

JAMB Newsletter No. 11

数理生物学懇談会
ニュースレター

特集 第4回 数理生物学シンポジウム

第11号

1993年9月

*Japanese Association
for
Mathematical Biology*

数理生物学懇談会
入会申込書／会員情報変更届

フリガナ

氏名： _____

(ローマ字)

勤務先

自宅住所

〒

勤務先住所

〒

TEL: _____

FAX: _____

TEL: _____

FAX: _____

研究テーマ

電子メール address:(BITNET, JUNET 等)

郵便物発送先 (勤務先 / 自宅)

どちらかを○でお囲み下さい。

ご意見がありましたら下記にお書きください。

所属学会

第4回数理解析生物学シンポジウムとして研究集会“Mathematical Topics in Biology”が京都大学数理解析研究所において行われます。講演のプログラムが以下のように決まりましたのでご案内いたします。

1993年 数理解析生物学シンポジウム 日程予定

場所：京都大学数理解析研究所

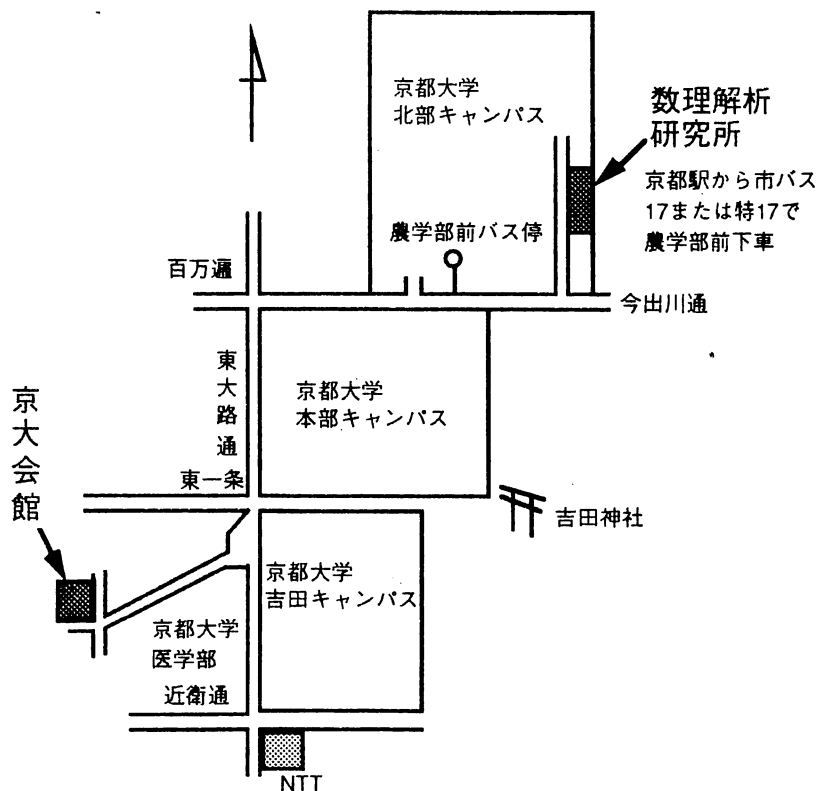
日時：1993年10月19日（火）～21日（木）

10/19（火） 午後 13:00～14:10
14:30～17:00

10/20（水） 午前 9:15～11:45
午後 13:00～15:00
15:20～17:00

17:30～懇親会（京大会館）

10/21（木） 午前 9:15～11:45
午後 13:00～15:00
15:20～17:00



—第4回数理生物学シンポジウム—

Mathematical Topics in Biology

10月19日 (火)

- 13:00-13:10 あいさつ
- 13:10-14:10 松下 貢 (中央大・理工) [招待講演]
「バクテリア増殖による集落パターンの形成」
- break -
- 14:30-15:00 中村秀貴 (千葉大・工)
平田廣則 (千葉大・工)
「ネットワーク構造を持つシステムの安定性に対する情報論的解析
—ある種の種間競争システムに対する—考察—」
- 15:00-15:30 倉田耕治 (大阪大・基礎工)
喜多村和郎 (大阪大・基礎工)
「競合と性選択と突然変異による種の形成と分化のモデル」
- 15:30-16:00 飯塚 勝 (筑紫女学園短大・一般教育)
竹生政資 (九州工大・情報科学センター)
「互助的相互作用による進化の確率モデル」
- 16:00-16:30 松本啓史 (東京大・工)
「ウォルシュ変換の集団遺伝学への応用」
- 16:30-17:00 高田壮則 (北海道東海大・国際文化)
原 登志彦 (東京都立大・理)
「推移行列モデルとKramers-Moyal展開方程式の関係について」

10月20日 (水)

- 9:15-9:45 宇野達也 (千葉大・工)
平田廣則 (千葉大・工)
「情報量を導入したニューラルネットワークBP学習則」
- 9:45-10:15 江福日出夫 (九州大・理)
「資源獲得競争による昆虫幼虫の孵化および蛹化の最適タイミングの分布」
- 10:15-10:45 Yoh IWASA (Kyushu Univ.)
Patsy HACCOU (Leiden Univ.)
"Evolutionarily Stable Emergence Pattern of Male Butterflies in Stochastic Environments"
- 10:45-11:45 Michel LANGLAIS (Univ. Bordeaux II) [招待講演]
" [to be announced] "
- break -
- 13:00-13:30 稲葉 寿 (厚生省人口問題研)
「HIV/AIDS感染モデルのInvasion Problemについて: Part II —Pair Formation and Variable Infectivity —」
- 13:30-14:00 ビラール=イリヤス (京都産業大・理)
細野雄三 (京都産業大・工)
「伝染病モデルの進行波解について」

- 14:00-15:00 森田善久 (龍谷大・理工) [招待講演]
「非線形ダイナミクスとしての生物リズムの数理」
- break -
- 15:20-15:50 Zhengyi LU (Shizuoka Univ.)
Yasuhiro TAKEUCHI (Shizuoka Univ.)
"Lotka-Volterra Systems with Delay"
- 15:50-16:20 山内 淳 (九州大・理)
「ベーツ氏擬態のPopulation Dynamics」
- 16:20-16:50 嶋田 司 (金沢大・教養)
藤曲哲郎 (金沢大・教養)
「Predator-prey 確率モデルにおけるパラメータの統計的推定について」
- 17:30- 懇 親 会

10月21日 (木)

- 9:15-9:45 横田賢史 (東京水産大)
渡邊精一 (東京水産大)
「種苗放流による天然水産資源への遺伝的影響」
- 9:45-10:15 松田裕之 (九州大・理)
和田時夫 (北水研)
竹内康博 (静岡大・工)
松宮義晴 (三重大・生物資源)
「プランクトン食浮魚類の個体数変動: 3すくみ説」
- 10:15-10:45 丹羽洋智 (農林水産省水産工学研)
「索餌回遊魚の最適群れサイズ」
- 10:45-11:45 本多久夫 (新技術事業団・吉里プロジェクト) [招待講演]
「4次元世界の動物の形を考える」
- break -
- 13:00-13:30 小川育男 (大阪大・文)
倉田耕治 (大阪大・基礎工)
「2次元反応拡散方程式の空間位相同調とその紋様形成への応用」
- 13:30-14:00 中島久男 (立命館大・理工)
大久保昌史 (立命館大・理工)
三宅克弘 (立命館大・理工)
吉岡聡 (京都大・理)
馬渡峻輔 (北海道大・理)
「ヒラハコケムシの群体パターンに対する数理解析」
- 14:00-15:00 上田哲男 (名古屋大・人間情報) [招待講演]
「代謝ダイナミクスと細胞インテリジェンス」
- break -
- 15:20-15:50 谷内茂雄 (京都大・理)
「獲物は選ばれないためにどうふるまうべきか？」
- 15:50-16:20 瀬野裕美 (広島大・理)
徳田博樹 (広島大・理)
"Some Mathematical Considerations on Parent-Offspring Conflict Phenomenon"

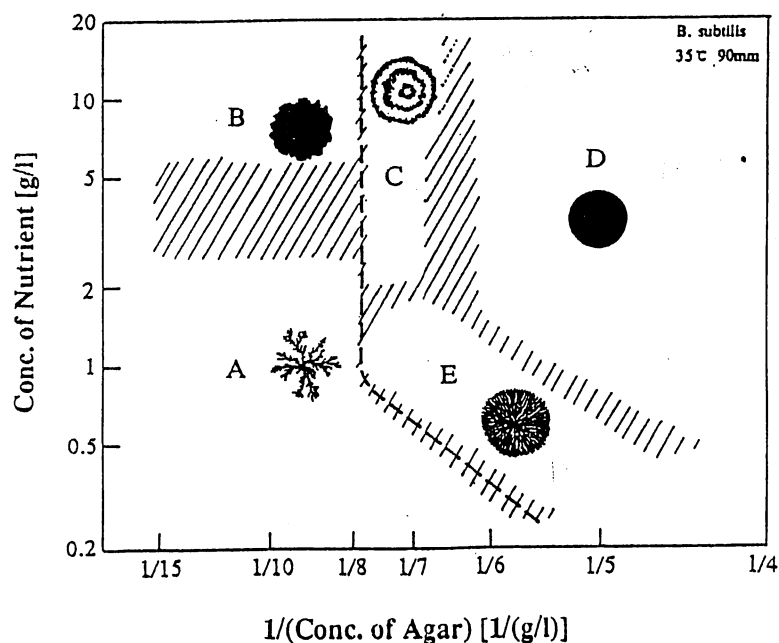
バクテリア増殖による集落パターンの形成

松下 貢 (中大理工)

バクテリアの集落パターンは、菌の種、株を固定しても物理的な環境条件の違いによって大きく変化し得る。我々は直径約9 cmの滅菌シャーレ中に用意した薄い寒天平板の培地(厚さ約3 mm)の表面中央部に枯草菌 *Bacillus subtilis* を点状に接種し、35 °Cで培養した。ここでは環境条件として、寒天中に仕込んだ栄養(ペプトン)濃度と、寒天培地の柔らかさ(寒天そのものの濃度で調節)の2つの量だけを変える。その結果、バクテリア集落は寒天板の表面上を2次元的に成長し、そのパターン変化について下図のような相図が得られた。

