

# TABLE OF CONTENTS

Newsletter of the Japanese Society for Mathematical Biology No. 83      Sept. 2017	
【2016 年研究奨励賞受賞者特別寄稿】	江島啓介      1
【海外ラボへ行こう】 長期海外滞在 1:モンペリエ編	大谷亮介      8
【数理の小ネタ】 空間構造を考慮した不妊虫放飼法の個体群動態モデル Lotka-Volterra方程式 巻きの理論形態モデル:有殻軟体動物を例に	池川雄亮      12 中国慎治      17 野下浩司      19
【書籍紹介】 協力する種 制度と心の共進化	若野友一郎      24
【学会事務局からのお知らせ】	26
【編集後記】	28

## 日本数理生物学会 ニュースレター

September  
2017      83



## 【2016 年研究奨励賞受賞者特別寄稿】

# 研究奨励賞受賞者特別寄稿

江島啓介\*

## はじめに

Kermack と MacKendrick の研究に端を発する感染症の数理モデル [1] は 100 年近くを経てもなお、派生モデルを含めたモデルの解析や実際のデータ分析に使われている。例えばモデルの解析では、ある感染症が人口内に進入し流行 (epidemic) を起こすことが出来るのかを基本再生産数 ( $R_0$ ) の導出を通じて定性的に議論したり、進入した際に人口内にとどまる (endemic) ことが出来るかを安定性解析の技術を用いて議論する。また、データの分析では実際のデータを推定し、最終規模方程式 (final size equation[2]) から最終的に人口内で感染する人の数を予測することができたりと、数学としての面白さのみならず、公衆衛生的にも重要な役割を担っている。

私はこれまで、どちらかというとモデルの解析というよりは疫学データの分析ツールとしての感染症のモデルに着目し研究を進めてきた。さらに、この 10 年で肥満をはじめとする生活習慣病も伝播する現象として捉えることが出来るようになってきており、現在私はモデルの応用先として肥満疫学に注目している。本稿では、これまでの研究の一例として (1) 数理モデルと観察データを組み合わせた麻疹のワクチン効果推定研究 [3] と、現在の主要な研究のひとつである (2) 肥満拡大モデルの一部を紹介する。

## 研究 1：麻疹ワクチンの効果推定

### 1. 麻疹とは

麻疹は麻疹ウイルスによる感染症である。その感染力は他のウイルスに比べても強く、主に飛まつ感染により広がる。感染すると高熱、咳、鼻水、結膜充血など風邪に似た症状が 2-3 日程度続く。

世界的にみると報告数は年々減少傾向にある。特にアメリカでは 2016 年に麻疹が排除されたことが宣言された。これらは有効なワクチンの導入によるところが大きい。ほとんどの先進国で集団ワクチン接種が導入されている。最初に生後 18ヶ月までに三種(二種)混合ワクチン(麻疹、おたふくかぜ、風疹。二種の場合は麻疹と風疹)摂取が行われ、ブースター(追加免疫)効果を狙った二回目の摂取が 4-5 歳で、三回目以上の

接種実施の有無はそれぞれの国の方針に依存する。

日本でのワクチン導入歴は少し複雑である。1988 年から 1993 年まで生後 12-24ヶ月を対象にした三種混合ワクチンが実施された後、二種混合ワクチンに切り替えられた。これは、ワクチン由来の無菌性髄膜炎が多数報告されたからであり、その後ワクチン接種割合はしばらく減少することとなる。国の主導により、2006 年に 12-24ヶ月時と小学校入学前の二回摂取が行われるようになったが、ワクチンを打っていない世代・集団を中心に散発的かつ小規模な集団感染が現在でも見られている。2008 年からは厚生労働省により、麻疹流行を監視、コントロールするために麻疹の調査を強化し、全ての麻疹感染事例について報告が義務付けられるようになっていく。

### 2. ワクチン効果の推定方法

ワクチン効果はいくつかに分類される：(1) 感受性(人から移される)を下げる効果、(2) 感染性(人へ移す)を下げる効果、(3) 症状や死亡リスクを軽減する効果。ちなみに、これらは全てワクチンを摂取した個人が直接受ける効果 (efficacy) であるが、集団として受けるワクチン有効性 (effectiveness) と区別される。例えば、集団にはワクチンを受けない人もいるが、彼らは周りの感染者が減ることで感染リスクが軽減するという恩恵を受けるからである (herd immunity: 集団免疫)。また、有効性は比較する集団によりいくつかの定義がある (摂取 vs 未接種、未接種 [ワクチン導入無] vs 未接種 [ワクチン導入あり] など) [4,5]。ただし、ここではワクチン効果を推定することを考えたい。

ワクチン効果、特に感受性をどれだけ下げることが出来るかを推定する手法はいくつかあり、それぞれ長短があり目的別に使われる。例えばワクチン接種による血液中の抗体の有無 (血清変換) をを測る方法がある。これは生物学的に最も定量的ではあるが、実際にどの程度感染リスクを下げるかなどは測れず実践的でないかもしれない。実際のワクチン効果を測るために疫学データを使った方法が提案されている。その中で家庭内感染データを用いる方法は比較的簡単な解析でワクチン効果を推定できる一方で、データの収集に時間・資金がかかること、実証が難しい仮定 (外部からの感染がない、家族メンバーの感受性が一定) を置く

\*東京大学生産技術研究所

必要がある。そこで、今回は同様に疫学データでも人口レベルの感染データを用いることを考える。このようなデータは個人データである家族内感染データよりも収集がしやすい。特に感染症法で定められた感染症については、全ての医師に届出が義務付けられているもの、指定された医療機関に届出が義務付けられているものがある。それらの集計データは国立感染症研究所のHPから入手することが可能である [6]。このようなデータを感染ダイナミクスを記述する数理モデルにフィットすることでワクチン効果を推定する。

### 3. データ

愛知県では 2008 年以降の全数報告義務化に先駆け、2007 年に全数把握事業が開始された [7]。医師は麻疹の臨床診断 (発疹、発熱、カタル症状 [咳、鼻水、結膜充血]) と病原体診断 (病原体または病原体の遺伝子を検出、抗体を検出した場合) を満たす場合保健所に報告する義務がある。患者データとして、診断年月日、所在地 (区または市)、性別、年齢、予防接種の有無、通園・通学施設の種別が公開されている。今回は 2007 年、2008 年以内に報告されたデータを分析に用いる。麻疹は不顕性感染 (感染しているものの臨床症状が認められない状態) がまれであることから報告数はそのまま実際の感染者数として取り扱う。図 1 は週ごと、年齢別の麻疹の新規感染報告者数を表している。それぞれの色はワクチン接種履歴を表している。きれいなベル状の流行曲線を描いていることがわかる。22 週目 (2007 年)、18 週目 (2008 年) に最も多くの新規感染者が報告されている。感染者の平均年齢 (と標準偏差) は 18.9 (13.9) 歳 (2007 年)、14.2 (12.5) 歳 (2008 年) である。両年とも、子供の報告が多く、老人の報告が少ないことがわかる。

### 4. 麻疹伝播の数理モデル

麻疹感染者の年齢別分布 (図 1) を見ると、両年共に若年層の感染人口が多いことがわかる。これは、年齢ごとの人口の違いだけでなく、年齢ごとに接触構造、ワクチン効果、ワクチン接種割合の違いによる。特に麻疹ワクチンによる免疫は接種後年々減少することがわかっており、年齢は重要な要素である。

しかし、まずは年齢構造を無視したモデルを立てることから始め、そのモデルに年齢構造を導入することにする。 $p$  をワクチン接種割合とする。一回目のワクチン接種割合が 94.8% という調査データをそのまま用いる [8]。また、今回はワクチンにより感受性が下がる効果のみを考慮する (ワクチン接種者の感受性は非接種者に比べてになるとする)。 $k, l$  は感染 “させる” 側 (一次感染者: primary case)、感染 “する” 側 (二次感染者: secondary case) のワクチン接種履歴を表す (0 がワクチン接種なし、1 がありとする)。麻疹ワクチン接種の効果を考慮したうえで、ワクチン接種歴  $k$  の  $t$  の

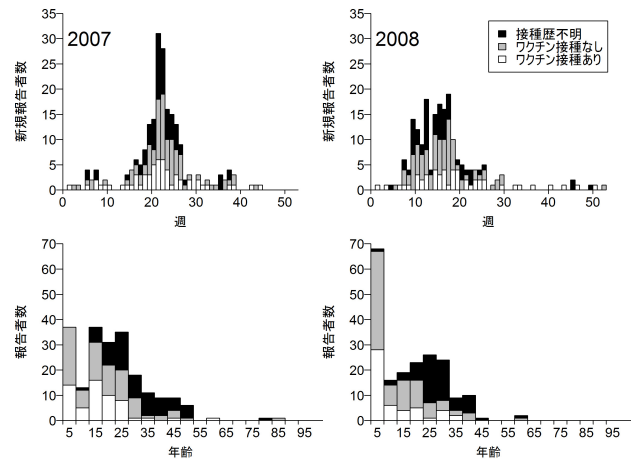


図 1 週別、ワクチン履歴別新規感染報告数と、年齢別最終報告数

日目における新規感染者数、は以下のように記述することができる:

$$j_{k,t} = \sum_l \sum_{\tau=0}^{\infty} A_{kl,t,\tau} j_{l,t-\tau} \quad (1)$$

$A_{kl,t,\tau}$  は感染からワクチン接種歴  $l$  で  $\tau$  日経過 (infection age: 感染齢) した一次感染者一人が  $t$  日目に生み出すワクチン接種歴  $k$  の二次感染者の数を表す。 $A_{kl,t,\tau}$  は primary case と secondary case の免疫状態などの生物学的要素 (ワクチンによる) だけでなく、接触頻度などを総合したものである。接触頻度は均一 (well-mixed) と仮定する (接触が均一でないモデル、例えば preferred mixing を考慮したモデルなどへの拡張は可能である [9])。ここでは簡単化のため、 $A_{kl,t,\tau}$  がワクチン効果とワクチンに関わらない要素の二つに分けられるとする:

$$\begin{aligned} A_{0l,t,\tau} &= (1-p)U_t g_\tau \\ A_{1l,t,\tau} &= p(1-\alpha)U_t g_\tau \end{aligned} \quad (2)$$

$g_\tau$  は感染してから感染させるまでの時間 (世代時間: generation time) の確率質量関数 (probability mass function) である。 $U_t$  はワクチンに関わらない一次感染者一人当たりが  $t$  日目に引き起こす二次感染の頻度を表す。 $U_t$  は人為的な対策などに影響される。先行研究より  $g_\tau$  は平均 12.0 日、標準偏差 3.5 日のログ正規分布に従うことが分かっている。ちなみに、実行再生産数 ( $R_t$ 、すべての人口が感受性を有することを仮定する基本再生産数 ( $R_0$ ) と違い、ワクチン効果やすでに感染して感受性を失っている人口も考慮した再生産数) は以下ようになる

$$R_t = [(1-p) + p(1-\alpha)]U_t \quad (3)$$

この指標はリアルタイムで感染が拡大傾向にあるのかを客観的に評価できる指標である。もし 1 より大き

ればその後感染は拡大、1 より小さければ縮小すると解釈できる ( $R_t$  の推定も可能であるがここでは省略する)。式 (2) を式 (1) に代入することで以下のモデルが得られる

$$\begin{aligned} j_{0,t} &= (1-p)U_t \sum_{\tau=0}^{\infty} g_{\tau}(j_{0,t-\tau} + j_{1,t-\tau}) \\ j_{0,t} &= p(1-\alpha)U_t \sum_{\tau=0}^{\infty} g_{\tau}(j_{0,t-\tau} + j_{1,t-\tau}) \end{aligned} \quad (4)$$

感染して症状が出るまでの期間 (incubation period : 潜伏期間) は一定とする。これにより実際の流行曲線は観測された流行曲線を左にシフトしたものとなるため、上記モデルをそのままデータに当てはめることができる。

さらに、実際のデータを見るとワクチン接種歴を覚えていないケースが多数あり、それに対応する必要がある。過去のワクチン接種歴は接種歴を覚えているかどうかと独立の関係にあるとすると、接種歴を覚えている確率  $q$  は二項分布に従うと仮定できる。 $h_{0,t}, h_{1,t}$ , そして  $h_{9,t}$  をそれぞれ  $t$  日目に観測されたワクチン履歴なし、あり、不明の感染者数とする。 $h_{0,t}, h_{1,t}$  は期待値  $qE(j_{0,t}; \mathbf{Z}_{t-1}), qE(j_{1,t}; \mathbf{Z}_{t-1})$  を持つポアソンサンプリングの結果とみなす。 $E(j_{x,t}; \mathbf{Z}_{t-1})$  は  $t$  日目に報告されるワクチン接種歴  $x$  の新規感染者数の条件付き期待値であり、0 日から  $t-1$  日までの報告者数 ( $\mathbf{Z}_{t-1}$ ) に依存する。すると、全てのパラメータ、 $U = \{U_0, U_1, \dots, U_{t-1}\}, q, \alpha$  を推定するための尤度関数は以下のようになる：

$$\begin{aligned} L(U, q, \alpha; \mathbf{Z}) &= \left( \frac{\sum_s (h_{0,s} + h_{1,s} + h_{9,s})}{\sum_s h_{9,s}} \right) \\ &\times (q-1)^{\sum_s h_{9,s}} q^{\sum_s (h_{0,s} + h_{1,s})} \\ &\times \prod_s \left( \frac{(qE(j_{0,s}; \mathbf{Z}_{s-1}))^{h_{0,s}} (qE(j_{1,s}; \mathbf{Z}_{s-1}))^{h_{1,s}}}{h_{0,s}! h_{1,s}!} \right) \\ &\times e^{(-q[E(j_{0,s}; \mathbf{Z}_{s-1}) + E(j_{1,s}; \mathbf{Z}_{s-1})])} \end{aligned} \quad (5)$$

次に上記モデルに年齢構造のあるモデルに拡張する。2 回目のワクチンは就学前の 6 歳までに予定されていること、また年齢間の接触頻度のデータが 5 歳区切りであることから、また学校内感染が流行に大きな影響を与えるであろうことから、年齢ごとに分けた 3 つのグループ (0-4 歳、5-19 歳、20 歳以上) を想定する。愛知県内における人口比は 4.9%, 15.1%, 80.1% (2007 年)、4.8%, 14.8%, 80.4% (2008 年) であった。年齢構造を考慮すると、式 (1) は以下のように変更される；

$$\begin{aligned} j_{0a,t} &= (1-p_a)U_t n_a \\ &\times \sum_b \beta_{ab} \sum_{\tau=0}^{\infty} g_{\tau}(j_{0b,t-\tau} + j_{1b,t-\tau}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} j_{1a,t} &= p_a(1-\alpha_a)U_t n_a \\ &\times \sum_b \beta_{ab} \sum_{\tau=0}^{\infty} g_{\tau}(j_{0b,t-\tau} + j_{1b,t-\tau}) \end{aligned} \quad (6)$$

$j_{ka,t}$  は  $t$  日目のワクチン接種歴  $k$  で年齢グループ  $a$  の  $t$  日目に於ける新規感染者数を表す。 $p_a, \alpha_a, n_a$  は年齢グループ  $a$  のワクチン接種割合、ワクチン効果、人口比を表す。 $\beta_{ab}$  は標準化された (固有値が 1 になる) 接触行列 (contact matrix) である。それぞれの要素は年齢依存のコンタクトの頻度を表す。ここではイギリスで行われた社会調査に基づく contact matrix を用いる (国別に多少の差はあるものの傾向は似通っているため)。実行再生産数は式 (5) から導出される次世代行列 (next generation matrix) の最大固有値で定義される。年齢別ワクチン接種割合は 97.0%, 93.4%, 99.0% とする [10]。パラメータ推定のための尤度関数は式 (5) と同様になるため省略する。

