個体群生長の数理モデルについて

林　雄一郎

1　はじめに

事象に存在する数理現象のモデル化の例として、個体集団の生長モデル（あるいは抑制的に増加して）を表す方程式について考察する。この種の問題では、Fibonacci のウサギの増殖数列（「算盤の書 Liber Abaci,1202」はなじみ深い。また、日本では江戸時代にベストセラーだったという和算の書、塵劫記（吉田光由 1598~1672）のネズミ算がある。この素材は等比数列あるいは指数関数の教材として活用されているであろう。

この稿ではネズミ算に関連して差分方程式について触れる。また、自然界でのネズミは、天敵や環境条件で抑制され計算通りには増えない。このような条件付きのモデルに有効なロジステック方程式について触れ、最後にライフ・ゲームを扱う。

2　ネズミ算と差分方程式

塵劫記にあるネズミ算の問題はこうである。

「正月に鼠、父母出でて子を十二匹生む。親共に十四匹に成る也。此の鼠、二月には子も又子を十二匹ずつ生む故に、親共に九十八匹に成る。此の如く月に一度ずつ生むとき、親も子も孫も曾孫も月日に十二匹ずつ生むとき、十二月の間に如何ほど成るぞ」
答えとして、「二百七拾六億八千二百五十七万四千四百二匹成る也。法に、鼠二匹に七を十二度掛くれば右の鼠の高さと知るべし」とある。

１月初めには２匹いた。また、毎月２匹が１２匹の子を産むから、１匹に対して６匹の割で増える。k 月末の鼠の数を a_k とおくと

１月初め　$a_0 = 2$

１月末は、$a_1 - a_0 = 12 = 6a_0$　だから、$a_1 = 2 + 12 = 2\cdot 7$

２月末は、$a_2 - a_1 = 6a_1$ だから、$a_2 = 7a_1 = 2\cdot 7^2$

k 月末は、$a_k - a_{k-1} = 6a_{k-1}$　・・・①　$\therefore a_k = 7a_{k-1}$

だから、$a_k = 2\cdot 7^k \quad (k = 0,1,2,\cdots)$　初項２、公比７の等比数列となる。

１２月末は $2\cdot 7^{12} = 27682574402$　江戸時代なのによくも計算したものである！

いま、$a_k = f(k)$ とおく。$f(x)$ は、変域 $\{0,1,2,3,\cdots\}$ 、値域は自然数全体とする数論的関数である。

① 式は　$f(k)-f(k-1)=6f(k-1)$　・・・②　となる。

これは１階差分方程式である。差分方程式の考えは離散的な関数の変化を扱うのに有効である。②の一般解は $f(k)=C\cdot 7^k$ である。ただし、$f(0)=C$

ネズミ算の問題は、②式を初期条件 $f(0)=C=2$ のもとで解いた特殊解である。

一般に、$f(x+1)-af(x)=0$　$(x=0,1,2,\cdots)$　とおくとき

$f(x+1)-f(x)=(a-1)f(x)$　　・・・③　　左辺を $\Delta f(x)=f(x+1)-f(x)$ とおくと、x が１だけ増加したときの $f(x)$ の差分を表している。

等差・等比数列を差分方程式で表す。　初項 a 、公差を d 、公比を r とするとき、

等差数列は　$f(x+1)-f(x)=d$　　$\Delta f(x)=d$　　　・・・④

この一般解は　$f(x)=a+xd$

等比数列は　$f(x+1)=rf(x)$　　$\Delta f(x)=(r-1)f(x)$　・・・⑤

この一般解は　$f(x)=ar^x$　　$r=1$ のときは、　$f(x)=a$（定数）

④、⑤はそれぞれ算術的生長モデル、幾何的生長モデルとよばれ、生長現象の自然なモデルとなる基本形と考えられる。マルサス Malthus（英、1766~1834）の「人口論」では、食料の増加はせいぜい算術的生長にすぎないが、人工増加は幾何的生長であるとした。世界全体では人口爆発であるが、特定の地域（例えば日本）ではこの生長モデルは成り立たない。

