

日本数理生物学会 ニュースレター

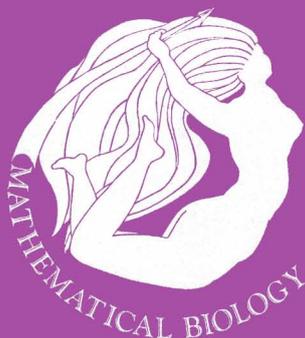
August 2008 **56**



TABLE OF CONTENTS

Newsletter of the Japanese Society for Mathematical Biology No. 56 August 2008

【ニュース】	第18回日本数理生物学会大会のご案内	川崎廣吉	1
【研究紹介】	力学系におけるヘテロクリニック・ループの分岐と、反応拡散系等の方程式における進行波の分岐について	新居 俊作	5
【研究の道具箱】	階層ベイズとその反応拡散モデルへの応用	山道 真人	10
【書評】	「進化のダイナミクス 生命の謎を解き明かす方程式」 M. A. Nowak 著	瀧川 裕貴	16
	「生命の数理」 巖佐庸著	黒澤 元	17
	研究集会カレンダー		18
	数理生物学会事務局から		19
	編集委員会から		20



第18回日本数理生物学会大会のご案内

9月16日(火)～18日(木), 同志社大学(今出川校地)・寒梅館

The 18th Annual Meeting of Japanese Society for Mathematical Biology

Sep. 16 – 18, 2008, Doshisha Univ., Kyoto

1. 大会開催のあいさつ

第18回日本数理生物学会大会を9月16～18日の日程で, 同志社大学(今出川校地)・寒梅館にて開催いたします。

本大会では, 企画シンポジウム, 受賞講演, 一般講演, 総会, 懇親会等, 様々な企画を予定しています。

企画シンポジウムは下記の8題に決まりました。

- S1) 生物系にみられる時空間パターンの自己組織化
- S2) 感染症のダイナミクスと進化
- S3) 発がんモデル研究の最前線
- S4) 発生と形態形成の数理
- S5) 個体群動態モデルによる共存メカニズムの解明
- S6) 進行波理論と生物系, 生態系への応用

S7) ランダム行列理論とその数理生物学への応用

S8) 人間行動および協力の進化の理論的・実験的理解

発生, 形態形成, ガン, 感染症, 人間行動, 多種共存メカニズム, 生物系並びに生態系に現れる時空間パターン形成など, ミクロからマクロまでさまざまな現象を対象にした講演です。

大会のプログラムと講演要旨は大会ホームページでご覧頂けます。印刷しました講演要旨集は大会会場受付で配布いたします。

それでは, 皆様のご参加をこころよりお待ちしております。

第18回日本数理生物学会大会委員長 川崎廣吉

大会ホームページ: <http://tansky.doshisha.ac.jp/jsmb08>

2. 大会スケジュール

日	9:00	10:00	11:00	12:00	13:00	14:00	15:00	16:00	17:00	18:00	19:00		
16日(火)													
ハーディーホール			S1) 生物系にみられる時空間パターンの自己組織化		(昼食)		授賞式総会	S2) 感染症のダイナミクスと進化					
会議室 地下A	受付: 会場入り口		一般講演(感染症)					一般講演(社会と生態)			運営委員会		
クローバーホール						ポスター会場 12:30よりポスターの掲示ができます。							
17日(水)	9:00	10:00	11:00	12:00	13:00	14:00	15:00	16:00	17:00	18:00	19:00	20:00	21:00
ハーディーホール	受賞講演1	S3) 発がんモデル研究の最前線			(昼食)		S4) 発生と形態形成の数理	S5) 個体群動態モデルによる共存メカニズムの解明					
会議室 地下A		一般講演(生態)					一般講演(進化)	一般講演(進化と行動)					懇親会 (Hamac de Paradis 寒梅館:1階)
クローバーホール		ポスター会場		<奇数番号>	ポスター コアタイム			ポスター会場					
18日(木)	9:00	10:00	11:00	12:00	13:00	14:00	15:00	16:00	17:00	18:00			
ハーディーホール	受賞講演2	受賞講演3	S6) 進行波理論と生物系, 生態系への応用		(昼食)		S7) 人間行動および協力の進化の理論的・実験的理解	S8) ランダム行列理論					
会議室 地下A			一般講演(形態形成)				一般講演(リズムと行動)						
クローバーホール						ポスター会場 14:00までにポスターの撤去をお願いします。							

3. 企画シンポジウム

9月16日(火) 10:00 – 12:30

S1 「生物系にみられる時空間パターンの自己組織化」
 “Self-organization of Spatio-temporal Pattern
 in Biological Systems”

オーガナイザー：吉川研一・馬 躍（京都大学理）

生物系にみられる多様なパターンがどのような仕組みで自己組織化しているのは本提案の趣旨である。一細胞の生物時計からはじめ、多細胞の自己振動、そして複雑な生物ネットワークまで、幅広い時間と空間上の現象を議論する。また、講演者は多国籍の構成であり、英語でのシンポジウムを企画したい。

講演者：

- (1) Xiaofan Wang (Shanghai Jiao Tong University)
 “Adaptive velocity strategy for swarm aggregation”
- (2) Luonan Chen (Osaka Sangyo University)
 “Synchronizing Biomolecular Networks in Multi-Cell Systems”
- (3) Ikuko Motoike (PRESTO, JST & iCeMS, Kyoto University)
 “Signal propagation on deforming branching paths correlated with a history of signal propagation”
- (4) Aitor Gonzalez (Institute for Virus Research, Kyoto University)
 “Hopf Bifurcation in the Presomitic Mesoderm during the Mouse Segmentation”
- (5) Yue Ma (ICORP, JST & Department of Physics, Kyoto University)
 “Self-Sustained Collective Oscillation Generated in a Array of Non-Oscillatory Cell”

9月16日(火) 15:00 – 17:30

JST セッション (科学技術振興機構と共催)

S2 「感染症のダイナミクスと進化」

“Dynamics and evolution of infectious diseases”

オーガナイザー：西浦 博 (Utrecht 大学)・巖佐 庸・森下喜弘 (九州大学理生物)

感染症のダイナミクスの研究は世界的にみれば数理生物学の中でももっとも盛んである。数学的研究から大規模シミュレーションモデルやデータ解析、政策提言など幅広いテーマで進んできた。さらに感染症を引き起こす病原性微生物は短い時間で突然変異と強い淘汰によってすばやくタイプを変えることがわかっている。そのため感染症の動態をりかいはするには、宿主の免疫系および病原体自体の進化を考慮することが重要になる。多様性閾値仮説など宿主体内での進化をあつかった理論もある。本シンポジウムにおいては、国外から本分野についてのもっともアクティブな研究

者2名と国内の2名との研究をじっくり聞いて、集中的に討議することにより、感染症研究に関する数理生物学の現状を把握し、これから展望を討議する。発表および議論は英語で行う。

講演者：

- (1) Gerardo Chowell-Puente (Arizona State Univ., US)
 “Seasonal and pandemic influenza: Patterns of transmissibility and mortality impact”
 - (2) D. Klinkenberg (Utrecht Univ., NL)
 “Estimation of the generation time distribution for infectious diseases”
 - (3) A. Sasaki (Grad. Univ. for Advanced Studies (Sokendai), Hayama)
 “Immune-driven phylodynamics of influenza A evolution”
 - (4) S. Iwami (Shizuoka Univ., Hamamatsu)
 “Immune impairment thresholds in HIV infection”
- コメンテーター：稲葉寿 (東京大学数理科学)

9月17日(水) 9:30 – 12:00

S3 「発がんモデル研究の最前線」

“Mathematical models in carcinogenesis”

オーガナイザー：川口勇生 (放射線医学総合研究所)

“がん”は日本人の死亡要因の第一位であり、発がんメカニズムの解明は、医学及び生物学の重要な問題の一つである。本企画では、日本における発がんモデル研究を紹介し、研究交流のきっかけになることを目的とする。

講演者：

- (1) 丹羽太貴 (放射線医学総合研究所)
 「発がんメカニズムの生物学的側面」
- (2) 甲斐倫明 (大分県立看護科学大学)
 「発がんモデルとリスク評価」
- (3) 川口勇生 (放射線医学総合研究所)
 「化学物質と放射線の複合影響」
- (4) 大内則幸 (日本原子力研究開発機構)
 「細胞特性を考慮した発がんモデル」
- (5) 巖佐 庸 (九州大学 理学研究院)
 「進化的視点からの発がんモデル」

9月17日(水) 14:00 – 16:30

JST セッション (科学技術振興機構と共催)

S4 「発生と形態形成の数理」

“Mathematical models for development and morphogenesis”

オーガナイザー：森下喜弘・巖佐 庸 (九州大学理生物)
 分子生物学の進歩によって発生のそれぞれのプロセ

スには非常に多数の遺伝子とその産物が関わっていることが分かってきた。しかしそれらが3次元の形態を作り出すことについては、数学モデルやシミュレータによる研究が必要である。また細胞の移動、増殖、死亡、分化、変形などをどのように記述するかについては、さまざまな異なるアプローチがあり、どのような場面でいずれが有効かについては、研究途上にある。本シンポジウムでは形態形成の力学的表現のあり方、遺伝的アルゴリズムの有効性、成長をともなう場でのパターン形成の数理的表現手法などについて議論をし、これからの数理生物学の発展方向について考える。

講演者：

Introduction: Y. Iwasa (Kyushu U.)

(1) I. Salazar-Ciudad (Univ. Autònoma de Barcelona, Spain)

“Tooth morphogenesis in vivo, in vitro, in silico and in evolution”

(2) Y. Morishita (PRESTO, JST; Kyushu U.)

“Mathematical and computational models for vertebrate limb bud formation”

(3) Q. Ouyang (Dept. Physics, Peking Univ., CN)

“Function and dynamic constraints on the topology of biological networks”

(4) A. Mochizuki (RIKEN, Wako)

“Dynamical analysis of structure of gene regulatory networks”

Commentator: Hisao Honda (Hyogo Univ.)

9月17日(水) 16:30 – 19:00

S5「個体群動態モデルによる共存メカニズムの解明」
“Investigations of coexistence mechanisms based on population dynamic approach”

オーガナイザー：山内 淳(京大生態研)・近藤倫生(龍谷大学)

生物の共存のメカニズムの研究においては、近年、多数の種からなるネットワークとしての捉え方を導入したり、種間の相互作用に進化的な要因を組み入れることなどによって、その理解が大きく進展しつつあります。しかしそれは、少数の種間の相互作用を個体群動態理論に基づいて詳細に解析することが価値を失ったことを意味するわけではありません。そのような理論的枠組みは、今なお、生命現象の理解に大きな役割を果たしています。

そこで今回、特に若手の研究者の中で、個体群動態モデルに基いて共存メカニズムの解明に取り組んでおられる方々に話題提供をしていただくということになりました。

講演者：

(1) 瀬戸蘭美(愛媛大学・沿岸環境科学研究センター)

「生物による物理化学的環境の改変は共存を導く

のか？」

“Does a life-environment feedback increase the probability of coexistence?”

(2) 岩田繁英(静岡大学・創造科学技術)

「植物の栄養塩利用と植物種の共存 — ロッタリーモデルを基本として —」

(3) 向草世香(九州大学・理学部)

「環境の時空間変動と多種共存：ランダム群集モデルによる検証」

(4) 仲澤剛史(国立臺灣大学・海洋研究所)

“Adaptation in intraguild predation systems”

コメンテーター：難波利幸(大阪府立大学・理学系研究科)

9月18日(木) 10:00 – 12:30

S6「進行波理論と生物系、生態系への応用」

オーガナイザー：三村昌泰(明治大学)・細野雄三(京都産業大学)

講演者：

「始めに」三村昌泰(明治大学)

(1) 森田善久(龍谷大学理工学部)

「競合拡散系における相互作用するフロント波のダイナミクス」

“Dynamics interacting two wavefronts in competition-diffusion systems”

(2) 細野雄三(京都産業大学)

「侵入問題と進行波解」

(3) 長山雅晴(金沢大学・理工研究域数物科学系)

「反応拡散系に対する大域的分岐構造の数値計算法」
“Numerical computation of the bifurcation structure for reaction-diffusion system”

(4) 池田榮雄(富山大学大学院理工)

「非一様拡散場における進行波のダイナミクス」

“Dynamics of traveling waves in heterogeneous diffusive media”

9月18日(木) 14:00 – 16:30

S7「人間行動および協力の進化の理論的・実験的理解」

“Theoretical and experimental studies on human behavior and cooperation”

オーガナイザー：大槻 久・中丸麻由子(東京工業大学)

近年、理論的研究と実験社会科学研究の相互交流により、人間行動の理解がより深まりつつある。本シンポジウムでは人間の協力行動を中心に、進化モデルに基づく最新の研究を理論と実験の両方にわたって紹介したい。

講演者：

(1) David Rand (Harvard)

“Winners don’t punish: Costly punishment in the repeated Prisoner’s Dilemma”

(2) Thomas Pfeiffer (Harvard)

“Evolution of cooperation by copying of behavior”

(3) Mayuko Nakamaru (Tokyo Tech.)

