

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

連続時間のモデル

時間が離散ではなく、連続的に変化するモデル。**微分方程式**で記述される。

季節変化がない一定条件の環境で、世代が重なっている生物集団に関して
個体密度変化が滑らかに変化すると見なせる場合に用いるモデル。

時刻 t における個体密度を $n(t)$ とすると、一般に

$$\frac{dn}{dt} = f(n) \quad \text{という形で書ける}$$

↑
個体密度の
時間変化率

時刻 t での n の時間変化率が
 n の関数 $f(n)$ で与えられるモデル(常微分方程式)

密度に依存した正味の増殖項

一般に $f(n) = birth(n) - death(n)$

指数増加・減少モデル

1 個体当たりの増加率 $c(n) = f(n) / n$ を用いると

$$\frac{dn}{dt} = f(n) \quad \longrightarrow \quad \frac{dn}{dt} = c(n)n$$

$c(n)$ が個体密度 n に無関係な定数 r の場合 変数分離法で解ける!

$$\frac{dn}{dt} = rn \qquad \frac{dn}{n} = r dt$$

$$\int \frac{dn}{n} = \int r dt \qquad \log |n| = rt + C \qquad n(t) = \exp[rt + C]$$

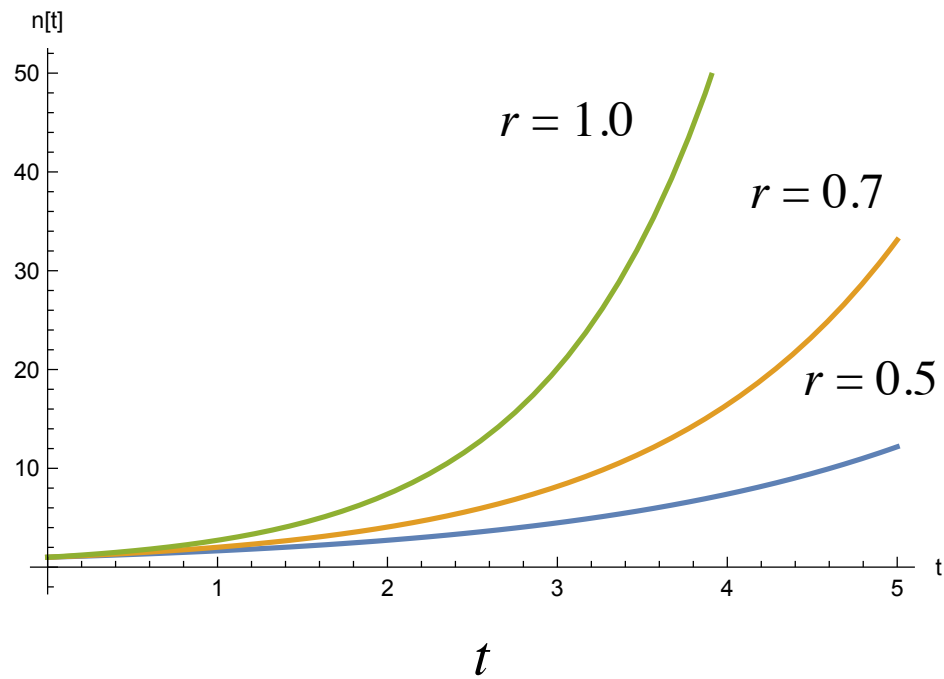
初期条件 $n(0) = n_0$ を用いると、 $n(t) = n_0 \exp[r t]$

$r > 0$ の時指数増加、 $r < 0$ の時指数減少のモデル(連続時間)

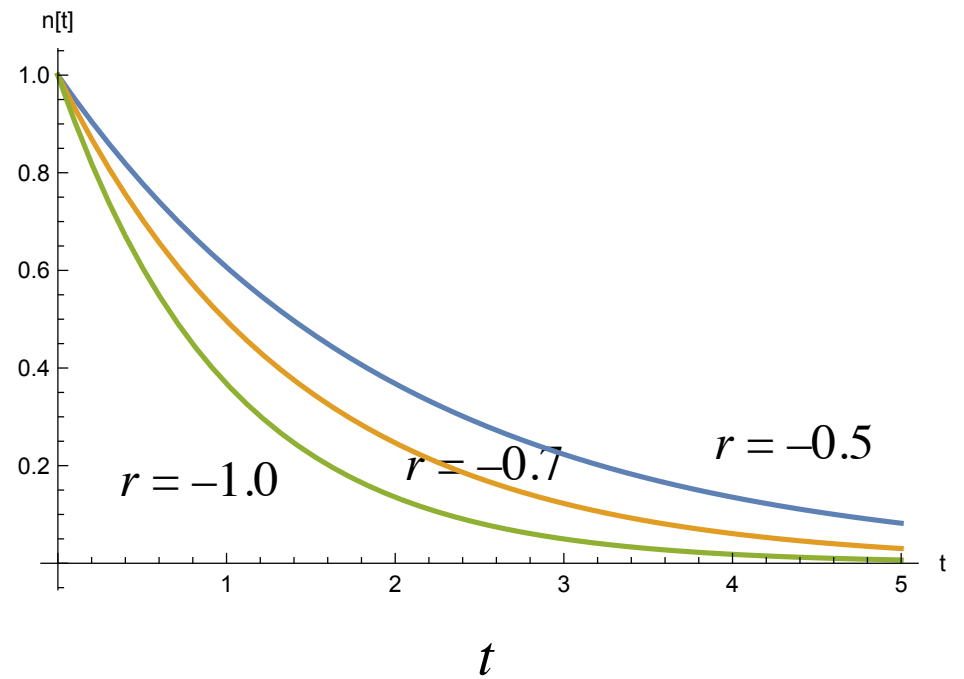
指数増加・減少グラフ

$$n(t) = n_0 \exp[r t], n_0 = 10$$

$n(t)$



$n(t)$

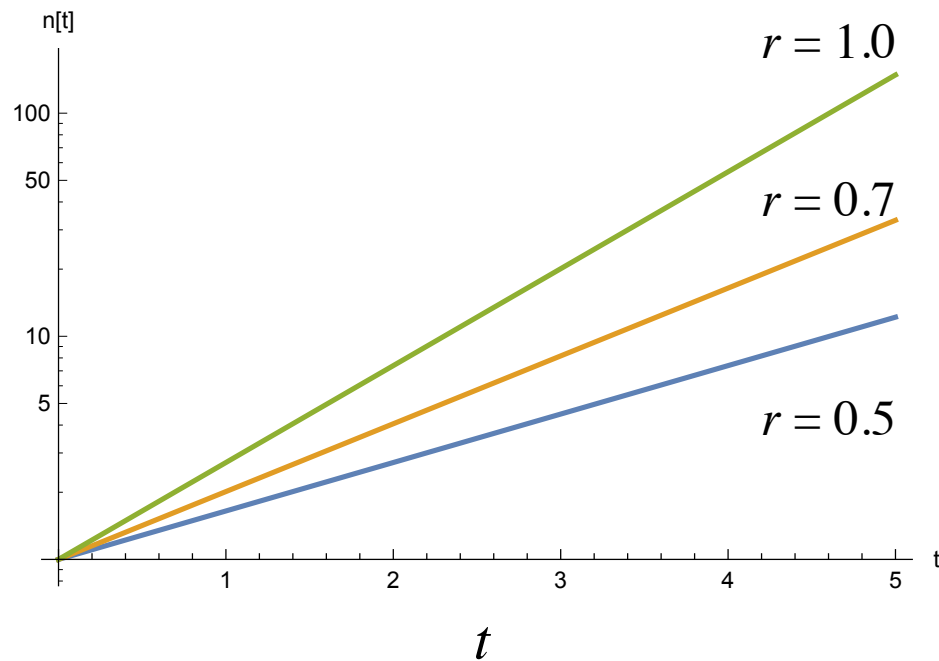


対数スケール

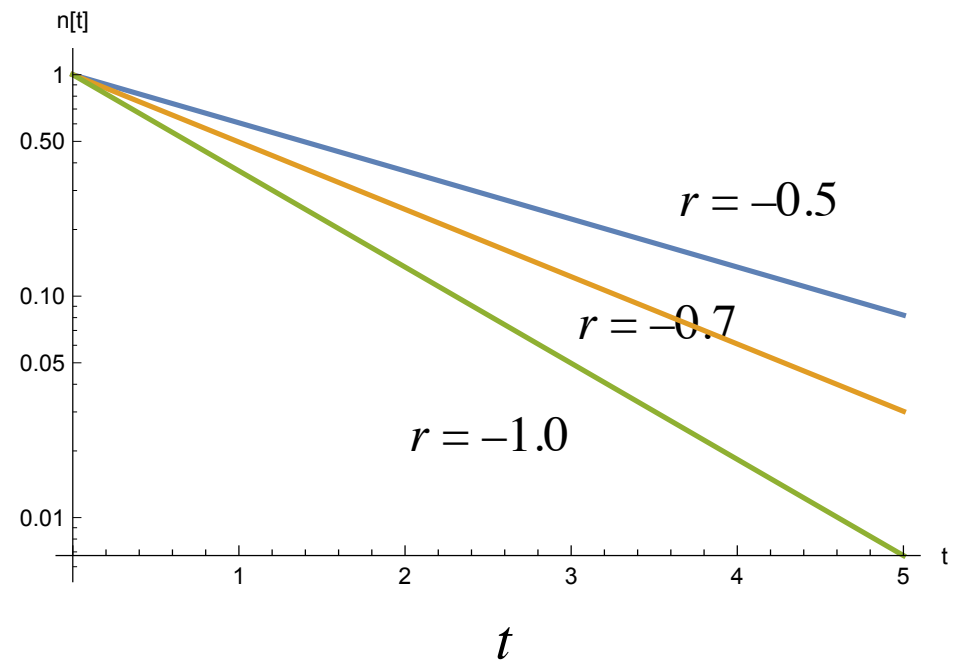
$n(t) = n_0 \exp[r t]$ の両辺の対数をとると

$\log n(t) = \log n_0 + r t$ \longrightarrow 傾きが r の直線

$\log n(t)$



$\log n(t)$



倍加時間と半減時間

離散時間の指数増加・減少モデルと同様に、個体密度が2倍に増えるのに要する倍加時間と、半減するのに要する半減時間が求められる

倍加時間 Doubling time: T_d

$$n_0 \exp[r(t + T_d)] = 2 n_0 \exp[r t] \quad \text{より} \quad T_d = \log 2 / r = 0.6931 / r$$

