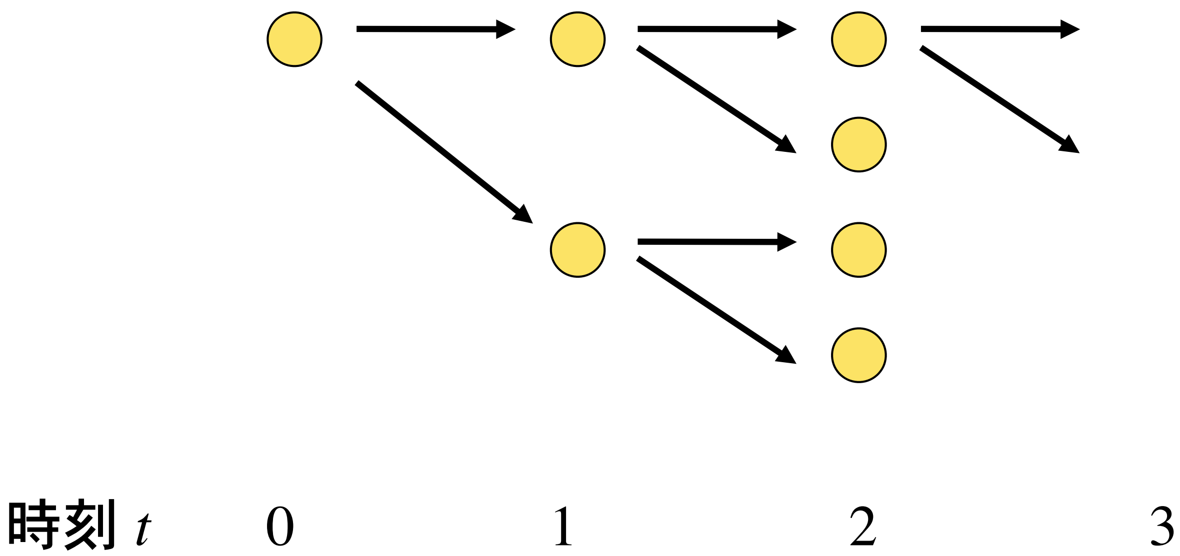
1 種系のダイナミクス（離散時間）

ダイナミクス（dynamics）：力学、動力学

時間とともに変化する状態、もしくはこれを研究する分野

1個体が一定の時間間隔毎に同期して分裂して2個体になる過程を繰り返す生物集団を考える



このような生物が実在するかはここでは問題としない。あくまでモデルの<u>仮定</u>である。バクテリアなどの微生物が当てはまるかもしれない。

個体数の時間変化

時刻 t での個体数を N_t で表す。単位時間に1個体は2個体に分裂するから次式（差分式もしくは漸化式）を得る

$$N_{t+1} = 2N_t$$

初期個体数を N_0 とすれば、次式の解を得る

$$N_t = N_0 2^t$$

より一般的に、1個体が単位時間に r 倍（r > 0）に増殖すると仮定すると

$$N_{t+1} = rN_t \qquad \Rightarrow \qquad N_t = N_0 r^t$$

個体数〜個体密度

厳密には生物個体数は非負の整数値であるべき。しかし、単位面積あたりの個体密度を考えれば、非負の実数値であってよい。今後は個体密度に注目したダイナミクスを考える

$$N_{t+1} = rN_t$$

r : 1個体あたりの増加率 (r > 0)

