

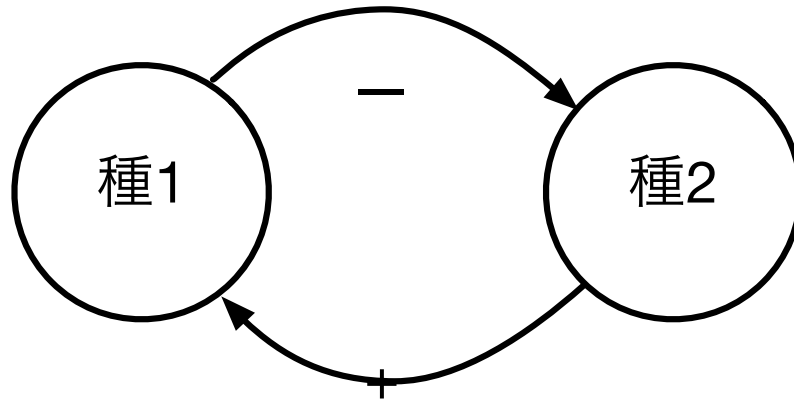
# 個体群動態の数理

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年生

# 捕食のモデル

2つの生物集団の利害が一致しない場合



こうした関係は捕食関係に典型的

種 1 を捕食者 predator、種 2 を被食者 prey と呼ぶ

捕食者は被食者(エサ)を食べることで繁殖する  
被食者(エサ)は捕食者に食べられて数を減らす

捕食関係にある 2 種の集団密度の時間変化をモデルで記述する

# 捕食関係の個体群動態

被食者の個体密度変化 = 捕食されないときの増加 - 捕食による減少

捕食者の個体密度変化 = 被食者を捕食して増加 - 捕食なしの時の減少

被食者個体密度を  $H$ 、捕食者個体密度を  $P$  とする

- 被食者は捕食者が存在しないとき指数的に増加
- 被食者と捕食者が出会う率は両者の密度の積に比例すると考える Law of mass action
- 捕食なしでは捕食者は指数的に減少

$$\frac{dH}{dt} = r_H H - \underline{aHP}$$

捕食による減少

$a$  : 捕食率

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + \underline{abHP}$$

捕食による増加

$b$ : 転換率

# Lotka Volterra の捕食モデル

$$\frac{dH}{dt} = r_H H - aHP$$

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP$$

## Lotka Volterra の捕食モデル

第1次世界大戦前後のアドリア海での漁業水揚げ量変動を説明するモデル(サメと他の魚の変動)

