

高い出生率をもつ集団における侵入速度の過大評価の改善

鹿山大輔, 佐藤一憲

静岡大学総合科学技術研究科工学専攻数理システム工学コース¹

Daisuke Shikayama¹ and Kazunori Sato²

Graduate School of Integrated Science and Technology Department of Engineering

Mathematical and System Engineering course, Shizuoka University¹

1. 概要

集団がその個体数を増やし, 新天地に侵入し生息地を獲得する現象は, 身の回りに多く存在する. これは, 拡散と侵入のメカニズムが, 直観的に連想される生物の繁殖による拡散のみならず, 森林で発生した火事の広がりや, 噂が伝わっていく様子にも適用できるためである. そのため侵入と拡散の解析方法の進歩が, 生態学や医学, 社会学への貢献へつながり, 非常に有用なものになると考えられる. 現在, 拡散と侵入の解析には大きく分けて 2 種類の方法が存在する. 1 つは連続的な空間での集団の拡散を想定し, このダイナミクスを拡散方程式として決定論的に記述する方法, もう 1 つは, 多角形格子状の空間を想定し, 各格子点の状態を出生, 死亡, 移動などルールに従い遷移させることで確率論的な要素を加えた解析を行う方法である.

Ellner et al. (1998) では, 1 次元及び 2 次元の格子空間を用いた解析方法としてペアエッジ法を提唱した. これは, 格子空間上の集団を, ペア近似を基盤として解析したときに, その集団の先端がどのような挙動を示しているかに注目した手法であり, 比較的単純な計算式で, 集団の侵入速度や拡散可能なパラメータの臨界値を求めることが出来る. しかし当時紹介されていた計算方法は, 2 次元の格子空間に対して空間のサイズに制約を設ける必要があった. この計算については, これ以降進展がない状態であったため, 我々は Ellner et al. (1998) が提唱した 2 次元格子空間上の計算を, 空間サイズの拡張, 集団の先端の形状に対してより現実に近いモデルに適用しつつ, 侵入速度及び拡散可能な出生率の臨界値の観点から, 精度の維持が可能な算出方法を模索した.

Ellner et al (1998) で提唱された計算方法は, 死亡と出生のみを考慮したモデルに限り良い精度の計算結果を得ることが出来るが, 個体の移動を考慮した場合に精度を著しく落とすことが分かった. 一方, 先端の形状をより詳細に決定した計算方法の場合, 計算方法は煩雑になるが, 移動の有無に関わらず, 非常に良い精度の計算結果を求めることが出来た. 本論では, Ellner et al. (1998) で提唱された計算方法を紹介した後, 格子空間の行数先頭走者付近の集団の状態のそれぞれに注目した場合の計算方法の拡張を行い, その結果と考察を述べる.

2. 格子モデルを用いた集団の拡散

2.1. Basic contact process

出生と死亡のみを考慮した basic contact process では, 格子点にいる個体が出生率 b で隣接する空き地の状態のセルに子孫を産み, 死亡率 d で死亡する. 1 次元格子空間で集団の拡散を考えるとき, 1 つの格子点に隣接する格子点は 2 つであり, 個体が出生を行った場合ランダムにどちらか一方の格子の状態が 0 から + に変わる. 一方, 2 次元正方格子空間の場合, 1 つの格子点に隣接する格子点の数は 4 つになり, 個体が出生を行うときいずれか 1 つの格子点の状態が 0 から + に変わる. もし選ばれた格子点にすでに個体があった場合出生は行われない. 死亡が発生した場合は, 格子点の状態が + から 0 に変わる. 個体の移動を考える場合, 個体は移動率 m で自身を隣接する格子点に移

動かせる。この際出生の場合と同様、移動先の格子点にすでに個体がいる場合、移動は行われない。移動が行われたとき、個体が元いた格子点の状態は+から 0 に変わり、移動先の格子点の状態は 0 から+に変わる。

