

TABLE OF CONTENTS

Newsletter of the Japanese Society for Mathematical Biology No. 77		Sept 2015
【参加報告記】		
「数学と生命現象の連関性の探求～新しいモデリングの数理～」		
齋藤保久・瀬野裕美・佐藤一憲・山道真人・山田勝雅	1	
【特集】		
2014年度 卒業論文・修士論文・博士論文	5	
【連載:数理生物学のアルバム】		
ほぼ中立説とその周辺の問題	6	太田朋子
【連載記事:海外ラボへ行こう】		
ヨーロッパでの研究経験	10	中田行彦
【連載企画:数理の工具箱】		
個体群生態学の統計力学的視点(第三回)~個体の生活史から集団の動態へ~	14	大泉 嶺
【ニュース】		
学会事務局からのお知らせ	19	
編集後記	23	

# 日本数理生物学会 ニュースレター

Sept  
2015

77



## 【参加報告記】

平成 26 年度京都大学数理解析研究所 RIMS 共同研究

「数学と生命現象の連関性の探求～新しいモデリングの数理～」

～Kyoto Winter Research Program in Mathematical Biology Next Wave～2015



### ■ 齋藤保久

島根大学大学院総合理工学研究科 数理科学領域

本会は2015年1月19～23日、京都大学数理解析研究所にて開催された。研究代表者は東北大学大学院・瀬野裕美先生。私は副代表者兼運営幹事として会の実施に携わった（詳細は <http://www.math.is.tohoku.ac.jp/~seno/meetings/RIMS2014/MBNW2015.html> を参照されたし）。今回も実りの多い5日間だった。が、この感動も本会で最後。2006年から続いた“モデコン”シリーズの幕を閉じるにあたり、全9回とも盛会裏に終えることができたのは、ひとえに参加者の皆様のご意力と、セッションオーガナイザー、メンター、審査員として関わっていただいた方々のご協力の賜物と、心から感謝申し上げます。

初日から最終日まで未知数で、通常の研究集会とは一味も二味も違うハードな本シリーズ。全会を通じ、最終日のモデルコンテストがクライマックスなのだが、“モデコン”は閉会後もつづく。各グループは、最終日に発表した内容をグループ内メンバーで連絡を取り合いながら洗練し、半年先の締切日までに学術論文の形式に仕立てなければならない。「家に帰るまでが遠足」という定番文句に従えば、6カ月もの長い“帰路”の間、気を抜けない。数理モデリングをブラッシュアップさせたり、発展させたりするのに十分な期間である

一方、グループメンバーが各本拠へ散った後になって、アイデアの深化や新しい解析結果を協同でまとめ上げるのは大変な作業である。こうした努力の結晶が、京都大学数理解析研究所から講究録として刊行される。

ちなみにこの講究録。初版は1964年という伝統で、査読なし扱いの論文集だが pdf ファイルとして open access 公開され、google 等でも検索可能、さらに国内外の関連する数理系の教室や研究所にも配布されるという由緒ある刊行物である。本シリーズにかかるすべての講究録が良質なものとして刊行されているのは、上述のとおり、参加者の皆様の頑張りによるのは勿論のこと、査読なしとは言えないほどの御眼力で原稿チェックと改訂作業に携われた瀬野裕美先生のご尽力の賜物です。瀬野先生、9年間お疲れ様でした。

個人的な話になるが、寺本研究室ご出身の先生方から、敬愛する寺本英先生について毎回のようにお話を伺えたのは良い思い出です。なかにはオフレコ的な逸話もあり、そんな話がポロッと出てくるのも本シリーズ独特の雰囲気ゆえかもしれない。お話を聞くにつれ、寺本先生のご著書から膨らませていたイメージ以上の人間性に魅了され、ますますファンになりました。最終日、1月23日の昼食の折、重定先生のお話から寺本先生の母校が私の勤務先の近くにあることを突きとめた。県内トップを争う高校のためか出前講義等の依頼はなさそうなので、時間を見つけ、不審者と思われない程度に周辺を徘徊したいと思っている。

最後に、本企画をご一緒させていただいた瀬野裕美先生と佐藤一憲先生に厚く御礼申し上げます。この京都モデコンに、私は毎年のどんなイベントよりも力を入れてきたつもりですが、瀬野先生は、そんな私のはるか上のレベルで情熱を傾注されていました。また、本シリーズの性格上、正確で迅速な判断が企画者側に問われることが多くありますが、そんななか佐藤先生には、瀬野先生や私が気づかない所々を軽妙洒脱にうまく対処していただいたように思います。私事としましては、三十而立から四十而不惑までをモデコン中心に過ごす好運に恵まれたばかりか、「副代表者兼運営幹事」という、企画者と参加者との“中間”の立ち位置で勉強できて、念願の“選手兼監督”に似た大変贅沢で貴重な経験までさせていただきました。本当にお世

話になりました。五十而知天命までの次の10年間もどうぞよろしく願い申し上げます。

### ■瀬野裕美

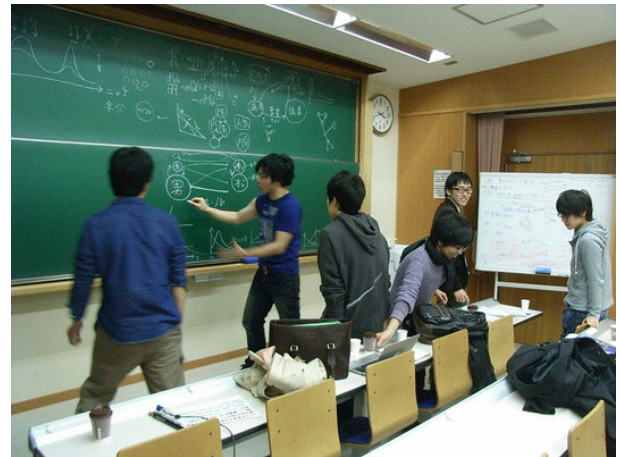
東北大学 大学院 情報科学研究科 情報基礎科学専攻

この集会シリーズを今年度で閉じるにあたり、何よりもまず、本集会に参加してくださった皆さんに心から感謝いたします。そして、9年間に渡る継続を支えてくださった関係者の皆様、および、わがままな願いにも優しく対応してくださった数理解析研究所共同利用掛の皆様、また、後援してくださった日本数理解析生物学会に重ねてお礼申し上げます。特に、毎回出席して、集会での議論の後押しを下さった中島久男さんは、この集会にとって欠かせない運営協力者でした。企画立案にあたっては、高田壮則さん、時田恵一郎さん、今隆助さんにもご協力いただきました。

10年ほど前に、後にシリーズとなるこの集会の企画を立て始めたのは、三村昌泰さんの勧めと齋藤保久さんの駆動力が発端です。私は、20歳台に欧州で開かれた数理解析生物学のスクールに出た際に、その面白さを感じ、その面白さの味わいをもつ日本流の学術集会ができないかと考えてもいましたので、2005年から齋藤さんと話し合いながら、企画を具体化し、最初の集会が実現したのが2006年でした。通常の研究集会や学術講演会でもなく、学生やいわゆる若手を対象とした「○○の学校」のようなスクールでもない企画ですから、参加申し込み数がとても心配だったことを思い出します。たしかに、年度によって参加者数は変動しましたが、企画の本枠はそのままに毎回、参加者の皆さんと充実した時間を過ごすことができました。

月曜日から金曜日までの5日間にわたるこの集会前半では、全参加者が分担しての文献分析を元にした議論をしながら、生命現象に関する数理モデリングについて積極的・集中的に考える時間を提供するセッションが設けられています。後半では、参加者がいくつかのグループに分かれ、各グループ毎に自由に選択した課題についての数理モデリング、数理モデル構築を行い、最終日にその成果発表を行うというプログラムが行われます。グループ分けは、私と、運営幹事である齋藤保久さん、企画協力者である佐藤一憲さんの3人で相談して決め、参加者はそれまで見知らなかった人とグループを組むことになります。私たちが勝手に決めたそのグループ分けながら、参加者の皆さんはエンジョイしてくださっていたように思えます。また、この集会では、実年齢や研究経歴を問わず、心が『若い』研究者を対象とすることを旨としてきました。結果として、この9年間、大学や研究所などの有職者の参加を毎回いただいたことは企画者冥利に尽きます。

本集会では、毎回、数理解析研究所講義録を出して



きました。掲載論文は、上述のとおり、集会開催時に即席で組んだグループ毎に執筆してもらっています。そして、この講義録論文の執筆は、参加者に義務としてお願いしてきましたから、本集会の企画は、集会開催の5日間に留まらず、集会後も引き続き内容をもっていたわけです。果たして、その掲載論文は色とりどりながら、このような企画での集会を運営した私たちの目指すところが間違っていなかったことを再認識させてくれるものばかりとなりました。ご覧になったことのない方には、機会があれば、是非、見ていただければと思います。

思い出深いこの集会シリーズを閉じる最後に、一緒に進めてきてくれた齋藤保久さん、佐藤一憲さんに改めてお礼を申し上げます。このシリーズの継続はお二人の力なしにはできなかったと思います。10年間はあっという間でした。お二人にとっても、この集会シリーズに参画されたことが10年の中で意味をもつものであったと信じています。これから先もよろしくお願い致します。

### ■佐藤一憲

静岡大学 工学部 システム工学科

あっという間の9年間でした。本集会に参加できることが毎年とても楽しみでした。残念ながら授業等の関係で全日程を無遅刻無欠席というわけにはいきませんでした。毎回参加することができて、いつも快い刺激を受けたことが良い思い出になっています。他の集会との重複した日程を避けるために、ある年は厳しい残暑のさなかだったり、ある年は寒い冬の京都だったり様々でしたが、いつも熱気を帯びた集会は開催された季節を背景にして記憶に残っています。

大好きな京都での毎年の恒例行事になっていましたので、来年からはもう開催されないのかと思うと、とても寂しいという思いを禁じ得ません。国内はもとより国外でも見られないこの集会の独特のスタイルは、初めて参加する人にとってはきっと戸惑いも大きかつ

たでしょうが、全日程が終了した後の充実感は、他では得られないものだったのではないかと想像しています。若い人たちが生き生きと議論している姿を見ると、こちらも元気をもらうことができました。

特に、私が研究代表者だった3年間は良い経験をさせていただきました。それまでの瀬野裕美さんのやり方がとても良かったので、そのまま踏襲して集会を開催しました。まずテーマを何にするのか、そしてセッションオーガナイザをどなたにお願いするのか、ということを決めなければいけないのですが、大きな悩みどころです。そして、これは集会の成否を決める重要な鍵となっていたはずですが、いざ参加申し込みの受付が始まって、なかなか思ったようには集まらないことが多く、とてもやきもきしていました。結局人数がとても少なかった年度もありましたが、参加者は人数の少なさを補って余りあるほど、とても密度の濃い集会にしてくれたと思っています。

この企画に声をかけていただいた瀬野裕美さんと、一緒に企画に携わってきた齋藤保久さんには、この場をお借りして心より感謝いたします。また、企画に関わった一人として、セッションオーガナイザの皆様、審査員の皆様、参加者の皆様には、この集会にご協力いただきましたことをお礼申し上げます。

#### ■山道真人

京都大学 白眉センター／生態学研究センター

日本に数理解析研究者は何人いるのだろうか。その中に、京大数理解析研で開催された学術集会に参加した経験がある人は、どれくらい含まれているのだろうか。

今年1月、2006年度から京都大学数理解析研究所で開催されてきた学術集会の9回目に相当する、2014年度「数学と生命現象の連関性の探求～新しいモデリングの数理～」に参加した。前身まで遡れば2002年に至るという伝統ある集会だが、これまで参加のタイミングを逃し続けてきた。曲がりなりにも2007年から数理解析生態学の研究を行ってきた身としては、やっと参加できたという感があったが、学部生と修士の院生の参加者が多く、ともに楽しむことができた。

全体の日程としては、初日の午後から三日目の午前まで古典的な文献の紹介を行い、三日目の午後からグループに分かれてモデル・コンテスト（モデコン）を行う。四日目の午前のプレ発表と、深夜に至る（こともある）グループワークを経て、五日目の午前には各グループの最終発表を行い、コンテスト形式で審査するというものである。

文献紹介では、4人のオーガナイザーが「個体群動態の調節機構」「Levinsのモデル」「Mayのモデル」「Turingのモデル」というテーマで論文を選び、参加者が内容を紹介した。私はSolomon (1949) と Anderson

& May (1978) の一部を担当したが、特に半世紀以上前の論文では、読み慣れた論文とは異なる言い回しが多い中で苦勞した。以前、東大駒場キャンパスで古典文献を読む伊藤洋さん・高橋一男さん・中嶋美冬さんのCTSセミナーに参加させて頂いた経験を思い出しつつ、現代の総説にとどまらず、原典を読む重要性を感じることができた。

最初に文献紹介があると、参加者間の相互作用を引き出すことが難しいと感じられるかもしれないが、初日の夜に懇親会を配置し、親睦を深めることに成功していた。また、初日の午後には昨年度受賞グループの発表を挟むことで、後半のモデコンへの具体的なイメージを持つことができた。三日目の午後から始まるモデコンでは、鹿山大輔くん（静岡大）・板木好弘くん（島根大）と同じグループになり、まずは吉田山の「茂庵」に登って話し合いを行った。一人一つずつアイデアを出していった結果、漫画の連載期間・スポーツの順位動態・ナミブ砂漠の「妖精の輪」という案が出た。これらをスライドにまとめ、四日目午前のプレ発表で紹介したところ、もっとも好評であった漫画の連載期間を研究テーマにすることにした。これは、連載漫画の人気投票と打ち切り動態のシミュレーションにおいて、人気作品がさらに人気になっていく正のフィードバックと、長期連載によるマンネリの影響によって、連載期間の分布がどのような形状を取るか、調べるものである。四日目は「キッチンごりら」での食事を経て、深夜までプログラミングとスライド作りの作業を行い、五日目午前に発表したところ、幸運にも受賞グループに選ばれた。この研究内容は、数理解析研究所の講究録にまとめられるということで、モデル構築から解析、口頭発表、論文執筆という研究の一連の作業が経験できるように工夫されていると感じた。

