

Clustering and Relation with Neighbors in Population Dynamics: Expansions of Individual-based First Principle Derivation

RIMS2006 E-group

*大竹 洋平¹ · **久保田 聡 · ***黒田 昌孝 · ****伏見 昭秀

* 東京大学大学院 情報理工学系研究科 数理情報学専攻.

** 広島大学大学院 理学研究科 数理分子生命理学専攻.

*** 早稲田大学大学院 理工学研究科 数理科学専攻.

**** 農業・食品産業技術総合研究機構 近畿中国四国農業研究センター.

*Yo-Hey OTAKE , **Satoshi KUBOTA , ***Masataka KURODA
and ****Akihide FUSHIMI

** Department of Mathematical Informatics, Graduate School of
Information Science and Technology, University of Tokyo.*

*** Department of Mathematical and Life Sciences, Graduate School of
Science, Hiroshima University.*

**** Department of Mathematical Sciences, Graduate School of Science and
Engineering, Waseda University.*

***** National Agricultural Research Center for Western Region.*

¹Corresponding author.

Address: Ce-605, Institute of Industrial Science, University of Tokyo. 4-6-1 Komaba, Meguro-ku, Tokyo
153-8505 JAPAN

E-mail: yoheyo@sat.t.u-tokyo.ac.jp

Abstract

The Law of density dependent effect in population dynamics is the central problem in ecological researches. First principle derivation is the method for deriving the law of population dynamics. In this paper, we discuss the applicability of first principle derivation and derive another model. After reviewing successful examples, we extend individual based first principle derivation by Royama and discuss the extendability. For renewed model, we use unimodal interaction functions derived from economic phenomena. By this function, we can derive Holling's Type III model. We enable not only to derive renewed model but also to discuss time evolution inclusively through bifurcation analysis. After all, we make a point that it is important to call into account economical clustering and relations with neighbors when we discuss the first principle derivation.

目次

1	Introduction: reproduction	3
1.1	First principle derivation on individual-based framework	5
1.1.1	Example of first principle derivation 1: Ricker model	6
1.1.2	Example of first principle derivation 2: Skellam model	7
1.2	Site-based framework	9
1.2.1	Example: Ricker model derived by site-based framework	10
1.2.2	Example: Skellam model derived by site-based framework	11
1.2.3	Example: Hassell model derived by site-based framework	12
1.2.4	Example: Generalized competition model derived by site-based framework	14
1.2.5	Example: ramp model derived by site-based framework	14
1.2.6	Example: Beverton-Holt model derived by site-based framework	15
1.3	Contents of this paper	16
2	Reconsideration of first principle derivation from economic behavior	17
2.1	Reconsideration of placement	18
2.2	Reconsideration of interaction	18
2.2.1	Economy of scale	19
2.2.2	Share of revenues	20
2.2.3	Synthesis of above discussions: unimodal $r(k)$	21
3	Limitation of first principle derivation	22
3.1	Tent model and its modification	22
3.2	Difficulty of first principle derivation	26
4	Numerical derivation of $f(a_t)$ in case of unimodal interaction function	27
5	Dynamics of population	29
5.1	Bifurcation analysis and classification of map	29
5.1.1	In case of $f(a_t)$ from sigmoid	31
5.1.2	In case of $f(a_t)$ from modified tent	32
5.2	Stability analysis of fixed point $a_t = 0$	34
5.2.1	Fixed point in $f(a_t)$ from sigmoid	38
5.2.2	Fixed point in $f(a_t)$ from modified tent	39
6	Conclusion and future works	40

1 Introduction: reproduction

生物の再生産ダイナミクス

$$a_{t+1} = f(a_t) \quad (1)$$

については、さかんに研究が進められてきた。 a_t とは、ある時刻 t における個体数である。それによって、次の時刻 $t+1$ における個体数が決定されると考えるものである。これは、最もシンプルな一種系の離散時間個体数変動モデルである。古くは、Malthus の人口論における「人口は、幾何級数的に増加する」という記述も、

$$a_{t+1} = f(a_t) := ra_t \quad (2)$$

を想定していた。ここで、 r は人口成長を表現する定数である。この (差分) 方程式の解として、

$$a_t = r^t a_0 \quad (3)$$

が得られる。 a_0 は初期値で、時刻 0 における人口である。 $r > 1$ を考えれば、人口は指数関数的に増加することがわかる。しかし、人口はある程度までは指数関数的に増加するものの、「食糧生産は、算術級数的に増加する」わけだから、いずれ環境集容量に近づくとつれ、指数関数的な人口成長は抑えられていくことになる。この人口密度が高くなりすぎると人口規模は人口成長に負の効果を与えるということを経ジスティック効果 (Logistic effect) という。それをモデル化したのが、

$$a_{t+1} = f(a_t) := ra_t(1 - a_t/K) \quad (4)$$

であらわされるロジスティック写像 (Logistic map) である。 K が環境集容量である。 May (1976)[10] は、この単純な規則から、その解として複雑な個体数変動のダイナミクスが出てくることを見出し、生態学分野でカオス (chaos) がみられることを初めて発見した。これに続き、個体数変動モデルについては盛んに研究が進められ、Ricker モデルなど様々なモデルの形が提案されてきた [2, Table 1.]。

生態学における密度効果、すなわち個体間競争についての考え方は、大きく二つに分けられる。ひとつは、共倒れ型競争 (scramble competition) と勝ち抜き型競争 (contest competition) である。数学的には、個体数変動の式 (1) が、単峰性 (unimodal) となるのが共倒れ型競争 (scramble competition)、単調増加となるのが勝ち抜き型競争 (contest competition) である。生態学的意味の詳細は「生態学辞典」[7]などを参照してもらうとして、数式によって言える生態学的意味は、以下のようなものである。共倒れ型競争 (scramble competition) は個体数が増えて密集してくると、全体としての個体数が減る効果が出ることを考えている。訳語の通り、まさに共倒れを考えたものである。一方、勝ち抜き型競争 (contest competition) は、個体数が増えて密集しても個体数の増え方が下がるだけで、個体数自体が減る効果はなく、有限の個体数へ収束する。すなわち、椅子取

りゲームのように、限られた個体数の枠を巡って個体間競争が行われるわけで、詠語の通り、まさに勝ち抜きを考えたものである。

さらに、この生物の再生産ダイナミクスを記述する (1) の関数形は、単調増加となる勝ち抜き型競争 (contest competition) については、Holling (1959a) [5] によるタイプわけ²を通して、うまく理解できる。Holling による研究 [5, 6] は、被食者-捕食者相互作用 (prey-predator interaction) において、被食者数が増加したときに捕食者がどのような反応を示すかという、機能的応答 (functional response) についてのものだが、これによる関数形の分類は、一種系の個体数変動の式 (1) についても考えることができるのである。

Holling による三つの分類を関数形でみると、

- Type I とは、正比例する関数を持つもの、
- Type II とは、上に凸 (Concave) の関数を持つもの、
- Type III とは、個体数が小さいときには下に凸 (Convex) の関数であるが、大きいときには上に凸 (Concave) の関数を持つもの

となる。

しかし、現象論的に、経験則としてこの法則が知られてはいるものの、それが個体同士のどのような相互作用によって生み出されるものなのか、という基礎付けについては、いまだ発展段階であると言わねばならない。よって、本稿のテーマとして、個体レベルの相互作用から全体レベルの個体群動態の法則を導くという仕事を発展させていこうと考える。

つまりそれは、熱力学におけるマクロな統計量・法則について、気体分子運動論から基礎付けて導出を行う統計力学に対応する。熱力学とは、熱現象について、圧力・体積・温度などの計測できるマクロな量と、それらの関係について論ずる学問であり、19世紀までに既に確立されていた。しかし、その頃はまだ原子すら発見されておらず、熱力学がどのような物質的基礎の上に成り立っているのかについての、ミクロな視点での理解はなされていなかった。20世紀に入って原子の存在が確かめられてから、熱現象も分子の集団が示す振る舞いの結果として理解できると考えられるようになった。運動する原子・分子というミクロな物質の集団が示す統計的性質から、マクロな統計量である熱力学的諸関数を導出することを試みて確立されたのが、統計力学である³。この統計力学の構築に対応することを、生態学の個体数変動について試みようとするものである。個体数変動というマクロな法則を、個体間相互作用というミクロなレベルの関係性から導出するということである。

個体数変動について生態学では密度効果を中心に議論が進められてきている。密度効果とは、種内あるいは種間の相互作用を指すわけで、そのモデリングこそが個体群動態の数理的研究の主体とも考えられる。さらに、密度効果は本来、個体分布というミクロな基礎付けによって決定されるものであり、そこから密度効果というマクロな効果を議論するこ

²ここに、Holling type1,2,3 の解説を簡単に入れた。

³? コメント: 統計力学の説明と、それとの対応を詳しく説明すべきであると、生物の人にコメントされたため、やや冗長な説明を加えている。

とは、非常に重要な問題である。よって、本稿では密度効果の数理モデリングを議論していくことになる。

1.1 First principle derivation on individual-based framework

First principle による個体数変動の式 (1) の導出の考え方は、大きく二つに分けられる。一つは、個体ベースで考える individual-based framework で、もう一つは、個体 (集団) のいる場所をベースに考える site-based framework である。それらのモデル化の考え方は、ミクロレベルではそれぞれ共倒れ型競争 (scramble competition) と勝ち抜き型競争 (contest competition) に対応するようにも思われるが、導出されるマクロな法則 (1) としては、共倒れ型 (scramble competition) と勝ち抜き型 (contest competition) のいずれも可能であり、本来、考えているレベルが異なるものである。

本節では、Royama (1992)[12] にもとづき、individual-based framework を紹介する。続いて次節では、Brännström & Sumpter (2005)[2] にもとづき、site-based framework を紹介する。ちなみに、本論文で検討するのは、特に individual-based framework である。

Royama (1992)[12] は、生物集団の個体分布が密度効果に影響を与え、それがその生物の再生産ダイナミクスを生み出すということから、個体分布と密度効果をもとにした導出を試みた。それは、

$$a_{t+1} = f(a_t) := a_t \sum_{k=0}^{\infty} p_k r(k) \quad (5)$$

と表される。ここで、 p_k は近傍に k 個体いる個体の分布関数、 $r(k)$ は k 個体の相互作用による再生産をあらわす関数である。この式が意味するところを説明しよう。既に a_t 個体いるとして、その各個体がある一定の規則にしたがって空間 (平面) 上に配置する。ある個体からみて一定の距離 d の中に入ってくる個体の数を p_k として数え上げる。したがって、周囲に k 個体いるという可能性は最初の配置の規則によって確率的に決まってくるものである。個体間相互作用、密度効果は d の距離に入る個体数によって決まってくると仮定し、その相互作用の結果として、その個体からどれだけの再生産が行われるかを定める関数を $r(k)$ とする。 k がとる値は 0 以上の全ての整数⁴が考えられるため、(5) のような式を考えれば、次の世代の個体数 a_{t+1} が確率変数の期待値として求まることになる。

このような定式化によって、配置規則 (とそれによって決まる周囲の個体数) と、相互作用関数を定めることによって、再生産関数 (1) を導出する手法を First principle derivation という。individual-based framework の概念を示す模式図は、Royama (1992)[12] ある。その図を図 1 に掲載しておこう。

⁴ちなみに、ある世代 t での個体数は a_t であるため、 k の範囲は、0 以上 a_t 以下で十分と考えられる。しかし、後に議論するように、無限級数が重要にもなるので、このままの形でおいておく。しかし、無限級数によって議論の難しさが出てきてしまう場合もあるので、その時の解決策のひとつとして $k \in [0, a_t]$ で考えてもよいことを考慮に入れておけばいいかもしれない。

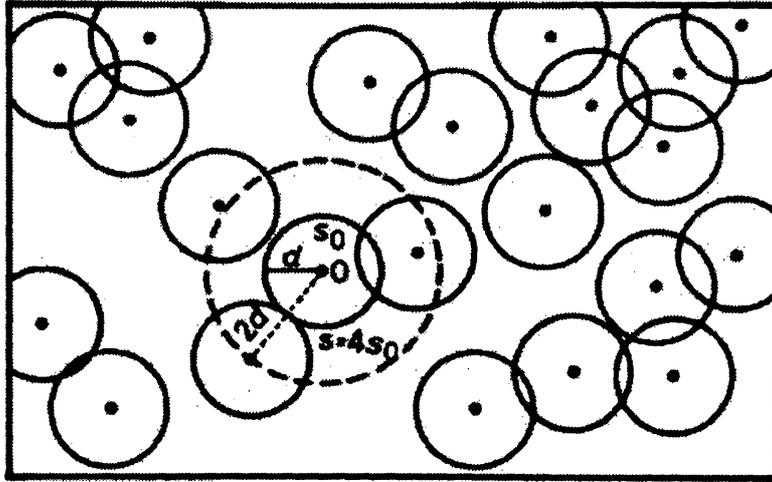


図 1: An illustration of individual-based framework [12, Figure4.2].