図中のA領域では集落パターンは開いた枝分かれ構造を持ち、自己相似フラクタルの性質を示す。このパターンはフラクタル次元や、枝の成長の遮蔽効果、集落間の反撥など、集落パターンの示す多くの特性から、栄養がつくるラプラス場の中でのDLA (diffusion-limited aggregation) 成長として非常によく説明できる。この領域を起点にして栄養濃度を増す(図の縦軸上方に移動すると)、それにつれて枝は太くなり、B領域では集落パターンは成長界面の荒れた、概ねコンパクトな構造を示すようになる。この領域での成長はEdenモデルあるいはそれを一般化したモデルで記述できると思われるが、その場合に期待される成長界面の自己アフィン性の検証は今後の興味ある課題である。C領域の集落パターンは同心リングを繰り返す、いわゆるリーゼガング・リング状のパターンを呈する。領域Dでは集落パターンは外形をほぼ円形に保って一様等方的に広がる。E領域での集落パターンは密な枝分かれ構造を持ち、かつ枝の先端部のつくる輪郭は非常に滑らかな、いわゆるDBM (dense branching morphology) 的特性を顕著に示す。

単独では比較的単純な形状を持つ枯草菌がこのように多彩な集落パターンを形成することは真に驚異的と言えよう。講演では、バクテリアのマイクロな運動の有無や、集落界面のマイクロな様子などのより詳しい実験結果を示す。また、DLA、Eden、DBMなど、これまでに物理・化学の分野で提案されてきた種々のランダム・パターン形成のモデルや、Population Dynamics Approachが集落パターン形成に対してどの程度妥当か、実験の立場から議論してみる。



ネットワーク構造を持つシステムの 安定性に対する情報論的解析

- ある種の種間競争システムに対する一考察 -

中村 秀貴 平田 廣則

千葉大学 工学部

ネットワークシステムの情報論的解析とは、ネットワークの構造が持つ特徴を情報量という数値で表し、これを用いてネットワークシステムの諸特性を解析しようというものである。本情報量は、ネットワークのノードやパスに対して各々確率を定義し、そこから計算されるエントロピーを用いて求めることができる。それぞれの情報量の意味するところは、次のようである。ノードの情報量 D_1 は、要素分布の偏りを表し、パスの情報量 D_2 は要素間のつながりがどのくらい系統だっているかを表す量である。これらの情報論的指標を用いて、ネットワークシステムに関する研究を行っている。生態フローシステムにおける組織化や補食関係モデルにおいては安定性などについて情報論的指標が有効であることが分かっている。

本稿では、その一考察として、Lotka-Volterra 方程式に従うある種の種間競争モデルを対象とし、情報論的指標を用い、その種間競争モデルの安定性を考察する。

競合と性選択と突然変異による種の形成と分化のモデル

倉田耕治 喜多村和郎 (大阪大学基礎工学部)

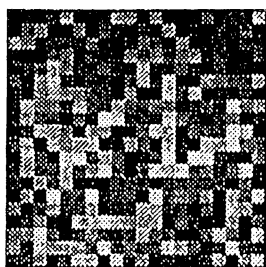
現在、地球上には莫大な数の生物種が存在する。これは、進化の歴史を通じて繰り返し起こった種分化の結果である。種の分化の原因としては、例えば地理的な隔離等が考えられているが、この他に進化の力学に内在する原因が考えられるのではないだろうか。

われわれは、種という分類単位を、非常に次元の高い連続なニッチ空間上の離散的な個体分布として捉える。この考え方によれば、種の形成はニッチ空間上の個体分布のパターン形成と考えられる。ニッチ空間上の一匹の個体は、突然変異によってその周りに子孫を残し、少し離れたニッチを占める生物とは競合関係にあるとすれば、いわゆるメキシカンハット型の相互作用によってパターン形成が起こることが期待される。ところがロトカ・ヴォルテラ系を連続無限種に当てはめたモデルによる簡単な計算の結果、このモデルでは、ニッチ空間上の一様な個体分布が安定であって、種の形成は起こらないことが分かる。ただし簡単のためニッチ空間は1次元とした。

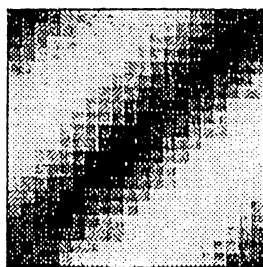
そこで、われわれは種の形成を可能にする第三の要因として性選択をとりあげる。雌には配偶者のニッチに対する好みがあり、これが遺伝し、突然変異によって進化すると仮定した。好みを決める遺伝子(簡単のため実数のパラメタとする)は雄にもあるが発現はせず、子供のニッチと好みは両親のそれらの平均の周りに分布するものとした。シミュレーションの結果、初期状態では様々な好みを持つ雌を仮定しても、やがて比較的自分に似通った相手を好むような雌が生き残り、さらにニッチ軸上に種が形成されることが分かった。

この結果は、地理的隔離などの、いわば外的な要因によって個体群が二つ以上の交配集団に無理矢理分けられなくても、進化の力学に内在するメカニズムによって性的な隔離が自然に生じ、これによって種の分化が起きる可能性を示唆するものである。

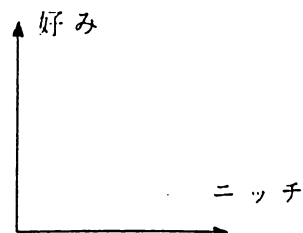
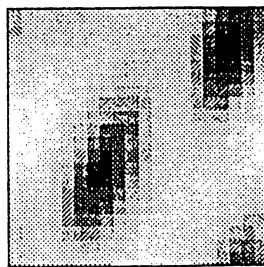
Time: 0



Time: 10



Time: 200



周期的境界条件を仮定した。

互助的相互作用による進化の確率モデル

飯塚 勝（筑紫女学園短期大学 一般教育）

竹生 政資（九州工業大学 情報科学センター）

N 個の個体からなる二倍体生物の集団を考える。二つの遺伝子座に着目し、第一の遺伝子座では野生型遺伝子 A_1 から突然変異遺伝子 A_2 へ不可逆的に一世代当り u の割合で突然変異が起こるとする。同様に、第二の遺伝子座では野生型遺伝子 B_1 から突然変異遺伝子 B_2 へ不可逆的に一世代当り v の割合で突然変異が起こるとする。これら二つの遺伝子座間の一世代当りの組み換え率を c とする。ここでは、二つの遺伝子座が互助的に相互作用をする場合に、突然変異遺伝子の進化が現実的に可能か否かを集団遺伝学的に考察する。

すなわち、自然淘汰の様式としては次の遺伝子淘汰を考える。 A_1B_1 , A_1B_2 , A_2B_1 , A_2B_2 の相対的適応度を 1 , $1 - s_{12}/2$, $1 - s_{21}/2$, $1 + s_{22}/2$ とし、 s_{12} , $s_{21} > 0$ かつ $s_{22} + s_{12}$, $s_{22} + s_{21} > 0$ を仮定する。この自然淘汰様式は、野生型 A_1B_1 にそれぞれ一個の突然変異 (A_1B_2 , A_2B_1) が起こると有害であるが、二重の突然変異 (A_2B_2) により有害効果が軽減 ($s_{22} < 0$)、キャンセル ($s_{22} = 0$)、有利に転換 ($s_{22} > 0$) されることを意味している。とくに、 $s_{22} = 0$ の場合は互助中立進化の確率モデルとして、Kimura, M. (1985) The role of compensatory neutral mutations in molecular evolution. J. Genet., Vol.64, pp,7-19. により提唱、考察された。

A_1 から A_2 , B_1 から B_2 へ不可逆的に突然変異が起こるので、究極的には A_2B_2 が集団中に固定する。しかし、 A_2B_2 が固定するまでの待ち時間があまりにも長すぎれば、互助的相互作用による進化は現実的ではないことになる。したがって、固定待ち時間の長短を考察することによって、互助的相互作用による進化の可能性を議論することができる。個体数有限の下での遺伝子頻度の確率的変動 (random sampling drift) により、固定待ち時間は確率変数となる。ここでは、その平均値を以下の方法により解析する。

上述の離散時間 Wright-Fisher モデルを拡散モデルで近似する。この拡散近似の下で、平均固定待ち時間はある偏微分方程式の解として与えられる。しかしながら、この偏微分方程式を解析的に解くことは困難である。ここでは、この偏微分方程式の数値解析を行った。簡単のために、 $s = s_{12} = s_{21}$ とし、平均固定待ち時間の $\alpha = 4Ns$, $\alpha_{22} = 4Ns_{22}$, $\gamma = 4Nc$ 依存性などを明かにする。

ウォルシュ変換の集団遺伝学への応用

松本啓史（東京大学工学系大学院修士一年）

ベスケが "Genetic Algorithms as Function Optimizers"[1] で示したように、一倍体でかく座位に対立遺伝子が二つあるとき、エピスタシスをあらわすのにウォルシュ変換が便利である。

石井、松田は "Use of Orthogonal Transformation in Population Genetic Theory"[2] において、二座位のとき、ある種の直交変換を用いて個体数の変化を表す微分方程式を見やすい形に書き直せる事を示した。この直交変換を多座位の場合に拡張したものがウォルシュ変換になっている。

この発表では以下の様なモデルを考える。

- 連続時間
- 適応度ないしマルサス径数は定数
- 遺伝的浮動は無視する
- 突然変異を無視

発表の内容は以下のようなものである。

まず、石井らの仕事をウォルシュ変換を用いて紹介し、それをさらに多座位の場合に拡張する。

多座位の場合、自然選択と交叉の両方を行なうモデルはとても複雑で、詳しい性質を調べることはできなかった。そこで、交叉を行なう代わりに常に連鎖平衡に強制的に留まらせ、自然選択を行なってゆくモデルを考える。少なくとも二座位の場合には、このように単純化しても、どのような振舞いをする解が出てくるかは変わらない。この単純化したモデルの方程式をウォルシュ変換を用いて書き下し、その定性的な性質を調べる。

それから、単純化したモデルの方程式の解が、ある種のロトカーボルテラ方程式の解と定性的に似ていることに注意して、二つのモデルの間のアナロジーについて述べる。

参考文献

- [1] A.D.Bethke; 博士論文 (1980)
- [2] M.Notohara, K.Ishii, H.Matsuda; Journal of Mathematical Biology, pp 249-264, vol.6(1978)

