

TABLE OF CONTENTS

Newsletter of the Japanese Society for Mathematical Biology No. 81 February 2017		
【会長就任挨拶】	佐々木 顕	1
【報告】		
JSMB2016 の大会報告	岩見真吾	2
JSMB2016 参加記		6
【2016 年研究奨励賞受賞者特別寄稿】		
研究半生	國谷紀良	8
【数理の小ネタ】		
Virus Dynamics:ウイルスダイナミクス	岩見真吾	12
再生産関係を説明する Ricker モデル	岩田繁英	15
変動環境のもとで多様性を維持するストレージ効果	山道真人	18
【連載記事:海外ラボへ行こう】		
オーストラリアでの研究生活	高科 直	20
【連載企画:数理の道具箱】		
Adaptive Dynamics 入門 (3) ~Canonical equationの導出~	大槻 久	23
【連載コラム】		
フィッシャーマニアのつぶやき(2)	林 岳彦	29
【報告】		
2014 年大阪 日本数理生物学会・ Society for Mathematical Biology 合同大会アンケート結果について	難波利幸	34
【募集】	ニュースレター原稿募集	38
【ニュース】	学会事務局からのお知らせ	39
【編集後記】		43

日本数理生物学会 ニュースレター

Feb
2017

81



会長就任挨拶

日本数理生物学会会長 佐々木 顕

本年1月から2年間、会長を務めることになりました総合研究大学院大学先導科学研究科の佐々木顕です。事務局は関西から関東に移り、幹事長は東京大学の中岡慎治さん、会計は東京理科大の江夏洋一さん、庶務は静岡大学の佐藤一憲さんをお願いすることになりました。これから2年間、数理生物学会のさらなる国際化、学会運営の効率化、そして会員間に化学反応を起こし研究をさらに発展させるような研究交流の機会の創出を目指して、微力ながら努力していきたいと思えます。

数理生物学会のこれまでの発展は、歴代執行部のご尽力の上にはじめて可能になったものです。まずは、難波利幸前会長と佐々木徹幹事長を中心とする前執行部の皆様にお礼を申し上げたいと思えます。特に難波前会長は、2014年に大阪で開催されたSMB(Society for Mathematical Biology)との合同大会の大会委員長に続いての学会会長を務められるなど、学会の運営に多大の貢献をされました。2014年の合同大会は、日本側の主催するはじめてのSMBとの合同大会でしたが、アジア諸国のみならず、アメリカやヨーロッパからも多くの方が参加され、シンポジウムや講演の量質ともに充実したもので、参加者からの評価も高い大会でしたが、そのぶん準備は大変だったと思えます。ご尽力に心から感謝いたします。また、2015年の京都大会は山村則男大会長のもとで日中韓数理生物学コロキウムとの合同大会として開催され、2016年の九大新キャンパスでの福岡大会は巖佐庸大会長のもと、海外から多数の招待講演者を招いた国際色豊かなものとなりました。これらの大会準備委員会の方々にも心より感謝したいと思えます。

今年の大会は、高田壯則大会長を中心として札幌の北大キャンパスで開催される予定です。2018年の年会は、再びSMBとの合同大会となり、オーストラリアのシドニーで開催されます。主催国ではありませんが、環太平洋の数理生物学会として日本数理生物学会の役割は大きなものとなります。多くの会員の方の積極的な参加を期待しています。

数理生物学会は、低額の会費のもとでスリムな学会運営を行ってきました。一時期財政状況の苦しい時期もありましたが、会員数の増加と会員整理、ニュースレターの効率化、年会の剰余金の寄付などによって、健全財政に転じ、現在ではむしろ適切な目的に対して繰越金の支出に努力しないといけないほどになっています。このような財政の健全化に伴い、学会事務の業務委託も徐々に進み、学会執行部の事務負担も少し軽減されてきていますが、前執行部との密接な引き継ぎのもとで、今後も学会運営の効率化をさらに進めたいと思えます。

日本数理生物学会では大久保賞と研究奨励賞という2つの賞を授与しています。研究奨励賞については、若手研究者の受賞をより強く指向する方向で細則が変更されていますので、学会として選考基準の明確化をすすめたいと思えます。またSMBでは他の賞の新設の関連で大久保賞の選考手順等の見直しも模索されているようですので、しっかり議論していきたいと思えます。

数理生物学会の前身である数理生物学懇談会が発足したのは1989年になります。この年はベルリンの壁が崩壊した年でしたが、個人的なことを申しますと、私は博士論文の執筆に没頭していた年でもありました。数理生物学会(の前身)の誕生から現在までが、ちょうど私の研究者としてのキャリアと重なっていることを思うと感慨深いものがあります。学生だったため、学会発足にむけての動きに疎かった当時の私は、これまで様々な分野の学会に打って出て活躍してきた日本の数理生物学者のベクトルが、学会の設立によって内向きになってしまうのではないかという一抹の不安も感じていました。しかしそれは杞憂に終わりました。学会としてまとまったことにより、海外の数理生物学会との協力共同が盛んになりましたし、日本国内でも数理生物学者の影響力が増加したと思えます。特にここ10年ほどの大会の特徴として、若手が主催するシンポジウムにおいて、フィールドや実験の研究者を交えたものが急速に増えてきたと感じています。それに伴い、数理生物学会員がカバーする研究分野の多様性も増大しています。数理生物学会は、新風を積極的に取り込んで外向きに発散する生命力に溢れた学会に成長したのだと思えます。

これまでの会長の方々が一致して述べられたことでもありますが、数理生物学会は若手が活躍し、若手が引っ張ってきた学会です。歴代執行部にひきつづき、私も、活動の中心を担っている若手会員がのびのびと活動できるような学会を目指したいと思っています。2年間の会員の皆様のご協力をお願いして、ご挨拶とさせていただきます。

2017年1月

日本数理生物学会会長 佐々木 顕

【報告】

JSMB2016の大会報告

岩見真吾*

2016年9月7日(水)～9日(金)、九州大学伊都キャンパスにて第26回日本数理生物学会大会(JSMB2016, Fukuoka)が開催されました。緑に囲まれた美しいキャンパスにて公用語を英語とした国際学会に準ずる形での開催となりました。著しく発展する“数理生物学”というボーダレスな学問の今後の方向性が感じ取れるような質の高い、また意義のある大会であったと自負しております。欧州、米国、アジア、オセアニア諸国から合計35人の外国人研究者、また、219人の日本人研究者が参加し、基調講演2件、受賞講演3件、特別シンポジウム4件、シンポジウム21件、口頭発表54件、ポスター発表57件、懇親会参加者158人と日本数理生物学会の単独開催では過去最大の年会となりました。数理生物学会ニュースレター編集委員長から恒例の大会報告記の任命されましたので、大会を開催するにあって苦労した事や裏話などに加えて、私達数理生物学研究室内のメンバーが持っていた『JSMB2016への思い』を交えて紹介したいと思います。

1. 2013年9月5日08:40「件名: ご相談」

当時、日本数理生物学会会長であった三村昌泰先生(2013年および2014年の会長)から「2015年度数理生物学会年会および日中韓数理生物学コロキウムとの合同大会を九州大学で開催してほしい」という旨のメールが巖佐庸教授のもとに届きました。巖佐先生はすぐに岩見の部屋に来て三村先生からの依頼について話し始めました。しかし、2015年は九州大学大学院理学研究院が箱崎キャンパスから伊都キャンパスに移転する年でした。しかも数理生物学研究室の移転予定時期は9月。相談の末、流石にお引き受けできないという結論に至りお断りする事に致しました(断腸の思いです)。三村会長にも私達の状況を十分に理解して頂け「2015年度九州大学での大会開催は無理である」という判断を頂きました。この様にして、2015年度は事なきを得ました。私は、これでしばらくは年会の開催依頼は来ないだろう、と高を括っておりました。

2. 2014年7月14日16:55「件名: お尋ね」

三村会長から岩見宛に「客観的に考えて2016年度の数理生物学会年会の開催地は九州大学が望ましいのでは是非とも引き受けてほしい」というメールが来ました。そして、数理生物学研究室の移転などの状況を踏まえて、九州大学での開催が可能であれば巖佐先生に正式依頼するので教えて欲しい、という内容でした。今年は、岩見がすぐに巖佐先生の部屋に伺い、三村先生からの依頼について相談しました。巖佐先生は乗り気で、是非引き受けて数理生物学研究室全員で頑張っていこう、とおっしゃっていました。たしかに巖佐先生が退官される前に九州大学で数理生物学会年会を開催するのは最後の機会になるだろうし、やるなら数理生物学会史に残る良い大会にしようと思ひ、お引き受けする事に決めました。2014年7月14日17:36の巖佐先生からの三村会長への返信メールの文末には「いろいろと懸念はあるのですが、岩見真吾さんを中心に会場の検討を開始しています。」となっていました。数理生物学会の二大巨頭のやり取りを間近くで見ながら「この様にして大きな仕事を若者にふるのだな。しかも、1時間以内に。」と勉強させて頂いた事は記憶に新しいです。以上の経緯で、JSMB2016が九州大学で開催される事が決まり、巖佐庸と岩見真吾の2名が大会委員長になりました。

3. 数理生物学研究室の色を出した大会に

JSMB2016を九州大学で開催すると決まったら、消極的にやるのではなく積極的に改変して大いに良い年会にしようと思ひ巖佐先生と決めて少しづつ準備を進めました。巖佐先生が言ってくれた言葉は「この大会は岩見さんが中心になってやる大会なのだから岩見さんが好きにやればいいのです。責任はすべて私がとります。何かあれば私が謝ります。だから自由にやってください。」でした。普段の研究、教室運営、学生指導、全てにおいてそうなのですが、巖佐先生のこういった配慮はとても心強く、自分のパフォーマンスを最大限に引き出して頂けていると感謝しております。同時に、人を使う事に長けており、その気にさせるのが上手だと感心させられています。この様にして二大巨頭にまんまと担がれた私が、数理生物学研究室のメンバーと

*九州大学大学院理学研究院生物科学部門・科学技術振興機構さきがけ (siwami@kyushu-u.org)

真っ先に決めた事は“公用語は英語にする”という事でした。英語で学会を開催すると「参加者が減る」「学生の理解度が落ちる」「質疑応答が消極的になる」といったステレオタイプな反対意見が方々から出ていましたが、英語での開催を押し通しました。もちろんデメリットもありますがメリットの方がはるかに大きいと確信していたからです。また、分野にもよりますが、多くの場合、熾烈な研究競争をする相手は欧米諸国のグループです。「英語で対等に渡り合い、談笑しながら、彼らのインナーサークルに入り、無視されない研究をしなくては、数理生物学を志す若手に未来はない」という強い思いがあったからです（自分自身が経験してきました）。加えて私達が特に配慮した点は、美しいHPと見やすい要旨集、豪華な会場、分野バランスの取れた研究発表、高品質なレセプションパーティーと満足度の高い懇親会でした。言い換えれば、それ以外の点については必要最低限な事しかしませんでした（様々なご不便をおかけしたと思います。この場をお借りしてお詫びいたします）。

4. 美しいHPと見やすい要旨集

例えば、European Conference on Mathematical and Theoretical Biology (ECMTB) など欧米諸国の学会に参加する場合、まず目を見張るのはHPです。クールな印象、ポップな印象、大会によって違いますが特色が出ています。幸運な事に数理生物学研究室のメンバーには“久保裕貴さん”というまあまあセンスがあり高いスキルを持った博士後期課程の学生が滞在しております。かなりの負担をかけてしまいましたが久保さんと何度も打ち合わせを行い、格好の良いHPを作る事が出来ました。また、JSMB2016では要旨集の仕様をA4からA5に変更しました。少し厚い印象ではありましたが、コンパクトになり持ち運びが便利になったのではないかと思います。可能な限りの無駄を省いたモノクロ印刷ですが、洗礼されており普通のA4サイズの要旨集よりも目を通した回数が増えたかと思えます。1冊当たりのコストも最大限に抑えております。博士前期課程の学生である“岩波翔也さん”が業者と何度も交渉して完成させてくれました。

5. 豪華な会場

九州大学伊都キャンパスは福岡市の中心地から地下鉄とバスを乗り継いで約1時間という非常に便の悪い場所に位置しております。しかしながら、緑に囲まれた美しいキャンパスは最先端の設備を搭載した建築群で構成されています。JSMB2016の会場となった“椎木講堂”はヨーロッパの歴史ある講義室を彷彿させるような階段教室であり、全ての会場が近いという素晴らしい環境でした。また、ポスター発表の会場も隣接しており一体感があったと思います。巖佐先生をはじ

め研究室のほぼ全員のメンバーで何度か会場を訪れて当日のシミュレーションをしました。数理生物学会に限らず理学系学会の年会は、大学の講義室等を利用して開催される事が多く、移動の煩わしさや会場間での参加者数のばらつきによる過疎感を感じる事があります。JSMB2016では見た目にも豪華な椎木講堂を用意する事が出来たので、この様なマイナスイメージを避けられたかと思います。目の肥えた欧米諸国の参加者からも会場に関してはお褒めの言葉を多く頂きました。ただし繰り返しになりますが、九州大学伊都キャンパスで学会を開催する場合は、常に不便である事を頭の中に入れておかななくてはなりません。

6. 分野バランスの取れた研究発表

HPや会場にどれほど手間暇をかけて準備しても、研究発表自体の科学的な質が伴わなければ学会として意味をなさないと思いますし、誰も魅力的な学会だとは思いません。多忙になればなる程つまらない年会をする学会への参加優先度は下がって参ります。参加してプラスにならないのであれば学会を退会しようとするのが当然です。私達が最重要視した点は言うまでもなく研究発表のクオリティーでした。良い講演が偶然たくさん集まって質の高い年会になるのではなく、ある意味“クオリティーコントロール”じみた方法を取る事で必然的に質の高い年会になるように計画致しました（賛否両論がある事は承知しております）。まず1番初めに行った事は、基調講演者の選出でした。シェフィールド大学のMark Rees教授とニューサウスウェールズ大学のMiles Davenport教授から快諾を得る事が出来たのは大きかったです。それぞれの専門分野は、進化生態学とウイルスダイナミクスであり、九州大学数理生物学研究室の色がでた講演者だと思います。次に私達が考えた事は、年会の科学的な質の良し悪しを決定する軸となるシンポジウムについてでした。例年であれば[biomath-ml:XXXX]に流し、公募して集めます。しかし私達は、質・分野バランス・男女比等を担保するために巖佐先生と分担して国内で際立った研究をしている先生方、特に若手研究者にメールあるいは電話で直接連絡を取りシンポジウムの提案をお願い致しました。そして、良い研究をしている欧米諸国の外国人研究者を招聘してもらえるように頼みました。必要であれば招聘旅費は、学会の特別会計あるいは巖佐・岩見の研究費でカバーできるように検討する事も伝えました。また、研究グループを率いている先生には学生の積極的な参加および発表を個人的にお願いしたりもしました。さらに良かったと感じた点は、JSMB2016の前後で招聘した外国人研究者の講演を中心としたサテライトシンポジウムやセミナーが日本の各地で行われていた事でした。年会中の短い講演時間のみではなく十分な研究交流が行われたと思いま

す。このような方法により研究発表のクオリティーを上げる事は『九州大学数理生物学研究室』という伝統があり、素晴らしい研究環境およびスタッフが整っているからこそ可能であったと思っています。

7. 高品質なレセプションパーティー

特にヨーロッパ諸国の国際会議に参加した時に、圧倒されるのはレセプションパーティーです。国内学会ではあまりレセプションパーティーを見かけませんが、翌日から始まる会議に期待を膨らませ、参加者とゆっくりと話せる良い機会だと感じており、個人的には重要な習慣であると思っています。ただし、高品質なレセプションパーティーである事が絶対条件です。JSMB2016を開催する時に、巖佐先生に直訴した事の1つはレセプションパーティーを行う事でした。しかも、可能な限り参加費は取らないという方針です。レセプションパーティーに相応しい会場を探すために、まあまあセンスのある久保さんと一緒に何軒か巡った結果、D&DEPARTMENT FUKUOKAで開催する事に決めました。ベジタリアンに対応してくれる事に加えて、良い日本酒やローカルな野菜、肉、魚での料理を最大限努力して提供してくれるという事で話がまとまったからです。会場もなるべく多くの人達との会話を楽しめるようなテーブルやソファの配置にしてみました。今回のレセプションパーティーは招待性を取っており、主に外国からの招待講演者とその関係者に限定した開催であったためにご存じない方も多かったかと思っておりますので、ここに報告させていただきます。

8. 満足度の高い懇親会

絶対にしなくなかった懇親会は、生協での開催あるいは生協のケータリングでした。外国での数百人規模の国際会議に出た場合、大学の学生食堂で開催されるBanquetに参加した経験がある方はおりますでしょうか？おそらく「いない」と思います。素晴らしい研究をしている外国人研究者に参加を呼びかけ、年会のレベルを上げたいのであればBanquetにも気を使わなければダメだと思います。日本の学会の年会はまだまだ大したレベルではない、欧米レベルに達していない、という感想を持たれて当然だと思います。例えば、外国での国際会議のBanquetは、まず会場からして違います。ギリシャ時代の城、数百年の歴史がある古い屋敷、バロック調の回廊や国際映画祭の会場で行われたBanquetもありました。そしてタイを締めドレスアップして参加します。さすがに福岡でこのような対応は難しいので、私達は100年以上続く造り酒屋の「博多百年蔵」での懇親会を開催しました。蔵元製造直売所のみ限定販売を行っている純米酒生酒のしぼりたて新酒を飲めたり、伝統的な日本の雰囲気を感じる会場、そこそこ味の良い料理と満足度の高い懇親会になった

のではないかと感じております。また併設されている地酒店でお土産を買っている参加者の方も多数お見受けいたしました。博士後期課程の学生である“柿添友輔さん”がお店と何度も連絡を取り合って椎木講堂からのバスの手配などをアレンジしてくれました。福岡市の中心地から遠かったために考えた対応でしたが、結果的に懇親会が始まる前からの一体感が生まれ良かったと思えました。

9. JSMB2016の期間中

ただただ大変でした。しかし一番大変だったのは、数理生物学研究室の学生達だったと思います。彼らのおかげで運営はスムーズに行え、大きな混乱もなく無事に年会を終える事が出来ました。方々からお褒めの言葉を頂き、皆で頑張った良かったと思えました。かなりバイアスがかかった意見かもしれませんが、例年と比べて良い大会だったのではないかと思います。

10. JSMB2016を終えて

私が学部4年生の時に研究の世界に足を踏み入れて十数年、数理生物学会年会には参加する側でした。今回初めて開催する側に回って過去の大会委員長の先生方がどれほど苦勞してきたかが分かりました。また同時に、まだまだ年会は良い方向に改善できるし、新しい分野から学会への参入も期待できる、という事を実感しました。JSMB2016では、岩見の研究関連のつながりもあり医学系と応用数学系の分野からの参加者が例年よりも多く目立ちました。本年会をきっかけに、特に生物よりの研究をされている応用数学の研究者の方々に数理生物学会に対する関心を高めて貰える事が出来ればうれしいです（自身がそうであるように応用数学がバックグラウンドである研究者は数理生物学に向いていると思います）。そして、今後も毎年の年会が日本数理生物学会のサイエンスレベルを底上げしていくための機会になれば良いと強く感じました。ピリピリした緊張感の中で十分に準備された研究発表を聞く事は気持ち良いですし、質問したいという気になります。何よりも年会に参加して良かったと思います。また、特に一般講演では、発表会場をこのような空気にする事が重要だと思います。そのためには「前の講演者が後の講演者の座長をする」といったような事は避けるべきです。会場がメリハリのない雰囲気になる上に、学生が座長なった場合、ファシリテートする能力などありません。基本的には一般講演は生態、進化、感染症といった風に領域毎に区切られてプログラムが組まれています。十分な経験と専門知識を持っている先生に座長として発表会場を仕切って頂ける様にお願いするのが良いと感じました。私達は、事前に何人かの先生にメールで連絡をとり、座長依頼を行いました。少し面倒ですがこの様な一つ一つの手間により年会が良



図1 九州大学数理生物学研究室のメンバー：JSMB2016の打ち上げを“GARB LEAVES”で開催しました。普段はスタッフ・ポストドク・院生も忙しく中々集まれないので全員で予定を調節した結果、2016年10月18日と季節外れになってしまいましたが、BBQをしました。

くなっていくというのが正直な感想です。

しかしながら改めて報告書を執筆しながら実感しているのですがJSMB2016を大盛況に終える事が出来たのは九州大学数理生物学研究室だったからこそだと思います(図1)。教授1名、准教授1名、助教1名、特任助教2名、博士研究員・訪問研究員9名、博士後期課程6名、博士前期課程6名、学部4年生4名、インターンシップ6名と30人以上のメンバーが在籍していますし、多くのメンバーが良い環境で苦勞なく研究活動を行える研究費も獲得できております。このような事情もありJSMB2016では多くの外国人研究者を招聘できました。また、何よりもほとんどの院生が博士後期課程に進学し高い志をもって日々努力している事より、年会に対する意識も思いも強く、非常に高いパフォーマンスを発揮して頂けました。今後、私たちの数理生物学研究室から多くの優秀な学生が若手研究者として皆様の研究室でお世話になる日が来ると思います。そ

のような機会がありましたら何卒よろしくお願いたします。

11. 謝辞

JSMB2016は九州大学数理生物学研究室メンバーの力があつたからこそ実現する事が出来ました。特に、Web環境の整備で多大な貢献をして頂いた久保裕貴さん、要旨集の仕様変更に貢献して頂いた岩波翔也さん、プログラム作成に貢献して頂いた原朱音さん、懇親会のアレンジをして頂いた柿添友輔さん、そして銀行勤めの経験を生かして的確で正確な会計をして下さった道下誠さん、雑用全般を一手に引き受けてくれた伊藤悠介さんの存在は大きかったです。最後に、今回は謝る機会を作らずに済んでよかったです。“責任はすべて私がとります。何かあれば私が謝ります。だから自由にやってください。”と言って頂いた巖佐庸教授に感謝いたします。

【報告】

JSMB2016 参加記

鈴木憲幸

(青山学院大学大学院 理工学研究科 理工学専攻 竹内研究室 修士1年)

英語での発表ということで不安もあり緊張もしましたが、このような経験はあまりできないので、すごく貴重な時間になりました。また、いろいろな研究をされている方がいて、発表を聞いて、こんな研究もあるのか、こういうアプローチもあるのか、など今後の自分の研究にも参考になるものがたくさんありとても刺激を受けました。またこのような機会があれば是非参加させていただきたいです。

