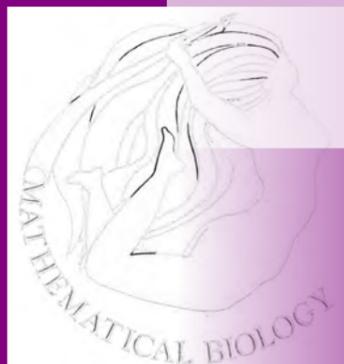


TABLE OF CONTENTS

Newsletter of the Japanese Society for Mathematical Biology No. 98 Sep 2022

第32回日本数理生物学会大会(JSMB2022) 報告記	1
2022 年度 日本数理生物学会 参加報告	3
ランチセミナー実施報告 – 「もっと伝わる申請書の図って、どう作ったらいいの?」を終えて–	4
第 33 回日本数理生物学会大会 (JSMB2023)	6
【数理モデルのロストテクノロジー】 第 3 回 集団遺伝学概論 ~超幾何級数と確率微分方程式の境界条件~	7
【2021 年研究奨励賞受賞者特別寄稿 1】阿部真人	14
【2021 年研究奨励賞受賞者特別寄稿 2】伊東 啓	17
事務局からの連絡	22
編集後記	24

日本数理生物学会 ニュースレター



第32回日本数理生物学会大会(JSMB2022) 報告記

1. 1. はじめに

第32回日本数理生物学会大会(2022年度年会、東京大会)は、2022年9月5日(月)~7日(水)に開催されました。体制としては大会委員長: 西森拓実 実行委員長: 若野友一郎 実行委員: 小川知之、二宮広和、中村和幸、池田幸太で行いました。全員が、明治大学中野キャンパスの現象数理の拠点メンバーです。オンライン開催は事前に決まっております(後述)、ウェブ会議システム(Zoom ウェビナー、Remo)を用いての開催となりました。大会のホームページへは下記のURLからアクセスできます。

<https://sites.google.com/view/jsmb2022conference/>

2. 約1年半前 日本数理生物学会の年会は、原則として開催の2年前の総会で決定することになっており(会則23条)、2022年度年会は東京の予定ではありませんでした。しかし諸般の事情により、会長の瀬野先生(東北大学)から明治大学メンバーによる第32回大会開催を打診されました。明治大学では施設利用のルールが厳しく、大学以外の施設を利用するにしても新型コロナウィルス流行のため下見もできない状況であり、予算的にも時期的にも2022の対面開催は引き受けられないということは拠点メンバー間で早々に合意しました。一方でオンライン開催であれば、少なくとも施設の問題はなく、2020年2021年とオンライン開催してきた実績もあるので、引き受けることは可能だろうという判断になりました。この段階(2021年春)では、「新型コロナウィルスの流行も来年秋頃には収まって、次こそは対面で学会参加して皆さんと研究交流したい」という期待を私自身も持っている中で、早々のオンライン開催決定は、残念でもあり、また会員の皆さんに納得頂けるか不安でもありました。一方でオンラインであることのメリットの説明や、すでに1年半後に迫っていることなど会長からの願いもあって、最終的にオンラインの形で引き受けることにしました。結果的には、不幸中の幸いと言いますか、2022年9月というタイミングは新型コロナウィルス流行の第七波がまだまだ残っている時期であり、オンライン開催もやむなし、という雰囲気になっていたと思います。

3. 開催準備まずは日時を決める必要がありました。明治大の現象数理メンバーは、数理生物の中でも数理よりのメンバーが多いため、日本応用数理学会、日本数学会、日本物理学会(物性)との日程の重複は避けたいということになりました。2021年夏の段階では、まだどこも正式な日程は出ていませんでしたが、応用数理学会の2022年度年会実行委員長の長山先生(北海道大学)と個人的に連絡を取りあい、事前情報を交換することで、最終的に数理生物学会→応用数理学会→数学会→物理学会と並ぶ形での開催日時決定となりました。例年よりも少し早い時期での開催となったのはこのような理由です。2021年度年会の準備には途中からオブザーバー参加させて頂きました。2021実行委員長の今先生(宮崎大学)を中心に、外部委託を積極的に導入し、クレジットカードでの参加費支払いなどのシステム面をかなり整備頂いていたのは、大変助かりました。また、7月くらいからのメールの量が尋常でなかったのは、事前に経験しておいて良かったと思っています。

4. 会計と口座問題年会のための口座は、ゆうちょ銀行やその他の銀行を当たりましたが、結果的に何らかの形で「日本数理生物学会年会」の名前を冠する口座開設を引き受けてくれる金融機関は見つけられませんでした。10年ほど前に応用数理学会を明治大で引き受けた時には問題なく作れたので、ここのところ厳しくなっているようです。今回はオンライン開催で、現地アルバイト等が不要だったので、口座は作らず、すべて外部委託先の口座を経由する形で会計を行ないました。今後対面開催が行われる場合、この点は留意する必要があると思います。参加費は、2021年度年会の運用状況を踏まえて、参加費(会員・一般)を前年度より1000円安く設定しました。本稿執筆時点でまだ会計は確定していませんが、学会からの上限30万円の補助を7割くらい使わせて頂くような形で決済できそうです。参加登録者は201名でした。参加申し込みシステムとクレジットカード支払いの連携や、対応するカードの種類、領収書のWEB発行など、前回大会の反省を踏まえてよりスムーズに運営できたのではないかと考えています。

5. メール問題実行委員間の連絡手段として、専用の Google アカウントを作り、そこからメールを転送するシステムを使いましたが、様々なトラブルに見舞われました。最初はまったく分からなかったのですが、Google の SMTP サーバーの迷惑メール対策はかなり厳しく、無言でメールを捨てることがあることが分かりました。その仕様は非公開ですが、DNS の SPF レコードが関連していると言われていました。ただ、今後仕様が変わるかもしれません。今回は、Slack や Discord のようなものは使いませんでした。今後検討の価値はあると思います。

6. 参加申し込みシステムと予稿集作成前回大会のものをベースに作成したのですが、フォームの作成段階での検討が不足していたため、プログラム作成のために膨大な手作業が必要となりました。具体的には、詳細版プログラムの著者の欄の○明治太郎（明治大）・東京花子（東京大）の部分、およびその英語版の作成です。この部分を入力する欄はあったのですが、例が記載されておらず、とにかく何か入力されていれば次の画面に進める状態でした。予稿集作成は、参加者リストのエクセルファイルと TeX が連携するシステムを、前回大会の今先生から引き継いでいたため、ゼロから始めるよりは楽に作成できました。

7. 直前準備と当日ほとんどの参加者が、 $\cancel{}$ 切を守って参加登録および予稿 PDF やポスター PDF のアップロードをして頂いたため、大きな混乱はありませんでした。一方で、会計やウェビナーのアカウント登録など、すべて外部委託のため、 $\cancel{}$ 切を大幅に過ぎた方からの依頼には対応できませんでした。参加登録 $\cancel{}$ 切（8/23）後に、各セッションの座長の依頼、ならびにポスター賞審査委員のお願いをしました。直前にも関わらず、皆さまご快諾頂きました。大変ありがとうございました。当日、非常に細かな問題（ウェビナーの使い方など）はあったものの、委託先の G T センターは昨年の経験もあることから、大きな問題はなく進行できたと考えています。オンライン開催の場合、事前準備は大変ですが、当日は実行委員の仕事は少ないです。今回も 2 日目午前に、西浦先生（京都大学）に総合講演を依頼し、ご快諾頂きました。開催された 2022 年 9 月上旬は、新型コロナウイルス流行の第七波の中ではあるものの、政府による行動制限はこれまでとは異なり、出張や対面でのイベントなども再開されつつある状況でした。一方で 2022 年夏の日本は、新規感染者数が 3 万人／日を超える日が続くなど、過去最大規模の流行の中でもありました。日本中がこの感染症とどのように向き合うべきかというのが世間の話題である中で、大変興味深い総合講演をして頂きました。ここに改めて感謝申し上げます。懇親会は、事前の参加登録をなくし、無料で自由参加としました。参加者数に比べて少人数の参加となりました。オンライン開催ではある程度仕方がない部分かと考えています。この先、対面での懇親会が開催されるのがいつになるのか分かりませんが、その時は大盛況になるのではないかと思いますし、私も参加するのを楽しみにしています。

8. さいごに問い合わせ対応・外部委託先との打ち合わせなど、私が主に対応していましたが、様々な場面で実行委員の皆様が協力頂きました。プログラム作成は小川先生、予稿集作成は二宮先生、私の海外出張中（8 月に 10 日間）の対応は西森先生、などなどです。メンバーが多いと連絡が大変になるのは確かにデメリットですが、一方でマンパワーが多いことは大きなメリットだと思います。どちらを取るかは大会委員長・実行委員長の采配だと思いますが、少なくとも 3 名程度はいないと、実行委員長の、主にメンタルが、やられる可能性があります。最後になりましたが、2021 年度年会およびそれ以前の年会の実行委員の皆様、会長や学会事務局をはじめとする多くの会員の皆様に様々な面でご協力頂いたおかげで、無事に大会を終ることができました。ありがとうございました。

2022年度 日本数理生物学会 参加報告

井上巨人
神戸大学大学院理学研究科

桑野 友輔
総合研究大学院大学先導科学研究科

数理生物学会年会は2度目の参加であり、今年はポスター発表をさせていただきました。私は、奄美大島における在来種の混獲を評価する数理モデルや、ウミガメの個体群パラメータを推定する統計モデルの構築を行っています。これらのモデルを構築する際には、実際に得ることのできる情報による制限と、モデルと現実が比較可能であるという制限のもとでモデリングを行う必要があります。そのため本大会では、モデルがどのような目的のもとで構築され、結果をどのように解釈するかに重点を置いて、他の方々のお話を聞かせていただきました。口頭発表では生物関連のセッションに多く参加させていただきましたが、生物群衆から細胞、さらには化学反応や社会集団など様々なモデルを拝見し、自身のモデルの立ち位置や新規性に関して理解を深めるきっかけとなりました。ポスター発表や懇親会では、統計モデルと数理モデルの相違点や構築の際に気を付けるべきか、数理モデルの不確実性をどのように考慮してモデリングするかなど、他の集会ではできない議論をすることができました。また、ポジティブな意見を多くいただき、研究の意欲が向上しました。全体として、オンラインではありましたが、双方向の対話ができとても有意義な時間を過ごすことができました。来年の大会はハイブリッド開催の予定ということで、さらに深い交流ができることを楽しみにしております。

第32回日本数理生物学会大会はオンラインで開催された。大会ではポスター発表や懇親会でRemoが使われた。今まで参加したオンライン大会はZoomでの発表だったため、本大会のポスター発表が初めてRemoを本格的に使用する発表になった。この体験は発表をより有意義なものにしてくれたと感じた。オンライン大会では実地の大会に比べ大会内の人の流れや全体の雰囲気などの情報が伝わらない。バーチャル空間を使用するRemoはその点をカバーしていると感じられ、オンライン大会でも大会の雰囲気がある程度感じつつ発表や議論ができ、より良い意見交換ができたと思ったからである。一方で、反省点も見つかった。それは、講義や研究会など様々なものがオンライン化したため、オンラインツールへの馴れが生まれ、初めて使用したRemoでも使用手順を確認する程度で発表を迎えたことである。発表中はその準備不足が響き、用意していた資料の共有ができず、ホワイトボードに貼り付けたポスターのみになり発表に不満が残ってしまった。様々な経験を得たポスター発表となった中、本大会ではポスター賞を受賞することができた。ここで、練習で様々なアドバイスをくださった先生方や研究室関係者の皆さまに感謝申し上げる。特に縦型のポスターをパソコンから見やすい横型にするべきとのアドバイスは受賞に大きく影響したと思う。当初縦型であったのは、発表要項の”基本縦型(横型も可)”との文から縦型の方が良いと解釈したためであるが、思い返せば、過去に参加した別のオンライン大会ではポスター賞としてスライドを縦に繋げてスクロールするポスターが受賞しているなど、オンラインのポスターには大会の条件の範囲内で従来のポスターの概念に囚われずよりパソコン越しに伝わりやすいものが求められていると感じる。今後のオンライン大会では今回得た経験を活かしていきたい。最後に、本大会の企画及び運営に携わった方々に心よりお礼申し上げます。