個体は繁殖後死亡すると考える

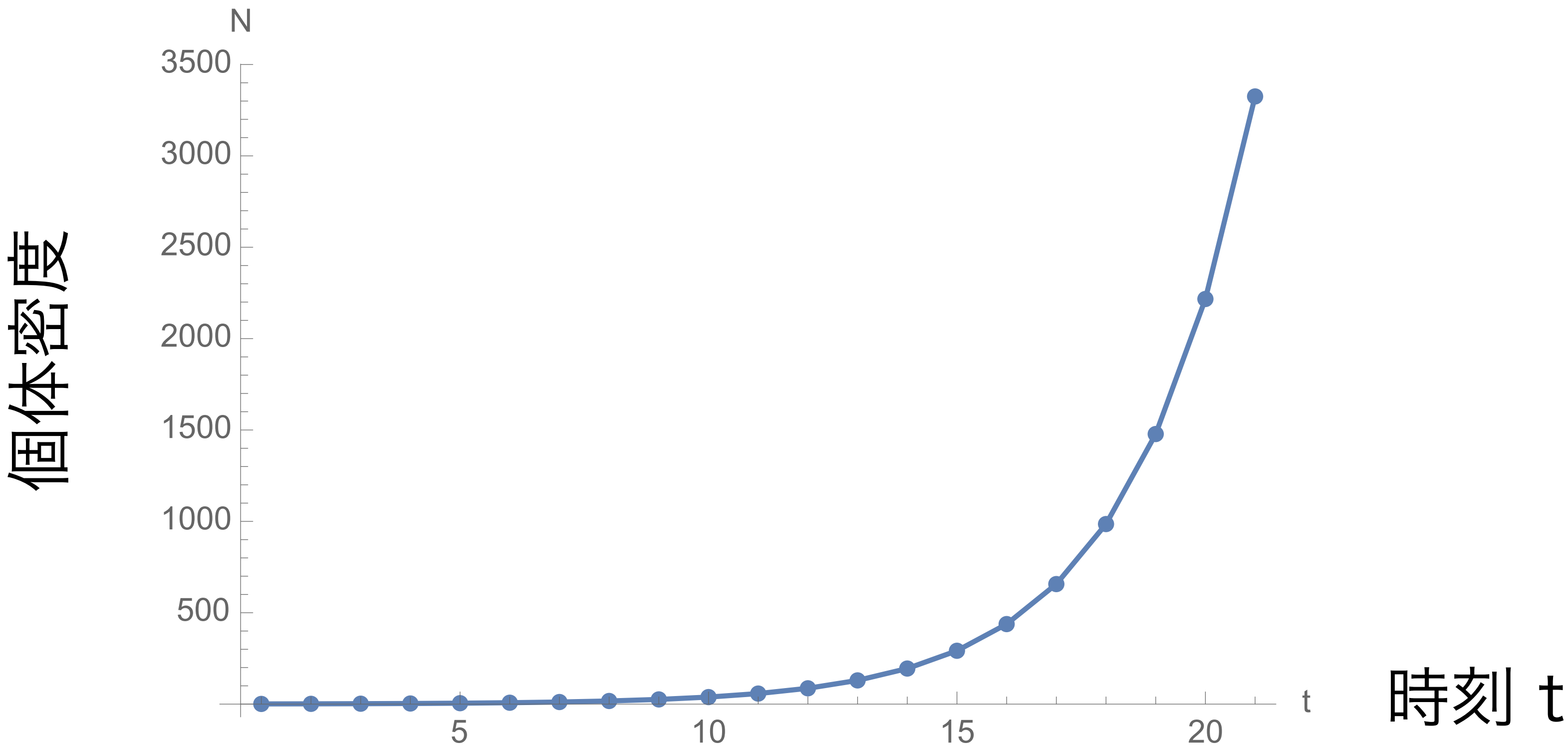
実際の生物では、
- 分裂増殖は完全には同期していない
- ある個体は他個体よりもより多く増殖するかも
- 個体密度が高くなると栄養分の不足、排泄物等による環境条件の悪化などで増殖率 r は低下する

こうした現実性はこのモデルには反映されていない！

指数増加モデルの例

$$r = 1.5, N_0 = 1 \qquad N_t = 1.5^t$$

{1, 1.5, 2.25, 3.375, 5.0625, 7.59375, 11.3906, 17.0859, 25.6289, 38.4434, 57.665, 86.4976, 129.746, 194.62, 291.929, 437.894, 656.841, 985.261, 1477.89, 2216.84, 3325.26}