1.1.1 Example of first principle derivation 1: Ricker model

この First principle derivation が成功した例としては, Royama (1992)[12] にもあるような, Ricker model がある. それは,

$$a_{t+1} = f(a_t) := a_t \exp(r(1 - a_t/K)) \quad (6)$$

とあらわされる Logistic model (4) と似た写像である [11]. Ricker model について First principle derivation を行うには,

- 配置規則としてはランダムなもの
- 相互作用関数としては

$$r(k) = bc^k \quad (7)$$

のような, 個体数 k の相乗効果を考えるもの

を使えばよい. 配置規則をランダムだとすると, 周囲に k 個体いる確率は, Poisson 分布 (その確率分布関数は, 平均 λ のとき $p(k) = \lambda^k \exp(-\lambda)/k!$) にしたがう. 詳しく説明しよう. ある個体に相互作用として影響してくる範囲は, 距離 d であるから, 半径 d の円内に入ってくる個体数を数えることになる. その面積を s とする. 全個体 a_t を配置する全面積を A とすれば, 面積比 s/A に入る個数を考えることになるから, 平均 sa_t/A 個体が相互作用に影響を及ぼす個体数であることがわかる. 面積が十分に広い, すなわち $A \rightarrow \infty$ であるから, 相互作用に影響する個体数 k は, a_t 個体をランダムに配置していたことから, 平均 sa_t/A の Poisson 分布にしたがうことになる. すなわち

$$p_k = \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} \quad (8)$$

である。

一方、個体間相互作用 $r(k) = bc^k$ についても考えておこう。相互作用が及ぶ範囲に、自分以外全くいないとき ($k=0$ である) には、 $r(k=0) = b$ である。 $0 < c < 1$ ならば、範囲内にいる個体数が1増えると c だけの割引率にしたがって、(資源競争もしくは他の何らかの競合が起こる要因により) 再生産可能性が減少していくような状況を考えている。ちなみに、もちろん $c > 1$ の場合も考えられる。それはまた別のモデルを導出できることになり、それらを統一的に説明するモデルもある (Royama (1992)[12], Brännström & Sumpter (2005) [2])。いずれの場合も、 $r(k)$ は単調な関数である。実は本稿の一番の論点は、この $r(k)$ の形がそのような単調なものなのか、という問いである⁵。

これらを、(5)に代入し式変形すると、

$$\begin{aligned} f(a_t) &= a_t \sum_{k=0}^{\infty} p_k r(k) \\ &= a_t \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} bc^k \\ &= ba_t \exp(-sa_t/A) \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(csa_t/A)^k}{k!} \end{aligned} \quad (9)$$

となる。ここで、無限級数を初等関数に対応付ける公式

$$\sum_{k=0}^{\infty} \frac{(m)^k}{k!} \simeq \exp(m) \quad (10)$$

を使えば、式(9)はさらに式変形できて、

$$\begin{aligned} a_{t+1} &= ba_t \exp(-sa_t/A) \exp(csa_t/A) \\ &= ba_t \exp(-(1-c)sa_t/A) \\ &= a_t \exp(\log(b) - (1-c)sa_t/A) \\ &= a_t \exp \left[\log(b) \left\{ 1 - \frac{(1-c)sa_t}{A \log(b)} \right\} \right] \end{aligned} \quad (11)$$

が得られる。最後に、式(11)を成長に関する係数 $r = \log(b)$ と環境許容量 $K = \frac{A \log(b)}{(1-c)s}$ で置き換えれば⁶、Ricker model(6)が得られる。これが、First principle derivationの成功した典型例である。

1.1.2 Example of first principle derivation 2: Skellam model

Royama(1992)[12]は、勝ち抜き型競争 (contest competition) のモデルは導出されていないと述べているが、Brännström & Sumpter (2005) [2]は、勝ち抜き型競争 (contest

⁵この文章は本論文の出発点を明らかにしているため、ここで脚注から本文に移行しました。

⁶?希望：もし紙幅が許せば、この辺の導出・Logisticとの対応付けなども書いておきたいが、特に重要な議論ではない。

competition) に分類される Skellam model が簡単に導出されるとしている。Skellam model とは、

$$a_{t+1} = f(a_t) := K(1 - \exp(-ra_t)) \quad (12)$$

とあらわされる。Logistic model や Ricker model などでは写像を表す関数の形が単峰 (unimodal) なものであるのに対し、これは、単調増加型の関数である⁷点が異なる。こちらの導出では、 $r(k) = \frac{b}{k+1}$ を使っている。先ほどの Ricker model が k 個体の相乗効果であったのに対し、 k 個体という数に反比例するという形をとっている。しかし、いずれにしても、 $r(k)$ は k の単調減少関数であることに変わりはない。

整理しておくと

- 配置規則としてはランダム (すなわち、 p_k は Poisson 分布 (8))
- 相互作用関数としては

$$r(k) = \frac{b}{k+1} \quad (13)$$

を考えることになる。

実際に (5) に代入し式変形すると、

$$\begin{aligned} a_{t+1} &= a_t \sum_{k=0}^{\infty} p_k r(k) \\ &= a_t \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} \frac{b}{k+1} \\ &= ba_t \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{(k+1)!} \\ &= ba_t \frac{A}{sa_t} \exp(-sa_t/A) \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^{k+1}}{(k+1)!} \\ &= b \frac{A}{s} \exp(-sa_t/A) \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^{k+1}}{(k+1)!} \\ &= b \frac{A}{s} \exp(-sa_t/A) \left\{ \sum_{k=1}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^k}{(k)!} \right\} \\ &= b \frac{A}{s} \exp(-sa_t/A) \left\{ \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^k}{(k)!} - 1 \right\} \end{aligned} \quad (14)$$

となる。ここで、無限級数を初等関数に対応付ける公式 (10) を使って、式 (14) を変形すれば、

$$\begin{aligned} a_{t+1} &= b \frac{A}{s} \exp(-sa_t/A) \{ \exp(sa_t/A) - 1 \} \\ &= b \frac{A}{s} \{ 1 - \exp(-sa_t/A) \} \end{aligned} \quad (15)$$

⁷ $f(a_t)$ の関数の形と、勝ち抜き型競争 (contest competition) ・共倒れ型競争 (scramble competition) の対応付けについては、Introduction の中で最初に scramble と contest を紹介するときの説明にまとめました。

が得られる。最後に、式(15)を成長に関する係数 $r = \frac{s}{A}$ と環境許容量 $K = b \frac{A}{s}$ を使って置き換えれば、Skellam model (12) が得られる。

1.2 Site-based framework

前節でみてきたような導出は、first principle derivation の典型例である。これらの考えは、個体間相互作用が individual-based で行われると考えたものだから、生態学で考えられてきた共倒れ型競争 (scramble competition) のような状況を想定すると、うまく対応付けられる。一方、勝ち抜き型競争 (contest competition) については、site-based な状況を想定してその相互作用を書いてやる必要がある。勝ち抜き型競争 (contest competition) の状況を想定した導出については、Brännström & Sumpter (2005)[2] が詳しい。site-based framework では、上記二つのモデル (Ricker model ならびに Skellam model) を導出し、かつ、Hassell model, ramp model, Beverton-Holt model なども導出することに成功している⁸。その導出例を簡単にまとめておきたい。モデルの詳細については踏み込まないが、式としては、

$$a_{t+1} = f(a_t) := n \sum_{k=0}^{\infty} q_k \phi(k) \quad (16)$$

の形になる。表記法は、Brännström & Sumpter (2005)[2] とは異なるが、 n は site の数、 q_k は k 個体存在する site の分布関数、 $r(k)$ は k 個体いる site 内での相互作用による再生産関数を表わしている。Brännström & Sumpter (2005) [2, Figure 1] では、site-based framework について模式的に示してある。その図を図2に掲載しておこう。これを、individual-based

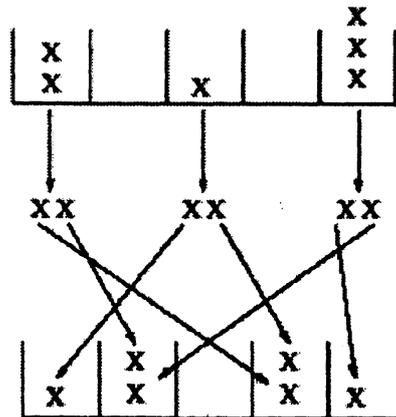


図2: An illustration of site-based framework [2, Figure 1].

の場合の (5) や図1などと比べると相違が確認できるだろう。

⁸? 欲を言えば：他の参考文献，すなわち Sumpter の他の論文も Citation できたらよい。考えておきたい。

では、順に導出例をまとめていこう。⁹

1.2.1 Example: Ricker model derived by site-based framework

Ricker model (6) については、1.1.1 小節にて、individual-based framework を使って導出していたが、これは site-based framework によっても導出できることを示そう。

ここでは、 q_k として Poisson 分布を使う。それは、Ricker model では、配置規則としてはランダムなものと考えていたためである。式 (8) の分布型と対応し、

$$q_k = \frac{(a_t/n)^k \exp(-a_t/n)}{k!} \quad (17)$$

である。ここで、 $s/A = 1/n$ として対応させている。さらに、 $\phi(k)$ としては、

$$\phi(k) = \begin{cases} b & (\text{if } k = 1), \\ 0 & (\text{otherwise}) \end{cases} \quad (18)$$

を使う。これは、 $k = 1$ のときのみ b だけ再生産が行われるものである。まとめると、

- q_k : Poisson 分布 (17) (これは、負の二項分布において、パラメータ (parameter) $\lambda = 1$ としたものである.)
- $\phi(k)$: (18)

であり、これらを (16) に代入してみよう。

$$\begin{aligned} f(a_t) &= n \sum_{k=0}^{\infty} q_k \phi(k) = n \sum_{k=0}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^k \exp(-a_t/n)}{k!} \times \phi(k) \right\} \\ &= n \exp(-a_t/n) \sum_{k=0}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^k}{k!} \times \phi(k) \right\} \\ &= n \exp(-a_t/n) \sum_{k=1}^1 \left\{ \frac{(a_t/n)^k}{k!} \times b \right\} \\ &= n \exp(-a_t/n) \frac{a_t/n}{1!} \times b \\ &= b a_t \exp(-a_t/n) \end{aligned} \quad (19)$$

$$= a_t \exp(\log(b) - a_t/n) \quad (20)$$

ここで、 $\log(b) = r$, $n = \frac{K}{r}$ とおけば、Ricker model(6) が導出できたことがわかる。

individual-based framework との導出の違いを比べてみると、導出法に対する理解が深まるだろう。

⁹この節、導出例については、全て Appendix にするというのもありだと思います。本論文の趣旨からは若干それているのに、分量ばかり食うからです。

ちなみに、Royama の individual-based framework における reproduction function $r(k)$ と site-based framework における interection function $\phi(k)$ とは、 $r(k) = \phi(k+1)/(k+1)$ という対応関係があるという [2]. よって、1.2.1 小節で $r(k) = bc^k$ としていたことから、 $\phi(k) = kr(k-1) = kbc^{k-1}$ が得られる。ただし、もともと $r(k)$ は $k \geq 0$ で定義されていたから、ここで得られた $\phi(k)$ は $k \geq 1$ で定義される。よって、 $\phi(0) = 0$.

整理すると、

$$\phi(k) = \begin{cases} kbc^{k-1} & (k \geq 1), \\ 0 & (\text{otherwise}). \end{cases} \quad (21)$$

であり、これを使って、 $c = 0$ ($c \rightarrow 0$ の極限をとるとしてもよい) とすれば、Ricker model が得られることを示そう。

(17), (21) を (16) に代入すると、

$$\begin{aligned} f(a_t) &= n \sum_{k=0}^{\infty} q_k \phi(k) = n \sum_{k=0}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^k \exp(-a_t/n)}{k!} \times \phi(k) \right\} \\ &= n \exp(-a_t/n) \sum_{k=1}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^k}{k!} \times kbc^{k-1} \right\} \\ &= bn \exp(-a_t/n) \sum_{k=1}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^k}{(k-1)!} \times c^{k-1} \right\} \\ &= bn \exp(-a_t/n) \frac{a_t}{n} \sum_{k=1}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^{k-1}}{(k-1)!} \times c^{k-1} \right\} \\ &= ba_t \exp(-a_t/n) \sum_{k=0}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t c/n)^k}{k!} \right\} \\ &= ba_t \exp(-a_t/n) \exp(a_t c/n) \\ &= ba_t \exp\{(c-1)a_t/n\} \end{aligned} \quad (22)$$

となる。ここで、 $c = 0$ とすると (19) に一致して、Ricker model (6) が得られたことになる。

1.2.2 Example: Skellam model derived by site-based framework

続いて、Ricker model と同様、individual-based framework でも導出した Skellam model を site-based framework で導出してみよう。

Skellam model においては、 $\phi(k)$ として、 $k \neq 0$ のときに、 b だけ再生産が行われるものを考える。すなわち、

$$\phi(k) = \begin{cases} b & (\text{if } k \geq 1), \\ 0 & (k = 0) \end{cases} \quad (23)$$

である。

整理すると、

- q_k : Poisson 分布 (17)
- $\phi(k)$: (23)

であり, これらを (16) に代入すると,

$$\begin{aligned}
 f(a_t) &= n \sum_{k=0}^{\infty} q_k \phi(k) = n \sum_{k=0}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^k \exp(-a_t/n)}{k!} \times \phi(k) \right\} \\
 &= n \exp(-a_t/n) \sum_{k=0}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^k}{k!} \times \phi(k) \right\} \\
 &= n \exp(-a_t/n) \sum_{k=1}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^k}{k!} \times b \right\} \\
 &= n \exp(-a_t/n) \left\{ \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(a_t/n)^k}{k!} \times b - \sum_{k=0}^0 \frac{(a_t/n)^k}{k!} \times b \right\} \\
 &= bn \exp(-a_t/n) \{ \exp(a_t/n) - 1/0! \} \\
 &= bn \{ 1 - \exp(-a_t/n) \}
 \end{aligned} \tag{24}$$

ここで, $bn = K$, $n = \frac{1}{r}$ とおけば, (24) は Skellam model(12) へと変形できることがわかる.

1.2.3 Example: Hassell model derived by site-based framework

ここからは, individual-based framework では導出できなかったが, site-based framework によって導出可能になったものを例示していこう.

まずは, Hassell model を導出する. それは,

$$a_{t+1} = f(a_t) := \frac{k_1 a_t}{(1 + k_2 a_t)^c} \tag{25}$$

であらわされる. これは, 共倒れ型競争 (scramble competition) と勝ち抜き型競争 (contest competition) を統一するモデルとして提出されていた [4].

これを導出するには,

- q_k として, 負の二項分布を使う. すなわち,

$$q_k = \frac{\lambda^\lambda \Gamma(k + \lambda)}{\Gamma(\lambda) \Gamma(k + 1)} \frac{(a_t/n)^k}{(\lambda + a_t/n)^{k+\lambda}} \tag{26}$$

である. ここで, $\Gamma(\lambda)$ とは, ガンマ関数

$$\Gamma(\lambda) = \int_0^{\infty} t^{\lambda-1} e^{-t} dt \tag{27}$$

のことである. (これは, 階乗の拡張に対応する.)

• $\phi(k)$: (18).

