脳の数理 - 動的脳の側面から -

津田一郎

1 はじめに

筆者は20年以上前に「脳の解釈学」を提案した [84]。解釈学」というのはさまざまな意味合いを持って議論されることがあるが、その基本は自然現象の認識とその認識を行なう人間の存在の関係にあるのだと理解している。「脳の解釈学」を平たく言えば、「脳の本質的な機能のひとつは外界の解釈である。ここで解釈することを外部刺激に直接反応することではなく、外部刺激に関する内部イメージに反応しそれに意味をつける過程であるとする。この解釈過程がわれわれが心と呼んでいるものに対応する。このような脳の機能を理解する方法自体がまた解釈学的である。」という考えである。筆者たちは研究を進めるために次のような作業仮説を導入した。

作業仮説:

脳神経系が示すダイナミックスの数学的な構造が脳の解釈言語になり得て、そのもっとも高度に 発達したものがわれわれが使用している自然言語である。

脳の解釈学的研究においては、数学的に表現されるダイナミックスの存在をまず仮定して、それを実現する脳神経系のあり得べき構造を決定し、その後にそれが示すダイナミックスの多様性から心の諸相を解釈していくという方法をとる。Gelfandの唱える精神医療における"adequate language" [27] としての数学諸言語は筆者の唱える解釈言語の一つの形である。

本稿では、脳のある特定の動的な現象に着目して、数理的な記述が単に脳という物理的対象が示す現象理解のために重要であるだけでなく、脳の解釈言語、すなわち心の可能な表現であることを主張したい。脳や心の研究は我々自身の研究であるから簡単に対象化できる保証がない。いわば、研究対象の内側にいてその対象を記述することになる。得られる情報は記述の仕方に依存するかもしれない。こういう状況で、対象の外に出て客観的な記述を行なうことが可能だろうか。これはEndophysics [62] の主題であるが、このような状況での科学的な記述は内と外の間のインターフェイスを発見し、その座標系における記述を試みることである。本稿で扱う事柄はほんの一部に過ぎないし、数理モデルも不十分であるが、数理的な記述はやがて真の心の記述を与えてくれると信じている。

2 心の表現を探るために必要な数学的定式化

近年、高等動物の脳における神経細胞の集団(しばしば神経細胞集成体と言われる)の電気的活動やそれに伴う生化学的な変化が従来に比べて格段に良い精度で測定されるようになってきた。それに伴って、脳内の大域的な電気活動(集合電位)や局所的だが多くの細胞が集まった領域の電気活動(局所集合電位)の複雑な時空間変化が意味を持つことが明らかになってきた。すなわち、これらは単に乱雑な変化ではなく、ある一定の特徴をもつ過渡的遷移現象として現れることが分かってきた。これに対して確立した理論はまだないが、筆者たちはこれらの現象のいくつかは高次元力学系の典型的な遷移過程の一つであるカオス的遍歴によって解釈可能だという説を提案している [24,90,91]。カオス的遍歴については以下で概観する。脳科学において注目すべきテーマは多岐にわたるが、その中でも脳の高次機能と関係して数学モデルが必要なテーマが存在すると思われる。以下筆者が重要だと思うテーマを列挙し、それらを概説する。

- (1)神経細胞(ニューロン)のネットワークが示す可能な動力学
- (2)神経細胞の基本的性質の変化がネットワークダイナミックスにもたらす変化
- (3)ネットワークの中での神経細胞の情報表現のあり方
- (4)外部情報のネットワークへの埋め込みの方式
- (5)学習および進化の過程におけるネットワークの構造変化と機能変化の対応
- (6)脳科学に対する適切な言語の提供
- (7)看護(care)と医療(cure)に関する包括的な理論体系

以下それぞれのテーマに関して簡単にコメントを加える。また、本稿とある意味で相補的な解説を集めた脳科学への数学的アプローチに関する特集が最近の「数理科学」 [82] にあるので併せてそちらも参考にされるとよいと思う。

テーマ(1)に関しては大自由度力学系のダイナミックスに関する数学理論が必要とされている。ニューロンとニューロンが結合する部分をシナプスと呼ぶ。シナプスには二種類あることが知られている。神経伝達物質を放出することで情報伝播を担うシナプスを化学シナプスと呼び、このような化学物質を介さず直接電流を流すことで情報伝播を担うシナプスを電気シナプスと呼ぶ。従来電気シナプスは高等哺乳動物の大脳新皮質ではまれであると信じられていたが、そこにおいても電気シナプスによる結合が普遍的であることが近年明らかになり、そのダイナミックスの多様性と意味付けに研究者の注意が向き始めている。近年の研究動向は藤井らの論文にまとめられている [25]。また電気シナプス結合のニューロンネットワークにおいて、筆者等はカオス的遍歴によるダイナミックスとその基礎にある美しい幾何的構造を見つけた [24,92]。

従来、シナプス結合はスカラー値を成分とする行列で表現され、その成分は単なる結合の重みとして定数で与えられるか、シナプス学習を記述するものとしてニューロンの状態の関数として与えられるかだった。しかし、おそらく実体はもっと複雑なものに違いない。シナプス結合部の数学モデルによる分析が期待されるところである。

また従来、脳活動の力学解釈ではそのダイナミックスを扱うときでさえ力学系のアトラクター概念に基づいて行われてきた。それに対していくつかの最新の実験データは幾何的アトラクターの概

念に基づく力学解釈だけでは不十分であることを示している。そこで、幾何的アトラクターに変わる概念として筆者らは狭義のミルナーアトラクターに注目した。この概念に基づいた筆者等の解釈を以下で少し詳しく紹介する。

テーマ(2)は(1)で述べたような大自由度系の構成要素であるニューロンの入出力変換規則の変化に関するもので、その数学的扱いに主眼がある。従来の神経回路網(ニューラルネットワーク)の数学的研究では、この入出力変換規則はシグモイド関数のような非線形単調な連続関数か、ヘビサイド関数のような不連続関数かで与えられると仮定されていた。しかし、動物実験では動物が報酬を期待することでニューロンの入出力関係が変化することが知られている。これに対して、ドーパミンという神経伝達物質の変化が関数形を変えるというモデルがGruberらによって提案されている[29]。また、従来は抑制性伝達物質であると信じられていたGABA(ガンマアミノ酪酸)がある条件のもとでは興奮性に働くという実験事実が最近になって得られた。これはあるニューロンがそれへの入力刺激に応じて興奮性として働いたり抑制性として働いたりすることがあるということであり、ひとつのニューロンの入出力変換規則は必ずしもひとつの関数に固定されていないことになる。この事実に対して、藤井らはカオス的遍歴による新しい解釈を提案している[23]。

こういった関数形の変化によるダイナミックスの研究は、少し広い視野で眺めれば1次元写像に関してはすでに始まっている。片岡と金子は関数写像が引き起こすダイナミックスを研究した [40, 41]。これを高橋と行木が数学的に定式化し、いくつかの定理が証明されている [81]。また、最近並川は関数写像をカオス的遍歴の数学モデルとして定式化を試みている [54]。

テーマ(3)はニューロンにおける情報の符号化に関する研究である。ニューロンは脳や身体というシステムの中で働いている。さらには脳や身体は他の脳や身体とまたその他の自然及び社会環境と相互作用し意味を生成している。ニューロン活動の何がどういった情報を担うのかに関する研究は大変遅れている。ニューロンがコードする情報が何かがあらかじめ分かっていないからである。それがなぜ簡単には分からないかというと、それらは機能するシステムの中で初めて決定されるものであるからである。

ニューロンによる情報の符号化は情報表現ということばで表され、いくつかの仮説が提案されてきた。古くからある仮説としては、刺激を提示している間のニューロンのスパイク数の長時間平均に情報が符号化されるという rate coding がある。近年になって、それとは異なる符号化としてtemporal coding が提案された。その中でも、ニューロン間のスパイク同期が情報を符号化するという coincidence detector という概念が提案され話題を呼んだ [1,3]。また同一のニューロンが状況に応じて役割を切り替えていることを示唆する実験結果が得られ、デュアルコーディングと呼ばれている。櫻井はニューロンの集合体が情報の符号化の基本単位であると考え、それを確認する実験をサルを使って行なった。その結果、集合体は符号化している情報の意味が変わるとその参加メンバーが部分的に変わっていくという意味でダイナミックに変化する事を発見した [67]。この観測から、一つのニューロンのみを観測すれば、そのニューロンは異なる情報をコードし得るということが導ける。さらに、デュアルコーディングの意味を拡張すると、rate coding とスパイク同期による符号化に関するデュアルコーディングが考えられる。この数学モデルが増田と合原によって提案されている [49,50]。

