

個体群動態の数理

奈良女子大学理学部・化学生物環境学科
環境科学コース 高須夫悟

- ・ 科目ナンバリングコード：2223011A3
- ・ 開設科目名：個体群動態の数理
- ・ 講義コード：4802000
- ・ 開講期・曜日・時限・教室：前期 水曜日 1・2時限 情報科学講義室（G302）
- ・ 対象学生：3回生

平衡点の局所安定性解析

2 変数常微分方程式の平衡点の局所安定性解析

$$\begin{aligned}\frac{dn_1}{dt} &= f_1(n_1, n_2) \\ \frac{dn_2}{dt} &= f_2(n_1, n_2)\end{aligned}$$

Lotka Volterra 競争モデルでは

$$\begin{aligned}f_1(n_1, n_2) &= r_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} \right) n_1 \\ f_2(n_1, n_2) &= r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} \right) n_2\end{aligned}$$

時間的に変化しない状態を平衡状態(平衡点)と呼ぶ。

平衡点 (n_1^*, n_2^*) は次式を満たす

$$\begin{aligned}\frac{dn_1}{dt} &= f_1(n_1^*, n_2^*) = 0 \\ \frac{dn_2}{dt} &= f_2(n_1^*, n_2^*) = 0\end{aligned}$$

安定性解析 1

平衡点からの微小なずれを $h_1(t), h_2(t)$ とする

$$n_1(t) = n_1^* + h_1(t), \quad n_2(t) = n_2^* + h_2(t)$$

これを元の式に代入して、ずれ h_1, h_2 に関する式に書き直す

$$\begin{array}{ccc} \frac{dn_1}{dt} = f_1(n_1, n_2) & & \frac{dn_1}{dt} = \frac{dh_1}{dt} = f_1(n_1^* + h_1, n_2^* + h_2) \\ & \longrightarrow & \\ \frac{dn_2}{dt} = f_2(n_1, n_2) & & \frac{dn_2}{dt} = \frac{dh_2}{dt} = f_2(n_1^* + h_1, n_2^* + h_2) \end{array}$$

安定性解析 2

2変数関数のテイラー展開をして、ずれが微少量であることから h_1, h_2 の2次以上の項を無視すると、次式を得る。

$$\frac{dh_1}{dt} = \frac{\partial f_1(n_1^*, n_2^*)}{\partial n_1} h_1 + \frac{\partial f_1(n_1^*, n_2^*)}{\partial n_2} h_2$$

$$\frac{dh_2}{dt} = \frac{\partial f_2(n_1^*, n_2^*)}{\partial n_1} h_1 + \frac{\partial f_2(n_1^*, n_2^*)}{\partial n_2} h_2$$

ベクトルと行列表示では
右式となる

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1(n_1^*, n_2^*)}{\partial n_1} & \frac{\partial f_1(n_1^*, n_2^*)}{\partial n_2} \\ \frac{\partial f_2(n_1^*, n_2^*)}{\partial n_1} & \frac{\partial f_2(n_1^*, n_2^*)}{\partial n_2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial n_1} & \frac{\partial f_1}{\partial n_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial n_1} & \frac{\partial f_2}{\partial n_2} \end{pmatrix} \text{をヤコビ行列という}$$

ヤコビ行列に平衡点の値を代入した行列を
コミュニティ行列と呼ぶ

線型常微分方程式の解

線型常微分方程式は解ける!

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix} \quad \text{行列 } A \text{ は定数行列}$$

解 $h_1(t), h_2(t)$ は行列 A の固有値 λ_1, λ_2 を用いて次のように書ける

$$\begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_{11} \\ c_{21} \end{pmatrix} \exp[\lambda_1 t] + \begin{pmatrix} c_{21} \\ c_{22} \end{pmatrix} \exp[\lambda_2 t] \quad \lambda_1 \neq \lambda_2 \text{ の時}$$

$$\begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_{11} \\ c_{21} \end{pmatrix} \exp[\lambda t] + \begin{pmatrix} c_{21} \\ c_{22} \end{pmatrix} t \exp[\lambda t] \quad \lambda_1 = \lambda_2 = \lambda \text{ の時}$$

c_{ij} はいずれも定数(初期条件で決まる)

