

生物学特論A

分類系統学II

第5回

1

1

安定不動点, 不安定 不動点, カオス

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、 $y = f(x)$ と表せた。このとき、 f は、個体数が少ない時には、成長し（増加し）、多い時には減少すると考えれば、 $y = f(x)$ という関数は、直線によって表せるものではなく、コブをもった関数になるだろう。

2

2

一つだけコブを持った関数としては、一番簡単なのは、おそらく中学生で学習する放物線、すなわち x に関する 2 次関数 $y = a x^2 + b x + c$ であろう。そこで、以下のような単純な関数に関して、次世代がどのように変動するかを見ていくことにしよう。

0 と 4 との間の R の値に対して、
写像

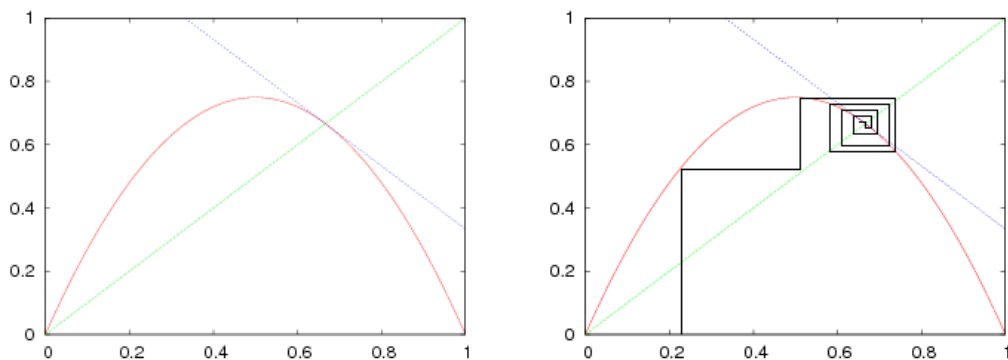
$$x \rightarrow Rx(1-x)$$

は区間 $[0,1]$ 上で力学系を与える。点 0 は明らかに不動点である。 $R < 1$ ならば、全ての $x \in (0,1]$ に対して $x_{t+1} < x_t$ である。従って、 x の起動は 0 に向かって単調に減少する。

今後は、 $R > 1$ の場合だけを考察しよう。 F のグラフは点 0 と 1 で x 軸と交わり、点 $1/2$ で最大値 $R/4$ をとる放物線である。

放物線は一辺の長さ 1 の正方形の内部で、直線 $y=x$ と唯一の点 P で交わる。P の横座標値は p は $p_{n+1} = p_n$ を満たすので、もう一つの浮動点 $p=(R-1)/R$ が得られる。

平衡状態は $x_{t+1} = x_t$ とおいて計算されるので、図上では $y = x$ との交点として求められる。 x_t に対する次世代 x_{t+1} の値は曲線を使って求められるが、次に縦軸にある値を横軸に戻すには $y = x$ を用いると直感的でわかりやすいだろう。このようにして、 x_{t+2} , x_{t+3} と順次グラフを使って、個体数を求めることができる。



R=3のときのロジスティック写像

p の安定性に関しては，平均値の定理より，x と p との間に適当な c を置くと

$$F(x) - p = F(x) - F(p) = (x - p) \frac{dF}{dx}(c)$$

が成り立つ。x (従って c) が p に十分近ければ，

$\left| \frac{dF}{dx}(p) \right| < 1$ のとき $\left| \frac{dF}{dx} \right| < 1$ が成り

立つ。従って

$$|F(x) - p| < |x - p|$$

となる。すなわち，x' は x より浮動点 p に近い。このことは，もし x が p のある適当な近傍から選ばれれば，x の軌道から反復的に得られる数列) は p の近傍に留まり，さらに p に収束することを意味する。このような意味で，不動点 p は漸近安定である。逆に $\left| \frac{dF}{dx}(p) \right|$ であるならば，

