# 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 情報科学講義室（Ｇ３０２）
- 対象学生：3回生

# 決定論的・確率論的モデル

これまでの講義では、集団サイズに注目し、集団サイズの時間変化を記述するために差分式や微分方程式を用いてきた

離散時間モデル（差分式）　$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{n}_t)$$

連続時間モデル（微分方程式）　$$\frac{d}{dt}\mathbf{n} = \mathbf{f}(\mathbf{n})$$

何れも、初期条件を決めれば、将来が一意的に決定するモデルである。この類いのモデルを決定論的モデル (Deterministic model) と呼ぶ

しかし現実の生物系では、1）環境が確率的に変動する、もしくは、2）個体の生死が確率的に決まる場合が多い

確率的な効果を考慮したモデルを確率論的モデル (Stochastic model) と呼ぶ

# 環境変動の確率性

個体密度 $N$ に関する離散時間指数増加モデル

$$N(t+1) = RN(t) \qquad N(t) = N(0)R^t$$

$R$ は定数（環境は一定）

環境変動により増加率 $R$ が変動する場合を考える。$t$ での増加率を $R_t$ とすると

$$N(t+1) = R_t N(t) \qquad N(t) = N(0)R_0 \times R_1 \times \cdots \times R_{t-1} = N(0)\prod_{i=0}^{t-1} R_i$$

$$\log N(t) = \log N(0) + \sum_{i=0}^{t-1} \log R_i$$

$R_t$ がランダムに決まる確率変数である場合を考える（環境変動の確率性）

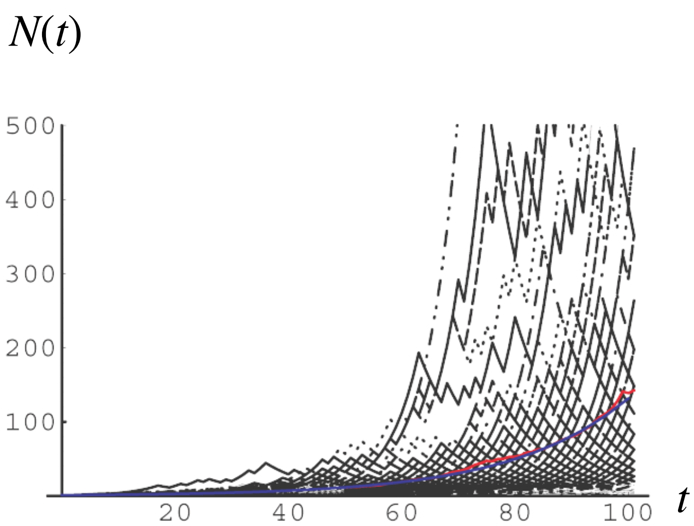
具体例）条件の良い年は $R = 1.2$ 、悪い年は $R = 0.9$ 。
どちらになるかは確率 1/2 で互いに独立

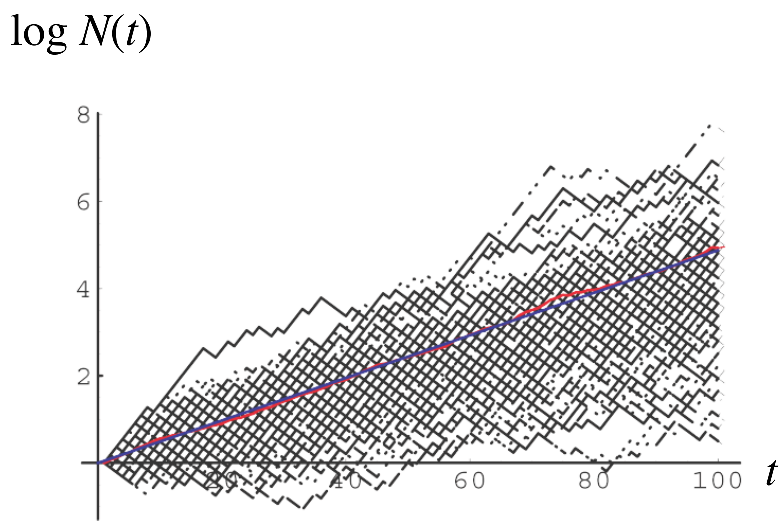
# 環境変動シミュレーション例

$$N(t+1) = R_t N(t)$$

等確率 1/2 で $R_t = 1.2$ もしくは $R_t = 0.9$

$N(0) = 1$




同じ初期条件 $N(0) = 1$ から始まる 100 回のシミュレーション結果

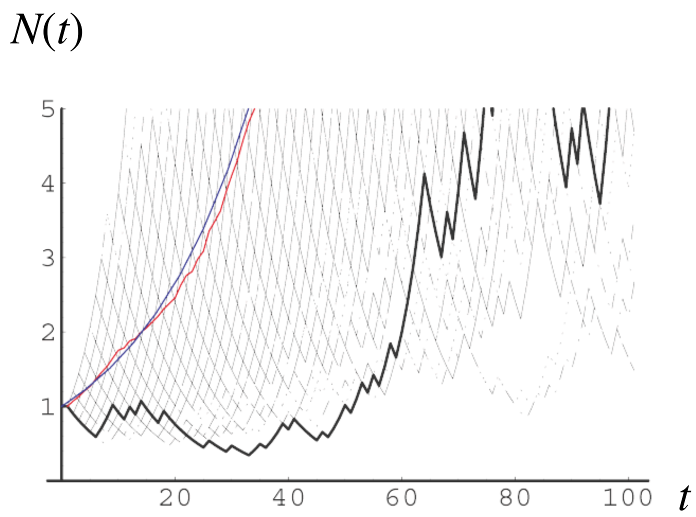
赤線：シミュレーション結果の平均値 青線：$N(t) = 1.05^t$ のグラフ

$$N(t+1) = R_t N(t)$$

等確率 1/2 で $R_t = 1.2$ もしくは $R_t = 0.9$

$N(0) = 1$

増加率 $R_t$ は確率的に決まるので、たまたま条件が悪い年が続くと、個体密度はその間減少し続ける。確率論的モデルの典型例



# 平均値の成長

$$N(t+1) = R_t N(t) \qquad\qquad N(t) = N(0)\prod_{i=0}^{t-1} R_i$$

## 集団平均の成長

$$E[N(t)] = N(0)E\left[\prod_{i=0}^{t-1} R_i\right]$$

$R_i$ は互いに独立だから、積の平均は平均の積

$$= N_0 \prod_{i=0}^{t-1} E[R_i]$$

$R_i$ の確率分布は固定。故に $E[R_i] = E[R]$

$$= N_0 E[R]^t$$

個体密度 $N(t)$ の集団平均 $E[N]$ は増加率 $E[R]$ で指数的に成長

$E[R]$ は $R$ の相加平均

等確率 1/2 で $R_t = 1.2$ もしくは $R_t = 0.9$ の場合 $E[R] = (1.2 + 0.9)/2 = 1.05$

# 成長率の時間平均

成長率の時間平均

時間 $t$ の間に個体密度は $\dfrac{N(t)}{N(0)} = \prod_{i=0}^{t-1} R_i$ 倍に成長

従って単位時間あたりの成長率は $R_t$ の相乗平均に等しい

$$\left(\frac{N(t)}{N(0)}\right)^{1/t} = \left(\prod_{i=0}^{t-1} R_i\right)^{1/t} \quad \longleftrightarrow \quad \frac{\log N(t) - \log N(0)}{t} = \frac{1}{t}\sum_{i=0}^{t-1} \log R_i$$

