

生態系モデルで見られる確率振動の解析

静岡大学 工学部 システム工学科 守田 智 (Satoru Morita)
Department of Systems Engineering, Shizuoka University

1 はじめに

生態系で見られる周期振動は、Lotka-Volterra モデルなどの決定論的な考えで説明されることが多い [1, 2]. この場合、モデル方程式にリミットサイクルを見出すことが重要となる. 一方で周期振動を確率振動として捉える考え方もある [3, 4]. 確率振動とは、決定論的な枠組みでの減衰振動にランダムなノイズが付け加わることによって振動が保たれているものをいう. 現実の振動がどちらの範疇にあるかを限られたデータから判断するのは容易ではない.

本研究では、Prey-Predator 系 (Host-Parasite 系) と SIRS 系に対する単純な確率モデルを考える. この場合、マルコフ的な遷移に限ると振動は常に確率振動の範疇におさまるが、遷移確率が履歴に依存するように拡張する (たとえば死亡率が年齢に依存するようにする) と確率振動から固定点が不安定化しリミットサイクル的な振動に転移する場合があることがわかった. また固定点が安定な場合の確率振動については、線形近似による解析が有効であることも示す.

2 モデル

2.1 Prey-Predator 系

一つ目のモデルとして prey と predator の 2 種からなる確率モデルを考える [5, 6]. まず個体群の生息域として N 個のパッチを考え、prey に対応する X , predator に対応する Y , 空地に対応する O の 3 状態があるとする. prey と predator はそれぞれ host と parasite と考えてもよい. パッチの状態は 3 つのプロセス

$$\begin{aligned} X + Y &\longrightarrow 2Y \\ X + O &\xrightarrow{r} 2X \\ Y &\xrightarrow{d} O \end{aligned}$$

に従い変化する. これらはそれぞれ predator による捕食, prey の増殖, predator の死亡を表しており r (d) は成長 (死亡) が起きる率を捕食が起きる率でスケールしたものである. 1 番目の式の意味は、2 つのパッチをランダムに選び 1 個目が X で 2 個目が Y であれば一定の確率で Y になるということである. 同様に 2 番目の式は、2 つのパッチをランダムに選び 1 個目が X で 2 個目が O であれば 1 番目の過程の r 倍の確率で X になるということである. 最後の式は 1 つのパッチを

ランダムに選びYであったとき1番目の過程の d 倍の確率で0にすることを意味する。 $N \rightarrow \infty$ の極限で微分方程式

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= -xy + rx(1-x-y) \\ \frac{dy}{dt} &= y(x-d)\end{aligned}$$

が得られる。ここで x, y はそれぞれ prey X と predator Y の頻度を表す。 $d < 1$ において必ず内部固定点

$$x_* = d, y_* = \frac{r(1-d)}{r+1}$$

が存在し、かつ安定となる拡張 Lotka-Volterra 方程式となる。

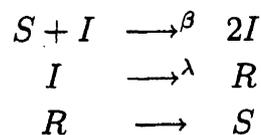
ここでは predator の死亡率 d がその年齢に依存するように拡張する。死亡率が一定ならばサバイバル関数は指数関数となるが、死亡時の年齢 t の分布をガンマ分布

$$\rho(t) = \frac{t^{k-1} \exp(-tk/T)}{\Gamma(k)(T/k)^k}$$

で与えることにする。ここで k は形状母数とよばれ $k = 1$ なら指数関数となる。 k が大きいほど平均寿命程度で死亡する傾向が強いことを意味している。 $k \rightarrow \infty$ でデルタ関数となり、時間遅れのあるモデルとなる。ガンマ関数を使うという仮定は、生物学的に必ずしも意味があるわけではないが数学的に取り扱いやすい点で採用した。すなわち死亡率の年齢依存性によってモデルは非マルコフ的になるが、 k が自然数の場合は次元を上げることでマルコフ過程として扱えるのである。

2.2 SIRS 系

もうひとつのモデルとして SIRS 系の確率モデルを考える。先ほどと同じように N 個のサイトを考え、それぞれ未感染状態に対応する S 、感染状態に対応する I 、免疫獲得状態に対応する R の3状態のいずれかであるとする。時間変化は以下のように与える。



