

差分方程式で記述される個体群動態モデルの分岐

静岡大学大学院理工学研究科 間崎圭一郎 (Keiichiro Mazaki)

静岡大学工学部

竹内康博 (Yasuhiro Takeuchi)

1 はじめに

本文では次のような差分方程式で記述される個体群動態モデルについて考察する。

$$n_1(t+1) = \sigma_1(1-\gamma)n_1(t) + \phi n_2(t) \quad (1)$$

$$n_2(t+1) = \sigma_1\gamma n_1(t) + \sigma_2 n_2(t) \quad (2)$$

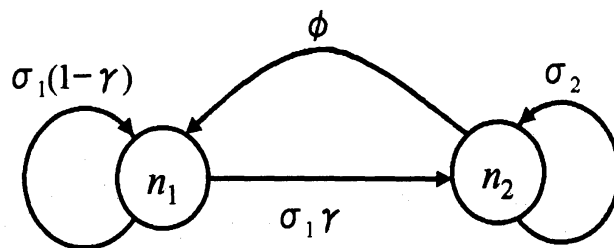


図 1:2つの年齢段階をもつモデル

$n_1(t)$ 、 $n_2(t)$ はそれぞれ時刻 t における幼体、成体の個体数である。 σ_1 、 σ_2 はそれぞれ時刻 t から $t+1$ までの幼体及び成体の生存率、また γ は生き残った幼体が成体に成長する成熟率を表す。 ϕ は時刻 t の1成体によって時刻 $t+1$ に幼体が産み出される幼体数とする。パラメータは $0 < \sigma_1, \sigma_2, \gamma < 1$ 、 $0 < \phi$ である。式 (1),(2) を行列で表すと次のようになる。

$$n(t+1) = An(t) \quad (3)$$

$$n(t) = \begin{bmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \end{bmatrix} \quad (4)$$

$$A = \begin{bmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \phi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{bmatrix} \quad (5)$$

このモデルに含まれる3つのパラメータ (ϕ, γ, σ_1) に対し、密度依存効果を与え、それぞれの場合について考察する。密度依存効果は幼体と成体の一次結合 $\epsilon_1 n_1 + \epsilon_2 n_2$ を指数とし、それぞれのパラメータの値を指数関数的に減少させる。各々の密度依存効果に対する行列 A は次のようになる。

表 1: 密度依存効果に対する行列

密度依存効果	A
再生産率	$\phi \rightarrow \phi e^{-(\epsilon_1 n_1 + \epsilon_2 n_2)}$
成熟率	$\gamma \rightarrow \gamma e^{-(\epsilon_1 n_1 + \epsilon_2 n_2)}$
幼体の生存率	$\sigma_1 \rightarrow \sigma_1 e^{-(\epsilon_1 n_1 + \epsilon_2 n_2)}$