石塚信行

(青山学院大学大学院 理工学研究科 理工学専攻 竹内研究室 修士2年)

本学会における活動は初めてでした。初めてのポスター発表は、右も左も分からず非常に緊張しました。その後の質疑応答には、緊張と苦労を繰り返しました。自分の知識のなさやさまざまなアドバイスをいただきました。最終的に、これらの発表を通じて、自分は大きく成長させられました。またこのような機会があれば是非とも参加したいです。

中田尚樹

(青山学院大学大学院 理工学研究科 理工学専攻 竹内研究室 修士2年)

英語での研究発表が初めての経験で、ポスター発表でしたがとても貴重な経験となりました。またそれだけではなく、今までは学生だけの発表、日本人だけの研究発表会しかなかったのが、様々な教授の方々の研究成果、本格的な学会の雰囲気を楽しむことができました。日本人の方だけではなく、外国の方も大勢いらっしやって、外国の方ならではの質問もたくさんあり、その点においても貴重な経験となりました。

長田瑞穂

(青山学院大学大学院 理工学研究科 理工学専攻 竹内研究室 修士2年)

今まで学生だけの研究発表会には参加したことがありませんでしたが、今回のような学生だけでなく大学の先生方や研究者の方々の発表も聞ける学会には初めての参加でした。私自身も発表をさせていただきました。英語でのプレゼンは初めてだったので緊張や不安もありましたがとても良い経験となりました。また、いろいろな方の研究を聞き、初めて知ること、興味を引くもの、自分の研究の参考になるものなど様々

でこの3日間はとても勉強になり、刺激を受けることができました。また、自分の研究を通していろいろな方と交流することができ、参加できたことを嬉しく思います。ありがとうございました。

Yu Min

(青山学院大学大学院 理工学研究科 理工学専攻 竹内研究室 博士3年)

九州大学での学会はいろいろな方と一緒に交流しながら互いに勉強しあえる貴重な機会でした。発表後の質問やそれに対する説明などを聞き、いろいろ勉強することができました。また、私にとって初めての福岡で、食べ物や日本の文化が面白いと感じました。研究室のみなさんありがとうございました。

濱田実樹

(奈良女子大学院 人間文化研究科 複合現象専攻 博士後期課程)

ポスターセッションで参加をいたしました。コアタイム中には元気なあぶに数カ所刺されましたが、高度な設備と空間の中で快適に学会開催期間を過ごすことができました。特に会場間の移動が速やかにできた点がありがたかったです。また、スタッフの方々には丁寧に應對していただきました。ありがとうございました。

山岸栄大

(京都大学 生態学研究センター M2)

平成28年9月に九州大学伊都キャンパスで行われた、日本数理生物学会年会に参加しました。最新の数理生物学の研究を数多く聞いて知見を深めるとともに、自身の研究成果をポスターで発表しました。

普段は進化生態学分野で研究を行っている私としては聞き慣れない研究も多くありましたが、数式を用いた様々なアプローチを知ることができ、大いに刺激を受けることができました。その一方で、adaptive dynamicsなどのいくらかは慣れ親しんだ(つもり)の手法についても新しい発見があり、不勉強が身に染みる場所もありました。私にとって今回の学会は、修士論文の執筆を始める直前に学外の研究者の方々から意見を頂ける、とても重要な機会でもありました。当初は関心を持ってくれる方がいるか不安なくらいでしたが、多くの方に話を聞いて頂くことができ、むしろ所定の時間が短く感じられるほどでした。私自身、自分の扱っている現象や

解析手法はいささか分かりづらく感じるところがあるのですが、短い時間の中で十分に理解して頂き、たくさんの建設的なコメントを頂くことができました。また、昨年度の大会で発表した時と比べると他大学の友人が増え、挨拶がてら進捗を聴きにきてくれるのも大きな喜びでした。

昨年度の京都大会では、実行委員会の末席に座り、極めて微力ながら大会運営のお手伝いをさせて頂きました。学会開催の裏には非常に多くの苦労があることに改めて気付かされたことを覚えています。今年の学会でも多くの収穫を得ることができましたが、それも九州大学数理生物学研究室の皆さまのご尽力あってのことと考えています。刺激的な研究発表を聴き、自身の研究についても議論を深める機会を与えてくださった皆さまに心より感謝申し上げます。

山本奈央

(北海道大学大学院 医学研究科)

9月6日の夜、初めての学会発表を前に胸を高鳴らせながら福岡空港に降り立った。福岡に訪れたのは、20歳の時に青春18切符で日本全国を一人旅した時以来初めてだった。駅でばったり会った知り合いの先生に博多名物の一口餃子をご馳走してもらった後、宿で休んだ。

学会初日は博多駅からバスに乗ろうと思っていたのだが、駅構内で迷ってしまいバスに乗り遅れてしまった。次のバスを待っていると遅れてしまいそうだったので、電車を乗り継いで行くことに。博多駅から地下鉄空港線で姪浜駅まで行き、JRではない電車からJRの電車に乗り換えということで、当然の様に改札を出た。改札を出てあたふたしながらJR筑肥線を探すと、今出てきたばかりの改札の中に筑肥線の表示。学会に遅刻してはいけないと思い、慌てて駅員さんに駆け寄って九大学研都市駅への行き方を聞くと、親切に乗り場を教えてくれた。JRとJRではない電車の乗り換えで改札を出なくて良いのはとても便利だなあと思いながら、駅員さんに教えてもらった通りに電車に乗ると、びっくり。とても素敵な空間が広がっていた。背もたれが木できていて、布地もちょっとした小花柄。内装に感動しながらぼーっ

と外ののどかな風景を眺めていると、ぱっと目の前に海が広がった。バスに乗れなかったおかげで、気持ちの良い時間を過ごせた。

田んぼを眺めながらバスに揺られキャンパスに着くと、受付の皆さんが明るく出迎えてくれた。諸事情で自分の力だけでは用意できなかったポスター。ポスターを添削してくださった先生方、お店からポスターを受け取ってくれた先生、北海道からわざわざ飛行機に乗せてポスターを持ってきてくれた先生、忙しい中ポスターを貼るのを手伝ってくれた学会オーガナイザーの先生。たくさんの人の力を借りてやっとその場に立てていることに感謝の気持ちでいっぱいになりながら、ポスター発表の時間を迎えた。私のポスターを見てくれる人がいるのだろうかと不安に思っていたのだが、多くの先生方が私のポスターの前で足を止め、たくさんのアドバイスをしてくれた。数理生物学会と一括りに言っても、様々な分野があり、全く異なる研究をしている人たちがたくさんいるということはわかっていたものの、自分自身が研究内容を説明する中で、そのことを再認識することとなった。私と近い研究をされている方々のアドバイスはもちろんとてためになり、ペンを休める暇はなかった。一瞬ポスターを見ただけでこれだけのアドバイスを出来る様な研究者になりたいと意欲が掻き立てられた。一方、私の研究とは全く違う研究をされている方々にいただいた指摘は、とても新鮮で、見る角度によって全然ものの見え方が違うのだなあと改めて実感した。たくさんの方々が私の研究に関心を示してくれて、本当に嬉しかった。時間いっぱい人が絶えることなく来てくれるとは正直考えていなかったのだが、時間が過ぎるのはあっという間で、終わる頃に昼食を食べていないことに気がついた。そんな私に、おにぎりとし茶を差し入れてくれた先生がいたことも書き残しておきたい。

たくさんの人にサポートしてもらいながら参加した初めての学会は、本当に有意義なものだった。私の研究に辛抱強くお付き合いいただいている先生方、発表の機会を与えてくださったオーガナイザーの皆さん、私の拙い発表を熱心に聞きアドバイスをくださったみなさんに心から感謝を申し上げます。ありがとうございました。

【2016 年研究奨励賞受賞者特別寄稿】

研究生

國谷 紀良*

この度は、栄誉ある日本数理生物学会の研究奨励賞を頂き、有り難く思うとともに、歴代の受賞者の方々のように第一線で活躍できるよう、今後ますます研究に精進して行かなければならないと気が引き締まる思いである。今回はこのニュースレターの場をお借りして、特にページ制限もなく自由なことを書かせて頂けると伺ったので、私のこれまでの経緯と研究生について書かせて頂くことにする。

私は1985年10月に神奈川県横浜市で生まれ、5歳の頃、父が新潟大学の法学部に着任することをきっかけに新潟県新潟市に引っ越しをし、そのまま高校卒業まで新潟で育った。新潟大学のキャンパス内にあった教職員宿舎に住んでいたため、幼い頃から大学という環境には親しみを感じていた。夏休みには大学のグラウンドでソフトボールをし、冬には新大工学部の雪の積もった長い坂でソリ遊びや雪合戦をして育った。余談であるが、「しんだい」と聞くと私は新潟大学の略称「新大」を最初に思い浮かべるのだが、私の現在の勤め先である神戸大学の略称も「しんだい(神大)」であり、これも何かの縁かと思う。

父は中国の法律を研究しており、実家には中国人の研究者や留学生が来訪する機会が多かった。そのため、幼い頃から中国には馴染みがあった。中学2年生の夏休みには、北京大学に滞在していた父に会いに初めて中国に行った。最近では、ハルビンの黒竜江大学のJinliang Wangさんをはじめとする中国の研究者の方々と共同研究を行ったり、研究集会に呼んで頂いたりする機会も多いが、幼い頃から馴染みがあることが少しは影響しているのかも知れないと思っている。

高校時代の私は、暗記物は苦手であったが、数学は得意で興味もあったので、大学は早稲田大学理工学部(現在は基幹理工学部)の数理科学科を第一志望にして受験をし、無事に合格することが出来た。そのため2004年4月から東京に暮らすことになった。大学では、恐らくは少なくない数学科の学生が感じると思うが、高校までの計算中心の数学と、大学からの抽象論が中心となる数学とのギャップに戸惑い、中々講義の内容についていくことが難しかった。加えて、当時

の私はサークル活動(早稲田大学グリークラブ)が生活の中心となっており、その忙しさのために学生の本分である勉強がおろそかになるという本末転倒な状況にあった。それでも、サークルではバルト三国に約2週間の演奏旅行に行ったり、創立100年目の演奏会でシンガーソングライターの小田和正氏と共演するなど、貴重な経験をさせて頂いた。

2006年の秋、学部3年生だった私は、ゼミ配属の際にいくつかの研究室を訪問し、その時に室谷義昭先生と初めてお会いした。室谷先生には、当時まだ新しい話題であったSARSの流行に関する微分方程式モデルや、ロトカ・ヴォルテラ方程式などに関する研究論文をご紹介頂いた。当時の私にとって、数学という抽象的な学問が、感染症や生物の考察に応用できるという事実は目から鱗で、その研究内容に魅力を感じ、室谷研への配属を志望した。配属当時のゼミは室谷先生と1対1で、竹内康博先生が監訳されたSmith and Waltman 著の『微生物の力学系 - ケモスタット理論』を読んで発表させて頂いた。毎週の準備のために重要と思われる部分に赤線を引いていたのだが、どの部分が重要なのか判別できていなかったため、本が赤線だらけになってしまった。安定性や力学系に関する重要な事項がまとめられているため、最近でもその本を読み返す機会は多い。

2007年、学部4年生の時に、修士課程への進学を希望し、推薦により無事に合格することが出来た。ちょうど同時期に、国内の大学生を中心に麻疹の大流行が起これ、その時にとられた休講措置の意義に興味を持ったため、卒業論文では隔離人口を含む感染症モデルの研究をテーマとした。2008年4月、修士課程に進学した後のゼミは、現在も日本数理生物学会で活躍されている中田行彦さんや江夏洋一さん、関口真基さん(東京理科大学の石渡恵美子先生の研究室)を含むメンバーで行われていた。室谷先生の研究スタイルは、研究成果を次々と論文にまとめ発表して行くというものであり、その競争的な姿勢はゼミ全体に良い影響をもたらしていた様に思う。ゼミの後には毎回のよう高田馬場の居酒屋へ飲み連れて行って頂いた。ある時、居酒屋で室谷先生に「國谷君は今年は何本の論文を書く予定ですか？」と聞かれ、私は多少見栄を張っ

*神戸大学大学院システム情報学研究科
(tkuniya@port.kobe-u.ac.jp)

たつもりで「3本です」と答えると、先生は笑いながら「それじゃ少ない。僕は20本書くよ」と答えられていた。私にとって、室谷先生が定年退職された後もなお、論文を書き続ける姿勢を保たれていたことは、本当に驚くべきことであつたし、見習うべきことであると思つた。2015年10月1日にご逝去される直前まで、病床においても先生は研究と論文のことを考えられていたと、同月に早稲田で催されたお別れの会にてご家族の方から伺つた。



図1 2008年10月パリで開催された集会“Ro and related concepts: methods and illustrations”での研究紹介の様子。

私が初めて参加し、発表を行った研究集会は、2008年10月末にパリで開催された“Ro and related concepts: methods and illustrations”であつた。この集会の存在は、研究室の先輩である中田さんに教えて頂き、時間周期系の一般化である非自律系のSEIRS感染症モデルに関する共同研究の結果のポスター発表と、その紹介のための3分ほどの短いスピーチを行った。この時はリスニング、スピーキング共に自分の英語力のなさを痛感した。集会では、ちょうどフランス開発研究所(IRD)のNicolas Bacaër博士が、時間周期系の感染症モデルの基本再生産数 R_0 に関する講演をされており、テーマが関連することあつてポスター発表の際にお声かけ頂いた。その他、Kyeongah Nahさんをはじめとする韓国から参加していた大学院生とも交流があり、研究活動の国際性を実感した初めての機会であつた。またこの集会では、瀬野裕美先生と齋藤保久先生に初めてお会いしたのだが、このときに12月に開催されるRIMS研究集会「生物現象に対するモデリングの数理」についてご紹介頂き、参加申し込みをさせて頂いたように記憶している。

パリから帰国して1ヶ月後の2008年12月、京都大学の数理解析研究所にて開催された集会「生物現象に対するモデリングの数理」に参加した。京都を訪れるのは高校の修学旅行以来であつた。早稲田での専攻は数学であつたため、この時が初めて生物学や他分野の



図2 2008年10月パリ出張時に街で撮影した写真。

国内の学生と交流する機会であつた。北白川学舎から通う5日間は、学問に集中できる密度の濃い充実した時間であつた。特に後半3日間のグループワークでは、年齢こそ近いがバックグラウンドが異なる参加者と共同研究を行う機会が設けられており、自分がそれまであまり持っていなかった生物学的な物の考え方に触れることが出来た。グループでディスカッションできる場所を探して、夜の京都の町を長時間歩いたことも今となつては良い思い出である。最終的に、自分の普段の専門とは異なるが、鹿の捕獲による個体数の減少がカモシカの個体群存続に及ぼす影響を考察するための数理モデルに関するグループ発表を行った。そしてこの集会では、感染症の数理モデルのセッションのオーガナイザーとして東京大学大学院数理科学研究科の稲葉寿先生が参加されており、この時初めて稲葉先生とお会いした。

2009年4月、修士2年生になつた私は博士課程への進学を希望していたが、室谷先生は次年度で定年退職される予定であつたため、研究室を変更する必要があつた。その際、感染症モデルの数学的側面についてより深く学んでみたいという思いがあり、東大数理研の稲葉先生に進学に関するご相談に伺つた。ちょうど日本学術振興会の特別研究員DC1の募集が行われていたので、稲葉研を進学希望先にさせて頂けないかと伺つた所、快くOKして下さい。さらにお願ひして、前期に駒場で開講されていた稲葉先生の人口学の講義を、インフォーマルな形で聴講させて頂くことが出来た。講義では、年齢構造を持つ人口モデルおよび感染症モデルについて体系的に学ばせて頂くことが出来た。

2009年8月、時間遅れを持つ媒介生物感染症モデルに関する論文がrejectされて落ち込んでいた所、追い討ちをかけるようにその内容の一般化であるmulti-groupモデルの論文がM.Y. Li教授らにより発表された。ただこれがきっかけで、multi-groupモデルの解析に興味を持ち、Guo et al. (2006)による有名なグラフ理論的手法について自分なりに理解できるようになつた。

同時に稲葉先生の影響で年齢構造化 SIR モデルにも興味を持っていたので、その離散化である multi-group モデルの解析にグラフ理論的手法を利用することを思いついた。計算で重要となる \max を使ったアイデアは、当時の自宅近くの東急東横線白楽駅の商店街を歩いているときに思いついた。その結果は、2009 年 12 月にフロリダで開催された “2009 SIAM Conference on Analysis of Partial Differential Equations” で発表し、修士論文のテーマとすることができた。11 月には特別研究員 DC1 の内定を頂いていたが、2010 年 2 月には博士課程の入試も予定されていたため、最終的に入試の結果が出た 3 月までは安心することが出来なかった。

2010 年 4 月、東京大学の数理科学研究科の研究室に移ってからは、稲葉研のセミナーはもとより、情報理工学系研究科の合原一幸先生のセミナーや、他の大学院生との自主的なセミナーに参加させて頂く機会にも恵まれたが、周囲のレベルの高さに委縮することも多かった。特に、解析系の研究室では、偏微分方程式を扱うことはほぼ前提であったので、常微分方程式のモデルの研究をしていると簡単すぎると思われるのではないかと不安になっていた。この頃は自分自身の方向性を見失っていたように思う。結局、修士論文のテーマであった年齢構造化 SIR モデルの離散化に関する論文は何か投稿することが出来たが、博士 1 年目の論文はこれ 1 本のみとなった。個人的にはあまり良い状態ではなかったが、10 月の北京での “The third China-Japan Colloquium of Mathematical Biology” などの研究集会に参加し、Jinliang Wang さんをはじめ現在も交流のある数理生物学会の方々と知り合うことが出来た。

2011 年 3 月 11 日には、件の東日本大震災を経験した。ちょうど地震が起こった時には、東大数理研の図書室にいた。数理研の図書室は、和洋問わずほぼ全ての数学書(論文で引用されている文献を探すと必ずあった)があり、しょっちゅう通っていたお気に入りの場所であった。地震の瞬間、私は図書閲覧用の机におり、長時間の揺れに次々と本棚から数学書が落下する様子を目撃しながらなすすべもなかった。自然災害の前では、数学者の偉大な功績も無力であるかのような虚しさを覚えた。その後、深夜に電車の運転が再開されるまで、他の学生や先生、職員の方々とともに研究科棟に留まらざるを得なかった。夜にコモンルームの TV でニュースを見て、初めて東北の津波の惨状を知った。

その後は、あまり研究に集中できない、個人的にスランプの状態がしばらく続いてしまった。それでも稲葉先生との共同研究で、時間周期系の年齢構造化 SIS モデルに関する解析結果は得られたのだが、論文の投稿は滞っていた。2012 年 1 月、稲葉先生にご紹介頂いた「組織的な若手研究者等海外派遣プログラム」で、

イタリアのトレント大学に 3 ヶ月間滞在する機会に恵まれた。受け入れ先の Mimmo Iannelli 先生は、私の現地到着が真夜中であるにも係らず、最寄りの駅まで車で迎えに来て下さった。トレントは、山々の自然に囲まれた中にあるこぢんまりとした居心地の良い街で、大学は山の上にあったため、通学にはバスを使う必要があった。Mimmo Iannelli 先生は、ディスカッションやセミナーなどを通して、母子感染を含む時間周期系の年齢構造化 SIS モデルに関する研究を指導して下さいました。また何度か食事にも連れて行って下さった。現地では、宿泊していた場所がネットを使わず、メールを見るために毎日通学していたため、自然と研究に集中することが出来た。食事は、初めの頃はピザやチキンばかり食べて、太ってしまったので、途中から運動のために大学からの帰り道は 1 時間ほどの山道を歩いて下ることにしていた。雄大な自然の中を歩くのは気持ちが良かったが、一方で、異国の地でホームシックにも似た寂しさを感じることもあった。歩きながら、自分が何のために研究をして何のために論文を書くのか、自問することもあった。論文を書くことが、自分の利益のためだけなら、そのような研究には意味が無いように思えた。

帰国後、「海外でのおみやげ話を」ということで、室谷先生に表参道でご馳走になる機会があった。私は毎年 1 本は論文を発表できていたのだが、その際、「何の duty もない博士課程の学生として、毎年論文 1 本は少なすぎる」というお叱りを受けたことを覚えている。私は「自分の業績のために書く論文やその研究に意味があるのか分からない」と、生意気にも反論したように思う。ただ私はその後考えて、未解決問題を解くのであればその研究には学術的な価値があるし、論文を発表することはその分野の活性化に貢献すると考えるようになった。先生は元より、研究室の先輩方も沢山論文を発表されていたので、私ももっと論文を書くようにしようと思うようになった。その後、時間周期系の年齢構造化 SIS モデルに関する研究を続けて、稲葉先生や Mimmo Iannelli 先生との共同研究として共著論文を発表することが出来た。2013 年 3 月、無事に博士号を取得することが出来、私の学生時代は終わった。有難いことに、数理科学研究科長賞を頂き、研究科の博士修了生の代表として学位記授与式で登壇させて頂くことが出来た。総長賞にもご推薦頂いたが、そちらは残念ながら叶わずだった。しかし私の身の丈を考えると十分すぎる結果であった。

2013 年 4 月、博士号を取得した後は、数物フロンティアリーディング大学院の教育支援員として、引き続き東大数理研に残ることが出来た。この年度は、江夏洋一さんや大泉嶺さんも稲葉研にいらっしやって賑やかだった。5 月には、中国の太原で開催された研究集会 “The Fourth Conference on Computational and

Mathematical Population Dynamics”に参加し、会場では Mimmo Iannelli 先生や、黒竜江大学に勤められていた Jinliang Wang さんと再会した。特に Jinliang Wang さんは年齢構造化モデルに興味を持たれていて、ちょうど私がその頃まとめていた多状態 SIR モデルの原稿をお見せしたら、興味を持って頂き、共同研究を進める運びとなった。それ以降 Jinliang Wang さんとの共同研究は続き、毎年竹内康博先生や江夏さんとともにハルビンの国際ワークショップに参加させて頂いている。