ランチセミナー実施報告 —「もっと伝わる申請書の図って、どう作ったらい いの？」を終えて—

高橋明子*,小島響子†

2022年の日本数理生物学会年会のランチセミナーは、前年度につづき「非専門家に研究をどう伝えるか」というテーマで、9月6日にオンラインで実施されました。12時から90分間のセミナーで、ポスター発表のコアタイムと重なってしまったものの、41名の方に視聴していただきました。今回は、研究者であれば避けて通ることのできない、申請書を介したコミュニケーションを取り上げました。科研費や学振など、申請書を書く機会が多い一方で、その書き方を体系立てて学ぶ機会はおろか、他人の申請書を見る機会すら非常に限られます。自身の研究の価値を伝えるには、どのような申請書を目指したらよいのでしょうか？また申請書を書くにあたり、内容をわかりやすく伝えるための図を入れることがしばしば推奨されますが、内容が伝わる図とはどのような図なのでしょう？本セミナーでは、京都大学情報環境機構の小野英理先生を講師にお招きし、①思考整理のススメ ②申請書における作図方法 というタイトルでレクチャーしていただきました。小野先生は、申請書の作成支援含め、大学で若手研究者向けにデザイン関連の支援をされています。どのようなルールに則って申請書の図を作成していけばよいのか、順を追って丁寧にお話しいただきました。またセミナーでは、レクチャーの内容を受けて実際に申請書の図を修正する③実演パートを設けました。修正を行った申請書の図は、北海道大学大学院博士課程に在籍されている熊倉大騎さんに事前にご提供いただきました。最後の④質疑応答では、小野先生に事前・当日にお寄せいただいた質問にお答えいただきました。以下、当日扱った内容についてまとめていきます。

① 思考整理のススメ—作図の前の下ごしらえ—申請書を読むのは審査員ですが、その多くは申請分野については専門外の研究者です。科学リテラシーが高いものの、当該分野の専門知識は共有していない相手を読む想定で、申請書を作成することになります。相手が理解するのに優先度の高い情報をピックアップし、概要図を作成することで、ひと目で研究全体を俯瞰することができるようになります。適切な概要図は研究内容の道案内として有効に機能しますが、そこに不要な要素がたくさん入ってくると、重要な情報が埋もれることで見えにくくなったり、場合によっては読み手を混乱させてしまいます。本パートでは、研究全体の構成図を書き出し、情報に優先順位をつけ、強調すべきメッセージをはっきりさせる、という方法が紹介されました。いきなり作図に着手してしまいがちですが、事前の思考整理により文章全体の構成もしやすくなるので、ぜひやってみてください、との小野先生のコメントもありました。

② 申請書における作図方法図にも様々な種類がありますが、①に引き続き概要図の書き方を中心にお話しいただきました。伝えたいメッセージを決めたところで、次はそれに合わせた構図を決定します。一方向/双方向、主従関係、順序、成立条件など、構図によって、要素の関係性をひと目で伝えることができます。構図を決めた後はルールに則って作図をする、ということで、具体的な見やすくするための基本的な注意点やTipsについてご紹介いただきました。図を作るといって、「描画のテクニックなど、新規に学ばないといけないことが多そう」「センスが必要では？」「どこから手を付けていいのかわからない」など、高い心理的なハードルを感じてしまう方も多いと思いますが、デザインにはベーシックな見せ方のルールが存在し、そのルールに則って作図を進めるだけでもずいぶん読み手に優しい図を作ることができます。基本的なルールからTipsまで含め、一度でも申請書を作成した経験があれば、納得のポイントばかりだったのではないのでしょうか。一方で、小野先生はレクチャーの最後に、「デザインは万能ではない」というコメントを寄せてくださいました。研究の魅力が100とすれば、デザインは120にしてくれるのではなく、100のまま相手に伝わるようにする（つまり80や90にならないようにする）ためのものである、あくまで研究内容が一番大事、という点を強調されていました。

③ 実演パート①②の内容を受け、事前熊倉さんにご提供いただいた申請書の図を小野先生が添削し、具体的にどういう意図で修正したのかを解説していただきました。修正前の段階でも整った図でしたが、配置の問題で読

解の努力を要する部分や、読み手によっては補足が欲しい部分などについて小野先生より指摘があり、それに沿った修正案が提示されました。限られた紙面の中で自分の伝えたいことと、読み手が理解しやすい情報をピックアップすることを両立するには練習が必要ですが、この実演がその練習の一助になったのではないのでしょうか。

④ 質疑応答質疑応答のパートでは、あるあるな悩みに基づく質問がいくつか寄せられました。例えば「素材をいじったり、構図を考えたりするのに非常に時間がかかってしまう」というお悩みには、多くの方が共感されるのではないのでしょうか。これについては、PowerPoint 上などでいきなり作図をするのではなく、手描きでラフ案を決めてから作図する方法が紹介されていました。修正が億劫になったり、一旦作図するとそれに縛られ、他の構図が思いつきにくくなるという理由です。また、小野先生自身が作図する場合でも一からであればそれなりに時間がかかるともご回答いただきましたので、そこそこの時間がかかるものだと考えておく必要もありそうです。他にも方程式の解の図示の仕方や、図と合わせた数式の提示の仕方など、数理学会ならではの質問も出ました。

今回は申請書を通した審査員（高い科学リテラシーを持つ非専門家）とのコミュニケーションをテーマにセミナーを実施しました。今回扱った内容は申請書にとどまらず、異分野間での共同研究や産学連携など、様々な場面への応用が可能です。ぜひ自身の研究を伝える際に、今回の内容をご活用いただき、よいコミュニケーションが生まれるきっかけになれば幸いです。タイトなスケジュールにも関わらず登壇いただいた小野先生、資料の提供ならびに登壇いただいた熊倉さん、ご視聴いただいた皆様、関係者の皆様に改めてお礼申し上げます。

第33回日本数理生物学会大会 (JSMB2023)

日時：2023年9月4日（月）～6日（水）

開催形態：対面（奈良女子大学）＋オンラインハイブリッド形式

大会ホームページ：<https://sites.google.com/view/jsmb2021conference>

問い合わせ先：jsmb2021conference@gmail.com

2019年度年会からは久々の対面形式、また、数理生物学会年会としては初めてのハイブリッド形式の開催となります。不慣れな点もあり、ご不便をおかけすることもあるかと存じますが、皆様のご参加を心よりお待ちしております。

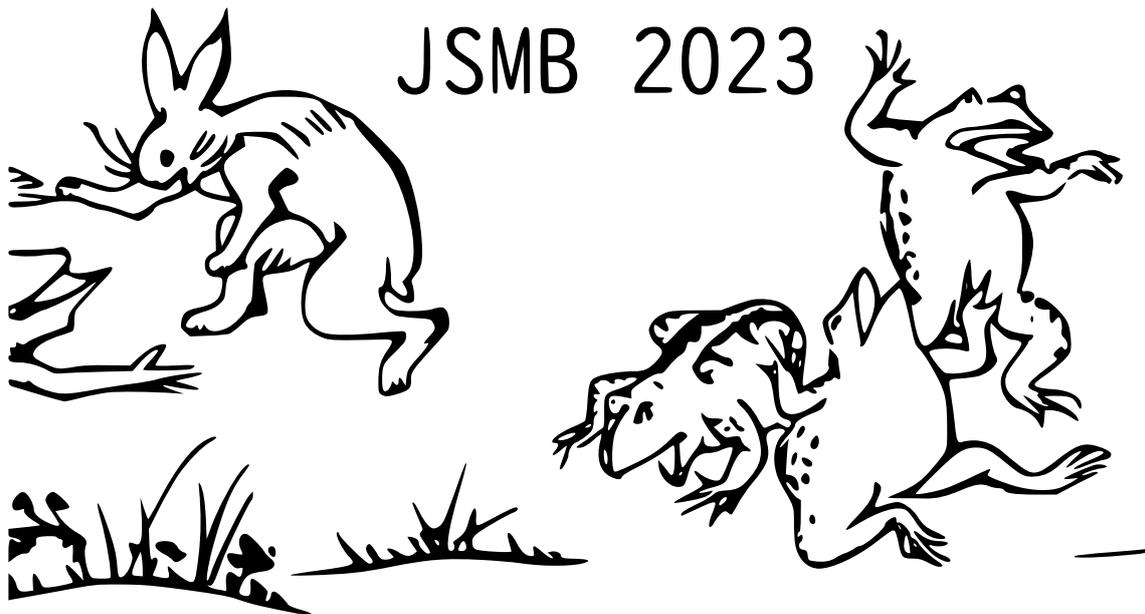
参加および講演申し込みの開始は2023年6月1日（木）からを予定しております。その他の重要な締切の情報、学会の詳細については、biomath-ML並びに下記の大会ホームページにて順次公開予定です：

年会HP：<https://confit.atlas.jp/guide/event/jsmb2023/top> (2023年度5月下旬より徐々に詳細公開予定)

瀬戸 繭美 (実行委員長)

2023年度数理生物学会年会

JSMB 2023



【数理モデルのロストテクノロジー】

第3回 集団遺伝学概論
～超幾何級数と確率微分方程式の境界条件～

大泉 嶺*

1. はじめに

ロストテクノロジーとは、現在その知識や技術を継承する人物や文献等の欠如によりかつて存在した製造物を再現する事が出来なくなってしまった事を言う。wikipedia を調べればダマスカス鋼という古代インドで開発された鉄の鍛え方¹⁾や、戦艦大和の巨大な砲身を製造する技術などが例として挙げられている。こうした技術が喪失される理由は様々なものがあるが、戦艦大和の主砲の場合は大艦巨砲主義が現代戦時において優位ではなくなった為製造されなくなった。これは戦時の戦略の変化（空母やミサイルなどの出現）によって別の技術が重視された結果である。また、最近のウクライナ戦争を見るとドローン技術が戦術的役割を増している。

科学の世界でもこうした忘れ去られた知識や概念がある。筆者はこうしたかつて流行し、現在見なくなった数理モデルのテクニックを発掘するのが趣味の一つである。数理モデルにおけるロストテクノロジーは、例えその分野で関心が薄れたとしても異分野の数理モデルの解析や構築において役立つ場合があるかもしれないと期待しているからだ。また、かつてはみんなが知っていた知識がその分野をもう一度輝かせる可能性もある。そういう訳で勉強したけど、まだ自分の研究で使っていない絶版本に載っている興味深い数理モデルの方法論をこの場を借りて紹介したい。

第3回は「集団遺伝学概論」木村資生 著 培風館(1960)[1]より、中立説の根幹をなす、拡散過程と偏微分方程式の数学的背景を解説していきたい。集団遺伝学は、最も伝統的な数理生物学の一つである。その中でも中立説は、日本人研究者が進化論に大きな影響を与えた点において特別なものではなからうか。現在中立説自身は進化論の一部となっており、自然選択を排したこの説そのものが進化を説明するものではないと認識されている。しかし、この説に用いられる数学はとても深淵であり今この理論を紹介している和書は「ゲノム医学のための遺伝統計学」2015年が著者の知

る限り最も最近のものである[2]²⁾。もちろん、「分子進化の中立説」木村資生 著[3]は今でも手に入るが、その理論的背景にある数学理論については十分解説されているとはいえない。「とはいえ、それはロストテクノロジーではないではないか！」と突っ込まれそうだが、この「集団遺伝学概論」という歴史的書物は絶版になって久しく、歴史ある大学の書庫に入らなければ中々お目にかかれない代物である。



2. 中立説とは

中立説は、進化論を研究する上で重要であり、数理生物学において進化を対象とする研究者であれば必ず一度は勉強したことだろう。提唱者である、木村資生著の「中立説」は今でも書店で購入できる。つまり、ロストテクノロジーではないが、知らない読者のために簡単に解説しておく。

我々有性生物の遺伝子は有性生殖によって、子孫に受け継がれる。ここで個体数が有限な集団であれば、ある遺伝子Aをもつ個体数の集団内比率（以下、頻度と呼ぶ） $0 < x < 1$ はランダムな交配によってその頻度を常に変化させている。これを遺伝的浮動と呼ぶ。中立説では十分な時間（無限大とは限らない）があればこの遺伝的浮動のみで、対立遺伝子の頻度が集団内に固

*国立社会保障・人口問題研究所

¹⁾シリアのダマスカスで製造された刀剣がこの鉄鋼を用いていたのが名前の由来である。²⁾この本も集団遺伝学が中心ではないため、数学的な背景を集団遺伝学概論ほど詳述している訳ではない。

定 ($x=1$) されるか ($x=0$) 消滅するかのどちらかである事を示した。そこで、“自然選択が無くても集団内の遺伝子プールは固定され進化しうる。” というのが当初の中立説の主張であった。