$|F(x) - p| > |x - p|$ となるので、 x の軌道は不動点から遠ざかる。このような場合 p は不安定である。

今、 $F(x) = Rx(1-x)$ なので、

$$\frac{dF}{dx}(p) = 2 - R$$

となり p は、

9

9

- $0 < R \leq 1$ では 0 に単調収束する
- $1 < R \leq 2$ では $1 - (1/R)$ に単調に収束する
- $2 < R \leq 3$ では $1 - (1/R)$ に振動しながら収束する
- $3 < R < 3.5699$ では R は 2 のべき乗の周期点を振動する
- $3.5699 < R < 4$ では変動は不規則になり特定の周期を持たない。すなわちカオスになる

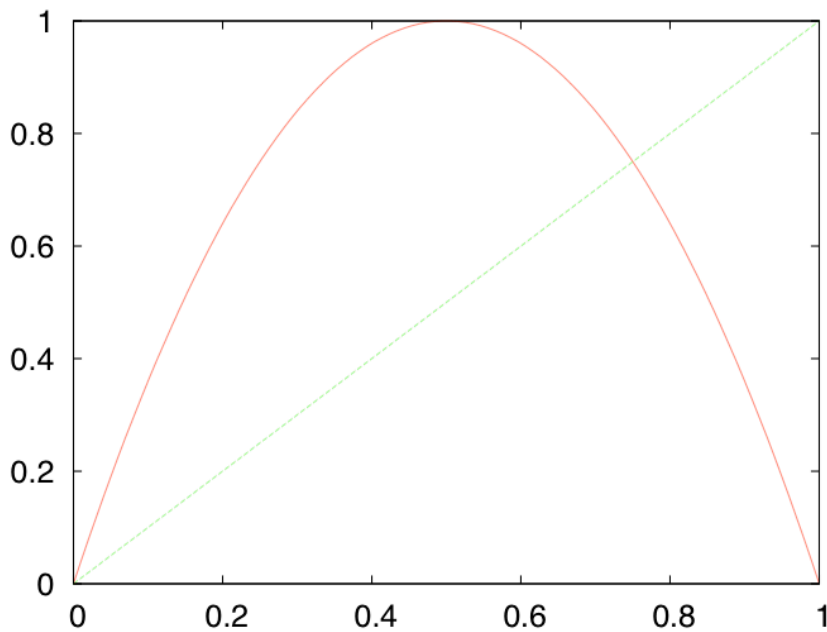
10

10

カオスでは、ほんの少しだけ違った初期値ではじめると十分時間が経ったときに、その値は予想できなくなる。3.5699 はカオスの境界を表しており、ファイゲンバウム点と呼ばれる。

