

TABLE OF CONTENTS

Newsletter of the Japanese Society for Mathematical Biology No. 76	May 2015
2015 年日本数理生物学会 日中韓数理生物学コロキウム合同大会のおしらせ	山内 淳 1
【連載:数理生物学のアルバム】 数理脳科学を目指して	甘利 俊一 2
【特集記事:プロジェクトへの道】 新学術領域研究「大地環境変動に対する植物の生存・成長 突破力の分子的統合解析」の紹介	馬 建鋒 6
イネの根におけるケイ素吸収・輸送過程のモデル化と実証研究との連携	櫻井 玄 8
イネの節部ショ糖転流と穎果成長シミュレーションモデル	関 元秀 12
植物の概日時計における非同期ストレスの数理モデル	福田 弘和 15
【特集記事:研究と育児の両立】 ママ研究者になって	李 聖林 18
【連載企画:数理の工具箱】 個体群生態学の統計力学的視点(第二回)~確率微分方程式で考える個体と集団~	大泉 嶺 20
【ニュース】 学会事務局からのお知らせ	26
編集後記	28

日本数理生物学会 ニュースレター

May
2015

76



2015年日本数理生物学会 日中韓数理生物学コロキウム合同大会

日時: 2015年8月26日(水)~29日(土)

場所: 同志社大学良心館(今出川キャンパス)

大会ホームページ: <http://jsmbcj2015.webcrow.jp/jp/index.html>

○日本数理生物学会大会

大会委員長: 山村則男(同志社大学), 大会実行委員長: 山内淳(京都大学)

大会実行委員: 川崎廣吉(同志社大学), 森田善久(龍谷大学), 近藤倫生(龍谷大学), 昌子浩登(京都府立医科大学), 平島剛志(京都大学), 伊藤公一(京都大学), 山岸栄大(京都大学)

○第5回日中韓数理生物学コロキウム

大会委員長: 難波利幸(大阪府立大学・学会長), 大会副委員長: 竹内康博(青山学院大学)

大会実行委員: 佐々木徹(岡山大学), 稲葉寿(東京大学), 中岡慎治(東京大学), 岩田繁英(東京海洋大学), 江夏洋一(東京理科大学)

日本数理生物学会大会は、日中韓数理生物学コロキウムとの合同大会として開催いたします。これまで日中韓数理生物学コロキウムは、学会とは独立に研究者有志の手で運営されてきましたが、今回からその運営に数理生物学会が正式に取り組むことになりました。そうしたことを踏まえて、中国と韓国より研究者をお招きし国の枠を超えて楽しんでいただける大会にしたいと考えております。

なお、中国・韓国のアカデミックスケジュールの関係で、今年の大会は8月末の開催となりました。京都の夏は非常に暑いこともあり参加者の皆さんにはご負担をかけることとなりますが、会場の同志社大学良心館は最新の立派な建物で、大会企画そのものは快適に進められることと思えます。

会員の皆様の一般講演(口頭・ポスター)や懇親会への積極的なご参加をお待ちしております。これらの申し込み期限、要旨提出期限等につきましては、以下のようになっておりますので、ご留意いただくようお願いいたします。(なお、企画シンポジウムの募集はすでに終了しております。ご了承ください)。最新の情報は随時大会ホームページにてお知らせいたしますので、適宜ご確認ください。

4月30日(木) 企画シンポジウム募集期限

7月10日(金) 一般講演(口頭・ポスター) 発表申込期限

7月17日(金) 大会参加費・懇親会費の早割払込期限

7月24日(金) 講演要旨提出期限

8月7日(金) 大会参加費事前申込期限、懇親会申込期限

大会への参加を希望される方は、上記のHPに掲載された案内に従って参加申し込みをした上で、本ニュースレターに同封されているゆうちょ銀行の振込用紙にて参加費/懇親会費をお支払いください。企画シンポジウムの企画者、および口頭発表とポスター発表の発表者は(日中韓数理生物学コロキウム関連の外国人研究者を除き)、2015年の学会費を支払い済みの日本数理生物学会会員に限りませのでご留意ください。

本大会に関連して不明な点がございましたら、下記メールアドレスより大会事務局までお問い合わせください。

2015jsmb-cjk@ecology.kyoto-u.ac.jp

それでは京都でお待ちしております。
第25回数理生物学会大会実行委員長 山内淳

【連載：数理生物学のアルバム】

数理脳科学を目指して

甘利 俊一*

1. はじめに

私は専門を問われると、数理工学（科学）と答え、もっと詳しくといわれれば、数理脳科学と情報幾何学と答えたりしている。数理工学は、工学や科学の分野で数学的に斬新な方法論を開発し、それで新しい理論体系を構築しようとする。それは方法論であるから研究対象は何でもよい。対象が生物の仕組みに向かえば数理生物学となり、特に脳ならば数理脳科学になる。情報を対象とすれば情報幾何ができる。

私が学んだのは半世紀以上も前で、当時工学の世界では高度の数学を使うことはまれであり、先生も学生も数理工学を学問として成立させることができるか否か、ここから苦闘していた時代であった。方法は数理でも研究対象は広く考えるように指導を受け、私自身の大学院での研究は、代数的トポロジーを用いた電気回路理論、微分幾何学を用いた連続体力学、情報空間の理論などであった。

学位を得て九大の通信工学科に奉職することになり、ここで始めたのが学習の理論、そこから自然と神経回路網に興味が出てきた。なるほどこれは数理生物学の一種であるが、当時は私にはそのような意識はなく、不可思議な脳に数理の方法でいかに立ち向かえるかという興味が先行した。しかし、ここに後ろめたい思いもある。本当の脳の仕組みを研究するのではなく、数理が先行して勝手に作ったモデルで遊んでいる独りよがりな研究ではないか。しかし面白いので当時無我夢中で取り組んだ。これが私の数理生物学こととはじめである。

私はもう傘寿が目の前にあり、理化学研究所の脳センターの脳数理研究室も閉鎖の準備をしている。半世紀を優に超える研究人生を振り返りながら、勝手な感想を述べても許してもらえる歳になったと考える。

2. 大学院から九大へ

大学学部、大学院時代を過ごしたのは、東大応用物理学科（後の計数工学科）の、学部の学生定員わずか5名という弱小な数理コースで、1958年に大学院

に進学すると指導教官は肺結核で入院してしまい、勉強は独学である。ここで、微分幾何、トポロジー、抽象代数など本を読んで勉強した。一方で、修士論文ではホモロジー理論を用いて電気回路の解析を行い、博士課程では非リーマン幾何（振率の入る空間）により、転移の連続分布とその生成移動消滅の力学を研究し（Finsler空間を用いた理論も研究した）、最後に通信理論の幾何学を始めた。

こうして意気揚々と九大に助教として務めることになった。何しろ理工系倍増ブームとやらで、一挙にポストが倍増するという幸運な時代であった。自由な雰囲気九大でのびのびとして始めたのが、パターン認識や学習、さらに神経回路モデルの研究である。数学者と一緒にセミナーなども行った。一方、組合活動にも精を出し、日教組傘下の九大工学部教職員組合の委員長なども務めたし、アメリカのベトナム戦争に抗議するベトナム反戦デモなどにも参加した。

3. 東大時代と神経回路網理論

九大にはたったの4年しかいなかったが、楽しい充実した日々を送った。そして、1967年に東大へ移ることになり、その後で、学園闘争（当局側は紛争という）が始まる。建物封鎖、安田講堂占拠、機動隊導入と続くこの時代に、若手助教として、権威を笠にきた老教授よりはむしろ学生の立場に共感しつつ、当局と学生たちとの間で大変な時代を過ごした。大学改革は実らずに終わったが、若手教官の発言権は増した。

70年代に入り、じっくりと研究をしてみたいと考えたのが、九大で始めた神経回路網の理論である。東大では生体工学の始祖ともいべき南雲仁一教授のところへ入ったので、これも好都合であった。研究のプログラムを構想した。これはランダムに結合した神経素子の力学、すなわち統計神経力学に始まり、神経学習の理論、連想記憶のモデル、神経回路の自己組織理論、さらに神経場の力学とその自己組織理論へと発展していった。1970年代は私にとって神経回路網理論の数理を体系的に考究した充実した時代であったといえる。後にSebastian Seungが述懐したが、甘利の時代は神経回路網では何を始めても新しく、簡単に新しい理論ができた、今はそうはいかない、調べれば大

*理化学研究所・脳科学総合研究センター・数理脳科学チーム

概誰かが手を付けていて、残っている問題は難しい。まさにそうで、楽しい時代だった。

しかし世界での歴史は違う。MITのM. Minskyが60年代末にパーセプトロンの著書を発表し、神経回路の学習モデルの能力に疑問を投げかけた。アメリカではこれにより神経回路の工学的な研究は暗黒時代に入ったといわれる。Minskyの批判は大変面白いものであり、彼が悪玉にされるのは的を射ていない。神経回路理論が停滞した理由は、コンピュータの能力が拡大し、パターン認識などの工学的な課題では脳のモデルを使うよりも万能のコンピュータで腕力で解決した方が早いという認識が広まったためである。

当時、日本の経済は急発展中とはいえ、学者は貧しくまた文部省の規制も厳しく、海外に渡航して国際会議に出席することなど私には夢であった。70年代を見れば世界では、M. Arbib, J. Cowan, C. von der Malsburg, T. Kohonen, S. Grossbergなどが神経回路モデルで活躍していたが、これは世界でもほんの少数であった。しかし、日本はアメリカの流行に乗らず、南雲仁一、樋渡涓二などを中心に、私や福島邦彦、中野馨、吉沢修治その他多数の若手研究者が神経回路網の工学的な立場からの研究に実績を積み重ねつつあった。しかし、世界との交流は少ない。日本の研究は国際学術誌に発表してもほとんど黙殺された。当時は自分で手動の機械式タイプをたたき、航空便は高いから船便で投稿して一か月かかって先方に届き、一年かかって査読結果が返ってくるという有様であった。私の研究でも、同じものが今ではHopfieldモデルと呼ばれ、神経振動モデルはWilson-Cowanモデル、多層回路の中間層の素子の学習はバックプロパゲーションと呼ばれるなど、論文を出すだけでは世界に広くは認知されなかった。

4. 初めてのアメリカ

こんな中でArbib教授が来日し日本で講演を行い、私がコメント役を頼まれた。これが縁で、予算が取れたから自分のいるマサチューセッツ大学に、Center for Systems Neuroscienceという組織を作る、そこでお前のところのポストドクをアメリカに寄こさないかという連絡が入った。私は留学の経験がないし、それに実のところを白状すると英語が大の苦手で会話ができない。このまま逃げて負け犬のままはならじと勇を鼓して私自身が行くと申し出た。向こうはびっくりしたらしいが、Massachusetts大学のCenter for Systems Neuroscienceのフェローとして迎え入れてくれた。アメリカでの経験は大変有益だった。人種や文化は違っても、人間は人間、皆同じだと実感した。大学でのセミナーに世界中から人がやってくる、教授人事なども大変オープンで、候補者のセミナーは公開で教



著者近影

授候補であることが知らされている。日本の大学と比べて目が開かれる思いで大変参考になった。こうして9ヶ月はあつという間に過ぎた。ただ、英語はからきしだめのままで、連れて行った子供たちはペラペラになるのに、私には冗談など相変わらずわからない。会話は駄目でも必要なことは通じるのだからそれでよいという開き直りの度胸がついた。

5. 数理生物学の想い出

1970年代は、私にとって神経回路モデルを一筋に研究した10年であった。このときに、「神経回路網の数理」(産業図書、1978)なる著作をものにして、体系的にまとめてみた。私の生涯の失敗は、あとも触れるようにこれを英語にしておかなかったことである。さて、70年代の終わりごろであろうか、寺本英、山口昌哉両先生の主催する、数理生物学の会合に出席する機会を得た。これは私を魅了した。寺本先生のお人柄と、研究会の自由な雰囲気は東大にはないもので、私ものびのびと討論に参加できた。若き重定南奈子先生の、ミニバイクに乗った颯爽とした姿も忘れられない。寺本先生の教授室は畳敷きで、頂き物の貴重なウィスキー「ロイヤルサリュート」を惜しげもなく、いや惜しそうにしているのを少しだけ頂戴した

こともよく覚えている。京大へ行くたびに工学部ではなくて通り一つを隔てた理学部の方へ足が向いた。

脱線したが研究の話である。当時は、数理生態学、特に反応拡散方程式を用いた研究や、集団遺伝学、それに飛田武幸先生の難しい確率の話などで盛り上がっていて、私も神経素子が平面上に並んだ一様等方神経場の力学を考えた。神経場では、ニューロン間の結合は近接だけでなく遠方にも及ぶため、場は微積分方程式で記述される。積分核を局所的にしたものが拡散方程式であるから、これは反応拡散方程式を非局所的に拡張したもので、より豊富なパターン形成能力がある。こんな主張をした。京大でこの話をした後で、また会議で話をする事になり、同じ話を2度するわけにはいかないと、今度は神経場の力学に自己組織化の機能を入れて解析し、神経トポグラフィとコラム構造形成のモデルとした。神経場の研究は注目を集めなかったが、10年以上後に引用する人が現れて、それから先大いに流行り、これを主題に国際会議が開かれるまでになったのは驚きである。

6. 情報幾何の創設へ

70年代も終わるころ考えた。神経回路モデルは面白いしまだいくらでも論文は書ける。しかし、これで本当の脳の仕組みがわかるかという、本当の脳とはまだ離れていてそれは難しい。さらに、10年もこの分野で研究を続けるといわば職人的な専門家になってしまい、論文はいくら書いても感激が薄い。私にはもっといろいろな可能性がある筈だと考えて、数理工学の本道に戻り、情報にかかわる幾何学を本気で研究したいと思った。これには、アメリカのB.Efronの論文がきっかけになった。こんなことで、私は京大を中心とする懐かしい数理生物学から少し身を引くようになった。

2年ほど論文は書かずにこれに没頭した。今とは違って論文など発表しなくても、外部評価だなんだといううるさいことは一切ない。自分の時間を自分で自由に使えるのである。ロシアのN.Chentsovがこうした研究をすでに始めていたことを知るのは後のことである。情報幾何は確率分布族の空間の構造を解明するもので、脳をはじめ生命現象も確率的な枠組みでとらえる必要がある場合が多いので、ここにも使えるはずである。情報幾何は統計学の世界で登場し、幸運なことにSir David Cox教授の強い関心を惹き、彼がさっそくに甘利理論を検討する国際ワークショップをLondonで開催すると、力を入れてくれた。こうして幸運にもすぐに国際的に認知され、少しずつ発展し、いまでは情報幾何の国際会議が世界で毎年のように開かれるようになった。

7. ニューロブーム

80年代に入って、情勢が変わってきた。ニューロブームなるものが現れたのである。それまで、認知科学と人工知能は手を携えて、人間の知能は記号を用いた論理計算にあるから、これを知能研究の基礎にしようとしていた。これが突如として変り、やはり脳の仕組み、すなわち並列分散処理に根付いた研究こそが重要で、これには神経回路のモデルが必要であるという風向きになった。コネクショニズムの台頭である。工学系、物理系の研究者などもこれに和し、にわかにな大きな国際会議が開かれ、私もこれに引っ張り出されるようになった。残念だったのは、私の理論は英語で発表していたのにもかかわらず、これらが次から次へと独立に再発見される始末であった。神経回路網の数理の英語版を出しておかなかったことが悔やまれたのである。