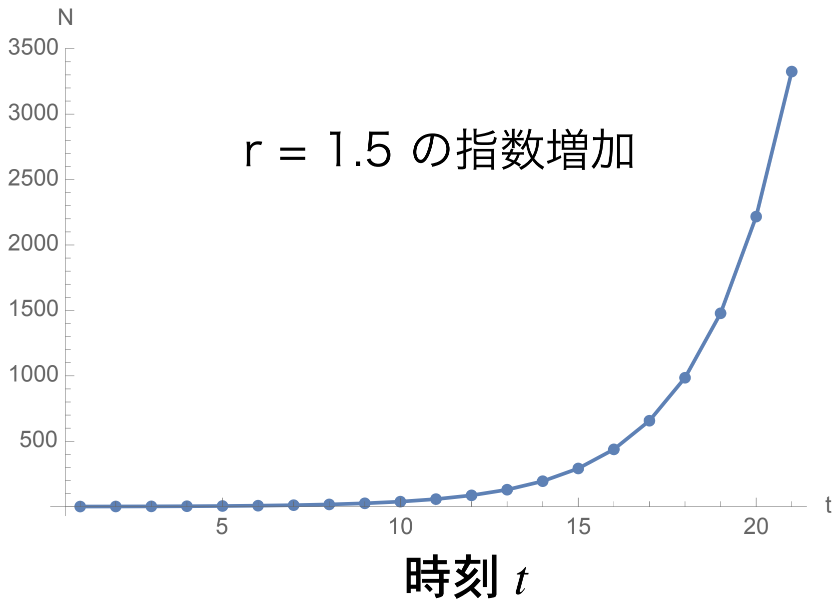


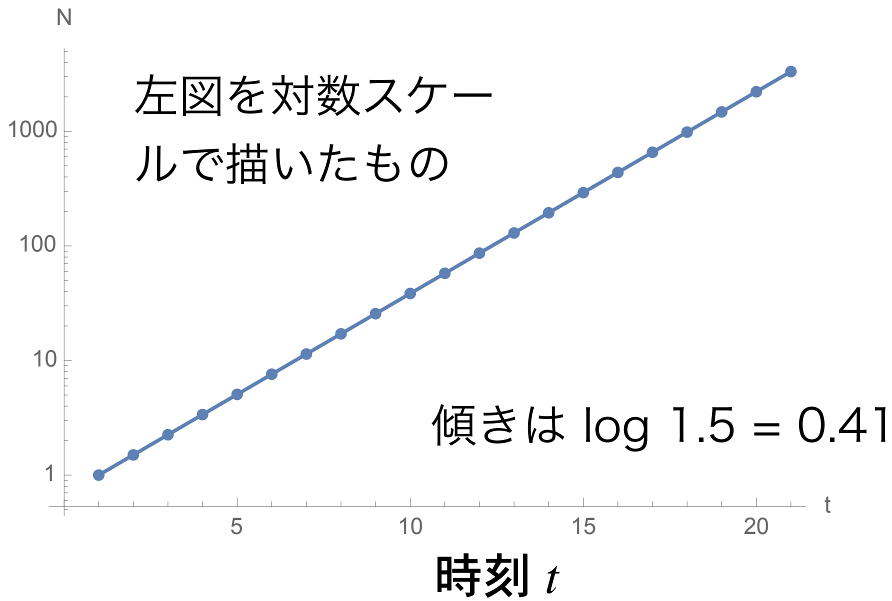
対数スケール

$N_t = N_0 r^t$　　両辺の対数をとると　　$\log N_t = \log N_0 + \log r \times t$

指数増加の場合、個体密度の対数は時間 t に比例して増加する

対数スケールのグラフは直線となり、傾きは log r





大腸菌の増殖例

個体密度が指数的に変化しているかどうかを見るには、対数スケールに注目する。
指数的に変化するなら直線になるはず。

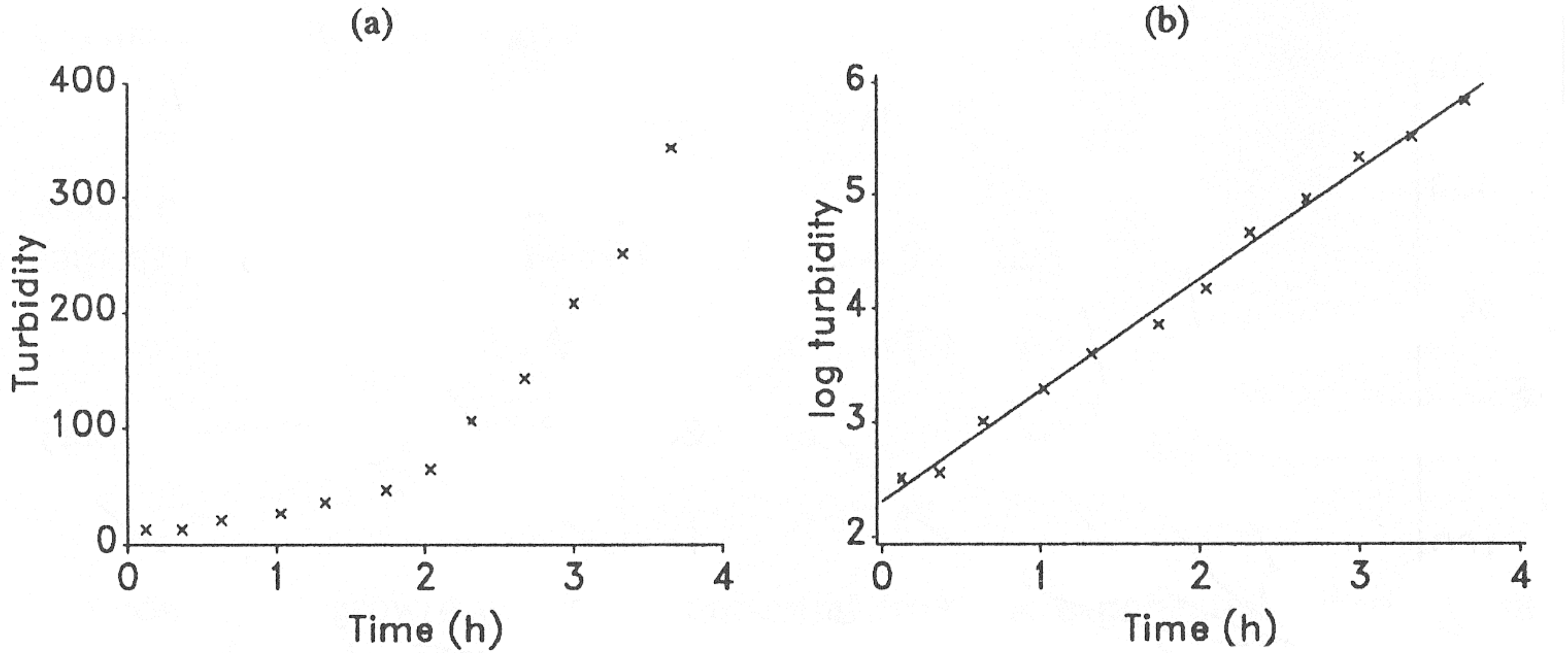