“When do players decide to change their behaviors and who do they imitate?”

(4) Hisashi Ohtsuki (Tokyo Tech.)

“Indirect reciprocity with punishment”

9月18日(木) 16:30 – 17:30

S8 「ランダム行列理論とその数理生物学への応用」

“Random matrix theory and its application to mathematical biology”

オーガナイザー：時田恵一郎（阪大サイバー）

半世紀以上に発見されたランダム行列に関する定

理は、R.Mayによるランダム群集モデルにおける複雑さと安定性の関係の解析に応用され、数理生態学に大きな影響を与えた。シンポジウムでは、そのような歴史的背景も含め、ランダム行列・ランダム群集モデルの理論のレビューと最近の発展を報告・議論する。

講演予定者：

(1) 時田恵一郎（阪大サイバー）

「ランダム行列理論：レビューと最近の結果」

“Random matrix theory: a review and new results”

(2) Tobias Galla (U. Manchester, UK)

「ランダム行列ゲーム」

“Stability, complexity and diversity in random replicator models of ecology and evolutionary game theory”

4. 日本数理生物学会研究奨励賞 受賞記念講演

2007年は大会がSMBとの共催でSan Jose, USAで開催されたため、受賞講演がありませんでした。そのため本大会で2007年および2008年の受賞者の受賞講演を開催します。

9月17日(水) 9:00 – 9:30

PL-1 西浦 博 (Utrecht 大学) (2007年受賞)

“Filling the gap between theory and practice in infectious disease epidemiology”

9月18日(木) 9:00 – 9:30

PL-2 今 隆助 (九州大学) (2007年受賞)

「生態系モデルのパーマネンス」

“Permanence of ecological systems”

9月18日(木) 9:30 – 10:00

PL-3 大槻 久 (東京工業大学) (2008年受賞)

「空間ゲーム理論の理論的展開」

“A theoretical development in spatial game theory”

5. 一般講演 (口頭発表・ポスター発表) 発表要項

口頭発表

発表時間は

講演 12分 + 質疑応答 2分半

で交代時間を含めて15分です。

発表はPCによるプロジェクターでのプレゼンテーションになります。これ以外の方法での発表をご希望の方は事務局までご連絡下さい。

PCはWindowsXPとMacOSX (Leopard) を用意しておりますが、持ち込みのPCによる発表も可能です。

最近、学会発表等でのUSBメモリを通したウイルス拡散が起こっております。持参されましたUSBメモリやCD-ROMはこちらで用意したウイルスチェック用PCでウイルスが入っていないことをご確認の上、ご使用下さい。

ポスター発表

ポスター発表には幅90cm、高さ180cmのパネルを用意しております。

16日(火) 12:30より掲示が可能です。17日(水) 正午までには掲示をお願いします。

ポスター発表のコアタイムを

17日(水) 12:00 ~ 14:00

に設定しています。

奇数番号の方は12:00 ~ 13:00

偶数番号の方は13:00 ~ 14:00

の時間帯には必ずポスターの前で説明等をお願いします。

また、18日(木) 14:00までに撤去をお願いします。

6. 問い合わせ先

同志社大学文化情報学部 川崎廣吉

e-mail: kkawasak@mail.doshisha.ac.jp (Subject: の先頭に「日数生大会」をお付け下さい)

PHONE & FAX: 0774-65-7677

(第18回日本数理生物学会大会委員長 川崎廣吉 (同志社大学))

力学系におけるヘテロクリニック・ループの分岐と、 反応拡散系等の方程式における進行波の分岐について

新居俊作*



本小論では、ベクトル場の力学系の所謂ヘテロクリニック・ループからのホモ/ヘテロクリニック軌道の分岐パターンと、それが実際の反応拡散系或は神経方程式系等の進行波の分岐として現れる例を紹介する。

1. 基本概念

1.1 進行波とホモ/ヘテロクリニック軌道

多くの読者には既知のことと思われるが、反応拡散系等の空間一次元の偏微分方程式の進行波と、常微分方程式のホモ/ヘテロクリニック軌道について復習する。

何らかの現象が以下の(拡散項の退化も許す)反応拡散系で表現されているとする：

$$\begin{cases} \partial_t u_1 = (\partial_x)^2 u_1 + F_1(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \\ \vdots \\ \partial_t u_m = (\partial_x)^2 u_m + F_m(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \\ \partial_t w_1 = G_1(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \\ \vdots \\ \partial_t w_n = G_n(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \end{cases} \quad (1)$$

但し $t > 0$, $x \in \mathbf{R}$, $\mathbf{u} = (u_1, \dots, u_m)$, $\mathbf{w} = (w_1, \dots, w_n)$ とする。この方程式の、波形を一定に保って一定速度で並行移動する解がいわゆる進行波である。即ち、 $\xi = x + ct$ として、(1) を一定速度 $-c$ で空間的に並行移動する座標系 (ξ, t) で書き表した方程式：

$$\begin{cases} \partial_t u_1 = (\partial_\xi)^2 u_1 - c\partial_\xi u_1 + F_1(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \\ \vdots \\ \partial_t u_m = (\partial_\xi)^2 u_m - c\partial_\xi u_m + F_m(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \\ \partial_t w_1 = -c\partial_\xi w_1 + G_1(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \\ \vdots \\ \partial_t w_n = -c\partial_\xi w_n + G_n(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \end{cases} \quad (2)$$

の定常解を元の座標での方程式 (1) の進行波と呼ぶのである。

さて (2) の定常解の方程式は以下の常微分方程式と同値である：

$$\begin{cases} u'_1 = v_1 \\ \vdots \\ u'_m = v_m \\ v'_1 = cv_1 - F_1(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \\ \vdots \\ v'_m = cv_m - F_m(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \\ cw'_1 = G_1(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \\ \vdots \\ cw'_n = G_n(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \end{cases} \quad \left(' = \frac{d}{d\xi} \right) \quad (3)$$

当然、この方程式は任意の初期値に対して一意解を持つので、任意の ξ_0 に対し勝手な値 $(\mathbf{u}(\xi_0), \mathbf{w}(\xi_0))$ をとる進行波が存在する事になる。しかし、この意味での進行波の多くは (1) が表現している現象においてあまり意味を持たない。例えば、殆どどの現象において、有限な区間で無限大に発散するような解は解釈が難しい。また、生物の個体数のモデルにおいては、負の値を取るような解は意味をなさない。

そこで、対象としている現象を鑑みて意味のある (3) の解を探すのだが、今回は特にパルス及びフロントと呼ばれるタイプの進行波に焦点を絞ることにする。

方程式 (1) に次の仮定を置く：

【仮定 1】(双安定性)

二つの安定な定数定常解 $(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \equiv (\mathbf{u}_1, \mathbf{w}_1)$ と $(\mathbf{u}, \mathbf{w}) \equiv (\mathbf{u}_2, \mathbf{w}_2)$ が存在する。

この仮定は、例えば二種競争系や被食者-捕食者系において満たされる。また、後で紹介するが、通常単安定な興奮系となるパラメタ領域で考察される神経方程式において、パラメタを適当に選ぶとこの仮定が満たされる。

この仮定の下では、常微分方程式 (3) は二つの双曲型平衡点 $(\mathbf{u}, \mathbf{v}, \mathbf{w}) = (\mathbf{u}_1, \mathbf{0}, \mathbf{w}_1)$ 及び $(\mathbf{u}, \mathbf{v}, \mathbf{w}) = (\mathbf{u}_2, \mathbf{0}, \mathbf{w}_2)$ を持つ。もしこの方程式が、解 $(\mathbf{u}(\xi), \mathbf{v}(\xi), \mathbf{w}(\xi))$ で

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} (\mathbf{u}(\xi), \mathbf{v}(\xi), \mathbf{w}(\xi)) = (\mathbf{u}_i, \mathbf{0}, \mathbf{w}_i),$$

$$\lim_{\xi \rightarrow +\infty} (\mathbf{u}(\xi), \mathbf{v}(\xi), \mathbf{w}(\xi)) = (\mathbf{u}_j, \mathbf{0}, \mathbf{w}_j)$$

を満たすものを持てば、この解の

$$(\mathbf{u}(\xi), \mathbf{w}(\xi)) = (\mathbf{u}(x + ct), \mathbf{w}(x + ct))$$

*九州大学数理学研究院

コンポーネントは方程式 (1) の進行波で

$$\lim_{x \rightarrow -\infty} (\mathbf{u}(x+ct), \mathbf{w}(x+ct)) = (\mathbf{u}_i, \mathbf{w}_i),$$

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} (\mathbf{u}(x+ct), \mathbf{w}(x+ct)) = (\mathbf{u}_j, \mathbf{w}_j)$$

を満たすものとなる。

特に $i=j$ の場合このような進行波をパルスと呼び、対応する (3) の解 $(\mathbf{u}(\xi), \mathbf{v}(\xi), \mathbf{w}(\xi))$ の方をホモクリニック解、その軌道をホモクリニック軌道とよぶ。図 1 参照。

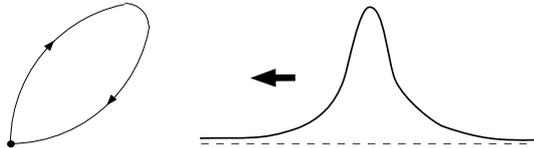


図 1 ホモクリニック軌道とパルス進行波

また、 $i \neq j$ の場合はフロントと呼び、対応する (3) の解をヘテロクリニック解、その軌道をヘテロクリニック軌道とよぶ。図 2 参照。

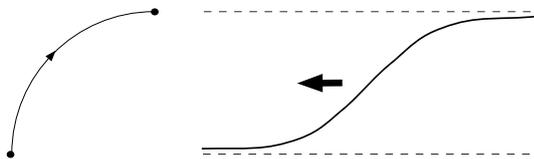


図 2 ヘテロクリニック軌道とフロント進行波

すなわち、偏微分方程式 (1) のパルス及びフロントの存在の問題は、常微分方程式 (3) のホモ/ヘテロクリニック軌道の存在の問題とみなすことができる。

2. ヘテロクリニック・ループからの分岐

2.1 ホモ/ヘテロクリニック軌道の結合分岐

この節では進行波をはなれて、一般の \mathbf{R}^n の常微分方程式のホモ/ヘテロクリニック軌道の結合分岐について解説する。

常微分方程式：

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbf{R}^n \quad (4)$$

に対して以下の仮定をする。

【仮定 2】 (非退化なヘテロクリニック結合)

- (1) 方程式 (4) は三つの平衡点 \mathbf{O}_i ($i=1,2,3$) をもつ。
- (2) 各平衡点での線形化 $Df(\mathbf{O}_i)$ は双曲型で、負の単純実固有値 μ^i と正の単純実固有値 ν^i 及び、実部が μ^i より小さい k 箇の固有値と実部が ν^i より大きい $n-k-2$ 箇の固有値を持つ。特に安定多様体と不安定多様体の次元は平衡点によらず、また主たる安定方向 (固有値 μ^i に属する固有空間) と主たる不安定方向 (固有値 ν^i に属する固有空間) はそれぞれ一次元である。
- (3) 二つのヘテロクリニック軌道 Γ_1 と Γ_2 が存在し、

それぞれ平衡点 \mathbf{O}_1 と \mathbf{O}_2 及び \mathbf{O}_2 と \mathbf{O}_3 を結んでいる。更にこれらのヘテロクリニック軌道は、各平衡点の主たる不安定方向及び主たる安定方向に接している。