これらを, (16) に代入すると,

$$\begin{aligned}
 f(a_t) &= n \sum_{k=0}^{\infty} q_k \phi(k) \\
 &= n \sum_{k=0}^{\infty} \frac{\lambda^\lambda \Gamma(k+\lambda)}{\Gamma(\lambda) \Gamma(k+1)} \frac{(a_t/n)^k}{(\lambda + a_t/n)^{k+\lambda}} \phi(k) \\
 &= n \sum_{k=1}^1 \frac{\lambda^\lambda \Gamma(k+\lambda)}{\Gamma(\lambda) \Gamma(k+1)} \frac{(a_t/n)^k}{(\lambda + a_t/n)^{k+\lambda}} b \\
 &= n \frac{\lambda^\lambda \Gamma(\lambda+1)}{\Gamma(\lambda) \Gamma(2)} \frac{(a_t/n)}{(\lambda + a_t/n)^{\lambda+1}} b \\
 &= \frac{\lambda^\lambda \Gamma(\lambda+1)}{\Gamma(2) \Gamma(\lambda)} \frac{a_t}{(\lambda + a_t/n)^{\lambda+1}} b \\
 &= \lambda^{\lambda+1} \frac{a_t}{(\lambda + a_t/n)^{\lambda+1}} b \\
 &= ba_t \left(\frac{\lambda}{\lambda + a_t/n} \right)^{\lambda+1} \\
 &= \frac{ba_t}{\left(1 + \frac{1}{n\lambda} a_t\right)^{\lambda+1}} \tag{28}
 \end{aligned}$$

が得られる。ここで, $b = k_1$, $\frac{1}{n\lambda} = k_2$, $\lambda + 1 = c$ とおけば, Hassell model (25) が導出できたことがわかる。

ここで, Hassell model が共倒れ型競争 (scramble competition) と勝ち抜き型競争 (contest competition) を包括的に説明するモデルだったことに注意しておきたい。Hassell model の導出は q_k として負の二項分布を使っていたが, その分布 (26) において $\lambda \rightarrow \infty$ の極限をとったものが, Poisson 分布なのであった。Hassell model の導出の, 1.2.1 小節の Ricker model の導出との相違点は, q_k の分布型のみであるから, 導出された Hassell model (25) において, $\lambda \rightarrow \infty$ の極限をとれば, Ricker model (6) に一致するはずである。実際, (28) を式変形し,

$$\begin{aligned}
 f(a_t) &= \frac{ba_t}{\left(1 + \frac{1}{\lambda} \frac{a_t}{n}\right)^{\lambda+1}} \\
 &= \frac{ba_t}{\left(1 + \frac{1}{\lambda} \frac{a_t}{n}\right) \left(1 + \frac{1}{\lambda} \frac{a_t}{n}\right)^{\frac{\lambda n}{a_t} \frac{a_t}{n}}} \tag{29}
 \end{aligned}$$

とし, $\lambda \rightarrow \infty$ とすると, $\left(1 + \frac{1}{\lambda} \frac{a_t}{n}\right) \rightarrow 1$ と収束するし, 同時に $\frac{\lambda n}{a_t} \rightarrow \infty$ だから $\left(1 + \frac{1}{\lambda} \frac{a_t}{n}\right)^{\frac{\lambda n}{a_t}} \rightarrow e$ と収束する。したがって, (29) は,

$$f(a_t) = \frac{ba_t}{1e^{\frac{a_t}{n}}} = ba_t \exp(-a_t/n) \tag{30}$$

と収束し, Ricker model (6) に一致することがわかる。

1.2.4 Example: Generalized competition model derived by site-based framework

続いて, 1.2.3小節の Hassell model 同様, 共倒れ型競争 (scramble competition) と勝ち抜き型競争 (contest competition) を包括的に説明するモデルとして, Brännström & Sumpter (2005) [2] で提案されている

$$a_{t+1} = f(a_t) := bn \exp(-a_t/n) \frac{\exp(ha_t/n) - 1}{h} \quad (31)$$

を導出する.

この導出では,

- q_k : Poisson 分布 (17)
- $\phi(k)$: 次式で表わされるもの

$$\phi(k) = \begin{cases} bh^{k-1} & (\text{if } k \geq 1), \\ 0 & (k = 0) \end{cases} \quad (32)$$

を使う. ここで, $0 < h < 1$ である. これらを, (16) に代入すると,

$$\begin{aligned} f(a_t) &= n \sum_{k=0}^{\infty} q_k \phi(k) = n \exp(-a_t/n) \sum_{k=0}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^k}{k!} \times \phi(k) \right\} \\ &= n \exp(-a_t/n) \sum_{k=1}^{\infty} \left\{ \frac{(a_t/n)^k}{k!} bh^{k-1} \right\} \\ &= bn \exp(-a_t/n) \frac{1}{h} \sum_{k=1}^{\infty} \left\{ \frac{(ha_t/n)^k}{k!} \right\} \\ &= bn \exp(-a_t/n) \frac{\exp(ha_t/n) - 1}{h} \end{aligned} \quad (33)$$

となり, (31) が得られた.

1.2.5 Example: ramp model derived by site-based framework

続いて, ramp model を導出する. それは, 以下の式で表わされる [2].

$$f(a_t) := \begin{cases} ba_t & (\text{if } 0 \leq a_t < n), \\ nb & (\text{otherwise}). \end{cases} \quad (34)$$

これは,

• q_k は、以下の式¹⁰。

$$q_k = \begin{cases} 1 - a_t/n + [a_t/n] & k = [a_t/n], \\ a_t/n - [a_t/n] & \text{if } k = [a_t/n] + 1, \\ 0 & \text{otherwise.} \end{cases} \quad (35)$$

• $\phi(k)$: $k \neq 0$ のときに、 b だけ再生産が行われるもの。(23) である。

これらを、(16) に代入すると、

$$\begin{aligned} f(a_t) &= n \sum_{k=0}^{\infty} q_k \phi(k) \\ &= n \left\{ \sum_{k=[a_t/n]} (1 - a_t/n + [a_t/n]) \phi(k) + \sum_{k=[a_t/n]+1} (a_t/n - [a_t/n]) \phi(k) \right\} \end{aligned} \quad (36)$$

が得られる。ここで、 $0 \leq a_t < n$ とそれ以外るときで場合わけをする。

(a) $0 \leq a_t < n$ のとき。 $[a_t/n] = 0$ であるから、(36) は以下のようにになる。

$$\begin{aligned} f(a_t) &= n \left\{ \sum_{k=0} (1 - a_t/n) \phi(k) + \sum_{k=1} (a_t/n) \phi(k) \right\} \\ &= n \left\{ \sum_{k=0} (1 - a_t/n) 0 + \sum_{k=1} (a_t/n) b \right\} \\ &= ba_t. \end{aligned} \quad (37)$$

(b) $n \leq a_t$ のとき。 $[a_t/n] > 0$ であるから、(36) は以下のようにになる。

$$\begin{aligned} f(a_t) &= n \left\{ \sum_{k=[a_t/n]} (1 - a_t/n + [a_t/n]) b + \sum_{k=[a_t/n]+1} (a_t/n - [a_t/n]) b \right\} \\ &= n \{ (1 - a_t/n + [a_t/n]) + (a_t/n - [a_t/n]) \} b \\ &= nb. \end{aligned} \quad (38)$$

(37), (38) はすなわち、ramp model (34) を表わしており、first principle によって導出できたことになる。

1.2.6 Example: Beverton-Holt model derived by site-based framework

続いて、Beverton-Holt model を導出する。Beverton-Holt model とは、

$$a_{t+1} = f(a_t) := \frac{k_1 a_t}{1 + k_2 a_t} \quad (39)$$

で表わされる。

これは、

¹⁰図示しなくても、わかりますか？

- q_k : 幾何分布 (負の二項分布においてパラメータ (parameter) $\lambda = 1$ とおいたもの) を使う. すなわち,

$$\begin{aligned} q_k &= \left[\frac{\lambda^\lambda \Gamma(k+\lambda)}{\Gamma(\lambda) \Gamma(k+1)} \frac{(a_t/n)^k}{(\lambda + a_t/n)^{k+\lambda}} \right]_{\lambda=1} \\ &= \frac{(a_t/n)^k}{(1 + a_t/n)^{k+1}} = (a_t/n)^k (1 + a_t/n)^{-(k+1)} \end{aligned} \quad (40)$$

である.

- $\phi(k)$: (23).

これらを, (16) に代入すると,

$$\begin{aligned} f(a_t) &= n \sum_{k=0}^{\infty} q_k \phi(k) = n \sum_{k=0}^{\infty} \left\{ (a_t/n)^k (1 + a_t/n)^{-(k+1)} \times \phi(k) \right\} \\ &= n(1 + a_t/n)^{-1} \sum_{k=1}^{\infty} \left\{ \left(\frac{a_t/n}{1 + a_t/n} \right)^k \times b \right\} \\ &= n(1 + a_t/n)^{-1} b \times \frac{a_t/n}{1 + a_t/n} \left(1 - \frac{a_t/n}{1 + a_t/n} \right)^{-1} \\ &= bn \frac{a_t/n}{1 + a_t/n} \\ &= \frac{ba_t}{1 + a_t/n} \end{aligned} \quad (41)$$

が得られる. ここで, $b = k_1$, $1/n = k_2$ とおくと, Beverton-Holt model (42) が得られる. ちなみに, Brännström & Sumpter (2005) [2] には, q_k として幾何分布 (40) を直接使うのではなく, 負の二項分布 (26) を使って,

$$a_{t+1} = f(a_t) = bn \left(1 - \frac{\lambda^\lambda}{(\lambda + a_t/n)^\lambda} \right) \quad (42)$$

を導出した上で, 最後にパラメータ (parameter) $\lambda = 1$ とおいて, (42) に至っている.
11

1.3 Contents of this paper

前節までで, first principle derivation の成功例を, individual-based framework と site-based framework の両方についてみてきた. 次章からは, individual-based framework の範囲でどこまでの導出が可能かを議論することを試みる. その試みによって, 結果的に individual-based framework の限界をも示すことになる.

¹¹ それについては, 詳しく導出できませんでした. 数学公式集 (岩波, その他) などで調べて導出していくことがきっと可能でしょう.

本稿では、first principle derivation について、Royama (1992) の individual-based framework 中での拡張を行うことがメインテーマであり、章構成は以下のようなになる。拡張の方針は幾つかあるが、2章では、先行研究では考察されてこなかった相互作用関数を考える。続いて、3章では、2章での議論を踏まえ、individual-based framework での first principle derivation の限界について議論する。4章では、2章で出てきた新たな相互作用関数を使って、新たな時間発展のモデルを導出する。これまで紹介してきたような先行研究では、モデルの導出がメインで、実際にどのような時間発展ダイナミクスが生じるかはほとんど議論されてきていないので、5章では新たなモデルも含めダイナミクスを統一的に議論する。

2 Reconsideration of first principle derivation from economic behavior

我々は、生物の個体数変動の理論を社会・経済の問題にも適用できるように拡張もしくは改変することを考えたい。具体的には、産業や都市のサイズやその空間的な分布を意識するのだが、近代化以降の経済を考えるならば、なんらかの財が集中化していく傾向・過程をみる、ということになるかもしれない。ちなみに、経済行動の例としては、店舗、工場、会社など何をイメージしても構わない。最近の例としては、東京の秋葉原への産業集積を考えてみると良い。以前は電気街として知られたこの街は、現在ではメイド喫茶などオタクとよばれる人々を対象とした産業が集積している。そこでは、メイド喫茶が流行っているから客がたくさん来て、客がたくさん来ることからメイド喫茶が増えるという規模の経済の効果がうまれている典型例である¹²。

では、どのような拡張を考えればよいか？以下のように要約される。

1. 個体分布をランダムではなくする。
2. p_k を履歴に依存させる。
3. $r(k)$: 密度効果を単調な関数でなくする (例えば、単峰性 (unimodality) をもつ関数など)。
4. そもそも相互作用 $r(k)$ を円盤に入る個体数ではなくて、個体間の距離もしくは個体から考えた円盤の重なる面積によって考える¹³。

first principle derivation は、ある世代の個体を空間的に配置し、その上で、個体レベルの周囲との相互作用から増殖率を考え、それを全体的に足し合わせることで次世代の個体数を予測するものである。

¹²この文章は、脚注から本文へ回しました。

¹³このアイデアは入れるかどうか迷いましたが、Open problem として公開することにしました。

2.1 Reconsideration of placement

個体の分布のさせ方については、まずランダムに配置するということから始められていた。しかし、ランダムだけでなく、規則的な配置や集中的な配置など何らかの規則性を持っている場合も考えられる。ランダムに配置した場合に、周囲の個体数を数えると Poisson 分布になることは先にも述べた。集中したような配置の場合には、周囲の個体数を数え上げることに対応するものとしては、Brännström & Sumpter (2005) [2] でも提案されているように、負の二項分布

$$p_k = \frac{\lambda^\lambda \Gamma(k+\lambda)}{\Gamma(\lambda) \Gamma(k+1)} \frac{(a_t/n)^k}{(\lambda + a_t/n)^{k+\lambda}} \quad (43)$$

を使うことなどが考えられる。これが、1.である。

次に2.を説明しよう。これまで紹介してきた先行研究では、世代ごとに配置を行い、そのときに、前の世代にどこに分布していたか、という記憶は残しておかないことを考えていた。生物でいうと、世代の重なるの無い生物が想定されていたわけである。しかし、経済現象を考えるとすれば、既にどれだけどこに財が配置しているか、ということは空間移動のコストの問題から、ある程度固定されると考えた方が自然である。よって、配置の法則について何らかの履歴が残るように改良するということが考えられる。

しかし、実は、配置の法則が重要なのではなく、配置の後に個数を数え上げるプロセスの方が重要で、むしろそこが本質である。したがって、履歴依存にすべきは、個体の配置された場所ではない。個体数を考える場合には、個体の集まり具合の記憶だけで十分なのである。よって、なんらかの確率分布族の中で p_k が動くとして、その中のパラメータを時間依存にして段階的に変化していくことをモデル化するという方法が考えられる。

2.2 Reconsideration of interaction

ここまでは p_k について再考してきたが、以下では相互作用を表す関数 $r(k)$ についての考察を行う。それは密度効果とも言い換えられるが、ここまで紹介した先行研究では、全て単調（増加もしくは減少）関数のみが使われてきた ([12, 2])。前述したように、 $r(k) = b \times c^k$ ($0 < c < 1$ or $1 < c$) などが典型例である。しかし、相互作用による増殖可能性は、密度依存で競合し減少する効果とともに、アリー効果 (Allee effect) [1] のように少ないことによって減少する効果もあり、それらの両方が存在すると考えるほうが、応用面からみても優れている。このテーマについて、取り上げるのが本章であり、本稿のメインテーマである。

ここでは経済行動の発想から、相互作用関数 $r(k)$ の再検討を行っていく。すると、結果的に密度依存効果として、ロジスティック効果 (Logistic effect) とアリー効果 (Allee effect) の両方を考えた場合と同じタイプの相互作用関数 $r(k)$ が導出できる。

先ほども述べたように、大きくは二つの効果

1. 個体数が増えるにしたがってプラスとなる効果 (規模の経済),

2. 個体数が増えるにしたがってマイナスとなる効果 (競合・資源の奪い合い・分配など), を考え, それらを組み合わせることになる. 順にみていこう.