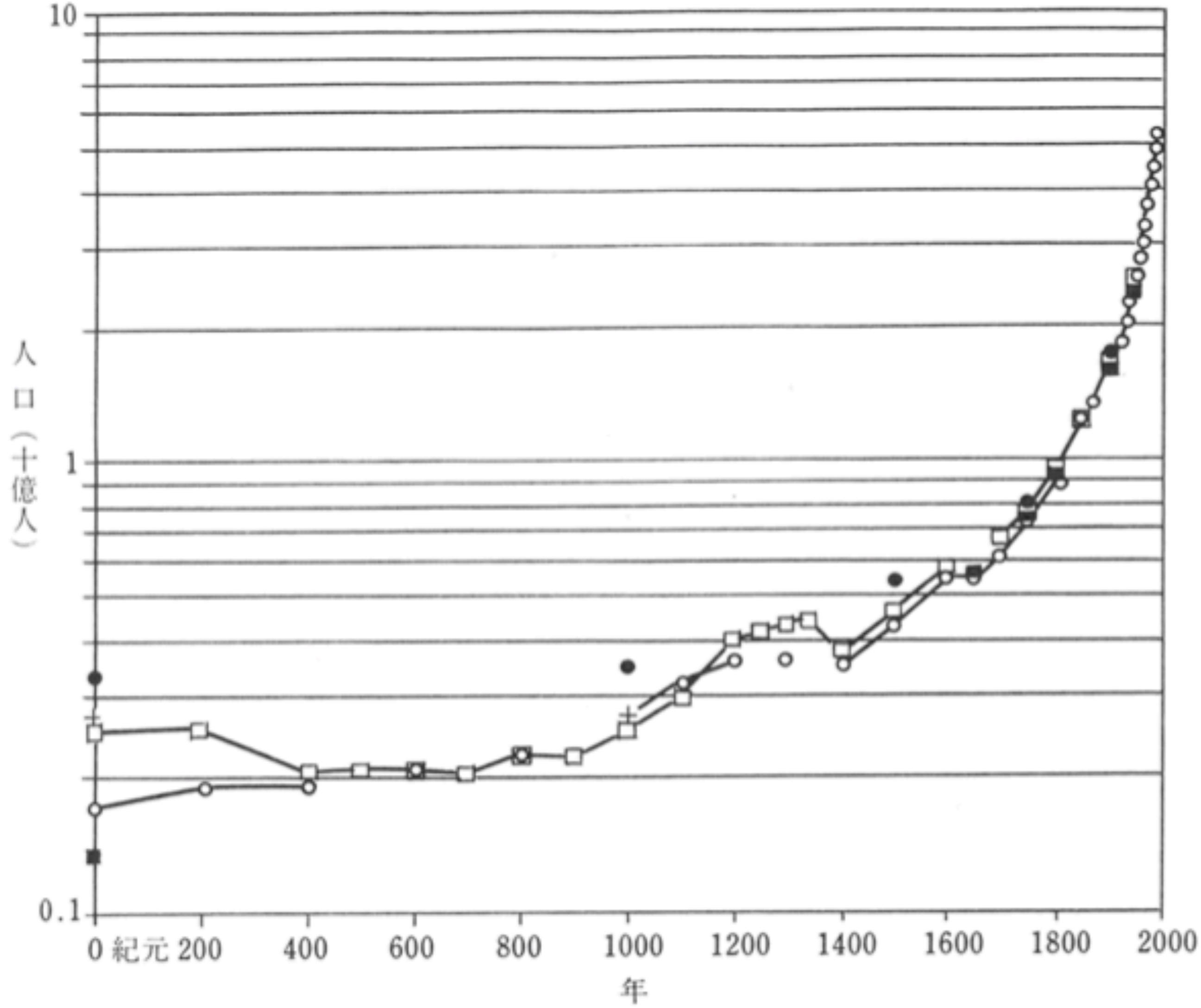


Figure 1.3 Exponential growth in the bacterium *E. coli.* (a) Increase in turbidity; (b) increase in log turbidity showing fitted straight line of exponential growth with rate constant $r = 0.84\ h^{-1}$ A turbidity of 100 units corresponds to approximately 10^8 cells/ml.