近年、植物の個体群動態の研究に携わる研究者の間で、拡散モデルと推移行列モデルの二つがよく用いられている。拡散モデルは、この十年間に、主に一年生草本や木本の成長動態を記述するのに用いられてきた (Hara 1984a, b, 1985, 1986b; Petersen 1988; Kohyama 1987, 1989; Petersen et al. 1990; Hara et al. 1991)。また、推移行列モデルは、主に多年生草本植物を扱う個体群統計学の解析的手法として用いられてきた (Sarukhan and Gadgil 1974, Hartshorn 1975; Bierzychudek 1982; Burns and Ogden 1985; Kinoshita 1987; Kawano et al. 1987)。これら二つのモデルは、モデルの枠組みや使用されるパラメーターに違いはあるが、個体群のサイズ構造の動態を記述できるという共通点がある。では、これら二つのモデルの間にはどのような関係があるのだろうか。また、どのような場合には拡散モデルを用いるのが有効であろうか。本講演では、これらの疑問に答えるために、解析を行った結果を報告する。

推移行列モデルを成長速度の一次モーメント (平均) や二次モーメントなど n 次のモーメントで書き換えることを試みた結果、以下のことが示された。

(1) 推移行列モデルの行列が 1 段階推移行列 (1-step matrix) の場合 (図 1) には、一次・二次のモーメントを用いて推移行列モデルを一意的に書き換えることができる。その時、書き換えられた行列モデルは拡散方程式の差分形に対応している。同様に、2 段階推移行列の場合には、4 次までのモーメントによって、3 段階推移行列の場合には、6 次までのモーメントによって書き換えることができ、それぞれ 4 次・6 次の Kramers-Moyal 展開の差分形に対応している。したがって、 n 段階推移行列の場合には、 $2n$ 次の Kramers-Moyal 展開の差分形に対応していると予想される。

(2) この n 段階推移行列モデルの一意的な書き換えには、 $2n$ 次までの $2n$ 個のモーメントが必要であり、それで十分である。

(3) 個体群動態に関する野外調査から得られる推移行列は、図 2 に示されるような片側にだけ推移する下三角行列になる場合が多い。その行列を片側 n 段階推移行列と呼ぶことにすると、 $n=1$ の場合の片側推移行列モデルは、一次のモーメントだけを用いて一意的に書き換えることができる。その時、書き換えられた行列モデルは連続の方程式の差分形に対応している。同様に、 $n=2$ の場合には、2 次までのモーメントによって、 $n=3$ の場合には、3 次までのモーメントによって書き換えることができ、それぞれ拡散方程式、3 次の Kramers-Moyal 展開の差分形に対応している。したがって、片側 n 段階推移行列の場合には、 n 次の Kramers-Moyal 展開の差分形に対応していると予想される。

図 1 一段階推移行列

$$\begin{bmatrix} a_{i-2,i-2} & a_{i-1,i} & 0 & \vdots & \vdots \\ a_{i-1,i-2} & a_{i-1,i-1} & a_{i-1,i} & 0 & \vdots \\ 0 & a_{i,i-1} & a_{ii} & a_{i,i+1} & 0 \\ \vdots & 0 & a_{i+1,i} & a_{i+1,i+1} & a_{i+1,i+2} \\ \vdots & \vdots & 0 & a_{i+2,i+1} & a_{i+2,i+2} \end{bmatrix}$$

図 2 片側 n 段階推移行列

$$\begin{bmatrix} a_{i-2,i-2} & 0 & \vdots & \vdots & \vdots \\ a_{i-1,i-2} & a_{i-1,i-1} & 0 & \vdots & \vdots \\ \vdots & a_{i,i-1} & a_{ii} & 0 & \vdots \\ a_{i-2+n,i-2} & \vdots & a_{i+1,i} & a_{i+1,i+1} & 0 \\ 0 & a_{i-1+n,i-1} & \vdots & a_{i+2,i+1} & a_{i+2,i+2} \end{bmatrix}$$

情報量を導入した ニューラルネットワークBP学習則

千葉大学

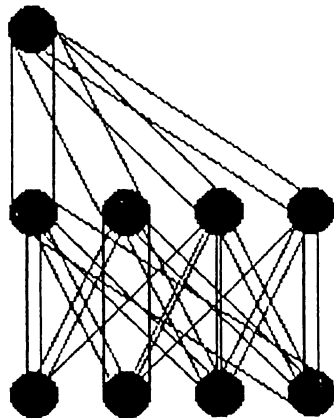
宇野達也 平田廣則

一般に、ニューラルネットワークの学習法としてバックプロパゲーション学習則（BP学習則）が用いられる。この学習法で得られるネットワーク構造は分散的で複雑なものとなる。近年、学習後のネットワーク構造の解析や最適なネットワークの規模の決定などのためにネットワーク構造を単純化する学習法の研究が様々になされている。

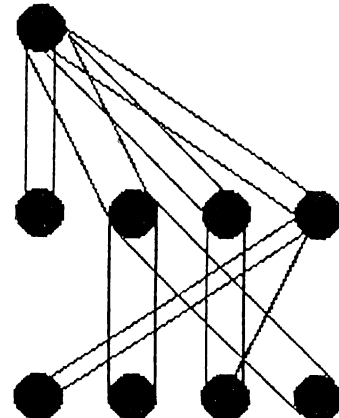
そのひとつに、エントロピー最小化学習法がある。この学習法では、ニューラルネットワークにたいして、その構造の特徴を表すエントロピーを定義する。このエントロピーが小さいほどネットワーク構造が単純化される。エントロピーを最小化することにより単純なネットワーク構造が得られることがわかっている。

本文では、ネットワークの構造の指標としてエントロピーの代わりに情報量を用いる。この情報量は、生態ネットワークの構造化の指標になるもので、情報量が大きくなるとネットワーク構造が単純になる。これをニューラルネットワークに対して定義し、BP学習において情報量の最大化をはかる。

この学習法の計算機実験を行った結果、情報量を増やすことにより単純な構造のネットワークが得られ、ネットワーク構造の解析やネットワークの規模の決定が行えることがわかった。



BP学習則のネットワーク構造



本学習法によるネットワーク構造

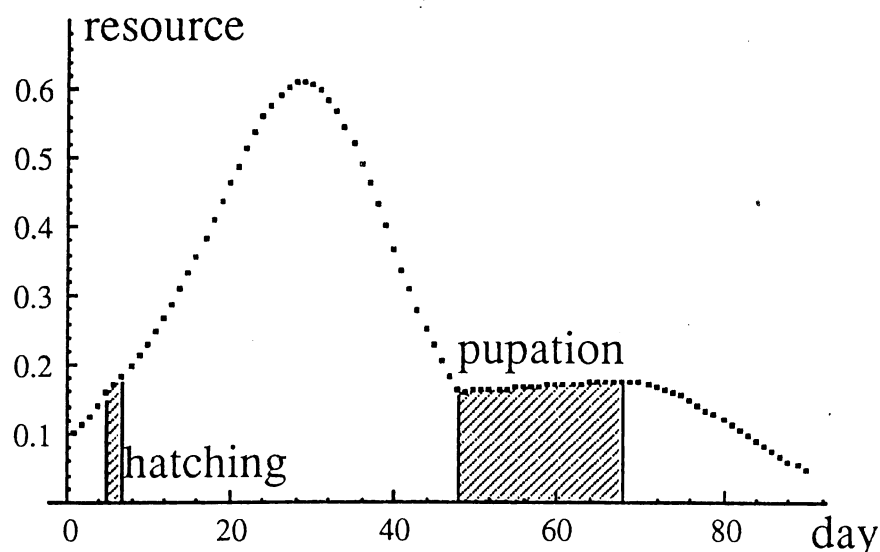
資源獲得競争による昆虫幼虫の孵化および蛹化の最適タイミングの分布

江副 日出夫 (九州大学理学部生物)

生殖に必要な資源をほとんど幼虫期に依存する植食性昆虫の孵化および蛹化の最適タイミングについて、資源獲得競争を考慮にいたしたモデルを用いて進化的に安定な戦略 (ESS) を調べた。このモデルはIwasa et al. (1992) を発展させたもので、資源 (餌植物) の再生産の効果を取り入れている。

まず、捕食速度が体重および資源量に比例する場合を考えると、季節の初めにおいて十分に餌植物の成長速度が大きく、季節の後半で急激に減少して負の成長をする場合には、競争があるにもかかわらず幼虫が一斉に孵化し一斉に蛹化するのがESSであることがわかった。また、そうでない場合は孵化日あるいは蛹化日が個体間で連続的にばらつき、かつ、孵化および蛹化が続く間は資源量は一定に保たれる。蛹化が終わるのは餌植物の成長が止まり、それ以降の被食がなくても植物の量が減少を始める時である。

次に、捕食速度が資源量には比例するが体重に対しては k 乗 ($0 < k < 1$) に比例する場合も、餌植物の成長速度が季節の前半で大きく、後半では小さいか或いは負の成長をするときにはやはり孵化および蛹化は一斉に起こることが示された。そうでない場合は、孵化日および蛹化日はばらつくが、早く孵化した虫ほど早く蛹化し、かつ、蛹化の起こる前か蛹化の期間中に若干の餌植物量の回復が起こることがわかった。



資源量の日変化と孵化および蛹化時期のばらつきの例
($k < 1$ の場合。シミュレーションによる。)

Evolutionarily Stable Emergence Pattern of Male Butterflies in Stochastic Environments

(雄チョウの羽化のタイミング：環境変動、情報と進化安定戦略)

Yoh IWASA (Department of Biology, Kyushu University)

Patsy HACCOU (Theoretical Biology, Leiden University)

In many univoltine insects, males tend to emerge earlier than females. The evolutionarily stable emergence schedule for males is analyzed in an environment in which the female emergence schedule fluctuates between years. The evolutionarily stable emergence curve, computed using the mutant invadability criterion, is shown to be the one that maximizes mean logarithmic lifetime mating successes. If males have accurate information about female emergence schedule within each year, the male's emergence curve would evolve to the one predicted by a deterministic game model. The male emergence curve would then shift between years, closely following year-to-year changes in the female emergence pattern. If, instead, males have uncertainty about the female emergence schedule, the evolutionarily stable male emergence curve becomes broader than the one predicted by the deterministic game model and will not track the between-year fluctuation of female emergence well. In a special case, we show how the between-year variation of mean emergence date, the variance of emergence date, the sexual difference in mean emergence dates, and the between-year correlation of mean emergence dates of both sexes change with the degree of accuracy of information available to males.

