TABLE OF CONTENTS

Newsletter of the Japanese Society for Mathematical Biology No. 79 February 2016

【大会のお知らせ】
第26回日本数理生物学会大会のお知らせ 1

【参加報告】
第２回数理生物学交流発表会報告 佐藤一憲 2

【特集】
2015年度 卒業論文・修士論文・博士論文 4

【新シリーズ:数理の小ネタ】
植物の豊凶現象を説明する資源収支モデル 立木佑弥 8

【連載記事:海外ラボへ行こう】
ウィーンそれからウメオ 高橋大輔 10

【新連載:数理の道具箱】
Adaptive Dynamics入門（１）～表現型分散、遺伝分散、相加遺伝分散とは何か～
大槻 久 15

【ニュース】
学会事務局からのお知らせ 23
編集後記 24

# 日本数理生物学会 ニュースレター

May 2016 79

# 第 26 回日本数理生物学会大会のお知らせ

日時：2016 年 9 月 7 日 (水)〜9(金)
場所：九州大学伊都キャンパス http://www.kyushu-u.ac.jp/

大会委員長：巌佐庸・岩見真吾 (九州大学大学院理学研究院)
大会実行委員：数理生物学研究室の皆様
大会ホームページ：http://bio-math10.biology.kyushu-u.ac.jp/jsmb2016/home.html

九州大学大学院理学研究院生物科学部門の数理生物学研究室は 2015 年 10 月より箱崎キャンパスから伊都キャンパスに移転しました。緑に囲まれた美しいキャンパスにて、本大会は公用語を英語として国際学会に準ずる形での開催になります。著しく発展する“数理生物学”というボーダレスな学問の今後の方向性が感じ取れるような質の高い、また意義のある大会にしたいと考えております。

会員の皆様の積極的な公募シンポジウムのご提案、一般口演 (口頭、ポスター) や懇親会へのご参加をお待ちしております。なお、これらの申し込み期限、要旨提出期限等につきましては以下のようになっていますので、お忘れなきようにお願い致します。

3 月 31 日　公募シンポジウムの募集締切
5 月 31 日　一般講演 (口頭・ポスター) 発表の募集締切
6 月 30 日　大会参加費・懇親会費の事前払込締切
7 月 31 日　講演要旨提出締切
8 月 31 日　懇親会申込締切

何かご不明な点がございましたら、下記のメールアドレスより大会事務局までご連絡ください。

hello.jsmb2016@gmail.com

【参加報告】

# 第２回数理生物学交流発表会報告

**2016 年 2 月 20 日 (土)〜21 日 (日)　静岡大学浜松キャンパス**

佐藤 一憲 （静岡大学）

この集会は，昨年２月の「青学・岡大・静大合同発表会」の続きとして開催されました．今年は，数理生物学関連の研究をしている多くの皆さんに参加していただけることを願って，集会のタイトルを改めました．幸いにして，奈良女子大学と九州大学からも発表していただき，プログラムには 42 題の講演が並びました（インフルエンザにかかって参加できなくなってしまった人がいたために，実際には 40 題の講演がおこなわれました）．

集会の趣旨は，学部４年生卒業論文および修士２年生修士論文，修士１年生中間報告についての発表会をおこない，数理生物学や関連分野を研究している他大学学生間で交流してもらうことです．

来年は，さらに多くの皆さんに参加していただきたいと思っています．

３名の参加者から感想文を寄せていただきました．集会の雰囲気等を感じ取っていただけたらと思います．

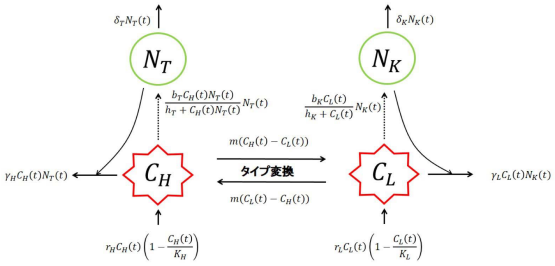
■長田瑞穂（青山学院大学 理工学研究科 理工学専攻 修士１年)

私は昨年・今年と数理生物学交流発表会に参加させていただきました。昨年は静岡大・岡山大・青学と三大学でしたが、今年は九州大と奈良女子大が増えて五大学での交流発表会でした。私としては女性が増えてうれしかったです。人数も増えたことで様々な研究を聞くことができました。

修士の私たちはまだ一年生なので大学内で発表する機会がなく、このように他大学の方と交えて研究してきたことを発表できたのは良かったです。また、学部生にとっては一年間研究してきたことを同じ分野の方に発表したり、聞いたりとすることは初めてで少し緊張したようですがとても良い経験になったようです。

私の研究室では主に癌や感染症などの病気に関連する研究内容が多いのですが、この研究発表会で他にも沢山の研究内容があるということを知りました。例えば、“貿易ネットワーク”“クモの行動生態学”“恋愛ダイナミクス”など、題名から興味を引くものがあったり、他にも初めて知ることだったりと、とても興味深く発表を聞いていて楽しかったです。また、同じ感染症などについても数理モデルが違ったり、アプローチの仕方が少し違ったりと様々な考え方・研究を知ることができました。そして、自分の研究を違った視点から見ることができるのではと思いました。

二日間の数理生物学交流発表会に参加して、研究に対する知識や視野を広げることができ、沢山のことを学ぶことができました。また、様々な大学の学生と交流し、自分の研究について話すという貴重な経験もできました。人前で発表するという機会はなかなかないのでこのような会に参加できてうれしく思います。



■武村峻平（岡山大学　大学院　環境生命科学研究科 生命環境学専攻）

「発表会を終えて」

今回の発表会は２月下旬、つまり私達修士１回生は就職活動の準備期間真っ只中ということで正直気乗りしない状況での参加となった。だが実際に静岡まで足を運び、他大学の方の発表を聞いて自分の糧となった物というのは決して少なくなかったように思う。

数理生物学と一言に表してもそれぞれの研究室で課題へのアプローチ方法は多岐にわたり、数理モデルやシミュレーションを用いた解析はもちろんのこと、あまり見たことのなかったマッピングや統計的手法を用いた解析の話も聞け、興味を惹かれた。また、発表の

仕方やスライドについても各研究室の特徴がよく表れていたと感じた。話し方や、図の用い方など見習うべき点は多くあった。2日間通して感じたこと、考えたことを今後の自分の研究に活かしていきます。

最後になりますが、今回の発表会を企画、開催してくださった各大学の先生方、ありがとうございました。

■鹿山大輔（静岡大学院総合科学技術研究科工学専攻数理システム工学コース 佐藤一憲研究室）

同世代の学生の研究発表を集中して聞くことのできる本研究集会は，まだまだ若手の研究者である私にとって，とても刺激的な場であると感じます．大学毎に研究の特色が異なり，今自分には足りない発想を補うことができたので，今後の研究意欲を掻き立てられる非常に楽しい機会となりました．

本研究集会は今年度で第２回となりますが，第１回の参加校である，静岡大学・岡山大学・青山学院大学の「しりとり」三校に，奈良女子大学・九州大学の２校も加わり，着実に規模を大きく，より賑やかになってきています．今後，参加校全てを含めた「しりとり」構造が作れるくらい，たくさんの学校が参加し，より大規模な学生間の情報交換の場になれば良いなと思います．

今年は体調を崩して欠席される方が多かったようです．各大学内での研究発表と重なり，多忙な時期かとは思いますが，体調には細心の注意を払い，来年度の研究集会では参加者全員と健康な状態でお会いできることを願っております．

最後になりましたが，本研究集会を開催するに当たり，各校にお声をかけて頂いた佐藤一憲教官，そして遠くからお越しいただいた各校の教官及び生徒の皆様に心より感謝申し上げます．

【特集】
# 2015 年度 卒業論文・修士論文・博士論文

## 卒業論文

伊藤　友香　奈良女子大学 理学部 情報科学科

### 稚魚食と頻度依存を考慮した被食魚と捕食魚の左右性の齢構造モデル

アフリカ・タンガニイカ湖のスケールイーターをはじめ、魚類は口が左方向に開く右利きと、口が右方向に開く左利きがあり遺伝子によって決まっている形態的な左右非対称性をもつ (堀 2007)。自分とは逆の利きの餌を捕食する交差捕食と、自分と同じ利きの餌を捕食する並行捕食があり、魚食魚については交差捕食が卓越している種類が多い。魚は成魚よりも稚魚が捕食されることが多いこと、被食者の警戒の頻度依存と捕食者の餌選択の頻度依存が被食者と捕食者の左右性の振動に影響を与えると考えられることから矢田 (2010) の齢構造モデルに稚魚食と頻度依存を入れたモデルを構築し、稚魚食の有無と頻度依存の強さが左右性の振動や振動周期にどのような影響を与えるのかを調べた。非稚魚食の場合は捕食係数かが大きくなると左利き被食魚の割合が振動しないところが多いが、稚魚食の場合は捕食係数が大きくなっても振動するようになった。頻度依存によって左右性の振動周期が現実の値に近くなった。また、左右性の振動に周期倍分岐が起きる場合があった。

阿部　詩央璃　奈良女子大学 理学部 情報科学科

### ライチョウの個体群存続可能性分析

詳細を JSMB Newsletter No.80 Supplement に掲載予定

柏原　有香　奈良女子大学 理学部 情報科学科

### 2 次元空間上における感染履歴を考慮した感染症拡大の数理モデリング

詳細を JSMB Newsletter No.80 Supplement に掲載予定

辻村　梓　奈良女子大学 理学部 情報科学科

### 点パターン解析を用いた卵模様の定量的解析

詳細を JSMB Newsletter No.80 Supplement に掲載予定

† 掲載されている論文のより詳しい要旨は，JSMB Newsletter No.80 Supplement（pdf 版のみ発行）として日本数理生物学会ホームページにアップロードされ，公開される予定です．

西口　舞　奈良女子大学 理学部 情報科学科

### 行動生態学のための個体移動の追跡

詳細を JSMB Newsletter No.80 Supplement に掲載予定

若狭 由香利　奈良女子大学 理学部 情報科学科

### 個体ベースモデルを用いた感染症の空間的拡大とモーメントダイナミク

詳細を JSMB Newsletter No.80 Supplement に掲載予定

伊藤　悠介　九州大学理学部生物学科

### HIV-1 感染における重感染の定量的解析 -細胞の感受性の不均一性の影響-

HIV-1 の重感染は、1 細胞内に複数のウイルスが同時に感染する現象であり、遺伝的組替えの効率を高める事で HIV-1 の多様性に寄与すると考えられている。特に HIV-1 の重感染が、特定の細胞に偏って生じるという「HIV-1 重感染における偏向性」が近年着目されている。この偏向性には「細胞の感受性の不均一性」が大きく関与していると実験的にも理論的にも明らかにされてきた。本研究において、HIV-1 重感染を記述する確率モデルの構築と定量的解析を行った。具体的には、(1)HIV-1 重感染の偏向性に重要な要因と示された、細胞の感受性の不均一性を考慮した確率モデルを構築した。そして感受性の不均一性を考慮することで、(2) 理論的に HIV-1 重感染の偏向性を予測した。また HIV-1 感染実験データを解析した結果、(3) 実験解析では特定出来ない 1 細胞に感染するウイルス数を推定した。この様に、細胞の感受性の不均一性を考慮した数理解析により、細胞の感受性の不均一性が HIV-1 重感染において重要な役割を示す事を定量的に示せた。

岩波　翔也　九州大学理学部生物学科

### 長期的な再生産能力を持った骨髄球系前駆細胞を含む造血システムの数理モデル研究

造血システムは、自身と同じ細胞を長期的に複製できる自己複製能力と、様々な種類の血球細胞に分化できる多分化能力を持つ造血幹細胞 (HSC) によって維持されている。HSC には、LT-(long term-),IT-(intermediate term-),ST-(short term-) といった生産能力の異なる種

類が複数あることが知られている。近年、マウスを使って行われた 1 細胞移植実験によって、造血幹細胞の区画から、自己複製能力を有しながら分化能力が限定された骨髄球系前駆細胞（MyRP: myeloid-restricted progenitors with long-term repopulating activity）が発見された。また、分裂した 2 つの娘細胞の性質を調べる Paired daughter cell assay によって、MyRP は HSC から直接分化することがわかっている。段階的な分化によって多機能性前駆細胞（MPP: Multipotent Progenitor）から作られるリンパ球に対して、HSC からノンステップで分化する MyRP の存在により、骨髄球はより早く再生産されることが観察されている。本研究では、実験によって提唱された MyRP による HSC から MPP を経由せず直接骨髄球系の細胞を生産するバイパスを持った新しいモデルを数理生物学的手法によって解析した。MyRP を含む造血システムの数理モデリングは初の研究である。造血組織を単純化し、長期的な自己複製能力を持つ造血幹細胞 (LT-HSC)、short term-HSC(ST-HSC)、MyRP、骨髄球系細胞、リンパ球系細胞の 5 つの集団を考え、それぞれの集団における分化率をパラメータとして与え、造血幹細胞移植後の造血組織の再構築の動態を調べた。このモデルの解析によって、骨髄球のみをある程度の期間生産できる MyRP の特徴を表すことができ、HSC から直接分化してできる MyRP は血小板の生産に特化しているという実験結果を、支持することができた。

