

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

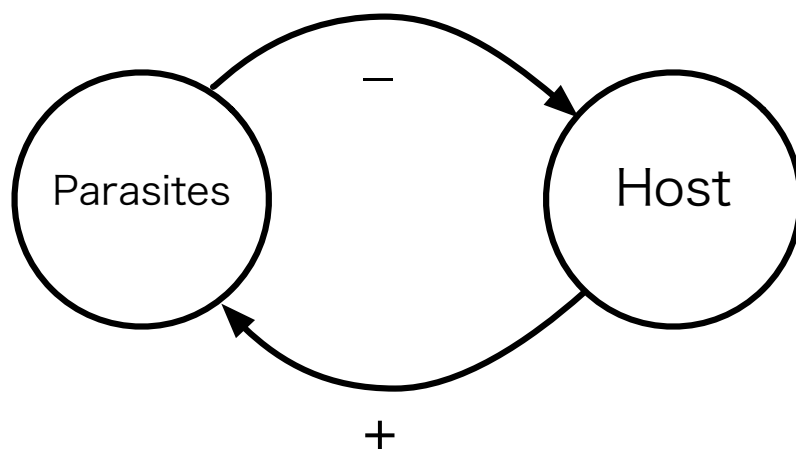
- ・ 科目ナンバリングコード：2223011A3
- ・ 開設科目名：個体群動態の数理
- ・ 講義コード：4802000
- ・ 開講期・曜日・時限・教室：前期 水曜日 1・2時限 情報科学講義室（G302）
- ・ 対象学生：3回生

寄生のモデル

寄生することで**寄生者**は利益を受けるが、寄生される**宿主**(寄主)は何らかの害を受ける。基本的に捕食関係と類似

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

寄生者 Parasite は宿主 Host に産卵し、宿主を食べて成長する(捕食寄生)



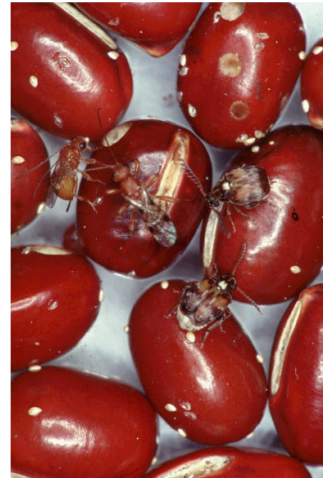
実験室での飼育が可能であり、
詳細なデータの蓄積がある

天敵導入による害虫の駆除等、
実用面でも重要

アズキゾウムシとコマユバチ



<http://www.nfri.affrc.go.jp/contents/database/chozougaiicyu/zukan/11.html>



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

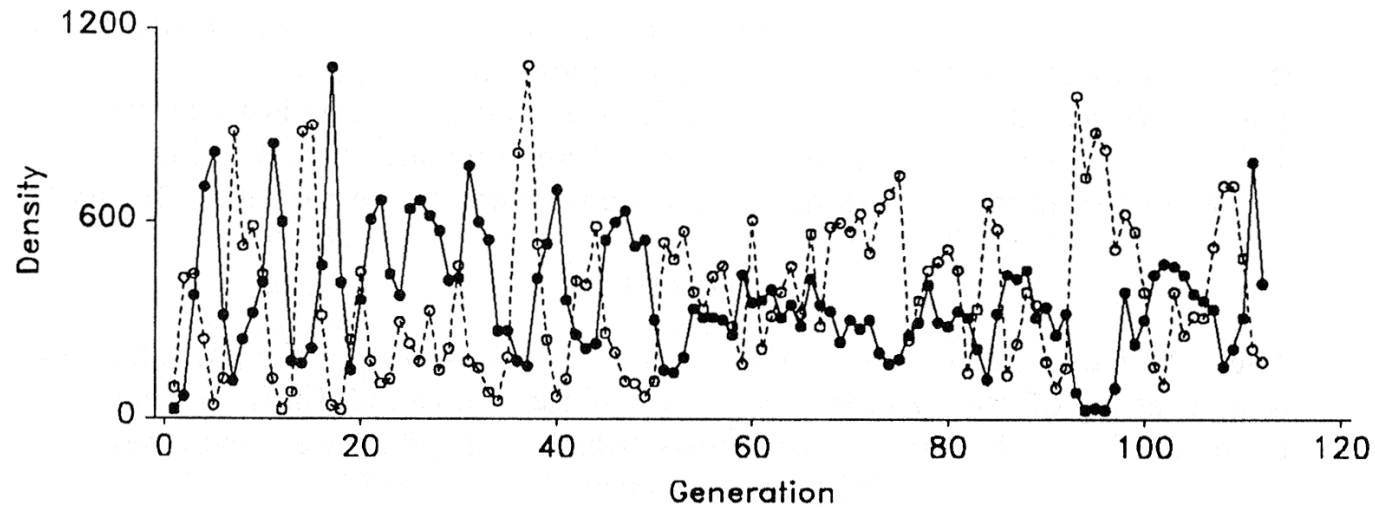


Figure 10.12 Changes in densities of the parasitoid braconid wasp (solid line) and its host the azuki bean weevil (broken line) in an experimental population (after Utida, 1957).

モデル

昆虫は繁殖が同期しているので、離散時間モデルを用いる

H_t : 時刻 t におけるホスト個体密度

P_t : 時刻 t におけるパラサイト個体密度

$$H_{t+1} = R \underbrace{H_t f(H_t, P_t)}$$

↑
寄生されなかったホスト密度

R : ホスト 1 個体の増殖率

$f(H_t, P_t)$: ホストが寄生を免れる確率

$$P_{t+1} = c \underbrace{H_t [1 - f(H_t, P_t)]}$$

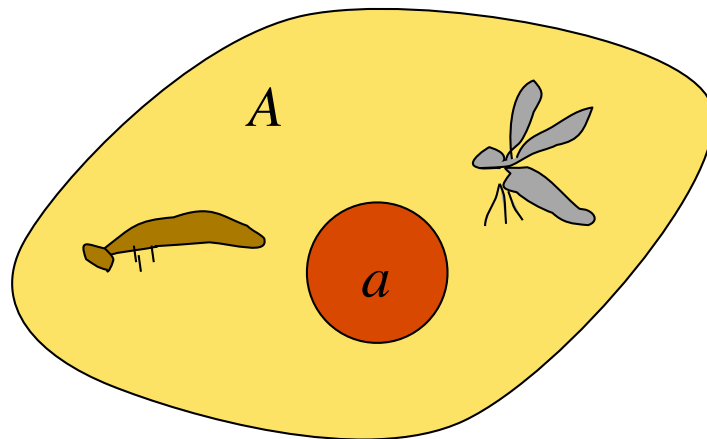
↑
寄生されたホスト密度

c : 寄生したホスト 1 個体から成長する
パラサイト個体数

Nicholson-Bailey モデル

- 1) パラサイトが存在しなければ、ホストは指数的に増加
- 2) パラサイトは互いに独立にホストをランダムに探索する

面積 A の区画のパラサイト密度を P_t とする。パラサイト総個体数は $A P_t$
 パラサイトはランダムにホストを探索し、面積 a の範囲のホストに寄生する
 1 匹のホストがどの寄生者にも見つからない確率は



