化学生物環境学入門

奈良女子大学・理学部・化学生命環境学科
環境科学コース・数理生命システム分野
高須夫悟　たかすふうご

2018年7月24日（火）
理学における<u>数理的手法</u>の応用
数理的手法を用いた生物集団の記述についての概説

資料配付: http://gi.ics.nara-wu.ac.jp/~takasu/

生き物とは？

生物（生命）＝繁殖を繰り返すもの

微生物、植物、動物（人間を含む）など
様々な種類の生物が地球上に存在

- 分裂による繁殖（無性生殖）
- 配偶子の結合による繁殖（有性生殖）

生き物たちの数の変動

繁殖によって子孫を残し、いずれは死亡する

数の変化 ＝ 出生による増加 – 死亡による減少

出生と死亡がどの様に起こるのか、 が分かれば、
数の変化を理解できるか？

数の変動＝ダイナミクス

時間とともに変化する様をダイナミクス
Dynamics とよぶ

- リンゴが木から落ちる（物理の力学）
- 惑星の公転運動（天文の力学）
- 株価が変動する（経済活動の力学）
- 生物個体数が変動する（個体群動態）

本講義では、生物の数（個体数）の
ダイナミクスに注目する

個体数ダイナミクスの例１

ゾウリムシの個体数ダイナミクス

Paramecium aurelia

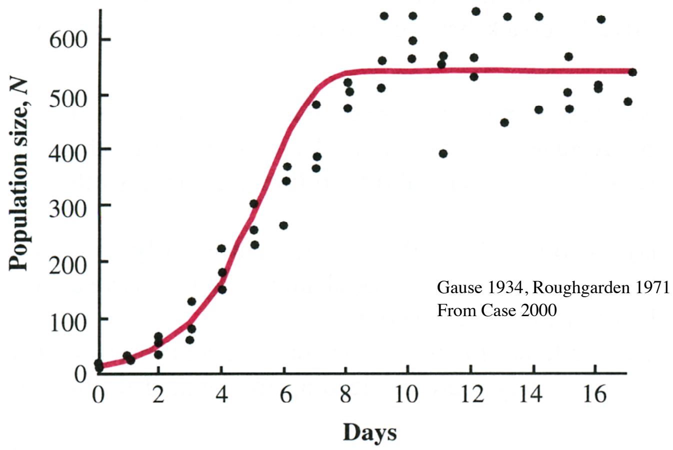
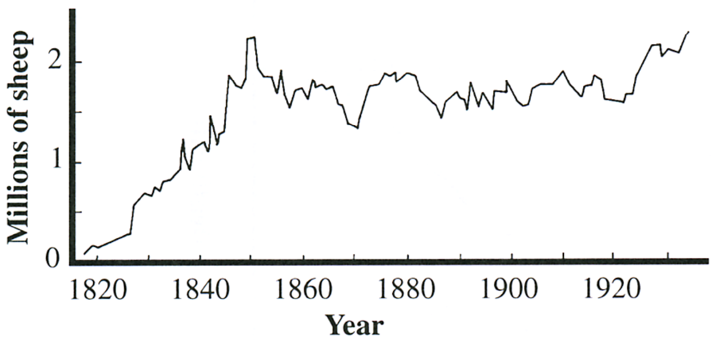


Image from http://mtlab.biol.tsukuba.ac.jp/www/PDB/Images/Ciliophora/Paramecium/aurelia/

個体数ダイナミクスの例２

タスマニア島に導入されたヒツジの個体数ダイナミクス



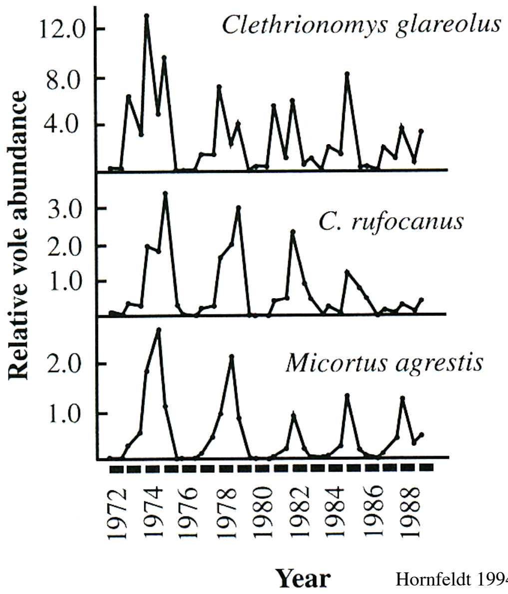
Davidson 1938
From Case 2000

個体数ダイナミクスの例３

齧歯類の個体数ダイナミクス

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

Voles in Sweden



Hornfeldt 1994
From Case 2000

個体数ダイナミクスの例４

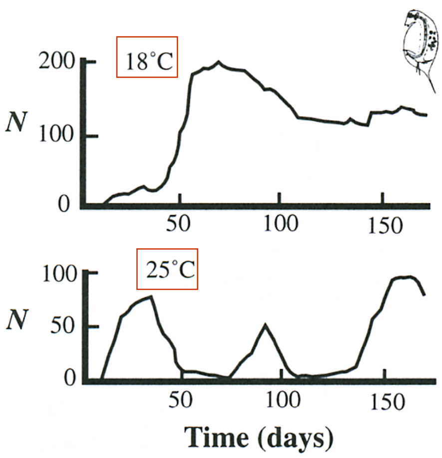
水中微生物の個体数ダイナミクス

ミジンコ

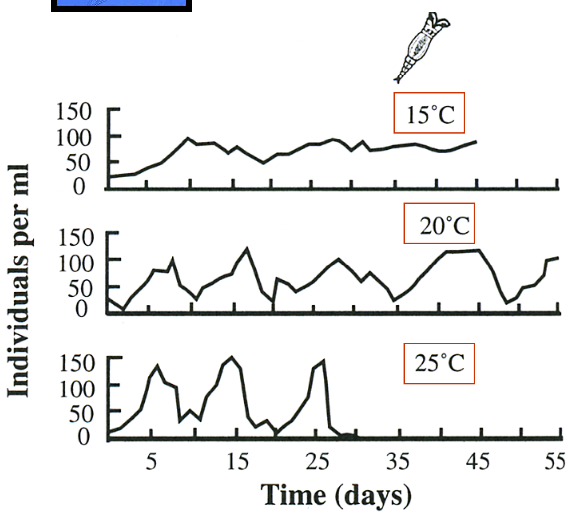
Image from
http://hp.brs.nihon-u.ac.jp/~ocean/kenkyu/hormone.html

クルマムシ

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



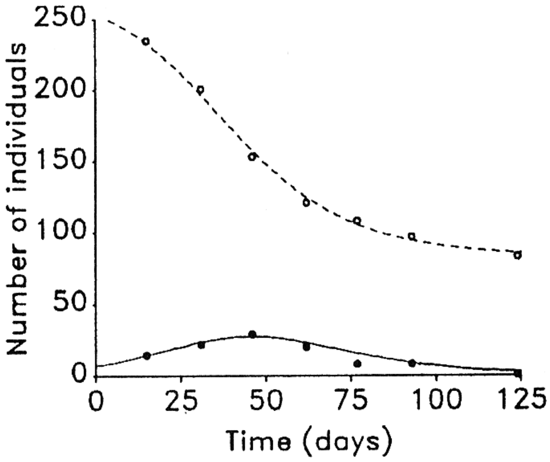
Pratt 1943
From Case 2000



Halbach 1979
From Case 2000

個体数ダイナミクスの例５

黒死病（ペスト）感染者数のダイナミクス



17世紀のイギリスのある村の記録

380人の村人の内、生き残った者は83人

白丸：未感染者数実測
黒丸：感染者数実測

Raggett 1982, Brown and Rothery 1993

個体数ダイナミクスの例６

麻疹（はしか）の感染者数ダイナミクス

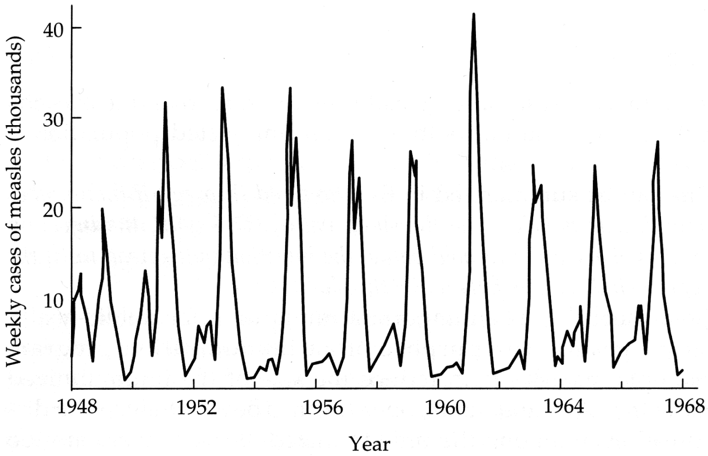
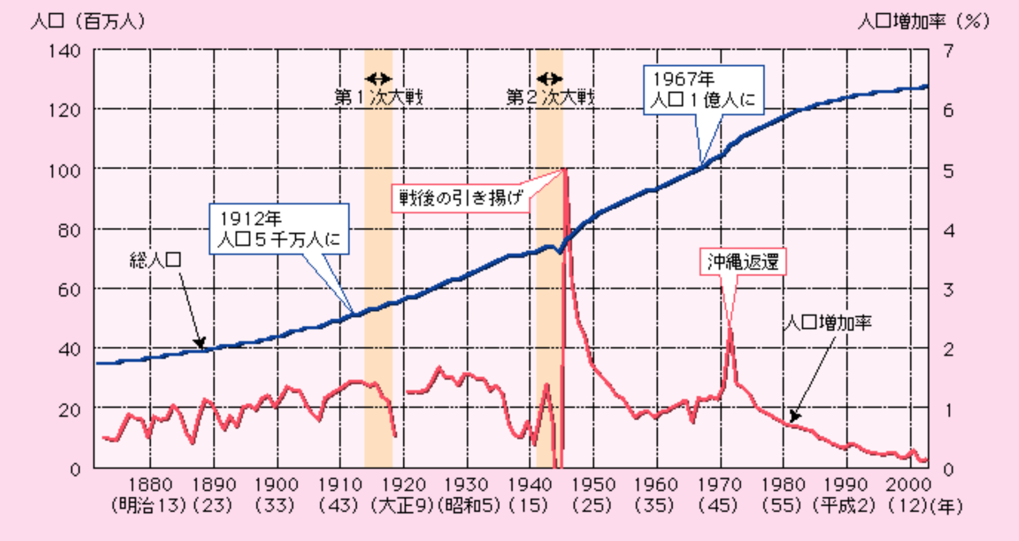


