

内容

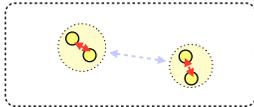
資源変動学

箱山 洋

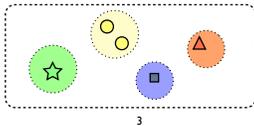
- 決定論的な個体群及び群集モデル
- 指数増殖（マルサス増殖）、連続モデルと離散モデル、微分方程式を解く、密度効果、微分方程式の定性解析、漁獲、カオス、確率論モデル、2種の生物の競争モデル（アイソクライン法による解析）、線形力学系の解析、力学系の局所安定性解析

個体群 (集団) : ある一定の範囲にすむ1種の個体の集り

その中では個体間に密接な関係があり
同種の他の個体群とはある程度隔離されている



群集 : ある一定の範囲にすむ様々な生物個体群の集合



生物の数の増減にかかわる要素

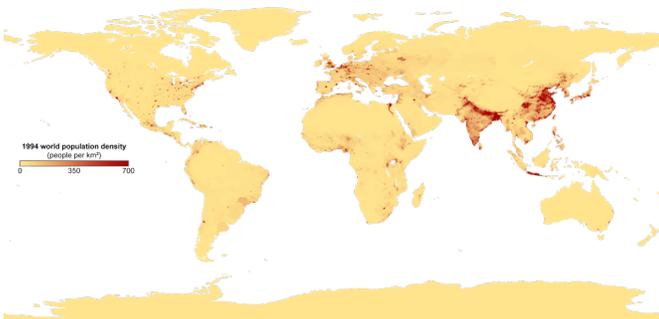
子供を生む → 増加

死亡する → 減少

移住する → 増加&減少

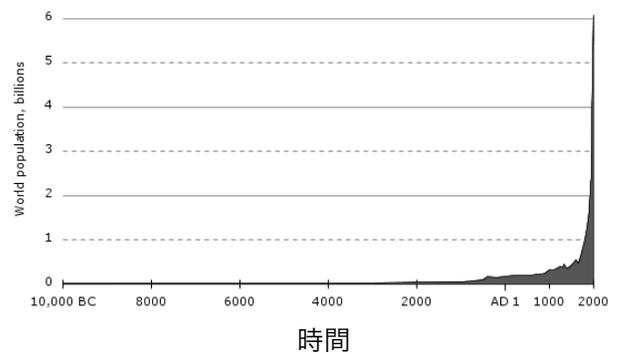
4

世界の人口密度(1994)



5

世界の人口の増加



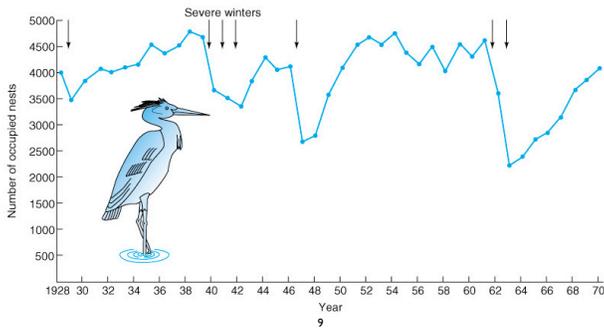
6

個体数変動の原因

- 個体群構造に基づく内的な理由
 - 例：後で説明するカオス
決定論モデル
- 環境変動など外的な理由
 - 例：厳しい冬に数が減る
確率論モデル

7

環境変動に個体数変動が 影響を受けた例

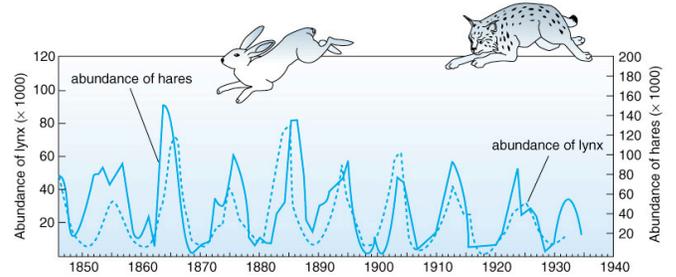


9

指数増殖（マルサス増殖）

ヤマネコとウサギの周期的な個体数変動

カナダの針葉樹林帯における
捕食者オオヤマネコと
被食者カワリウサギの個体数変動



8

MacLulich 1937

集団の中の個体数は時間とともに変化する

Population dynamics

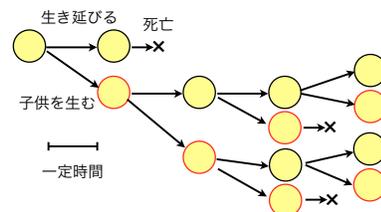


生物の個体数の増減をとらえる
数理モデルを作り、
変動パターンを理解・予測する

10

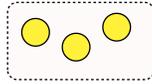
モデル生物

- 一定時間ごとに子供を生む(遺伝的に同一)
- 一定時間ごとに決まった割合が死亡
- 移住しない

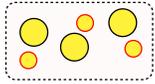


12

時刻 t に N_t 匹の個体がいるとき
次の時刻 $t+1$ までに



増える要素：新しく生まれた子供

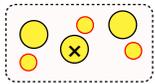


平均して 1 匹あたり b 匹子供を生む

生まれた子供の数は bN_t

b : 出生率 (birth rate)

減る要素： 死亡



d の割合が死亡

死んだ数は dN_t d : 死亡率 (death rate)

13

総合すると次の時刻 $t+1$ の個体数 N_{t+1} は

$$N_{t+1} = N_t + bN_t - dN_t$$

もともといた数 増えた数 減った数

$$= (1 + b - d)N_t$$

$$= (1 + R)N_t$$

$$R = b - d$$

14

時間が経つと個体数 N_t はどう変化するのか

$$N_{t+1} = (1 + R)N_t$$

$t=0$ のとき個体数が N_0 なら

$$N_1 = (1 + R)N_0$$

$$N_2 = (1 + R)N_1 = (1 + R)^2 N_0$$

$$N_3 = (1 + R)N_2 = (1 + R)^3 N_0$$

⋮

$$N_t = (1 + R)^t N_0$$

指数関数的増殖

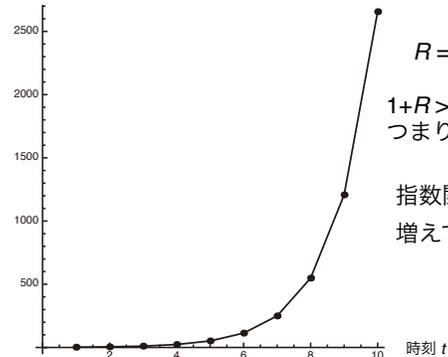
マルサス増殖

R : マルサス係数

15

マルサス増殖の例 $N_t = (1 + R)^t N_0$

個体数 N_t

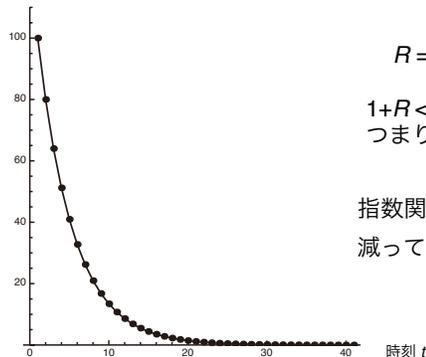


指数関数的に
増えてゆく

16

マルサス減少の例 $N_t = (1 + R)^t N_0$

個体数 N_t



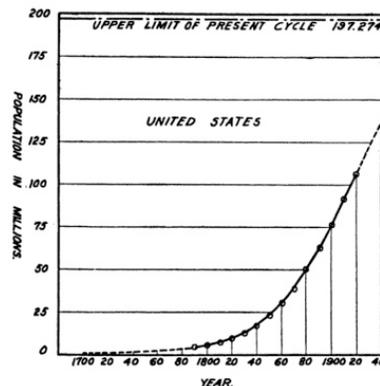
$$R = -0.5$$

$1 + R < 1$
つまり $R < 0$ のとき

指数関数的に
減ってゆく

17

マルサス増殖と思われる例



1800~1900年代初頭の
アメリカの人口増加

The population growth of the United States.

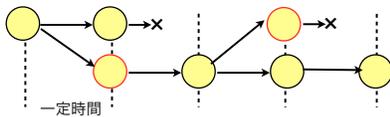
18

連続と離散

連続モデルと離散モデル

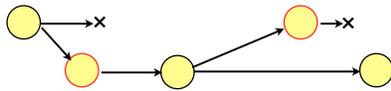
- 個体数が離散・連続
本来は離散だが、連続で近似できる
- 時間が離散・連続
時間は連続だが、季節性の出生・死亡から離散時間のほうがよいこともある

離散個体数・離散時間モデル



例：決まった時間でいっせいに繁殖・死亡 季節性の生物

連続個体数・連続時間モデル

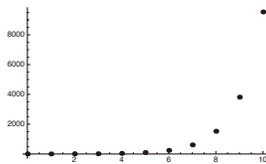


例：決まった間隔がなく、出生・死亡が起こる
季節が無く一定の環境など

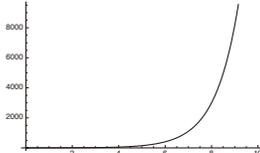
離散モデルから 連続モデルへ

離散と連続のモデルの挙動が似ている場合

離散個体数・離散時間モデル

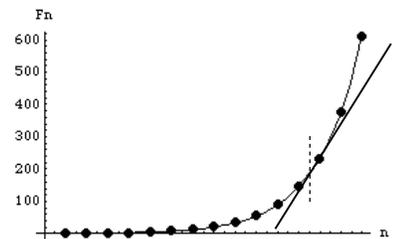


連続個体数・連続時間モデル



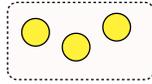
離散モデルを連続近似

個体数: 離散変数 → 連続変数



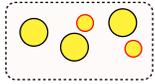
時間: 離散変数 → 連続変数

時刻 t に $N(t)$ 匹の個体がいるとき



次の時刻 $t + \Delta t$ までに

増える要素：新しく生まれた子供

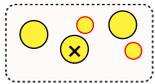


一匹あたり $b\Delta t$ 子供が生まれる

生まれた子供の数は $b\Delta t N(t)$

b : 出生率 (birth rate)

減る要素：死亡



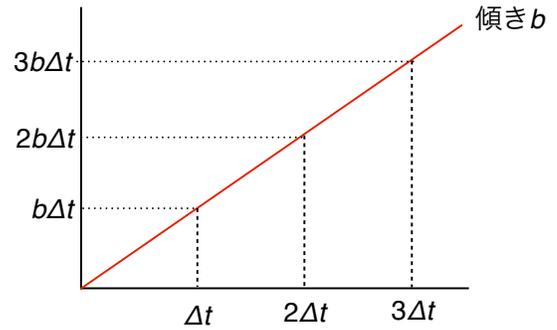
$d\Delta t$ の割合が死ぬ

死んだ数は $d\Delta t N(t)$

d : 死亡率 (death rate)

出生率/死亡率に時間 Δt がかかる理由

時間の長さ按比例して生まれる数が増えるから



離散時間 (時間間隔 Δt) のマルサスモデル

時間間隔 Δt の間に

一匹あたり平均 $b\Delta t$ 子供が生まれる

$d\Delta t$ の割合の個体が死ぬ

$$N(t + \Delta t) = N(t) + b\Delta t N(t) - d\Delta t N(t)$$

前から 生まれた分 死んだ分
持ち越し

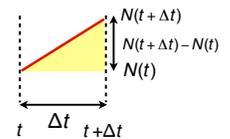
$$= N(t) + (b - d)\Delta t N(t)$$

$$= N(t) + r\Delta t N(t) \quad r = b - d$$

個体数の変化量 ΔN

$$N(t + \Delta t) = N(t) + r\Delta t N(t)$$

t から Δt の間にどれだけ増えたか?



