

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 5月24日現在

機関番号：13801

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2008～2011

課題番号：20500204

研究課題名（和文） 格子ロトカボルテラ法による進化の研究

研究課題名（英文） Study on evolution by lattice Lotka-Volterra method

研究代表者

泰中 啓一 (TAINAKA KEI-ICHI)

静岡大学・創造科学技術大学院・教授

研究者番号：30142227

研究成果の概要（和文）：

個体ベースのシミュレーションモデルとして、「格子ロトカボルテラ模型」を開発し、格子上で生物の出生と死亡プロセスを行ってきた。とくに、1. 共生系の個体群動態を記述する試み。発散が回避でき、基本モデルが開発できた。2. 酵母菌密度効果の *in vivo* 研究。シミュレーションによって密度効果を研究した。その結果、密度効果の開始時に、「娘細胞の増殖停止」と「母細胞の集団破裂」が一斉に起きることを発見した。

研究成果の概要（英文）：

Since 1988, we have developed lattice version of Lotka-Volterra model as an individual-based model. Main results are as follows: 1. A simple population theory for mutualism: We derived simplest equations which contain essential features of mutualism. 2. In vivo study on the density effect of budding yeasts. We find two new events at inflection point of logistic growth: sudden stop of reproduction in daughter cells and mass explosion (apoptosis) of aged mother cells.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,200,000	360,000	1,560,000
2009年度	900,000	270,000	1,170,000
2010年度	900,000	270,000	1,170,000
2011年度	500,000	150,000	650,000
年度			
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：総合領域

科研費の分科・細目：情報学、感性情報学・ソフトコンピューティング

キーワード：

格子ロトカボルテラ模型、数値シミュレーション、生物進化、酵母菌、最適化、ゲーム理論

1. 研究開始当初の背景

代表者は、生物間の相互作用が有限の範囲で起きると仮定し、「格子ロトカボルテラ法」という格子確率模型を開発した。以来、世界中でたくさんの研究が続き、「格子ロトカボ

ルテラ模型」という一つの分野が形成された。代表者は、この分野の創始者で、約20年にわたって同一方法で、生物の個体群動態や生物進化の問題を研究してきた。

2. 研究の目的

1988年以来、代表者らは、個体ベースのシミュレーションモデルとして、「格子ロトカボルテラ模型」を開発し、格子上で生物の出生と死亡プロセスを行ってきた。本研究でも格子ロトカボルテラ模型を使い、モデリングと格子上のモンテカルロ・シミュレーションによって次の研究を行う：1) 存続可能性を基礎とした、新しい進化の最適化理論 (EMS 理論) を確立する。2) 「有限サイズ安定解析法」を確立する。これはシミュレーションによって、多種共存が安定かどうかを判定する解析手法である。3) 生物進化および様々な進化の最適化問題を考える。

とくに、本研究期間では、モンテカルロ・シミュレーションによって次の研究を行ってきた：

1. 共生系の個体群動態を記述する試み。現状の生態系動態予測手法を使うと、共生系に対して、個体数が無限大に発散してしまう。格子上の生物を想定し、個体ベースの第一原理から出発すると、発散が回避でき、基本モデルが開発できることが分かった。我々が作成した共生系基本方程式は、現実の共生系の個体群動態をうまく説明する。また過去の共生系方程式よりも、はるかにシンプルである (Iwata et al. Ecological Modelling, 2011)。ただし、もっと多くのデータによって検証する必要がある。

2. 酵母菌 (yeast) 密度効果の in vivo 研究について。酵母菌をフラスコの中で培養すると、指数増殖の後、密度が高くなると増殖が停止する (密度効果)。最近我々は、シミュレーションによって密度効果を研究した。その結果、密度効果の開始時に、「娘細胞の増殖停止」と「母細胞の集団破裂」が同時 (一斉) に起きることを発見した。これらの2種類の増殖停止現象を、はじめ格子シミュレーションによって予測した。その後、実験によって、「母細胞の集団破裂」が確認された (Hagiwara et al. PLoS One, 2011)。この論文の内容は、2度の国際会議招待講演によって紹介した。

3. 研究の方法

モデリングと格子上のモンテカルロ・シミュレーションによって生物進化および生態学の絶滅問題や適応 (最適化) 問題を研究する。研究代表者は、これまで生物間の相互作用が有限の範囲で起きると仮定し、「格子ロトカボルテラ模型」という格子上の確率模型を開発し、それによって生物の個体群動態や生物進化の問題を研究してきた。この格子モデルの結果は、格子空間構造を考えないモデル