2.2. ペア近似

格子モデルでは、格子点の状態が $\sigma \in \{+, 0\}$ である確率を平均密度と呼び ρ_σ で表し、状態が σ の格子点と状態が $\sigma' \in \{+, 0\}$ の格子点が隣り合っているペアの密度をペア密度と呼び $\rho_{\sigma\sigma'}$ で表す。更に、隣接格子点の状態が σ' であるとき、注目している格子点の状態が σ である確率を $q_{\sigma/\sigma'} = \rho_{\sigma\sigma'}/\rho_{\sigma'}$ で表し、これを局所密度と呼ぶ。これらの値を用いて最近傍の格子点間の相互関係のみを考慮した解析をペア近似と呼ぶ。出生率を b 、死亡率を 1 としたとき、以下のような微分方程式を書くことができる。

$$\frac{d\rho_+}{dt} = -\rho_+ + b\rho_0\rho_+ \quad (1)$$

$$\frac{dq_{+/+}}{dt} = -\frac{\rho_{++}}{\rho_+^2} \frac{d\rho_+}{dt} + \frac{1}{\rho_+} \frac{d\rho_{++}}{dt} \quad (2)$$

$$\frac{d\rho_{++}}{dt} = -2\rho_{++} + \frac{b}{z} \cdot 2\rho_{+0} + \frac{z-1}{z} b q_{+/0+} \cdot 2\rho_{+0} \quad (3)$$

ここで式(3)について、式中に 3 格子点間の相互関係を表す $q_{+/0+}$ を含む項が現れるが、この値を求めるために、さらに 4 点間、5 点間…の相互関係を求める必要があり、計算が非常に煩雑なものになってしまう。そこで、3 格子点間以上の相関については、注目する格子点が最近傍の格子点以外から受ける影響は小さいものであるとして、その局所密度をすべて 2 格子点間の局所密度 $q_{+/0}$ で近似する。これを用いて式(2)、(3)を整理すると、

$$\begin{aligned} \frac{dq_{+/+}}{dt} = & -q_{+/+} \{-1 + b(1 - q_{+/+})\} \\ & + \left[-2q_{+/+} + 2b \left\{ \frac{1}{z} + \left(1 - \frac{1}{z}\right) \frac{\rho_+}{1 - \rho_+} (1 - q_{+/+}) \right\} (1 - q_{+/+}) \right] \end{aligned} \quad (4)$$

を得る。式(1)及び式(4)から平衡解を求めると、

$$\hat{\rho}_+ = \frac{b(z-1)-z}{(z-1)b-1}, \quad \hat{q}_{+/+} = 1 - \frac{1}{b} \quad (5)$$

が得られ、 ρ_+ が正のとき、集団が存続できることから、集団の存続条件として、 $b > z/(z-1)$ を得る。また、集団内で出生、死亡に加え移動も起こる場合、式(4)に移動に関する項を加えることで、

$$\begin{aligned} \frac{dq_{+/+}}{dt} = & -q_{+/+} \{-1 + b(1 - q_{+/+})\} - 2 \left\{ 1 + m \left(1 - \frac{1}{z}\right) (1 - q_{+/+}) \right\} q_{+/+} \\ & + 2 \left[\frac{b}{z} + (b+m) \left(1 - \frac{1}{z}\right) \frac{\rho_+}{1 - \rho_+} (1 - q_{+/+}) \right] (1 - q_{+/+}) \end{aligned} \quad (6)$$

が得られる。ここで m は移動率を表す。式(1)、(6)から、移動を加えた場合の平衡解を求めることができ、

$$\hat{p}_+ = \frac{\{b(z-1)-z\}(b+m)+m}{b\{(z-1)(b+m)-1\}}, \quad \hat{q}_{+/+} = 1 - \frac{1}{b} \quad (7)$$

となる．この式から集団が存続なパラメータの組を求めることが出来る．

3. 計算方法

本章では，Ellner et al. (1998) が提唱した計算方法及び，この計算方法の拡張と我々が新たに考案した，2次元格子空間上での計算方法について説明する．

3.1. ペアエッジ近似

Ellner et al. (1998)が考案した2次元格子空間上の集団の侵入速度の計算方法では，計算が煩雑になることから格子空間のサイズを図1のように縦方向に3行の空間に制限し，計算を簡略化している．また，拡散する集団の先端付近では，個体の密度が内部の個体密度に比べて疎になっていることから，集団の先端の個体密度に対して以下の2通りの近似を用いる．

- GPA (Growing Phase Approximation)

拡散する集団の先端付近にいる個体は，内部の個体数と比べて非常に小さいと仮定し，先端の個体密度を0とする．($\tilde{\rho}_1 \approx 0$)

- LBW (Look Both Ways approximation)