$$N(t + \Delta t) - N(t) = r\Delta t N(t)$$

左辺へ移項

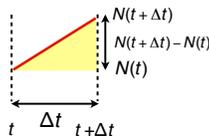
$$N(t + \Delta t) - N(t) = \Delta N \text{ を変化量という}$$

時間あたりの変化量 $\Delta N / \Delta t$

時間あたりの変化率 (変化速度)

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = rN(t)$$

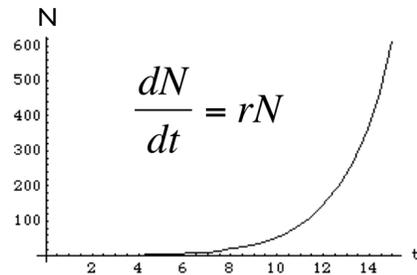
両辺を Δt で割る



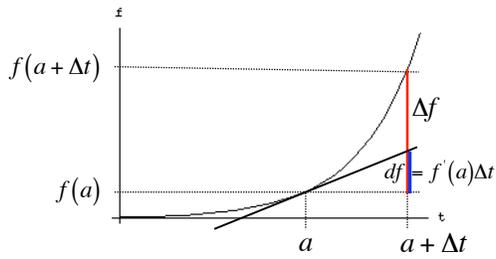
Δt を 0 に近づけると

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = \frac{dN(t)}{dt} = rN(t)$$

微分方程式



変化量 Δf 微分 df



$$\Delta t \rightarrow 0 \Rightarrow \Delta f = df$$

微分方程式を解く

連続時間のマルサス増殖モデル

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad r = b - d \quad \text{マルサス係数}$$

$$N \geq 0$$

変数分離法により解くことができる

マルサス増殖モデルの解

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

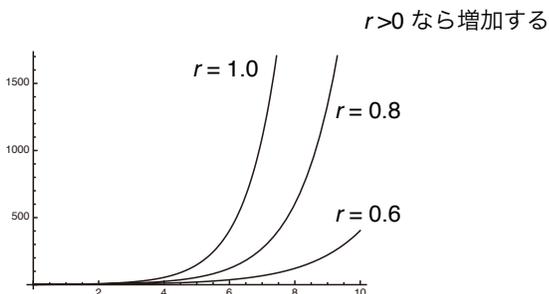
はどのような性質を持つのか？

$N_0 > 0$ かつ

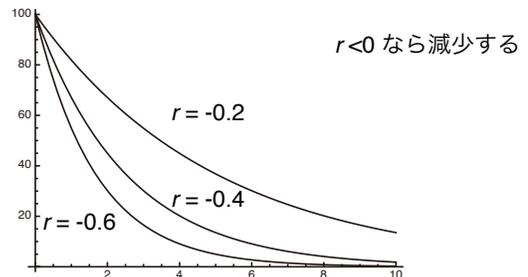
$r > 0$ なら個体数は指数的に**増加**する

$r < 0$ なら個体数は指数的に**減少**する

連続時間のマルサス増殖モデル $\frac{dN}{dt} = rN$



連続時間のマルサス増殖モデル $\frac{dN}{dt} = rN$



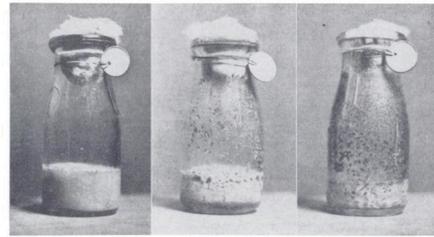
マルサス増殖では、集団の個体数は
無制限に増え続ける

密度効果

しかし現実には無制限に増え続ける個体群は
見られない

R. パールによるキイロショウジョウバエを使った実験

瓶に一片のバナナを入れ、
ショウジョウバエを入れて個体数の変化を見る



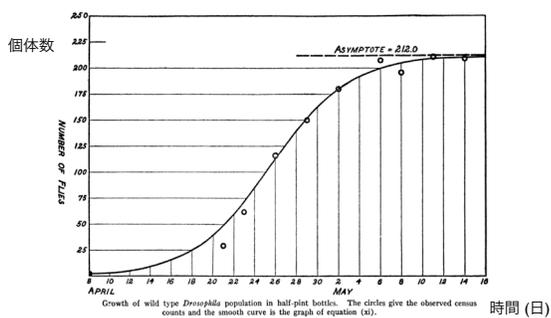
A B C
Half-pint milk bottles at different stages in a population experiment. For further explanation see text.

R. Pearl "The biology of population growth" (1929)



Thomas Robert Malthus (1766-1834)
British economists, mathematician

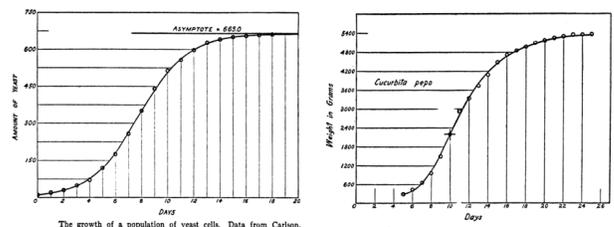
キイロショウジョウバエの個体数の変化



R. Pearl "The biology of population growth" (1929)

無限に増殖せず、高密度で成長が止まる

他の生物でも同じような傾向が見られる



R. Pearl "The biology of population growth" (1929)

S 字型の成長曲線

ロジスティック(Logistic)曲線

個体の密度が増えすぎると増加できなくなる

密度効果

餌やなわばりなどの資源を奪い合う

環境の悪化

死亡率が増加、出生率が減少して

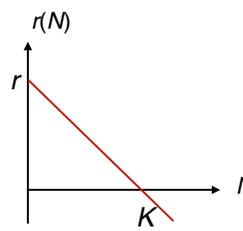
正味の増加率が0以下になる

46

連続時間で密度効果の入ったモデル

$$\frac{dN}{dt} = r(N)N$$

$$r(N) = r\left(1 - \frac{N}{K}\right) \text{ とすると}$$

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


r : 内的自然増加率

連続時間のロジスティックモデル K : 環境収容力

連続時間のロジスティックモデル

$$\frac{dN}{dt} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N \quad r > 0, K > 0, N \geq 0$$

変数分離法により解くことができる

ロジスティック増殖モデルの解

$$N(t) = \frac{K}{1 + C'e^{-rt}} \quad C' = \frac{K}{N_0} - 1 \quad N > 0$$

はどのような性質を持つのか?

$t \rightarrow \infty$ とすると

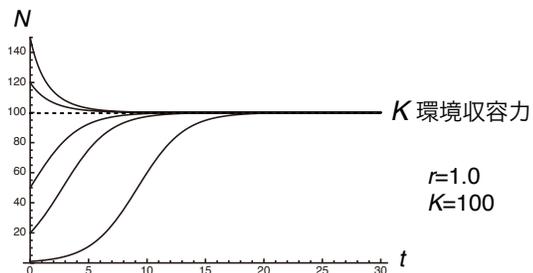
$$r > 0 \text{ のとき } e^{-rt} \rightarrow 0$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{K}{1 + C'e^{-rt}} = K$$

時間が経つと K に収束する

連続時間のロジスティックモデル $\frac{dN}{dt} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$

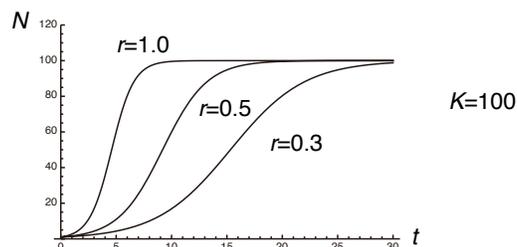
$N_0 = 0$ 以外どの値から初めても一定の値 K に収束



$N_0 = 0$ は生物がないことに相当する

連続時間のロジスティックモデル $\frac{dN}{dt} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$

増加率 r が大きいとより速く K に収束する



ロジスティック方程式

- シンプルで実際の現象への当てはまりが良いのでよく使われている
- 混み合い密度効果の関数は、他にも無数に考えることができる
- 例えば、より一般には、 $\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \left(\frac{x}{K} \right)^\alpha \right)$
- $\alpha=1$ でロジスティック式になる

微分方程式の定性解析

$\frac{dN}{dt} = 0$ なら個体数は変化しない：平衡点

N^* を平衡状態の個体数とする

$$\frac{dN^*}{dt} = r \left(1 - \frac{N^*}{K} \right) N^* = 0$$

この式より平衡状態の個体数 N^* を求めよ

ロジスティック式：
離散時間モデルと連続時間モデルの違い

平衡状態
離散時間 $N_{t+1} = N_t + r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) N_t$ $N_{t+1} = N_t = N^*$

連続時間 $\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N$ $\frac{dN^*}{dt} = 0$

連続時間でのロジスティックモデルでは
個体数の振動やカオスは起こらない

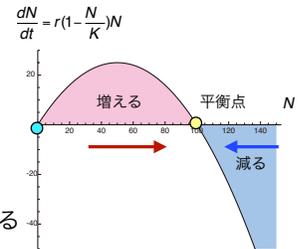
微分方程式を解かなくても個体数 N のゆくえが分かる

N の時間微分は
 N の変化速度

$\frac{dN}{dt} > 0$ なら個体数は増える

$\frac{dN}{dt} < 0$ なら個体数は減少する

$\frac{dN}{dt} = 0$ なら個体数は変化しない：平衡点



$$\frac{dN^*}{dt} = r \left(1 - \frac{N^*}{K} \right) N^* = 0$$

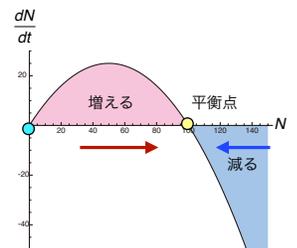
平衡点は2つ

$N^* = K$ 安定平衡点

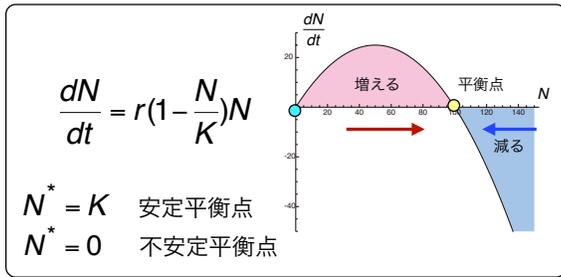
$r > 0$ かつ $N_0 \neq 0$ なら
いずれここに収束する

$N^* = 0$ 不安定平衡点

$r > 0$ なら
少しでも N が増えると0から離れてゆく



微分(差分)方程式を直接解かずに
モデルの性質を調べる手法を
「定性的解析」と呼ぶ



解を解析的に求められないモデルでは
主にこの手法が使われる

- 時間変化しない点は平衡点
- 平衡点の局所安定性解析などから定性的な力学系の性質がわかる
- 力学系を解くことができれば定量的な系の時間発展がわかる

練習

低密度で繁殖がより制限されるような
密度効果もあり、アリー効果という。

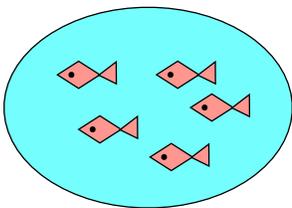
アリー効果の原因：

オスとメスの出会いが少なくなる場合や
協力してしか生きられないグループなど

高密度と低密度の両方で繁殖が抑制される個体群の
微分方程式モデルをつくれ

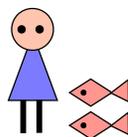
漁獲

ロジスティック方程式の現実的な問題への応用



魚集団の個体数 N

ロジスティック増殖する



漁師

時間あたり一定量の魚 F

をとり続ける

微分方程式の
出生・死亡・移動の方程式

$$\frac{dx}{dt} = \text{births} - \text{deaths} + \text{migration}$$

魚を捕りすぎると魚が減り効率が悪い
どの程度の量を捕るのがよいか

漁獲を入れたロジスティック増殖モデル

$$\frac{dN}{dt} = \underbrace{r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N}_{\text{魚集団の増殖}} - \underbrace{F}_{\text{漁獲}}$$

