

個体群動態の数理

奈良女子大学理学部・化学生物環境学科
環境科学コース 高須夫悟

- ・ 科目ナンバリングコード：2223011A3
- ・ 開設科目名：個体群動態の数理
- ・ 講義コード：4802000
- ・ 開講期・曜日・時限・教室：前期 水曜日 1・2時限 G棟
3階 G302
- ・ 対象学生：3回生

個体の移動を考慮したモデル

これまでの講義では個体数(集団サイズ)の時間変化のみに注目してきた

しかし、生物個体、特に動物は、自ら移動し別の場所へ移動する。

また、植物も種子を散布するなどして分布域の拡大が起こる

外来種や病害虫の分布域拡大など、実用面でも深刻な問題が多い

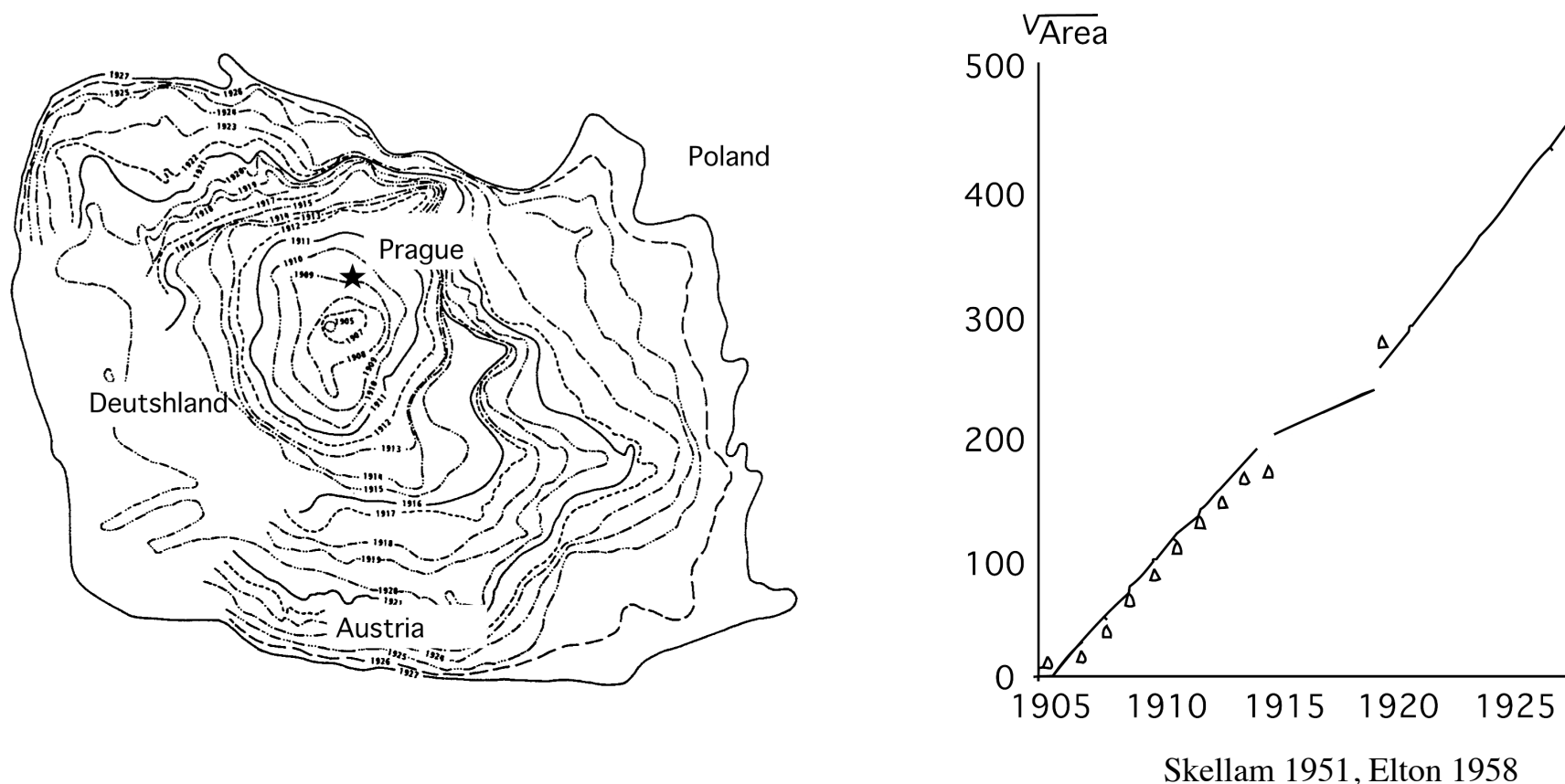
どの場所にどれだけの個体が存在するかを考えるには、
個体の移動を考慮に入れた空間構造を考える必要がある

$n(t, x)$: 時刻 t 、場所 x における個体密度(1次元空間)