十分大きな $t$ に対して上式右辺は $E[\log R]$ に等しい（大数の法則）

個体密度の対数は最終的に時間 $t$ に比例して変化する: $\log N(t) \sim E[\log R]\, t$

$E[\log R] > 0$ なら $N(t)$ は指数的に増加、そうでなければ指数的に減少

$N(t)$ の行く末を決めるのは $R$ の相乗平均、もしくは $E[\log R]$ の符号

等確率 1/2 で $R_t = 1.2$ もしくは $R_t = 0.9$ の場合 $E[\log R] = (\log 1.2 + \log 0.9)/2 = 0.0384 > 0$

# 増加率の相加平均と相乗平均

$$N(t+1) = R_t N(t) \qquad N(t) = N(0)\prod_{i=0}^{t-1} R_i$$

増加率 $R_t$ の相加平均

$$\lim_{t\to\infty} \frac{1}{t}\sum_{i=0}^{t-1} R_i = E[R]$$

増加率 $R_t$ の相乗平均

$$\lim_{t\to\infty} \left(\prod_{i=0}^{t-1} R_i\right)^{1/t}$$

相乗平均の対数は

$$\lim_{t\to\infty} \log\left(\prod_{i=0}^{t-1} R_i\right)^{1/t} = \lim_{t\to\infty} \frac{1}{t}\sum_{i=0}^{t-1} \log R_i = E[\log R]$$

一般に、相乗平均 ≤ 相加平均（相乗平均の対数 ≤ 相加平均の対数）である

$$E[\log R] \le \log E[R]$$

等確率 1/2 で $R_t = 1.2$ もしくは $R_t = 0.9$ の場合

$E[\log R] = 0.0384$ Log $E[R] = 0.0488$

相乗平均 ≤ 相加平均

$$E[\log R] \leq \log E[R]$$

増加率 $R$ の相乗・相加平均に関して次の 3 通りが可能

$E[\log R] > 0$ の時、自動的に $\mathrm{Log}\, E[R] > 0$
つまり、$N(t)$ は長期的に指数増加。$E[N]$ も指数増加

等確率 1/2 で $R_t = 1.2$ もしくは $R_t = 0.9$

$E[\log R] < 0$ かつ $\mathrm{Log}\, E[R] > 0$ の場合
$N(t)$ は長期的に指数減少（絶滅）。しかし $E[N]$ は指数増加。????

等確率 1/2 で $R_t = 1.7$ もしくは $R_t = 0.4$

$\log E[R] = \log [\ (1.7 + 0.4)/2\ ] = \log 1.05 = 0.0488$
$\mathrm{E}[\ \log \mathrm{R}\ ] = (\log 1.7 + \log 0.4)/2 = -\,0.193$

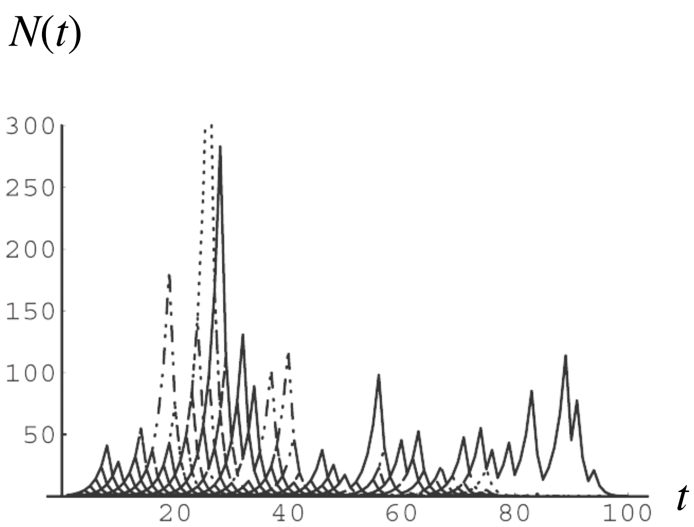
$E[\log R] < 0$ かつ $\mathrm{Log}\, E[R] < 0$ の場合
$N(t)$ は長期的に指数減少（絶滅）。$E[N]$ も指数減少

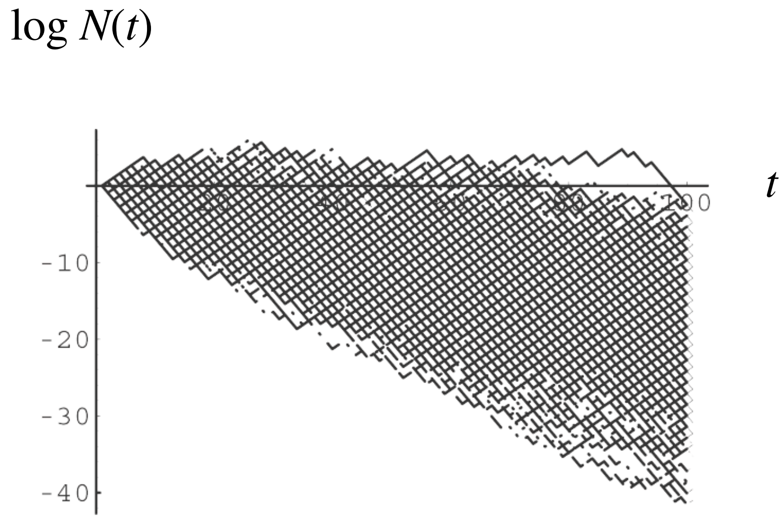
等確率 1/2 で $R_t = 0.9$ もしくは $R_t = 0.4$

# シミュレーション例 2

$E[\log R] < 0$ かつ $\mathrm{Log}\, E[R] > 0$ の場合

等確率 1/2 で $R_t = 1.7$ もしくは $R_t = 0.4$




大多数の集団は指数的に減少。しかし、集団サイズが非常に大きな集団が極くまれに存在するため、平均値は指数的に増加

環境変動により増加率 $R$ が確率的に変化する場合、集団の行く末の鍵を握るのは増加率 $R$ の相乗平均である

# 環境変動の確率性まとめ

1 個体あたりの増加率 $R_t$ が確率的に変動する場合

$$N(t+1) = R_t N(t)$$

$R_t$ は一定の確率分布に従う確率変数

集団の行方を決めるのは $R_t$ の相乗平均

集団を多数集めた平均集団は、$R_t$ の相加平均 E[ $R$ ] で指数増加

一般に、相乗平均 ≤ 相加平均　⟷　$\mathrm{E}[\,\log R_t\,] \le \log \mathrm{E}[\,R_t\,]$

$$f(x) = f(a) + f'(a)(x-a) + \frac{f''(a)}{2}(x-a)^2 + \cdots$$

$$\log R_t = \log E[R] + \frac{1}{E[R]}(R_t - E[R]) - \frac{1}{2E[R]^2}(R_t - E[R])^2 + \cdots$$

$$E[\log R] = \log E[R] - \underline{\frac{1}{2E[R]^2}Var[R]} \le \log E[R]$$

変動幅（$R_t$ の分散）が大きくなると相乗平均は小さくなる

# 個体の出生死亡の確率性

個体密度ではなく、個体数(非負の整数)の変化を確率的に記述するモデルを考える。全ての個体は一定かつ共通のルールに従って確率的に振る舞う。
ある意味個体ベース的な考え方のモデル