Brown and Rothery 1993

世界人口（人間の数）の増加



新人口論–生態学的アプローチ
農山漁村文化協会 1998
Joel E. Cohen著
重定・瀬野・高須共訳

世界人口は指数増加よりも急激に増加している！

倍加時間 Doubling Time

指数増加モデルで個体密度が2倍に増加するのに要する時間を
倍加時間 (Doubling Time) と呼ぶ

倍加時間を T_d とすると定義から　$N_{t+T_d} = 2N_t$

解は解けているので　$N_t = N_0 r^t \quad \Rightarrow \quad N_{t+T_d} = 2N_0 r^{t+T_d} = r^{t+T_d}$

結局、　$r^{T_d} = 2$　となり、　$T_d = \dfrac{\log 2}{\log r}$

r = 1.5 / day の場合、T_d = log 2 / log1.5 = 1.71 day

r = 4 / hour の場合、倍加時間はいくらか?

指数減少モデル

単位時間あたりの個体の生存確率を s とする（0 ≤ s ≤ 1）

$$N_{t+1} = sN_t$$

時刻 t に生き残っている個体密度は初期個体密度N_0を用いて

$$N_t = N_0 s^t$$

$$N_t = N_0 r^t$$

$r > 1$ の時、指数増加モデル

$0 < r < 1$ の時、指数減少モデル

指数減少の例

https://en.wikipedia.org/wiki/European_robin

コマドリ Robin の成鳥に足輪をつけて数年にわたり年間生存確率を調べた研究 (Lack 1965)

