

JAMB Newsletter No. 23

数理生物学懇談会 ニュースレター

特集 第7回 数理生物学シンポジウム

第23号

1997年9月

*Japanese Association
for
Mathematical Biology*

1997年度数理生物学シンポジウムのご案内

下記の要領で、「第7回数理生物学シンポジウム」を開きます。この集会は、生物学に現れる諸現象を理論的あるいは数理的な立場から解明することを目指す方々と、生物現象に触発されて生まれた数学的問題の解決と生物学へのフィードバックを目指す方々の情報交換と活発な議論を目的としています。

日時:1997年10月12日(日)～14日(火)

場所:大阪大学基礎工学部シグマホール

(阪急宝塚線石橋駅または大阪モノレール柴原駅下車)

10月12日(日)	9:30～12:00	一般講演
	13:00～14:30	一般講演
	14:45～15:45	特別講演 Sze-Bi Hsu (Tsing-Hua University) Competition in a chemostat with an external or an internally generated inhibitor
	16:00～17:30	一般講演
10月13日(月)	9:30～11:00	一般講演
	11:10～12:20	オーガナイズドセッション「生物の形態・パターンの多様性と進化」世話人 関村利朗(中部大)
	13:30～14:00	数理生物学懇談会総会
	14:00～17:20	オーガナイズドセッション「生物の形態・パターンの多様性と進化」世話人 関村利朗(中部大)
10月14日(火)	9:30～12:00	一般講演
	13:00～16:50	一般講演

会場への交通

大阪駅から:梅田駅から阪急宝塚線。石橋駅下車, 徒歩25分

新大阪駅から

①地下鉄御堂筋線で梅田へ。梅田駅から阪急宝塚線。石橋駅下車, 徒歩25分

②地下鉄御堂筋線で千里中央へ。千里中央から大阪モノレール。柴原駅下車, 徒歩5分
大阪空港(伊丹)から:大阪モノレール。柴原駅下車, 徒歩5分

京都・神戸方面から:阪急京都線または神戸線から十三で宝塚線乗り換え。石橋駅下車,
徒歩25分

豊中キャンパス内の地図については、大阪大学のホームページ (<http://www.osaka-u.ac.jp/campus/toyonaka.html>)をご覧ください。

第7回数理生物学シンポジウムプログラム

(注:講演末尾の数字は講演要旨掲載ページです)

10月12日(日) 午前 一般講演

- 9:30~10:00 難波利幸・南恵理子・梅本朝子(大阪女子大・学芸・基礎理)
パッチ状環境における見かけの競争 4
- 10:00~10:30 北山真智子(奈良女子大・理・情報)・川崎廣吉(同志社大・工・知識)・高須夫悟・重定南奈子(奈良女子大・理・情報)
分断化された2次元環境への生物の侵入に関する研究—拡散方程式によるシミュレーション— 5
- 10:30~11:00 佐藤葉子(奈良女子大大学院・理・情報科学)・瀬野裕美(奈良女子大・理・情報科学)
ヤドカリの殻交換の最適タイミングに関する数理モデル解析 6
- 11:00~11:30 高橋智(大阪大・理・数学)・堀道雄(京都大・理)
振動による多型の維持 — スケールイーター2種の左右性 7
- 11:30~12:00 高橋由美子(大阪大大学院・理学研究科)
被食者捕食者モデルにおいて右利き左利きがある場合のダイナミクス 8

10月12日(日) 午後 一般講演

- 13:00~13:30 入江治行(広島大総合情報処理センター)
襲い分けによる個体数の時間変化について 9
- 13:30~14:00 十楚健司(大阪大大学院・理学研究科・数学専攻)
持久戦ゲームのESS ~連続な線形計画問題としての考察~ 10
- 14:00~14:30 泰中啓一(茨城大・理)
進化的に持続可能な戦略 11

10月12日(日) 午後 特別講演

- 14:45~15:45 Sze-Bi Hsu (Tsing-Hua University, Department of Mathematics)
Competition in a chemostat with an external or an internally generated inhibitor 12

10月12日(日) 午後 一般講演

- 16:00~16:30 竹内康博・馬万彪(静岡大・工・システム工学)
時間遅れを有する捕食者—被食者モデルの安定性 13
- 16:30~17:00 宇野民幸(名古屋大大学院理学研究科)
非対称 May-Leonard モデル—3種 Prey-Predator モデルの解軌道のふるまい— 14
- 17:00~17:30 松田淳・倉田耕治(大阪大大学院・基礎工・システム人間系生物工学専攻)

10月13日(月) 午前 一般講演

9:30~10:00 武居明男・望月敦史・巖佐 庸(九州大・理・生物)

魚類網膜の規則的な錐体モザイク形成に関する数理モデル 17

10:00~10:30 遠矢周作・望月敦史(九州大・理・生物)・今山修平(九州大・医・皮膚)・巖佐庸(九州大・理・生物)

上皮ガンの枝分かれパターン形成の数理的研究 18

10:30~11:00 梅田民樹(神戸商船大)・井上敬・高橋勇人(京都大・理)

細胞性粘菌移動体の走性のモデル 19

10月13日(月) 午前 オーガナイズドセッション

11:10~11:20 関村利朗(中部大)

生物の形態・パターンの多様性と進化 20

11:20~11:50 本多久夫(兵庫大)・八田洋章(国立科学博物館)

樹木分枝の環境に起因すると考えられる変異 21

11:50~12:20 岩田洋佳・鶴飼保雄(東京大大学院・農・生物測定)

楕円フーリエ記述子を用いた植物形態の定量的評価と農学的応用 22

13:30~14:00 数理生物学懇談会総会

10月13日(月) 午後 オーガナイズドセッション

14:00~14:30 仁田坂英二(九州大・理・生物)

アサガオにおける形態進化と分子進化 23

14:30~15:00 林茂生(国立遺伝学研究所・総合研究大学院大学)

発生におけるパターン形成の原理とはなにか? 24

15:00~15:30 遠藤一佳(東京大・理・地質)・森田利仁(千葉中央博・地学)

進化的刷新と化石記録, そして解釈 25

15:50~16:20 竹中明夫(国立環境研)

樹冠形成のダイナミクスー光資源の空間分布との相互作用ー 26

16:20~16:50 向草世香(奈良女子大・理)・川崎廣吉(同志社大・工)・高須夫悟(奈良女子大・理)・酒井一彦(琉球大・熱帯生物圏研究センター)・重定南奈子(奈良女子大・理) 27

もっとも光を多く受けるのはどのような形か? - *Porites sillimaniani* の場合 -

16:50~17:20 横沢正幸(農業環境技術研・地球環境チーム)・久保田康裕(鹿児島大・教育・生物)・原登志彦(北海道大・低温科学研・寒冷陸域科学部門)

植物群集における個体間相互作用様式と空間パターン形成: ギャップから

	縞枯れまで	28
10月14日(火)	午前 一般講演	
9:30~10:00	宇佐見義之(神奈川大・工) 絶滅した生物の生態をコンピューターにより再現する	29
10:00~10:30	藤曲哲郎(金沢大・理・数学) 確率動態モデルにおける絶滅時間	30
10:30~11:00	高橋亮(東京大大学院・理・生物) 野生ニホンザル集団の動態に及ぼす環境変動と遺伝劣化の効果	31
11:00~11:30	稲葉 寿(東京大大学院数理科学研究科) A型インフルエンザ流行の数理モデル	32
11:30~12:00	Michael Boots(九州大・理・生物) The evolution of resistance to pathogens in invertebrate hosts.	33
10月14日(火)	午後 一般講演	
13:00~13:30	石井一成(名古屋大・情報文化)・松田博嗣(早大客員・九大名誉教授) 分子進化の集団遺伝学	34
13:30~14:00	松田博嗣(早大客員・九大名誉教授)・石井一成(名古屋大・情報文化) 分子進化の要因解析ー2時計モデル	35
14:00~14:30	堀江亮太・相吉英太郎(慶応義塾大・理工・計測工学) ゲーム的均衡解探索計算モデルとしての一般ロトカーボルテラ方程式とそのニューラルネットワーク型計算回路実現	36
14:30~15:00	武田裕彦(九州大・理・生物)・佐々木裕之(九州大・医・遺伝子実験施設)・巖佐庸(九州大・理・生物) Genomic Imprinting の確率的手法による求解	37
15:20~15:50	望月敦史(九州大・理・生物・数理生物) マーカーのランダムな導入による細胞系譜の理論的推定	38
15:50~16:20	松浦弘幸・内田豪(東京大先端研)・中野正博(産業医大)・野田伸夫(佐賀大) 複雑系から見たアクチン・ミオシンモデルの動作モデル；熱ノイズ利用の可能性	39
16:20~16:50	元池育子(名古屋大人間情報学研究科) 興奮特性を持つ場での時間情報処理：神経回路の新しいモデル	40

パッチ状環境における見かけの競争

Apparent competition in a source-sink environment

難波 利幸・南 恵理子・梅本 朝子(大阪女子大学・学芸学部・基礎理学科)

共通の天敵(捕食者や寄生者)を介在して起こる間接的相互作用によって、直接的には競合関係にない2種の生物の一方が絶滅する可能性はHolt (1977)によって理論的に予言され、見かけの競争(apparent competition)と呼ばれている。自然界で見かけの競争が起こっていることを実証した研究は少なく、その多くは、捕食者が一方の被食者の増加に餌探索行動を通して応答するため、分布が集中して他方の被食者に悪影響を及ぼすことを示した短期的なものであり、間接相互作用をする3種の個体群動態を長期に渡って調べたものではない。最近、ケージを仕切って寄主間の直接相互作用を防いだ実験で、15世代に渡って寄生蜂と2種の寄主(蛾)の個体数変動を調べ、間接作用によって一方の寄主が絶滅することを示した研究(Bonsall and Hassell, 1997)と、短期的な相互作用ではあるが、草に肥料を与えることでアブラムシの1種を大発生させ、集まってきたテントウムシの繁殖によって生まれた幼虫が他のアブラムシに悪影響を及ぼすことを示した研究(Müller and Godfray, 1997)が相次いで現れ、自然界における見かけの競争の重要性が認識され始めている。

一方、自然環境の破壊により、野生生物の生息地は分断化されパッチ状になりつつある。パッチに異質性がある場合、パッチの大きさあるいは質により、そのパッチにおける被食者の環境収容力が変わる。それが十分大きければ、パッチが孤立していても捕食者が存続しうるsourceとなるが、被食者の環境収容力が小さければ、他のパッチからの移入なしには捕食者は存続できず、そのパッチは捕食者にとってsinkとなる。また、一方の被食者の環境収容力が大きければ、捕食者の個体数が増加し、他方の被食者に対する悪影響が増すため、見かけの競争の影響が強くなる。ここでは、一つのsourceといくつかのsinkがあり、捕食者のみがパッチ間を移動するとし、捕食者を介在する間接作用と環境の不均一性の相互作用が、系の存続に及ぼす影響を調べる。特に、パッチの空間配置として、(1)sourceをsinkが囲み、sourceとsink間にのみ連結がある場合(中心型)と(2)sourceを端にsinkが1次元的に連なる場合(直線型)の二つを考え、空間配置の違いによって3種系の存続可能性が異なることを示す。

モデルとして、空間が離散的な反応拡散方程式を考え、 u_i, v_i を*i*番目のパッチにおける2種の被食者の密度、 w_i を捕食者の密度とする。捕食者-被食者の相互作用はロトカーボルテラ型を仮定する。

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = \left\{ r_{ui} \left(1 - \frac{u_i}{K_{ui}} \right) - a_{ui} w_i \right\} u_i, \\ \frac{dv_i}{dt} = \left\{ r_{vi} \left(1 - \frac{v_i}{K_{vi}} \right) - a_{vi} w_i \right\} v_i, \\ \frac{dw_i}{dt} = (-d_{wi} + b_{ui} u_i + b_{vi} v_i) w_i - \sum_{j=0}^n D_{ij} (w_i - w_j). \end{cases}$$

Bonsall, M.B., and Hassell, M.P. 1997. *Nature* **388**, 371-373.

Holt, R.D. 1977. *Theor. Pop. Biol.* **12**, 197-229.

Müller, C.B., and Godfray, H.C.J. 1997. *J. Anim. Ecol.* **66**, 57-64.

Namba, T., Umemoto, A., and Minami, E. 1997. *submitted to Theor. Pop. Biol.*

分断化された2次元環境への生物の侵入に関する研究 —拡散方程式によるシミュレーション—

○北山真智子（奈良女子大・理・情報），川崎廣吉（同志社大・工・知識）
高須夫悟，重定南奈子（奈良女子大・理・情報）

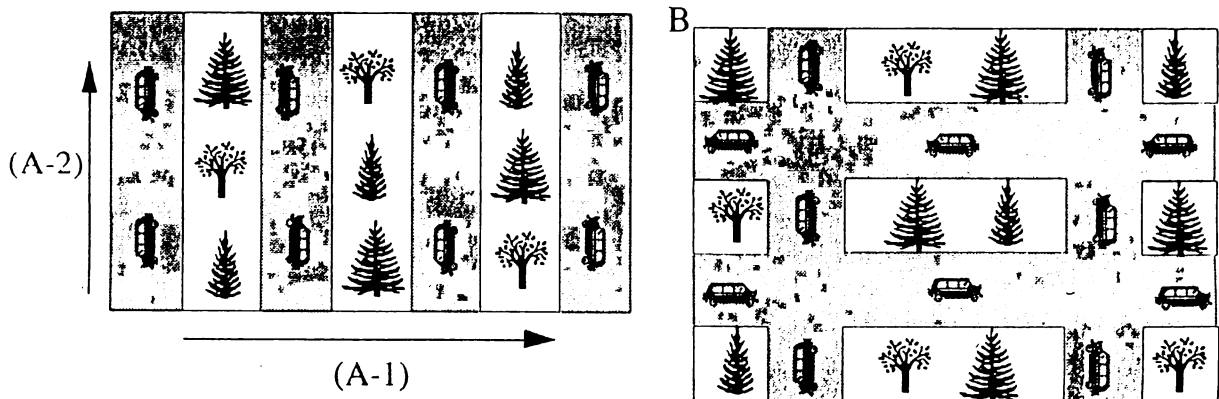
侵入種の空間的伝播は、生物個体が増殖しながら移動分散する過程としてとらえられる。侵入種が侵入して分布域を広げていく空間は、必ずしも一様で均質な環境ではなく、場所によっては侵入種の生息や増殖に不適な環境もあり、この非一様性は侵入種の伝播に大きな影響を与えるものと予想される。また、人間の活動による生息領域の分断化が生物種の分布域拡大に及ぼす影響も、生物保全や環境問題の観点から検討する必要がある。本発表では、数理モデルを用いた非均質な領域への生物種の侵入についての解析結果を報告する。

環境が不均質な空間として、(A)生息に好適な環境と不適な環境が2次元上で交互に平行に分断化されて分布している状況、(B)生息に好適な環境と不適な環境が2次元上でモザイク状に交差して分布している状況を考える。この2タイプの分断化された領域へ侵入種が侵入していく様子を、反応拡散方程式を用いて解析した。特に、(A)では、侵入種の伝播が環境の分断化に対して、(A-1)垂直に進む場合、(A-2)平行に進む場合についてそれぞれ解析した。

生息に適した環境の幅を一定に固定したまま、生息に不適な環境の幅を長くしていくと、(A-1)、(A-2)、(B)とも侵入伝播速度は減少していくが、減少の度合いを比較してみると、(B)、(A-1)、(A-2)の順で、伝播速度の減少度が大きいことがわかった。

一定空間内における、生息に適した環境と不適な環境との比を変えていくと、生息に不適な環境面積が増えるに伴い、(A-1)、(A-2)、(B)とも侵入伝播速度は減少していくが、減少の度合いを比較してみると、(A-1)、(B)、(A-2)の順で、伝播速度の減少度が大きいことがわかった。

このことより、伝播速度について言えば、生息領域の分断のされ方によって、分断化の影響の受けやすさが異なるということが言える。この結果は、外来種の侵入のコントロールや、環境破壊に対する保全生物学の問題にも応用できるものと思われる。



ヤドカリの殻交換の最適タイミングに関する数理モデル解析

佐藤葉子 (奈良女子大学大学院・理・情報科学) 瀬野裕美 (奈良女子大学・理・情報科学)

節足動物門甲殻綱十脚目異尾亜目に分類されるヤドカリ類は、卵から孵化した後、ゾエア期と呼ばれる浮遊幼生時期を経て成体になる。成体のヤドカリは、巻き貝の殻に入って生活するが、ヤドカリにとって、貝殻は、次に挙げる役割を果たす。

- ・捕食への防御：ヤドカリの柔らかい腹部を捕食者からの攻撃から守る。
- ・物理的ストレスに対する防御：貝殻の中に保持する水分で乾燥や浸透圧の変化を緩和する。
- ・繁殖成功度を高める道具：卵を貝殻の中に抱え込み、卵を保護する。
- ・貝殻を背負うことによる移動コスト：貝殻の分だけ余計に移動コストがかかる。
- ・成長抑制：より大きな貝殻が入手できないために、成長に十分な食料があっても体の成長を抑制する。

