

生物集団の格子模型

佐藤一憲 (九大・理・生物)

Abstract

Lattice model is useful for studying population dynamics with spatial structure. Here I review two types of applications of the lattice model; one is for disease propagation in dynamical epidemiology, and the other is for "wave regeneration" in forest dynamics. In the former application each lattice site is assumed to have one of 2 or 3 states at each time, and the ultimate stationary state is studied in 1- and 2-dimension. Although few rigorous estimates can be made, approximations are required for the entire analysis. A new approximation method called modified decoupling approximation (MDA) is tested by computer simulation. In the latter application each site is characterized by the height of the tree. The feature for actual wave regeneration seems to be reproduced by two-dimensional lattice model. Quantitative predictions are derived with which ecological field data can be compared.

1. はじめに

物理学の様々な分野で有効に用いられてきた格子模型は生物集団の解析に応用されるようになってきた。ここでは格子模型を用いた2つの生物集団のモデルを扱う。生物学では被食-捕食のモデルやホスト-パラサイトのモデルなど、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。このような視点に立ち、生物集団中に病原体が侵入してきたときの病気伝播の様子と、森林更新過程でのパターン形成の1つである縞枯れ現象を取り上げる。

2. 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

これまでに格子模型を用いた様々な種類の病気伝播のモデルが提案されている。ここでは今までに報告されている病気伝播のモデルの代表的なものを取り上げる。

2 状態格子モデル

(1) 香取・今野のモデル

各格子点の取り得る状態は健康な個体か病気に感染した個体かのいずれかである。病気の個体は一定の率で独立に健康な個体に回復する。また、健康な個体は周

りに病気の個体がいれば感染し、周りにいる病気の個体数に比例して感染率が決められる（図1-(1)）。1次元格子空間に対してはCAM（コヒーレント異常法）やCID（correlation-identity-decoupling）を用いて相転移点および臨界指数が求められている。また、一般次元についてはsurvival probabilityの上限値や相転移点の下限値が数学的に厳密に計算されている。数学的な解析としてはもっともまとまった仕事である（香取・今野, 1990；Katori and Konno, 1990；Katori and Konno, 1991a, 1991b, 1991c；Konno and Katori, 1990；Konno and Katori, 1991）。

(2)松田・荻田のモデル

基本的には香取・今野と同じモデルである。ただし、各格子点の取り得る状態の解釈が異なる。すなわち、各格子点は生物個体で占められているか生物が存在しない空地かのいずれかである。生物個体が一定の率で死亡することによって空地に変わる。また、空地では周りに生物個体がいるとその個体の子供が移住してきて格子点を占めるものとする（図1-(2)）。1次元空間および2次元空間についての解析が行なわれている。生物集団の自律的な平衡状態における頻度を出産率や死亡率のパラメタ依存性について調べている。解析的には遷移則の最近接格子点間での相互作用を考慮に入れたペア近似を用い、シミュレーションとの比較検討を行なうことによりその妥当性を調べている（Matsuda, 1981；Matsuda *et al.*, 1985；荻田・松田, 1987）。

3 状態格子モデル

(1)大月・Keyesのモデル

各格子点の取り得る状態としては病気に感染した個体と健康な個体のいずれかである。ただし、健康な個体には2種類あり、1つはまだ病気に感染したことがなく病気に対する免疫を持たない個体、もう1つは1度病気にかかり免疫を持っている個体である。免疫を持たない健康な個体は周りに病気の個体がいることによってその個体数に比例して感染する。ここで、免疫の性質の違いによって2つのモデルを考えている。病気に感染した個体はそれぞれ一定の率で1部分は免疫を持った個体に、1部分は免疫を持たない個体に独立に変わる（部分免疫過程）（図2-(1)）。病気に感染した個体は一定の率で免疫を持たない健康な個体に回復するが、その免疫は不完全で周りに病気の個体が存在するとまた病気に感染する（不完全免疫過程）（図2-(1)）。解析に用いている格子空間は2次元である。平均場近似や実空間繰り込み群法を用いて、感染率や回復率のパラメタ依存的な相図や、相転移点近傍での病気の拡散速度を求めている（大月, 1989；Ohtsuki, 1989；Ohtsuki and Keyes, 1986a, 1986b；Ohtsuki and Keyes, 1987）。

