

5 差分モデル



生物個体群における繁殖過程のほとんどは、時間的に離散な単位（季節、生育段階、年齢など）による制約を受けており、個体群サイズの時間変動が、連続時間ではなく、ある時間ステップ（第○回目の季節、第○世代の第△生育段階、第○齢など）による離散的な時系列として存在する例は少なくない。ある時間ステップによる離散的な時系列として現れるそのような個体群サイズ変動に対する数理モデリングとして、離散時間型数理モデルは1つの選択肢である。

■ 差分方程式による数理モデル

時系列 k 番目の個体群サイズを N_k と表せば、 N_k から N_{k+1} への個体群サイズ変化は、その単位時間ステップ内における個体群サイズ増減に関わる因子の働きにより、差分方程式として、

$$N_{k+1} - N_k = \Psi_k(N_k, N_{k-1}, \dots)$$

の形で表現できる。適当な初期条件とこのような差分方程式によって時系列 $\{N_k\}_{k=0}^{\infty}$ が定まるとき、上式は離散力学系（discrete dynamical system）を定めるという。

上の差分方程式による数理モデルで最も単純なものは、 $\Psi_k = \Psi(N_k)$ の場合、つまり、 k 番目から $k+1$ 番目の時系列に至る単位時間ステップにおける個体群サイズ変化分が k 番目の個体群サイズ N_k のみによって定まる場合である。そのような離散時間型数理モデルとして次のロジスティック写像（logistic map）はよく知られたものの一つである。

$$x_{k+1} = a(1 - x_k)x_k$$

この数理モデルは、常微分方程式によるロ

ジスティック方程式との関連で離散型ロジスティック方程式と呼ばれることもある。1970年代前半に、英国の数理生物学者 R. May (1936–2020) がこの離散時間型数理モデルについて行った数理的研究は、今では数理的概念として通用となったカオス（chaos）研究の格好の素材となるその特性を明らかにし、多くの研究者をカオス理論の研究に誘うこととなったことで知られる。ただし、先立つ1960年代に、森下正明や J. Maynard Smith が同じ数理モデルを用いた数理生物学的研究を発表していた。

一方、1953年に、Fujita and Utida は、世代分離型の数理モデル

$$N_{k+1} = \left(\frac{1}{b + cN_k} - \sigma \right) N_k$$

を用いて、マメ類につくマメゾウムシの個体数密度変動の実験データを解析する先駆的な研究を行った。また、時間離散型数理モデル

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

は、1957年に R. J. H. Beverton と S. J. Holt により水産学応用の研究に用いられ、今日、しばしば、Beverton–Holt モデルと呼ばれる。数理的には、この Beverton–Holt モデルが常微分方程式によるロジスティック方程式に対応する離散時間型数理モデルを表す差分方程式である。これら以外にも、漁業資源管理における成熟魚類の貯蔵量に関する問題に適用された Ricker–Moran モデルなど、よく知られた離散時間型数理モデルは少なからずある。

個体群ダイナミクスの数理モデル解析において、平衡状態の存在性や安定性について調べることは必須である。平衡状態 $N = N^*$ の局所安定性は、平衡状態近傍における摂動 $n_k = N_k - N^*$ の変動を調べることによって解析できる。そして、特に、 $\Psi_k = \Psi(N_k)$

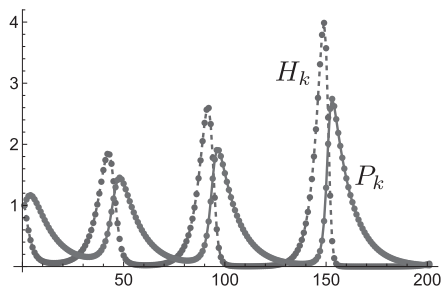


図1 Nicholson-Bailey モデルによる個体群サイズ変動例 (口絵1 参照)

$H_0 = 1.0$; $P_0 = 1.0$; $r = 1.3$; $\alpha = 0.5$; $\theta = 0.9$; $b = 0.5$.