ブームというのは恐ろしいものである。企業からも新しい産業を興すかもしれないと研究者が多数参加し、一方ではこれを煽る学者もいる。こんな中で、ニューラルネットワークのいろいろなモデルが現れ、またその解析も進んだのは良い。しかし、これは本物の脳の解明には直接に繋がらず、金儲けにもならないとあってブームは10年ほどで鎮静化する。この時は、学問だけでなく学界政治の裏面を見ることになる。勢力争い、権力争いである。この中で、相変わらずの下手な英語で国際委員会にも出席し、国際神経回路学会(INNS)の会長までやるとは、本人も恐れ入った次第であった。

ブームは去ったが、計算神経論的神経科学は一定の理解を得て生き残り、脳科学の大切な要素になった。これは数理生物学の一分野でもある。

8. 理化学研究所へ

1996年に私は東大を定年退官になり、伊藤正男先生から理研で脳の研究を始めるので、そこで理論グループを率いてくれないかというありがたい話があった、喜んでお受けした。昔で言えば60歳はもうよばよば、研究など何もできないはずだが、今は違う。私も、この時に研究が進んだ独立成分分析(ICA)を取り上げ、新しい発想でアルゴリズムを提唱した。これには情報幾何が役に立っている。60代でも新しい研究はできると喜んだものである。さらに良いことには、雑用が減り余裕ができて、テニスもスキーも、そして囲碁までがほんの少しとはいえ上達したことである。

結局理研脳センターには20年ほどお世話になる。この間、センター長という管理の立場もこなし、大変だったがよい経験をした。いまは、研究室の閉鎖を表明し、閉じる準備をしている。しかし、研究は私の趣味である。これはまだやめられない。

9. 数理脳科学

甘利は脳の数理的な解析をやるのではなくて、脳をネタに数理で遊んでいるだけである、という人がある。誠に正鵠を得ている。でも、私にも言い分がある。脳の複雑な仕組み、そして奇跡ともいべきこのすばらしい能力は、永年の進化の過程で出来上がった。それには、脳のような素子を使ったやり方で高度の情報処理を可能にするいくつかの基本原則がある筈である。脳は進化の過程でこれを見つけ、生物学的な材料を使って実体化した。いや、この原理にうまく適合したものが進化できた。しかし、進化のプロセスはランダムであるから原理を素直に表現するようにはなっていない。紆余曲折を経て、袋小路に入りかけながらも何とか切り抜けて、この素晴らしい脳が出来上がった。

このため、脳の利用した基本的な情報原理を理解しようとしても、現実の脳にはそれを実現するための余分の付属物がたくさんあって、とても理解しがたい。これを理解するにはなるべく簡単な理想化したモデルを用い、歴史的な進化の制約や利用可能な生物材料で実現するために必要であった余計な修飾物を除いて本質を数理的に理解するのが良い。これが数理脳科学である。もちろんこれだけでは現実の脳を理解するには不十分である。さらに、この原理がどのような形で、多くの制約の中で実現したかを知る必要がある。これを調べるのが計算神経論的科学であり、ここでは現実の脳にできるだけ即したモデルが必要になる。どちらも必要である。

こんな考えを、去年の‘Neural Networks’誌創刊25周年記念号に掲載した(S. Amari, Dreaming of mathematical neuroscience for half a century, Neural

Networks, 37, 48-51, 2013)。これをきっかけに数理脳科学の理解者が増えることは望外の喜びである。

10. おわりに

無我夢中の人生であったが、私は幸運に恵まれた。子供時代を食糧難の餓えの世代として過ごしたが、いつの間にか日本の復興が進み高度成長期に入り、外国への渡航とか、自分で車を運転するとか、それまで考えられなかったことがすべて実現した。また、自分の研究を好きなように自分でできる良い環境に恵まれた。苦しいことは山のようにあったが幸運に巡りあい、納得のいく人生が送れたと思う。実力ではなくてまさに幸運に恵まれたとしか言いようがない。

いまは、大変な時代である。T. Piketty 教授のいうように、資本主義がその基本的な矛盾を拡大し、金権主義が風靡し、富が富を生み、格差が極端に拡大してとどまるどころを知らない。その中で、科学技術の研究も富の自己増殖の機構に組み込まれ、自由であるべき研究が巨大な金を使う事業へと変貌しつつある。そのおかげで学者が自由でのびのびとした研究を無我夢中で楽しむというには程遠いところへ来てしまった。大学の教授たちも昔とは違う苦労に直面している。まして、若手研究者は目を覆わんばかりの苦難を強いられている。

それどころか、かつて日本が犯した歴史の誤りを認めずこれを美化し、再び戦争のできる国へと変えていく恐ろしい動きが強まってきている時代でもある。

しかし、若者はいつの時代でもそれなりに生き抜いてきた。これが人生であり、また生きる喜びなのだと思う。時代の流れに絶望することなく、苦闘中の若い会員も懸命に生きて素晴らしい人生を送ってほしい。

【特集記事:プロジェクトへの道】
**新学術領域研究「大地環境変動に対する植物の生存・
 成長突破力の分子的統合解析」の紹介**
 領域略称：植物環境突破力：平成22年度～平成26年度

領域代表：馬 建鋒*

1. プロジェクトの構想まで

植物は動物とは異なり、動くことはできません。そのため、植物は長い進化の過程で様々な環境変動の下で生存・成長するために、環境を突破する巧妙な戦略をたくさん獲得してきました。例えば、東南アジアに生育する“浮きイネ”は洪水時に1日30cmもの速度で伸長し、葉の先端を水面上に出して酸素を取り込むことにより、冠水時の低酸素ストレスを突破する能力を獲得してきました。またイネは病虫害などのストレスから身を守るために、多量のケイ素を吸収する能力を発達させ、細胞壁を強化するように進化してきました。これまでに、このような個々のストレスに対して耐性を発揮する機構や成長をコントロールする機構については、日本の研究者も含めて精力的に研究が行われて、徐々に明らかになってきました。しかし、実際の自然環境下ではストレス耐性と成長制御が複雑に絡み合うことで環境突破力を発揮しており、個々の研究だけでは植物個体の環境変化への応答を予測することは到底できません。したがって、植物のゲノムに刻まれている“環境突破力”を分子レベルで統合的に理解するためには、これまでに植物ストレス耐性研究や成長制御などで実績を上げてきた実験科学者と数理モデル科学者と連携して進める必要があると考え、10名の異分野の研究者によりこのプロジェクトを立ち上げました。

2. 本新学術領域が目指すもの-分子レベルの植物の環境突破力の統合理解

本学術新領域は様々なストレス（高温や低温、洪水、乾燥、酸性、栄養飢餓など）環境下で個々のストレスに対して植物が克服する仕組みを分子レベルで解明した上で、複合ストレスに対する応答、ストレス間のネットワーク、ストレス条件下での細胞の伸長や分裂の分子メカニズムなどを明らかにし、これらの知見を基盤として数理モデルとコンピュータシミュレーションを駆使することにより、環境条件に応じて植物が個体として示す環境突破力を総合的に理解することを目指しました(図1)。従って研究項目は、「生存戦略研

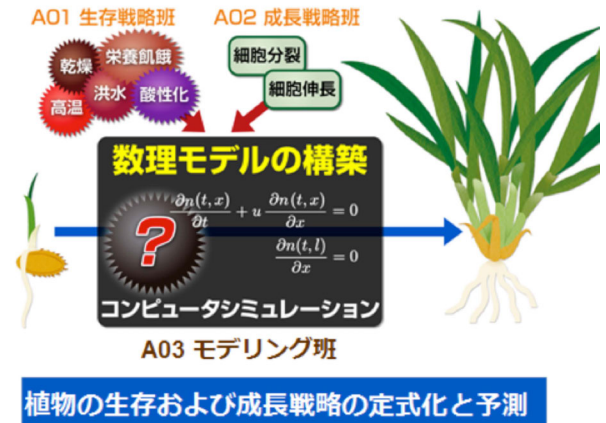


図1 本領域のコンセプト

究」、「成長戦略研究」、「モデリング研究」に分け、10名の計画班員と20数名の公募班員により、活発な領域内共同研究を行いながら、植物の環境突破力の統合的解明を推進してきました。

3. 具体的な活動

新領域の形成に向け、計画班員同士、計画班員と公募班員、異なる班員同士による共同研究を促し、その結果、100件近くの様々な共同研究が行なわれました。実験科学者には馴染みの薄い数理モデルの理解を深めるために、佐竹班員を中心にモデリング講習会やマッチングなどの企画も行いました。その結果、多くのモデリングの成果が生まれました。一例を挙げますと、イネのケイ酸吸収に必要な輸送体 Lsi1 と Lsi2 がありますが {1, 2}、実験データに基づいてモデリングを行った結果、Lsi1 と Lsi2 の特徴的極性局在とカスパー線存在によってイネは他の作物よりケイ酸の吸収能力が高いこと、コストパフォーマンスが高いことを解明しました(図2) {3}。またモデリングによって、植物はショ糖に応答して朝には概日時計の位相を前進させ、夜には後退させることを明らかにしました {4}。

若手研究者育成にも力を入れてきました。年に1度各地で開催された「若手の会」では、毎回面白い企画があり、例えば、外国人講師による実践講習「Writing

*岡山大学・資源植物科学研究所

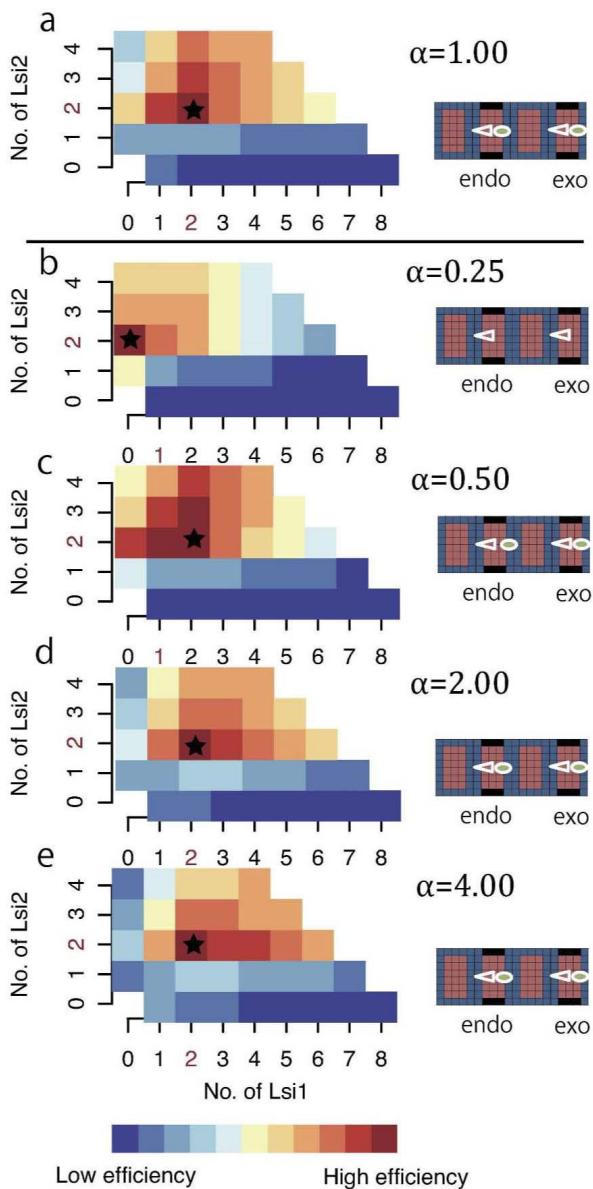


図2 イネケイ酸輸送システムのモデリング。Lsi1とLsi2の極性局在とカスパリー線の役割を数理モデルで推定しました。

scientific papers for international journals」、本領域の女性PIによる講習「PIへの道」などを企画しました。また交流を深めるためにスポーツ大会も開催しました。後半の2年間は若手研究者の海外学会での発表を促すために、旅費援助も行いました。

その他、英語によるラボジョイントミーティング、

国内国際シンポジウムの主催、ニュースレターの発行、様々なアウトリーチ活動も行いました。特に経塚班員が行った福島の高校でのアウトリーチ活動は好評を得ました。さらに班員間の情報や研究技術・設備、研究材料を共有するために、当領域のホームページに班員専用の閲覧ページを設けました。

4. 終わりに

植物が長い時間をかけて獲得してきた環境突破力をたった5年間で全部解明することはできませんが、今回異分野の研究者による有機的な連携により、その一端を明らかにすることができました。その成果は当領域のホームページ (<http://bsw3.naist.jp/JFM/>) をご参照いただきたいです。特に数理モデルの研究者との連携により、実験でわからないことも推定できるようになりました。今後は本領域で始まった多くの共同研究を続けて、植物環境突破力の更なる解明を期待します。また若手研究者も育ってきているので、新しい視点で植物の持つ巧みな環境突破力をさらに究明してくれるでしょう。そしてこれらの研究成果を今後予想される大地環境の劇的な劣悪化に対応する食糧生産に貢献できれば幸いです。

参考文献

- [1] Ma, J. F., Tamai, K., Yamaji, N., Mitani, N., Konishi, S., Katsuhara, M., Ishiguro, M., Murata, Y. and Yano, M. 2006. A silicon transporter in rice. *Nature* 440: 688-691.
- [2] Ma, J. F., Yamaji, N., Mitani, M., Tamai, K., Konishi, S., Fujiwara, T., Katsuhara, M. and Yano, M. 2007. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature* 448: 209-211
- [3] Sakurai, G, Satake A, Yamaji N, Mitani-Ueno N, Yokozawa M, Feugier FG, Ma JF. 2014. In silico simulation modeling reveals the importance of the Caspian strip for efficient silicon uptake in rice roots. *Plant & Cell Physiology* (in press).
- [4] Francois GF, Satake A. 2013. Dynamical feedback between circadian clock and sucrose availability explains adaptive response of starch metabolism to various photoperiods. *Front Plant Sci* 3, 1-11.