## 5. 結果

年齢構造を考えないモデルではワクチン効果は 96.7% (95.8-97.4) と推定された。また、ワクチン接種歴を覚えている割合は 68.3% (65.1-71.4) と推定された。一方、年齢構造を考慮したモデルでは年齢グループ (0-4 歳、5-19 歳、20 歳以上) ごとのワクチン効果  $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$  はそれぞれ、97.9% (95.8-99.0), 93.4% (89.0-96.1), 99.6% (99.2-99.8) と推定された。またワクチン接種履歴を覚えている割合は 68.1% (65.2-70.9) であった。

5-19 歳グループでワクチン効果が他のグループより低く推定された (有意な差ではないが) のは、ワクチンによる免疫効果が年々減衰する (waning) ことによるかもしれない。そのため、5-19 歳グループにワクチンを接種、もしくは再接種させる (これによる免疫の活性化を boosting という) ことが有効ではないかと推察される。

今回、ワクチン接種割合を先行文献をもとに仮定したが、実際に新たな流行を防ぐことができる程度に集団免疫が十分にあるかどうかを見るには、集団の抗体保有率を見る必要がある。日本人の年齢別麻疹抗体保有率については最新の研究結果も参照されたい [11]。また、ワクチンの効果や有効性に関して詳しく知りたい方は Halloran et al. (2010)[4] も参考にされたい。

## 研究 2：肥満の伝播モデルの提案

### 1. 肥満は伝播する

感染症のモデルを感染症以外の新しい分野に使ってみたいと模索していたところ、肥満が伝播するという論文を読み肥満が伝播の様子を感染症のモデルを応用することで記述できないかと考えた。Christakis らはもともと心臓病のリスク要因を同定するために行われている 3 世代に渡るコホート調査 (Framingham

Heart Study) のデータをもとに、肥満の人と社会的なつながりがある人は肥満になりやすいということを示唆した [12]。本研究はその後分析手法に関して問題があるなど議論を呼んだが [13]、著者らは環境的要因など交絡因子を考慮しても肥満の人とのつながりと肥満になるリスクに相関があると結論付けた。未だそのメカニズムは明らかになっていないものの、これを支持する研究もいくつか発表されている。例えば、青年期の女子は運動レベル、食事行動が似ている人と友達であることが多いということである [14,15]。このことにインスパイアされる形で私を含むいくつかの研究グループが肥満の伝播モデルを発表している [16–19]。

さらに、肥満は社会的つながりに限らず親から子へ伝播することも分かっている。例えば、ゲノムを通じた親から子への遺伝は、BMI の分散のおよそ 60–80 % を説明すると推定されている [20,21]。Genome-Wide Association Study (GWAS) により、肥満に関連のある遺伝子や一塩基多型 (SNPs) も多数発見されている [22]。その中でも特に The fat mass- and obesity-associated gene (*FTO*) はカロリー摂取を増加させるなどにより肥満リスクと強く相関があることがわかっている [23,24]。また、妊娠時の胎内環境が胎児の成長や、その後の代謝に関わる遺伝子の発現に影響を与えることで母子間で肥満が伝播することも指摘されている [25,26]。

## 2. 肥満拡大のモデル化

まず、母子間での肥満の伝播をモデル化する。Kermack-Mackendric モデル同様に、人口を肥満 ( $i$ : BMI  $\geq 30$  kg/m<sup>2</sup>)、非肥満 ( $s$ : BMI  $< 30$  kg/m<sup>2</sup>, 低体重、標準体重、過体重含む) に分け、さらにそれぞれの人口を *FTO* 遺伝子型 ( $AA, Aa, aa$ ) に分ける。ここで、 $A$  は肥満のリスクアレルとする。つまり、例えば  $s_{Aa}$  は非肥満でリスクアレルを一つだけ持つ人口の割合となる。*FTO* 遺伝子の遺伝に関してはメンデルの法則を適用する。単純化のため連続量としての BMI、年齢構造やその他生理学的・社会的要因はここでは考慮しない。遺伝子型  $ij$  の人口割合は同じ遺伝子型の肥満人口割合と非肥満人口割合の和で表される ( $n_{ij} = s_{ij} + i_{ij}$ )。それぞれの *FTO* 対立遺伝子の頻度 ( $c_a, c_A$ ) はによって表現される:  $c_a = n_{aa} + \frac{n_{Aa}}{2}$ ,  $c_A = n_{AA} + \frac{n_{Aa}}{2}$ 。ランダム交雑を仮定すれば次世代の *FTO* 遺伝子型 ( $AA, Aa, aa$ ) の頻度は、 $c_A^2, 2c_Ac_a, c_a^2$  となる。さらに、遺伝子型に関わらず妊娠期の母親が肥満であれば子供が肥満になりやすいことから、小児期の肥満になる確率を、母親が非肥満のときは  $k_1$ 、肥満のときは  $k_2$  とする (ただしパラメータ推定時には  $k_1 = 0$  としている)。

小児期を除けば、肥満発症リスクは、さらに (1) 社会伝播に起因するリスクと (2) 自然発生的リスクの二つの要因により、また肥満発症の感受性は遺伝子型に

依存するものと仮定する。社会伝播をモデル化するために、肥満人口割合に線形に依存するリスクを想定する。 $\beta_{ij}$  は遺伝子型の社会伝播リスクの係数とする。また遺伝子型の自然発生的リスクを  $\eta_{ij}$  とする。本来肥満の人の死亡率は非肥満の人よりも高いが、ここでは同一として扱う ( $\mu$ )。また、 $v$  は出生率であるが、簡単のため死亡率 ( $\mu$ ) と一致しているとした。

以上のことを式として表すと以下のようになる：

$$\begin{aligned} \frac{ds_{aa}(t)}{dt} &= v(1-k_1)c_a \left( s_{aa} + \frac{s_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad + v(1-k_2)c_a \left( i_{aa} + \frac{i_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad - (\beta_{aa}i + \eta_{aa})s_{aa} - \mu s_{aa} \\ \frac{di_{aa}(t)}{dt} &= vk_1c_a \left( s_{aa} + \frac{s_{Aa}}{2} \right) + vk_2c_a \left( i_{aa} + \frac{i_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad + (\beta_{aa}i + \eta_{aa})s_{aa} - \mu i_{aa} \\ \frac{ds_{Aa}(t)}{dt} &= v(1-k_1)c_A \left( s_{Aa} + \frac{s_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad + v(1-k_2)c_A \left( i_{Aa} + \frac{i_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad + v(1-k_1)c_a \left( s_{Aa} + \frac{s_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad + v(1-k_2)c_a \left( i_{Aa} + \frac{i_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad - (\beta_{Aa}i + \eta_{Aa})s_{Aa} - \mu s_{Aa} \\ \frac{di_{Aa}(t)}{dt} &= vk_1c_A \left( s_{Aa} + \frac{s_{Aa}}{2} \right) + vk_2c_A \left( i_{Aa} + \frac{i_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad + vk_1c_a \left( s_{Aa} + \frac{s_{Aa}}{2} \right) + vk_2c_a \left( i_{Aa} + \frac{i_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad + (\beta_{Aa}i + \eta_{Aa})s_{Aa} - \mu i_{Aa} \\ \frac{ds_{AA}(t)}{dt} &= v(1-k_1)c_A \left( s_{AA} + \frac{s_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad + v(1-k_2)c_A \left( i_{AA} + \frac{i_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad - (\beta_{AA}i + \eta_{AA})s_{AA} - \mu s_{AA} \\ \frac{di_{AA}(t)}{dt} &= vk_1c_A \left( s_{AA} + \frac{s_{Aa}}{2} \right) + vk_2c_A \left( i_{AA} + \frac{i_{Aa}}{2} \right) \\ &\quad + (\beta_{AA}i + \eta_{AA})s_{AA} - \mu i_{AA} \end{aligned} \quad (7)$$

ただし、は全ての遺伝子型の肥満人口の合計とする ( $i = i_{aa} + i_{Aa} + i_{AA}$ )。米国の健康栄養調査 (National Health and Nutrition Examination Survey [NHANES][27]) から肥満人口割合 (1988 年から 2007 年まで) を、*FTO* 遺伝子型 ( $AA, Aa, aa$ ) の分布は Nurses' Health Study (NHS)[28] のデータをモデルにフィットしパラメータを推定した。

## 3. 結果

パラメータの推定値を表 1 にまとめた。社会伝播リスク、自然発生的リスクの係数は共に *FTO* 遺伝子型  $AA$  がその他の場合よりも高く推定されていることがわかる。つまり、*FTO* 遺伝子型  $AA$  の人はより肥満への感受性が高いと言える。また母親が肥満の場合の小児肥満の確率は 19.01% と推定された。

肥満人口割合の時間推移を図 2A に表している。し

表 1 肥満拡大モデルのパラメータ

パラメータの説明	表記	推定値	単位
母親が肥満の場合の小児肥満のリスク	$k_2$	0.1901	1/年
<i>FTO</i> 遺伝子型が <i>aa</i> もしくは <i>Aa</i> の場合の社会的伝播リスクの係数	$\beta_{aa}, \beta_{Aa}$	0.0122	無次元
<i>FTO</i> 遺伝子型が <i>AA</i> の場合の社会的伝播リスクの係数	$\beta_{AA}$	0.1838	無次元
<i>FTO</i> 遺伝子型が <i>aa</i> もしくは <i>Aa</i> の場合の自然発生的リスク	$\eta_{aa}, \eta_{Aa}$	0.0027	1/年
<i>FTO</i> 遺伝子型が <i>AA</i> の場合の自然発生的リスク	$\eta_{AA}$	0.0046	1/年

ばらく増加傾向にあるものの、徐々に頭打ちになり、52.76%で安定する。黒点は推定に用いた点(1998年から2013年)であり、白点(2011年から2015年)はモデルの予測能力を検証のために記入している。推定モデルが推定期間後の肥満人口割合の増加を捉えていることがわかる。図2Bは新規に肥満を発症した人の中で社会伝播によって肥満になった人の割合を表している。推定期間を通じて約70%が社会伝播によって肥満になっていることが示唆される。

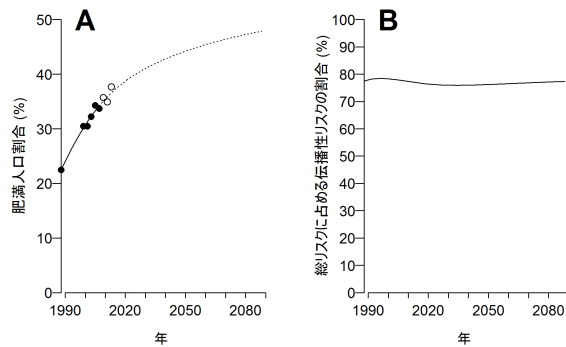


図 2 推定されたパラメータから予想される (A) 肥満人口割合の推移、(B) 新規に肥満を発症した人の中で社会伝播によって肥満になった人の割合 (黒丸は推定に使用したデータを表す。)

最後に、今回はモデル化していないが、ウイルス (adenovirus 36) 感染と肥満に相関があることもわかっている [29]。また、実際にはランダム交雑ではなく、近い BMI の人を配偶者を選びやすいことがわかっている [30]。これらを含んだモデル構築も将来的な方向性として挙げておく。

本研究は University of Alabama at Birmingham の Dr. David Allison と US Military Academy の Dr. Diana Thomas との共同研究である (図 3)。

## さいごに

数理生物学会若手奨励賞の過去の受賞者のリストを見るにつけ恐縮する思いです。一方で奨励賞ですから、意味としては「もうちょっとがんばれよ」と尻を叩いていただき今後の研究の後押しをいただけたのではないかと思います。ここまでの研究の過程でたくさんの方に影響を与えられ、またお世話になりました。特にお二人を紹介します。修士・博士課程では合原一幸教

授(東大)に指導いただきました。学部まで経営学を専攻しており、数理モデルの「す」の字もわからない私の雑な研究アイデアを受け入れていただき、研究の面白さを教えていただきました。博士課程時はさらに西浦博教授(現・北大)にお世話になりました。このご縁も合原教授につないでいただいたものです。西浦教授との出会いは JSMB のメーリングリストで流れてきたユトレヒト大での感染症モデルのショートコースがきっかけでした。その後異動された香港大、東大での「修行」は研究の面白いところだけではない、しんどの部分を味わうこととなりました。リアルタイム研究と一緒にやらせてもらう中で、研究が世界標準のクオリティでなおかつスピーディに進めなければならない「仕事」であり、どれだけの社会的責任が伴うかということを感じることができました。何度かしんどすぎて行方をくらましたこともあります。それもまたいい経験です。きっと。また、研究アイデアを出して論文化するプロセスを短期で何度も経験することで研究の基礎体力がついたと思います。両先生による研究の楽しさ、厳しさという対極の教えはどちらも掛け替えないものです。現在は学生時に行っていた感染症のモデルとは違った仕事をしています。これは新しい分野を開拓してやろうという私の傲慢な野心からなのですが、そんなにうまくいくはずがなく不安になることも多々あります。それでも確かなもの、学生時代に何とかやってきたという事実だけが諦めない理由だと思います。研究に向かう姿勢を指導いただいた先生方に感謝いたします。

本稿の執筆にあたりましては横溝裕行さん(国立環境研究所)、吉田勝彦さん(国立環境研究所)、加茂将史さん(産総研)にご協力いただきました。合わせて御礼申し上げます。

## 参考文献

- [1] Kermack WO, McKendrick AG. A contribution to the mathematical theory of epidemics. Paper presented at: Proceedings of the Royal Society of London A: mathematical, physical and engineering sciences 1927.
- [2] Miller JC. A Note on the Derivation of Epidemic Final Sizes. *Bulletin of Mathematical Biology*. 2012;74(9):2125-2141.



図3 “The Three Mathsketeers”：共同研究者である Dr. David Allison (University of Alabama at Birmingham) と West Point University の Dr. Dianna Thomas (US Military Academy) との写真

- [3] Ejima K, Omori R, Aihara K, Nishiura H. Real-time investigation of measles epidemics with estimate of vaccine efficacy. *International journal of biological sciences*. 2012;8(5):620-629.
- [4] Halloran ME, Longini IM, Struchiner CJ, Longini IM. *Design and analysis of vaccine studies*. Springer; 2010.
- [5] Halloran ME, Struchiner CJ, Longini IM, Jr. Study designs for evaluating different efficacy and effectiveness aspects of vaccines. *Am J Epidemiol*. 1997;146(10):789-803.
- [6] 国立感染症研究所. 感染症発生動向調査 週報 (IDWR) (<https://www.niid.go.jp/niid/ja/idwr.html>).
- [7] 愛知県衛生研究所. 麻しん患者調査事業. <http://www.pref.aichi.jp/eiseiken/2f/msl/msl.html> (last accessed: 2017/3/23).
- [8] Government. DoWaHoTMGMftcomajhsahssTTM. 2011.
- [9] Hethcote HW, Yorke J. *Gonorrhea transmission dynamics and control*. Vol 56: Springer; 2014.
- [10] Aichi Prefectural Institute of Public Health. National Epidemiological Surveillance of Vaccine-Preventable Diseases (NESVPD). Aichi JAPioPH. 2007.
- [11] Kinoshita R, Nishiura H. Assessing age-dependent susceptibility to measles in Japan. *Vaccine*. 2017;35(25):3309-3317.
- [12] Christakis NA, Fowler JH. The spread of obesity in a large social network over 32 years. *N Engl J Med*. 2007;357(4):370-379.
- [13] Lyons R. The spread of evidence-poor medicine via flawed social-network analysis. *Statistics, Politics, and Policy*. 2011;2(1).
- [14] Schofield L, Mummery WK, Schofield G, Hopkins W. The association of objectively determined physical activity behavior among adolescent female friends. *Res Q Exerc Sport*. 2007;78(2):9-15.
- [15] Voorhees CC, Murray D, Welk G, et al. The role of peer social network factors and physical activity in adolescent girls. *Am J Health Behav*. 2005;29(2):183-190.
- [16] Ejima K, Aihara K, Nishiura H. Modeling the obesity epidemic: social contagion and its implications for control. *Theor Biol Med Model*. 2013;10:17.
- [17] Hill AL, Rand DG, Nowak MA, Christakis NA. Infectious disease modeling of social contagion in networks. *PLoS computational biology*.