2.2.1 Economy of scale

例えば, 店の数による売り上げの変化について考えてみよう. 簡単のため二店舗の状況から考える. その二店舗が全く違う場所にあるときの, ある店舗 A の売り上げを x_A とし, 同じ業種の別の店舗 B の売り上げを x_B とする. 二店舗の顧客は完全に分離しており, 全く競合しないので, x_A と x_B とは無相関となる. 一方, 二店舗が同じ場所にあったときの売り上げはどうなるだろうか. 同じ場所にあったときの両店舗の売り上げの合計を x_{A+B} として考える. 一つの考えとしては, 同じ顧客を巡って客の取り合いとなるため, $x_{A+B} < x_A + x_B$ となるという考えもある. (これは, 次に 2. で考えることである.) しかし, ここでは, $x_{A+B} > x_A + x_B$ となるような状況を考えている. そのようなことが起こる理由を知るためには, 顧客の心理状況を考える必要がある. 顧客が何かを買いにある店 A に行ったとして, なかった場合に B でも見付けることができるというメリットや, 両方の店に一度に行けるために, 交通費・時間の節約になって, しかも選択肢が増えるという考え方もありうる. 他にも色々な状況を考慮できるが, いずれにしても, 同じ場所に複数店舗あることによって, その総売り上げが単純な売り上げの和よりも多くなることは一般に知られている. その例は, 店舗の集積だけでなく, 工場の集積, 各業種の事務所の集積など, 枚挙に暇が無いほどである. このような現象は一般に, 規模の経済 (economy of scale) とよばれている. 先ほどの店舗の例では, 何らかの相互作用項 x_{AB} (これが集積の効果である) を考えたとき, $x_{A+B} = x_A + x_B + x_{AB}$ となるということを言っている.

さて, 具体的にはどのような相互作用がありえて, 全体の総和はどう表されるだろうか. 我々が¹⁴考察したもので, 妥当と思われるものを列挙しておこう. 以下では, 個体数 k が集まっている状況で, それらの相互作用を考慮した上での, 全体の総和を関数で表している. (つまり, 一店舗の売り上げがどう変わるかではなく, 集積している地域全体の売り上げがどのような関数で表されるか, である.)

1. 相乗効果 (規模の経済) m^k ($m > 1$)
2. シグモイド … (相互作用はあるが頭打ちになる)
3. $\frac{1-c^k}{1-c}$ … 等比級数の和 (k 人目の寄与が減少していく)
4. $\log(k)$ … 期待効用 like (k 人目の寄与は減少するが頭打ちにはならない)

相乗効果を考えるというのは, ここまで紹介してきた先行研究とも一致するものである. m^k について, $m > 1$ を考えて単調増加としている. Malthus の法則と同様のものである. この相乗効果というのは, 常に指数関数的に増加していくものであり, 実際にはどこかで

¹⁴RIMS2006 研究集会中に

増加率が下がってくるのではないかと考える。例えば、産業集積のメリットはある程度大きくなるまでは続くだろうが、あまりに大きくなりすぎた場合には、顧客の数に限界があるだろうし、その他の環境収容量にも限界があるだろう。他にも、増えれば増えるほど相乗効果で売り上げが上がる状況だとすれば、誰かがもとの状態よりも努力を怠ってしまう可能性がある。その生物界における例として、働き蟻が、どんな状況であっても集団の20%はサボっている状態にあるということなどを挙げておくことができよう¹⁵。要因としては様々なものが考えられるが、その結果として、ロジスティック効果 (Logistic effect) を考えた場合の連続時間の個体数変動を表す Sigmoid 曲線を考えるのが、自然な拡張である。(これは、Introduction でも紹介したような、Malthus モデルから Logistic モデルへの拡張と対応している¹⁶。)

他にも、規模の経済はあるが、人数が増えるとその寄与が減少していくという状況は想定できる。 k 人目の寄与を c^k とし、 $0 < c < 1$ を考えれば、その状況を表していることになる。それを k 人分足し合わせたものを考えるわけだから、等比級数の和であると言える。すなわち、 $\sum_{i=1}^k c^i = \frac{1-c^{k+1}}{1-c}$ である。

ここまでの議論は、 k 人目の寄与は減少し、最終的に全員の効果が頭打ちになってしまうことを考えていた。しかし、 k 人目の寄与は減少するものの、全員の効果は頭打ちにならないという状況も考えられる。その典型例としては、 k 人目の寄与が $1/k$ もしくは $\frac{1}{k+1}$ になるような場合であり、その総和は $\log(k)$ で近似できる。これは結果的に、経済学における期待効用関数と同じようなものであることがわかるだろう。

以上のような関数が、相互作用の結果としての全員分の利得の総和を表すものの候補として挙げておくべきものであろう。

2.2.2 Share of revenues

ここまでは全体の利益の総和を考えてきたが、結局最終的に考えたいのは、各個人への利益の配分である。よって、単純に考えれば、その総利益を k 人で分配すればよい。しかし、分配という行為には少々コストがかかると考えることも妥当な考えであり、単純に $k+1$ で割ることも考えられる。

他の可能性、すなわち、人数が増えることでつぶしあいのようなことが起こって、それ以上に利益の分配にコストがかかってしまうような状況も考えられる。そのコストが大きくて、 k^2 などで割らねばならないような状況も考えられるだろう。しかし、本稿では、まず最もシンプルで解析のしやすい、 $k+1$ で割った場合に何が起こるかを見ていくことにする。

¹⁵脚注から本文に回しました

¹⁶脚注から本文に回しました。

2.2.3 Synthesis of above discussions: unimodal $r(k)$

さて、ここまでの議論を統合すると、以下のような相互作用関数 $r(k)$ が得られたことになる。

1. 相乗効果型： $\frac{m^k}{1+k}$ ($m > 1$)

2. シグモイド型：

$$\frac{1}{1 + \exp(k_1 - k)} \frac{1}{1+k} \quad (44)$$

3. 等比級数の和型： $\frac{1 - c^k}{(1-c)(1+k)}$

4. 対数関数型： $\frac{\log(k)}{1+k}$

もちろん、これらは、定数倍や平行移動のパラメータを含めて考えるべきであり、後半の数値シミュレーションなどでは、それらを考慮する。

これらの関数の形を考えると、1番目の相乗効果型は、 $k \rightarrow \infty$ で発散してしまうが、それ以外の関数は $k \rightarrow \infty$ で収束する関数であり、それらに共通する性質は、 $r(k)$ のグラフは unimodal な形を持つということである。

では、unimodal interaction function $r(k)$ という範囲で考えれば、さらに、他の $r(k)$ のレパートリーも考察の対象となるのかもしれない。 $r(k)$ が単峰性 (unimodality) をもつというだけならば、他にも考えられて、

- 対数正規分布型
- テント型 (拡張もある)

のような関数もありうる。もし解析に適する関数があれば、それを採用してみるという方法もありうる。

この章では、社会科学・経済活動から着想を得て、相互作用関数として unimodal なものを考えてみようという段階まで来た。実はこの発想は、逆に生物にも適用可能なものであり、生態学では (いわゆる) 密度依存効果であるロジスティック効果 (Logistic effect) とアリー効果 (Allee effect) の両方がある場合として、実証的には知られてきたことである。これらの両方を数学的に定式化したものはあまりない。差分方程式ではなく、微分方程式によるモデル化としては、Bulmer (1994) [3] があるくらいである。

本稿の数値計算 (4章以降の具体的な議論) で使う主要なもののひとつが、以下のシグモイド型から着想をえた相互作用関数である。上記2. の関数 (44) にパラメータ b, c を含めたものが以下である。

$$r(k) = \frac{c}{1 + \exp(-(k-b))} \times \frac{1}{k+1} \quad (45)$$

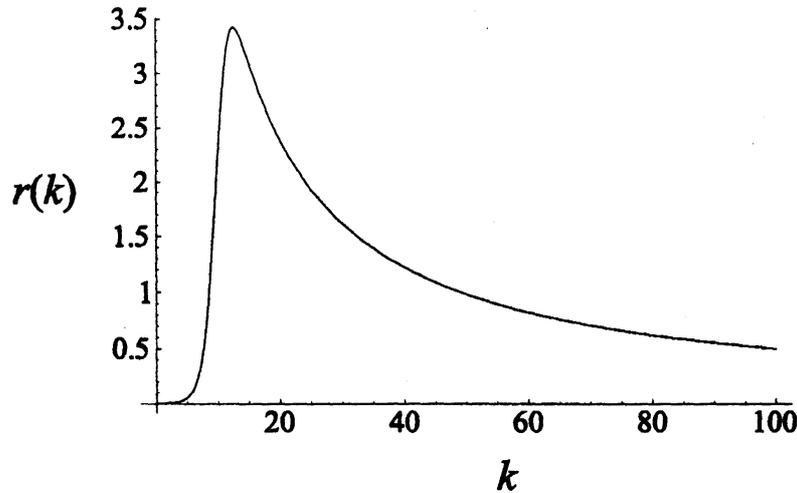


図 3: A figure of $r(k)$ from sigmoid. Equation (45). $b = 10, c = 50$.

この関数のグラフの形は図 3 のように表され、それは単峰性 (unimodality) を持ち、かつ長い裾をひく関数であることが見て取れる。

3 Limitation of first principle derivation

では、前章の議論を踏まえ、そこで考察の対象とされた相互作用関数 $r(k)$ を使って、再生産関数を導出する first principle derivation を行えるかどうか、解析的に計算可能かどうかを議論していくことにしよう。この章では、解析的に計算可能な unimodal な関数はあるか？ということがテーマなのだが、結局その難しさを示すことになり、数値的にしか計算できない可能性が高いことが議論される。

3.1 Tent model and its modification

まずは、unimodal な $r(k)$ として解析が最も簡単だと目される tent 型の関数

$$r(k) = \begin{cases} \frac{ch^b}{b}k & (0 \leq k < b) \\ -\frac{ch^b}{b}k + 2\frac{ch^b}{b} & (b \leq k < 2b) \end{cases} \quad (46)$$

を考えることができる。後の議論との整合性を取れるように、パラメータを多く設定し調整してある。

次に、tent 型の関数 (46) を変形したものも考えられる。具体的には、tail をひくように変形した関数

$$r(k) = \begin{cases} \frac{ch^b}{b}k & (0 \leq k < b) \\ ch^k & (b \leq k) \end{cases} \quad (47)$$

である (R. M. May modified).

さらに、一般的な変形として、以下のようなものを考えたい。これらの着想に関しては、無限級数の中に Poisson 分布の形が入ってくることに兼ね合いを考慮せねばならない。[0, b) の間でもうまく解析的に計算できる関数を作りたいと考えた。可能性としては、以下の三つのものが考えられる (further modified tent model).

1. $r(k) = 2ch^b - ch^k$
2. $r(k) = \frac{ch^b}{b}k$
3. $r(k) = ch^{2b-k}$

これらについて模式的に示したのが図4である。実際には、軸との交わり方が、この図と

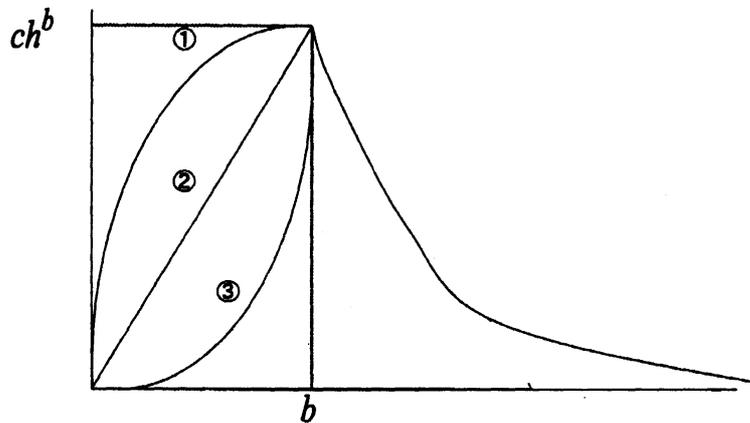


図4: A concept of further modified tent type $r(k)$.

は異なってくる。そのことによってうまくいかない部分が出てくるのだが、それについても、first principle derivationを試みながら、以下で議論していこう。ちなみに、1. 2. 3. すべてに言えることだが、これらは人工的な関数であって、何らかの妥当な前提から導いたものではないことに注意しておく。しかし、それによって、単峰性 (unimodality) だけに注目した議論を簡潔に展開できることを目指している。

まず、1. について、全区間 $[0, \infty)$ で $r(k) = ch^k$ だと解析的な計算がうまくいく (無限級数が初等関数に落とせる) ことから、 ch^k の $0 \leq k < b$ の部分と足し合わせることで、計算が複雑になる項をうまく消したいという動機により考えたものである。しかし、このときの問題点としては、 b がある程度大きいときには、 k が小さい範囲で、 $r(k) < 0$ になってしまうことである。実際の現象を考えればわかるように、 $r(k) \geq 0$ でなければならない。よって、その場合の矛盾を解消する方法を導けなければ、このままの形では使えないことがわかる。

次に、2. について。これは、(47) の形そのままである。 $[0, b)$ では線形で、 $[b, \infty)$ では非線形（指数関数）であることにより、やはりうまく足し合わせることはできない項がでてきてしまう。

最後に、3. について。これは、 ch^k と $k = b$ に関して対称なグラフの $[0, b)$ の部分である。1. で生じたような $r(k) < 0$ となるような問題はないが、 $r(0) = 0$ となるわけでも $r(0) = c$ となるわけでもない。ただし、 $r(0) = 2ch^{2b}$ であり、 $r(0) > 0$ であることは保障されている。

さて、結果的にうまく行く可能性のある3. について、その $r(k)$ と Poisson 分布の p_k を使って、実際に $f(a_t)$ を導出してみよう。再度確認しておく、

$$r(k) = \begin{cases} ch^{2b-k} & (0 \leq k < b) \\ ch^k & (b \leq k) \end{cases} \quad (48)$$

であり、再掲するが(8)より

$$p_k = \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!}$$

である。この関数のグラフの形を図5に載せておく。

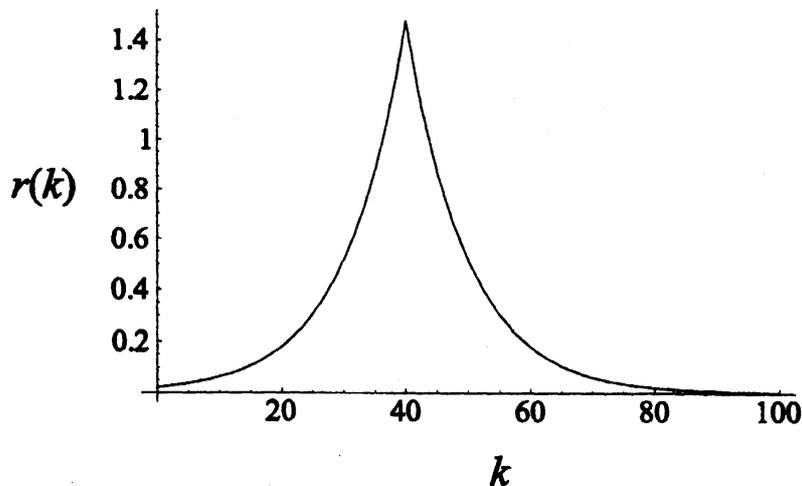


図5: A figure of further modified tent type $r(k)$. 式(48). $c = 100$, $h = 0.9$, $b = 40$.

