

研 究 報 告 書

「時間発展する樹状経路構造上の信号伝播様式」

研究期間：平成19年10月～平成23年7月

研究者：元池 育子

1. 研究のねらい

信号処理素子である神経細胞や、粘菌の管などは、枝分かれした樹状という特徴的な「形」をしている。そしてこの形は、信号の伝播に応じて、少しずつ変化している。本研究では、この樹状のかたちをとることによって得られる特性、そして双方の階層が相互に作用して時間発展する形、というものに焦点をあてる。研究方法としては、信号の伝播と伝播の経路である「形」のダイナミクスを、反応拡散という共通のことばで記述し、信号伝播や形の変化や多様性を調べ、信号伝播の様式から信号処理機能の解釈を試みる。これらを通して、樹状という「形」をとることによるメリットは何なのか、単純化した数理モデルを用いて、樹状を走る信号のパターンを知ることを通して、生命の信号処理の理解を目指す。

2. 研究成果

(1) 信号伝播の履歴に応じて時間発展する樹状パターンダイナミクスの提案

信号伝播の履歴に応じて樹状経路を形成するダイナミクスの提案を行った。経路形成に関しては、経路因子(形成因子、成長痕因子)と成長促進因子の3変数系を採用した。当該経路上の信号伝播には、興奮波伝播の一般モデルである、活性・抑制因子の2変数系を採用した。また系の記述には、時空間状態を離散化したセルオートマトン法を用いた。樹状・分岐形状は、経路形成因子が成長促進因子を取得する際の競合の結果、成長痕の空間分布として形成され、その形状特性は、経路形成因子や形成促進因子の易動度、促進因子の初期値などに依存する。本研究では、経路変化に対する信号伝播履歴の効果として、信号の伝播履歴により経路は成長し、伝播がなければ縮退するという相互作用を導入した。

ここでは、まず信号伝播が樹状経路形成に与える影響を見るため、信号伝播履歴に依らない樹状形成ダイナミクスのみの場合の形状と、相互作用があり、かつ場の中心から定期的に信号が入力される場合の形状との比較を行った(図1)。その結果、相互作用がある場合において定性的に異なる二つのモードの樹状形成が見いだされた。入力信号の等方伝播による一過性の信号伝播モードと、枝の端点での再帰的な自発振モードである。後者のモードは信号伝播経路の伸展と、信号の担体である興奮波のもつタイムスケールの兼ね合いで発現していると考えられ、両者のタイムスケール比が特定の値をもつ領域で頻りに観測された。