片山　拓己　九州大学理学部生物学科

### 縞枯れ現象の数理的解析

縞枯れとは、亜鉱山帯において立ち枯れ帯と林の部分が交互に規則正しく並んで縞のように見える現象であり、自然界に見られる重要なパタンのひとつである。縞枯れの形成には、一定の方向から吹く恒常風によって形成されると考えられている。先行研究 (Satake et al 1998) では、確率過程を用いた数理モデルによって、野外で見られる縞の形成を予測した。本研究では、縞枯れを引き起こす要因として、風下の木の樹高と、恒常風から受ける力の不均一性に注目し、決定論の数理モデルを構築した。その結果、決定論的なダイナミクスでも縞枯れの形成が予測された。先行研究 (Satake et al 1998) では、風上の木の樹高と確率的な枯死現象が縞枯れを形成すると結論づけられたが、本研究により、風下の木や風の受け方の不均一性が縞枯れ形成に寄与する可能性が示唆された。

原　朱音　九州大学理学部生物学科

### アレルゲン免疫療法の理論的解析

花粉を予め少量ずつ摂取しておくと、花粉症を軽減する効果がある。このような治療法をアレルゲン免疫療法と呼ぶ。この治療法には制御性 T 細胞（Treg）によるヘルパー II 型 T 細胞（Th2）の抑制が関わっている。そのため本研究では、治療による Treg と Th2 の増減を表す数理モデルを構築し、アレルゲン免疫療法についての理論的解析を行った。Treg の方が Th2 よりも長い寿命を持つこととし、花粉摂取のたびに起こる Treg の蓄積を仮定した。その結果、治療の成功に影響するパラメータの傾向がわかり、また時間とともに花粉の投与量を線形に増加させる方法が、治療による発症を防ぎつつ、花粉症を抑制する効果を持つという結果を得た。本研究の結果は、医療現場において、より適した治療法の提案につながると期待される。

牟田　優花　九州大学理学部生物学科

### 合唱における周波数同調過程の数理的研究

合唱において、より正しい周波数に全員で近づくための条件を研究した。初期周波数は経験年数に応じた正確さで決まり、その後微分方程式により周波数を変化させた。周波数を他人に同調させる程度 $a$ と他人から聴こえる音の周波数の重み付けの程度 $k$ をパラメーターとして変化させた結果、$a$ が大きい場合には $k$ を小さく、$a$ が小さい場合には $k$ を大きくすると周波数の分散が小さくできることがわかった。このことから、他人の周波数に近づけ過ぎても他人の周波数を重視しすぎてもあまり正しい音に近づかず、適度に他人の周波数を聴いて合わせることで、より正しい音に収束できることがわかった。また、経験年数の少ない人は他人の周波数をより尊重する必要があると考えられる。

綛田　光生、　増永　和浩　大阪電気通信大学工学部環境科学科

### セルオートマトン法による避難シミュレーション：新幹線車両の場合

2015 年 6 月 30 日に起きた、新幹線の事故から人の避難に興味を持った。災害発生時における、人の流れをセルオートマトン法によりシミュレーションし今後の減災に役立てることを目的とした。人の行動について 3 種のルールを考えた。その結果、あらかじめ出口を知っておくことが重要である；人のあとについて行かないほうが良いなどの結論が得られた。

河野　磨美、 余頃　泰成　大阪電気通信大学工学部環境科学科

**L-システムを用いた植物生長シミュレーション：受光率の極図形**

映画館のように、通路幅が狭く、出口が少ない時の人の避難状況と、ショッピングモールのように通路幅が広く、出口が多い時の人の避難状況の違いを知りたいと考えた。綛田氏が開発した人の避難シミュレータを使用した。シミュレーション結果から、出口を知っていた方が良いことがわかった。映画館は遠くを見て避難することが良いとわかった。HEP Five 避難の際は自分の判断が重要だとわかった。

田尻　朋輝　大阪電気通信大学工学部環境科学科

**アリの採餌シミュレーション：餌の配置の違いによる効果**

2011 年に渡邊大樹氏が開発したセルオートマトン法によるアリの採餌シミュレーションプログラムを使用して、餌の配置の違いによる採餌効率の違いについて調べた。

中井　淳史　大阪電気通信大学工学部環境科学科

**新幹線車両火災シミュレーション**

2015 年 6 月 30 日東海道新幹線車内で発生した火災から、新幹線車両内の防炎対策に興味を持ったため、燃え広がり方についてセルオートマトン法によるシミュレーションプログラムを開発して調べた。シミュレーションの結果、新幹線車両内では火災は燃え広がらないことが分かった。可燃物であるガソリンを少量まいただけではあまり燃え広がらないことが分かった。

村田　直也、 松本　有希也　大阪電気通信大学工学部環境科学科

**セルオートマトン法による避難シミュレーション：梅田 TOHO シネマズおよび HEP Five**

植物の成長について関心があったのでL-システムを用いて成長のシミュレーションを行った。さらに受光率を計算し、成長による受光率の変化を調べてみた。そこから、植物の成長戦略について考えた。植物の成長が幼いとき、葉角度によって受光率に違いが生じることが分かった。しかし、植物が成熟していくにつれて葉の角度に対する光の受光率の変化が少なくなっていくということが分かった。スギは高緯度に適応しており、ツバキは中緯度に適応していると考えられた。

山田　直也　大阪電気通信大学工学部環境科学科

**日本近海の津波シミュレーション：Visual Basic2013 への移植と定量化の再検討**

表面波の波動方程式を差分化し、セルオートマトン法により津波のシミュレーションプログラムを開発した。波の速度は海の深さの平方根に比例するとし、係数は東日本大震災時の津波が仙台に到着した時刻を再現するように定めた。南海沖地震について予測シミュレーションを行い、大阪に津波が到着する時間は 119 分であることが得られた。

## 修士論文

石橋　宏朗　北海道大学大学院理学院

**カイメンの骨格形成に対する数理モデルの構築**

カイメンは海綿動物門に属する動物の総称であり，種により様々な形の骨格を持つ．京都大学の船山等により，カイメンの骨格形成のメカニズムは他の動物と全く異なることが発見された (Nakayama et al., Current Biology，25，1-6(2015))．カイメンは骨片を無数に組み合わせて骨格を作る．この骨片は骨片形成細胞で作られた後，骨片運晩細胞により運ばれる．この運ばれる動きを数理モデルを用いて解明しようと試みた．シミュレーションの結果，運版細胞が与える力は全くのランダムではなく，直近の動きと同じ方向に動こうとするのではないかという仮説を立てることができた．

髙木　俊甫　北海道大学大学院環境科学院

**森林伐採が里山に与える影響の数理的研究〜陽樹陰樹ダイナミクスの応用〜**

里山は薪炭や木材といった生態系サービスを供給する場として利用されてきた。しかし、薪炭林や人工林の管理放棄が進むとともに、生物多様性が減少し、森林が持つ生態系サービスが劣化したといわれている。そこで、本研究では 2 つの立場から里山の管理を考えた。1 つは生物多様性指標を利用した環境価値を重視する保全を意識した利用を行う人々、もう 1 つは樹木の価格を考慮した経済的価値を重視する林業的利用を行う人々である。両者の和を最大にする協力ゲームと双方がそれぞれの価値を最大にするような非協力ゲームについて解析を行った。

柿添　友輔　九州大学システム生命科学府

**HIV-1 の標的細胞への侵入に要する補助受容体 CCR5 の機能解析**

ヒト免疫不全ウイルス 1 型 (HIV-1) の標的細胞への侵入は、細胞上に存在する補助受容体 CCR5 が必要不

可欠である。CCR5 は、HIV-1 侵入阻害薬のターゲットとなっており、その機能的な理解が求められている。しかしながら、これまでの先行研究は、ウイルス粒子上のタンパク質 gp120 に着目した物が大半であり、CCR5 及びそれらの相互作用を定量的な観点で取り組んだ研究は存在しなかった。そこで、本研究ではウイルス感染実験データと数理モデルを駆使する事で、野生型の HIV-1 が標的細胞へ侵入する際に要する補助受容体 CCR5 の個数を推定した。推定の結果、侵入にはおよそ 8 個の CCR5 が必要という事が分かった。

里居　伸祐　九州大学システム生命科学府

**When should Faster Moving Animals Have Better Visual Ability? – Computational Study of Leuckart's Law**

Leuckart は、移動速度の速い生物は眼が大きいという法則を提唱し、この法則は Leuckart's Law と呼ばれる。近年、実際に眼の大きさと移動速度を測定して、この相関を調べた研究が報告されている。それらの研究は、Leuckart's Law は鳥類では成立せず、哺乳類では成立すると結論している。本研究では、Leuckart's Law がどのようなときに成立するのかを調べるため、二次元空間を移動する生物を考えたコンピュータシミュレーションを用いて解析を行った。その結果、障害物や衝突時のダメージの増加は移動速度と眼の大きさの相関の傾きを大きくし、餌の量の増加は傾きを小さくすることがわかった。このことから、餌が豊富で、障害物が少なく、衝突時のダメージが小さいようなとき、Leuckart's Law は成立しないだろうと結論した。

## 博士論文

福田　枝里子　九州大学大学院総合理工学府

環境－社会物理学を適用した感染症の流行現象とワクチン接種ジレンマに関する研究

進化ゲームからワクチン接種ゲームへの“橋渡し”研究として，ワクチン接種ゲームにおけるジレンマのゲームクラスを理論的に分類し，それを基にこれまで提案されてきた進化ゲームにおける協調行動を促進させる知見が感染症の流行抑制効果をもたらすか否かの検証を行った。ワクチン接種ゲームとは，インフルエンザの様なワクチン予防可能疾患の流行に曝された集団のワクチン接種の意思決定により生じる社会的ジレンマ（ワクチン接種ジレンマ）を記述する枠組みである。本論文では，進化ゲームにおいて蓄積されてきた知見をワクチン接種ジレンマの解消・緩和のために援用する為には，感染症流行ダイナミクスという特殊性を慎重に考慮したうえで選定・採用する必要があることを示した。

【数理の小ネタ】

# 植物の豊凶現象を説明する資源収支モデル

立木 佑弥 *

科学の世界では時として，革新的なアイデアによって現象に対する理解が大きく前進する．数理生物学においては，群集生態学における Lotka-Volterra 方程式やランダム群集モデル，疫学における Karmack-Mckendrich 方程式などは大きなインパクトを与えたアイデアとして挙げられるだろう．

今回は多年生植物の複雑な開花動態を非常に単純な規則のもとに説明しうる事を提案し，それ以降の植物繁殖生態学にインパクトを与えた資源収支モデル [1] を紹介したい．多年生植物の多くは毎年コンスタントに繁殖を行う訳ではなく，その開花量，種子生産量がひどく変動する事が知られていた [2]．また，個体群で開花が同調する事が知られていた．この現象はマスティング (masting，または豊凶) と呼ばれ，樹木，草本を問わず多くの生態系で観察される．また，分類群的制約を受けておらず複数回独立に進化したと考えられている．

マスティングがどのようにして起こるのかに関する古典的なアイデアは環境とのマッチングであった．つまり，気温や湿度の情報をキューとして受け取り，開花が促進または抑制されるというものである．例えばブナでは，春先の高温が花芽の形成を抑制することが示されており [3]，春に暖かい年にはその森林のほぼ全ての個体が非開花となる [4]．

環境キューは確かに存在するのであるが，これだけでは開花結実の年変動を十分に説明できないことが指摘されていた [5]．Isagi ら [1] は，この背景を踏まえて，外的環境ではなく，植物の内的な状況によって豊凶が引き起こされているのではないかと考え，結合振動子によるマスティングの説明を試みた．植物が体内に「資源」を蓄積し，繁殖時に花や種子に投資することで内性的なリズムが引き起こされる．また，種子の形成には他者からの花粉供給とその後の受精が必要であることから個体間が花粉交換によって結合しているというアイデアである．このモデルは資源収支モデル，もしくは発案者にちなんで Isagi model と呼ばれている．[6] によって無次元化された Isagi model は以下のように表現できる:

$$Y_{i,t+1} = \begin{cases} Y_{i,t} + 1 & \text{if } Y_t < 0 \\ -kP_{i,t}Y_{i,t} + 1 & \text{otherwise} \end{cases}$$

ここで，$Y_{i,t}$ は時刻 $t$ における個体 $i$ の貯蔵資源量，$k$ は開花コストと種子生産コストの比 (資源減少係数)，$P_{i,t}$ は受粉率をあらわす．貯蔵資源量が閾値の 0 を下回る時には単に資源を蓄積し、閾値を超えた時に繁殖し資源が減少する。もし受粉率が常に 1 であるならば，この方程式は，線形のテントマップであり，$k$ が 1 を上回ると，平衡点が不安定化し，資源動態はカオス的になる．最も単純なカオス力学系の一つであるといえる．受粉率 $P_{i,t}$ は，以下のように与えられる：

$$P_{i,t} = \left( \frac{1}{N-1} \sum_{j \neq i}^{N} \left[ Y_{j,t} \right]_+ \right)^{\beta}$$