最後に再び、数理解析研究者の人数について考えてみると、日本は他国に比べてその人口密度が高いように思われる。私の研究分野は生態学なので、日米の生態学会に出る機会がある。直感的には、アメリカ生態学会に比べて、日本生態学会の中で数理解析のアプローチをもちいている人の割合は、だいぶ多く感じられる。この理由については諸説あるだろうが、しかし、今回の学術集会への参加を通じて、その一因となっていると思われる、数理解析の裾野を広げる不断の努力を垣間見ることになった。残念ながら今回で最終回ということですが、あらためて、企画者・オーガナイザー・審査員の先生がたに感謝申し上げます。

#### ■山田勝雅

国立研究開発法人 水産総合研究センター 西海区水産研究所 研究員

思考の必要性

「わたしのよな年齢で、ポスドク経験も経ている

者がこのような学生さん向けの集会への参加を申請しても良いものなのでしょうか…。でも、私の参加が他の参加する皆さんにご迷惑でないなら、是非、ご検討いただきたいのですが…。幸か不幸か(?)この40歳前の後期若手(?)研究者の提案メールは、「貴方のような方に是非参加していただきたいと思っています」という瀬野先生の温かいご配慮により実現することになった。参加による幸・不幸の顛末については、後述するとして、まず私のような「…の手習い」状態の者がなぜ参加したいと思ったのか、言い訳をさせていただきたい。

私は、海洋生態系、沿岸浅場の動物群の群集生態学を主軸専門とし、海洋生態学、多様性科学、個体群生態学にも関連した研究に従事している。いわば、「解析もできる現場屋さん」といったところだろうか。このため、数理モデルやシミュレーションなどとは、近いようで遠い「生物統計学」や「実験生態学」を中心に扱ってきた。しかし、近年の解析手法の発展により、最近ではメタデータ解析、状態空間モデル(ベイズ推定)、空間解析などに関連した研究も行うようになり、数理モデルに手を出さざるを得ない状態になっていた。もともと数理モデルに興味があったので、「数字だらけの本」を読んで勉強するモチベーションには全く困らなかった。…が、恥ずかしながら勉強と理解と解析実行にはかなり手を焼き、正直ヘトヘトになっていた。このままではダメだと「実際に数理モデルを動かしている人に相談して解析を習いたい!」と考えたりしていた。そんな折、MLの告知を目にして思わず飛びつき、瀬野先生のご配慮により参加させて頂くこととなった。

さて、一体この集会で何が行われたか、まず1日目に…とお話したいところなのだが、詳細は他の皆さんの報告記を是非ご参照いただきたい。私は敢えて、「参加したいなあ…」と考えたことのある私のような少し分野の外れたポストドクや後期若手の研究者にこの場を借りて私の体験後記を残したいと思う。多くの新進気鋭の数理生物学を目指す若者に囲まれて、壮絶な5日間は本当に「あっ…」という間に過ぎた。しかしこれほどに頭と体力と精神力を使う5日間は、学生の時代以来の久しぶりの経験だったと思う。私もいくつか学生の時代に壮絶な(?)実習の経験を経てきたので、ある程度の免疫や忍耐はあるから、何とかなるだろう、なんて思っていたが、それは見事に裏切られた。なにせひとつではない。頭と体力と精神力、全てを限界を越えて駆動させなければこの研究集会は「終われない」のだ。

壮絶な5日間で学んだことを総括すると、私が得た最大の成果は、参加当初、私が個人的に考えていたような「解析を習いたい」などという気持ちは、「数理モデル研究を学ぶ」という機会において何と目的はずれな

期待だったか、ということを理解したことだと思う。「解析実行」を学ぶ機会なんてものは、研究集会全体の中でわずかな時間しかなかったのだ。いや、違うのだ、今の私はこれを残念と思っていない。私が「数理モデル研究」について如何に勘違いをしていたかを理解した、という意味である。数理モデル研究において、最も大事なことは、言いたいことをいう(目的となる課題を達成する)ための思考と理論武装だったのだ。方法なんてものは、調べればなんとでもなる。大切なのは「問題を解決するために、その問題をどう捉えるか」ということだったのだ。確かに「解析実行」は数理モデル研究で例えば論文を仕上げるにあたり、確かにほんの数%のウェイトでしかなく、その事実をまさに「現場に出る」(数理モデル研究者に囲まれる)ことで、知ることができた。文章で書くとこのことはとても伝わり難いように思う。その真相(世界)を垣間見たい方は、覚悟を決めて(?)是非、参加してほしいと思う。

かくして、そんな瀬野先生のマジックの渦にいつの間にか巻き込まれ、私達の班は(も)、ひたすら、「思考」→「忍耐」→「議論」→「”ふりだし”に戻る」(→「思考」に戻る)が循環され、極限まで思考がストーミングされた。そして今も、講義録作成のために、私達の班では(も)、思考の再構築が行われている。何より、このストーミングは、今の私の日々の研究業務にも、私のこれまでの研究の論文執筆にも、あらゆるところで存分に活かしている。たった5日間だったが、その言わば「極限を越えた思考」の経験は、後期若手となってしまった私にとっては得たくてもなかなか得る機会がない貴重な「糧」となっている。そして、私の日々の研究業務に対しても、多くのそして多様な波及効果を与えてくれている。

さて、冒頭の「幸か不幸か」という疑問の答えは、これを読まれたなら「幸」であったことは言うまでもないだろう。いくなれば、この研究集会に参加するまでの「解析を習いたい!」と浅はかに考えていた自分は「不幸」だったようにも思う。もしも貴方が、これを読みながら参加を決めあぐねている少し分野の外れたポストドクや後期若手の研究者であるなら、私のメッセージが届けば嬉しく思う。「悩むくらいなら参加してしましましょう。研究者が真に悩むべき課題が、この研究集会の中にあると思うので」。

研究員という立場でありながら、この研究集会に快く参加させて頂いた先生方のご厚意に改めて御礼を申し上げたい。そして何より、世代を越えた新たな研究仲間と知り合う機会を頂いたことをとても感謝している。あと少し頑張れば、講義録も完成となるだろう。しかしこの終了の合図は、新たな仲間との新しい研究課題のスタートを意味することになるだろう。私達は、学び、追求を止めることはないのだから。

## 【特集】

## 2014年度卒業論文・修士論文・博士論文

## 修士論文

**久保裕貴** 九州大学大学院 システム生命科学府 数理生物学研究室  
**Boidsの規則を用いた動物の群れ形成モデル：規則の強さによる群れパターンを判別する相図**

さまざまな種類の動物が見せる群れの行動を、コンピュータ・グラフィックスの分野において初めて応用した Reynolds (1987) の Boids の規則（整列、引き寄せ、回避）を用いて、動物の群れ行動モデルを作り、その挙動を調べた。これらの規則のうち、整列と引き寄せの強弱関係によって表れる「行進型」と「回転型」を分ける相図を作成し、検証した。また、「回転型」を表す群れの回転円の半径を算出する公式を導き出し、その正当性を確かめた。

**多田 匠** 東京工業大学大学院 社会理工学研究科 価値システム専攻  
**市場で優位な立場にある競合製品が存在する状況下での普及モデルの提案**

マーケティング業界では先に市場に参入した製品・サービスが市場の中で優位な立場を保ち続けるというが、VHSとベータのビデオ戦争の例が示すよう、そうとは限らない。そこで本研究では、市場に類似した2つの製品が存在しているときの消費者の購買の意思決定に関する微分方程式モデルを構築し、市場の採用シェアで後発製品が先行製品を上回るための条件を調べた。解析の結果、先行製品から後発製品への乗り換えを促進させる事が出来れば、後発製品は市場に参入する事が出来る。そして採用シェアを高めるためには、それに加えて先行製品に興味・関心を持っている消費者に後発製品についても周知させ、さらに後発製品に強い興味を持たせるという戦略が必要になる事を示した。

**大出 祐輝** 東京工業大学大学院 社会理工学研究科 価値システム専攻  
**返済しない借手者を考慮したマイクロクレジットの進化シミュレーション**

貧困者に無担保で貸付を行っているマイクロクレジット

トでは戦略的債務不履行の問題が発生しうるにもかかわらず、高い返済率を実現している。グループ貸付やダイナミックインセンティブが重要だと言われており、それらが返済率に与える影響について、戦略的に返済しない借手者を導入して進化シミュレーションを行った。結果、未返済者のいるグループを排除する連帯責任と、未返済者を識別しグループ分けするピアセレクション、未返済者を排除するダイナミックインセンティブの効果によって、返済率が高くなることがわかった。

**道下 誠** 放送大学院

**有性生殖の存在理由**

有性生殖の存在理由は生物学の難問とされ、一般解は未提出である。自分は2つのシミュレーションを通じて答えを探った。1つは M. Smith のシミュレーションに修正を加え、変わる環境での有性・無性両集団の頻度推移を調べた。もう一つはこれも変わる環境で、両集団の表現型数がどう変化するかを調べた。結論として、有性集団はその多様性に基づき、無性集団と比較し圧倒的な競争力を持つ。これが有性生殖の存在理由と考える。

## 博士論文

**本城 慶多** 北海道大学大学院環境科学院環境起学専攻

**Game-theoretic models of human behavior: Malaria prevention and emissions trading**

ゲーム理論の人間社会への応用例として、蚊帳ゲーム (Mosquito net game) と排出権取引ゲーム (Emissions trading game) を紹介する。蚊帳ゲームは、マラリアの流行地域で暮らす人々の蚊帳利用を説明する非協力ゲームである。配布した蚊帳が漁業や農業に転用される問題について、個人合理性の観点から考察した。排出権取引ゲームは、国家間の排出権取引を説明する協力ゲームである。京都議定書が抱える欠陥ゆえに、公正な取引が阻害されることを証明した。

† 掲載されている論文のより詳しい要旨は、JSMB Newsletter No.77 Supplement (pdf版のみ発行)として日本数理生物学会ホームページにアップロードされ、公開される予定です。

【連載：数理生物学のアルバム】

## ほぼ中立説とその周辺の問題

太田 朋子\*

集団遺伝学はダーウィンの自然淘汰説とメンデル遺伝学とを統合して生まれた学問分野で、生物の種すなわち集団の遺伝的な構成が自然淘汰や遺伝的浮動などによってどう変化するかを明らかにする。基本となる量は遺伝子頻度である。

### 集団遺伝学と分子生物学の統合

Watson-Crick の DNA 構造の提唱が 1953 年であるが、その後の分子生物学の発展は目覚ましく、現在に至る 60 年の間に生命科学のほとんどあらゆる分野に革命をもたらした。進化機構論も例外ではないはずであるが、その進展は他の分野よりちょっと遅れているように思える。私は集団遺伝学と分子生物学を統合した分子進化学や分子集団遺伝学がスタートするのを三島市にある国立遺伝学研究所で体験することができた。

1960 年代半ば私が遺伝研にきた頃、進化機構論はネオダーウィニズムが主流で、これはダーウィンの自然淘汰説とメンデル遺伝学とを結合した集団遺伝学をもとに構築された。その頃木村資生は遺伝研においてほとんど一人で集団遺伝学の確率過程を研究していた。そして集団遺伝学の理論を出始めていた生化学や分子生物学のデータと結びつけたら面白いのではないかと考えていた。

欧米では進化の機構について生化学の方法を用いて検証しようという機運が高まっていた。すでにいくつか報告されていたタンパク質の一次構造のデータを各種生物で比較し進化を調べるといふ動きである。1965 年は有名な Zuckerkandl と Pauling の論文が発表され、驚くべき事実が報告された。すなわち分子進化は年あたりほぼ一定で、表現型の進化とは関係がないという事実である。いわゆる分子進化時計の概念である。

こうした状況のもと、木村は 1968 年分子進化中立説を提唱し、自然淘汰対中立説論争の出発点となった。この説はタンパク質の進化におけるアミノ酸置換は自然淘汰によくも悪くもない、中立な突然変異が遺伝的浮動によって種の中に広がったとする説である。翌 1969 年には King と Jukes が非ダーウィン進化と題する論文を発表し、生化学的見地から議論を展開して、

論争はさらに激しくなった。

私が赴任してすぐこの論争になり必然的に論争にくわわることになった。分子進化がほぼ年あたり一定の速度  $k$  で進化するという事実を説明するのに中立説では、中立突然変異が年あたり一定の率  $v$  で生じこれが種の中に拡がって固定するとして、その過程を次のように式で示す。

$$k = 2Nv \times \frac{1}{2N} = v \quad (1)$$

ここで  $N$  は集団のサイズ、そして  $\frac{1}{2N}$  は集団中に 1 個生じた中立突然変異の固定確率（初期頻度に等しい）である。この式については後で説明する。

