

JAMB Newsletter No. 29

数理生物学懇談会
ニュースレター

特集 第9回 数理生物学シンポジウム

第29号

1999年9月

*Japanese Association
for
Mathematical Biology*

第9回 数理生物学シンポジウム 日程

期間：1999年10月14日（木）－16日（土）

場所：東京大学大学院数理科学研究科大講堂

10月14日（木）

午前 一般講演（10：00－12：30）

午後 オーガナイズドセッション1

「山口先生追悼」（13：30－16：30）

特別講演 Dmitrii O. Logofet（16：40－17：40）

総会（17：50－18：20）

10月15日（金）

午前 一般講演（9：00－12：30）

午後 一般講演（13：30－15：00）

ポスター（15：00－17：00）

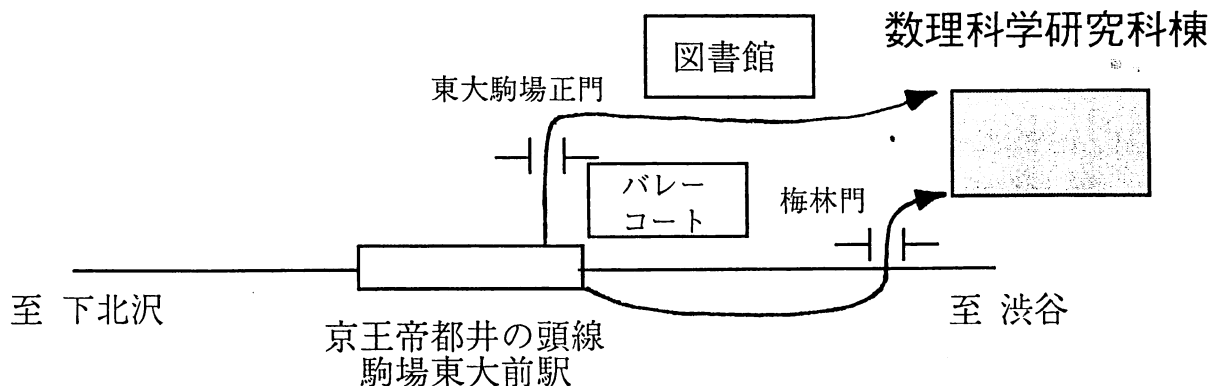
懇親会（18：00－）

10月16日（土）

午前 一般講演（9：00－12：15）

午後 オーガナイズドセッション2

「カオス結合系」（13：30－16：30）



*東京大学駒場キャンパスの地図は、以下のホームページに載っています：
<http://www.adm.u-tokyo.ac.jp/soumu/soumu/outline/039.html>

第9回数理生物学シンポジウム 総会議案

数理生物学懇談会事務局長 竹内康博

議題

1. 数生懇(JAMB)とSMB(アメリカ中心)、ESMTB(ヨーロッパ中心)との国際交流について。
 - (1)2001年7月 JAMBとSMB 共催でハワイで会議
 - (2)2001年、ファンドが通ったら日本と英国で共同研究集会
 - (3)2002年、ESMTBの会議(イタリア、ミラノ)にJAMBとSMBが共催の形で参加する。
2. 若手(学生)対象に学会賞を出す。
3. ニュースレター新編集局の承認。
4. 大久保賞選考委員の交代について。
5. 会費納入の訴え。
6. 事務局員の補充。
7. その他。

若干の説明:

1. アムステルダムにおける国際会議に参加する中で、JAMBメンバーが他の関係学会と非公式な議論をしてきました。どの会議も事務局が中心になるでしょうが、organizing committeeとscientific committeeは全国的に選ぶことになると思います。費用は学会で準備することは考えていません。基本的には個人負担です。例えばハワイ会議は、北海道で会議するのと同じくらいの費用でいけるのではないかという感じで考えられています。秋のシンポとの関連は2001年はハワイに統合、2002年は独自に開催するのがいいのではないかと個人的には考えています。ハワイは国内と同じという位置づけです。JAMBはESMTBより会員数が多いです。
2. 学生に対する賞ですが、大久保賞で毎年20万円確保しているので、2年間で20万円を大久保賞用に当てれば、毎年10万円弱の財源が確保できそうです。賞の趣旨は学生の激励にあるので、金額は1万円でもいいのではないかと考えています。

第9回 数理生物学シンポジウム

1999年10月14日(木) - 16日(土)
東京大学大学院数理科学研究科大講堂

14日 10:00-12:30 一般講演

- 10:00-10:20 小島久恵, 檜森与志喜, 神原武志(電通大)
雑草の繁殖戦略の適応進化シミュレーション
- 10:20-10:40 中山木綿(東大), 瀬野裕美(奈良女子大), 松田裕之(東大海洋研)
植物個体群における2倍体とアポミクト3倍体の共存可能性
- 10:40-11:10 若野友一郎, 山村則男(京大生態研センター)
囚人のジレンマゲームにおいて、協力行動を実現する進化的に安定な学習戦略

11:10-11:20 休憩

- 11:20-11:50 濱口弓佳, 高須夫悟(奈良女子大), 坂井陽一(九州国際大),
重定南奈子(奈良女子大)
ハレム魚類の性転換戦略に関する数理的研究
- 11:50-12:10 鈴木麗瑩, 有田隆也(名大)
学習が進化の過程に与える影響に関するシミュレーション解析
- 12:10-12:30 松浦弘幸(政策研究大学院大), 中野正博(産業医科大)
確率共鳴原理で動作する筋肉系の機械効率

14日 13:30-16:30 オーガナイズドセッション1

「山口先生追悼」

オーガナイザー：稲葉寿

- (1) 三村昌泰(広島大)
競合・拡散方程式系の棲み分け解について
- (2) 森田善久(龍谷大)
弛緩振動からバースト振動へ
- (3) 細野雄三(京都産業大)
反応拡散方程式の進行波解の速度はどのようにして決まるのか

14日 16:40-17:40 特別講演

Dmitrii O. Logofet (IFARAN, Russia)

Markov chains as models for succession: classic paradigm and new developments

14日 17:50-18:20 数理生物学懇談会総会

15日 9:00-12:30 一般講演

- 9:00-9:15 木崎伸也, 香取真理(中央大)
森林の林冠ギャップの空間分布とイジング模型
- 9:15-9:35 藤曲哲郎(金沢大)
個体群動態における密度依存の多重性について
- 9:35-9:55 佐竹暁子, 巖佐庸(九大), Stephen Hubbell (Univ. Georgia)
熱帯季節林 (BCI) 50haプロットの時空間林冠動態の解析

10. 9:55-10:25 大澤恭子, 高須夫悟 (奈良女子大), 川崎廣吉 (同志社大),
重定南奈子 (奈良女子大)
競争系の多様性と攪乱の効果---コンパートメント・モデルによる数理的研究

10:25-10:35 休憩

11. 10:35-11:05 久保香子, 高須夫悟, 重定南奈子 (奈良女子大)
閉鎖系における硝化細菌の定着に関するコンピュータシミュレーション
12. 11:05-11:35 鈴木泰博 (東京医歯大), 高林純示 (京大), 田中博 (東京医歯大)
抽象化学反応系を用いた生態学における三者相互作用系の研究
13. 11:35-11:55 丹羽洋智 (農水省水産工学研究所)
群れは雁行形態をどのように維持するか?
14. 11:55-12:10 今隆助, 竹内康博 (静岡大)
宿主の侵入による宿主-寄生者系の構造の変化
15. 12:10-12:30 向草世香, 巖佐庸 (九大)
環境の空間異質性が種の共存に及ぼす影響

15日 13:30-15:00 一般講演

16. 13:30-13:50 中島久男 (立命館大), 米島香織, 瀬野裕美 (奈良女子大)
間欠的競争関係にある2種系の絶滅と共存
17. 13:50-14:20 宇野民幸 (名大)
3種Lotka-Volterra系における大域的挙動のロバスト性について
18. 14:20-14:40 山下仁, 巖佐庸 (九大)
アダプティブ・マネジメント: 絶滅リスクにどう対処するか
19. 14:40-15:00 中桐齊之 (茨城大), 田尾知巳, 泰中啓一 (静岡大)
生態系におよぼす生息地破壊の影響

15日 15:00-17:00 ポスターセッション

- P1: 木崎伸也, 香取眞理 (中央大)
ワタリバツタの相変異のモデル化
- P2: 瀬野裕美, 佐藤葉子 (奈良女子大)
Galton-Watson分枝過程による姓の存続性に関する数理モデル解析: 日本の姓の存続性
- P3: 吉田勝彦 (東大)
構成要素が進化する相互作用網における多様性変動の数値実験
- P4: 佐藤一憲 (静岡大), 松田裕之 (東大海洋研)
生息地の破壊による生物種多様性の減少
- P5: 土居雅広, 府馬正一, 坂下哲哉, 宮本霧子, 武田洋, 中村裕二 (放射線医学研), 川端善一郎 (京大)
微生物制御実験生態系における個体群動態の環境負荷への応答特性モデル
- P6: 村西 秀規, 竹内康博 (静岡大)
移動を伴うLotka-Volterraモデルの安定性解析
- P7: 稲田喜信, 河内啓二 (東大先端科学技術研究センター)
魚群行動の安定性の評価
- P8: 田尾知巳, 泰中啓一 (静岡大)
コンタクトパーコレーションプロセス: サイト過程
- P9: 泰中啓一 (静岡大)
囚人のジレンマゲームのメタ個体群動態

- P 1 0 : 梯正之 (広島大)
 性行為感染症の数理モデルー簡単なモデルはどこまで有効か?ー
- P 1 1 : 小林亮 (北大), 本多久夫 (兵庫大)
 卵黄囊表面における血管分岐系形成のモデル
- P 1 2 : 高木拓明, 金子邦彦 (東大)
 遺伝暗号系進化への相互作用的アプローチ

1 5 日 1 8 : 0 0 - 懇親会

1 6 日 9 : 0 0 - 1 2 : 1 5 一般講演

- 2 0 . 9 : 0 0 - 9 : 2 0 関村利朗 (中部大)
 蝶の羽におけるパターン形成
- 2 1 . 9 : 2 0 - 9 : 4 0 吉澤貴史 (電通大)
 タスクに依存した空間情報を表現するマップ形成における扁桃核の役割
- 2 2 . 9 : 4 0 - 1 0 : 0 0 皆川真徳, 榎森与志喜, 神原武志 (電通大)
 体表面で受容した情報に基づく電気魚の物体の距離検知の神経機構
- 2 3 . 1 0 : 0 0 - 1 0 : 2 0 榎森与志喜, 神原武志 (電通大)
 弱電気魚の混信回避行動における中枢での体表面情報の統合機構

1 0 : 2 0 - 1 0 : 3 0 休憩

- 2 4 . 1 0 : 3 0 - 1 0 : 5 0 神原武志 (電通大)
 免疫系における記憶と寛容の統一モデル
- 2 5 . 1 0 : 5 0 - 1 1 : 2 0 石井一成 (名大), 松田博嗣 (九大)
 分子進化の定常進化速度と置換数の分散指数
 ー一般公式といくつかの変動環境集団遺伝学モデルへの適用例ー
- 2 6 . 1 1 : 2 0 - 1 1 : 4 0 井上聡, 木明学, 榎森与志喜, 神原武志 (電通大)
 相対速度に依存しない、ヒゲコウモリの標的間距離検出ニューラルメカニズム
- 2 7 . 1 1 : 4 0 - 1 1 : 5 5 遠矢周作, 日下亜紀, 巖佐庸 (九大)
 造血幹細胞システムに関する数理モデル
- 2 8 . 1 1 : 5 5 - 1 2 : 1 5 川口勇生, 佐々木顕 (九大)
 異なる抗原タイプの共存可能性ー Dengue ウイルスー

1 6 日 1 3 : 3 0 - 1 6 : 3 0 オーガナイズドセッション 2

「カオス結合系」

オーガナイザー：巖佐庸

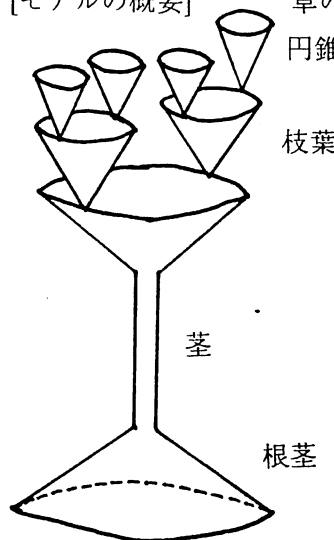
- (1) 守田智 (静岡大)
 カオス結合系の挙動について (入門以前)
- (2) 巖佐庸 (九大)
 ブナ林および熱帯林の一斉開花結実現象の結合マップモデル
- (3) 合原一幸 (東大)
 カオス結合系と脳
- (4) 金子邦彦 (東大)
 カオス結合系から複雑系生命科学へ

雑草が与えられた環境において、多くの光資源や土壌資源を獲得することにより、より多くの種子を生産するために、いかなる戦略を用いているかは、動物の適応戦略に劣らず面白い問題である。

状況に応じてさまざまに変化していく環境のもとで、各種の草が、遺伝的に与えられた自分の能力の範囲内で資源獲得競争に対応していく場合の、基本戦略として、本モデルでは、以下の点に着目して、シミュレーションを行う。

本モデルで解決すべき主要な問題は光および土壌資源を獲得するための草の形状（茎や枝葉の構造と地下茎や根の構造）を、遺伝的制約の範囲内で最適にしていくために獲得した資源をどのように配分していくか、という最適化問題に草はどのようにして答えを出しているか、ということである。

[モデルの概要]



草のモデルとしては、図に示すようにシュートのユニットとして円錐を用い、その組合せによって草の形状を表わす。

(I) 構造パラメータ

各円錐の開きの角度と高さの上下限は遺伝的に決まっている。茎は高さ太さの上下限が与えられている。その範囲内で資源配分に応じた値をとる。

(II) 資源獲得のルール

○光合成により生じるデンプン等の資源（光養分）は、枝葉円錐の底面に当る光量に比例して形成される。

○水、ミネラルその他の土壌から獲得する資源（土養分）は、根茎円錐の表面積から吸収される。

(III) 茎、枝葉、根茎の成長ルール

各部分は配分された光養分と土養分の範囲内で、それらを用いて成長を行う。

成長速度、成長限界は遺伝的に決まっているので、どのような形状になるかは、主に養分の配分によって決まる。

(IV) 養分配分のルール

基本的には、光資源と土壌資源がバランスよく獲得されるように配分が行われるものとする。すなわち、光養分量が少なくなってくると、枝葉や茎への配分を増やし、土養分が少なくなれば、根茎に配分を増やす。

(V) 花、種への資源配分

花と種への配分の開始時期は気候だけでなく草全体の成長率の停止など、内部的要因によっても決まってくる。

植物個体群における2倍体とアポミクト3倍体の共存可能性

○中山 木綿* (東京大学大学院農学生命研究科)

瀬野裕美 (奈良女子大学大学院人間文化研究科)

松田裕之 (東京大学海洋研究所)

1 はじめに

植物の中には有性生殖をおこなう2倍体の他に単為生殖可能な3倍体が存在する。3倍体アポミクトは受精を伴わずに種子を生成し、遺伝的には栄養繁殖と同様に遺伝子の組み換えが起こらない繁殖様式をもつ。アポミクトは不正常的な減数分裂により花粉を生産し、2倍体と交雑が可能であることが実験により確かめられている。本研究では、異なる繁殖様式をもつ交雑可能な植物が共存可能か否かについて数理的考察を試みる。

2 数理モデル

一回繁殖型の一年生植物の混合個体群について、2倍体と3倍体それぞれの密度変化ダイナミクスを離散力学系によって数理モデリングを行った。個体の分布に関して空間の構造は考慮せず、集団内ではrandom matingを行うものとする。3倍体の花粉を2倍体のめしべに与えると確率 r で2倍体の種子ができ、確率 $1-r$ で3倍体の種子ができると仮定する。2倍体個体数密度 x_t とアポミクトの個体数密度 y_t の変動ダイナミクスは、次のように与えられる：

$$x_{t+1} = F_1 \cdot \left\{ g_1 s_1 \frac{ax_t}{ax_t + by_t} x_t + g_1 s_1 \frac{rby_t}{ax_t + by_t} x_t \right\}$$

$$y_{t+1} = F_2 \cdot \left\{ g_2 s_2 \frac{(1-r)by_t}{ax_t + by_t} x_t + g_3 s_3 y_t \right\}$$

a, b はそれぞれ2倍体とアポミクト一個体あたりの生産花粉数とする。 s_1, s_2, s_3 はそれぞれ2倍体、雑種、3倍体の生産種子数とし、その発芽率を g_1, g_2, g_3 とする。また、第 $t+1$ 世代目の発芽種子が繁殖可能個体まで生存する確率を F_1, F_2 とする。 x_{t+1} の右辺 $\{$ 内の第1項は自殖によって生産される発芽種子数密度、第2項はアポミクトと2倍体の交雑で生産される発芽種子数密度を表す。 y_{t+1} の右辺 $\{$ 内の第1項はアポミクトとの交雑によって2倍体が生産するアポミクトの発芽種子数密度、第2項はアポミクトが生産する発芽種子数密度である。

F_1 と F_2 は2倍体とアポミクトの密度の関数とする。集団内の発芽種子数総密度 z_t は次のように書ける。

$$z_t = g_1 s_1 \frac{ax_t + rby_t}{ax_t + by_t} x_t + g_2 s_2 \frac{(1-r)by_t}{ax_t + by_t} x_t + g_3 s_3 y_t$$

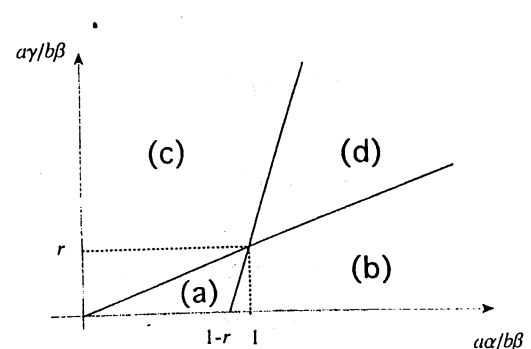
集団内の発芽種子密度が増加するにつれ生存確率は指数関数的に減少すると仮定し、次のように与えた：

$$F_i(z_t) = \varepsilon_i e^{-\rho_i z_t} \quad (\leq \varepsilon_i), \quad (i = 1, 2)$$

ただし、パラメータ ρ_i は密度効果の強さを表す係数である。

3 結果

2倍体と3倍体アポミクトからなる混合集団が安定である構造は次の4つの場合：(a) 2倍体と3倍体が共存する、(b) 2倍体の単一集団、(c) 3倍体の単一集団、(d) 初期密度に依存して、どちらか一方のみからなる単一集団になる。共存の可能性がある場合は、2倍体と3倍体両方の発芽種子数が非常に小さいときである。(b)、(c)の場合、それぞれの単一集団は発芽種子数が大きい個体群で占められる。(d)の場合、初期個体数密度の大きい個体群が単一集団となる。



囚人のジレンマゲームにおいて、協力行動を実現する 進化的に安定な学習戦略

若野友一郎 山村則男 (京都大学生態学研究センター)

利他行動の進化を説明するモデルのひとつとして、囚人のジレンマゲームがよく用いられる。記憶が前回のゲームの結果のみに限定される戦略間での進化的シミュレーションの結果、Pavlov が協力を実現する戦略として発見されている。しかしながら我々の数値解析の結果、Pavlov のみならず、記憶が前回のゲームの結果のみに限定される戦略間では、協力的な戦略は決して進化的に安定にはなりえない事が示唆された。Pavlov は、前回の結果が良ければ同じ手を出し、悪ければ違う手を出す、という戦略であるが、このような行動はさまざまな動物においてよく見られるものであり、強化学習と呼ばれている。そこで我々は、強化学習を行うプレイヤーを具体的に構築し、その振る舞いを調べた。各プレイヤーは、内部状態の正負に応じて協力、あるいは裏切りをプレイする。各プレイヤーはそれぞれ判断基準値をもち、この値に応じて1回のゲームごとに学習を行い、内部状態を変化させる。シミュレーションの結果、判断基準値によって協力的なプレイヤーとそうでないプレイヤーが存在する事がわかった。学習の方法がデジタル（前回の結果に満足するか否か）の場合は、協力的なプレイヤーはそうでないプレイヤーによって侵入された。しかし学習の方法がアナログ（満足のレベルが連続的）の場合は、協力的なプレイヤーは非協力的プレイヤーの集団に侵入し、安定な協力状態を実現した。さらにこの協力的なプレイヤーからなる集団は、All-C、All-D、TFT、Pavlov などの単純な戦略の侵入に対して安定であった。これらの結果は、プレイヤーが単純な学習能力さえ、持っていれば、相互協力が安定に実現されうることを示している。

Digital Learner (内部状態 h 判断基準値 s 前回のゲームの結果 f)

$$\Delta h = \text{sgn}(f - s) \cdot \text{sgn}(h) \quad \text{sgn}(x) \equiv \begin{cases} 1 & (x \geq 0) \\ -1 & (x < 0) \end{cases}$$

Analog Learner

$$\Delta h = (f - s) \cdot \text{sgn}(h)$$

ハレム魚類の性転換戦略に関する数理的研究

○濱口弓佳（奈女大・人間文化）高須夫悟（奈女大・理）
坂井陽一（九州国際大・経済）重定南奈子（奈女大・理）

南日本の珊瑚礁域に分布しているハレム魚類のアカハラヤッコは、2つの異なった産卵戦術を持っている。孤立したハレムにおいては、すべての雌は毎日産卵を行うが、いくつかのハレムが隣接している場合は、産卵の頻度を下げることにより他個体よりも早く成長する雌の存在が知られている（産卵拒否行動）。

孤立ハレムでは、支配雄が死亡すると最大の雌が性転換を行い雄になる（後継性転換）。隣接ハレムでは1ハレムの雄が死亡すると、残った雄が二つのハレムを統合し大きなハレムを形成する。しかし大きなハレムでは、支配雄がハレムの最大雌に対して社会的制御を十分に行えないために、最大雌は性転換して雄となり、ハレムは再び二つに分割される（ハレム分割性転換）。一般に、ハレムにおける雄の繁殖率は雌の数倍になるので、雌は性転換を行うために、さまざまな戦術をとることが知られている。その中でも、隣接ハレムにおける産卵拒否行動は、産卵のエネルギーを成長に投資することによって、近隣ハレムの雌に対して優位に性転換を行うための戦術だと考えられる。

本研究では、まず隣接ハレムにおける優位雌のとりうる生活史をモデル化し、個体の平均適応度を求めた。さらに雄の座を巡って競争している優位雌間での進化的に安定な産卵頻度を求めた。

解析結果をまとめると、（1）最適な産卵頻度は、雌雄の死亡率の比が雌に偏るほど下がる。（2）1ハレム内の雌数が増えるほど、最適産卵頻度は下がる。（3）後継性転換、ハレム分割性転換、そして産卵拒否がより顕著になった状況ともいえる独身性転換を、パラメーターに依存して連続的に説明することができる。つまり、アカハラヤッコは、雌の死亡率が高く、ハレム内の雌数が多いような状況では独身性転換を行っている可能性が示唆された。

学習が進化の過程に与える影響に関するシミュレーション解析

鈴木 麗璽 有田 隆也

名古屋大学 大学院人間情報学研究所

reiji@info.human.nagoya-u.ac.jp

ari@info.human.nagoya-u.ac.jp

1. はじめに

進化と学習の相互作用に関する重要なトピックに、Baldwin 効果がある。この現象は、ラマルク的な獲得形質の遺伝の仕組みが無くても、集団における個体の学習が集団全体の進化に方向性を与え、進化のスピードを促進するというものである。一般には以下の2つの段階を経て学習により獲得されていた形質が次第に生得的な形質へと進化していくものとされている。

第1段階：学習により生存上有利な形質を獲得した個体が次世代に多く子孫を残す。

第2段階：十分多くの個体が生存上有利な形質を学習により獲得した集団では、学習にかかるコストのためその形質を生得的に獲得している個体が次世代に多く子孫を残す。

これまで、Baldwin 効果に関する進化実験による研究は Hinton と Nowlan による先駆的実験[1]をはじめとして、最適解が固定されたものがほとんどであり、動的な環境において Baldwin 効果がどのように働くかは未解明であった。しかし、現実世界においては、学習はむしろ動的な環境において有効に働くと考えられるため、動的な環境における進化と学習の相互作用を明らかにすることは重要であると言える。

2. 表現型の可塑性を導入したくり返し囚人のジレンマゲームの戦略の進化モデル

この研究では、最適解が決まらず、個体間の相互作用のみを考慮した動的環境として、くり返し囚人のジレンマゲームの進化実験を取り上げ、我々の提案するメタ・バプロフ学習を戦略に導入することで動的環境における進化と学習の相互作用について解析する。構築したモデルは次のとおりである。

くり返し囚人のジレンマゲームは、社会的集団に生じるジレンマ状態をシンプルに抽象化したモデルであるが、この研究では以下の利得行列を用いる。

表1：囚人のジレンマゲームの利得行列

相手の手(→)	協調	裏切り
自分の手(↓)	(C)	(D)
協調 (C)	(3, 3)	(0, 5)
裏切り (D)	(5, 0)	(1, 1)

(自分の得点, 相手の得点)

集団中の各個体の持つジレンマゲームにおける戦略は、戦略遺伝子列 GS と学習遺伝子列 GL の2つの遺伝子列の組で表現される。戦略遺伝子列は履歴に依存して次回の手を決定する戦略を定義する。記憶長 m の戦略は裏切りを0、協調を1として以下のような2進数で表された履歴 h_m を持つ。

$$h_m = (a_{m-1}, \dots, a_1, a_0) \quad (1)$$

ここで a_0 は前回の相手の手、 a_1 は前回の自分の手、 a_2 は前々回の相手の手...とする。ある履歴 k に対応して次回出すべき手を A_k とすると、記憶長 m の戦略は、

$$GS = [A_0, A_1, \dots, A_{n-1}] \quad (n=2^m) \quad (2)$$

と表すことができる。これを戦略遺伝子列とする。

さらに、各 A_k に対してその表現型(協調または裏切り)が可塑性を持つかどうかを L_k (0: 可塑性を持たない, 1: 可塑性を持つ)として、学習遺伝子列を

$$GL = [L_0, L_1, \dots, L_{n-1}] \quad (3)$$

と定義する。

可塑性を持つ表現型は、対戦中にその表現型を用いた結果に応じて、メタ・バプロフ学習行列(表2)に基づいて表現型を変更(学習)する。

表2：メタ・バプロフ学習行列

相手の手(→)	C	D
自分の手(↓)	C	D
C	C	D
D	D	C

以上のような戦略を持つ集団について、ノイズありのくり返し囚人のジレンマゲームの総当たり戦を行い、その合計得点を各個体の適応度としたルーレット選択により次世代の集団を作り出す操作をくり返し、集団を進化させる。その際、遺伝子の一点突然変異を導入する。

3. 実験結果と考察

記憶長2(初期集団はランダム)の集団において、パラメータとして突然変異率0.001、個体数1000、ノイズ率2% 未来係数0.99、世代数2000を用いて進化実験を行った。その結果、試行の約75%で図1のような傾向を持つ進化が確認された。なお、集団中を占める戦略個体は、可塑性を持つ学習遺伝子に対応する戦略遺伝子を x と置き換えた戦略遺伝子列でまとめて表現してある(e.g. GS=[1000], GL=[1001]→[x00x])。

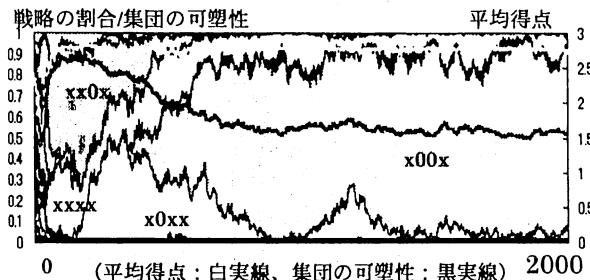


図1：記憶長2での実験結果

はじめの約60世代では、裏切りの戦略が集団中を占め、平均得点が低下した。その後、集団の可塑性(学習遺伝子列中に占める"1"のビットの割合)の増加とともに平均得点は上昇し、約120世代までに高い平均得点を維持する協調的な集団へと進化した。これは、可塑性が裏切りの集団から協調的な集団へのシフトに有利な方向へと働いたことを示し、Baldwin 効果の第1段階と考えられる。

その後、高い平均得点を維持したまま、集団の可塑性は次第に低下し約50%のところで安定し、集団の大部分を[x00x]型の個体が占める結果となった。これは、十分協調関係が築かれた集団においては、ノイズによって可塑性がコストとして働くため、集団を維持するために最低限必要な可塑性のみが選択されたことを示しており、Baldwin 効果の第2段階と考えられる。

現在は、メタバプロフ[x00x]型戦略の解析[2]、記憶長や学習方式を固定しないオープンエンドな進化実験などを行っている。

参考文献

- [1] G.E. Hinton and S.J. Nowlan(1987): How Learning Can Guide Evolution. Complex Systems, Vol.1, pp.495-502.
- [2] 鈴木 麗璽, 有田 隆也(1999): メタ・バプロフ: 進化と学習による適応を自動調節する囚人のジレンマ戦略. 情報処理学会研究報告, 99-GI-1, pp.15-22.

STOCHASTIC DYNAMICS OF MOLECULAR MACHINE (確率共鳴原理で動作する筋肉系の機械効率)

HIROYUKI. Matsuura, MASAHIRO. Nakano ²⁾

1)National Graduate Institute for Policy Studies;

2)University of Occupational and Environmental Health, JAPAN;

A new model of actin myosin system named Stochastic Inclined Rods Model (SIRM), which is based on stochastic resonance and stochastic dynamics, has been proposed by us¹⁾. SIRM has a simple structure, which is composed of an inclined spring, a myosin head and bundle of rods. In SIRM, the energy of motion is supplied from random noise (or thermal noise) of water molecules generated through heat energy of ATP hydrolysis. The Langevin equations on myosin head of SIRM are expressed as

$$m\ddot{x} = -\partial_x(U_a + U_s) + F_x(t) - \alpha_0\dot{x} \quad (1)$$

$$m\ddot{y} = -\partial_y(U_a + U_s) + F_y(t) - \beta_0\dot{y} \quad (2)$$

For myosin bundle of SIRM, we set a similar equation:

$$M\ddot{X} = -\partial_X U_s + F_X(t) - \eta\dot{X} \quad (3)$$

Fluctuation force $F(t)$ follows fluctuation-dissipative relations. G-actin forms a potential of spherical shape, which means intermolecular force between G-actin and myosin head, as shown in

$$U_a = \sum_j U_a^0 \left(\sqrt{(x-x_j)^2 + (y-y_j)^2} - R \right)^{-n+1} \quad (4)$$

The potential of myosin rods is approximately expressed as follows:

$$U_s = A \exp\left(-\sqrt{(x-x_2)^2 + (y-y_2)^2} + L\right) \quad (5)$$

$$+ A \exp\left(-\sqrt{(x-x_1)^2 + (y-y_1)^2} - L\right) + K(\theta - \theta_0)^2/2$$

In open dissipative system, the myosin head works as resonator of random noise, which accepts the energy through a stochastic resonance (SR)²⁻⁴⁾. It is shown that the inclined rods and spherical shape of G-actin are very important elements for a purpose of breaking a symmetry in the vibration of SR and of generating the one direction. When the myosin head interacts with the spherical potential of G-actin, the trigonometric wave of stochastic resonance is distorted by the collision between the head of SIRM (or myosin head) and G-actin, and after all it obliquely kicks the actin fiber by using the spring. It is thus shown that the inclined rod and the shape of G-actin makes SIRM moves to one direction, even if the potentials between the myosin head and G-actin is perfectly symmetric(Fig.2). Various physical quantities and values, which are nearly equal to many experimental measurements of actin myosin interactions, i.e. sliding velocity of myosin = 10⁻⁶m/s, the generating force power=3.3-10pN, mechanical efficiency = 10⁶. Thus, an excellent prototype of nanomachine is truly bio-mimic-system if SR and stochastic dynamics are utilized as an energy conversion systems for nano- machine.

Our model SIRM is similar to supersonic motor of Langevin type, and our theoretical standpoints are based on Nyquist theory of electrons in an electronic resistor. Our nanosystem exists in open dissipative system and is accompanied with three thermal sources. We showed in our nanosystem that bias and constraint of are equivalent to the thermal energy or thermal sources. Therefore, it is obvious that SIRM does not break the second law of thermodynamics, since SIRM work as a kind of Feynman's thermal ratchets with bias and constraint.

(Reference)

1. H. Matsuura, M. Nakanno: Theoretical Approach To Actin-Myosin System as an Example of Complex system, Biomedical Fuzzy and Human Science, Jr. of Biomedical Fuzzy Systems Association, 3(1),47-52, 1997
2. H. Matsuura, M. Nakanno and N Noda: Theoretical Actin Myosin Systems Based on the Stochastic Resonance, Biomedical Fuzzy and Human Science, Jr. of Biomedical Fuzzy Systems Association, 4(1), 23-31, 1998
3. H. Matsuura, M. Nakanno, et al : Physics of Small Systems : Micromachine, Jr. Of Micromachine Society, 7(1), 54-126, 1994
4. H. Matsuura, M. Nakanno: Movement of Actin Myosin System Induced by Random Noise: A Model of based on Stochastic Resonance, Mathematical Topics in Biology, (now printing, 1999)

競合- 拡散方程式系の棲み分け解について

三村 昌泰

(広島大学・大学院理学研究科)

(共同研究者：栄伸一郎(横浜市大)、井古田亮(東大))

Volterra - Lotka 型の競合- 拡散方程式は、数理生態学のみならず、数学の世界においても反応拡散方程式系の一例として良く知られている系である。その理由は、2 競合種を記述する系はシステムでありながら、順序保存性が成り立つ等、単独方程式と同様な性質を持っていることから、これまで発展してきた理論によって解の性質がかなり詳細に解析できるからであろう。その結果、**解の漸近挙動**はほとんど明らかになったと言ってよいであろう。特に興味深いのは、安定な空間非一様な平衡解の存在および非存在が領域形状にどのように依存するかという考察は空間変化そのものを扱っており、常微分方程式からの接近法とは異なる視点からの研究である。得られた結果は2 競合種がどのような棲息領域であれば、共存可能かという生態学的問題に興味深い示唆を与えている。更に、環境が非一様、つまり、拡散率、増殖率、競合率などが時間、空間に依存する場合、その非一様性が解にどのような影響を与えるのかという考察も進行している。

以上の結果の延長として、**解の遷移挙動**の研究がある。最近、そのために「棲み分け極限法」と呼ばれる特異極限法が開発されている。種間競合が種内競合より強い場合、2 種間に空間棲み分け境界が出現することが予想されるが、この棲み分け境界の時間変化を知るために、それを記述する発展方程式を導出しようとする手法が棲み分け極限法である。これまで2つの極限化が提案されている。一つは、競合種の拡散率が十分小さい場合であり、この場合、棲み分け境界を記述する方程式は平均曲率方程式で表されるのである。もう一つは、種間競合率のみが非常に大きい場合であり、このときは、氷-水の界面を記述するステファン自由境界問題で記述されるというものである。これらの結果の興味深い点は、2 競合種の棲み分けという生態学的問題が異なる分野である微分幾何学や工学の世界で発展されてきた理論を用いることができ、新しい視点からの展開が期待できるということである。

3 種以上の競合系についてどうであろうか。残念ながら、これまで数学側からほとんど満足すべき結果が出されていない。その理由は、2 種系とはまったく異なり、本質的にシステムとなり、2 種系からの情報では予想できない新しい現象が現れるためである。実際、このことは拡散方程式系を議論するまでもなく、拡散効果を考慮しない常微分方程式系に対してすでに報告されている。

本講演では、多種競合系の最も簡単な系として3 競合種系を考える。考察する状況はあまり難しい場合を想定せず、対応する常微分方程式系の解の定性的性質が完全にわかっている場合を仮定し、そこに拡散効果を導入することによって、3 競合種の間どのような棲み分けパターンが出現し得るのかを考察しよう。

対象とする系は

$$u_t = d_u \Delta u + (r_1 - a_{11}u - a_{12}v - a_{13}w)u$$

$$v_t = d_v \Delta v + (r_2 - a_{21}u - a_{22}v - a_{23}w)v$$

$$w_t = d_w \Delta w + (r_3 - a_{31}u - a_{32}v - a_{33}w)w$$

とする。最初の仮定は

仮定1 空間一様下では、いずれか1種のみが生き残るほど種間競争 (a_{ij}) が種内競争 (a_{ii}) より強い、つまり、3種間で、競合排他律が成り立つ。

である。この状況を常微分方程式系で考えると、あまり面白くない。何故ならば、共存は起こらず、3種競合系特有の現象ではないからである。しかし、ここで考える問題は、そのような単純な状況のもとで、各競合種に拡散効果を導入したとき、3種の棲み分け領域はどのようなパターンをとるのであろうかということである。果たして、それを予想できるような単純なものであろうか。

それを調べるために、更に次の仮定をおく：

仮定2 各種の拡散率は非常に小さい ($0 < d_u, d_v, d_w \ll 1$)。

(この仮定は、生態学的要請からではなく、棲み分け境界を鮮明に表現するという数学的要請である)。明らかに予想できることは、棲息領域は3競合種によって分割され、それぞれの棲み分け領域が出現することである(正確には、内部遷移層が現れ、それによって、領域が分割されるのである)。従って問題となるのは

競合種の棲み分け領域はどのような時間変化をし、遷移過程および漸近過程においてどのようなパターンが出現するのであろうか？

ということである。この解答に本質的な情報を与えるのは、各2種間での拡散場での競合の強さ、言い換えれば、2種の1次元進行波の速度、そして棲み分け境界の幾何学的形状である。結果は以下の論文で報告されている。

S.-I. Ei, M. Mimura and R. Ikota; Segregating partition problem in competition-diffusion systems, J. Interfaces and Free Boundaries, 1, 57-80 (1999)

弛緩振動からバースト振動へ

森田善久 (龍谷大学理工学部)

非線形振動は、工学の電気回路モデル、物理学の様々な振動現象のモデル、化学反応のモデル、生物リズムのモデル等、色々な分野で古くから研究対象となってきた。昨年、逝去された山口昌哉先生は、日本における生物数学の発展に指導的役割をされた方であるが、非線形の世界に関わるようになった最初の仕事が非線形振動の研究であった。この場を借りて先生の生前の幅広い活動と多大な影響力に対して追悼の意を表したい。

常微分方程式の一般論として、非線形振動の理論は大変よく発展しているが、具体的なモデルについてとなると、数学的に証明できることは特別なモデルを除いて非常に限られている。ここでは、神経ダイナミクスのバースト振動モデルを取りあげ、その力学系としての構造について解説したい。神経の発火活動がバースト振動 (bursting) であるとは、休止した状態と繰り返し発火する状態が周期的におこる活動をいう。このような現象をモデル化した常微分方程式系について考える。

β 細胞のバースト振動のモデルでは、変換によって、リエナード型方程式ともう一つの変数をカップリングした形に書き直せることが知られている ([1]) :

$$\begin{cases} \ddot{u} + F(u)\dot{u} + G(u, c) = -\epsilon H(u, c) \\ \dot{c} = \epsilon H(u, c) \end{cases}$$

ここで、 ϵ は小さな定数で、 F, G, H は非線形の関数である。バースト振動のからくりを明らかにするために、元のモデルから得られる関数の特性だけを残して、より単純で具体的な関数として、 F, G は3次関数、 $H(u, c)$ は u について1次の式として与える。有名なファン・デア・ポール方程式で観察される弛緩振動 (relaxation oscillation) のように、バースト振動も2つの運動が異なる時間スケールで進むことによって引き起される現象であることが数学的に説明できる。

また、カオス的な振動が起こるための条件や ([2])、バーストを起すような神経モデルを結合したとき生じるダイナミクスの特徴についても触れたい ([3])。

文献

- [1] M. Peranrowski, *Fast subsystem bifurcations in a slowly varying Lienard system exhibiting bursting*, SIAM J. Appl. Math., **54**, 1994, 814-832.
- [2] D. Terman, *Chaotic spikes arising from a model of bursting in excitable membranes*, SIAM J. Appl. Math., **51**, 1991, 1418-1450.
- [3] A. Sherman, *Anti-phase, asymmetric and aperiodic oscillations in excitable cells-I. Coupled bursters*, Bulletin of Mathematical Biology, **56**, 811-835.