ここで，$\left[ Y_{j,t} \right]_+$ は個体 $j$ の $t$ 年における開花強度を表現している．+の記号は $Y > 0$ のときに $Y$ を返し，それ以外の時には 0 を返すという制御を意味する．つまり，受粉率 は他個体の開花強度に対する増加関数であり，$\beta$ は開花強度に対する受粉率の関数形を決めている．$\beta$ が大きいほど，ある開花強度に対して受粉率が小さくなる (花粉制限)．特に林内の少数の個体しか開花しなかった時には，受粉率が小さくなって，種子にほとんど資源を投資しないことになる．そのためすぐに資源量が回復し，翌年も再び開花できる．資源を翌年以降に持ち越しながら開花することで，大部分の個体が同時に開花した時にのみ資源を大量投資できることで同調が実現する．各個体の資源量の結合が受粉率，つまり花粉量に規定されていることから花粉結合 (pollen coupling) とよばれる．

Isagi model が提案された当初，植物においてどのような資源が制限になるのかは未知であった．また花粉結合のアイデアも斬新でありその証拠は無かった．しかし近年，草本を用いた研究によって，花粉を得る事ができなかった場合，その翌年にやはり開花する事が実験的に示され [7]，花粉結合による同調が実際の植物で起こりうることが証明された．また，資源に関してもブナであれば，窒素資源が開花の制限になっていることが示唆され [8]，Isagi model の実証的根拠が蓄積されている．近年では，林内の樹木個体ごとの開花結

*京都大学ウイルス研究所ウイルス病態 tachiki@bio-math10.biology.kyushu-u.ac.jp

実履歴、および気象の長期観測が進み古典的な気象条件モデルと資源収支モデルの融合が進んでいる [9].

また，なぜ植物が進化の結果としてマスティングを獲得したのかについては，1971 年 D.H. Janzen が不作年に捕食者を飢えさせることで個体数を低減し，豊作年に食残しを生じさせ種子の生存率を高めるというアイデア (捕食者飽食仮説) を提案して以来，現在まで論争が続いている．Isagi model は一つのパラメータで毎年繁殖するのか豊凶をもつのかをコントロールできる事から，進化理論においても基本モデルとして採用され，理論研究が前進した (例えば Rees 等 [10], Akita と Matsuda[11], Tachiki と Iwasa[12][13][14][15]). これらの研究では，植物の世代交代様式を考慮することによって，新たな仮説が提案され，実証研究へのフィードバックがなされつつある [16].

創造的なアイデアと緻密かつ論理的な解析の繰り返しにより理論構築がなされ，理論にインスパイアされた研究者によって実証がなされる．理論と実証のフィードバックによって現象の理解を進めることは基礎科学の基本的な道筋であろう．その上で特に，現象はよく記載されているがその原因が未知であるものを説明するための単純なアイデア (もしくは数理モデル) は実証研究者と理論研究者の議論の架け橋となるのではないだろうか.

## 参考文献


[1] Y. Isagi, K. Sugimura, A. Sumida, H. Ito, How does masting happen and synchronize?, Journal of Theoretical Biology 187 (2) (1997) 231–239.

[2] D. Kelly, The evolutionary ecology of mast seeding., Trends in Ecology & Evolution 9 (12) (1994) 465–470.

[3] H. Kon, T. Noda, Experimental investigation on weather cues for mast seeding of *Fagus crenata*, Ecological Research 22 (2007) 802–806.

[4] H. Kon, T. Noda, K. Terazawa, H. Koyama, M. Yasaka, Proximate factors causing mast seeding in *Fagus crenata*: the effects of resource level and weather cues., Botany 83 (11) (2005) 1402–1409.

[5] W. D. Koenig, R. L. Mumme, W. J. Carmen, M. T. Stanback, Acorn production by oaks in central coastal California: variation within and among years., Ecology 75 (1) (1994) 99–109.

[6] A. Satake, Y. Iwasa, Pollen coupling of forest trees: forming synchronized and periodic reproduction out of chaos., Journal of Theoretical Biology 203 (2) (2000) 63–84.

[7] E. E. Crone, E. Miller, A. Sala, How do plants know when other plants are flowering? Resource depletion, pollen limitation and mast‐seeding in a perennial wildflower., Ecology Letters 12 (11) (2009) 1119–1126.

[8] Y. Miyazaki, Y. Maruyama, Y. Chiba, M. J. Kobayashi, B. Joseph, K. K. Shimizu, K. Mochida, T. Hiura, H. Kon, A. Satake, Nitrogen as a key regulator of flowering in *Fagus crenata*: understanding the physiological mechanism of masting by gene expression analysis., Ecology Letters 17 (10) (2014) 1299–1309.

[9] M. B. Pesendorfer, W. D. Koenig, I. S. Pearse, J. M. Knops, K. A. Funk, Individual resource limitation combined with population-wide pollen availability drives masting in the valley oak (*Quercus lobata*)., Journal of Ecology DOI: 10.1111/1365-2745.12554.

[10] M. Rees, D. Kelly, O. N. Bjørnstad, Snow tussocks, chaos, and the evolution of mast seeding., The American Naturalist 160 (1) (2002) 44–59.

[11] T. Akita, H. Matsuda, Why do sex ratio dimorphisms exist in *Quercus* masting? Evolution of imperfect synchronous reproduction in monoecious trees., Journal of Theoretical Biology 264 (2) (2010) 223–236.

[12] Y. Tachiki, Y. Iwasa, Role of gap dynamics in the evolution of masting of trees., Evolutionary Ecology Research 10 (6) (2008) 893–905.

[13] Y. Tachiki, Y. Iwasa, Both seedling banks and specialist seed predators promote the evolution of synchronized and intermittent reproduction (masting) in trees., Journal of ecology 98 (6) (2010) 1398–1408.

[14] Y. Tachiki, Y. Iwasa, Evolutionary jumping and breakthrough in tree masting evolution., Theoretical Population Biology 81 (1) (2012) 20–31.

[15] Y. Tachiki, Y. Iwasa, Coevolution of mast seeding in trees and extended diapause of seed predators., Journal of Theoretical Biology 339 (2013) 129–139.

[16] S. E. Meyer, B. K. Pendleton, Seedling establishment in a masting desert shrub parallels the pattern for forest trees., Acta Oecologica 65 (2015) 1–10.

【連載記事:海外ラボへ行こう】

# ウィーンそれからウメオ

高橋大輔 *

## 1. はじめに

2009 年にオーストリアの IIASA で行なわれているサマースクール (YSSP) に参加し、Ulf Dieckmann 博士が責任者を務める進化生態学グループ (EEP) に加わって研究を行う機会に恵まれた。このサマースクールで始めた研究が元となって、去年の 5 月からスウェーデンのウメオ大学にポスドクとして勤務しており、このサマースクールへの参加は私の研究生活において極めて重大な出来事といえる。ここではまずサマースクールでの体験を紹介し、その後現在在籍しているウメオ大学での研究生活も紹介させていただこうと思う。

## 2. IIASA・YSSP について

私がサマースクールで訪れた IIASA (International Institute for Applied Systems Analysis) は、ウィーン近郊のラクセンブルクという小さな村にある、国際非政府研究機関である。

研究所の web ページによると、この研究所は一国で扱うには大きすぎる経済や環境、社会問題に対して学際的な研究を持って解決方法を探ることを目的としているとのことである。このため、進化生態学グループのほか、生態系管理、エネルギー経済、リスクマネジメントなど、その時々に応じて再編されるものの 2016 年現在では 9 つの研究グループを擁し、様々な国際的問題に対して取り組んでいる。

最寄りの都市であるウィーンはドナウ川に面する古都であり、その発祥はローマ帝国時代の軍事キャンプにまでさかのぼる。ウィーン自体はかなりコンパクトにまとまっており、その周囲は広大な田園地帯である。このため、ラクセンブルクとウィーンとを行き来するバスは、20 分ほどひたすら田園地帯の一本道を走ることになる。

研究所はハプスブルク家の宮殿を改装して利用しており、天井は非常に高く、内装は極めて豪華である。黄色い壁と緑の窓枠、赤茶色の屋根といった外観は、ウィーンに数多くある宮殿に共通した様式である。柱などに使われている石には化石が埋まっており、サンゴなど、ずっと温暖だった過去に想いを馳せることができた。進化生態学のグループが使っている部屋のうちの一つは特にベルベデーレと名付けられており、元々は子供部屋であったと聞いている。そこの壁面には様々な場所の光景が描かれていたのだが、先の大戦で甚大な被害を受け、資料がなかった部分は修復されずに白い壁のまま残されている。

研究所の背後には公園があり、これはハプスブルク家の狩場が元となっている。この公園はラクセンブルクの面積の大部分を占めており、非常に散歩に適した場所である。有料公園ではあるが、IIASA のスタッフとサマースクール生には無料であった。

YSSP (Young Scientists Summer Program) は、この IIASA が毎年 6 月から 8 月の 3ヶ月間行っている博士課程学生向けのサマースクールで、ヨーロッパ、アメリカ、アジア、アフリカといった世界中の国々から毎年多くの参加者を集めている。IIASA の多様な研究グループを反映し、参加する学生の研究分野も非常に多様である。近年、Dieckmann 博士が中心となって、南アフリカで同様なサマースクール (北半球の冬に開催) を開始したと聞いた。

## 3. 応募から参加まで

さて、ここから私が体験した 2009 年のサマースクールについて紹介していく。

ことの発端は、当時の指導教員であった山内淳教授宛に Dieckmann 博士からサマースクール参加者募集のメールが届いたことであった。当時、博士課程における研究の方向性について悩んでおり、山内教授に参加

*Department of Mathematics and Mathematical Statistics, Umeå University

すると良いと勧めていただいたことを覚えている。今思えば全く無用なことであったが、未知の環境にしばらく放り出されるということでしばらく悩んでいた記憶がある。山内教授(記録が見つかりませんでした。間違っていたならば心からお詫び申し上げます)と、山内教授の参加していたプロジェクトを通じて親交のあったアムステルダム大学の故 Maurice Sabelis 教授に推薦状を書いていただき、1 月中旬の締め切りにぎりぎり間に合う形で応募を完了した。

このサマースクールは、参加する学生がそれぞれ研究テーマを持ち寄り、IIASA に所属する研究者と共同研究を行うという形式となっていた。このため、サマースクールに先立って IIASA の研究者と研究テーマについて打ち合わせ、研究計画として練り上げって行く必要があった。私の場合は、Dieckmann 博士、IIASA の研究員である Rupert Mazzucco 博士、そして現在私を受け入れてくださっているウメオ大学のÅke Brännström 准教授の 3 人にメンターとなっていただいた。彼らから多くのアドバイスをいただいて、進化的に食物網が構築されるときに、どのような構造が現れるのかを研究するということが決まり、なんとか研究計画を書き上げた。

IIASA 外観

私の参加した年はたまたま全ての日本人参加者が京都大学の学生であった。このため、サマースクール開始前から集まって昼食を食べたり、IIASA やその日本支部についての話を聞きにいったりと参加者同士で交流を行った。

## 4. ウィーンでの日常生活

参加者にあてがわれたアパートは、ジンメリングというウィーンの南東端のそれほど賑わっていないエリアにあった。アパートには月曜の夕方に到着したが、その日はちょうど祝日であり、ほぼあらゆる店が閉まっていた。原則的に、スーパーなどは日曜と休日に閉店し、レストランなども祝日は開かない店が多かったように思う。しかしながら、トルコ系移民が商う店は例外的に開いており、到着した日とその翌日の食事のために、さらにはその後の週末や祝日と、幾度となく利用した。到着した日の夕食に何を食べたか全く記憶にないが、おそらくはそこで買ったケバブだったのではないかと思う。その後しばらく極めて甘いジャムをあまり味のしないクッキーで挟んだトルコ菓子が朝食だったことはよく覚えている。

ウィーン市内の交通機関は非常に優れていた。地下鉄と路面電車共に本数も多く、深夜まで営業していた。アパートの前を路面電車が通っており、市の中心から少し離れているにもかかわらず毎晩遅くまで路面電車が行き交う音が聞こえた。また夜遅くにはよく馬車が農場に帰っていく足音も聞こえた。バーで深夜まで過ごしても、地下鉄や路面電車で帰ることは容易であった。その一方で市街に出て行くバスの本数はそれほど多くなく、朝夕のバス停はバスを待つサマースクール参加者同士でたわいもない会話をする場所であった。

