

資源変動学

Population dynamics

箱山 洋
Hiroshi Hakoyama

hako@affrc.go.jp
連携大学院・応用資源動態講座
Laboratory of Population Ecology
Graduate School, Tokyo Univ. of Marine Science and Technology

30 August to 2 September 2016

Contents

1 Information

- Self-Introduction
- Examination

2 Introduction

- Population, community and ecosystem
- Population dynamics

Self-Introduction

箱山 洋, Hiroshi Hakoyama

主任研究員・連携大学院准教授, Associate professor

hako@affrc.go.jp,

<http://hako.space/>

- Ecology, population ecology, and mathematical ecology
- Coexistence of asexual fish
- Fisheries management of the Japanese eel
- Model selection

水産研究・教育機構/中央水産研究所/上田庁舎（長野）

- 淡水生物研究部門
- 千曲川より取水
- 大規模な淡水魚飼育施設



スタッフ・学生

- スタッフ 2 名、大学院生 (M1) 1 名
- 卒業生：海洋大修士 1 名、海洋大学部 1 名、放送大学修士 1 名、宮城教育大学 1 名



学生実習

- 魚類の採集、倍数体測定、統計実習
- 3年生対象、実務実習
- 10月頃の5日間



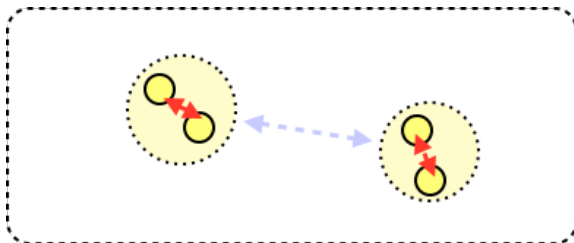
成績評価、Examination

- 出席 45 点 (欠席一回 = -3)
Attendance, 45 points (a absence = -3)
- 受講態度・理解度 15 点
Attitude and intelligibility, 15 points
- レポート 40 点
Report, 40 points

Population, 個体群 (生態学)、集団 (遺伝学)、資源 (水産学)

ある一定の範囲にすむ同種個体の集り

A group of conspecific organisms that occupy a more or less well defined geographic region and exhibit reproductive continuity from generation to generation; ecological and reproductive interactions are more frequent among these individuals than with members of other populations of the same species [Futuyma, 2013].



個体群の持つ性質, Characteristics of populations

- 密度, density
- 性比, sex ratio
- 齡構成, age-class structure
- 出生率, birth rate
- 死亡率, death rate
- 移入率, immigration rate
- 移出率, emigration rate

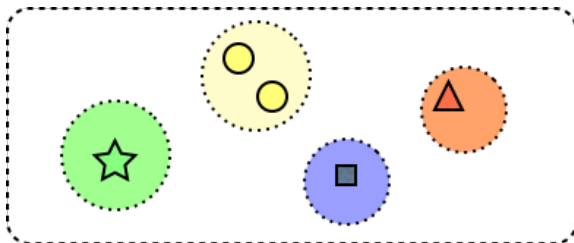
⇔ Population dynamics

群集, community

ある一定の範囲にすむ様々な個体群の集合

A group of populations of plants and animals in a given place; used in a broad sense to refer to ecological units of various sizes and degrees of integration [Bush, 2003].

Imagine a fish community in Lake Suwa, an invertebrate community in a water-filled bamboo hole, and so on.



群集の持つ性質, Characteristics of communities

- 種多様性, species diversity
 - 種数, the number of species
 - 量, abundance
- 種間相互作用, species interaction
 - 競争, competition
 - 捕食, predation
 - 寄生, parasitism
 - 相利, mutualism
- 食物網, food web (as an emergent property from species interaction)

Ecosystem, 生態系

ある群集および相互作用する物理環境

A biotic community and its interaction with the abiotic environment [Bush, 2003].

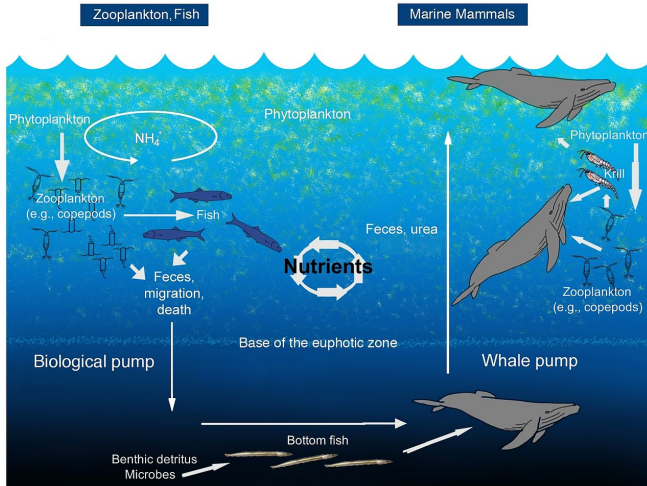
A holistic concept of the plants, the animals habitually associated with them and all the physical and chemical components of the immediate environment or habitat which together form a recognizable self-contained entity. The concept is due to Tansley (1935) [Begon et al., 2006].

生態系プロセス, Ecosystem processes

- 一次生産 (独立栄養生物による有機物生産), primary production
- エネルギー転流, energy flow (the flow of energy through a food chain)
- 炭素循環, the carbon cycle
- 栄養循環, the nutrient cycle (nitrogen cycle)

Population, community and ecosystem

A nutrient cycle: 'whale pump'



Roman J, McCarthy JJ (2010)

個体群変動, population dynamics

個体数や密度の時間的・空間的な変化

The variations in time and space in the size and densities of populations [Begon et al., 2006].

Three factors for the growth of population

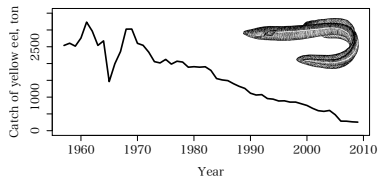
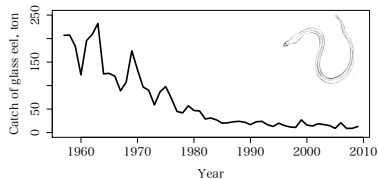
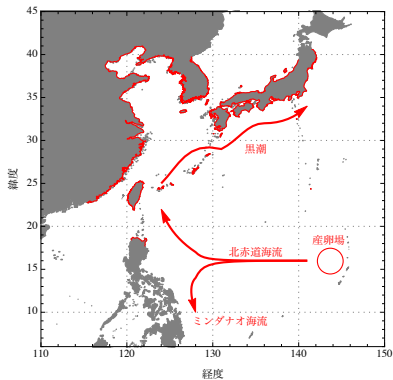
- birth \Rightarrow increase
- death \Rightarrow decrease
- immigration or emigration \Rightarrow increase or decrease

Characteristics of population dynamics (interests of this class)

- 平衡, equilibrium
- 安定性, stability

Population dynamics

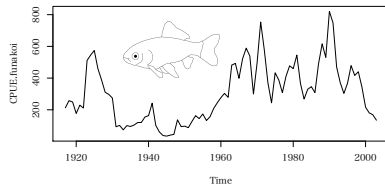
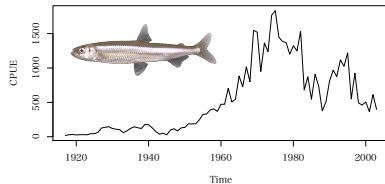
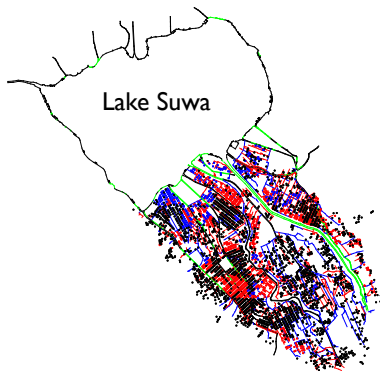
Example 1, ニホンウナギ, the Japanese eel



Time-series are the sum of catches in Japan. Local freshwater populations show different patterns of dynamics, as will be shown later.

Population dynamics

Example 2, ワカサギ・フナ・コイ, the wakasagi, Japanese crucian carp, and common carp



Time-series of CPUE for wakasagi and crucian carp are closely related, as will be shown later.

個体群変動の原因, causes of population dynamics

個体群や群集の構造に基づく内的な理由

Internal causes within the system (population or community). Population fluctuations can be governed by interactions of individuals.

- e.g., 周期変動、カオス, periodic fluctuations, chaos (will be explained later)
- 決定論モデル, deterministic model

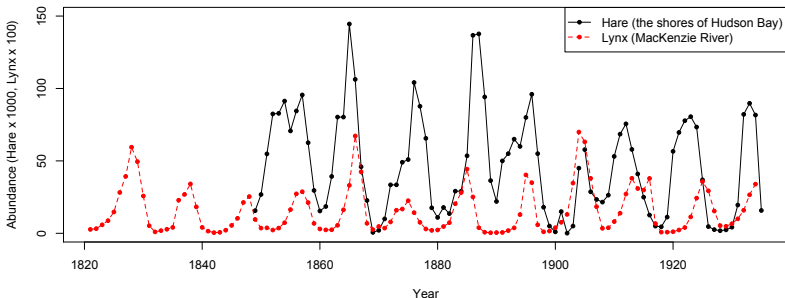
環境変動など外的な理由

External causes outside the system such as environmental fluctuations

- e.g., 厳しい冬に数が減る, a cold winter decrease birds
- 確率論モデル, stochastic model

Fluctuations of the snowshoe hare and Canadian lynx

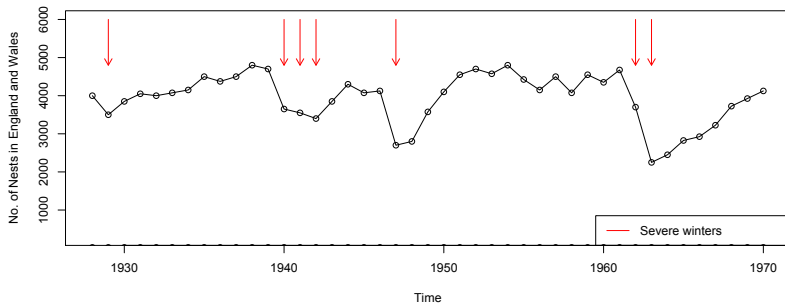
Predator–Prey interactions can cause periodic fluctuations.



see Royama [1992] for the detail of the data set.

Population dynamics

Cold winters caused decreases of Grey heron



Stafford [1971]

The goal of population ecology

Population Dynamics

集団の中の個体数は時間とともに変化する:

The number of individuals in population varies in time and space.



Mathematical Model

生物の個体数の増減をとらえる数理モデルを作り、変動パターンを理解・予測する:

Comprehend and predict the pattern of dynamics using mathematical models.

Exercises

Exercise 1

Think about the variation among the members of population, and other characteristics of population based on the variation.

Exercise 2

What is the biological species concept? What is the phylogenetic species concept? Inquire the roles of population in these concepts.

Exercise 3

How do we measure species diversity? Inquire the Simpson's diversity and the Shannon diversity index.

References

Michael Begon, Colin R Harper Townsend, L John, R Townsend
Colin, and L Harper John. *Ecology: from individuals to
ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford, 4th edition, 2006.

Mark B. Bush. *Ecology of a changing planet*. Prentice Hall, New
Jersey, 3rd edition, 2003.

Douglas J Futuyma. *Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland,
MA, 3rd edition, 2013.

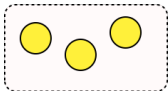
Tomo-o Royama. *Analytical population dynamics*, volume 10 of
Population and community biology series. Chapman & Hall,
London, 1992.

Contents

- 1 Exponential growth
 - Model organism
 - Exponential growth
- 2 Continuous and discrete models
 - Continuous and discrete models
 - Continuous approximation
 - Differential approximation
- 3 Differential equation
 - Solve a differential equation

Model organism

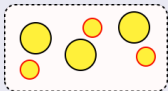
Let n_t be the number of individuals at time t .



During the time interval between t and $t + 1$,

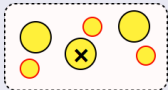
increase factor: birth rate b

The number of newborn individuals is bn_t on average, where b is birth rate.



decreasing factor: death rate d

The mean number of dead individuals is dn_t , where d is death rate.



The number of individuals at time $t + 1$ is:

$$\begin{aligned}n_{t+1} &= n_t + bn_t - dn_t, \\ &= (1 + b - d)n_t, \\ &= (1 + r)n_t.\end{aligned}$$

Exponential growth

Let n_0 be the number of individuals at time 0 (the initial population size).

$$n_1 = (1 + r)n_0,$$

$$n_2 = (1 + r)n_1 = (1 + r)^2 n_0,$$

$$n_3 = (1 + r)n_2 = (1 + r)^3 n_0,$$

$$\vdots$$

$$n_t = (1 + r)^t n_0,$$

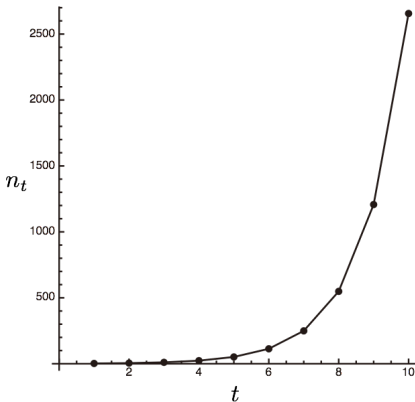
where r is the Malthus coefficient (growth rate).

Exponential growth

Exponential increase: $r > 0, n_0 > 0$

$$n_t = (1 + r)^t n_0$$

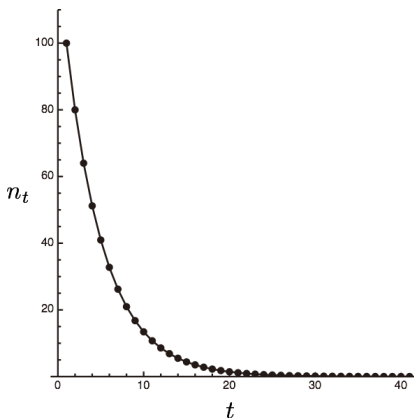
If $1 + r > 1$ and $n_0 > 0$, population will increase exponentially.



Exponential decrease: $r < 0, n_0 > 0$

$$n_t = (1 + r)^t n_0$$

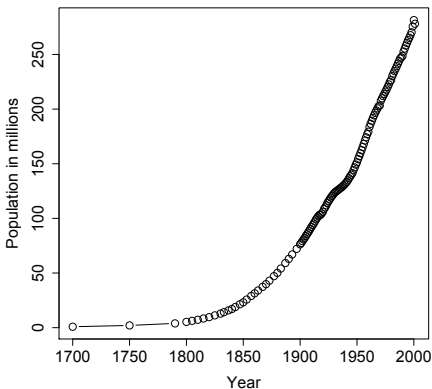
If $1 + r < 1$ and $n_0 > 0$, population will decrease exponentially,



but, will never reach to zero.

The population growth of the United States

An example of the exponential increase of population



Data from Jan Lahmeyer (2003)

<http://www.populstat.info/Americas/usac.htm>

Exercises

Exercise 1

Use R and plot the population data of the United States: read data using `read.csv()`. plot data using `plot()`.

Exercise 2

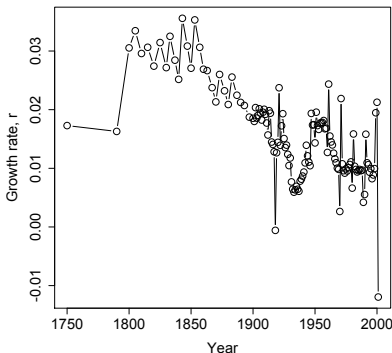
Construct an estimator of the Malthus coefficient (growth rate), \hat{r} . Estimate \hat{r} for each time interval.

Exercise 3

Plot the relation between year and \hat{r} . Do the US growth data satisfy the assumption of the exponential growth model?

Decrease of the growth rate of the US population

An estimator of the growth rate: $\hat{r}_t = (n_{t+i}/n_t)^{1/i} - 1$



Exercise

Calculate the doubling time for a constant growth rate, 0.02.

Discrete vs Continuous Variables

個体数: Discrete vs Continuous variables for population size

個体数は本来は離散だが、連続で近似できる

Population size is discrete essentially, but can be approximated as continuous variable.

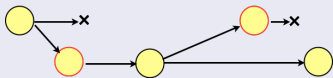
時間: Discrete vs Continuous variables for time

時間は本来連続だが、季節性の出生・死亡から離散時間のほうがよいこともある

Time is essentially successive, but can be approximated as discrete variable (e.g., to deal with seasonal birth or death events).

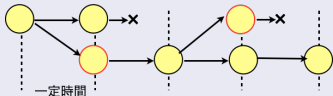
Combination of discrete and continuous variables

離散個体数・連続時間モデル: Discrete size and continuous time



e.g., unseasonal species

離散個体数・離散時間モデル: Discrete size and discrete time



e.g., seasonal species

Continuous population size and continuous time

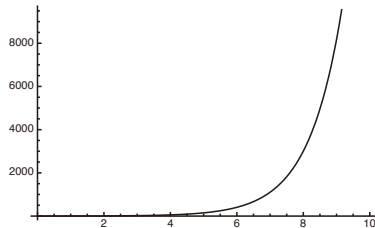
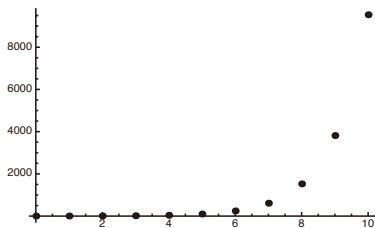
⇒ 微分方程式, differential equation model

Continuous population size and discrete time

⇒ 差分方程式, difference equation model

Continuous approximation

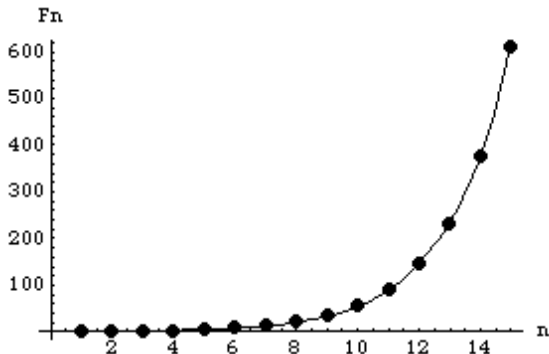
When the dynamical behavior of a discrete model is 'continuous', the discrete model may be approximated as a continuous model.



Continuous approximation

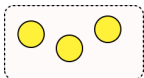
時間: 離散変数→連続変数, time: from discrete to continuous variables

個体数: 離散変数→連続変数, size: from discrete to continuous variables



Continuous approximation

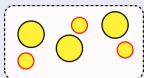
Let $n(t)$ be the number of individuals at time t .



During the time interval between t and $t + \Delta t$,

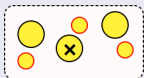
increase factor: birth rate b

The number of newborn individuals is $bn_t\Delta t$ on average, where b is birth rate per unit time ($= 1$).



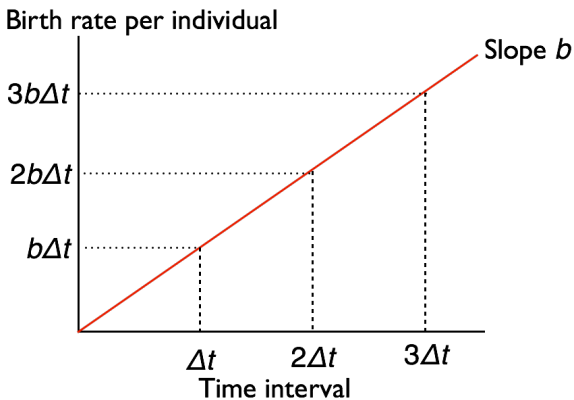
decreasing factor: death rate d

The mean number of dead individuals is $dn_t\Delta t$, where d is death rate per unit time.



Birth rate per individual

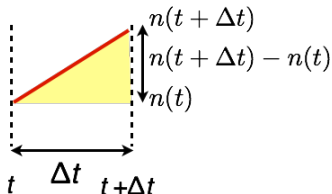
Birth rate increases linearly with the length of time interval.



The number of individuals at time $t + \Delta t$ is:

$$\begin{aligned}n(t + \Delta t) &= n(t) + b\Delta tn(t) - d\Delta tn(t), \\ &= n(t) + (b - d)\Delta tn(t), \\ &= n(t) + r\Delta tn(t).\end{aligned}$$

個体数の変化量 Δn , Change of population size



$$n(t + \Delta t) = n(t) + r\Delta t n(t).$$

By transposing $n(t)$, we have

$$\Delta n = n(t + \Delta t) - n(t) = r\Delta t n(t),$$

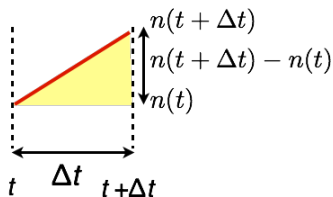
where $\Delta n = n(t + \Delta t) - n(t)$ is the change of population size.

$$\Delta n = n(t + \Delta t) - n(t) \text{ を変化量という}$$

Differential approximation

時間あたりの変化量 $\Delta n / \Delta t$,

Change of population size per change of time

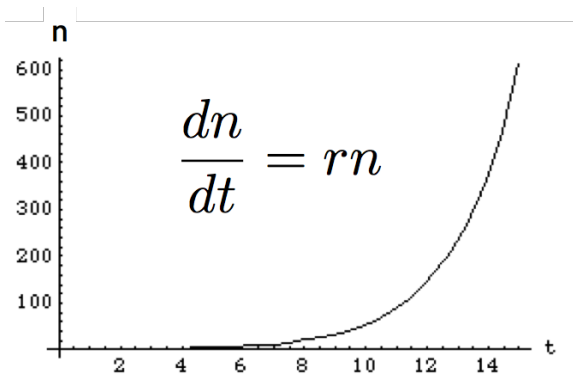


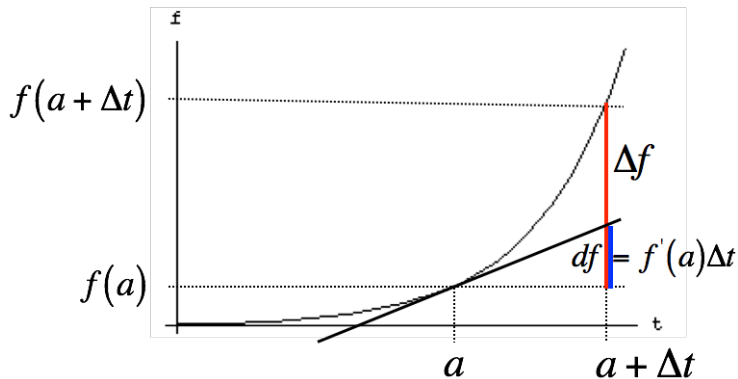
$$\frac{\text{change in } n}{\text{change in } t} = \frac{\Delta n}{\Delta t} = rn(t),$$

By $\Delta t \rightarrow 0$,

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta n}{\Delta t} = \frac{dn}{dt} = rn(t),$$

微分方程式, Differential equation



Change
 Δf Derivative
 df 

$$\Delta t \rightarrow 0 \Rightarrow \Delta f = df$$

Solve the continuous Malthus model

$$\frac{dn}{dt} = rn,$$

where $r =$ the Malthus coefficient, $n \geq 0$.

Solve the equation by the technique of separation of variables
(変数分離法).

Solve the continuous Malthus model

If $n = 0$,

$$n(0) = 0 \rightarrow \frac{dn}{dt} = 0 \rightarrow n(t) = 0.$$

Solve the continuous Malthus model

If $n > 0$,

$$\int \frac{dn}{n} = r \int dt \rightarrow \log n = rt + C,$$
$$n = e^{rt+C} = C'e^{rt},$$

$$n(t) = n_0 e^{rt}, \text{ where } n(t=0) = n_0.$$

Solution of the continuous Malthus model

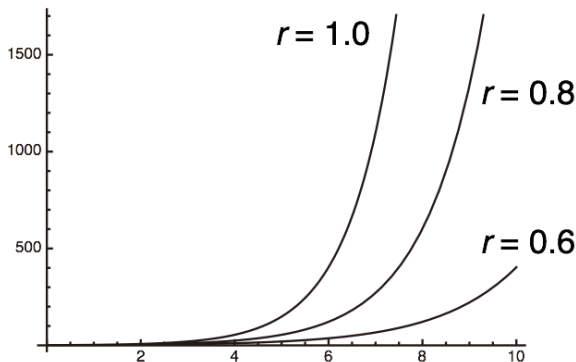
The solution of the continuous Malthus model:

$$n(t) = n_0 e^{rt}$$

- $n_0 > 0$ & $r > 0 \Rightarrow$ population **increases** exponentially,
- $n_0 > 0$ & $r < 0 \Rightarrow$ population **decreases** exponentially.

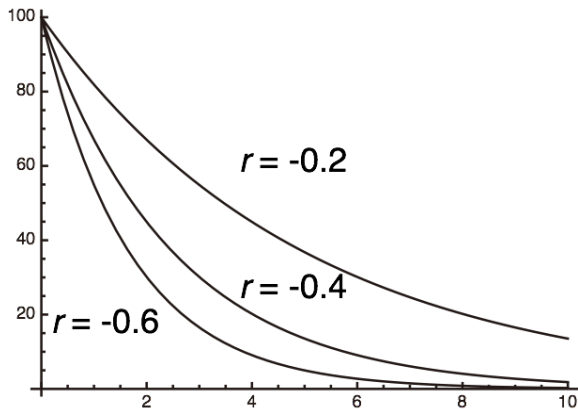
Solve a differential equation

$$dn/dt = rn, \quad n_0 > 0 \text{ \& } r > 0$$



Solve a differential equation

$$dn/dt = rn, \quad n_0 > 0 \text{ \& } r < 0$$



Exercises

Exercise 1

The Fibonacci numbers are one of the population models with discrete population size and discrete time:

$$F_n = F_{n-1} + F_{n-2}, \quad F_1 = 1, \quad F_2 = 2.$$

Solve the equation of the Fibonacci numbers. Is it an exponential growth?

Contents

- 1 Density dependence
 - Malthus
 - Experimental populations
 - Density dependence model

マルサス増殖では、集団の個体数は無制限に増え続ける
Malthus population goes to infinity.

しかし現実には個体群は無制限に増え続けることはない
However, no population increases without limit in reality.

Thomas Robert Malthus

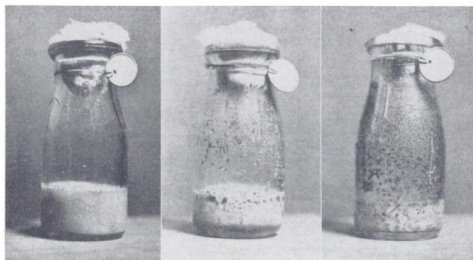


Thomas Robert Malthus (1766-1834)
British economists, mathematician

Experimental population of flies

R. パールによるキイロショウジョウバエを使った実験

瓶に一片のバナナを入れ、ショウジョウバエの個体数変化を調べる



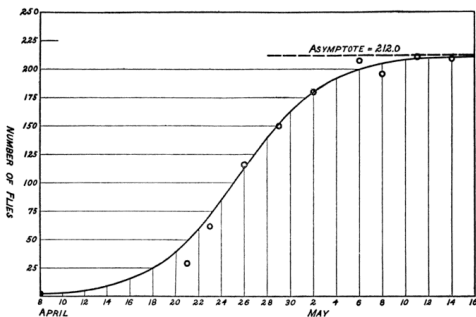
A B C
Half-pint milk bottles at different stages in a population experiment. For further explanation see text.

R. Pearl “The biology of population growth” (1929)

Experimental populations

Growth of wild type *Drosophila* population in half-pint bottles

キイロショウジョウバエの個体数の変化



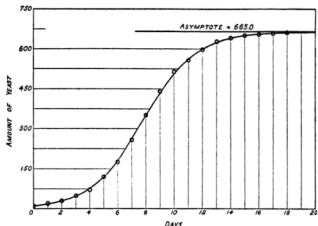
Growth of wild type *Drosophila* population in half-pint bottles. The circles give the observed census counts and the smooth curve is the graph of equation (xi).

R. Pearl “The biology of population growth” (1929)
無限に増殖せず、高密度で成長が止まる

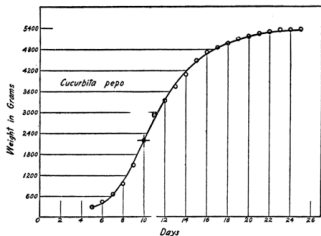
Experimental populations

Growth of a yeast (left) and a courgette (right) population

他の生物 (イースト細胞数、ズッキーニの成長) でも同じような傾向が見られる



The growth of a population of yeast cells. Data from Carlson, represented as small circles. Smooth curve from equation (iv).



Growth of *Cucurbita pepo*. (Data from Robertson.)

R. Pearl “The biology of population growth” (1929)
S字型の成長曲線、ロジスティック (Logistic) 曲線

密度効果, Density dependence

Density dependence

- 個体の密度が高くなりすぎると増加できなくなる
- 死亡率が増加、出生率が減少して正味の増加率が0以下になる

Causes of density dependence

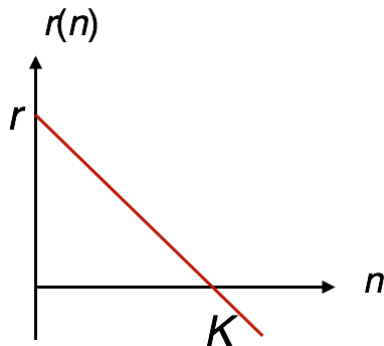
- 餌やなわばりなどの資源の不足
- 環境の悪化

連続時間で密度効果の入ったモデル, a continuous time model with density dependence

$$\frac{dn}{dt} = r(n)n.$$

If $r(n) = r(1 - n/K)$,

$$\frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{K}\right),$$



where r = intrinsic growth rate and K = carrying capacity.
Continuous-time logistic model.

Solution of the continuous-time logistic model

Exercise

$$\frac{dn}{dt} = rn\left(1 - \frac{n}{K}\right), \quad r > 0, \quad K > 0, \quad n \geq 0.$$

Solve the equation by the technique of separation of variables.

Solution of the continuous-time logistic model

$$\frac{dn}{dt} = rn\left(1 - \frac{n}{K}\right), \quad r > 0, \quad K > 0, \quad n \geq 0.$$

$$n(0) = 0 \Rightarrow n(t) = 0,$$

$$n(0) = K \Rightarrow n(t) = K.$$

Solution of the continuous-time logistic model

$$\frac{dn}{dt} = rn\left(1 - \frac{n}{K}\right), \quad r > 0, \quad K > 0, \quad n \geq 0.$$

If $n \neq 0$ & $n \neq K$,

$$\int \left(\frac{1}{n} + \frac{1}{K-n} \right) dn = r \int dt,$$

$$\log_e |n| - \log_e |K-n| = rt + C,$$

$$\log_e \left| \frac{n}{K-n} \right| = rt + C,$$

$$\frac{n}{K-n} = \pm e^{rt+C},$$

$$n(t) = \frac{K}{1 + C'e^{-rt}},$$

where $C' = K/n_0 - 1$ from $n(0) = n_0$ at time $t = 0$.

Property of the solution of the continuous-time logistic model

$$n(t) = \frac{K}{1 + (K/n_0 - 1)e^{-rt}}, \quad n > 0.$$

If $r > 0$,

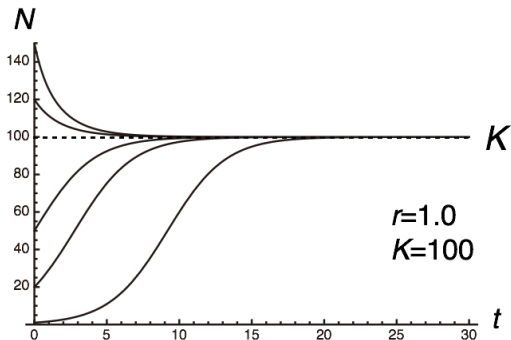
$$t \rightarrow \infty \Rightarrow e^{-rt} \rightarrow 0,$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{K}{1 + (K/n_0 - 1)e^{-rt}} = K.$$

n converges to K as time goes to infinity.

Continuous-time logistic model

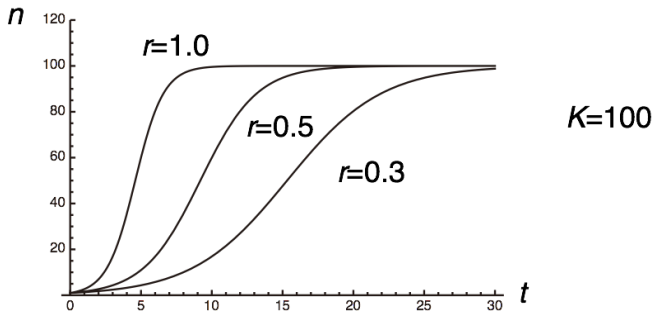
$n > 0$ converges to K as time goes to infinity.



$n_0 = 0$ indicates there is no living individuals.

Continuous-time logistic model

増加率 r が大きいとより速く K に収束する



Continuous-time logistic model

- シンプルで実際の現象への当てはまりが良いのでよく使われている
- 混み合い密度効果の関数は、他にも無数に考えることができる
- 例えば、より一般には、 $\frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \left(\frac{n}{K}\right)^\alpha\right)$
- $\alpha = 1$ でロジスティック式になる

Logistic model: 離散時間モデルと連続時間モデルの違い

- 離散時間 $n_{t+1} = n_t + rn_t \left(1 - \frac{n_t}{K}\right)$, 平衡点 $n_{t+1} = n_t = n^*$
- 連続時間 $\frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{K}\right)$, 平衡点 $dn^*/dt = 0$

連続時間でのロジスティックモデルでは
個体数の振動やカオスは起こらない

微分方程式の定性解析

微分方程式を解かなくても個体数 N のゆくえが分かる

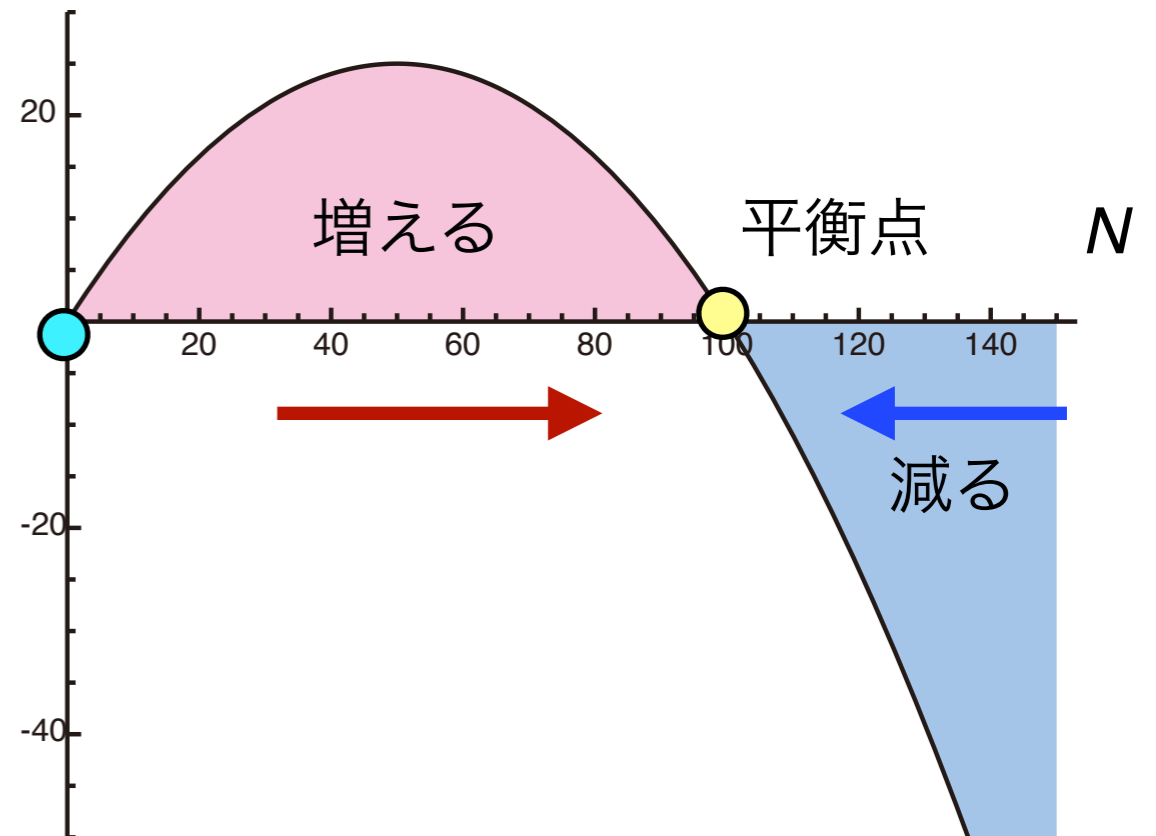
N の時間微分は
 N の変化速度

$\frac{dN}{dt} > 0$ なら個体数は増える

$\frac{dN}{dt} < 0$ なら個体数は減少する

$\frac{dN}{dt} = 0$ なら個体数は変化しない：平衡点

$$\frac{dN}{dt} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$$



$\frac{dN}{dt} = 0$ なら個体数は変化しない：平衡点

N^* を平衡状態の個体数とする

$$\frac{dN^*}{dt} = r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)N^* = 0$$

この式より平衡状態の個体数 N^* を求めよ

$$\frac{dN^*}{dt} = r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)N^* = 0$$

平衡点は2つ

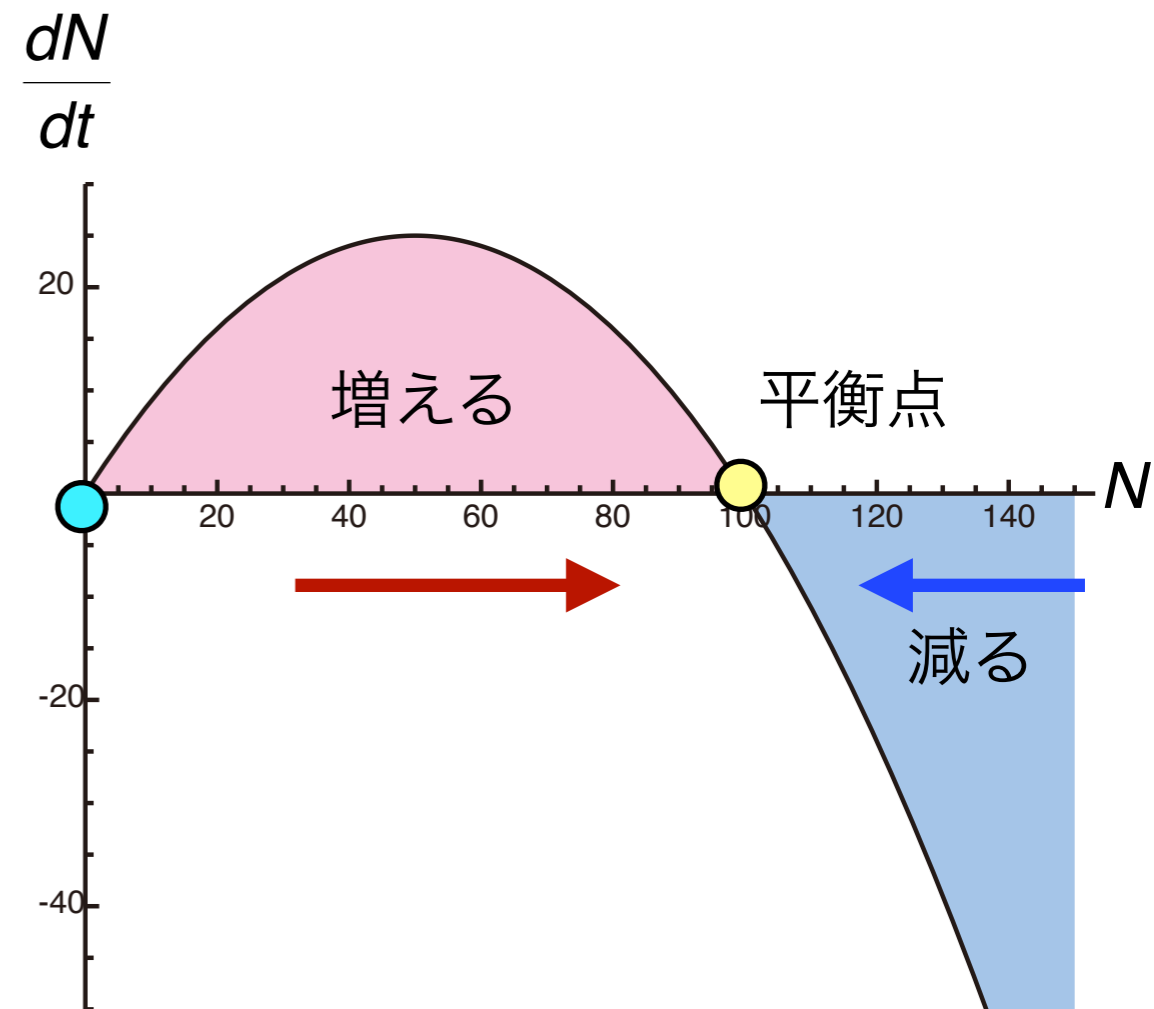
$$N^* = K \quad \text{安定平衡点}$$

$r > 0$ かつ $N_0 \neq 0$ なら
いずれここに収束する

$$N^* = 0 \quad \text{不安定平衡点}$$

$r > 0$ なら

少しでも N が増えると0から離れてゆく

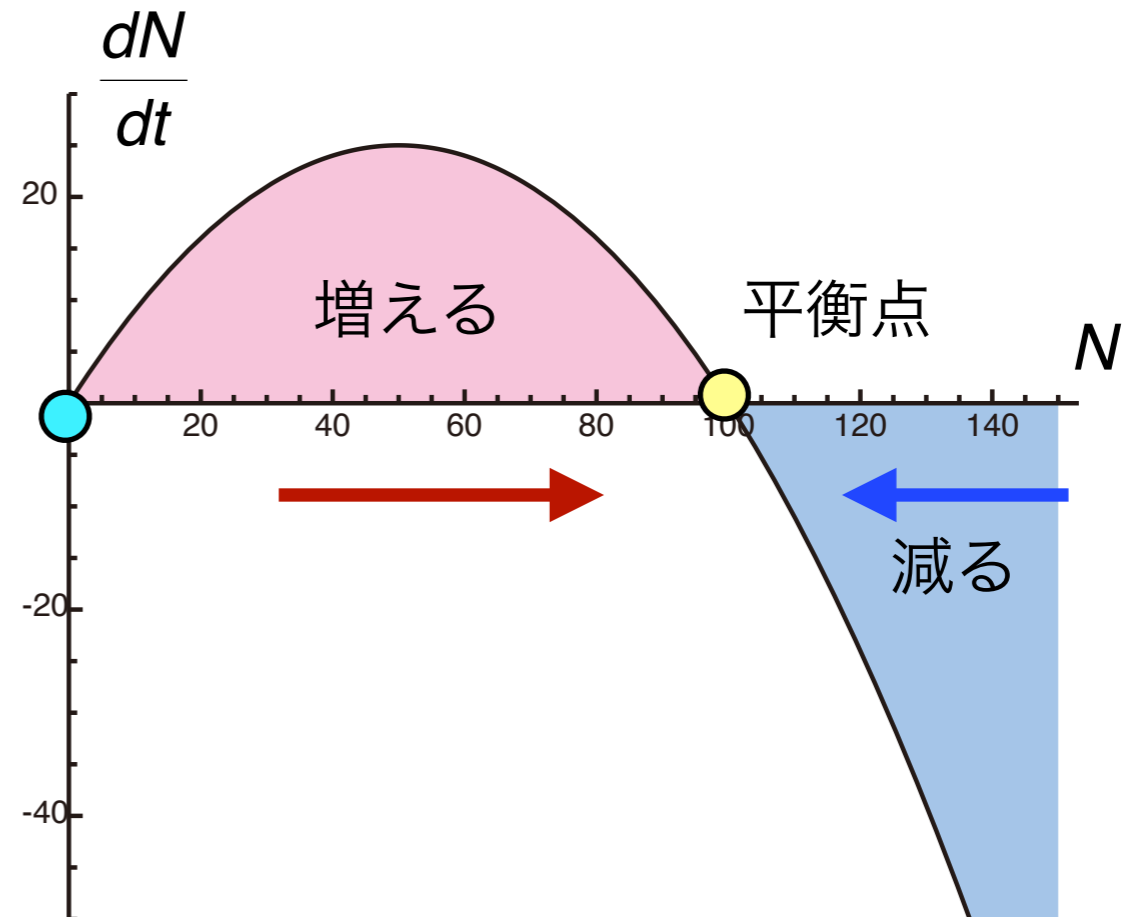


微分(差分)方程式を直接解かずに
モデルの性質を調べる手法を
「**定性的解析**」と呼ぶ

$$\frac{dN}{dt} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$$

$$N^* = K \quad \text{安定平衡点}$$

$$N^* = 0 \quad \text{不安定平衡点}$$



解を解析的に求められないモデルでは
主にこの手法が使われる

- 時間変化しない点は平衡点
- 平衡点の局所安定性解析などから定性的な力学系の性質がわかる
- 力学系を解くことができれば定量的な系の時間発展がわかる

練習

低密度で繁殖がより制限されるような密度効果もあり、アリー効果という。

アリー効果の原因：

オスとメスの出会いが少なくなる場合や協力してしか生きられないグループなど

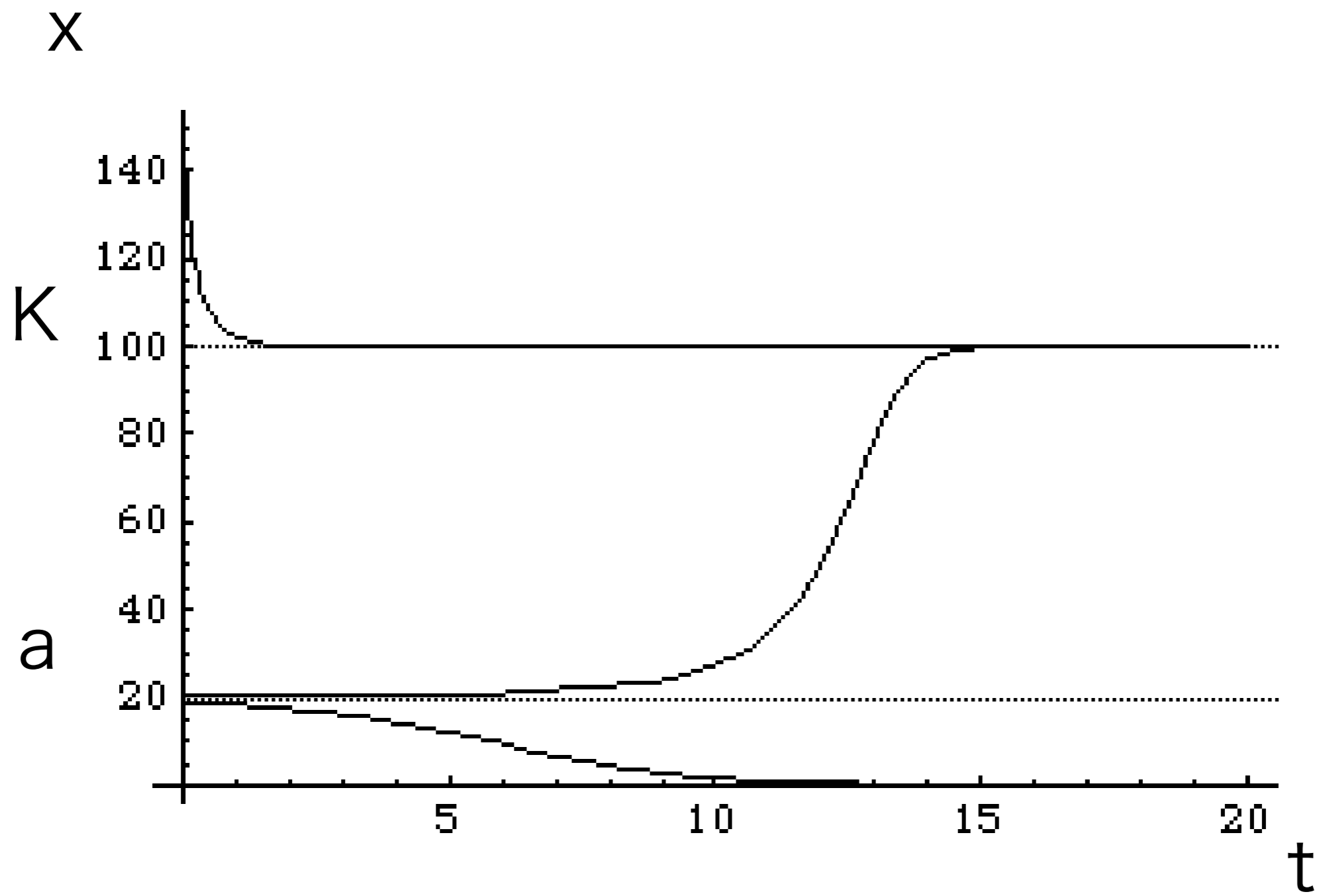
高密度と低密度の両方で繁殖が抑制される個体群の微分方程式モデルをつくれ

一例

$$\frac{dx}{dt} = rx(x-a)\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

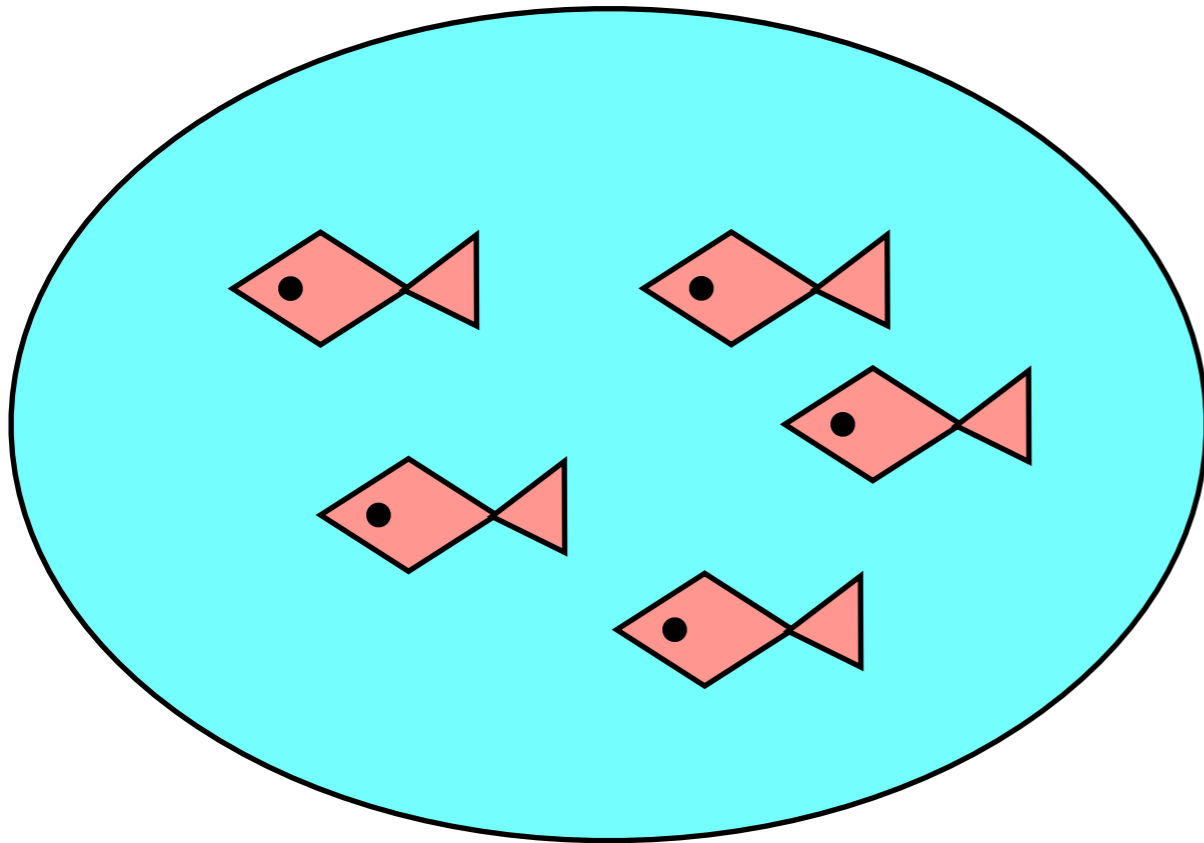
$$0 < a < K$$

図を書いて平衡点の定性解析をせよ



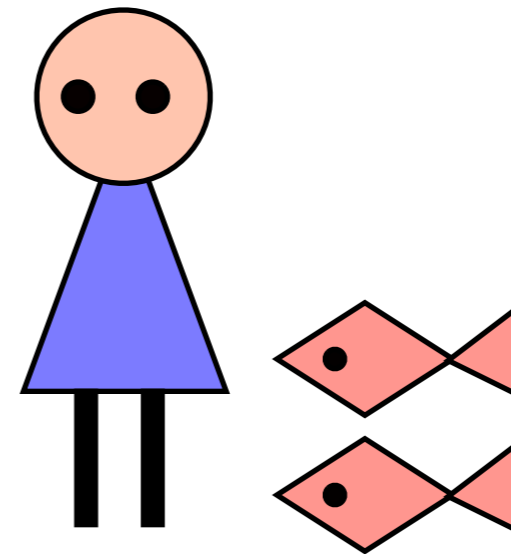
漁獲

個体群への漁業の影響を考える



魚集団の個体数 N

ロジスティック増殖する



漁師

時間あたり一定量の魚 F
をとり続ける

魚を捕りすぎると魚が減り、漁業の効率が悪い
どの程度の量を捕るのがよいか

漁獲を入れたロジスティック増殖モデル

$$\frac{dN}{dt} = \underbrace{r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N}_{\text{魚集団の増殖}} - \underbrace{F}_{\text{漁獲}}$$

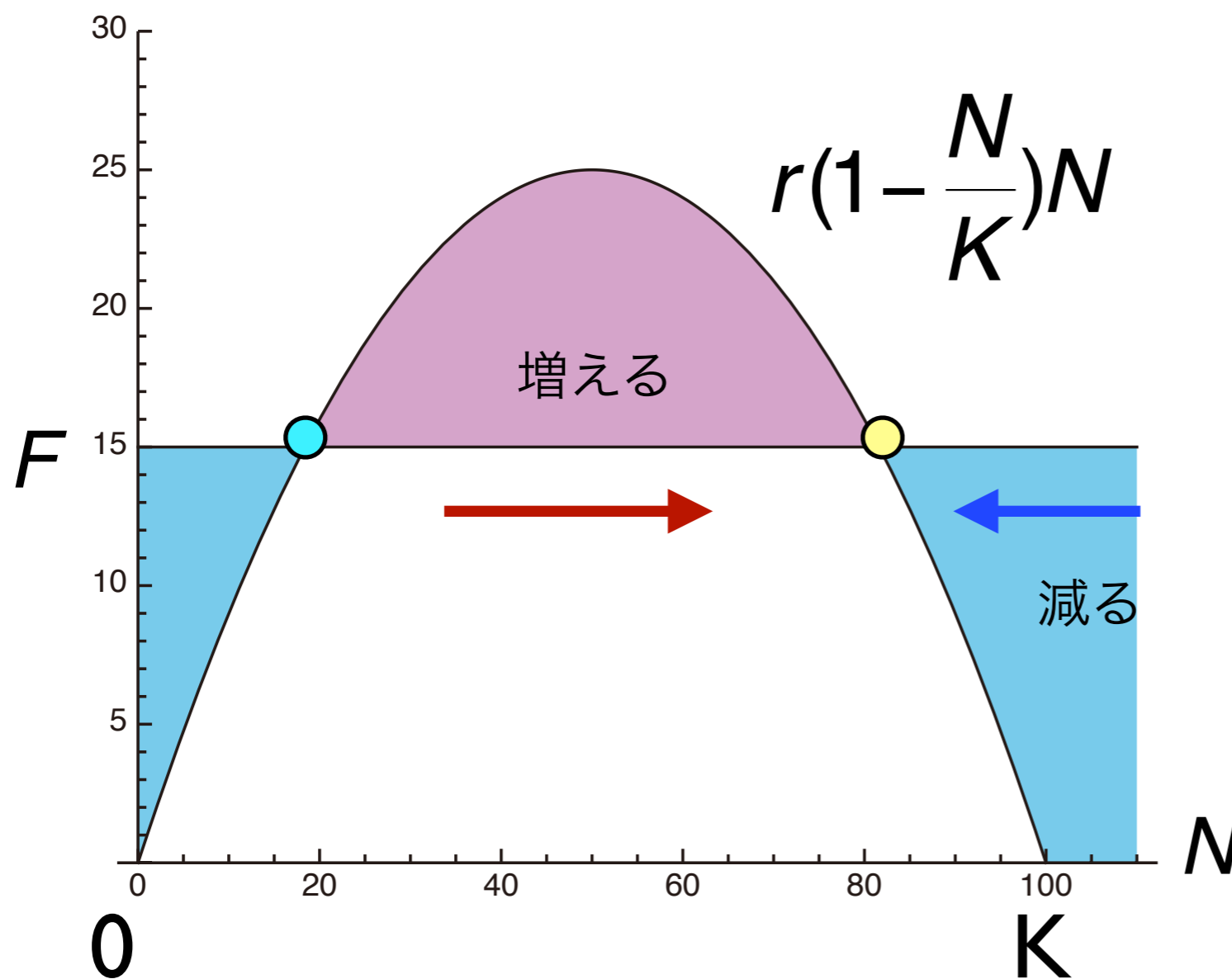
平衡状態では

$$\frac{dN^*}{dt} = r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)N^* - F = 0$$

$$r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)N^* = F$$

$$r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)N^* = F$$

が成り立つということはどういうことか？



$$Y = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$$

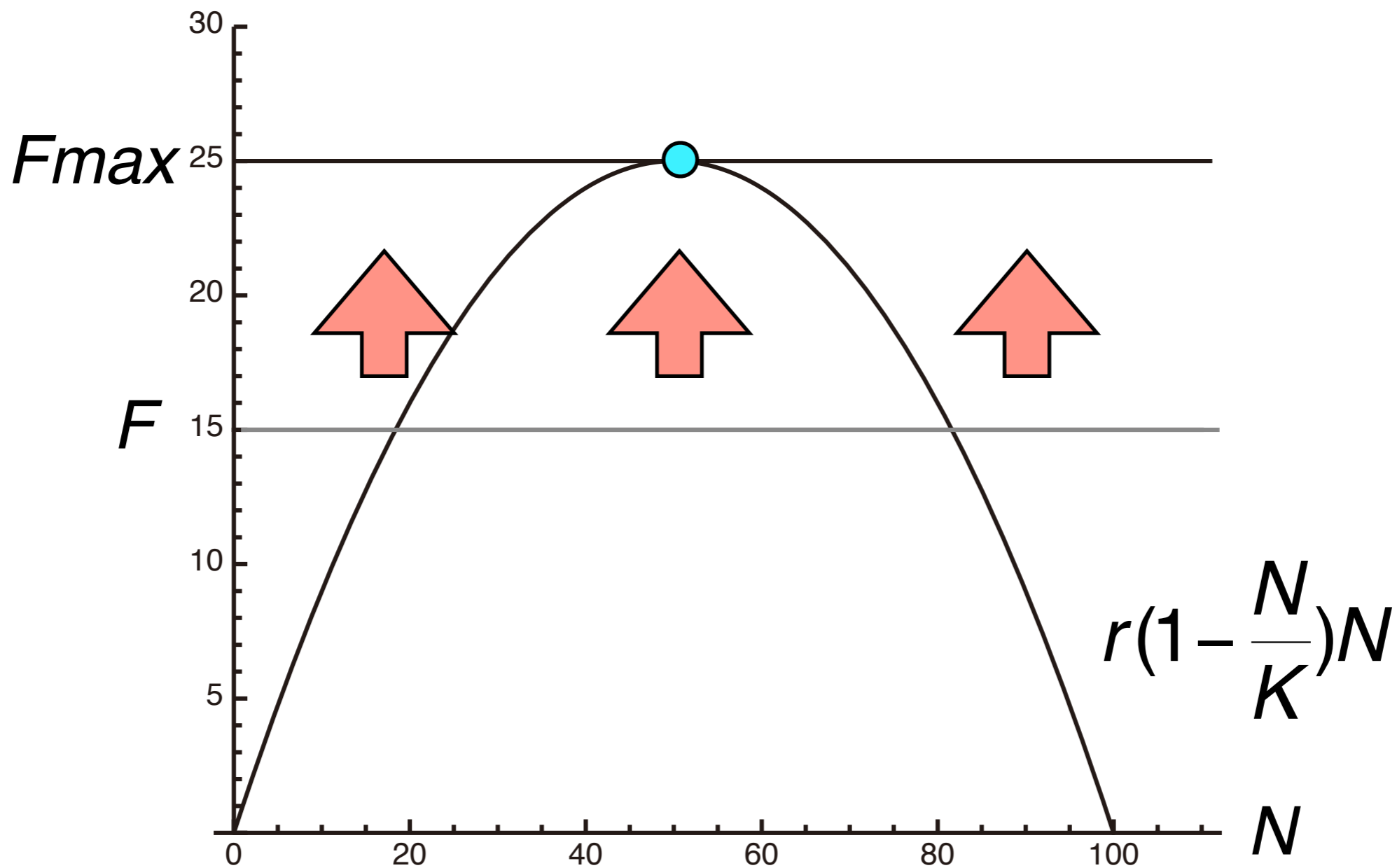
と

$$Y = F$$

の交点が平衡点

F と $r(1-\frac{N}{K})N$ が交点を持つ限度まで F を上昇させた値が

この集団を維持できる最大の漁獲量



$Fmax$ を計算で求めよう

2次曲線 $r(1 - \frac{N}{K})N$ の頂点の座標が $Fmax$

$$F \max = \frac{rK}{4}$$

この量を最大持続生産量
(Maximum Sustainable Yield)
と呼ぶ

この量を捕り続けると
集団の生産力 $r(1 - \frac{N}{K})N$ が最大になる

$$F_{\max} = \frac{rK}{4}$$

実際の漁業でMSYを実現できるだろうか？

現実には野外での魚集団の全個体数を知るのは難しい

漁獲量・漁獲努力量のデータから、個体数や
Fmaxを推定したりする

もし、漁獲量一定で漁業をしていて、
Fmaxより多く捕ると滅びてしまう

そこで、
漁獲努力一定で捕ることを考えてみる

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - mN \quad m > 0$$

この場合、
平衡個体数 N^* は努力量 m に比例するので、
急な絶滅は起きない

個体群がロジスティック増殖するとき、
漁獲量一定方策よりも
漁獲努力一定方策のほうが
安全な漁業方策である

数理モデルを実際の生物現象に
厳密にあてはめるのは難しいが

簡単な仮定を置いたときの
モデルの振る舞いを知ること
で現実のシステムを理解する助けになる

カオス

- 環境が一定でも個体群が変動すること
がある

ロジスティック増殖モデル（密度依存モデル）

$$N_{t+1} = (1 + R(N_t))N_t$$
$$= \left\{ 1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\} N_t$$