パラメータは4つ:  $r_H, r_P, a, b$

相平面解析でおおまかな振る舞いを調べてみる

# アイソクライン法

$$\frac{dH}{dt} = r_H H - aHP = 0$$

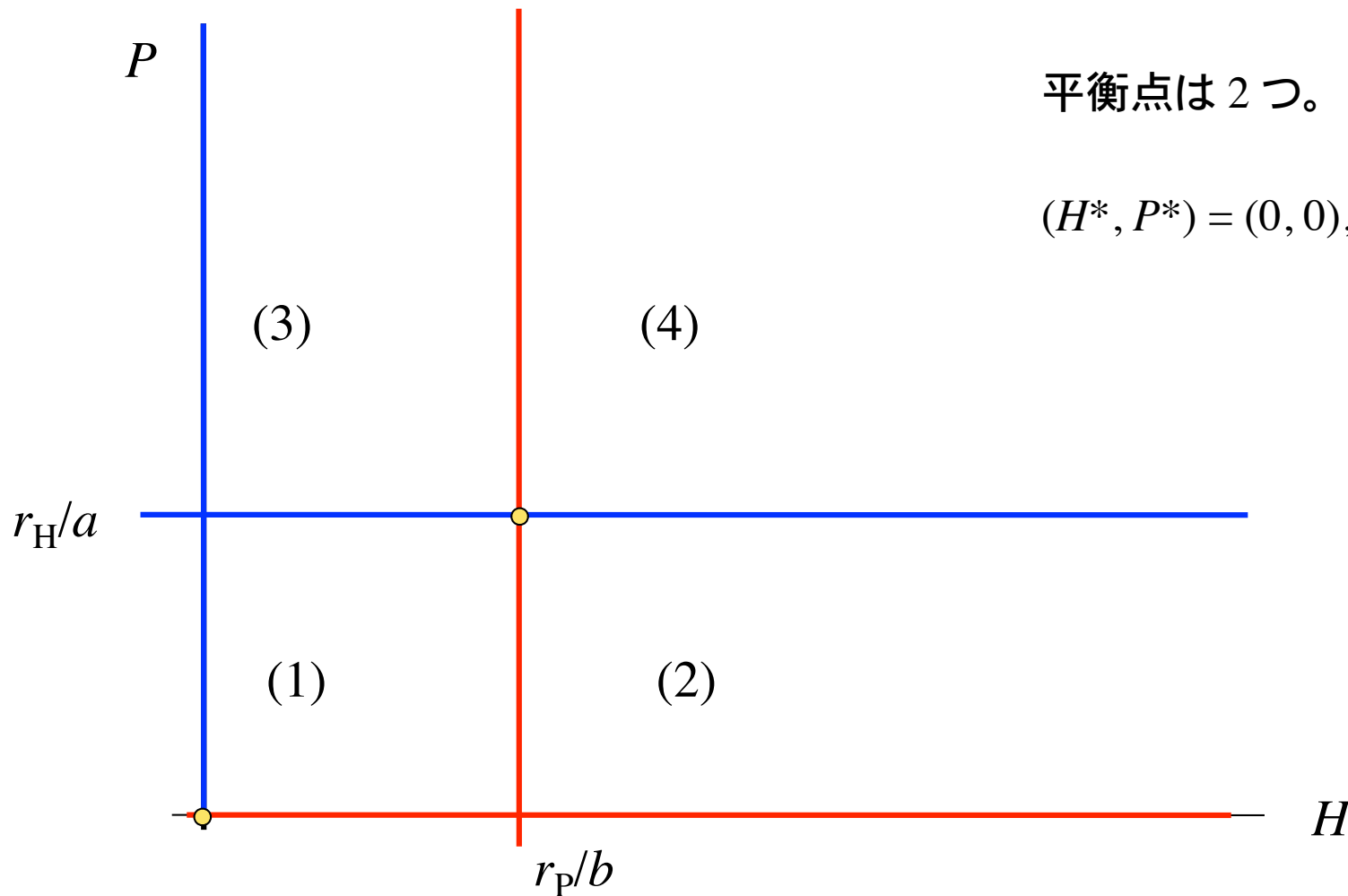
$$H = 0, P = r_H/a$$

$H$  のヌルクライン

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP = 0$$

$$P = 0, H = r_P/b$$

$P$  のヌルクライン



平衡点は 2 つ。

$$(H^*, P^*) = (0, 0), (r_P/b, r_H/a)$$

$$\frac{dH}{dt} = r_H H - aHP = 0$$

$$H = 0, P = r_H/a$$

$H$  のヌルクライン

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP = 0$$

$$P = 0, H = r_P/b$$

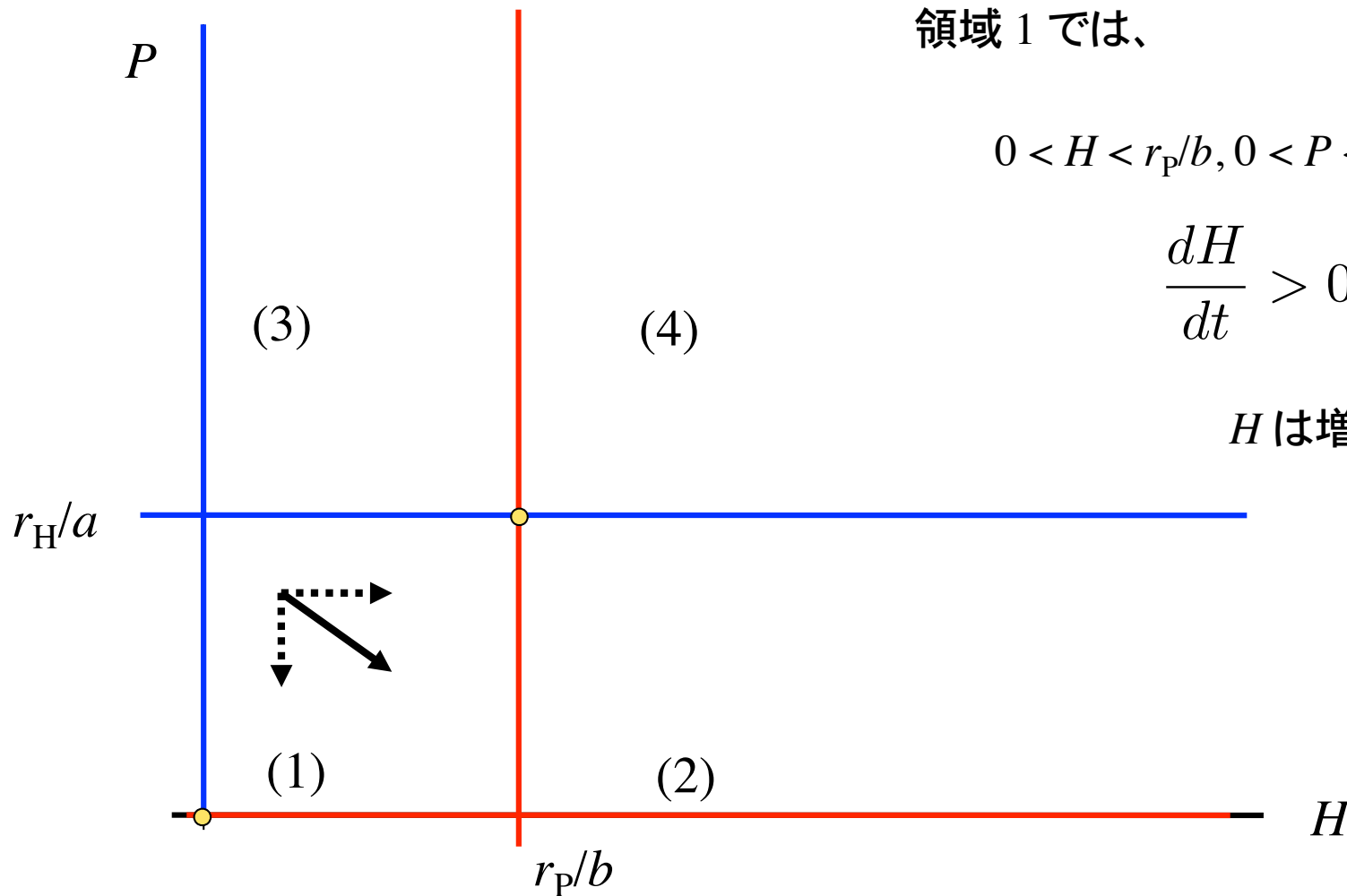
$P$  のヌルクライン

領域 1 では、

$$0 < H < r_P/b, 0 < P < r_H/a \quad \text{より}$$

$$\frac{dH}{dt} > 0 \quad \frac{dP}{dt} < 0$$

$H$  は増加、 $P$  は減少



$$\frac{dH}{dt} = r_H H - aHP = 0$$

$$H = 0, P = r_H/a$$

$H$  のヌルクライン

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP = 0$$

$$P = 0, H = r_P/b$$

$P$  のヌルクライン

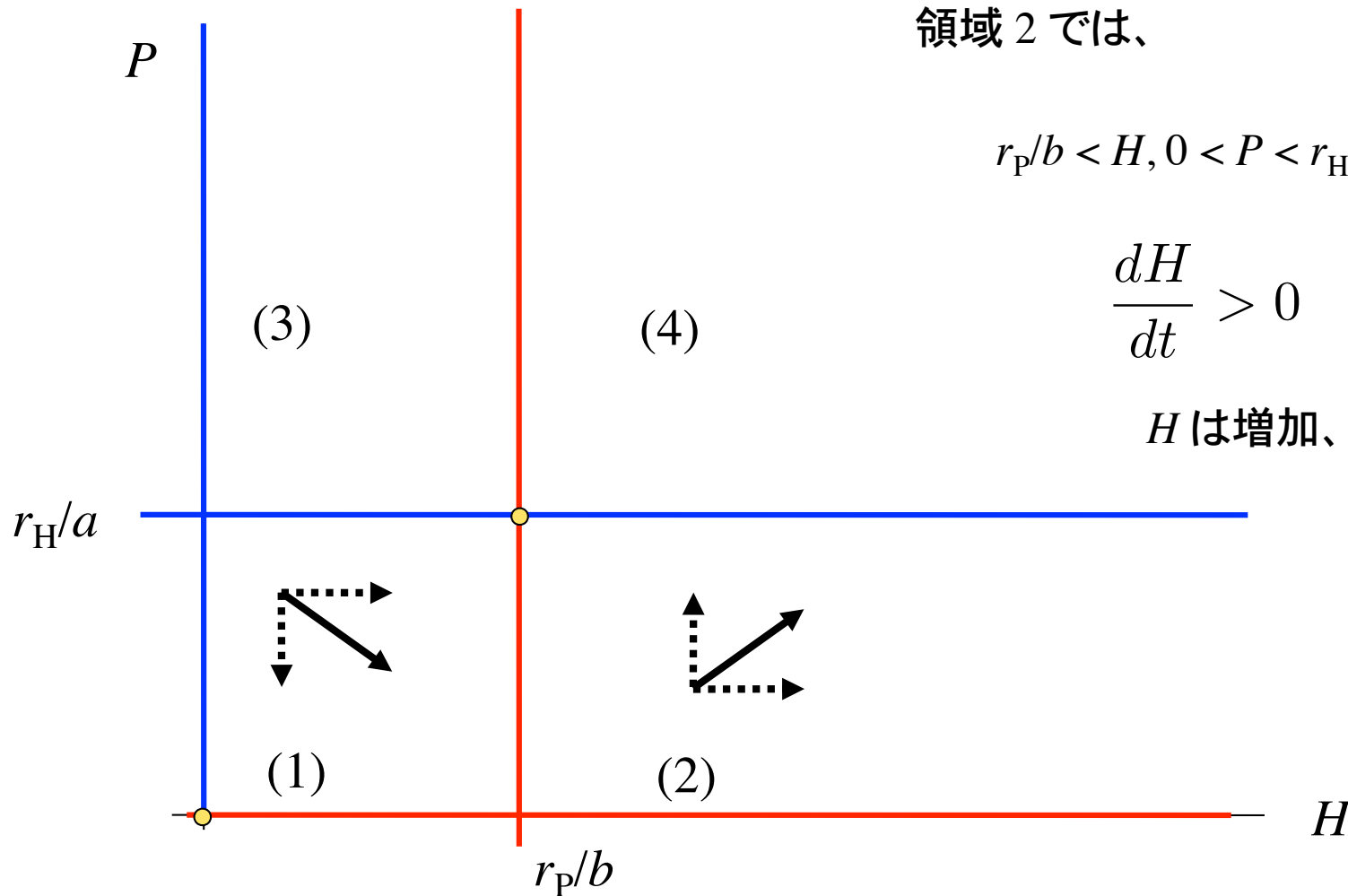
領域 2 では、

$$r_P/b < H, 0 < P < r_H/a$$

より

$$\frac{dH}{dt} > 0 \quad \frac{dP}{dt} > 0$$

$H$  は増加、 $P$  も増加



$$\frac{dH}{dt} = r_H H - aHP = 0$$

$$H = 0, P = r_H/a$$

$H$  のヌルクライン

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP = 0$$

$$P = 0, H = r_P/b$$

$P$  のヌルクライン

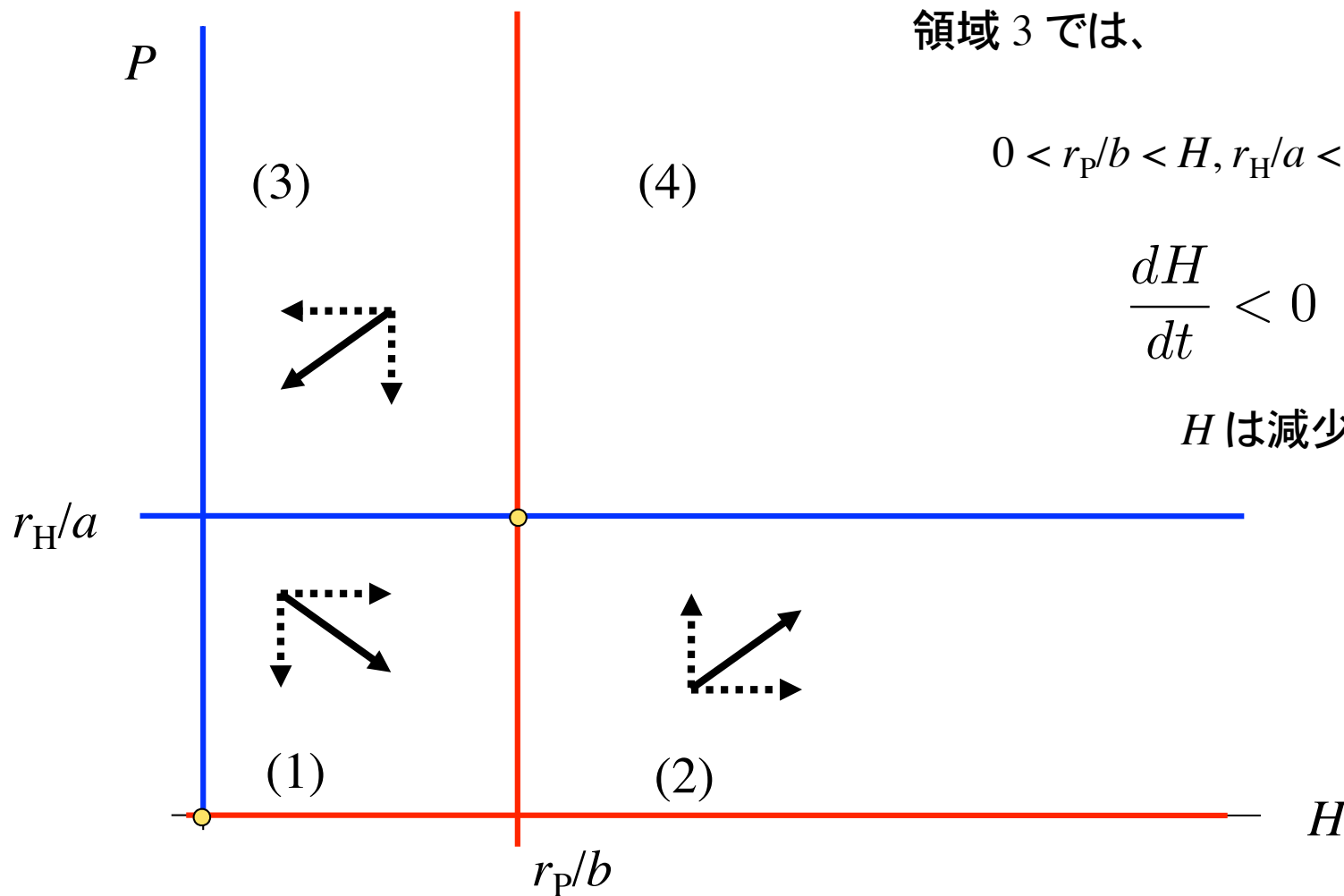
領域 3 では、

$$0 < r_P/b < H, r_H/a < P$$

より

$$\frac{dH}{dt} < 0 \quad \frac{dP}{dt} < 0$$

$H$  は減少、 $P$  も減少





$$\frac{dH}{dt} = r_H H - aHP = 0$$

$$H = 0, P = r_H/a$$

$H$  のヌルクライン