・繁殖成功度の抑制：貝殻のサイズによって、雌個体では抱えられる卵の量が限定される。したがって、使用中の貝殻の体に対する適切さは、体の成長あるいは卵の生産のどちらにエネルギーを割り当てるべきかに影響を与えられとされる。

そこで、本研究では、ヤドカリの殻交換が繁殖成功度に与える影響を、数理モデリングによって解析し、繁殖成功度をより高めるような貝殻交換のタイミングについて、体のサイズや非繁殖期の長さとの関係について考察する。

数理モデリングとして、以下の仮定をおいた。

- ・ヤドカリは、2つの繁殖期にはさまれた、長さ T の非繁殖期間 (inter-breeding season) に1度、殻交換を試みる。
- ・殻交換を試みた時刻を τ ($0 \leq \tau \leq T$) とする。
- ・殻交換を試みた時点で、交換の成否を問わず、一定のコスト m が出費されるとする。
- ・殻交換は確率 ϕ で成功する。成功した場合は、成長速度が変わる、環境収容量が大きくなるといった変化が起きる。
- ・殻交換に失敗した場合は、成長速度、環境収容量は変化なく、現在の貝殻を使用し続ける。
- ・繁殖期直前にヤドカリが有するエネルギー量 (terminal energy reserve) は、inter-breeding season中に、ヤドカリが獲得したエネルギーと消費したエネルギー量の差として与えられる。
- ・terminal energy reserveを繁殖エネルギーとして使うと考える。
- ・殻交換に成功した場合と殻交換をしなかった場合のterminal energy reserveの差 ΔE が正であれば、殻交換行動が、繁殖成功度を高めるのに有意であると考えられる。

このような仮定の下、体サイズの成長のタイプとして次の3種類を考える。

- (1) ステップ型成長
- (2) マルサス型成長
- (3) ロジスティック型成長

本発表では、各成長タイプについて繁殖成功度を最大にするような殻交換戦略が、どのように体サイズや非繁殖期の長さ依存するかについて、得られた結果を報告する。

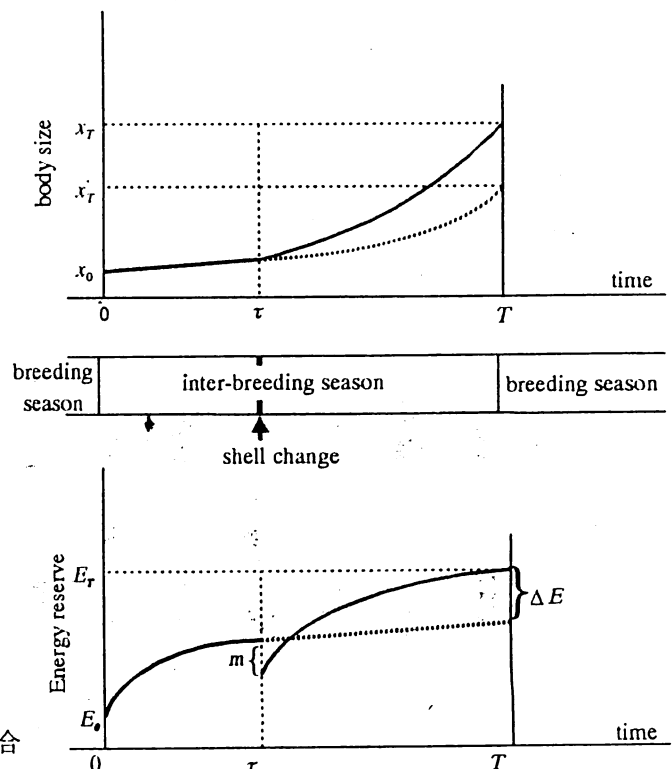


図 体の成長がマルサス型の場合

振動による多型の維持 — スケールイーター 2 種の左右性
 Oscillation maintains polymorphisms — lateral asymmetry of two
 scale-eating cichlids

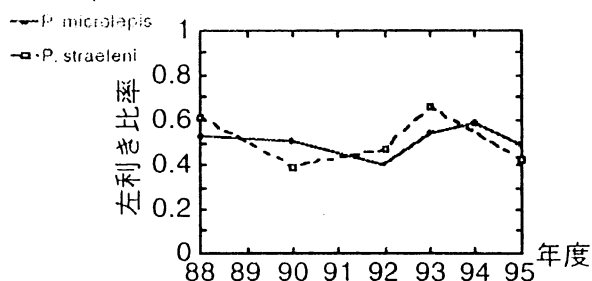
高橋智 (大阪大学理学部) ・ 堀道雄 (京都大学理学部)

Satoshi Takahashi (Department of Mathematics, Osaka Univ.)

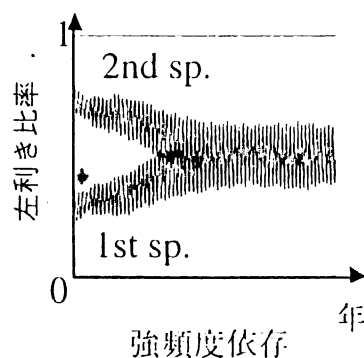
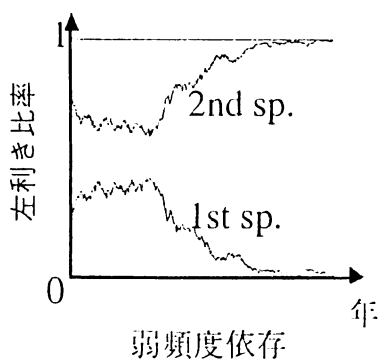
Michio Hori (Department of Zoology, Kyoto Univ.)

Keywords: Polymorphism, frequency dependent selection, oscillation,
 lateral asymmetry, coevolution

タンガニイカ湖南部の Kasenga では餌を共有する 2 種のスケールイーター
 が左右性の多型を持ち、同程度の密度で共存している。それぞれの種内の左
 利きと右利きの個体の比は 1 : 1 を中心に同調して振動している。



シミュレーションおよび単数体で近似したモデルによる解析の結果、以下の
 のことがわかった。選択の頻度依存性が弱く、左右性の頻度の振動が生じな
 いときは、遺伝的浮動によって 1 つの種で一方の形質が失われる可能性があ
 る。選択の頻度依存性が強く頻度が振動するときは、種間で多型の頻度構成
 が等しくなる方向へ変化し、それぞれの種内での多型はその頻度が振動しな
 がらも維持される。



被食者捕食者モデルにおいて右利き左利きがある場合のダイナミクス

高橋山美子 (大阪大学大学院理学研究科)

Yumiko Takahashi (Department of Mathematics, Osaka Univ.)

E-mail: yumiko@klingon.math.wani.osaka-u.ac.jp

2種が捕食被食関係にあり、それぞれが左右性を持つとする次のモデルについて調べた。

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = rx_1 \left(1 - \frac{x_1 + x_2}{K} \right) - akx_1y_1 - bkx_1y_2 \\ \frac{dx_2}{dt} = rx_2 \left(1 - \frac{x_1 + x_2}{K} \right) - bkx_2y_1 - akx_2y_2 \\ \frac{dy_1}{dt} = ax_1y_1 + bx_2y_1 - cy_1 \\ \frac{dy_2}{dt} = bx_1y_2 + ax_2y_2 - cy_2 \end{cases}$$

x_1 : 左利き被食者

x_2 : 右利き被食者

y_1 : 左利き捕食者

y_2 : 右利き捕食者

r : 被食者の増加率

a : 被食者と捕食者の利きが同じ場合の捕食率

b : 被食者と捕食者の利きが異なる場合の捕食率

c : 捕食者の死亡率

このモデルでは、平衡点の周りで線形化を行っても行列の固有値に純虚数固有値が現われるため安定性の判定が出来ない。2次までの項をとっても安定性の判定は出来ないことが分かり、平衡点の周りでの変化は非常に緩やかになることがいえた。

上記のモデルにおいて、個体当たりの増加率に時間遅れを入れた場合は、平衡点は不安定となる。

襲い分けによる個体数の時間変化について

広島大学総合情報処理センター

入江治行

アフリカのタンガニカ湖には P. ミクロレピスという鱗食魚が棲息し、稚魚の間はプランクトンを食べて生活するが、成魚になると他の魚食魚の鱗を採って餌にしている。その鱗食魚の口は、鱗を採り安いように右または左に曲がっている。右側に曲がっている個体を右利き、左側に曲がっている個体を左利きと呼び、この利き腕は遺伝する。右(左)利きの魚は被食者の左(右)体側の鱗をねらう。右利きの魚が多ければ多い程、被食者は自分の左側を警戒し、そのため右利きの魚に比べ左利きの魚の襲撃成功率が上がる [1]。本講演では、このような「襲い分け」で共存している 2 種類の捕食者の個体数変動を考察する。

この 2 種類の捕食者の個体数を、それぞれ、 y_+ と y_- として、次のモデル微分方程式を提案する。

$$\frac{dy_{\pm}(t)}{dt} = \left[R(x_{\pm}) \left(1 - \frac{y_+ + y_-}{2K} \right) y_{\pm} \right] (t - \tau) - D y_{\pm}(t) \quad (1)$$

ここで、右辺第 2 項は死亡率であり、 D を死亡係数と呼ぶ。右辺第 1 項は増加率で、 τ だけ昔に産まれた稚魚がその時点で成魚になることによる増加を表している。 R は増加係数と呼ばれ、自分と同じ利き腕の成魚が多い程、被食者がそちらの体側に注意を払うため襲撃成功率が下がる効果を内在していて、次の式で表されるものとする。

$$R(x_{\pm}) = r(1 \mp sF(\xi)) \quad (2)$$

$$\xi \equiv \frac{y_+ - y_-}{y_+ + y_-} = 2x_+ - 1 \quad (3)$$

$$x_{\pm} \equiv \frac{y_{\pm}}{y_+ + y_-} = \frac{1}{2}(1 \pm \xi) \quad (4)$$

$$F'(\xi) > 0, \quad F(-\xi) = -F(\xi), \quad F(\pm 1) = \pm 1, \quad F(0) = 0 \quad (5)$$

ここで、 x_{\pm} は右利き、あるいは、左利きの全個体数に対する割合で 0 と 1 の間の値をとる。(2) 式の $sF(\xi)$ の項が襲い分けの効果を表す ($0 < s < 1$)。 (1) 式右辺第 1 項中、環境収容力 $2K$ は、同じ餌を食するためその効果は利き腕によらず等しいとした。

両利き腕が同数となるのが (1) 式のひとつの平衡解であるが、これは

$$p \equiv sF'(0) > 1 + \frac{1}{|\cos \beta_0|} \quad (6)$$

$$\text{ただし, } \beta_0 \cot \beta_0 = -D\tau \quad (7)$$

のとき不安定となり、同数解のまわりに互いに逆位相で振動するリミットサイクル解に分岐する。この振動の周期 T と稚魚の時間 τ の間には、 $T = 2\pi\tau/\beta_0$ (β_0 は (7) 式で決まる) の関係があり、 $2\tau < T < 4\tau$ を満足する。この振動現象は、タンガニカ湖で実際に観測されている P. ミクロレピスの左利きと右利きの個体数振動の周期 $T_{\text{obs}} = 4.3 \sim 5.3$ 年と稚魚の年数 $\tau_{\text{obs}} = 2$ 年を矛盾無く説明できる。また、振動は稚魚から成魚になる時間の遅れが原因であることがわかった。なお、Takahashi [2] らは差分方程式でこの振動を議論している。

[1] M. Hori, *Science* **260**, 216 (9 April 1993).

[2] S. Takahashi and M. Hori, *The American Naturalist* **144**(6), 1001 (December 1994).

持久戦ゲームのESS～連続な線形計画問題としての考察～

十楚健司

大阪大学大学院 理学研究科 数学専攻

持久戦ゲームを連続な線形計画問題として考察し、ESSを見つける方法を示した。

$$\begin{cases} \int_0^{\infty} a(s,t)x(t)dt - z \leq 0 & 0 \leq s < \infty \\ \int_0^{\infty} x(t)dt = 1 \\ x(t) \geq 0 & 0 \leq t < \infty \end{cases} \quad (*)$$

(x, z) : (個体分布密度関数、適応度)

$a(s, t)$: 自分が s 相手が t において、
対戦した結果 自分が得られる利得 または使ったコスト

平衡解とは (*) の線形計画問題で定義された集合 X の頂点であるか、等しい値 z をもつ他の頂点平衡解の凸線形結合である。

p が頂点解でない平衡解なら、 p はESSではないことがいえるのでESSとなる平衡解は集合 X の頂点に限定される。

$$\begin{cases} S(p) = \left\{ s \mid \int_0^{\infty} a(s,t)p(t)dt = w \right\} \\ R(p) = \{ t \mid p(t) > 0 \} \end{cases}$$

として、(*) の線形計画問題で定義された集合 X の頂点 p において、

$$S(p) \supseteq R(p)$$

ならば p は平衡解である。

さらに、異なる平衡解 p, q において、

$$S(p) \supseteq R(q)$$

ならば p はESSではないことが分かった。

進化的に持続可能な戦略

茨城大学 理学部 泰中啓一

現在の進化理論では、進化的に安定な戦略 (ESS) という考えが支配的である。しかし、この理論では説明が難しい問題が数多くある。たとえば、「なぜ有性生殖は進化したのか?」「老化の起源は何か?」「なぜ協調は進化したのか?」などである。私はESS戦略には本質的欠陥があると考えている。

例として有性生殖の問題を考える。ESS理論で考えれば、有性生殖の進化は難しい。なぜなら無性生殖は増殖に関係のないオスを生まなくて、有性生殖のときに比べて増殖率が2倍になるためである。たとえ有性生殖の野生タイプの定常個体数が大きくても、より増殖率の大きいミュータントによって打ち負かされてしまうなら、そのような野生タイプは定着できないからである。

私たちは、進化的に持続可能な戦略 (EMS) を考えた。この理論の基本的な仮定は「棲み分け」と「最小生存可能個体数」である。前者は、対象としている生物の生息地が長い年月の間に分割や合体を繰り返すと考えるのである。後者は、自然選択が個体 (遺伝子) ではなく、集団にかかると考えるのである。仮に生息地がいくつかに分かれていて、その全てに有性生殖の野生タイプが生息しているとする。たとえある生息地において、野生タイプがより増殖率の大きいミュータントによって打ち負かされてしまっても、長い間にはそのミュータントが絶滅するかも知れない。そうなれば結局、有性生殖の野生タイプだけが生き残ることになる。

生態系の格子モデルでは定常密度において反直感的な応答が頻繁に起きる。その結果、たとえば、ある生物の増殖率を上げていくと、その生物の定常個体数が増加したり減少したりして、いくつかのピークが生まれる。もし「最小生存可能個体数」が大きいと、1つのピークの付近 (EMS) だけが生存可能となるかも知れない。このようにEMSは、たとえ当初ダーウィン適応度が低くて、打ち負かされやすくても、結果的には自然選択に有利であるような戦略である。

Competition in a chemostat with an external or an internally generated inhibitor

Sze-Bi Hsu(Tsing-Hua University, Department of Mathematics)

In this talk we shall present two models of the chemostat with an external inhibitor and with an internally generated inhibitor respectively.

For the model with an external inhibitor, we consider the competition between two populations of microorganisms, where one strain is resistant to antibiotic, or competition in detoxification, a system where one strain can take up the pollutant while the other is inhibited by it. Our analysis reduces the problem to a three dimensional competitive system. The monotone flows is applied to obtain several global results. An example of attracting limit cycle is given.

For the model with internally generated inhibitor, we consider a model where one of the competitors can produce a toxin against its opponent at some cost to its reproductive ability. Our analysis gives a complete characterization of the outcome of this competition in terms of the relevant parameters in hyperbolic cases. In three of the four cases, the asymptotic results are global.