N_0 から N_t を計算するには

- 繰り返し計算
- 増殖曲線を使ったCobwebbingの方法

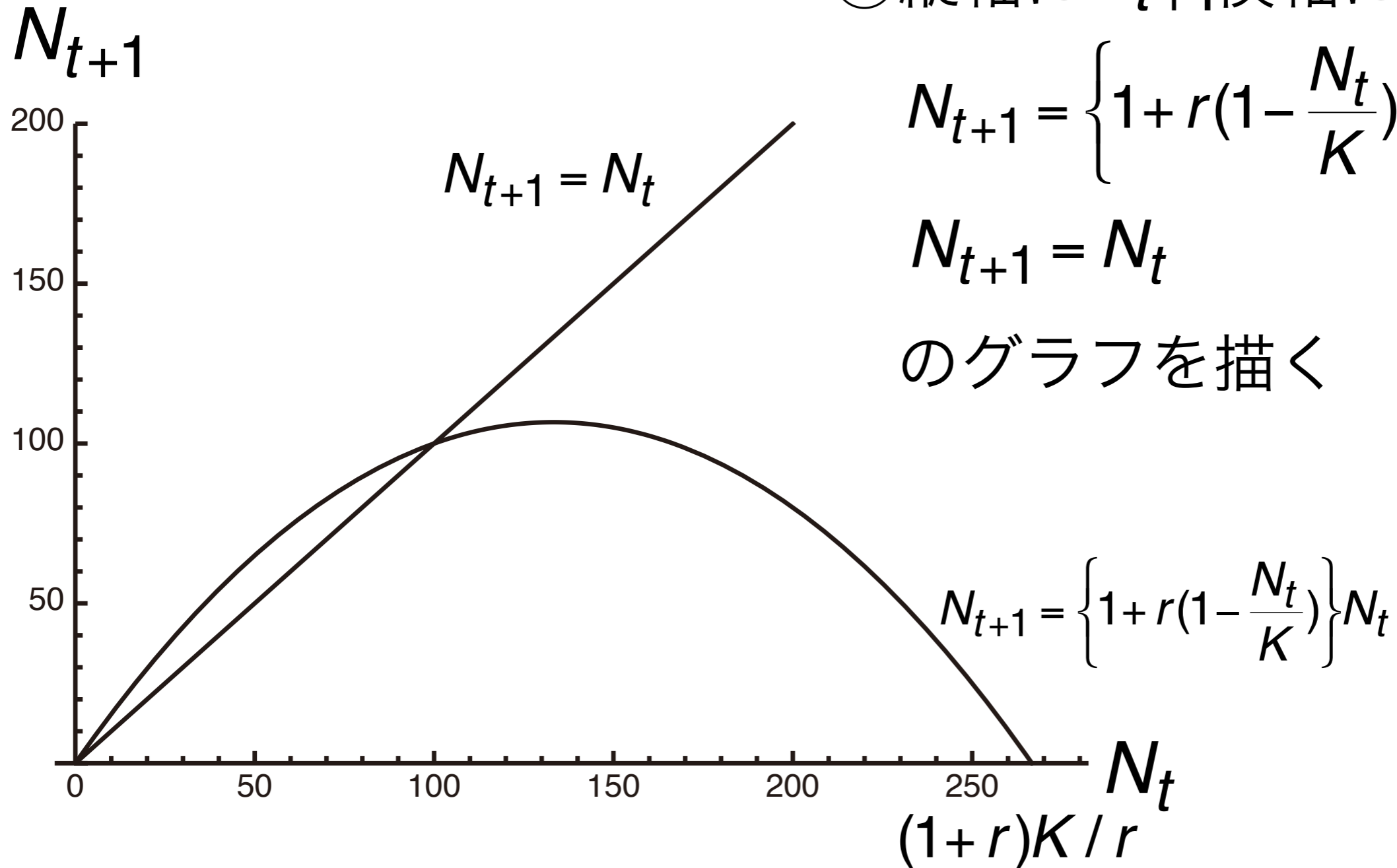
増殖曲線を使ったCobwebbingの方法

①縦軸に N_{t+1} 横軸に N_t をとり、

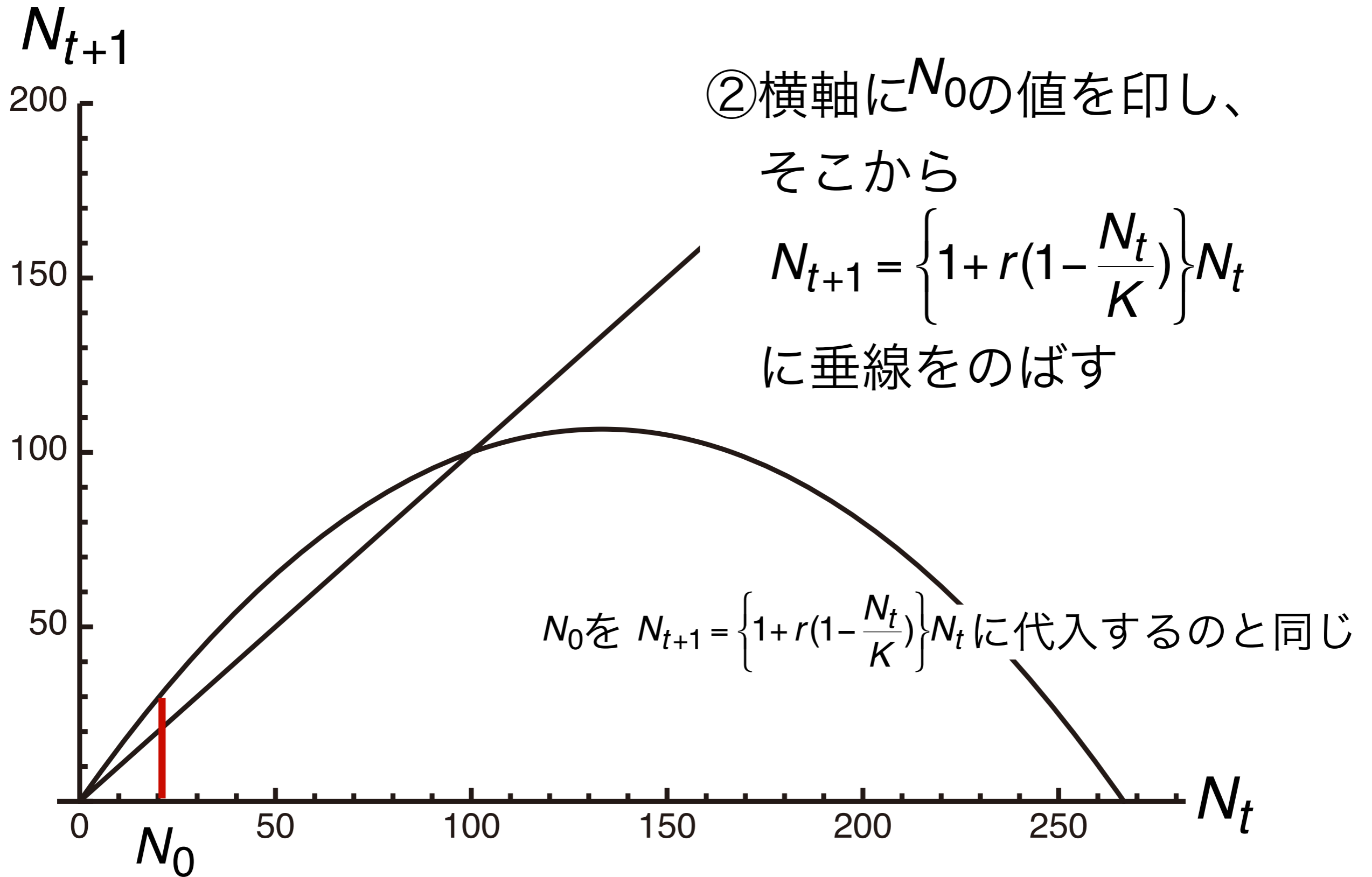
$$N_{t+1} = \left\{ 1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\} N_t$$

$$N_{t+1} = N_t$$

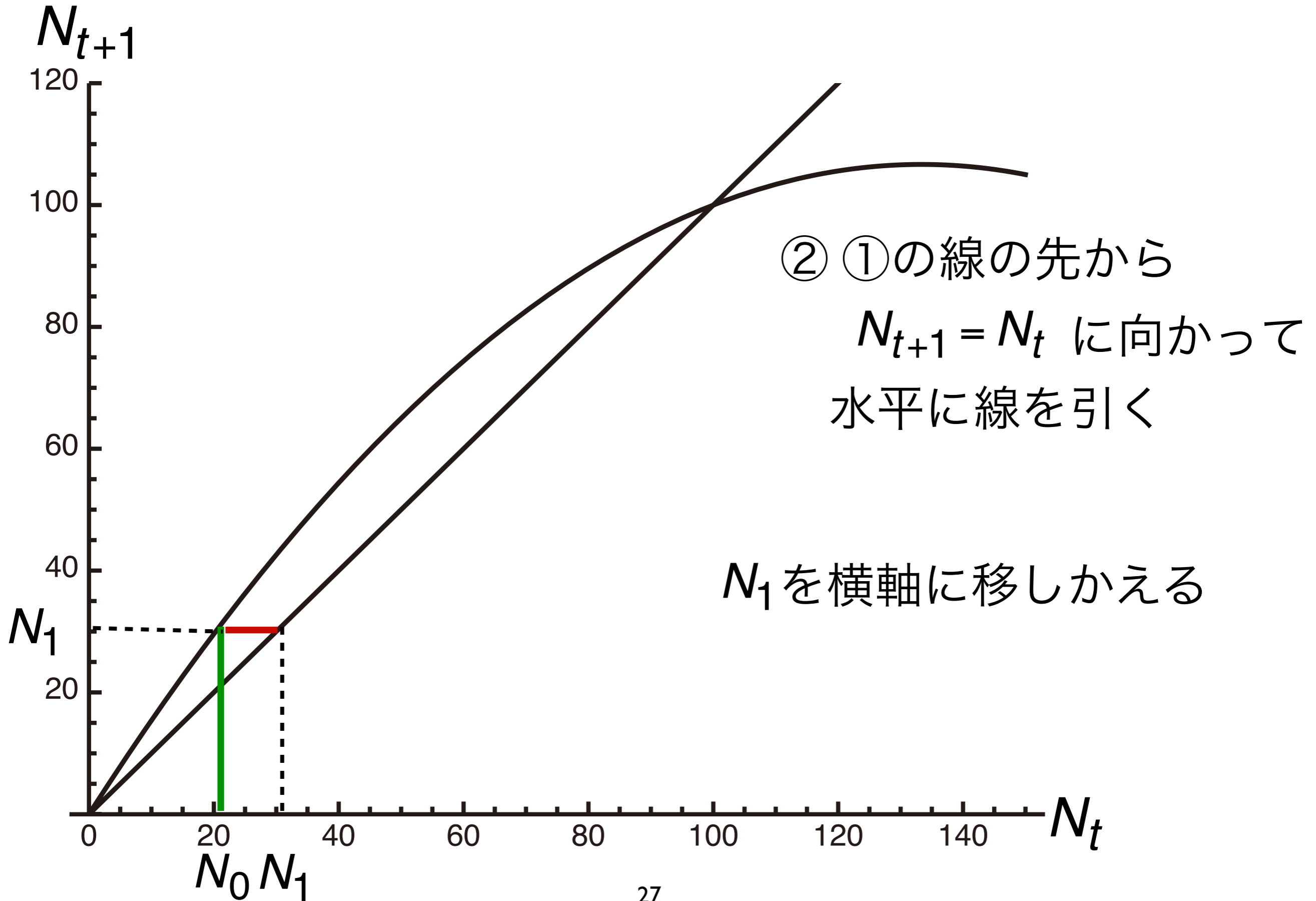
のグラフを描く



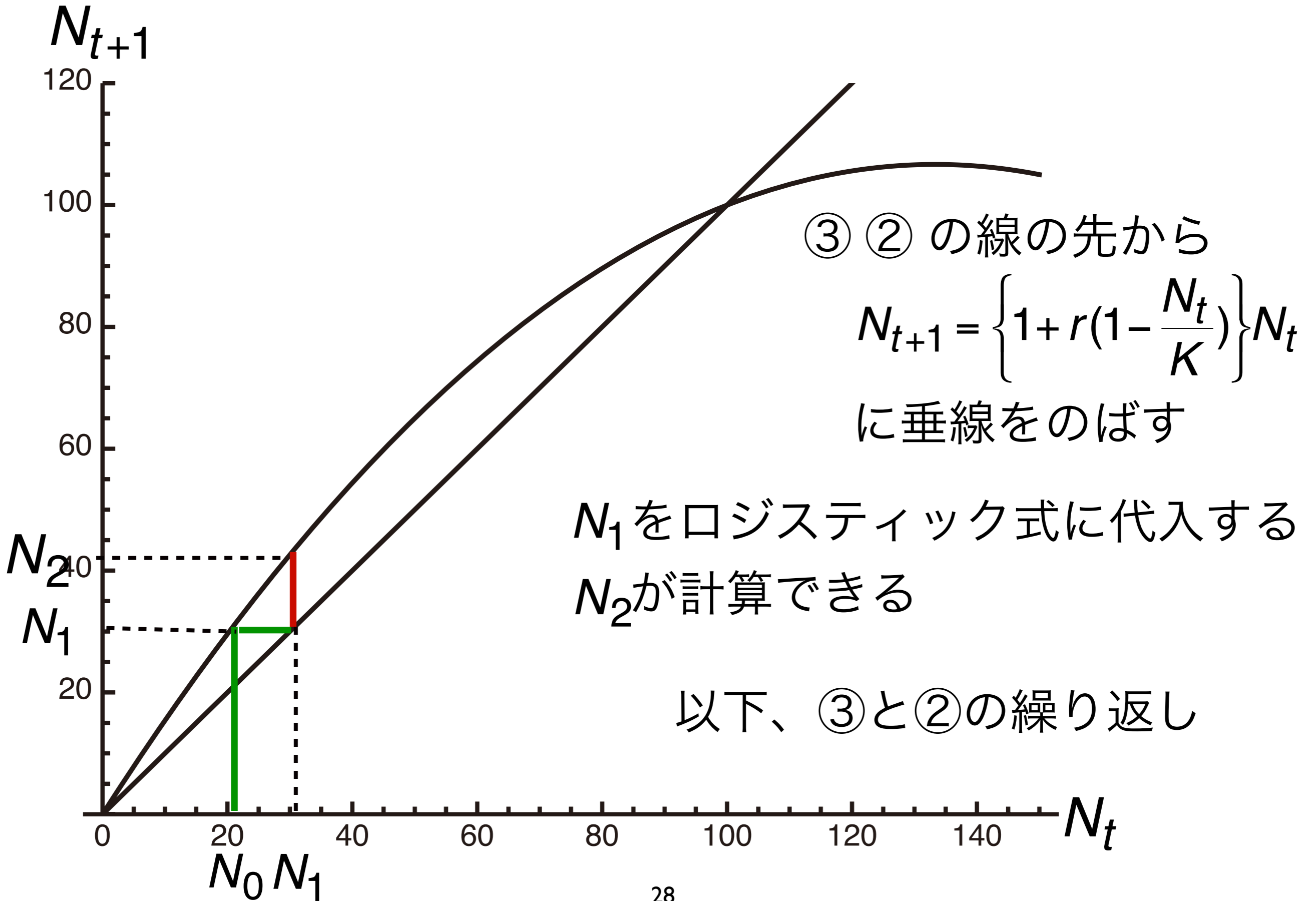
増殖曲線を使ったCobwebbingの方法



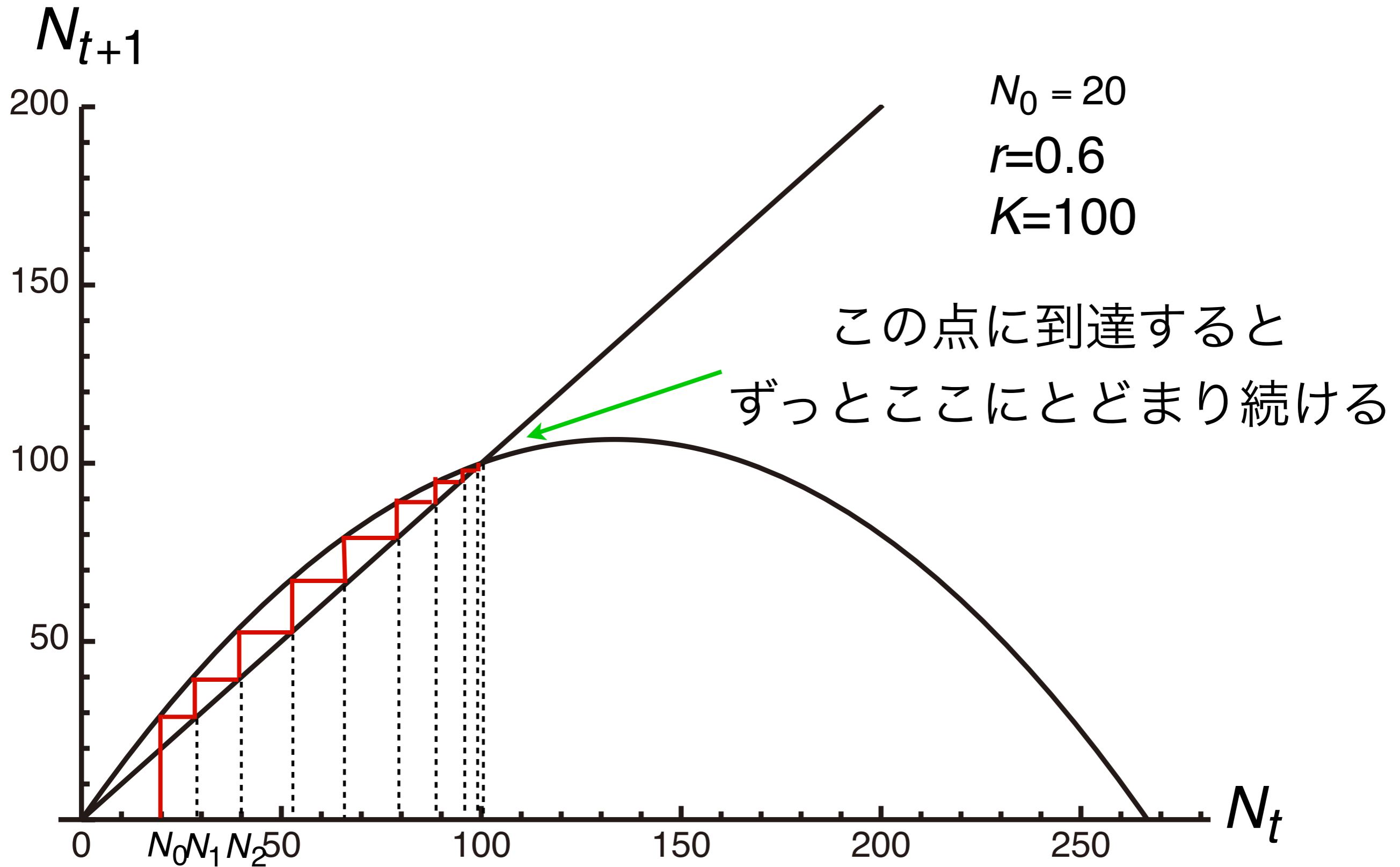
増殖曲線を使ったCobwebbingの方法



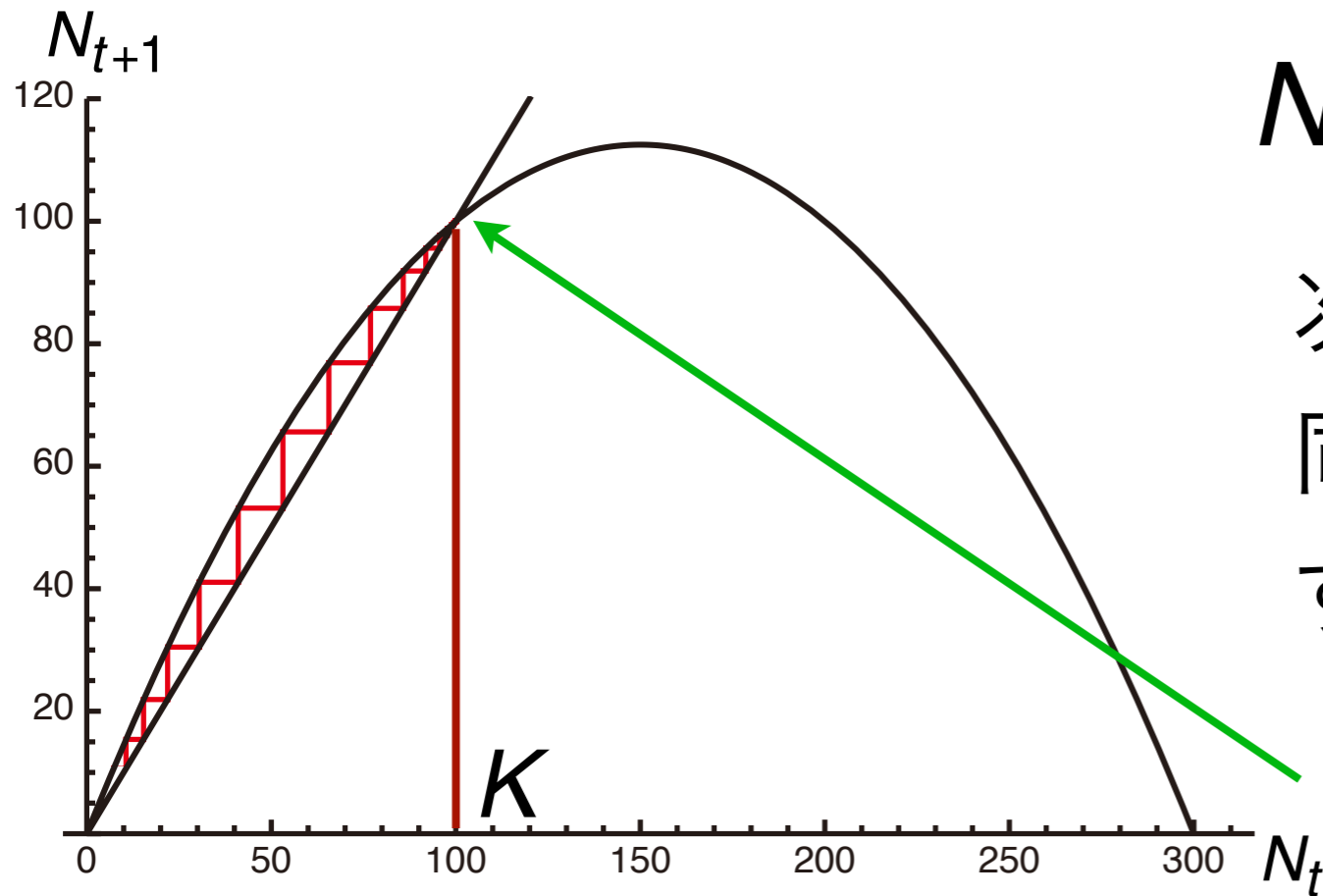
増殖曲線を使ったCobwebbingの方法



Cobwebbingの方法の計算例



交点では何が起きているのか？



$N_{t+1} = N_t$ が成り立つ

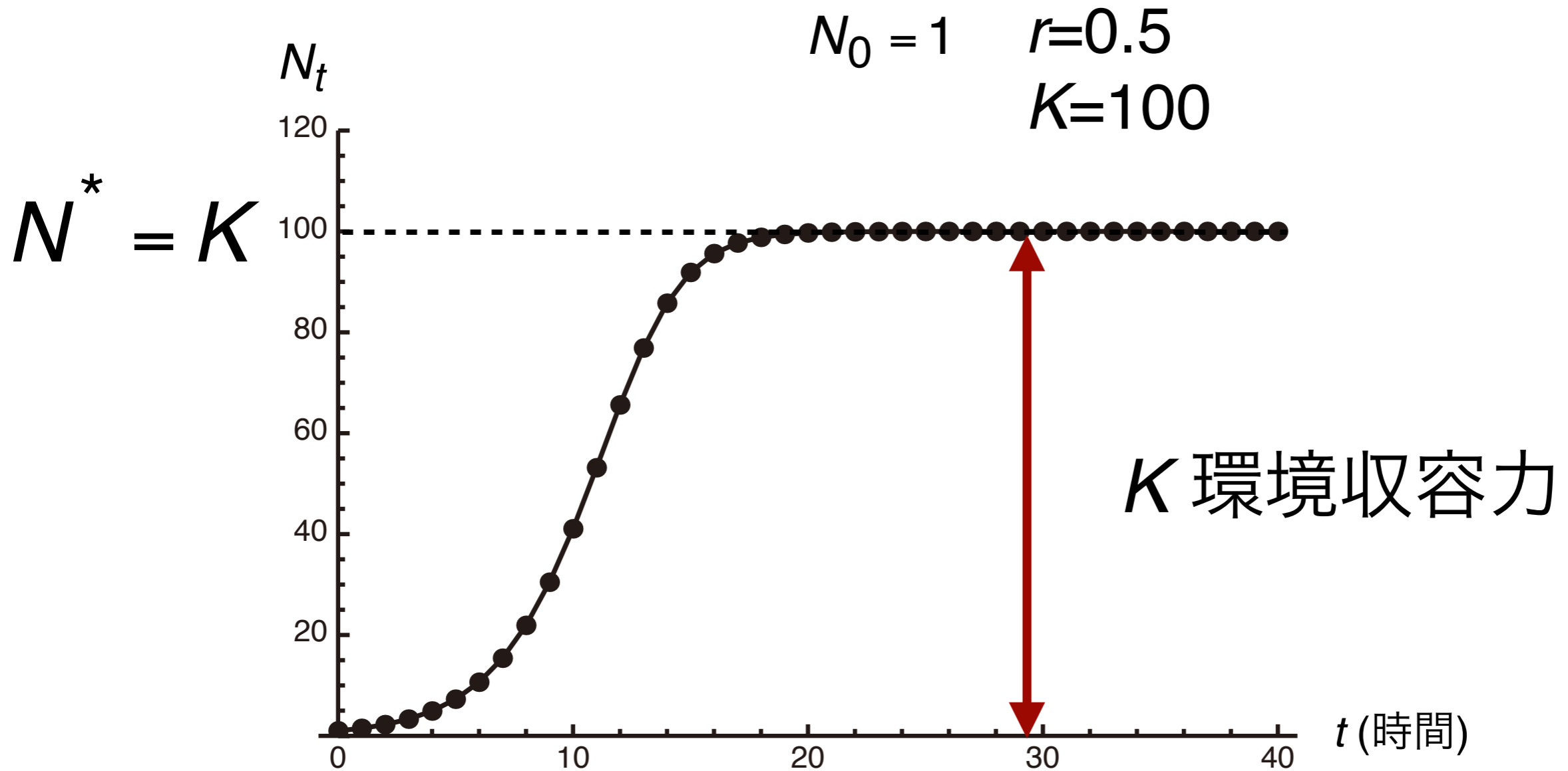
次の世代も、その次の世代も
同じ数になるので
ずっとここにとどまり続ける

この点を
平衡点(定常点)と呼ぶ

$N_{t+1} = N_t = N^*$ とすると

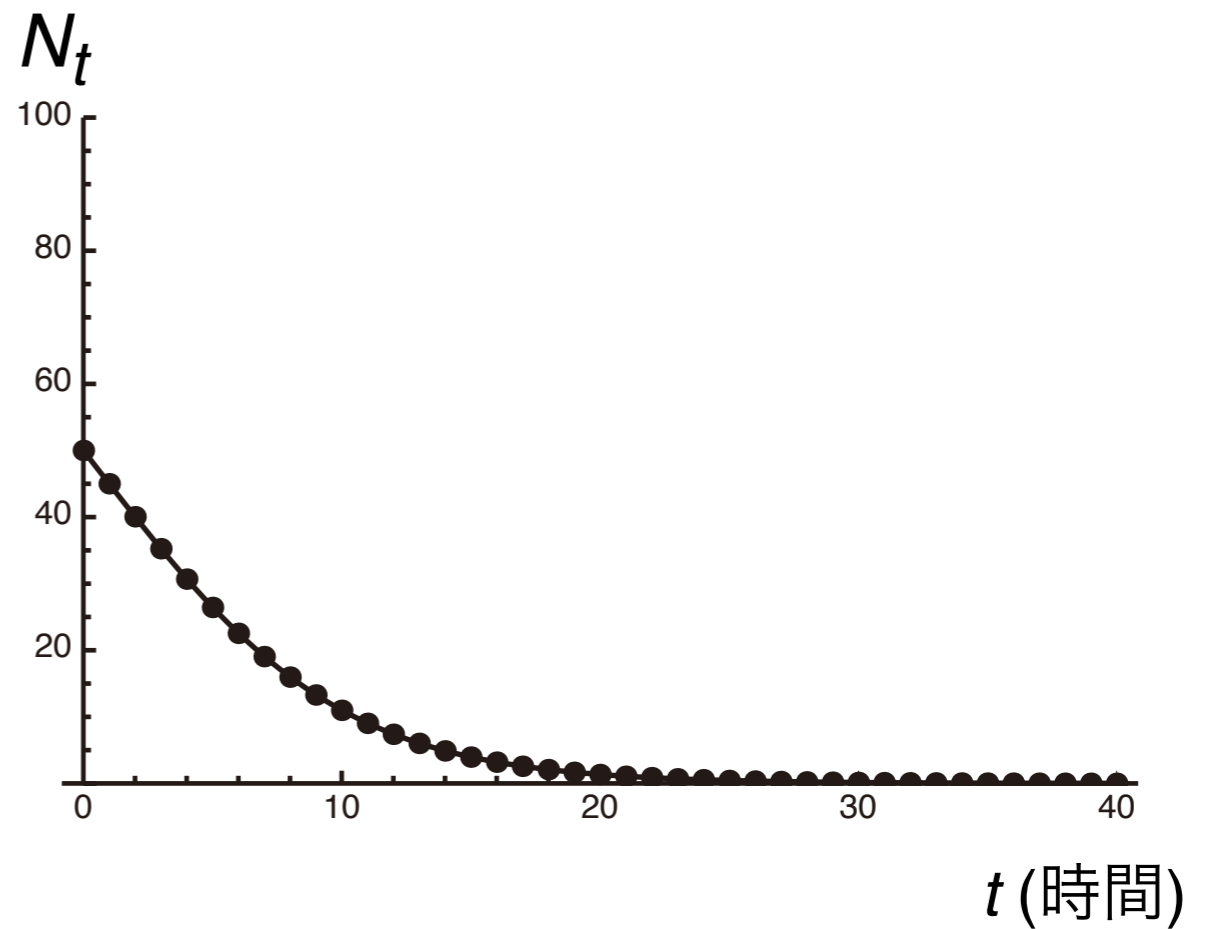
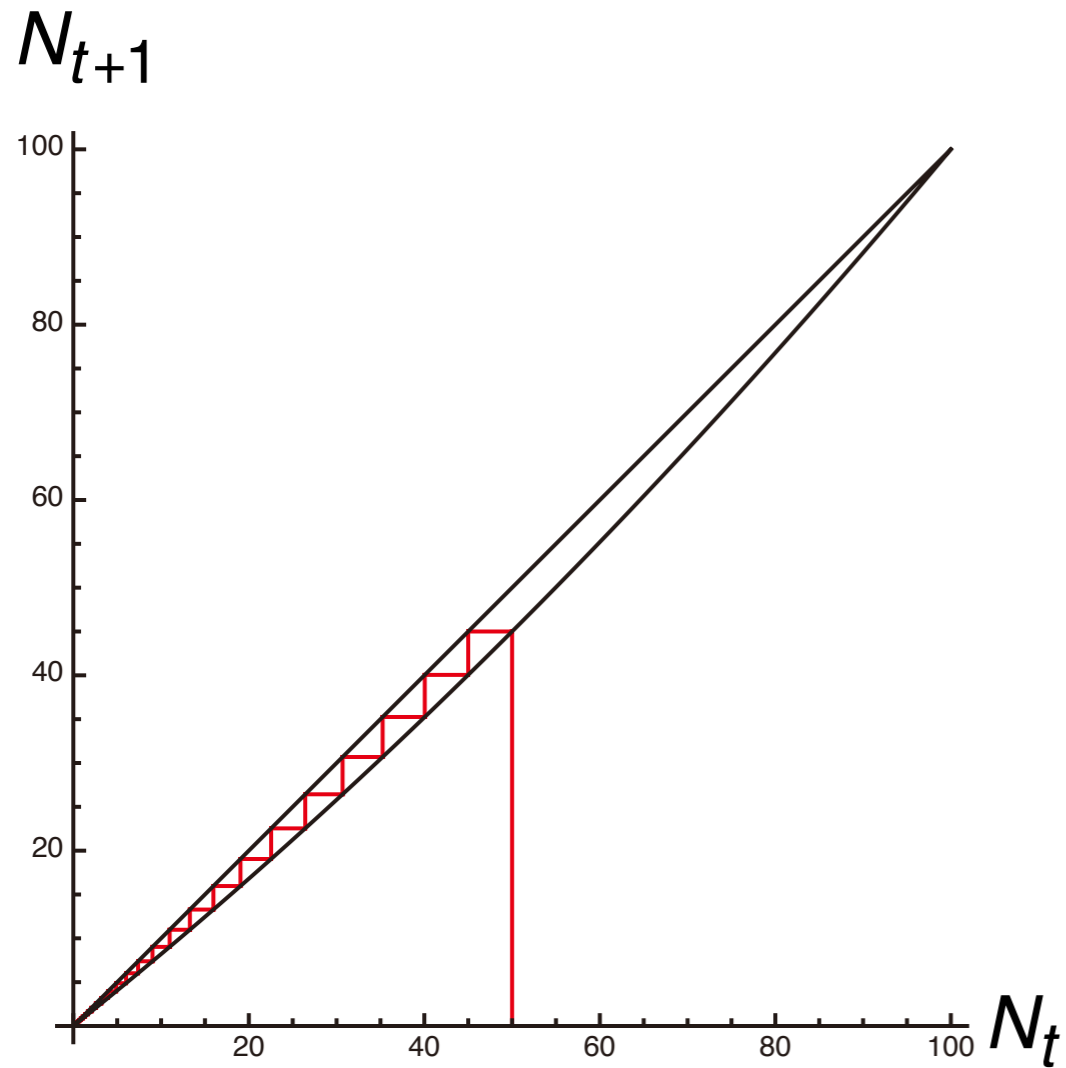
$$N^* = \left\{ 1 + r \left(1 - \frac{N^*}{K} \right) \right\} N^* \quad \text{より} \quad N^* = K$$

Kを環境収容力 carrying capacityと呼ぶ



r が0より小さいとき

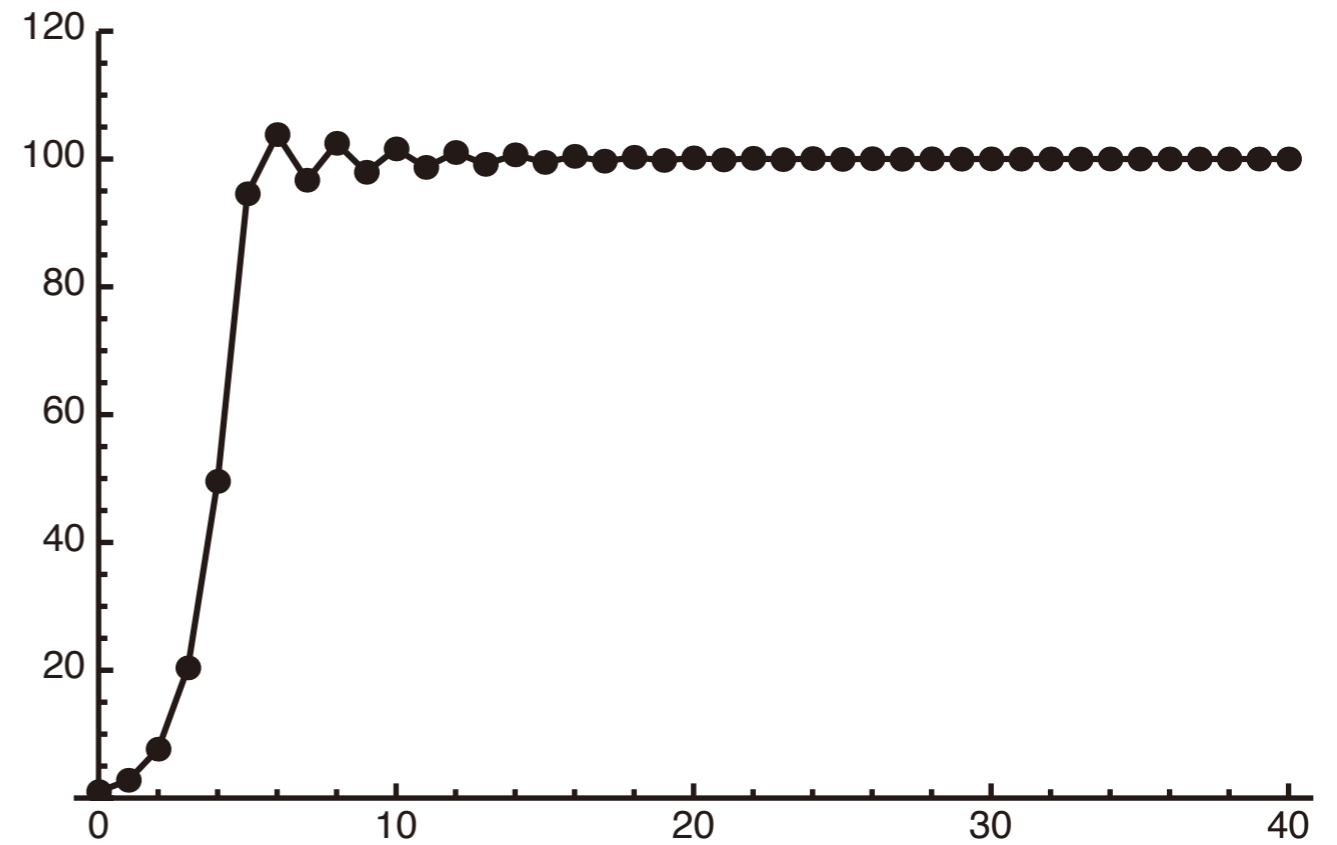
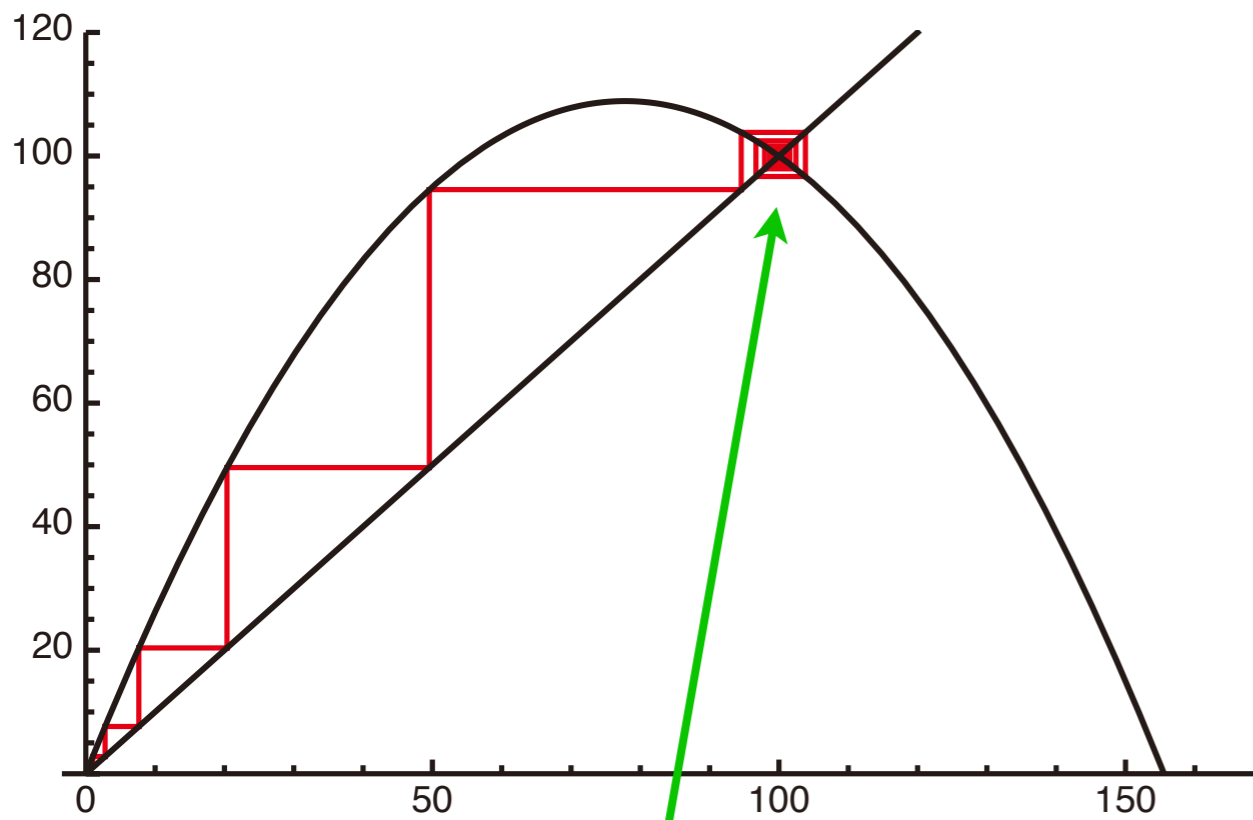
$r = -0.2$
 $K = 100$



個体数は減少して滅んでしまう

r が0より大きいとき ($0 < r < 2$)

$$N_0 = 1 \quad r = 1.8 \\ K = 100$$



この交点に収束する傾向がある

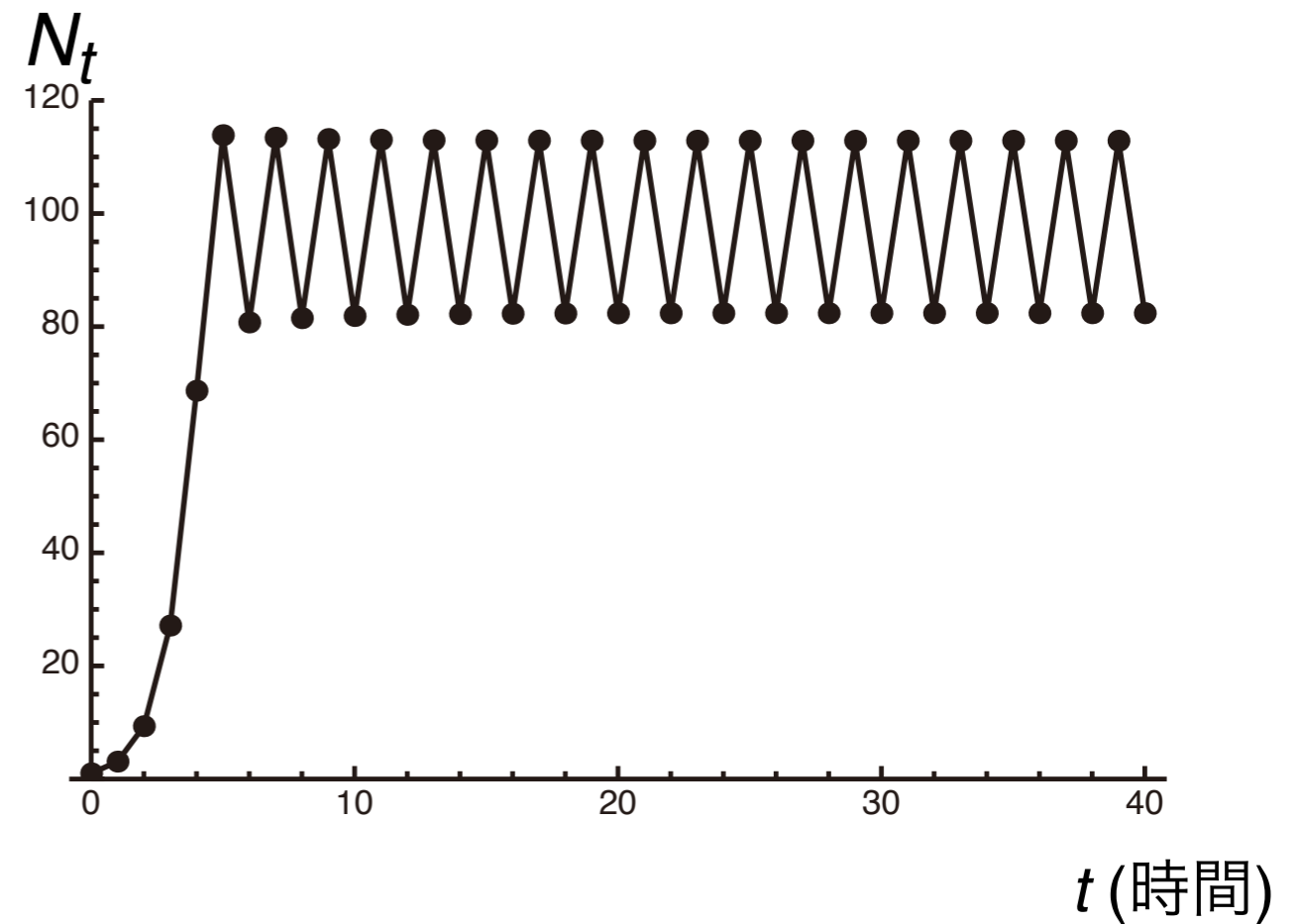
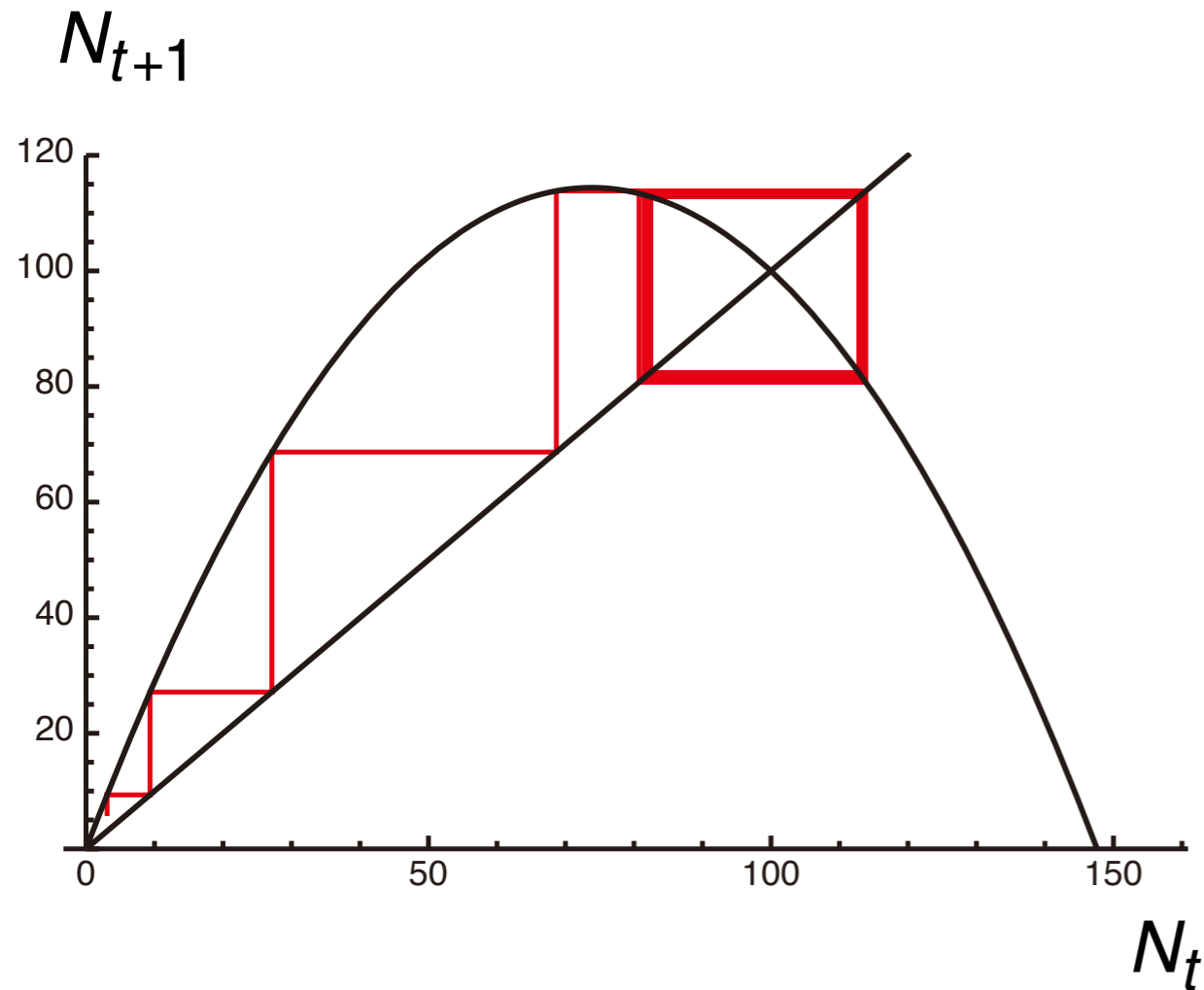
r がもっと大きいとき

$r=2.1$

$K=100$

r : 個体数が少ないときの増加率

内的自然増加率

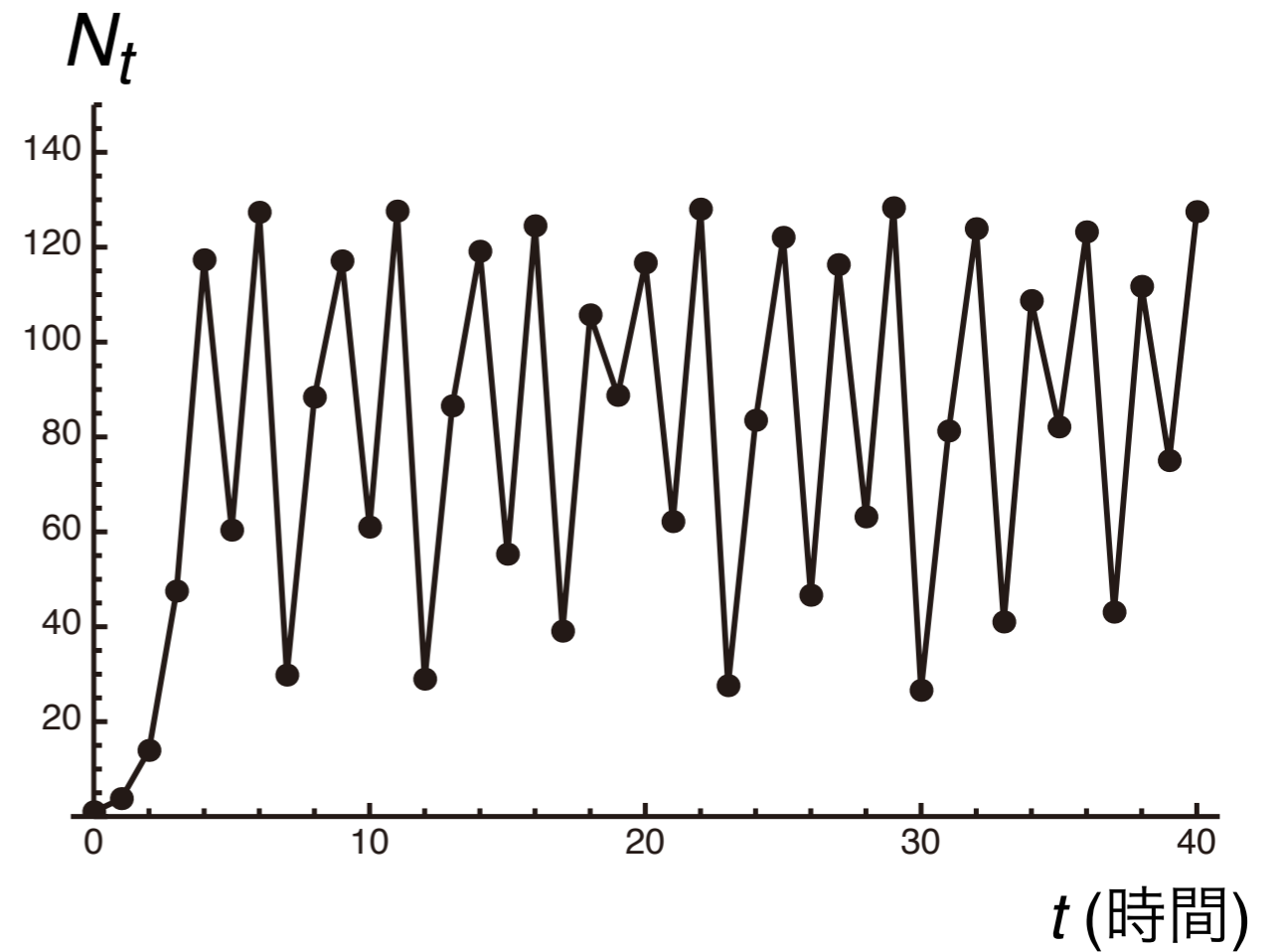
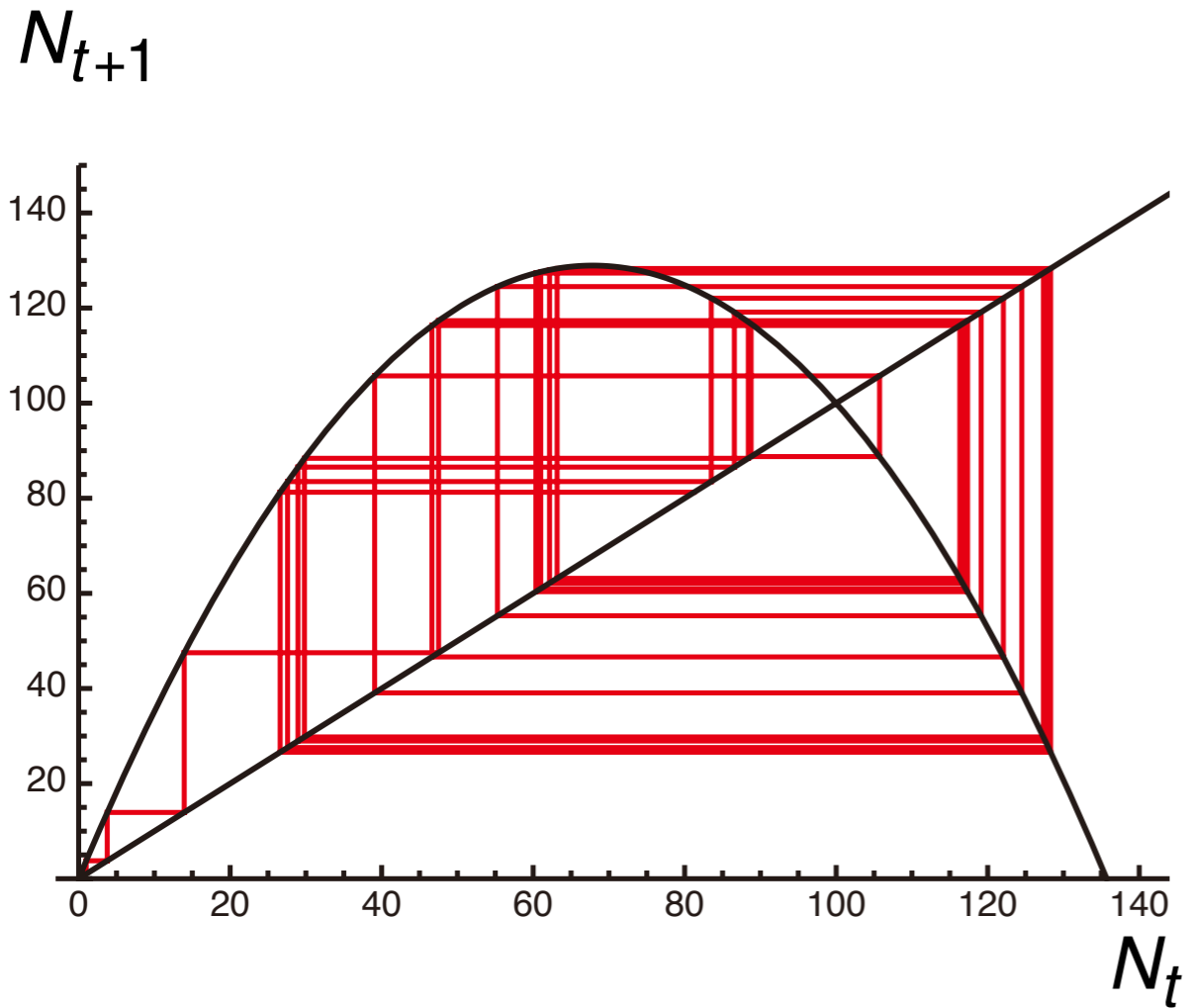