Figure 3.9. Weekly cases of measles in England and Wales, 1948–1968 prior to the introduction of mass vaccination. From Anderson and May, 1991.

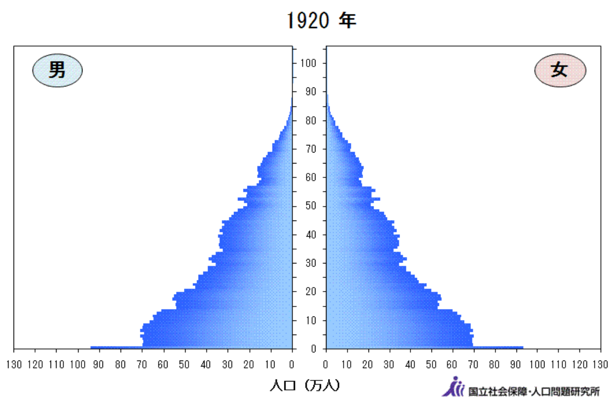
Bulmer 1994

明治以降の日本人口の推移

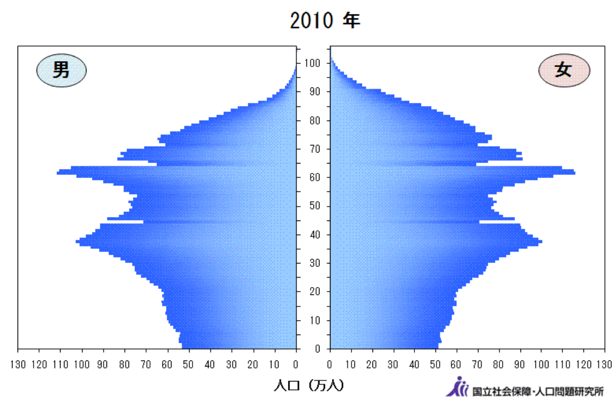


資料： 内閣統計局「明治五年以降我国の人口」、総務省統計局「国勢調査」、「10月１日現在推計人口」

人口構成の変化



資料：1920～2010年：国勢調査、推計人口、2011年以降：「日本の将来推計人口（平成24年１月推計）」。



資料：1920～2010年：国勢調査、推計人口、2011年以降：「日本の将来推計人口（平成24年１月推計）」。

少子高齢化！

国立社会保障・人口問題研究所 より
http://www.ipss.go.jp/

数理的手法

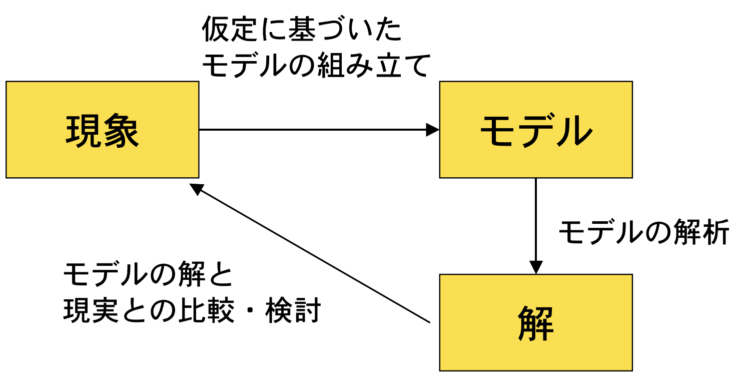
自然科学では、物理学におけるニュートンの運動方程式など、
注目する現象を「数式」で表現して解析することが多い

- 生物の個体数ダイナミクスをより良く理解したい
- 数理的手法を用いた解析　– 数理生物学 –
    - 最適な生物資源利用への提言
    - 病害虫・感染症対策などへの助言
    - 希少動植物の保全の為の提言
    - 少子高齢化対策の指針、等々

数理的なものの考え方

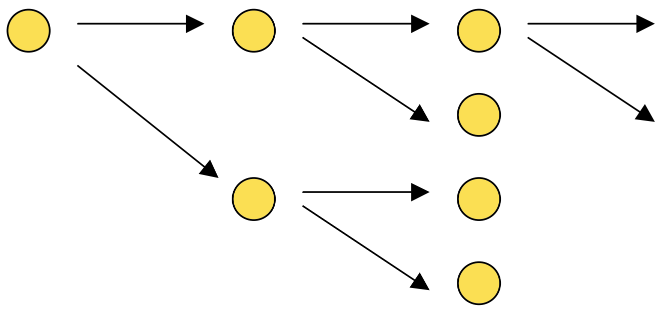
注目する現象を数式として記述したものを数理モデルという

数理モデルを通して現象をより良く理解する立場



仮想的な生き物のダイナミクス

各個体が一定の時間間隔で 2個体に分裂する生き物を考える



t	0	1	2	3
個体数 N_t	$2^0 = 1$	$2^1 = 2$	$2^2 = 4$	$2^3 = 8$

離散時間のダイナミクス 1

時刻 t における個体数 N_t に関する差分式（漸化式）を得る

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

$$\begin{aligned}
N_1 &= 2N_0 \\
N_2 &= 2N_1 = 2 \times 2N_0 = 2^2 N_0 \\
N_3 &= 2N_2 = 2 \times 2 \times 2N_0 = 2^3 N_0 \\
&\vdots \\
N_t &= 2N_{t-1} = 2^t N_0
\end{aligned}$$

