

生物集団の格子模型

～生物集団への病原体の侵入とそれによる集団絶滅のモデル～

九州大学理学部生物学科 佐藤一憲 (Kazunori Sato)

Abstract

Lattice model is useful for studying population dynamics with local interaction and spatial structure. In this report, invasion of pathogens was studied assuming nearest-neighbor interaction. Ultimate state of population was obtained by an approximation called modified decoupling approximation (MDA), the validity of which was checked by computer simulation. Main results are as follows. (1) In 2-dimensional model there is a parametric region in which host population is extinguished by invasion of pathogens. (2) In 1-dimensional model ultimate invasion of pathogens is impossible however strong is the infectious rate.

はじめに

被食-捕食のモデルやホスト-パラサイトのモデルなど、生物集団の個体群動態を研究する際に、空間的な構造を無視したモデルがよく用いられる。しかし、生物個体が一生の間に生活を営む空間は限定されており、それは多くの場合種全体の生息域に比べて十分小さいので、個体間で及ぼしあう相互作用の範囲がごく限られた空間的な構造を持つモデルがより現実的であると思われる。空間的な構造を無視したモデルとしてはロトカ・ヴォルテラのモデルが一般的に用いられているが、これはいわば生物間の相互作用が広い範囲に及ぶ場合に相当すると考えられ、相互作用の及ぶ距離が比較的小さい場合には適当であるとは

思われたい。ここでは、生物集団中に空間構造を考慮したモデルとして格子模型を用いる。

格子模型

格子模型は物理学の物性理論をはじめ空間的な構造を論じる際に様々な分野で用いられてきたモデルで、格子点上に位置する要素間の相互作用が近接格子点間に限られるものである。原子・分子など粒子を要素と見なす物性理論において格子模型は現実にもみられる現象とうまく対応し物質の性質を理解する上に成功を収めてきた。ここでは格子模型を生物集団の解析に応用し、その有効性について論じたい。また物性理論の格子模型は数学者の関心を引き起こし、特に確率論の分野では Interacting Particle Systems とか Contact Process などの名のもとに格子模型の厳密な性質が調べられるようになった (Liggett, 1985)。しかしそれらの多くはまだ格子点の状態が 2 状態の場合に限られている。

病気伝播のモデル化

個々の生物個体が一生の間に利用しうる空間は限られていることを簡単にモデル化して、格子空間上に規則正しく配置された各格子点上に各生物個体が生息していると考え、各個体の状態は健康で病気に感染しうるものか、すでに病気に感染し健康な個体に病気を移すことのできるものかのいずれかであるとする。ここでは一度病気に感染すると直らないものとする。また、新しく子孫を残すのは健康な個体に

限るものとする。感染個体については病気を移すことによって感染個体数を増加させることができる。

各格子点における状態遷移は下記のように記述できる。健康な個体を (+) で、感染個体を (-) で、生物個体で占められていない格子点状態を (0) で表現することにすると、他格子点の状態には依存せず各格子点ごとに独立に遷移する過程として、

$$(+) \rightarrow (0) \quad \text{あるいは} \quad (-) \rightarrow (0) \quad (1)$$

という死亡の過程、最近接個体の状態に依存して遷移する過程として、

$$(0) \rightarrow (+) \quad (2)$$

という産子の過程、及び

$$(-) \rightarrow (-) \quad (3)$$

という感染の過程が与えられる。

ここでは以上の遷移を連続時間の確率過程として考える。簡単のため (1) の 2 つの過程は同じ確率で起こるものとし、基準として単位時間当りの死亡率を 1 に固定する。(2) の産子の過程は最近接個体の状態に依存するが周りに (+) の状態が多ければ状態遷移が起こりやすいと考えられるので i 番目の格子点に対する最近接個体の (+) の数 $n_{i(+)}$ に比例して単位時間当り $m_+ n_{i(+)}$ の率で起こるものとする。