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP = 0$$

$$P = 0, H = r_P/b$$

$P$  のヌルクライン

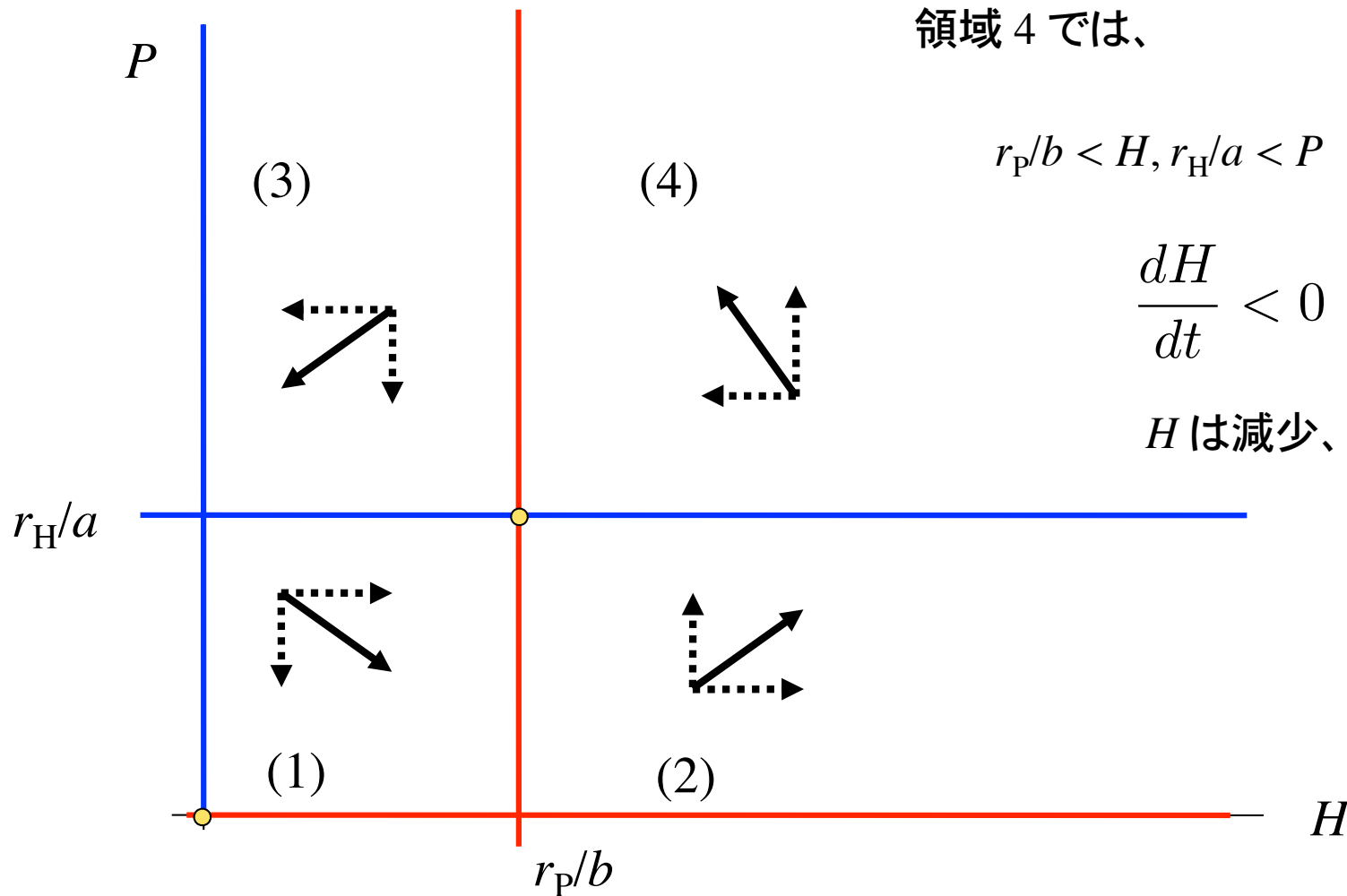
領域 4 では、

$$r_P/b < H, r_H/a < P$$

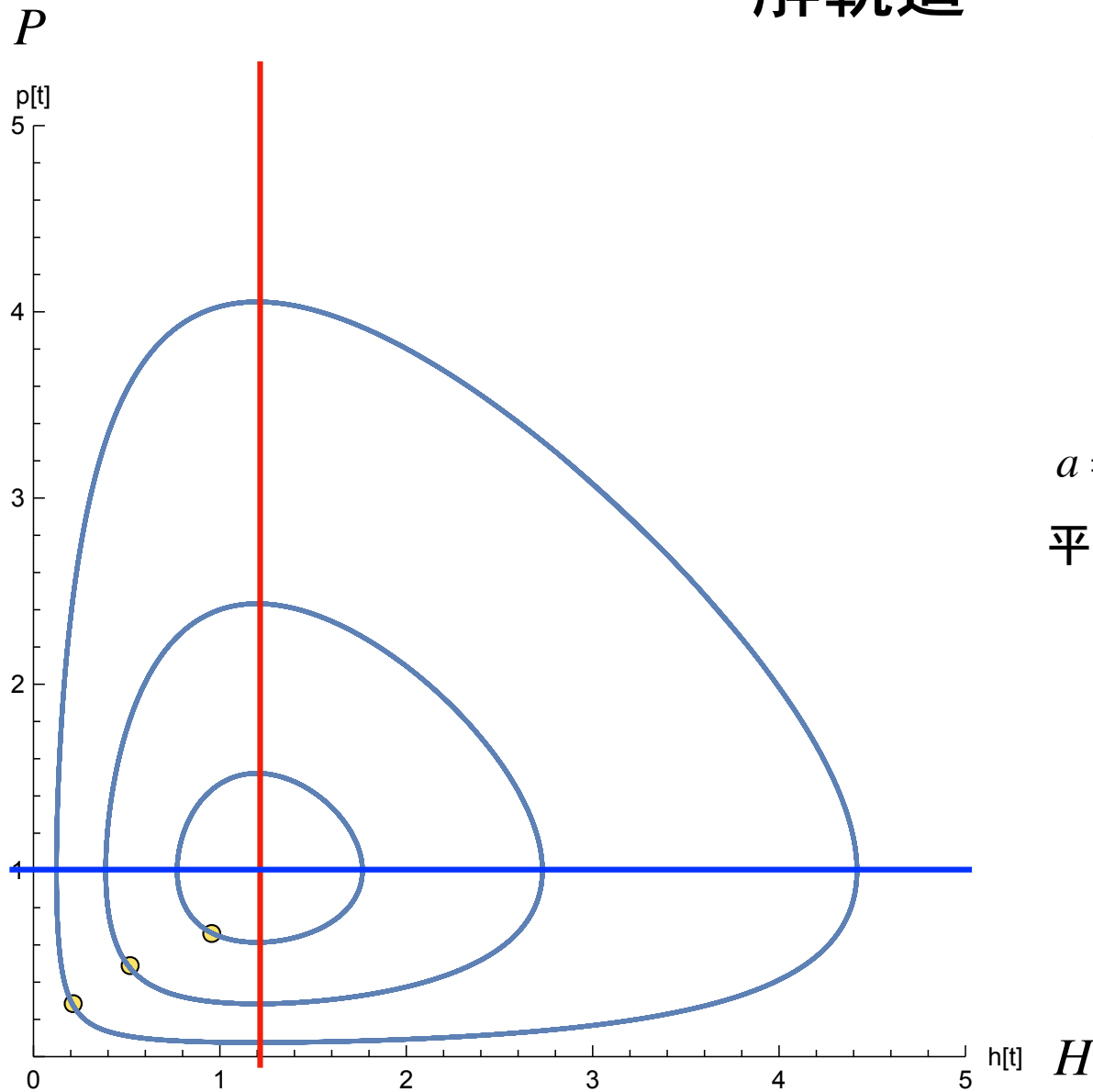
より

$$\frac{dH}{dt} < 0 \quad \frac{dP}{dt} > 0$$

$H$  は減少、 $P$  も減少



# 解軌道



$$\frac{dH}{dt} = r_H H - aHP$$

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP$$

$$a = 1, b = 1, r_H = 1, r_P = 1.2$$

$$\text{平衡点 } (H^*, P^*) = (0, 0), (1, 1.2)$$

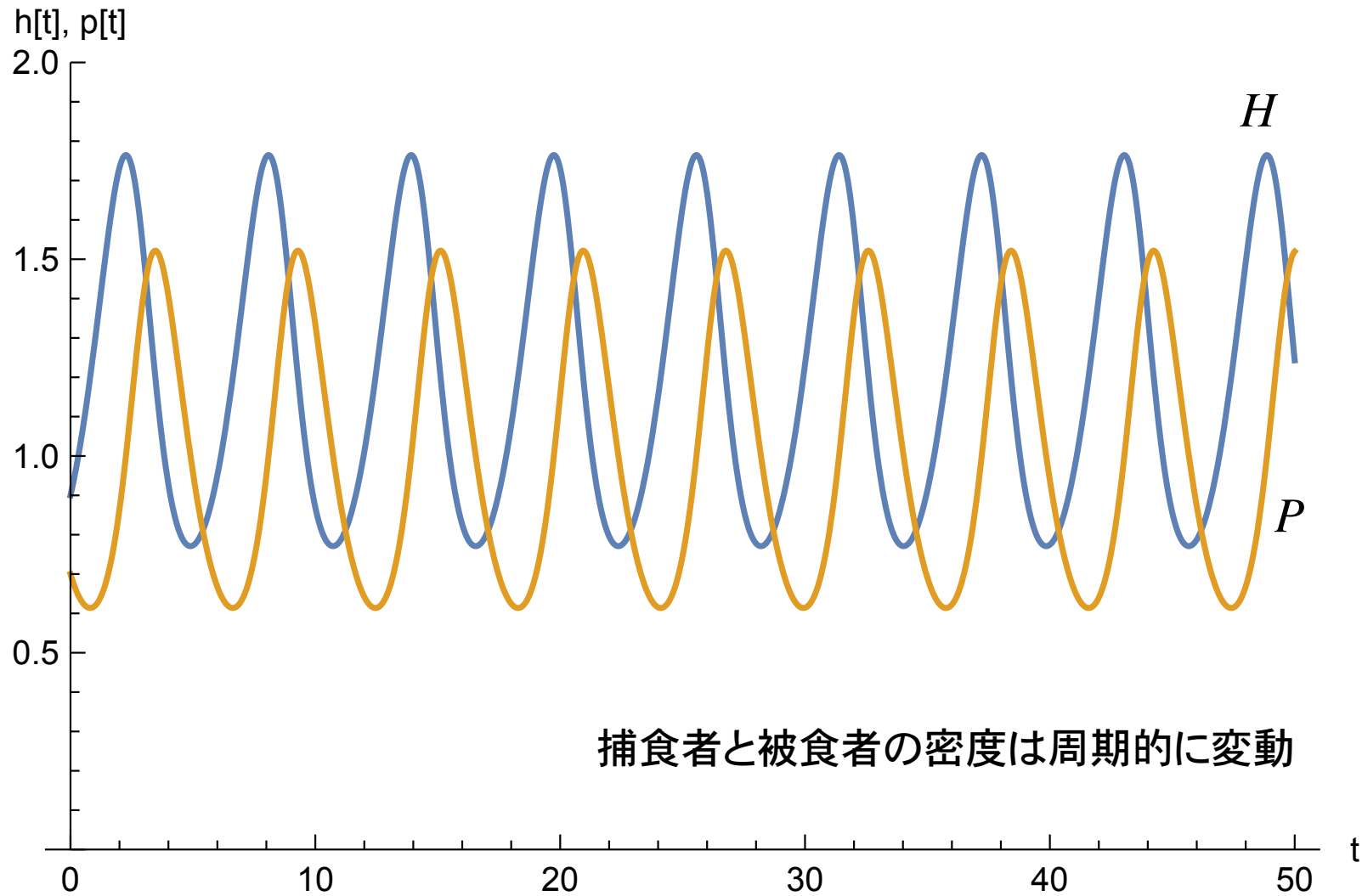
$$(H_0, P_0) = (0.2, 0.3)$$

$$(H_0, P_0) = (0.5, 0.5)$$

$$(H_0, P_0) = (0.9, 0.7)$$

反時計回りの閉軌道(周期解)になる

# 解



捕食者と被食者の密度は周期的に変動

被食者が増えると、これを食べる捕食者が増加  
捕食者が増えると被食者は減少。引き続いて捕食者も減少

# 平衡点の安定性

Lotka Volterra の捕食モデルの平衡点の局所安定性

$$\frac{dH}{dt} = r_H H - aHP = f_1$$

ヤコビ行列は

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP = f_2$$

$$J = \begin{pmatrix} r_H - aP & aH \\ bP & -r_P + bH \end{pmatrix}$$

平衡点  $(H^*, P^*) = (0, 0)$  について、コミュニティ行列は

$$A = \begin{pmatrix} r_H & 0 \\ 0 & -r_P \end{pmatrix}$$

固有値は共に実数で、 $\lambda = r_H > 0, \lambda = -r_P < 0$



平衡点  $(0, 0)$  は不安定

## 安定性の続き

平衡点  $(H^*, P^*) = (r_P/b, r_H/a)$  について、コミュニティ行列は

$$A = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{a}{b}r_P \\ \frac{b}{a}r_H & 0 \end{pmatrix} \quad |\lambda I - A| = \begin{vmatrix} \lambda & \frac{a}{b}r_P \\ -\frac{b}{a}r_H & \lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + r_H r_P = 0$$

