離散世代型ダイナミクス

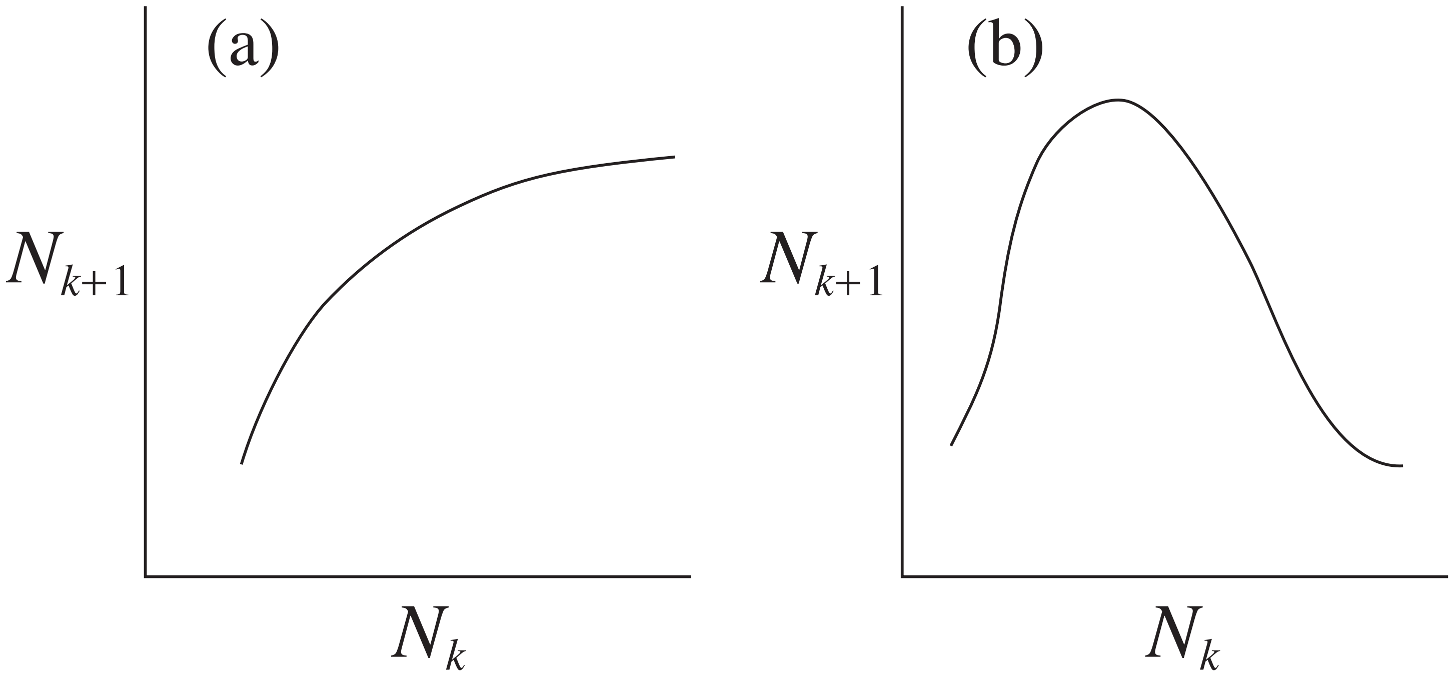
離散的な時間の単位

第○回目の季節，第○世代の第△生育段階，第○齢など　→　『世代』

（一世代単位時間 における個体群サイズ変化分）＝

＋　（一世代単位時間における個体群内の自然繁殖分）
－　（一世代単位時間における個体群内の自然死亡分）
＋　（一世代単位時間における個体群への外部からの移入分）
－　（一世代単位時間における個体群から外部への移出分）

増殖曲線



増殖曲線：(a) コンテスト型；(b) スクランブル型。

コンテスト型増殖曲線

個体群の増殖が「椅子とりゲーム型」である場合に期待される。

個体の存続・繁殖のためには，ある最低限の条件が必要であり，各生存個体が，必然的に，その条件を満たすように環境を利用している場合，与えられた個体群の生息環境において，その条件をみたすことのできる生存個体数には上限値 N_{max} がある。その上限値 N_{max} を超える分の個体は，その個体の存続・繁殖のための条件を満たすことができないので，個体群サイズは，生息環境の特性に依存して定まるその上限値 N_{max} までは大きくなれるが，それを超えた分は存続できない。

スクランブル型増殖曲線

たとえば，上記のコンテスト型についての記述における「個体の存続・繁殖のための最低限の条件を各生存個体が生息環境において必然的に利用する」という仮定が適用されない場合に現れる。

世代分離型増殖過程

個体群サイズ変動ダイナミクスが

$$N_{k+1} = \mathcal{B}_k(N_k)$$

で表される場合。

一回繁殖型一年生植物個体群における結実個体数

一回繁殖型の一年生であるとは，一年で成熟し，繁殖（結実）すると死亡するような植物個体の性質を指している。

第 k 世代目の結実個体数 N_k について，個体あたりの結実数を σ_k とすると，

個体群全体における結実総数：$\sigma_k N_k$

これは，結実直後の種子の総数に相当するだけなので，第 $k+1$ 世代目の結実個体数 N_{k+1} を定めるには，種子の内，どれだけが結実個体にまで成長するかを決めるダイナミクスが必要となる。

すなわち，第 k 世代目の結実個体から産み出された種子の結実個体までの生存率を与えなければならない。

この生存率が世代数kのみに依存する定数η_kの場合には,

$$\text{第}\, k+1\, \text{世代目の結実個体数：} \eta_k \sigma_k N_k$$

離散世代個体群サイズダイナミクスは，この場合,

$$N_{k+1} = \eta_k \sigma_k N_k$$

$$\downarrow$$

$$N_k = \left[\prod_{i=0}^{k-1} \eta_i \sigma_i \right] \cdot N_0 \quad (k \geq 1)$$

