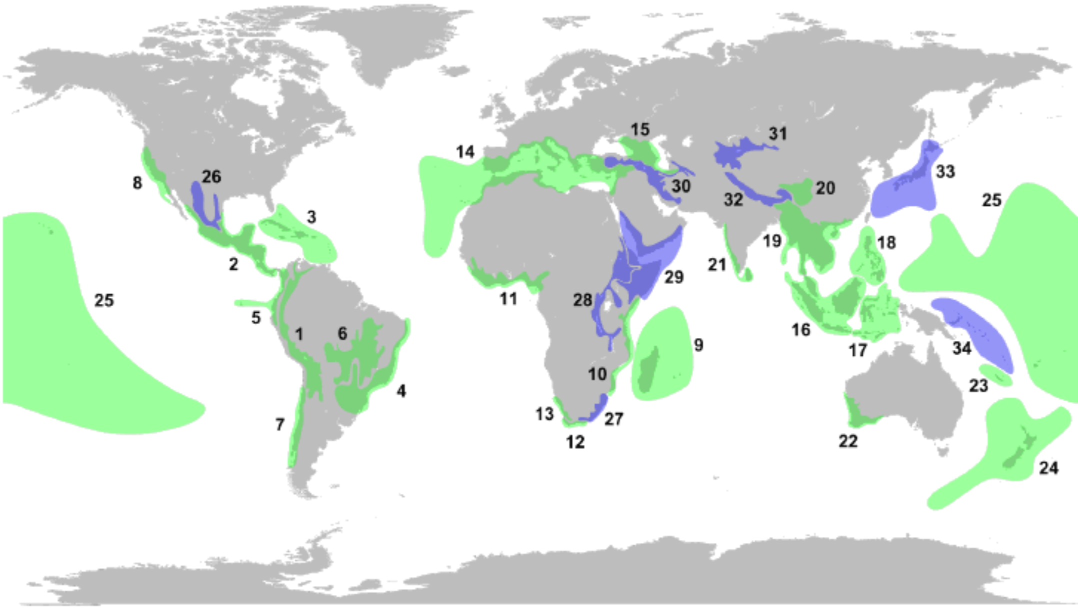
生物学特論A
分類系統学II
第4回

脱線 祝小笠原諸島
世界遺産登録

- 生物学的多様性 (biological diversity)
- ホットスポット
  - 絶滅危惧種が生息して，ヒトの居住圏が近くにあるため絶滅に瀕している場所のこと。生物多様性ホットスポット（Biodiversity hotspot）とも言う
- 日本でホットスポットはどこ？



図はウィキペディアより

個体成長とカオス

本日のお品書き

1. 指数的成長
2. ロジスティック成長
3. アリー効果
4. ロジスティック写像
5. 安定不動点，不安定不動点，カオス
6. カオス

指数成長

個体成長が，ある法則 f に従うとすると，現在の状態を x として，次の世代の状態は y は， y = f(x) と表せる。 さらにその次の世代は，f(y) または f(f(x)) と表せる。 順次このようにして，計算を繰り返せば，3 世代，4 世代後の状態は，f(f(f(x))) などのように計算できる。この繰り返しの仕組みを，コンピュータで計算させてやればグラフが描けるということになる。

世代が分離した個体群（昆虫，種子植物など）の成長率を R とすると，次の世代は

$$x_{(t+1)} = Rx_t \qquad (1)$$

のように表せる。R が一定ならば， t 世代後の個体数は

$$R^t x \qquad (2)$$

R>1 では無限大に発散する。世代が時間的に連続しているとみなせる，すなわち時間が連続で与えられるのならば，

$$\frac{dx}{dt} = rx \qquad (3)$$

という微分方程式になる。ここで t は時間を表すものとする

7

これを解けば，

$$x(t) = x(0)e^{rt} \qquad (4)$$

という指数成長関数をえる。すなわち人口の増加率が指数的に増加することを意味する。 増加率は R によって決まる。R のことをマルサス係数ともいう。指数的成長は現実的ではない。 なぜなら，成長速度は爆発的に増え続け，すぐに天文学な数になってしまうからである。こんな，言い伝えがある。