A が十分大きいと

$$\left(1 - \frac{a}{A}\right)^{A P_t} \Rightarrow \exp[-a P_t]$$

ホストが寄生を免れる関数 $f(H_t, P_t)$ を次式で与える (Nicholson-Bailey model)

$$f(H_t, P_t) = \exp[-a P_t]$$

パラサイトのランダム探索

平均 λ のポアソン分布

平均 λ 回起こる事象が実際に n 回起こる確率

$$P_\lambda(n) = \frac{e^{-\lambda} \lambda^n}{n!} \quad n = 0, 1, 2, \dots \quad E[n] = \lambda, \text{Var}[n] = \lambda$$

二項分布において平均 λ を固定して試行数 $N \rightarrow \infty$ とするとポアソン分布が得られる

$$B_{N,p}(r) = \binom{N}{r} p^r (1-p)^{N-r} \quad E[r] = \lambda = Np$$

ホストが寄生される平均回数が寄生者密度に比例する場合 $\lambda = aP_t$

ホストが一度も寄生されない確率 f はポアソン分布の第ゼロ項

$$f(H_t, P_t) = \exp[-aP_t]$$

モデル

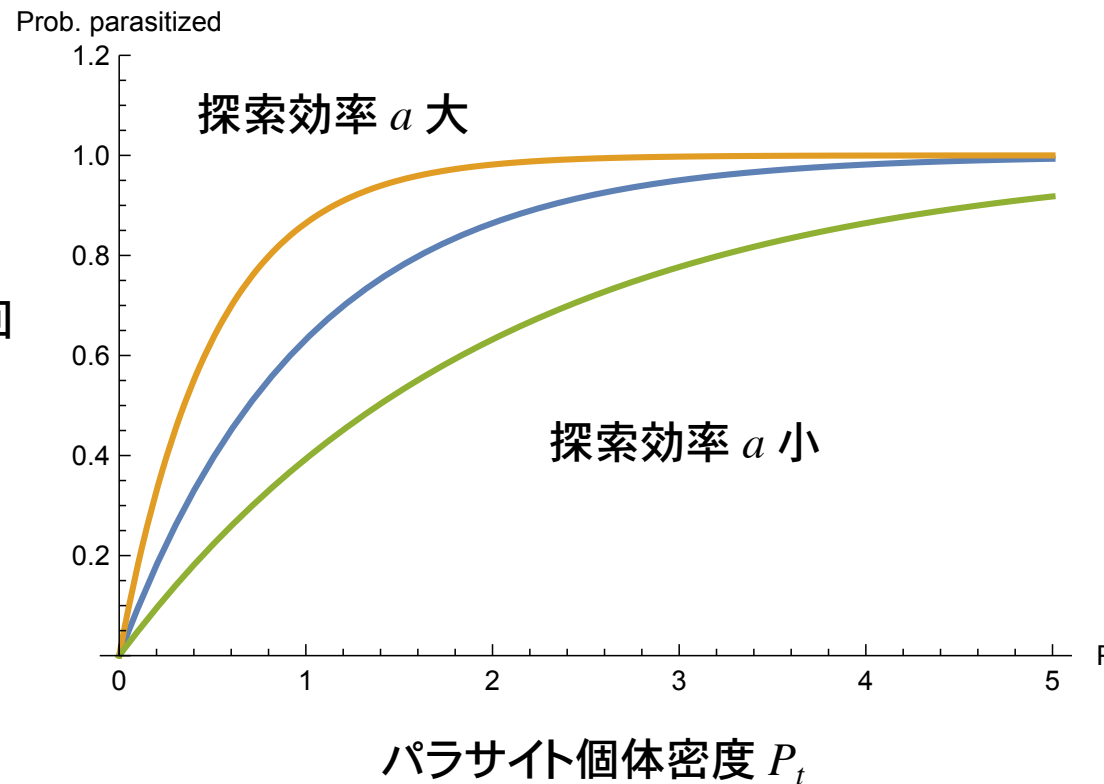
$$H_{t+1} = RH_t \exp[-aP_t]$$

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

Nicholson-Bailey モデル

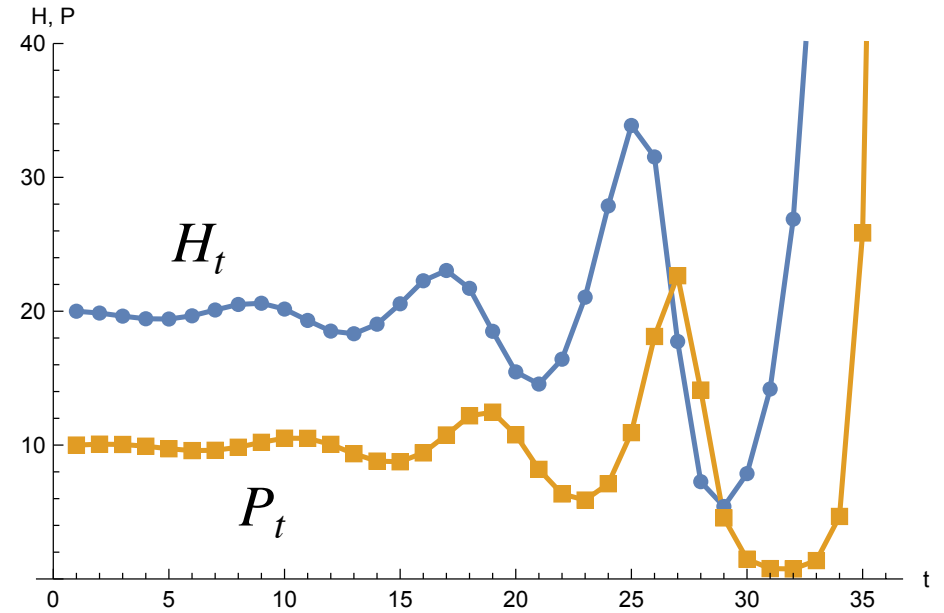
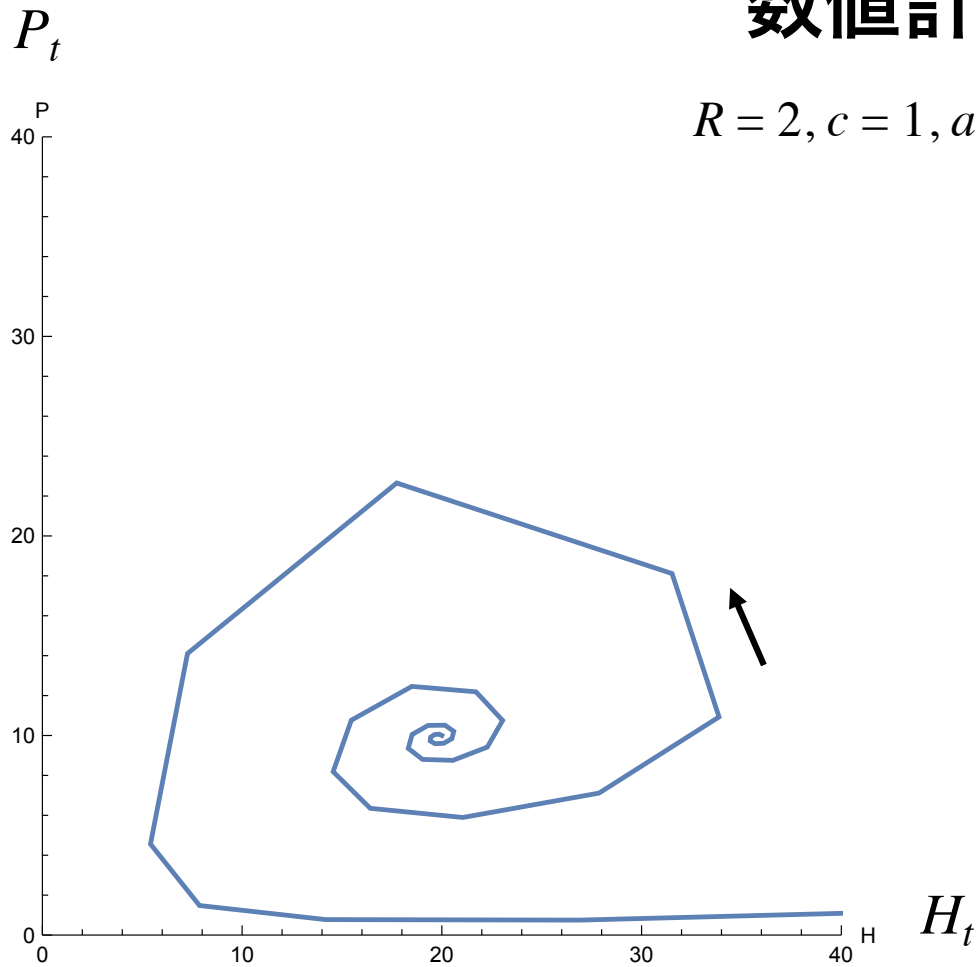
暗黙の仮定として $R > 1$
(宿主が自ら絶滅する場合を排除)