- 2010;6(11):e1000968.
- [18] Huang H, Yan Z, Chen Y, Liu F. A social contagious model of the obesity epidemic. *Sci Rep*. 2016;6:37961.
- [19] Thomas DM, Weedermann M, Fuemmeler BF, et al. Dynamic model predicting overweight, obesity, and extreme obesity prevalence trends. *Obesity (Silver Spring)*. 2014;22(2):590-597.
- [20] Maes HH, Neale MC, Eaves LJ. Genetic and environmental factors in relative body weight and human adiposity. *Behav Genet*. 1997;27(4):325-351.
- [21] Nan C, Guo B, Warner C, et al. Heritability of body mass index in pre-adolescence, young adulthood and late adulthood. *Eur J Epidemiol*. 2012;27(4):247-253.
- [22] Speliotes EK, Willer CJ, Berndt SI, et al. Association analyses of 249,796 individuals reveal 18 new loci associated with body mass index. *Nat Genet*. 2010;42(11):937-948.
- [23] Frayling TM, Timpson NJ, Weedon MN, et al. A common variant in the FTO gene is associated with body mass index and predisposes to childhood and adult obesity. *Science*. 2007;316(5826):889-894.
- [24] Speakman JR, Rance KA, Johnstone AM. Polymorphisms of the FTO gene are associated with variation in energy intake, but not energy expenditure. *Obesity (Silver Spring)*. 2008;16(8):1961-1965.
- [25] Morris MJ, Chen H. Established maternal obesity in the rat reprograms hypothalamic appetite regulators and leptin signaling at birth. *Int J Obes (Lond)*. 2009;33(1):115-122.
- [26] Patti ME. Intergenerational programming of metabolic disease: evidence from human populations and experimental animal models. *Cell Mol Life Sci*. 2013;70(9):1597-1608.
- [27] Ogden CL, Carroll MD, Kit BK, Flegal KM. Prevalence of childhood and adult obesity in the United States, 2011-2012. *JAMA*. 2014;311(8):806-814.
- [28] Qi L, Kang K, Zhang C, et al. Fat mass-and obesity-associated (FTO) gene variant is associated with obesity: longitudinal analyses in two cohort studies and functional test. *Diabetes*. 2008;57(11):3145-3151.
- [29] Voss JD, Atkinson RL, Dhurandhar NV. Role of adenoviruses in obesity. *Reviews in Medical Virology*. 2015;25(6):379-387.
- [30] Allison DB, Neale MC, Kezis MI, Alfonso VC, Heshka S, Heymsfield SB. Assortative mating for relative weight: genetic implications. *Behav Genet*. 1996;26(2):103-111.
-

## 【海外ラボへ行こう】

# 長期海外滞在 1：モンペリエ編

入谷亮介\*

## はじめに

2013年の4月から2016年の3月の間に博士課程の学生として海外の研究室を訪れる機会を幸いにして得た経験を、すこしでも自身よりも若手の方々にフィードバックできればと思い、筆をとることにしました。いままで、モンペリエ（フランス）、ローザンヌ（スイス）、そしてバークリー（アメリカ）という町に住みましたが、その最初のモンペリエ、そしてフランスの文化について、本稿では執筆を進めたいと思います。

本稿の執筆においては、国立環境研究所の吉田勝彦博士から有益なコメントを頂きました。厚く御礼申し上げます。渡航時は、日本学術振興会の特別研究員DC1という立場であり、渡航にかかる費用は一部、日本学術振興会からのサポートを受けました。深く感謝いたします。そして九州大学、GCOE アジア保全生態学からのサポートも一部うけました。渡航を助成してくださった矢原徹一教授に厚くお礼申し上げます。最後に、僕の海外渡航を支援するばかりか、5年間に渡って自由を全面的に許してくださった、当時の指導教官である巖佐庸教授に、心から感謝いたします。

## 1. モンペリエはどこ？経路は？気候は？



図1 Roch通りからLouis14世像を拝む。

フランスの南部、地中海沿いの街です。街自体はコンパクトで、鉄道でさまざまな都市に連結しています。

\*University of California, Berkeley, United States; University of Exeter, United Kingdom. Lambtani@gmail.com

僕は福岡から渡航したため、福岡から東京、東京からパリ、パリからモンペリエ（空路で2時間ほど）、という経路でした。モンペリエの空港（メディテラネ空港）から町中へはバスが出ていますが、僕は夜に到着することが多かったため、タクシーを利用していました。30ユーロほどかかったと思います。

僕が渡航したのは冬のみであるため偏った印象ですが、寒すぎないが強い雨がたまに降りました。いわゆる「地中海性気候」だったのだと思います。雨が降らない時期はカラリと乾燥していました。

## 2. 渡航期間と家

2013年の10月10日から2013年11月19日までが一回目。2014年の1月10日から3月10日までが二回目。2016年の3月10日から18日までが三回目。

家さがしについてはまったく参考にならないと思いますが、Airbnb（および、最後の短期間滞在についてはホテル）を利用しました。Airbnbで利用したのは、一ヶ月4万円ほどのシェアハウスでした。オーナーを始め、ルームメイトは英語を話さない人であることも多く苦労しましたが、フランス語での挨拶ができていれば基本的には問題ありませんでした。

## 3. 渡航先の機関



図2 色鮮やかなTramが街中を運行している。

CEFE (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive; CNRS) という、研究専門機関に滞在しました。他にも、

農学・医学寄りの機関 (INRA) や大学 (Université de Montpellier I, II) があり、連動的に研究を行なっています。様々な都市に滞在しましたが、モンペリエは進化生態学の研究においては、世界でもっとも規模の大きい街の一つだと感じます。

ダウンタウンから CEFE へは Trum (路面電車) とバスを乗り継いで30分ほどです。大学はCEFEのすぐ近くです。私はラボ用の自転車を借りて乗って通っていました。土日でも使わせて貰えたので、とても助かりました。INRA はもっと遠いのですが、僕はバスでは行っただけではない (車で連れて行ってもらった) ので、よいアクセス方法を把握していません。

#### 4. どうして CEFE を選んだか

渡航前から親交があった Pierre-Olivier Cheptou 博士 (POC) を受け入れ研究者としました。これにはお互い事前の信頼関係が保証されているという利点がありました。というのも M2 の頃に、POC を九州大学で開催された遺伝学会の国際シンポジウムに招待し、居酒屋やエクスカッションなどにも共に出かけたという経験もあったのです。<sup>\*</sup> 彼には、Cheptou *et al.* (2008), Cheptou & Massol (2009), Massol & Cheptou (2011) といった研究のトークをして頂きました。これをきっかけに国際的なコネクションを構築し、共同研究に繋がればよいなあ…というのが、当時の漠然とした思いでした。

また、CEFE の近くの Montpellier 大学 (Université de Montpellier II) には、ISEM という大きな機関があり、そこは、僕が主に研究対象とする Metapopulation に関する研究のメッカとも言える存在です。POC は ISEM と連携して共同研究もしていますから、モンペリエへの渡航はそうした国際的なコネクションの形成にうつつけだったのです。

#### 5. 研究環境

CEFE には進化生態学の研究室が20ほどはあります (正確には把握していません)。量的遺伝学、集団遺伝学、保全生態学、個体群生態学、進化生態疫学、進化群集生態学、と枚挙に暇はありません。

大学にも大きな研究室がいくつもあり (特に、移動分散の研究を行なううえでのメッカである ISEM が強い)、INRA も農学・医学関係に強い研究室がありますので、選択肢は多様です。僕は最終的には、Thomas Lenormand 博士と Luis-Miguel Chevin 博士のグループ (CEFE; 友人からの invitation による発表)、Sonia

Kéfi 博士のグループ (大学; Sonia からの invitation<sup>†</sup>)、Sylvain Gandon 博士と Sébastien Lion 博士のグループ (CEFE; 自らアポイントをとって場を設けて頂いた) で、自身の発表をさせてもらいました。質疑時の議論がとても盛んで熱く、当時の僕は大汗をかきました。また、Samuel Alizon 博士 (INRA) や Oliver Kaltz 博士 (Université de Montpellier II) ともアポをとって、特別に議論の場を設けて頂きました。他にも多くのポスドクたちと議論をしましたが、自身の英語も理解も (今と比べると) 貧弱だったこともあり、具体的な共同研究に発展させられなかったことを、本当に悔しく感じています。

CEFE の無線 LAN の利用は構成員に限られていました (登録を依頼することはできると思います)。しかし僕は eduroam を利用していたので、問題はありませんでした。フランスにかぎらず一般的に、海外に渡航する場合は、渡航直前にでも eduroam アカウント登録を申請しておくことを、強く推奨します。

#### 6. 取り組んだこと

たくさんの方と議論をしましたが、いまのところ形になった研究は、POC と行なった、自殖種子と他殖種子とで移動分散率が異なるという現象をアダプティブダイナミクスで解析した研究です (Iritani & Cheptou, 2017)。現在も、植物の繁殖様式の進化について、別の観点からも共同研究を進めています。

また、議論できる相手がたくさんいるのをいいことに、たくさんの手法について学習していました。日本で事前に手法を習熟してからの方が良かったでしょうが、当時 D1 の学生だった僕にとっては、マスターしてから渡航するというのは些かヘビーなことだったように思います。それでも、きちんと下準備をしてから渡航するに越したことはありませんので、何か強い武器をもって渡航されると良いと思います。

#### 7. 食事情

CEFE はランチを食べるためのレストランを有していて、非常に豪華なランチを食べられます。僕は同じフロアの友人と毎日おなじ時間に集まって食べに行っていました。構成員だとディスカウントが効いて8ユーロほどで、ビジターの場合は10ユーロほど払えば、お腹の膨れる豪華なランチを食べることができます。人々はムール貝やステーキ、ハンバーグを昼の時間からムシャムシャ食べ、中には赤ワインを文字通り片手に揺らしている人たちもいました。ランチ後には、レストラン横のカフェで1ユーロもしない (しかしとても美味しい) コーヒーを片手に15分ほど談話するのも習慣でした。少なくともここ CEFE のひとたちは、金銭

<sup>\*</sup>当時、ポケモンがフランスでも大流行しており、POC は息子からポケモンセンターで何か玩具を購入してもらうようお願いされたく、博多のアミュプラザのポケモンセンターにも足を運んでいたようです。

<sup>†</sup>Sonia とは渡航前から国際学会で知り合った友人でした。渡航後もとても仲良くして頂きました。



図3 ランチの例。サラダ・パン・チーズ・デザート・メイン。パンやポテトは食べ放題であった。

的にも時間的にも、ランチは手抜きしません。コミュニティにも依りますが、一時間以上はランチに投資していました。



図4 Migrosで売られているワイン。お酒コーナーはそのほとんどがワインコーナーである。

さて晩御飯も食べねばなりません。ダウNTOWNにはたくさんのレストランがありますが、(現地の人にも言っているように、他の安い地域に比べると)少し高めです。それゆえ、ダウNTOWNにある大きなスーパー(Migros)で食料を調達し、自炊生活を送っていました。そのスーパーではバゲットが1ユーロで売ら

れていて、カマンベールチーズと一緒に買って帰っていました(温かいうちに楽しむために、帰り道にもちぎりながら食べていた)。ワインもとにかく安く(安いものでは4ユーロほど)、週末にはよく空けていましたが、余った分を料理に用いたりもしていました。ビールよりも安いのですが、ベルギービール(Leffeなど)が比較的、安価で手に入りました。

たまに1人で、すこしフォーマルなレストランで食事をしたりもしました。中でも(岩見真吾さんからの薦めもあり) Soupe de poisson (スープ・ドゥ・ポアソン; 魚のスープ) を頂きましたが、これが何よりも絶品でした。



図5 渡航するたびに足を運んだ、海鮮レストランの Soupe de poisson。安定の、ぼっち飯である。

あまりモンペリエではカフェで作業する文化がないのか、電源とWifi (フランス語では“ういふい”) を両方提供しているカフェは限られていましたので、そこを隠れ家のように利用していました。なお、より一般にコーヒー (“かふえ”) を頼むと、基本的にエスプレッソがやってきます。エスプレッソ好きとしては嬉しいものでしたが、苦手な方は注意されるとよいでしょう。

\*

## 8. フランス語!

僕はフランス語を(特に、後のローザンヌで)熱心に学習しましたが、実用にはまったく至っていません。スーパーやレストランで何かを注文したり自分の意志を伝えることは可能ですが、相手から逆に何かを聞かれたときは、今でもとても困ります。それでも僕が頑なに、人々にフランス語で話しかけるよう心がけた理由は、そのほうが圧倒的に相手の対応が柔らかくなる

\*ミルクの入れたものを普通我々はカフェ・オ・レと呼びますがこれは当然、café au lait というスペルからわかるとおり、フランス語です。このカフェ・オ・レの作り方や名称は、地域に根ざす高い多様性を持ちます。英語版 Wikipedia のページ「List of coffee drinks」に詳しい記述があります。

からです。いきなり英語で話しかけるのは少し気後れすることが多かったのです。

とはいえ初めにフランス語で話しかけて自分の言っていることは理解してもらえても、最終的にはこちらが相手の言っていることが理解できず、“Can I speak in English?”と尋ねて会話を続けるのが主でした。そうしたときの対応は今まで3パターン。

- (1) Yes, of course! (これは笑顔で対応してくれるパターン)
- (2) Pardon, mais je ne parle pas anglais (=「ごめんなさい、英語を話せません」...これは周りの助けを借りねばならないパターン)
- (3) Non! (サンプル数1)

結果、僕がもっとも頻繁に利用した表現が“je ne parle pas français”（「フランス語を話せません」）であるというのは、皮肉なことです（あるいは“Je ne comprends pas”…「分かりません」）。以下に、僕が多用した表現を列挙します。発音は英語とはまったく違うので、webの素材で調べられて練習することを推奨いたします。

- Je voudrais une bière (vin rouge, vin blanc), s'il vous plaît?: 「ビール（赤ワイン、白ワイン）を頂きます」
- Ça va?: 「元気ですか?」「大丈夫ですか?」「調子はどうですか?」
- Ça va!: 「元気だよ!」「大丈夫」
- Et toi?: (=And you?)
- Bon appétit: 「めしあがれ」\*
- Je m'appelle Ryosuke Iritani: 「入谷亮介と言います」
- Merci beaucoup: 「ありがとう」(=Thanks so much)
- De rien: 「どういたしまして」
- Salut!: 「やあ!」「じゃあね」(Hi/Bye)
- À plus tard: 「また後でね」(=See you later)
- Bonjour: 「こんにちは」
- Bonne journée: 「よい一日を」(=Have a nice day)
- Bonsoir: 「こんばんは」
- Bonne soirée: (=Have a nice evening)
- D'accord: 「なるほど」「承知しました」「おっけー!」「よし」などの相槌

これだけ話せば、日常挨拶は問題がないはずです

\*若者は「ボナ」とだけ言ったりする。どこの世界も略語がスラングになるのだろうか

(問題はその先なのですが)。

なおモンペリエでの挨拶での風習は、ほっぺたを三回ぶつけあうものです。都市によって回数に差があるようなので、注意されるとよいと思います。この挨拶は特に、異性間あるいは女同士でよく行われました。男同士ではあまり見かけませんでした。

## 9. 文化

CEFEは、フランス人が大多数を占め、イタリア人、スペイン人、ポルトガル人と知り合う機会が多かったです（ロマンス語で似ていることもあり、彼らはフランス語を流暢に話していました）。大学はもう少し、英語ベースな環境だったように思いますが、おそらくグループにとっても大きく依ります。もちろん共同研究者であるPOCとは英語で議論するのですが、モンペリエでの滞中で英語がおおきく上達したという実感はありません。この状況に僕自身もすこし焦っていたこともあり、モンペリエだけではなく別の町にも滞在し、英語を上達させつつ、人脈を広げていきたい、と思うようになりました。こうした思いを、ホームパーティに招待してくださったSylvainに話したところ、多様な背景をもった人々を集めたローザンヌへの訪問を薦めてくださりました。この会話が決め手となり、次の訪問先をローザンヌにしようと思うようになったのでした。

## References

- Cheptou, P.-O., Carrue, O., Rouifed, S., & Cantarel, A. (2008). Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(10):3796–3799.
- Cheptou, P.-O. & Massol, F. (2009). Pollination fluctuations drive evolutionary syndromes linking dispersal and mating system. *The American Naturalist*, 174(1):46–55.
- Iritani, R. & Cheptou, P.-O. (2017). Joint evolution of differential seed dispersal and self-fertilization. *Journal of Evolutionary Biology*.
- Massol, F. & Cheptou, P.-O. (2011). Evolutionary syndromes linking dispersal and mating system: the effect of autocorrelation in pollination conditions. *Evolution*, 65(2):591–598.