時間遅れを有する捕食者-被食者モデルの安定性

竹内康博、馬万彪
静岡大学工学部システム工学科

Lotka-Volterra型捕食者-被食者モデル

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = x(t)(r - ax(t) - by(t)) \\ \dot{y}(t) = y(t)(-d + cx(t)) \end{cases}$$

の平衡点の安定性に関しては次のことが知られている。正の平衡点 E^* が存在しなければ被食者だけが生き残る平衡点 E_0 が大域的に安定であり、 E^* が存在すれば E^* が大域的に安定である。本講演では次の方程式で記述される、時間遅れを有する Lotka-Volterra 型捕食者-被食者モデルの安定性について考察する。

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = x(t) \left(r - a \int_{-\nu}^0 x(t+\theta) d\xi(\theta) - b \int_{-\sigma}^0 y(t+\theta) d\mu(\theta) \right) \\ \dot{y}(t) = y(t) \left(-d + c \int_{-\tau}^0 x(t+\theta) d\eta(\theta) \right). \end{cases}$$

以下のことが証明される。

- (1) E^* が存在しない場合、 E_0 が時間遅れが小さければ大域的に安定であること。
- (2) E^* が存在すれば、時間遅れの影響が小さい場合、局所的に安定であること。さらに、 E^* の吸引領域がモデルのパラメータで表現できること。
- (3) 以前の結果と比べて、(2) を証明するために用いる Liapunov 汎関数の構成が容易であり、得られた吸引領域と安定性を保証する時間遅れの大きさが改善されていること。

非対称 May-Leonard モデル, 3 種 Prey-Predator モデルの 解軌道のふるまい

宇野民幸 名古屋大学大学院理学研究科

1. INTRODUCTION

ここでは, 次の常微分方程式系で定義されるベクトル場を考えます:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(1 - x_1 - \alpha_2 x_2 - \beta_3 x_3), \\ \dot{x}_2 = x_2(1 - \beta_1 x_1 - x_2 - \alpha_3 x_3), \\ \dot{x}_3 = x_3(1 - \alpha_1 x_1 - \beta_2 x_2 - x_3). \end{cases} \quad (\text{ML})$$

この系の解軌道の非負の象限 $\mathbf{R}_+^3 := \{x \in \mathbf{R}^3 : x \geq 0\}$ におけるふるまいを問題にします. このモデルは R. May と W.J. Leonard [ML] により 1975 年に提出されました. そこでは相互作用係数が正で, サイクリックに対称な場合, すなわち $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = \alpha > 0$ and $\beta_1 = \beta_2 = \beta_3 = \beta > 0$ の場合での解のふるまいが考えられました. その後, Coste, Peyraud and Couillet [CPC] や Schuster, Sigmund and Wolf [SSW] 等により非対称な係数に対してモデルが考えられ, Hirsch [H] による “Competitive system” に対する結果を受けて, Chi, Hsu and Wu [CHW] により非負係数に関するモデルの解のふるまいが完全に決定されました. その後, 宇野, 小谷 [UO] によりこの系が 2 次元の球面上のベクトル場に射影可能であることが示され, 係数 $\alpha_i (i = 1, 2, 3)$ に負の値をとることを可能にして解のふるまいが決定されました. すなわちここでは, 3 種がお互いに被食者-補食者関係となっている, いわゆる “3 すくみ” のモデルを考えることができます. 今回, その系にある不変集合が存在し, その集合の唯一性と連続性がいえることがわかりました. その不変集合上の解は時間平均に関してある不変な量を持ちます. 解軌道のふるまいの分類は, 次の通りです.

THEOREM [UO]. Consider the vector field f of (ML) with $\alpha_i < 1 < \beta_i, i \in \{1, 2, 3\}$, then every orbit γ in $(\mathbf{R}_+^3)^\circ \setminus \Gamma$ satisfies one of the following:

- (1) If $x^* \notin V_3$ and $\Delta > 0$, then γ tends toward the equilibrium x^* .
- (2) If $x^* \in (V_3)^\circ$, then γ winds toward the heteroclinic cycle T .
- (3) If $x^* \in \partial V_3$, then there is an infinite family of closed orbits such that γ winds toward one of them.
- (4) If $\Delta \leq 0$, then γ tends toward infinity.

ここで, x^* は $(\mathbf{R}_+^3)^\circ$ における平衡点, $V_n := \{x \in \mathbf{R}_+^n : \sum x \leq 1\}$ は \mathbf{R}_+^n 内の部分集合, $\partial V_n := S_n := \{x \in \mathbf{R}_+^n : \sum x = 1\}$ は \mathbf{R}_+^n 内の $(n-1)$ -次元単体です. 原点 0 から平衡点 x^* を経由する半直線を, Γ で表します. \mathbf{R}_+^n の境界にある 3 つの平衡点, e_1, e_2, e_3 は, お互いに 3 つのヘテロクリニック解により結ばれていて, これらの和集合 T を “ヘテロクリニック・サイクル” と呼びます. 相互作用行列の成分の符合をそれぞれ逆にした行列の行列式を Δ で表します. すなわち次の通りです:

$$\Delta := \begin{vmatrix} 1 & \alpha_2 & \beta_3 \\ \beta_1 & 1 & \alpha_3 \\ \alpha_1 & \beta_2 & 1 \end{vmatrix}$$

2. MAIN RESULTS

次の補題は, 主結果を証明するために必要なものです.

LEMMA [UO]. Consider the vector field f of (ML), then there is a vector field \tilde{f} on S^2 such that every orbit of f on $\mathbf{R}^3 \setminus 0$ is projected onto that of \tilde{f} by the projection.

LEMMA [SSW]. In the system (ML), if the positive constants a and A exist such that $a < x_i(t) < A$ for arbitrary $t > 0$ and $x^* = (x_1^*, x_2^*, x_3^*)$ is unique equilibrium in the $(\mathbf{R}_+^3)^\circ$, then the following

equation holds:

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x_i(t) dt = x_i^* \quad i \in \{1, 2, 3\}.$$

上の補題 [SSW] の拡張されたものが次の補題です.

LEMMA. *In the system (ML), suppose that x^* is asymptotically stable equilibrium in the $(\mathbf{R}_+^3)^\circ$. For arbitrary $x(t) \in \gamma$ such that $x(0) \in \gamma, \alpha(\gamma) = T$, the following equality holds:*

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T \Sigma x_i(t) dt = 1 \quad i \in \{1, 2, 3\}.$$

次に主結果を述べます. ここでは, 系 (ML) で示されるベクトル場を $\alpha_i < 1 < \beta_i, i \in \{1, 2, 3\}$ という条件のもとで考えています.

THEOREM 1. *In the case of $x^* \notin V_3$, the only continuous invariant set I_1 exists in \mathbf{R}_+^3 such that for every orbit $\gamma \in I_1$, $\omega(\gamma) = x^*$ and $\alpha(\gamma) = T$.*

THEOREM 2. *In the case of $x^* \in (V_3)^\circ$, the only smooth invariant set I_2 exists in \mathbf{R}_+^3 such that for every orbit $\gamma \in I_2$, $\omega(\gamma) = T$ and $\alpha(\gamma) = x^*$.*

THEOREM 3. *In the case of $x^* \in (\partial V_3)^\circ$, the only smooth invariant set I_3 exists in \mathbf{R}_+^3 and that is the center manifold of x^* .*

ここで, $\omega(\gamma)$ は γ の ω -極限集合, $\alpha(\gamma)$ は γ の α -極限集合を表します. 補題により, 不変集合の唯一性がまず示されます. それにより, この集合が平衡点 x^* の不安定多様体, もしくは中心多様体に相当するときには, その滑らかさが分かります (定理 2, 定理 3 の場合). 定理 1 において, 不変集合はヘテロクリニック・サイクルに対する不安定多様体の様なものになっていますが, 平衡点 x^* の安定多様体と一致していないために滑らかであるかどうかは分かりません. 現に平衡点のところで, この不変集合の滑らかさが崩れていることをシミュレーションが示唆しています.

3. REFERENCES

- [CHW] C.-W. Chi, S.-B. Hsu and L.-I. Wu, *On the asymmetric May-Leonard model of three competing species*, SIAM J. Appl. Math.(1997), to appear.
- [CPC] J. Coste, J. Peyraud and P. Couillet, *Asymptotic behaviors in the dynamics of competing species*, SIAM J. Appl. Math. 36 (1979), 517-543.
- [H] M. W. Hirsch, *System of differential equations which are competitive or cooperative: III. Competing species*, Nonlinearity 1 (1988), 51-71.
- [ML] R. May and W. J. Leonard, *Nonlinear aspects of competition between species*, SIAM J. Appl. Math. 29 (1975), 243-275.
- [SSW] P. Schuster, K. Sigmund and R. Wolff, *Mass action kinetics selfreplication in flow reactors*, J. Math. Anal. Appl. 78, (1980), 88-112.
- [UO] T. Uno and K. Odani, *On a Lotka-Volterra model which can be projected to a sphere*, in "The Proceedings of the Second World Congress of Nonlinear Analysts", International Federation of Nonlinear Analysts, to appear.

種の置き代わりのフェーズダイナミクスによる解析

松田 淳 倉田 耕治

大阪大学大学院基礎工学研究科システム人間系生物工学専攻

〒560 豊中市 待兼山町 1-3

E-mail: jmatsuda@bpe.es.osaka-u.ac.jp

これまでに、ロトカ・ボルテラの方程式を用いて二、三種類の生物の相互作用が調べられてきた。現実には、着目している生物種の個体数は、それをとりまく多数の種と影響を及ぼしあっていると考えられる。

もちろん多数種のロトカ・ボルテラの方程式を立てることは可能だが、結果を直観的に理解することは困難である。われわれは、 n 種の生物 (x_1, \dots, x_n) が共存する安定平衡状態に新しい種 y が侵入する場合を考える。侵入種 y が在来種 x_1 とよく似た種であった場合、この二種の間でニッチをめぐる競争が生じ、ある場合には種の置き換わりがおきる。そのような状況を数学的に定式化し、フェーズダイナミクスによって解析する。

$$S_i \quad \dot{x}_i(t) = x_i f_i \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{pmatrix}, i = 1, \dots, n.$$

システム S は安定平衡解 $x_i(t) = \phi_i$, $i = 1, \dots, n$ を持つとする。 S に x_1 の類似種 y が侵入した系 \hat{S} は以下のように表わされる。

$$\hat{S}_i \quad \dot{x}_i(t) = x_i \left(f_i \begin{pmatrix} x_1 + y \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix} + \varepsilon y g_i \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_n \\ y \end{pmatrix} \right),$$

$$i = 1, \dots, n,$$

$$\dot{y}(t) = y \left(f_1 \begin{pmatrix} x_1 + y \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix} + \varepsilon h \begin{pmatrix} x_1 \\ \vdots \\ x_n \\ y \end{pmatrix} \right)$$

\hat{S} で $y = 0$ とおくと S に帰着する。また $\varepsilon = 0$ とおくと、二つの種 y は在来種 x_1 の間の差はなくなり、システム \hat{S} は、0 から 1 までの値をとる α をパラメタとする中立安定な平衡解の族、

$$(x_1, x_2, \dots, x_n, y) = ((1 - \alpha)\phi_1(t), \phi_2(t), \dots, \phi_n(t), \alpha\phi_1(t))$$

を持つ。 α を自励振動子の位相と同様にとり扱うことにより、 ε が非常に小さいときの α の振る舞いを近似する微分方程式を導き、侵入種 y が在来種 y で置き換えられるための条件を明らかにした。またその微分方程式とロトカ・ボルテラ方程式を直接シミュレーションした結果が一致することを確認した。

振動解を持つ捕食者 - 被捕食者系へ類似種が侵入する場合にも同様の解析を試みる。

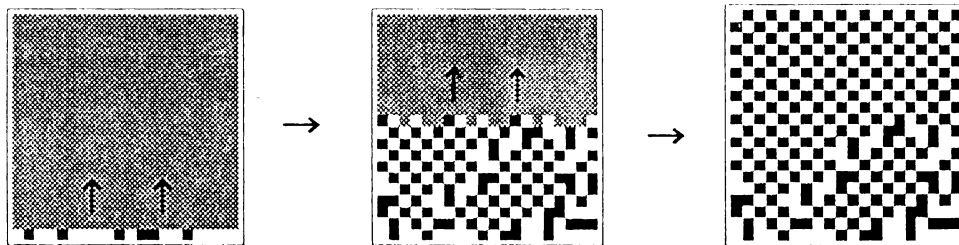
魚類網膜の規則的な錐体モザイク形成に関する数理モデル

武居明男・望月敦史・巖佐 庸（九大・理・生物）

魚類網膜では、形態的・機能的に異なる錐体細胞が、2次元モザイク状に規則正しく配列している。錐体細胞の分化は網膜の中心から周辺へと進行し、同時にモザイクパターンも形成されることが分かっているが、その機構は明らかではない。我々は、4種類の錐体細胞からなる*Zebrafish*のモザイクパターンに注目して、異なる仮定に基づく2つの数理モデルにより解析し、パターン形成機構を考察した。

「連続分化モデル」では、図1のように格子空間で一定方向に順次、細胞が分化してパターンが作られると仮定する。未分化細胞がどの細胞に分化するかは、最近接の既に分化した細胞の分布により決まるとし、これをルールと呼ぶ。しかし、4種類の分化細胞でルールを考えると、その総数は膨大なため、近似的に分化細胞を2種類に限定した。1列だけ分化細胞がランダムに並び、残りは未分化細胞であるような初期配列から細胞の分化を開始して、パターン形成を行った。目標とするパターンは市松模様とした。完成したパターンの規則正しさを定量化する指標を導入し、ランダムに生成した多数のルールの中からこの値の高いものを選び、それらに共通する特徴を統計的に導いた。規則正しいパターンを形成するルールでは、「近傍の細胞の中で、最近分化した細胞の状態を重視して、未分化細胞がどの細胞に分化するかを決める」ことが明らかになった。

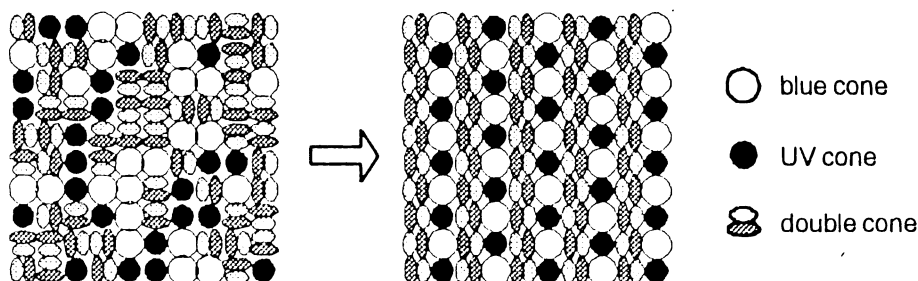
図1.



■：未分化細胞。■と□：2種類の分化細胞。

「Cell Sortingモデル」では、既に分化している細胞が接着力の合計を増大させるように移動し、パターンが作られると仮定する。4種類の錐体細胞のうち、2種類の小さい錐体細胞が結合してできたdouble coneが1つの細胞であるかのように振舞い、接着力の異なる2つの側面を持つと見なすと、適当な接着力のもとで規則的なパターンが形成される。ただし、Sortingの過程が始まる前にそれぞれの錐体細胞をほぼ一様に分化させる過程が必要だと分かった。

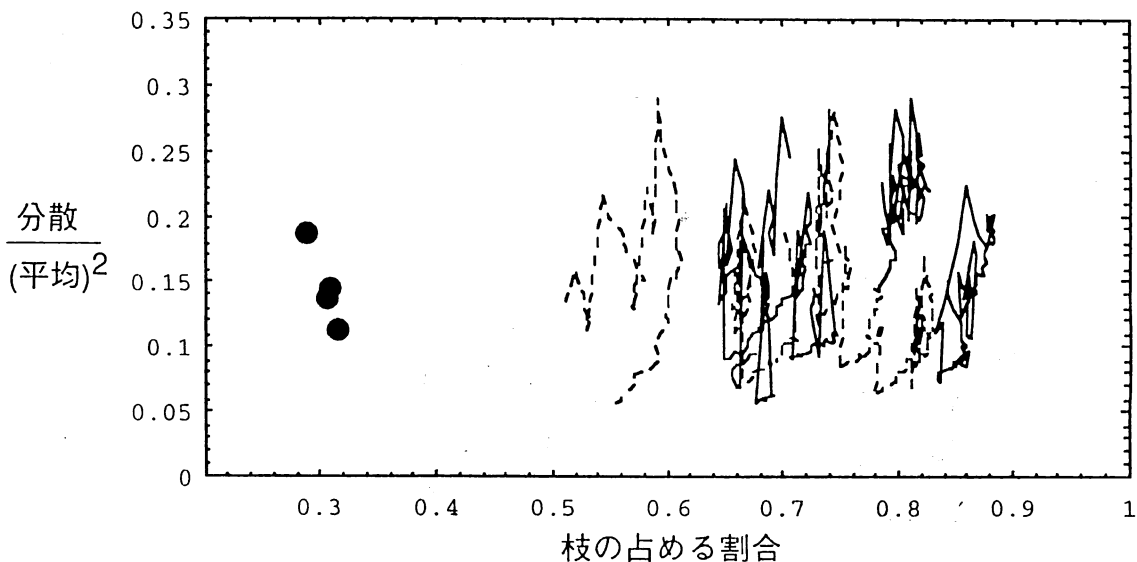
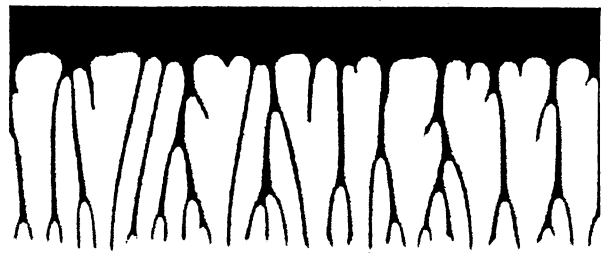
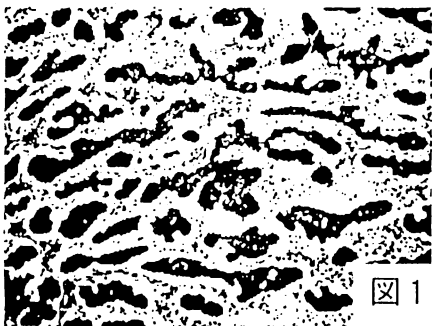
図2.