拡散する集団の先端は，集団がいる空間と，進行方向前方の個体が全く存在しない空間の中間に位置することから，集団の先端の個体密度を集団内部の個体密度の半分の値で与える．

$$(\tilde{\rho}_1 \approx \rho_1/2)$$

GPA 及び LBW で与えた平均密度を用いて計算した集団の先端での局所密度を，それぞれ $\tilde{q}_{\sigma/\sigma'}$, $\bar{Q}_{\sigma/\sigma'}$ で表す．1つの格子点に対して最近傍の格子点が4つある場合，集団の侵入速度は

$$v_{2,m}^{(3)} = (\beta + \mu)(1 + 2\tilde{q}_{+/+}) - (1 - \tilde{q}_{+/+})^2 \left(\mu q_{0/1} + 1 + \frac{q_{0/+}(q_{0/0})^2}{1 - (q_{0/0})^3} \right) \quad (8)$$

で与えられる．

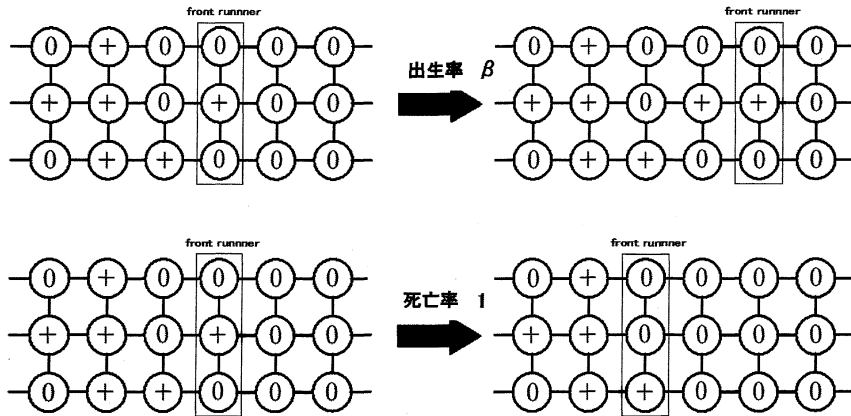


図1. ペアエッジ法における1次元格子空間(a)と2次元格子空間(b)上の集団の前進と後退

3.2. 行と関する拡張

格子空間の行数を3行に制限した計算方法は現実性を大きく損なう。そのため我々は、Ellner et al. (1998) の計算方法をより大きい格子空間でも計算できるような拡張を行った。

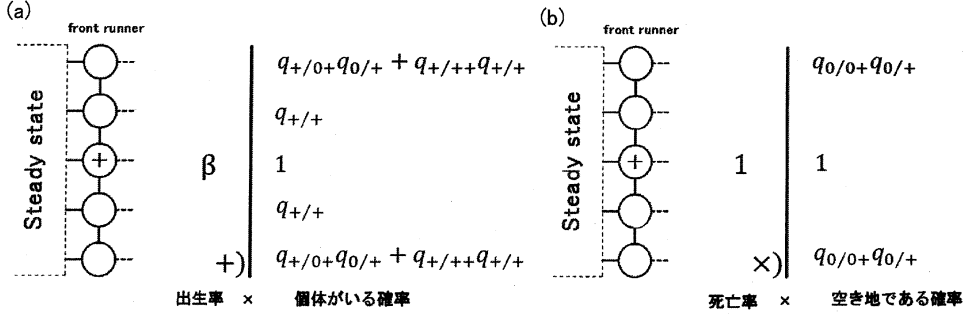


図 2. 縦 5 行から成る格子空間の前進(a)と後退(b)の発生確率の計算

図 2 は、縦 5 行の格子空間上の集団の前進と後退の発生率の計算方法を、模式的に表したものである。図 2-(a) は前進に関する計算を示しており、図中右側の式は、それぞれ対応する各格子点の状態が、中心に個体がいるという条件の下で、そこに個体がいる確率を表している。従って、前進の発生率は、この式の値の和と集団前方への出生率 β の積で表される。また、移動による前進に関しても同様に計算できる。