8

昔，戦争好きの王様がいて，いつも自分の力を頼んで戦争ばかりしていました。弱り果てたのは王の下にいる人々です。王の圧政に苦しみました。 その民の困窮をみかねた賢者が，新しいゲームを考案して王に献上しました。 その新しいゲームというのが，２人制チャトランガだったのです。 王は，この戦争を擬したゲームに夢中になりました。 そして，実際の戦争を止めてしまったのです。 民は喜びました。そして，国に平和が戻どり，豊かになったのです。 国が豊かになったのを見て，王様も喜びました。 王は，賢者に「何か，褒美はいらないか」ともちかけました。 賢者は，それではと言い 「チェス盤の初めのマス目には米を一粒，次のマス目にはその倍， その次のマス目には更にその倍の米を。 そしてマス目ごとに倍，倍となるように 64（チェス盤は 8×8） のマス目まで続けていき，その盤上に相当する分だけ米をください」と言いました。 王は，快諾しましたが，賢者の言うとおりに米をならべていくと皆が分かった事というのは， ２の 10 乗 (2^{10}=1024）。２の 64 乗(2^{64})では，およそ 10^{19}と莫大な量の米になります。 国中の米倉にある分ではとても足りない。 これを知った王様は，真っ青になりましたが，賢者は落ち着いて 「この様な無謀な約束をなさいますな」と言ったそうです。

また別の例を紹介すると，理想的な実験室環境にバクテリア細胞が 1 つあったとする。 この細胞は 20 分ごとに分裂する。 この数値は，理想的な環境での世界記録として知られている。 20分後には 2 個の娘細胞を持つ。40分後には4個の孫細胞が，1時間後には8個のひ孫細胞が存在することになる。1時間で3世代存在するから，1時間後には，$2^3 = 8$ となる。 1日では 24 時間であるから 24 × 3 = 72 世代。3日間では 72 × 3 = 216 世代となる。 $2^{216} = 10^{65}$ この細胞の全質量は， 地球の質量をはるかに超えた膨大なオーダーの大きさである。

ロジスティック成長

指数的成長を抑制する方法は種々ある。個体群が大きくなれば資源がそれにしたがって減少したり，栄養状態が悪化したりして，成長率も小さくなる。 成長率は r と K を正の定数として

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) \qquad (5)$$

というロジスティック方程式で表わされる。

$$\frac{dx}{dt} = rx \qquad (6)$$

との違いは，rx の項と (1-x/K) の項とがあることである。x が小さい時は， x/K が無視できるくらい小さいので，増加率 r に従って指数的に増加する。すなわち 上式に従って指数関数的に増加する。r は個体密度が小さくて環境資源が十分にあるときの増加率を示しているとも考えられるので， 内的自然増加率 intrinsic rate of natural increase と言いう。

一方 x が K に近づくと増加率は 0 に近づきます。すなわち平衡の個体数 K に達する。K より大きな値 x(0) で出発した時は，減少して K に近づき， 逆に x(0) が小さな値で出発した時は S 字型のカーブを描いて K に収束する。 K はその環境中に維持できる個体数という意味から，環境収容力 carrying capacity と言いう。

ロジスティック方程式は簡単に解析ができて，x=0 または x=K ならば dx/dt は 0 である。 この場合個体密度は変化しない。 $0 < x < K$ に対しては，x は増加し $x > K$ では減少する。 この解は

