

ケモスタットモデルにおけるフィードバック制御の遅れの影響

Delayed feedback control with chemostat model

大阪府立大学大学院工学研究科 田頭 修 (Osamu Tagashira)

原 惟行 (Tadayuki Hara)

Graduate School of Engineering, Osaka Prefecture University

1 序文

ケモスタットモデルは、湖や実験設備などで栄養塩を取り合う微生物の動態を数理的に記述したモデルであるが、数理生態学において幅広く応用でき、原始的な競争形態を定性的にも定量的にも解析することができる大変重要なモデルである。その最も単純化されたモデルでは、1種の栄養に対する多種の微生物の競争の下で、微生物は1種しか生き残ることができないというよく知られた“競争排除則”が成り立つ。しかし、実際に実験のデータによれば、1種の栄養塩で数種の微生物が共存するというケースがある。したがって、ケモスタットモデルにおいての1つの目標は、1種の栄養塩で複数種の微生物が共存することを説明できる要因を含んだモデルを作り上げることである。近年、ケモスタットモデルで微生物の共存を実現できるモデルが多くの研究者により構成され、解析されている [2]。

本研究では、ケモスタットのコントロールパラメーターである流出率を微生物の状態に依存させて制御し、共存を達成したモデル [1] に着目した。このモデルは、次のような方程式系

$$\dot{S}(t) = D(1 - S(t)) - \sum_{i=1}^2 x_i(t) f_i(S),$$

$$\dot{x}_i(t) = x_i(t)(f_i(S) - D), \quad i = 1, 2,$$

$$\text{where } D = k_1 x_1(t) + k_2 x_2(t) + \varepsilon$$

で表される。ここで、 $S(t)$, $x_i(t)$ はそれぞれ時刻 t におけるケモスタット内の栄養濃度、微生物 x_i の密度である。また、 D はケモスタットの流出率である。この流出率は通例定数で与えるのだが、このモデルでは前述のように流出率 D に微生物の状態を即時的に依存させている。関数 f_i は微生物 x_i の栄養摂取率で、一般に

$$f_i: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+ \text{ は連続的微分可能な単調増加関数で, } f_i(0) = 0$$

と仮定する。ここではさらに、 f_1 と f_2 の関係について次のような場合を考える：

$$f_1(\tilde{S}) = f_2(\tilde{S}) = \tilde{D}$$

ここで、 $\tilde{S} \in (0, 1)$ である。また、 $S \in (0, \tilde{S})$ に対して $f_1(S) > f_2(S)$ とし、 $S > \tilde{S}$ に対しては $f_1(S) < f_2(S)$ とする。さらに、 $f_2(\tilde{S}) > f_1(\tilde{S})$ としておく。

さて、流出率に対する微生物の状態依存関係において、微生物の状態を観測し、流出率を制御するという操作に時間遅れがあると考えられる。そこで、次のようなモデルを考えた。

$$\begin{aligned}\dot{S}(t) &= D_{t-\tau}(1 - S(t)) - \sum_{i=1}^2 x_i f_i(S), \\ \dot{x}_i &= x_i(f_i(S) - D_{t-\tau}), \quad i = 1, 2,\end{aligned}\tag{1.2}$$

$$\text{where } D_{t-\tau} = k_1 x_1(t - \tau) + k_2 x_2(t - \tau) + \varepsilon.$$

この時間遅れが、即時的に状態を依存させたモデルで達成できた”共存”にどのような影響を与えるのかを解析することが本研究の目的である。

2 局所安定性

まず、方程式系 (1.2) の常に存在する平衡点は

$$E_0 := (1, 0, 0), \quad E_1 := (\lambda_1, 1 - \lambda_1, 0), \quad E_2 := (\lambda_2, 0, 1 - \lambda_2)$$

である。ここで、 λ_i は次を満たすものとする。

$$f_i(\lambda_i) = k_i(1 - \lambda_i) + \varepsilon, \quad i = 1, 2.$$

続いて、内部平衡点 $E_3 := (S^*, x_1^*, x_2^*)$ は

$$\varepsilon \in [0, \tilde{D}) \text{ かつ } [k_1 < \frac{\tilde{D} - \varepsilon}{1 - \tilde{S}} < k_2 \text{ または } k_2 < \frac{\tilde{D} - \varepsilon}{1 - \tilde{S}} < k_1]$$