の形の離散時間型数理モデルについては、大域安定性の解析手法として有効な蜘蛛の巣図法 (cobwebbing method) もあり、局所安定性解析と相補的に用いることで定常状態や時系列の特性について数理的に調べることが比較的容易である。

■複数種相互作用モデル

宿主-寄生者、あるいは、餌-捕食者の個体群ダイナミクスについて、オーストラリアの昆虫学者 A. J. Nicholson (1895–1969) と物理学者 V. A. Bailey (1895–1964) が 1930 年代に発表した次の数理モデルは、現在、複数種相互作用ダイナミクスについての基本モデルとして Nicholson-Bailey モデルと呼ばれている (特に $\theta = 0$ の場合)。

$$\begin{cases} H_{k+1} = re^{-\alpha P_k} H_k \\ P_{k+1} = \theta P_k + b(1 - e^{-\alpha P_k}) H_k \end{cases}$$

この数理モデルでは、寄生者個体群サイズ P は、ゼロ (絶滅) に漸近するか、宿主個体群サイズ H とともに徐々に無限大に向かう励起振動を伴う変動を示す (図 1)。

宿主-寄生者ダイナミクスモデルを含む 2 種以上の個体群の相互作用を含む数理モデルの平衡状態については、局所安定性解析は可能ながら、蜘蛛の巣図法のような大域安定性を調べる通用の解析手法は存在し

ないので、個々の数理モデルの特性に応じた数理的手法を工夫することが必要である。

■ハイブリッドモデル

差分方程式による数理モデリングにおいては、単位時間ステップにおける個体群ダイナミクスの詳細は、差分方程式を記述する関数 Ψ に埋め込まれる。一方、単位時間ステップにおける個体群ダイナミクス (の一部) を微分方程式による数理モデルで陽に与える数理モデリングも可能であり、その場合、 Ψ は、微分方程式による単位時間ステップ内の個体群ダイナミクスによって定まる最終 (例えば、平衡) 状態が定める値により次の時間ステップの個体群サイズを定めるものとなる。そのように離散時間と連続時間によるダイナミクスを合理的に複合した数理モデルは、しばしば、ハイブリッドモデルと呼ばれる。例えば、連続空間内での相互作用を積分で組み込んだ差分方程式による数理モデルもその一種である。

(瀬野裕美)

文 献

- 1) Elaydi, S. N. and Cushing, J. M. (2025) *Discrete Mathematical Models in Population Biology: Ecological, Epidemic, and Evolutionary Dynamics*. Springer Nature Switzerland AG.
- 2) Lutscher, F. (2019) *Integro-difference Equations in Spatial Ecology*. Springer Nature.
- 3) Seno, H. (2022) *A Primer on Population Dynamics Modeling: Basic Ideas for Mathematical Formulation*. Springer Singapore.

13 ダイナミックプログラミング



有限または無限の段階による決定の連鎖において何らかの目的関数（例えば、利得、損失など）の最適化（最大化あるいは最小化）問題を扱う数理的手法の一つがダイナミックプログラミング（dynamic programming: DP, 動的計画法）である。ある段階における選択肢の決定が引き続く段階における選択肢の決定系列に影響を及ぼす場合に、多段階の決定系列全体についての目的関数の最適化は、必ずしも、各段階毎における選択決定による各段階での目的関数の最適化の系列を与えるものとはならない。R. E. Bellman (1920–1984) がこのような問題を扱う数理的手法として開発したのが DP である。

■ 状態変数

多段階の選択決定において、各段階における選択は、選択を行う主体の「状態」に依存すると仮定する。この主体の状態を表す変数を状態変数と呼ぶ。ある段階における状態変数の値は、その段階までの選択決定によって定まる。よって、多段階の決定系列が各段階における「状態」の系列を生成し、決定系列は初段階における状態にも依存する。一般に、主体の状態を表す状態変数は1つとは限らない。

■ 最適性の原理

多段階の選択決定に対する最適決定系列に含まれる連続する部分系列は、その部分系列の最初の段階における状態から始まる決定系列として最適になっていることを Bellman は「最適性の原理 (principle of optimality)」と呼んだ。最適性の原理が成り立つためには、ある段階において選択を行う主体の状

態が引き続く段階における決定系列の最適性を定め、その段階における状態がそれまでの決定系列がどのようなものであったかにはよらないこと（マルコフ的性質）が必要である。一般に、最適性の原理が成立しない問題は DP では取り扱えない。

