

1999年9月17日配布

夏期レポートの解説です。この程度の問題を9月24日の学期末試験に出題するつもりなので、全然分からなかった、という学生はよく目を通して理解しておいて欲しいです。

1

簡単な常微分方程式であり、変数分離の方法ですぐに解ける。初期条件 $N(0) = N_0$ を用いると解は次の通り。

$$N(t) = N_0 \exp(rt)$$

ちなみに、 $\exp(x)$ という表記は e^x のことである。集団サイズが5倍に増加するのに必要な時間を T_5 とすると、

$$5N(t) = N(t + T_5)$$

であることから、これを解くと $T_5 = \log 5 / r$ となる。ここで、 \log は自然対数である。具体的なパラメータ値 $r = 1/\text{hour}$, $r = 0.5/\text{day}$, $r = 0.2/\text{week}$ のそれぞれについて、 T_5 は、 1.6hour , 3.2day , 7.3week となる(時間の単位に注意)。

2

連続時間ロジスティックモデルも変数分離法で解ける。 N_0 を初期時刻での個体数として、解は次の通り。

$$N(t) = \frac{K}{1 + \frac{K - N_0}{N_0} \exp(-rt)}$$

この集団から単位時間あたり個体数に比例する移出がある場合、モデルは次のようになる。移出による減少率 cN を追加するだけである。

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

これは、右辺を変形することにより、

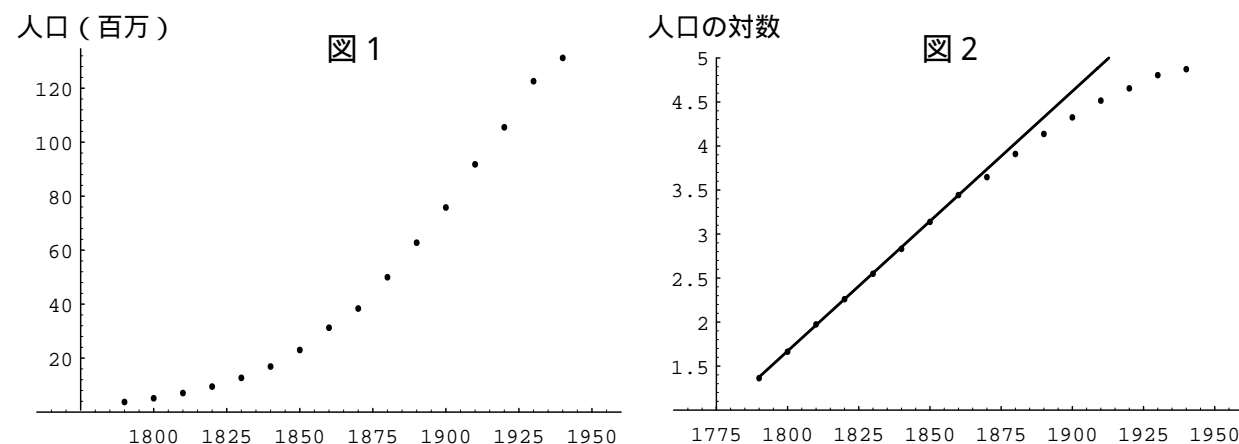
$$\frac{dN}{dt} = (r - c)\left(1 - \frac{N}{K \frac{r-c}{r}}\right)N$$

となるが、これはロジスティックモデルにほかならない。つまり、ロジスティック集団に集団サイズに比例した移出がある場合も、ロジスティックモデルになる。このとき環境収容量は $K(r - c)/r$ となる。移出係数 c が大きくなれば、環境収容量は小さくなり、内的自然増加率 r と等しくなった時点でゼロとなる。この結果は直感的にも納得できる(増殖する以上に移出すれば集団サイズは減少してゼロになるよね)。