固有値は純虚数で、  $\lambda = \pm i\sqrt{r_H r_P}$



平衡点  $(r_P/b, r_H/a)$  の安定性はこれだけからは何とも言えない

平衡点の近傍では、固有値が純虚数であることから、周期  $T = \frac{2\pi}{\sqrt{r_H r_P}}$  の振動

# Lotka Volterra の捕食モデルの振動解

このモデルの解は必ず周期解になることが証明できる

元の式を変形して

$$\frac{1}{H} \frac{dH}{dt} = r_H - aP \quad \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = -r_P + bH$$

この2つの式より

$$(-r_P + bH) \frac{1}{H} \frac{dH}{dt} - (r_H - aP) \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = 0$$

$$\left(-\frac{r_P}{H} + b\right) \frac{dH}{dt} - \left(\frac{r_H}{P} - a\right) \frac{dP}{dt} = 0$$

両辺を積分すると

$$\int \left(-\frac{r_P}{H} + b\right) \frac{dH}{dt} - \int \left(\frac{r_H}{P} - a\right) \frac{dP}{dt} = C$$

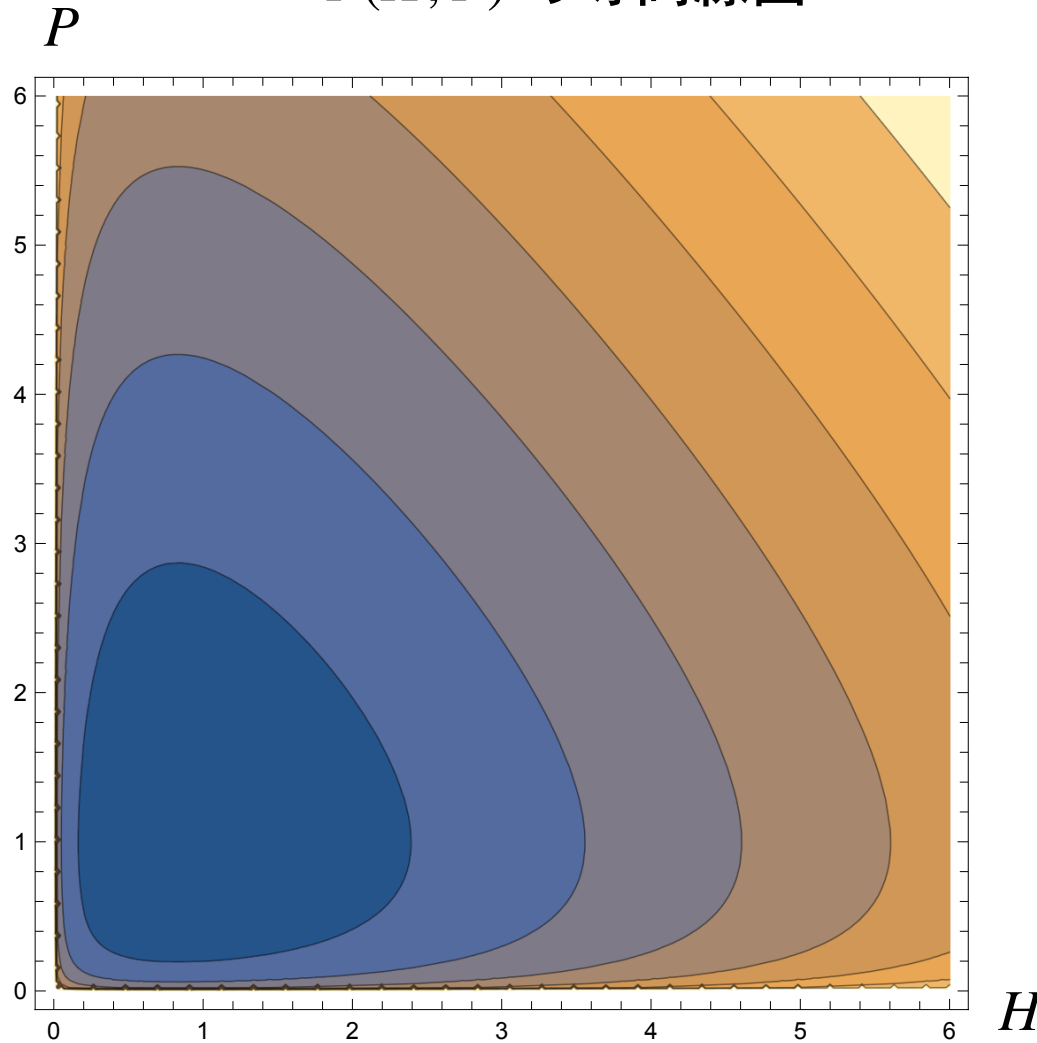
$$-r_P \log H + bH - r_H \log P + aP = C$$

左辺の関数を  $F(H, P) = bH - r_P \log H + aP - r_H \log P$  とする

関数  $F(H, P)$  は、くぼんだお椀の形をしている。

# 解の軌道と保存量

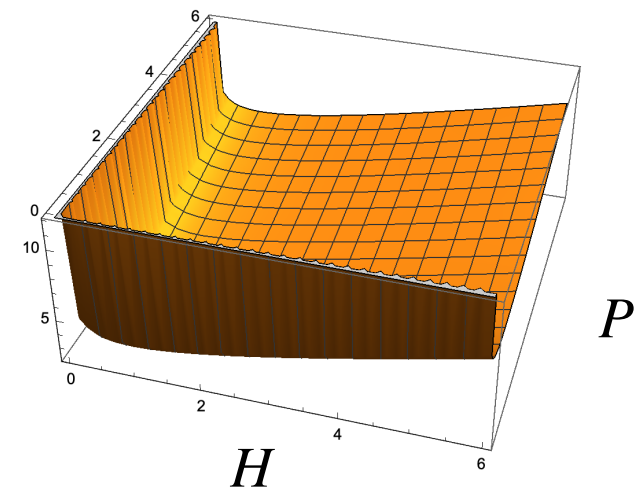
$F(H, P)$  の等高線図



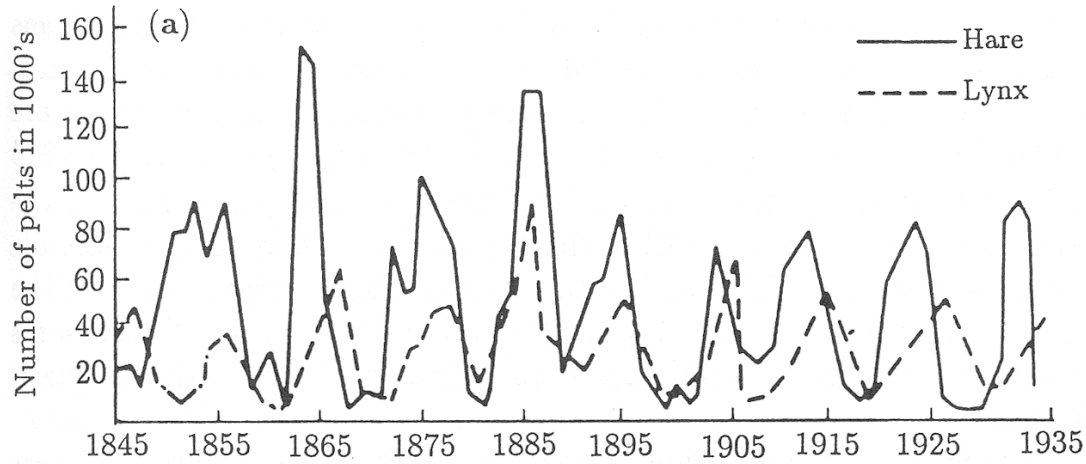
解の軌道は初期値  $(H_0, P_0)$  で決まる  
等高線上にある(必ず閉軌道になる)