2014年1月、神戸大学大学院システム情報学研究科の講師に採用が決まり、2月には事前打ち合わせのために神戸に伺った。ちょうど岡山大学での梶原毅先生、佐々木徹先生、應谷洋二さんらとの集会「構造化感染症モデルの動態」も予定されていたため、岡山には神戸から直接向かった。2014年3月に引越しをし、現在に至るまで、神戸大学大学院システム情報学研究科で研究、教育、学内業務などに従事している。着任した当初は、若い学生に対する講義や学内環境の違いに戸惑うことも多く、それらと並行して研究を進めることに些か難しさも感じた。それでも少しずつ仕事にも慣れて、研究を順調に進めることが出来るようになったと思う。特に近年では、多くの方々と共同研究をさせて頂き、海外では Connel McCluskey さんや Hongbin Guo さんなど、それまでインパクトの高い論文を拝見して雲の上の存在のように感じていた方々にもセッションに招待して頂いた。非常に有難いことであると思う。しかし、60歳から集中して70本以上の論文を

発表された室谷先生を思うと、私などはまだ長い研究生生活のスタートに立ったばかりかと思うので、今後も地道に研究を続け、より高いレベルを目指して日々精進していきたい。

最後になるが、私の研究の概要と現在の関心について簡単に述べさせて頂く。数理生物学会の会員の方々に対しては釈迦に説法となる部分もあるかも知れないが、ご容赦頂ければ幸いである。私は、もともと微分方程式として記述される感染症の数理モデルの定性的解析に興味があった。特に、multi-group モデルなどの一般の自然数個の連立常微分方程式や、年齢構造化モデル、反応拡散モデルなどの偏微分方程式に対して、基本再生産数 R_0 と各平衡解の安定性を調べている。大域的な漸近安定性の証明には Lyapunov 関数が有効となるが、その構築を行っている。最近の解析で個人的に気に入っているのは、いずれも準備中の原稿であるが、背理法とラプラス変換を利用した一様パーシステンスの証明 (再発と年齢構造を含む multi-group SEIR 感染症モデル) や、checker-board のパターンになる平衡解の存在と局所安定性の証明 (複数株 SIS 感染症モデル)、優解と劣解を構成することによる平衡解の存在の証明 (造血幹細胞の反応拡散モデル) などである。一方で、実際のデータに基づく研究としては、佐野英樹先生との共同研究でバックステップ制御の疫学的解釈によるインフルエンザ患者数の増減予測などについても考察している。今後は理論の発展はもとより、実用的にも意義深い研究を進めていくよう努めたい。

【数理の小ネタ】

Virus Dynamics : ウイルスダイナミクス

岩見真吾*

ウイルスには自身に栄養を取り込んで成長・増殖するという機能がない。ウイルスが増殖するためには細胞の増殖機構を使う必要があることより、ウイルスは“最も単純な生命体”と比喻される。しかし、ウイルス感染のダイナミクスを理解することはそれほど容易ではない。現在のウイルス学では、細胞生物学的・遺伝子工学的・分子生物学的な実験技術を駆使し、感染ダイナミズムの“スナップショット”を観察することに帰着するケースが多いからである。1983年のHIVの単離以降、感染ダイナミズムの全貌を理解する必要性が生じ、そのために発展してきた分野がある。“Virus Dynamics”と言われる分野である。

「経時的な臨床・実験データを数理モデルやコンピュータシミュレーション、統計的手法を駆使して解析することで、時々刻々と変化する宿主内、細胞内におけるウイルス感染を定量的に理解しようとする分野」を“ウイルスダイナミクス”と定義しよう。

1. ウイルスダイナミクスの定義

日本では“ウイルスダイナミクス”と言われても馴染みのない言葉だと思う。海外では“Virus Dynamics”といえたいの数理生物学者はピンとくる。それもそのはずでVirus Dynamicsは、応用数学とウイルス学の融合分野でヒト免疫不全ウイルス(HIV)の研究と共に欧米諸国で発展してきた(といっても過言ではない)。従って、日本語による定義がないのである。日本では著者グループが国内外のウイルス学者と融合研究を行い、一般誌及びウイルス学の専門誌から様々なウイルス感染に関連した定量的解析の研究成果を報告し、ウイルスダイナミクス研究を牽引してきた。国内には私を除いて専門家がいなく、本数理生物学会ニュースレターにて『ウイルスダイナミクス』を冒頭のように定義することにした。

2. ウイルスダイナミクスの歴史

例えば34年前の著者が生まれた時代、ウイルス感染疾患を対象とした応用数学研究は、実験医学・生命科

学のコミュニティーとほとんど接触を持っていなかった。しかし、現在、欧米諸国の全ての大規模なウイルス実験科学グループは、数理科学者との共同研究を行っている。これは、1990年代に勃興した、欧米諸国における生命現象の数理モデリング研究が、とりわけHIV感染症を対象とするウイルス学において大きな成功を収めたことに端を発する。*Ho DD. et al.*による論文[1]と*Wei X. et al.*による論文[2]は、単剤治療を受けた感染慢性期のHIV感染者における臨床データよりHIVの生体内ダイナミクスを定量化した世界で初めての報告であった。彼らの数理モデルを用いた解析により、HIV感染者におけるウイルス感染が極めて動的なものであり、感染慢性期のウイルス量はウイルスの破壊と再生の日々変化するダイナミズムのもとで維持されていることが明らかになった。これら2つの論文[1][2]は、1995年の*Nature*誌の同巻の連続ページに掲載され、数理モデルを用いた解析がウイルス学の世界で広く認知されるきっかけとなった歴史的な研究であった。その後約10年間、ロスアラモス国立研究所のAlan Perelson教授とハーバード大学のMartin Nowak教授のグループが中心となり、特に、HIVやサル免疫不全ウイルス(SIV)、C型肝炎ウイルス(HCV)の分野における治験・臨床データの定量的研究が積極的になされ、ウイルスダイナミクス研究として大きな成果を残した。このような歴史的背景を経て、ウイルス感染の数理モデルは、臨床医学・実験科学との融合という側面において、その近代的基礎が確立されたように思われる[3][4]。また、最近の10年間では、著者のグループを含め日本、オーストラリア、イギリス、オランダ、フランス、ドイツ、カナダ、アメリカなど様々な国で若手研究者がPrincipal Investigatorとして自身のグループを率いて、新しいウイルスダイナミクスの研究が始まっている。

3. ウイルスダイナミクスの数理モデル

ウイルスの増殖は宿主の細胞内で行われ、その子孫ウイルスは細胞外に放出される。そして、感染性のあるウイルス粒子が、新たな標的細胞に感染し、さらなる子孫ウイルスを複製させることで感染を広げていく。以下、このようなウイルスの感染ダイナミクスを記

*九州大学大学院理学研究院生物科学部門・科学技術振興機構さきがけ (siwami@kyushu-u.org)

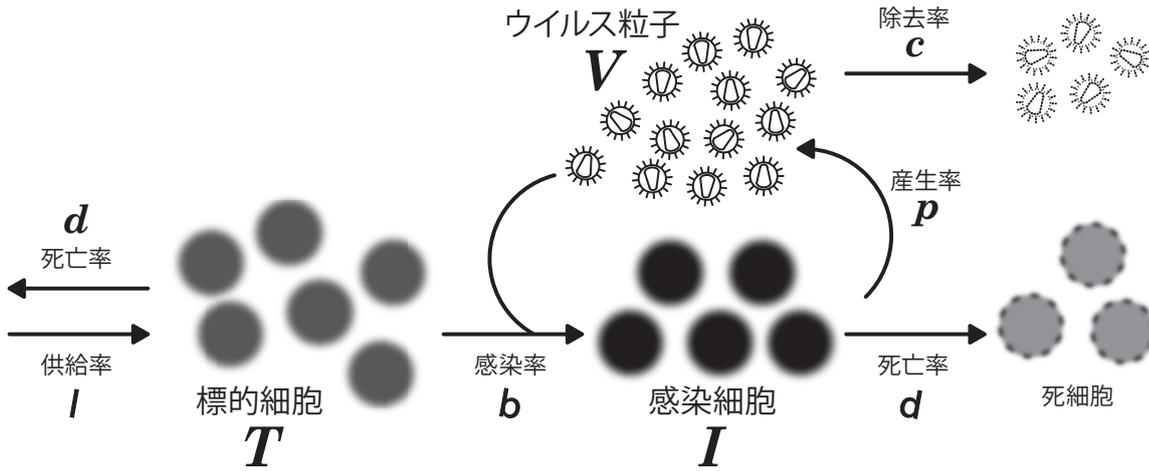


図1 ウイルスダイナミクスの基本的な数理モデリング:任意の時刻 t における標的細胞数、感染細胞数、ウイルス粒子数をそれぞれ、 $T(t)$ 、 $I(t)$ 、 $V(t)$ とする。標的細胞は、供給源より単位時間当たり λ だけ補充されていると仮定し、死亡率は d であるとする。ウイルス粒子は、 β という割合で標的細胞に感染すると仮定している。ここで、感染細胞は、単位時間当たり p だけウイルス粒子を産生できるとし、 δ という割合で死亡すると考えている。また、産生されたこれらのウイルス粒子は、 c という割合で除去されると仮定している。

述するもっとも基本的な数理モデルを紹介する (図1参照) :

$$\begin{aligned} \frac{dT(t)}{dt} &= \lambda - dT(t) - \beta T(t)V(t), \\ \frac{dI(t)}{dt} &= \beta T(t)V(t) - \delta I(t), \\ \frac{dV(t)}{dt} &= pI(t) - cV(t). \end{aligned}$$

数理モデルの変数である $T(t)$ 、 $I(t)$ 、 $V(t)$ は、それぞれ任意の時刻 t における標的細胞数、感染細胞数、ウイルス粒子数と定義した。ここで、初期時刻 0 は、ウイルスに感染した (もしくは、実験を開始した) 時刻であることを意味している。つまり、初期値 $T(0)$ 、 $I(0)$ 、 $V(0)$ は、ウイルス感染時における、標的細胞数、感染細胞数、ウイルス粒子数である。標的細胞は、供給源より単位時間当たり λ だけ補充されていると仮定し、死亡率は d である。ウイルス粒子は、標的細胞との遭遇・付着・侵入等の効率に依存して、 β という割合で標的細胞に感染すると考える。質量作用の法則を仮定すれば、単位時間当たりに新たに感染する標的細胞数 (すなわち、新たに生産される感染細胞数) は、 $\beta T(t)V(t)$ で表される。次に、感染細胞は、単位時間当たり p だけウイルス粒子を産生できるとし、活性化細胞死やウイルス複製による細胞変性、免疫応答による細胞障害性等の結果、 δ という割合で死亡すると考える。すなわち、単位時間当たりに新たに産生されるウイルス粒子数は、 $pI(t)$ である。また、産生されたこれらのウイルス粒子は、生体の持つ生理的作用や抗体による中和反応によって c という割合で除去されると仮定する。ここで、各々のパラメータの意味は、モデ

リングしたいウイルス感染の種類や時間スケール、空間スケールによって異なることに注意したい。

4. ウイルスダイナミクスの指標

非同時かつ多発的に繰り返り起こっているウイルス複製プロセスにおいて、ウイルスダイナミクスの指標を実験的に計測することは困難である。以下、数理モデルを用いることで解析・定量化が可能となる、感染細胞の平均寿命、感染細胞やウイルス粒子の半減期、ウイルスバーストサイズ、感染細胞の基本再生産数といったウイルスダイナミクスの指標を紹介する。これらの指標は全て、コンピュータシミュレーションを駆使した最適化手法によりデータから推定したパラメータ値から計算することができる。この様にして定量されたパラメータと指標には、データから抽出したウイルス感染に関連する様々な情報がリロードされているのである [5]。

4.1 半減期

時刻 0 における感染細胞数を $I(0)$ 、感染細胞の死亡率を定数 δ であるとし、新規感染は無いものと仮定する。この場合、感染細胞の半減期とは感染細胞数が初めの感染細胞数 $I(0)$ の半分になる時間であることより以下で定式化できる :

$$\text{感染細胞の半減期} = \frac{\log 2}{\delta}.$$

同様に考えれば、ウイルス粒子についても

$$\text{ウイルス粒子の半減期} = \frac{\log 2}{c},$$

と表すことができる。

4.2 平均寿命

標的細胞へのウイルス感染が成立してからの時刻を s とする。つまり時刻 s は、感染細胞における感染経過時刻（感染年齢）と考えることができる。感染細胞の平均寿命は、感染細胞が死亡するまでの平均の感染経過時刻であることより以下で定式化できる：

$$\text{感染細胞の平均寿命} = \int_0^{\infty} s \times \delta e^{-\delta s} ds = \frac{1}{\delta}.$$

4.3 バーストサイズ

ウイルスバーストサイズは、1個の感染細胞が生涯に産生する総ウイルス粒子数と定義することができる。基本的な数理モデルにおいて、感染細胞の平均寿命が $1/\delta$ で表されることと単位時間当たり単位感染細胞が産生するウイルス粒子数が p であることより

$$\text{ウイルスバーストサイズ} = \frac{p}{\delta},$$

と計算できる。

4.4 基本再生産数

感染細胞の基本再生産数は、全ての細胞が標的細胞である環境に1個の感染細胞が発生した時、この感染細胞が生涯に産生する総感染細胞数として定義することができる。基本的な数理モデルにおいて、ウイルス感染を開始した感染細胞の時刻 $t-q^*$ における生残率は、 $e^{-\delta(t-q^*)}$ である。また、この感染細胞によって時刻 $t-q^*$ において産生されるウイルス粒子数は、 p である。これらの産生されたウイルス粒子の時刻 t における生残率は、 e^{-cq^*} である。時刻 t において、ウイルス粒子は、 $T(0)$ 個の標的細胞に、 β という割合で感染し、新規の感染細胞を生産する。従って、時刻 $t-q^*$ において産生されるウイルス粒子が時刻 t に新たに産生する感染細胞の数は、 $e^{-\delta(t-q^*)}$ 、 p 、 e^{-cq^*} 、 β と $T(0)$ の積 $e^{-\delta(t-q^*)} p e^{-cq^*} \beta T(0)$ で表される。また、0 から t の全ての時刻において産生されたウイルス粒子が時刻 t で新たに産生する感染細胞の数は、再生核 $\psi(t) = \int_0^t e^{-\delta(t-q^*)} p e^{-cq^*} \beta T(0) dq^*$ である。つまり、1個の感染細胞が生涯に産生する感染細胞数の総和である基本再生産数は、再生核 $\psi(t)$ を全ての時刻0から ∞ で積分した値 $\int_0^{\infty} \psi(t) dt$ となるのである：

$$\text{感染細胞の基本再生産数} = \int_0^{\infty} \psi(t) dt = \frac{\beta p T(0)}{\delta c}.$$

5. 応用数学とウイルス学のはざま

感染ダイナミズムは、ウイルスの種類、ウイルスの宿主、ウイルスの向性の違いによって千差万別のように見える。しかしながら、基本的な数理モデルが記述しているように、“標的細胞にウイルスが感染し、感染細胞がウイルスを複製し、産生されたウイルスがさら

に標的細胞に感染していく”というウイルス複製のプロセスは、様々なウイルス感染において共通している。これらの現象を支配しているメカニズムは、しばしば数理モデルがもつ力学的構造と美しい対応関係をもつことがある。また、これらの力学的構造から、ウイルス感染における知られざるダイナミクスを予測し、未解明のメカニズムを推測することができる。様々な感染実験や臨床実験のデータを解析する上で、数理モデルの力学的構造を理解することは応用数学研究として非常に重要である。一方で、私達数理科学者が他分野との融合研究を展開する時、数学的な定式化、及び、理論体系の美しさにのみに注目しがちである（これは認めざるを得ない）。しかし、それでは真の融合研究とは言えない。重要なことは、今、融合しようとする分野（ウイルスダイナミクスであればウイルス学）において、何が必要とされており、何が不足しているのかを理解し、また、当然ではあるがその分野を専門家同様、深く知らなければならない。これらの点を軽視すれば“独りよがりな応用数学”となり潜在的には素晴らしい数理モデルや理論であっても、誰からも見向きもされなくなる可能性が出てくる。著者が様々なウイルス学者と融合研究を行ってきたように、数理科学的な手法を有効に取り入れることができれば、従来とは異なる視点でウイルス感染症を研究できるようになる。例えば、数理モデルにより、現在の実験技術では計測不能な事柄を定量化したり、予測したりすることが可能になる。この様な研究成果は、応用数学にとってもウイルス学にとっても極めて重要な融合研究事例となる。今後、数理科学とウイルス学がさらなる相補的な融合を果たすことで、従来のウイルス学では踏み込めなかった詳細で革新的な研究が展開されることに期待したい。

参考文献

- [1] Ho DD, Neumann AU, Perelson AS, Chen W, Leonard JM and Markowitz M, Rapid turnover of plasma virions and CD4 lymphocytes in HIV-1 infection, *Nature*, 373, 6510(1995), pp123-126.
- [2] Wei X, Ghosh SK, Taylor ME, Johnson VA, Emin EA, Deutsch P, Lifson JD, Bonhoeffer S, Nowak MA, Hahn BH, Saag MS and Shaw GM, Viral dynamics in human immunodeficiency virus type 1 infection, *Nature*, 373, 6510(1995), pp117-122.
- [3] Nowak MA and May RM, *Virus dynamics*, Oxford University Press, 2000.
- [4] Perelson AS, Modelling viral and immune system dynamics, *Nat. Rev. Immunol.*, 2, 1(2002), pp28-36.
- [5] Iwami S, Sato K, De Boer RJ, Aihara K, Miura T and Koyanagi Y, Identifying viral parameters from in vitro cell cultures, *Front. Microbiol.*, 3, (2012), 319.

【数理の小ネタ】

再生産関係を説明する Ricker モデル

岩田 繁英*

昨今、理論研究者と実証研究者の共同研究が盛んになり、理論研究者としての意見を求められることが増えている。理論研究者として意見を述べる際、モデルの仮定がデータを得た条件に適しているか、モデルの仮定がどれだけ結果に影響するか、に注目して成果を実証研究者にフィードバックする必要がある。特に、モデルの導出を含む仮定・定義に関する知識はデータとすり合わせるときに必要となる。また、これらの知識を深く知ることはデータへの適用だけでなく、新しい考え方やモデルが生まれるきっかけになると期待される。

今回は Ricker モデルを紹介したい。Ricker モデルは、1954 年に William Edwin Ricker が親魚資源量と加入量（“加入”の定義は、1. 再生産を経て漁獲対象となる資源に新たに加わった若齢魚のこと、2. 漁獲対象となる資源に加わっている若齢魚のこと [1]）の関係を解析した研究として報告された [2]。Ricker モデルは親魚資源量に対する加入量を表現する際に再生産関係（親魚資源量, Spawner-stock, に対する子の量, 加入量, Recruitment, を示すことから親子関係, Stock-Recruitment relationship, と呼ばれる）を表現する関数として利用されている。ご承知の通り離散型個体群サイズ変動ダイナミクスの増殖型を Ricker 型 ($N_{k+1} = N_k e^{\alpha - \beta N_k}$, N_k は時刻 k における個体群サイズ α, β は定数項) とすると個体群サイズ変動はカオティックな挙動を示すこともある（数理的な性質については May と Oster [3] に詳しい）。親子関係は資源の回復力を示す指標として水産資源の評価の際にも重要な意味を持ち [4,5], 生物学的にも重要な関係性であるため、水産資源学、水産生物学の分野で多くの研究がなされてきた [6–14]。

Ricker モデルを導出するにあたって、生活史段階を定義する（魚を前提として話を進めるが Ricker モデルは仮定さえ一緒であれば他の生物種でも適用できる）。簡単のため、生活史段階として未成魚期（卵, 仔魚, 稚魚の 3 つの時期）、加入期および親魚期の 3 段階を定義しよう（Quin と Deriso [15] では卵から加入までの期間を初期生活史段階, Early Life Stage と呼んでいる）。

卵が誕生した時刻を 0, 加入するまでの時刻を T と

し、未成魚期の時刻 t ($0 < t < T$) における個体数 $R_s(t)$ の変化を考える。卵が生まれて、親に成長するまでの自然死亡係数を Z_s , 初期の卵の多さに比例する死亡係数（卵の集合に引き付けられた捕食者による死亡, 親による子どもを食べる共食い, 生息地の制限等々）を A_s とする（Brooks と Powers [16] は Ricker モデルを導出する仮定で $A_s > 0$ をあえて定義した）。また、卵が誕生してから各時刻における卵の個体数に比例する死亡係数を B_s とすると、時刻 0 から T の間の個体数 $R_s(t)$ のダイナミクスは次のように記述される。

$$\frac{dR_s(t)}{dt} = -(Z_s + A_s R_s(0) + B_s R_s(t)) R_s(t). \quad (1)$$

$Z_s + A_s R_s(0) > 0, B_s = 0$ として式 (1) を解くと Ricker モデルが導出される：

$$R_s(T) = R_s(0) e^{-(Z_s + A_s R_s(0))T}. \quad (2)$$

また、 $Z_s + A_s R_s(0) > 0, B_s \neq 0$ として式 (1) を解けば Beverton-Holt モデルが導出できる。

$$R_s(T) = \frac{(Z_s + A_s R_s(0)) R_s(0) e^{-Z_s T}}{Z_s + A_s R_s(0) + B_s R_s(0) (1 - e^{-Z_s T})}. \quad (3)$$

Ricker モデル (2) と Beverton-Holt モデル (3) の違いは 1 個体あたりの増殖率 $\frac{dR_s(t)}{dt} / R_s(t)$ に対する密度依存の有無である。また、Nicholson [17] によれば、Ricker モデルはスクランブル型の競争、また、Myers [18] の分類では Overcompensation 型である。Ricker モデルは共食いを導入した数理モデルとして知られているが $Z_s + A_s R_s(0)$ は定数項であるので 1 個体あたりの増殖率は密度によらず一定となる、そのため陰に共食いを仮定していると考えの方が自然である。共食いを陽に考慮したモデルは瀬野が紹介しているので参照されたい [19]。

Ricker モデル (2) と Beverton-Holt モデル (3) の違いは導出過程における 1 個体あたりの増殖率に対する密度依存効果の有無であった。魚類では未成魚期のどこの段階で密度依存がかかるかわからない場合が多い。そこで、Brooks と Powers [16] は、密度依存効果が未成魚期のどの段階に加わることが Ricker 型、Beverton-Holt 型のどちらのグラフになるか（再生産の回復力）を検証するために未成魚期の時間を分割するマルチステー

*東京海洋大学 海洋生物資源学科
(siwata0@kaiyodai.ac.jp)