この仮定の下で方程式 (4) に適切な摂動を与えると、平衡点 \mathbf{O}_1 から \mathbf{O}_3 への Γ_1 と Γ_2 を繋いだ形のヘテロクリニック軌道 Γ を作る事が出来る。図 3 参照。(例えば [11])

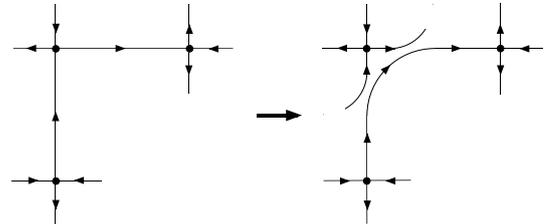


図 3 ヘテロクリニック軌道の分岐

特に $\mathbf{O}_1 = \mathbf{O}_3$ の場合には、二つのヘテロクリニック軌道を繋ぎ合わせた形のホモクリニック軌道が出来る。図 4 参照。

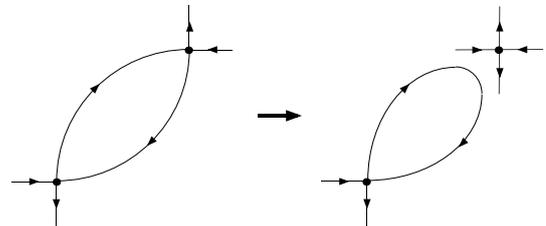


図 4 ホモクリニック軌道の分岐

2.2 ヘテロクリニック・ループからの分岐のパターン

前節の最後で述べた、二つの平衡点 $\mathbf{O}_1, \mathbf{O}_2$ の間を結ぶ二つのヘテロクリニック軌道 Γ_1, Γ_2 が存在し、 $\cup_i \Gamma_i \cup \cup_i \mathbf{O}_i$ がループをなしている場合、これをヘテロクリニック・ループとよぶ。ヘテロクリニック・ループからの分岐パターンは、その幾何的な構造によって次の三つに分けられる。(例えば [2])

non-twisted ループ この場合は比較的単純な分岐しか起こらない。即ち \mathbf{O}_1 に対するホモクリニック軌道と \mathbf{O}_2 に対するホモクリニック軌道及び、周期軌道が分岐するだけである。図 5 参照。

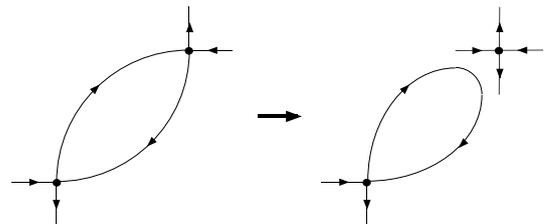


図 5 non-twisted ループからの分岐

single-twisted ループ この場合は、 \mathbf{O}_1 に対するホモクリニック軌道と \mathbf{O}_2 に対するホモクリニック

軌道及び、周期軌道以外に、ループを一回半回るヘテロクリニック軌道が一つ分岐する．図 6 参照．

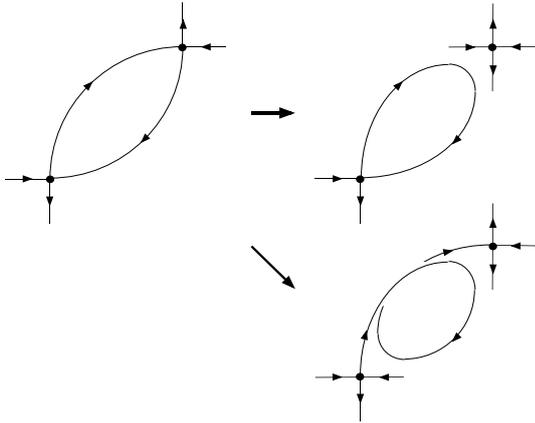


図 6 single-twisted ループからの分岐

double-twisted ループ この場合の分岐は非常に複雑である． O_1 に対するホモクリニック軌道と O_2 に対するホモクリニック軌道及び周期軌道以外に、任意の自然数 N に対しループを N 回半回るヘテロクリニック軌道が二つずつ分岐する．図 7 参照．

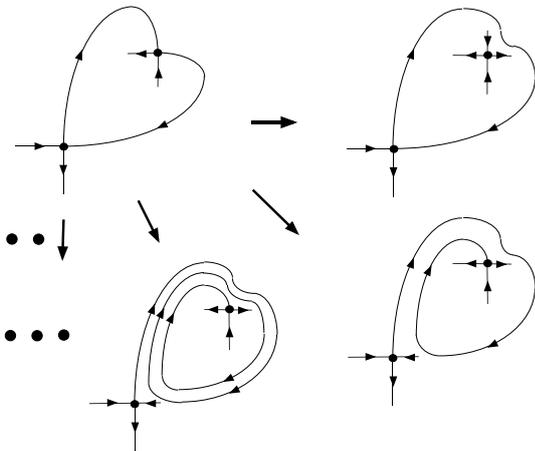


図 7 double-twisted ループからの分岐

2.3 進行波の分岐の具体例

前節で紹介したヘテロクリニック・ループからのホモ/ヘテロクリニック軌道の分岐は、進行波の文脈では、二つのフロントからのパルス或は幾つかのパルスを伴ったフロントの分岐を意味することになる．このような分岐の起こる具体的な例が知られている．

non-twisted ループ ε - τ 系とよばれる次の方程式を考える：

$$\begin{cases} \varepsilon\tau u_t = \varepsilon^2 u_{xx} - u^3 + u - v \\ v_t = v_{xx} + u - \gamma v + \theta \end{cases} \quad t > 0, x \in \mathbf{R} \quad (5)$$

但し $\varepsilon > 0$ は十分小さいとし $\tau > 0$ は定数とする．適当なパラメタの範囲ではこの方程式は双安定と

なるが、 θ, γ 及び進行波の速度 c のパラメタ空間において、以下のことが証明されている ([12]) ． θ - γ - c 空間において、各フロントが存在する曲面は、方程式の対称性から互に対称で、 $\theta = 0$ の部分空間のピッチフォーク状の曲線上で分岐点 $(0, \gamma_0, 0)$ を除いて横断的に交わっている．各交点、即ち二つのフロントが共存するパラメタ値からは、パルスが分岐している．図 8 参照．

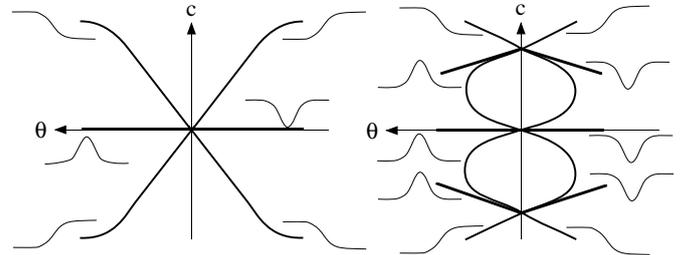


図 8 ε - τ 系のフロントとパルスの分岐 (左図 $\gamma > \gamma_0$, 右図 $\gamma < \gamma_0$)

ついでながら、これらのパルスのうち、安定なフロントから分岐するもの (左図のパルス及び右図の $c \neq 0$ のパルス) は安定であり、不安定なものから分岐するもの (右図の $c = 0$ のパルス) は不安定である ([5,14]) ．

また、二種競争系でもこの分岐が起こる事が知られているが、図 8 の左図のタイプしか起こらない ([8]) ．また、この場合は、フロントは安定であるが ([10]) パルスは不安定である ([9,14]) ．

single-twisted ループ 筆者の知る範囲では、この場合に対応する進行波の分岐は知られていないようである．

double-twisted ループ FitzHugh-Nagumo 方程式とよばれる次の方程式を考える：

$$\begin{cases} v_t = v_{xx} + v(v-a)(1-v) - w \\ w_t = \varepsilon(v - \gamma w) \end{cases} \quad t > 0, x \in \mathbf{R}, \quad (6)$$

但し $\varepsilon > 0$ は十分小さいとし $0 < a < \frac{1}{2}$ は定数とする．

通常この方程式は、 $\gamma > 0$ が小さく単安定になる範囲で考えるのだが、 γ が大きいところでは双安定になる．(双安定になると、興奮状態を持続する定常解が安定になり、情報の伝達が出来なくなると考えられる．) その範囲で γ 及び進行波の速度 c のパラメタ空間において、以下のことが証明されている ([3]) ．

γ - c 空間において、二つのフロントが存在する曲線は一点で横断的に交わり、その点、即ち二つのフロントが共存するパラメタ値からは、二つのパルスと、任意の自然数 N に対し N 箇のパルスを伴った二つのフロントが分岐している．図 9 参照．

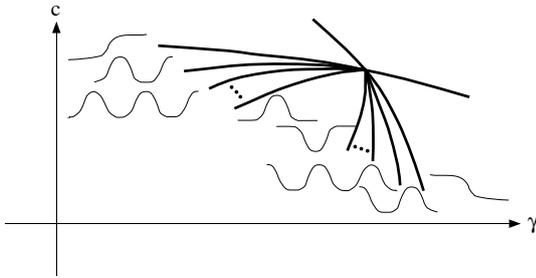


図 9 FitzHugh-Nagumo 方程式のフロントとパルスの分岐

ついでながら、これらのパルス及びフロントは全て安定である。(パルスについては本質的に [7,22], 単純なフロントについては [23], パルスを伴ったフロントについては [15,16,19].)

3. 二つの不安定なフロントからの安定なパルスの分岐

それでは、双安定性の仮定を外し、退化したヘテロクリニック・ループが形成されている場合はどのような現象が起きるだろうか。ここでは、そのうちの一つのパターンである、安定な定常解と不安定な定常解を結ぶ不安定なフロントから分岐するパルスについて、簡単に触れることにする。

3.1 退化したヘテロクリニック・ループからの分岐

この節では、前節とは異なり三次元の常微分方程式:

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbf{R}^3 \quad (7)$$

に対して以下の退化したヘテロクリニック・ループの存在を仮定する。

【仮定 3】 (退化したヘテロクリニック・ループ)

- (1) 方程式 (7) は二つの平衡点 O_1, O_2 をもつ。
- (2) 各平衡点での線形化 $Df(O_i)$ は双曲型で、 $Df(O_1)$ は正の固有値一つと実部負の固有値を二つ、 $Df(O_2)$ は実部正の固有値二つと負の固有値を一つもつ。
- (3) 二つのヘテロクリニック軌道 Γ_1 と Γ_2 が存在し、それぞれ平衡点 O_1 から O_2 及び O_2 から O_1 を結んでいる。更に Γ_2 に沿って O_2 の不安定多様体と O_1 の安定多様体は横断的に交わっている。図 10 参照。

この仮定の下で方程式に適当な摂動を与えると、横断性の仮定からヘテロクリニック軌道 Γ_2 は存続するが、その他に O_1 へのホモクリニック軌道 Γ の分岐を含めて、非常に複雑な分岐現象が見られる事が知られている。(例えば [1,4])

3.2 分岐するパルスの安定性

さて、次の形の方程式の進行波の問題が上記の仮定を満たすとすると:

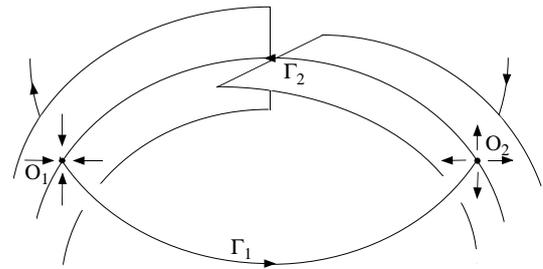


図 10 退化したヘテロクリニック・ループ

$$\begin{cases} u_t = u_{xx} + f(u, w), \\ w_t = g(u, w) \end{cases}, \quad t > 0, x \in \mathbf{R}, \quad (8)$$

この場合は方程式 (8) は双安定ではなく、 O_1 に対応する定数定常解は安定だが、 O_2 に対応する定数定常解は、本質的スペクトルが複素平面上で虚軸を越えて右半平面に出てきており、不安定である。

この系では、 Γ_1, Γ_2 に対応するフロントは、本質的スペクトルの為に不安定である。しかし、それらを繋いで出来る Γ に対応するパルスに関しては、本質的スペクトルは左半平面に含まれ、不安定化を起こし得るのは離散固有値のみである。その結果、このパルスは安定でありえる。

更に面白い事に、このパルスについての線形化固有値問題では、無限箇の固有値の集積という現象が見られ、このパルスが不安定化する場合は、それは無限回のピッチフォーク分岐等、又は無限回の Hopf 分岐という形で起こる事が分かっている ([18,21]).