サマースクール初日のガイダンス、および中間発表会と最終発表会以外では、基本的に所属するグループに分かれ、それぞれあてがわれた部屋で研究を行っていた。進化生態学グループのサマースクール参加者には IIASA の建物の角の、正面玄関から入ってすぐ左手の部屋があてがわれた。写真（IIASA 外観）奥側の出っ張った部分の一階である。重厚な石造りの建物であり、普段は洞窟のようにひんやりとして過ごしやすかった。日中はそれなりに暑いものの夜は肌寒くなるほど気温が下がり、窓と鎧戸を閉め切ってこの冷気を保つのが基本的な戦術であった。しかし、多くの部屋には冷房がなく、あるいはあっても壊れていたため、一週間ほど続いた熱波の時にはなすすべもなく室内の気温が上がっていった。この時ほど、冷房の効いた部屋で行うセミナーが待ち遠しい時はなかった。

ハルシュタット近郊でのハイキング

進化生態学グループが使用していた部屋はこの角の部屋と先述したベルベデーレ、Dieckmann 博士の部屋の 3 つに分かれており、それぞれそれなりに離れていた。このため、12 時 45 分に集まって昼食を食べる慣習が、ある種の意見交換の場となっていた。私はいつも最も安いメニューを頼み、名前のわからないパスタや

野菜ラザニアを食べていた。しかし、金曜にはそのメニューの代わりにカスタードのかかった小麦粉団子が並び、お菓子を選択するか高いメニューを選択するか悩むこととなった。現在ではほぼ風化しているが、金曜に肉を食べないことは宗教的伝統であると聞いた。

サマースクール開始とともに研究を開始するというわけではなく、はじめの1ヶ月はメンターとなった研究者の方々に助けていただきながら研究計画を改良していった。その計画に基づいて2ヶ月目あたりから実際の研究を行い、最後の月には最終発表会の準備を行うというスケジュールだった。

進化生態学グループのサマースクール参加者は2週間に一度グループ内のセミナーで進捗を報告し、議論を行った。この議論の結果、再度研究計画が検討されることもあった。Dieckmann博士や他のメンバーからの忌憚なき意見、質問に答えていくことはたやすいことではなかったが、ここでの経験がこのサマースクールで得た最も大事なものではないかと感じている。

平日はこのようにIIASAで研究を行い、土曜にはスーパーに行って一週間分の食料を買い込み、日曜にはウィーンの中心部を観光した。先述の通り、原則日曜に店は開いていないため、順番を間違えることは大変好ましくない結果につながった。市内は多くの観光用馬車が闊歩しており、場所によってはそれほど清潔ではなかった。しかしそれら馬車は糞を受けるための容器を装備しており、ザルツブルクのものよりも幾分かましであった。

郊外の宮殿に通い、週末にはウィーンの中心街へ繰り出す。これがサマースクールでの日常生活で、今から思えば極めて非日常的な日々であった。

## 5. サマースクールのイベント

これまで述べてきた日常の合間合間に、いくつかのイベントが催された。基本的にいつも同じ部屋で同じメンバーと会話しつつ研究し、セミナーなどもしばしばグループごとに行われたため、他グループの参加者や研究者とは疎遠になる傾向があったように思う。このため、こういったイベントは、グループの枠を超えて交流し、サマースクール参加者が互いに一体感を感じるためには欠かせないものだった。

イベントにはサマースクール参加者用のイベントとIIASA全体でのイベントとがあり、前者には例えばバッハウ渓谷やハルシュタットへの小旅行があり、後者には各地域のIIASA研究者が中心となって企画するミッドサマー(北欧)やアジアデー(アジア)などがあった。

中でもアジアデーは規模も大きく、またIIASA研究者からの評判も良かった。これは、アジア出身の研究者及びサマースクール参加者がそれぞれの国の料理やダンスなどを披露するというもので、数日の準備ののちに行われるかなり本格的なものだった。当時すでに中国とインド出身の研究者が多く、中華料理とインド料理がとりわけ充実していたが、日本人もそれなりの割合を占めており、またバングラデシュなどの普段なかなか食べることのできない料理もあった。

サマースクールの最後を締めくくるイベントが最終発表会であった。ここで参加者は3ヶ月間の研究成果について発表した。普段あまり聞くことのない他グループの参加者の研究を聞き、IIASAの扱っている問題が本当に多岐にわたっていることを実感した。その後にセレモニーがあり、サマースクールは終了した。実際には、その後に半年ほどかけてレポートを書き上げ、提出することが必須であった。

## 6. それから

博士課程の間、このサマースクールで始めた食物網モデルの研究を続けた。途中様々に紆余曲折あったものの、山内教授をはじめ多くの方々に支援していただいて、研究成果を論文にまとめ、博士号を得ることができた。

メランジェ(コーヒー)とザッハトルテ

その後、つくば市にある農業環境技術研究所で研究員を務める山中武彦博士に雇っていただき、しばらく害虫における抵抗性発達の理論を研究していた。その傍らで、メンターだったDieckmann博士、Mazzucco博士、Brännström准教授とともに、食物網の研究も引き続き進めていた。

2014年の9月ごろ、Brännström准教授にスウェーデンのケンペ財団からの奨学金を紹介していただいた。ケンペ財団はスウェーデン北部を拠点とする民間の財団である。Brännström准教授に助けていただきながら書いたプロポーザルは無事採択され、2015年の5月からBrännström准教授のもと、スウェーデン北部のウメオ大学で勤務することとなった。次に、この1年を過ごした様子を紹介させていただこうと思う。

## 7. 北部スウェーデンの町ウメオ

ウメオ大学のあるウメオ市は、スウェーデンの北 1/3 のあたりにある町で、現在も活発に成長中である。北部スカンジナビア最大の都市と呼ばれるが、実際にこのあたりでは最大の人口を有するため間違っているわけではない。大学の学生とスタッフが 4 万人ほどで、町の人口のかなりの部分が大学関係者ということになる。元々は林業が主な産業だったそうで、町の脇を流れるウメ川を使って丸太を輸送していたと聞いた。今では林業自体はあまり盛んではないものの、コマツの工場などがあり林業関係の機械を生産している。

町にはいくつかのショッピングセンターがあり、つい先日イケアもオープンした。ウィーンと違い、土日も営業しているのは非常に便利である。クネッケブロッドというクラッカーのようなパンやさまざまな味付けのされた酢漬けのニシンなど、日本ではあまり見かけないものが多数売られている。ある意味では非常に有名なシュールストレミングも当たり前のように売られているが、これは南部ではほとんど食べられていない食品であると複数のスウェーデン人から聞いた。

北緯 63 度という緯度からすればかなり暖かいとはいえ、気候は非常に冷涼で、夏でも 25 度を超える日はほほんどない。外を散歩していてもほとんど汗をかくことがなく、にわかには夏を実感できないことを除けばとても快適である。森ではいたるところから水が湧き出し、湿地状になった地面で蚊やその他の昆虫が大繁殖し、さまざまな鳥が夏鳥として飛来した。

逆に冬の寒さは厳しく、1 月から 2 月にかけて氷点下 10 度を下回る日々が続き、氷点下 25 度を下回るときも数日あった。降った雪はとけることなく残り続け、いたるところで地面は 30cm 以上の雪に覆われ、踏み固められた道は 10cm ほどの厚さの氷で舗装された。朝ブルドーザーが雪をどけ、滑り止めの砂利をまいていく様子は、冬の日常的光景であった。

冬の寒さはしかし、生活のうえではさほど大きな問題ではなかった。大学を構成する複数の建物は渡り廊下で接続されており、暖かい室内のみをとおって移動することができる。また、ジャケット、手袋、冬靴、帽子と装備を整えることで、氷点下 10 度でも外で立ち話ができるようになった。冬に入る前、天気が悪いのではなく着ているものが悪いということわざがあると聞いたが、まさしくそのとおりであった。むしろ、冬の初めと終わりの雨やみぞれが降る時期の方が、寒く感じられた。

一方で、日照時間の極端な変化はより深刻な問題である。とりわけ冬は日の出から日の入りまで3〜4時間ほどしかなく、日が出ている時間もずっと朝焼けや夕焼けのような状態である。闇夜の暗さのなか大学と家とを往復するのは、あまり気分のよいものではなかった。実際に、冬の間のビタミン D 欠乏や、暗さから来るうつは深刻な問題とされている。幸いにしてうつにはならなかったものの、冬至が過ぎて日が長くなり始めたことは、それまで思っていたよりもずっとうれしく感じられた。

## 8. ウメオ大学

ウメオ大学は去年創立 50 周年を迎えた総合大学で、理学から文学まで、幅広い分野の学科がそろっており、私はその数学・数理統計学科に所属している。ほぼすべての学科は町の東側の地区に集中しているが、美術と建築学科は少しはなれたウメ川ほとりに分かれて位置している。大学には学部以外にもいくつかの学際的なラボがあり、私の所在する Icelab もそのうちのひとつである。

ウメオ大学 (3 月下旬)

郊外にあるヘラジカ牧場

Icelab は数学、物理学、生態学を専攻する博士課程学生やポスドク、教授によって構成されており、半数程度が非スウェーデン人である。このため、普段の会話もほぼ全て英語で行われており、スウェーデン語を学習する必要性はあまりなかった。研究に関する議論はもちろん活発で、ラボ内でのセミナーなどもしばしば開催される。学際的な側面を生かし、ときには生態学や物理学のセミナーを開催する場所に選ばれたりす

る。また、学生のユニオンが、Icelab で LaTeX や R の入門者向けセミナーを開催したりもした。

毎週大学からラボにコーヒー豆が支給され、設置されているコーヒーメーカーを用いてほぼ無尽蔵にコーヒーを飲むことができる。コーヒーはスウェーデンの文化の中でも大きな存在であり、ケーキなどを食べながらコーヒーを飲むフィーカと呼ばれる集会の伝統がある。ラボでもこのフィーカが毎週金曜に開かれ、米大統領選やインドの祭りなど、研究とは関係なくその週の担当者が選んだ話題の発表をし、それを見つつコーヒーを飲むのがラボの慣わしとなっている。

渡航前は亜寒帯気候や言語の違いなどに少々不安を感じていたが、ここで1年を過ごしてそういったものは実際は大きな問題にはならないと感じた。先述のとおり、寒さはむしろ期待はずれなほど問題なく、スウェーデン語も日本における日本語ほど重要ではなかった。ウィーンと違い、ここでは日常生活さえほぼ英語で通すことができる。さらに大学には多くの外国人研究者や留学生が在籍しており、それゆえ外国人研究者向けのサポートも充実している。北欧の自然と文化に適度に触れつつ研究を進められるこのウメオ大学は、海外渡航先として非常によい場所だと感じている。

【連載企画:数理の道具箱】

# Adaptive Dynamics 入門 （1）
# ～表現型分散、遺伝分散、相加遺伝分散とは何か～

大槻 久 *

## 1. はじめに

Adaptive dynamics（アダプティブダイナミクス）に関する執筆依頼を編集局から受けた時、これは大仕事になりそうだと直感した。というのも、この分野は元々育種学 (breeding) や量的遺伝学 (quantitative genetics) から始まり、90 年代にかけて精緻化や種々の安定性概念の整備が行われ、今なお数学的な発展を遂げているという歴史たっぷり、ボリュームたっぷりの分野だからだ。にもかかわらず日本語で adaptive dynamics を解説した書籍は少ない。文末に日本語で読める貴重な文献を記しておいた。こういった理由もあって、初学者にとっては「使いたいがよく分からない」理論になってしまっている感があるようにも思われる。

そこで本稿は修士・博士課程に在籍している大学院生を主たる読者として想定し、過去から現在までこの理論とその周辺がどのように発展してきたかを時間軸に沿った形で解説しようと思う。もちろん意欲的な学部学生の方々や、この話題に不慣れなポスドク・教員の方々の参考にもなれば幸いである。

なるべく平易に解説することが最大の目標であるが、ある程度の解析的および代数的操作はどうしても使わざるを得ない。これらの数理的手法に関する解説は他の良書に譲ることとする。また生物学（特に遺伝学）における基礎的用語の解説も省略する。分からない単語に出くわした際は辞典等を参照して頂きたい。前置きはこのぐらいにして、では早速 adaptive dynamics 理論の世界に飛び込んでみよう。

## 2. 肉のサシを最大化せよ

江戸時代、下級武士の生活は苦しく、彼らは副業として金魚の養殖を行っていた。金魚や錦鯉の養殖の歴史は古く、その品種改良の歴史も長い。最も単純な品種改良の方法は鮮やかな色や特徴的な形態を持つ個体を選び、それらを掛けあわせることだ。このような人為選択 (artificial selection) は、人々の間に理論としてではなくむしろ経験的知識として広まっていたと考えられる。

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

育種学 (breeding) の主な目標は、このような人為選択を用いて、収量や品質の高い農作物、耐病性・耐寒性の高い農作物などを生産することだ。例えばあなたは畜産家で、牛肉を市場へと出荷しているとする。市場ではサシ（脂肪）の多い牛肉ほど高値で売れる。飼っているそれぞれの牛の脂肪分 $z$ が分かっている時、あなたなら将来に向けてどのような繁殖計画を立てるであろうか。