2 シミュレーション

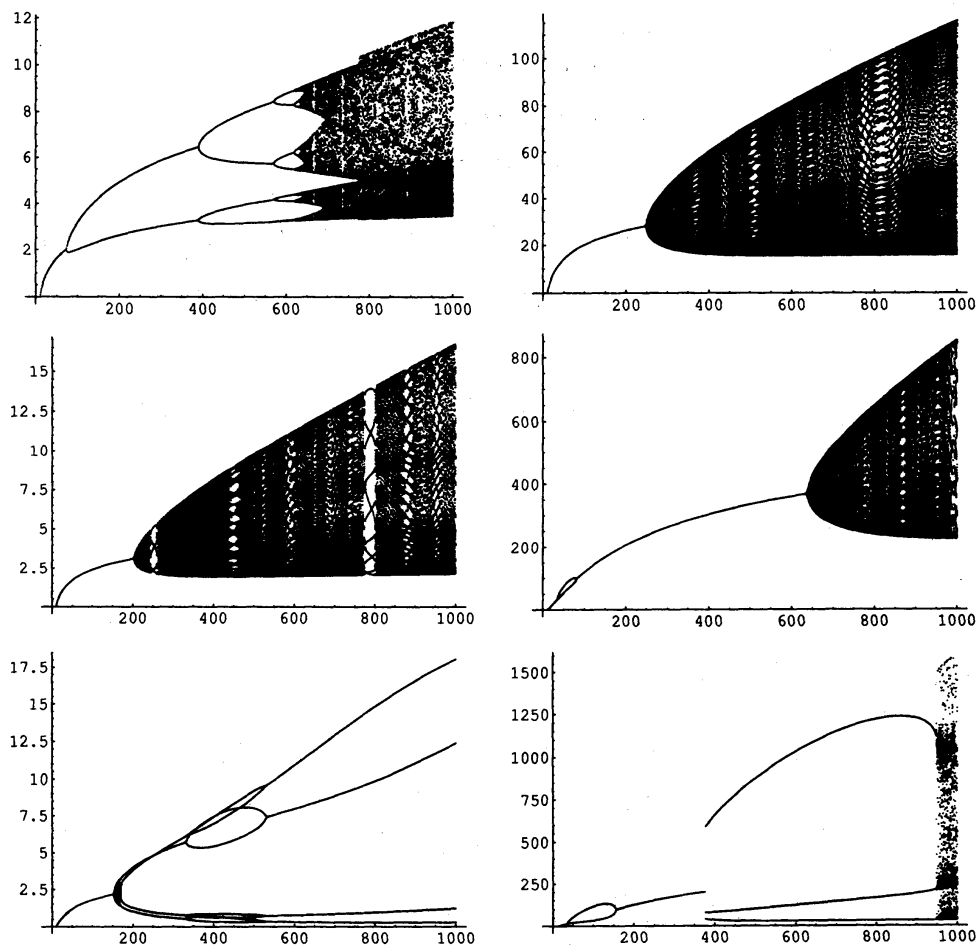


図 2: 分岐図

図 2 は ϕ の値を 10 から 1000 の間で変化させ、 t に関して 1000 回繰り返し次の 50 回の解を縦軸: 総個体数 $N = n_1 + n_2$ 、横軸: 再生産率 ϕ としてプロットしたものである。上から順に、再生産率、成熟率、幼体の生存率に密度依存効果がある場合を示しており、左列は $\epsilon_1 = \epsilon_2 = 1$ 、右列は $\epsilon_1 = 0.01, \epsilon_2 = 2$ の場合を示している。他のパラメータは $\sigma_1 = 0.5, \sigma_2 = 0.1, \gamma = 0.1$ である (以下ではパラメータをこの値に固定し、シミュレーションを行う)。

上段において左図はフリップ分岐、右図ではホップ分岐が生じており ϵ のとり方で分岐の様子が変わっている。中段、下段は右図 $\phi = 50$ あたりで2周期解が現れている。

なぜ ϵ のとり方によって分岐図が変化するのか次で紹介する Jury criteria を用いて解析していく。

3 Jury criteria

2×2 のヤコビ行列 B において、次の3つの不等式つまり Jury criteria を満たすとき B の固有値はすべて単位円の中に入り、解は安定となる。

$$1 - \text{tr}B + \det B > 0 \quad (6)$$

$$1 + \text{tr}B + \det B > 0 \quad (7)$$

$$1 - \det B > 0 \quad (8)$$

これら3つの条件は複素平面において固有値が単位円を飛び出す方向に相当する。

- 式(6)を満たさないとき、 B の固有値の1つが1より大きくなりサドルノード分岐を生じる。
- 式(7)を満たさないとき、 B の固有値の1つが -1 より小さくなりフリップ分岐を生じる。
- 式(8)を満たさないとき、 B は単位円外に複素共役の固有値を持ちホップ分岐を生じる。

4 解析

式(3)の力学系は密度依存効果のタイプにかかわらず2つの平衡点をもつ。1つは $n = 0$ であり、もう1つは内部平衡点 $\hat{n}$ である。内部平衡点が存在する必要十分条件は $n = 0$ が不安定となる条件である。 $n = 0$ において Jury criteria を用いると次の不等式が得られる。

$$\phi > \frac{(1 - \sigma_2)[1 - \sigma_1(1 - \gamma)]}{\sigma_1 \gamma} \equiv \phi_0 \equiv \frac{\phi}{R_0} \quad (9)$$