ところで、中心から 2 点離れた格子点の状態が + である確率には 3 格子点間の相互関係を表す局所密度が含まれている。このままでは計算が複雑になるため、3 格子点間の局所密度は、ペア近似を用いて、2 格子点間の局所密度に落とし込む。即ち、

$$q_{+/0}q_{0/+} + q_{+/++}q_{+/+} = q_{+/0}q_{0/+} + q_{+/+}q_{+/+} \quad (9)$$

となる。ここでさらに、

$$q_{0/+} = \frac{\rho_+}{\rho_0} q_{+/0} = \gamma(1 - q_{+/+}) \quad (10)$$

と変形すると、式(9)は $q_{+/+}$ のみの式で表すことができ、

$$q_{+/0}q_{0/+} + q_{+/+}q_{+/+} = \gamma(1 - q_{+/+})^2 + (q_{+/+})^2 \quad (11)$$

となる。従って前進の発生率は、

$$(\beta + \mu) \left[1 + 2q_{+/+} + 2\{\gamma(1 - q_{+/+})^2 + (q_{+/+})^2\} \right] \quad (12)$$

となる。図 4-(b) は後退の発生率に関する計算を示している。後退が発生するのは、先頭走者のいる列に、先頭走者以外の個体がない状態で、この個体が死亡または後方に移動したときである。先端の列に先頭走者 以外の個体が存在しない確率は、「中心の個体がいるときに、その最近傍が空き地であり、さらにこのような条件の下で中心から 2 格子点離れた格子点が空き地である確率」となり、以下の式で与えられる。

$$(q_{0/0}q_{0/+})^2 \quad (13)$$

式(13)を前進の発生率の場合と同様に、3 格子点間の局所密度を 2 格子点間の局所密度に落とし込み、 $q_{+/+}$ のみの式で表すと、

$$(1 - \gamma + \gamma q_{+/+})^2 (1 - q_{+/+})^2 \quad (14)$$

となる。以上より縦5行の格子空間における集団の侵入速度は、

$$v_2^{(5)} = (\beta + \mu) \left[1 + 2q_{+/+} + 2 \left\{ \gamma (1 - q_{+/+})^2 + (q_{+/+})^2 \right\} \right] - (1 - \gamma + \gamma q_{+/+})^2 (1 - q_{+/+})^2 \{ \mu q_{0/1} + E(\delta) \} \quad (15)$$

となる。ここで $E(\delta)$ は

$$E(\delta) = 1 + \frac{q_{0/+} (q_{0/0})^4}{1 - (q_{0/0})^5} \quad (16)$$

式(15)に GPA を適用する場合は、 $\gamma \simeq 0$ 、 $q_{+/+} \simeq \tilde{q}_{+/+}$ を代入し、LBW を適用する場合は、 $\gamma \simeq \rho_+ / (2 - \rho_+)$ 、 $q_{+/+} \simeq \tilde{Q}_{+/+}$ を代入することで計算結果を得られる。特に GPA を用いて計算した場合、式(16)は、

$$v_2^{(5)} = (\beta + \mu) \left\{ 1 + 2\tilde{q}_{+/+} + 2(\tilde{q}_{+/+})^2 \right\} - (1 - \tilde{q}_{+/+})^2 \left\{ \mu q_{0/1} + \frac{q_{0/+} (q_{0/0})^4}{1 - (q_{0/0})^5} \right\} \quad (17)$$

となり、この式から一般的な行数から成る格子空間上で侵入速度の計算に拡張することが可能である。即ち、格子空間が $2r + 1$ 行から成るとき、この格子空間上の集団の侵入速度は、

$$\begin{aligned} v_2^{(2r+1)} &= \beta + \mu + 2(\beta + \mu) \sum_{k=1}^r (\tilde{q}_{+/+})^k - (1 - \tilde{q}_{+/+})^2 \left\{ \mu q_{0/1} + \frac{q_{0/+} (q_{0/0})^{2k}}{1 - (q_{0/0})^{2k+1}} \right\} \\ &= (\beta + \mu) \left\{ 1 + 2\tilde{q}_{+/+} + \frac{1 - (\tilde{q}_{+/+})^r}{1 - \tilde{q}_{+/+}} \right\} - (1 - \tilde{q}_{+/+})^2 \left\{ \mu q_{0/1} + \frac{q_{0/+} (q_{0/0})^{2k}}{1 - (q_{0/0})^{2k+1}} \right\} \end{aligned} \quad (18)$$