11

11



R=4のときカオスになる

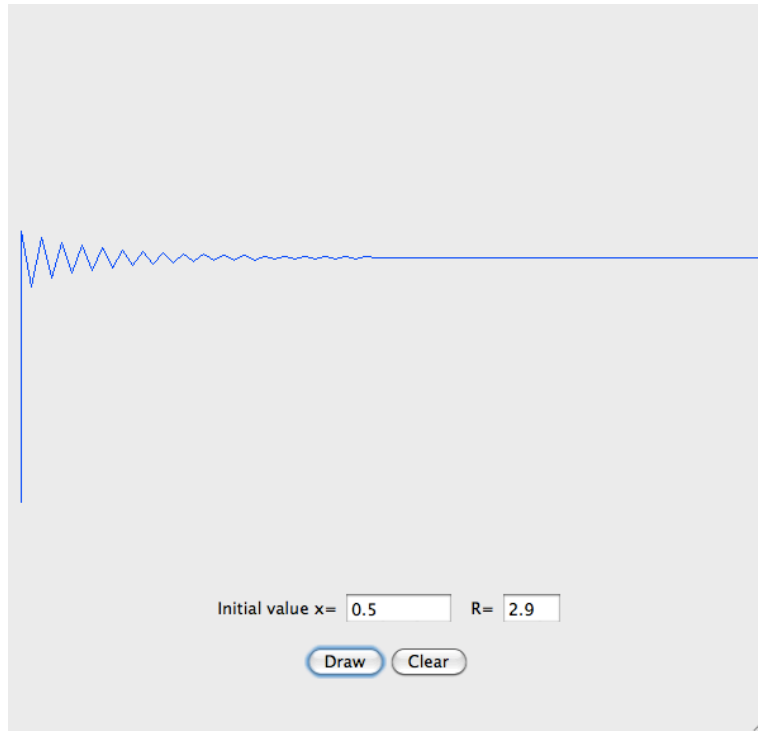
12

12

大事な点は、 **計算可能生は予測可能生を意味しない** ということである。別の言葉で言い換えれば、「**決定論的な運動がランダムな動きと区別できない**」ということである。

実習

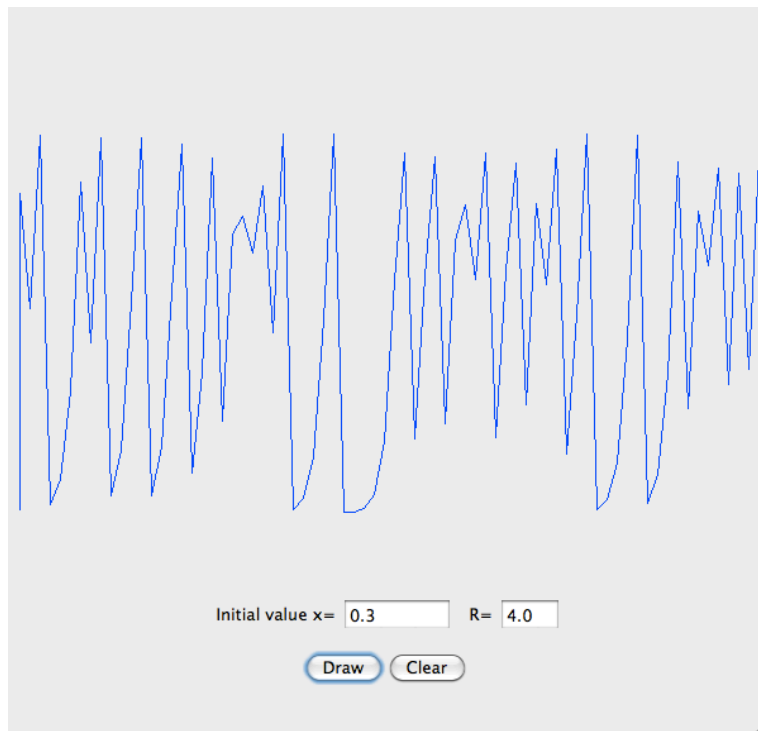
実習用ホルダの中にある **LogisticMapping.class** をダブルクリックして、このことを試してみよう