## 3. Fisher の量的遺伝学

このような問題を遺伝学の問題として最初に定式化したのはイギリスの統計学者であり遺伝学者であった Fisher(1918) である。牛肉の脂肪分 $z$ のように、ある量で表される生物学的特徴を量的形質 (quantitative trait) と呼ぶ。量的遺伝学 (quantitative genetics) とはこのような量的形質の遺伝・進化を取り扱う学問である。

牛肉の脂肪分 $z$ を例に取れば、それは遺伝的要因による部分 $g$ と環境要因による部分 $e$ から構成されると考えるのが自然だろう。遺伝的要因の例としては成長率、種々の代謝効率などが挙げられる。量的遺伝学では通常、多数の遺伝子座がそれぞれ微小量関与した結果として量的形質が決定されていると考える。それに対し環境要因とは気温の寒暖、餌の質など、遺伝的ではない要因を指す。通常、環境要因も複数あることが想定される。ここでは脂肪分 $z$ は $g$ と $e$ の和

$$\underbrace{z}_{\text{表現型値}} = \underbrace{g}_{\text{遺伝子型値}} + \underbrace{e}_{\text{環境値}} \tag{1}$$

で書けるとしよう。左辺の $z$（脂肪分）は実際に個体の表現型として観測されるものであるから、これを表現型値 (phenotypic value) と呼ぶ。右辺第一項は個体の遺伝子型 (genotype) によって決定される値であるからこれを遺伝子型値 (genotypic value) と呼ぶ。そして右辺第二項は個体の置かれた外的環境によって決定される値であるからこれを環境値 (environmental value) と呼ぶ。

もちろん式 (1) のように単純な足し算では表しきれない部分もあるだろう。例えばある遺伝子 $\mathcal{G}$ は、寒い冬を経験することによって初めて活性化され、脂肪

の蓄積に貢献するとする。このような遺伝子 $\mathcal{G}$ がもたらす表現型は環境依存であるので、環境と交互作用 (interaction) を持つと言われ、その効果は $g$ と $e$ の足し算では決して表現できない。むしろ統計的にはその積 $g \times e$ として表現されても良い類のものである。しかし以降ではこのような交互作用は考えないことにしよう。

牛の話に戻ることとして、あなたは $N=8$ 頭の牛 $i=1,\ldots,8$ を飼育しており、この 8 頭の脂肪分 $z_i$ がそれぞれ $z=8,10,12,14,16,18,20,22$ であることを知っているとしよう。すると集団におけるの平均脂肪分は

$$\overline{z}=\frac{8+10+12+14+16+18+20+22}{8}=15 \tag{2}$$

と計算できる。ここでバーは集団平均を表している。

人為選択によってより脂肪分の高い牛を作る最も簡単な方法は、脂肪分に閾値 $z^*$ を設け、これより脂肪分の高い牛にのみ繁殖をさせるというやり方である。例えば $z^*=15$ と設定すれば、牛 $i=1,2,3,4$ は繁殖に参加できず、牛 $i=5,6,7,8$ は繁殖に参加できる。前者の適応度 (fitness) は $w_i=0$、それに対して後者の適応度は $w_i=w$（$w>0$ は何らかの定数）となるよう人為選択をかけることを考えよう。この適応度で重みづけた脂肪分の重み付き集団平均は

$$\begin{aligned}\frac{\overline{wz}}{\overline{w}}&=\frac{\frac{1}{8}\{0(8+10+12+14)+w(16+18+20+22)\}}{\frac{1}{8}(0+0+0+0+w+w+w+w)}\\&=19\end{aligned} \tag{3}$$

と計算できる。ここで記号 $\overline{wz}$ は「$w_i$ と $z_i$ の積の $i$ に渡る平均」すなわち

$$\overline{wz}=\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}w_iz_i \tag{4}$$

を表しており、$\overline{wz}\neq\overline{w}\cdot\overline{z}$ であること（積の平均は平均の積ではない！）に注意しておこう。言葉で言えば、上の式は「繁殖に参加できる牛の平均脂肪分は 19」であると言っている。

まとめると、平均脂肪分 15 の集団に人為選択をかけるため一部のみに繁殖を許し、結果として繁殖を許された個体の平均脂肪分は 19 になったのである。この両平均の差

$$S=\frac{\overline{wz}}{\overline{w}}-\overline{z}=19-15=4 \tag{5}$$

のことを選択差 (selection differential) と呼ぶ。

では果たして畜産家の努力は報われるのだろうか？これを測定するために選択差 $S$ とは別の量を導入しよう。選択の結果として娘世代の集団が出来上がる（娘世代も合計 8 頭であるとは限らない）。この娘集団の各個体の脂肪分 $z'_j$ の単純平均を $\overline{z'}$ とすれば、娘世代と親世代の集団平均の差

$$\Delta\overline{z}=\overline{z'}-\overline{z} \tag{6}$$

という量は人為選択の結果を反映した良い指標となるだろう。この $\Delta\overline{z}$ のことを選択応答 (selection response) と呼ぶ。

では選択差 $S$ と選択応答 $\Delta\overline{z}$ はどのような関係にあるのだろうか。以下で二つの対照的な例を見ていこう。

## 4. 成功した畜産家の例

選択差 $S$ で人為選択をかけた畜産家が報われる場合を見ていこう。下の図式を見て欲しい。$z_i$ は親 $i$ の脂肪分（表現型値）を、矢印の先に書かれた $z'_j$ は娘 $j$ の脂肪分（表現型値）を表している。議論を単純化するため、(少々気持ち悪いが) 牛は全て一倍体であり、母親は娘を無性生殖により産めると仮定した。

$$\begin{cases}z_1=8\\z_2=10\\z_3=12\\z_4=14\\z_5=16 \quad\rightarrow\quad z'_1=16,\quad z'_2=16\\z_6=18 \quad\rightarrow\quad z'_3=18,\quad z'_4=18\\z_7=20 \quad\rightarrow\quad z'_5=20,\quad z'_6=20\\z_8=22 \quad\rightarrow\quad z'_7=22,\quad z'_8=22\end{cases} \tag{7}$$

上で $z_1$ から $z_4$ の右側に矢印がないのは、これらの個体が人為選択の結果繁殖に参加させてもらえなかったからだ。一方で $z_5$ から $z_8$ で表される下の 4 頭は、繁殖に参加しそれぞれ 2 個体の娘を産んでいる。

この結果を見るに、どうやら母親は自分と全く同じ脂肪分を持つ娘を生んでいるようだ。このような現象は例えば式 (1) で与えられる分解の正体が実は

$$\begin{cases}z_1=g_1+e_1=8+0\\z_2=g_2+e_2=10+0\\z_3=g_3+e_3=12+0\\z_4=g_4+e_4=14+0\\z_5=g_5+e_5=16+0\\z_6=g_6+e_6=18+0\\z_7=g_7+e_7=20+0\\z_8=g_8+e_8=22+0\end{cases} \tag{8}$$

である時に起きる。つまり表現型値 $z$ は遺伝子型値 $g$ で完全に決定されており、環境値 $e$ の効果はゼロである時だ。

この例で娘集団の脂肪分の集団平均は

$$\overline{z'}=\frac{16+16+18+18+20+20+22+22}{8}=19 \tag{9}$$

であるから、選択応答は

$$\Delta\overline{z}=\overline{z'}-\overline{z}=19-15=4 \tag{10}$$

であり、これは選択差 $S=4$ と完全に一致している。人為選択の効果は十分にあったようだ。

## 5.　失敗した畜産家の例

次に失敗した畜産家の例を見ていこう。下の図式を見て欲しい。

$$\begin{cases} z_1=8 \\ z_2=10 \\ z_3=12 \\ z_4=14 \\ z_5=16 \quad\rightarrow\quad z'_1=19,\quad z'_2=7 \\ z_6=18 \quad\rightarrow\quad z'_3=12,\quad z'_4=20 \\ z_7=20 \quad\rightarrow\quad z'_5=14,\quad z'_6=16 \\ z_8=22 \quad\rightarrow\quad z'_7=19,\quad z'_8=13 \end{cases} \tag{11}$$

この結果を見るに、母親の脂肪分と娘の脂肪分との間に明確な関係はなさそうだ。このような現象は例えば式 (1) で与えられる分解の正体が実は

$$\begin{cases} z_1=g_1+e_1=15+(-7) \\ z_2=g_2+e_2=15+(-5) \\ z_3=g_3+e_3=15+(-3) \\ z_4=g_4+e_4=15+(-1) \\ z_5=g_5+e_5=15+1 \\ z_6=g_6+e_6=15+3 \\ z_7=g_7+e_7=15+5 \\ z_8=g_8+e_8=15+7 \end{cases} \tag{12}$$

であるような時に起きる。つまり親個体の遺伝子型値は皆等しく（$g=15$）、脂肪分のバラつきは単に環境値 $e$ で決まっていた場合だ。

この例では娘集団の脂肪分の集団平均は

$$\overline{z'}=\frac{19+7+12+20+14+16+19+13}{8}=15 \tag{13}$$

であるから、選択応答は

$$\Delta\overline{z}=\overline{z'}-\overline{z}=15-15=0 \tag{14}$$

であり、これは選択差 $S=4$ からの期待を完全に裏切っている。つまり人為選択の失敗例である。

## 6.　遺伝分散と環境分散

ここまで人為選択による選択差 $S=4$ が選択応答として見事に実現されたケース（$\Delta\overline{z}=4$）と全く実現されなかったケース（$\Delta\overline{z}=0$）の二つを見てきたが、一体どこが分岐点だったのだろうか？その秘密は分散 (variance) にある。分散の定義は「(平均からの差の二乗）の平均」である。肉牛の例に戻れば、脂肪分の平均は $\overline{z}=15$ であったので、脂肪分の分散は

$$\mathrm{Var}[z]=\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}(z_i-\overline{z})^2=\frac{1}{8}\sum_{i=1}^{8}(z_i-15)^2=21 \tag{15}$$

と計算できる。進化を考える上で表現型値 $z$ の分散（これを表現型分散 (phenotypic variance) と呼ぶ）が大切な理由は、表現型のばらつきが多いほど、個体間に適応度の差が生じやすく、結果として進化の原動力が生じやすいからである。逆に、例えば表現型分散が全くなく、全個体が同じ表現型 $z$ であったとしよう。この場合は環境によるゆらぎで各個体の適応度は異なるかもしれないが、有限集団における遺伝的浮動の効果等を考えない限り、親集団と娘集団の間に表現型レベルでの差異は生まれないだろう。

さて表現型値 $z$ は遺伝子型値 $g$ と環境値 $e$ によって $z=g+e$ と書かれていたことを思い出して欲しい。この両辺の分散を取ると

$$\mathrm{Var}[z]=\mathrm{Var}[g]+\mathrm{Var}[e]+2\mathrm{Cov}[g,e] \tag{16}$$

という恒等式が成り立つ。$g$ の分散 $\mathrm{Var}[g]$ を遺伝分散 (genetic variance)、$e$ の分散 $\mathrm{Var}[e]$ を環境分散 (environmental variance) とそれぞれ呼ぶ。$\mathrm{Cov}[g,e]$ は $g$ と $e$ の共分散 (covariance) と呼ばれる量で「(それぞれの平均からの差の積）の平均」、つまり

$$\mathrm{Cov}[g,e]=\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}(g_i-\overline{g})(e_i-\overline{e}) \tag{17}$$

と定義される。成功した畜産家の例（式 (8)）と失敗した畜産家の例（式 (12)）の双方で、この共分散を計算すると 0 であることが分かる（一般の場合でもこの性質が成り立つよう環境値 $e_i$ は定められる。ここでは詳細は割愛する）。よって分散の分割式 (16) は簡単に

$$\underbrace{\mathrm{Var}[z]}_{\text{(表現型分散)}}=\underbrace{\mathrm{Var}[g]}_{\text{(遺伝分散)}}+\underbrace{\mathrm{Var}[e]}_{\text{(環境分散)}} \tag{18}$$

と書ける。

式 (18) を念頭において成功例（式 (8)）と失敗例（式 (12)）をもう一度見比べよう。成功例（式 (8)）では表現型値 $z$ のバラつきは専ら遺伝子型値 $g$ のバラつきに由来し、環境値 $e(=0)$ にバラつきは全く無い。分散の分解は

$$\underbrace{21}_{\text{(表現型分散)}}=\underbrace{21}_{\text{(遺伝分散)}}+\underbrace{0}_{\text{(環境分散)}} \tag{19}$$

と書ける。反対に失敗例（式 (12)）では表現型値 $z$ のバラつきは専ら環境値 $e$ のバラつきに依るもので、遺伝子型値 $g(=15)$ にバラつきはない。分散の分解は

$$\underbrace{21}_{\text{（表現型分散）}} = \underbrace{0}_{\text{（遺伝分散）}} + \underbrace{21}_{\text{（環境分散）}} \tag{20}$$

と先ほどとは正反対になる。

察しの良い読者ならお気づきだろうが、実は表現型分散 $\mathrm{Var}[z]$ の中で遺伝分散 $\mathrm{Var}[g]$ が占める割合が人為選択の正否を決めるのだ。この割合

$$H^2 = \frac{\text{（遺伝分散）}}{\text{（表現型分散）}} = \frac{\mathrm{Var}[g]}{\mathrm{Var}[z]} \tag{21}$$