結実数と結実個体までの生存率がいずれも世代時間に依存しない定数であるならば,

$$\boxed{N_k = (\eta\sigma)^k \cdot N_0}$$

離散型logistic方程式

今，種子から結実個体までの生存率η_kと単位結実個体あたりの結実数σ_kの積$\eta_k\sigma_k$が結実個体密度（サイズ）N_kの単調減少関数である場合を考えてみよう：

$$\eta_k\sigma_k = \alpha_k - \rho_k N_k$$

$$\downarrow$$

$$\boxed{N_{k+1} = (\alpha_k - \rho_k N_k)\, N_k}$$

第k世代目の個体群サイズN_kが$\alpha_k - \rho_k N_k \geq 0$という条件，すなわち，$N_k \leq \alpha_k/\rho_k$という条件を満たさなければならない。

N_1を非負とするような**任意の**初期値N_0に対して，任意の世代kにおける個体群サイズN_kが非負であるためには，任意のk $(k = 0, 1, 2, ...)$に対して，

$$\frac{4\alpha_{k+1}}{\alpha_k^2} \geq \frac{\rho_{k+1}}{\rho_k}$$

という条件を満たすようなパラメータの変動系列$\{\alpha_k\}$，$\{\rho_k\}$でなければならない。

初期値N_0については，N_1を非負にするような初期値のみを考えればよいから，

$$N_0 \leq \frac{\alpha_0}{\rho_0}$$

という条件が必要である。

パラメータα_k，ρ_kが共に世代数kによらない定数α，ρの場合，

$$N_{k+1} = (\alpha - \rho N_k)\, N_k$$

パラメータへの拘束条件：

$$\rho N_0 \leq \alpha \leq 4.$$

個体群サイズ変動ダイナミクスを次のような変数変換の下に考えることにしよう：

$$x_k = \frac{\rho N_k}{\alpha} \quad (k = 0, 1, 2, \dots)$$

この変数変換後の個体群サイズに対応する変数 x_k の変動のダイナミクスは,

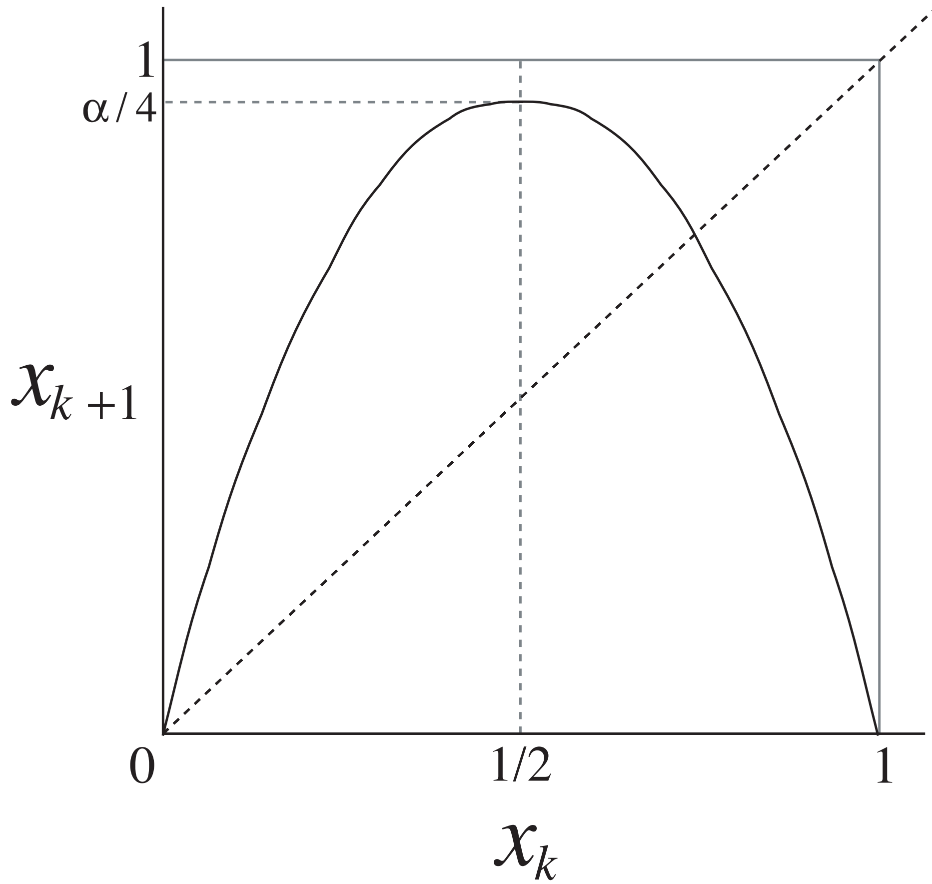
$$\boxed{x_{k+1} = \alpha\,(1 - x_k)\,x_k}$$

で与えられ，そのダイナミクスは定性的に N_k のダイナミクスと同等なものである。

■拘束条件：$x_0 \leq 1$ かつ $\alpha \leq 4$.

→ **離散型logistic方程式**（discrete logistic equation）

離散型logistic方程式による個体群変動



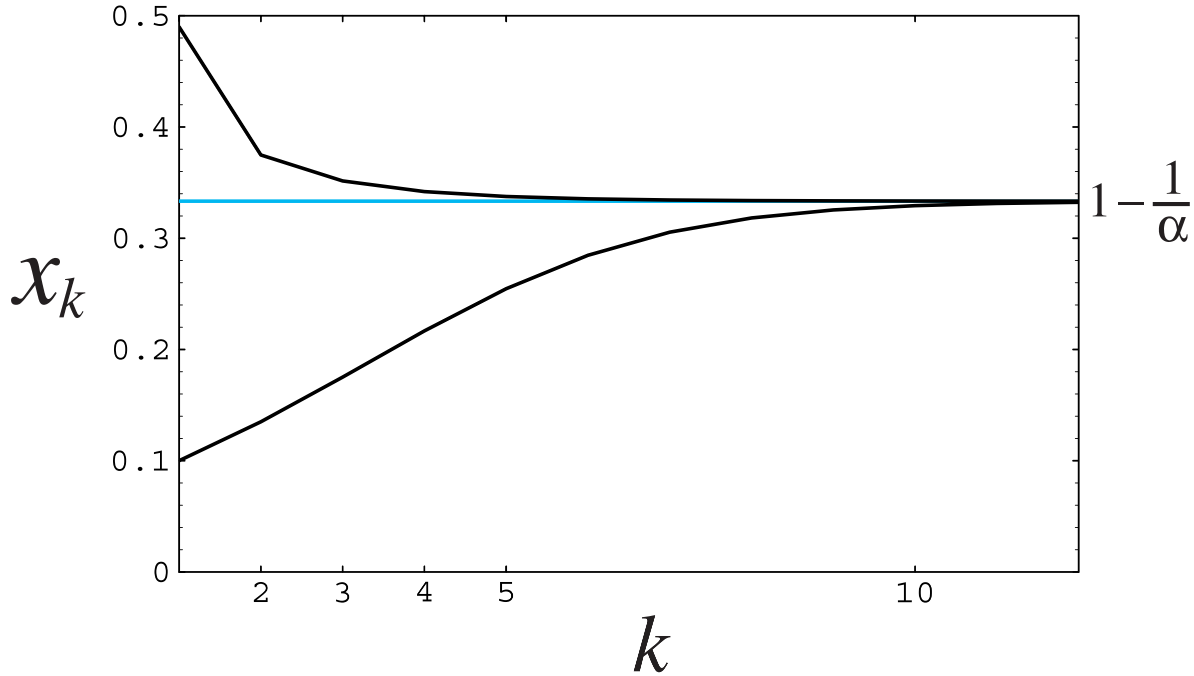
logistic 写像。スクランブル型増殖曲線（reproduction curve) を表す。