## 【数理の小ネタ】

## 空間構造を考慮した不妊虫放飼法の個体群動態モデル

池川 雄亮\*

## 1. はじめに

近年、地球温暖化や人間活動のグローバル化に伴って、外来害虫の侵入・大発生が増加しており、世界的に大きな問題となっている。特に、検疫病害虫が大発生した場合、農作物の輸出制限に繋がるため、侵入地の農業や経済に甚大な悪影響を与える。このような侵入害虫への対策は、慣行の防除法（化学的防除 etc.）による密度低下では不十分であり、侵入地からの完全な根絶が必要とされる。不妊虫放飼法（Sterile Insect Technique; SIT）は、人工的に大量増殖・不妊化した妊性をもたない害虫（以下、不妊虫）を、定期的に野外に大量に放飼することで、野外の害虫（以下、野生虫）の正常な交尾を妨げて、野生虫の増殖を阻害し、最終的に根絶に至らしめる防除法である [1]。SIT による根絶を成功させるためには、対象となる虫の大量増殖技術の確立、繁殖に関わる諸形質の把握、野生虫の個体群動態の予測などが必須である。実際、SIT は 1950 年代から、世界中で、様々な害虫に対して実施されてきたが、本格的に根絶が成功するようになったのは、対象虫についての基礎研究を重視するようになってからのことである [1]。このような基礎研究の中には、対象となる虫の生態・行動についての実証的研究だけでなく、数理モデルを用いた理論的研究も含まれる。その中でも、SIT の個体群動態モデルは、根絶に必要な不妊虫の放飼量の推定などにおいて重要な役割を果たしてきた。本稿では、基礎的な SIT の個体群動態モデルについて概説した後、特に、空間構造に注目したモデルの拡張と、今後の展望について考察したい。

## 2. 基礎的な SIT の個体群動態モデル

## 2.1 Knippling のモデル

Knippling の考案した最も古典的な SIT の個体群動態モデルは、単純な離散時間の指数成長モデルの拡張である。彼は、 $t$  世代目の野生メスが野生オスと交尾する確率が、不妊オスの個体群密度に依存して減少すると仮定し、 $t+1$  世代目の野生メスの個体群密度を、以下のように記述した [2]：

$$N_f(t+1) = \lambda \times P_f(t) \times N_f(t), \quad (1)$$

$N_f(t)$  は、 $t$  世代目の野生メスの個体群密度である。 $\lambda$  は野生メスの増加率であり、（野生虫が卵から成虫になるまでの生存率） $\times$ （野生メス 1 個体あたりの生涯産卵数） $\times$ （野生メスの性比）で表される [3]。また、 $P_f(t)$  は、時間  $t$  において、野生メスが野生オスと交尾し、次世代を残すことができる確率である。Knippling は、野生メスが 1 世代あたり 1 回だけ交尾する場合、 $P_f(t)$  は、時間  $t$  の野生オスに対する不妊オスの相対個体群密度の減少関数であると考え、以下のように定式化した：

$$P_f(t) = \frac{N_m(t)}{N_m(t) + S(t)}. \quad (2)$$

$N_m(t)$  及び  $S(t)$  は、それぞれ、 $t$  世代目の野生オス及び不妊オスの個体群密度である。また、式 (2) より、野生メスが不妊オスと交尾する確率は、以下のとおりである：

$$P_S(t) = 1 - \frac{N_m(t)}{N_m(t) + S(t)} = \frac{S(t)}{N_m(t) + S(t)}. \quad (3)$$

以上のモデルより、Knippling は、1) 個体群は安定 ( $\lambda = 1$ )、2) 野生虫の性比は 1:1 ( $N_f = N_m$ )、3) 放飼不妊虫数は各世代で一定 ( $S(t) = S$ ) と仮定し、 $N_f(0) = 1,000,000$ ,  $S = 2,000,000$  の初期状態から、野生メスの個体群密度の数値計算を行った。その結果、4 世代目には個体群密度は 1 を下回り、根絶が達成されると予測した [2]。

後に、Berryman は Knippling のモデルを解析的に解いている [3]。式 (1) を解析的に解くと、このモデルは 1 つの安定平衡状態  $N_1^* = 0$  と、1 つの不安定平衡状態を  $N_2^* = S/(\lambda - 1)$  もつ。これは、野生メスの初期個体群密度  $N_f(0)$  が、 $N_2^*$  を下回っていれば、根絶は成功し（野生メスの個体群密度は  $N_1^* = 0$  に収束）、上回っていれば、根絶は失敗する（野生メスの個体群密度は発散）ことを意味している。また、 $N_2^*$  より、野生虫の根絶に必要な不妊オスの最小個体群密度（臨界放飼率  $S^*$ ）を、以下のように導出できる：

$$S^* = (\lambda - 1)N_f(0). \quad (4)$$

Knippling の研究では、 $\lambda = 1$  と置かれているため、不妊虫が 1 頭でもいれば ( $S > 0$ )、最終的には必ず根絶を達成できることになってしまうが、現実にはそのよ

\*琉球産経 (株)

うなことは起こらない。これは、Knippling のモデルでは、野生虫の種内密度効果や交尾回数などの、重要な生態学的要素が考慮されていないためである。

### 3. Itô のモデルとその適用

Itô は、沖縄県の久米島において行われたウリミバエに対する SIT を想定したモデルを構築し、数値シミュレーションを用いて、根絶に必要な不妊オスの個体数を推定した。彼は、野生虫の種内密度効果と多回交尾を考慮し、野生メスの個体群動態を以下のように記述した [4]：

$$N_f(t+1) = \frac{\exp(\lambda)}{1 + \{\exp(\lambda) - 1\} N_f(t)/K} \times H(t) \times N_f(t). \quad (5)$$

$K$  は野生メスの環境収容力である。 $H(t)$  は、多回交尾を考慮した場合に、時間  $t$  において、野生メスが野生オスと交尾し、孵化する卵を残すことができる確率である。 $H(t)$  は、1) 野生メスがオス (不妊、野生問わず) と  $i$  回交尾する確率と、2) 交尾相手のオスの内訳 (不妊オス or 野生オス) によって表され、その記述には、それぞれポアソン分布と二項分布が用いられている。

Itô は、以上のモデルに、久米島のウリミバエの野外データから得られたパラメータを当てはめ、与えられた不妊虫数で野生虫が根絶可能かどうかを、数値シミュレーションを用いて調べた。その結果、不妊オスの個体群密度が野生メスの初期個体群密度の 2 倍以上であれば、1 年以内に野生虫の根絶が達成できることを示した [4]。久米島での SIT 開始当初の不妊虫生産力では、野生虫に対して有効に作用しうる不妊オスの推定個体数は、野生虫の推定個体数の半分程度であり、根絶は不可能であると推測された。実際に、この放飼量では、野生虫の顕著な減少は見られなかった [4][5]。その後、久米島では不妊虫の放飼量を大きく増加させることで、1978 年にウリミバエの根絶を達成している [5]。後の研究で、1 世代で 20 倍に増加するような、繁殖力が高い野生虫でも ( $\exp(\lambda) = 20$ )、不妊オスの個体群密度が、野生メスの初期個体群密度の 10 倍以上であれば ( $S \geq 10N_f(0)$ )、野生虫の根絶は可能であることが、同様のモデルから示されている [6]。

### 4. 根絶の成否を決定する要因は何か？

Knippling や Itô のモデルは、放飼する不妊オスが野外の野生オスよりも十分に多ければ、増加率が大きい害虫の根絶も十分可能であることを示している。このことは、SIT が作用するメカニズムを考えれば妥当な結果である。しかし、実際の SIT を用いた根絶防除事業では、防除によって不妊オスと野生オスの推定個体数の比率が 100 倍以上になっても、野生虫を根絶することができない場合が報告されている [7][8]。SIT を用いる目的が野生虫の密度抑圧ではなく根絶である以

上、根絶の成否を決定する要因を調べることは、非常に重要である。Itô and Kawamoto は、SIT を用いた根絶防除が失敗する原因として、i) 放飼量の不足、ii) 不妊化に伴う不妊オスの性的競争力の低下、iii) 不妊化に伴う不妊オスの交尾行動の変化、iv) 野生虫の系外からの新たな移入の 4 つを挙げている [6]。i) が原因であれば、野生虫の密度が大きい防除初期に最も効果が出にくいはずであるが、実際には、野生虫の個体群密度が減少した後になってから効果が低下している。ii) の効果は、Berryman et al. が、以下のモデルを用いて解析している [9]：

$$N_f(t+1) = \lambda \times \frac{N_m(t)}{N_m(t) + cS(t)} \times N_f(t), \quad (6)$$

$c$  は不妊虫の相対的な性的競争力である ( $0 \leq c \leq 1$ )。これを式 (1) と同様の手順で解くと、1 つの安定平衡状態  $N_1^* = 0$  と、1 つの不安定平衡状態  $N_2^* = cS/(\lambda - 1)$  があり、臨界放飼率は  $S^* = (\lambda - 1)N_f(0)/c$  である。すなわち、不妊虫の性的競争力が弱いほど、臨界放飼率も大きくなるが、安定平衡状態  $N_1^* = 0$  は常に存在するため、不妊オスの個体数を十分に増やすことができれば、根絶は可能である。以上より、Itô and Kawamoto は、iii) 不妊虫の行動の変化、iv) 野生虫の新たな移入が、SIT を用いた根絶防除が失敗する原因として、有力ではないかと考察している [6]。特に、不妊虫放飼に空間的なばらつきがある場合や、連続した地域的一部分のみで SIT を行う場合には、iv) 野生虫の新たな移入は、根絶の成否に強く影響することが考えられる。次節では、空間構造を考慮してモデルを拡張し、それらが根絶の成否に与える影響を調べた理論研究をいくつか紹介する。

## 5. 空間構造を考慮した SIT のモデル

### 5.1 不妊虫放飼の空間的均一性

SIT の実施区域内において、不妊虫の放飼が空間的に不均一な場合、相対的に多くの不妊虫を放飼された生息地では、野生虫の繁殖は抑制されるが、少ない不妊虫を放飼された生息地では、野生虫を十分に抑制できず、全体として、根絶が失敗するかもしれない。これを調べるためには、独立した複数の生息地、不妊虫の放飼の空間分布、生息地間の野生虫及び不妊虫の移動分散を考慮する必要がある。

Ikegawa and Himuro は、独立した 2 つの生息地と、それらの間の野生虫と不妊虫のランダム分散を考慮した個体群動態モデルを構築した。不妊虫は、一定時間ごとに 2 つの生息地に固定された比率で放飼されると仮定し、放飼する不妊虫の個体数、放飼の空間的均一性、虫の分散率が、2 つの生息地の野生虫の根絶に与える影響を、数値シミュレーションを用いて調べた [10]。その結果、2 つの生息地に対する不妊虫放飼が

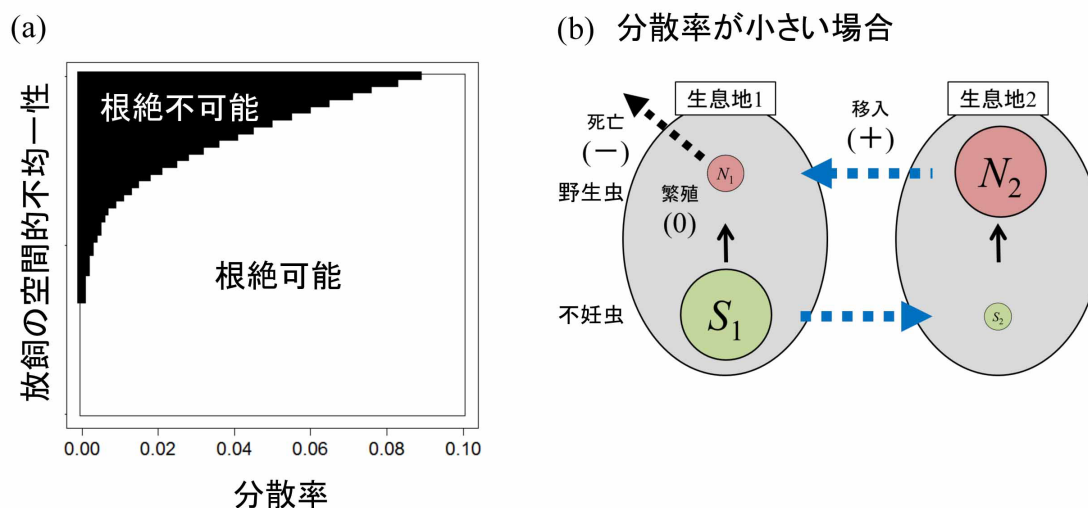


図1 (a) 虫の分散率と不妊虫放飼の空間的不均一性が、野生虫の根絶に与える影響。白抜きと黒塗り、は、野生虫の根絶が両方の生息地でできる領域と、少なくとも片方の生息地で根絶ができない領域をそれぞれ表す。(b) 分散率が小さい虫に対して、空間的に不均一な放飼をした場合の模式図。生息地2が野生虫の空間的避難場所となり、そこからの野生虫の移入が、生息地1での野生虫の根絶を阻害する。

空間的に不均一な場合、たとえ十分量の不妊虫を放飼しても、両方の生息地で野生虫を根絶できない場合があることが示された。また、この結果は、対象虫の分散率が小さい場合に顕著であった(図1a) [10]。分散率が大きい場合、不妊虫の空間的に不均一な分布はただちに均一化されるため、野生虫は不妊虫の性的干渉から逃げられず、最終的に根絶に至る。一方、分散率が小さい場合、不妊虫の空間分布が均一化されにくいいため、野生虫にとっての空間的避難場所(図1bの生息地2)が形成され、そこから少量の野生虫がもう片方の生息地(図1bの生息地1)に供給される。このため、十分量の不妊虫が放飼されている後者の生息地でも、野生虫の移入と死亡が均衡し、野生虫を根絶することはできない(図1b)。

現在、沖縄県の津堅島では、サツマイモの重要害虫であるイモゾウムシに対してSITによる根絶防除事業が実施されている。イモゾウムシは飛翔しない歩行性の害虫であり、このモデルにおける分散率の小さい害虫に相当すると考えられる。その場合、もし不妊虫の放飼が空間的に不均一である場合、イモゾウムシの根絶は難しいことが予想される。実際に、津堅島のイモゾウムシはSITの開始から約十年が経った今も、根絶には至っていない。一方、第2.2節のウリミバエのような飛翔性で移動能力の高い害虫は、このモデルにおける分散率が大きい害虫に相当するだろう。その場合、空間的に多少不均一な不妊虫放飼を行ったとしても、不妊虫の空間分布が均一化されやすいため、十分量の不妊虫を放飼することで、根絶を達成することができたと考えられる。これらのことから、特にイモゾウムシのような移動能力の低い害虫に対してSITを実施す