図1 (a) (b) (c) (d) (e) (f) (g) (h) (i) (j) (k) (l) (m) (n) (o) (p) (q) (r) (s) (t) (u) (v) (w) (x) (y) (z) (aa) (ab) (ac) (ad) (ae) (af) (ag) (ah) (ai) (aj) (ak) (al) (am) (an) (ao) (ap) (aq) (ar) (as) (at) (au) (av) (aw) (ax) (ay) (az) (ba) (bb) (bc) (bd) (be) (bf) (bg) (bh) (bi) (bj) (bk) (bl) (bm) (bn) (bo) (bp) (bq) (br) (bs) (bt) (bu) (bv) (bw) (bx) (by) (bz) (ca) (cb) (cc) (cd) (ce) (cf) (cg) (ch) (ci) (cj) (ck) (cl) (cm) (cn) (co) (cp) (cq) (cr) (cs) (ct) (cu) (cv) (cw) (cx) (cy) (cz) (da) (db) (dc) (dd) (de) (df) (dg) (dh) (di) (dj) (dk) (dl) (dm) (dn) (do) (dp) (dq) (dr) (ds) (dt) (du) (dv) (dw) (dx) (dy) (dz) (ea) (eb) (ec) (ed) (ee) (ef) (eg) (eh) (ei) (ej) (ek) (el) (em) (en) (eo) (ep) (eq) (er) (es) (et) (eu) (ev) (ew) (ex) (ey) (ez) (fa) (fb) (fc) (fd) (fe) (ff) (fg) (fh) (fi) (fj) (fk) (fl) (fm) (fn) (fo) (fp) (fq) (fr) (fs) (ft) (fu) (fv) (fw) (fx) (fy) (fz) (ga) (gb) (gc) (gd) (ge) (gf) (gg) (gh) (gi) (gj) (gk) (gl) (gm) (gn) (go) (gp) (gq) (gr) (gs) (gt) (gu) (gv) (gw) (gx) (gy) (gz) (ha) (hb) (hc) (hd) (he) (hf) (hg) (hh) (hi) (hj) (hk) (hl) (hm) (hn) (ho) (hp) (hq) (hr) (hs) (ht) (hu) (hv) (hw) (hx) (hy) (hz) (ia) (ib) (ic) (id) (ie) (if) (ig) (ih) (ii) (ij) (ik) (il) (im) (in) (io) (ip) (iq) (ir) (is) (it) (iu) (iv) (iw) (ix) (iy) (iz) (ja) (jb) (jc) (jd) (je) (jf) (jg) (jh) (ji) (jj) (jk) (jl) (jm) (jn) (jo) (jp) (jq) (jr) (js) (jt) (ju) (jv) (jw) (jx) (jy) (jz) (ka) (kb) (kc) (kd) (ke) (kf) (kg) (kh) (ki) (kj) (kk) (kl) (km) (kn) (ko) (kp) (kq) (kr) (ks) (kt) (ku) (kv) (kw) (kx) (ky) (kz) (la) (lb) (lc) (ld) (le) (lf) (lg) (lh) (li) (lj) (lk) (ll) (lm) (ln) (lo) (lp) (lq) (lr) (ls) (lt) (lu) (lv) (lw) (lx) (ly) (lz) (ma) (mb) (mc) (md) (me) (mf) (mg) (mh) (mi) (mj) (mk) (ml) (mm) (mn) (mo) (mp) (mq) (mr) (ms) (mt) (mu) (mv) (mw) (mx) (my) (mz) (na) (nb) (nc) (nd) (ne) (nf) (ng) (nh) (ni) (nj) (nk) (nl) (nm) (nn) (no) (np) (nq) (nr) (ns) (nt) (nu) (nv) (nw) (nx) (ny) (nz) (oa) (ob) (oc) (od) (oe) (of) (og) (oh) (oi) (oj) (ok) (ol) (om) (on) (oo) (op) (oq) (or) (os) (ot) (ou) (ov) (ow) (ox) (oy) (oz) (pa) (pb) (pc) (pd) (pe) (pf) (pg) (ph) (pi) (pj) (pk) (pl) (pm) (pn) (po) (pp) (pq) (pr) (ps) (pt) (pu) (pv) (pw) (px) (py) (pz) (qa) (qb) (qc) (qd) (qe) (qf) (qg) (qh) (qi) (qj) (qk) (ql) (qm) (qn) (qo) (qp) (qq) (qr) (qs) (qt) (qu) (qv) (qw) (qx) (qy) (qz) (ra) (rb) (rc) (rd) (re) (rf) (rg) (rh) (ri) (rj) (rk) (rl) (rm) (rn) (ro) (rp) (rq) (rr) (rs) (rt) (ru) (rv) (rw) (rx) (ry) (rz) (sa) (sb) (sc) (sd) (se) (sf) (sg) (sh) (si) (sj) (sk) (sl) (sm) (sn) (so) (sp) (sq) (sr) (ss) (st) (su) (sv) (sw) (sx) (sy) (sz) (ta) (tb) (tc) (td) (te) (tf) (tg) (th) (ti) (tj) (tk) (tl) (tm) (tn) (to) (tp) (tq) (tr) (ts) (tt) (tu) (tv) (tw) (tx) (ty) (tz) (ua) (ub) (uc) (ud) (ue) (uf) (ug) (uh) (ui) (uj) (uk) (ul) (um) (un) (uo) (up) (uq) (ur) (us) (ut) (uu) (uv) (uw) (ux) (uy) (uz) (va) (vb) (vc) (vd) (ve) (vf) (vg) (vh) (vi) (vj) (vk) (vl) (vm) (vn) (vo) (vp) (vq) (vr) (vs) (vt) (vu) (vv) (vw) (vx) (vy) (vz) (wa) (wb) (wc) (wd) (we) (wf) (wg) (wh) (wi) (wj) (wk) (wl) (wm) (wn) (wo) (wp) (wq) (wr) (ws) (wt) (wu) (wv) (ww) (wx) (wy) (wz) (xa) (xb) (xc) (xd) (xe) (xf) (xg) (xh) (xi) (xj) (xk) (xl) (xm) (xn) (xo) (xp) (xq) (xr) (xs) (xt) (xu) (xv) (xw) (xx) (xy) (xz) (ya) (yb) (yc) (yd) (ye) (yf) (yg) (yh) (yi) (yj) (yk) (yl) (ym) (yn) (yo) (yp) (yq) (yr) (ys) (yt) (yu) (yv) (yw) (yx) (yy) (yz) (za) (zb) (zc) (zd) (ze) (zf) (zg) (zh) (zi) (zj) (zk) (zl) (zm) (zn) (zo) (zp) (zq) (zr) (zs) (zt) (zu) (zv) (zw) (zx) (zy) (zz)