$x_{k+1} = \alpha(1 - x_k)x_k$，$0 < \alpha \leq 1$ の場合：

任意の初期値 x_0（$0 \leq x_0 \leq 1$）に対して，$k \to \infty$ のとき，$x_k \to 0$ である。
すなわち，個体群は絶滅に向かう。このとき，個体群は単調に減少してゆく。

$x_{k+1} = \alpha(1 - x_k)x_k$，$1 < \alpha \leq 2$の場合：

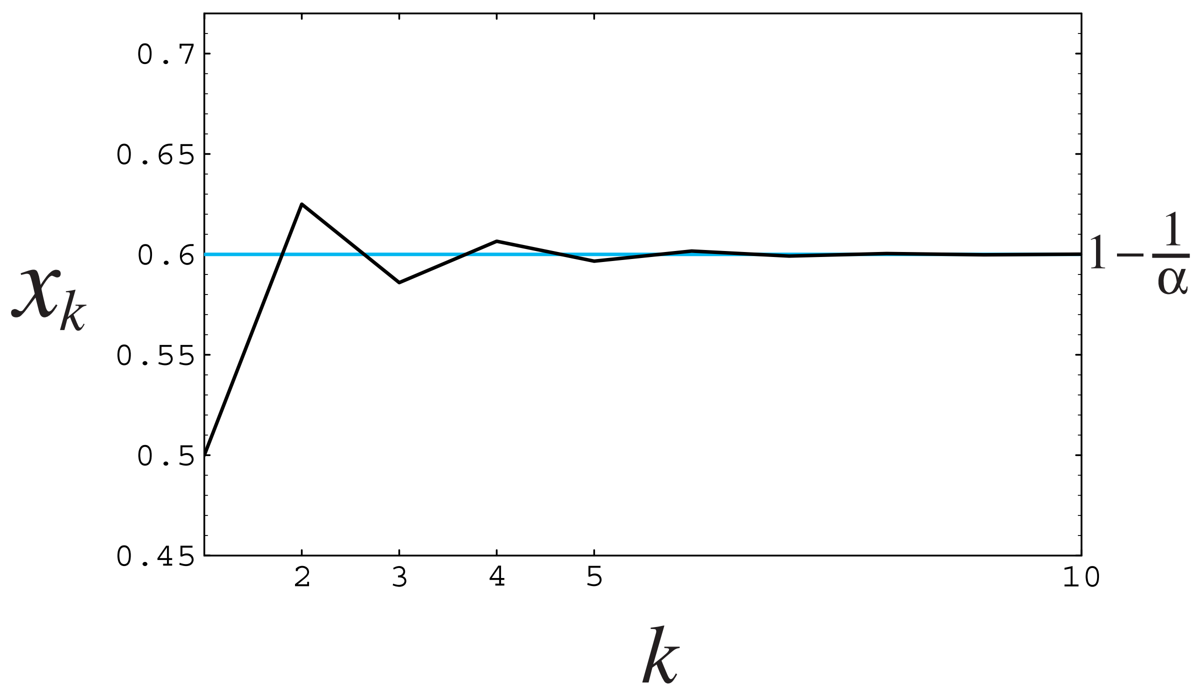
任意の初期値x_0（$0 \leq x_0 \leq 1$）に対して，$k \to \infty$のとき，$x_k \to 1 - 1/\alpha$である。すなわち，個体群はパラメータαの値によって唯一定まる定常サイズに向かって漸近する。ただし，十分に世代を経た後は，単調に（減少するか増加するかは初期値によるが）この定常サイズに漸近する。



離散型 logistic 方程式による個体群サイズ変動。$\alpha = 1.5$ の場合の数値計算。初期値として，0.1 と 0.49 の場合を示した。単調に定常値に漸近する。