しかし、この主張は自然選択を否定出来るものではない。なぜなら、生存に有利な遺伝子が中立的に集団内を動く保証は無く、加えて、『適応的な遺伝子は積極的に集団内に固定されるだろう』という従来のダーウィニズムに対抗するするには表現型に対する十分な説明が必要だからだ。そこで、現代では自然選択に影響しない遺伝子をあえて中立遺伝子と呼ぶことにして、(その場合に限り) それらは遺伝的浮動のみによって固定されると説明され、ダーウィニズムの一部となっている。この理論が凄い理由は中立遺伝子の固定確率により分子時計を考える事ができ、種間またはもっと大きな界や門といった遺伝的距離のある生物同士の分岐した年代の推定が出来ることである。具体的な中立遺伝子とはあるタンパク質をコードしている遺伝子に対してコドン表で GCC や GCG といった配列は異なるが同一のアミノ酸 (アラニン) をコードしている遺伝子同士を指す¹⁾。例えば呼吸や代謝に関わる重要なタンパク質のコードに関する変異は生命維持に直結するため、近縁種には中立的な配列の変異は少ないものとされている。一方、かつて役割を果たしたが、現在役割を果たしていない遺伝子として偽遺伝子 (Pseudogene) というものがある。この配列には変異 (全ての変異が中立的である) が多く、これらを分子時計として、近縁種の種分化の時期を推計する事が出来る。分子時計をアナログ時計で例えれば前者の重要遺伝子に関する中立的な変異は短針である事に対して、偽遺伝子の変異は秒針とみることが出来る。そうした意味でこの理論は現代でも非常に有用である²⁾。

3. 中立遺伝子の頻度と確率微分方程式

中立遺伝子の頻度 X_t ³⁾ の時間変化は確率微分方程式で表される：

$$dX_t = \frac{1}{\sqrt{2N}} \sqrt{X_t(1-X_t)} dB_t, \quad X_0 = x. \quad (1)$$

ここで、 N は個体数を表し、これは一定と仮定する。 B_t はブラウン運動といって差分 $B_t - B_s$ ⁴⁾ が、平均 0、分散 $t-s$ の正規分布 \mathcal{N} に従う確率過程である [4]。

$$B_t - B_s \sim \mathcal{N}(0, t-s) \quad t-s > 0.$$

確率微分方程式とは、誤解を恐れずにいうと力学系

¹⁾ これらはタンパク質の構造には影響を与えず、自然選択に対して中立とされている。

²⁾ やっぱり、ロストテクノロジーじゃないじゃないか！

³⁾ 確率解析では確率変数を大文字で表記する習わしがある。

⁴⁾ $t > s$

でいう状態変数の変化率 $\frac{dx(t)}{dt}$ が例えば平均 $g(t, x)$ (ドリフト項と呼ぶ)、分散 $\sigma(t, x)^2$ の正規分布に従っている系を微分方程式のように書いたものである：

$$dX_t = g(t, X_t)dt + \sigma(t, X_t)dB_t. \quad (2)$$

即ち、中立遺伝子の頻度は変化速度の平均 $\mathbb{E}\left[\frac{dX_t}{dt}\right] = 0$ 、分散：

$$\mathbb{V}\left[\frac{dX_t}{dt}\right] = \frac{x(1-x)}{2N} \quad (3)$$

の統計量を持つ確率過程である。これはライト・フィッシャーモデルによる対立遺伝子の頻度分布が二項分布に従うことに由来する⁵⁾。

確率微分方程式の解は常微分方程式のように以下で書かれるが、

$$X_t = X_0 + \int_0^t g(s, X_s)ds + \int_0^t \sigma(s, X_s)dB_s,$$

右辺第三項のブラウン運動を含む積分は以下の条件を必要とする。

$$\mathbb{E}\left[\int_0^t \sigma(s, X_s)dB_s\right] = 0, \quad \mathbb{E}\left[\int_0^t \sigma^2(s, X_s)ds\right] < \infty.$$

これを確率積分と呼ぶ。この積分の正当化には高度な解析学の知識が必要であるが、本稿の趣旨から外れるため割愛させて頂く⁶⁾。

3.1 確率微分方程式と偏微分方程式

確率微分方程式の解は確率過程 (拡散過程) であるが故に、初期値によって軌道が一意に定まらない。この点は常微分方程式における解の一意性と異なる点である。確率微分方程式の解はその解軌道を与える確率測度 (確率密度関数) が一意であることで意味を持つ。その確率測度を構成する密度関数は Fokker-Planck 方程式や Kolmogorov 後退方程式と呼ばれる偏微分方程式の解となる [5]。式 (1) において、時刻 0 における対立遺伝子の頻度を $0 < p < 1$ とすると、時刻 $t > 0$ における頻度の密度関数 $\phi_t(x|p)$ は Fokker-Planck 方程式：

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \phi_t(x|p) &= \frac{1}{4N} \frac{\partial^2}{\partial x^2} x(1-x) \phi_t(x|p) \\ \phi_0(x|p) &= \delta(x-p), \end{aligned} \quad (4)$$

に従う。 $\delta(\cdot)$ は Dirac のデルタ関数。もう一つは、時刻 T に頻度 x となる密度関数の $T-t$ における“過去の”頻度の分布は Kolmogorov 後退方程式に従う：

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \phi_t(p|x) &= \frac{1}{4N} p(1-p) \frac{\partial^2}{\partial p^2} \phi_t(p|x) \\ \phi_T(p|x) &= \delta(x-p). \end{aligned} \quad (5)$$

⁵⁾ この時、総人口、世代サイズ、親の出生数は一定であり、世代の重複も起こらないと仮定されている

⁶⁾ [4,5] を見よ。

これらの偏微分方程式は固有関数展開を用いて解く事が定石である。固有関数展開とは次の様な級数展開を満たすスペクトル λ とそれに対応する固有関数 $\varphi_\lambda(x)$ を見つける事である。

$$\phi_t(x|p) = \sum_{\lambda \in A} C_\lambda(p) \exp\{\lambda t\} \varphi_\lambda(x). \quad (6)$$

4. Gauss の微分方程式と超幾何級数

式(6)を式(4)に代入して、各スペクトルに関して以下の微分方程式を得る：

$$x(1-x) \frac{d^2}{dx^2} \varphi_\lambda(x) + (2-4x) \frac{d}{dx} \varphi_\lambda(x) - (2+4\lambda N) \varphi_\lambda(x) = 0. \quad (7)$$

この方程式を Gauss の微分方程式と呼ぶ [6]¹⁾。この方程式の解を用いて、式(6)の解は次のようになる。

$$\begin{aligned} \phi_t(x|p) = & \sum_{i=1}^{\infty} p(1-p) i(i+1) (2i+1) F(1-i, i+2, 2, p) \\ & \times F(1-i, i+2, 2, x) \exp\left\{-\frac{i(i+1)}{4N} t\right\}, \quad 0 < x < 1. \end{aligned} \quad (9)$$

ここで、 $F(\alpha, \beta, \gamma, x)$ は超幾何級数と呼ばれ以下で定義される：

$$\begin{aligned} F(\alpha, \beta, \gamma, x) := & \sum_{n=0}^{\infty} \frac{[\alpha]_n [\beta]_n}{n! [\gamma]_n} x^n \\ [\alpha]_n := & \alpha(\alpha+1)\cdots(\alpha+n-1). \end{aligned}$$

このとき $[\alpha]_0 = 1$ とする。この級数の定義域は开区間 $0 < x < 1$ である。Gauss の微分方程式の解はこの超幾何級数によって構成される [6,7]²⁾。式(7)は2階の微分方程式なので自由度が二つ出てくる。また、 λ の値も何らかの形で決定する法則が必要となる。これらの任意定数を決定するために、初期条件が Dirac のデルタ関数が重要となる。式(7)の解が初期条件を満たすためには、フーリエ級数展開のように超幾何級数を使った初期関数の何らかの級数展開を考えなくてはならない。

論文 [8] においては、対立遺伝子の固定確率 0 近傍のモーメント展開 ($N \gg 1$) に関して、時刻 t における n 次モーメント $\mu'_n(t) = \mathbb{E}[X_t^n]$ を以下の等式により導く：

¹⁾一般には、次の形で書かれる方程式の総称である：

$$x(1-x) \frac{d^2}{dx^2} \varphi(x) - (\gamma - (\alpha + \beta + 1)x) \frac{d}{dx} \varphi(x) - \alpha\beta \varphi(x) = 0 \quad (8)$$

²⁾ γ が非整数 $\gamma \notin \mathbb{Z}$ である場合、式(11)の解は任意定数 c_1, c_2 を用いて、

$$\varphi(x) = c_1 F(\alpha, \beta, \gamma, x) + c_2 x^{1-\gamma} F(\alpha - \gamma + 1, \beta - \gamma + 1, 2 - \gamma, x),$$

となる。

$$\begin{aligned} \mu'_n(t+dt) &= \mathbb{E}[(X_t + dX_t)^n] \\ &= \mathbb{E}[X_t^n + n C_1 X_t^{n-1} \mathbb{E}[dX_t] \\ &\quad + n C_2 X_t^{n-2} \mathbb{E}[dX_t^2] + \dots] \\ &\approx \mathbb{E}\left[X_t^n + \frac{n(n-1)}{2} X_t^{n-2} \frac{X_t(X_t-1)dt}{2}\right]. \end{aligned}$$

からさらに、時間における頻度の変化 dt は極わずかという仮定を用いて、以下の微分方程式を導く。

$$\frac{d}{dt} \mu'_n(t) = -\frac{n(n-1)}{2} [\mu'_n(t) - \mu'_{n-1}(t)], \mu'_n(0) = p^n.$$

この方程式を解くことによって、下記を得る

$$\begin{aligned} \mu'_n(t) = & p + \sum_{i=1}^{\infty} (2i+1)p(1-p)(-1)^i F(1-i, i+2, 2, p) \\ & \times \frac{(n-1)\cdots(n-i)}{(n+1)\cdots(n+i)} \exp\left\{-\frac{i(i+1)}{4N} t\right\}. \end{aligned}$$

さらに、Robertson による結果 [9] を用いて：

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mu'_n(t) = \underbrace{P_t(1|p)}_{t \text{ 世代までの固定確率}}$$

となる。すなわち、

$$\begin{aligned} P_t(1|p) = & p + \sum_{i=1}^{\infty} (2i+1)p(1-p)(-1)^i F(1-i, i+2, 2, p) \\ & \times \exp\left\{-\frac{i(i+1)}{4N} t\right\}, \quad (10) \end{aligned}$$

である³⁾。この計算は気持ちとしては後述する指示関数の近似とみることが出来よう。ようするに、1未満の頻度のべきは全て $n \rightarrow \infty$ と共に 0 となり、1の近傍が重みを持つ訳である。 $\varphi_\lambda(x)$ を求めるにあたり、

$$\mu'_n(t) - 1^n P_t(1|p) = \int_0^1 dx x^n \phi_t(x|p).$$

を考える。すると式(7)において $\lambda = -\frac{i(i+1)}{4N}$ と考える事が出来る：

$$\begin{aligned} x(1-x) \frac{d^2}{dx^2} \varphi_i(x) + (2-4x) \frac{d}{dx} \varphi_i(x) \\ - (1-i)(i+2) \varphi_i(x) = 0. \quad (11) \end{aligned}$$

式(11)を次のように変数変換する。

$$x = (1-z)/2 \Leftrightarrow z = 1-2x, \quad -1 < z < 1.$$

すると式(11)は、Gegenbauer 方程式と呼ばれる以下の方程式に書き換えられる

³⁾

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{(n-1)\cdots(n-i)}{(n+1)\cdots(n+i)} = 1.$$

$$(z^2 - 1) \frac{d^2}{dz^2} \tilde{\varphi}_i(z) + 4z \frac{d}{dz} \tilde{\varphi}(z) - (1-i)(i+2) \tilde{\varphi}(z) = 0. \quad (12)$$

方程式 (12) を満たす解は

$$\tilde{\varphi}(z) = C_i G_{i-1}(z),$$

と書け、 $G_{i-1}(z)$ は Gegenbauer 多項式とよばれる以下の多項式で表される:

$$G_{i-1}(z) := \frac{i(i+1)}{2} F\left(i+2, 1-i, 2, \frac{1-z}{2}\right).$$

Gegenbauer 多項式は $1-z^2$ をかける事によって次の直交性を持つ.

$$\int_{-1}^1 dz (1-z^2) G_k(z) G_{i-1}(z) = \delta_{k,i-1} \frac{2i(i+1)}{(2i+1)}.$$

$\delta_{i,j}$ は Kronecker のデルタ. ここから固有関数展開の理論である, Sturm–Liouville の理論からフーリエ級数と同様な直交基底を見出すことで解を導くのである¹⁾. 初期条件 $\delta(x-p)$ を思い出せば, Gegenbauer 多項式を用いて次の表現を得たい

$$\delta((1-z)/2 - (1-z_0)/2) = \sum_{i=1}^{\infty} C_i G_{i-1}(z).$$

上記の式の両辺に $(1-z^2) G_{i-1}(z)$ をかけ, 積分すると直交性より以下を得る ($z_0 = 1-2p$).

$$2 \left[1 - (1-2p)^2 \right] G_{i-1}(1-2p) = C_i \frac{2i(i+1)}{(2i+1)}.$$

よって, 任意定数は

$$C_i = 4p(1-p) \frac{(2i+1)}{2i(i+1)} G_{i-1}(1-2p) \quad (13)$$

で与えられる. この結果から, 解は

$$\begin{aligned} \phi_t(x|p) &= 4p(1-p) \sum_{i=1}^{\infty} \frac{(2i+1)}{2i(i+1)} G_{i-1}(1-2p) \\ &\quad \times G_{i-1}(1-2x) \exp\left\{-\frac{i(i+1)}{4N} t\right\}. \quad (14) \end{aligned}$$

となる. これを超幾何級数による表現に戻せば式 (9) と一致する訳である. 特筆すべき点は全ての λ が負であるため, $\phi_t(x|p)$ は単調減少である点である. $0 < x < 1$ の範囲の分布が時間と共に減少する $\int_0^1 \phi_t(x|p) dx < 1$ ということは, 有限時間内に対立遺伝子の頻度が 0 又は 1 となる事を意味している. この事実が, 当時自然選択を介さなくても集団内に遺伝子が固定されるといいう中立説の根拠となったのである.