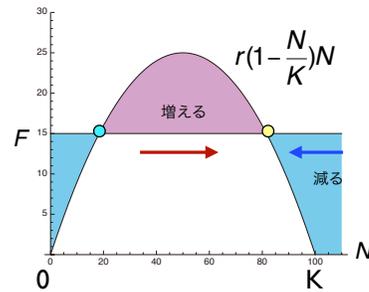
平衡状態では

$$\frac{dN^*}{dt} = r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)N^* - F = 0$$

$$r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)N^* = F$$

$$r\left(1 - \frac{N^*}{K}\right)N^* = F$$

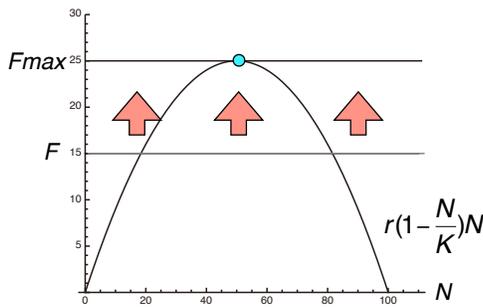
が成り立つということはどういうことか？



$Y = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$
と
 $Y = F$
の交点が平衡点

F と $r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$ が交点を持つ限度まで F を上昇させた値が

この集団を維持できる最大の漁獲量



F_{max} を計算で求めよう

2次曲線 $r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$ の頂点の座標が F_{max}

$$F_{max} = \frac{rK}{4}$$

この量を最大持続生産量
(Maximum Sustainable Yield)
と呼ぶ

この量を捕り続けると
集団の生産力 $r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$ が最大になる

$$F_{max} = \frac{rK}{4}$$

実際の漁業でMSYを実現できるだろうか？

現実には野外での魚集団の全個体数を知るの難しい

漁獲量・漁獲努力量のデータから、個体数や
 F_{max} を推定したりする

もし、漁獲量一定で漁業をしていて、
 F_{max} より多く捕ると滅びてしまう

そこで、
漁獲努力一定で捕ることを考えてみる

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - mN \quad m > 0$$

この場合、
平衡個体数 N^* は努力量 m に比例するので、
急な絶滅は起きない

個体群がロジスティック増殖するとき、
漁獲量一定方策よりも
漁獲努力一定方策のほうが
安全な漁業方策である

数理モデルを実際の生物現象に
厳密にあてはめるのは難しい
が

簡単な仮定を置いたときの
モデルの振る舞いを知ること
現実のシステムを理解する助けになる

カオス

- 環境が一定でも個体群が変動すること
がある

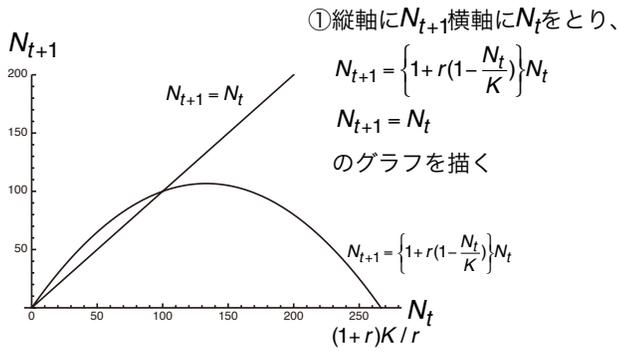
ロジスティック増殖モデル（密度依存モデル）

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= (1 + R(N_t))N_t \\ &= \left\{ 1 + r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right\} N_t \end{aligned}$$

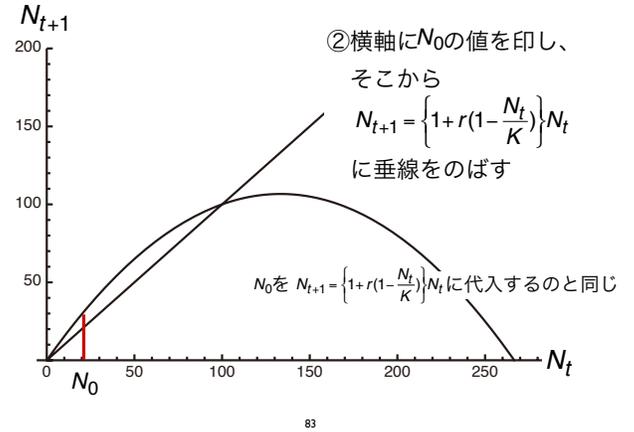
N_0 から N_t を計算するには

- 繰り返し計算
- 増殖曲線を使ったCobwebbingの方法

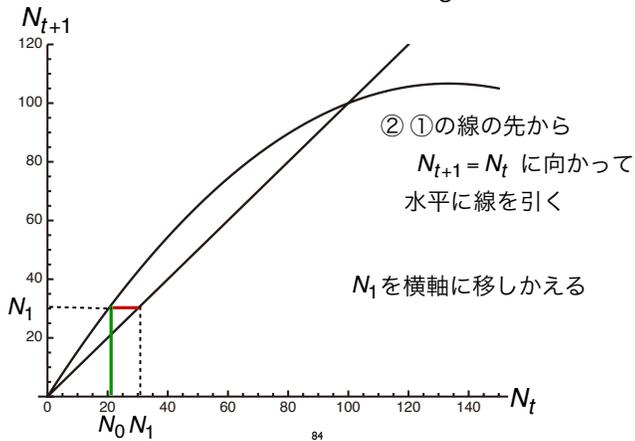
増殖曲線を使ったCobwebbingの方法



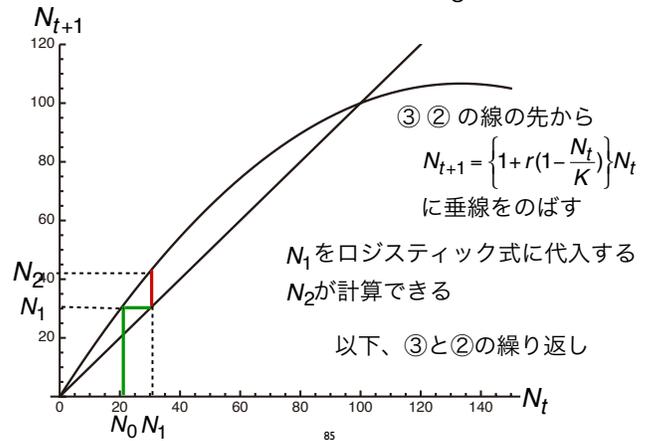
増殖曲線を使ったCobwebbingの方法



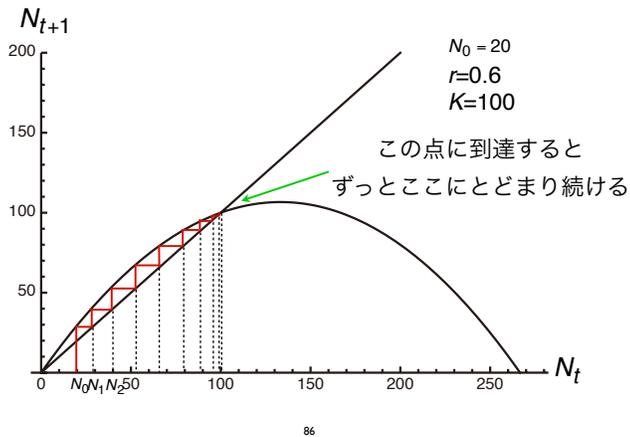
増殖曲線を使ったCobwebbingの方法



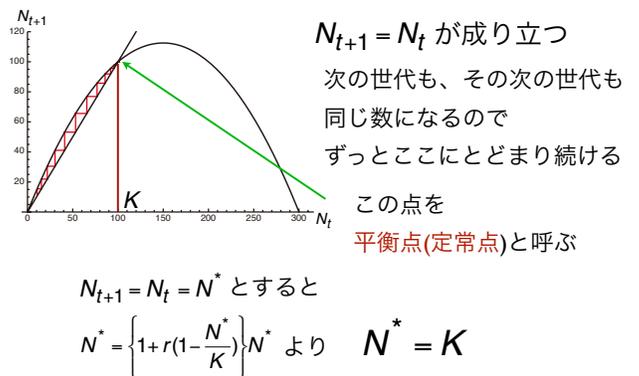
増殖曲線を使ったCobwebbingの方法



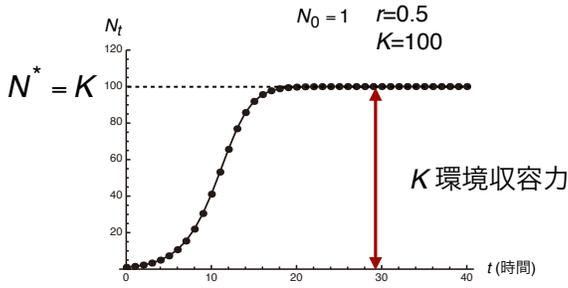
Cobwebbingの方法の計算例



交点では何が起きているのか？

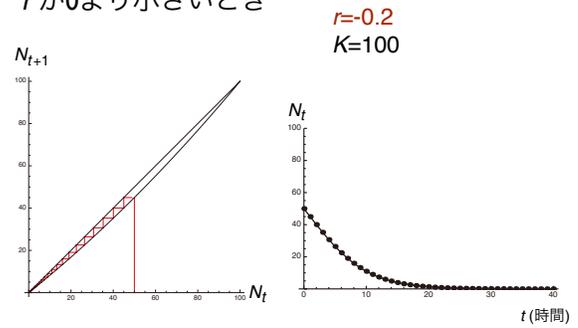


Kを環境収容力 carrying capacityと呼ぶ



88

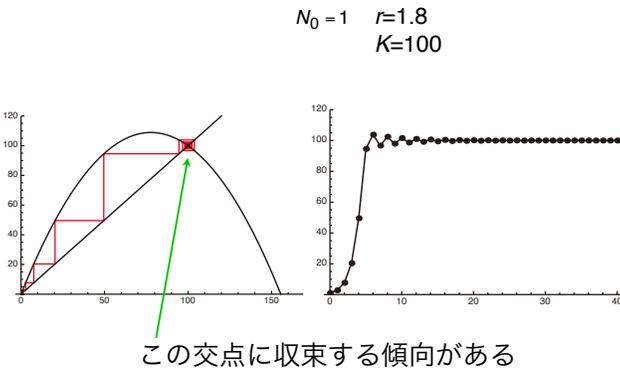
rが0より小さいとき



個体数は減少して減んでしまう

89

rが0より大きいとき (0 < r < 2)

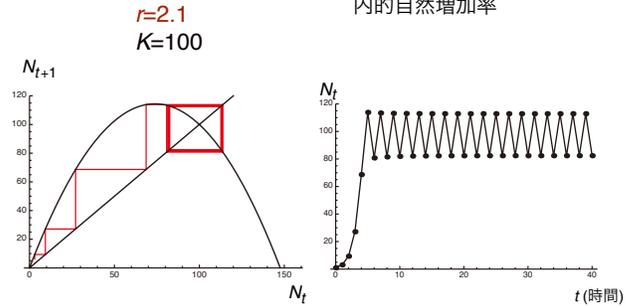


この交点に収束する傾向がある

90

rがもっと大きいとき

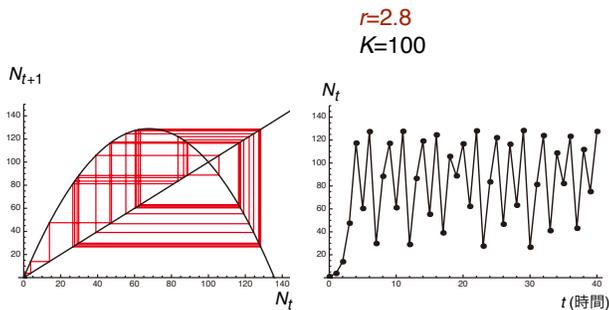
r: 個体数が少ないときの増加率
内的自然増加率



2つの値を振動するようになる

91

rがさらに大きいとき



さまざまな値をとって変動する **カオス**

92

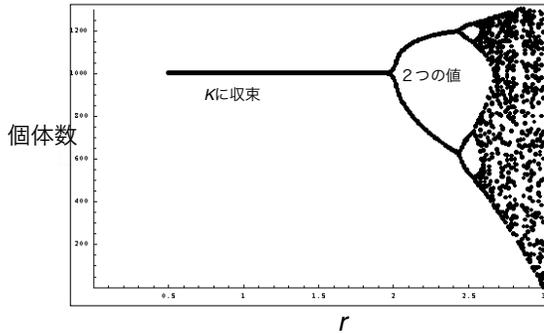
rの大きさと個体数変動の関係

- $r < 0$ N_t は単調に減少して0に近づく
- $0 < r < 1$ 単調に増加してKに近づく
- $1 < r < 2$ 増加して、減衰振動しながらKに近づく
- $2 < r < 2.45$ 2つの値をとって周期変動
- $2.45 < r < 2.57$ 周期変動のとり値が倍々に増えてゆく
- $2.57 < r$ カオス