具体的な系では、細胞内のカルシウムイオンの伝搬や ([20]), プラチナ表面での一酸化炭素の酸化反応 ([24]) のモデル方程式で、このような進行波が見つかっている。

4. Appendix

最後に、ヘテロクリニック・ループの一般論からは外れるが、 ε - τ 系及び FitzHugh-Nagumo 方程式において知られている面白い話題にふれておく。

4.1 ε - τ 系におけるパルスのピッチフォーク分岐と Hopf 分岐

ε - τ 系において [12] の段階では横断性の欠如の為に、 $(0, \gamma_0, 0)$ から分岐するパルスの存在は証明できなかった。しかし大域的な分岐の様子から、 $\gamma > \gamma_0$ で分岐する $c=0$ のパルスがピッチフォーク分岐を起こして $\gamma < \gamma_0$ で分岐する $c > 0, c=0, c < 0$ の三つのパルスに繋がっていることが示唆された。

その後 [6] において、特異摂動法により退化特異点 $(0, \gamma_0, 0)$ の近くを除いてはこの描像が正しいこと、及びこのパルスは、同時に Hopf 分岐を起こし、脈動パルスが分岐することが示された。図 11 参照。

この複雑な分岐現象は、退化特異点 $(0, \gamma_0, 0)$ を所謂オーガナイジングセンターとしていることが [17] で示

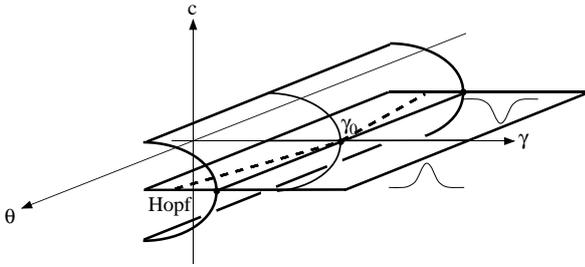


図 11 ε - τ 系のパルスのピッチフォーク分岐と Hopf 分岐

された .

4.2 FitzHugh-Nagumo 方程式の速いパルスと遅いパルス

FitzHugh-Nagumo 方程式は $\varepsilon > 0$ が十分小さい時, 前節で紹介したものと繋がる安定な所謂速いパルスと, それとは別系統の不安定な遅いパルスを持つ . これらのパルスは ε を大きくしていくとサドル・ノード的な分岐によって繋がっているであると予想されていた . 図 12 参照 .

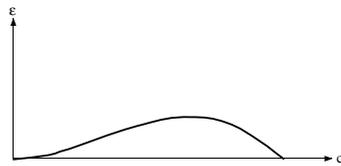


図 12 FitzHugh-Nagumo 方程式の速いパルスと遅いパルスの分岐

この予想は正しいことが [13] によって示されている .

4.3 二つの系を繋ぐものは?

さて, FitzHugh-Nagumo 方程式で第二成分の拡散項を復活させてみる :

$$\begin{cases} v_t = v_{xx} + v(v-a)(1-v) - w \\ w_t = \kappa w_{xx} + \varepsilon(v-\gamma w) \end{cases}, \quad t > 0, x \in \mathbf{R}, \quad (9)$$

但し, $0 < \kappa$ は非常に小さいとする . この系も進行波の分岐については FitzHugh-Nagumo 方程式の構造を保存している . ここで, 方程式 (5) と (9) は同じ非線形項を持った系の, 第一成分の拡散係数と第二成分の拡散係数の比が, 非常に大きい場合と非常に小さい場合であると考えられる . この二つの極端な場合で, 進行波の分岐構造は大きく異なるが, それらが二つの拡散項がほぼ同じ大きさを持つ場合にどのように変遷するかは興味深い問題である . この問題については, 今のところあまり分かっていない様である .

参考文献

[1] V.Bykov, *The bifurcations of separatrix contours and chaos*. Phys.D **62**(1993), 290–299.
 [2] B.Deng, *The bifurcations of countable connections from a twisted heteroclinic loop*. SIAM. J. Math. Anal. **22**(1991), 653–679.
 [3] B.Deng, *The existence of infinitely many traveling*

front and back waves in the FitzHugh-Nagumo equations. SIAM. J. Math. Anal. **22**(1991), 1631–1650.
 [4] P.Glendinning and C.Sparrow, *T-points: a conditional heteroclinic bifurcation*. J. Stat. Phys. **43**(1986), 479–488.
 [5] H.Ikeda, *Existence and stability of pulse waves bifurcated from front and back waves in bistable reaction-diffusion-systems*. Jap. J. Indust. Appl. Math. **15**(1998), 163–231.
 [6] T.Ikeda, H.Ikeda and M.Mimura, *Hopf bifurcation of traveling pulses in some reaction-diffusion-systems*. Methods. Appl. Anal. **7**(2000), 165–193.
 [7] C.Jones, *Stability of the travelling wave solution of the FitzHugh-Nagumo system*. Trans. A.M.S. **286**(1984), 431–469.
 [8] Y.Kan-on, *Existence of standing waves for competition-diffusion equations*. Jap. J. Indust. Appl. Math. **13**(1996), 117–133.
 [9] Y.Kan-on, *Instability of stationary solutions for a Lotka-Volterra competition model with diffusion*. J. Math. Anal. Appl. **208**(1997), 158–170.
 [10] Y.Kan-on and Q.Fang, *Stability of monotone traveling waves for competition-diffusion equations* Jap. J. Indust. Appl. Math. **13**(1996), 343–349.
 [11] H.Kokubu, *Homoclinic and heteroclinic bifurcations of vectorfields*. Jap. J. Appl. Math. **5**(1988), 455–501.
 [12] H.Kokubu, Y.Nishiura and H.Oka, *Heteroclinic and homoclinic bifurcations in bistable reaction diffusion systems*. J. Dif. Eqs. **86**(1990), 455–501.
 [13] M.Krupa, B.Sandstede and P.Szmolyan, *Fast and slow waves in the FitzHugh-Nagumo equation*. J. Dif. Eqs. **133**(1997), pp. 49–97.
 [14] S.Nii, *An extension of the stability index for traveling-wave solutions and its application to bifurcations* SIAM J. Math. Anal. **28**(1997), 402–433.
 [15] S.Nii, *Stability of travelling multiple-front (multiple-back) wave solutions of the FitzHugh-Nagumo equations*. SIAM J. Math. Anal. **28**(1997), 1094–1112.
 [16] S.Nii, *A topological proof of Stability of N-front solutions of the FitzHugh-Nagumo equations*. J. Dynam. Diff. Eqs. **11**(1999), 515–555.
 [17] S.Nii, *Pitchfork and Hopf bifurcations of traveling pulses generated by coexisting front and back waves*. Methods. Appl. Anal. **7**(2000), 615–640.
 [18] S.Nii, *The accumulation of eigenvalues in a stability problem*. Phys.D **142**(2000), 70–86.
 [19] B.Sandstede, *Stability of N-fronts bifurcating from a twisted heteroclinic loop and an application to the FitzHugh-Nagumo equations*. SIAM J. Math. Anal. **29**(1997), 183–207.
 [20] J.Sneyd, A.LeBeau and D.Yule, *Traveling waves of calcium in pancreatic acinar cells: model construction and bifurcation analysis*. Phys. D **145**(2000), 158–179.
 [21] B.Sandstede and A.Scheel, *Gluing unstable fronts and backs together can produce stable pulses*. Nonlinearity **13**(2000), 1465–1482
 [22] E.Yanagida, *Stability of fast travelling pulse solutions of the FitzHugh-Nagumo equations*. J. Math. Biology. **22**(1985), 81–104.
 [23] E.Yanagida, *Stability of travelling front solutions of the FitzHugh-Nagumo equations*. Mathl. Comput. Modelling. **12**(1989), 289–301.
 [24] M.Zimmermann, S.Firle, M.Natiello, M.Hildebrand, M.Eiswirth, M.Bär, A.Bangia and I.Kevrekidis, *Pulse bifurcation and transition to spatiotemporal chaos in an excitable reaction-diffusion model*. Phys. D **110**(1997), 92–104.

【研究の工具箱】

階層ベイズとその反応拡散モデルへの応用

山道真人*



みなさんは数理モデルのパラメータをどのようにして設定しているのでしょうか？現実の系を想定した数理モデルには、しばしばモデルの出力と対応するデータが存在します。これを用いてパラメータ推定を行うことで、より現実に近いモデルを得ることができると考えられます。しかしながら、複雑な数理モデルのパラメータを実際のデータから推定することは、これまでの統計学的手法では困難でした。

仮にデータから複雑なモデルのパラメータを推定できたとしても、そこから将来の予測を行う際には、さまざまな不確実性がつきまといまいます。観測やサンプリングに伴う誤差が大きい場合、パラメータの推定値やモデルの予測結果に大きな影響を与えます。また、数理モデルではモデルのパラメータは一定と考えることが多いですが、現実の系ではプロセスの挙動は必ずしも一定ではありません。さらに、数理モデルの仮定が常に実際のデータをよく説明できるとは限りません。これらの不確実性の影響を考慮したうえで予測を行うことができれば、数理モデルはより強力なツールとなるでしょう。

以上のように、複雑な数理モデルに対してデータから不確実性を含めたパラメータ推定を行うことは困難ですが、これに対して「階層ベイズ」という手法が強力なツールとして注目されています。階層ベイズを用いることにより、いわゆる「理論と実証のギャップ」を埋めることに貢献できると考えられます。そこで今回はベイズ統計学とMCMC法（マルコフ連鎖モンテカルロ法）について簡単に説明した後、Wikle (2003) で用いられた例を挙げて、反応拡散モデルのパラメータ推定を階層ベイズによって行う方法を紹介します。

1. ベイズ統計学とMCMC

1.1 ベイズ統計学とは？

ベイズ統計では、要因の効果をひとつの値として点推定するのではなく、確率分布として考えます。これは、イギリスの牧師・数学者であったThomas Bayes (1701(?) ~ 1761) によって考案された「ベイズの定理」にもとづく統計学です。ベイズの定理は、事後確率が尤度と事前確率の積に比例するというもので、

(事後確率) \propto (尤度) \times (事前確率)
という関係が成り立ちます。これは同時確率と条件付き確率の関係式から導くことができます。

$$P(\theta|D) = \frac{P(D|\theta)P(\theta)}{P(D)} \quad (1)$$

ここで D はデータ、 θ はパラメータを表しています。事後確率（または事後分布、 $P(\theta|D)$ ）は知りたい要因の確率分布、尤度（ $P(D|\theta)$ ）は特定のモデルとパラメータを仮定した時にデータが得られる確率、事前確率（または事前分布、 $P(\theta)$ ）は事後確率に対する予備知識のようなものです（図1）。

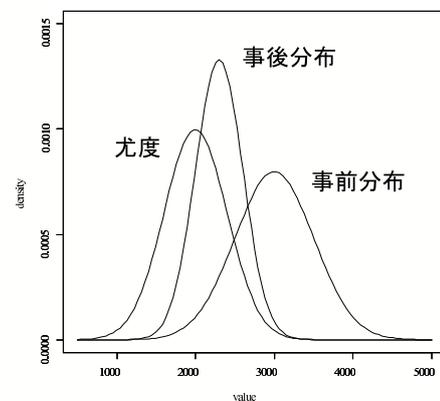


図1 事後分布は事前分布と尤度の積に比例する。

このベイズ統計学は、これまで事前確率の決め方が客観性に欠けると批判されることが多く、また計算に時間がかかるためにそれ以外の伝統的な統計学（頻度主義統計学と呼ばれます）に比べてあまり用いられてきませんでした。しかし近年、コンピュータの計算機能の向上とMCMCの普及により広く用いられるようになってきています。

それでは頻度主義統計と比較したとき、ベイズ統計にはどのような利点があるのでしょうか？

- (1) 先行研究で得られた科学的な知識を事前確率に含めることでさまざまな情報を統合した推定ができる。
- (2) 頻度主義統計でも区間推定はできるが、信頼区間の解釈は難しい。ベイズ統計の事後分布はそのまま、そのパラメータが得られる確率分布を