一方タンパク質レベルの集団内多型についても自然淘汰説の検証をしようという機運が集団遺伝学者に高まっていた。Lewontin 等はタンパク質多型を、電気泳動法を用いてショウジョウバエの集団で調べ、その頃考えられていたより多くの多型が存在するのを見出した。そして多型は自然淘汰により保たれていると主張した。さらにヒト、ネズミなど他の多くの種で多型が調べられた。多型の度合いをヘテロザイゴシイター（2 個の対立遺伝子が異なる割合）で表すとショウジョウバエでもヒトでも大きな違いはなくて、多くの種でかなり狭い範囲に収まってしまふ。中立説の予測ではヘテロザイゴシイターは Kimura-Crow の式（後で説明）から、集団サイズと突然変異率との積に大きく依存するので、もっと違いがでてくるはずである。Lewontin はこの事実は中立説予測に反するもので、したがってタンパク多型は自然淘汰によって保たれていると主張した。

### ほぼ中立説の始まり

私が疑問に思ったのは、突然変異率  $v$  が 1 年あたり一定という仮説である。その当ても突然変異率はむしろ世代あたりほぼ一定ではないかと考えられていた。だとしたら年あたりの分子進化時計をどう考えたらいいかという問題が生ずる。私はこの問題に取り組んだ。そして、とても弱い効果のアミノ酸置換が多く存在し、さらにこれらのおおくは有害効果を持つ、すなわち弱有害であり、このような突然変異はドリフトと

\*国立遺伝学研究所 静岡県三島市



筆者近影

淘汰の両方の影響を受けるのであれば、進化速度の問題もタンパク多型の問題も説明できるのではないかと考えた。次にその原理を述べる。

まず中立進化の過程を考えよう。ここで重要な量は、年あたりに突然変異遺伝子が生ずる個数と、それらが集団中に拡がって固定する確率である。私は幸いなことに、ノースカロライナ州立大学で PhD 論文を仕上げるのに必要であったため、Kimura による固定確率の式をすでに勉強していた。ちなみに、私の PhD 論文は小島健一教授指導の“逆位染色体の生存確率”である。Kimura の固定確率は次のようにあらわされる。

$$u(p) = \frac{1 - e^{-4Nsp}}{1 - e^{-4Ns}} \quad (2)$$

ここで、 $2N$  は集団のサイズ、 $s$  は淘汰係数、 $p$  は初期頻度である。また式 (2) では、突然変異遺伝子は優劣関係にない、すなわちヘテロ接合は両ホモ接合の間になる場合である。この式から中立、すなわち  $s$  がゼロであれば、 $u(p) = p$  となり、集団中に 1 個生じたとき、初期頻度は  $\frac{1}{2N}$  だから、先にあげた式 (1) が得られる。

私の興味は弱い淘汰と進化速度の問題である。多くが弱有害だから  $2Ns$  がマイナスでしかも絶対値が小さい場合である。式 (2) から、おおよそには  $2Ns$  の絶対値と  $u(p)$  の間には負の相関が予想される (いくつか数値計算を試みればわかりやすい)。このことは集団サイズが大きいと負の自然淘汰が有効に働いて除去される弱有害突然変異の割合が増え、小集団では逆になることを意味する。また一般に体が大きく世代が長い種は種の個体数は少なく、逆に体が小さく世代の短い種は集団サイズが大きいであろう。そして年あたりの  $v$  は体の大きい種では小さく、体の小さい種では大きい。したがって  $u(p)$  への集団サイズの効果と  $v$  の世代効果とが打ち消しあって、分子進化時計が年あたりおおよそ一定になると考えられる。

次にタンパク質多型についてみてみよう。まず中立な場合については Kimura と Crow(1964) の予測がよ

く知られている。新たに生ずる突然変異がすべて異なった対立遺伝子になることを仮定して、突然変異が生ずる率と、ランダムドリフトで失われる率とが等しい平衡状態でのヘテロザイゴシテーターの値を予測している。まず 2 個の相同遺伝子が同じである確率は、 $2N$  の親集団からランダムに 2 個の配偶子を取り出し次世代に伝わりとき同じのを取り出す確率、 $\frac{1}{2N}$  で増加するのに対し、突然変異により  $2v$  の率で減少する。Kimura と Crow(1964) は両者が釣り合った状態を想定して平衡状態のヘテロザイゴシテーターが  $\frac{4Nv}{1+4Nv}$  となることを示した。ここで  $4Nv$  は一般に 1 より小さいと考えられるので、 $N$  が大きくなればヘテロザイゴシテーターは大きくなると考えられる。私は弱有害突然変異の普遍性を考えれば、この増加は抑えられると考えた。電気泳動による測定だからステップ突然変異のモデルを用いて、タイプアレルと弱有害淘汰を考え、量的にそれを明らかにした。

## 世界の進化学界の反響

いわゆるネオダーウィニズムでは有利な突然変異が種の中に固定することによって進化が起ると考えられている。ほぼ中立説提唱の時代はこうした考え方が主流であったため、弱有害を重要視するほぼ中立説は受け入れられなかった。中立説と同様おおくの批判を浴びた。さらに中立学派の人からも、そんな弱い淘汰がはたしてうまく働くだろうかといった批判があった。とくに根井正利氏はこの立場で、 $N$  の逆数のような小さな  $s$  が働くというような論理は現実には考えられないとして、完全中立説を支持した。彼は集団サイズに関し、ボトルネックなどのため実際には大きくはならないと考え、ヘテロザイゴシテーターも中立モデルで説明できるとした。一方先に述べた King は弱有害の重要性を認め、私と共著論文がある。

1990年代になると、少数派ではあったがいろいろな立場から弱有害を支持する論文が報告されるようになった。私自身その頃得られていたタンパク質コード領域について、ヒト、ネズミ、ウシの種の進化パターンを調べた。アミノ酸に変化をもたらす塩基置換、 $dN$  と変化をもたらさない塩基置換、 $dS$  とを推定し、その比を比べてみた。結果は、

ヒトの類 > ウシの類 > ネズミの類

の関係が成り立ち、ほぼ中立説を支持するものであった。

他にも集団サイズについてアヒルとハトの、島に住む種と大陸にすむ種の比較はやはり島の種のほうが  $dN/dS$  の比が高くほぼ中立説にあっていた。また Moran は共生細菌で同様の比が高くなっていることを見出しほぼ中立説を支持した。

今世紀になりゲノムレベルで大量の遺伝子データが



得られて、何百、何千という遺伝子座で比較できるようになった。Lohmueller(2015)はいくつかのヒト集団の多型のパターンを調べ、アフリカ系米国人とヨーロッパ系米国人を比べると、弱有害突然変異はヨーロッパ系のほうが多いことを報告した。これはヨーロッパ系のほうがアフリカ系より集団サイズが小さいからと推定された。Hennらはより大量のデータを用いて調べたところ、やはり弱有害多型の度合いは、

ヨーロッパ型 > アジア型 > アフリカ系

で、弱有害を示す低頻度の突然変異が過去における集団サイズに依存していることを示した。このときDNAレベルの全多型については逆にアフリカ系が一番多いのに注意されたい。 $\frac{dN}{dS}$ でヨーロッパ系が高い値になり、ほぼ中立説の予測にあっている。最近では弱有害アミノ酸突然変異が多因子遺伝疾患に関係するケースが多いことも報告されている。そして弱有害突然変異の集団中における増減に関して優劣関係も大きく影響することを示した論文も報告されている。すなわち優勢であれば効果がすぐ現れるので淘汰を受けやすいが劣性であれば効果が現れるのに時間がかかることに注意してほしい。次に $s$ が $10^{-4}$ というような弱い淘汰の意味について分子レベルで考えてみる。とくにタンパク質の構造と機能に関して、弱い淘汰がどのように関わるかを考えよう。

## タンパク質構造と弱い淘汰

タンパク質が機能を持つには立体構造を形成しなければならない。構造を保つための制約が進化速度を左右する重要な要因であることは、1971年DickersonがチトクロームCの3次元構造と進化速度との関係を明らかにし注目されるようになった。ここでチトクロームCのアミノ酸置換速度は構造を保つための必要度に応じて決まる、すなわちチトクロームCの構造と機能を損なわない範囲でアミノ酸置換が起こっている。さらにほかのタンパク質の置換速度は異なり、当時わかっていたタンパク質についていえば、進化速度は、フィブリノペプチド>ヘモグロビン>チトクロームCとなり、これらタンパク質の構造上の制約の強度の順番を表す。これは中立説のもとでは、ランダムなアミノ酸置換の中で有害なもの割合が多いか少ないかに対応すると考えられた。以上はタンパク質構造についてのいわば静的な解釈である。最近になりもっと動的にタンパク質構造のフォールディングについての研究が進んだ。

細胞内でタンパク質がフォールドする過程は複雑で、いくつもの分子の仕組みがかかわっている。もっとも重要なのがフォールディングを助ける熱ショックタンパク質、すなわち分子シャペロンである。新しく作ら

れたタンパク質はフォールドして機能を持つようになるが、細胞内ではかなりの割合でフォールドしない状態にあり、異常構造のものは集合して細胞の機能を損なう。シャペロンはそれを防ぎ正常な細胞状態をもたらすのに必須である。シャペロンにはいくつかの種類があり、分子量によってHsp40、Hsp60、Hsp70、Hsp90などがある。熱によるショックで大量にできるので熱ショックタンパクとよばれる。これは熱によって構造のこわれたタンパクを正常にするためである。

次にPowersとBalch(2013)に従って、細胞内タンパク質のシステムについて考えよう。相互作用を持つおおくのタンパク質が存在するなかでのフォールディングは他のタンパク質との相互作用と切り離せない。多くの分子が働きあう状況のもと、タンパク質全体でホメオスタシスの状態になる。そして細胞に安定した機能をもたらす。この複雑なシステムにおけるシャペロンの進化をみると、シャペロンの多さとタンパク質をコードする遺伝子数とに相関があり、シャペロンは、細胞のホメオスタシス、したがって働きに不可欠である。さらにシャペロンの起源は細胞の起源と同時であったと考える。もちろんシャペロンにはいくつかの種類があつて、種によってその分布は異なる。また組織や環境によっても異なる。タンパク質ホメオスタシスのネットワークとタンパク質フォールディング過程がともに働いて、タンパク質進化におけるアミノ酸置換の許容度を決めると論じている。

タンパク質のフォールディングに関して別の面からも面白い進展がある。タンパク質は、しばしば部分的にフォールドしない領域を持ち、この一次構造のまま存在する領域が、リン酸化、アセチル化などの修飾を受け、シグナル伝達の重要な拠点となる。これは遺伝子の発現調節に重要な機構である。次にBabuら(2011)に従ってくわしく見てみよう。

細胞内総たんぱく質の $\frac{1}{3}$ 以上がこうした領域を持ちIntrinsically disordered protein、IDPと呼ぶ。一次構造の領域は他分子と接触する表面が多く、構造上柔軟で他の多くのタンパク質と反応する。いろいろな修飾をうけるので機能的にも多様になり遺伝子発現に重要な役割を果たす。またIDPはいくつものパスウェイで何回もつかわれ、表現型への効果もいろいろになる。

これら全体がホメオスタシスにかかわるわけで、IDPがうまく働かなければ病気を引き起こすこともある。事実薬のターゲットとしてIDPに結合する分子の研究もおこなわれている。

## クロマチン構造と遺伝子発現

現在とてもホットな話題がクロマチン構造と遺伝子発現である。クロマチンとは染色体を構成するDNAとヒストンの複合体のことである。私は長い間遺伝

子発現はもっぱら転写因子が遺伝子の調節領域と結合することによって起こると考えていた。しかしクロマチン構造のレベルで、発現が制御されていることがわかってきた。クロマチンには閉じて発現不可能な状態からオープンで発現可能な状態まである。クロマチン構造に関与するタンパク質は実にいろいろで、機能多様化をもたらすような特徴のある構造を持ついくつかの遺伝子群がわかってきた。一つの特徴がしばしば先に説明した IDP があることで、たとえば、クロマチンの働きに重要な高移動性タンパク質、HMG の一種 HMGN は構造を持たない領域の修飾により遺伝子発現を制御する。IDP はクロマチンのコアを形成するヒストンにも存在し、多くの修飾を受けて発現ネットワークに重要な役割を果たす。

一般的にクロマチンの構造にかかわるタンパク質群は IDP であることが多く、いろいろな修飾により発現調節のシグナルとなり、多様な機能を実にうまく作りだしている。もちろんこうしたシステムは他の分子マシーナリー、転写、翻訳、分解などと直接、間接に関係していて全体で細胞の機能が制御されている。いず

れもとても複雑なマシーナリーで、それらが統合してうまく働くこと自体が自然の驚くべき姿である。

さて分子進化との関連を見てみよう。これらそれぞれのマシーナリーの構成単位であるタンパク質の、一つのアミノ酸置換が、細胞に及ぼす効果、さらには個体の生存に及ぼす効果が、点突然変異への自然淘汰の強さを決めるわけで、複雑システムであればあるほど多様で、多面的となりとらえにくくなる。

また、複雑システムの進化を考えると、避けて通れないのが、生命システムの柔軟性、ないしは可塑性である。タンパク質フォールディングのレベル、細胞内ホメオスタシスのレベル、さらには遺伝子発現システムのレベルで、ロバストで柔軟な性質が目ざされている。このためアミノ酸置換その他の突然変異の効果はしばしば小さく、ほぼ中立となり、システムの移行が可能になると考えられる。そして今後の問題として難しいのが、自己組織化の原理がいかに関係してくるのかという点である。いったい自然淘汰、ドリフト、自己組織化がどのように働いたのだろうか？今後の難しい問題であろう。