【特集記事:プロジェクトへの道】

イネの根におけるケイ素吸収・輸送過程のモデル化と実証研究との連携

櫻井 玄*

1. 研究の背景

二酸化炭素や水、日射からのエネルギーとともに、窒素やリンなどのミネラルは、植物の成長にとって欠かせないものである。植物の成長に大きな影響を及ぼすミネラルは数多く知られているが [1]、それらがどのように根から吸収され、植物体上部へ輸送されるのかについての詳細なメカニズムは、まだそれほど解明されているとは言えない。近年、ミネラルの輸送を司る植物体内のトランスポーターが数多く同定されており [2]、ミネラル輸送の詳細なメカニズムがまさにこれから明らかになるようとしている。

植物にとって重要なミネラルの一つにケイ素がある。ケイ素は作物の病害虫からの防御や倒伏率の低下などに重要な役割を果たし、特にイネの安定多収にとって必要不可欠な栄養素である。近年、このケイ素について、岡山大学の馬建鋒教授のグループの研究によって、植物体内での輸送に関わるトランスポーターが同定されただけでなく、その局在や極性までも明らかになった [3,4]。

馬教授のグループの研究によると、イネの根では Lsi1、及び、Lsi2 というトランスポーターが細胞膜において発現している。Lsi1 はケイ素の受動的な輸送を行っており [5]、Lsi2 は細胞内から細胞外への一方向の輸送を行っている [4]。植物の根にはカスパリー線と呼ばれる構造が細胞壁に存在し、それが維管束を囲むように帯状に存在するが、Lsi1 と Lsi2 は、カスパリー線が存在する細胞にしか発現していないという局在性を持っている。また、Lsi1 は外軸方向に、Lsi2 は向軸方向に発現するという極性を持っている。

一方で、上記のように、ケイ素輸送についての役者は明らかになってきたのだが、なぜ Lsi1 と Lsi2 はこのような局在性や極性を持つのか、また、なぜイネでは他の作物より多くのケイ素を吸収することができるのかなどは明らかにされていなかった。筆者らは、馬建鋒教授の研究グループと北海道大学の佐竹暁子准教授の研究グループ、及び、静岡大学の横沢正幸教授とともに、イネの根におけるシミュレーションモデルを

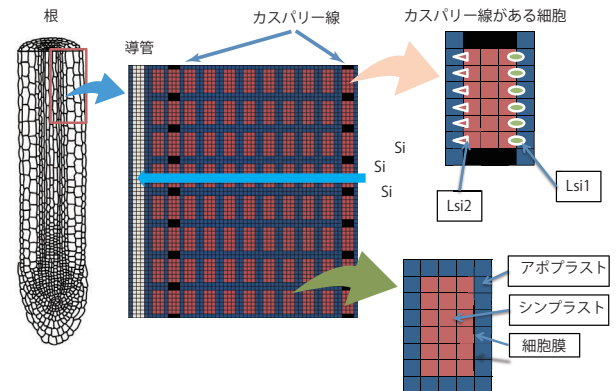


図1 シミュレーションモデルの模式図。土壌中のケイ素 (Si) は拡散過程を通して根に吸収される。トランスポーターが配置された細胞膜では、ケイ素は能動的 (Lsi2) または受動的 (Lsi1) に輸送される。それぞれの細胞は5×8の格子によって構成されている。

開発し、様々なシミュレーション実験を行い、トランスポーターの局在性や極性の意義とイネの根の持つケイ素輸送における特異性についての解析を行った。本稿では、その成果を紹介するとともに、実証研究者の方々とどのように連携したか、その体験を一例として綴ることで、今後の数理研究と実証研究の連携の一助になることを目指す。

2. モデルの構築

ケイ素が根の表皮から、根の中心の導管へと輸送され、植物体の上部へと移動するモデルを開発するにあたって参考にしたのがオーキシンの根における輸送モデルである [6]。オーキシンのモデルでは、根を2次元のモデルとして近似し、複数の格子によって構成された細胞を並べて、根の先端部分を模倣している。根の上部からオーキシンが拡散過程で根の末端へ移動すると同時に、細胞膜にあるオーキシンのトランスポーターによって、膜間を受動的または能動的に輸送される様子を拡散方程式で解き、オーキシンの濃度の変化を予測するモデルである [6]。この先行研究では、根の末端にオーキシンが集積していることをシミュレーションで示した後、実際の実験でもそのことを確かめている。まさに数理研究と実証研究の連携の成功例の

*国立研究開発法人農業環境技術研究所 生態系計測研究領域

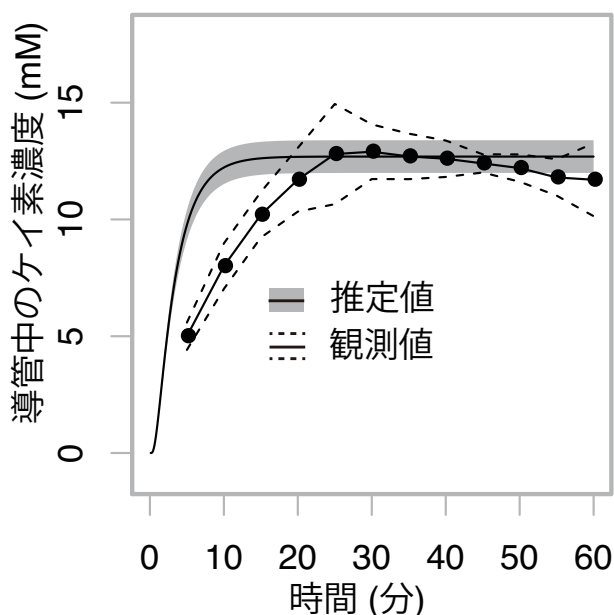


図2 導管中のケイ素濃度の観測値とシミュレーション推定値。イネの根を1mMのケイ素溶液につけた場合の、1時間後までの導管中の計算濃度を測定、または、シミュレーションしている。パラメータを逆推定することにより、ある程度の精度を持って、導管中のケイ素濃度の時間推移を再現出来ている。実線は平均値を示し、帯の幅は95%信頼区間を示す。

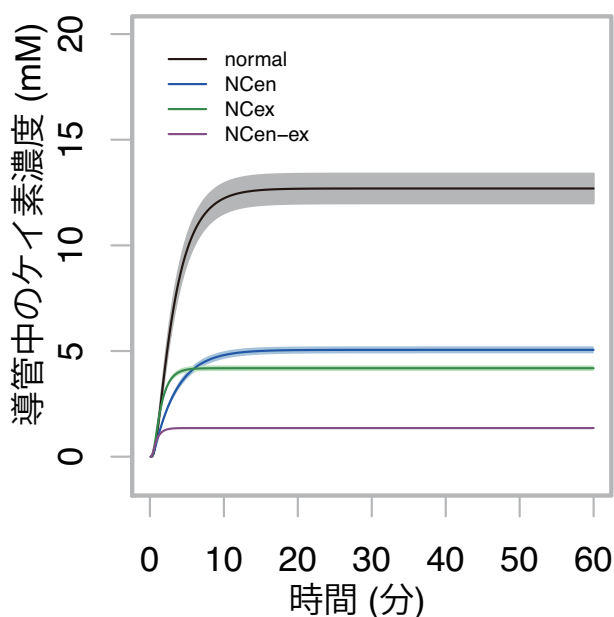


図3 野生型のイネ (normal) のカスパー線配置に対して、内側のカスパー線 (NCen)、外側のカスパー線 (NCex)、または、両方 (NCen-ex) のカスパー線を除去した場合のケイ素の導管液中の濃度。実線は平均値を示し、帯の幅は95%信頼区間を示す。

一つと言える [6]。

このオーキシンのモデルを参考にし、ケイ素の根における輸送においても、2次元の拡散方程式を用いた(図1)。図に示すように、根の外側にあるケイ素は拡散過程によって根に吸収されるが、根のカスパー線が存在する細胞の細胞膜にあるトランスポーターによって、受動的 (Lsi1) または能動的に (Lsi2) 根の中心まで運ばれる。根の中心の維管束まで到達したケイ素が導管流によって植物体の上部まで運ばれる様子は移流拡散方程式によって計算される。図にも示したとおり、イネに特徴的な構造が、二重に存在するカスパー線である。カスパー線では、アポプラスト (細胞質外) を通した輸送は阻害され、ケイ素は必ずシンプラスト (細胞質内) を通らなければいけない。このように、ケイ素が表皮から吸収され、根の中心まで運ばれ、植物体上部まで輸送されるモデルを作成した。

この段階における作業において、馬教授をはじめ、馬教授の研究グループのメンバーである山地直樹准教授と三谷奈見季助教との議論が非常に重要だった。モデル研究において重要なことの一つに、現実をどこまで簡素化するのか、という問題があると考えられるが、このプロセスにおいて実証研究者と深く議論できたことによって、必要最小限の要素を含んだシンプルなモデルを作成することができた。

3. モデルのパラメータの推定

定性的なモデルは完成したものの、問題は、トランスポーターの輸送活性に関するモデルのパラメータを簡単には決められないということである。実際の細胞膜において Lsi1 と Lsi2 がどの程度ケイ素を輸送することができるのかについては、直接的な情報がない。従って、我々はイネの導管液のケイ素濃度の時間変化に関する実験データを用いて、モデルのトランスポーター活性に関するパラメータの値を逆推定するという手法をとった。

具体的には、馬教授によって、1mMのケイ素溶液に根を浸したイネの導管液中のケイ素濃度が、5分ごとに1時間測定された。筆者は、モデルのパラメータを様々に変化させたシミュレーションを1000セット行った。シミュレーションによるケイ素濃度の時間変化と実験データを照らしあわせ、そのパラメータ群の中から重点サンプリング的にパラメータの確率分布を推定した。その結果、比較的良好に実験値を再現することができるモデルを作成することができた(図2)。

4. シミュレーション実験

ここまでの過程は、単にモデルを作成しただけであり、準備段階である。このモデルを用いて、なぜイネにおいて高いケイ素吸収能力が実現されているかを検

証した。そこで我々が注目したのがイネの二重のカスパリー線である。カスパリー線は古くからその存在が明らかになっている構造であり、根圧を維持することに寄与しているほか [7]、物質のアポプラストを通した輸送を制限し、植物が選択的に土壌内の物質を植物体内に吸収するために重要であると考えられている [8]。先にも述べたとおり、イネには二重に存在するが、オムギやトウモロコシには一重しか存在しない [9]。

我々は、内側及び外側のカスパリー線を除去するというシミュレーション実験を行い、導管液中のケイ素濃度がどのように変化するかを検証した。その結果、カスパリー線を内側か外側かのどちらかを除去するだけでも、ケイ素の輸送能力が著しく減少することが明らかになった (図3)。カスパリー線を除去すると、トランスポーターによって内側に運ばれたケイ素が再び外側へ流出してしまうためである。また、二重のカスパリー線が、協調的に働いていることも示唆された。つまり、外側にカスパリー線があることによって、二重のカスパリー線の間非常に高いケイ素濃度の領域が作られる。このことによって、内側のカスパリー線にあるトランスポーターのケイ素輸送効率を高めていることが示唆された。

この結果は、植物におけるカスパリー線の重要な第三の機能を示している。つまり、植物においてカスパリー線は、根圧を維持し、土壌から選択的に物質を取り込むための障壁となると同時に、その物質の取り込みを強く促進する働きがあることが示唆されたのである。

5. さらに効率的なトランスポーターの配置はあるのか？

次に沸き起こってきた疑問は、なぜトランスポーターはカスパリー線がある細胞でしか発現していないのかということであった。直感的に考えると、カスパリー線以外のところでも発現した方がより多くのケイ素を輸送できると考えられる。我々はこの疑問を解くために、ケイ素輸送効率という観点で、イネの根におけるトランスポーターの配置の意義について検証した。

具体的には、仮想的に、内側のカスパリー線のさらに内側 (内鞘細胞) や内側と外側のカスパリー線の間にもトランスポーターを発現させた。様々なトランスポーター配置を持った 1296 種類の根についてシミュレーションを行い、1 時間後の導管中のケイ素濃度を推定した。推定したケイ素濃度を、トランスポーターを発現させた座位の数で割ることによって「輸送効率」を定義し、その輸送効率を比較することで、最も効率よくケイ素を輸送することができるトランスポーターの配置パターンを探索した。

その結果、どのようなトランスポーターの配置パ

ターンが最も効率的かは、Lsi1 と Lsi2 のコストに関する比率をどのように設定するか依存することが分かった。端的に言うと、Lsi1 の方が Lsi2 よりもコストが高いと仮定した場合には、Lsi2 のみが、カスパリー線がある細胞の向軸側に発現するパターンが最も効率的であった。一方で、Lsi2 の方が Lsi1 よりもコストが高いと仮定すると、イネの実際のトランスポーターの配置パターンが最も効率のよいパターンであることが示された。

本稿の最初の方で述べたが、大事なことは、Lsi1 は受動的なトランスポーターであり、Lsi2 は能動的なトランスポーターであるということである。おそらく Lsi2 は細胞内外の水素イオンの濃度勾配を利用してケイ素を輸送していると考えられている [4]。言い方を変えたと、Lsi1 はいわゆるケイ素を通す「穴」であり、Lsi2 はケイ素を輸送するポンプであると言える。つまり、かなり高い確度で、Lsi2 の方が植物にとって高コストな部品であると予想される。だとすれば、野生型のイネは、ケイ素を最も効率良く輸送する配置パターンを進化の過程で獲得している可能性が高い。

6. まとめ

イネの根におけるケイ素の輸送に関する数理モデルを作成し、様々なシミュレーション実験を行うことによって、イネにおける二重のカスパリー線がその輸送において重要な役割を果たしていることが示唆された。また、イネの野生型の根におけるケイ素トランスポーターの配置パターンが、最も効率よくケイ素を輸送する配置を実現していることが示唆された。

今後は、モデルを植物体上部に拡張し、ケイ素が輸送される過程を植物体全体で理解することが次のステップである。また、ケイ素だけでなく、他のミネラルでもトランスポーターの局在性と極性が明らかになってきており、モデルを他のミネラルへも拡張し、植物のミネラル輸送の詳細なメカニズム解明を行っていくことが将来の大きな課題である。

7. 実証研究者との協力の重要性

実際の実験では、カスパリー線を片側だけ除去したり、トランスポーターを様々な場所に発現させたりすることは今のところ不可能である。シミュレーション実験は、実際にはできない実験を試みる手段であるとも言える。そのような手段と考える場合、実証研究者と共同し、シミュレーションモデルが現実の実験値をきちんと追えることを明確に担保すると同時に、数理モデルのコンセプトが、実証研究者が持つ対象生物に対するコンセプトから逸脱しないように、常に深く議論することが重要であると考えられる。

生物の数理モデルには大きくは「発見的なモデル」

と「生物物理学的なモデル」があると考えられる [10]。発見的なモデルでは、実験データの定量的な再現よりも、対象の系をよりシンプルに模倣する定性的なモデルによるアイデアの発見に重点が置かれる。一方で、生物物理学的なモデルでは、モデルは物理学的な知見から組み立てられ、より実験値を定量的に再現するモデルが求められ、シミュレーション実験により様々な疑問を検証する [10]。我々の今回のモデルは、より生物物理学的なモデルであり、その点も実証研究者との親和性が高かった。一旦モデルができあがれば、後は「実験」という実証研究者と同じ視点で疑問に取り組むことになるからである。

一方で、数理研究チームとしての著者及び佐竹准教授と Feugier F. Gabriel 研究員及び横沢教授は、「発見的なモデル」が得意な研究者と「生物物理学的なモデル」が得意な研究者の混合チームであったとも言える。個人的な意見としては、もし新学術領域がなければ、おそらく同一のテーマを扱った研究をさせていただく機会はなかったかもしれない。今回の研究において、イネの根における基本的なモデルコンセプトは横沢教授によってなされた。一方で、「ケイ素輸送効率」という概念による野生型イネのトランスポーター配置に関する検証は佐竹准教授のグループのアイデアとデザインである。数理モデルと実証研究の融合だけでなく、様々な数理モデル研究者が協力することの重要性も強く感じる事ができた研究であったと考える。