反応拡散方程式の進行波解の速度はどのようにして決まるのか

細野雄三 (京都産業大学工学部)

数理生物学の世界では、集団遺伝学のモデルである Fisher の方程式²⁾

$$(1) \quad u_t = ku_{xx} + f(u), \quad f(u) = mu(1-u), \quad x \in R, \quad t > 0$$

(ここで、 u は優勢遺伝子の頻度を表し k, m は正定数である) はあまりにも有名であり、それに対する数学的に厳密な結果も、Kolmogoroffら³⁾ によって同じ年に得られている。彼らは、 $u_+ = 0$ (不安定平衡解) と $u_- = 1$ (安定平衡解) を結ぶ (5) の単調な進行波解が $c \geq c^* = 2\sqrt{km}$ みたす全ての c にたいして存在することを示し、初期値が階段関数の場合に (5) の解が $t \rightarrow +\infty$ としたとき最小速度 c^* の進行波解に収束する (すなわち、速度 c^* で優勢遺伝子が集団内に行き渡る) ことを証明した。この結果は反応拡散方程式にたいする最初の基本的な数学的成果であり、2成分以上の拡散反応系においても伝播現象を理解するための基礎となっている。

たとえば、ペストが1347年から1350年の間にヨーロッパ全土に伝播した様子の理論的説明を行うために用いられたKermack-McKendrick モデル¹⁾

$$(2) \quad u_t = d_1 u_{xx} + \beta uv - \gamma u, \quad v_t = d_2 v_{xx} - \beta uv,$$

を考える。ここで、 u と v はそれぞれ感染者と非感染者の密度であり、係数 β は感染率、 γ は死亡率である。このモデルに対する進行波の速度を直観的方法で求めてみよう。進行波の先端では、 $u \sim 0, v \sim v_0$ であるから、(6) の第1式は

$$u_t = d_1 u_{xx} + (\beta v_0 - \gamma)u$$

となる。ここで (1) 式と比べると $u \sim 0$ だから u^2 の項を無視すると $c^* = 2\sqrt{d_1(\beta v_0 - \gamma)}$ が得られる。したがって、 $\beta v_0 - \gamma > 0$ ならば $c \geq c^*$ なる全ての c にたいして進行波解が存在することが期待される。事実、そのことは厳密に証明することができ、得られる進行波解は (6) に対応する力学系の不安定平衡解 $(u, v) = (0, v_0)$ と安定平衡解 $(u, v) = (0, v_-)$ ($v_- < \gamma/\beta$) を結ぶ解となる⁴⁾。以上のことから、不安定領域に侵入していく進行波の速度は、このような発見的議論で予測できるのではないかという期待を持つが残念ながらそうはいかない。そのことも含めて、2種競争系と2成分自己触媒化学反応系を取り上げて進行波解の速度がどのようにして決まるかを検討する。

参考文献

- 1) J. D. Murray, "Mathematical Biology", Springer-Verlag(1989).
- 2) R. A. Fisher, Ann. Eugenics 7 (1937) 353-369.
- 3) A. Kolomogoroff, I. Petrovsky and N. Plscounoff, Moscow Univ. Bull. Math. 1 (1937) 1-25.
- 4) Y. Hosono and B. Ilyas, Math. Models and Methods in Appl. Sci. 7 (1995) 935-966.
- 5) 西浦廉政、非線形問題1 (岩波講座現代数学の展開)、岩波書店、1999.

Markov chains as models for succession: classic paradigm and new developments

by Dmitrii O. Logofet,

Laboratory of Mathematical Ecology, IFARAN, Pyzhevsky Per. 3, Moscow,
109017, Russia <danilal@postman.ru>

Temporary visiting: NIES, Onogawa 16-2, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan

Markov chains have long been known as a tool to model phenomenology of plant successions, the traditional, *time-homogeneous* chains serving an excellent didactic means since their inherent mathematical property of convergence to a stable limit distribution conforms the classical paradigm of succession theory, namely, a regular movement from pioneer stages to the (poly)climax one. But they have not become a tool for reliable ecological predictions as the constant matrix of transition probabilities implies actually the *invariance hypothesis* for the environment, which can hardly be adopted in a long-term study.

A move towards causation is made in a new generation of Markov-chain models, i.e. *inhomogeneous* chains where transition probabilities are designed as functions of key environmental factors that control the course of succession. Having lost the algebraic elegance of their homogeneous prototypes, these chains now gain sensitivity to the environmental, in particular, climatic, variables. Technique for constructing this kind of Markov-chain models has been developed in a number of case studies including the recent one on overgrowing of spoil-banks formed by an open ore-minery in the forest-steppe zone (Kursk Magnetic Anomaly, Russia).

A new project on successions in a coniferous-broad-leafed forest has accepted a scheme of successional changes in which the climax state is considered to be unattainable under the current general decrease in biodiversity. A simple modification of the chain model, now a *non-Markov* one, is shown capable of reproducing the *unattainability* effect even without drawing upon any special terms of inhomogeneity.

森林の林冠ギャップの空間分布とイジング模型

中大理工物理 木崎伸也, 香取眞理

森林の調査において, 5 m × 5 mの土地にある高さ (例えば 15 m) より高い枝葉があるとき, その土地を林冠サイト, ないときを林冠ギャップサイトという. この林冠サイトの空間サイズ分布は, 異なる光量を持つサイトの数を決めるので, 異なる耐陰性をもつ種の共存と関係し生態学的に重要である [1].

九大生物の久保 (現北大) らは, 林冠ギャップの時間発展を記述する格子上的確率モデル (KIF モデル) を提案した [2]. 一方文献 [3] で, この KIF モデルにおいて可逆性を仮定すると, KIF モデルの定常状態は, 次式で表される磁性体のモデルであるイジングモデルの平衡状態 (ギブス分布) で与えられることが示された [3].

$$P(\sigma) = \frac{1}{Z} \exp \left[K \sum_{x,y:|x-y|=1} \sigma(x)\sigma(y) + h \sum_x \sigma(x) \right] \quad (1)$$

ここで $\sigma(x)$ は +1(up spin) か -1(down spin) の値をとり, Z は分布を規格化する定数 (分配関数) である.

これを踏まえ, 我々は林冠サイトを up spin, 林冠ギャップサイトを down spin と見なし, (1) 式のイジング - ギブス分布により林冠ギャップの空間分布を解析する. 今回はパナマの1983年のバロコロラド島 (BCI), 1975年から1991年までの日本の小川森林保護区 (OFR) の森林のデータ [4] を解析する. この結果, 局所的な量である林冠ギャップサイトの密度と最近接ギャップサイト対の密度を実測値と合うようにパラメータを決めて得られたギブス分布は, 現実の森林の林冠ギャップの空間分布を再現できることを示す (下図参照)[5]. この結果は, ギブス分布で記述できた森林は平衡状態であることを示している.

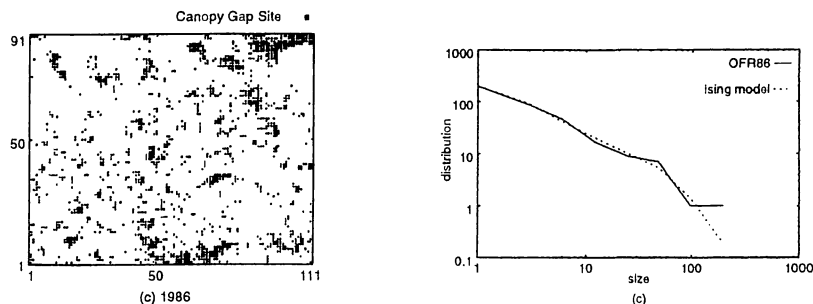
[1]H. Tanaka and T. Nakashizuka: Ecology **78**, 612 (1997).

[2]T. Kubo, Y. Iwasa and N. Furumoto: J. theor. Biol. **180**, 229 (1996).

[3]M. Katori, S. Kizaki, Y. Terui and T. Kubo: Fractals **6**, 81 (1998).

[4] 田中浩氏 (森林総研), 中静透氏 (京大生態学研究センター) より実測データを頂いた.

[5]S. Kizaki and M. Katori: J. Phys. Soc. Jpn. **68** (1999) No.8 (in press).



(左図): 1986年の小川森林保護区 (OFR) の林冠ギャップの空間分布. (右図): 1986年の OFR における林冠ギャップのサイズ分布 (実線) と, 得られたイジング - ギブス分布における down spin のサイズ分布 (点線). 観測されたすべてのサイズ領域において, イジング - ギブス分布は現実の分布を再現している.

個体群動態における密度依存の多重性について

藤曲 哲郎 (金沢大学理学部数学教室)

1種の生物個体群動態の基本確率モデル **SMPD** (Stochastic Model of Population Dynamics) として次のメカニズムを仮定する:

- (1) 各個体にはその親(前世代)がいて、姉妹(同世代)がいて、子孫(次世代)がいる。
- (2) n 世代の各個体が産み育てることのできる子供の個体数 $\xi^{(n)}$ は独立な確率変数である。

密度依存的個体群動態の確率モデル **SMDPD** (Stochastic Model of Density-dependent Population Dynamics) として (1),(2) と次の (3),(4) を仮定する:

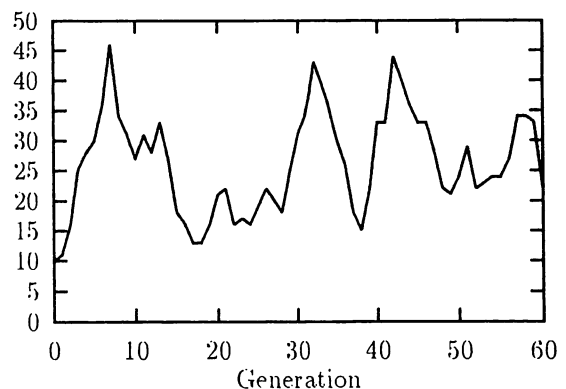
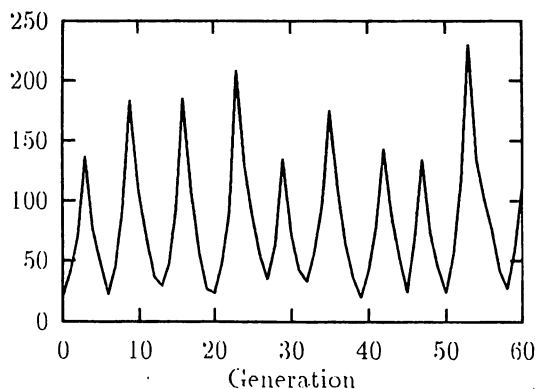
- (3) 確率変数 $\xi^{(n)}$ の確率分布は n 世代の全個体数 Z_n の大きさに依存する。
- (4) 環境収容力 K_n が有限で、 $i = Z_n \geq K_n$ のとき $\xi^{(n)}$ の期待値 $m(i)$ について $m(i) \leq 1$ が成り立つ。

上の基本モデル **SMPD** は単純分枝過程 (Galton-Watson 過程) であって、平均は「Malthus 的な個体群成長」を記述する。密度依存モデル **SMDPD** は「個体群の初期の Malthus 的成長から長期にわたる定常的持続の後の絶滅に到るまでの全過程」を記述する ([1] を参照)。

ここでは、数世代に及ぶ密度依存的個体群動態の確率モデル **SMDDPD** (Stochastic Model of Delayed Density-dependent Population Dynamics) として、(1) から (4) に加えて次の仮定をする:

- (5) n 世代に対する環境収容力 K_n が D 世代前までの個体数 $\{Z_{n-1}, Z_{n-2}, \dots, Z_{n-D}\}$ に依存して変動する。

この確率モデル **SMDDPD** を周期的に変動する個体群動態を記述するモデルとして試みた (下図は周期的, 非周期的の例)。その直接の動機は最近発表された北海道エゾヤチネズミの約 30 年間の個体数の時系列データの解析である (例えば [2])。



[1] T.Fujimagari: Controlled branching processes as a stochastic model of population growth. pp.31-38. In *Stochastic Processes and their Applications*, Narosa Publ., New Delhi, 1999

[2] T.Saitoh, N.C.Stenseth and O.N.Bjørnstad: The population dynamics of the vole *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan. *Res. Popul. Ecol.* **40**, pp.61-76, 1998

熱帯季節林 (BCI) 50haプロットの時空間林冠動態の解析

○佐竹 暁子・巖佐 庸 (九大・院理・生物) ・ Stephen Hubbell (Univ. Georgia)

高木が優占する森林では、林冠に覆われた林床は暗い。しかし倒木などにより林冠の欠落した場所は「ギャップ」とよばれ、光条件が良好である。ギャップをどの樹種が埋めるかによって森林の種組成や種の多様性が決まる。そのため森林生態学では、ギャップの空間分布またはサイズ分布やその時間変化の把握に、集中的に努力が注がれている。

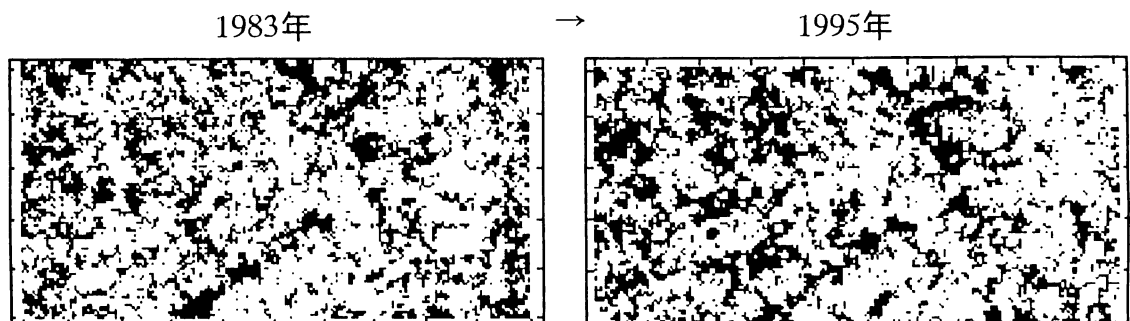
パナマのパロコロラド島50ha森林調査区(BCI)では、1983年から長期間かつ大規模な林冠動態調査が行われている。調査区は約20000の5m方形区(サイト)に区切られている。本研究では、12年以上にわたる林冠高データを利用し、林冠高20m未満のサイトをギャップ(0)サイト、それ以外を林冠(+)サイトと定義することによってギャップの時空間動態を2状態の格子モデルを用いて解析した。

[1] 1年分の遷移データより、+サイトから0サイトへの変化(ギャップ形成)と隣接する0サイトの数 $n(0)$ には正の相関があることがわかる(Kubo *et al.* 1996, JTB)。今回、11年分のデータの解析結果として、BCIでは逆の状態遷移、0サイトから+サイトへの変化(ギャップ修復)もまた隣接する+サイトの数 $n(+)$ と正の相関をもつことが明らかになった。サイト変化が両方向とも局所的環境に依存することを示す。

[2] 遷移確率は年ごとに大きく変動し、80年代は90年代よりも近傍状態依存性が強く、より多くのギャップ形成およびギャップ修復が生じている。これは、1年を越える長い相関をもつグローバルな気候変動がBCIのギャップ動態に影響する可能性を示唆する。

[3] 先行研究での単純なパラメータフィッティング法には問題がある。モンテカルロシミュレーションを行いギャップサイトの全体密度と局所密度を計算したところ、局所密度の推定値は観測値を大幅に下回り、ギャップサイトの集中分布を過小評価した。それは、1年の中でもある場所にギャップ形成(もしくは修復)が生じるとそれが近傍の形成・修復率を変化させるためである。

[4] この問題点を解決するために、我々は連続時間モデルから離散時刻にサンプルした状況で、最尤推定にもとづいたパラメータフィッティング法を考察する。



図：ギャップ(黒色)の空間分布の時間変化

競争系の多様性と攪乱の効果

---コンパートメント・モデルによる数理的研究

○大澤恭子（奈良女大・人間文化）、高須夫悟（奈良女大・理学部）、
川崎廣吉（同志社大・工学部）、重定南奈子（奈良女大・理学部）

生態的機能の似た種は同じ場所に長時間平衡を保って共存することは難しいという競争排他の原理がある。しかし、現実の生態系には多種多様な生物が同所的に共存している場合が多い。このことから、自然界においては単純な実験系やモデルでは説明することのできない、競争を回避する何らかのメカニズムが存在していると推測される。例えば、現実の環境は空間的に不均一であり、また時間的、空間的に変動している。こうした変動が生物の生存にどのような影響を及ぼしているのだろうか。

本研究では、干渉的競争関係にある n 種が 2 次元格子状に分布する meta population モデルを想定した。各種はランク付けされており、また各種の内的自然増加率と空間的拡散能力の間にはトレードオフがあるものとする。そして、一定時間間隔ごとに攪乱が起こる状況の下で、攪乱の頻度や攪乱場所、及び初期状態の違いによって競争集団の種組成がどのように変化するかを調べた。

計算機シミュレーションにより、以下の結果を得た。

- 1) 攪乱間隔が短い場合、増殖率が高い種だけではなく拡散能力が高い種も存続しやすくなるが、攪乱間隔が長くなると拡散能力の効果は薄れてくる。
- 2) 拡散と攪乱がないときに現れる複数の平衡状態が、攪乱をかけることにより空間的に異所的にバランスを保って分布する場合があること、またこうした不均一分布の平衡状態は初期状態に依存し、多数存在する。
- 3) 中程度の攪乱で種の多様性が大きく下がることもあり、空間構造を考慮すると Connell の中規模攪乱説は当てはまらない場合もある。

さらに、生物間の相互作用が上位種から下位種へ一方的な干渉を及ぼす偏害的競争関係にある生物集団についても同様の状況を想定し、解析を行った。その結果を Tilman の metapopulation モデルと比較し、両モデルの相違を拡散様式や攪乱パターンと対応づけて議論する

閉鎖系における硝化細菌の定着に関する コンピュータシミュレーション

○久保香子（奈女大・人間文化） 高須夫悟（奈女大・理）
重定南奈子（奈女大・理）

宇宙船等の閉鎖空間で生物を長期間飼育する為には、内部で排泄物由来のアンモニアを処理する必要がある。自然界では水中のアンモニアは亜硝酸菌によって亜硝酸に酸化され、更に亜硝酸は硝酸菌によって毒性の少ない硝酸に酸化される事から、処理法の1つとして、硝化細菌による分解処理法が注目されている。しかし、一般に硝化細菌は通常のバクテリア細菌と比べて増殖速度が極めて遅い為、高硝化能を安定して保持するバイオフィルターを作成する事が、閉鎖空間でアンモニア分解処理を行う為の重要課題となっている。

本研究では、宇宙船実験設備に搭載されている水棲生物飼育装置のバイオフィルターに関するデータに基づき、菌の増殖と酸化過程のメカニズムを考慮した数理モデルを組み立てた。そして、硝化菌の硝化能力、増殖速度、フィルター上の菌密度の経時的变化を定量的に解析し、硝化活性がアンモニアの添加量に依存してどの様に変化するのかを調べた。又、高硝化能を発揮する2種類の菌の組み合わせ（密度及び混成比）について検討し、最も効率の良い菌増殖法やアンモニア分解処理法（アンモニアの添加法）について検討した。

抽象化学反応系を用いた生態学における 三者相互作用系の研究

鈴木泰博 (1), 高林純示 (2), 田中博 (1)

(1) 東京医科歯科大学 難治疾患研究所 生命情報学

(2) 京都大学 農学研究科 地域環境科学専攻 生態情報開発学講座

本研究は複雑系的手法の生態学への応用を試みるものである。生態学での生物間相互作用はこれまで、植物と植食者、植食者と天敵という「食う－食われる」関係（隣接する2栄養段階相互作用）が注目されてきた。それに対し共同研究者の高林らは、生物間の化学的コミュニケーション、特に昆虫と植物の相互作用に注目して研究をすすめ、植物－植食者－捕食者という3つの連続した栄養段階（三者系）の中で、植物と捕食者との間に間接的な相互作用があることを実験室内の操作実験で明らかにしてきた（植物－鱗翅目害虫－寄生蜂三者系、植物－植食性ハダニ－補食性カブリダニ三者系）。この系では、植物はいったん害虫の被害ストレスを受けると、害虫種、あるいは害虫の属特異的な匂い物質を生産してその害虫の天敵である補食性昆虫、ダニを誘引する。これは、植物が、天敵の活動で利益を得る場合、植物と天敵の間には協調的な相互作用が成立すると考えられる。

我々は従来の実験結果やフィールドワークでの経験を基に、かかる系の基本的な機構を明らかにするため抽象化学反応系 (Abstract Rewriting system on MultiSets, ARMS) を用いて数理モデルを構築した。

ARMSでの計算は直観的には化学溶液内での化学反応のようなものに相当する。その溶液の中では浮遊している分子が互いに化学反応式に基づいて相互作用を行なう。これらの反応による溶液の状態変化がARMSの計算過程に対応する。ARMSは具体的にはマルチ集合上での語の書き換えによって表現される。

我々は生物間相互作用を「化学反応式」とみなし、相互作用の強弱を反応速度、種の個体数、匂い物質の量などを「濃度」と対応させてモデル化を行なった。そして、このモデルを用いて、匂い物質の効果、補食者、植食者のパフォーマンスの違いによって三者系の動態の変化を表現することができた。また、従来は匂いを出す食植者は不利益を被っているのではないかと思われてきたが、計算機実験を通して匂いを出す食植者が有利になる場合があることを発見した。

群れは雁行形態をどのように維持するか？

丹羽洋智 (農林水産省 水産工学研究所 行動生態情報工学研究室)

渡り鳥の群れではV字型(雁金型)の飛行形態がよく見られる。海洋を大回遊するマグロ類などもV字型の群れ形態をとることが知られている。索餌期(夏秋)、1つの群れが100万尾のオーダーよりなるマイワシの群れは、細長い帯状(三日月型)をして横隊で(弧を前にして)、三陸-道東海域を回遊する。飛行機からの目視によると、進行方向に15m程度、横方向に100-150m程度の規模の魚群がもっとも良く観察されている(魚群探知機による調査では垂直厚さは4m程度)。こうした大規模な魚群が、横に細長く伸びた形態をどのように維持しているのか考える。

実際の魚群の内部では隣接個体間距離はほぼ正規分布している。最も簡単な群れのモデルは、隣合う質点同士がバネで結ばれた小球系を考え、このブラウン運動を記述するランジュバン方程式で表される。魚群の方程式はこれに、周囲を泳ぐ魚の平均速度に自分の遊泳速度を合わせる整列作用項が付け加わる[Niwa, *J. theor. Biol.* 171, 123 (1994), *ibid.* 181, 47 (1996)]。魚 i は周囲半径 s の範囲にいる魚 $j \in \Omega_i = \{j : |x_j - x_i| < s\}$ の平均速度方向に進もうとし、その進路はランダムなノイズ η を受ける。このバネ-ビーズモデルでは帯状に細長く伸びた形は、2つの質点を、群れの移動方向と垂直に反対向き一定の力(外力)で引っばるることによって実現される。もっとも、魚あるいは鳥の群れでは、このような外力なしに、雁行形態を実現している。

このような横長帯状の群れの内部では、ある1個体(i)に注目したとき、その周りの個体の配置は一様ではなくて、最近接個体のいる方角 θ の分布は、魚 i の進行方向(頭)から測って、関数 $\cosh(B \sin \theta)$ によく当てはまる(B は正值のパラメータ)。この分布を仮定すると、 N 個体よりなる群れの進行方向に垂直な伸びは $R \approx B^{\nu} N$ と与えられる($1 \leq \nu \leq 2$)。この横手方向に片寄った隣接個体分布が実現されるダイナミクスはどのようなものだろうか。コンピューターシミュレーションによると「真っ直ぐ接近するあるいは遠ざかる魚の遊泳速度は無視する」ことによって、安定した雁行形態はつくられることがわかった。つまり、個体 i は、隣接する個体 j のいる方向

\hat{r}_{ij} と遊泳方向 \hat{v}_j が $|\hat{r}_{ij} \cdot \hat{v}_j| > c$ である場合、 j の遊泳方向を考慮しない。すなわち、上述の整列作用の働く領域 Ω_i は、 $\Omega'_i = \Omega_i \cap \{j : |\hat{r}_{ij} \cdot \hat{v}_j| < c\}$ で置き換えられる。正值のパラメータ $c (\leq 1)$ は参照すべき遊泳方向の範囲を与え、 $c \sim B^{-1}$ と予想される。シミュレーションによると

- c が小さくなると伸び R は大きくなる
- ノイズ η が大きくなると伸び R は大きくなる

という結果が得られた。

魚の推進力は、尾びれの左右からそれぞれ時計回り、反時計回りの渦対を放出することによって得られる。魚は、周囲を泳ぐ個体の位置(間隔)および遊泳方向を、視覚およびこの水流の乱れの側線感覚によって認識し、こうして群れは維持される。これに関して、魚の群れ形成が省エネルギーに役立っているという流体力学的計算がある[Weihs, *Nature* 241, 290 (1973)]。この時、視覚と側線感覚とが、遊泳方向に関して相矛盾する情報をもたらす場合がある。すなわち、隣接する個体間の配置と遊泳方向に対して、視覚は「このまま、前進すべし」と指示し、一方、側線感覚は「反転すべし」と指示する状況がある。整列した群れを形成する性質を持つ魚に対して、縦列先行する魚の尾びれのすぐ後ろで泳いでいる魚を考えれば、このような状況が理解できる。上述した雁行形態をもたらす行動規則は、このような目-側線の対立する感覚を解消するものであることが推測される。

実際のコンピューターシミュレーションではVicsekのモデルを用いた[Vicsek et al., *Phys. Rev. Lett.* 75, 1226 (1995)]。これは、上述のランジュバン方程式(2次元の場合)を、整列相互作用係数を J としたとき、 $J\Delta t = 1$ の条件で時間差分したものである。このモデルは、遊泳速度 $v \rightarrow 0$ の極限(魚は動かず)でスピンのXYモデルに類似する。一方、 $v \rightarrow \infty$ の極限で群れは時間ステップ Δt の間に完全に混合し、モデルは強磁性体の平均場的な振る舞いに対応する。なおシミュレーションについてはWebページ<http://www.nri.affrc.go.jp/~hirosato/>も参照されたい。

宿主の侵入による宿主-寄生者系の構造の変化

今 隆助、竹内 康博

静岡大学大学院理工学研究科システム科学専攻

kon-r@sec.eng.shizuoka.ac.jp

本研究では宿主の侵入を仮定し、宿主-寄生者系の構造と安定性の変化について考える。

宿主-寄生者系として、次のような Nicholson-Bailey 型のモデルを用いる。

$$\begin{cases} u^1_{n+1} = r_1 u^1_n \exp[-a_1 v_n] \exp[-\mu_1(u^1_n + u^2_n)] \\ v_{n+1} = \sum_{i=1}^m b_i u^i_n (1 - \exp[-a_i v_n]) \\ u^2_{n+1} = r_2 u^2_n \exp[-a_2 v_n] \exp[-\mu_2(u^1_n + u^2_n)] \end{cases}$$

ここで、 r_i は宿主 (u^i) の内的自然増加率、 μ_i は個体密度依存に関するパラメータ、 a は寄生者 (v) の探索能力、 b は 1 匹の寄生された宿主から生まれる寄生者の数である。2 種の宿主は共通の資源を求めて競争関係にあり、 u^1 を在来種の宿主、 u^2 を侵入種の宿主とする。

このとき、宿主 u^2 の侵入条件は次の式のように得られる。

$$s_1(2) = \frac{\ln r_2}{\mu_2} - \frac{\sum_{i=1}^m u^1(i)}{m} - \frac{a_2 \sum_{i=1}^m v(i)}{\mu_2 m} > 0$$

ここで、 $(u^1(i), v(i))$, $(i = 1, 2, \dots, m)$ は在来の個体群動態の周期軌道である。この侵入条件を満たしたとき、宿主 u^2 は在来の系に侵入可能である。また在来の系に寄生者が存在しない時 ($v = 0$)、上の侵入条件は次のような在来の系のダイナミクスによらない侵入条件となる (Gatto [1])。

$$s_1(2) = \frac{\ln r_2}{\mu_2} - \frac{\ln r_1}{\mu_1} > 0$$

このとき次のことがわかった。

- 在来の系に寄生者が存在しない時、寄生者と共存しやすい宿主は宿主に侵入されにくい。
- 安定な宿主-寄生者系は系を不安定化する宿主に侵入されやすい。

参考文献

- [1] GATTO, M. 1993. The Evolutionary Optimality of Oscillatory and Chaotic Dynamics in Simple Population Models, *Theoretical Population Biology* 43, 310-336

環境の空間異質性が種の共存に及ぼす影響

向 草世香・巖佐庸 (九大・理・生物)

波の静かな礁池内では樹枝状サンゴが、波当たりの激しい礁縁付近はテーブル状サンゴが優占する。生息地の異質性が二種の共存条件に与える影響を求めるために、ロッタリーモデルを考える。それぞれの生息地には複数のサイトがあり、成体により占められている。各生息地の成体は毎年幼生を生産し、幼生は完全に混ざり合い一つのプールをつくる。成体が死亡することで空いたサイトに、幼生プールからランダムに選ばれた種の幼生が着底する。

一般に n 個の生息地があるとき、生息地 i における種 1 の成体の個体数頻度 x_i 、幼生の個体数頻度 L の時間変化は

$$x_i(t+1) = (1 - \delta_{1i}) x_i + \left\{ \delta_{1i} x_i + \delta_{2i} (1 - x_i) \right\} \frac{L_1}{L_1 + L_2}, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

$$L_1 = \sum_{i=1}^n \beta_{1i} x_i, \quad L_2 = \sum_{i=1}^n \beta_{2i} (1 - x_i).$$

ここで、 δ_{si} は生息地 i における種 s の年当たりの攪乱率、 β_{si} は幼生の生存・競争の強さを含めた生産率を表す。

[1] 平衡状態は、一方の種が全ての生息地を埋める状態 (single-species equilibrium) に加えて、二種が共存する状態 (coexistence equilibrium) が $n - 1$ 個存在する。

[2] 共存平衡点 \hat{x}_i ($0 < \hat{x}_i < 1$) は次の関数から求めることが出来る。

$$\phi(y) \equiv \sum_{i=1}^n \frac{1}{y/\delta_{1i} + (1-y)/\delta_{2i}} \left(\frac{\beta_{1i}}{\delta_{1i}} - \frac{\beta_{2i}}{\delta_{2i}} \right) = 0,$$

$$\text{ここで } \hat{x}_i = \frac{y/\delta_{1i}}{y/\delta_{1i} + (1-y)/\delta_{2i}}, \quad y = \frac{\hat{L}_1}{\hat{L}_1 + \hat{L}_2}.$$

また平衡点の安定は、 $d\phi/dy < 0$ で判定できる。

[3] 共存平衡点が存在するためには、二種の死亡率の比が生息地ごとに異なることが必要である。各生息地において二種の幼生生産率が共通ならば、共存平衡点は唯一つ存在し、それは大域安定である。

環境の空間異質性に注目した場合、成体の死亡率の違いは二種の共存を導くが、幼生生産率は共存に影響を与えない。これは、環境の時間変動を考えたロッタリーモデル (Chesson and Warner 1981) と逆の結論となった。その理由として、死亡率、幼生生産率の各生活史が共存に及ぼす影響を soft selection と hard selection の観点から議論する。

間欠的競争関係にある2種系の絶滅と共存

中島久男（立命館大学理工学部） 米島香織（奈良女子大学理学部）

瀬野裕美（奈良女子大学大学院人間文化研究科）

競争関係にある二種生物の共存と絶滅に関しては、たとえば Lotka-Volterra モデルを用いて、古くから議論されている。われわれは、この Lotka-Volterra モデルにおける競争係数が、間欠的に変化する場合についての解析を行った。そのモデルでは、ある時間 τ_1 の間は二種間に一定の強さの競争があり、そのあと τ_2 の間は競争がなく、さらにその後の τ_1 の間は再び競争がある、ということを周期的に繰り返すものとした。ここで得られた解析的な結果は次のようなものである。

- (1) 競争係数の時間平均を $\langle a \rangle, \langle b \rangle$ とすると、 $\langle a \rangle, \langle b \rangle$ を競争係数とする古典的な Lotka-Volterra モデルが共存定常を持ち、それが安定であれば、間欠的な競争系は、Parmanent である。（正の状態を初期値とする解は、充分長い時間の後には、二つの生物種の個体群密度はある正の値よりも常に大きくなる。）
- (2) $\langle a \rangle, \langle b \rangle$ を競争係数とする古典的な Lotka-Volterra モデルが共存定常を持たなかったり、あるいは共存定常状態が不安定な場合には、間欠的な競争系は、Parmanent とはならず、一方の種が絶滅する定常状態へと向かう初期状態が存在する。
- (3) 上の (2) の場合でも、ある条件下では、二種が絶滅せずに共存が永続する初期状態が存在する。このような絶滅と共存の混在は、古典的な Lotka-Volterra モデルでは、起こりえなかったことである。
- (4) 上の (2) の場合で、競争の時期ばかりがつづく古典的な Lotka-Volterra モデルで二つの安定定常状態が存在した場合でも、間欠的な競争になると、どの初期状態から出発しても、強い種のみが残る定常状態へと漸近的に近づくことがある。
- (5) 内的自然増加率と、競争係数を二種で同じ値を取ったとき、上の (2) の場合において、内的自然増加率がある値よりも小さいとき、共存解が消滅し、どの初期状態から出発しても、どちらか一方だけが残る定常状態へと漸近的に近づく。

このように、Parmanence の観点からすると、競争係数の時間的な平均値を、二種間の競争の強さと考えること、古典的な Lotka-Volterra モデルの場合と同じ結果が導かれた。しかし、Parmanence が満たされていないときには、古典的な Lotka-Volterra モデルでは、安定性に対して内的自然増加率は何も影響を持たなかったのに対し、間欠的な競争では、共存解の存在条件に内的自然増加率が影響を持つことが解った。

3種 Lotka-Volterra 系における大域的挙動のロバスト性について

宇野民幸 名古屋大学大学院理学研究科

$$\text{3次元のロトカ-ヴォルテラ系 (*)} \quad \dot{x}_i = \gamma_i x_i \left(1 + \sum_{j=1}^3 a_{ij} x_j\right) \quad i = 1, 2, 3.$$

の解軌道の $\mathbf{R}_+^3 := \{x \in \mathbf{R}^3 | x \geq 0\}$ における大域的ふるまいを $\gamma_i > 0, a_{ii} < 0 (i = 1, 2, 3)$ という条件のもとで考える. 条件 $a_{i+1,i} < -1 < a_{i-1,i}$ (添字は3を法とする) のもとで, 境界 $\partial\mathbf{R}_+^3$ にヘテロクリニック軌道と平衡点で構成されるヘテロクリニック・サイクルが存在している. この状況のもとで, Hofbauer (& Sigmund) により, 下に示す定理の i) の時, 系はパーマネンス, ii) の時, ヘテロクリニック・サイクルがアトラクターであることが示された. このパーマネンスという概念 ($(\mathbf{R}_+^3)^\circ$ 内に, あるコンパクト集合 K が存在して, $(\mathbf{R}_+^3)^\circ$ 内からの解はいずれ K 内に留まること) 等は, いわば (無限遠を含む) 境界 $\partial\mathbf{R}_+^3$ の近傍での性質に関するものであり, 以下述べることは逆の意味で重要な意味をもつが, すべての極限集合については性質をとらえきれない. 実際, いくつかのタイプの極限集合を示唆することができる. しかし一方で, $\gamma_1 = \gamma_2 = \gamma_3$ という条件がある時, 大域的な漸近挙動を決定できることがわかっているため, その解析を延長して繋ぐことにより, つぎを帰結することができる.