3

離散時間モデルの問題である。集団サイズが時間の経過とともに指数的に増加しているのなら、集団サイズ対数の対数は時間に比例して増加するはずである(講義でやりました)。人口のデータをグラフにすると、図1のようになる。縦軸を自然対数に取ったものを図2に示す。図2から、増加率はだんだん小さくなっていることがわかる。しかし、初期の段階ではグラフはほぼ直線で回帰できて、この回帰直線の傾きは約、0.03 となる。従って、アメリカの人口は19世紀中ごろまでは、毎年 $\exp(0.03) = e^{0.03} = 1.03$ 倍に増えていたことがわかる。

この図は *Mathematica* という数学するソフト(401のシステムに入っている)で描いたが、UNIXでおなじみの *gnuplot* を使っても描くことができる。また、今回は *Mathematica* の *Fit* というコマンドを使って回帰直線の傾きを求めたが、回帰直線は自分でプログラムを書いて簡単に求めることができる。このくらいのデータ処理は自分でできることが望ましい。回帰直線については統計の教科書を参照のこと。



4

アイソクラインはいずれも直線であるが、切片の値に依存して4通りの交わり方があるのだった。そのうち、2種が共存するのは、

$$K_2 < K_1/a_{12} \text{ かつ } K_1 < K_2/a_{21}$$

の時のみである(講義でやった)。このとき、2種共存の平衡点は、次で与えられる(時間変化がゼロであるという連立方程式を解くだけ)

$$(n_1^*, n_2^*) = \left(\frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}} \right)$$

ただし、2種は共存するから、パラメータ $(a_{12}, a_{21}, K_1, K_2)$ は上の共存の条件を満たしている。この平衡点に関するコミュニティ行列 A は、

$$A = \frac{-1}{1 - a_{12}a_{21}} \begin{pmatrix} (1 - a_{12})e_1 & (1 - a_{12})a_{12}e_1 \\ (1 - a_{21})a_{21}e_2 & (1 - a_{21})e_2 \end{pmatrix}$$

となる(コミュニティ行列の定義を思い出すこと)。2種が共存する条件を使うと、行列 A の固有値、 $Re\lambda < 0$ であることがわかる。まじめに二次方程式を解いて固有値を求めてもいいし、行列 A の行列式は常に正 ($D = \det A > 0$)、対角成分の和は常に負である ($T = Tr A < 0$) ことを利用してもよい。

5

平衡点 (H^*, P^*) は2つあり、

$$(H^*, P^*) = (0, 0), \left(\frac{r_H}{a}, \frac{r_P}{b} \right)$$

である。 $(H^*, P^*) = (0, 0)$ を自明な平衡点という。両者が共存する非自明な平衡点におけるコミュニティ行列 A は、

$$A = \frac{-1}{1 - a_{12}a_{21}} \begin{pmatrix} 0 & -\frac{a}{b}r_P \\ \frac{b}{a}r_H & 0 \end{pmatrix}$$

であり、固有値は純虚数 $\pm i\sqrt{r_H r_P}$ となる。

関数 $G(P, H)$ は、 H だけの関数と P だけの関数の和であり、それぞれは関数 $f(x) = \alpha x - \beta \log x$ の形をしている。関数 $f(x)$ は $x = \beta/\alpha$ の時に最小値を取る下に凸の曲線であるから(微分したら分かるでしょ?)、関数 $G(P, H)$ は、非自明な平衡点の時に最小値を持つ下に凸のお椀型の関数であることが分かる。合成関数の微分により、関数 $G(P, H)$ の軌道に沿った微分はゼロであることが分かる。つまり、関数 $G(P, H)$ は初期値 (P_0, H_0) で決まる定数であり、点 (P, H) は時間の経過にともない、関数 G が一定値になるような軌跡を描く。つまり、解は相平面上で閉じた軌道になる(周期解)。

6

改良したモデルは下の通り。

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= r_H \left(1 - \frac{H}{K}\right) H - a \frac{H}{1 + cH} P \\ \frac{dP}{dt} &= -r_P P + b \frac{H}{1 + cH} P \end{aligned}$$