N_0 を決めると全ての時刻の N_t が決まる

1 種系離散ダイナミクスのモデル

一般に、単位時間内に各個体が r 倍に増殖する場合

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

この差分式の解は

$$N_t = r^t N_0$$

$r > 1$ の時、指数的に増加、最終的には発散

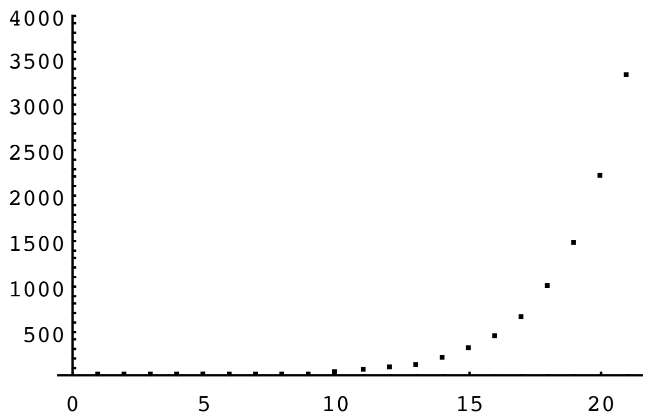
$$\lim_{t\to\infty} N_t = \infty$$

指数増加の数値例

$N_t = r^t N_0$　　$N_0 = 1, r = 1.5$ の場合の数値解

{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}

個体数 N_t

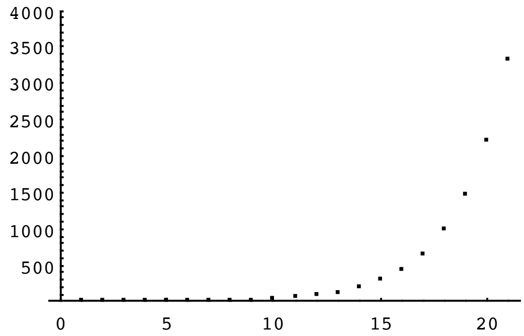


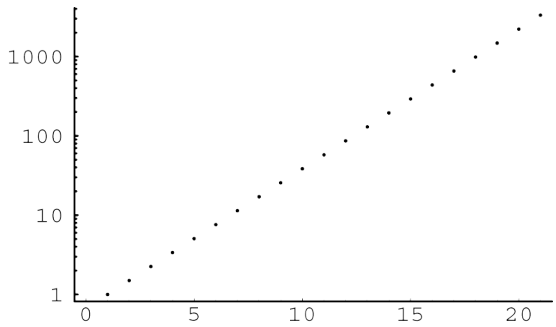
時刻 t

指数増加の対数表示

$y = 10^x$ となる x を y の（常用）対数とよぶ

$x = \log_{10} y$　　　$10^2 = 100 \Leftrightarrow 2 = \log_{10} 100$





$y = e^x$ となる x を y の（自然）対数とよぶ

$e = 2.71828...$

指数増加の対数表示２

$N_t = r^t N_0$　　　両辺の対数 log をとる

積の対数は対数の和であることを用いて

$$\log N_t = \log r^t N_0 = \log r^t + \log N_0$$
$$= \log N_0 + t \log r$$

N_t が指数増加する時、$\log N_t$ は時刻 t に比例して増加

指数増加の例

大腸菌の増殖

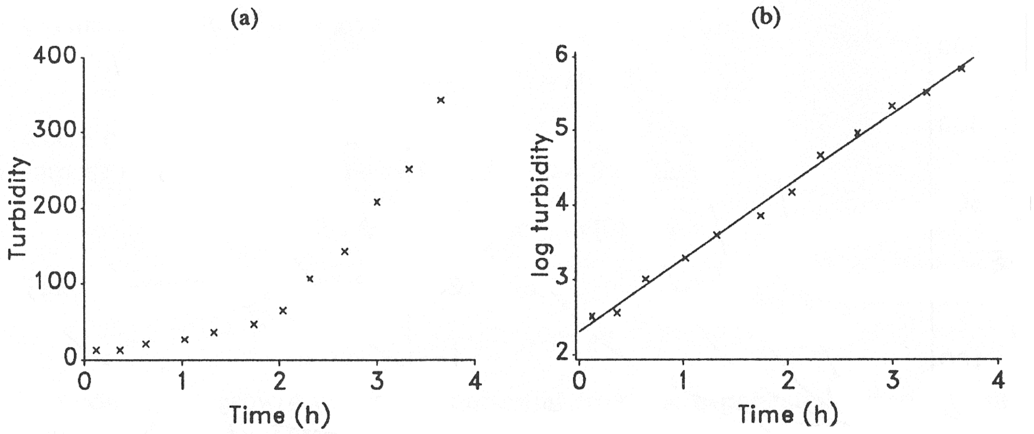


Figure 1.3 Exponential growth in the bacterium *E. coli.* (a) Increase in turbidity; (b) increase in log turbidity showing fitted straight line of exponential growth with rate constant $r = 0.84\ \mathrm{h}^{-1}$ A turbidity of 100 units corresponds to approximately 10^8 cells/ml.

Brown and Rothery 1993

離散時間のダイナミクス２

年間増加率 r が定数

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

$r > 1$ のとき指数増加（無限大に発散）

$r < 1$ のとき指数減少（ゼロへ収束）

現実問題として、個体数が無限大になることは不可能

- 生息場所や餌の不足、環境の悪化等により、出生率の低下や死亡率の増加が見込まれる

年間増加率 r が個体数に依存して変化したら、
個体数ダイナミクスはどうなるのか？

モデルの拡張

- 指数増加モデル
- 個体数が無限大に増えるのは現実世界ではあり得ない
  - 生息場所や餌の不足、環境の悪化など

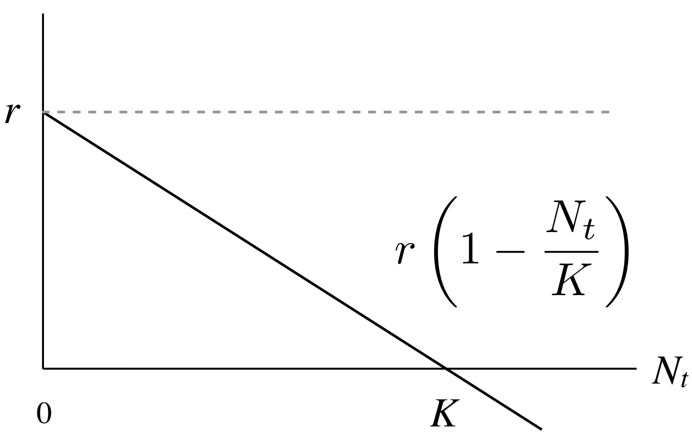
より現実に近い個体数の時間変化を表すモデル

ロジスティックモデル

ロジスティックモデル

年間増加率 r が、個体数 N_t の増加につれ減少する場合を考える

$$N_{t+1} = \underline{r} N_t \qquad\qquad N_{t+1} = \underline{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)} N_t$$



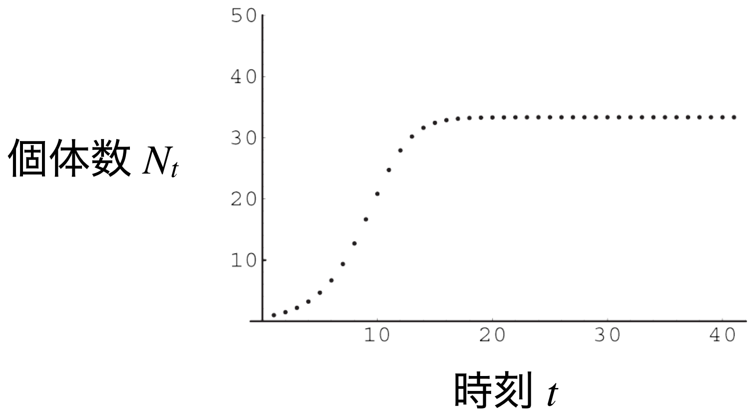
$N_t = 0$ のとき増加率が r、
$N_t = K$ のときゼロとなる直線

離散時間のロジスティックモデル

$$N_{t+1} = r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)N_t$$

$N_0 = 1, K = 100, r = 1.5$ の数値解

{1, 1.485, 2.19442, 3.2194, 4.67363, 6.68281, 9.35431, 12.7189, 16.6518, 20.8185, 24.7266, 27.9188, 30.1863, 31.6113, 32.4278, 32.8683, 33.0976, 33.2146, 33.2738, 33.3035, 33.3184, 33.3259, 33.3296, 33.3315, 33.3324, 33.3329, 33.3331, 33.3332, 33.3333, 33.3333, 33.3333, 33.3333, 33.3333, 33.3333, 33.3333, 33.3333, 33.3333, 33.3333, 33.3333, 33.3333, 33.3333}



平衡点

$N_{t+1} = N_t$ を満たす点を平衡点とよぶ

$$N_{t+1} = r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)N_t$$

$N_{t+1} = N_t = N^*$ を代入して

$$N^* = r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)N^*$$

$$N^* = 0, K\frac{r-1}{r}$$

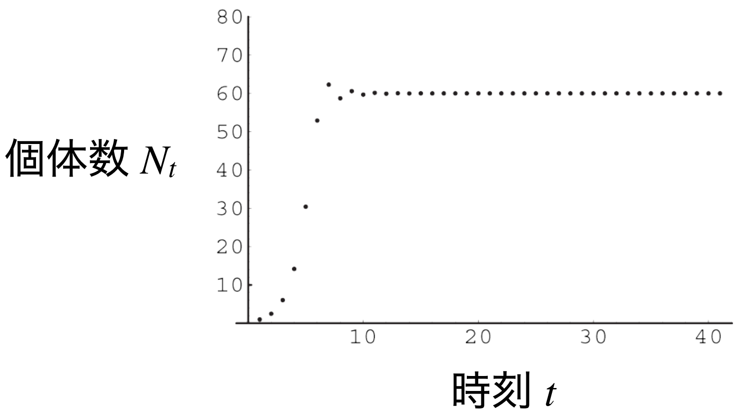
$K = 100, r = 1.5$ のとき、$N^* = 0, 33.3333$

数値解 2

$$N_{t+1} = r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)N_t$$

$N_0 = 1, K = 100, r = 2.5$ の数値解

{1, 2.475, 6.03436, 14.1756, 30.4152, 52.9109, 62.2882, 58.725, 60.5968, 59.6927, 60.1513, 59.9238, 60.038, 59.981, 60.0095, 59.9952, 60.0024, 59.9988, 60.0006, 59.9997, 60.0001, 59.9999, 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60., 60.}

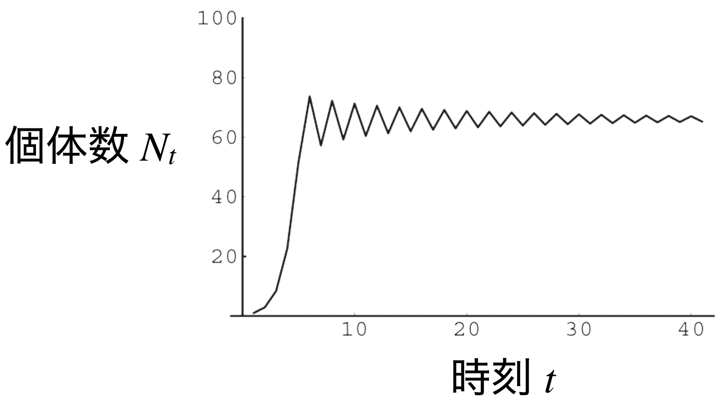


数値解 3

$$N_{t+1} = r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)N_t$$

$N_0 = 1, K = 100, r = 2.95$ の数値解

{1, 2.9205, 8.36386, 22.6097, 51.6183, 73.6727, 57.2182, 72.213, 59.1942, 71.2562, 60.4211, 70.5463, 61.2965, 69.9855, 61.9671, 69.5252, 62.5036, 69.138, 62.9453, 68.8064, 63.3164, 68.5189, 63.633, 68.2671, 63.9062, 68.0452, 64.1439, 67.8485, 64.3522, 67.6734, 64.5357, 67.5171, 64.698, 67.3771, 64.8421, 67.2515, 64.9704, 67.1387, 65.0848, 67.0372, 65.1871}