2つの値を振動するようになる

r がさらに大きいとき

$r=2.8$

$K=100$



さまざまな値をとって変動する **カオス**

r の大きさと個体数変動の関係

$r < 0$ N_t は単調に減少して 0 に近づく

$0 < r < 1$ 単調に増加して K に近づく

$1 < r < 2$ 増加して、減衰振動しながら K に近づく

$2 < r < 2.45$ 2つの値をとって周期変動

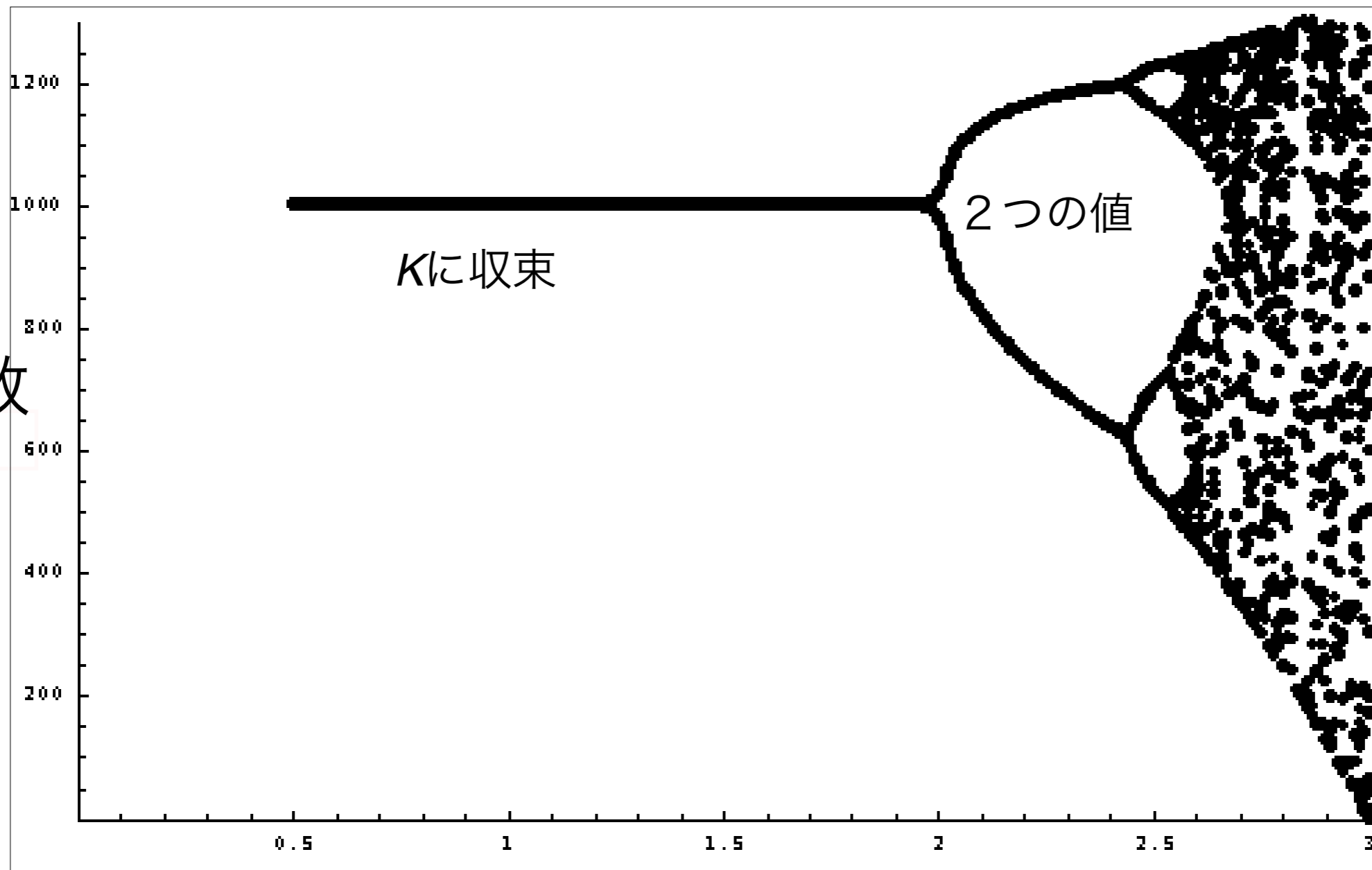
$2.45 < r < 2.57$ 周期変動のとり値が倍々に増えてゆく

$2.57 < r$ カオス

分岐図

カオス

個体数



Chaosの特徴

- 決定論的なモデル
- 不規則な振動が現れる
- 初期値が少しでも違えば後の振る舞いがまったく異なる

Chaosの判別

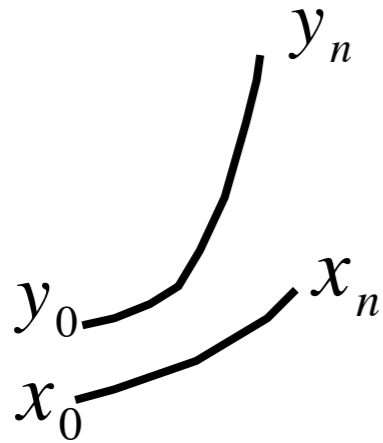
初期値に対する鋭敏な依存性で判断

リアプノフ指数

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \lim_{|y_0 - x_0| \rightarrow 0} \ln \left| \frac{y_n - x_n}{y_0 - x_0} \right|$$

$\lambda > 0$ であればカオス

Chaosの判別法の導出



初期値に対する鋭敏な依存性で
カオスかどうかを判別する

$$|y_n - x_n| = |y_0 - x_0| \exp(\lambda n) \quad \lambda > 0 \text{ であれば、指数的に離れていく}$$

$$\lambda = \frac{1}{n} \ln \left| \frac{y_n - x_n}{y_0 - x_0} \right|$$

➔
$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \lim_{|y_0 - x_0| \rightarrow 0} \ln \left| \frac{y_n - x_n}{y_0 - x_0} \right|$$

リアプノフ指数

$x_{n+1} = f(x_n)$ と書けるとき

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \lim_{|y_0 - x_0| \rightarrow 0} \ln \left| \frac{y_n - x_n}{y_0 - x_0} \right|$$

$$= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \lim_{|y_0 - x_0| \rightarrow 0} \ln \left| \frac{f^n(y_0) - f^n(x_0)}{y_0 - x_0} \right|$$

$$= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \ln \left| \frac{df^n(x_0)}{dx} \right|$$

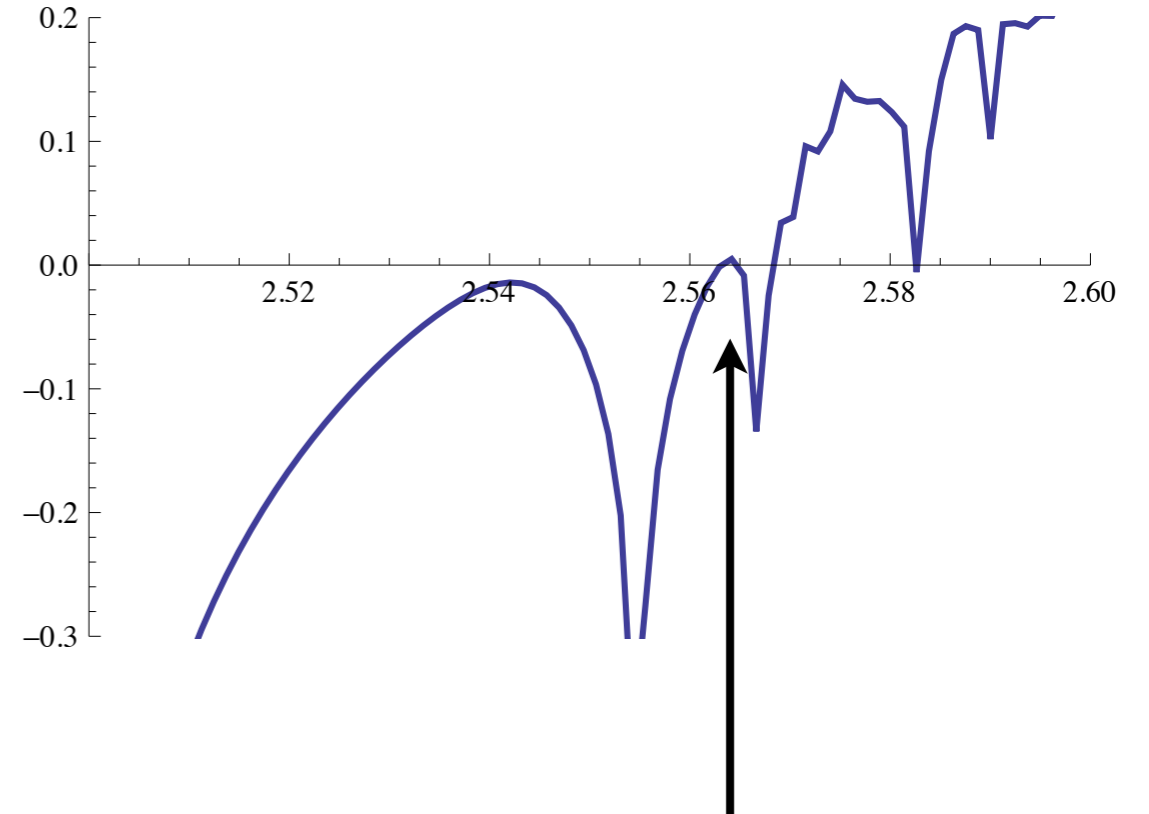
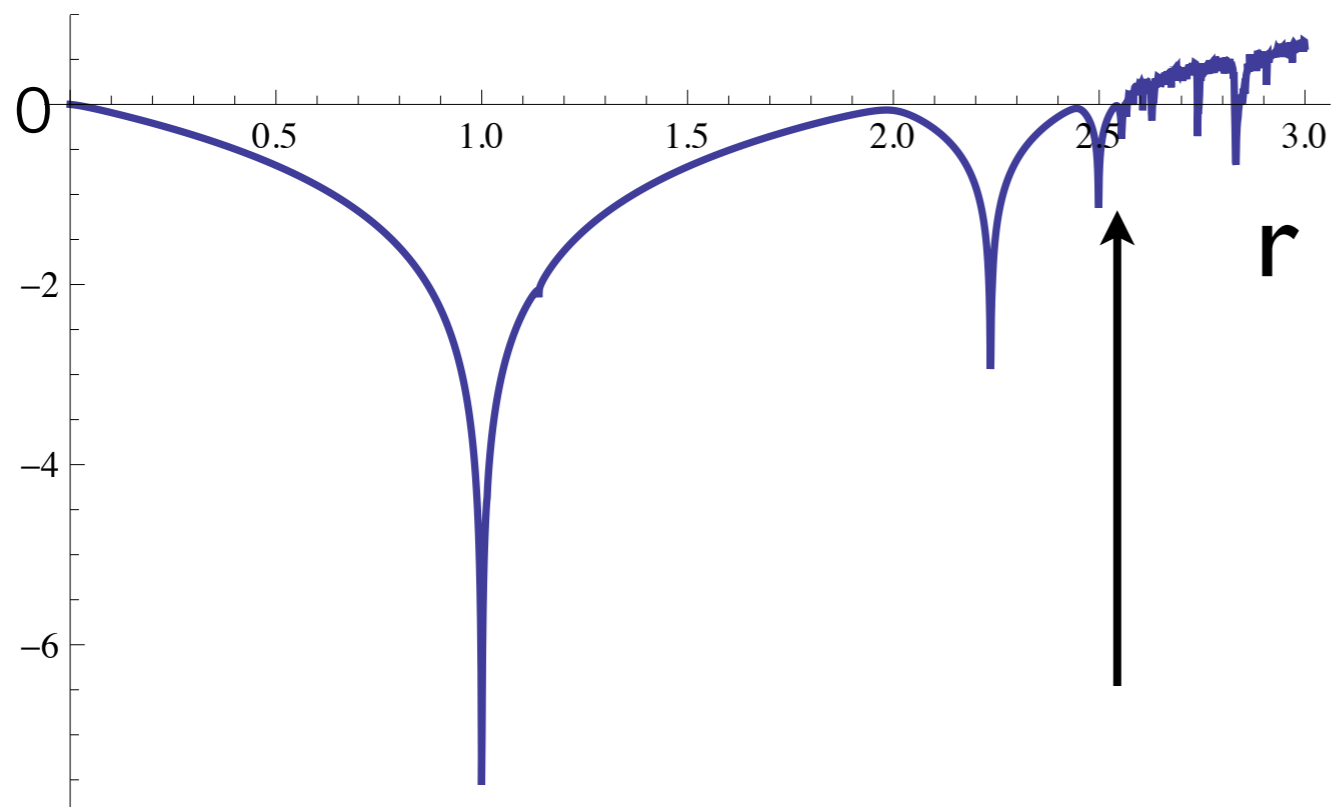
$$= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \ln \left| \frac{df(x_k)}{dx_k} \right|$$

ただし

$$\frac{df^n(x_0)}{dx} = \frac{df(x_{n-1})}{dx_{n-1}} \frac{df(x_{n-2})}{dx_{n-2}} \dots \frac{df(x_0)}{dx_0}$$

ロジスティックモデルの リアプノフ指数を実際に計算してみる。

リアプノフ指数



おおよそ $r=2.57$ でリアプノフ指数は0となる

- 簡単なモデルでも予想もしなかった挙動を示すことがある。
- 一定環境でも個体数の複雑な変動が起こりうる。

確率論モデル

環境変動を確率項として取り入れる

- 初期値だけでは個体群変動は決まらない
- 個体群変動パターンは毎回異なる

ロジスティック式に正規分布に従う
確率変動を考慮した動態モデル

$$B(t+1) = B(t) + rB(t) \left(1 - \frac{B(t)}{K} \right) + B(t)\varepsilon(t)$$

$$\varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_e^2)$$



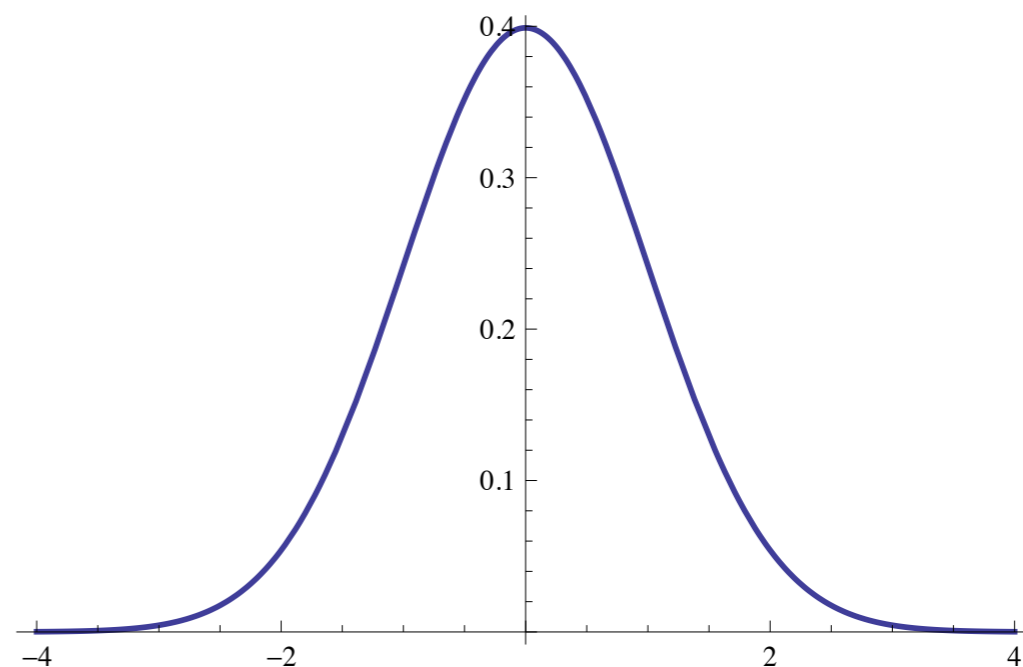
確率項

B: 個体群のバイオマス量

N(0,1): 平均0, 分散1の正規分布

正規分布

$$N(\mu, \sigma^2)$$



確率変数 x

$$f(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left(-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}\right)$$

コンピュータを使えば、簡単に

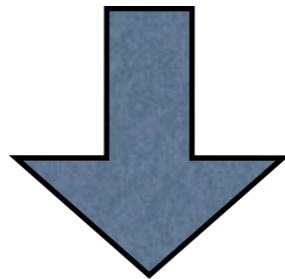
正規分布に従う疑似乱数を発生させることができる

最尤法でデータからパラメータ推定

$$B(t+1) = B(t) + rB(t) \left(1 - \frac{B(t)}{K} \right) + B(t)\varepsilon(t)$$

$$\varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_e^2)$$

モデルを書き直す



$$\frac{1}{B(t)} \left\{ B(t+1) - B(t) - rB(t) \left(1 - \frac{B(t)}{K} \right) \right\} = \varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_e^2)$$

バイオマスの時系列データ**b**は
モデルに従うとする

$$\text{Data: } \{b_{t=1}, b_2, \dots, b_n\}$$

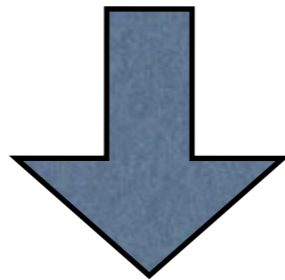
$$d_i = \frac{1}{b_i} \left\{ b_{i+1} - b_i - rb_i \left(1 - \frac{b_i}{K} \right) \right\} \Rightarrow L = \prod_{i=1}^{n-1} f(d_i) \quad \text{尤度}$$

d は正規分布 $N(0, \sigma_e^2)$ に従う

負の対数尤度の最小化

$$-\ln L = \sum_{i=1}^{n-1} \left(\ln \sigma_e + \frac{1}{2} \ln 2\pi + \frac{d_i^2}{2\sigma_e^2} \right) \quad \text{負の対数尤度}$$

$$\mathbf{L} = -\ln L = (n-1) \ln \sigma_e + \frac{n-1}{2} \ln 2\pi + \frac{1}{2\sigma_e^2} \sum_{i=1}^{n-1} \left(\frac{b_{i+1}}{b_i} - 1 - \hat{r} \left(1 - \frac{b_i}{\hat{K}} \right) \right)^2$$

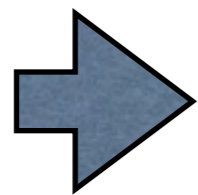


最小となるパラメータを決める

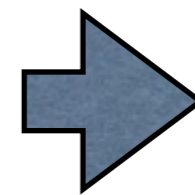
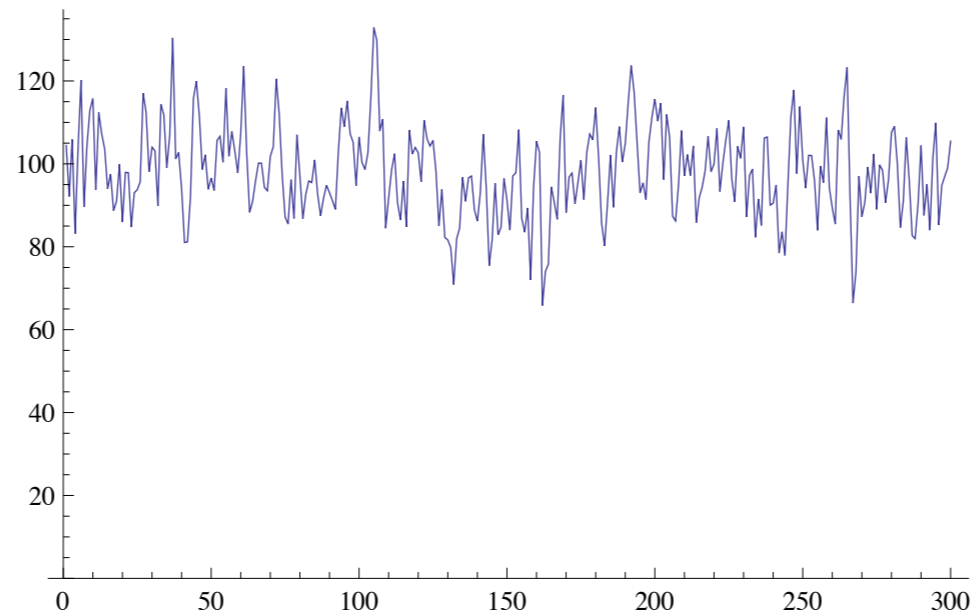
最尤推定の例

仮想データをシミュレーションで作成して、
最尤推定でパラメータを推定

真の値
 $r = 0.5$
 $K = 100$
 $\sigma^2 = 0.01$



バイオマス



推定した値
 $\hat{r} = 0.5497$
 $\hat{K} = 98.35$
 $\hat{\sigma}^2 = 0.010$

- 環境変動に応じて個体数は変動する
- 確率モデルを用いて、野外の個体数変動のデータから、その個体群の増殖率や環境収容力を推定できる

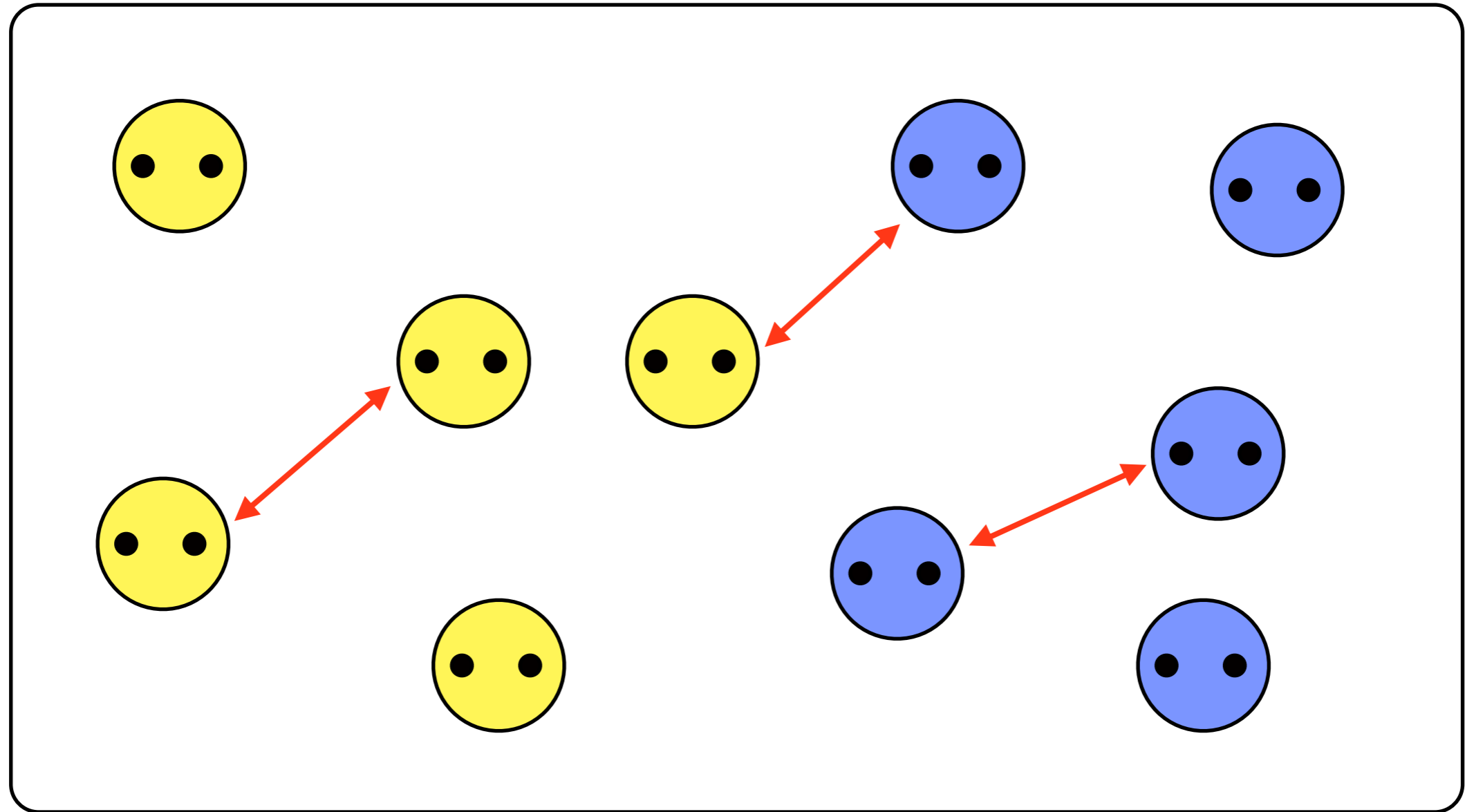
2種の生物の競争モデル (アイソクライン法による解析)

2種の生物の競争モデル

ロトカ・ヴォルテラ競争系

アイソクライン法による解析

ひとつの生息地に 2 種類の生物がいるときに

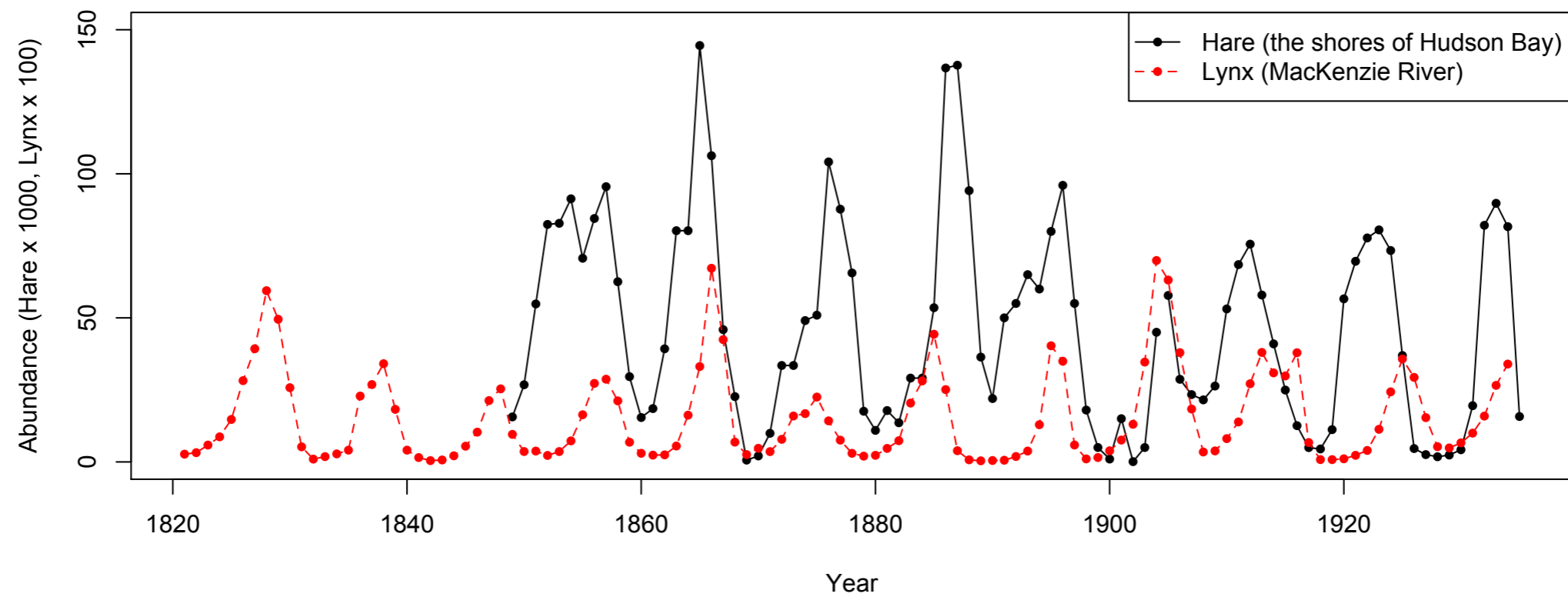


何が起こるか？

2種間の相互作用

	A	B
競争 competition	-	-
捕食 predation	+	-
相利 mutualism	+	+

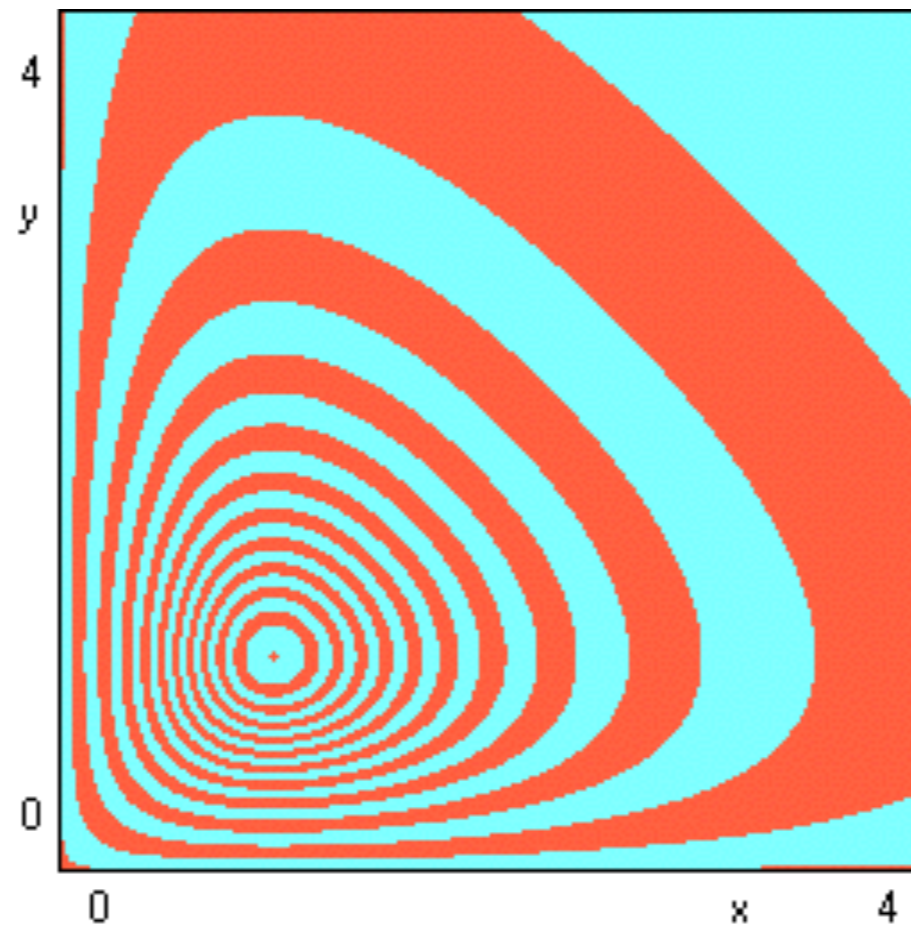
喰う喰われる：オオヤマネコとカワリウサギ



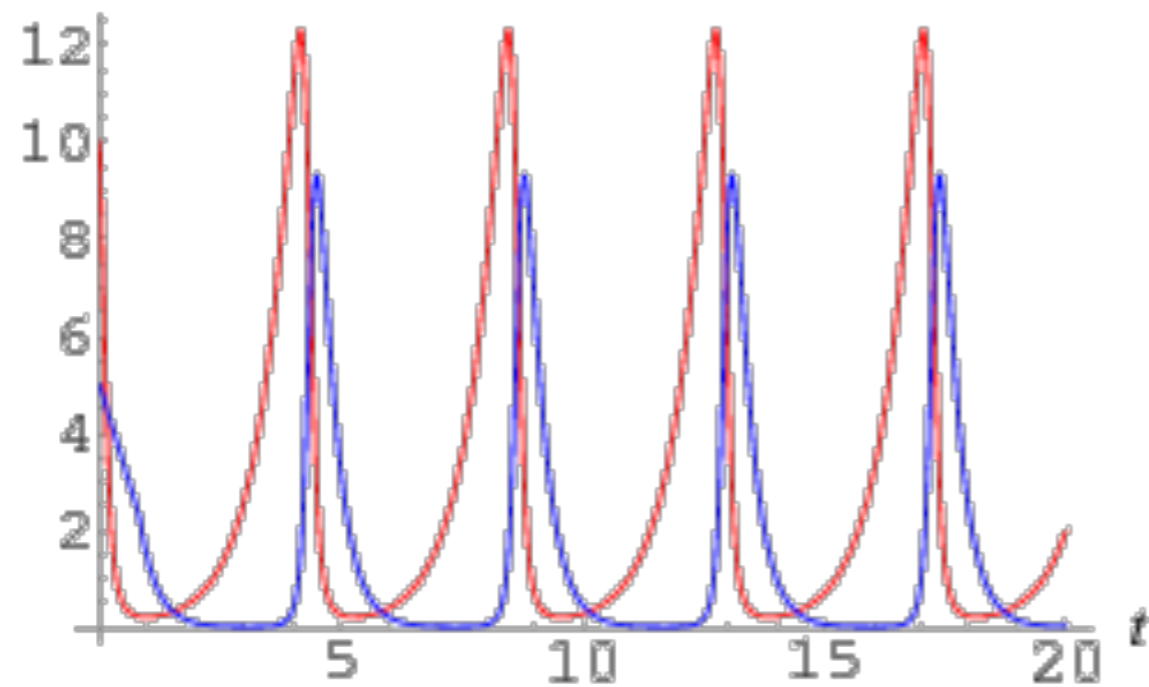
ロトカ・ボルテラ捕食系

$$\frac{dx}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 y)x$$

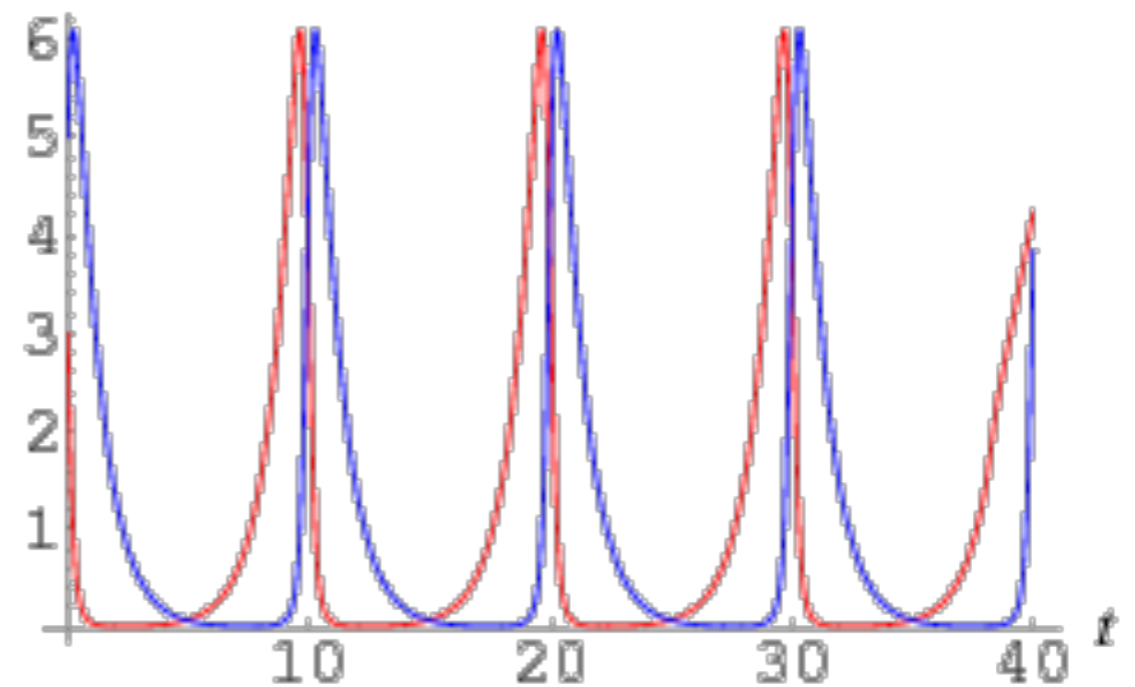
$$\frac{dy}{dt} = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 x)y$$



$\{x(t), y(t)\}_{A=1.5, B=1, C=3, D=1}$



$\{x(t), y(t)\}_{A=1, B=1, C=1, D=1}$





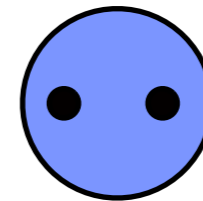
Vito Volterra
(1860-1940)
Italian Mathematician



Alfred James Lotka
(1880-1949)
USA

餌を巡る競争

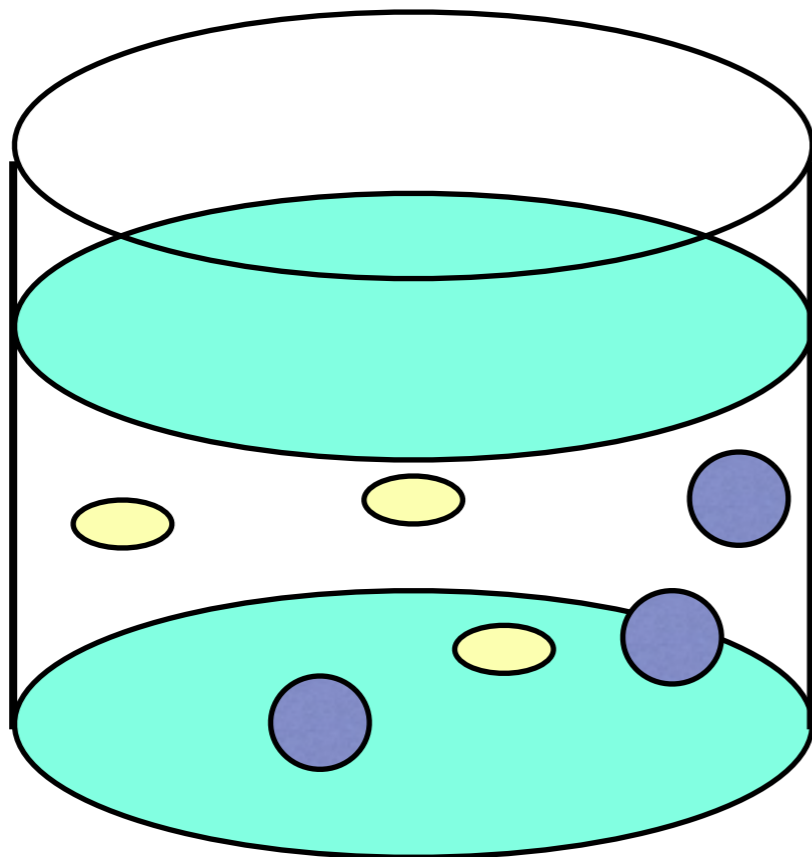
● 餌 (資源 resource)



Gause (1934) による

ゾウリムシ属 *Paramecium* を使った実験

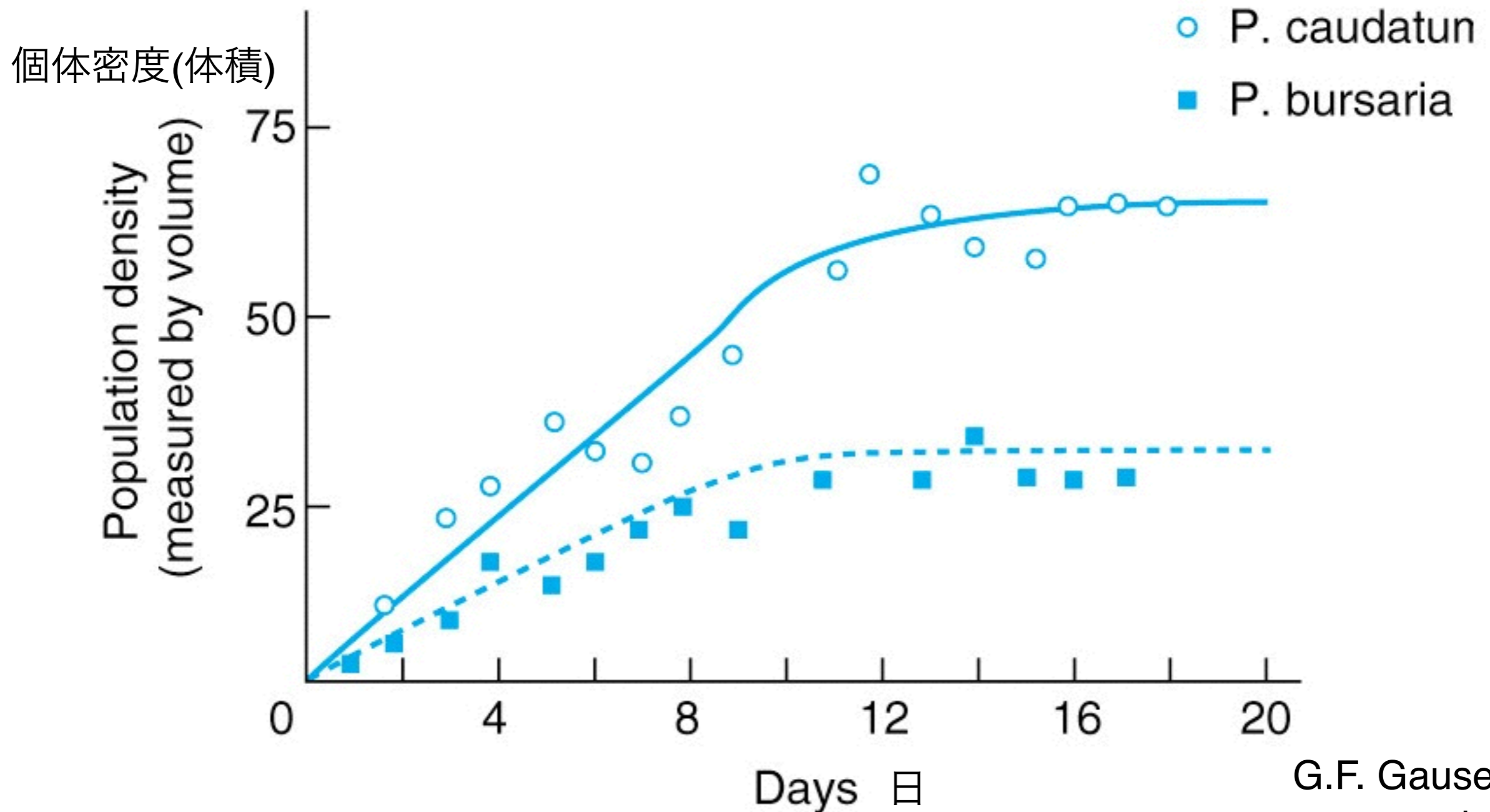
同じ資源を利用する 2 種類のゾウリムシを
混合して培養した



Paramecium aurelia

2種類のゾウリムシを一緒に培養すると

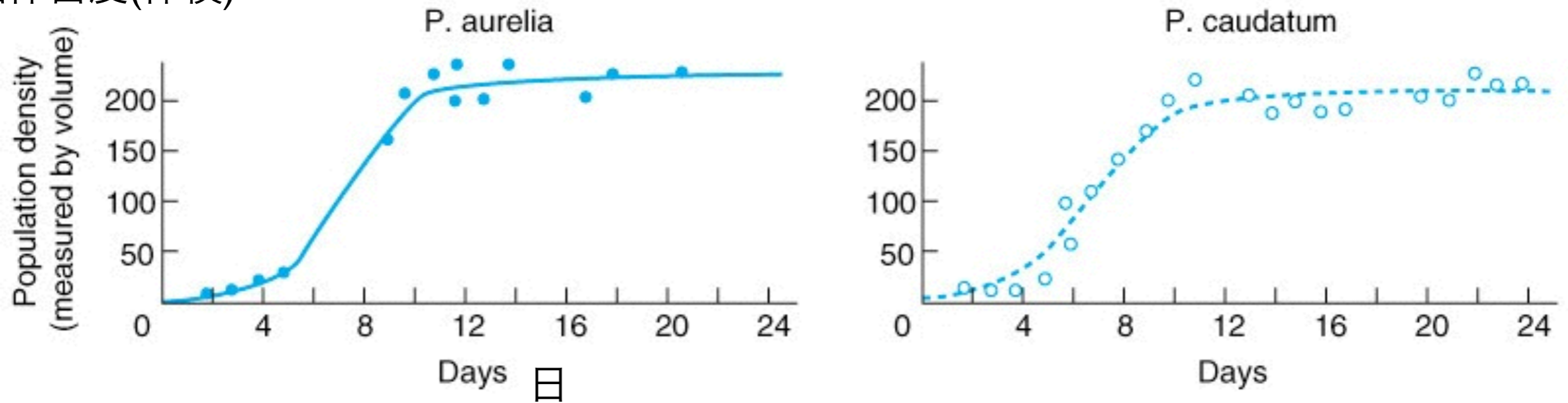
2種は共存した



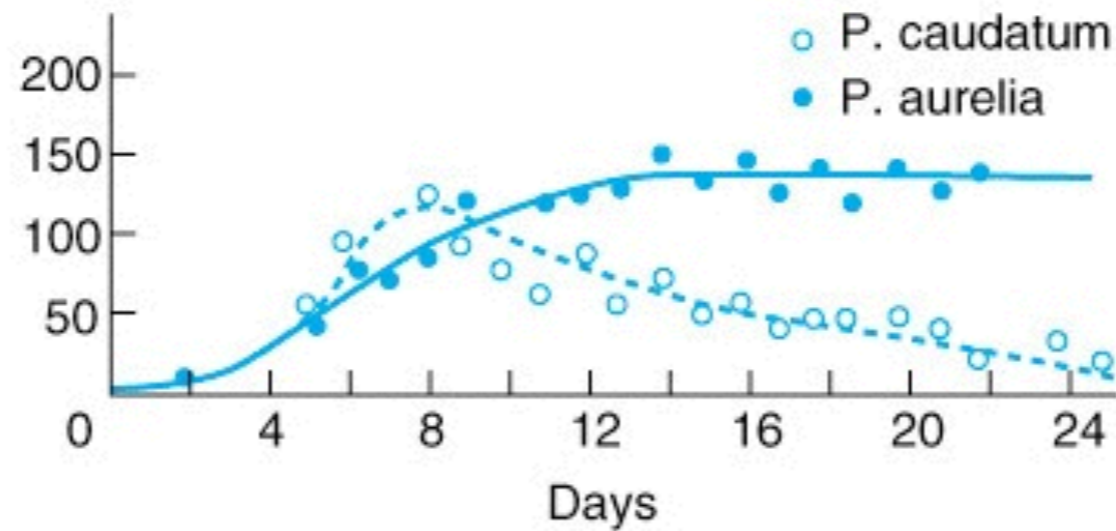
G.F. Gause (1934)
reprinted by
Hafner (1964)

別の2種を一緒に培養すると

個体密度(体積)



(a)



G.F. Gause (1934)
reprinted by
Hafner (1964)

片方が絶滅した

ひとつの生息地に 2 種類の生物がいるときに

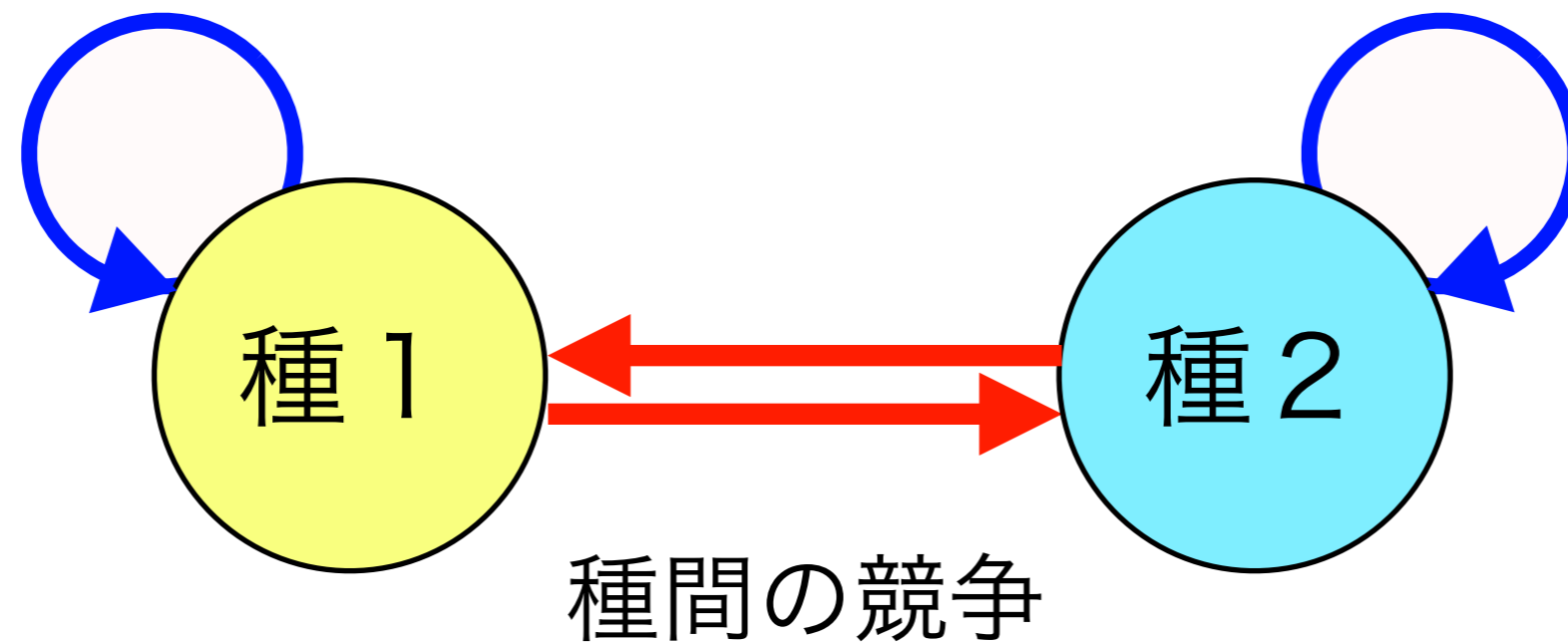
どのような場合に

- 片方の種が駆逐されて絶滅するのか
- 2種が共存するのか

数理モデルを使って共存条件をさぐる

種内の密度効果

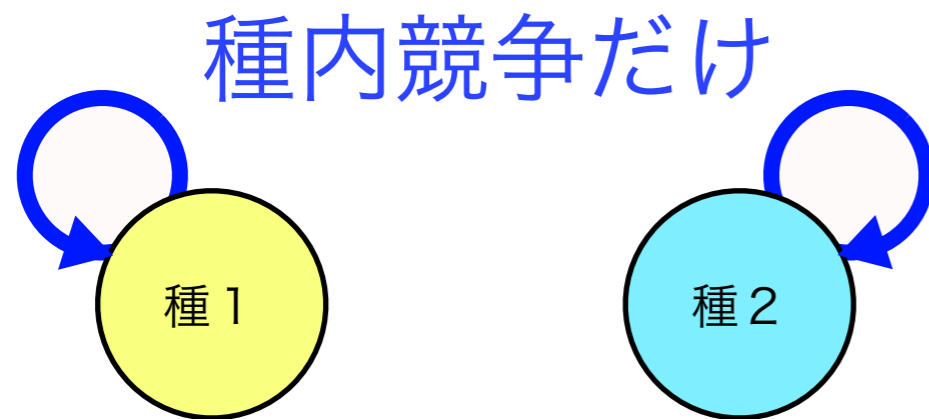
種内の密度効果



1つの種の中、そして2種の間で
食物や生息地をめぐる競争がある

それぞれにロジスティック増殖する2種個体群

種間競争がないとき



N_i 種*i*の個体数

r_i 種*i*の内的自然増加率

K_i 種*i*の環境収容力

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) N_1$$

$i = 1, 2$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) N_2$$

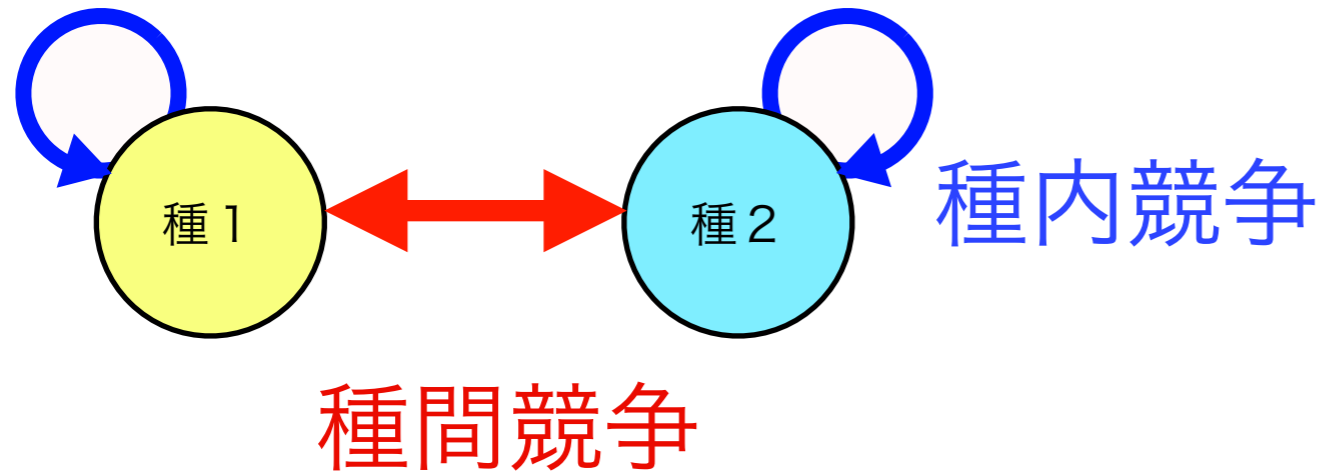
それぞれ

環境収容力 K_1 , K_2 に

収束する

種間競争のある2種個体群の力学系

ロトカ・ヴォルテラ競争系



N_i 種*i*の個体数

r_i 種*i*の内的自然増加率

K_i 種*i*の環境収容力

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1} \right) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2} \right) N_2$$

a, b 種間競争の強さを表す係数

ロトカ・ヴォルテラ競争系の解析

一般的に多変数の非線形微分方程式の解を
解析的に求めることは困難

○コンピュータによる数値計算

初期値やパラメータをすべて定める必要があるので
全体的な傾向を知るには不向き

○アイソクライン法による相平面解析 (定性的解析)

コンピュータでの数値計算

離散モデル化（オイラー法）

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1} \right) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2} \right) N_2 \end{aligned} \quad \Rightarrow \quad \begin{aligned} \Delta N_1 &= N_1(t + \Delta t) - N_1(t) = r_1 \left(1 - \frac{N_1(t) + aN_2(t)}{K_1} \right) N_1(t) \Delta t \\ \Delta N_2 &= N_2(t + \Delta t) - N_2(t) = r_2 \left(1 - \frac{N_2(t) + bN_1(t)}{K_2} \right) N_2(t) \Delta t \end{aligned}$$