$$F(H, P) = F(H_0, P_0)$$

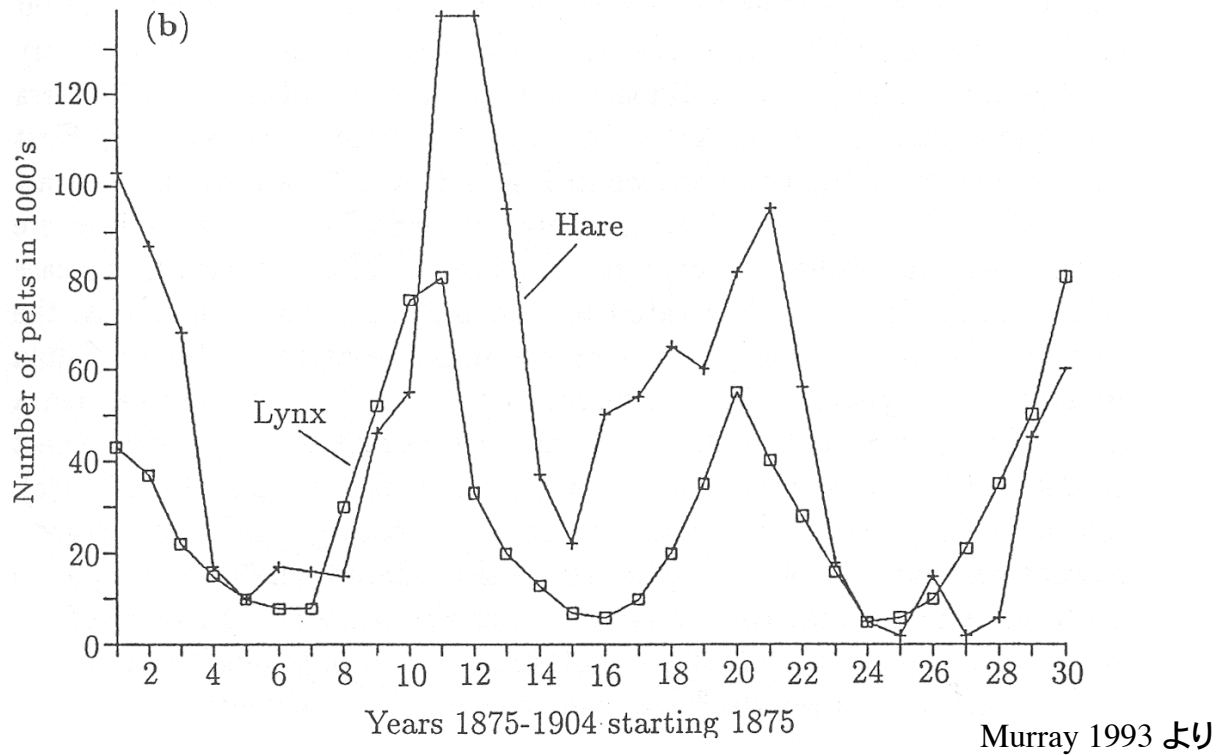
途中で軌道をずらすと、元の軌道には  
もどらない。軌道は**中立安定**



# 実例



Hare 雪うさぎ  
Lynx 山猫

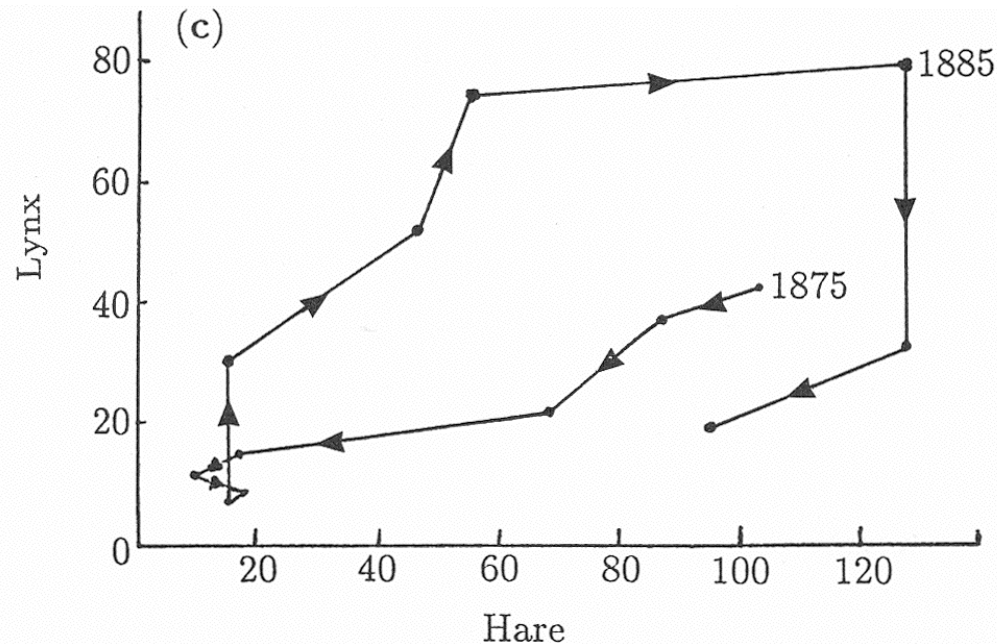




## 実例続き

ウサギが山猫を食べる??

相平面上にプロットしたデータは、ウサギが捕食者、山猫が被食者であることを示している。



ウサギが山猫に伝染病を媒介する可能性?

実際のところ、山猫は雪ウサギの死亡の主因ではない。

ウサギと山猫の振動は捕食関係が原因ではない可能性がある。

Fig. 3.3a-c. (a) Fluctuations in the number of pelts sold by the Hudson Bay Company (Redrawn from Odum 1953). (b) Detail of the 30 year period starting in 1875 based on the data from Elton and Nichoslon (1942). (c) Phase plane plot of the data represented in (b) (after Gilpin 1973).

捕食者と被食者密度がきれいに振動する実例は多くはない

しかし、モデル解析は、捕食者系で振動が起こりうることを示している

## より現実的な捕食モデル

捕食がないとき、被食者はロジスティック増殖をする場合のモデル

$$\frac{dH}{dt} = r_H \left( 1 - \frac{H}{K} \right) H - aHP$$

捕食は捕食者と被食者密度の積に比例して起こると考える

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP$$

アイソクライン法で解の振る舞いを調べる

ヌルクラインは

$$\frac{dH}{dt} = r_H \left( 1 - \frac{H}{K} \right) H - aHP = 0$$

$$H = 0, P = \frac{r_H}{a} \left( 1 - \frac{H}{K} \right)$$

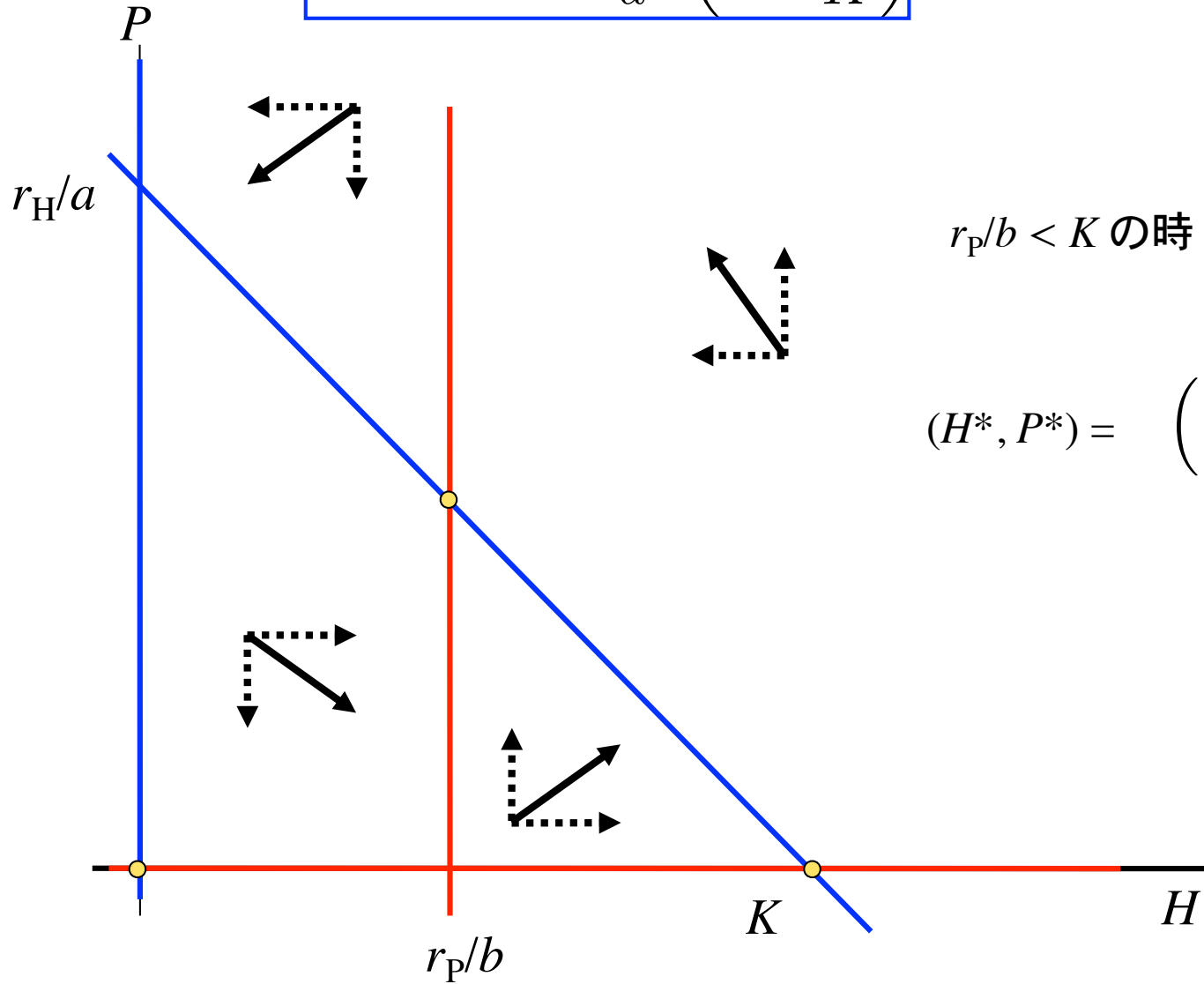
$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP = 0$$

$$P = 0, H = \frac{r_P}{b}$$

# アイソクライン

$H$  のヌルクライン  $H = 0, P = \frac{r_H}{a} \left( 1 - \frac{H}{K} \right)$

$P$  のヌルクライン  $P = 0, H = \frac{r_P}{b}$



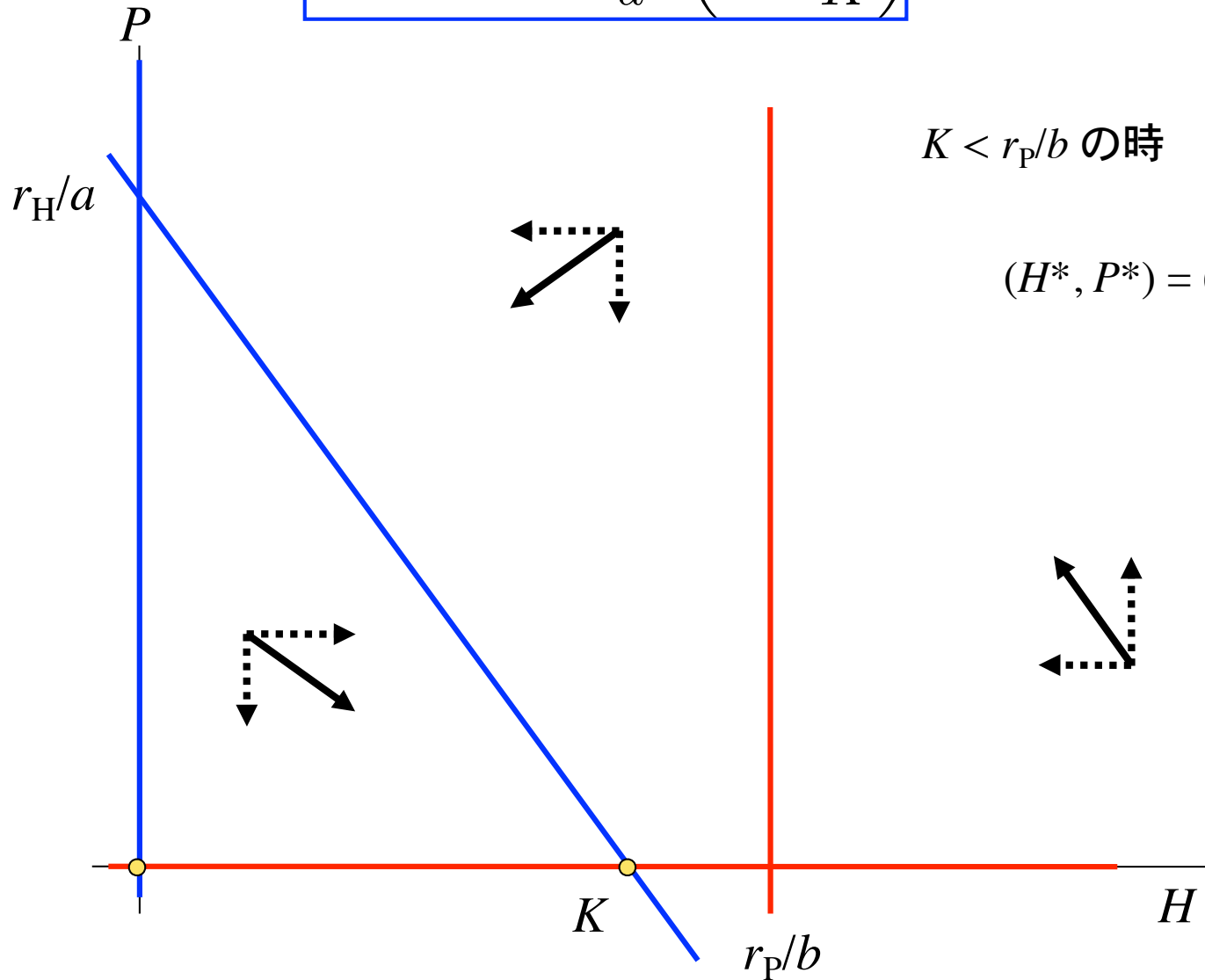
$$(H^*, P^*) = \left( \frac{r_P}{b}, \frac{r_H}{a} \left( 1 - \frac{r_P}{bK} \right) \right)$$