局所安定性解析では、 h_1, h_2 が時間とともにゼロに収束するかしないかに注目

固有値と局所安定性

平衡点からの微小なずれ h_1, h_2 の時間変化は線形近似により次で与えられた

$$\begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_{11} \\ c_{21} \end{pmatrix} \exp[\lambda_1 t] + \begin{pmatrix} c_{21} \\ c_{22} \end{pmatrix} \exp[\lambda_2 t]$$

$\lambda_1 \neq \lambda_2$ の時

($\lambda_1 = \lambda_2$ でも同じ議論が成り立つ)

固有値が実数の時(2つの固有値 λ_1, λ_2 は共に実数):

$\lambda_1 < 0$ かつ $\lambda_2 < 0$ の時、ずれ h_1, h_2 はゼロに収束

λ_1, λ_2 のいずれかが正の時、ずれ h_1, h_2 は発散(線形近似が成立しなくなる)

$$\begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_{11} \\ c_{21} \end{pmatrix} \exp[\lambda_1 t] + \begin{pmatrix} c_{21} \\ c_{22} \end{pmatrix} \exp[\lambda_2 t]$$

$\lambda_1 \neq \lambda_2$ の時

($\lambda_1 = \lambda_2$ でも同じ議論が成り立つ)

固有値が複素数の時(2つの固有値は複素共役 $\lambda_1, \lambda_2 = a \pm bi$):

$$\exp[ix] = \cos x + i \sin x$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |\exp[(a \pm ib)t]| = \lim_{t \rightarrow \infty} \exp[at] \times |\exp[\pm ibt]| \quad |\exp[\pm ibt]| = 1$$

固有値の実部 $a = \operatorname{Re} \lambda_1 = \operatorname{Re} \lambda_2$ が負の時、ずれ h_1, h_2 はゼロに収束

固有値の実部 a が正の時、ずれ h_1, h_2 は発散(線形近似が成立しなくなる)

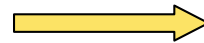
まとめ

一般に多変数の常微分方程式の平衡点の安定性は、コミュニティ行列の固有値で決まる。

$$\frac{dn_1}{dt} = f_1(n_1, n_2)$$

$$\frac{dn_2}{dt} = f_2(n_1, n_2)$$

平衡点の近傍で
線形近似



平衡点からのずれに関する線
型微分方程式

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix}$$

コミュニティ行列 A のすべての固有値 λ に対して

$\text{Re } \lambda < 0$ であれば、平衡点は局所安定

$\text{Re } \lambda > 0$ となる固有値が 1 つでも存在すれば、平衡点は不安定

固有値が複素数であれば平衡点の近傍で振動が起こる

Lotka Volterra の競争モデル

$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} \right) n_1 = f_1$$

平衡点は 4 つ存在

$$\frac{dn_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} \right) n_2 = f_2$$

$(0, 0), (K_1, 0), (0, K_2),$

$$\left(\frac{K_1 - \alpha_{12}K_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}, \frac{K_2 - \alpha_{21}K_1}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}} \right)$$

ヤコビ行列 J は

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial n_1} & \frac{\partial f_1}{\partial n_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial n_1} & \frac{\partial f_2}{\partial n_2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r_1 \frac{K_1 - 2n_1 - \alpha_{12}n_2}{K_1} & -r_1 \frac{\alpha_{12}n_1}{K_1} \\ -r_2 \frac{\alpha_{21}n_2}{K_2} & r_2 \frac{K_2 - \alpha_{21}n_1 - 2n_2}{K_2} \end{pmatrix}$$

平衡点 (0, 0)

平衡点 $(n_1^*, n_2^*) = (0, 0)$ をヤコビ行列に代入すると、コミュニティ行列は

$$A = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix}$$

$$|\lambda I - A| = \begin{vmatrix} \lambda - r_1 & 0 \\ 0 & \lambda - r_2 \end{vmatrix} = (\lambda - r_1)(\lambda - r_2) = 0 \quad \text{より}$$

$$\text{固有値は } \lambda = r_1, r_2 > 0$$

2つの固有値は実数であり、共に正なので平衡点 $(0, 0)$ は不安定。

平衡点 $(K_1, 0)$

平衡点 $(n_1^*, n_2^*) = (K_1, 0)$ をヤコビ行列に代入すると、コミュニティ行列は

$$A = \begin{pmatrix} -r_1 & -\alpha_{12}r_1 \\ 0 & r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21}K_1}{K_2}\right) \end{pmatrix}$$