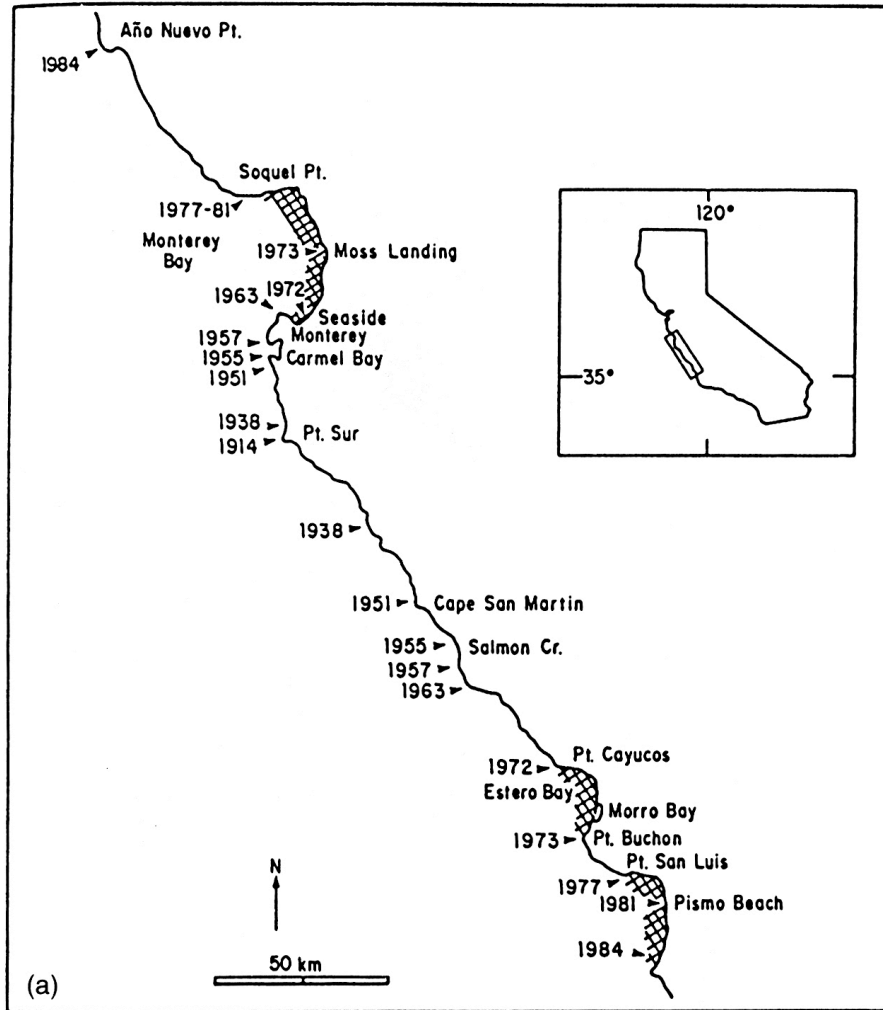
$n(t, x)$ の時間変化をモデルとして記述

生物の分布域拡大 1

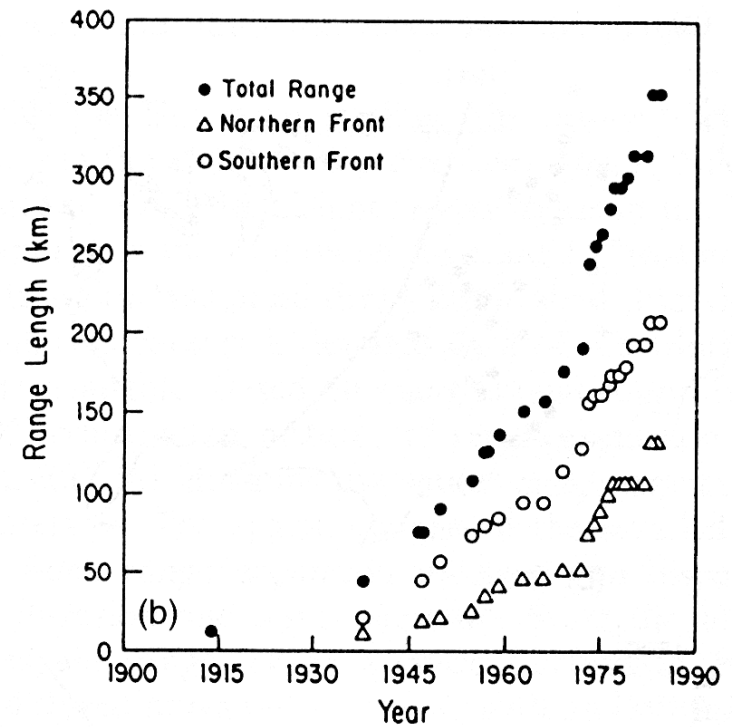


1905年に人為的に持ち込まれたマスカラットが、増殖+移動を繰り返して分布域を拡大したことを示すデータ。分布域面積の平方根は分布域の半径に相当

生物の分布域拡大 2



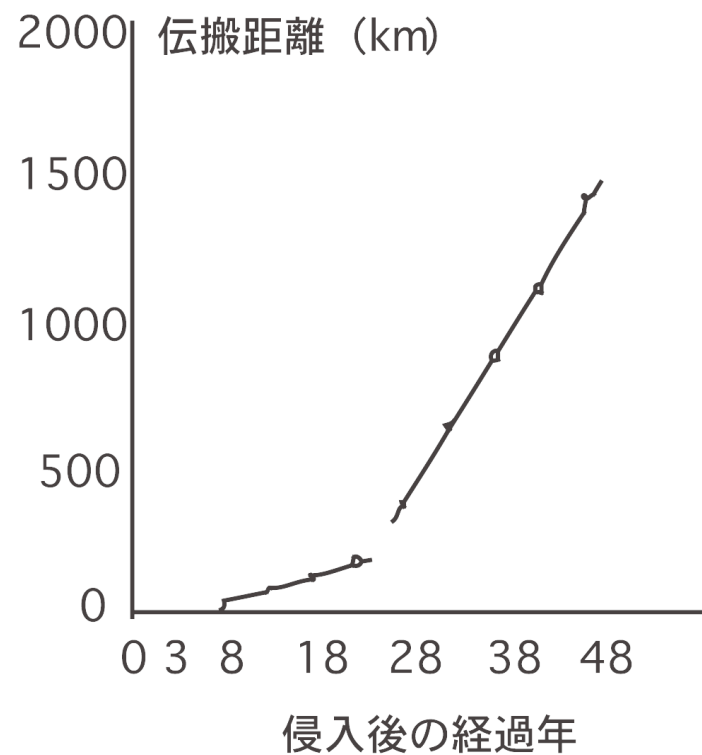
カリフォルニア沿岸域での
ラッコの分布域拡大



Lubina and Levin 1988, Shigesada and Kawasaki 1997

生物の分布域拡大 3

ホシムクドリ(鳥類)の分布域拡大



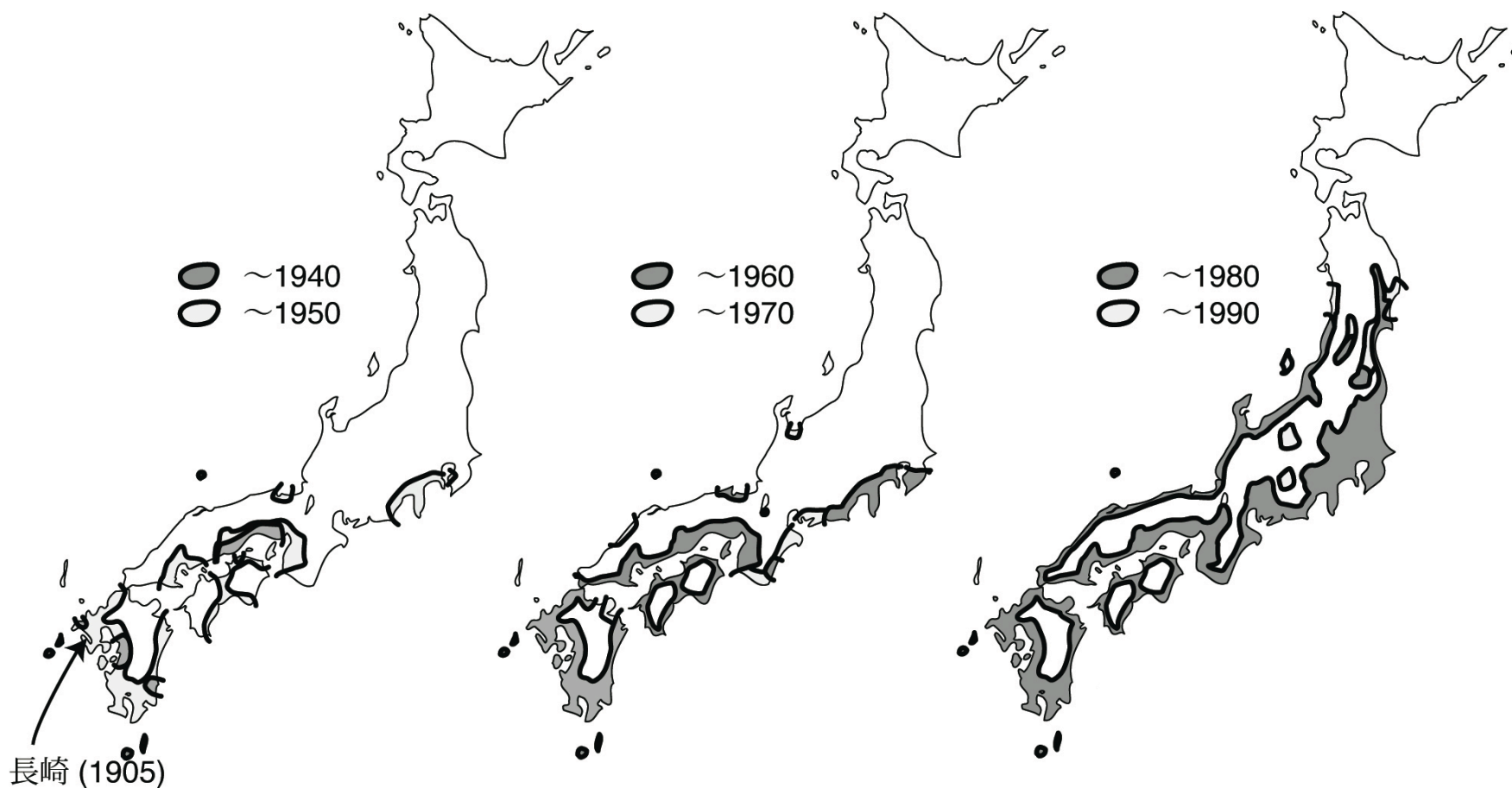
Hengeveld 1989

Okubo 1988

生物の分布域拡大 4

日本における松枯れ病の伝播

松枯れ病: カミキリムシが媒介するマツノザイセンチュウが原因

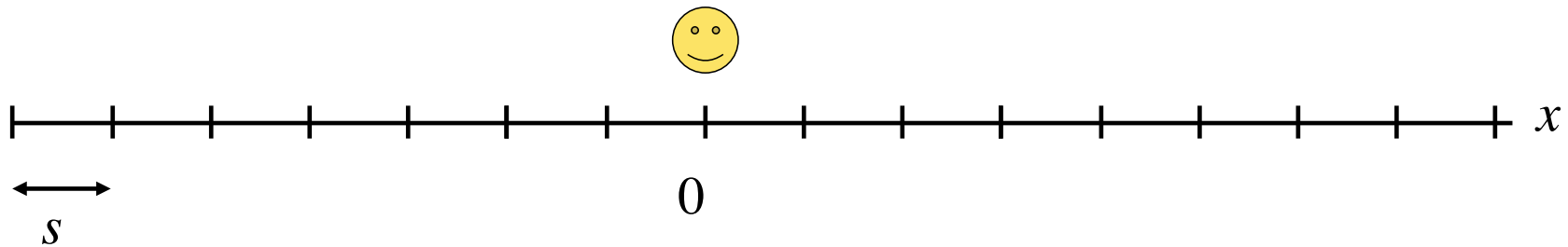


乱歩 (ランダムウォーク)

1次元空間上を単位時間毎に一定の距離 s だけ確率的に移動する個体を考える

単位時間あたり右へ移動する確率を p 、左へ移動する確率を $1-p$ とする

時刻 $t = 0$ では、個体は原点



n 回の移動中、右へ移動した回数を R 、左へ移動した回数を L とすると

個体の位置 X は、 $X = s(R - L) = s(2R - n)$ ($n = R + L$)