時間刻みを十分小さく設定し（例えば、 $\Delta t=0.001$ ）、

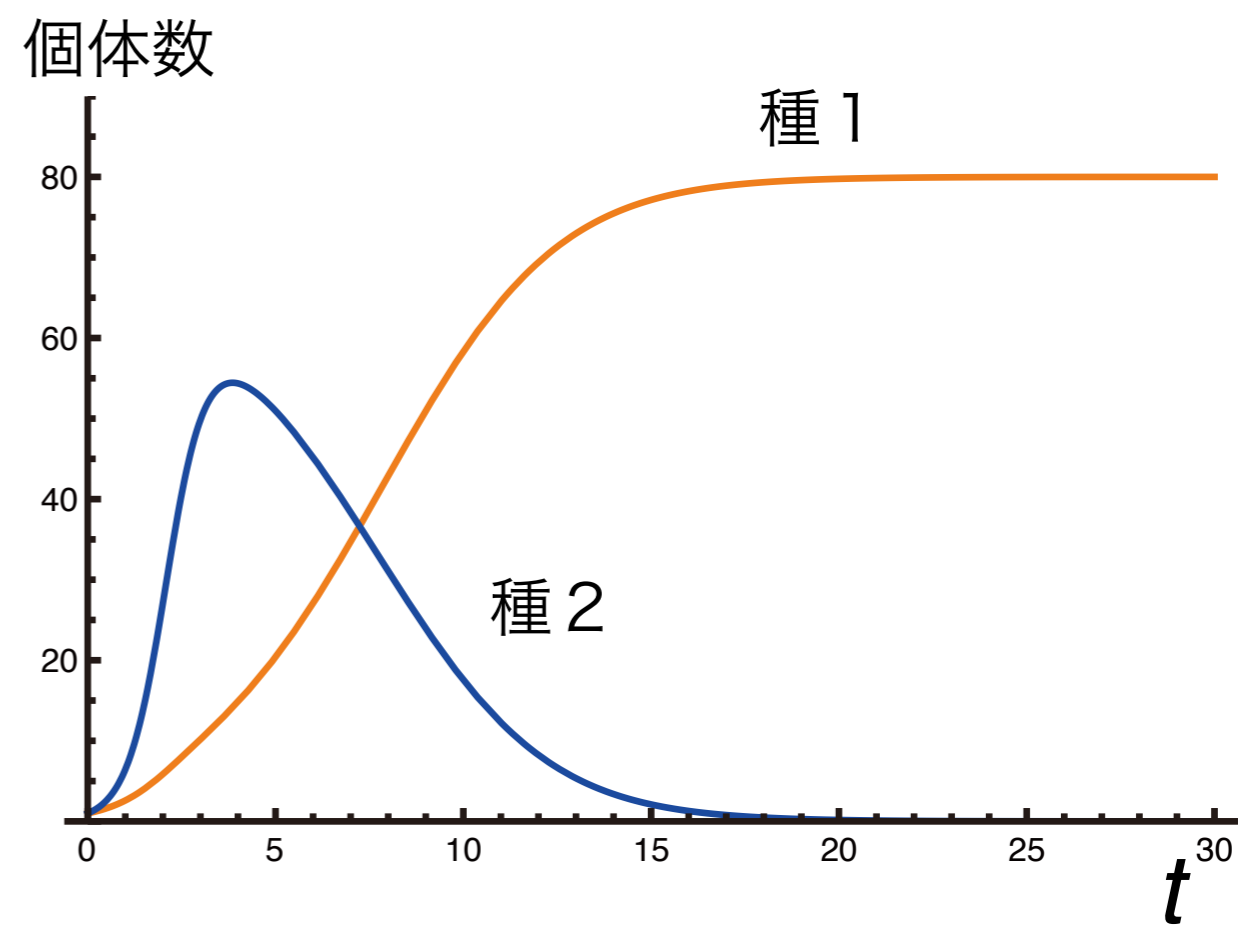
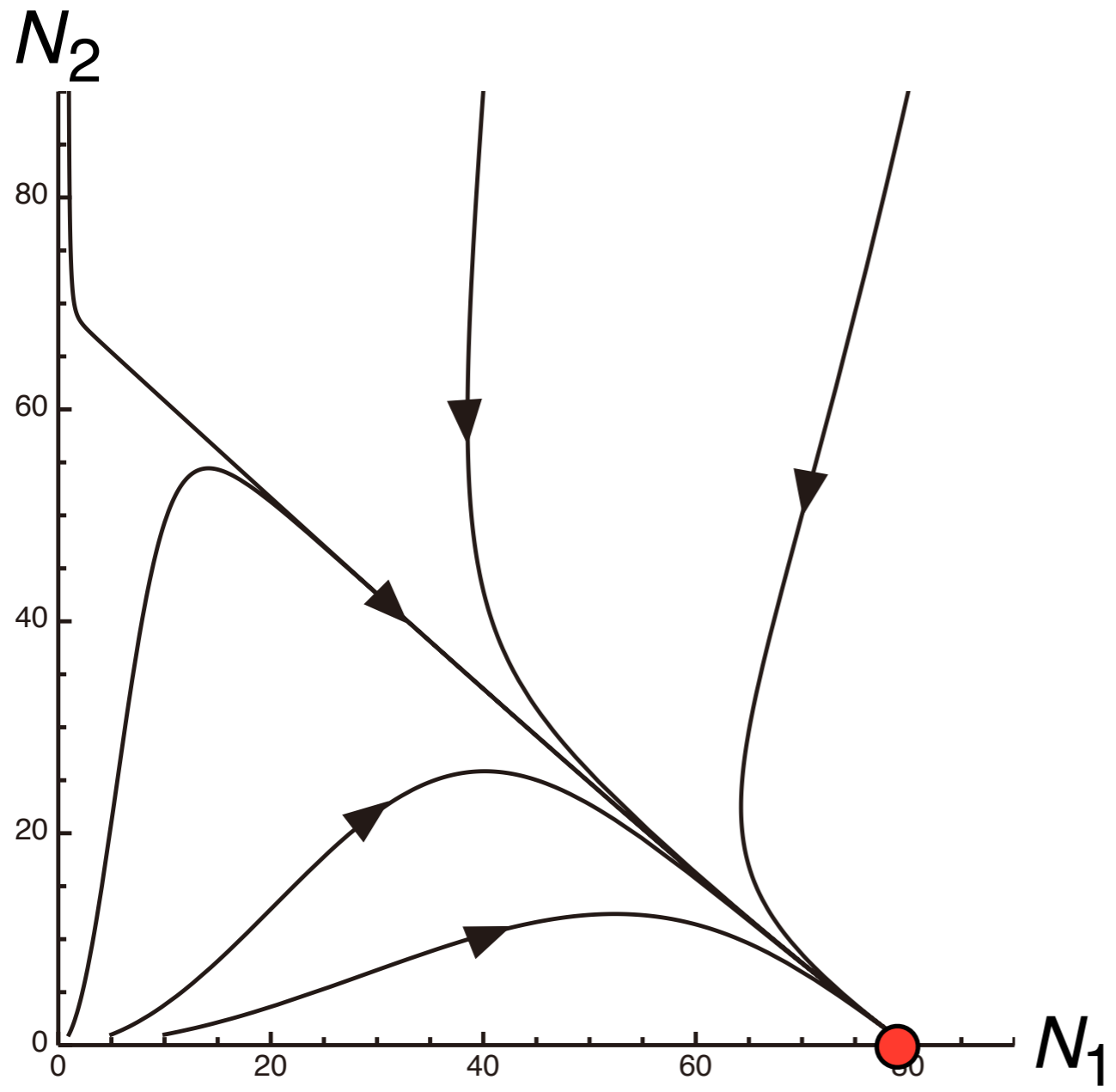
初期個体数 $N_i(0)$, r_i , K_i の具体的な値を与えて、

$N_i(t)$ の値を繰り返し計算をすると、時間変化の軌跡が得られる

離散モデル化には、より高次のルンゲ・クッタ法などもある

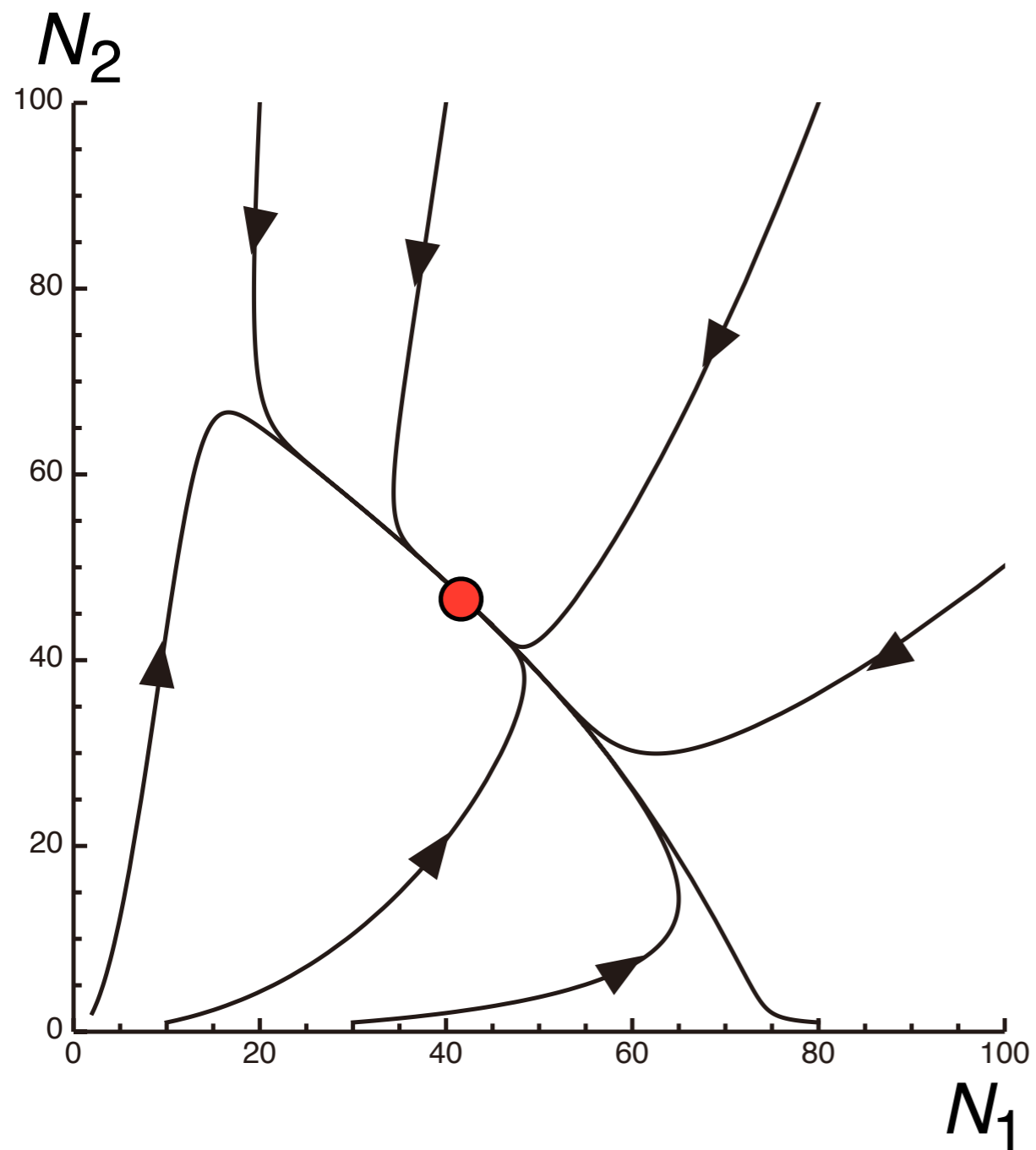
コンピュータによる数値計算の例

$$r_1 = 1, r_2 = 2$$
$$K_1 = 80, K_2 = 70$$
$$a = 0.7, b = 1.1$$

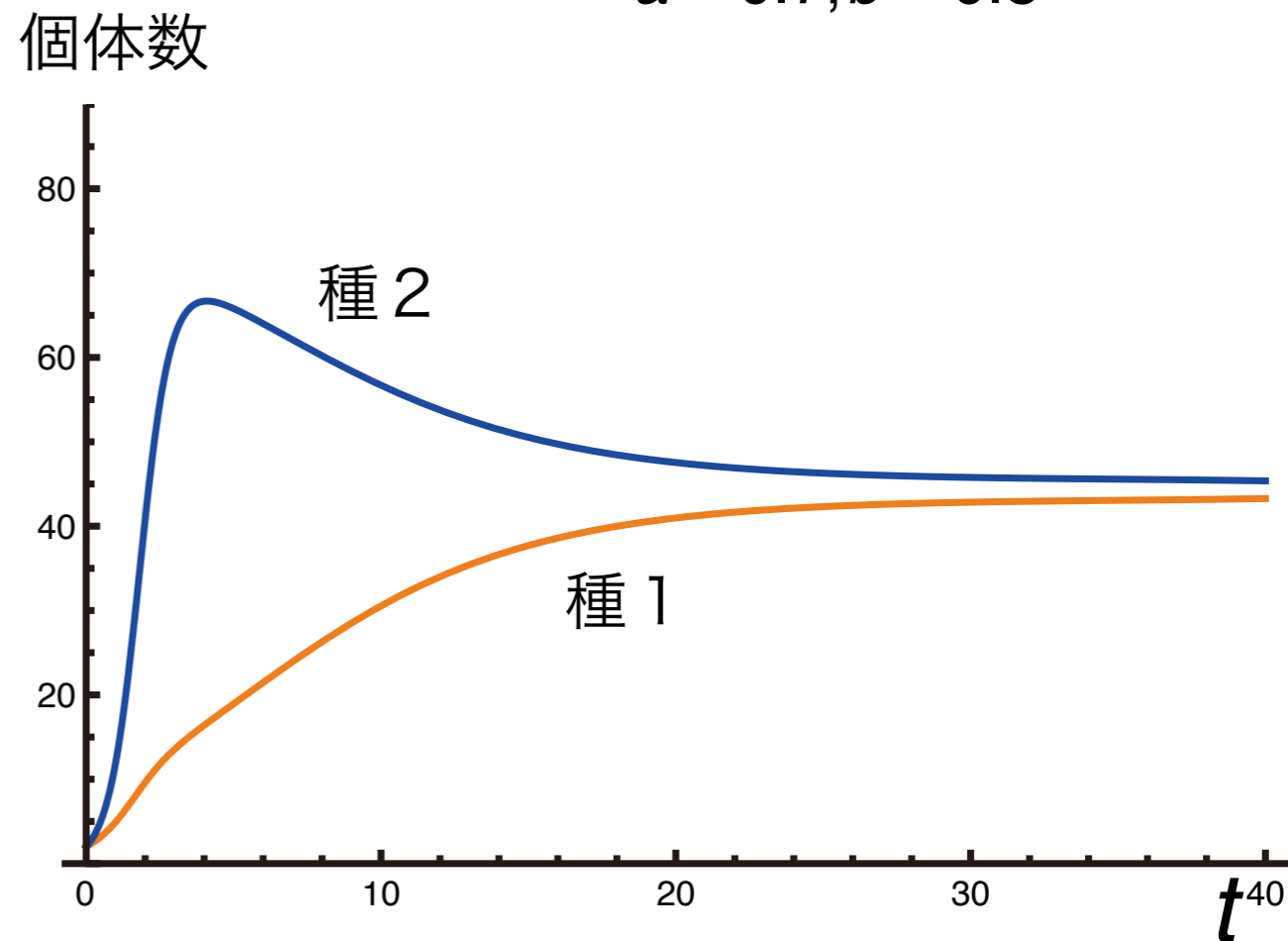


片方の種が減び、他方が平衡に達する：**競争排除**

コンピュータによる数値計算の例



$$\begin{aligned}r_1 &= 1, r_2 = 2 \\ K_1 &= 75, K_2 = 80 \\ a &= 0.7, b = 0.8\end{aligned}$$



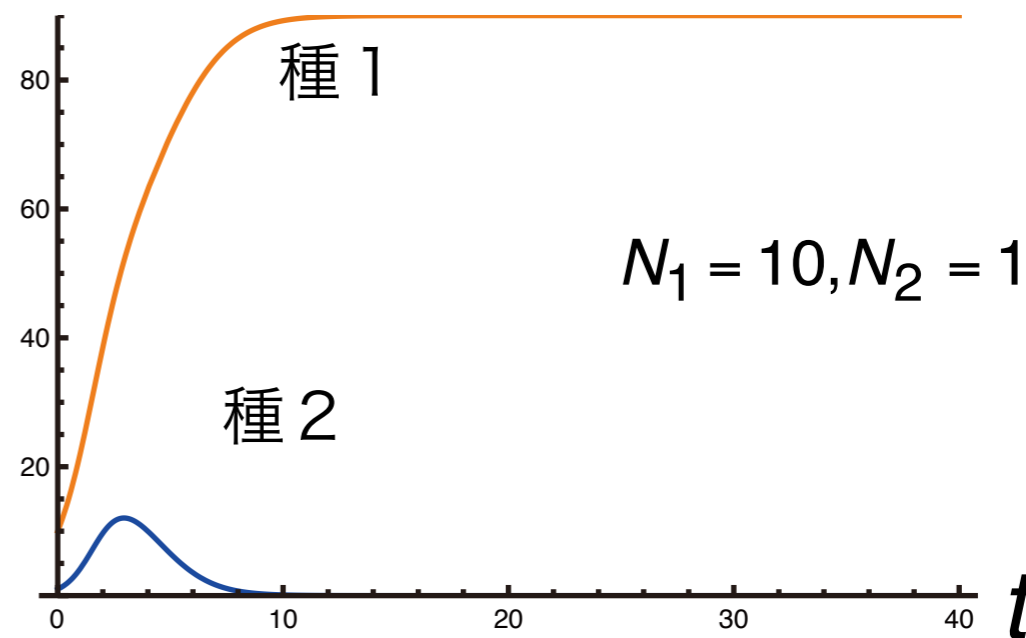
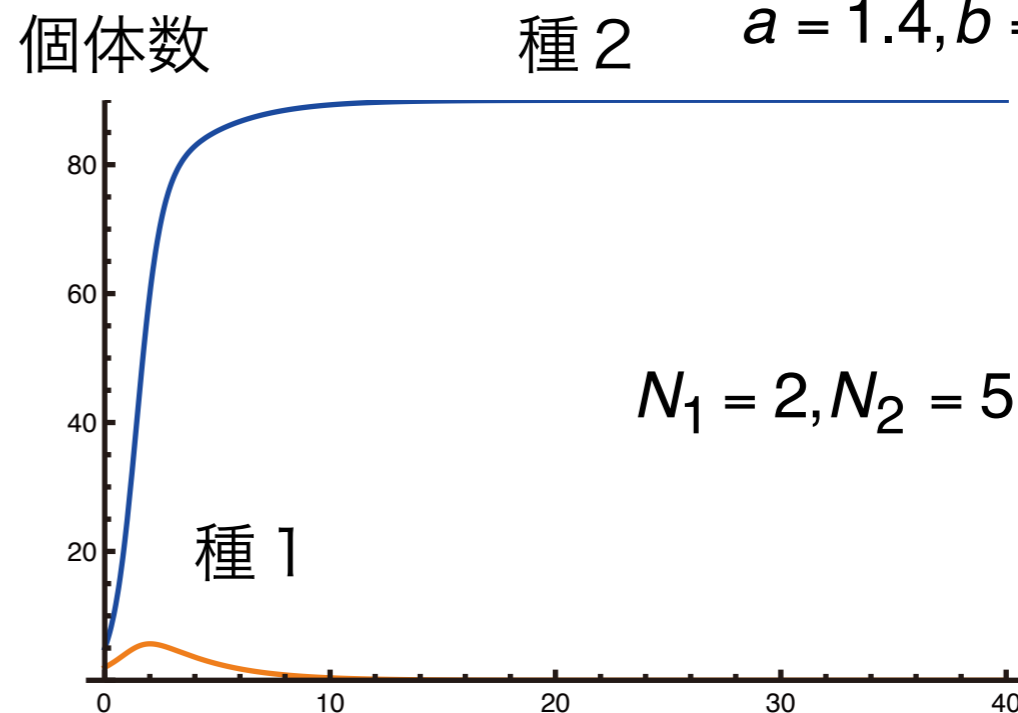
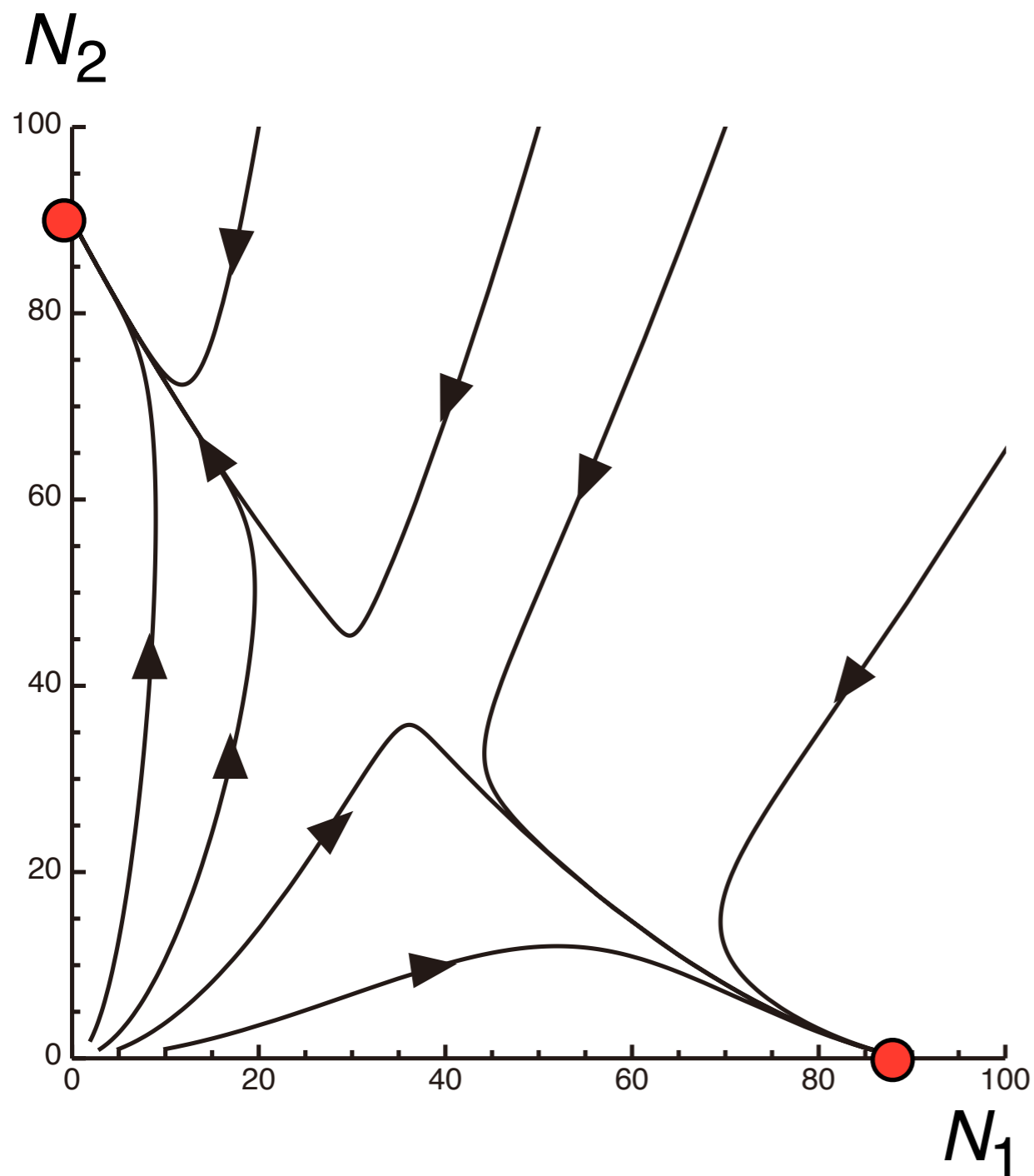
両者が共存する：**2種共存**

コンピュータによる数値計算の例

$$r_1 = 1, r_2 = 2$$

$$K_1 = 90, K_2 = 90$$

$$a = 1.4, b = 1.5$$



初期の個体数でどちらが滅びるかが決まる：**双安定**

ロトカ・ヴォルテラ競争系の解析

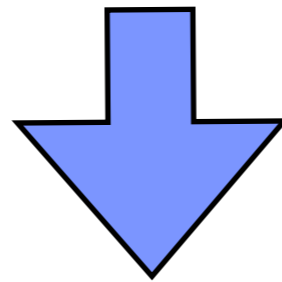
結果は大きく3つのパターンに分かれる

競争排除

2種共存

初期の個体数によって結果の変わる双安定

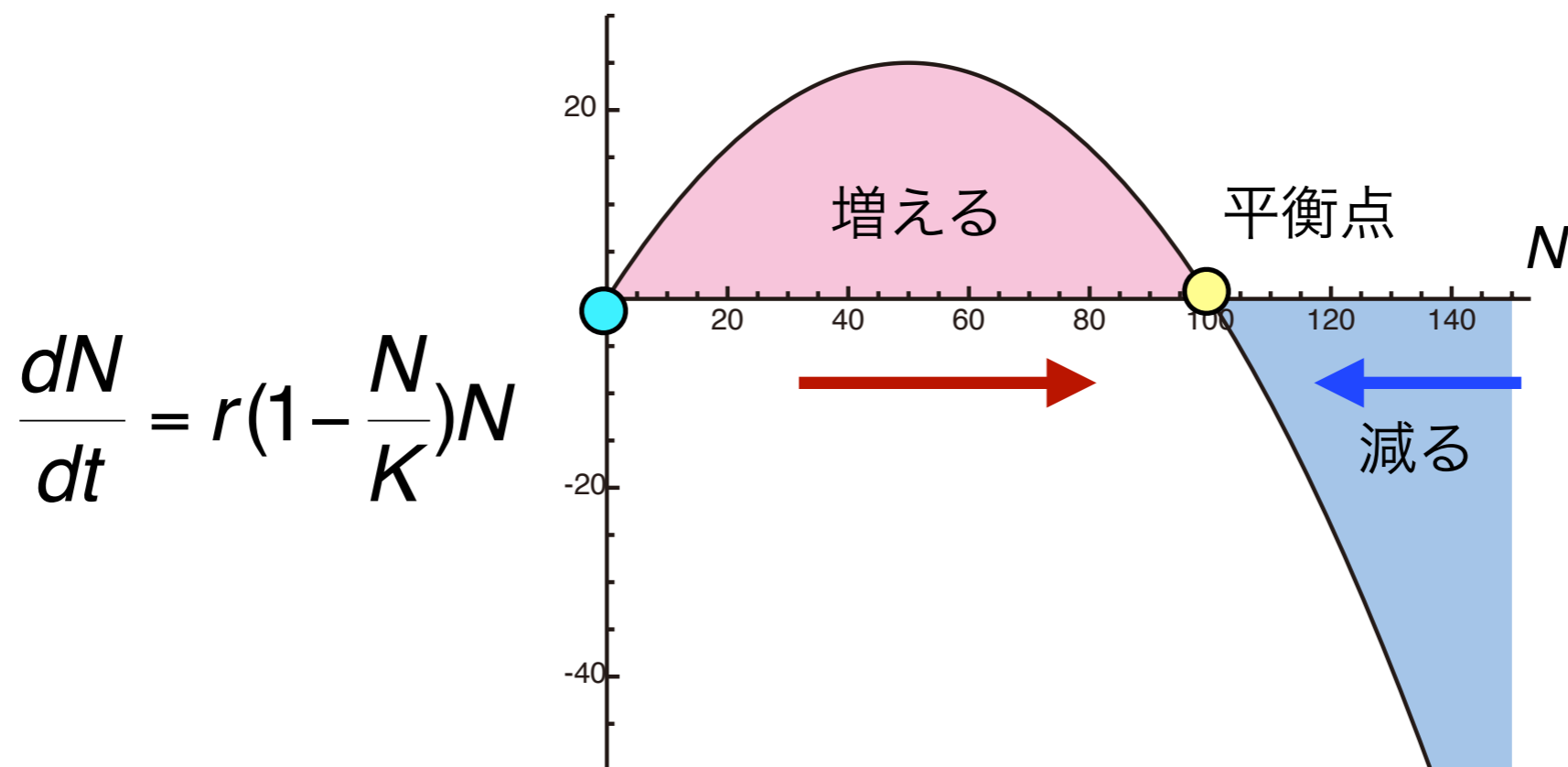
どのような条件のときに
競争排除／共存／双安定になるのか
わからないだろうか？



アイソクライン法による相平面解析

アイソクライン法による相平面解析

それぞれの変数について**定性的解析**を行い
それを組み合わせることで
全体的な動きを調べる



平衡点を求める

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2$$

平衡状態では

$$\frac{dN_1^*}{dt} = 0 \quad \text{かつ} \quad \frac{dN_2^*}{dt} = 0$$

平衡点を求める

$$\frac{dN_1^*}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1^* + aN_2^*}{K_1}\right) N_1^* = 0$$

$$\frac{dN_2^*}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2^* + bN_1^*}{K_2}\right) N_2^* = 0 \quad \text{より}$$

$$(N_1^*, N_2^*) = (0, 0)$$

生物のいない平衡点

$$(N_1^*, N_2^*) = (K_1, 0) \quad (N_1^*, N_2^*) = (0, K_2) \quad \text{片方しかいない平衡点}$$

$$(N_1^*, N_2^*) = \left(\frac{K_1 - aK_2}{1 - ab}, \frac{K_2 - bK_1}{1 - ab}\right) \quad \text{2種の共存する平衡点}$$

アイソクラインの求め方

まず、それぞれの変数について
時間変化が0になる条件を求める

N_1 について

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1 = 0 \quad N_1 \text{ の時間変化が } 0$$

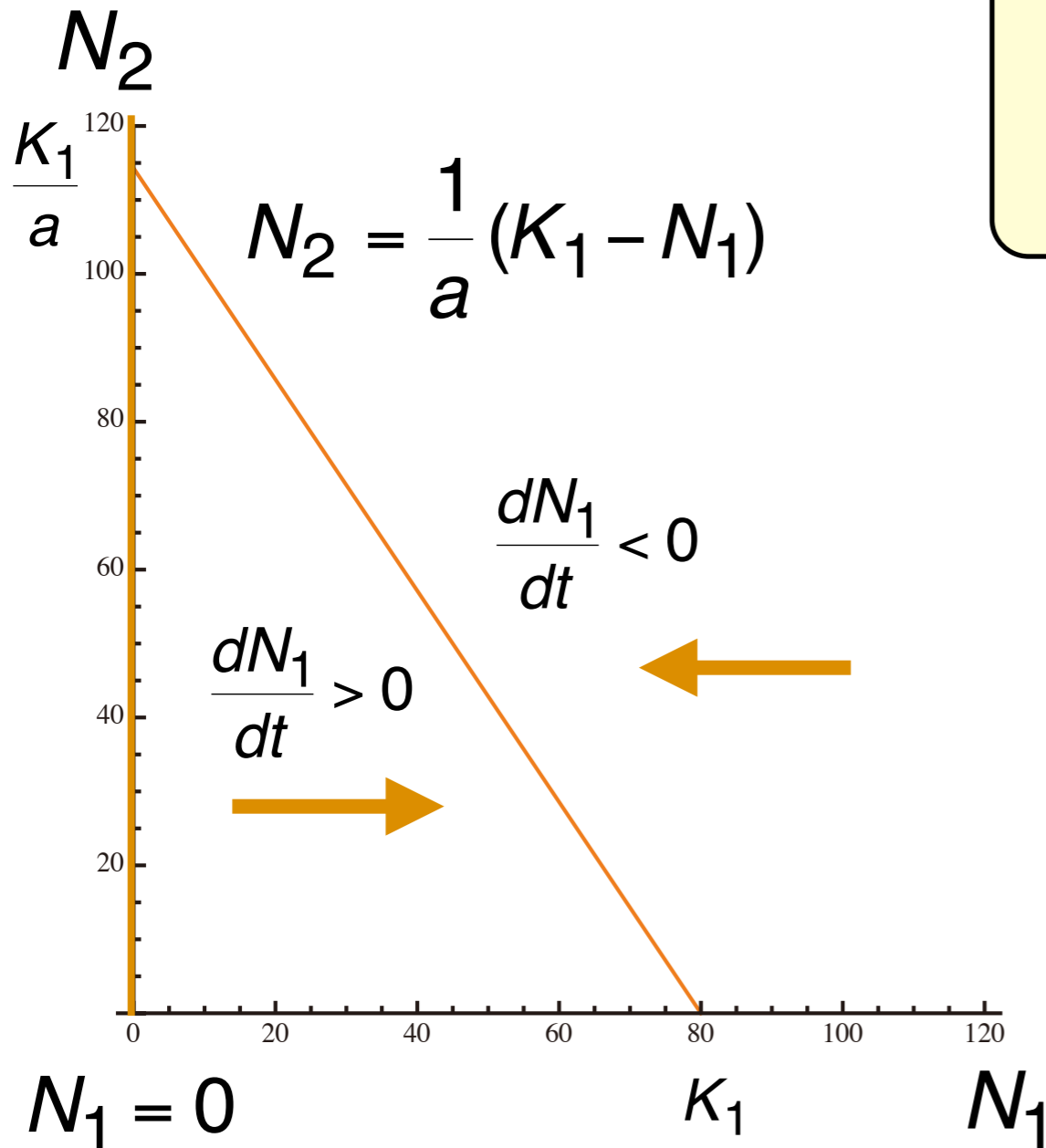
となる場所は

$$N_1 = 0 \quad \text{と} \quad N_2 = \frac{1}{a} (K_1 - N_1)$$

これらを N_1 のアイソクラインと呼ぶ

それぞれの変数方向での定性的解析

N_1 (横軸)方向の動き



N_1 のアイソクライン

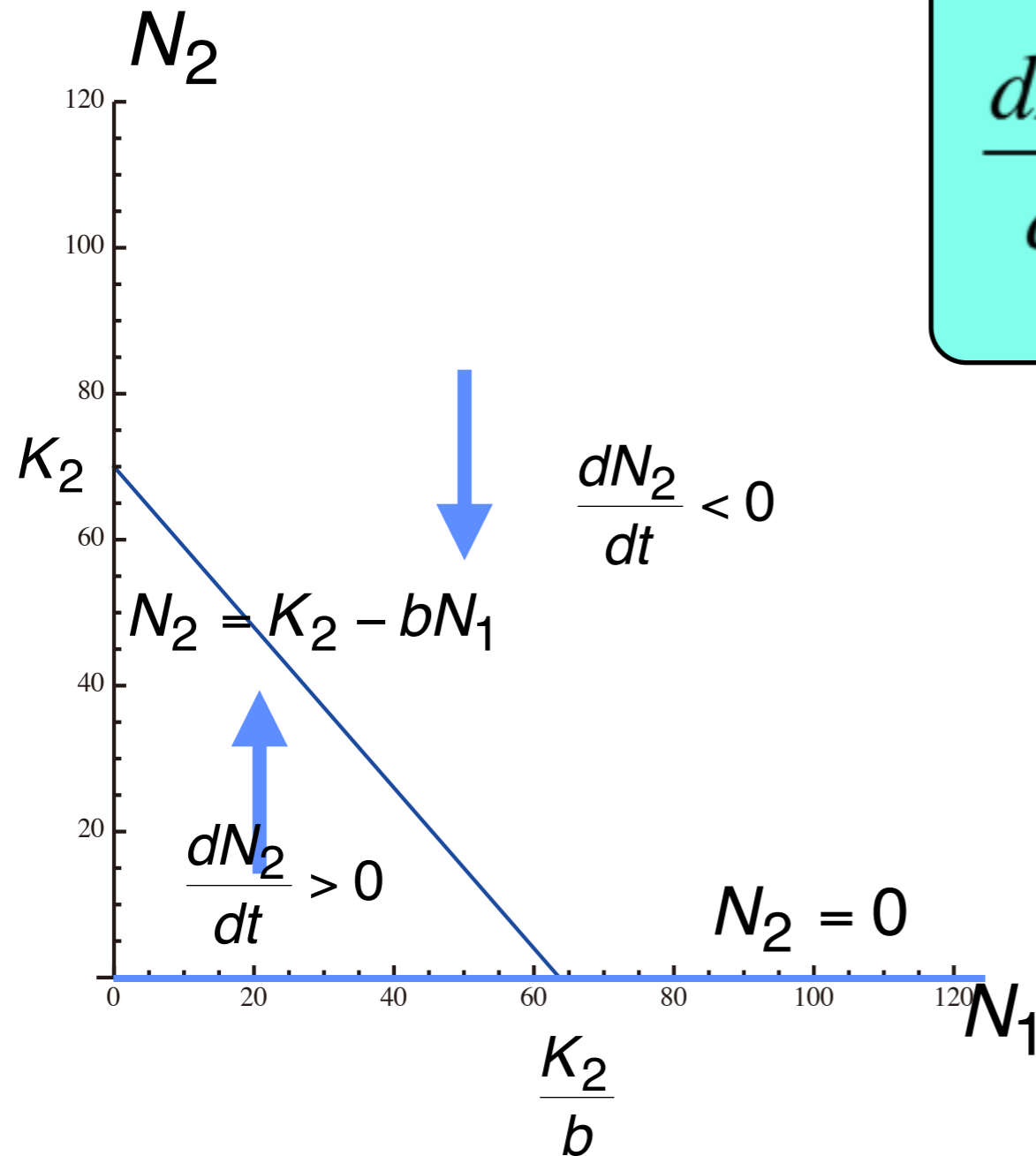
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1 = 0$$

この線を境に

$$\frac{dN_1}{dt} > 0 \quad \text{なら } N_1 \text{ が 増 える}$$

$$\frac{dN_1}{dt} < 0 \quad \text{なら } N_1 \text{ が 減 る}$$

N_2 (縦軸) 方向の動き



N_2 のアイソクライン

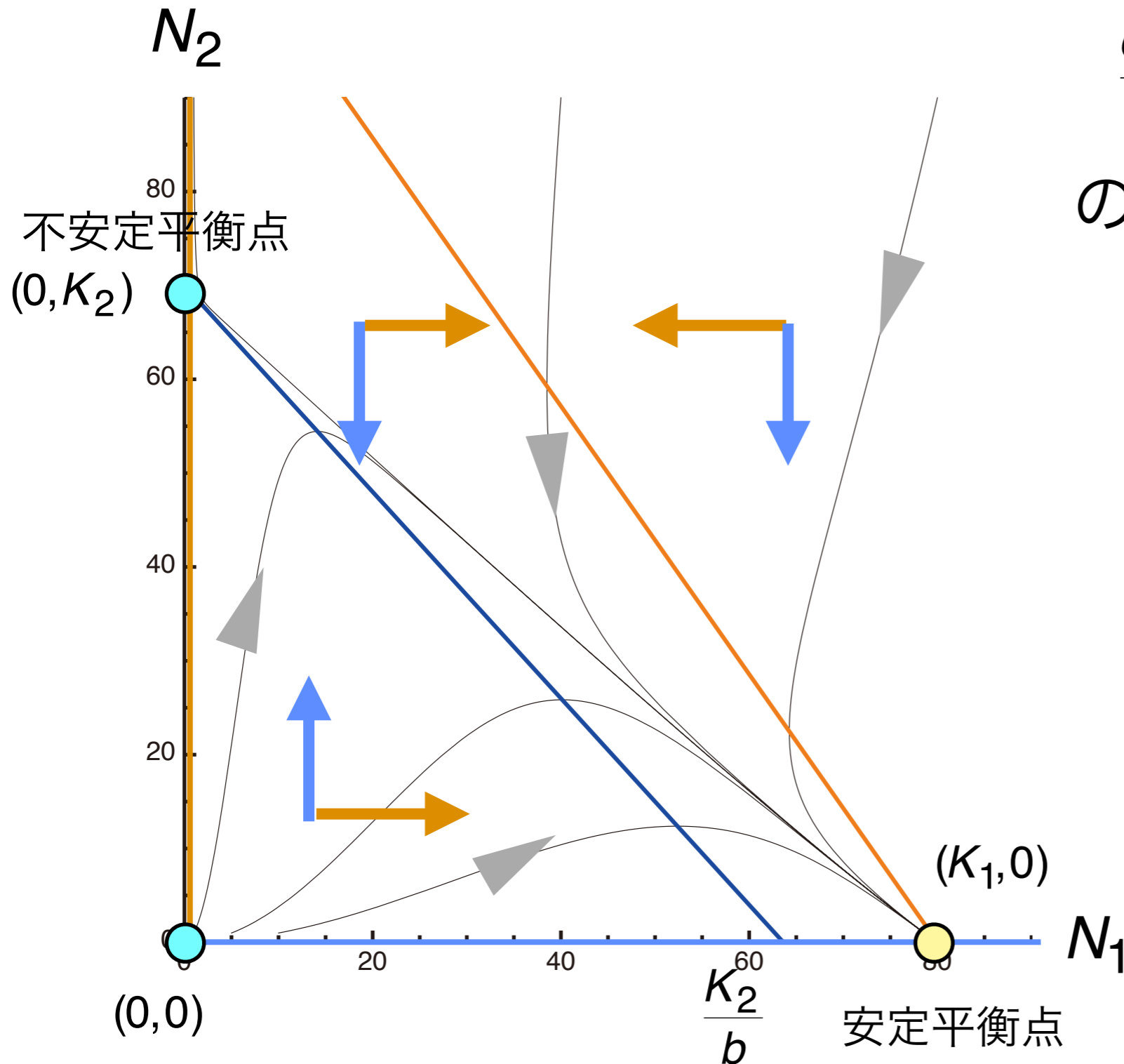
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2} \right) N_2 = 0$$

この線を境に

$\frac{dN_2}{dt} > 0$ なら N_2 が増える

$\frac{dN_2}{dt} < 0$ なら N_2 が減る

両方を組みあわせると



2つのアイソクライン

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \quad \frac{dN_2}{dt} = 0$$

の交点が平衡点

$$\frac{K_1}{a} > K_2 \quad \text{かつ} \quad \frac{K_2}{b} < K_1$$

この場合は
競争排除になる

アイソクライン法の演習

ロトカ・ヴォルテラ競争系において

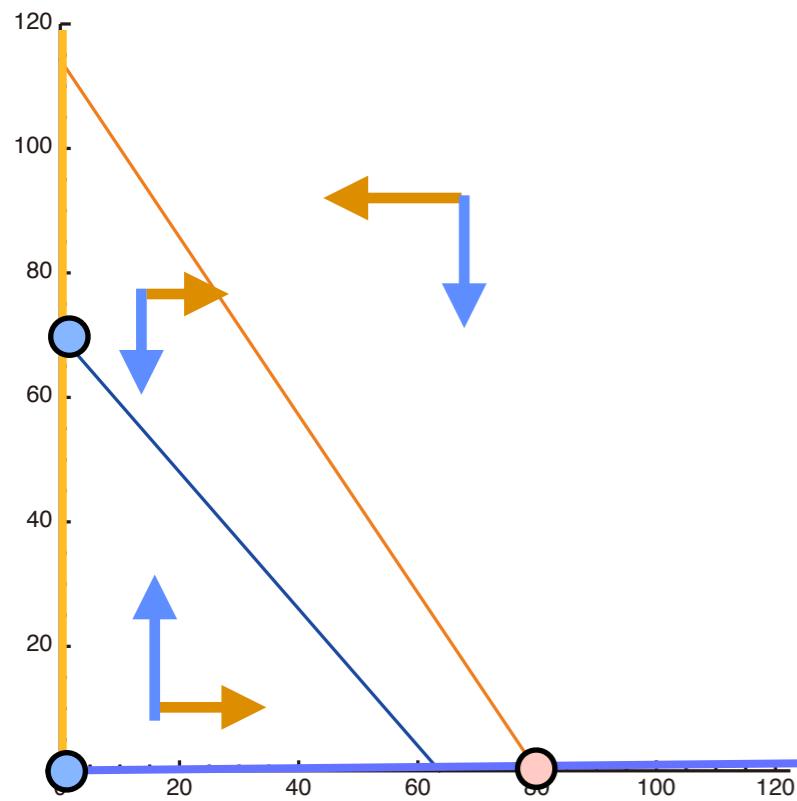
$$\frac{K_1}{a} > K_2 \quad \text{かつ} \quad \frac{K_2}{b} > K_1 \quad \text{のとき}$$

- 1 相平面に N_1 と N_2 のアイソクラインを描け
- 2 それぞれのアイソクラインに挟まれた領域で N_1 と N_2 がどちらの方向に動くかを示せ
- 3 4つの平衡点を○で示せ
- 4 上の1、2、3の組み合わせからどの平衡点が安定になるかを調べよ

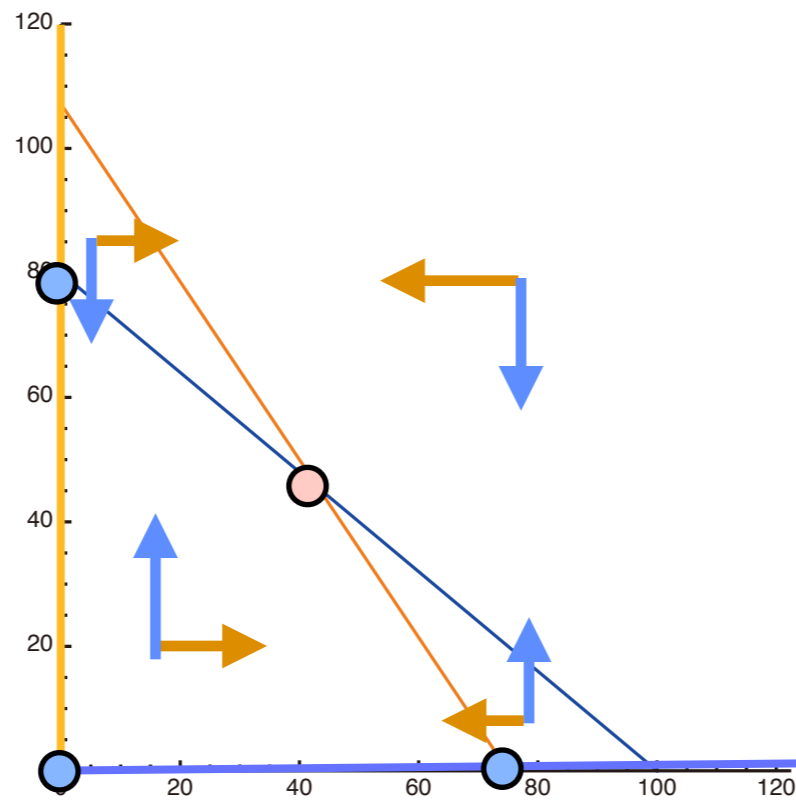
2つのアイソクライン

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \quad \frac{dN_2}{dt} = 0$$

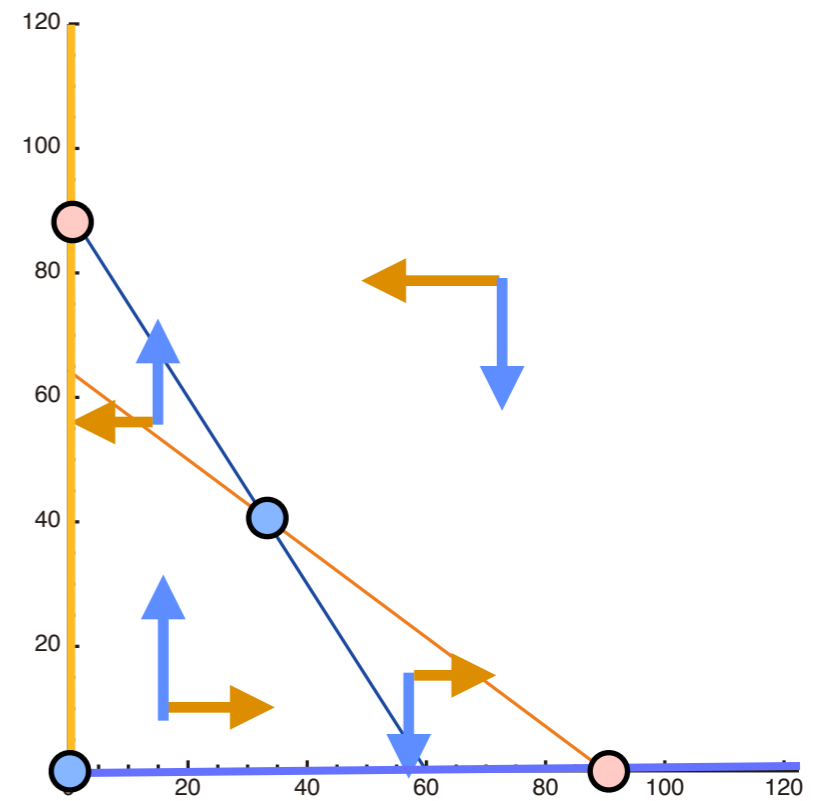
の交差のしかたで共存するかしないかが決まる



競争排除



共存



双安定

2種が共存する条件

競争排除で片方が絶滅する

$$K_1 > aK_2 \text{ かつ } bK_1 > K_2$$

$$K_1 < aK_2 \text{ かつ } bK_1 < K_2$$

初期の個体数で結果が変わる

$$K_1 < aK_2 \text{ かつ } bK_1 > K_2$$

2種が共存する

$$K_1 > aK_2 \text{ かつ } bK_1 < K_2$$

$ab < 1$ つまり種間の競争より

種内の競争が激しければ共存できる

ロトカ・ヴォルテラ競争系における
競争の最終結果に内的自然増加率 r は寄与しない

密度に依存した淘汰が強くなる環境では
高い環境収容力 K を持つものが生き残る

K 淘汰

安定した環境
個体が飽和している

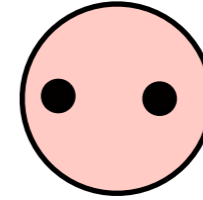
密度があまり影響しない環境では
高い増加率 r を持つものが生き残る

r 淘汰

気候の変動などが厳しく
生物が少ない環境

病気の流行のモデル

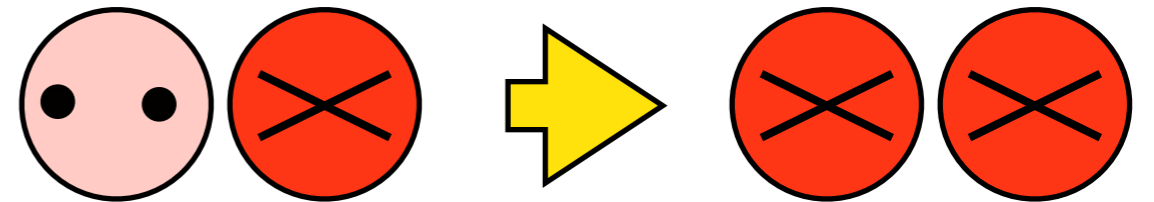
免疫を持たない人 x 人



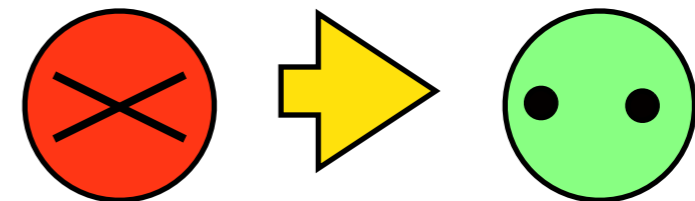
病気の人 y 人



免疫を持たない人は
病気の人と接触すると
一定の割合で病気がうつる



病気の人是一定の割合で回復
免疫を持つようになる



病気の流行のモデル

$$\frac{dx}{dt} = -axy$$

y と接触すると
病気が伝染する



$$\frac{dy}{dt} = axy - by$$

回復する

免疫を持たない人 x

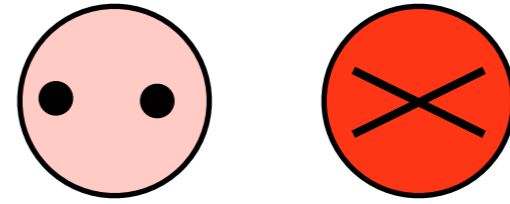
病気の人 y

a : 伝播係数 $a > 0$

b : 回復率 $b > 0$

$$\frac{dx}{dt} = -axy$$

$$\frac{dy}{dt} = axy - by$$



- 1 平衡状態を計算せよ
- 2 x と y それぞれのアイソクラインを計算し
 xy 平面に示せ
- 3 1と2から x と y がどのような動きをするか
推測せよ

アイソクライン法とは

多次元空間をアイソクラインにより区分けし

区分けされた空間での各変数の増減を調べることで

系の定性的解析をする

線形力学系の解析

線形力学系とは

$$\frac{dx_1}{dt} = a_1x_1 + b_1x_2 + c_1x_3 + \dots$$

$$\frac{dx_2}{dt} = a_2x_1 + b_2x_2 + c_2x_3 + \dots$$

⋮

定数×**一次の変数**の足し算の形で表される
力学系

簡単な線形力学系の例

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \\ \frac{dy}{dt} = y \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x \\ \frac{dy}{dt} = -y \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \\ \frac{dy}{dt} = -y \end{cases}$$

- 平衡点を求めよ
- アイソクライン法を用いて
平衡点の安定性を調べよ

平衡状態

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \\ \frac{dy}{dt} = y \end{cases}$$

$$\frac{dx^*}{dt} = 0 \quad \frac{dy^*}{dt} = 0 \quad \text{より}$$

$$(x^*, y^*) = (0, 0) \quad \text{原点が平衡点}$$

xのアイソクライン

$$\frac{dx}{dt} = x = 0$$

yのアイソクライン

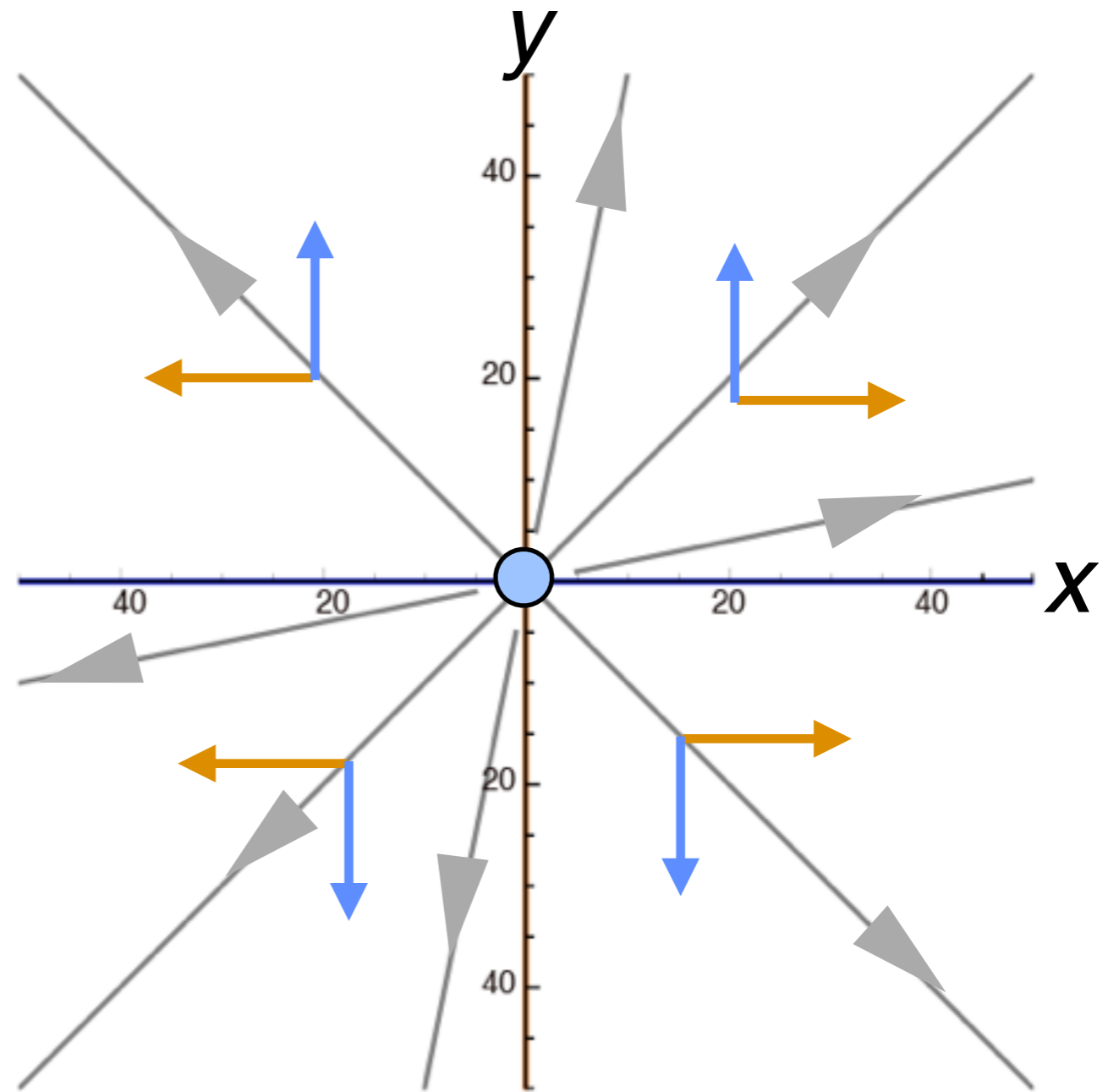
$$\frac{dy}{dt} = y = 0$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \\ \frac{dy}{dt} = y \end{cases}$$

解を実際に求めると

$$x = x_0 e^t$$

$$y = y_0 e^t$$

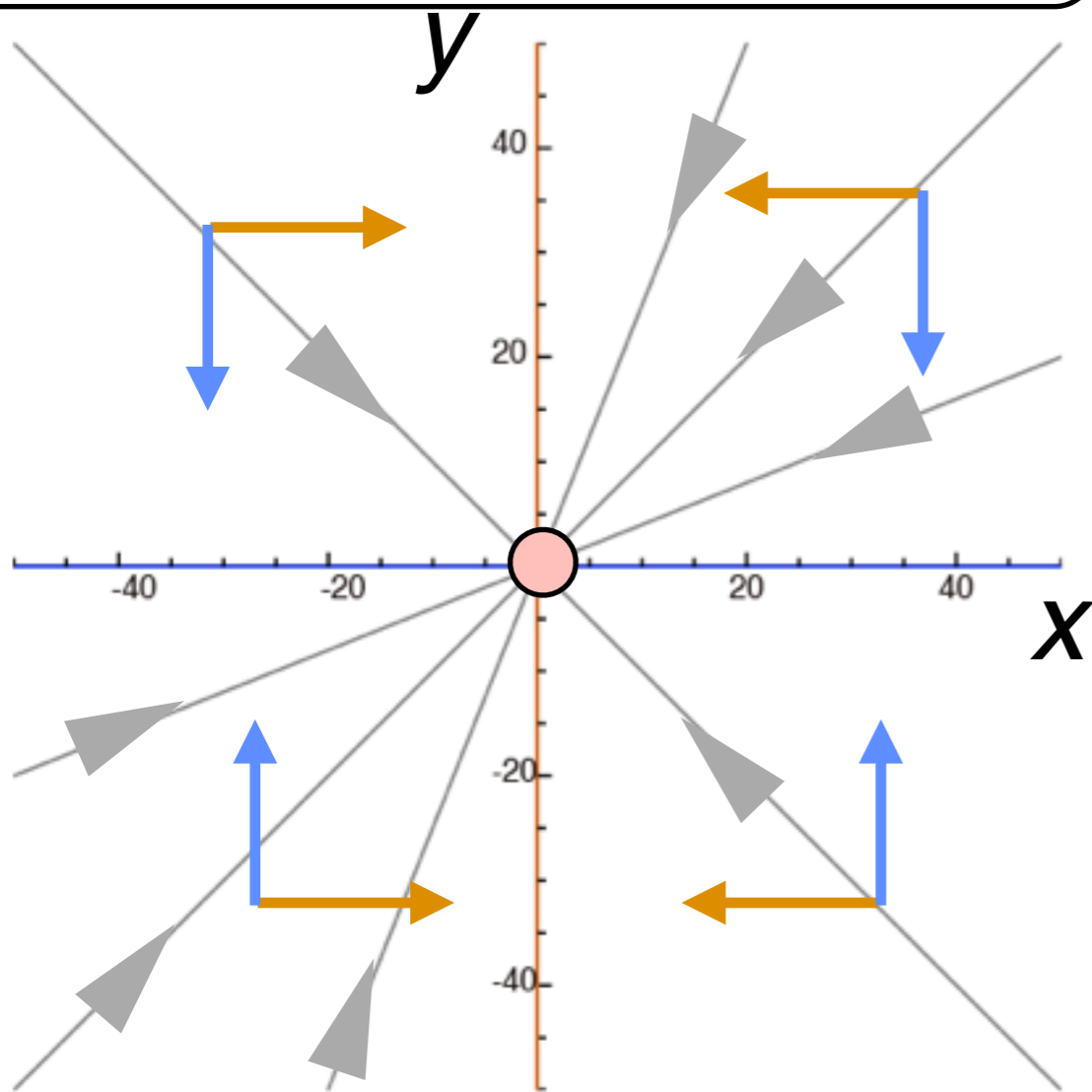


平衡点は不安定

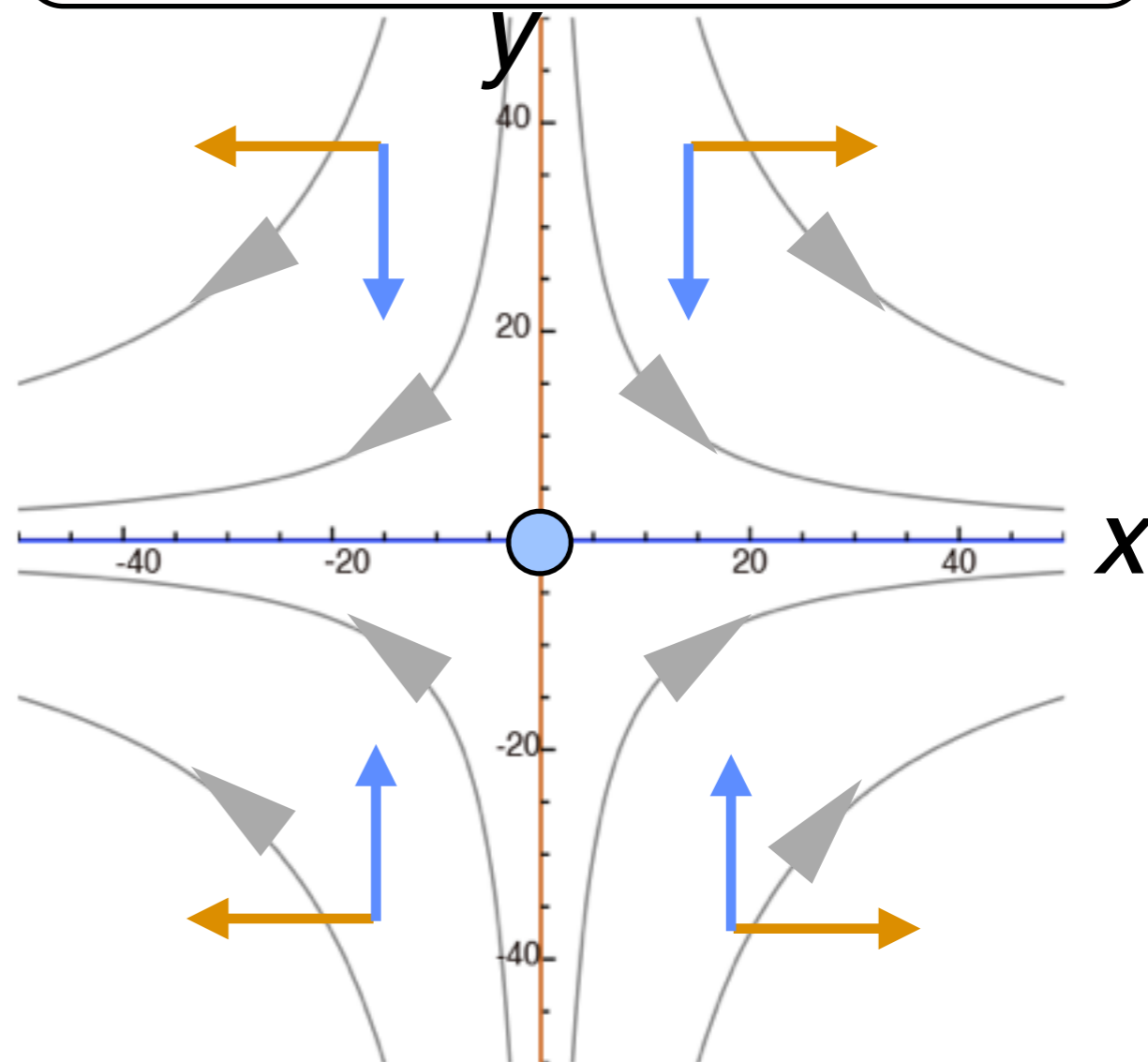
初期値 (x_0, y_0) により決められた方向に
指数的に発散する

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x \\ \frac{dy}{dt} = -y \end{cases} \quad \begin{cases} x = x_0 e^{-t} \\ y = y_0 e^{-t} \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \\ \frac{dy}{dt} = -y \end{cases} \quad \begin{cases} x = x_0 e^t \\ y = y_0 e^{-t} \end{cases}$$



平衡点は安定

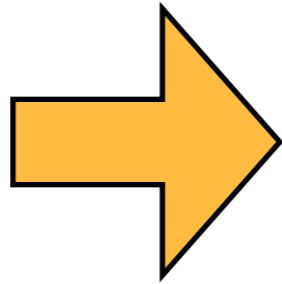


サドル

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 2x - y \\ \frac{dy}{dt} = -x + 2y \end{cases}$$

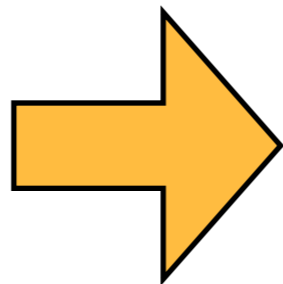
- 平衡点を求めよ
- アイソクライン法を用いて
平衡点の安定性を調べよ

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \\ \frac{dy}{dt} = y \end{cases}$$



$$\begin{aligned} x &= x_0 e^t \\ y &= y_0 e^t \end{aligned}$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 2x - y \\ \frac{dy}{dt} = -x + 2y \end{cases}$$



?