■ 不変埋没原理

最適決定系列における各段階での選択決定を求めるために、DP では全ての段階の選択決定を定めることが必要となる。この考え方を不変埋没原理 (invariant imbedding) と呼ぶ。（選択肢は各段階における状態に依存するとしても）各段階における選択決定は別の段階における選択決定と共通の特性を持つ選択決定問題を考えるわけなので、最適決定系列において連なる段階の選択決定が満たすべき関係を再帰式として表現することにより数理的な問題を設定することが DP による数理モデリングの本質である。多くの場合、DP における数理的な問題は後ろ向き再帰式（後進漸化式）として表現される。

■ 後ろ向き再帰式

DP に特有の後ろ向き再帰式は形式的に次のように定式化できる。

$$f_k(\mathbf{x}_k) = \max_s \Phi(\rho_k(s), f_{k+1}(\mathbf{x}_{k+1}(s)))$$

ここで、 \mathbf{x}_k （状態変数が複数ならベクトル）は k 段階目において選択決定を行う前の主体の状態変数であり、 $k+1$ 段階目の選択決定前の状態変数 $\mathbf{x}_{k+1}(s)$ は k 段階目における選択決定 s によって定まる（マルコフ的性質）。 $f_k(\mathbf{x}_k)$ は、総段階 n による決定の連鎖において、 k 段階目における状態変数 \mathbf{x}_k に対して、 k 段階目から n 段階目までの最適な決定系列を定める最適値関数である。選択決定の系列によって定まるある量を最適化するという目的を、DP では、各段階における状態によって定まる最適な選択についての基準を与える最適値関数 f の

存在を仮定して、その関数を回帰的に定めるといふ数理的問題として表現する。

最適値関数 $f_k(x_k)$ は k 段階目における選択決定 s により定まるが、 $f_{k+1}(x_{k+1}(s))$ は状態変数 $x_{k+1}(s)$ によってのみ定まる最適決定系列を定めるものなので、最適値関数 $f_k(x_k)$ による k 段階目における最適選択決定 s と $f_{k+1}(x_{k+1}(s))$ を結びつける目的関数は、一般に、 $\Phi(\rho_k(s), f_{k+1}(x_{k+1}(s)))$ と表すことができ、最適値関数 $f_k(x_k)$ は、目的関数 Φ の値を最大（あるいは最小）にする s を与えるものでなければならない。再帰式に現れる関数 $\rho_k(s)$ は、最適決定系列の k 段階目における選択決定が s である場合に、 $k+1$ 段階目以降の最適値関数 $f_{k+1}(x_{k+1}(s))$ と k 段階目以降の最適値関数 $f_k(x_k)$ の値のずれを表すものである。どのような問題を考えるかに依存するが、目的関数 Φ は、和 $\rho_k(s) + f_{k+1}(x_{k+1}(s))$ や積 $\rho_k(s)f_{k+1}(x_{k+1}(s))$ の形をとることが多い。

上の再帰式の数理的な取り扱いにおいては、まず、最終段階、 n 段階目における最適選択決定を可能な状態変数 x_n の関数として定める。一般に、最終段階における選択決定は引き続く段階がないという特殊性から、考えている問題に従った最適選択決定を定めることができる。 $f_n(x_n)$ の値が決まれば、後ろ向き再帰式 ($k = n-1$) により $n-1$ 段階目の選択決定を定めることができ、回帰的に、より早い段階における選択決定を順次定めることができる。

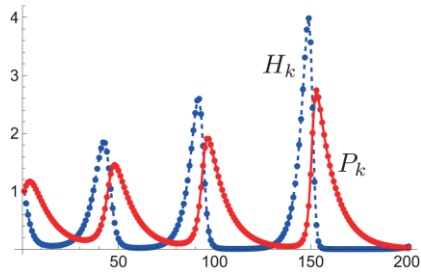
■理論・数理生物学における DP の応用

動物の連鎖行動に関する最適性についての理論研究に関する DP を応用した数理モデリングは、Mangel と Clark が 1988 年に書いた本によってその手法が合理的に整備され、その後、様々な動物行動の適応性に関する考察に応用されてきた。Mangel と Clark の本では、体力と相談しながらの餌場選択