個体の移動は確率過程なので、時刻 n の個体の位置 X は確率的に与えられる

$$\text{Prob}(X = x) = {}_n C_R p^R (1 - p)^{n-R}$$

位置の平均と分散

二項分布 ${}_n C_R p^R (1-p)^{n-R}$ で、右に移動した回数の平均値 $E[R] = np$ より、

時刻 n における個体の位置 X の平均は、

$$E[X] = E[s(2R - n)] = 2s E[R] - sn = ns(2p - 1)$$

二項分布 ${}_n C_R p^R (1-p)^{n-R}$ で、分散 $\text{Var}[R] = np(1-p)$ より、

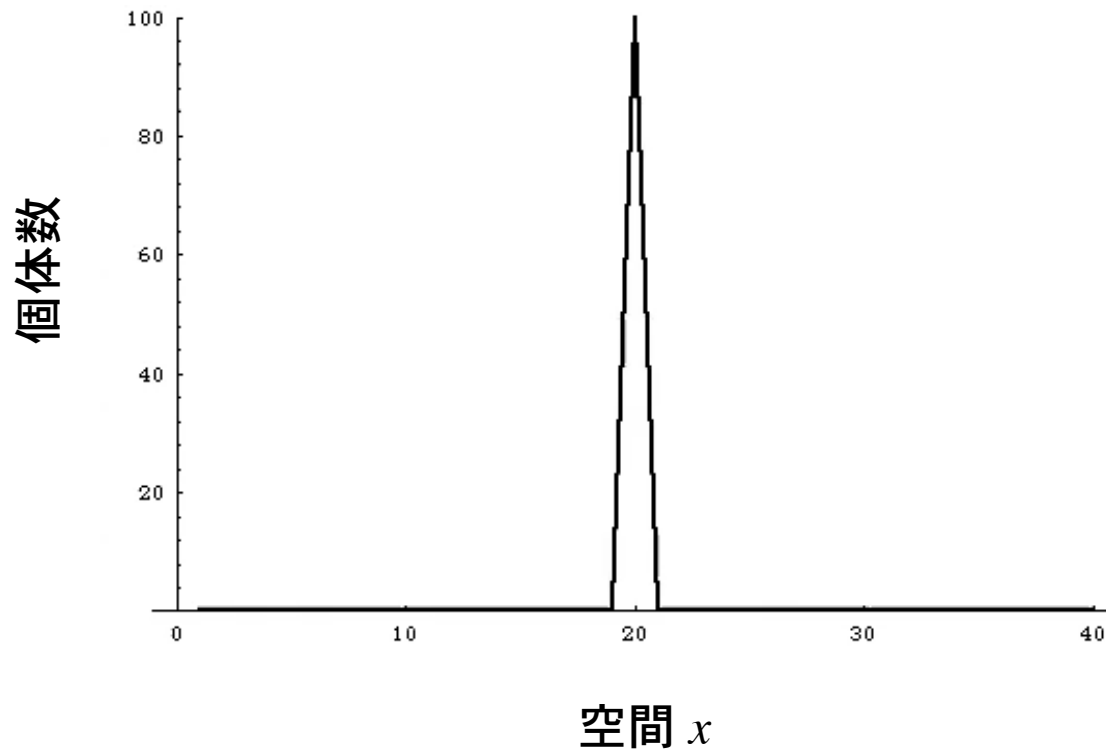
時刻 n における個体の位置 X の分散は、

$$\text{Var}[X] = \text{Var}[s(2R - n)] = 4s^2 \text{Var}[R] = 4s^2 np(1-p)$$

シミュレーション例

左右に移動する確率が等しい場合: $p = 0.5$

1000 個体を一点に分布させ、各個体を等確率で左右に移動させるシミュレーション



n ステップ後(時刻 $t = n$)の

$$\text{平均位置} = ns(2p - 1) = 0$$

$$\text{位置の分散} = ns^2$$

二項分布と正規分布

二項分布 $\text{Prob}(R, n) = {}_n C_R p^R (1-p)^{n-R}$ は、 n が十分大きいとき、正規分布で近似できる

時刻 $t = n$ における個体の位置 $X = s(2R - n)$ は、平均 $ns(2p - 1)$ 、
分散 $4s^2 n p(1 - p)$ の正規分布に従う

平均 m 、分散 σ^2 の正規分布：
$$\frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left[-\frac{(x - m)^2}{2\sigma^2}\right]$$

$$P(x < X < x + \Delta x) = \frac{1}{2s\sqrt{2\pi(1-p)pt}} \exp\left[-\frac{(x - ts(2p - 1))^2}{8ts^2p(1-p)}\right] \Delta x$$

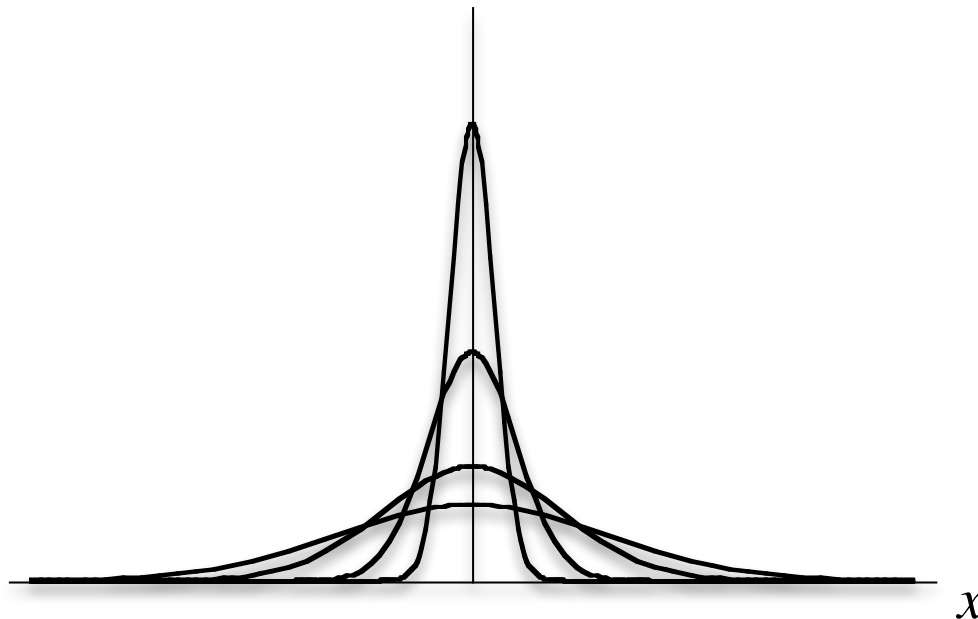
$p = 1/2$ のとき

$$P(x < X < x + \Delta x) = \frac{1}{s\sqrt{2\pi t}} \exp\left[-\frac{x^2}{2ts^2}\right] \Delta x$$

正規分布

初期時刻に原点に N 個体を置いたとき、時刻 t に場所 x に存在する個体密度は

$$n(t, x) = \frac{N}{s\sqrt{2\pi t}} \exp\left[-\frac{x^2}{2ts^2}\right]$$



平均値からのずれは分散の平方根(標準偏差)に対応

分散 = ts^2 より、
標準偏差 = \sqrt{ts}

時間の経過とともに分散は大きくなり、 N 個体はまんべんなく一様に分布するようになる

ランダム拡散モデル

各個体は微小時間 Δt の間に、確率 p で右に Δx 、確率 p で左に Δx 移動、確率 $1-2p$ で移動しないと仮定する。時刻 t 、場所 x の個体密度を $n(t, x)$ とすると、

$$n(t + \Delta t, x) = (1 - 2p)n(t, x) + pn(t, x - \Delta x) + pn(t, x + \Delta x)$$

極限 $\lim_{\Delta t, \Delta x \rightarrow 0} p \frac{\Delta x^2}{\Delta t} = D$ をとると、次式の**拡散方程式**を得る。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} \quad D \text{ は } \text{拡散係数}$$

$$n(t, x) = \frac{1}{\sqrt{t}} \exp \left[-\frac{x^2}{4Dt} \right] \quad \text{は上式の解。}$$

平均が 0、分散が $2Dt$ の正規分布に相似

個体は移動するだけで増減しないので総個体密度は一定に保たれる。

$$\int_{-\infty}^{\infty} n(t, x) dx = C$$

Skellam のモデル

生物個体が 2 次元空間をランダムに動き回ると同時に指数増加するモデル

時刻 t に場所 (x, y) に存在する個体密度を $n(t, x, y)$ とすると、

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) + \epsilon n$$

↑
ランダム移動の項

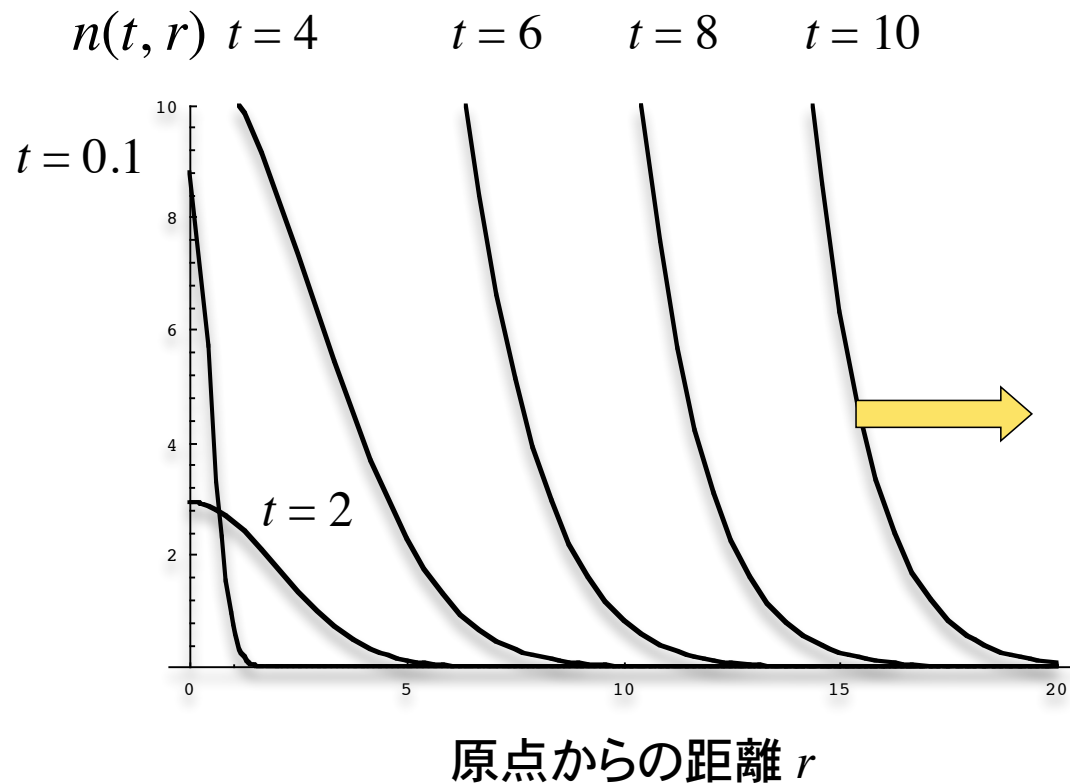
↑
指数増加の項 ($\epsilon > 0$)

