NC95-158, 31-38.
- O'Keefe J., Recce M.L. (1993) : Phase relationship between hippocampal place units and the EEG theta rhythm, *Hippocampus* 3:317-330.

- Samsonovich A., McNaughton B.L. (1997) : Path Integration and Cognitive Mapping in a Continuous Attractor Neural Network Model. *J. Neurosci.* 17:5900-5920.
- Skaggs W.E., McNaughton B.L., Willson M.A., Barnes C.A. (1996) : Theta Phase Precession in Hippocampal Neuronal Populations and the Compression of Temporal Sequence. *Hippocampus* 6:149-172.
- Taniguchi, I., Horikawa J., Moriyama T. and Nasu M. (1992) : Spatio temporal pattern of frequency representation in the auditory cortex of guinea pigs, *Neuroscience Letters*, 146, 37-40.
- Tsodyks M.V., Skaggs W.E., Sejnowski T.J. and McNaughton B.L. (1996) : Population Dynamics and Theta Rhythm Phase Precession of Hippocampal Place Cell Firing: A Spiking Neuron Model, *Hippocampus* 6:271-280.
- 我妻広明, 山口陽子 (1998) : 位相振動子神経回路における平衡点解析, 電子情報通信学会技術研究報告 ニューロコンピューティング研究会 NC97-108, p55-62.
- Yamaguchi Y. And Shimizu H. (1994) : Pattern Recognition With Figure-Ground Separation by Generation of Coherent Oscillations, *Neural Networks*, 7(1) pp.49-63 .
- 山口陽子 (1994a) : 位相で記述した振動神経回路の分岐現象, 神経回路学会第3回全国大会講演論文集, P319.
- 山口陽子, 西川康宏, 谷口郁雄 (1994b) : 時空間的にコヒーレントなパターン形成としての聴覚野における音情報のコーディング, 音響学会聴覚研究委員会 H-94-27.
- 山口陽子 (1994c) : 振動神経回路から迫る認識と記憶, 数理科学 No.373, July, 21-26.
- 山口陽子, 谷口郁雄 (1995) : 聴覚皮質の波動伝播活動, 電子情報通信学会技術研究報告 ニューロコンピューティング研究会, NC95-141, 197-204.
- 山口陽子, 江前康之, 町田好, 丸茂保司, 人見卓也, 谷口郁雄 (1996a) : 聴覚皮質の伝播活動と特徴抽出, 音響学会聴覚研究会 H-96-33.
- 山口陽子, 長谷部智洋, 細川亜紀子 (1996b) : 聴覚皮質モデルにおける波動伝播活動の生成と引き込み, 第7回神経回路学会全国大会講演論文集 P3-42, 324-325.
- 山口陽子, 遠藤史郎, 樋口興平 (1997a) : 聴覚神経回路モデルにおける波動ソナグラム, 生物物理学会年会講演予稿集 S 70.
- Yamaguchi Y. (1997b) : Synchronization in the Brain - Unification of Information as the Emergence-, in Complexity and Diversity, E.R.Nakamura Editor-in-Chief, Springer, 147-153.
- 山口陽子, 椎名英雄 (1997c) : 海馬体閉回路における記憶生成の位相制御, 電子情報通信学会技術研究報告 ニューロコンピューティング研究会 NC96-144, 241-246.
- 山口陽子, 池田達也 (1997d) : 海馬場所ユニット位相歳差の波動伝播モデル, 神経回路学会全国大会講演論文集 P2-40, 172-173.
- 山口陽子, 池田達也 (1997e) : 神経回路の波動伝播性としての時系列情報, 生体生理工学シンポジウム論文集 pp.57-60.
- 山口陽子 (1997f) : 結合振動子と脳の情報処理, 数理科学 No.408, June, 23-28.
- Yamaguchi Y., McNaughton B.L. (1998) : NONLINEAR DYNAMICS GENERATING THETA PHASE PRECESSION IN HIPPOCAMPAL CLOSED CIRCUIT AND GENERATION OF EPISODIC MEMORY, proceedings of ICONIP98 Kitakyusyu.

## 数理生物学と生物物理学

巖佐 庸（九大・理）

研究をすすめていく上にどうしても気になるのは、文部省科学研究費補助金、また若手の育成に関して日本学術振興会の特別研究員でしょう。科研費も特別研究員も、「生態学」とか「数学」といった枠の中に申請せざるを得ないことがありますし、申請書は、生態学ならばサンゴ礁や森林、シロアリといったフィールドの仕事を中心とする審査委員が採点することになり、「生物物理学」ではタンパク質の立体構造、生体膜といった専門の方が採点することになります。

私の専門に近い生態学では、理論専門の人が特別研究員に採用されたり、文部省科研費を受けることは通常になっています。ある程度の研究業績があれば理論だからといってとくに不利になるようには思えません。遺伝学でも木村資生先生以来の理論の伝統がありますし、発生生物学でも理論のテーマで科研費を採択されたと聞いております。私は数学関係についても物理学・工学方面についても知らないのですが、それぞれの分野で生物数学や生物システムの理論的研究に相当する仕事を認めてもらえるようになっていけばと期待しています。