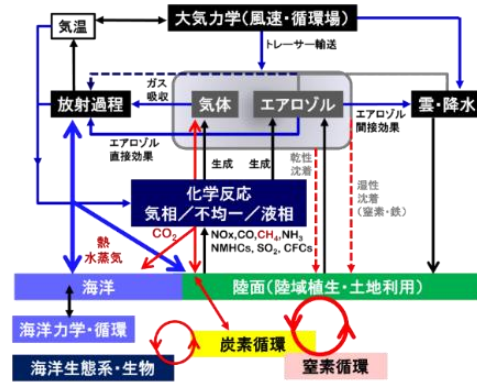
行動、ライオンによる狩り行動、昆虫の繁殖行動、プランクトンの垂直分布の季節変動、鳥類における親の世話と仔数、クモや猛禽類における移動行動などの具体的な例が取り上げられている。動物行動の問題を含む生物学の問題については、目的関数 Φ として、例えば、将来期待される繁殖成功度を与える関数が使われる。（瀬野裕美）

文 献

- 1) バルマン, R. 著, 小田中敏男ほか訳 (1973) ダイナミック・プログラミング. 東京図書.
- 2) 岩本誠一 (1987) 動的計画論. 九州大学出版会.
- 3) 小山昭雄 (1995) 経済数学教室 8 ダイナミック・システム 下. 岩波書店.
- 4) Mangel, M. and Clark, C. W. (1988) *Dynamic Modeling in Behavioural Ecology*. Princeton University Press.



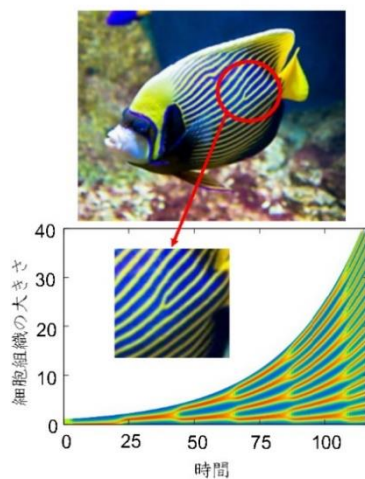
口絵1 Nicholson-Bailey モデルによる個体群サイズ変動例。(p.17, 1-1 節 5 項)
 $H_0 = 1:0$; $P_0 = 1:0$; $r = 1:3$; $\alpha = 0:5$; $\beta = 0:9$; $b = 0:5$.



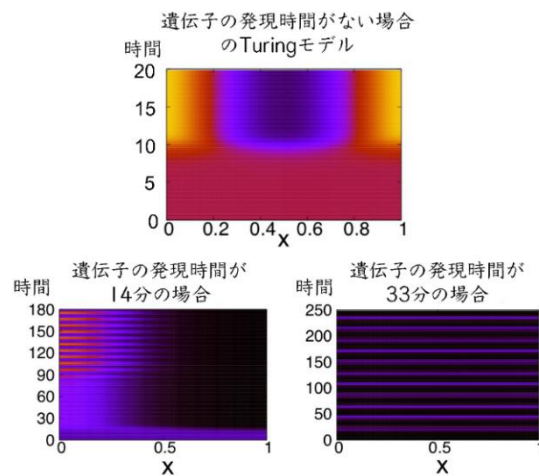
口絵2 気候モデルと地球システムモデルの基本構造 (p.64, 1-3 節 26 項)



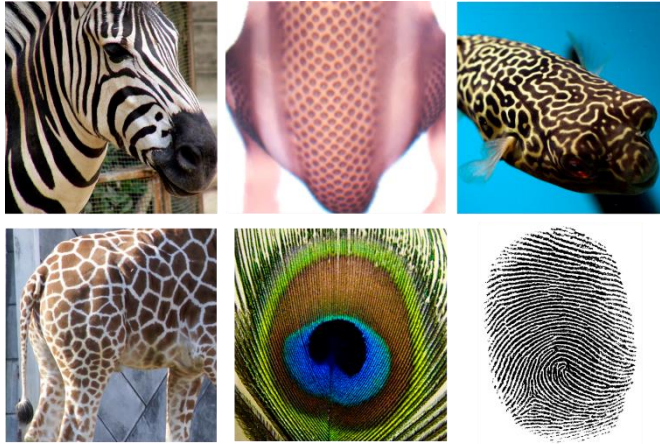
口絵3 脳-身体-環境の相互作用を通して知能の原理を探るロボット研究 (p.198, 4-3 節14項)



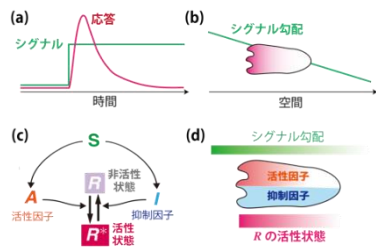
口絵4 拡張ドメインでのTuring パターン形成 (p.231, 5-2節7項)