## 【連載記事:海外ラボへ行こう】

## ヨーロッパでの研究経験

中田行彦\*

## 東京でのフォース

2009年は、院生室と大学事務を行ったり来たりして、学位申請の準備に駆け回っていた傍ら、助教選からは冷静に振り落とされ、「着の身着のまま追い出されるかもしれない」という危機感を抱いていた。ブラジルの大学で、応用数学に関連する公募を見つければレジュメを送り、フィンランドで数理生物学に関連した公募を見つければ、メールを書いていた。

早稲田大学での指導教官の室谷義昭先生からロジスティック方程式やLotka-Volterra系を紹介され、時間遅れをもつ微分方程式や差分方程式の安定性解析をノートとペンで計算する毎日を過ごしていた。隣の芝生が青く見え、周期系のSEIRS型感染症モデルの基本再生産数やその大域挙動\*についても研究をし、後輩と書いた論文がアクセプトされて気分をよくしていた。しかしそれらの数理解析がどのように実学として役に立つのか聞かれても答えられなかった。人口モデルを研究するのは、生物学における何らかの課題に答えたいという動機からではなく、方程式に具体性や意味を与えて解析したいという私の我儘な、そして抽象性を求める一般的な数学者とは反対の、欲求からだった。

博士課程時から海外に行きたいということを考えていた。特にヨーロッパに行きたいと思っていた。ハンガリーを含む東欧には、私が好きな研究者がたくさんいたし、私の研究についても興味を持ってくれたからだ。海外で研究する自分がかっこいい気がする、という幼い感情も多分にあった。

大きな引金は、東京大学の稲葉寿先生によって催されていたセミナーでのOdo Diekmann教授(ユトレヒト大学)の、いわゆる”Sun-star calculus”に関する講義だった。当時は「論文を読んだことは無いが有名な人だ」というとても薄っぺらい認識であった。Sun-star calculusとは、個体の特性によって構造化された人口

モデルを、積分方程式(再生方程式)として定式化し、現在の状態が過去の履歴によって記述される遅延方程式として認識することで、厳密な安定性解析や分岐解析を可能にするための枠組みなのだが、全くわからないものをさもわかったふりをして前から二列目あたりで拝聴していた。講義の最後の方でミジンコモデル†の二重ホップ分岐について言及され、抽象的な積分方程式から具体的な挙動解析に至るストーリーにとぎめいた。そして自分が好きな遅延微分方程式と構造化個体群モデルは繋がっているのだ、ということに臆げに理解し、自分が進む方向性はこれだと思った。遅れをもつ方程式の解析についての専門性を高め、数理解析から実学へとはっきりとしたリンクを張りたいと考えてようになっていた。

秋には、Odo Diekmann教授の弟子だったPhilipp Gettoが北スペインの都市ビルバオにあるバスク応用数学研究所で博士研究員を公募していた。締切直前にCVやレジュメを慌ててアップロードしたが、忘れた頃にメールが届き、Skypeでのインタビューのオファーを頂いた。中央ヨーロッパ時間17:30が指定された時間だったが、初めての面接のオファーだった。

ヨーロッパでの17:30は日本時間の真夜中の午前1:30にあたる。これは試されているのだと思った私は‡、「面接の時間問題ないよ。」という返信を送った。それっぽい英語を書くことは出来ても、Skypeでの面接というのは私にとって非常に難易度が高いものであった。家にはインターネットが無く、今は大学にいて、しかも日本は真夜中の1:30なのだ、ということをお伝えすると少し受けたようだった。「構造化個体群モデルの研究と幹細胞生物学への応用がプロジェクトの骨幹で、今の研究内容と違ってくるけど、大丈夫なの?」ということや、「近くに生物医学の研究所があって、共同研究をする予定だけど興味ある?」ということをお聞かれた気がする。厳密な数理解析を続けながら生物学への具体的な応用に繋がっていきたい、という自分が譲歩すべき点はどこにもなく、しっかりと合致していることを確信した。足りないものは自分の経験や能力や英語力だけであった。

\*東京大学大学院数理科学研究科

\*パリでNicolas Bacaër先生に会って、SEIRモデルの大域挙動に関する未解決問題を紙に書いて頂いた。今思うと簡単だが、当時は周期係数をもつ感染症モデルの基本再生産数はそれほど理解されておらず、SEIRモデルの大域的な閾値挙動は未解決課題として挙げられていた。

†いわゆる”Daphnia”

‡そんなことはない



図1 ビルバオ、グッゲンハイム美術館 (<http://www.the-art-minute.com/>) (左) ピンチョス、パンの上にフォアグラやチーズなどがのっている。具材は様々である。美味しい。(中) ビルバオでの Farewell Party 近所の公園でみんなに寿司を振舞った。(右)

スペインは様々な地方にわかれ、フランスに面する北西部はバスク自治州と呼ばれている。ビルバオは人口35万人程のバスク最大の都市であり、バスク応用数学研究所は、2008年の秋にビルバオを擁するビスカヤ県に設立されたばかりだった。研究所は、ベンチャーや企業のR&Dを集約したParque Tecnológicoと呼ばれる山奥に位置し、全面がガラス張りで丸みをおびた現代的なデザインは、早稲田大学の理工キャンパスとは全く異なるものだった。20代から40代の研究者が多く、流体数学やネットワークの最適化理論など数学の学際応用を主なスコープとし、その中にMathematical Biologyが含まれていた。早稲田のプロジェクトで、新年の1月にドイツのダルムシュタット工科大学に滞在することが決まっていた私は、その機会を利用して、ビルバオにも行きたいと、厚かましくメールを書いた。Skypeのインタビュー以後何も向こうから連絡がなかった時だったが、オファーレターを受け取るために必死だった<sup>§</sup>。

ビルバオの街並みはヨーロッパのそれでありながら、グッゲンハイム美術館(図1左)に代表されるような現代的な一面を持ち合わせていた。大きな公園や街を歩く着飾った人たちや石で出来た重厚な建造物、海と山の幸が豊富な食文化にときめいた。東京に出てきた時感じたような興奮に似たものだった。研究所ではセミナーを行い、Philipp GettoとTomás Alarcónと研究の話をした。積分方程式のモデルや $\lambda$ が数え切れないほど出てくる特性方程式のノートを見せられ、興味があるかを聞かれた\*。昼には生ハムのサンドイッチやピンチョス(図1中)を食べに連れて行って貰った。正式にオファーレターが来たのは、卒業式の後、後輩と高田馬場で打ち上げている最中の深夜で、夢が少し叶った瞬間だった。

<sup>§</sup>新年おめでとうメールを送った。

\*今でもわくわくしたのを覚えている。去年論文となった。

## One-way to Spain

オファーレターを貰ってからは、現地で就業するための書類作り<sup>†</sup>に奔走し、片道の航空券でルフトハンザに乗った。日本で取得したビザを元に警察署で長期の就業許可証を得ることがまず大変だった。多くの人が滞在許可や就業許可の目的で長蛇の列を折りたたみ、炎天下の中最後尾に並んで2時間ほど待つと、やっとオフィスに入ることが出来た。オフィスの中に入っても、係りの人に書類を手渡すまでに30分ほど待つだった。順番が回ってくれば、スペイン語で会話をしなければならない。書類に漏れがなければ問題ないが、普通は何かが足らず、色々スペイン語で言われる(そして勿論わからない)。オフィスから出るたびに、係りの人から処理状況を示す印や書類を貰うことを学んだ。一度向こうから連絡が来るのだと、何も貰わずに帰ってきて、1ヶ月間処理が止まっていたことがあった。

東京にいたときに、Philippから原稿や関連論文を送って貰って読んでいた。彼はハイデルベルグ大学のAnna Marciniak-Czochraと、前駆細胞の分化度合いで細胞個体群が構造化された方程式を考えていた。モデルは、状態依存型の遅延微分方程式<sup>‡</sup>で定式化されていて、とてもクールだった。前駆細胞を無視した場合は二次元や三次元の非線形常微分方程式でモデルが表され、その局所安定性についてのスケッチが簡単に書かれていた。私は東京で、モデルの大域安定性を証明していて、PhilippとAnnaに送っていた。構成したリアプノフ関数は少し変でオリジナリティがあると自信を持っていた。Annaは面白がっていたようだったが、Philippは余り好きでないようだった。彼は不安定性が出る数理モデルが好きだったし、特性方程式を解析しがっていた。

ビルバオでの最初の論文はPhilippが同年に参加し

<sup>†</sup>ビザの申請や、スペインの研究所が私の雇用のために必要な書類を準備した。スペイン語での履歴書や、アポステイーユ付きの博士学位証明書、パスポートの全ページのコピー等が求められた。

<sup>‡</sup>時間遅れが状態変数の関数となっている。

ていたアメリカ数学会の学会紀要だった。私は東京で証明していた二次元の幹細胞モデルの大域安定性について書きたかったが、うまく言いくめられ<sup>§</sup>、三次元の常微分方程式モデルの局所安定性を解析することとなった。安定性の必要十分条件の導出やパラメータ平面での安定領域の描画を強く求められ、以前まで十分条件の導出で満足していたことや、着目するパラメータを意識することの重要性を気付かされた。彼との作業はまるで習字の清書のように、数え切れないほどドラフトを作りアップデートした。一つ一つが新鮮で、大変だったが納得がいく作業だった。Philippの専門は関数解析だったので、双対半群について教えてもらったり、半群理論を勉強し始めるようになった。仕事の原稿はよくOdo Diekmannと共有していたから、メールや学会で議論することができた。私のファインディングやアプローチを時折褒めてくれて、その度にとても嬉しく感じた。

近くにあったCIC bioGune研究所の細胞生物学者Maria del Mar Vivancoともディスカッションをする機会が多くあった。彼女は乳癌における癌幹細胞について研究しているウェット側の研究者だった。研究のバックグラウンドや言語の差異を埋める苦勞をした時間で(彼女は辛抱強く私の大域安定性解析について耳を傾けてくれた)、動機付けが乏しい数理解析の解釈にはある種の限界が存在することを痛感することとなった。数理モデルの力学的性質をスターティングポイントとするのではなく、モデリングや課題設定から互いに話し合うことや、モデルを多様な視点から照らし合わせる重要性を認識した。

週末は博士課程の学生やポスドクとディスコに行ったり、家でパーティをした。食事は美味しく、コーヒーや甘いものには事欠かなかった。友達に和食のレストランがあるから行こうと誘われ、がっかりした。研究所から帰ると、行きつけのカフェでコーヒーを飲みながら論文を読んだり、ノートを開いて計算をしていた。日本食が恋しくなり、中華レストランで騙したり、自炊をしてごまかしていた。現地の大きな中華レストランに行くのではなく、現地で働く中国人が行くような小さなレストランを探すのがポイントだった。マドリッドやバルセロナへ出かけては、日本料理店を巡るのが楽しみだった。困ったのはお風呂だった。一人でフラットを借りた直後に湯船に浸かることを最も楽しみにしていたが、使える熱湯の量に制限があり、浴槽はいつしか水風呂となっていた。これは後に温泉が豊富なハンガリーへと行くきっかけとなる。Philippとはよく週末や金曜日に遊びに出かけた。お互い音楽が好きで、イベントやライブを探しては2人で出かけて行った。彼はジャズもロックも好きで、いろんなクラ

<sup>§</sup>よく言いくめられた。

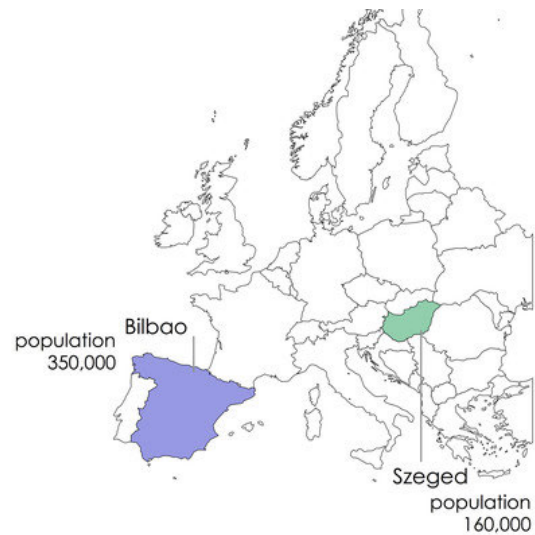


図2 ビルバオとセゲドの位置。ビルバオはスペインの北部にあり、セゲドはハンガリー南のセルビアやルーマニアとの国境に面している。それぞれの人口規模はWikipediaによる。

ブや野外のコンサートに出かけた。そんな時に仕事の話をする、それは来週な、と言われた。

英語圏でない国で生活するには、必要最低限の言葉を覚えなければならない。レベル1の「今日は！」(¡Hola!)や「元気？」(¿Que tar?)などはすぐ覚えられても、異国の街をサバイブするためには、もう少し語彙を増やさなければならなかった。重要なのは、感情を示す「欲しい」(Quiero)である。「欲しい」が言えれば、その後に色々名詞をつけることで、様々な場面に対応でき、自分の欲求\*が通るのであった。研究所には世界中から研究者が来ており、英語のブラッシュアップをする良い機会でもあった。研究所は当時ビルバオからバスで20分ほどのところにあったが、隣に同僚の研究者が座ると、それが私にとっての語学レッスンの時間だった。

## One-way to Hungary

2012年の6月からはハンガリーにあるセゲド大学のボヤイ数理研究所(図3右)へと移り、Gergely RöstがPIのERC<sup>†</sup>プロジェクト<sup>‡</sup>に参加することとなった。ハンガリーや周辺の東欧諸国には、遅延方程式の研究