宿主が少なくとも1回
寄生される確率 $1-f$



数値計算例

$$R = 2, c = 1, a = 0.07$$



平衡点からわずかに外れた状態から出発

横軸 H , 縦軸 P の総平面上で P, H ともに反時計回りに振動しながら発散する

2 変数差分式の解析

$$X_{t+1} = f_1(X_t, Y_t)$$

関数 f_1, f_2 は任意の関数

$$Y_{t+1} = f_2(X_t, Y_t)$$

平衡点は $X_{t+1} = X_t = X^*$, $Y_{t+1} = Y_t = Y^*$ を満たす

$$X^* = f_1(X^*, Y^*)$$

の解が平衡点

$$Y^* = f_2(X^*, Y^*)$$

局所安定性解析

平衡点からの微小なずれをそれぞれ、 x_t , y_t とすると、

$$X_t = x_t + X^*, \quad Y_t = y_t + Y^*$$

元の式に代入して、平衡点の周りでテイラー展開

$$x_{t+1} + \underline{X^*} = f_1(x_t + X^*, y_t + Y^*) = \underline{f_1(X^*, Y^*)} + \frac{\partial f_1}{\partial X} x_t + \frac{\partial f_1}{\partial Y} y_t + O(x_t^2, y_t^2)$$

$$y_{t+1} + \underline{Y^*} = f_2(x_t + X^*, y_t + Y^*) = \underline{f_2(X^*, Y^*)} + \frac{\partial f_2}{\partial X} x_t + \frac{\partial f_2}{\partial Y} y_t + O(x_t^2, y_t^2)$$

偏微分は平衡点で評価

線型近似

微少量の高次の項を無視(線形近似)

$$y_{t+1} = \frac{\partial f_2}{\partial X} x_t + \frac{\partial f_2}{\partial Y} y_t$$

$$x_{t+1} = \frac{\partial f_1}{\partial X} x_t + \frac{\partial f_1}{\partial Y} y_t$$

ベクトルと行列を用いて書き直すと

$$\begin{pmatrix} x_{t+1} \\ y_{t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial X} & \frac{\partial f_1}{\partial Y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial X} & \frac{\partial f_2}{\partial Y} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix}$$

ヤコビ行列に平衡点を代入して得られる
コミュニティ行列

$$\begin{pmatrix} x_{t+1} \\ y_{t+1} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix} \quad \longrightarrow \quad \begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix} = A^t \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}$$

行列 A を対角化

$$P^{-1}AP = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}$$

λ_1, λ_2 は行列 A の固有値

$$\underbrace{P^{-1}APP^{-1}}_{\text{t 回掛ける}} \underbrace{AP \dots P^{-1}AP}_{\text{t 回掛ける}} = P^{-1}A^tP = \begin{pmatrix} \lambda_1^t & 0 \\ 0 & \lambda_2^t \end{pmatrix}$$

t 回掛ける

$$\begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix} = A^t \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \longrightarrow \begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{21} \end{pmatrix} \lambda_1^t + c_2 \begin{pmatrix} a_{12} \\ a_{22} \end{pmatrix} \lambda_2^t$$

a_{ij} は固有ベクトル

c_i は初期条件で決まる定数

安定性の判定

平衡点からの微小なずれ x_t, y_t は次式に従う

$$\begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{21} \end{pmatrix} \lambda_1^t + c_2 \begin{pmatrix} a_{12} \\ a_{22} \end{pmatrix} \lambda_2^t$$

λ_1, λ_2 はコミュニティ行列 A の固有値、 a_{ij} は固有ベクトル

2つの固有値の絶対値が1未満であれば、 x_t, y_t はゼロに収束

$|\lambda_1| < 1$ かつ $|\lambda_2| < 1$: 平衡点は局所安定

$|\lambda_1| > 1$ または $|\lambda_2| > 1$: 平衡点是不安定

Nicholson-Bailey モデルの安定性解析

$$H_{t+1} = RH_t \exp[-aP_t] \quad P_{t+1} = cH_t(1 - \exp[-aP_t])$$

平衡点 H^*, P^* は次式を満たす

$$H^* = RH^* \exp[-aP^*] \quad \longrightarrow \quad H^* = 0 \quad P^* = \frac{\log R}{a}$$

$$P^* = cH^*(1 - \exp[-aP^*])$$

これを第 2 式に代入して

$$H^* = 0, P^* = 0$$

$$H^* = \frac{R \log R}{ac(R - 1)}, P^* = \frac{\log R}{a}$$

局所安定性解析その 1

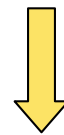
$$H_{t+1} = RH_t \exp[-aP_t] = f_1 \quad P_{t+1} = cH_t(1 - \exp[-aP_t]) = f_2$$

$$J = \begin{pmatrix} R \exp[-aP_t] & -aRH_t \exp[-aP_t] \\ c(1 - \exp[-aP_t]) & acH_t \exp[-aP_t] \end{pmatrix}$$