上皮ガンの枝分かれパターン形成の数理的研究
 遠矢周作¹、望月敦史¹、今山修平²、巖佐庸¹
 (1九大・理・生物、²九大・医・皮膚)

基底細胞上皮腫とはヒトの表皮の一番内側に位置する基底細胞が腫瘍化したものである。基底細胞上皮腫は、一層の細胞層として表皮下面に沿って2次元的に外へと広がる。しかし、その一方で真皮側へと盛り上がった腫瘍細胞塊を形成し、時には3次元的に枝分かれしたパターンを形成する。この腫瘍の表面付近を切った断面の顕微鏡写真が図1である。実際にはつながっている腫瘍組織の枝分かれパターンが写真では等間隔で並ぶ島状のパターンとして見える。腫瘍組織には毛細血管が入り込めない。腫瘍組織は正常な組織の中にある毛細血管からの拡散によって栄養を得て増殖する。腫瘍細胞が栄養を吸収しながら増殖し領域を拡げた結果、このようなパターンが形成されると考え、腫瘍密度と栄養濃度の拡散反応方程式モデルを作った。ここで腫瘍密度の拡散係数は栄養濃度、腫瘍密度の両者に依存するとした。

まず2次元空間の場合について唯一のパラメータである初期栄養濃度を様々に変えて計算機シミュレーションを行なった。枝分かれパターンの特徴を記述するいくつかの統計量の中で(枝の間隔の分散)/(枝の間隔の平均)²と枝の占める空間の割合のふたつに注目した。(枝の間隔の分散)/(枝の間隔の平均)²は初期栄養濃度によらず、ある一定の範囲の値をとることがわかった。また、枝の占める空間の割合が初期栄養濃度に依存することが分かった。この結果を踏まえ、顕微鏡写真から得られた統計量よりこのパターンの栄養濃度値の推定法について考察した。



細胞性粘菌移動体の走性のモデル

梅田民樹、井上敬¹、高橋勇人¹

神戸商船大学、¹京都大学理学部

細胞性粘菌 *D. discoideum* の移動体は、光や温度、化学物質等の刺激に対して走性を持つことが知られている。走性の機構に関してはこれまで：(A) 移動体中で光などの刺激源に近い側と遠い側で細胞の動く速さが変わり、そのことによって移動体の進行方向が変わる、(B) 移動体中にある運動のオーガナイザー領域が光などの作用で抑制を受け、新しいオーガナイザーがより刺激源に近い側または遠い側に形成されることにより移動体が曲がる、という2つの仮説が提出されてきた。しかし、各々の仮説に基づくとなると移動体がどのように運動するかを明らかにする理論的な研究はほとんどなされていない。

我々は走性の機構を明らかにするため、次のような理論モデルを用いて移動体の運動の解析を試みた：

- ・ 移動体中に単一のオーガナイザー領域（ペースメーカー領域）があり、移動体中の各細胞はこのオーガナイザーの方向に駆動力を出す
- ・ 移動体中の各部分で細胞の出す駆動力、速度に比例した抵抗及び移動体中の圧力勾配が釣り合っている
- ・ 移動体の境界は圧力一定の条件のもとで運動する自由境界である。

さらに、上記 (A)、(B) の両仮説に対応して

- (A) 刺激源から遠いほど駆動力の大きさが大きくなる
- (B) 刺激源の方向にオーガナイザーが移動する

と仮定した。

計算機シミュレーションの結果、(i) 両仮説に基づくモデルで、移動体は刺激の来た方向に曲がる、(ii) 移動体の曲がり方は2つの仮説に基づくモデルでほとんど変わらない、(iii) 移動体内部の細胞の相対的変位は、2つの仮説で大きく異なる、ことがわかった。従って、どちらの仮説が正しいかを調べるためには、移動体内部の細胞の運動を調べれば良いことになる。講演では、実際の移動体中の細胞の動きを調べた実験結果についても報告する。

「生物の形態・パターンの多様性と進化」

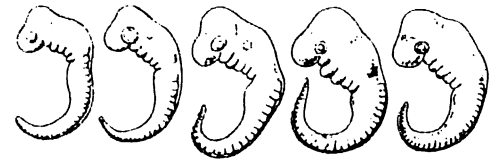
オーガナイザー 関村利朗 (中部大学)

主旨：

我々のまわりを見るだけでも、動物・植物にかかわらず生物は実に様々な形をしている。これら生物の形はどの様にして形成され、また、その多様性は如何にして生成されたのだろうか。この問題は本来複雑である筈であるが、一方ではあまりに単純化し過ぎて考えたり、また一方では、あまりに一般的ないしは哲学的であったりしているのが現状ではないだろうか？ しかし、実際には、幾つかの考慮すべき視点があり、それらが個別にあるいは互いに相関しあって働いていると思われる。その視点あるいはアプローチの方法とは、

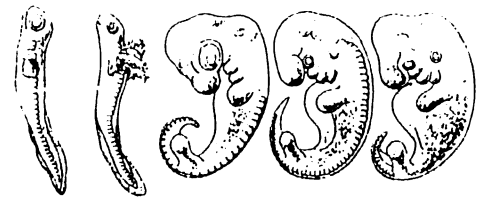
1) 遺伝子レベルでのアプローチ

これは、形態進化を遺伝子レベルで捉えようとする試みである。集団遺伝学を始め、近年次々と発見されている形態形成を司る遺伝子群とその解析を基礎とした発生遺伝学的アプローチなどがある。



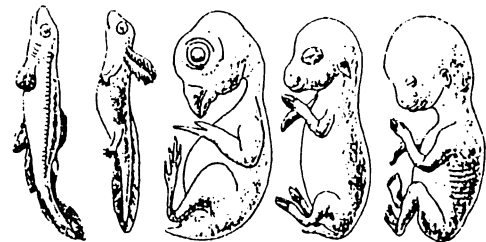
2) 物理・化学的アプローチ

これは、物理・化学の法則または原理的な考え方によって生物の形態・パターンを捉えようとするものである。確かに生物も元をたどれば、原子・分子から出来ており原材料という観点からみてもその制約を受けざるを得ない。



3) 生態学的アプローチ

これは、環境に適応したものが生き残るという自然選択のプロセスを通じて生物の形態進化を考えようとする試みである。いくら遺伝子活性の立場から、また、物理・化学的観点から見て可能な形態・パターンであっても、まわりの環境に適応し、その中で生存する条件を満たさなければ生物として生き残る事は出来ない。



4) 機能面からのアプローチ

生物の形態・パターンの進化を機能との関係で捉えようとするアプローチがある。これは、生物個体はそれを構成する個々の組織、構造を一つのまとまりある機能的体系として維持していなければならない、という考えに立脚している。

などのような要因が時には単独で、また互いに相関しながら働いていると思われる。従って、一つの視点だけでなく複数の視点から包括的に問題を捉える必要がある。このセッションではいろいろな立場で研究を進めている研究者に講演をお願いし、また議論を通じて共通の考え方を見つける事を目的としたい。

なお、月刊雑誌「数理科学」で同じタイトルのリレー連載が1997年10月より始まるので、それと併せて”生物の形の多様性と進化”に対する理解を深める事が出来れば、と考えている。

樹木分枝の環境に起因すると考えられる変異

本多久夫(兵庫大学)・八田洋章(国立科学博物館)

環境への適応的変異が、適応とは関係しない形態を大きく変えたと考えられる例について述べる。

ヤマボウシ(*Cornus kousa*)は基本的には5 叉分枝を規則的に繰り返す樹木であって、各枝の分岐するとき重力がどの方向にあるかを検知しながらこれに反応して成長していると考えられる。この考えが尤もらしいことは、3次元での分枝体形成の電算機シミュレーションの結果によって示唆された(H. Honda, H. Hatta and J. B. Fisher *American J. Botany* 86: 745-775, 1997)。

5 叉分枝の構造は、枝が3 叉分枝を2回引き続いてつくるのだが、この時、主軸の枝がほとんど伸びないうちに次の分枝がおこることによる(図1)。このようなことが起こるのはヤマボウシが冬芽をつく

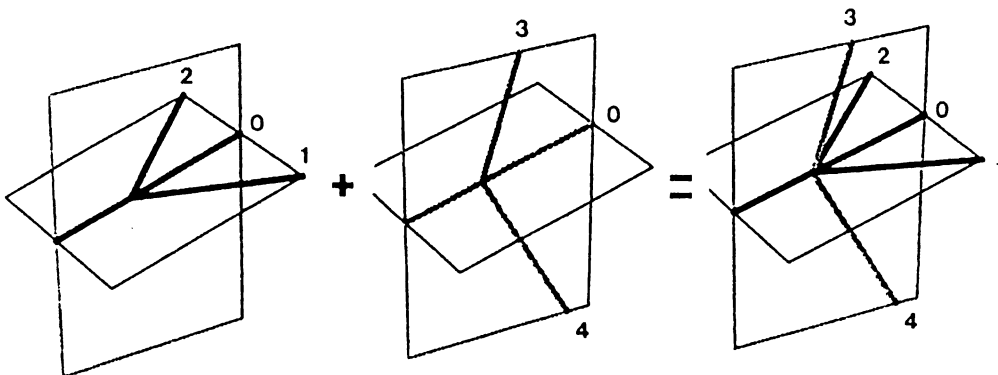


図1

り、芽のなかでは普通葉および鱗片葉が接近しており、いずれの葉腋からも対生の枝をつくるからである。ヒマラヤマボウシ(*Cornus capitata*)は、ヤマボウシと近縁であるが、暖かい地方の樹木で冬芽をつくらない。したがってこの樹木は3 叉分枝の繰り返しからなる。

これらの事実を考察して、ヤマボウシとヒマラヤマボウシは分枝形成について同じ機構をもちながら、ただ冬芽をつくるかつかつからないかの変異によって樹形まで変えてしまったと考えられる。冬芽をつくるという適応的変異が起こったのであるが、これに付随した形態変化の結果は適応的かそうでないかには無関係な場合があることを示したことになる。

楕円フーリエ記述子を用いた植物形態の定量的評価と農学的応用

岩田洋佳、鶴飼保雄

東京大学大学院 農学生命科学研究科 生物測定学研究室
〒113 東京都文京区弥生 1-1-1 / iwata@peach.ab.a.u-tokyo.ac.jp

生物の形は、農学における重要な形質のひとつである。また作物の形が、育種の目的形質である場合は、その遺伝機構を明らかにすることが、新品種育成に不可欠である。作物の形も、収量などと同様に量的形質であり、その遺伝機構の解明には、形を定量的に評価し、統計遺伝学的解析にかける必要がある。演者らは、Kuhl and Giardina (1982, *Comp. Graph. Im. Proc.* 18: 236-258) が提案した楕円フーリエ記述子を用いて形を定量的に評価し、種々の作物の器官の形の遺伝解析を行った。

楕円フーリエ記述子 — 楕円フーリエ記述子とは、形を周期関数として捉えフーリエ級数展開を行う手法であり、その係数に基づき形を定量的に評価できる。この手法は、形の輪郭上の情報をすべて用いる点に特徴があり、これにより、縦横比、面積/周囲長比などの部分的な形の特徴からでは捉えにくい微細な形の変異も評価できる。また、形の大きさ、位置、向きなどについての標準化の方法や、不変量などが提案されており、様々な形に対して汎用的に適用することが可能である。とくに、ランドマークの乏しい器官（根、葉、種子、果実など）の形の解析には非常に効果的な評価方法といえる。演者らは、この係数の主成分分析により、標本内変動の大きな形の変異を分離し、各主成分得点を形の特徴量として遺伝解析を行った。なお、楕円フーリエ記述子を用いた解析の利点のひとつとして、このように分離された特徴を、逆フーリエ変換により視覚的に確認することが可能である。

ダイコン根形のダイアレル分析 — ダイコンの数品種の総当たり交雑による後代(F₂)において、根形の様々な特徴をつかさどる遺伝子の相加的效果、優性的効果、各親の遺伝的構成などを統計遺伝学的手法を用いて推定した。その結果、ダイコンの根の形とサイズは全く異なる遺伝をし、サイズについては超優性、形については全ての特徴量が不完全優性の遺伝をすることが分かった。とくに根の長幅比は、優性効果が非常に小さかった。また、形は特徴量によって、遺伝支配の程度やヘテロシスの程度が環境により異なることが示された。

カンキツ葉形の遺伝子型×環境交互作用解析 — カンキツの品種判別や遺伝的評価において、その環境変異の大きさが問題となる。そこで、日本各地8試験地で栽培されている7系統を供試して遺伝子型×環境交互作用の評価を行った。その結果、カンキツ葉形は、環境の差による変動が小さく、遺伝子型×環境交互作用も小さいこと、また、形とサイズではその交互作用の傾向が異なることが示された。

インドネシアのチョウジ葉形の解析 — 遺伝的背景が未知であるインドネシアの永年生樹木チョウジの集団の葉形の解析より、集団間および集団内の遺伝的多様性の評価の解析を行い、系統的分類がなされた。

考察 — ダイコン根形、カンキツ葉形およびチョウジ葉形において、楕円フーリエ記述子の主成分に基づく解析により、これまで困難であった微細変異の定量的評価が可能となった。また、この手法により定量化された量を、統計遺伝学的手法により解析できるようになった。その結果、器官の形は一般に強い遺伝的支配を受けていること、また主成分分析により分離された特徴量から、その遺伝様式が生物種により異なることが分かった。

植物においても形態の画像解析に関する研究は、これまで手法の開発を主眼とすることが多く、形態自体の詳細な解析の例は乏しい。しかし、楕円フーリエ記述子を用いた植物形態の画像解析は、その汎用性、変異の検出能力、結果の解釈の容易さ等より、今後「形のものさし」として、種々の材料のさまざまな目的に対して利用されると期待される。

アサガオ(*Ipomoea nil*)の属するサツマイモ(*Ipomoea*)属は主として熱帯地域に多く分布し、一年生草本から多年生草本、木本まで非常に多岐にわたっている。属内の系統関係を葉緑体の*matK*遺伝子を指標にして解析したが、一年生草本、多年生草本、木本の種は明確に分かれた系統を作らなかった。このことに関して、サツマイモ属では一年生草本のほとんどは自家受粉するが、多年生草本はほとんどが自家不和合性である。これはそれぞれの繁殖戦略によるものであることが容易に推測できる。すなわち、次年の種子を確実につくるためには自家受粉する必要があるが、多年生であればより多くの遺伝的変異を導入するため自家不和合性であるほうが都合がよい。またアサガオはある程度の果実が結実すると枯死するようにプログラムされているが、不稔の突然変異体は植物体の枯死が起こらない。このような過程を経て多年生となる進化が起こったのかも知れない。

アサガオの近縁種にはアメリカアサガオ、マルバアサガオ等があり、それらは種間で交雑可能であり、近縁種間で特徴的な葉の形態の変異が起こっている。これは丸葉遺伝子(*cordate*)の変異によることが分かっている。このように種分化に際して特定の遺伝子の固定が起こっていることが知られている例は希有である。これらの遺伝的距離を新規にクローニングした牡丹遺伝子によって測定し、それらの交雑率との相関を調べた結果、交雑率と遺伝子置換数の間にかなり明確な相関が得られ、驚くべきことにショウジョウバエで知られている交配率と塩基置換数との関係とほぼ同じグラフとなった。またアサガオの種内にも起源の異なる野生型系統がいくつか知られており、開花時期はそれらの原産地の緯度と明確な相関がある。また低緯度地方のアサガオはほとんど中性植物化している。この理由は恐らく、開花時期がその原産地の気候によって激しい淘汰を受け最適化した結果だと考えられる。