\*例えば、"Quiero una tarta (I want to have a piece of cake)". 一度スーパーで食料を買い込み、バッグをくねず、大きなキャベツを抱えて佇んだ経験から学んだ。疲れた(Cansado)や眠い(Sueño)も応用範囲が広がった。

<sup>†</sup>European Research Council, 欧州研究会議

<sup>‡</sup>Delay differential models and transmission dynamics of infectious diseases, <http://www.epidelay.u-szeged.hu/>

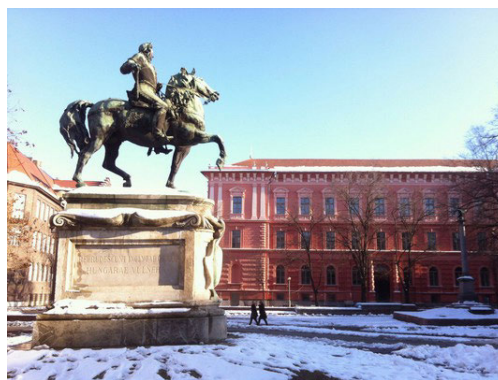


図3 Gergely Röst/筆者（左）Bolyai Institute（手前は Ferenc II Rákóczi の像）（右）

が盛んで、学生時代から特にハンガリーは憧れの場所であった。直面したものは、連れて行かれた中華料理屋や夜は完全に闇となるようなヨーロッパの片田舎といったものだった（中華料理はひどいもので、中国人の友達は美味いと言っていた）。しかし、私はハンガリーの中で一番お金がかけられているようなドナウ川の夜景を一生愛するだろうし、ごちゃごちゃした鉄道の駅では片言のハンガリー語で切符を買って得意気な顔をするだろう。社会主義時代の名残を必死に隠すように、現代のヨーロッパへと街を整備していく様を可愛く感じるようにさえなっていた。

東欧の研究者は、家庭内工業のようにみんな細々と研究しているのだ、と室谷先生から聞いていた\*。そのような中で、Gergely が ERC から 5 年間のファンディングを成功させたのは、大きな出来事だったと思う。事実、遅延方程式論と数理生物学のフィールドでうろついていた私を含め若い世代は、ハンガリーのセゲドに集まってきた。プロジェクトの内容は遅延微分方程式による感染症ダイナミクスのモデリング並びに数理解析を基礎とした感染症ダイナミクスの理解や解釈だった（しかし誤解を恐れずにそして砕けた言葉を使えば、変な方程式を用いて、具体的な実践研究へとつなげたい、というのが彼の動機だったと思う）。遅延方程式という分野はお世辞にも熱い分野だというのは難しく、私は漠然としたフラストレーションを抱いていた。海外へ行った理由の一つには、それについて何かヒントを得るという期待があったかもしれない。

セゲドは小さく、ガイドブックに 1 ページや 2 ページも割けば十分な街であったが、この街で過ごすことが何となく自分に重要な気がした。絵に描いたようなヨーロッパのアカデミアをどことなく感じながら、御伽話に出てくるようなこの街での生活が好きになっていた。自分が楽しんで出来る数理解析が本当に、そしてどのように生物学に貢献出来るのか考えながら、即

\*それは、信じられないほどお金がないということの意味していた。私は好きなことを好きな風に研究しているいなと捉えていた。

物的であるが、トップジャーナルに論文を載せることが一つの目標となっていた。この頃を書いた論文では、どれも数理的な部分や証明をすみずみまで詳細に記述する一方、ネットワーク型の感染症モデルや幹細胞個体群のダイナミクスといった（表面的には）話題性があるようなモデルを考察していた。後に J. Math. Bio. や SIAM J. Appl. Math. にアクセプトされた論文原稿は 50-60 ページにもなっていた。個体群動態の理解は無限次元力学系の中で捉えられるべきだという思いを強くしていったが、それに自分が何を付け加えられるのかが課題だった。

## Back to Tokyo (...and then?)

ヨーロッパにいた 4 年間は、とても心地よく特別な時間となった。国家間の往来が比較的自由的なヨーロッパであるが、未だ経済的な差異は乱暴に存在し、異質なものが混在していた。特にハンガリーは東欧諸国と西欧諸国の境に位置し、ブダペストからウィーンに出る度にその雰囲気の違いを楽しんだ。

私は、Odo と Philipp の影響で不安定性や分岐が出るモデルが好きになり、モデリングにも傾くなった。しかし依然と数理と生物学におけるギャップは存在していた。「貢献なんか出来ないよ。」と東京で言われた。それは、四六時中、例えば特定の病気について考えている人を前にしておこがましく、そして数学と生物学に優劣も何もないということで、私は「そんな数学やって何なの？」という呪縛から少しずつ逃げ始めたように思う。多くの人達に恵まれて、臨床医の方達とのシステムティックレビューや東京大学の西浦博先生のプロジェクトに誘ってもらったり、北海道大学の森亮介君や国立感染研究所の方達との仕事を始めることが出来、それらを動機としながら私は安心して抽象の世界に突っ込むことが出来るようになった。4 年間、具体性と抽象性の二兎を欲張って追いかけてきたが、それらは互いに有機的に結びつき始めたようである。それを話すのはこのノートの目的ではないと思うし、果実が実るにはもう少し時間を待つようである。

# 個体群生態学の統計力学的視点 (第三回) ～個体の生活史から集団の動態へ～

大泉 嶺\*

## 1. はじめに

本稿をもってこの“個体群生態学の統計力学的視点”は三回目を迎えることが出来た。第一回にも述べたが、この“統計力学的視点”というタイトルは単なる物理数学の生物学への輸入という意味ではなく、統計力学の精神であるマイクロ構造からマクロなダイナミクスを説明するという意図がある。著者としては物理学に倣って“統計生物学”という単語を使いたいのであるが、もはやデータ解析、統計モデリングなどの統計学ベースの研究が生態学の中の“統計”のイメージを占めているので、この旗を掲げるのは今は難しいだろう。しかし、このシリーズに流れているのはその“統計生物学”の精神である。

## 2. 前回までのあらすじ

前回われわれは、個体差を考慮した生育過程を齢  $a \in (0, \alpha)$  歳のときのサイズ  $X_a \in A$  として確率微分方程式:

$$\begin{aligned} dX_a &= g(X_a)da + \sigma(X_a)dB_a \\ X_0 &= x \end{aligned} \quad (1)$$

によるモデルを考察した。サイズに依存した繁殖率、死亡率をそれぞれ  $F(X_a) \geq 0$ 、 $\mu(X_a) > 0$  とおき、経路積分を導入し、以下の  $u_a(x)$ 、 $K_a(x \rightarrow y)$  関数によって Euler-Lotka 方程式を構成する特性関数  $\psi_r(x)$  を連続化した

$$\begin{aligned} u_a(x) &:= \int_A dy F(y) K_a(x \rightarrow y) \\ &= \mathbb{E}_x \left[ F(X_a) \exp \left\{ - \int_0^a ds \mu(X_s) \right\} \right] \end{aligned} \quad (2)$$

$$K_a(x \rightarrow y) := \int_{X_0=x}^{X_a=y} \mathcal{D}(x) \exp \left\{ \int_0^a d\tau \mathcal{L} \left( \frac{dX_\tau}{d\tau}, X_\tau \right) \right\} \quad (3)$$

$$\mathcal{L} \left( \frac{dX_\tau}{d\tau}, X_\tau \right) := - \frac{\left( \frac{dX_\tau}{d\tau} - g(X_\tau) \right)^2}{2\sigma(X_\tau)^2} - \mu(X_\tau) \quad (4)$$

$$\psi_r(x) := \int_0^\alpha da \exp\{-ra\} u_a(x). \quad (5)$$

ここで、 $u_a(x)$  は  $a$  歳における期待繁殖成功率を表している。 $K_a$  は初期サイズ  $x$  の個体が  $a$  歳でサイズ  $y$  に生き残って成長する写像関数 (密度関数) を表す。その他、 $K_a$  の構造などについては前稿を参照されたし。また、前稿に引き続き重要な役割を果たす、Feynman-Kac の公式も挙げておく\*:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial a} u_a(x) &= -\mathcal{H}_x^* u_a(x) \\ \mathcal{H}_x^* &:= -g(x) \frac{\partial}{\partial x} - \frac{1}{2} \sigma(x)^2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \mu(x). \end{aligned} \quad (6)$$

本稿の中心となるテーマは、連続化された特性関数 (5) を用いて表される

$$\psi_{r^*}(x) = 1 \quad (7)$$

の解  $r^*$  が、推移行列モデル同様、個体群動態の内的自然増加率になるのか? また、そうであるならばどのような個体群ダイナミクスの方程式に対応しているのか? という問題である。

## 3. 個体群動態

$P_t(a, x \rightarrow y)$  を時刻  $t$  において齢  $a$  で初期サイズ  $x$  から  $y$  まで成長した人口ベクトル (個体数密度) とする。サイズ成長、死亡率がそれぞれ式 (1)、 $\mu(X_a)$  で与えられているとするなら、時刻  $\varepsilon$  後の動態は

$$P_{t+\varepsilon}(a+\varepsilon, x \rightarrow y) = \int_A dz K_\varepsilon(z \rightarrow y) P_t(a, x \rightarrow z), \quad (8)$$

と書ける。これは時刻  $t$  での様々なサイズ  $z$  から  $y$  へ時刻  $\varepsilon$  で生存して到達する生育過程の推移を考えれば、自然な仮定である。このとき、 $a=0$  の個体は全て同じ  $x$  というサイズで生まれてくるので (ニュースレター 75 号 p.19)、新規個体の個体数密度は

$$P_t(0, x \rightarrow y) = n_t(x) \delta(x-y), \quad (9)$$

と表される。 $n_t(x)$  は時刻  $t$  での 0 歳個体の総人口密度とする。このときこの関数は、繁殖率  $F(\cdot)$  を用いて

\*今後の展開の為に、前回用いた作用素に負号を付与したものに变更してあるが、結果は同じである。これからの議論は全てこの定義を用いる

$$n_t(x) = \int_0^\alpha da \int_A dy F(y) P_t(a, x \rightarrow y), \quad (10)$$

となる。式(8)、(10)は積分写像モデル(Integral Projection model)とよばれ、[1]をはじめ、推移行列モデルや偏微分方程式モデルと並ぶ線形人口モデルの一つの表現方法である<sup>†</sup>。本稿はこの積分写像モデルから出発する。

#### 4. 偏微分方程式モデルとの関連

状態連続の構造人口モデルという、McKendrick方程式などの偏微分方程式による定式化が思い起こされる人もおられるかもしれない。そこで式(8)の偏微分方程式表現を導出してみよう。\$F(y)\$を領域\$A\$の境界で滑らかに0となる二階微分可能な関数(\$F(y) \in C\_0^2(A)\$)とする。この関数と式(8)を用いて

$$\begin{aligned} & \int_A dy F(y) P_{t+\varepsilon}(a+\varepsilon, x \rightarrow y) \\ &= \int_A dy F(y) \int_A dz K_\varepsilon(z \rightarrow y) P_t(a, x \rightarrow z), \end{aligned} \quad (11)$$

となる。まず、左辺を\$\varepsilon\$で微分する：

$$\begin{aligned} & \frac{\partial}{\partial \varepsilon} \int_A dy F(y) P_{t+\varepsilon}(a+\varepsilon, x \rightarrow y) \\ &= \int_A dy F(y) \left( \frac{\partial}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial a} \right) P_{t+\varepsilon}(a+\varepsilon, x \rightarrow y). \end{aligned} \quad (12)$$

次に右辺も同様に\$\varepsilon\$での微分をするのだが、その前に以下のように積分順序を入れ替える：

$$\begin{aligned} & \frac{\partial}{\partial \varepsilon} \int_A dy F(y) \int_A dz K_\varepsilon(z \rightarrow y) P_t(a, x \rightarrow z) \\ &= \frac{\partial}{\partial \varepsilon} \int_A dz \int_A dy F(y) K_\varepsilon(z \rightarrow y) P_t(a, x \rightarrow z) \\ &= \frac{\partial}{\partial \varepsilon} \int_A dz u_\varepsilon(z) P_t(a, x \rightarrow z) \\ &= \int_A dz \frac{\partial}{\partial \varepsilon} u_\varepsilon(z) P_t(a, x \rightarrow z) \end{aligned} \quad (13)$$

\$u\_\varepsilon(z)\$に対し、Feynman-Kacの公式

$$\int_A dz \frac{\partial}{\partial \varepsilon} u_\varepsilon(z) P_t(a, x \rightarrow z) = - \int_A dz \mathcal{H}_z^* u_\varepsilon(z) P_t(a, x \rightarrow z) \quad (14)$$

を用いる。式(14)の右辺を\$F(y)\$の性質に注意して部分積分を繰り返し、以下を得る：

$$\begin{aligned} & - \int_A dz \mathcal{H}_z^* u_\varepsilon(z) P_t(a, x \rightarrow z) = - \int_A dz u_\varepsilon(z) \mathcal{H}_z P_t(a, x \rightarrow z) \\ \mathcal{H}_z &:= \frac{\partial}{\partial z} g(z) - \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial z^2} \sigma(z)^2 + \mu(z) \end{aligned} \quad (15)$$