初期分布として原点に N_0 の個体を集中させた時の解は次式で与えられる

$$n(t, r) = \frac{N_0}{4\pi Dt} \exp \left[\epsilon t - \frac{r^2}{4Dt} \right] \quad r = \sqrt{x^2 + y^2}$$

Skellamモデルの分布域拡大

Skellam モデルの解
$$n(t, r) = \frac{N_0}{4\pi Dt} \exp \left[\epsilon t - \frac{r^2}{4Dt} \right]$$



進行速度は $c = 2\sqrt{\epsilon D}$

ランダム移動と指数増加により、分布域の先端は一定速度で進む**進行波**を形成

Skellamモデルの進行波速度

Skellam モデルの解
$$n(t, r) = \frac{N_0}{4\pi Dt} \exp \left[\epsilon t - \frac{r^2}{4Dt} \right]$$

密度が n_c である場所を分布域の先端 r^* と見なすと

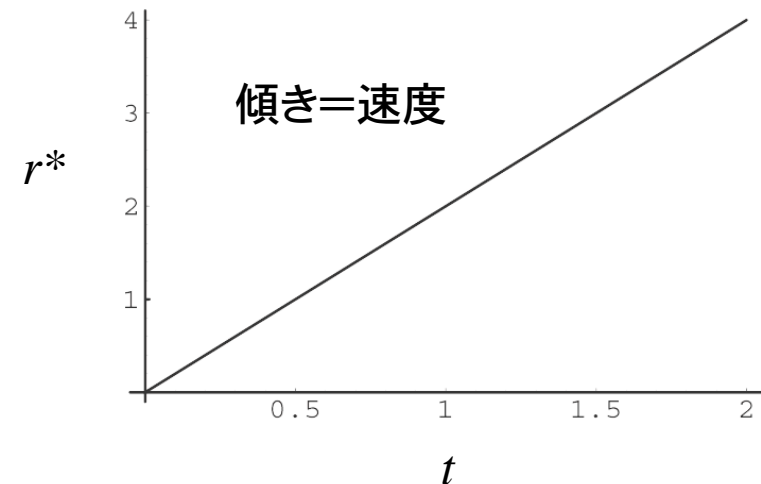
$n(t, r^*) = n_c$ を r^* に関して解いて

$$r^* = 2\sqrt{\epsilon Dt} \left(1 + \frac{1}{\epsilon t} \log \frac{N_0}{4\pi D t n_c} \right)^{\frac{1}{2}}$$

十分大きな t に対して

$$r^* = 2\sqrt{\epsilon Dt}$$

つまり分布の先端は一定速度で進む。



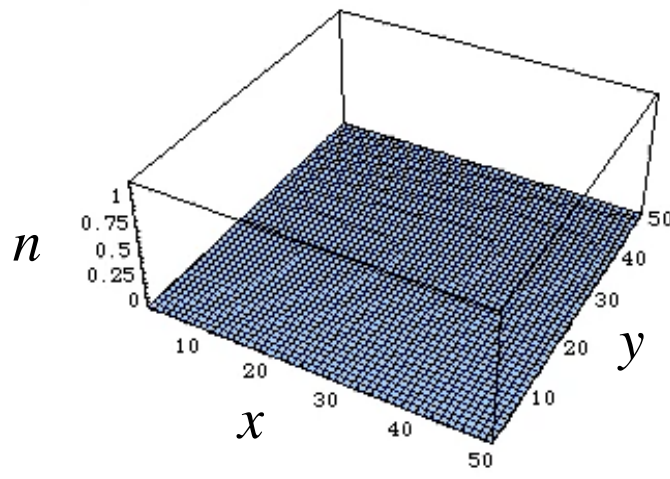
ランダム拡散+ロジスティック増殖

時刻 t 、点 (x, y) の個体密度を $n(t, x, y)$ とすると、2次元空間上のランダム拡散+ロジスティック成長のモデルは次の偏微分方程式で与えられる

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) + r \left(1 - \frac{n}{K} \right) n \quad \text{Fisher のモデル}$$

↑
拡散項

↑
ロジスティック増殖項



初期分布: $(0, 0)$ に $n_0 = 0.01$

環境収容量 $K = 1, r = 1, D = 0.05$

原点を中心に同心円状に拡がり、最終的に至る所環境収容量 $K=1$ に収束

1次元の場合と同じく拡大速度 c は r と D に依存

$$c = 2\sqrt{rD}$$

空間構造を取り入れた様々なモデル

個体群動態モデルに空間構造を取り入れる

連続空間、連続時間の場合: **反応拡散方程式**

連続空間、離散時間の場合: **積分差分方程式**

離散空間、離散時間の場合: **格子モデル**

格子状に区切られた空間を個体が一定の割合で移動するモデル

各個体の履歴を追跡する場合: **個体ベースモデル**

個体密度の時間変化ではなく、個体そのものをモデル化

積分差分式

時刻 t , 場所 x における個体密度 $n_t(x)$

各場所 x で個体密度は差分式に従って増殖(繁殖ステージ)

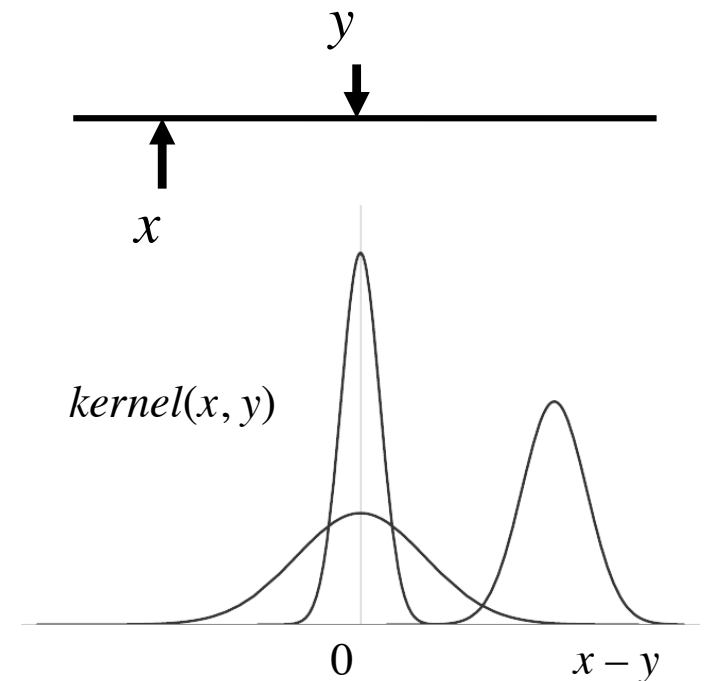
$$n_{t+1}^*(x) = f(n_t(x))$$

繁殖ステージ後、場所 x の個体は確率 $kernel(x, y)$ で場所 y へ移動(分散ステージ)

$$n_{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{\infty} kernel(x, y) n_t^*(y) dy$$

$$n_{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{\infty} kernel(x, y) f(n_t(y)) dy$$

個体の移動が等方性の場合、
 $kernel(x, y)$ は一般に距離 $|x - y|$ の関数



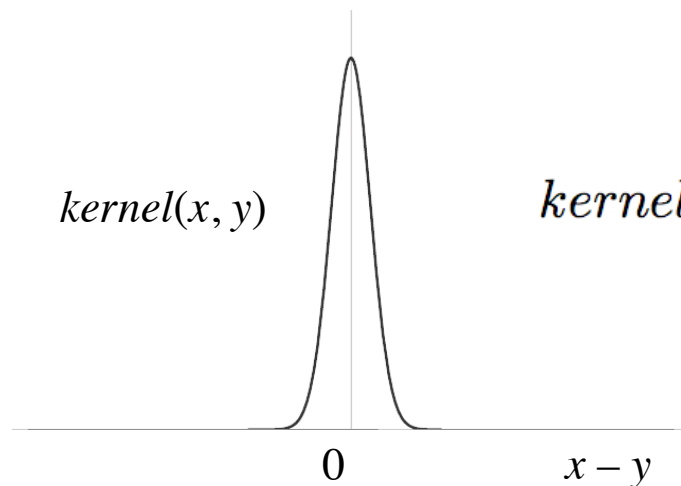
Ricker ロジスティック＋分散

Ricker ロジスティック増殖(空間構造無し)

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

点 x から点 y への移動確率が $kernel(x, y)$ で与えられる 1 次元空間上のダイナミクス

$$n_{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{\infty} kernel(x, y) \exp \left[r \left(1 - \frac{n_t(y)}{K} \right) \right] n_t(y) dy$$

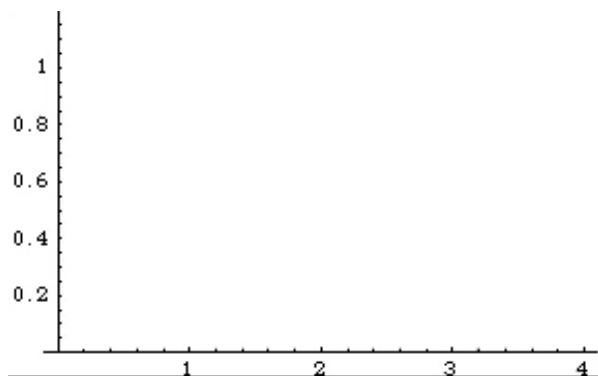


$$kernel(x, y) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp \left[-\frac{(x - y)^2}{2\sigma^2} \right]$$