ジ型の Ricker モデルを提案した。モデルでは未成魚期を $n(2 \leq n)$ 分割し、 i 番目の時間間隔を $\tau_i(1 \leq i \leq n)$ 、 i 番目のステージが始まる時刻を $T_i(1 \leq i \leq n+1)$ とした (ただし、 $T_1 = 0$ 、 $T = T_{n+1} = \sum_{j=1}^n \tau_j$)。この時、 $T_i = \sum_{j=1}^{i-1} \tau_j(2 \leq i \leq n)$ となる。 i 番目のステージで、Ricker モデルに対応する死亡要因に関する係数を $Z_{m,i}$ および $A_{m,i}$ とし、 B_s に対応する係数は 0 であると仮定する (0 としなければマルチステージ型の Beverton-Holt モデルも導出可能)。すると、 i 番目のステージ (時刻 T_i から時刻 T_{i+1}) における個体数 $R_m(t)$ の動態は次のように記述できる。

$$R_m(T_{i+1}) = e^{-(Z_{m,i} + A_{m,i} R_m(T_i)) \tau_i} R_m(T_i). \quad (4)$$

すると、時刻 0 から時刻 T までのマルチステージ型の Ricker モデルは次の通りに導出できる。

$$R_m(T) = e^{-\sum_{j=1}^n (Z_{m,j} + A_{m,j} R_m(T_j)) \tau_j} R_m(0). \quad (5)$$

Brooks と Powers[16] は密度効果が未成魚期のどのタイミングでかかるかによって、再生産が十分行われて Beverton-Holt に近いグラフになるか再生産が不十分で Ricker モデルに近いグラフになるかが変化することを指摘した。これは実証研究者へのアピールにもなったし、実際の資源評価への影響も Shelton[20] によって検討されることになった。このように数理モデルの定義を見直すことで現実への応用だけでなく現実に即した理論体系を再構築もできるようになると期待される。今回紹介した例は数理モデルの細部を見直すことにより数理モデルの改善が行われた例である。しかし、モデルで求める精度のデータが得られない状況も十分に考えられる。その場合はデータの精度にあわせたモデルを提案することで前進することもあるだろう。このような観点から、数理生物学の研究者としては実証研究者とコミュニケーションをとり新しい理論や新しい現象の解明につながっていけばよい循環が生まれていくのではなかろうか。また、そのようになることを期待している。最後に小ネタを一つ、Ricker が在籍していたカナダのナナイモにある The Pacific Biological Station の敷地内には Ricker curve に似た道路が存在し、Ricker curve と名付けられている。Google earth でも確認することができるので興味のある読者は一度見てはいかがだろうか。

参考文献

- [1] NOAA. Fisheries glossary. 2006, <http://www.st.nmfs.noaa.gov/st4/documents/FishGlossary.pdf> (アクセス日:2016年11月1日)。
- [2] W. E. Ricker. Stock and Recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.*, **11**, 559-623, 1954.
- [3] R. M. May and G. F. Oster. Bifurcations and dynamics complexity in simple ecological models. *Am. Nat.*, **110**, 573-599, 1976.
- [4] C. J. Walters, D. Ludwig. Effects of Measurement Errors on the Assessment of Stock-Recruitment Relationships. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 704-710, 1981.
- [5] P. M. Mace and I. J. Doonan. Ageneralized bioeconomic simulation model for fish dynamics. *New Zeal. Fish. Ass. Res. Doc.*, 88/4, 47, 1998.
- [6] B. Archambault, O. Le Pape, N. Bousquet and E. Rivot. Density-dependence can be revealed by modelling the variance in the stock?recruitment process: an application to flatfish. *ICES J. Mar. Sci.*, **71**, 2127-2140, 2014.
- [7] R. A. Myers and N. G. Cadigan. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**, 1576-1590, 1993.
- [8] R. A. Myers. Recruitment of marine fish: the relative roles of density-dependent and density-independent mortality in the egg, larval, and juvenile stages. *Mar. Ecol-Prog. Ser.*, **128**, 305-310, 1995.
- [9] R. A. Myers, N. J. Barrowman, J. A. Hutchings and A. A. Rosenberg. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science* **269**, 1106-1108, 1995.
- [10] R. A. Myers, J. Bridson and N. J. Barrowman Summary of worldwide spawner and recruitment data. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, **2024**, 331, 1995.
- [11] R. A. Myers and N. J. Barrowman. Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fish. Bull.*, **94**, 707-724, 1996.
- [12] R. A. Myers and G. Mertz. Reducing uncertainty in the biological basis of fisheries management by meta-analysis of data from many populations: a synthesis. *Fisheries Research* **37**, 51-60, 1998.
- [13] R. A. Myers, K. G. Bowen and N. J. Barrowman. Maximum reproductive rate of fish at low population sizes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 2404-2419, 1999.
- [14] D. W. Johnson. Habitat complexity modifies post-settlement mortality and recruitment dynamics of a marine fish. *Ecology*. **88**,1716-1725, 2007.
- [15] T. J. Quin and R. B. Deriso. Quantitative fish dynamics. Oxford University Press, New York, 1999.
- [16] E. N. Brooks and J. E. Powers. Generalized compensation in stock-recruit functions: properties and implications for management. *ICES J. Mar. Sci.*, **64**, 413-424, 2007.
- [17] A. J. Nicholson. An outline of the dynamics of animal populations. *Austl. J. Zool.*, **2**, 9-65, 1954.
- [18] R. A. Myers. Stock and recruitment: generalizations about maximum reproductive rate, density dependence, and variability using meta-analytic approaches. *ICES J. Mar. Sci.*, **58**, 937-951, 2001.
- [19] 瀬野裕美. 数理生物学—個体群動態の数リモデリング入門. 共立出版, 東京, 2007.
- [20] A. O. Shelton, S. B. Munch, D. Keith and M. Man-

gel. Maternal age, fecundity, egg quality, and recruitment: linking stock structure to recruitment using

an age-structured Ricker model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **69**, 1631-1641, 2012.

【数理の小ネタ】

変動環境のもとで多様性を維持するストレージ効果

山道 真人*

「地球上の生物はなぜこんなにも多様なのか」という問いは、群集生態学と進化生物学におけるもっとも根本的なテーマである。同じニッチを占める種は共存できないとする「競争排除則」[10,13]の予測に反して、野外の生態系では限られた資源に依存して多種が共存しているように見える。この矛盾は「プランクトンのパラドックス」と呼ばれ[14]、群集生態学の長年の研究テーマになってきた。

パラドックスの解決方法の一つとして、時間的に変動する環境が多種共存を促進するという考えがある[14]。1970年代には、時間的に変動する資源を共有する競争系で、非線形な機能的反応によって複数種の共存が可能になることが示された[3]。これは「相対的な非線形性」(relative nonlinearity)と呼ばれる[5]。さらに1980年代には、休眠卵や埋土種子、あるいは寿命の長い成体の存在により世代が重複し、生育段階ごとに変動環境の影響が異なる場合、「ストレージ効果」(storage effect)によって多種共存が可能であることが明らかになった[6]。なぜならば、ある種にとっての環境が一時的に悪化しても、環境の影響を受けない生育段階(たとえば埋土種子)がストレージ(保管スペース)として働き、環境が好転した後で生き残った個体が再び増殖することが可能なためである。

実際にストレージ効果が働くためには、以下の三つの条件を満たす必要がある。(1)一時的に悪化した環境の影響を緩和する要素(世代の重複など)がある。(2)種ごとに環境への反応が異なる。(3)環境と競争の共分散がある。つまり、ある種にとって好適な環境では同種個体が多いため、種内競争の効果が強くなってそれほど増殖できない。その一方で、環境が悪化した際には同種個体が少なく、種間競争の効果は種内競争ほど強くないために減少しにくい。これらの要因によって、低密度の種が増加しやすく、絶滅が起きにくくなって多様性が維持されることになる[5]。一方で、相対的な非線形性が多種共存を促進するためには、増殖を制限する要因(共有資源など)に対する増殖率の関数が、低密度の種で高密度の他種よりも相対的に下に凸であることが条件となる[5]。

群集生態学が種多様性を説明するために、1980年代にストレージ効果にたどり着いた一方で、集団遺伝学は遺伝的多様性を説明するために、1950年代から同様の現象を調べてきた。集団遺伝学でよく用いられるWright-Fisherモデルでは、個体数一定で離散世代の集団を仮定する。半数体集団のある遺伝子座における二つの対立遺伝子の適応度が時間的に変動する場合、適応度の幾何平均が大きい対立遺伝子が残り、他は失われてゆく[7]。ところが、倍数体集団で完全優性の場合、劣性対立遺伝子のホモ接合体の相対適応度の幾何平均が1より小さく、算術平均が1より大きい場合、共存が可能になる[12]。ここではヘテロ接合体が、遺伝子型として劣性対立遺伝子を含むにもかかわらず、優性対立遺伝子の表現型を持つことで、ストレージとしての役割を果たしている。

しかし、遺伝的多様性のストレージ効果研究に「世代の重複」という考えが導入されたのは、1990年代になってからであった[8,18]。重複世代の集団におけるストレージ効果は、群集生態学と集団遺伝学において同じ式で検討することができる。半数体集団の世代 $t+1$ における対立遺伝子1の頻度 p_{t+1} (と対立遺伝子2の頻度 $1-p_{t+1}$)は、Wright-Fisherモデルから

$$p_{t+1} = (1-a)p_t + a \frac{p_t w_{1,t}}{p_t w_{1,t} + (1-p_t)w_{2,t}}$$

という漸化式で表される[18]。ここで、 a は世代 t における繁殖が次世代にもたらす貢献度のパラメータ、 $w_{i,t}$ ($i=1,2$)は対立遺伝子 i の世代 t における適応度である。対立遺伝子を種に、対立遺伝子頻度をある種が群集中で資源を占有する割合に置き換えると、上の式はChesson & Warner (1981)[6]で用いられたロッターモデルになる。これに拡散近似などを適用して侵入条件や平衡分布を調べることで、多様性がどのように維持されるかが明らかになる。このように、ストレージ効果の研究では、生物多様性の異なる階層を対象にしている群集生態学と集団遺伝学が、互いに影響し合っ て理論を発展させてきたという歴史がある。

近年では、適応度が時間的に変動し対立遺伝子頻度が振動する「迅速な進化」(rapid evolution)の実証例が蓄積してきた[15]ことから、ストレージ効果と遺伝的多型の関係も新たに注目を集めている。最近の集団

*京都大学白眉センター／生態学研究センター
(yamamichi@ecology.kyoto-u.ac.jp)

遺伝学理論では、表現型にかかる選択圧が遺伝子型頻度を変化させる影響を緩和する要素として、完全優性以外にも、雌雄どちらかの性のみ現れる形質 [17]・遺伝子座間相互作用 (エピスタシス) [11]・ゲノム刷り込みや遅滞遺伝などの母性効果 [20] がストレージ効果をもたらすことが明らかにされてきている。一方の群集生態学では、長期野外データの蓄積にともなう、湖の2種のみジンコ [4]、草原の3種の多年生イネ科草本 [1]、砂漠の9種の一年生草本 [2]、熱帯林の本木 [19] などを対象に、ストレージ効果を野外で実証した研究が増えてきた。さらに、進化がストレージ効果に及ぼす影響 [16] や、シミュレーションによってストレージ効果を検出する方法 [9] といった新しい視点の研究も加わり、数理モデルと実証研究の連携が、階層を越えた生物多様性の維持の謎を解き明かしつつある。

参考文献

- [1] Adler, P. B., J. HilleRisLambers, P. C. Kyriakidis, Q. Guan, and J. M. Levine. 2006. Climate variability has a stabilizing effect on the coexistence of prairie grasses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **103**:12793-12798.
- [2] Angert, A. L., T. E. Huxman, P. Chesson, and D. L. Venable. 2009. Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **106**:11641-11645.
- [3] Armstrong, R. A., and R. McGehee. 1976. Coexistence of species competing for shared resources. *Theor. Popul. Biol.* **9**:317-328.
- [4] Cáceres, C. E. 1997. Temporal variation, dormancy, and coexistence: a field test of the storage effect. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94**:9171-9175.
- [5] Chesson, P. 1994. Multispecies competition in variable environments. *Theor. Popul. Biol.* **45**:227-276.
- [6] Chesson, P. L., and R. R. Warner. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *Am. Nat.* **117**:923-943.
- [7] Dempster, E. R. 1955. *Maintenance of genetic heterogeneity*. pp. 25-32. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY.
- [8] Ellner, S., and N. G. Hairston, Jr. 1994. Role of overlapping generations in maintaining genetic variation in a fluctuating environment. *Am. Nat.* **143**:403-417.
- [9] Ellner, S. P., R. E. Snyder, and P. B. Adler. 2016. How to quantify the temporal storage effect using simulations instead of math. *Ecol. Lett.* **19**: 1333-1342.
- [10] Gause, G. F. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins Co., Baltimore, MD.
- [11] Gulisija, D., Y. Kim, and J. B. Plotkin. 2016. Phenotypic plasticity promotes balanced polymorphism in periodic environments by a genomic storage effect. *Genetics* **202**:1437-1448.
- [12] Haldane, J. B. S., and S. D. Jayakar. 1963. Polymorphism due to selection of varying direction. *J. Genet.* **58**:237-242.
- [13] Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* **131**:1292-1297.
- [14] Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.* **95**:137-145.
- [15] Messer, P. W., S. P. Ellner, and N. G. Hairston, Jr. 2016. Can population genetics adapt to rapid evolution? *Trends Genet.* **32**:408-418.
- [16] Miller, E. T., and C. A. Klausmeier. In press. Evolutionary stability of coexistence due to the storage effect in a two-season model. *Theor. Ecol.* DOI: 10.1007/s12080-016-0314-z.
- [17] Reinhold, K. 2000. Maintenance of a genetic polymorphism by fluctuating selection on sex-limited traits. *J. Evol. Biol.* **13**:1009-1014.
- [18] Turelli, M., D. W. Schemske, and P. Bierzychudek. 2001. Stable two-allele polymorphisms maintained by fluctuating fitnesses and seed banks: protecting the blues in *Linanthus parryae*. *Evolution* **55**:1283-1298.
- [19] Usinowicz, J., S. J. Wright, and A. R. Ives. 2012. Coexistence in tropical forests through asynchronous variation in annual seed production. *Ecology* **93**:2073-2084.
- [20] Yamamichi, M., and M. Hosono. In press. Roles of maternal effects in maintaining genetic variation: Maternal storage effect. *Evolution* DOI: 10.1111/evo13118.

【連載記事:海外ラボへ行こう】

オーストラリアでの研究生活

高料直*

はじめに

学位を取得して間もない2015年の3月末より約2年間の予定で、クイーンズランド大学生物科学科において生態系保全の研究に多方面から取り組むHugh Possingham教授の研究グループに研究滞在することになった。研究滞在ということで、所属は琉球大学にある。日本学術振興会頭脳循環プログラム[†]の研究者として、オーストラリアに派遣されたのだった。九州大学で学位を取得する半年ほど前まで、約1年間アメリカで研究生活を経験しており、学位取得後も海外で研究する道を模索していた自分にとっては、まさに渡りに船であった。このような経験が手伝い、海外で研究生活を送るということに特段大きな抵抗はなかったが、やはり実際に行ってみると、良いこと悪いこと様々な経験をするものだ。今回のオーストラリア滞在は、短期的にみると大変だった部分が勝っていた時期もあったかもしれないが、大局的に見ると貴重な経験が得られたと思っている。幸い本稿を通じてこれらの経験を共有する機会が得られたので、今後海外での研究生活を考えている方々の参考に多少でもなることができれば、というのが本稿の目的の1つである。

渡航準備と渡航後

渡航することが決まったとなると、その為の諸々の手続きが必要になるのだが、中でもビザの取得は最重要項目の1つとあってよいだろう。オーストラリアでは、観光ビザでの入国は滞在期間が毎回3ヶ月までという制限がつくため、長期で研究滞在するとなると、やはりそれに相応しい研究ビザ[‡]の取得が必要になる。そのためには琉球大に移籍した上で、クイーンズランド大学から紹介状を発行してもらおうという必要があったが、学位取得時期と重なり移籍はできなかった。つまり、研究ビザの申請手続きをはじめめるためには、学位取得を待たなければならない。そこで次善策として、

ひとまずは観光ビザで入国し、現地で研究ビザを申請するという方法をとることにした。筆者の他にも琉球大学から2人同じ研究グループに派遣されていたが、やはり短期間での研究ビザの取得は簡単ではなく、同様の方法で渡航していた。いよいよ春めいてきたこの頃、学位取得の日を待ち、準備不足という一抹の不安を抱えながら兎にも角にも渡航したのだった。

南半球に位置する派遣先のブリスベンは、夏の盛りを過ぎた頃だった。渡航してすぐ、観光ビザで渡航したことはいくつかの困難に直面した。銀行口座が開設できない、携帯電話の長期契約に制約が生じる、といった日常生活に関する事柄から、大学内での諸手続きなど研究に直接関わることまで。特に研究ビザを取得するまでの3ヶ月間ほどは、学内LANの使用、図書館、時間外の研究室のアクセスなどが制限され、満足のいく研究環境を得ることが困難だった。上記の生活面の困難は、粘り強く話し合っただけでなんとか解決できたが、学内の諸事情はどうにもならなかった。この点は、大学によって決まりが異なるため、渡航が決まった時点で訪問先の事情を聞くなどして、事前に策を練っておいたほうが良いだろう。

また、海外に長期で研究滞在するとなると、短期間の場合とは異なりやはり生活の基盤をしっかりと固める必要が生じる。その際、はじめの1、2ヶ月間程度がもっとも苦勞する時期であるように思う。住居探しから、ビザの申請、先述の銀行口座の開設や携帯電話の契約などやることは山ほどある。かといって研究の手を休めるわけにもいかない。新天地の様子がわかり始め、生活が軌道に乗ってくる頃と比べると、渡航したての段階では、現地の様子に不案内な部分が多く、不測の事態に遭遇することがしばしばあった。特に初期は言葉の問題がつきまとうが、これはやはり慣れるしかなかった。

研究生活

何はともあれ最低限の生活環境を整え、いよいよオーストラリアでの研究生活を開始するに至った。意気揚々と大学へ向かったわけだが、まずはじめにその研究グループの規模に驚かされた。生物科学科の建物の最上階のフロア全域がこの研究グループによって

*琉球大学熱帯生物圏研究センター
(nao.takashina@gmail.com)

[†]頭脳循環を加速する戦略的国際研究ネットワーク推進プログラム

[‡]筆者は Training and Research visa を取得した



図1 生物科学科の建物

占められており、修士過程以上の学生、ポスドク、CI (Chief Investigator) だけで、少なく見積もって60人ほど、人によっては80人、いや100人は下らないだろうという意見も聞かれた。何しろ頻繁に学生やポスドクの入れ替わりがあるうえ、筆者のように各国から研究滞在にくる研究者の出入りが絶えないのだ。おかげでオーストラリアに居ながら世界中の研究者と知り合うことができた。加えて印象的だったのが、学生とポスドクはオーストラリア外から来た人の割合が大きいということで、海外出身者が7、8割を占めていたのではないかと思う。特に南米出身者が多く、アジア出身者は10人未満でグループ内では少数派であった。ただ、これらの割合は専攻によって変化するだろう。毎週火曜日にある morning tea と呼ばれるグループ全体のミーティングでは、この大人数が一同に集まり、参加した学会の様子や、出版した論文の紹介などの様々な情報交換が行われた。また、金曜の夕方になると、最上階のテラスでビールが売られ、それを目当てに建物内外から人がぞろぞろとやってくる。ビール瓶を片手に同僚や近隣の研究室の人たちと、他愛のない会話を交わすこの時間は、1週間の楽しみの1つだった。

メンバーのバックグラウンドは生態学、経済学、環境科学など多様で、これらの様々な方面から、保全努力の最適配分のための意思決定サポートツールの開発や、絶滅リスクの推定など、やはり多様な生態系保

全の研究を行っていた。また、規模が大きいだけあって、論文の出版数なども非常に多く、活発に生態系保全研究の分野を牽引していく様を間近に感じることができた。

一方で、グループの規模が大きいことで互いの研究を知る機会が多く得られなかったりすることもあるが、グループ内のCIらが主催するセミナーや、興味の近い者同士が行う勉強会などを通じ、うまく連携をとっているようだった。

筆者はグループを主催していた Hugh Possingham 教授（以下、Hugh）と、数人のポスドクらと主に仕事をした。大規模グループである上に、彼自身、世界各地を飛び回っているのだから、Hugh と話せるのはせいぜい1、2ヶ月に1度の30分間程度に限られていた。そのため綿密な共同研究を進めるといふわけにはいかなかったが、数理生物学者である Hugh が、いかに保全の理論的なアイデアを、生態学だけに限らない幅広いバックグラウンドを持つ研究者や、環境保全のステークホルダーに伝え、議論を進展させるかという姿勢を間近で学ぶことができた。また、一緒に仕事をしたポスドクらとの共同研究を通じ、海外の研究者らが行っている議論や論文のやりとりなどの方法を学ぶことができ、これも大きな収穫となった。



図2 ブリスベン川越しに見た夕暮れ時のブリスベン市内

海外での生活について

ある程度、現地の様子がわかってくると日常の生活にも目が行き届くようになる。オーストラリアのその広大な国土の大部分は砂漠だが、海岸線から近いところなどでは美しい自然が広がる。キャンプやハイキング、バーベキューなど、週末の楽しみは尽きない。ここではオーストラリアでの生活がいかなるものであったか簡単に紹介したい。

筆者の暮らしていたクイーンズランド州にあるブリスベン市は、オーストラリアの東岸部に位置し、シドニー、メルボルンに次ぐ、オーストラリア第3の人口を誇る都市である。ブリスベンは人口のおよそ3割が国外出身者*で、人種の多様性に富み、町を歩けば様々な言葉が飛び交っているのを耳にする。良くも悪くも日常生活において、自分が外国人であると強く意識する機会は多くはなく、日々の生活で困難を感じることは比較的少なかったように思う。また、最低賃金が2016年現在17.7オーストラリアドル†と、先進国の中でも随一の賃金を誇るオーストラリアの物価は概して高い。1人当たりのGDPは2015年現在、日本の1.7倍程度‡で、短期的に見た印象ではあるが、犯罪なども少なく社会は安定してる様に感じられた。ブリス