これより ϕ が ϕ_0 より大きいとき $n = 0$ は不安定となり、内部平衡点 $\hat{n}$ が存在する。またこのとき、 $R_0 > 1$ となり、このモデルはパーマネントとなる(文献[3]参照)。2つの密度依存効果のタイプに対する内部平衡点は表2のように与えられる。

表 2: 密度依存効果のタイプに対する内部平衡点 $\hat{n}$

密度依存性	平衡点 ($\hat{n}$)
再生産率	$\hat{n}_1 = \frac{1-\sigma_1}{\epsilon_1(1-\sigma_2)+\epsilon_2\sigma_1\gamma} \ln R_0$ $\hat{n}_2 = \frac{\sigma_1\gamma}{\epsilon_1(1-\sigma_2)+\epsilon_2\sigma_1\gamma} \ln R_0$
成熟率	$\hat{n}_1 = \frac{\phi-(1-\sigma_2)}{\epsilon_1[\phi-(1-\gamma)]+\epsilon_2(1-\sigma_1)} \ln [R_0 - (1-R_0)\frac{\sigma_1\gamma}{1-\sigma_1}]$ $\hat{n}_1 = \frac{1-\sigma_1}{\epsilon_1[\phi-(1-\gamma)]+\epsilon_2(1-\sigma_1)} \ln [R_0 - (1-R_0)\frac{\sigma_1\gamma}{1-\sigma_1}]$
幼体の成長率	$\hat{n}_2 = \frac{\gamma\phi+(1-\gamma)(1-\sigma_2)}{\epsilon_1[\gamma\phi+(1-\gamma)(1-\sigma_2)]+\epsilon_2\gamma} \ln [R_0 + (1-R_0)\sigma_1(1-\gamma)]$ $\hat{n}_2 = \frac{\gamma}{\epsilon_1[\gamma\phi+(1-\gamma)(1-\sigma_2)]+\epsilon_2\gamma} \ln [R_0 + (1-R_0)\sigma_1(1-\gamma)]$

4.1 再生産率 ϕ に密度依存効果がある場合

再生産率 ϕ に密度依存効果がある場合、行列 A_N は

$$A_N = \begin{bmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \phi e^{-(\epsilon_1 n_1 + \epsilon_2 n_2)} \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{bmatrix}$$

となる。この行列の Jacobian に Jury criteria を用いると、次の3つの条件が得られる。

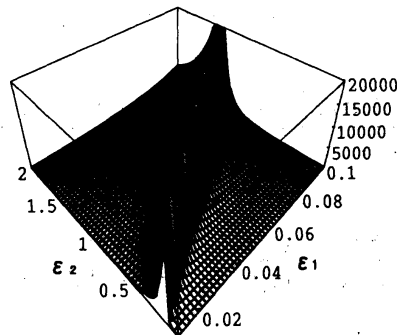
$$(1-\sigma_2)(1-\sigma_1(1-\gamma))x > 0 \quad (10)$$

$$2(\sigma_2 + (1-\gamma)\sigma_1) - \frac{(1-\sigma_2)(1-\sigma_1(1-\gamma))(\epsilon_1(1+\sigma_2) - \epsilon_2\sigma_1\gamma)}{\epsilon_1(1-\sigma_2) + \epsilon_2\sigma_1\gamma} x > 0 \quad (11)$$

$$2 - \sigma_2 - (1-\gamma)\sigma_1 - \frac{(1-\sigma_2)(1-\sigma_1(1-\gamma))(\epsilon_1\sigma_2 - \epsilon_2\sigma_1\gamma)}{\epsilon_1(1-\sigma_2) + \epsilon_2\sigma_1\gamma} x > 0 \quad (12)$$

$$x = \ln \frac{\phi}{\phi_0} = \ln \frac{\sigma_1\gamma\phi}{(1-\sigma_2)(1-\sigma_1(1-\gamma))}$$