のことを広義の遺伝率 (broad-sense heritability) と呼ぶ。実は一倍体モデルでは適当な仮定の下で選択差 $S$ と選択応答 $\Delta\overline{z}$ との間に

$$\Delta\overline{z} = H^2 S \tag{22}$$

の関係が成立し、これは一倍体モデルの育種家方程式 (breeder's equation) として知られている。補遺 A にこの方程式の導出を掲載したので意欲的な読者はご覧頂きたい。先ほどの成功例では広義の遺伝率は $H^2 = 1$、失敗例では広義の遺伝率は $H^2 = 0$ であったので、育種家方程式 (22) はそれを一般化していることが分かるだろう。

## 7. 二倍体と畜産家の困惑

ここまで、選択をかけてもそれが選択応答に必ずしも反映されないことを見てきた。これは個体の表現型のうちいくらかの割合が環境要因によって決まっており、その成分が遺伝で次世代に伝わらないから起きる現象だ。

しかし二倍体を考えると更にやっかいなことが起こる。それを考えるために次の例を見ていこう。

ここに肉牛が 8 頭おり、それぞれの脂肪分 $z$ は (10,10,14,14,20,20,20,20) で与えられているとする。畜産家は脂肪分の閾値を $z^* = 15$ と設定し、脂肪分が閾値以上の 4 頭のみに均等に繁殖の機会を与えた。ただし今度は、今までのような一倍体で単為生殖する奇妙な牛を考えるのではなく、真面目に二倍体の牛を考えよう。現実には雄牛と雌牛で脂肪分には性差があると考えられるが、ここではそういった事は無視する。選択前の脂肪分の平均は $\overline{z} = 16$、適応度で重みづけた脂肪分の平均は $\overline{wz}/\overline{w} = 20$ だから、この例で選択差は $S = 20 - 16 = 4$ となる。ところが、以下の驚くべき繁殖結果を見て欲しい。

$$\begin{aligned} z_1 &= 10 \\ z_2 &= 10 \\ z_3 &= 14 \\ z_4 &= 14 \\ \left.\begin{aligned} z_5 &= 20 \\ z_6 &= 20 \\ z_7 &= 20 \\ z_8 &= 20 \end{aligned}\right\} &\xrightarrow{\text{任意交配}} \left\{\begin{aligned} z'_1 &= 10, \quad z'_2 = 20 \\ z'_3 &= 20, \quad z'_4 = 14 \\ z'_5 &= 14, \quad z'_6 = 10 \\ z'_7 &= 20, \quad z'_8 = 20 \end{aligned}\right. \end{aligned} \tag{23}$$

なんと娘世代の脂肪分の平均は $\overline{z'} = 16$ で、選択応答は $\Delta\overline{z} = 16 - 16 = 0$ となったのだ。しかもこの例では環境要因は全く存在せず、表現型は完全に遺伝的要因のみで決定されていたという。だから一倍体モデルで失敗した畜産家の場合とは異なる。果たしてこのような事が起こり得るのであろうか。

答えは Yes である。ヘテロ接合体がホモ接合体より脂肪分が付きやすいという性質があったのだ。種明かしをすると、ある単一遺伝子座に対立遺伝子 $\mathcal{G}_1$ と $\mathcal{G}_2$ があり、

$$z = \begin{cases} 10 & \text{（遺伝子型：}\mathcal{G}_1\mathcal{G}_1\text{）} \\ 20 & \text{（遺伝子型：}\mathcal{G}_1\mathcal{G}_2\text{）} \\ 14 & \text{（遺伝子型：}\mathcal{G}_2\mathcal{G}_2\text{）} \end{cases} \tag{24}$$

という法則で個体の脂肪分が決まっていたのである。式 (23) で個体 $i = 1,2$ は $\mathcal{G}_1$ のホモ接合、個体 $i = 3,4$ は $\mathcal{G}_2$ のホモ接合、そして個体 $i = 5,6,7,8$ は $\mathcal{G}_1$ と $\mathcal{G}_2$ のヘテロ接合だった。そしてヘテロ接合個体同士の任意交配によって、1:2:1 の分離比で子が生まれ、娘世代が形成されたのである。

この例から分かるのは、二倍体の場合、環境分散の他にもこういった相同遺伝子同士の相互作用が邪魔をして、選択差 $S$ で期待される程の変化が選択応答 $\Delta\overline{z}$ に現れないことがあるということだ。上の二倍体の例では全ては遺伝的に決定されているのだから、広義の遺伝率は $H^2 = 1$ である。にもかかわらず選択差 $S$ と選択応答 $\Delta\overline{z}$ が等しくないという事実は、一倍体の育種家方程式を二倍体の場合にそのまま適用することはできないことを意味する。したがって遺伝率に関してもう少し丁寧な議論をせねばならないのである。

## 8. 相加性と相加遺伝分散

二倍体モデルで議論が複雑になるのは、ヘテロ接合体の表現型値が、対応する二つのホモ接合体の表現型値の平均値に等しくないからである。式 (24) でヘテロ接合体の表現型値は、二つのホモ接合体の表現型値 $z = 10$ と $z = 14$ の中間値 $z = 12$ ではなく、そのいずれよりも高い $z = 20$ であった。これが畜産家を困らせた根本的原因だ。単なる平均では表現型値は予測できないのである。ヘテロ接合体の表現型値が対応する二つ

のホモ接合体の表現型値の平均値に等しい理想的な場合、表現型は相加的 (additive) であると言い、そうでない場合は非相加的 (non-additive) であると言う（図1）。式 (24) は、表現型が非相加的に決定されている例の一つである。

非相加的な場合に選択差 $S$ が選択応答 $\Delta\bar{z}$ にどれだけ反映されるかを予測するためには、今まで遺伝子型値 $g$ として扱ってきた量を、相加遺伝効果 (additive genetic effect) $a$ と優性効果 (dominance effect) $d$ と呼ばれる二成分の和として

$$g = a + d \tag{25}$$

のように統計的に分解する必要がある。ただしこの分解は統計的なものに過ぎず、$a$ と $d$ に何か物理的な対応物が存在するわけではないことに注意されたい。

ではどのように分解するのが良いか。議論を簡単にするために、以下でしばらくは環境値 $e$ の影響を無視し、表現型値 $z$ と遺伝子型値 $g$ を同一視しよう。Fisher(1918) は、現象をなるべく相加的に説明し、相加的には説明できない部分が最小になるような分解が良いと考えた。例えば遺伝子型値 $g$ が完全に相加的に説明できるならば、

$$g = \begin{cases} \alpha_1 + \alpha_1 & (\text{遺伝子型：}\mathcal{G}_1\mathcal{G}_1) \\ \alpha_1 + \alpha_2 & (\text{遺伝子型：}\mathcal{G}_1\mathcal{G}_2) \\ \alpha_2 + \alpha_2 & (\text{遺伝子型：}\mathcal{G}_2\mathcal{G}_2) \end{cases} \tag{26}$$

となるような実数 $\alpha_1, \alpha_2$ が取れるはずである。ここで実数 $\alpha_i$ は遺伝子 $\mathcal{G}_i$ 一つが個体の表現型に及ぼす相加的な効果を表す仮想的な量である。そこで、現実の遺伝子型値 $g$ と、式 (26) で予測される遺伝子型値の差の二乗和を最小化するよう $\alpha_1, \alpha_2$ を選ぼうというのが Fisher の考えである。先ほどの二倍体の牛の例で考えると、最小化するべき二乗和は

$$2\cdot(10-2\alpha_1)^2 + 2\cdot(14-2\alpha_2)^2 + 4\cdot\{20-(\alpha_1+\alpha_2)\}^2 \tag{27}$$

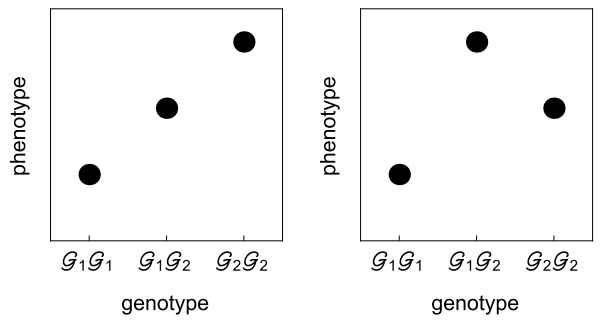



図 1　遺伝子型と表現型の対応：相加的な場合（左）と非相加的な場合（右）

であり、解は $(\alpha_1, \alpha_2) = (7, 9)$ なので、それぞれ $\alpha_1 + \alpha_1 = 14$（遺伝子型 $\mathcal{G}_1\mathcal{G}_1$）、$\alpha_1 + \alpha_2 = 16$（遺伝子型 $\mathcal{G}_1\mathcal{G}_2$）、$\alpha_2 + \alpha_2 = 18$（遺伝子型 $\mathcal{G}_2\mathcal{G}_2$）が相加モデルから予測される遺伝子型値である。この値を相加遺伝効果 $a$ と呼び、この値からのずれを優性効果 $d$ と呼ぶ。つまり

$$g = \begin{cases} \underbrace{14}_{(\text{相加遺伝効果})} + \underbrace{(-4)}_{(\text{優性効果})} & (\text{遺伝子型：}\mathcal{G}_1\mathcal{G}_1) \\ \underbrace{16}_{(\text{相加遺伝効果})} + \underbrace{4}_{(\text{優性効果})} & (\text{遺伝子型：}\mathcal{G}_1\mathcal{G}_2) \\ \underbrace{18}_{(\text{相加遺伝効果})} + \underbrace{(-4)}_{(\text{優性効果})} & (\text{遺伝子型：}\mathcal{G}_2\mathcal{G}_2) \end{cases} \tag{28}$$

が Fisher 流の分解となる。

ただ分解しただけでは「それで？」となるわけだが、Fisher 流の分解は様々な良い性質を備えている。引き続き二倍体の牛の数値例で考えてみよう。まず平均について考えると、優性効果の集団平均は $\bar{d} = 0$ と計算できる。実は Fisher 流の分解ならいつでもそうなることを示すことができる。次に分散について考えてみると、$g = a + d$ なる分解の下で遺伝分散は

$$\underbrace{\mathrm{Var}[g]}_{=18} = \underbrace{\mathrm{Var}[a]}_{=2} + \underbrace{\mathrm{Var}[d]}_{=16} + 2\underbrace{\mathrm{Cov}[a,d]}_{=0} \tag{29}$$

と計算でき、特に $a$ と $d$ の共分散はゼロとなる。しかしこれも実は Fisher 流の分解では常にそうなるのだ。したがって遺伝分散は相加遺伝効果 $a$ の分散である相加遺伝分散 (additive genetic variance) と優性効果 $d$ の分散である優性分散 (dominance variance) の和として

$$\underbrace{\mathrm{Var}[g]}_{(\text{遺伝分散})} = \underbrace{\mathrm{Var}[a]}_{(\text{相加遺伝分散})} + \underbrace{\mathrm{Var}[d]}_{(\text{優性分散})} \tag{30}$$

と分解できる。より一般に、環境値 $e$ の影響がある時には表現型分散は

$$\underbrace{\mathrm{Var}[z]}_{(\text{表現型分散})} = \underbrace{\mathrm{Var}[a]}_{(\text{相加遺伝分散})} + \underbrace{\mathrm{Var}[d]}_{(\text{優性分散})} + \underbrace{\mathrm{Var}[e]}_{(\text{環境分散})} \tag{31}$$

と書ける。

相加遺伝効果 $a$ は、表現型のうちであたかも相加的に子に伝わるように見える成分であり、反対に優性効果 $d$ は、表現型値の非相加的な部分を反映し、畜産家を混乱に陥れる成分であると考えられる。そこで式 (21) で表される広義の遺伝率の類似物として、表現型分散に占める相加遺伝分散の割合

$$h^2 = \frac{(\text{相加遺伝分散})}{(\text{表現型分散})} = \frac{\mathrm{Var}[a]}{\mathrm{Var}[z]} \tag{32}$$

を考え、これを狭義の遺伝率 (narrow-sense heritability) と呼ぶ。

もし、選択がそれほど強くない等の各種条件が揃えば、一倍体の場合に代わる二倍体の場合の育種家方程式

$$\Delta\overline{z} = h^2 S \tag{33}$$

が成立することが知られている（導出過程に興味がある読者は補遺Bをご覧頂きたい。ちなみに先ほどの二倍体の牛の例では $\Delta\overline{z}=0, h^2=1/9, S=4$ であり育種家方程式が成立しないが、これは閾値を設けて行った人為選択があまりに極端で強すぎたため、育種家方程式の成立に必要な仮定を満たさなかったからである）。