¹⁾ この理論は詳述するには紙面が足りないので参考文献を見て頂くしかない [10].

5. 境界における Feller の判定法

中立遺伝子の固定は, 有限時間内に境界 (0 または 1) に到達する事を意味する. ロジスティック方程式では境界は自明の平衡点 0 と環境収容力 K であるが, これらは有限時間内に到達できる値ではない. マルサス方程式も解の値域の境界である $(0, \infty)$ は有限時間内に到達出来ない. 一方, 次の常微分方程式の解では有限時間内に境界値 ∞ に達する.

$$\dot{x}(t) = x(t)^2, \quad x(0) = x_0 > 0.$$

上記の式の解は

$$x(t) = \frac{x_0}{1 - x_0 t},$$

である. ここで, t が $t = x_0^{-1}$ のとき, 解が発散する (解の爆発, あるいは爆発解という). 微分方程式によっては解の境界にこのような特徴が生じる.

境界の種類は 4 つある. まずは「自然境界」, これはロジスティック方程式の環境収容力のように有限時間で境界に到達する事は不可能でありかつ, 境界値を初期値として内部に流入することが出来ない. ロジスティック方程式は 0 または, K が初期値の場合, これらが「不動点であるため」人口 N が時間経過と共に $0 < N < K$ の値を取ることはない. それとは真逆に, 有限時間で境界に達する事が出来かつ, 境界値を初期値として内部に侵入出来る境界を「正則境界」と呼ぶ.

更に, 有限時間内に境界に到達する事は出来ないが, 境界値を初期条件にして内部に侵入出来る「流入境界」. 有限時間で境界に到達出来るが, 境界値を初期条件にして内部に侵入出来ない「流出境界」がある.

対立遺伝子の固定に関して, 式 (1) は「流出境界」でなければならない. この章では境界値の判定法を紹介し, 中立遺伝子の浮動が持つ境界の特徴を解析する. そこで今回紹介するのは, Feller の判定法 (Feller's boundary classification) と呼ばれる境界条件の判定法である. 境界値 l, r を $-\infty \leq l < r \leq \infty$ とする一般論として, 次の自励系の 1 次元確率微分方程式を考える:

$$dX_t = g(X_t)dt + \sigma(X_t)dB_t, \quad X_0 = x. \quad (15)$$

この方程式が生成する後退作用素 L は以下である.

$$L := g(x) \frac{d}{dx} + \frac{1}{2} \sigma(x)^2 \frac{d^2}{dx^2}.$$

次の関数を定義する:

$$s(x) := \exp\left\{-\int_c^x d\xi \frac{2g(\xi)}{\sigma(\xi)^2}\right\} \quad (16)$$

$$m(x) := \frac{2}{\sigma(x)^2} \exp\left\{\int_c^x d\xi \frac{2g(\xi)}{\sigma(\xi)^2}\right\}. \quad (17)$$

すると、作用素 L は次の様に書き換えられる：

$$L = \frac{1}{m(x)} \frac{d}{dx} \left(\frac{1}{s(x)} \frac{d}{dx} \right). \quad (18)$$

この変換を Feller 変換と呼ぶ [10]. $S(x) = \int_c^x d\xi s(\xi)$ とすれば、 $LS=0$ となることは明らかである。話が少し脱線するが、 $\alpha < x < \beta$ とすると、両端の初到達時刻を $\tau_\alpha = \inf\{t > 0 | X_t = \alpha\}$ および $\tau_\beta = \inf\{t > 0 | X_t = \beta\}$ とおいたとき、先に α に到達する確率 $\mathbb{P}(\tau_\alpha < \tau_\beta)$ は以下となる：

$$\mathbb{P}(\tau_\alpha < \tau_\beta) = \frac{S(x) - S(\alpha)}{S(\beta) - S(\alpha)}. \quad (19)$$

証明は参考文献に任せるが³、例えば中立遺伝子の浮動の場合、 $s \equiv 1$, $S(x) = x + c$ となる。

Feller の判定法ではこの $s(x)$ や $m(x)$ から次の量を構成する¹⁾。

$$\begin{aligned} \mu(x) &= \int_c^x d\xi s(\xi) \int_c^\xi d\eta m(\eta) \\ &= \int_c^x d\eta (S(\eta) - S(c)) m(\eta) \end{aligned} \quad (20)$$

$$\begin{aligned} \nu(x) &= \int_c^x d\xi s(\xi) \int_c^x d\eta m(\eta) \\ &= \int_c^x d\eta (M(\eta) - M(c)) s(\eta) \end{aligned} \quad (21)$$

境界への極限を次のように簡略化する：

$$\begin{aligned} \mu(\ell+) &= \lim_{x \downarrow \ell} \mu(x), & \mu(r-) &= \lim_{x \uparrow r} \mu(x), \\ \nu(\ell+) &= \lim_{x \downarrow \ell} \nu(x), & \nu(r-) &= \lim_{x \uparrow r} \nu(x). \end{aligned}$$

すると、Feller の定義に従えば、境界条件は以下のように判別される。

- $\mu(\ell+) < \infty$ かつ $\nu(\ell+) < \infty$ のとき正則境界。
- $\mu(\ell+) < \infty$ かつ $\nu(\ell+) = \infty$ のとき流出境界。
- $\mu(\ell+) = \infty$ かつ $\nu(\ell+) < \infty$ のとき流入境界。
- $\mu(\ell+) = \infty$ かつ $\nu(\ell+) = \infty$ のとき自然境界。

となる。右端 r についても同様 [11]。つまり、中立遺伝子が有限時間（世代）で固定されるには流出境界の条件を満たしていなくてはならない。 $c = p$ と置くと、遺伝的浮動 (1) が生成する Feller 変換を与える関数は $s(x) = 1$ と $m(x) = 4N/\{x(1-x)\}$ である。これらを用いて計算すると、以下を得る。

$$\mu(x) = -4N \ln \left\{ x^p (1-x)^{1-p} \right\} + \theta(p) \quad (22)$$

$$\nu(x) = -4N [x \ln \{x\} + (1-x) \ln \{1-x\}] + \varphi(p). \quad (23)$$

このとき、 $\theta(p)$ および、 $\varphi(p)$ は x に拠らない定数である。判定条件である極限を考えると、

¹⁾ $c > x$ の場合は

$$\mu(x) = \int_x^c d\xi s(\xi) \int_\xi^c d\eta m(\eta).$$

$$\lim_{x \downarrow 0} \mu(x) = \lim_{x \uparrow 1} \mu(x) = \infty, \quad (24)$$

$$\lim_{x \downarrow 0} \nu(x) = \lim_{x \uparrow 1} \nu(x) = \varphi(p) < \infty, \quad (25)$$

となって流出境界である事が示せる。ノイズを含むを事によって、有限時間内に境界に到達出来る事は確率微分方程式が持つ常微分方程式とは異なる特徴といえよう。この性質を最もよく使っている研究テーマがある。それが、demographic stochasticity と呼ばれているテーマである。そこでは、人口 N_t の増加率のゆらぎが $N_t^{\frac{1}{2}} dB_t$ となることで、有限時間内で絶滅が起こる場合がある。このときの絶滅待ち時間などが研究の対象となる。

6. 自然選択と固定確率

本書においても、単に中立遺伝子の頻度方程式に限らず自然選択が働く場合のモデルも紹介されている。中立遺伝子とは異なり、自然選択が働く場合には各遺伝子に適応度が存在する。例えば対立遺伝子 A_1 と A_2 の集団頻度をそれぞれ $x, 1-x$ とすると、次のホモ接合とヘテロ接合 (A_1A_1, A_1A_2, A_2A_2) に関して各適応度を $1+s, 1+sh, 1$ とする ($s > 0, 0 \leq h \leq 1$)。 A_1 の次世代 $x(t+dt)$ における頻度は以下となる。

$$x(t+dt) = \frac{(1+s)x(t)^2 + (1+sh)x(t)(1-x(t))}{(1+s)x(t)^2 + 2(1+sh)x(t)(1-x(t)) + (1-x(t))^2}.$$

上記の式を s^2 以上のオーダーを無視して展開し、以下を得る。

$$x(t+dt) \approx x(t) + sx(t)(1-x(t))[h + (1-2h)x(t)].$$

微小差分 $x(t+dt) - x(t)$ を考える次の方程式に置き換えられる：

$$dx(t) = sx(t)(1-x(t))[h + (1-2h)x(t)]dt. \quad (26)$$

既に x に関する分散は既に式 (3) で得られている。つまり、自然選択下に置かれている対立遺伝子の頻度を表す確率過程は式 (1) にドリフト項として式 (26) を加えた以下の確率微分方程式で与えられる：

$$dX_t = sX_t(1-X_t)[h + (1-2h)X_t]dt + \frac{1}{\sqrt{2N}} \sqrt{X_t(1-X_t)}dB_t, \quad X_0 = p. \quad (27)$$

ここで、対立遺伝子 A_1 の固定確率を考えよう。固定確率を考える上で以下の指示関数は便利である。

$$\mathbb{1}_{(0,1)}[x] := \begin{cases} 1 & x = 1 \\ 0 & x \neq 1 \end{cases}. \quad (28)$$

結論から言えば式 (1) と同様、式 (27) も流出境界であるので上記の指示関数の期待値を考えればそれが時刻

t (世代)までの固定確率を表す.そこで, $u_t(p)$ を以下で定義する.

$$u_t(p) := \mathbb{E}_p[\mathbb{1}_{(0,1)}[X_t]]. \quad (29)$$

ここで, $\mathbb{E}_p[\cdot]$ は p を初期値とした期待値を表す. X_t は式 (27) の解である. さらに微小差分 $\mathbb{E}_p[u_t(p+dX_t)]$ の展開を考えよう. すると,

$$\begin{aligned} \mathbb{E}_p[u_t(p+dX_t)] &= u_t(p) + \frac{\partial u_t(p)}{\partial p} \mathbb{E}_p[dX_t] \\ &\quad + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 u_t(p)}{\partial p^2} \mathbb{E}_p[dX_t^2]. \end{aligned}$$

この二次までの展開を確率微分という [4]¹⁾. $\mathbb{V}_p[dX_t] = \mathbb{E}_p[dX_t^2]$ であるので, 式 (3) および式 (26) から式を整理して $u_t(p)$ が満たす微分方程式は以下となる²⁾.

$$\begin{aligned} \frac{\partial u_t(p)}{\partial t} &= \frac{1}{4N} p(1-p) \frac{\partial^2}{\partial p^2} u_t(p) \\ &\quad + sp(1-p)[h+(1-2h)p] \frac{\partial}{\partial p} u_t(p) \quad (30) \\ u_t(0) &= 0, \quad u_t(1) = 1. \end{aligned}$$

まず, $s=0$ の場合を見てみよう, これは前出の式 (4) のように解析的に解く事が出来る. 解は t 世代までの固定確率であるので, $u_t(p)$ は次の別表現で書き直す事が出来る.

$$u_t(p) = \frac{1}{4N} \int_0^t d\tau \phi_\tau(1|p) = P_t(1|p).$$

つまり我々は既に式 (10) によってこの値を得ている. 極限 $t \rightarrow \infty$ をとれば固定確率は

$$u(p) = \lim_{t \rightarrow \infty} u_t(p) = p.$$

すなわち, 中立遺伝子では初期頻度がそのまま固定確率となる.