半減時間 Half life: T_h

$$n_0 \exp[r(t + T_h)] = 1/2 n_0 \exp[r t] \quad \text{より} \quad T_h = -\log 2 / r = -0.6931 / r$$

$r = 0.1 / \text{day}$ の時、 $T_d = 6.93$ days

$r = -0.2 / \text{week}$ の時、 $T_h = 3.47$ weeks

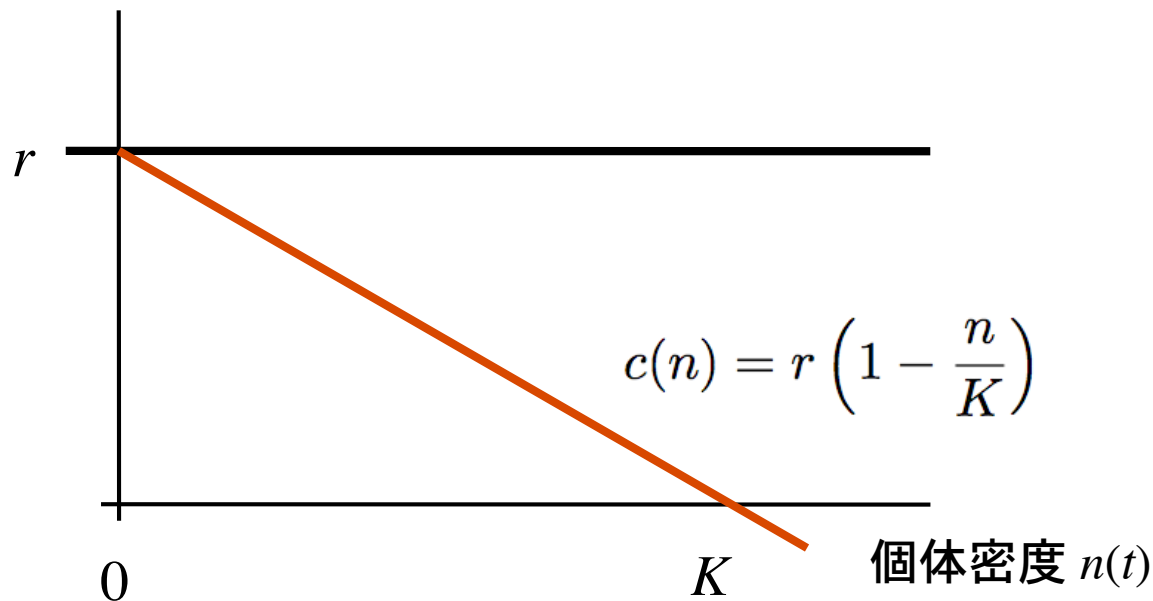
連続時間のロジスティックモデル

個体密度 n が高くなると密度効果が働き、1 個体あたりの増加率 c が減少する場合を考える

$$\frac{dn}{dt} = c(n)n$$

$c(n)$ が n に比例して減少する場合を考える
 $n = K$ の時 c はゼロ。

1 個体あたりの増加率 $c(n)$



$$\frac{dn}{dt} = r \left(1 - \frac{n}{K}\right) n$$

連続時間の
ロジスティックモデル

r : 内的自然増加率

K : 環境収容量

ロジスティックモデルの解

非線形微分方程式は一般に解けるとは限らないが、ロジスティックモデルは解ける。

$$\frac{dn}{dt} = r \left(1 - \frac{n}{K}\right) n \quad \xrightarrow{\text{変数を分離}} \quad \frac{dn}{\left(1 - \frac{n}{K}\right) n} = r dt$$

左辺を部分分数の和に分解

$$\left(\frac{1}{K-n} + \frac{1}{n}\right) dn = r dt \quad \int \left(\frac{1}{K-n} + \frac{1}{n}\right) dn = \int r dt$$

$$-\log |K-n| + \log |n| = rt + C \quad \log \left| \frac{n}{K-n} \right| = rt + C$$

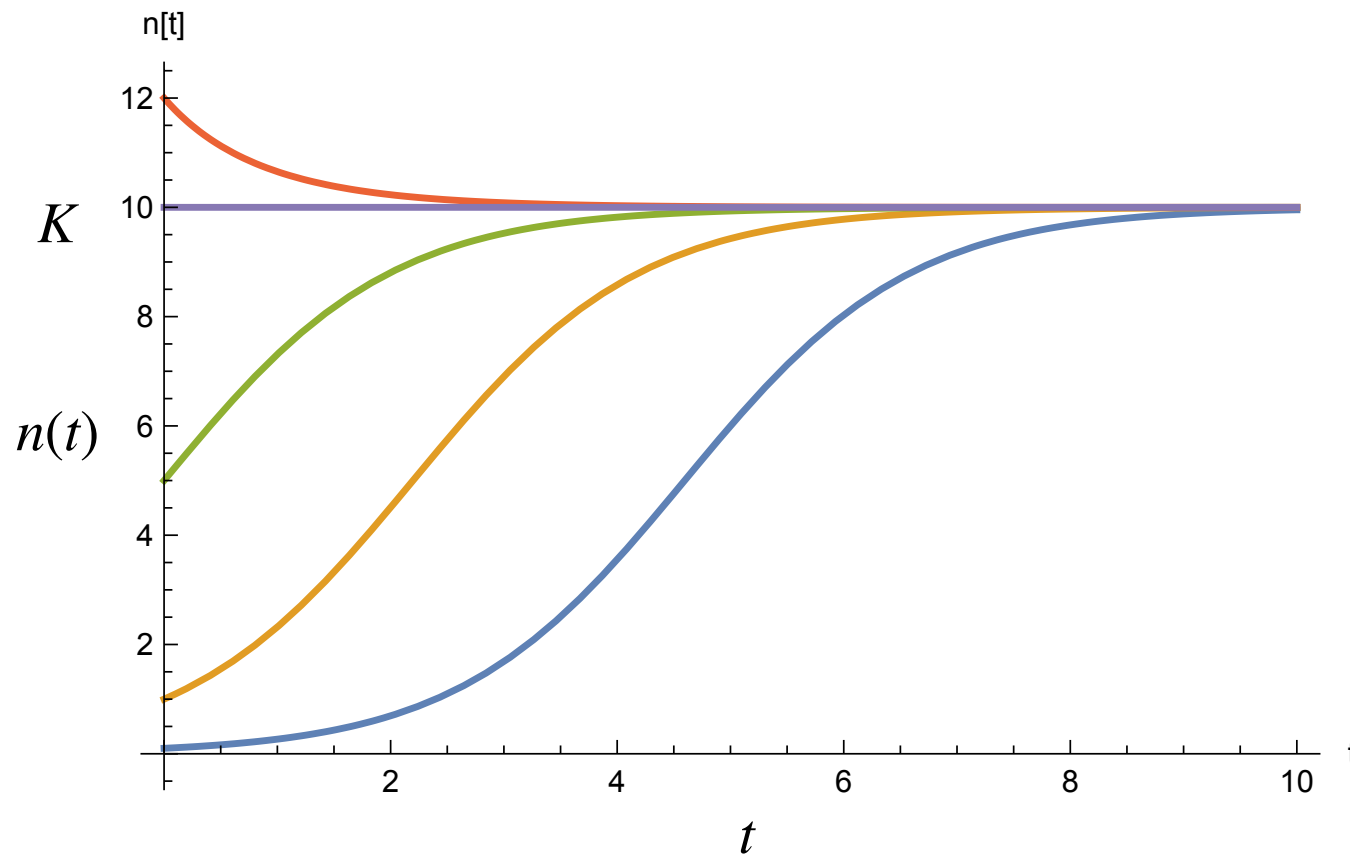
$$\left| \frac{n}{K-n} \right| = \exp[rt + C] \quad n(t) = \frac{Ke^C}{e^C + e^{-rt}}$$

$$\text{初期条件 } n(0) = n_0 \text{ より} \quad n(t) = \frac{K}{1 + (K - n_0)e^{-rt}/n_0}$$