こうやって今回の終着駅である二倍体の場合の育種家方程式 (33) に辿り着くことができた。今回の復習をすると、まず集団に表現型分散 $\mathrm{Var}[z]$ があることが進化（今回の例では、人為選択による改良）が起きることの必要条件だった。ところが一倍体の牛の例で見たように、表現型分散の中で遺伝分散 $\mathrm{Var}[g]$ の成分しか選択応答には反映されない。さらに二倍体の牛の例で見たように、その遺伝分散の中でも相加遺伝分散 $\mathrm{Var}[a]$ の成分しか選択応答には反映されないのである。

## 9. 次回予告

今回は分散、特に相加遺伝分散の意味と重要性について説明し、選択に対し生物集団がどのように応答するかについて解説した。次回は量的形質がいかに進化するかを解説しよう。特に適応度の高低を山や谷といった地形になぞらえて、進化を「山登り」で理解する方法について述べる。

## 10. 参考文献 & 日本語で読める文献


- Fisher, R.A. (1918) “The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance.” *Trans. Roy. Soc. Edinb.* **52**: 399–433.
- 山内 淳 (2012) 『進化生態学入門—数式で見る生物進化— 』共立出版 （4章に詳しい解説がある）
- 日本数理生物学会編集、瀬野裕美責任編集 (2010) 『「行動・進化」の数理生物学』共立出版 （7.1章に短い解説がある）


## 補遺 A 一倍体モデルの育種家方程式の導出

無性生殖をする一倍体の $N$ 個体 $i=1,2,\ldots,N$（$N$ は十分に大きい）からなる集団における一遺伝子座二対立遺伝子モデルを考える。個体 $i$ の表現型値 $z_i$ はその遺伝子型値 $g_i$ と環境値 $e_i$ の和で

$$z_i = g_i + e_i \tag{A1}$$

と与えられると仮定する。

対立遺伝子として $\mathcal{G}_1$ と $\mathcal{G}_2$ の二つを考え、個体の遺伝子型値は

$$g_i = \begin{cases} G_1 & \text{if } i \text{ has } \mathcal{G}_1 \\ G_2 & \text{if } i \text{ has } \mathcal{G}_2 \end{cases} \tag{A2}$$

で与えられるとする。一方で環境値 $e_i$ は個体ごとに独立に決定するとし、平均0、分散 $V_e$ のある分布 $\mathcal{P}$ から決定するとしよう。つまり

$$e_i \sim \mathcal{P} \tag{A3}$$

である。

最後に適応度に関する仮定として、表現型値が $z$ である個体の適応度は $w(z)$ と書けると仮定する。選択は非常に弱く、我々が考えている表現型値 $z$ の範囲では

$$w(z) = 1 + \delta z \tag{A4}$$

と書いて良いことにしよう。ここで $|\delta| \ll 1$ は十分に小さな数とする。$\delta$ は適応度関数の傾きを表す選択勾配 (selection gradient) と呼ばれる量である（選択勾配自体は小さな量ではないが各 $z_i$ の間の差が十分に小さい、と仮定しても、以下の議論は同様に成り立つ。ここでは詳細は割愛する）。

これらの仮定の下で色々な量を計算して行こう。以下でバー付きの量は全て添字 $i$ に関する集団平均を表す。例えば

$$\overline{g} = \frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N} g_i, \quad \overline{wg^2} = \frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N} w_i g_i^2 \tag{A5}$$

等と約束する。また記号 $'$ がついた量は娘世代のもの、そうでない量は親世代のものと約束し、記号 $\Delta$ で世代間の差を表す。

対立遺伝子 $\mathcal{G}_1, \mathcal{G}_2$ の親世代における頻度をそれぞれ $p_1, p_2$ と書くと、選択前の表現型値の集団平均は

$$\overline{z} = \overline{g} + \underbrace{\overline{e}}_{=0} = p_1 G_1 + p_2 G_2 \tag{A6}$$

である。ここで $\overline{e}=0$ が成り立つのは $N$ が十分に大きいから（大数の法則）である。表現型 $z=g+e$ の分散は一般に

$$\mathrm{Var}[z] = \mathrm{Var}[g] + \mathrm{Var}[e] + 2\mathrm{Cov}[g,e] \tag{A7}$$

と書けるはずだが、

$$\begin{cases} \mathrm{Var}[g] = \overline{g^2} - \overline{g}^2 \\ \qquad\quad = (p_1 G_1^2 + p_2 G_2^2) - (p_1 G_1 + p_2 G_2)^2 \\ \qquad\quad = p_1 p_2 (G_1 - G_2)^2 \\ \mathrm{Var}[e] = V_e \quad (\because \text{大数の法則より}) \\ \mathrm{Cov}[g,e] = 0 \quad (\because \text{大数の法則より}) \end{cases} \tag{A8}$$

であることが分かるので、分散の分解

$$\underbrace{\mathrm{Var}[z]}_{\text{（表現型分散）}} = \underbrace{\mathrm{Var}[g]}_{\text{（遺伝分散）}} + \underbrace{\mathrm{Var}[e]}_{\text{（環境分散）}} \tag{A9}$$

が成立しており、これから広義の遺伝率は

$$H^2 = \frac{\mathrm{Var}[g]}{\mathrm{Var}[g]+\mathrm{Var}[e]} = \frac{p_1p_2(G_1-G_2)^2}{p_1p_2(G_1-G_2)^2+V_e} \tag{A10}$$

と計算できる。

選択差は「$z$ の $w$ による重み付き平均」から「$z$ の単純平均」を引けばよいから

$$S = \frac{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N} w(z_i)z_i}{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N} w(z_i)} - \overline{z} \tag{A11}$$

である。また選択応答は

$$\Delta\overline{z} = \overline{z'} - \overline{z} = (\overline{g'} + \underbrace{\overline{e'}}_{=0}) - \overline{z} = \frac{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N} w(z_i)g_i}{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N} w(z_i)} - \overline{z} \tag{A12}$$

と書ける。

適応度関数が $w(z)=1+\delta z\,(|\delta|\ll 1)$ と書けることを利用すると計算をさらに進めることができる。以降で $\delta^2$ 以下の項は捨てる近似を行おう。すると選択差は

$$\begin{aligned}
S &= \frac{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}\{1+\delta(g_i+e_i)\}(g_i+e_i)}{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}\{1+\delta(g_i+e_i)\}} - \overline{g} \\
&\simeq \{(\overline{g}+\overline{e})+\delta(\overline{g^2}+2\overline{ge}+\overline{e^2})\}\cdot\{1-\delta(\overline{g}+\overline{e})\} - \overline{g} \\
&\simeq (\overline{g}+\underbrace{\overline{e}}_{=0}) \\
&\quad +\delta(\underbrace{\overline{g^2}-\overline{g}^2}_{=\mathrm{Var}[g]}+\underbrace{\overline{e^2}}_{=\mathrm{Var}[e]}+2\underbrace{\overline{ge}}_{=0}-2\underbrace{\overline{g}\cdot\overline{e}}_{=0}-\underbrace{\overline{e}^2}_{=0}) - \overline{g} \\
&= \delta(\mathrm{Var}[g]+\mathrm{Var}[e])
\end{aligned} \tag{A13}$$

と簡略化できる。ここで $\overline{e}=0$ および $\overline{ge}=0$ は大数の法則より従う。同様に選択応答は

$$\begin{aligned}
\Delta\overline{z} &= \frac{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}\{1+\delta(g_i+e_i)\}g_i}{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}\{1+\delta(g_i+e_i)\}} - \overline{g} \\
&\simeq \{\overline{g}+\delta(\overline{g^2}+\overline{ge})\}\cdot\{1-\delta(\overline{g}+\overline{e})\} - \overline{g} \\
&\simeq \overline{g}+\delta(\underbrace{\overline{g^2}-\overline{g}^2}_{=\mathrm{Var}[g]}+\underbrace{\overline{ge}}_{=0}-\underbrace{\overline{g}\cdot\overline{e}}_{=0}) - \overline{g} \\
&= \delta\mathrm{Var}[g]
\end{aligned} \tag{A14}$$

となる。したがって育種家方程式

$$\begin{aligned}
&\underbrace{\delta\mathrm{Var}[g]}_{\text{選択応答 }\Delta\overline{z}} \\
&= \underbrace{\frac{\mathrm{Var}[g]}{\mathrm{Var}[g]+\mathrm{Var}[e]}}_{\text{広義の遺伝率 }H^2} \times \underbrace{\delta(\mathrm{Var}[g]+\mathrm{Var}[e])}_{\text{選択差 }S}
\end{aligned} \tag{A15}$$

の成立が確認できた。上の計算は対立遺伝子の個数が $K(>2)$ 個の場合にも（ほぼそのまま）成り立つ。

## 補遺 B　二倍体モデルの育種家方程式の導出

以下では一倍体モデルと異なる部分のみを記す。

対立遺伝子として $\mathcal{G}_1$ と $\mathcal{G}_2$ の二つを考え、個体の遺伝子型値は

$$g_i = \begin{cases} G_{11} & \text{if } i \text{ has } \mathcal{G}_1\mathcal{G}_1 \\ G_{12} & \text{if } i \text{ has } \mathcal{G}_1\mathcal{G}_2 \\ G_{22} & \text{if } i \text{ has } \mathcal{G}_2\mathcal{G}_2 \end{cases} \tag{B1}$$

で与えられると仮定する。

以下で集団は任意交配していると仮定しよう。したがって、対立遺伝子 $\mathcal{G}_1,\mathcal{G}_2$ の頻度を $p_1,p_2$ と書くと、遺伝子型 $\mathcal{G}_1\mathcal{G}_1/\mathcal{G}_1\mathcal{G}_2/\mathcal{G}_2\mathcal{G}_2$ の頻度はそれぞれ $p_1^2,2p_1p_2,p_2^2$ と書ける（Hardy-Weinberg 平衡）。遺伝分散は

$$\begin{aligned}
\mathrm{Var}[g] &= (p_1^2G_{11}^2+2p_1p_2G_{12}^2+p_2^2G_{22}^2) \\
&\quad -(p_1^2G_{11}+2p_1p_2G_{12}+p_2^2G_{22})^2
\end{aligned} \tag{B2}$$

である（「二乗の平均」ひく「平均の二乗」）。これを相加遺伝分散と優性分散に分けるため、上の各遺伝子型の遺伝子型値を

$$\begin{cases}
G_{11} = \underbrace{\alpha_1+\alpha_1}_{\text{相加遺伝効果}} + \underbrace{d_{11}}_{\text{優性効果}} & \text{（遺伝子型：}\mathcal{G}_1\mathcal{G}_1\text{）} \\
G_{12} = \underbrace{\alpha_1+\alpha_2}_{\text{相加遺伝効果}} + \underbrace{d_{12}}_{\text{優性効果}} & \text{（遺伝子型：}\mathcal{G}_1\mathcal{G}_2\text{）} \\
G_{22} = \underbrace{\alpha_2+\alpha_2}_{\text{相加遺伝効果}} + \underbrace{d_{22}}_{\text{優性効果}} & \text{（遺伝子型：}\mathcal{G}_2\mathcal{G}_2\text{）}
\end{cases} \tag{B3}$$

と Fisher 流に分解してみよう。そのためには二乗和

$$\begin{aligned}
&p_1^2(G_{11}-2\alpha_1)^2 \\
&\quad +2p_1p_2\{G_{12}-(\alpha_1+\alpha_2)\}^2+p_2^2(G_{22}-2\alpha_2)^2
\end{aligned} \tag{B4}$$

を最小にするよう $\alpha_1,\alpha_2$ を選べばよく、

$$\begin{cases}
2\alpha_1 = G_{11}-p_2^2(G_{11}-2G_{12}+G_{22}) \\
2\alpha_2 = G_{22}-p_1^2(G_{11}-2G_{12}+G_{22})
\end{cases} \tag{B5}$$

がその解であることが分かる。これらの $\alpha$ を用いると相加遺伝分散は

$$\begin{aligned}
\mathrm{Var}[a] &= \{p_1^2(2\alpha_1)^2+2p_1p_2(\alpha_1+\alpha_2)^2+p_2^2(2\alpha_2)^2\} \\
&\quad -\{p_1^2(2\alpha_1)+2p_1p_2(\alpha_1+\alpha_2)+p_2^2(2\alpha_2)\}^2 \\
&= 2p_1p_2\{(p_1G_{11}+p_2G_{12})-(p_1G_{12}+p_2G_{22})\}^2
\end{aligned} \tag{B6}$$

優性分散は

$$\begin{aligned}
\mathrm{Var}[d] &= (p_1^2d_{11}^2+2p_1p_2d_{12}^2+p_2^2d_{22}^2) \\
&\quad -(p_1^2d_{11}+2p_1p_2d_{12}+p_2^2d_{22})^2 \\
&= p_1^2p_2^2(G_{11}-2G_{12}+G_{22})^2
\end{aligned} \tag{B7}$$

となり、また共分散は $\mathrm{Cov}[a,d]=0$ であることが分かるので、遺伝分散の分解

$$\underbrace{\mathrm{Var}[g]}_{\text{(遺伝分散)}} = \underbrace{\mathrm{Var}[a]}_{\text{(相加遺伝分散)}} + \underbrace{\mathrm{Var}[d]}_{\text{(優性分散)}} \tag{B8}$$

