

称号及び氏名	博士（工学） 田頭 修
学位授与の日付	平成 21 年 3 月 31 日
論文名	「Permanence and Stability Analysis for Chemostat Models with Time Delay」 (時間遅れを考慮したケモスタットモデルの パーマネンス解析と安定性解析)
論文審査委員	主査 原 惟行 副査 田畑 稔 副査 大同 寛明

論文要旨

微分方程式を用いて生態系や自然環境のダイナミクスを表現する数理モデルの構築とその定性的解析は、数学的な面を含め非常に興味深い研究である。生物種間の相互関係が把握できる時、生態系の数理モデリングは可能となる。その相互関係には様々な作用があり、そのすべてを把握することは不可能ではあるが、ある特定の作用のみを組み込むモデルを構築して数学的解析を行うことで、その作用が生物種間の関係を理解するための本質的作用であるかどうかを判断できる。数学的解析により着目している作用が本質的作用であると判断できる場合、この作用が実際の生態系においても生物種間の関係を理解するための本質的作用であることを生物学の世界に対して提案することができる。数理モデルを記述する微分方程式の定性的解析は、その定性理論の発展だけでなく、生物種間の相互関係の本質的な理解の一助ともなり、数学と生物学の両分野において貢献が期待される研究である。

複数の生物種間で限られた栄養塩を取り合う拮抗的競争を表現する標準的数理モデルとしてケモスタットモデルがよく用いられる。ケモスタットモデルとは、ケモスタットという微生物連続培養装置を数理モデリングしたものであり、実験環境を想定したモデルではあるが、湖の水性生物の生態系のモデルとしても役に立つものである。2 種類の生物種が 1 種類の栄養塩を取り合う単純な拮抗的競争を表現するケモスタットモデルは、常微分方程式系

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

で記述されることが知られている。ここで、関数 f_i は栄養濃度 S のときの生物 x_i が摂取する栄養の量を表し、栄養摂取関数と呼ばれる。 f_i は単調増加であると仮定する。このとき、モデル(1)は 2 種類の生物種の共存を表現できず、1 種類の生物種の生存しか表現できないことが証明されており、この結果は競争排除則と呼ばれる。しかし、自然界では限られた栄養塩の下で多数の生物種が共存していることが多い。したがって、モデル(1)を改良し、2 種の生物種の共存を表現できる作用を組み込んだモデルを構築することは重要である。これまで、多くの研究者により共存を表現する作用が組み込まれたケモスタットモデルが提案されてきた。例えば、栄養塩の周期的な流入(Butler, Hsu & Waltman [SIAM J. Appl. Math. 1985]), 生物の死骸から起因する栄養のリサイクル(Ruan & He [SIAM J. Appl. Math. 1998]), 栄養摂取から生物量への変換の時間遅れ(Freedman, So & Waltman [SIAM J. Appl. Math. 1989])などを組み込んだモデルである。作用の中には Freedman, So & Waltman のモデルのように時間遅れを考慮すべき作用もある。しかし、時間遅れを考慮したモデルにおける共存問題が解決されている文献は少ない。それらのモデルの記述には時間遅れを持つ微分方程式を用いることが多いのだが、その定性理論は発展途上にある。そこで、本論文では実験系や生態系の現象に見られる時間遅れに着目して 2 つのケモスタットモデルを構築し、共存を主題とした定性的研究を行った。

第 1 章では、本論文で扱われるケモスタットモデルの由来とそのモデル構築の目的である共存について述べた。

第 2, 3 章では、Leenheer & Smith [J. Math. Biol. (2003)]により構築されたフィードバック制御を組み込んだ 2 種の生物種の搾取的競争を表すケモスタットモデルを改善し、時間遅れを考慮したモデルについて扱った。そのモデルは、時間遅れを持つ微分方程式系

$$\begin{aligned}\dot{S}(t) &= D_{t-\tau}(1 - S(t)) - \sum_{i=1}^2 x_i(t) f_i(S(t)), \\ \dot{x}_i(t) &= x_i(t) \{f_i(S(t)) - D_{t-\tau}\}, \quad i = 1, 2, \\ \text{where } D_{t-\tau} &= k_1 x_1(t - \tau) + k_2 x_2(t - \tau) + \varepsilon\end{aligned}\tag{2}$$