したがって、これらを(5)に代入すると、

$$\begin{aligned} a_{t+1} &= f(a_t) = a_t \sum_{k=0}^{\infty} p_k r(k) \\ &= a_t \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} r(k) \\ &= a_t \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} r(k) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= a_t \left\{ \sum_{k=0}^b \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} ch^{2b-k} + \sum_{k=b+1}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} ch^k \right\} \\
&= a_t \left\{ \sum_{k=0}^b \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} ch^{2b-k} - \sum_{k=0}^b \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} ch^k \right. \\
&\quad \left. + \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} ch^k \right\} \\
&= a_t \left\{ \sum_{k=0}^b \exp(-sa_t/A) \frac{(sa_t/A)^k}{k!} (ch^{2b-k} - ch^k) + \sum_{k=0}^{\infty} c \frac{(csa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} \right\} \\
&= ca_t \exp(-s(1-c)a_t/A) + ca_t \exp(-sa_t/A) \sum_{k=0}^b \frac{(sa_t/A)^k}{k!} (h^{2b-k} - h^k) \quad (49)
\end{aligned}$$

を得る¹⁷。結局、第二項のところ、足し合わせの項が残ってしまった。これをうまく処理できるかどうか問題である。もしこのままでしか計算できないならば、 $b+1$ 項全部足し合わせることを試みる方法と、数値的に計算してやるという方法の二つが残されているだろう。次の章からの数値計算では、これも使っていくことにする。 $f(a_t)$ を Mathematica を使って数値的に計算してグラフ化したものを図6に載せておく。

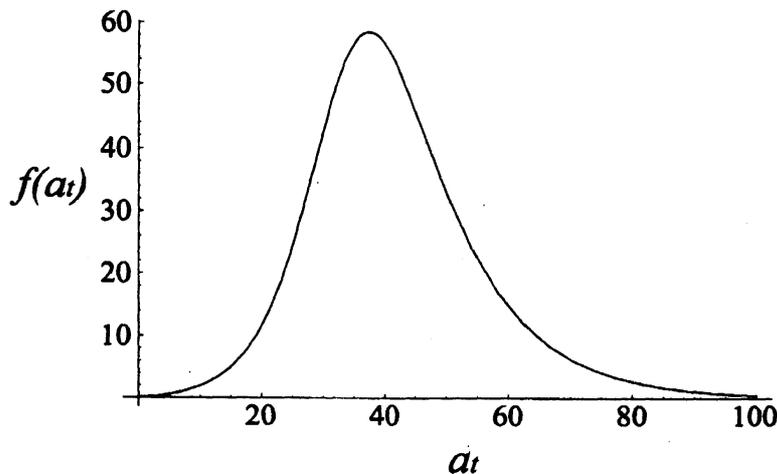


図6: A figure of $f(a_t)$ from further modified tent. 式(49). $A = s = 1$, $c = 100$, $h = 0.9$, $b = 35$.

さて、本節で考えてきた $r(k)$ は、生物学的もしくは経済的妥当性を第一に考えたものではなく、unimodal という条件だけで、解析がうまくいく関数を探してきたのであった。な

¹⁷最終的な式, kurodakun.ppt に、間違いがありました。第一項の分母の A は、 \exp の中に入るべき。第二項には a_t をかけねばならない。こちらは、修正版です。もしかして、まだミスがあるかもしれないから、チェックしてみてね。

ぜこのような単純化を試みていたかということ、unimodalな $r(k)$ であれば共通にみられる $f(a_t)$ の何らかの性質を抽出できるのではないか、という希望によっていたからである。

この節では、無限級数をうまく初等関数に持っていけることを期待して、Tent型の関数から出発して、それをアレンジしながら計算を続けてきた。しかし、理想的に簡単な形に変形できるような例を見つけることはできていない。次節では、一般的な無限級数の和と $k!$ との議論をして、一般的に如何に難しい問題であるかということ述べることにしよう。

3.2 Difficulty of first principle derivation

Royamaのfirst principle derivationは、(5)

$$a_{t+1} = f(a_t) := a_t \sum_{k=0}^{\infty} p_k r(k)$$

の形で与えられていた。この中に、Poisson分布(8)

$$p_k = \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!}$$

が入るとしたのがRoyama(1992)[12]であった。それから、負の二項分布(43)

$$p_k = \frac{\lambda^\lambda \Gamma(k+\lambda)}{\Gamma(\lambda) \Gamma(k+1)} \frac{(a_t/n)^k}{(\lambda + a_t/n)^{k+\lambda}}$$

が入るという拡張を行ったのがBrännström & Sumpter(2005)[2]であった。ここで記号を統一させるために、Poisson分布(8)については、 $s/A = 1/n$ であったから、

$$p_k = \frac{(a_t/n)^k \exp(-a_t/n)}{k!} \quad (50)$$

と書き直しておく。

つまり、そもそも無限級数が入ってくるものなのだが、それを計算して初等関数に落とすという作業が必要となる。しかし、そこには困難さが伴う。

本稿では p_k としてPoisson分布のみを考えることになるが、それを拡張して今後負の二項分布を考えると、その中には $1/k!$ の項が入る。(負の二項分布にも $\Gamma(k+1)$ という同じ項が入っている。) その $k!$ となんらかの形で相殺するような $r(k)$ を持ってこなければ、 $f(a_t)$ は初等関数にはならない。単純化して、 $r(k)$ に $k!$ が入るかどうかで場合分けして考えてみる。

- $r(k)$ に $k!$ が入る場合

この場合には、Poisson分布の $1/k!$ と相殺されて、無限級数の中身は m (変数とパラメータの組み合わせでもなんでもよい)について、 m^k の項だけになり、もし $|m| < 1$ ならば、無限級数の和は、 $\frac{1}{1-m}$ の形に計算できる。 m の中身には、 a_t がどのような形

で入っていても良い。しかし、この場合には、そもそも相互作用関数 $r(k)$ は、 $k \rightarrow \infty$ で急速に発散してしまうので、 $r(k)$ として unimodal な関数を考えようとしていた本稿の内容とは整合性の取れないものになってしまう¹⁸。

- $r(k)$ に $k!$ が入らない場合

この場合には、 m_1^k (これも上述の m と同様に、変数とパラメータの組み合わせでもなんでもよい) の項が必要である。それを考えたとすれば、Royama(1992)[12] と同じ導出となってしまう、その域を脱しないことがわかる。

よって、無限級数から初等関数を導出するという範囲においては、可能性は狭まっており、何らかの特殊関数を導入しなければ、Royama の first principle derivation は非常に困難であることがわかる。

4 Numerical derivation of $f(a_t)$ in case of unimodal interaction function

前章では、Royama の First principle derivation が無限級数を含むことで、いかに難しい問題をはらんでいるかを議論してきた。本章では、その教訓に学んで、解析的な手法を進めることを断念して、無限級数を数値的に近似して計算していくことを試みる。それによって、 $f(a_t)$ の概形が把握できることになる。本章で示す数値計算例は、sigmoid 型関数をもとにした $r(k)$ (45) から出発した図3のグラフで表される $f(a_t)$ (51) と、拡張 tent 型の $r(k)$ (48) から出発した図6のグラフで表される $f(a_t)$ (49) の二つである。単峰性 (unimodality) をもつ $r(k)$ から出発した $f(a_t)$ に共通に出現する性質をみていく。

まずは、2章でも取り上げたように、 $r(k)$ として、sigmoid 型関数をもとにしたものについて、考察しておこう。(45) の再掲となるが、

$$r(k) = \frac{c}{1 + \exp(-(k-b))} \times \frac{1}{k+1}$$

で考えていく。このグラフの形は図3のように表され、それは単峰性 (unimodality) を持ち、かつ長い裾をひく関数であった。これと、Poisson 分布の p_k (8) もしくは (50) を使って、(5) に代入すると、

$$\begin{aligned} a_{t+1} &= f(a_t) := a_t \sum_{k=0}^{\infty} p_k r(k) \\ &= a_t \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(sa_t/A)^k \exp(-sa_t/A)}{k!} \frac{c}{1 + \exp\{-(k-b)\}} \frac{1}{k+1} \end{aligned} \quad (51)$$

¹⁸もしかすると、 $\frac{k!}{m_1^k}$ のような関数を作ればうまくいくかもしれない。今後の検討課題である。

という形になる。この式を手で解いて解析するのは困難であることがわかる。 $(a_t$ が0もしくは十分小さいところでの、 $f(a_t)$ の傾きや凸性については、解析的な議論が可能であり、それは後ほど5章の中でまとめる.)

ということで、この無限級数を Mathematica を使って数値的に計算することにしよう。すると結果的に、 $f(a_t)$ として図7を得る。ここから $f(a_t)$ が単調増加型の写像であること

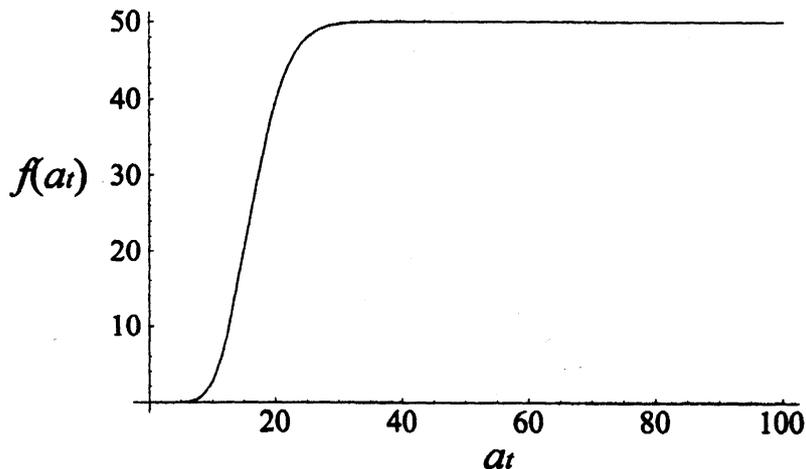


図 7: A figure of $f(a_t)$ from sigmoid. Equation (51). $A = s = 1.0$, $b = 15$, $c = 50$.

はみてとれる。したがって、これは Skellam model (12) などと同様の勝ち抜き型 (contest competition) かという推察ができる。しかし興味深いことに、先に紹介した、勝ち抜き型 (contest competition) に分類される写像は単調増加型ではあったのだが、 a_t が小さい範囲、さらには全範囲において $f(a_t)$ は concave であった。それに対し、この sigmoid 型から得られた $f(a_t)$ は a_t が小さい範囲では convex である。これは、Skellam model を導出する際の $r(k)$ は k が全範囲で単調減少 (13) であったのに対し、この sigmoid 型から出発した $r(k)$ は単峰 (unimodal) であったため、 k が小さい範囲では単調増加であったということによっている。

実は、この性質は、sigmoid から出発した $f(a_t)$ だけでなく、単峰性 (unimodality) をもつ $r(k)$ から出発した $f(a_t)$ には共通に出現するものである可能性がある。

それを確かめるべく、続いて、前章で考察していた拡張 tent 型、すなわち、式 (48) の $r(k)$ から出発した (49) の $f(a_t)$ についても同様にこの性質があらわれるかどうかを確かめていこう。(49) を数値計算 (numerical calculation) したものが、図 6 であった。ここから $f(a_t)$ が単峰性 (unimodality) をもつ写像であることはみてとれる。したがって、これは Ricker model (6) などと同様の共倒れ型 (scramble competition) かという推察ができる。しかし、先に紹介した、共倒れ型 (scramble competition) に分類される写像は単峰 (unimodal) ではあったのだが、 a_t が小さい範囲、さらには、峰を越えるまでは、 $f(a_t)$ は concave であった。それに対し、この拡張 tent 型から得られた $f(a_t)$ は a_t が小さい範囲では convex である。これは先ほどの Sigmoid から出発したものと同様に、Ricker model

を導出する際の $r(k)$ は k が全範囲で単調減少 (7) であったのに対し、この拡張 tent 型の $r(k)$ は単峰 (unimodal) であったため、 k が小さい範囲では単調増加であったということによっている。

2章で作成したような、もしくは、3章で考察したような単峰性 (unimodality) を持つ関数すべてについて、 $f(a_t)$ のもつこの性質を確かめたわけではないが、それが共通に出てくる性質だとすれば、大変興味深いことである。

この性質、特に、convexity と concavity が切り替わることについては、Holling の Type III と同じものであり、我々はそれを (数値的にはあるが) first principle derivation によって導出したということになる。

5 Dynamics of population

前章では、unimodal な $r(k)$ から first principle derivation を使って数値的に $f(a_t)$ を求めるという作業をしてきた。本章では、そこで得られた写像から、どのようなダイナミクスが出現するかを考察する。基本的には数値計算に頼るが、写像の形から 45 度線との交わり方などを使って考察をする。しかし、その交わり方については、可能な限りでは解析的に議論をすすめる。これを、Brännström & Sumpter (2005) [2, Figure 3.] にあるような写像と比較することで、如何に面白い現象が生じるかを考察していくことにする。5.1 節では、全体的な写像 $f(a_t)$ の形を、Mathematica による級数の数値計算によってみていく。その写像と 45 度線との交わり方によって、分岐の概要が議論できる。5.2 節では、 $f(a_t)$ の 0 付近での立ち上がり方を議論する。そこでは、解析的に、固定点 $f(0)$ の安定性と、その安定性の交替を議論する。