が成立する。

では選択差と選択応答を求めていこう。選択差は一倍体モデルの式 (A13) と変わりがなく、

$$S=\delta(\mathrm{Var}[g]+\mathrm{Var}[e])=\delta(\mathrm{Var}[a]+\mathrm{Var}[d]+\mathrm{Var}[e]) \tag{B9}$$

である。選択応答に関しては一倍体モデルの式 (A14) は使えないので新たな計算が必要である。そこで個体 $i$ が保持する二つの相同遺伝子に占める $\mathcal{G}_1$ と $\mathcal{G}_2$ の割合をそれぞれ $x_{i1},x_{i2}$ と書こう。二倍体なのでこれらは単に $(x_{i1},x_{i2})=(1,0),(1/2,1/2),(0,1)$（それぞれ遺伝子型が $\mathcal{G}_1\mathcal{G}_1/\mathcal{G}_1\mathcal{G}_2/\mathcal{G}_2\mathcal{G}_2$ の場合）のいずれかである。この記法を用いると選択後の対立遺伝子 $\mathcal{G}_k$ の頻度 $p'_k$ は

$$\begin{aligned} p'_k &= \frac{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}\{1+\delta(g_i+e_i)\}x_{ik}}{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}\{1+\delta(g_i+e_i)\}} \\ &\simeq \{\overline{x_{*k}}+\delta(\overline{gx_{*k}}+\overline{ex_{*k}})\}\cdot\{1-\delta(\overline{g}+\overline{e})\} \\ &\simeq \underbrace{\overline{x_{*k}}}_{=p_k}+\delta(\overline{gx_{*k}}-\underbrace{\overline{g}\cdot\overline{x_{*k}}}_{=\overline{g}\cdot p_k}+\underbrace{\overline{ex_{*k}}}_{=0}-\underbrace{\overline{e}\cdot\overline{x_{*k}}}_{=0}) \end{aligned} \tag{B10}$$

と書ける。ここで $x$ には添え字が複数あるので $*$ で和を取るべき添字を表すこととし、

$$\overline{x_{*k}}=\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}x_{ik},\quad \overline{gx_{*k}}=\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}g_ix_{ik} \tag{B11}$$

等のように定義した。この定義に従うと

$$\begin{cases} \overline{gx_{*1}}=p_1^2\cdot G_{11}\cdot 1+2p_1p_2\cdot G_{12}\cdot\dfrac{1}{2}+p_2^2\cdot G_{22}\cdot 0 \\ \qquad\quad =p_1(p_1G_{11}+p_2G_{12}) \\ \overline{gx_{*2}}=p_2(p_1G_{12}+p_2G_{22}) \\ \quad\ \ \overline{g}=p_1^2G_{11}+2p_1p_2G_{12}+p_2^2G_{22} \end{cases} \tag{B12}$$

などと計算できるので式 (B10) に代入して

$$\begin{cases} p'_1=p_1+\delta p_1p_2\{(p_1G_{11}+p_2G_{12})-(p_1G_{12}+p_2G_{22})\} \\ p'_2=p_2-\delta p_1p_2\{(p_1G_{11}+p_2G_{12})-(p_1G_{12}+p_2G_{22})\} \end{cases} \tag{B13}$$

を得る。よって $\delta^2$ 以上の項を無視することで選択応答

$$\begin{aligned} \Delta\overline{z} &= \overline{g'}-\overline{g} \\ &= (p_1'^2G_{11}+2p'_1p'_2G_{12}+p_2'^2G_{22}) \\ &\quad -(p_1^2G_{11}+2p_1p_2G_{12}+p_2^2G_{22}) \\ &\simeq \delta\cdot 2p_1p_2\{(p_1G_{11}+p_2G_{12})-(p_1G_{12}+p_2G_{22})\}^2 \\ &= \delta\mathrm{Var}[a] \end{aligned} \tag{B14}$$

が分かり、育種家方程式

$$\begin{aligned} &\underbrace{\delta\mathrm{Var}[a]}_{\text{選択応答 }\Delta\overline{z}} \\ &= \underbrace{\frac{\mathrm{Var}[a]}{\mathrm{Var}[a]+\mathrm{Var}[d]+\mathrm{Var}[e]}}_{\text{狭義の遺伝率 }h^2}\times\underbrace{\delta(\mathrm{Var}[a]+\mathrm{Var}[d]+\mathrm{Var}[e])}_{\text{選択差 }S} \end{aligned} \tag{B15}$$

の成立が示された。対立遺伝子の個数が $K(>2)$ 個の場合も（計算は大変だが）上と同様の手順で育種家方程式の成立を示すことができる。

ここまでは 1 遺伝子座の話をしてきたが、実際には $L(>1)$ 個の遺伝子座が関わっているかもしれない。特に、個体 $i$ の遺伝子型値 $g_i$ が

$$g_i=\sum_{\ell=1}^{L}g_i^{(\ell)} \tag{B16}$$

のように和の形に書けている場合を考えよう（複数遺伝子座の相加性の仮定）。ここで $g_i^{(\ell)}$ は第 $\ell$ 番目の遺伝子座にある遺伝子が個体 $i$ の遺伝子型値 $g_i$ に貢献する成分である。この時、遺伝分散の分解は一般に

$$\mathrm{Var}[g]=\textstyle\sum_{\ell=1}^{L}\mathrm{Var}[g^{(\ell)}]+2\sum_{\ell,\ell'=1}^{L}\mathrm{Cov}[g^{(\ell)},g^{(\ell')}] \tag{B17}$$

と書けるが、各遺伝子座が独立であると仮定（例えば各遺伝子座はそれぞれ別々の染色体に存在すると仮定）すると、共分散の部分は大数の法則より 0 となる。結果として分散の分解は

$$\begin{aligned} \underbrace{\mathrm{Var}[z]}_{\text{(表現型分散)}} &= \underbrace{\textstyle\sum_{\ell=1}^{L}\mathrm{Var}[g^{(\ell)}]}_{\text{(遺伝分散)}}+\underbrace{\mathrm{Var}[e]}_{\text{(環境分散)}} \\ &= \underbrace{\textstyle\sum_{\ell=1}^{L}\mathrm{Var}[a^{(\ell)}]}_{\text{(相加遺伝分散)}}+\underbrace{\textstyle\sum_{\ell=1}^{L}\mathrm{Var}[d^{(\ell)}]}_{\text{(優性分散)}}+\underbrace{\mathrm{Var}[e]}_{\text{(環境分散)}} \end{aligned} \tag{B18}$$

となる。

ところで選択差は相変わらず式 (B9) のままで

$$S=\delta\left[\left(\textstyle\sum_{\ell=1}^{L}\mathrm{Var}[a^{(\ell)}]\right)+\left(\sum_{\ell=1}^{L}\mathrm{Var}[d^{(\ell)}]\right)+\mathrm{Var}[e]\right] \tag{B19}$$

であり、選択応答は各遺伝子座間の独立性に注意すれば先ほどの計算を少し変えることで

$$\Delta\overline{z}=\delta\left(\textstyle\sum_{\ell=1}^{L}\mathrm{Var}[a^{(\ell)}]\right) \tag{B20}$$

であることが分かるので（詳細は省略）、狭義の遺伝率

$$h^2=\frac{\sum_{\ell=1}^{L}\mathrm{Var}[a^{(\ell)}]}{\left(\sum_{\ell=1}^{L}\mathrm{Var}[a^{(\ell)}]\right)+\left(\sum_{\ell=1}^{L}\mathrm{Var}[d^{(\ell)}]\right)+\mathrm{Var}[e]} \tag{B21}$$

に対してやはり育種家方程式が成立することが分かる。

# 学会事務局からのお知らせ

## 1. 2016年日本数理生物学会年次総会のお知らせ

2016年度の年次総会が日本数理生物学会年会（2016年9月7日〜9月9日・九州大学伊都キャンパス）に合わせて開催されます。詳しい日時と会場はまだ未定ですので、追ってBiomathメーリングリストやWebページなどでお知らせします。

■ 議題（予定）
（1）2017年度，2018年度の役員について
（2）2015年度決算および2016年度予算
（3）名誉会員の推薦
（4）その他
■報告事項（予定）
（1）研究奨励賞　第11回受賞報告
（2）その他

## 2. 会費納入のお願い

日本数理生物学会の年会費は、1月〜12月の1年分で
正会員 3000円/年
学生会員 2000円/年
です。会員は数理生物学会年会の登録費割引の特典を受けることもできます。また、会員は年会で発表することができ、学会役員選挙において投票することもできます。

今年度または過去の会費未納の方は、下記口座への納入をお願いいたします。

【ゆうちょ銀行の振替口座】
口座番号:00820-5-187984
口座名称(漢字):日本数理生物学会
口座名称(カナ):ニホンスウリセイブツガッカイ
【他銀行から振込】
店名(店番):〇八九(ゼロハチキュウ)店（089）
預金種目:当座口座番号:0187984

## 3. Biomathメーリングリスト登録のお願い

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

（1）Biomathメーリングリストに自分で登録する：登録は本文も件名も空白の電子メールを biomath-ml-subscribe @ brno.ics.nara-wu.ac.jp にお送りいただくと、確認メールが返送されます。それに返信していただくと入会することになります。
（2）Biomathメーリングリストに登録するが、登録作業は事務局にしてもらいたい：登録を希望する電子メールアドレスを事務局までお知らせください。

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

http://jsmb.jp/biomath/biomath.html

に記載しております。合わせてご覧ください。

## 4. 事務的事項のお問い合わせについて

入会、退会の申し込み、会員情報(所属、住所、ニューレター送付先など)の変更は、業務委託先の土倉事務所(bwa36248@nifty.com)にご連絡ください。会費の納入状況の確認などの事務的問い合わせにつきましても、土

倉事務所までお問合わせください。それ以外の事項につきましては、幹事長の佐々木徹（secretary@jsmb.jp）へお問い合わせください。

## 5. 事務局連絡先

幹事長　佐々木　徹（Toru　SASAKI）
会計　近藤　倫生（Michio KONDOH）
幹事　瀬戸　繭美（Mayumi　SETO）
幹事　岩田　繁英（Shigehide IWATA）
〒700-8530　岡山県岡山市北区津島中 3-1-1 岡山大学大学院環境生命科学研究科 佐々木徹
E-mail: sasaki@ems.okayama-u.ac.jp
また、業務の一部委託先は次のとおりです。
土倉事務所内 日本数理生物学会
〒603-8148 京都市北区小山西花池町 1-8
Tel: 075-451-4844　E-mail: bwa36248@nifty.com

## 編集後記

新編集部になって今号が2号目になります。まだまだヨタヨタしておりますが、2回目なので前回よりは作業に慣れてきたと思います。編集委員を仰せつかってから、学会参加の目的に執筆者捜しが加わりました。編集委員があちこち出没し、時にはお話中に割り込んできたりして原稿のお願いすると思いますが、編集委員の姿を見ても逃げ出さないでください。

また、執筆していただいた皆様へのご挨拶もさせていただきましたが、原稿にかける思いも直接聞くことができ、大変心を動かされました。よく考えれば当たり前ですね。和文の査読無しの原稿はほとんど業績扱いになりませんが、それでもあれだけ力のこもった原稿を寄せていただけるのは、そこに読者に伝えたい強い思いがあるからです。

今回も大変力のこもった原稿をお寄せいただきました。是非著者の皆様の思いを読み取っていただければ幸いです。佐藤先生には2回目を迎えた数理生物学交流発表会の報告をオーガナイズしていただきました。研究の初期段階でこれだけの規模の研究集会に参加できるのは大変貴重な機会だと思います。就職活動と時期が重なっているという事情があるようですが、この記事を読んで参加してみたくなる人が増えることを望んでいます。大槻さんの連載が始まりましたが、当初4ページの予定が8ページになっていることからもあふれる思いが伝わってくると思います。「数理の小ネタ」は今回が初回となります。パラダイムシフト、というのは大げさかもしれませんが、一つのアイディアで研究の方向性が大きく変わったことを簡潔に紹介していただいております。「理論と実証がうまくフィードバックしあう研究が理想である」と卒論の時の指導教官に言われましたが、それがうまく行われつつあることも書かれております。また、個人的には、以前から気になっていた”謎の組織 IIASA“の内部を垣間見ることが出来たのは良かったです。「天気が悪いのではなく着ているものが悪いということわざ」にも感銘を受けました。そうか、私が寒いのが苦手なのは着ているものが悪いのか。。。あと、写真はやっぱりカラーがいいですね。是非 web 版もご覧ください。（吉田勝彦）

日本数理生物学会ニュースレター第79号
2016年5月発行
編集委員会 委員長　吉田　勝彦
jsmb.newsletter@gmail.com
国立研究開発法人　国立環境研究所
生物・生態系環境研究センター
〒305-8506 つくば市小野川 16-2
発行者　日本数理生物学会
The Japanese Society for Mathematical Biology
http://www.jsmb.jp/
印刷・製本　（株）ニシキプリント