-THEOREM

ある十分小さな $\epsilon > 0$ が存在して, $|\gamma_i - \gamma_j| < \epsilon \quad (i, j = 1, 2, 3)$ である時,

i) $\det A < 0$ かつ $\prod_{i=1}^3 (1 + a_{i-1,i}) > \prod_{i=1}^3 (-1 - a_{i+1,i})$ ならば, 内部平衡点 x^* は大域的に漸近安定となる.

ii) $\prod_{i=1}^3 (1 + a_{i-1,i}) < \prod_{i=1}^3 (-1 - a_{i+1,i})$ ならば, ヘテロクリニック・サイクルは $(\mathbf{R}_+^3)^\circ$ 内からのほとんどすべての解の ω -極限集合となる.

ここで ii) において, ほとんどすべての解とは, x^* の1次元安定多様体を $(\mathbf{R}_+^3)^\circ$ から除いた領域からの解という意味である.

$$\text{系 (*) の次のような摂動, } \dot{x}_i = \gamma_i x_i \left(1 + \sum_{j=1}^3 a_{ij} x_j + \epsilon_i \phi_i(x)\right) \quad i = 1, 2, 3.$$

(ϵ_i は十分小, $\phi_i(x)$ はアフィン線形) のもとで変わらない性質をロバストな性質と呼ぶとすると, $\gamma_1 = \gamma_2 = \gamma_3$ の場合の解の大域的挙動がロバストな性質のものであることを定理は意味している.

また, ある程度値の異なる $\gamma_1, \gamma_2, \gamma_3$ に対しては, 次のような正不変となる集合 I ,

$$I := \left\{x \in \mathbf{R}_+^3 \mid C_{\min} \leq \frac{x_1}{\gamma_1} + \frac{x_2}{\gamma_2} + \frac{x_3}{\gamma_3} \leq C_{\max}\right\}$$

を考察することができ, 極限集合はこの集合内に存在することもわかる. ここで, C_{\min}, C_{\max} について等, 詳細は講演時に触れたいが, これは, $S(x) = \frac{x_1}{\gamma_1} + \frac{x_2}{\gamma_2} + \frac{x_3}{\gamma_3}$ という集合の時間変化を $\dot{S}(x) = x_1 + x_2 + x_3 + {}^t x A x = 0$ となる2次曲面との位置関係により考察することから知ることができる.

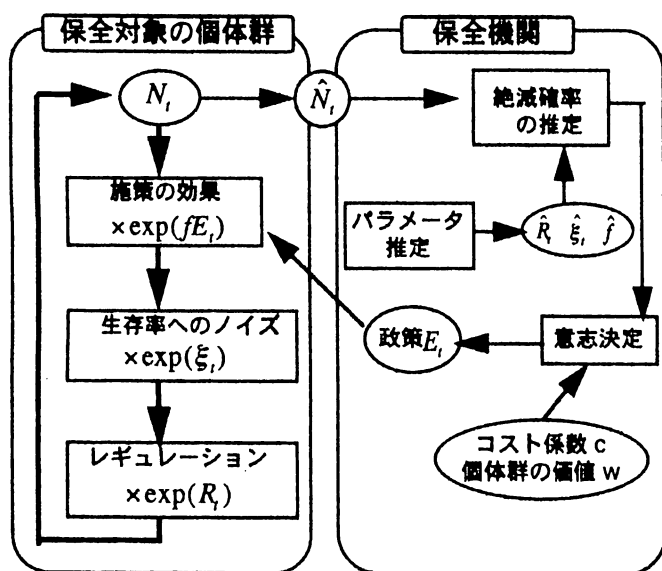
アダプティブマネジメント： 絶滅リスクにどう対処するか

○山下 仁、 巖佐 庸 (九大 理・生物)

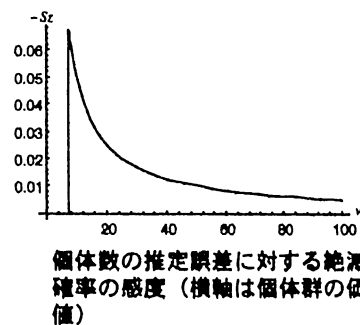
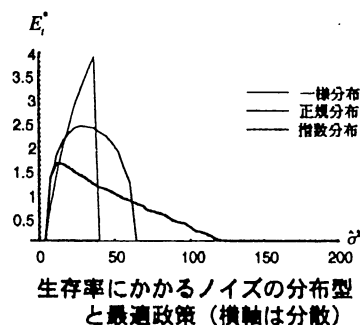
絶滅の危険のある個体群に対して保全政策を考えるとき、施策の効果、モニタリング、個体群ダイナミクスなどに常につきまとう不確実性に対処せねばならない。アダプティブマネジメントでは、このような保全する対象の不確実性に対処するため、(1)施策により得られる保全する対象についての情報、と(2)施策自体の効果、の両方を考慮した政策決定を動的に行っていく。

今回は、生存率に確率的なノイズの加わるような個体群に対して生存率を改善する政策を考える。個体群の価値 w で重み付けした絶滅確率の期待値と施策のコストの和を最小化する最適政策を、ダイナミックプログラミングを用いて求めた。また、施策の効果や個体数、ノイズの分散といった不確実なパラメータの推定精度および、個体群の価値が政策決定や絶滅確率におよぼす影響を感度分析により評価し、これらのパラメータについての情報を得ることの重要性を考察した。

- (1) 生存率へのノイズの分布の分散が中程度のときに、最適の保全努力が最大になる。
- (2) ノイズの分布の裾が短いほど最適政策のレベルは高くなるが、ノイズの分散が大きいつきや施策の効果が小さいときにはあきらめる傾向が強まる。
- (3) 各種パラメータ推定誤差に対する絶滅確率の感度が最大になるのは、個体群の価値が中程度のときである。これは、保全の価値がはっきりしない生物こそ研究すべきであることを意味する。



各パラメータの推定値を用いて動的に政策決定を行う保全のモデル



生態系におよぼす生息地破壊の影響

中桐齊之（茨城大・理工・宇宙地球システム科学）

田尾知巳・泰中啓一（静岡大・工・システム工学）

開発という名によって、人類は生態系に対し色々な影響を与えている。なかでも、生息地の破壊は生物の絶滅の原因として現在かなり大きな話題となっている。本講演は、生態系が生息地の破壊を受けた時、どのような影響を受けるかということについて、簡単なモデルを用いて考えてみることにした。

生態系として、餌 X と捕食者 Y の二種の生物の存在する格子系を考える：



ここで O は空き地である。相互作用 (1a) は 餌 X が捕食者 Y によって食べられ、それによって Y が増殖する。(1b) は 餌 X が空き地に増殖することを表している。(1c) は Y の死亡プロセスである。相互作用 (1a) と (1b) は近接する2つの格子サイトの間で起きるものとする。生息地の破壊の影響を調べるために、次のようなパーコレーションプロセスを考える：近接する2つの格子サイトの間にはボンド（破壊地）を確率 p でランダムに置く。生息地破壊の程度はパラメータ p によって表される。本講演では、二種類の生物のうち X だけが、生息地破壊の影響を受けるものとする。つまりボンドの両側の格子サイトの間では相互作用 (1b) が起きないとするが、(1a) や (1c) はボンドの影響をまったく受けないとする。

計算機シミュレーションの結果は、比較的生態系破壊の影響の低い (p の値が小さい) ところで、生息地破壊とは何も関係ないはずの種 Y が絶滅するという結果を示した。一方、 X の定常密度は増加した。破壊地による妨害にもかかわらず X は増加したのである。平均場近似ではこのような Y の絶滅や X の増加は予測できない。さらに、 p の値が大きくなると、こんどは X も絶滅した。生息地を破壊するということは、直接破壊の影響を受ける種 X に対して複雑な影響を与えるだけでなく、その種の生息する場所での他の生物種に対しても深刻な影響を及ぼしているのではないかと思われる。

ワタリバッタの相変異のモデル化

中大理工物理 木崎伸也, 香取眞理

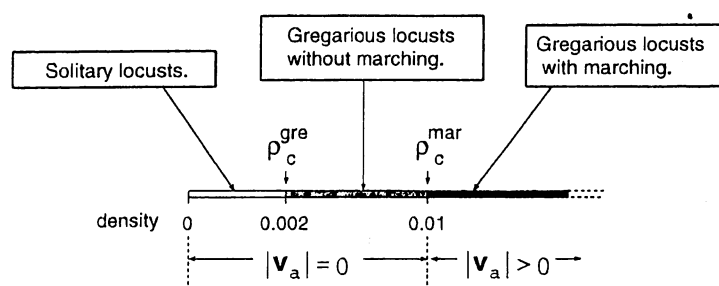
ワタリバッタ (locust) は, 突発的に大発生をするが, これにはバッタ個々が起こす相変異 (phase transformation) という現象が関係していることがわかっている. 相変異とは, バッタの生育密度が高くなるとバッタ個々の相互作用により, 互いに離れて生活する孤独相 (solitary phase) と呼ばれる相のバッタが, 集合性を持つ群生相 (gregarious phase) と呼ばれる相のバッタへ変異する現象である. 群生相のバッタは集合性により大きな集団を形成し, また群生相のバッタは飛翔能力が高くなるため大集団で長距離を移動し, それが大発生として観測される.

このようにワタリバッタは孤独相では退けあい, 群生相では集まりあうといった2つの相反した性質を持っている. この性質から, 孤独相のバッタは斥力が働く粒子, 群生相のバッタは引力が働く粒子とみなせる. 我々は相変異を, 粒子どうしの衝突する回数がある閾値を越えると斥力が働く粒子から, 引力が働く粒子へ変化する現象としてとらえることにする [1].

今回の発表では, 上記のルールに従う斥力・引力が働く粒子群が格子上でどのように振る舞うかを計算機シミュレーションにより調べる. 具体的には, 初期条件として孤独相の粒子をある密度で格子上に配置したとき, 時間発展後に群生相の粒子が現れるか否かを調べる. この結果, 粒子の初期密度を大きくしていくと, 群生相の粒子の密度が0から正になる臨界密度 ρ_c^{gre} が存在することがわかった. 我々は相変異を相転移現象としてとらえることを提案する.

また, 各粒子の進行方向がどれだけそろっているかを調べるために全粒子の速度の平均 \mathbf{v}_a をとる. この $|\mathbf{v}_a|$ はある密度まで0であるが, ある密度 ρ_c^{mar} を超えると正になることがわかる. すなわち, 密度が ρ_c^{mar} より小さいと全体として行進行動は起こっていないが, その密度を超えると行進行動が起こることがわかる. シミュレーションにより, $\rho_c^{\text{mar}} = 0.01$ と見積もった.

以上の結果と観測事例 [2] により, 下のような相図を得る事ができた. 注目すべきなのは中間相 $\rho_c^{\text{gre}} < \rho < \rho_c^{\text{mar}}$ があることである. そこでは群生相のバッタは現れているが, 全体として行進行動 (marching) は起こっていない. この新しい相の観測事例は見つかっている [2]. 行進行動への転移密度 ρ_c^{mar} は, 今後観測において重要な量になると思われる.



[1] S. Kizaki and M. Katori : Physica A 266 (1999) 339-342.

[2] The Desert Locust Guidelines (Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 1994)

Galton-Watson 分枝過程による姓の存続性に関する数理モデル解析：
日本の姓の存続性

**Mathematical Considerations on Persistence of Family Names with
Galton-Watson Branching Process: In Case of Japanese Family Names**

瀬野裕美 *¹ (Hiromi SENO) · 佐藤葉子 † (Yoko SATO)
* 奈良女子大・院・人間文化研究科, † 奈良女子大・院・情報科学専攻

Personal name generally consists of family and given names. The former is hereditary from parent to children in most countries around world. The latter is given to children by parent and in general not hereditary. Family members usually have the common family name. We consider in this work how the number of people in a family line with the same family name increases or decreases by chance from a probabilistic viewpoint: The number of children born from a couple could be regarded as stochastic event. Theoretical arguments about this problem were first given by H.W. Watson and followed by F. Galton in the end of the last century [1, 2]. With the stochastic process today called *the Galton-Watson branching process*, Galton and Watson considered the probability for the extinction of family lines or family names [1, 2].

In this work, we construct and analyze a mathematical model with the 2-type Galton-Watson branching process (for instance, see [3]). We assume that the *successor* inherits the considered family name with sex-dependent succession rates. The probability distribution of the number of subsequent successors is assumed to depend on the birth rate of children per couple, the sex ratio of newborns and the succession rate of family name, which further depends on the sex of the present successor and that of the subsequent successor, if both sexes of child could become the successor of family name.

To give some perspectives with respect to the persistence of the present Japanese family names, we estimate the probability of extinction of family name, making use of some statistical data and the theoretical results by our mathematical modelling with branching process. As a result, the probability of extinction of family name in Japan is almost 1, so that the diversity of Japanese family names is decreasing. Further, we try to discuss the effect of sex ratio and unmarried rate of the present successors on the probability for the ultimate extinction of family name.

REFERENCES

- [1] H.W. Watson and F. Galton, On the probability of the extinction of families, *J. Anthropol. Inst., Great Britain and Ireland* 4: 138-144, 1874.
- [2] F. Galton, *Hereditary Genius, Second American Edition*, John Wiley and Sons, New York, 1891.
- [3] S. Karlin, *A First Course in Stochastic Processes*, Academic Press, New York, 1966.

¹The author who will present this work at the symposium. Phone & fax
+81-(0)742-203442, seno@ics.nara-wu.ac.jp

「構成要素が進化する相互作用網における多様性変動の数値実験」

東京大学大学院理学系研究科地質学専攻 吉田勝彦

これまでの地質学的、古生物学的研究は、特に界境界期に関する地球環境の変遷と生物多様性変動の関係を明らかにしてきた。しかしこれまでの研究は原因としての環境変動と結果としての化石記録の多様性変動を短絡してきた。そこで本研究では、地質学的時間スケールにおいての生態系モデルを構築することを目指し、そのために多次元のLotka-Volterra方程式を用いて、コンピュータ内で進化する仮想的な相互作用網を構築し、その系の挙動を解析、記載した。

本研究では、種の特徴を表す10個の要素からなる配列を2種類（(1)正の配列、(2)負の配列）、相互作用のしやすさの指標を2種類（(3)正の指標、(4)負の指標）を系の構成要素である種に与えた。(3)の値が大きいと相手から利益を得易く、(4)が大きいと相手に被害を与えやすい。これらの変数を利用して、種が自分に合う相手を選んで相互作用をするという形で相互作用網を構築させた。10ステップ毎に系内の1種をランダムに選び、その一部を新種として分離させ、それに伴って相互作用行列の成分を含めた各変数を変化することによって構成要素を進化させた。新種の各変数は、正規分布乱数を用いて祖先の値から変化させることによって決定する。正規分布乱数の平均は0、標準偏差は各種に与えた(5)変異率に比例した値を用いた。系は最初100種からスタートさせた。(1)(2)をニッチ座標と考え、ニッチ座標の近いもの同士が相互作用しやすい（種Bの(1)が種Aの(1)に近く、種Aの(3)の範囲内にあれば種Aは種Bから利益を得やすく、種Bの(2)が種Aの(2)に近く、種Bの(4)の範囲内にあれば種Aは種Bから被害を受けやすい）として相互作用網を構築させた。

この系の多様性は最初急激に20種程度まで減少した後、1万ステップほどかけて80種程度まで増加する。その後10万ステップまで続けると、高い多様性を安定に保つ場合と、短期間の内に急激な多様性の減少（絶滅）を起こす場合があった。絶滅を起こした系の相互作用行列を調べると、絶滅前は結合度が低く、様々な値の(3)(4)を持つ種が共存していたが、絶滅を境にして、全ての種が密接に相互作用し（結合度が高く）、その多くが相利共生であり、全て近縁種で構成されるようになっており、それらは全て(4)の値が小さい（相手に被害を与えにくい）ものであった。また、(4)の値が小さいものは種としての存続期間が長いものが多いこと、絶滅が起きるまでの時間は(5)と有為な相関があることも同時に明らかになった。

これらの結果より、以下のようなシナリオが考えられる。近縁種とはニッチ座標が近いために最初はどうしても競争関係になるが、相手に被害を与えない種は自分の近縁種との間の競争を避けることができるので、長期間存続することが出来、たくさんの種分化のチャンスに恵まれ、そのうちに(5)が大きいものは(4)の範囲を突破した近縁種との間で相利共生ネットワークを発達させることになる。その結果、増殖率で他の一族を圧倒することによって一気に絶滅に追い込むことにより、系の多様性は短期間の内に一気に減少することになる。これが本研究で見られた絶滅の原因である。また、高い多様性を安定に保っていた系は、系の初期の多様性の減少の時に、変異率が小さく、(3)よりも(4)の値が大きなものが多く生き残っていることがわかった。つまり、相手に迷惑をかけるものは自分は長生きしないが系の多様性を高く保つことになり、相手に迷惑をかけないものは、種としても、系統としても長期間存続することができるが、それらは絶滅の原因となり、系の多様性を減少させるのである。

生息地の破壊による生物種多様性の減少

佐藤一憲（静岡大学システム工学科）

松田裕之（東京大学海洋研究所）

開発事業（たとえば2005年愛知万博）による生息地の破壊や、生息地の分断化を引き起こす道路の敷設によって、生物群集を構成する生物種はどのような影響を被るだろうか。また、現時点で特定の生物種が生息している場所を破壊する場合と、現時点ではその生物はいないが生息するのに適している場所を破壊してしまう場合とでは、その生物種の存続に及ぼす影響はどちらが大きいだろうか。

希少種の絶滅リスクを評価するにあたっては、局所個体群だけでの存続や絶滅を考えるだけでは不十分である。移動分散によって互いに影響を及ぼしあっている、いくつかの局所個体群から成り立っているメタ個体群全体でのダイナミクスを調べる必要がある。このとき、時間的には、安定な1つの状態に落ち着いているのではなくて、非平衡な状態として個体群が維持されており、空間的には、どこでも同じような状態が広がっているのではなくて、不均質な状態が保たれていることが、重要な特徴であると考えられる。

ここでは、Levinsタイプのメタ個体群モデル（空間構造を暗に考慮したモデル）や格子モデル（空間構造をあらわに導入したモデル）に基づく確率モデルによって得られた結果を紹介する。人為的攪乱が、競争に強い種と弱い種の存続と絶滅に与える影響には、果たしてどのような違いがあるのか。集団を構成する生物種の数が大きくなると、どのような種に対する影響がもっとも大きいのか。空間的な構造の有無はどの程度の違いを与えるのか。たとえば、このような問題に対する示唆を与えたい。

微生物実験生態系における個体群動態の環境負荷への応答特性モデル

土居雅広、府馬正一、坂下哲哉、宮本霧子、武田 洋、中村裕二（放射線医学総合研究所・比較環境影響研究グループ）

川端善一郎（京都大学・生態学研究センター）

1. 目的と方法

生物と環境との確率的な相互作用によって遷移・安定を繰り返す自己組織化系である生態系が、放射線（能）その他の環境有害物質によって受ける影響（環境負荷）を明らかにするため、原生動物（*Tetrahymena thermophila* B, *Euglena gracilis* Z）および大腸菌（*Escherichia coli* DH5）で構成される水系制御実験生態系（マイクロコズム）を構築し、各生物群の種内・種間相互作用および生物群と環境との相互作用を模擬する計算機モデル（SIM-COSM）を開発し、放射線による各個体群への影響（個体群数、捕食率、増殖率など）をモデル化して、環境生態系の応答特性をシミュレーションした。

2. 結果と考察

原生動物（*Tetrahymena thermophila* B, *Euglena gracilis* Z）は、ともに γ 放射線（1000 Gy まで）に対して耐性があるが、大腸菌（E-coli）は放射線感受性が高く、500Gy の照射で絶滅することが微生物実験生態系実験で明らかになった。大腸菌は、従属栄養原生動物である *Tetrahymena* の捕食対象であり、大腸菌の死滅によって *Tetrahymena* が絶滅する機序を計算機シミュレーションによって推定することができた。原生動物による環境中の死骸・代謝産物は、分解者である大腸菌の死滅により環境中に蓄積される。大腸菌による死骸・代謝産物などの分解機能が失われることにより、光合成収率が阻害されるモデルでは、*Euglena* 個体数の漸減が計算機上で再現された。今後、実験データから各代謝パラメータを推定し、生態系が回復しうる許容負荷レベルを放射線および各環境有害物質について比較推定を可能とするモデルを導入する必要がある。

移動を伴う Lotka-Volterra モデルの安定性解析

静岡大学大学院理工学研究科システム工学専攻

村西 秀規、竹内康博

hideki@sec.eng.shizuoka.ac.jp

本研究では、パッチを有するロトカ・ボルテラタイプの捕食者-被食者系において、パッチのローカルダイナミクスと被食者の移動との相互作用について考察する。ローカルダイナミクスとして、捕食者・被食者方程式の中で種内競争を持つものと、持たないものを扱う。

●捕食者・被食者方程式

$$\begin{cases} \dot{H}_i = H_i(a_i - b_i P_i) - e_H H_i + z_i(H_1 + H_2) \\ \dot{P}_i = P_i(fb_i H_i - d_i) \end{cases}$$

$i = 1, 2$ は2つのパッチを表し、 a_i : 被食者の自然増加率、 b_i : 捕食者の攻撃率、 d_i : 捕食者の死亡率、 e_H : 被食者がパッチから移動する率、 z_i : 被食者がパッチ i に入ってくる確率をそれぞれ表す。

被食者のパッチ間の移動が無い場合、それぞれのパッチの正の平衡点は不安定（中立安定）となる。このとき、被食者のパッチ間の移動は、正の平衡点を安定化させる役割を果たす。

●種内競争を持つ捕食者・被食者方程式

$$\begin{cases} \dot{H}_i = H_i(a_i - b_i P_i - c_i H_i) - e_H H_i + z_i(H_1 + H_2) \\ \dot{P}_i = P_i(fb_i H_i - d_i) \end{cases}$$

c_i : 種内競争の強さ

被食者のパッチ間の移動が無い場合、それぞれのパッチ内のダイナミクスは、パラメータの値によって異なるものになる。正の平衡点へ収束する場合（共存）と、捕食者が絶滅する場合である。

様々なダイナミクスを振る舞うパッチ間での被食者の移動は、どのような役割を果たすのかを考える。

魚群行動の安定性の評価

稲田 喜信、河内 啓二（東京大学 先端科学技術研究センター）

海洋におけるイワシ、サバなどの群は、その整然とした秩序だった動きもさることながら、それを構成する個体数も数千から数万、巨大な群では数十万にも及ぶ群が報告されている。これだけの大規模な群が、ある時間の間分裂することなく安定に存在し、あたかも一つの巨大な生き物のように秩序だった行動（向きや速さの一様性）を実現するためには、群を構成する個体の形態や行動、他の個体の動きに対する反応系などにおいて何らかの特徴や特殊化した形質の存在が推測される。ここでは、それらの特徴を力学的な側面から探求することを目的として、魚の行動を物理モデルで表現し、それを用いて群の動きにおける安定性という観点からこれらの特徴を考察した。行動モデルには下記の運動方程式を用い、個体に働く力を定式化して、調和解析の手法を用いて個体間距離の変動を調べた。その結果、個体が相互の距離を一定に保とうとする力、相互の速度を一様に揃えようとする力、個体に作用する抵抗力のそれぞれが大きいくほど、外乱に対する個体間距離の変動が小さく抑えられることがわかった。個体間距離の変動が大きければ群全体の形が変形して群が壊れやすくなり、変動が小さければ群が形を変えずに安定に存在できることから、群を作る魚ではこれらのパラメータにおいて、自然界で作る群の規模に応じた相違が見られると考えられる。そこで、いくつかの魚種において群行動を観察し、これらのパラメータを比較したところ、巨大な群を作る魚ではパラメータ値が大きく、規模の小さな群を作る魚ではパラメータ値が小さいという結果が得られた（図1）。

運動方程式

(群における i 番目の個体に対する)

$$m_i \frac{d^2 \mathbf{r}_i}{dt^2} = \mathbf{F}_{C,i} + \mathbf{F}_{D,i} + \mathbf{F}_{M,i} + \mathbf{F}_{E,i} + \mathbf{F}_{R,i}$$

m_i : 個体 i の質量

\mathbf{r}_i : 個体 i の位置ベクトル

$\mathbf{F}_{C,i}$: 定常遊泳力

$\mathbf{F}_{D,i}$: 抵抗力

$\mathbf{F}_{M,i}$: 他個体との相互作用力

$$\mathbf{F}_{M,i} = c \sum_j^{N_i} (r_{ij} - \bar{r}) \frac{\mathbf{r}_{ij}}{r_{ij}} + k(\bar{\mathbf{v}} - \mathbf{v}_i)$$

N_i : 個体 i と相互作用をする隣接個体数

\mathbf{r}_{ij} : 個体 i に対する個体 j の位置ベクトル、
 r_{ij} はそのサイズ

\bar{r} : 個体間の平均距離

\mathbf{v}_i : 個体 i の速度

$\bar{\mathbf{v}}$: N_i 個体の平均速度

$\mathbf{F}_{E,i}$: 環境から受ける力

$\mathbf{F}_{R,i}$: ランダムな外乱

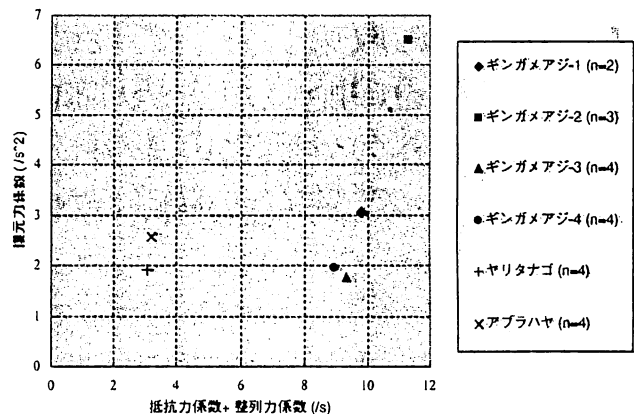


図1 パラメータの比較

コンタクトパーコレーションプロセス： サイト過程

田尾知巳, 泰中啓一 (静岡大・工)

生態系の生息地の破壊と分断化の影響を調べるため、以前コンタクトプロセス(CP)を生態系と見立て、パーコレーションプロセスのボンド過程を生態系の生息地を破壊するものとして組み合わせたコンタクトパーコレーションプロセス (CPP) という新しいモデルを提案し研究を行った。

今回は、分断化の観点を大きく変えて、生態系自体を破壊し、更にそれらが連なって生態系に分断化を起こすという場合の現象について考える。モデルとしては、生息地の破壊が格子の各サイトにたいして起きるものとしてシミュレーションを行った。現実に行っている問題を考えると、人間が生態系に人工的な建造物を建てたり、開墾したりして、生物の生息地自体を奪うことによる、生物の絶滅への影響という問題が大きな問題として存在しており、今回のモデルはその問題に対応したものとなっている。今回は分断の方法を表すのに パーコレーションプロセスのサイト過程を用いた。

シミュレーションの結果、生態系の絶滅に関して、前回のボンド過程の時と同様のスケーリング則によって、絶滅点は分断の影響とは独立に一点に収束した。これは、CPP において、ボンド過程、サイト過程共通の絶滅点を表す式が存在することを示している。更に、絶滅点以外の分断化の影響による、個体数密度の減少効果に対して、定性的、定量的に解析した結果を説明する。

T. Tao, K. Tainaka and H. Nishimori, Contact percolation process
J. Phys. Soc. Japan Vol. 68 (1999) 326-329.

tao@kei2.eng.shizuoka.ac.jp, tainaka@sys.eng.shizuoka.ac.jp

Department of System Engineering, Shizuoka University, Hamamatsu

囚人のジレンマゲームの個体群動態

泰中啓一（静岡大・工・システム工学）

これまで囚人のジレンマゲームの生態学的理論はたくさん報告されている。TFT や PAVROV などといった興味深い戦略が提示され、利己的な環境でも協調が進化できることが示されてきた。しかし、TFT や PAVROV などの戦略は人間のモラルの基準からすれば、あまり好ましい戦略とはいえない。これらの戦略は「目には目を」という報復主義を基礎にしているからである。世界の伝統的宗教は報復主義を基礎にしていない。たとえばキリスト教ではモラルの基準として黄金律（相手がしてもらいたいと思うことをしてあげなさい）があり、仏教でもこの世でいいことをすれば来世で報われると説いている。黄金律は囚人のジレンマゲームでいえば ALL C (AC) 戦略である。人間のモラルの基準からすれば、AC 戦略が勝つべきである。

これまで AC は他の戦略、たとえば ALL D (AD) よりは弱いと考えられてきた。しかし、AC は進化的に持続可能な戦略 (EMS) である。ここで EMS とは、もし単独の集団ならば最高得点をマークする戦略である。ある条件さえ整えばノイズの入った系で AC が最強になる可能性がある。本講演ではパッチ環境下で、AC が AD を完全に打ち負かすことを示す。

島モデルと格子モデルを使って、メタ個体群動態を取り扱った。各パッチ内では比較的短い時間で単一の戦略が勝利するであろう。囚人のジレンマゲームによれば AC, AD 共存下では AD が勝利する。1つのパッチのスケール (local scale) では AD が勝利するが、多くのパッチのスケール (regional scale) では必ずしも AD が勝利するとはかぎらない。各々のパッチは AC か AD の集団になっているとして、島モデルではロトカボルテラ方程式、格子モデルでは格子ロトカボルテラ法を適応した。

結果は、両者のモデルで AC が AD を完全に打ち負かすという相転移がおきた。とくに格子モデルでは

- (1) AD のパッチの絶滅率が高いとき、
 - (2) AC のパッチの増殖率が低いとき、
- 相転移がおきた。島モデルでは (2) のような相転移の原因は無かった。(2) では AD の密集化が影響している。定常状態で AC の密集化はあたりまえであるが、regional scale では AD も密集化を起こすことが分かった。

性行為感染症の数理モデル —簡単なモデルはどこまで有効か？—

梯 正之 (KAKEHASHI Masayuki)
広島大学医学部保健学科 (健康科学)
〒734-8551 [広島市南区霞 1-2-3]
mkake@ipc.hiroshima-u.ac.jp

数理モデルを作成するに当たっては、どの程度「詳しい」モデルを作成するかが問題となる。現実のメカニズムを忠実に組み込んだモデルほどより現実的と考えられるが、実際の状況に当てはめようとするモデルに使用された多数のパラメータの推定を行うことが困難で、現実的な予測ができない事態となる。人間集団における性行動は個人差が大きく変異性に富んでいるので、多数のパラメータを含む複雑なモデルも提案されてきた。しかし、日本の状況の分析においては、性行動の変異性に関する量的な情報が少ないため、筆者はこれまで、簡単なモデルを作成し実際のデータへの当てはめを試みてきた。

この簡単なモデルでは、男性と女性が1組のカップルを形成するほか、男性はCSW (Commercial Sex Worker) とも接触するが、男性はどの個体も同質で一様な振る舞いをするかと仮定されている。しかし、性行動に異質性があり、性行動が性的にアクティブな一部の個体に集中する場合、平均的な性的接触頻度が同程度の場合でも、性行動が同質的な場合と流行の拡大速度などが異なることが知られている。そこで、従来の簡単なモデルを拡張し、シングル男性を性的活動度により2つのグループに分けることにより異質性を組み込み、その影響の程度を分析した。

また、HIV/AIDSのほか、性病や他のSTD (性行為感染症) データに基づいて、入手可能なデータの程度と適切なモデルの「詳しさ」についても考察する。

Kakehashi M (1998) A mathematical analysis of the spread of HIV/AIDS in Japan. *IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology*, 15: 299-311. (Erratum: 16: 111-112.)