$P(n, t)$ : 時刻 $t$ に集団サイズが $n$ 個体である確率 $(n = 0, 1, 2, 3, ...)$

何れの時刻にも個体数はゼロから無限大の間にあるので

$$\sum_{n=0}^{\infty} P(n,t) = 1$$

時刻 $t$ における平均個体数 $\mathrm{E}[n]$ 、分散 $\mathrm{Var}[n]$ は

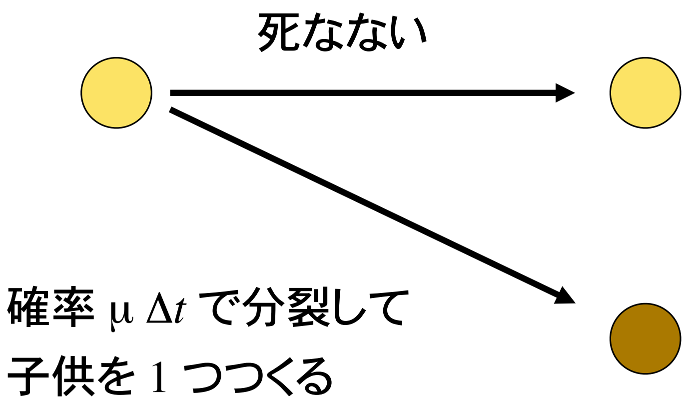
$$\langle n \rangle = \sum_{n=0}^{\infty} nP(n,t) \qquad Var[n] = \langle n^2 \rangle - \langle n \rangle^2 = \sum_{n=0}^{\infty} n^2 P(n,t) - \langle n \rangle^2$$

$P(n, t)$ をどうやって求めるか?
確率過程を定めて解析的もしくは数値シミュレーションで計算

# 出生過程

微小時間 $\Delta t$ の間に、確率 $\mu\,\Delta t$ で分裂して（子供を産んで）2 個体に増える個体を考える

出生過程のルール




左のルールに従って $n$ 匹の個体が分裂を繰り返すとき、時刻 $t$ で $n$ 匹存在する確率 $P(n, t)$ はどうなるか?

# マスター方程式

時刻 $t$ で個体数 $n$ の集団が、微小時間 $\Delta t$ の間に新たな個体 1 匹が誕生して個体数が $n+1$ となる確率を $\mu n \Delta t$ とする。$\mu$ は 1 個体あたりの出生確率

微小時間 $\Delta t$ は極めて小さく、その間に集団の個体数は高々 1 つしか増えないと考える

$$\begin{tikzcd} t & n-1 \arrow[dr, "\mu (n-1) \Delta t"'] & n \arrow[d, "1-\mu n \Delta t"] \\ t+\Delta t & n-1 & n \end{tikzcd}$$

遷移確率

$$P(n, t+\Delta t) = \underline{(1-\mu n \Delta t)} P(n,t) + \underline{\mu(n-1)\Delta t} P(n-1,t) \qquad n \geq 1$$

$\Delta t$ の間に個体数が変化しない確率

$\Delta t$ の間に個体数が $n-1$ から 1 増える確率

極限　$\Delta t \to 0$　をとって変形すると

$$\frac{d}{dt}P(n,t) = -\mu n P(n,t) + \mu(n-1)P(n-1,t) \qquad n = 2, 3, 4, ...$$

$$\frac{d}{dt}P(1,t) = -\mu P(1,t) \qquad n = 1$$

初期個体数が $n_0$ であるという初期条件: 時刻 $t = 0$ に $P(n, 0) = 0$ (if $n \neq n_0$), $P(n_0, 0) = 1$

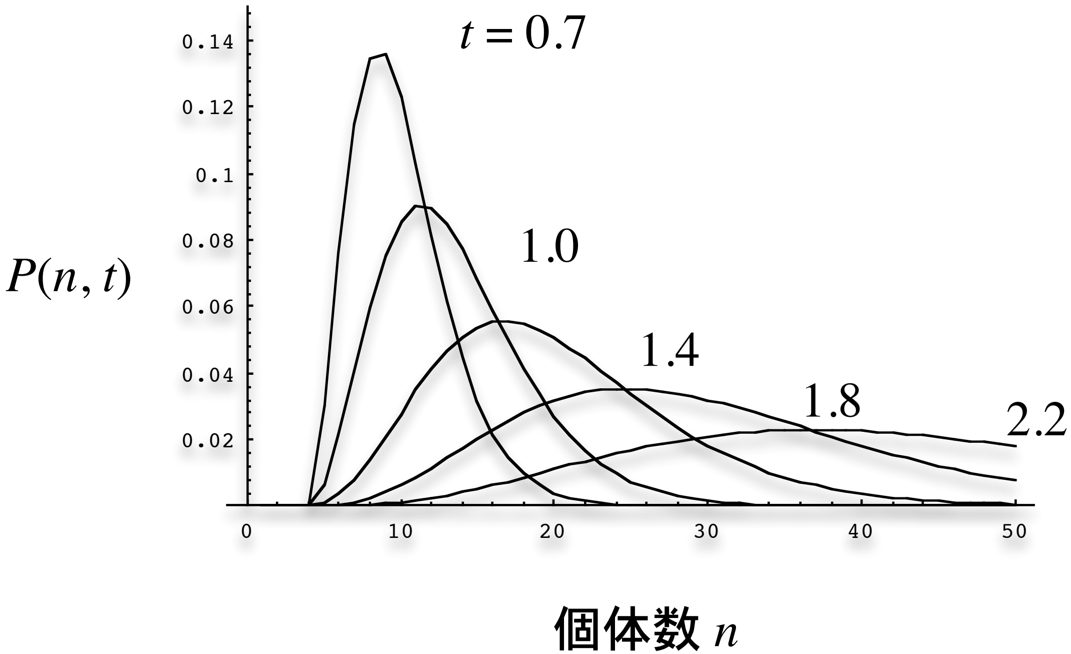
初期条件を用いて上の連立微分方程式を解いて $P(n, t)$ を求める

# 出生過程の解

初期個体数が $n_0$ であるとき、時刻 $t$ に個体数が $n$ である確率 $P(n,t)$

$$P(n,t) = 0 \qquad n < n_0$$

$$P(n,t) = \frac{(n-1)!}{(n_0-1)!(n-n_0)!} e^{-\mu n_0 t}(1-e^{-\mu t})^{n-n_0} \qquad n \geq n_0$$



# 平均値の時間変化

時刻 $t$ における平均個体数は、確率 $P(n,t)$ を用いて

$$\langle n \rangle = \sum_{n=0}^{\infty} nP(n,t)$$

で与えられる。

$P(n,t)$ は解けているので、解を上式に代入して次式を得る

$$\langle n \rangle = n_0 \exp[\mu t]$$

平均個体数は指数的に増加

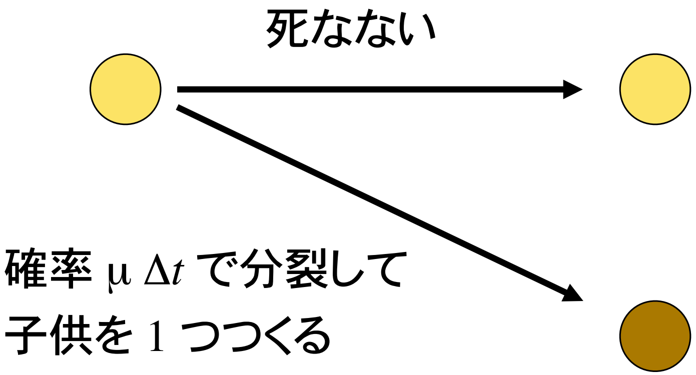
$$Var[n] = n_0 \exp[\mu t](\exp[\mu t] - 1)$$