(3) の過程も同様に考え最近接個体の (-) の数 $n_{i(-)}$ に比例して単位時間当り $m_- n_{i(-)}$ の率で起こるものとする。いまパラメタとしては 3 つあるが連続時間モデルであるから、それらは $U=1/m_+$ 、 $B=m_-/m_+$ とい

う2つのパラメタに帰着される。前者は死亡率と産子率の比、後者は感染率と産子率の比を表している。

マスター方程式

$P_{\sigma\sigma'}$ ($\sigma, \sigma' \in \{0, +, -\}$) を最近接格子点对において一方の格子点の状態が σ で他方が σ' である確率とすると、その時間発展は次のマスター方程式で表される。

$$\frac{dP_{++}}{dt} = -\{2 + 2(z-1)m_-(p+\psi_+)^+\} P_{++} + m_+\{1 + (z-1)q_+\} P_{+0}$$

$$\frac{dP_{--}}{dt} = -2P_{--} + m_-\{1 + (z-1)(p+\psi_+)^-\} P_{+-}$$

$$\frac{dP_{+-}}{dt} = -[2 + (z-1)m_-\{1 + (z-1)(p+\psi_+)^-\}] P_{+-} + (z-1)m_+q_+^- P_{-0} + 2(z-1)m_-(p+\psi_+)^+ P_{++}$$

$$\frac{dP_{+0}}{dt} = -[1 + (z-1)m_-(p+\psi_+)^0 + m_+\{1 + (z-1)q_+\}] P_{+0} + 2(z-1)m_+q_+^0 P_{00} + 2P_{++} + P_{+-}$$

$$\frac{dP_{-0}}{dt} = -\{1 + (z-1)m_+q_+^-\} P_{-0} + (z-1)m_-(p+\psi_+)^0 P_{+0} + P_{+-} + 2P_{--}$$

$$\frac{dP_{00}}{dt} = P_{+0} + P_{-0} - 2(z-1)m_+q_+^0 P_{00}$$

ここで m_+ 、 m_- は時間に依らない定数であり、それぞれ (+) の産子率、(-) の感染率を示している。また、 p_+ は (+) の最近接格子点が (0) でない確率、 ψ_+ は (+) の最近接格子点が (0) でないときその最近接格子点が (-) である確率、 q_+ は (0) の最近接格子点が (+) である確率をそれぞれ表しており、時間の関数になっている。また A^σ は $\sigma \in \{+, -, 0\}$ という条件付きの確率を表している。すなわち、 $(p_+\psi_+)^0$ は (+) の最近接格子点が (σ) であるという条件のもとで

(+) の別の最近接格子点が (-) である確率を、 q_+^σ は (0) の最近接格子点が (σ) であるという条件のもとで (0) の別の最近接格子点が (+) である確率を表している。z は 1 つの格子点の最近接格子点数である。

ペア近似

ODA (Ordinary Decoupling Approximation)

ρ_σ を格子点の状態が σ である確率とすると、 $P_{\sigma\sigma}$ は 8 個の変数 $\{\rho_\sigma, p_\sigma, q_\sigma, \psi_\sigma, \sigma \in \{+, -\}\}$ で表される。ここで $P_{+-} = P_{-+}$ 、 $P_{+0} = P_{0+}$ 、 $P_{-0} = P_{0-}$ に注意すると 8 個のうち 5 個が独立となり、もし $A^\sigma = A$ と近似することが許されれば 5 個の連立方程式であるマスター方程式は閉じた力学系となる。この近似をペア近似又は ODA (Ordinary Decoupling Approximation) と呼ぶことにする。状態が (+)、(0) の 2 状態に限られるときその定常状態は ρ_+ が 0 に近い場合を除いて ODA はかなり有効な近似法であることが確かめられている (荻田・松田, 1987)。

今のような 3 状態のときに ODA を用いると全格子点の最終的な状態としては 1) 生物絶滅型：格子全体から (+) がなくなり最終状態としては (0) のみとなって生物集団が絶滅してしまう場合、2) 病気根絶型：格子全体から (-) がなくなり最終状態としては生物集団が (+) だけで占められている場合、3) 共存型：格子全体の最終状態の持つ