Global Behavior of Epidemic Models in Age-structured Populations

Michel Langlais

U.F.R. "Mathématique, Informatique et Sciences Sociales"

BP 69, University of Bordeaux II

33076, Bordeaux Cedex

France

HIV/AIDS感染モデルのInvasion Problemについて：Part II
-Pair Formation and Variable Infectivity-

稲葉 寿（厚生省人口問題研究所）

HIV/AIDSの流行過程においては10年近い長大な潜伏期間があるが、その期間中において感染者の感染力には大きな変化があると考えられている。これは従来数理疫学においてよく検討されてきた「はしか」や淋病、マラリア等の古典的な伝染病には見られない特徴である。またHIV/AIDSは輸血や注射針、母子感染、同性間ないし異性間の性交渉等によって感染するが、今後の感染拡大が懸念されるアジア諸国等においては社会的制御のおよびがたい異性間性交渉による感染がとりわけ重要なものとなってくると考えられる。

上記の観点から本報告では男女人口が持続的なペア形成をおこなうことによって感染がおこるモデルを考え、感受性人口集団に感染者が発生した場合にそれが流行（感染拡大）となるかどうかという問題（Invasion Problem）を考察する。この条件は基本再生産比（basic reproduction ratio: R_0 ）によって示される。すなわち $R_0 > 1$ であれば感染は拡大し、 $R_0 < 1$ であれば流行は自然消滅する。基本再生産比 R_0 は生物学的には一人の感染者が流行初期においてその感染力が持続する全期間に感染させた二次感染者の期待数と考えられるが、より一般に人口が各個人の感染性に影響をあたえるような何らかの特性によって構造化されている場合には一次感染者の分布から二次感染者の分布を生成する正值作用素のスペクトル半径として与えられる。

ここでは感染からの持続時間を構造変数とするペア形成モデルの基本再生産数を計算し、ペア形成および感染力の変動が R_0 に及ぼす影響を考えたい。

参考文献

- [1] O. Diekmann, J. A. P. Heesterbeek, J. A. J. Metz: On the definition and the computation of the basic reproduction ratio R_0 in models for infectious diseases in heterogeneous populations, J. Math. Biol. 28(4): 365-382 (1990).
- [2] K. P. Hadeler, Structured population models for HIV infection: Pair formation and non-constant infectivity, In: AIDS Epidemiology: Methodological Issues, N. P. Jewell, K. Dietz, V. T. Farewell (eds.): 157-173, Birkhäuser (1992).
- [3] J. A. P. Heesterbeek, R_0 , Ph.D. Thesis, University of Leiden (1992).
- [4] H. Inaba, The invasion problem for the HIV infection in a homosexual community, In: Mathematical Topics in Biology (数理解析研究所講究録827), 32-44, 京都大学数理解析研究所 (1993).
- [5] H. Knolle, Age preference in sexual choice and the basic reproduction number of HIV/AIDS, Biometrical Journal 32(2): 243-256 (1990).

伝染病モデルの進行波解について

ビラール イリヤス (京都産業大学理学研究科)
細野 雄三 (京都産業大学工学部)

この論文では、我々は Kermack and Mckendric によって提案されたモデルを基礎とした空間的分布をも考慮した伝染病の伝播モデルである次の非線形偏微分方程式系を考える：

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= d_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \beta uv - \alpha u \\ (1.1) \quad \frac{\partial v}{\partial t} &= d_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - \beta uv \end{aligned}$$

ここで、 $u(x,t)$ と $v(x,t)$ はそれぞれ時刻 t 、場所 $x \in \mathbb{R}^1$ にいる病気に感染している人と病気に感染していない人の数を表わす。 $\frac{\partial u}{\partial t}$ と $\frac{\partial v}{\partial t}$ はそれぞれ単位時間当たりの感染者と非感染者の増加率をあらわす。

$d_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$ と $d_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}$ はそれぞれ感染者と非感染者の単位時間当たりに空間に拡散していく効果を表わす項であって d_1, d_2 がおのおのの拡散係数である。 β が感染率を表す係数で、 βuv は単位時間当たりに病気に感染する人の数を表わす。 α は除去率を表す、そして αu は単位時間当たりに病気に感染して除去される除去者の人数を表わす。ただし、除去者とは病気に感染して死亡した者、回復して免疫をもつ者、免疫をもつまでその地域から隔離されている者などをいう。拡散係数 d_1, d_2 とパラメータ β, α は全て非負である。

ここで、変数変換を行なうと (1.1) 式は

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + uv - \gamma u \\ (1.2) \quad \frac{\partial v}{\partial t} &= d \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - uv \end{aligned}$$

と表される。

我々の得た主要結果は次の定理で与えられる。

定理 $0 < d < 2$ と仮定する、そのとき d と無関係な最小速度 $c_0 = 2\sqrt{1-\gamma}$ が存在して $c \geq c_0$ をみたす任意の c に対して、(1.2) の進行波解が存在する。さらに、 z に関して、 $f(z)$ はピークを一つもつ、すなわち、ある z^* があって、 $f(z)$ は $z < z^*$ にたいして単調増大、 $z > z^*$ にたいして単調減少である。また $g(z)$ は z に関して単調増大である。

非線形ダイナミクスとしての生物リズムの数理

龍谷大学理工学部
森田善久

生物リズムのメカニズムを理解するため以前からいろいろな数理モデルが提出されているが、このようなモデルは数学の立場からみても大変面白いものが多い。特に微分方程式で記述されたモデルで、新しい問題と研究の方向を数学者に提供してきたものがいくつもある。ここでは非線形ダイナミクス、または力学系に関わる数学者サイドからみて生物モデルの魅力とそれに関わる数学の研究について、いままで研究されてきた典型的な例をとりあげて概説してみたい。以下のような話題を予定している。

1) 生物リズムと非線形振動子：

単純なリミットサイクルをもつ振動子モデルから、カオティックな挙動を内包するモデルまで有名なものを振り返ってみる。

2) 振動子の相互作用：

結合振動子のダイナミクスにみられる引き込みやパターン形成について述べる。2振動子モデルによる引き込み、同期現象から、多数個の振動子の場合について考えてみたい。

3) 遅れの効果を入れたモデル：

単純なスカラーの微分方程式においても、遅れ効果を入れると非線形性との相互作用によって周期的振動が発生し、場合によってはカオスが発生することが知られている。このような遅れによって生じる振動現象を力学系の立場からその構造について考察する。

LOTKA-VOLTERRA SYSTEMS WITH DELAY

Zhengyi LU and Yasuhiro TAKEUCHI

Department of Applied Mathematics, Faculty of Engineering,
Shizuoka University, Hamamatsu 432, JAPAN

Stability of the Lotka-Volterra delay system has been studied by a lot of authors. And most of the papers consider the situation at which undelayed intraspecific competitions present. In these cases, either a Liapunov-Razumikhin functional is used or comparison theorems can be applied to obtain global attractivity of a positive equilibrium point.

If the system has no undelayed intraspecific competitions, in general case, the global attractivity of a positive equilibrium or even the weaker concept of stability—permanence or uniform persistence of the system is not easy to investigate. Recently, Gopalsamy proposed a method to derive sufficient conditions for the global attractivity of the positive equilibrium point of a Lotka-Volterra delayed competition system.

In another aspect, permanence which is a more important concept from the viewpoint of mathematical ecology concerning the survival of population and easier to allow a detailed analysis, has also been investigated for Lotka-Volterra delay systems. By developing persistence theory for infinite-dimensional systems, Hale and Waltman obtained a uniform persistence result for a two-species competition delayed system.

In this paper, we extend some known results to give some sufficient conditions for permanence and global attractivity of the systems.

ベーツ氏擬態のPopulation Dynamics

山内 淳 (九州大学・理学部・生物)

生物が捕食を回避する手段の1つに、他の生物の形態をまねる「擬態」がある。中でも、毒を持たない生物が有毒な生物に姿を似せることをベーツ氏擬態といい、両者のうち有毒な生物をモデル、無毒な方をミミックと呼ぶ。モデルの生息域に少数ミミックが入り込んだ場合、捕食者は有毒なモデルを回避しようとする際にモデルに似たミミックをも避けてしまい、その結果ミミックは被食率を低下させることができる。しかし捕食者の回避行動は、ミミックの頻度に依存しているはずである。つまり、無毒なミミックが増えると、捕食者の回避が低下してモデルとミミック両種への捕食圧が高まり、その結果として個体群の状態が変化するはずである。

この関係には、モデル、ミミックそして捕食者の3種の生物がかかわっているが、実際の捕食者がミミックだけを餌としているとは考えにくい。そこで、捕食者の個体群はミミック以外の生物を餌にすることで維持されていると考え、その個体数はモデルとミミックの個体数に依存しない定数であると仮定した。本数理モデルでは、このモデルとミミックの2種系を解析する。

この2種の個体群のダイナミクスは、次のように記述できる。

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N \left\{ r_1 \left(1 - \frac{N}{K_1} \right) - \alpha \left(\frac{M}{N+M} \right)^s P \right\} \\ \frac{dM}{dt} &= M \left\{ r_2 \left(1 - \frac{M}{K_2} \right) - \beta \left(\frac{M}{N+M} \right)^s P \right\}\end{aligned}$$

ここでN、M、Pは、それぞれモデル、ミミック、捕食者の個体数を表している。 α 、 β は、モデルとミミックそれぞれの被食速度、sは、ミミックの存在が捕食者の攻撃行動を増加させるの効果の強さを表す。これらの式は、ロジスティックな増殖の効果と、ミミックの頻度にしたがって増加する捕食圧から構成されている。解析では、単純化のためにsを1として解析を行なった。

このダイナミクスには、4種類の平衡点が存在し得る。それらのうち、(1)モデルもミミックも存在しない平衡状態と、(2)モデルはキャリング・キャパシティー K_1 に達しミミックは不在である平衡状態の2つは、パラメータによらず存在している。それに対し、(3)モデルは不在でミミックだけがキャリング・キャパシティー K_2 に達している平衡状態と、(4)両者が共存している平衡状態は、パラメータによって現れる。

パラメータによっては、この4つの平衡点が同時に現れる。その場合のダイナミクスは、琉球列島の擬態型のチョウの個体群に見られる挙動によく一致する。

Predator-prey 確率モデルにおける パラメータの統計的推定について

嶋田 司 (T.Shimada), 藤曲 哲郎 (T.Fujimagari)
(金沢大学教養部数学教室)

ある生物 1 個体が独立に同じ分布 (期待値を μ とする) に従って子孫を残すといったプロセスを考える。このようなプロセスを Galton-Watson process という。このとき $\mu \leq 1$ ならばプロセスは確率 1 で絶滅し、 $\mu > 1$ ならば生き残ることが知られている。そこで μ を推定することが重要になるが、この μ の推定量については既に知られており、 n 世代までの各世代の個体数の観測によって得られる。