Kakehashi M (1999) Validity of simple pair formation model for HIV spread with realistic parameter setting. *Mathematical Population Studies* (In press)

卵黄囊表面における血管分岐系形成のモデル

北海道大学 小林 亮, 兵庫大学 本多 久夫

本論文では、ウズラの胚が成長する際に卵黄囊の表面に展開される血管系の形成過程を考える。本多等の観察によると [1]、まず胚のまわりに血島とよばれる血液の入った袋状の構造が多数形成され、それらが出芽によって連結されることによって、毛細血管のネットワークが形成される。胚の心臓が鼓動を開始しネットワーク内に血流が生じた後、ある血管は太くなり、ある血管は細くなるという変化(血管の特殊化と呼ぶ)が生じ、結果として分岐した血管とその間を埋める毛細血管からなる血管系が形成される(図1)。ここでは、ほぼ一様なランダムネットワークが分岐型ネットワークに移行していく後半の過程に着目し、そのモデル化を試みた。

血管内皮細胞は環境に応じて様々な適応的变化をすることが知られている。ここでは内皮細胞が力学的量に対してのみ適応しているとして、いくつかのモデルを考えた。一つの例として次のような仮説に基づくものを紹介する。

- (1) 血管内皮細胞はずり応力と圧力の両方を検知している。
- (2) 血管内皮細胞はずり応力を介して、流量の多い血管を太く、少ない血管を細くするように働く。
- (3) 過程(2)が起こらない圧力帯がある。

図2はこの仮説をもとに構成したモデルのシミュレーションの一例である。血管の特殊化、さらに分岐型の動脈系だけでなく合流型の静脈系の形成も再現できている。(3)で仮定した圧力帯より高い圧力で特殊化した血管は動脈系を作り、低い圧力で特殊化した血管は静脈系を作っており、それらの間は毛細血管網で連結されている。ここでもし(3)がなければ、血管の特殊化は実現するが動脈系と静脈系はショートしてしまう。(2)には実験的な裏付けがあるが[2]、圧力の検知とそれに対する適応に関しては、現段階では全くの仮説である。皆さんの批判を待ちたい。



図1

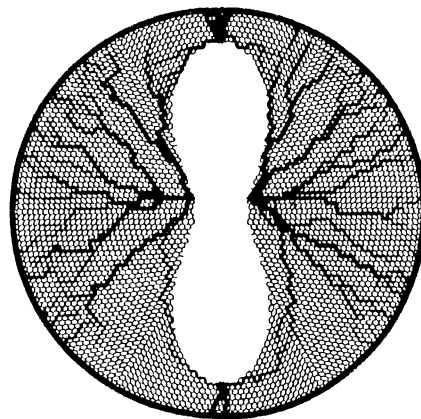


図2

参考文献

- [1] H.Honda and K. Yoshizato, *Develop. Growth Differ.* **39**, 581-589 (1997)
- [2] “自律適応する素材”, 戸川達男編著, オーム社 (1997)

遺伝暗号系進化への相互作用的アプローチ

○ 高木 拓明、金子 邦彦（東大院総合）

ミトコンドリアで非普遍暗号が発見されて以来、遺伝暗号の進化に関する研究が行われてきている。ここでは適当な抽象化によって、遺伝暗号の進化を、化学反応ネットワークとそれらの相互作用を重視した視点から議論する事を試みる。つまり、生体内の化学反応ネットワークの振る舞いを表現型、その反応ルールを与えているのが遺伝型であると観る事によって、Isologous diversification 理論に基づきモデリングを行い、遺伝型と表現型の対応関係でどの暗号が使用されるかを議論するのである。

ここでは、以下の様な暗号進化のシナリオを提案する。まず生体の表現型での分化が相互作用により誘導されて起こり、それに対応して遺伝暗号の読み枠も分化し、その後、遺伝型への突然変異の存在下で進化過程を進める間に、次第に遺伝型の分化としても固定化されて行く、と言うものである。実際、適当な化学反応系を有する単細胞生物モデルを計算機上に構築し、その進化過程をシミュレートする事で、以下の様に、上記のシナリオ通りの結果が得られた。ここから、ミトコンドリア等における非普遍暗号の存在についても示唆を行う。

（１）細胞分裂時に濃度揺らぎのみが存在する場合
個体数が増えて行くと、一部の個体が別の状態に遷移（分化）する。その両タイプの個体では、遺伝型と表現型の対応も異なる。これらには Isologous diversification に基づく安定性が存在する。

（２）細胞分裂時に濃度揺らぎ＋パラメータへの突然変異が存在する場合
表現型、遺伝型と表現型の対応において分化した個体のタイプの固定化が促進され、それらが遺伝型（パラメータ空間）へと埋め込まれる過程が観られた。

蝶の羽におけるパターン形成

関村利朗(中部大学工学部理学教室)

蝶の羽には異なる2種類のパターンがある。一つはカラーパターンであり、いま一つは鱗粉細胞の配列パターンである。これらのパターンはそれぞれ異なる空間的スケールで観察される。発生のある時期に、鱗粉予定細胞が羽の上皮細胞層で細胞分化をおこない、その後、体軸にほぼ平行な幅約50(um)間隔の規則的な細胞配列パターンが形成される。一方、カラーパターンは、一般には上記の配列が終わったあとで形成され、細胞中で合成される各種の色素によって色ついた細胞のモザイクパターンである。このカラーパターン形成過程では、従って細胞の移動は起こらず、また、パターンの空間的スケールは数十から数百細胞である。

本講演では、これらのパターン形成に関する理論的研究について考察する。

参考文献:

- 1) T. Sekimura, P. K. Maini, J. B. Nardi, M. Zhu, and J. D. Murray (1998).
Pattern formation in lepidopteran wings, *Comments on Theoretical Biology*, Vol. 5, No. 2-4, pp. 69-87.
- 2) T. Sekimura, M. Zhu, J. Cook, P. K. Maini, and J. D. Murray (1999).
Pattern formation of scale cells in lepidoptera by differential origin-dependent cell adhesion. *Bull. Math. Biol.*, Vol. 61, No. 4 (to appear).

タスクに依存した空間情報を表現するマップ形成における扁桃核の役割

吉澤 貴史

電気通信大学大学院 情報システム学研究所 情報ネットワーク学専攻

e-mail : yoshi@glia.pc.uec.ac.jp

1. はじめに

近年、方向や位置などの空間情報を認識する能力について、ラットを用いた生理学的、行動学的な実験が活発に行なわれている。その結果、現在位置に対して選択的に反応する Place cell が発見され、その生理的な仕組みが解明されつつある。またこの Place cell には位置認識に加え、タスクに依存した“行動に関する情報”にも特異的に応答する Place cell が発見されている。しかし、位置と行動に関する情報を結合した脳内マップが、どのように作られ動作しているのか、その神経機構はまだよく分かっていない。我々はこの問題を解決するために、まず基本的な Place Cell の性質である“方向と場所を表現する脳内マップの妥当なモデルの構築を行なった。その基本的な性質を踏まえて、“行動に関する情報”をコードする Place cell の仕組みに対し、“Place cell は皮質からの投射により、タスク依存的な振る舞いを見せているに過ぎない”という仮説を立てた。それに従い、皮質にあるタスク依存マップを、時空間相関マップであるダイナミカルマップ[を用いて形成し、それと Place cell の相互作用で道順を覚えるような、タスク依存性が説明できることをシミュレーションにより示す。また、タスク依存性マップについては、扁桃核のような物事の価値判断を行なう部位からの指示によって、タスクに依存した位置関係を学習するようなシステムを提案する。

2. 巡回水のみタスク

我々はネズミに対し、図1に示すような巡回水飲みタスクを与えた。まず、ネズミを四辺を壁で覆われた実験フィールドに入れる。壁はそれぞれユニークな色が塗られており、壁により方向を認識できるようになっている。そして右上と右下に書かれた SP1、SP2(Special Place)は、それぞれ目に見えないスイッチがあり、ネズミがそこを横切るとき左上と左下の Cup1、Cup2と書かれてあるところに水の入ったカップが出現する。タスクは以下のように進行する。

- (1) ネズミを実験フィールド内にいれ、ランダムに巡回することで実験フィールドに十分慣れさせる。
- (2) 実験フィールドについての Place cell map が形成される。
- (3) ネズミを隔離して、しばらくの間水を与えないで置く。
- (4) ここでリワードとして水、ペナルティとして電気ショックを用いる。ネズミを再びフィールドに戻す。ネズミが SP1もしくは SP2にきたときに、Cup1と2の両方の場所にカップが配置される。SP1 から Cup1、SP2 から Cup2 に行くと、リワードとして Cup 内に水が与えられる。しかし、SP1 のときに Cup2 に、または SP2 のときに Cup1 にネズミが行き水を飲もうとすると電気ショックが与えられる。そして次に水を飲もうとする時には、1 つ前に押したスイッチは押せなくなる。

以上のプロセスにより、ネズミは SP1→Cup1→SP2→Cup2 へ至る規則的行動を学習する。このタスクを基に、Place cell の性質である“現在位置を表現する性質”とタスクに依存した“行動に関する性質”が形成されるニューラルメカニズムを解明することが、本研究の目的である。

3. モデル

巡回水のみタスクに対する、我々のモデルは複数の脳部位間の相互作用により、空間情報を処理し、さらに行動を起こす様式とした。我々は、Place cell の基本的性質である位置を表す物として Position recognition Map を形成した。また、実験で観測されている長期に発火している Place cell を、“この細胞はネズミが次に行く目的地の場所を示していて、到着するまで発火し、ナビゲートしている”と仮定しその細胞の集まりとして Goal position map を形成した。ここで Goal position map の入力情報として使用されるのは、次に行くべき目的地を決める部位からの入力である。そのためには、覚えたタスクにしたがって行動(目的地)を決める部位が必要である。そこで我々は、動的に目的地を変化させる機構として Task dependent Map を形成した。ここが次々に目的地の Local view pattern を思い出す事により、それに対応した Goal position Map の位置が示さる。その情報と Position recognition Map からの現在位置に関する情報から、行動を行なうときに筋肉器官に情報を送るためのシステムである Motor System への指示が決まり、マウスは新たな所に進もうとする。以上により、内在情報と外来情報の両方を利用したモデルが作られる。また、Goal position map と Task dependent map との関係により、“皮質に貯えられた情報を海馬に投射している”という海馬が媒介する長期記憶と短期記憶の置き換えということを考慮したモデルができる。

4. Task dependent map

我々は、先に示したような Task dependent map を実現するためのネットワークとして、ダイナミカルマップを用いた。まず初めに、このダイナミカルマップを用いて、ネズミが巡回水飲みタスクを行なうときの Local view pattern として、SP1、SP2、Cup1、Cup2 の4点に対応したもののみを考えた。これをダイナミカルマップの入力パターンとして提示する。パターンの提示はネズミが、試行錯誤して歩いている時に見えるパターンに対応させている。ネズミの試行錯誤をランダムに4つのパターンを入力する事で表現し、Task dependent map に提示する。その提示の順番があって、褒美として水がもらえる場合、つまり正しいルートの場合はそのパターン間の結合を強める。そして、間違った道順に対応する場合には減少させる。図2は巡回水飲みタスクをネズミが行なった結果である。初めネズミは、4つの地点をでたために巡回することによって水を獲得したり、電気ショックを受けたりする。そしてタスク成功として水を得ることができた過程においては、パターンとそれと前後のパターン間の結合を強くして行く。また逆にタスク失敗の合図として電気ショックを受けた過程に対しては、パターンとそれに関与したパターン間の結合を弱めて行く。つまり、その場所が自分にとって有益な場所であるか否か判断し、直前にいた場所との関係について時間遅れを考慮した学習によって、アトラクター間の結合を強めたり、弱めたりする。これを繰り返すことにより、最適なルートのみ残りそれ以外は記憶に残らなくなり、正しいルートで巡回するようになっている。この結果より、海馬にある Place cell map が行動に関係して選択的に発火するようになることは、前頭皮質にある Task dependent map との相互作用が本質的である、という仮説の可能性が示されたことになる。

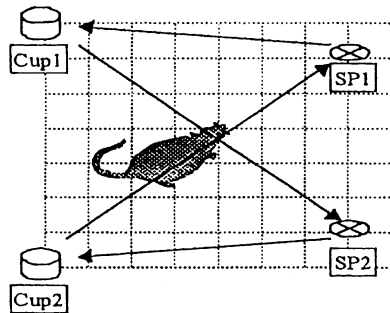


図1 巡回水のみタスク

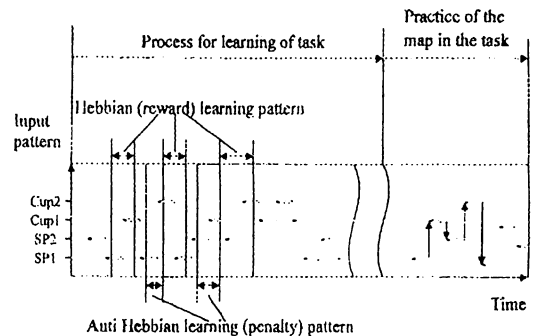


図2 Task dependent map に想起される pattern 遷移図

体表面で受容した情報に基づく弱電気魚の物体の距離検知の神経機構

皆川 真徳、榎森 与志喜、神原 武志
 電気通信大学大学院 電気通信学研究所 電子物性工学専攻
 E-mail:minagawa@glia.pc.uec.ac.jp

弱電気魚は、「能動的な電気定位」という方法で暗闇の中で自分の位置を知ることができる。自分が発した電気信号が周囲の物体によって変調され、それを皮膚の電気受容器で感じ取る。その情報を脳内の神経回路で処理することにより、近くの物体を察知し、位置を知り、物体の材質を分析できる。しかし、物体の形状や材質の知覚という情報だけでなく、このような電気を使った知覚で距離を測るのは不可能だと考えられてきた。最近、G.von der Emde らの実験により、弱電気魚のモルミルス属は体表面にある検出器を使ってそこに投影された電気的な像を皮膚を貫く電流分布の最大勾配と最大振幅の比を使って多くの対象物体の距離を正確に捕らえることが示された。

本研究では、電気的な像の特性を表皮にある電気受容器がどのように処理をして、中枢に送っているのか？そして、その中枢内でどのような処理をして物体の距離を検知しているのかをモデリングの立場から解明することを目的とする。

弱電気魚は、尾部の発電器官から交流電流を発生し、その電場 (EOD) の歪みを体表面に並んだ電気受容器で感じ取る。電気受容器にはいくつか種類があるが電気定位に重要な役割を果たすものとして A-receptor と B-receptor がある。A-receptor は主に EOD の刺激振幅の変化に応答し、B-receptor は刺激振幅に加えて EOD の波形の歪みに応答することが実験で示されている。受容細胞は、支持細胞で支えられ、3 つのイオンチャンネルを持っている。外部から、電気信号の入力が入ると細胞は脱分極し、イオンチャンネルが開かれ、 Ca^{2+} は細胞の内部へ、 K^{+} は細胞の外部へ流れる。この脱分極は求心性繊維にバーストスパイクを生じさせる。EOD 波形の振幅と波形の歪みは、このバーストスパイクの最初のスパイクが発火するまでの時間遅れと、バーストスパイクの数によってコードされる。体表面からある距離だけ離れたある物体から受ける刺激波形 (図 1-f) を入力し、それぞれの電気受容器が処理する情報をシミュレーションした結果を図 1-(a)~(e) に示す。それぞれの電気受容器に入力される刺激強度 V_{stim} は、 $V_{stim} = V_{max} * \cos \theta$ としている。シミュレーション結果を見てみると、刺激強度 V_{stim} が大きいところ、つまり、物体と電気受容器の距離が短いところでは、スパイク数が他のところと比べて多くなり、また、最初のスパイクが出るまでの時間遅れも短くなるのがわかる。このように、各々の受容器でエンコードされた EOD の歪みに対応する時間遅れとスパイク数の情報が高次の神経部位で処理される。

魚が物体までの距離をどのように探知しているかについて、G.von der Emde らは、皮膚を貫く電流変化を測定することによって、その体表面上の分布の最大勾配と最大振幅の比が物体の距離情報と関係していることを見出している。この比は、物体の材質・形・大きさには関係なく、距離のみに依存する。我々の目的は、受容器でエンコードされたバーストスパイクの時間遅れとスパイク数から、この比を計算して物体の距離をデコードする神経ネットワークモデルを作ることである。

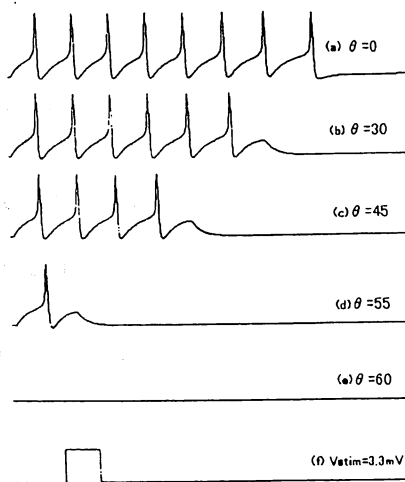
まず、最大振幅変調を探知するネットワークモデルを考える。受容器では電流分布に応じて、図のようなバーストスパイクが出る。ここで、受容器 A が最大振幅変調を受け、もっともスパイク発生までの時間遅れが短く、他のスパイクより、先に伝達される。上位層には、バーストスパイクから、最初のスパイクのみに応答するニューロンがある。その入力スパイクは、図 2(b) に示されるようなネットワークに入る。

ここでは、最大振幅変調に対するスパイクは、このネットワークのニューロン B に最初に到達する。このニューロン B は、その次の層に対して興奮/抑制入力を与えるので、ニューロン C の周りの入力は抑制される。このように、各々の入力スパイクが来ても、興奮抑制結合によって、C 以外は発火しない。C も周囲から抑制入力を受けるが Na^{+}/K^{+} の active channel を含むニューロンモデルを用いれば、その抑制入力によって発火を抑えられることはない。

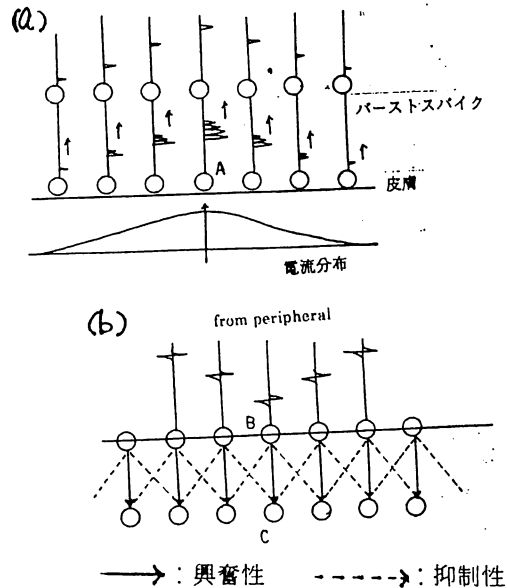
電流分布の最大勾配を検知するには、隣り合う受容野の第 1 スパイクの到達時間差を Jeffress 回路に基づいたネットワークで検知する。

最後に、最大振幅と最大勾配に応答する神経の発火の空間相関を探知するネットワークにより、2 つの発火ニューロンの距離を計算する。これが、物体までの距離の尺度となる。

物体までの距離情報は、スパイクタイミングのほかにスパイク数にも含まれている。スパイク数は、上記とは別の部位で検知されていると考えられる。スパイク数の検知モデルとタイミング情報との統合機構については現在そのモデルを作成中である。



〈図 1：電気受容器の応答結果〉



〈図 2：ネットワークモデル〉

弱電気魚の混信回避行動における中枢での体表面情報の統合機構

榎森 与志喜 (P)、神原 武志 (電気通信大学 量子・物質工学科) e-mail:kashi@nerve.pc.uec.ac.jp

多くの感覚系においては、外部信号の情報を、受容器から中枢への経路に沿ってどのような機構で処理することによって、外界の変化に対応する情報を認識し、また、それらをどのように行動に結び付けているか、は重要な問題である。受容器や周辺の神経部位では、情報は並列に処理され、中枢に送られるが、それらからどのような機構で、有用な情報をとりだしているのか、また、その機構は、様々な外部環境の変化に対してどのような適応性をもつのだろうか。この問題は、一般的な感覚系である視覚、聴覚系では神経回路の構造やその処理が複雑なため、まだよくわかっていない。

ここでは、弱電気魚がもつ電気感覚系の混信回避行動に注目しこの問題を考える。その理由は、神経構造や処理が、他の感覚系に比べて簡単で、また、多くの実験的なデータに基づいて、情報の流れが、おおまかに明らかにされているからである。電気感覚系は特殊な感覚系であるが、情報処理の機構は、一般の視覚、聴覚との共通点も多い。

弱電気魚は、尾部に発電器官をもち、自分の周りに弱い電場を形成している。その歪みを利用して、周りの物体の検知を行っている。いま、2匹の魚が、近づくとお互いの周波数が近いので、電場のパターンは“うなり”を生じてしまい、このため、周囲の状況を正しく認識できなくなる。このとき、この魚は、電場のゆがみから、相手と自分の周波数差の符号を脳内で計算して、自分の周波数を、相手との差が大きくなるようにシフトして、混信状況を回避する。この行動を混信回避行動という¹⁾。

この行動を行うために、電場の歪みの振幅と位相の情報が、脳内の別々の部位で処理され、さらに上位部で統合され、相手と自分の周波数差の符号を決定する。

ここでは、振幅と位相変調の統合機構について考える。

外部電場の振幅と位相変調の情報は、それぞれ、P型、T型の受容器でエンコードされ、それらの情報は、それぞれ、電気感覚側線葉 (Electrosensory Lateral-line Lobe; ELL) と半円隆起 (Torus Semicircularis; TS) に送られる。ELLには、振幅の増減に対して応答するニューロンがあり、一方、TSは、異なる体表面の位相差の遅れ、進みに対応して応答するニューロンがある。我々は、以前に、P型、T型受容器のモデル²⁾、とELL、TSのネットワークモデルを提案した³⁾。

体表面上の受容器から、ELLとTSを経て送られる振幅変調と位相変調の情報をどのように組み合わせて、魚は自分と相手との周波数差の符号を見出しているのだろうか。このことを調べるため、我々は図1のように、円筒形の体表面上に、P、T型受容器をならべ、また、近くの魚を、自分の体の中心から (r, ϕ) の位置に置いた。このとき、体表面の受容器 i が受ける電場 S_i は、相手と自分の電場のなす角度を θ_i とすると、

$$S_i(t) = S_1 \sin(2\pi f_1 t) + S_2 \cos \theta_i \sin(2\pi f_2 t + \pi)$$

で与えられる。 (S_1, f_1) 、 (S_2, f_2) は、それぞれ、自分と相手の電場の強さと周波数である。

この魚は、符号を決定するとき、自分の周波数をどこかに記憶して、それを参照するわけではない。つまり、うなり変調パターンのみから、自分の信号の情報と相手の“ずれ”を同時に決めているのである。

それでは、どのような機構でそれを行っているのだろうか。それには、体表面の受容器が受ける様々な電場の

パターンに対応する振幅と位相変調を結合して、それらを統合することが必要である。例えば、図1で、最も大きなうなり変調をうけるのは、#5の受容器であり、TSでは、#5でコードされた位相情報は、#1-#9までの他の位相情報と比較される。ここで、位相差(時間差)が最も大きいとTSニューロンの発火率も高いことを考えれば、#5と、2つの電場が直行する#1との差の寄与が大きい。#1が受ける信号は、自分のEODそのものである。また、ELLニューロンは、振幅変調が大きくなるほど、発火率が大きくなるので、#5、#4、#6の振幅情報が、主に寄与する。このように、各受容器で生じる振幅・位相情報を積算するだけで、自分のEODからのずれが計算できる。

しかし、このような冗長な方法は、同時に符号決定に対してまちがった情報も含んでいる。うなり変調の弱い場所(#1、#2、#8、#9)の情報は、周波数差の符号に対して正しい情報を与えない。しかし、そのような場所の振幅変調は弱いので、符号決定に大きな寄与は果たさない。積算要素の中には、正しくない情報も含まれるが、振幅情報と合わせるとそれらの寄与は小さく、全体として正しい符号情報が得られる。

この考え方に基づいて、P/T型受容器モデル、ELL、TSネットワークモデルを用いて、その振幅と位相情報を“AND-gating”的に統合する leaky-integrator モデルを作り、その応答を調べた。このような統合機構は、一見冗長に見えるが、2匹の魚の相対位置が変わっても、正しい情報が得られる。また、位相差が、 μsec という極めて小さなものを検知する際にも、この積算機構が重要な役割を果たしていると思われる。

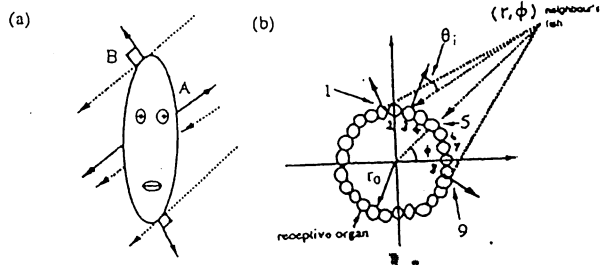


図1 (a) 魚が受ける電場。実線は自分のEOD、破線は相手のEOD (b) 受容器の体表面上の分布

参考文献

- 1) W. Heiligenber, "Neural Nets in Electric Fish" Cambridge, MIT press, 1991.
- 2) Y. Kashimori et al., Biophys. J. 70, pp.2513-2526 1996.
- 3) Y. Kashimori and T. Kambara, ICONIP96 Proceedings, Springer-Verlag, pp. 888-893 1996.

¹キーワード：電気魚、混信回避、振幅変調、位相変調、統合機構

An immune system model for generation of self tolerance and memory.

Yoshihiro Ochi, Yoshiki Kashimori, and Takeshi Kambara

Dept. of Applied Phys. and Chem., Univ. of Electro-Communications,
Chofu, Tokyo, 182-8585 Japan e-mail:kashi@nerve.pc.uec.ac.jp

It has been found by the recent experimental works that, T-cell counts the number of peripheral antigens with which the T cell interacts, and starts to respond to the antigens when the number of antigens exceeds a certain threshold. It has also shown that, intracellular Ca concentration of B cell changes depending on whether the antigens to which the B cell responds is acute antigen or chronic antigen, and different Ca oscillation induces to different immune response to B cell.

We consider based on these experimental results that a key factor determining response behavior of immune system is the frequency of contact of immune cell with antigen. In order to explain systematically various response behaviors of immune system, such as immune memory and tolerance, based on a simple model, we introduced the quantity "chronicity" in our model of immune system, which represents quantitatively the frequency of interaction between immune cell and antigens.

We adopt the cellular automata model composed of 100 x 100 elementary areas. One immune cell, antigen, positive and negative cytokines can exist in the same cell, simultaneously. Whether the antigens are foreign or self is determined depending on their chronicity: when the magnitude of chronicity of an immune cell is too high or too low, the cell makes no response to antigens. The cell may attack antigens, only when the magnitude of its chronicity is within a certain range. The immune system model based on this simple rule makes it possible to understand the mechanism of the tolerance and memory, by using the single variable, chronicity. Because the immune cell which is able to respond to self antigen possess usually high chronicity, the cell is adopt to stay in the inactive state. On the other hand, the immune cell specific to harmful foreign

antigens interacts at a moderate frequency with antigen and keeps middle chronicity, because foreign antigens are less than self antigen and they don't exist persistently. Therefore, immune cells attack properly the antigens. When the number of foreign antigens decreases due to the attack, the chronicity of immune cell decreases and the attack is weakened. Then, the increase of antigen by proliferation of antigen is in equilibrium with the decrease by the attack of immune cell. This corresponds to the memory state in which immune cell and antigens coexist and the value of chronicity remains constant.

Although the chronicity is a very simple conception, the chronicity can give a unified perspective of immune system, and our model based on the chronicity can reproduce several important characteristics of immune system.

We also obtained the following two interesting results:

1. As the number of antigens is increased, the system has the critical transition between immune and memory states.
2. The memory state has self-organized criticality.

Reference

- 1) Y. Ochi et al., DETERMINISTIC AND STOCHASTIC MODELING OF BIOINTERACTION, International Conference, Abstract, Sofia, Bulgaria, pp. 22-23(1997).
- 2) Y. Ochi et al., Proc. Of The Fourth Int. Synp. On Artificial Life and Robotics(AROB 4th 99), Oita, Japan, pp. 644-647(1999).

分子進化の定常進化速度と置換数の分散指数

— 一般公式といくつかの変動環境集団遺伝学モデルへの適用例 —

石井一成 (名大・情報文化), 松田博嗣 (九大名誉教授)

進化速度の固定確率表式 (木村 1971) は不適切な定式化 (突然変異の選択有利度による進化の分類) のため一般には正しい定常進化速度を与えない. また分散指数を幅広い集団遺伝学モデルに対して計算する一般公式はまだない. 我々は野生型複製子の適応状態をその適応度と集団サイズの対で記述し, これが突然変異の固定と環境変動により確率的に飛躍変化するマルコフ過程モデルを用いて分子進化を解析し, 定常進化速度と置換数の分散指数の一般公式を得た. 幾つかの変動選択モデル, 変動サイズモデルの解析結果も報告し, 進化の環境変動依存特性を総括する.

《野生型適応状態の飛躍マルコフ過程モデル》複製子の適応状態 α として, そのマルサス径数 m_α とそれが存在する集団のサイズ N_α の対 (m_α, N_α) を考えよう ($\alpha=1, 2, 3, \dots, K$). 適応状態は突然変異と環境変動によって変化する. 単位時間に適応状態が α から α' へ突然変異によって変化する確率を $\mu_{\alpha',\alpha}$, 環境変動によって変化する確率を $\gamma_{\alpha',\alpha}$ と表す. 適応状態 α の総突然変異率は $\mu_\alpha \equiv \sum_{\alpha'} \mu_{\alpha',\alpha}$, 総環境変動率は $\gamma_\alpha \equiv \sum_{\alpha'} \gamma_{\alpha',\alpha}$ である.

弱突然変異の極限では集団は殆どいつも単型的で, 進化は突然変異の固定により野生型遺伝状態が交代することによって起る. 野生型の適応状態が突然変異の固定によって α から α' に変化する進化速度は固定確率表式によって $v_{\alpha',\alpha} = 2N_\alpha(m_{\alpha'} - m_\alpha)\mu_{\alpha',\alpha} / \{1 - e^{-2N_\alpha(m_{\alpha'} - m_\alpha)}\}$ で与えられる. 適応状態 α の総進化速度は $v_\alpha \equiv \sum_{\alpha'} v_{\alpha',\alpha}$ である.

パラメタの大きさが $N_\alpha = O(N)$, $\mu_\alpha = O(\mu)$, $\gamma_\alpha = O(\gamma)$ の時 $\tilde{\gamma} \equiv \gamma/\mu$ を一定に保って $N\mu \rightarrow 0$ の極限を考えると, 突然変異の固定待時間は $O(N)$ であるので, 時間を $1/\mu$ 単位で計ると固定は瞬間的に起ると考えてよい. 従って時点 t における野生型の適応状態 $\alpha(t)$ は値 $1, 2, 3, \dots, K$ を取り, 2種類の飛躍 (突然変異の固定による飛躍と環境変動による飛躍) を行うマルコフ過程であると考えてよい. 時点 t における野生型の突然変異ステップ数 $n(t)$ と適応状態 $\alpha(t)$ の対 $(\alpha(t), n(t))$ は飛躍マルコフ過程であって, $\alpha(t)$ は突然変異の固定による飛躍と環境変動による飛躍を行い, $n(t)$ は突然変異の固定の際にだけ変化し1増える.

$\alpha(t)$ が α で $n(t)$ が n である確率 $P_{\alpha,n}(t)$ を第 α 成分とする列ベクトル $\vec{P}_n(t)$ はKolmogorovの前進方程式

$$d\vec{P}_n/dt = A\vec{P}_n + B\vec{P}_{n-1} \quad (1)$$

を満足する. ここで A と B はそれぞれ $\gamma_{\alpha,\alpha'} - (v_\alpha + \gamma_\alpha)\delta_{\alpha,\alpha'}$ と $v_{\alpha,\alpha'}$ を第 (α, α') 成分とする定数行列である.

《定常進化速度と分散指数》(1)から母関数 $\vec{G}(\theta, t) \equiv \sum_{n=0}^{\infty} e^{n\theta} \vec{P}_n(t)$ のLaplace変換が $\vec{G}(\theta, \xi) = (\xi - A - e^\theta B)^{-1} \vec{P}_0(0)$ と求められる. これに基づいて平均 $\langle n(t) \rangle$ と分散 $\text{Var}(n(t))$ の長時間挙動を調べると, 進化速度の長時間平均 v_∞ と分散指数の長時間極限 I_∞ は $M \equiv A + B$ として

$$v_\infty \equiv \lim_{t \rightarrow \infty} \langle n(t) \rangle / t = \langle 1|B|1 \rangle = \sum_{\alpha} P_{\alpha}^{(\infty)} v_{\alpha} \quad (2a)$$

$$I_\infty \equiv \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\text{Var}(n(t))}{\langle n(t) \rangle} = 1 + 2v_\infty - 2 \frac{\langle 1|B(M + |1\rangle\langle 1|)^{-1}B|1 \rangle}{v_\infty} \quad (2b)$$

となる. ここで, $|1\rangle$ は $\alpha(t)$ が α である定常確率 $P_{\alpha}^{(\infty)}$ を第 α 成分とする列ベクトルで, 行列 M の実部最大固有値 $\lambda_1 = 0$ に対応する固有列ベクトルとして求められる. $\langle 1|$ は各成分が1の行ベクトルである.

公式(2)を用いると幅広い環境変動モデルに対して, それを記述する行列 A, B から進化速度 v_∞ と分散指数 I_∞ を計算することができる. 一定選択モデル($\gamma_{\alpha,\alpha'} = 0$)に対しては巖佐(1993)が公式(2)と一致する表式を得ている.