この線形力学系も解析的に解を求められないだろうか？

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 2x - y \\ \frac{dy}{dt} = -x + 2y \end{cases}$$

$$\parallel \quad \mathbf{n}(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} \quad \text{とベクトルで表すと}$$

$$\frac{d\mathbf{n}}{dt} = \frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

$$\frac{dn}{dt} = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix} n$$

$$n(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$$

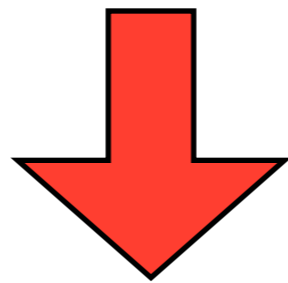
$$M = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix}$$

とすると

$$\frac{dn}{dt} = Mn$$

マルサス増殖の式と
同じ形

$$\frac{dx}{dt} = rx \quad \text{の解は} \quad x = x_0 e^{rt}$$



$$\frac{dn}{dt} = Mn \quad \text{の解も} \quad n(t) = ue^{\lambda t}$$

u は初期値を表すベクトル
 λ は定数

の形になるのではないか？

$$\frac{dn}{dt} = Mn \quad \text{の解が} \quad n(t) = ue^{\lambda t} \quad \text{になるとして}$$

条件を満たす u と λ を求める

$$\frac{dn}{dt} = u\lambda e^{\lambda t} \quad \text{解を} t \text{で微分}$$

$$\frac{dn}{dt} = Mn = Mue^{\lambda t} \quad \text{解を微分方程式に代入}$$

$$\text{これらより} \quad u\lambda e^{\lambda t} = Mue^{\lambda t}$$

$e^{\lambda t}$ を相殺すると

$$\lambda u = Mu$$

$$\lambda \mathbf{u} = M\mathbf{u}$$

λ はスカラー値
 M は行列

ベクトル \mathbf{u} に行列 M を作用させると
ベクトル \mathbf{u} が λ 倍になることを示す

このような関係が成り立つとき

\mathbf{u} を行列 M の**固有ベクトル**(Eigenvector)

λ を行列 M の**固有値**(Eigenvalue)

と呼ぶ

$$\lambda \mathbf{u} = M\mathbf{u}$$

右边を左边に移項

$$(M - \lambda I)\mathbf{u} = \mathbf{0} \quad I = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \text{ 単位行列}$$

\mathbf{u} はゼロベクトルではないので

$(M - \lambda I)$ に逆行列が存在すると

$$(M - \lambda I)^{-1}(M - \lambda I)\mathbf{u} = (M - \lambda I)^{-1} \cdot \mathbf{0}$$

となり $\mathbf{u} = \mathbf{0}$ で矛盾する 従って

$(M - \lambda I)$ には逆行列が存在しない

$(M-\lambda I)$ に逆行列が存在しないための条件は

$$\det(M - \lambda I) = |M - \lambda I| = 0$$

$$M = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix} \text{ より } \begin{vmatrix} 2 - \lambda & -1 \\ -1 & 2 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

すなわち

$$(2 - \lambda)^2 - 1 = 0$$

$$(2 - \lambda)^2 - 1 = 0$$

$$\lambda^2 - 4\lambda + 3 = (\lambda - 3)(\lambda - 1) = 0$$

より解は $\lambda_1 = 3$ と $\lambda_2 = 1$

$\lambda_1 = 3$ に対応する固有ベクトルは

$$\begin{pmatrix} 3x_1 \\ 3y_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} \quad \mathbf{u}_1 = \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix}$$

$x_1 + y_1 = 0$ を満たす 例： $\mathbf{u}_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$
すべての x_1 と y_1

$\lambda_2 = 1$ に対応する固有ベクトルを計算せよ

これまでの計算で得られた2つの解

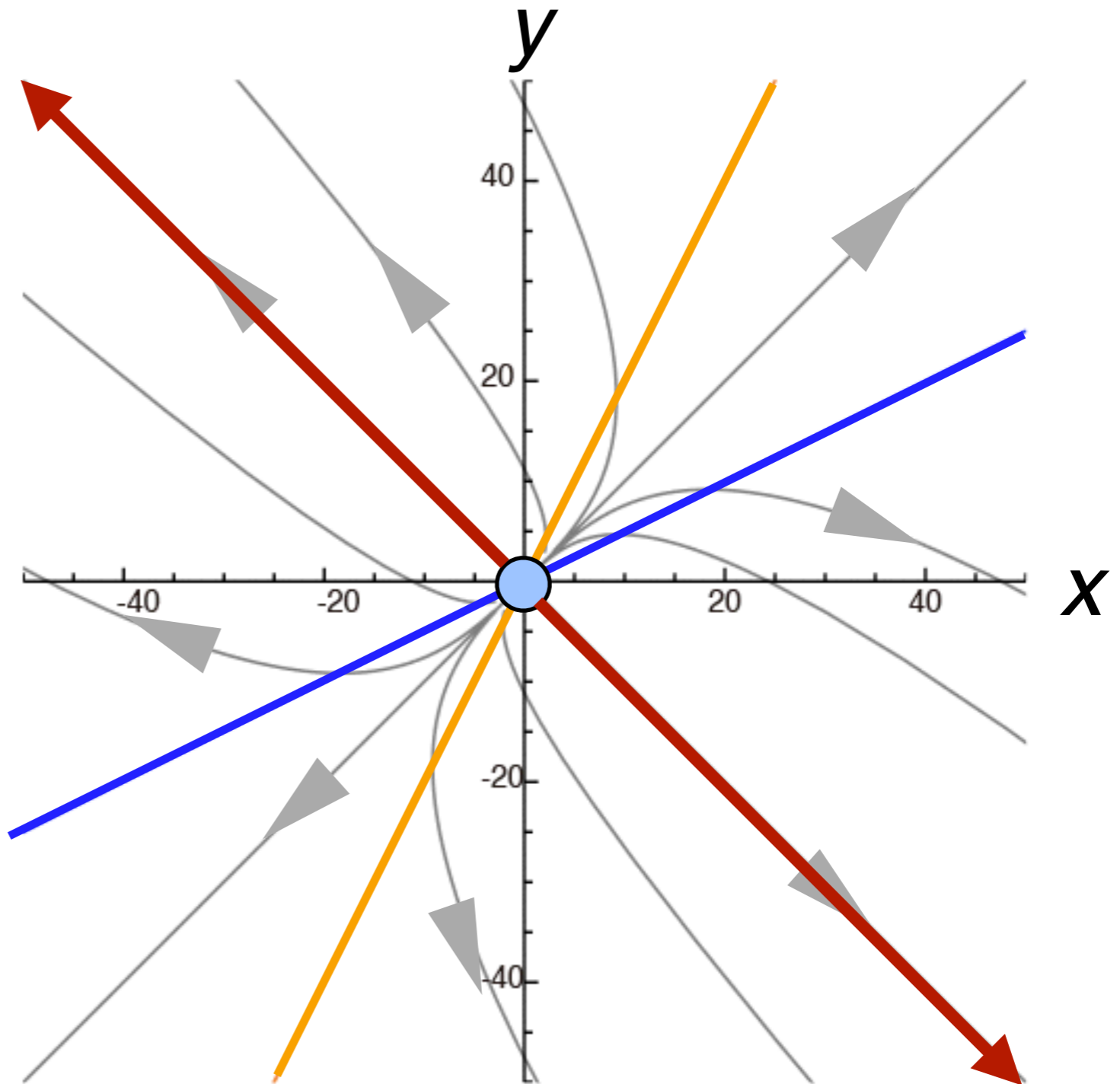
$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{u}_1 e^{3t} \quad \lambda_1 = 3$$

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{u}_2 e^t \quad \lambda_2 = 1$$

は、相平面上ではどこにあるのだろうか？

$$n(t) = u_1 e^{3t}$$

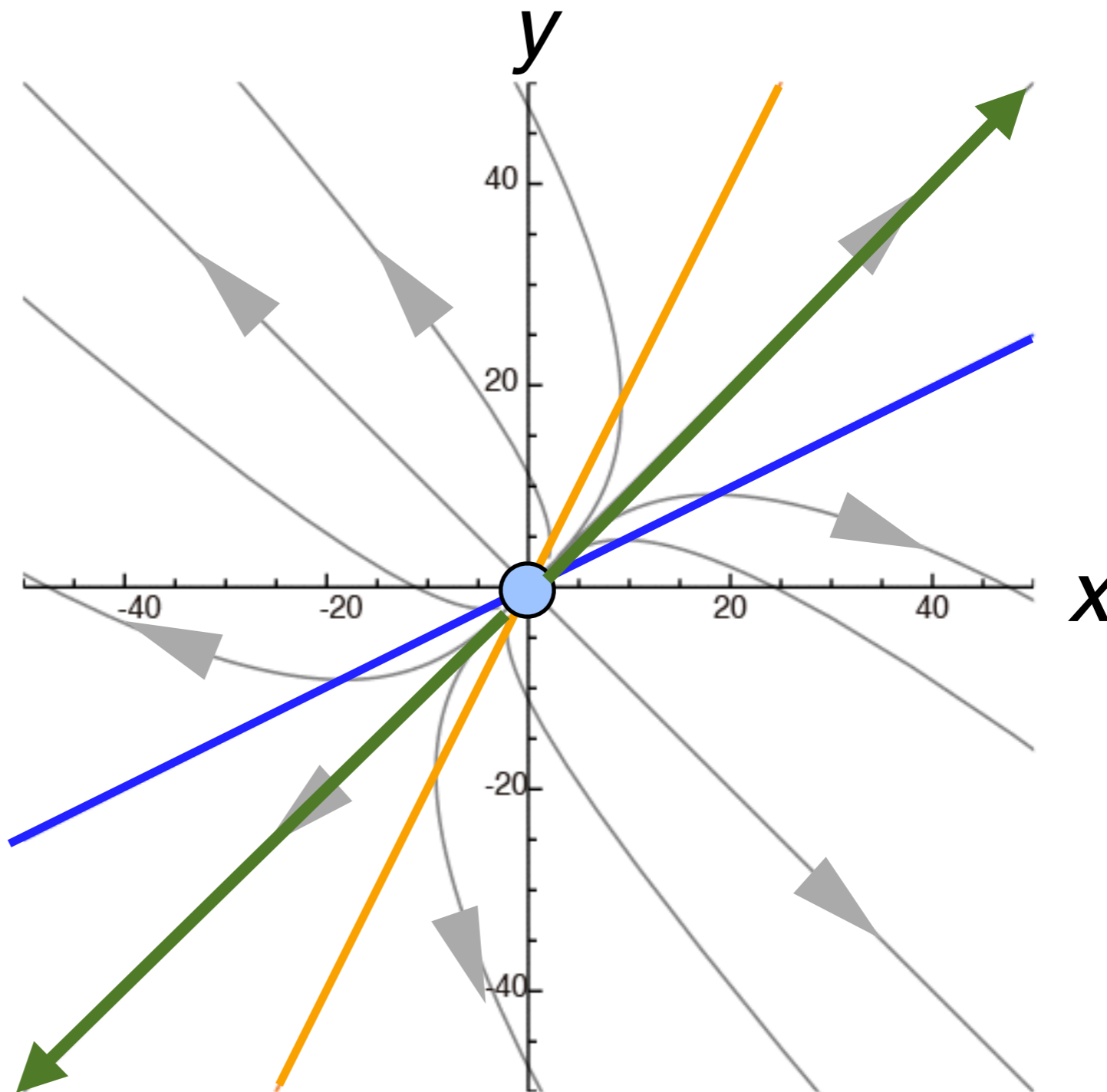
u_1 は
 $\begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$ の定数倍



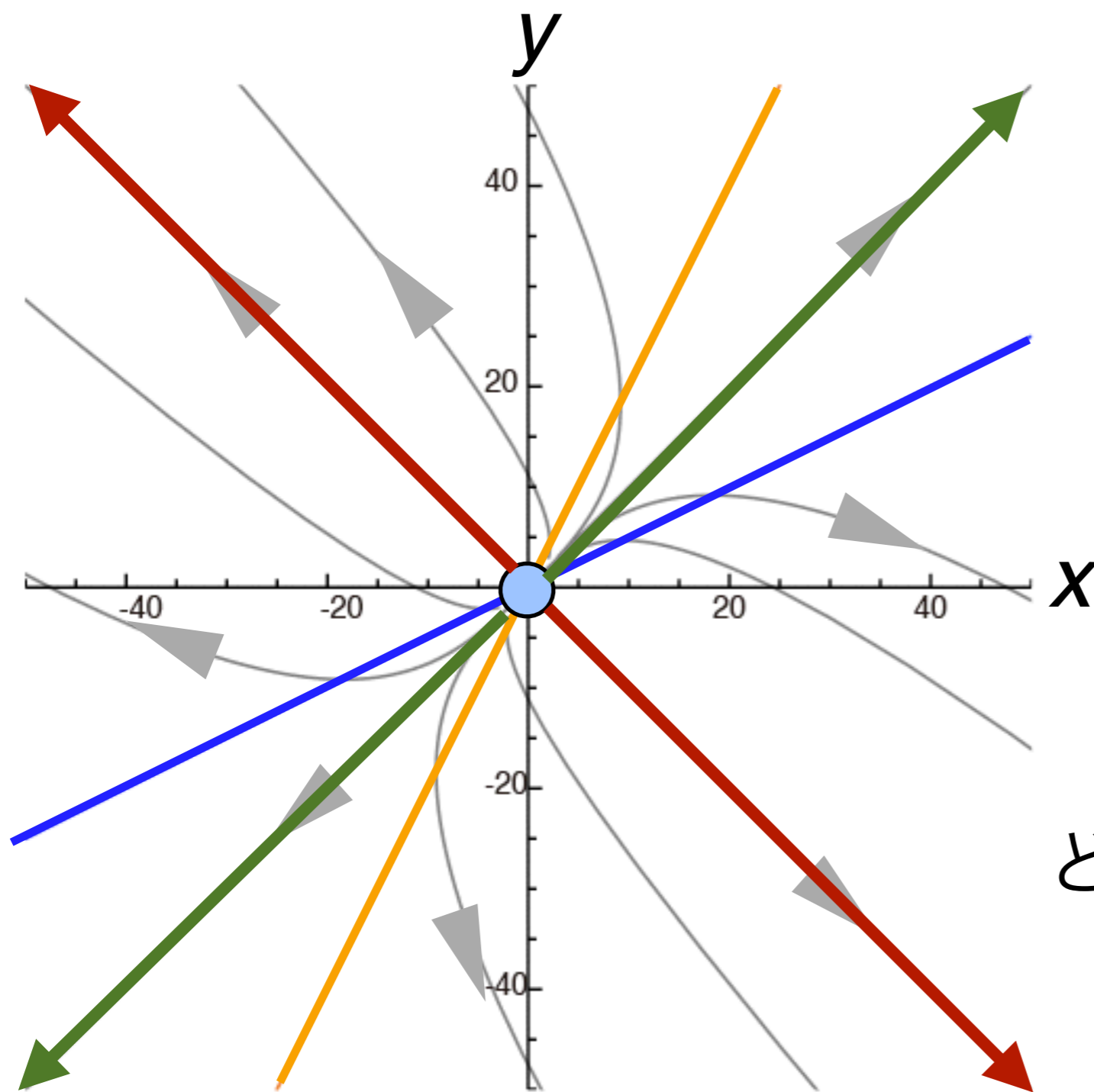
初期ベクトル（赤線）の方向に向かって
指数的に発散してゆく

$$n(t) = u_2 e^t$$

u_2 は
 $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ の定数倍



初期ベクトル（緑線）の方向に向かって
指数的に発散してゆく



$$n(t) = u_1 e^{3t}$$

$$n(t) = u_2 e^t$$

2つの特殊解以外の
 曲線軌道は
 どのように表されるのか？

$$n(t) = u_1 e^{3t}$$

$$n(t) = u_2 e^t$$

他の軌道は2つの解の足しあわせで
表される

初期値ベクトルを $n_0 = \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}$ とする

$$n_0 = c_1 u_1 + c_2 u_2$$

係数を適切に選ぶことで

2つの固有ベクトルを重ねたものに分解できる

$$\mathbf{n}_0 = c_1 \mathbf{u}_1 + c_2 \mathbf{u}_2$$

それぞれの固有ベクトル方向の動きは
その方向に指数的に増加する

$$\mathbf{n}(t) = c_1 \mathbf{u}_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 \mathbf{u}_2 e^{\lambda_2 t}$$

この式が $\frac{dn}{dt} = Mn$ を満たすことを

確かめよ

$$\textcircled{1} \quad n(t) = c_1 \mathbf{u}_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 \mathbf{u}_2 e^{\lambda_2 t} \text{ が}$$

$$\textcircled{2} \quad \frac{dn}{dt} = Mn \text{ を満たすことを確かめよ}$$

$$\textcircled{2} \text{ 左辺より} \quad \frac{dn}{dt} = c_1 \lambda_1 \mathbf{u}_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 \lambda_2 \mathbf{u}_2 e^{\lambda_2 t}$$

$$\textcircled{2} \text{ 右辺より} \quad Mn = c_1 e^{\lambda_1 t} \underline{M\mathbf{u}_1} + c_2 e^{\lambda_2 t} \underline{M\mathbf{u}_2}$$

固有ベクトルはMが作用すると固有値 λ 倍になる

$$= c_1 \lambda_1 \mathbf{u}_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 \lambda_2 \mathbf{u}_2 e^{\lambda_2 t}$$

よって式①は式②の解である

$$\frac{dn}{dt} = Mn \text{ の一般解}$$

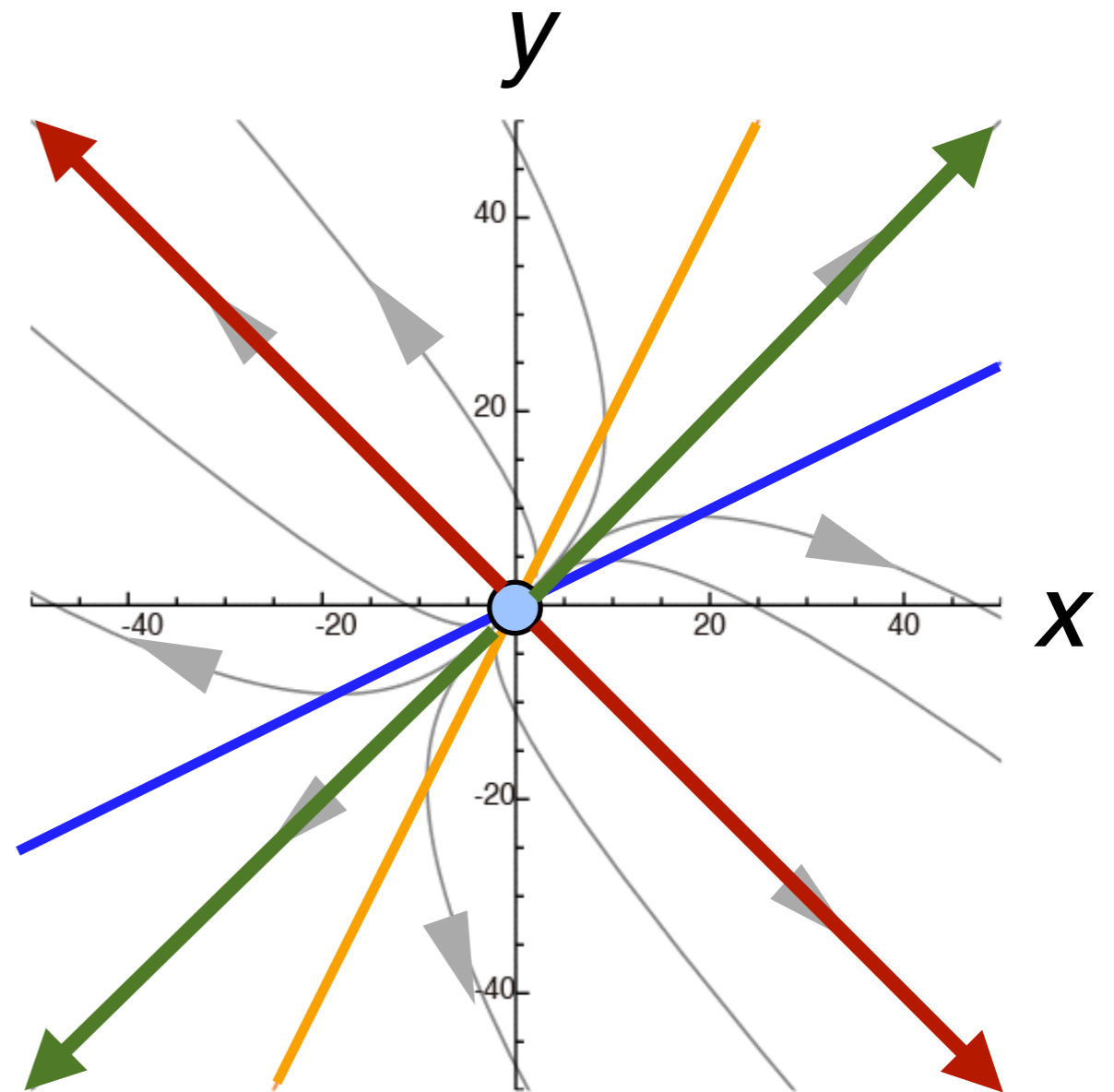
$$n(t) = c_1 \mathbf{u}_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 \mathbf{u}_2 e^{\lambda_2 t}$$

$\lambda_1 > 0$ かつ $\lambda_2 > 0$ のとき

それぞれの固有ベクトル方向の
動きが大きくなり

平衡点(0,0)から発散する

平衡点は**不安定**(不安定ノード)

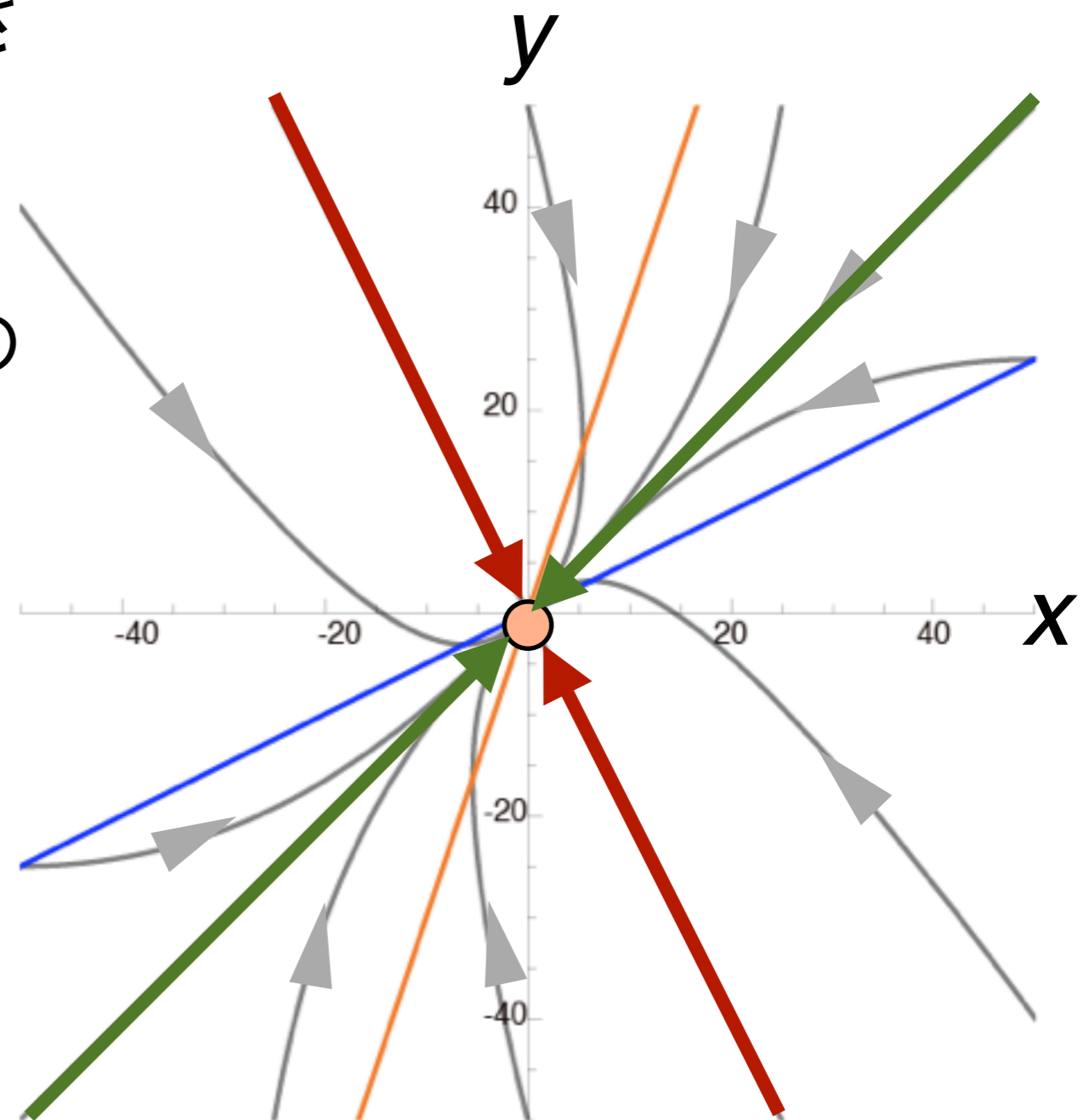


$$n(t) = c_1 \mathbf{u}_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 \mathbf{u}_2 e^{\lambda_2 t}$$

$\lambda_1 < 0$ かつ $\lambda_2 < 0$ のとき

それぞれの固有ベクトル方向の
動きは 0 に近づき
平衡点 (0,0) に収束する

平衡点は**安定** (安定ノード)



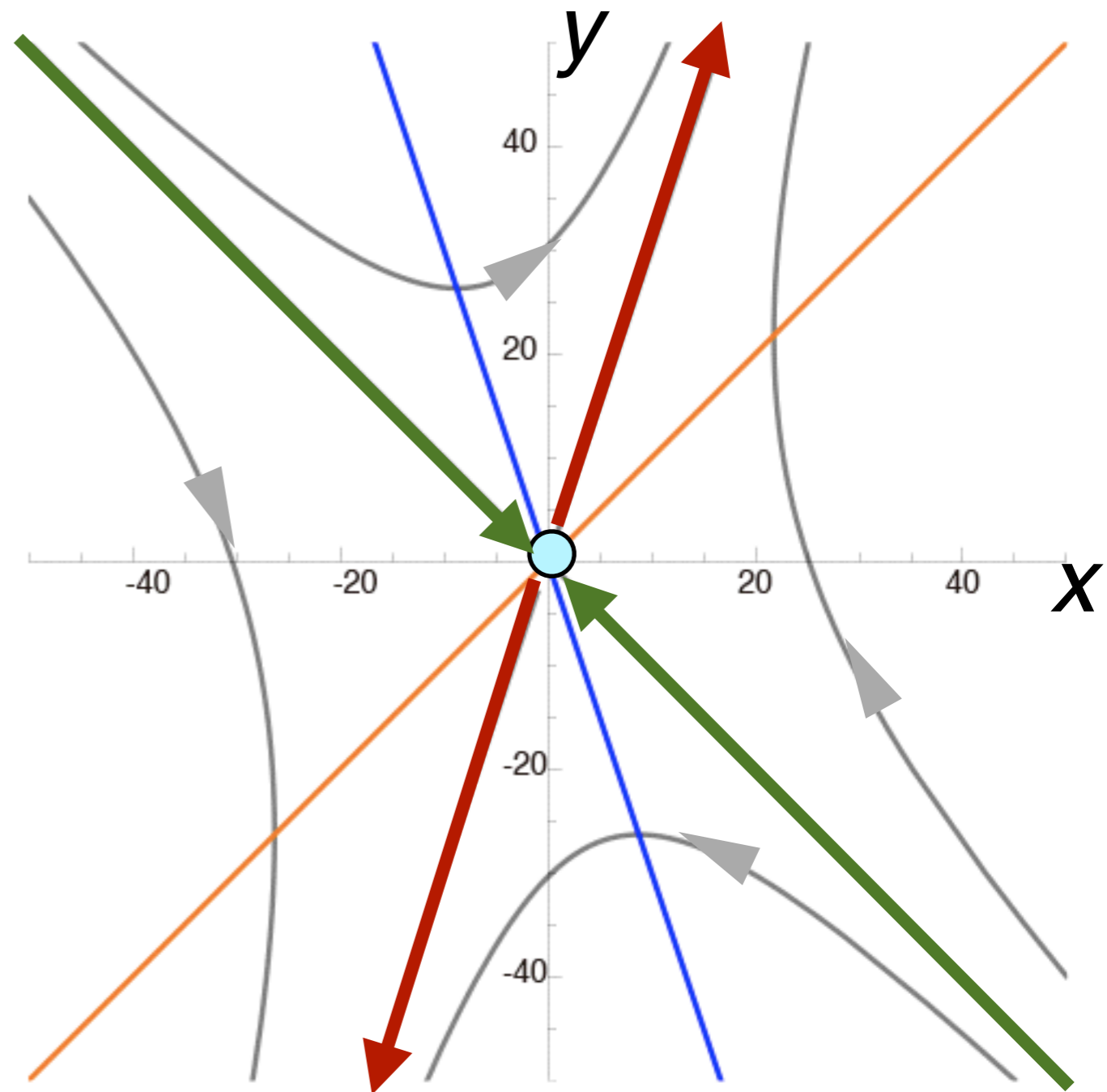
$$n(t) = c_1 \mathbf{u}_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 \mathbf{u}_2 e^{\lambda_2 t}$$

$$\lambda_1 > 0 \text{ かつ } \lambda_2 < 0$$

片方は0に収束
片方は発散する

平衡点を避けるような動き

平衡点は**鞍状点** (サドル)



二次元線形力学系

$$\frac{dn}{dt} = Mn \quad M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \quad \text{は}$$

固有方程式 $(a - \lambda)(d - \lambda) - bc = 0$ を満たす

2つの固有値を持ち、**それが実数解のとき**

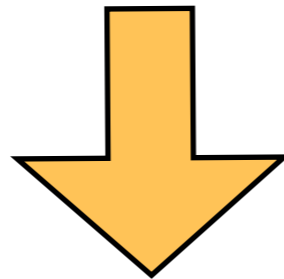
$\lambda_1 > 0$ かつ $\lambda_2 > 0$ なら平衡点は不安定ノード

$\lambda_1 < 0$ かつ $\lambda_2 < 0$ なら平衡点は安定ノード

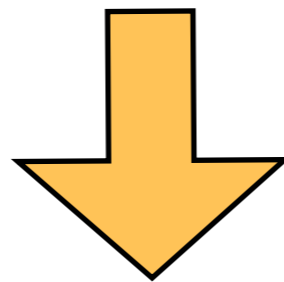
$\lambda_1 \lambda_2 < 0$ なら平衡点はサドル

固有方程式 $(a - \lambda)(d - \lambda) - bc = 0$ が

虚数解を持つとどうなるか？



固有ベクトルは実数平面に現れない



特定の方向に直線的に増加／減少することはなくなる

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x - 2y \\ \frac{dy}{dt} = 2x - y \end{cases} \quad \text{について}$$

○平衡点を求めよ

○アイソクライン法で安定性を調べよ

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x - 2y \\ \frac{dy}{dt} = 2x - y \end{cases}$$

$$\frac{dx^*}{dt} = 0 \quad \frac{dy^*}{dt} = 0 \quad \text{より}$$

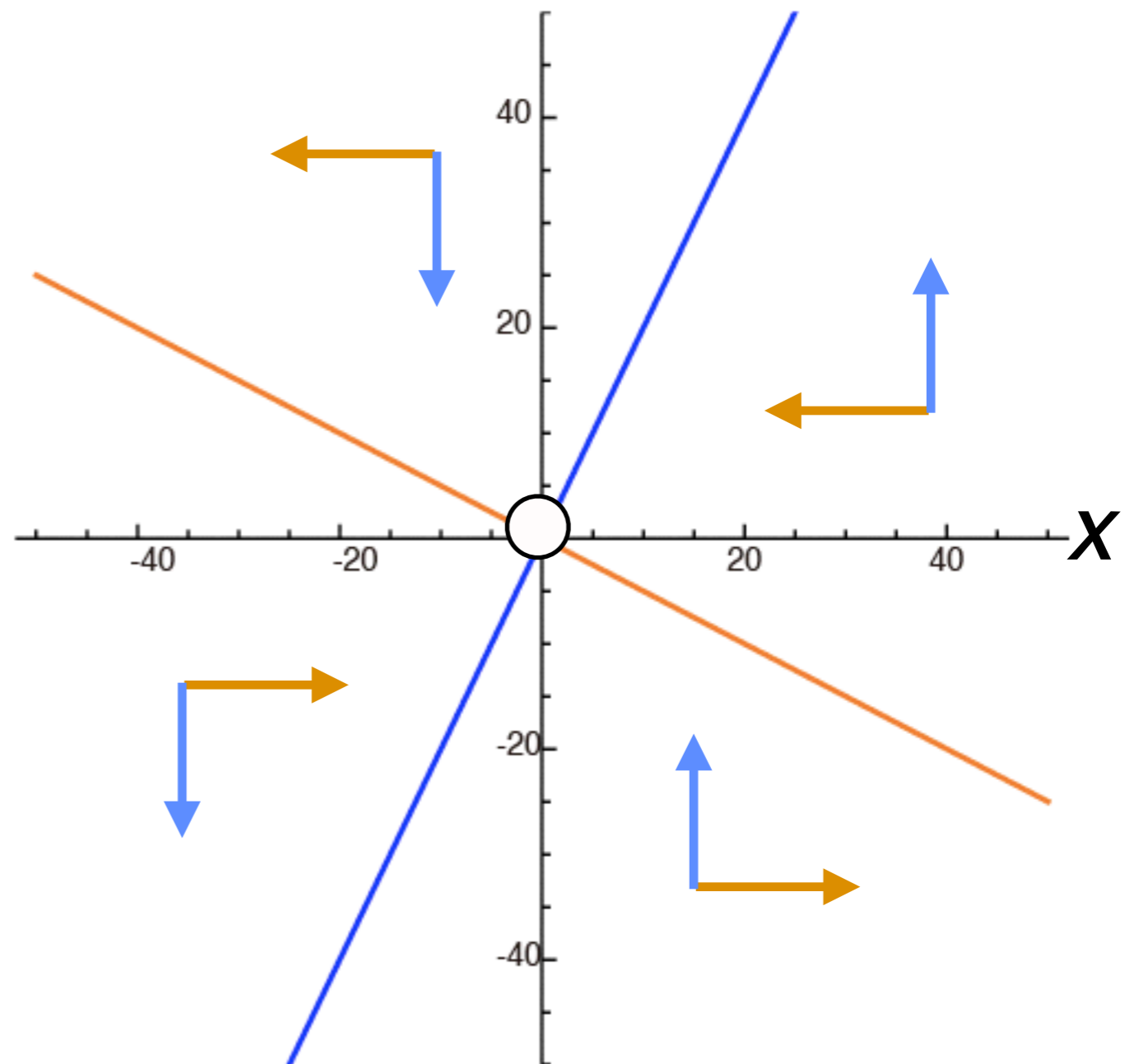
$$\text{平衡点は } (x^*, y^*) = (0, 0)$$

x のアイソクライン

$$y = \frac{1}{2}x$$

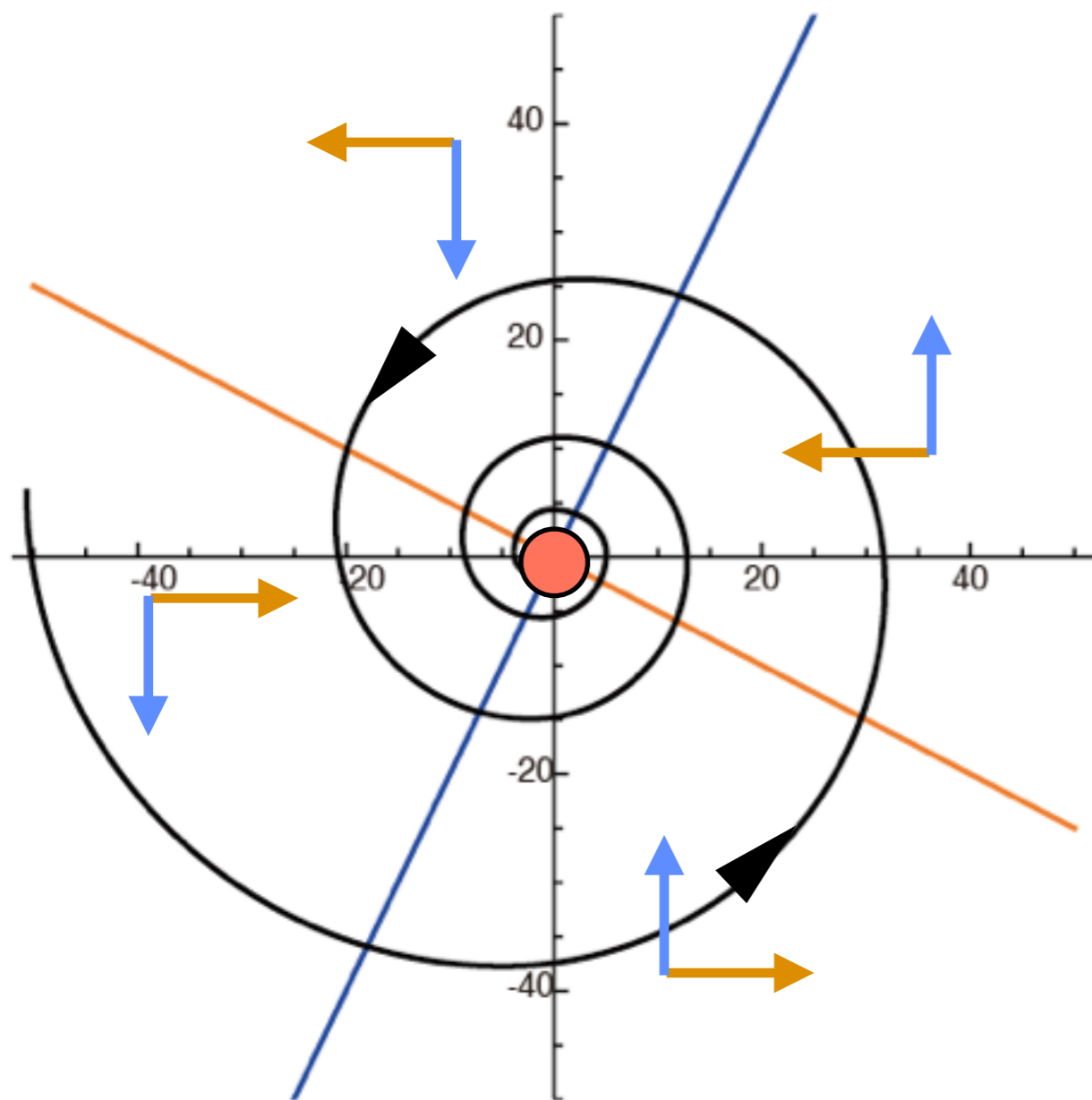
y のアイソクライン

$$y = 2x$$

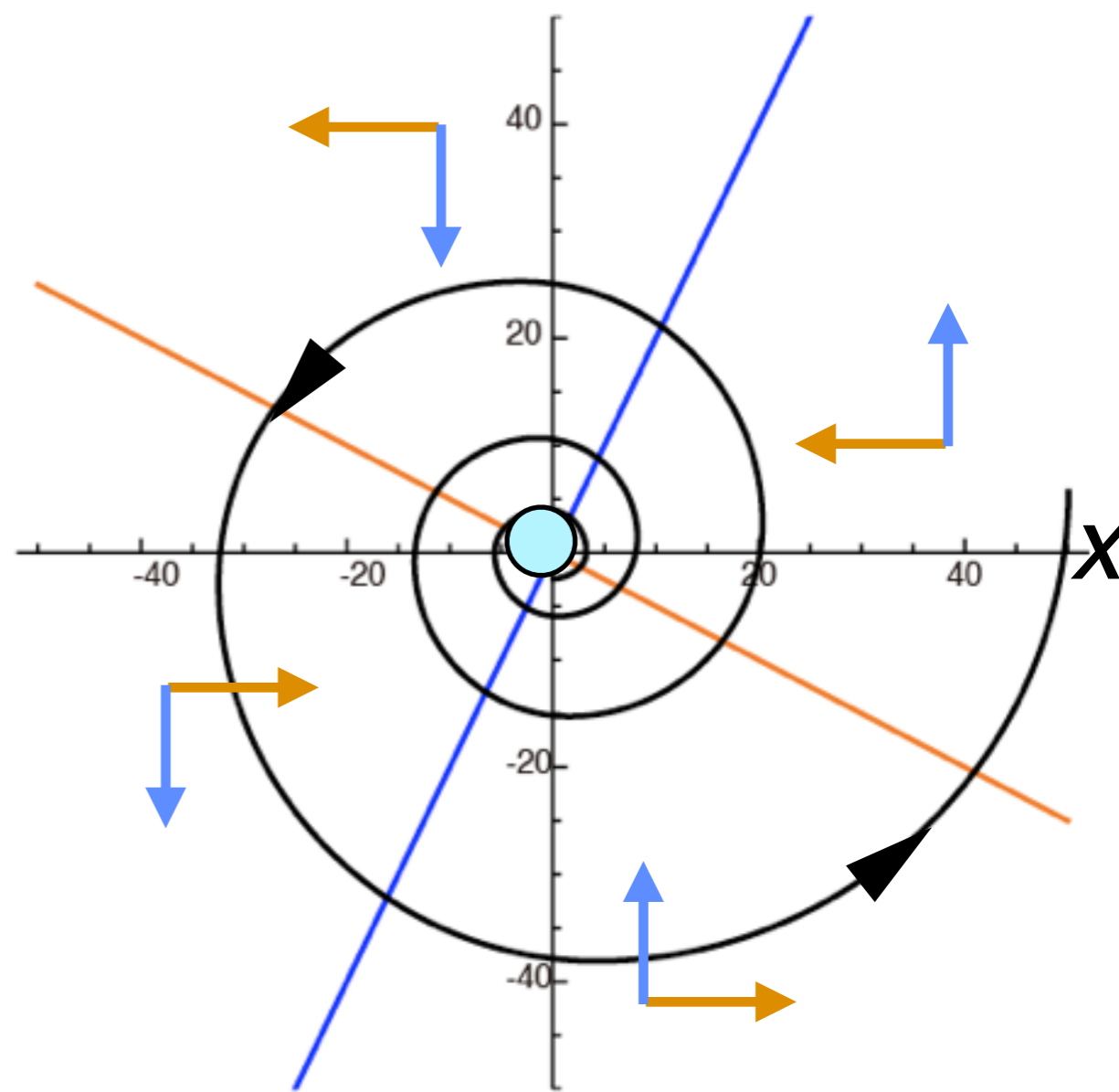


$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x - 2y \\ \frac{dy}{dt} = 2x - y \end{cases}$$

平衡点の周りを
ぐるぐる廻るのは分かるが



廻りながら収束するのか？



廻りながら発散するのか？

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x - 2y \\ \frac{dy}{dt} = 2x - y \end{cases}$$

固有方程式

$$(-1 - \lambda)(-1 - \lambda) + 4 = 0 \quad \text{より}$$

$$\lambda = \underline{-1} \pm \sqrt{2}i$$

固有値が複素数のとき

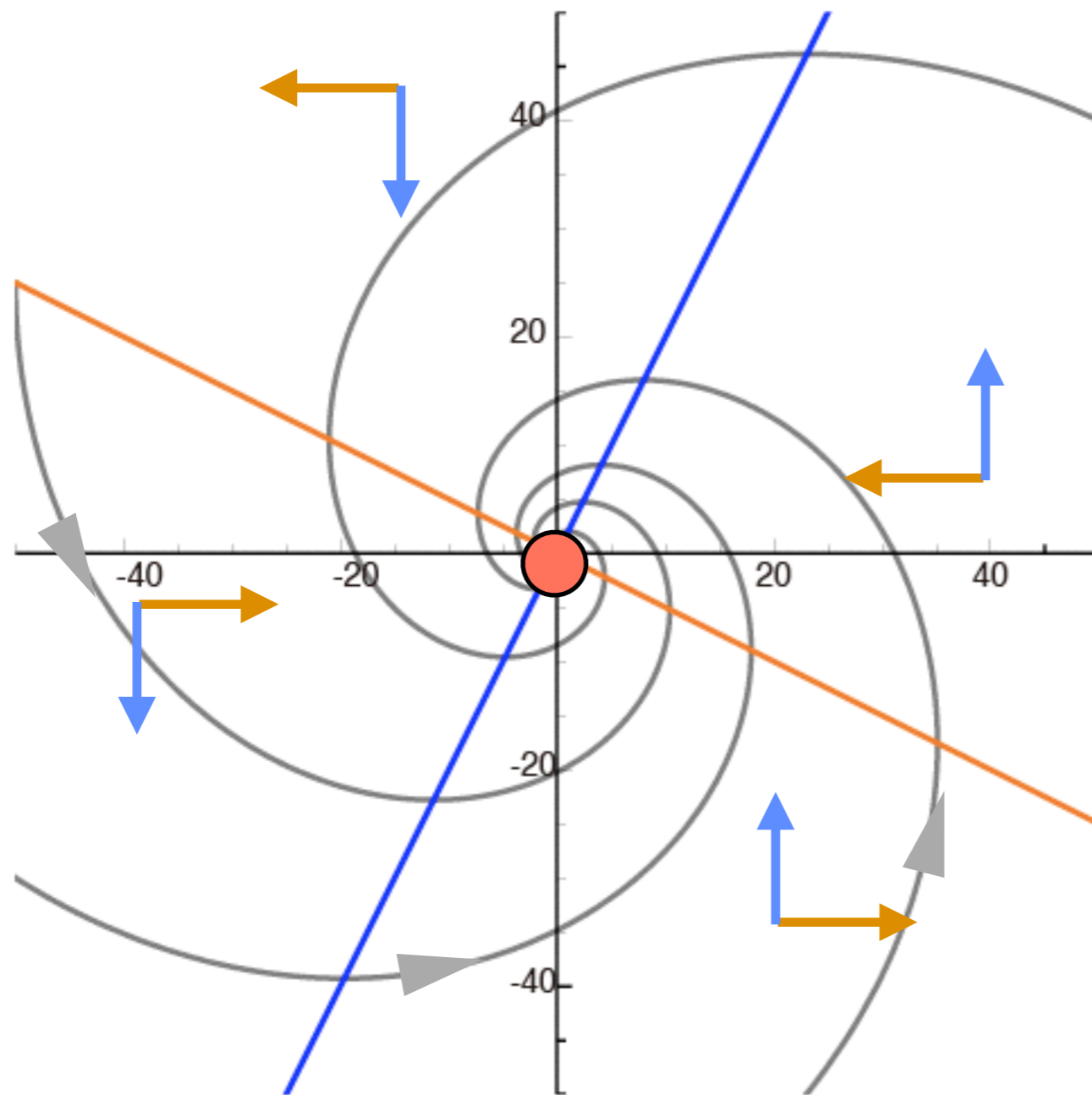
固有値の**実部**が負なら収束

固有値の**実部**が正なら発散する

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x - 2y \\ \frac{dy}{dt} = 2x - y \end{cases}$$

固有値

$$\lambda = -1 \pm 2i$$



平衡点は
安定フォーカス
(渦状点)

まとめ

$$\text{固有方程式 } (a - \lambda)(d - \lambda) - bc = 0$$

の2つの解が

1) 実数解のとき

$\lambda_1 > 0$ かつ $\lambda_2 > 0$ なら平衡点は不安定ノード

$\lambda_1 < 0$ かつ $\lambda_2 < 0$ なら平衡点は安定ノード

$\lambda_1 \lambda_2 < 0$ なら平衡点はサドル

2) 複素数解のとき $\lambda = \alpha \pm \beta i$

$\alpha > 0$ なら平衡点は不安定フォーカス

$\alpha < 0$ なら平衡点は安定フォーカス

演習問題

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x + y \\ \frac{dy}{dt} = 3x + y \end{cases} \quad \text{について}$$

- 平衡点を求め、アイソクライン法で安定性を調べよ
- 固有値を求め、安定性を調べよ

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x + y \\ \frac{dy}{dt} = 3x + y \end{cases}$$

x のアイソクライン

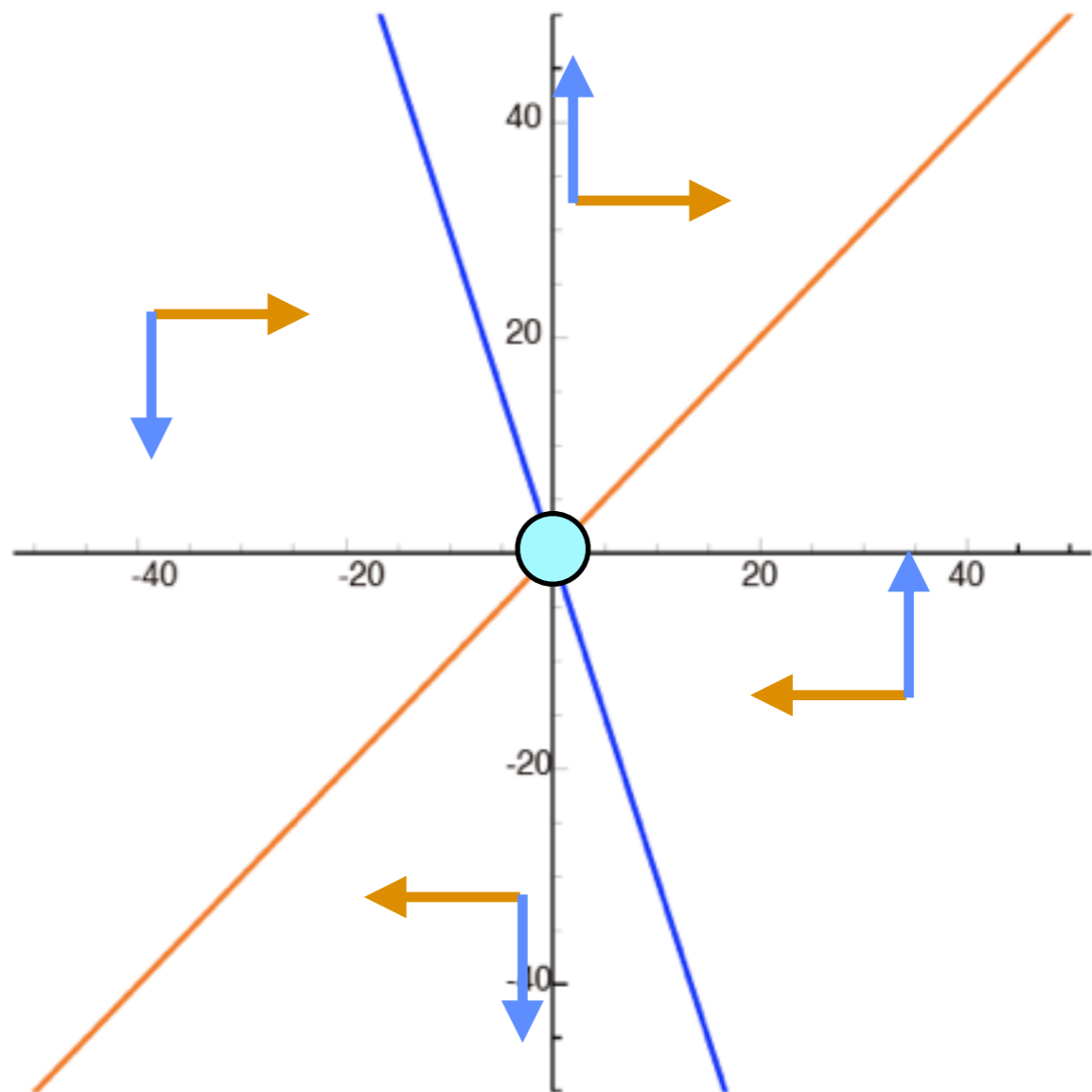
$$y = x$$

y のアイソクライン

$$y = -3x$$

$$\frac{dx^*}{dt} = 0 \quad \frac{dy^*}{dt} = 0 \quad \text{より}$$

平衡点は $(x^*, y^*) = (0, 0)$



$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x + y \\ \frac{dy}{dt} = 3x + y \end{cases} \quad \text{固有値を求める}$$
$$M = \begin{pmatrix} -1 & 1 \\ 3 & 1 \end{pmatrix}$$