*総合研究大学院大学・生命共生体進化学専攻

あらわしている。

- (3) データ・パラメータ・超パラメータという階層性を取り入れることで、パラメータ間の相関を記述し、個体差や場所差といった「ランダム効果」を適切に記述できるようになる。

(1) と (2) がベイズ統計一般の利点であり、さらに階層ベイズでは (3) のような利点もあります。ランダム効果とは、要因として知られていない、もしくは興味がないために統計モデルに明示的に説明変数として含めることはないけれど、個体ごと、あるいは場所ごとに異なっている傾向を表現する項です。これを含めることにより、モデルとパラメータの不確実性を考慮できます。たとえば、場所が近いというだけでデータ同士が似ており、そのために意図した要因が見えなくなるというような効果を除くことができます。特に場所ごとの差の中に個体ごとの差が nest されているような (ランダム効果が階層構造を持っている) 状況においては階層ベイズが力を発揮します。

式 (1) では事前確率は事後確率に対する予備知識のようなもの、としていましたが、では事前確率はどのようにして決めるのでしょうか？ 事前確率を経験的に決定する、もしくは事前確率のパラメータを点推定するものを経験ベイズといいます。一方、超事前確率と呼ばれる、いわば「事前確率の事前確率」を仮定し、事前確率のパラメータの事後分布をデータから推定しようとするのが階層ベイズモデルです。超事前確率を加えたベイズの定理は以下のようになります。

$$P(\theta|D) \propto P(D|\theta)P(\theta|\varphi)P(\varphi) \quad (2)$$

ここで φ はパラメータ θ の分布を規定する超パラメータを表しています。

このように、モデルが事後分布・事前分布・超事前分布というように階層構造を持つので、「階層ベイズモデル」と呼ばれます。この階層構造により、パラメータやプロセス間の確率的な関係を記述することが可能になります。超事前分布にしたがう事前分布のパラメータ (超パラメータ) によって事前分布の「形状」が変化します (図 2)。事前分布の変化は事後分布に影響をあたえ、図 2 の例では「個体差」をあらわすパラメータの類似性が超パラメータの大小に依存しています。超事前分布をあらわす確率分布は事前分布と共役 (conjugate) な分布から選ぶのが普通です。たとえばある事前分布が正規分布だとしましょう。その平均の超事前分布は正規分布、分散の超事前分布は逆ガンマ分布が共役事前分布になります。この階層ベイズによって生態学で多く見られるさまざまな階層性のあるデータを扱うことが可能になるため、現在急速に普及してきています ([2])。

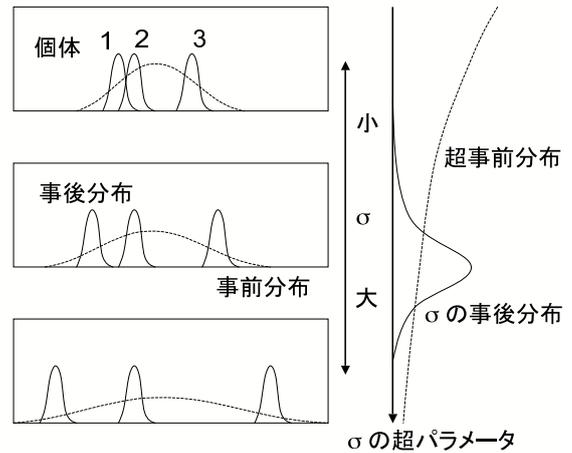


図 2 事前分布 (点線) の標準偏差 σ により、事後分布 (たとえば個体 1~3 の事後分布, 実線) が変わってくる (左)。 σ が小さいと事後分布間のばらつきが小さくなり (左上)、 σ が大きいと事後分布間のばらつきが大きくなる (左下)。標準偏差 σ の超事前分布 (点線) は無情報事前分布であり、データから σ の事後分布が得られる (右)。

1.2 MCMC とは？

MCMC とは Markov chain Monte Carlo を略したものです。その名前は、未来の値が現在の値によってのみ決定される (過去の値には影響されない) 離散過程のマルコフ連鎖というプロセスで、式 (2) をみたく事後分布 (Gibbs 分布) からのランダムサンプリングをするように乱数を発生させることに由来しています。

通常のモンテカルロ法によって乱数を発生させ、分布の大域的なサンプリングを行うことはしばしば時間がかかるので、MCMC ではマルコフ連鎖によって局所的な情報を用いて分布を近似します。これにより、パラメータ空間が多次元になるほどモンテカルロ法に比べて時間が短縮できます。また、最尤法と異なり、尤度曲線が多峰型になっていても局所最適にとらわれにくいという利点があります。

一般的には Gibbs sampler・Metropolis 法・Metropolis-Hastings 法 (MH 法) といった種類の MCMC が用いられます。実は統計力学で「メトロポリス法」として 60 年近く使われてきた手法がベイズ統計学にとりこまれ、MCMC 法として発展してきました。ここでは Metropolis 法と MH 法の手順を、階層性のないベイズを例にして解説します。

- (1) 初期値 (θ_1) を決定し、尤度 ($P(D|\theta_1)$) を計算する。
- (2) 初期値 (または一つ前の値 (θ_{t-1})) に乱数 (たとえば正規乱数 ϵ) を加えて、候補値 (θ') を発生させる。

$$\theta' = \theta_{t-1} + \epsilon \quad \epsilon \sim N(0, \sigma_\epsilon^2) \quad (3)$$

- (3) 候補値に対して尤度 ($P(D|\theta')$) を計算する。

- (4) 初期値（一つ前の値）と候補値の事後確率の比 α ($\alpha = P(\theta'|D)/P(\theta_{t-1}|D)$ または $P(\theta'|D)/P(\theta_{t-1}|D)$) を取る。

$$\alpha = \frac{P(\theta'|D)}{P(\theta_{t-1}|D)} = \frac{P(D|\theta')P(\theta')}{P(D|\theta_{t-1})P(\theta_{t-1})} \quad (4)$$

α の値が 1 以上のときは候補値 θ' を θ_t として採択する。 α が 1 未満のときは 0 と 1 の範囲にある一様乱数 (r) を発生させ、 α が r 以上のときは θ' を θ_t として採択し、 α が r 未満のときは θ' を棄却し、 θ_{t-1} を θ_t とする。

$$\theta_t = \begin{cases} \theta_{t-1} & (\alpha < r \text{ のとき}) \\ \theta' & (\alpha \geq r \text{ のとき}) \end{cases} \quad (5)$$

- (5) (2)~(4) を繰り返し、充分時間が経ったら初期値の影響を受けている部分を除いて (burn in), 事後分布 (定常分布) を得る。

Metropolis 法は、候補値の発生方法として θ_{t-1} から θ' を発生させる確率と、 θ' から θ_{t-1} を発生させる確率が等しい ($P(\theta'|\theta_{t-1}) = P(\theta_{t-1}|\theta')$) という条件を満たしている必要があります ([4])。一方、MH 法の場合はこの条件を満たしていなくても構いませんが、手順 (4) の α を

$$\begin{aligned} \alpha &= \frac{P(\theta'|D)P(\theta_{t-1}|\theta)}{P(\theta_{t-1}|D)P(\theta'|\theta_{t-1})} \\ &= \frac{P(D|\theta')P(\theta')P(\theta_{t-1}|\theta')}{P(D|\theta_{t-1})P(\theta_{t-1})P(\theta'|\theta_{t-1})} \end{aligned} \quad (6)$$

とする必要があります ([3])。得られた事後分布は平均値・中央値・最頻値といった値や、95% 信用区間の範囲を用いて表現されることが多いようです (図 3)。

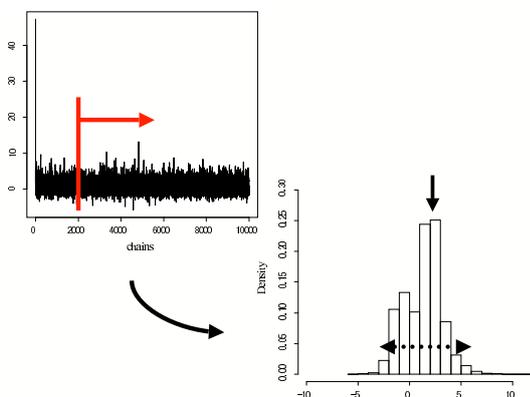


図 3 MCMC の経過から初期値の影響を受けている部分を除く (burn in)。それ以降の chain からのランダムサンプリングによって、事後分布の最頻値・平均値・中央値・95% 信用区間といった統計量が得られる。

ただし、候補値を発生させる際の候補値分布の幅の設定には注意が必要です。あまり広すぎると尤度の低い値ばかり出て毎回却下され値が動かなくなっ

てしまいますし、狭すぎると採択はされますが同じ場所しか動かなくなってしまいます。Gibbs sampler ではこのような候補値の幅の広さを考慮する必要はありません。

また、定常分布に収束したのか、局所最適にとらわれているのかという判断が難しいときがあるので、収束診断として複数の独立な試行間の相同性を確認することが必要な場合もあります。

MCMC はさまざまなソフトで実行できます。一般的なものとしては WinBUGS, R (package の MCMCpack や, WinBUGS と連携する R2WinBUGS など), JAGS などがあります。また, C などのプログラミング言語で自作することも可能ですが, 自作する際の注意点については伊庭ら (2005)?? を参照してください。

2. 拡散反応モデルへの応用

Wikle (2003) は、以前はアメリカ東部に生息していなかった外来種であるメキシコマシコという鳥がアメリカ東部から中央部へ分布拡大していく生態学的なプロセスを反応拡散モデルで記述しました ([5])。反応拡散モデルによる研究は今までもなされてきましたが、実際のデータにあてはめようと意図したものは少なく、また、データの観測誤差、パラメータやモデルの不確実性にもほとんど注意が払われてきませんでした。特に、多くの反応拡散モデルは拡散係数がどの場所でも同じという不自然な仮定にもとづいていました。Wikle は階層ベイズを用いることによって、場所ごとに異なる拡散係数を推定し、観測データのない場所と将来のメキシコマシコの個体数を推定・予測することができました。

メキシコマシコ (house finch, *Carpodacus mexicanus*) (図 4) はもともとアメリカ西部とメキシコに生息していたアトリ科マシコ属の留鳥ですが、1940 年にニューヨークの Long Island で放鳥されて以来、その旺盛な繁殖力と幼鳥が長距離分散するという特徴のため、アメリカ東部から中央部へ向かって分布を拡大していきました。この様子は北米で毎年鳥の繁殖期にボランティアによって行われている Breeding Bird Survey (BBS) によって調べられてきました。BBS では特定の「観察ルート」が設定され、このルート沿いに鳥の姿や鳴き声をカウントすることで年ごとのカウントデータを記録しています ([5], Fig. 1 を参照)。しかし、観察ルートは必ずしも毎年観測されるわけではなく、またボランティアの観察者ごとの観測誤差も正確な推定を妨げる要因として大きな問題になっています。

ここでは反応拡散過程を偏微分方程式によってモデル化する際に、超事前分布をうまく組みこむことで、拡散係数が場所ごとにどのくらい異なるのか推定できるようにしています。また、鳥が分布拡大するプロセ



図 4 メキシコマシコ (*Carpodacus mexicanus*)

スも正確に反応拡散モデルで記述できるわけではありません。鳥は気体分子とは異なり、モデルに含まれないさまざまな要因によって影響されていると考えられるため、プロセスにおける誤差を考慮する必要があります。さらに、BBS データではある年・場所ではそこが観測されず、データがない場合や、あるいは観測者が鳥の種類を誤認するといった場合もあるので観測誤差を考慮することが必要になります。こういった不確実性を統計的に表現するため、Wikle (2003) はデータ・プロセス・パラメータの関係を階層的に表現しました (図 5)。ここでは $[w_1]$ は w_1 の確率分布を、 $[w_2 | w_1]$ は w_1 が与えられたときの w_2 の条件付き確率を表しています。

$$\begin{aligned}
 & [\text{process, parameter} \mid \text{data}] \\
 & \propto [\text{data} \mid \text{process, parameter}] \\
 & \times [\text{process} \mid \text{parameter}][\text{parameter}]
 \end{aligned}$$