テーマ(4)は外部の情報がニューラルネットにどのように埋め込まれるかに関するものである。これもある種の符号化の問題であるが、ここでの問題はむしろ、力学系のどのような構造が符号化に必要かということである。これはニューラルネットによる情報の変換理論 [6] としても考えられ、ニューラルネットの数理的研究では古いものに属する。一例として、合原らはニューロンのスパイクの時間間隔や同期スパイクの時間間隔などに外界の情報が変換され埋め込まれ得ることをカオス力学系を外界情報の生成器と考えるモデルにおいて示した [5,51,76]。これはカオスアトラクターの情報を簡単な integrate-and-fire 型のニューロンのスパイク間隔に埋め込めるという Sauer の埋め込み定理 [69,70] の応用である。ここで、integrate-and fire 型のニューロンとは、入力の時間空間的な総和が閾値に達するとスパイクを発生するニューロンである。こういった数理モデルによる解析は実際の動物の神経スパイクのデータに対してもすでに適用されている。

テーマ (5) は脳の構造変化がいかなる機能変化をもたらすかに関するものである。生物個体の 一生にわたる構造変化には、遺伝的に決定された変化、環境と意志によって決まる学習による変化、 ならびに加齢による変化が知られていた。最近これらに加えて次の構造変化にも焦点が当てられて いる。従来脳細胞は再生は不可能であるといわれてきた。また、個体の成長とともに大量の神経細 胞が死滅していく事実も知られている。従って、脳における神経細胞の損傷は決定的なダメージを 機能に対して与える可能性がある。しかし近年になって新しい事実が判明した。成熟した脳でさえ、 脳室の壁に未分化の細胞(将来、神経細胞になるかグリア細胞になるか決まっていない状態の細胞 のことで、神経幹細胞と呼ばれている)が多数存在し、それらが脳の特定の場所に移動しそこで分化 を起こす、すなわち神経細胞とグリア細胞に分かれる、ということが分かってきた [14,44,60,66]。 そのような成熟脳における細胞分化がおこる場所として、体性感覚野、海馬、嗅球が現在特定され ている。体性感覚野は身体の感覚、触覚を司る場所である。海馬は場所記憶やエピソード記憶を形 成するのに必須の場所であることが動物実験や海馬に障害を持つ人の臨床検査から分かってきた。 そういうわけで近年、特に海馬の研究は著しい進歩を遂げた。海馬は CA1,CA2,CA3,CA4 と名づけ られた領域からなるが、特に CA3 と CA1 はよく研究されている。嗅球はにおい情報を内部的に生 成する場所であり、比較的低次元のカオス的神経活動が実験的に発見されている場所としても知ら れている。このような分化は今後さまざまな脳の領野で発見されていくことだろう。この発見は新 たな神経細胞の生産による新たなネットワークの構築によって年齢に関係なく脳が機能回復する可 能性を示唆したことで特に注目を集めている。

構造変化に関係する大自由度力学系の問題としては次の問題が重要であると思われる。要素力学系間の結合のトポロジーの変化によってダイナミックスの特徴がどのように変化するか。例えば不動点の安定性、不動点や周期解の個数、カオスの幾何学的および統計的性質、系の構造安定性などについて不変性と多様性を数学的に解明することは脳科学にも大いに寄与するはずである。

また、進化における系統発生的な変化も系の大きな構造変化である。学習や加齢による変化に関する実験研究は可能であるが、系統発生における変化は実験状況の設定に関する制約が多くあり数学モデルによる理論研究が不可欠である。

テーマ(6)に関して Gelfand の試み以外にも精神医療と数学の諸概念との関係は Freud 以来議論されており、最近ではカオスの役割なども内外で議論されている [12,79,80,89]。精神医療に限らず脳の働きを理解するための適切な言語の開拓が必要である。脳は医学生物学の対象ではあるが、

それらの分野の言葉遣いだけで脳の働きを理解するのは難しいと筆者は感じている。それは脳理解の適切な言語はその機構を表現する情報論的な言語と心を表現する自然言語を包括するような言語であるべきだからである。こういった新しい言語の開拓に数学的思考は大いに貢献するはずであるし、いくつかの数学概念の集合が脳の適切な言語になる可能性がある。

また、精神医学の現場においては最近、看護の新しいあり方が提案されている [79, 80]。筆者たちは看護と治療の関係に関する問題は複雑系科学の重要問題の一つであるという認識を示してきた [37, 38]。治療が患者とは離れた立場から普遍的、分析的に行なわれるのに対し、看護は患者と共にあるという立場から個別的、多角的に行なわれるからである。こういった問題を数学の中で議論していけるだろうか。ここでは問題提起だけにとどめる。

次章以下では、主に(1)のテーマの中から筆者たちが関与した研究を中心に紹介する。

3 メゾスコピックレベルでの記述:問題の物理的背景

まず、どんなレベルで脳のダイナミックスを考えるのかについて述べよう。

相転移の理論に従うと、巨視的レベルの秩序化された運動は考えている系の微視的レベルの要素的運動の協同現象である。この場合、巨視的な秩序状態はオーダーパラメーター (秩序変数)と呼ばれる巨視的変数によって記述される。平衡状態の相転移では、系を外から制御できるパラメーター-例えば温度や磁場強度-の変化に応じて系の平衡状態が変化する。転移の起こるところ、つまり臨界点近傍では、複雑な非平衡の運動が生じる。このとき、この運動の空間スケールはミクロからマクロにまで及び、パターンはフラクタル的になる。時間依存的な運動はメゾスコピックなレベルで特徴的に現れる。秩序運動の出現がオーダーパラメーターの時間発展の形で記述される。典型的にはTDGL(Time-Dependent Ginzburg-Landau)方程式のようにである。

類似の状況は平衡から遠く離れた非平衡状態でも現れる。このような非平衡状態はいずれは平衡状態へと緩和する平衡近傍の非平衡状態とはまったく異なった動的振る舞いを見せる。そこで、このような非平衡を平衡近傍と区別するために "遠平衡" と呼ぶことにする。遠平衡は系にエネルギーや物質の定常的な出入りが存在することで実現される。明らかに脳はこのような遠平衡系であり、そこで働く神経細胞群の活動は非平衡定常状態が不安定化し変化するものとして捉えられよう。このような系では巨視的秩序状態を表すオーダーパラメーターは一般に時間に依存した変化をする。運動は密度関数 ρ のような量で記述されるが、それは一般に時間 t、空間 t の関数であり、また他の物理量t の関数でもあるだろう。例えば、このような物理量として神経細胞の膜電位 t やカルシウム濃度 t が考えられるだろう。それらはまた時空間に依存する。すなわち t のは、t のにする。系の秩序状態を表す変数が時間空間に依存するようなレベルである。流体力学では t Navier-Stokes 方程式によって記述される流体運動のレベルがそれに相当する。

命題 1. 光計測、MEG(脳磁場計測)、EEG(脳波計測)等で測定されている脳のダイナミックスはメゾスコピックレベルの脳活動である。

4 メゾスコピックレベルでの遷移現象としてのカオス的遍歴

本稿では、脳のメゾスコピックレベルで見られる複雑な時空パターンのうち特に遷移現象に着目する。動物実験において観測された典型的な遷移現象は、"擬似アトラクター"間のカオス的な遷移 [17,18,19,73]、不規則な同期・非同期転移 [28]、局所脳波の γ -波(約 30HZ-100HZ の周波数の脳波)や β -波(約 10-30HZ の周波数の脳波)に見られる波束の伝播 [42,43] などである。さらには最近、精度の高い人脳波の測定が行われ、大きな位相差が空間的に同期し、その不規則な同期・非同期転移が観測されている [16]。これらの現象に共通しているのが、遷移過程が"カオス的"で"遍歴的"であるということである。

従来、脳活動を理論的に記述するとき、それは非定常な遷移過程であってもアトラクター概念を基本にして行なわれてきた。中野、Kohonen、Anderson、福島、永野、甘利、Hopfield らの連想記憶モデル [32,45]、甘利、Hirsch らの神経回路網理論 [6,30] などはその典型を与えた。ここでいうアトラクターとは幾何的アトラクターのことである。それらは神経系の典型的な巨視的状態を表現するために用いられてきた。遠平衡で現れる現象と力学系のアトラクターとの間には対応関係がある。定常状態は不動点、周期振動状態はリミットサイクル、うなりはトーラス、そして不規則現象はカオス的なアトラクターで記述される。さらには、ニューラルネットがカオスを生成し得ることは筆者等 [48,93] や Sompolinsky ら [74,75] によって早くから指摘されていた。また、脳活動におけるカオスの役割に関しては、Nicolis や筆者 [37,56,57,84,90]、および Freeman ら [17,18,19,42,43,73]の一連の研究がある。