アサガオの突然変異体のほとんどが江戸時代に愛好家が栽培系統から選抜維持してきたものである。かなりの突然変異体は易変性を示し、ほとんどは比較的少ない種類のトランスポソンの挿入によって誘発されていると考えている。現存している突然変異体がどのようなトランスポソンによって誘発されているか分かれば、上述のような適応進化に関わる遺伝子や興味深い突然変異形質を示す遺伝子がクローニングできるようになる。そのための最初のステップとして、花の形態形成遺伝子である”牡丹(*duplicated*)”のクローニングをおこなった。牡丹はその形態から、シロイヌナズナの*agamous*やキンギョソウの*plena*と相同な、転写因子であるMADS遺伝子群のひとつ、Cタイプと呼ばれる遺伝子の突然変異によるものだと考えcDNAとゲノム領域を単離した。予想されるとおり、牡丹の転写産物は野生型の蕾のみで検出され、葉や突然変異系統からは検出されなかった。また類似のCタイプに属する遺伝子もクローン化され、芍薬と名付けたが、エクソン-イントロン構造は上述の*agamous*、*plena*および牡丹とほぼ同じであり、これらの遺伝子は種分化前にすでに完成していたことを示している。分子系統樹から双子葉植物のCタイプの遺伝子も大きく2つのクラスターに分けられ、それぞれが*redundant*なものであるのか、それとも別の機能を持っているのか非常に興味深い。

牡丹の突然変異体には予想どおりトランスポソンの挿入があり、これは雀斑（モザイク花）の原因となるDFR遺伝子に挿入していた*Tpn1*と類似のトランスポソンであった。また興味深いことに野生型ゲノムにも同様なトランスポソンが過去、おそらく種分化のかなり前に挿入していた痕跡があった。そのため他のトランスポソンでも知られているように、トランスポソンが挿入することでその部分に同種のトランスポソンが挿入しやすくなったと考えられる。実際、この牡丹遺伝子は比較的”hot”であることが知られている。この挿入しているトランスポソンと相同なものを多数単離し、分類した結果、両端の配列1kbづつは相同であるが内部構造が異なるものであり、これらを*Tin*(*Transposon of Ipomoea nil*)ファミリーと名付けた。また両端の配列の分子系統樹を作製したところ、これらのトランスポソンは頻繁に他のものと配列を交換していることが明らかになった。

発生におけるパターン形成の原理とはなにか？

林 茂生（国立遺伝学研究所・総合研究大学院大学）

発生遺伝学の成果によって動物に普遍的に見られる形態の形成メカニズムは少数のシグナル分子の発現パターンに注目することで理解できるようになってきた。たとえば進化的に起源の異なる脊椎動物の四肢の形成と昆虫の肢、翅の形成に際しては同一の分子種が共通な空間的模式で発現して形態を制御している。このことは動物にとって形態を作り出す方法が極めて限られていることを示している。生物の形態の多様性もこういった共通のメカニズムの上に成り立っているはずである。私たちがショウジョウバエの肢、翅形成から学んだことをもとに議論を進めたい。

進化的刷新と化石記録，そして解釈

遠藤一佳（東大・理・地質）・森田利仁（千葉中央博・地学）

生物の多様性に階層性があることは古くから認識されてきた。それは入れ子状のパターンを持った現在の分類体系に反映されている。形態の多様性も、種レベルでの多様性と、門レベルで見られるようなボディプラン（基本的な体のつくり）の多様性（＝異質性）とに分けて考えることができるし、またそうした方が見通しが良いであろう。それでは、多細胞動物における異質性の進化について、化石記録からどんなことがわかるだろうか。

複雑な体制を持った動物の化石記録は、約5億5千万年前に始まるカンブリア紀に突如として出現する。このことは19世紀にはすでに事実上知られており、生物は徐々に進化したとするダーウィンの頭を悩ませた問題でもあった。近年になって、先カンブリア時代あるいはカンブリア紀の化石の研究が飛躍的に進んだが、この「カンブリア爆発」と呼ばれるできごとの大きさと謎をさらに際立たせることになった。

現在の地球上の動物は30余りの門に分類される。これらのうち、十分大きなサイズになる種類を含む門については、その大部分がカンブリア紀初頭のほぼ同時期に一斉に化石記録に登場する。はたして様々なボディプランを持った多細胞動物はこの時期のごく短時間のうちに一気に成立したのか、もしそうであればどのように成立し得たのか、など興味深い問題は多い。ここでは、カンブリア紀以来現在まで、多細胞動物において異質性は減少こそすれ増大はしなかったことを問題にしたい。なぜ新しいボディプランは進化しなかったのだろうか？

もちろんたまたま偶然に、新しいボディプランが出現しなかっただけなのかもしれない。しかし、そう言ってしまうえば身も蓋もない。そこで最もよく引き合いに出されるのが適応論である。新しいボディプランは適応的でなかったから残らなかった。しかし、どうやったらそれを証明することができるだろうか。もうひとつの有力な解釈は、なんらかの発生上の制約があって新しいボディプランを造ることができなかったとするものである。それは、遺伝的な発生プログラム上の制約かもしれない。また、後成的な物理化学的な制約かもしれない。いずれも実証的な研究を今後期待できる余地があると言える。

樹冠形成のダイナミクス

— 光資源の空間分布との相互作用 —

竹中明夫 (国立環境研究所)

1. 木の形の適応的意義をどう評価するか

木の地上部の構造は、光を受け取り光合成を行うという機能をよりよく果たせるように自然選択を受けてきたに違いない。しかし、木の構造と機能の適応的な意義を定量的に考えることはそう容易ではない。年々新しい枝が加わり、古い枝は太くなり、またある枝は枯れ落ちる木の成長過程のなかのある一時点での形態は、これまでの成長の蓄積であるとともに、これからの成長の土台でもある。いま光を受け取るのに最適な構造が、将来への足場としても適当とは限らない。一時点での形態のみに注目してその機能の良し悪しを論じるのでは不十分である。そこで、木の成長過程を生涯にわたって表現できるモデルが必要となる。

2. ローカルな光環境に応じた枝の成長

多くの木は、毎年新しい枝を作り、分枝しながら樹冠を大きくしていく。しかし、1年生の枝が複数の新しい子枝を作るという単純なモデルでは、年とともに枝の数は指数間数的に増加して、たちまち非現実的な数になってしまう。

現実の木を観察すると、明るいところの枝からはたくさんの長い子枝が分枝し、暗いところの枝はほとんど分枝せず、さらに暗いところでは枯れ落ちていく傾向に気が付く。そこで、個々の枝の位置にもとづいて相互の被陰関係を考え枝ごとのローカルな光環境を求め、その良し悪しに応じて分枝頻度や枝の生死を決めるモデルを作成した。木の存在が光資源の空間分布に影響し、光の分布が木の成長に影響するというフィードバックシステムである。

このモデルで木の成長をシミュレートすると、枝が込み合うとともに子枝の発生率の低下と枝の死亡率の上昇が見られ、枝の過密化には歯止めがかかる。さらに、多くの個体を並べた仮想群落の成長をシミュレートすると、群落中央部の個体では下枝が枯れ落ち、縁の木では群落の外側の枝のみがよく茂るという、現実の森林で観察される樹冠の形態が再現できる。個体全体としての調整を考えずに枝ごとの成長反応を考慮するだけで、さまざまな局面での樹冠の成長プロセスが再現できる点が興味深い。

3. 大きくなるのはよいことか？

一度作った枝は、維持にコストがかかる。もはや葉を付けていない枝も呼吸してエネルギーを消費するし、新しい子枝を作れば、これを物理的・生理的に支える親枝も太くならなければならない。暗所の子枝が死んでも、一度太くなった親枝を細くすることはできない。枝の肥大や呼吸を考慮に入れたモデルでは、光合成生産から諸コストを引いた儲けが最大になるサイズが存在することが示される。儲けが最大になるときの個体サイズは光資源が少ないほど小さくなる。この結果は、暗い環境ではひたすら成長を続けるかわりに、儲けが最大になった時点で成長をやめて儲けを繁殖等に使ったほうが得である可能性を示唆する。林の下の暗い環境を生育場所としている低木種の生き方は、これに当てはまるかもしれない。

もっとも光を多く受けるのはどの様な形か？ — *Porites sillimaniani* の場合 —

○向 草世香（奈良女子大・理・情報）¹、川崎廣吉（同志社大・工）、高須夫悟¹
酒井一彦（琉球大・熱帯生物圏研究センター）、重定南奈子¹

造礁サンゴの大半は固着性の群体動物で、一般にその群体形は光や水流などの環境要因によって様々に変化する。なかでも、ハマサンゴの一種 (*Porites sillimaniani*) は、群体形の種内変異が大きい種であり、光が弱いと群体形は横にひろがる盤状、光が強いと枝分かれがおこる樹枝状、その中間では突起ができる複合型となることが知られている（西平・Veron 1995）。また野外での移植実験から、本種の群体形は遺伝的に固定されたものではなく、光環境によって誘導される可塑的なものである事が示唆されている。

造礁サンゴは共生関係にある褐虫藻の光合成産物に、エネルギー所得の多くを依存しており、サンゴにとって光は重要な資源であると考えられている。本種は固着性ゆえ幼生時に定着した環境で生きて行かざるを得ないため、群体全体で得られる光資源、すなわち受光量が最も多くなるように、光環境に応じて群体形を変化させていると推測される。

本研究では、まず、二次元に単純化した仮想的な骨格パターンを考え、各ポリプに当たる光の量を計算した。そして枝の長さ、密度、間隔を変数として与えたときに、受光量が閾値以上になるポリプ（生存可能なポリプと定義）の数を最大にする最適パターンを様々な光条件で求めた。その結果、光が十分に弱い場合のみ枝を出さずに盤状になる方が最適となった。また枝状になる場合でも光が強くなるにつれて、枝を長く、密度を高く、上向きに配置するという定性的な性質が示された。

次に、各ポリプが自身の受光量に応じて分裂するダイナミクスモデルを用いて、様々な光条件下でどの様なパターンが得られるのか、また群体全体の受光量はどの様なパターンで最大となるのかを議論し、本種における群体形の変異の意義を考察する。

植物群集における個体間相互作用様式と空間パターン形成：ギャップから縞枯れまで

横沢正幸（農業環境技術研究所・地球環境チーム）

久保田康裕（鹿児島大学・教育学部・生物）

原 登志彦（北海道大学・低温科学研究所・寒冷陸域科学部門）

植物群集における個体間相互作用の様式は対称的競争と非対称的競争に分類することができる(Hara 1988; Weiner 1990)。対称的競争においては、隣接する個体間でそれぞれのサイズに正比例するようなかたちでお互いの生長速度に影響を及ぼしあう。非対称的競争においては、大個体が小個体の生長率に及ぼす影響は大個体のサイズに比例するよりもより大きなものとなる（その最も極端な例が一方向的競争で、大個体は小個体の生長率に影響を及ぼすが、小個体が大個体の生長率に影響を及ぼすことはない）。これらの競争様式は光合成産物の分配パターンや樹冠構造によって規定されている(Yokozawa & Hara 1992, 1995)。したがって、種や、同じ種でも密度や生育段階が異なれば競争様式は異なる。

2次元正方格子上に個体が存在し、隣接する8個体(Moore neighbourhood)間で競争しながら成長するモデルを考える(Yokozawa, Kubota & Hara 1997)。競争がない場合にはそれぞれの個体はロジスティック生長をすると仮定する。ある個体が死ぬとその格子点にはまた新たな実生が生育を開始するとする。以上の植物集団に次の2つの攪乱が起こった場合、どのような空間パターンが形成されるかを個体間競争様式との関連で解析した。

(1) 寿命や台風などのエピソード的な要因で中心の個体が死ぬと、その周りの個体で中心の個体よりも小さな個体も共倒れを起こすような攪乱。

(2) 常に一定方向から吹く風によって倒木が生じる攪乱。

非対称的競争を示す植物集団では(1)(2)どちらの攪乱下でもギャップが空間にランダムに生じた。対称的競争を示す植物集団では(1)の攪乱ではギャップが形成されたが、(2)の攪乱下では生木と倒木が縞状に交互に現れる空間パターンが形成された。これは亜高山帯のシラビソ・オオシラビソ林などで見られるいわゆる「縞枯れ」現象である。シラビソ・オオシラビソは対称的競争を示すことがすでに知られているが(Hara, Kikuzawa & Kimura 1991; Hara et al. 1994; Yokozawa & Hara 1995)、このことと(2)のような攪乱が縞枯れ現象を引き起こす要因であると考えられる。また、亜高山帯のダケカンバは縞枯れを起こさないが、これはダケカンバの非対称的競争(Hara et al. 1990, 1991)の結果であると考えられる。温帯林や熱帯林ではギャップ形成が空間パターンの特徴となるが、これはそれらの森林での非対称的競争(Kohyama 1991, 1992)の結果であると考えられる。なお、縞枯れパターンを2次元格子モデルのシミュレーションで最初に再現した Sato & Iwasa (1993)モデルは個体間競争を考慮していないモデルであり、定性的には我々の対称的競争の場合に含まれる。

以上のように、植物群集の空間パターンの形成には攪乱様式（外的要因）と個体間相互作用様式（生物的内的要因）が密接に関連している。

絶滅した生物の生態をコンピューターにより再現する

神奈川大工、宇佐見義之

e-mail usami@next.phsc2.kanagawa-u.ac.jp

生物の進化史上、過去に生存繁栄した後絶滅した生物の生態をコンピューターを用いて再現することを本研究の目的とする。

本研究においてはまず現生生物の水中での運動性を観察し、これらの様子を力学計算によりコンピューターシミュレーションで解析した。流体中における生物の力学計算は静止座標系から運動体が受ける力を計算し、その力を推進力としてモデル生物をニュートン方程式により運動させる。運動性には独自の進化アルゴリズムを適用し、形態から出現する運動を自発的に生成させる。進化アルゴリズムは運動角のパラメーターを変異、融合させ、運動性が高いものが生き残るという条件を課し集団中の個体を進化させる。

計算の結果、初期条件によって異なる運動様式に進化し、その状態で安定化することがわかった。パラメーターが多い個体の進化を考える場合、一度あるスタイルの運動性に進化しだすと、変異が局所的に起こる為、全く別のスタイルの運動性に途中で進化することは不可能であり、進化の定方向性のような状態が再現される。これは本研究の進化アルゴリズムが、運動性を扱うものであるが、実際の生物進化にみられる一定方向性（一度ある方向に進化しだすとその方向がつきつめられる）を再現していると考えられ極めて興味深い結果が得られた。

このような力学モデルと進化アルゴリズムを採用して、カンブリア紀(5億3千年前)に繁栄したアノマロカリス、オパビニアの運動性を予想した。アノマロカリスは13対のヒレを持ち、当時捕食系の最上位に位置した捕食者として現在関心をもたれている。講演者が提案した計算によると、各ヒレを協同的に動かし現生生物に例えるならエイのような動きで遊泳したことが予想されることがわかった。純粹に前進の運動性を議論すると、全部のヒレを同時に上下させる羽ばたきのような運動も前進性の能力が高いものとして出現することがわかった。また一見自明でない奇妙な推進の仕方も前進能力が高い運動であることがわかった。

このような計算を通して、生物進化における内的要因の進化と外的要因からの制約のフィードバック機構を議論した。

確率動態モデルにおける絶滅時間

藤曲 哲郎 (金沢大学理学部数学科)

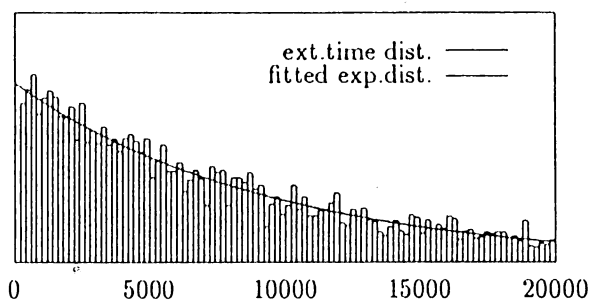
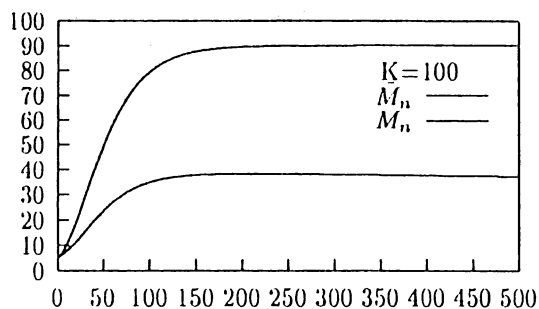
個体群の初期の幾何級数的な増殖から緩やかな増殖期を経て安定状態に達し、さらに終には絶滅するまでの全過程を記述する動態モデルとして、数理生物学シンポジウム等で限定ゴルトン-ワトソン過程 ($X_n, n = 0, 1, 2, \dots$) が紹介された ([1],[2])。ここで n は世代数を表し、常に雌の個体数だけに注目して、 X_n は n 世代の全個体数を表す。

各個体から生まれ育つ個体数は一定ではなく、その個体数は確率 $p_k(i)$ で k 個体であると考え ($k = 0, 1, 2, \dots$)。 $p_0(i)$ は個体数0, すなわち子供を持たない確率を表す。ここで、 i は親と同世代の全個体数を表し、増殖における密度依存性を考慮している。 $m(i) = 1 \cdot p_1(i) + 2 \cdot p_2(i) + 3 \cdot p_3(i) + \dots$ は各個体から生まれ育つ平均個体数である。