では一般 $s \neq 0$ ではどうなるかという, 式 (30) において, $\frac{\partial u_t(p)}{\partial t} = 0$ を考える. つまり, 次の微分方程式の解で与えられる:

$$\begin{aligned} \frac{1}{4N} p(1-p) \frac{\partial^2}{\partial p^2} u(p) \\ + sp(1-p)[h+(1-2h)p] \frac{\partial}{\partial p} u(p) &= 0 \quad (31) \\ u(0) &= 0, \quad u(1) = 1. \end{aligned}$$

思い出してほしい, Feller の判定条件の話で少し触れた式 (19) をである. つまり

$$u(p) = \frac{S(p)}{S(1)}.$$

¹⁾一見, 指示関数は微分できそうにないが, 確率測度の理論と超関数の理論などが背景にあり $u_t(p)$ に関しては可能である.

²⁾これを Ito の公式と呼ぶ.

境界条件から $S(0) = 0$ である. Feller 変換を構成した s の公式 (16) を用いれば式 (31) の解 $u(p)$ は次のように導ける.

$$u(p) = \frac{\int_0^p dx \exp\{-2c[Dx(1-x)+x]\}}{\int_0^1 dx \exp\{-2c[Dx(1-x)+x]\}} \quad (32)$$

$c = Ns$ および, $D = 2h - 1$ である. パラメータ D は突然変異遺伝子の優劣の度合いを表している. ヘテロの有利さがホモと同等 $h = 1$ (完全優性) の場合 $D = 1$, ホモの半分 $h = 1/2$ であれば $D = 0$, ヘテロでは機能しない (完全劣性 $h = 0$) では $D = -1$ となる. 遺伝子 1 個当たりの固定確率は $p = 1/2N$ として与えればよい.

7. まとめ

中立説は進化を扱う書籍では大抵言及されているし, Youtube でも解説する動画が見受けられる. しかし, その数学的背景を詳らかに説明するコンテンツは多くない. なにより, この理論の創設者である木村資生の「集団遺伝学概論」が絶版になって久しい事が少なくとも日本では理論的背景が廃れている証拠ではなからうか. 筆者はこの分野を専門としていないがこの理論と出会えた事, この記事を書いたことを大変光栄に感じた. それは, その数学的な奥深さである. また, 集団遺伝学の勃興期に大きな貢献を与えた学者達にもだ. Hardy-Weinberg の法則の Hardy は解析的整数論で大きな業績を持ち, インド人の天才数学者ラマヌジャンを見いだした 20 世紀の大数学者である. また, 測度論を確率論に導入し, 確率論の公理化に成功した Kolmogorov も集団遺伝学に直接貢献した大数学者である. こうした伝説上の人物達が生物学の理論に興味を持っていた事が, 自分が 1 数理生物学者としてこの分野を改めて誇りに思うきっかけとなった.

数学的な奥深さに話を戻そう. 本書を読むに当たって筆者は 20 代で自分が勉強した微分方程式の演習書や関数解析, 確率解析, 特殊関数の理論など大変復習になったし, 大いに勉強になった. 木村資生は背景が植物学者とは思えない解析学の知識の持ち主であったのだろう. 特に論文 [8] を読んだとき, 「こんな特殊関数による無限級数展開で書かれた解を見たからといって分布の形状なんか想像できないだろう.」「なんで, 解析解に拘ったのだろうか?」などと思いながら読んでいた. 一方で Feller の判定法が出版されたのが同時期である [12]. 本書でも Feller の仕事に言及があるが, 7 章冒頭, 「Feller は—中略—純粋数学の立場から境界条件の問題を研究し優れた業績を上げているが, 現在のところ集団遺伝学の具体的な問題を解く上で直接役に立つところまでいっていないようである.」と書いてある. 式 (9) がなくとも Feller の判定法があれば中立説を説明出来る.

しかし, 本書を読み終え, 本稿執筆の今となっては中

立進化というとてもないひらめきに囚われた瞬間、その問題を解き尽くしたいという気持ちは非常によく分かる。ちなみに Feller は確率解析の世界では大数学者の一人であり、彼の仕事の一部は数理人口学とも密接に関わっている [13]³⁾。確率微分方程式が伊藤清によって世に放たれたのが1942年、英語版を出したのが40年代後半で、その後50年代～60年代は確率解析の黎明期となり、集団遺伝学の発展と重なる。その時代精神を汲めば、中立説は確率解析の発展と共にあった事が理解出来る。植物学者が数学の最新の論文 (Feller など) を読んでいる姿を想像すればそれが如何に熱量の高かったことか。筆者もそうでありたいものである。

参考文献

- [1] 木村 資生 (1960). **集団遺伝学概論**. 培風館.
- [2] 田宮 元, 植木 優夫, 小森 理 (2015). **ゲノム医学のための遺伝統計学 (クロスセクショナル統計シリーズ 3)**. 共立出版.
- [3] 木村 資生, 向井 輝美, 日下部 真一 (1986) **分子進化の中立説** 紀伊國屋
- [4] Øksendal BK.(2003) Stochastic differential equations: an introduction with applications. Springer Verlag.
- [5] Karatzas I, Shreve SE.(1991). Brownian motion and stochastic calculus. vol. 113. Springer Verlag.
- [6] 加藤 義夫, 三宅 正武 (2003). **数学演習ライブラリ 微分方程式演習 (新訂版)**. サイエンス社.
- [7] 西本 敏彦 (1998). **超幾何・合流型超幾何微分方程式**. 共立出版.
- [8] Kimura, M. et al. (1954). *Stochastic processes and distribution of gene frequencies under natural selection*. Citeseer.
- [9] Robertson, A. (1952). The effect of inbreeding on the variation due to recessive genes. *Genetics*, 37(2):189.
- [10] 小谷 眞一, 俣野 博 (2006). **微分方程式と固有関数展開**. 岩波書店.
- [11] 松本 裕行 (2004). **応用のための確率論・確率過程 (臨時別冊・数理科学 SGCライブラリ 36)**. サイエンス社.
- [12] Feller, W. (1954). Diffusion processes in one dimension. *Transactions of the American Mathematical Society*, 77(1):1-31.
- [13] 稲葉寿 (2002). **数理人口学**. 東京大学出版会.

³⁾Sharp-Lotka-Feller の定理

【2021年研究奨励賞受賞者特別寄稿 1】

研究奨励賞を受賞して

阿部真人*

1. はじめに

この度は日本数理生物学会研究奨励賞を賜りまして、大変光栄に存じます。この場をお借りして、これまでの研究生活でご指導と多くの励ましをくださった皆様にお礼を申し上げます。これを機会に、私のこれまでの歩みや今後の展望をまとめ、研究に取り組み始めた学部生や研究の道に進むか悩む大学院生など、若手に対し少しでも参考になる（または反面教師としての）情報を提供できればと思います、筆を執ります。

2. 数理生物学との出会い

幼少時代は自然に囲まれた地域で育ったことや、過去に哺乳類の生態を研究していた父の影響で、生き物が好きでした。昆虫などの動物の自ら動くという性質が面白かったという記憶があります。虫は自分と同様に心を持っているのだろうかといったことを考えたりもしました。また、動物は死んでしまえば動かなくなりますし、そういった事実から自分はなぜ生きているのか、死んでしまったらどうなるのか、人間とは何なのかといったことを悶々と考えていた子供でした。

高校時代にはそういった生物のことを知りたいと思い、生物科目を選択しました。しかし、生物の教科書を開いても細胞には核があって、ゴルジ体があって、リボソームが…、と登場人物が紹介されるだけで、それらの動作原理が説明されておらず、理解した気になれませんでした。その一方で、数学の教科書のコラムには、かの有名なフィボナッチ数列が載っており、単純な式であるにもかかわらず、自然や生物のかたちに潜むパターンを表現できることに感動を覚えました。数学を用いた方法で生命現象にアプローチすれば、自分の納得のいく形で理解できるのはと直感的に思いました。これが数理生物学との最初の出会いです。

数理生物学とのもう一つの出会いは、大学の受験勉強の最中、東大理系後期の問題だったと記憶しているのですが、囚人のジレンマの問題が誘導付きで出題されており、その手の数理モデルを知らなかった私は、数学による行動のモデル化と、その結果の非自明さに感動したのを覚えています。もちろんこの時は、卒業研究（の1つ）でゲーム理論をテーマにするとは思

てもいませんでしたが。

3. 学生時代

東京大学理科二類に入学したものの、学部1,2年時は典型的なダメ大学生にみられる生活を過ごしました¹⁾。一念発起し、普通の生物学ではない何かをやらねばと、様々な分野を広く学び、組み合わせることができそうな教養学部の広域科学科に進学しました²⁾。そこで、個体群生態学で知られる嶋田正和先生（現・東大名誉教授）に出会い、嶋田研に所属することになります。嶋田研は昆虫等の小動物を用いた実験と数理モデルの両面からアプローチする珍しい研究室であり、個体レベルから生態系レベルまで幅広い視点で研究できるため、自分に合っていると直感的に感じました。

広域科学科には当時、卒業研究として個人研究とグループ研究の2つがありました。個人研究では嶋田先生の十八番であるマメゾウムシと寄生蜂の行動実験を行い、グループ研究では、人工生命研究で知られる同学科所属の池上高志先生を指導教官として、ゲーム理論をテーマに協力行動のシミュレーションと人の実験を行いました。この時の経験は私の中に深く根付いていて、実際の生物を観察することを重視する嶋田先生と、現実存在する生物に縛られない生命の形式を探求する池上先生の両者に影響された生命観を得たといえます。また、グループ研究を通して、友人達と議論しながら研究を進めていくことに楽しさを覚えました。そのグループに私の盟友である笠田実さん（現・IGB-Berlin）がおり、今でも共同研究を継続しています。

嶋田先生は基本的に放任主義で、学生はほとんど研究指導を受けることなく、各自で研究の問いから研究材料、研究方法を模索する必要がありました。そのため、学生は博士号取得に3年以上かけることが多く、私も例に漏れず4年かけました。しかし、放任主義的指

¹⁾具体的には、バンド活動、麻雀、パチスロに明け暮れました。身をもって（身銭を切って）確率論を学ぶことができたため、今に活着していると考えることにしています。

²⁾進学振り分けの点数が非常に低かったことが真の理由です。

導も悪いことばかりではなく、少なくとも私は自主的に考える力と何でも自分でやろうとする気概を持つことができたのではないかと考えています。例えば、生物実験の実施から画像解析のプログラムの自作、数理モデルの解析、シミュレーション、統計解析と機械学習のデータ解析まですべて自分でやります。効率は悪いかもしれませんが、自分で手を動かすことで得られる深い理解がありますし、いつも新しい事柄を取り入れていこうと考えるようになります。嶋田先生は「放任主義にすると学生が育つんだ。わっはっは。」などと言っておりましたが、いつも「やってみなさい」と言ってくださり、遠くから見守ってくれたように思います。

大学院では、私が元々興味があった動物の動きのパターンを研究テーマにしました。特に、生物におけるレヴィウォーク (Lévy walk) に注目しました。レヴィウォークとは、直線的な移動の長さ x がベキ分布 (power-law distribution) $P(x) \sim x^{-\mu}$ に従うランダムウォーク¹⁾で、90年代後半から生物を対象に研究されるようになりました。レヴィウォークはまれに極端に長い直線的移動をする特徴を持つため、餌などを探索する際の探索効率を上げるという利点があり、行動生態学と相性がよく、様々な生物における動き (移動のパターン) の実証研究が進みました。その結果、T細胞からバクテリア、昆虫、鳥、ヒトに至るまで様々な生物の動きにレヴィウォークが見られることが報告されました。行動のパターンにフラクタル性があり、それが様々な生物で共通している (かもしれない) ことは、高校生の頃に感動したフィボナッチ数が生物の形に潜んでいることに似ていて、魅力的に思えました。

しかし、実際にはすべての生物がレヴィウォークを示すわけではないという研究報告もあるため、私は、単純な探索効率に着目するのではなく、天敵存在するといった現実的な条件下でのレヴィウォークの良し悪しを明らかにしました [1]。それまで考えられていた探索の課題の状況は限定的で、現実はまだもっと複雑であることがメインのメッセージでした。

他にもアリ個体の動きをトラッキングして、そのダイナミクスを解析する研究も取り組みました。また、下地博之さん (現・関西学院大学) とアリの社会ネットワークの研究を始め、当時東大にいらっしやった増田直紀先生 (現・ニューヨーク州立大バッファロー校) に指導して頂きました。それまでの指導者とは全く異なり、厳しい指導でしたが、研究の進め方や論文の書き方等たいへん勉強になりました。

4. ポスドク時代

学位取得後は、国立情報学研究所の河原林健一先生率いる JST, ERATO 河原林巨大グラフプロジェクトの複雑ネットワークグループに所属しました。計算機科学やアルゴリズム研究の ERATO プロジェクトですが、複雑ネットワークグループにはネットワーク科学、心理学、社会科学など様々な分野の研究者が集まっていました。私は引き続きレヴィウォークの研究や [2]、アリの研究を自由にやらせてもらいました。