平衡点 $(H^*, P^*) = (0, 0)$ を J に代入して

$$A = \begin{pmatrix} R & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

固有値は $R > 1$ と 0



$(0, 0)$ は不安定

局所安定性解析その 2

寄生者と宿主が共存する平衡点

$$H^* = \frac{R \log R}{ac(R-1)}, P^* = \frac{\log R}{a}$$

$$A = \begin{pmatrix} 1 & \frac{R \log R}{c(1-R)} \\ \frac{R-1}{R}c & \frac{\log R}{R-1} \end{pmatrix}$$

$$|\lambda I - A| = \begin{vmatrix} \lambda - 1 & \frac{R \log R}{c(R-1)} \\ -\frac{R-1}{R}c & \lambda - \frac{\log R}{R-1} \end{vmatrix} = \lambda^2 - \frac{R-1 + \log R}{R-1} \lambda + \frac{R}{R-1} \log R = 0$$

正 ($R > 1$)

1 以上 ($R > 1$)

固有値は複素数(判別式は $R > 1$ の時常に負)

固有値は複素共役、かつ $|\lambda|^2 > 1$
不安定。

行列の安定条件（離散時間）

行列 A の固有値の絶対値が 1 未満である必要十分条件は

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

$$2 > 1 + D > |T|$$

$$D = ad - bc, T = a + d$$

固有値 λ_1, λ_2 が実数の場合と複素数の場合に分けて
絶対値を評価すると上式を得る

モデルの改良

パラサイトが存在しないときでも ($P = 0$) ホスト個体密度には上限がある

ホストの増殖に密度効果を組み込んだモデルとして Ricker ロジスティックモデルを用いる

$$H_{t+1} = H_t \exp \left[r \left(1 - \frac{H_t}{K} \right) \right] \exp[-aP_t]$$

密度効果

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

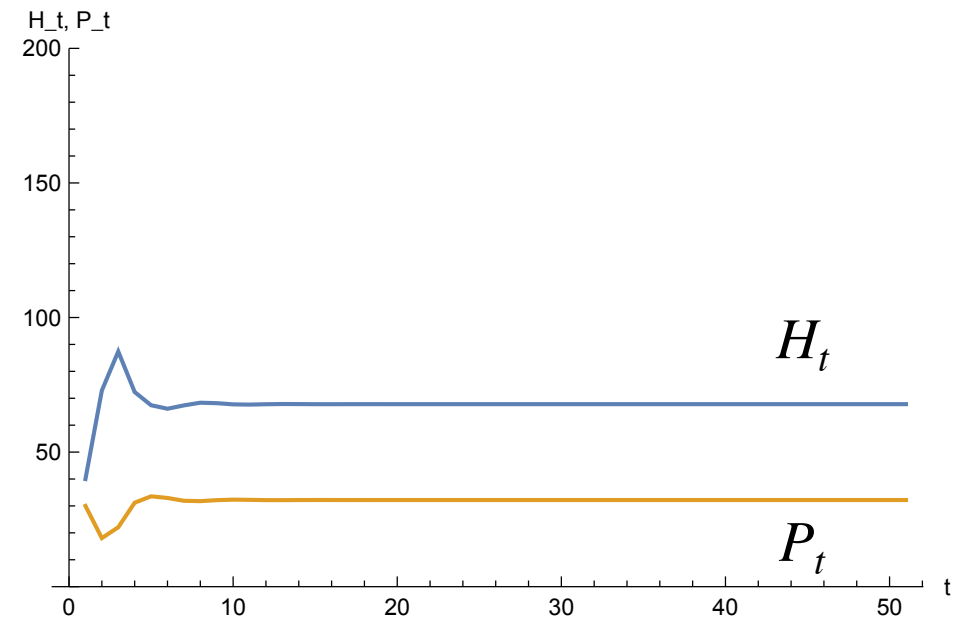
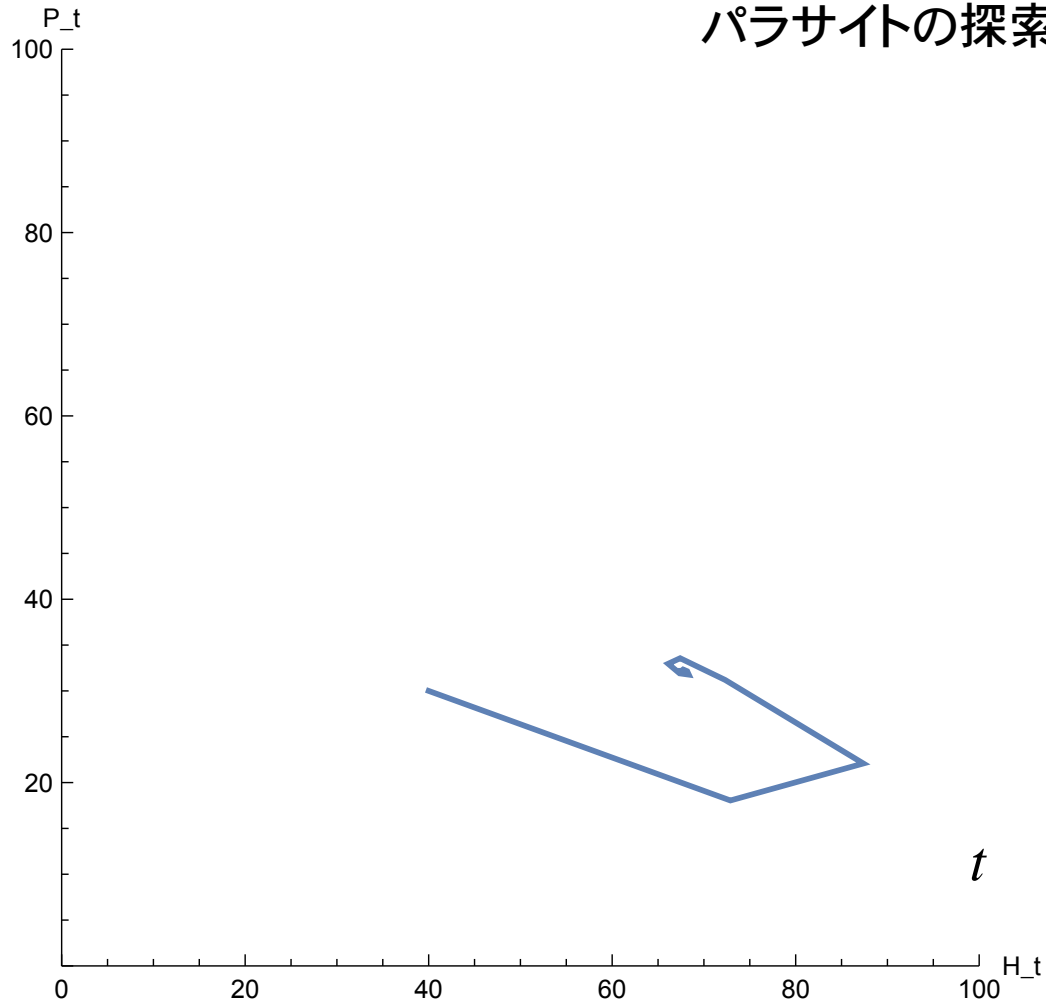
$P = 0$ の時、ホスト密度 H は r の値に依存して様々に変化する