る場合は、空間的に均一な不妊虫放飼を行う必要があるだろう。

## 5.2 野生虫の非放飼区からの移入

SITを用いた根絶防除事業では、生産可能な不妊虫数に比べて根絶対象地域が広すぎる場合に、不妊虫の放飼エリアを対象地域の一部に限定することがある。これは、限られた不妊虫を地域全体に薄く放飼すると、全ての生息地で不妊虫の効果が小さくなり、防除が進まないと考えられるためである。そこで、集中的な不妊虫放飼によって一部エリアの野生虫を根絶し、そのようなエリアを次々に増やしていくことで、地域全体の根絶達成をめざす。しかし、放飼区を空間的に限定する場合、非放飼区からの野生虫の移入が、根絶を妨げる可能性がある。野生虫の移入が、SITの効率に与える影響については、Barclayの総説にまとめられている[11]。交尾前に移入してくる1世代あたりの野生虫(オス・メス両方)の個体群密度を $V$ とおくと、 $t+1$ 世代目の野生メスの個体群動態は、以下のように記述される：

$$N_f(t+1) = \lambda \times \frac{N_m(t) + V}{N_m(t) + S(t) + V} \times \{N_f(t) + V\}. \quad (7)$$

同様に、野生虫が交尾後に移入してくる場合、 $t+1$ 世代目の野生メスの個体群動態は、以下のように記述される：

$$N_f(t+1) = \lambda \times \frac{N_m(t)}{N_m(t) + S(t)} \times N_f(t) + \lambda V. \quad (8)$$

式(7)および式(8)を2.2節と同様の手順で解くと、Knipplingのモデルと同様に、どちらのモデルも1つの安定平衡状態 $N_1^*$ と1つの不安定平衡状態 $N_2^*$ をもつ。し

かし、Knipling のモデルとは異なり、どちらの場合も、 $0 < N_1^* < N_2^*$  であるため、野生虫の移入がある場合、根絶は不可能である [11]。臨界放飼率は、交尾前移入の場合、 $S^* = \{N_f(0) + V\} \{(\lambda - 1)F + \lambda V\} / F$  であり、交尾後移入の場合、 $S^* = N_f(0) \{(\lambda - 1)F + \lambda V\} / (F - \lambda V)$  である (ただし、 $\lambda V < F$ )。また、2 者の差分を取ると、交尾後移入は交尾前移入よりも臨界放飼率が大きく、野生虫の増加を抑えるために、より多くの不妊虫を必要とすることが分かる。これらの結果は、非放飼区からの野生虫の移入がある場合、連続する地域の一部のみに対する SIT では、野生虫を根絶することができないことを示唆している。

上記のモデルは、非放飼区からの野生虫の移入量は、常に一定であると仮定している。しかし、連続した地域であれば、放飼区から非放飼区に移出した不妊虫が、非放飼区内の野生虫個体群に作用することによって、非放飼区からの野生虫の移入が、動的に変化しうだろう。例えば、非放飼区 (図 2 の生息地 3) と接する生息地 (図 2 の生息地 2) に十分量の不妊虫が放飼されていれば、後者がバッファとなることで、前者と接していない生息地 (図 2 の生息地 1) では、野生虫を根絶することができるかもしれない。また、上記のモデルでは、野生オスと野生メスの分散率は同一であると仮定されているが、実際の生物では、移動能力に雌雄差があることも多い [12]。SIT の効果が、不妊オスと野生メスの交尾を介して発現する以上、移動能力の雌雄差が、根絶の成否に与える影響を調べる必要があるだろう。例えば、非放飼区からの野生メスの移入が、野生オスよりも十分小さければ、放飼区における野生虫の繁殖を十分小さく抑えて、根絶させることができるかもしれない。また、不妊オスは、不妊化時の放射線照射で体細胞が傷つくことで、野生オスよりも移動能力が小さくなる場合があることが知られている [13]。この場合、不妊オスと野生オスの移動能力の差が、根絶の成否に与える影響についても調べる必要があるだろう。

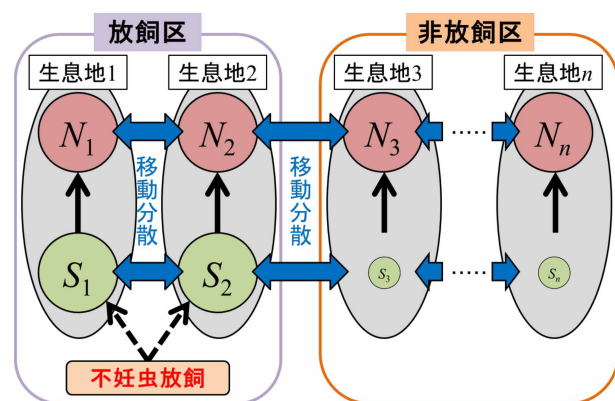


図 2 不妊虫を放飼するエリア (放飼区) と放飼しないエリア (非放飼区) を考慮したモデルの模式図。

## 6. おわりに

空間構造を考慮しないモデルでは、不妊虫の質 (不妊虫の性的競争力) と量 (放飼虫数) が十分であれば、SIT を用いた根絶防除事業は成功すると予想されてきた。しかし、実際の防除事業では、対象となる地域全てに不妊虫を放飼できない場合があり、放飼区内でも放飼の空間分布にムラができることが十分考えられる。これは、実際の防除の現場では、野生虫及び不妊虫の空間分布が不均一であり得ることを意味しており、それが根絶の成否に与える影響を調べる必要性があることを示している。最近の空間構造を考慮したモデルの解析から、対象虫の分散率が大きい場合には、非放飼区からの野生虫の移入が、分散率が小さい場合には、放飼区内の不妊虫の不均一な空間分布が、それぞれ根絶の成功の妨げになり得るということが示された。空間構造を考慮した SIT の個体群動態モデルはまだ数が少なく、雌雄間及び野生虫-不妊虫間の分散率の差が、根絶の成否に与える影響などをさらに調べる必要があるだろう。また、そこから得られた知見を、どのようにして実際の防除の現場にフィードバックして、役立てていくかについても考える必要がある。本稿で紹介したモデルは、SIT の対象となる特定の害虫についてパラメータを適用し、根絶の成否や臨界放飼率を調べたものである。ある害虫のパラメータをすべて測定するには非常に大きな労力がかかるが、個体群動態モデルを用いることで、どのパラメータが根絶の成否に決定的な影響を与えるかを予測することができる。また、複数の異なる不妊虫放飼パターン (e.g., どこに、どれだけの量・頻度で放飼するか etc.) の内、どのパターンが根絶を最も達成しやすいかを、害虫ごとに予測することもできるだろう。

## 参考文献

- [1] 伊藤嘉昭 (2008) 不妊虫放飼法の歴史と世界における成功例. 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術 (伊藤嘉昭 編). 海游舎, 東京, pp. 1-17.
- [2] Knipling E.F. (1955) Possibilities of insect control or eradication through the use of sexually sterile males. *J. Econ. Entomol.* 48: 459-462.
- [3] Berryman A.A. (1967) Mathematical description of the sterile male principle. *Can. Entomol.* 99: 858-865.
- [4] Itô Y. (1977) A model of sterile insect release for eradication of the melon fly, *Bacus cucurbitae* Coquillett. *Appl. Entomol. Zool.* 12: 303-312.
- [5] 伊藤嘉昭・山村光司 (2008) 不妊虫放飼法における野生虫数推定および放飼虫数決定モデル—沖縄のウリミバエ根絶事業で発展させた方法とその後の進歩いくつか. 不妊虫放飼法: 侵入害虫根絶の技術 (伊藤嘉昭 編). 海游舎, 東京, pp. 19-40.
- [6] Itô Y., Kawamoto H. (1979) Number of generations necessary to attain eradication of an insect pest with

- sterile insect release method: a model study. *Res. Popul. Ecol.* 20: 216-226.
- [7] Rhode R.H., Simon A., Perdomo J., Gutierrez C.F., Dowling Jr. D.A. (1971) Application of the sterile-insect-release technique in Mediterranean fruit fly suppression. *J. Econ. Entomol.* 64: 708-713.
- [8] Cirio U. de Murtas I. (1974) Status of Mediterranean fruit fly control by the sterile male technique on the Island of Procida. In: IAEA (ed.) *The Sterile-Insect Technique and Its Field Applications*. IAEA. Vienna, pp. 5-16.
- [9] Berryman A.A., Boggyo T.P., Dickman L.C. (1973) Computer simulation of population reduction by release of sterile insects. II. The effects of dynamic survival and multiple mating. In: IAEA (ed.) *Computer Models and Application of Sterile Male Technique*. Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture, Vienna, pp. 31-43.
- [10] Ikegawa Y., Himuro C. (2017) Limited mobility of target pests crucially lowers controllability when sterile insect releases are spatiotemporally biased. *J. Theor. Biol.* 421: 93-100.
- [11] Barclay H.J. (2005) Mathematical models for the use of sterile insects. In: Dyck V.A. (ed.) *The Sterile Insect Technique, Principles and Practice in Area-wide Integrated Pest Management*. Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture, Vienna, pp. 147-174.
- [12] Miller T.E.X., Shaw A.K., Inouye B.D., Neubert M.G. (2011) Sex-biased dispersal and the speed of two-sex invasions. *Am. Nat.* 177: 549-561.
- [13] Calkins C.O., Parker A.G. (2005) Sterile insect quality. In: Dyck V.A. (ed.) *The Sterile Insect Technique, Principles and Practice in Area-wide Integrated Pest Management*. Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture, Vienna, pp. 269-296.
-

## 【数理の小ネタ】

## Lotka-Volterra 方程式

中岡 慎治\*

## はじめに

Lotka-Volterra (LV) 方程式は、生物種間の相互作用を記述した個体群ダイナミクスの数理モデルである。数理生物学を学ぶ上で、教科書には必ず出てくる程 [1]、有名な方程式である。あえて煽った表現をすれば、Lotka (ロトカ) [2] と Volterra (ヴォルテラ) [3] によって独立に提案された基本方程式については、LV 通の三歳児であれば、保存量をソラで書けるほどであろう\*。いきなり脱線しつつあるので元に戻し、以下では真面目に LV 方程式にまつわる研究を紹介する。

## LV 方程式研究クイックツアー

前述したように、LV 方程式は 1920 年、1926 年にそれぞれ Lotka と Volterra によって提案された。基本方程式は、二種の捕食被食関係を記述したものであるが、その後、様々な形へと拡張され、研究が行われてきた。以下、数学的な表現としてはもっとも一般的である、一般化 LV 方程式を紹介する [1]。\$N\$ 種類の集団が相互作用している系を考えよう。変数 \$x\_i(t)\$ を時刻 \$t\$ における種 \$i\$ (\$i=1,2,\dots,N\$) の密度とする。それぞれの種は内的自然増加率 \$r\_i\$ で増殖 (\$r\_i\$ の符号が負の場合は減少) し、他種 \$j\$ と強度 \$a\_{ij}\$ で相互作用すると仮定する。このとき、一般化 LV 方程式は

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) \left( r_i + \sum_{j=1}^N a_{ij} x_j(t) \right) \quad (1)$$

で与えられる。パラメーター \$r\_i, a\_{ij}\$ は実数である。以下、\$a\_{ij}\$ を相互作用係数と呼ぶ。相互作用係数 \$a\_{ij}\$ が負のとき、種 \$i\$ は種 \$j\$ の存在によって負の影響を受ける。二種間が競争関係にある場合や、\$i\$ が \$j\$ に捕食されている場合である。相互作用のとり得る組み合わせは、\$N \times N\$ の相互作用行列 \$A = \{a\_{ij}\}\_{1 \leq i,j \leq N}\$ で表現できる。

## 少数種系

LV 方程式は、非線型の常微分方程式としては、二次の非線形項までを含む系である。種間の相互作用を記述する方式としてシンプルであるため、生態学に留

まらず、社会学や心理学においても広く応用がある。\$N=2\$ や \$N=3\$ の場合、LV 方程式を詳しく調べることで、種間相互作用がもたらす影響を分析できる利点がある。実際、伝統的な二種間の捕食・被食系のみならず、ジャンケンゲーム (三種競争系) は数学的分析のみならず、実験環境下では検証も行われている [5]。

## 多種系

生物群集を考える上で一般化 LV 方程式は度々登場してきた。有名なのは May による多様性安定性のパラドックス [4] である。\$A\$ がランダム行列である場合において、種数が多いほど共存平衡点は不安定になるという結果である。これは線型化系の安定性に即した結果であるが、以後は個体の適応的行動や相互作用の多様性・複雑性を考慮することで、群集が安定化することを示す理論結果が報告されている [6,7]。複雑ネットワーク理論の発展により、相互作用ネットワークの性質をより詳しく分析することも可能になった。多種共存に必要な群集のアセンブリールール [8] や、種の絶滅カスケードが生じる条件 [9] など、多種相互作用ネットワークの観点から研究が進んでいる。

## 数学理論

一般化 LV 方程式は一般に複雑な挙動を示しうる (ジャンケンゲームのヘテロクリニックサイクルやギルド内捕食系のカオス的挙動等) が、あるクラスの相互作用行列 \$A\$ については、共存平衡点が大域的に漸近安定であるための数学的条件が得られている。ある正の対角行列 \$D\$ (対角成分は正) が存在し、\$DA + A^T D\$ が負定値 (negative definite) である場合、相互作用行列 \$A\$ は Volterra-Lyapunov (VL) 安定という [10,11]。VL 安定な相互作用行列 \$A\$ に対して、LV 方程式系は大域的に漸近安定な平衡点をただ一つもつ。\$A\$ が VL 安定である場合には Lyapunov 関数を構成可能である [10]。なお、平衡点は必ずしも安定でなくても、生物種は共存し得る。平衡点に限らず、種の共存状態を示す力学系のアトラクターに着目することで、種の共存可能な条件を考察する方向性も存在する。パーマネンス理論という枠組みで、LV 方程式において種が共存するための数学的条件が得られている [11]。

\*JST さきがけ、東京大学生産技術研究所

\*ちなみに筆者は今現在 37 歳児であるが、未だに保存量をソラで書くことはできない。

## データ科学との接点

次世代シーケンサーの普及により、環境中に存在する生物由来のゲノムを読むことで、存在する種の同定が可能になってきた。とりわけ、バクテリアについては 16S rDNA 領域の可変領域を対象にした PCR アンプリコンシーケンスにより、腸内や皮膚上、もしくは土壌や海洋に存在する微生物菌叢を調べられるようになった。細菌叢データの変化を説明するため、無菌マウスへの細菌叢の定着実験で LV 方程式が活用されている。他、腸炎（潰瘍性大腸炎）やアレルギー、抗菌剤投与後は腸内細菌叢の構成が変化し、種の多様性が減少する現象（dysbiosis）が起こることもある。実データと LV 方程式を活用することで、dysbiosis に至る経過で細菌叢コミュニティの構造変化を捉えたり予測できる可能性が広がる [12] が、実用的な応用は今後の継続的な課題である。

## さいごに—実用的な利用に向けて—

LV 方程式のコンセプトモデルとしての有用性、美しい数学的性質から新興のデータ科学との接点までを紹介した。少なくとも、LV 方程式研究の方向性や手法、目的が多種多様であることは伝わったと期待している。「データ科学との接点」の段落で触れたが、ゲノムデータの取得が可能になった今現在、LV 方程式を実用的に利用して、予測や制御に活用する新たな方向性がみえてきている。同時に、解決すべき課題も浮上している。一般化 LV 方程式は、時間変動や種の移入も無視した閉鎖系の群集動態を対象にしているため、実用的な利用には適切な拡張が必要である。進化・適応と群集生態系の関連を明らかにした実証研究も進展し、個体レベルでの行動が群集動態に及ぼす影響の重要性に注目が集まっている。LV 方程式では、相互作用ネットワークの構造を暗黙のうちに規定することが必要であるが、近年では時系列解析手法による予測や因果の方向性推定など、方程式を仮定しない有効な手段が提案されている。したがって、群集動態を数学的に取り扱う上で、そもそも論として LV 方程式を群集動