各式の意味は Prey-Predator 系の場合と同様である。平均免疫保持期間を1として規格化しており、平均感染持続期間は $1/\lambda$ となっている。 $N \rightarrow \infty$ の極限で微分方程式

$$\begin{aligned}\frac{di}{dt} &= \beta(1-i-r)i - \lambda i \\ \frac{dr}{dt} &= \lambda i - r\end{aligned}$$

が得られる。ここで i, r はそれぞれ感染個体 I と免疫獲得個体 R の頻度を表す。基本再生産数は $R_0 = \beta/\lambda$ となり、 $\beta > \lambda$ で内部固定点 (エンデミックな固定点)

$$i_* = \frac{\beta - \lambda}{\beta(1 + \lambda)}, \quad r_* = \frac{(\beta - \lambda)\lambda}{\beta(1 + \lambda)}$$

が存在し、かつ安定となることが示せる。ここでは感染持続期間、免疫保持期間がそれぞれ形状母数 n, m のガンマ分布に従うとする拡張を行う。この仮定は prey-predator の場合に比較して現実的であると思われる。

3 確率微分方程式と線形解析

3.1 Prey-Predator 系

形状母数 k を整数の場合、確率モデルを $1/\sqrt{N}$ までを考慮した近似を使って以下のような確率微分方程式に落とすことができる。

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -x(y_1 + \dots + y_k) + rx(1 - x - y_1 - \dots - u_k) + \frac{1}{\sqrt{N}}f_x(t) \\ \frac{dy_1}{dt} &= x(y_1 + \dots + y_k) - kdy_1 + \frac{1}{\sqrt{N}}f_{y_1}(t), \\ \frac{dy_k}{dt} &= kdy_1 - kdy_2 + \frac{1}{\sqrt{N}}f_{y_2}(t), \\ &\vdots \\ \frac{dy_k}{dt} &= kdy_{k-1} - kdy_k + \frac{1}{\sqrt{N}}f_{y_k}(t), \end{aligned}$$

この式は、パッチが predator Y の状態にある段階を k 個の段階 (y_1, \dots, y_k) に分割し、 k_i から k_{i+1} への遷移が一定確率で起きるとみなすことで得られる。人口学的ノイズとして $1/\sqrt{N}$ に比例するノイズ項が付加されている。ノイズ項は相関関係を持つ。内部固定点においては以下のような関係となる。

$$\begin{aligned} \langle f_x(t)f_x(t') \rangle &= 2\eta_1\delta(t-t') \\ \langle f_{y_j}(t)f_{y_j}(t') \rangle &= 2\eta_1\delta(t-t') \\ \langle f_x(t)f_{y_1}(t') \rangle &= -\eta_1\delta(t-t') \\ \langle f_{y_j}(t)f_{y_{j+1}}(t') \rangle &= -\eta_1\delta(t-t') \end{aligned}$$

ただし、ここで

$$\eta_1 = \frac{dr(1-d)}{1+r} - \frac{d^2r^2(1-d)^2}{(1+r)^2}$$

である。ノイズ項を無視した場合、 $d < 1$ で内部固定点

$$(x_*, y_*/k, \dots, y_*/k)$$

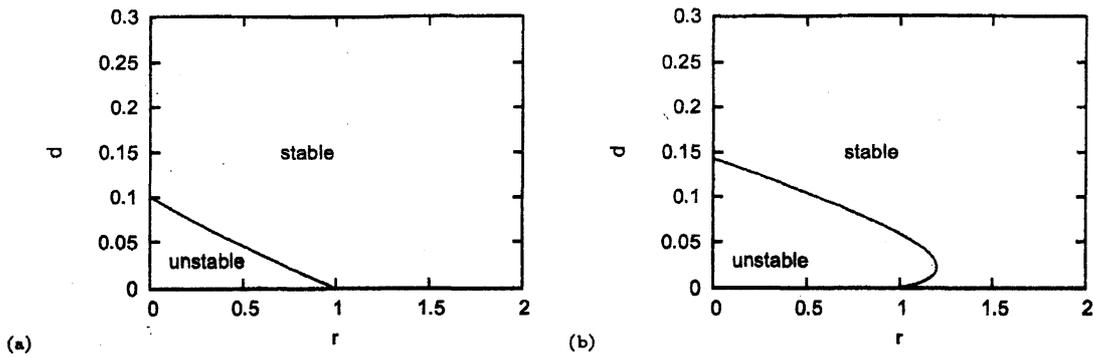


図 1: Prey-Preator 系における内部固定点の安定性解析の結果. (a) $k = 2$ の場合, (b) $k = 3$ の場合.