遠平衡のエネルギー散逸を伴う系においては、その巨視的状態を力学系のアトラクターと対応させることは自然なことである。しかしながら、遷移現象は幾何的アトラクターだけでは説明できない。 遷移過程には巨視的状態の不安定化を伴うからである。筆者たちは遷移過程のなかで、遷移自体がカオス的に変化し、かつ巨視的状態への停留が一定程度長い時間の間にわたって認められる、つまり"よどみ状態"が現れるものを「カオス的遍歴」と呼んで特別に区別して研究することを提案した[33,34,86,88]。ただし、「カオス的遍歴」は数学的な概念ではなく、現象論的な概念として提案された。

よどみ状態の時間分布はべキ的である場合と指数関数的である場合があることが分かっている [88]。カオス的遍歴におけるカオス的な遷移過程は一般には高次元での遷移であるが、カオス軌道の集合自体は "細い" チューブ様の構造の中に閉じ込められている場合があり、そのときはうまい座標系を選べば遷移過程を低次元カオスカ学系として記述できる [87, 93]。また、リアプノフスペクトルにゼロ近傍の指数が多数現れる場合 [34, 88]、軌道方向以外のゼロリアプノフ指数が大きな揺らぎをもち収束しない場合 [68]、第一リアプノフ指数でさえ揺らぎが大きく収束が極めて遅い場合 [96] なども知られている。このような観察事実を考慮して、部分双曲型力学系 [59] や非双曲型力学系 [99] の枠内でのカオス的遍歴の定式化に興味が持たれている。さらには、カオス的遍歴を法双曲型不変多様体の存在によって説明しようとする研究が化学反応の数学的機構を解明する研究の過程において小松崎や戸田 [46] によって始められている。法双曲型不変多様体は Wiggins ら [100] によって精力的に研究されている。このように、カオス的遍歴の研究は力学系の新しい領域を開く可能性がある。

幾何的アトラクターとミルナーアトラクター 5

カオス的遍歴におけるよどみ状態は幾何的な意味ではアトラクターと呼ぶことはできない。軌道 がいったんそこに近づきその近傍にしばらく滞在するが、やがてそこから離れていくからである。 しかし、正の測度をもつ軌道がそこに引き寄せられるような時間の範囲が存在するので、少なくと もその時間の間はアトラクター的にふるまう。そこで、筆者たちはこれを "擬似アトラクター" ある いは "アトラクター痕跡 (attractor ruin)" と呼んだ [33, 34, 86]。この言葉を使うと、遷移過程はア トラクター痕跡間のカオス的遷移である。アトラクター痕跡を表現する数学的概念は存在するだろ うか。筆者たちはいくつかの可能性を提案している [91]。そのうちの一つが狭義のミルナーアトラ クターの不安定化直後の状態である。ミルナーアトラクターは 1985 年に John Milnor が提案した 拡張されたアトラクター [52] である。幾何的なアトラクターは幾何的性質だけを考慮したものであ るのでその名がある。Milnor は幾何的性質だけではなく、測度論的な性質も考慮してアトラクター の概念を拡張した。以下に、幾何的アトラクターとミルナーアトラクターの定義を与える。

定義 1. M をコンパクトな滑らかな多様体とする。 $f:M \to M$ を M 上の連続写像とする。M の 部分集合 N で $f(N) \subset inter(N)$ (ただし、inter(N) は N の内部)を満足するものを補足領域と いう。このような M の補足領域 N に対して、 $A=\cap_{n=0}^{\infty}f^{(n)}(N)$ で定義される A を吸引集合とい う。幾何的アトラクターとは最小の吸引集合である。つまり、位相的推移性を満たす吸引集合をア トラクターまたは幾何的アトラクターという。

それでは次のような力学系で記述される運動に対して幾何的アトラクターの概念は有効だろうか。

例1:吸引される回転子 [61] $r \in \mathbb{R}^+, \theta \in S^1$ とする。

$$\frac{dr}{dt} = r(1 - r^2),\tag{1}$$

$$\frac{dr}{dt} = r(1 - r^2), (1)$$

$$\frac{d\theta}{dt} = \theta^2 (2\pi - \theta)^2$$

r に関する微分方程式から r=0 は不安定で r=1 が安定であることはすぐに分かる。r=0 以外 の全ての (r,θ) 空間上の点から出発する軌道は半径 1 の円周に近づくが、吸引先は円周ではなく点 P(1,0) である。補足領域は $N=\{(r, heta): |r-1|<\epsilon\}$ であり、半径1の円周は吸引集合となる。半 径1の円周が吸引集合でありその内部に吸引集合は存在しないことから半径1の円周が幾何的アト ラクターであることがわかる。しかし、計算機シミュレーションを行うと、点 P がアトラクターに 見える。事実、N 内の全ての点 $p \in N$ に対して、 $\omega(p) = (1,0)$ である。ここで、 $\omega(p)$ は p の ω -極 限集合である。点 P には不安定方向があるにもかかわらず、原点以外から出発したすべての軌道は 点 P に向かう。決して、半径1の円周に吸引されるようには観測されないのである。

もう一つ例を紹介しよう。これは Milnor が与えた例 [52] を具体的な力学系として表現したもの である。

例2:1次元間欠性カオスの臨界点 [96]

f を $f:R \to R$ なる少なくとも C^1 写像とする。ここでは具体的に以下の微分可能写像を使う。

$$x_{n+1} = f(x_n) \mod 1 \quad (x_n \in [0, 1), \quad \forall n \ge 0),$$
 (3)

$$f(x) = x - \omega \cos(2\pi x) + \omega. \quad \omega = \frac{1}{2}.$$
 (4)

写像の不動点の安定性は中立である。中立不動点を持つ力学系は非双曲型力学系の典型であり、特に中立型不動点をもつカオス写像のエルゴード的な性質が由利 [99] らによって研究されている。例 2 において、不動点の近傍から出発する軌道で不動点から遠ざかるものがあるのでこの不動点の吸引集合は存在しない。従って不動点は幾何的アトラクターではない。しかし、全ての初期値 $x_0 \in [0,1]$ から出発した軌道は最終的にはこの不動点に吸引される。従ってこの不動点は何らかの意味でアトラクターであると考えることは自然であろう。

このように、幾何的アトラクターの概念は軌道運動の形態を必ずしも反映していないので、拡張が必要であった。実際、Milnorの定式化はその一つの方向を示した。次にミルナーアトラクター [10,52] を定義しよう。

定義 2. 相空間を M とし、B をミルナーアトラクターとする。B の流域のようなものを次で定義する。 $\rho(B)=\{x|\omega(x)=B,x\in M\}$ 。ミルナーアトラクターとは次の二つの条件をみたす集合 B として定義される。

- $1. \mu(\rho(B)) > 0.$ ただし、 μ はルベーグ測度に等価な測度である。
- 2. $\mu(\rho(B)\setminus\rho(B'))=0$ となる B の真部分集合 B' $(\subset B)$ は存在しない。

このようにミルナーアトラクターの近傍の全ての軌道がそこに吸引されることは必ずしも要請されない。吸引される軌道が正の測度あればよい。従ってその近傍から離れていく軌道があるような構造が相空間にあってよい。むろん、幾何的アトラクターはミルナーアトラクターである。幾何的ではないミルナーアトラクターをここでは"狭義のミルナーアトラクター"と呼ぼう。上に示した例1と例2は狭義のミルナーアトラクターの存在を示している。

6 カオス的遍歴のシナリオ

狭義のミルナーアトラクターとカオス的遍歴はどのように関係するのだろうか。前章で述べたミルナーアトラクターの定義と例によれば、ミルナーアトラクターが存在するだけでは遷移現象は生じない。まして、それがカオス的な遷移であることは保証されない。どのような状況がカオス的遍歴を可能にし、狭義のミルナーアトラクターはそこにどのように関係してくるのだろうか。カオス的遍歴を示す系として、次に示す大域結合写像の他に微分方程式や写像の最近接結合系、時間遅れのある微分方程式系、切り替え写像系などが知られている。今までの研究から総合して、それぞれの場合によってカオス的遍歴の数学的な機構は異なるようであるが、ここではその機構が最も簡単

な大域結合写像におけるカオス的遍歴のシナリオをやや詳しく解説し、その後に他の可能性のうちのいくつかに触れることにする。

大域結合写像 (GCM) とは、次のような力学系を言う。一次元写像 $f:R\to R$ に対して、 $G:R^N\to R^N, x_{n+1}=G(x_n)$ を次で決める。

$$x_{n+1}^{(i)} = (1 - \epsilon)f(x_n^{(i)}) + \frac{\epsilon}{(N-1)} \sum_{j \neq i} f(x_n^{(j)}), \qquad (1 \le i \le N)$$
(5)