出生過程の場合、平均個体数は決定論的と同じ指数増加となる

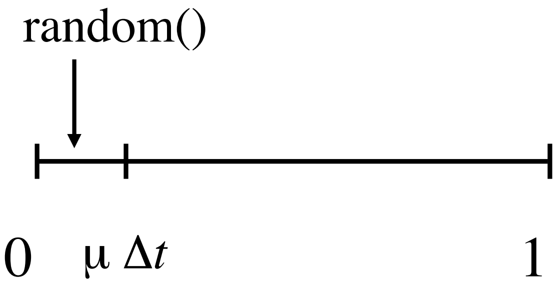
出生過程の確率論的モデルでは、平均個体数に注目すれば決定論的モデルと同じ結論を得る。しかし一般的には、確率論的モデルの振る舞いは、対応する決定論的モデルとは大きく異なることがある

# 出生過程の数値シミュレーション

## 出生過程のルール




$0 \sim 1$ の一様乱数 が $0$ と $\mu\,\Delta t$ の
間であれば、個体が産まれると考える

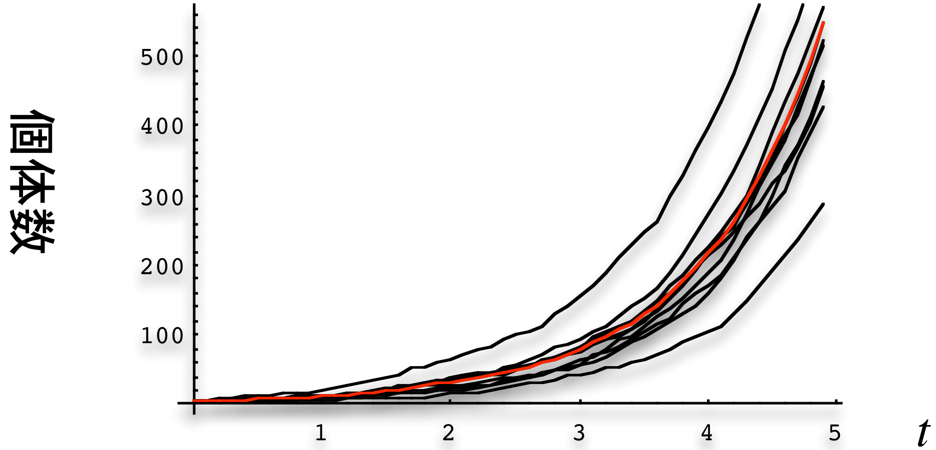



全ての個体について
確率 $\mu\,\Delta t$ で 1 個体子供が産まれる

```
int i,baby,n=5;       /* 初期個体数 */
double t = 0;         /* 初期時間 */
double dt = 0.01;     /* 時間刻み */
double prob_birth = 1*dt;

while( t<=10.0 ){
  baby=0;
  for(i=0; i<n; i++)
    if( random() < prob_birth )
      baby++;
  n += baby; /* 子供の数を足す */
  t += dt;   /* 時刻をdtだけ進める */
}
```

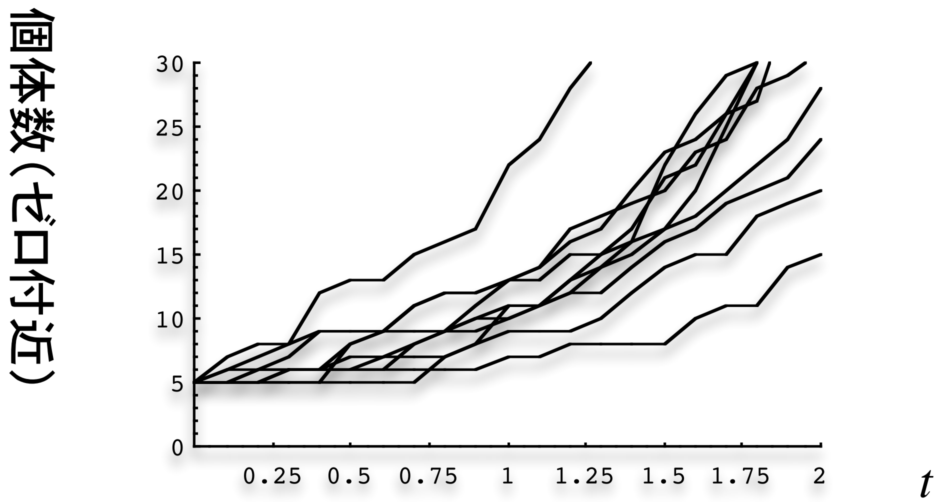
# シミュレーション例

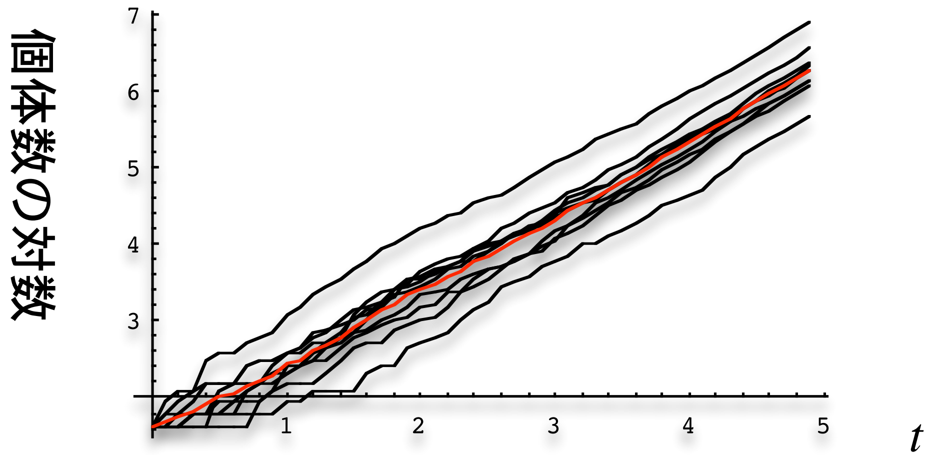



$\mu = 1, \Delta t = 0.01$

$n_0 = 5$

確率過程なので、初期条件が同じでも
同じ結果が得られるとは限らない！



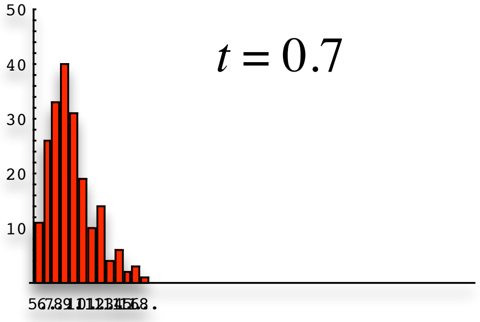



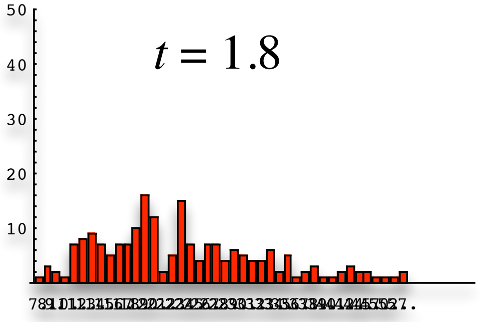

時間が経って個体数が大きくなると、決定論的モデルと似た振る舞いを示す

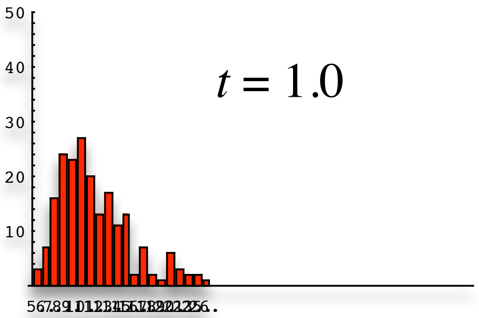
# 個体数分布

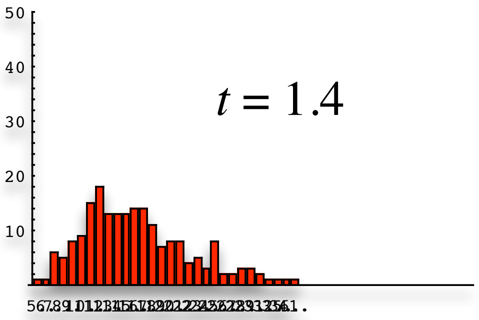
シミュレーションを 200 回繰り返し、各時刻での個体数分布をヒストグラムで表したもの