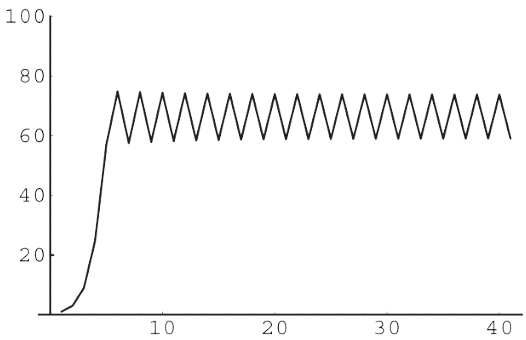
数値解４

$$N_{t+1} = r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right) N_t$$

$N_0 = 1, K = 100,$ $r = 3.05$ の数値解

{1, 3.0195, 8.93139, 24.8078, 56.8932, 74.8007, 57.4902, 74.5389, 57.8842, 74.3541, 58.1598, 74.2192, 58.3596, 74.1186, 58.508, 74.0422, 58.6201, 73.9837, 58.7059, 73.9383, 58.7722, 73.903, 58.8237, 73.8753, 58.8641, 73.8536, 58.8957, 73.8364, 58.9207, 73.8229, 58.9404, 73.8121, 58.956, 73.8036, 58.9683, 73.7969, 58.9781, 73.7915, 58.9859, 73.7872, 58.9921}

個体数 N_t



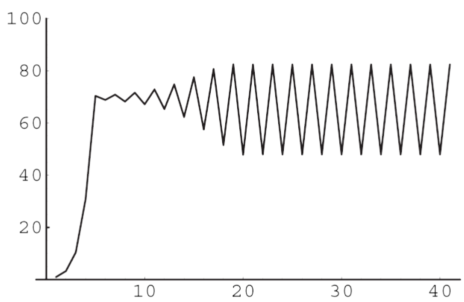
時刻 t

周期解の出現

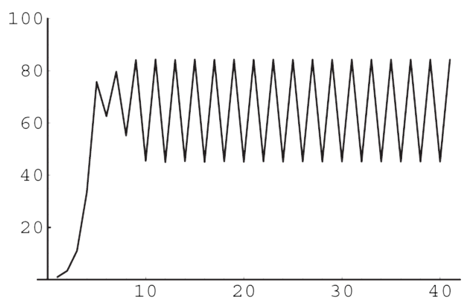
数値解５

$N_0 = 1, K = 100$

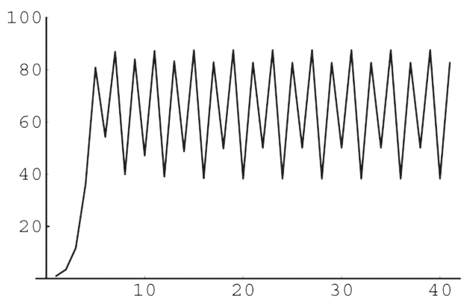
$r = 3.3$



$r = 3.4$



$r = 3.5$



周期 4の解

{1, 3.465, 11.7073, 36.1784, 80.8137, ... , 38.282, 82.6941, 50.0884, 87.4997, 38.282, 82.6941, 50.0884, 87.4997, 38.282, 82.6941, 50.0884, 87.4997, 38.282, 82.6941}

離散ロジスティックモデルの振る舞い

$$N_{t+1} = r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right) N_t$$

r の値によって様々な挙動を示す

$0 < r < 1$	単調にゼロに収束
$1 < r < 2$	単調に非自明な平衡点へ収束
$2 < r < 3$	減衰振動しながら非自明な平衡点へ収束
$3 < r < 3.45$	周期 2の周期解
$3.45 < r < 3.57$	周期 4, 8, 16, ... の周期解
$3.57 < r$	あらゆる周期を含む非周期解、カオス

決定論的モデル

差分式で記述されるロジスティックモデルは、
初期値 N_0 を決めると将来が一意に決まる決定論的モデル

$$N_{t+1} = r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right) N_t$$

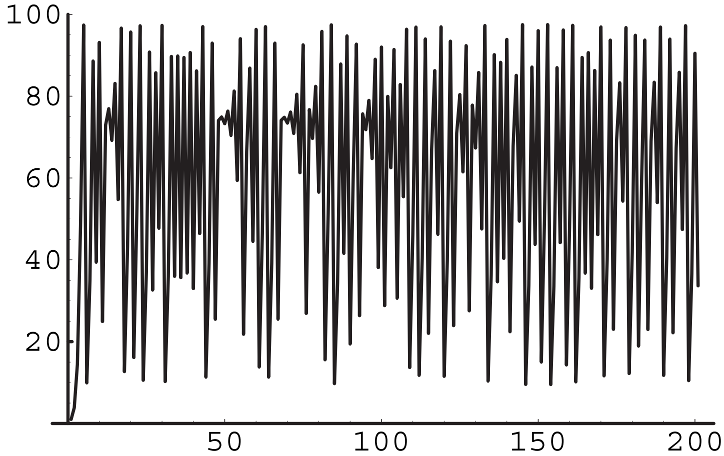
カオスが起こるパラメータ領域では、
初期値のごく僅かな違いが大きく異なる結果をもたらす