固有値は $\lambda = -r_1 < 0, (1 - \alpha_{21} K_1/K_2)r_2$

$K_2 < \alpha_{21} K_1$ の時 平衡点 $(K_1, 0)$ は局所的に安定

$K_2 > \alpha_{21} K_1$ の時 平衡点 $(K_1, 0)$ は不安定

平衡点 $(0, K_2)$

平衡点 $(n_1^*, n_2^*) = (0, K_2)$ をヤコビ行列に代入すると、コミュニティ行列は

$$A = \begin{pmatrix} r_1 \left(1 - \frac{\alpha_{12} K_2}{K_1}\right) & 0 \\ -r_2 \alpha_{21} & -r_2 \end{pmatrix}$$

固有値は $\lambda = -r_2 < 0, (1 - \alpha_{12} K_2 / K_1) r_1$

$K_1 < \alpha_{12} K_2$ の時 平衡点 $(0, K_2)$ は局所的に安定

$K_1 > \alpha_{12} K_2$ の時 平衡点 $(0, K_2)$ は不安定

内部平衡点

平衡点 $(n_1^*, n_2^*) = \left(\frac{K_1 - \alpha_{12}K_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}, \frac{K_2 - \alpha_{21}K_1}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}} \right)$ をヤコビ行列に代入すると、

コミュニティ行列 A を得る

$$A = \begin{pmatrix} r_1 \frac{K_1 - \alpha_{12}K_2}{(1 - \alpha_{12}\alpha_{21})K_1} & r_1 \frac{-K_1 + \alpha_{12}K_2}{(1 - \alpha_{12}\alpha_{21})K_1} \\ r_2 \frac{\alpha_{21}K_1 - K_2}{(1 - \alpha_{12}\alpha_{21})K_2} & r_2 \frac{\alpha_{21}K_1 - K_2}{(1 - \alpha_{12}\alpha_{21})K_2} \end{pmatrix}$$