今、Galton-Watson process を少し複雑にしたもので、2 種類の異なる生物で一方 (predator) が他方 (prey) を捕食する (ある n 世代の predator は n 世代の prey しか捕食しないとす。) といったプロセスを考える。ただし、predator は Galton-Watson process であり、prey も捕食されなければ Galton-Watson process である。

ここでは、 n 世代までの predator の各世代の個体数と、predator に捕食された後の生き残った prey の各世代の個体数を観測したときに、prey 1 個体から生まれる子供の個体数の期待値 m の推定量とその統計的性質、更に predator 1 個体が捕食する prey の個体数の期待値 α の推定量についての結果を紹介する。

種苗放流による天然水産資源への遺伝的影響

横田賢史・渡邊精一（東京水産大学）

天然水産資源の維持増大をはかる目的で、種苗放流事業が全国各地で多くの水産有用種を対象に行われている。水産生物が利用していない空間、つまり空き領域に人工孵化させた個体もしくは他の地域から採集してきた個体を大量に放流し、その場の生産力を利用して水産生物を育て利用していくことを目的に種苗放流事業は開始された。しかし、自然環境下において人為的に個体を付加することにより生態系に悪影響が及ぶ可能性が懸念されたため、これまで多くの研究が成されてきた。またいっぽうで集団遺伝学的な分析方法の発展にともない種苗生産および放流による遺伝的影響についても注目されるようになってきた。そこで、これらの遺伝的問題について理論的な解析を行った。

種苗放流事業によって起こり得る遺伝的影響をおおまかに整理すると以下のようなになる。

- (1) 種苗生産用の親を天然から抽出するときにおきる遺伝的浮動の問題。
- (2) 少数の親による種苗生産と累代飼育による近親交配の影響。
- (3) (1)および(2)によって種苗の遺伝組成が変化した場合それを放流したときに天然水産資源に与える遺伝子流動の影響。

これらの問題は全て集団遺伝学の分野で論じられてきた確率過程の問題であり、基本的な部分の定量化はすでに行われている。例えば、影響(3)のような遺伝子流動すなわち移住の問題は適応度、競争などの影響を一定であると仮定すれば以下のような単純な比例配分の式で表現でき、一般式も簡単に求めることができる。

$$p_{t+1} = \frac{N}{N+n} p_t + \frac{n}{N+n} p' \quad \rightarrow \quad p_t = \left(\frac{N}{N+n}\right)^t p_0 + \left\{1 - \left(\frac{N}{N+n}\right)^t\right\} p'$$

ここで p_t は放流開始後 t 世代後の天然集団の遺伝子頻度、 p' は放流集団の遺伝子頻度、そして N と n はそれぞれ資源量と放流量を表す。

そのほか(1)については離散的な確率分布を仮定することにより遺伝子の固定もしくは消失確率を求めることが可能で、(2)についても種苗生産形体すなわち交配様式を定型化することにより近交係数を計算してヘテロ接合体頻度の消失過程を見ることが出来る。

プランクトン食浮魚類の個体数変動：3すくみ説

松田裕之(九大理)・和田時夫(北水研)・竹内康博(静大工)・松宮義晴(三重大生物資源)

日本近海には(1)マイワシ、(2)マサバ及びゴマサバ、(3)マアジ、ムロアジ、サンマ、カタクチイワシなどのプランクトン食浮魚類が生息し、漁獲量も多く、安価で豊富な野生蛋白源である。しかし、これらの魚種は個体数が大きく変動し、漁獲量も図1のように極端に変動するため、漁業が不安定である。その変動機構を解明することは水産資源学の最重要課題の一つである。¹⁾

特にマイワシは、1980年代後半には年400万トンも漁獲されて日本の総漁獲量の約1/3を占めていた半面、1967には1万トンを割る漁獲しかなく、変動が激しい。図2に水産庁と各県水試の調査によるマイワシ及びマサバの日本近海太平洋側における推定産卵量の年変動を示すが、漁獲量と同様、個体数が大変動していることを示している。

マイワシの資源変動は、他種との関係ではなく水温や黒潮流軸の変化、餌となるプランクトン量の変化と関連づけて論じることが多いが、これらの外部要因との間に特に明確な関係はない。また、(1)高水準期も低水準期も1世代(2~4年)より長続きし、(2)江戸時代から変動が知られていて乱獲が原因と

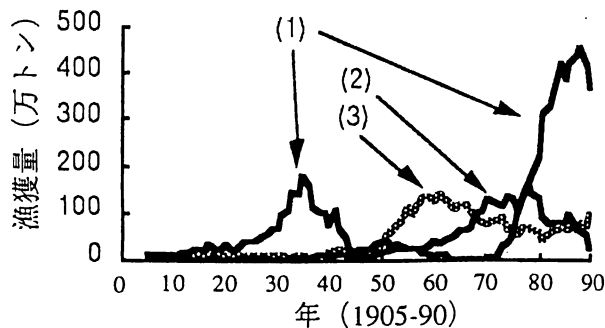


図1 (1)マイワシ(2)サバ類(3)アジ+サンマ+カタクチイワシの漁獲量変動

は考えにくく、(3)図1では(1)→(3)→(2)→(1)→(3)の順で優占種が交替し、これら3つのグループは交替で高水準期を迎えていると考えられる。

我々は、これら3つのグループが3すくみ型の競争をしていると考え、

$$dN_i/dt = [r_i - a_{ii}N_i - a_{ij}N_j - a_{ik}N_k]N_i - D_i[N_i - A_iM_i]$$

$$dM_i/dt = [r_i - a_{ii}M_i]M_i + D_i[N_i/A_i - M_i]$$

$(i, j, k) = (1, 2, 3), (2, 3, 1), (3, 1, 2)$

という力学系を考えた。 N_i と M_i はグループ*i*の回遊域及び独自生息域における個体数密度、 D_i と A_i は移動率と独自生息域の面積、 r_i と a_{ij} は最大増殖率と*j*が*i*に及ぼす競争係数を表す。2種の競争系ではどちらかが他方を駆逐するか、安定に2種が共存するのに対し、この3種競争系では、(1)が(2)に勝り、(2)が(3)に、(3)が(1)に勝る3すくみ関係($r_k/a_{ki} > r_i/a_{ii} > r_j/a_{ji}$ ただし*i, j, k*は上の式と同じ)があれば、永久に3種が順番に消長を繰り返すことが分かっている。

1) Matsuda, H. Wada, T. Takeuchi, Y. & Matsu-miya, Y. (1992) Res. Pop. Ecol. 34:309-319.

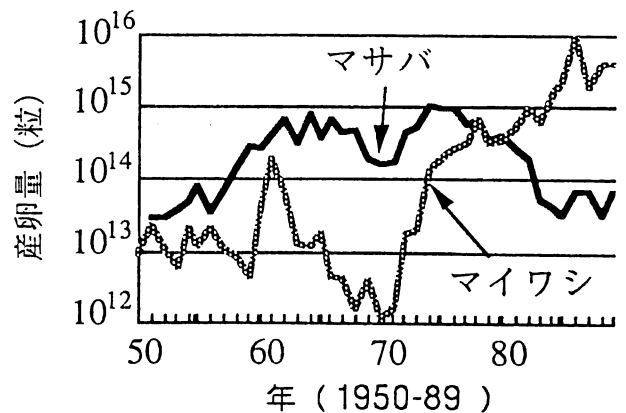


図2 日本近海太平洋側の推定産卵量

索餌回遊魚の最適群れサイズ

丹羽洋智（農林水産省水産工学研究所）

回遊魚は一般に群れを形成する。100万尾を超えるような極めて大きい群れを形成することもあるイワシから、多くても100尾程度のマグロの群れまで、魚種によって群れの大きさは様々である。さらに、群れの大きさは、彼らが回遊する海域によって、また季節によっても変化する。魚が群れをつくる要因に関しては、たとえば、捕食者からの逃避、遊泳エネルギーの消費節約、サケなどの母川への方向定位の向上、あるいはエサとりの効率など様々な説明がなされている。ここでは、回遊魚の索餌（エサ探し）効率の観点から群れ形成の適応性を考察する。

魚群の索餌に関しては次のような機能が知られている：

- 群れが大きくなるとエサパッチをより早く見つけることができる。
- 群れが大きくなると、個体間の競争など索餌の際のコストも大きくなる。
- 採餌にともないエサパッチが小さくなり、あるいはパッチの攪乱によりエサ（プランクトンなど）が消散するにつれ、他のエサパッチを求めてよそを探し始める。

大きさ一定のエサ場がパッチ状に分布している場合について、これら索餌に関する群れの機能を定式化し、群れ形成による利益とコストを解析する。まず、ある期間 t 、たとえば夜明けから日没までに N 個体よりなる群れが索餌回遊する範囲は、回遊経路の出発点 r_0 と到着点 r_t とを結ぶベクトル $R_{t,N} = r_t - r_0$ の2乗平均 $\langle R_{t,N}^2 \rangle$ に比例すると考え、 t 時間に発見するエサパッチの数 $S(t,N)$ は $\langle R_{t,N}^2 \rangle$ に比例すると仮定する；

$$S(t,N) = c \langle R_{t,N}^2 \rangle.$$

このとき c はエサの平均密度を与える。これは、群れサイズ N にともなうエサパッチの発見確率の変化、すなわち群れの大きさの利益をあたえる。次に、サイズ N の群れが1つのエサパッチに遭遇したとき、各個体の獲得エサ量 $q(N)$ は平等であると仮定する。すると、サイズ N の群れに襲われたエサパッチの消散の寿命あるいは群れがパッチに留まる時間は $\gamma q(N)$ と仮定できる。群れの大きさによるコストは $q(N)$ に反映される。こうして、 t 時間にサイズ N の群れに属する魚の個体あたり獲得エサ量 $Q(t,N)$ は

$$Q(t,N) = q(N) S(t - \gamma Q(t,N), N)$$

と表すことができる。 $q(N)$ の関数型を適当に仮定し、 t にくらべ γ を小さいとして逐次近似により、 $Q(N)$ を最大にする N として最適群れサイズを議論することができる。ここで、 $\langle R_{t,N}^2 \rangle$ の計算は、魚の群れ行動を力学的にモデル化することによって、相関のあるランダム歩行として実行できる。

さらに、群れの合併や分裂を抽象空間における汎拡散として扱い、回遊魚群の集団の総個体数と群れの大きさの分布型についても考察する。

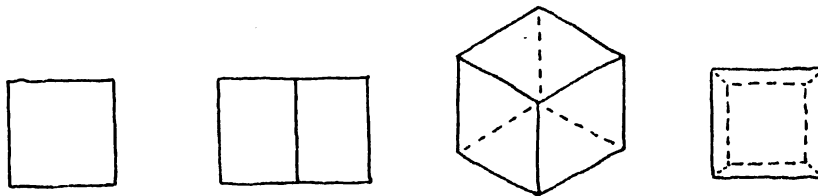
4次元世界の動物の形を考える

本多久夫 (新技術事業団・吉里プロジェクト)

4次元の物体を我々3次元人がのぞき見る方法がある。いっぽう、動物の形は単純化して言えば、口から肛門にかけて穴のある立体をしているといわれている。それでは、4次元の動物がいたとしたらこれはどんな形をしているのか見てみよう。また、動物の形は2次元シート状組織(胞胚)が折り紙のように折りたたまれてできているという見方がある。それでは、4次元動物のもとになる3次元の折り紙が我々のまわりに存在することになる。それはどんなものだろうか?

