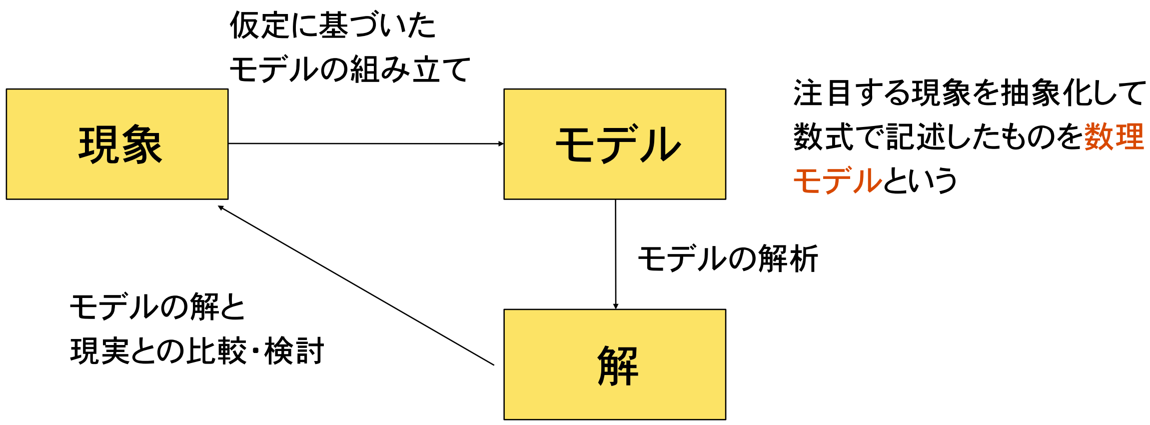
個体群動態の数理

生態系一般における動態をより良く理解するための**数理的手法**

動態＝ダイナミクス（時間とともに変化する様）

ここでは生物の個体数の時間変化を指す



2016 (H28) 個体群動態の数理

生態系の動態の例

- なぜ、生き物の数は変動するのか?
- なぜ、絶滅が起こるのか?
- 有効な資源管理方法はどのようなものか?
- 進化の行方は?

広義の動態の例

- 人間社会中における噂、思想、文化の広がり
- 人間の心理状態の変化
- その他

講義情報

必要な知識：数学の代数・微積+プログラミング

参考書：数理生態学 寺本英著 朝倉書店

生命の数理 巌佐庸著 共立出版

数理生物学 個体群動態の数理モデリング入門
瀬野裕美著 共立出版

An Illustrated Guide to Theoretical Ecology
Ted J. Case, Oxford University Press

成績：レポート+学期末試験

個体群動態の例

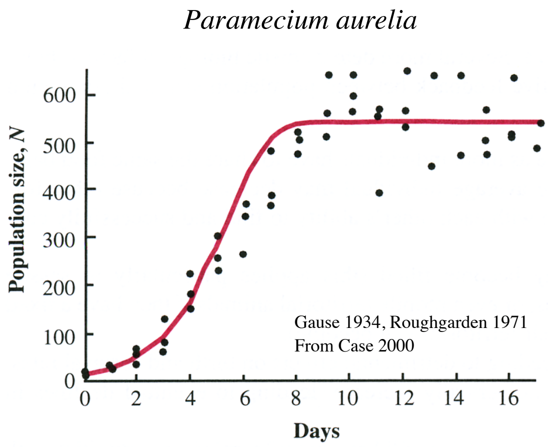
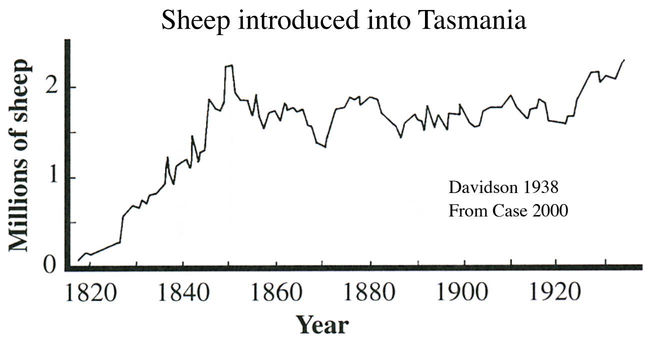