もし、 $p_k(i)$ が i に無関係で $p_k = p_k(i), i = 0, 1, 2, \dots$ であれば、(X_n) は単にゴルトン-ワトソン過程と呼ばれて、それは密度依存を考慮していない。この場合には数学的にも詳しい研究が成されていて、 $m = m(i)$ とおくと X_n の平均 $M_n = E(X_n), n = 0, 1, 2, \dots$ は $X_0 = a$ としたとき $a m^n$ に等しい。すなわちマルサスのである。

このゴルトン-ワトソン過程に比べて限定ゴルトン-ワトソン過程は数学的には明らかでないことが多く、平均 M_n の挙動も十分には知られていない。ここでは確率動態モデルとして応用するに際して、次のことを仮定する。ある適当な大きさの数 K があって、 $i \geq K$ のときは常に $m(i) \leq 1$, すなわち1個体から生まれ育つ個体数は平均して1を越えない。このような数 K は対象としている個体群の環境に因るもので環境許容量を表すと考える。この場合、 X_n は確率1でいつかは絶滅することが数学的に示されている。

この様な確率動態モデルも数学的にはまだまだ不明であるが、いくつかの具体例についてのコンピュータによるシミュレーションは可能である。これらの結果によれば $X_0 = a \ll K$ のとき、各世代の条件付き平均個体数 $\bar{M}_n = E(X_n | X_n \neq 0)$ は、世代数 n の進行に伴ってロジスティック曲線に似たS字型曲線を描きながら増大し(左図の例)、環境許容量 K に近い大きさに達してからは殆ど一定で増減が無くなる。これに対して個々の動態サンプルはいつかは必ず絶滅し、その絶滅の世代数 T はランダムである。 T の確率分布についてシミュレーションで得られた結果によれば、それは指数分布で良く近似されることが判った(右図の例)。



[1] 藤曲哲郎 : A note on the logistic growth curve, 第5回数理生物学シンポジウム, 1994

[2] T. Fujimagari : A simple probabilistic model of a population with a sigmoidal growth and an eventual extinction, 数理生物学京都會議, 1996

野生ニホンザル集団の動態に及ぼす環境変動と遺伝劣化の効果

高橋亮 (東京大・理・生物)

ニホンザル *Macaca fuscata* は最も古くから生物学研究の対象とされてきたサル類のひとつであるが、これまでの研究は餌付群における社会学・行動学的な側面を重視したものであり、特に野生集団の個体数変化に着目した研究は少ない。例外的に、金華山島 (宮城県) に生息するニホンザルについては、15年以上に渡り生態学的な調査が続けられており、比較的野生状態に近いニホンザル集団の個体群統計学的な情報が得られている。

ここでは、生存率・メスの出産率などを密度に依存しないパラメータとして求め、単純な年齢構造モデルを用いて個体数変動に関する数値解析を行った。個体数の確率的な変動をもたらす要因としては、人口学的な確率性に加え、食資源となる植物の豊凶、或いは冬季平均気温の変化がもたらす環境変動の効果を変数として、併せて遺伝的な劣化の効果も Muller's ratchet 型の有害遺伝子の蓄積過程によって記述した。

模型解析は主に計算機による数値計算に依るものだが、可能な点については解析的な結果をもとに、個体数の変化を規定する上での諸要因の相対的な重要性を吟味する。

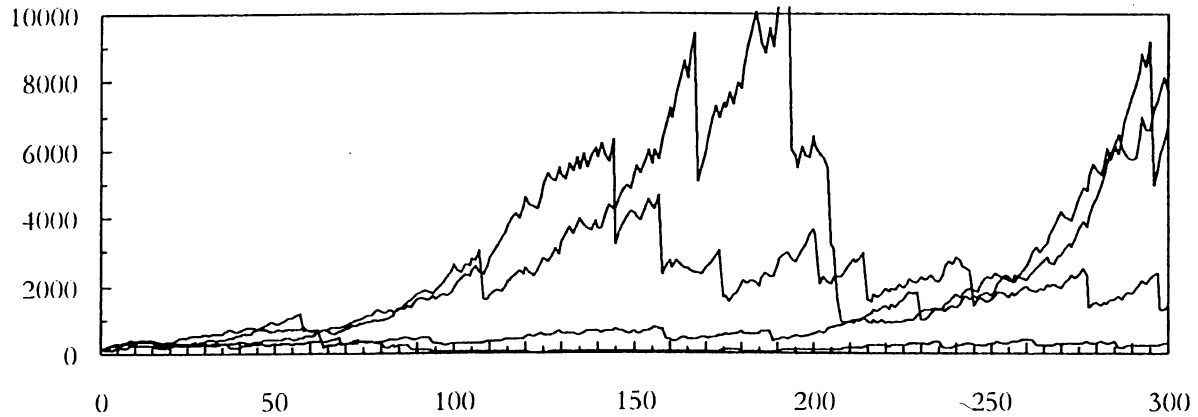


図. 数値計算による個体数変化の例. 縦軸: 個体数, 横軸: 時間 (単位: 年).

A型インフルエンザ流行の数理モデル

稲葉 寿 (東京大学数理科学研究科)

インフルエンザ流行の要因ウィルスにはA型、B型、C型の3グループが知られているが、B型、C型は比較的軽症でかつ遺伝的変異が起りにくく、ひとたび免疫を得れば再感染しにくいために、大きな被害は出ないと考えられている。一方、A型ウィルスによる症状は最も重く、遺伝子の変異が最も起こりやすいために免疫による再感染防止が困難であり、その流行は大きな被害を及ぼす可能性がある¹。A型インフルエンザの遺伝的変異には持続的な遺伝子配列の小変化による抗原ドリフトと、遺伝子の置き換えによって免疫的に全く新しいタイプを生み出す抗原シフトがある。前者は局地的な小流行の要因であり、後者は数十年に一度起こる世界的大流行(スペイン風邪[1918]、アジア風邪[1957]、ホンコン風邪[1968]など)の要因であると考えられる。

Pease (1987)²は抗原ドリフトによる再感染によるインフルエンザ流行のモデルとして以下のような微分方程式系を提起した：

$$\frac{\partial S(t, a)}{\partial t} + \frac{\partial kS(t, a)}{\partial a} = -\gamma(a)S(t, a)I(t) \quad (1)$$

$$\frac{dI(t)}{dt} = -vI(t) + I(t) \int_0^{\infty} \gamma(a)S(t, a)da \quad (2)$$

$$kS(t, 0) = vI(t), \quad (3)$$

ここで $S(t, a)$ は時刻 t における「感染を経験した」感受性人口の密度であるが、構造変数 a は t 時刻に流行しているウィルスタイプと「かつて経験した感染」におけるウィルスタイプの抗原性との変異の隔たりを示すパラメータである。 k は単位時間あたり抗原性ドリフトが発生する率であり、ここでは定数と仮定される。 $I(t)$ は感染者数、 $\gamma(a)$ は再感染率、 v は回復率であり、ホスト人口の人口学的な変化は無視されている。全人口を N とすれば上記システムは以下の単独方程式に変換される：

$$\frac{\partial S(t, a)}{\partial t} + \frac{\partial kS(t, a)}{\partial a} = -\gamma(a)S(t, a) \left[N - \int_0^{\infty} S(t, a)da \right] \quad (4)$$

$$kS(t, 0) = v \left[N - \int_0^{\infty} S(t, a)da \right]. \quad (5)$$

Peaseは $\gamma(a)$ が線形関数である場合に、定常解近傍での減衰振動の発生を指摘しているが、本報告では $\gamma(a)$ として単調増大関数を仮定し、このシステムの数学的特性(適切性、定常解の存在とその安定性の条件など)について報告する。

¹1918年に発生したスペイン風邪では全世界でおよそ6億人が感染し、そのうち約2300万人が死亡したと言われる。

²Theoretical Population Biology 31, 422-452 (1987)

The evolution of resistance to pathogens in invertebrate hosts.

Michael Boots (Kyushu University)

Hosts are likely to vary in terms of their relative resistance to parasites, and hence their evolution is likely to be influenced by the parasitic interaction, especially when the host 'pays' a cost in terms of another component of fitness for increased resistance. An understanding of these evolutionary dynamics is clearly necessary both to understand the role of pathogens in ecological communities and effectively manage disease in various applied contexts.

One approach to modeling the evolutionary dynamics of the host is to consider the evolution of susceptibility in an invertebrate host - with no acquired immunity - to a directly transmitted micro-parasite (pathogen) by using models analogous to host-host-pathogen models where the host species are replaced by a susceptible and resistant strain of a single host. The basis of these studies is that the resistant strain pays a cost in terms of its other life-history traits. Resistance to pathogens in invertebrates is often likely to be a quantitative trait, and therefore more realistically modeled by considering a number of strains which vary in their resistance to the pathogen. The approach is evolutionary which is pragmatic in that it allows us to examine in detail one part of the coevolutionary process between hosts and pathogens but also has direct application to understanding the effect on pest species evolution of the inundative use of single strains of pathogens as biological pesticides. The evolutionary consequences of specific trade-off formulations are considered, and trade-off curves predicted from mechanisms of resistance.

Using a combination of analytical and graphical invasibility analysis, we can show that evolution may lead to an ESS transmission rate, dimorphic populations or monomorphism dependent on the shape of the trade-off curve chosen. Independently of the trade-off function used we are always more likely to get resistant strains of the host when the carrying capacity of the host is high. The pathogenicity, of the parasite is also crucial in determining the degree of resistance, high pathogenicity favours susceptible strains.

分子進化の集団遺伝学

石井一成[†], 松田博嗣[‡]

(名大・情報文化[†], 早大・客員&九大名誉教授[‡])

分子進化の中立説・選択説論争は未だに決着していない。中立説は分子進化のデータが自然選択を無視しても理解できると主張するが、最近までに行われた広汎かつ詳細なデータ解析は、蛋白質レベルのみならずDNAレベルでも、何らかの自然選択が働いていると考えるべきことを示唆している。我々は、特定の説にこだわらず分子進化を統一的に理解するためには、選択環境の時間的変動（変動選択）の効果を包括的に調べるのが重要であると考え、研究を進めてきた。

今回は、選択係数が一様マルコフ過程を成す簡単な集団遺伝学モデル（パリティモデル）の結果を報告する。コルモゴロフの前向き方程式の定常解を求め、平均進化速度 v 、ヘテロ接合度 $\langle H \rangle$ と遺伝的荷重 $\langle L \rangle$ を4個の基本的パラメタ：突然変異率 μ 、選択係数の振幅 s とゆらぎ率 γ 、集団サイズ N の関数として得た。

パラメタ空間は、進化速度 v がゆらぎ率 γ に等しくなる「ゆらぎ領域」、 v が突然変異率 μ に等しくなる「中立領域」、両者をつなぐ「遷移領域」に三分されるが、遷移領域はゆらぎ領域や中立領域に比して狭隘である。パラメタがいずれの領域に落ちるかは、着目するアミノ酸やDNA塩基の置換型などに依存する。

大部分の座に対してゆらぎ率 γ が突然変異率 μ よりも小さければ、進化速度と多型の実証データに見られる通則は、ゆらぎ領域によってうまく説明される。この仮定の根拠については、突然変異率が適応的に定まるとの考えと、上で求めた遺伝的荷重に基づいて、論ずることができる。

分子進化の要因解析－2 時計モデル

松田博嗣（早大客員、九大名誉教授）

石井一成（名大情文）

分子進化を駆動するのは、主に突然変異か自然選択か。どちらであるかによって、生物と環境との関わり合いについての通念は少なからぬ影響を受ける。現存する分子の生物種間の比較より相同タンパク質ごとに進化速度（系図上でのアミノ酸置換率）が生物種に依らず年当たり、ほぼ一定であることが分かり、分子時計の概念が生まれた。種内比較よりは分子レベルの多型が測定される。今や、進化速度と多型は核酸分子の塩基レベルにおいてまでも測られるようになり、それらを与える要因が問われている。

進化が正の自然選択に依るとすると、進化速度は遺伝的荷重の理論より個体の増殖能力による限定を受ける。ゲノム当たり年当たり0.5と言う高い進化速度は、集団の存続上耐え難いとして、正の自然選択を除外する中立説が提唱された。しかし、自然選択を全く無視すると、多型は強い個体数依存性をもつことになり、現実と合わない。この難点は負の自然選択を仮定して救われるが、今度は常に負の自然選択が働くとすると、分子進化速度が強い個体数依存性をもつことになり、これも現実と合わない。その他中立説の帰結と現実との不一致は種々指摘されてきた。

これに鑑みて筆者らは突然変異率、選択の強さ、個体数に、環境変動率を新たに加え、これら4つを主パラメタとする集団遺伝学モデルを研究した。それによると、平均進化速度は与えられた環境変動の下での適応的突然変異率以下であり、パラメタ空間は、進化の律速が主に突然変異か環境変動か何れかの領域に大別される。木崎原と筆者らは、これより分子時計は塩基座位ごとこの何れかによって律速されるとする2時計モデルを提唱し、置換のタイプによる進化速度の世代時間効果の違いを解釈しようとした。ここでは、これを主にして、分子進化の要因解析の結果をとりまとめて報告したい。

ゲーム的均衡解探索計算モデルとしての一般ロトカ-ボルテラ方程式と そのニューラルネットワーク型演算回路実現

堀江 亮太・相吉 英太郎 (慶應義塾大学・理工学部・計測工学科)

数理生物学における一般ロトカ-ボルテラ方程式や文献 2) のゲームダイナミクスが、有制約均衡化問題に対する均衡解探索計算モデルとして得られることを示し、また、それらのダイナミクスを実現したニューラルネットワーク (以降 N.N. と略記) 型の演算回路構造を導出する。

戦略が連続値をとる非協力 P 人ゲームにおいて制約領域が各競争者ごとに分離した有制約均衡化問題を考える。競争者 p の戦略 (解) を $x^p \in R^{n_p}$ 、目的関数を $E_p(x^1, \dots, x^P): R^{n_1} \times \dots \times R^{n_P} \rightarrow R^1$ とし、ここでは特に干渉項付き 2 次関数を考える。また、各競争者ごとに独立な制約領域を $X_p \in R^{n_p}$ とする。ただし $p = 1, \dots, P$ である。各競争者は互いに他の影響を受けながら制約領域の中でそれぞれの目的関数を最小化したい。このとき、有制約均衡化問題とは「最小化演算 "min" を含む等式

$$E_p(\bar{x}^1, \dots, \bar{x}^{p-1}, \bar{x}^p, \bar{x}^{p+1}, \dots, \bar{x}^P) = \min_{x^p} E_p(\bar{x}^1, \dots, \bar{x}^{p-1}, x^p, \bar{x}^{p+1}, \dots, \bar{x}^P) \\ = \min_{x^p} \frac{1}{2} x^{pT} W^p x^p + c^{pT} x^p + \sum_{q=1, q \neq p}^P x^{pT} V^{pq} \bar{x}^q \\ \text{subj. to } x^p \in X^p, \quad p = 1, \dots, P \quad (1)$$

を満たす $\bar{x} = (\bar{x}^1, \dots, \bar{x}^P)$ が存在するならばこれを求めよ。」という問題であり、この問題の解 \bar{x} を $\sum_{p=1}^P n_p$ 次元実空間の直積集合 $X^1 \times \dots \times X^P$ における最小化関数 E_1, \dots, E_P の均衡解であるという。なお、関数 $E_p, p = 1, \dots, P$ は微分可能であるとする。

上記の問題 (1) 式に対する均衡解探索計算モデル¹⁾ として、ブレーキ付き疑似勾配法モデル

$$\frac{dx_i^p(t)}{dt} = -g(x_i^p(t)) \left\{ \sum_{j=1}^{n_p} w_{ij}^p x_j^p(t) + c_i^p + \sum_{q=1, q \neq p}^P \sum_{j=1}^{n_q} v_{ij}^{pq} x_j^q(t) \right\}, \quad i = 1, \dots, n_p, \quad p = 1, \dots, P \quad (2)$$

が考えられる。(2) 式のダイナミクスの平衡状態では問題 (1) 式の均衡解であるための必要条件 (P 個の目的関数に対する Kuhn-Tucker の最適必要条件が同時になりつつ) が成立する。ただし、関数 g は変数が制約領域の境界に近づくほど、その距離に応じてブレーキをかける作用をする、いわば「ブレーキ関数」である。

ここで、各競争者の戦略の成分 x_i^p に対応する内部状態変数 u_i^p を導入し、

$$x_i^p(t) = f(u_i^p(t)) \quad (3)$$

とすると、上記の均衡解探索計算モデル (2) 式は

$$\begin{cases} \frac{df_i^p(u_i^p(t))}{du_i^p} = g(x_i^p(t)) \end{cases} \quad (4)$$

$$\begin{cases} \frac{du_i^p(t)}{dt} = - \sum_{j=1}^{n_p} w_{ij}^p x_j^p(t) - c_i^p - \sum_{q=1, q \neq p}^P \sum_{j=1}^{n_q} v_{ij}^{pq} x_j^q(t) \end{cases} \quad (5)$$