ロジスティックモデルのグラフ 1

$$n(t) = \frac{K}{1 + (K - n_0)e^{-rt/n_0}} \quad K = 10, r = 1$$

$$n_0 = 0.1, 1, 5, 10, 12$$

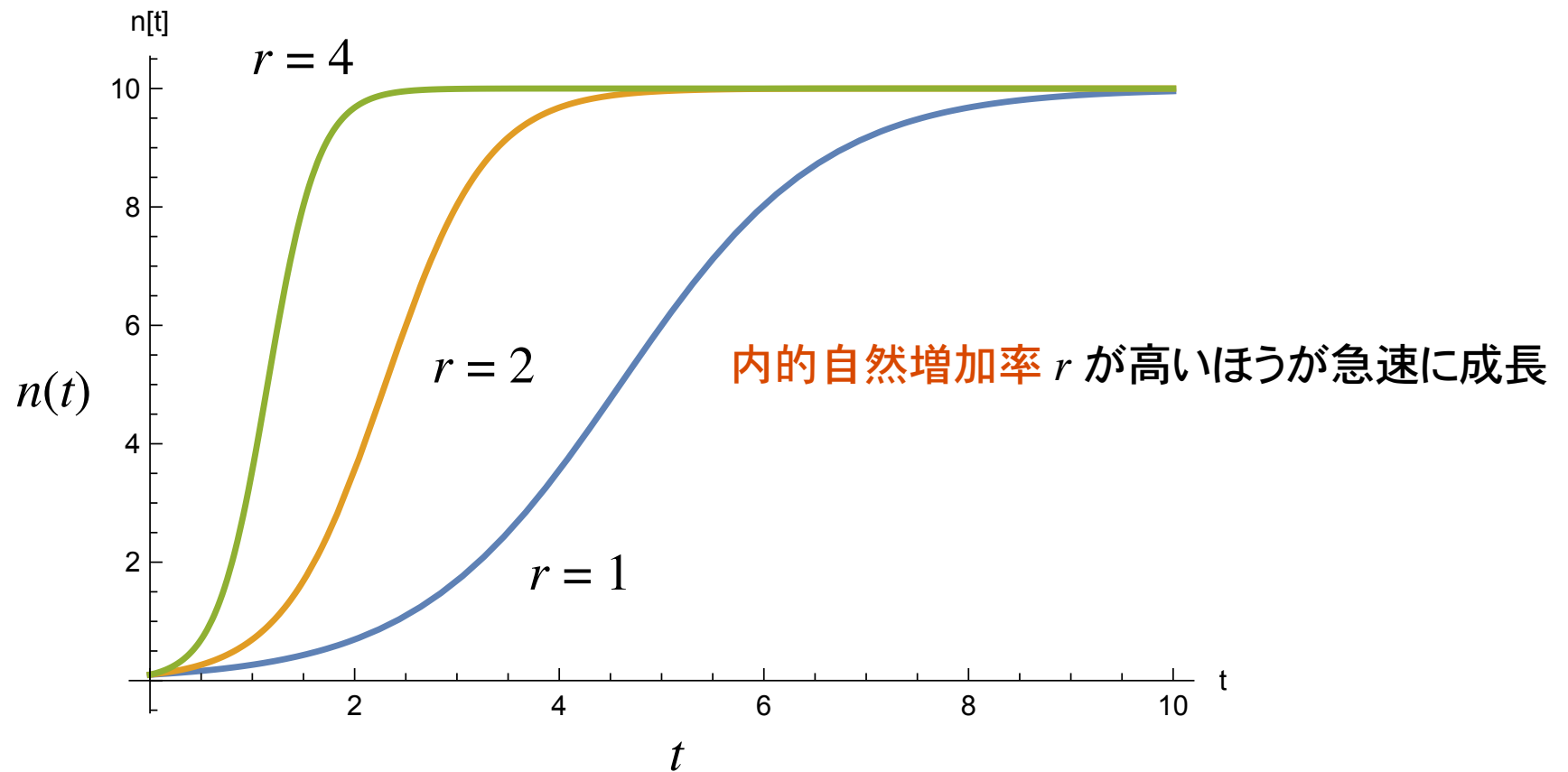


十分時間が経つと $n(t)$ は K に収束

K は環境収容量

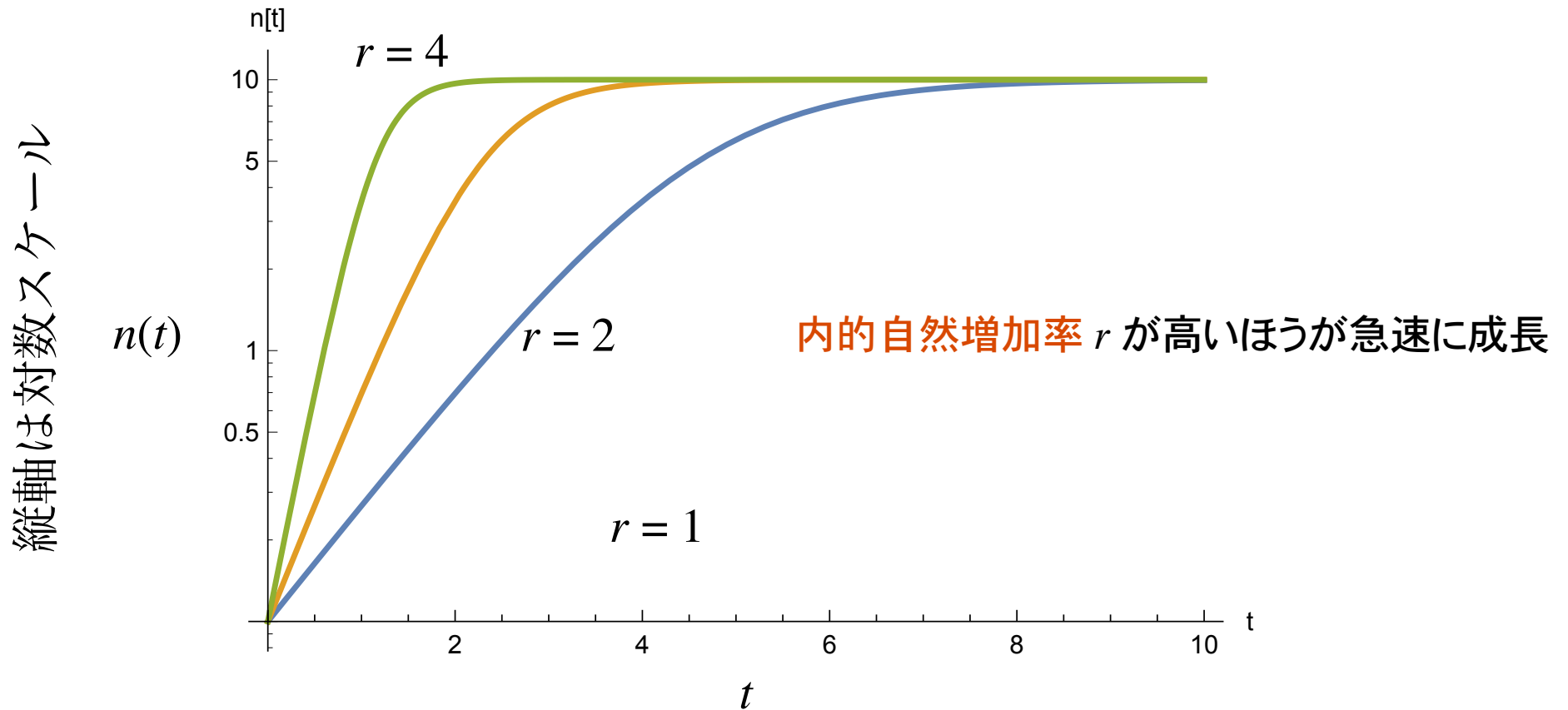
ロジスティックモデルのグラフ 2

$$n(t) = \frac{K}{1 + (K - n_0)e^{-rt/n_0}} \quad \begin{array}{l} K = 10, n_0 = 0.1 \\ r = 1, 2, 4 \end{array}$$



ロジスティックモデルのグラフ 2

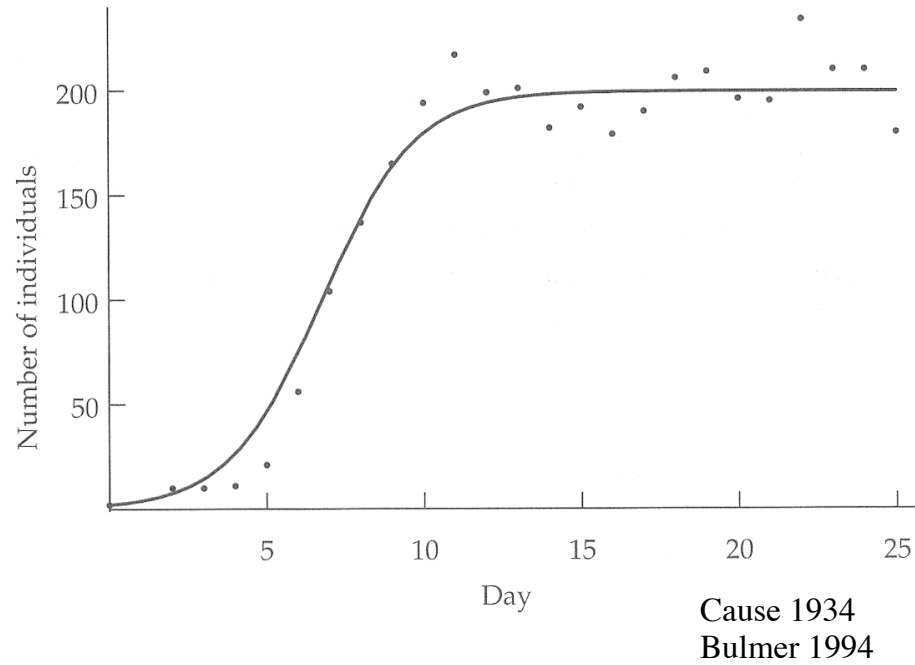
$$n(t) = \frac{K}{1 + (K - n_0)e^{-rt/n_0}} \quad \begin{array}{l} K = 10, n_0 = 0.1 \\ r = 1, 2, 4 \end{array}$$



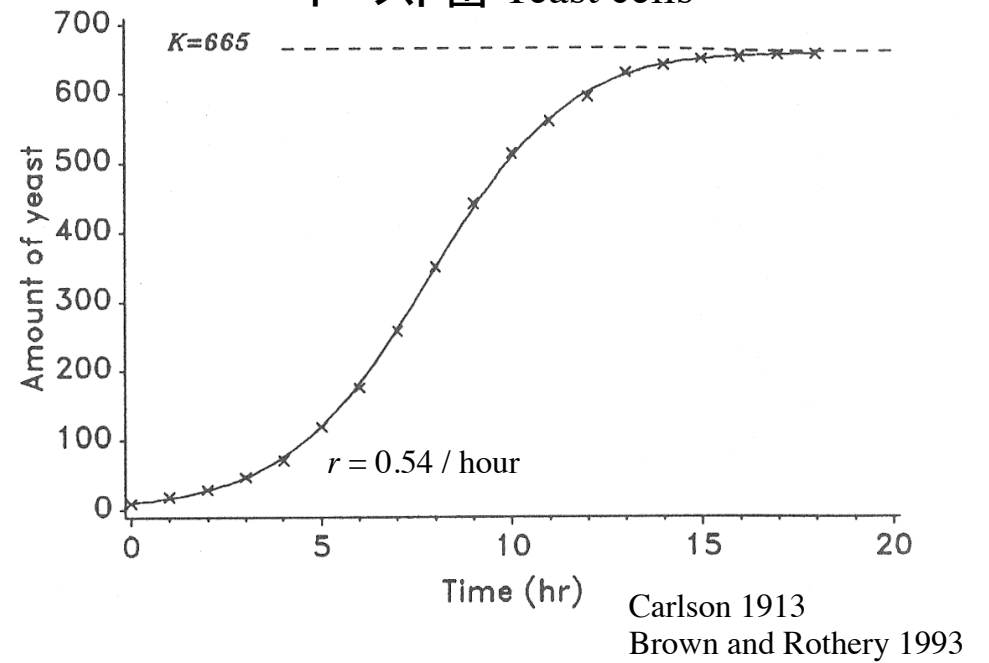
個体密度 n が小さいとき、 n はほぼ指数的に増加(対数スケールで直線)