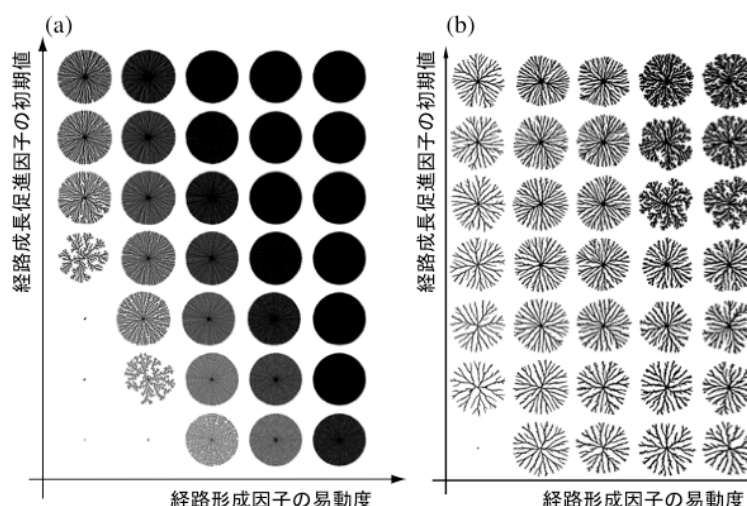


図1 樹状形成ダイナミクスのみの場合(a)と信号伝播との相互作用を含む場合のパターン(b)。(b)の右上の領域で主にペースメーカー的な信号の発振がみられた。

(2) 入力信号情報の樹状形状への反映

(1)の結果は、信号伝播履歴が樹状形状形成に与える効果のうち、経路伸展の促進効果に焦点を当てたものであった。次に、信号伝播が途絶えた経路の縮退効果に着目した。効果を明確にするため、初期状態として樹状経路を設定し、樹状の任意の複数点から入力がある定期的に行われるとした。系の時間発展としては、信号が頻繁に伝播する経路は維持・伸展し、そうでない経路は縮退することから、場の条件に依存して、大きくわけて次の三つの結果が得られた。初期経路をほぼ残す場合、初期経路をある程度維持しつつ、入力の時空間パターンを反映したかたちで経路が時間発展する場合、そして初期経路に依存せず、新しいパターンを形成する場合である。図2は、二つ目の場合の例であり、2点から定期的な信号入力がある条件下での経路変化を示す。おおよそ2点を結ぶような経路が残り、その他の経路は徐々に縮退していく。なお、簡単のため、経路上を伝播する信号は表示していない。この結果は、信号処理の観点からは、入力信号の履歴が経路形状として記憶されているともみなせる。