ここで、被捕食者 H の式の右辺の第二項が、捕食による被捕食者の減少を表しており、被捕食者密度 H が増加すると一定値 (P に依存する) 飽和する関数になっている。捕食者 P に関しても同じで、捕食による増加の項(右辺第二項)が H の増加とともに飽和する関数になっている。

H のアイソクラインは、 $H = 0, P = \frac{r_H}{a}(1 - H/K)(1 + cH)$ 、 P のアイソクラインは、 $P = 0, H = \frac{r_P}{b - cr_P}$ である。

捕食者と被捕食者が共存する平衡点におけるコミュニティ行列 A はパラメータ値を代入すると、

$$A = \begin{pmatrix} 0.5 - \frac{300}{K} & -1 \\ 0.5 - \frac{100}{K} & 0 \end{pmatrix}$$

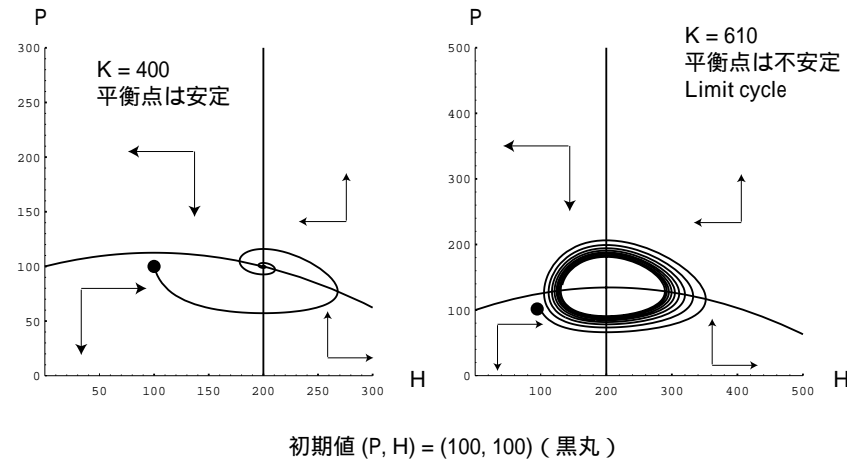
となる。これより、固有値は

$$\frac{-300 + 0.5K \pm \sqrt{90000 + 100K - 1.75K^2}}{2K}$$

となり、 $K < 600$ のとき安定(固有値は2つとも負の実数、もしくは、実部が負の虚数)、 $K > 600$ のとき不安定(固有値は虚数で、実部が正)であることがわかる。平衡点が不安定でも、この場合、安定な周期解(ずらしてやって元の周期軌道に戻るという意味で)が出現することが知られている。この周期解をリミットサイクルという。リミットサイクルは、Lotka Volterra の捕食のモデルで出現する周期解(中立安定であり、ずらすと元には戻らない周期解)とは全く性質が違うことに注意する必要がある。

このモデルは解析的に解くことができないので、かわりに数値的に解いたものを下図に示す。左は $K = 400$ で平衡点 $(H^*, P^*) = (200, 100)$ は安定。右は $K = 610$ で平衡点 $(H^*, P^*) = (200, 134.4)$ は不安定だがリミットサイクルが現れている。平衡点は、 H のアイソクライン(上に凸の二次曲線)の軸が、 P のアイソクライン ($H = \frac{r_P}{b - cr_P}$) よりも小さいとき安定、大きいときに不安定になっている。

微分方程式を数値的に解く方法については、大域情報学の講義では触れなかったが、Runge Kutta の方法を用いたプログラムを作成して簡単に解くことができる。また、*Mathematica* のようなソフトを使っても簡単に数値解を求めることができる。興味のある学生は、微分方程式を数値的に解くことに是非とも挑戦していただきたい。