ただし、n は離散時間、i,j は写像の番号であり、N は結合する 1 次元写像の個数である。

金子はこの系で $f^{(i)}$ が全ての i に対して同一でありカオスを生成する場合の数値計算を行い、適当な結合強度 ϵ のもとでカオス的遍歴が現れることを発見した [34]。また、金子は多安定状態の臨界に狭義のミルナーアトラクターが表れることに着目して、多くの狭義のミルナーアトラクターが基礎になって遍歴が生み出されるようすを詳しく観察した [35]。小室は部分同期解が作る不変部分空間に着目し、そこにおいて軌道の入口集合と出口集合が作られるようすを観察した。さらに、その観察をもとに、不変部分空間内で起こる分岐を解析し遍歴の数学的定式化を試みている [47]。

GCM においては、任意個数の要素力学系の入れ替え q に対して系は不変に保たれる。すなわち、群作用 q と力学則 f は可換 fq=qf であり、この意味で系は対称性を有する。このような意味で対称性のある系は良く研究されている [8,9,47]。次に対称な力学系においてカオス的遍歴が現れる機構のひとつを考えよう [91]。すなわち、

三つ組み: { カオス的な不変集合、狭義のミルナーアトラクター、穴だらけ (riddled) の流域 } を考える。

命題 2. 対称な力学系 (M,f) において、群作用のもとで不変な集合は力学の発展規則のもとでも不変である。

これは次のようにして示される。

S(q) を群作用 q のもとで不変になる集合としよう。すなわち、 $S(q)=\{x|qx=x,x\in M\}$ 。 $x\in S(q)$ である x に対して、qx=x より f(qx)=f(x) が成り立つ。対称性の仮定より、q(fx)=f(qx) であるから、q(fx)=f(x) が従う。これは、f(x) がまた群作用のもとで不変であることを表している。すなわち、 $f(x)\in S(q)$ 。言い換えれば、S(q) は力学則 f のもとでも不変な集合である。

GCM において f がカオスを生成するとき、全同期状態は個々の要素力学系の置換のもとで不変な 1 次元のカオス的集合である。従ってこの全同期状態(それはカオス的である)はまた力学の発展規則のもとでも不変である。この系にはほかにも不変集合が無数に存在する。例えば N 個のうち N_1 個が同期し、残りの $N-N_1$ 個がまた異なる同期状態にあるような部分同期状態は 2 次元の不変部分空間 H_2 を張る。これらは全同期状態であるカオス的な不変部分空間 H_1 の外にある無数のカオス的なアトラクターの一部に対応している。いま、部分同期解は安定であり幾何的アトラクターであると仮定する。もしも、 H_1 に横断的なリアプノフ指数が正であれば、 H_1 はその横断方向に不安定である。部分同期解は安定であるので、矛盾はない。しかし、 H_1 に横断的なリアプノフ指数が負になり(これをブローアウト分岐という)、この分岐は同所的であると仮定すると、部分同期解であるアトラクターからカオスへ向かう軌道が存在することになり、相空間の構造は複雑になる。このとき、全同期解の流域には無数の穴があき、全同期解であるカオス的不変集合は幾何的

アトラクターではない狭義のミルナーアトラクターになる。部分同期解に横断的なリアプノフ指数が負のままであると仮定したので、同様のことは部分同期解についても成立する。もしも部分同期解がカオス的であればその流域にも無数の穴があく。この状況で、カオス型の狭義のミルナーアトラクターが消滅してアトラクター痕跡になったとしよう。このときひとつの可能性としてアトラクター痕跡はカオス的サドルである。このようなシナリオによって部分同期解間のカオス的な遷移が現れる。GCM の場合、部分同期解に滞在する滞在確率分布は指数型であることが数値計算から知られている。

以上の状況は藤坂と山田のオンオフ間欠性 [26,53] や $A \operatorname{shwin}$ [7] のインアウト間欠性と密接に関係している。オンオフ間欠性は同期状態を表す不変集合が単独のアトラクター (通常はカオス) である場合の間欠性を言い、インアウト間欠性はそのような不変集合に複数のアトラクターやリペラーが存在する場合の間欠性をいう。藤坂と山田、その後の $A \operatorname{shwin}$ らの研究では、オンオフ間欠性における同期状態としてのカオス状態への滞在確率は滞在時間 τ に対してベキ的になり、 $\tau^{-3/2}$ に比例する。インアウト間欠性では τ が小さいときは同様な分布に従うが、大きな τ に対しては指数関数的な分布に変化するクロスオーバーが存在し、それによって特徴づけられるような不変部分空間内での遷移が存在する。オンオフ間欠性に穴だらけの流域が伴うことは $O \operatorname{tt}$ 等によって指摘されている [58]。 $A \operatorname{shwin}$ によって示されたように、インアウト間欠性の場合は不変部分集合がカオスであるところでは全空間の中でのその流域は穴だらけになるが、不動点や周期解の流域は開集合である。

小室は上の描像とは異なる描像を提示した [47]。部分同期解に着目する。例えば N=10 の GCM において、 $H_{[3,2,2,1,1,1]}=\{(x_1,\cdots,x_{10})|x_1=x_2=x_3,x_4=x_5,x_6=x_7\}$ は不変部分空間である。小室はこの空間上での分岐に着目し、二つのカオスアトラクター λ_1 と λ_2 がこの空間の横断方向にそれぞれ入口集合と出口集合をもつことを観察した。入口集合へ向かってこの不変部分空間の外から不変部分空間へ流れ込む軌道があり、出口集合から不変部分空間の外へ出る軌道がある。 λ_1 と λ_2 がクライシスを起こすことで入口集合と出口集合がつながる。この状況は、それ自体カオス的に振舞う部分同期解の近傍にしばらく滞在した軌道が、部分同期解から離れて他の部分同期解へ向かうようすを記述する。ただし、その後のダイナミックス、つまり如何にして軌道は入口集合に戻ってくるのかを説明するものではない。

GCM では、全同期状態がカオス的であることが部分同期状態間のカオス的な遷移を引き起こした。それに対して 要素力学系の全同期状態が不動点で表され、かつそれが狭義のミルナーアトラクターである場合にもこのような遷移が可能かどうかは興味のあるところである。筆者たちは、このような条件の下で結合写像がカオス的遍歴を生み出すか否かを研究した [96]。不動点や周期点が狭義のミルナーアトラクターの場合は、その流域は開集合であるので、上のシナリオは成り立たない。数値実験を行うと、予想したとおり、これらの狭義のミルナーアトラクターからは遍歴的な遷移は見られなかった。そのかわり、新たにトーラスや局所カオスが発生した後にその流域に無数に穴があき、クライシスで発生したカオスを使ってカオス的遍歴が現れることがわかった。ただし複雑なのは穴だらけの流域の中でトーラスの近くに連続的な構造が共存していることである。さらには、この系のカオス的遍歴ではトーラスの痕跡に滞在する時間の分布、カオス的遷移の時間の分布がともに指数的であり、オンオフ間欠性、インアウト間欠性とは異なっている。

不動点型の狭義のミルナーアトラクターからでも系にわずかに雑音が印加されればカオス的遍歴が発生することがある。以下ではこの種の遍歴現象 [15,88,93] を紹介しよう。この描像は対称性の

ない力学系でも成り立つ。まず、前章で取りあげた例2のような状況を想定しよう。この力学系ではほとんど全ての初期値から出発した軌道は狭義のミルナーアトラクターに至る。ここで狭義のミルナーアトラクターは中立安定である。この状況では遷移は起きないが、ここにわずかに雑音が印加されると狭義のミルナーアトラクターにとどまっていた軌道はそこから追い出される。次に、狭義のミルナーアトラクター以外の場所に初期値鋭敏性があれば遷移はカオス的になる。実際、非平衡神経回路網の連想記憶モデルは動的になり、わずかの雑音の印加でカオス的遍歴が現れる [88, 93]。このとき、各記憶状態はニューラルネットの巨視的状態で表現されるが、それが狭義のミルナーアトラクターになっているのである [90]。同様の動的連想記憶は合原のカオス神経細胞 [4] のネットワーク [2] でも観察された。類似の遍歴現象は、奈良と Davis が示したように [55] ネットワークの実効結合数の減少にともなって周期的記憶状態間のカオス的遷移としても現れる。これらの系では遷移に対して雑音の必要はなく自律的に遷移が起こるが、この場合の記憶状態であるアトラクター痕跡が狭義のミルナーアトラクターであるかどうかは分かっていない。今後の課題の一つだろう。

対称力学系ではカオス的不変集合の横断リアプノフ指数が負になるということが本質的であったが、正のままでもアトラクターの流域構造がフラクタル境界を持つ場合は興味深い現象が起こる [15]。今二つの幾何的アトラクターを分離する流域がフラクタル的であるとする。その意味は、相空間の任意の点の任意の近傍に時間無限大でこの二つのアトラクターに向かう軌道がともに存在することである。ここで、系に雑音が印加されると、任意の点から出発した軌道は二つのアトラクターの間をカオス的に経巡る。