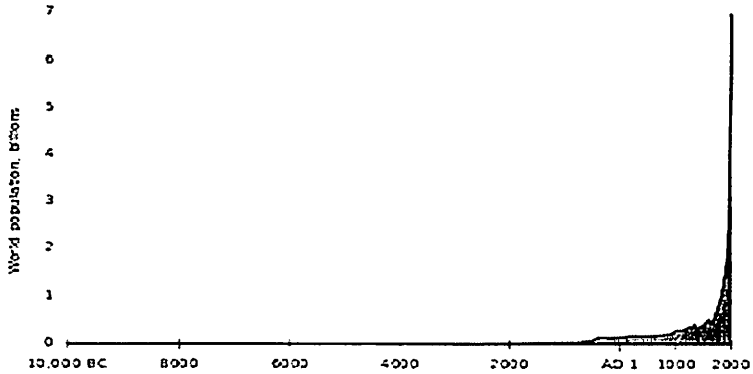
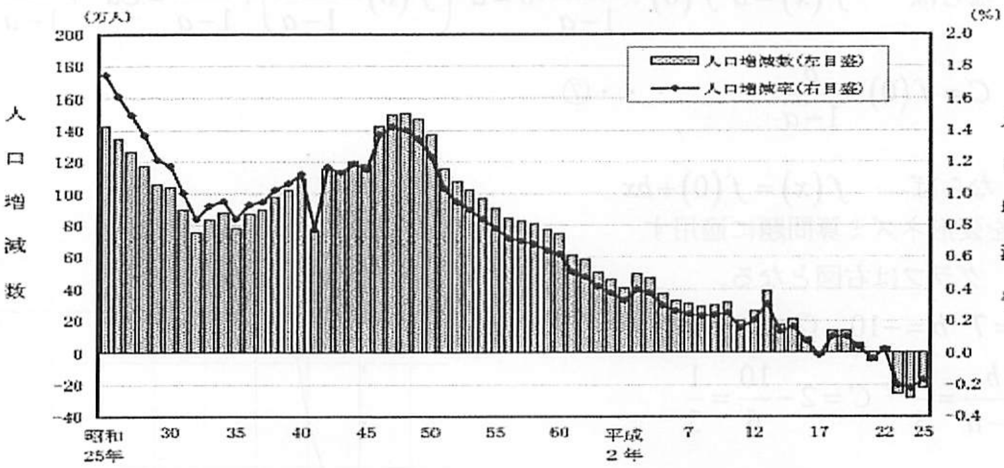


図１　総人口の人口増減数及び人口増減率の推移（昭和25年～平成25年）



注）人口増減率は，前年10月から当年９月までの人口増減数を前年人口（期首人口）で除したもの。

3　ネズミ算の変形問題

最初に２匹いて、毎月１匹当たり６匹生むのは同じだが、猫がいて毎月１０匹のネズミを捕る場合のモデルはどうなるだろうか。

この場合の方程式は、$\Delta f(k)=6f(k)-10$　・・・⑥　となる。

$f(k+1)=7f(k)-10$　と変形する。初期条件は　$f(0)=2$

$f(1)=7f(0)-10=4$　　$f(2)=7f(1)-10=18$　　$f(3)=7f(2)-10=116$

k	1	2	3	4	・・・
猫いない場合	14	98	686	4802	・・・
猫がいる場合	4	18	116	802	・・・

猫がいる場合はいない場合の約 $\dfrac{1}{6}$ となるが予想されるが、これを以下で検証する。

⑥の形を一般化すると　$\Delta f(x)=(a-1)f(x)+b$

$f(x+1)=af(x)+b$　　$a\neq 0$　　$x=0,1,2,\cdots$　この一般解を考察する。

$f(1)=af(0)+b$　　$f(2)=af(1)+b=a^2f(0)+(1+a)b$

$f(3)=a^3f(0)+(1+a+a^2)b$　　$\therefore\ f(x)=a^xf(0)+b\sum_{k=0}^{x-1}a^k$

$a \neq 1$ ならば $\quad f(x)=a^x f(0)+\dfrac{1-a^x}{1-a}\cdot b=a^x\left(f(0)-\dfrac{b}{1-a}\right)+\dfrac{b}{1-a}=Ca^x+\dfrac{b}{1-a}$

$$C=f(0)-\frac{b}{1-a} \qquad \cdot\cdot\cdot ⑦$$

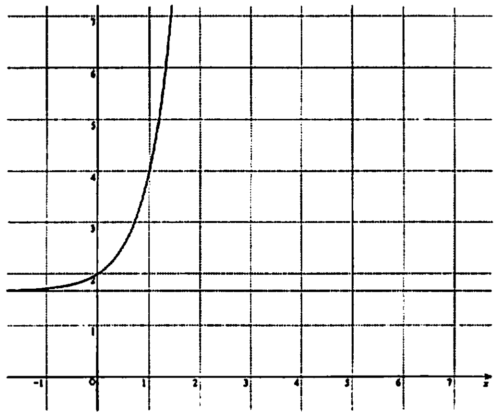
$a=1$ ならば $\quad f(x)=f(0)+bx$

上式を変形ネズミ算問題に適用する。 グラフは右図となる。

$a=7 \;\; b=-10$ ⑦式の代入

$$\frac{b}{1-a}=\frac{5}{3} \quad C=2-\frac{10}{6}=\frac{1}{3}$$

$$f(k)=\frac{1}{3}7^k+\frac{5}{3}\approx\frac{1}{6}\cdot\left(2\cdot 7^k\right)$$