$x_{k+1} = \alpha(1 - x_k)x_k$，$2 < \alpha \leq 3$ の場合：

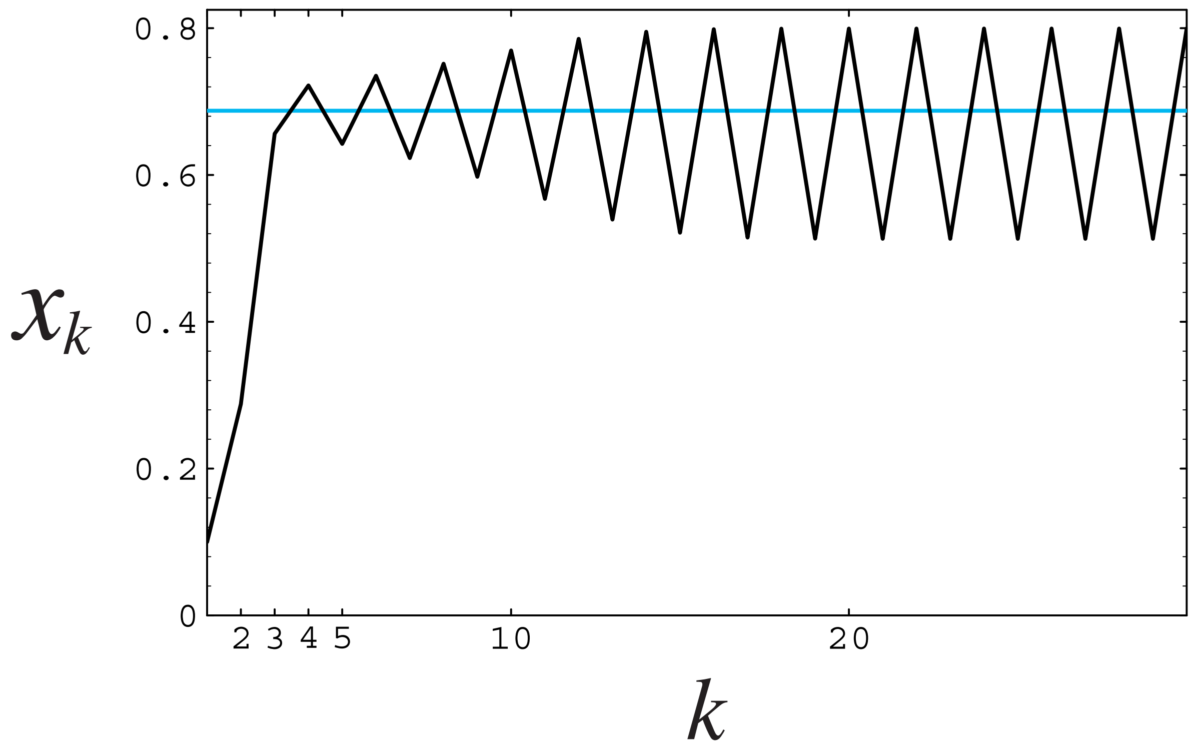
この場合も，任意の初期値 x_0（$0 \leq x_0 \leq 1$）に対して，$k \to \infty$ のとき，$x_k \to 1 - 1/\alpha$ である。すなわち，個体群はパラメータ α の値によって唯一定まる定常サイズに向かって漸近する。ただし，この場合には，個体群サイズは，減衰振動しながらこの定常サイズに漸近する。



離散型 logistic 方程式による個体群サイズ変動。$\alpha = 2.5$ の場合の数値計算。減衰振動しながら定常値に漸近する。

$x_{k+1} = \alpha(1 - x_k)x_k$，$3 < \alpha \leq 1 + \sqrt{6}$ の場合：

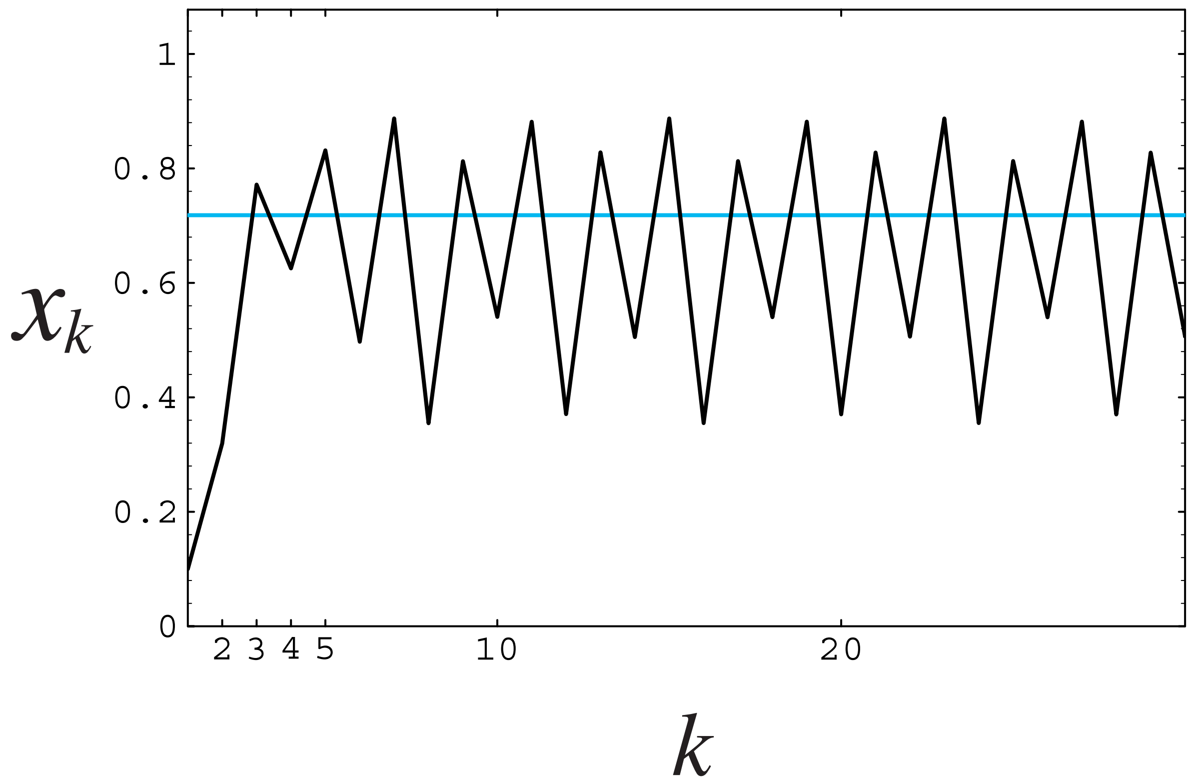
任意の初期値 x_0（$0 \leq x_0 \leq 1$）に対して，$k \to \infty$ のとき，x_k の世代変動は，パラメータ α の値によって唯一定まる 2 周期の振動に漸近する。すなわち，x_k の値の遷移が $ABABAB\cdots$ という特定の二つの値 A と B の交互繰り返しになるような定常状態に漸近する。