Image from http://mtlab.biol.tsukuba.ac.jp/www/PDB/Images/Ciliophora/Paramecium/aurelia/

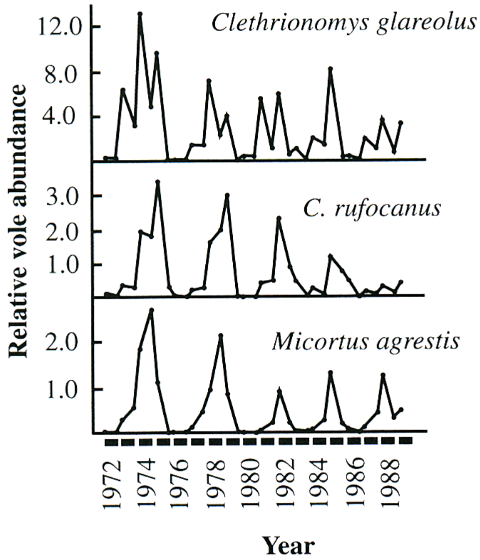


ネズミの個体群動態例

Voles in Sweden

http://www.natuurbeleving.be/zoogdieren/
Rosgrijze_Woelmuis_Clethrionomys-rufocanus.html

Hornfeldt 1994
From Case 2000



2016 (H28) 個体群動態の数理

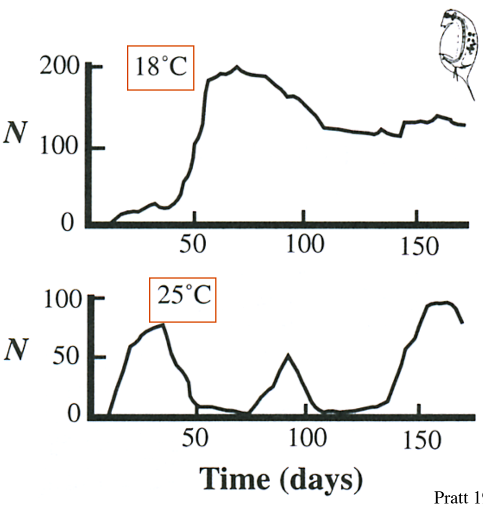
ミジンコ

Daphnia magna

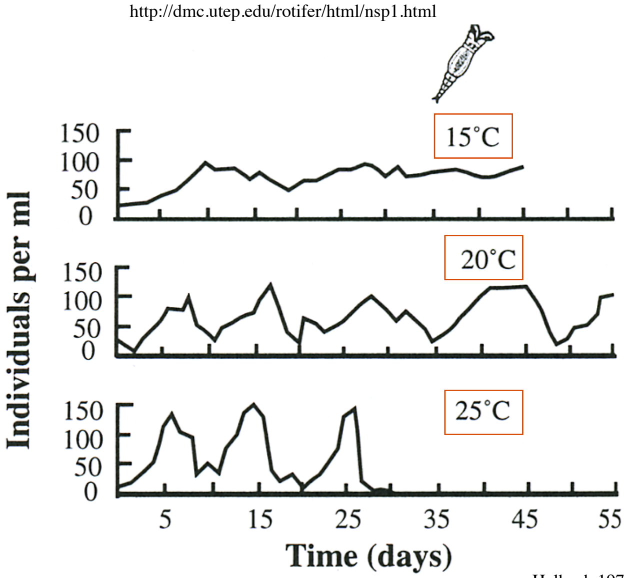
Image from
http://hp.brs.nihon-u.ac.jp/~ocean/kenkyu/hormone.html