を満たすときに限り存在し、各成分は

$$S^* = \tilde{S}, \quad x_1^* = \frac{1}{k_2 - k_1} \{k_2(1 - \tilde{S}) - \tilde{D} + \varepsilon\}, \quad x_2^* = \frac{1}{k_1 - k_2} \{k_1(1 - \tilde{S}) - \tilde{D} + \varepsilon\}$$

で与えられる。

この内部平衡点 E_3 における $\tau = 0$ のときの安定性については、次のような結果が既に得られている。

定理 2.1 ([1, Theorem 2]). $\varepsilon \in [0, \tilde{D})$ かつ $\tau = 0$ とする。このとき、 $k_i \geq 0$ ($\varepsilon = 0$ のとき、 $k_2 > 0$) が

$$k_2 < \tilde{k} < k_1, \quad \tilde{k} = \frac{\tilde{D} - \varepsilon}{1 - \tilde{S}}\tag{2.1}$$

を満たすならば、方程式系 (1.2) の内部平衡点 E_3 は存在し、かつ大域的漸近安定である。

本研究では、条件式 (2.1) が満たされているときに、 τ を 0 から大きくしていくと、安定である平衡点 E_3 の不安定化が起こるという次のような結果が得られた。

定理 2.2. τ が

$$\tau_3 = \frac{1}{\omega} \left(\pi + \arctan \frac{\phi}{\psi} \right)$$

なる τ_3 の近傍で、平衡点 E_3 が不安定化し周期解が生じる。ここで、 ω は方程式

$$\omega^6 + (a^2 - 2b - c)\omega^4 + (b^2 + 2ce - d^2)\omega^2 - e^2 = 0$$

の最大の単根であり、また

$$\phi = (d - ac)\omega^4 + (ae - bd)\omega^2, \quad \psi = c\omega^5 + (ad - bc - e)\omega^3 + bew$$

を満たす。ここで、 a, b, c, d, e はそれぞれ次を満たす定数である。

$$a = \tilde{D} + \sum_{i=1}^2 x_i^* f'_i(\tilde{S}), \quad b = \tilde{D} \sum_{i=1}^2 x_i^* f'_i(\tilde{S}), \quad c = \sum_{i=1}^2 k_i x_i^*$$

$$d = \tilde{D} \sum_{i=1}^2 k_i x_i^* + x_1^* x_2^* (k_1 - k_2) (f'_2(\tilde{S}) - f'_1(\tilde{S})), \quad e = \tilde{D} x_1^* x_2^* (k_1 - k_2) (f'_2(\tilde{S}) - f'_1(\tilde{S})).$$

証明. 方程式系 (1.2) に対して、内部平衡点 E_3 のまわりで線形化を行うと

$$\dot{S}(t) = - \left(\tilde{D} + \sum_{i=1}^2 x_i^* f'_i(\tilde{S}) \right) S(t) - \sum_{i=1}^2 f_i(\tilde{S}) x_i(t) + (1 - \tilde{S}) \sum_{i=1}^2 k_i x_i(t - \tau)$$

$$\dot{x}_j(t) = x_j^* f'_j(\tilde{S}) S(t) - x_j^* \sum_{i=1}^2 k_i x_i(t - \tau), \quad j = 1, 2 \quad (2.2)$$

となる。このとき、特性方程式は

$$\lambda^3 + \left(\tilde{D} + \sum_{i=1}^2 x_i^* f'_i(\tilde{S}) \right) \lambda^2 + \tilde{D} \sum_{i=1}^2 x_i^* f'_i(\tilde{S}) + \left[\sum_{i=1}^2 k_i x_i^* \lambda^2 + \left\{ \tilde{D} \sum_{i=1}^2 k_i x_i^* \right. \right. \\ \left. \left. + x_1^* x_2^* (k_1 - k_2) (f'_2(\tilde{S}) - f'_1(\tilde{S})) \right\} \lambda + \tilde{D} x_1^* x_2^* (k_1 - k_2) (f'_2(\tilde{S}) - f'_1(\tilde{S})) \right] \exp\{-\lambda\tau\} = 0$$

で与えられる。この特性方程式において、 $\tau = 0$ のときのすべての根は、定理 2.1 より複素平面上の左半平面に存在していることがいえる。 τ を増加させていくとき、虚軸を横切り右半平面に飛び出す根が存在するかどうかを [4, p.83, Theorem 4.1] を適用させて示そう。