カオス

$$N_{t+1} = r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right) N_t$$

$N_0 = 1, K = 100, r = 3.9$ の数値解

個体数 N_t



時刻 t

ランダムに変動する
ようにみえる

離散時間のモデル

一般に、１種系の離散時間の個体群ダイナミクスは差分式

$$N_{t+1} = f(N_t)N_t$$

で与えられる

１個体あたりの増加率 f を決めることで、N の振る舞いが決まる

1.モデル（差分式）の決定

2.モデルの解析

3.モデルの振る舞いと現実系の比較

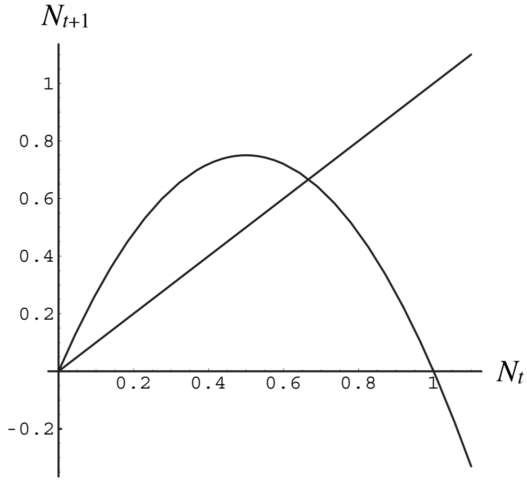
差分式の視覚的解法

$$N_{t+1} = f(N_t)N_t$$

1. 横軸に N_t、縦軸に $N_{t+1} = f(N_t)\,N_t$ のグラフを描く
2. 傾き 1 の直線 $N_{t+1} = N_t$ を描く

$$f(N_t) = r(1 - N_t/K)$$

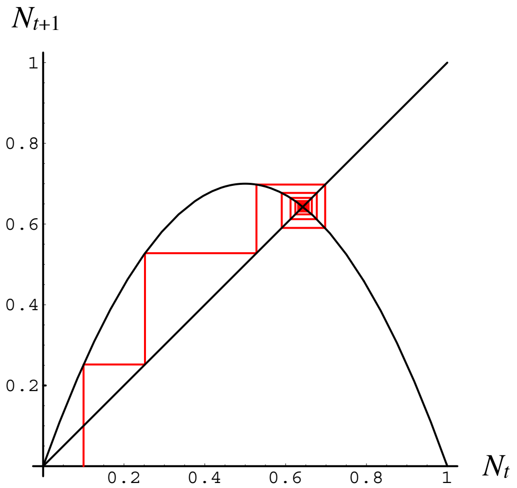
$r = 3, K = 1$



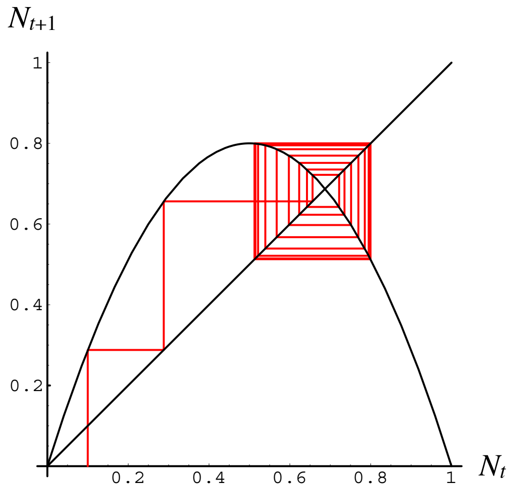
Cob webbing の方法

$$N_{t+1} = r(1 - N_t/K)N_t$$

$r = 2.8, K = 1$



$r = 3.2, K = 1$



1種系の個体群動態モデル

- 単一の生物種のみに注目した1種系のモデル

$$N_{t+1} = f(N_t)N_t$$

- 生物種は互いに、食う・食われるなどの関係で結びついている　– 多種系のモデル –

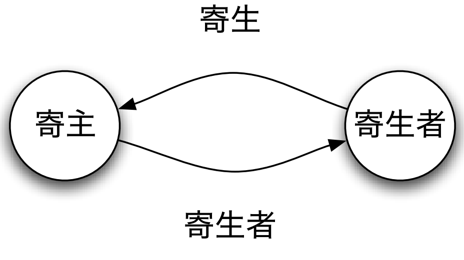
種1 と 種2 の集団サイズ N_1, N_2 の連立ダイナミクス

$$N_1(t+1) = f_1(N_1(t), N_2(t))N_1(t)$$

$$N_2(t+1) = f_2(N_1(t), N_2(t))N_2(t)$$

寄生系のダイナミクス

寄生者と寄主（宿主）のダイナミクス



- 寄生者は寄主に寄生して繁殖
- 昆虫の寄生バチ・寄生バエなど、宿主を食い尽くして発育するものが多い（捕食寄生）

寄生系の例

アズキゾウムシとコマユバチ

http://www.nfri.affrc.go.jp/contents/database/chozougaicyu/zukan/11.html

http://www.museum.kyushu-u.ac.jp/INSECT/07/07-1.html

アズキゾウムシとコマユバチの個体群動態

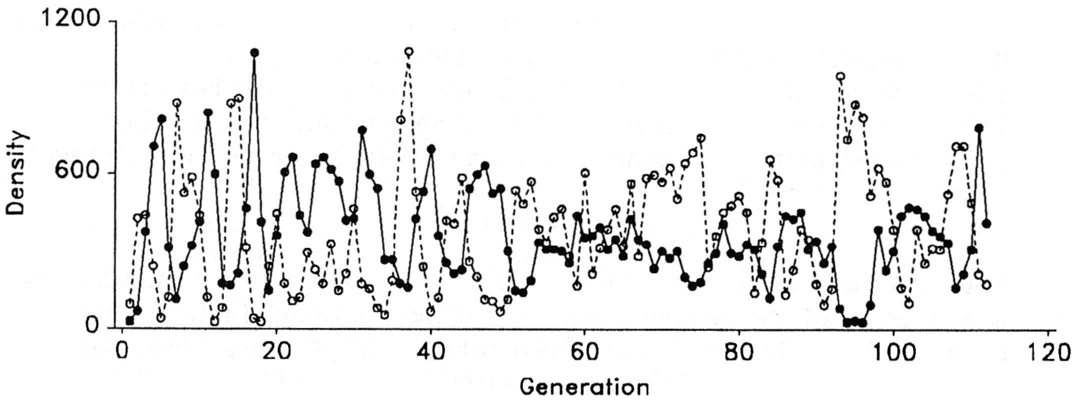


Figure 10.12 Changes in densities of the parasitoid braconid wasp (solid line) and its host the azuki bean weevil (broken line) in an experimental population (after Utida, 1957).

寄生系のモデル

寄主数 N_t と寄生者数 P_t のダイナミクス

$$N_{t+1} = R\underline{F(N_t, P_t)}N_t$$

$$P_{t+1} = c\,(1 - F(N_t, P_t))\,N_t$$

R: 寄生を免れた時の寄主の子孫の数

F: 寄主が寄生を免れる確率

c: 寄生された寄主から発生する寄生者の子孫の数

寄生者がランダムに寄主を探索する場合

$$F(N_t, P_t) = \exp[-aP_t]$$

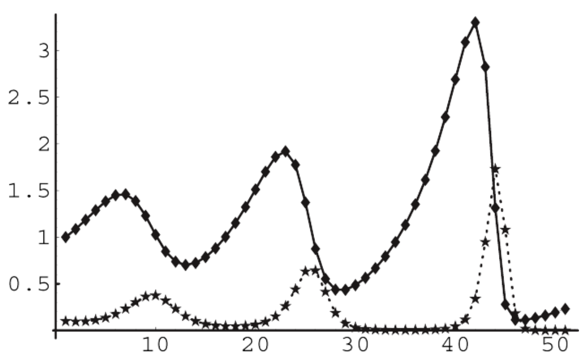
Nicholson-Bailey モデル

$$N_{t+1} = Re^{-aP_t}N_t$$

$$P_{t+1} = c\left(1 - e^{-aP_t}\right)N_t$$

２変数差分式

初期値 N_0, P_0 を与えると解が決まる



寄主のランダム探索では発散する振動解

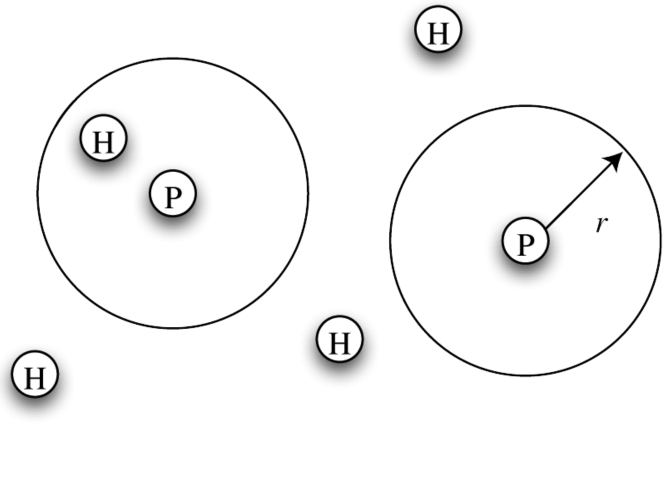
寄生者と寄主の個体ベースモデル

計算機内で一定のアルゴリズムに従って各個体を繁殖・死亡（移動・相互作用）させるモデルを個体ベースモデルとよぶ

個体ベースのアルゴリズム例

1. 2次元空間に、寄生者と寄主をランダムに配置
2. 寄生者の半径 r 内（探索半径）に位置する寄主は寄生される
3. 寄生された寄主からは寄生者が1匹出現
4. 寄生を免れた寄主は b 匹の子孫を残す
5. 親は全て死亡、子孫は寄生者・寄主ともにランダムに配置
6. 2-5 を繰り返す