生物集団が (+) および (-) で占められている場合、の 3 つに分類される。ODA によれば、 $U > U_c = 3$ のときは絶滅型であるが、 $U < U_c$ である限りパラメタ空間は B の値によらず病気根絶型と共存型により構成され生物絶滅型は生じない (図 1)。

MDA (Modified Decoupling Approximation)

下記に詳述するように格子点数を十分に大きくとってシミュレーションを行うと ODA による相転移図とは定性的に異なり生物絶滅型のパラメタ領域が生じてくる。これは 1 つには A^0 のような条件付きの確率をその条件に依って異ならぬとしたことに起因すると考えられる。

いま、集団が絶滅に向かっている状況を想定してみよう。集団が絶滅の危機に瀕しているときは (+) の頻度は低いはずである。また、いままさに消えかかろうとしている (+) の集団はひとところに固まっているだろう。従って (0) の最近接格子点が (-) や (0) であるときの (0) の別の最近接格子点が (+) である確率 q_+^- や q_+^0 は、(0) の最近接格子点が (+) であるときの (0) の別の最近接格子点が (+) である確率 q_+^+ よりも小さいように思われる。MDA では少々極端ではあるが $q_+^- = 0$ と仮定した。MDA による相転移図を図 2 に示す。ODA とは異なり、生物絶滅型のパラメタ領域が出てくる。

非構造模型との比較

格子模型の持つ集団の空間構造の効果をみるために対照モデルとして非構造模型が考えられる。ここで非構造模型とは (2) や (3) の

過程の遷移率が最近接格子点の (+) の数や (-) の数に依存するのではなくて全格子点上の (+) の数や (-) の数に依存するモデルである。非構造模型によれば無限サイズの集団中では ODA による結果と定性的には差異が見られない (図 3)。

シミュレーション

モデルの遷移則に従って格子空間上でのモンテカルロ計算機実験を行なった。

2次元格子空間上でのシミュレーション

2次元格子空間として様々なものが考えられるが、ここでは各格子点が4つの最近接格子点を持つような正方格子空間についてシミュレーションを行った。いま、病気の侵入とそれによる集団絶滅について関心があるので初期条件としては1%の感染個体と99%の非感染個体で行った。格子サイズは80X80、時間刻みの幅を0.01にとりこれを1モンテカルロステップとして1000モンテカルロステップを行った。また、境界からの影響を除外するためにトーラスとしての格子空間を考える。シミュレーションの最終状態としては生物絶滅型、病気根絶型、共存型の3タイプが生じた。特に $U=1$ と $U=0.1$ の場合について MDA とシミュレーションの結果を対応づけて図4に示す。近似に起因すると思われる MDA とシミュレーションとの量的な差異が若干みられるが、定性的には両者はかなり一致している。

1次元格子空間上でのシミュレーション

各格子点が2つの最近接格子点を持つ1次元格子空間ではどのような特徴がみられるだろうか。シミュレーションの示す結果によるとどのようなパラメタ領域であっても病気の侵入は決して起こらない。2次元格子空間との決定的な差異は病気個体の増加速度の違いである。2次元格子空間では1つの感染個体を中心に同心円状に広がっていくので病気個体数は時間とともに増加する一方である。かたや1次元格子空間では単位時間当りの感染個体の増殖は高々2個体である。また、感染個体の死亡も一定の割合で生じるのでしばらくすると感染個体の個体数は平衡に達する。この平衡に達した有限の感染個体がある確率で一斉に消滅すると考えられる（佐藤・松田, 1989）。

結論および将来の展望

生物集団のダイナミクスを解析する場合に集団の持つ空間構造を考慮すると定性的に異なる結論が得られることがわかった。また、1次元空間上での挙動と2次元空間上での挙動が大きく異なることも格子模型の持つ特徴である。ただし解析的な結論を得るためには近似法を用いる必要がありシミュレーションとの比較からペア近似が有効であることが示唆された。