93

分岐図

カオス



Chaosの特徴

- 決定論的なモデル
- 不規則な振動が現れる
- 初期値が少しでも違うと後の振る舞いがまったく異なる

Chaosの判別

初期値に対する鋭敏な依存性で判断

リアプノフ指数

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \lim_{|y_0 - x_0| \rightarrow 0} \ln \left| \frac{y_n - x_n}{y_0 - x_0} \right|$$

$\lambda > 0$ であればカオス

Chaosの判別法の導出

初期値に対する鋭敏な依存性で
カオスかどうかを判別する

$$|y_n - x_n| = |y_0 - x_0| \exp(\lambda n) \quad \lambda > 0 \text{ であれば、指数的に離れていく}$$

$$\lambda = \frac{1}{n} \ln \left| \frac{y_n - x_n}{y_0 - x_0} \right|$$

$$\Rightarrow \lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \lim_{|y_0 - x_0| \rightarrow 0} \ln \left| \frac{y_n - x_n}{y_0 - x_0} \right|$$

リアプノフ指数

$x_{n+1} = f(x_n)$ と書けるとき

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \lim_{|y_0 - x_0| \rightarrow 0} \ln \left| \frac{y_n - x_n}{y_0 - x_0} \right|$$

$$= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \lim_{|y_0 - x_0| \rightarrow 0} \ln \left| \frac{f^n(y_0) - f^n(x_0)}{y_0 - x_0} \right|$$

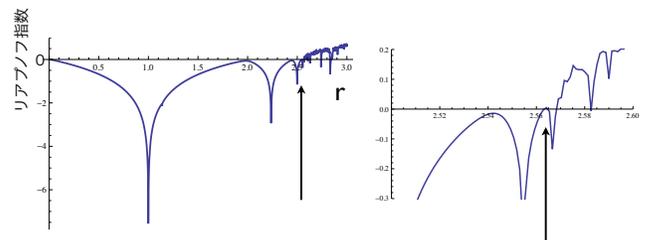
$$= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \ln \left| \frac{df^n(x_0)}{dx} \right|$$

$$= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \ln \left| \frac{df(x_k)}{dx_k} \right|$$

ただし

$$\frac{df^n(x_0)}{dx} = \frac{df(x_{n-1})}{dx_{n-1}} \frac{df(x_{n-2})}{dx_{n-2}} \dots \frac{df(x_0)}{dx_0}$$

ロジスティックモデルの
リアプノフ指数を実際に計算してみる。



だいたい $r=2.57$ でリアプノフ指数は0となる

- 簡単なモデルでも予想もしなかった挙動を示すことがある。
- 一定環境でも個体数の複雑な変動が起こりうる。

確率論モデル

100

環境変動を確率項として取り入れる

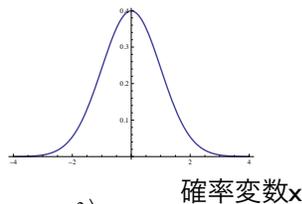
- 初期値だけでは個体群変動は決まらない
- 個体群変動パターンは毎回異なる

102

正規分布

$$N(\mu, \sigma^2)$$

$$f(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} \exp\left(-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}\right)$$



コンピュータを使えば、簡単に正規分布に従う疑似乱数を発生させることができる

104

ロジスティック式に正規分布に従う確率変動を考慮した動態モデル

$$B(t+1) = B(t) + rB(t)\left(1 - \frac{B(t)}{K}\right) + B(t)\varepsilon(t)$$

$$\varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2)$$

↑
確率項

B: 個体群のバイオマス量
N(0,1): 平均0, 分散1の正規分布

103

最尤法でデータからパラメータ推定

$$B(t+1) = B(t) + rB(t)\left(1 - \frac{B(t)}{K}\right) + B(t)\varepsilon(t)$$

$$\varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2)$$

モデルを書き直す

$$\frac{1}{B(t)} \left\{ B(t+1) - B(t) - rB(t)\left(1 - \frac{B(t)}{K}\right) \right\} = \varepsilon(t) \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2)$$

105

バイオマスの時系列データ**b**は
モデルに従うとする

Data: $\{b_{i=1}, b_2, \dots, b_n\}$

$$d_i = \frac{1}{b_i} \left\{ b_{i+1} - b_i - r b_i \left(1 - \frac{b_i}{K} \right) \right\} \Rightarrow L = \prod_{i=1}^{n-1} f(d_i) \quad \text{尤度}$$

d は正規分布 $N(0, \sigma_e^2)$ に従う

106

負の対数尤度の最小化

$$-\ln L = \sum_{i=1}^{n-1} \left(\ln \sigma_e + \frac{1}{2} \ln 2\pi + \frac{d_i^2}{2\sigma_e^2} \right) \quad \text{負の対数尤度}$$

$$\mathbf{L} = -\ln L = (n-1) \ln \sigma_e + \frac{n-1}{2} \ln 2\pi + \frac{1}{2\sigma_e^2} \sum_{i=1}^{n-1} \left(\frac{b_{i+1}}{b_i} - 1 - \hat{r} \left(1 - \frac{b_i}{\hat{K}} \right) \right)^2$$

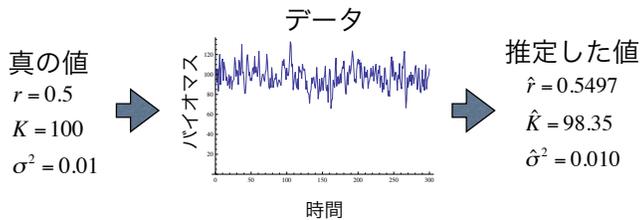


最小となるパラメータを決める

107

最尤推定の例

仮想データをシミュレーションで作成して、
最尤推定でパラメータを推定



109

- 環境変動に応じて個体数は変動する
- 確率モデルを用いて、野外の個体数変動のデータから、その個体群の増殖率や環境収容力を推定できる

110

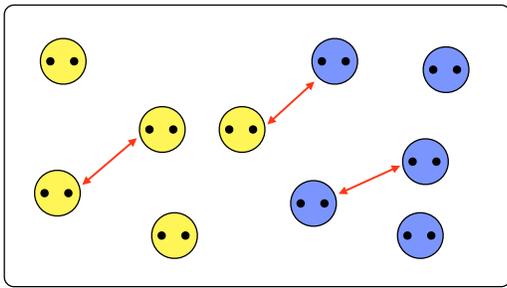
2種の生物の競争モデル
(アイソクライン法による解析)

2種の生物の競争モデル
ロトカ・ヴォルテラ競争系

アイソクライン法による解析

ひとつの生息地に2種類の生物がいるときに

2種間の相互作用

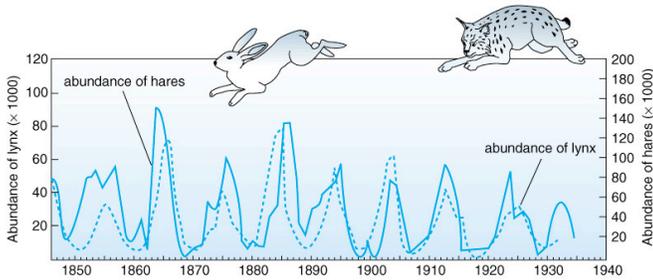


	A	B
競争 competition	-	-
捕食 predation	+	-
相利 mutualism	+	+

何が起るか？

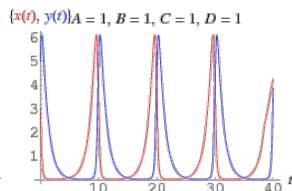
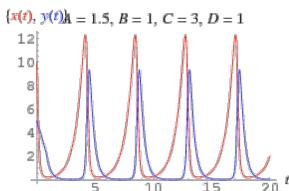
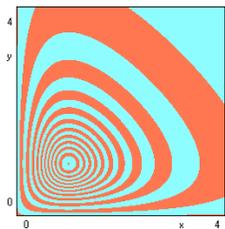
喰う喰われる：オオヤマネコとカワリウサギ

ロトカ・ボルテラ捕食系



$$\frac{dx}{dt} = (\epsilon_1 - \gamma_1 y)x$$

$$\frac{dy}{dt} = (-\epsilon_2 + \gamma_2 x)y$$



Vito Volterra
(1860-1940)
Italian Mathematician



Alfred James Lotka
(1880-1949)
USA

餌を巡る競争

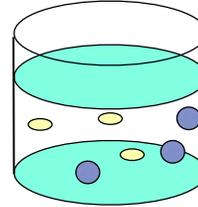
● 餌 (資源 resource)



Gause (1934) による

ゾウリムシ属 *Paramecium* を使った実験

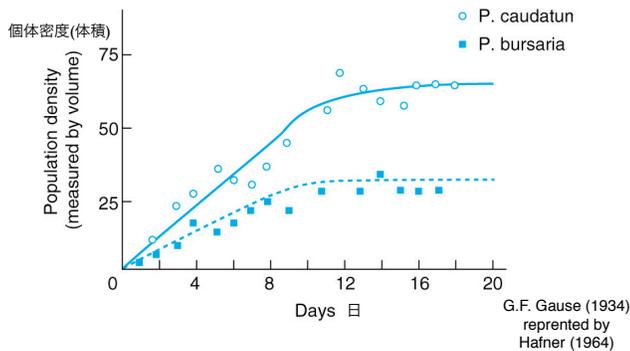
同じ資源を利用する2種類のゾウリムシを混合して培養した



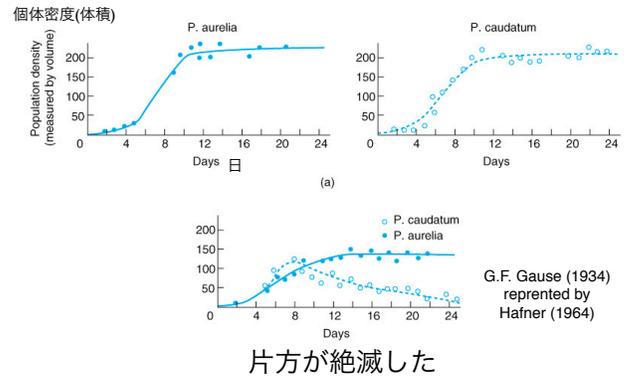
Paramecium aurelia

2種類のゾウリムシを一緒に培養すると

2種は共存した



別の2種を一緒に培養すると

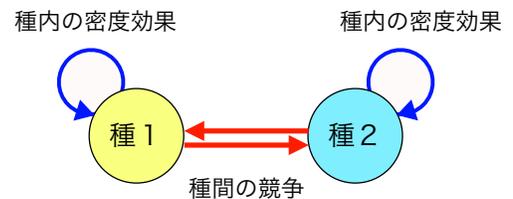


ひとつの生息地に2種類の生物がいるときに

どのような場合に

- 片方の種が駆逐されて絶滅するのか
- 2種が共存するのか

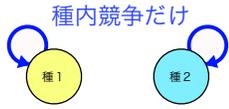
数理モデルを使って共存条件をさぐる



1つの種の中、そして2種の間で食物や生息地をめぐる競争がある

それぞれにロジスティック増殖する2種個体群

種間競争がないとき



N_i 種*i*の個体数
 r_i 種*i*の内的自然増加率
 K_i 種*i*の環境収容力

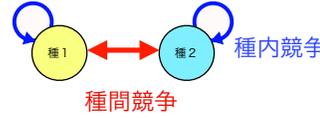
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) N_2$$