したがって、k が大きいときは予想通りとなる。

一般には k が大きくなれば $\dfrac{C}{f(0)}=1-\dfrac{b}{f(0)(1-a)}$ 倍になることが分かる。

4　個体群生長の抑制モデルとロジステック方程式

個体群生態学では、離散的な個体数と時間を連続量で近似して考察する。いま、個体数 N の個体群において、その増加が全個体数に比例すると仮定する。$r(>0)$ を増加係数とし、一定とするとき、次の微分方程式が成り立つ。

$$\frac{dN}{dt}=rN$$

変数分離形であり、N で割って積分すると

$$\int\frac{dN}{N}=r\int dt \qquad \log N=rt+c \qquad N=Ke^{rt}$$

一般解は指数関数となり時間とともに個体数爆発となる（Malthus 生長モデル）。

そこでこの個体数増加をおさえる抑制因子を含む新たな増加環境を考察する。

新たな増加環境が満たす要件は①～③が考えられる。

① 個体数 $N=0$ のときは増加率 0

② 収納環境には限度があり、それを K とする

③ $N \to K$ のとき増加率は減少する

以上の条件を満たす個体群生長モデルは次の通りである。

$$\frac{dN}{dt} = rN \cdot \left(1 - \frac{1}{K} \cdot N\right) \qquad \cdot\cdot\cdot ⑧ \qquad K：環境収容率$$

$k = \dfrac{r}{K}$ とおくと　　⑧式は　　$\dfrac{dN}{dt} = N\left(r - kN\right)$　・・・⑨

$r - kN$ は固体増加を抑制する因子である。

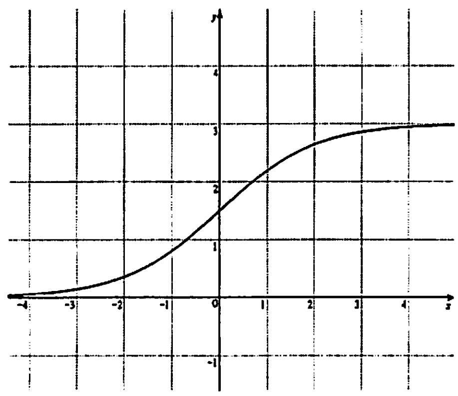
⑨を解くには、辺々を右辺の式で割って、部分分数分解し積分する。

$$\frac{1}{r}\int\left\{\frac{1}{N} + \frac{k}{r - kN}\right\}dN = \int dt \qquad \left\{\log N - \log\left(r - kN\right)\right\} = rt + c$$

$$\log\frac{N}{r - kN} = rt + c \qquad N = \frac{rCe^{rt}}{1 + kCe^{rt}} = \frac{kKC}{kC + e^{-rt}} = \frac{K}{1 + \dfrac{1}{kC}e^{-rt}}$$

$t \to \infty$　のとき　$N \to K$

右図は$y = \dfrac{3}{1 + e^{-x}}$ のグラフである。時間の経過とともに、Kに近づくことが分かる。これは生長が飽和状態になることを意味する。



微分方程式⑧を差分方程式に変換する。

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{N_{i+1} - N_i}{\Delta t} = rN_i(1 - \frac{1}{K} \cdot N_i)$$

$$N_{i+1} = N_i + rN_i\left(1 - \frac{1}{K} \cdot N_i\right)\Delta t = \left(1 + r\Delta t\right)N_i\left(1 - \frac{r\Delta t}{1 + r\Delta t} \cdot \frac{1}{K}N_i\right) \qquad \cdot\cdot\cdot ⑩$$

ここで　$X_i = \dfrac{r\Delta t}{1 + r\Delta t} \cdot \dfrac{1}{K}N_i$　　$s = 1 + r\Delta t$　とおけば

