
生物学特論A
(分類系統学II)
第6回
1


本日のお品書き
1. ロトカ・ヴォルテラ方程式の続き（先週の復習）
2. 種内競争を持つロトカ・ヴォルテラ方程式
3. アイソクライン法
4. リミットサイクル
5. 殺虫剤に害虫の駆除は効果があるか
6. ロトカ・ヴォルテラモデルの拡張
2


ロトカ・ヴォルテラ
方程式の続き
3


先週の復習から
animewallpapers.com - NoOneOfImport@gmail.com
4

捕食者（サメ）が存在しない場合，被食者（小魚）の個体群の成長がパラメータ a で与えられ，さらに成長率は捕食者（サメ）密度 y の関数として線形に減少すると仮定。これから dx/dt = a - by ただし(a,b>0) が得られる。被食者（小魚）が存在しない場合，捕食者（サメ）は死亡せざるをえないので捕食者の成長率は負。しかし，被食者（小魚）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。

ロトカ・ヴォルテラ方程式

小魚　小魚の成長パラメータ　サメの影響力

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

サメ　サメの自然減衰パラメータ

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

小魚によるサメの成長パラメータ

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

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

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

ロトカ＝ヴォルテラ方程式の解は，次の 3 つはすぐに分かる。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 → +∞ 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) → +∞)

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。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 $F=(\bar{x},\bar{y})$ **は,**

$\bar{x}(a-b\bar{y})=0$ **と** $\bar{y}(-c+d\bar{x})=0$ **を満足しなければならない。従って** $\bar{x}=\dfrac{c}{d}$ $\bar{y}=\dfrac{a}{b}$

しかし，この平衡点から少しでも離れれば，振動を永遠に繰り返すことになる。

種内競争を持つロトカ・ヴォルテラ方程式

もし捕食者がいなければ，ロトカ＝ヴォルテラ方程式，

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

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

は， $\frac{dx}{dt} = ax$ となり，その解は指数関数

脱線

一応，高等学校の復習をしておくと

$$\frac{dx}{dt} = ax$$

は，両辺に x と t を分離し，

$$\frac{1}{x}dx = a\,dt$$

両辺を積分して

$$\int \frac{1}{x}dx = \int a\,dt$$

だから

$$\log|x| = at + C$$

は，両辺に x と t を分離し，

$$x(t) = e^{at+C}$$

e^C をあらためて C とおくと

$$x(t) = Ce^{at}$$

初期条件は t=0 のとき x(0)=C となるので，これを使って

$x(t) = x(0)e^{at}$ となる。思い出した？

これは，個体数が爆発的に増加するという話で以前にも取り上げた。

被食者の個体数の増え方にロジスティック関数を仮定することもできる。被食者（小魚）の種内競争は

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

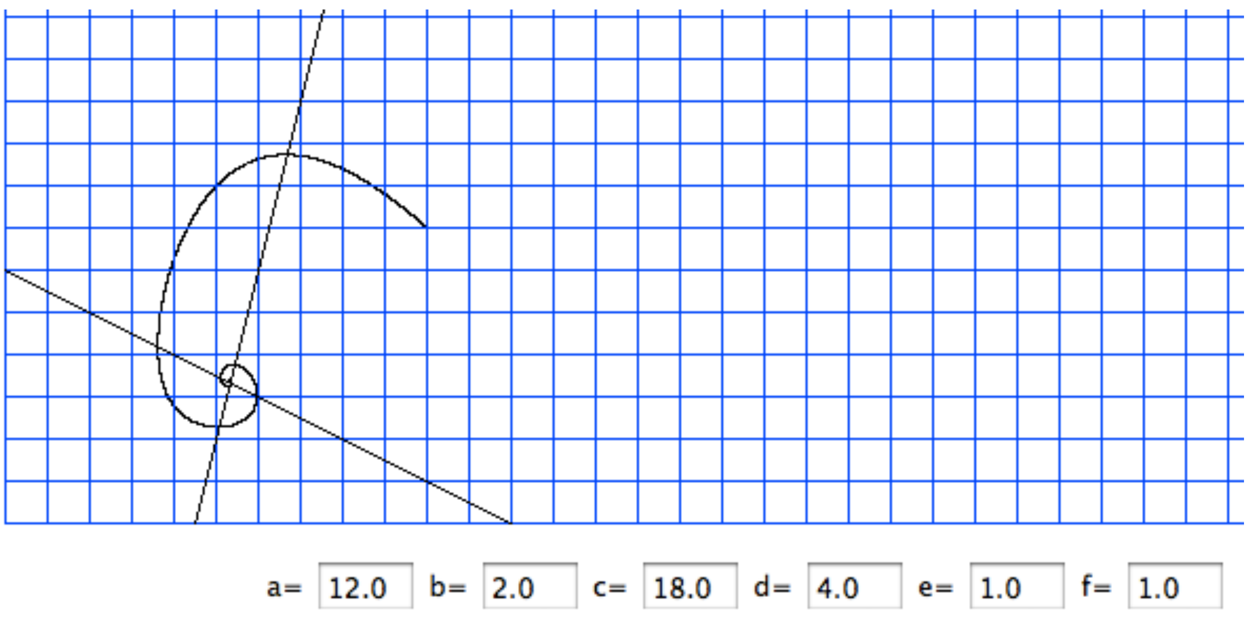
と仮定することで修正できる。捕食者の種内競争も同じくロジスティック方程式に従うとすると，オリジナルのロトカ＝ヴォルテラ方程式の代わりに