となり、(3) 式の f の形は (2) 式のブレーキ関数 g が具体的に与えられたもとの (4) 式を解くと導出される。これら (3), (5) 式は非線形入出力特性を持つ $\sum_{p=1}^P n_p$ 個の素子間のネットワーク状の相互結合構造を表し、(2) 式を実現した相互結合型 N.N. と同様な演算回路構造が得られる。ここで、具体的に制約領域を (I) 非負制約と (II) $[0, 1]$ 上下限制約としたときの対応するブレーキ関数 g と非線形入出力特性 f を表 1 に示す。

数理生物学において基本的な一般ロトカ-ボルテラ方程式は、(I) の非負制約付き問題に対する均衡解探索計算モデル (2) 式において、 $n_p = 1, \forall p$ とすると得られる。よって、一般ロトカ-ボルテラ方程式は N.N. 型の演算回路構造で実現され、素子の非線形入出力特性 (3) 式は、内的自然増加率を 1 としたマルサスの増殖方程式に相当する (4) 式の解であり、指数関数 (マルサス増殖) となる。また、(II) の $[0, 1]$ 上下限制約に対する計算モデルは、文献 2) のゲームダイナミクス ($P=2$) を含み、その演算回路の非線形入出力特性は、内的自然増加率と環境収容密度をとともに 1 としたロジスティック方程式に相当する (4) 式の解であり、シグモイド関数 (ロジスティック増殖) となり、これは通常の (一般に非対称結合で自己結合を持つ) Hopfield 型 N.N. となる。

表 1: 制約領域と対応するブレーキ関数, 非線形入出力特性

	制約領域 X^p	$g(x_i^p)$	(4) 式	$f(u_i^p)$
(I)	$\{x^p x_i^p \geq 0, i = 1, \dots, n_p\}$	x_i^p	マルサスの増殖方程式	$\exp(u_i^p)$
(II)	$\{x^p 0 \leq x_i^p \leq 1, i = 1, \dots, n_p\}$	$x_i^p(1 - x_i^p)$	ロジスティック方程式	$1/(1 + \exp(-u_i^p))$

参考文献 1) 志水: 他目的と競争の理論, II 部, 共立出版 (1982)

2) P. Schuster, K. Sigmund, J. Hofbauer, R. Gottlieb, P. Merz: Selfregulation of Behaviour in Animal Societies III. Games between Two Populations with Selfinteraction, Biol. Cybern. Vol. 40, pp. 17-25(1981)

3) 堀江・相吉: Lotka-Volterra モデルのニューラルネットワーク実現とその応用, 計測自動制御学会 システム/情報合同シンポジウム'96 講演論文集, pp.109-114 (1996)

(この発表内容のおおすじは、計測自動制御学会 システム/情報合同シンポジウム'96[1996年10月21日]において発表したものである³⁾、数理生物学的な面について議論していただきたく、本シンポジウムに提出するものである。)

Yasuhiko Takeda, Hiroyuki Sasaki, Yoh Iwasa
 Department of Biology, Faculty of Science, Kyushu University
 e-mail address : takeda@mbox.biology.kyushu-u.ac.jp

哺乳類のGenomic Imprintingにおいては、単一遺伝子座の発現量が発生過程における子宮内淘汰および発達過程における集団内競争に従って母方、父方由来に依存した非対称な制御を受けるようになることが知られている。集団の世代交代を対立遺伝子発現量の揺らぎのPareto面上でのMarkov過程と捉えて定式化し、様々なパラメータおよび淘汰のルールを変えて、それがGenomic Imprinting触化の進化経路をどのように変えるかを調べて見る。特に両アレルの発現量の集団内分散が無視できなくなるパラメータ領域を明らかにすることを試みる。

-----*-----< Simulation procedure of Genomic imprinting >-----*-----

n 個体の♀がそれぞれ m 個体の子を生むとする。 n 個体の♂が $n m$ 個の卵と受精する精子を提供する。流産のリスク、母胎内での競争を経て、次の世代の♂・♀それぞれ n 個体を次のように選ぶ。

(1) 流産のリスク

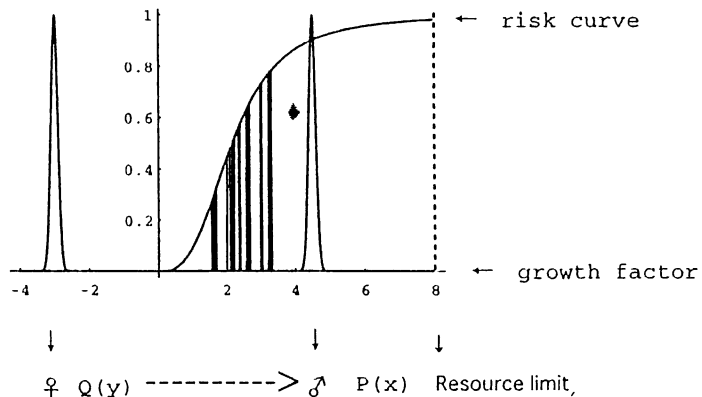
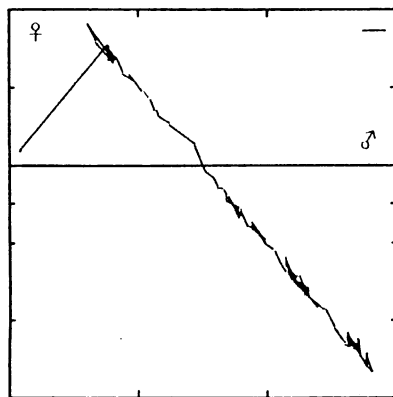
$n m$ 個の胎児は成長因子として♂由来の x 、♀由来の y 、併せて $x+y$ の発現量を持つ。着床あるいは胎盤循環確立時に $x+y$ の関数として、確率的にある胎児が消滅する。

(2) 近縁度と競争

一夫一妻の度合を k とする。ある♀個体の胎児は確率 k で、ある♂個体由来の精子を持ち、 $1-k$ でランダムに選ばれた♂個体の遺伝子を持つとする。胎児の成長は $x+y$ で決まるものとする。周辺の胎児との競争および次の繁殖に必要な養分の枯渇によって定まる上限 U の確率分布に従って、♀一個体から生まれうる m 個体のうち、 $x+y$ の関数として見た選抜個体の総和が U を超えない範囲の上位（あるいはrandomに選ばれた）個体が♀個体から生まれる。

(3) 次世代の選抜

生まれたすべての個体を $x+y$ の関数として見て集団内で整列し、上位 n 個体を選抜して、それぞれに由来する x, y を次世代の♂・♀の発現量とする。



マーカーのランダム導入による細胞系譜の理論的推定

望月敦史 (九大・理・生物・数理生物)

発生過程において、分裂にともない細胞が分化し将来の運命が変わるとき、これを細胞系譜と呼ぶ。細胞系譜解析は、特定の細胞にマーカーを導入し、後の発生段階でマーキングされた細胞を調べる方法でなされ、同定された細胞にマーカーを導入できる技術が必要とされる。本研究では、成体（マーカー分布を調べる発生段階）に見られるマーク細胞の分布だけから細胞系譜の予測を数理的に行う新しい方法を紹介する。これによりトランスポゾンのようなランダムに導入されるマーカーによっても細胞系譜解析が可能となる。

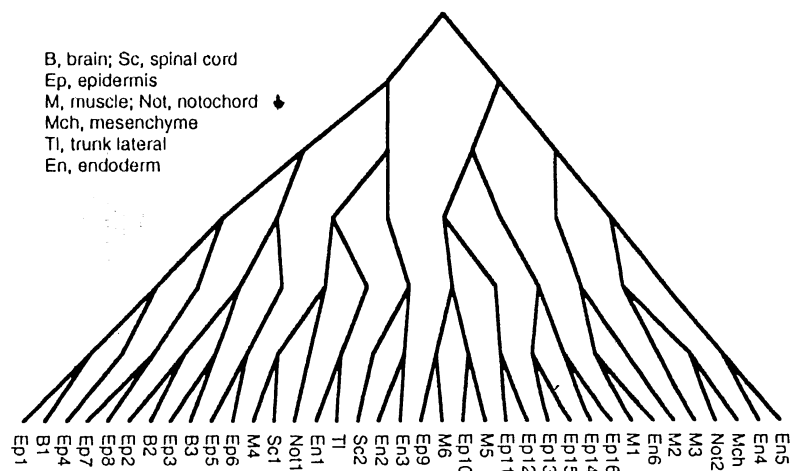
N 個の細胞からなり、細胞系譜が2分岐の繰り返りで表せる生物を考える。必ず子孫細胞に伝えられるマーカーが、発生の途中でいずれかの細胞に低い確率で導入される実験を仮定する。実験は K 個体に行う。1個体に同時に n 個以上のマーカーが入る確率を p^{n-1} とし、 p は十分小さいとする。導入実験の s 回目における成体中の細胞 i の状態 x_i^s を、マーク細胞なら1、通常細胞なら0で表す($x_i^s \in \{0,1\}, s=1 \sim K, i=1 \sim N$)。このとき K 回の実験にわたる i 細胞の状態は、 $S_i = (x_i^1, x_i^2, \dots, x_i^K)$ である。 $i=1 \sim N$ の中で最後に分裂したものを細胞 a と細胞 b とするなら、それらの共通祖先細胞 $\{a, b\}$ の状態は $S_{\{a,b\}} = (x_{a \cap b}^1, x_{a \cap b}^2, \dots, x_{a \cap b}^K)$ である。ここで $x_{a \cap b}^s$ とは $x_a^s = x_b^s = 1$ のとき1、それ以外のとき0と定義される変数である。 $S_{\{a,b\}}$ の成分中に見られる1は、この細胞 $\{a, b\}$ か、その祖先細胞に導入されたマーカーを示し、 $S_{\{a,b\}}$ と S_a とのハミング距離は、細胞 $\{a, b\}$ の分裂以降に細胞 a に導入されたマーカーの数を示す。この様な細胞のクラスタリングの作業を順次 $N-1$ 回繰り返すことによって、1つの細胞系譜が構築でき、同時にマーカー導入の合計回数が決まる。

$p \ll 1$ より、マーカー導入の数が最も少ない細胞系譜が最も確からしいだろう。ただし、可能な細胞系譜すべてについてマーカーの数を比較することは、 N が大きくなるとほとんど不可能になる。しかし p が十分小さければ、「毎回の細胞のクラスタリングの際に、 $S_{\{a,b\}}$ の原点からのハミング距離を最大化するような a と b を選ぶ」方法により、短時間でマーカー導入数最少の細胞系譜を決定できる。

以上の結果を元にして、仮想的なマーク細胞分布データから細胞系譜の予測を試みた。 N 個の細胞からなる仮想的な細胞系譜から、成体のマーク細胞の分布データを K 本作る。1つのマーカーしか入らないときは、 $2(N-1)$ 個の異なるマーカー分布が与えられれば、ただ一つの正しい系譜を予測できる。マーカーが複数入りうるときは、 K が増加するにつれて、候補の細胞系譜の数は減少し、 K が十分大きくなるとただ一つに絞り込める。このとき予測された細胞系譜は、正しいものと一致した。

次にホヤの細胞系譜解析の実際のデータを用いて、細胞系譜の再構築を試みた。実験は、上流の系譜が分かっている細胞へマーカー導入を行っているのだが、この情報を無視して細胞系譜解析を行う。これは $N=37$ 、 $K=76$ で1個体1マーカーしか導入されない場合にあたる。実験結果と等しい細胞系譜が予測できた(図)。

最後にこの方法と分子系統学との関連や違いを考察する。



複雑系から見たアクチン・ミオシンモデル の動作モデル；熱ノイズ利用の可能性

○松浦弘幸¹⁾，内田豪¹⁾，中野正博²⁾，野田伸夫³⁾ (1) 東大先端研，2) 産業医大，佐賀大学)

我々は，1994-1996年に媒質分子の熱ゆらぎと入力エネルギーとが，共鳴を起こし微小機械の出力を整流・増幅する事を示した。つまり，下記のランジュバン方程式を用いて，熱ノイズとアクチン・ミオシン系の共鳴周波数，出力等を予測し，確率共鳴の原理を用いれば，S/N比は，1を越える場合が起こることが知れた。ゆらぎをF(t)とすれば，

$$m \frac{d^2 x}{dt^2} = -\alpha \frac{dx}{dt} - \mu N + F^x(t) - k_x x + K_x(x, \dot{x}, y, \dot{y}, t) \quad (\text{Eq.1})$$

$$m \frac{d^2 y}{dt^2} = -\beta \frac{dy}{dt} + N + F^y(t) - k_y y - mg + K_y(x, \dot{x}, y, \dot{y}, t) \quad (\text{Eq.2})$$

1) angular velocity of SR (no load) : $7.5 \times 10^{10} \sim 1.0 \times 10^{12}$ rad/s, 2) eigen angular velocity of myosin head : $10^{11} \sim 10^{12}$ rad/s, 3) spring constant of myosin head : $10 \sim 10^3$ N/m, 4) vibrational velocity of myosin head : $2.3 \sim 3.6$ m/s, 5) amplitude of vibration : $3.6 \times 10^{-12} \sim 3.1 \times 10^{-11}$ m, 6) generating force of myosin force : $8.5 \times 10^{-11} \sim 1.8 \times 10^{-9}$ N, 7) work of myosin head : $8.5 \times 10^{-19} \sim 1.8 \times 10^{-17}$ joules, 8) coefficient of friction : $0.0000000000003.3 \times 10^{-3} \sim 5.6 \times 10^{-2}$, 9) normal reaction : $1.0 \times 10^{-8} \sim 1.0 \times 10^{-6}$ N, 10) friction between actin and myosin : $5.2 \times 10^{-11} \sim 3.3 \times 10^{-9}$ N, この出力の数値は1ATP hydrolysis : 7.0×10^{-20} joulesを明らかに上回っていた。確率共鳴を通して熱ノイズのみでアクチン・ミオシン系が十分駆動可能である。さらに，上記のモデルでは出力発生部位は，ミオシンのATP結合部位より前方の領域である事が判明した。そこで，本年は，ミオシン頭部の割れ目でアクチン分子を緩く挟み込み，確率共鳴によりミオシン頭部ハサミのの部分が高速振動を行い，ハサミの間に存在する分子間力により滑走するモデルを提唱する。また，このモデルでは，ミオシン頭部とアクチンの相互作用によりミオシン頭部が，ある種の姿勢制御を行いうる可能性示唆している。つまり，確率共鳴・分子間力モデルの全ラグランジアンは，

$$L = m\dot{x}_1^2/2 + m\dot{x}_2^2/2 - V(\vec{r}, t) + \sum_{ij} \alpha_{ij} \dot{x}_i \dot{x}_j / 2 + \int \sum_j F_j(t) \dot{x}_j dt \quad (\text{Eq.3})$$

$$\begin{aligned} V = & \sum_{i=1}^n a_i \exp \left(-a_0 |x_i^a + r_1(A) - x_i| - a (|y_1 + r_1(B)| + |r_1 \sin \theta \cos \phi - z_i|) \right) + \{ a_2 |x_i^a + r_1(A) - x_i| \\ & + a_3 \} - \left\{ a_4 (x_i^a - r_1(A) - x_i)^{-1} + a_4 (x_i^a - r_1(A) - x_i)^{-2} \right\} \cdot \exp \left(-a |r_1 \sin \theta \cos \phi - z_i| \right) \cdot \\ & \{ (y_1 + r_1(B))^2 - (d^2/4) (-\cos \theta \sin \phi \sin \phi + \cos \phi \cos \phi)^2 \}^{-1} + \sum_{i=1}^n \{ a_7 (|\vec{r}_{1i} - r_1| - r_1)^{-2} \\ & - a_8 (|\vec{r}_{1i} - r_1| - r_1)^{-1} \} + \sum_{i=1}^p \{ a_9 |\vec{r}_{oi} - \vec{J}_1|^{-2} + |\vec{r}_{oi} - \vec{J}_2|^{-2} - a_{10} |\vec{r}_{oi} - \vec{J}_1|^{-1} - |\vec{r}_{oi} - \vec{J}_2|^{-1} \} \\ & + \sum_{i=1}^n \{ a_{11} (|\vec{r}_{2i} - r_1| - r_2)^{-2} - a_{12} (|\vec{r}_{2i} - r_2| - r_2)^{-1} \} + \{ k (|\vec{r}_2 - \vec{r}_o| - L_0)^2 / 2 \end{aligned}$$

$$A = \cos \theta \cos \phi \cos \phi - \sin \phi \sin \phi, B = \cos \theta \cos \phi \sin \phi + \sin \phi \sin \phi$$