この ERATO プロジェクトが解散する時に²⁾、理化学研究所革新知能統合研究センター (理研 AIP) が新しく立ち上がり、認知症に行動や脳の観点からアプローチする大武美保子先生がリーダーとしてチームを立ち上げるということで誘っていただき、人の研究にも挑戦したいと思っていたので一つ返事で理研に行くことを決めました。高齢者の方々を対象にした行動実験は他ではなかなかできない経験でした。特に、人間の実験研究の難しさを痛感することになります。倫理審査は何度も修正を求められ、高齢の被験者はなかなか集まらず、特定の集団からの結果がどの程度一般化できるかわからない等。ついにはコロナ禍で実験が中止にもなりました。

そういった実験研究の合間には、私が元々取り組んでいたレヴィウォークの観点から、行動パターンと脳の臨界現象を結びつける理論研究も取り組みました [3]。従来のレヴィウォーク研究の多くは、動きのパターンを確率過程として fitting することに注力していますが、やはり深く理解するためにはレヴィウォークの仕組みを明らかにする必要があります。生物は環境からの入力に依存して動くと考えられていますが、内的な状態から生じる自発的な行動もあり、レヴィウォークは自発的に脳のシステムで生じるパターン、特にそれが脳の臨界現象と関連しているのではないかと考えています。他の研究グループですが、それを支持する実証データも得られているようです [4]。また、論文では直接議論できませんでしたが、脳というシステムが老化によって衰えていくことをいかに検知するかや、その仕組みになんとか迫れないかということも考えていました。

理研 AIP では他にも、高齢者の言語データの解析や [5]、活動量時系列データの解析も取り組んだり、人間の行動に関するありとあらゆるデータと向き合い研究しました。

¹⁾ベキ分布の fitting に関しては議論があります。最近では、厳密なベキ分布ではなく裾をカットオフしたベキ分布が使われることがあります。

²⁾余談ですが、最終年度の成果報告会にはあちこちの大学・研究所・企業が情報系の若手研究者をリクルートしに来て、ウチの待遇は〇〇、いやこっちは△△、といったオークション的な光景が見られました。情報系がいかに求められているかがわかるエピソードです。恐ろしかったです。

5. 現在とこれから

今年4月に同志社大学文化情報学部にて助教として着任し、研究室を主宰することになりました。人の行動や社会、文化を対象に、データサイエンスや数理を使って研究することを目標に掲げている学部なので、私のやりたいこととマッチ度合いが高いといえます。数理生物学のテーマも取り組むこともできますし、使われていなかった生物実験室が発見されたので、小動物の行動実験も取り組んでいく予定です。学生の半分は文系出身なので、数理系の指導に苦労することもあるでしょうが、理系とは違った人や社会を眺める視点を持っているはずで、数理やデータサイエンスによって世界の見え方が変わるのだ、ということをお伝えできるように教育活動に励んでいきたいです。

私の職探しに関して少し書いておくと、主に情報系・データサイエンス系の公募に応募しました。数理生物学会の多くの方々は、理学部の生物学科や工学部が多いと思いますが、情報系を狙うことで応募できる幅が広がると思います。特に前ページの脚注にも記しましたが情報系の需要は依然高いです。

今後、やりたい研究は山ほどあり、行動と脳、アリ、社会、生態系まで様々な生命システムの定量データと数理モデル解析に邁進していきたいです。統合情報理論¹⁾を用いたアリ集団の解析で、アリ集団に意識はあるか？といったアヤシゲな研究もやっていこうと思います。面白そうなことにはなんでも首を突っ込んでみたり、やってみたりする傾向は、おそらく「生命とは何か」という問いにちょっとやそっとでは届きそうにないから、何でもやるしかない、と思っているからかもしれません。

¹⁾意識を情報の観点から理解しようとする理論

2021年11月には統計学の入門本を出版し [6]、ありがたいこと発売から半年で6刷までになりました。研究だけでなくビジネス領域においてデータサイエンスや数理の重要性が高まっているため、これまで統計学に触れてこなかった方々へもきっかけを作ることができたのではないかと考えております。

人生は短いです。仮に健康でいられるとしても、研究ができるのはあと数十年でしょう。その中で何を成し遂げられるのかを自問自答する日々です。果たして自分が満足するような形で、生命現象の理解ができるでしょうか。これは研究者ならば誰しもが苦悩することかもしれません。みなさんがこうした悩みにどう向き合っているか、是非聞かせて欲しいです。

参考文献

- [1] Masato S. Abe and Masakazu Shimada. : Lévy walks suboptimal under predation risk. *PLOS Computational Biology* **11(11)**, e1004601, (2015)
- [2] Nobuaki Mizumoto, Masato S. Abe and Shigeto Dobata. : Optimizing mating encounters by sexually dimorphic movements. *Journal of the Royal Society Interface* **14**, 20170086, (2017)
- [3] Masato S. Abe. : Functional advantages of Lévy walks emerging near a critical point. *PNAS* **117(39)**, 24336-24344, (2020)
- [4] Jones, Sabrina A., Jacob H. Barfield, and Woodrow L. Shew. : Scale-free behavioral dynamics directly linked with scale-free cortical dynamics. *bioRxiv* (2021)
- [5] Masato S. Abe, Mihoko Otake-Matsuura. : Scaling laws in natural conversations among elderly people. *PLOS ONE* **16(2)**, e0246884 (2021)
- [6] 阿部真人. データ分析に必須の知識・考え方 統計学入門 ソシム, (2021)

【2021年研究奨励賞受賞者特別寄稿】

社会的ジレンマを描く

伊東 啓*

1. はじめに

このたびは、栄えある日本数理生物学会研究奨励賞に選出いただき、誠にありがとうございます。学会員として大変光栄です。これを励みに今後も研究に邁進し、学会員として科学と社会の発展に尽力していく所存です。数理科学にも生物学にも浅学菲才の身であるこの私が、このような栄に浴すことができたのも、ひとえに日頃より私を盛り立ててくださる先生方のお力添えあってのことです。この場を借りて皆様に深く感謝申し上げます。

2. 受賞記を書くにあたって

過去の受賞記を拝見したところ、自分の人生を振り返るといものが多かったのも、それに従っていくつかのバージョンを作成してみました。しかし、何度書いても盛り上がり欠ける上に、いかにも“いけすかない奴”が書いたであろう雑文が出来上がり、これでは皆様から可愛がられないなあと、一から書き直すことに致しました。

さりとて他に書くことも思い浮かばず、頭を悩ませること一か月。そこで、あの受賞講演の日に思いを馳せましたところ、「そういえば、俺だけ受賞理由と受賞講演の内容が違っていただけだった」という記憶が思い起こされ、「そうだ。あの日、期待されていたのに話さなかった研究の内容をここに書いておこう。（そうすればまた引用件数が増えるかしらん）」という理由でキーボードを叩くこととしました。ちなみに、私が受賞理由を聞いたのは講演時の受賞者紹介の場が初めてであり、私が意図して受賞理由と講演内容を乖離させた訳ではございません。とはいえ、あの日お話しした性感染症の話 [1–4] はまとまりがよく、このコロナ禍で聞く話としては面白かったのではないのでしょうか。

3. 出世作

あの日、私の講演として期待されていた内容は学会のホームページで公表されている受賞理由に記されています。受賞理由では、『特に2018年に Royal Society

Open Science に発表された協力行動促進機構を視覚的に明らかにした論文は、すでに80回引用されており、伊東氏の代表的な業績の一つとなっています。』とご紹介いただいております、これは私が谷本潤先生（九州大学・教授）と共に発表した論文「Scaling the phase-planes of social dilemma strengths shows game-class changes in the five rules governing the evolution of cooperation」のことを示しています [5]。この論文は、2022年4月14日現在さらには数字を伸ばして被引用件数118回、私の業績の中では最大のヒット作です。当時は知りませんでした。調べてみると2020年の Journal Citation Reports では、Royal Society Open Science 誌の Impact factor contributing items 全1,695記事中の第3位にランクインしていました。正直こんなに引用してもらえるとは思っていませんでした。ありがたいことです。

そこでここでは「性感染症の方ではなく、ジレンマなんとかスケーリングの話が聞きたかったのになあ」というご要望にお応えして、社会的ジレンマの緩和機構を可視化した論文の内容を極々簡単にご紹介しようと思います。

4. 社会的ジレンマの緩和機構を描こう

4.1 ゲーム理論と社会的ジレンマ

ゲーム理論でよく研究されている社会的ジレンマ (Social dilemma) とは、簡単に言えば「個人の合理的な選択が社会全体の最適な選択と一致しないために生じる葛藤」のことです。社会的ジレンマは我々の身の回りに溢れています。

例えば、自分が車を運転しているときに、いち早く目的地に到着したいという自己利益の最大化が、強引な車線変更や合流という行動に繋がり、結果的に交通渋滞が起るような問題：「交通流のジレンマ」。

また、感染症に対してワクチンを接種するかしないかという選択する場合もそうです。何も自分がコストを支払ってワクチンを接種しなくとも、他の大勢がワクチンを打ってくれば集団免疫によって自分は感染症に罹りにくくなるという合理的な選択が、結果的に感染症の蔓延を引き起こすような問題：「ワクチン接種ジ

*長崎大学熱帯医学研究所国際保健学分野

レンマ」。

いずれも、個人にとって合理的な行動が最終的には社会システムの効率を落としてしまうような状況です。ここで意思決定者は、自分の利益を最大化する合理的行動をとるのか、はたまた社会効率を考慮した協力的行動をとるのか、という選択肢の狭間で葛藤します。ざっくり言えば、これが社会的ジレンマです。つまり社会的ジレンマは、生き物や人々の協力行動を阻害する要素と言ってもいいでしょう。逆の見方をすれば、社会的ジレンマを緩和もしくは解消することができれば、個人の合理的な選択が社会全体の最適な選択と一致するようになり、理論的には協力的で効率的な社会構造を実現することができます。よってゲーム理論研究の一つの大きなテーマは、「意思決定者が社会的ジレンマに直面したときに、どのようにして社会的ジレンマの状況から脱して、互惠関係を確立するのか（協力的社会を構築するのか）」という点にあります。

4.2 ペアワイズゲーム

これらの研究領域で特に広く扱われているのが、ペアワイズゲームです。ペアワイズゲームとは、プレイヤーが「協力 (Cooperation, C)」と「裏切り (Defection, D)」の2戦略を持つゲームで、互いの戦略が決定された際の利得が2×2の利得表で表現されます。利得 R, S, T, P はそれぞれ、Reward (自他の戦略が共に協力だったとき)、Sucker (自分は協力したが、相手が裏切ったとき)、Temptation (自分は裏切ったが、相手が協力したとき)、Punishment (自他の戦略が共に裏切りだったとき) の頭文字であり、各戦略の組み合わせに対応しています。

$$A = [a_{ij}] = \begin{pmatrix} R & S \\ T & P \end{pmatrix} \quad (1)$$

4.3 二つある社会的ジレンマを測る

谷本先生はご自身のこれまでの研究から、社会的ジレンマが二種類存在し、それぞれの強度を計測することができることを示してきました [6-8]。それぞれ、「相手を搾取しようとするジレンマ (Gamble-intending dilemma, GID)」と、「相手から搾取されまいとするジレンマ (Risk-averting dilemma, RAD)」です。これらは、GIDの強さを D'_g 、RADの強さを D'_r とすると、各々を利得表内の要素である R, S, T, P から下記の式で表すことができます [8]。

$$D'_g = \frac{T-R}{R-P} \quad (2)$$

$$D'_r = \frac{P-S}{R-P} \quad (3)$$

なお、定義から

$$T = R + (R-P)D'_g \quad (4)$$

$$S = P - (R-P)D'_r \quad (5)$$

と表すことができます。これが、社会的ジレンマを測る方法です。

4.4 ゲーム構造と二つの社会的ジレンマ

ペアワイズゲームは、利得表内の要素 (R, S, T, P) の大小関係から大別して4つのゲーム構造に分類することができます。4つのゲーム構造とは、囚人のジレンマ (Prisoner's dilemma, 以下PD) 型、チキンゲーム (Chicken game) 型、スタグハントゲーム (Stag-hunt game, 以下SH) 型、トリビアルゲーム (Trivial) 型です。例えばPD型のゲームは、 $T > R > P > S$ といった具合です。これらのうちのどのゲーム構造を持つかによってゲームの結末が変わるため、ゲーム構造は非常に重要な要素と言えます。

