

ケモスタットモデルにおける捕食者-被食者ダイナミクス

Predator-prey dynamics in chemostat model

* 佐藤一憲・** 山崎淳史

* 静岡大学工学部システム工学科, ** 静岡大学大学院工学研究科システム工学専攻

*Kazunori Sato and **Atsushi YAMAZAKI

*Department of Systems Engineering, Faculty of Engineering,
Shizuoka University, Hamamatsu 432-8561 JAPAN

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

Yoshida et al. (2003) revealed the rapid evolution of prey both by experiments and models in the chemostat predator-prey system. The key concept to understand it is the phase relationship between predator and prey. Jones and Ellner (2007) succeeded to explain the out of phase between them for two prey model using approximate linearized model around internal equilibrium. In this report we will consider the phase relation between predator and prey for the case of only one prey to evaluate the validity of the linearized system around equilibrium.

1 導入

Yoshida et al. (2003) は, ケモスタット培養系の実験データに対応する捕食者-被食者モデルを解析した結果, 遺伝的に多様な被食者が迅速な進化を促進する可能性を明らかにした. このとき, 捕食者と被食者は周期的なダイナミクスにしたがっているが, 両者の位相関係がその重要な要因である. ここでは, 彼らのモデルを単純化したモデルによって, 両者の位相関係のパラメータ依存性を考える.

Yoshida et al. (2003) は, ワムシ (捕食者) とクロレラ (被食者) のケモスタット系を用いた実験によって, クロレラが 1 種の場合には, ワムシとクロレラの間には, 通常の 1/4 周期ずれた位相関係 (Turchin 2003) がある一方で, クロレラが 2 種以上混在している場合には, ワムシとクロレラ全体の間には, 逆位相関係にあることを示した. Jones and Ellner (2007) は, 後者の場合について, 両者の関係が確かに逆位相になることを, 平衡点の近傍での近似計算を用いて説明した.

それでは, クロレラが 1 種の場合には, どのようなパラメータ値を与えても, 決して逆位相関係は現れないのだろうか? また, Jones and Ellner (2007) の位相差の近似計算は, 果たしてどこまで有効なのだろうか? ここでは, これらのことを調べるための問題提起を与えることを目的とする.

2 ケモスタット数理モデルとその線型近似による位相関係

Yoshida et al. (2003) は, 遺伝的に多様な被食者が迅速な進化を促進する可能性を検証するために, クロレラが 1 種の場合の単一クローンモデルと, クロレラが 2 種以上混在している場合の複数クローンモデルを考えた. Jones and Ellner (2007) では, このモデルに対して, ワムシの増殖を表す関数に変更を加えたり, ワムシの年齢構成を考えずにすべてのワムシが増殖できるものとした. さらに, 変数変換をおこなうことによって, モデルパラメータを減らした (ただし, Jones and Ellner (2007) では“うまさ”という進化的かつ生態学的に重要な意味をもつパラメータ p を残している).

ここでは, クロレラが 1 種の場合について検討する. Jones and Ellner (2007) のモデルは, 次のような 3 変数のシステムである:

$$\frac{dS}{dt} = 1 - S - \frac{mSx}{k+S} \quad (1)$$

$$\frac{dx}{dt} = x \left[\frac{mS}{k+S} - \frac{gy}{k_b+x} - 1 \right] \quad (2)$$

$$\frac{dy}{dt} = y \left[\frac{gx}{k_b+x} - (1+\mu) \right] \quad (3)$$

ここで、変数 $S(t), x(t), y(t)$ は、それぞれ、栄養塩類、クロレラ個体群密度、ワムシ総個体群密度に相当する。また、パラメータ m, k, g, k_b, μ は、それぞれ、クロレラの成長率、クロレラの窒素摂取に対する半飽和定数、ワムシの捕食率、ワムシのクロレラ捕食に対する半飽和定数、ワムシの死亡率に相当する。