$$\frac{K}{x\left(K-x\right)}dx = rdt \qquad (7)$$

として部分分数の和に分解し

$$\frac{1}{x}dx + \frac{1}{K-x}dx = rdt \qquad (8)$$

項別に積分すれば，

$$\int \frac{1}{x}dx + \int \frac{1}{K-x}dx = \int r\,dt \qquad (9)$$

だから結局

$$\log x - \log(K - x) = rt + C \qquad (10)$$

対数の加法公式から

$$\log \frac{x}{K - x} = rt + C \qquad (11)$$

となり，対数を元に戻して

$$\frac{x}{K - x} = e^{rt + C} \qquad (12)$$

となり

$$x = e^{rt + C}(K - x) \qquad (13)$$

x について解くと

$$x = \frac{CKe^{rt}}{1 + Ce^{rt}} \qquad (14)$$

である。t=0 のときの x の値を x(0) とすれば

$$x(0) = \frac{CK}{1 + C} \qquad (15)$$

となる。この式を C について解けば,

C が x（0）から求められる。

$$C = \frac{x(0)}{K - x(0)} \qquad (16)$$

これを(15)に代入すると，初期値問題の解が求められる。

$$x(t) = \frac{x(0)Ke^{rt}}{K - x(0) + x(0)e^{rt}} \qquad (17)$$

$$x(t) = \frac{Kx(0)e^{rt}}{K + x(0)(e^{rt} - 1)} \qquad (18)$$

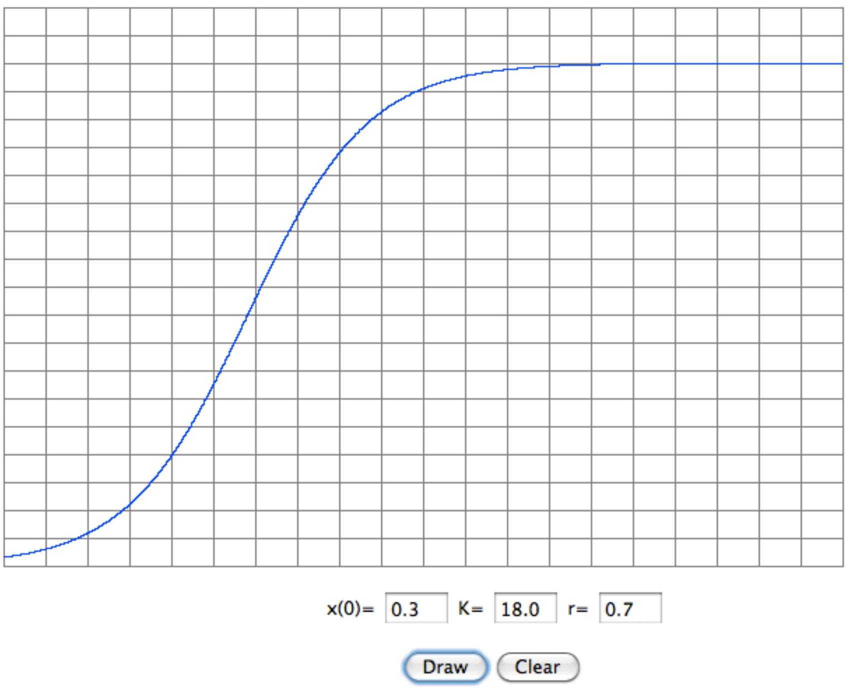
念のためこの式で t=0 としてみると

$$x(0) = \frac{x(0)K}{K - x(0) + x(0)} = x(0) \qquad (19)$$

である。(13) で t=0 とすれば,

$$x(0) = \frac{Kx(0)}{K - x(0) + x(0)} = x(0) \qquad (20)$$

$$x(t) = \frac{Kx(0)e^{rt}}{K + x(0)(e^{rt} - 1)} \qquad (21)$$



ロジスティック方程式の解曲線

実習

以下のように，今日の自習教材をコピーして，

```
cp -r ~asakawa/20110520 .
cd 20110520
```

そして，LogisticEquation.class をダブルクリックすれば，Java のプログラムが走ります。いろいろパラメータを変えて遊んでみてください

ロジスティック方程式には，x = 0 と x = K という 2 つの平衡点 equilibrium が存在します。平衡点とは，ある系がある状態におかれたとき， その後もずっとそこにとどまる点を指します。 これは dx/dt = 0 から求めることができます。 x = K の平衡点は，個体数がずれたとしても，時間がたつと元の状態に戻っていきます。 この意味で x = K は 安定な stable な平衡点であるといいます。

一方，生物の不在を表す x = 0 の点では，わずかな生物が侵入してきても， 時間とともに x = K に写ってしまいます。従って x = 0 は，不安定な unstable 平衡点と呼ばれます。