まず、この特性方程式を前述の a, b, c, d, e を用いて次のように書き換える。

$$P(\lambda) + Q(\lambda) \exp\{-\lambda\tau\} = 0 \quad (2.3)$$

ここで, $P(\lambda) = \lambda^3 + a\lambda^2 + b\lambda$, $Q(\lambda) = c\lambda^2 + d\lambda + e$ である. [4, p.83, Theorem 4.1] より, 方程式 (2.3) がある τ で虚軸上に根 $\pm i\omega$, $\omega > 0$ を持つためには

$$\begin{aligned} F(\omega) &= |P(i\omega)|^2 - |Q(i\omega)|^2 \\ &= \omega^6 + (a^2 - 2b - c)\omega^4 + (b^2 + 2ce - d^2)\omega^2 - e^2 = 0 \end{aligned}$$

が実根を持つことが必要である. これは $\omega^2 = u$ と置き直すと,

$$G(u) = u^3 + (a^2 - 2b - c)u^2 + (b^2 + 2ce - d^2)u - e^2 = 0 \quad (2.4)$$

が正の根を持つことと同値である.

さらに, 方程式 (2.3) の虚軸上の根 $\pm i\omega$ の τ を変化させたときの実部の変化は

$$\left. \text{signRe} \left(\frac{d\lambda}{d\tau} \right)^{-1} \right|_{\lambda=\pm i\omega} = \text{sign}F'(\omega) = \text{sign}G'(\omega^2) \quad (2.5)$$

となる.

まず, 方程式 (2.4) が正の単根をもつことは, $G(0) = -e^2 < 0$ と $G(u) = 0$ が 3 重根を持たないことから明らかである. したがって, τ を増加させると, ある τ で虚軸上に根 $\pm i\omega$ が存在する. 続いて, この虚軸上の根 $\pm i\omega$ の τ に対する変化を調べるのだが, (2.5) より $\text{sign}G'(\omega^2)$ の正負を調べればよく, $G(u)$ のグラフの形から, $\text{sign}G'(\omega^2) > 0$ なる ω^2 が存在することは簡単にわかる. よって, τ が増加すると虚軸上の根は右半平面に飛び出る. すなわち, 安定な平衡点 E_3 が不安定化するということである.

そこで, この不安定化が起こる τ の値 (これを τ_3 とする) を求める. 方程式 (2.3) に $\lambda = i\omega$ を代入したとき, $\exp\{-i\tau_3\omega\} = \cos \tau_3\omega - i \sin \tau_3\omega$ であるから,

$$\begin{aligned} \cos \tau_3\omega &= \frac{(d - ac)\omega^4 + (ae - bd)\omega^2}{(-c\omega^2 + e)^2 + d^2\omega^2} \\ \sin \tau_3\omega &= \frac{c\omega^5 + (ad - bc - e)\omega^3 + bew}{(-c\omega^2 + e)^2 + d^2\omega^2} \end{aligned}$$

が得られる. これらより,

$$\tan \tau_3\omega = \frac{c\omega^5 + (ad - bc - e)\omega^3 + bew}{(d - ac)\omega^4 + (ae - bd)\omega^2} = \frac{\phi}{\psi}. \quad (2.6)$$

ここで, この ψ について,

$$\begin{aligned} d - ac &= \tilde{D} \sum_{i=1}^2 k_i x_i^* + x_1^* x_2^* (k_1 - k_2) (f'_2(\tilde{S}) - f'_1(\tilde{S})) - \left(\tilde{D} + \sum_{i=1}^2 x_i^* f'_i(\tilde{S}) \right) \sum_{i=1}^2 k_i x_i^* \\ &= - \sum_{i=1}^2 x_i^* \sum_{i=1}^2 k_i x_i^* f'_i(\tilde{S}) < 0, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
ae - bd &= \left(\tilde{D} + \sum_{i=1}^2 x_i^* f'_i(\tilde{S}) \right) \tilde{D} x_1^* x_2^* (k_1 - k_2) \left(f'_2(\tilde{S}) - f'_1(\tilde{S}) \right) \\
&\quad - \tilde{D} \sum_{i=1}^2 x_i^* f'_i(\tilde{S}) \left\{ \tilde{D} \sum_{i=1}^2 k_i x_i^* + x_1^* x_2^* (k_1 - k_2) \left(f'_2(\tilde{S}) - f'_1(\tilde{S}) \right) \right\} \\
&= -\tilde{D} \sum_{i=1}^2 x_i^* \sum_{i=1}^2 k_i x_i^* \sum_{i=1}^2 k_i x_i^* f'_i(\tilde{S}) < 0
\end{aligned}$$