態の理解に用いる上で適切かどうかについても、常に問いたashiながら進める必要がある。一方で、多方面に渡る研究成果の蓄積は、生態系の制御や予測を進める上で貴重な財産である。LV 方程式の新しい研究の方向性は、今後実研究の中で発展していくと思われる。

## 参考文献

- [1] 巖佐庸. 数理生物学入門. 共立出版 (1998).
- [2] A.J. Lotka, Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems, *PNAS* **6** pp.410-415, (1920).
- [3] V. Volterra, Variations and fluctuations in the numbers of coexisting animal species (1927), In: F.M. Scudo and J.R. Ziegler, eds., *The golden age of theoretical ecology: 1923-1940*, Lecture notes in biomathematics No. 22, Springer (1978).
- [4] R.M. May, Will a large complex system be stable?, *Nature*, **238**(5364), pp.413-414, (1972).
- [5] B.C. Kirkup and M.A. Riley, Antibiotic-mediated antagonism leads to a bacterial game of rock-paper-scissors *in vivo*, *Nature* **428** pp.412-414, (2004).
- [6] M. Kondoh, Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability, *Science* **299** pp.1388-1391, (2003).
- [7] A. Mougi and M. Kondoh, Diversity of interaction types and ecological community stability, *Science* **337** pp.349-351, (2012).
- [8] J.O. Haerter, N. Mitarai, K. Sneppen, Food Web Assembly Rules for Generalized Lotka-Volterra Equations, *PLoS Comput Biol* **12** e1004727, (2016).
- [9] S. Sahasrabudhe and A.E. Motter, Rescuing ecosystems from extinction cascades through compensatory perturbations, *Nat. Commun.* **2** (2011).
- [10] Y. Takeuchi. Global Dynamical Properties of Lotka-Volterra Systems, *World Scientific* (1996).
- [11] J. Hofbauer and K. Sigmund, The Theory of Evolution and Dynamical Systems, *Cambridge University Press* (1988).
- [12] G.K. Gerber, The dynamic microbiome, *FEBS Letters* **588** pp.4131-4139, (2014).

## 【数理の小ネタ】

## 巻きの理論形態モデル：有殻軟体動物を例に

野下 浩司\*

数理生物学においても生物の形を定量的に扱うケースは少なくない。例えば、反応拡散モデルによるパターン形成のシミュレーションやVertex Dynamicsモデルによる組織変形の解析などは馴染み深いだろう。こうしたモデルを利用し、あるパラメータ空間の範囲において興味ある現象が生じるかどうか相図を描いて調べたり、これらパラメータの組を表現型と見なし、量的遺伝学的解析をおこなったりする。生物の形を対象に数理生物学的な研究を行う場合、最終的な目的（＝面白い生物学的現象の発見・解明）の詳細は研究者によって異なるが、生物の形を何らかの特徴量と結びつけることは避けて通れない。

今回は、理論形態学と呼ばれる分野とそこで盛んに解析されてきた腹足類（いわゆる巻貝）やアンモノイド類の“巻く”殻の数理モデルを紹介したい。

## 1. 貝殻の数理

貝殻を記述・解析するための数理モデルは多数提案されてきたが、ここでは対数らせんモデル、Raupのモデル、成長管モデル、成長ベクトルモデルの4つに絞って紹介したい。しかし、その前に殻のでき方をおさらいしておこう。軟体動物の殻は、炭酸カルシウムを主な成分として生物が自身でつくる生体鉱物である。外套膜と呼ばれる上皮系の組織の辺縁部から炭酸カルシウムの結晶を分泌し殻口\*の“縁”へ少しづつ沈着させることで殻を成長させる「付加成長」と呼ばれる成長様式をとる。例えば、腹足類の場合は、巻きの中心に対して殻口の外側が内側に対して大きく成長することで、殻が巻くことになる。

今回紹介する4つのモデルはこの形作りの仮定を（程度の差はあるが）反映している。

## 1.1 対数らせん

最もシンプルな貝殻形態のモデルとして対数らせん（logarithmic spiral）モデルから見ていこう。極座標系を考え、動径 $r$ と偏角 $\theta$ に以下の関係があると

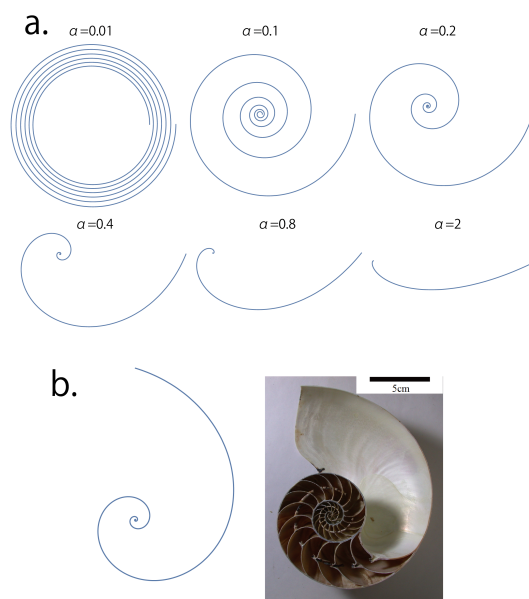


図1 対数らせん。a. 対数らせんモデルで表現できる平面的な巻きパターン。巻きパターンは $\alpha$ によって決まる。b. 黄金らせんとオウムガイ巻きパターンの比較。ここに示したオウムガイの巻きパターンは黄金らせんと比較して、成長の初期（内側）でやや緩く、終盤（外側）でややきつく巻く。

$$\frac{dr}{d\theta} = \alpha r(\theta),$$

$\alpha$ は成長率を定めるパラメータである。初期条件 $r(0) = r_0$ としたときの解は

$$r(\theta) = r_0 \exp(\alpha\theta)$$

となり、この平面曲線は対数らせんとなる。

これは本ニュースレター読者の皆様にはおなじみの指数成長モデルそのものだ。パラメータ $\alpha$ を変化させると様々な平面上での巻きパターンが描ける（図1a）。 $\alpha = \frac{\log[(1+\sqrt{5})/2]}{2\pi}$ のとき、所謂「黄金らせん（golden spiral）」となる。オウムガイの断面が黄金らせんに近いという話もあるが、実際のところは怪しい（図1b）。

## 1.2 Raupのモデル

確かに対数らせんは様々な巻きパターンを記述でき、多くの平巻の殻の近似に有用である。しかし、太さを

\* 科学技術振興機構 さきがけ、東京大学大学院 農学生命科学研究科 noshita@morphometrics.jp

\* 殻の終端の開開口部。軟体部はここから出てくる。

持った管（螺管）が3次元的に巻いている実際の貝殻を記述するにはいささか表現力が足りない．理論形態学が創始される契機となった Raup のモデル（Raup's model）を見てみよう [1-4]<sup>†</sup>

Raup のモデルのコンセプトは「母曲線と呼ばれる殻口形状を近似する閉曲線」が「巻軸を中心に回転しながら成長，転移することで螺管を近似すること」である．Raup のモデルではこれらの性質を指定するために4つのパラメータ，巻軸周りの母曲線一回転あたりの螺層拡大率  $W_R$ ，巻軸方向への転移率  $T_R$ ，巻軸からの相対的な臍サイズ  $D_R$ ，殻口のアスペクト比  $S_R$  を用いる．これらのパラメータは2次元的な非破壊計測により推定することが比較的容易であり（図2a），のちほど紹介する洗練されたモデルよりも Raup のモデルが実証研究に頻繁に用いられる要因の一つとなっている．

ここでは，Raup のモデルを以下のように定義する．

$$\mathbf{u}_R(\theta, \phi) = r_0 W_R^{\theta/2} \mathbf{R}_z(\theta) \left[ \begin{pmatrix} \cos \phi \\ 0 \\ \frac{1}{S_R} \sin \phi \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \frac{2D_R}{1-D_R} + 1 \\ 0 \\ 2T_R \left( \frac{D_R}{1-D_R} + 1 \right) \end{pmatrix} \right]$$

， $\theta$  は母曲線が巻軸周りに回転した角度， $\phi$  は殻口位置を指定するパラメータ， $\mathbf{u}_R(\theta, \phi)$  は  $\theta$ ， $\phi$  をパラメータとするパラメトリックな曲面であり，殻表面の位置ベクトルとなっている． $\mathbf{R}_z(\theta)$  は  $z$  軸回りの  $\theta$  回転を表す回転行列

$$\mathbf{R}_z(\theta) = \begin{pmatrix} \cos \theta & -\sin \theta & 0 \\ \sin \theta & \cos \theta & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

である．

Raup のモデルの4つのパラメータ（ $W_R$ ， $T_R$ ， $D_R$ ， $S_R$ ）を変化させることで多様な殻形態を描くことができる（図2b）．

しかし，現実はいずれも複雑である．

### 1.3 成長管モデル

Raup のモデルでは「巻軸」なる絶対的な軸が存在していた．しかし，世の中を見渡すと巻軸を認識することが難しい種が多数存在する．というのも，巻軸が先見的に与えられた軸ではなく，発生的制約とは言いつれないためである．ノタウチガイやヘビガイ，異常巻きアンモナイトはその良い例だ（興味ある方は Google 画像検索をして欲しい）．こうした「異常巻き」を示す殻を記述するために開発されたのが成長管モデル

<sup>†</sup> このモデルが提案されたのは 1960 年代中頃であり，Raup and Michelson [2] では様々な殻形態をアナログコンピュータで計算し，結果をオシロスコープで出力している．その図の一つは Science 誌の 174 巻 3663 号の表紙を飾った．

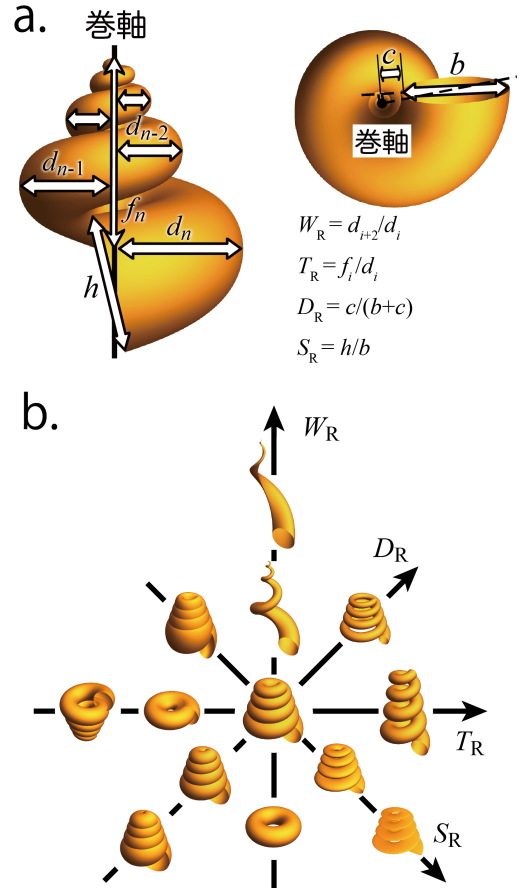


図2 Raup のモデル．a. Raup のモデルパラメータの推定方法．2次元的な非破壊計測によりパラメータを推定できる．b. Raup のモデルで表現できる様々な巻きパターン．4つのパラメータ（螺層拡大率  $W_R$ ，転移率  $T_R$ ，相対的な臍サイズ  $D_R$  及び殻口アスペクト比  $S_R$ ）を変化させることで多様な殻形態を描くことができる．図は [5] を元に改変．

(growing tube model) である [6-8]．成長管モデルは微分幾何における空間曲線の方程式を貝殻（太さを持った管）用に“改造”したモデルといえる．以下の様に Frenet-Serret の公式における曲率と捩率\*がそれぞれ管の太さ  $r_G$  で規格化された曲率（ $C_G(s) = r_G(s)\kappa(s)$ ）と捩率（ $T_G(s) = r_G(s)\tau(s)$ ）に置き換えられている．

$$\frac{d}{ds} \begin{pmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \\ \xi_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & C_G(s) & 0 \\ -C_G(s) & 0 & T_G(s) \\ 0 & -T_G(s) & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \\ \xi_3 \end{pmatrix},$$

$\{\xi_1, \xi_2, \xi_3\}$  は Frenet 標構（曲線上の局所座標系）であり，この局所座標の発展により巻きパターンの動態を記

\* 曲率は空間曲線の曲がり具合を示す量．空間曲線を局所的に円で近似した場合の円の半径（曲率半径）の逆数．曲率  $\kappa = 0$  で直線になる．捩率は空間曲線の平面曲線からの垂離（ねじれ）の程度を示す量．捩率  $\tau = 0$  で平面曲線となる．詳しくは [9] などを参照．

述する（詳細は [6,10] を参照）． $s$  は成長段階（growth stage）と呼ばれるパラメータで、弧長パラメータ  $l$  と以下のように関係づけられる．

$$\frac{dl}{ds} = r_G(s).$$

$s$  を成長にかかる時間と考えれば、管の長さ  $l$  の成長速度が殻口サイズ  $r_G$  に比例することを意味する．

一方で管の太さの成長は

$$\frac{dr}{ds} = E_G(s)r_G(s)$$

とモデル化される（ここで用いた  $E_G$  はオリジナルの岡本の  $E$  [6] とは異なり、 $E_G = \log(\text{岡本の } E)$  という関係にある）． $E_G$  が一定であれば指数成長となる．

結果として、その管の巻きパターンは

$$\mathbf{p}_G(s) = \mathbf{p}_0 + \int_0^s r_G(s') \xi_1(s') ds'$$

となる．

各パラメータを変化させることで Raup のモデルと同様に様々な巻きパターンを表現できる（図 3b）．注目すべき点は、“巻軸を持たない” 巻きパターンも表現できることである（図 3b,c）．

成長管モデルは巻軸やグローバルな座標系（“人の視点”）を仮定せず、局所座標系（“軟体動物の視点”）に基づいたモデルである．結果として、あらゆる巻きパターンを記述することが可能となった．

#### 1.4 成長ベクトルモデル

これまで見てきた対数らせんモデル、Raup のモデル、成長管モデルはいずれも殻の巻きパターンと殻口形状をそれぞれ独立に記述していた（対数らせんの場合はそもそも殻口形状は対象としていない）．もう一度、軟体動物の殻の成長方法に立ち返ってみよう．軟体動物の殻は付加成長により炭酸カルシウムの結晶を殻の端に沈着させることで成長するのだった．こうした描像を直接的に定式化したのが成長ベクトルモデル（growth vector model）である [11]．

成長ベクトルモデルは以下のように定式化される．

$$\mathbf{g}(s, \phi) = \frac{1}{r(s)} \frac{\partial \mathbf{u}(s, \phi)}{\partial s}, \quad (1)$$

$s$  は成長段階、 $\phi$  は殻口位置を指定するパラメータ、 $\mathbf{g}(s, \phi)$  は、成長段階  $s$ 、殻口位置  $\phi$  における殻の相対的な成長ベクトル、 $\mathbf{u}(s, \phi)$  は、成長段階  $s$ 、殻口位置  $\phi$  における殻表面の位置ベクトル、 $r(s)$  は成長段階  $s$  における殻口サイズを表している．

まさに殻口の縁における局所的な成長勾配を直接的に記述している（図 4）．これら局所的な成長ベクトルを殻口に沿って全ての点で定義できれば巨視的な殻形態が定まる．成長ベクトルモデルに至り、我々は殻口