*オーストラリア全域では25%程度

†Fair Work Ombudsman

(<https://www.fairwork.gov.au/>)

1オーストラリアドルは2016年12月現在約86円

‡World Bank (<http://data.worldbank.org>) による

ベン近郊の交通網は充実しており、どこへ行くにも不自由しない。筆者は市内をはしるブリスベン川上を運行するフェリーで毎日大学まで通勤するという興味深い経験をした。また、多文化国家であるだけあり、食文化も多様で、スーパーマーケットに行くと各国の食材が手に入り、日本食材も比較的容易に見つかる。日本食材専門の店などもあり、多少凝ったものでもたいていの場合は見つかり重宝した。

おわりに

博士課程最終年の10月に日本に帰国し、海外でのポスドクの公募を見つけては応募するということを繰り返していたが、なかなか決まらず、学位取得後すぐに海外で研究することを一時は諦めていた。そんな中、東京工業大学(当時)の向草世香さんから、今回のプロジェクトを紹介していただき、プロジェクトの主要メンバーである琉球大学の久保田康裕教授と直接話をさせてもらう機会をいただいたことで、局面が急展開した。筆者がオーストラリアでの研究生生活を実現することができたのはお二人のご助力のおかげであり、厚く御礼申し上げたい。渡航準備への時間的な制約から、はじめのうちこそ大変だったが、良い経験となった。これらも時が経てば良い思い出に変わるだろう。全体的に見ればやはり得られたものは非常に大きかった。これらは今後の研究生生活に生きてくるだろうと期待している。

【連載企画:数理の工具箱】

Adaptive Dynamics 入門 (3) ～Canonical equation の導出～

大槻 久*

1. 前回のおさらい

今回は Iwasa et al.(1991) の公式までを解説した。それを簡単におさらいしよう。連続値 z を取る形質の分布 $\phi(z)$ はその平均 \bar{z} の周囲に集中分布していると仮定する。この集団で形質 z を持つ個体の適応度を $w(z, \bar{z})$ と書く。この時、平均 \bar{z} の進化動学は

$$\underbrace{\Delta \bar{z}}_{\text{選択応答}} = \underbrace{h^2 \sigma^2}_{\text{相対遺伝分散}} \cdot \underbrace{\left. \frac{\partial \ln w(z, \bar{z})}{\partial z} \right|_{z=\bar{z}}}_{\text{選択勾配}} \quad (1)$$

で与えられる。

2. 形質置換列と adaptive dynamics の誕生

Iwasa et al.(1991) の公式は、適応度 w が自らの形質 z のみならず、形質の集団平均 \bar{z} に依存している場合も扱えるという点で極めて有用である。ただし分布 $\phi(z)$ に集中分布、つまり「集団のほとんどが \bar{z} に近い形質を持っている」という強い仮定を置いていることに注意しよう。

実は Iwasa et al.(1991) の公式はもう現代流の adaptive dynamics とほとんど同じなのだが、例えば「なぜいつも ϕ は集中分布になるのか?」といった問題をはらんでいる。そこで「分布 ϕ の発展方程式」という考えを諦め、「集団はいつも単一の形質 x で占められており、時折突然変異で形質 y の個体が生じて x と y の競争が起こる、そしてどちらかが勝ち残る」と仮定して進化を考えることが提案された (Metz et al. 1996)。この仮定の下では、集団はほぼ全ての時間単型 (monomorphic)、つまり単一の形質で占められており、突然変異が生じて競争が起きている間だけ二型 (bimorphic) となる。そして一方が勝ち残り他方が絶滅するとまた単型になり、これを繰り返す。巨視的には集団を支配する形質値 x の列 $\{x_t\}$ が定まることになり、これを形質置換列 (trait substitution sequene) と呼ぶ。形質置換列を考える際に、集団を占めている

側の形質を野生型 (resident)、突然変異体側を変異型 (mutant) と呼ぶ。

このような簡素化が生まれた背景はやや複雑だ。第一に、進化ゲーム理論家や理論生態学者といった集団遺伝学者とは異なる研究者達が、集団遺伝学で仮定される複雑な詳細にこだわらず、実用的で分かりやすい式を追求した点が挙げられる。例えば “adaptive dynamics” (日本語では「適応力学系」や「適応ダイナミクス」と訳される) という単語の生みの親は、集団遺伝学者ではなくて進化ゲーム理論家である Hofbauer & Sigmund(1990) や Nowak & Sigmund(1990) である。

第二に、差分方程式や微分方程式で記述される進化動学自体ではなく、進化の最終状態の分析と分類に研究動向がシフトした点が挙げられる。Maynard-Smith の提案した ESS (Evolutionarily Stable Strategy; 進化的に安定な戦略) は進化の最終状態に関する特徴づけの一つだが、これは集団が ESS に達することができた場合にどんな突然変異体も侵入できないことを言っているにすぎない。逆に言えば、集団が進化を経て ESS に達することができるかどうか自体は自明ではない。実際、80年代から90年代にかけて「決して到達できない ESS」といった不思議な平衡点の存在が認識されるようになり、このような進化の平衡点の分析手法として adaptive dynamics は広まった。

Adaptive dynamics の内容を平易に説明し、集団遺伝学とは独立に進められた研究の流れを批判的に解説した Waxman & Gavrillets(2005) は優れた総説なので、このあたりの経緯にさらに興味を持たれた読者にお勧めしたい。

3. Adaptive dynamics の前提

前述の形質置換列の議論を進めるには、次のような仮定が必須となる。

仮定 (a) : 突然変異は非常に稀である

野生型 x の集団に変異型 y が出現し、この二タイプが競争している間に第三の変異型 y' が出現してしまつては、形質置換列の仮定 (集団は高々二型である) が破られてしまう。このような事が起こらないようにするためには、突然変異は非常に稀

*総合研究大学院大学・先導科学研究科
(ohtsuki.hisashi@soken.ac.jp)

でなくてはならない。

仮定 (b) : 二型の集団はやがて単型に戻る

もし野生型 x の集団に変異型 y が出現した後、 x と y が集団に安定に共存してしまえば、やはり形質置換列の仮定 (集団は単型→二型→単型、と移り変わる) が破られてしまう。したがって変異型 y の出現後速やかに一方が勝ち残り他方が絶滅するというイベントが起こらなくてはならない。

また、形質置換列 $\{x_t\}$ において t を連続時間とみなし、時間に対して連続性を保証したいのであれば、次の仮定も必要となる。

仮定 (c) : 突然変異による形質の変化は小さい

野生型 x の集団に出現する変異型 y は、 x の近傍から選ばれる。言い方を変えれば x と y は十分に近い。

4. 侵入適応度

以上の仮定の下で我々が考えなければならないのは、野生型 x の集団にこれと十分近い変異型 y が出現した場合の x と y の勝ち負けだ。ここで進化の時間 t に対して十分に短いタイムスケールを持った新たな時間 τ を導入しよう。時間 t は、突然変異による形質置換列 $\{x_t\}$ を記述するために使われる単位系である。それに対して、時間 τ は野生型 x の集団に変異型 y が出現し、集団が二型になっている間に起きる出来事を記述するための単位系だ。進化の時間 t で考えると、これは「一瞬」に過ぎないので無視することができる。これをタイムスケール分離 (time-scale separation) の仮定と呼ぶ。

集団が二型になってすぐは、変異型 y の個体数は野生型 x のそれに比べれば無視できるほど小さいので、集団のほぼ全てが x で占められていると仮定したままで、ごく少数の y がどのように増殖するかを考えることが出来る。特に、出現した直後の変異型 y の個体数の増殖曲線が、短い時間の単位 τ を使って指数増殖 $\exp[s\tau]$ で書けているとしよう。ここで $s = s(y, x)$ は変異型 y が野生型 x の集団に出現した直後の、野生型の増加率 (マルサス係数) である。この増加率 $s(y, x)$ を adaptive dynamics 理論では特に侵入適応度 (invasion fitness) と呼ぶ。

侵入適応度の意味は簡潔である。まず $s(y, x)$ の y の値として特に $y = x$ を代入してみよう。 $s(x, x)$ は野生型 x の集団における野生型 x の増加率であるから、環境収容力等の制約によって野生型の個体数が平衡状態に達していると考えれば、これは $s(x, x) = 0$ であると考えることが出来る。この値を基準とすると、変異型 y の成功の可否は、 $s(y, x)$ が 0 より大きいかな否かで判

断できる。 $s(y, x) < 0$ であれば、変異型は野生型集団への初期侵入に失敗し、絶滅する。反対に $s(y, x) > 0$ であれば、変異型 y は野生型 x の集団に初期侵入できる可能性がある。なぜ「可能性」と書いたかという、野生型は初期には 1 個体しかいないので、 $s(y, x) > 0$ であっても確率的な影響で絶滅してしまう可能性があるからだ。このあたりの詳細はまた次節で述べる。

さて、仮にこの確率的な困難を乗り越えて変異型 y が野生型 x の集団への初期侵入に成功したとしよう。しかしこのことは必ずしも y が x を絶滅に追い込み、集団が y だけになってしまうことを意味しない。もしかしたら x に侵入した y は、ある平衡頻度で x と安定的に共存できるかもしれない。しかしこれは 3 節で述べた仮定 (b) に反してしまう。そこで adaptive dynamics 理論では次の強い仮定を置く。

仮定 (d) : “Invasion means Fixation”

初期侵入に成功した変異型 y は、野生型 x を絶滅させ自らが集団全体を占めるようになる。

仮定 (d) は非常に強力だが、一方で本当にそんなことがあるのか、と思われる読者も沢山いるだろう。実際、仮定 (d) がどのような一般的な条件の下で成り立ち、どのような時に成り立たないかは、今なお盛んに研究がなされている。であるから、仮定 (d) は adaptive dynamics 理論においては「定理」ではなく、「信念」のようなものである。以下では仮定 (d) を認めようとして議論を展開していこう。

5. Dieckmann & Law による adaptive dynamics の導出

5.1 仮定

本節では Dieckmann & Law (1996) による adaptive dynamics の導出を順を追って解説しよう。議論を簡単にするため形質値 x は 1 次元実数であるとする。また集団に空間構造は考えず、個体は一倍体で無性生殖をするものと仮定する。

定式化のために若干の準備をしておこう。集団が形質 x の単型である時に、一出生あたりに突然変異が起こる確率を μ_x 、またこの突然変異によって形質が Δx だけジャンプする (すなわち、変異型 $y = x + \Delta x$ が生まれる) 確率の密度関数を $M_x(\Delta x)$ とおく。ここで M_x に対称性

$$M_x(-\Delta x) = M_x(\Delta x) \quad (2)$$

を仮定する。したがって Δx の平均は

$$\int_{-\infty}^{\infty} \Delta x \cdot M_x(\Delta x) d\Delta x = 0 \quad (3)$$

である。また Δx の分散は

$$\int_{-\infty}^{\infty} (\Delta x)^2 \cdot M_x(\Delta x) d\Delta x = \sigma_x^2 \quad (4)$$

であるとする。最後に、この単型集団の平衡時の個体数を N_x とし、これは十分に大きい ($N_x \gg 1$) と仮定する。

5.2 突然変異の生じる確率

個体数が N_x で平衡になっている形質 x の単型集団では何が起きているかを考えよう。前述の通りこの集団の増加率は $s(x, x) = 0$ であるが、もっと細かく考えれば、出生率 $b(x, x)$ と死亡率 $d(x, x)$ が

$$s(x, x) = b(x, x) - d(x, x) = 0 \quad (5)$$

のように釣り合っている状態が実現していると考えられる。進化の時間スケール t で考えた時、時間 Δt の間にこの集団に変異体 y が 1 個体出現する確率は次の 4 つの量の積である。

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{(一出生あたりの突然変異率)} = \mu_x \\ \text{(\Delta t 間の一個体あたり出生数)} = b(x, x) \Delta t \\ \text{(集団の個体数)} = N_x \\ \text{(形質が } y - x = \Delta x \text{ だけ変化する確率)} = M_x(\Delta x) \end{array} \right. \quad (6)$$

前述の仮定 (a) から、突然変異率 μ_x は非常に小さいとして良いので、進化の時間 Δt の間に生まれる変異型は高々 1 個体 (0 個体かもしれない) であるとして良い。

5.3 初期侵入に成功する確率

では、この変異型 y が野生型 x の集団への初期侵入に成功するかどうかを判定しよう。変異型 y が現れてしばらくは、変異型の個体数は野生型のそれに比べて遙かに小さいので、変異型の増加率 $s(y, x)$ は一定であると仮定して良い。もっと細かく、変異型の出生率 $b(y, x)$ と死亡率 $d(y, x)$ についても同様の仮定ができる。ここでこの三つの量は

$$s(y, x) = b(y, x) - d(y, x) \quad (7)$$

の関係で結ばれていることに注意しておく。

さて、一般論として出生率が常に b 、死亡率が常に d であるタイプが初期に 1 個体だけ存在した時、究極的にこのタイプが絶滅してしまう確率 E は

$$E = \begin{cases} 1 & \text{if } b \leq d \\ \frac{d}{b} & \text{if } b > d \end{cases} \quad (8)$$

であることが知られているので (証明は補遺 A を参照)、この事実を利用すると出生率が $b(y, x)$ で死亡率が $d(y, x)$ である変異型 y が初期侵入に成功する確率を $1 - E$ 、つまり

$$1 - E = \begin{cases} 0 & \text{if } b(y, x) \leq d(y, x) \\ 1 - \frac{d(y, x)}{b(y, x)} & \text{if } b(y, x) > d(y, x) \end{cases} \quad (9)$$

で近似するのが適当であると考えられる (もちろん変異型の個体数が増えてくると、変異型の出生率や死亡率は $b(y, x)$ や $d(y, x)$ からずれてくるのだが、野生型の個体数 N_x が十分に大きいので、これは良い近似になる)。そして仮定 (d) から “Invasion means Fixation”、つまりこの確率で集団は x から y に形質の置換がなされると考える。

以上をまとめよう。進化の時間 Δt の間に集団が x から y に置き換わる確率は $s(y, x) \leq 0$ ならば 0、 $s(y, x) > 0$ ならば

$$\underbrace{\mu_x \cdot b(x, x) \Delta t \cdot N_x \cdot M_x(\Delta x)}_{\text{=出現確率}} \cdot \underbrace{\left(1 - \frac{d(y, x)}{b(y, x)}\right)}_{\text{=初期侵入成功確率}} \quad (10)$$

$$= \mu_x N_x M_x(\Delta x) \frac{b(x, x)}{b(y, x)} s(y, x) \Delta t$$

となる (式変形に式 (7) を用いた)。

5.4 Taylor 展開

さて、仮定 (c) より形質のジャンプ $\Delta x = y - x$ は十分小さいと仮定して良いから、上の計算を Δx に関して Taylor 展開することを考えよう。

まず

$$s(y, x) \approx s(x, x) + \left. \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \right|_{y=x} \Delta x \quad (11)$$

$$= \left. \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \right|_{y=x} \Delta x$$

である。したがって式 (11) より、もし $\left. \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \right|_{y=x} > 0$ であれば

$$\begin{cases} \text{初期侵入必ず失敗} \iff s(y, x) \leq 0 \iff \Delta x \leq 0 \\ \text{初期侵入成功あり} \iff s(y, x) > 0 \iff \Delta x > 0 \end{cases} \quad (12)$$

であり、反対に $\left. \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \right|_{y=x} < 0$ であれば、

$$\begin{cases} \text{初期侵入必ず失敗} \iff s(y, x) \leq 0 \iff \Delta x \geq 0 \\ \text{初期侵入成功あり} \iff s(y, x) > 0 \iff \Delta x < 0 \end{cases} \quad (13)$$

という同値性が成り立つ。

また、式 (10) に現れる b の分数は

$$\frac{b(x, x)}{b(y, x)} \approx \frac{b(x, x)}{b(x, x) + \left. \frac{\partial b(y, x)}{\partial y} \right|_{y=x} \Delta x} = 1 + O(\Delta x) \quad (14)$$

($O(\Delta x)$ は高々 Δx の大きさの項を意味するランダウの記号) と計算できる。したがって式 (10) は

$$\mu_x N_x M_x(\Delta x) \left\{ \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \Big|_{y=x} \Delta x + O(\Delta x^2) \right\} \Delta t \quad (15)$$

まで簡単にできる。

5.5 Canonical equation の導出

これでようやく adaptive dynamics の基礎方程式の導出の準備が整った。進化の時刻 t における形質の値が $x_t = x$ である時、時刻 $t + \Delta t$ における形質の値 $x_{t+\Delta t}$ は決定論的には定まらない。なぜなら突然変異率 μ_x は小さく、また M_x で定まる分布を持っており、さらに変異型が初期侵入に成功するかどうかは確率的に決まるからだ。しかしながら $x_{t+\Delta t}$ の期待値 $\mathbb{E}[x_{t+\Delta t}]$ は計算することが出来る。

例えば $\frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \Big|_{y=x} > 0$ を仮定しよう。この時、式 (12) より $\Delta x \leq 0$ のような変異型は初期侵入に必ず失敗するが、 $\Delta x > 0$ のような変異型は式 (15) で表されるような確率で、出現し初期侵入に成功する。したがって

$$\begin{aligned} & \frac{\mathbb{E}[x_{t+\Delta t}] - x_t}{\Delta t} \\ &= \int_0^\infty \Delta x \cdot \mu_x N_x M_x(\Delta x) \\ & \quad \times \left\{ \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \Big|_{y=x} \Delta x + O(\Delta x^2) \right\} d\Delta x \\ &= \mu_x N_x \underbrace{\left(\int_0^\infty (\Delta x)^2 \cdot M_x(\Delta x) d\Delta x \right)}_{=\sigma_x^2/2 \text{ (式 (2) および (4) より)}} \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \Big|_{y=x} \\ & \quad + \underbrace{\mu_x N_x \int_0^\infty O(\Delta x^3) \cdot M_x(\Delta x) d\Delta x}_{\approx 0 \text{ と近似}} \\ & \approx \frac{1}{2} \mu_x \sigma_x^2 N_x \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \Big|_{y=x} \end{aligned} \quad (16)$$

と計算できる。ここで $O(\Delta x^3)$ の項を含む積分は小さいので無視をした。 $\frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \Big|_{y=x} < 0$ を仮定した場合は上の計算中の積分範囲が $(0, \infty)$ から $(-\infty, 0)$ に変わるだけで、最終的な結果は変わらない。

最後に、閉じた方程式を得るために次の仮定

仮定 (e) : 形質置換列の期待値近似

野生型の形質 x_t が与えられた時、時間 Δt 後には実際には様々な野生型の形質 $x_{t+\Delta t}$ が確率的に実現するが、形質置換列は常に期待値の方向に進むとみなす。すなわち $x_{t+\Delta t} = \mathbb{E}[x_{t+\Delta t}]$ とする。

を認めると、式 (16) で $\Delta t \rightarrow 0$ の極限を取ること形質置換列を近似する微分方程式

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2} \mu_x \sigma_x^2 N_x \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \Big|_{y=x} \quad (17)$$

が得られる。式 (17) を adaptive dynamics の canonical equation (正準方程式) と呼ぶ。

Iwasa et al. の公式 (1) と canonical equation (17) を比較してみよう。差分形か微分形かはモデルの作り方によるものなので大差はない。また、Iwasa et al. の公式において適応度が w であるということは離散時間 τ に対して個体数が $w^\tau = \exp[\ln(w)\tau]$ の速さで増えていく、つまり τ が仮に連続時間ならば増加率 s が $s = \ln(w)$ であることを意味するので、偏微分の部分にも自然な対応がある。二式の間で本質的に異なるのは右辺の偏微分の前に現れる係数であり、Iwasa et al. の公式には形質の相加遺伝分散が現れるのに対し、canonical equation には $(1/2)$ という係数を無視すれば突然変異の頻度と分散に関わる項 $\mu_x \sigma_x^2 N_x$ が現れる。

しかしながら形質置換列 $\{x_t\}$ が満たす閉じた形の決定論的方程式を得るために、我々は様々な仮定 (a から e まで) をし、また計算中でも多くの近似を使って数学的厳密さを犠牲にしてきた。これは仕方のないことであるが、もし実際に起こる進化過程を近似なしに調べたいのならば、コンピュータ内に個体数だけのエージェントを用意して確率的に突然変異を起こし、進化シミュレーションを行うのが最も直接的な方法であろう。Canonical equation (17) がこのようなシミュレーションをどれだけ良く記述できるかは興味深い問題であり、その近似の良さは場合により様々であることが知られている。

6. 局所適応度勾配と多次元 adaptive dynamics

Canonical equation (17) を見ると、右辺の偏微分の前の係数は一般に正であるので、 $\frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \Big|_{y=x}$ の正負が $\frac{dx}{dt}$ の正負を決定しており、これは野生型 x に対して侵入適応度 $s(y, x)$ が正になる方向に進化が進むことを意味している。この進化の方向を決める canonical equation の偏微分部分

$$D(x) \equiv \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \Big|_{y=x} \quad (18)$$

を局所適応度勾配 (local fitness gradient) と呼ぶ*。

逆に言えば、canonical equation で重要なのはこの局所適応度勾配 $D(x)$ のみで、右辺の係数 $\frac{1}{2} \mu_x \sigma_x^2 N_x (> 0)$ はさほど重要でないとも言える。なぜなら微分方程式

*厳密に言えば s は適応度ではなく「侵入適応度」なので、 $D(x)$ は「局所侵入適応度勾配」と呼ばれるべき量であるが、普通は単にこう呼ばれる。

においてこのような正の定数倍にあたる係数は、単に変化のスピードのみを決定しており、変化の方向とは関係がないからだ。同様の理由で、上に述べた仮定 (e) も、一次元 canonical equation においてはさほど重要な仮定ではない。

しかしながら adaptive dynamics で考える形質が 2 次元以上の場合、このような係数は多次元形質空間上での進化の方向に影響を与える為はや無視できない。補遺 B で、 n 次元形質 $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_n)^\top$ の進化を記述する adaptive dynamics の canonical equation は

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \frac{1}{2} \mu_{\mathbf{x}} \Sigma_{\mathbf{x}} N_{\mathbf{x}} \{ \nabla_{\mathbf{y}} s(\mathbf{y}, \mathbf{x}) \} |_{\mathbf{y}=\mathbf{x}} \quad (19)$$

で表されることを示した。ここで $\Sigma_{\mathbf{x}}$ は突然変異の分散共分散行列、 $\nabla_{\mathbf{y}} s(\mathbf{y}, \mathbf{x})$ は

$$\nabla_{\mathbf{y}} s(\mathbf{y}, \mathbf{x}) \equiv \left(\frac{\partial s(\mathbf{y}, \mathbf{x})}{\partial y_1}, \dots, \frac{\partial s(\mathbf{y}, \mathbf{x})}{\partial y_n} \right)^\top \quad (20)$$

なる勾配 (列) ベクトルを表す。導出の仕方は前述の一次元の場合とほとんど同じである。興味を持たれた読者はご覧になって欲しい。

7. 例

今回はここまで一般論ばかりで例が出てこなかったので、早速 canonical equation を使って実際の計算を試みよう。一次元実数 x で表される様々なニッチがあり、その中でどのニッチに特化した形質を持つかという問題を考える。ニッチ x に特化した形質をやはり x で表すことにしよう。

ニッチ x の環境収容力は $K(x)$ で表され、議論を簡単にするために

$$K(x) = K_0 \exp \left[-\frac{x^2}{2\sigma_K^2} \right] \quad (21)$$

で表される Gauss 関数形をしているとしよう。(生態学的) 時刻 τ において形質が x である個体群のサイズ $N_\tau(x)$ は、以下の Lotka-Volterra 方程式に従うと仮定する。

$$\frac{\partial N_\tau(x)}{\partial \tau} = r N_\tau(x) \left[1 - \frac{\int_{-\infty}^{\infty} C(x' - x) N_\tau(x') dx'}{K(x)} \right] \quad (22)$$

ここで r は x に依らない自然増加率を表す。関数 $C(\Delta x)$ は形質が Δx だけ離れた個体間の競争係数を表す競争カーネル (competition kernel) であり、

$$C(\Delta x) = \exp \left[-\frac{(\Delta x)^2}{2\sigma_C^2} \right] \quad (23)$$

で表される Gauss 関数形をしているとしよう。

以上のような条件で、形質 x の形質置換列はどの

ようになるだろうか? 直観的に考えると、環境収容力 $K(x)$ が最も大きいのは $x=0$ であるのだから、進化は $x=0$ を目指して進みそうである。果たしてそれは本当か?