では、GIDの強さ D'_g とRADの強さ D'_r の視点からゲームを4つに分類するとどうなるでしょうか。面白いことに、GIDとRADの正負によって分類することができ、それぞれPD ($D'_g > 0, D'_r > 0$)、Chicken ($D'_g > 0, D'_r < 0$)、SH ($D'_g < 0, D'_r > 0$)、Trivial ($D'_g < 0, D'_r < 0$) となります。正負で分類できるのであれば、GIDとRADをそれぞれ縦軸と横軸にすることで、ゲームを平面上で4分割することができます (図1の背景の4色に注目)。これがジレンマ位相面 (Dilemma phase-plane) です。GIDとRADの両方のジレンマを持つPDが第一象限、GIDのみ持つChickenが第二象限に、ジレンマのないTrivialが第三象限、そしてRADのみ内包するSHが第四象限になります。PDゲームはよく「最も協力が進化しづらい構造をもっている」と言われたりしますが、それはジレンマ強度の視点から言えば、相手を搾取しようとするジレンマGIDと、相手からの搾取を避けようとするRADを、PDゲームだけは両方とも内包しているからです¹⁾。

4.5 座標を求める

縦軸と横軸がGIDとRADであれば、与えられた利得行列から座標 (D'_g, D'_r) を求めることができます。

¹⁾GIDとRADのどちらがより悪質なジレンマかという問題は、興味深いテーマです。我々としては、相手からの搾取を避けようとするRADよりも、相手を搾取しようとするGIDの方が、よりやっかいな(タチの悪い)ジレンマだと考えている。

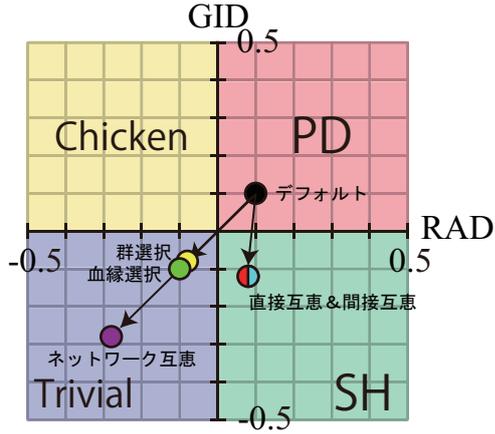


図1 ジレンマ位相面上で描画するジレンマ強度座標の移動。デフォルト（黒丸）の点の座標 $(D'_r, D'_g) = (0.1, 0.1)$ が各互恵ルールによってどの座標に移動するかを示している。直接互恵（赤丸： $w=0.2$ ）、間接互恵（青丸： $q=0.2$ ）、血縁選択（緑丸： $r=0.2$ ）、群選択（黄丸： $m=100, n=500$ ）、ネットワーク互恵（紫丸： $k=4$ ）。ここでは $R=3, P=2$ と設定している。

つまり、RAD-GID 平面（ジレンマ位相面）上にそのペアワイズゲームが持つ点をひとつ打つことができるわけです。これができると何がどう便利なのか。それは第一に、そのゲームが持つ構造が4つのゲーム構造のうちどれに当てはまるのかを、その座標からすぐに判別できるという点。第二に、互恵ルールが導入された際、どのように社会的ジレンマが緩和されて協力行動が促進されるのか、この平面から視覚的に分かるという点です。

4.6 互恵ルールを入れてみる

例えば、もともとのジレンマ座標が $(D'_r, D'_g) = (0.1, 0.1)$ であるゲームに対し、直接互恵という互恵ルールを導入してみましょう。直接互恵はもともと式1だったものを、

$$\begin{pmatrix} \frac{R}{1-w} & S + \frac{wP}{1-w} \\ T + \frac{wP}{1-w} & \frac{P}{1-w} \end{pmatrix} \quad (6)$$

という利得行列に変容させることが知られています。したがって、直接互恵の導入された後の GID と RAD の強さ $(D'_{g,rev}$ と $D'_{r,rev})$ もそれぞれ下記のように導かれます。

$$D'_{g,rev} = \frac{\{T + wP/(1-w)\} - \{R/(1-w)\}}{\{R/(1-w)\} - \{P/(1-w)\}} \quad (7)$$

$$D'_{r,rev} = \frac{\{P/(1-w)\} - \{S + wP/(1-w)\}}{\{R/(1-w)\} - \{P/(1-w)\}} \quad (8)$$

ここで w は、同じ相手と別ラウンドで出会う確率とされ、直接互恵というルールの効果の強さと言えます。すると、もともとのジレンマ座標 (D'_r, D'_g) は、直接互恵の導入によって、新たな座標 $(D'_{r,rev}, D'_{g,rev})$ に移動することになります。実際に $R=3, P=2, w=0.2$ として点を移動させてみましょう。まず、もともとの点（デフォルトの黒い点）は、 $(D'_r, D'_g) = (0.1, 0.1)$ にありますから、PD のゲーム構造を持つことが分かります。そこに $w=0.2$ の直接互恵を導入すると、もともと PD 領域にあった点 $(0.1, 0.1)$ が、SH 領域である $(0.08, -0.12)$ に移動しました。つまり、直接互恵が社会的ジレンマを緩和して（特に GID を完全に解消して）、ゲームを PD から SH に変えたのです（図1）。

同じ方法で、その他の互恵ルール（間接互恵、血縁選択、群選択、ネットワーク互恵）についても見てみましょう。間接互恵は直接互恵と同じ座標に、その他の3つのルールは Trivial 領域に向かって座標がそれぞれ移動しているのが分かります。特にこの図では、血縁選択、群選択、ネットワーク互恵はもともと PD だったゲームのジレンマを完全に解消して、ジレンマの無い Trivial にゲームを変容させました。

4.7 点でなく、面で互恵ルールを入れてみる

図1では $(D'_r, D'_g) = (0.1, 0.1)$ の一点だけに注目しました。さらにこれを拡張して、 $-1 \leq D'_r, D'_g \leq 1$ の範囲でジレンマ位相面を観察してみましょう。すると、もともと $-1 \leq D'_r, D'_g \leq 1$ の正方形だった面（赤枠で囲われた部分）が、それぞれの互恵ルールによって黒枠のような形にグニャリと歪みます（図2）。特にここでは、全ての互恵ルールで RAD と GID の正の値が緩和されていることに注目してください。ジレンマが緩和されることで、面内の点が下方向（直接互恵と間接互恵）もしくは左下方向（血縁選択、群選択、ネットワーク互恵）に移動していく様子が見受けられます。

さらに、背景の色と点の色がマッチしていない部分に注目してください。この領域では、ゲーム構造が変化しています。例えば、血縁選択、群選択、ネットワーク互恵が導入された図では、赤い点、黄色い点、緑色の点、青い領域入り込んでいます。赤い点、黄色い点、緑色の点、青い領域に入り込んでいる場合、これは元々 PD（赤）だったゲームが、Trivial（青）に変化したことを示しています。つまり、点の色（もともとのゲームの色）と、背景の色（互恵ルールが入った後のゲームの色）が異なる領域で、ゲーム構造の変化が起こっているということです。

このように、このジレンマ位相面を使うと、互恵ルールが社会的ジレンマをどのように緩和させるのか、そしてゲーム構造がどのように変わるのかが一目瞭然、視覚的に分かるのです。直接互恵と間接互恵は

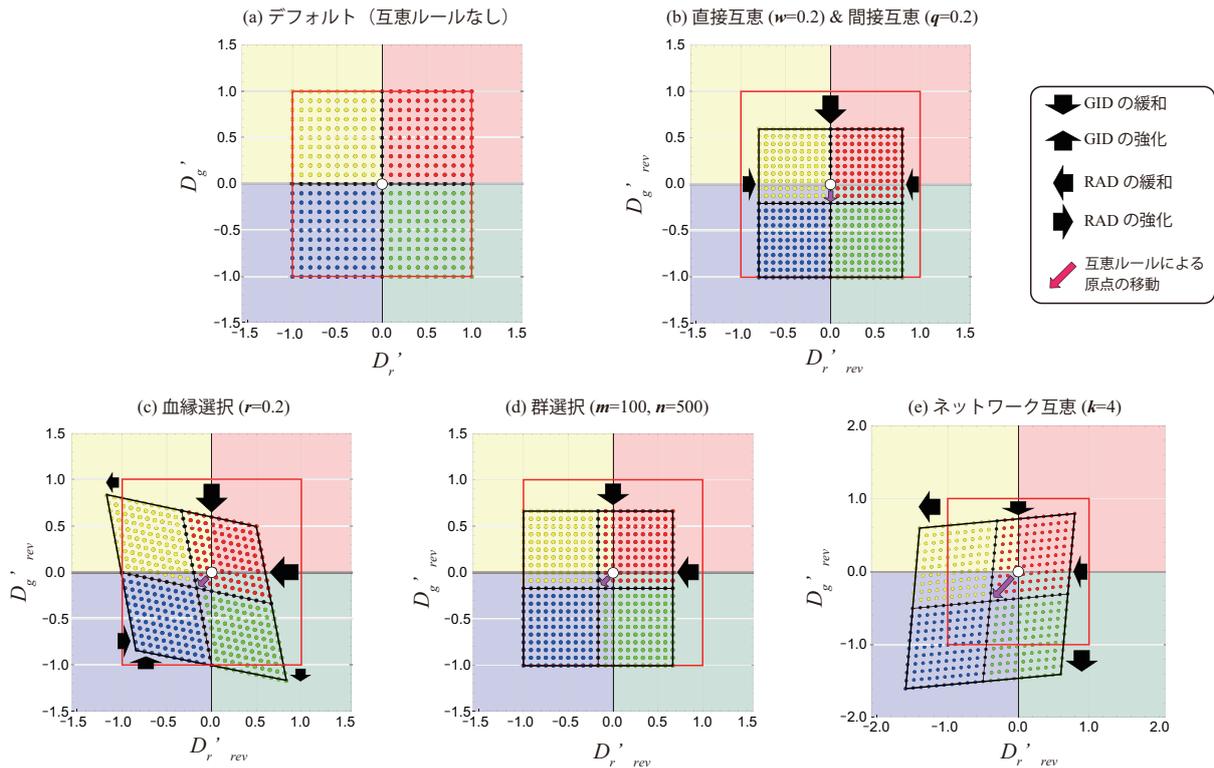


図2 各互惠ルールによるジレンマ緩和機構

同じジレンマ緩和メカニズムを持っていて、その他の3つのルール（血縁選択、群選択、ネットワーク互惠）はそれぞれ異なる機構を持っていることも、絵でわかりますよね。

ここではM.A.Nowakの有名な5つの互惠ルール [9] だけを図示していますが、他の互惠ルールをご存知の方は、そのルールがどのようにジレンマを緩和させているのか、試しに図示して見比べてみてはいかがでしょうか。

5. おわりに

これで私の受賞講演が本当の意味で終了します。ご覧の通り、今回ご紹介した内容は、手法としては四則演算だけで難しいことは一切やっていません。この簡単な論文の何がウケたのか未だに分かっていないのですが、想像するに、誰にでも分かりやすいからでしょうか。谷本先生にジレンマ強度の計算方法を聞いて、「どんなグニャとした図になるのかな？」と気になって、試しにやってみただけなのですが、望外の反響を頂き、ただただ恐縮しております。この研究は私にとって良い訓練となり、「ああ、社会的ジレンマとゲーム構造ってこういうことか、なるほどねえ」という（知ったような気になった）手応えから、「俺ですら分かるということは、さぞや皆にとっても分かりやすい描画手法なのでは？」という気持ちで論文として発表しました。つまりこの論文は、「私がめっぽう数学に弱く、

著しく理解力に乏しい者だったが故に、誰が読んでも分かりやすいものができた」という偶然の産物です。もしゲーム理論及び進化ゲームの研究者の方々にお気に召した方がおられましたら、是非このジレンマ強度（RADとGID）計測や、ジレンマ位相面を活用していただければと思います。

最後に、いつも私を支えてくれる多くの方々と、家族に、に心よりお礼申し上げます。また、ここでは特別に御三方のお名前を挙げさせていただきます。まずは、私を見出し、鼓舞し、今日に至るまで辛抱強く指導して下さる我が師、吉村仁先生（静岡大学・名誉教授）。次に、行き場が無く途方に暮れていた私を二度に渡って取り立ててくださった恩人、山本太郎先生（長崎大学・教授）。そして、私に対する第一印象が“いけすかない奴”だったにも関わらず、ずっと一緒に（遊び）研究して下さる第二の師、守田智先生（静岡大学・教授）。この御三方がいなければ、今の私はありません。深く感謝いたします。

参考文献

- [1] Ito, H., Yamamoto, T., Morita, S.: Demography of sexually transmitted infections with vertical transmission. *Applied Mathematics and Computation* **348**, 363-370, (2019)
- [2] Ito, H., Wada, T., Yamamoto, T., Morita, S.: Is the network of heterosexual contact in Japan scale free? *PLoS ONE* **14**, e0221520, (2019)