8. おわりに

ここまで読まれた方はお気づきになったかもしれないが、著者は他の共同研究者の方々のアイデアやコメントに従って、手を動かしたに過ぎない。共同研究者の馬建鋒教授、山地直樹准教授、三谷奈見季助教、佐竹暁子准教授、Feugier F. Gabriel 研究員、及び、横沢正幸教授にこの場をかりて強く感謝申し上げる。なお、今回の研究の成果は、*Plant & Cell Physiology* の 2015 年 4 月号に掲載されている [11]。

参考文献

- [1] Bloom A.J. Mineral nutrition in Plant Physiology Fifth Edition (Taiz, L. & Zeiger E. ed.) Sinauer, Sunderland, U.S.A. Chapter 5, 107-130 (2010).
- [2] Barberon, M. & Geldner, N. Radial transport of nutrients: the plant root as a polarized epithelium. *Plant Physiol.* 166, 528-537 (2014).
- [3] Ma, J.F., Tamai, K., Yamaji, N., Mitani, N., Konishi, S., Katsuhara, M., et. al. A silicon transporter in rice. *Nature.* 440, 688-691 (2006).
- [4] Ma, J.F., Yamaji, N. Mitani, N. Tamai, K. Konishi, S. Fujiwara, T. et al. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature.* 448, 209-213 (2007).
- [5] Mitani, N., Ma, J.F. & Iwashita, T. Identification of the silicon form in xylem sap of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol.* 46, 279-283 (2005).
- [6] Grieneisen, V.A., Xu, J., Marée, A.F.M, Hogeweg, P. & Scheres, B. Auxin transport is sufficient to generate a maximum and gradient guiding root growth. *Nature.* 449, 1008-1013 (2007).
- [7] Steudle, E. Water transport across roots. *Plant and Soil.* 167, 79-90 (1994).
- [8] Ma, F. & Peterson C.A. Current insights into the development, structure, and chemistry of the endodermis and exodermis of roots. *Can. J. Bot.* 81, 405-421 (2003).
- [9] Ma, J.F., Yamaji, N. & Mitani-Ueno, N. Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Proc. Jpn. Acad., Ser. B.* 87, 377-385 (2011).
- [10] Grieneisen, A.V. & Scheres, B. Back to the future: evolution of computational models in plant morphogenesis. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12, 1-9 (2009).
- [11] Sakurai, G., Satake, A., Yamaji, N., Mitani-Ueno, N., Yokozawa, M., Feugier, F.G., Ma, J.F. In silico simulation modeling reveals the importance of the Caspian strip for efficient silicon uptake in rice roots. *Plant Cell Physiol.* (56, 631-639 (2015)).

【特集記事:プロジェクトへの道】

イネの節部シヨ糖転流と穎果成長シミュレーションモデル

関 元秀*

1. はじめに

アジア栽培イネ (*Oryza sativa*) は三大主要穀物の1つであり、その収量向上は極めて重要である。出穂後のイネは、ソース部(葉)とシンク部(穂)が離れた位置に1つずつ存在するという点で簡潔な構造をしている一方で、穂内のネットワーク構造は入り組んでいる。

イネでは近年、収量に影響するQTLや遺伝子が特定され、穎果数または穎果サイズが大きい変異体が生み出されるようになった。ところが穎果数が大きい変異体では多数の穎果が未成熟となり、穎果の総数と平均重量の積である収量は思うように伸びない。このトレードオフの原因機構を理解し、それを緩和する品種を開発していけば収量増加が見込める。

上記トレードオフはイネ個体のソース性能、シンク性能、転流性能が複雑に絡み合った結果として起こっていると考えられる。諸効果を統合した機構モデルを用いれば、品種改良に先立って、そのゴール(理論上、収量が向上すると考えられるイネの理想型)を設計することが可能になる(Donald 1968)。そこで、ソース組織(葉部)での炭素同化、節部経由のシヨ糖転流、およびシンク組織(穎果)での炭化物蓄積の過程を総合して記述したモデルを開発した。

2. シヨ糖転流モデル

イネ穂は穂軸・枝梗・小枝梗から構成され、枝梗と小枝梗には、穂軸から何度の分枝を経たかによって次数が割り振られる(図1A)。1つの葉部(ソース)が複数の穎果(シンク)と節管で結ばれている状況をモデル化するため、ソースと各シンク、および穂上の交点をノード、さらにそれらを結ぶ節管をエッジとするグラフを考えた(図1B)。

節部転流機構については、シンクとソースの間の静水圧差によって節管液の流れが生じるとする圧流説(Münch 1930)が有力である。また、節管液は慣性力を無視できる粘性流体なので、流量は半径の4乗に比例する(Hagen-Poiseuille方程式)。これらを基に、さらに節部と木部での純水交換を考慮した微分方程式で、数理モデルを構築した。

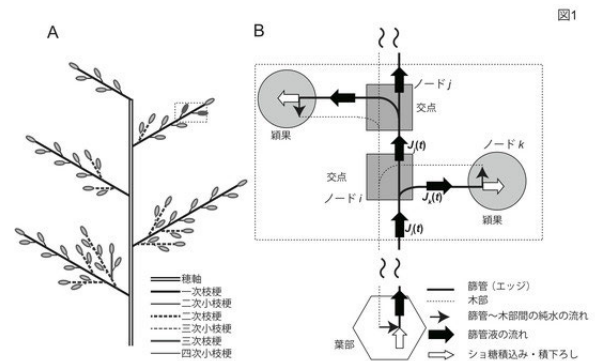


図1 (A) イネ穂構造の模式図 (B) 節管・木部間の純水の流れ、節管液の流れ、シヨ糖積込み・積降ろしの模式図 [Seki et al. の Fig. 1 を改変]

またコメ農業では、ふるいを用いて小さな米粒をふるい落とす。このことを考慮し、時刻 t において閾値を上回っている穎果のサイズを合計し、最大穎果サイズで割ったものを、収量指数と定義した。

3. パイプモデルと大動脈モデル

維管束(とりわけ節部)構造についてはわかっていないことが多く、分岐のない1本の節管が葉部と1つの穎果を連結しているとする説(パイプモデル; Shinozaki et al. 1964)と、動物の血管系のように、1本の節管が各交点で分岐して1つの葉部と複数の穎果を連結しているとする説(大動脈モデル; McCulloh et al. 2003)がある。そこで、両極端なパイプモデルと大動脈モデルのうち、どちらが現実的なイネ穎果成長を再現するかを検討した。

大動脈モデルについては、「親管の半径の3乗と、2本の娘管各々の半径の3乗の和とが等しい」という保存則(McCulloh et al. 2003)を採用し、さらに、植物は基本的に自己相似構造をしていることが多いのを根拠として「分配される総量(親管の半径の3乗)のうち割合 σ が主管に、残り $1 - \sigma$ が側管に配分される」という規則を適用した。

現実のコシヒカリ穂のスキャンデータを用いてネットワークを構成し、両モデルの結果を比較した。パイ

*北海道大学地球環境科学研究所

パイプモデルでは、節管半径が全て等しいという仮定のため、輸送効率にはソース・シンク間の距離のみで決定され、葉部に近い穎果のほうが若干早く成長した(図2A)。

大動脈モデルでは、穎果成長パターンは配分パラメータ σ に強く依存した。 $\sigma=0.5$ のときは、全ての分岐点で2本の娘管の半径が等しい。この場合、枝梗基部の穎果は十分成長するが、一次枝梗末端の穎果は十分成熟することができず、全体として低収量となった(図2B)。主管は多くの分岐を経験するため、この配分では末端に近い点で管が非常に細くなり、よって末端への輸送効率が悪くなると考えられる。 σ を大きくしていくと収量は向上していき、 $\sigma=0.84$ で最大となった(図2C)。この値のときは、ショ糖は基部にも末端にもほぼ均等に輸送されるようになり、どの穎果も同様に成熟していた。この点を超えると収量は減少していき、上限に近い値 $\sigma=0.99$ をとるときは、 $\sigma=0.5$ のときと正反対に、末端穎果は十分大きくなるが、基部穎果は小さいままとなった(図2D)。よって、収量最大化のためには、どの位置にある穎果へもほぼ等しい量のショ糖が輸送されるような配分パラメータが良いといえる。

以上のシミュレーション結果と比較する観察データとして、ヒトメボレの穂上での位置がわかっている穎果(5穂から609粒を採集)の収穫時サイズを計測した。統計分析により、条件1「一次枝梗に直接ついている穎果のうち、最も基部に近い穎果が末端穎果よりも有意に重い」と条件2「一次枝梗上穎果の平均重量が、二次枝梗上穎果の平均重量よりも有意に重い」を同定した。

本研究のパイプモデルでは、条件1は常に満たされたが条件2は常に満たされず、よって現実的な穎果成長を再現することができなかった。大動脈モデルでは、条件1は σ が0.73以上のときに、条件2は σ が0.92以下のときに満たされた。よって、「尤もらしい」 σ の範囲は0.73から0.92の間となる。興味深いことに、収量を最大化した $\sigma=0.84$ という値はまさにこの範囲内にある。この発見は、栽培品種から得られた2条件が、収量を高めるための人為選択の産物である可能性が高いことを示唆している。

4. 最適なイネ穂ネットワークの探索

大動脈モデルを用いて、高収量を実現する穂構造を考案するため、穎果数増加が収量に与える効果と穎果配置が与える効果を別々に評価した。

まずは穎果数を8に固定し、最適穎果配置について3通りのネットワークを用いて考察を行った。ネットワーク1では全ての穎果が一次枝梗についている。ネットワーク2は二次枝梗を2本もち、基部側の二次枝梗

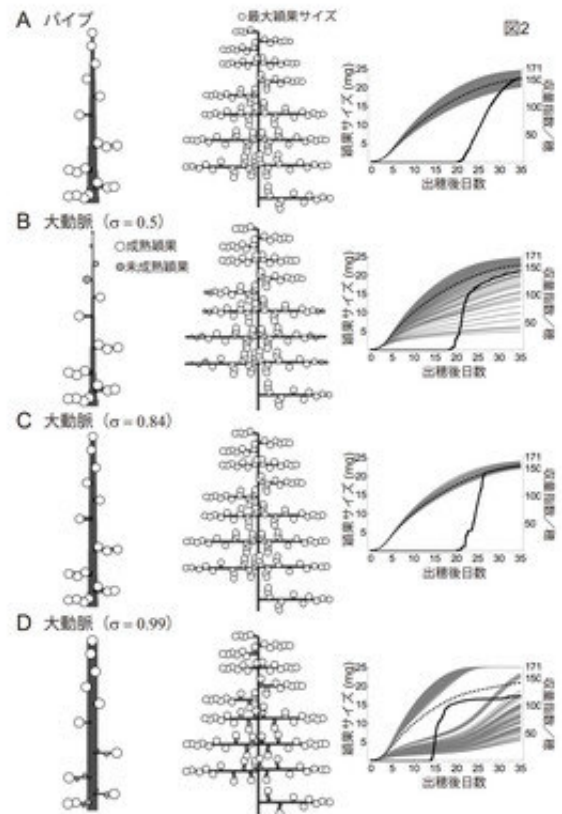


図2 各モデルのシミュレーション上の穎果成長 (A)パイプモデル (B)大動脈モデル、 $\sigma=0.5$ (C)大動脈モデル、 $\sigma=0.84$ (D)大動脈モデル、 $\sigma=0.99$ 。左パネルは下から2番目の一次枝梗の、中央は穂全体の、収穫時の様子。右パネル細実線は各穎果の、太点線は平均の成長曲線、太実線は収量指数の時間変化 [Seki et al. の Fig. 4 を改変]

が3穎果を、もう1本が2穎果をつけ、残りの3穎果は一次枝梗についている。ネットワーク3も二次枝梗を2本もつが、基部側の二次枝梗から2穎果をもつ三次枝梗が分枝し、代わりに一次枝梗上の穎果数は2に減っている。

収量指数を最大化するネットワークが3つのうちどれになるかは配分パラメータ σ の値に依存し、尤もらしい σ の範囲内ではネットワーク1または2が最適となり、ネットワーク3は他2つのどちらかに常に劣ることがわかった。これは、尤もらしい σ の範囲内では高次枝梗への半径割り当てが小さく、結果としてこれらの枝梗(とりわけ三次枝梗)の輸送効率が悪くなり、高次枝梗についている穎果が十分に成長できないことによる。上記の結果から、穎果配置がショ糖輸送効率を左右すること、およびネットワーク3では強力な輸送制約が生じることがわかる。なお上記ネットワーク間優劣順は、ショ糖合成能力を2倍に増加させても変わらなかった。

次に二次以上の枝梗をもたないシンプルなネット

ワーク (ネットワーク 1) を用いて、穎果数について分析した。1 穎果しかもたない場合から始めて、穎果数を増やしていくと、ある数 (最適穎果数) になるまで収量指数は単調に増加していったが、それを超えて以降は単調に減少していった。最適ネットワークと異なり最適穎果数はショ糖合成能にも依存し、合成能を 2 倍にすると、最適穎果数は増加した (ただし 2 倍にまではならない)。

5. おわりに

作物収量はソース性能・シンク性能・輸送性能などが複雑に絡まり合って決定される。その上で、穎果配置が輸送効率や収量決定にどのように影響するかは、これまで研究されてこなかった。本研究は、よく言及されてきたソース制約やシンク制約が存在しない場合ですら、高次の枝梗を持つ穂では強い輸送制約が働き収量が制限されることを数理モデルで示した。

本理論研究からは、穂構造が収量決定の鍵であることが示されたが、それによって今度は進化学の観点から新たな疑問が生じた。なぜ、そしてどのように穎果配置は多様性をもったのだろうか。同一種のイネでも野生品種と栽培品種の間で、穎果配置は相当に異なるし、種間での差異は一目瞭然である。このような穎果

配置多様性は、部分的には繁殖成功度を高める方向に働く自然選択の産物であり、部分的には収量を高める人為選択の産物だろう。野生品種と栽培品種の詳細な比較研究は、有史以前からの人為選択の痕跡を明らかにするだけでなく、将来の高収量作物の品種改良に役立つ知見をもたらすだろう。

本稿記載内容の詳細については、Seki et al. (2015) を参照いただきたい。

参考文献

- Donald CM (1968) The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17: 385-403
- McCulloh KA, Sperry JS, Adler FR (2003) Water transport in plants obeys Murray's law. *Nature* 421: 939-942
- Münch E (1930) Die stoffbewegung in der pflanze. Fischer, Jena
- Seki M, Feugier FG, Song X, Ashikari M, Nakamura H, Ishiyama K, Yamaya T, Inari-Ikeda M, Kitano H, Satake A (2015) A mathematical model of phloem sucrose transport as a new tool for designing rice panicle structure for high grain yield. *Plant and Cell Physiology* (56: 605-619)
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964) A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 14: 97-105

【特集記事:プロジェクトへの道】

植物の概日時計における非同期ストレスの数理モデル

福田 弘和*

1. はじめに

ほぼ全ての生物に周期約1日の生物リズムを発振する概日時計が備わっている。概日時計は24時間よりも多少短いまたは長い周期の明暗サイクルにも同期できるが、24時間から大きく離れた周期に対しては同期できなくなる。現在、ルシフェラーゼ遺伝子を用いた非破壊の時計遺伝子の発現計測により、この同期・非同期現象は精密に計測することができる。