5.1 Bifurcation analysis and classification of map

まずは、Brännström & Sumpter (2005) [2, Figure 3.] (その図は、図 8 [2, Figure 3.] に載せる。) を参考にして、勝ち抜き型競争 (contest competition) の時間発展 (time evolution) ダイナミクスを考察し、次に共倒れ型競争 (scramble competition) を考察する。それに続いて、前章で得られた写像 (Sigmoid から出発したものと拡張テント型から得られる $f(a_t)$) について考察していくことにしよう。

まず、勝ち抜き型競争 (contest competition) だが、固定点は $a_t = 0$ と $a_t = a^*$ の二つのみである。 a^* とは、 $a_t = f(a_t)$ となる a_t で、 $a_t = 0$ でない解のことである。 $f(a_t)$ が単調増加 ($f'(a_t) > 0$) で、かつ、 $f(a_t)$ が concave ($f''(a_t) < 0$) であることから、 $a_t = f(a_t)$ の解は、自明な $a_t = 0$ 以外は、 $a_t > 0$ 上でたかだか一点だけに定まる。それらの固定点について、 $a_t = 0$ は不安定で、 $a_t = a^*$ は安定である。つまり、初期値 a_0 が $a_0 > 0$ のどの値から出発しても $a_t = a^*$ へと収束する。つまり、一定数の個体群が存続する状態となり、それが維持される。

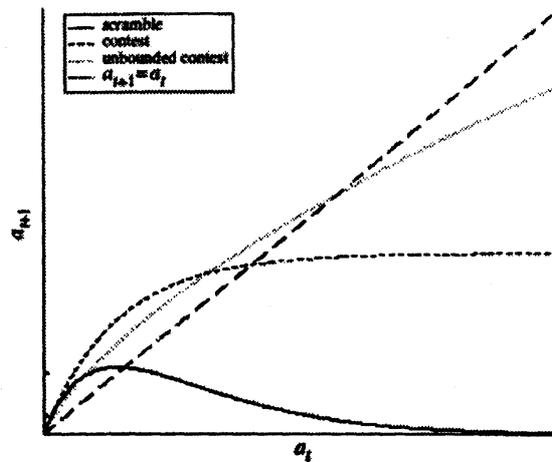


図 8: Classification of $f(a_t)$ in [2, Figure 3.].

参考までに, unbounded contest competition でも, 固定点の存在と安定性に関しては, 同様の結果が得られる.

次に, 共倒れ型競争 (scramble competition) の場合についてみていこう. こちらは, $f(a_t)$ が unimodal な写像であるから, パラメータ (parameter) 次第で, 様々なダイナミクスが考えられる. Ricker model の分岐構造については, ロジスティック写像 (Logistic map) の分岐構造と似ており, 周期倍分岐 (period doubling bifurcation) の繰り返しによって, カオス (Chaos) へと至る道がある. Ricker model の分岐解析については, Kuznetsov (1998) [9, chapter 4.] に載っている¹⁹. simulation の結果を図 9 に引用して書いておく.

さて, ここでやっと我々が本稿で考察し導出できた $f(a_t)$ についてのダイナミクスをみていくことになる. 本章で示すのは 4 章での数値計算例として使ったものであり, sigmoid 型関数をもとにした $r(k)$ (45) から出発した図 3 のグラフで表される $f(a_t)$ (51) と, 拡張 tent 型の $r(k)$ (48) から出発した図 6 のグラフで表される $f(a_t)$ (49) の二つである.

いずれも単峰性 (unimodality) をもつ $r(k)$ から出発した $f(a_t)$ であり, それらに共通して出現する性質をみていく. それらは, パラメータ (parameter) 次第で幾つかの場合に分かれるが, 動かしていくパラメータ (parameter) は, 特に, $r(k)$ が単峰性をもつわけだから, その頂点の位置を示すパラメータとする. つまり, 個体再生産には最適な密度があると考えており, その最適値を考えるパラメータを変えてみていくわけだから, 直感的にもその重要性がわかる.

Sigmoid から出発したものについては, それを導出した際の sigmoid の立ち上がりの位置を示すパラメータ (parameter) b であり (式 (45) 参照), これは unimodal である $r(k)$ のピークの位置を動かすことにつながる. 拡張 Tent 型については, テントの折り返しの位

¹⁹引用して, 図などを追加しました.

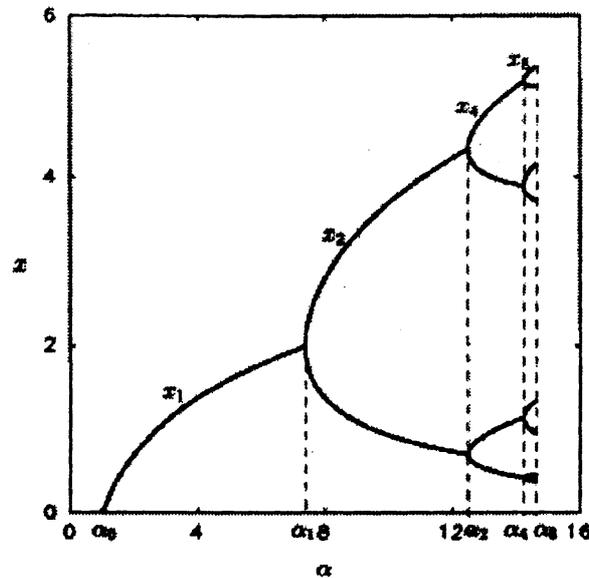


図 9: A bifurcation diagram of Ricker model[9, Fig. 4.8]

置を示すパラメータ (parameter) b であり (式 (48) 参照), これも unimodal である $r(k)$ のピークの位置を動かすことになっている.

20

5.1.1 In case of $f(a_t)$ from sigmoid

まずは, Sigmoid から出発した $f(a_t)$, すなわち (51) についてみていこう.

b が小さい場合には, Skellam model (12) などの勝ち抜き型競争 (contest competition) と同様になり, 不安定固定点 $a_t = 0$ と安定固定点 $a_t = a^*$ を持つ. a^* とは, $a_t = f(a_t)$ となる a_t で, $a_t = 0$ でない解のことである. $f(a_t)$ が単調増加 ($f'(a_t) > 0$) で, かつ, $f(a_t)$ が concave ($f''(a_t) < 0$) であることから, $a_t = f(a_t)$ の解は, 自明な $a_t = 0$ 以外は, $a_t > 0$ 上でただかか一点だけに定まる. つまり, 初期値 a_0 が $a_0 > 0$ のどの値から出発しても $a_t = a^*$ へと収束する. さらに, $a_t = a^*$ への収束の仕方は $a_t < a_{t+1}$ を保ちながら a^* へと収束する. その写像 $f(a_t)$ と 45 度線を描いたものを図 10 に載せておく.

生態学的意味を考えれば, これは, 一定数の個体群が存続する状態となり, それが維持されるということになる.

次に, ここが最も興味深いところなのだが, b を少し大きくしていくと, 固定点が三つ存在する状況が生じる. このようなことが起こる理由は, a_t が小さい範囲で $f(a_t)$ が convex

²⁰ $f(a_t)$ が 45 度線と交わる図??を描く. (この図は, プレゼン資料のとおり. 最低三つは必要.)

であり、 a_t を大きくしていくといずれかの点で $f(a_t)$ が concave になることによっており、 $a_t \rightarrow +0$ に少しでも $f(a_t) < a_t$ となる区間が存在すれば、このような状態になる。これは、parameter 次第で、 $a_t = 0$ 付近で、不安定な固定点だけの状態から、安定な固定点と不安定な固定点が生じるような分岐である。(この分岐については、修正テント型から出発したものについても同様のものが出てくる。それを見た上で、次の 5.2 節にて解析的な議論も含め、まとめて議論する。) この状態での固定点は、 $a_t = 0, \bar{a}, a^*$ の三つである ($0 < \bar{a} < a^*$ とする)。これらの固定点の安定性は、上でも少し述べたし、図 11 を見れば明らかだが、 $a_t = 0$ が安定、 $a_t = \bar{a}$ が不安定、 $a_t = a^*$ が安定である。これは、安定な固定点が二つあるため、初期値によって最終的な収束先が異なってくる双安定 (bistable) の状態である。それぞれの固定点の吸引域 (basin) は、 $a_t = \bar{a}$ を境に、 $a_t = 0$ については $a_t < \bar{a}$ であり、 $a_t = a^*$ については $a_t > \bar{a}$ である。これは初期値によって、絶滅する場合と、一定値まで増加して収束する場合の二つに分かれるということである。この状態では、少し発生しては絶滅するようなことが起こっていたとしても、何らかの要因で $a_t > \bar{a}$ となれば、それによってその個体群が安定に存在することを意味している。逆に、ある個体群が安定に存在していたとしても、なんらかの要因で $a_t < \bar{a}$ となってしまうと、ただちに絶滅へと向かってしまうということを示唆している。

このように双安定 (bistable) な状態を導き出したことは、これまでの勝ち抜き型競争 (contest competition) もしくは共倒れ型競争 (scramble competition) ではできなかったことであり、大変興味深い現象である。

ちなみに、parameter b をさらに大きくしていくと、 $f(a_t) < a_t$ となり、すべての初期値で、 $a_t = 0$ へと収束する状態になる。図 12 にそれを示す。つまり、どのような場合でも、絶滅してしまうということである。これも、先ほどの $a_t = 0, \bar{a}, a^*$ を使って考えれば、不安定な固定点 \bar{a} と安定な固定点 a^* が parameter 次第でくっついて消失する Saddle-Node bifurcation である。

このように三つに分類することができたわけだが、この性質が $r(k)$ の単峰性 (unimodality) を仮定したことによるもので、単峰性 (unimodality) があれば必ず出てくることだとしたら、大変興味深い結果であるといえる。そういった共通性を探る上でも、次に modified tent model についてもみていくことにする。

5.1.2 In case of $f(a_t)$ from modified tent

では、拡張テント型から出発した $f(a_t)$ 、すなわち (49) についてみていこう。実は、拡張 tent model でも Sigmoid から出発したものとよく似た結果が得られている。

b が小さい場合には、Ricker モデル (6) などの共倒れ型競争 (scramble competition) と同様になり、不安定固定点 $a_t = 0$ と安定な固定点 $a_t = a^*$ を持つ。(図 13 参照。) もちろん、 $a_t = a^*$ へと収束するわけであり、そこへ至るダイナミクスはパラメータ (parameter) 次第ではあるが、ここでは、固定点とその安定性だけで分類しておくことにして、それ以

上の議論はしないでおく。

次に, Sigmoid から出発したものと同様, ここが最も興味深いところなのだが, b を少し大きくしていくと, 固定点が三つ存在する状況が生じる. このようなことが起こる理由は, この分岐については Sigmoid から出発したものと同様, 既に知られており名前がつけられているもの [8, Chapter 7-8] に対応付けて議論できるかもしれない. 候補の一つとして, $f(a_t)$ が奇関数であるならば, pitchfork bifurcation の可能性がある. 他にも, $f(0) = 0$ が常に成り立つことから, transcritical (安定性交替型) bifurcation の可能性もある. しかし, これらを判別するには, $f(a_t)$ について, $a_t < 0$ の範囲, もしくは, $f(a_t) < 0$ の範囲を調べねばならない. 他の判定法としては, $f(a_t)$ のパラメータによる微分などを求める方法もある. しかし, 生態学的な意味合いから考えても, $f(a_t)$ は $a_t \geq 0$ のみで定義されるものであり, その範囲で常に $f(a_t) \geq 0$ であるから, 既存の分類に当てはめることは難しい. あえていうならば, 縮退した pitchfork bifurcation のようなもの, もしくは, transcritical bifurcation の $f(a_t) \geq 0$ の範囲と同じもの, などと言うしかないだろう²¹. この分岐に関しては, 実はパラメータ次第では見付からない可能性もある. $f(a_t)$ について $a_t = 0$ 付近での関数形を次の 5.2 節で解析的にみていくことで, 理解を深めることにする.

ちなみに, この状態での固定点は, $a_t = 0, \bar{a}, a^*$ の三つであり ($0 < \bar{a} < a^*$). これらの固定点の安定性は, 図 14 を見れば明らかだが, $a_t = 0$ が安定, $a_t = \bar{a}$ が不安定, $a_t = a^*$ が安定である. この状態では, 安定な固定点が二つあるため, 初期値によって最終的な収束先が異なってくる双安定 (bistable) の状態である. それぞれの固定点の吸引域 (basin) は, $a_t = \bar{a}$ を境に, $a_t < \bar{a}$ ならば $a_t = 0$ であり, $a_t > \bar{a}$ ならば, $a_t = a^*$ である. これは初期値によって, 絶滅する場合と, 一定値まで増加して収束する場合の二つに分かれるということである. この状態では, 少し発生しては絶滅するようなことが起こっていたとしても, 何らかの要因で $a_t > \bar{a}$ となれば, それによってその個体群が安定に存在することを意味している. 逆に, ある個体群が安定に存在していたとしても, なんらかの要因で $a_t < \bar{a}$ となってしまうと, ただちに絶滅へと向かってしまうということを示唆している.

ここでも, Sigmoid から出発したものと同様, 双安定 (bistable) な状態を導き出したことは, これまでの共倒れ型競争 (scramble competition) などでもできなかったことであり, 大変興味深い現象である.

ちなみに, parameter b をさらに大きくしていくと, $f(a_t) < a_t$ となり, すべての初期値で, $a_t = 0$ へと収束する状態になる. つまり, どのような場合でも, 絶滅してしまうということである. これも, 先ほどの $a_t = 0, \bar{a}, a^*$ を使って考えれば, 不安定な固定点 \bar{a} と安定な固定点 a^* が parameter 次第でくっついて消失する Saddle-Node bifurcation である. (図 15 参照.)

ここまで議論してきたように, Sigmoid から出発したものでも, 拡張 tent model でも, よく似た結果が得られている. それらの違いは, 唯一つ, 勝ち抜き型競争 (contest com-

²¹この部分は, 脚注から本文へと移行しました.

petition) と共倒れ型競争 (scramble competition) の違いと同様に, a_t がある程度大きいところで, 写像が単調増加か, それとも単峰性 (unimodality) を持つかということだけである. 写像 $f(a_t)$ と 45 度線との交わり方など, 固定点の分岐に関することについては, 両方とも同様な結果が得られている.²²

5.2 Stability analysis of fixed point $a_t = 0$

では, 大体の分類ができたところで, 先ほど少し後回しにしていた, 写像 $f(a_t)$ の $a_t = 0$ 付近での関数形 (0 からの立ち上がり方) と固定点 \bar{a} の存在性について議論していこう.