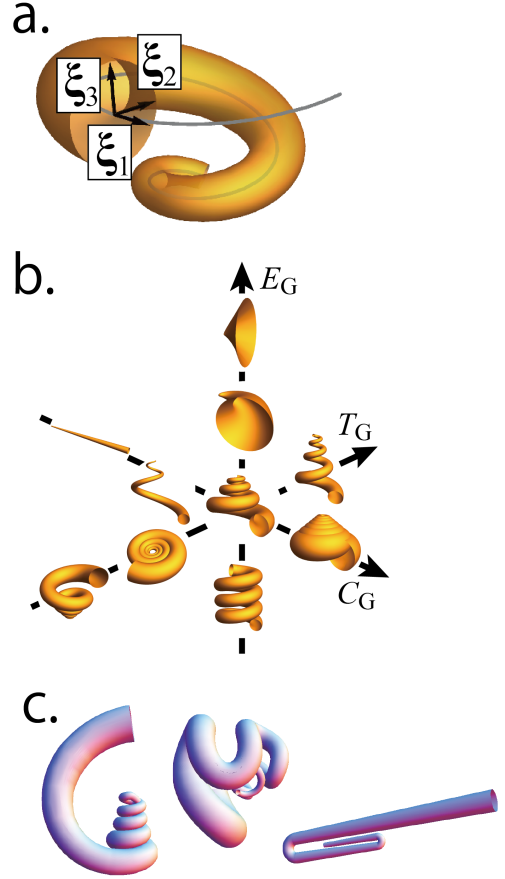


図 3 成長管モデル．a. 成長管モデルにおける Frenet 標構．巻きパターンを近似する空間曲線の局所座標系  $\{\xi_1, \xi_2, \xi_3\}$ ．b. 成長管モデルで表現できる様々な巻きパターン．3つのパラメータ（螺管拡大率  $E_G$ 、規格化された曲率  $C_G$  及び規格化された捩率  $T_G$ ）により多様な殻形態を描くことができる．c. 巻軸が一定ではない殻形態．異常巻きアンモナイト *Ainoceras kamuy* (左), *Nipponites mirabilis* (中央), *Polyptychoceras* sp. (右) の成長管モデルパラメータの値は [6] の図 10-11 を参照した．a 及び b の図は [5] を元に改変．

辺縁部でのミクロな成長の積み重ね（付加成長）の結果として、マクロな殻形態が作られることを表現するモデルを手に入れた．あらゆる殻形態を記述できる可能性を得たが、その大きすぎる自由のために些か使い勝手が良くない．しかし、特定の殻形態を作り出さる局所成長のパターンを記述するために利用しようとする試みがなされている [12–14]．

## 2. 形態空間の解析

これまで4つの貝殻形態を記述するための理論形態モデルを見てきた．確かに美しい貝殻形態を様々に描けることはそれだけで嬉しい．しかし、それ以上の科学的価値がある．例えば、我々はなんとなく腹足類（巻貝）には巻軸があるものだと思っていた．ところが

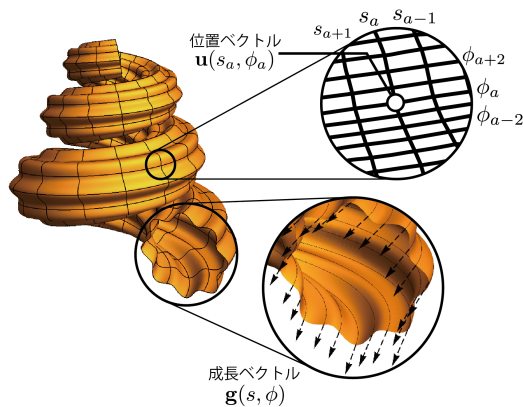


図4 成長ベクトルモデル. 殻口上のベクトル場により巻きパターンを支配する成長勾配を記述する. 図は [5] を元に改変.

Raup のモデルと成長管モデルの対比から (少なくとも腹足類においては多くの場合) 巻軸とはある種の虚像であることがわかった. 特定の仮定に基づいたモデルを考えることは (仮定が支配的な遺伝子や制御ネットワークより抽象的であっても) 対象の形態形成プロセスや潜在的な形態的多様性への示唆を与えてくれる.

最後に, 理論形態モデルを利用した研究 (理論形態学) における重要なコンセプトである形態空間 (morphospace) とその解析例に触れてこの文章を終えたい. 形態空間とは理論形態モデルの各パラメータを各軸にとった空間のことで, つまりは「ある数理モデル (= 理論形態モデル) のパラメータ空間」のことである. 形態空間の解析は我々に存在したかも知れないかたちの解析を可能にする. Raup は先にあげた Raup のモデルのパラメータのうちの3つ (螺層拡大率  $W_R$ , 転移率  $T_R$  及び相対的な臍サイズ  $D_R$ ) で様々な貝殻形態をパラメータ化し, 形態空間中に位置づけた ([3], 図5). その結果, Raup のモデルで表現できる貝殻形態の大部分が自然界に存在しないこと, 各分類群がクラスターを形成し, 異なるパラメータ領域に分布していることを明らかにした. そして, この分布の偏りを形態の機能的制約や発生的制約から解釈しようとした. 例えば, 腹足類やアンモノイド類が  $W_R$  が小さく巻きが重複する領域 (図5の点線より上の領域) に分布するのは捕食者から防御や殻の力学的強度を確保するためと指摘している. また, 二枚貝類は二枚の殻がその殻頂部で接する必要があるために, 多くの種では図5の点線より下の領域にしか分布できない.

もちろん採用するモデルや仮定に応じて, 得られる形態空間とそこに与えられる計量は異なる. しかし, 目で見ることができるが故に蔑ろにしがちな形態形質について「自分が今, 何を解析しているのか」を明確にすることは重要であり, 理論形態学的なアプローチがその一助となればと思う.

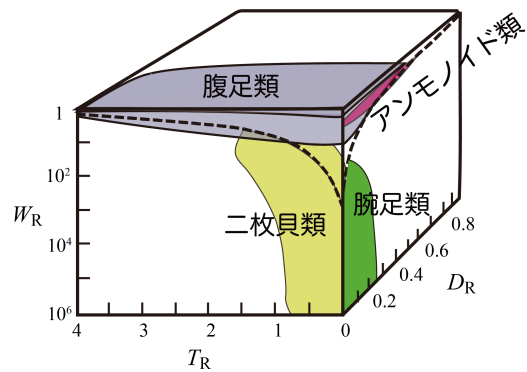


図5 Raup の形態空間. Raup のモデルのパラメータ (螺層拡大率  $W_R$ , 転移率  $T_R$  及び相対的な臍サイズ  $D_R$ ) を各軸にとったパラメータ空間上に, 巻く殻をもつ分類群の殻形態をプロットしたもの. 各分類群がクラスターを形成し, それぞれ特定のバイアスしたパラメータ領域に分布していることがわかる. これらの偏りはそれぞれの分類群の生態的, 構造的, 発生的制約を反映していると考えられる. [3] の図4を元に改変.

### 3. 謝辞

オウムガイの断面画像 (図1c) を提供して頂いた唐沢 與希氏 (三笠市立博物館) に感謝する. 吉田 勝彦博士 (国立環境研究所) には原稿を校閲いただき, 筆者の意図するところを把握した有益なコメントを頂戴した. ここに記して感謝の意を表する.

### 参考文献

- [1] Raup, D. M.: Computer as Aid in Describing Form in Gastropod Shells, *Science (New York, NY)*, Vol. 138, No. 3537, pp. 150–152 (1962).
- [2] Raup, D. M. and Michelson, A.: Theoretical Morphology of the Coiled Shell, *Science (New York, NY)*, Vol. 147, No. 3663, pp. 1294–1295 (1965).
- [3] Raup, D. M.: Geometric analysis of shell coiling: general problems, *Journal of Paleontology*, Vol. 40, No. 5, pp. 1178–1190 (1966).
- [4] Raup, D. M.: Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids, *Journal of Paleontology*, pp. 43–65 (1967).
- [5] Noshita, K.: Theoretical Morphological Models of Molluscan Shells, *figshare* (2017).
- [6] Okamoto, T.: Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry, *Palaeontology*, Vol. 31, No. 1, pp. 35–52 (1988).
- [7] Okamoto, T.: Developmental regulation and morphological saltation in the heteromorph ammonite Nipponites, *Paleobiology*, Vol. 14, No. 3, pp. 272–286 (1988).
- [8] Okamoto, T.: Changes in life orientation during the ontogeny of some heteromorph ammonoids, *Palaeontology*, Vol. 31, No. 2, pp. 281–294 (1988).

- 
- [9] 小林昭七：曲線と曲面の微分幾何, 基礎数学選書, Vol. 17, pp. 1–29 (1977).
- [10] Noshita, K.: Quantification and geometric analysis of coiling patterns in gastropod shells based on 3D and 2D image data., *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 363, pp. 93–104 (2014).
- [11] Hammer, Ø. and Bucher, H.: Models for the morphogenesis of the molluscan shell, *Lethaia*, Vol. 38, No. 2, pp. 111–122 (2005).
- [12] Urdy, S., Goudemand, N., Bucher, H. and Chirat, R.: Growth-dependent phenotypic variation of molluscan shells: implications for allometric data interpretation, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, Vol. 314, No. 4, pp. 303–326 (2010).
- [13] Urdy, S., Goudemand, N., Bucher, H. and Chirat, R.: Allometries and the morphogenesis of the molluscan shell: a quantitative and theoretical model, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, Vol. 314, No. 4, pp. 280–302 (2010).
- [14] Noshita, K., Shimizu, K. and Sasaki, T.: Geometric analysis and estimation of the growth rate gradient on gastropod shells, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 389, No. C, pp. 11–19 (2016).
-

---

【書籍紹介】

## 「協力する種 制度と心の共進化」

若野 友一郎\*

「協力する種 制度と心の共進化」

サミュエル・ボウルズ＋ハーバート・ギンタス著

竹澤正哲 監訳

大槻久＋高橋伸幸＋稲葉美里＋波多野礼佳 訳

NTT 出版 (2017)

本書は、”A Cooperative Species - Human Reciprocity and Its Evolution” (2011, Samuel Bowles and Herbert Gintis, Princeton University Press) の日本語版である。ボウルズとギンタスは、社会科学・行動科学において強い影響力をもつ研究者であり、多くの実証データと比較しながら数理モデルやゲーム理論を用いつつ、ヒトの協力行動について多くの論文を発表している。原著は、彼らの研究成果を元にしつつ、『専門的な内容を数式だけでなく自然言語によって表現』し、それらを12章からなる大著にまとめたものである。多くの場合、原著の日本語版とは、冒頭に著者からの日本語版へのメッセージが加筆されたり、多少の訳注が加わったりしつつも、基本的には原著を日本語に翻訳した書籍である。しかしながら本書「協力する種 制度と心の共進化」は、普通の訳本には見られない優れた特徴を持っている。それは訳者たちによって執筆された、50ページ以上にもなる加筆部分である。(本書は全体で453ページ)。

例えば原著では、血縁淘汰モデルにおける基本的な方程式であるプライス方程式について、Appendix A10で解説しており、その部分は日本語版では6ページあるから、比較的詳しい解説が原著に存在しているといえる。しかしそれに加えて本書では、訳者の一人である大槻によるコラムとして、「プライス方程式とは」という4ページの挿入が別に独自に記述されている。その冒頭を引用すると、(プライス方程式は)『初学者には理解しにくい式であるのでその「ココロ」を説明したい』とあり、プライス方程式の各項の『「ココロ」』が、3ページかけて解説されている。コラムは全部で5つある。

加えて、何よりも本書が特徴的なのは、40ページにもおよぶ解説(竹澤正哲 大槻久 高橋伸幸)である。日本語版に解説がつくこと自体は珍しいことでは

ない。普通なら、原著の背景や学問上の意義などが解説されるが、本書の解説の内容は、そのような普通の内容に加えて、原著に対する強い批判が含まれている。特に、解説の3.2節「進化生物学からの批判」という部分は、協力の進化の研究に関わる数理生物学会員の多くにとって、恐らく最も興味があるであろう内容—協力の進化を考えると、血縁淘汰と複数レベル淘汰は別のメカニズムなのか—について論じている。ちなみに、本書の解説の各部分の執筆者はあまり明記されていないが、「進化生物学からの批判」の節は『大槻が詳細に論じていく』と解説の2.1節に明記されている。その3節から、あえて特徴的な部分だけを引用してみると『協力の進化という領域の現状を包括的に知る上で、本書は優れた書となっている』としつつも、『いくつかの看過できない問題が存在している』と述べている。さらに、『なぜ著者が用語への配慮を怠ったのか甚だ疑問である。しかし、本文を詳細に読むとこの疑問は解決するように思われる。著者らは配慮を怠ったのではなく、包括適応度そのものを誤って理解しているようなのだ』とあり、その後血縁淘汰にまつわるよくある誤解を解説した上で、『本書もその落とし穴に嵌っているように見える』と述べ、『ボウルズとギンタスによる血縁淘汰理論の理解と、現在の進化生物学者が血縁淘汰という単語で意味するところの間にはギャップがある』という指摘で結ばれている。

大槻にここまで書かせた原著、その詳しい内容とそれに対する批判の中身に、ニュースレターの読者も興味を沸いてきたのではないだろうか？

原著の内容を大まかに紹介すると、3章までは互惠性や協力行動などに関する基本的な解説や実証研究の紹介が主である。4章では、進化生物学が解説され、血縁淘汰、直接互惠性、間接互惠性、assortmentなどの考え方を紹介したあと、ヒトの協力行動の進化は従来の生物学の考えでは説明できない、と主張する。これをふまえて7章以降では、原著者の研究の紹介に入る。戦争のようなグループ間の闘争や、社会制度などのメカニズムを組み込んだ数理モデルを紹介し、プライス方程式などの手法でこれらを数理的に解析し、あるいはシミュレーションを行い、最終的には「複数レベル淘汰」がヒトという「協力する種」が進化した原

---

\*明治大学

因であると主張する。本書には一見するとそれほど数式はでてこないが、内容はほとんどが数理モデルに関係するものであって、進化生物学者から見て別分野の本とは切り捨てられない。ヒトの協力行動の進化モデルに対して、実証データを用いた大胆な定量的な解析が行われているのも本書の特徴である。たとえば、遺伝学から得られる各民族の FST の値や、考古学から得られる死者総数に占める戦死者の割合といったデータを、数理モデルに直接代入するという試みがなされている。

以上、数理モデルに関連する部分に注目して、「協

力する種 制度と心の共進化」を紹介した。実は解説のうち批判部分はさらに、3. 6 節「実験研究からの批判」、3. 7 節「フィールド研究からの批判」と続く。いちいち引用するのは差し控えるが、ここでも厳しい表現が散見される。すなわち原著は、数理モデル部分以外においても、突っ込みどころ満載のようである。日本の協力行動研究を牽引する研究者である、竹澤正哲＋大槻久＋高橋伸幸らによる原著の全訳と、それに対する忌憚のない科学的批判がセットになった日本語版は、日本語を解する研究者だけが味わえる特権かもしれない。

## 学会事務局からのお知らせ

### 1. 2017 年日本数理生物学会年次総会のお知らせ

2017 年度の年次総会が日本数理生物学会年会（2017 年 10 月 6 日～10 月 8 日・北海道大学）に合わせて開催されます。

■日時（予定） 10 月 7 日（土）17 時から

■会場（予定）会場内レクチャーホール

■議題（予定）

- (1) 2018 年日本数理生物学会・SMB 合同大会（シドニー開催）について
- (2) 2019 年日本数理生物学会大会について
- (3) 2016 年度決算および 2017 年度予算
- (4) その他