相対速度に依存しない、ヒゲコウモリの標的間距離検出ニューラルメカニズム

井上 聡† 木明 学† 榎森 与志喜† 神原 武志††

電気通信大学 情報システム学研究科† 電子物性工学科†

東京都調布市調布ヶ丘 1-5-1

e-mail:inoue@glia.pc.uec.ac.jp

概要:

夜行性であるヒゲコウモリは、自分と標的との距離を、自らが発するソナー音と、標的から反射されて返ってくるエコー音との到着時間差で検出する。しかし、実世界の検出プロセスにおいては、標的そしてヒゲコウモリ自体が高速で移動をしているために、その検出距離が相対速度のちがいによって実際のものとは異なり、その検出結果にあいまいさが生じる。本研究では、ヒゲコウモリが標的距離検出に用いる下降 FM 音の各周波数成分ごとに独立した多層ネットワークと、それぞれの周波数成分ごとに処理された情報を統合する上位層をモデル化することにより、相対速度によらない標的間距離検出のニューラルネットワークモデルを構築した。

ヒゲコウモリは、自らが発するソナー音と標的によって反射されるエコー音との相関を分析することによって、飛んでいる昆虫などの詳細な情報を得ることができる。その情報の種類は、標的のサイズ、飛行速度、標的への方向角・距離などである。そして、それぞれの情報は独立な脳内領域で処理されたのち上位核で統合され、人間が視覚情報で作りだすイメージと違わぬ詳細なイメージを作ることが可能である。これを Acoustic Imaging という。その精細さは驚異的で物体表面のテクスチャまでとらえることができるといわれている。

ヒゲコウモリがソナー音とエコー音を用いて個別に検出する情報のうち、位置を特定するプロセスをエコーロケーションという。本研究では特に標的間距離検出メカニズムについて考察する。

標的との距離は、ソナー音とエコー音の到着時間差を分析することによって行われ、その時間差は 1 次元的に配置されたニューロンの発火位置という空間情報として脳内に展開される。その機構のベースとなるのは、1 次元的に配置された一致検出細胞と遅延神経線維から構成される、Jeffress のモデルである。ヒゲコウモリの一致検出層において、エコー音は全ての一致検

出細胞に同時に入力を与えられるが、ソナー音は遅延神経線維を通して、各細胞ごとに時間遅れをとまって入力を与えられる。それぞれの細胞はエコー音とソナー音が同時に入力されたときに興奮状態になる、AND ゲートとしての働きをもち、これにより空間的な検出が可能となる。

ソナー音とエコー音は、一定周波数とそれにつづく 1 次直線的に下降する FM 音からなり、下降 FM 音領域はそれぞれ周波数成分ごとに分解され、各周波数成分に特化した一致検出層に送られる。つまり周波数ごとに距離情報が検出されることになる。それらの検出結果は外界の、さらには生体内のノイズの影響により精度の高いものではないが、全ての一致検出層の相関をとるための上位層を導入することにより、相対速度に依存しない、さらには高い精度の距離検出が可能となった。

また、我々はシミュレーションにおいて、ソナー音とエコー音の下降 FM 音の傾きを様々に変化させてシミュレーションを行い、標的との距離に依存した最適な傾きが存在することを示した。さらには現実のものとは合致しない上昇 FM 音を用いてシミュレーションを行うことにより、下降 FM 音が距離検出に有用であることも示すことができた。

今後の展望・課題

現在のシミュレーションにおいては、初期状態でのヒゲコウモリと標的との距離を一定にしてシミュレーションを行っているが、その距離を様々なものに変えて、それらに対応した最適な下降 FM 音の傾きを計算し、生理学実験結果と比較することにより、我々のモデルの妥当性を示していきたい。そして本研究の最終的な目的は、Acoustic Imaging の形成メカニズムの解明にある。

造血幹細胞システムに関する数理モデル

遠矢周作・日下亜紀・巖佐 庸

(九大・院理・生物・数理生物)

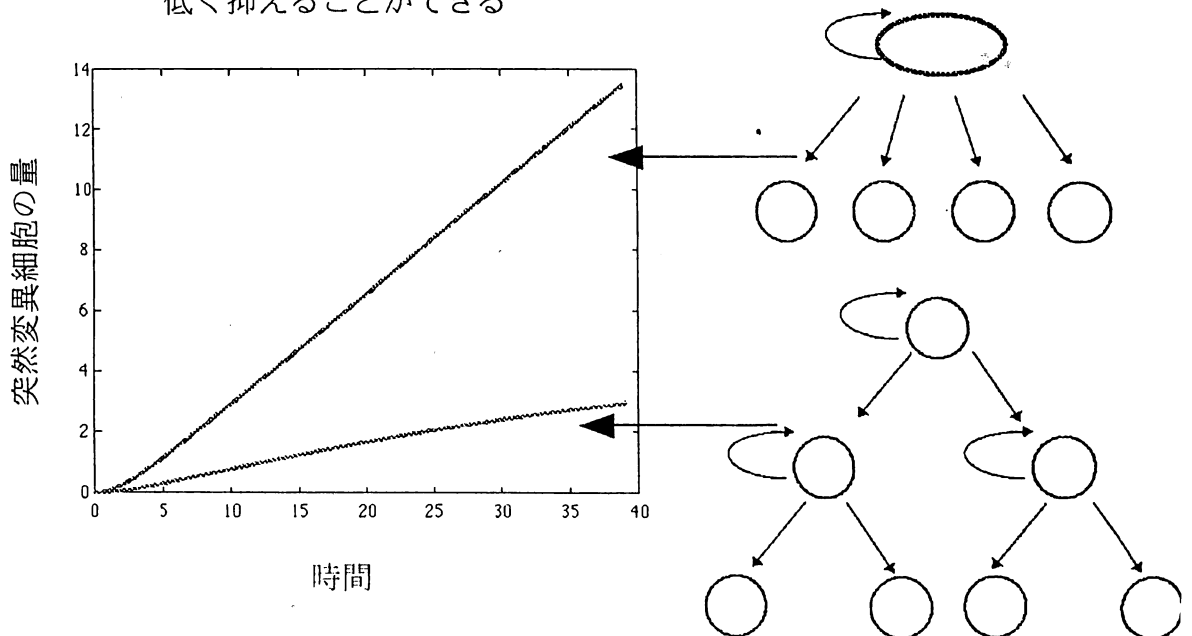
ヒトの膨大な数の血液細胞は主に骨髄に存在する比較的少数の造血幹細胞を頂点とした階層的なシステムにより供給されている。造血幹細胞は、新たな造血幹細胞を生み出す「自己再生能」と、複数種類の異なる細胞に分化する「多分化能」をつ。分裂して幹細胞を自己再生し、また各種の前駆細胞を生み出す。前駆細胞は造血幹細胞と異なり、1種類かあるいは数種類の血液細胞しか産生しない。

本研究では造血幹細胞システムの階層構造に注目し、階層構造と、幹細胞から前駆細胞を経ずに直接各血球を産生するようなフラットな構造では、どちらが突然変異に対してロバストであるか、ということ調べた。モデルとして次のようなものを考えた。

- (1) 造血幹細胞は自己増殖し、前駆細胞または成熟細胞（血液細胞）へと分化する
- (2) 各細胞はロジスティック増殖する
- (3) 突然変異を起こした造血幹細胞も正常な造血幹細胞と同様に自己増殖し、前駆細胞 または成熟細胞（血液細胞）へと分化する
- (4) 突然変異を起こした成熟細胞（突然変異前駆細胞から産生されたものも含む）は独自の機能を果たすことは出来ない

そして、正常な造血幹細胞、前駆細胞、成熟細胞のみで構成された状態からの突然変異成熟細胞の増え方に注目し、両構造を比較した。その結果、突然変異細胞の増え方は細胞の最終分化率に大きく依存するということがわかった。これは分化システムの階層構造が体細胞突然変異の量を小さくするものになっている可能性を示唆する。

図. 突然変異成熟細胞の時間変化
どの時刻でも階層構造の方が突然変異細胞を低く抑えることができる

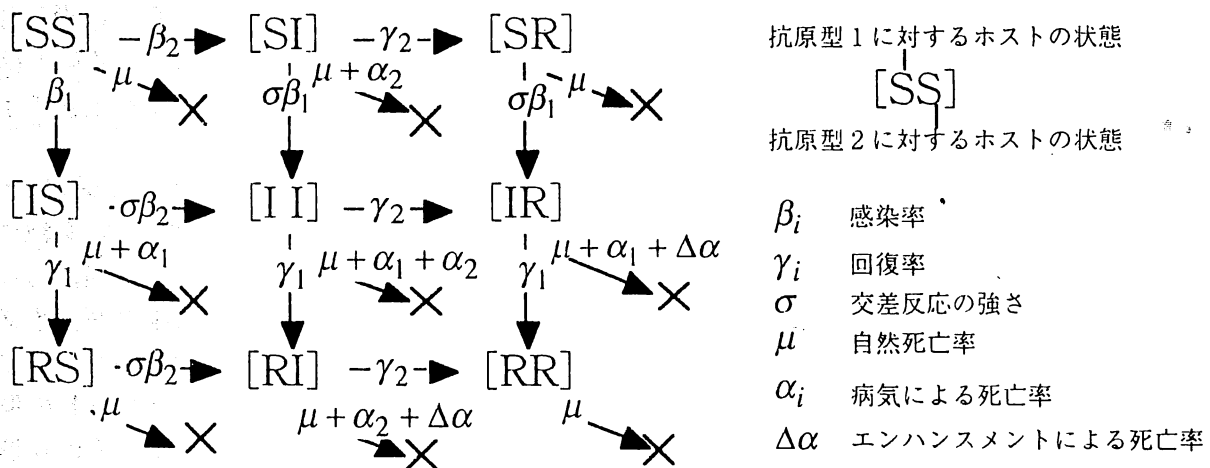


異なる抗原タイプの共存可能性～デングウイルス～

○川口 勇生 佐々木 顕 (九大・理・生物)

デング熱は東南アジアや南アメリカなどの熱帯、亜熱帯地方で周期的に流行する感染症である。デング熱を引き起こすデングウイルスには4つの異なる抗原型があり、相同性が低いため交差免疫反応が完全には成立せず、1つの抗原型に感染しても別の抗原型に再感染することがある。この再感染時には症状が重症化し、死亡率が増加するエンハンスメントが知られている。本研究では2種系に拡張したSIRモデルを用いて、交差反応の強さとエンハンスメントが、異なる抗原型の共存にどのように影響するかを解析した。

集団に2種の抗原があり、それぞれに対してホストは未感染(S)、感染(I)、免疫保持(R)の状態にあるとする。下図の時間変化を考えて、1つの抗原型が平衡に達している集団への別の抗原型の侵入可能性を解析し、2つの抗原型の共存条件を求めた。結果は(1)交差反応がない場合は2種はエンハンスメントがなくても共存する、(2)交差反応があると共存しにくくなるが、このときエンハンスメントがあると共存を促進することがわかった。つまり2つの異なる抗原型の共存には、再感染時における死亡率の増加が必要であると言える。



カオス結合系の挙動について (入門以前)

静岡大学 工学部 守田 智

自然界で見られる多彩な運動をシミュレーションによって理解するという手法は、計算機の飛躍的發展に伴い重要視されるようになってきている。精密な仮定によるシミュレーションを行えば実際に存在する対象を計算機上で再現することができる。一方、多彩な現象を系統的に研究し一般的な理論を構築するためには、その系が持つ本質的な性質だけを抽出して単純化した数理モデルを用いることが有効である。抽象的なモデルを解析することから複雑な現象にひそむ普遍的な性質を見出したり、新たな概念で分類したりすることができる。と期待される。

ここでは、決定論的な力学系モデルを考える。系がカオス的な場合には、決定論的に記述されているにもかかわらず、予測不可能な乱雑な振舞を見せる。その一方で確率的なランダムノイズは見られない秩序が内在する事が分かっている。さて、よく知られているカオス系は少数自由度のものであるが、一般的な系における運動の自由度は ずっと大きい可能性が高い。そこで 全体系がいくつかの部分系から成り立ち、その部分系自身がそれぞれ (少数自由度の) カオス的な運動を持つ場合を想定する。多くのカオスのダイナミクスを持つユニット (カオス素子) が相互作用しながら時間発展する結合力学系モデルを考える。このモデルでは、局所的に与えられた微小な誤差が部分系のカオスの性質によって増幅され全体に広がっていく状況を再現できる。このような状況は、自然界に普遍的に存在していると考えられる。部分系だけでもカオス的なダイナミクスを持つことから系全体では自由度の大きいカオス系になりえる。自由度の大きさのために もっと複雑な形で秩序構造が生じることが予想される。

数理モデルとして 大域結合写像系 (Globally Coupled Maps) を用いた場合を考える。大域結合写像系とは、写像で表現されるダイナミカルユニットをその平均場によって相互作用させたものである。最近接素子だけの結合で相互作用を入れた Coupled Map Lattice が近距離相互作用の極限モデルと考えられる一方、Globally Coupled Maps は 長距離相互作用の極限モデルであると考えられている。大域結合写像系は、簡単な形をしているにも関わらずさまざまな複雑な運動を呈することが知られており、そのうちいくつかを紹介をする。特に集団運動生成の原理についての研究の話をする。

集団運動とは、部分系 (カオス素子) がカオス的な挙動を示す一方、その巨視的な変数 (ここでは平均場) が 部分系の運動とは全く異なった秩序ある運動 (例えば周期的運動) を持つ事を言う。このような集団運動は 系を構成するカオス素子同士がいずれも互いに同期しない程度の比較的弱い結合の時にも見られる。したがって、全体系の運動の自由度がカオス素子の個数に比例して大きくなるような時に 小さい自由度で表現される集団運動が出現するという一見 矛盾した現象が起っているように見えるのである。ここでは ユニットの個数が無限大の極限で考察する。その理由は、Global Coupling の場合 この極限で系の状態が 一体分布関数として表現できるからである。

ブナ林および熱帯林の一斉開花結実現象の結合マップモデル

巖佐 庸 (九州大学理学研究科・数理生物)

多くの森林において、樹木の種子生産が一斉に生じる豊作年とほとんど生じない凶作年がある。ブナ林が有名だが100km程度の距離で同期する。東南アジアの熱帯林では、繁殖年が種を越えて同期する。この一斉開花・結実現象はこれまでは主に適応的観点（樹木が同期して繁殖することでどのような適応上の利点があるか）から研究されてきたが、異なる樹木が揃う機構については論じられなかった。

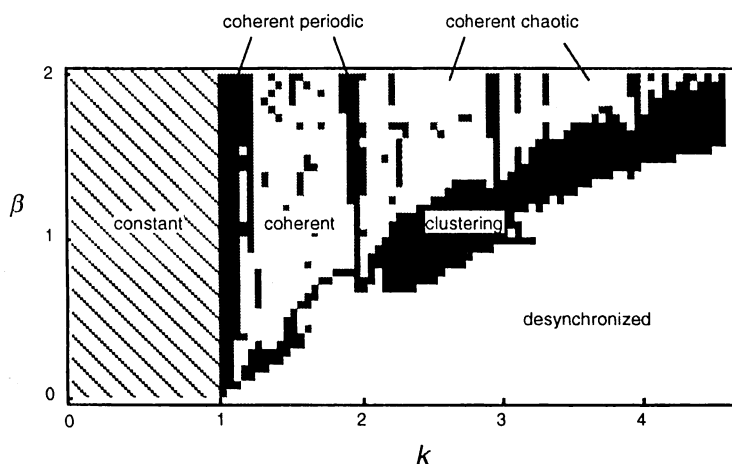
本講演では、この一斉開花現象を花粉制約による結合マップモデルとして解析する。Isagi et al. (1997)は樹木が毎年の光合成によるかせぎを蓄積し、それが繁殖閾値を越えた場合に越えた分だけの花をつけるとし、その後の結実によって蓄積量が減少すると回復に数年かかるとするモデルを提唱した。そこで結実率が外交配花粉を必要とするために同じ森林の他の個体のつける花の量に依存するとする。

繁殖時の資源枯渇 k が強いと個々の樹木はカオスを示す傾向をもつ。花粉制約による結合係数 β が強くと全体として同調する。これらの2つの傾向により、(1)毎年繁殖相、(2)非同期相、(3)コヒーレントカオス相、(4)コヒーレント周期相、(5)クラスタ形成相、の5つの相を区別することができた。

完全同期する場合（コヒーレント相）では、すべてのリアプノフ指数を計算することができ、その結果、個木はカオ斯的繁殖を示すがそれらが結合することによって周期的繁殖を示すこと、また完全同期解が安定であるためには、樹木がわずかの花をつけ花粉制約のために種子がほとんど実らない年がある程度の頻度でまざる必要がある。これは豊凶がAll-or-Noneではありえないことを示しており、観測とも一致している。

花粉の交換が局所的に生じる場合には結合マップ格子となる。完全な同期はできず局所的な空間パターンが残る。しかし、局所的な結合でも広い格子全体が同期して繁殖するようになる。

本研究は佐竹暁子とJulie Sternとの共同研究である。



カオス結合系と脳

東京大学 工学部 計数工学科
合原一幸

I will review nonlinear spatio-temporal dynamics of a system of coupled chaotic neuron maps [1, 2] as a model of brain dynamics.

The dynamics of the i -th chaotic neuron integrated in a synchronous chaotic neural network with M external inputs and N constituent neurons is generally described as follows :

$$x_i(t+1) = f_i \left[\sum_{j=1}^M v_{ij} \sum_{d=0}^t k_e^d A_j(t-d) + \sum_{j=1}^N w_{ij} \sum_{d=0}^t k_f^d x_j(t-d) - \alpha \sum_{d=0}^t k_r^d g_i \{x_i(t-d)\} - \Theta_i \right], \quad (1)$$

where for the i -th neuron, $x_i(t+1)$ is the output with a continuous value between 0 and 1 at discrete time $t+1$; t shows the discrete time steps ($t = 0, 1, 2, \dots$); f_i is the output function which is usually assumed to be the logistic function of $f_i(y) = 1/\{1 + \exp(-y/\varepsilon_i)\}$ with the steepness parameter ε_i , although the following formulation is also valid even if f_i is non-monotonic, non-differentiable or temporally varying; $A_j(t-d)$ is the strength of the j -th external input at discrete time $t-d$; v_{ij} and w_{ij} are synaptic weights from the j -th external input and from the j -th constituent neuron, respectively; k_e , k_f and k_r are the decay factors taking values between 0 and 1 for the external inputs, the feedback inputs and the refractoriness, respectively; g_i is the refractory function usually assumed to be $g_i(x) = x$ for the sake of simplicity; α and Θ_i are the refractory scaling parameter and the resting threshold, respectively.

Equation(1) can be transformed into the following simplified and simultaneous equations under the assumption of the exponential temporal decay of input effects and refractory effects in the form of k_e^d , k_f^d and k_r^d in eq.(1) :

$$\text{External Input } \xi_i(t+1) = \sum_{j=1}^M v_{ij} A_j(t) + k_e \xi_i(t), \quad (2)$$

$$\text{Mutual Interaction } \eta_i(t+1) = \sum_{j=1}^N w_{ij} x_j(t) + k_f \eta_i(t), \quad (3)$$

$$\text{Refractoriness } \zeta_i(t+1) = -\alpha g_i \{x_i(t)\} + k_r \zeta_i(t) - \theta_i, \quad (4)$$

where $\xi_i(t+1)$ ($\equiv \sum_{j=1}^M v_{ij} \sum_{d=0}^t k_e^d A_j(t-d)$), $\eta_i(t+1)$ ($\equiv \sum_{j=1}^N w_{ij} \sum_{d=0}^t k_f^d x_j(t-d)$) and $\zeta_i(t+1)$ ($\equiv -\alpha \sum_{d=0}^t k_r^d g_i \{x_i(t-d)\} - \Theta_i$) are internal state variables for the external inputs, the feedback inputs from the constituent neurons in the network and the refractoriness, respectively and $\theta_i \equiv \Theta_i(1 - k_r)$. The output $x_i(t+1)$ of the i -th neuron is calculated by transformation from the internal state to the output value through the output function f_i , namely $x_i(t+1) = f_i \{ \xi_i(t+1) + \eta_i(t+1) + \zeta_i(t+1) \}$.

References

- [1] K. Aihara, T. Takabe and M. Toyoda : "Chaotic Neural Networks", *Phys. Lett. A*, **144**(6/7), 333-340 (1990).
- [2] M. Adachi and K. Aihara : "Associative Dynamics in a Chaotic Neural Network", *Neural Networks*, **10**(1), 83-98 (1997).

カオス結合系から複雑系生命科学へ

東大総合文化研究科 金子邦彦

生命現象を複雑系(Complex System)、つまり部分の集合である全体が逆にまた部分を決めるというダイナミックな相補的構造をもったシステムとして理解するための試みについて述べる。

まず、背景となるカオス結合系から生まれた、クラスター化、分化、階層的クラスター化、カオスの遍歴、隠れた相関を持つ集団運動について簡単に紹介する。

ついで、細胞分化過程を含む発生過程に関して、上のような内部ダイナミクス(細胞内の化学反応)、細胞間の相互作用、そして細胞の増殖の3つからなる簡単なモデルを考える。これらのモデルの理論的考察および数値実験から(1)増殖による細胞の多様化(2)いくつかの細胞タイプへの分離(3)幹細胞のような分化のルールの生成(4)同じタイプを作る決定(determination)が普遍的にあらわれてくることを示す。そして、このシナリオが「うまくできるように作った」からではなく、背景にある力学系理論から来る必然的帰結であることを述べる。特に、重要なのは細胞集団の発達がゆらぎや外からの乱れに対して安定であるという帰結である。いいかえると、細胞分化や発生の持つ集団的安定性や分化の不可逆性が内部自由度、増殖と相互作用を持つ系の普遍的性質であることを示す。

次に、こうした動的相互作用で生命をみた際に帰結される進化の見方を議論する。ここでは相互作用による分化が遺伝型に固定化されるという過程が、分子生物学のセントラルドグマとダーウィンの進化論に全く矛盾しない形であられることを示す。それによって、同一遺伝型から、表現型レベルで「共生」的振舞を持つ集団ができ、それをもとに生殖隔離された「種」が同所的に分化し、その過程がゆらぎに対して安定であることを述べる。また、このような考え方に基づく実験としてどのようなものがありうるかについて、四方らのグループで進行中の構成的実験を紹介しながら議論したい。

参考文献

- (1) 金子邦彦・津田一郎「複雑系のカオス的シナリオ」(朝倉、1996)
- (2) K. Kaneko ed., Theory and applications of coupled map lattices, Wiley (1993).
- (3) K. Kaneko "Clustering, Coding, Switching, Hierarchical Ordering, and Control in Network of Chaotic Elements", Physica 41 D (1990) 137-172
- (4) K. Kaneko "Mean Field Fluctuation in Network of Chaotic Elements", Physica 55D (1992) 368-384
- (5) 金子邦彦・池上高志「複雑系の進化シナリオ—生命の発展様式」(朝倉、1998)
- (6) 金子邦彦「動的相互作用生命観」(講座「生命」、1997、哲学書房)
- (7) K. Kaneko, Complexity, 3 (1998) 53-60
- (8) K. Kaneko and T. Yomo; "Isologous Diversification: A Theory of Cell Differentiation", Bull. Math. Biol. 59 (1997) 139-196
- (9) K. Kaneko and T. Yomo, "Isologous Diversification for Cell Differentiation", J. Theor. Biology, in press
- (10) C. Furusawa and K. Kaneko, "Emergence of Rules in Cell Society: Differentiation, Hierarchy, and Stability" Bull. Math. Biol. 60 (1998) 659-687;
"Emergence of Multicellular Organism: Dynamic differentiation and Spatial Pattern", Artificial Life 4, (1998), 79-93
- (11) K. Kaneko and T. Yomo "Symbiotic Speciation from a Single Genotype", submitted to Nature

アムステルダムの数理生物学国際会議

巖佐 庸(九州大学理学研究科・数理生物学)

今回の会議はヨーロッパの数理生物学会(ESMTB)とアメリカを中心とし数理生物学会(SMB)との共同主催で行なわれたものだ。世話をしたのはオランダの数理生物学会だが実際にはアムステルダムの Andre de Roos を中心とする数人だった。

オランダは伝統的に理論生物学に強い。ライデン、アムステルダム、ユトレヒト、などの主だった大学の生物学教室には、理論生物学の講座が必ずつくられている。Hans Metz によると、これはダーウィンの進化論が間違っただけであることを主張する論理を構築するためにつくられた講座だということだが、真偽のほどは定かではない。生物の哲学や生物学史などの研究者もいるが、いまでは生物統計学の人と数理生物学の人が中心になっている。結果として、イギリスを除く大陸ヨーロッパでは、オランダは数理生物学がもっとも盛んな国といってよい。

会議には、参加者も500名近くいて、この種の会議としてはとても大きなものだった。毎日、朝にはプレナリーの発表があつて、分野の総説を中心にして話された。プレナリーは全体会議なのだから全員で1つの会場で聞くべきなのに、実際には2会場並列で行なわれた。その後の一般講演にいたっては、7つもの会場が並列していたから、発表のごく一部しか聞けなかったし、また会場の間を移動しているうちに時間が過ぎるということもあった。会議が大きくなりすぎると仕方がないことだろう。

今回、私がすばらしいと思った講演は3つあった。抜群に好かったと思うのは、数生懇とSMBとの共同主催での大久保賞の第1回受賞者である Martin Nowak の受賞講演である。たぶん格子の上のゲームの話をするのではないかという予想に反して、「言語の進化」について話した。このタイトルからは、たとえば古い言語からいかにして単語や文法を変化させたか、といった系統樹を描くストーリーを思わせるが、Martin Nowak の話はオックスフォード流の社会生物学的言語進化論である。自分の思っていることをシグナルにコードする行列とシグナルをデコードする行列のペアが、進化するプロセスを考えるのだ。信号が単語に編成されたり、文法が出現したりといったことを、ノイズがある状況での最適化という観点から統一的に理解できる枠組みを提案した。シグナルに対する見方を、情報理論とは違った観点で塗り変えるもので、とてもオリジナリティーがある。この話のあとしばらくは、遺伝コード、動物のシグナル、細胞間の情報分子などについても同じ原理が使えるかと考えをめぐらせた。まさに理論生物学の久々のヒットではないかと思う。このようにすぐれた受賞者を選べたことは、大久保賞にとっても大変よかった。

第2には、David Rand のプレナリー講演である。生物個体間の相互作用が自動的につくり出す空間構造や、病気の伝播に強い影響のあるヒト同士の接触のネットワークをどのように扱えるかという話。最初に問題点をあげ、それからいわゆる個体粒子モデルのシミュレーションを紹介し、それから解析的方法への試みとしてペア近似やモーメントクローザーの話がでてきた。ペア近似などの役割について、松田博嗣からはじまる日本スクールの業績を正当に評価してくれてのはうれしかった。David Rand は非線形個体群動態というタイトルだったのだが、話の最後には、Randがいま興味をもっていることとして分子生物学のモデリングが出てきた。1つは、T細胞受容体とMHCの反応、もう一つはPERというサーカディアンリズムの基本サイクルをつくる遺伝子のモデルである。これらも個体群動態だという(これはいくらなんでも強引だ)。生態学ではデータをとることが困難だが、分子生物学では問題さえはっきりすれば定量的にも調べることは簡単であり、これからの個体群動態論は分子生物学者に検証されるようなモデルとして発展するのが面白いと感じているらしい。

私が感心した第3の話は、遺伝子ネットワークのセッションで講演した John Reinitz の講演だった。これは、ショウジョウバエの体節形成に関わる多数の遺伝子の発現をいろいろな時点で測定しモデル化したものである。核が多数ならんでいるものをそれぞれ1個のシステムと考え、その1つ1つでのいろいろな遺伝子発現量を測定し、さらにそれを多様な遺伝子突然変異体について測ったという非常に多量のデータを用いる。それらを、ニューラルネットワークモデルと似た形式の連立常微分方程式モデルで遺伝子間の相互作用係数や核の間の拡散係数など多数のパラメータをシミュレーテッドアニーリングで求めるのである。とても美しい話だと思った。分子生物学の研究室ではあるが、情報科学や物理学者の専門家を研究員として雇いモデリングを行なっているそうだ。

私自身は佐竹暁子さんとの森林の一斉開花・結実の講演をした。しかしその他の時間は、免疫学、遺伝子ネットワーク、などの分野のセッションにずっと座っていた。進化学や生態学、それから感染症の動態といったところは、私には馴染みのある話だし、講演者も知人が多かった。また形態形成や発生といった分野については、同じ研究室の望月敦史さんがチェックしてくれるだろうと考えた。今回はあえてそれらをすべて避け、自分の知らない新しい分野を勉強することに専念した。

まず免疫学だが、ほとんどの講演が生態学の個体群動態や食うもの食われるものの力学系の話とほとんど同じようなモデルで行なわれる話であった。役者がT細胞や抗原に代わるだけである。Lee Segel はさらに、免疫系というのは、外来の病原体が及ぼす害と、免疫作用が及ぼす害

ととともに小さくせねばならないというトレードオフ関係にあるとして、動的最適化を行なった。Marcelle Kaufman は Th1 と Th2 というヘルパーT細胞の1つのシステムのいずれが中心になるかの切り替えについて話したが、とても分かりやすく、またそこに現れる制御の化学分子(インターフェロンなど)も特定されていてよいモデリングだと思った。

免疫系に関する半分以上の講演は免疫系そのものに興味があるというよりはエイズの研究の一部として免疫系を考えるものであった。免疫系研究の中心はユトレヒトの Rob de Boer で、彼の共同研究者の発表にははっきりした筋の通った仕事が多かった。彼は10年前には免疫ネットワーク理論の数理モデルの論文を書いている。今回そのラインにもとづいた講演はただ1つだけであり、別の講演では、免疫ネットワーク理論は間違っていると明言され、それについては議論もおきなかった。思い起こすと、Lee Segel は 1996 年の京都の国際会議では免疫ネットワークについて触れていたが今回の会議ではまったく触れなかった。となると、免疫系のモデルはすべて、数種の生物の個体群動態研究に動的最適化が加わったものであり、数理生態学者が今からはじめてもただちに仕事になるのではないか、というのが私の感想である。

遺伝子ネットワークのセッションでは、メキシコのグループがシロイヌナズナの花の形成に関わる遺伝子群に関するモデリングを発表したのが面白かった。これは昨年に JTB に発表されている。分子生物学の知識にもとづいて遺伝子と他の遺伝子との相互作用パラメータを決めていく。これまで知られている突然変異体の振舞いなどすべて説明できる他に、現在の分子生物学での定説以外にもいくつかの可能性を示している。

この講演とさきの John Reinitz のショウジョウバエの体節形成は、分子生物学に直結したモデリングである。しかし、生命情報科学 Bioinformatics という分野のほとんどは、そのような地道な実験の整理や解析という話とはまったく違ったものである。1つは全ゲノムの配列が決められた生物がすでにいくつか現れているが、それを統計的に詳細に解析すると、ある種のパターンが見つかるがそれは有意かどうかという話。フンボルト大学の理論生物の Hanspeter Herzel のグループがなかなか活発である。もう一つは、DNA チップといって体のいろいろな組織からサンプルすると、そこで発現されている mRNA が直ちに定量化できる方法ができて、その情報をなんとかしなければという話である。今なされている方法では、この膨大なデータをもとに、発現量が時間とともに増える、もしくは減るといった変化のパターンをクラスタ解析して遺伝子をいくつかのグループにわけると、それからそのグループ間の相互作用を遺伝子ネットワークモデルとかロトカボルテラモデルとかにフィットさせてパラメータを決めるものである。しかし正常な個体での発現の時間変動だけで要素の相互作用を読み取るのは無理ではないかというのが私の漠然とした感想であった。Bioinformatics というのは、データが山のようにあってそれを解析する理論

や方法が求められている分野で、製薬会社の研究部が必死になって発展させようとしているらしいということだけは大変よく分かった。

最後の日に、細胞の分裂を制御している遺伝子系のモデルについて Bela Novak が紹介した。これは JTB の編集委員長をしている J. J. Tyson との共同研究である。さまざまな遺伝子が関与していることが次々と紹介されると、関与する遺伝子の数が私の記憶できる量を越えてしまい、典型的な分子生物学の話の聞いたときのように疲れてしまった。生命には本当に多数の遺伝子が関与しているのだろうけれども、細胞周期を理解するには、どれが本質で、あとはその修正するためのものだという説明がないと分かった気にならない。もとの論文でも取り寄せて勉強してみようと思った。

聞くところによると、今回の会議を企画するときに、できたら JAMB も共催にしてはという案が SMB からでたそうだが、もともとヨーロッパ連合 EU の研究費のサポートをあてにしたこともあり、そこまで広げてはサポートが受けにくくなるということでやめになったと聞いた。いずれ竹内さんから案内されると思うが、アムステルダム の会議の間には、SMB との共同主催やヨーロッパとの交流なども提案された。

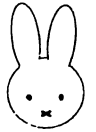
数生懇の会員は現在 250 名いる。これに対して一番大きなアメリカの SMB は 500 人程度、ヨーロッパも数生懇とは変わらないサイズなのである。とすると、数生懇は数理生物学ではかなり大きな学会組織といってよい。これからは、そのような共同主催などを含めて対応する受け皿となることが求められていくだろう。

しかし SMB も ESMTB も国単位ではなくそれぞれアメリカやヨーロッパとしてまとまっていることを考えると、数生懇のように 1 国では受け皿としては問題なのかもしれない。将来は、できたらアジア地域での数理生物学の国際組織をつくり 3 年か 4 年に一度でも交流の会議をもてるようになれば、それが受け皿になるかたちで SMB や ESMTB との対等の組織としてやっていけるのではないかと思った。

そこで大変問題になるのは、なんといっても言語の壁である。JAMB は毎年シンポジウムを開いていて 40 題前後の発表と 100 人にも迫る参加者がいるのだが、発表はほとんどが日本語なのだ。国際会議となれば英語での発表や討論ができなければ話にならない。日本の大学院生のためには、韓国や台湾、中国などの近くの国との間でもよいから数理生物の小さな 2 国間会議を計画してみるのもよいのかもしれない。もちろん言語は英語にして。

参加しました

**Theory and Mathematics In Biology and Medicine (TMBM)
1999**



Vrije Universiteit in Amsterdam
<http://www.bio.uu.nl/tmbm99/>

佐竹 暁子 九州大学大学院理学研究科

TMBM'99はオランダのアムステルダムで5日間に渡って開催されました。初夏のアムステルダムは予想以上に肌寒く、私はすぐさま風邪を引いてしまい、会議の間中鼻紙が放せませんでした。初日はあいにく雨。陽気なアムステルダムも雨が降るといくらか落ち着いて見えます。それとは対照的に、会場となったVrije大学のホールは落ちつきなく賑わっていました。約500人の参加者がいれば当然ですが。

主なスケジュールは以下の通り。

June 29 Tuesday ----- * ----- * ----- * ----- * -----

13:30-13:45	WELCOME
13:45-14:30	Opening Lecture (K.P.Hadeler)
14:30-15:00	Coffee & Tea Break
15:00-17:00	Oral Contributions: Education /Metapopulation dynamics/ Vessels & channels/ Medical physiology models/Whole heart modeling/Biofilms & health diseases
17:15-18:15	Okubo Lecture (M.A.Nowak)
18:15~	Welcome reception

June 30 Wednesday ----- * ----- * ----- * ----- * -----

9:00 -10:30	Plenary Talks: Epidemiology (K. Dietz, V.Andreasen) Molecular structure(M.Waterman, P.Higgs)
10:30-11:00	Coffee & Tea Break
11:00-12:00	Oral Contributions: Epidemiology/Molecular structure
12:00-13:30	Lunch Break

13:30-15:00 **Oral Contributions:** Epidemiology/Individual-based population dynamics/ Cellular signaling/Pattern formation/Molecular structure/Non-linear systems/Miscellaneous

15:00-16:30 **Poster Viewing Time**

16:30-18:00 **Oral Contributions**

July 1 Thursday ----- * ----- * ----- * ----- * -----

9:00 -10:30 **Plenary Talks:** Immunology (L.Segel, T.B.Kepler)
Evolution (H.Metz, P.Hammerstein)

10:30-11:00 Coffee & Tea Break

11:00-12:00 **Oral Contributions:**Immunology/Evolution

12:00-13:30 Lunch Break

13:30-15:00 **Oral Contributions:** Epidemiology/Individual-based population dynamics/ Cellular signaling/Pattern formation/ Evolution/Immunology/Classification methodology

15:00-16:30 **Poster Viewing Time**

16:30-18:15 **Oral contributions**

18:15 ~ Conference Dinner

July 2 Friday - * ----- * ----- * ----- * ----- * -----

9:00 -10:30 **Plenary Talks:** Neurosciences (I.Segev, D.Willshaw)
Non-linear systems (D.Rand, H.Smith)

10:30-11:00 Coffee & Tea Break

11:00-12:00 **Oral Contributions:**Neurosciences/Non-linear systems

12:00-13:30 Lunch Break

13:30-15:00 **Oral Contributions:** Neurosciences/Particle-based modeling/Wildlife diseases/Gene networks/ Evolution/Non-linear systems/Metabolic control networks

15:00-16:30 **Poster Viewing Time**

16:30-18:15 **Oral contributions**

July 3 Saturday ----- * ----- * ----- * ----- * -----

9:00 -10:30 **Plenary Lectures:** (K.Sigmound, E.Ben-Jacob, B.Levin, B.Novak)

10:30-11:00 Coffee & Tea Break

11:00-11:45 **Closing Lecture** (L.Kari)

11:45-12:00 **CLOSING**

御覧のように、午前中には2つ、午後には7つの講演が並行して行われるため、注目する講演が重なったり、会場の移動が厄介だったりとは問題がありました。午前中の前半に行われるPlenary talkは一人あたり45分配分されており、そこでは研究内容を丁寧に解説されることが多かったです。そのせいか最も身に付いた講演はこれらのうちの一つでした。一般の口頭発表への配分時間は講演あたり質疑応答も含めて20分という短時間でしたから、講演を未消化のまま終えることが多くありました。英語の発表に慣れないせいか、内容の理解度は講演者の発表技法に大きく依存したように思われます。発表技法は、ヨーロッパよりアメリカの講演者のほうが洗練されている傾向があったようです。

上記のスケジュールのとおり、内容は豊富ですから、Metapopulation dynamics, Whole heart modeling, Epidemiology, Non-linear systems...といった異なったセクションを忙しなく訪れました。その結果、セクションは異なるけれど、同一の方法論を適用した講演が多いことをまず感じました。ODE, PDE, DE, ゲーム理論, CAが中心で、残念ながら新しい方法論の発見はありませんでした。もちろん興味深い講演を見逃していたり、理解できなかった可能性はかなり大きいですが。

午後には一般の口頭発表を挟んで、ほぼ50のポスター発表が1時間半の間に行われました。私の発表はここでした。十分時間があればより多くの人に聞いて頂けたのにと今では残念に思います。聞いて頂いた方々の中には、後にE-mailでコメントをくださる積極的な方もおられ、勉強になりました。一方で、人の発表を聞く時には、人だかりの山を踏み分けて進む必要があるほど込み合っている場合もあり、かなり不満が残っています。面白そうな研究はポスターに多かったのでおさらです。

receptionやconference dinnerについて少々コメントをしておきたいと思います。まず、初日のreceptionでは、オランダならではのインドネシア料理が楽しめました。後に本格的なインドネシア料理店でご馳走していただいたものと比較すると、こちらの味はかなりソフト（本場のインドネシアの味はもっと濃ゆいです）、私の気に入りました。また、漁港で知られるフォーレンダムのレストランでのconference dinnerもなかなか楽しめまし

た。フォーレンダムはVrije大学からバスで30分ほど北上したところにあります。車窓から広がる牧歌的な風景や、海拔より低い陸を体験し、ここはネーザーランド（低地）王国の国民が干拓して作り上げた国なのだと実感しながら向かいました。レストランのテーブルでは、日本での滞在経験を持つアメリカ人は片言の日本語を話し、英語が苦手だというフランス人の通訳を買ってでたブラジル人がフランス語を話し...といったインターナショナルな雰囲気の中で、私は魚介類を堪能しました。

このような国際会議5日間を振り返り、心に残っているものを掘り返してみると、多くの研究者と直接話したことばかりが出てきます。長身の方が多く、小さな私は「みな長身なのはここがオランダだから？」と考えながら始終上を向いて話していました。現在では、E-mailなどで物理的な距離を意識しない形で国外国内の研究者とのコミュニケーションが可能です。それにもかかわらず、日本からわざわざ10時間もかけて出かけて行くわけです。ですから、本、論文やE-mail上でしか知らなかった人物と直接合って話をするのが、国際会議での最も重要な要素と言っても良いのではないかと思います。ドイツの方が、「みんな昔の古い友達に会うような気持ちでやってくる」と言われましたが、このような気持ちが国際会議を開催するひとつの大きな原動力なのでしょう。

もうひとつ、英語能力向上の必要性を強く感じました。国際会議初体験の私は、全体の雰囲気と数理生物学の国際的な流れを感じ取ればという姿勢で臨みました。しかし、「英語は重要」と周りから常々くちを、酸っぱくして言われていましたが、自分で体験することでその意味が良く実感できます。すぐに上の楽観的な考えには反省を強いられました。もっと英語能力があればこの5日間をさらに有意義に過ごせたのにとすると残念です。英語しか通用しない世界に早いところ修行に行きたいものです。