クルマムシ

Image from
http://dmc.utep.edu/rotifer/html/nsp1.html



Pratt 1943
From Case 2000

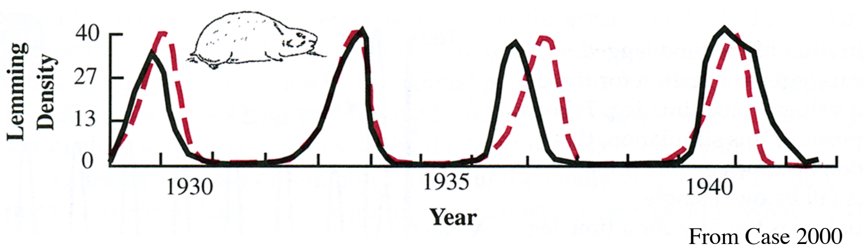


Halbach 1979
From Case 2000

レミングの個体数変動

Lemmings
Dicrostonyx groenlandicus

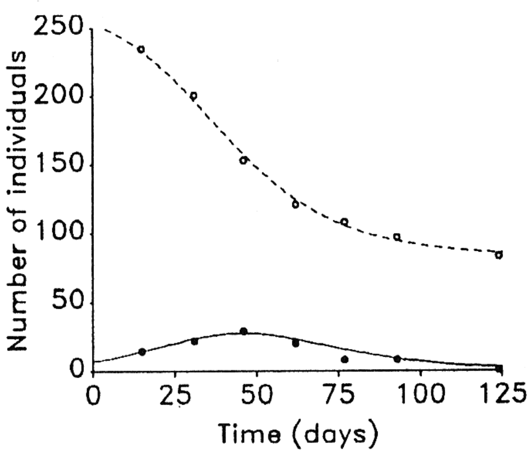
Image from http://www.xeye.org/1995-2000/LemmZoo.html



From Case 2000

実線:実測データ、点線:モデルによる予測

伝染病の拡大



Raggett 1982, Brown and Rothery 1993

Outbreak of the Great Plague in a village in England, late 17th century.

350 人のうち生き残ったのは 83人

白丸:未感染者数実測
黒丸:感染者数実測

麻疹（はしか）の流行

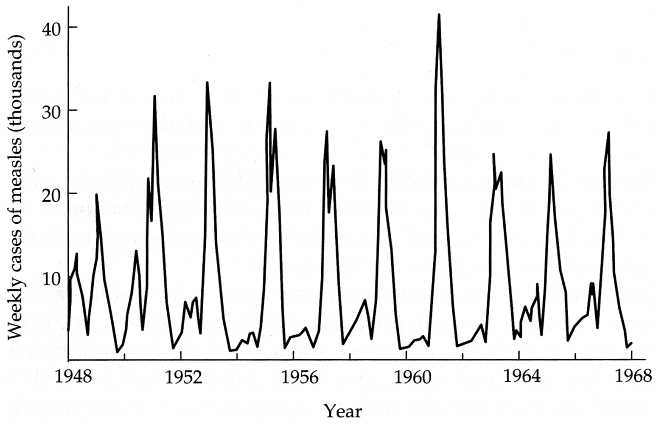


Figure 3.9. Weekly cases of measles in England and Wales, 1948–1968 prior to the introduction of mass vaccination. From Anderson and May, 1991.

Bulmer 1994

予防接種が実施される以前

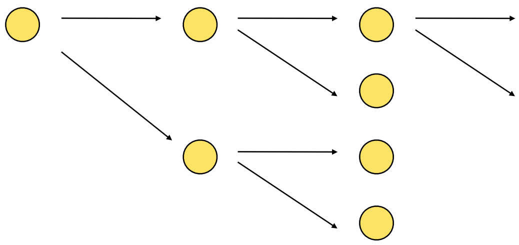
感染者数は 2 年周期で変動

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。あくまでモデルの仮定である。しかし、バクテリアなどの微生物が当てはまるかもしれない。

時刻 t 　0　1　2　3

個体数の時間変化

時刻 t での個体数を N_t と書くと、単位時間に 1 個体は 2 個体に分裂するから、

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

単位時間に同期して 2 個体に分裂するという仮定に基づくモデル

初期個体数を N_0 とすれば、 $N_t = N_0\,2^t$ と解ける。

より一般的に、1 個体が単位時間に r 倍に増殖すると仮定すれば、

$\boxed{N_{t+1} = r\,N_t}$ $\boxed{N_t = N_0\,r^t}$ を得る。

個体数～個体密度

厳密には、生物の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、ゼロもしくは正の実数であってもよい。今後は**個体密度**に注目したダイナミクスを考える。