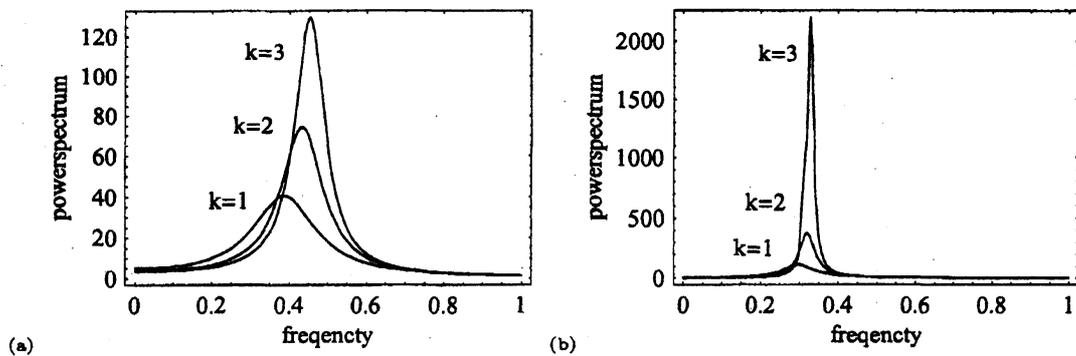


図 2: Prey-Preator 系におけるパワースペクトルを線形近似で計算したもの. パラメータは (a) $r = 1, d = 0.2$, (b) $r = 1, d = 0.1$. \sqrt{N} 倍してスケールしていることに注意.

を持ち, その安定性はそのヤコビ行列から計算できる. 一般的な k に対して計算することはできなかったのいくつかの k に対して計算を行った. $k = 1$ の場合は必ず安定であることが示せる. $k = 2$ と $k = 3$ の場合の結果を図 1 に示しておいた. d が小さい領域で不安定化している. また不安定化の傾向は k が大きいほど強い. 確率項を無視して数値計算を行うと内部固定点不安定な領域でリミットサイクルが得られる.

固定点不安定な領域では確率微分方程式を線形化して確率積分を計算することにより近似的に解ける. 自己相関関数やパワースペクトルなども計算できる. 例として図 2 にはいくつかの k に対してパワースペクトルを示した. この場合も k が大きいほど周期的な傾向が強いことが見て取れる.

3.2 SIRS 系

同様に SIRS 系に対しても $1/\sqrt{N}$ までを考慮した近似を使って以下のような確率微分方程式を得る.

$$\begin{aligned}\frac{di_1}{dt} &= \beta(1 - i_1 \cdots - i_n - r_1 \cdots - r_m)(i_1 + \cdots + i_n) - n\lambda i_1 + \frac{1}{\sqrt{N}} f_{i_1}(t) \\ \frac{di_2}{dt} &= n\lambda(i_1 - i_2) + \frac{1}{\sqrt{N}} f_{i_2}(t) \\ &\vdots \\ \frac{di_n}{dt} &= n\lambda(i_{n-1} - i_n) + \frac{1}{\sqrt{N}} f_{i_n}(t) \\ \frac{dr_1}{dt} &= n\lambda i_n - mr_1 + \frac{1}{\sqrt{N}} f_{r_1}(t) \\ &\vdots \\ \frac{dr_m}{dt} &= mr_{m-1} - mr_m + \frac{1}{\sqrt{N}} f_{r_m}(t)\end{aligned}$$

確率項には相関があり、内部固定点付近で以下のように書ける.

$$\begin{aligned}\langle f_{i_j}(t) f_{i_j}(t') \rangle &= 2\eta_2 \delta(t - t') \\ \langle f_{r_j}(t) f_{r_j}(t') \rangle &= 2\eta_2 \delta(t - t') \\ \langle f_{i_j}(t) f_{i_{j+1}}(t') \rangle &= -\eta_2 \delta(t - t') \\ \langle f_{i_n}(t) f_{r_1}(t') \rangle &= -\eta_2 \delta(t - t') \\ \langle f_{r_j}(t) f_{r_{j+1}}(t') \rangle &= -\eta_2 \delta(t - t')\end{aligned}$$