$i = 1, 2$
 それぞれ
 環境収容力 K_1, K_2 に
 収束する

種間競争のある2種個体群の力学系

ロトカ・ヴォルテラ競争系



N_i 種*i*の個体数
 r_i 種*i*の内的自然増加率
 K_i 種*i*の環境収容力

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2$$

a, b 種間競争の
 強さを表す係数

ロトカ・ヴォルテラ競争系の解析

一般的に多変数の非線形微分方程式の解を
 解析的に求めることは困難

○コンピュータによる数値計算

初期値やパラメータをすべて定める必要があるので
 全体的な傾向を知るには不向き

○アイソクライン法による相平面解析 (定性的解析)

コンピュータでの数値計算

離散モデル化 (オイラー法)

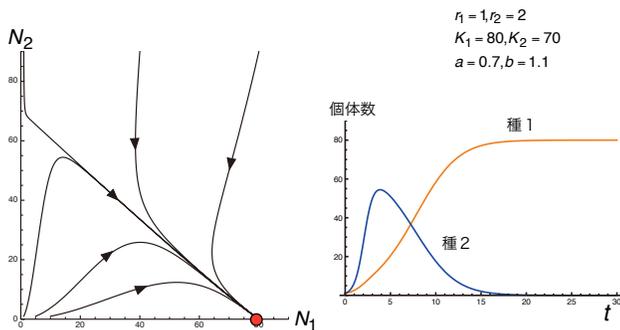
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1 \quad \Delta N_1 = N_1(t + \Delta t) - N_1(t) = r_1 \left(1 - \frac{N_1(t) + aN_2(t)}{K_1}\right) N_1(t) \Delta t$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2 \quad \Delta N_2 = N_2(t + \Delta t) - N_2(t) = r_2 \left(1 - \frac{N_2(t) + bN_1(t)}{K_2}\right) N_2(t) \Delta t$$

時間刻みを十分小さく設定し (例えば、 $\Delta t = 0.001$)、
 初期個体数 $N_{i(0)}$, r_i, K_i の具体的な値を与えて、
 $N_i(t)$ の値を繰り返し計算をすると、時間変化の軌跡が得られる

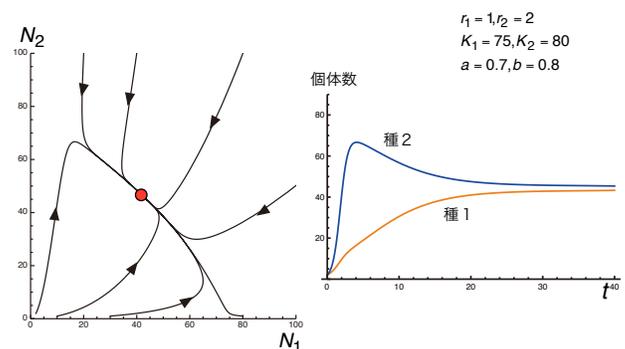
離散モデル化には、より高次のルンゲ・クッタ法などもある

コンピュータによる数値計算の例



片方の種が減び、他方が平衡に達する：**競争排除**

コンピュータによる数値計算の例



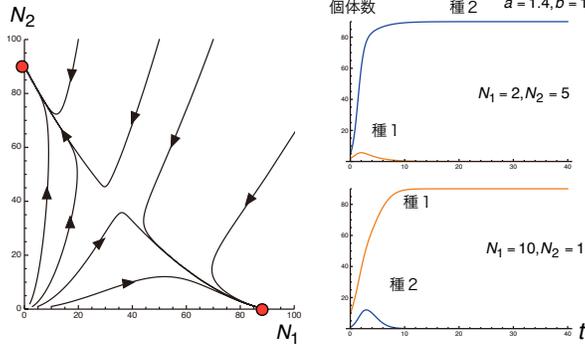
両者が共存する：**2種共存**

コンピュータによる数値計算の例

$$r_1 = 1, r_2 = 2$$

$$K_1 = 90, K_2 = 90$$

$$a = 1.4, b = 1.5$$



初期の個体数でどちらが減るかが決まる：**双安定**

ロトカ・ヴォルテラ競争系の解析

結果は大きく3つのパターンに分かれる

競争排除

2種共存

初期の個体数によって結果が変わる双安定

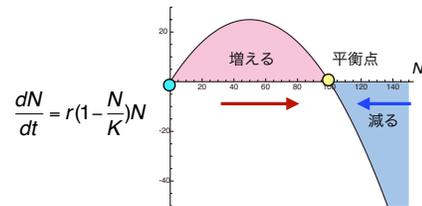
どのような条件のときに
競争排除/共存/双安定になるのか
わからないだろうか？



アイソクライン法による相平面解析

アイソクライン法による相平面解析

それぞれの変数について**定性的解析**を行い
それを組み合わせることで
全体的な動きを調べる



平衡点を求める

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2$$

平衡状態では

$$\frac{dN_1^*}{dt} = 0 \text{ かつ } \frac{dN_2^*}{dt} = 0$$

平衡点を求める

$$\frac{dN_1^*}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1^* + aN_2^*}{K_1}\right) N_1^* = 0$$

$$\frac{dN_2^*}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2^* + bN_1^*}{K_2}\right) N_2^* = 0 \text{ より}$$

$(N_1^*, N_2^*) = (0, 0)$ 生物のいない平衡点

$(N_1^*, N_2^*) = (K_1, 0)$ $(N_1^*, N_2^*) = (0, K_2)$ 片方しかいない平衡点

$(N_1^*, N_2^*) = \left(\frac{K_1 - aK_2}{1 - ab}, \frac{K_2 - bK_1}{1 - ab}\right)$ 2種の共存する平衡点

アイソクラインの求め方

まず、それぞれの変数について
時間変化が0になる条件を求める

N_1 について

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1 = 0 \quad N_1 \text{ の時間変化が } 0$$

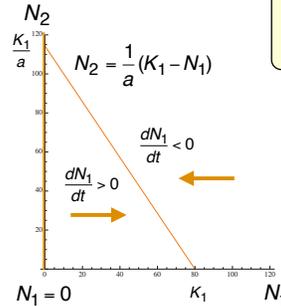
となる場所は

$$N_1 = 0 \quad \text{と} \quad N_2 = \frac{1}{a}(K_1 - N_1)$$

これらを N_1 のアイソクラインと呼ぶ

それぞれの変数方向での定性的解析

N_1 (横軸)方向の動き



N_1 のアイソクライン

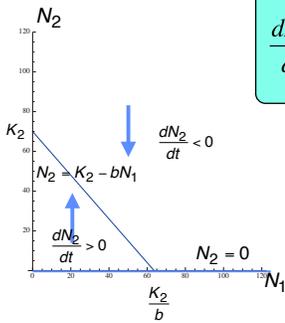
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1 = 0$$

この線を境に

$\frac{dN_1}{dt} > 0$ なら N_1 が増え

$\frac{dN_1}{dt} < 0$ なら N_1 が減る

N_2 (縦軸)方向の動き



N_2 のアイソクライン

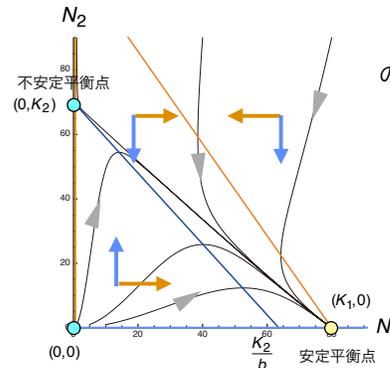
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2 = 0$$

この線を境に

$\frac{dN_2}{dt} > 0$ なら N_2 が増え

$\frac{dN_2}{dt} < 0$ なら N_2 が減る

両方を組みあわせると



2つのアイソクライン

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \quad \frac{dN_2}{dt} = 0$$

の交点が平衡点

$$\frac{K_1}{a} > K_2 \quad \text{かつ} \quad \frac{K_2}{b} < K_1$$

この場合は
競争排除になる

アイソクライン法の演習

ロトカ・ヴォルテラ競争系において

$$\frac{K_1}{a} > K_2 \quad \text{かつ} \quad \frac{K_2}{b} > K_1 \quad \text{のとき}$$

- 1 相平面に N_1 と N_2 のアイソクラインを描け
- 2 それぞれのアイソクラインに挟まれた領域で N_1 と N_2 がどちらの方向に動くかを示せ
- 3 4つの平衡点を○で示せ
- 4 上の1、2、3の組み合わせからどの平衡点が安定になるかを調べよ

ロトカ・ヴォルテラ競争系における

競争の最終結果に内的自然増加率 r は寄与しない

密度に依存した淘汰が強くなる環境では
高い環境収容力 K を持つものが生き残る

K 淘汰

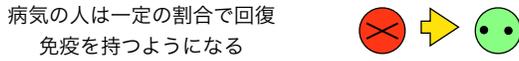
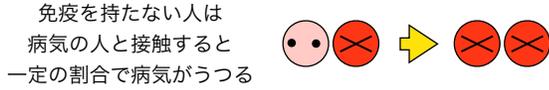
安定した環境
個体が飽和している

密度があまり影響しない環境では
高い増加率 r を持つものが生き残る

r 淘汰

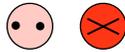
気候の変動などが厳しく
生物が少ない環境

病気の流行のモデル



$$\frac{dx}{dt} = -axy$$

$$\frac{dy}{dt} = axy - by$$



- 1 平衡状態を計算せよ
- 2 x と y それぞれのアイソクラインを計算し
 xy 平面に示せ
- 3 1と2から x と y がどのような動きをするか
推測せよ

アイソクライン法とは

多次元空間をアイソクラインにより分けし

分けられた空間での各変数の増減を調べることで

系の定性的解析をする

病気の流行のモデル

$$\frac{dx}{dt} = -axy$$

y と接触すると
病気が伝染する

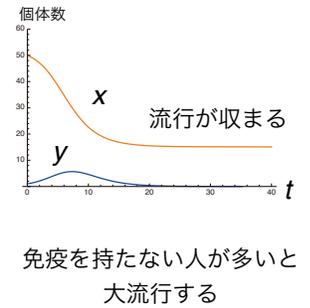
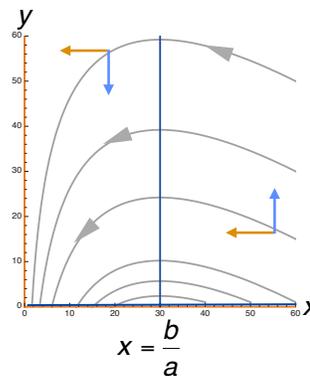
免疫を持たない人 x
病気の人 y

$$\frac{dy}{dt} = axy - by$$

回復する

a :伝播係数 $a > 0$
 b :回復率 $b > 0$

xy 平面での実際の軌道



線形力学系の解析

線形力学系とは

$$\frac{dx_1}{dt} = a_1x_1 + b_1x_2 + c_1x_3 + \dots$$

$$\frac{dx_2}{dt} = a_2x_1 + b_2x_2 + c_2x_3 + \dots$$

⋮

定数×一次の変数の足し算の形で表される
力学系

簡単な線形力学系の例

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \\ \frac{dy}{dt} = y \end{cases} \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x \\ \frac{dy}{dt} = -y \end{cases} \quad \begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \\ \frac{dy}{dt} = -y \end{cases}$$