■報告事項（予定）

- (1) 研究奨励賞 第 12 回受賞報告
- (2) その他

### 2. 2018 年 数理理論生物学欧州会議のご案内

事務局宛に下記のとおり開催案内の告知依頼を受けましたので、一部翻訳の上、掲載いたします。

第 11 回数理論生物学欧州会議 (ECMTB: European Conference on Mathematical and Theoretical Biology) が、2018 年 7 月 23 日～27 日、ポルトガルのリスボンにて開催されます。2018 年は数理生物学の年にあたり (<http://euro-math-soc.eu/year-mathematical-biology-2018>)、ECMTB は欧州数学会、ポルトガル数学会との共催になります。既にミニシンポジウム、一般・ポスター講演の申込受付が開始しています。ミニシンポジウムなど講演申込の期限や参加登録費、その他の会議の詳細については、ECMTB の website (<http://www.ecmtb2018.org>) をご覧下さい。

### 3. 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

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

### 4. 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ます。また、現在会員の方で Biomath メーリングリストに未登録の方にもぜひ登録いただきますようお願いいたします。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](mailto: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。

## 5. 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、幹事長の中岡慎治 (secretary@jsmb.jp) へお問い合わせください。

## 6. 事務局連絡先

幹事長	中岡 慎治 (Shinji NAKAOKA)
会計	江夏 洋一 (Yoichi ENATSU)
幹事	佐藤 一憲 (Kazunori SATO)

〒153-8505 東京都目黒区駒場 4-6-1  
東京大学 生産技術研究所 中岡慎治  
E-mail: secretary@jsmb.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

### 編集部退任挨拶

今号で編集部が交代となります。何とか穴を空けずに発行を継続できてほっとしているところです。

ニュースレターの編集に携わって実感したのが、著者の皆様の原稿にかける思いです。どの原稿も非常にわかりやすく、力のこもったものとなっております。これだけの原稿を仕上げるには、相当な時間と労力がかかっていることは想像に難くありません。近年の研究機関のブラック化に伴い、研究者は皆忙しくなっております。特に、まだポストドクの立場にある人は、査読無しの日本語の“雑文”を書くよりも、学術論文を書いて将来を切り開かなければなりません。その中でこれだけの原稿をお寄せいただけるのは大変ありがたいことであると思いますし、各原稿に込められた著者の皆様の思いが少しでも読者の皆様に伝われば幸いです。

それぞれの原稿はわかりやすく、要点を的確に捉え、しかも全体像がわかるように書かれており、それぞれの分野の入門として最適だと思います。日本語でこれだけの質の原稿が読めるのは大変ありがたいことだと思います。研究の世界での公用語は英語であり、国内学会の英語化の動きも進んでいます。世界で戦うために英語に習熟することは必要不可欠であり、それはもう既に前提と言っても良いと思います。しかし、日本で生まれ育った人の大部分は、普段日本語を使っています。情報伝達の手段としてはもちろん、深い思考を行うためのツールとしても、外国語を使うよりも日本語の方が便利です。そのため、初学者にとって、初めて触れる入門書は英語よりも日本語の方が遙かに理解しやすく、学問の基礎を構築するために効果的だと私は思います。私自身も数理生物学を始めたばかりの時、日本語で書かれた本や解説文にかなり助けられました。学問世界の英語化はこれからも進んでいくでしょう。しかし、初学者の皆さんへの“離乳食”として（もちろん、中堅、ベテランの研究者が自分の専門外の内容に触れる時も）、このニュースレターのように、質の高い日本語の解説文を掲載する媒体は長く大切にしたいと私は思います（10年もすればどっかの巨大IT企業がスマホで同時通訳してくれるようになるかもしれないし。。。）。それは初学者の初期生存率を

上げて優れた人材の供給に貢献し、さらに数理生物学内での分野同士の相互理解を進めることによってイノベーションの基盤となり、数理生物学のさらなる発展に寄与すると信じております。

言うまでも無く、著者の皆様に大変感謝しております。個人的なコネクションでお願いしたり、学会会場で初対面にもかかわらずいきなり原稿の話をしたり、懇親会でお酒の勢いを借りてナンパしたりしてご迷惑をおかけしたことと思います。心からお詫び申し上げます。それでも快くご協力いただき、珠玉の原稿をお寄せいただきましたことは感謝しても仕切れません。ご恩は一生忘れません。ご恩が大きすぎるのでいかに報いれば良いのか、皆目見当もつきませんが、今後何らかの形でお返しできれば幸いです。まずは、著者となっていたいただいた方から原稿を依頼されたら二つ返事で引き受けることから始めたいと思います。岡山大の佐々木徹先生、東京大の中岡慎治様には学会事務局の業務で大変お世話になりました。多大なるご迷惑をおかけしたことと思います。ここにお詫び申し上げると共に心から感謝を捧げさせていただきたいと思います。編集部の皆様には本当に助けられました。横溝さんには非常に細かいところまで原稿をチェックしていただきましたし、一人だけ遠方に離れているのでなかなか自由はきかなかったですが、川口さんにもよくアドバイスやコメントをいただきました。「振り返ればそこにいる」状態の鈴木さんには（本当に物理的に私の後ろに座っている）、よくヘルプをお願い、手伝っていただきました。また、特に加茂さんにはtexの編集を一手に引き受けていただきましたし、企画のアイデア出しや著者選定まで、大車輪の活躍をしていただきました。加茂さん無しではとても発行を続けることは出来ませんでした。編集部の皆様には心からお礼申し上げます。

最後に偉い先生方へお願いします。日本語の解説文は、業績としては現在非常に軽く扱われています。しかし、実際にこのような原稿を書こうとすれば、その分野を深く理解していなければならないですし、それをわかりやすく解説するためにはさらなる修行が必要になりますので、ニュースレターの原稿は、本人の力量の高さを示すと思います。また、専門的な内容をわかりや

すく伝えることが出来る、という“実績”を持つ人は、学生をうまく指導することが出来ると思いますし、広報をうまくこなすことも出来ると思います。公式な評価体系に導入することは急には出来ないと思いますが、評価する立場に立つ偉い先生方におかれましては、せめて数理生物の分野の中だけでも、このニュースレターに掲載された原稿の価値をもっと高く、論文1本に準じるくらいには評価していただけるように、切にお願い申し上げます。(吉田)

編集を担当した加茂です。原稿を届けてくれた皆さまにまずは感謝！熱い思いをたくさんいただきました。ごつつあんです。

LaTeXで作成してくださった方、大変助かりました。LaTeX以外の媒体（ワードとか）で届いた原稿をいかにしてオリジナルに忠実に移植するかということに心砕きましたが、著者の方、ご満足いただけたでしょうか。

数理生物のニュースレターには優れたクラスファイルが用意されているので、基本、テキストコピペでかなり見栄え良い物ができます。このクラスを作成していただいた先人達に感謝です。が、それでもやはり、細かな調整は必要で、インデントや行間の設定などは苦劳しました。特に写真は、一番きれいに見えるのはどのサイズか、二段組みに入れ込むか、ぶち抜きにするか等々、写真に応じてミリ単位で調整するのはジミーな作業でした。こういう作業を一人で(しかも夜中に)こつこつ行うのは精神的苦痛が伴うもので、誰か俺の苦劳を聞いてくれ〜とこの世界の片隅で何度も叫んでいたのですが、その叫び声は聞こえましたか？おかげで私のTeX力はかなり上がりました。

原稿はどれも優れもので、読むのを毎回楽しみにしていました。これだけの原稿がタダ読めるというのは大変ありがたいことです(年会費払ってるからタダでなひ?)。中でも楽しみだったのは「海外ラボへ行こう」。特に若い人達が(うーん、老けた言い方だなあ)、指導教官の手を離れ、独立した研究者としての最初の輝きを放つため、野望と希望と不安を抱えて海外に乗り込む姿が目につかぶようでした。雑務の海におぼれる近頃の私にとっては、懐かしくもありうらやましくもありました。その若い人、そうだ、海外に行こう！で、ニュースレターに投稿しよう。原稿お待ちしています。

編集委員長を務めてくださった、吉田勝彦さんには最大の感謝です。原稿をたくさん集めてくださって、ありがとうございます。各種学会で行った「狩り」も今となってはいい思い出です。

幾つか心残りもありますが(数理生物の系譜はもうちょっとやりたかったなあ)、私の仕事はこれでおし

まい。またどこかでお会いしましょう(多分10月)。(加茂)

ニュースレターの編集作業を大きな問題がなく終わられるのは吉田さんと加茂さんのおかげであると言っても過言ではありません。私の任務は執筆していただいた原稿の最初の読者として得をした気分を楽しむことでした。ニュースレターは今号で83号になりますが、その長い歴史の中では短い期間でしたが、編集委員として関わった事を嬉しく思います。これからもニュースレターの一読者として楽しんでいきたいと思っています。どうもありがとうございました。(横溝)

2年間編集委員を務めましたが、ほぼ吉田編集委員長と加茂編集委員のご尽力に頼りっきりで私はほとんど何もできませんでした(最初の原稿依頼でこけた気が...)。取れなかった原稿の代わりに(私以外の)現編集委員の企画が新規に掲載されました。中でも国立環境研の林さんのコラムは、個人的にドハマリしてしまい、就職後感じていたフィッシャーへの2面的な印象を林節で見事に昇華して下さいました。林さんを含め、原稿を執筆して下さいった皆様へ改めて心より感謝申し上げます。最後に、編集委員の吉田さん、加茂さん、横溝さん、鈴木さんに最大限の感謝を申し上げるとともに、ほとんどお助けできなかったことをお詫びいたします。(川口)

今回たまたまニュースレター編集委員長である吉田さんのもとでお世話になっていたご縁から、編集に関わらせていただきました。気づけば私が初めて数理生物学会に参加してからかれこれ10年以上過ぎていました。その間に学問の趨勢も変わってきているように思いますが、多くの方々が変わらず、また新たに数理生物学という分野に携わることでこうして続いているのだなと、あたかも大きな動物に寄り添うごとく、その息遣いを間近に感じる事ができたように思います。私自身も研究を通じてそうした営為に貢献していきたい、と思い新たにいたしました。(鈴木)

## 編集後記 83号

今号も無事発行でき、ほっとしております。

今回の奨励賞受賞者特別寄稿は、本格的な研究紹介となっております。これまでのものとは若干雰囲気は違いますが、特に規定はないのでこういう特別寄稿も良いのではないのでしょうか？どの年代に予防接種をすれば効果的、ということを実測できるのも魅力的です。モデルをやっていると、「お前の研究は机上の空論云々…」とよく言われますが、江島さんのご研究の

ように、性能の良いモデルを作れば現実の世の中に貢献出来るのだ、ということを示すことは、数理生物学にとって、特に世の中に余裕が無くなって役に立つことが求められがちな現在においては、非常に重要だと思います。また、肥満も伝染するかも、というのも面白いですね。確かに、みんなでご飯を食べに行ったり、目の前でおいしそうなケーキを食べられたら、ついつい自分も食べたくなります。それにとどまらず、ウィルス感染で肥満になると言われた日には、我々はどうすれば良いのでしょうか？(答え：お昼休みに野球をやる。効果てきめんです。)

今号の海外ラボ企画は入谷さんにフランス編をご執筆いただきました。食事情が恵まれすぎてますね。見るからにおいしそうなおランチの写真に釘付けでした。あれでパンとポテトが食べ放題とは。。。今行くとメタボで逆に苦しみそうですが、いくら食べてもおなかがいっぱいあの頃なら天国に思えたでしょう。フランス語と文化についての紹介も面白かったです。ちなみに入谷さんの海外ラボは真の意味での連載となる予定です。これまでの“流転の歴史”を連載してくださるとの事ですので、続編をお楽しみに。

池川さんには害虫防除に関する個体群生態モデルについて、大変力のこもった紹介記事を書いていただきました。この分野がなぜ必要とされるかから始まり、モデルの発展について、初期段階から順を追って、発生した問題をいかに解決してきたか、そして現在の課題はどこにあるのか、について非常にわかりやすく解説されており、編集部内でも高く評価されておりました。江島さんのご研究もそうですが、応用系の研究はいかに現場と対応させられるかが重要であり、それについて学ぶこともできると思います。

78号の海外ラボに続いて再び登場の野下さんに理論形態学についての原稿を書いていただきました。理論形態学とは生物の形作りを理論的に解析することを試みる分野であります。馴染みのない方が多いかもしれませんが、この分野で開発されてきた代表的なモデルについてわかりやすく解説されており、この分野になじみのない人への紹介としてぴったりの内容だと思います。また、美しい図も必見です(理論形態学は、対象とする形をいかにうまく再現出来るかが勝負になるので、美しい図が付随することが多い)。毎度のことですが、是非webバージョンもご覧ください。また、特にOkamotoモデルに関しては、化石標本の現物と見比べるとその見事さが実感できると思いますので、是非Nipponites(アンモナイトという絶滅生物の仲間)でweb検索してお楽しみください。

このモデルにはいくつか逸話があり、その一つが“公表の危機”です。今では考えられないですが、最初の論文は投稿後、編集部で2年(!)放置され、さすがに岡本さん(当時は博士課程の学生)の指導教官がた

まりかねてアメリカの編集部に国際電話突撃を敢行したところ(当時は電子メールなどというものは存在しない)、レフェリーがいないから困ってるとの返答でした。確かに革命的な研究だったので誰に審査をお願いすれば良いのかわからなくなってしまうのも仕方ないかと思いますが、「そんなの言い訳になるか!レフェリーを見つけるのがお前らの仕事だろうが!」と先生がぶち切れ遊ばされたら、そこからやっと審査が動き始め、無事掲載されることになったのですが、後発の類似研究が発表されたのがそのわずか4ヶ月後というギリギリの状況でした。原著論文に掲載されている、当時N88-BASICで書かれた素朴なコンピュータグラフィックスの隙間に数々の激動のドラマが隠れていることを想像していただければその味わいも深みを増すと思います。形を再現すること、そしてその形を作るメカニズムに迫ることに是非多くの人に興味を持っていただければ幸いです。

中岡さんにはLotka-Volterra方程式について小ネタ原稿を書いていただきました。長大な歴史と膨大な先行研究のあるLotka-Volterra方程式についてどのようにまとめられるのだろうか、と依頼しておきながら大変気になっていたのですが、ポイントを見事に抑えて、小ネタの想定分量にきっちり収めていただきました。わずか2ページに収めていただいたので、当然のことながら書かれていないこともあると思います。実際にご本人はかなり悩まれて取舍選択をされたようで、その痕跡が元ファイルに残っていたそうです。そのため、俺にも一言言わせろ、という方も多いかと思いますが、それは中岡さんが悩み抜いて削除した内容かも知れません。それでも是非書きたい、という熱い気持ちをお持ちの方は次期編集部にご相談ください。最終節では実用的な利用に向けて蓄積された大量のデータを使うことが紹介されていますが、その中で「方程式を仮定しない有効な手段」について触られています。実は現編集部の一人の鈴木健大さんが最近それに関する新しい手法を開発した論文を発表しています。「査読者(編集部)の論文を引用しろ」という場面にたまに遭遇しますが、さすがにニュースレター本文にねじ込むことは職権濫用であり、著者の中岡さんに失礼だと思いましたので、編集後記で宣伝させていただくことをお許しください。Suzuki, K. et al. (2017) An equation-free method reveals the ecological interaction networks within complex microbial ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*. DOI: 10.1111/2041-210X.12814

現編集部期間では初めてとなりますが、書評をお寄せいただきました。お読みいただければ実感していただけだと思いますが、大変魅力的な紹介文となっており、私も欲しくなっていました。まさか出版社の社員？と思ってしまったほどでございます(若野さん、すいません。。。)。是非紹介された本も手にとって

ください。みなさん、2年間ありがとうございました。

今号を持って編集部は交代となります。何とか穴を空けずに発行を継続できて良かったです。著者の皆様、事務局の皆様、読者の皆様、共同で編集にあたってください。編集部の皆様、大変お世話になりました。心から御礼申し上げます。(吉田)

日本数理生物学会ニュースレター第83号

2017年9月発行

編集委員会 委員長 吉田 勝彦

[jsmb.newsletter@gmail.com](mailto: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