に収束の予感

# アイソクライン 2

Hのヌルクライン  $H = 0, P = \frac{r_H}{a} \left( 1 - \frac{H}{K} \right)$

Pのヌルクライン  $P = 0, H = \frac{r_P}{b}$

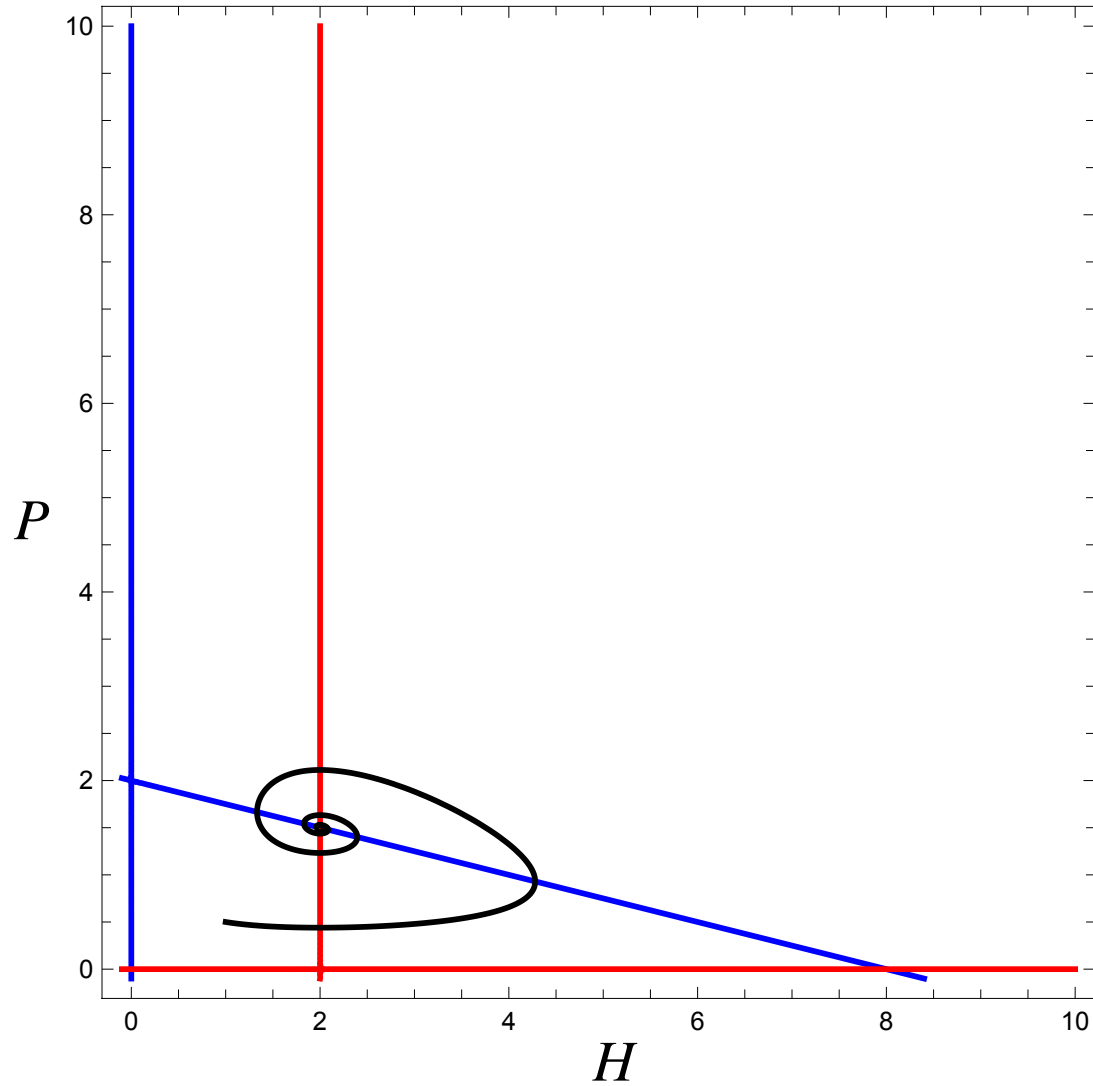


$K < r_P/b$  の時

$(H^*, P^*) = (K, 0)$

に収束の予感

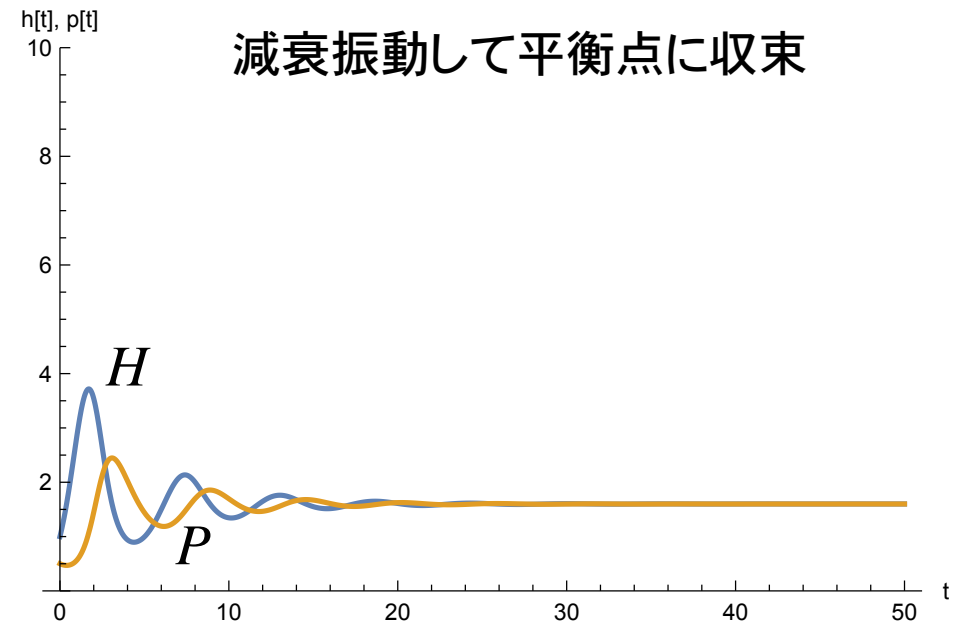
# 数値計算例



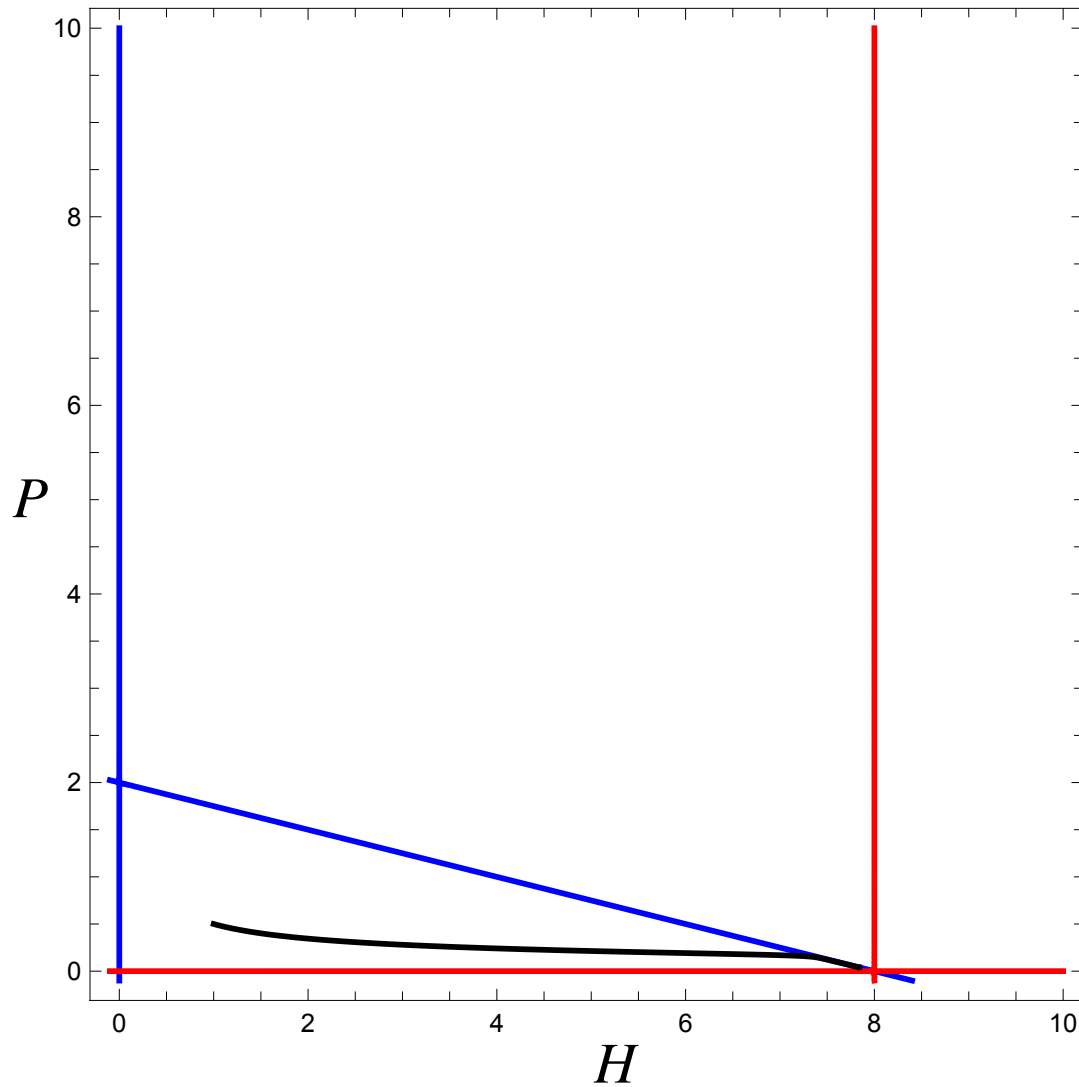
$r_p/b < K$  の時

捕食者と被食者は安定共存

減衰振動して平衡点に収束

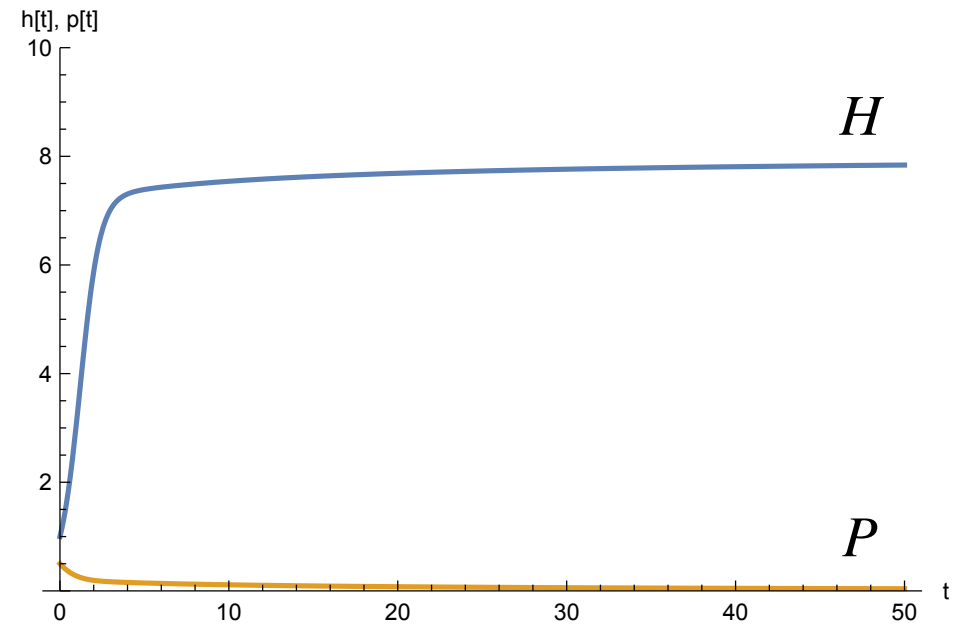


## 数値計算例 2



$K < r_p/b$  の時

初期状態に関わらず、捕食者は絶滅  
被食者のみが生存



# 捕食の飽和効果

捕食者が一度に捕食できる量には上限がある。被食者密度  $H$  が高くなっても、捕食者 1 個体が消費する被食者量には限界がある(飽和効果)。