$R=2.9$ のときのグラフ

15

15



$R=4$ のときのグラフ

16

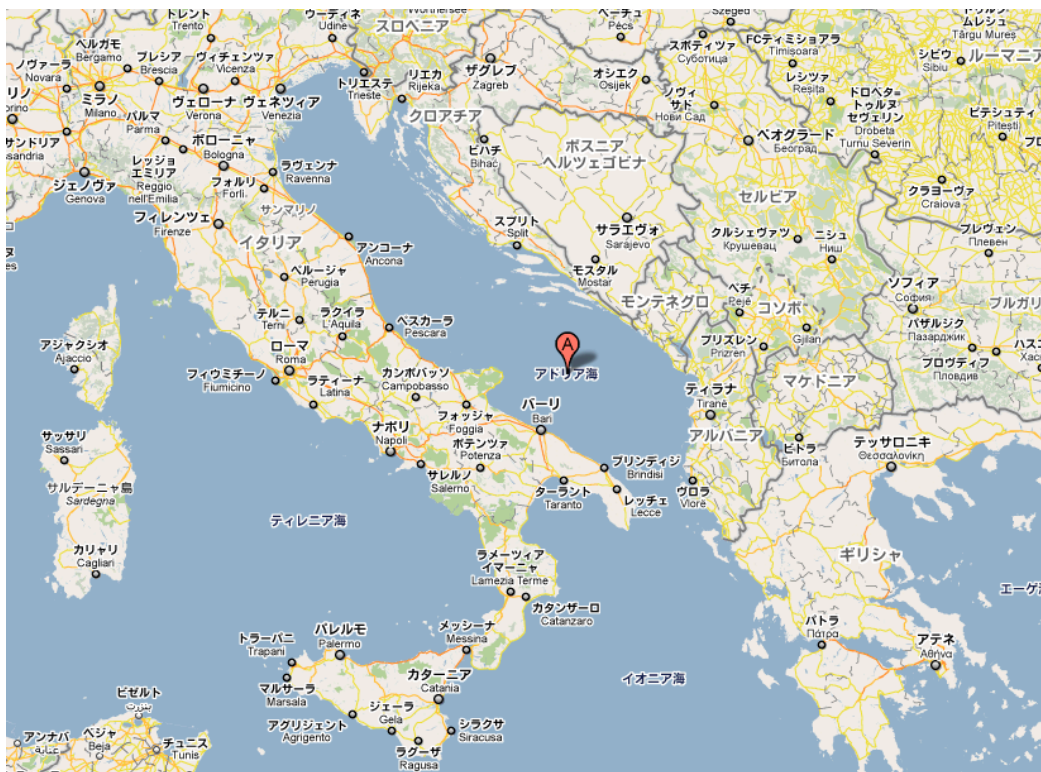
16

ロトカ・ヴォルテラ 方程式

17

17

第一次世界大戦中、アドリア海はイタリア海軍とオーストリア・ハンガリー帝国との戦いのために、その海域での大規模な漁業は全て中止させられていた。



18

18

その結果、予期せぬ事態が起こった。終戦後、数年してからイタリア人の生態学者ダンコナ D'Ancona は、漁業市場で漁獲量の統計を取った結果、戦争後サメなどの肉食魚の割合が、戦争前よりもかなり高くなっていてことに気づいた。ダンコナは困惑した。なぜ戦争はサメを好むのだろうか？と。

ダンコナは、ローマの数理解物理学の教授であり、その当時第一線の数学者として広く知られていたヴォルテラ Senator Vito Volterra に問い合わせた。その結果、今日ロトカ・ヴォルテラ方程式として知られる微分方程式を使って、アドリア海における生態系の説明モデルが産まれた。

アドリア海には多数の魚が棲息しているが、単純化すると 2 種類に分けられる。サメなどの捕食者とその餌となる魚である。ヴォルテラはこれら 2 種類の魚が相互に依存していることを見抜いた。すべての捕食者は、その獲物（被食者）を食べることで、獲物の増加率を減少させる。もし、捕食者の数があまりに増え過ぎると、その獲物である被食者の個体数は減少することになる。逆に獲物（被食者）の個体数が大きくなると、捕食者は繁殖する。また、もし被食者の数が少なくなり過ぎると、捕食者は子孫をつくる前に餓死してしまい、その結果捕食者の個体数は減少することになる。

このようにして捕食者であるサメの個体数は増えたり減ったりする。しかし絶滅することはない。なぜなら、サメの個体数が減ると必ず餌（被食者）である魚は増殖する。そうなるとサメ（捕食者）は餌である魚（被食者）を捕まえやすくなる。すなわちサメの個体数が増えるようになる。また、もし魚（被食者）の個体数が少なければ、サメの個体数も食料不足のために減少して、結果的に餌である魚（被食者）にとって楽な環境になる。

つまり、サメと餌である魚の個体数は増えては減り、減っては増えるという具合に循環する。ここで、この捕食者と被食者のゲームに漁師という登場人物を加えることにしよう。漁師は、捕食者であるサメも被食者である魚もどちらも捕ることができるので、両者の総数はともに減少する。しかし、漁の後には、捕食者－被食者の間のバランスが崩れ、予期せぬ結果が生じる。

