

格子空間上の個体群動態／ペア近似の数理解析モデリング

Population Dynamics on Lattice Space:
Modelling by Pair Approximation

* 佐藤一憲

* 静岡大・システム工学

* Kazunori Sato

* Department of Systems Engineering, Faculty of Engineering,
Shizuoka University, Hamamatsu 432-8561 JAPAN
sato@sys.eng.shizuoka.ac.jp

格子モデルを用いた数理生物学におけるモデリングは、空間構造のある生物集団のダイナミクスを解析する場合に、もつともわかりやすく、またもつともシミュレーションをおこないやすい、ということもあって、これまでに、非常に広範囲の生物現象に対して適用されてきた。また、格子モデルによるモデリング手法にはいろいろなものが含まれていて、時間発展の仕方や各格子点の取りうる状態に応じて、セルオートマトン、無限粒子系、結合写像格子、大域結合マップ、などいろいろな名称がつけられている。

しかし、その数理解析方法は一般的には極めて難解であり、現段階で知られていることは極めて限られている。たとえば、もつとも単純でもつとも研究されているコンタクト・プロセスという無限粒子系のモデルは、空間構造の入った（局所的相互作用のある）伝染病のモデル（SIS モデル）であり、各格子点は感受性個体（ S ）または感染個体（ I ）のいずれかの状態をもっていて、感受性個体は隣り合った感染個体の数に比例した遷移率で感染する一方で、感染個体は隣り合った個体の状態には依らずに一定の遷移率で感受性個体に戻る（病気が治癒する）というものである。このモデルには、すべての格子点が感受性個体である場合と、感受性個体と感染個体が混在しているという場合の、2つの定常状態があることはわかっているのだが、感染個体1個体あたりの感染率 λ がどのくらいの値から、後者の定常状態が存在するのかという臨界値は求められていなくて、その上限値と下限値に対する評価が少しずつ改良されている。また、 λ に対する、後者の定常状態での感染個体の割合について、単調性や連続性などが知られているに過ぎない（今野 [1] およびその中に示されている参考文献を参照のこと）。

一方、格子モデルによるモデリングの歴史は古く、その起源は理論物理学にある。特に計算機を利用したシミュレーションによって、近接格子点の間の相互作用（局所的相互作用）によって、空間全体におよぶ巨視的な現象（一般的には複雑な現象）を理解しようという試みや、次々に発見される興味深い新たな現象が明らかになってきた。そのような結果に対する理論的な解析として、まずは思い切って空間的な非一様性などは無視してしまって、どの場所にある要素（粒子や個体）も、他のどの場所のものとも平均的な相互作用を及ぼしあっている、と仮定した、いわゆる“平均場近似”と呼ばれる近似方法によって、そのような大域的な性質のひとつである平均密度（格子点の状態を表す確率）のダイナミクスを理解することから始めるのがいわば常套手段になっている。しかし、平均場近似ではうまく説明のつかない現象については、やはり局所的な相互作用を無視することはできないので、最近接格子点の間の相互作用だけを入れて近似してみよう、というのがペア近似と呼ばれる方法である。このような近似方法は、すでに理論物理学で先行しておこなわれていたが（たとえば Dickman [2] を参照のこと）、平均密度のダイナミクスは、格子点の状態を表す確率と、最近接格子点間の状態を条件付き確率によって表現することによって、極めて自然でわかりやすく理解することができるようになり、集団生物学の数理解析手法として導入された（Matsuda *et al.* [3]）。その後、後者の条件付き確率は、生態学でよく知られている“平均こみあい度”と等価であることが示された（Harada & Iwasa [4]）。

ペア近似の数理解析も、各格子点の取りうる状態数が多くなれば、平衡点を求めたりその局所安定性解析をおこなうだけでも難しくなるが、たとえば上述したコンタクト・プロセスでは、内的平衡点（2番目の定常状態の平均密度に対応するもの）が大域的に安定であることは、定義されている領域が正不変であることを示した上で、Butler-McGehee の定理、Poincaré-Bendixson の定理、Dulac の判別法を用いることによって示すことができる（Sato [5] では、さらに複雑で異なったモデルについて同様の解析をおこなっている）。