(2)伊庭のモデル

3 状態の取り得る解釈は大月・Keyesと同じである。免疫を持たない健康な個体は

周りの病気に感染した個体数に比例して病気に感染する。病気に感染した個体は一定の率で免疫を持った個体か免疫を持たない個体のいずれかに変わる。免疫を持った個体は一定の率で免疫を持たない個体に戻ってしまう（図2-(2)）。2次元格子空間で解析を行ない、平均場近似を用いて病気に感染した個体数と免疫を持った個体数の時間振動と空間パターンとの関係について調べている（伊庭, 1988）。

佐藤・佐々木・松田の格子モデル（3状態格子モデルの一種）

上記に述べた病気のモデルは大変意義深いものばかりである。しかし、生物集団の動態を考えるためには生物の持つ2つの特徴である出産と死亡の過程を入れた方が生物モデルとしては適当であろう。われわれは3つの遷移則（死亡・出産・感染）を持つ3状態（健康・病気・空地）モデルについて考えた。

各個体の状態は健康で病気に感染するか、すでに病気に感染し健康な個体に病気を移すかのいずれかである。ここでは一度病気に感染すると直らない。新しく子孫を残すのは健康な個体に限る。感染個体は病気を移すことによって個体数を増加させる。状態遷移としては各格子点ごとに独立に遷移する過程として死亡が、最近接格子点の状態に依存して遷移する過程として健康な個体の出産および感染がある。状態遷移率は、出産の過程であれば空地の最近接格子点の中の健康な個体数に、感染の過程であれば健康な個体の最近接格子点の中の病気の個体数に比例して決まる（図3）。

全系の時間発展を記述する1つの方法として2つの格子点を1つのペアとして考え、上記で示した遷移則に従ってペアの頻度がどのように時間発展していくかを計算する（ペア近似）。最近接格子点での相互作用を考える場合には平均場近似を用いて系の解析を行なうよりもペア近似の方が近似の程度がいいように思われる。ただし、このような全系を記述するマスター方程式は解析的には解くことができないので、絶滅状況で各状態が固まりやすいという性質を取り込んだ近似法を用いた。最近接格子点を4つ持つ2次元格子空間上では、この近似によって得られた相図は平均場近似とは定性的に異なり、シミュレーションとの定性的な一致が見られる（佐藤・佐々木・松田, 1991）。

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2次元格子空間での結果とは大いに異なる。全パラメタ領域において病気の侵入は起こらない。これは、1次元格子空間と2次元格子空間では単位時間当りの感染個体の増加数が異なることに起因しているものと思われる（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空間構造を無視した場合と比較して定性的に異なる結論が得られる場合があることがわかった。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われわれのモデルの特徴である。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。ペア近似の妥当性を確認するために、今後シミュレーションのサイズ効果について以下のような検討を加えていきたい。シミュレーションをする際には系が有限サイズであることにより早晩集団絶滅が生ずる。しかし、相図で区分けされた3つのパラメタ空間の各々においては、例えば格子サイズの増加に伴う集団絶滅が起こるまでの待ち時間の増加速度は異なるであろう。すなわち、集団絶滅のパラメタ空間では格子サイズが増加してもその待ち時間の増加は、他のパラメタ空間における待ち時間の増加ほどには顕著ではないと思われる（宮下精二, personal comm.）。

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とその方向性によって数多くの遷移則（筆者の計算によると130の遷移則）が考えられる。本論で示したいいくつかの遷移則はその中のごく1部分に過ぎない（今野紀雄, personal comm.）。全ての遷移則の解析を行なうことは大変な労力を要するが、全系が3状態の生物集団から構成される空間上の個体群動態が明かになるであろう。この解析によって未知の生物現象や説明困難な生物現象がうまく説明できるかもしれない（宮下精二, personal comm.）。