ただし、Jones and Ellner (2007) では、ワムシの死亡率は希釈率に比較して無視できるほどに小さいとして $\mu = 0$ と仮定した。このことによつて、Smith and Waltman (1995) が示した解析がそのまま適用できる。まず、 $\Sigma = S + x + y$ と置くことによつて、 $d\Sigma/dt = 1 - \Sigma$ となるから、 $\Sigma(t) = 1 - e^{-t}[1 - S(0)]$ である。したがつて、 $\lim_{t \rightarrow \infty} \Sigma(t) = 1$ となり、十分に時間が経過したときには、本質的に以下の2変数のシステムに帰着される。

$$\frac{dx}{dt} = x \left[\frac{m(1-x-y)}{k+(1-x-y)} - \frac{gy}{k_b+x} - 1 \right] \quad (4)$$

$$\frac{dy}{dt} = y \left[\frac{gx}{k_b+x} - 1 \right] \quad (5)$$

このシステムは3つの平衡点を持つ：

$$\begin{aligned} E_1 &= (0, 0) \\ E_2 &= \left(1 - \frac{k}{m-1}, 0 \right) \\ E_c &= (x_c, y_c) \end{aligned}$$

ただし、 $x_c = k_b/(g-1), y_c = \left\{ k+1+mx_c - \sqrt{(k+1+mx_c)^2 - 4mx_c} \right\} / 2 - x_c$ とする。

また、内部平衡点 E_c に対して、すべての成分が正となる条件は

$$\frac{k}{m-1} + x_c < 1 \quad (6)$$

であり、局所的に不安定である条件は

$$\frac{mk}{(k+1-x_c-y_c)^2} < \frac{gy_c}{(k_b+x_c)^2} \quad (7)$$

となり、このとき、リミットサイクルが生じる。

Jones and Ellner (2007) は、クロレラが2種以上混在している場合について、ワムシとクロレラ全体の間には逆位相関係の動態があることを、平衡点のまわりで線形化したシステムを用いて、固有ベクトルの成分を使って位相差を求めるという方法によつて示した。ここでも同様の計算をおこない、クロレラが1種の場合について、ワムシとクロレラの間位相関係を調べることにする。

ヤコビ行列 J によつて、式(4)と式(5)から得られる線形化システムを

$$\frac{dz}{dt} = Jz \quad (8)$$

のように表して、実部が最大の固有値の組（共役な固有値）

$$\begin{aligned} \lambda &= a + ib \\ \bar{\lambda} &= a - ib \end{aligned}$$

に属する固有ベクトルの組（共役な固有ベクトル）

$$\begin{aligned} w &= (w_j) \\ \bar{w} & \end{aligned}$$

を用いれば、漸近的な解

$$z(t) = (z_j(t)) = Ae^{\lambda t}w + \bar{A}e^{\bar{\lambda}t}\bar{w} = \rho e^{at}(e^{i\theta}e^{ibt}w + e^{-i\theta}e^{-ibt}\bar{w})$$

が得られる。ただし、 $A = \rho e^{i\theta}$ とする。ここで、 $w_j = r_j e^{i\phi_j}$ ($j = 1, 2$) とすると

$$z_j(t) = \rho e^{at} r_j \left[e^{i(\phi_j + \theta + bt)} + e^{-i(\phi_j + \theta + bt)} \right] = 2\rho e^{at} r_j \cos(\phi_j + \theta + bt)$$

となるので、位相差 $\phi_1 - \phi_2$ とワムシとクロレラの位相関係は次のようにまとめられる：

$$\phi_1 - \phi_2 = \begin{cases} 0 & (\text{同位相}) \\ \pm\pi & (\text{逆位相}) \end{cases}$$

Jones and Ellner (2007) は、ワムシとクロレラ 2 種から成る 3 変数モデルに対して、上記のような内部平衡点のまわりでの線形近似をおこなうことによって、ワムシとクロレラ全体の間には逆位相関係があることを示し、実際、元の非線形システムの挙動でも、両者の間にはきれいな逆位相関係が成り立っていた。

3 モデルの線形近似の適用限界と今後の課題

それでは、ワムシとクロレラ 1 種から成る 2 変数モデルでは、両者の位相関係はどのようになるだろうか。まず、内部平衡点 E_c が正となる条件 (6) および不安定となる条件 (7) を満足するようなパラメータの領域内で考える。図 1 では、他のパラメータをすべて固定したときの、線形近似 (8) による位相差 $\phi_1 - \phi_2$ に対するパラメータ依存性を示した。