前の 5.1 節では, $f(a_t)$ の凸性 (Convexity) を中心にした議論を展開してきた. しかし, 固定点の存在・分岐などを考える上で本当に重要なのは, Convexity ($f''(0) > 0$) ではなく, $a_t = 0$ に十分近いところで 45 度線よりも $f(a_t)$ が下になること ($f'(0) < 1$) である. なぜなら, $a_t = f(a_t)$ との交わり方を議論したいからである.

では, 以下で解析的な議論を展開していくことにしよう.
individual-based の first principle の定義式 (5)

$$a_{t+1} = f(a_t) := a_t \sum_{k=0}^{\infty} p_k r(k)$$

を解析するのだが, 簡単のために, $a_t = x$ とおいて, 議論していく. さらに, p_k には本来 a_t が変数として入ってくるので, $p_k(x)$ と正確に表記しなおしておく. すなわち,

$$f(x) := x \sum_{k=0}^{\infty} p_k(x) r(k) = \sum_{k=0}^{\infty} x p_k(x) r(k) \quad (52)$$

を解析していく.

本稿では, $p_k(x)$ としては Poisson 分布のみを使っていくので,

$$p_k(x) = \frac{(x/n)^k \exp(-x/n)}{k!} \quad (53)$$

を代入した場合について議論していく. $r(k)$ については, 最終的には具体的な関数形を与えることになるのだが, $r(k)$ であれば必ず成り立つ性質を議論するために, まずはそのままの形で議論していこう.

やりたいことは,

$$\frac{df(x)}{dx} := f'(x)$$

²²この部分は, 久保田君による再度の数値計算で出てこなかったものだそうです. よって, 削除します: ちなみに, modified tent model などでは出てこなかったが, sigmoid 型相互作用から導出したものでは出てきたこととして, $f(a_t)$ の峰が平坦になっていることに触れておきたい. この要因を詳しく分析するには至っていないが, その場合には, その峰 $a_t = a^*$ の周辺では, a_t の変動に対して, 非常にロバスタな状態であることがいえ, これも大変興味深い結果である.

の傾きについての議論である。 $f'(x)$ を議論するための準備段階として、 $p_k(x)$ の微分について書いておく。

$$\begin{aligned} \frac{dp_k(x)}{dx} := p'_k(x) &= \frac{1}{k!} \left\{ k(x/n)^{k-1} \frac{1}{n} \exp(-x/n) + (x/n)^k \frac{-1}{n} \exp(-x/n) \right\} \\ &= \frac{1}{n} \{ p_{k-1}(x) - p_k(x) \} \end{aligned} \quad (54)$$

のようにあらわすことができるが、

$$p_{k-1}(x) = \frac{(x/n)^{k-1} \exp(-x/n)}{(k-1)!} = \frac{nk}{x} p_k(x) \quad (55)$$

を (54) に代入すれば、

$$p'_k(x) = p_k(x) \left\{ \frac{k}{x} - \frac{1}{n} \right\} \quad (56)$$

が得られる。このような道筋で議論した理由は、(54) のような書き方、すなわち、 $p'_k(x)$ という一階微分を含む形から、 $p_k(x)$ などの微分を含まない形に変換する公式を得ておくと、以下の議論が非常に簡潔になるからである。(56) を使うと、

$$f'(x) = \sum_{k=0}^{\infty} r(k) \{ p_k(x) + x p'_k(x) \} \quad (57)$$

$$= \sum_{k=0}^{\infty} r(k) p_k(x) \left\{ 1 + k - \frac{x}{n} \right\} \quad (58)$$

が得られる。

さらに、convexity を議論するときに便利であるから、二階微分まで考えておこう。まずは、先ほどと同様に、 $p_k(x)$ の二階微分を計算しておく。(54) をさらに微分すると、

$$\begin{aligned} \frac{d^2 p_k(x)}{dx^2} := p''_k(x) &= \frac{1}{n} \{ p'_{k-1}(x) - p'_k(x) \} \\ &= \frac{1}{n} \left[\frac{1}{n} \{ p_{k-2}(x) - p_{k-1}(x) \} - \frac{1}{n} \{ p_{k-1}(x) - p_k(x) \} \right] \\ &= \frac{1}{n^2} \{ p_{k-2}(x) - 2p_{k-1}(x) + p_k(x) \} \end{aligned} \quad (59)$$

が得られる。(55) と同様に、

$$p_{k-2}(x) = \frac{(x/n)^{k-2} \exp(-x/n)}{(k-2)!} = \frac{n^2 k(k-1)}{x^2} p_k(x) \quad (60)$$

が得られるから、この (60) と (55) を使って、(59) に代入すれば、

$$\begin{aligned} p''_k(x) &= \frac{1}{n^2} \left\{ \frac{n^2 k(k-1)}{x^2} p_k(x) - 2 \frac{nk}{x} p_k(x) + p_k(x) \right\} \\ &= \frac{p_k(x)}{n^2} \left\{ \frac{n^2 k(k-1)}{x^2} - \frac{2nk}{x} + 1 \right\} \\ &= p_k(x) \left\{ \frac{k(k-1)}{x^2} - \frac{2k}{nx} + \frac{1}{n^2} \right\} \end{aligned} \quad (61)$$

が得られる。したがって、求めるべき $f(x)$ の二階微分は、(57) をさらに微分すれば得られるから、

$$\begin{aligned}\frac{d^2 f(x)}{dx^2} &:= f''(x) = \sum_{k=0}^{\infty} r(k) \{p'_k(x) + xp'_k(x) + p''_k(x)\} \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} r(k) \{2p'_k(x) + xp''_k(x)\}\end{aligned}\quad (62)$$

とあらわされ、ここに、(56)、(61) を代入すれば、

$$\begin{aligned}f''(x) &= \sum_{k=0}^{\infty} r(k) p_k(x) \left[2 \left\{ \frac{k}{x} - \frac{1}{n} \right\} + x \left\{ \frac{k(k-1)}{x^2} - \frac{2k}{nx} + \frac{1}{n^2} \right\} \right] \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} r(k) p_k(x) \left\{ \frac{k(k+1)}{x} - \frac{2(k+1)}{n} + \frac{x}{n^2} \right\}\end{aligned}\quad (63)$$

が得られた。

参考までに、分岐 (bifurcation) の議論で必要とされる可能性もあるので、 $f(a_t)$ の三階微分についても触れておこう。これまでの議論と同様、 $p_k(x)$ の三階微分を計算するため、(59) をさらに微分すると、

$$\begin{aligned}\frac{d^3 p_k(x)}{dx^3} &:= p_k^{(3)}(x) = \frac{1}{n^2} \{p'_{k-2}(x) - 2p'_{k-1}(x) + p'_k(x)\} \\ &= \frac{1}{n^3} \{p_{k-3}(x) - 3p_{k-2}(x) + 3p_{k-1}(x) - p_k(x)\}\end{aligned}\quad (64)$$

が得られるから、

$$p_{k-3}(x) = \frac{(x/n)^{k-3} \exp(-x/n)}{(k-3)!} = \frac{n^3 k(k-1)(k-2)}{x^3} p_k(x)\quad (65)$$

と (60) と (55) を使って、

$$\begin{aligned}p_k^{(3)}(x) &= \frac{1}{n^3} \left[\frac{n^3 k(k-1)(k-2)}{x^3} p_k(x) - 3 \frac{n^2 k(k-1)}{x^2} p_k(x) + 3 \frac{nk}{x} p_k(x) - p_k(x) \right] \\ &= p_k(x) \left\{ \frac{k(k-1)(k-2)}{x^3} - \frac{3k(k-1)}{nx^2} + \frac{3k}{n^2 x} - \frac{1}{n^3} \right\}\end{aligned}\quad (66)$$

が得られる。したがって、求めるべき $f(x)$ の三階微分は、(62) をさらに微分すれば得られるから、

$$\frac{d^3 f(x)}{dx^3} := f^{(3)}(x) = \sum_{k=0}^{\infty} r(k) \{3p''_k(x) + xp_k^{(3)}(x)\}\quad (67)$$

とあらわされ、ここに、(61)、(66) を代入すれば、

$$\begin{aligned}f^{(3)}(x) &= \sum_{k=0}^{\infty} r(k) p_k(x) \left[3 \left\{ \frac{k(k-1)}{x^2} - \frac{2k}{nx} + \frac{1}{n^2} \right\} \right. \\ &\quad \left. + x \left\{ \frac{k(k-1)(k-2)}{x^3} - \frac{3k(k-1)}{nx^2} + \frac{3k}{n^2 x} - \frac{1}{n^3} \right\} \right] \\ &= \sum_{k=0}^{\infty} r(k) p_k(x) \left\{ \frac{(k-1)k(k+1)}{x^2} - \frac{3k(k+1)}{nx} + \frac{3(k+1)}{n^2} - \frac{x}{n^3} \right\}\end{aligned}\quad (68)$$

が得られた。

ここから、 $x=0$ を代入したときの議論に入る。まず、準備段階として(53)に $x=0$ を代入した

$$p_k(0) = \begin{cases} 1 & (k=0) \\ 0 & (k \geq 1) \end{cases} \quad (69)$$

を使って、無限級数が限られた項で表現されるだろうことが予想されるだろう。さらに、

$$p_0(x) = \exp(-x/n) \quad (70)$$

$$p_1(x) = (x/n) \exp(-x/n) \quad (71)$$

$$p_2(x) = \frac{(x/n)^2 \exp(-x/n)}{2} \quad (72)$$

などだけが、この後の議論で関係してくる。

まずは、(58)を展開して、

$$f'(x) = r(0)p_0(x) \left\{ 1 - \frac{x}{n} \right\} + \sum_{k=1}^{\infty} r(k)p_k(x) \left\{ 1 + k - \frac{x}{n} \right\} \quad (73)$$

とする。 $x=0$ を代入すると、級数であらわされる項は全て0に等しく、(70)を使って、

$$f'(0) = r(0) \quad (74)$$

が得られる。

次に、(63)に $x=0$ を代入した $f''(0)$ を導く際には、(63)の第一項に分母と分子の両方に0になる変数 x と k が入ってきているため、級数を $k=0$ だけでなく、 $k=1$ についても展開しておく必要があることに注意して展開し、

$$\begin{aligned} f''(x) = & r(0)p_0(x) \left\{ -\frac{2}{n} + \frac{x}{n^2} \right\} + r(1)p_1(x) \left\{ \frac{2}{x} - \frac{4}{n} + \frac{x}{n^2} \right\} \\ & + \sum_{k=2}^{\infty} r(k)p_k(x) \left\{ \frac{k(k+1)}{x} - \frac{2(k+1)}{n} + \frac{x}{n^2} \right\} \end{aligned} \quad (75)$$

とする。 $x=0$ を代入すると、級数であらわされる項は全て0に等しく、(70)、(71)を使って、

$$\begin{aligned} f''(0) &= r(0) \left\{ -\frac{2}{n} \right\} + r(1) \left\{ \frac{2}{n} \right\} \\ &= \frac{2}{n} \{ r(1) - r(0) \} \end{aligned} \quad (76)$$

が得られる。

ちなみに、前の5.1節で分岐解析について、その分類上の難しさについては議論していたし、解析的な議論もしないままであった。さらに詳細な解析的な議論を進めるために

は, $f''(0)$ からもう一歩進んで, $f^{(3)}(0)$ や $\frac{\partial}{\partial b} f''(0)$ など調べていく必要があり, その足がかりはここにある.

では, (68) に $x=0$ を代入した $f^{(3)}(0)$ を導く際には, (68) の項に分母と分子の両方に 0 になる変数 x と k が入ってきているため, 級数を $k=0$ だけでなく, $k=1, 2$ についても展開しておく必要があることに注意して展開し,

$$\begin{aligned} f^{(3)}(x) = & r(0)p_0(x) \left\{ \frac{3}{n^2} - \frac{x}{n^3} \right\} + r(1)p_1(x) \left\{ -\frac{6}{nx} + \frac{6}{n^2} - \frac{x}{n^3} \right\} \\ & + r(2)p_2(x) \left\{ \frac{6}{x^2} - \frac{18}{nx} + \frac{9}{n^2} - \frac{x}{n^3} \right\} \\ & + \sum_{k=3}^{\infty} r(k)p_k(x) \left\{ \frac{(k-1)k(k+1)}{x^2} - \frac{3k(k+1)}{nx} + \frac{3(k+1)}{n^2} - \frac{x}{n^3} \right\} \quad (77) \end{aligned}$$

とする. $x=0$ を代入すると, 級数であらわされる項は全て 0 に等しく, (70), (71), (72) を使って,

$$\begin{aligned} f^{(3)}(0) &= r(0) \left\{ \frac{3}{n^2} \right\} + r(1) \left\{ -\frac{6}{n^2} \right\} + r(2) \left\{ \frac{3}{n^2} \right\} \\ &= \frac{3}{n^2} \{r(2) - 2r(1) + r(0)\} \quad (78) \end{aligned}$$

が得られる.

ここまでで $r(k)$ の一般的な議論がすんだ. では, $f'(0) < 1$ の領域がどうなっているかをみるために, $r(k)$ に具体的な関数を入れて議論していこう. 本稿で具体的に計算結果を示す $r(k)$ は, Sigmoid から出発したもの (45) と拡張テント型 (48) である.

5.2.1 Fixed point in $f(a_t)$ from sigmoid

まずは, (51) について議論する. (45) を (74) に代入すると,

$$f'(0) = r(0) = \frac{c}{1 + \exp(b)} \quad (79)$$

だから, $f'(0) < 1$ となるのは, $c < 1 + \exp(b)$ より,

$$b > \ln(c-1) \quad (80)$$

であることがわかる.