明暗サイクルへの同期状態は、植物の成長に大きな影響を与える。例えば、概日時計は周期20時間や周期28時間といった明暗サイクルにも同期できるが、周期24時間の条件と比べ明らかな成長量の減少が見られる[1]。この現象は、物理学で学ぶ共鳴現象とのアナロジーから、「サーカディアン共鳴現象」と呼ばれている[2]。また、非同期状態においてもさらなる成長量の減少が認められる(図1)。

このような背景から、概日時計の研究は植物生産における基礎として注目されつつある。特に最近では、LED等の人工光によって野菜を生産する植物工場が国際的にも注目され産業化が進んでいる。植物工場では、24時間以外の周期で野菜を栽培することができるため、概日時計における光サイクルとの同期・非同期現象は基礎研究としてますます重要になってきている[3]。また、筆者らは非線形動力学の知見を活かし、暗期パルスなどのパルス摂動による概日時計の同期現象の研究を行い、位相振動子モデルによって植物の概日時計の同期現象を記述できることを実験と理論の双方から明らかにしてきた[4]。パルス摂動による同期制御は植物工場における実用化が期待されている。

そこで本研究では、筆者らが構築したパルス摂動による同期制御モデルを基礎に、成長量も評価できる数理モデルの開発を試みた。本稿では、同期制御モデルと生物学的議論を可能にするデンブンプマネジメントモデルの融合について紹介したい。

2. 成長不良をストレスとして捉える

現在のところ、概日時計の非同期状態によって成長不良が引き起こされるメカニズムは不明である。そこ

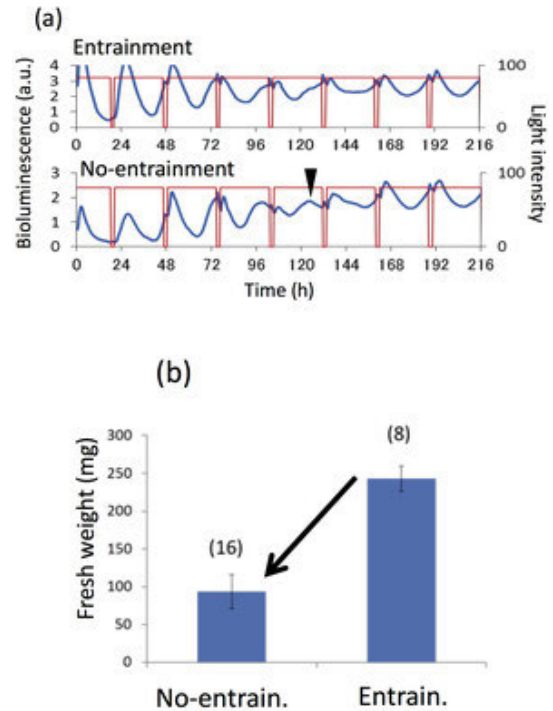


図1 非同調条件下における時計遺伝子 *CCA1* の発現リズムと成長への影響。(a) 周期 $T_p = 28.3 h$ の暗期パルス列を与えた場合における *CCA1* の発現リズム。シロイヌナズナ *CCA1::LUC* を用いてルシフェラーゼ発光により時計遺伝子の発現量を計測した。上段の個体は同期状態、下段の個体は非同期状態を示している。(b) $t = 216 h$ 時点における生重量。非同期状態の個体と同期状態の個体で生重量に差が表れている。図中の数字は個体数である。

で本研究では、成長不良が何らかのストレスに起因すると仮定し、そのストレスの値を評価関数として用いた数理モデルの構築を試みた。また、ここでは便宜的にサーカディアン共鳴現象に関するストレスを「非24時間ストレス」、非同期条件におけるストレスを「非同期ストレス」と呼び区別して取扱うことにした。これは、サーカディアン共鳴現象はあくまで同期状態における成長不良であり、非同期状態におけるものとは区別できると考えたからである。

さて、同期現象とストレスを関連付けるために、本研究では糖代謝に着目した。最近、概日時計が光サイ

*大阪府立大学大学院工学研究科

クルへ同期する機構として、光合成産物のグルコースによる時計遺伝子 *prr7* の発現抑制が注目されている [5]。また、光同期のストレスに関連する研究として、佐竹らによるデンプンマネジメントモデルが注目されている [6]。夜間におけるショ糖飢餓は植物組織に甚大な影響を与え成長不良を引き起こすが、これを防ぐために概日時計が巧妙にデンプンマネジメントを行っているという数理モデルである。ここでは、ショ糖飢餓状態の1日あたり積算値 PS をストレス量と定義し、 PS を最適化のための評価関数とすることで概日時計による最適なデンプンマネジメントの数値シミュレーションを可能としている。

この様な背景のもと、本研究でも PS のアイデアを拝借し、 PS によって光同期に関するストレスを記述することを試みた。まず、デンプンマネジメントモデルの有用性を確認するために、先行研究のパラメータ値をそのまま使用し、 T -cycle 条件におけるサーカディアン共鳴現象について数値シミュレーションを行った [1]。計算の結果、明暗サイクルの周期 T が 24 時間の近傍で PS が最小となり、 $T = 20 h, 28 h$ などの非 24 時間条件においては PS が増大する現象を再現することができた。

3. デンプンマネジメントモデルと同期制御モデルの融合

上述のデンプンマネジメントモデルは、概日時計の周期 τ を 24 時間に固定した場合において構築されたものであり、非 24 時間周期のパルス摂動条件などにおける同期現象には対応していない。そこで、デンプンマネジメントモデルの中の概日時計の位相成分 ϕ を外力パルスに応答できるように以下のように変更した。

$$\frac{d\phi(t)}{dt} = \omega t + P(t)Z(\phi) \quad (1)$$

ここで、 $P(t)$ はパルス外力である。暗期パルスの場合、 $P(t) = 1 - L(t)$ とし、光強度 $L(t)$ を $1 \rightarrow 0$ とすることで暗期パルスとした。 $Z(\phi)$ はパルス外力に対する位相感受関数である。この位相方程式の導入によって、周期的なダークパルス列に対するショ糖濃度 $C(t)$ ならびにデンプン濃度 $S(t)$ を数値シミュレーションすることができる。

ここで、(1) 式について簡単に紹介する。ここでの位相感受関数 $Z(\phi)$ は、2 時間幅の暗期パルスに対する位相応答曲線 $G(\phi)$ から算出したものである。 $G(\phi)$ が与えられると、周期的に暗期パルスを与えた際の同期条件を以下の式で求めることができる。

$$G(\phi) + 2\pi(T_p - \tau)/\tau = 0 \quad (2)$$

ここで、 T_p は暗期パルス列の周期、 τ は概日時計のフリーラン周期である。本研究において、同期条件は $22.6h \leq T_p \leq 27.7h$ 、非同期条件は $T_p < 22.6h, 27.7h < T_p$ である。したがって、図 1 に示した $T_p = 28.3 h$ は同期と非同期の臨界点近傍となる。このため、後述するように、植物体内の内部パラメータの僅かな違いによって同期となる個体と非同期となる個体が生じる。

ところで、暗期パルス条件下では明期が長くなるため、暗期におけるショ糖の枯渇は生じ難く、逆にショ糖が通常よりも過剰となる状態が生じる。そこで、ショ糖濃度に上限値を設定し、その上限値を超えた値を 1 日で積算し、その積算値をストレスとして評価する PS' を新たに定義した。この PS' により、同期条件において $T_p = 24 h$ 近傍でストレス PS' が最小となること、非同期条件においてストレス PS' が増大することを、実現することができた。

4. 多細胞系への拡張による振幅ダイナミクスの再現

植物の概日時計は、細胞単位で駆動しているため、本来は植物個体を多振動子系として取扱う必要がある。しかし、同期条件においては全細胞が光サイクルに完全にほぼ同期し、全細胞がほぼ同一の挙動を示すため、単一振動系としての議論で十分なことが多い。ところが、非同期条件や臨界点の近傍においては、振幅が小さくなったり大きくなったりを繰り返す「うなり」のような現象を繰り返す。また、図 1 から分かるように、同じ条件であっても個体によって同期と非同期に分かれる。これらの現象は、例えば、細胞間の相互作用の強度を変えることによって再現できる。本研究では、多細胞系の数理モデルとして、

$$\frac{d\phi_i(t)}{dt} = \omega_i t + P(t)Z(\phi_i) + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \sin(\phi_j - \phi_i) \quad (3)$$

を用いた。右辺第 3 項は、大域結合での細胞間相互作用を表し、 K は細胞間の結合係数、 N は細胞の個数である。 K の値を変えることで、図 1 に示す実験と同じ振幅変動を再現できる。

5. さいごに

本稿では、位相振動子モデルを適用できるパルス摂動条件下において、概日時計における同期ならびに非同期を精密に議論できること、さらにはデンプンマネジメントモデルとの組み合わせにより非同期状態におけるストレスを評価できることを紹介した。

成長不良を引き起こすストレスの実態についてはまだ不明であるが、本研究で同時に進めているトランス

クリプトーム解析によって少しずつ明らかになりつつある。また、今回は暗期パルスに対する同期制御を紹介したが、著者らの研究グループでは赤色 LED や青色 LED の光パルスに対する位相応答曲線も研究を進めている [7]。

非同期などのダイナミックな生物現象や最適化設計などは、数理モデル無くしては研究が困難である。植物工場などの先端農学技術開発において、植物生理代謝のダイナミクス制御が重視される傾向にある近年、農学における数理モデル研究の重要性がますます高まってきている。

参考文献

- [1] Dodd, A. N. et al. Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science* 309, 630-633 (2005).
- [2] Kondo, T. et al. Circadian rhythms in prokaryotes: luciferase as a reporter of circadian gene expression in cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90, 5672-6 (1993).
- [3] Higashi, T., Nishikawa, S., Okamura, N., Fukuda, H. Evaluation of Growth under Non-24 h Period Lighting Conditions in *Lactuca sativa* L., *Environmental Control in Biology* 53, 7-12 (2015).
- [4] Fukuda, H., Murase, H., Tokuda, I.T. Controlling Circadian Rhythms by Dark-Pulse Perturbations in *Arabidopsis thaliana*. *Sci. Rep.* 3, 1533 (2013).
- [5] Haydon, M., et al. Photosynthetic entrainment of the *Arabidopsis thaliana* circadian clock. *Nature* 502, 689-692 (2013).
- [6] Feugier, F., and Satake, A. Dynamical feedback between circadian clock and sucrose availability explains adaptive response of starch metabolism to various photoperiods. *Front. Plant Sci.*, 14, 305 (2013).
- [7] Ohara, T., Fukuda, H., Tokuda, I. Phase Response of the *Arabidopsis thaliana* Circadian Clock to Light Pulses of Different Wavelengths. *J Biol Rhythms* 30, 95-103 (2015).
-

【特集記事：研究と育児の両立】

ママ研究者になって

李 聖林^{1*}

若い女性研究者だけではなく、理系に所属している女子学生と話をしてみると、たまに驚く事があります。それは、女性が研究者の道を歩む上で家庭と仕事の両立を非常に重く捉えて、結婚自体に否定的な意見をもつ人が意外と多いからです。結婚も育児も経験していない段階から、研究と家庭の両立を非常に大きな負担として捉えている事は、言い換えれば、女性研究者が現実的にこの問題に直面していて社会的支援が不十分である事を表しているのだと思います。しかし、社会構造的にもまた生理的にも育児に関しては完全なる男女平等というのは無理です。制度的に大きな支援があると言っても妊娠をし、出産をし、赤ん坊を抱えた上で研究をやらないといけないのは事実上女性であり、どうしても分けられない「役割」というのが女性にはあります。だから、夢を追う若い女性が、暖かい家庭を作るという人生を望みたくとも、それがまた大きな負担にもなる二律背反的状况に常に悩む事になるのは当然かもしれません。

私の場合、子育て3年目に入る今、それなりのリズムに乗って心の余裕も生まれてきています。研究面においても（私自身の欲は満たされてないですが）それなりに充実に進んでいると考えています。1年間の育児休暇後にも順調に研究界に復帰し、キャリアアップもできました。こう書くと、私は何となく研究と育児をうまく両立している女性研究者の一人であり、どんな苦難も乗り越える強い精神力と高い能力の持ち主に思われるかもしれません。また、世の中でそのような両立がうまく成立していない女性は単に努力が足りてない、だからもっと頑張れ！と思われるかもしれません。しかし、私は高い能力の持ち主でもなければ、仕事と家庭の両立を完璧にこなしているとも思っていません。むしろ、日々悩み、試行錯誤しながらその時その時最善の答えを出しているだけの、誰もができる事を普通にやっているだけです（私自身、完全型の両立というのは存在し得ないものだと思っています）。この3年間で振りかえってみると、家庭においては自分自身と妥協する「うまい手抜き」と仕事では甘える事なら「甘えて頑張る厚かましき」、研究においては成果より「継続する心」を保とうとした事の単なるつな



ぎのつなぎでここまで何となく来られたのではないかと思います。

人間誰しも自分が設計した人生を安定に歩みたいと願います。しかし、本当の人生は非常に揺らぎに不安定で全く思わぬ所に飛んでいったりします。私の場合、主人が日本人であるために結婚を機に来日、最初の4年間は専業主婦として過ごし（過ごせざるを得なく）、2006年大学院に進学、研究者としての道を歩み始めました。そして、2012年、結婚して11年目にしてやっとママという職位をもらいました。今は、広島大学で助教として勤めていますが、出産した当時は日本学術振興会特別研究員PDでありました。

妊娠と出産当時を振り返ると「この先、どうやって研究をやっていけばいいのか」を日々悩み続けていた自分を思い出します。学振研究員の身分であったために、育児休暇が問題なく取れる状況ではありましたが、一年間の育児休暇（＝研究中断）は任期付き研究者にとっては非常に大きなリスクがあり、出来る限り育児休暇は取りたくありませんでした。そして、出産後2ヶ月で仕事に復帰をする計画で産休に入りましたが、出産直後の赤ん坊の世話というのは想像を遙かに超えるもので、今までの自分の人生で経験した事のない大きなプレッシャーに苦しめられました。悩みの結果、（今思えば、とりあえず逃げたい気持ちで）研究を完全に手放し、育児休暇を1年に延長したのですが、研究者としての将来への不安は一瞬とも消える時がありませんでした。育児休暇を経て、仕事に復帰した時に

*広島大学大学院理学研究科・数理分子生命理学専攻

は研究再開の嬉しさより、以前と全く違う生活リズムの中で研究を進める事の厳しさに先が全く見えないような感じでした。当然に予想していた事ながらも、時間への制限が現実になった当時は非常にストレスが大きいものでした。今まで一度も気にする事なかったセミナーやミーティングの時間が全て私の都合と合わなかったとき、頭が真っ白になった事を思い出します。