○平衡点を求めよ

○アイソクライン法を用いて
平衡点の安定性を調べよ

平衡状態

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \\ \frac{dy}{dt} = y \end{cases} \quad \frac{dx^*}{dt} = 0 \quad \frac{dy^*}{dt} = 0 \quad \text{より}$$

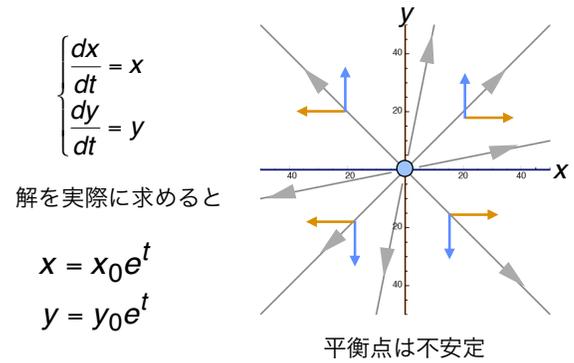
$$(x^*, y^*) = (0, 0) \quad \text{原点が平衡点}$$

xのアイソクライン

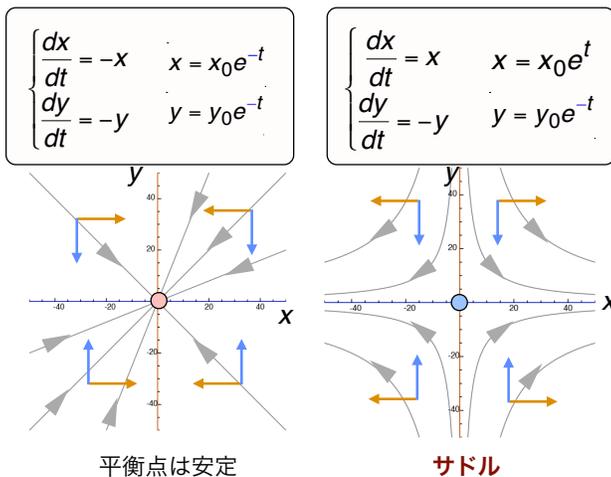
$$\frac{dx}{dt} = x = 0$$

yのアイソクライン

$$\frac{dy}{dt} = y = 0$$



初期値 (x_0, y_0) により決められた方向に
指数的に発散する



$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 2x - y \\ \frac{dy}{dt} = -x + 2y \end{cases}$$

○平衡点を求めよ

○アイソクライン法を用いて
平衡点の安定性を調べよ

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \\ \frac{dy}{dt} = y \end{cases} \rightarrow \begin{cases} x = x_0 e^t \\ y = y_0 e^t \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 2x - y \\ \frac{dy}{dt} = -x + 2y \end{cases} \rightarrow \text{この線形力学系も解析的に解を求められないだろうか?}$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 2x - y \\ \frac{dy}{dt} = -x + 2y \end{cases}$$

|| $n(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$ とベクトルで表すと

$$\frac{dn}{dt} = \frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

$$\frac{dn}{dt} = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix} n \quad n(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$$

$$M = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix} \text{ とすると}$$

$$\frac{dn}{dt} = Mn$$

マルサス増殖の式と同じ形

$$\frac{dx}{dt} = rx \quad \text{の解は} \quad x = x_0 e^{rt}$$



$$\frac{dn}{dt} = Mn \quad \text{の解も} \quad n(t) = ue^{\lambda t}$$

u は初期値を表すベクトル
 λ は定数

の形になるのではないかな?

$$\frac{dn}{dt} = Mn \quad \text{の解が} \quad n(t) = ue^{\lambda t} \quad \text{になるとして}$$

条件を満たす u と λ を求める

$$\frac{dn}{dt} = u\lambda e^{\lambda t} \quad \text{解を} t \text{ で微分}$$

$$\frac{dn}{dt} = Mn = Mue^{\lambda t} \quad \text{解を微分方程式に代入}$$

これらより $u\lambda e^{\lambda t} = Mue^{\lambda t}$

$e^{\lambda t}$ を相殺すると

$$\lambda u = Mu$$

$$\lambda u = Mu \quad \lambda \text{ はスカラー値}$$

M は行列

ベクトル u に行列 M を作用させるとベクトル u が λ 倍になることを示す

このような関係が成り立つとき

u を行列 M の固有ベクトル (Eigenvector)

λ を行列 M の固有値 (Eigenvalue)

と呼ぶ

$$\lambda \mathbf{u} = M\mathbf{u}$$

右辺を左辺に移項

$$(M - \lambda I)\mathbf{u} = \mathbf{0} \quad I = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \text{ 単位行列}$$

\mathbf{u} はゼロベクトルではないので
 $(M - \lambda I)$ に逆行列が存在すると

$$(M - \lambda I)^{-1}(M - \lambda I)\mathbf{u} = (M - \lambda I)^{-1} \cdot \mathbf{0}$$

となり $\mathbf{u} = \mathbf{0}$ で矛盾する 従って

$(M - \lambda I)$ には逆行列が存在しない

$(M - \lambda I)$ に逆行列が存在しないための条件は

$$\det(M - \lambda I) = |M - \lambda I| = 0$$

$$M = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix} \text{ より } \begin{vmatrix} 2 - \lambda & -1 \\ -1 & 2 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

すなわち

$$(2 - \lambda)^2 - 1 = 0$$

$$(2 - \lambda)^2 - 1 = 0$$

$$\lambda^2 - 4\lambda + 3 = (\lambda - 3)(\lambda - 1) = 0$$

より解は $\lambda_1 = 3$ と $\lambda_2 = 1$

$\lambda_1 = 3$ に対応する固有ベクトルは

$$\begin{pmatrix} 3x_1 \\ 3y_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & -1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} \quad \mathbf{u}_1 = \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix}$$

$x_1 + y_1 = 0$ を満たす 例: $\mathbf{u}_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$
 すべての x_1 と y_1

$\lambda_2 = 1$ に対応する固有ベクトルを計算せよ

これまでの計算で得られた2つの解

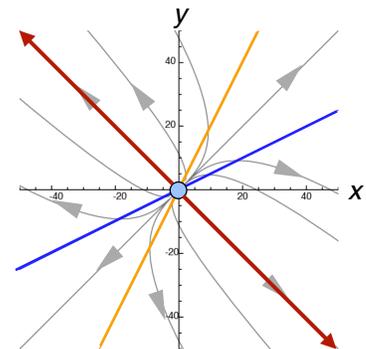
$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{u}_1 e^{3t} \quad \lambda_1 = 3$$

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{u}_2 e^t \quad \lambda_2 = 1$$

は、相平面上ではどこにあるのだろうか？

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{u}_1 e^{3t}$$

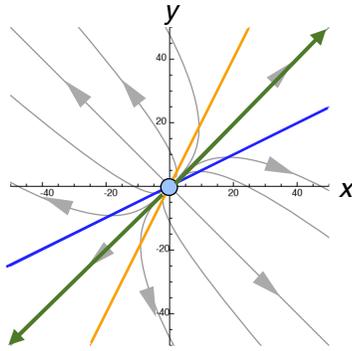
\mathbf{u}_1 は
 $\begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$ の定数倍



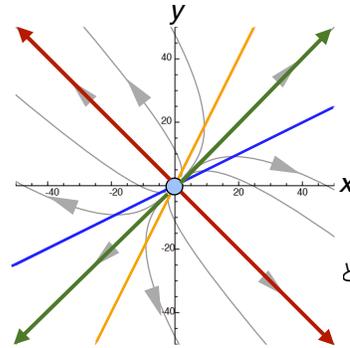
初期ベクトル (赤線) の方向に向かって
 指数的に発散してゆく

$$n(t) = u_2 e^t$$

u_2 は $\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ の定数倍



初期ベクトル（緑線）の方向に向かって
指数的に発散してゆく



$$n(t) = u_1 e^{3t}$$

$$n(t) = u_2 e^t$$

2つの特殊解以外の
曲線軌道は
どのように表されるのか？

$$n(t) = u_1 e^{3t}$$

$$n(t) = u_2 e^t$$

他の軌道は2つの解の足しあわせで
表される

初期値ベクトルを $n_0 = \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix}$ とする

$$n_0 = c_1 u_1 + c_2 u_2$$

係数を適切に選ぶことで
2つの固有ベクトルを重ねたものに分解できる

$$n_0 = c_1 u_1 + c_2 u_2$$

それぞれの固有ベクトル方向の動きは
その方向に指数的に増加する

$$n(t) = c_1 u_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 u_2 e^{\lambda_2 t}$$

この式が $\frac{dn}{dt} = Mn$ を満たすことを

確かめよ

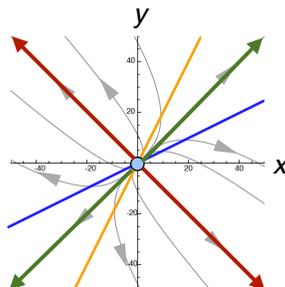
$\frac{dn}{dt} = Mn$ の一般解

$$n(t) = c_1 u_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 u_2 e^{\lambda_2 t}$$

$\lambda_1 > 0$ かつ $\lambda_2 > 0$ のとき

それぞれの固有ベクトル方向の
動きが大きくなり
平衡点(0,0)から発散する

平衡点は**不安定**(不安定ノード)

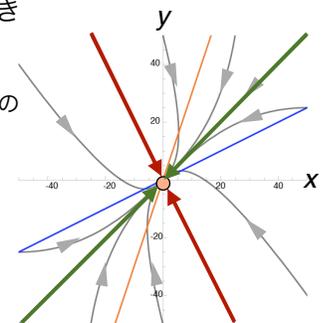


$$n(t) = c_1 u_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 u_2 e^{\lambda_2 t}$$

$\lambda_1 < 0$ かつ $\lambda_2 < 0$ のとき

それぞれの固有ベクトル方向の
動きは0に近づき
平衡点(0,0)に収束する

平衡点は**安定**(安定ノード)



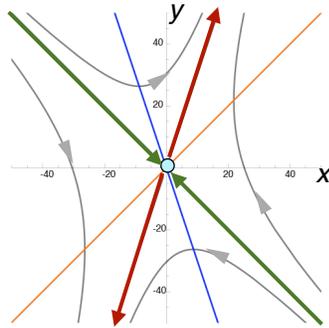
$$n(t) = c_1 u_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 u_2 e^{\lambda_2 t}$$

$\lambda_1 > 0$ かつ $\lambda_2 < 0$

片方は0に収束
片方は発散する

平衡点を避けるような動き

平衡点は鞍状点 (サドル)



二次元線形力学系

$$\frac{dn}{dt} = Mn \quad M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \text{ は}$$

固有方程式 $(a - \lambda)(d - \lambda) - bc = 0$ を満たす

2つの固有値を持ち、それが実数解のとき

$\lambda_1 > 0$ かつ $\lambda_2 > 0$ なら平衡点は不安定ノード

$\lambda_1 < 0$ かつ $\lambda_2 < 0$ なら平衡点は安定ノード

$\lambda_1 \lambda_2 < 0$ なら平衡点はサドル

固有方程式 $(a - \lambda)(d - \lambda) - bc = 0$ が
虚数解を持つとどうなるか?