<sup>†</sup>ただし、良く知られた積分写像モデルはデータから写像関数を構成するのに対し、本稿で扱うモデルは確率微分方程式のモデルにより構築されている。

この微分作用素 \$\mathcal{H}\_z\$ のことを Fokker-Planck Hamiltonian と呼び、これに対し \$\mathcal{H}\_z^\*\$ を adjoint Fokker-Planck Hamiltonian と呼ぶ [2]。ここで、微分作用素 \$\mathcal{H}\_y^\*\$ と \$\mathcal{H}\_y\$ の関係が気になるかもしれない。この二つの作用素は双方が双方に対し形式的随伴作用素 (formal adjoint operator) といつて以下の関係を持っている：

$$\begin{aligned} \langle \mathcal{H}_y^* F, K \rangle &= \langle F, \mathcal{H}_y K \rangle \\ \langle F, K \rangle &:= \int_A dy F(y) K_a(x \rightarrow y). \end{aligned}$$

式(12)、(15)を用いて、極限 \$\varepsilon \downarrow 0\$ を考える：

$$\begin{aligned} & \int_A dy F(y) \left( \frac{\partial}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial a} \right) P_t(a, x \rightarrow y) \\ &= - \lim_{\varepsilon \downarrow 0} \int_A dz u_\varepsilon(z) \mathcal{H}_z P_t(a, x \rightarrow z) \\ &= - \lim_{\varepsilon \downarrow 0} \int_A dz \int_A dy F(y) K_\varepsilon(z \rightarrow y) \mathcal{H}_z P_t(a, x \rightarrow z) \\ &= - \lim_{\varepsilon \downarrow 0} \int_A dy F(y) \int_A dz K_\varepsilon(z \rightarrow y) \mathcal{H}_z P_t(a, x \rightarrow z) \\ &= - \int_A dy F(y) \int_A dz \delta(z-y) \mathcal{H}_z P_t(a, x \rightarrow z) \\ &= - \int_A dy F(y) \mathcal{H}_y P_t(a, x \rightarrow y). \end{aligned} \quad (16)$$

式(16)が任意の \$F(y)\$ で成り立つためには、人口ベクトルが偏微分方程式

$$\left( \frac{\partial}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial a} \right) P_t(a, x \rightarrow y) = - \mathcal{H}_y P_t(a, x \rightarrow y) \quad (17)$$

を満たさなければならない\*。よって、これが求める偏微分方程式である。個体群動態を考える場合こちらの表現の方が良く知られている。

#### 5. 個体群動態の漸近挙動

早速だが、式(17)を解くことから始めよう。まず、人口ベクトルを次のように \$\varepsilon\$ を変数とする関数とみる：

$$\hat{P}_\varepsilon(y) := P_{t+\varepsilon}(a+\varepsilon, x \rightarrow y). \quad (18)$$

これにより、偏微分方程式表現を導いた時のように以下の関係を使う

$$\frac{\partial}{\partial \varepsilon} \hat{P}_\varepsilon(y) = \left( \frac{\partial}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial a} \right) P_{t+\varepsilon}(a+\varepsilon, x \rightarrow y). \quad (19)$$

こうすることで、式(17)は時刻に関して1変数の方程式

$$\frac{\partial}{\partial \varepsilon} \hat{P}_\varepsilon(y) = - \mathcal{H}_y \hat{P}_\varepsilon(y), \quad (20)$$

となる。ここで一つのテクニックを使う、まず、微分作用素 \$\mathcal{H}\_y\$ を定数もしくは行列と置いて形式的に解いた形を考える：

\*この手の一般的な証明は [3] を見よ。



$$\hat{P}_\varepsilon(y) = \exp\{-\varepsilon\mathcal{H}_y\}\hat{P}_0(y). \quad (21)$$

厳密な定義は少々複雑だが、このような表現が許されるには  $\mathcal{H}_y$  が年齢  $a$  によらない事が必要条件である。式 (21) を元の変数で書けば

$$P_{t+\varepsilon}(a+\varepsilon, x \rightarrow y) = \exp\{-\varepsilon\mathcal{H}_y\}P_t(a, x \rightarrow y), \quad (22)$$

が得られる。ここで新たに登場した作用素  $\exp\{-\varepsilon\mathcal{H}_y\}$  は、指数行列のごとく

$$\exp\{-\varepsilon\mathcal{H}_y\} = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(-\varepsilon)^k (\mathcal{H}_y)^k}{k!},$$

と、定義する方が自然にみえる。しかし、これでは作用される関数に非常に強い制約条件を課すことになってしまい、不便である\*。そこで、式 (8) と見比べることで、式 (22) が積分写像と同値の表現であることがわかる。つまり、この作用素  $\exp\{-\varepsilon\mathcal{H}_y\}$  は式 (8) の右辺における積分演算を指示しているのである。こうすれば、作用される側の関数としてかなり広い範囲を扱える。実をいうと、この作用素は解析半群と呼ばれるものであり (以下単に半群と呼ぶ)、指数法則の一般化として次の性質を持つ

$$\exp\{-(a+a')\mathcal{H}_y\} = \exp\{-a\mathcal{H}_y\}\exp\{-a'\mathcal{H}_y\}. \quad (23)$$

次は  $t \gg a$  における解  $P_t(a, x \rightarrow y)$  の挙動を考えよう。初期値を  $(t, a) \rightarrow (t-a, 0)$  とし、 $\varepsilon = a$  と平行移動することにより

$$\begin{aligned} P_t(a, x \rightarrow y) &= \exp\{-a\mathcal{H}_y\}P_{t-a}(0, x \rightarrow y) \\ &= \int_A dz K_a(z \rightarrow y)n_{t-a}(x)\delta(x-z), \quad (24) \\ &= n_{t-a}(x)K_a(x \rightarrow y) \quad (t > a) \end{aligned}$$

となる。式 (24) を式 (10) に代入すれば新規個体数密度  $n_t(x)$  の方程式：

$$n_t(x) = \int_0^a da n_{t-a}(x)u_a(x), \quad (25)$$

が得られる†。この方程式を再生方程式 (renewal equation) と呼ぶ [4]。ここで、新規個体数密度を

$$n_t(x) = Q_x \exp\{r^*t\} \quad Q_x > 0, \quad (26)$$

とおいて、式 (25) に代入し：

$$Q_x \exp\{r^*t\} = \int_0^a da Q_x \exp\{r^*(t-a)\}u_a(x), \quad (27)$$

\*例えば、 $P_t(a, x \rightarrow y)$  に無限回微分可能性などを要求するが、初期条件を見ればそれが意味をなさない事が分かる

†ここで、 $u_a(x)$  の定義を使った。

再び、式 (26) の右辺で両辺を割れば

$$1 = \int_0^a da \exp\{-r^*a\}u_a(x)$$

となつて、式 (7) を得る。式 (7) を満たす実数  $r^*$  を与えると、人口ベクトルは式 (24) を用いて

$$P_t(a, x \rightarrow y) \approx Q_x \exp\{r^*(t-a)\}K_a(x \rightarrow y)$$

に漸近することが知られている (Sharp-Lotka-Feller の定理)。この方法だと  $\alpha = \infty$  を扱えないと思われるかもしれない。しかし、その場合でも十分大きな  $t$  では、初期条件の影響が  $Q_x$  の大きさの違い程度に収まり、同じ結果になる事が知られている‡つまり、このモデルは Malthus 的人口動態を与える [4,5]。このとき  $r^*$  は式 (7) を満たす唯一の実数であり最大の絶対値を持つ事が、 $\psi_r(x)$  の  $r$  に関する単調性から示せる。したがって、 $r^*$  は内的増加率である。即ち、式 (7) は内的不確実性を含む連続状態年齢-サイズ構造化モデル (8)、(10) の Euler-Lotka 方程式である。

## 6. 前進と後退

ここで一旦、確率論に話を戻そう。この半群による表現は、他にもいくつかの煩雑な計算を簡潔に見せる事が出来る。例えば写像関数はこの表現を使って

$$K_a(x \rightarrow y) = \exp\{-a\mathcal{H}_y\}\delta(x-y)$$

と表せるので、両辺を  $a$  で微分すれば写像関数が

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial a} K_a(x \rightarrow y) = -\mathcal{H}_y K_a(x \rightarrow y) \\ \lim_{a \rightarrow 0} K_a(x \rightarrow y) = \delta(x-y), \end{cases} \quad (28)$$

の解 (基本解という) であることも簡単に示せる。この方程式は Kolmogorov 前進方程式または Fokker-Planck 方程式と呼ばれている。加えて、前稿で紹介した Chapman-Kolmogorov の等式も

$$\begin{aligned} K_{a+a'}(x \rightarrow y) &= \int_A dz K_a(z \rightarrow y)K_{a'}(x \rightarrow z), \quad (29) \\ &= \exp\{-a\mathcal{H}_y\}\exp\{-a'\mathcal{H}_y\}\delta(x-y) \end{aligned}$$

となるなど、性質 (23) を用いて指数法則に帰着される。 $u_a(x)$  の定義 (2) と Feynman-Kac の公式を考えれば、随伴作用素  $\mathcal{H}_x^*$  を用いた半群表現が

$$u_a(x) = \exp\{-a\mathcal{H}_x^*\}F(x) := \int_A d\xi F(\xi)K_a(x \rightarrow \xi),$$

という演算に対応する事も分かるだろう。こちらの表現を用いても、Chapman-Kolmogorov の等式は

‡そのため本稿では、式 (8)、(10) の初期条件に関して言及しなかった。

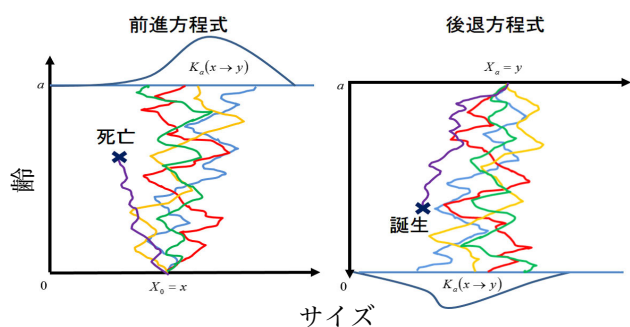


図1 式(28)の解は、初期値  $x$  を持つコホートの  $a$  年後のサイズ  $y$  の分布を与えることから“前進”方程式と称される。一方、式(31)が初期値  $x$  の発展過程を与える事から、時刻  $a$  でサイズ  $y$  に成長したコホートの  $a$  年前のサイズ  $x$  の分布を与える ( $a$  が大きければ  $y$  に到達できるコホートのサイズは縮小する) ので、“後退”方程式と称されてきた。つまり前進方程式と後退方程式ではこのように分布に関して時間 (この場合年齢) の進行方向が逆である。本シリーズでは  $x$  を固定した立場を取るなのでこの解釈は用いない。

$$K_{a+a'}(x \rightarrow y) = \exp\{-a\mathcal{H}_x^*\} \exp\{-a'\mathcal{H}_y^*\} \delta(x-y), \quad (30)$$

と表現できる<sup>§</sup>。この場合、写像関数の  $x$  に関する発展方程式

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial a} K_a(x \rightarrow y) = -\mathcal{H}_x^* K_a(x \rightarrow y) \\ \lim_{a \rightarrow 0} K_a(x \rightarrow y) = \delta(x-y), \end{cases} \quad (31)$$

が両辺を微分することで得られる。Feynman-Kac の公式を用いれば式(31)の解は

$$K_a(x \rightarrow y) = \mathbb{E}_x \left[ \delta(X_a - y) \exp \left\{ - \int_0^a ds \mu(X_s) \right\} \right],$$

と書かれる。式(28)と式(31)の解には重要な違いがある。90年代以前の教科書では、それらは専ら図1のような分布の性質の違いで説明されていた。しかし、現代の解釈は単に前進方程式(28)は拡散過程(1)の分布関数を与え、後退方程式(6)はその拡散過程を変数に持つ関数  $F(X_a)$  の期待値を与える\*、というような説明がなされる事が多い(例えば、[6])。この変化は粒子の存在分布を扱う統計力学への応用を中心とした時代から、90年代以降、証券取引手数料(取引による純粋利益の期待値)の算出を中心とする金融工学への応用が台頭するとともに、用途に応じた解釈の付加があったと思われる。

<sup>§</sup>こちらの表現では半群が  $x$  に作用することに注意せよ。  
\*ややこしいことに、 $x$  の分布の発展とみると年齢  $a$  は後ろ向きに見えるのだが、 $x$  を固定して期待値としてみれば、式(6)の年齢は未来に向かっている。

## 7. 生活史と個体群動態

全体的に数学的な内容が長くなったが、このようにして式(7)が個体群動態との接点を持つことが正当化された。そこで、前回導出した一回繁殖生物の特性関数<sup>†</sup>

$$\begin{aligned} \psi_r(x) &= \phi(x^*) \left( \frac{x}{x^*} \right)^{\rho_+(r)} \\ \rho_+(r) &= \frac{1}{2} \left( 1 - \frac{2b}{\sigma_1^2} \right) + \frac{1}{2} \sqrt{\left( 1 - \frac{2b}{\sigma_1^2} \right)^2 + \frac{8\mu_0}{\sigma_1^2} + \frac{8r}{\sigma_1^2}}, \end{aligned} \quad (32)$$

より、Euler-Lotka 方程式は

$$\psi_{r^*}(x) = \exp \left\{ \log \phi(x^*) - \rho_+(r^*) \log \frac{x^*}{x} \right\} = 1$$

となつて、

$$\rho^* := \frac{\log \phi(x^*)}{\log \frac{x^*}{x}} = \rho_+(r^*), \quad (33)$$