$N_{t+1} = r\,N_t$ r : 1 個体あたりの子孫の数 $(r > 0)$

個体は繁殖後死亡すると考える

$r > 1$ の時、**指数増加**

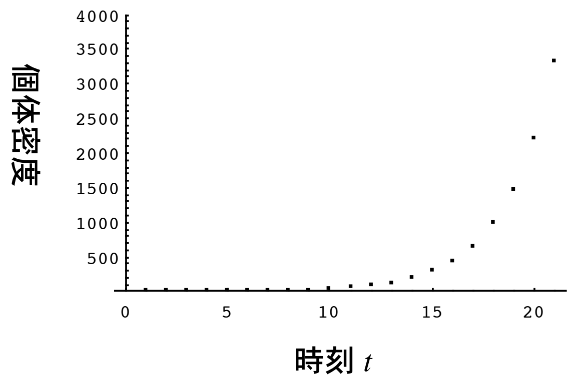
実際の生物では、
- 分裂増殖は完全には同期していない
- ある個体は他個体よりもより多く増殖する場合がある
- 個体密度が高くなると栄養分の不足、排泄物等による環境条件の悪化などで増殖率 r は低下する

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

$r = 1.5, N_0 = 1$ の場合　　$N_t = N_0\, r^t$　より　$N_t = 1.5^t$

{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}



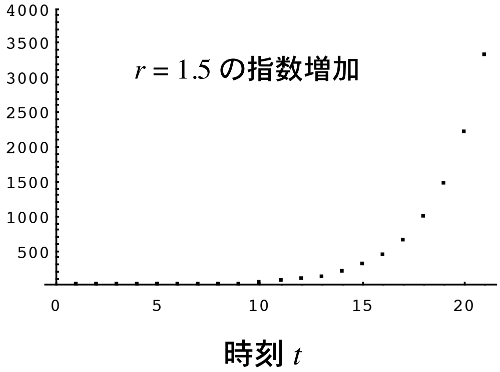
対数スケール

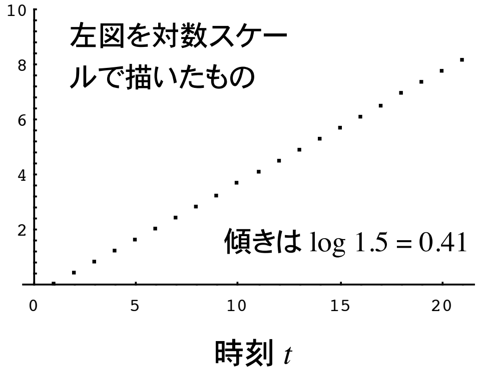
$N_t = N_0\, r^t$　の両辺の対数をとると、

$$\boxed{\log N_t = \log N_0 + t \log r}$$

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。

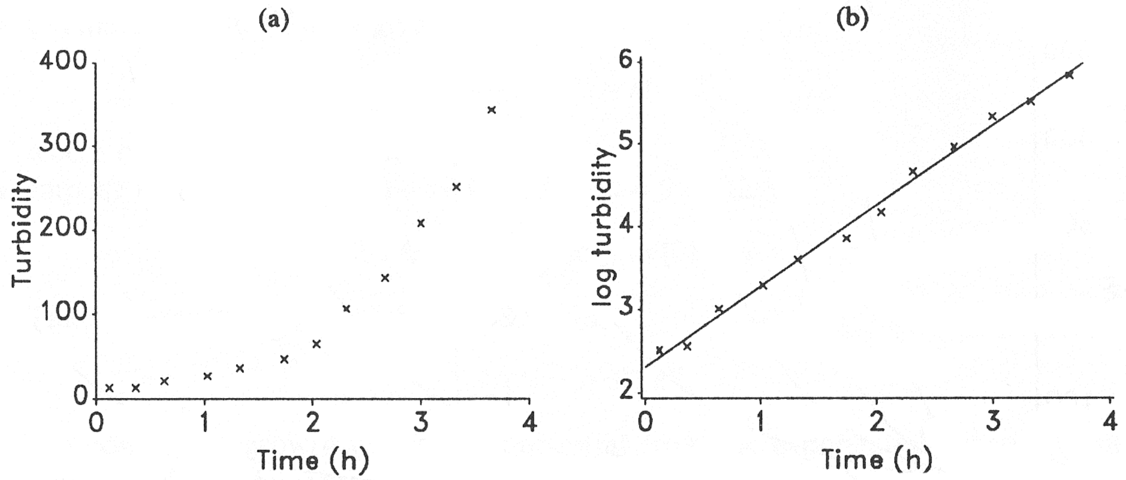