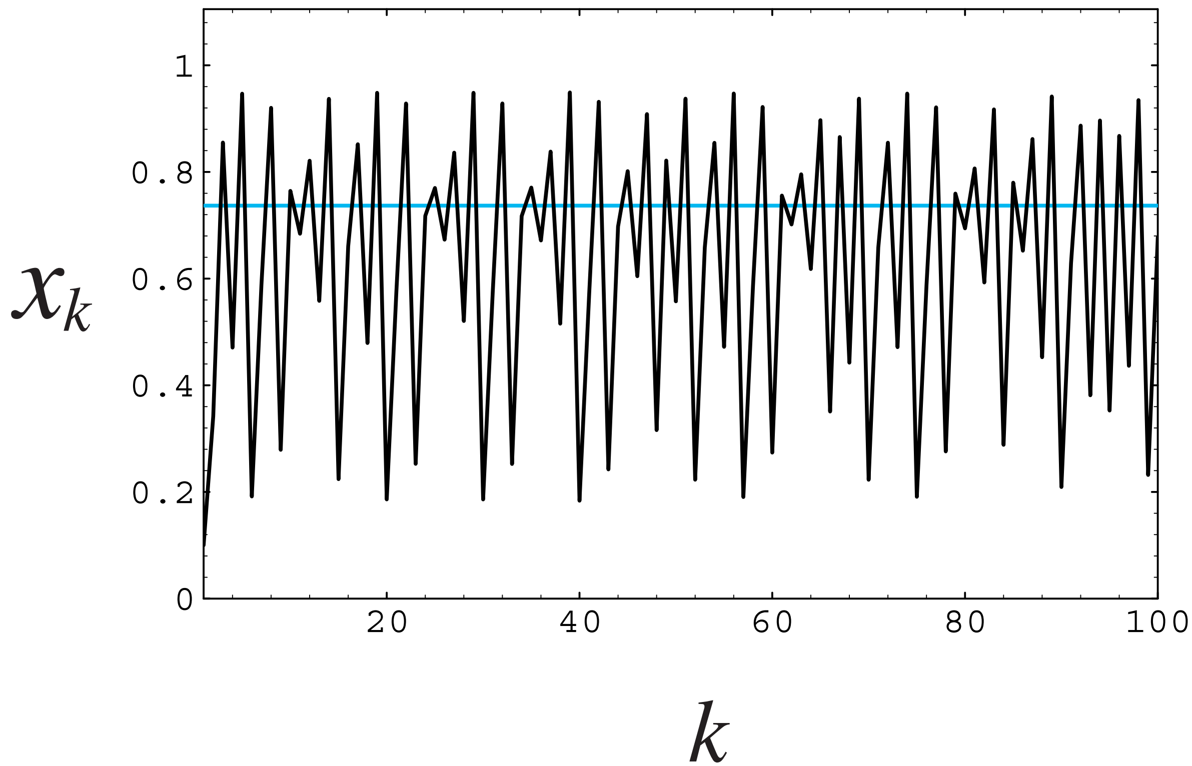
離散型 logistic 方程式による個体群サイズ変動。$\alpha = 3.2$ の場合の数値計算。十分な世代を経た後，２周期状態に漸近する。

$x_{k+1} = \alpha(1 - x_k)x_k$, $\alpha > 1 + \sqrt{6}$ の場合：

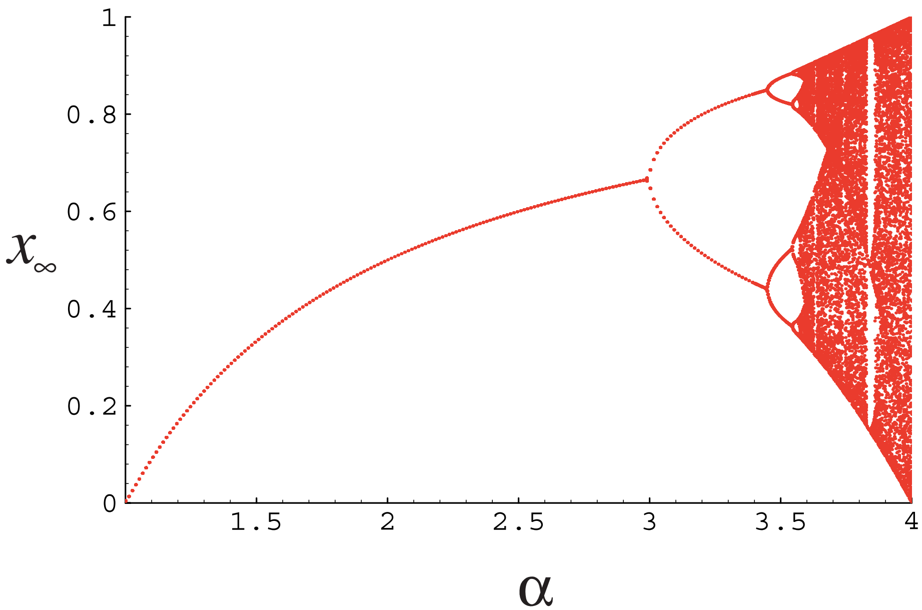
パラメータαのこの範囲において，式による離散力学系はその秘めた特性を顕にする。

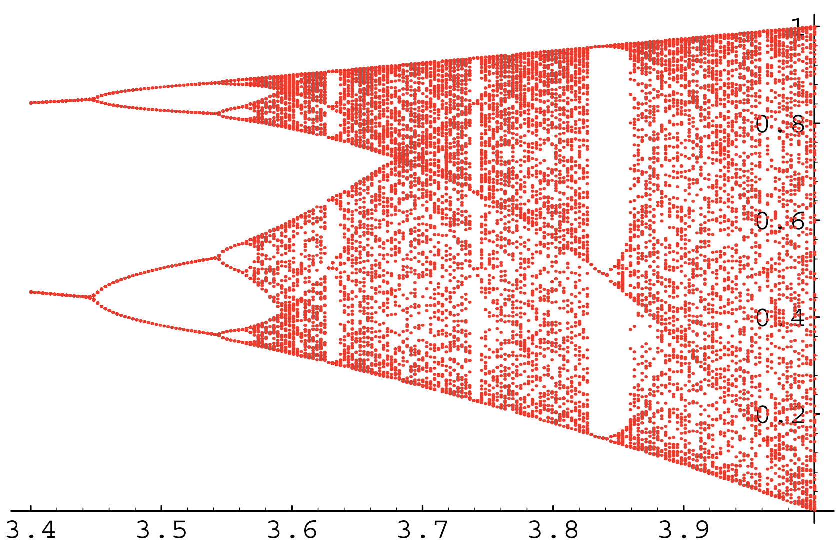


離散型 logistic 方程式による個体群サイズ変動。$\alpha = 3.5$ の場合の数値計算。十分な世代を経た後，4 周期状態に漸近する。



離散型 logistic 方程式による個体群サイズ変動。$\alpha = 3.8$ の場合の数値計算。





離散型 logistic 方程式による個体群サイズの $k \to \infty$ でとりうる値 x_∞。1 $\leq \alpha \leq$ 4 の場合の数値計算。[解の分岐図。熊手型分岐を示す]