漁によって被食者である魚の数が減少すると、捕食者であるサメの個体数もまた減少する。なぜなら、サメの餌を漁師に捕られて食料不足になるからである。つまり結果として、捕食者の個体数が減少するため、獲物である魚の数がかなり驚異的に増えてしまう。もし戦争によって漁が中止されると、その逆のことが起こる。つまり、捕食者の個体数は増え、獲物である被食者の数は少なくなる。

これが今日「ヴォルテラの法則」として知られるようになった現象である。すなわち、捕食者－被食者の両者が互いに相手の個体数を決めるという前提があるなら、両者の成長率の低下、たとえば漁など、は被食者の増殖と捕食者の減少を招くというものである。

ヴォルテラのモデルは、アメリカ人の化学者ロトカ Alfred J. Lotka によってすでに研究されていたことが分かり、今日では、ロトカ・ヴォルテラ方程式と呼ぶようになった。

捕食者 - 非捕食者 方程式

ヴォルテラは、捕食者が存在しない場合、被食者の個体群の成長がある定数 a で与えられ、さらに成長率は捕食者密度 y の関数として線形に減少すると仮定した。これから $dx/dt = a - by$ ただし ($a, b > 0$) が得られる。被食者が存在しない場合、捕食者は死亡せざるをえないので捕食者の成長率は負です。しかし被食者密度 x が正であるならば、成長率は回復するので $dy/dt = -c + dx$ ($c, d > 0$) となる。両者をまとめると次式を得る。

27

27

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

$$\frac{dy}{dt} = y(-c + dx)$$

この式がロトカ・ヴォルテラ方程式と呼ばれるものである。あるいは

28

28

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x + ay}{K_1} \right)$$

$$\frac{dy}{dt} = r_2 y \left(1 - \frac{bx + y}{K_2} \right)$$

のように書かれることもある。いずれにせよ，連立微分方程式である。この式の解は，次の 3 つはすぐに分かる。

29

29

$$x(t) = y(t) = 0$$

$$x(t) = 0, y(t) = y(0)e^{-ct}$$

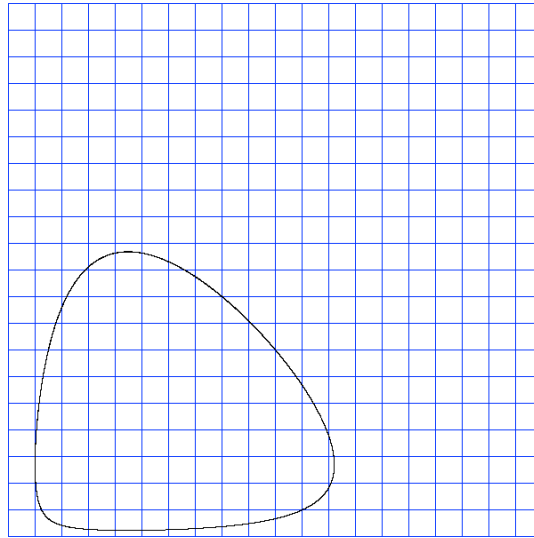
$$y(t) = 0, x(t) = x(0)e^{at}$$

すなわち，捕食者の個体密度 y も被食者の個体密度 x も，ある時刻 t において 0 であるならば，常に 0。被食者が不在の場合 $x(t)=0$ ，捕食者は絶滅に向かう ($t \rightarrow +\infty$ で $y(t)$ は 0 に収束する)。捕食者がいなければ $y(t)=0$ ，被食者の個体数は爆発的に増える ($x(t) \rightarrow +\infty$)

30

30

捕食者を横軸，被食者を縦軸にして解曲線を描いたものが下図。このように変量 x と変量 y とを縦軸，横軸にとってその変化の様子を描いたものを相図 Phase Graph と言う。



a= 8.0 b= 3.0 c= 18.0 d= 4.0

Initial value x= 10.0 Initial value y= 7.0

31

31

捕食者の個体数が増えると被食者個体数が減り，その結果捕食者個体数が減り始める。その結果，被食者個体数が増加する，という円環状の関係になっている。初期値が違えばこの円環の大きさが変化する。しかし，その形は変化しない。円環はパラメータを変化させることで形状が変わる。