今後発展すべき課題として以下のことが挙げられる。周りの状態に依存している状態遷移ではボンドで結ばれた最近接格子点からの影響

しか考慮しなかったが、相互作用の範囲をもっと広げるとどのような様相を呈するのか。また、3状態モデルでは各格子点ごとに独立に遷移する過程と最近接格子点の状態に依存する過程の組み合わせによって数多くの遷移則が考えられる。本研究はその中で特に生物学的な意味付けができそうな最も簡単な場合について解析を行なった。他の遷移則に従うとどのような結論が得られるのか。

格子模型を生物集団の解析に応用した例はいままでいくつか報告されている（田町・松田, 1982 ; Tainaka, 1988 ; 丹羽, 1990）。生物集団は空間構造を持っているのが現実的であり今後とも集団レベルでの生物現象の解析には格子模型の果たす役割は大きいものと思われる。

謝辞 本研究を進めるにあたって松田博嗣、佐々木頭、飯塚勝、犬塚裕樹、巖佐庸、香取真理、今野紀雄、山内淳、山村則男の各氏には貴重な助言を頂きました。ここに謝意を表します。

参考文献

- Katori M. and Konno N. J. Phys. Soc. Japan 59 3, 877-887, (1990).
Konno N. and Katori M. J. Phys. Soc. Japan 59 5, 1581-1592, (1990).
Liggett T. M. Interacting Particle Systems, Springer-Verlag, (1985).
Matsuda H. Prog. Theor. Phys. 66, 1078-1080, (1981).
Matsuda H., Tamachi N., Sasaki A. and Ogita N. Lecture Notes in Biomathematics 71, 154-161, (1985).
丹羽洋智 シンポジウム：浅海底ベントスの種間関係および群集生態講演 (1990).

- 荻田直史・松田博嗣 日本物理学会第42回年会講演(1987).
- 佐藤一憲・松田博嗣 数理解析研究所講究録 678 101-108, (1989).
- 佐藤一憲・佐々木顕・松田博嗣 数理解析研究所講究録 (印刷中)
- Tainaka K. J. Phy. Soc. Japan 57, 2588-2590, (1988).
- 田町信雄・松田博嗣 数理解析研究所講究録 457 92-110, (1982).