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

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

を考える。この場合周期解になるとは限らない。パラメータのとり方によってはある種が絶滅する場合もありうる。一例を次のスライドに示す。

実習するには，配布した教材にある LotkaVolterra2.class をダブルクリックする。



アイソクライン法

平衡点について解析するために少し変形してみよう。x=0, y=0 すなわち両個体がいないときには変化がないのはすぐ分かる。それ以外は，傾き 0 の アイソクライン isocline (iso とは「同じ」という意味であり，cline とは「傾き」という意味)を考える。$\frac{dx}{dt}=0$ とおいて，

$$0 = a - ex - by$$

$$by = -ex + a$$

$$y = -\frac{e}{b}x + \frac{a}{b}$$

同様にして捕食者（サメ）の方も

$\frac{dy}{dt}=0$ **とおくことによって**

$$0 = -c + dx - fy$$

$$fy = dx - c$$

$$y = -\frac{d}{f}x - \frac{c}{f}$$

を考える。この2直線の交点の座標は中学生でも $\left(\frac{ad-ce}{bd+ef}\right)$

計算できる。このとき x と y との増減は，以下の表のようになる。

	$y>-\dfrac{e}{b}x+\dfrac{a}{b}$	$y<-\dfrac{e}{b}x+\dfrac{a}{b}$
$y>\dfrac{d}{f}x-\dfrac{c}{f}$	x,y とも減少	xは増加，yは減少
$y<\dfrac{d}{f}x-\dfrac{c}{f}$	xは減少，yは増加	x,y とも増加

すなわち，アイソクライン線の上下で x と y との増減を考えることができる。この方法のことをアイソクライン法と呼ぶ。ここで，パラメータをいじっていろいろ遊んでみよう。たとえば，a=8, b=1, c=-6, d=-1, e=1, f=1 を考える。この場合，$\left(\frac{a}{e},0\right)$ だけが安定な平衡点になる。パラメータにマイナスを使っているので，もはや捕食者，被食者と呼ぶのは正しくない。

animewallpaper.com Ayanami Rei © DRENTI 2006

そこで x 種 と y 種と表現することにすると，この場合 y 種は滅びる。最初にどんなに y 種の個体数が多くても $\left(0,-\dfrac{c}{f}\right)$ は不安定平衡点であるので y 種は生き残ることができない。

次に，a=8, b=1, c=-6, d=-0.3, e=1, f=1 を考えよう。この場合，両アイソクライン線の交点が安定な平衡点になって，どのような初期値から出発しても (3,5) に収束する。すなわち x 種と y 種との共存が実現する。

a=8, b=1, c=-10, d=-1, e=0.5, f=1 を考えてみよう。 この場合，両アイソクライン線の交点は不安定平衡点になる。初期値によって y 種だけが生き残る $\left(0,-\dfrac{c}{f}\right)$ か，x 種だけが生き残る $\left(\dfrac{a}{e},0\right)$ に収束する双安定になる。

このようにパラメータを変化させせると，２ 種の共存か，競争によって １ 種だけが勝ち残ることが生じる。たとえば，２ 種のトカゲが多数の島に棲んでいたとすると，気候条件や栄養状態，島の大きさなどがほぼ同じであっても，両種が生息している島がないとすれば， 競争関係のために共存できなかったと考えられる。そのため，環境の変動や個体数などのランダム性のため島の個体群が滅びることが起こりうる。

もう一つの安定な
ロトカ・ヴォルテラ方程式,
リミットサイクル

ロトカ・ヴォルテラ方程式をもう少し現実的にしてみよう。

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{ax}{1+hx}y$$

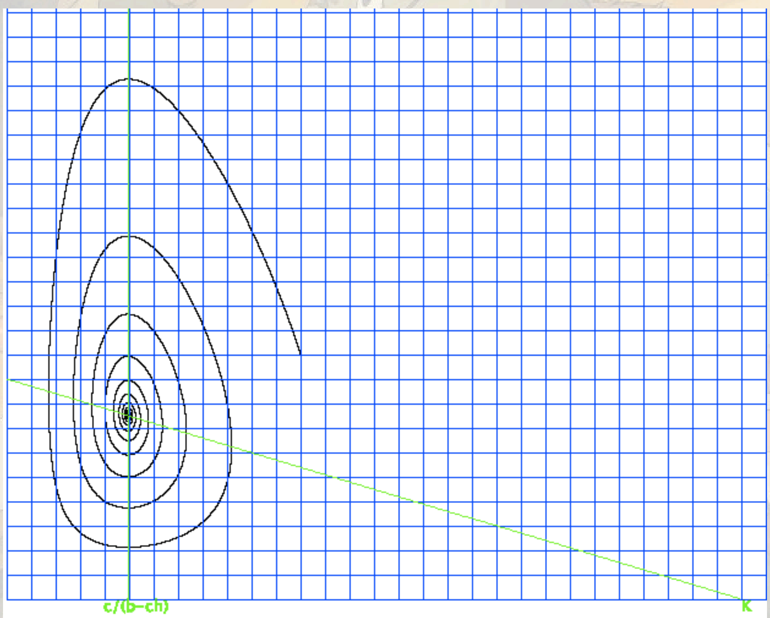
$$\frac{dy}{dt} = \frac{bxy}{1+hx} - cy$$