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

Ricker ロジスティック増殖
安定解、周期解、カオス

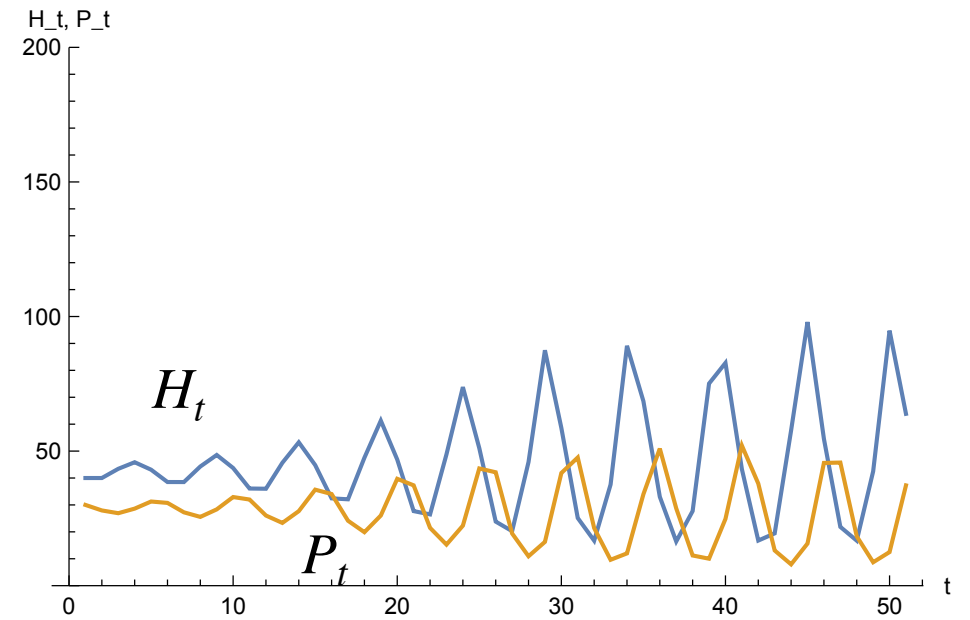
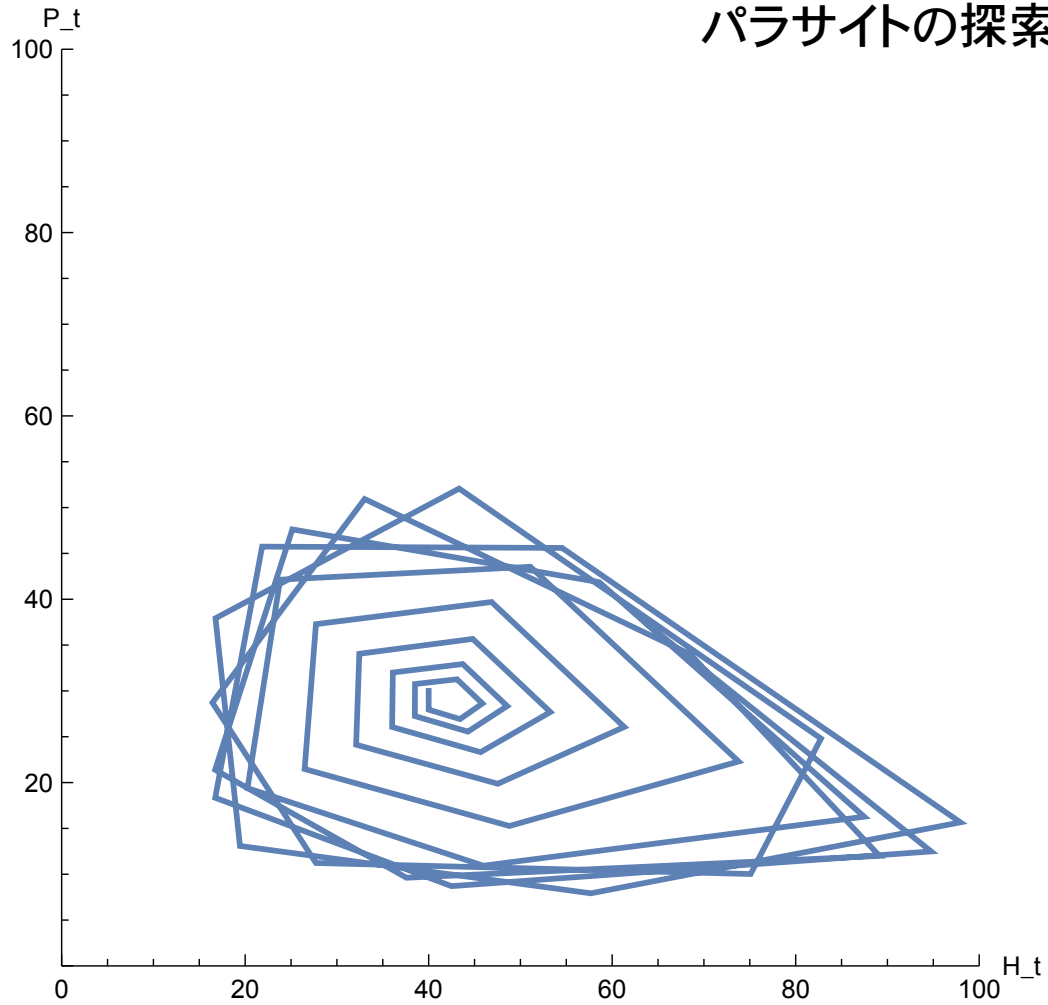
数値計算例 1

パラサイトの探索効率 a 小



数値計算例 2

パラサイトの探索効率 a 大



非ランダムな探索

ホストが一度も寄生されない確率が次式で与えられる場合

$$f(H_t, P_t) = \left(1 + \frac{aP_t}{k}\right)^{-k} \quad \text{平均が } \lambda = aP_t \text{ である負の二項分布の第ゼロ項}$$

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \left(1 + \frac{aP_t}{k}\right)^{-k} = \exp[-aP_t]$$