7 脳の遍歴現象: 抑制性神経細胞の役割

前章ではカオス的遍歴の可能な数学的機構のひとつを述べた。この章では脳活動のメゾスコピックレベルで現れる遷移現象の脳内機構に関する仮説について述べる。

7.1 遍歴としてのエピソード記憶とそのカントルコーディング

カオス的遍歴の一つのプロトタイプは上で述べたように非平衡神経回路網における連想記憶のダイナミックスに見られる [93]。脳内に存在する興奮性細胞である錐体細胞群に見られる典型的なネットワークは錐体細胞のそれぞれの出力が他の入力となるようなリカレントネットである。特にこういった構造は大脳新皮質や海馬 CA3 などで認められている [13,77]。リカレントネットの数理研究においては、そのシナプス結合強度にメモリーが重層されることによって多くの記憶が干渉なくシナプス結合部に埋め込まれるという連想記憶モデルが知られている [6,45]。そこでは、ニューラルネットの状態空間(相空間)上にメモリーを表現する多くのアトラクターが形成される。このときアトラクターは幾何的アトラクターであると考えられている。しかし、新皮質や海馬の構造を詳しく調べると、これら基本になる興奮性神経細胞に加えて抑制性神経細胞が存在し、興奮性神経細胞を抑制している。この抑制性神経細胞の役割は何であろうか。

次の作業仮説は筆者たちの記憶の理論の根幹をなす。

作業仮説

幾何的アトラクターとして表現された記憶は想起状態では抑制性神経細胞の効果により狭義のミルナーアトラクターで表現される。

Koerner と筆者の数値実験によると [48, 88, 90, 93]、抑制性神経細胞からのシグナルは幾何的アトラクターの安定性を弱めついには中立安定にまでする効果がある。ただし、抑制されるのは常に現在の状態である。今、ニューラルネットに複数の幾何的アトラクターが作られたと仮定しよう。つまり、多安定状態にあるネットワークを想定することにする。ネットワークの状態がある一つのアトラクターにあるときは、そのアトラクターが抑制の対象になることでアトラクターの安定性は徐々に弱くなり、ついには中立安定になる。この中立安定の状態は狭義のミルナーアトラクターである場合がある。ここにわずかの雑音か、他のネットワークからの相互作用が入ると、ネットワークの状態は別のアトラクターへと遷移する。抑制されるのは常に現時点の状態だから遷移が始まるや否やもとのアトラクターへの抑制は解除され、それはまたもとの幾何的アトラクターに戻る。

脳の問題として解釈すれば、これは次のように言うことができよう。ある記憶を思い出したとする。すると抑制性神経細胞の働きにより、やがてその記憶状態から別の状態への移行が始まる。すなわち、記憶の想起の連鎖が始まる。連鎖がカオス的である場合はランダムな連鎖とは程遠く連鎖の前後の相関が高い。カオスは狭義のミルナーアトラクターをつなぐ軌道であり、狭義のミルナーアトラクターである記憶状態と近い状態を徐々に経ながら別の記憶状態へといたる。従って、遷移する記憶間にはある種の因果関係があることになる。この因果関係がどのようなものかは学習に依存する。このようにして、記憶状態は幾何的アトラクターとしてネットワークに表現されているが、それが想起されるときは狭義のミルナーアトラクターとして表現されるというシナリオを描くことができるのである。

筆者たちはこのような記憶の想起の遷移過程は大脳新皮質だけではなく、その構造から海馬 CA3 においても起こるだろうという作業仮説を立てて海馬の骨格モデルを作った。モデルを作るときに 次のような事実を参考にした。海馬 СА3 には先に述べた典型的な興奮性細胞であり大脳皮質の入出 力の基本骨格を形成する錐体細胞の間のリカレントネットに加えて、GABA によって働く抑制性神 経細胞の錐体細胞への結合がある [11,21]。ここで、GABA とは抑制性の伝達物質であり、ガンマ アミノ酪酸の略である。さらに、中隔核と呼ばれる脳の領域に存在する抑制性神経細胞による海馬 抑制性神経細胞の脱抑制回路が知られている [20, 22, 83]。脱抑制とは、抑制性細胞を抑制すること である。中隔核にはコリン系の物質(アセチルコリンなど)におって働く抑制性神経細胞と GABA によって働く抑制性神経細胞があるが、筆者たちは特に、GABAによって働く神経細胞に着目して モデルを作った。中隔核からの海馬への脱抑制が常に働くとは限らない。以下に述べるように、いく つかの実験結果から、heta-波(約 $4 ext{-8HZ}$ の周波数の脳波)に同期して中隔核の抑制性神経細胞が働く。 このとき、ダイナミックスは次のようなものになるであろう。中隔核からの海馬への脱抑制が働 くと、海馬 CA3 のダイナミックスは興奮性細胞のリカレントネットのみによるという近似が成立す る。このときの海馬 CA3 の状態空間 (相空間)には多数の幾何的アトラクターが生成される。中隔 核の抑制性神経細胞が働かない場合、海馬の抑制性神経細胞がリカレントネットを抑制し、記憶の ダイナミックスは不安定化する。その結果、記憶状態は幾何的アトラクターから狭義のミルナーア トラクターで表現される状態へと変化し、記憶から記憶への遷移、すなわち連続的想起に対する契 機が与えられる。ここにわずかの外部入力が与えられると記憶状態間の遍歴が生じると考えられる。

抑制と脱抑制の二つの相は θ -波に同期して繰り返されると考えられる。実際、数理モデルの示すダイナミックスはそれを示した [90, 94, 95]。探索課題実行中のラットの実験から、中隔核からの脱抑制は概略 θ -波の周期で繰り返されることが分かっている [83]。

カオスによって駆動された縮小型力学系の相空間にカントル集合が生まれることは Roessler 等によって詳しく調べられた [63, 64]。筆者等はそれをもとに、カオスを生み出すような不安定なニューラルネットが安定なニューラルネットにその出力を与えるように結合したときに安定なネットワークの相空間にカントル集合が生成され、それはカオス時系列を階層的に表現するということを見出した [85, 97]。ところで、海馬 CA1 は海馬 CA3 の出力を直接受け取るが逆向きの直接的な結合は存在しないことが知られている。海馬 CA3 はその構造から前述したカオス的遍歴を生成し得る。また、海馬 CA1 はその構造から単独では安定な系である。従って海馬はカントル集合によって情報を表現している可能性がある。実際、CA1 においてはカントルコーディングが可能であることを筆者等は提案した [90, 94, 95]。ここで、カントルコーディングとはカントル集合の階層的な構造に時系列の履歴が階層的に埋め込まれることによる時系列情報の符号化のことである。カントルコーディングという呼び名は Siegelmann によってニューラルネットによる実数計算の一つの表現として最初に使われた [72] が、筆者らはそれが海馬で可能であることを数理モデルで示したのである。

時系列の記憶に関しては海馬 CA3 におけるカオス的遍歴では不十分であり、次の段階が用意されていなければならない。それが、おそらくは海馬 CA1 の役割だろう。実際ニューラルネットモデルから次のことが言える。CA3 ではパターン間に距離の概念が素直に入るのに対して、CA3 ではパターン系列間の距離が扱えない。ところが、CA3 で生成されたパターン系列の CA1 におけるカントルコーディングによって CA1 ではパターン系列間にハウスドルフ距離が自然に入る。このようにして、事象の系列であるエピソードのような時系列の記憶の基本形が CA1 において作られると推量されるのである。

海馬の構造をもとにした数学モデルの数値実験に基づいた考察から、海馬とエピソード記憶形成 過程に関する仮説が得られる。

仮説 1. 中隔核の GABA 作動性神経細胞が海馬の GABA 作動性神経細胞を抑制し、海馬の GABA 作動性神経細胞が実際抑制性であるならば、中隔核の GABA 作動性神経細胞が発火するとき海馬 CA3 はアトラクターダイナミックスになり、連想記憶回路が働く。反対に中隔核の抑制性神経細胞が発火しないときは CA3 の連想回路は不安定になり、遍歴ダイナミックスが働くことで事象記憶の連鎖が生成される。中隔核からの抑制・脱抑制は θ -波と同期して一秒間に数回程度の頻度で繰り返されるので、ひとつの記憶状態の想起とそこからの連想はほぼ周期的に起こる。

仮説 2. 新しい記憶を作るときはアトラクターダイナミックスが働き記憶は幾何的アトラクターで表現されるが、記憶の遷移状態が学習されると記憶痕跡は狭義のミルナーアトラクターで表現されるようになる。