Canonical equation (17) を用いるためには、野生型 x に対しての変異型 y の侵入適応度 $s(y, x)$ を計算すれば良い。そこで、まず集団が野生型 x のみで占められている場合に何が起きているかを考えよう。式 (22) の (右辺) = 0 と置くことで、平衡時の個体数 $N(x) = N^* (> 0)$ は

$$1 - \frac{N^*}{K(x)} = 0 \quad (24)$$

を満たす、つまり $N^* = K(x)$ であることが分かる。これは極めて当然の結果だ。

ではここに変異型 y がわずかに出現した状況を考えてみよう。変異型の個体数は非常に小さいので式 (22) より変異型の初期増加率は

$$\begin{aligned} s(y, x) &= r \left[1 - \frac{C(x-y)N^*}{K(y)} \right] \\ &= r \left[1 - C(x-y) \frac{K(x)}{K(y)} \right] \end{aligned} \quad (25)$$

と求まる。したがって、局所適応度勾配は

$$D(x) = \frac{\partial s(y, x)}{\partial y} \Bigg|_{y=x} = -\frac{r}{\sigma_K^2} x \quad (26)$$

と計算でき、 $x > 0$ ならば $D(x)$ は負だから $x=0$ の方向に進化は進み、 $x < 0$ ならば $D(x)$ は正だからやはり $x=0$ の方向に進化が進む。したがって我々の直観は正しかったことが確認できた。

8. 次回予告

今回は adaptive dynamics の基本ツールである PIP (Pairwise Invasibility Plot) を説明し、進化的安定性と収束安定性、そして進化的分岐の解説をしていこう。

9. 参考文献

- Hofbauer, J. & Sigmund, K. (1990) "Adaptive dynamics and evolutionary stability." *Appl. Math. Lett.* **3**: 75-79.
- Nowak, M. & Sigmund, K. (1990) "The evolution of stochastic strategies in the prisoner's dilemma." *Acta Appl. Math.* **20(3)**: 247-265.
- Metz, J.A.J., Geritz, S.A.H., Meszéna, G., Jacobs, F.A.J. & van Heerwaarden, J.S. (1996). "Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction." In: van Strien, S.J. & Verduyn Lunel, S.M. (Eds.) *Stochastic and spatial structures of dynamical systems.*

North-Holland, Amsterdam, pp. 183–231.

- Dieckmann, U. & Law, R. (1996) “The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes.” *J. Math. Biol.* **34**(5-6): 579–612.
- Waxman, D. & Gavrillets, S. (2005) “20 questions on adaptive dynamics.” *J. Evol. Biol.* **18**(5): 1139–1154.

補遺 A 分枝過程における究極絶滅確率 E

出生率 b 、死亡率 d を持つタイプが最初 1 個体からスタートした際に、究極的に絶滅する確率 E を求めよう。その為に「究極的に」の部分で「時間 τ 以内に」とした絶滅確率を E_τ とおこう。

$E_{\tau+\Delta\tau}$ を計算することを考える。まず初期時刻 $\tau=0$ から時間 $\Delta\tau$ の間に、

$$\begin{cases} \text{(出生が起こる確率)} = b\Delta\tau \\ \text{(死亡が起こる確率)} = d\Delta\tau \\ \text{(何も起こらない確率)} = 1 - (b+d)\Delta\tau \end{cases} \quad (\text{A1})$$

である。第一の場合、時刻 $\Delta\tau$ での個体数は 2 であり、この個体群が時刻 $\tau+\Delta\tau$ までに絶滅する確率は、この 2 個体がともに残り時間 τ の間に絶滅する確率 E_τ^2 に等しい。第二の場合、既に絶滅は起こっている。第三の場合、時刻 $\Delta\tau$ での個体数は 1 であり、この個体群が時刻 $\tau+\Delta\tau$ までに絶滅する確率は、この 1 個体が残りの時間 τ の間に絶滅するすれば良いので E_τ である。

以上より E_τ に関する方程式

$$E_{\tau+\Delta\tau} = b\Delta\tau \cdot E_\tau^2 + d\Delta\tau \cdot 1 + \{1 - (b+d)\Delta\tau\} \cdot E_\tau \quad (\text{A2})$$

を得る。これを整理して

$$\begin{aligned} \frac{E_{\tau+\Delta\tau} - E_\tau}{\Delta\tau} &= bE_\tau^2 - (b+d)E_\tau + d \\ \therefore \frac{dE_\tau}{d\tau} &= (1 - E_\tau)(d - bE_\tau) \end{aligned} \quad (\text{A3})$$

なる微分方程式を得る。

元々求めたかった量 E は $E = E_\infty$ であるので、これは $E_0 = 0$ を初期条件として上の微分方程式を解いて求めることができるが、その形より明らかに $b \leq d$ の時は $E_\infty = 1$ が、 $b > d$ の時は $E_\infty = d/b$ が解である。

補遺 B n 次元形質に対する canonical equation

n 次元の場合と 1次元の場合とで異なる部分のみを述べる。以下で、野生型の形質は $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_n)^\top$ 、変異型の形質は $\mathbf{y} = (y_1, \dots, y_n)^\top$ 、その差 $\mathbf{y} - \mathbf{x}$ は $\Delta\mathbf{x} = (\Delta x_1, \dots, \Delta x_n)^\top$ なる列ベクトルでそれぞれ表す。

まず突然変異の密度関数 M に関して、式 (2) に代わって n 次元空間における原点对称性

$$M_{\mathbf{x}}(-\Delta\mathbf{x}) = M_{\mathbf{x}}(\Delta\mathbf{x}) \quad (\text{B1})$$

を仮定する。したがって Δx_i の平均は

$$\int_{\mathbb{R}^n} \Delta x_i \cdot M_{\mathbf{x}}(\Delta\mathbf{x}) d\Delta\mathbf{x} = 0 \quad (\text{B2})$$

である。また Δx_i と Δx_j の共分散を

$$\int_{\mathbb{R}^n} \Delta x_i \Delta x_j \cdot M_{\mathbf{x}}(\Delta\mathbf{x}) d\Delta\mathbf{x} = m_{\mathbf{x},ij} \quad (\text{B3})$$

とおき、その行列表示 (分散共分散行列) を $\Sigma_{\mathbf{x}} = \{m_{\mathbf{x},ij}\}$ とおく。

式 (11) に代わって、 n 次元では

$$\begin{aligned} s(\mathbf{y}, \mathbf{x}) &\approx s(\mathbf{x}, \mathbf{x}) + \sum_{j=1}^n \frac{\partial s(\mathbf{y}, \mathbf{x})}{\partial y_j} \Big|_{\mathbf{y}=\mathbf{x}} \Delta x_j \\ &= \{\nabla_{\mathbf{y}} s(\mathbf{y}, \mathbf{x})\} \Big|_{\mathbf{y}=\mathbf{x}} \cdot \Delta\mathbf{x} \end{aligned} \quad (\text{B4})$$

が侵入適応度の Taylor 展開となる。ただし上式の最後で行で記号 \cdot は n 次元列ベクトル同士の内積を表す。すなわち、変異型 \mathbf{y} に初期侵入成功の可能性がある ($s(\mathbf{y}, \mathbf{x}) > 0$) のは、変異のベクトル $\Delta\mathbf{x}$ が侵入適応度の勾配ベクトル $\{\nabla_{\mathbf{y}} s(\mathbf{y}, \mathbf{x})\} \Big|_{\mathbf{y}=\mathbf{x}}$ と鋭角を成す場合のみである。このような変異 $\Delta\mathbf{x}$ の全体を $S = \{\Delta\mathbf{x} \mid \{\nabla_{\mathbf{y}} s(\mathbf{y}, \mathbf{x})\} \Big|_{\mathbf{y}=\mathbf{x}} \cdot \Delta\mathbf{x} > 0\}$ と書くことにしよう。すると式 (16) に対応する、第 i 形質の増分は、

$$\begin{aligned} &\frac{\mathbb{E}[(x_{t+\Delta t})_i] - (x_t)_i}{\Delta t} \\ &= \int_S \Delta x_i \cdot \mu_{\mathbf{x}} N_{\mathbf{x}} M_{\mathbf{x}}(\Delta\mathbf{x}) \\ &\quad \times \left\{ \sum_{j=1}^n \frac{\partial s(\mathbf{y}, \mathbf{x})}{\partial y_j} \Big|_{\mathbf{y}=\mathbf{x}} \Delta x_j + O(\|\Delta\mathbf{x}\|^2) \right\} d\Delta\mathbf{x} \\ &= \mu_{\mathbf{x}} N_{\mathbf{x}} \sum_{j=1}^n \left(\underbrace{\int_S \Delta x_i \Delta x_j \cdot M_{\mathbf{x}}(\Delta\mathbf{x}) d\Delta\mathbf{x}}_{=m_{\mathbf{x},ij}/2 \text{ (式 (B1) および (B3) より)}} \right) \frac{\partial s(\mathbf{y}, \mathbf{x})}{\partial y_j} \Big|_{\mathbf{y}=\mathbf{x}} \\ &\quad + \underbrace{\mu_{\mathbf{x}} N_{\mathbf{x}} \int_S O(\|\Delta\mathbf{x}\|^3) \cdot M_{\mathbf{x}}(\Delta\mathbf{x}) d\Delta\mathbf{x}}_{\approx 0 \text{ と近似}} \\ &\approx \frac{1}{2} \mu_{\mathbf{x}} \sum_{j=1}^n m_{\mathbf{x},ij} N_{\mathbf{x}} \frac{\partial s(\mathbf{y}, \mathbf{x})}{\partial y_j} \Big|_{\mathbf{y}=\mathbf{x}} \end{aligned} \quad (\text{B5})$$

となるので、仮定 (e) を用いて

$$\frac{dx_i}{dt} = \frac{1}{2} \mu_{\mathbf{x}} \sum_{j=1}^n m_{\mathbf{x},ij} N_{\mathbf{x}} \frac{\partial s(\mathbf{y}, \mathbf{x})}{\partial y_j} \Big|_{\mathbf{y}=\mathbf{x}} \quad (\text{B6})$$

を得る。したがってベクトル表示では式 (19) のようになる。

【コラム：フィッシャーマニアのつぶやき（2）】
可能世界をも貫くフィッシャーの銀の弾丸：「無作為化」の凄さをNeyman-Rubinの潜在反応モデルから眺めるの巻

林岳彦*

1. はじめに

前号のこのコーナーでは、「統計学者のフィッシャー」と「進化学者のフィッシャー」の両者を「"likelihood" の概念のもとに統一的に眺める」ことを試みましたが、特に反響らしきものはありませんでしたが、今回もめげずにフィッシャーの偉業について書いていきたいと思えます。実は、前回の原稿では「統計学のフィッシャー」を採り上げたといっても、「統計的推測 (statistical inference) の」フィッシャーにしか触れていませんでした。これでは、しばしば地球レベルの偉大さであると言われる「統計学のフィッシャー」の、いわば”北半球”のことしか語っていないこととなります。今回は、その”南半球”にある巨大大陸となる「実験計画法 (無作為化) のフィッシャー」について書いていきます。

結論を先取りすると、これから書くことは「無作為化は凄い!」ということになります。で、おそらく。もしかすると、ここで、数理生物学プロパーの読者のみなさまは、もうすでにテンションが下がり始めているかもしれません。無作為化? まあ、重要なのは知っているけど、数理的には特に面白みはないよね、と、もうなんだか眠たげな気持ちになってきているのではないのでしょうか。それは確かに私も理解できる場所もありまして、「無作為化」は、数理的に formal な枠組みの中で扱われることが少なく、数理的な興味を惹くものというイメージは薄いかもかもしれません。

しかしながら。実は「無作為化」を扱える統一的な統計学的/数理的な枠組みとして、「Neyman-Rubinの潜在反応モデル (potential response model)」というのがあります。このモデルは、数理生物学の分野ではあまり出会う機会はないものの、因果推論の分野では最も基礎的な数理的枠組みの一つとして知られるものです。願わくは「無作為化」という言葉では今ひとつテンションの上がらなかった数理モデル大好きな読者のみなさま方におかれましては、「Neyman-Rubinの潜在反応モデル」という硬派な字面を見て少しづつテンションが上がってきたものと思われまます。それで

はこれから、「Neyman-Rubinの潜在反応モデル」の枠組みを紹介しつつ、フィッシャーの「無作為化」の論理について説明していきます。

2. 因果推論のための枠組みとしての「Neyman-Rubinの潜在反応モデル」

2.1 まずは「因果効果」を定義する：「職業訓練が将来の年収に与える効果」を例に

では、「Neyman-Rubinの潜在反応モデル」の説明をしていきます。本モデルは「因果効果 (介入効果)」の推定への理論的枠組みを与えるものになります。「因果効果」について抽象的なままに話を進めると理路を掴みづらくなりがちなので、本稿では以下の「職業訓練が将来の年収に与える影響」の例を見ながら話を進めていきたいと思えます。(尚、以下の説明の理路は文献 [1][2] を参考としています。)

あなたの親友 K が失業しており、市が提供する職業訓練プログラムを受講するかどうか迷っているとします。このとき、本プログラムを受講するかどうかを決める際の材料として、「その職業訓練が本当に親友 K の将来の年収を増やすと期待できるのか」は重要な点となります。ここで、説明の便宜のために「将来の年収」として「3年後の年収」を考えて、「職業訓練→親友 K の将来の年収」の”因果効果 (介入効果)”を

- 職業訓練を受講した場合の
親友 K の 3 年後の年収
- 職業訓練を受講しない場合の
親友 K の 3 年後の年収

と定義します。職業訓練を受講しない場合に比べて、受講した場合に収入が増えればこの”因果効果”はプラスになり、収入が減ればマイナスになります。この例をより一般的な形で表現すると、対象 X に対する「処理 A → 結果 Z」の”因果効果”は

- 対象 X に処理 A を行った場合の結果 Z
- 対象 X に処理 A を行わない場合の結果 Z

となります。さて、問題はこれからです。実は、この定

*国立環境研究所環境リスク・健康研究センター
 (hayashi.takehiko@nies.go.jp)

義による「因果効果」は本質的に”不可知”なのです。

2.2 「因果効果」は不可知である：『因果推論の根本問題』

なぜ上記の定義による「因果効果」は本質的に不可知なのでしょうか。それは

対象 X に処理 A を行った場合の結果 Z
 - 対象 X に処理 A を行わない場合の結果 Z

の、両方の「場合」を共に観察することはできないからです。つまり、「親友 K が職業訓練を受講した場合」には「職業訓練を受講しない場合の親友 K の 3 年後の年収」を知ることができません。同様に、「親友 K が職業訓練を受講しない場合」には「職業訓練を受講した場合の親友 K の 3 年後の年収」は知ることができません。そのため、上記の「因果効果」はそもそも知ることができないシロモノなのです。

「因果推論」における上記の本質的な問題は『因果推論の根本問題 (The fundamental problem of causal inference)』と呼ばれており、基本的には途方に暮れるしかない問題です。しかしながら。しばしば宇宙レベルの偉大さと言われるフィッシャーは、この『根本問題』に対する”銀の弾丸”を遺してくれました。それが、「無作為化」というアイデアです。以下で、そのアイデアの論理を見ていきます。

2.3 さてどうするか：「集団への因果効果」を考えてみる

まずは、上記の『因果推論の根本問題』への対処として、「集団への因果効果」を考えてみることにします。統計学の基本的な考え方は「多くの事例を集めれば何らかの法則が見えてくるだろう (a.k.a. 帰納法)」です。そこで、”親友 K”ひとりではなく、「職業訓練を受講した人/しない人」の多くの事例を集めることにより、「職業訓練→将来の年収」の「因果効果」に迫ることを試みます。

まず、調査への協力者を n 人集めたとします。ここで、各個人 i ($n=1, \dots, n$) への”因果効果”を以下のように定義します：

職業訓練を受講した場合の
 個人 i の 3 年後の年収
 - 職業訓練を受講しない場合の
 個人 i の 3 年後の年収

これは、平たく言うと「(個人 i における) 職業訓練の受講の有無による 3 年後の年収の差」になります。残念ながら、この”因果効果”は上記の『根本問題』で見たとおり、知ることのできないシロモノです。

では、各個人ではなく、「 n 人の 3 年後の”平均”年

収」に着目し「集団への”平均”因果効果」を以下のように定義してみます：

職業訓練を受講した場合の
 n 人の 3 年後の平均年収
 - 職業訓練を受講しない場合の
 n 人の 3 年後の平均年収

こちらは、 n 人の”集団”で見た時の「職業訓練の受講の有無による 3 年後の平均年収の差」になっています。さて。実は、ここで、「集団への”平均”因果効果」を考えてみても、『根本問題』はちっとも解決されません。なぜなら、「 n 人が職業訓練を受講した場合」には「職業訓練を受講しない場合の n 人の 3 年後の平均年収」は知ることができませんし、「 n 人が職業訓練を受講しない場合」には、「職業訓練を受講した場合の n 人の 3 年後の平均年収」は知ることができないからです。もう少し、考えを進める必要があります。

2.4 全員について知る必要はない： n 人を 2 つの「グループ」から構成してみる

次善の策を探ってみましょう。「職業訓練を受講した場合」と「職業訓練を受講しない場合」を同時に知ることができないのなら、合わせて n 人となるような「職業訓練を受講した人たち」と「職業訓練を受講しない人たち」の 2 つのグループを集めれば良いかもしれません。

ここで n 人の内訳として、「職業訓練を受講した」グループが m 人、「職業訓練を受講しない」グループが k 人いたとしましょう ($n=m+k$ とする)。

このとき、対象とした n 人の集団における「職業訓練→将来の年収」の因果効果を

職業訓練を受講した
 m 人の 3 年後の平均年収
 - 職業訓練を受講しない
 k 人の 3 年後の平均年収

という形で捉えることはできるでしょうか？ できそうな気もします。少なくとも、この場合には前者と後者の両方の量を (原理的には) 知ることができます。しかしながら、これはこれで問題が生じます。

なぜなら、そもそも「職業訓練を受講した m 人」と「職業訓練を受講しない k 人」の両者のグループには、それぞれかなり特質の違う人々が含まれている可能性があるからです。

例えば、「市の職業訓練プログラムを受講した人のグループ」の中には、そもそもの流れとして現在失業中の人々が相対的に多く含まれているかもしれません。また、「受講しない人のグループ」の中には、現状のと

	職業訓練を受講した ($T=1$)	職業訓練を受講しない ($T=0$)
職業訓練を受講した 場合の3年後の平均年収 $E(Y^{T=1})$	(I) 職業訓練を受講したグループの「職業訓練を受講した場合の3年後の平均年収」 $E(Y^{T=1} T=1)$	(II) 職業訓練を受講しないグループの「職業訓練を受講した場合の3年後の平均年収」 $E(Y^{T=1} T=0)$
職業訓練を受講しない 場合の3年後の平均年収 $E(Y^{T=0})$	(III) 職業訓練を受講したグループの「職業訓練を受講しない場合の3年後の平均年収」 $E(Y^{T=0} T=1)$	(IV) 職業訓練を受講しないグループの「職業訓練を受講しない場合の3年後の平均年収」 $E(Y^{T=0} T=0)$

は反事実的条件下でのデータとなる

図1 潜在反応モデルにおける「条件 (処理)」と「帰結 (反応)」の4つの類型

ころは安定した職を得ている人々や専門的スキルが既にある人々が相対的に多く含まれている可能性があります。

このように両者のグループの特質が異なりうる場合には

- 職業訓練を受講した m 人の
3年後の平均年収
- － 職業訓練を受講しない k 人の
3年後の平均年収

という量を計算したところで、その差が「職業訓練→将来の年収」の因果効果に起因するものなのか、「グループ間のそもそもの特質の違い」に起因するものなのかの判別が付きません。ではここで一旦、この状況を俯瞰してみることにします。Neyman-Rubinの潜在反応モデルの出番です。

2.5 問題を俯瞰する：可能世界へようこそ

上記の状況を、Neyman-Rubinの潜在反応モデルの枠組みを用いて整理します。今までに見てきた職業訓練の例では、処理 (条件) として「職業訓練を受講した/受講しない」の2つの場合、帰結 (反応) として「職業訓練を受講した場合の3年後の年収/受講しない場合の3年後の年収」の2つの場合があります。