(平均場理論)とは大きく異なっていた。生物の空間分布は、予想以上に大きな役割を担っていた。具体的な研究方法では、やはりこの格子確率模型を使う。

次の2点に重点をおき、研究を進める。

① 新しい進化の最適化理論 (EMS 理論) を確立する。とくに性比理論に応用し、その有用性を示す。

格子ロトカボルテラ法によって研究を進める。格子上にオスとメスを置き、出生および死亡プロセスを実行する。パラメータの条件が悪いとき (低出生率、高死亡率、性比が最適値からずれたとき等々)、個体群は絶滅する。性比の近接作用シミュレーションでは、定常密度が最大になる戦略 (EMS 戦略) 以外はほとんど絶滅する。すなわち、持続可能性だけで生き残る戦略が決定できる。生物のオス：メス比は、通常 1：1 であるが、僅かにずれていることが多い。たとえば人間の場合、男の子が女の子より多く生まれる。従来はズレの理論がほとんどなかった。我々は男の子が多く生まれる理由を説明した。哺乳類・昆虫・両生類は、さまざまなズレを進化させている。我々は、他大学の生物・生態学の先生と協力して、我々の開発した新しい方法でこのズレを説明する。またハーレムを形成する生物 (シカ、アザラシ) は、少数のオスがメスを独占している。それなのに、なぜ性比にズレがなく 1：1 であるのかを説明する。これらにより、繁殖上、一見無駄と思える不妊オスの進化を説明する。

② 有限サイズ安定解析法：多種共存の安定性

多種から成るシステムでは、平衡までの過渡的プロセスが長い。通常のシミュレーションでは共存しているように見えても、やがて絶滅することも多い。多種が共存できるかどうかをシミュレーションによって判定するため、2006年我々は「有限サイズ安定解析法：FSSA」を開発した。これは様々な格子サイズを使って比較し、シミュレーションによって、多種共存が安定かどうかを判定する手法である。平成20年度では、とくに外的な攪乱 (断続的な環境変化) にさらされた生態系モデルを考える。

有性生殖の進化、生物の寿命など「集団選択」の問題に取り組む。またさまざまな分野 (複雑系) の進化過程を考える。我々はこれまで「格子ロトカボルテラ模型」を、物理学における星の形成 (1993) 格子欠陥 (1994)、文化人類学におけるオーストラリア先住民の婚姻制度 (1994, 1996) などに適用してきた。去年はファッションの流行についての論文を書いた。これも「格子ロトカボルテラ模型」を適用したものである。今後、うわさの伝播や、社会科学 (地理学) の問題にも適応

する。たとえば、浜松地域における工場の立地についての研究である。ある規模以上の工場立地の時間的・空間的变化を詳細に調べたところ面白い結果を得た。工場が減るとき、工場が強く密集化するのである。これは生物の特徴と同じであり、空間パターンのダイナミクスが「格子ロトカボルテラ模型」によって、うまく説明できるかも知れない。

国内のおおきの協力者と共同研究を行ってきた。また外国人協力者として、共著者(アリゾナ大学の M. Rosenzweig 教授、ハワイ大学の Cox 教授) 各氏と共同研究を行った。

4. 研究成果

モデリングと格子上のモンテカルロ・シミュレーションによって生物進化および生態学の絶滅問題や適応(最適化)問題を研究する。我々は、これまで生物間の相互作用が有限の範囲で起きると仮定し、「格子ロトカボルテラ模型」という格子上の確率模型を開発した。それを応用し、生物の個体群動態、ゲーム理論、生物進化、生物絶滅の問題を研究する。我々の論文が PNAS に掲載され、プレスリリースされた。また、PLOS ONE や Evolution にも掲載された。今後、論文がもっと IP の高い雑誌に掲載されるようにいっそう努力する。