固有ベクトルは実数平面に現れない



特定の方向に直線的に増加/減少することはなくなる

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x - 2y \\ \frac{dy}{dt} = 2x - y \end{cases} \text{ について}$$

○平衡点を求めよ

○アイソクライン法で安定性を調べよ

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x - 2y \\ \frac{dy}{dt} = 2x - y \end{cases}$$

$$\frac{dx^*}{dt} = 0 \quad \frac{dy^*}{dt} = 0 \text{ より}$$

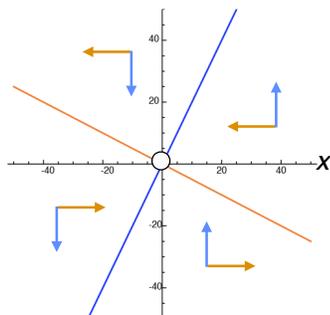
平衡点は $(x^*, y^*) = (0, 0)$

xのアイソクライン

$$y = \frac{1}{2}x$$

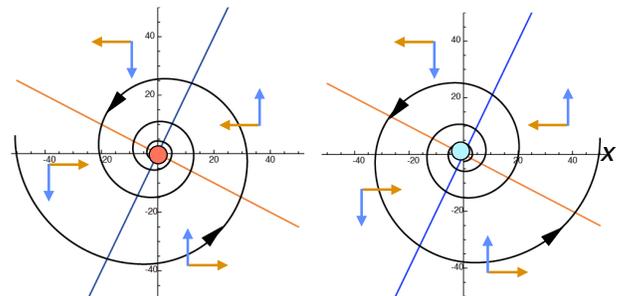
yのアイソクライン

$$y = 2x$$



$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x - 2y \\ \frac{dy}{dt} = 2x - y \end{cases}$$

平衡点の周りを
ぐるぐる回るのは分かるが



廻りながら収束するのか?

廻りながら発散するのか?

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x - 2y \\ \frac{dy}{dt} = 2x - y \end{cases}$$

固有方程式

$$(-1 - \lambda)(-1 - \lambda) + 4 = 0 \quad \text{より}$$

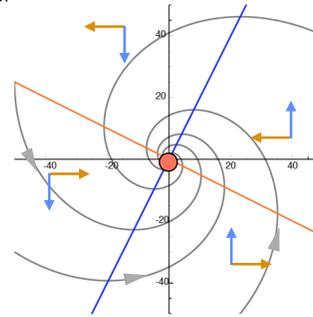
$$\lambda = \underline{-1 \pm \sqrt{2}i}$$

固有値が複素数のとき

固有値の**実部**が負なら収束

固有値の**実部**が正なら発散する

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x - 2y \\ \frac{dy}{dt} = 2x - y \end{cases} \quad \begin{array}{l} \text{固有値} \\ \lambda = -1 \pm 2i \end{array}$$



平衡点は
安定フォーカス
(渦状点)

まとめ

$$\text{固有方程式 } (a - \lambda)(d - \lambda) - bc = 0$$

の2つの解が

1) 実数解のとき

$\lambda_1 > 0$ かつ $\lambda_2 > 0$ なら平衡点は不安定ノード

$\lambda_1 < 0$ かつ $\lambda_2 < 0$ なら平衡点は安定ノード

$\lambda_1 \lambda_2 < 0$ なら平衡点はサドル

2) 複素数解のとき $\lambda = \alpha \pm \beta i$

$\alpha > 0$ なら平衡点は不安定フォーカス

$\alpha < 0$ なら平衡点は安定フォーカス

演習問題

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -x + y \\ \frac{dy}{dt} = 3x + y \end{cases} \quad \text{について}$$

○平衡点を求め、アイソクライン法で安定性を調べよ

○固有値を求め、安定性を調べよ

線形力学系の平衡点の安定性は
固有値の正負を調べることで分かる

すべての固有値が負なら
平衡点は安定

ひとつでも正の固有値があれば
不安定

力学系の局所安定性解析

前回のおさらい

二次元線形力学系

$$\frac{dn}{dt} = Mn \quad M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \quad n(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$$

は

固有方程式 $(a - \lambda)(d - \lambda) - bc = 0$ を満たす

2つの固有値と、それに対応する固有ベクトルを持つ

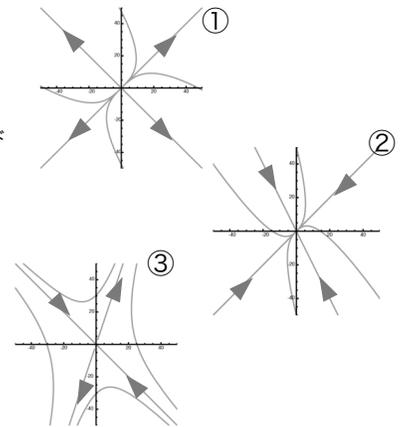
固有方程式 $(a - \lambda)(d - \lambda) - bc = 0$ の2つの解が

1) 実数解のとき

① $\lambda_1 > 0$ かつ $\lambda_2 > 0$
なら平衡点は不安定ノード

② $\lambda_1 < 0$ かつ $\lambda_2 < 0$
なら平衡点は安定ノード

③ $\lambda_1 \lambda_2 < 0$
なら平衡点はサドル



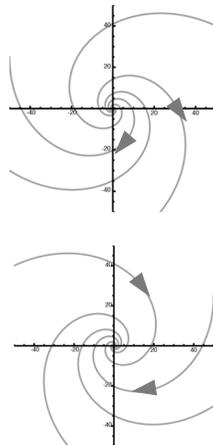
2) 複素数解のとき $\lambda = \alpha \pm \beta i$

$\alpha > 0$

なら平衡点は不安定フォーカス

$\alpha < 0$

なら平衡点は安定フォーカス



線形力学系の微分方程式は
解を求めることができる

しかし様々な現象をモデル化した
数理モデルは**非線形**が多く
解析的に解を求めることは難しい

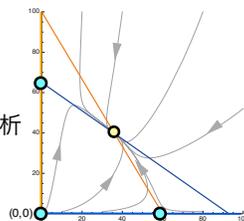
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2$$

非線形の力学系も
限られた場所においては
線形力学系に近似できる

平衡点の局所安定性解析

非線形力学系の解析は
平衡点の所在とその安定性の解析
を中心に進む

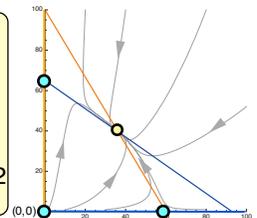


平衡点の局所安定性解析

ロトカ・ヴォルテラ競争系での計算例

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1}\right) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2$$



平衡点は $(N_1^*, N_2^*) = (0, 0)$

$$(N_1^*, N_2^*) = (K_1, 0) \quad (N_1^*, N_2^*) = \left(\frac{K_1 - aK_2}{1 - ab}, \frac{K_2 - bK_1}{1 - ab}\right)$$

$$(N_1^*, N_2^*) = (0, K_2)$$

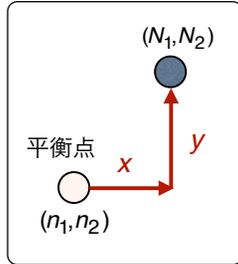
2種が共存する平衡点に着目する

$$(N_1^*, N_2^*) = \left(\frac{K_1 - aK_2}{1 - ab}, \frac{K_2 - bK_1}{1 - ab} \right)$$

$$= (n_1, n_2) \text{ とする}$$

平衡点から少しだけずれた場所を次のように表す

$$(N_1, N_2) = (n_1 + x, n_2 + y)$$



$$(N_1, N_2) = (n_1 + x, n_2 + y) \text{ より}$$

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{N_1 + aN_2}{K_1} \right) N_1 \text{ は}$$

$$\frac{d(n_1 + x)}{dt} = r_1 \left\{ 1 - \frac{(n_1 + x) + a(n_2 + y)}{K_1} \right\} (n_1 + x)$$

$$n_1 \text{ は定数なので } \frac{d(n_1 + x)}{dt} = \frac{dx}{dt}$$

計算を楽にする式を作っておく

平衡状態を求める条件から

$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1 + an_2}{K_1} \right) n_1 = 0$$

この部分が0

$$1 - \frac{n_1 + an_2}{K_1} = 0 \text{ より } n_1 + an_2 = K_1$$

同様に $\frac{dn_2}{dt} = 0$ から

$$1 - \frac{n_2 + bn_1}{K_2} = 0 \text{ より } n_2 + bn_1 = K_2$$

以上を整理すると

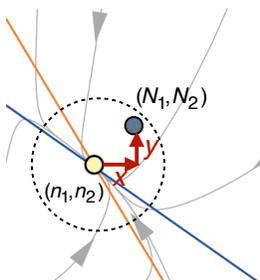
$$\frac{d(n_1 + x)}{dt} = r_1 \left\{ 1 - \frac{(n_1 + x) + a(n_2 + y)}{K_1} \right\} (n_1 + x) \text{ から}$$

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= r_1(n_1 + x) - \frac{r_1}{K_1} (n_1 + x)(n_1 + an_2 + x + ay) \\ &= r_1(n_1 + x) - \frac{r_1}{K_1} (n_1 + x)(K_1 + x + ay) \\ &= r_1(n_1 + x) - r_1(n_1 + x) - \frac{r_1}{K_1} (n_1 + x)(x + ay) \\ &= -\frac{r_1}{K_1} n_1 x - \frac{ar_1}{K_1} n_1 y - \frac{r_1}{K_1} x^2 - \frac{ar_1}{K_1} xy \end{aligned}$$

平衡状態の条件

今注目している点 (N_1, N_2) が

平衡点 (n_1, n_2) のごく近くにあるとする



平衡点からのずれ

x, y は

比較的小さいと
考えられる

平衡点からのずれ x の時間変化は

$$\frac{dx}{dt} = -\frac{r_1}{K_1} n_1 x - \frac{ar_1}{K_1} n_1 y - \frac{r_1}{K_1} x^2 - \frac{ar_1}{K_1} xy$$

(N_1, N_2) が平衡点の近傍にあるとすると

x, y ともに小さいので

x^2, xy などの高次の項は無視できるほど小さい

$$\frac{dx}{dt} \approx -\frac{r_1}{K_1} n_1 x - \frac{ar_1}{K_1} n_1 y \text{ と線形に近似できる}$$

演習

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{N_2 + bN_1}{K_2}\right) N_2 \quad \text{について}$$

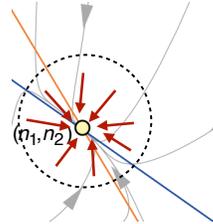
平衡点とそこからの $(N_1, N_2) = (n_1 + x, n_2 + y)$ ずれに分解し

平衡点からのずれの時間変化 $\frac{dy}{dt}$ について線形の方程式を導け

$$\frac{dN}{dt} = \begin{pmatrix} -\frac{r_1}{K_1} n_1 & -\frac{ar_1}{K_1} n_1 \\ -\frac{br_2}{K_2} n_2 & -\frac{r_2}{K_2} n_2 \end{pmatrix} N = MN \quad N = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

$(x^*, y^*) = (0, 0)$ は、ずれが0なので
平衡点 (n_1, n_2) そのものを指す

$(x^*, y^*) = (0, 0)$ が安定ならば
平衡点から少し離れたとしても
ずれ x, y は減少して
いずれ平衡点に収束する



平衡点の近傍では
平衡点からのずれ x, y は

$$\frac{dx}{dt} = -\frac{r_1}{K_1} n_1 x - \frac{ar_1}{K_1} n_1 y$$

$$\frac{dy}{dt} = -\frac{br_2}{K_2} n_2 x - \frac{r_2}{K_2} n_2 y \quad \text{の線形微分方程式に従う}$$

$$N = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \quad \text{なら} \quad \frac{dN}{dt} = \begin{pmatrix} -\frac{r_1}{K_1} n_1 & -\frac{ar_1}{K_1} n_1 \\ -\frac{br_2}{K_2} n_2 & -\frac{r_2}{K_2} n_2 \end{pmatrix} N$$

行列の固有値から線形力学系の安定性を調べる

$$\frac{dN}{dt} = \begin{pmatrix} -\frac{r_1}{K_1} n_1 & -\frac{ar_1}{K_1} n_1 \\ -\frac{br_2}{K_2} n_2 & -\frac{r_2}{K_2} n_2 \end{pmatrix} N = MN \quad N = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

固有方程式 $|M - \lambda I| = 0$ より

$$\left(-\frac{r_1}{K_1} n_1 - \lambda\right) \left(-\frac{r_2}{K_2} n_2 - \lambda\right) - \frac{abr_1 r_2}{K_1 K_2} n_1 n_2 = 0$$

整理して

$$\lambda^2 + \left(\frac{r_1}{K_1} n_1 + \frac{r_2}{K_2} n_2\right) \lambda + \frac{r_1 r_2}{K_1 K_2} (1 - ab) n_1 n_2 = 0$$