具体例

ゾウリムシ *Paramecium caudatum*



イースト菌 Yeast cells



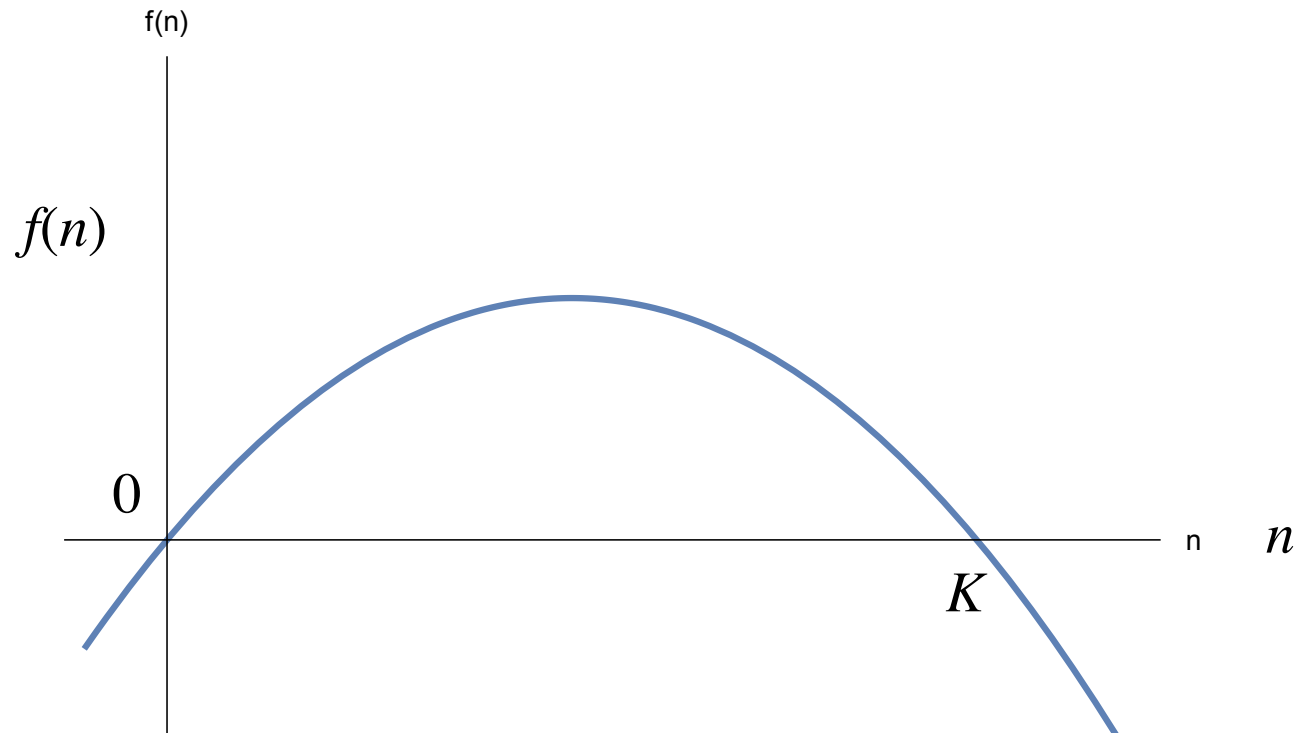
微分方程式の Graphical Analysis

一般に微分方程式は解析的に解けるとは限らない。

$$\frac{dn}{dt} = f(n) \quad \text{の振る舞いをグラフを用いて調べる方法がある}$$

下準備: 横軸に n 、縦軸に $dn/dt = f(n)$ のグラフを描く

連続時間のロジスティックモデルの場合、 $f(n) = r(1-n/K)n$

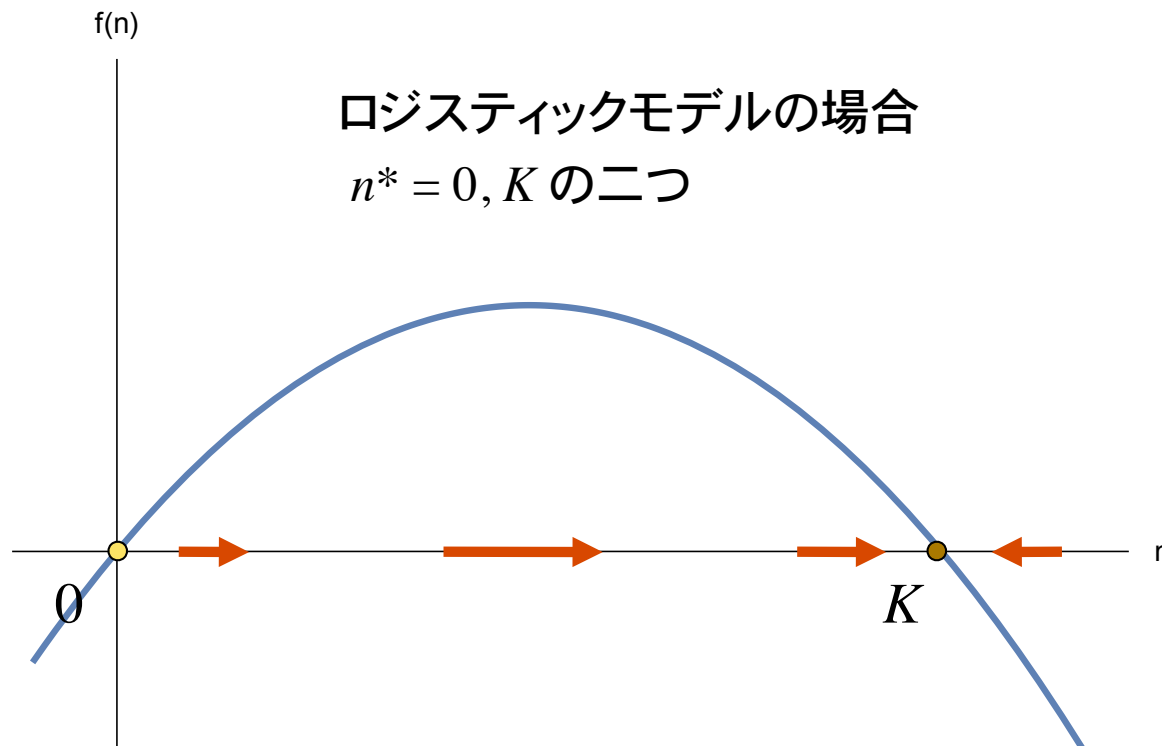


Graphical Analysis

連続時間のモデルにおいても、時間的に変化しない状態を平衡点と呼ぶ

平衡点 n^* では時間微分がゼロとなる $\frac{dn}{dt} = f(n^*) = 0$

関数 $f(n)$ と横軸の交点が平衡点



$0 < n < K$ の時、 $dn/dt > 0$
つまり、 n は時間とともに増加

$K < n$ の時、 $dn/dt < 0$
つまり、 n は時間とともに減少

平衡点 $n^* = 0$ は不安定

平衡点 $n^* = K$ は安定

局所安定性解析(連続時間:微分方程式)

$$\frac{dn}{dt} = f(n) \quad \text{の平衡点を } n^* \text{ とする} \quad f(n^*) = 0$$

平衡点からの微小なずれを $h(t)$ とする。 $n(t) = n^* + h(t)$ である

上式に代入してずれ $h(t)$ の式として書き直すと

$$\frac{d}{dt}(n^* + h) = \frac{dh}{dt} = f(n^* + h)$$

$$\frac{dh}{dt} = f(n^*) + f'(n^*)h + O(h^2)$$

関数 $f(n^*+h)$ を n^* の周りでテイラー展開

$f(n^*) = 0$ であり、また、微少量 h の 2 次以上の項を無視して次式を得る

$$\frac{dh}{dt} \approx \underbrace{f'(n^*)h}_{\text{定数項}} \quad \text{線型近似} \quad \longrightarrow \quad \frac{dh}{dt} = rh \quad r = f'(n^*)$$