仮説 3. 海馬に入力されたエピソードは海馬 CA3で再生産され事象系列が CA3のパターン系列として表現される。海馬 CA1 はその系列をカントル集合上に書き込み、エピソード記憶の階層的な符号化を実現する。

ここでひとつ問題が生じる。海馬 CA1 の錐体細胞のシナプスには細胞の活動を長期にわたって 増大させる長期増強の分子メカニズムがあることが知られている。このようなシナプス学習が海馬 CA1 のダイナミックスをいかに変えるかに関しては、塚田らによる実験がある [98]。これを考慮に 入れてカントルコーディングの理論をより現実に即したものにする必要がある。

カントルコーディングの研究は工学的応用への道も開かれようとしていることを付け加えておこう [65]。

7.2 同期非同期転移に対するカオス的解釈

脳の活動状態として脳波や局所集合電位が測定されることがある。最近これらの活動状態を空間的に異なる複数の場所から精密に測定することができるようになってきたが、それらの電位にしばしば同期状態と非同期状態をランダムに繰り返す現象が観測されている。これは神経細胞のスパイクの同期だけではなく局所集合電位の同期を含んでいる。データによっては神経細胞のスパイク発火を起こす閾値より下のレベルの電位変化の現象であるものもある。筆者たちはこの現象の機構を解明するために数学モデルを作り、詳しい解析を行なった。以下簡単にそれを紹介する。

神経細胞の典型的なモデルとして $\operatorname{Hodgkin-Huxley}$ 方程式に代表されるような II 類と呼ばれる神経細胞のほかに I 類と呼ばれる神経細胞が存在することが以前から知られていた [31]。 $\operatorname{Hodgkin}$ と Huxley は II 類の神経細胞の典型であるヤリイカの神経軸策のイオンチャンネルの開閉に基づく電位変化に関する方程式を導出した。これが今日 $\operatorname{Hodgkin-Huxley}$ 方程式 (HH 方程式) として知られているものであり、この功績によって彼らはノーベル生理医学賞を受賞した。 HH 方程式と数学的に等価な方程式は $\operatorname{FitzHugh-Nagumo}$ 方程式として知られており、その簡便さから HH 方程式よりもむしろよく使われている。 II 類神経細胞は最初フジツボで発見されたが、その後高等哺乳動物の脳でも多数発見されている。 II 類神経細胞はナトリウムとカリウムのイオンチャンネルの働きによって膜電位変化がおきるが、 II 類神経細胞は古典的な $\operatorname{Hodgkin-Huxley}$ 方程式に現れるカリウム・チャンネルとは異なる過渡的なカリウム・チャンネルが存在することによってスパイク発火の広い周波数帯域を持つ。 II 類の違いは分岐の違いとしてみることができる。すなわち、 II 類ではサドル・ノード分岐が起こり得るが、 II 類ではサドルノード分岐が起きないでサブクリティカルホップ分岐が起こる。 II 類神経細胞が多数結合した状態の神経細胞集合体の電位変化がいかようなものか、大変興味のあるところである。

このような系を研究するとき、結合の型を決めなければならない。そのためにひとつの事実に着目する。従来、高等哺乳動物においては神経細胞は化学結合が主であると考えられてきたが、電気結合(ギャップジャンクション)が普遍的に存在することが近年知られるようになった。電気結合はカニやエビなどでは普遍的に見られる結合である。高等哺乳動物においては、電気結合によって互いに結合された抑制性細胞が興奮性細胞である錐体細胞のネットワークを全体として抑制するというネットワーク構造が存在する。筆者たちは、このことを考慮して、I 類神経細胞、II 類神経細胞それぞれが電気結合で結合したネットワークの電位変化を知るために I 類神経細胞の本質的特徴を数学的に表現した I 類のサブクラスとしての I^* 類を定義し、その電気結合によるダイナミックスの変化を研究した [24, 25, 92]。

 I^* 類神経細胞は R^2 上で定義されたベクトル場によって表現され、次の特徴によって他と区別し

て分類される [24]。

- 1.サドル・ノード分岐点で無限大になるような周期を持つ極限周期解の族の存在。
- 2.二つのヌルクラインによって挟まれた狭い領域の存在。
- 3.特徴1で示される閉軌道の内側に不安定スパイラルが存在。

電気結合の数学モデルは線形の最近接結合 (拡散型の結合) とする [71]。II 類神経細胞の電気結合系においては、スパイラルパターンやパルスフロントの伝播などが典型的に見られる。それに対して I^* 類神経細胞の電気結合系においては、すべての神経細胞の活動が同期する状態とその同期がはずれる状態との変化、いわゆる同期・非同期転移がかなり広いパラメーター範囲で見られることが分かった。しかもこの同期・非同期転移はカオス的に見え、そのまま同期状態と非同期状態のカオス的遍歴として解釈可能であるように見える。しかし、詳しく解析すると、その解釈は数学的には正当化できないことが分かってきた。この力学系には複雑な構造が内包されており、同期状態と対称メタクロナール波 1 とそれらをつなぐ位相乱流の三種の解の集合がひとつの状態を形成し、その複合状態と大振幅カオスがクライシス分岐でつながることでカオス的遍歴が現れるのである。このとき、同期解、対称メタクロナール波解、位相乱流解の三つの解は鏡映対称の不変部分空間内 H_M にある。 H_M の横断方向の局所的なリアプノフ指数を計算することで、これら三種の解の複合状態は狭義のミルナーアトラクターを形成することがわかる。またこの構造の一部がイン・アウト間欠性であることが田所と山口らによって指摘されている [78]。以上から次の仮説を得る。

仮説 4. 高等哺乳動物の脳の集合電位、局所集合電位に見られる同期非同期の不規則な遷移現象は、三種の鏡映対称解の複合体である狭義のミルナーアトラクターの間のカオス的遍歴として解釈可能である。ここで三種の鏡映対称解とは全同期解と対称メタクロナール波解、およびそれらを結ぶカオス解(位相乱流)である。

7.3 興奮性 GABA による記憶の記銘と想起の遍歴

最近の脳科学の話題として注目すべきことのひとつに興奮性 GABA の発見がある。以下で概略を説明する。詳しくは参考文献 [23] を参照してほしい。

成熟した脳では従来は抑制性であると信じられていた GABA が興奮性としても働くようなチャンネルの機構が存在することが分かってきた。興奮性 GABA には二つの側面がある。一つは、脳の発達過程の初期において GABA は興奮性として働くというものである。発達過程の後期、すなわち成熟した脳では抑制性になるのが一般であると信じられていた。しかし、成熟した脳でも GABA が興奮性として働く機構が存在することがわかってきた。その機構に関して、いくつかの有力な仮説が提案されているが、確定されていないのでここでは述べないでおく。藤井らは興奮性 GABA の存在に着目して、大脳皮質内の GABA 神経細胞の記憶過程への役割に関する解釈学的理論を展開した [23]。上で述べたように、連想記憶の機構において抑制性神経細胞の存在は記憶の連続的想起を可能にし、その不在もしくは脱抑制の存在はひとつの記憶への想起を実現する。GABA 神経細胞

¹振動子の位相が空間方向に単調に変化する位相波をメタクロナール波という。空間方向に位相変化が対称に現れるものをここでは対称メタクロナール波と呼んでいる。問題にしている系では、同期状態を不安定化させる第一固有状態は空間方向に非対称性をもつメタクロナール波である。

が興奮性と抑制性をある時間スケールでスウィッチすることで、大脳皮質の記憶機構に安定ダイナミックスと不安定ダイナミックスを交互に起こしうる可能性があるのである。

仮説 5. 大脳皮質における記憶の記銘と想起には GABA 作動性神経細胞が関与する可能性がある。 GABA が抑制性として働く刺激入力後の初期過程においては、不安定なダイナミックスが働き、さまざまな記憶状態を遍歴する連続的想起状態になる。引き続いて起こる GABA による脱分極(電気的に正の方向、すなわち、興奮性の方向に電位変化すること)によってアトラクターダイナミックスが働き、大脳皮質の状態は刺激に応じたある特別な記憶状態になる。このとき、シナプス可塑性が起これば入力の状態が記憶として記銘される。

もしもこのようなことが中隔核や海馬の GABA 神経細胞でも共に起こっているとするならば、海 馬でのダイナミックスは上で考えたほど単純ではなくなる。このことを考慮して海馬と大脳皮質の 相互作用系における力学系のダイナミックスを詳細に検討することは今後の課題である。

8 おわりに

本稿では脳の機能のなかで特に記憶をとりあげ、その数学モデルによるアプローチの一端を紹介した。最初にいくつかの問題を列挙したように、数学的なアプローチが期待されていることは多い。その反面、日本においては数学者からの脳科学への寄与はまだまだ小さいといわざるを得ない。最近欧米では数学者が脳科学に興味を示し、実験家と共同研究をする例が増えている。この小論が日本の数学者の脳科学への興味を次のステップにつなげる役目を果たすことができるとするならば幸いである。

参考文献

- [1] Abeles, M., Corticonics: Neural Circuits in the Cerebral Cortex. Cambridge University Press, Cambridge, 1991.
- [2] Adachi, M. and Aihara, K., Associative dynamics in a chaotic neural network. Neural Networks 10(1997) 83-98.
- [3] Aertsen, A., Erb, M., and Palm G., Dynamics of functional coupling in the cerebral cortex: an attempt at a model-based interpretation. *Physica D* **75**(1994) 103-128.
- [4] Aihara, K., Takabe, T., and Toyoda, M., Chaotic neural networks. *Physics Letters A* 144(1990) 333-340.
- [5] Aihara, K. and Tokuda, I., Possible neural coding with inter-event intervals of synchronous firing. *Physical Review E*, **66**(2002) 026212.
- [6] 甘利俊一、神経回路網の数理、(産業図書、1978年).