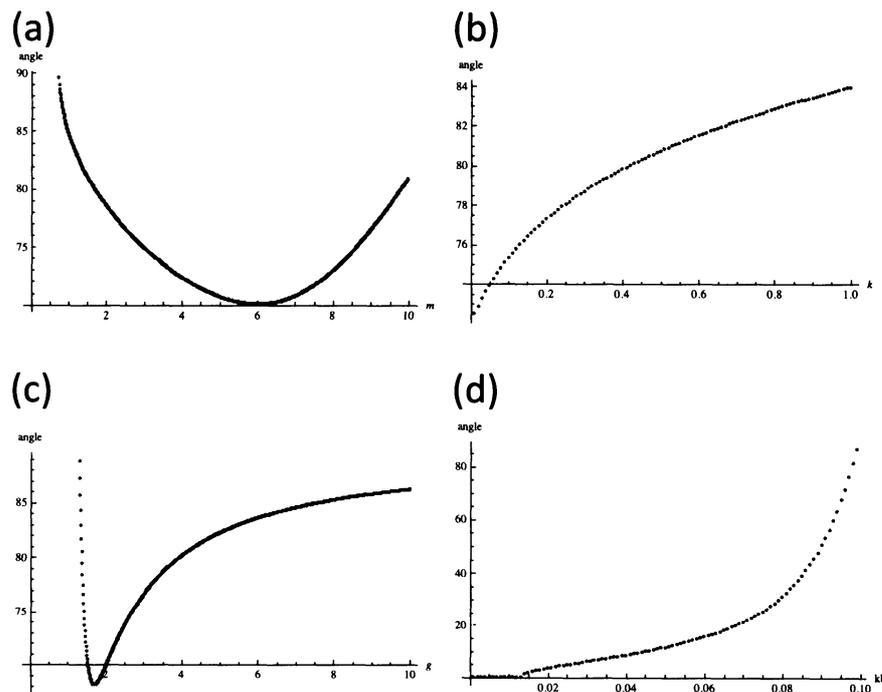


図 1: 線形近似 (8) による位相差 $\phi_1 - \phi_2$. (a) m の依存性. $k = 0.054, g = 3.69, k_b = 0.21$, (b) k の依存性. $m = 4.78, g = 3.69, k_b = 0.21$, (c) g の依存性. $m = 4.78, k = 0.054, k_b = 0.21$, (d) k_b の依存性. $m = 1.98, k = 0.054, g = 1.20$.

一方、元の非線形モデルにおけるワムシとクロレラの位相差を

$$\frac{(\text{ワムシが最大値を取る時刻}) - (\text{その直前でクロレラが最大値を取る時刻})}{(\text{ワムシまたはクロレラの 1 周期の時間})} \times 2\pi \quad (9)$$

をによって定義する。ワムシの死亡率 μ が 0 でない式 (1)–式 (3) に対する結果が図 2 である。図 2(a) は、位相差 (9) が比較的 π に近い場合のダイナミクスを示す。また、図 2(b) は、線形近似 (8) による位相差で

あるが、ほぼ0に等しくなっていることに注意されたい。図2(c)には相平面図を示した。軌道上を動く速度は一定ではないために、平衡点を中心としてクロレラの最大値を与える点とワムシの最大値を与える点のなす角度は、定義(9)と異なっていることがわかる。