グラフで見る局所安定性

平衡点 n^* からの微小なずれ $h(t)$ の時間変化は指数的に変化

$$h(t) \propto \exp[rt]$$

$$r = f'(n^*)$$

$f'(n^*) > 0$ の時、ずれは指数的に増加：
平衡点 n^* は不安定

$f'(n^*) < 0$ の時、ずれは指数的に減少：
平衡点 n^* は局所的に安定

ロジスティックモデルの場合

$n^* = 0, K$ の二つ

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

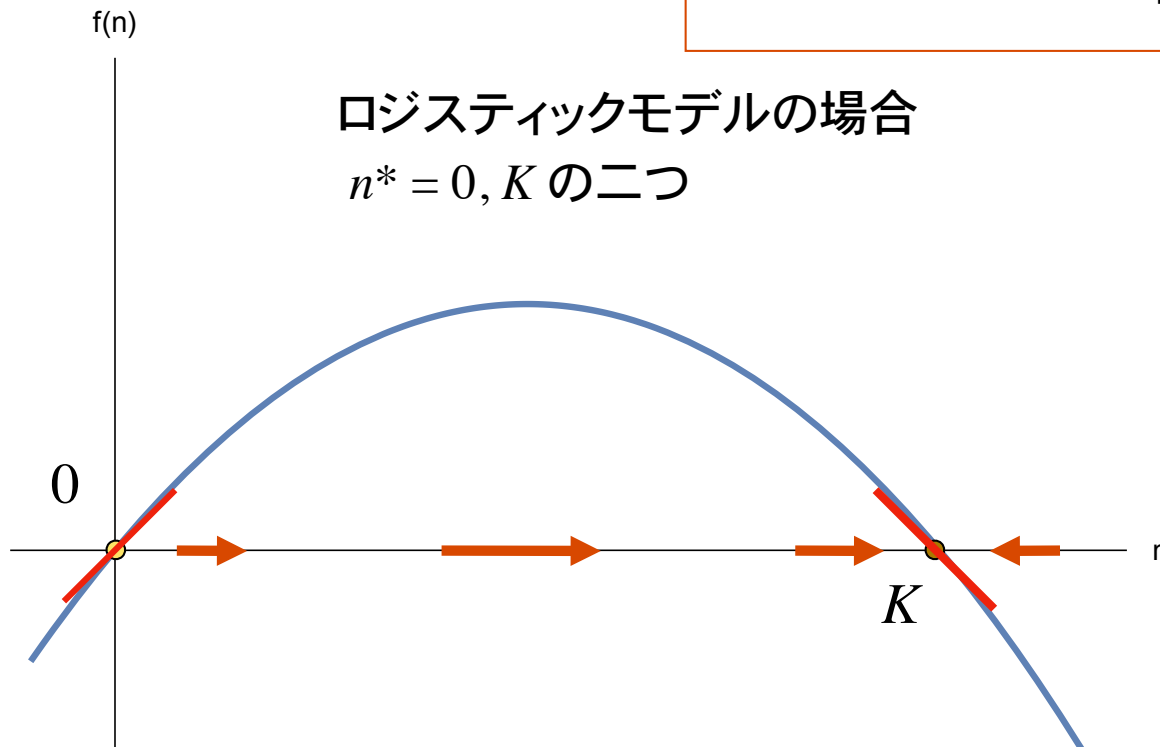
$$f'(n) = r(1 - 2n/K)$$

$$f'(0) = r > 0$$

$n^* = 0$ は不安定

$$f'(K) = -r < 0$$

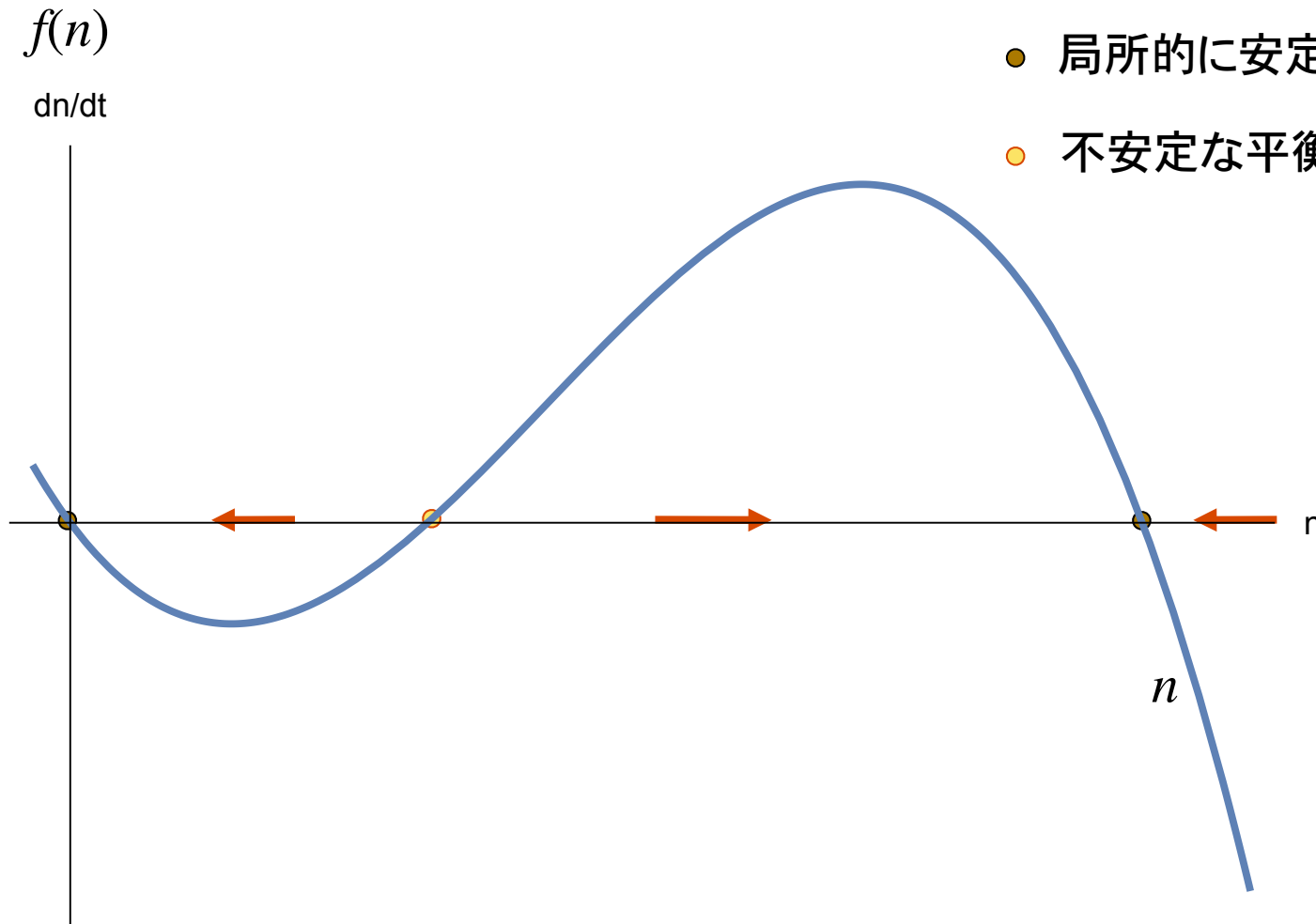
$n^* = K$ は安定



微分方程式の振る舞いのまとめ

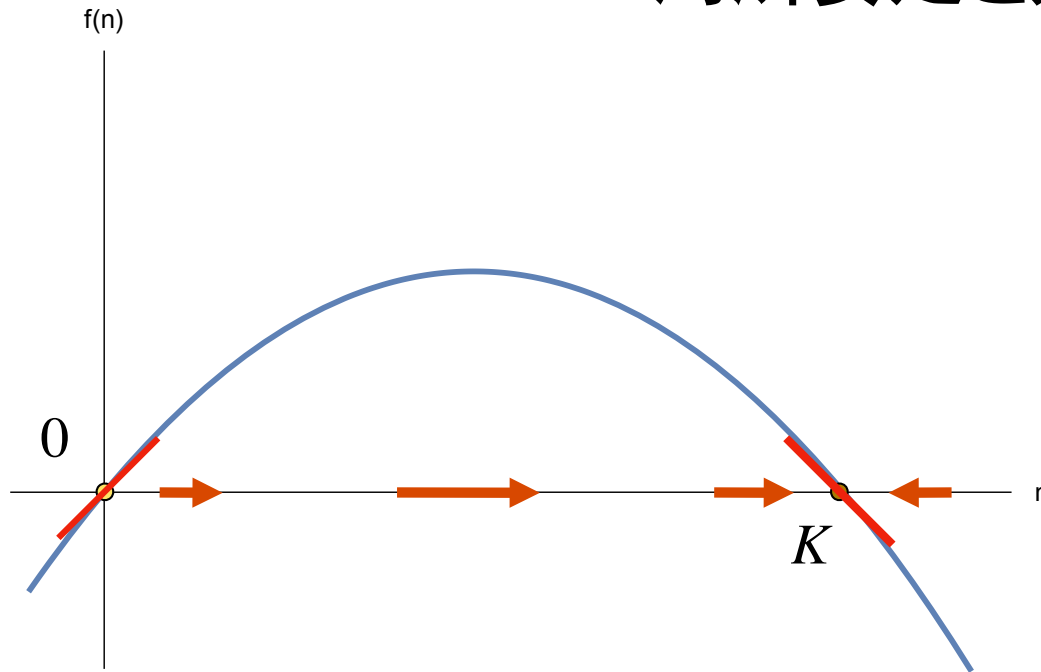
微分方程式一般 $\frac{dn}{dt} = f(n)$

平衡点 n^* での傾き $f'(n^*)$ で
局所安定性が決まる



- 局所的に安定な平衡点
- 不安定な平衡点

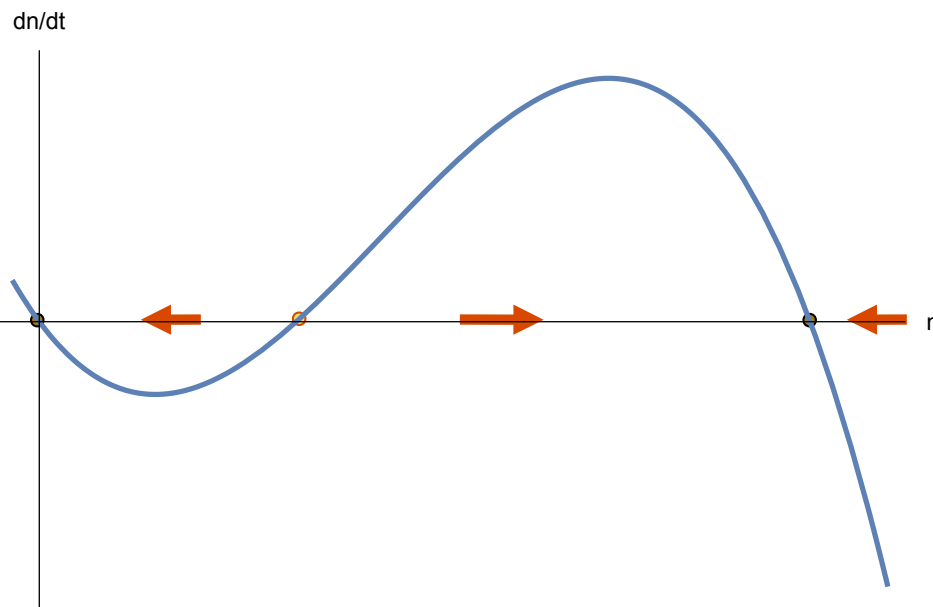
局所安定と大域安定



初期条件に関わらず収束する平衡点を
大域安定な平衡点と呼ぶ

連続時間のロジスティックモデルの K
(環境収容量)は大域的に安定な平衡点