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（Itoh, 1987；丹羽, 1990；Tainaka, 1988；泰中, 1990；Tainaka and Itoh, 1991；田町・松田, 1982）。特に泰中・伊藤のジャンケンモデルは数学的には上述の3状態格子模型の1種であり、解釈の仕方によっては病気のモデルともなりうる。生物集団は現実的に空間構造を持つことから、今後とも集団レベルでの生物学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。

3. 縞枯れの形成・維持に関するモデル

格子模型を生物現象に応用した例として、森林更新過程の1つである縞枯れ現象を取り上げる。植物は固着性を持ち、生涯に亘り生活空間を変えない場合が多い。さらに、世代を経るにつれてその生活域を徐々に拡大していく。植物の生活史を考えると格子模型によるモデル化は現実をよく反映しているように思われる。

縞枯れ現象について

縞枯れ現象とは長野県八ヶ岳の縞枯山に代表される森林更新現象である。その景観の美しさと時間を経て徐々に変化していく様は付近に住む住民の関心事であり古来から不思議な現象として知られてきた。山腹から縞枯山を眺めると地平線に平行に白い帯が5ないしは6本延びているのが観察される。白い帯は1年当りほぼ12メートルの速さで頂上に向かって進んでいく。縞と縞との間隔はほぼ一定であり、

約100メートルである。最高樹高が約10メートルの樹木で構成されている林分である。山の切断面では、山麓から山頂に向かって樹高の大きい樹木から小さい樹木の順番に鋸歯状に規則的に並んでいるのが観察される（図4）。森林の構成種はモミ属のシラビソ・オオシラビソであり、この2種以外の他種が混在すると縞枯れ現象は見られなくなる。この現象は縞枯山だけでなく、北は八甲田山から南は吉野山まで日本各地至る所で見られる。アメリカでも同じモミ属の森林で縞枯れ現象が報告されている。縞枯れ現象が生ずるのは恒常風が主要因であると言われているが、樹木の寿命が関与している可能性も示唆されている。

格子模型によるモデル化

各樹木の持つ樹高を各格子点の持つ状態と考えてその状態遷移について考える。遷移則に含まれる樹木の死亡・成長の過程は以下のように恒常風に起因すると仮定する。風上側の樹木が注目している樹木と比較して遜色ないほどに大きければ、その風上側の樹木は風避けの効果を持つものとし、注目している樹木は次の時間ステップには倒れずに単位樹高だけ成長する。また、風上側の樹木が低い場合には注目している樹木は風に晒されて次の時間ステップには倒れてしまう。台風や山火事などで縞枯れの部分が欠失してしまった後にいろいろな樹木が侵入してきて、様々な樹高のシラビソ・オオシラビソの樹木が混在している状態が縞枯れ現象の生ずる初期状態であると考えることができるので、初期状態としてランダムな状態を考えて上述の遷移則のもとで最終的には規則的な鋸歯状のパターンが形成されるかどうかを解析する。

(1) 1次元格子空間

山の切断面のパターンを1次元格子空間上に配置されたパターンとして考える。風上側の1本の樹木が風避けの効果を担い、空間上に並んだ樹木が一斉に上述の遷移則に従って状態遷移するものと仮定する。また、境界からの影響を減らすために周期境界条件を用いた。ほとんどすべてのランダムな初期状態から出発しても必ず速度一定の鋸歯状の規則的なパターン（進行波解）が生じることが判る（図5）。しかし、縞枯れ現象のもう1つの特徴である縞と縞との間隔の規則性は説明できない。この時、進行波が現れない場合には全樹木が倒れずに無限に成長する解である。

(2) 2次元格子空間

縞と縞との間隔の規則性は2次元格子空間では再現されないだろうか。2次元格子空間上では、風向に対して垂直に並んでいる3本の樹木が風避けの効果を負うと仮定する。ただし、風向からみて注目している樹木の斜め方向の樹木は、直接風避けになっている樹木に比べて風避けの効果が小さいと考える。この次元の効果によって風に対して垂直方向に縞が揃い（図6）、縞と縞との間隔が比較的一定に