式 (10)(11)(12) より次の図が得られる。 $\phi > \phi_0$ (正の平衡点が存在するとき) ならば (10) は常に成立し、サドルノード分岐は発生しないことが分かる。

図 3: ϕ に密度依存効果がある場合の安定曲面

縦軸 ϕ で ϕ がこの曲面より小さいときは安定、 ϕ を増加させていきこの曲面を越えると分岐を生じる。また尾根 ($\epsilon_2/\epsilon_1 = \epsilon^*$) より左側ではホップ分岐 ((12) で等号が成立)、右側ではフリップ分岐 ((11) で等号が成立) が現れる。

$$\epsilon^* = \frac{\sigma_2^2 + (1 - \gamma)\sigma_1\sigma_2 + \sigma_2 + (\gamma - 1)\sigma_1 + 2}{\sigma_1\gamma(2 + (1 - \gamma)\sigma_1 + \sigma_2)}$$

左図 $\epsilon_1 = 0.01, \epsilon_2 = 0.5$ ではホップ分岐、右図 $\epsilon_1 = 0.1, \epsilon_2 = 0.5$ ではフリップ分岐が現れている。

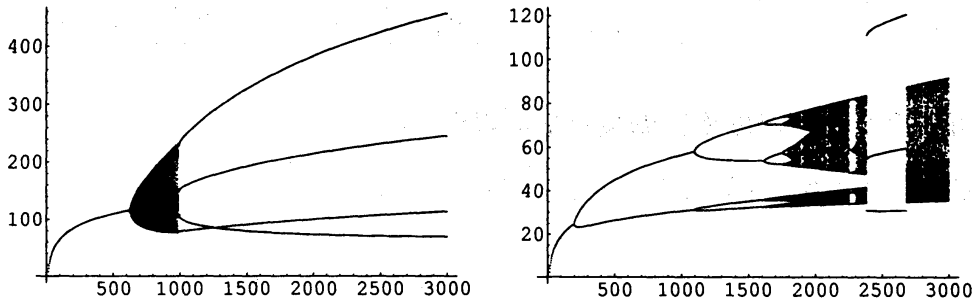


図 4: ϵ_1 の違いによる分岐図の変化

4.2 成熟率 γ に密度依存効果がある場合

成熟率 γ に密度依存効果がある場合、行列 A_N は

$$A_N = \begin{bmatrix} \sigma_1(1 - \gamma e^{-(\epsilon_1 n_1 + \epsilon_2 n_2)}) & \phi \\ \sigma_1 \gamma e^{-(\epsilon_1 n_1 + \epsilon_2 n_2)} & \sigma_2 \end{bmatrix}$$

となる。この行列の Jacobian に Jury criteria を用いると、次の 3 つの条件が得られる。

$$\phi > \phi_0 \tag{13}$$

$$\gamma < \frac{(1 - \sigma_1)(1 - \sigma_2)}{\sigma_1(\phi - (1 - \sigma_2))} e^{\phi_b} \tag{14}$$

$$\gamma < \frac{(1 - \sigma_1)(1 - \sigma_2)}{\sigma_1(\phi - (1 - \sigma_2))} e^{\phi_c} \tag{15}$$

$$\phi_b = \frac{2(-1 + \sigma_2^2 + \sigma_1\phi + \sigma_2\phi)(\epsilon_2(1 - \sigma_1) + \epsilon_1(-1 + \phi + \sigma_2))}{(-1 + \sigma_1)(-1 + \sigma_2)(-1 + \sigma_2 + \phi)(\epsilon_2(1 + \sigma_1) - \epsilon_1(1 + \sigma_1 + \phi))}$$

$$\phi_c = \frac{(1 + \sigma_2^2 + \sigma_2(-2 + \phi) + (-2 + \sigma_1)\phi)(\epsilon_2(1 - \sigma_1) + \epsilon_1(-1 + \sigma_2 + \phi))}{(-1 + \sigma_1)(-1 + \sigma_2)(-1 + \sigma_2 + \phi)(\epsilon_2\sigma_1 - \epsilon_1(\sigma_1 + \phi))}$$