ポテンシャル (分子間力) : 1項-3項ハサミの部分，4項-6項ミオシン前頭部とアクチン，7項ミオシン後部とアクチン，8項ATP結合部位，(動作機構) ATPが結合するとミオシン頭部のハサミが少し開く。ミオシン頭部のハサミは，アクチンのフィラメントを緩く挟み込む。また，ミオシン頭部はアクチンフィラメントにはまりこんだ状態で確率共鳴で振動し，ハサミを上下させる。するとハサミとアクチン間のポテンシャルにより反発力が生じて，ミオシン分子を前に押し。これが，滑る力を生み，他のポテンシャルは，位置制御に使われる。

興奮特性を持つ場での時間情報処理： 神経回路の新しいモデル

名古屋大学大学院人間情報学研究科

元池 育子, 吉川 研一

現在使われているノイマン型コンピュータでは、情報処理は逐次的に行なわれている。一方で生物が行なう情報処理は本質的に並列処理である。我々は生物、特に神経系での情報処理が興奮場で行なわれていることに注目して、より生物らしい新しい演算の可能性を検討した。

本研究中では興奮場の特性を表す偏微分方程式として、以下に示すFitzHugh-Nagumoの式を用いた[1]。

$$\begin{cases} \tau \frac{\partial u}{\partial t} = -\gamma \{k u(u - \alpha)(1 - u) - v\} + D_u \nabla^2 u \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \gamma \{u - c v\} \end{cases} \quad (1)$$

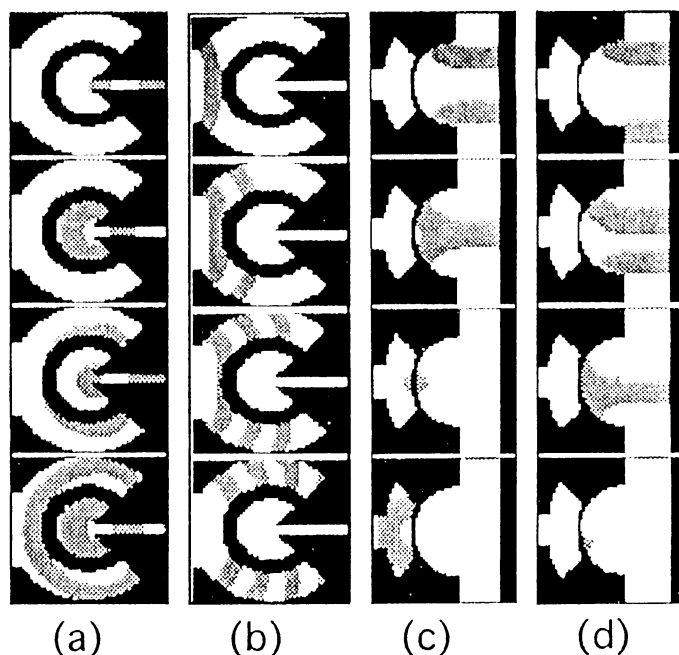
従来この式は、一次元の神経上の興奮信号伝播の研究に使われるが、ここでは拡張して二次元の場での信号伝播を調べるのに用いている。

試みの第一段階として、我々は図のような空間的非対称性を持つ反応拡散場での、反応波伝播のシミュレーションを行った。なお、図中で白い部分が式(1)に示すような反応拡散場 ($\gamma = 1$) であり灰色に見えるところは反応波である。そして黒い部分は拡散のみが伝わる場 ($\gamma = 0$) である。

図のように形状的非対称性を利用することによって、情報（ここでは反応波）の伝達に方向性が生じること、すなわちダイオード特性が現われることがわかった(a),(b)。また、(c),(d)のように反応拡散場を配置すれば、論理積演算にさらに時間の条件を取り入れた処理が可能であり、同時に反応波の位相差の検出も可能であることがわかった。

また、メズスコピック系において自由エネルギープロファイルが示す一次相転移的な性質を利用すれば、固体基盤上でも興奮場が作製可能であり、上に述べたような論理演算を行う素子を構成することができるという理論的予測も併せて行っている[1]。

今後、ダイオード特性以外にも時間遅れ演算等を組み合わせることにより、興奮場を用いた並列処理の新しいアルゴリズムを構成し、将来的には上述の理論的予測に基づいた現実空間での素子（回路）の作製を考えている。



図：二次元の興奮場での信号伝播
(a),(b)はダイオード特性（左 右のみ）、
(c),(d)は上下から同時に信号が到着した場合のみ左に信号が伝播する。

[1] K.Yoshikawa *et al*, *IEICE TRANS. ELECTRON.* E80-C, 1997, in press.

BEGINNING OF MATHEMATICAL AND PHYSICAL BIOLOGY IN KOREA

Tae-Soo Chon

Department of Biology, College of Natural Sciences,
Pusan National University, Pusan 609-735 KOREA
(E-mail: anax@bugs.bio.pusan.ac.kr)

I am very grateful that I was requested to write an article on JAMB for the development and current status in mathematical and theoretical biology in Korea. I still remember when I attended the meeting of "Kyoto Conference on Mathematical Biology" in June 1996. It was a real joy to me, and was a good chance to have a perspective on mathematical sciences in biology and ecology in Japan. I was very impressed that, in Japan, mathematical biology has a good history, has excellent man power, and covers all spectrum of biology. I learned that all this good history has been stemmed from the great leaders, Professor Ei Teramoto and Akira Okubo, who pioneered in this field since early 1960s. I thank them for leading theoretical biology not only in Japan, but also in the world.

In Korea, unfortunately, we do not have a long history in interdisciplinary sciences, like mathematical/physical biology. As you might all know, in our country we put a great emphasis on economic development since early 1960s. Consequently much attention has been given to engineering and applied aspects of sciences. Even in pure sciences, more or less short-ranged side, which will be used for devoting to economic resources in the very near future in the country, received much more attention. Mathematical and theoretical biology is not an exception. There has been no direct approach to mathematical biology until late 1980s, except in the very narrow field of bio-medical engineering where medical instrumentation requires some knowledge in mathematical/physical biology.

Perhaps based on economic development in our country since the beginning of 1990s, they started to pay attention to long-term, theory-based sciences, including interdisciplinary fields. One of the most important motive to develop in this field, perhaps I should mention, was given by the foundation of Pohang University of Science and Technology (POSTECH) in 1987. As some of the readers might already know, the institution was supported by Pohang Iron and Steel Company, one of the largest of this kind in the world and a symbol of economic development in Korea. With sound

education planning, good facilities, excellent man power, and research funds, it became one of the most well-known and leading research institutions in science in Korea in such a short time. In this academic environment, the researches in POSTECH have been enthusiastic in challenging into new fields of science. Naturally the field interfacing biology and physics/mathematics was the one that they gave a full attention. Especially, the Department of Physics, POSTECH, took the lead in challenging these topics.

In this regard, the year 1993 was a meaningful year in developing mathematical/physical biology in Korea. Several noteworthy meetings were initialized in that year. The first International Workshop on Complex fluid was opened in March, supported by Basic Science Research Institute, POSTECH. Korean scientists interested in meso-scale phenomena (like membrane, polymer, etc.) in biology were first assembled at this meeting, and internationally well-known scholars were invited to this workshop. Topics such as 'Polymer and colloidal interactions with membranes', 'Dynamics of membrane', 'Deformation of ionic gels under electric fields', 'Structure of dynamics of polymer micelles', and problems related to 'Ion channel' were discussed in this workshop.

In July in the same year another meeting relevant to theoretical biology was also open in POSTECH. This was the "First International Workshop on Nonlinear Dynamics and Chaos". Along with many physics- and chemistry-related topics, interesting subjects which could be implemented in biology were also discussed in this workshop including: 'Aggregation, anisotropy and biased random walks to the seed on two-dimensional lattices by Y. Kim (Dept. of physics, Kyung-Hee Univ.). The second workshop was held again in July 1995. Also the organizers opened the first winter school on Nonlinear Dynamics and Chaos in 1996, again in POSTECH. During this meeting topics relating to neuroscience were discussed such as 'Introduction to biological neural oscillators and phase models' by S.-K. Hahn, Dept. of Physics, Chungbuk National University.

It seems 1993 was the 'sprouting' year for initiating contemporary interdisciplinary sciences in Korea. Since 1993 there have been many large and small academic meetings relating to physical/theoretical biology. A meeting, perhaps most directly aiming for linking the two fields, physics and biology, was held in POSTECH in February, 1995. It was called the workshop for "Interface between Physics and Biology", supported again by the Basic Science Research Institute, POSTECH. The theme of the workshop was "How to bring life to physics and bring physics to life?" In this workshop

interesting topics were presented such as: 'Temporal dynamics of biological neurons' by Hyungtae Kook, Dept. of Physics, Kyungwon Univ., 'Statistical physics and stochastic approach to membrane/polymer systems' by Wu Kyung Sung, Dept. of Physics, POSTECH, 'Synchronization and bursting in the visual systems' by S.-K. Hahn, Dept. of Physics, Chungbuk National University, 'Non-linear dynamics in heart and brain' by Kwang Suk Park, Dept. of Biomedical Engineering, College of Medicine, Seoul National University, and 'Structural biology using X-ray crystallography' by B.-H. Oh, POSTECH.

I feel I should mention a scientist in the field of physical/theoretical biology in Korea, possibly being a leader in the future. He is Professor Sung Wu Kyung, Department of Physics, POSTECH. He was the organizer of the above-mentioned workshop on "Interface between Physics and Biology". Fundamentally interested in investigating the unified stochastic description for the dynamical processes, he is devoted to develop methodologies of statistical physics and stochastic processes for interpreting various biological phenomena involving biomembranes, polymers and ion channels. One example of his papers is 'Translational dynamics of a particle with anchored chains in entangled polymers' by W. Sung and Min Gyu Lee in Physical Review E (51:2 1236 - 1245).

Another researcher, I may mention, is Professor Seunghwan Kim, Department of Physics, POSTECH. He runs his lab of 'Nonlinear and Complex System', and was one of the key organizers of various workshops on 'Nonlinear Dynamics and Chaos' meeting above mentioned. The prime objective of his research activities is to understand the underlying regularity and universality behind seemingly irregular and complicated dynamical phenomena through the systematic study of dynamics of nonlinear and complex model systems. In particular, synchronization and pattern formation through cooperation of nonlinear elements, incorporating with the paradigms of the Josephson junction array system and networks of biological neural elements, are his specialty. His information could be obtained at the web site of <http://www-nctl.postech.ac.kr/>

Also the activity of Korean Biophysical Society deserves an attention in the regard that it would lead mathematical/physical biology in the future in the country. This society was founded again in '1993', and now it has 241 members. Presently, reflecting the economic importance in Korea as I mentioned before, micro-aspect and more applied study on medical, chemical, and molecular biology have been main stream in this

society. However, there is a strong chance that the society would lead the studies covering all aspects of mathematical/physical biology, along with the development of studies in interdisciplinary sciences in Korea. They are planning to open a symposium in Far East Asia in 2000 with Japan and China. The information on the society can be obtained from Professor Young Ki Kim, Secretary General of Korean Biophysical Society at the email address: "ykkim10@cbucc.chungbuk.ac.kr".

As you probably noticed, in the field of mathematical and physical biology in Korea, most studies have been oriented toward chemical and physical sides in micro- and meso-scale, mostly linking with molecular biology. Theoretical study in macro-aspect relevant to ecology and behavior is really in an incubation period in Korea. There might be some institutions belonging to the field of environment, agriculture, forestry and aquatic resources, which could pursue these topics as one of the long-range goals for research. However, presently they are mostly involved in the short-term research of application aspect, in the field such as pest management, environmental conservation, ecosystem and production management, using more practical, applied and 'management strategy-based' models. Soon in the future, I believe these institutions would start researches on mathematical and theoretical biology since the modelling and planning in ecology and behavior would eventually rely on findings from mathematical/theoretical biology. This was one of my personal motivations to learn mathematical biology, and visited the Kyoto conference.

Our laboratory just started to study about the diffusion process (dispersal) of pest populations, spatial and temporal patterning of ecosystem data, and quantitative interpretation of locomotive behavior of animal, but we are really in the beginning stage. When I attended the Kyoto conference, I was really impressed that there are so many in depth and 'state-of-the-art' presentations on various topics on macro-scale phenomena in biology; ecosystem, community, population, behavior, and evolution and genetics. I would be very pleased if any of Japanese researchers interested in the topics similar to us could kindly contact us to give encouragement and advice, and could possibly establish a long-time cooperation. Again I thank for the editor in JAMB newsletter, who kindly gave me a chance to introduce the beginning mathematical biology in Korea.

会員情報の更新 ('97.4~'97.8)

新入	中丸 麻由子 九州大学 理学部 生物学教室 数理生物学講座 〒812-81 福岡市東区箱崎6-10-1	Nakamaru, Mayuko nakamaru@mbox.biology.kyushu-u.ac.jp : email 092-642-2642 : Tel. 092-642-2645 : Fax.
変更	梯 正之 広島大学医学部保健学科 〒734 広島市南区霞1-2-3	Takehashi, Masayuki mkake@ipc.hiroshima-u.ac.jp : email 082-257-5350 : Tel. 082-257-5350 : Fax.
変更	嶋田正和 東京大学大学院 広域科学専攻 広域システム科学系 (生物) 〒153 東京都目黒区駒場 3-8-1	Shimada, Masakazu mshimada@balmer.c.u-tokyo.ac.jp : email 03-5454-6796 : Tel. 03-3485-2904 : Fax.
変更	島野 顕継 大阪工業大学工学部 経営工学科 〒535 大阪市旭区大宮5-16-1	Shimano, Akitsugu shimano@lebia.dim.oit.ac.jp : email 06-954-4695 : Tel.
変更	陀安 一郎 京都大学大学院農学研究科 地域環境科学専攻 森林生態学研究室 〒606-01 京都市左京区北白川追分町	Tayasu, Ichiro tayasu@kais.kyoto-u.ac.jp : email 075-753-6080 : Tel. 075-753-6080 : Fax.
変更	津田 みどり 九州大学農学部 生物的防除研究施設 天敵増殖学部門 〒812-81 福岡市東区箱崎 6-10-1	Tuda, Midori tuda@grt.kyushu-u.ac.jp : email 092-642-3038 : Tel.

編集後記

本号が大阪地区で担当するニュースレターの最後の号になります。すでに次期編集局員候補の方々にはご内諾をいただいておりますが、正式には10月の数理生物学シンポジウムの時に開かれる総会で決めていただくこととなります。

この2年間、発行予定日が迫ってくると原稿の集まりが気になり、紙面が埋まるかどうか気をもんだこともずいぶんありました。何とか予定の6号を発行することができたのは、原稿依頼に快く応じてくださった皆さん、そして積極的に原稿を持ち込んでくださった皆さんのおかげです。改めて、心からお礼を申し上げます。第18号の編集後記では、巖佐前編集局長のご提言を生かし、数理生物学の様々な分野の方々との幅広い交流と若手の育成に貢献することを編集方針にしたいと述べました。どうしても生態学中心になりがちな日本の数理生物学の中で、できるだけ他分野の方々に原稿をお願いするよう心がけては来ましたが、改めて紙面を振り返ると、今一つ力が足りなかったように思います。若手に発表の場を提供するという意味で、第22号では修士論文特集を組みました。今後も継続するかどうかは次期編集局次第ですが、何らかの形で若手の研究を紹介する場を設けていただければ有り難いと思います。前編集局の時代には、Journal of Theoretical Biologyに掲載された論文の著者に研究紹介をお願いするという企画を組んでおられました。今期の編集局に入ってからはこの企画を休んでいましたが、JTBに限らず、海外の論文誌に掲載された研究の紹介をお願いすることは、紙面の活性化のためにも、また新たな会員の発掘のためにも有効な手段であると思います。

事務局移転にあたっての挨拶でも述べましたが、国際交流、特に欧米だけに捕らわれない国際交流も、編集方針として頭の中にもありました。今回、Tae-Soo Chon教授に韓国の数理生物学事情をご紹介いただき、小さな一歩ではありますが、想いを形に表すことができました。新編集局の皆様は、いろいろなアイデアを持っておられることと思います。これまでのニュースレターの内容にとらわれず、紙面に新風を吹き込んでいただくことを期待しています。これからの2年間、よろしくお願いいたします。(難波)

目次

第7回数理生物学シンポジウムのお知らせ 表紙見返し

第7回数理生物学シンポジウム

プログラム 1

予稿集（詳しい目次はプログラムを参照して下さい） 4

寄稿

Beginning of Mathematical and Physical Biology in Korea Tea-Soo Chon 41

会員情報の更新（'97.4～'97.8）／編集後記
目次

裏表紙見返し
裏表紙

数理生物学懇談会ニュースレター第23号
1997年9月発行
〒590 堺市大仙町 2-1
大阪女子大学学芸学部基礎理学科
数理環境科学研究室内
数理生物学懇談会ニュースレター編集局
印刷・製本 うめだ印刷（株）