この境界領域の宿命をもった学問の今後の広がりを考えると、このように会員がそれぞれの枠で申請して数理生物学の仕事の意義を認めさせていくよう努力をするのが望ましいことのように思います。

一方で数理生物学という枠があってもよいかとも思います。「数理生物学」の枠は今のところありませんが、一番近いものとして、複合領域の中に「生物物理学」があり、そこでは、理論生物学も扱うと書かれています。実際、生物の形作り、遺伝子ネットワークなどのテーマで申請して認められた例をいくつか聞いております。科研費枠の中に「理論生物学」と明記してくれているというのはここだけです。文部省科研費も学振特別研究員も、多くの方が応募されれば、それに比例した数の申請が認められていく制度になっております。ですから数理生物学懇談会の会員はふるって応募されることが望ましいと思います。

日本学術会議という組織があり、その生物物理学研究連絡委員会の委員に、数理生物学懇談会よりの推薦ということで、今期は私がであることになりました。研連の委員長である郷信広先生は、生物物理学がタンパク質の研究だけの狭い範囲を被うようになることは望ましくないので、できるだけ広い範囲の関連分野の学会から推薦された委員を入れたいという方針のようです。数理生物学懇談会は正式には学会でもないのですが、今後、数理生物学が正式に認知されて行くための一歩と思い協力することにしました。

生物物理学会の大会では、最近、難波さん重定さんが組まれた「食物網」に関するシンポジウムも、郡司さんのオーガナイズされたシンポジウムとともに盛況であったと聞いております。生物物理学会は数からいえばごく少数派である数理生物学に対して大変好意的で、入って活躍することを期待されているように思います。今年は10月はじめに生物物理学会が福岡で開かれますが、「生物の形作りの数理」といったタイトルでまさに数理生物学の話題を集めたシンポジウムが認められました（10月3日土曜日）。以下に宣传文を転載いたします。

数理生物学懇談会の会員の方の参加を期待します。

日本生物物理学会大36回年会シンポジウム：

s 5. 【生物のかたちづくりの数理】 オーガナイザー：巖佐 庸（九大・理）  
10月3日（土曜日）

生物の形づくりに関する数理生物学を概観する。分子生物学の進歩とともに生物の形態形成に関わる役者である多数の遺伝子を同定することが、いくつかのシステムで可能になってきた。それとともに遺伝子や細胞の個々の性質から、3次元的な形態形成へと理解をつなげるための理論的研究の必要性がますます高まってきている。このためには、遺伝子ネットワークの解析のための新たなシステム論の展開や細胞の間の簡単な相互作用が全体としての形を作りあげていく自己組織化過程の非線形物理学的解析など、大きなテーマが横たわっている。これらの成果は、生命の物理学としての生物物理学に大きな発展を約束するだろう。

本シンポジウムは、非線形物理学、人工生命など情報科学、非線形数学、などの専門家によって話題提供をしていただき、錐体細胞の配列、バクテリアコロニー、細胞性粘菌、ショウジョウバエ分節化遺伝子群などのさまざまな例をもとにして、生物の形づくりの数理的理解に迫る将来の研究分野を論じる。

- |                   |   |
|-------------------|---|
| 1) 本多久夫（兵庫大学）     | 「数理的組織構築学事始め」                           |
| 2) 重定南奈子（奈良女子大・理） | 「バクテリアコロニーの複雑なかたちづくり」                   |
| 3) 望月敦史（九大・理）     | 「セルソーティングと魚類の錐体細胞の規則的配列（モザイク）形成」        |
| 4) 相澤洋二（早稲田大・理工）  | 「細胞性粘菌：細胞運動の物理学的理解」                     |
| 5) 北野宏明（ソニー研究所）   | 「発生遺伝子システムへの情報科学的アプローチ：<br>A—LIFEの立場から」 |

ジョエル・E・コーエン著「新『人口論』 生態学的アプローチ」(How Many People Can the Earth Support?) (重定南奈子・瀬野裕美・高須夫悟 共訳)  
農文協, 1998, 656p.p., ¥6,800-, ISBN4-540-97056-9.

本書は地球規模の人口問題に関する業績の決定版といってよい。世界の最先端をいく数理生物学者の一人であるジョエル・E・コーエン氏はその非凡な分析力と人道主義的造詣を駆使してこの問題に迫っている。人類の未来を憂慮する人々は彼の結論を読んでみるとよい。 — エドワード・O・ウィルソン（ハーバード大学教授）

この「新『人口論』」は「マルサス：人口の原理」とはいろんな意味で似て非なるものだ。「どれだけの数の人間を地球は養うことができるか」という、現在差し迫った問題に対する答は、じつは自然的な制約によって一義的に決まるのではなくて、人々が自分たちの生きかたにおいて何を重要として選択するかによって大きい影響を受けることを、膨大な自然科学的・社会科学的資料と明晰な論理を駆使して、見事に解明した稀有の書である。