を満たす  $r^*$  を求めればよい。特性関数が

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

の解である事を利用すると、内的増加率

$$r^* = \left[ b - \frac{\sigma_1^2}{2} (1 - \rho^*) \right] \rho^* - \mu_0, \quad (34)$$

が得られる。こうして、生活史から具体的な内的増加率を導く事が出来た。まず、注目すべきことは、内的不確実性の大きさを表す  $\sigma_1$  と新たに定義したパラメータ  $\rho^*$  の関係である。それは、 $\rho^* < 1$  の時、 $\sigma_1$ 、つまりサイズ成長率の個体差は個体群成長率を減少させ、逆に  $\rho^* > 1$  では増大させるという関係である：

$$\frac{\partial}{\partial \sigma_1^2} r^* = \frac{1}{2} \rho^* (1 - \rho^*).$$

この現象は環境変動などの外的不確実性の研究結果とは全く異なる性質である。この意味を理解するためには、まず、パラメータ  $\rho^*$  の意味を考える必要がある。内的増加率の  $\rho^*$  に関する非絶滅領域<sup>‡</sup>  $r^* \geq 0$  :

$$\rho^* \geq \rho_+(0)$$

に着目すると、内的増加率はこの領域で単調増加である。 $\rho^*$  が大きい生物とは、定義(33)より、

- (1) 繁殖時の産卵数または種子数  $\phi(x^*)$  が大きい
- (2) 初期サイズ  $x$  と成熟サイズ  $x^*$  の比が1に近い

<sup>†</sup>前回の計算において  $\frac{1}{2}$  を付けるのを失念していた事をお詫びする。

<sup>‡</sup> $r^* \geq 0$  の条件で解けば得られる。 $\rho_+(r)$  の導出過程からも導ける。

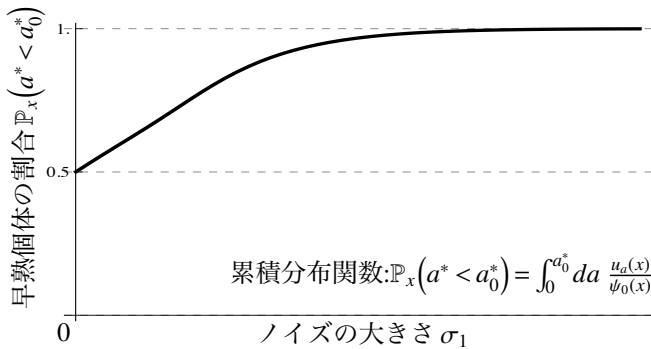


図2 このグラフは決定論における成熟年齢  $a_0^* := \langle a^* \rangle_{\sigma_1=0}$  よりも早く成熟した個体を繁殖寄与年齢の累積分布関数 (第二回 p25. 参照) を用いて表したものである。横軸はノイズの大きさ  $\sigma_1$ 、縦軸は決定論よりも早く成熟齢に達した個体の累積分布関数を用いた割合を表す。密度関数の詳細については前稿を参照されたし。

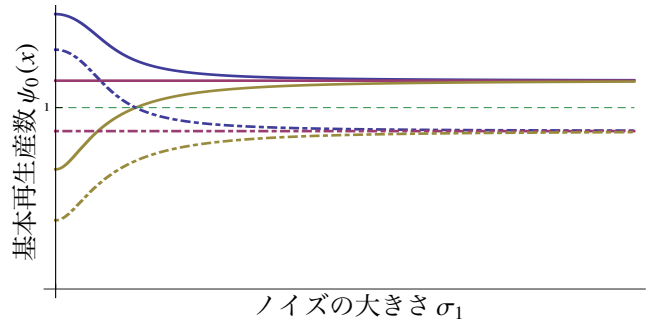


図3 このグラフはノイズの大きさと  $R_0$  の関係を表している。の実線は  $\rho^* > 1$  での  $R_0$  を表し、点破線は  $\rho^* < 1$  におけるそれを表す。緑の破線は非絶滅領域の境界  $\psi_0(x) = 1$  を表している。青、赤、黄色はそれぞれ  $\mu_0/b < 1$ 、 $\mu_0/b = 1$  および  $\mu_0/b > 1$  に対応している。

(3) (1) と (2) 両方

を満たす事を意味する。個体レベルでは条件 (1) は基本再生産数  $R_0 = \psi_0(x)$  の大きさに関係し、条件 (2) は成熟速度に関係する。では、そこに成長速度のノイズが加わると個体群構造に何が起こるのだろうか？そこで図2を見て頂きたい。この図ではノイズの大きさが早熟個体の割合を増加させる事を表している。サイズ成長速度のノイズは決定論における成熟年齢  $a_0^*$  を中心に早熟 (precocity)、晩熟 (altrecity) の双方の個体を生み出す。それにも関わらず、成熟年齢に非対称性が生まれる事は奇異に感じられるかもしれない。しかし、そのからくりは、自然死亡率  $\mu_0$  の効果を考えると案外単純なものである。  $\mu_0$  が定数であるから、年を追うごとにサイズの成長速度に関係なく、生残率が単調に減少する。これは、早熟個体にとっては生残率が高く、晩熟個体の生残率は低くなる事を意味する。その結果、早熟個体の寄与が相対的に上がり、集団の世代時間 (generation time) が短くなるのである。世代時間が短くなれば、短期間で集団サイズの成長が望めるので、内的増加率の増大要因になりうる。

一方、これらの内的不確実性の効果は  $R_0$  にも影響するはずだが、こちらはそれほど単純ではない。まず、  $\lim_{\sigma_1 \downarrow 0} \rho_+(0) = \mu_0/b$  と  $\lim_{\sigma_1 \uparrow \infty} \rho_+(0) = 1$  を用いて、  $R_0$  の二つの極限

$$\lim_{\sigma_1 \rightarrow 0} \psi_0(x) = \phi(x^*) \left( \frac{x}{x^*} \right)^{\frac{\mu_0}{b}} \quad \lim_{\sigma_1 \rightarrow \infty} \psi_0(x) = \phi(x^*) \frac{x}{x^*}$$

を考える。  $\mu_0/b < 1$  である時は図3のように、ノイズは  $R_0$  を減少させる。これは死亡率  $\mu_0$  が相対的に小さいため、晩熟個体の生残率の低さにより成熟個体数全体が決定論におけるそれを下回る為である。逆に  $\mu_0/b > 1$  のときは、早熟個体の生残率の高さが決定論より成熟個体数を増やすので、  $R_0$  は高くなる。他方、  $R_0$  の極限  $\lim_{\sigma_1 \rightarrow \infty} \psi_0(x)$  が非絶滅領域にある条件を考えると、

$\rho^* \geq 1$  である事が分かる。つまり、  $\rho^* \geq 1$  の集団では、ノイズにより  $R_0$  が減少しても、絶滅を引き起こす水準  $\psi_0(x) < 1$  までは減少しない為、世代時間短縮の論理で内的増加率が增大する。一方、  $\rho^* < 1$  の場合はノイズによる  $R_0$  減少の効果が世代時間の短縮を上回り、内的増加率の減少に働くわけである [7]。

8. 次回予告

このように、内的不確実性の効果は成長、繁殖、死亡の全てのイベントと密接に関わる為、これまで知られてきた外的不確実性とはかなり異なる効果を生活史に及ぼしていると考えられる。今回は内的不確実性の影響下で、生活史進化を考察したい。所謂、最適生活史スケジュール問題である。このテーマは長らく制御理論の応用問題とされて来たが、これを確率解析の分野へと拡張し、個体群動態と結び付けようという試みである。乞うご期待。

参考文献

[1] M. R. Easterling, S. P. Ellner, P. M. Dixon, Size-specific sensitivity: applying a new structured population model, Ecology, 81 (3) (2000) 694 – 708.  
 [2] B. E. Baqaie, Path Integrals and Hamiltonians: Principles and Methods, Cambridge University Press, 2014.  
 [3] 垣田高夫, ルベーグ積分しよーとこーす, 日本評論社, 1995.  
 [4] 稲葉寿, 数理人口学, 東京大学出版会, 2002.  
 [5] ミンモ, イアネリ, 稲葉寿, 国谷紀良, 人口と感染症の数理: 年齢構造ダイナミクス入門, 東京大学出版会, 2014.  
 [6] 青本和彦, 上野健爾, 加藤和也, 神保道夫, 砂田利一, 高橋陽一郎, 深谷賢治, 俣野博, 室田一雄, 数学入門辞典, 岩波書店, 2005.  
 [7] Optimal life schedule with stochastic growth in age-size structured models: theory and an application, Oizumi, R. and Takada, T.,

## 学会事務局からのお知らせ

### 1. 研究奨励賞 第10回受賞報告

この度、第10回研究奨励賞の受賞者が以下の通り決まりましたのでお知らせいたします。授賞式および受賞講演は2016年日本数理生物学会年会において行なわれる予定です。

#### 受賞者

加納 剛史 (かのう たけし) 氏 (東北大学電気通信研究所)

中田 行彦 (なかた ゆきひこ) 氏 (東京大学大学院数理科学研究科)

#### 選考報告

加納剛史氏は、2002年3月に北海道大学医学部医学科を卒業後、同年より2年間北海道大学附属病院第一内科研修医として勤務しました。その後退職し、2005年4月に大阪大学大学院生命機能研究科非平衡物理学研究室博士課程3年次に編入、塩水振動子の流れの転換過程の数理モデリングに関する研究に従事しました。2008年3月に大阪大学大学院生命機能研究科博士課程修了、博士(理学)を取得、同年4月より同大学特任研究員となり、結合振動子系の制御に関する研究に従事しました。2009年8月より東北大学助教(大学院医学系研究科)、2014年4月より東北大学電気通信研究所助教(任期付)となり、現在に至ります。現在は、生物ロコモーションに内在する自律分散制御則の解明に関する研究を行っています。このように加納氏は、医師を経験後に物理学で学位を取得し、その後工学の視点から生物学の問題を理論的に研究するという特殊な経歴をもち、それを生物学・物理学・工学にまたがる学際研究に生かして独創的な研究を行っています。加納氏の、数理生物学会の従来分野の枠を広げる独自性の高い研究、さらに2010年から積極的に数理生物学会の年会にも参加し4件のポスター賞を授賞するなどの貢献も高い評価を受けました。

中田行彦氏は、2010年3月早稲田大学大学院基幹理工学研究科を修了、同時に博士(理学)を取得、同年4月から2012年5月までバスク応用数学研究所

(スペイン)の博士研究員、同年6月から2014年3月までセゲド大学 Bolyai 数理研究所(ハンガリー)の博士研究員を務め、同年4月から日本学術振興会特別研究員PDとして東京大学大学院数理科学研究科に所属し、現在に至ります。中田氏は、主に生態学や疫学などの生物学および応用数学における数理モデル、特に時間遅れをもつ系の定式化・一般化・大域解析に関して多くの業績をあげています。近年では、生体内の幹細胞の増殖を記述する非線形常微分方程式系の大域解析にも研究の幅を広げており、日本数理生物学会における従来の応用数学研究の分野の枠を広げる独自性の高い研究が評価されました。さらに、学位取得直後からの海外研究経験を活かしての学会年会におけるシンポジウム企画と海外研究者の招へいなど、学会への貢献、特にハンガリーの数学グループとの懸け橋なども今後の日本数理生物学会の国際化にとって貴重なものとして評価されました。

上記に従いまして、加納剛史氏と中田行彦氏の両氏の業績は「日本数理生物学会(JSMB)は、数理生物学に貢献をしている本学会の若手研究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と判断し、ここに加納剛史氏と中田行彦氏の両氏を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す。

日本数理生物学会研究奨励賞選考委員会：巖佐庸、近藤倫生、竹内康博、時田恵一郎(委員長)、森下喜弘、李聖林

### 2. 総会報告

2015年日本数理生物学会総会について、以下の通り報告いたします。

日時：2015年8月17日 16:40~17:50

場所：同志社大学 良心館

総会に先立ち、佐々木顕氏が議長として事務局から推薦され、承認された。

#### 議題

##### 1. 2017年日本数理生物学会大会について

北海道地区・東北地区の共同開催、高田壮則氏(北海道大学)と瀬野裕美氏(東北大学)が責任者となる

ことについて承認を得た。

## 2. 2018年日本数理生物学会大会について

SMBとの合同大会をシドニーで開催することについて承認を得た。

## 3. 託児補助について

女性研究者支援(託児支援)に対して重定南奈子氏より200万円(1年当たり100万円)の寄付があったことを踏まえ、2015年以降は大会予算ではなく学会の会計で託児支援を行うことが提案された。託児補助の上限は30万円とし、予算を超える場合は対象者に案分する。2015-2017年の3年間この制度を実施し、非学会員についても便宜を図ることとする。この案について承認を得た。

## 4. 外国人研究者の招聘について

海外の研究者との交流を進めるため、JSMB単独開催となる2016年の大会における外国人研究者の招聘費用を学会で予算化することについて提案があった。JSMB-SMB Osaka 2014における学会の収益の一部をこれに充て、招聘者1人当たり最大25万円の分配とし、合計100万円以内を予定する。この提案について承認を得た。

## 5. 2014年度決算、2015年度予算執行状況および2016年度予算

前年度会計幹事の大槻久氏より2014年度会計決算について報告があり、会計監査も含めて承認を得た。続いて2015年度予算執行状況並びに2016年度予算案について現会計幹事の近藤倫夫氏より報告があり、この提案について承認を得た。