Verhulst モデル

今，連続型logistic増殖過程を時間間隔hで見る。

時刻$t = kh$における個体群サイズ$N_k = N(kh)$：

$$N_k = \frac{r_0}{\beta - \left\{\beta - \frac{r_0}{N(0)}\right\} e^{-r_0 kh}}$$

時刻$t = (k+1)h$における個体群サイズ$N_{k+1} = N((k+1)h)$：

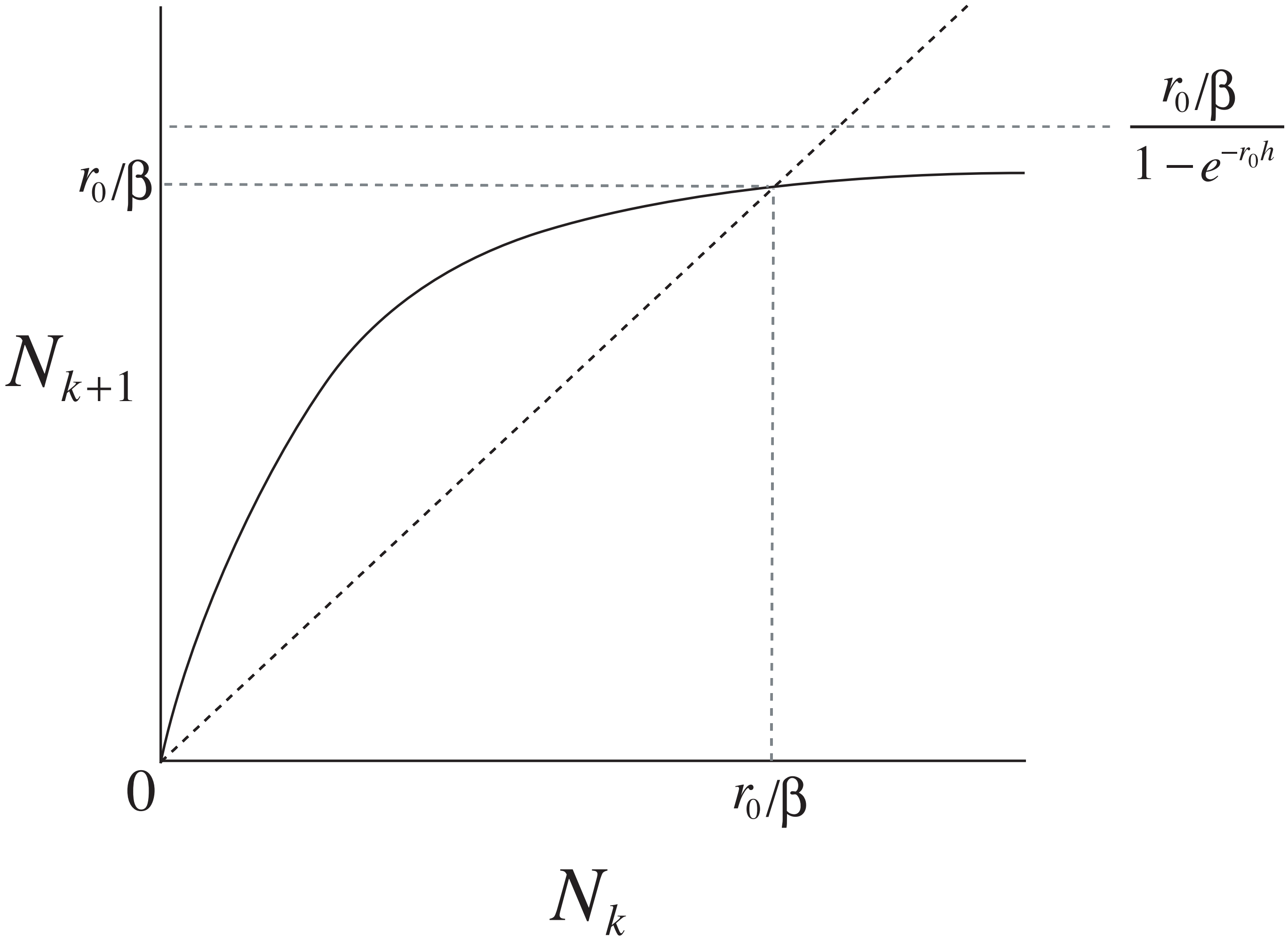
$$N_{k+1} = \frac{r_0}{\beta - \left\{\beta - \frac{r_0}{N(0)}\right\} e^{-r_0 (k+1)h}}$$