以上の 3 つの式より次の図が得られる。4.1 と同様、(13) よりサドルノード分岐は発生し

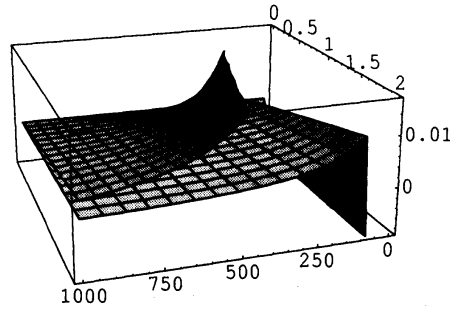


図 3: γ に密度依存効果がある場合の安定曲面

この図は横軸 ϕ 、高さ ϵ_1 、奥行き ϵ_2 である。上と下の曲面に挟まれた領域は安定である。 ϕ を増加させていき、下の曲面を横切るとフリップ分岐、上の曲面を横切るとホップ分岐を生じる。

$\epsilon_2 = 2$ に固定し $\epsilon_1 = 0.02$ (左図)、 $\epsilon_1 = 0.002$ (右図) として分岐図を描くと、左図ではホップ分岐のみが現れる。右図では ϵ_1 が非常に小さな値のときにはフリップ分岐が現れ、その後正の平衡点は安定となり、最終的にホップ分岐が現れることが分かる。

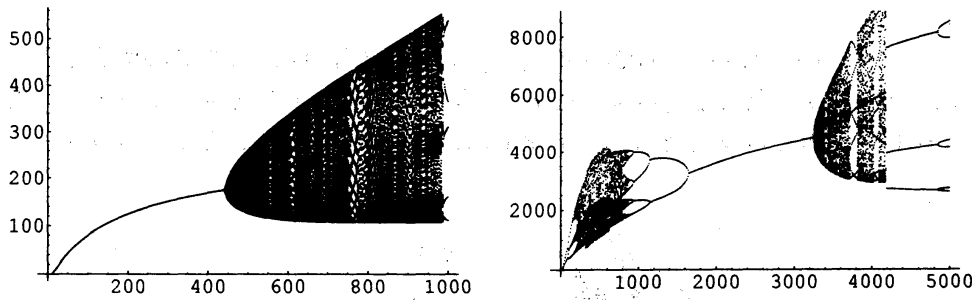


図 5: ϵ_1 の違いによる分岐図の変化

4.3 幼体の生存率 σ_1 に密度依存効果がある場合

幼体の生存率 σ_1 に密度依存効果がある場合、行列 A_N は

$$A = \begin{bmatrix} \sigma_1 e^{-(\epsilon_1 n_1 + \epsilon_2 n_2)} (1 - \gamma) & \phi \\ \sigma_1 e^{-(\epsilon_1 n_1 + \epsilon_2 n_2)} \gamma & \sigma_2 \end{bmatrix}$$

となる。この行列の Jacobian に Jury criteria を用いると、次の 3 つの条件が得られる。

$$\phi > \phi_0 \quad (16)$$

$$\sigma_1 < \frac{1 - \sigma_2}{(1 - \sigma_2)(1 - \gamma) + \gamma \phi} e^{\phi_b} \quad (17)$$

$$\sigma_1 < \frac{1 - \sigma_2}{(1 - \sigma_2)(1 - \gamma) + \gamma \phi} e^{\phi_c} \quad (18)$$

$$\phi_b = \frac{-2(1 - \sigma_2^2 + \gamma(-1 + \sigma_2^2 + \sigma_2 \phi))(\gamma \epsilon_2 + \epsilon_1(1 - \sigma_2 + \gamma(-1 + \sigma_2 + \phi)))}{(1 - \sigma_1)(1 - \sigma_2 + \gamma(-1 + \sigma_2 + \phi))(-\gamma \epsilon_2 + \epsilon_1(-1 - \sigma_2 + \gamma(1 + \sigma_2 + \phi)))}$$

$$\phi_c = \frac{-((1 - \sigma_2)^2 - \gamma(1 + \sigma_2^2 + \sigma_2(-2 + \phi) - 2\phi))(\gamma\epsilon_2 + \epsilon_1(1 - \sigma_2 + \gamma(-1 + \sigma_2 + \phi)))}{\epsilon_1(-1 + \sigma_2)((-1 + \gamma)\sigma_2 + \gamma\phi)(1 - \sigma_2 + \gamma(-1 + \sigma_2 + \phi))}$$