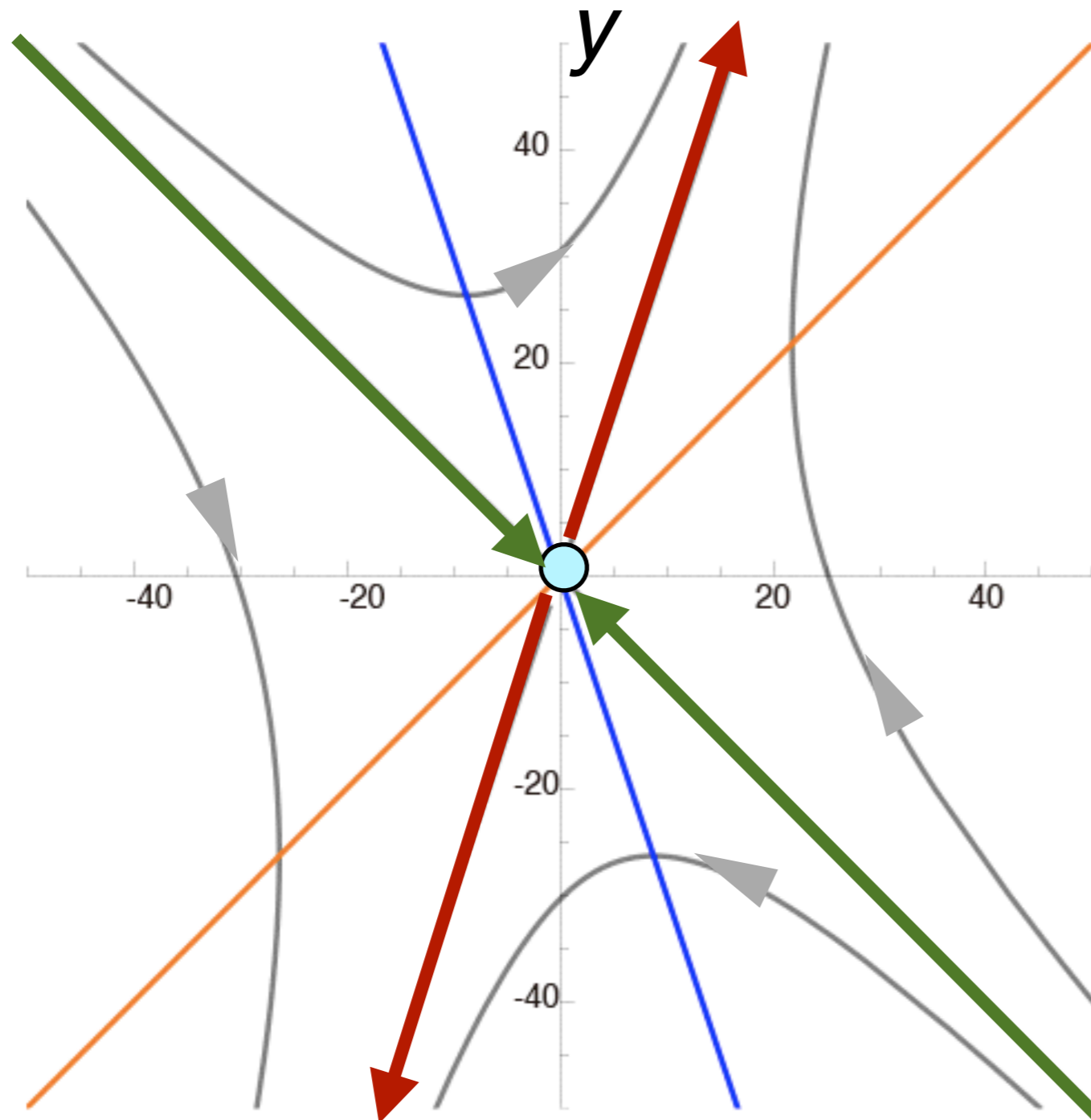
$$\det|M - \lambda I| = 0 \quad \text{より}$$

$$(-1 - \lambda)(1 - \lambda) - 3 = 0$$

$$\lambda^2 - 4 = 0$$

$$\lambda = \pm 2 \quad \text{これより平衡点はサドル}$$

実際の軌道



$$\lambda_1 = 2$$

に対応する固有ベクトル

$$u_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 3 \end{pmatrix}$$

$$\lambda_2 = -2$$

に対応する固有ベクトル

$$u_2 = \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$$

線形力学系の平衡点の安定性は
固有値の正負を調べることで分かる

すべての固有値が負なら
平衡点は安定

ひとつでも正の固有値があれば
不安定

力学系の局所安定性解析

前回のおさらい

二次元線形力学系

$$\frac{d\mathbf{n}}{dt} = M\mathbf{n} \quad M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \quad \mathbf{n}(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$$

は

固有方程式 $(a - \lambda)(d - \lambda) - bc = 0$ を満たす

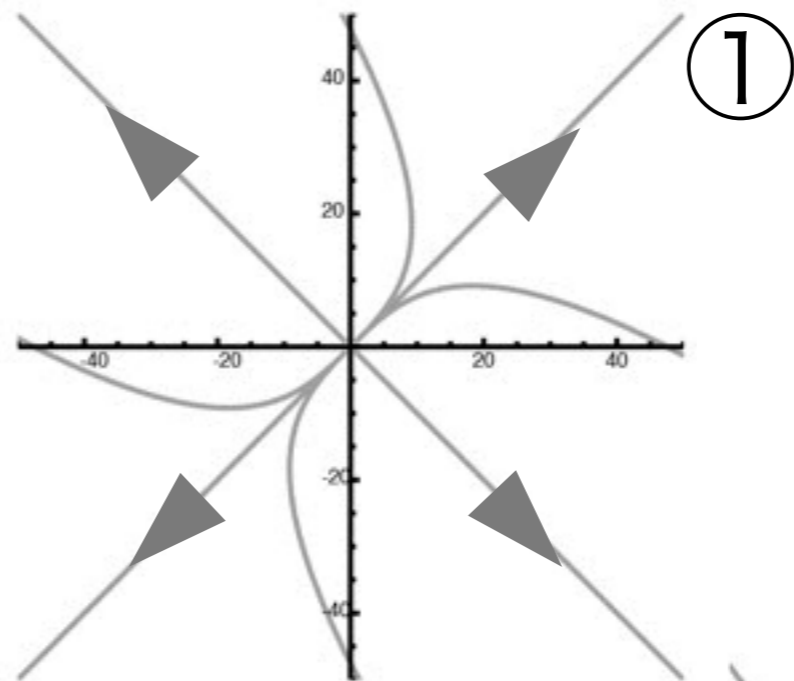
2つの固有値と、それに対応する固有ベクトルを持つ

固有方程式 $(a - \lambda)(d - \lambda) - bc = 0$ の2つの解が

1) 実数解のとき

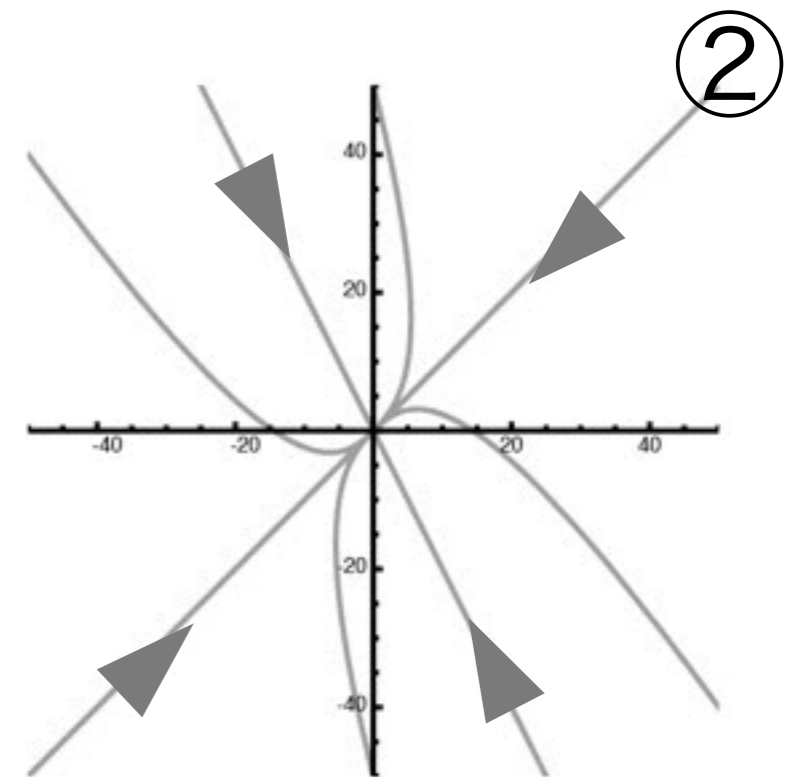
① $\lambda_1 > 0$ かつ $\lambda_2 > 0$

なら平衡点は不安定ノード



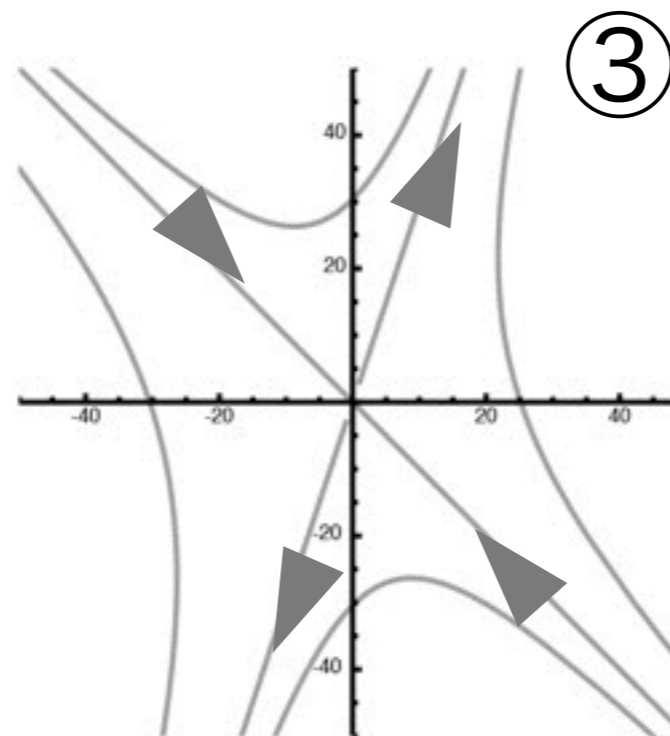
② $\lambda_1 < 0$ かつ $\lambda_2 < 0$

なら平衡点は安定ノード



③ $\lambda_1 \lambda_2 < 0$

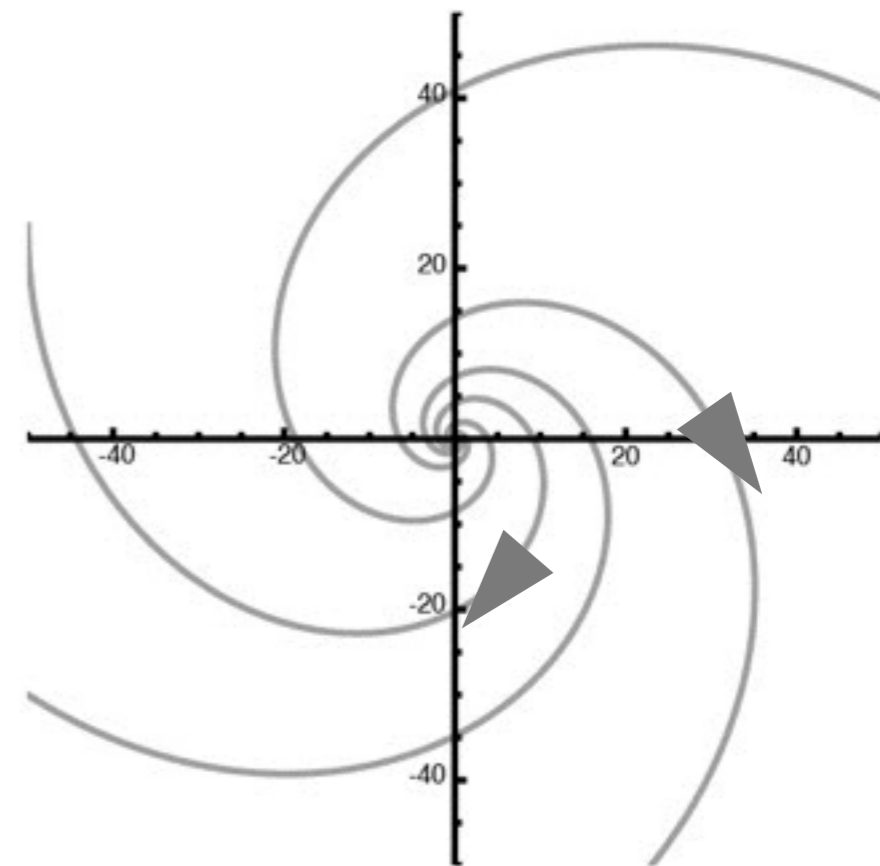
なら平衡点はサドル



2) 複素数解のとき $\lambda = \alpha \pm \beta i$

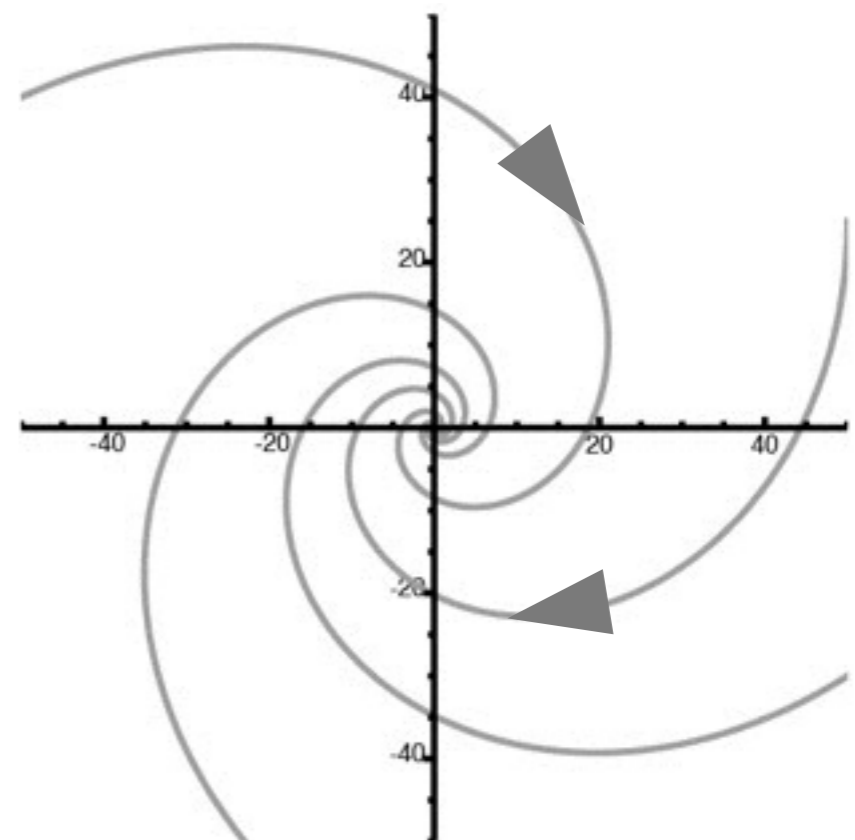
$\alpha > 0$

なら平衡点は不安定フォーカス



$\alpha < 0$

なら平衡点は安定フォーカス



線形力学系の微分方程式は
解を求めることができる

しかし様々な現象をモデル化した
数理モデルは**非線形**が多く
解析的に解を求めることは難しい

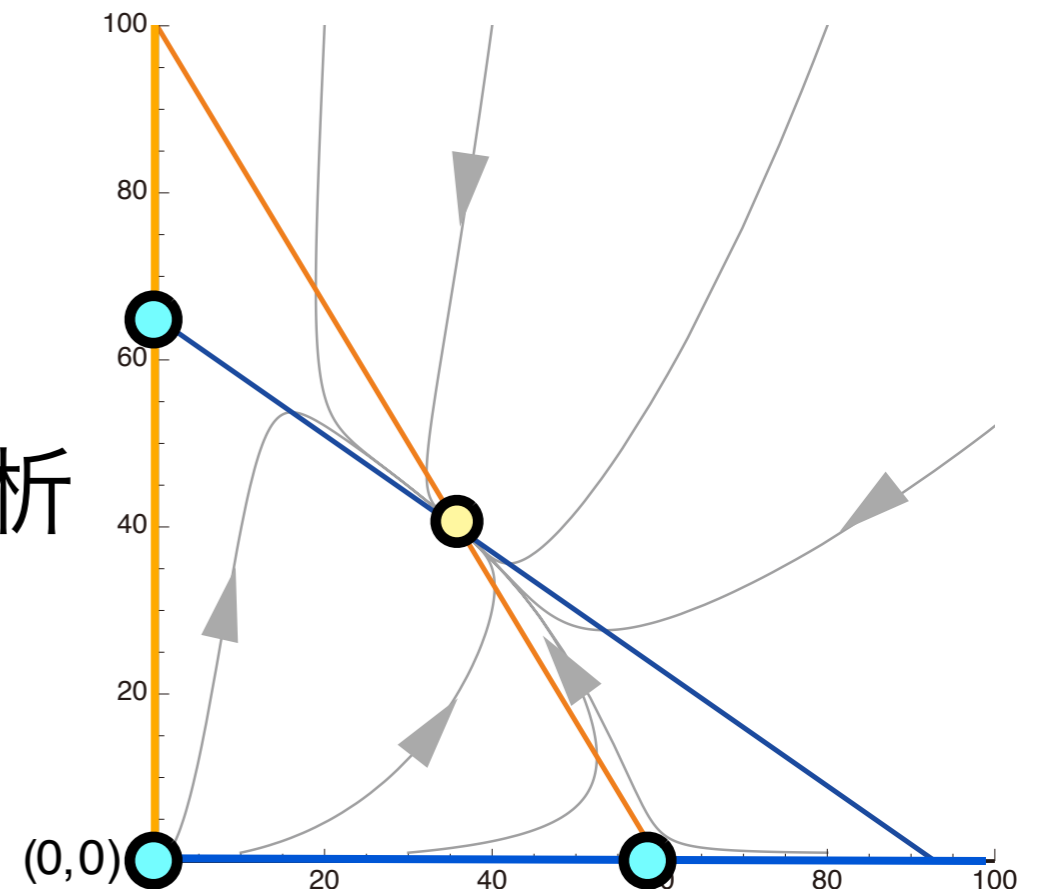
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2$$

非線形の力学系も
限られた場所においては
線形力学系に近似できる

平衡点の局所安定性解析

非線形力学系の解析は
平衡点の所在とその安定性の解析
を中心に進む

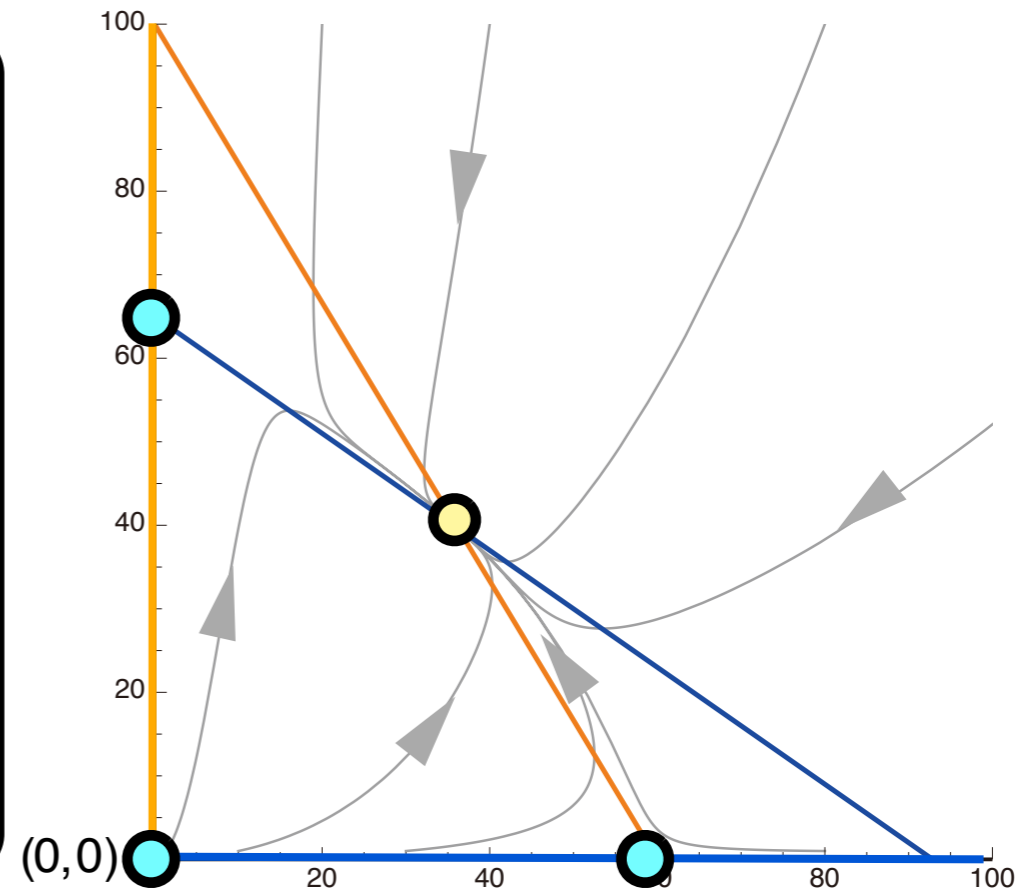


平衡点の局所安定性解析

ロトカ・ヴォルテラ競争系での計算例

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2$$



平衡点は $(N_1^*, N_2^*) = (0, 0)$

$(N_1^*, N_2^*) = (K_1, 0)$ $(N_1^*, N_2^*) = \left(\frac{K_1 - aK_2}{1 - ab}, \frac{K_2 - bK_1}{1 - ab}\right)$

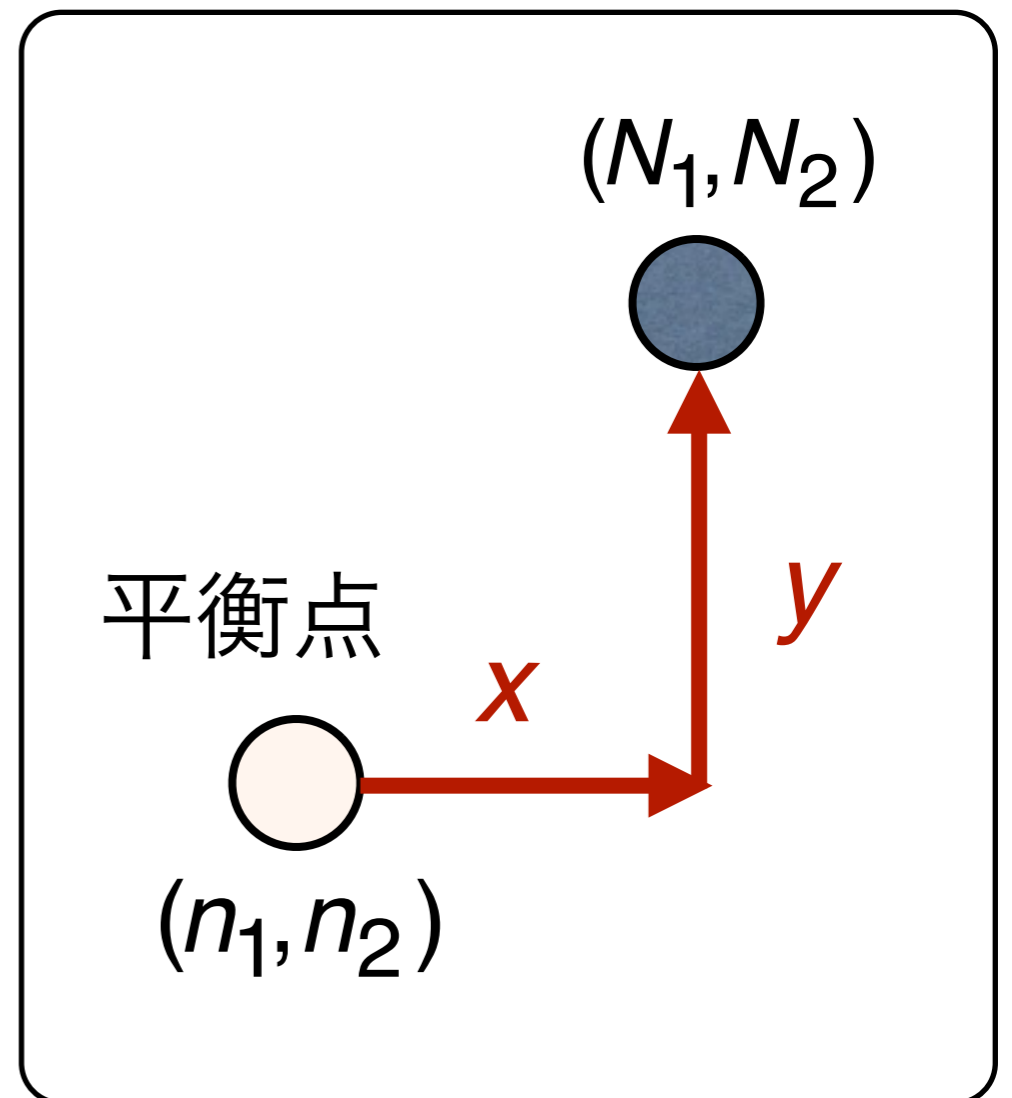
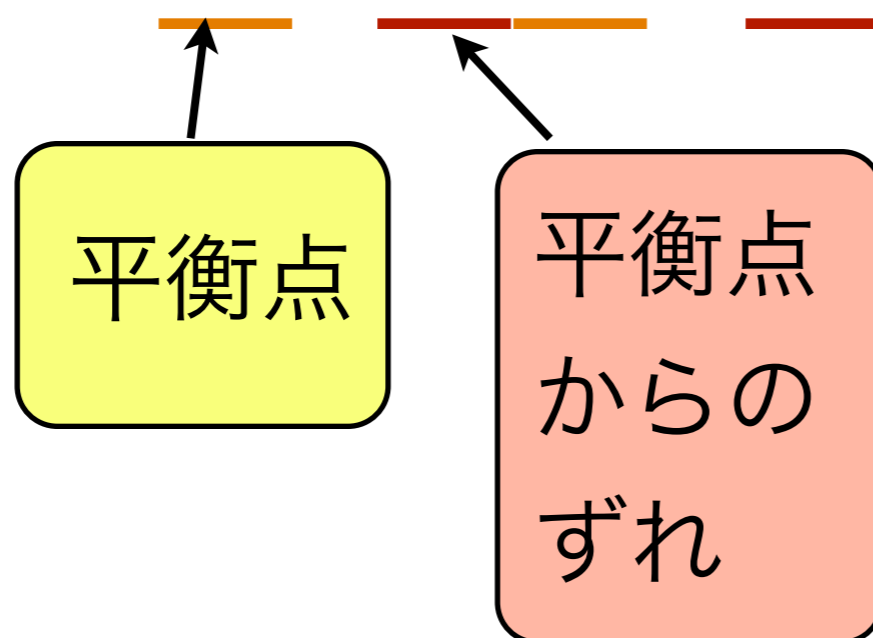
$(N_1^*, N_2^*) = (0, K_2)$

2種が共存する平衡点に着目する

$$(N_1^*, N_2^*) = \left(\frac{K_1 - aK_2}{1 - ab}, \frac{K_2 - bK_1}{1 - ab} \right)$$
$$= (n_1, n_2) \quad \text{とする}$$

平衡点から少しだけずれた場所を
次のように表す

$$(N_1, N_2) = (n_1 + x, n_2 + y)$$



$$(N_1, N_2) = (n_1 + x, n_2 + y) \quad \text{より}$$

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1} \right) N_1 \quad \text{は}$$

$$\frac{d(n_1 + x)}{dt} = r_1 \left\{ 1 - \frac{(n_1 + x) + a(n_2 + y)}{K_1} \right\} (n_1 + x)$$

$$n_1 \text{ は定数なので} \quad \frac{d(n_1 + x)}{dt} = \frac{dx}{dt}$$

計算を楽にする式を作っておく

平衡状態を求める条件から

$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1 + an_2}{K_1} \right) n_1 = 0$$

この部分が0

$$1 - \frac{n_1 + an_2}{K_1} = 0 \quad \text{より}$$

$$n_1 + an_2 = K_1$$

同様に $\frac{dn_2}{dt} = 0$ から

$$1 - \frac{n_2 + bn_1}{K_2} = 0 \quad \text{より}$$

$$n_2 + bn_1 = K_2$$

以上を整理すると

$$\frac{d(n_1 + x)}{dt} = r_1 \left\{ 1 - \frac{(n_1 + x) + a(n_2 + y)}{K_1} \right\} (n_1 + x) \quad \text{から}$$

$$\frac{dx}{dt} = r_1(n_1 + x) - \frac{r_1}{K_1} (n_1 + x)(n_1 + an_2 + x + ay)$$

平衡状態の条件

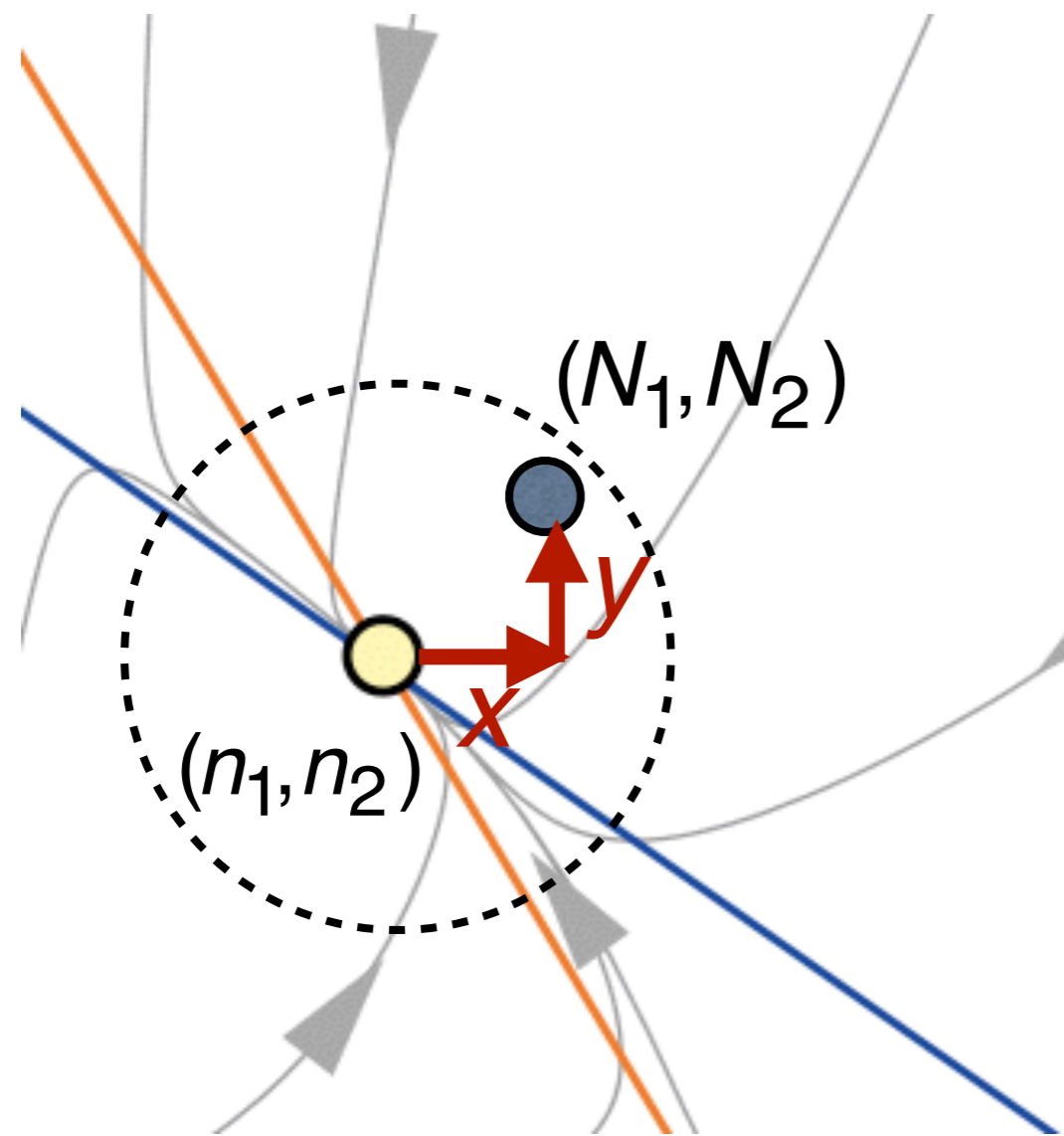
$$= r_1(n_1 + x) - \frac{r_1}{K_1} (n_1 + x)(K_1 + x + ay)$$

$$= \underline{r_1(n_1 + x)} - \underline{r_1(n_1 + x)} - \frac{r_1}{K_1} (n_1 + x)(x + ay)$$

$$= -\frac{r_1}{K_1} n_1 x - \frac{ar_1}{K_1} n_1 y - \frac{r_1}{K_1} x^2 - \frac{ar_1}{K_1} xy$$

今注目している点 (N_1, N_2) が

平衡点 (n_1, n_2) のごく近くにあるとする



平衡点からのずれ

x, y は

比較的小さいと

考えられる

平衡点からのずれ x の時間変化は

$$\frac{dx}{dt} = -\frac{r_1}{K_1} n_1 x - \frac{ar_1}{K_1} n_1 y - \frac{r_1}{K_1} x^2 - \frac{ar_1}{K_1} xy$$

(N_1, N_2) が平衡点の近傍にあるとすると

x, y ともに小さいので

x^2, xy などの高次の項は無視できるほど小さい

$$\frac{dx}{dt} \cong -\frac{r_1}{K_1} n_1 x - \frac{ar_1}{K_1} n_1 y \quad \text{と線形に近似できる}$$

演習

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2 \quad \text{について}$$

平衡点とそこからの
ずれに分解し

$$(N_1, N_2) = (n_1 + x, n_2 + y)$$

平衡点からのずれの時間変化 $\frac{dy}{dt}$

について線形の方程式を導け

平衡点の近傍では
平衡点からのずれ x, y は

$$\frac{dx}{dt} = -\frac{r_1}{K_1} n_1 x - \frac{ar_1}{K_1} n_1 y$$

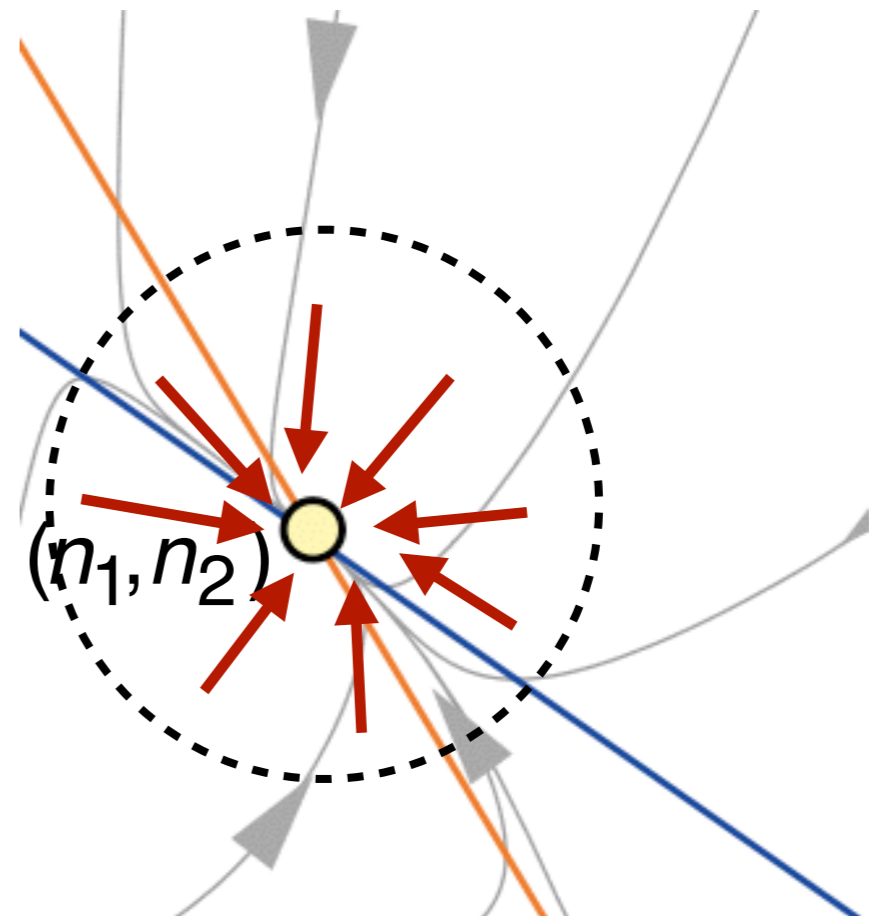
$$\frac{dy}{dt} = -\frac{br_2}{K_2} n_2 x - \frac{r_2}{K_2} n_2 y \quad \text{の線形微分方程式に従う}$$

$$\mathbf{N} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \text{ なら } \frac{d\mathbf{N}}{dt} = \begin{pmatrix} -\frac{r_1}{K_1} n_1 & -\frac{ar_1}{K_1} n_1 \\ -\frac{br_2}{K_2} n_2 & -\frac{r_2}{K_2} n_2 \end{pmatrix} \mathbf{N}$$

$$\frac{dN}{dt} = \begin{pmatrix} -\frac{r_1}{K_1}n_1 & -\frac{ar_1}{K_1}n_1 \\ -\frac{br_2}{K_2}n_2 & -\frac{r_2}{K_2}n_2 \end{pmatrix} N = MN \quad N = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

$(x^*, y^*) = (0, 0)$ は、ずれが0なので
平衡点 (n_1, n_2) そのものを指す

$(x^*, y^*) = (0, 0)$ が安定ならば
平衡点から少しずれたとしても
ずれ x, y は減少して
いずれ平衡点に収束する



行列の固有値から線形力学系の安定性を調べる

$$\frac{d\mathbf{N}}{dt} = \begin{pmatrix} -\frac{r_1}{K_1}n_1 & -\frac{ar_1}{K_1}n_1 \\ -\frac{br_2}{K_2}n_2 & -\frac{r_2}{K_2}n_2 \end{pmatrix} \mathbf{N} = \mathbf{M}\mathbf{N} \quad \mathbf{N} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

固有方程式 $|\mathbf{M} - \lambda\mathbf{I}| = 0$ より

$$\left(-\frac{r_1}{K_1}n_1 - \lambda\right)\left(-\frac{r_2}{K_2}n_2 - \lambda\right) - \frac{abr_1r_2}{K_1K_2}n_1n_2 = 0$$

整理して

$$\lambda^2 + \left(\frac{r_1}{K_1}n_1 + \frac{r_2}{K_2}n_2\right)\lambda + \frac{r_1r_2}{K_1K_2}(1-ab)n_1n_2 = 0$$

$ax^2 + bx + c = 0$ の解 α, β は

$$\alpha + \beta = -\frac{b}{a} \quad \alpha\beta = \frac{c}{a} \quad \text{の関係を持つ}$$

$$\lambda^2 + \left(\frac{r_1}{K_1} n_1 + \frac{r_2}{K_2} n_2 \right) \lambda + \frac{r_1 r_2}{K_1 K_2} (1 - ab) n_1 n_2 = 0$$

について

$$\lambda_1 + \lambda_2 = - \left(\frac{r_1}{K_1} n_1 + \frac{r_2}{K_2} n_2 \right) < 0$$

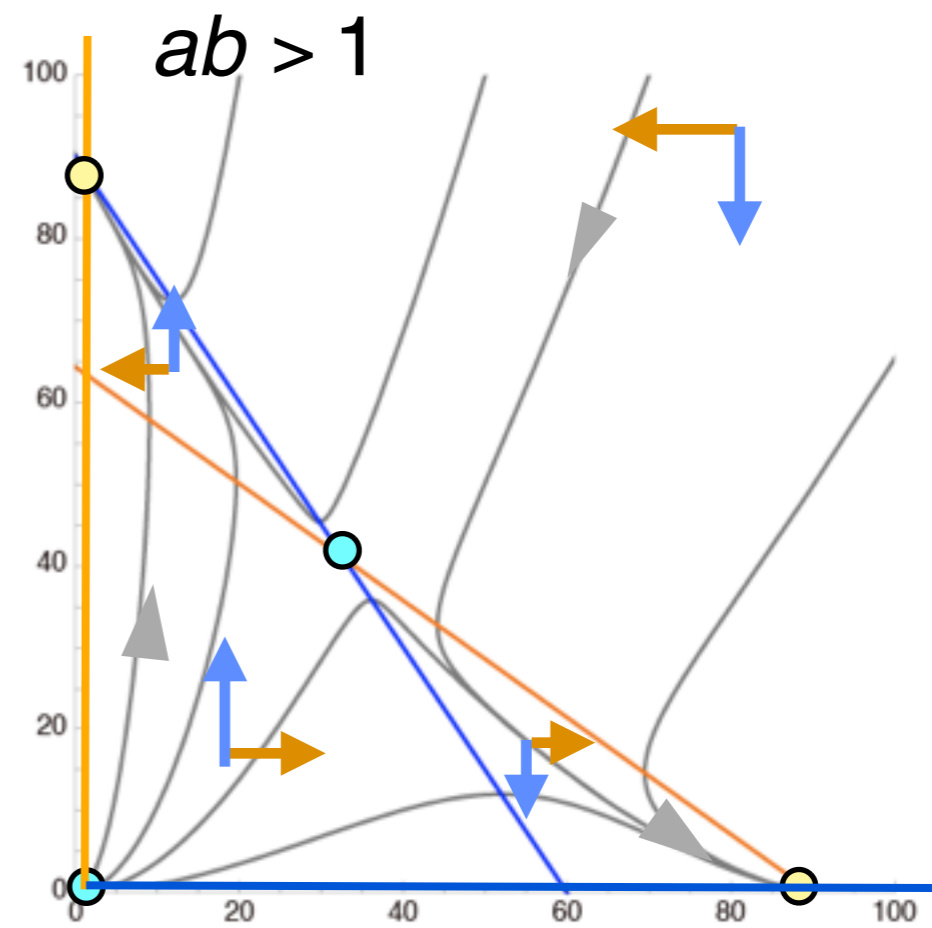
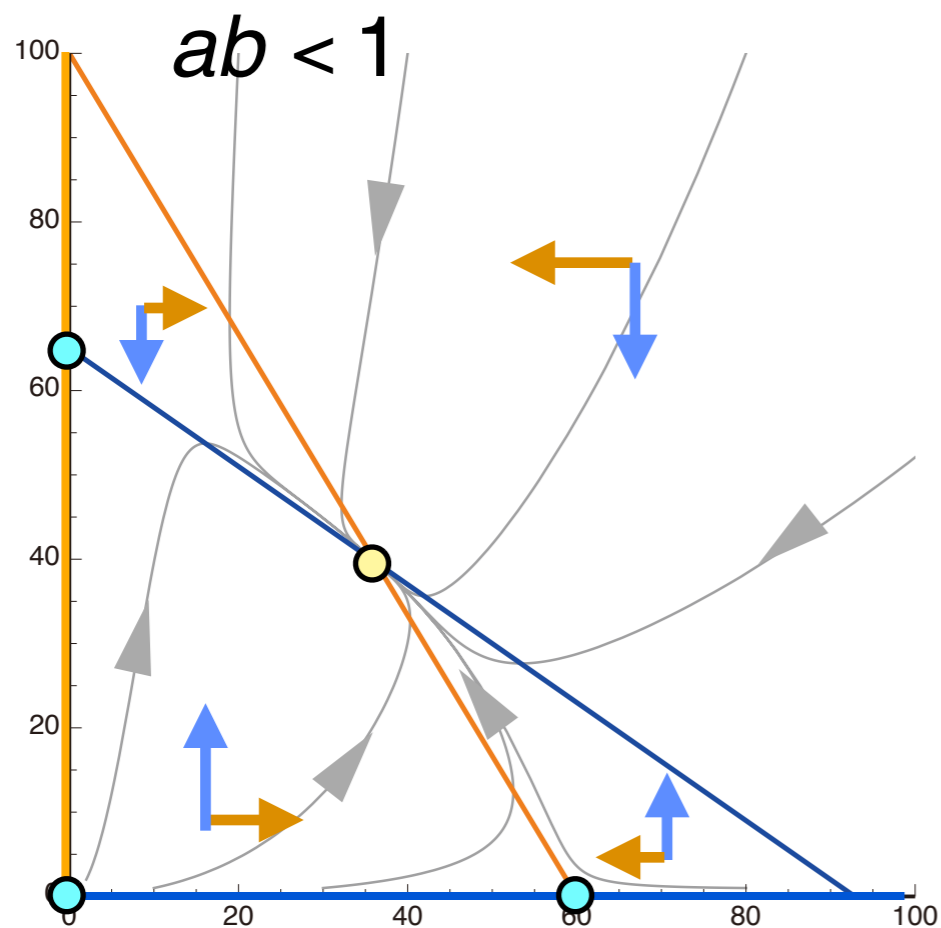
この部分は正

$$\lambda_1 \lambda_2 = \frac{r_1 r_2}{K_1 K_2} (1 - ab) n_1 n_2$$

$$\lambda_1 \lambda_2 = \frac{r_1 r_2}{K_1 K_2} (1 - ab) n_1 n_2$$

$1 - ab > 0$ なら $\lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0$ で平衡点は**局所的に安定**

$1 - ab < 0$ なら $\lambda_1 > 0, \lambda_2 < 0$ でサドルになる



練習問題

ロトカ・ヴォルテラ競争系の
競争排除の平衡点 $(x^*, y^*) = (K_1, 0)$ の
局所安定性を調べよ

- ①座標を平衡点とそこからのもずれに分解し、
平衡点からのもずれについて微分方程式を導け
- ②平衡点からのもずれが小さいと仮定して
線形力学系を導け
- ③ 線形力学系の固有値を計算し、
平衡点の周辺の安定性（局所安定性）を調べよ

テイラー展開を使えば
もっとスマートに局所安定性を計算できる

テイラー展開とは

何回でも微分可能な関数 $f(x)$ を

$$f(x) = a_0 + a_1x + a_2x^2 + \dots$$

$$= \sum_{k=0}^{\infty} a_k x^k$$

の形で表すこと

$$f(x) = a_0 + a_1x + a_2x^2 + \dots$$

$x = 0$ を代入すると

$$f(0) = a_0$$

従って

$$a_0 = f(0)$$

$f(x)$ を x で微分すると

$$f'(x) = a_1 + 2a_2x + 3a_3x^2 \dots$$

$x=0$ を代入して

$$a_1 = f'(0)$$

これを繰り返すと

$$f(x) = f(0) + \frac{f'(0)}{1!}x + \frac{f''(0)}{2!}x^2 + \frac{f'''(0)}{3!}x^3 + \dots$$

これは0の周りのテイラー展開
マクローリン展開と呼ばれる

x を $x = x_0 + h$ のように

特殊な点 x_0 とそこからはずれ h で表すと

同様の計算から

$$f(x_0 + h) = f(x_0) + \frac{f'(x_0)}{1!}h + \frac{f''(x_0)}{2!}h^2 + \frac{f'''(x_0)}{3!}h^3 + \dots$$

テイラー展開

$$f(x_0 + h) = f(x_0) + \frac{f'(x_0)}{1!}h + \frac{f''(x_0)}{2!}h^2 + \frac{f'''(x_0)}{3!}h^3 + \dots$$

$$= \sum_{k=0}^{\infty} f^{(k)}(x_0) \frac{h^k}{k!}$$

x_0 からのずれ h が小さければ

h の高次の項は無視できるほど小さくなる

$$f(x_0 + h) \cong f(x_0) + f'(x_0)h$$

$$(1.007)^n \cong 1^n + n \cdot 1^{n-1} \cdot (0.007)$$

$$= 1 + 0.007n \quad \text{でおおまかに計算できる}$$

2変数関数のテイラー展開

$$N_1 = n_1 + x \quad N_2 = n_2 + y \quad \text{とすると}$$

$$f(n_1 + x, n_2 + y) = f(n_1, n_2) + \frac{1}{1!} \left\{ \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2) x + \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2) y \right\} \\ + \frac{1}{2!} \left\{ \frac{\partial^2}{\partial N_1^2} f(n_1, n_2) x^2 + \frac{\partial^2}{\partial N_2^2} f(n_1, n_2) y^2 + \frac{\partial^2}{\partial N_1 \partial N_2} f(n_1, n_2) xy \right\} + \dots$$

(n_1, n_2) からのずれ x, y が小さいならば

$$f(n_1 + x, n_2 + y) \cong f(n_1, n_2) + \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2) x + \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2) y$$

2変数の非線形力学系

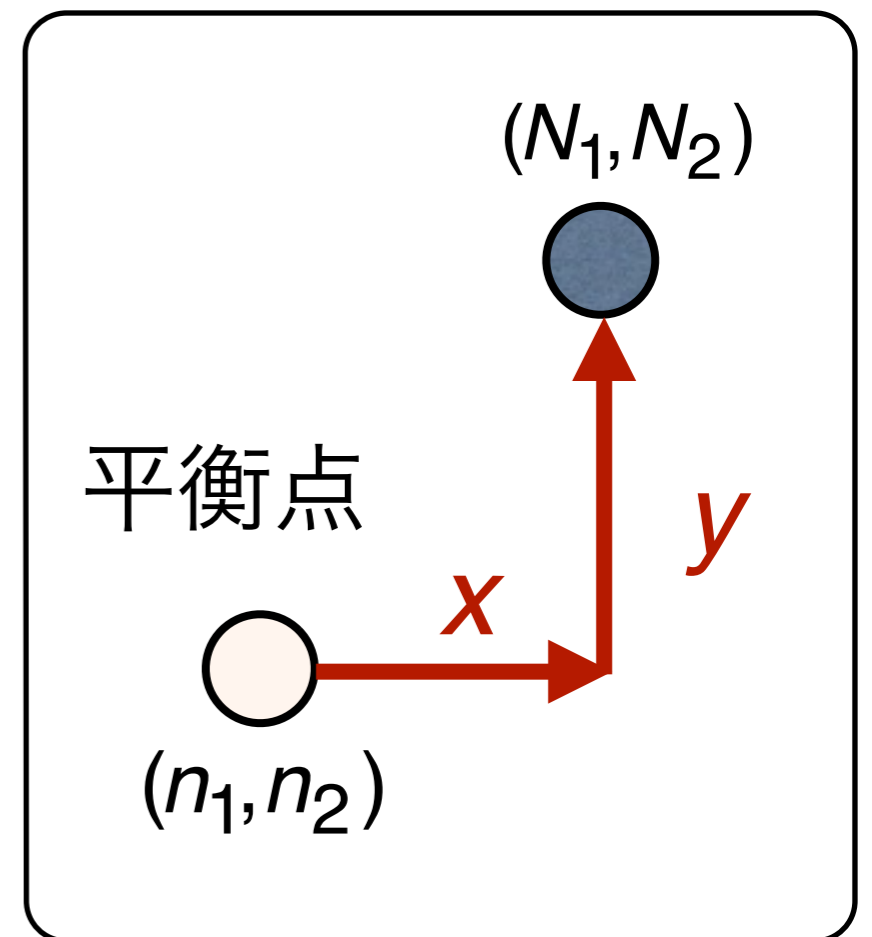
$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = f(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = g(N_1, N_2) \end{cases} \quad \text{について}$$

平衡点を $(N_1^*, N_2^*) = (n_1, n_2)$ とする

平衡点から少し離れた点を

$$(N_1, N_2) = (n_1 + x, n_2 + y)$$

平衡点とそこからのずれ x, y で表す



$$(N_1, N_2) = (n_1 + x, n_2 + y) \quad \text{より}$$

$$\frac{d(n_1 + x)}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(n_1 + x, n_2 + y)$$

テイラー展開して高次の項を無視すると

$$\cong \underline{f(n_1, n_2)} + \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2)y$$

平衡点

$$= \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2)y$$

同様に

$$\frac{dy}{dt} \cong \frac{\partial}{\partial N_1} g(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} g(n_1, n_2)y$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2)y \\ \frac{dy}{dt} = \frac{\partial}{\partial N_1} g(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} g(n_1, n_2)y \end{cases}$$

$$\frac{d\mathbf{N}}{dt} = \begin{pmatrix} \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2) & \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2) \\ \frac{\partial}{\partial N_1} g(n_1, n_2) & \frac{\partial}{\partial N_2} g(n_1, n_2) \end{pmatrix} \mathbf{N} \quad \mathbf{N} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

この行列をヤコビ行列 (Jacobian) と呼ぶ

ヤコビ行列の固有値を計算すると
平衡点近傍の局所安定性が計算できる

まとめ

非線形の多次元力学系では
平衡点近傍で変数を平衡点と
そこからのずれに分解することで
線形化して解析できる

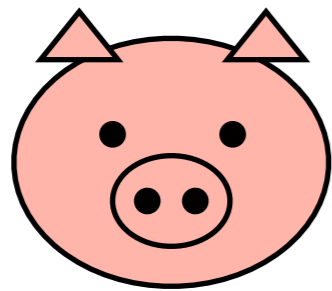
これを

平衡点の局所安定性解析

と呼ぶ

平衡点の局所安定性解析の例

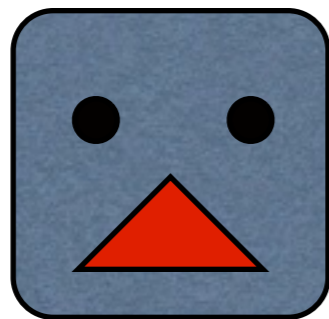
ロトカ・ヴォルテラ捕食系の変形モデル



被食者 (prey) 個体数 x

ロジスティック増殖する

捕食者に食べられる



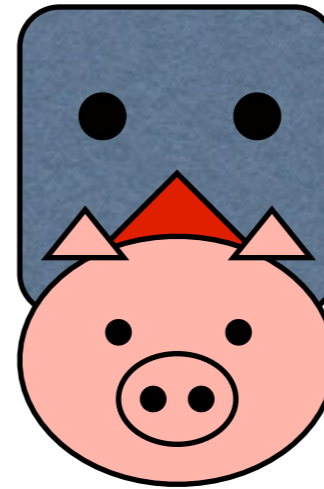
捕食者 (predator) 個体数 y

捕食者を食べて増える

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{axy}{1+hx}$$

ロジスティック
増殖

食べられた



$$\frac{dy}{dt} = \frac{bxy}{1+hx} - cy$$

ごちそうさま

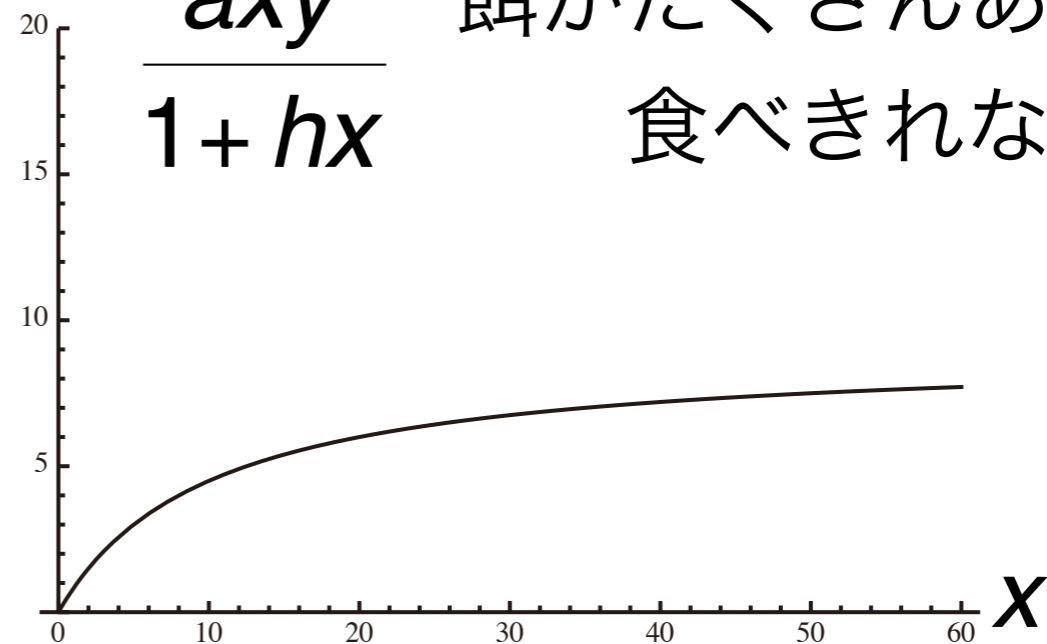
$$\frac{axy}{1+hx}$$

餌がたくさんあっても
食べきれない

a : 被食率

b : 補食率

c : 死亡率



平衡点は

$$\frac{dx^*}{dt} = 0 \quad \text{かつ} \quad \frac{dy^*}{dt} = 0 \quad \text{より}$$