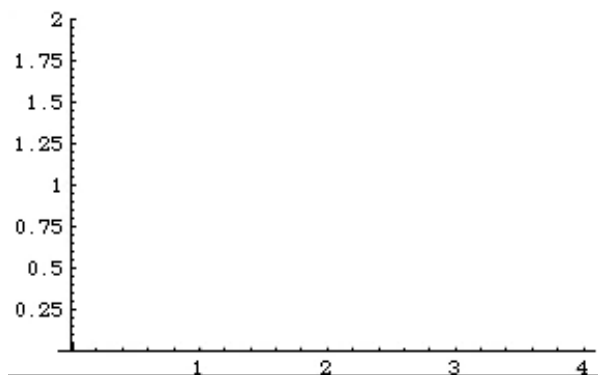
数値計算

Ricker ロジスティック
(空間構造無し)

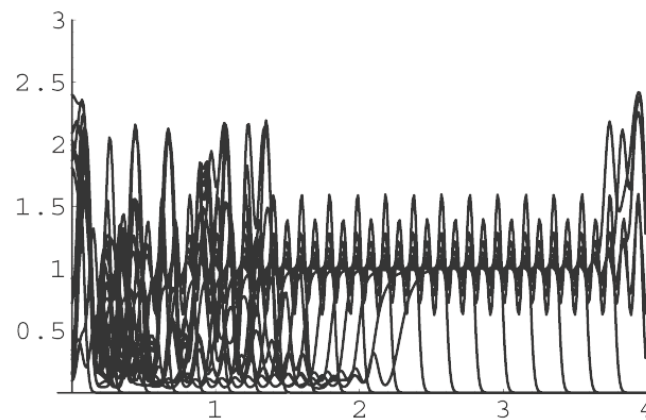
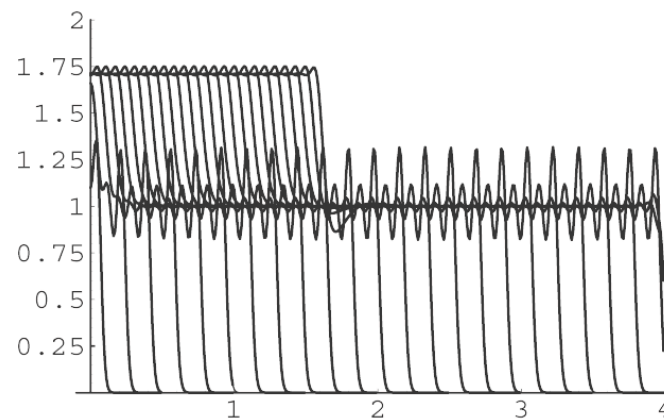
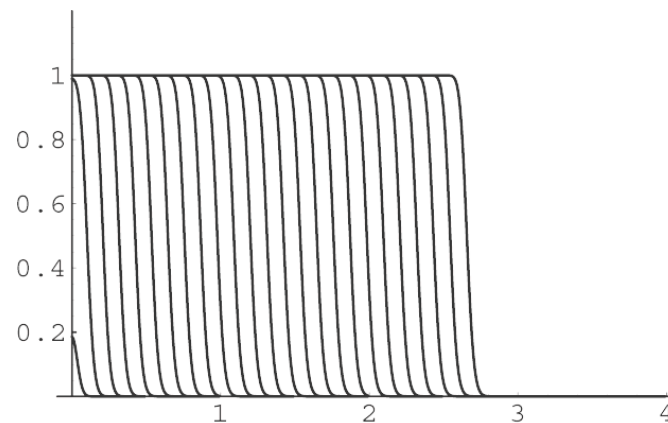
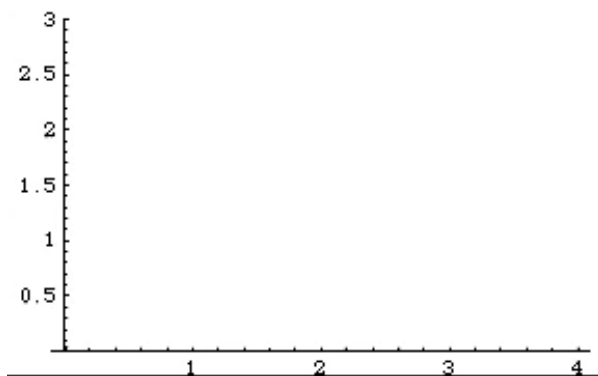
安定



周期 2



カオス



樹木の分布域拡大

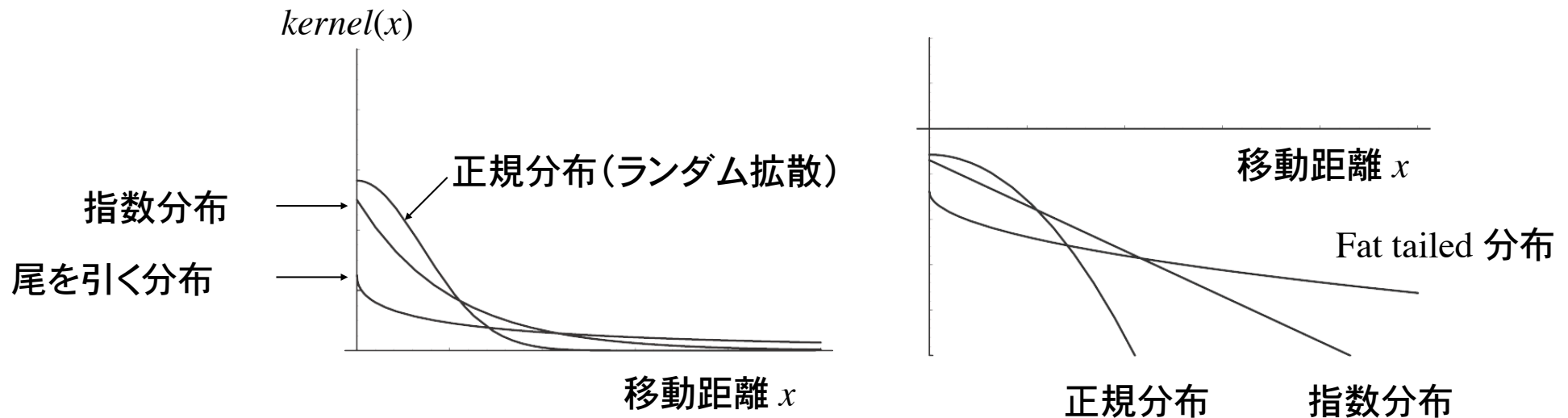
最後の氷河期以降、気候の温暖化に伴う植生分布の変化

多くの樹木種で年間 $10^2 - 10^3$ m の速度で分布が拡大

Skellam モデルによる種子のランダム拡散+増殖では説明できない速度

種子の分散距離(自然分散+動物による移動) *kernel* が fat-tailed なら
年間 $10^2 - 10^3$ m の分布域拡大が可能 (J. Clark 1998)

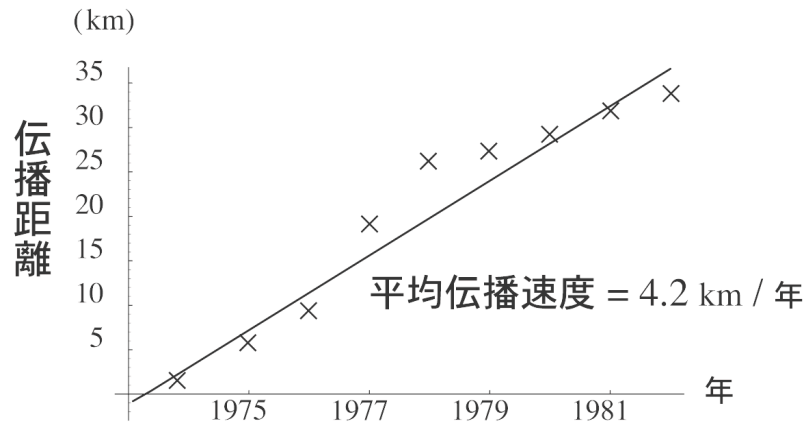
分布域拡大速度は分散距離と局所的個体群動態で決まる。



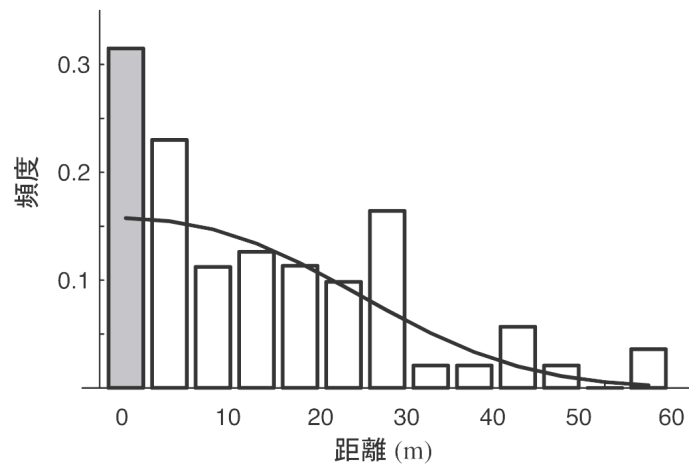
松枯れ病の伝播

松枯れの主因マツノゼンセインチュウをマツノマダラカミキリが媒介

松枯れ病被害地図及び拡大速度

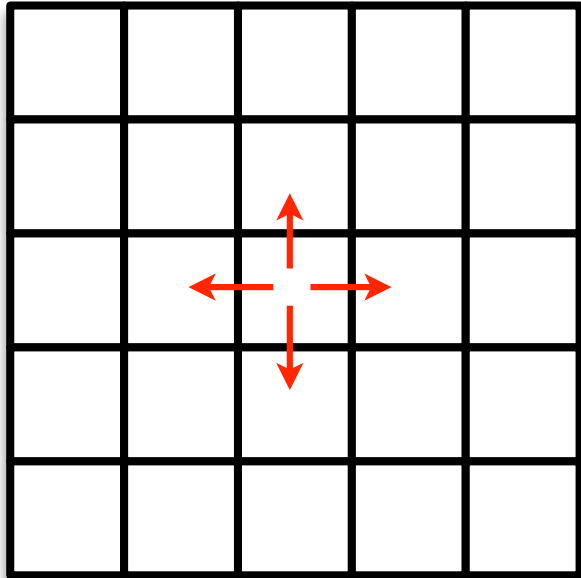


カミキリの飛翔距離分布



左図の平均移動距離(15 m)では年間 4.2 km の拡大を説明できない。しかし、まれに長距離(数キロ)飛翔する個体が存在すると拡大速度は年間数キロに達する(尾を引く飛距離分布)