揃っていることが説明できる。

風避けの効果が複数本である場合

風上側の複数本の樹木が風避けの効果を持つかも知れない。風避けの効果を持つ風上側の複数の樹木の重心の位置と縞の進む速度（1つの鋸歯当りの次の時間ステップに倒れる最高樹高の樹木の本数、すなわち鋸歯のぎざぎざの大きさに等しい。）との関係について調べた。その結果両者の間には原点を通る比例関係があることがわかり、1つの格子点を1本の樹木と考えずに相互作用を及ぼす単位距離と解釈できる。

生息環境が一様でない場合

山の斜面では土の種類や風の吹き方など、樹木に対する環境が一様であるとは思われない。そこで、遷移則の条件すなわち次の時間ステップに倒れるための樹高差が2つの領域において異なる場合について解析を行なった。この場合にも縞枯れ状のパターンを再現し、縞と縞との間隔は環境が一様である場合と比較して若干大きくなるだけである。

境界条件について

以上のモデルでは格子空間を周期境界条件で考えてきたが、現実的な森林においては山麓と山頂が隣接しているなどということはない。そこでわれわれのモデルは現実的でないと思われるかもしれない。いま、各樹木は風上側の樹木からの影響しかないので、山麓での境界条件が問題となる。そこで、例えば山麓に何か壁のような大きな樹木とか岩のようなものがあるとしよう。すると完全に縞と縞との間隔が揃っている規則的な鋸歯状のパターンが現れてくる。縞の進むスピードも一定である。しかし、固定境界条件を入れることもあまり現実性があるとは考えられない。もし、確率論的な死亡が加わったらどうであろうか。ほんのわずかのランダムな死亡を入れるだけで境界条件による相違はほとんどなくなる。

今後の展望

縞枯れ現象のような生物集団の持つパターンについては集団の空間構造を考慮に入れた数理モデルによる解析が有効である。特に植物のような固着性を有する生物集団においては無理のないモデル化が可能であろう。今後の発展としては遷移則をいろいろと変化させて、生じるパターンについて分類・解析を行なっていきたい。また、縞枯れ現象については生態学者による野外調査が精力的に行なわれている。数理モデルを生物学的に意味付けるものにし野外研究者の注意を喚起するためにも、野外調査で得られたデータによって検証可能なモデルでなければならない。われわれのモデルでは現在までに得られているデータを用いて将来測定されるかも知れないデータを定量的に推測している。

謝辞 本研究を進めるにあたって共同研究者の松田博嗣教授、および巖佐庸、佐々木顕両博士に、また貴重な助言を頂いた原田泰志、飯塚勝、犬塚裕樹、岩城英夫、香取眞理、木村允、甲山隆、今野紀雄、黒岩澄雄、宮下精二、宮脇昭、小田垣孝、小野勇一、瀬野裕美、重定南奈子、泰中啓一、高田壮則、高橋智、山内淳、山村則男の各氏に謝意を表します。

参考文献

- (1)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
伊庭幸人：統計数理36, 69-88, (1988).
Itoh Y. : Prog. Theor. Phys. 78, 507-510, (1987).
伊藤栄明：統計数理35, 73-80, (1987).
香取眞理・今野紀雄：統計数理38, 243-256, (1990).
Katori M. and Konno N. : J. Phys. Soc. Japan 59, 877-887, (1990).
Katori M. and Konno N. : J. Stat. Phys. 63, 115-130, (1991a).
Katori M. and Konno N. : J. Phys. Soc. Japan 60, 95-99, (1991b).
Katori M. and Konno N. : J. Phys. Soc. Japan 60, 418-429, (1991c).
Konno N. and Katori M. : J. Phys. Soc. Japan 59, 1581-1592, (1990).
Konno N. and Katori M. : J. Phys. Soc. Japan 60, 430-434, (1991).
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).
萩田直史・松田博嗣：日本物理学会第42回年会講演(1987).
大月俊也：固体物理24, 797-801, (1989).
Ohtsuki T. : Forma 4, 59-64, (1989).
Ohtsuki T. and Keyes T. : Phys. Rev. A33, 1223-1232, (1986a).
Ohtsuki T. and Keyes T. : J. Phys. A : Math. Gen. 19, L281-L287, (1986b).
Ohtsuki T. and Keyes T. : Phys. Rev. A35, 2697-2703, (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762, 111-122, (1991).
Tainaka K. : J. Phys. Soc. Japan 57, 2588-2590, (1988).
Tainaka K. : Phys. Rev. Lett. 63, 2688-2691, (1989).
泰中啓一：統計数理38, 201-211, (1990).
Tainaka K. and Itoh Y. : Europhys. Lett. 15, 399-404, (1991).
田町信雄・松田博嗣：数理解析研究所講究録457, 92-110, (1982).