育児的にも仕事のにも一番辛かった復帰直後は精神的な支えが必要でした。また、非常に限られた時間の中で研究に集中できる時間を確保する事が一番重要な課題でした。女性研究者の少ない理系の環境にいた私には、既に育児を終わっていた事務の秘書さんが先輩ママとして本当に大きな力になりました。私の悩みを聞いてくれるだけではなく、裏からもさりげなく育児中の私が周りに気を使わなくても良いように色々な事を配慮してくれました。また、時間制限が強いママ研究者を全般的に理解してくれた（くれている）今の職場は、極めて限られた時間の中でも研究を進められるような、私なりの環境作りを可能にしてくれました。気づいてみれば、育児をしなかった時よりも去年は多くの出張と講演をこなしていました。（主人以外に育児を手伝ってもらえる状況ではない私には勤務先への新幹線通勤に加えて、出張の9割を日帰りで行っていました。飛行機又は新幹線で片道2時間以内の距離であれば、日帰りで行出張をこなします。）具体的な制度的支援がなくても、周りからの理解と心の支援は非常に大きなものです。

育児というのは本当に不思議なもので、苦しかった記憶はどんどん消えてゆき、楽しい思い出が残りなくなります。「ママはつよし」という言葉のように、諦めなければ、ママ研究者は必ず強くなっていくと思います。だからこそ、妊娠中や育児休暇中、又は仕事復帰直後のママ研究者をどう支援していくかが非常に重要な課題ではないかと考えています。最後に、若い女性研究者又は研究者を目指す女子学生にこう伝えたいです。「研究者という自分の好きな事ができる楽しい人生だけではなく、ママという素晴らしい仕事もできるママ研究者になれて本当に感謝している。また、私の研究への原動力はママである事。」だと。同時に、男性研究者にもこう伝えたいです。「ですが、もし生まれ変わるのであれば、男性として生まれたい。研究と家庭の両立ができる女性研究者になれるかいは、女性自身の頑張り程度ではない。周りからどれだけ理解をもらい、支援をもらえる環境におかれているかによって決まる。」と。



【連載企画:数理の道具箱】

個体群生態学の統計力学的視点 (第二回)

～確率微分方程式で考える個体と集団～

大泉 嶺*

1. 前回のあらすじ

前回われわれは、人口学で用いられてきた Euler-Lotka 方程式を離散確率過程 Y_a を用いて一般化し、以下の方程式を得た。

$$1 = \sum_{a=0}^{\alpha} \mathbb{E}_{y_1} [f(Y_a) S_a] \lambda^{-a-1} \quad (1)$$

ここで y_1 は 0 歳での状態を表し、 $f(\cdot)$ は出生率、 S_a は Y_a の経路に依存した生残率である。期待値 \mathbb{E} は Y_a の持つ各経路の確率で与えられる。今回は確率微分方程式の枠組みを用いて、この Euler-Lotka 方程式の連続化を試みる

$$\mathbb{E}_{y_1} [f(Y_a) S_a] = \sum_{m=1}^M \sum_{m'=1}^M \cdots \sum_{m^{(a)}=1}^M \overbrace{f_m S_a k'_{m'm} \cdots k'_{1,m^{(a)}}}^{\text{確率測度}} \quad (2)$$

$$\Rightarrow \text{連続化} \int \underbrace{F(X_a)}_{\text{出生率}} \exp \left\{ - \underbrace{\int_0^a ds \mu(s, X_s)}_{\text{生残率}} \right\} \underbrace{d\mathbb{P}_x(X)}_{\text{確率測度}} \quad (3)$$

2. 力学系と確率微分方程式

ここでは Y_a の連続表現 (拡散過程) の候補として X_a の確率微分方程式を導入する。 X_a は具体的に生物個体のサイズとする。サイズ成長のダイナミクスとして、水産学などでは Bertalanffy 曲線や Logistic 曲線などの力学系モデルが用いられる。それらは一般に

$$\frac{dX_a}{da} = g(X_a) \quad (4)$$

といった常微分方程式で表されることが多い。初期サイズを $X_0 = x$ としたとき、これら一階常微分方程式の形式的な解の表現は積分を使って

$$X_a = x + \int_0^a g(X_s) ds \quad (5)$$

となる。式 (5) に

$$X_a = x + \int_0^a g(X_s) ds + \underbrace{\int_0^a \sigma(X_s) dB_s}_{\text{ノイズ}} \quad (6)$$

“...”という奇妙な積分形式で与えられたノイズと呼ばれる項を加え、式 (6) を次のように微分形式で表したもの

$$dX_a = g(X_a) da + \sigma(X_a) dB_a \quad (7)$$

を確率微分方程式という。このとき dB_a は ($B_0 = 0$ の初期値を持つ) 齢 a での Brown 運動 B_a の微分形式であり、次の正規分布に従う:

$$dB_a \sim \mathcal{N}(0, da). \quad (8)$$

この $X \sim \mathbb{P}$ は確率論屋さんの流儀で「 \mathbb{P} という分布に従う X 」という意味の記号である。式 (8) の数学的な正当化はこの紙面で手に負えるものではなく、また応用面に重きを置くこのシリーズではそこに紙幅を割けないので、興味のある方は [1] や今後引用する教科書を参考にするとよい。式 (8) からは次の関係が得られることが知られている (P. Lévy の関係式; [2]):

$$dadB_a = 0, \quad (dB_a)^2 = da. \quad (9)$$

実は式 (6)、(7) はこれだけでは何ら数学的意味を持たず、式 (6) の積分 “...” を定義する事によって初めて確率微分方程式 (7) が実態を持つ [3]。この積分 “...” を確率積分という。確率積分については上記の数学上の問題だけではなく、後に例証するがその定義如何によっては同じ方程式のモデルであってもノイズが絶滅を引き起こす解をもつ場合と、持たない場合がある。であるから、確率積分の定義は数理生物学上の解析の根幹に関わるので紙面を割くには十分な理由がある。

まず、教養課程で習う定積分の定義をおさらいしよう。基本的な Riemann 積分は、分割:

$$x_0 = b_1 < x_1 < x_2 < \cdots < x_j < \cdots < x_n = b_2$$

に対し、次の極限として定義されていた:

$$\int_{b_1}^{b_2} f(x) dx := \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{j=0}^{n-1} f(\xi_j) (x_{j+1} - x_j). \quad (10)$$

このとき、 $x_j \leq \xi_j \leq x_{j+1}$ を満たす任意の ξ_j に対して右辺の値は不変であった。しかし、確率積分ではそれは自明ではなく、それどころか ξ_j の取り方で答えは変わるのである。これから最も応用範囲の広い、二つの確

*明治大学 研究・知財戦略機構、東京大学数理科学研究科, oizumi@ms.u-tokyo.ac.jp

率積分の定義を紹介する．まず、 $\xi_j = x_j$ とした極限を考える：

$$\int_0^a \sigma(X_s) dB_s := \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{j=0}^{n-1} \sigma(X_{s_j}) (B_{s_{j+1}} - B_{s_j}) \quad s_{j+1} > s_j \quad (11)$$

これを Ito 積分といい（この極限の厳密な意味は [3] を参照）、式 (8) より次の期待値の性質を持つ：

$$\mathbb{E}_x \left[\int_0^a \sigma(X_s) dB_s \right] = 0, \quad (12)$$

Ito 積分によって定義された式 (7) を Ito 型確率微分方程式という．また、Ito 型確率微分方程式の持つ Ito の補題と呼ばれる次の性質は非常に有名である：

$$df(X_a) = \left[g(X_a) \frac{df(X_a)}{dx} + \frac{1}{2} \sigma(X_a)^2 \frac{d^2 f(X_a)}{dx^2} \right] da + \sigma(X_a) \frac{df(X_a)}{dx} dB_a. \quad (13)$$

これは、次のように証明する．二階微分可能な関数 $f(X_a)$ に対して、

$$df(X_a) = \frac{df(X_a)}{dx} dX_a + \frac{1}{2} \frac{d^2 f(X_a)}{dx^2} (dX_a)^2 \quad (14)$$

と二次まで展開し、 dX_a に式 (7) を代入する． $da^2 = 0$ と、関係式 (9) より整理して式 (13) を得る．この一連の操作を確率微分といい、確率微分方程式を解く際、重要な役割を果たす．

一方で確率積分にはもう一つの有名な定式化が存在する．今度は $\xi_j = (x_{j+1} + x_j)/2$ と中点を取る場合である：

$$\int_0^a \sigma(X_s) \circ dB_s := \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{j=0}^{n-1} \sigma \left(\frac{X_{s_{j+1}} + X_{s_j}}{2} \right) (B_{s_{j+1}} - B_{s_j}) \quad (s_{j+1} > s_j) \quad (15)$$

この確率積分を Stratonovich 積分（または対称積分）とよぶ．Stratonovich 積分によって定義された確率微分方程式 (7) は

$$dX_a = g(X_a) da + \sigma(X_a) \circ dB_a \quad (16)$$

と書かれることが多く、Stratonovich 型確率微分方程式と呼ばれる．これら二つの確率微分方程式の違いを以下で説明する．まず、Ito 積分を

$$\sum_j \sigma(X_{s_j}) (B_{s_{j+1}} - B_{s_j}) = \sum_j \sigma \left(\frac{X_{s_{j+1}} + X_{s_j}}{2} - \frac{(X_{s_{j+1}} - X_{s_j})}{2} \right) (B_{s_{j+1}} - B_{s_j}) \quad (17)$$

と書き換え、 $dX_a = X_{s_{j+1}} - X_{s_j}$ として、式 (9) より、

$$\begin{aligned} (s_{j+1} - s_j)^2 &= 0, & (s_{j+1} - s_j)(B_{s_{j+1}} - B_{s_j}) &= 0 \\ (B_{s_{j+1}} - B_{s_j})^2 &= s_{j+1} - s_j, \end{aligned}$$

と考えることにより式 (17) は確率微分方程式 (7) を用いて

$$\begin{aligned} \sum_j \sigma(X_{s_j}) (B_{s_{j+1}} - B_{s_j}) &= \\ \sum_j \sigma \left(\frac{X_{s_{j+1}} + X_{s_j}}{2} \right) (B_{s_{j+1}} - B_{s_j}) &- \\ - \frac{1}{2} \sum_j \sigma' \left(\frac{X_{s_{j+1}} + X_{s_j}}{2} \right) \sigma \left(\frac{X_{s_{j+1}} + X_{s_j}}{2} \right) (s_{j+1} - s_j) \end{aligned}$$

と展開できる（高次の項は関係式 (9) を用いると消える）．これを積分の形で書けば

$$\int_0^a \sigma(X_s) dB_s = \int_0^a \sigma(X_s) \circ dB_s - \frac{1}{2} \int_0^a \sigma'(X_s) \sigma(X_s) ds \quad (18)$$

である．右辺第二項は良く知られた定積分 (Stieltjes 積分) になり、これが Ito 積分と Stratonovich 積分の差を表す．式 (18) により、二つの確率微分方程式を自在に行き来することが出来る、これを Stratonovich 変換と呼ぶ [4]．この二つの確率積分以外にも ξ_j を $x_j \leq \xi_j \leq x_{j+1}$ のどこで取るかによって無数の確率積分が定義出来る．

3. 確率微分方程式の具体例

この節では 2 節で扱った確率積分の定義の違いが数理モデルの解析にどのような影響を与えるか見る． N_t を時刻 t における人口密度として、数理生物学の最も基本的な人口モデルである Malthus 方程式を考える：

$$\frac{dN_t}{dt} = rN_t. \quad (19)$$

この方程式の解は $N_0 \exp\{rt\}$ となり、Malthus 係数 r が $r \geq 0$ であれば増加または安定、 $r < 0$ であれば絶滅に向かう．まず、Ito 型確率微分方程式への拡張を考える：

$$dN_t = rN_t dt + \sigma_0 N_t dB_t \quad (20)$$

これは、Malthus 係数がノイズの係数 $\sigma_0 > 0$ によってゆらぐ事を表している．最初に、このモデルを解くことから始める．変数分離形だと思って次を導く

$$\int_0^t \frac{dN_s}{N_s} = r \int_0^t ds + \sigma_0 \int_0^t dB_s. \quad (21)$$

右辺は第一項は定積分であるので $r \int_0^t ds = rt$ 、そして $\sigma_0 \int_0^t dB_s = \sigma_0 B_t$ となる．次に左辺の積分を考えるのだが N_t が確率変数であるので単純に積分できるわけではない．そこで $\log N_t$ を考えて Ito の補題 (13) と式 (14) を適用する：

$$d \log N_t = \frac{dN_t}{N_t} - \frac{1}{2} \frac{(dN_t)^2}{N_t^2}. \quad (22)$$

(19)を上式に代入する事によって式(21)の左辺は

$$\int_0^t \frac{dN_s}{N_s} = \int_0^t d \log N_t + \frac{\sigma_0^2}{2} \int_0^t ds \quad (23)$$

$$= \log N_t - \log N_0 + \frac{\sigma_0^2}{2} t$$

と書きかえられる。上式の右辺を式(21)の左辺に代入し、整理すれば以下が得られる [4]:

$$N_t = N_0 \exp \left\{ \left(r - \frac{\sigma_0^2}{2} \right) t + \sigma_0 B_t \right\}. \quad (24)$$

この結果は決定論(19)の解とは異なり、 r が正であっても、 $r < \frac{\sigma_0^2}{2}$ であれば終局的には“確率1で”絶滅する事を表している ($\lim_{t \rightarrow \infty} N_t \rightarrow 0$ a.s.). このモデルは外的不確実性(環境変動や人口そのものが持つゆらぎ)が個体群にとって負に働くという根拠の一つになっている [5]. ただし、このノイズの入り方では“有限時間内”で絶滅する確率は0である*. また、もし $r = \frac{\sigma_0^2}{2}$ であれば、 N_t は0と ∞ の間を変動し続ける [4].