寄生のダイナミクス＋空間構造



格子状の2次元空間を考える。

各格子内では、Nicholson-Bailey の寄生のモデルに従って、 P, H が変化。

$$H_{t+1} = R \exp[-aP_t] H_t$$

$$P_{t+1} = c(1 - \exp[-aP_t]) H_t$$

一定の割合で、隣接する4格子へ個体が移動

以上の、繁殖と個体移動を繰り返す。

閉じた空間内の Nicholson-Bailey モデルは必ず振動しながら発散

空間サイズ(格子の数)と格子間の移動率に依存して、様々なダイナミクスパターンが起こる

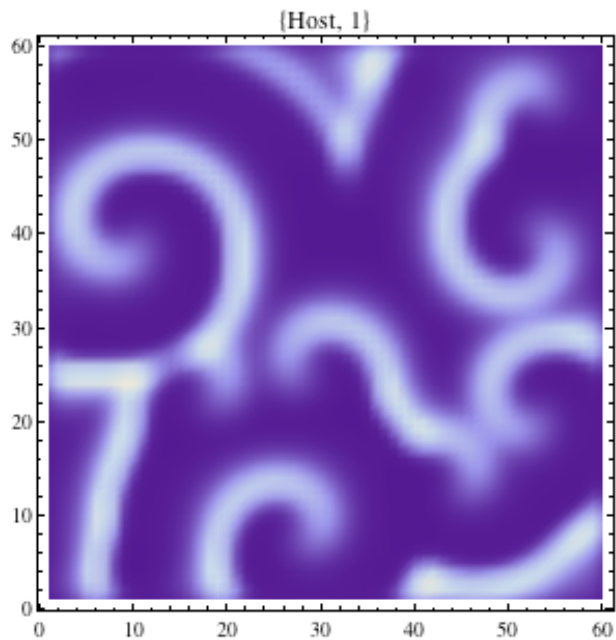
Comins, et al., 1992

シミュレーション例

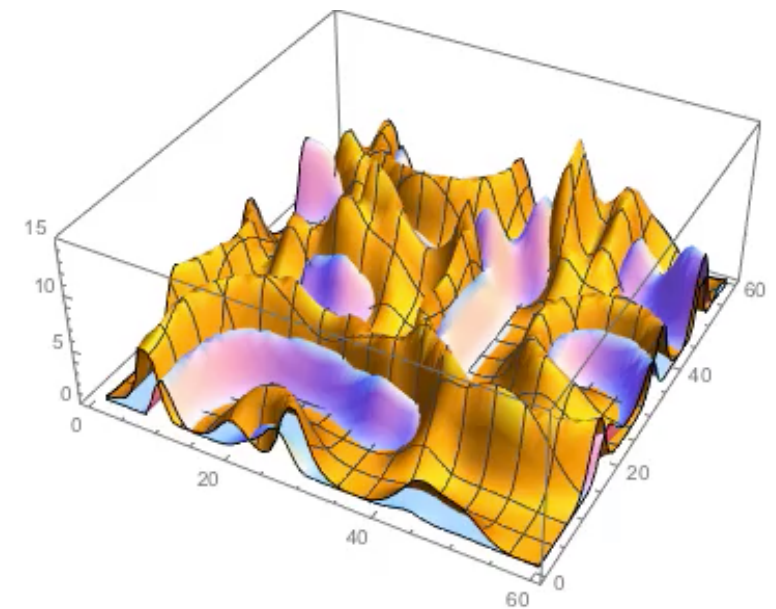
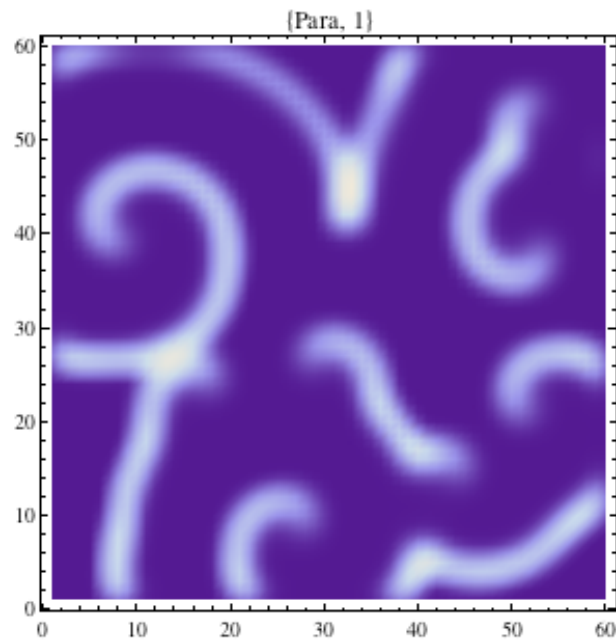
Nicholson-Baileyモデル+2次元格子空間

ホストとパラサイトの総個体密度(すべてのセルの密度の和)は発散せず、周期的に変化する

ホスト密度



パラサイト密度

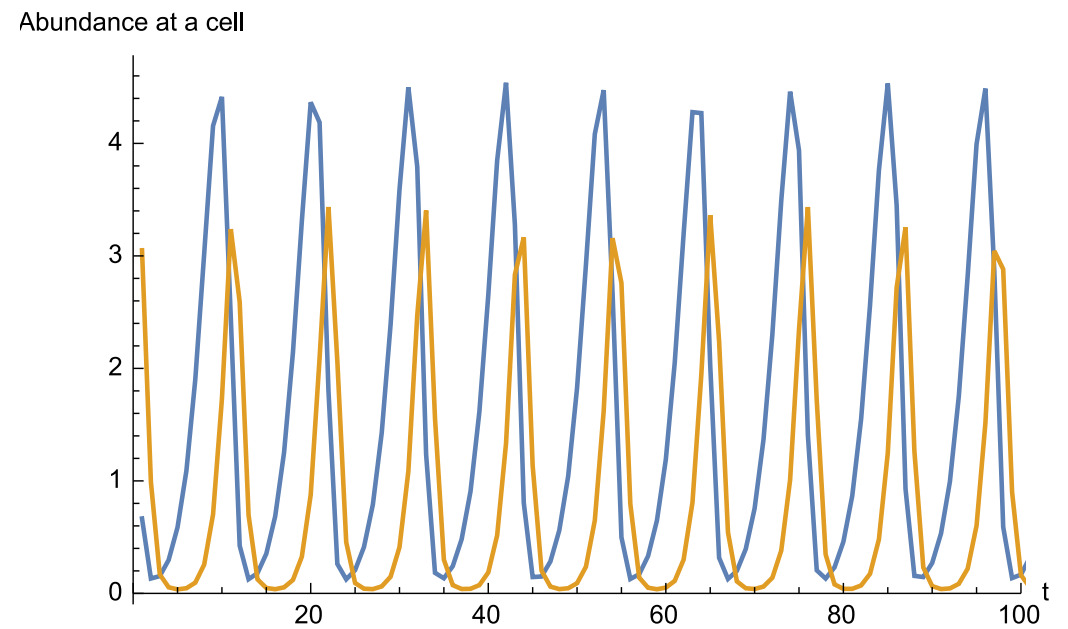
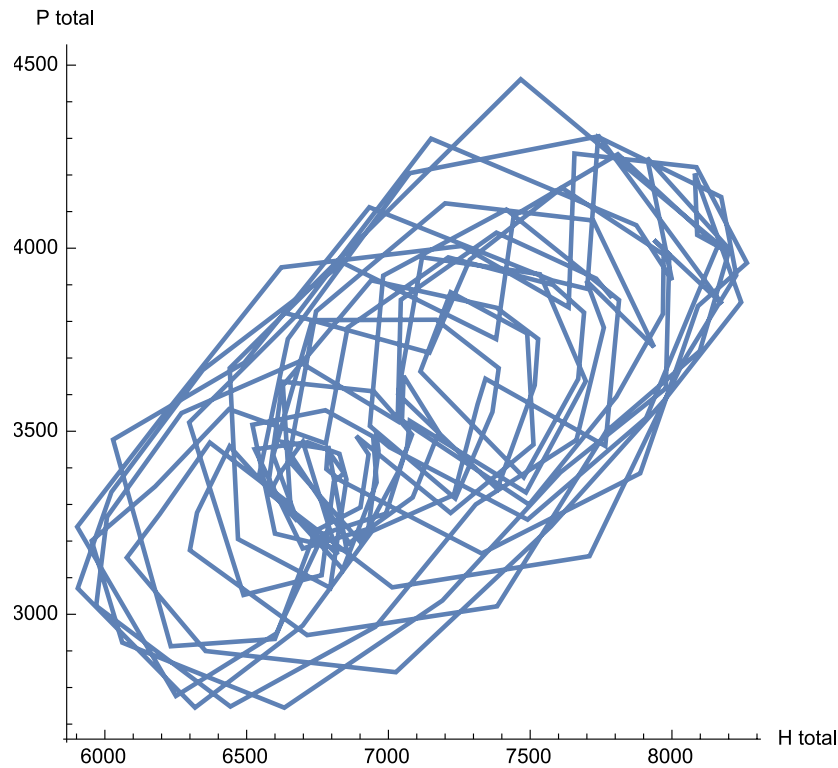