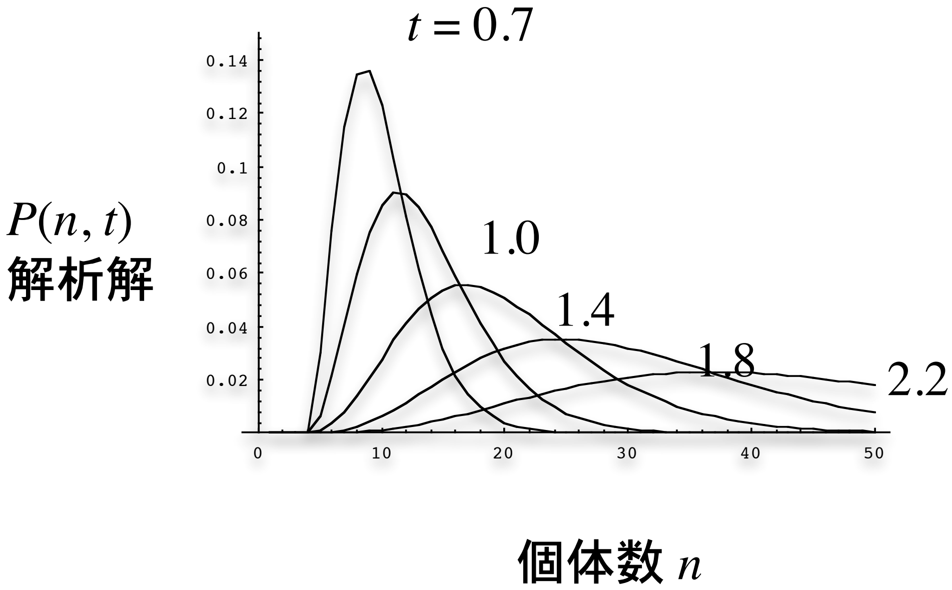
解析解と近いグラフを得る



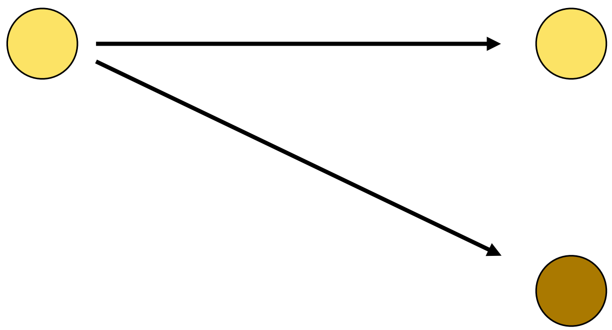



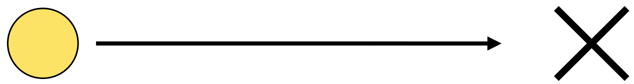
# 出生死亡過程

各個体は微小時間 $\Delta t$ の間に、1) 確率 $\mu\,\Delta t$ で分裂して 2 個体に増える、もしくは、2) 確率 $\nu\,\Delta t$ で死亡する、というルールに従う

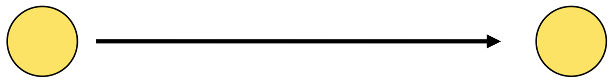
確率 $\mu\,\Delta t$ で 1 個体を産む



確率 $\nu\,\Delta t$ で死亡

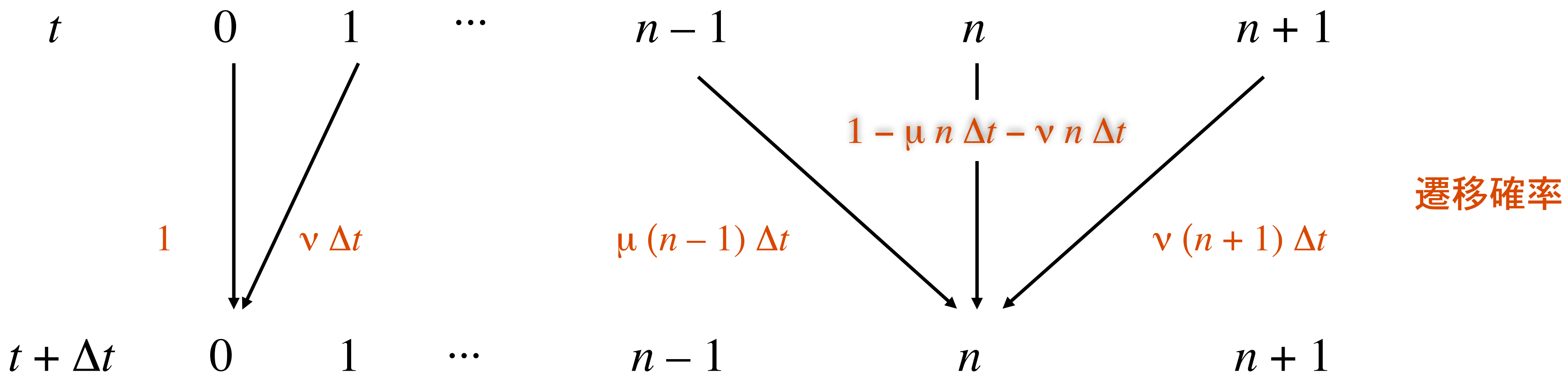


確率 $1-\mu\,\Delta t-\nu\,\Delta t$ で変化なし



初期個体数が $n_0$ である時、時刻 $t$ に個体数が $n$ である確率 $P(n,t)$ を求めたい

# 出生死亡過程のマスター方程式




時刻 $t$ に個体数が $n$ である確率 $P(n,t)$ は次式に従う

$$P(n,t+\Delta t) = (1-\mu n \Delta t - \nu n \Delta t) P(n,t) + \mu (n-1) \Delta t P(n-1,t) + \nu (n+1) \Delta t P(n+1,t) \qquad n \geq 1$$

$$P(0,t+\Delta t) = P(0,t) + \nu \Delta t P(1,t)$$

# 出生死亡過程の平均個体数

極限　$\Delta t \to 0$　をとって変形すると

$$\frac{d}{dt}P(n,t) = -(\mu+\nu)nP(n,t) + \mu(n-1)P(n-1,t) + \nu(n+1)P(n+1,t) \qquad n \geq 1$$

$$\frac{d}{dt}P(0,t) = \nu P(1,t)$$

この式より、平均個体数 $\mathrm{E}[n]$ の時間変化として次式を得る

$$\frac{d}{dt}\langle n\rangle = (\mu-\nu)\langle n\rangle$$

この式は、決定論的モデルの指数モデルに他ならなず、解は

$$\langle n\rangle = n_0 \exp[(\mu-\nu)t]$$

確率論的モデルである出生死亡過程でも、個体数の平均値は決定論的モデルと同じ振る舞いを示す。しかし、、、

# 絶滅確率

十分時間が経過した後、個体数の確率分布 $P(n, \infty)$ は、初期条件によらず、ある定常分布 $P_n$ に収束する

$$\lim_{t \to \infty} P(n,t) = P_n \qquad \sum_{n=0}^{\infty} P_n = 1$$

もし $P_1 = 0, P_2 = 0, \ldots, P_n = 0\ (n \geq 1)$、つまり $P_0 = 1$ であれば、
この集団は必ず絶滅（個体数 $n = 0$）