(2) 縞枯れの形成・維持に関するモデル

Satō K. and Iwasa Y. 投稿中.

Iwasa Y., Satō K. and Nakashima S. : J. Theor. Biol. 152, 143-158, (1991).

縞枯れ現象一般に関する文献

Foster J.R. : J. Ecol. 76 :172-180, (1988).

五味新平・勝野安信・今井建樹：採集と飼育18, 66-72, (1956).

岩城英夫・戸塚績：植物学雑誌72, 255-260, (1959).

甲斐啓子：地理学評論47, 709-718, 1974.

木村允：沼田真 編集, 『群落の遷移とその機構』, 21-30, (1977), 朝倉書店.

Kimura M. : In "Carbon uptake and allocation in subalpine ecosystems as a key to management.", Waring R.H. ed., 57-63, (1982), Oregon State Univ. Press. Oregon.

甲山隆：遺伝38, 67-72, (1984).

Kohyama T. : Oecologia 62, 156-161, (1984).

Kohyama T. : GeoJournal 17, 201-208, (1988).

Kohyama T. and Fujita N. : Bot. Mag. Tokyo 9, 55-68, (1981).

Marchand P.J., Goulet F.L. and Harrington T.C. : Can. J. Forest Res.16, 591-596, (1986).

宮脇昭 編著：日本植生誌 中部, 324-333, (1985), 至文堂.

中原孫吉・岡田悠一：千葉大学園芸学部学術報告15, 101-104, (1967).

岡秀一：地学雑誌92, 219-234, (1983).

奥原卓郎：昭和52年度技術開発研究会集録, 長野営林局, 29-37, (1977).

Oshima Y., Kimura M., Iwaki H. and Kuroiwa S. : Bot. Mag. Tokyo 71, 289-301, (1958).

Reiners W.H. and Lang G.E. : Ecology 60, 403-417, (1979).

四手井綱英 監修：森林保護学, 33, (1987), 朝倉書店.

Sprugel D.G. : J. Ecol. 64, 889-911, (1976).

Sprugel D.G. and Bormann F.H. : Science 211, 390-393, (1981).

只木良・佐藤明・桜井尚武・竹内郁雄・河原輝彦：日生態会誌27, 83-90, (1977).

高橋文敏：森林航測122, 10-17, (1979).

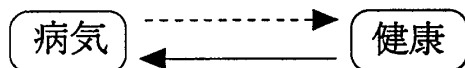
山本進一：遺伝38, 43-50, (1984).

矢頭献一：三重大学農学部学術報告30, 57-64, (1964).

吉田邦男・山内栄：長野営林局造林技術研究5, 53-65, (1955).

吉野みどり：加藤泰安・中尾佐助・梅棹忠夫 編『山岳 森林 生態学 今西錦司博士古希記念論文集』, 183-202, (1976), 中央公論社.

(1) 香取・今野



(2) 松田・萩田

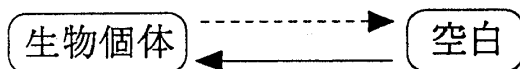


図1：2状態格子モデル

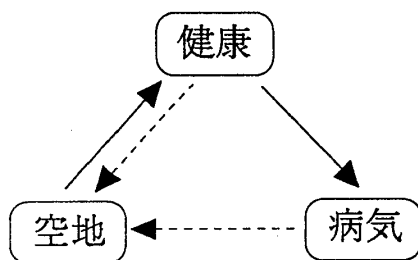
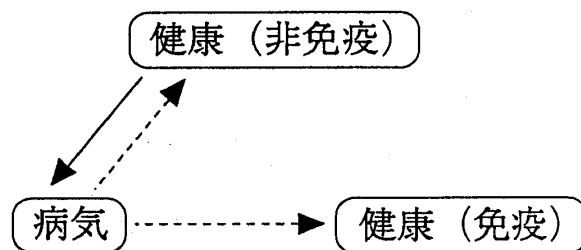