$$N_{k+1} = \frac{1}{1+\phi_{r_0}(h)\beta N_k} \cdot e^{r_0 h} N_k.$$

$$\phi_{r_0}(h) = \frac{e^{r_0 h} - 1}{r_0}$$

$$N_{k+1} = \frac{N_k}{a + bN_k}.$$

$\rightarrow$ **Verhulst モデル，Beverton–Holt モデル**



Verhulst 写像。コンテスト型増殖曲線を表す。

Rickerモデル

$$\frac{1}{N(t)}\frac{dN(t)}{dt} = r(N(t), t)$$

$$\downarrow$$

$$\frac{d \log N(t)}{dt} = r(N(t), t).$$

$$\downarrow$$

$$\frac{\log N(t + \Delta t) - \log N(t)}{\Delta t} \approx r(N(t), t)$$

$$\downarrow$$

$$\log N(t + \Delta t) \approx \log N(t) + r(N(t), t)\Delta t$$

すなわち,

$$N(t+\Delta t) \approx N(t) \cdot e^{r(N(t),t)\Delta t}$$

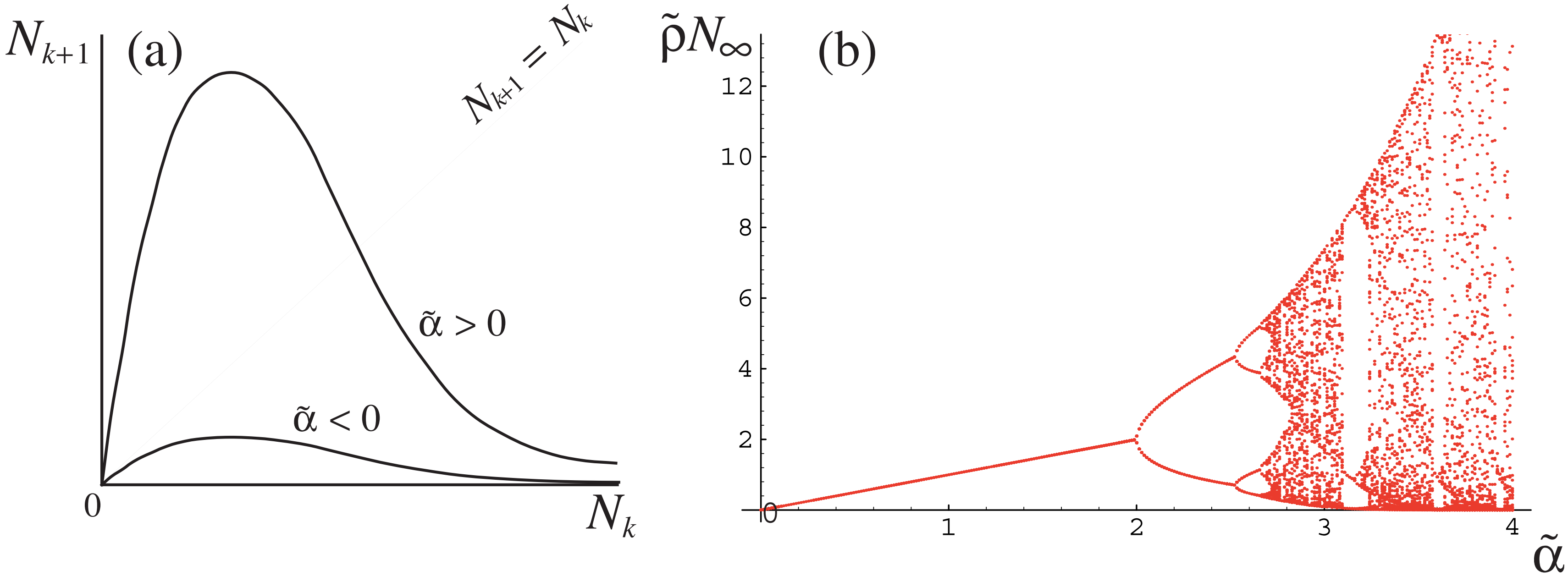
$r(N(t),t) = r_0(t) - \beta(t)N(t)$ の場合,

$$N(t+\Delta t) \approx N(t) \cdot e^{[r_0(t)-\beta(t)N(t)]\Delta t}$$

$$\downarrow$$

$$\boxed{N_{k+1} = N_k \cdot e^{\tilde{\alpha}_k - \tilde{\rho}_k N_k}.}$$

$\rightarrow$ **指数関数型離散**logistic**増殖過程**（discrete exponential logistic growth），
Rickerモデル

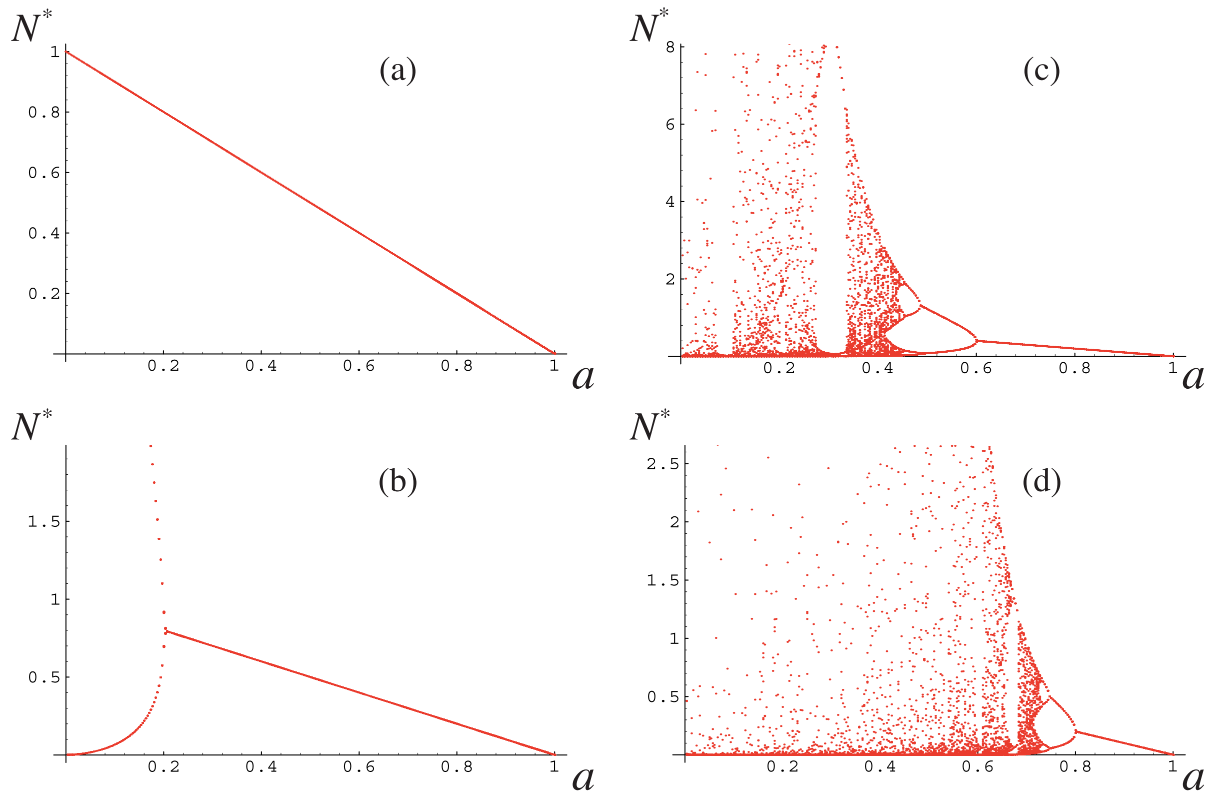


(a) 指数関数型 logistic 写像；(b) 指数関数型離散 logistic 増殖過程による個体群サイズダイナミクスにおける $k \to \infty$ においてとりうる値 N_∞ に関する数値計算［解の分岐図。熊手型分岐を示す］。写像は，スクランブル型増殖曲線を表している。$\tilde{\alpha}_k = \tilde{\alpha}$，$\tilde{\rho}_k = \tilde{\rho}$ の場合。$\tilde{\alpha} < 0$ の場合には，写像から明らかなように，$N_\infty = 0$ である。$\tilde{\alpha}$ は，4 以上の任意の値もとりうる。