一方、$0 < P_0 < 1$ ならば、確率 $P_0$ で絶滅、$1 - P_0$ で個体数は無限大に発散。
出生死亡過程では、集団は絶滅するか発散するかのどちらかしかない

先程の式を解くと、個体数 $n_0$ から始まった集団が時刻 $t$ で絶滅する確率は

$$P(0,t) = \left\{ \frac{\nu(e^{(\nu-\mu)t} - 1)}{\nu e^{(\nu-\mu)t} - \mu} \right\}^{n_0}$$

# 絶滅確率 2

死亡率の方が出生率よりも大きい場合（$\nu > \mu$）

$$P_0 = P(0, \infty) = 1$$

⇒ 集団は必ず絶滅

出生率の方が死亡率よりも大きい場合（$\mu > \nu$）

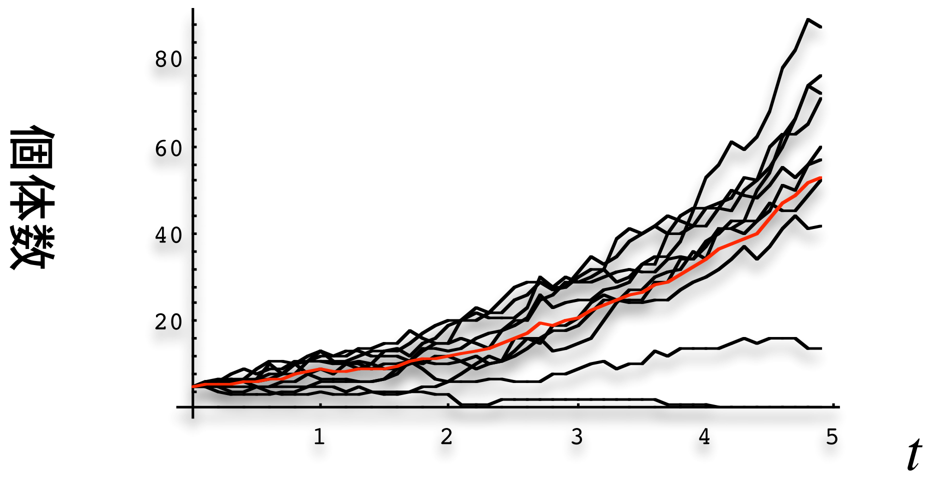
$$P_0 = P(0, \infty) = \left(\frac{\nu}{\mu}\right)^{n_0} < 1$$

⇒ 集団は確率 $P_0$ で絶滅、$1 - P_0$ で発散

出生率が死亡率よりも高いにも関わらず集団が絶滅し得る!