3.3. CSW 近似

GPA, LBW で与えられている集団の先端の個体密度に関する近似は恣意的なもので、生物学的または数学的な根拠はない。そこで、先端の個体密度に関して現実的な近似を与えるために、格子サイズが縦3行と5行のトーラス状の格子空間において、先端の格子が取り得る状態のパターンの発生確率に関するマスター方程式を立て、その定常解を用いて、漸近的な侵入速度を計算する方法を考案した。この近似方法は、計算の煩雑さから行や列に関する拡張は困難であるが、先端密度に関しては非常に現実的な近似値を与えることが出来る。

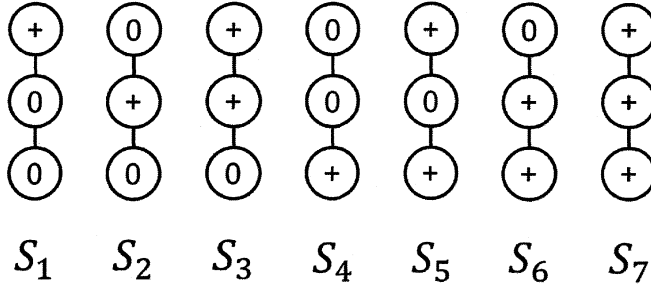


図3. 縦3行でできた格子空間の先端のとり得るパターン。左から2進数的な順序付けを行っている。格子空間がトーラス状であることから、状態1、状態2、状態4及び状態3、状態5、状態6がそれぞれ同じ発生確率となる。

3 行の格子空間上の集団の先端がとり得るパターンは図 3 で表された 7 通りである。状態 1 から状態 7 の発生確率をそれぞれ S_1 から S_7 とおくと、

$$S_1 + S_2 + S_3 + S_4 + S_5 + S_6 + S_7 = 1 \quad (19)$$

が成り立つ。ここで、格子空間がトーラス状であることから、状態 1、状態 2、状態 4 及び状態 3、状態 5、状態 6 の発生確率が同じであるとみなせる。従って式(19)は

$$3S_1 + 3S_3 + S_7 = 1 \quad (20)$$

と書き換えられる。次にそれぞれの状態が移動、出生、死亡によって他の状態に遷移を考え、マスター方程式を立てると以下のようになる。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}S_1 = & \left(-2\beta - 2\beta q_{+/0} + q_{0/0}^2 q_{+/+} + 2q_{0/0} q_{+/0} q_{0/+} + q_{0/0}^4 q_{+/0} q_{0/+} + \frac{1}{1 - q_{0/0}^3} - 1 \right) S_1 \\ & + 2(\beta + 1)S_3 + \beta S_7 + M_1(\beta, \mu) \end{aligned} \quad (21)$$

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}S_3 = & (2\beta + 2\beta q_{+/0} + 2q_{0/0} q_{+/0} q_{+/+} + q_{+/0}^2 q_{0/+} + q_{0/0}^3 q_{+/0}^2 q_{0/+} + \frac{1}{1 - q_{0/0}^3}) S_1 \\ & - (2 + 4\beta + \beta q_{+/0}) S_3 + S_7 + M_3(\beta, \mu) \end{aligned} \quad (22)$$

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}S_7 = & (3q_{+/0}^2 q_{+/+} + q_{0/0}^2 q_{+/0}^3 q_{0/+} + \frac{1}{1 - q_{0/0}^3}) S_1 + 3\beta(2 + q_{+/0}) S_3 - 3(\beta + 1) S_7 \\ & + M_7(\beta, \mu) \end{aligned} \quad (23)$$

ここで

$$M_1(\beta, \mu) = \{(q_{0/0}^2 - 1) - 2q_{+/0}\} \mu S_1 + 2(1 + q_{0/+}) \mu S_3 + \mu S_7 \quad (24)$$

$$M_3(\beta, \mu) = 2q_{+/0}(1 + q_{0/+} q_{0/0}) \mu S_1 - (2 + 2q_{0/+} + q_{+/0}) \mu S_3 + q_{0/+} \mu S_7 \quad (25)$$

$$M_7(\beta, \mu) = 3q_{0/+} q_{+/0}^2 \mu S_1 + 3q_{+/0} \mu S_3 - 3(1 + q_{0/+}) \mu S_7 \quad (26)$$