以上の3つの式より次の図が得られる。再び(16)より、サドルノード分岐は発生しない。

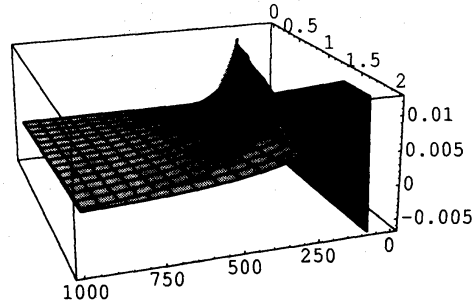


図6: σ_1 に密度依存効果がある場合の安定曲面

この図は横軸 ϕ 、高さ ϵ_1 、奥行き ϵ_2 である。上と下の曲面に挟まれた領域は安定である。 ϕ を増加させていき、下の曲面を横切るとフリップ分岐、上の曲面を横切るとホップ分岐を生じる。

実際に $\epsilon_2 = 2$ に固定し $\epsilon_1 = 0.02$ (左図)、 $\epsilon_1 = 0.002$ (右図) として分岐図を描くと、左図ではホップ分岐のみが現れる。右図では ϵ_1 が非常に小さな値のときにはフリップ分岐が現れ、その後正の平衡点は安定となり、最終的にホップ分岐が現れることが分かる。

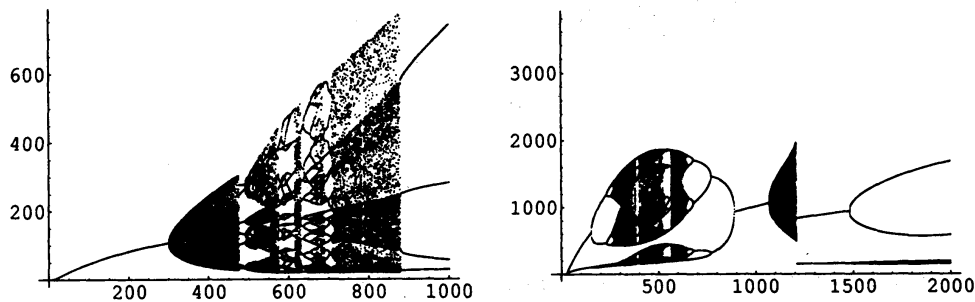


図7: ϵ_1 の違いによる分岐図の変化

5 まとめ

密度依存効果が総個体数で決まる ($\epsilon_1 = \epsilon_2 = 1$) と仮定すると、分岐図の形が決まる。しかし、密度依存効果が幼体と成体の1次結合 $\epsilon_1 n_1 + \epsilon_2 n_2$ で決まると仮定すると、分岐の模様に変化が見られる。

再生産率 ϕ に密度依存効果がある場合は、 ϵ^* を境にフリップ分岐かホップ分岐のどちらか一方が起こる。成熟率 γ 、幼体の生存率 σ_1 に密度依存効果がある場合は、 ϵ_1 が大きいとホップ分岐を生じ、小さくなると安定→フリップ分岐→安定→ホップ分岐が現れる。

参考文献

- [1] Michael G. Neubert and Hal Caswell. Density-dependent vital rates and their population dynamic consequences, *J. Math. Biol.* 41, 103-121 (2000)
- [2] Hal Caswell. *Matrix Population Models*, Second Edition. Sinauer Associates, Inc. (2001)
- [3] Ryusuke Kon, Yasuhisa Saito, Yasuhiro Takeuchi. Permanence of a single-species models with 2 stages. preprint.