32

32

実習

`cp -r ~asakawa/20110527 .`

とすると自分のホームフォルダに
20110527 というフォルダができる。
この中にある LotkaVolterra.class を
ダブルクリックすると相図を描くプログラ
ムが始まる。

33

33

シミュレーションを実行してみると分かるが、
ロトカ・ヴォルテラ方程式には平衡点が存在す
る。すなわち $(x,y)=(0,0)$ という捕食者と被
食者ともいない場合に、加えて、両者の個体数
が均衡して変化しない点が存在する。このよう
な平衡点は は

$$F = (x, y)$$

と

$$\bar{x}(a - b\bar{y}) = 0$$

を満足しなければならない。従って

34

34

を満足しなければならない。従って

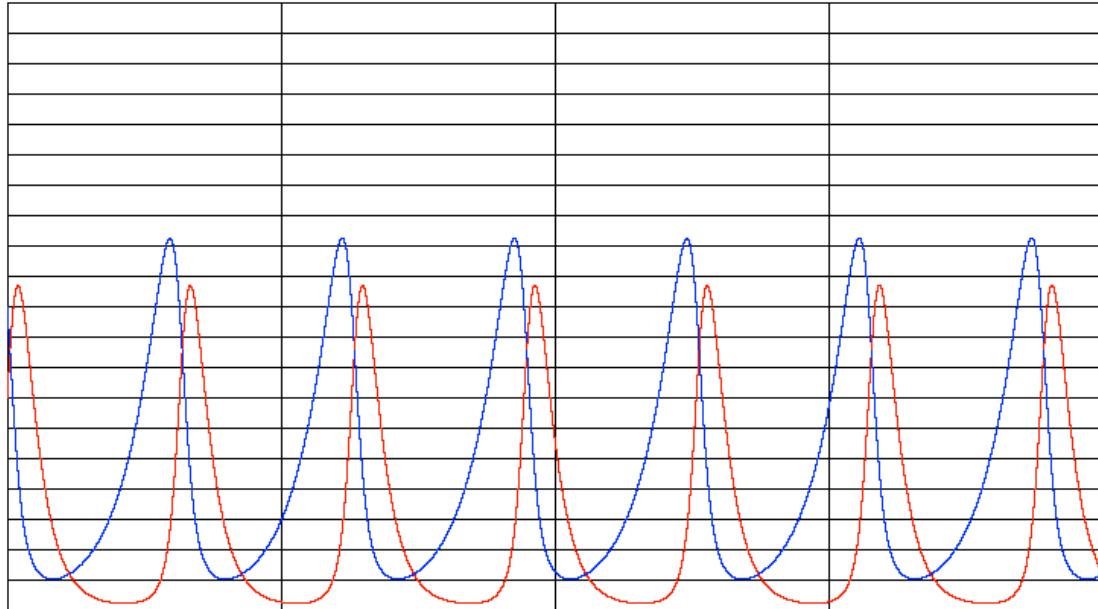
$$x = \frac{c}{d}$$

$$y = \frac{a}{b}$$

である。しかし、この平衡点は不安定で、平衡点から少しでも離れれば、永遠に振動を繰り返すことになる。

ロトカ・ヴォルテラ 方程式の時間発展

ロトカ・ヴォルテラ方程式の解曲線を、横軸に時間 t を取り、縦軸に捕食者と被食者の個体数を取った図も描くことができる。



a= b= c= d=

Initial value x= Initial value y=

ロトカ・ヴォルテラ方程式の時間発展

37

37

実習

LotkaVolterraTime.class をダブルクリックするとロトカ・ヴォルテラ方程式の時間発展を描くプログラムが始まる。

a, b, c, d の各パラメータ, 及び初期値 $x(0)$, $y(0)$ を変えて, いろいろと遊んでみて欲しい。

38

38

ヴォルテラの原理

捕食者と被食者の個体密度は周期的に振動し、その振幅と振動数は初期値に依存して決まる。しかし、個体数の時間平均は一定であり休止点

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \bar{x}, \quad \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \bar{y}$$