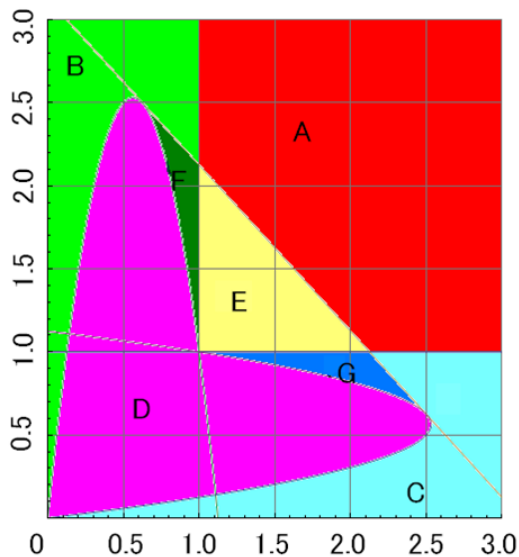


図1. 相利共生系の相図。縦軸と横軸は、両種の死亡率を表す。

モンテカルロ・シミュレーションによって次の成果が顕著である：

1) 共生系の個体群動態を記述する試み。現状の生態系動態予測手法を使うと、共生系に

対して、個体数が無限大に発散してしまう。格子上の生物を想定し、個体ベースの第一原理から出発すると、発散が回避でき、基本モデルが開発できることが分かった。我々が作成した共生系基本方程式は、現実の共生系の個体群動態をうまく説明する。図1には、相利共生系の相図が表示されている。ここで、縦軸と横軸は、両種の死亡率を表す。現実の共生系における、ほとんど全ての個体群動態を説明する。また過去の共生系方程式よりも、はるかにシンプルである(Iwata et al. *Ecological Modelling*, 2011)。ただし、もっと多くのデータによって検証する必要がある。

2) 酵母菌 (yeast) 密度効果の in vivo 研究について。

酵母菌をフラスコの中で培養すると、指数増殖する。しかしその後、密度が高くなると増殖が停止する(密度効果)。最近我々は、シミュレーションによって密度効果を研究した。その結果、密度効果の開始時に、「娘細胞の増殖停止」と「母細胞の集団破裂」が同時(一斉)に起きることを発見した。これらの2種類の増殖停止現象を、はじめ格子シミュレーションによって予測した。図2では、シミュレーションによって予測された破裂頻度の時間依存性が示されている。その後、実験によって、「母細胞の集団破裂」が確認された(図3)(Hagiwara et al. *PLoS One*, 2011)。この論文の内容は、2度の国際会議招待講演によって紹介した。

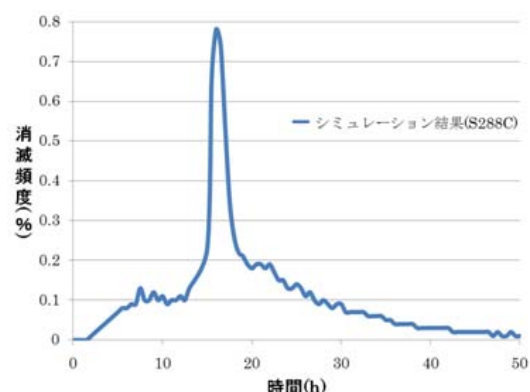


図2. 酵母菌における集団破裂のシミュレーションによる予測。酵母の年齢構成ダイナミクスの微分方程式(変数は無限次元)より、シミュレーションによって、破裂頻度を計算した結果である。

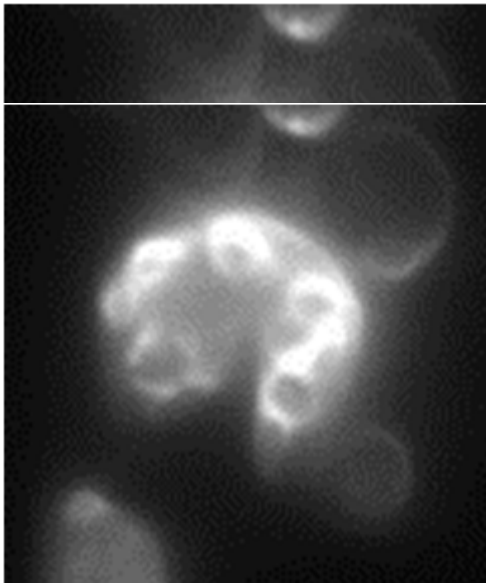


図3. 酵母菌における集団破裂の写真。このような破裂（アポトーシス）は、密度効果初期の短時間だけで観察される。

その他の研究として、次の成果がある。

・有限サイズ安定解析法。

存続可能性についてのテクニックとして、有限サイズ安定解析法（F S S A）を開発した（Europhys. Lett. 2007, Lect. Note. Computer Sci. 2008）。これはシミュレーションによって、多種（多状態）共存が安定かどうかを判定する解析手法である。従来、シミュレーション結果において、どのような相図になるか（絶滅するかどうか）は、判定しがたい問題であった。そのため数学的な「パーマネンス理論」（permanence theory）が発展した。しかし、この数学理論の適用は限られている。たとえば、理論での状態数は、高々2種か3種である。昨年、我々はシミュレーションによってパーマネンスを判定する方法（有限サイズ安定解析法：F S S A）を開発し、10種以上の状態数を持つ系に適用した。この解析法はシミュレーションによって判定するので、あらゆるモデルに適用できるという利点を持っている。とくに数理理論を適用し難い諸問題に対して、F S S Aを確立し、新しい進化の最適化理論の確立をめざす。