アルゴリズム例



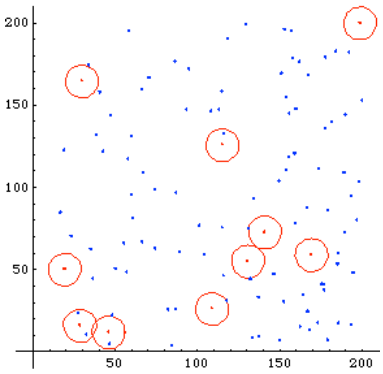
r は寄生者の探索半径

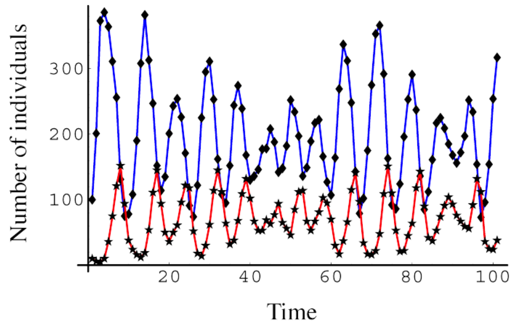
b はホストの数に密度依存

IBM シミュレーション例

赤：寄生者

青：寄主

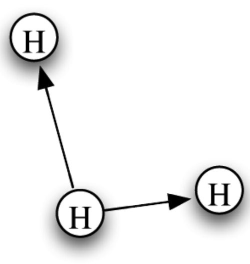


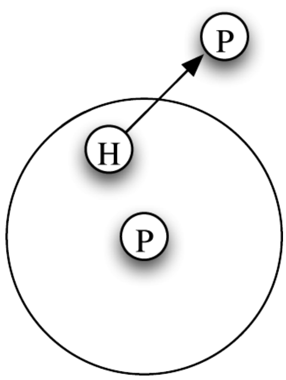


寄生者の非ランダム探索

寄生者・寄主ともに子孫は親の近隣に配置

親個体の場所から距離 L だけ飛翔

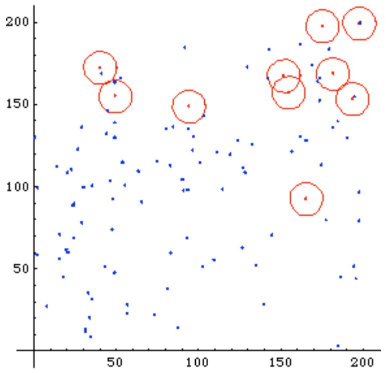


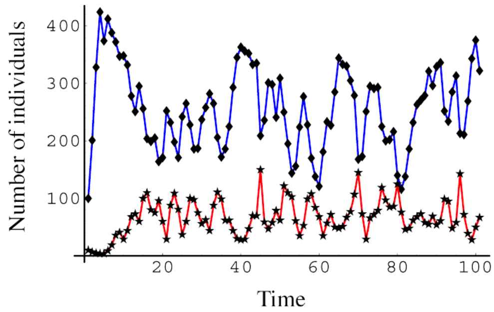


非ランダム探索シミュレーション

寄主の平均移動距離 : $L_H = 10$

寄生者の平均移動距離 : $L_P = 10$



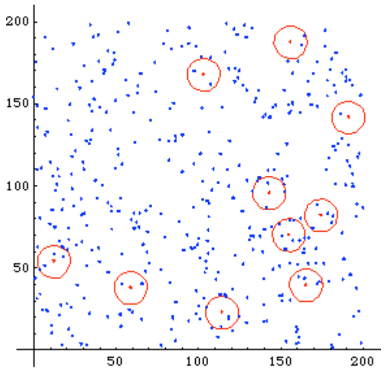


個体群動態が安定化

非ランダム探索２

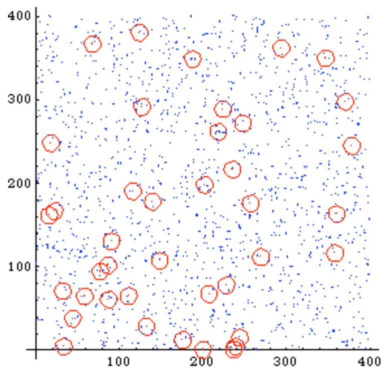
寄主の平均移動距離 : $L_H = 5$

寄生者の平均移動距離 : $L_P = 5$



寄主の平均移動距離 : $L_H = 10$

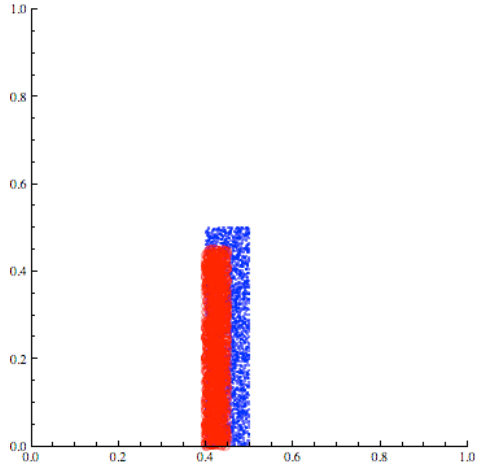
寄生者の平均移動距離 : $L_P = 1$

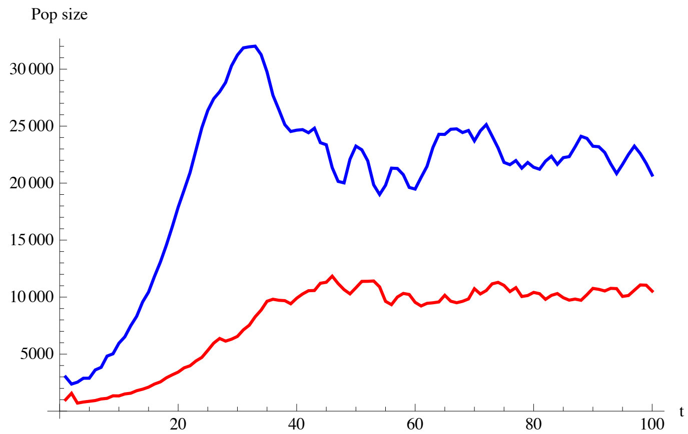


寄生者と宿主の個体ベースモデル

赤：パラサイト

青：ホスト





パラサイトの探索円内のホストは寄生される

寄生を免れたホストは一定数の子供を産む

ホストとパラサイト子供は親から分散

個体群動態のモデル

- 集団サイズ（個体密度）に関する力学系モデル
  - 差分方程式（離散時間）
  - 微分方程式（連続時間）

$$N_{t+1} = F(N_t)N_t$$

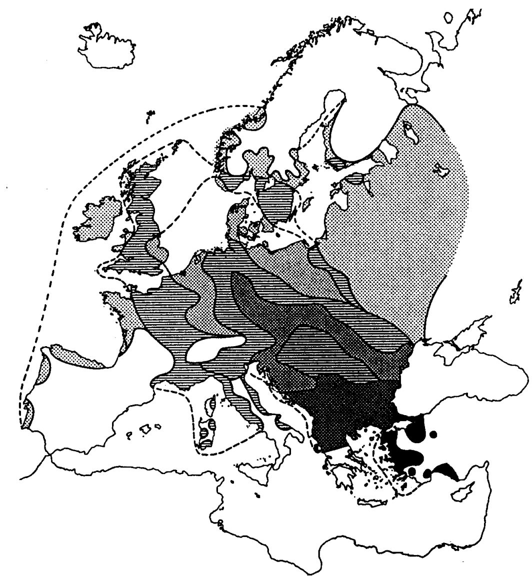
$$\frac{d}{dt}N = F(N)N$$

個体群動態 + 空間構造

- 生物は多かれ少なかれ移動分散する
- どこに、どれだけ、いるかに注目する必要がある
- 空間構造を考慮した個体群動態モデル

$N_t(x, y)$ もしくは $N(t, x, y)$ に関する数式

生物の分布域拡大例 1

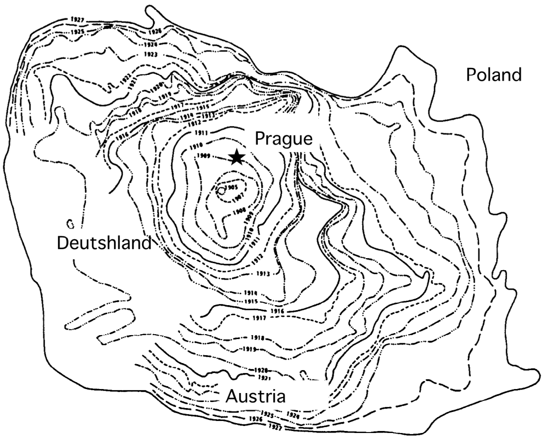


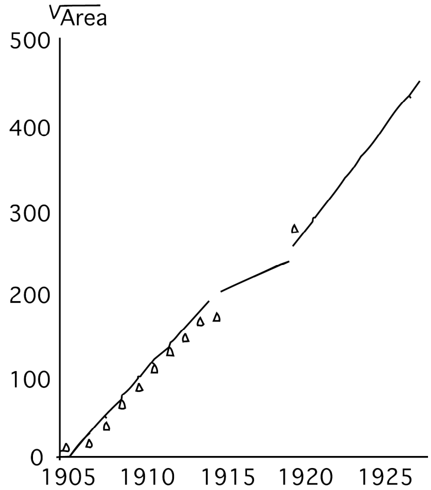
Collared Dove

生物の分布域拡大例２

Muskrat

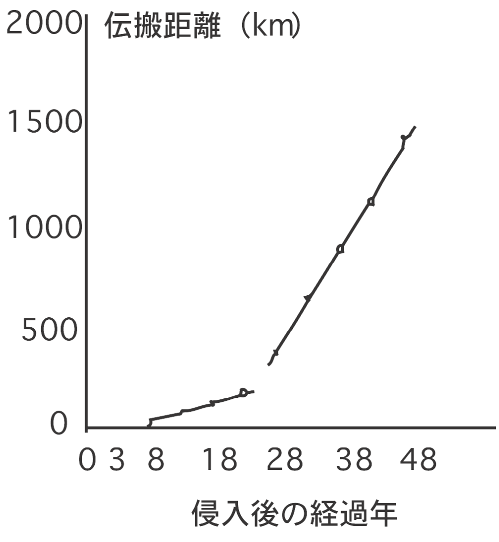
http://en.wikipedia.org/wiki/
Image:Common_Muskrat_FWS.jpg





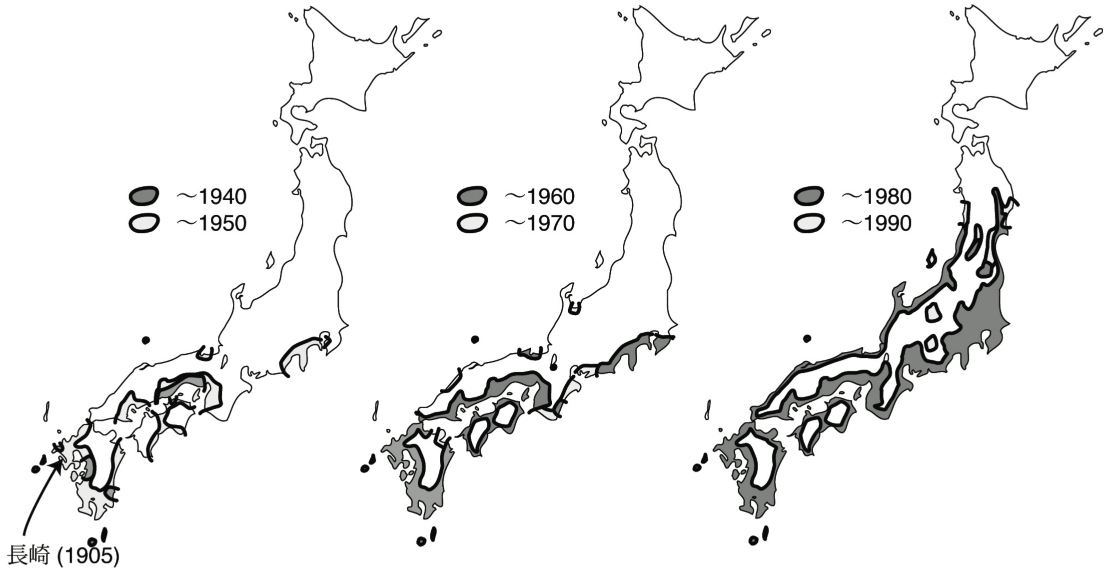
生物の分布域拡大例３

ホシムクドリ



生物の分布域拡大例４

マツノザイセンチュウの被害域拡大



分布域拡大速度

Species	Speed of range expansion (km/yr)
Weedy plant	9.4-32.9
Gypsy moth	9.6
Muksrat	0.9-25.4
Collared dove	43.7
European starling	200
Crab	55
Barnacle	30
Snail	34
Mussel	115