- [7] Ashwin, P., Cova, E., and Tavakol, R., Transverse instability for non-normal parameters, Nonlinearity, 12 (1999) 563-577.
- [8] Ashwin, P. and Swift, J., The dynamics of n weakly coupled identical oscillators, J. of Nonlinear Sci. 2 (1992) 69-108.
- [9] Breakspaer, M. and Friston, K., Symmetries and itinerancy in nonlinear systems with many degrees of freedom, *Behav. and Brain Sci.* **24** (2001)813.
- [10] Buescu, J., Exotic attractors: from Liapunov stability to riddled basins. (Birkhäuser-Verlag, Basel, Switzerland, 1997).
- [11] Buszaki, G., Functions for interneuronal nets in the hippocampus. Can. J. Physiol. Pharmacol. **75** (1997) 508-515.
- [12] Ciompi, L., The dynamics of complex biological-psychosocial systems: four fundamental psycho-biological mediators in the long-term evolution of schizophrenia., *Brit. J. Psychiatry*, **155 (Suppl. 5)** (1989) 15-21.
- [13] ジョン C. エックルス、脳と実在(紀伊国屋書店、1981年)
- [14] Eriksson, P. S., Perfilieva E., Bjork-Erksson, T., Alborn, A.-M., Nordborg, C., Peterson, D. A., and Gage, F. H., Neurogenesis in the adult human hippocampus. *Nature Medicine* 4(1998) 1313-1317.
- [15] Feudel, U., Grebogi, C., Poon, L., and Yorke, J. A., Dynamical properties of a simple mechanical system with a large number of coexisting periodic attractors. *Chaos, Solitons & Fractals* **9** (1998) 171-180.
- [16] Freeman, W. J., Evidence from human scalp EEG of global chaotic itinerancy. Chaos 13 (2003) 1067-1077.
- [17] Freeman, W. J., How Brains Make up Their Minds. (Weidenfeld & Nicolson, London, 1999)
- [18] Freeman, W. J., Simulation of chaotic EEG patterns with a dynamic model of the olfactory system. *Biol. Cybern.* **56** (1987) 139-150.
- [19] Freeman, W. J., Societies of Brains A Study in the Neuroscience of Love and Hate. (Lawrence Erlbaum Associates, Inc., Hillsdale, 1995).
- [20] Freund, T. F. and Antal, M., GABA-containing neurons in the septum control inhibitory. Nature 336 (1988)170-173.
- [21] Freund, T. F. and Gulyas, Inhibitory control of GABAergic interneurons in the hippocampus. Can. J. Physiol. Pharmacol. **75** (1997) 479-487.

- [22] Frotscher, M. and Leranth, C., Collinergic innervation of the hippocampus as revealed by colline acetyltransferase immunocytochemistry: a combined light and electron microscopic study. J. Compara. Neurology 239 (1985) 237-246.
- [23] Fujii, H., Aihara, K., and Tsuda, I., Functional Relevance of 'Excitatory' GABA Actions in Cortical Interneurons: a Dynamical Systems Approach, J. of Integrative Neuroscience 3 (2004) 183-205.
- [24] Fujii, H. and Tsuda, I., Itinerant Dynamics of Class I* Neurons Coupled by Gap Junctions, to appear in *Lecture Notes in Computer Science* (Springer-Verlag, 2004).
- [25] Fujii, H. and Tsuda, I., Neocortical gap junction-coupled interneuron systems may induce chaotic behavior itinerant among quasi-attractors exhibiting transient synchrony, *Neurocomputing* 58-60 (2004) 151-157.
- [26] Fujisaka, H. and Yamada, T., A new intermittency in coupled dynamical systems, Prog. Theor. Phys. 74 (1985)918-921.
- [27] Gelfand, I. M., Two archtypes in the psychology of man. The lecture note for Kyoto Prize in 1989.
- [28] Gray, C., Engel, A. K., Koenig, P. and Singer, W., Synchronization of oscillatory neuronal responses in cat striate cortex: Temporal properties, *Visual Neuroscience*. 8 (1992) 337-347.
- [29] Gruber, A. J., Solla, S. A., Surmeier, D. J., and Houk, J. C., Modulation of striatal single units by expected reward: A spiny neuron model displaying dopamine-induced bistability., J. Neurophysiol. 90 (2003) 1095-1114.
- [30] Hirsh, M. W., Convergent activation dynamics in continuous time networks. *Neural Networks* **2** (1989) 331-349.
- [31] Hodgkin, A. L., The local electric changes associated with repetitive action in a non-medullated axon, *J. Physiol.*, **107** (1948) 165-181.
- [32] Hopfield, J. J., Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities, *Proc. Natl. Acad. of Sci.* **79** (1982) 2254-2258.
- [33] Ikeda, K., Otsuka, K., and Matsumoto, K., Maxwell-Bloch turbulence. Prog. Theor. Phys., Suppl. 99 (1989) 295-324.
- [34] Kaneko, K., Clustering, coding, switching, hierarchical ordering, and control in network of chaotic elements. *Physica D* 41 (1990) 137-172.
- [35] Kaneko, K., Dominance of Milnor attractors and noise-induced selection in a multi-attractor system, *Phys. Rev. Lett.* **78** (1997) 2736-2739.

- [36] Kaneko, K., Dominance of Milnor attractors in globally coupled dynamical systems with more than 7 ± 2 degrees of freedom. *Phys. Rev. E* **66** (2002) 055201(R).
- [37] Kaneko, K. and Tsuda, I., Complex Systems: Chaos and beyond, Springer-verlag, 2001.
- [38] 金子邦彦、津田一郎、「複雑系のカオス的シナリオ」朝倉書店、1996年.
- [39] Kaneko, K. and Tsuda, I., eds., Focus Issue on Chaotic Itinerancy. Chaos 13 (2003) 926-1164.
- [40] Kataoka, N. and Kaneko, K., Functional dynamics. I: Articulation process, Physica D 138 (2000) 225-250.
- [41] Kataoka, N. and Kaneko, K., Functional dynamics. II: Syntactic structure, Physica D 149 (2001) 174-196.
- [42] Kay, L., Lancaster, L. R. and Freeman, W. J., Reafference and attractors in the olfactory system during odor recognition. Int. J. Neural Systems 7 (1996) 489-495.
- [43] Kay, L., Shimoide, K., and Freeman, W. J., Comparison of EEG time series from rat olfactory system with model composed of nonlinear coupled oscillators. *Int. J. Bifurcation and Chaos* 5 (1995) 849-858.
- [44] Kempermann, G., Kuhn, H. G., and Gage, F. H., More hippocampal neurons in adult mice living in an enriched environment., *Nature* **386**(1997) 493-495.
- [45] Kohonen, T., Associative Memory A System Theoretical Approach. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1978.
- [46] 小松崎民樹、戸田幹人、私信.
- [47] 小室元政、私信
- [48] Körner, E., Schickoff, K. and Tsuda, I., Dynamic inhibitory masking by means of compensation learning in neural networks. In: Neurocomputers and Attention I, ed., A. V. Holden and V. I. Kryukov. Manchester University Press, Manchester, 1991, 309-317.
- [49] Masuda, N. and Aihara, K., Bridging rate coding and temporal spike coding by effect of noise. Phys. Rev. Lett., 88 (2002) 248101.
- [50] Masuda, N. and Aihara, K., Duality of rate coding and temporal spike coding in multilayered feedforward networks. *Neural Computation*, **15** (2003) 103-125.
- [51] Masuda, N. and Aihara, K., Spatiotemporal spike encoding of a continuous external signal. Neural Computation, 14(2002) 1599-1628.
- [52] Milnor, J., On the concept of attractor. Comm. Math. Phys. 99 (1985) 177-195.
- [53] 森肇、蔵本由紀、「散逸構造とカオス」(現代物理学叢書、岩波書店、2000年)