個体数	129	49	20	8	2
年	0	1	2	3	4+

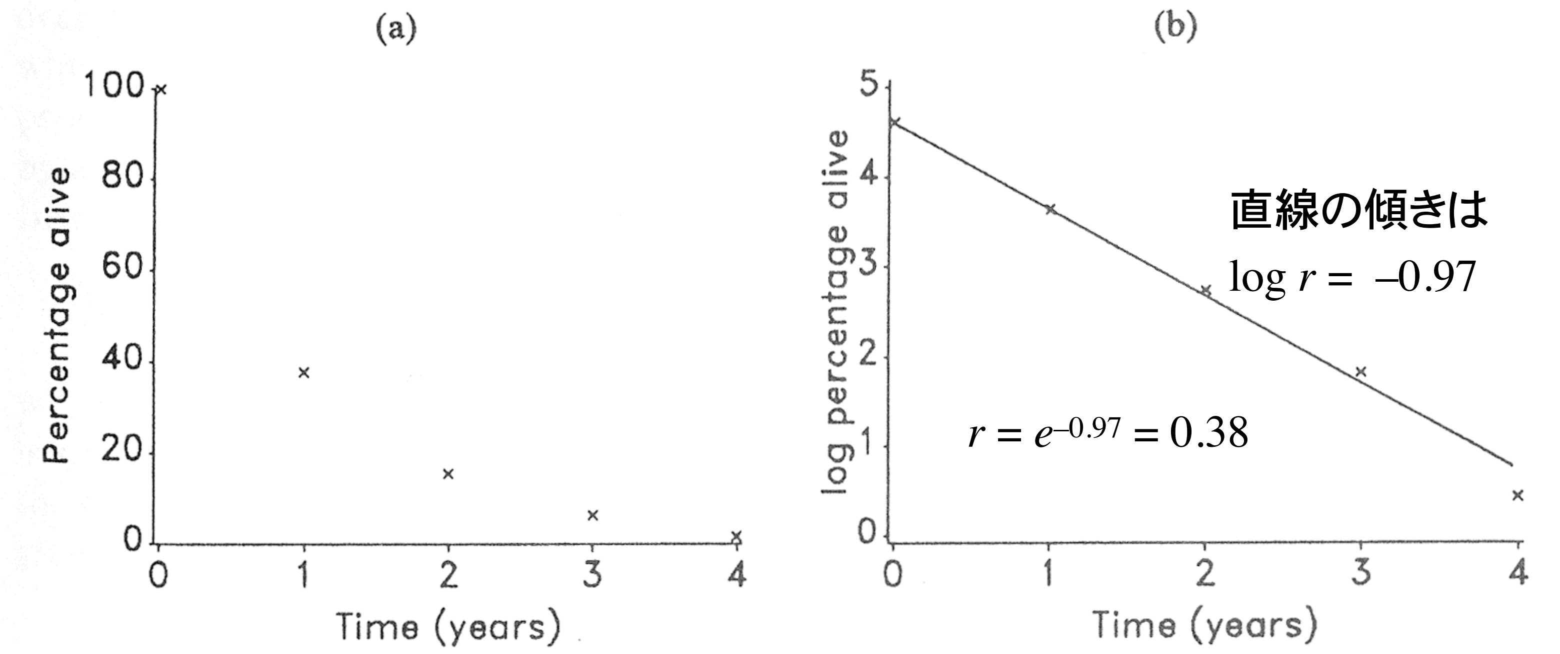


Figure 1.7 Pattern of survival in a cohort of 129 adult robins over 4 years after ringing. (a) Percentage of survivors; (b) log percentage of survivors with fitted straight line for exponential decline and constant annual survival rate of 0.38.

Brown and Rothery 1993

半減時間 Half Life

指数減少で個体密度が半減するのに要する時間を半減時間 (Half Life) と呼ぶ

半減時間を T_h と書くと定義より、 $N_{t+T_h} = \frac{1}{2} N_t$

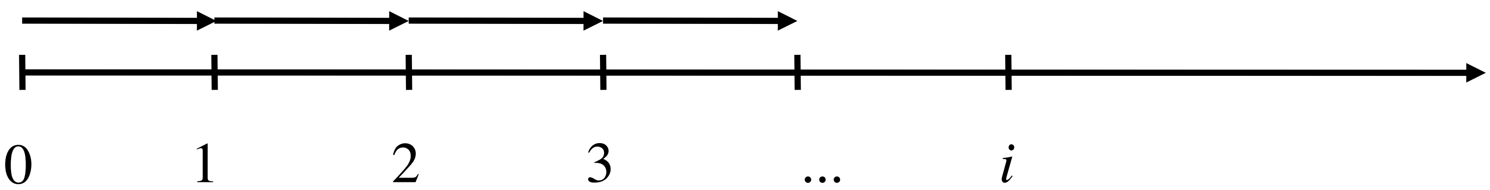
解は解けているので $N_t = N_0 s^t$ を用いると

結局、 $s^{T_h} = \frac{1}{2}$ となり、 $T_h = -\frac{\log 2}{\log s} \quad 0 < s < 1$

s = 0.8 / year **の場合、半減時間は** –log 2 / log 0.8 = 3.11 year

平均寿命の計算

翌年までの年間生存確率が s であり、年ごとの生死が独立事象である場合



1 歳で死亡する確率：$1 - s$

2 歳で死亡する確率：$s\,(1 - s)$

⋮

i 歳で死亡する確率：$s^{i-1}\,(1 - s)$

平均寿命

$$1 \times (1-s) + 2 \times s(1-s) + 3 \times s^2(1-s) + \cdots + i \times s^{i-1}(1-s) + \cdots$$