ベイズの定理にもとづき、データ・プロセス・パラメータの関係を 3 段階で考えます。まず、最初の「データモデル」ではプロセスとパラメータが与えられた状態でデータの分布を表現します。次に、2 番目の「プロセスモデル」では反応拡散プロセスのパラメータ (拡散係数と増殖率) が与えられた状態でプロセスを記述します。更に、最後の「パラメータモデル」ではパラメータの不確実性を考慮します。

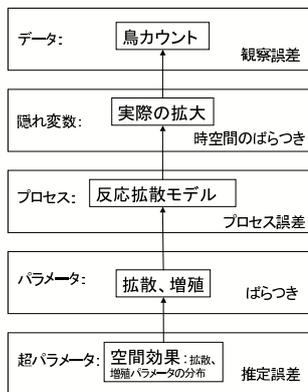


図 5 Wikle (2003) で用いられたモデルの階層構造 (Clark (2005) より改変)

ここでは、アメリカ東部を 28×18 の長方形の「グ

リッド」に区切り ([5], Fig. 2 を参照), その上で 1966 年から 1999 年までの BBS のカウントデータを用いて時空間的な動態を推定しました (図 6)。

2.1 データモデル

$Z_t(s_i)$ を時間 t における場所 $s_i ((x_i, y_i)$, BBS の観察ルートの中点の地点) の観察カウント数を表しています ($t = 1, \dots, T, i = 1, \dots, n_t$)。Wikle はこのカウントが平均 λ のポアソン分布をすると仮定しています。

$$Z_t(s_i) \mid \lambda_t(s_i) \sim \text{Poisson}(\lambda_t(s_i)) \quad (7)$$

この段階では観察値 Z は独立であると仮定されており、時空間プロセスによる観察値間の依存関係は次の段階 (プロセスモデル) でモデル化されています。

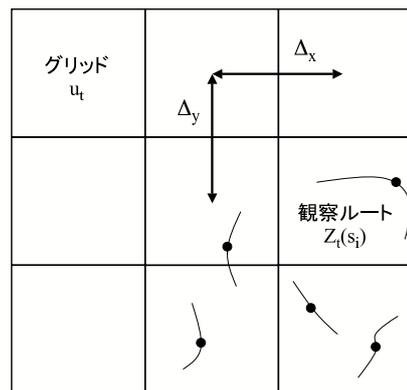


図 6 観察ルートとグリッドの関係。ある観察ルートの場所はルートの中心地点 (黒丸, 場所 s_i) によって代表される。ある観察ルートにおけるカウント数 $Z_t(s_i)$ はもっとも近いグリッドに組み込まれる。グリッドは東西方向に Δ_x , 南北方向に Δ_y だけ離れて設置されている。

2.2 プロセスモデル

Wikle は個体密度の対数が、時間変化、時空間ランダム効果、時空間と相関のないランダムなノイズとともに正規分布に従うとしています。

$$\log(\lambda_t(s_i)) = \mu_t - \mathbf{k}'_{it} \mathbf{u}_t + \eta_t(s_i) \quad (8)$$

まず右辺第一項の μ_t は、時間 t における全ての場所で共通の平均的な時間変化プロセスを表します。先行研究によれば、メキシコマシコは最初のうちゆっくりと増え、その後急激に増加し、最終的に飽和状態に達することが知られています。このようなプロセスは対数スケールの Gaussian random walk で記述することができます。

$$\mu_t = \mu_{t-1} + \epsilon_t, \quad \epsilon \sim \text{i.i.d.} N(0, \sigma_\epsilon^2) \quad (9)$$

次に第三項の $\eta_t(s_i)$ は、時間にも空間にも依存しないランダム効果です。 $\eta_t(s_i)$ は観察者の誤差と小スケールの時空間変異を表していて、時空間的に独立です。正

規分布すると仮定しているので、 $\eta_t(s_i) \sim \text{i.i.d.} N(0, \sigma_\eta^2)$ になります。

最後に第二項の隠れ (BBS で実際には観測できない) 時空間プロセス u_t ですが、プロセスモデルにおいて鍵となる構成要素となります。 u_t は $n \times 1$ のベクトルで BBS において観測されないグリッドごとの時空間動態プロセスを表します。 k_{it} は $n \times 1$ のベクトルで、グリッドごとのプロセス u_t をカウントデータの場所 s_i に振り分けます。したがって、 $k'_{it} u_t$ は内積となります。 k_{it} にはさまざまな選択肢が考えられますが、Wikle はそれぞれの観察ルートがもっとも近いグリッドに割り当てられるように k_{it} を定めています (図 6)。解析的な反応拡散モデルには様々な表現が考えられますが、Wikle は先行研究などの歴史的な経緯から偏微分方程式が妥当であるとしています。一般的な拡散方程式を考えると、以下のようになります。

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[\delta(x, y) \frac{\partial u}{\partial x} \right] + \frac{\partial}{\partial y} \left[\delta(x, y) \frac{\partial u}{\partial y} \right] + \alpha u \quad (10)$$

ここで、 $u_t(x, y)$ は時間 t のユークリッド平面上の場所 $r = (x, y)$ における隠れ時空間プロセスです。 $\delta(x, y)$ は場所ごとに異なる拡散係数であり、 α は増殖率です。よく使われる拡散モデルと異なる点は、拡散係数が場所ごとに異なることです。景観レベルのプロセスにおいて生息地の不均一性と物理的な障壁が拡散に及ぼす影響の大きさを考えれば、この仮定は重要だと考えられます。

式 (10) を離散化すると以下のようになります。

$$\begin{aligned} u_t(x, y) &= u_{t-\Delta_t}(x, y) \left[1 - 2\delta(x, y) \left(\frac{\Delta_t}{\Delta_x^2} + \frac{\Delta_t}{\Delta_y^2} \right) + \Delta_t \alpha \right] \\ &+ u_{t-\Delta_t}(x - \Delta_x, y) \\ &\times \left[\frac{\Delta_t}{\Delta_x^2} \{ \delta(x, y) - \delta(x + \Delta_x, y) + \delta(x - \Delta_x, y) \} \right] \\ &+ u_{t-\Delta_t}(x + \Delta_x, y) \\ &\times \left[\frac{\Delta_t}{\Delta_x^2} \{ \delta(x, y) + \delta(x + \Delta_x, y) - \delta(x - \Delta_x, y) \} \right] \\ &+ u_{t-\Delta_t}(x, y + \Delta_y) \\ &\times \left[\frac{\Delta_t}{\Delta_y^2} \{ \delta(x, y) + \delta(x, y + \Delta_y) - \delta(x, y - \Delta_y) \} \right] \\ &+ u_{t-\Delta_t}(x, y - \Delta_y) \\ &\times \left[\frac{\Delta_t}{\Delta_y^2} \{ \delta(x, y) - \delta(x, y + \Delta_y) + \delta(x, y - \Delta_y) \} \right] \\ &+ \gamma_t(x, y) \end{aligned} \quad (11)$$

u はグリッドにおいて時間 Δ_t ずつ間隔を置いた離散的なプロセスです。式 (11) には、離散化による不確実性のために誤差項 $\gamma_t(x, y)$ が加えられています。したがって、ある時間の u はその場所の過去の値と 4 つの隣接するグリッドの値、さらに確率的なノイズによって決定されます。このようなモデルは時空間自己回帰モデル (space-time autoregressive model, STAR

model) と呼ばれています。高次元や場所ごとに異なるパラメータ (ここでの拡散係数) のような場合はパラメータ推定するのがとても難しいものですが、階層的な考え方によりそれが可能になります。簡単に表現するため、式 (11) をベクトルであらわして書き直すと以下のようになります。

$$u_t = \mathbf{H}(\delta, \alpha) u_{t-1} + \mathbf{H}_B(\delta) u_{t-1}^B + \gamma_t \quad (12)$$

ここで $\mathbf{H}(\delta, \alpha)$ は $n \times n$ の行列で、対角線上に 5 つの 0 でない成分があり、これは式 (11) における角括弧内の項のため δ と α に依存しています。一般性を失わないまま、 $\Delta_t = 1$ (このモデルの場合、1 年に対応) と定義することができます。 u_{t-1}^B は $n_B \times 1$ のベクトルで u の境界値であり、 $\mathbf{H}_B(\delta)$ は $n \times n_B$ の行列なので、 $\mathbf{H}_B(\delta) u_{t-1}^B$ の項は周縁効果を示しています。ここでは簡単のために u_{t-1}^B は 0 としています。本研究では境界のグリッドは水域かメキシコマシコが比較的少ない地域であるため、理にかなっていると言えます。さらに、誤差項は正規分布を仮定 ($\gamma_t \sim \text{i.i.d.} N(0, \sigma_\gamma^2 \mathbf{I})$) しています。

Wikle はこのモデルが観察されたパターンの背後にあるメキシコマシコの個体群拡散・増殖の「正しい」モデルとは考えていません。たとえばマルサス的な増殖などはまちがいに現実離れした仮定なのですが、ここでは推定計算を容易にするために使われています。モデルを改善するためにはもっと長期のデータとのずれを調べる必要があり、この単純化した確率論的なモデルはその基礎になるものだと Wikle は述べています。

2.3 パラメータモデル

拡散係数は以下の分布に従うと仮定されています。

$$\delta | \beta, \sigma_\delta^2, \theta \sim N(\Phi \beta, \sigma_\delta^2 \mathbf{R}(\theta)) \quad (13)$$

δ は $\delta(x, y)$ をベクトル化した長さ N のベクトルです ($N = n + n_B$)。 Φ は空間に関連した既知の「共変量」で、 $N \times p$ 行列で構成されます。回帰係数として長さ p のベクトル β を持ちます。 Φ の要素である共変量としては、生息地の人口や地理的障壁、気候の観測データなどを使います。相関行列 $\mathbf{R}(\theta)$ は空間相関を記述するパラメータ θ に依存しています。つまりこの定式化では隣接するグリッドの拡散係数は「似ている」(相関がある) ように推定されるということです。共変量を特定するかわりに、一般的な空間ランダム効果を特定する事により、 δ に影響を及ぼす可能性のある重要な要因を「発見する」ことができます。ここでは簡単のために $\Phi = \mathbf{1}$ とし、 $r(d) = \exp(-d/\theta)$ とすることで空間的な依存関係を記述します。 r は相関であり、 d は 2 つのグリッド間の距離、 θ はランダム空間依存パラメータです。 δ が負の値を取ってしまうと生態学的に

意味がないので、事後分布には正の値のみを含むようにします。

増加率 α に対しては、 $\alpha \sim N(\tilde{\alpha}_0, \tilde{\sigma}_\alpha^2)$ として、平均と分散にはそれぞれ既知の値を用います。

2.4 超事前分布をどう決めているか

u と μ の初期条件は未知なので、不確実性を考慮して Wikle は以下のように定めています。

$$u_0 \sim N(\tilde{u}_0, \tilde{\sigma}_0^2 I)$$

$$\mu_0 \sim N(\tilde{\mu}_0, \tilde{\sigma}_\mu^2)$$

その他の超事前分布については、

$$\beta \sim N(\tilde{\beta}, \tilde{\Sigma}_\beta) \quad \sigma_\eta^2 \sim IG(\tilde{q}_\eta, \tilde{\Gamma}_\eta)$$

$$\sigma_\gamma^2 \sim IG(\tilde{q}_\gamma, \tilde{\Gamma}_\gamma) \quad \sigma_d^2 \sim IG(\tilde{q}_d, \tilde{\Gamma}_d)$$

$$\sigma_\epsilon^2 \sim IG(\tilde{q}_\epsilon, \tilde{\Gamma}_\epsilon) \quad \theta \sim U(\tilde{\theta}_L, \tilde{\theta}_U)$$

としています。 $IG(q, r)$ は逆ガンマ分布で、 $U(a, b)$ は a から b までの一様分布です。チルダの付いているパラメータは超パラメータであり、科学的な知識にもとづいて決定します。そういった知識が不確実な場合、分散を大きくすることで分布を曖昧にして対応できます。