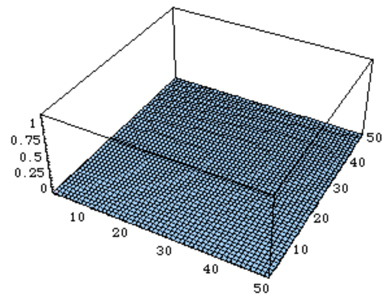
生物種の繁殖（個体数増加）＋　移動分散　＝　分布域の拡大

空間構造を含んだ様々なモデル２

個体のランダム移動　＋　ロジスティック増殖

偏微分方程式（反応拡散方程式）による記述

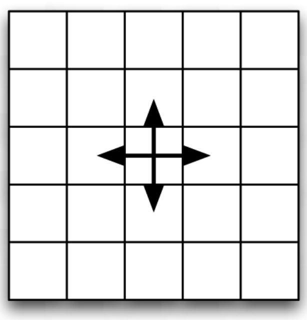
$$\frac{\partial N}{\partial t} = D\left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2}\right) + r(1 - N/K)N$$

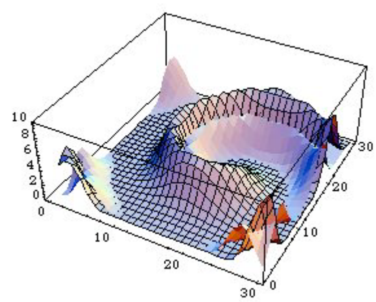


空間構造を含んだ様々なモデル２

Nicholson-Bailey モデル　＋　格子状空間

隣接する格子への個体移動を導入することで、系は維持される



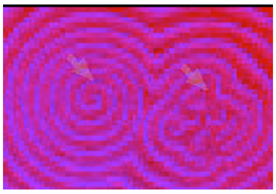


2018年度　化学生物環境学入門　高須担当

空間個体群動態モデル

- 位置情報を含む力学系モデル
- 空間的に不均一なパターンが生じうる
- パターン形成の数理

BZ reaction in two-dimensional medium



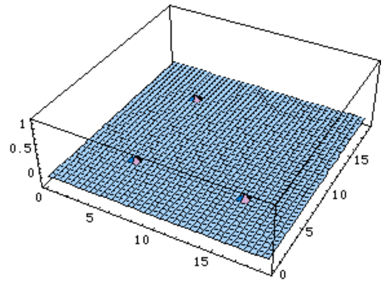
2次元媒体上でリング・
ラセン状パターンを示す

http://people.musc.edu/~alievr/BZ/BZexplain.html

体表面の模様

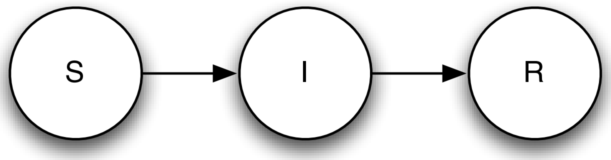
http://www.bio.nagoya-u.ac.jp/~z3/
research/research_j.htm

反応拡散モデルにおける
チューリングパターン



感染症のモデル

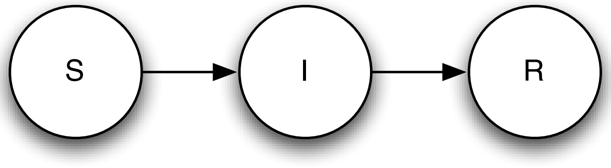
- 感染症の広がりを理解するための数理モデル
- 感受性集団 Susceptible、感染集団 Infectious、隔離集団 Removed の3つの集団のダイナミクス



I と接触した *S* は *I* になる

I は一定の率で *R* になる

SIR モデル



$$\frac{dS}{dt} = -\beta SI$$
$$\frac{dI}{dt} = \beta SI - \gamma I$$
$$\frac{dR}{dt} = \gamma I$$

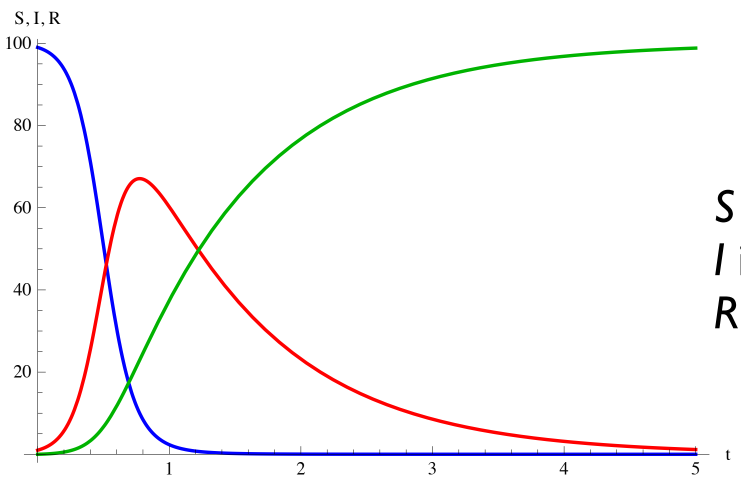
β : 感染率

γ : 隔離率

$S + I + R$ = const.

SIR モデル

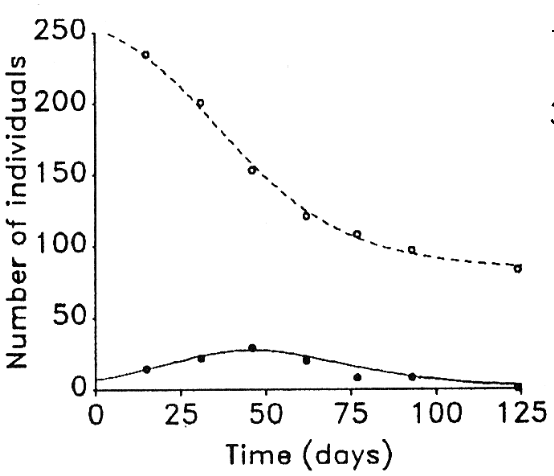
- 感染症がある条件下で拡大する（I が増加する）
- 感染症は最終的に収束する（出生死亡無し）



S in blue
I in red
R in green

SIR モデルの解

黒死病（ペスト）感染者数のダイナミクス



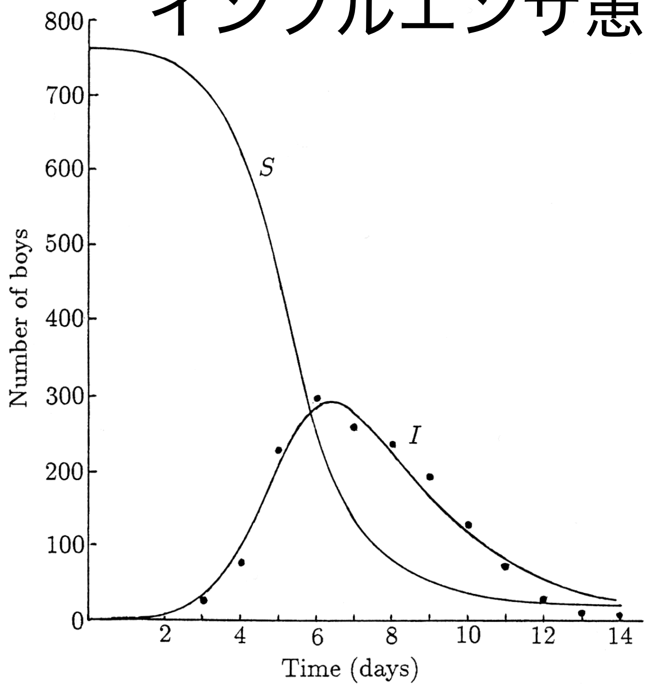
17世紀のイギリスのある村の記録

380人の村人の内、生き残った者は83人

白丸：未感染者数実測
黒丸：感染者数実測
点線：SIRモデルの S
実線：SIRモデルの I

Raggett 1982, Brown and Rothery 1993

インフルエンザ患者の増減



Murray 1993 より

Fig. 19.3. Influenza epidemic data (●) for a boys boarding school as reported in British Medical Journal, 4th March 1978. The continuous curves for the infectives (I) and susceptibles (S) were obtained from a best fit numerical solution of the *SIR* system (19.1)–(19.3): parameter values $N = 763$, $S_0 = 762$, $I_0 = 1$, $\rho = 202$, $r = 2.18 \times 10^{-3}$/day. The conditions for an epidemic to occur, namely $S_0 > \rho$ is clearly satisfied and the epidemic is severe since R/ρ is not small.