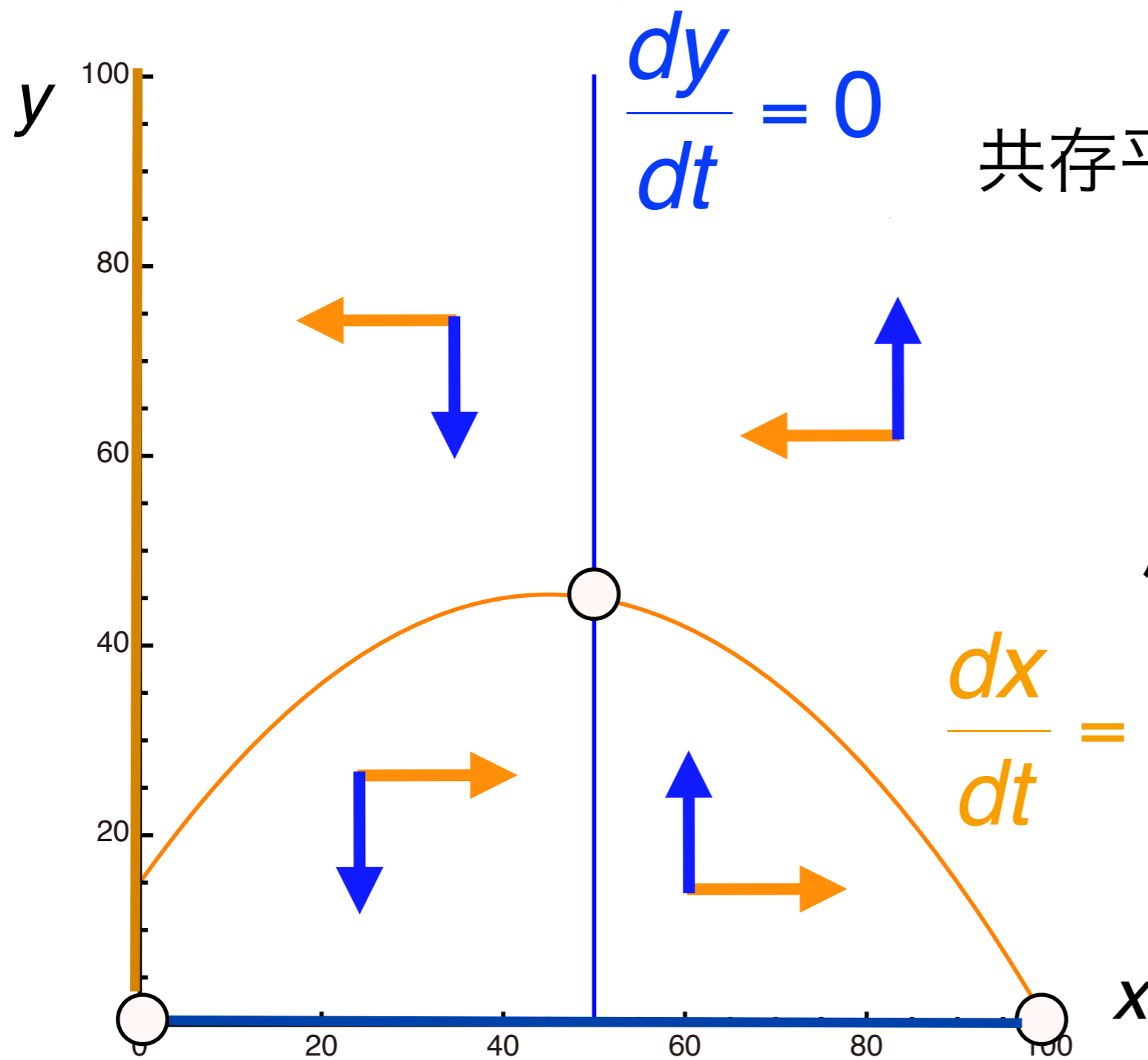
$$(x^*, y^*) = (0, 0) \quad \text{生物不在}$$

$$(x^*, y^*) = (K, 0) \quad \text{捕食者不在}$$

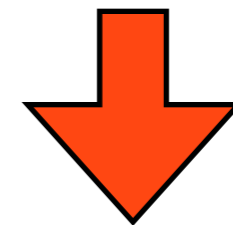
$$(x^*, y^*) = \left(\frac{c}{b - ch}, \frac{r}{a} \left(1 - \frac{x^*}{K} \right) (a + hx^*) \right) \quad \text{共存}$$

の3つ

アイソクライン法による安定性解析



共存平衡点が安定かどうか
分からない



局所安定性解析

ヤコビ行列を使った共存平衡点の 局所安定性解析

$$(x^*, y^*) = \left(\frac{c}{b - ch}, \frac{r}{a} \left(1 - \frac{x^*}{K} \right) (a + hx^*) \right) = (x_0, y_0)$$

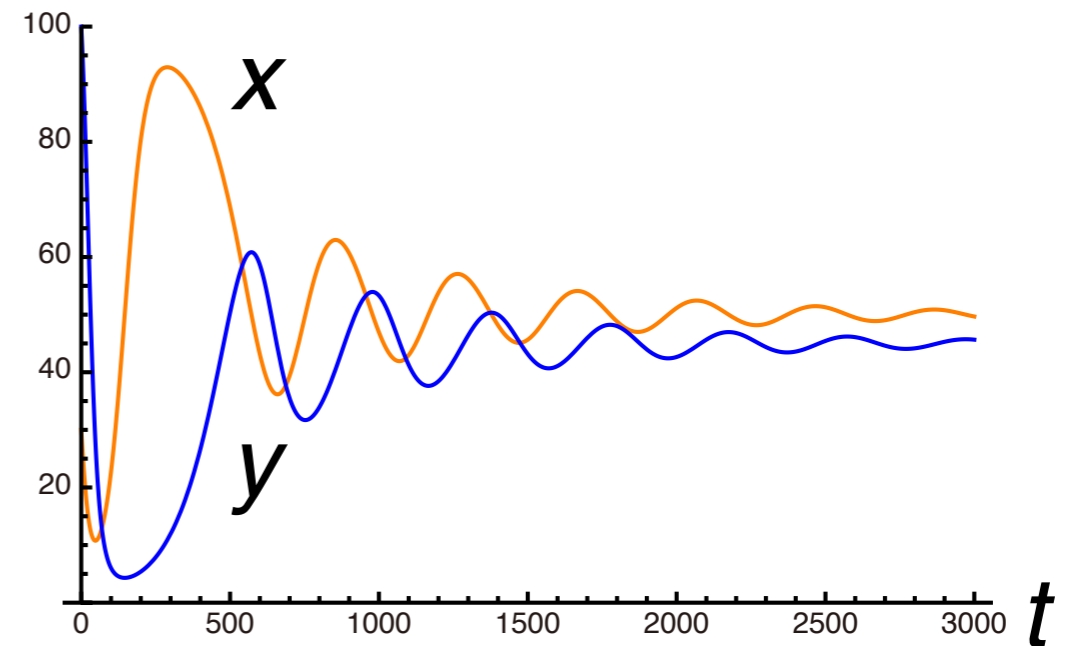
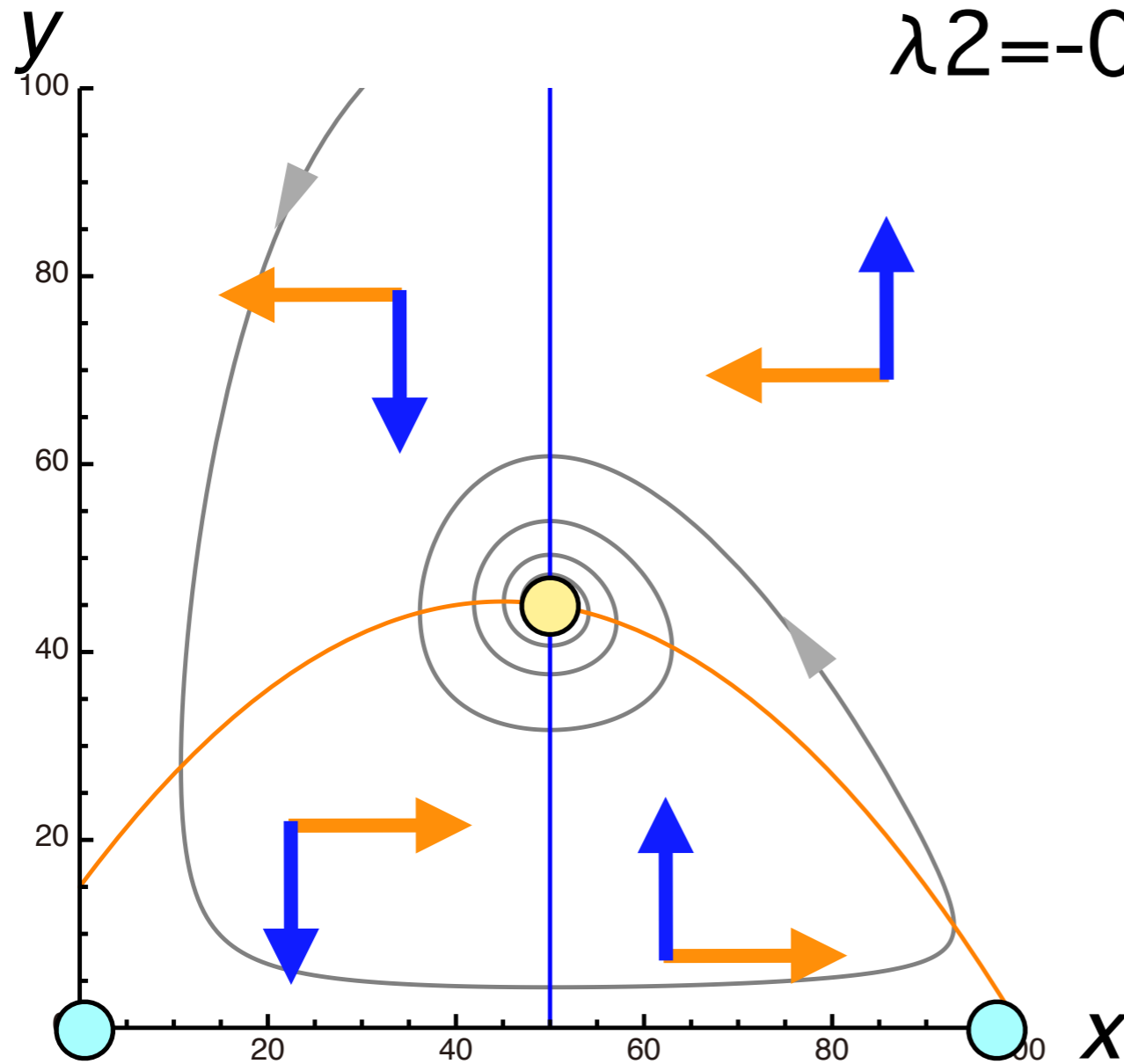
ヤコビ行列を使い平衡点の近傍で線形化すると

$$\frac{dn}{dt} = \begin{pmatrix} \left. \frac{\partial dx}{\partial x} \right|_{y=y_0} & \left. \frac{\partial dx}{\partial y} \right|_{y=y_0} \\ \left. \frac{\partial dy}{\partial x} \right|_{x=x_0} & \left. \frac{\partial dy}{\partial y} \right|_{x=x_0} \end{pmatrix} \mathbf{n} \quad \mathbf{n} = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix}$$

固有値が虚数解をもつが実部が負の場合

$$\lambda_1 = -0.00125 + 0.0157619i$$

$$\lambda_2 = -0.00125 - 0.0157619i$$

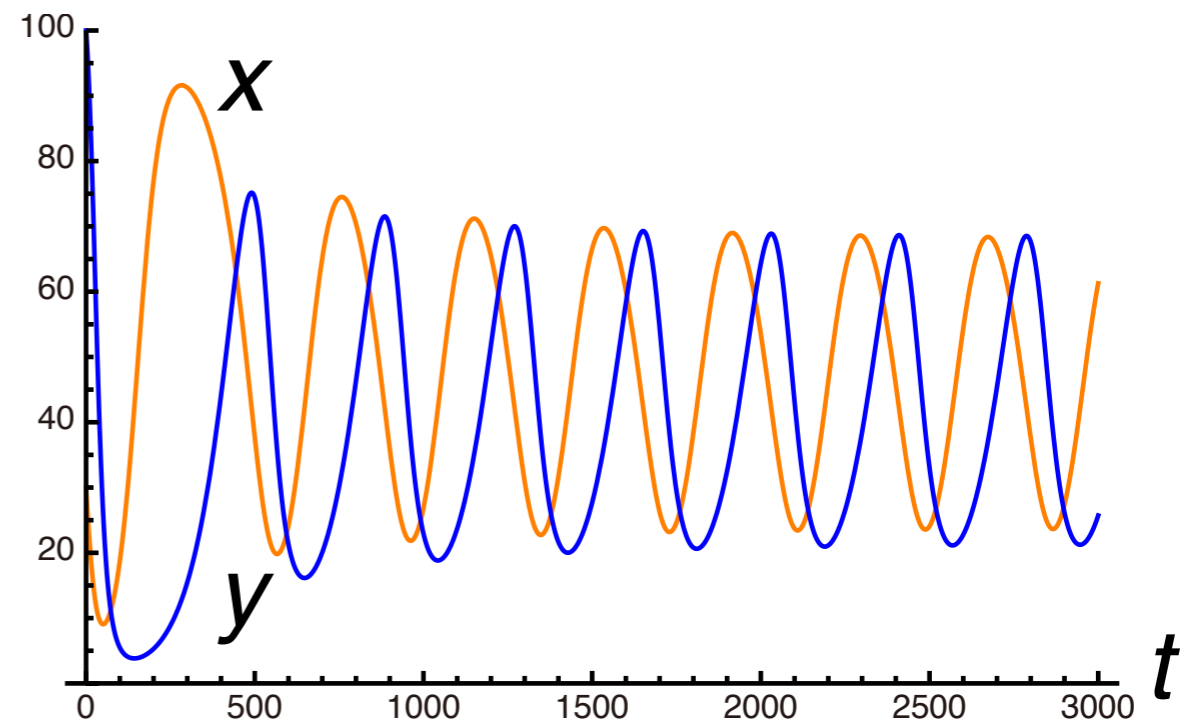
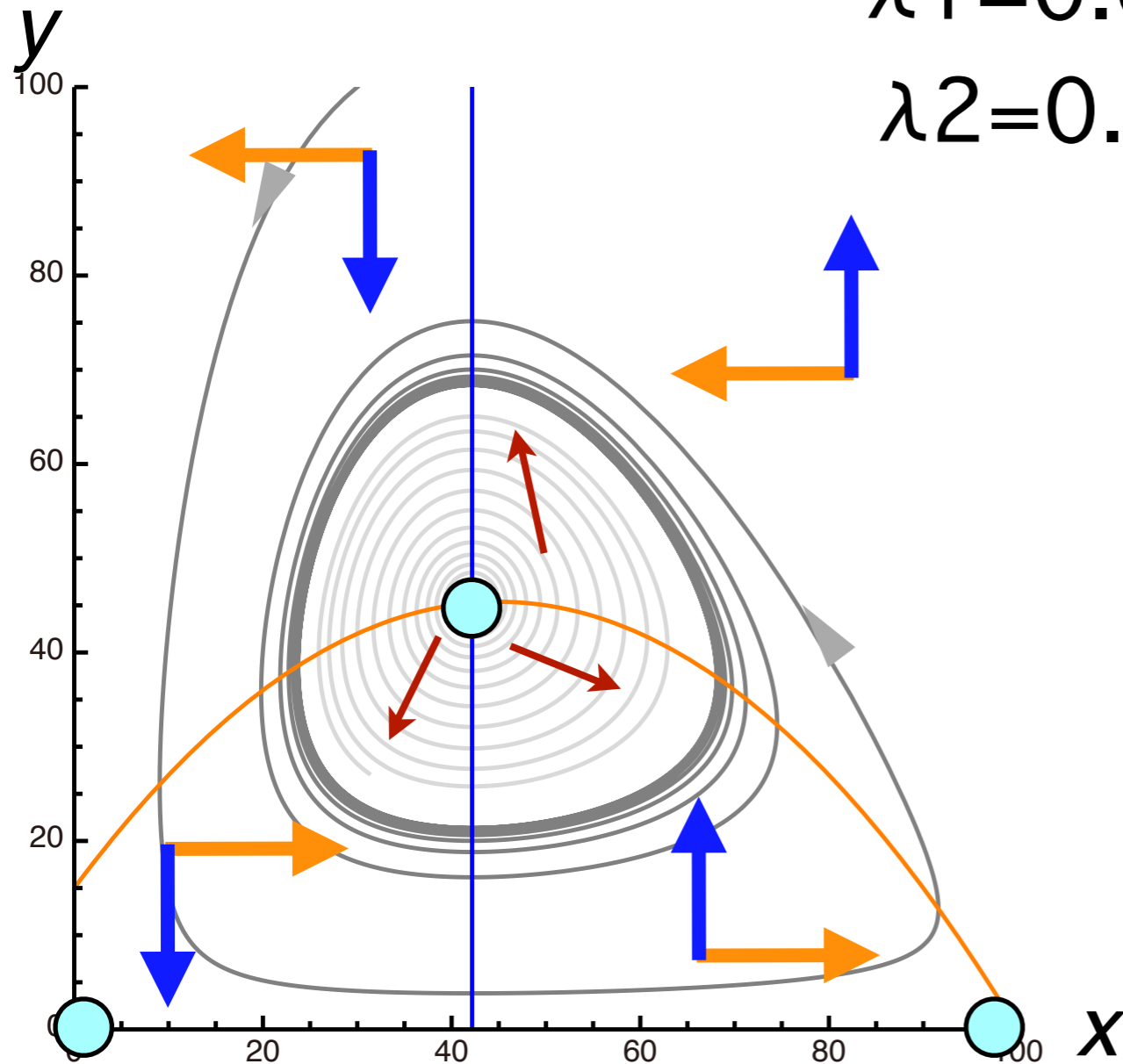


振動しながら共存平衡点に収束する

固有値の実部が0を乗り越えて正になると

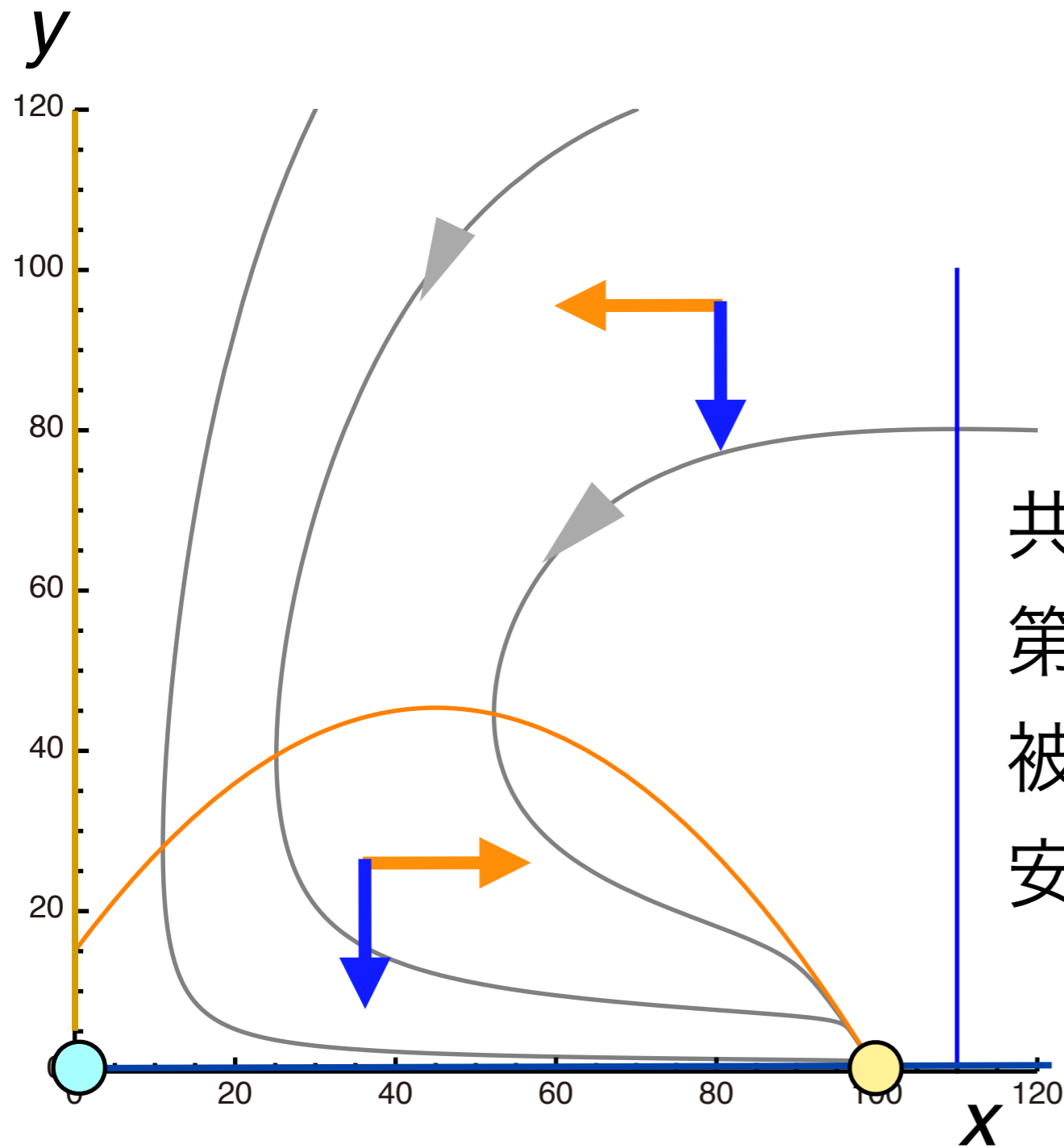
$$\lambda_1 = 0.000685326 + 0.0179459i$$

$$\lambda_2 = 0.000685326 - 0.0179459i$$

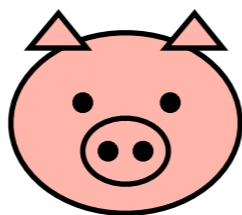


共存平衡点は局所的に不安定フォーカスになり

リミットサイクルがあらわれる

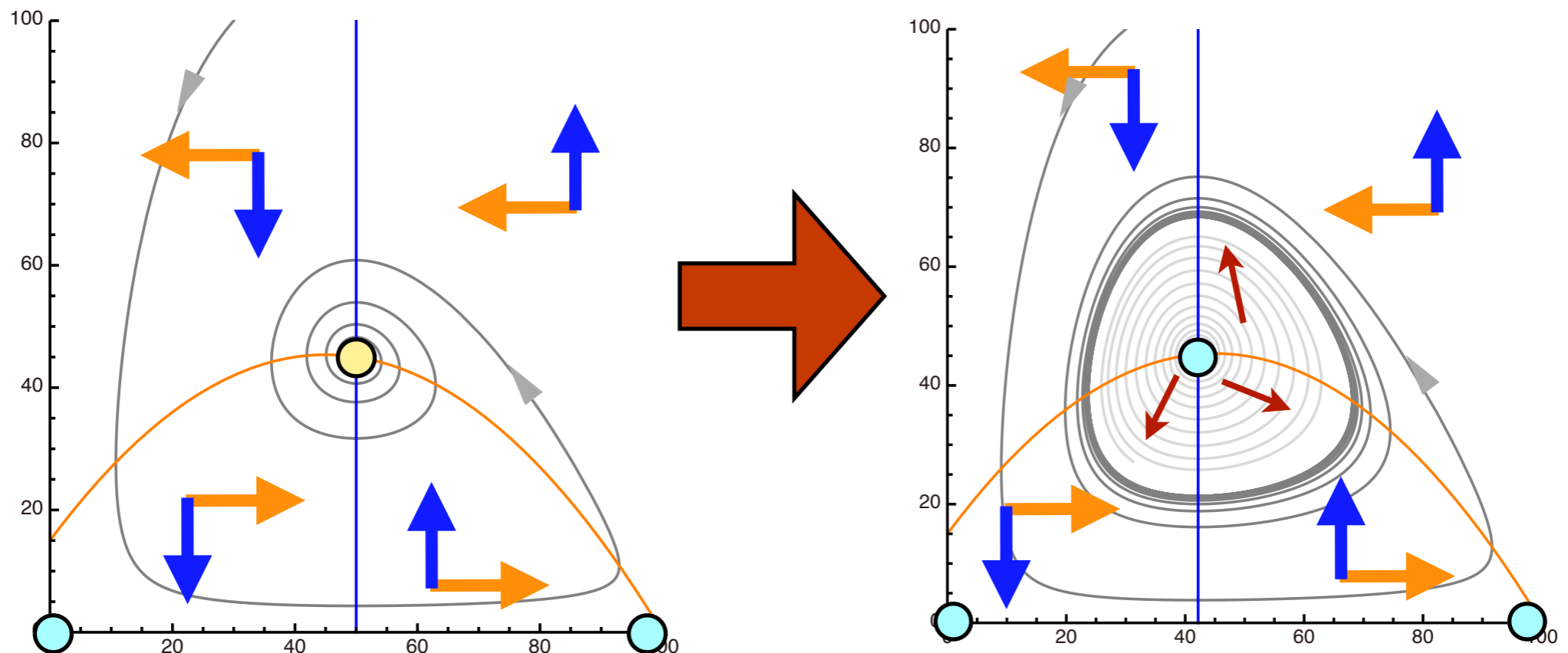


共存平衡点が
 第一象限に存在しないと
 被食者のみが存在する平衡点が
 安定ノードになる



安定フォーカスだった平衡点が
パラメータが変化するにつれて
不安定になり

リミットサイクルが広がっていくような変化を
ホップ分岐と呼ぶ



再生産と漁獲

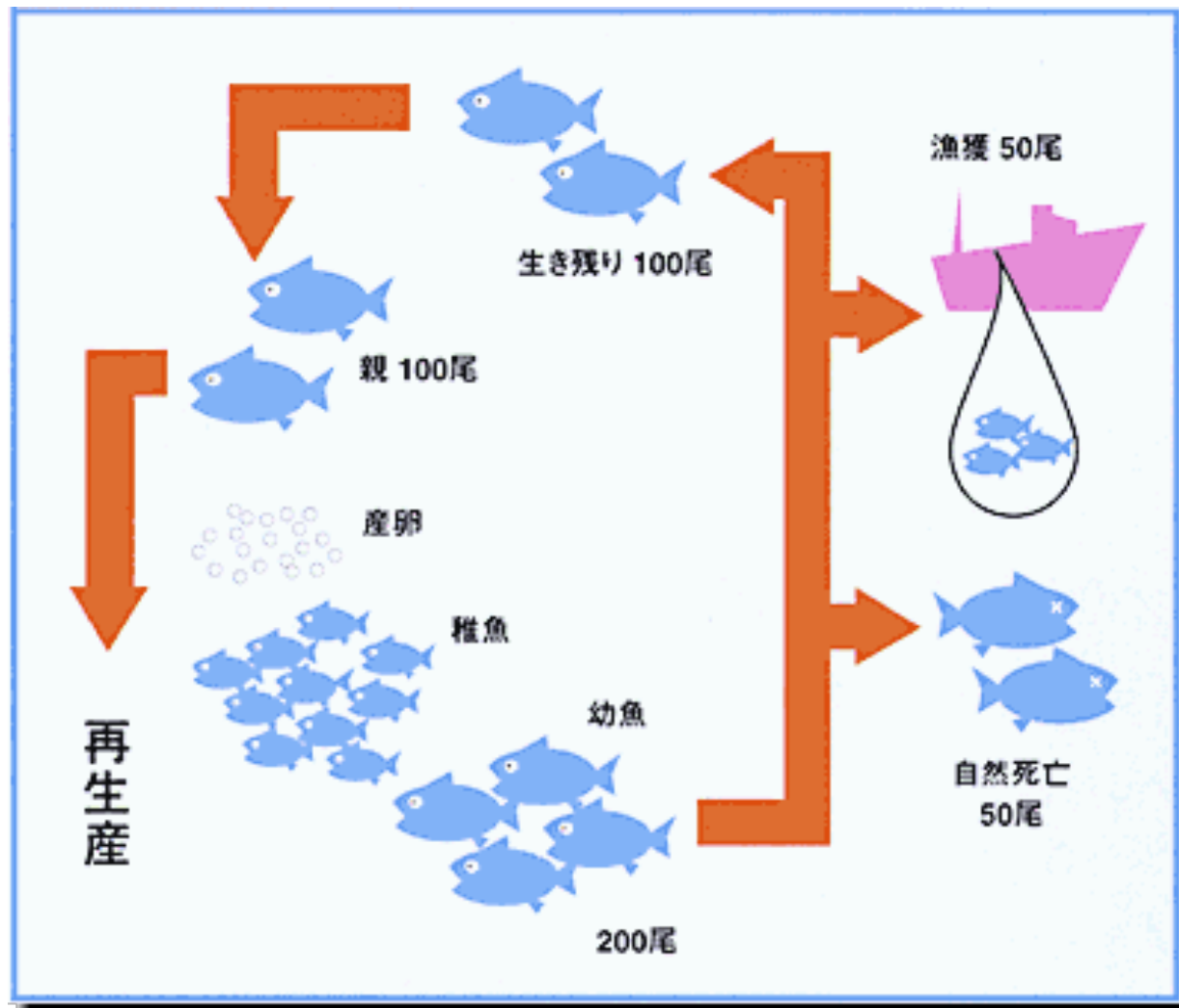
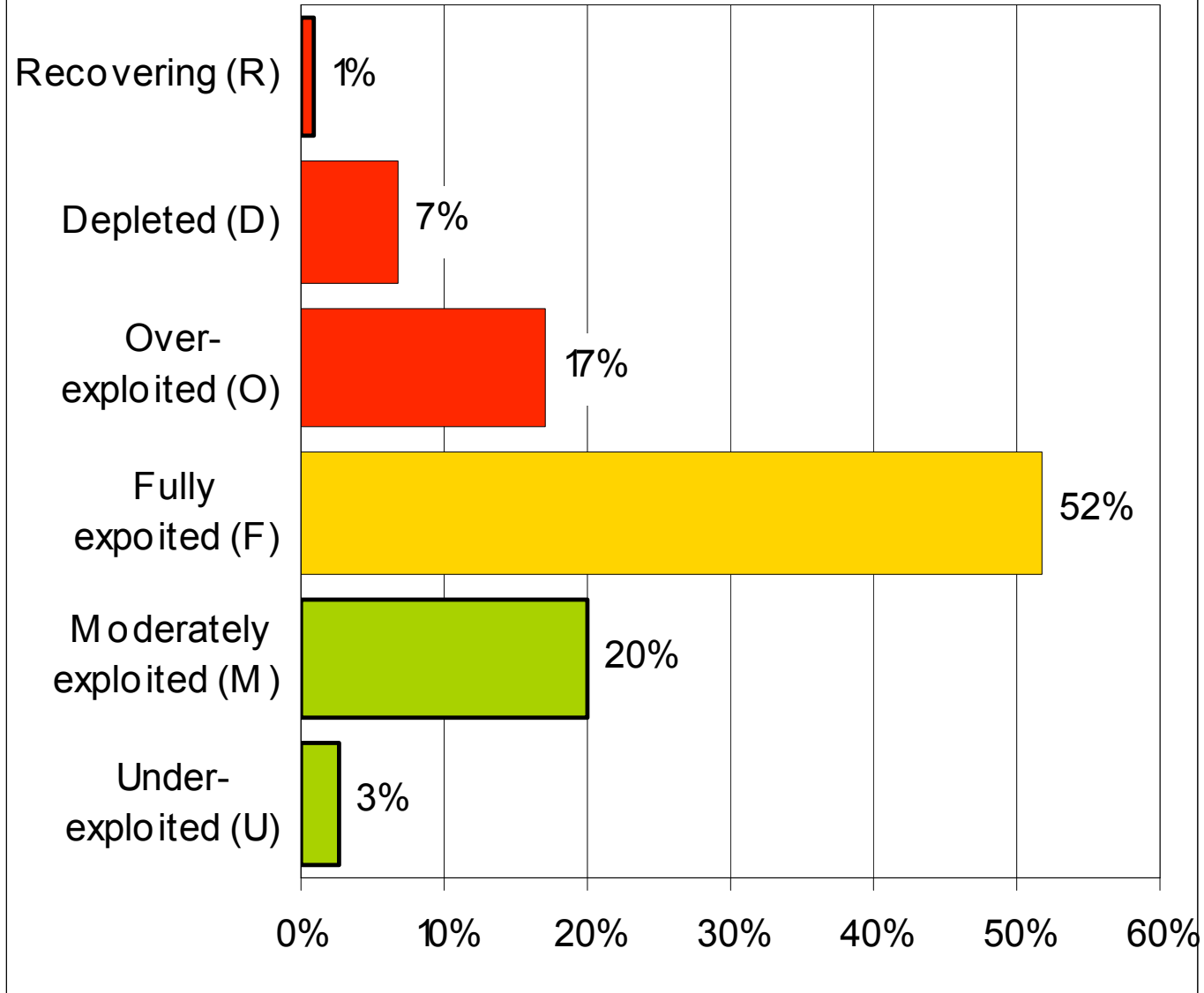


Figure A2. 1 - State of world stocks in 2004



TAC制度

- 魚種ごとに毎年漁獲総量を定める
- サンマ・スケトウダラ・マアジ・マイワシ・サバ類・スルメイカ・ズワイガニ
- 国連海洋法条約が背景

TACの決まり方

- 行政（国：調整）
- 水産研究所（資源動向） ABC
- 漁業者（経営）

ABC

- Allowable Biological Catch
- 生物学的許容漁獲量
- 水産研究所が国の委託で調査・算定

コホート解析

水産資源の評価で最も良く用いられる手法の一つ

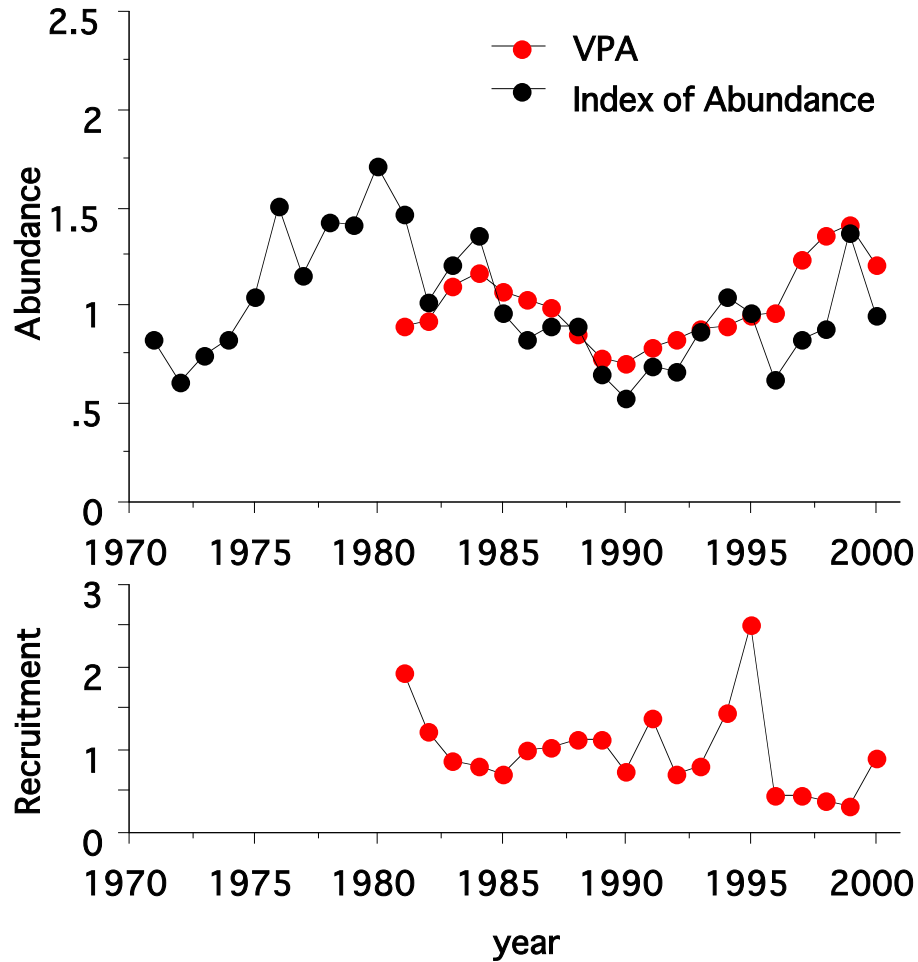
コホート解析

- データ：年齢別漁獲量
- 年齢別の総個体数を推定する方法
- 死亡の原因を漁獲Fと自然死亡Mにわけ
る

$$p_i = \text{Exp}[-M - F_i]$$

- 漁獲圧が強いほど結果が信頼できる
- 自然死亡率 M を変えると推定個体数の絶対値は変わるが経年変化のトレンドは変わらない
- 最高齢の漁獲係数 $F(F_t)$ の影響は、年齢をさかのぼるにつれて減少する

コホート解析の例



スケトウダラ

Virtual Population Analysis

Hiroshi Hakoyama*

August 29, 2016

1 Backward calculation

$$\begin{pmatrix} \text{Number alive} \\ \text{at beginning} \\ \text{of next year} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \text{number alive} \\ \text{at beginning} \\ \text{of this year} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \text{catch} \\ \text{this} \\ \text{year} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \text{natural} \\ \text{mortality} \\ \text{this year} \end{pmatrix} \quad (1)$$

$$\begin{pmatrix} \text{Number alive} \\ \text{at beginning} \\ \text{of this year} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \text{number alive} \\ \text{at beginning} \\ \text{of next year} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \text{catch} \\ \text{this} \\ \text{year} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \text{natural} \\ \text{mortality} \\ \text{this year} \end{pmatrix} \quad (2)$$

$$N_i = f(N_{i+1}, C_i, D_i) \quad (3)$$

For a single cohort of fish (all fish hatched at the same time), if we know the catch of each year C_i ($i = 1, 2, \dots, t - 1$), the natural mortality D_i and the number of oldest fish N_t , we can calculate the number of fish each year N_i , starting from the oldest ages and moving backward to the youngest.

2 Discrete Fisheries

$$N_i = N_{i+1} + C_i + D_i \quad (4)$$

$$D_i = N_i(1 - s) \quad (5)$$

$$N_i = \frac{N_{i+1} + C_i}{s} \quad (6)$$

3 Continuous-time fishing and natural mortality

3.1 Cohort dynamics

Let N be the population of a cohort of fish at time t . The rate of population decrease is expressed as follows:

$$\frac{dN}{dt} = -ZN, \quad (7)$$

*FRA

where Z is the instantaneous coefficient of total mortality. The solution of Eq.(7) is

$$N_t = N_0 \exp\{-Zt\}, \quad (8)$$

or

$$N_t = N_i \exp\{-Z(t - i)\}. \quad (9)$$

Here we assume the mortality is decomposed into fishing mortality and natural mortality:

$$Z = F + M, \quad (10)$$

where F is the instantaneous coefficient of fishing mortality, and M is that of natural mortality. Both factors are independent.

3.2 Catch dynamics

Let h be the cumulative catch at time t . The dynamics of h is given by

$$\frac{dh}{dt} = FN. \quad (11)$$

The solution of Eq.(11) is given as follows:

$$\begin{aligned} \int_{h_i}^{h_{i+1}} dh &= \int_i^{i+1} FN dt, \\ h_{i+1} - h_i &= F \int_i^{i+1} N_i \exp\{-Z(t - i)\} dt, \\ &= FN_i \frac{-1}{Z} [\exp\{-Z(t - i)\}]_i^{i+1}, \\ &= FN_i \frac{-1}{Z} (\exp\{-Z\} - 1), \\ C_i = h_{i+1} - h_i &= \frac{F}{F + M} N_i (1 - \exp\{-Z\}), \end{aligned} \quad (12)$$

where C_i is yearly catch; catch from time i to $i + 1$.

3.3 Gulland's Virtual Population Analysis

The VPA model is based on following two formulae:

$$N_{i+1} = N_i \exp\{-(F_i + M)\}, \quad (13)$$

$$C_i = N_i \frac{F_i (1 - \exp\{-(F_i + M)\})}{F_i + M}. \quad (14)$$

In this case, we can not calculate the explicit function $N_i = f(N_{i+1}, C_i, M)$ from Eqs.(13, 14), so we have to find N_i numerically.

Note that we have a solution for F from Eq.(13),

$$F_i = -\log \frac{N_{i+1}}{N_i} - M. \quad (15)$$

4 Pope's approximation

Pope's approximation for the VPA model assumes instantaneous midyear fishery (Fig. 1).

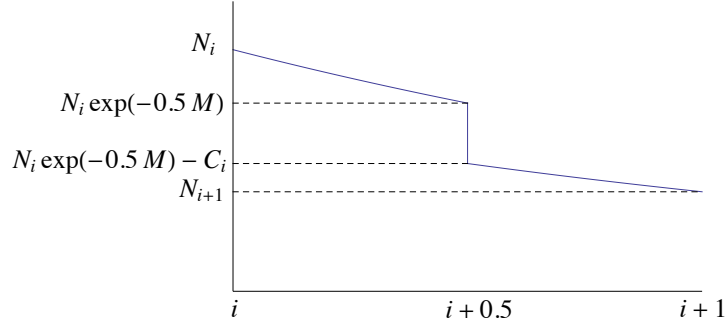


Figure 1: Instantaneous midyear fishery

Figure 1 indicates that the population size at time $i + 0.5$ multiplied by the survival rate equals the population size at time $i + 1$:

$$N_{i+1} = \left(N_i \exp \left\{ -\frac{M}{2} \right\} - C_i \right) \exp \left\{ -\frac{M}{2} \right\}. \quad (16)$$

Thus, $N_i = f(N_{i+1}, C_i, M)$ can be expressed as follows:

$$N_i = N_{i+1} \exp M + C_i \exp \left\{ \frac{M}{2} \right\}. \quad (17)$$

5 Example: The Pacific stock of walleye pollock

5.1 Model

Here we consider multiple cohorts. Let $N_{a,i}$ be the number of fish at age a and year i .

$$N_{a+1,i+1} = N_{a,i} \exp \{ -(F_{a,i} + M_a) \}, \quad (18)$$

$$N_{a,i} = N_{a+1,i+1} \exp M_a + C_{a,i} \exp \left\{ \frac{M_a}{2} \right\}, \quad (19)$$

$$F_{a,l} = \frac{1}{3} (F_{a,l-3} + F_{a,l-2} + F_{a,l-1}), \quad (20)$$

$$F_{k,i} = F_{k-1,i}, \quad (21)$$

$$N_{a,l} = \frac{F_{a,l} + M_a}{F_{a,l}} C_{a,l} \frac{1}{(1 - \exp \{ -(F_{a,l} + M_a) \})}, \quad (22)$$

$$N_{k,i} = \frac{F_{k+,i} + M_{k+}}{F_{k+,i}} C_{k+,i}, \quad (23)$$

where α is age ($\alpha = 0, 1, 2, \dots, k-1, k$). k is the last age of a year-class ($k = 8$). $k+$ indicates the plus group which includes older ages $k, k+1, k+2, \dots$. i is year ($i = 1981, 1982, \dots, 1998$). The latest year l is 1998. Appendix A shows the derivation of Eq.(23).

5.2 Procedure

- Assume arbitrary $F_{k+,l}$ (e.g., $F_{k+,l} = 1$)
- Calculate $N_{k,l} = \frac{F_{k+,l} + M_{k+}}{F_{k+,l}} C_{k+,l}$
- Calculate $N_{k-1,l-1}, N_{k-2,l-2}, \dots$ using Eq.(19)
- Calculate $F_{k-1,l-1}, F_{k-2,l-2}, \dots$ using $F_{\alpha,i} = -\log \frac{N_{\alpha+1,i+1}}{N_{\alpha,i}} - M_{\alpha}$
- Calculate $F_{k,l-1}$ using $F_{k,l-1} = F_{k-1,l-1}$
- Calculate $N_{k-1,l-2}, N_{k-2,l-3}, \dots$ and $F_{k-1,l-2}, F_{k-2,l-3}, \dots$
- Calculate all N and F to backward likewise
- Calculate $F_{k-1,l} = \frac{1}{3}(F_{k-1,l-1} + F_{k-1,l-2} + F_{k-1,l-3})$
- Calculate $N_{k-1,l} = \frac{F_{k-1,l} + M_{k-1}}{F_{k-1,l}} C_{k-1,l} \frac{1}{(1 - \exp(-(F_{k-1,l} + M_{k-1})))}$
- Calculate all N and F to backward likewise
- Lastly calculate $F_{k,l}$ to be $F_{k,l} = F_{k-1,l}$ using excel solver

6 Appendix A

Let $N_{k+,t}$ be the number of fish of the plus group $k+$ at time t . $N_{k+,t}$ and $C_{k+,t}$ are expressed as:

$$N_{k+,t+1} = N_{k-1,t} \exp\{-(Z_{k-1})\} + N_{k,t} \exp\{-(Z_k)\} + N_{k+1,t} \exp\{-(Z_{k+1})\} + \dots, \quad (24)$$

$$C_{k+,t+1} = C_{k,t} + C_{k+1,t} + C_{k+2,t} + \dots \quad (25)$$

Using Eqs.(13,14), we have

$$N_i = \frac{C_i Z_i}{F_i} + N_{i+1}, \quad (26)$$

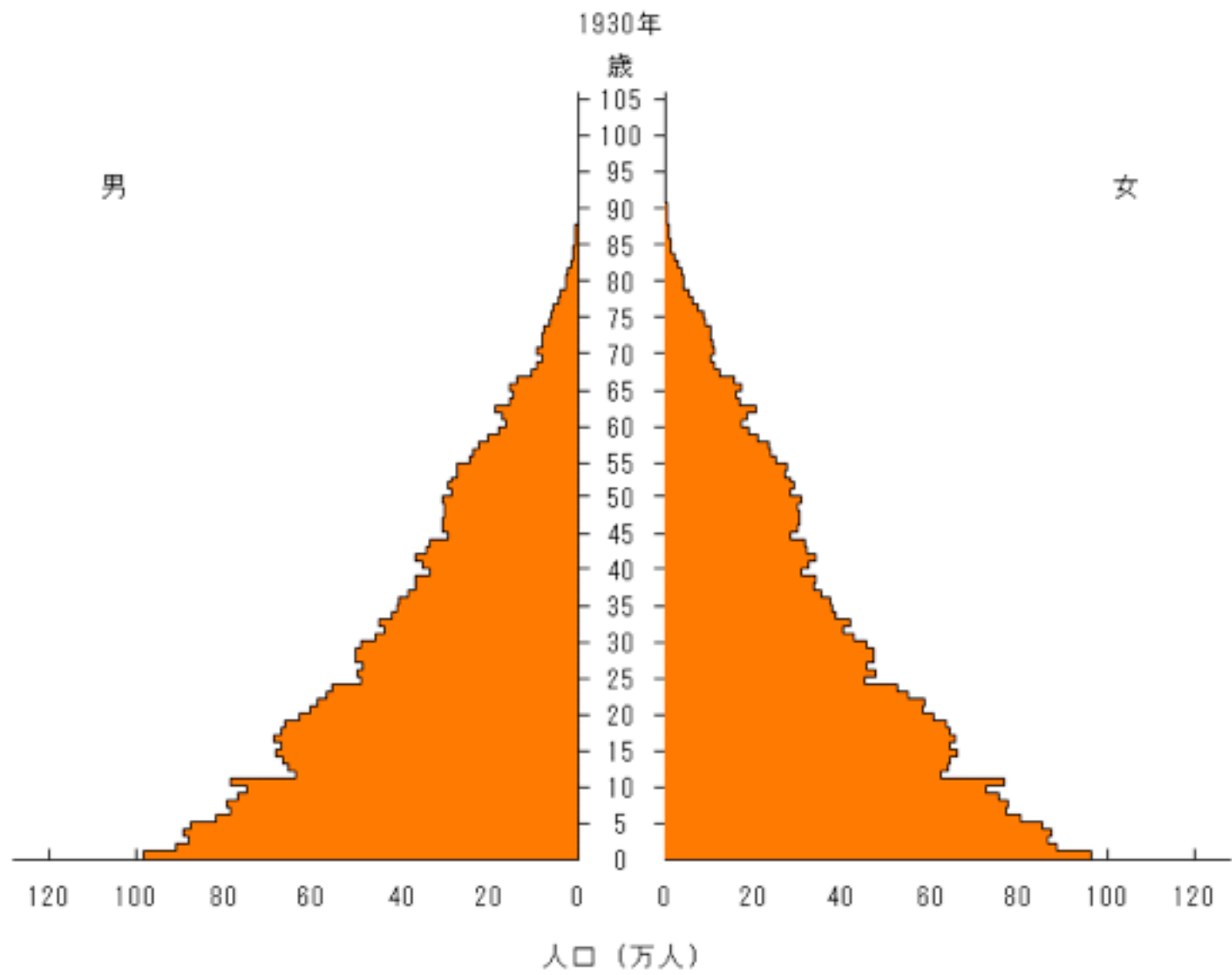
thus,

$$\begin{aligned}
N_i &= \frac{C_i Z_i}{F_i} + N_{i+1} \\
&= \frac{C_i Z_i}{F_i} + \frac{C_{i+1} Z_{i+1}}{F_{i+1}} + N_{i+2} \\
&= \frac{C_i Z_i}{F_i} + \frac{C_{i+1} Z_{i+1}}{F_{i+1}} + \frac{C_{i+2} Z_{i+2}}{F_{i+2}} + N_{i+3}
\end{aligned}$$

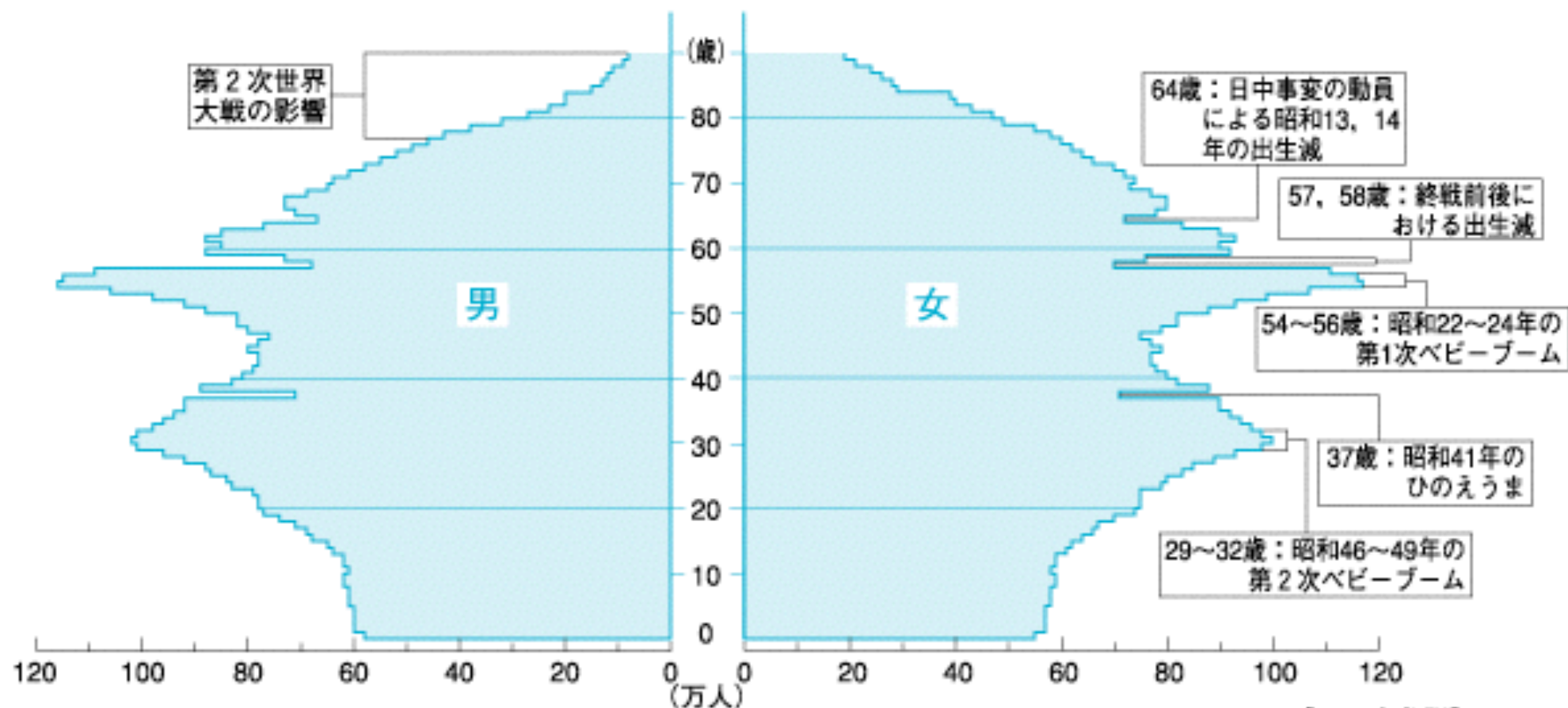
Note that $\lim_{k \rightarrow \infty} N_{i+k} = 0$. Therefore, if we assume that $F_i = F_{i+1} = \dots = F_{i+}$, the number of fish of age i is expressed as:

$$\begin{aligned}
N_i &= (C_i + C_{i+1} + \dots) \frac{Z_{i+}}{F_{i+}} \\
&= C_{i+} \frac{Z_{i+}}{F_{i+}}
\end{aligned}$$

Age Structure



4 我が国の人口ピラミッド（平成15年10月1日現在）



注) 90歳以上人口（男22万7,000人、女70万4,000人）については、
年齢別人口が算出できないため、省略した。

齡構成

- 個体群を構成するすべての個体の数を年齢もしくはは発育段階で分けて考える
- 各齡層(age class)に属する個体数の分布を齡構成(age structure)という
- 各齡層で、生残率、繁殖率が違う

Leslie matrix

$$\begin{pmatrix} x_{1,t+1} \\ x_{2,t+1} \\ \vdots \\ x_{n,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_1(t) & m_2(t) & \cdots & m_n(t) \\ p_1 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & p_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_{1,t} \\ x_{2,t} \\ \vdots \\ x_{n,t} \end{pmatrix}$$

出産率に密度効果のあるモデル

$$\begin{pmatrix} x_{0,t+1} \\ x_{1,t+1} \\ \vdots \\ x_{n,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & p_1 w_1 \mu_1 \frac{m(t)}{1 + cB_t} & \cdots & p_n w_n \mu_n \frac{m(t)}{1 + cB_t} \\ p_0 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & p_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_{0,t} \\ x_{1,t} \\ \vdots \\ x_{n,t} \end{pmatrix}$$

$$B_t = \sum_i p_i w_i \mu_i x_{i,t}$$

w_i : i 歳の体重

μ_i : i 歳の成熟率

B_t : t 年の産卵新魚量 (卵の数)

Stable age distribution

レズリー行列モデルが 安定年齢分布を持つ条件

レズリー行列が既約であれば、
どのような年齢分布の初期値から初めても
年齢分布は安定年齢分布に収束する

行列が既約であるとは？

- 対応する有向グラフが完全連結であることと、行列が既約であることは同値である。
- 任意の点から任意の点へ到達できるグラフは完全連結である

フロベニウスの定理

すべての行列の要素が非負（正または0）で既約な行列Aは、1つの実数で正の固有値 λ_1 をもつ。 λ_1 は固有方程式の単根である。その他の固有値 λ_i の絶対値はすべて $|\lambda_i| \leq \lambda_1$ を満たす。また、 λ_1 に対する固有ベクトルの要素はすべて同じ符号を持つ。

安定齡分布の例

$$M = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 3 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/4 & 0 \end{pmatrix} \quad x_2 = Mx_1 = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 3 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a \\ b \\ c \end{pmatrix}$$

$$\lambda_1 = \frac{3}{2}, \lambda_2 = \frac{1}{4}(-1 + i\sqrt{3}), \lambda_3 = \frac{1}{4}(-1 - i\sqrt{3})$$

$$x_1 = (18, 6, 1)^T, x_2 = (-1 - i\sqrt{3}, -1 + i\sqrt{3}, 1)^T, x_3 = (-1 + i\sqrt{3}, -1 - i\sqrt{3}, 1)^T$$

$$\frac{x(t)}{\lambda_1^t} = c_1 x_1 + c_2 \left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1} \right)^t x_2 + c_3 \left(\frac{\lambda_3}{\lambda_1} \right)^t x_3$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x(t)}{\lambda_1^t} = c_1 x_1$$

Contents

- 1 Model aggregation
 - Model aggregation
 - Examples of perfect aggregation
 - Approximate aggregation

Model aggregation

生態学的なシステムの単純化

適切なレベルのアグリゲーションや複雑さを決定することは、生態学的なシステムを記述する上で重要な問題

Determining appropriate levels of aggregation or complexity constitutes a major problem in describing ecological systems (Iwasa 1987, 1989).

モデル選択とモデル・アグリゲーションは密接に関わっている

Model selection is closely related to model aggregation.

予測のためにどの程度単純なモデルを用いるかを判断するモデル選択は、候補のモデル群の構築に関わるモデル・アグリゲーションと密接に関わっている

Perfect aggregation of deterministic nonlinear dynamics

Full dynamics (microdynamics)

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n) \quad i = 1, \dots, n. \quad (1)$$

A reduced set of variables

$$y_j = g_j(x_1, \dots, x_n) \quad j = 1, \dots, m, \quad m < n. \quad (2)$$

Aggregated dynamics (macrodynamics)

$$\frac{dy_j}{dt} = F_j(y_1, \dots, y_m) \quad j = 1, \dots, m. \quad (3)$$

If the macrovariables behave identically both in the full system and in the aggregation, we say that 'perfect aggregation' is realized by the aggregation scheme (Iwasa 1987).

Example 1: Exponential growth

microdynamics

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= ax_1 + bx_2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= cx_2 + dx_1.\end{aligned}$$

If and only if $a + d = b + c$,

macrodynamics

$$\frac{dy}{dt} = ry, \quad \text{where } y = x_1 + x_2 \text{ \& } r = a + d.$$

Example 2: Age structure

microdynamics

$$\frac{dx_1}{dt} = \sum_{i=2}^n m_i x_i - (u_1 + vx_1)x_1 - g_1 x_1,$$

$$\frac{dx_i}{dt} = g_{i-1} x_{i-1} - u_i x_i - g_i x_i. \quad i = 2, \dots, n-1,$$

$$\frac{dx_n}{dt} = g_{n-1} x_{n-1} - u_n x_n.$$

Reduced variables

$$dy_1 = b_1 x_1,$$

$$dy_2 = b_2 x_2 + \dots + b_n x_n.$$

Example 2: Age structure

If and only if,

$$\begin{aligned}m_i/b_i &= \text{constant}, \quad i = 2, \dots, n, \\(b_{i+1}/b_i - 1)g_i - u_i &= -u_n,\end{aligned}$$

then

macrodynamics

$$\begin{aligned}\frac{dy_1}{dt} &= (b_1 m_n / b_n) y_2 - (u_1 + (v/b_1) y_1) y_1 - g_1 y_1, \\ \frac{dy_2}{dt} &= (b_2 g_1 / b_1) y_1 - u_n y_2.\end{aligned}$$

Example 3: Migration between local populations

microdynamics

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1) + D(x_2 - x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} &= f_2(x_2) + D(x_1 - x_2).\end{aligned}$$

If and only if $f_1(x_1) = rx_1 + b_1$ and $f_2(x_2) = rx_2 + b_2$

macrodynamics

$$\frac{dy}{dt} = ry + (b_1 + b_2), \quad \text{where } y = x_1 + x_2.$$

Approximate aggregation

近似アグリゲーション

完全アグリゲーションができない場合でも、microdynamics と macrodynamics の挙動の近さをある種の距離として評価して、よい macrodynamics を考えていくことができる (Iwasa 1989).

Best aggregated system

The best aggregated system greatly depends on the choice of criterion, especially with regard to the selection of the time horizon and of the weighting for the initial state (Iwasa 1989).