⑩は　$X_{i+1} = sN_i\left(1 - N_i\right)$　　$t_n = t_0 + n\Delta t$　・・・⑪

初期値$N_0\left(0 < N_0 < 1\right)$、$s$ の値を与えると時間経過とともにN_i を求められる。

⑪式はロジスティック方程式と呼ばれ、P.F.Verhulst（仏、1804~1849）が発案したものである。差分方程式は生物個体数の増減が離散的に変化する様子を自然にモデル化するのに有効といえる。

4　ライフ・ゲームとセルラー・オートマトン

ライフ・ゲームという一人遊びがある。これは「サイエンティフック・アメリカン」誌に 1970 年 10 月号に Cambridge 大の J .H.Conway（単純群の発見者として有名）が発表したもので当時計算機科学に多大な反響を及ぼした。

このゲームを生物細胞の増殖モデルとして考える。いま、格子状の盤面の一区画のマス目Ｐを中心に、隣接する８区画を近傍（Moor 近傍）と呼ぶことにする。近傍の各区画には細胞があるかないかの２状態がある。近傍の細胞数が中心Ｐの細胞の生死を決めていくルールのもとに増殖が進むのがこのモデルの特徴である。

x_1	x_2	x_3
x_4	P	x_5
x_6	x_7	x_8

近傍にある細胞数を n とする。細胞がある場合は区画に●を記入する。まず、初期の細胞の配置パターンを決めておく。

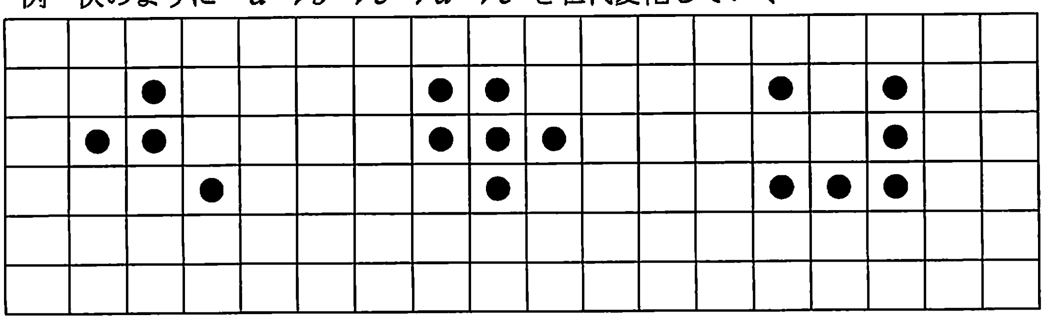
次に、１サイクル毎に、各区画の状態をチエックし、次の３つのルールで同時に変えていく。この操作は無限に繰り返され、パターンは安定状態（定常状態）か振動か発散かいずれかとなる。

① $n=2,3$ ならばＰにある細胞はそのまま生存する

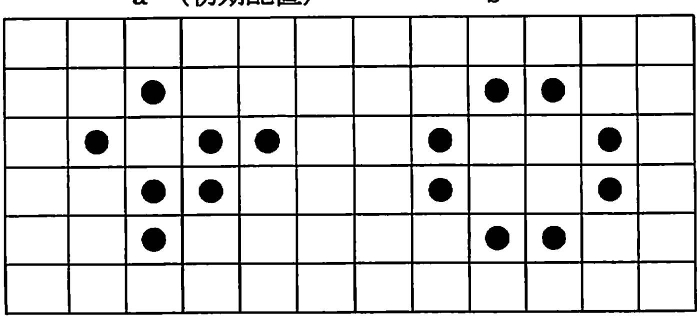
② $n=3$ でＰに細胞がないとき、新たな細胞がＰに誕生する（●を置く）

③ $n\leq 1$ または $4\leq n$ のとき、Ｐに細胞があればそれは死滅する（取り除く）

例　次のように　$a\rightarrow b\rightarrow c\rightarrow d\rightarrow e$　と世代変化していく



a （初期配置）　　　b　　　c



d　　　e（定常状態「池」）

この場合、初期配置から５世代目で定常状態になることが分かる。

ライフゲーム・モデルは、固体群生長の環境は密であっても、疎であっても個体は生存していけないし、丁度適切な数のときに生長が保障されるものである。

一般に、入力に応じて一定の規則で有限の状態遷移が起こりある仕事をしていく機械を有限オートマトンという。卑近な例としては自動販売機がある。

どういうパターンに生長するかは初期配置と生成規則で決まる。そのパターン変化をコンピュータ・シミュレーションで求めた結果には興味津々なことが沢山ある。

参考文献

・G.Martin(一松信訳):別冊サイエンス Scientific American、数学ゲームⅠ,日本経済新聞社,1979