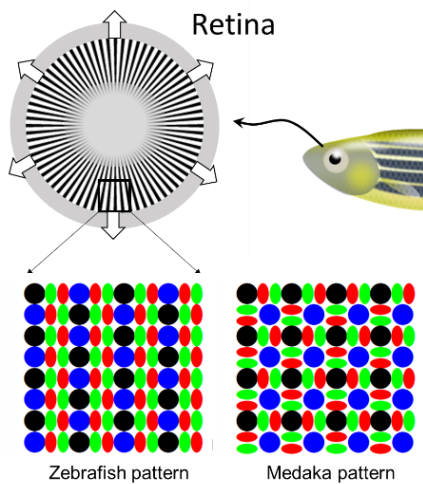
口絵5 遺伝子発現の時間によるTuring パターンにおける影響 (p.231, 5-2節7項)



口絵6 体表パターンのいろいろな例 (p.232, 5-2節8項)
上段左から、シマウマの縞模様、ニワトリの羽毛形成パターン“Ho *et al.*1) (CC BY 4.0) を改変”, フグの迷路模様. 下段左から、キリンの網目模様, クジャクの目玉模様, ヒトの指紋パターン.



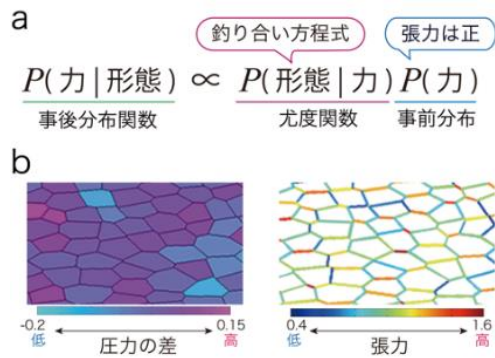
口絵7 細胞のシグナル分子への応答 (p.234, 5-2節9項)
(a) シグナル濃度の時間変動に対する適応応答.
(b) シグナル濃度勾配中の細胞の応答. (c) LEGIモデル. (d) シグナル勾配下の細胞内で活性因子は勾配, 抑制因子は一様分布する結果Rの活性状態も勾配を作る.



口絵8 ゼブラフィッシュおよびメダカで見られる錐体モザイク (p.247, 5-3節15項)

	(a) ショウジョウバエ後腸	(b) ランダムツイスト法
初期状態		
終状態		

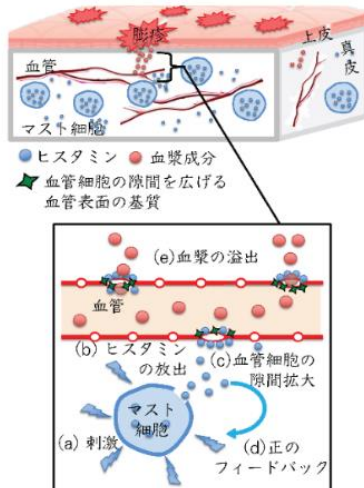
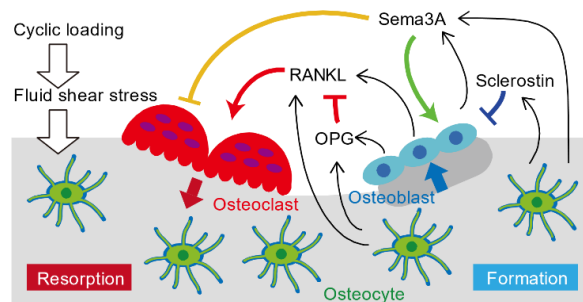
口絵9 後腸の形態形成過程とそのシミュレーション結果 (p.248, 5-3節16項)