7

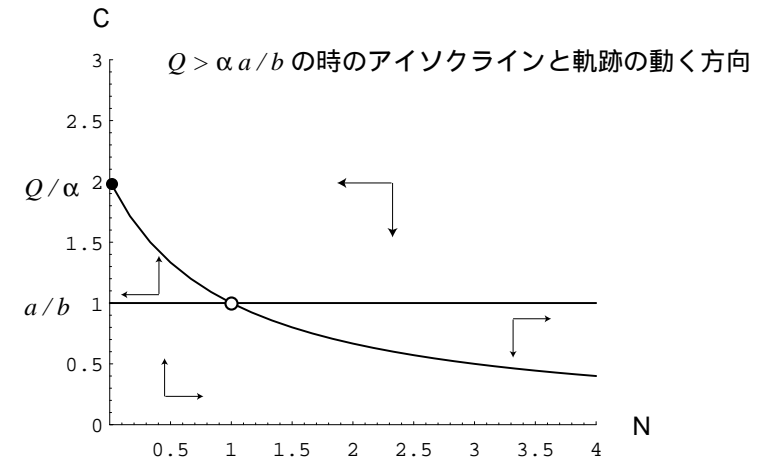
プールが藻で緑になるのを防ぎたいという問題である。

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= aN - bNC \\ \frac{dC}{dt} &= Q - \alpha C - \beta NC \end{aligned}$$

上式を説明すると、まず第一式については、藻 (N) は薬 (C) がいないときには指数的に増加し (右辺第一項)、薬と藻の濃度の積に比例して減少する (第二項、藻を被捕食者、薬を捕食者と考えれば、Lotka-Volterra の捕食のモデルと同じ考え方)。また第二式については、薬は常に一定量だけプールに投入され (右辺第一項)、自然に分解されて減少する (第二項) が、藻に作用して減少する (第三項)。

N のアイソクラインは、 $N = 0, C = a/b$ 、 C のアイソクラインは、 $C = Q/(\alpha + \beta N)$ である。

平衡点は 2 つあり、 $(N^*, C^*) = (0, Q/\alpha), (\frac{bQ - a\alpha}{a\beta}, \frac{a}{b})$ である。 $Q < \alpha a/b$ の時、生物学的に有効な平衡点は $(0, Q/\alpha)$ の 1 つしかなく、初期状態に関わらず、解は発散する (藻が大発生する)。また、 $Q > \alpha a/b$ の時でも、初期状態によっては解は発散するが、藻の初期密度が低く薬の初期濃度が高ければ、 $(0, Q/\alpha)$ という状態に収束して、藻の発生は抑えられることがわかる。 $Q > \alpha a/b$ の時のアイソクラインの交わりようを下図に示す、



このモデルから言えることは、管理をさぼって藻をある程度以上に発生させてしまうと手がつけられなくなる、ということである。プールの管理人は、藻が少ないときからこまめに薬を投入することが求められる。藻の濃度 N を怠惰の度合い、薬の濃度 C を勤勉の度合いと読み替えると、このモデルの結果はまことに示唆に富んでいる。

8 最後一言

夏季レポートとして以上 7 つの問題をだしたが、これらの問題を講義ノートを参考にしてもよいから正しく解くことができれば、3 回生としては上出来である。9 月 24 日の試験ではこの程度の問題を出題する予定である。生物学を対象としていても数理モデルを用いるわけだから、基本的な数学の知識 (微積分や線形代数など) は必要である。この点をふまえて試験に臨んでいただきたい。

この講義は生物学、特に個体群動態と呼ばれる生物集団の個体数の時間変動について行ってきた。従来の生物学のイメージとはかなり異なったものになったと思うが、数理的なものの方がこの講義を通じて皆さんに伝えられれば、当初の目的は達したといえよう。この講義を面白いと感じた学生も、そうでなかった学生も、今後の更なる切磋琢磨を期待する。

最後に：9 月 17 日にインドの学会の紹介 (スライド & チャイ) をする予定でしたが、出張のため残念ですが 10 月 1 日 (金曜) に延期してインドの紹介をしようと思います。時間がある学生は面白半分までください。学会はインド南部のバンガロールというハイテク産業の街であったのですが、以外にも現地は涼しく快適でした (デカン高原の標高 1000 メートル付近にあるため)。