拡張Verhulstモデル

$$N_{k+1} = \frac{N_k}{[a + bN_k]^{\theta}}.$$

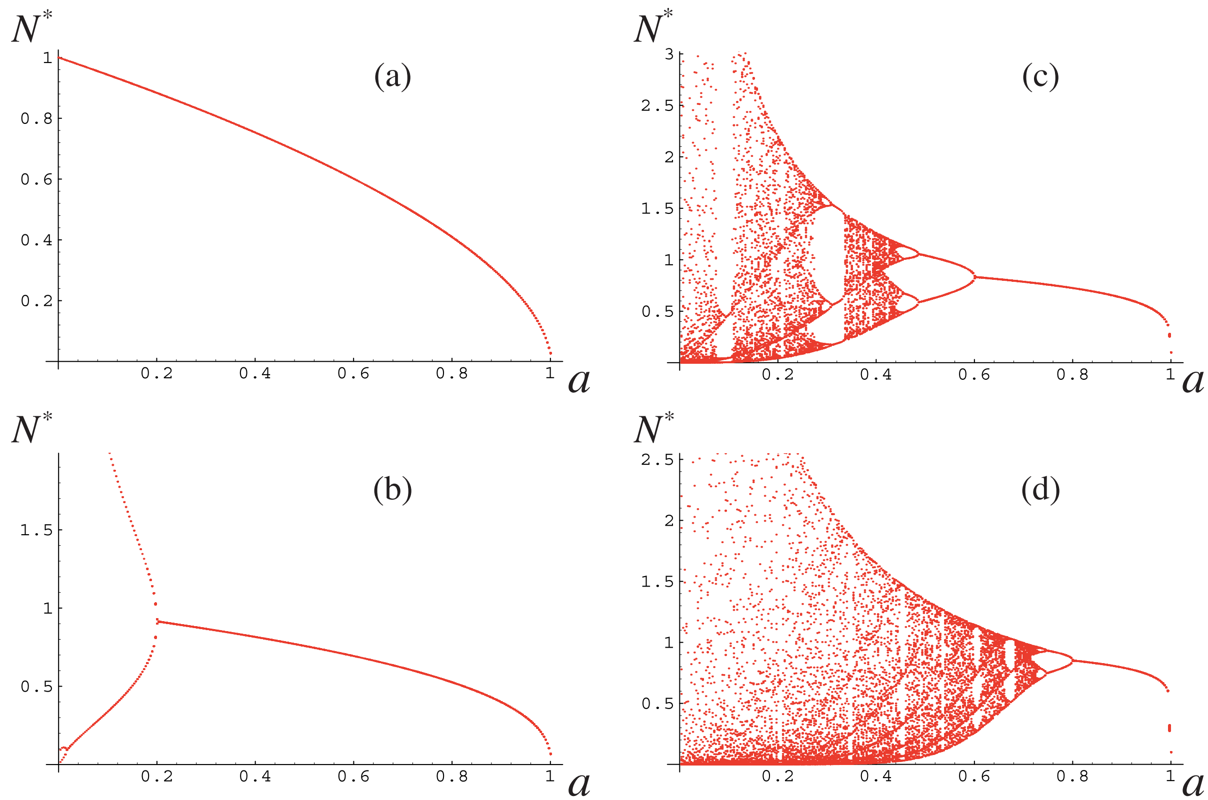
a，b，θ は，全て正の定数パラメータである。パラメータ θ は，単位個体群サイズあたり増殖率の個体群サイズ（密度）への感受性の強さを表しており，大きければ大きいほど単位個体群サイズあたり増殖率の個体群サイズへの感受性が強く，個体群サイズが増加した場合の増殖率減少が急激になる。



拡張 Verhulst モデルによる個体群サイズの $k \to \infty$ でとりうる値 N^*。$b = 1$, $0 < a < 1$ の場合の数値計算。(a) $\theta = 1.8$; (b) $\theta = 2.5$; (c) $\theta = 5.0$; (d) $\theta = 10.0$. $a \geq 1$ の場合には，$N^* = 0$ である。$\theta \leq 2$ かつ $0 < a < 1$ の場合，$N^* = (1 - a)/b$ である。$\theta > 2$ かつ $0 < a < 1$ の場合，平衡解 N^* は，周期倍加現象を伴う熊手型分岐を示す。θ (> 2) が十分に大きく，a が十分に小さい場合，平衡状態 N^* は，カオス変動になる。

$$N_{k+1} = \frac{N_k}{a + \{bN_k\}^{\theta}}.$$

ここでも，式による数理モデリング同様，a，b，θ は，全て正の定数パラメータであり，パラメータ θ は，単位個体群サイズあたり増殖率の密度依存性の強さを表している。



拡張 Verhulst モデルによる個体群サイズの $k \to \infty$ でとりうる値 N^*。$b = 1$，$0 < a < 1$ の場合の数値計算。(a) $\theta = 1.8$; (b) $\theta = 2.5$; (c) $\theta = 5.0$; (d) $\theta = 10.0$. $a \geq 1$ の場合には，$N^* = 0$ である。$\theta \leq 2$ かつ $0 < a < 1$ の場合，$N^* = [(1-a)/b]^{1/\theta}$ である。$\theta > 2$ かつ $0 < a < 1$ の場合，平衡解 N^* は，周期倍化現象を伴う熊手型分岐を示す。θ (> 2) が十分に大きく，a が十分に小さい場合，平衡解 N^* は，カオスになる。