4次元の物体を見る方法 (たとえば宮崎興二 Hyper Space 1:53-56, 1992)

まずはじめに3次元の立方体を2次元の世界の人間になったつもりで見えることを考えてみよう。2次元人は3次元はわからないが、3次元を2次元に投影された図形は見ることはできる。立方体の投影図は次のようなものである。2次元人



がこれらを見て単一の物体をイメージできれば3次元の物体を見たことになる。これに似たことを次元を1つ上げて我々がおこなうことになる。

立方体に相当する4次元のものは座標系 (x, y, z, u) において $x=\pm 1; y=\pm 1; z=\pm 1; u=\pm 1$ でとり囲まれたものでありこれを超立方体とよぶ。立方体は6個の正方形で囲まれていたが、超立方体は8個の立方体で囲まれている。これの3次元へのいろいろな方向への投影を見て超立体をイメージすることになる。

4次元の動物

3次元の動物は屈曲した2次元シートによって完全に外部から仕切られた構造をしていて、しかも口から肛門まで1本のトンネルが通っている。これに対して4次元の動物は3次元「シート」(実は立体)で内外が仕切られていて、食べ物が入り口と出口が少なくとも一つづつはあるはずである。すなわち、4次元動物を大きな超立体から細長い1本の超立体が抜き取られたものと考えれば、これの3次元への投影図をつくることができる。

また、おりたたまって4次元になるような構造物は3次元世界での何に対応するかという問題については、血管が立体的に複雑な網目構造をつくった類洞(または洞様)を思い浮かべてはどうだろうか。3次元動物の体内の毛細血管網はほとんどの場合2次元的にひろがっている。しかし、肝臓などでは血管網が3次元的にひろがった類洞がある。4次元動物の毛細血管網は身体のいたるところこの類洞のようなものが張り巡らされていると考えたらどうだろうか。

2次元反応拡散方程式の空間位相同調とその紋様形成への応用

小川育男（大阪大学文学部） 倉田耕治（大阪大学基礎工学部）

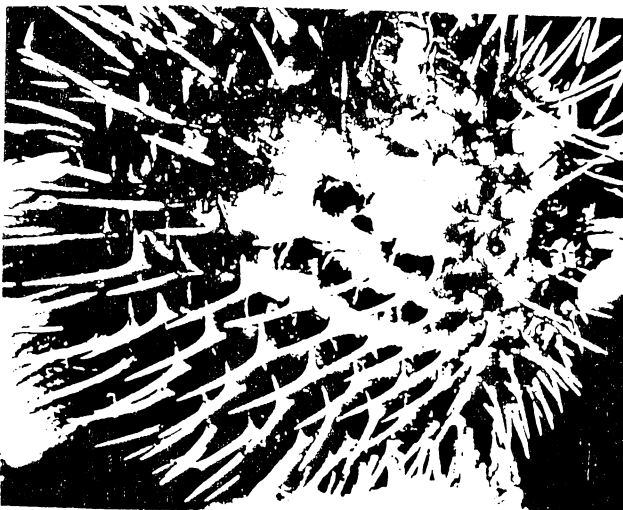
2つの非線形振動子を結合したときに、振動子の周期がほぼ同じであると、相互作用によって位相差が固定され周期が等しくなってしまうことは、位相同調あるいは周波数引き込みとして広く知られている。この現象は、生体内の様々なところで観測されている。

この（時間的な）位相同調は、数学的には系が自励系であることによる振動解の軌道安定性から生じている。これと類比的に考えれば、空間的に一様な系の解は波形安定となり、空間的な位相同調が起こる。

本研究では、空間的に一様な系の例として2次元平面上の反応拡散系をとりあげ、これを弱く結合したときの空間位相同調を調べる。この系は数学的にも比較的簡単なので、非線形振動子と同様の解析が可能である。

反応拡散系は様々な生物の紋様を形成できるモデルとして広く知られている。ところが、生物の中には1つの反応拡散系では説明が付きにくい複雑な紋様を持つものも存在する。例えば、ハリセンボンは、針と斑点がほぼ1対1対応しており、ほぼ独立に形成される針と斑点が空間位相同調を起こしていると考えれば説明可能である。しかし、本研究のモデルの有効性はその例外の説明可能性にある。すなわち、ハリセンボンは個体によっては針と斑点が1対1対応していないのも存在するが、本研究のモデルでも針と斑点の密度差がある程度大きくなると空間位相同調を起こさないことを示すことができる。

また、このモデルを応用すると、アメリカスジハタリスの持つような複雑な紋様形成も説明可能である。アメリカスジハタリスの背には縞の中にほぼ等間隔で斑点が並んでいる。この紋様を形成できるモデルは、従来知られていなかった。



ハリセンボン



アメリカスジハタリス

ヒラハコケムシの群体パターンに対する数理的解析

中島久男, 大久保昌史, 三宅克弘 (立命館・理工)
吉岡聡 (京大・理), 馬渡峻輔 (北大・理)

コケムシは触手動物に属し, 体長1mm程度の微小な体腔をもつ個虫が, 無性的な出芽によって群体を作り, 岩などに直接または付着根によって着床する動物である。化石としてはオルドビス紀初頭から存在し, 現生のものと合わせ, 20000種のもものが知られている。それらは進化の過程を経て, 種ごとに着床場所を違えたり, 2次元的な広がりをもつ群体に限らず3次元の構造をもつ起立型群体と呼ばれるものなど, 様々な変異が生み出されている。

多くのコケムシはキチン質あるいは石灰質でできた虫室と呼ばれる小室の中に個虫と呼ばれる個体が1つ入っている。虫室の配列や形態には種分類上の大きな手掛かりの1つとなるほど, 種ごとの変異が大きい。この虫室の配列や形態が, コケムシ群体全体の形を支配していることになり, それは, 何らかの適応的な意味をもっているものと思われる。また, 化石時代のものと現生のものとで, 分類学上では離れた種であっても, 類似の群体形を取るものがあり, ある種の進化的なconvergenceと思われるものもある。

これまで, 平面群体に関しては, 樹状のランナーを出すコケムシについて, 分岐パターンの数理的なモデルによる解析がなされ, 現実の群体パターンとモデルから計算機によって作りだされたパターンとの間の比較が行われている。また, 起立型群体については, 群体の枝が2分岐する際に, 2つの枝の長さによって一定の片寄りをもたせ, さらに分岐枝ともとの枝との間にねじれの角度をもたせることにより, 枝どうしの衝突を避けながら効率良く空間を占めることができることが, 計算機によるシミュレーションから示されている。

これらの研究では, 限られた空間内で, より多くの個虫からなる群体をいかに形成するかに関心が当てられている。それに対して我々は, 北海道に生息し昆布に付着するヒラハコケムシ(*Membranipora serrilamella*)の群体パターンを, 採餌効率の観点から調べた。

ヒラハコケムシは, 海中を浮遊した幼生が昆布に着床した後, 初虫と呼ばれる双子状の2個虫から始まって, 無性的に次々と娘個虫を出芽し, 昆布平面を隙間なく覆う平面群体を形成する。初期の段階では, 初虫を要とした扇状にひろがり, 後には初虫の後方にも出芽が起こり全体としては円形の平面群体を作る。採餌のときには, 触手を虫室の触手口から出し触手上的の繊毛を動かして水流を作り, それによって流れてくる浮遊プランクトンを摂食する。採餌の時には, 群体のほとんどの個虫が一斉に触手を出して採餌行動を行い, より多くの水流を効率良く起こすといった共同作業を行う。ここでは, 群体パターン形成の数理モデルを作る前段階としての測定と簡単な数理的な処理によってえられた結果を紹介する。

代謝ダイナミクスと細胞インテリジェンス

上田哲男 (名古屋大学人間情報学研究科)

初めに：化学反応で知覚は可能か？

コロイド状の原形質の塊で原始的な生物であるアメーバ細胞も、外部情報を受容し、判断し、適切な行動をとる。このことから、一般に中枢神経系の働きとされている情報処理・統合といった知覚機能が、代謝化学反応ネットワークによって実現されていると考えられる。

粘菌の活用

粘菌変形体は巨大な裸の原形質の塊で、アメーバ様の運動をして移動する。先端部はシート状に広がり後方に行くにつれて原形質の管が網目のように発達している。管の中をゾル状の原形質が数分の周期で往復流動している。1 m以上のものも容易にあらわれる。

振動する原形質と化学パターンの形成

収縮リズムにともなって NADH, cAMP, ATP, Ca^{2+} , リン脂質など多くの代謝成分が振動している。細胞はホメオスタシスの状態にあるのではなく、ダイナミックな状態を維持している。このことは、多くのアメーバ様細胞についてあてはまる。

細胞は全体として一様に振動しているわけではない。細胞行動にともなって様々な空間パターンが形成される。また化学パターンに対応して細胞骨格の形成・消滅がおこる。

自励振動子の集団的挙動と判断

細胞を局所的に刺激すると、新たな位相波が誘引・忌避という判断に対応して伝播する。判断は位相波のレベルで行われているらしい。

解糖系による細胞類似のパターンダイナミクスの構築

酵母の抽出液にトレハロースを添加すると、解糖系にグルコースがほぼ一定速度で供給されることになり、化学振動が誘発される。周期が数分から1時間におよぶ振動が見られた。また、さまざまな空間パターンの形成、化学波動の生成と衝突・消滅、細かい構造に重畳した大きな構造の形成など細胞類似のパターンダイナミクスが得られた。