事象が k 回起きるまで、事象が起きなかった回数が x 回である確率

$$\text{負の二項分布} \quad f(x) = \binom{x+k-1}{x} p^k (1-p)^x$$

$$E[x] = k \frac{1-p}{p}, \quad \text{Var}[x] = k \frac{1-p}{p^2}$$

パラサイトの非ランダム探索モデル

$$H_{t+1} = R \left(1 + \frac{aP_t}{k} \right)^{-k} H_t$$

$$P_{t+1} = c \left\{ 1 - \left(1 + \frac{aP_t}{k} \right)^{-k} \right\} H_t \quad k \rightarrow \infty \text{ で Nicholson-Bailey に帰着}$$

非自明な平衡点 $H^* = \frac{kR(R^{1/k} - 1)}{ac(R - 1)}$

$$P^* = \frac{k(R^{1/k} - 1)}{a}$$

局所安定性解析

非自明な平衡点でのコミュニティ行列

$$A = \begin{pmatrix} 1 & \frac{kR(R^{1/k}-1)}{c(R-1)} \\ c(1-R^{-1}) & \frac{k(1-R^{-1/k})}{R-1} \end{pmatrix}$$

$$D = \frac{kR(1-R^{-1/k})}{R-1}$$

$$T = \frac{-1+k+R-kR^{-1/k}}{R-1}$$

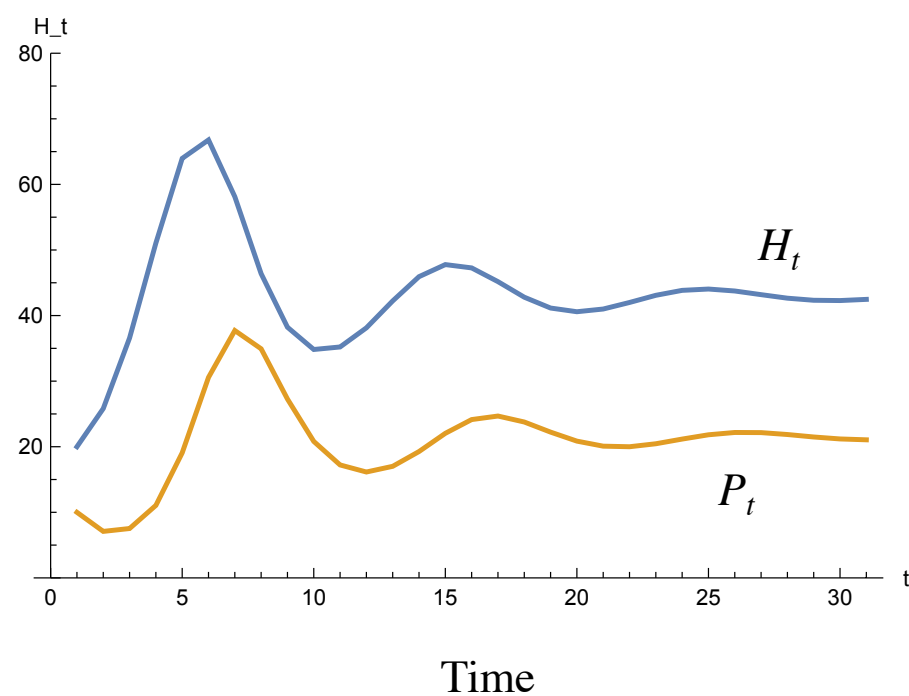
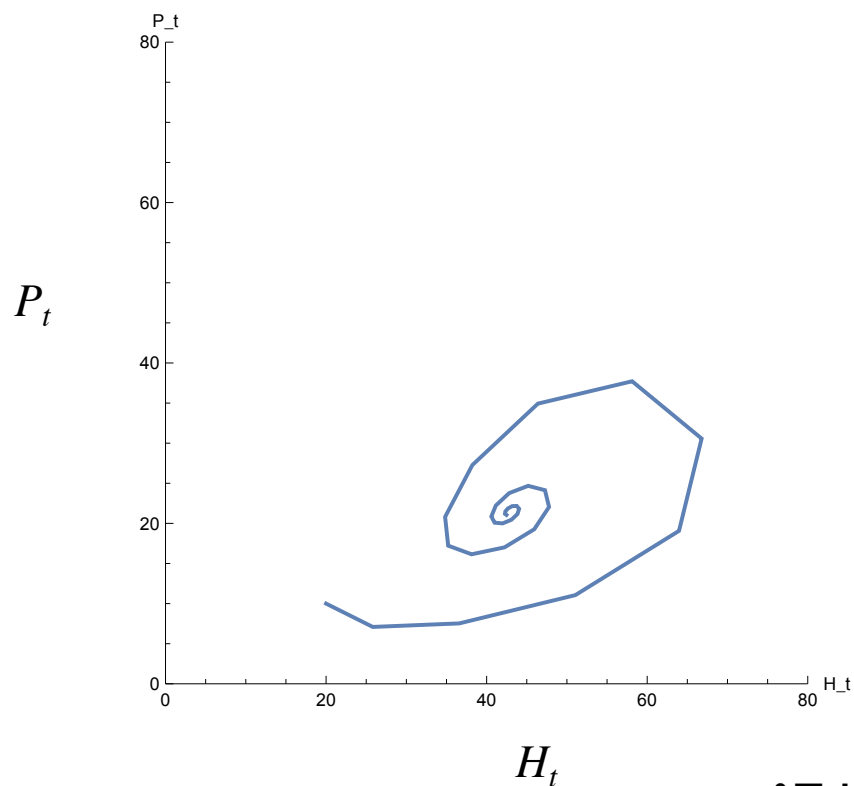
$k < 1$ の時 $2 > 1 + D > |T|$ を満たす \rightarrow 平衡点は局所的に安定

非ランダム探索モデル 数値計算

$$H_{t+1} = R \left(1 + \frac{aP_t}{k} \right)^{-k} H_t$$

$$a = 0.07, R = 2, c = 1, k = 0.5$$

$$P_{t+1} = c \left\{ 1 - \left(1 + \frac{aP_t}{k} \right)^{-k} \right\} H_t$$



パラサイトの非ランダム探索により個体群動態が安定化

非ランダム探索による系の安定化

$$H_{t+1} = R \left(1 + \frac{aP_t}{k}\right)^{-k} H_t \quad a = 0.07, R = 2, c = 1, k = 0.5$$

$$P_{t+1} = c \left\{1 - \left(1 + \frac{aP_t}{k}\right)^{-k}\right\} H_t \quad P_t = 0 \text{ の時ホストは指数増加}$$