ミッフィーの生みの親ヘンドリック・マフダレヌス・ブルーナさんはオランダのユトレヒト生まれ。アムステルダムにもミッフィーのお店をいくつか見かけました。

初めての国際学会
Theory and Mathematics in Biology and Medicine 1999
AMSTERDAM

今隆助@静岡大学理工学研究科D1

今回、国際学会（ポスター発表）にはじめて参加した。今まで、学会で発表したことは一度しかなく、また研究のことを英語で人に説明したこともなかったもので、出発前までは不安でいっぱいであった。この調子で行くと、発表前日は食欲がなくなるほど緊張するだろうと予想していた。しかし、予想に反してあまり緊張せず、考えていたよりも落ち着いて発表することができた。その理由について考えてみると、以下の3つの理由が考えられる。

- ①開催地が海外だったこと
- ②英語を母国語としていない開催地だったこと
- ③発表前に何人かの学生と英会話できたこと

まず日本語が通じない開催地（一部を除く）だったため、発表当日（4日目）まで英語を話さないと生きていけないことが理由として考えられる。実際、ホテルや買い物先で英語を使い、通じたことによって英語を話すことへの抵抗が少なくなった様に思う。

今回割と落ち着いていられた一番大きな理由は②+③であると思う。発表前に日本の先生方に、海外の学生を紹介していただき、何人かの人と話をすることができた。そして発表の数時間前に、英語を苦手としているベルギーの学生と1時間程、世間話をしたり、発表を聞いてもらったりすることができた。相手も英語を苦手としていたため、大変話しやすかった。これらのことにより、本番に割と落ち着いている事ができたのだと思う。但し、本番では割と落ち着いていたといっても、やはりヒヤリングは大変キビシイ状態だった。

一般講演などでは、論文で名前しか見た事のない有名人をまじかで見ることができ、大変興奮した。また興味を持っている研究の発表もいくつか聞く事ができ、大変有意義な1週間であった。

もし国際学会に参加する機会をまた得られれば、次回はもっと積極的に分野の近い人を見つけて、深い会話をできたらと思う。

今回、先生方には国際学会へ参加する機会を与えていただいたり、現地では海外の学生を紹介していただいたり大変お世話になりました。

入門以前：粘菌変形体の収縮リズムパターンと行動

中垣俊之

理化学研究所 バイオ・ミメティックコントロール研究センター
nakagaki@bmc.riken.go.jp

山田裕康

理化学研究所 バイオ・ミメティックコントロール研究センター／北海道大学電子科学研究所
hyamada@bmc.riken.go.jp

0. 本文以前

入門以前？ 初歩から解説したレビューなら入門である。どんなに基礎的な所から始めても所詮、入門ですよ。読者がその分野に入門するという前提が無いなら、入門以前といえるかもしれません。たとえるなら、通りに並んだ商店街を歩きながらウィンドウショッピングを楽しむ（店内には入らない！）という風情でしょうか。ならば、当店の雰囲気伝えるべく、我々の関心事を気ままに陳列させていただきます。もし、全体を貫くメッセージが明確ではないとか、記述の詳細さがちぐはぐであると感じたら、当店が未だかけだして、繁盛していないのだとお察し下さい。

1. はじめに

真正粘菌は原生生物界変形菌門に属している。耳になじみのない名前かもしれないが、身の回りにありふれて存在する。藪の中を歩けば、巨大化した変形体や色とりどりの子実体をしばしば目にすることができる。粘菌変形体は巨大なアメーバ様細胞で、光や温度、化学物質、電気、湿度など様々な外界情報をキャッチして何らかの行動を示す。

行動は、情報処理過程の最終的な出力であり、粘菌の生存や繁殖を大きく左右する。ゆえに、刺激に対して如何に行動するかは、粘菌にとって最も重要な問題であり、“知恵”の絞りどころである。この“知恵”が“なにかしらのもの”であったからこそ、粘菌は今日のような繁栄を手に入れられたのだろう。粘菌は単細胞生物とはいえ、どれほど賢いのか、またそれはどのように実現されているのだろうか？ このように考えてみれば、粘菌の行動発現機構の解明も、魅力的なテーマではあるまいか。

2. 粘菌変形体とその細胞リズム

生物材料は真正粘菌モジホコリ *Physarum polycephalum* の成長・増殖のステージである変形体 plasmodium である。以下、変形体と言えこれを指す。変形体は、原形質のシート状の塊で、多核のアメーバ様生物である。おびただしい数の細胞核が約 10 時間の周期で同調して分裂するが、細胞自体はそれに伴って分裂しないので変形体は次第に巨大化する。変形体同士が出会うと自然に細胞融合してやはり巨大化する。大きい変形体では数メートルの広がりさえ持ちうる。

一方、変形体を切り刻むと、切られた小片は死ぬことなく、より小さい完全な個体として再生する。このような変形体の分離再生能力は、状況によっては自発的にも発揮される。たとえば環境状態が悪化して休眠体に分化する時、あるいは、好きな場所と嫌いな場所が複雑に入り組んだ時などでは、自然に分離して複数の小変形体となる。つまり、変形体の体のどの一部分も独立した個体として生きる能力を持っているにもかかわらず、状況によって互いに協

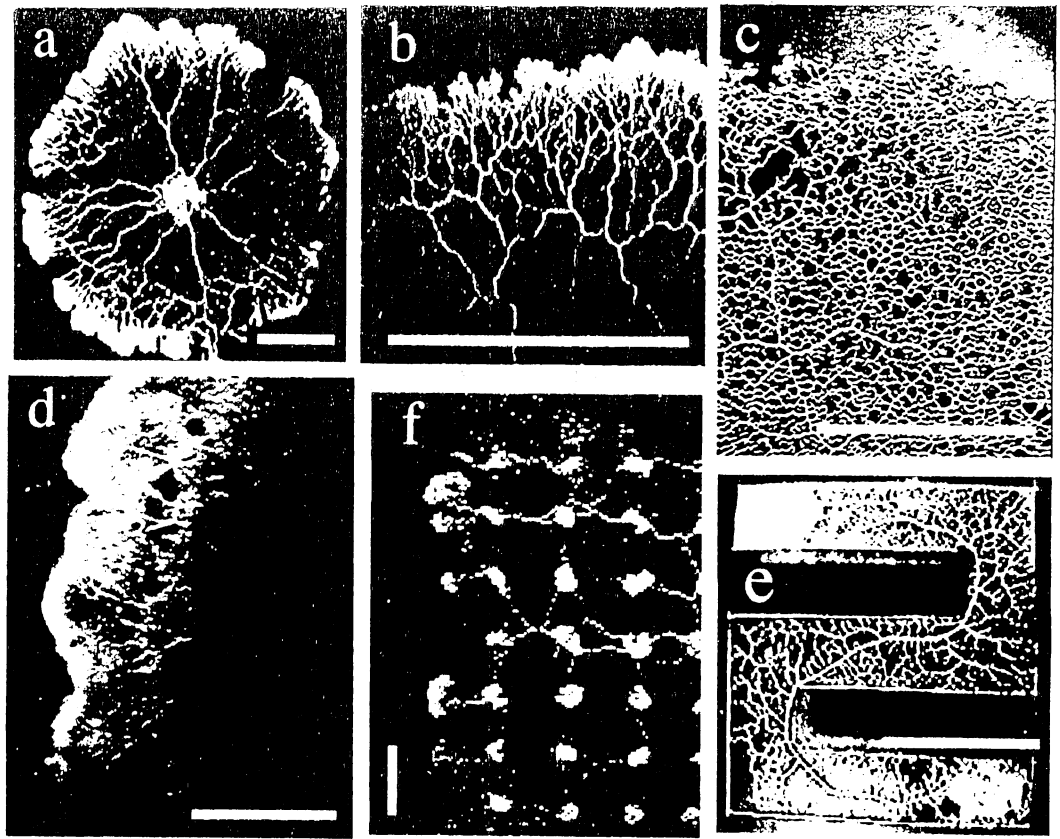


図1 粘菌変形体の写真。1%寒天ゲルの上を這っているところを上から見ている。図中の横線は1 cmの長さを示す。a, b) 培養条件下で自由に広がる変形体の形態。内側から周辺部に向かって枝分かれする筋状の構造が見える。この筋は管状になっており、その内部を原形質が激しく流動している。c) 寒天ゲル中に栄養物質であるカザミノ酸を混入した時の、投網状の管形態。d) アミノ酸の一種であるフェニルアラニンの水溶液をかけた時の、ほとんど管が消滅した形態。e) ジグザグ形に制限されたスペースでの管形態。f) 格子点状に餌が配置された時の形態。

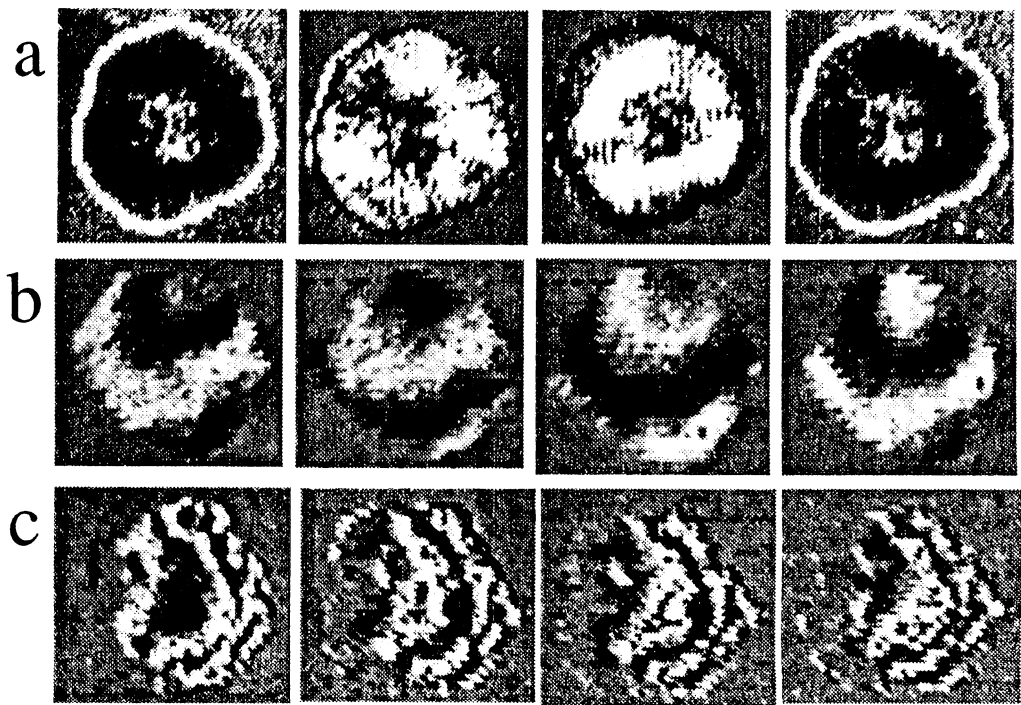


図2 収縮パターンのスナップショット(約30秒毎)。濃淡値は振動の位相を表す。右下の黒線は1 cmの長さを示す。a, b, c) のパターンは、それぞれ図1a, c, d) のような形態で見られる。

力し巨大体制を作るという性質を持っているのだ。このように変形体は、個体固有の大きささえ変幻自在に調節しながら生きている。

粘菌変形体には定常的な細胞形態はない。基本的にはのっぺりしたシート状を呈し、前方部から後方部に向かって網目状の管構造が徐々に発達している（図 1a, b）。管やシート構造は、細胞運動に伴って著しく再構成される。細胞内は、ゲル状（非流動性）の外層（皮質層、外質 ectoplasm）とゾル状（流動性）の内層（内質 endoplasm）との二重構造である。内・外層は、同様の原形質からなり互いに交換し合っている。このように、複雑な構造が無く、平面的広がりしか持たないことは、生理実験やモデル化する際に大きな利点となる。

内層のゾルは激しく流動しており、流動の方向は約 2 分の周期で規則的に反転する。この流動は、往復原形質流動と呼ばれている。流動の駆動力は、ゲル状の外層で発生する機械的な力（収縮力）であり、約 2 分の周期で収縮と弛緩を繰り返している。このような収縮リズムは変形体のあらゆるところで観察され、変形体各部に生じる収縮力の差が空間的な圧力差となり、内層ゾルの流動を引き起こす。同様の細胞リズムは分離再生した小変形体でも見られる事から、粘菌変形体は自律的な収縮振動子の集合体と捉えられる。

収縮運動という力学的な振動にはほぼ同期して細胞内の重要な代謝調節物質の濃度も振動している。たとえば、アデノシン三リン酸、カルシウムイオン(Ca^{2+})、ニコチンアミドアデニンジヌクレオチド(NADH)、ニコチンアミドアデニンジヌクレオチドリノ酸(NADPH)、フォスファチジン酸、水素イオン(H^+)等。また、力発生装置であるアクトミオシンタンパクも収縮振動とカップルして、重合-脱重合サイクル、さらにはアクトミオシン繊維のバンドル化-脱バンドル化サイクルや配向-脱配向サイクルも繰り返されている。これらが原因となって原形質の粘弾性特性も振動する。

以上のような様々な細胞振動は、何らかの相互作用をしていると考えられ、細胞全体で複雑な振動系を構成している。この複雑さに関連して、変形体には stretch activation や loading activation という性質が知られている。つまり、変形体の出す張力は、等尺条件下では変形体を強引に引き伸ばすことによって、また等張条件下では外から加える負荷によって、増大するのである。この性質は、変形体が壁を攀じ登る時に張力を逐次増やしながらか登ることになり合理的である。この例をはじめ、振動の複雑さは生理的な意義（機能発現）と深い関係があると期待される。

3. 収縮・細胞リズムのリズム的諸性質

収縮振動の性質を見てみよう。振動の様子は以下の方法によって簡単に測定できる（図 3a）。収縮振動に伴い変形体の厚みが変わるので、その厚み変化を光学的に測定すれば良い。例えば、変形体の下側に光源を置き上側で変形体を透過してきた光の強度を測定（太陽電池やフォトダイオードが良い）する。光源に赤外発光ダイオードを用いればなお良い。なぜなら、変形体は青色や紫外の光をひどく嫌うので影響の少ない赤外の光を用いるわけである。発光ダイオードは低電力かつ安定して発光するし、そもそも安価で使いやすい。この方法により変形

体の振動が任意の場所で測定できる。またこれを拡張して、発光ダイオードを平面状に並べ、照度計の代わりにビデオカメラを用いれば、変形体を二次元的な振動子集団として観察できる。もっと簡単にやりたい時は、透過光ではなくて反射光を用いて、収縮に伴う変形体表面の変形を測定する。懐中電灯を光源とし、斜め上方より照明する。これなら家電製品の 8 ミリビデオでも測定できる。

振動現象の“振動するという力学的な性質”にのみ注目して、その機構を振動子（または振動体）と呼ぶ。振動子の力学的性質を調べる一つの方法は、振動子をキックしてやることである。一過的な刺激を与えて振動を乱し、その後の応答を観察する事で振動子の性質を見るのである。粘菌の嫌う青色光を粘菌全体に照射し続けると、収縮振動周期は 10-20%程度伸びる。光照射をパルス的に与えると、一旦伸びた周期が元に戻るが、元どおりになるまでに少なくとも数周期はかかる。収縮振動はリミットサイクル振動である。その巻き付き方は、少なくとも光刺激に対しては、緩やかである。

変形体に強い刺激を与えると、収縮振動は速やかに停止もしくは著しく減弱（振幅が低下）する。そのような刺激として、殺菌灯（波長 250nm の紫外線）による照射、低温環境（セ氏 4 度）への曝露、針で突っつきながら息を吹き付ける、などがある。止まった振動は、数時間後には元の振動状態に戻るが、その途中で様々な振動状態を見せる。振幅は比較的早く回復するが周期の回復過程は個別的である。ある実験例では刺激後 10 分程度で回復するが、別の例では何時間もかかる。周期は、ひどく揺らぐ時もあるし、ほぼ一定の周期で安定する事もある。この時、元の周期（周波数 ω とする）の他に倍の周期（周波数 $\omega/2$ ）の振動状態もしばしば持続する。統計的にみた出現頻度でも、周期 ω と $\omega/2$ の振動状態がそれぞれピークを示す。これら二つの振動状態は、互いに遷移する事もある。結局、二つの安定な状態が出現・共存し、何かの原因で互いに移り変わっているといえる。

原形質流動の反転周期（0.01 秒程度の精度で測定）の時系列を求めると、そのパワースペクトルは周波数の逆数に比例する（ $1/f$ スペクトル）。また、その時系列を時間遅れの方法に従い相空間上の軌道として再構成すると、リアプーノフ指数が非常に小さい負の値を示す。リアプーノフ指数がもし正なら鋭敏な初期値依存性があることを示し、したがってカオスの可能性が出てくることになるが、この場合はそうではない。カオスではなくカオスに近いことに何かの意味があるのだろうか。カウフマン、ウルフラム、ラングトン、パッカーらにはじまる研究によれば、カオスと規則的振動との境目あたりは適応や進化と呼ぶべき性質の可能性があるといる。いずれにせよ、今後の問題として興味深い。

$1/f$ スペクトルは、変形体の周辺長の時間変動でも見られている。この解析では、約 2 分のリズムのほかに、さらに長い周期や短い周期などいくつかの周期も見られた。しかも、これらの周期の間に等比数列的關係が認められた。変形体のリズムは、単に 2 分の振動のみならず、もっと広い時間スケールにわたり総合的に構成されている。

変形体の約 2 分のリズムは、変形体のサイズに依存する。すでに述べたように、変形体には固有の大きさが無いので、自在にサイズを変えて実験できる。変形体が小さくなるに連

れて周期は徐々に短く（50%程度まで）なり、ある閾値より小さくなると乱れ出す。なぜだろう？ 細胞は微小な化学反応槽であり、細胞内の反応はもとより細胞内外の物質輸送をも行っている。振動に影響しそうな要因は、ざっと挙げても、表面積と体積の関係、拡散や表面張力の影響、環境の物理化学的性質の揺らぎ、などいろいろある。現実には、細胞程度に微小な反応槽でどのようなことが起こるのか、興味深い問題である。

4. 細胞振動と力学系

振動現象を説明するには、相平面（二次元の状態空間）を用いるのが都合が良い。細胞振動に関する二変数系の微分方程式モデルには、生化学反応や細胞膜輸送などのモデルで有名なものはいくつかある。フィッツヒュー-南雲方程式はその一例で、パラメータのとり方によって、興奮性、振動性のいずれの性質も出る。このモデルを見ると、発展方程式に三次以上の非線型性があると振動の可能性が出てくるのが良くわかる。

他に解糖反応系やカルシウムの膜輸送系のモデルが良く知られているが、振動性の鍵の一つは、ミカエリス-メンテン型カインेटイクスの高次のヒル係数といえる。つまり、酵素やチャネルたんぱく質の非線型的なアロステリック調節性にある。あえて強引に言ってしまうと、細胞振動の機構解明は、複雑なモデル方程式を二変数系に落とし、ホップ分岐の定理やポアンカレ-ベンディクソンの定理を使ってリミットサイクルの存在を示す、という手順に集約される。もちろん、数値計算もある。単純なりミットサイクルのみならず、birhythmicity と呼ばれる状態なども知られている。

細胞振動の別の見方として、小さい振動子の集団的挙動としてみるやり方もある。この視点は発展して、ミクロとマクロの関係にもかかわる。例えば、系全体で同調すれば自由度が落ちて少ない変数の記述が可能になるが、状況によって同調性が失われると本来の大自由度系の姿を見せる。具体的なモデル系の一つは、平均場的（大域的）に結合した同質のリミットサイクルの集団である。

リミットサイクル振動子のように時間に対して連続に発展する振動子ではなく、時間が離散化された写像を用いるモデルもある。これは、計算機に乗せやすくシミュレーションに威力を発揮する。また、用いる写像として、規則的な振動を示すものは元より、カオスなども簡単に設定できるという利点もある。興味深いシステムの一つは、カオスを示すロジスティック写像を平均場結合させた場合である。振動子自体はカオスの性質を持っていても、互いに同じになろうとする相互作用との兼ね合いで、集団としては規則的な振動も実現しうる。このように個々の振動子の性質とは全く異なるものが集団の性質として現れることは、結合カオス写像系ではしばしば見られる。

5. 結合振動子系の自己組織化としての細胞情報機能の発現

変形体は、均一な培養環境下（暗所、セ氏 25 度、1%寒天ゲル上）でほぼ同心円状に広がる時、概して全体で同調した収縮リズムを示す（図 2a）。ごく周辺部を除き収縮のタイミン

グが揃っており、回転対称的なパターンになっている。白と黒の濃淡レベルは収縮弛緩の位相を示す。

変形体は、局所的な刺激に対して寄るまたは逃げるという応答をしめす。青色の光を変形体の局部に照射すると、変形体は照射部位から逃げ出す。このとき収縮リズムは、照射部位で位相の遅れを生じ、その結果照射部位に向かって伝播する波動がみられる。逆に、培養条件よりやや高い温度を変形体の局部に与えると、変形体は高温部に寄ってくる。その時、収縮波が高温部から外へ向かって伝播する。収縮波は、進行前部から後部に向かって伝播するといえる。この対応関係は、温度刺激や光刺激のみならず化学刺激でも確認されている。この波動伝播は、細胞の前後極性形成の原因だろうか、それとも結果だろうか？

それは、次のようにして確かめられる。変形体の収縮振動は、外部の温度振動に引き込まれるという性質がある。そこで、変形体のある部分を培養温度よりやや低い温度にさらし、その外部温度をサイン波的に振動させる。温度振動を変形体の元々の収縮振動周期より少し短くすると、温度刺激部位から外に向かう収縮波が生じる。これに伴い、変形体は温度刺激部位に寄ってくる。低温刺激は、本来嫌いな刺激であるが収縮波の誘導により走性が逆転する。

さらに、これとは逆に好きな温度から逃げるといふ走性の逆転も次のようにして誘導できる。培養温度よりやや高い温度を変形体の局部に与え、その温度を収縮振動の周期よりもやや遅くする。すると、収縮波が温度刺激部位に向かって伝播し、変形体は刺激部位より逃げる。結局、人工的に誘導した伝播方向に従い、細胞の前後極性が制御できる。すなわち進行波の形成機構が、刺激に対して寄るか逃げるかという判断機能を担っているといえる。

では、振動刺激と収縮波の伝播はどのように関係しているのか。実験結果と同様の状況は、振動性の反応拡散系の性質と矛盾しない。ここで強調したいのは、振動子の力学的性質に基づいて判断機能が実現されていることである。このことは、変形体の情報機能の解明には、生化学的な解析のみならず物理的な解析こそ不可欠である事を示している。

以上の一連の実験ならびに理論的考察を最初に実施したのは、北海道大学の松本健司博士らである。彼らのこの研究は、生物の情報機能を力学系の視点から解明した先駆的な例として、極めて意義深い。念のため、今一度まとめておこう。変形体は、振動子の力学的性質を用いて、1) 寄るか逃げるかという判断機能を実現しており、また、2) どこが先頭でどこが最後尾かという細胞分化をも実現している。情報機能と分化の機構解明は、生物学の古典的懸案事項であるが、変形体の走性発現においてはいずれも反応拡散系のダイナミクスとして解明されている。

松本らの研究に端を発して、変形体の行動発現機構を結合振動子系の自己組織化現象として捉える研究が続けられている。例えば、温度振動装置を多数並べて、人工的に作り出した収縮振動の位相勾配にそって走性が起こることを示した研究（三宅ら）、あるいは変形体のある部分間で相互作用が弱まると同位相の収縮振動から反位相の振動にスイッチして相互作用を補償することを示した研究（中垣ら）などである。

また、理論的解析に関しても、より広い実験事実を説明できるようなモデルも提案さ

れている。例えば、変形体全体にわたる大きいカルシウム濃度勾配とその上での小さい濃度振幅の振動（この小さい振動は収縮振動と同期している）とを組み合わせた三浦-矢野モデル、振動位相のみならず振動周期も結合した高松らのモデルなどである。

6. 振動ゆらぎ

6.1. ゆらぎの空間非一様性—ゆらぎの大きい場所の存在—

変形体の収縮リズムの揺らぎについて述べる。松本らは相互情報量を用いて定量的に調べた。まずその方法から述べよう。大雑把に言えば、変形体内の各場所での振動状態を収縮相と弛緩相の二つの状態をとる確率事象と見なし、この確率事象が任意の二つの場所でどれほどの確率的従属性を有するかをシャノンの情報理論に従い計算する。二つの事象間で任意の時間差を考えれば、空間距離のみならず時間差の関数として相互情報量が求められる。ランダムなゆらぎが大きければ、他の振動との間で確率的独立性が高くなり相互情報量は低くなる。

ある場所 s における振動状態を適当なサンプリング時間で二つの状態（収縮相と弛緩相）に離散化し、二状態の時系列に変換する。この時二つの状態の出現頻度はほぼ 0.5 に等しい。二つの場所 s, r の間で時間差 τ を隔てた相互情報量 MI は、

$$MI(s, t; r, t + \tau) = H(s, t) + H(r, t + \tau) - H(s, t; r, t + \tau),$$

$$H(s, t) = -\sum_i P_i(s, t) \log_2 P_i(s, t),$$

$$H(r, t + \tau) = -\sum_i P_i(r, t + \tau) \log_2 P_i(r, t + \tau),$$

$$H(s, t; r, t + \tau) = -\sum_j \sum_i P_{ij}(s, t; r, t + \tau) \log_2 P_{ij}(s, t; r, t + \tau),$$

ここで $P_i(s, t)$ は、場所 s での状態 i の生起確率であり、 $P_{ij}(s, t; r, t + \tau)$ は、場所 s の状態 i と場所 r の状態 j との時間差 τ を隔てた同時生起確率である。場所 s を固定し、場所 r を空間一次元に移動させると、一次元空間と時間差の関数として相互情報量が得られる。空間と時間の二つの軸で平面を張り、その上に相互情報量を濃淡または等高線で表せば、相互情報量マップが出来る。

図 3 は、自由に移動している変形体の相互情報量マップである。概して全体に高い値を示し、細胞全体である程度の相関をもって振動している事がわかる。しかしながら、著しく低い値をとる特定の場所が存在している。他の場所に比べランダムなゆらぎが大きい振動を示す場所がある。

6.2. 引込みと引込みの外れ

収縮リズムは外場振動の周期に引込まれて同期するという性質を持つ。引込み現象は、非線形振動子には普通に見られる性質である。変形体の収縮リズムは引込みに対して不思議な性質を示す。図 3.5 は、周期的な光照射下での収縮リズムの周期（ピーク間時間）の系列を示している。図中の実線は外場の周期を表す。はじめ、収縮リズムは 86 秒の外場振動に同期しているが、20 回ほど振動した後に、自然に脱同期している。そこで、外場振動の周期を 103 秒に変えると再び同期するように見える。同期、脱同期、再同期という性質があるのだ。このような現象の詳細は不明だが、しばしば観察される。

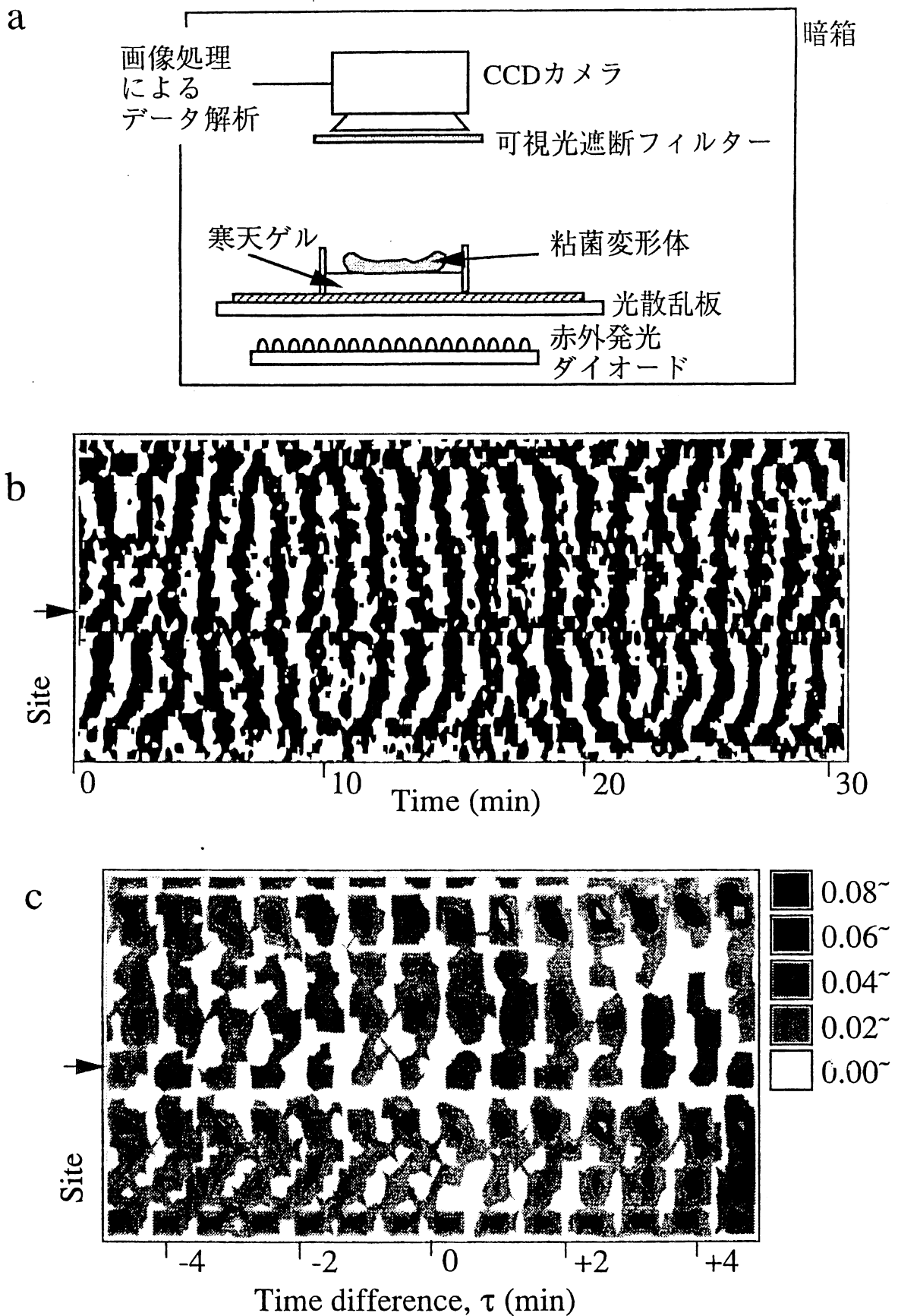


図3 収縮リズムの測定と相互情報量マップ. a) 収縮リズムの測定法の模式図. b) 空間一次元で見た収縮リズムの時間変動. 振動状態を収縮相と弛緩相に二値化して白黒で示す. c) 図bのデータより求めた相互情報量マップ. 横軸は時間差 τ , 縦軸は場所 r を示す(本文参照). 粘菌は縦軸の下方に進行している. 図中の矢印は, 基準となる部位 s を示す.