SIR モデル

$$\frac{dS}{dt} = -\beta SI$$

$$\frac{dI}{dt} = \beta SI - \gamma I$$

$$\frac{dR}{dt} = \gamma I$$

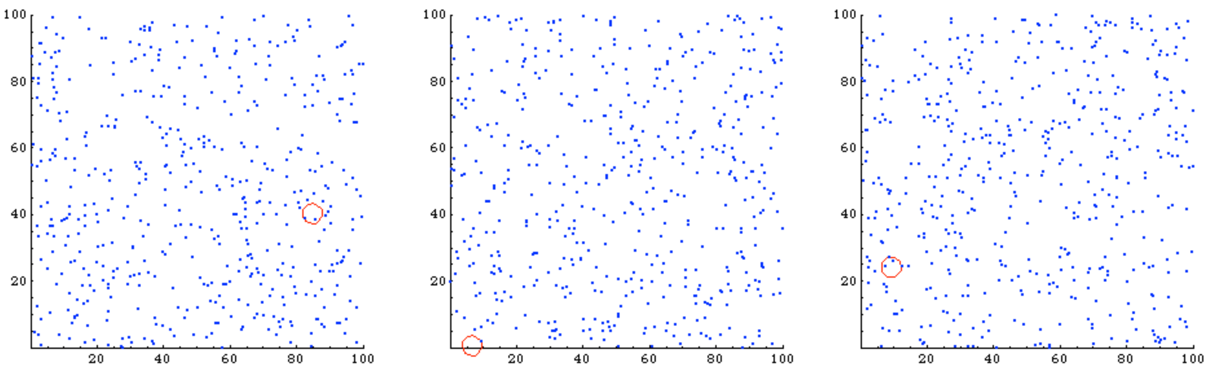
空間構造無し

2次元空間上の
個体ベースモデル

距離に依存する感染率

シミュレーション

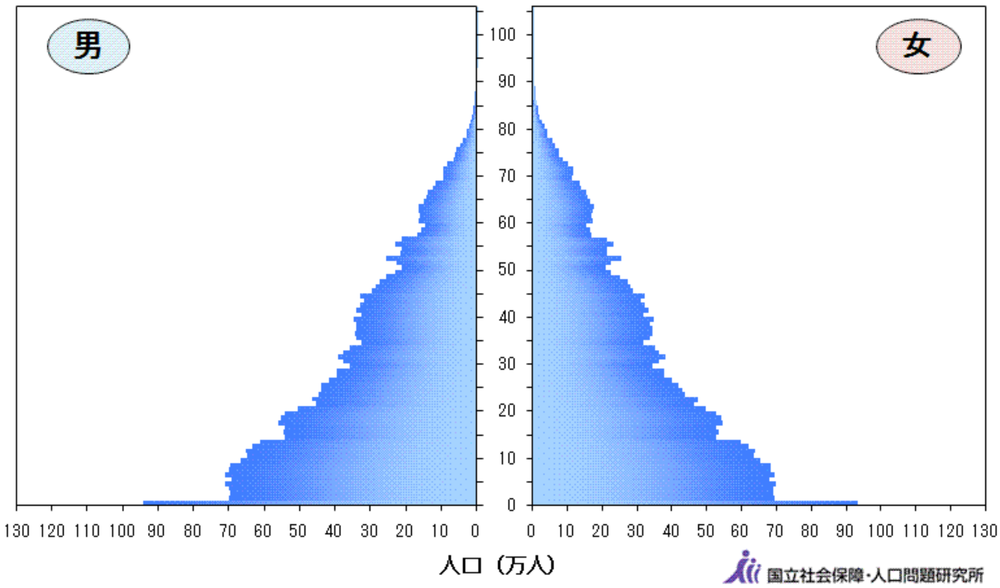
移動速度：小 ⟷ 移動速度：大



感染拡大は個体の移動速度に強く依存する

人口動態の数理

1920 年



資料：1920～2010年：国勢調査、推計人口、2011年以降：「日本の将来推計人口（平成24年1月推計）」。

国立社会保障・人口問題研究所　http://www.ipss.go.jp/

齢構造

齢構造 Age structure

各齢クラスに属する個体密度 $n_x(t)$ の時間変化をモデルで記述する

$n_x(t)$: 時刻 t における x 齢の個体密度　x = 0, 1, 2, 3, ..., ω

総個体密度（新生児を除く）:

$$\sum_{x=1}^{\omega} n_x(t)$$

離散時間で考える。時間の単位を年とすると、次が成り立つ

加齢 : 1 年時間が経てば全ての個体の年齢は 1 だけ増える

生存 : 全ての個体が翌年まで生き残るわけではない。生存率は年齢依存

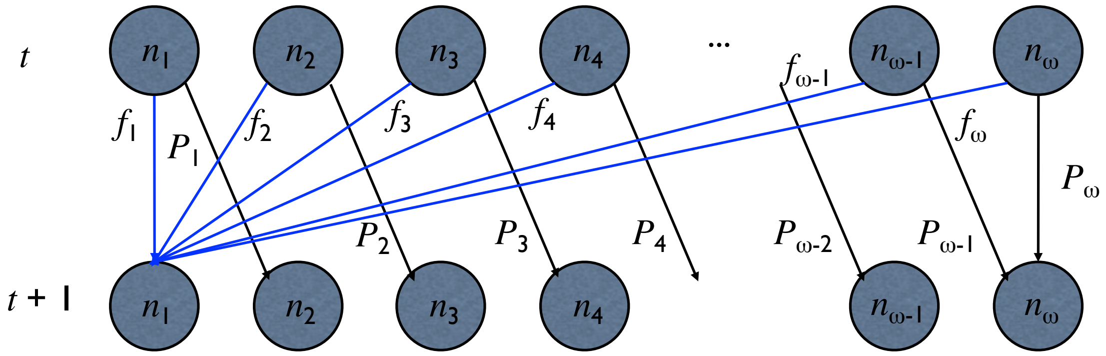
出生 : 新しく産まれた個体の年齢は 0 である。出生率は年齢依存

齢構造モデル

x 齢の個体は 1 年後に確率 P_x で $x+1$ 齢になる

x 齢の個体から生まれ、翌年まで生き残る子供の数を f_x とする（生まれた個体は 0 歳）。$f_x = m_x P_0$（ m_x は x 歳の個体が産む子供の数）

P_x : x 歳の個体の生存率　　f_x : x 歳の個体の出生率



ω 歳以上をひと括りにする場合

齢構造モデル

$$n_x(t+1) = P_{x-1} n_{x-1}(t) \qquad (x = 2, 3, 4, \ldots\ \omega-1)$$

$$n_\omega(t+1) = P_{\omega-1} n_{\omega-1}(t) + P_\omega n_\omega(t)$$

個体の生存に関する式

$$n_1(t+1) = f_1 n_1(t) + f_2 n_2(t) + \ldots + f_\omega n_\omega(t) = \sum_{x=1}^{\omega} f_x n_x(t)$$

個体の出生に関する式

ベクトルと行列の形式で表記すると

$$\begin{bmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \\ \ldots \\ n_{\omega-1}(t+1) \\ n_\omega(t+1) \end{bmatrix} = \underbrace{\begin{bmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \ldots & f_{\omega-1} & f_\omega \\ P_1 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & \ldots & 0 \\ 0 & 0 & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ 0 & \ldots & 0 & P_{\omega-2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \ldots & 0 & P_{\omega-1} & P_\omega \end{bmatrix}}_{\text{レスリー 行列 (Leslie)}} \begin{bmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ \ldots \\ n_{\omega-1}(t) \\ n_\omega(t) \end{bmatrix}$$

$$\boxed{\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)}$$

レスリー行列の要素は、出生率や死亡率（生存率）のデータから推定

齢構造モデルの振るまい

行列 A は定数行列

$$\mathbf{n}(t+1)=\mathbf{A}\mathbf{n}(t)$$

$$\mathbf{n}(t)=\mathbf{A}\mathbf{A}\mathbf{n}(t-2)=\mathbf{A}\mathbf{A}\mathbf{A}\mathbf{n}(t-3)=\ldots \quad \text{より}$$

$$\mathbf{n}(t)=\mathbf{A}^t\mathbf{n}(0)$$

$\mathbf{n}(t)$ は行列 A の固有値と固有ベクトルを用いて解ける（線形代数）

$$\mathbf{n}(t)=\mathbf{A}^t\mathbf{n}(0)=c_1\lambda_1^t\mathbf{e}_1+c_2\lambda_2^t\mathbf{e}_2+c_2\lambda_2^t\mathbf{e}_2+\ldots+c_\omega\lambda_\omega^t\mathbf{e}_\omega$$

レスリー行列 A は、実数で正の固有値 λ_1 が必ず存在し、他の固有値 λ_i はすべて $|\lambda_i|\leq\lambda_1$ を満たす。（最大固有値の存在：フロベニウスの定理）

$\lambda_1>1$ の時、集団サイズは最終的に指数的に増加。齢分布は $\mathbf{e}_1$ に比例

数理的手法

- 地球規模で物資の人為移動が拡大する中で、外来種の繁殖が社会的な問題となりつつある
- 個体の移動分散をモデル化する事で分布域拡大の予測、対策などへの提言
- 人口動態の予測
- 数式のみではなく、アルゴリズム的に動態を記述するモデル
- 効率的なシミュレーションを行う為の計算アルゴリズムの開発

理学における研究 = 未知領域の開拓

- なぜそうなのか？を理解することが目的
- 物事の理解が進めば、これを応用して役立だせる可能性が広がる
- 実用的な目的ありき、ではない
- 未知領域を理解するためには、様々な基礎知識が必要。知的好奇心（柔軟な思考）も必要

化学生物環境学入門　高須担当分

- レポート提出について
- 様々な分野における数理的アプローチの有用性について考察する
- ＋感想（自由形式）
- 8月3日（金）12:00までにG311に提出