であり、移動による先端の状態の推移を表す。式(20)及び式(24), (25), (26)から求めた各状態の発生確率の定常解を次の式に代入することで、集団の侵入速度が求められる。

$$\begin{aligned} v_2^{(3)} = & (\beta + \mu)(3S_1 + 6S_3 + 3S_7) - 3S_1 \left(\mu q_{0/+} + 1 + \frac{q_{0/1}(q_{0/0})^2}{1 - (q_{0/0})^3} \right) \\ = & (\beta + \mu)(1 + 3S_3 + 2S_7) - 3S_1 \left(\mu q_{0/+} + 1 + \frac{q_{0/1}(q_{0/0})^2}{1 - (q_{0/0})^3} \right) \end{aligned} \quad (27)$$

同様の手順で縦 5 行の格子空間上の集団の侵入速度も計算可能である。

4. 結果

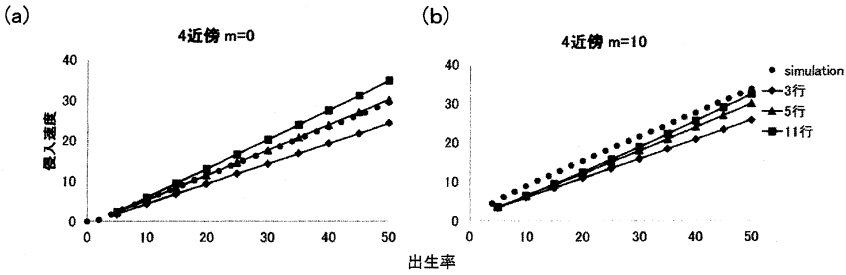


図 4. 侵入速度の行数依存性

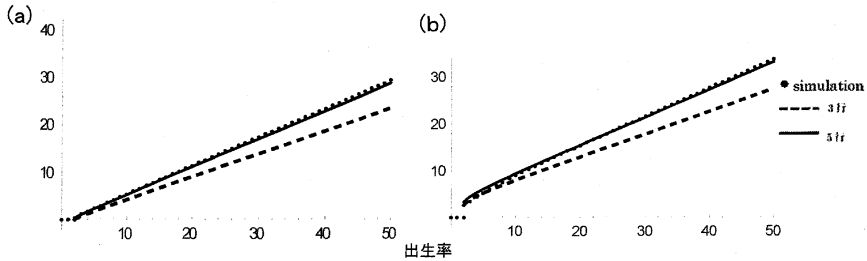


図 6. CSW 近似による侵入速度の計

図 4, 5 は格子点最近傍の数が 4 つの格子空間上でそれぞれ, 行に関する拡張, CSW 近似によって計算し, 侵入速度の変化を比較したものである. 図 4-(a) より, 移動を考慮しない場合 ($m=0$), 行数の増加に伴い侵入速度が増加し, 縦 5 行としたときに最も精度が高い計算ができることが分かる. 一方, 移動を加えた集団の場合 ($m=10$), 図 4-(b) のように行数を増やすと侵入速度は増加するが, 計算値とシミュレーションの値が近い値を取ることはなかった. 図 5 では, CSW 近似が, 図 4 で示した Ellner et al. (1998) の行数に関する拡張と同様に, 縦 5 行の格子空間で精度の高い計算が可能であり, 更に移動を加えた場合でも, 計算の精度を保つことが出来ることが分かった.

5. 考察

本研究で拡張した計算法から, Ellner et al. (1998) の計算法を基礎とした場合, 格子点の近傍が 4 つの格子空間に関しては, 計算に用いる格子空間の行数を増やし, CSW のように集団の先端に対して, GPA, LBW に変わるより詳細な近似を与えることで, 移動を加えたモデルに対応できる, 精度の高い計算が可能であることが分かった. しかし, 行数を増やしていくことで再び精度を損なうことになり, これらを解決していくことが今後の課題となる. これを解決するためには, CSW を用いた計算法の拡張か, もしくは CSW の様に先端の形状を正確に記述でき, かつ行数, 最近傍の数についても容易に拡張可能な, 計算法の考案が必要であり, この計算法と Ellner et al. (1998) の計算法を比較する必要があるだろう.

参考文献

Ellner, S.P., Sasaki, A., Haraguchi, Y. and Matsuda, H., (1998). Speed of invasion in lattice population models: Pair-edge approximation. *J. Math. Biol.*, **36**: 469-484.