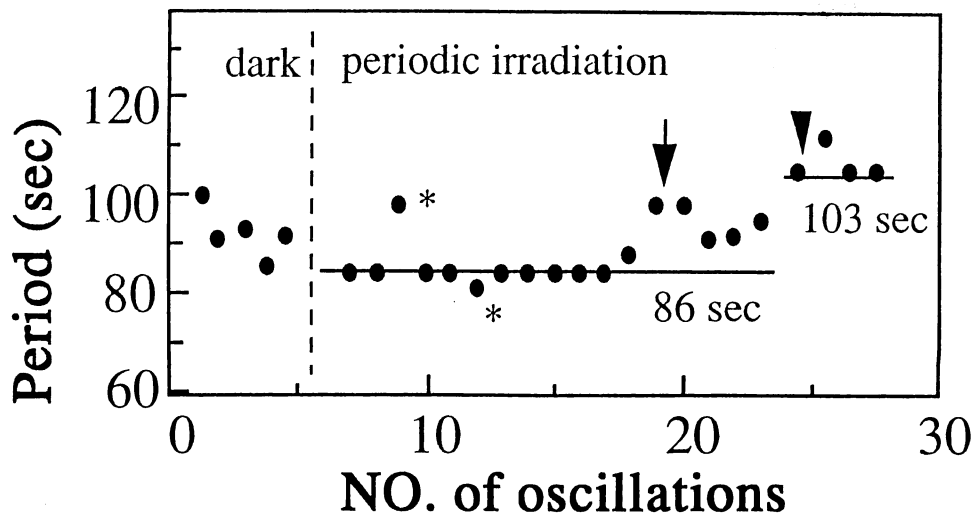


図 3.5 周期的光照射下での収縮リズム振動周期(ピーク間時間)。実線は光照射(外場)の振動周期。黒丸は粘菌の収縮振動周期。*印は粘菌の収縮振動周期が外場周期からずれた点。さらに矢印以降、収縮振動は外場振動から脱同期している。逆三角印で外場周期を変更すると、再び同期ようになる。

脱同期は、生物の適応現象と考える事が出来るが、その後の再同期を考えればある特定の周期に対する適応であり、外場振動自体に適応した分けではない。以上の事より、変形体の振動は、互いに同期しようとする性質を持つ一方で、正確で定常な振動から積極的に外れていく性質を持つといえる。別の見方をすれば、自ら振動ゆらぎを作り出す性質を持つといえる。

変形体の振動ゆらぎの性質を単純な反応拡散系で説明するのは難しそうだ。そもそも、反応拡散系のパターン形成は、チューリングパターンに代表されるように特徴的な(拡散定数や反応定数に依存する)物理サイズを持つ。一方、変形体の細胞リズム、例えば収縮リズムの空間パターンは変形体の直径が3 mmであろうとも50 mmであろうとも、総じて相似形である。個体全体としてスケールする機構が作用しているのである。つぎの節で、単純な反応拡散系の枠組みを再検討する。

7. 粘菌のパターン形成に対する反応拡散移流モデル

7.1. 原形質流動の振動パターン形成に対する効果

変形体の内部では原形質が激しく往復流動している。原形質流動は植物など他の生物種でも見られる現象であるが、あらゆる生物種の中で粘菌変形体が一番速い流速を持つと言われている。何のためにそんなに速く流れるのか? それに対する一つの答えが示されている。変形体の二つの部分間の原形質流動を外部から圧力をかけて止めてやると、それまで同調していた二つの部分の収縮リズムが同調しなくなる。すなわち収縮リズムの同調には原形質流動が必要である。原形質流動を止めて同調が外れた時、両者の位相関係はしばしば反位相になる。

反位相状態は、変形体同士が自発的に細胞融合する初期のステージや、同調して収縮する変形体を狭い連結部だけを残して二つの部分に切り分けた時にも見られる。これらの状況

は、変形体の二つの部分で原形質の交換が十分に行われぬ時と言える。原形質流動によって何かの同調因子が運ばれていると考えられる。なんらかの同調因子、それは化学物質かも知れないし、電気的な信号や力学的な力かも知れない。いずれにしろ、力学系の言葉では、振動子の相互作用（結合性）を担うものである。

原形質は細胞内でどのように混ざりあっているのだろうか？ それを調べる簡単な方法を述べる。変形体の餌である食用のオーツフ레이크を筆記用の青インク（ペリカン社製）とともに乳ばちで摺りつぶし乾燥させる。すっかり青く染まった餌粒を変形体に万遍なく振り掛けておくと、変形体はどんどん餌粒を取り込み、半日程経つと元々黄色だった変形体が緑色になる。この変形体を顕微鏡で観察すると、おびただしい数の餌粒があちこちで流れているのが見える。この緑色に染まった変形体をごく少量採って、別の黄色の変形体の一部にのせる（例えば緑色の変形体を直径1mmの球塊に切り採って直径3cmの円形の黄色変形体の端にのせる）。

二つの変形体は速やかに融合して一つの個体になるが、黄色の変形体のごく局部に青色の餌粒が密集した状況ができる。餌粒のいくつかは特徴的な色と形状からそれと認識できる。認識しやすい餌粒を選び、その流れの軌跡を顕微鏡下で追跡すれば、原形質がどこへ流れるかわかる。このような餌粒の観察を同じ出発地点から同じタイミングで（原形質流動の向きが流入から流出へ反転するタイミングで）何回かくり返せば、原形質の混ざり具合の大雑把な見当がつけられる。

同心円状に広がる変形体（図 1a, 2a）では、ごく周辺部の餌粒は流出相の間に変形体内全域に広く行き渡る。すなわち、ある周辺部位の原形質は細胞全体に行き渡るのである。このことから、流入相では逆に細胞全体から原形質が集まってくると類推できる。変形体の各部分は、たった1回の往復流動の間に他の全ての部分と原形質を交換している。交換する原形質量はかなり少量だろうが、全ての部分が全ての部分と原形質を交換している。

一方、原形質の交換が変形体全体で起こらずに、局在化する場合もある。変形体の管状構造のネットワーク形態が図 1c, d のように変化した時である。この時、収縮リズムパターンは、同調したパターンではなく、様々なパターンを見せる（図 2b, c）。原形質の細胞混合の様子が変化すると共に収縮リズムパターンも変化する。このように、原形質流動は収縮リズムのパターン形成に重要な役を演じている。

7.2. 移流現象とカップルした反応拡散モデル

変形体の収縮リズムパターン形成モデルを概念的に捉えてみよう（図 5, 6）。これまで反応拡散系の枠組みが有効であったので、基本的にはそれを用いる。はじめに、振動子は何かを議論する。振動子が何で、どこにあるかを決められれば、拡散現象や原形質流動の効果の取り込みへと自然に議論が進められる。

化学振動、たとえばカルシウムイオン濃度などが収縮リズムと同期して振動することをすでに述べた。収縮振動が起きていなくても、振動現象は以下のように現れる。

- (1) 原形質が刺激によってゲル状になった時、電気的振動は持続する。すなわち、機械的振動の停止にも拘わらず、化学的な何かが振動できる。

- (2) 変形体を人工的に引き延ばすと、その直後収縮力の振幅は急速に増加するが、アデノシン三リン酸や水素イオンの振動振幅は変化しない。
- (3) 等長条件と等尺条件とを交互にスイッチしながら張力を測定しても、張力の位相は持続される。すなわち、そのような力学的な条件によって影響されない時計機構が存在する。
- (4) カルシウムイオン振動は、収縮振動が起き得ようもない細胞粉碎液中でも起きる。

これらの観察は化学振動が力学的な張力発生過程とは独立に振動する能力があることを示す。化学物質は、収縮力を調節できるが、その逆は真ではない。従って、基本的なパターンを形成する様な化学振動を考察することが適当である。

図 5 は変形体の横断面を模式的に示す。内側には流動している層 (EN: endoplasm) があり、その外側の皮質層 (EC: ectoplasm) は流動せずに固定している。皮質固定層と内質流動層は、互いに交換し合っており、基本的には同様の原形質からできている。収縮運動を起こしているタンパク質、アクトミオシン繊維は皮質固定層に存在するので張力は皮質固定層で発生する。従って、収縮運動は皮質固定層の化学振動子に調節される。実際に、内質流動層の欠如した変形体の管は振動性収縮を示す。よって皮質固定層の化学振動子について考察する。

皮質固定層の化学物質は、化学拡散により皮質固定層を移動し、また一方で原形質のゾル-ゲル変換などで内質流動層に移動する。内質流動層に移動した化学物質は、原形質流動によって運ばれ、別の場所で皮質固定層に戻る。このようにして、化学振動子は原形質流動を通じて他の振動子と相互作用をする。化学拡散も流動も両方とも化学振動子の空間的相互作用を担う。ここで、原形質流動による空間相互作用は化学物質の輸送が主であると仮定する。

もう一つの可能性は流体力学的な相互作用である。しかし、三宅らは、外部刺激による収縮リズムの変調効果は、内質流動層に気泡を挿入することによって、非刺激部位に伝わらないことを示した。その気泡は、流体力学的な力を伝えても内質流動層の化学物質を伝えはしない。この結果は、皮質固定層の異なった部位間にはたらく圧力効果が雑把な近似では無視できることを示している。変形体の収縮力発生装置のもつ特種な粘弾性特性は、化学物質により形成される基本的パターンに対するモジュレータとして作用するようと思われる。

多くの化学物質が収縮過程の調節に関与している。しかしながら、カルシウムイオンが主要な調節因子の一つであることは、少なくとも正しい。カルシウム振動の機構は、粘菌やその他の生物でモデル化されている。とはいえ、化学振動の正体を完全に明らかにすることは困難である。それで、化学振動の数学的な性質 (どんな性質のリミットサイクル振動か) に注目する。生化学振動は、例えばカルシウム誘導カルシウム放出 (CICR: Ca^{2+} -induced Ca^{2+} release) カイネティクスや解糖反応カイネティクスに見られる様に、速い自己触媒過程と遅い定常過程を合わせ持つ弛緩振動であることがしばしばである。そのような性質の単純なモデルとして、Schnackenberg の三分子反応カイネティクスを用いる。

収縮力とその調節化学物質との関係は、しばしばシグモイド曲線に従うが、それを直線で近似する。stretch activation と呼ばれるもう一つの効果が、力の調節に関与している。し

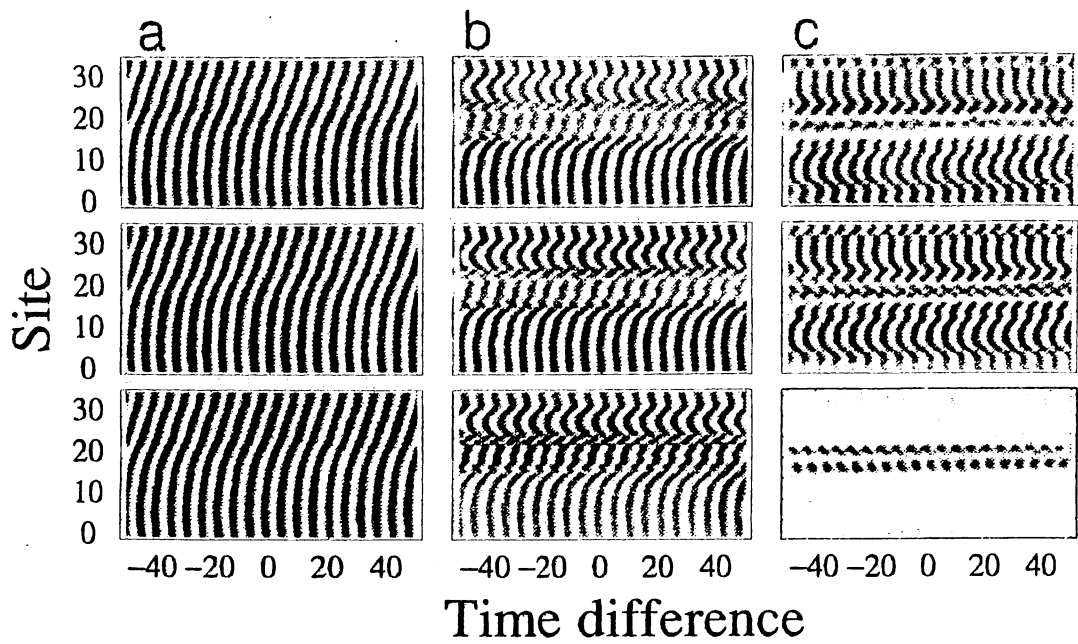


図4 反応拡散移流モデルのパターン (皮質固定層のZコンパートメント濃度の時空変動) より求めた相互情報量. 濃淡度合いが明るいほど相互情報量は低い. 縦軸と横軸は, 場所 r と遅れ時間 τ をそれぞれ示す. 上中下の図の基準場所 s は, 3, 10, 17である. 移流項の係数 ξ は, a) 0.00, b) 0.04, c) 0.08 である.

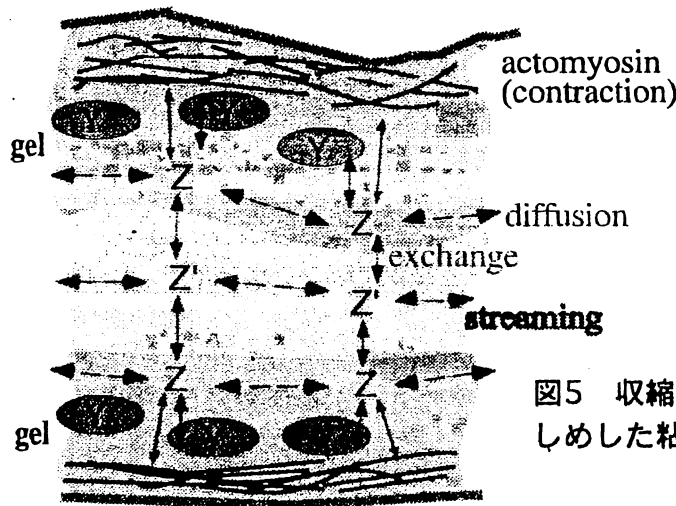


図5 収縮運動と化学振動の関係をしめした粘菌断面の模式図

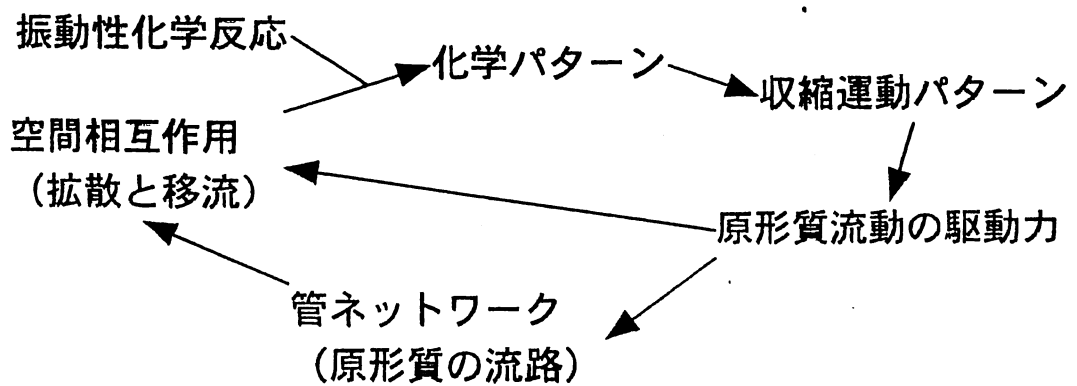


図6 収縮リズムのパターン形成機構の模式図

かし、単純化のためにとりあえずこれを無視する。なぜならすでに化学パターンが基本であると考察したからである。

7.3. 反応拡散移流モデルの定式化

上記の考察により以下のような三変数の反応拡散移流方程式が書き下せる(Nakagaki & Yamada 1999) :

$$dZ/dt = f(Z, Y) + D_z \Delta Z + E(Z, Z'),$$

$$dY/dt = g(Z, Y) + D_y \Delta Y + E'(Y, Z'),$$

$$dZ'/dt + w \cdot \text{grad } Z' = D_{z'} \Delta Z' + E(Z', Z) + E'(Z', Y).$$

ここで、変数 Z, Y, Z' は、それぞれ三つの異なったコンパートメントの化学物質濃度である。 Z コンパートメントは皮質固定層の収縮装置と相互作用できるが、 Y コンパートメントはできない。これら Z と Y で、リミットサイクル振動子（反応項は f と g ）を形成する。 Z' コンパートメントは、内質流動層に存在し、原形質流動により流れる。 $w \cdot \text{grad } Z'$ は移流項であり、 w ベクトルは粘菌の垂直方向断面にわたる平均流速である。 $D_z, D_y, D_{z'}$ は拡散定数、 E, E' は内質流動層と皮質固定層との輸送を表す。

ここで仮定として、内質は非圧縮性流体であること、変形体の厚みの変動分は全厚みに対して十分小さいことを置く。 Z' の発展は、内質質量の保存性と内質の化学物質の保存性より導かれる。 w の表式を与えるために、低レイノルズ数の内質が収縮性のある管の中をどのように流れるか考えてみる。皮質層の変形は、流れの変動に比して遅い状況、すなわち流れは直ちに定常になる状況を仮定すれば、流れは $w = \xi \text{ grad } Z$ と与えられる。ここで、収縮力の強さはすでに言及したように Z に比例する。 ξ は内質の粘性と原形質流路の断面積に関連した定数である。

Schnackenberg の三分子反応カインテイクスモデルと交換の項 E は、

$$f(Z, Y) = a - Z + Z^2 Y, \quad g(Z, Y) = b - Z^2 Y,$$

$$E(Z, Z') = v(Z' - Z) = -v(Z - Z') = -E(Z', Z),$$

$$E'(Y, Z') = v'(Z' - Y) = -v'(Y - Z') = -E'(Z', Y),$$

である。 a, b は定数、 v, v' は内質と皮質との間の化学物質交換に関する定数である。ただし、 Y コンパートメントは細胞内ベシクルに貯蔵されているなどして、 Z' コンパートメントと直接物質交換できないと考えて $v' = 0$ と置く。このように具体的に書き下したモデルでは数値計算によって、その性質を調べることができる。

他方、粘菌の反応拡散移流モデルは、原形質の質量をさらに加味しつつ、次のようなより一般的な形に書くことができる(Yamada & Nakagaki 1999) :

$$dh/dt + \text{div}(h w) = 0,$$

$$du_{\text{gel}}/dt = F_{\text{gel}}(h, u) + \text{div}(D_{\text{gel}} \text{grad } u_{\text{gel}}),$$

$$du_{\text{sol}}/dt + w \cdot \text{grad } u_{\text{sol}} = F_{\text{sol}}(h, u) + (1/h) \text{div}(D_{\text{sol}} h \text{grad } u_{\text{sol}}).$$

ここで、 h は内質流動層の厚み、 w は内質流動層の流速。 N 成分ベクトル u は $(u_{\text{gel}}, u_{\text{sol}}) = (u^1, \dots, u^N)$ 、ただし、 u_{gel} と u_{sol} は皮質固定層と内質流動層の化学物質濃度。ベクトル F_{gel} と F_{sol}

は反応と両層間の交換、 D_{gcl} , D_{sol} は各化学物質の拡散係数を成分とする対角行列である。さらに、 $w = -q \text{ grad } P$ とし、細胞内圧力 P を u の関数で与えれば式は閉じる。 q は透水係数である。

仮に、先に示した三変数反応拡散移流方程式にならぬ $P(u)$ が濃度の一次関数とし、また、流動層の厚みの効果も無視すると、反応拡散移流方程式は

$$\frac{du}{dt} + M \text{ grad } u \cdot \text{ grad } u = F(u) + D \Delta u$$

と書ける。 M は移流係数のテンソルである。

原形質量を加味したモデルは、走化性方程式と呼ばれる全く別の生物現象を記述するモデルと類似している(Keller & Segel 1970, 1971)。走化性方程式は、もともと細胞性粘菌の集合体形成や細菌コロニーのパターン形成など細胞集団運動のモデルとして提案された。走化性モデルにおける細胞は、細胞外部に存在する物質の濃度勾配を感じて移動する。真正粘菌では、細胞内部の濃度に応じて（発生する圧力勾配により）細胞質が移動する。細胞質の量（厚み）が走化性モデルにおける細胞数密度に対応する。細胞質運動のゆらぎによる拡散項を質量保存則へ付け加えれば、流れと拡散が競合する走化性方程式となる。さらに、細胞の内外の区別を反応機構で設定することも可能である(cf. Hoefler & Maini 1997)。このようなモデル化により、細胞集団運動システムと真正粘菌システムの双方にみられる現象（同心円状や樹枝状パターンの形成）に対し、共通した機構の存在が示唆される。

7.4. 数値計算による解析—波動伝播のゆらぎ—

三変数の反応拡散移流方程式の数値計算結果を紹介する。はじめに数値計算のアルゴリズムと条件を述べる。境界条件はノイマン条件。拡散項は陰解法、移流項は風上差分スキームに従って計算した。反応カインテイクスはリミットサイクル振動を示す領域になるよう、反応パラメタ a, b をそれぞれ 0.1, 0.5 と設定した。その他の定数は、 $v = 0.1$, $v' = 0.0$, $D_z = 0.0001$, $D_x = 0.0001$, $D_y = 0.0$, $\xi = 0.00$ （移流なし）、0.04, 0.08 とする。空間の一次元で、初期条件には全ての計算で同一の疑似乱数セットを用いる。

図 4 は、変数 Z 、すなわち収縮運動の時空パターンより求めた相互情報量マップである（相互情報量の求め方は”振動ゆらぎ”の節を参照）。移流のある時 (b, c) には、ない時 (a) と異なり、相互情報量が低いところが見られる。しかもその領域は狭い。この様子は、現実の収縮リズムから求めた相互情報量マップと同じである。なぜ、このような領域があらわれるのだろうか？

その領域では、変数 Z 、すなわち内質流動層の濃度が高くまたは低くなっている。この内質流動層の特徴的な濃度は、皮質固定層のリミットサイクルを揺さぶり、振動の規則性を低めている。現実の変形体においても、相互情報量が低下する領域において、ある化学物質（アデノシン三リン酸）が高値または低値をとるという結果もある。以上より、振動のゆらぎは、移流現象に由来するものと考えられる。

8. 反応拡散移流系のパターン形成から粘菌の賢さへ

野外で見かける変形体は、管状の構造とシート状の構造が複雑に組み合わせられた形態

をしている。這い回っている場所は、例えば朽ち木の内側などで、表面のでこぼこ、湿り具合、日光の指し具合、温度の微妙な違い、きのこや昆虫などの棲息状況、などなど局所的な環境の違いが複雑に入り組んでいる。変形体の形態は、このような複雑な状況と深く関わる。

図 1e は、這い回れる空間（平面）が制限された時の粘菌の形態を示す。変形体は、植え付けられた後、空間全体に広がるが、やがて図に示すように空間の形に適合した太い管を形成する。この管の巧みな空間配置によって、変形体は、原形質を細胞内で効率よく混合でき固体としてのまとまりを維持できる。すなわち太い管の持つ空間への適合性は、変形体がある種の計算を行った結果といえる。

変形体のこの管配置の能力はかなり高く、迷路のような複雑な形でもちゃんと答えを探し出す。図 1f は、格子点状に置かれたオートフレーク（餌）を食べる粘菌の形態を示す。餌と餌の間には、ほとんど太い管のみとなっている。この管の配置は、少ない原形質でより多くの餌に有り付くために都合が良い。どのように餌のある場所を結ぶかという問題に対して、ほとんど無数にある解の中から適当な解を求めているのだ。変形体の賢さが伺われる。

管の形成機構について考えよう。粘菌は二つの個体が出会うと自然に融合する。融合過程の初期に二個体の接触部位で太い管状構造が形成される。管形成に先んじて、収縮振動が、二つの部分間で反位相になる。また、ほぼ同調して収縮する粘菌をカバーガラスで、二つの部分に（狭い隙間を残して）分離すると、分離された二つの部分は反位相になり、それに続いて狭い隙間に管が形成される。これらより、二つの部分で反位相の振動状態が続く、すなわち特定の流動方向が選択され維持されるとその方向に沿って管が形成される、と予想される。

この仮説は次のように検証される。収縮リズムは外場振動（温度振動）に引込まれるので、この性質を利用して粘菌の二つの部分に強制的に位相差を作り出す。すると位相の勾配に沿って管構造が生成する。すでに述べたように、管は原形質の流路であり、原形質の交換は収縮振動子の相互作用を担っている。従って、収縮リズムのパターン形成は、原形質流動を媒体にして管形態と相互作用している。このように反応拡散現象と移流現象がカップルしたパターン形成の機構が、管形態に見られる賢さを作り出していると考えられる（図 6）。

9. まとめと展望

粘菌変形体の行動発現をパターン形成の視点から見てきた。今後も、反応拡散系という枠組みの中で粘菌独自の性質に注目しながら研究を進めることは有効であるように思われる。反応拡散系の枠組みを柔軟に捉えながら、どこまで粘菌の行動発現機構に迫れるかが、真に意味ある問題となろう。反応拡散系の枠組みでどんなことが出来るのか、その限界は誰も知らない。むしろ近年の研究動向からすれば多様な可能性を感じずにはいられないだろう。あるいは、もし、早々に反応拡散系の枠組みで行き詰まるとすれば、そこでは改めて問題点が浮き彫りにされ新しい枠組みが問われることになる。

文献

1-3 節

上田哲男・中垣俊之(1996) 粘菌行動の自己組織化—Phase Locking と情報制御—「自己組織化—生物に見る複雑多様性と情報処理—」 都甲潔・松本元編著, pp. 86-102, 朝倉書店 東京

上田哲男・中垣俊之(1997)細胞に心はあるか：細胞行動の心理生理学の試み 「脳と心のバイオフィジクス」 (松本修文編著) pp. 53-67, 共立出版 東京

萩原博光・山本幸徳・伊沢正名 (1995)「日本産変形菌類図鑑」平凡社 東京

神谷宣郎 (1989)「細胞の不思議」ブレンセンター なにわ塾叢書

神谷宣郎 (1983) 粘菌変形体の運動特性, 蛋白質核酸酵素, **28**, 424-437

4 節

S. J. Coggin and J. L. Pazun (1996) Dynamic complexity in *Physarum polycephalum* shuttle streaming. *Protoplasma* **194**, 243-249.

逢沢明 (1997)「複雑系はいつも複雑—カオスの縁から複雑適応系を探検する編—」現代書刊、東京

5 節

J. D. Murray (1989) "Mathematical Biology" Springer-Verlag, Berlin

蔵本由紀 (1991) 引込み現象の数理 「パターン形成」(蔵本ら編著) 148-186 朝倉書店

蔵本由紀・森肇 (1994)「散逸構造とカオス」岩波書店

K. Matsumoto, T. Ueda and Y. Kobatake (1986) Propagation of phase wave in relation to tactic responses by the plasmodium of *Physarum polycephalum*. *J. Theor. Biol.* **122**, 339-345.

K. Matsumoto, T. Ueda and Y. Kobatake (1988) Reversal of thermotaxis with oscillatory stimulation in the plasmodium of *Physarum polycephalum*. *J. Theor. Biol.* **131**, 175-182.

Y. Miyake, S. Tabata, H. Murakami, M. Yano and H. Shimizu (1996) Environment-dependent self organization of positional information field in chemotaxis of *Physarum* plasmodium. *J. Theor. Biol.* **178**, 341-353.

T. Nakagaki and T. Ueda (1996) Phase switching of oscillatory contraction in relation to the regulation of amoeboid behavior by the plasmodium of *Physarum polycephalum*. *J. Theor. Biol.* **179**, 261-267.

H. Miura and M. Yano (1998) A model of organization of size invariant positional information in taxis of *Physarum* plasmodium. *Prog. Theor. Phys.* **100**, 235-251.

A. Takamatsu, K. Takahashi, M. Nagano and Y. Tsuchiya (1997) Frequency coupling model for dynamics of responses to stimuli in plasmodium *Physarum polycephalum*. *J. Phys. Soc. Japan* **66**, 1638-1646.

6 節

松本健司・上田哲男・小島陽之助 (1989) アメーバ様細胞の情報処理機構. 数理科学 No.308, 53-57

7 節

I. Golding, Y. Kozlovsky, I. Cohen and E. Ben-Jacob (1998) Studies of bacterial branching growth using reaction-diffusion models for colonial development. *Physica A* **260**, 510-554.

T. Hofer and P. K. Maini (1997) Streaming instability of slime mold amoebae: An analytical model. *Phys. Rev. E* **56**, 2074-2080.

E. G. Keller and L. A. Segel (1970) Initiation of slime mold aggregation viewed as an instability. *J. Theor. Biol.* **26**, 399-415.

E. G. Keller and L. A. Segel (1971) Traveling bands of chemotactic bacteria: A theoretical analysis. *J. Theor. Biol.* **30**, 235-248.

M. Mimura and T. Tsujikawa (1996) Aggregating pattern dynamics in a chemotaxis model including growth, *Physica A* **230**, 499-543.

T. Nakagaki, H. Yamada and M. Ito (1999) Reaction-diffusion-advection model for pattern formation of rhythmic contraction in a giant amoeboid cell of the *Physarum* plasmodium. *J. Theor. Biol.* **197**, 497-506.

H. Yamada, T. Nakagaki and M. Ito (1999) Pattern formation of a reaction-diffusion system with self-consistent flow in the amoeboid organism *Physarum* plasmodium. *Phys. Rev. E* **59**, 1009-1014.

生物進化の要因をめぐる論争と相転移

松田博嗣

まえがき

なぜ多くの物質は気体、液体、固体の三相を持ち、その間に不連続な相転移があるのか。ガラス状態とは何か。どんな物質でもガラスになるのか。このように古くからある統計物理学の基本的な問題で、未だにはっきりしないことがいろいろ残されている。例えば、分子間の引力は液体存在のために必須であるが、それなしにも、圧力さえ高ければ万物固体やガラスになるだろうか。アルダーらは数百個の剛体球についての計算機実験で、固相への相転移の存在を示唆したが、もっと大きい系での振る舞いはそれほど定かではない。¹⁾ モデル系やモデル物質の研究はそこでの客観的事実の解明と、それに基づく現実に対する意見の表明から成り立っている。剛体球系の相転移から斥力こそが結晶成立の要因と結論するのは飛躍かも知れないが、そうした主観的推論が奥にある深い法則への洞察や次なる研究への道を開くのである。

ダーウインは「ゆがめられた事実というものは、後に長く尾をひくことが多いから、科学の進歩を著しく阻害する。しかし、まちがった考えでも、それを支持するなにかの証拠がある場合には、ほとんど害がない。なぜなら、その誤りを誤りとして証明することに健全な喜びをいだかない人はいないからである。そしてこういうことが証明されたあかつきには、誤りへ向かう一つの道が閉ざされると同時に、真理への道が開かれることが多いのである。」と言っている。²⁾ さすがである。こうして書かれた「種の起源」や「人間の起源」が世界の名著として仰がれ、そこで述べられた意見が生物進化要因をめぐる論争として今なお興味を集めているのはもっともである。

今や、多様な種々の生物が生命の起源以来次第に変化し、枝分かれしてきたという生物進化の事実は広く受け入れられている。だが実際過去にはどのような生物がいて、どう変わってきたかの詳細については不明なことが多く、数ある論争があるけれどもそれについてここでは触れない。ダーウインはむしろそうした事実関係から、進化の普遍的要因を推論して自然選択の概念を導入した。分子生物学が進んだ現在、遺伝情報は核酸分子

(DNA またはRNA)の塩基配列として自己複製により伝えられること、突然

変異は複製ミスで、自然選択は究極的には核酸分子の増殖率の差に帰せられることは周知のことである。進化の要因として、突然変異と自然選択両者が必要であることにも異論はない。しかし、両者の重みの違いによって、結果に大きな差が生まれる。それをどう評価するかは偶然と必然という自然認識にも影響する。ここではそれを述べ、そこには相転移に当たるようなギャップがあることを論じたい。

分子進化

ダーウインは獲得形質の遺伝を容認したが、現在進化要因論の主流とされるネオダーウイニズムはそれをラマルキズムとして退けると共に、メンデル以降の遺伝学その他の新しい知見を取り入れ、自然選択を進化の主要因とする学説で、進化の総合説とも呼ばれる。自然選択による進化が可能なためには、集団中に変異型があること、従って野生型より変異型への突然変異の存在が不可欠ではあるが、それが進化の道筋や速さに関係するとは通常考えない。突然変異率は高かろうが低かろうがありさえすれば、環境が変異型に有利になり次第その子孫は集団中に拡がり、従来多数派であった野生型は遅かれ速かれ消えてゆくとされる。大部分の生物が環境に適応して見えるのは、変異型は野生型より現在の環境に不適応、すなわち負の選択を受けているからであるとされる。従って、進化速度を律速するのは、突然変異率ではなく環境変動率ということになる。

しかし、進化速度はどう定義されるのか。自然な定義や測定が可能になったのは今世紀後半になって、生体高分子の構造決定がなされるようになってからのことである。1962年、ズッカーカンドルとポーリングはヘモグロビン分子の1次構造（アミノ酸の配列順序）の差異を種々の生物種間で比較して、それらは共通の祖先ヘモグロビンから種の分岐に伴い異なる種間では互いに独立にアミノ酸置換を起こして現在に及んでおり、分子に系図があることを示した。³⁾ 系図の系統線上年当たりの平均置換数を当該分子の進化速度と定義すると、ヘモグロビンでは進化速度の大きさはアミノ酸座位当たり年当たりほぼ 10^{-9} 程度であり、種に依らぬ一定性があるので、彼等はこれを分子時計と名付けた。その後進化速度はヘモグロビン以外の多くのタンパク分子についても測定され、生物種には余り依らず、タンパクごと年当たりほぼ一定であることが認められるようになり、分子進化学と呼ばれる分野が急速に発展した。

では、このような分子進化速度は何によって律速されるのか？ ズッカーカンドルらはタンパク分子の立体構造や機能にほとんど影響を与えないような、従って適応上ほとんど中立なアミノ酸置換はいくつか可能で、それは生物種を分けている個体レベルの違いとは独立に起こるとした。ただし彼等は置換が中立に近いといっても分子環境への適応には有意な差があり、分子レベルでも通常のネオダーウィニズムの考えどおり、分子進化速度も分子環境の変動率によって律速されるとした。

分子進化中立説の提唱

1968年、集団遺伝学者の木村資生は、このようなアミノ酸置換率よりそのもとになるDNAの塩基置換率を推定し、それはDNA上ほぼ一様であると仮定してゲノムあたりの塩基置換率を求めると、哺乳類では年あたりほぼ0.5にも達すると推定した。⁴⁾ この値は集団遺伝学の確立者の一人として名高いホールデンが進化速度の上限として推定した世代あたり $1/300$ という値よりはるかに大きい。木村は置換が自然選択によるのではないとすればこの矛盾は避けられるとして中立説を提唱した。ホールデンの推定は集団中の野生型すべてを変異型に置換するには、野生型の死滅を補うに十分の変異型の増殖が必要で、生物の増殖率には上限があるから、置換にはかなりの世代数が必要であるとする考えに基づいている。この考え自体は尤もではあるが、メイナードスミスが直ちに指摘したように、ホールデンの推定値は自然選択が各遺伝子座ごと独立に働くと仮定して得られたもので、例えば「いき値選択」のように上の矛盾を生じない自然選択もあるから、仮に中立説が正しいとしても、上の議論はその正当性を主張する根拠にはならない。それでは増殖率に上限があることが一般にはどのように進化速度を制限しているのかは興味深い問題で、筆者らも研究を発表したが、ここではそれに立ち入らない。

集団遺伝学では生物集団の遺伝的構成の時間発展がモデル論的に研究されている。例えば、野生型から変異型への突然変異率 μ 、変異型の選択係数（野生型との増殖率の期待値の差） s 、集団中の全繁殖個体数 N をパラメタとし、変異型頻度の時間発展は拡散過程であるとして、定量的な取り扱いが可能になっている。木村は s が時間によらず定数の場合、進化速度 v は $v=\mu$ ($s=0$) (1)、 $v=2N\mu s$ ($1>s>0$) (2) なる結果を得た。木村は(2)式の場合、 v はパラメタ N 、 μ 、 s に敏感に依存して、分子進化速

度が生物種によらず、一様であることが説明できない。 それに対して μ を中立 $s=0$ なる変異体への突然変異率とし、年あたりの中立突然変異率が種によらず一定と仮定すれば分子時計の特徴は説明できるとした。

選択説では分子時計を説明できないとする木村の議論は、いまなお無批判に引用されるが、(2)式は選択係数が $s (>0)$ である変異体への突然変異率 μ が集団の遺伝的構成や環境が変わっても一定として得られたものである。 選択説ではそのような状況で通常分子進化が進むのは例外で、普通は選択係数の符号が変わるような環境の変動率 γ が進化速度を与えると仮定している。 選択説が例外とするような自然選択の結果が現実にあわないからといって、選択説自体を退けるのは筋違いである。

中立説をめぐる論争

それはともあれ、「マクロレベルでは選択説、ミクロレベルでは中立説」、この木村の簡明かつ大胆な主張は大きな論争を巻き起こした。⁵⁾ 論争では、選択説の情況証拠として分子の違いが環境への適応と見られる具体例がいろいろ挙げられ、中立モデルを帰無仮説とする統計検定などが活発におこなわれた。 特に集団中に野生型と変異型が共存するという多型の大きさが純粋中立 $s=0$ では N に敏感過ぎて現実には合わないの、弱有害 $1 > -s > 0$ の効果を入れると、今度は進化速度の一様性の説明に困難が生じることが指摘された。

ただし、70年代までのデータはほとんどタンパクレベルであった。80年代から、核酸レベルのデータが続々と報告されるようになると、そこでは自然選択の働きは更に弱いと一般に考えられ、中立説に対する批判は下火になった。 例えば、遺伝子の塩基置換には同義、非同義の区別がある。前者はアミノ酸置換を伴わないものであるから、タンパクレベルからすると全く同等中立である。 しかし、タンパク合成能率には差が出うる。 実際、同義(縮退)コドンの頻度とアンチコドンの頻度には強い相関が見られ、同義置換にも自然選択の存在が示唆されている。 従って選択説と中立説の適応限界は、ミクロレベルかマクロレベルかの大分けでなく、どのような置換に対してどの程度かということになり、論争はなお継続中である。

それにしても、この論争の意義は何であろうか。 われわれの生活は研究を含めて常識通念のもとに動いている。 分子レベルの進化は環境の変化とは無関係とするのが常識となれば、分子レベルの適応の研究は激励さ

れないであろう。従って、常識通念の適用限界を見極めておくのは基礎的であり世の動きに少なからぬ影響力をもつ。ただし、中立説と選択説の論争は偶然と必然のせめぎ合いだからと言って、サイコロを振ってある目がでるのは偶然か必然かを論争するようなことになっては不毛である。

むしろ、1) 進化速度は中立説では突然変異率に、選択説では環境変動率に比例するが、それぞれの説の成立条件は理論的にはどうか？現実の分子進化ではどうなっているか？ 2) 中立説では進化速度は中立突然変異率に等しく、中立突然変異は全突然変異の一部分だから、進化速度は全突然変異率より小さい筈で、現実には例外を除けば概ねそうなっている。では選択説では理論的にどうなるか？などの問題の研究こそが有益であろう。

分子進化の総合説に向けて

筆者らは統計物理学者としての経験を生かしてこのような問に答えようとしてきた。6) 7) そのために、選択係数は定数ではなく時間によるとして木村のモデルを拡張し、 s 、 m 、 N に、環境変動率 γ を主要パラメタとして加え、包括的な集団遺伝学理論の構築を目指した。統計力学で同じモデルから異なる相が現れるように、中立説と選択説の関係を相転移として捉えられないかと考えた。パリテイモデルと呼ぶ筆者らのモデルによると、パラメタ空間での v の振るまいは、 γ/μ が1より大きい強変動領域と1より小さい弱変動領域とでかなり異なる。弱変動領域に限れば、選択圧 s に臨界値があり、それを境に、 $\delta v/\delta\mu=1$ なる中立説領域と $\delta v/\delta\mu=0$ なる選択説領域にほぼ二分されることが判った。(第1図) この相転移は数学的には不連続ではないが、転移領域は狭く、転移はかなりシャープである。ここで、 γ は所与のもの、これに対して、 μ は環境変動の影響を受け適応的に進化した結果の値であると仮定すれば、広い仮定の下で $\mu>\gamma$ なることが導かれる。選択説では $v=\gamma$ であるから、大部分の座位の進化速度が全突然変異率を超さないことは、中立仮定なしに一般に成り立ちうる。ここで現実の分子進化との対応を具体的に調べることはなお今後の問題として残されている。

個体の行動様式の進化

さて、今度は個体レベルの行動様式の進化を考えよう。ここでは、それを決める要因は生まれか育ちかの論争があるが、遺伝も環境も無視でき

ないのが現実であろう。行動様式のような個体の表現型を進化として集団生物学的に捉えるならば、やはり、それは変異型が野生型にとって代わる過程のくりかえしということになる。例えば生物種には種内他個体に対して扶助的な集団もあれば、攻撃的な集団もあるがこのような違いを生ずる要因は何かということになる。われわれは扶助的な集団に住めば幸せと思うが、上のような要因を研究すれば、良い社会を築く上の参考になるかも知れない。