ある宿主個体はランダム探索以上に何度も寄生されるが、
ほとんど寄生されない宿主個体が存在するため系は発散せず安定化

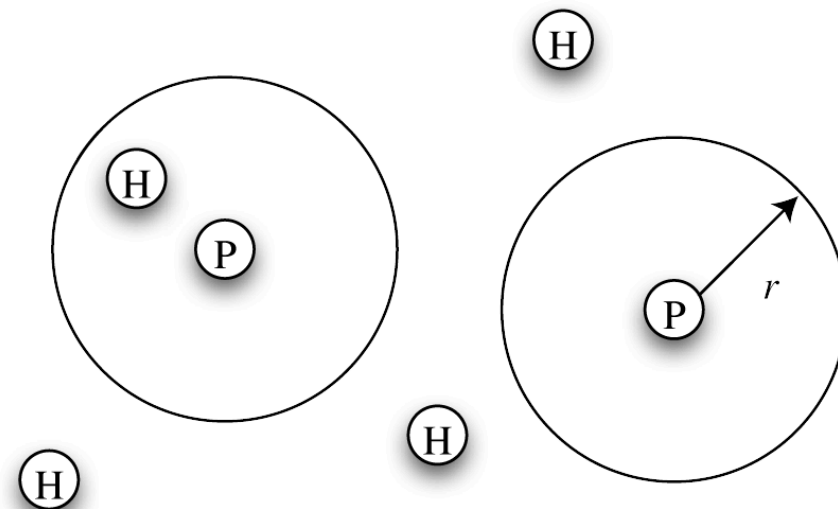
寄生回数が集中分布

寄生回数のはらつき度(標準偏差)と平均の関係

$$CV = \frac{s.d.}{mean} \propto k^{-1/2} \quad E[x] = k \frac{1-p}{p}, Var[x] = k \frac{1-p}{p^2}$$

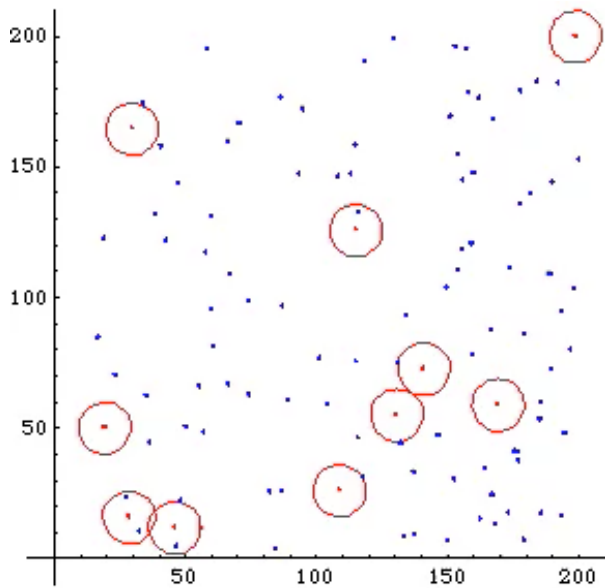
個体ベースモデル

- 1) Individual is assigned a position in two dimensional space $A = L \times L$
- 2) A host that falls within a parasite's area of discovery a is parasitized and produces one parasite offspring
- 3) A host, if not parasitized, produces b offspring
- 4) Offspring disperse according to a certain rule

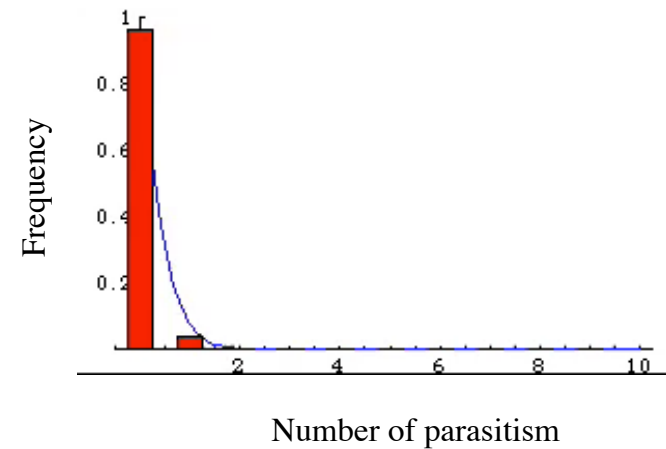
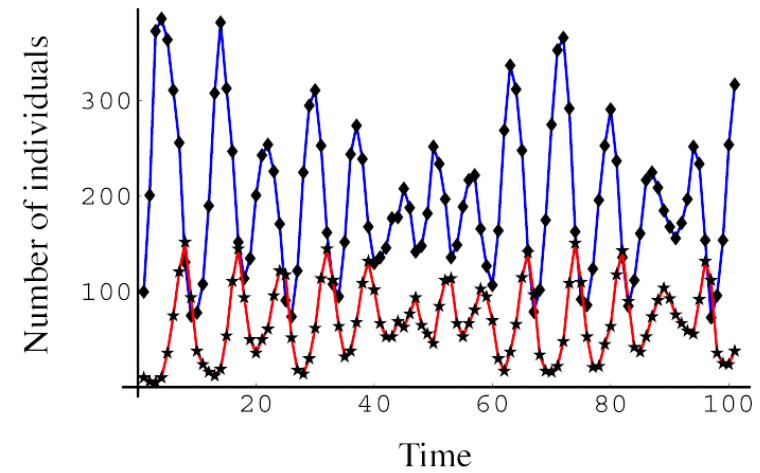


シミュレーション例・ランダム探索

ホスト、パラサイト個体はランダムに配置



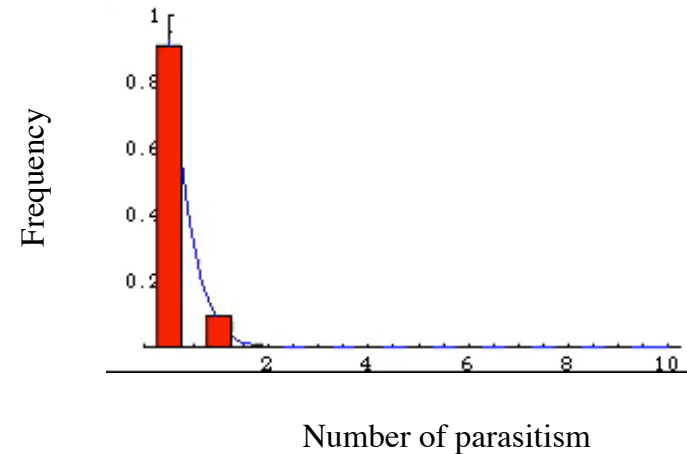
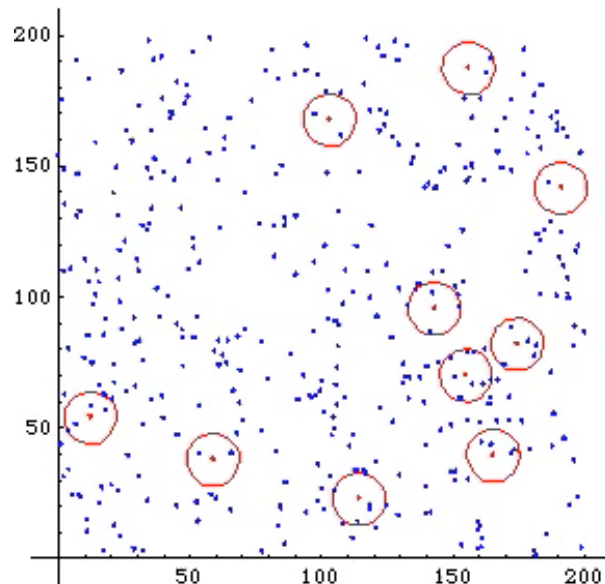
Hosts and parasites with area of discovery