密度が高いほど白、低いほど青紫

シミュレーション例

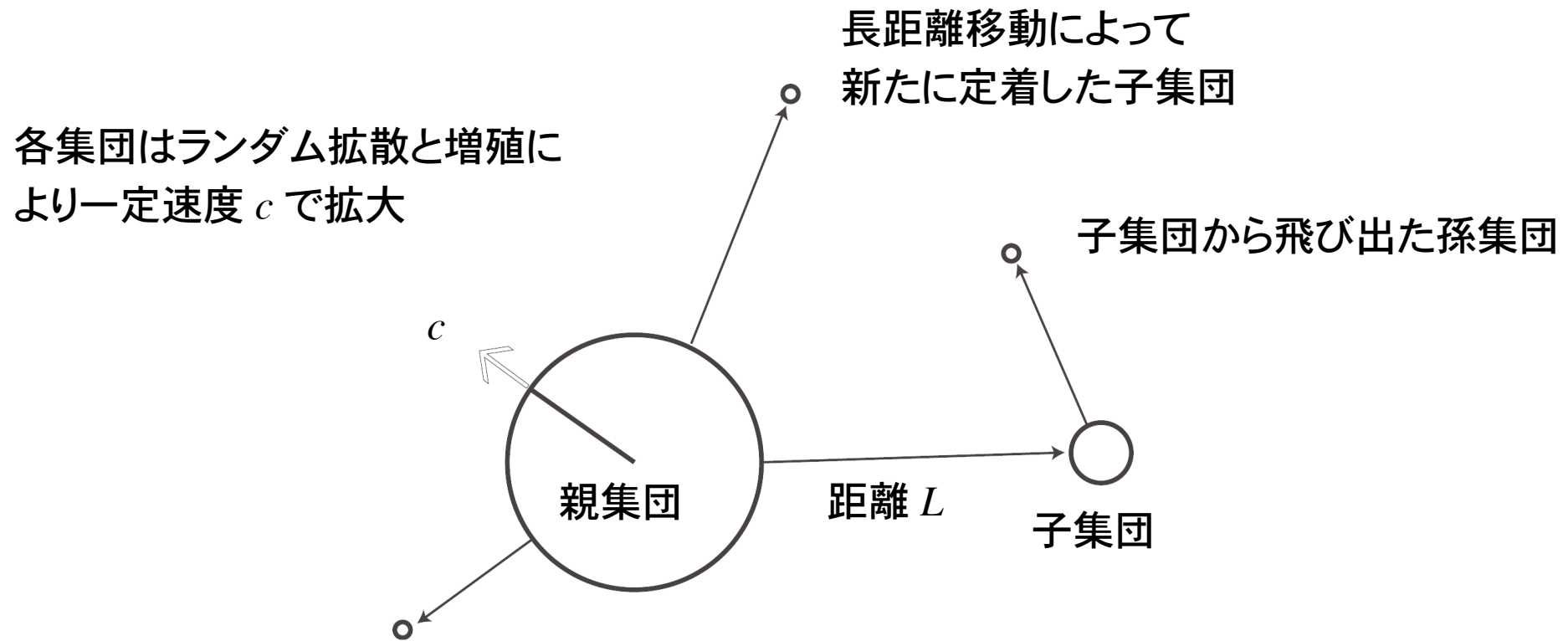
Nicholson-Baileyモデル+2次元格子空間

ホストとパラサイトの総個体密度(すべてのセルの密度の和)は発散せず、周期的に変化する



階層的拡散モデル

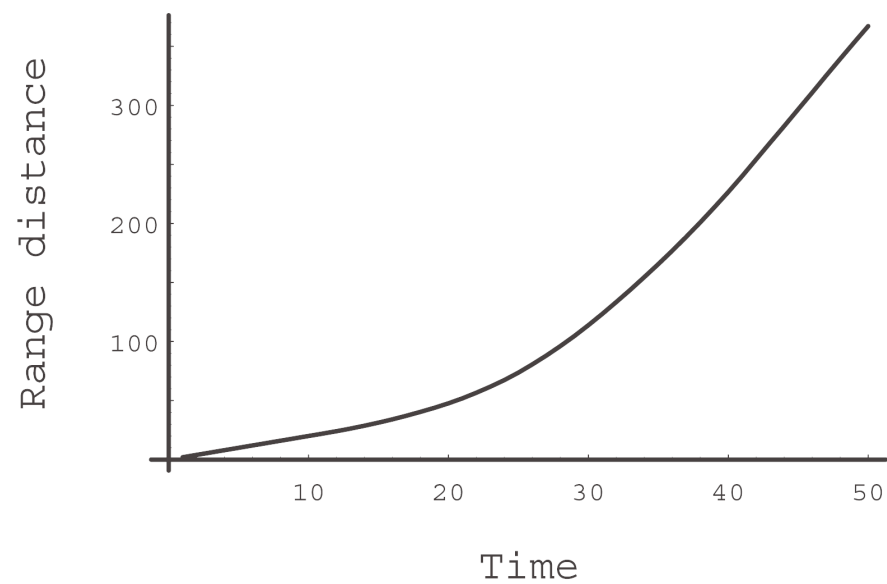
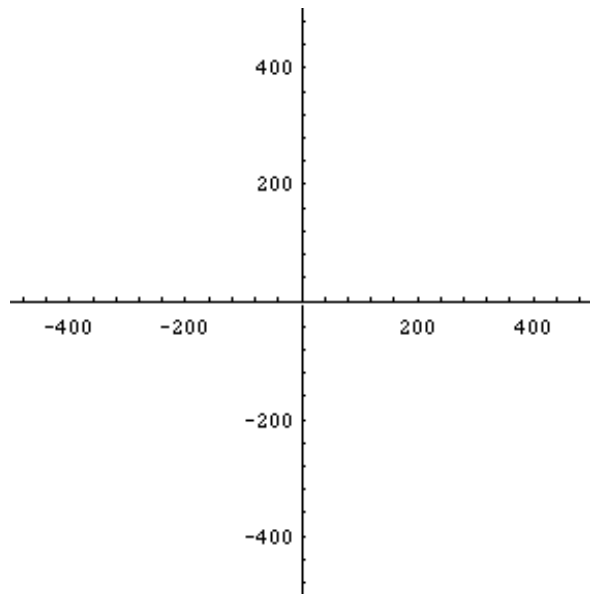
各集団から飛び火的に子集団が飛び出る場合の分布域拡大モデル



Shigesada et al. 1995

階層的拡散モデルシミュレーション

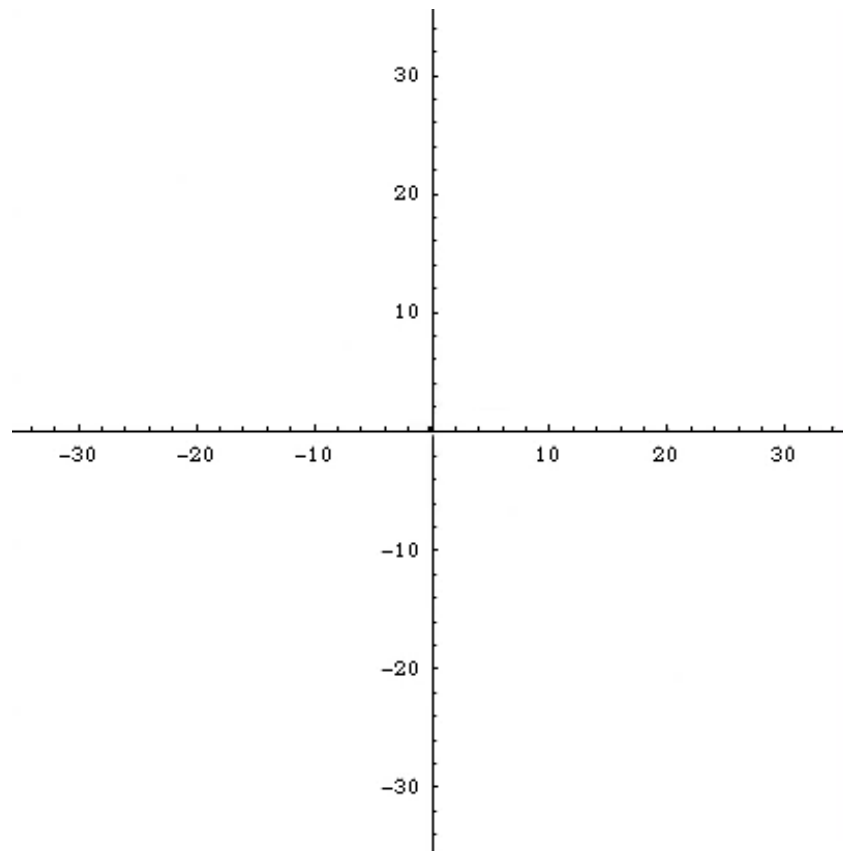
Range distance ~ 分布域面積の平方根



分布域拡大速度は途中で加速する

個体ベースモデル

場所 (x, y) における密度 $n(t, x, y)$ 変化を記述する式ではなく、計算機内で仮想的な個体を設定し、一定のルールに従って個体を移動・相互作用させるモデル