## 6. 会則の改正について

会則第21条より「中堅または」の文言を削除することが提案され、総会参加人数29名全員がこれに賛成し、承認された。

## 7. 大久保賞選考委員

望月敦史氏が推薦され、これについて承認を得た。

## 8. 日中韓数理生物コロキウムへのインドの参加について

2015年9月26日に日中韓印の4カ国の代表が協議し、日中韓共にインドの参加を承認した。インドの加盟に伴い、2017年にインド(IIT Kumpur)で日中韓印数理生物コロキウム(仮称)を開催することについて提案があり、この提案について承認を得た。

## 報告事項

### 1. 次期会長・運営委員(2017-8)の選挙について

2015年末に会長・運営委員選挙を行う。岡山大の梶原毅氏が選挙管理委員長をつとめ、現会長の難波利幸氏と幹事長の佐々木徹氏が立ち会いをつとめる。

### 2. 2016年日本数理生物学会大会について

2016年日本数理生物学会大会委員長の岩見真吾氏より

場所：九州大学伊都キャンパス

日時：2016年9月7,8,9日

にて大会が開催されることについて報告があった。

### 3. 第10回研究奨励賞選考報告

時田恵一郎選考委員長より加納剛史氏、中田行彦氏の2名が研究奨励賞を受賞したこと、またその受賞理由について説明があった。2016年選考委員は運営委員会で決定する。

### 4. 次期ニューズレター編集局について

吉田勝彦(国立環境研究所)編集委員長、加茂将史(産業技術総合研究所)、川口勇生(放射線医学総合研究所)、横溝裕行(国立環境研究所)、鈴木健大(国立環境研究所)の5名の方に依頼することについて報告があり、次期編集委員長吉田勝彦氏から挨拶があった。

### 5. JSMB-SMB Osaka 2014 報告

海外28カ国から242名、国内から296名の参加者を得て、大盛況のうちに閉会。会計については2,154,580円の黒字、既に学会予算に合算済み。

## 3. 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、ニューズレター送付先など)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。

## 4. 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所 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

## 5. 日本数理生物学会会則 新旧対照表

(旧)

### 第4章 表彰

第21条「研究奨励賞」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を表彰することにより、研究の発展を奨励しわが国の数理生物学の一層の活性化をはかるため、日本数理生物学会研

究奨励賞を設ける。研究奨励賞について必要なことは細則で定める。[附則]1 から 8 [略]

(新)

#### 第4章 表彰

第21条「研究奨励賞」数理生物学に貢献をしている本学会の若手会員の優れた研究を表彰することにより、研究の発展を奨励しわが国の数理生物学の一層の活性化をはかるため、日本数理生物学会研究奨励賞を設ける。研究奨励賞について必要なことは細則で定める。[附則]1 から 8 [略]

9 本会則は平成27年8月28日から一部改正施行する。

※下線部は変更事項

### 6. 2014年度決算・2015年度予算執行状況・2016年度予算

以下のとおり報告する。ただし

(\*1) 2014年度事務委託費として

(\*2) 2015.1.1～8.1の入金。下記\*6にあるように、今年度の会費収入見込みはこの額以外に¥349,000あり

(\*3) 大阪合同大会の大会還元金¥2,154,580を予定

(\*4) ニュースレター(2014年秋)発送費

(\*5) 2014年未作成分

(\*6) 「2015年度執行状況」に2015.8.1時点未執行の「(収入)会費収入見込み¥349,000」、「(収入)大会還元金¥2,154,580」、「(支出)ニュースレター関連費用¥83,000」、「(支出)選挙¥95,000」、「(支出)通信費等¥88,000」を追加して算出。なお、会費収入見込みは8.1時点での会費納入者数(一般261,学生60)を2015.8.1の会員数より差し引いて得られる未納会員が全て会費を納入するとして算出(一般89名×¥3,000+学生41名×¥2,000=¥349,000)

(\*7) 2015.8.1の会員数より[一般会員350名×¥3,000+学生会員101名×¥2,000+外国(割引)2名×¥2,400]×0.9として算出

(\*8) 2015.7からの1年間契約分、未執行の2015年度請求書より算出

(\*9) 2015.9.1からの1年間契約分、未執行の2015年度請求書より算出

(\*10) 大会費¥100,000および外国人研究者招聘費¥1,000,000

(\*11) 「2015年度執行状況」より、8.1時点未執行の「(支出)大会費¥100,000」、「(支出)外国人研究者および大久保賞受賞者招聘旅費¥750,000」、「(支出)託¥200,000」を減額して算出

#### 日本数理生物学会 2014年度決算

会計 大槻 久

一般会計	2014年度予算	2014年度決算
<b>収入</b>		
繰越	5,271,832	5,263,888
会費	1,334,200	1,185,000
大会還元金	0	365,059
利子等	0	56
計	6,606,032	6,814,003
<b>支出</b>		
ニュースレター 過年度	0	35,242
ニュースレター 冬印刷	60,000	52,932
ニュースレター 冬郵便	40,000	29,646
ニュースレター 春印刷	60,000	66,528
ニュースレター 春郵便	40,000	32,219
ニュースレター 秋印刷	50,000	66,528
ニュースレター 秋郵便	40,000	0
会費請求	40,000	34,408
名簿	150,000	0
選挙	0	81,410
通信費等	10,000	2,358
ドメイン名経費	4,000	0
奨励賞経費	7,000	0
web作成費	400,000	327,840
サーバ維持費	120,000	0
事務局経費 外部委託	380,000	340,900
事務局経費 事務諸経費	25,000	880
特別会計へ	100,000	100,000
小計	1,526,000	1,170,891
予備費(次年度繰越)	5,080,032	5,643,112
計	6,606,032	6,814,003

特別会計	2014年度予算	2014年度決算
<b>収入</b>		
繰越	1,731,484	1,811,879
繰り入れ(一般)	100,000	100,000
寄付	0	1,000,000
計	1,831,484	2,911,879
<b>支出</b>		
大会費	1,000,000	13,521
旅費	80,000	23,817
小計	1,080,000	37,338
予備費(次年度繰越)	751,484	2,874,541
計	1,831,484	2,911,879

#### 監査報告

日本数理生物学会の2014年度の収入及び収支に関する証書類を調べ、全て適正に執行され、決算報告にも誤りのないことを確認しました。

2015年4月6日

会計監事

山内 淳



日本数理生物学会  
2015年度予算執行状況・2016年度予算

会計幹事 近藤 倫生  
(執行状況は2015年8月1日現在)

一般会計	2014年度決算	2015年度予算	2015年度執行状況	2016年度予算
<b>収入</b>				
繰越	5,263,888	5,417,437	5,463,112 (*6)	7,678,250
会費	1,185,000	1,159,920	(*2) 868,800	(*7) 1,131,120
大会還元金	365,059	0	(*3) 0	0
利子等	56	0	16	0
計	6,814,003	6,577,357	6,331,928	8,809,370
<b>支出</b>				
ニュースレター 過年度	35,242	0	(*4) 45,327	0
ニュースレター 冬印刷	52,932	53,000	53,978	54,000
ニュースレター 冬郵便	29,646	30,000	31,571	32,000
ニュースレター 春印刷	66,528	66,000	60,588	61,000
ニュースレター 春郵便	32,219	33,000	32,651	33,000
ニュースレター 秋印刷	66,528	53,000	0	53,000
ニュースレター 秋郵便	0	30,000	0	46,000
会費請求	34,408	40,000	34,108	40,000
名簿	0	0	(*5) 143,640	150,000
選挙	81,410	95,000		
通信費等				
通信費	2,358	5,000	3,763	5,000
ドメイン名経費	0	4,000	0	(*8) 3,000
奨励賞経費	0	7,000	0	7,000
web作成費	327,840	0	0	0
サーバ維持費	0	77,000		(*9) 80,000
事務局経費				
外部委託	340,900	(*1) 350,000	(*1) 380,700	380,700
事務諸経費	880	5,000	4,932	5,000
特別会計へ	100,000	100,000	100,000	(*10) 1,100,000
小計	1,170,891	948,000	891,258	2,049,700
予備費(次年度繰越)	5,643,112	5,629,357	5,440,670	6,759,670
計	6,814,003	6,577,357	6,331,928	8,809,370
<b>特別会計</b>				
<b>収入</b>				
繰越	1,811,879	1,862,829	2,874,541	(*11) 2,924,541
繰り入れ(一般)	100,000	100,000	100,000	(*10) 1,100,000
寄付	1,000,000		1,000,000	0
計	2,911,879	1,962,829	3,974,541	4,024,541
<b>支出</b>				
大会費	13,521	100,000	0	100,000
旅費	23,817	0	0	0
託児支援	0	0	0	300,000
外国人研究者 招聘旅費	0	0	0	1,000,000
小計	37,338	100,000	0	1,400,000
予備費(次年度繰越)	2,874,541	1,862,829	3,974,541	2,624,541
計	2,911,879	1,962,829	3,974,541	4,024,541

## 編集後記

北海道大学内の数理生物学研究者にニューズレターの編集を依頼されましたのは約2年前の数理生物学会静岡大会の総会でのことです。本年の数理生物学会京都大会の総会で、次号からはつくば地域を中心としたメンバーたちが今後二年間の編集局を担当してくれることになり、二年間の責務を終え、ほっと肩の荷を降ろしているところです。

ニューズレターの読者の方々は、編集局のメンバーたちがどのようにしてニューズレターの編集に携わっているのか、普段はあまり意識することはないでしょう。また、編集後記の文責を担当する編集局長の名前は表面に現れても、メンバーについてはまったく情報がないのが通例です。編集局の任を離れるに当たって、この編集後記の紙面を借りて来し方を振り返るとともに、編集局メンバーの紹介をしたいと思います。

二年前の数理生物学会静岡大会当時は、編集局業務を依頼されたものの一体どうなることかと大変不安でした。ただ、少数精鋭で編集すること、LaTeX ベースで編集を行ってきた従来のプログラム資産を活用することなどを基本方針に、編集局メンバーを構成することとしました。幸いなことに、部局同僚の佐竹暁子さん、学内電子研究所所属の秋山正和さんが二つ返事で協力を引き受けてくださり体制が固まりました(写真1)。役どころとしては、秋山さんが実際の編集作業を、佐竹さんと私高田が原稿依頼、収集を、高田が印刷・配送の手配などの統括を担当することとしました。編集員のお二人はそろって才能豊かかつアイデアマンで、一緒にお仕事をさせていただき喜びを二年間享受することになります。例えば、新たに始めた特集記事「研究と育児の両立」は、佐竹暁子さんの発案によって始まりました。女性研究者が編集局に入ったことによる新たな風を感じました。同じく、特集記事「プロジェクトへの道」も若手の彼女の発案で、プロジェクトベースで研究が推進される昨今の潮流を反映した記事となりました。多くの方に愛読されていることと思います。編集担当の秋山正和さんは、それぞれの記事に対応する LaTeX 書式スクリプトをあらかじめ作成し、投稿者にも提供できるように準備をしてくださりました。将来長きに渡っ



写真1：2013~2015年の編集委員  
左から秋山正和，高田壮則，佐竹暁子編集員。  
近くのパークゴルフ場にて撮った写真です。

での編集作業の省力化に貢献できるものと思います。また、ビジュアルなニューズレターを目指して写真や挿絵などさまざまな工夫を凝らした編集を担当していただきました。これによって、印刷体よりも電子ファイルが好まれる現在の時代背景に対応した編集方針を提供できることになりました。佐竹さんは本年(2015年)四月に九州大学に移られたので、編集局の穴を埋めるために、北海道大学人獣共通感染症センターの大森亮介さんに加わっていただくことになりました(写真2)。これもまた、ご快諾いただき、ニューズレター75号、76号の編集をお手伝いいただきました。このように、数多くの若手研究者の方々の至誠あふれる協力の賜物で編集局の責務を果たすことができました。ここに深く感謝の意を表したいと思います。

若手研究者の方々に新しい時代のニューズレターのアイデアをいただいた一方で、日本の数理生物学の歴史を振り返る企画も発案された。日本語で書かれた初めての数理生物学の教科書はおそらく小松勇作によって著された「数理生物学概論」(1950)であろうと思いますが、その後の20世紀後半の日本の数理生物学の歴史がわかるまとまった文献は今のところ存在しません。そこで20世紀後半の歴史をご存知の方々に紹介の寄稿をお願いしました。題して特集「数理生物学のアルバム」です。今までに、初回の重定南奈子先生から、三村昌泰先生、太田隆夫先生、甘利俊一先生と続き、今号では太田朋子先生(国立遺伝研究所所属)からの寄稿が寄せられ、5回の連





写真2：2013~2015年の編集委員  
途中から参画して下さった、大森亮介さん

載を重ねました。集団遺伝学を専門とした太田先生の過去50年の研究史が丁寧に解説されています。ぜひお楽しみください。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。その他にも、研究成果の紹介と学部教育の間の橋渡しになる

ような教育的記事があれば役に立つだろう、と「数理の道具箱」という連載も始めました。初企画は「個体群生態学の統計力学的視点」というタイトルの道具箱で始め、今回で三回目を数えました。もう一回の連載が続く予定です。ぜひ、二番目の企画をご希望の方、あるいは企画のアイデアをお持ちの方は、編集局(jsmb.newsletter@gmail.com)までご連絡ください。

この二年間の間に寄稿をいただいた研究者の数は40名を越えました。ご多忙の中でニュースレターの充実に貴重な時間を割いてくださった皆様のおかげで新しい時代のニュースレターへと変身を遂げることができたと思います。最後になりましたが、この紙面を借りて心よりお礼を申し上げます。

文責：高田

日本数理生物学会ニュースレター第77号  
2015年9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院  
〒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