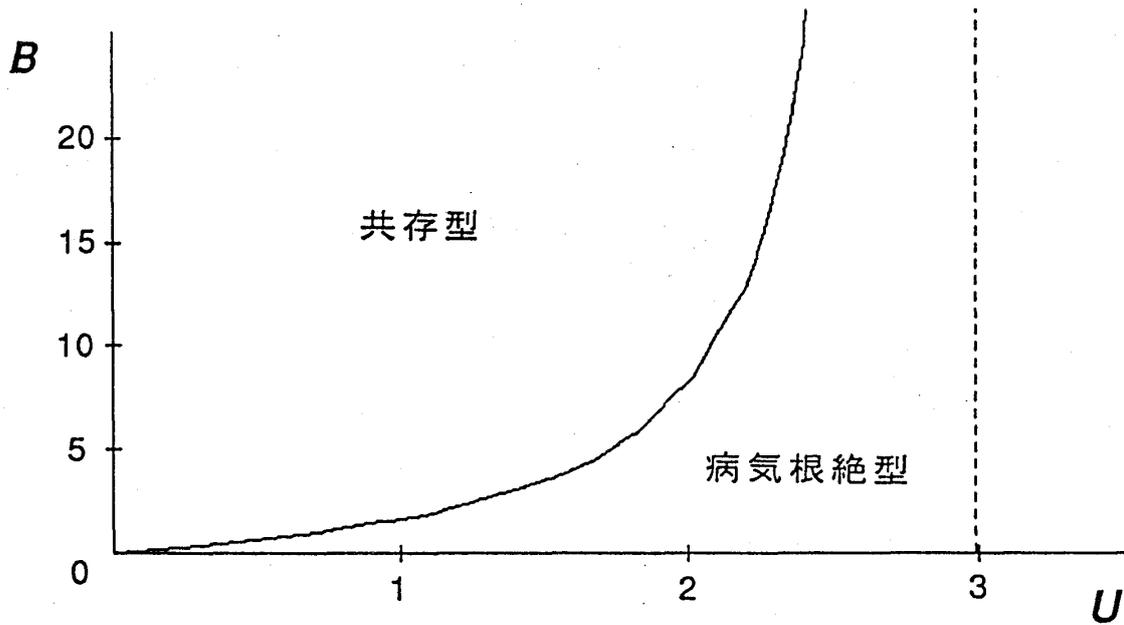


図1 2次元格子空間におけるODAの示す相転移図

$U=1/m_+$ $B=m_-/m_+$

m_+ : (+) 個体の産子率

m_- : (-) 個体の感染率

病気根絶型: 格子全体から(-)がなくなり最終状態としては生物集団が(+)だけで占められている場合

共存型: 格子全体の最終状態の持つ生物集団が(+)および(-)で占められている場合

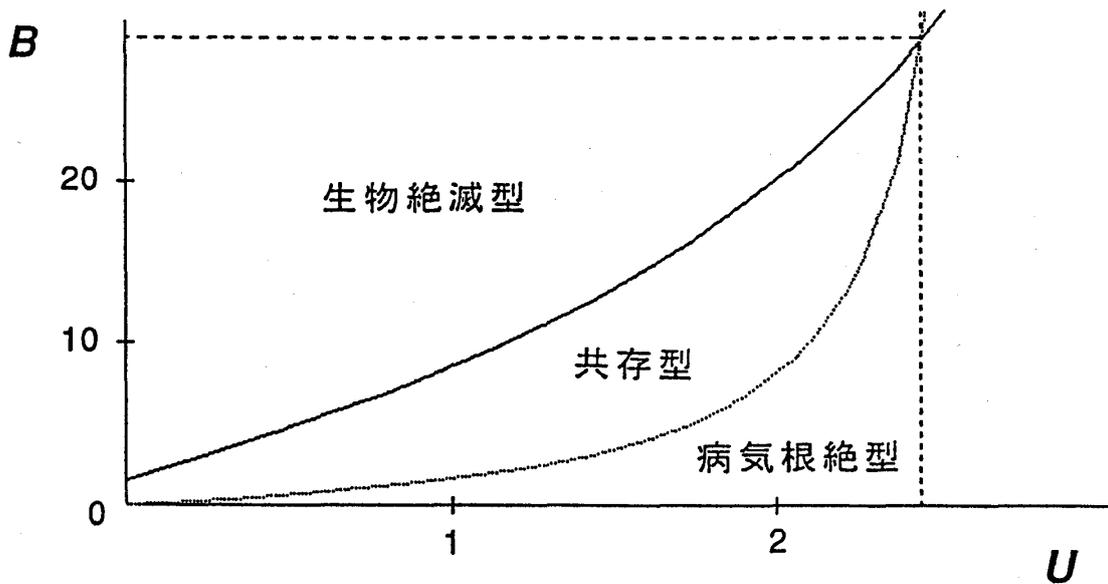


図2 2次元格子空間におけるMDAの示す相転移図