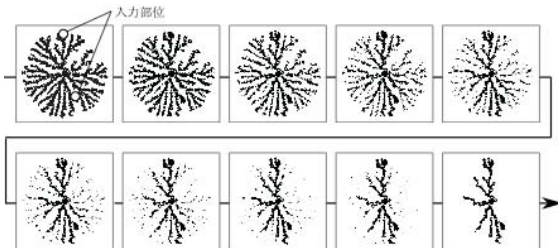


図2 入力に伴う興奮波の伝播に応じた経路変化。

(3) 樹状形状と信号処理能

樹状形状の特徴のひとつは、多分岐の集約構造である。個々の分枝点をみると、枝が集約する箇所では、進行する興奮波の取りうる幅が、集約点の前よりも一過的に広がることが多い。したがって、空間の広がりの効果により、経路の興奮性によっては単一の興奮波では伝播できず、複数の興奮波が同期して伝播してきた場合にのみ継続して伝播が可能になることがありうる(図 3(a))。本研究では信号の伝播時間を本質的に含んだ信号処理を想定しており、上記の信号伝播の性質について、空間的な集約構造によって、論理和あるいは場の特性に応じた時間窓をもつ論理積演算が行われるという解釈が成り立つ。ここで後者の演算は、同期検出ともとらえられる。この性質を活用し、多数の枝をもつ樹状構造が、枝端点からの入力信号セットに対する中心での出力、という多入力ー(いち)出力の演算素子とみなせることを示した。さらに、入力信号に対する出力応答性が経路の反応性(興奮性)に依存すること、また分岐形状が画一的でないことにより、幅広いデータに対応できることを示した。