より, $\psi < 0$, すなわち, $\cos \tau_3 \omega < 0$ となるので (2.6) 式より,

$$\tau_3 = \frac{1}{\omega} \left(\pi + \arctan \frac{\phi}{\psi} \right)$$

が得られる.

また, Hopf 分岐の定理 ([3, Chapter 11] を参照) からこの τ_3 の近傍で周期解に分岐することが言える. $\square$

続いて, 境界平衡点 E_1, E_2 において, まず $\tau = 0$ のときの局所安定性について得られた結果を示す.

定理 2.3. 方程式系 (1.2) において, $\tau = 0$ のとき,

- (i) $k_1 < \tilde{k}$ かつ $k_2 < \tilde{k}$ ならば, E_1 は安定で, E_2 は不安定である.
- (ii) $k_1 > \tilde{k}$ かつ $k_2 > \tilde{k}$ ならば, E_2 は安定で, E_1 は不安定である.
- (iii) $k_1 < \tilde{k} < k_2$ ならば, E_1, E_2 は共に局所安定で, E_3 は存在するが不安定である.

(注) $k_1 = \tilde{k}, k_2 = \tilde{k}$ のときは特性根 0 が存在し, 特性根による安定性の判別はできない.

この定理は, 各境界平衡点のまわりで方程式系 (1.2) を線形化し, 特性根を調べることで得られる. 証明は省略する.

定理 2.1 と同様, これらの境界平衡点に対しても τ を 0 から増加させたときに, ある条件の下で不安定化が起こるという結果が得られた.

定理 2.4. 方程式系 (1.2) において,

- (I) $\tau = 0$ のとき E_1 が安定であり, $f'_1(\lambda_1) < k_1$ を満たしているならば, τ が

$$\tau_1 = \frac{1}{(1 - \lambda_1) \sqrt{k_1^2 - (f'_1(\lambda_1))^2}} \left\{ \pi + \arctan \frac{-\sqrt{k_1^2 - (f'_1(\lambda_1))^2}}{f'_1(\lambda_1)} \right\}$$

なる τ_1 の近傍で E_1 は不安定化する.

(II) $\tau = 0$ のとき E_2 が安定であり, $f'_2(\lambda_2) < k_2$ を満たしているならば, τ が

$$\tau_2 = \frac{1}{(1 - \lambda_2)\sqrt{k_2^2 - (f'_2(\lambda_2))^2}} \left\{ \pi + \arctan \frac{-\sqrt{k_2^2 - (f'_2(\lambda_2))^2}}{f'_2(\lambda_2)} \right\}$$

なる τ_2 の近傍で E_2 は不安定化する.

証明. (I),(II) はともに同様な証明で示されるので, (I) の場合のみ証明する.

方程式系 (2.1) に対して, 平衡点 E_1 のまわりで線形化を行うと

$$\dot{S}(t) = \{f_1(\lambda_1) + (1 - \lambda_1)f'_1(\lambda_1)\} S(t) - \sum_{i=1}^2 f_i(\lambda_1)x_i(t) + (1 - \lambda_1) \sum_{i=1}^2 k_i x_i(t - \tau)$$

$$\dot{x}_1(t) = (1 - \lambda_1)f'_1(\lambda_1)S(t) - (1 - \lambda_1) \sum_{i=1}^2 k_i x_i(t - \tau)$$

$$\dot{x}_2(t) = (f_2(\lambda_1) - f_1(\lambda_1))x_2(t)$$

となる. これに対する特性方程式は,

$$\left\{ \lambda - (f_2(\lambda_1) - f_1(\lambda_1)) \right\} \left(\lambda + f_1(\lambda_1) \right) \left\{ \lambda + f'_1(\lambda_1)(1 - \lambda_1) + k_1(1 - \lambda_1) \exp \{-\lambda\tau\} \right\} = 0$$