モデル選択と予測：その考え方と方法

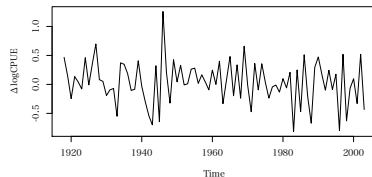
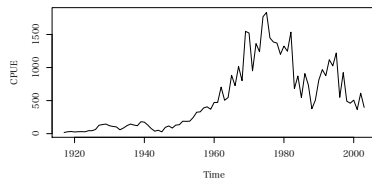
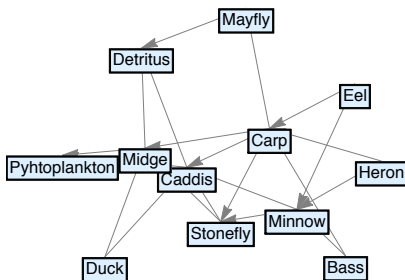
箱山 洋

hako@affrc.go.jp
水産総合研究センター

生態学における動態モデル

例えば、

- 食物網動態, Food web dynamics
- 個体群動態, Population dynamics



ダイナミクスをモデル化する

モデルの目的

実証的研究, Empirical study

- 検定
- 仮説を保留し反証
- 自然の構造を理解
- モデルの仮定の妥当性を重視

将来予測, Forecast

- 推定と外挿
- データから最善の予測
- 予測精度が目的であり、予測モデルの仮定は問題にしない

予測精度を決めるもの

真の確率分布のよい推定が予測精度を向上させる

推定精度

モデルの複雑さ（パラメータ数）が減少するか、サンプルサイズが増加すれば、精度は改善される傾向がある

Overfitting

少ないデータで多すぎるパラメータを推定することを Overfitting という。推定されるモデルは反復データごとに大きく異なり、予測性は平均的には低下する。

モデル選択

- ① データのサンプルサイズは限られている
- ② 複雑さ・構造の異なる複数の確率モデルを用意
- ③ 利用できるデータにそれぞれ当てはめる
- ④ 真の確率分布の推定精度がよいモデルを選ぶ
- ⑤ 選んだベストモデルを予測に用いる

モデルの複雑さ

現実 > Operating model > 近似モデル

Operating model

- 現実にもっとも近い詳細なモデル
- データを考えるためのモデル

近似モデル

- パラメータ数の少ないモデル
- データにあてはめるモデル

モデル、パラメータ、推定量

- 確率変数: X
- モデル: $f_{\theta}(x)$
- パラメータ: θ
- データ: x
- 推定量: $\hat{\theta}(x)$

例

$$f_{\mu, \sigma^2}(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} \exp \frac{-(x-\mu)^2}{2\sigma^2}$$

$$\theta = (\mu, \sigma^2)'$$

$$x = (x_1, x_2, \dots, x_n)'$$

$$\hat{\mu} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i, \quad \hat{\sigma}^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \hat{\mu})^2$$

推定量の性質

- 不偏推定量: $E[\hat{\theta}] = \theta$ $\hat{\mu} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i, \hat{\sigma}^2 = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (x_i - \hat{\mu})^2$
- 最良不偏推定量: 不偏推定量の中で最小の分散を持つ
- 一致推定量: $E[\hat{\theta}_n] \rightarrow \theta$ as $n \rightarrow \infty$ $\hat{\sigma}^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \hat{\mu})^2$

最尤推定量, Maximum likelihood estimator $\hat{\theta}$

尤度 (データが得られる確率密度) : $L(\boldsymbol{\theta}; \mathbf{x}) = \prod_{i=1}^n f_{\boldsymbol{\theta}}(x_i)$

最尤推定量: 尤度を最大にする $\boldsymbol{\theta} = (\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_p)'$ の値

$$\hat{\boldsymbol{\theta}} = \arg \max_{\boldsymbol{\theta}} L(\boldsymbol{\theta}; \mathbf{x})$$

最尤推定量の性質

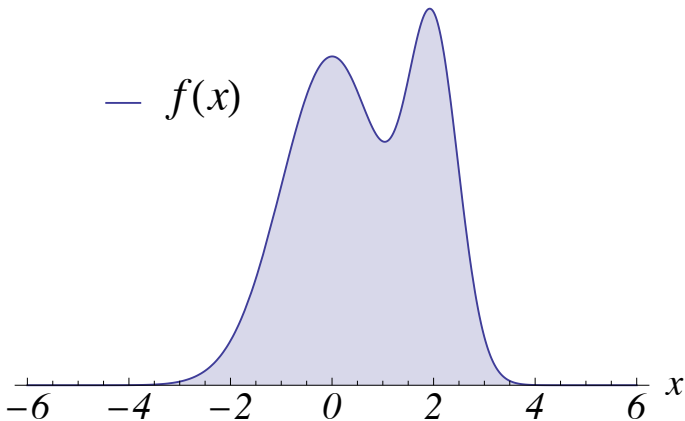
- 必ずしも不偏推定量ではない

密度関数が一般的な正則条件を満たす場合、

- 一致推定量である
- 漸近的に正規分布に従う
- 漸近分布の分散共分散行列はフィッシャー情報行列の逆行列:
 $\hat{\theta} \sim \mathcal{N}(\theta, J(\theta)^{-1})$

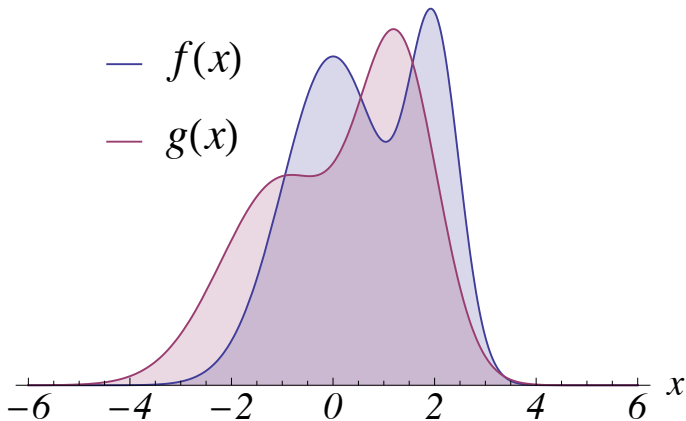
分布と分布のずれ：不一致

確率変数 X の真の分布を $f(x)$ とする



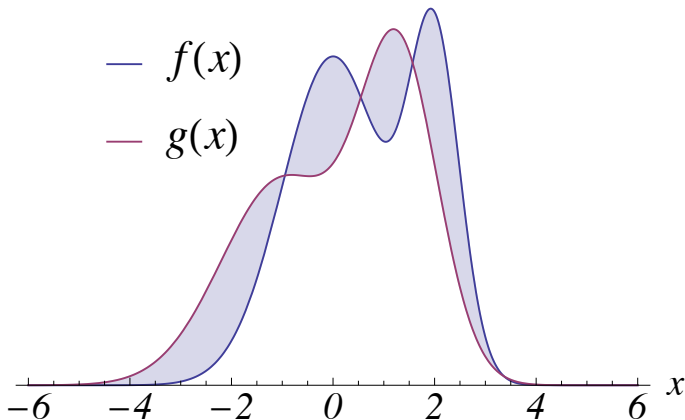
分布と分布のずれ：不一致

近似モデルの分布を $g(x)$ とする



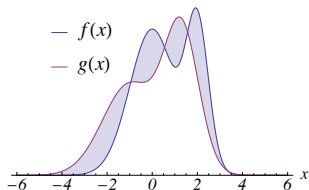
分布と分布のずれ：不一致

分布 $f(x)$ と分布 $g(x)$ のあいだにずれ → 何らかの汎関数で定量化



不一致関数 $\Delta(\theta)$ の例

$$\Delta(\theta) = \int (f(x) - g_{\theta}(x))^2 dx$$

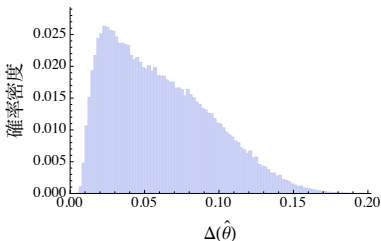


$f(x)$: 真の分布 (Operating model), $g_{\theta}(x)$: 近似モデル

Discrepancy

不一致 $\Delta(\hat{\theta}(x))$ は確率変数である

$$\Delta(\hat{\theta}(x)) = \int (f(x) - g_{\hat{\theta}(x)}(x))^2 dx$$



データ x ごとに異なる不一致 $\Delta(\hat{\theta}(x))$ が得られる

The discrepancy due to approximation

近似による不一致 $\Delta(\theta_0)$

近似モデル $g_{\theta}(x)$ のなかでベストモデルを考える。

$$\theta_0 = \arg \min_{\theta} \Delta(\theta)$$

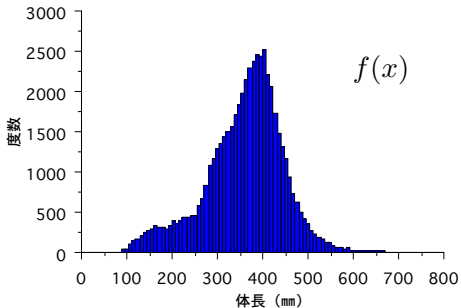
最善の近似モデル $g_{\theta_0}(x)$ と真の分布 $f(x)$ との不一致 $\Delta(\theta_0)$ を「近似による不一致」と呼ぶ。

近似による不一致 $\Delta(\theta_0)$ は、 $g_{\theta}(x)$ の関数型にのみ依存し、データに依存しない定数である。

Example: Histogram

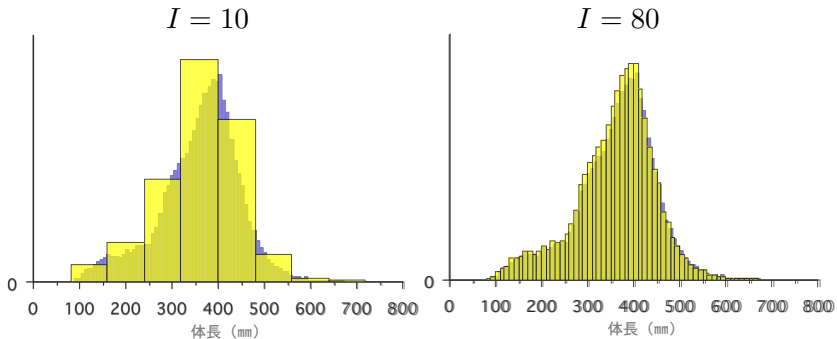
ヒストグラムモデル (Linhart and Zucchini, 1986) の例

- 密度関数 $f(x)$ をヒストグラム $g_{\theta}^{(I)}(x)$ で近似する問題
- I 分割したヒストグラムの高さ： $\theta = (\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_I)'$
- $\Delta(\hat{\theta}) = \int (f(x) - g_{\hat{\theta}}^{(I)}(x))^2 dx$
- 真の分布 $f(x)$ を既知とする：スケソウダラ体長分布 (n=52049)



近似による不一致

青：真の分布 $f(x)$
 黄：最善の近似モデル $g_{\theta_0}^{(I)}(x)$



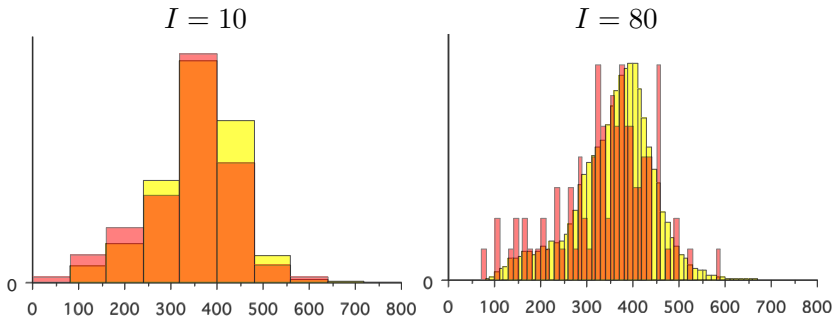
単純な近似モデルは当てはまりが悪い

Example: Histogram

推定による不一致、 $n = 100$

黄：最善の近似モデル $g_{\theta_0}^{(I)}(x)$

赤：あるデータ $n = 100$ から推定された近似モデル $g_{\hat{\theta}}^{(I)}(x)$



複雑な近似モデルは当てはまりが悪い

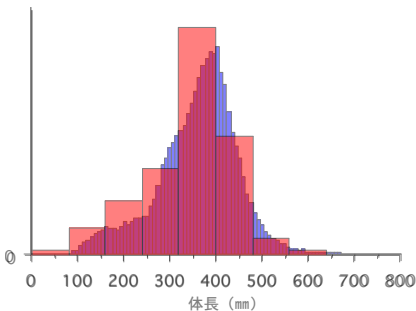
Example: Histogram

全体の不一致、 $n = 100$

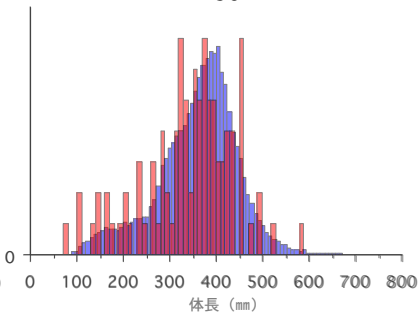
青：真の分布 $f(x)$

赤：あるデータ $n = 100$ から推定された近似モデル $g_{\hat{\theta}}^{(I)}(x)$

$I = 10$



$I = 80$



全体として複雑な近似モデルは当てはまりが悪い

経験不一致

- $\Delta(\boldsymbol{\theta})$ の一致推定量を経験不一致 $\Delta_n(\boldsymbol{\theta})$ と呼ぶ
- 最小不一致推定量: $\Delta_n(\boldsymbol{\theta})$ を最小にする $\boldsymbol{\theta}$ の値

$$\hat{\boldsymbol{\theta}} = \arg \min_{\boldsymbol{\theta}} \Delta_n(\boldsymbol{\theta})$$

- F_n を経験分布関数とすれば、 $\Delta_n(\boldsymbol{\theta}) = \Delta(\boldsymbol{\theta}, F_n)$ は一つの経験不一致

不一致:まとめ

- 真のモデル F と近似モデル G_{θ} の当てはまりの悪さ
- 目的に応じて様々な不一致関数 $\Delta(G_{\theta}, F)$ が考えられる
- 小サンプルサイズでは単純なモデルの不一致が小さい傾向

(全体の) 不一致 = 近似による不一致 + 推定による不一致

$$\Delta(G_{\hat{\theta}}, F) = \Delta(G_{\theta_0}, F) + \Delta(G_{\hat{\theta}}, G_{\theta_0})$$

確率変数

定数

確率変数

規準, criterion

- 真の分布が未知であるから、通常は不一致 $\Delta(\hat{\theta}) = \Delta(G_{\hat{\theta}}, F)$ を推定できない
- しかし、不一致の期待値 $E_F \Delta(\hat{\theta})$ をデータから推定できる
- 平均で見て小さな不一致を示すモデルは予測精度が高い
- 期待不一致の推定量をモデル選択の規準とする
- 規準によって、真の分布が未知のまま予測精度の高いの近似モデルを選ぶことができる

例：ヒストグラムモデルの規準

$$E_F[\Delta(\hat{\boldsymbol{\theta}})] = E_F[\int (f(x) - g_{\hat{\boldsymbol{\theta}}^{(I)}}(x))^2 dx]$$

where $\hat{\theta}_i = \frac{n_i I}{nL}$, n_i は区間 i に入るデータの個数、 I は分割数、 L は分布の範囲。

このうち近似分布にのみ依存する部分は、

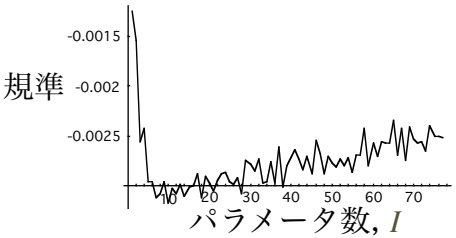
$$E_F[\int (-2f(x)g_{\hat{\boldsymbol{\theta}}^{(I)}}(x) + g_{\hat{\boldsymbol{\theta}}^{(I)}}(x)^2) dx]$$

であり、この量も期待不一致と呼ぶ。その不偏推定量（規準）は、

$$C(\mathbf{x}) = \frac{I}{nL} \left[1 - \frac{n+1}{n-1} \left(\sum_{i=1}^I \frac{n_i^2}{n} - 1 \right) \right]$$

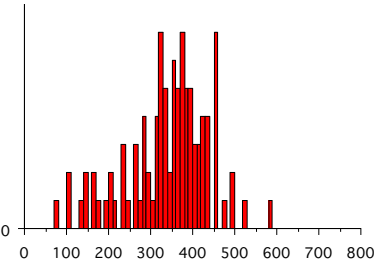
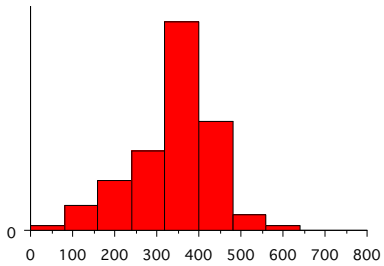
Example: Histogram

例：ヒストグラムモデルのモデル選択、 $n = 100$



Best Model: $I = 10$

Overfitting: $I = 80$



規準:まとめ

- 期待不一致 $E_F \Delta(\hat{\theta})$ の推定量がモデル選択の規準
- 期待不一致は定数であり、近似モデルとサンプルサイズで決定される
- 即ち、あるサンプルサイズに対して、複数の近似モデルのなかに期待不一致最小となる近似モデルが存在する
- モデル選択は、その期待不一致最小となる近似モデルを推定する問題である
- ここでのモデル選択は、真のモデルを選ぶものではないし、近似モデルの構造・メカニズムを正当化するものでもない

近似規準

- 一般に多くの場合で、期待不一致 $E_F \Delta(\hat{\theta})$ やその推定量である規準は複雑すぎて導くことができない
- そこで、漸近理論に基づいた近似的な規準が考えられた (eg, Akaike, 1973, 1974; 竹内, 1976; Linhart and Zucchini, 1986)
- サンプルサイズが十分に大きく、真の分布と近似分布が十分に近いという仮定のもとで、規準は比較的簡単な式となる
- AIC (A Information Criterion; Akaike, 1973, 1974) は、そのような近似規準のひとつである

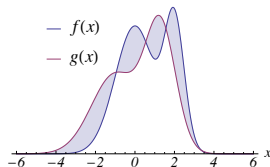
以下、竹内 (1976) に沿って Kullback-Leibler 不一致に基づいた近似規準を考える

Kullback-Leibler 不一致

尤度比の期待値をとった不一致を考える

$$\Delta(\boldsymbol{\theta}) = E_F \left[\log \frac{f(x)}{g_{\boldsymbol{\theta}}(x)} \right] = \int f(x) \log \frac{f(x)}{g_{\boldsymbol{\theta}}(x)} dx$$

$f(x)$ の分布の中心でのずれがより強調される量となっている



$\Delta(\boldsymbol{\theta})$ のうち近似モデルを含む項を Kullback-Leibler 不一致と呼ぶ：

$$\Delta_{KL}(\boldsymbol{\theta}) = -E_F [\log g_{\boldsymbol{\theta}}(x)] = - \int f(x) \log g_{\boldsymbol{\theta}}(x) dx$$

Kullback-Leibler の経験不一致

$\Delta_{KL}(\boldsymbol{\theta})$ は確率変数 X が $f(x)$ に従うときの $\log g_{\boldsymbol{\theta}}(x)$ の期待値であるから、真の分布が未知でもサンプルからその一致推定量、すなわち経験不一致を計算できる：

$$\begin{aligned}\Delta_n(\boldsymbol{\theta}) &= \Delta(G_{\boldsymbol{\theta}}, F_n) = -\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \log g_{\boldsymbol{\theta}}(x_i) \\ &= -\frac{1}{n} L(\boldsymbol{\theta}; \boldsymbol{x})\end{aligned}$$

最小不一致推定量 $\hat{\boldsymbol{\theta}}$ は $\Delta_n(\boldsymbol{\theta})$ の最小化で得られるが、 $L(\boldsymbol{\theta}; \boldsymbol{x})$ が対数尤度であるから、最尤推定量である

$\hat{\theta}$ の漸近分布

$\frac{\partial L(\theta)}{\partial \theta} \Big|_{\theta=\hat{\theta}} = 0$ を θ_0 の周りでテイラー展開し、2次の項までとる計算から、 $\hat{\theta}$ の漸近分布が多変量正規分布に従うことを計算できる：

$$\sqrt{n}(\hat{\theta} - \theta_0) \sim \mathcal{N}(0, J(\theta_0)^{-1}I(\theta_0)J(\theta_0)^{-1})$$

ただし、 θ_0 は近似による不一致 $\Delta(\theta_0)$ を与える定数である。 $J(\theta)$ と $I(\theta)$ は、次のような対称行列で定義される：

$$J(\theta) = -E_F \left[\frac{\partial^2}{\partial \theta \partial \theta'} \log g_{\theta}(\mathbf{x}) \right]$$

$$I(\theta) = E_F \left[\frac{\partial}{\partial \theta} \log g_{\theta}(\mathbf{x}) \frac{\partial}{\partial \theta'} \log g_{\theta}(\mathbf{x}) \right]$$

$g_{\theta}(x) = f(x)$ であれば、 $J(\theta_0) = I(\theta_0)$ となり、 X が $f(x)$ に従う場合の最尤推定量の漸近分布に一致する

Kullback-Leibler 不一致の展開

$\Delta(\hat{\theta})$ を θ_0 のまわりで展開し、2次の項までとる：

$$\Delta(\hat{\theta}) \sim \Delta(\theta_0) + \frac{1}{2}(\hat{\theta} - \theta_0)' J(\theta_0)(\hat{\theta} - \theta_0) \quad (1)$$

一方、 $M = \Delta(\theta_0) - \Delta_n(\theta_0)$ ができるように $\Delta(\theta_0)$ を変形する：

$$\Delta(\theta_0) \sim \Delta_n(\hat{\theta}) + \frac{1}{2}(\hat{\theta} - \theta_0)' J(\theta_0)(\hat{\theta} - \theta_0) + M \quad (2)$$

従って、式 (1), (2) から、

$$\Delta(\hat{\theta}) \sim \Delta_n(\hat{\theta}) + (\hat{\theta} - \theta_0)' J(\theta_0)(\hat{\theta} - \theta_0) + M \quad (3)$$

Kullback-Leibler 規準

先に求めた推定量 $\hat{\theta}$ の漸近分散共分散行列より、

$$E_F(\hat{\theta} - \theta_0)' J(\theta_0)(\hat{\theta} - \theta_0) \sim \frac{1}{n} \text{trace } J(\theta_0)^{-1} I(\theta_0)$$

また、 $E_F M = 0$ である。

これらと式 (3) より Kullback-Leibler 不一致の期待値は、

$$E_F \Delta(\hat{\theta}) \sim E_F \Delta_n(\hat{\theta}) + \frac{1}{n} \text{trace } J(\theta_0)^{-1} I(\theta_0)$$

KL 規準 (期待不一致の推定量) は、

$$C = \Delta_n(\hat{\theta}) + \frac{1}{n} \text{trace } J(\hat{\theta})^{-1} I(\hat{\theta}) \quad (4)$$

AIC

式 (4) で、 $J(\hat{\theta}) = I(\hat{\theta})$ であれば、

$$\text{trace } J(\hat{\theta})^{-1} I(\hat{\theta}) = p$$

このとき、式 (4) の両辺を $2n$ 倍すると、AIC に一致する：

$$\text{AIC} = -2L(\hat{\theta}; \mathbf{x}) + 2p$$

近似規準:まとめ

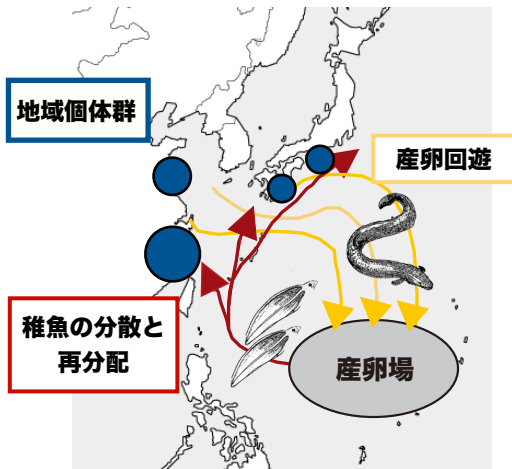
- 正確な規準を導けないモデルでも広く用いることができる
- 真の分布と近似分布が近いとき、 $\text{trace } J(\hat{\theta})^{-1}I(\hat{\theta}) = p$ がよい近似となる
- 近似モデルが柔軟で真のモデルを十分に扱える場合、近似による不一致が小さいので、 $\text{trace } J(\hat{\theta})^{-1}I(\hat{\theta}) = p$ とする近似が正確である可能性がある
- 逆にパラメータ数（柔軟性）が極端に小さい場合は $\text{trace } J(\hat{\theta})^{-1}I(\hat{\theta}) = p$ の近似は悪くなる傾向がある

複雑なモデルは予測に適しているか？

内容

- 年齢・空間構造のある個体群の総個体数の予測を行う
- データ数やパラメータに応じて、どの程度の複雑さの近似モデルを予測に用いるべきか？
- ウナギ個体群を例に考える
- モンテカルロ法を用いて、予測のためのモデルを選択する

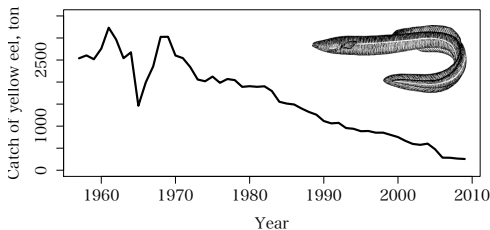
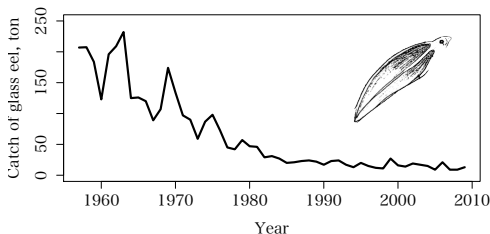
ウナギの生活史とメタ個体群



- 各地の成熟したウナギは外洋の産卵場まで回遊して産卵
- 成熟までには5-10年かかる
- 稚魚は海流に乗って地域個体群に分散
- 東アジア全体で単一の個体群

ウナギ漁獲量総計の時系列

ウナギ漁獲量は著しく減少している

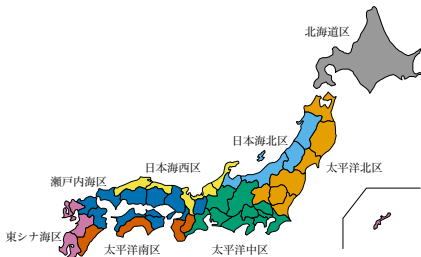


課題

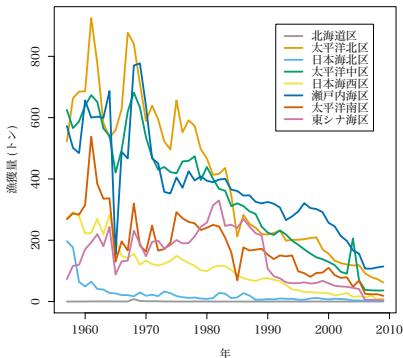
- 資源回復
- データから全体個体数について最善の予測をしたい（モデル選択）
- 何を調べれば、予測精度があがるのか？（今後の調査方針）

地域ごとのウナギ漁獲量の時系列

各地のウナギ漁獲量



キウナギ漁獲量



各地の個体数変動は稚魚の加入変動と地域の環境変動の結果

年齢と空間構造を考慮した確率モデル, Operating Model

$$X_{i,t+1} = \alpha_i Z_{t-s} + \beta_i X_{i,t} + X_{i,t} \epsilon_{i,t},$$

$$Z_t = \sum_{i=1}^m X_{i,t}, \quad \epsilon_{i,t} \stackrel{\text{iid}}{\sim} N(0, \sigma_i^2).$$

$X_{i,t} \geq 0$: パッチ i の時刻 t の個体数

$Z_t \geq 0$: 時刻 t の総個体数

$X_{i,t} = 0$ は吸収壁

$\epsilon_{i,t} \stackrel{\text{iid}}{\sim} N(0, \sigma_i^2)$: 環境変動

α_i : パッチ i の出生係数, $\alpha_i > 0$

β_i : パッチ i の生残率, $\beta_i > 0$

σ_i^2 : パッチ i の環境変動の分散

s : 成熟までの時間

年齢を考慮した確率モデル, Approximate Model 1

$$Z_{t+1} = \alpha Z_{t-s} + \beta Z_t + Z_t \eta_t,$$
$$\eta_t \stackrel{\text{iid}}{\sim} N(0, \gamma^2).$$

$Z_t \geq 0$: 時刻 t の総個体数

$Z_t = 0$ は吸収壁

$\eta_t \stackrel{\text{iid}}{\sim} N(0, \gamma^2)$: 環境変動

α : 出生係数, $\alpha > 0$

β : 生残率, $\beta > 0$

γ^2 : 環境変動の分散

マルサスモデル, Approximate Model 2

$$Z_{t+1} = \beta Z_t + Z_t \eta_t,$$

$$\eta_t \stackrel{\text{iid}}{\sim} N(0, \gamma^2).$$

$Z_t \geq 0$: 時刻 t の総個体数

$Z_t = 0$ は吸収壁

$\eta_t \stackrel{\text{iid}}{\sim} N(0, \gamma^2)$: 環境変動

β : 増加率, $\beta > 0$

γ^2 : 環境変動の分散

Distribution of Z_t

総個体数 Z_t の条件付き分布

OM, Arrprox1, Approx2 の 3 つのモデルについて、
 総個体数 Z_t の条件付き分布 f, g_1, g_2 は正規分布に従う

$$\text{OM: } f(Z_{t+1} \mid X_{1,t-s}, X_{2,t-s}, \dots, X_{m,t-s}, X_{1,t}, X_{2,t}, \dots, X_{m,t}) \sim N\left(\sum_{i=1}^m \alpha_i Z_{t-s} + \sum_{i=1}^m (\beta_i X_{i,t}), \sum_{i=1}^m (\sigma_i^2 X_{i,t}^2)\right)$$

$$\text{Approx1: } g_1(Z_{t+t} \mid Z_{t-s}, Z_t) \sim N(\alpha Z_{t-s} + \beta Z_t, \gamma^2 Z_t^2)$$

$$\text{Approx2: } g_2(Z_{t+t} \mid Z_t) \sim N(\beta Z_t, \gamma^2 Z_t^2)$$

最尤推定量

OM, Arrprox1, Approx2 の 3 つのモデルについて、最尤推定量を解析的に解くことができる。ここに OM の MLE のみ示す。

$$\Omega_i = \{t \mid s + 1 \leq t \leq n + s - 1, t \in \mathbf{N}, X_{i,t} > 0, X_{i,t+1} > 0\},$$

$$\widehat{\sigma}_i^2 = \frac{1}{n - 2u_i - 1} \sum_{t \in \Omega_i} \left(\frac{X_{i,t+1}}{X_{i,t}} - \alpha_i \frac{Z_{t-s}}{X_{i,t}} - \beta_i \right)^2,$$

$$\widehat{\beta}_i = \frac{1}{n - 2u_i - 1} \sum_{t \in \Omega_i} \left(\frac{X_{i,t+1}}{X_{i,t}} - \alpha_i \frac{Z_{t-s}}{X_{i,t}} \right),$$

$$\widehat{\alpha}_i = \frac{\sum_{t \in \Omega_i} \frac{X_{i,t+1} Z_{t-s}}{X_{i,t}} - \frac{1}{n - 2u_i - 1} \left(\sum_{t \in \Omega_i} \frac{X_{i,t+1}}{X_{i,t}} \right) \left(\sum_{t \in \Omega_i} \frac{Z_{t-s}}{X_{i,t}} \right)}{\sum_{t \in \Omega_i} \frac{Z_{t-s}^2}{X_{i,t}^2} + \frac{1}{n - 2u_i - 1} \left(\sum_{t \in \Omega_i} \frac{Z_{t-s}}{X_{i,t}} \right)^2}.$$

ただし、 u_i はローカル絶滅数。7 地域の場合、27 パラメーター

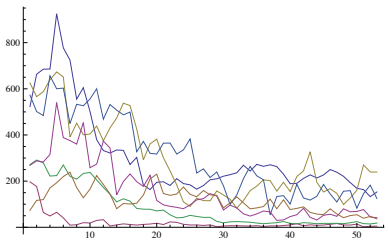
ウナギ漁獲量に対する最尤推定値とシミュレーション

OM を仮定して、ウナギデータからパラメータの最尤推定した。加入が少なく、生残率が高い推定となっている

$$\alpha = \{0.0184, 0.00134, 0.0125, 0.00498, 0.139, 0.0254, 0.000826\},$$

$$\beta = \{0.858, 0.801, 0.883, 0.825, 0.303, 0.698, 0.954\},$$

$$\sigma^2 = \{0.0190, 0.160, 0.0546, 0.0291, 0.039, 0.0700, 0.0620\}.$$



得られたパラメータで OM のモンテカルロ・シミュレーションの例

モンテカルロ法によるモデル選択

手順

- 年齢・空間構造モデルを真のモデル (Operating Model) とする
- 総個体数モデルを近似モデルとする (1: 年齢、2: マルサス)
- 真の母数を与えて、OM からモンテカルロデータを多数発生
- それぞれのモデルを仮定して、母数を最尤推定
- 真の分布と推定分布のずれを Kullback-Leibler 不一致から計算
- Kullback-Leibler 不一致の期待値が小さいモデルを選ぶ

Kullback-Leibler discrepancy: 真の分布と近似分布のずれ

今回の時系列モデルに対しては、

$$\Delta_{K-L}(f, g_{\hat{\theta}}) = \sum_{t=s+1}^{n+s-1} \int \log \frac{f(z_{t+1} | z_{t-s}, \mathbf{x}_t)}{g_{\hat{\theta}}(z_{t+1} | z_{t-s}, z_t)} f(z_{t+1} | z_{t-s}, \mathbf{x}_t) dz_{t+1}.$$

Kullback-Leibler discrepancy: f と $g_{\hat{\theta}}$ が正規分布の場合

$$f(x) \sim N(m, \sigma^2), \quad g_{\hat{\theta}}(x) \sim N(\hat{m}, \hat{\sigma}^2)$$

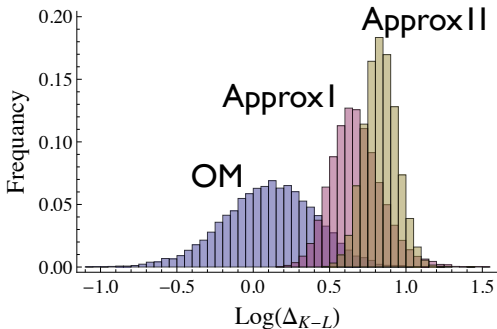
ただし、 f は真の分布、 $g_{\hat{\theta}}$ は推定母数を代入した近似分布

$$\int \log \frac{f(x)}{g_{\hat{\theta}}(x)} f(x) dx = \frac{1}{2} \log \frac{\hat{\sigma}^2}{\sigma^2} + \frac{\hat{m}^2}{2\hat{\sigma}^2} - \frac{m\hat{m}}{\hat{\sigma}^2} + \frac{m^2}{2\sigma^2} + \frac{\sigma^2}{2\hat{\sigma}^2} - \frac{1}{2}$$

この場合、KL 不一致は簡単に計算できる。今回の時系列モデルは正規分布である。

KL 不一致の分布:ウナギの実際のデータの場合

53 年間のウナギデータから推定した母数が真として、3 つのモデルの KL 不一致の分布をモンテカルロ法で計算した。

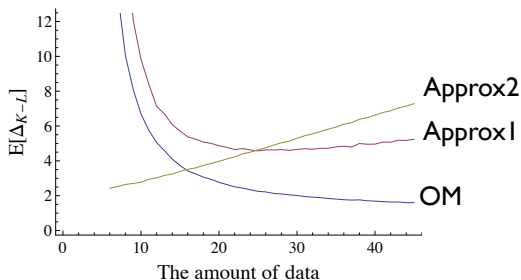


KL 不一致の期待値の大きさは $OM > Approx1 > Approx2$ の順で、Operating Model を用いた予測が最も優れている。

ウナギの実際のデータの場合

KL 不一致の期待値とデータの量の関係： $\alpha \ll \beta$

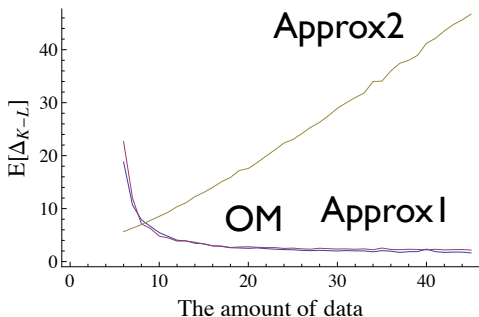
- データ数が多いとき、OM の KL 不一致の期待値が最も小さくなる
- データ数が少ないとき（16 年以下）、Approx2 がよい
- Approx1 は、データ数が減っても OM より予測精度がよくなることはない（少産少死の α が小さい場合の挙動）



多産多死, α が比較的大

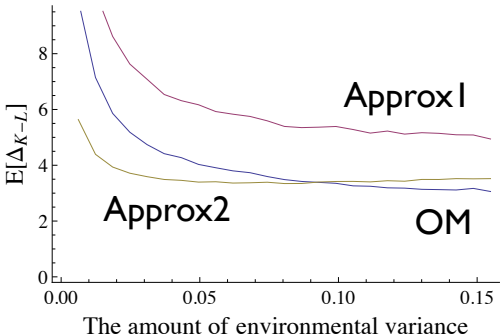
KL 不一致の期待値とデータの量の関係： α が比較的大

- α が比較的大きく (α 先の図より 5 倍で、 β は 1/5)、多産多死の場合、Approx2 (マルサスモデル) の予測精度が悪くなる
- OM と Approx1 の予測精度は近くなり、データが少ないとき若干 Approx1 がよい



KL 不一致の期待値と環境分散の関係

- 環境変動が小さい場合、Approx2 での予測精度がよくなる



個体群の動態予測: まとめ

- データ数が少ないとき (ウナギの場合 $N=16$)、たとえ年齢・空間構造があっても単純なマルサスモデル (Approx2) を用いた予測が優れている
- データ数だけでなく、パラメータによってモデルの良さは変わる (e.g., 環境分散の大きさ)
- 何を調べれば予測精度があがるのかについて経験則を与え、今後の調査方針を考える参考になる

参考文献

参考文献：Akaike (1973, 1974); 赤池 (1976); ホーエル P. (1978); 岸野 (1992, 2001); 小西・北川 (2004); Linhart and Zucchini (1986); 坂元他 (1983); 竹内 (1976); Zucchini (2000)

Akaike, Hirotugu (1973) "Information theory and an extension of the maximum likelihood principle," in *Proceedings of the Second International Symposium on Information theory*, pp. 267–281, Akademinai Kiado.

—— (1974) "A new look at the statistical model identification," *Automatic Control, IEEE Transactions on*, Vol. 19, No. 6, pp. 716–723.

Linhart, H and W Zucchini (1986) *Model selection*: Wiley, New York.

Zucchini, Walter (2000) "An introduction to model selection," *Journal of Mathematical Psychology*, Vol. 44, No. 1, pp. 41–61.

ホーエル P.G. (1978) 『入門数理統計学』, 培風館.

岸野洋久 (1992) 『社会現象の統計学』, シリーズ社会現象の計量分析, 朝倉書店.

—— (2001) 『増補版 生のデータを料理する』, 日本評論社.

坂元慶行・石黒真木夫・北川源四郎 (1983) 『情報量統計学』, 共立出版.

小西貞則・北川源四郎 (2004) 『情報量基準』, 朝倉書店.

赤池弘次 (1976) 「情報量規準 AIC とは何か」, 『数理科学』, 第 153 巻, 5–11 頁.

竹内啓 (1976) 「情報統計量の分布とモデルの適切さの規準」, 『数理科学』, 第 153 巻, 12–18 頁.

水産資源の希少性評価手法について： 定量基準 E 評価の概要

箱山 洋

hako@affrc.go.jp
中央水産研究所

環境省策定の評価基準 E: 定量的評価

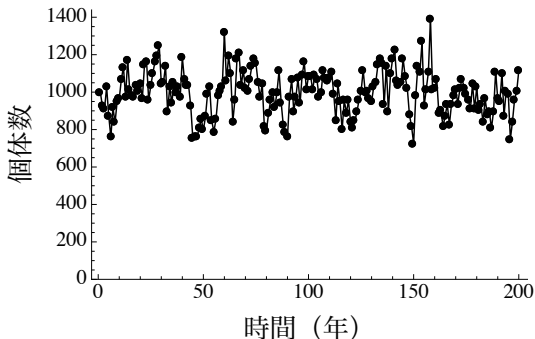
カテゴリー	定義
絶滅危惧 IA 類: CR	数量解析により、10 年間、もしくは 3 世代のどちらか長い期間における絶滅の可能性が 50%以上と予測される場合
絶滅危惧 IB 類: EN	数量解析により、20 年間、もしくは 5 世代のどちらか長い期間における絶滅の可能性が 20%以上と予測される場合
絶滅危惧 II 類: VU	数量解析により、100 年間における絶滅の可能性が 10%以上と予測される場合

基準 E では、定量的な PVA から個体群の絶滅確率の推定を行い、評価カテゴリーのいずれかに該当するかを判断する。基準 E は他の評価基準 A-D に優先してカテゴリー案として採用される。

水産資源の希少性評価

- どのようなモデルで推定を行うかが問題
- 水産資源の個体群動態のデータは限られている
- 仮に年齢・空間分布などのデータが得られたとしても、その量・信頼性は十分ではない
- 利用できるデータをすべて取り込んだモデルは必ずしも予測の観点で優れていない（モデル・アグリゲーションが必要）
- したがって、単純な個体群モデルを基礎とした評価を行う（Dennis et al., 1991; Foley, 1994; Hakoyama and Iwasa, 2000b）
- 評価に必要なデータ：各系群の個体数の時系列・CPUEの時系列・世代時間の推定値

個体群動態と絶滅



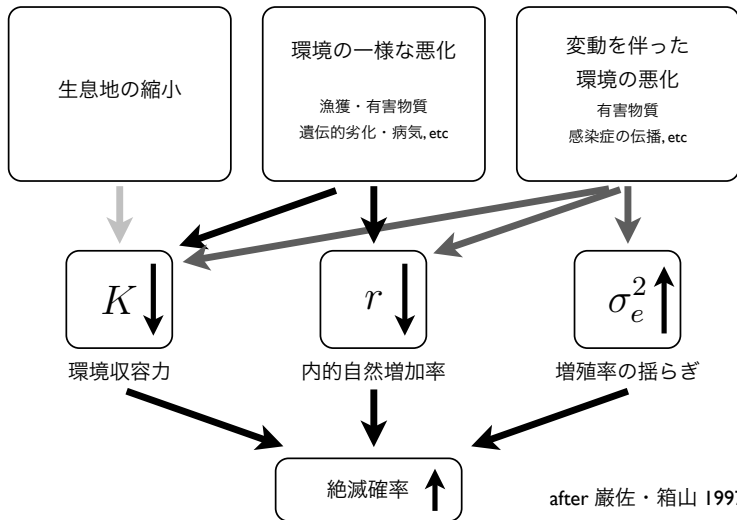
- 確率性：個体数は変動する
- 増加率：正の内的自然増加率を持つ
- 密度効果：高密度で増加率低下；環境収容力
- ⇒ 環境収容力の周辺で変動し、ごく稀に滅びる

絶滅リスク評価

- 個体群動態を確率過程でモデル化
 - 連続時間モデル (e.g., Dennis et al., 1991; Foley, 1994; Hakoyama and Iwasa, 2000b)
 - 離散時間モデル (see Akçakaya et al., 1997)
- 個体数時系列データ等 → 人口学的母数の推定 → 絶滅確率推定
- 増加率・密度効果・個体数・環境変動の推定が重要
- メタ個体群や年齢など考慮したシミュレーションでの評価 (e.g., RAMAS; Akçakaya et al., 1997)

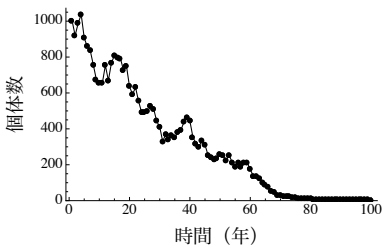
環境悪化の影響

環境悪化の影響：after 巖佐・箱山 (1997)

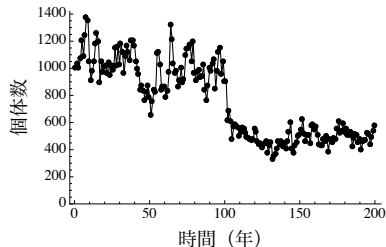


漁獲など環境の一様な悪化：2つのパターン

増加率が負
($r < 0$)



環境収容力と増加率が減少
($K > 0, r > 0$)



それぞれ別のモデルで評価する必要がある。

左：密度効果なしのモデル (e.g., Dennis et al., 1991)

右：密度効果ありのモデル (e.g., Hakoyama and Iwasa, 2000b)

密度効果のないモデル Dennis et al., 1991

確率微分方程式（ドリフト付きのウィーナー過程）

$$\frac{dX}{dt} = r_{ito}X + \sigma_e X \bullet \xi_e(t)$$

マルサス増殖

環境変動

X : 個体数, t : 時間

r_{ito} : 増加率 (Ito calculus)

$\sigma_e^2 > 0$: 環境分散

$\xi(t)$: ホワイトノイズ

Dennis et al., 1991 の特徴

- パラメーターは、増殖率 r_{ito} と環境分散 σ_e^2 の二つ
- パラメーターは個体数の時系列から最尤推定できる
- 環境収容力 (平衡個体数) を仮定していない
- 環境収容力より十分小さく、減少もしくは増加している個体群に当てはめるのが適当
- 適当な個体数 $x_e \geq 1$ を絶滅と見なす (個体数 0 には達しない)
- ある初期個体数 x_0 から初めて、 x_e に達しない可能性がある
- 絶滅時間は、逆ガウス分布に従う \Rightarrow 基準 E の計算ができる

Dennis et al., 1991: 閾値 x_e に達しない確率 π

$$\pi(n_d, r_{ito}, \sigma_e^2) = \begin{cases} 1 & \text{if } r_{ito} \leq 0 \\ \exp(-2r_{ito}n_d/\sigma_e^2) & \text{if } r_{ito} > 0 \end{cases}$$

$n_d = x_0 - x_e = \log(x_0/x_e)$: 初期個体数と閾値個体数の対数の差

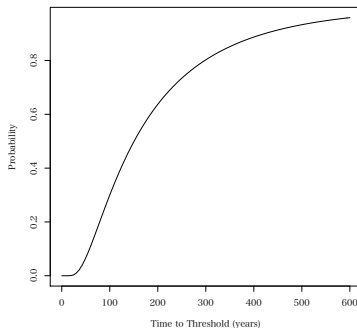
Dennis et al., 1991: 閾値に達する条件付きでの絶滅確率 G

逆ガウス分布

$$\begin{aligned}\Pr[T \geq t] &= G(t; n_d, r_{ito}, \sigma_e^2) \\ &= \Phi\left(\frac{-n_d + |r_{ito}|t}{\sigma_e \sqrt{t}}\right) \\ &\quad + \exp\left[\frac{2n_d |r_{ito}|}{\sigma_e^2}\right] \Phi\left(\frac{-n_d - |r_{ito}|t}{\sigma_e \sqrt{t}}\right)\end{aligned}$$

Dennis et al., 1991: 分布関数 $G(t; n_d, r_{ito}, \sigma_e^2)$

Yellowstone Grizzly Bear (Dennis et al., 1991)



πG が時刻 t までに滅びる確率（アンプロパーな分布関数）となる
→ 基準 E の計算ができる

密度効果のあるモデル Hakoyama and Iwasa, 2000b

確率微分方程式

$$\frac{dX}{dt} = rX \left(1 - \frac{X}{K} \right) + \sigma_e \xi_e(t) \circ X + \xi_d(t) \bullet \sqrt{X}$$

密度効果

環境変動

人口学的確率性

X : 個体数, t : 世代時間, $r > 0$: 増加率 (Stratonovich),

$K > 0$: 環境収容力, $\sigma_e^2 > 0$: 環境分散, $\xi(t)$: ホワイトノイズ

環境変動と人口学的確率性

- 環境変動：各個体間でシンクロした増加率のばらつき
- 人口学的確率性：各個体間で独立な増加率のばらつき
- 環境変動と人口学的確率性の分散は、それぞれ X^2 と X に比例
- \Rightarrow 個体数が小さいとき、人口学的確率性の重要性が高くなる

Hakoyama and Iwasa, 2000b の特徴

- パラメーターは、増殖率 r ・環境収容力 K ・環境分散 σ_e^2 の三つ
- パラメーターは個体数の時系列から（近似）最尤推定できる
- 平衡個体数のまわりを変動するような個体群（個体数変化としては横ばい）に適用することを想定している
- 個体数 0 を絶滅とする
- 世代時間あたりの絶滅確率（平均絶滅時間 $E[T] = T_e$ ）は r , K , σ_e^2 の解析的な式で求まる: $T_e(r, K, \sigma_e^2)$
- 絶滅をポアソン過程で近似できる
- 即ち、平均絶滅時間の逆数が単位時間当りの絶滅確率
- 絶滅時間は、指数分布に従うと近似 \Rightarrow 基準 E の計算ができる

Hakoyama and Iwasa, 2000b: 平均絶滅時間 $E[T]$

$$\begin{aligned} E[T] &= Te(x_0, r, K, \sigma_e^2) \\ &= \frac{2}{\sigma_e^2} \int_0^{x_0} \int_x^\infty e^{-R(y-x)} \left(\frac{y+D}{x+D} \right)^{R(K+D)+1} \frac{dy}{(y+D)y} dx, \end{aligned}$$

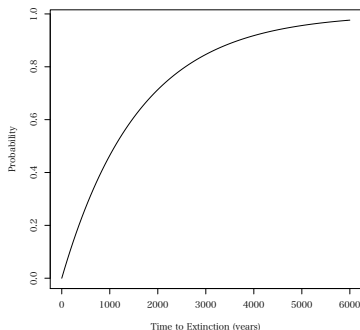
where $R \equiv 2r/\sigma_e^2 K$ and $D \equiv 1/\sigma_e^2$.

個体数の初期値には平均絶滅時間はほとんど依存しない

Hakoyama and Iwasa, 2000b:

分布関数 (平均 $E[\widehat{T}]$ の指数分布)

平均絶滅時間が計算できれば、 $\Pr[\widehat{T} \geq t] = 1 - \exp(-t/\widehat{E}[T])$ から基準 E の評価ができる。図の分布関数は $E[T] = 1600$



Hakoyama and Iwasa, 2000b: 方法の発展

- 最尤推定のバイアスを補正し、漸近的に正確な信頼区間が推定できる (Hakoyama and Iwasa, 2000b,a)
- 生息地の分断化と乱獲の絶滅への影響の大きさを比較できる (Hakoyama et al., 2000)
- その他の参考文献 (箱山・巖佐, 1998; Iwasa et al., 2000; 箱山, 2001; 箱山他, 2002; 箱山, 2003, 2009, 2012)

CPUE など個体数の相対値しかデータがない場合

- CPUE データから絶滅確率を計算することはできない
- 増加率と環境変動の推定はできる: $\hat{r}, \hat{\sigma}_e^2$
- \Rightarrow 絶滅確率は個体数 (環境収容力) の関数: $T_e(\hat{r}, K, \hat{\sigma}_e^2)$
- \Rightarrow 個体数を別途推定できれば、絶滅確率を評価できる

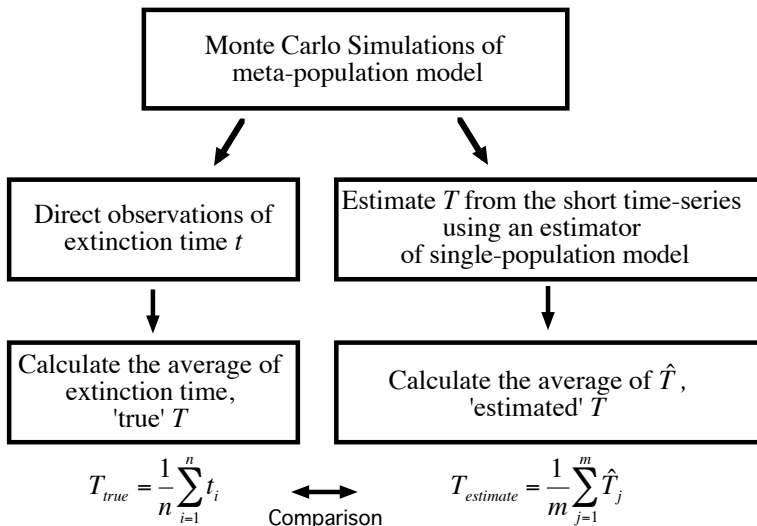
メタ個体群（系群）の絶滅確率評価: (Hakoyama and Iwasa, 2005)

$$\frac{dX_i}{dt} = rX_i \left(1 - \frac{X_i}{K}\right) + \sum_{j \neq i} m_{ji}(X_j - X_i) + \epsilon_i(t) \circ X_i + \xi_i(t) \bullet \sqrt{X_i}$$

X_i : i 番目の生息地の個体数, m : 移動率, ρ : 環境変動 $\epsilon_i(t)$ の相関

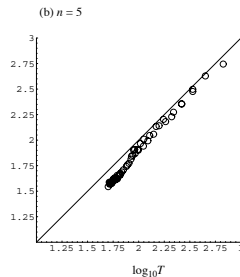
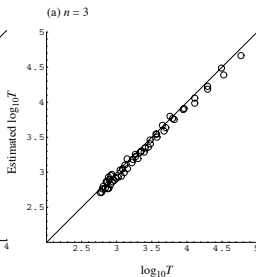
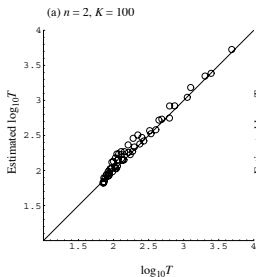
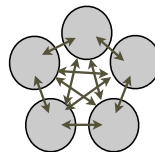
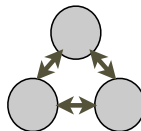
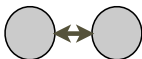
- 絶滅確率を解析的に計算できる場合は限られている
- パラメータを (最尤) 推定するのは難しい
- \Rightarrow 単一個体群の推定方法を当てはめる: モデルアグリゲーション

メタ個体群: モデルアグリゲーション評価の方法



メタ個体群を単一個体群として扱うことは近似として有効

系群を束ねた全体の評価ができる



課題 1

データは限られており、推定した信頼性の評価が必要

- 1990年代の始め、現実的なデータ量から絶滅リスク評価を行うと信頼区間が広すぎるという一連の批判が起こった (e.g., Ludwig, 1999; Ellner et al., 2002)
- 評価した絶滅リスクの信頼性の評価や有効性の検討を行う必要がある

成果

- ブートストラップや Ellner の信頼区間など、これまで絶滅リスクの信頼区間はある程度の近似に留まっていた
- そこで、Dennis の密度効果の無いモデルについて、新たに解析的に精度の高い信頼区間を導出した。この信頼区間を用いて、信頼性はデータ量だけでなく effect size (絶滅リスクの大きさ) にも依存することを定量的に示した。個体数の多い水産生物など短い時系列でも信頼性の高い評価が可能な場合があることがわかった (2015.3 生態学会で発表予定、論文作成中)

課題 2

環境収容力ありとなしのどちらのモデルを用いるべきか？

- どちらのモデルを用いるかで絶滅リスクの推定値は大きく異なる
- 著しい減少を示す個体群には環境収容力のないモデルが適当
- 準平衡にある個体群には環境収容力のあるモデルが適当
- リスクが大きい方を採用するというコンサバティブな考え方もあるが、客観的な根拠があるならば、予測において信頼性の高いモデルを選ぶべき（予防原則においても、A 基準より E 基準を優先するという考え方と同様）
- 客観的にモデルを選択する方法は？

密度効果ありとなしのどちらのモデルを用いるべきか？

アイデアとして、

- 予測の観点でモデル選択を行う方法を開発する
- 絶滅確率の真の分布と近似モデルの分布との一致性でよい近似モデルを選択する
- モデル選択の規準としては AIC だけでなく、Kullback-Leibler の不一致を検討する

- Acçakaya, H Resit, Mark A Burgman, and Lev R Ginzburg (1997) *Applied population ecology: principles and computer exercises using RAMAS EcoLab 1.0*: Applied Biomathematics Setauket, NY, USA.
- Dennis, Brian, Patricia L Munholland, and J Michael Scott (1991) "Estimation of growth and extinction parameters for endangered species," *Ecological Monographs*, Vol. 61, No. 2, pp. 115–143, June.
- Ellner, SP, J Fieberg, D Ludwig, and C Wilcox (2002) "Precision of population viability analysis," *Conservation Biology*, Vol. 16, pp. 258–261.
- Foley, Patrick (1994) "Predicting extinction times from environmental stochasticity and carrying capacity," *Conservation Biology*, Vol. 8, pp. 124–137.
- Hakoyama, H, Y Iwasa, and J Nakanishi (2000) "Comparing risk factors for population extinction," *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 204, pp. 327–336.
- Hakoyama, H and Y Iwasa (2000a) "Bias-corrected estimator and confidence intervals based on the Monte Carlo method," *Japanese Journal of Biometrics*, Vol. 20, pp. 143–154.
- (2000b) "Extinction risk of a density-dependent population estimated from a time series of population size," *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 204, pp. 337–359.
- (2005) "Extinction risk of a meta-population: aggregation approach," *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 232, pp. 203–216.
- Iwasa, Y, H Hakoyama, M Nakamaru, and J Nakanishi (2000) "Estimate of population extinction risk and its application to ecological risk management," *Population Ecology*, Vol. 42, pp. 73–80.
- Ludwig, D (1999) "Is it meaningful to estimate a probability of extinction?" *Ecology*, Vol. 80, pp. 298–310.
- 巖佐庸・箱山洋 (1997) 「保全生物学の数理モデル」, 『月刊海洋』, 第 29 巻, 309–314 頁, 月刊海洋.
- 箱山洋 (2001) 「絶滅リスク評価」, 『水環境学会誌』, 第 24 巻, 第 5 号, 279–282 頁.
- (2003) 「魚の乱獲のリスク」, 『環境リスクマネジメントハンドブック』, 324–329 頁, 朝倉書店.
- (2009) 「保全生物学と絶滅確率」, 第 2 版 (編) 『数理科学事典』, 251–253 頁, 丸善.
- (2012) 「生態学的データの解析」, 『進化学事典』, 864–866 頁, 共立出版.
- 箱山洋・巖佐庸・中丸麻由子 (2002) 「生物集団の絶滅リスク」, 『生態系とシミュレーション』, 31–45 頁, 朝倉書店.
- 箱山洋・巖佐庸 (1998) 「絶滅確率による生態リスク評価」, 『月刊海洋』, 第 30 巻, 217–223 頁, 月刊海洋.