ちなみに式(24)の右辺は幾何 Brown 運動と呼ばれ、数理ファイナンスではしばしば株価の変動を扱うモデルとして用いられている。では、Stratonovich 型確率微分方程式として式(20)の $\sigma_0 \int_0^t dB_s$ を $\sigma_0 \int_0^t \circ dB_s$ で解釈するとどうなるであろうか。式(24)の導出過程を再利用するために Stratonovich 変換(18):

$$\sigma_0 N_t dB_t = \sigma_0 N_t \circ dB_t - \frac{1}{2} \sigma_0^2 N_t dt$$

を用いて、Stratonovich 型の解釈を Ito 型で書き下すと

$$dN_t = \left(r + \frac{\sigma_0^2}{2} \right) N_t dt + \sigma_0 N_t dB_t \quad (25)$$

となる。これを式(20)と同様にして ($r' := r + \frac{\sigma_0^2}{2}$ とでもおけば、Ito 型と全く同じ方程式である) 解くと、

$$N_t = N_0 \exp \left\{ \left(r' - \frac{\sigma_0^2}{2} \right) t + \sigma_0 B_t \right\} = N_0 \exp \{ r t + \sigma_0 B_t \}. \quad (26)$$

となり、今度はノイズの大きさは個体群の絶滅に関与せず、従来の Malthus 係数の評価で動態が決まる。ここでどちらの確率積分が自然界のノイズを正確に記述しているのか? と問いたくなるのだが、数学的にはどちらも正しく明確な答えは無い(あえて言えば実証データに“合う方”を採用すべし、と言うより他ないのである)。つまり、環境変動における絶滅という一つのトピックは数学上当然な帰結ではない。とはいえ、これら二つの見方に対しユーザーの信条を紹介する事は応用を考える上で参考となるかもしれないので、筆者と

*絶滅待ち時間などをテーマとした確率微分方程式のモデルは、個体数0という境界値が特異点であるようなノイズを考察する必要がある。

しての意見を述べたいと思う。定義式(11)と(15)を見比べると、Ito 型は被積分関数の中が未来の情報に依存していない。実は Ito 型は Markov 過程(一つ前の時刻の状態しか次の時刻の動態に影響しない過程)の極限になっている。であるから、Markov 過程の一つである推移行列モデルの連続極限として考えるにしても、生物は未来の情報を知らないという信条においても、生物学では Ito 型を考えるのは自然だというのが筆者の考えである。しかし、物理学者の中には Stratonovich 型の方がむしろ自然と考えている立場もあり、次の教科書はその根拠を三つを挙げている [6]。その中でわかりやすいものを一つ挙げると、『解析の自然さ:古典解析の公式をそのまま使えるので、これまでの物理の直観と合致する。』がある。Stratonovich 型では Ito の補題に現れる二階微分の項がキャンセルされるため、古典解析の公式、つまり部分積分や置換積分などの公式が、そのまま使えるという利便性がある。ここには、ノイズというのは古典(決定論)法則周辺で単に揺動を与える存在であるという、物理学特有の哲学が垣間見える。いずれにせよ、モデルを組み立てる際には自分はどのような立場でノイズを捉えているかを明確にする必要があるだろう。

4. 経路積分と確率測度

確率微分方程式の最大の特徴と言えば、初期値 x に対して dB_a が生成する不確実性によって解曲線 (sample path と呼ぶ) が無数に存在する事であろう(この sample path の違いを本稿では個体差および内的不確実性(news letter No.75 p.21)と考える)。一つの方程式から指定される解曲線の個数の問題は、数学的には解の一意性と呼ばれるものである。確率微分方程式の場合、それは解曲線を持つ蓋然性を“測る”もの、つまり、sample path が持つ確率測度が一つ定まる事で一意性を定めている。我々の目標が式(2)を連続化する事であるから、連続版の期待値 E_x を与える X_a が持つ確率測度を見つける必要がある。この節ではこの確率微分方程式から定まる測度を経路積分と呼ばれる表現を使って視覚化し、式(2)の連続化と成長モデルとの関係を示す。まず、式(7)を Ito 型確率微分方程式とすると、各 dX_a に対して局所 Gauss 系と呼ばれる次の性質をもつ:

$$dX_a \sim \mathcal{N}(g(X_a)da, \sigma(X_a)^2 da). \quad (27)$$

この性質を用いて、サイズ幅 h で分けられた M 個のカテゴリを持つ推移行列モデルを考える。すると、微小時間 $\varepsilon = a/n$ の間に次の状態に移る推移確率 $k'_{m',m}$ が

$$k'_{m',m} = \frac{h}{\sqrt{2\pi\sigma(y_{m'})^2\varepsilon}} \exp \left\{ -\frac{\left(\frac{y_m - y_{m'}}{\varepsilon} - g(y_{m'}) \right)^2}{2\sigma(y_{m'})^2} \varepsilon \right\} \quad (28)$$

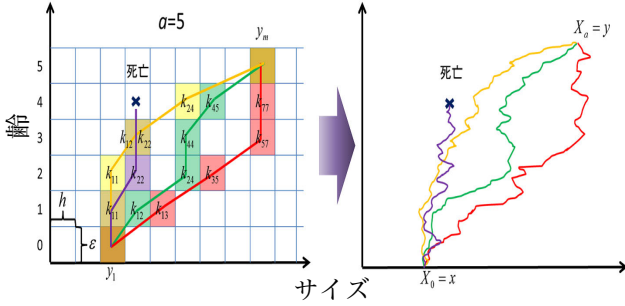


図1 前回紹介した推移行列のカテゴリサイズ h 、年齢幅 ε とおき、これらの極限 ($h \rightarrow 0, \varepsilon \rightarrow 0$) として連続な生育過程 (右図) を表す。経路積分はこのようにして連続にして至る所微分不可能な成長曲線すべての確率を足しあげるのである。

と近似出来る。この関数を用いて、 $y_1 = x$ で生まれた個体が a 歳でサイズ $y_m = y$ に到達する純粋な推移確率 (死亡を考えない) を考える。離散の確率測度を用いて、

$$d\mathbb{P}_x(X) = \lim_{h, \varepsilon \downarrow 0} \sum_{m'=1}^M \sum_{m'=1}^M \cdots \sum_{m^{(a)}=1}^M \overbrace{k'_{m'm} \cdots k'_{1,m^{(a)}}}^n \quad (29)$$

上記のように年齢 $a = n\varepsilon$ 、とサイズの範囲 $A = Mh \subseteq (0, \infty)$ の値を保ちながら極限 $h, \varepsilon \downarrow 0$ をすれば連続生育過程 X_a の確率測度 $d\mathbb{P}_x(X)$ が直観的に得られるはずである (図1参照)。それを

$$d\mathbb{P}_x(X) = dy \int_{X_0=x}^{X_a=y} \mathcal{D}(x) \exp \left\{ - \int_0^a d\tau \frac{\left(\frac{dX_\tau}{d\tau} - g(X_\tau) \right)^2}{2\sigma(X_\tau)^2} \right\}$$

$$\int_{X_0=x}^{X_a=y} \mathcal{D}(x) \text{は次を意味する: } \int_A \cdots \int_{A_\tau \in (0, a)} \prod \frac{dx_\tau}{Z_\tau}$$

$$Z_\tau = \lim_{\varepsilon \downarrow 0} \sqrt{2\pi\sigma(y_{m'})^2 \varepsilon}, \quad \frac{dX_\tau}{d\tau} = \lim_{\varepsilon \downarrow 0} \frac{y_m - y_{m'}}{\varepsilon} \quad (30)$$

と書く ($\varepsilon \rightarrow d\tau, h \rightarrow dx_\tau, dy, y_{m'} \rightarrow X_\tau$ と解釈する)。 Z_τ は時刻毎の規格化定数を意味する。式(30)の右辺の表現を経路積分と呼ぶ。しかしこの経路積分には数学上問題がある。教科書 [7] の見解をお借りすれば、まず、 X_a は至るところ微分不可能であるから指数の表示には意味が無いし、 $\mathbb{R}^{[0, a]}$ 上には平行移動不変な Lebesgue 測度 (積分) は存在しない。それでも数学上左辺は存在し、左辺を視覚的に表す意味で“等式”である。そして幾つか確率論の重要な定理 (Cameron–Martin の定理、Schilder の定理) も形式的に経路積分から導く事が出来る ([7]:Wiener 測度の“経路積分の類似”について p.45)。これが経路積分における一般的な数学者の見解ではなかろうか。

実は右辺のような測度が定義出来ない事は 1960 年に数学者 R. H. Cameron によって Schödinger 方程式の経路積分 (Feynman 経路積分という) で証明されてい

る [8]。それにも関わらず、経路積分による解析は、現代にいたるまで深刻な矛盾を生みだしておらず、今だに有用であるので、物理学者はこれを現代物理学の基礎の一つと考えている。それを踏まえ、数学者の中にも何とか正当化する手段は無いかと現在も様々な試みがなされている。ここはプラグマティズムの立場を取り、楽観的にこの表現を受け入れるとする。経路積分を用いて連続化した a 歳での出生率 $f(Y_a) \rightarrow \varepsilon F(X_a)$ の期待値:

$$u_a(x) := \mathbb{E}_x[F(X_a)S(a)] = \int_A \underbrace{F(X_a)}_{\text{出生率}} \underbrace{\exp \left\{ - \int_0^a ds \mu(X_s) \right\}}_{\text{生残率}} \underbrace{d\mathbb{P}_x(X)}_{\text{確率測度}} \quad (31)$$

を考える。ここで、 $g(\cdot), \sigma(\cdot), F(\cdot), \mu(\cdot)$ は年齢 a に依存しても構わないが簡単のために依存しないものを考える。式(31)の表現をより見慣れた積分の形で表現したいので、式(28)と経路積分(30)を用いて生残率を測度の中に入れた次の表現を採用する:

$$u_a(x) = \int_A dy F(y) K_a(x \rightarrow y) \quad (32)$$

$$K_a(x \rightarrow y) := \int_{X_0=x}^{X_a=y} \mathcal{D}(x) \exp \left\{ \int_0^a d\tau \mathcal{L} \left(\frac{dX_\tau}{d\tau}, X_\tau \right) \right\} \quad (33)$$

$$\mathcal{L} \left(\frac{dX_\tau}{d\tau}, X_\tau \right) := - \frac{\left(\frac{dX_\tau}{d\tau} - g(X_\tau) \right)^2}{2\sigma(X_\tau)^2} - \mu(X_s) \quad (34)$$

式(32)は Riemann 積分である。ここで新たに出てきた $K_a(x \rightarrow y)$ という関数 (これを写像関数と呼ぶ事にする) はサイズ x で生まれた個体が“生き残って” a 歳でサイズ y に到達する密度関数を表す。また、初期条件から $K_0(x \rightarrow y) = \delta(x - y)$ である。経路積分が強力なところは、“初期サイズ x の個体が a 歳のときサイズ y で観測されたとして、そのとき辿った最もありえる成長曲線は何か?”という問題を扱える事である。経路積分が Gauss 分布(28)の無限個の積で書かれている事を考えれば、全ての経路の中で、最も確率の高い成長曲線は指数関数の中の次の積分値 (作用と呼ぶ):

$$\int_0^a d\tau \left| \mathcal{L} \left(\frac{dX_\tau}{d\tau}, X_\tau \right) \right|$$

が最少になるような経路を辿る (最小作用の原理)。そこで式(34)の関数が重要になる。この関数は Lagrangian と呼ばれ、その推定される成長曲線 (古典曲線という) は各時刻でこの関数の極値 (我々の表現では極大値) を取る事を意味する。その古典曲線は解析力学を用いて以下の Euler-Lagrange 方程式の解となる事が知られている。

$$\begin{cases} \left[\frac{d}{d\tau} \frac{\partial}{\partial \frac{dX_\tau}{d\tau}} - \frac{\partial}{\partial X_\tau} \right] \mathcal{L} \left(\frac{dX_\tau}{d\tau}, X_\tau \right) = 0 \\ X_0 = x, \quad X_a = y. \end{cases} \quad (35)$$

Euler-Lagrange 方程式については一般的な解析力学の教科書を読むと良い。興味深い事は、観測される成長曲線が死亡率 μ に影響されている点である。これは決定論では起こらない。なぜなら、極限 $\sigma \downarrow 0$ を考えると、式 (34) は決定論モデルである式 (4) の解以外の軌道を通る確率が急激に減少し、確率 0 になってしまうからである。すなわち、死亡率 μ に関係なく軌道が一つしかない。

一方、写像関数はその定義から以下の等式を満たす (Chappman-Kolmogorov の等式):

$$K_{a+b}(x \rightarrow y) = \int_A dz K_b(z \rightarrow y) K_a(x \rightarrow z)$$

この等式を用いて $u_a(x)$ のダイナミクス

$$\begin{aligned} u_{a+\varepsilon}(x) &= \int_A dy F(y) \int_A dz K_a(z \rightarrow y) K_\varepsilon(x \rightarrow z) \\ &= \int_A dz u_a(z) K_\varepsilon(x \rightarrow z) \end{aligned}$$

を考える。左辺を ε で展開し、右辺を $\xi = z - x \in \mathbb{R}$ で変数変換する:

$$u_a(x) + \varepsilon \frac{\partial}{\partial a} u_a(x) + O(\varepsilon^2) = \int_{\mathbb{R}} d\xi u_a(x + \xi) K_\varepsilon(x \rightarrow x + \xi) \quad (36)$$

積分範囲が実数全体になる理由は式 (8) に由来する。ここで ε が十分小さいと考えると生残率は $S(\varepsilon) \approx 1 - \mu(x)\varepsilon$ と近似出来るので、写像関数は

$$K_\varepsilon(x \rightarrow x + \xi) = K'_\varepsilon(x \rightarrow x + \xi) (1 - \mu(x)\varepsilon + O(\varepsilon^2)) \quad (37)$$

と展開される。このとき、 K'_ε は式 (28)、(27) より次を与える Gauss 分布になる:

$$\xi \sim K'_\varepsilon(x \rightarrow x + \xi) = \mathcal{N}(g(x)\varepsilon, \sigma(x)^2\varepsilon).$$

式 (37) を式 (36) に代入し、式 (36) の右辺の $u_a(x + \xi)$ を ξ で Maclaurin 展開すると

$$-\varepsilon \mu(x) u_a(x) + \sum_{k=0}^{\infty} \frac{1}{k!} \int_{\mathbb{R}} d\xi \xi^k K'_\varepsilon(x \rightarrow x + \xi) \frac{\partial^k}{\partial x^k} u_a(x) + O(\varepsilon^2),$$

ξ^k の期待値

(38)

となる。 $K'_\varepsilon(x \rightarrow x + \xi)$ の性質から $k=1, 2$ は

$$\begin{aligned} \int_{\mathbb{R}} d\xi \xi K'_\varepsilon(x \rightarrow x + \xi) &= g(x)\varepsilon \\ \int_{\mathbb{R}} d\xi \xi^2 K'_\varepsilon(x \rightarrow x + \xi) &= \sigma(x)^2\varepsilon \end{aligned} \quad (39)$$

となる。このとき、 $k \geq 3$ の項は Gauss 分布の性質より ε^2 のオーダーになる事を利用して、両辺を整理する

$$\frac{\partial}{\partial a} u_a(x) = \left[g(x) \frac{\partial}{\partial x} + \frac{1}{2} \sigma(x)^2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} - \mu(x) \right] u_a(x) + O(\varepsilon).$$

最後に、極限 $\varepsilon \downarrow 0$ を考えれば (31) の満たす方程式:

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial a} u_a(x) = \mathcal{H}_x^* u_a(x) \\ \mathcal{H}_x^* := g(x) \frac{\partial}{\partial x} + \frac{1}{2} \sigma(x)^2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} - \mu(x) \\ u_0(x) = F(x) \end{cases} \quad (40)$$

が得られる。上の方程式は Kolmogorov 後退方程式と呼ばれており、その解は一般に式 (31) で表せる事を示している。これを Feynman-Kac の公式という。

5. 生活史解析への応用

前節で紹介した $u_a(x)$ の Laplace 変換

$$\psi_r(x) := \int_0^\alpha da e^{-ra} u_a(x), \quad (41)$$

を考える。 r を正数とすると、この関数を用いて繁殖年齢に関する様々な統計量を得られることを紹介しよう。まず、 $\psi_0(x)$ が基本再生産数 (R_0) であることは定義より明らかである (前稿を参照)。続いて $\psi_r(x)$ の対数を取り、 $-r$ についての Maclaurin 展開を考える

$$\begin{aligned} \log \psi_r(x) &= \log \psi_0(x) + \sum_{k=1}^{\infty} \frac{(-r)^k}{k!} \langle a^* \rangle_x^{(k)} \\ \langle a^* \rangle_x^{(k)} &:= (-1)^k \left. \frac{\partial^k}{\partial r^k} \log \psi_r(x) \right|_{r=0}. \end{aligned} \quad (42)$$