$ax^2 + bx + c = 0$ の解 α, β は

$$\alpha + \beta = -\frac{b}{a} \quad \alpha\beta = \frac{c}{a} \quad \text{の関係を持つ}$$

$$\lambda^2 + \left(\frac{r_1}{K_1} n_1 + \frac{r_2}{K_2} n_2\right) \lambda + \frac{r_1 r_2}{K_1 K_2} (1 - ab) n_1 n_2 = 0$$

について

$$\lambda_1 + \lambda_2 = -\left(\frac{r_1}{K_1} n_1 + \frac{r_2}{K_2} n_2\right) < 0$$

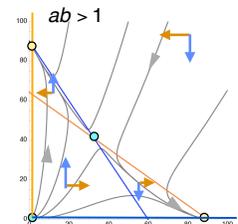
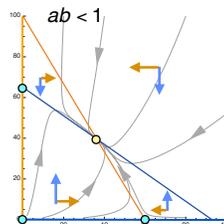
この部分は正

$$\lambda_1 \lambda_2 = \frac{r_1 r_2}{K_1 K_2} (1 - ab) n_1 n_2$$

$$\lambda_1 \lambda_2 = \frac{r_1 r_2}{K_1 K_2} (1 - ab) n_1 n_2$$

$1 - ab > 0$ なら $\lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0$ で平衡点は**局所的に安定**

$1 - ab < 0$ なら $\lambda_1 > 0, \lambda_2 < 0$ でサドルになる



練習問題

ロトカ・ヴォルテラ競争系の競争排除の平衡点 $(x^*, y^*) = (K_1, 0)$ の局所安定性を調べよ

- ①座標を平衡点とそこからのずれに分解し、平衡点からのずれについて微分方程式を導け
- ②平衡点からのずれが小さいと仮定して線形力学系を導け
- ③線形力学系の固有値を計算し、平衡点の周辺の安定性（局所安定性）を調べよ

$$f(x) = a_0 + a_1x + a_2x^2 + \dots$$

$x = 0$ を代入すると

$$f(0) = a_0$$

従って

$$a_0 = f(0)$$

$f(x)$ を x で微分すると

$$f'(x) = a_1 + 2a_2x + 3a_3x^2 \dots$$

$x=0$ を代入して

$$a_1 = f'(0)$$

テイラー展開

$$f(x_0 + h) = f(x_0) + \frac{f'(x_0)}{1!}h + \frac{f''(x_0)}{2!}h^2 + \frac{f'''(x_0)}{3!}h^3 + \dots$$

$$= \sum_{k=0}^{\infty} \frac{f^{(k)}(x_0)}{k!} h^k$$

x_0 からのずれ h が小さければ

h の高次の項は無視できるほど小さくなる

$$f(x_0 + h) \approx f(x_0) + f'(x_0)h$$

$$(1.007)^n \approx 1^n + n \cdot 1^{n-1} \cdot (0.007)$$

$= 1 + 0.007n$ でおおまかに計算できる

テイラー展開を使えば

もっとスマートに局所安定性を計算できる

テイラー展開とは

何回でも微分可能な関数 $f(x)$ を

$$f(x) = a_0 + a_1x + a_2x^2 + \dots$$

$$= \sum_{k=0}^{\infty} a_k x^k \quad \text{の形で表すこと}$$

これを繰り返すと

$$f(x) = f(0) + \frac{f'(0)}{1!}x + \frac{f''(0)}{2!}x^2 + \frac{f'''(0)}{3!}x^3 + \dots$$

これは0の周りのテイラー展開
マクローリン展開と呼ばれる

x を $x = x_0 + h$ のように

特殊な点 x_0 とそこからのずれ h で表すと

同様の計算から

$$f(x_0 + h) = f(x_0) + \frac{f'(x_0)}{1!}h + \frac{f''(x_0)}{2!}h^2 + \frac{f'''(x_0)}{3!}h^3 + \dots$$

2変数関数のテイラー展開

$N_1 = n_1 + x$ $N_2 = n_2 + y$ とすると

$$f(n_1 + x, n_2 + y) = f(n_1, n_2) + \frac{1}{1!} \left\{ \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2)y \right\} + \frac{1}{2!} \left\{ \frac{\partial^2}{\partial N_1^2} f(n_1, n_2)x^2 + \frac{\partial^2}{\partial N_2^2} f(n_1, n_2)y^2 + \frac{\partial^2}{\partial N_1 \partial N_2} f(n_1, n_2)xy \right\} + \dots$$

(n_1, n_2) からのずれ x, y が小さいならば

$$f(n_1 + x, n_2 + y) \approx f(n_1, n_2) + \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2)y$$

2変数の非線形力学系

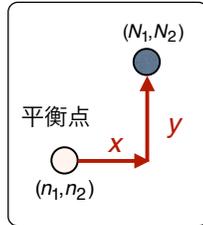
$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = f(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = g(N_1, N_2) \end{cases} \quad \text{について}$$

平衡点を $(N_1^*, N_2^*) = (n_1, n_2)$ とする

平衡点から少し離れた点を

$$(N_1, N_2) = (n_1 + x, n_2 + y)$$

平衡点とそこからのずれ x, y で表す



$$(N_1, N_2) = (n_1 + x, n_2 + y) \quad \text{より}$$

$$\frac{d(n_1 + x)}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(n_1 + x, n_2 + y)$$

テイラー展開して高次の項を無視すると

$$\begin{aligned} &\equiv \underbrace{f(n_1, n_2)}_{\text{平衡点}} + \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2)y \\ &= \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2)y \end{aligned}$$

同様に

$$\frac{dy}{dt} \equiv \frac{\partial}{\partial N_1} g(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} g(n_1, n_2)y$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2)y \\ \frac{dy}{dt} = \frac{\partial}{\partial N_1} g(n_1, n_2)x + \frac{\partial}{\partial N_2} g(n_1, n_2)y \end{cases}$$

$$\frac{d\mathbf{N}}{dt} = \begin{pmatrix} \frac{\partial}{\partial N_1} f(n_1, n_2) & \frac{\partial}{\partial N_2} f(n_1, n_2) \\ \frac{\partial}{\partial N_1} g(n_1, n_2) & \frac{\partial}{\partial N_2} g(n_1, n_2) \end{pmatrix} \mathbf{N} \quad \mathbf{N} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

この行列をヤコビ行列 (Jacobian) と呼ぶ

ヤコビ行列の固有値を計算すると
平衡点近傍の局所安定性が計算できる

まとめ

非線形の多次元力学系では
平衡点近傍で変数を平衡点と
そこからのずれに分解することで
線形化して解析できる

これを

平衡点の局所安定性解析

と呼ぶ

平衡点の局所安定性解析の例

ロトカ・ヴォルテラ補食系の変形モデル



被食者 (prey) 個体数 x

ロジスティック増殖する
捕食者に食べられる



捕食者 (predator) 個体数 y

捕食者を食べて増える

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

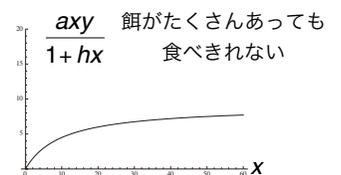
ロジスティック増殖 食べられた



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

ごちそうさま

- a: 被食率
- b: 捕食率
- c: 死亡率



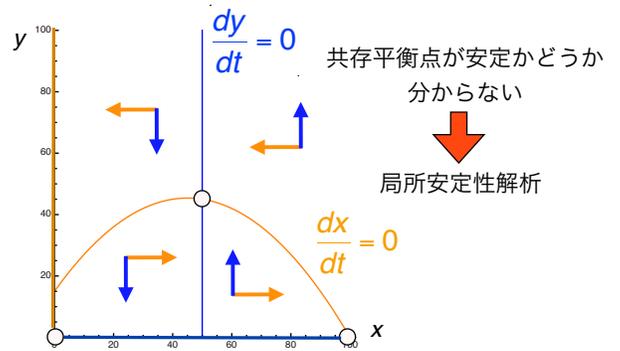
平衡点は

$$\frac{dx^*}{dt} = 0 \text{ かつ } \frac{dy^*}{dt} = 0 \text{ より}$$

$(x^*, y^*) = (0, 0)$ 生物不在
 $(x^*, y^*) = (K, 0)$ 捕食者不在
 $(x^*, y^*) = \left(\frac{c}{b-ch}, \frac{r}{a} \left(1 - \frac{x^*}{K}\right)\right)$ 共存

の3つ

アイソクライン法による安定性解析



ヤコビ行列を使った共存平衡点の
局所安定性解析

$$(x^*, y^*) = \left(\frac{c}{b-ch}, \frac{r}{a} \left(1 - \frac{x^*}{K}\right)\right) = (x_0, y_0)$$

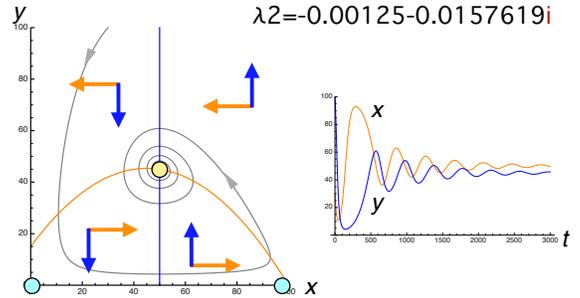
ヤコビ行列を使い平衡点の近傍で線形化すると

$$\frac{dn}{dt} = \begin{pmatrix} \frac{\partial dx}{\partial x} & \frac{\partial dx}{\partial y} \\ \frac{\partial dy}{\partial x} & \frac{\partial dy}{\partial y} \end{pmatrix}_{x=x_0, y=y_0} \mathbf{n} \quad \mathbf{n} = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \end{pmatrix}$$

固有値が虚数解をもつが実部が負の場合

$$\lambda_1 = -0.00125 + 0.0157619i$$

$$\lambda_2 = -0.00125 - 0.0157619i$$

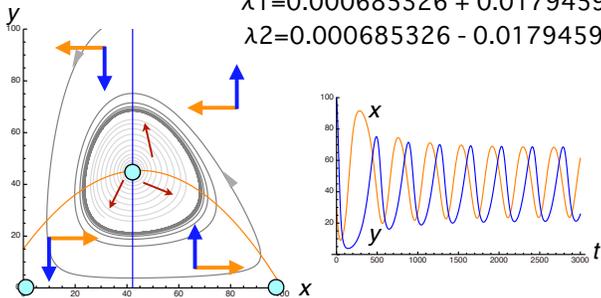


振動しながら共存平衡点に収束する

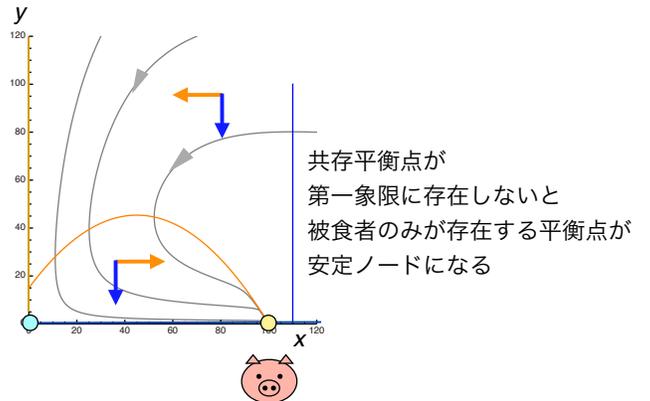
固有値の実部が0を通り越して正になると

$$\lambda_1 = 0.000685326 + 0.0179459i$$

$$\lambda_2 = 0.000685326 - 0.0179459i$$



共存平衡点は局所的に不安定フォーカスになり
リミットサイクルがあらわれる



安定フォーカスだった平衡点が
パラメータが変化するにつれて
不安定になり
リミットサイクルが広がっていくような変化を
ホップ分岐と呼ぶ

