生物経済学研究会

テキスト 数理生物学入門 巖佐庸著

報告者 安橋正人[†]

第4章 離散時間モデル

1年に1世代を過ごす昆虫の個体動態群を考える。ここでは、前章までの微分方程式による連続時間モデルは考えない。ある年の個体数から次の個体数が計算されるような、離散時間モデルを検討する。

4.1 昆虫の動態

ロジスティック増殖の離散時間モデルを考える。

$$X_{t+1} = X_t + X_t r(1 - X_t/K) \quad (4.1)$$

低密度のとき ($X_t \rightarrow 0$) には個体数は毎世代 $1 + r$ 倍に増加するが、密度が高くなるにつれて増加率は落ちる。個体数が K を超えると、増加率は逆に減少する。

(1) 式のように、ある世代の個体数を前の世代の個体数の関数としてグラフに表したものを、再生産曲線という。

例えば、

$$X_{t+1} = X_t / (1 + bX_t) - cX_t \quad (4.2)$$

Ricker 式

$$X_{t+1} = X_t \exp[r(1 - X_t/K)] \quad (4.3)$$

などがある。個体数の変動の様式は以上のようなモデルで説明される (図 4.1)。

平衡状態は $X_{t+1} = X_t$ とおいて計算され、再生産曲線と $y = x$ の交点として求められる (図 4.2)。

(4.1) 式のモデルには、 $\bar{X} = 0$ と $\bar{X} = K$ という2つの平衡点がある^{*1}。 $r < 1$ のとき平衡点には下から近づき、 r が大きくなるにつれて平衡点への戻り方が次第に速くなる (図 4.3a)。 $1 < r < 2$

[†] 京都大学大学院経済学研究科修士課程1年、現代経済学専攻、吉田研究室所属。

e-mail: Hisao.Anbashi@mb4.seikyoku.ne.jp

*1 (4.1) 式において $X_{t+1} = X_t = \bar{X}$ とおくと、 $\bar{X}r(1 - \bar{X}/K) = 0$ が導かれる。

のときある年の密度が平衡値よりも低いと、次の年には平衡値を超えて高くなり最終的には平衡点に収束する（図 4.3b）。 $r > 2$ となると、平衡点には収束せず離れていく（図 4.3c）。このとき、周期 2 の安定な振動が出現する*2。

以上のような挙動を調べるために、平衡点のまわりで線形化しよう。モデルが $X_{t+1} = F(X_t)$ ならば、平衡状態では $\bar{X} = F(\bar{X})$ を満たす。平衡点からのずれを n_t とする。 $X_t = \bar{X} + n_t$ より

$$\begin{aligned}\bar{X} + n_{t+1} &= F(\bar{X} + n_t) \\ &= F(\bar{X}) + (dF/dX)n_t + (1/2)(d^2F/dX^2)n_t^2\end{aligned}$$

とテーラー展開する。 n_t に関する 2 次以上の項を無視すると、線形化方程式

$$n_{t+1} = (dF/dX)n_t \tag{4.4}$$

が得られる。

挙動は $\lambda = dF/dX$ の大きさと分類できる（図 4.4）。解は $n_t = n_0\lambda^t$ である。これより (a) $\lambda > 1$ (b) $0 < \lambda < 1$ (c) $-1 < \lambda < 0$ (d) $\lambda < -1$ でそれぞれ挙動を分類できる。力学系の挙動としては、 λ の絶対値が 1 を超えると不安定になる。(4.1) 式のモデルでは、平衡点で計算した微係数は $\lambda = dF/dX = 1 - r$ である*3。

r がさらに大きくなると周期 2 の振動解も不安定になり、周期 4 の振動、周期 8 の振動と、周期が 2 倍になる分岐が次々と生じる。そしてついにカオス (chaos) という状態に至る*4。そこでは、あらゆる周期の周期解が存在するのに加えて、その他の多数の点からスタートした軌道がどの周期解にも収束せず、ある領域を埋め尽くすように動き回る。系の動きはランダムな様相を示す。（図 4.5b）

4.2 時間遅れのあるダイナミクス

微分方程式で表現されている個体動態群の式 (1.2) において、密度調節の項に直接に時間遅れの項を入れてみよう。

$$dx/dt = rx(t)\{1 - x(t - \tau)/K\} \tag{4.5}$$

このモデルでは、 τ が $\pi/2r$ を超えると振動し始める。しかし、この系についてはそれ以上の分岐やカオスは生じない*5（図 4.7）。

*2 周期 2 の均衡とは、ある k_1 に対して $k_2 = \phi(k_1) \neq k_1$ かつ、 $\phi(k_2) = \phi(\phi(k_1)) = k_1$ が成立する場合である。

*3 $X_{t+1} = F(X_t)$ とおくと、 $dF/dX_t = 1 + r(1 - X_t/K) - r(X_t/K) = 1 + r - (2r/K)X_t$ 。平衡点では $X_t = K$ なので、 $dF/dt = 1 - r$ となる。また、 λ の分類より、上記の r についての結果が導かれる。

*4 一般に、周期 2 の均衡が存在することは、それ以上の周期の均衡が存在するための必要条件であるため、このような定常状態の近傍では、様々な周期均衡やカオス (chaos) 的変動の可能性もある。