大域的に安定な平衡点は局所的にも安定。
しかし逆は必ずしも成立しない。

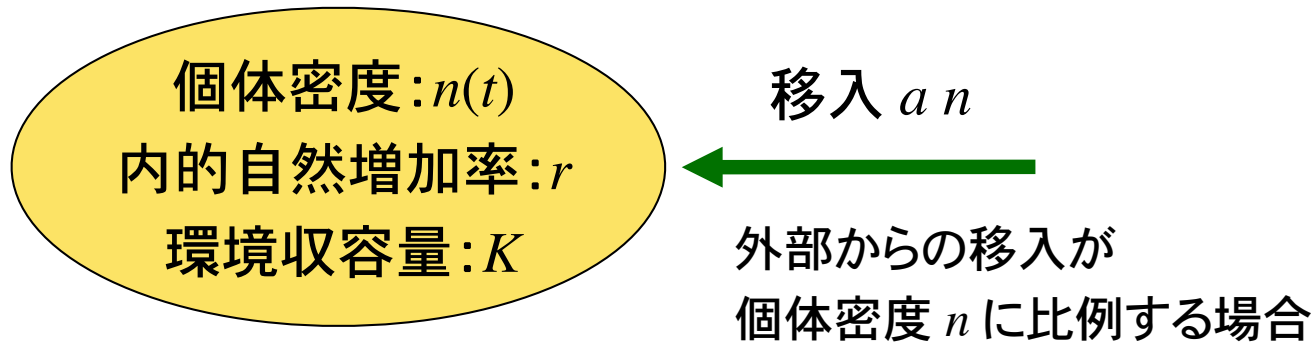


平衡点から少しずらしても元に戻る
平衡点は**局所安定**

初期値に依存して収束先は必ずしも
1つとは限らない

モデルの拡張

ロジスティック成長をしている集団へ外部からの移入・移出がある場合



$$\frac{dn}{dt} = r \left(1 - \frac{n}{K} \right) n + \underline{an}$$

a : 移入率
 $a > 0$: 移入
 $a < 0$: 移出

$$\frac{dn}{dt} = (r + a) \left\{ 1 - \frac{n}{K(r + a)} \right\} n \longrightarrow$$

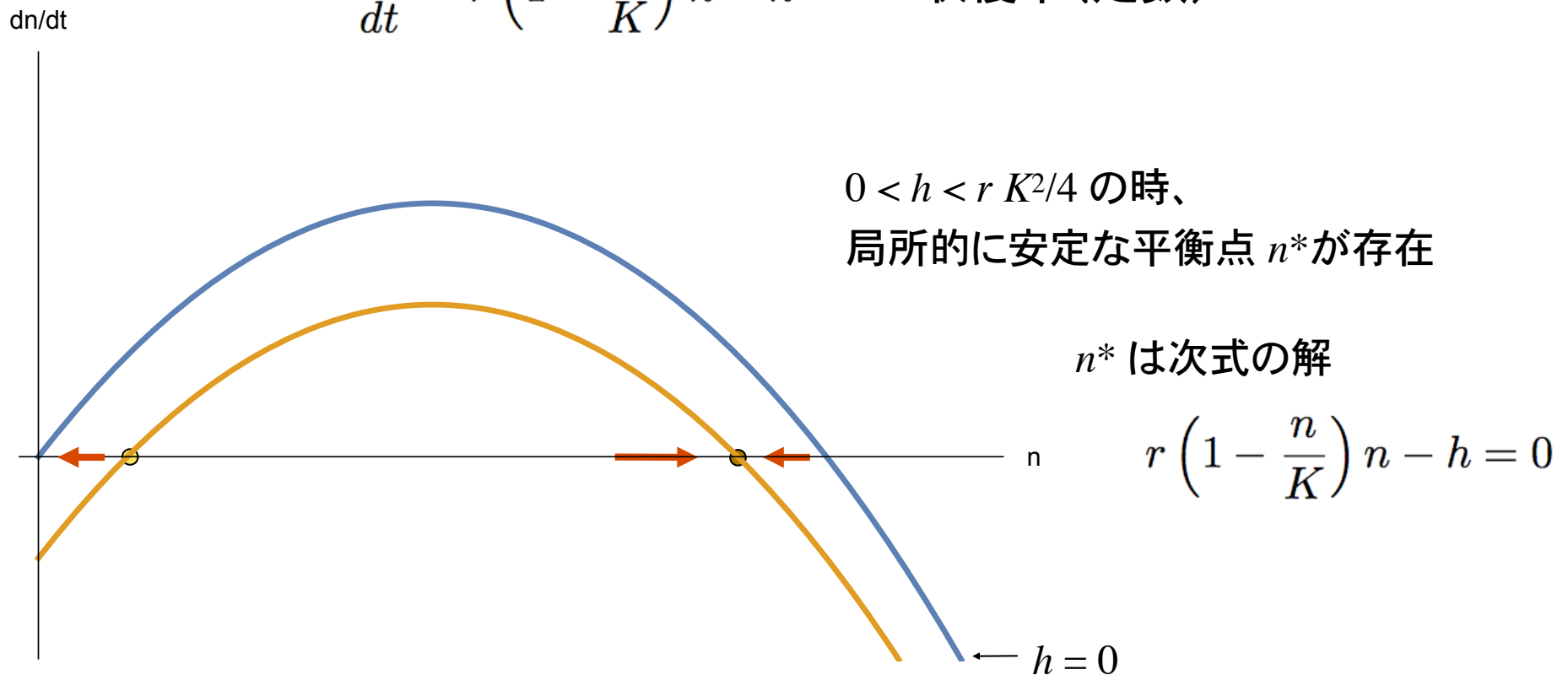
内的自然増加率が $r + a$
 環境収容量が $K(r+a)/r$ の
 ロジスティック増加と同じ

漁獲のモデル

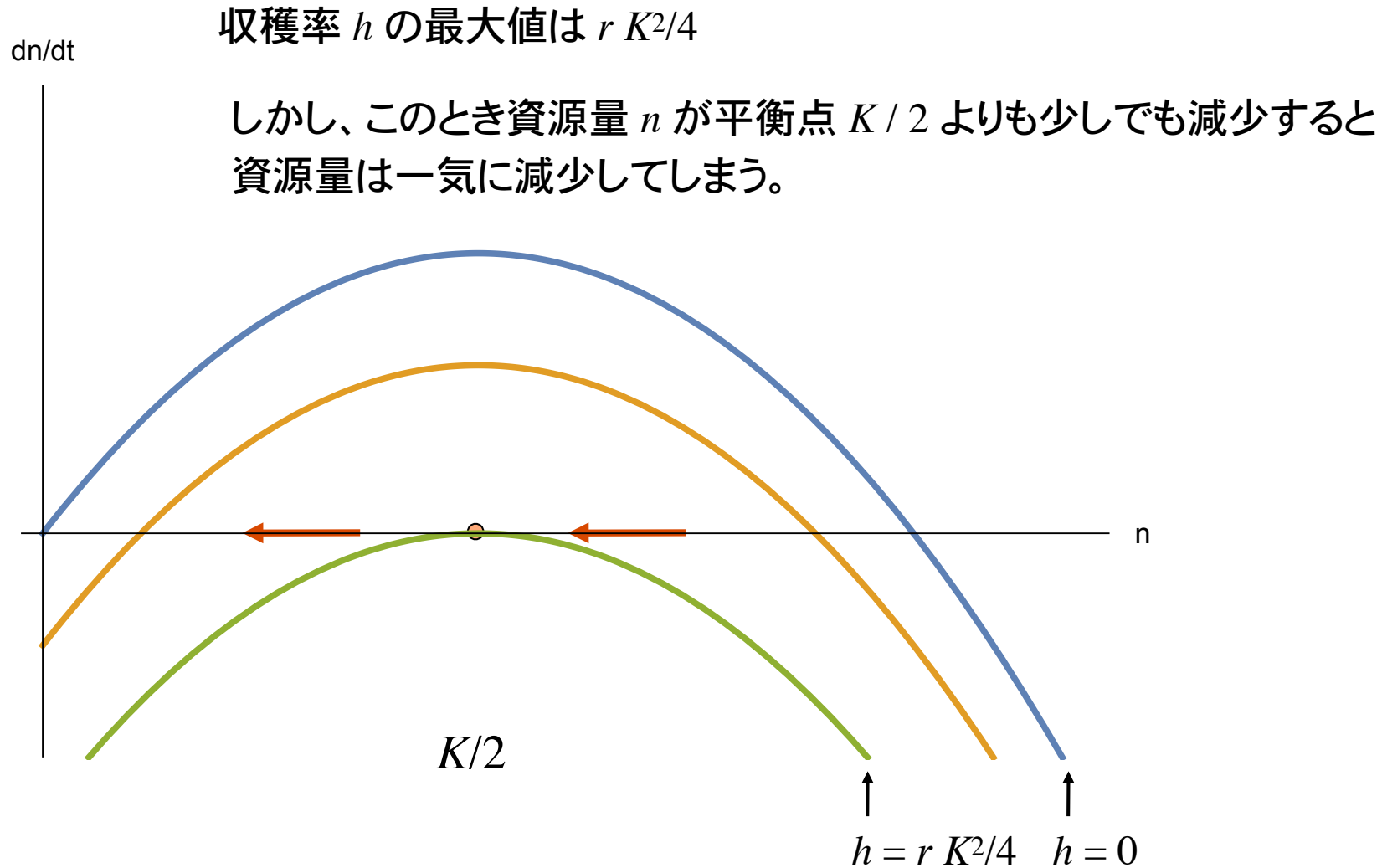
生物資源の枯渇を招かずに将来にわたって**持続可能な収穫**を行いたい(でもたくさん獲りたい)。どうしたらよいか? ロジスティック成長をする生物資源を考える

常に**一定量の割合で収穫**を行う場合、資源量 n の時間変化は

$$\frac{dn}{dt} = r \left(1 - \frac{n}{K}\right) n - h \quad h : \text{収穫率 (定数)}$$