で記述される。ここで、 $D_{t-\tau}$ がフィードバック制御の項であり、 τ 時間前の生物種の個

体数によって変化する量である。Leenheer & Smith は時間遅れのないモデルに対し、初期状態に依存せずに 2 種の生物種が共存するようにフィードバック制御可能であるという結果を得た。ただし、ここでの共存は 2 種の生物種の個体数がそれぞれ一定の値に漸近する（大域的漸近安定）という意味での共存であり、特殊な共存といえる。フィードバック制御に時間遅れを考慮した場合、この Leenheer & Smith の結果が覆されるのか、また、覆されるとまではいかずとも、共存状態の様相に変化を与えるのかどうかという問題が第 2, 3 章のテーマになっている。

第 2 章では、モデル(2)について時間遅れ τ をパラメータとして正の平衡点の安定性解析とコンピューターシミュレーションによる解軌道図の検証による数学的課題の考察を行った。安定性解析により、正の平衡点が安定から不安定へと変化する時間遅れの閾値が存在し、また、平衡点は周期解へと分岐することが証明できた。これは、2 種の生物種の個体数が時間遅れによって周期的に変動しながら共存することを示唆するものである。一方、コンピューターシミュレーションを用いて解軌道を検証したところ、周期的な様相や時間遅れが大きい場合にはカオス的な様相を示すことがわかった。このシミュレーション結果から導き出せる生物学的な命題に数学的な証明を与えることを第 3 章の研究課題としており、この考察は本論文において重要な役割を果たしている。

第 3 章では、第 2 章のシミュレーション結果から浮かび上がった課題である時間遅れが大きい場合でも 2 種の生物種の共存を保証する問題について取り組んだ。保証している共存の形態は、任意の初期条件に対して 2 種の生物種の個体数が、それぞれある正の定数に漸近する状態だけでなく正の値で変動し続ける状態も含んだ形態、すなわち、正の平衡点が大域的漸近安定となる場合だけでなく不安定となる場合も含んだ形態である。このような広い意味で共存を保証する数学的概念はパーマネンス理論として数理生物学で発展しており、これまで多くの研究者によって研究されている。特に、ロトカ・ヴォルテラ方程式に代表されるコルモゴロフ型の方程式系に対しては多くのパーマネンスの結果が報告されている。しかし、(2)のような時間遅れを持つケモスタットモデルの方程式系に対してパーマネンス解析を行っている文献はいくつかあるものの、そのほとんどは正の平衡点が大域的漸近安定であるための十分条件を与えているだけである。そこで、(2)に対して特殊な共存ではなく広い意味の共存を保証する結果を得るために、パーマネンス解析に有効な平均リャプーノフ関数の理論を適用する証明を試みた。平均リャプーノフ関数の理論は、Hutson [Monatsh. Math. 1984]などにより構築されたのだが、従来その理論はコルモゴロフ型の方程式系など本論文とは異なるタイプの方程式系に適用され、パーマネンスのための鋭い十分条件が得られる理論である。(2)のタイプの時間遅れを持つケモスタット方程式系にこの理論を用いた定性的解析は

本論文が初めてである。この解析により、(2)がパーマネンスであるための鋭い十分条件が得られた。

第4章では、生態系に見受けられる密度依存性に着目し、搾取的競争の中に密度依存性を組み込んで数理モデリングを行った。実際の生態系において、生物種がある限られた領域で生活を行うとき、個体数ダイナミクスに対する生物種の密度の影響が無視できないことがある。例えば、その領域内の限られた資源を摂取することで生活する生物種や共食いをするような生物種の場合である。これらの種には密度の増加とともに死亡率が増加するという密度依存死亡率があると考えられる。実際に、時間遅れのない密度依存死亡率を考慮したモデリングはすでに研究されており、このモデルで共存が表現されることはよく知られているが、この共存は正の平衡点が大域的漸近安定となる特殊な形態であることが多い。そこで、第4章ではこの密度依存死亡率の変動に時間遅れが生じることを考慮に入れ、ケモスタットモデル

$$\begin{aligned} \dot{S}(t) &= D(1 - S(t)) - \sum_{i=1}^2 x_i(t) f_i(S(t)), \\ \dot{x}_i(t) &= x_i(t) \{ f_i(S(t)) - g_i(x_i(t - \tau_i)) - D \}, \quad i = 1, 2 \end{aligned} \quad (3)$$