アクセルロッドはくりかえしゲームのモデル論的研究を行い、

"Evolution of Cooperation" と題するすぐれた著書をものした。8) 相手の協力を引き出すには、同じ相手とゲームをくりかえす確率が正であること、相手の裏切りに対しては、自分も裏切りでやり返すことが必要とする彼の結果は説得的で、興味深い。ただ、彼のモデルではゲームごとの協力、裏切りの損得は一定の得点表として与えられている。それでは、所与の環境の下での合理的な行動について答えられても、生物の行動自体が環境をどう変えて行くかについては答えられない。かつて、格子点上の動的イジング模型の計算機シミュレーションにたずさわった筆者は、これを表現型進化のモデルとして用いることを思い立った。9) 10) 格子点の状態はそこを占める個体の表現型によって表わせる。空格子点の存在を許すと、集団全体の個体密度と個体のまわりの密度を区別して表わしうる。筆者らの得た結果は、一応「1) 臨界密度が存在して、それより下では野生型は扶助型、それより上では攻撃型に相転移する。2) 一次元では高次元より扶助型が進化しやすい。」ということであるが、これはまだ近似的予備的なもので、理論的にも現実との比較もまだ不十分である。それはともあれ、動的イジング模型のように空間構造を取り入れた確率モデルの研究は現在大変活発で、そこでも集団のあり方が相図として、簡明に表わせるようになってきた。

11) 12)

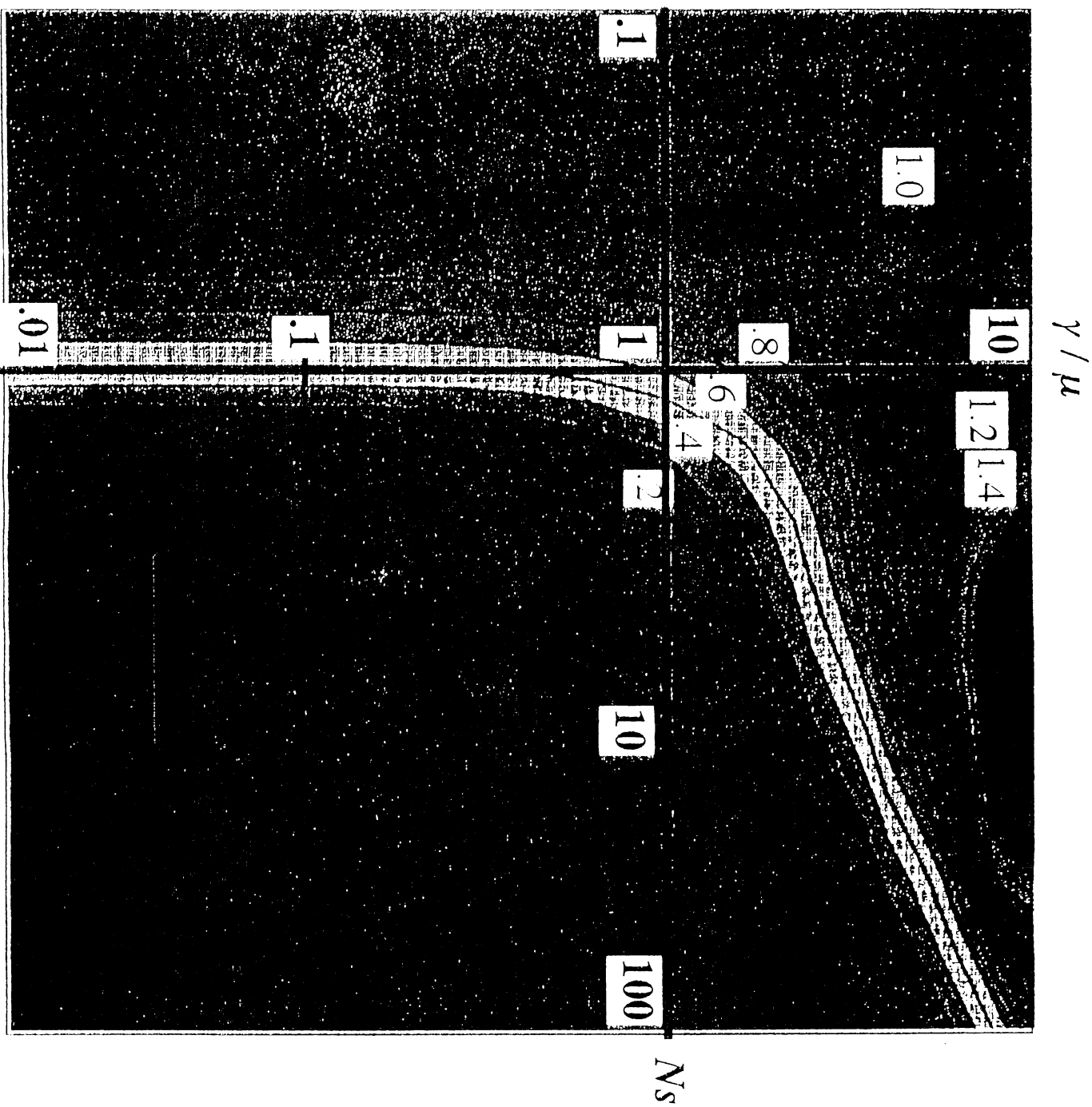
あとがき

さて、まえがきに書いたように、「事実と意見」、この二つをはっきり分けるべきとしたダーウインの言葉はどの分野で研究を進めるにしても大事な教訓である。彼は自説を掲げて論争したが、それに都合の悪いと思われる事実もちゃんと書き残した。これは後進の研究に大いに役に立っている。日本では一般に論争を嫌う傾向があり、事実関係については別として、違う意見には口だしを避けがちである。それどころか、違う意見があ

ることを握りつぶそうとするかのような振る舞いすら見られ、嘆かわしい。より正しい事実や良い考えを得るために、論争を楽しむだけのユーモアとゆとりが欲しいものである。このための場としても本ニュースレターが活用されることを期待して小論を終えさせて頂く。

「参考文献」

- 1) 戸田盛和、松田博嗣、樋渡保秋、和達三樹：液体の構造と性質（岩波書店、1976)
- 2) 今西錦司（責任編集）：ダーウィン（中公バックス世界の名著50）（中央公論社、1979)
- 3) E. Zuckerkandl and L. Pauling : Evolutionary Divergence and Convergence in Proteins, In: ' Evolving Genes and Proteins (V. Bryson and H.J. Vogel, ed.) ' p. 97 - 166 (Academic Press, 1965)
- 4) 木村資生（著、監訳）、向井輝美、日下部真一（訳）：分子進化の中立説（紀伊国屋書店、1986)
- 5) J. H. Gillespie : The Causes of Molecular Evolution (Oxford University Press, 1991)
- 6) 松田博嗣、石井一成：生物集団と進化の数理（応用数学叢書）（岩波書店、1980)
- 7) 福島正俊、石井一成：自然現象と確率過程「増補版」（日本評論社、1996)
- 8) R. Axelrod（著）、松田裕之（訳）：つきあい方の科学（CBS出版、1987)
- 9) 上田顕：コンピュータシミュレーション（朝倉書店、1990)
- 10) H. Matsuda, N. Ogita, A. Sasaki, and K. Sato : Statistical Mechanics of Population -The Lattice Lotka-Volterra Model- , Prog. Theor. Phys. 88 (1992), 1035-49.
- 11) 今野紀雄：確率モデルって何だろう（ダイヤモンド社、1995)
- 12) 香取真理：複雑系を解く確率モデル（ブルーバックスB-1193）（講談社、1997)



第1図 $\frac{\partial v}{\partial \mu}$ の等高線図

弱変動領域 ($\gamma/\mu < 1$) では,
 $N_s = 1$ を境に
 中立領域 ($\partial v/\partial \mu \approx 1$) と
 選択領域 ($\partial v/\partial \mu \approx 0$) に
 ほぼ分れる.

研究室紹介

岡山大学環境理工学部・環境数理学科・環境数理科学講座

岡山大学環境理工学部は、平成6年10月に教養部廃止に伴って、岡山大学11番目の学部として誕生しました。環境数理学科、環境デザイン工学科、環境管理工学科、環境物質工学科の4学科からなっており、環境問題を理工学的な視点から研究するために作られました。私達が所属している環境数理学科は、旧教養部の数学・統計学教室を母体で作られ、数理的手法を応用し、広い意味の環境問題に関連した現象を解明することを目指しています。今年3月によく一期生を送り出すことができました。大学院進学者が3名、企業への就職者が4名で、今年度の内定も含めておおむね情報通信系企業への就職が好調です。

環境数理学科の特徴として言えることは、計算機環境が充実していることです。学科専用の計算機室があり、4台のワークステーションと24台のX端末を設置して1人1台の端末を用意しています。設備の購入、UNIXシステムの維持管理、教育用ソフトの導入など全て学科の教官の手で行われています。1年前期の電子メールの使い方からはじまってUNIXシステムの使い方、Fortran, C言語などを2年の内に習得し、3年の講義も計算機を主体にしたものが数多くあります。また、学科・講座の研究用として、並列計算機、ONYX2、Dec Alpha stationなども設置されています。

学科の中は、応用数理学講座、環境数理科学講座、環境統計学講座の3講座からなります。環境数理科学講座は、その中でも、とくに具体的な現象の解析を重視しています。現在の教官スタッフは、石川洋文教授、渡辺雅二教授、梶原毅助教授、佐々木徹講師の4名です。昨年度の卒業研究のテーマは、三日熱マラリアの数理モデル、RSA公開鍵暗号、着地衝撃モデル、カオス・フラクタルの数値実験、個体群動態数理モデル、児島湖・児島湾の水流モデルなどでした。一部の学生は修士課程に進みこれらのテーマを継続して研究しており、今年もまた同様のテーマで4年生が卒業研究を行っています。

各先生のもとでの個別のゼミ以外に、夏のゼミ合宿、冬の間発表会、毎月の石川教授を囲んでの卒論報告会などを行っており、勉強、発表、論文作成を通じて大学卒業生にふさわしい実力を身につけてもらうことを目標にしています。学生と先生のふれ合いの機会も多く、ディスカッションなどによって得るところが多いのではないのでしょうか。私達教官の側も、若くて元気のよい大学院生、学部学生の皆さんとのふれ合いを通してエネルギーを充填しようと期待しています。

当講座全体として数理生物学の講座というわけではありませんが、数理生物学分野の研究と教育も熱心に行っています。数理生物学懇談会との関係を述べますと、梶原が1997年より、佐々木が1998年よりそれぞれ会員になっており、1998年の秋から数理生物学シンポジウムに出席させて頂いています。この分野を研究している学生も何人かおり、数生懇の皆様のお世話になることもあるかと思えます。三村昌泰教授には毎年3年生対象の集中講義で担当いただいており、また特別講演を、昨年は重定南奈子教授、今年は竹内康博教授にお願いしました。

なお、環境数理科学講座のホームページは、<http://www.ems.okayama-u.ac.jp>にあります。

植物個体群における2倍体とアポミクト3倍体の共存可能性

中山 木綿 (東京大学大学院農学生命研究科)

E-mail: yu@ori.u-tokyo.ac.jp

1 はじめに

植物の中には、有性生殖と無性生殖の二つの繁殖様式を持つ種が存在する。有性生殖を行う2倍体の他に無性生殖も行う倍数体の存在は、タンポポ (*Taraxacum*) やヒヨドリバナ (*Eupatorium*) などに見ることができる。倍数体アポミクトは、アポミクシスという特殊な繁殖を行う。アポミクシスは受精を伴わずに種子を生成し、遺伝的には栄養繁殖と同様に遺伝子の組み換えが起こらない繁殖様式である。さらに3倍体は、不正常的な減数分裂を行い花粉を生産し、部分的に有性生殖を行う。北アメリカにおけるヒヨドリバナの2倍体と倍数体の分布域調査によると、それぞれの生息域は互いに独立しており、一つの集団内で2倍体と倍数体が共存しているものはなかった (Sullivan [4])。ヨーロッパ中央部には有性生殖を行う2倍体とアポミクシスでも繁殖する3倍体のセイヨウタンポポが生息している。分布域の各集団は、2倍体の単一集団、3倍体の単一集団、さらに2倍体と3倍体の混合集団が存在しており、混合集団内の2倍体と3倍体の頻度は各々の集団によって異なる (Steph [3])。2倍体と3倍体の交雑実験により、3倍体が部分的に有性生殖を行うことが確かめられた (Hughes [1], Morita [2])。本研究では、異なる繁殖様式をもつ交雑可能な植物が共存可能か否かについて数理的考察を試みる。

2 数理モデル

一回繁殖型の一年生植物の混合個体群について、2倍体と3倍体それぞれの密度変化ダイナミクスを離散力学系によって数理モデリングを行った。個体の分布に関して空間の構造は考慮せず、集団内では random mating を行うものとする。3倍体の花粉を2倍体のめしべに与えると確率 r で2倍体の種子ができ、確率 $1-r$ で3倍体の種子ができると仮定する。2倍体個体数密度 x_t とアポミクトの個体数密度 y_t の変動ダイナミクスは、次のように与えられる：

$$\begin{aligned}x_{t+1} &= F_1 \cdot \left\{ g_1 s_1 \frac{ax_t}{ax_t + by_t} x_t + g_1 s_1 \frac{rby_t}{ax_t + by_t} x_t \right\}, \\y_{t+1} &= F_2 \cdot \left\{ g_2 s_2 \frac{(1-r)by_t}{ax_t + by_t} x_t + g_3 s_3 y_t \right\}.\end{aligned}$$

a, b はそれぞれ2倍体とアポミクト一個体あたりの生産花粉数とする。 s_1, s_2, s_3 はそれぞれ2倍体、雑種、3倍体の生産種子数とし、その発芽率を g_1, g_2, g_3 とする。また、第 $t+1$ 世代目の発芽種子が繁殖可能個体まで生存する確率を F_1, F_2 とする。 x_{t+1} の右辺 $\{ \}$ 内の第1項は自殖によって生産される発芽種子数密度、第2項はアポミクトと2倍体の交雑で生産される発芽種子数密度を表す。 y_{t+1} の右辺 $\{ \}$ 内第1項はアポミクトとの交雑によって2倍体が生産するアポミクトの発芽種子数密度、第2項はアポミクトが生産する発芽種子数密度である。

F_1 と F_2 は2倍体とアポミクトの密度の関数とする。集団内の発芽種子数総密度 z_t は次のように書ける。

$$z_t = g_1 s_1 \frac{ax_t + rby_t}{ax_t + by_t} x_t + g_2 s_2 \frac{(1-r)by_t}{ax_t + by_t} x_t + g_3 s_3 y_t.$$

集団内の発芽種子密度が増加するにつれ生存確率は指数関数的に減少すると仮定し、次のように与えた：

$$F_i(z_t) = \varepsilon_i e^{-\rho_i z_t} \quad (\leq \varepsilon_i), \quad (i = 1, 2)$$

ただし、パラメータ ρ_i は密度効果の強さを表す係数である。

3 解析結果

$\rho_1 = \rho_2$ のとき、つまり2倍体と3倍体が同じ強さの密度効果を受ける場合、平衡状態で2倍体と3倍体の繁殖個体数密度の比が有限値に漸近収束する場合が存在する。したがって、混合集団において2倍体と3倍体がある頻度で共存する可能性があると考えることができる。

次に $\rho_1 = 0, \rho_2 > 0$ のとき、3倍体が2倍体個体に比べて相対的に強い密度効果を受ける場合、2倍体と3倍体の混合集団が安定に存在する結果は得られなかった。2倍体の個体のみ、または3倍体の個体のみとなる結果が得られた。また、どちらが生残するかについて、初期状態に依存することが確認できた。

4 まとめ

数理モデルの解析から、2倍体と3倍体が同様に密度効果を受けるとき、単一集団において2倍体と3倍体は共存可能性を持つことが示された。また、集団中の2倍体と3倍体の頻度はそれぞれの生産種子数と発芽率によって決まると考えられる。両者の発芽種子数に大きな差がある場合は、発芽種子数が大きな個体群からなる単一集団になる。3倍体が2倍体に比べて相対的に強い密度効果を受ける場合、2倍体と3倍体の混合集団が安定に存在する結果は得られなかった。この結果から、3倍体が2倍体に比べて競争に弱い場合、ある時点において2倍体と3倍体の混合集団であっても、時間が十分に経てば2倍体だけの集団になるか、または、3倍体だけの集団になるかのどちらかである。また、平衡状態が初期依存性を持つことから、十分に大きな2倍体の初期個体数密度においては、3倍体は絶滅に向かうことが示された。このことから確立した高密度の2倍体の集団へ3倍体が侵入することは困難であろうと考えられる、また、2倍体だけの単一集団であっても低密度の場合には、3倍体の侵入により絶滅に向かうとも考えられる。たとえ、集団内に十分な2倍体の密度があったとしても、攪乱、干ばつ、洪水などによる攪乱の影響を受けて2倍体の個体が急激に減ると3倍体が侵入でき、3倍体の侵入によって2倍体が絶滅に追い込まれる可能性も考えられる。

謝辞

本研究をすすめるにあたり、奈良女子大学大学院人間文化研究科の瀬野裕美助教授には始終丁寧なご指導をいただいた。また、重定南奈子教授、高須夫悟講師には貴重なご意見を頂いた。ここに厚くお礼申し上げます。

参考文献

- [1] Hughes, J. and A. J. Richards. 1988. The genetic structure of populations of sexual and asexual *Taraxacum* (dandelions). *Heredity*, 60: 161-171.
- [2] Morita, T., A. A. Sterk, and J. C. M. Den Nijs. 1990. The significance of agamospermous triploid pollen donors in the sexual relationships between diploids and triploids in *Taraxacum* (Compositae). *Plant Species Biology*, 5: 167-176.
- [3] Steph, B. J. M., E. Smit, and J. C. M. Den Nijs. 1995. Genetical population structure in plants: gene flow between diploid sexual and triploid asexual dandelion (*Taraxacum section Ruderalia*). *Evolution*, 49(6): 1108-1118.
- [4] Sullivan, V. I. 1976 Diploidy, Polyploidy, and agamospermy among species of *Eupatorium* (Compositae) *Can. J. Bot.* 54: 2907-2917.

環境の分断化と生物個体群の存続性に関する数理モデル解析

浦 佐由理

奈良女子大学理学部情報科学科

1. 目的と方法

環境の分断化とは、相対的に全体の総面積の変化は少ないが、環境全体がより小さな小領域の集まりと化していくことである。環境の分断化がそこに生息する生物個体群の動態に及ぼす影響は様々である。本研究では、メタ個体群ダイナミクスのモデルとして有名な Levins のモデルとロジスティック方程式を応用して、利用するパッチ数と個体群サイズの間のダイナミクスに関する以下のような数理モデルを考え、生息環境の分断化と生物個体群の存続性について、議論を試みた:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = \beta u(t) \left\{ 1 - \frac{x(t)}{M} \right\} x(t) - ex(t) \\ \frac{du(t)}{dt} = \left\{ \frac{r_0 + ax(t)}{1 + bx(t)} \right\} \left\{ 1 - \frac{u(t)}{\gamma x(t)/M} \right\} u(t) - \delta u(t). \end{cases} \quad (1)$$

ここで、 $x(t)$ は時刻 t において個体群が利用しているパッチ総数、 $u(t)$ は時刻 t における個体群サイズである。パラメータ β は個体群に固有の移住傾向の強さを表し、未利用パッチの新規利用率は個体群サイズ u に比例する βu で与えられると仮定する。 M は総パッチ数、 e は利用されているパッチから生物個体群が離脱し、パッチが未利用パッチに変わる率、 r_0 は利用パッチ数が十分に小さい場合の個体群の内的自然増殖率、 a/b は利用パッチ数が十分に大きい場合の個体群の内的自然増殖率、 δ は個体群に固有の自然死亡率である。個体群の内的自然増殖率は、個体群の利用するパッチ数の増加に伴い、単調に増加、もしくは、減少すると仮定している。また、個体群の飽和サイズ（環境許容量）は、利用するパッチ数に比例して増加すると仮定する。パラメータ γ は、個体群が生息環境内の全てのパッチを利用した場合に実現できる飽和個体群サイズである。また、 γ は、個体群による生息環境内の資源利用効率を表していると考えることができる。

2. 解析結果

絶滅の平衡点は常に存在し、局所安定であることが分かった。また、存続可能な平衡点が存在する場合、個体群の存続は初期値に依存して決まり、実現する存続平衡状態は唯一定まることが分かった。また、数値計算により、個体群が存続可能なパラメータ領域は Fig. 1 のように求めることができた。分断化が進行した場合、移住傾向の強さ β は上昇するが、資源の利用効率 γ は減少すると考えるならば、Fig. 1 より、個体群が存続できるためには $\beta\gamma$ が大きくなければならないので、分断化の進行した環境下で生物個体群が存続していくためには、資源の利用効率の減少に対して、移住傾向の上昇が十分大きい特性を持つ個体群でなければならないということが示唆される。

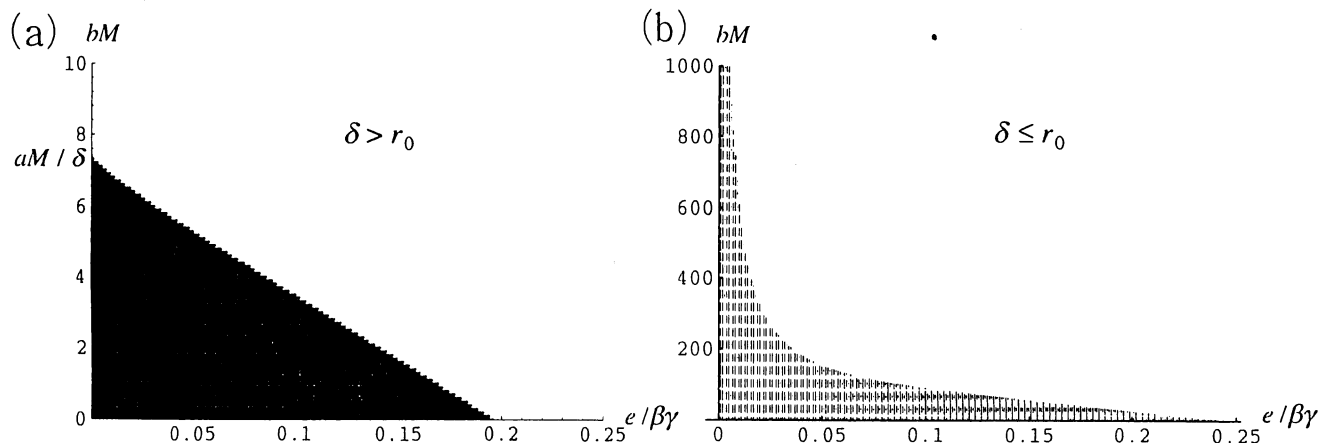


Fig. 1 個体群が存続可能なパラメータ領域。M 一定。

間欠的時間変動を伴う種間競争関係下にある2種系の絶滅と存続

米島香織

奈良女子大学理学部情報科学科

1. 目的と方法

本論文では、種間競争の時間的間欠性が種の絶滅と存続に及ぼす影響についての数理生物学的考察を行う。2種間に種間競争関係が存在するシーズン(競争シーズン)と種間競争関係がないシーズン(非競争シーズン)があるものとする。2種が種間競争を伴うかどうかはニッチがオーバーラップするかしないかに依存し、非競争シーズンは、ニッチが異なり、それぞれの種が独立して生息していると考えられることができる。また、数理モデリングにおいては、この二つのシーズンは、交互に永続的に訪れるものと仮定し、このような時間変動を伴う競争を、間欠的種間競争と呼ぶことにする。

$$\begin{cases} \frac{dn_1(\tau)}{d\tau} = n_1(\tau) - \{n_1(\tau)\}^2 - m_{12}n_2(\tau)n_1(\tau) \\ \frac{dn_2(\tau)}{d\tau} = n_2(\tau) - \{n_2(\tau)\}^2 - m_{21}n_1(\tau)n_2(\tau), \end{cases} \quad (1)$$

2種の個体群密度の時間的変化が式(1)で与えられているとすると、間欠的種間競争は、種間競争係数 m_{12} と m_{21} に関する時間的変動を与えることによって数理モデリングに導入することができる。競争シーズンの間は、種間競争係数 m_{12} と m_{21} は正の定数とし、非競争シーズンの間は、種間競争係数 m_{12} と m_{21} はゼロとする。

2. 解析

特に、種間競争が永続的である場合に関する式(1)の解析結果において、種1が絶滅するか種2が絶滅するかが初期状態に依存して決定されているという場合、すなわち、2つの平衡状態が双安定に存在する場合に着目する。数値計算のパラメータをこの場合に相当するように与え、間欠的種間競争が十分続いた後の種の絶滅と存続に関する数値計算による解析を行った。

この解析から、間欠的種間競争関係下においては、2種の個体群密度の初期状態に依存して、永続的競争関係下における存続性の逆転が起こることが分かった。言い換えれば、競争関係に間欠性があることによって、永続的な競争関係下では、種 i が生き残り種 j が絶滅するという状態が、種 j が生き残り種 i が絶滅する状態に入れ替わるということである。さらに、ある間欠的種間競争下においては、2種の個体群密度初期状態に依存して、2種の共存も起こり得るということが分かった。

さらに、競争シーズンの長さや非競争シーズンの長さによって、ある間欠的種間競争関係下においては、存続性の逆転と共存が起こる2種の個体群密度初期状態の範囲がかわることも分かった (Fig. 1 参照)。

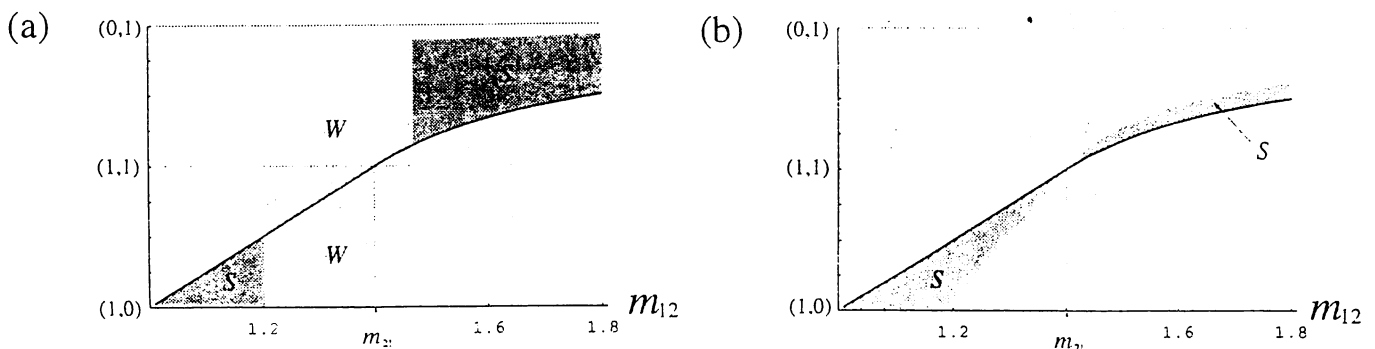


Fig.1 S, W はそれぞれ存続性の逆転と2種の共存が起こる2種の個体群密度初期状態の範囲
(a) 間欠性が強い場合; (b) 間欠性が弱い場合

なわばり形成と順位構造をもつ個体群のサイズとの関係に関する数理的研究

奈良女子大学理学部情報科学科

95251839 吉村 佐知子

1. 目的と方法

本研究では、個体間に順位が存在する集団を考え、この集団内の個体になわばりを形成しない条件についての数理的考察を行う。各順位の個体になわばりを持った場合となわばりを持たない場合、また、なわばりを持たない場合には、なわばりを攻撃する場合と攻撃しない場合、それぞれの期待獲得資源量を数理モデリングし、その大小関係を比較することによって適応的な行動選択の立場から上記の問題を考える。

2. 解析

全ての個体になわばりを持たない状況において、なわばりが形成されない状況が安定である可能性について調べた。まず、ある順位の個体のみになわばりを持った場合に、なわばり外個体のうちどれだけが、なわばりに侵入しようとするのかに関する数理モデル解析を行い、その結果、なわばり個体の順位が高いほど、なわばりに侵入しようとするなわばり外個体の数は少なくなり、また、なわばりに侵入しようとするなわばり外個体の集団は、なわばり外個体のうち相対的に上位のもので構成されているということが導かれた。さらに、なわばり外個体の適応的な行動選択の下でも、なわばり外個体の集団からなわばりを防御するために必要なコストは、なわばり個体の順位が低いほど、大きくなることも示された。なわばり内で獲得する資源量からなわばりを防御するためのコストを引いた分が、なわばり個体が獲得すると期待できる正味の資源量であるが、個体群内に唯一のなわばりが存在する場合について、なわばり個体の正味の期待獲得資源量に関する数理モデルを解析した結果、ある条件が満たされる時、全ての個体になわばりを持たない状況からは、なわばりが全く形成されないことが導かれた。

また、なわばりが存在する安定な状態が実現しない条件についても数理的に考察した。個体群内の個体間の質の差が小さいときに、その条件が満たされる可能性が高くなることが示された。

全ての個体が同等であり、個体間に順位が存在しない場合のなわばりの存在性については、侵入成功確率やコストに対して具体的な関数形を仮定して、数値計算も用いて解析を試みた。解析の結果、個体の適応的な行動選択についての3つの平衡状態が存在することが示された。1つ目は、最大可能な数だけのなわばりができる状態である。2つ目は、適応的な行動状態である選択による平衡状態においては、個体群内になわばりは存在しない。3つ目は、なわばりが存在し、全ての個体が適応的な行動選択をしている状態である。数理モデルの解析の結果から、集団の大きさが十分に大きいとき、または十分に小さいとき、上記の2つ目の場合が実現する可能性が高くなるという結果が導かれた。また、生息域の質が悪い場合についても、平衡状態において、なわばりが成立しにくいことが示唆される結果も得られた。

集団のサイズが大きいときには、なわばりが形成されにくい可能性があるという本研究の結果は、アユの場合についての、個体数密度が高くなる場合になわばりが崩壊してしまうという観察事実に対応していると考えられる。

餌密度の更新過程と最適採餌縄張りサイズの関係 に関するモデル解析

國井 佐知子
奈良女子大学 理学部 情報科学科

1 目的と方法

最適な採餌縄張りは、餌密度の回復によっても最適な縄張りの大きさが変わってくると思われる。なぜなら、餌密度の更新速度が速ければ、小さな縄張りでも十分な量の資源が獲得でき、逆に餌の更新速度が遅ければ大きな縄張りを持たないと十分な量の資源を獲得できないと考えられるからである。考えている個体は、 m 個のパッチを縄張りとしてしていると仮定する。一つのパッチに τ 時間滞在し、次のパッチに T 時間かけて移動し、また、そのパッチで τ 時間滞在し、という風に、一方通行でパッチ間をぐるぐる回っていると仮定する。パッチ i が利用されている時、ある時刻 t ($t_{i,k} < t \leq t_{i,k} + \tau$) において、資源の生成と消費が同時に起こると仮定し、パッチ i 内の資源量 $E_i(t)$ は、

$$\frac{dE_i(t)}{dt} = r_0 - \delta E_i(t) - \sigma E_i(t) \quad (1)$$

の速さで変化する。パッチ i が利用されていない時は、 $\sigma = 0$ に対応する。

本研究では、与えられたパッチ総数に対して最適な滞在時間 τ をとるような縄張り個体について、単位時間あたりの期待獲得資源量を最大にする最適パッチ総数と、パッチ内の資源の生成速度率、資源の自然減衰率、パッチ内の資源の消費率、パッチ間の移動時間、縄張りをまもるためのコストの関係に関する数理モデルの解析により、一般的な最適採餌縄張りの大きさについて議論を試みた。

2 解析

数値計算による解析を用いて、考えている個体が、複数個のパッチを縄張りにした時に、平衡状態において単位時間あたりに得られる獲得資源量の、パッチ総数、つまり、縄張りの大きさに対する依存性を調べ、パッチ総数が定められた時、平衡状態において単位時間あたりに得られる期待資源量を最大にするようなパッチ滞在時間が得られることがわかった。この時の滞在時間を最適な滞在時間とする。さらに、これより平衡状態において、与えられた各パッチ総数に対して最適な滞在時間をとった時、単位時間あたりに得られる期待資源量を最大にする最適なパッチ総数を唯一決めることができることがわかった。

また、最適なパッチ総数は各パラメータに依存しているので各パラメータと最適パッチ総数との関係も調べた結果、質の良いパッチが高密度で分布する、もしくは、個体のパッチ間の移動能力が高く、縄張り内の資源を狙う他個体が少なく、個体の餌の獲得能力が優れている時、最適な縄張りのサイズは最も大きくなることが示唆される。一方、質の悪いパッチが疎らにあり、もしくは、個体のパッチ間の移動能力が低く、縄張り内の資源を狙う他個体が多く、個体の餌の獲得能力が劣っている時、最適な縄張りのサイズは最も小さくなることが示唆される。

編集後記

今回のニュースレターは、10月のシンポジウム要旨集をかねています。今年14日から16日までの3日間にロシアのロゴフェット教授の特別講演、2つのオーガナイズドセッション（山口先生の追悼セッションと「カオス結合系」）、28の一般講演、さらに今年初めての試みとして、ポスターセッションを設けました。ポスターセッションは生態学会・行動学会など日本・アメリカ・ヨーロッパでも生物学系の学会では一般によく行われる発表形式ですが、数学系の学会では日米を通してほとんど行われていないようです。私もアメリカ数学会に一度だけ実際に行ったことがあります。その時も講演のみで、年次大会の案内でもポスターセッションの記事を見たことはありません。私たちの事務局でも数学系のメンバーにとっては全く新しい試みです。

現在ポスターセッションは11のポスターの出展が予定されていますが、まだまだ余裕がありますので、当日まで余裕の許す限り、飛び込み出展を受け付けております。ポスターは、個別に興味ある人たちが質問を交えながら相互にやり取りできるという講演では得られない大きなメリットがあります。新しい結果など報告したいことがありましたら、是非事務局までご連絡ください。是非、ポスターセッションを成功させて今後この方法を数理生物学にも定着させていきたいと思っております。

一般講演・ポスターの内容は私自身の感じでは去年・一昨年と比べて生態学以外の発表が少しは多くなり少しは生物学全般に広がったように思われます。多様性が増すということは大変いいことだと思います。入門以前も粘菌の収縮リズムと行動という大変面白い記事です。粘菌は、森林の林床に時々見られるカビみたいな生き物ですが、小さな一個一個の菌体が合体して1個体の生物体になるという大きな謎を秘めた生物として生物学では有名です。この記事でも謎の一部に答え、そして新たな面白い謎を提供しています。今号には他にも国際会議の報告や修士・卒業論文など盛りだくさんの報告があります。

4月号の大久保賞の記事で案内していましたが、今年のシンポジウムで大久保賞受賞講演を予定していたMartin Nowakさんは残念ながら同時期にアメリカで開催される会合に出席のため本年は講演できなくなりました。来年度のシンポジウムでの講演を予定しております。（吉村）

ニュースレター編集局：☎ 432-8561 浜松市城北3-5-1

静岡大学工学部システム工学科内

JAMB Newsletter 編集局

FAX 053-478-1212

編集委員長 佐藤一憲 ☎ 053-478-1212

e-mail : sato@sys.eng.shizuoka.ac.jp

竹内康博 ☎ 053-478-1200

e-mail : y-takeuchi@ipch.shizuoka.ac.jp

吉村仁 ☎ 053-478-1215

e-mail : jin@sys.eng.shizuoka.ac.jp

宮崎倫子 ☎ 053-478-1224

e-mail : rinko@sys.eng.shizuoka.ac.jp

JAMB Newsletter No.29

目次

第9回数理生物学シンポジウム日程	表紙見返し	
第9回数理生物学シンポジウム総会議案	竹内康博	1
第9回数理生物学シンポジウム		
プログラム		2
予稿集（詳しい目次はプログラムを参照して下さい）		5
国際会議参加記		
アムステルダムの数理生物学国際会議	巖佐庸	54
参加しました	佐竹暁子	58
初めての国際学会	今隆助	62
入門以前シリーズ第6弾		
入門以前：粘菌変形体の収縮リズムパターンと行動	中垣俊之・山田裕康	63
寄稿		
生物進化の要因をめぐる論争と相転移	松田博嗣	79
研究室紹介		
岡山大学環境理工学部・環境数理学科・環境数理科学講座		87
修士論文・卒業論文		
植物個体群における2倍体とアポミクト3倍体の共存可能性	中山木綿	88
環境の分断化と生物個体群の存続性に関する数理モデル解析	浦佐由理	90
間欠的時間変動を伴う種間競争関係下にある2種系の絶滅と存続	米島香織	91
なわばり形成と順位構造をもつ個体群のサイズとの関係に関する数理的研究	吉村佐知子	92
餌密度の更新過程と最適採餌縄張りサイズに関するモデル解析	國井佐知子	93
会員情報の更新（'99.4～'99.7）		94
編集後記	裏表紙見返し	
目次	裏表紙	

数理生物学懇談会ニューズレター第29号

1999年9月発行

〒432-8561 浜松市城北3-5-1

静岡大学工学部システム工学科

数理生物学懇談会ニューズレター編集局

印刷・製本 うめだ印刷（株）