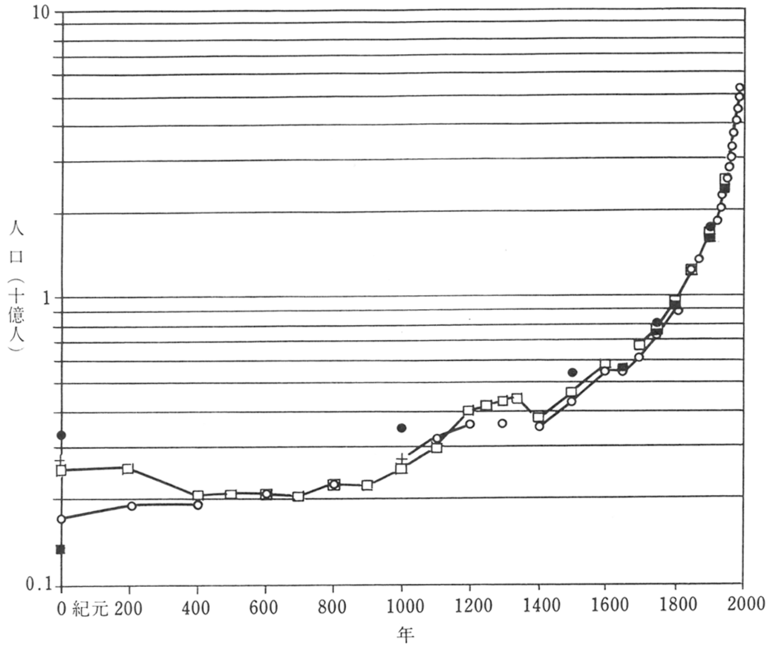


Figure 1.3 Exponential growth in the bacterium *E. coli.* (a) Increase in turbidity; (b) increase in log turbidity showing fitted straight line of exponential growth with rate constant $r = 0.84\ \mathrm{h}^{-1}$ A turbidity of 100 units corresponds to approximately 10^8 cells/ml.

Brown and Rothery 1993

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

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 $N_{t+Td} = 2\,N_t$

$N_t = N_0\,r^t$ を代入して、 $N_0\,r^{t+Td} = 2\,N_0\,r^t$

結局、 $r^{Td} = 2$ となり、 $\boxed{T_d = \log 2 / \log r}$

$r = 1.5$ / day の場合、$T_d = \log 2 / \log 1.5 = 1.71$ 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率を s と書くと、