図3：佐藤・佐々木・松田の空地を含む3状態格子モデル

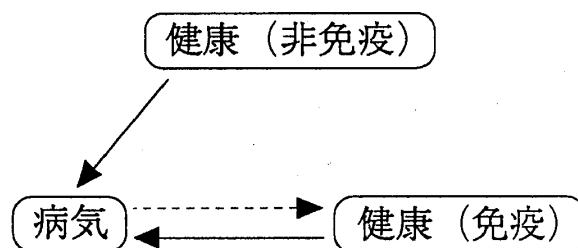
----- 各格子点ごとに独立な遷移過程
 ——— 最近接格子点に依存する遷移過程

(1) 大月・Keyes

部分免疫過程



不完全免疫過程



(2) 伊庭

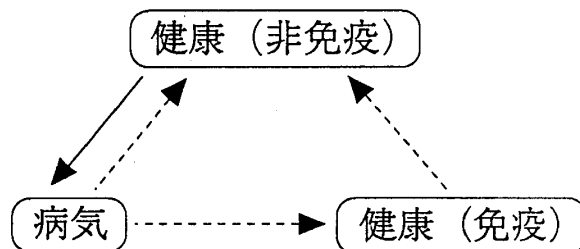


図2：空地を含まぬ3状態格子モデル

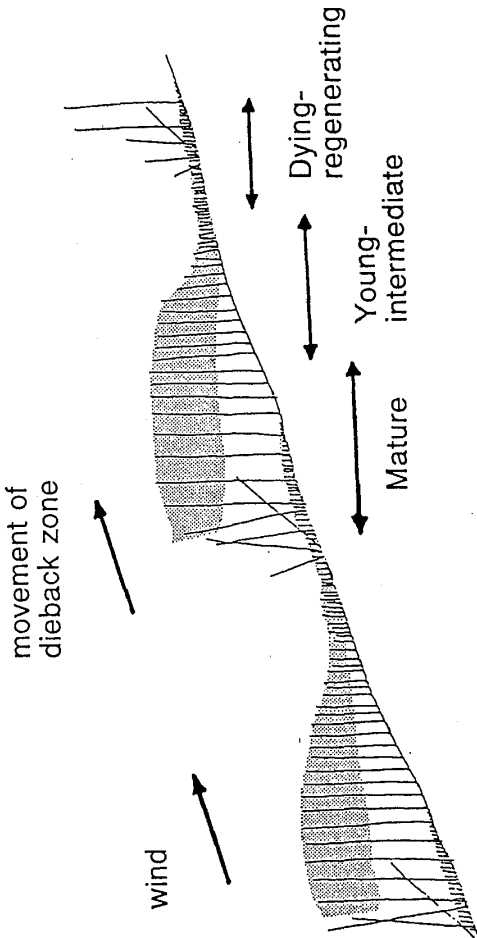


図4：縞枯れ山の切断面での樹木の配列

(a)初期状態

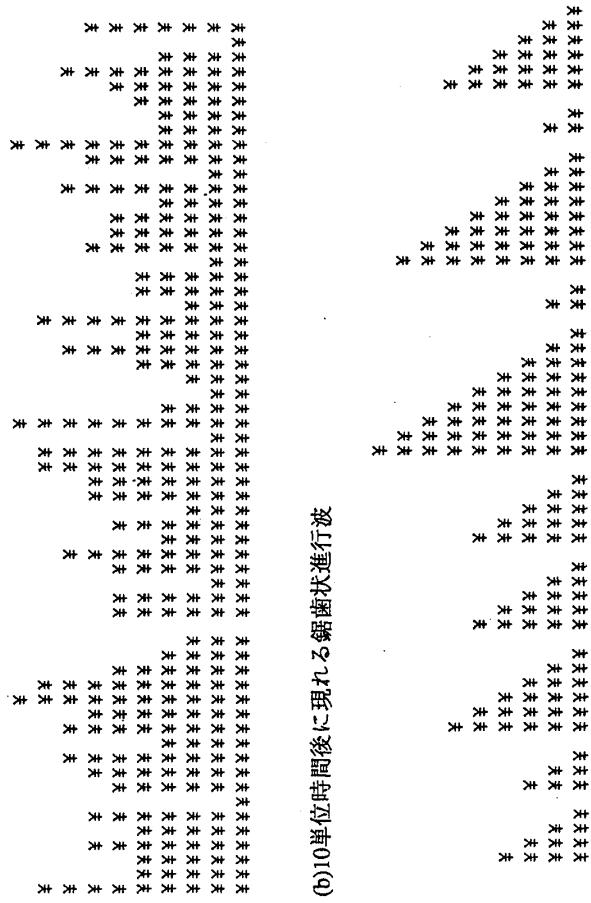


図5：1次元格子空間上でのシミュレーション

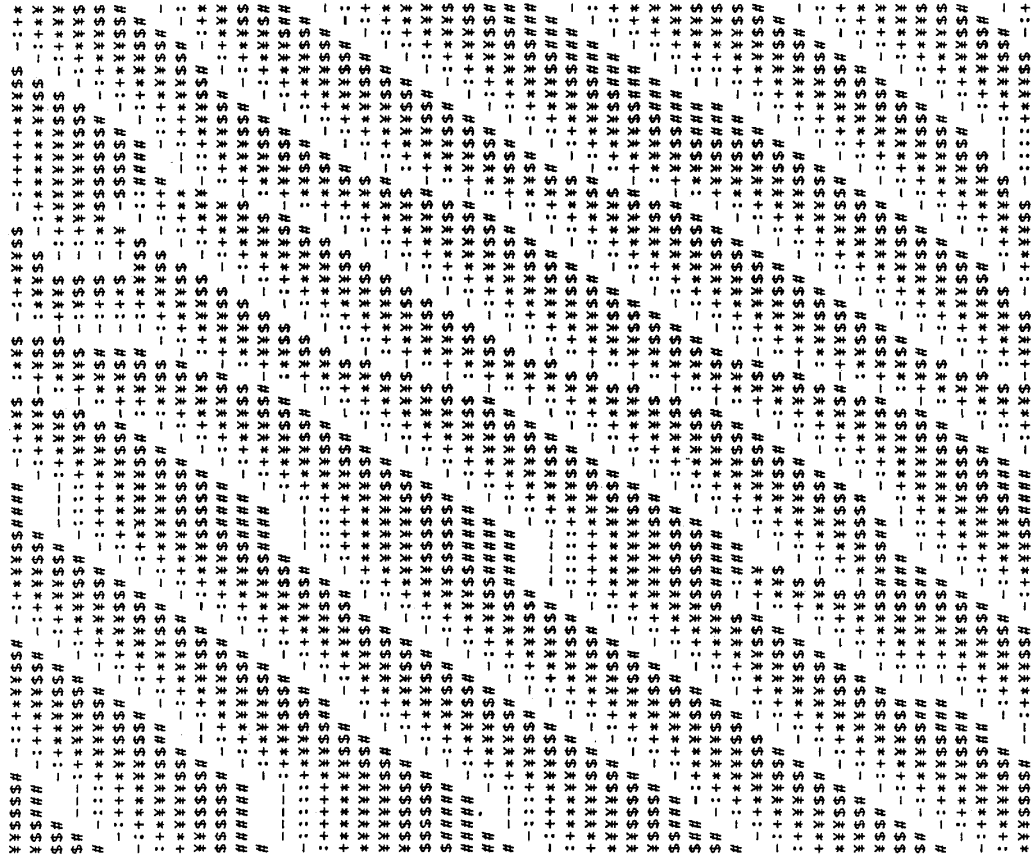


図6：南東風による2次元状縞枯れパターン