右辺 r の一次の係数に着目すると

$$\langle a^* \rangle_x^{(1)} = \int_0^\alpha da \frac{a u_a(x)}{\psi_0(x)}$$

これは確率測度 $\frac{u_a(x)}{\psi_0(x)} da$ を用いた繁殖寄与年齢 (a^* とする) の平均に他ならない。また、二次の項は

$$\langle a^* \rangle_x^{(2)} = \int_0^\alpha da \frac{a^2 u_a(x)}{\psi_0(x)} - \left(\int_0^\alpha da \frac{a u_a(x)}{\psi_0(x)} \right)^2$$

であるから、これは繁殖寄与年齢の分散であることがわかる。他にも三次、四次の係数はそれぞれ歪度、尖度といった統計量に対応する (これらの対応を確かめることは読者にまかせる)。これら統計量を生成する上記の級数を cumulant 母関数と呼び、 k 次の係数 $\langle a^* \rangle_x^{(k)}$ を " k 次の cumulant" と呼ぶ。そして、 $\frac{u_a(x)}{\psi_0(x)}$ は繁殖寄与年齢の密度関数を表している。繁殖寄与年齢というのはその集団の新規個体の生産に寄与する年齢を指す。たとえば、鮭やリュウゼツラン、竹などの一回繁殖の生物にとっては成熟・繁殖年齢と一致し、多回繁殖では繁殖率と生残率の積の期待値が最も高い齢にピークを持つことになる。

6. 一回繁殖モデル

では具体的な例を考えよう。体サイズの成長率を式 (20) と同様、幾何 Brown 運動で成長する種を考える:

$$\begin{aligned} dX_a &= bX_a da + \sigma_1 X_a dB_a \\ X_0 &= x. \end{aligned} \quad (43)$$

この種がある成熟サイズ $x^* > x$ に到達すると、 $\phi(x^*)$ の卵を産み絶命するという一回繁殖生物だとする。そのときサイズ依存繁殖率 $F_S(y)$ は

$$F_S(y) := \begin{cases} \phi(y) & y = x^* \\ 0 & y \neq x^* \end{cases} \quad (44)$$

となり、自然死亡率を定数 $\mu_0 > 0$ とすると死亡率全体は一回繁殖の定義より

$$\mu(y) = \begin{cases} \mu_0 & a \leq a^* \\ \infty & a > a^* \end{cases} \quad (45)$$

と表される。このとき繁殖寄与年齢 a^* は x^* への初到達齢と一致する。有限時間内に x^* に到達しない個体も考慮して、最大寿命 α はこの時無限大まで取る $\alpha = \infty$ 。式 (41) を Laplace 変換として式 (40) を変換すると、 $\psi_r(x)$ の満たすべき微分方程式：

$$\begin{aligned} -\{\mathcal{H}_x^* + r\}\psi_r(x) + F_S(x) &= 0 \\ \mathcal{H}_x^* &= -bx \frac{d}{dx} - \frac{1}{2}\sigma_1^2 x^2 \frac{d^2}{dx^2} + \mu_0 \end{aligned} \quad (46)$$

が得られる * [9]。この方程式は $\psi_r(x) = Cx^\rho, C \neq 0, x < x^*$ とおくことで解くことが出来る。これを式 (46) に代入すると一般解：

$$\psi_r(x) = C_1 x^{\rho_+(r)} + C_2 x^{\rho_-(r)}$$

を得られるが、サイズ依存繁殖率 $F_S(y)$ による境界条件：

$$\lim_{x \uparrow x^*} \psi_r(x) = \phi(x^*), \quad \lim_{x \downarrow 0} \psi_r(x) = 0,$$

を満たす解は

$$\begin{aligned} \psi_r(x) &= \phi(x^*) \left(\frac{x}{x^*}\right)^{\rho_+(r)} \quad (C_1 = \phi(x^*)(x^*)^{-\rho_+(r)}) \\ \rho_+(r) &= \left(1 - \frac{2b}{\sigma_1^2}\right) + \sqrt{\left(1 - \frac{2b}{\sigma_1^2}\right)^2 + \frac{8\mu_0}{\sigma_1^2} + \frac{8r}{\sigma_1^2}}, \end{aligned} \quad (47)$$

だけである。この $\psi_r(x)$ を用いて cumulant 母関数 (42) を導けば

$$\log \psi_r(x) = \log \phi(x^*) - \rho_+(r) \log \frac{x}{x^*} \quad (48)$$

となり、1 次の cumulant (繁殖寄与年齢の期待値) は

$$\langle a^* \rangle_x^{(1)} = \frac{\log \frac{x}{x^*}}{\sqrt{\left(b - \frac{\sigma_1^2}{2}\right)^2 + 2\sigma_1^2 \mu_0}},$$

* $\alpha = \infty$ かつ成長率、繁殖率、死亡率が年齢に依存しないときにのみ成り立つ。

となり、成熟までの時間は決定論 ($\sigma_1 = 0$) と比べて内的不確実性と死亡率両方に影響されるということがわかる。繁殖寄与年齢の密度関数も分かっており、

$$\frac{u_a(x)}{\psi_0(x)} = \frac{\phi(x^*)}{\psi_0(x)} \frac{\log \frac{x}{x^*}}{\sqrt{2\pi\sigma_1^2 a^3}} \exp \left\{ -\frac{\left[\log \frac{x}{x^*} - \left(b - \frac{\sigma_1^2}{2}\right)a\right]^2}{2\sigma_1^2 a} - \mu_0 a \right\} \quad (49)$$

となることが知られている [9]。

7. 個体群動態と次回予告

このようにして、生活史とそれに基づく特性関数 (41) が得られた。この関数は、Euler-Lotka 方程式 (1) に現れる右辺の構造に酷似している。推移行列モデルと同様に、 $\psi_r(x) = 1$ の解 r^* が内的自然増加率を与える集団スケールの方程式が考えられないだろうか。答えを言えば、それは以下の方程式である：

$$P_t(0, x \rightarrow y) = \int_0^\alpha da \int_A dy F(y) P_t(a, x \rightarrow y) \quad (50)$$

$$P_{t+\varepsilon}(a + \varepsilon, x \rightarrow y) = \int_A dz K_\varepsilon(z \rightarrow y) P_t(a, x \rightarrow z). \quad (51)$$

$P_t(a, x \rightarrow y)$ を時刻 t において年齢 a で初期サイズ x から y まで成長した個体数密度とすると、式 (50) は全サイズ、全年齢からの新規個体への寄与を表し、式 (51) は微小時間 ε 後の遷移を表す。これは前稿で推移行列モデルから経路積分を導出する際に登場した人口ベクトルの推移を連続化したに過ぎない。今回はこれら式 (50) と式 (51) が多様な生活史を含む一般論に拡張できること、また、内的不確実性が集団スケールでどのように振る舞うか解析する。

参考文献

- [1] I. Karatzas, S. E. Shreve, 渡辺寿夫, ブラウン運動と確率積分, シュプリンガー・フェアラーク東京, 2001.
- [2] 長澤正雄, マルコフ過程論による新しい量子理論, 創英社/三省堂書店, 2012.
- [3] 舟木直久, 確率微分方程式, 岩波書店, 2005.
- [4] B. Øksendal, Stochastic differential equations: an introduction with applications, Springer Verlag, 2003.
- [5] Matrix population models, Caswell, H., Wiley Online Library, 2006
- [6] 関本謙, ゆらぎのエネルギー論, 岩波書店, 2004.
- [7] 谷口説男, 松本裕行, 確率解析, 岩波書店, 2013.
- [8] R. Cameron, A family of integrals serving to connect the wiener and feynman integrals, J. Math. and Phys 39 (126-140) (1960) 1961.
- [9] Optimal life schedule with stochastic growth in age-size structured models: theory and an application, Oizumi, R. and Takada, T., Journal of Theoretical Biology, Elsevier, 323 (2013) 76-89

学会事務局からのお知らせ

1. 2015年日本数理生物学会年次総会のお知らせ

2015年度の年次総会が日本数理生物学会年会／日中韓数理生物学コロキウム合同大会（2015年8月26日～8月29日・同志社大学今出川キャンパス 良心館）に合わせて開催されます。詳しい日時と会場はまだ未定ですので、追ってbiomath-MLやWebページなどでお知らせします。

○ 議題（予定）

- （1）2017年日本数理生物学会大会について
- （2）2018年日本数理生物学会大会について
- （3）2014年度決算および2015年度予算
- （4）託児補助について
- （5）外国人研究者の招聘について
- （6）会則の改正について
- （7）その他

○ 報告事項（予定）

- （1）研究奨励賞 第10回受賞報告
- （2）その他

2. 会費納入のお願い

日本数理生物学会の年会費は、1月～12月の1年分で正会員3000円/年、学生会員2000円/年です。会員は数理生物学会年会の登録費割引の特典を受けることもできます。また、会員は年会で発表することができ、学会役員選挙において投票することもできます。

今年度または過去の会費未納の方は、下記口座への納入をお願いいたします。

【ゆうちょ銀行の振替口座】

- 口座番号:00820-5-187984
- 口座名称(漢字):日本数理生物学会
- 口座名称(カナ):ニホンスウリセイブツガッカイ

【他銀行から振込】

- 店名(店番):〇八九(ゼロハチキュウ)店 (089)
- 預金種目:当座口座番号:0187984

3. Biomath メーリングリスト登録のお願い

日本数理生物学会では、会員と会員でない数理生物学に関心をお持ちの方々との交流や情報交換を目的とする、Biomath メーリングリストを運営しています。Biomath メーリングリストには、学会や会員からの重要な情報(大会情報、国内外の公募情報、研究会や定例セミナーの情報、学会賞の情報など)が投稿されますので、日本数理生物学会に新規に入会される際には、合わせて Biomath メーリングリストへの登録をお願いしています。また、現在会員の方で Biomath メーリングリストに未登録の方にもぜひ登録いただきますようお願いいたします。つきましては、未登録の方には、お手数ですが、以下のいずれかの方法で Biomath メーリングリストへご登録ください。

(1) Biomath メーリングリストに自分で登録する：登録は本文も件名も空白の電子メールを

biomath- ml-subscribe @ brno.ics.nara-wu.ac.jp

にお送りいただくと、確認メールが返送されます。それに返信していただくと入会することになります。

(2) Biomath メーリングリストに登録するが、登録作業は事務局にしてもらいたい：登録を希望する電子メールアドレスを事務局までお知らせください。登録された皆様の電子メールアドレスは厳重に管理します。登録者以外からは投稿できないシステムになっておりますので迷惑メールの心配もありません。

配送頻度も週に 1 通程度となっております。その他、Biomath メーリングリストに関しましては

<http://jsmb.jp/biomath/biomath.html>

に記載しております。合わせてご覧ください。

4. 事務的事項のお問い合わせについて

入会、退会の申し込み、会員情報(所属、住所、ニューレター送付先など)の変更は、業務委託先の土倉事務所(bwa36248@nifty.com)にご連絡ください。会費の納入状況の確認などの事務的問い合わせにつきましても、土倉事務所までお問い合わせください。それ以外の事項につきましては、幹事長の佐々木徹(sasaki@ems.okayama-u.ac.jp)へお問い合わせください。

5. 事務局連絡先

幹事長 佐々木 徹 (Toru SASAKI)

会計 近藤 倫生 (Michio KONDOH)

幹事 瀬戸 繭美 (Mayumi SETO)

幹事 岩田 繁英 (Shigehide IWATA)

〒700-8530 岡山県岡山市北区津島中 3-1-1

岡山大学 大学院環境生命科学研究科 佐々木徹

E-mail: sasaki@ems.okayama-u.ac.jp

また、業務の一部委託先は次のとおりです。

土倉事務所内 日本数理生物学会

〒603-8148 京都市北区小山西花池町 1-8

Tel: 075-451-4844 E-mail: bwa36248@nifty.com

編集後記

北海道大学内の数理生物学研究者がニュースレターの編集に携わるようになってから、早くも一年半が過ぎました。寄稿者や編集者等、さまざまな方々のご協力を得て、おかげさまでこのニュースレター76号で5回目の編集を終えることができました。今回の編集の間に、北大構内ではキタコブシの花が咲き始めました。北海道に住む人々にとって春は、スタッドレスタイヤをノーマルタイヤに履き替えて週末に遠出をする華やかな季節の到来を意味します。その春の到来を知らせる風物詩が、木本ではキタコブシであり、草本では林床に咲くフクジュソウ（福寿草；写真右）です。フクジュソウは、その名の通り関東以西でも春の到来を告げるお祝いの花として知られていますが、別名を元日草、朔日草（ついたちそう）とも言うそうですから、関東以西との季節感の大きな違いに驚かされます。

高校では生物に全く興味が湧かず、学部では物理学や数学ばかりを学んでいた私が、風物詩や季節感をリアルに感じ、生き物の生態に興味を持ち、植物の生活史の研究に深く携わるようになったのは、北海道に職を得たのが大きなきっかけだったのではないかと。自らの来し方を振り返ってみるとそう感じます。北海道内の多くの植物生態学の研究者の方とともにセミナー・輪読会を開き、植物について学びました。電子メールがようやく使われるようになった頃のことですから、内地（北海道では本州のことをそう呼ぶ）からの情報の遅れを最も恐れ、最新の論文収集に車とコピーカードが欠かせない時代でした。ほんの四半世紀前のことです。

科学では多くの場合、選択される研究課題はその学問分野の歴史の制約を受けていますが、それだけではなく、時代背景や個人史によっても影響を受けています。どの時代でもそうであるなら、一人の研究者の研究の履歴書は、時代背景、分野の歴史、個人史を浮き彫りにするものに違いない。それらは、あたかも歴史書のように未来への道を照らすのではないかと、そのアイデアのもとに北大ニュースレター編集局で始めた連載企画が、連載「数理生物学のアルバム」です。今までに、4回の連載を重ね、数理生物学の多様な分野の先達から寄稿協力をいただきました。今号の甘利俊一先生（理化学研究所所属）からの寄稿も、リズムカル



福寿草

な筆致の中に時代背景と先生ご自身の思想が散りばめられている逸品です。ぜひお楽しみくださり、編集局 (jsmb.newsletter@gmail.com) まで感想をお寄せください。また、寄稿していただきたい研究者にご希望があれば、遠慮なくご連絡・ご相談ください。編集局側で折衝し、寄稿の実現に尽力したいと思います。

また、特集記事「研究と育児の両立」では、寄稿を募集しています。今回までは、女性研究者による寄稿をお願いしていましたが、視点を変えて「女性研究者を母にもつ」方がおられれば、その方からの原稿を募集しています。奮ってご応募ください。 文責：高田

日本数理生物学会ニュースレター第76号
2015年5月発行

編集委員会 委員長 高田 壮則

jsmb.newsletter@gmail.com

北海道大学地球環境科学研究所

〒060-0810 札幌市北区北10条西5丁目

発行者 日本数理生物学会

The Japanese Society for Mathematical Biology

<http://www.jsmb.jp/>

印刷・製本 (株) ニシキプリント