行列 A の固有値 λ の実部の符号で安定性が決まる

行列 $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ の固有値(実数を含む)の実部が負であるための

必要十分条件は

$$T < 0 \text{ かつ } D > 0$$

$$T = \text{trace } A = a + d$$

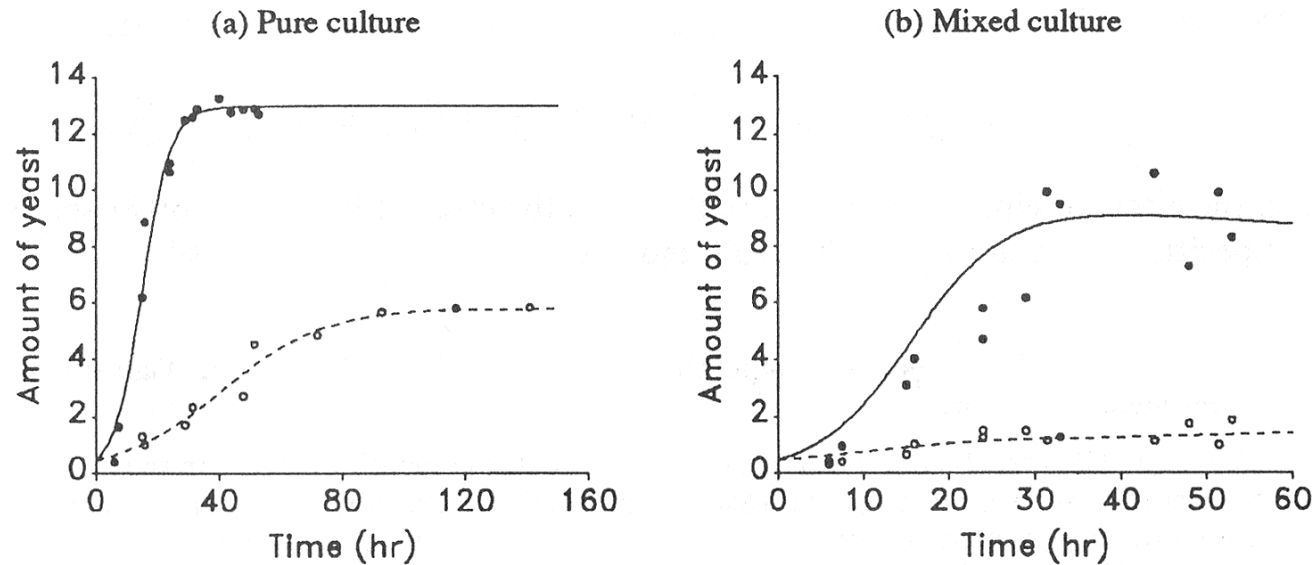
$$D = \det A = ad - bc$$

Lotka Volterra 競争モデルの

内部平衡点が正、かつ $K_1 > \alpha_{12} K_2, K_2 > \alpha_{21} K_1$ の時、上記の条件を満たす

—————> 内部平衡点は局所的に安定

具体例



単独培養 pure culture の
データからパラメータ値
を推定

Figure 10.3 Gause yeast data with logistic curves fitted to growth in pure cultures and the Lotka–Volterra two species competition model fitted to growth in mixed culture. *Saccharomyces cerevisiae* (solid line); *Schizosaccharomyces kephir* (broken line).

$$Saccharomyces\ cerevisiae : r_1 = 0.218\text{ h}^{-1}, K_1 = 13.0, \alpha_{12} = 3.15$$

$$Schizosaccharomyces\ kephir : r_2 = 0.061\text{ h}^{-1}, K_2 = 5.8, \alpha_{21} = 0.439$$

$$K_1 / \alpha_{12} = 4.127 < K_2 = 5.8$$

$$K_2 / \alpha_{21} = 13.212 > K_1 = 13.0$$

→ *Saccharomyces* は絶滅する。もしくは、
初期値に依存してどちらかが絶滅する可能性

変数のスケール変換

ダイナミクス(微分方程式・差分式等)の解析においては、変数を適当にスケール変換してから、問題に取り組む方が見通しが良い。

例えば、Lotka Volterra の競争モデル

$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} \right) n_1 \quad \frac{n_1}{K_1} \rightarrow u_1 \quad \frac{n_2}{K_2} \rightarrow u_2 \quad r_1 t \rightarrow \tau$$

$$\frac{dn_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} \right) n_2 \quad \alpha_{12} \frac{K_2}{K_1} \rightarrow \beta_{12} \quad \alpha_{21} \frac{K_1}{K_2} \rightarrow \beta_{21}$$

$$\frac{du_1}{d\tau} = (1 - u_1 - \beta_{12}u_2)u_1$$

$$\frac{du_2}{d\tau} = \rho(1 - \beta_{21}u_1 - u_2)u_2$$

元の変数とパラメータを定数倍しただけなので、定性的な性質は保持されている。

パラメータ数が少ない分、計算間違いが減る。解析の見通しが良い。

問題 1

次の微分方程式の解を求めよ。初期値は $\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0$ とする。

$$1) \quad \frac{d\mathbf{x}}{dt} = \begin{pmatrix} -1 & 3 \\ -2 & 0 \end{pmatrix} \mathbf{x}$$

$$2) \quad \frac{d\mathbf{x}}{dt} = \begin{pmatrix} 2 & -3 \\ 1 & -2 \end{pmatrix} \mathbf{x}$$

$$3) \quad \frac{d\mathbf{x}}{dt} = \begin{pmatrix} 3 & -4 \\ 1 & -1 \end{pmatrix} \mathbf{x}$$

問題 2

次の Lotka Volterra 競争モデルについて、設問に答えよ

$$\frac{dn_1}{dt} = 0.5 \left(1 - \frac{n_1 + 0.5n_2}{90} \right) n_1$$

$$\frac{dn_2}{dt} = \left(1 - \frac{n_1 + n_2}{200} \right) n_2$$

- 1) 平衡点をすべて求めよ
- 2) すべての平衡点の局所安定性を判定せよ
- 3) 相平面解析により、系の振る舞いを視覚的に調べよ
- 4) 数値計算により、系の振る舞いを概観せよ

問題 3

行列 $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ の固有値(実数を含む)の実部が負であるための

必要十分条件は $T < 0$ かつ $D > 0$ であることを示せ(a, b, c, d は実数とする)。

$$T = \text{trace } A = a + d, D = \det A = ad - bc$$

固有値が実数・複素数の場合に分けて考える。