最大収穫量



一定の収穫率 h で生物資源を限界まで収奪する方法は賢明ではない

持続可能な収穫

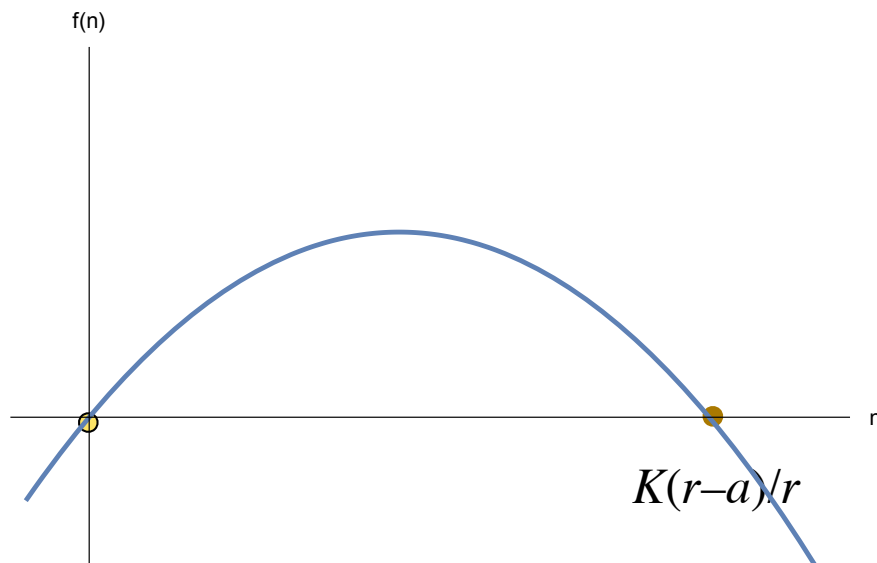
ロジスティック成長をする生物資源を考える

現存する資源量に比例した収穫を行う場合、資源量 n の時間変化は

$$\frac{dn}{dt} = r \left(1 - \frac{n}{K}\right) n - \underline{an} = (r - a) \left(1 - \frac{n}{K(r-a)/r}\right) n$$

↑
収穫量 a : 収穫努力係数(定数)

これは、内的自然増加率 $r-a$ 、環境収容量 $K(r-a)/r$ のロジスティック成長と同じ



資源量は $n^* = K(r-a)/r$ に収束(大域安定)

この時の収穫量 $H = a n^* = K(r-a)a/r$

H を最大化する努力係数 a は $r/2$ 。この時、収穫量は $rK/4$ で最大かつ、**持続可能**

資源管理と数理モデル

持続可能な最大収穫量はどれだけか？



資源量変動に関する数理モデルの組立

モデル解析を通じた最適資源利用法の考察



資源管理への提言

イワシ、サバ、マグロ等の資源量の変動
捕鯨問題、等

検索エンジンを用いて、資源管理、数理モデルのキーワードで検索

時間遅れの効果

これまで扱ってきた微分方程式は、個体密度の時間変化率(微分)が、その時刻の個体密度に依存して決まるモデルであった。

$$\frac{dn(t)}{dt} = f(n(t))$$

↑
↑
 時刻 t での変化率 時刻 t での個体密度

実際の生物では、例えば、誕生後一定の期間を経ないと繁殖しないという**時間遅れ** Time delay の効果が働く

また、今現在たくさん餌を食べたとしても、獲得したエネルギーが子孫の繁殖に変換されるのには時間がかかる。

$$\frac{dn(t)}{dt} = f(n(t), n(t - T))$$

↑
↑
 時刻 t での変化率 時刻 T だけ過去に遡った個体密度

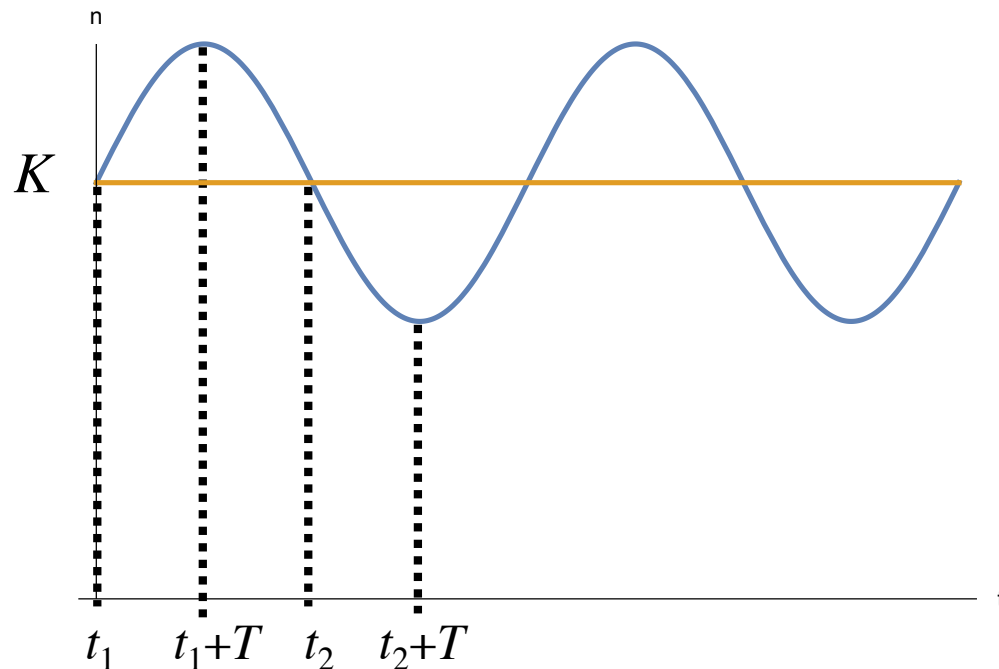
時間遅れを伴う微分方程式

時間遅れを伴ったロジスティックモデル

$$\frac{dn(t)}{dt} = r \left\{ 1 - \frac{n(t-T)}{K} \right\} n(t)$$

密度効果は時刻 T だけ過去にさかのぼった
時点の密度に依存 (T : 時間遅れ)

時間遅れを導入すると、 $n(t)$ が周期的に変動する解がありうる
時間遅れが無ければ ($T=0$) 周期解はあり得ない



$n(t_1) = K$ であれば、時刻 t_1+T で
個体数は最大となる(微分がゼロ)

$n(t_2) = K$ であれば、時刻 t_2+T で
個体数は最小となる(微分がゼロ)

↓
周期解の予感

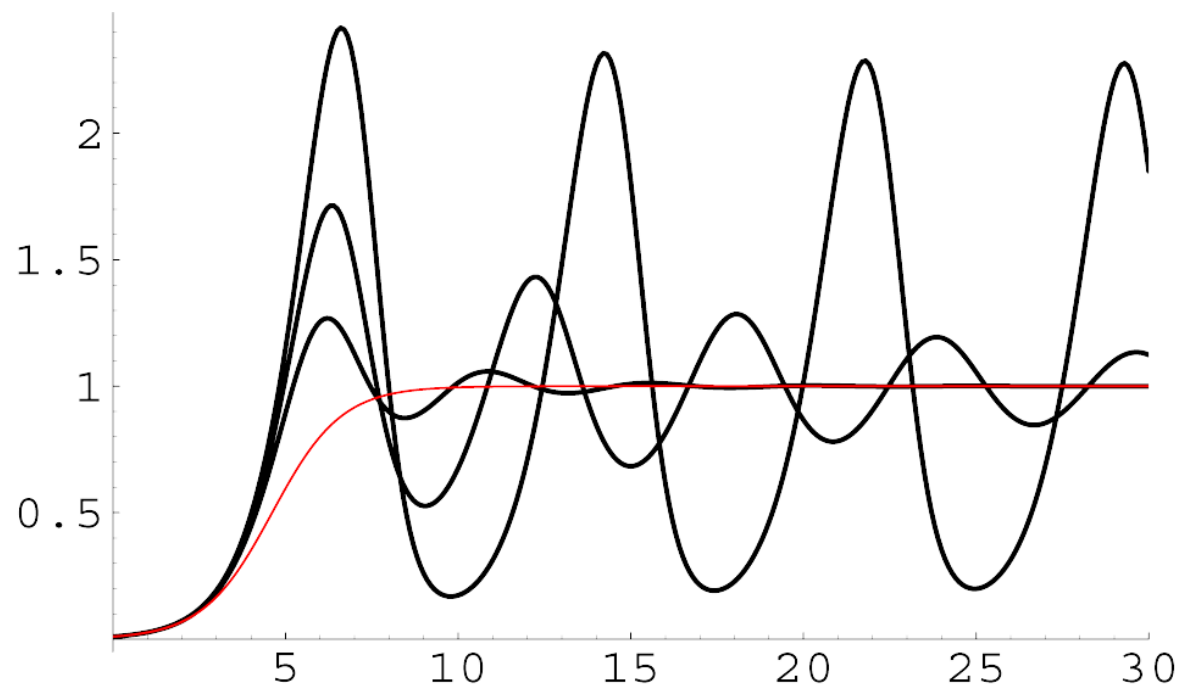
時間遅れと振動解

$$\frac{dn(t)}{dt} = r \left\{ 1 - \frac{n(t-T)}{K} \right\} n(t)$$

平衡解 $n(t) = K$ の周りで線型近似をすることにより

$rT < \pi/2$ の時、 $n(t)$ は K に収束

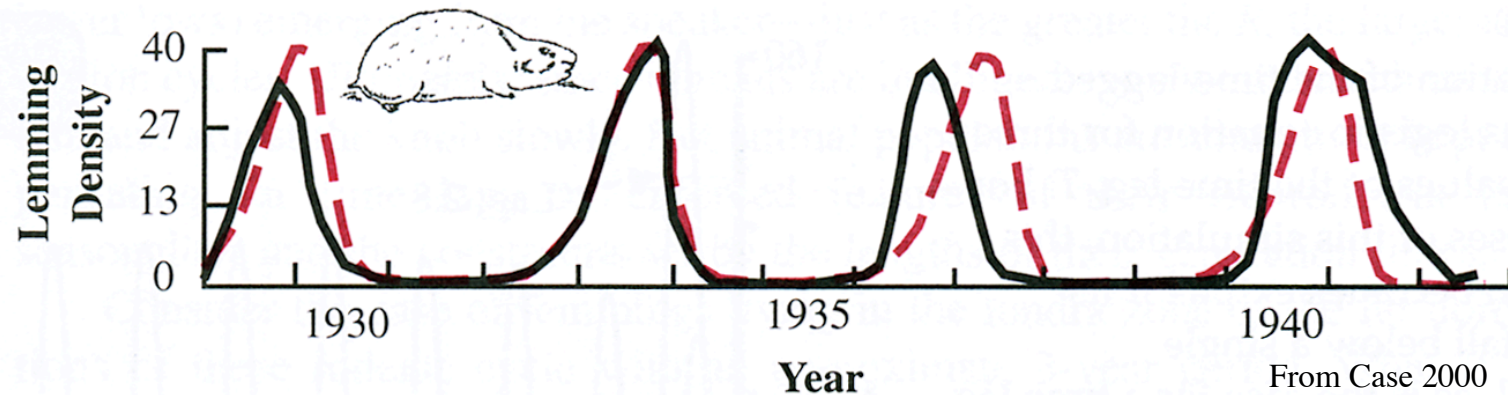
$rT > \pi/2$ の時、 K は不安定。振動する周期解、カオス



- $rT = 0.3$ (K に収束)
- $rT = 1.2$ (K に収束)
- $rT = 1.8$ (振動解)