を構築し、広い意味での共存を主題とした定性的解析を行った。ここで、 $g_i(x_i(t - \tau_i))$ の項が密度依存死亡率を表す項であり、(3)は τ_i 時間だけ遡った生物種の密度に依存して死亡率が変動するモデルとなっている。ここでも、第3章と同様に、平均リャプノフ関数の理論を用いてパーマネンス解析を行った。基本的に第3章と同様な証明手法であるが、2つの大きな違いがある。1つは $t \rightarrow \infty$ のとき保存則 $S + x_1 + x_2 \rightarrow 1$ が成り立たないことである。第3章ではこの保存則が成立していることで証明を比較的容易に進めることができたのだが、第4章ではそれが成立していないことで証明に工夫が必要となった。もう1つは、(3)に組み込まれている密度依存死亡率の項を関数 g_i という一般的な関数で与えていることである。第3章で扱ったモデル(2)では組み込まれているフィードバック制御の項が生物種の密度の線形結合の形となっていて比較的扱いやすかったが、一般的な関数にしたため第3章に比べ証明が難しくなった。しかし結果として、より一般的な成果が得られた。その一般的な成果の1つに、パーマネンス解析において重要な次の発見があった。目標であるパーマネンスの証明には、フィードバック制御の項が線形結合となっていることが本質的ではなく、(2)の2番目の式を

$\dot{x}_i(t) = x_i(t) F_i(S, x_1, x_2)$ としたとき、この右辺の関数 $F_i(S, x_1, x_2)$ の凸性が本質的であるということの発見である。これを受けて第4章では、凸性のみを仮定した一般的な関数 g_i の下でパーマネンスの結果が得られた。

第5章では、本論文で得られた結論の総括を行った。

審査結果の要旨

本論文は時間遅れを考慮したケモスタットモデルのパーマネンス解析と安定性解析に関する研究を行ったものである。具体的には時間遅れをもつ連立微分方程式で記述されるケモスタットモデルのうち2種類の生物種が1種類の栄養塩を取り合う拮抗的競争を表現するケモスタットモデルを構築し、その解の安定性およびパーマネンスに関する定性的研究を行い、以下の成果を得ている。

1. 安定性解析により、平衡点が安定から不安定へと変化する時間遅れの閾値が存在し周期解が存在することが証明できている。これは2種の微生物の個体数が時間遅れの影響で周期的に変動しながら共存することを示しており、実際の生態系における共存がうまく再現できている。
2. コンピューターシミュレーションを用いて解軌道を検証し、時間遅れが大きい場合にカオス的な様相を示すことを明確にしている。この結果も含めてより広い意味での微生物の共存を、数学的に保証するパーマネンスが成り立つための十分条件を得ている。この証明に平均リアプノフ関数を用いたことは、このタイプのモデルにおいて前例のないことであり、パーマネンス解析において新しい手法を提案している。
3. 密度依存効果を持つ2種の微生物におけるケモスタットモデルを構築し、共存を主題とした解析を行っている。本論文の前半で議論したケモスタットモデルとは異なり、保存則が成立しないという一般的な数学的仮定の下で、パーマネンスが成立するための新しい十分条件を得ている。
4. 時間遅れを持つケモスタットモデルにおいて、内部平衡点が存在しない場合でも2種の微生物が共存可能であることを、数値シミュレーションによって発見している。これは、新しい数学的研究課題となりうる発見である。

以上の成果は、2種の微生物の共存を実現するケモスタットモデルの構築および定性的研究を進展させており、同分野の発展に大きく貢献するものである。また、申請者が自立して研究活動を行うのに必要な能力と学識を有することを証したものである。

本委員会は、本論文の審査ならびに最終試験の結果から、博士(工学)の学位を授与することを適当と認める。