に等しくなる。すなわち

ここで T は解の周期とする。

$$\frac{d}{dt} (\log x) = \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = a - by$$

であるから、両辺を積分して

$$\int_0^T \frac{d}{dt} \log x(t) dt = \int_0^T (a - by(t)) dt$$

すなわち

ここで T は解の周期とする。

$$\log x(T) - \log x(0) = aT - b \int_0^T y(t) dt$$

を得る。 $x(t)=x(0)$ より

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b} = \bar{y}$$

となる。 x の時間平均についても同様に、

$$\bar{x} = \frac{c}{d}$$

が成り立つ。

以上により、ダンコナの疑問、なぜ戦争はサメを好むのか、サメなどの捕食者の個体数が、戦争前よりもかなり高くなっていたことに対する答えの準備が整った。

漁師による漁業活動は、被食者の増加率を減少させる。 a の代わりに $a-k$ になる。

同時に捕食者の減少率を増加させる c の代わりに少し大きな値 $c+m$ になる。しかし相互作用を表す定数 b, d は不変である。従って、漁師による漁業活動が中断されている場合と比べて、捕食者の個体数の時間平均は $(a-k)/b$ で少し小さくなり、被食者の平均は $(c+m)/d$ で少し大きくなる。戦争により漁業活動が中断されている間、この逆のことが起こり、捕食者は増加し被食者は減少したというわけである。

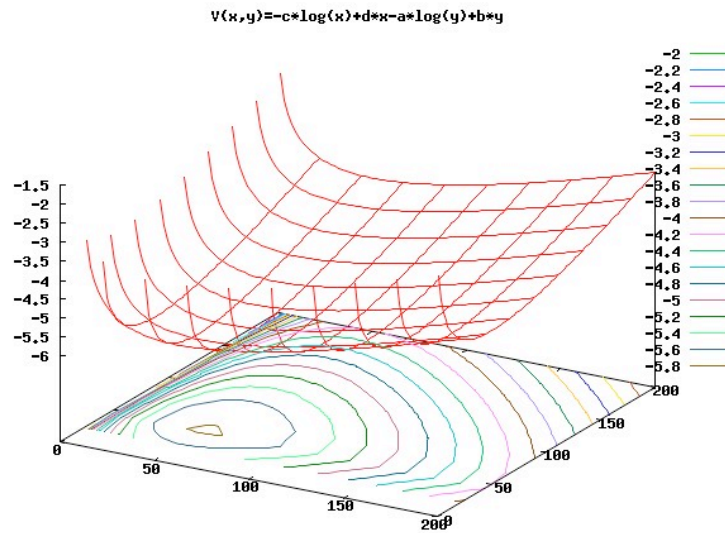
リアプノフ関数

ロトカ・ヴォルテラ方程式が安定であるための1つの十分条件はリアプノフ関数 Lyapunov function, $V(x,y)$ が存在することである。逆に言えば、リアプノフ関数を見つけることができれば、その力学系は安定である。前出のロトカ・ヴォルテラ方程式

$$\frac{dx}{dt} = x(a - by)$$
$$\frac{dy}{dt} = y(-c + dx)$$

のリアプノフ関数は、以下のとおり。

$$V(x,y) = -c \log x + bx - r \log y + ay$$



45

45

この場合のリアプノフ関数 $V(x,y)$ は時間とともに変化せず、状態点は $V(x,y)$ の等高線をたどりながら動く。すなわち一周すればかならず元に戻る。このようにシステムの状態の関数であって、時間変化にともなって増えも減りもしないものを保存量という。平衡点のまわりからずれていたとするとシステムの挙動は、別の軌道に移り、平衡点には戻らない。しかし遠く離れてしまうわけでもない。このような平衡点は中立安定といわれる。

46

46

Thank you for joining me.

**All the contents of these slides
are reserved by Shin Asakawa.**