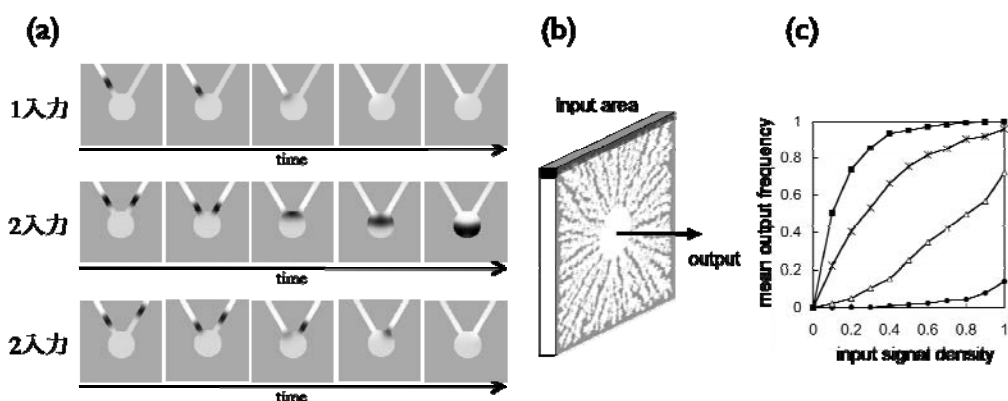


図3 (a)二入力における同期検出の振る舞い (b)樹状形状の多入力ー出力素子としての模式図 (c)(b)における場の興奮性による入出力条件の違い

(4) 樹状パターンの結合系における信号伝達

上述した系は、基本的に単一の樹状素子内での信号伝播の様式を対象としたが、より高次の階層の信号処理能の理解のため、樹状素子の結合系における信号伝達の可能性を探

った。樹状経路そのものの結合様式については、経路形成の成長促進因子の値等に依存して、相対して伸展する枝の成長が排他的となる場合と、融合する場合が見られた。前者の代表的なものは、異なる点から成長した樹状がわずかな間隙を挟んで伸展を止めるパターンであり、その場合、信号が樹状素子間隙を伝達できるか否かが焦点となる。樹状素子二体が排他的かつ近距離まで成長する条件下で、枝の末端の幾何特性によって、間隙を超えた信号伝達が起こる条件があることを見いだした。より単純な境界形状をとる場の離散結合系における興奮信号伝播に関して、これまでの得られてきている知見として、間隙を経由することにより、波数のフィルタリングや整流特性が見いだされることが知られており、樹状の離散結合系においても、多様な信号処理が各端点の結合部位で得られることが期待される。

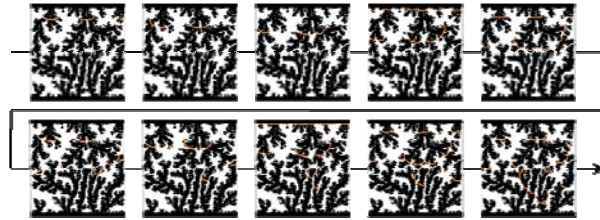


図4 上部の樹状を伝播する信号が間隙を介して下部の樹状に伝達する例

3. 今後の展開

時間発展する樹状経路上の信号伝播様式について、基本的な性質は明らかになってきたが、各分岐点や素子結合系における端点間での単純な演算処理が、樹状全体、あるいは樹状結合系全体でどのような信号処理機能に結びつく可能性があるかについては、今後例を挙げて示し、記号化を模索する必要がある。また、樹状に対する入力信号の自由度を高次にする(例えば動画など)ことを念頭に、現在樹状経路自体を3次元化することを試みているところであり、信号処理のみならず3次元樹状の形態形成そのもののダイナミクスも興味深く、継続して行う。一方、本研究はダイナミクスを一般化したところを起点としており、実際の生命現象、実データと寄り添う方向は不足しているところである。樹状が見られる生命系のひとつ、神経細胞を例にとってみても、多様な形態があり、各形状特性と信号処理特性との関連性を、数理モデルを通して明らかにすることは非常に有用であると考えられる。今後の課題のひとつに、実験で得られたデータの解析を通して、より現象に即した形状特性及び信号伝播の様式を見いだすことを掲げている。

多様な「形」と「機能」が密接に関与していること、また時空間スケールの異なるダイナミクスの関係性が生命現象の本質のひとつであることを念頭に置き、研究を進めていきたい。

4. 自己評価

本さきがけ研究では、信号伝播履歴に応じて形状変化する樹状構造と信号伝播様式に関して、信号伝播と樹状形成の二つのダイナミクスが相互作用することによる、(1)樹状形成過程における信号伝播パターンの定性的に異なるモードの発現、および(2)経路縮退と伸展のバランスによる経路変化の信号伝播パターンの反映の結果を得た。また(3)経路が分岐・樹状構造をとることに起因する時間信号処理機能の発現、(4)樹状経路が結合することにより樹状経路間の信号伝達可能性の提示を得た。本研究の目的のひとつである、パターン形成・変化の評価面においては、静的パターンの定量化、および定性的な違いに対する動的モードの同定といった点で達成されている。主目的である信号処理機能の解釈については、構造を反映する局所的な信号処理機能についての提示にとどまり、樹状構造全体における情報処理機能の記述に関しては、今後の大きな課題となっている。また当該モデルの実験系との対応は成果を出せる段階にないが、本研究での結果の提示をきっかけに、いくつかの実験系について今後発展が見込めることとなった。本さきがけ研究を遂行したことにより、形と信号伝播・信号処理という分野に関して数理モデルからの切り口によるひとつの基盤を構築できたのではないかと考えている。今後はモデルのさらなる一般化、定量化の解析方法の検討、および実データとの対応などを通して、形状特性に起因する機能性の実証にむけて、本アプローチ方法の有用性を実証していく必要がある