・最適化問題

さまざまな複雑系に対して、最適化の問題を研究してきた。今回の進化メカニズムにおける最適化メカニズムの応用は、企業における製品販売などプロジェクト戦略・人材の最適化の基盤となる知見である。とくに、昨今の経済の激動時代において、環境不確定性・リスクを踏まえた最適化問題は、保険の危険推定や企業の将来性の推定など産業界の健全

な発展への貢献となる。このように本研究における進化メカニズムの探求は、個別の技術というより、会社の戦略など、広範囲で重要な波及効果を持つものと予測される。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計 21 件）

1. S. Iwata, K. Kobayashi, S. Higa, J. Yoshimura and K. Tainaka. A simple population theory for mutualism by the use of lattice gas model. Ecological Modelling, 222 (2011) 2042-2048. 査読有り
2. T. Hagiwara, T. Ushimaru, K. Tainaka, H. Kurachi, J. Yoshimura. Apoptosis at inflection point in liquid culture of budding yeasts. PLoS ONE (2011)6 (4): e19224. 査読有り
3. F. Kato, K. Tainaka, S. Sone, S. Morita, H. Iida, J. Yoshimura. Combined effects of prevention and quarantine on a breakout in SIR model. Scientific Reports, vol. 1 No 10 (2011). 査読有り
4. Y. Nariai, S. Hayashi, S. Morita, Y. Umemura, K. Tainaka, T. Sota, J. R. Cooley and J. Yoshimura, "Life Cycle Replacement by Gene Introduction under an Allee Effect in Periodical Cicadas" PLoS ONE vol. 6 (2011) e18347. 査読有り
5. Yumi Tanaka, Jin Yoshimura, Chris Simon, John R. Cooley and Kei-ichi Tainaka, The Allee effect in the selection for prime-numbered cycles in periodical cicadas. Proc. Natl. Acad. Sci. USA (PNAS), Vol. 106, pp. 8975-8979 (2009). 査読有り
6. Yumi Tanaka, Taro Hayashi, Donald G. Miller III, Kei-ichi Tainaka, Jin Yoshimura, Breeding games and dimorphism in male salmon. Animal Behaviour, Vol. 77, 1409-1413 (2009). 査読有り
7. K. Kitamura, J. Yoshimura, K. Tainaka and S. Yokojima, Potential impacts of flooding events and stream modification on an endangered endemic plant, Schoenoplectus gemmifer (Cyperaceae), Ecological Research, Vol. 24, 533 - 546 (2009).
8. Jin Yoshimura, Taro Hayashi1, Yumi Tanaka, Kei-ichi Tainaka and Chris Simon.

Selection for prime-number intervals in a numerical model of periodical cicada evolution. *Evolution*, Vol. 63, 288-294 (2009). 査読有り

9. Tatsuo Miyazaki, Tatsuya Togashi, Nariyuki Nakagiri, Yukio Sakisaka, Kei-ichi Tainaka and Jin Yoshimura. Do spatial effects appear at low dilution rate in chemostat? *Ecological Complexity*, Vol. 6, 191-196 (2009). 査読有り

[学会発表] (計 25 件)

Kei-ichi Tainaka, “Mass Suicide of Aged Mother Cells at Inflection Point in Liquid Culture of Budding Yeasts.” The 5th International Congress on Mathematical Biology. June 4th, 2011, Nanjing, China (招待講演).

Kei-ichi Tainaka, “Individual-based models for mutualism.” The Third China-Japan Colloquium of Mathematical Biology. October 20, 2010, Beijing, China (招待講演).

[その他]

ホームページ:

<http://www.sys.eng.shizuoka.ac.jp/~tainaka/index.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

泰中 啓一 (TAINAKA KEI-ICHI)
静岡大学・創造科学技術大学院・教授
研究者番号 : 30142227

(2) 研究分担者

吉村 仁 (YOSHIMURA JIN)
静岡大学・創造科学技術大学院・教授
研究者番号 : 10291957

(3) 連携研究者

アリゾナ大学の M. Rosenzweig 教授、
ハワイ大学の Cox 教授。