であり, 特性根は $f_2(\lambda_1) - f_1(\lambda_1)$, $-f_1(\lambda_1)$ と方程式

$$\lambda + f'_1(\lambda_1)(1 - \lambda_1) + k_1(1 - \lambda_1) \exp \{-\lambda\tau\} = 0 \quad (2.7)$$

を満たす根である. $\tau = 0$ のとき, E_1 は安定であるから, これらのすべての根は複素平面上の左半平面に存在している. そこで, τ を増加させていくとき, 方程式 (2.7) の根で右半平面に飛び出す根が存在するのかどうかを調べる. 定理 2.2 の証明と同様に [4, p.83, Theorem 4.1] を用いると, 方程式 (2.7) が虚軸上に根 $\pm i\omega$, $\omega > 0$ を持つためには,

$$F(\omega) = \omega^2 - (1 - \lambda_2)^2(k_1^2 - (f'_1(\lambda_1))^2) = 0$$

が実根を持たなければならない, $k_1 > (f'_1(\lambda_1))$ を満たさなければならない. これより

$$\omega = (1 - \lambda_1)\sqrt{k_1^2 - (f'_1(\lambda_1))^2}$$

であり, $F(\omega) = 0$ は下に凸の放物線だから, $F'(\omega) > 0$ である. したがって, 虚軸上の根 $\pm i\omega$ は τ の増加とともに右半平面に飛び出す. すなわち, E_1 の不安定化が起こる.

つぎに, この不安定化が起こる τ の値 (これを τ_1 とする) を求めると,

$$\begin{aligned} \cos \tau_1 \omega &= -\frac{f'_1(\lambda_1)}{k_1} \\ \sin \tau_1 \omega &= \frac{\omega}{k_1(1 - \lambda_1)} \end{aligned}$$

より, $\cos \tau_1 \omega < 0$ であることから,

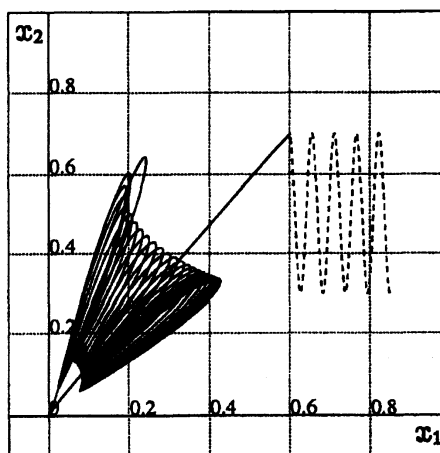
$$\begin{aligned} \tau_1 &= \frac{1}{\omega} \left\{ \pi + \arctan \frac{-\omega}{f'_1(\lambda_1)(1-\lambda_1)} \right\} \\ &= \frac{1}{(1-\lambda_1)\sqrt{k_1^2 - (f'_1(\lambda_1))^2}} \left\{ \pi + \arctan \frac{-\sqrt{k_1^2 - (f'_1(\lambda_1))^2}}{f'_1(\lambda_1)} \right\} \end{aligned}$$

□

3 結論

フィードバック制御において考えられる時間遅れが, 2種の共存を意味する安定な平衡点を不安定化させたり, 1種の絶滅を意味する安定な境界平衡点も不安定化するという意味で影響を与えることがわかった. しかし, 時間遅れがない場合に達成できた”共存”ということに影響を与えているのかどうかはわかっていない. 実際, 計算機のシミュレーションによると, 内部平衡点が存在する場合に, ある条件下では任意の時間遅れに対して振動しながら共存することが見られたり, 境界平衡点が安定なときに, 不安定化して振動しながら共存状態になるということも起こるようである.

今後の課題として, 方程式系 (1.2) において, 任意の時間遅れに対して共存する条件や, 境界平衡点が不安定化して共存状態 (上図参照) になる条件を得たい.



References

- [1] P. De Leenher & H. L. Smith, *Feedback control for chemostat models*, J. Math. Biol. **46** (2003), 48-70.
- [2] H. L. Smith & P. Waltman, *The Theory of The Chemostat*, Cambridge University Press, Cambridge, 1995
- [3] J. K. Hale & S. M. Verduyn Lunel, *Introduction to Functional Differential Equations*, Springer-Verlag, New York, 1993.
- [4] Y. Kuang, *Delay Differential Equations with Applications in Population Dynamics*, Academic Press, San Diego, 1993.