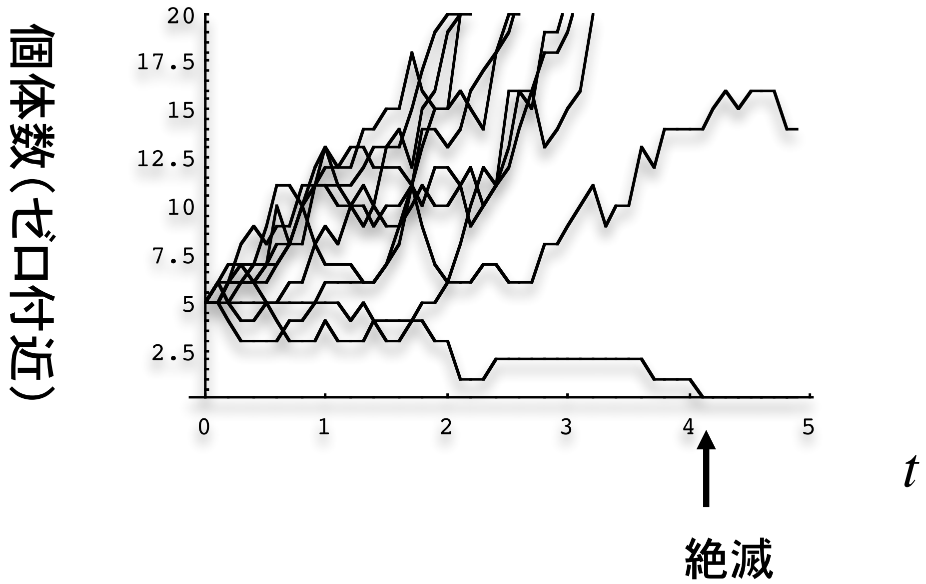
決定論的モデルではあり得ない結果

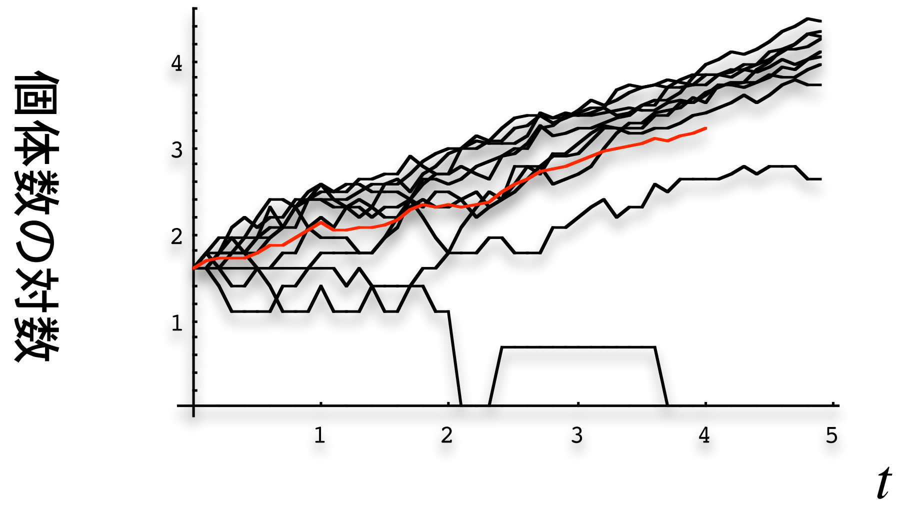
# シミュレーション例




$\nu_0 = 5, \mu = 1, \nu = 0.5$

$$P_0 = P(0, \infty) = \left(\frac{\nu}{\mu}\right)^{n_0} = 0.5^5 = 0.031...$$



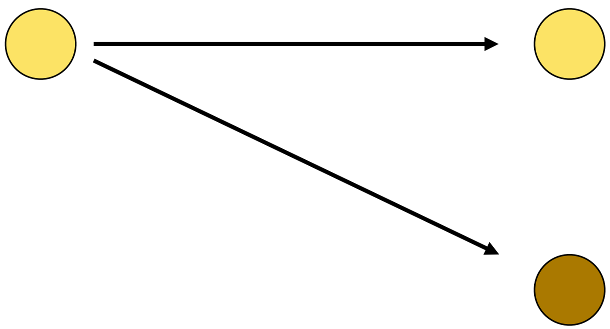



# 確率論的ロジスティックモデル

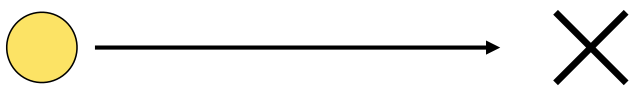
出生・死亡確率が、個体数 int n に依存して決まる場合（密度依存）

## ルール

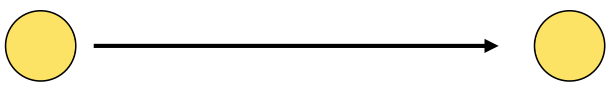
確率 μ (1– $n/k$) Δ$t$ で 1 個体を産む



確率 ν Δ$t$ で死亡



確率 1 – μ (1–$n/k$) Δ$t$ – ν Δ$t$ で変化なし



対応する決定論的モデル

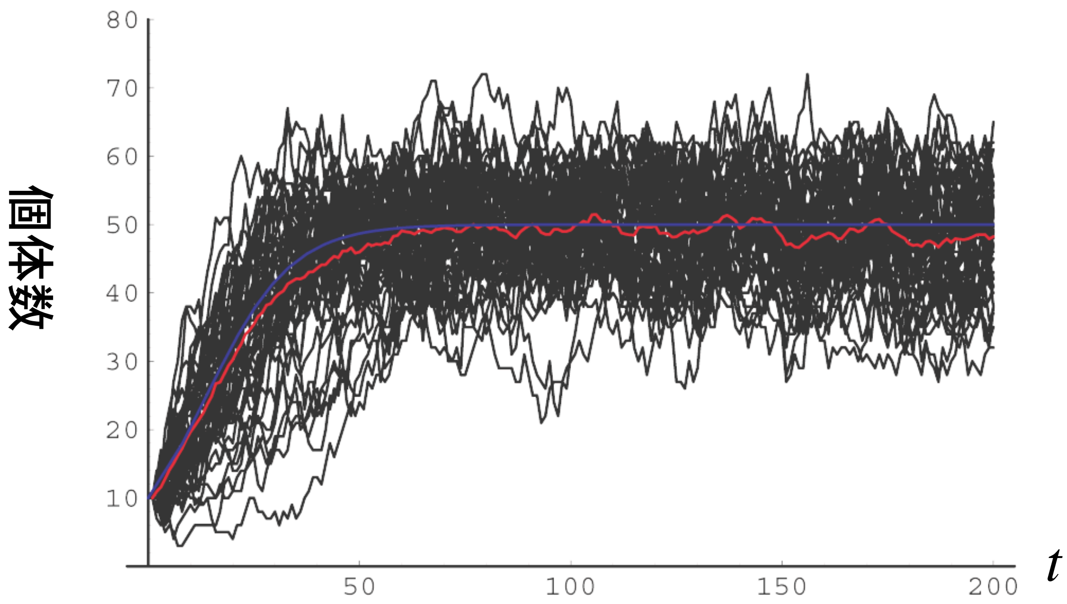
$$
\begin{aligned}
\frac{dn}{dt} &= \mu\left(1 - \frac{n}{k}\right)n - \nu n \\
&= (\mu - \nu)\left\{1 - \frac{n}{k(\mu - \nu)/\mu}\right\}n
\end{aligned}
$$

内的自然増加率 μ – ν

環境収容量 $k$(μ – ν)/μ のロジスティックモデル

# シミュレーション例

$n_0 = 10,\ \mu = 0.2, k = 100, \nu = 0.1\ (r = 0.1, K = 50)$




青線: $r = 0.1, K = 50$ のロジスティック

赤線:シミュレーション平均

$$\frac{d}{dt}\langle n\rangle = (\mu-\nu)\left(1-\frac{\langle n\rangle}{k(\mu-\nu)/\mu}\right)\langle n\rangle - \frac{\mu}{k}Var[n]$$