*5 演習 4.3 参照。うまく解けませんでした。

4.3 寄生者と寄主の力学系

X_t を t 世代目にける寄主の数、 Y_t を寄生者の数として次のモデルを考える。

$$X_{t+1} = fX_t e^{-aY_t} \quad (4.6a)$$

$$Y_{t+1} = X_t(1 - e^{-aY_t}) \quad (4.6b)$$

平衡状態は、 $X_{t+1} = X_t = \bar{X}$, $Y_{t+1} = Y_t = \bar{Y}$ から計算され、 $\bar{X} = [f/a(f-1)] \log f$, $\bar{Y} = (1/a) \log f$ となる。これらの平衡点の安定性は、平衡点からのずれ $x_t = X_t - \bar{X}$ と $y_t = Y_t - \bar{Y}$ の従う式によって調べることができる。

$$\begin{pmatrix} x_{t+1} \\ y_{t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & -[f/(f-1)] \log f \\ (1-f/1) & [1/(f-1)] \log f \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix} \quad (4.7)$$

という行列方程式が得られる。平衡点近くでの挙動は、この2次正方行列の固有値から調べられる。固有値の絶対値がともに1より小さい場合には、 x_t も y_t も t が増すとゼロになるので平衡点は安定である。これに対し、固有値の一方でも1より大きな絶対値をもつと、平衡点は不安定になる*6。(4.7)式にある行列の固有値は、共役複素数の対で絶対値が1を超える。このことから、系が共存平衡点からわずかでもずれると系は振動し始め、振動は次第に大きくなり、共存平衡点は不安定である*7。

このモデルに系を安定化させるような機構を付け加える。寄生者に発見される回数が集中分布するように、寄生者に発見される回数が負の2項分布に従うと仮定し、

$$X_{t+1} = fX_t(1 + aY_t/k)^{-k} \quad (4.8a)$$

$$Y_{t+1} = X_t\{1 - (1 + aY_t/k)^{-k}\} \quad (4.8b)$$

とする。集中度指数 ($1/k$) が十分大きければ ($k < 1$)、平衡点は安定になる*8 (図 4.8)。

4.4 生物的防除

*6 付録 B を参照してください。

*7 $X_{t+1} = F(X_t, Y_t)$, $Y_{t+1} = G(X_t, Y_t)$ としてヤコビアンを求めれば、(4.7)式の行列が得られる。この行列を M としよう。固有値 λ_1, λ_2 は、 $\text{tr}M$ を M のトレース、 $\det M$ を M の行列式とすると、

$$\lambda_1, \lambda_2 = \{\text{tr}M \pm \sqrt{(\text{tr}M)^2 - 4(\det M)}\}/2$$

$$\lambda_1 + \lambda_2 = \text{tr}M, \quad \lambda_1 \lambda_2 = \det M$$

として表せる。固有値の積の絶対値は $f > 1$ のとき、 $f \log f / (f - 1)$ でこれは常に1より大きい。ゆえに、固有値の少なくとも一方の絶対値は1より大きくなる。

*8 先の(4.7)式と同様の方法で処理できる。平衡解は、 $\bar{X} = \{kf/a(f-1)\}(f^{1/k} - 1)$, $\bar{Y} = (k/a)(f^{1/k} - 1)$ である。

害虫を寄主として利用する天敵にいくつかの種類があった場合には、それらのすべてを導入するのか、それとも1種だけを導入すればよいのか問題になる。

寄主 X_t を利用する2種の寄生者 Y_t と Z_t を考える。これら3種は元の生息場所では共存しているものとする。寄主が寄生者に発見される回数は、種ごとに負の2項分布をしているとし、2種の寄生者から逃れられるかどうかは独立と仮定すれば、

$$X_{t+1} = fX_t(1 + aY_t/k)^{-k}(1 + bZ_t/k)^{-k} \quad (4.9a)$$

$$Y_{t+1} = X_t\{1 - (1 + aY_t/k)^{-k}\} \quad (4.9b)$$

$$Z_{t+1} = X_t(1 + aY_t/k)^{-k}\{1 - (1 + bZ_t/k)^{-k}\} \quad (4.9c)$$

このモデルでは、両方を導入した場合の害虫 X の平衡密度は、いずれか一方の天敵だけを導入した場合と比べて必ず低いことが示される。

逆に、天敵の2種が同一の手がかりを用いて寄主を探索する場合はどうだろうか。この場合を表現するモデルとしては以下のものがある。

$$X_{t+1} = fe^{r(1-X_t/K)}X_t(1 + aY_t/k + bZ_t/k)^{-k} \quad (4.10a)$$

$$Y_{t+1} = X_t\{1 - (1 + aY_t/k)^{-k}\} \quad (4.10b)$$

$$Z_{t+1} = X_t\{(1 + aY_t/k)^{-k}(1 + aY_t/k + bZ_t/k)^{-k}\} \quad (4.10c)$$

このモデルでは、天敵 Z だけを導入するほうが、両方を導入する場合よりも害虫の平衡密度が低くなることを証明できる。

付録B 離散時間の力学系の局所安定性解析

この付録はコンパクトにまとめられていますので、レジュメにまとめ直す必要はないと思います。詳しくは他のテキスト等を参照してください。