ただし、ここで

$$\eta_2 = \frac{\lambda(-\lambda^3 + \beta(\lambda - 1)\lambda + \beta^2)}{\beta^2(\lambda + 1)^2}$$

確率項を無視した場合、 $\beta > \lambda$ で存在する内部固定点

$$(i_*/n, \dots, i_*/n, r_*/m, \dots, r_*/m)$$

の安定性は、ヤコビ行列から計算される. $(n, m) = (1, 1), (1, 3), (2, 1), (2, 2)$ の 4 通りでは内部固定点は常に安定であることが示せる. その他の n, m のいくつかの組み合わせに対して結果を図 3 に示す. 図 3 からわかるように λ が大きい領域で不安定化が起きている. この領域は、感染持続期間に比べ免疫保持期間が長い状況に対応している. ここでも確率項を無視して数値計算をすると不安定化が起きている領域ではリミットサイクルが見られることが示される. 内部固定点が安定な場合、Prey-Predator 系と同様に線形化して確率積分を行うことで近似的に解ける.

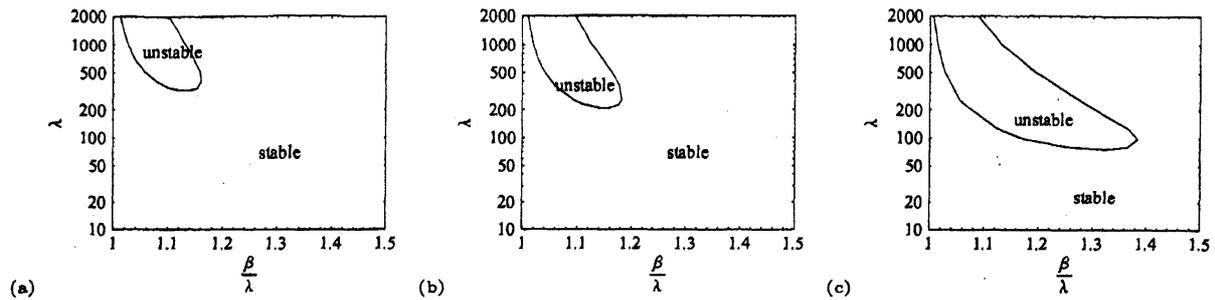


図 3: SIRS 系における内部固定点の安定性解析の結果. (a) $n = 1$, $m = 3$ の場合, (b) $n = 2$, $m = 3$ の場合, (c) $n = 1$, $m = 4$ の場合.

4 まとめと展望

2種類のモデルに対して線形近似の範囲で確率振動を解いた. 確率モデルをシミュレーションした場合と比較すると良くあっていることも確認している. 線形化して確率積分を解くためには確率項を内部固定点での値を用いているが、なぜこの近似でよいかはいまのところ明らかでない. そのため近似の精度や適用範囲についてもはっきりしたことは言えない.

遷移にかかる期間に対してガンマ分布を用いた形状母数を大きくすると振幅が大きくなるが、これは直感的にも正しく驚くべきことではない. 場合によってはホップ分岐がおきリミットサイクルが生じる. この領域での系の振る舞いは線形近似では解けない. 確率振動からリミットサイクルへの転移現象については、非線形の確率微分方程式をもうすこしきちんと取り扱えば明らかにできるだろう. 今後の課題としたい. またガンマ分布以外への拡張も課題のひとつである.

参考文献

- [1] N. S. Goel, S. C. Maitra and E. W. Montroll: *Rev. Mod. Phys.* **43** (1971) 231,
- [2] J. Hofbauer and K. Sigmund: *Evolutionary Games and Population Dynamics* (Cambridge University Press, 1998).
- [3] R. M. Nisbet and W. S. C. Gurney: *Nature* **263** (1976) 319.
- [4] R. M. Nisbet and W. S. C. Gurney: *Modeling Fluctuating Population* (Wiley, New York, 1982).
- [5] Satoru Morita and Kei-ichi Tainaka, *Population Ecology* **48** (2005) 88.
- [6] Satoru Morita, Yu Itoh and Kei-ichi Tainaka, *J. Phys. Soc. Jpn.* **74** (2005) 819.