2 つのパラメータ K と r が栄養状態や個体密度などの環境条件によって，どのように変化するのかを調べることによって，次のようなことが分かってきた。

すなわち，植物の平均重量は，ロジスティック方程式に従って成長する。その最大サイズ K は密度と反比例する。その結果，平均個体重と密度の積が最終的に一定になる。

練習問題

r=1, K=1 とすれば，ロジスティック方程式は，

$$\frac{dx}{dt} = x(1-x)$$

となります。この式を解け

アリー効果

個体密度が高いことは必ずしも悪影響を与えるばかりとは限らない。

個体密度が低過ぎると生物個体間の協力的相互作用が得られず。死滅してしまうかも知れない。

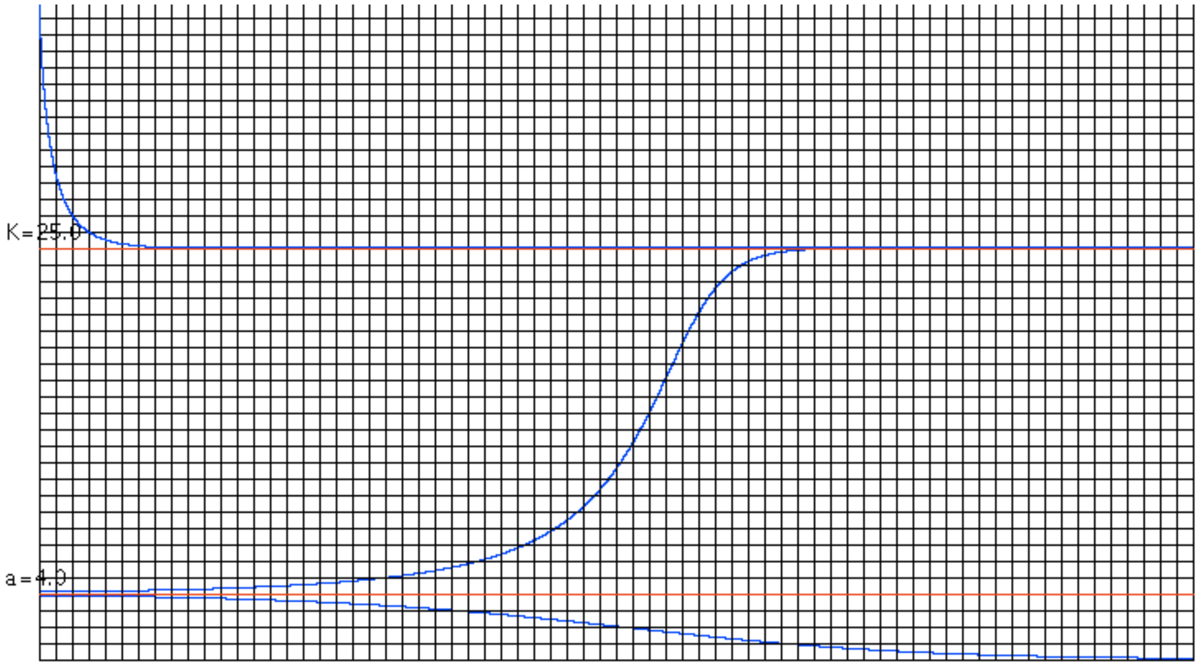
このような低密度の悪影響のことをアリー効果 Allee effect と呼んでいる。

このときの個体群動態方程式として

$$\frac{dx}{dt} = rx\{x-a\}\left\{1-\frac{x}{K}\right\}$$

を考えてみる。ここで，$0<a<K$ とする。この式は

$\frac{dx}{dt}=0$ という平衡点から x=0, x=a, x=K と 3 点ある。



アリー効果のグラフ

図からわかるとおり，x=0 と x=K は安定な平衡点。中間の x=a は不安定な平衡点である。生物がいない場所にわずかな個体数が侵入してきても低密度のため増加できない。しかし侵入個体数が a を超えると環境収容力 K まで増加して定着することができる。このような a をしきい値と呼ぶ。

実習

同様にして java による実習をしてみよう。実習用フォルダの中にある，AlleeEquation.class をダブルクリックすれば，アリー効果のグラフを描画するプログラムが走る。初期値 x(0), 環境収容力 K, 成長率 r, しきい値 a を様々に変化させることによって， グラフがどう変わるのかを実感して欲しい。

離散時間のロジスティック写像

世代が重ならない個体群の場合（例えば，1 年に1 世代を過ごす昆虫）を考えます。 X_t を t 世代目の個体数とする。 連続時間のロジスティック回帰と同じく r を成長率。K を環境収容力として， t + 1 世代目の個体数は次式

$$X_{t+1} = X_t + X_t r \left\{ 1 - \frac{X_t}{K} \right\}$$

で表せる。個体数が低密度の場合には，毎世代ごとに 1+r 倍で増加するが，個体密度が高くなるにつれて増加率が落ち，環境収容力 K を超えると減少するようになる。

Thank you for joining me.

To be continued...

- 創始者効果http://ja.wikipedia.org/wiki/%E5%89%B5%E5%A7%8B%E8%80%85%E5%8A%B9%E6%9E%9C

- 生物多様性http://ja.wikipedia.org/wiki/%E7%94%9F%E7%89%A9%E5%A4%9A%E6%A7%98%E6%80%A7