著者の講演を聞く機会がときどきあるが、周知の事実と誰もが納得する理屈によって、予測もしなかった結論を導くその展開には、いつも聴衆から溜息が出るほどだ。この書もまた、まさにその典型である。

3年半ばかり前に、セントラル=パークを歩きながら本書の構想を聴き、その出版を心待ちにしていたものとして、原書の出版から1年あまりで、日本語でこれが通読できるとは、私にとっても嬉しい限りである。 — 川那部浩哉（京都大学名誉教授、琵琶湖博物館館長）

【以上、ジャケット記載文より】

# 静岡大学工学部システム工学科教官公募

関係 各位

静岡大学工学部システム工学科  
学科長 新妻清三郎

1.公募人員： システム工学科教授（環境システム工学講座）1名

2.専門分野： 生態システム論

3.応募資格： 博士の学位を有し、生態システム論に関連した授業  
(環境生物学、生態システム工学など) を担当できる原則として55才以下の  
の方

4.着任時期： 平成11年4月1日

5.提出書類：

- (1) 履歴書（写真貼付）
- (2) 研究業績（著書、論文、総説・解説、国際会議報告その他に分類）の目録（論文  
については、査読付きのものとその他に分類）
- (3) 主要論文の別刷またはコピー（10編以内）
- (4) 推薦書（自薦の場合は本人に関する所見を求める人の氏名（2名）とその連絡  
先）
- (5) 教育と研究についての抱負（これまでの教育・研究業績を含めて2000字程度）
- (6) 応募締切：平成10年10月30日(金)（必着）

6.書類の送付先及び問い合わせ先：

〒432-8561

浜松市城北3-5-1

静岡大学工学部システム工学科

竹内康博

TEL/FAX 053-478-1200

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

\*補足： システム工学科は平成7年10月1日に発足し、4大講座（システム数理、システム情報、環境システム工学、光電システム工学）で構成され、理工学研究科博士課程前期システム工学専攻、同博士課程後期システム科学専攻または電子科学研究所と積み上げられています。

## 編集後記

◆今号は、10月中旬に開催される数生懇シンポジウムの予稿集も兼ねています。講演を申し込んでいただいている方々、オーガナイズドセッションを企画していただいている方々、参加していただく方々、そしてシンポジウム開催の準備・運営をしていただいている方々に、感謝いたします。多くの方々の努力が実って、毎年、シンポジウムの内容がいろいろな分野に広がっていっているような気がします。同時に、若い人たちの参加も増えていて、心地よい緊張と刺激を感じることができるのでないかと思っています。

◆入門以前シリーズも3回目となりました。今回は、東大の中澤港先生に「シミュレーション人口学」というタイトルで執筆していただいている。Individual Based Modelとの関連性で、会員の皆さんの中にも関心を持たれる方々がたくさんいらっしゃるのではないかでしょうか。

◆静大工学部システム工学科では、第1期生がこの4月に4年生になりました。7月末には卒研中間発表が行なわれましたが、講座や研究室のカラーが出ていておもしろかったです。人前で発表するのははじめてという学生がほとんどだったのでしょうが、日頃の勉強の成果が出ていたり、練習の甲斐があって、なかなか堂々としていて立派なものでした。年度末にはどのような卒業論文ができるのか楽しみです。

♥先日、ある会員の方から、「北海道には夏がない。涼しい北海道から暑中お見舞い申し上げます。」といううらやましいお便りをいただきました。ここ浜松では、(この編集後記を書いている時点では) 気が狂いそうな暑さが続いているのですが、みんな鰻を食べているので夏バテとは無縁です。そういうえば、最近、京都の有名なラーメン屋「天下一品」も進出していましたが、みんなそんなにスタミナをつけてどうするんだろう?

(佐藤)

ニュースレター編集局 : ☎ 432-8561 浜松市城北3-5-1

静岡大学工学部システム工学科内

JAMB Newsletter 編集局

FAX 053-478-1200

青木一郎 ☎ 053-478-1211

e-mail : taiaoki@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

佐藤一憲 ☎ 053-478-1212

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

## JAMB Newsletter No.26

### 目次

第8回数理生物学シンポジウム日程	表紙見返し
第8回数理生物学シンポジウム	
プログラム	1
予稿集（詳しい目次はプログラムを参照して下さい）	5
入門以前シリーズ第3弾 シミュレーション人口学：入門以前	中澤港 50
研究紹介	
振動と波動の引き込みによる 生物システムの計算原理への展開	我妻 広明・山口 陽子 65
寄稿	
数理生物学と生物物理学	巖佐庸 71
新刊書案内	
ジョエル・E・コーベン著「新「人口論」生態学的アプローチ」	73
公募	
静岡大学工学部システム工学科教官公募	74
編集後記	裏表紙見返し
目次	裏表紙

数理生物学懇談会ニュースレター第26号  
1998年9月発行  
〒432-8561 浜松市城北3-5-1  
静岡大学工学部システム工学科  
数理生物学懇談会ニュースレター編集局  
印刷・製本 うめだ印刷(株)