これらの「条件」と「反応」の組み合わせを表にまとめると、論理的には、以下の4種類の「平均年収データ」がありうることとなります (図1)。これら4種類の「平均年収データ」について書き下すと

- (I) 職業訓練を受講したグループの「職業訓練を受講した場合の3年後の平均年収」
- (II) 職業訓練を受講しないグループの「職業訓練を受講した場合の3年後の平均年収」
- (III) 職業訓練を受講したグループの「職業訓練を受講しない場合の3年後の平均年収」
- (IV) 職業訓練を受講しないグループの「職業訓練を受講しない場合の3年後の平均年収」

訓練を受講しない場合の3年後の平均年収」

となります。一見とてもややこしいですが、(I)と(IV)の「平均年収データ」については、特に問題はないかと思えます。文として素直に意味が通ってますし、実際にデータを得ることも (少なくとも原理的には) 可能です。

一方、(II)(III)の「平均年収データ」は、原理的に「そもそも観測することができないデータ」となっています。「職業訓練を受講したグループ」についての「職業訓練を受講しない場合の3年後の年収」はそもそも観測することができませんし、同様に「職業訓練を受講しないグループ」についての「職業訓練を受講した場合の3年後の年収」も観測することができません。

(II)(III)のようなデータは「事実に反した条件 (counterfactual condition)」の下でしか得られないデータとなります。たとえば(III)については

「職業訓練を受講したグループがもし職業訓練を受けていなかったときの3年後の平均年収

という形で、「(事実としては受講したけれども)もし職業訓練を受けていなかったとしたとき」という、反事実的な状況が想定されていることとなります。このように、「条件」と「帰結 (反応)」について分けて考えることによって、可能世界 (「もし~だったら」の世界)における反事実的な状況を捉えることがNeyman-Rubinの潜在反応モデルのキモとなります。

上記の状況を数式を用いてより一般的な形で表現すると以下ようになります。まず、興味がある反応を Y とし、そのグループの反応の平均を $E(Y)$ と表します (上記の例では Y は「3年後の年収」に対応します)。ここで、条件を T とし、 $T=1$ のとき「処理あり」、 $T=0$ のとき「処理なし」とします (上記の例では $T=1$ は「職業訓練を受講」、 $T=0$ は「受講しない」に対応)。ここで、解析の対象となるグループ

は、「実際に処理を受けるか否かに関わらず」あらかじめ潜在的な”反応”をもっていると仮定します（この仮定が「Neyman-Rubinの潜在反応モデル」のキモになります）。ここで、（実際に処理を受けるか否かに関わらず）もし処理を受けたときの反応の平均を $E(Y^{T=1})$ 、（実際に処理を受けるか否かに関わらず）もし処理を受けなかったときの反応の平均を $E(Y^{T=0})$ と表記します（これらの変数のことを「潜在的結果変数 (potential outcomes)」と呼びます）。ここで、図1の条件と反応の組み合わせを数式で書き下すと、(I)の「処理を受けた集団が、処理を受けた場合の平均反応」は $E(Y^{T=1}|T=1)$ と表され、(IV)の「処理を受けなかった集団が、処理を受けなかった場合の平均反応」は $E(Y^{T=0}|T=0)$ と表わせます。一方、反事実的状況となる(II)の「処理を受けなかった集団が、もし処理を受けたときの平均反応」については $E(Y^{T=1}|T=0)$ と表され、(III)の「処理を受けた集団が、もし処理を受けなかった場合の平均反応」については $E(Y^{T=0}|T=1)$ と表せます。(II)と(III)は、一般に直接には観測できない反事実的な状況になります。

ここで、重要となるポイントを2つまとめます：

- (1) 「因果効果」の推論においては、必然的に「反事実的状況下のデータ」の値を知る必要がある
- (2) 現実に得られるのは、「事実として起きた状況」下でのデータのみである

この(1)は、「職業訓練→年収」の因果効果というのは「(I)と(III)の差」、つまり

- (I) 職業訓練を受講したグループの「職業訓練を受講した場合の3年後の平均年収」
－ (III) 職業訓練を受講したグループの「職業訓練を受講しない場合の3年後の平均年収」

で定義されることに対応します。数式で表現すると、 $E(Y^{T=1}|T=1) - E(Y^{T=0}|T=1)$ になります。この後者の項は、反事実的状況下でのみ得られるデータとなっています。【補足：ここは文脈から「職業訓練を受講した層 ($T=1$)」における因果効果 (average treatment effect on the treated) について着目しています。文脈によって「職業訓練を受講しない層」「受講した・しないを両方含んだ全体」における因果効果に着目することもあります[2]。】

そして上記の(2)については、いわずもがなですが、実際に観測できるのは(I)と(IV)の状況下のデータのみである、ということです。この(I)と(IV)の差は前節2.4で議論した差分であり、「受講したグループ」と

(1) 我々が知りたい”因果効果”はこの差 (2) 現実に”観測可能”なのはこの差

	職業訓練を受講した ($T=1$)	職業訓練を受講しない ($T=0$)
職業訓練を受講した場合の3年後の平均年収 $E(Y^{T=1})$	(I) $E(Y^{T=1} T=1)$	(II) $E(Y^{T=1} T=0)$
職業訓練を受講しない場合の3年後の平均年収 $E(Y^{T=0})$	(III) $E(Y^{T=0} T=1)$	(IV) $E(Y^{T=0} T=0)$

図2 知りたい因果効果は観測できない項を含む

「受講しないグループ」のもつそもそもの特性の違いと「受講の有無により生じた差」の見分けがつかないという本質的な問題があります。これらのポイントをまとめると図2になります。このような状況を前にして、「事実的世界」に存在する我々が目指しうるゴールは：

反事実的世界においてしか観測できない(III)のデータを、現実に観測可能な(I)や(IV)のデータを用いて”観測”する

ことになるわけです。さて、どうやるのか。

3. その銀の弾丸を放て：無作為化により『根本問題』を解く

”無作為化”の出番です。コインを片手に

反事実的世界においてしか観測できない(III)のデータを、現実に観測可能な(I)や(IV)のデータを用いて”観測”する

ことを目指していきます。具体的には、「(III)と(IV)の値が一致すると期待できるような条件」をまず考えてみます。この(III)と(IV)で異なる部分は、「受講したグループ」と「受講しないグループ」の部分です。そこで、最初に職業訓練を受けてもらう前の段階で、「両者のグループの特質の間に差がでないようなやり方」で n 人をグループ分けしてみます。

ここで、「両者のグループに差がでないようなやり方」として最も汎用的な方法が、「無作為化」です。例えば、集まってもらった n 人にコインを投げてもらい、オモテが出た人は「受講するグループ」として職業訓練を受講してもらい、ウラが出た人は「受講しないグループ」として職業訓練を受講しないでいてもらいます(図3)。このように各個体に対して無作為に条件や処理のグループを割り付けることを「無作為割付」と言います。

このとき、「受講するグループ」と「受講しないグループ」の間には本質的な差は無いと考えられるので、理屈として、3年後の年収データとしての『(IV) 職業訓練を受講しないグループの「職業訓練を受講しない

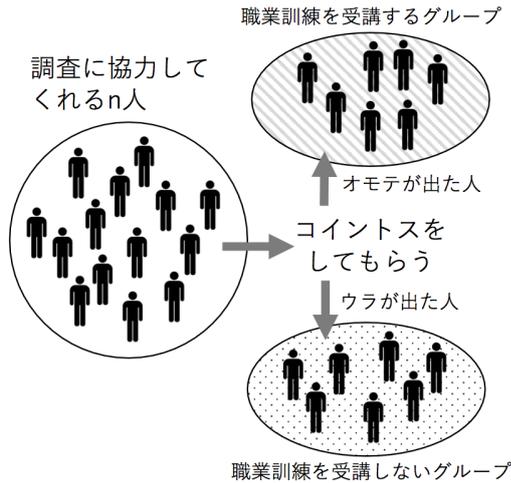


図3 コイントスによる無作為化割付

場合の3年後の平均年収』の期待値は、『(III) 職業訓練を受講したグループの「職業訓練を受講しない場合の3年後の平均年収』の期待値と一致すると考えられます。なぜなら、両グループは単にコイントスで分けただけなので、(もし値が測定可能であった場合に) 両者の値の期待値に差が出ると考えるべき理由が何もないからです。数式で考えると、図1の表の(III)と(IV)の期待値はそれぞれ

$$(III) E(Y^{T=0}|T=1)$$

$$(IV) E(Y^{T=0}|T=0)$$

となっています。ここで、条件Tが潜在反応 $Y^{T=0}$ と全く関連しない(=独立な)要素によって決められている場合には、 $E(Y^{T=0}|T) = E(Y^{T=0})$ となるため

$$(III) E(Y^{T=0}|T=1) = E(Y^{T=0})$$

$$(IV) E(Y^{T=0}|T=0) = E(Y^{T=0})$$

となり、「(III)の期待値=(IV)の期待値」とみなせるわけです。

ここでのキモは「TがT=0かT=1のどちらに割り振られるかは、Yと全く関係ない(=独立な)要素によって決められている」ことなので、コイントスやサイコロを使わずとも、例えば「各人の携帯電話番号の末尾が偶数か奇数か」にもとづき職業訓練受講の有無Tを割りつけても、 $E(Y^{T=0}|T) = E(Y^{T=0})$ を満た

すと考えられるので問題ありません。

上記の議論をまとめると、現実には(III)のデータは反事実的なので得ることはできませんが、無作為化によりグループを分けた場合には、(III)と(IV)の「平均年収」の期待値は理論的に一致すると考えます。そのため、ここで「(III)のデータの身代わりとして(IV)のデータを使う」という”迂回路”が使えるようになるわけです(図4)。この”迂回路”を使うことにより、「職業訓練→将来の年収」の平均的な”因果効果”を推定できます。これで、『因果推論の根本問題』を無作為化によって統計学的に解消/迂回することができました!

	職業訓練を受講した (T=1)	職業訓練を受講しない (T=0)
職業訓練を受講した場合の3年後の平均年収 $E(Y^{T=1})$	(I) $E(Y^{T=1} T=1)$	(II) $E(Y^{T=1} T=0)$
職業訓練を受講しない場合の3年後の平均年収 $E(Y^{T=0})$	(III) $E(Y^{T=0} T=1)$	(IV) $E(Y^{T=0} T=0)$

図4 無作為化により(III)=(IV)の迂回路が開く

4. まとめ

一見地味に感じるかもしれませんが、「ランダム性」の意図的な利用により「非ランダム性=因果性」をかえって浮かび上がらせるといふこの「無作為化というアイデア」はなかなか凄みのあるものであるようにも思います。そんなわけで、現代的視点からは「統計的因果推論」の分野で有名な研究者といえばドナルド・ルービンやジュディア・パールの名が挙がりがちなのかもしれませんが、より広い視点から「統計的因果推論界のキング」を一人選ぶとしたらやはりそれは我が国がサー・ロナルド・フィッシャーをおいて他にはないものと私は考えております。我々がこの宇宙の中で統計学と進化学の道を歩むかぎり、お天道様とサー・ロナルド・フィッシャーはいつまでもついてまわるのです。謝辞

本稿もロナルド・フィッシャーへのラブレターとして執筆された。

参考文献

- [1] 宮川雅巳. 統計的因果推論 一回帰分析の新しい枠組み. 朝倉書店, 2004.
- [2] 星野崇宏. 調査観察データの統計科学—因果推論・選択バイアス・データ融合. 岩波書店, 2009.

2014年大阪 日本数理生物学会・Society for Mathematical Biology 合同大会アンケート結果について

2014年合同大会組織委員長 難波 利幸

日本数理生物学会の皆さん。もう2年半も経ってしまいましたが、2014年に大阪で開催されたSMBとの合同大会のことはご記憶に残っていますでしょうか。実は、昨年7月に、SMBのsecretaryのAmina Eladdadiさんから、合同大会についてのアンケート結果は残っているかという問い合わせがありました。組織委員会としては、アンケートは実施していなかったのですが、遅きに失した感はありますが、急遽アンケートの質問票を作成し、メールでの問い合わせに私個人宛のメールで返信してもらう形でアンケートを実施しました。少なくとも私個人には、回答者が特定できる形での実施でしたので、回答には大きなバイアスが掛かっている可能性があります。その点を差し引くにしても、回答は驚くほど好意的なものでした。これもひとえに、会員の皆様のご協力の賜と思います。

そこで、この結果をお知らせすることによって皆様への感謝の気持ちをお伝えするとともに、今後の大会で、ウェブ上で自動集計が可能な形でアンケートを実施できる体制を整えるための第一歩として、アンケート結果をニュースレターで公開することにいたしました。2018年のシドニーでの合同大会に関わる皆さんのご参考になれば幸いです。

アンケートの回答数は22。国籍、身分、専門分野を回答してもらった上で、AからLまでの五択式の質問の後に、大阪の印象と自由記述を加えています。五択式の質問は、Eだけが3が最も良い評価で1と5が最低評価となっていますが、その他の質問は、1が最も好意的な評価で、2から5までの順で評価が下がる形式になっています。

夏の暑い時期の大阪での開催でしたが、自由記述等から判断すると、大阪は気さくな人が多い活気に満ちた都市だと受け取ってもらえたようです。

banquetを全員参加として費用を参加費と込みで徴収するかどうか、ポスターセッションの時間帯を、夕方ではなく、口頭発表と同様に、昼間に確保するかどうか、については今後の検討が必要と思います。もっとも、banquetについては、参加が必須ではないと分かると、後で返金要請があったりしたようですので、半ば強制的に徴収するのは難しいかもしれません。

Follow Up Survey of the JSMB/SMB joint meeting in 2014

Nationality

Japan	USA	Spain	Germany	Australia	Taiwan	China
3	6	1	1	2	1	2
Russia	Czech Republic	Canada	Mexico	Netherlands	Poland	
1	1	1	1	1	1	

Position

student	post-doc	part-time researcher	tenure-track researcher	permanet researcher	Others (emeritus, full professor)
1	3	0	5	11	

Area of expertise

mathematics
 integrative physiology
 Integration of experimental data in mathematical models of vascular and cancer biology
 PATTERN FORMATION IN NONLINEAR SYSTEMS FAR FROM EQUILIBRIUM
 math biology
 Mathematical Modeling of Tumor-Immune Dynamics
 Insect evolutionary ecology, systems thinking
 infectious disease modelling
 Statistical physics and biophysics
 Mathematical Ecology
 mathematical epidemiology
 cell biology
 Epidemilolgical Dynamics
 Mathematical immunology and evolution
 Applied mathematics and biophysics
 PDE
 dynamical systems applied to physiology and epidemiology
 INVERSE PROBLEMS, DIFFUSION AND TRANSPORT
 travelling front, chemotaxis, skin, bone)
 Distributed parameter systems theory in epidemic dynamocs
 multiscale mathematical biology, development
 statistical physics, stochastic gene expression, diffusion in a crowded environment

A. Prior to the event, how much of the necessary information did you get?

1. All of the information	2. Most of the information	3. Some of the information
12	10	0
4. A little of the information	5. None of the information	
0	0	

B. How would you rate the selection of plenary speakers?

1. Excellent	2. Very good	3. Good	4. Fair	5. Poor
13	7	2	0	0

C. How rewarding were the organization and content of the minisymposia?

1. 1. Extremely rewarding	2. Very rewarding	3. Somewhat rewarding
10	11	1
4. Not so rewarding	5. Not at all rewarding	
0	0	

D. How inviting was the content presented at the oral/poster contributed sessions?

- | | | |
|-----------------------|------------------------|----------------------|
| 1. Extremely inviting | 2. Very inviting | 3. Somewhat inviting |
| 10 | 11 | 1 |
| 4. Not so inviting | 5. Not at all inviting | |
| 0 | 0 | |

E. Was the scientific program too tight, too loose or about right?

- | | | |
|-----------------------|-----------------------|----------------|
| 1. Much too tight | 2. Somewhat too tight | 3. About right |
| 0 | 2 | 20 |
| 4. Somewhat too loose | 5. Much too loose | |
| 0 | 0 | |

F. Overall, how would you rate the scientific program of the joint meeting?

- | | | | | |
|--------------|--------------|---------|---------|---------|
| 1. Excellent | 2. Very good | 3. Good | 4. Fair | 5. Poor |
| 13 | 8 | 1 | 0 | 0 |

G. Was the registration fee (not including conference dinner) expensive or not?

- | | | |
|------------------------|-------------------------|-----------------------|
| 1. Extremely expensive | 2. Very expensive | 3. Somewhat expensive |
| 0 | 2 | 8 |
| 4. Not so expensive | 5. Not at all expensive | |
| 8 | 3 | |

H. How was the comfort of and access to the venue?

- | | | | | |
|--------------|------------------|------------|------------------|---------|
| 1. Excellent | 2. Above average | 3. Average | 4. Below average | 5. Poor |
| 15 | 5 | 2 | 0 | 0 |

I. Was the conference banquet satisfactory for you?

- | | | |
|---------------------------|----------------------------|--------------------------|
| 1. Extremely satisfactory | 2. Very satisfactory | 3. Somewhat satisfactory |
| 7 | 7 | 2 |
| 4. Not so satisfactory | 5. Not at all satisfactory | |
| 1 | 1 | |

J. How helpful was the staff?

- | | | |
|----------------------|-----------------------|---------------------|
| 1. Extremely helpful | 2. Very helpful | 3. Somewhat helpful |
| 12 | 9 | 0 |
| 4. Not so helpful | 5. Not at all helpful | |
| 0 | 0 | |

K. How organized was the joint meeting?

- | | | |
|------------------------|-------------------------|-----------------------|
| 1. Extremely organized | 2. Very organized | 3. Somewhat organized |
| 11 | 10 | 1 |
| 4. Not so organized | 5. Not at all organized | |
| 0 | 0 | |

L. How likely is it that you would recommend the next JSMB/SMB joint meeting if it would be held in Japan?

- | | | |
|---------------------|----------------------|--------------------|
| 1. Extremely likely | 2. Very likely | 3. Somewhat likely |
| 14 | 6 | 2 |
| 4. Not so likely | 5. Not at all likely | |
| 0 | 0 | |

M. What was your impression of the host city, Osaka?

Select any number of items or write your own impression.

active	crowded	noisy
16	13	3
dangerous	puzzling	not attractive
0	1	0
hot and humid	friendly	delicious food at cheap price
10	16	14
nice place to stay	nice place for shopping	convenient to visit Kyoto
14	12	13
easy to learn Japanese culture		
10		

Others

- I enjoyed Osaka very much. A minimal knowledge of the Japanese language helped, and people were very friendly and tolerant. Even the dogs that I met were friendly.
- many fantastic seighseen to visit were close
- NOT AT ALL dangerous. REALLY attractive
- modern, lively, safe
- Very Friendly locals
- I had a great time in Osaka - wonderful place to visit or for a conference. I found it easy to get around, safe, fun,
- excellent food...
- delicious ramen!
- the location of the Osaka International Convention Center was very convenient from different point of view: it is located at a nice embankment, I stayed in a nice and cheep hotel within a walking distance; it is very accessible to train stations, airport, and Osaka castle; there are a lot of food places around
- I really enjoyed the meeting, the science was really diversified and interesting - some fabulous plenary talks. The weather was taxing (hot, humid), but sightseeing (this was my first visit to Japan) really spectacular, including Kyoto as you mentioned.
- I always enjoy staying in Japan at lot

N. IF you have any other comments, questions, or concerns, please fill in here.

- I would include the banquet in the basic registration, so that it may be covered by individual funding and most participants will attend.
- NONE, THANK YOU
- None - Keep up the good work and see you in Sydney
- My main suggestion is to incorporate the poster session within the main conference event a bit better. From memory the poster session was held at the end of a day around dinner time so there is less incentive for people to attend, but if it was in the middle of the day there might be more attendees. Otherwise I really enjoyed the conference!
- wonderful meeting!
- I really enjoyed the meeting
- Great conference

【募集】

ニュースレター原稿募集

【卒論・修論・博論 内容要約文（短文）】

卒論、修論、博論の内容要約文（短文要旨）をお送りください。次号ニュースレター 82 号（2017 年 5 月発行号）に掲載を予定しております。

- 字数：数百字程度（例年は 200 字から 300 字程度のものが多いです。）
- 書式：タイトル部分に、卒業論文・修士論文・博士論文の別，論文題目，著者名，所属名の記載をお願いします。
- ファイル形式：テキスト、Word、 \TeX 等
- 締め切り：2017 年 3 月 15 日

【卒論・修論・博論要旨（少し長め）】

卒論・修論・博論の要旨（少し長め）を募集します。卒論・修論・博論の内容をもう少し詳しく紹介したい方は是非こちらの原稿も投稿してください。次号ニュースレター 82 号（2017 年 5 月発行号）の Supplement(pdf 版)として学会 web ページに掲載します。

- 分量（目安）：卒論・A4 で 1 ページ程度、修論と博論・A4 で 2 ページ程度
- 書式：タイトル部分に卒業論文・修士論文・博士論文の別，論文題目，著者名，所属名の記載をお願いします。1 段組でも 2 段組でもかまいません。図表や写真も可です（解像度を適切に調整するなどしてファイルサイズが不必要に大きくなりすぎないようにしてください）。
- ファイル形式：pdf
- 備考：戴いた PDF ファイルをそのままとめます。
- 締め切り：2017 年 3 月 15 日

【海外ラボへ行こう】

海外のラボへ留学された方にその経験を執筆していただく企画があります。海外での経験は大変貴重なので、是非そのご経験を数理生物学会にフィードバックしていただきたいと考えておりますので、積極的な投稿を

お待ちしております。

- 分量：特に制限無し。概ね 3, 4 ページ程度（文字だけの場合 2000 字で 1 ページ）。
- 書式：特になし。写真も歓迎です。特に現地の美しい写真は胸を打ちます。
- 内容：自由（研究面に限りません。現地での生活の様子、行くために必要なこと、良かったことや困ったことなど、何でも自由にお書きください。）
- ファイル形式：テキスト、Word、 \TeX 等
- 備考：投稿が多かった場合には掲載時期を調整させていただく場合があります。
- 締め切り：特になし。原稿は随時受け付け（次号 82 号 2017 年 5 月発行号に掲載する場合は 2017 年 3 月 15 日、次々号 83 号 9 月発行号に掲載する場合は 7 月 15 日）
- お願い：最近海外ラボに行かれた方をご存じの方は情報提供をお願いします。執筆依頼は編集部からいたします。