はたしてこの人工溶液は、インテリジェンスを持っているのだろうか？

獲物は選ばれないためにどうふるまうべきか？

谷内 茂雄 (YACHI Shigeo) 京大・理・生物物理

チーター、ライオン、リカオンなど食肉目に代表されるアフリカのサバンナに住む大型捕食者は、その獲物となる有蹄類の行動や生態全般に大きな影響を与えている。

獲物は捕食者の各捕獲ステージに合わせて、1.まず捕食者との遭遇の頻度そのものを下げるように行動し、2.遭遇したときでも自分が先に気づいたときには動きを止めて捕食者がギリギリに近づくまでじっとする、3.平原に住む有蹄類では群れをつくり捕食者の接近を多くの目で監視し、いち早く逃走、防衛に備える。4.一方で群れを形成することには捕食者が実際に攻撃を仕掛けてきたときに、多数の個体で捕食者の判断を幻惑する"confusion effect"や、自己が選択される確率を下げる"dilution effect"も見逃せない。5.さらに小型の有蹄類であるガゼル亜科ではリカオンなどのCourser (追跡者) 型の捕食者に襲われたときには逃走しながら"stotting"と呼ばれる特徴的な行動をシグナルとして捕食者に発信し、自分が捕食者に選ばれるのを積極的に回避することがわかっている

(FitzGibbon&Fanshawe(1988))。

捕食者にとって利害の対立する獲物からの情報は必ずしも信頼できないはずだが、ガゼルの"stotting"の場合のように獲物が自己の状態を正しく反映したシグナルを発信し、捕食者がその情報をもとに捕まえやすい獲物を選択できるのはどんな条件がある場合だろうか？

ハンディキャップ原理とは、シグナルの発信に大きなコストがかかるならば獲物は自己の品質に応じてシグナルを発信する程度に違いを生じるのでそのシグナルは機能するという仮説である。この仮説をもとに捕食者の獲物選択を捕食者と獲物の共進化ゲームとして定式化し、両者のコミュニケーションが進化的に安定な状態として存在できる条件を求めたので報告する。

まず獲物の生活史を捕獲時と非捕獲時の2つに分け、獲物の適応度は基本的には、捕獲時の生存率と非捕獲時の生存率の積とした。獲物は自己の品質(足の速さ、スタミナなど)に応じて自由にシグナルを選択する(戦略)が、そのコストは各適応度成分の減少として適応度にきく。ハンディキャップ的な戦略が集団に占める頻度が1に近いときに適応度が最大になるとしてシグナルのコストと獲物の品質の関係を求めた。その結果、非捕獲時の生存率について足の遅い獲物へのコスト増加の負担は足の速い獲物へのコスト増加の負担よりも大きいことが必要であるとの結論を得た。シグナルについてこのような条件が存在するときに獲物は積極的に捕食者に合図することが示唆される。

Some Mathematical Considerations on Parent-Offspring Conflict Phenomenon

Hiromi SENO and Hiroki TOKUDA

*Department of Mathematics, Faculty of Science
Hiroshima University*

子の独立時期についての親子間衝突に関する数理モデル解析

瀬野裕美・徳田博樹

広島大学理学部

In behavioural ecology, many researchers have been interested in and have discussed the parent-offspring conflict phenomenon: offspring wants to become independent of parent and to feed by itself after an age t_o^* , while parent of its age a wants to stop feeding after an offspring's age $t_p^*(a)$. The critical day $t_p^*(a)$ from the parent's viewpoint is assumed to depend on the parent's age a . When t_o^* and $t_p^*(a)$ do not coincide with each other, a conflict takes place between parent and offspring. There are possibly two different types of such conflict: $t_o^* < t_p^*(a)$; $t_o^* > t_p^*(a)$. Under the conflict in the case when $t_o^* < t_p^*(a)$, offspring wants to become independent of parent, while parent-wants to feed offspring. On the other hand, in the case when $t_o^* > t_p^*(a)$, offspring wants to be fed, while parent wants to stop feeding. Only when $t_o^* = t_p^*(a)$, any conflict doesn't take place. However, since t_o^* does not depend on the parent's age a , whereas $t_p^*(a)$ does, the conflict between parent and offspring is observable very much.

In this work, we analyze a stochastic dynamic programming model which corresponds to the model constructed by Clark and Ydenberg (1990). In our model, differently from their model, parent is assumed to have a finite reproducible age-span, so that its future reproductive value is explicitly variable depending on the parent's age. A specific growth function and a specific terminal fitness function are introduced. Analyzing the model, we can discuss the characteristics of the optimal critical ages t_o^* and $t_p^*(a)$, and it is shown that possibly existent conflict is only the type that $t_o^* > t_p^*(a)$, independently of the parent's age and the other parameters characterizing the relation between parent and offspring. Further, we can discuss how the conflict is resolved and how the ultimate independence age is determined between parent and offspring.

これまでの(第1回~第3回)数理生物学シンポジウム 講演題目リスト

(研究会集「Mathematical Topics in Biology」於 京都大学数理解析研究所)

第1回 1990年10月15日(月)~17日(水)

- 「生態系におけるパターン形成の数学的取り扱いについて」 三村昌康(広島大・理)
- 「数理生態モデルのパーシステンス」 竹内康博(静岡大・工)
- 「競争種の2次元場における棲み分けパターンのダイナミクス」 池田勉(龍谷大・理工) 三村昌康(広島大・理)
- 「複数種相互作用系の管理についての理論的研究」 原田泰志(東京水産大) 中島久男(立命大・理工)
- 「生物集団の格子模型」 佐藤一憲・佐々木顕・松田博嗣(九大・理)
- 「遺伝子と文化の相互作用に関する2つの問題」 青木健一(東大・理)
- 「生長と繁殖のスケジュールを適応戦略とみて」 巖佐庸(九大・理)
- 「共進化理論と食物連鎖網グラフの性質」 松田裕之(中央水産研) 難波利幸(専修大・商)
- 「移動、分散する幼生の最適停止戦略」 谷内茂雄(京大・理)
- 「共生と進化のダイナミクス」 池上高志(神戸大・自然) 金子邦彦(東大・教養)
- 「古集団生物学と系図理論」 高畑尚之(遺伝研)
- 「分集団構造と自然淘汰のある遺伝子系図学モデル」 飯塚勝(筑紫女学園短大・一般教育)
- 「3配列比較法による塩基置換回数数の推定について」 大西耕二(新潟大・理)
- 「脳の可塑性と記憶」 松本元(電子技術総合研究所)
- "Fractal Dimension of Brain Wave" 品川嘉也(日医大・第一生理) 河野貴美子・瀬野裕美・小糸秀美(日医大・情報)
- 「神経回路網の自己組織化モデルについて」 倉田耕治(阪大・基礎工)
- 「ニューラルネットワークにおける緩和と学習」 堤一義(龍谷大・理工)
- 「自律的システムとコントロール不可能な境界」 郡司幸夫(神大・理) 今野紀雄(室蘭工大・数学) 中村隆志(神大・自然)
- 「無節サンゴモの自己防衛モデル」 中村隆志(神大・自然) 郡司幸夫(神大・理) 井龍康文(東北大・理)
- 「形態形成—無生物から生物へ—」 沢田康次(東北大・通研)
- 「個体発生と系統発生を結ぶ論理」 団まりな(大阪市大・理)
- 「歯列構造形成の熱力学—その巨視的秩序と細胞レベルのプリ・パターン形成について—」 Z. Horii (La Jolla研)
- 「細胞間相互作用による細胞分化の調節のモデル」 井上敬(京大・理)
- 「鱗翅類の翅における鱗粉の配列パターン形成モデル」 関村利朗(中部大女子短大) 吉田昭広(上智大・生命研)
- 「ホムソムの形態変換の理論的解析」 梅田民樹(京大・理) 中島久男(立命大・理工) 宝谷紘一(帝京大・理工)

第2回 1991年10月7日(月)~9日(水)

- 「エネルギー栄養段階の力学的安定構造」 寺本英(龍谷大・理工)
- "Permanence and Global Stability for Diffusion Systems" Zhengyi LU and Yasuhiro TAKEUCHI (静岡大・工)
- 「生物集合に関する密度依存型拡散方程式モデル」 瀬野裕美(日本医大)
- 「Genetic Fusionによる戦略の進化」 池上高志(神戸大・自然科学研究科)
- 「虫媒花における花冠サイズの進化」 酒井聡樹(東大・理)
- 「HIV/AIDS 感染モデルの Invasion Problem について」 稲葉寿(厚生省人口問題研究所)
- 「コケムシ類の群体形成と進化」 馬渡駿介(北海道大・理)
- 「発生系解析システムの開発の試み」 武田裕彦(京大・理)
- 「成長過程のsynapse形成を考慮したNeural Network」 宇佐見義之(神奈川大・工)
- 「神経回路と位相情報」 蔵本由紀(京大・理)
- 「縞枯れ現象の格子モデル」 佐藤一憲・巖佐庸(九大・理)
- 「生物分布の集中化とそれに基づく間接効果」 泰中啓一(茨城大・理)
- 「ニューラルネットの工学応用」 北村新三(神戸大・工)

- 「動物のフラクタル行動」 嶋田一郎 (東北大・教養)
 "Nonlinear Waves in Flagella" Masatoshi Murase (東京都老人研)
 「種内托卵の量的遺伝モデル」 山内淳 (九大・理)
 「カッコウの育児寄生—宿種の卵識別能力の進化」 高須夫悟 (京大・理) 川崎廣吉 (同志社大・理工研)
 中村浩志 (信州大・教育) J. Cohen (Rockefeller Univ.) 重定南奈子 (京大・理)
 「放流個体と天然個体の遺伝的相違が放流効果におよぼす影響」 原田泰志 (東京水産大・資源管理学科)
 「血縁者のコンフリクトとその解消」 山村則男 (佐賀医大・数学)
 「バクテリアの走化性によるパターン形成のモデル」 川崎廣吉 (同志社大・理工研) 重定南奈子 (京大・理)
 「Convection 依存性の不安定化理論 (その微分方程式の一般形)」 Zene Horii (岡山大・非線形)
 「タガノカ湖の鱗食いの右利き・左利きについてのモデル」 高橋智 (大阪市大・理) 堀道雄 (和歌山医大)
 「密度依存的推移行列モデルを用いた植物の生活史進化の数理解析」 高田壯則 (北海道東海大・国際文化)
 中島久男 (立命館大・理工)
 「数理生物学への想い」 山口昌哉 (龍谷大・理工)
 「集合パターンのダイナミクスについて」 三村昌泰 (広大・理) 辻川亨 (広電大)
 "Inertial Manifold Theory on Reaction Diffusion Equations with an Application to Population Dynamics"
 方青・栄伸一郎・三村昌泰 (広大・理)

第3回 1992年10月12日(月)～14日(水)