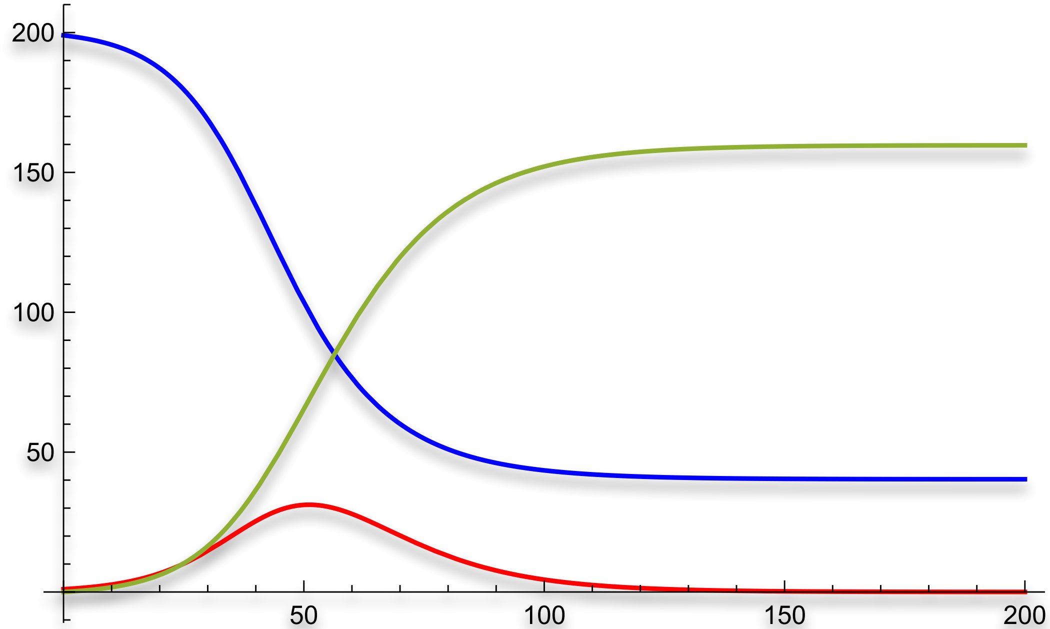
確率論的ロジスティックモデルの平均値の変化は、対応する決定論的モデルとは異なる

シミュレーションの平均値は分散の存在により $K$ よりも小さくなる

# SIR モデル再考

感染症ダイナミクスの SIR モデルを確率論的ダイナミクスとして再構成してみる

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



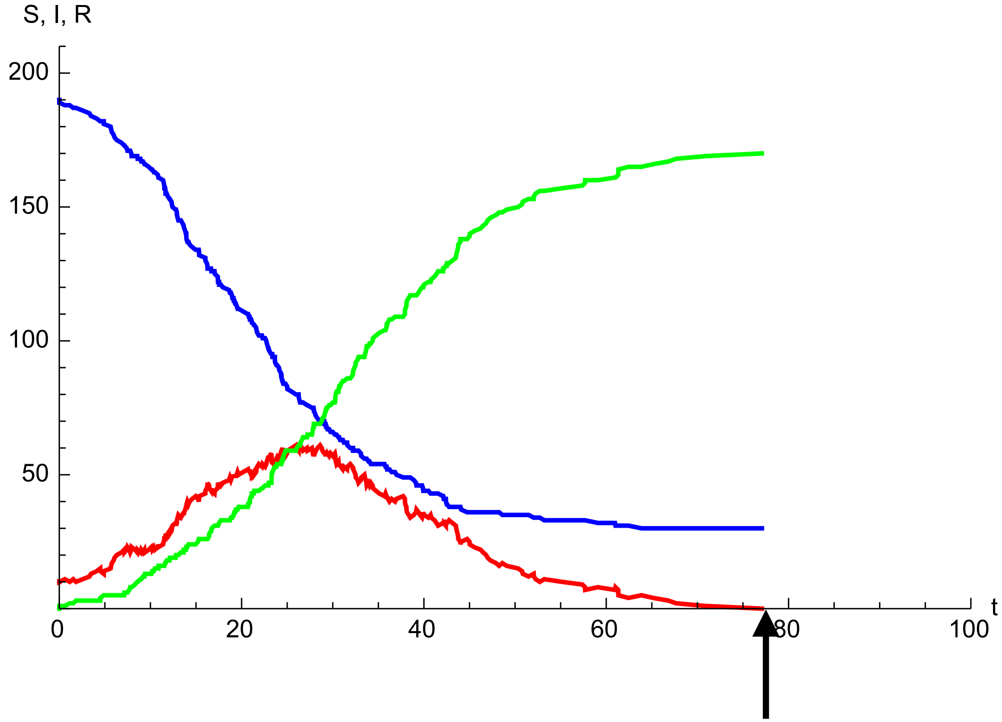

青：感受性人口 S
赤：感染人口 I
緑：隔離人口 R

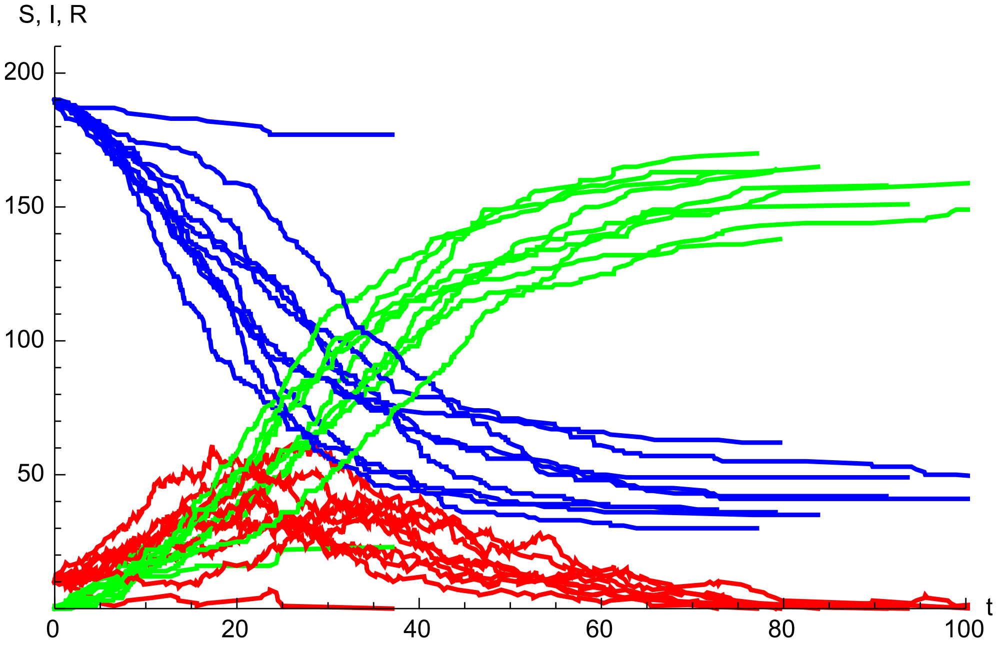
# 確率論的 SIR モデル

感受性人口 S, 感染人口 I, 隔離人口 R は非負の整数値
Gillespie アルゴリズムを用いて、感染イベントと免疫獲得イベントを確率的に発生させる

$$\mathrm{Rate}\ \beta SI\ :\ S \to S-1, I \to I+1$$

$$\mathrm{Rate}\ \gamma I\ :\ I \to I-1, R \to R+1$$

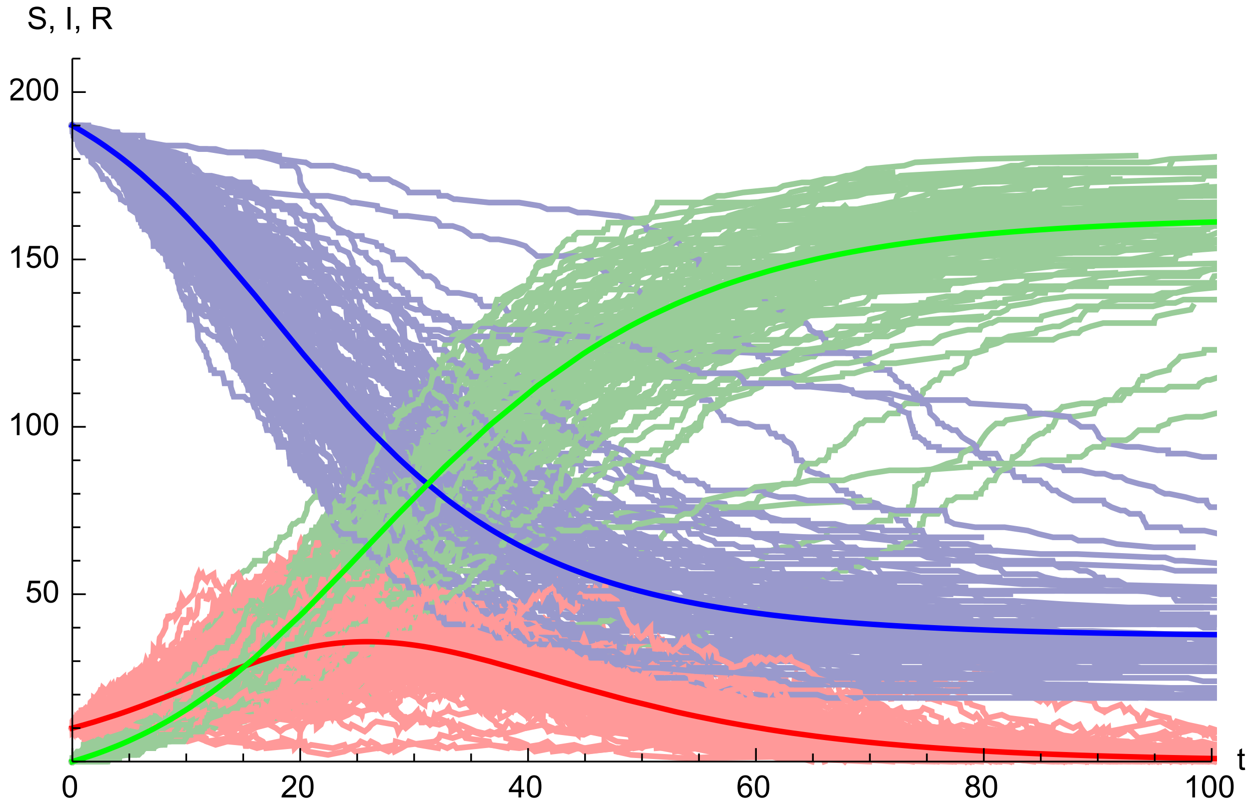



感染人口は有限時間でゼロ（感染症が収束）　　感染収束までの時間はまちまち（一定の分布）

# 確率論的 SIR モデル

感受性人口 S, 感染人口 I, 隔離人口 R は非負の整数値
Gillespie アルゴリズムを用いて、感染イベントと免疫獲得イベントを確率的に発生させる



# 人口学的確率性

確率的効果を考慮すると、有限時間で集団の絶滅が起こりうる。
決定論的モデルでは、集団の絶滅は時刻無限大でのみ起こる

確率論的モデルでは、集団サイズが小さくなるほど確率的効果が顕著になり、絶滅の可能性が高くなる。この効果を人口学的確率性 demographic stochasticity と呼ぶ

たまたま、全ての個体が死亡してしまった、子供を産まなかった、などの効果により、
一旦個体数がゼロになってしまえば、外部からの移入がないかぎり、復活は不可能

個体数が多ければ、人口学的確率性の効果は薄れ、決定論的な議論が可能になる

個体密度が低くなる場合、決定論的モデルでは捉えられない人口学的確率性が問題となる。特に、希少動植物の保護を行う場合に重要。感染症の拡大にも関係する