-
- [3] Ito, H., Yamamoto, T., Morita, S.: The type-reproduction number of sexually transmitted infections through heterosexual and vertical transmission. *Scientific Reports* **9**, 17408, (2019)
- [4] Ito, H., Yamamoto, T., Morita, S.: The effect of men who have sex with men (MSM) on the spread of sexually transmitted infections. *Theoretical Biology and Medical Modelling* **18**, 18, (2020)
- [5] Ito, H., Tanimoto, J.: Scaling the phase-planes of social dilemma strengths shows game-class changes in the five rules governing the evolution of cooperation. *Royal Society Open Science* **5**, 181085, (2018)
- [6] Tanimoto, J., Sagara, H.: Relationship between dilemma occurrence and the existence of a weakly dominant strategy in a two-player symmetric game. *Biosystems* **90**, 105-114, (2007)
- [7] Tanimoto, J.: A simple scaling of the effectiveness of supporting mutual cooperation in donor-recipient games by various reciprocity mechanisms. *Biosystems* **96**, 29-34, (2009)
- [8] Wang, Z., Kokubo, S., Jusup, M., Tanimoto, J.: Universal scaling for the dilemma strength in evolutionary games. *Physics of Life Reviews* **14**, 1-30, (2015)
- [9] Nowak, M. A.: Five rules for the evolution of cooperation. *Science* **314**, 1560-1563, (2006)
-

学会事務局からのお知らせ

1. 2022年日本数理生物学会年次総会報告

2022年日本数理生物学会総会について、以下の通り報告いたします。

日時：2022年9月6日（火）13:30～14:30

場所：オンライン開催

参加者人数：約53名

総会に先立ち、佐藤一憲氏（静岡大学）が議長として事務局から推薦され、選出された。

■報告事項（2022年度）

(1) 2023, 2024年大会の開催場所
事務局から、2023年大会は昨年度の総会で承認されたとおり、奈良女子大学（大会委員長：高須夫悟氏）で開催される予定であることが報告された。2024年大会は北海道大学（大会委員長：中岡慎治氏）で開催することについて運営委員会で承認されていることが報告され、総会にて承認された。高須夫悟氏から2023年は、日程がまだ未定であるが9月の初旬か中旬の3日間を予定していることが報告された。

(2) 2022年度（第17回）研究奨励賞授賞者
事務局から、2022年度研究奨励賞授賞者として山口諒氏（北海道大学・大学院先端生命科学研究院; University of British Columbia）、遠藤彰氏（London School of Hygiene & Tropical Medicine; 長崎大学・熱帯医学・グローバルヘルス研究科）の2名に決定したことが報告された。この2名には、2022年度日本数理生物学会年会にてこの後、受賞講演を行っていただく予定であることが報告された。

(3) その他
特になし

■議題（2022年度）

(1) 2021年度決算、2022年度予算執行状況、2023年度予算案
事務局（会計）から、2021年度決算、2022年度予算執行状況、2023年度予算案について説明があった。2021年予算について、2021年予算の選挙費用15万は支払いが2022年になったため、2021年決算は0になっていることが説明された。そのほか、ドメイン名維持費、

サーバー維持費、外部委託費、還元金、「新しい研究の芽を育む会」からの寄付について説明があった。2021年度の年会がハイブリッド開催からオンライン開催になったため、60万円が還元金になっていることが説明された。2022年執行状況および2023年度予算について、選挙費用、ドメイン名の更新とサーバーの維持をアプライドに移管した件、「新しい研究の芽を育む会」からの寄付について説明があった。また、紙媒体での名簿作成は今後作成しないことが運営委員会で承認されたため、名簿経費は0とし、来年度以降は削除することが説明された。2023年予算について、選挙の費用、業務外部委託、および、新たに計上された項目として、数理生物学会でのweb会議システムの利用料と事務局および運営委員会でのファイル共有・情報共有のためオンラインストレージやビジネスチャットツールの利用料の説明がされた。

(2) 大久保賞選考委員1名の交代
事務局から、佐竹暁子先生と交代の大久保賞選考委員として、運営委員会より佐々木頭先生が選出された、本人の承諾も得られていることが説明され、承認された。

(3) 名誉会員の推薦
事務局から、九州大学（名誉教授）巖佐庸先生が名誉会員として運営委員会より推薦されていることが説明され、承認された。名誉会員となる期間は承認された時点（総会）からとなり、会費の免除は2023年1月1日からであることが決定された。

(4) 外部の賞に関する委員会設置に係る会則案
事務局から、昨今、さまざま日本学術振興会賞や国際生物賞を初めとする外部の団体が主宰する賞への推薦依頼が寄せられていることから、このような外部の賞や研究助成に学会員を推薦するための体制を整えるべく運営委員会で議論してきたことが説明された。公明性や学会が学際領域であることから6名の選考委員が適当であることが説明された。現行の会則の第3章に、第18条の次に、新たな第19条として以下の条文を追加することについて提案があった。

第19条「学会推薦選考委員会」本会に6名の選考委員からなる学会推薦選考委員会を置く。学会推薦選考委員会は、学会外の団体が主宰

する各賞・研究助成等に、学会名で推薦を行う候補者の選考にあたる。選考委員の任期は10月からの3年とし、毎年2名を改選する。学会推薦選考委員は運営委員会で選出する。

現行の第19条は第20条とし、本総会時点からと施行することで、[付則]に

10 本会則は令和4年9月6日から一部改正施行する。

を追加することが提案された。

参加者から追加項目について、条番号をずらすのではなく、第18条の2としてはどうかという意見があった。これに対して、特に条番号をずらすことに問題はない、また第18条（研究奨励賞選考委員会）には細則があるため、第18条の中に入れるのは良くないのではないかとの意見があった。

オンラインによる投票により、46名中36名(78%)の投票があり、36名すべて「賛成する」となり2/3以上を超えていたため、承認された。本総会の日付をもって開始し、今年10月から選考委員が選出されることが説明された。

(5) その他

ニュースレター編集委員から、9月号の発行が遅れていることについて報告があった。

2. 第17回（2022年度）日本数理生物学会研究奨励賞受賞者のお知らせ

選考委員会から2022年度研究奨励賞選考の結果が運営委員会に報告され、運営委員会によって授賞者が決定しました。受賞者は、2022年度日本数理生物学会年会にて受賞講演を行いました。以下に選考委員会からの報告書を掲載いたします。

2022年度研究奨励賞選考の結果をご報告いたします。選考委員会は、研究奨励賞受賞者として、次の2名の方を推薦いたします。

山口 諒 氏（北海道大学・大学院先端生命科学研究院; University of British Columbia)

遠藤 彰 氏（London School of Hygiene & Tropical Medicine; 長崎大学・熱帯医学・グローバルヘルス研究科)

今年度は自薦他薦を含み3名の候補者からの選考となりました。選考では、研究奨励賞に関する会則第21条と日本数理生物学会研究奨励賞細則に基づいて、数理生物学に貢献しているかという点と、表彰することによって研究の発展を奨励し、我が国の数理生物学の一層の活性化がはかれるかという点を中心に6名の選考委員で審査いたしました。また、安定した職についていない若手研究者のキャリアアップに資するかと

いう点と、研究歴がライフイベントによる研究中断期間を除いて概ね7年以内であるかという点にも配慮いたしました。審査手順は、はじめに選考委員それぞれで上記の基準に照らして書類審査を実施し、その後それぞれの選考委員が作成した審査所見に基づいて選考委員の間で意見交換を行い、最終的に投票によって選考委員会が推薦する受賞者2名を決定いたしました。

山口諒氏は、2017年に九州大学で博士の学位を取得し、その後首都大学東京にて日本学術振興会特別研究員(PD)としての活動を経て、現在は北海道大学大学院先端生命科学研究院にて助教の職に就いています。また、2022年から日本学術振興会海外特別研究員にも採択されています。山口氏は進化生態学の分野で種分化理論を軸とした研究活動を続けております。従来の数理モデル解析手法とともに個体ベースの確率シミュレーション解析を種分化モデルに適用することで、種分化の過程や種多様性変動のダイナミクスに関する理論研究を数多く発表されています。特筆すべき業績として、側所的種分化モデルにおいて、突然変異と遺伝子流動のバランスで決定される種内遺伝距離の動的平衡からランダムな時刻で急速な種分化に至る現象を発見し、直前の動的平衡状態への復帰が不可能になる遺伝距離を理論的に示した研究が挙げられます。また、学位取得後5年目の研究者として、筆頭著者として13報、責任著者として12報の論文を国際誌に発表していることは主体性のある研究者として高く評価されました。さらに、学会での発表回数や、教育・アウトリーチ活動にも積極的に関わっている点も評価されました。以上から今後の進化生態学を牽引していくことが期待される若手研究者であると考えられます。

遠藤彰氏は、2017年に東京大学医学部を卒業し、2021年にLondon School of Hygiene & Tropical Medicineにて博士の学位を取得し、その後、同大学院において日本学術振興会の海外特別研究員として研究しています。また、2022年から長崎大学において助教の職に就いています。現在猛威を奮っているCOVID-19に関連して、COVID-19数理モデル解析の国際的な数理モデル研究グループに参画して、COVID-19の感染動態に関わる多大な成果を上げており、日本においては厚生労働省クラスター対策班の一員として流行分析にも従事しました。特に、COVID-19の重要な特性として考えられていた二次感染者数の偏りを過分散推定によって定量化した論文では、2020年に筆頭著者として発表してからわずか数年で500に迫る被引用回数を獲得しており、遠藤氏の代表的な業績となっています。さらに、学校内でのインフルエンザ感染の制御法に関するデータ分析で、PNASに筆頭著者として論文を発表していることも高く評価されました。今後の日本の感染症対策でリーダーシップを発揮することが期待される貴重な若手研究者であると考えられます。

以上により、本選考委員会は、「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」という授賞基準にふさわしい研究者として、山口諒氏と遠藤彰氏の両氏を日本数理生物学会 研究奨励賞の授賞者として推薦いたします。

日本数理生物学会研究奨励賞選考委員会：
波江野洋（委員長）、高須夫悟、佐竹暁子、増田直紀、加納剛史、國谷紀良

3. 会費納入のお願い

日本数理生物学会の年会費（1～12月の1年分）は
正会員 3000 円/年
学生会員 2000 円/年

です。

会員は年会での発表や学会役員選挙における投票をすることができます。また、会員は数理生物学会年会の登録費割引の特典を受けることもできます。

今年度や過去の会費が未納の方は、以下の会員管理システムより会費納入をお願いいたします。

<https://jsmb.smoosy.atlas.jp/mypage/login>

会員管理システムよりクレジットカード決済と銀行振込（バンクチェック）による会費納入が可能となりますので、是非ご利用ください。会員管理システムの操作方法が不明な場合は、学会 HP やニュースレター（第93号）をご確認ください。

3. Biomath メーリングリスト登録のお願い

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

未登録の方は、本文も件名も空白の電子メールを

biomathml-subscribe@brno.ics.nara-wu.ac.jp にお送りください。確認メールが返送されますので、それに返信していただくと Biomath メーリングリストに入会することが出来ます。

登録された皆様の電子メールアドレスは厳重に管理します。登録者以外からは投稿できないシステムになっておりますので迷惑メールの心配もありません。配送頻度も週に1通程度となっております。その他、Biomath メーリングリストに関しましては <http://jsmb.jp/biomath/biomath.html> に記載しております。合わせてご覧ください。

4. 事務関係のお問い合わせ

入会の申し込み、会員情報（所属、住所、ニューレター送付先など）の変更や会費の納入状況の確認などは会員管理システムより可能となっております。それ以外の事項につきましては、事務局までお問い合わせください。

5. 事務局連絡先

事務局幹事長	中田 行彦
会計	國谷 紀良
事務局幹事	岩本 真裕子、大森 亮介

〒252-5258 神奈川県相模原市中央区淵野辺5丁目10-1
青山学院大学理工学部 数理サイエンス学科
日本数理生物学会事務局幹事長 中田行彦
E-mail: secretary@jsmb.jp

また、業務の一部委託先は次の通りです。

土倉事務所内 日本数理生物学会
〒603-8148 京都市北区小山西花池町 1-8

編集後記

早く刊行しなければという気持ちはありつつも中々現行の編集が終わらないというジレンマを抱えつつ編集作業をしております。今回はこれ以上遅れを出すことはできないということから、インタビュー記事は休載とさせていただきます、以降の号で完成次第順次インタビュー記事を掲載していければと考えております。また、2023年の年会の案内に関して、情報はbiomathでもお伝えされておりますがニュースレターでの掲載もこの号で行いました。

日本数理生物学会ニュースレター No98

2022 年 9 月発行

編集委員会委員 岩田繁英*, 大泉嶺, 酒井佑楨

(*が委員長)

siwata0@kaiyodai.ac.jp

国立大学法人 東京海洋大学

〒108-8477 東京都港区港南 4-5-7

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 PDF 版