【数理の小ネタ】

- 分量：概ね 1, 2 ページ程度（文字だけの場合 2000 字で 1 ページ）。長くなってしまっても問題ありません。
- 書式：特になし
- 内容：数理生物学に関係するモデルの紹介、そのモデル作成者の紹介やモデルができるに至った経緯等。その他こぼれ話大歓迎。
- ファイル形式：テキスト、Word、 \TeX 等
- 備考：投稿が多かった場合には掲載時期を調整させていただく場合があります。
- 締め切り：特になし。原稿は随時受け付け（次号 82 号 2017 年 5 月発行号に掲載する場合は 2017 年 3 月 15 日、次々号 83 号 9 月発行号に掲載する場合は 7 月 15 日）
- お願い：モデルに思い入れがありそうな方には、編集委員から執筆のお願いがあるかもしれません。快くご対応ください。

学会事務局からのお知らせ

1. 新事務局からの挨拶

2017年1月より佐々木顕新学会長(総合研究大学院大学先導科学研究科)の下、以下の体制で新事務局を運営させて頂くことになりました。

中岡 慎治

(事務局幹事長: 東京大学生産技術研究所)

江夏 洋一

(会計: 東京理科大学理学部第一部数理情報科学科)

佐藤 一憲

(庶務担当幹事: 静岡大学工学部システム工学科)

2年間事務局の運営に携わった佐々木徹さん、近藤倫生さん、瀬戸繭美さん、岩田繁英さん、2年間ご苦労様でした。今年度はインドも加えた日中韓印(CIJK)数理生物学コロキウム(インド・カンパール工科大学8月23日から26日)、北海道大学での年会(10月6日から8日)、来年度には、オーストラリアシドニーでのSMBとJSMBの合同大会(2018年7月8日から12日)が控えております。ニュースレターを通じて情報を発信してまいります。新事務局もこの体制のもとで、会員のみなさまのお役に立てるような運営を心がけて、新会長を支えていきたいと思っております。どうぞよろしくお願いいたします。

2017年1月

第14期事務局幹事長 中岡慎治

2. 新役員(敬称略)

会長: 佐々木 顕

副会長: 難波 利幸

事務局幹事長: 中岡 慎治

会計: 江夏 洋一

事務局幹事: 佐藤 一憲

運営委員: 望月 敦史、佐藤 一憲、李 聖林、瀬野 裕美、今 隆助、山内 淳、時田 恵一郎、稲葉 寿、若野 友一郎、西浦 博、中岡 慎治、高田 壮則、守田 智、波江 野 洋、三浦 岳

3. 旧事務局からの挨拶

2015年1月より2年間事務局を務めさせていただきました。若野友一郎前幹事長をはじめとする前事務局の皆様や、会員の皆様に支えられて任期をまっとうすることができました。ご協力、まことにありがとうございました。十分な対応が出来ないなど、至らないところもあったと思いますが、ご容赦ください。

この2年間には、2015年の京都大会(山村則男大会委員長)と2016年の九州大会(巖佐庸大会委員長・岩見真吾大会委員長)の2つの年会が行なわれました。京都大会は、日中韓数理生物学コロキウムとの合同大会となりました。九州大会は単独の開催でしたが、海外から講演者を積極的に招待する規模の大きな大会となりました。いずれの大会も大会委員長をはじめとする関係者やたくさんの方の参加のおかげで実りあるものとなりました。本当にありがとうございました。

私たち以前の事務局のご尽力で、学会業務やウェブページが外部委託となり、懇談会から学会に移行した直後と比べ、と、事務もかなり整理されてきました。とはいえ、事務作業には人を相手にする難しい事も少なからずあります。また、大学での雑務が年々増加している現状では事務局の作業を更に整理していく必要があるかと思っております。中岡慎治事務局長を中心とする次期事務局も大変な事もあるとは思いますが、今後の学会の発展のためにご尽力頂ければと思います。

最後に、この2年間本当にありがとうございました。

2017年1月

第13期幹事長 佐々木徹

4. 第11回(2016年度)日本数理生物学会研究奨励賞

選考委員会は、本年度の研究奨励賞を以下の2名の方に授与することに決定いたしました。

國谷紀良氏

(神戸大学大学院システム情報学研究所)

江島啓介氏

(アラバマ大学バーミングカム校)

今年度は5名の候補者がありました。応募時点の職については、国内外のポスドク、任期付きの職、常勤の職と多様でした。学位取得後の年数は、2年から11年でした。

第一段審査として、各候補に関する資料を選考委員6名に送って検討していただいた後、投票および議論を行い、第二段審査のために3名の候補者に絞りました。

第二段審査においては、3名の候補者をさらに2名に絞りました。その後最終的に残された2名の候補者それぞれについて、研究奨励賞の受賞に値するかどうかの議論を行い、最終的に上記2名の方に研究奨励賞を授与することに決定しました。

今回は各候補者ともに優秀で非常に拮抗しており、各段階の審査に時間がかかりました。なお、今年度から会則、細則が変更されており、研究奨励賞の授与対象が「中堅または若手会員」から「若手会員」のみに変更されたこともあり、第一段審査の過程で「若手」の定義についても議論を行いました。

國谷紀良氏は、2013年に東京大学大学院数理科学研究科数理科学専攻において学位取得後、2014年4月から神戸大学大学院システム情報学研究科に講師として勤めています。國谷氏の研究は、集団における感染症の流行ダイナミクスを記述する微分方程式の定性解析をテーマとしています。特に、構造化された方程式において基本再生産数が閾値となるかどうかについての解析を重点に置いています。また、理論的な問題についてアイデア豊富であり深く研究していることに加えて、感染の季節性などの現実的な要素も重視しています。多くの研究者との共同研究に加え、近年は、イタリア、中国などの海外の研究者との交流を活発に行なっています。応用数学の観点からの数理生物学へのますますの寄与が期待されます。

江島啓介氏は、2014年に東京大学大学院情報理工学系研究科数理情報学専攻において学位を取得後、その後東京大学大学院医学系研究科国際医学講座ポスドクを経て、2014年9月よりアラバマ大学バーミングハム校にポスドクとして滞在しています。江島氏の研究は、数理モデルを活用した感染症データや肥満症データの分析です。特に近年は、これまでにない肥満症の世代間伝播モデルの研究に重点を置いています。江島氏の研究の特徴は、データ生成過程に着目した数理モデルの定式化を行うこと、および観察データにモデルを適合することで、統計学的推定を通じてモデルの妥当性を検証することです。これらを通じて、今後感染症疫学の分野に新しい視点を切り開いていくことが期待されています。海外でのポスドクとして国際的に活動していることも特筆すべき点です。

国際的に活躍している優秀な若手研究者であるお二人の受賞が、後進の若手研究者への激励となることを

期待します。また、バックグラウンドが大きく異なるお二人の受賞は、学際的な特徴を持つ学会である日本数理生物学会における研究のさらなる広がりを期待させるものでもあります。

以上より、國谷紀良氏と江島啓介氏の両氏は、会則における「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」という受賞基準に十二分に値する研究者であることにより、ここに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いたします。

なお、途中でも書きましたが今回は応募者のレベルが高く、今回選に漏れた方も決して引け目を感じることなく、再度応募していただければと思います。

日本数理生物学会
研究奨励賞選考委員会

5. 総会報告

2016年度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：2016年9月8日 14:00～

場所：九州大学椎木講堂 第二講義室

総会に先立ち、佐藤一憲氏が議長として事務局から推薦され、承認された。

議題

1. 選挙の結果、会長として佐々木顕氏、並びに15名の運営委員（※）が決定し、佐々木顕次期会長より挨拶があった。
※ 運営委員（順不同）望月敦史氏、佐藤一憲氏、李聖林氏、瀬野裕美氏、今隆助氏、山内淳氏、時田恵一郎氏、稲葉寿氏、若野友一郎氏、西浦博氏、中岡慎治氏、高田壮則氏、守田智氏、波江野洋氏、三浦岳氏
2. 近藤倫生会計幹事より2015年度決算と2016年度予算について説明があり、
 - I. 運営委員会で審議し修正を検討。
 - II. 重定氏より対象者や用途を特定せず予算を執行してほしいとの要望があったため、決算中で特に詳細を記さずにおく。
 - III. 土倉事務所への会計業務の委託の現状について質問があり、これに対し以下のように回答：
 - I. 運営委員会で審議し修正を検討。
 - II. 重定氏より対象者や用途を特定せず予算を執行してほしいとの要望があったため、決算中で特に詳細を記さずにおく。

III. 近藤会計より土倉事務所との交渉経過の現状について説明。

また、2016年度年会に対する特別支援について、同年度大会実行委員長の巖佐庸氏より御礼の挨拶があった。

3. 名誉会員の推薦

難波利幸会長より奈良女子大学名誉教授重定南奈子先生と明治大学教授三村昌泰先生を名誉会員に推薦する旨報告があり、満場一致で承認された。

4. 大久保賞選考委員の推薦

難波利幸会長より退任された大久保賞委員(近藤倫生委員)の後任として山内淳氏を推薦する旨報告があり、満場一致で承認された。

・総会で梶原選考委員長から研究奨励賞の受賞者が報告されることとなった。

報告

1. 研究奨励賞第11回受賞報告

梶原毅氏より國谷紀良氏(神戸大学大学院システム情報学研究科)と江島啓介氏(アラバマ大学バーミングサム校)の二名に奨励賞を授与することについて報告がなされた。

2. CIJK 報告

竹内康博氏より来年度インドのIITカンプールにて8/23~26の期間開催予定のCIJK学会について説明があり、積極的な参加の呼びかけがあった。

3. 次期学会

高田壯則次期大会実行委員長より2017年の数理生物学会は東北・北海道合同で実行委員会を設置し、会場は札幌にて10/7~9の期間開催予定である旨報告があった。2018年はオーストラリアのシドニーで開催されるJSMB-SMB合同大会が年会に代わる予定。

6. 研究奨励賞候補者募集のお知らせ

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会員の優れた研究に対して、研究奨励賞を授与しております。本賞は、安定した職に就いていない若手研究者のキャリアアップに資することをその目的の一つとしております。本賞の受賞対象となる若手会員とは、学位取得後、実質的な研究歴を開始してから概ね7年以内の方ですが、出産・育児など、様々なライフイベントのための研究中断期間にも十分配慮します。

この度、2017年(第12回)の候補者の推薦をお願いすることになりました。研究奨励賞の推薦に関しては、候補者自身が自薦されても、他の方が候補者を他薦されても構いません。研究奨励賞の候補者を自薦ま

たは他薦される場合について、次の書類を(送付先)まで郵送またはメールでお送りください。

- (1) 推薦者の名前, 住所, 電話番号, 電子メールアドレス, 所属。(自薦の場合は不要)
- (2) 候補者の名前, 住所, 電話番号, 電子メールアドレス, 所属。
- (3) 業績についての推薦者による簡単な説明文, 及びそれに関連する主要論文3編以内の別刷またはコピー。
- (4) 候補者の簡単な履歴。ただし, 様式は問わない。なお, 現職が任期付き職である場合, その旨明記するのが望ましい。
- (5) 候補者の研究業績リストおよび数理生物学会での活動歴。

なお, 候補者の業績について照会できる方2名までの氏名・連絡先を記載されても構いません。その方にあらかじめ了解をとる必要はありません。締め切りは

2017年3月31日(金)

とします。候補者の推薦をお待ちしております。どうか, よろしくお願ひします。御質問がありましたら, (送付先)まで御遠慮なくお問い合わせください。

(送付先)

〒153-8505 東京都目黒区駒場4-6-1

東京大学生産技術研究所 Ce602

日本数理生物学会事務局幹事長 中岡慎治

E-mail: snakaoka@sat.t.u-tokyo.ac.jp

※PDFによる応募も受け付けます。

過去の受賞者(所属は受賞時のもの)

2006年(第1回): 若野友一郎(東京大学)

2007年(第2回): 今隆助(九州大学), 西浦博(長崎大学)

2008年(第3回): 大槻久(東京工業大学)

2009年(第4回): 近藤倫生(龍谷大学), 中岡慎治(東京大学)

2010年(第5回): 岩見真吾(JST さきがけ, 東京大学), 手老篤史(JST さきがけ, 北海道大学)

2011年(第6回): 小林豊(東京大学), 仲澤剛史(京都大学)

2012年(第7回): 佐竹暁子(北海道大学), 増田直紀(東京大学)

2013年(第8回): 波江野洋(九州大学), 大森亮介氏(Weill Cornell Medical College in Qatar)

2014年(第9回): 三木健(National Taiwan Univ), 山口幸(神奈川大学)

2015年(第10回):加納剛史(東北大学),中田行彦(東京大学)

2016年(第11回):國谷紀良(神戸大学),江島啓介(アラバマ大学)

7. 2016年1月以降の入退会者(敬称略)

入会(45名)

- 小川 健一郎 (東京工業大学 総合工学研究科知能システム科学専攻)
- 米倉 崇晃 (東京大学 大学院理学系研究科 附属植物園)
- 遠藤 淑恵 (九州大学大学院医学研究院系統解剖学分野)
- 鈴木 憲幸 (青山学院大学大学院理工学研究科基礎科学コース)
- (青山学院大学)
- 原 朱音 (九州大学理学部生物学科 数理生物学研究室)
- 高木 泉 (東北大学 高度教養教育学生支援機構 教養教育院)
- 岩波 翔也 (九州大学理学部生物学科 数理生物学研究室)
- 石塚 信行 (青山学院大学)
- 長田 瑞穂 (青山学院大学大学院 理工学研究科 理工学専攻)
- Ross D Booton (University of Sheffield, Department of Animal and Plant Sciences)
- Catherine Beauchemin (理化学研究所 Interdisciplinary Theoretical Science Research Center (iTHES))
- 大場 拓慈 (京都大学大学院情報学研究科 複雑系科学専攻応用解析学)
- 堀部 和也 (大阪大学大学院情報科学研究科)
- Hemma Philamore (京都大学大学院工学研究科)
- 中田 尚樹 (青山学院大学大学院 理工学部研究科 理工学専攻 基礎科学コース)
- 浅井 雄介 (北海道大学大学院医学研究科 衛生学細胞予防医学分野)
- 奥野 純平
- 阿部 詩央璃 (奈良女子大学)
- 井上 健太郎 (理化学研究所)
- 永田 隼平 (京大大学生態学研究センター)
- 小串 典子 (東北大学 原子分子材料科学高等研究機構 数学連携グループ 平岡研究室)
- 鹿山 大輔 (静岡大学)
- 森 史 (理化学研究所 望月理論生物学研究室)

- 松島 正知 (同志社大学生命医科学部)
- 尾崎 透 (静岡大学)
- 根上 春
- 久留主 達也 (九州大学理学部生物学科 数理生物学研究室)
- 東 昌彦 (名古屋大学)
- 平岡 喬之 (東京大学大学院 工学系研究科 物理工学専攻 伊藤伸泰研究室)
- Tanaka Cinthia Marie (九州大学)
- 一ノ瀬 元喜 (静岡大学 工学部)
- 山本 奈央 (北海道大学)
- 翁長 朝功 (京都大学 理学研究科)
- 林 茂生 (国立研究開発法人 理化学研究所 多細胞システム形成研究センター形態形成シグナル研究チーム)
- Robert Schlicht (Technische Universität Dresden, Department of Forest Sciences)
- 佐藤 正都 (総合研究大学院大学 先端科学研究科 生命共生体進化学専攻)
- 金子 和正 (東京大学大学院工学系研究科電気系工学専攻)
- 土生 正信 (京都大学 iPS 細胞研究所)
- 北川 耕咲 (九州大学理学部生物学科 数理生物学研究室)
- 佐藤 宏樹
- 杉原 圭 (九州大学医学系学府 系統解剖学)
- 宮下 春樹 (筑波大学大学院 人文社会科学研究科 国際日本研究専攻)
- 田崎 創平 (東北大学学際科学フロンティア研究所)
- 浅川 剛 (産業医科大学)

退会(58名)

八木 厚志・相吉 英太郎・上田 浩・福田 博通・竹内 慎吾・岡村 隆成・石井 政行・田邊 奨馬・石井 宏昌・堀切 舜哉・中島 大樹・室谷 義昭・太田 健一郎・岩田 学・竹内 信人・八重樫 咲子・立岩 真一・遠藤 孝義・蔵田 憲次・能登原 盛弘・小松 雄一・Feugier Francois Gabriel・砂田 靖志・佐藤 恵里子・桑村 雅隆・郷田 直輝・上芝 秀博・片山 俊郎・田口 哲・横田 賢史・西村 欣也・Tae-Soo Chon・藤間 真・馬 万彪・小藤 俊幸・菅原 路子・鈴木 清樹・佐藤 了・宮下 脩平・李 尚雨・笠田 実・関 元秀・坂田 綾香・新城 直幸・都丸 武宜・上地 理沙・嶋田 和真・池田 裕宜・崎山 朋子・久本 峻平・伊東 啓・里居 伸祐・右衛門佐 誠・豊田 悟史・伊藤 真利子・反田 直之・朽木 優貴・Schluter Jonas

現会員数: 418名 (2016年12月31日現在)

編集後記

今号もたくさんの皆様にご協力いただき、無事ニュースレターを発行することが出来ました。お忙しい中、岩見さんにはすばらしい学会報告を仕上げてくださいました。名文だと思います。学会大会を質の高いものにしたいという熱い思いを持って奮闘された様子が手に取るように伝わってきます。その努力はあの大会に結晶化していたと思います（懇親会も大変すばらしかったです）。もちろん、今後全ての大会で同様にすることは、予算の問題も含めてなかなか難しいかもしれません。しかし、少しでも良いものにしたいという意志を持って努力することは出来ると思います。「彼らのインナーサークルに入り、無視されない研究をしなくては、数理生物学を志す若手に未来はない。」の行は胸に突き刺さりました。また、文中にあった「責任はすべて私がとります。何かあれば私が謝ります。だから自由にやってください。」という巖佐先生のお言葉にも大変感動しました。器の大きさはこういうことを言うのか。しかしこれを言えるのは大物であってこそ。私ごとき小物が頭を下げてても仕方ない。。。

岩見さんにはお願いついでに小ネタも書いていただきました。この分野の第一人者である岩見さんに簡潔にわかりやすくまとめていただいております。この分野の入門編として最適だと思います。

岩見さんの小ネタもそうですが、今号では現物を相手に実証的な研究をしている人とのコラボレーションについて触れられている原稿が複数あります（山道さんの小ネタにもその必要性和成果が述べられています）。私自身もそうですが、そういう立場の数理生物学者も多いと思いますので、今号は参考になるでしょう。

そのコラボレーションをするための方法の一つは、“独りよがりな応用数学”に陥らないことであると、岩見さんは述べられています。それは全くもってその通りですが、あくまでお互いの得意分野を生かした協力関係であることをお互いが理解している必要があります。たまにそれを理解していない変な人にぶち当たることがあります。自分と同等以上に対象分野に精通することを要求し、例えば、報告書（数百ページ×数十冊 in English）を全部読めとか、野外調査にも全部同行しろ、とか、（モデル屋に向かって）サンプルの安定同位体分析を出来るようにしておけ、とか言ってくるよ

うな人です。そういう人がリーダーをやっているプロジェクトに若い人が組み込まれてしまうと、上司の命令には逆らえないので大変な苦しみを味わうことになります。是非ご注意ください。逆も同様で、相手に数理を完全に理解しろと要求してはいけません。

もう一つの方法は、岩田さんの小ネタの冒頭部分に書かれているように、様々な前提や仮定について明示し、これらの仮定が（近似的にでも）成り立つ時はどういう場合か、などを議論できるようにしておくことです。岩田さんの小ネタはもちろんですが、大槻さんの道具箱もまさにそのように書かれております。大槻さんには今号も重厚な内容をわかりやすく解説していただいておりますが（歴史的経緯のところは門外漢でも歴史好きの私にとって大変興味深いです）、このような姿勢で説明すれば、コラボレーションの基盤となり、大きく学問を発展させる事が可能になるでしょう。

林さんのラブレターは今号も相変わらずノリノリです。いい味出てます。「サンプルは偏りが無いように集めるべし」とかは研究を始めたころからたたき込まれてきたので、ご飯を食べるときに「いただきます」と言うように、当たり前のことかと思っておりましたが、あれにもこんな基盤があったのか、と大変勉強になりました。ちなみに、一部文章の区切りに違和感を覚えられる箇所があるかもしれませんが、「個人的な文章のリズムとしてあえてちょっと変な感じにしている」そうなので、そのままお楽しみください。

高科さんの“海外ラボへ行こう”では海外生活の初期設定での困難がよく伝わってきます。今回の困難さの一部は大学がどの程度厳格に管理するかによるそうですが、「白川の清きに魚の住みかねて…」と昔も歌に詠まれたように、やはり過度の杓子定規は民を苦しめますね（こうなる背景は理解できませんが。。。）。どっかの研究所も、、あっ！当局の検閲が…（***このコメントは削除されました。***）[†]。（…再起動…）それはそうと、写真の美しさには思わず見とれてしまいました。これを生かすために加茂さんの発案で体裁を変更したほどなので、是非web版のカラー画像を御覧いただきながら本文を味わっていただきたいと思います。

[†]加茂追記：どこもおんなじやあ

多種共存をもたらす仮説はたくさんあり、バリエーションも含めれば100以上とも言われていますが、山道さんの小ネタではその主要な一つについて、特に群集生態学と集団遺伝学が接点を持つことが非常に簡潔にわかりやすくまとめられていると思います。小ネタではなくてもっとじっくり書いていただいた方が良かったかもしれませんが、そうすると本格的なレビュー論文になってしまいそうなので、しかるべき場所に掲載した方が良いでしょうね。

それにしてもリッカーカーブが実在するとは……。数理の小ネタの趣旨にベストフィットと言っても過言ではないでしょう（加茂さんのコメント）。

大会参加記もたくさんの皆様にご協力いただきました。学会会場で、初対面の皆様に突撃して強引をお願いして回りましたが、快く引き受けていただきまして大変感謝しております。特に青学大の長田さんには、青学大の大会参加者全員の参加記を取りまとめた

できました。この場を借りまして、改めて御礼申し上げます。（吉田勝彦）

日本数理生物学会ニュースレター第81号
2017年2月発行

編集委員会 委員長 吉田 勝彦
jsmb.newsletter@gmail.com
国立研究開発法人 国立環境研究所 生物・生態系
環境研究センター

〒305-8506 つくば市小野川16-2

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