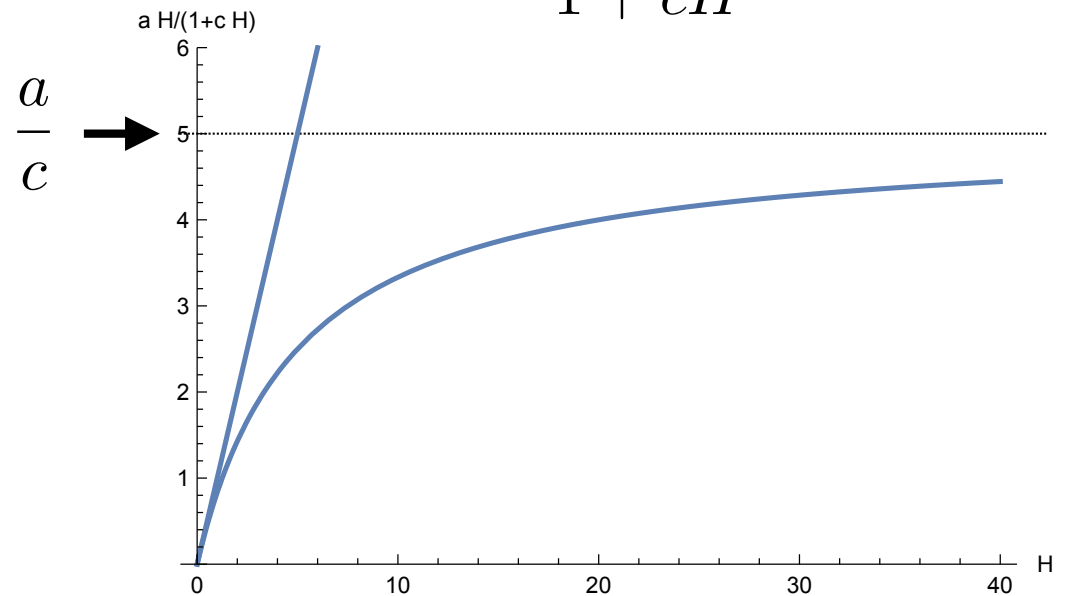
捕食者 1 個体あたりの捕食回数が、被食者密度  $H$  の飽和関数で与えられる場合。

$$\frac{dH}{dt} = r_H \left( 1 - \frac{H}{K} \right) H - a \frac{HP}{1 + cH}$$

捕食者 1 個体あたり捕食回数

$$\frac{aH}{1 + cH}$$

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + b \frac{HP}{1 + cH}$$



被食者密度  $H$

# ヌルクライン

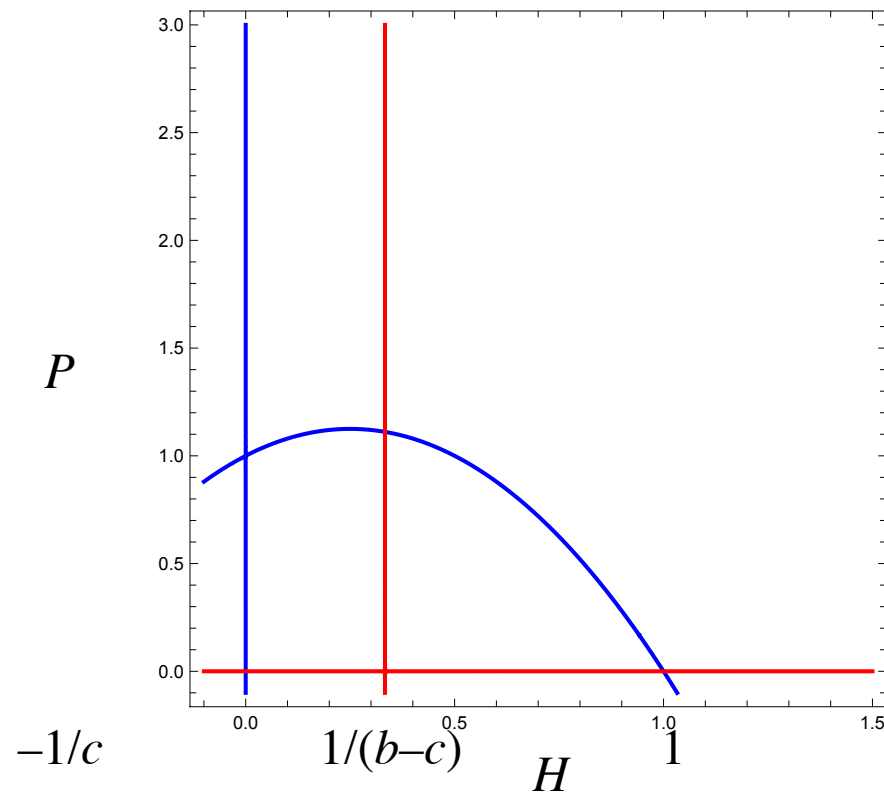
スケール変換により次式に帰着できる。

$$\frac{dH}{dt} = \rho(1-H)H - a\frac{HP}{1+cH} = 0$$

$$H = 0, P = \frac{\rho}{a}(1-H)(1+cH)$$

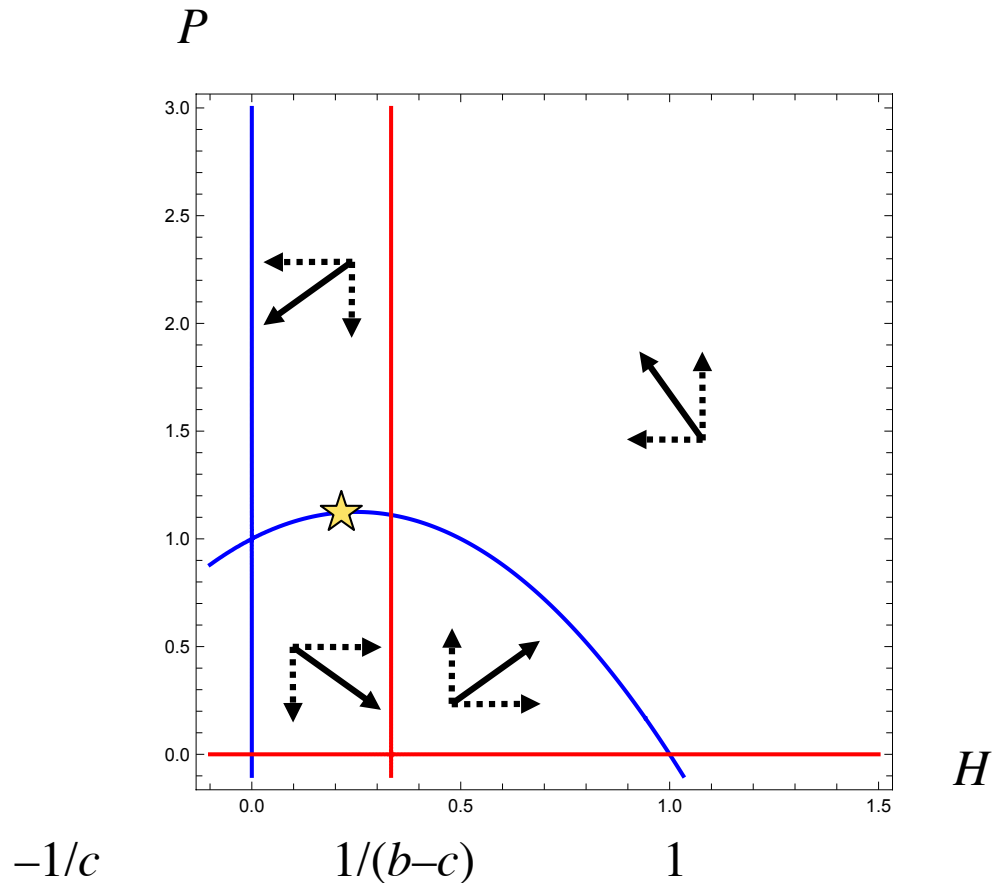
$$\frac{dP}{dt} = -P + b\frac{HP}{1+cH} = 0$$