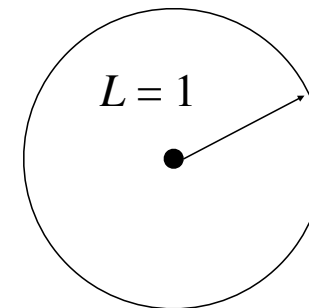
アルゴリズム

$t = 0$ で 1000 個体を原点に設置

各個体は単位時間に距離 1 だけ自由に移動

移動方向はランダム

これを繰り返す



鳥の渡りのモデル

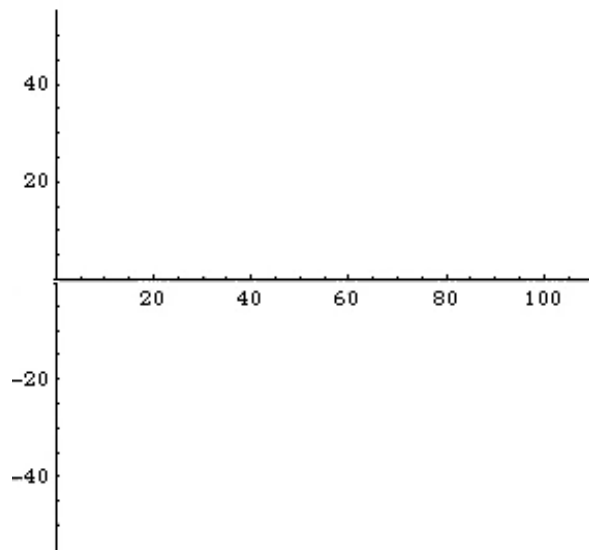
モデルの仮定

目的地の座標は $(L, 0)$

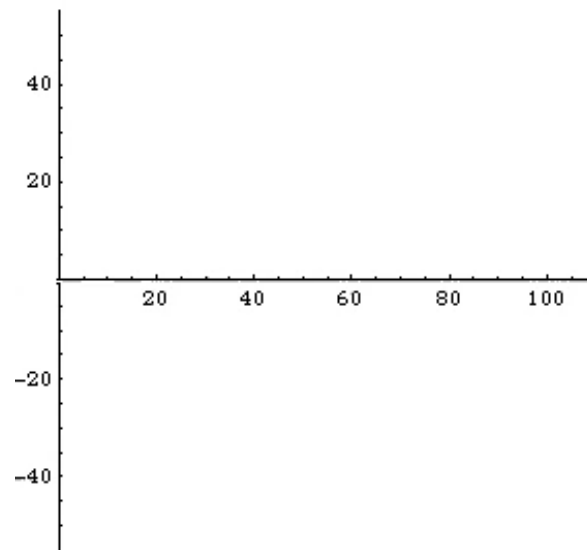
各個体は目的地の方角を知っているが正確ではない

各個体は単位時間毎に、自分が感じる目的地への方角へ距離 d だけ移動

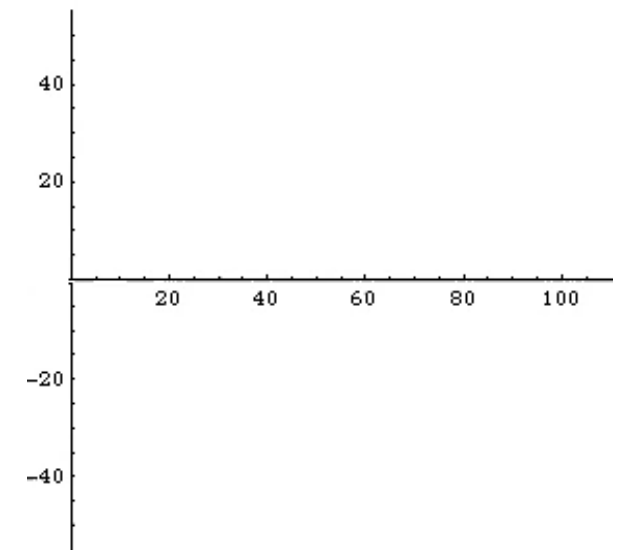
方角をかなり正確に認知



方角をある程度正確に認知



方角の認知が不正確

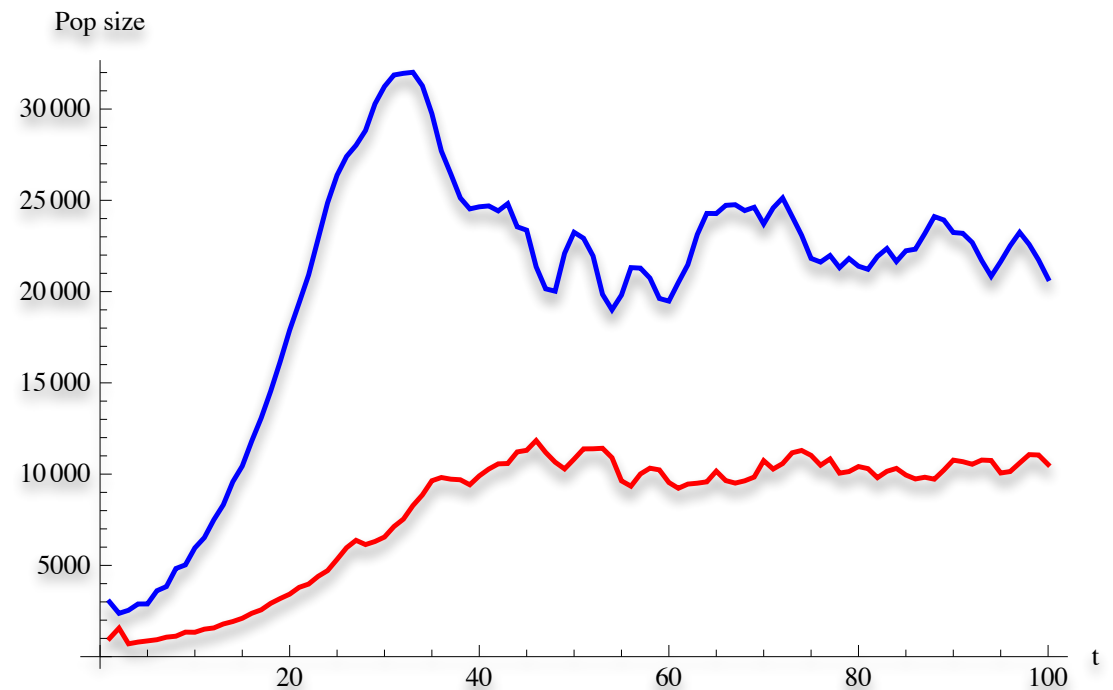
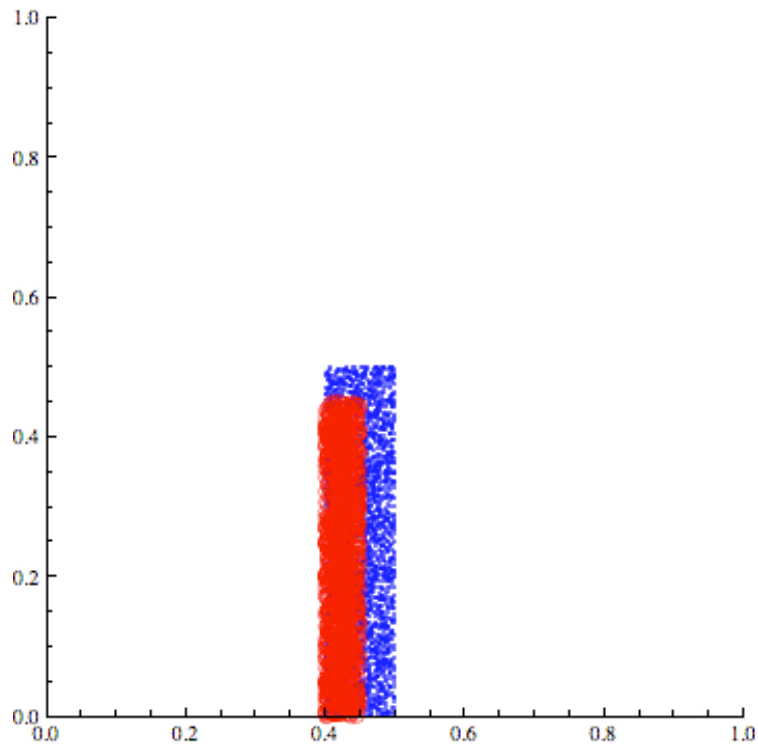


$$d = 1, L = 100$$

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

個体群動態と空間構造

閉じた空間内の個体群動態(空間構造無し)

差分式、微分方程式などで記述

安定平衡解への収束、もしくは、振動解、カオスが起こりうる

空間構造を考慮した個体群動態

拡散方程式、積分差分式、格子モデル、個体ベースモデルなど
さらに複雑な振るまいが起こりうる

現実の系では多かれ少なかれ生物個体の移動が起こる
空間構造を考慮したモデルはまだまだ発展途中
計算機シミュレーションを用いた解析