というモデルを考える。オリジナルのロトカ・ヴォルテラ方程式からの変更点は，以下のとおり

1. 捕食者のいないときに被食者は無限に増殖することはせず，ロジスティック方程式に従って環境収容力 K に収束する。これは y=0 とおけば確かめられる。
2. 捕食者の摂食速度を $\frac{ax}{1+hx}$ としたこと。これは，餌が多いときには捕食速度は餌の量とともに増加する。あまりに多いと食べきれなくなるため飽和し，上限値 a/h を持つ。

K が有限で h=0 であれば被食者の個体群を安定させる働きによってロトカ・ヴォルテラ方程式 の振動は止まる

アトラクタ

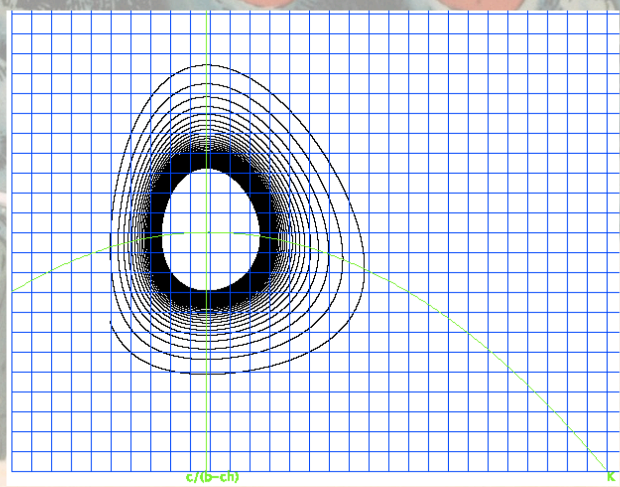


一方，捕食速度の飽和傾向だけを考慮すると K = ∞, h>0 システムは大域的に不安定になり，振動の振幅が時間とともに大きくなる。

この両方の効果が加わると **極限周期道（リミットサイクル）** limit cycle が現れる。

実習するには，配布した教材にある LotkaVolterra3.class をダブルクリックする。

r=0.18, K=30.0,
a=0.02, h=0.1,
b=0.0504,
c=0.25



殺虫剤に害虫の駆除は効果があるか

害虫 x と天敵 y を考え,

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{ax}{1+hx}y$$
$$\frac{dy}{dt} = \frac{bxy}{1+hx} - cy$$

に殺虫剤の効果 -mx が加わったモデルを考えてみよう。

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{ax}{1+hx}y$$
$$\frac{dy}{dt} = \frac{bxy}{1+hx} - cy$$

上の式が，以下のようになる。

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{ax}{1+hx}y - mx$$
$$\frac{dy}{dt} = \frac{bxy}{1+hx} - cy$$

殺虫剤を散布すると害虫 x は減るのだろうか？
もちろん殺虫剤を散布すれば害虫の数は減る。ところがモデルのの平衡状態を調べると m があっても平衡状態は変化しないことが分かる。つまり害虫の増殖率を下げる効果が天敵 y のレベルを下げ，その結果，害虫の増殖率を上げるように働く効果がある。これらの効果が打ち消しあうようになる。
実際には，殺虫剤の効果 m は，天敵 y の生存率も下げてしまう。するとモデルの右辺にも -my という項を付け加えるモデルが考えられる。

この場合，殺虫剤の散布はかえって害虫 x の個体数を増加させてしまう。このように，殺虫剤の散布がかえって害虫の個体数を増加させてしまうことはしばしば見られる。害虫が突然変異によって殺虫剤への耐性を進化させたと考えるよりも，案外こういうところに原因があるのかも知れない。

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{ax}{1+hx}y - mx$$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{bxy}{1+hx} - cy - my$$

ロトカ・ヴォルテラモデルの拡張

捕食者と被食者が多様な生態系では，ロトカ・ヴォルテラ方程式の多変数拡張が用いられる。

$$\frac{dx_i}{dt} = \left(r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} x_j \right) x_i \qquad i = 1,2,\ldots,n$$

種間の相互作用 a_{ij} は，i 種が j 種の捕食者であるなら a>0 であり，a_{ji}<0 となる。

Thank you for joining me.

All the contents of these sliedes are reserved by Shin Asakawa.

To be continued...