$$P = 0, H = \frac{1}{b-c}$$





# アイソクライン法



$$H = 0, P = \frac{\rho}{a}(1 - H)(1 + cH)$$

$$P = 0, H = \frac{1}{b - c}$$

平衡点は3つ

Hのヌルクライン（放物線）は  
 $(1-1/c)/2$ に頂点★

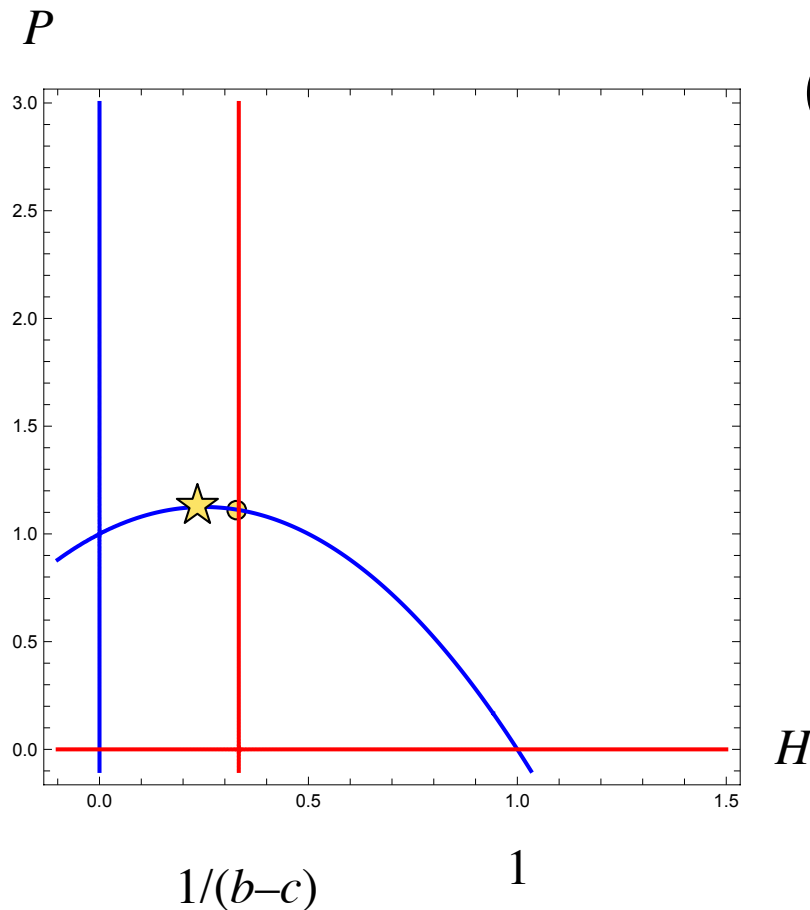
# 平衡点

$$H = 0, P = \frac{\rho}{a}(1 - H)(1 + cH)$$

かつ

$$P = 0, H = \frac{1}{b - c}$$

両者が共存する平衡点は、 $0 < 1/(b-c) < 1$  の時に存在して



$$(H^*, P^*) = \left( \frac{1}{b - c}, \frac{b(b - c - 1)r_H}{a(b - c)^2} \right)$$

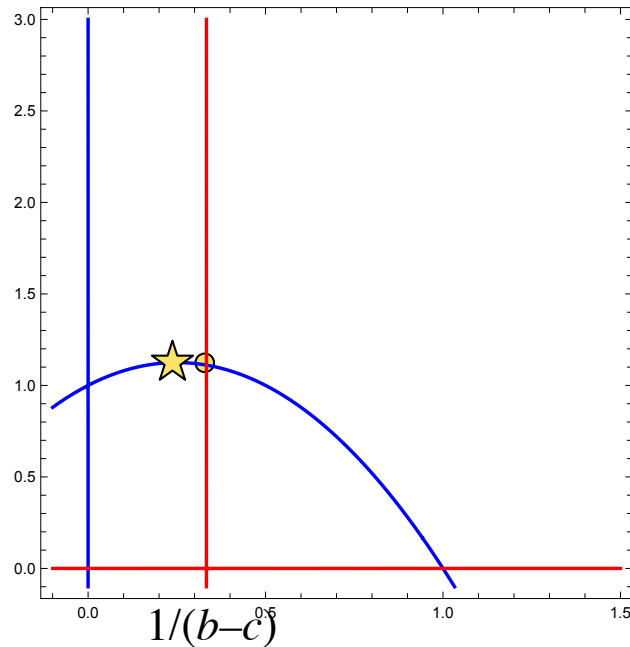
$(H^*, P^*)$  に関するコミュニティ行列  $A$

$$T = r_H \frac{-b - c + bc - c^2}{b(b - c)}$$

$$D = r_H \frac{b - c - 1}{b}$$

固有値の実部が負である為の  
必要十分条件は  $T < 0, D > 0$

# 内部平衡点の安定性



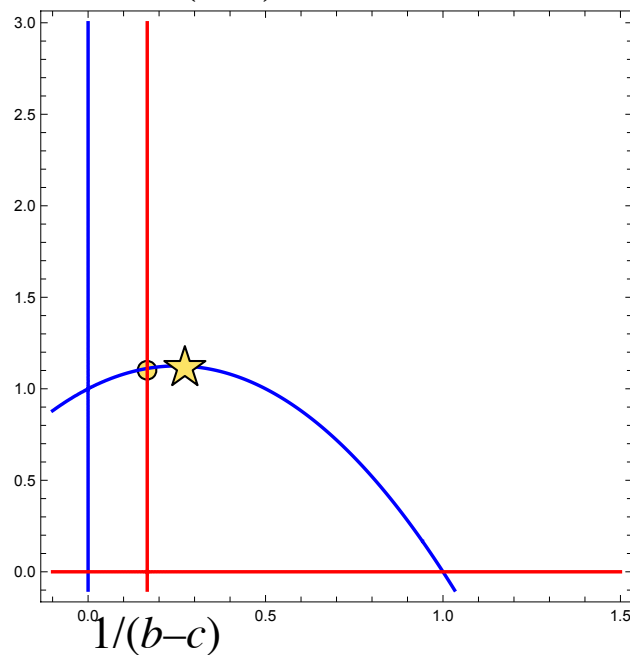
$P$  のヌルクラインが  $H$  のヌルクラインの頂の右側にある  
 場合  $(1-1/c)/2 < 1/(b-c) < 1$

$(H^*, P^*)$  は局所的に安定

$P$  のヌルクラインが  $H$  のヌルクラインの頂の左側にある  
 場合  $0 < 1/(b-c) < (1-1/c)/2$

$(H^*, P^*)$  は不安定

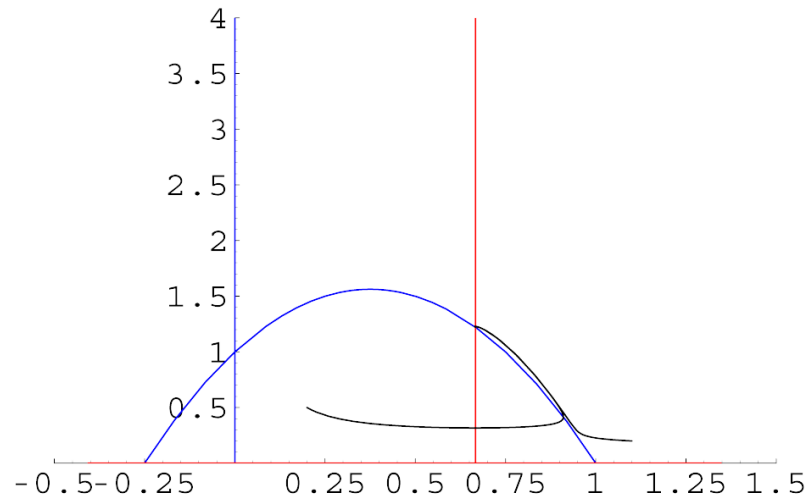
リミットサイクル Limit cycle が生じる



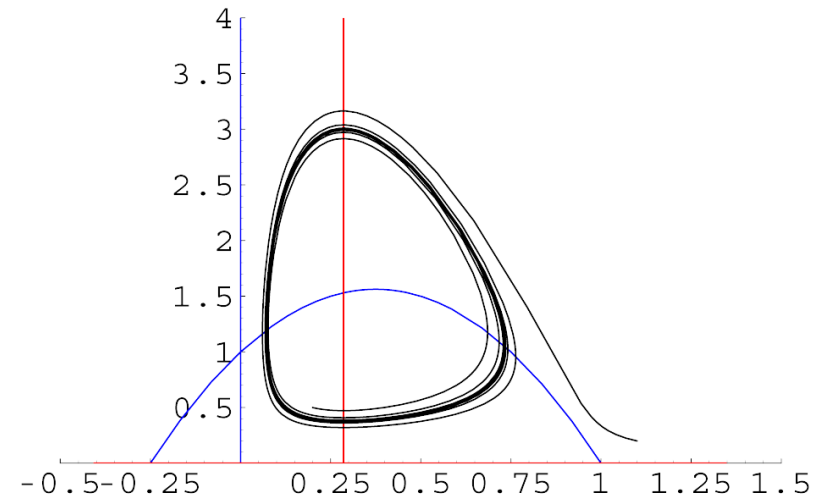
# リミットサイクル

パラメータ  $b$  の値だけを変える。

内部平衡点が局所安定



内部平衡点が不安定



安定な周期解 Limit cycle が出現

初期値や外部からの攪乱に対して  
安定な周期解

# 問題 1

次のモデルについて問いに答えよ

$$\frac{dH}{dt} = r_H \left( 1 - \frac{H}{K} \right) H - aHP$$

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + bHP$$

- 1) 平衡点をすべて求めよ
- 2) それぞれの平衡点に関して局所安定性解析を行い、安定性のパラメータ依存性を調べよ

## 問題 2

捕食者が一度に捕食できる量に限りがあるため、 $H$ が高くなっても、捕食者 1 個体が消費する被食者量には限界がある(飽和効果)

$$\frac{dH}{dt} = r_H \left( 1 - \frac{H}{K} \right) H - a \frac{HP}{1 + cH}$$

$$\frac{dP}{dt} = -r_P P + b \frac{HP}{1 + cH}$$

- 1) スケール変換により、パラメータ数を減らした式を導け
- 2) アイソクライン法で解の振る舞い視覚的に調べよ
- 3) 数値計算を行い、リミットサイクルが生じることを確認せよ