2.5 階層モデルの要約

階層モデルは以下の事後分布のように要約できます。ここでは確率は [...] で表しています。

$$[\lambda_1, \dots, \lambda_T, u_0, \dots, u_T, \mu_0, \dots, \mu_T, \delta, \theta, \alpha, \sigma_\eta^2, \sigma_\gamma^2, \sigma_\epsilon^2, \beta, \sigma_\delta^2 \mid \mathbf{Z}_1, \dots, \mathbf{Z}_T]$$

$$\propto \left\{ \prod_{t=1}^T \prod_{i=1}^{n_t} [Z_t(s_i) \mid \lambda_t(s_i)] [\lambda_t(s_i) \mid \mu_t, \sigma_\eta^2] \right\}$$

$$\times \left\{ \prod_{t=1}^T [u_t \mid \delta, \alpha, u_{t-1}, \sigma_\gamma^2] [\mu_t \mid \mu_{t-1}, \sigma_\epsilon^2] \right\}$$

$$\times [u_0] [\mu_0] [\delta \mid \beta, \sigma_\delta^2, \theta] [\theta] [\alpha] [\sigma_\eta^2] [\sigma_\gamma^2] [\sigma_\epsilon^2] [\beta] [\sigma_\delta^2] \quad (14)$$

\mathbf{Z}_t と λ_t は時間 t における観察値とポアソン平均をベクトル化した $n_t \times 1$ のベクトルです。この事後分布は解析的に解く事はできませんが、MCMC を用いて事後分布からサンプリングすることができます。

2.6 結果

Wikle は 1966 年から 1999 年のデータを用いて推定したパラメータをもとに、2000 年の予測も行いました。緯度経度がそれぞれ 1° ずつ離れた 28×18 のグリッドの中で、2000 回の burn in の後、10000 回 MCMC を走らせてそれぞれの事後分布を得ました。

まず、先行研究によってアリー効果ではないかと考えられていた 1960 年代後半から 1970 年代前半にかけての個体数の減少は不確実性が大きく、実際に起き

たかどうか不明確だということがわかりました ([5], Fig. 3a, 3b を参照)。その後 1990 年代なかばまで個体数は指数的に増殖していき、その後飽和します。これはメキシコマシコの東の個体群 (Long Island から分布拡大してきた個体群) と西の個体群 (もともと分布していた個体群) が融合した時期に対応しています。これらの傾向は初期の減少と異なり、事後分布の範囲に比べて「有意」であることがわかります。

また、 σ_η^2 の事後分布が広いことから、観測者による誤差や小スケールでの誤差が大きいことがわかります ([5], Fig. 3c を参照)。

δ の事後分布の平均と標準偏差を場所ごとに見てみると、空間的にかなり不均一であり、特に中西部で分散速度が速いことがわかります ([5], Fig. 4 を参照)。このような推定は伝統的な手法では困難でした。伊庭これらの推定値を用いて Wikle は、観測データがない地点や将来 (2000 年) のメキシコマシコの相対密度も推定・予測することに成功しました ([5], Fig. 5 を参照)。

理論と実証の統合的な検証は数理生物学の大きな課題ですが、その溝を埋める際には統計的なモデリングが重要になってくると考えられます。その際に複雑な構造のモデリングを可能にする階層ベイズは大きな役割を果たして行く可能性があるでしょう。

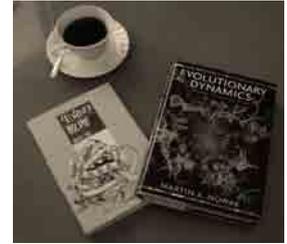
参考文献

- [1] J.S.Clark. (2005) *Why environmental scientists are becoming Bayesians*. Ecol. Lett. **8**: 2–14.
- [2] J.S.Clark, A.E.Gelfand. (2006) *Hierarchical modelling for the Environmental Sciences*. Oxford University Press.
- [3] W.K.Hastings. (1970) *Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications*. Biometrika. **57**: 97–109.
- [4] N.Metropolis, A.W.Rosenbluth, M.N.Rosenbluth, A.H.Teller, E.Teller. (1953) *Equations of state calculations by fast computational machine*. J. Chem. Phys. **21**: 1087–1092.
- [5] C.K.Wikle. (2003) *Hierarchical Bayesian models for predicting the spread of ecological processes*. Ecology. **84**: 1382–1394.
- [6] 伊庭幸人, 種村正美 (2005) 「マルコフ連鎖モンテカルロ法とその周辺」岩波書店

謝辞

原稿に貴重なコメントをいただいた久保拓弥 (北大), 富田基史 (東北大), 中林潤, 佐々木顕 (総研大) の諸氏に感謝致します。

書評のコーナー



進化のダイナミクス 生命の謎を解き明かす方程式 Martin A. Nowak (著)

中岡慎治・巖佐庸・竹内康博・佐藤一憲 (翻訳)
共立出版, 352 ページ, 2008 年 2 月
ISBN: 978-4320056657

本書は数理生物学・進化ゲーム理論に関する著者 M. Nowak の独創的な研究成果を一冊の本の形にまとめあげたものである。数理生物学界のトップランナーたる著者のこれまでの研究をまとめた初の単著となる本著作は同時に、この分野における近年の主たる発展を要約したものだといっても間違いではないだろう。

この本の最大の魅力は、数学理論としての進化がもつ驚くべき普遍性と息をのむほどの美しさが、ともに体現されている点にある。「進化の過程や機構に関わるすべての構想は、進化のダイナミクスを記述する数理方程式によって研究できる」とする著者の守備範囲は、きわめて広い。分子進化から癌や HIV, 互惠主義や協力、はては言語の進化までかくも多様な領域のダイナミクスが、共通の数学理論によって解明できるのは実に驚くべきことだ。シンプルな数学理論から生み出される深遠な結果 (ex. 1/3 法則) によって理論の美しさを堪能することもできる。また、進化グラフ理論の「スーパースター」や空間ゲームの万華鏡は見ているだけで純粋に嬉しい。

内容の紹介に入ろう。評者の見立てでは本書は概ね三つのパートに分けられる。

第 1 のパートは 2 章から 4 章までで、そこでは進化ダイナミクスに関わる基本 適応度地形や擬種の方程式、レプリケータ方程式、ESS 等の進化ゲーム理論に関する基本的概念、ゲーム理論と生態学との関係等が扱われている。著者の議論にはやや駆け足の感があるのは否めないが、割愛されている導出過程や説明はいずれも標準的な教科書を参照する等して適宜補うことができるので、それほど問題ではない。

第 2 のパートは理論編で 5 章から 9 章が当てられている。5 章は協力の進化を扱い、勝ち残り・負け

逃げ (Win-stay, Lose-shift) 戦略の成功を紹介している。著者は WSLS の成功を、i) 誤りの修正可能性と、ii) 協力者に対する搾取能力のゆえと解釈しているが、TFT (しっぺ返し) とのさらなる比較も含めてその含意をさらに追求する価値があるように思える。

6, 7 章では確率過程が導入され有限集団での進化ダイナミクスが解析される。この部分での目玉は、有限集団における ESS としての 1/3 法則の導出である。2 つの戦略 A と B を考え、 x を A の頻度とすると、 N が大きく、淘汰が弱いときには、不安定均衡点 x^* が 1/3 以下ならば、淘汰は A に有利に働く。より直観的にいうならば、B からなる有限の集団に A が侵入できるかどうかは、A の頻度に関する侵入障壁が 1/3 以下であるかどうかによって決まるということだ。この議論は直接的には、繰り返し囚人のジレンマにおいて ALLD (全裏切り) からなる集団における TFT の進化可能性の論証に用いられている。だが、1/3 法則はさらに大きな射程範囲をもっているかもしれない。例えば、社会科学では制度の安定性 / 改革可能性について主としてリスク優位の概念を用いて論じられてきたが、1/3 法則の観点から考えるとどのようになるかはきわめて興味深い探究対象となるだろう。

8 章では進化グラフ理論が、9 章では空間ゲームが扱われる。著者自身「ほとんど探求されていない分野への最初のステップ」という通り、進化グラフ理論には未開拓で豊饒なフロンティアが広がっている。本書の議論は間違いなく今後の冒険のための手引となるだろう。9 章の空間ゲームは自らプログラムを実行して、協力と裏切りの織りなすタペストリを鑑賞することをお勧めする。

最後に第 3 のパートとして 10 章から 13 章までの応用編がある。順に HIV, 毒性の進化, 癌, そして言語の進化が扱われている。いずれも独創的な議論が展開されているが、社会科学を専攻する評者の観点からは特に言語の進化に関するモデルが興味深い。言語の適応度をコミュニケーションの成功や新しい概念の獲得として定式化し、言語の進化を分析していく Nowak の手法は、生物学を超えた進化理論の普遍的威力を鮮やかに示している。

全般的にみて本書は進化のダイナミクスに興味のあるすべての人におすすめできる。数式の導出については若干不親切な部分も散見されるが、基本的な論理を

追うことは十分可能だ。さらに勉強したい読者には巻末の詳しい文献紹介が非常に便利である。

この分野の初学者たる私自身、本書を通読することで進化理論研究の全体像と到達水準を体感することができた。本書の翻訳は日本における進化理論研究のすそ野を広げるという意味でも非常に意義深い仕事だと思う。

(総合研究大学院大学葉山高等研究センター上級研究員 瀧川裕貴)



生命の数理
巖佐 庸 (著)

共立出版, 232 ページ, 2008 年 2 月
ISBN: 978-4320056626

ゲノムの解読が進み、時代はポストゲノムである。GFP に代表される蛍光、生物発光、蛍光共鳴エネルギー移動法などは、生体分子が発現している場所とその発現量、さらには分子間相互作用を可視化してくれる。定常的な状態はもちろん、一つの状態から別の状態へと遷移する様子も見せてくれる写真や動画の美しさには、息をのむばかりである(例えば [1])。一方で、マイクロアレイ技術は、数万の遺伝子の発現レベルを同時に観測することを可能にした。細胞内のタンパク質量や代謝産物量を網羅的に調べようとする研究も飛躍的に進んでいる。

多数の因子について詳細な情報が得られるようになったことは、もちろん喜ばしいことだ。しかし、たくさんの情報を知ればすぐに生命現象の動作原理がわかるわけではない。しばしばそこにはギャップがある。本書で紹介されている比較的単純な数理モデルを用いたアプローチは、このギャップを何とかしてくれる強力な解決法の 1 つと言えるだろう。本書は、著者自らが行った研究を主に紹介しつつ、生体内の振動や空間パターン、癌発症などの背後にある数学的原理を明解に説明している。まず読者は取り上げられているトピックの多様さに驚かされるだろう。各章のタイトルを挙げると：

- 第 1 章 細胞の増殖とタンパク質のダイナミクス
- 第 2 章 概日リズム
- 第 3 章 生物のパターン形成
- 第 4 章 形態形成のダイナミックモデル
- 第 5 章 生態学での格子モデル
- 第 6 章 樹木の一斉開花・結実とカオス結合系
- 第 7 章 生活史の戦略

第 8 章 性の進化

第 9 章 哺乳類のゲノム刷り込みの進化

第 10 章 発癌プロセス

一見関連のない分野がランダムに並んでいるようであるが、実はそうではない。生命現象で使われている数学を体系立てて理解できるように、前半の章は構成されているようだ。付録も、数学的手法がよくまとまっていて参考になる。実験系の人に「 $\partial n / \partial t = D \partial^2 n / \partial x^2$ の 2 はどこから来るの?」と突然聞かれて頭が真っ白になったとしたら、第 3 章の付録を読むと良いだろう。付録のリストを挙げると：「第 2 章 平衡状態の安定性、リアプノフ関数」、「第 3 章 拡散方程式」、「第 5 章 ペア近似の計算」、「第 6 章 離散時間モデルの安定性について」、「第 7 章 ポントリャーギンの最大原理について、確率的ダイナミックプログラミング」、「第 8 章 有性生殖の 2 倍のコストについて」、「第 9 章 複数の形質の進化について」、「第 9 章 モランプロセスの固定確率」、「第 10 章 分枝過程における絶滅確率の計算」。難解な数学の教科書を別に読まなくても理解できるように書かれているのが何とも有り難い。

周知のように、振動や空間パターンについては、昔から理論研究が行われてきた ([2-4])。最近では、定量的な測定技術をもとに数理モデルを検証した研究も数多く行われている ([5-10])。数理モデルが注目されるのはもちろん喜ばしいことだが、提案した数理モデルが直ちに実験で否定されることもあるわけで、理論家にとって刺激的な時代であるといえよう。理論研究の成功例を数多く紹介した本書は(本書の研究は全て成功例なのかもしれないが、私には知識がないので判断できない)、数理的手法を紹介したよい教科書であるばかりでなく、ポストゲノム時代の羅針盤となるだろう。

本書には、拡散方程式を食べる熱帯魚などコミカルなイラスト(巖佐純子氏による)がおさめられている。私などは、水族館で熱帯魚を見て、「腹が減ってるのかな」、「チューリングかな」と思うことはあっても、式が具体的に浮かぶことはない。本書を助けにもっと勉強すれば、相応しい式が直ちに頭に浮かぶようになるのかもしれない。

参考文献

- [1] Leslie NR *et al. Curr. Biol.* **17**: 115-25, 2007.
- [2] Turing AM. *Phil. Trans. R. Soc. B* **237**: 37-72, 1952.
- [3] Goodwin BC. *Adv. Enzyme. Regul.* **3**: 425-38, 1965.
- [4] Prigogine I, *et al.* (伏見康治ら訳). 混沌からの秩序(みずす書房), 1987.
- [5] Hardin PE, *et al. Nature* **343**: 536-40, 1990.
- [6] Kondo S and Asai R. *Nature* **376**, 765-8, 1995.
- [7] Pomerening JR *et al. Nat. Cell. Biol.* **5**: 346-51, 2003.
- [8] Sawai S *et al. Nature* **433**: 323-6, 2005.
- [9] 三浦岳. *細胞工学* **26**: 766-8, 2007.
- [10] Ito H *et al. Nat. Struct. Mol. Biol.* **14**: 1084-8, 2007.