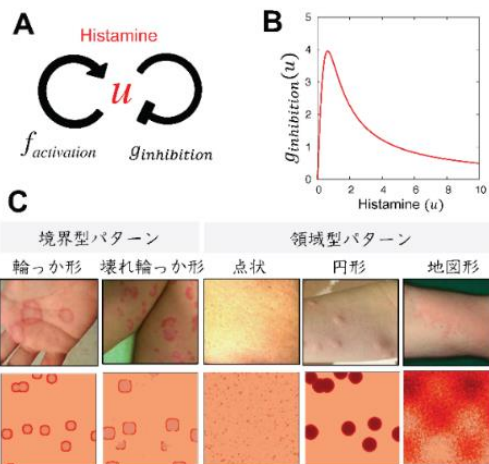
口絵10 上皮細胞に働く力のベイズ推定 (p.255, 5-4節19項)

a: 単層上皮における力と形の逆問題のベイズ推定による定式化. b: 力のベイズ推定法. 細胞輪郭が標識された画像データから画像解析により, 細胞結節点の座標と結合関係を抽出する(左). 細胞接着面の張力と細胞の圧力差の相対値のマップ(中と右). カラーバーは力の大きさを示す. 画像はショウジョウバエ蛹期の翅上皮.

口絵11 骨のリモデリング・代謝のダイナミクス3) (p.261, 5-4節22項)

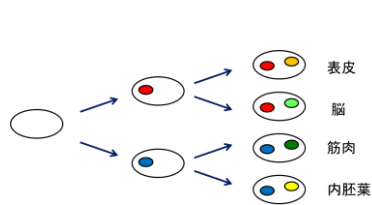


口絵12 蕁麻疹の病理生理的予測の仕組み (p.286, 6-2節11項)

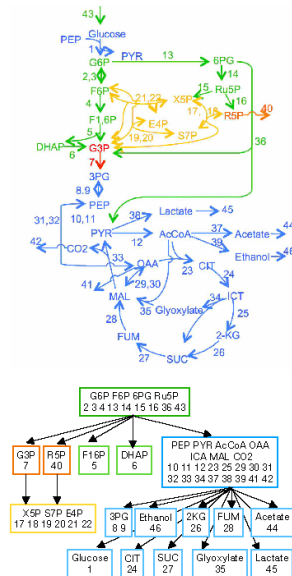


口絵13 蕁麻疹の数値モデルと皮膚の再現 (p.287, 6-2節11項)

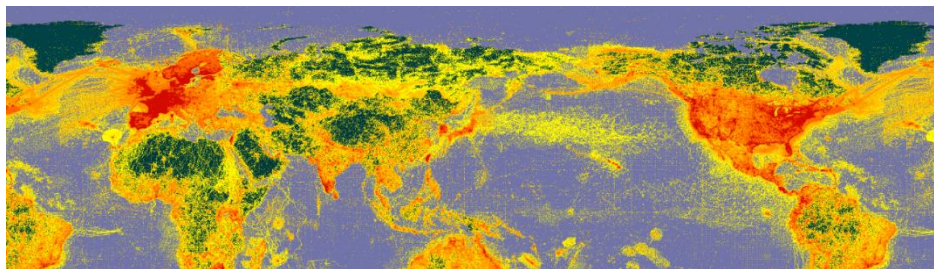
(A) 数値モデルの基本構造, (B) 抑制関数, (C) 蕁麻疹患者の皮膚の形状(上段)と数値モデルでの再現(下段).



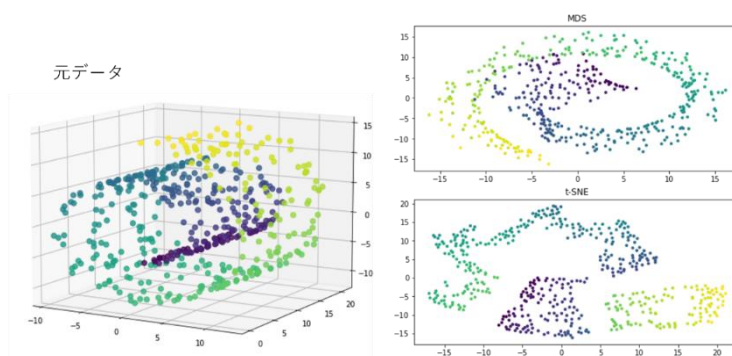
口絵14 1 細胞状態の分岐の模式図
(p.344, 7-1節4項)



口絵15 (上) 大腸菌の中心炭素代謝経路, (下)
緩衝構造の入れ子関係 (本文説明を参照)
(p.371, 7-3節16項)



口絵16 GBIF から提供されているオカレンスデータの分布 (p.418, 8-2節14項)



口絵17 多様体学習による可視化例 (p509, 10-2節11項)
3 次元の元データ (左) と対応するMDS とtSNEの結果 (右).