- [54] Namikawa, J. and Hashimoto, T., Dynamics and computation in functional shifts, Nonlinearity 17 (2004) 1317-1336.
- [55] Nara, S. and Davis, P. (1992) Chaotic wandering and search in a cycle-memory neural network. Progress of Theoretical Physics 88: 845-855.
- [56] Nicolis, J., Chaos and Information Processings. World Scientific, Singapore, 1991.
- [57] Nicolis, J. S. and Tsuda, I., Chaotic dynamics of information processing: The "magic number seven plus-minus two" revisited. *Bulletin of Mathematical Biology* 47(1985) 343-365.
- [58] Ott, E. and Sommerer, J. C., Blowout bifurcations: the occurrence of riddled basins and on-off intermittency, Phys. Lett. A188 (1994) 39-47.
- [59] Pesin, Y., Dimension Theory in Dynamical Systems: Contemporary Views and Applications, Chicago Lectures in Mathematics, Chicago University Press, 1998.
- [60] Pincus D. W., Keyoung H. M., Harrison-Restelli, C., Goodman, R. R., Fraser, R. A. R., Edgar, M., Sakakibara, S. -I., Okano, H., Nedergaard, M., and Goldman, S. A., Fibroblast growth factor-2/brain-derived neurotrophic factor—associated maturation of new neurons generated from adult human subependymal cells. *Annals of Neurology* 43 (1998) 576-585.
- [61] Robinson, C., Dynamical Systems, CRC Press, Inc., 1995.

 C. ロビンソン、力学系 (シュプリンガー東京、国府寛司、柴山健伸、岡宏枝 訳、2001年).
- [62] Rössler, O. E. (1987) Endophysics. In: *Real Brains Artificial Minds*, ed. J. Casti and A. Karlquvist, North-Holland, New York. 邦訳は、「現実の脳 人工の心」 中村正郎 訳、共立出版 1991年、のなかに修められている。
- [63] Rössler, O. E., Hudson, J. L., Knudsen C., and Tsuda, I., Nowhere-differentiable attractors. International Journal of Intelligent Systems 10(1995) 15-23.
- [64] Rössler, O. E., Wais, R., and Rössler, R., Singular-continuous Weierstrass function attractors. In: Proceedings of the 2nd International Conference on Fuzzy Logic and Neural Networks Iizuka, Japan, 1992, 909-912.
- [65] Ryue, J. K., Aihara, K., and Tsuda, I., Fractal encoding in chaotic neural networks, Phys. Rev. E 64 (2001) 046202: 1-6.
- [66] Sakakibara, S.-I. and Okano, H., Expression of neural RNA-binding proteins in the postnatal CNS: Implications of their roles in neuronal and glial cell development. The Journal of Neuroscience 17(1997) 8300-8312.
- [67] 櫻井芳雄、「考える細胞ニューロン」、講談社選書メチエ 241、講談社、2002年

- [68] Sauer, T., Abstracts for SIAM Pacific Rim Dynamical Systems Conference, August 9-13, 2000, Hawaii, Maui, 51; Chaotic itinerancy based on attractors of one-dimensional maps. Chaos 13 (2003) 947-952.
- [69] Sauer, T., Reconstruction of dynamical systems from interspike intervals, Phys. Rev. Lett., 72 (1994) 3811-3814.
- [70] Sauer, T., Reconstruction of integrate-and-fire dynamics, *Fields Institute Communication*, **11** (1997) 63-75.
- [71] Schweighofer, N., Doya, K. and Kawato, M., Electrophysiological properties of inferior olive neurons: A compartment model, J. Neurophysiol., 82 (1999) 804-817.
- [72] Siegelmann, H. and Sontag, E. D., Analog computation via neural networks, *Theoretical Computer Sciences* 131(1994) 331-360.
- [73] Skarda, C. A., and Freeman, W. J., How brains make chaos in order to make sense of the world. Behavioral and Brain Sciences 10 (1987) 161-195.
- [74] Sompolinsky, H. and Crisanti, A., Chaos in random neural networks. *Physical Review Letters* 61(1988) 259-262.
- [75] Sompolinsky, H. and Kanter, I., Temporal association in asymmetric neural networks. *Physical Review Letters* **57** (1986)2861-2864.
- [76] Suzuki, H., Aihara, K., and Okamoto, T., Complex behaviour of a simple partial-discharge model. *Europhysics Letters*, **66**(2004) 28-34.
- [77] Szentágothai, J., The neuron network of the cerebral cortex: a functional interpretation.

 Proceedings of the Royal Society of London (B) 20(1978) 219-248.
- [78] 田所智、山口裕、他、出版準備中。
- [79] 田原孝、「医学概論」、日本福祉大学、2002年.
- [80] 田原孝、久保田競、「医学概論」、日本福祉大学、2002年.
- [81] Takahashi, Y., Kataoka, N., Kaneko, K., and Namiki, T., Function dynamics, J.J. of Indust. Appl. Math. 18 (2001) 405-423.
- [82] 特集数理科学「最新 脳の数学理論」2005年3月号、サイエンス社
- [83] Toth, K., Freund, T. F., and Miles, R. Disinhibition of rat hippocampal pyramidal cells by GABAergic afferents from the septum. *Journal of Physiology* **500.2** (1997) 463-474.
- [84] Tsuda, I., A hermeneutic process of the Brain. Progress of Theoretical Physics, Supplement **79**(1984) 241-259.

- [85] Tsuda, I., A new type of self-organization associated with chaotic dynamics in neural systems. Int. J. Neural Sys. 7 (1996) 451-459.
- [86] Tsuda, I., Chaotic itinerancy as a dynamical basis of Hermeneutics of brain and mind. World Futures 32 (1991) 167-185.
- [87] Tsuda, I., Chaotic neural networks and thesaurus. In: Neurocomputers and Attention I (eds., A. V. Holden and V. I. Kryukov. Manchester University Press, Manchester, 1991) 405-424.
- [88] Tsuda, I., Dynamic link of memories—chaotic memory map in nonequilibrium neural networks. Neural Networks 5 (1992) 313-326.
- [89] 津田一郎、カオス的精神分裂病観、「分裂病論の現在」、(花村誠一、加藤敏 編集、弘文堂、1 996年)1-19.
- [90] Tsuda, I., Toward an interpretation of dynamic neural activity in terms of chaotic dynamical systems. *Behavioral and Brain Sciences* **24** (2001) 793-847.
- [91] Tsuda, I. and Fujii, H., A Complex Systems Approach to an Interpretation of Dynamic Brain Activity I: Chaotic itinerancy can provide a mathematical basis for information processing in cortical transitory and nonstationary dynamics, to appear in *Lecture Notes in Computer Science* (Springer-Verlag, 2004).
- [92] Tsuda, I., Fujii, H., Tadokoro, S., Yasuoka, T., and Yamaguti, Y., Chaotic Itinerancy as a Mechanism of Irregular Changes between Synchronization and Desynchronization in a Neural Network, J. of Integrative Neuroscience 3 (2004) 159-182.
- [93] Tsuda, I., Korner, E. and Shimizu, H. Memory dynamics in asynchronous neural networks. Prog. Theor. Phys. 78 (1987) 51-71.
- [94] Tsuda, I. and Kuroda, S., A Complex Systems Approach to an Interpretation of Dynamic Brain Activity II: Does Cantor coding provide a dynamic model for the formation of episodic memory? to appear in *Lect. Notes in Computer Science* (Spriinger-Verlag, 2004).
- [95] Tsuda, I. and Kuroda, S., Cantor coding in the hippocampus. Japan J. Indust. Appl. Math. 18 (2001) 249-258.
- [96] Tsuda, I. and Umemura, T., Chaotic itinerancy generated by coupling of Milnor attractors. Chaos 13 (2003) 926-936.
- [97] Tsuda, I. and Yamaguchi, A., Singular-continuous nowhere-differentiable attractors in neural systems. Neural Networks. 11 (1998) 927-937.
- [98] Tsukada, M., Aihara, T., Saito, H., and Kato, H., Hippocampal LTP depends on spatial and temporal correlation of inputs. Neural Networks 9(1996) 1357-1365.

- [99] Yuri, M., Statistical properties for non-hyperbolic maps with finite range structure, Trans. Amer. Math. Soc., **352** (2000) 2369-2388.
- [100] Wiggins, S., Normally Hyperbolic Invariant Manifolds in Dynamical Systems, Springer-Verlag, 1994.

(つだいちろう・北海道大学大学院理学研究科数学専攻)