参考までに, この関数 (51) の凸性 (Convexity), すなわち $f''(0) > 0$ についても触れておこう. (76) に代入すると,

$$\begin{aligned} f''(0) &= \frac{2}{n} \{r(1) - r(0)\} \\ &= \frac{2}{n} \left\{ \frac{c}{1 + \exp(b-1)} \frac{1}{2} - \frac{c}{1 + \exp(b)} \right\} \\ &= \frac{c}{n} \left\{ \frac{1}{1 + \exp(b-1)} - \frac{2}{1 + \exp(b)} \right\} \end{aligned}$$

だから、 $f''(0) > 0$ となるのは、 $c > 0, n > 0$ と考えてよいから、

$$\begin{aligned} \frac{1}{1 + \exp(b-1)} &> \frac{2}{1 + \exp(b)} \\ 1 + \exp(b) &> 2 + 2\exp(b-1) \\ \exp(b)(1 - 2\exp(-1)) &> 1 \\ \exp(b) &> \frac{1}{1 - 2\exp(-1)} \\ \exp(b) &> \frac{e}{e-2} \end{aligned}$$

のような式変形を経た上で、

$$b > \log_e \left(\frac{e}{e-2} \right) = 1 - \ln(e-2) \quad (81)$$

であることがわかる。 $b > 1 - \ln(e-2) \simeq 1.33$ である。この $b = 1 - \ln(e-2) \simeq 1.33$ のときに、(80)がどうなるかという、

$$c < 1 + \exp(b) = 1 + \frac{e}{e-2} = \frac{2e-2}{e-2} \quad (82)$$

より、 $c < \frac{2e-2}{e-2} \simeq 4.78$ である。

5.2.2 Fixed point in $f(a_t)$ from modified tent

次に、拡張テント型 (48) について議論する。(48)を(74)に代入すると、

$$f'(0) = r(0) = \begin{cases} ch^{2b} & (0 < b) \\ c & (b \leq 0) \end{cases} \quad (83)$$

となるが、 b が単峰性写像の頂点を決めているパラメータだから、 $b > 0$ のみが意味を持つ。だから、 $f'(0) < 1$ となるのは、 $ch^{2b} < 1$ より、

$$c > h^{-2b} \quad (84)$$

であることがわかる。

参考までに、この関数 (48) の凸性 (Convexity) $f''(0) > 0$ についても触れておこう。(76)の項にある $r(1)$ について先に議論しておくと、

$$r(1) = \begin{cases} ch^{2b-1} & (1 < b) \\ ch & (b \leq 1) \end{cases} \quad (85)$$

となるから、代入すると、先ほどの (85) と合わせて、(76)に代入すると、

$$\begin{aligned} f''(0) &= \frac{2}{n} \{r(1) - r(0)\} \\ &= \begin{cases} \frac{2}{n} (ch^{2b-1} - ch^{2b}) & (1 < b) \\ \frac{2}{n} (ch - ch^{2b}) & (b \leq 1) \end{cases} \quad (86) \end{aligned}$$

が得られる。 $f''(0) > 0$ となるパラメータ空間を探そう。

$1 < b$ のときは、

$$f''(0) = \frac{2}{n} \{ch^{2b-1} - ch^{2b}\} = \frac{2c}{n} h^{2b}(h^{-1} - 1) > 0$$

だから、 $c > 0$ ならば $h^{-1} > 1$ であり、 $h > 0$ だから、 $0 < h < 1$ が得られる。 $c < 0$ ならば $h > 1$ である。

$b \leq 1$ のときは、 $f''(0) = \frac{2}{n} \{ch - ch^{2b}\} = \frac{2c}{n}(h - h^{2b})$ だから、 $c > 0$ ならば $h^{2b-1} < 1$ 、すなわち $h > 0$ より $0 < h < 1$ であり、 $c < 0$ ならば $1 < h^{2b-1}$ 、すなわち $h > 1$ である。これを具体的に、 $b = 1$ のことだと考えてみるとよいから、そのときには、 $c > 0$ ならば $h > 0$ より $0 < h < 1$ であり、 $c < 0$ ならば $h > 1$ であることになる。

ここまでの結果を総合すると、 $f''(0)$ となるのは、 b の値にかかわらず、 $c > 0$ のとき、 $0 < h < 1$ であり、 $c < 0$ のとき、 $1 < h$ であることがわかった。

ここでわかることは、当然だが $f'(0) < 1$ と $f''(0) > 0$ とは独立の概念であり、それらは具体的な関数を入れてみても一致するわけではないことである。

本稿では、従来の共倒れ型競争 (scramble competition)²³ や勝ち抜き型競争 (contest competition) で考えてきたものとは根本的に異なる現象、双安定性 (bistability) が導出可能であることを発見した。

6 Conclusion and future works

個体数変動における統計力学の構築を発展させたいという動機から本稿は始まった。個体数変動の数理的研究の主体は密度効果のモデリングであり、統計力学に対応するのは、個体間相互作用というミクロな関係性から、個体群動態というマクロな法則を導出することであった。本稿では、個体数変動の統計力学である first principle derivation の成功例をみた上で、Royama による individual-based framework を拡張し、その範囲でどこまでの導出が可能かを議論した。それによって、individual-based framework の限界をも議論できた。新たなモデルの拡張方針は、経済現象から着想を得た単峰性の相互作用関数を使うことであった。それによって新たな時間発展のモデル (Holling Type III 型) が導出できた。さらには、モデルの導出にとどまらず、双安定なダイナミクスなど、実際に生じる時間発展のダイナミクスについても統一的に議論できた。

今後の研究としては、2章にて提案したが、本稿では議論できなかった部分を埋めていくことになるだろう。

²³ここ、プラス! individual based first principle derivation

We researched the relation with neighbors and clustering in population dynamics. And, we discussed the limitation of first principle derivation. Its difficulty cause from $k!$. Considering economic situation, we derive unimodal distribution as interaction function $r(k)$. Using this unimodal interaction function, we can derive Holling type III as time evolution $f(a_t)$. This function has convexity where a_t is small, so we can see the interesting dynamics: bistability.

Acknowledgement

We want to thank mentors (Hiromi Seno, Kazunori Sato et al.) and organizers (Yasuhisa Saito and Hiromi Seno) of RIMS2006WS-MSB.

参考文献

- [1] W. C. Allee, et al., editors. *Principles of animal ecology*. W.B. Saunders, 1949.
- [2] Å. Brännström and D. J. T. Sumpter. The role of competition and clustering in population dynamics. *Proc. R. Soc. B*, Vol. 272, No. 1576, pp. 2065–2072, October 2005.
- [3] Michael Bulmer. *Theoretical evolutionary ecology*. Sinauer Associates, 1994.
- [4] M. P. Hassell. Density-dependence in single-species populations. *J. Anim. Ecol.*, Vol. 44, No. 1, pp. 283–295, February 1975.
- [5] C. S. Holling. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the european pine sawfly. *Canad. Entomol.*, Vol. 91, pp. 293–320, May 1959.
- [6] C. S. Holling. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canad. Entomol.*, Vol. 91, No. 7, pp. 385–398, July 1959.
- [7] 巖佐庸, 松本忠夫, 菊沢喜八郎, 日本生態学会 (編). 生態学事典. 共立出版, June 2003.
- [8] 小室元政. 基礎からの力学系. 臨時別冊・数理科学 SGB ライブラリー, No. 17. サイエンス社, September 2002.
- [9] Yuri A. Kuznetsov. *Elements of Applied Bifurcation Theory*. No. 112 in Applied Mathematical Sciences. Springer Verlag, 2nd edition, 1998.
- [10] Robert M. May. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, Vol. 261, pp. 459–467, June 1976.

- [11] W. E. Ricker. Stock and recruitment. *J. Fisheries Res. Board Can.*, Vol. 11, pp. 559–623, 1954.
- [12] T. Royama. *Population process models*, chapter 4, pp. 140–165. Chapman & Hall, London, 1992.

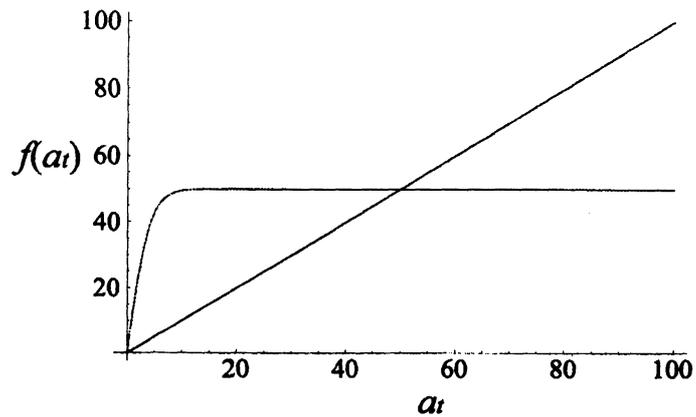


Figure 10: A figure of $f(a_t)$ from sigmoid for considering bifurcation. (Comparison: 1 of 3.) (b is very small.) Equation (51). $A = s = 1$, $b = 1.0$, $c = 50$.

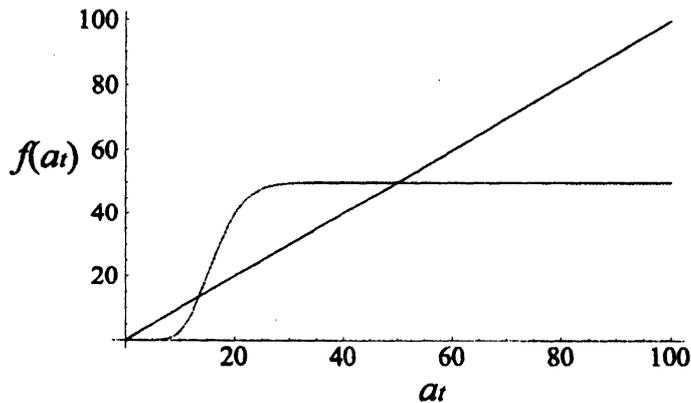


Figure 11: A figure of $f(a_t)$ from sigmoid for considering bifurcation. (Comparison: 2 of 3.) (b is relatively small.) Equation (51). $A = s = 1$, $b = 15$, $c = 50$.

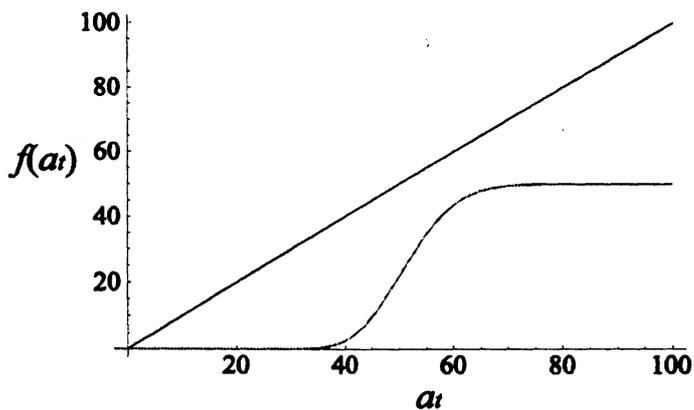
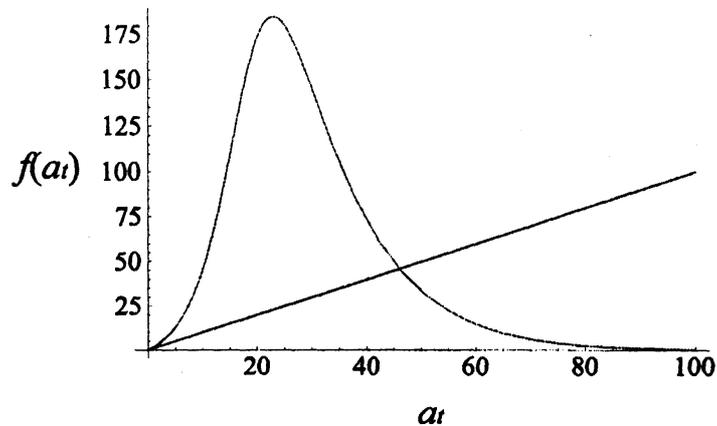
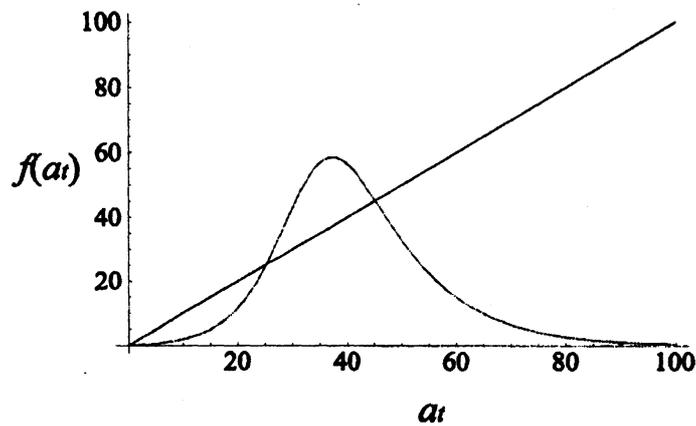


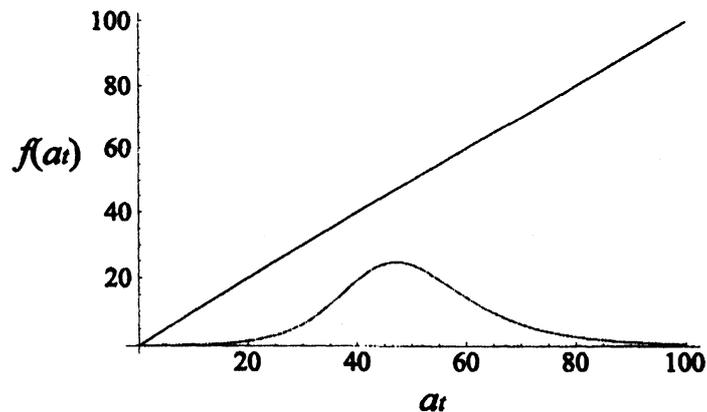
Figure 12: A figure of $f(a_t)$ from sigmoid for considering bifurcation. (Comparison: 3 of 3.) (b is relatively large.) Equation (51). $A = s = 1$, $b = 50$, $c = 50$.



⊠ 13: A figure of $f(a_t)$ from modified tent for considering bifurcation. (Comparison: 1 of 3.) (b is very small.) Equation (49). $A = s = 1$, $b = 20$, $c = 100$, $h = 0.9$.



⊠ 14: A figure of $f(a_t)$ from modified tent for considering bifurcation. (Comparison: 2 of 3.) (b is relatively small.) Equation (49). $A = s = 1$, $b = 35$, $c = 100$, $h = 0.9$.



⊠ 15: A figure of $f(a_t)$ from modified tent for considering bifurcation. (Comparison: 3 of 3.) (b is relatively large.) Equation (49). $A = s = 1$, $b = 45$, $c = 100$, $h = 0.9$.