このセッションでは、私たちの総説も含めて、特に生態学で用いられてきた最近の論文の中から選んだ3編を紹介してもらうことによって、ペア近似によってはじめて捉えることのできる現象の実例を通して、ペア近似の有効性を理解していただき、その解析方法を学んでもらうことを目的とした。Sato & Iwasa [6] は、2000年までに公表された代表的な格子モデルの総説であり、生態学にペア近似を導入した Matsuda *et al.* [3] と、それに基づくモデル解析の結果をいくつか解説している。Hiebeler [7] は、生息地破壊によって分断化された格子空間上の競争モデルで、どのような種子分散の戦略をおこなうものが有利であるのかという問題を、侵入可能性の条件を示すことによって論じている。Caraco *et al.* [8] は、格子空間上での重複感染 (superinfection) についての離散時間モデルを扱っていて、毒性 (ビルレンス) の進化を、adaptive dynamics の観点から調べたものである。Hiebeler も Caraco たちも (あるいは他にも多くの研究者が)、これ以外にも格子モデルをペア近似によって解析した論文を数多く書いているので、興味を持たれた方はご自分でさらに調べていただきたい。

当日の進め方として、私が簡単なイントロダクションをおこなった後に、レポーターの方々からセミナーとして、それぞれ担当していただいた論文を紹介してもらい、最後に私が若干補足をおこなった。予定されていた時間をかなり超過してしまった (最後に担当していただいた論文は翌日に持ち越しとなり、次のセッションの山村先生にはたいへんご迷惑をおかけしてしまいました) が、セミナーの途中では多くの質問や議論もおこなわれ、たいへん有意義なものであったと思う。セミナーで論文紹介を担当していただいた、岩見真吾さん、三倉潤也さん、久保田聡さん、松岡功さんには、事前に多くの時間をかけて準備していただいた上で、当日はととても丁寧にわかりやすく説明していただいたことに感謝したい。そして、瀬野裕美さんと齋藤保久さんには、このような研究集會を企画していただき、ペア近似のセッションを組み入れていただいたことに厚くお礼申し上げたい。

参考文献

- [1] 今野紀雄. (2002). コンタクト・プロセスの相転移現象. 横浜: 横浜図書.
- [2] Dickman, R. (1986). Kinetic phase transitions in a surface-reaction model: Mean-field theory. *Phys. Rev. A* **34**: 4246–4250.
- [3] Matsuda, H., Ogita, N., Sasaki, A. & Sato, K. (1992). Statistical mechanics of population —The Lotka-Volterra model—. *Prog. Theor. Phys.* **88**: 1035–1049.
- [4] Harada, Y. & Iwasa, Y. (1994). Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation. *Res. Popul. Ecol.* **36**: 237–249.
- [5] Sato, K. (2007). Sexual reproduction process on one-dimensional stochastic lattice model. In: *Mathematics for Ecology and Environmental Sciences* (eds. Takeuchi, Y., Iwasa, Y. & Sato, K.), pp.81–92. Berlin: Springer.
- [6] Sato, K. & Iwasa, Y. (2000). Pair approximations for lattice-based ecological models. In: *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity* (eds. Dieckmann, U., Law, R. & Metz, J. A. J.), pp.341–358. Cambridge: Cambridge University Press.
- [7] Hiebeler, D. (2004). Competition between near and far dispersers in spatially structured habitats. *Theor. Popul. Biol.* **66**: 205–218.
- [8] Caraco, T., Glavanakov, S., Li, S., Maniatty, W. & Szymanski, B. K. (2006). Spatially structured superinfection and the evolution of disease virulence. *Theor. Popul. Biol.* **69**: 367–384.