なお、図1の結果に対応させて、式(4)-式(5)の位相差(9)を求めてみると、近似した場合と近似しない場合では、やはり結果が大きく異なっていた。

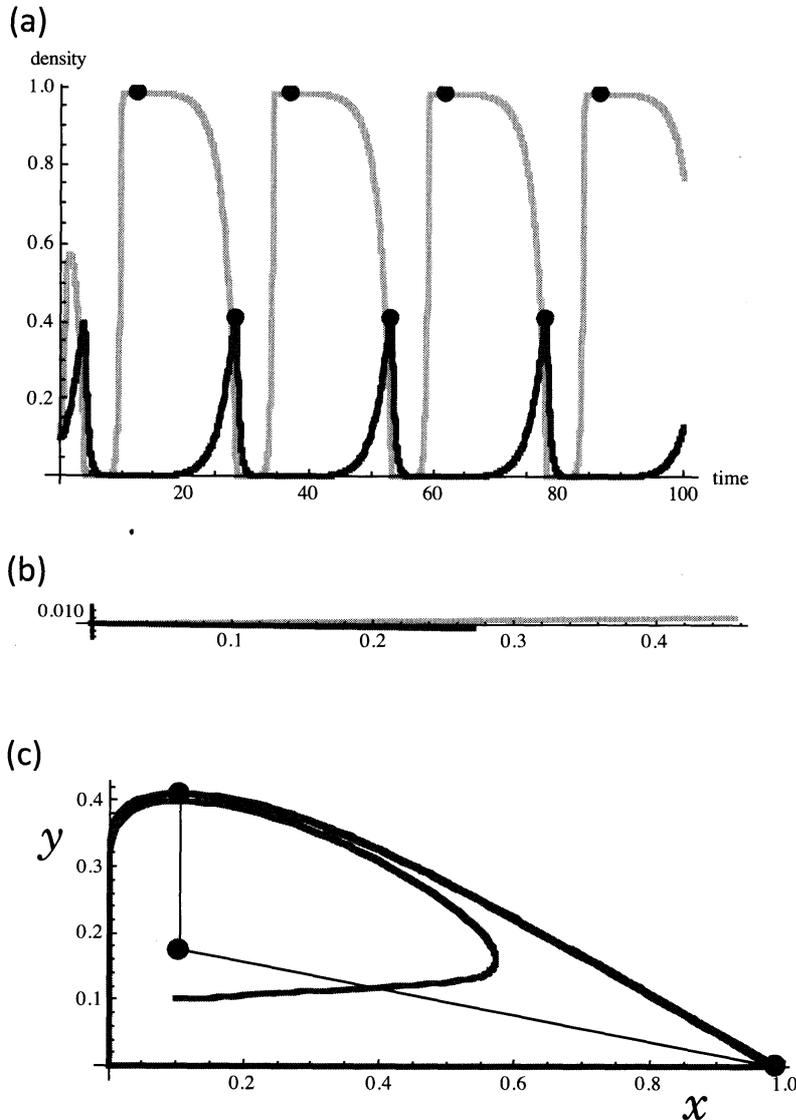


図2: モデル(1)-(3)によるダイナミクスと位相差。薄い色がクロレラを、濃い色がワムシに対応する。(a) 式(1)-(3)によるダイナミクス。位相差(9)の値は、最大値(丸で示されているところ)を与える時刻を用いて計算される。(b) 線形近似した式(8)による ϕ_1 と ϕ_2 。2つの線分によってはさまれた角度が位相差 $\phi_1 - \phi_2$ を表す。(c) クロレラとワムシの相平面図。平衡点とクロレラの最大値を与える点を結んだ線分、および、平衡点とワムシの最大値を与える点を結んだ線分も示した。 $m = 4.78, k = 0.054, g = 2.58, k_b = 0.030, \mu = 1$ 。

ここでは、限られたパラメータの範囲でワムシとクロレラの間での位相差について、元の非線形モデルとそれに対応する線形近似モデルの結果を示したが、両者間では大きな違いが現れた。これは、Jones and Ellner (2007) が調べたワムシとクロレラ2種の場合とは異なるものである。

今後おこなうべきこととして、平衡点近傍の挙動(位相差)が、平衡点から離れた位置での挙動(位相

差)に与える影響やその生物学的な意味付けを明らかにし、同位相または逆位相(あるいはそれらの中間的な位相関係)を判定するための明確な定義を与えることが挙げられる。また、このことを踏まえた上で、捕食者と被食者のダイナミクスの特徴を両者の位相関係から明らかにしたい。

参考文献

- Jones LE, Ellner SP. (2007). Effects of rapid prey evolution on predator-prey cycles. *J Math Biol* 55: 541-573.
- Smith HL, Waltman P. (1995). "The Theory of the Chemostat." Cambridge University Press, Cambridge.
- Turchin P. (2003). Evolution in population dynamics. *Nature* 424: 257-258.
- Yoshida T, Jones LE, Ellner SP, Fussmann GF, Hairston Jr NG. (2003). Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature* 424: 303-306.