(黒澤元 東京大学生産技術研究所、学術振興会特別研究員)

研究集会カレンダー

2008年8月10日付

- September 16-18 at 同志社大学 (今出川キャンパス) 日本数理生物学会第18回大会
<http://tansky.doshisha.ac.jp/jsmb08/>
- September 17-19 at 東京大学 (柏キャンパス) 日本応用数理学会 2008 年度年会
<http://www.jsiam.org/>
- September 27-28 at Bethesda, Maryland, USA Workshop on Mathematical Modeling of Human Metabolism and Body Weight Regulation
<http://www.mitacs.ca/conferences/HMBW/>
- October 10-12 at Daejeon, Korea The 4th East Asian SIAM Conference
<http://www.math.hkbu.edu.hk/easiamconf08/>
- October 18-19 at 東京大学 (本郷キャンパス) 個体群生態学会 第24回年次大会
<http://park.itc.u-tokyo.ac.jp/shimada-lab/Popul.Ecol-2008/>
- October 26-28 at 岡山コンベンションセンター 日本ウイルス学会 第56回学術集会
<http://www.convention.co.jp/56virus/>
- October 29-31 at Paris, France R0 and related concepts: methods and illustrations. <https://colloque.inra.fr/r0/>
- November 21-22 at The Heldrich Hotel, New Brunswick, New Jersey SIAM Conference on Financial Mathematics & Engineering (FM08)
<http://www.siam.org/meetings/fm08/index.php>
- November 25-28 at 北海道大学 (学術交流会館) 日本微生物生態学会第24回大会
<http://wwwsoc.nii.ac.jp/jsme2/homeJ.html>
- December 1-3 at Asilomar Conference Grounds, California, USA First International Conference on Infectious Disease Dynamics. <http://www.epidemics.elsevier.com/>
- December 9-12 at 神戸ポートアイランド 第31回日本分子生物学会 第81回日本生化学学会合同大会 <http://www.aeplan.co.jp/bmb2008/>
- 2009**
- January 3 at New York, Marriott Downtown Algorithm Engineering and Experiments (ALENEX09)
<http://www.siam.org/meetings/alensex09/index.php>
- January 3 at New York, Marriott Downtown Analytic Algorithmics and Combinatorics (ANALCO09)
<http://www.siam.org/meetings/analco09/index.php>
- January 4-6 at New York, Marriott Downtown ACM-SIAM Symposium on Discrete Algorithms (SODA09). <http://www.siam.org/meetings/da09/>
- 2009 January 6-9 at Sandiego, California, USA SIAM Sessions at the Joint Mathematics Meetings. http://www.ams.org/amsmtgs/2110_intro.html
- February 9-13 at Barceloca, Spain Conference on Mathematical Biology: Modeling and Differential equations
<http://www.crm.cat/CMODELING/>
- March 2-6 at Miami, Florida, USA SIAM Conference on Computational Science and Engineering (CSE09)
<http://www.siam.org/meetings/cse09/>
- March 2-6 at 立命館大学 (くさつキャンパス) 日本情報処理学会第71回大会
<http://www.ipsj.or.jp/10jigyo/taikai/71kai/index.html>
- March 16-17 at 成蹊大学 数理社会学会第45回大会
<http://wwwsoc.nii.ac.jp/jams/conferen.html>
- March 17-21 at 岩手県立大学 日本生態学会第56回大会
<http://www.esj.ne.jp/meeting/56/>
- March 30-April 1 at Cambridge, UK Noise in Life 2009
<http://www.cellsignet.org.uk/noise09/>
- April 8-13 at Phuket, Thailand International Conference on Computational & Experimental Engineering and Sciences 2009 (ICES'09). <http://icces.org/cgi-bin/ices09/pages/index>
- May 27-29 at The Hong Kong Polytechnic Univ., China International Conference on Engineering and Computational Mathematics (ECM2009)
<http://www.polyu.edu.hk/ama/events/conference/ECM2009/>
- June 15-18 at UFZ, Leipzig SIAM Conference on Mathematical & Computational Issues in the Geosciences (GS09)
<http://www.siam.org/meetings/calendar.php?id=601>
- June 22-24 at Island of Rhodes, Greece Symposium "Image Processing and Data Visualization" 2nd South-East European Conference on Computational Mechanics (SEECCM 2009)
<http://www.seeccm2009.org/>
- July 6-10 at Sheraton Denver Hotel, Denver, Colorado 2009 SIAM Annual Meeting (AN09)
<http://www.siam.org/meetings/calendar.php?id=503>
- October 29-31 at Embassy Suites Hotel Monterey Bay - Seaside SIAM Workshop on Combinatorial Scientific Computing (CSC09)
<http://www.siam.org/meetings/calendar.php?id=564>

† 掲載項目は、開催期間、開催場所、集会名、情報入手先 (可能な場合は、www ページ) の順。

学会事務局からのお知らせ・編集後記

日本数理生物学会事務局より 幹事長・稲葉 寿* 会計幹事・中丸 麻由子†

1. 2008年数理生物学会年次総会のお知らせ

2008年度の年次総会は第18回日本数理生物学会大会開催期間中(2008年9月16日-18日)に行われます。日時および場所は、16日14時-15時、同志社大学今出川校地寒梅館ハーディーホールです。

議題(予定)

- (1) 次期, 次次期数理生物学会大会について
- (2) 大久保賞選考委員(1名)の改選
- (3) 次期事務局の承認
- (4) 2007年度決算および2008年度予算
- (5) その他

報告事項

- (1) 事務局からの報告
- (2) その他

2. 大久保賞選考委員候補者の推薦のお願い

日本数理生物学会会則第17条に基づき、大久保賞選考委員候補者(改選1名)の推薦をお願い致します。

被推薦者は本会会員である必要はありません。現在の委員は中島久男, 高須夫悟, 関村利朗の3氏です。過去6年以内に委員を勤められた方々は委員になることができませんので、上記の3氏に加えて、難波利幸, 高田荘則, 竹内康博, 梶原毅, 松田裕之, 佐々木頭の6氏も候補になりませんのでご注意ください。

推薦は電子メール, FAXまたは郵送により、下記稲葉寿幹事長あてにお送りください。推薦締め切りは2008年9月1日(月)とさせていただきます。

〒153-8914 東京都目黒区駒場3-8-1
 東京大学大学院数理科学研究科 稲葉 寿
 E-mail: inaba@ms.u-tokyo.ac.jp
 Tel & Fax: 03-5465-8343

3. 日本数理生物学会研究奨励賞 第3回受賞報告

この度第3回研究奨励賞の受賞者が以下のように決まりましたのでお知らせ致します。

大槻 久(東工大)

なお、受賞講演は今年度の日本数理生物学会大会において行われる予定です。

選考報告

研究奨励賞受賞者推薦について

日本数理生物学会会長 殿

平成20年度研究奨励賞の最終結果をご報告させて頂きます。選考委員会は、研究奨励賞受賞者として次の方を推薦します。

大槻 久(東工大)

今回、この研究奨励賞には3名の候補者がありました。候補者(あるいは推薦者)から送られてきた書類を選考委員6名全員が吟味した後、選考の手順を以下のように行いました。まず、各選考委員の持ち点を5点とし、全員が理由を付してポイントをつけました。その結果を集計したところ、合計ポイントが1位の方と2, 3位の方との差が、2位と3位の方の差以上である事が認められました。この結果を選考委員全員で慎重に議論を重ね、合計ポイントが1位の候補者、大槻久氏を受賞者として推薦する事としました。

大槻氏は、2003年3月東京大学大学院情報理工学研究科数理情報学専攻修士課程修了、2006年3月九州大学大学院理学府生物科学専攻博士課程修了(その間、2005年4月-2006年3月日本学術振興会特別研究員DC2)の後、同年4月-12月日本学術振興会特別研究員PD、2007年1月よりHarvard大学進化動態研究所研究員となり、現在活躍中の若手研究者です。

研究業績については、彼は2005年に筆頭著者としてNatureに掲載された論文をはじめ、15編の英

原著論文を執筆しています。彼は進化ゲームの理論で多くの業績を挙げているが、特に、利他行動の進化条件についての数理解析は世界的に高い評価を受けている。なお、選考にあたっては、国際的に活躍している点なども高い評価を受けた。今後は、数理生物学が社会科学・人文科学との接点を見出していく上でも、大槻氏にはより挑戦的な研究テーマにも取り組まれるように期待します。

以上、大槻久氏の研究業績は「日本数理生物学会(JSMB)は、このたび数理生物学に貢献をしている本学会の中堅または若手会員の優れた研究に対して、研究奨励賞を授与する」という判定基準に十二分に値するものであると判断し、ここに大槻久氏を平成20年度日本数理生物学会研究奨励賞の受賞者として推薦す

る次第であります。

日本数理生物学会
研究奨励賞選考委員会

4. 会費納入のお願い

今年度ないし過去の会費未納の方は下記口座への納入をお願い致します。

郵便振替の場合：

口座番号 00170-0-631562

口座名称 日本数理生物学会

銀行振り込みの場合：

みずほ銀行 大岡山支店(店番145)

普通 口座番号 2140795 日本数理生物学会

編集委員会から

ニュースレター56号の巻頭記事は、あとわずかに迫った第18回数理生物学会(同志社大学)の川崎廣吉大会委員長による紹介記事です。

今回で第3回目となる、数理生物学の新しい研究の流れを伝える【研究紹介】コーナーは、先号に引き続き非線形偏微分方程式の進行波についての話題です。新居俊作さんに「進行波の分岐」についてのご自身の研究を中心とした総説を寄稿していただきました。

同じく今回で3回目になる、研究の手法やテクニックに着目するコーナー【研究の道具箱】では、大学院生の山道真人さんに空間データのベイズ統計による解析についての紹介「階層ベイズとその反応拡散モデルへの応用」を執筆していただきました。

新進の社会学者は「進化のダイナミクス」(Martin

Nowak 著)をどう読むのか? 瀧川裕貴さんの書評にご注目ください。また、「生命の数理」(巖佐庸著)の書評を、概日リズムモデルの共同研究者でもあった黒澤元さんにお願ひしました。原稿を寄せていただいたすべての執筆者の方々に感謝いたします。

過去のニュースレターのオンライン版はホームページ(<http://www.jsmb.jp>の左メニュー Contents から「ニュースレター」を選択)から閲覧できます。なお、最新1年分のオンライン版ニュースレターにはパスワード保護がかかっています。IDとパスワードは54号のニュースレターに同封したお知らせをご覧ください。パスワードを忘れた場合は学会事務局にご連絡ください。(さ)

日本数理生物学会ニュースレター第56号

2008年8月発行

編集委員会 委員長 佐々木 顕

sasaki_akira@soken.ac.jp

総合研究大学院大学・生命共生体進化学専攻
〒240-0193 神奈川県三浦郡葉山町湘南国際村

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