- 「聴神経の時系列発火に基づく音調性認識のニューラルネットモデル」 喜多一 (京大・工)
 「種内托卵から種間托卵へ」 山内淳 (九大・理)
 「ストーカー型捕食者はいつ獲物に攻撃をしかけるべきか？」 谷内茂雄 (京大・理)
 「生殖法の階層構造」 団まりな (大阪市大・理)
 "Development of developmental system analysis" 武田裕彦 (京大・理)
 「集団生物学の諸概念」 松田博嗣 (九大・理) 石井一成 (名大・教養)
 「集団遺伝学における変分原理」 石井一成 (名大・教養)
 「確率過程による水槽内金魚の遊泳行動の研究」 佐藤忠 (横浜国大・工)
 「魚の群れ形成の力学」 丹羽洋智 (農林水産省・水産工学研)
 "Models in Microbial Ecology and Related Problems in Ordinary and Partial Differential Equations" Sze-Bi Hsu (Tsing Hua Univ.)
 「連想記憶の記憶容量」 吉澤修治 (東大・工)
 「多次元格子空間における2分岐酔歩過程の再構築」 大西耕二 (新潟大・理)
 「界面方程式によるパターン解析」 池田勉 (龍谷大・理工)
 「走化性—ランダムウォークによる集合モデル」 江副日出夫・巖佐庸 (九大・理・生物)
 「細胞性粘菌移動体の移動のモデル」 梅田民樹 (神戸商船大) 井上敬 (京大・理)
 "Competition Models in Tumour Growth" V.S.Manoranjan (Washington State Univ.)
 「植物(草本)の螺旋葉序形成モデル」 関村利朗 (中部大学女子短大)
 「熱帯多雨林で樹木の種の多様性が高いのはなぜか？」 巖佐庸・久保拓弥・佐藤一憲 (九大・理)
 「先史ヨーロッパにおける農耕文化圏拡大に関する数理モデル考察」 瀬野裕美 (広島大・理)
 「一つのスキーム——分子動力学から」 大藪卓 (京大・理)
 "Modelling Territoriality and Wolf-Deer Interactions" J.D.Murray (Univ.Washington)
 「生態システムの情報理論的指標について—遷移のシミュレーションをとおして—」 宇野達也・平田廣則 (千葉大・工)
 「エッジ効果の競合拡散方程式による説明の試み」 岸本一男 (筑波大・社会工学系)
 "Qualitative stability and global stability for Lotka-Volterra systems" 陸征一・竹内康博 (静岡大・工)
 "Modeling Stratified Diffusion in Biological Invasions"
 重定南奈子 (京大・理) 川崎廣吉 (同志社大・理工研) 武田裕彦 (京大・理)

会員名簿改訂について

この年の改訂会員名簿を発行する準備を行いつつあります。そこで、会員の方で、会員情報の変更・訂正などがございましたら、表見返しの用紙をコピーして、もしくは、直接、懇談会事務局の方へ平成5年11月末日までにお知らせください。新名簿は、今年末か来年初めに発行する計画で編集を進めております。よろしく願いいたします。

数理生物学懇談会へのお誘い

.....以前から数理生物学関係のシンポジウムや研究会はいろいろな形でたびたび開かれ、こうした分野の研究者の数も次第に増して来ておりますが、比較的新しい境界分野ということもあって母体となる組織がなく、研究会の開催や国内国外の情報交換などの面でいろいろと不便を感じられることが多かったように思います。.....最近設立されましたアメリカの数理生物学会 (Society for Mathematical Biology, 会長Simon A. Levin) から日本での協力体制ができることを熱望されております。単に国内での交流だけでなく、国際的な情報交換や研究協力を能率よく推進するためにも、なにか連絡センターになるような組織を作ることが必要な時期にきているように思えます。しかし、学問の性格上から考えても、ある程度ルーズな結び付きをもった組織であることが望ましいように思われますので、学会といった正式の形のものでなく、情報の連絡などのサービスを主としたグループとして、「数理生物学懇談会」(数理生物学といっても、理論的モデルによる研究といった広い意味で考えてください)を発足させたいと思います。.....

山口昌哉、寺本 英

(1988年12月20日：数理生物学懇談会ニュースレター第1号より抜粋)

数理生物学懇談会 (Japanese Association for Mathematical Biology) は設立5年目を過ぎようとしております。年数回のニュースレターの発行、毎年秋の京都大学数理解析研究所における数理生物学シンポジウムの開催、その他、研究者の間の交流につとめております。会員からの年会費¥2000 (~1993年) が会の全ての運営をまかなってきました。会員数も徐々に増え、生物学、物理学、数学をはじめとして様々な分野から様々な研究者が参加してくださり、現在は会員数も170人を越えています。

この数理生物学懇談会にご関心のある方、ご意見・ご希望のある方は、どうぞ遠慮なく事務局の方へお知らせください。また、表見返しには、入会申込書がつけてあります。コピーしてお使いください。入会手続きの詳細につきましては、事務局の方までお問い合わせください。

数理生物学懇談会事務局

1993年9月

事務局からのお知らせ

新名簿発行のための会員情報の更新のお願いをさせていただいております。平成5年11月末日までに会員情報の変更や訂正を事務局までお知らせください。

1993年分の会費の振込用紙をNewsletter No.10 と共にお送りしましたが、会費納入がまだの会員の方は、是非、早急に振込をお願いいたします。

来年春から郵便振替が新処理システムに移行するのに伴い、懇談会会費振込口座の口座番号が平成6年5月から変更になり、振込用紙の形式も変わります。いずれまた改めてご連絡いたしますが、ご混乱なきようお願いいたします。

この度の第4回数理生物学シンポジウムは、広島の実務局にとっては初めてのことであり、不手際も多かろうと思いますが、会員の方々のご協力のもと、できるかぎり充実した研究会にしたいと思っております。よろしくようお願いいたします。

事務局：

〒724 東広島市鏡山1-3-1

広島大学理学部数学教室内

数理生物学懇談会事務局

fax. 0824-24-0710

三村昌泰 tel. 0824-24-7346

email. mimura@math.sci.hiroshima-u.ac.jp

瀬野裕美 tel. 0824-24-7338

email. seno@math.sci.hiroshima-u.ac.jp

☆編集後記 すっかり夏らしくない夏を過ごして早くも9月になってしまいました。すぐ学会やら研究会やら．．．．今回のNewsletterはシンポの予稿集としてまとめました。手抜きといえそうもいえそうですが、ともかく、講演予稿原稿がしっかり集まってくれて本当にホッとしました。あとはシンポが“つつがなく”成功すれば．．．

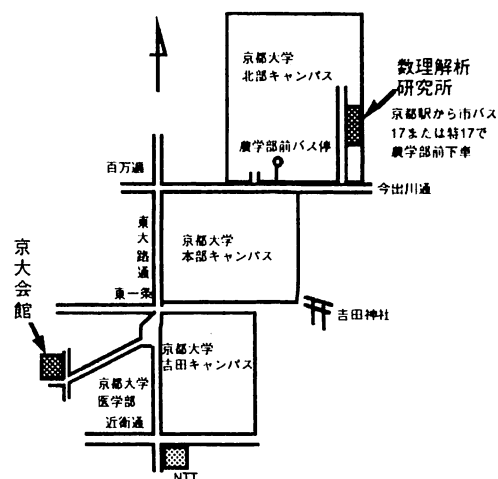
目次

第4回
数理生物学シンポジウム

京都大学数理解析研究所

1993年10月19日(火)～21日(木)

日程案内	1
プログラム	2~3
予稿	4~28



「バクテリア増殖による集落パターンの形成」	松下 貢	4
「ネットワーク構造を持つシステムの安定性に対する情報論的解析 - ある種の種間競争システムに対する一考察 -」	中村秀貴・平田廣則	5
「競合と性選択と突然変異による種の形成と分化のモデル」	倉田耕治・喜多村和郎	6
「互助的相互作用による進化の確率モデル」	飯塚 勝・竹生政資	7
「カルキュ変換の集団遺伝学への応用」	松本啓史	8
「推移行列モデルとKramers-Moyal展開方程式の関係について」	高田壮則・原 登志彦	9
「情報量を導入したニューラルネットワークBP学習則」	宇野達也・平田廣則	10
「資源獲得競争による昆虫幼虫の孵化および蛹化の最適タイミングの分布」	江福日出夫	11
"Evolutionarily Stable Emergence Pattern of Male Butterflies in Stochastic Environments"	Yoh IWASA & Patsy HACCOU	12
"[to be announced]"	Michel LANGLAIS	13
「HIV/AIDS感染モデルのInvasion Problemについて: Part II - Pair Formation and Variable Infectivity -」	稲葉 寿	14
「伝染病モデルの進行波解について」	ビラル=イリヤス・細野雄三	15
「非線形ダイナミクスとしての生物リズムの数理」	森田善久	16
"Lotka-Volterra Systems with Delay".	Zhengyi LU & Yasuhiro TAKEUCHI	17
「ベーツ氏擬態のPopulation Dynamics」	山内 淳	18
「Predator-prey 確率モデルにおけるパラメータの統計的推定について」	嶋田 司・藤曲哲郎	19
「種苗放流による天然水産資源への遺伝的影響」	横田賢史・渡邊精一	20
「プランクトン食浮魚類の個体数変動: 3すくみ説」	松田裕之・和田時夫・竹内康博・松宮義晴	21
「索餌回遊魚の最適群れサイズ」	丹羽洋智	22
「4次元世界の動物の形を考える」	本多久夫	23
「2次元反応拡散方程式の空間位相同調とその紋様形成への応用」	小川育男・倉田耕治	24
「ヒロカミの群体パターンに対する数理解析」	中島久男・大久保昌史・三宅克弘・吉岡聡・馬渡峻輔	25
「代謝ダイナミクスと細胞インテリジェンス」	上田哲男	26
「獲物は選ばれないためにどうふるまうべきか?」	谷内茂雄	27
"Some Mathematical Considerations on Parent-Offspring Conflict Phenomenon"	瀬野裕美・徳田博樹	28

これまでの(第1回～第3回)数理生物学シンポジウム 講演題目リスト	29~30
会員情報の更新(新入会員, 変更, 訂正など)	31
会員名簿改訂について/数理生物学懇談会へのお誘い	32

数理生物学懇談会 入会申込書/会員情報変更届
事務局からのお知らせ・編集後記

数理生物学懇談会ニューズレター第11号
1993年9月発行
第4回数理生物学シンポジウム特集
数理生物学懇談会事務局
印刷・製本 (株)うめだ印刷