生物絶滅型: 格子全体から(+)がなくなり最終状態としては(0)のみとなって生物集団が絶滅してしまう場合

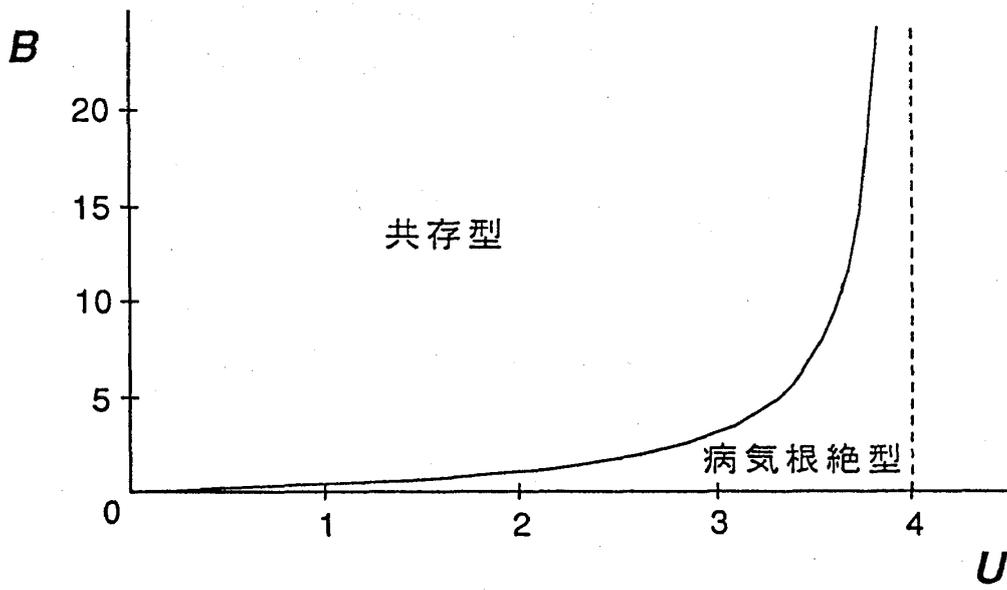


図3 2次元非構造模型の相転移図

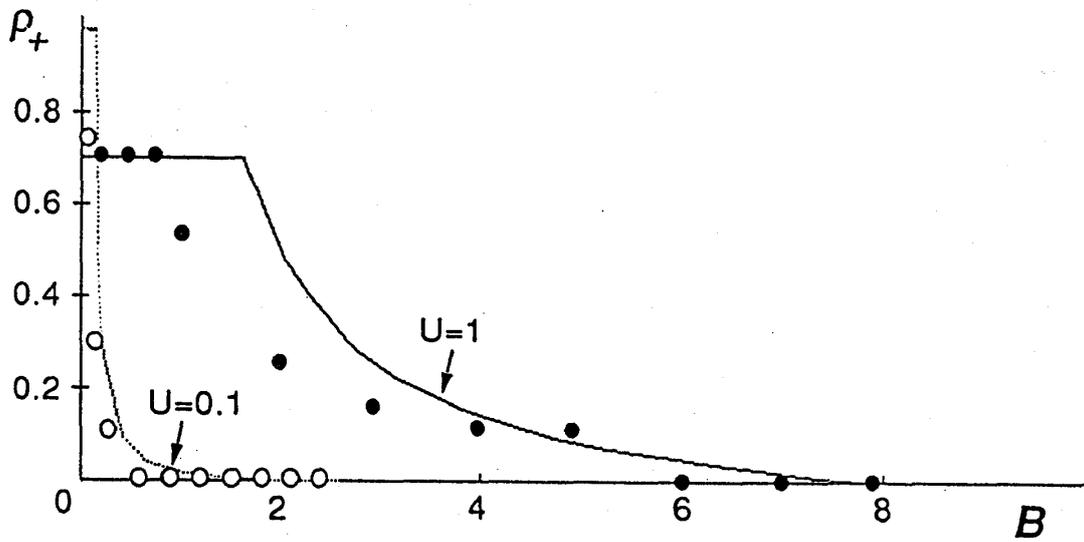


図4 U=1、U=0.1でのシミュレーションとMDAによる解析の比較図

- : U=1におけるシミュレーションの結果
- : U=0.1におけるシミュレーションの結果
- : U=1におけるMDAの結果
- : U=0.1におけるMDAの結果
- ρ_+ : (+) 個体の全格子点に対する頻度