$K = 1$

具体例 レミングの個体数変動



黒の実線: 個体密度の観察値

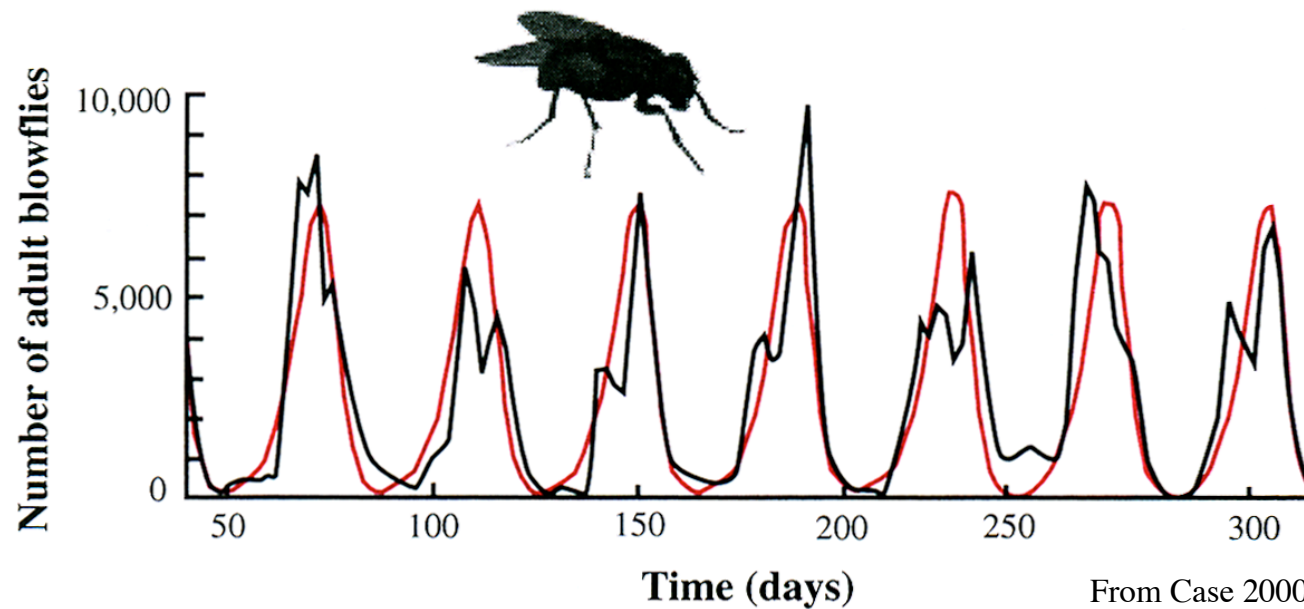
赤の点線: 時間遅れロジスティックモデル

$$r = 3.33 / \text{year}, T = 0.72 \text{ year}$$

レミングは個体数が増えると互いに攻撃的になり、雌は子供をあまり産まなくなる。個体数が減っても攻撃性がしばらく残るため、時間遅れが生じる、と考えられている。

具体例2

羊の害虫 Blowfly の個体数変動データ



赤線: 時間遅れのロジスティックモデル

$$r T = 2.1$$

時間遅れ T は、ハエの幼虫が成虫になるまでの時間

血液生成のモデル

血液濃度の減少は、数日の時間遅れを伴って骨髄での血液生成を促進させる。

$$\frac{dc}{dt} = \lambda(c(t - T)) - gc(t)$$

$c(t)$: 血液濃度

λ : 血液生産関数

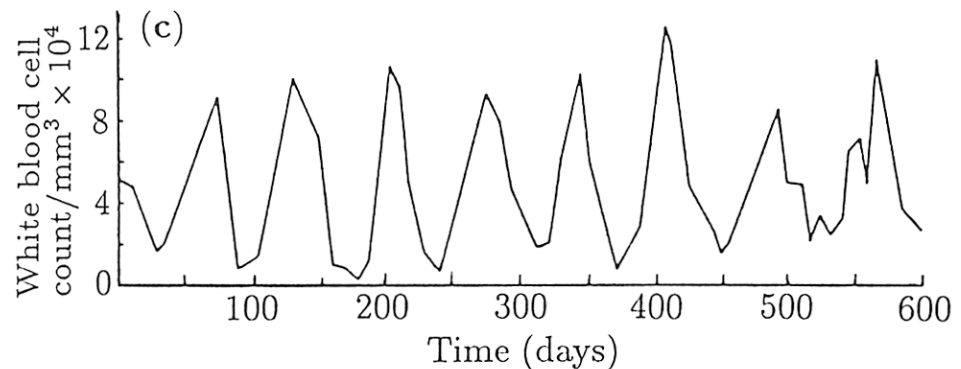
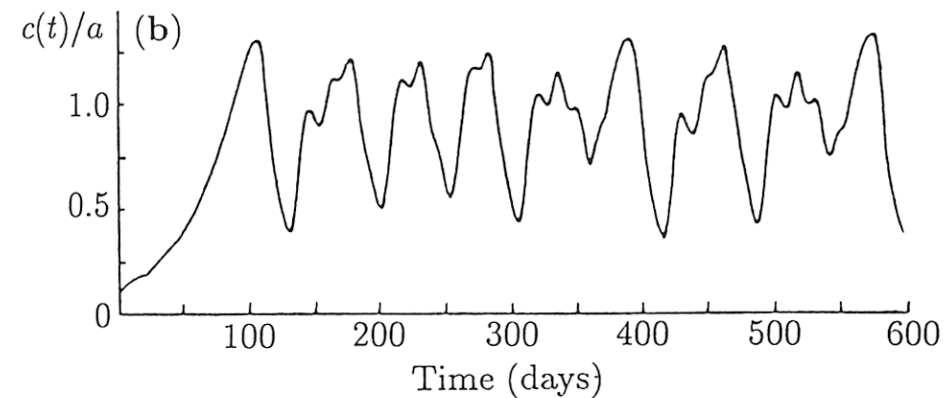
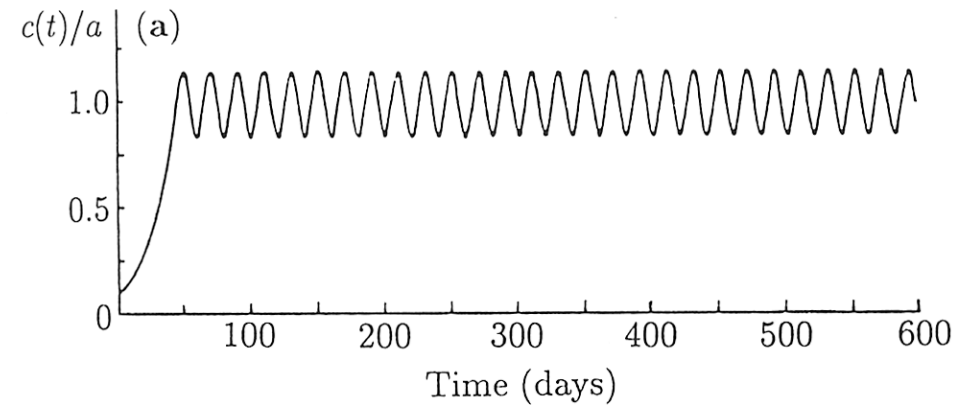
g : 血液消費率

T : 時間遅れ

図 (a) 時間遅れモデル $T = 6$ 日

図 (b) 時間遅れモデル $T = 20$ 日

図 (c) 白血病患者の白血球濃度



From Murray 1993

1 種系連続時間ダイナミクスのまとめ

微分方程式モデル

時間遅れが無いモデルでは、周期解はあり得ない

$$\frac{d}{dt}n(t) = f(n(t)) \quad \text{発散するか、安定平衡点に収束するかのどちらか}$$

時間遅れがあるモデルでは、周期振動解がありうる

$$\frac{d}{dt}n(t) = f(n(t), n(t - T)) \quad \text{発散するか、安定平衡点に収束するか、もしくは周期振動解、カオス}$$

差分方程式モデル

離散時間のモデル $N_{t+1} = f(N_t)$ は、1 時刻ステップ前の状態に依存して個体密度が決まるから本質的に時間遅れを含む
離散時間ロジスティックモデルで周期解、カオスが生じることは既出

問題 1

離散時間の指数増加モデル $N_{t+1} = R N_t$ と、

連続時間の指数増加モデル $\frac{dn}{dt} = rn$ とが等しく増加する場合、

R と r の関係式を求めよ

等しく増加するとは、数列 $\{N_0, N_1, N_2, \dots, N_t, \dots\}$ と $\{n(0), n(1), n(2), \dots, n(t), \dots\}$ とが等しいことを意味する。

$r = 0.01$ の時、 R の値はいくらになるか？

問題 2

体長 L が次式にしたがって成長する魚を考える。

$$\frac{dL}{dt} = k(L_{max} - L) \quad \text{ただし、} k, L_{max} > 0$$

- 1) 誕生時、魚の体長は十分小さく $L(0) = 0$ と見なせる場合、体長 $L(t)$ を解け
- 2) 体長 $L(t)$ の時間変化をグラフに描け
- 3) $k = 0.1 / \text{day}$ の時、魚の体長が最大体長の半分 ($L_{max}/2$) に成長するのに要する時間を求めよ。

問題 3

下記の式に従う動態を考える

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N - \frac{bN^2}{a^2 + N^2}$$

- 1) グラフを用いた解析により、上式はパラメータの値に依存して複数個の平衡点を持つことを示せ。
- 2) 適当なパラメータと初期値を設定して、数値計算により N の振る舞いを確認せよ。