5. 研究総括の見解

神経細胞を初めとして生物界で普遍的に見られる樹状という形態にはどのようなメリットがあるのかを知る為に、樹状を伝播する信号パターンを数理モデルを用いて分析するというユニークな研究課題に取り組んだ。信号伝播の履歴に応じて樹状経路が形成される過程の時間発展を解析した結果、樹状経路の分岐点と集約点で論理積演算が行われること、入力信号の履歴が経路形状として記憶されること、また、ペースメーカー的な信号発信が起こる事など、様々な信号処理能が自己組織的に形成されていることを見いだした。以上の興味深い発見を基盤にして、今後は、樹状構造全体における情報処理機能の理解へと発展されることを期待したい。

6. 主要な研究成果リスト

(1)論文(原著論文)発表

1. I. N. Motoike and H. Takigawa-Imamura, "Branching pattern formation that reflects the history of signal propagation". Phys. Rev. E, 82(4), 046205. (2010). 著者、発表論文タイトル、掲載誌名、巻号頁、発行年等
2. I. N. Motoike, S. Nakata, Y. Iguchi, K. K. Takemura, K. Hayashi, and K. Yoshikawa, "Apex of a V-shaped cut field acts as a pacemaker on an oscillatory system", Chem. Phys. Lett., 490, 238-241 (2010).
3. I. N. Motoike, "Multi-Valued Operations with an Inhomogeneous Reaction-Diffusion Field" J. Comput. Chem. Jpn, 9(3), 121-126, (2010).
4. H. Takigawa-Imamura and I. N. Motoike, "Towards computation in noisy reaction-diffusion cellular automata." Intelligent Signal Processing and Communication Systems, 2009. International Symposium on (pp. 355-358) (2009).

(2)その他(主要な学会発表、受賞、著作物等)

学会発表

- ・元池 N.育子, "3次元樹状構造形成と信号伝播", 第48回日本生物物理学会年会, 2010.9, 仙台.
- ・元池 N.育子, "信号伝播履歴に依存して変形する経路における経路間相互作用", 日本物理学会 2010 秋季大会, 2010.9, 大阪.
- ・H. Takigawa-Imamura and I.N. Motoike, "Image Processing with Neuron-like Branching Elements", 9th International Conference on Unconventional Computation, Tokyo, 2010.6.
- ・元池 N.育子, "経路形成が信号伝播履歴に依存する2体経路系におけるパターン", 第47回日本生物物理学会年会, 2009.11, 徳島.
- ・元池 N.育子, "信号伝播履歴に依存する経路形成系における経路変化特性", 日本物理学会第64回年次大会, 2009.3, 東京.
- ・元池 N.育子, "信号伝播履歴に依存して伸長・縮退する樹状場上の信号伝播特性", 第46回日本生物物理学会年会, 2008.12. 福岡.

招待講演

- ・元池 N. 育子, "Hypothesis of Real-Time Field-Computation; A Simple Model of Autonomous Informational Operation", 第48回日本生物物理学会年会, 2010.9, 仙台
- ・H. Takigawa-Imamura and I. N. Motoike, "Towards Computation in Noisy Reaction-Diffusion Cellular Automata", 2009 International Symposium on Intelligent Signal Processing and Communication Systems, 2009.12, 金沢
- ・元池 N. 育子 "Signal propagation on deforming branching paths correlated with a history of signal propagation", 日本数理生物学会 2008 年年会, 2008.9, 京都

著作物

- ・ 元池 N. 育子, “場の幾何学的形状に依存する興奮波伝播パターンと信号処理”. システム/制御/情報, 54(1), 3-8 (2010).
- ・ 元池 N. 育子, 浅井 哲也, “樹状構造の自己組織化と単電子回路への応用トポロジーデザイン---新しい幾何学からはじめる物質・材料設計---”, 有限会社ブッカーズ編, NTS 出版, 東京 (2009).