$$N_{t+1} = s\,N_t \qquad (0 < s < 1)$$

つまり、時刻 t に生き残っている個体密度は

$N_t = N_0\,s^t$ 　N_0 は初期個体密度

$N_t = N_0\,r^t$
$r > 1$ の時、指数増加モデル
$0 < r < 1$ の時、指数減少モデル

コマドリ Robin の例

コマドリの成鳥に足輪をつけて数年にわたり成鳥の生存率を調べた研究Lack 1965

個体数	129	49	20	8	2
年	0	1	2	3	4+

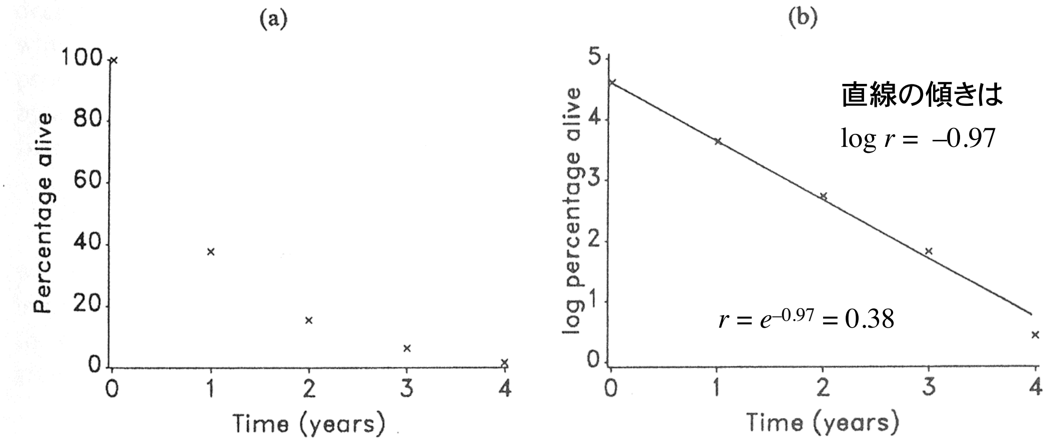


Figure 1.7 Pattern of survival in a cohort of 129 adult robins over 4 years after ringing. (a) Percentage of survivors; (b) log percentage of survivors with fitted straight line for exponential decline and constant annual survival rate of 0.38.

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、 $N_{t+Th} = 1/2\ N_t$

$N_t = N_0\ s^t$ を代入して $N_0\ s^{t+Th} = 1/2\ N_0\ s^t$

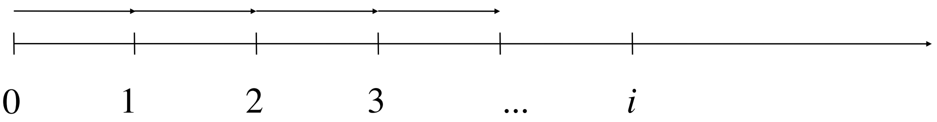
結局、 $s^{Th} = 1/2$ となり、 $\boxed{T_h = -\log 2 / \log s}$

$(0 < s < 1)$

$s = 0.8$ / year の場合、半減時間は $-\log 2 / \log 0.8 = 3.11$ year

平均寿命の計算

翌年までの生存率が 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

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

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

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

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

シラコバトの例

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 年間で 4 匹から 18,855 匹に増加。

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

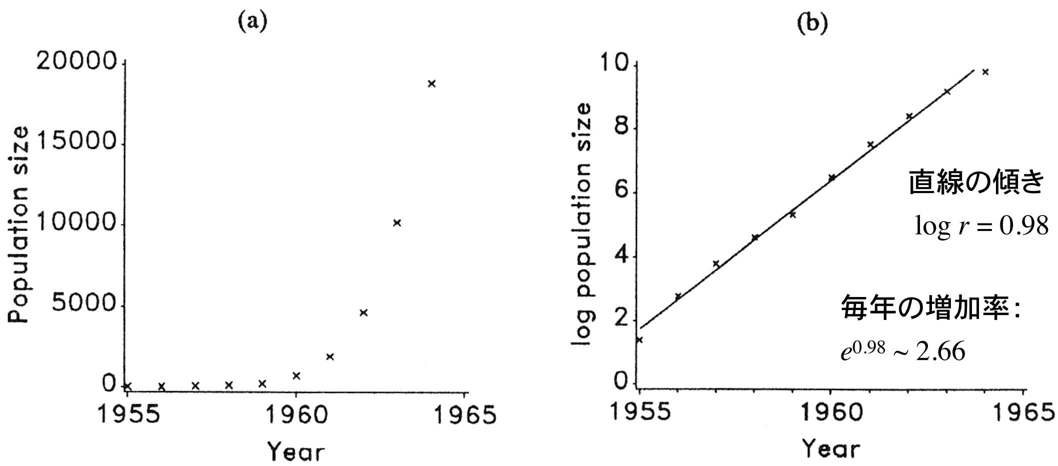


Figure 1.6 Exponential growth in a population of collared doves. (a) Increase in the number of adults plus young at end of breeding season; (b) approximately linear increase of log numbers with fitted straight line for exponential growth and geometric rate of increase 2.66 per annum.

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 と書く。

シラコバト成鳥の翌年までの生存率を s_a、
ヒナの生存率を s_b 、1 年間に産むヒナ（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

$s_a = 0.86, s_b = 0.6, b = 4$~$6$ の時、増加率は　$2.06 \sim 2.66$

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密度ダイナミクスのモデルとしてよく用いられる（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、成長過程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。

餌の不足、環境条件の悪化などにより、個体密度が高くなると 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

問題 1

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

問題 2

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。

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
G N U P L O T
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>