$$= \sum_{i=1}^{\infty} i \times s^{i-1}(1-s)$$

$$= \frac{1}{1-s}$$

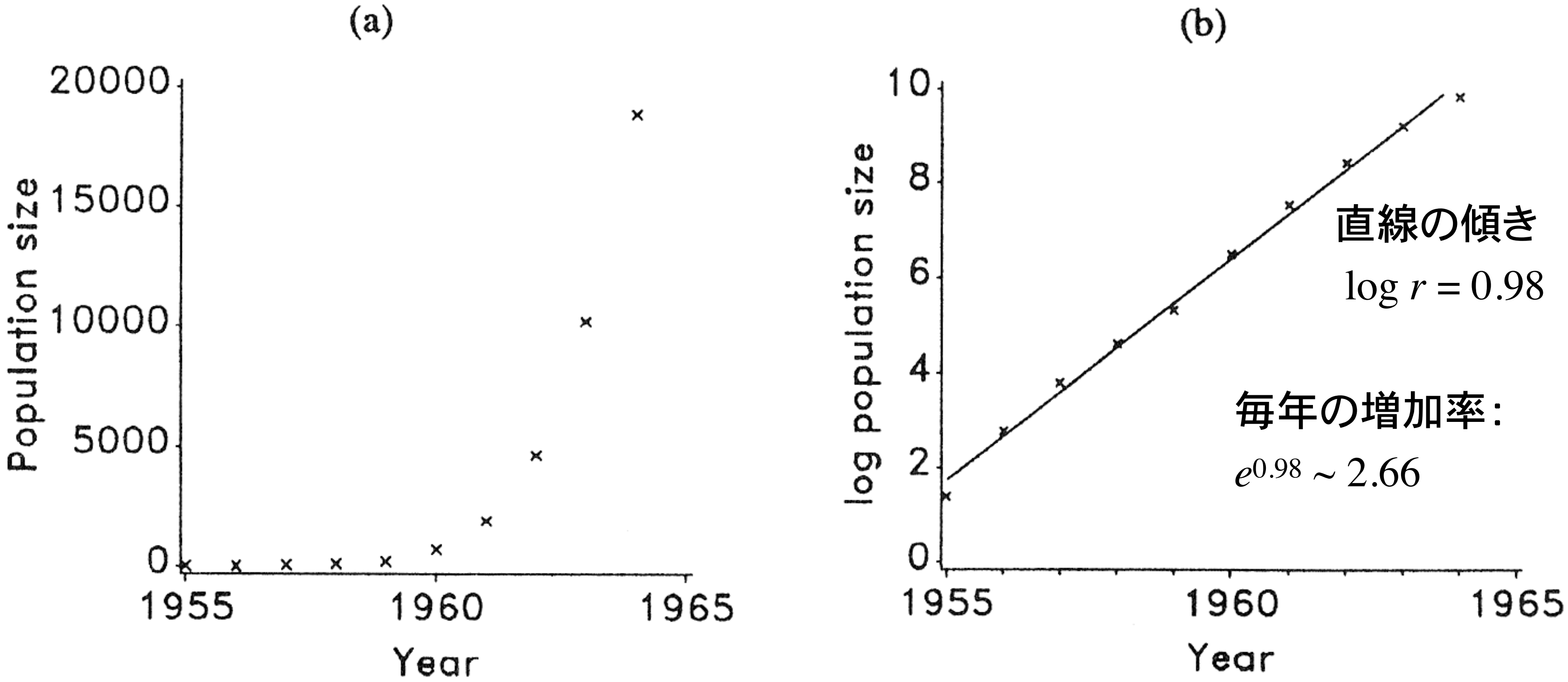
コマドリ（$s = 0.38$ /year）の場合、平均寿命は 1.61 年

年間死亡確率1 – s の逆数が平均寿命になる

シラコバトの個体群動態例

バルカン半島原産のシラコバトが 1955 年イギリスに持ち込まれて大繁殖。10 年で 4 匹から18,855 匹に増加

Image from http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/id/framlst/i3153id.html



直線の傾き
$\log r = 0.98$

毎年の増加率：
$e^{0.98} \sim 2.66$

Figure 1.6 Exponential growth in a population of collared doves. (a) Increase in the number of adults plus young at end of breeding season; (b) approximately linear increase of log numbers with fitted straight line for exponential growth and geometric rate of increase 2.66 per annum.

Brown and Rothery 1993

シラコバトのダイナミクスモデル

t 年におけるシラコバトの個体密度を N_t
成鳥の年間生存確率を s_a、ヒナ（卵）の年間生存確率を s_b 、
雌1匹が1回の繁殖で産む卵の数を b とすると

$$N_{t+1} = s_a N_t + \frac{1}{2} b s_b N_t = (s_a + \frac{1}{2} b s_b) N_t$$

成鳥の生き残り　　新規に産まれた若鳥

$$s_a + \frac{1}{2} b s_b > 1$$ の時、指数増加

$s_a = 0.86$, $s_b = 0.6$, $b = 4\sim6$ の時、増加率は 2.06 ~ 2.66

離散時間モデル

繁殖や死亡が同期して起こる生物の個体群動態モデルとして用いられる（昆虫や鳥など）。差分方程式（漸化式）で記述される

指数増加モデルは、理想条件下にある生物集団をよく説明できる

指数増加モデルの欠点：

r > 1 の時、個体密度が発散してしまう

現実の生物集団では、r は一定ではない

個体密度が高くなると、餌の不足、環境条件の悪化などにより、 r は低下すると思われる

密度効果を考慮したモデルが必要

課題

Lack (1954) によるキジの個体数増加のデータ

年	1937	1938	1939	1940	1941	1942
個体数	8	30	81	282	705	1325

個体数は増えているが、どのような増え方か議論せよ

時系列データ解析の一般手順

1）横軸に時間、縦軸にデータ値をとったグラフを描く
2）対数スケールで描いてみる
3）対数スケールでほぼ直線になれば、指数的に変化していると判断
4）どの程度直線になっているか —> 直線回帰分析