— Poisson with $\lambda = aP$ $a = \frac{\pi r^2}{A}$

シミュレーション例・非ランダム探索

ホスト、パラサイト個体は親の近傍にとどまる(非ランダム探索)



赤:実際にホストが寄生された回数

青:ランダム探索(ポアソン分布)の場合の寄生された回数

あるホスト個体はほとんど寄生されないが、ランダム探索の場合よりもより多く寄生されるホスト個体が存在する(寄生の集中)

寄生関係のモデル

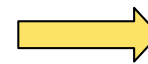
寄生者と宿主の利害は一致しないため、基本的に捕食・被食者の関係と同じ捕食モデル同様、寄生モデルでも個体群動態の振動が起こりうる

寄生系の実験系でも、個体密度に振動が起こる例が知られている

管理された実験系とモデルを比較することで、モデルの仮定の妥当性を検証可能。多くの場合で、寄生者の探索効率は寄生者密度や宿主密度に左右される。より詳細なモデル解析の必要性

Nicholson Bailey モデル

寄生確率: $f(H_t, P_t) = \exp[-aP_t]$



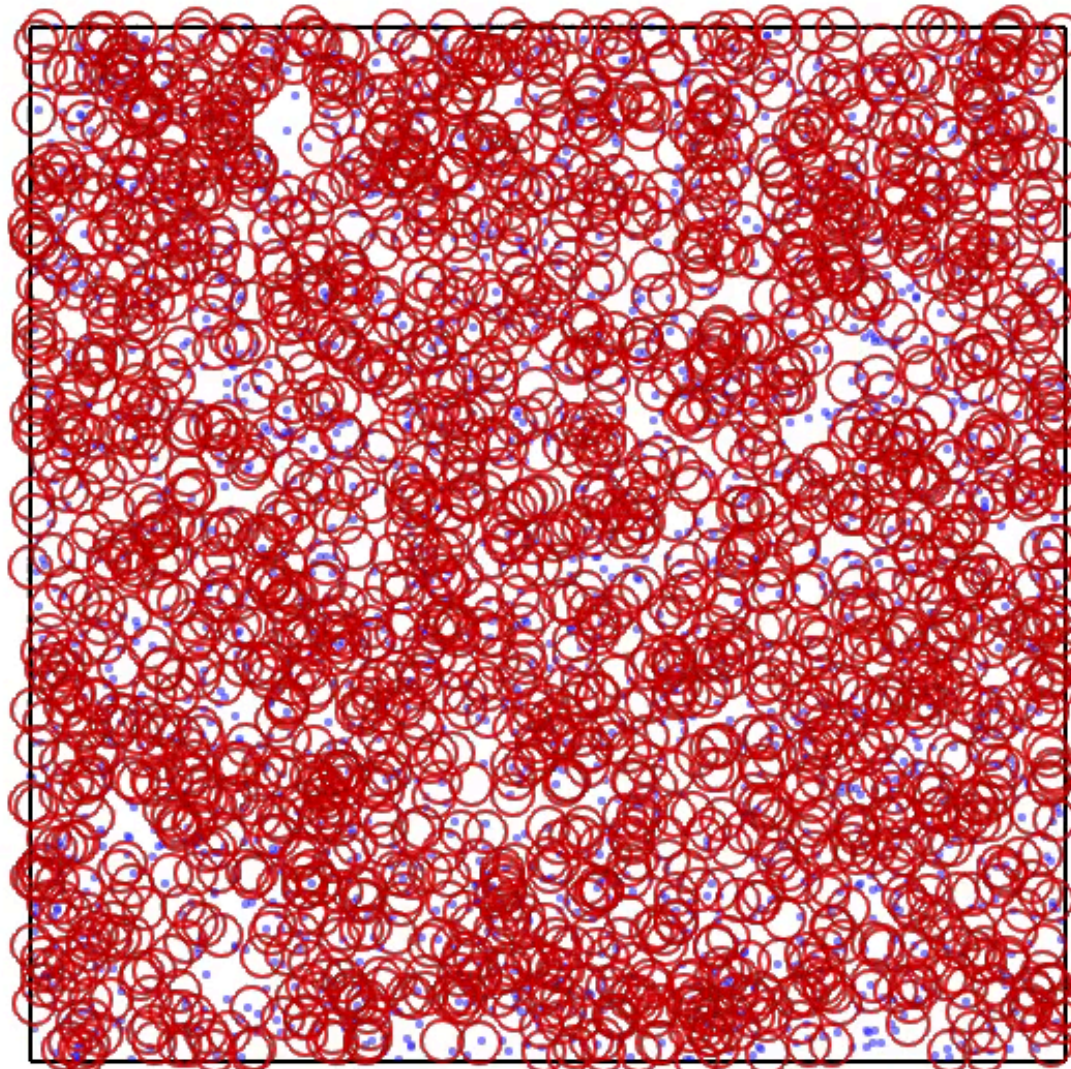
現実系

非ランダム探索、
パラサイト個体間の干渉

+空間構造

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



Pair Corr. Func.: HH, HP, PP

Space L = 1, F = 20, Radius host territory = 0.005, Radius para search = 0.02, CELLS = 50
Host dispersal = 0.01, Para dispersal = 00, Success parasitism = 1
Periodic boundary (Torus)
t = 0, pop size host = 2000, pop size para = 2000

問題 1

ホスト集団の無制限な増殖を抑える密度効果を組み込んだモデルについて

$$H_{t+1} = \exp \left[r \left(1 - \frac{H_t}{K} \right) \right] \exp[-aP_t] H_t$$

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

- 1) 適当な初期値 H_0, P_0 を取り、 H と P の時間変化を数値計算せよ。
 $r = 1, K = 100, c = 1$ と固定して、探索効率 a を様々な値で計算せよ
- 2) 探索効率 a および、 r の値を大きくすると H と P の振る舞いはどのように変化するか調べよ。Mathematica, Gnuplot などの視覚化ツールを使う

問題 2

寄生確率として次の関数を考える。

$$f(H_t, P_t) = \left(1 + \frac{\beta P_t}{k}\right)^{-k}$$

$$H_{t+1} = R \left(1 + \frac{\beta P_t}{k}\right)^{-k} H_t$$

$$P_{t+1} = cH_t \left\{1 - \left(1 + \frac{\beta P_t}{k}\right)^{-k}\right\}$$

上モデルに関して、平衡点を求め、平衡点の局所安定性を行え。
特に k の値が局所安定性に影響するかどうか注目せよ

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \left(1 + \frac{aP_t}{k}\right)^{-k} = \exp[-aP_t]$$