課題

指数増加モデルを適当な増加率 r、初期密度で計算するプログラムを作成し、ダイナミクスを視覚化せよ。対数スケールでも視覚化する事

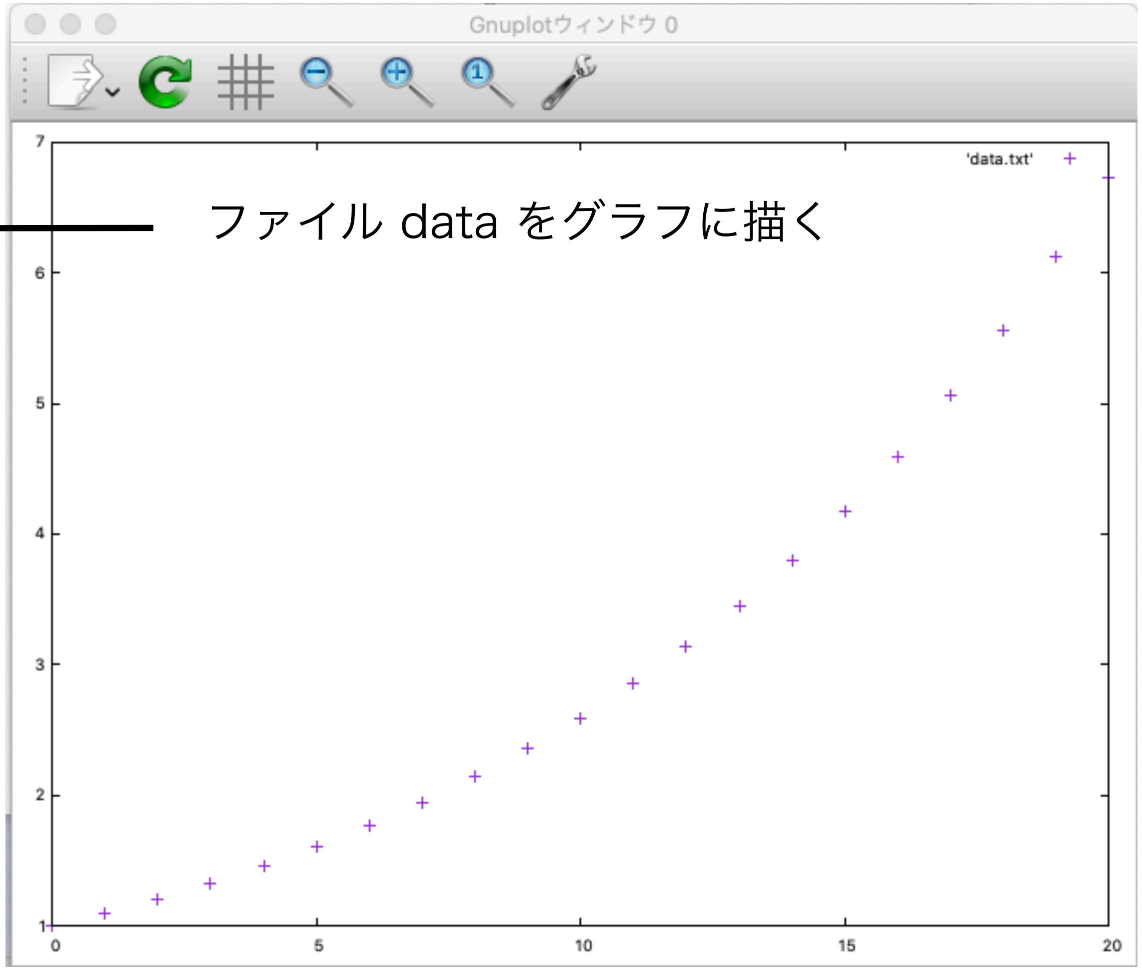
C言語プログラムの骨格

```
double pop_density = 1.0, r=1.1;
int t;

for(t=0; t<100; t++){
  pop_density *= r;
  printf("%f\n", pop_density);
}
```

% ./a.out > data　　リダイレクションにより結果をファイルへ出力
% gnuplot　　gnuplot を用いてデータを視覚化
GNUPLOT
Linux version 3.7
patchlevel 1

Terminal type set to 'x11'
gnuplot> plot 'data'　　ファイル data をグラフに描く
gnuplot>



Pythonを用いた数値計算

```
import matplotlib.pyplot as plt

def myFunc(n):
        cRatio = 1.1 # Set the parameter cRate here
        tmp = cRatio*n
        return tmp

# Set final time
tEnd = 50

# Set initial condition
popSize = 1.0
t = 0
seqTime=[]
seqPopSize=[]

while t < tEnd:
        print(t, popSize)
        seqTime.append(t)
        seqPopSize.append(popSize)
        t += 1
        popSize = myFunc(popSize)

#Draw the dynamics
plt.plot(seqTime, seqPopSize)
plt.show()
```