2021 年度

明治大学総合数理学部現象数理学科　卒業研究レポート

相互作用する生物モデル

原亮哉

2022 年 2 月 28 日

目次

1.はじめに

私は 3 年時に数理生物学という授業で初めて生物の数理モデルに触れた。そこで数式を用いた生物のモデル化ということが自分にとって斬新で非常に興味を持った。4 年時にゼミで再びこの生物モデルを目にし、1 年前のことを思い出し、研究テーマにしようと決めた。

2.　お互いに影響を及ぼさない場合

今、ある地域に 2 種類の生物が住んでいるとし、時刻t における それぞれの個体数を $x = x(t), y = y(t)$,また、増殖係数をa, bで表す。もし、互いに影響を及ぼさないとすると、x, yの変化は独立にマルサスの法則に従い

$$\frac{dx}{dt} = ax, \qquad \frac{dy}{dt} = by$$

が成り立つ。

考察を開始する最初の時刻$t = 0$ において、$x(0) = x_0, y(0) = y_0$　(x_0とy_0は正の定数) であったとすると、そのあとの時刻における、x, yは、

$$x(t) = x_0 e^{at}, \qquad y(t) = y_0 e^{bt}$$

で与えられる。

3. 一方的に影響のある場合

前章ではお互いに影響を及ぼさない場合を考えたがしかし実際の生物同士であると、その組み合わせによっては、相手の増加が自分たちの増加に悪影響を及ぼすことがある。
このような問題に対する簡単なモデルを考える。

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = ax - cy \quad \left(c\text{は正の定数}\right) \\ \dfrac{dy}{dt} = by \end{cases} \dots(1)$$

で表される関係を考察する。またaとbは異なっていると仮定する。

x, yの初期条件を

$$x(0) = x_0, \qquad y(0) = y_0 \quad (x_0\text{と}y_0\text{は正の定数})$$

とすると、まずyの初期値と(1)の第 2 式から

$$y(t) = y_0 e^{bt}$$

が定まる。このyを(1)上式の右辺に代入すると、

$$\frac{dx}{dt} = ax - cy_0 e^{bt} \cdots (2)$$

が得られる。
(2)は右辺に t が現れているが未知関数 x に関する単独の微分方程式である。これを初期条件$x(0) = x_0$のもとに解くために**定数変化法**という方法を用いる。
一般的な形として

$$\frac{dx}{dt} = ax + f(t) \dots (3)$$

という形を扱う。 仮に$f = 0$ のとき、(3)の解は

$$x(t) = Ce^{at} \quad \left(\text{C は定数}\right)$$

となる。これをヒントにして(3)の解を

$$x(t) = C(t)e^{at} \dots (4)$$

とおく。このとき、Cは定数ではなく、tの関数である。(4)をtについて微分し(3)に代入すると

$$C'(t)e^{at} + C(t)ae^{at} = aC(t)e^{at} + f(t)$$

なので

$$C'(t) = e^{-at} f(t)$$

が得られる。これを積分すると

$$C(t) = C(0) + \int_0^t e^{-as} f(s) ds$$

が出る

初期条件は

$$x(0) = C(0)e^0 = C(0)\text{より、}C(0) = x_0$$

となり

$$C(t) = x_0 + \int_0^t e^{-as} f(s)ds \quad \cdots(5)$$

と定まる

(4)より(5)の両辺にe^{at}をかけると

$$x(t) = x_0 e^{at} + \int_0^t e^{a(t-s)} f(s)ds$$

となる。

$$\frac{dx}{dt} = ax - cy_0 e^{bt}$$

に戻る。

$f(t) = -cy_0 e^{bt}$として、$x(t) = x_0 e^{at} + \int_0^t e^{a(t-s)} f(s)ds$ に代入すると

$$x(t) = x_0 e^{at} + \int_0^t e^{a(t-s)}(-cy_0 e^{bs})ds$$

積分部分について

$$\int_0^t e^{a(t-s)}(-cy_0 e^{bs})ds$$

$$= \ -cy_0 e^{at} \int_0^t e^{s(b-a)} ds$$

$$= -\frac{cy_0}{b-a}(e^{bt} - e^{at})$$

よって$x(t)$は

$$x(t) = x_0 e^{at} - \frac{cy_0}{b-a}(e^{bt} - e^{at})$$

$$= \left(x_0 + \frac{cy_0}{b-a}\right) e^{at} - \frac{cy_0}{b-a} e^{bt} \ (6)$$

$\left(x_0 + \frac{cy_0}{b-a}\right) e^{at} - \frac{cy_0}{b-a} e^{bt}$と現象をつき合わせて、意味を考える。

例えば第 2 種の増殖率bが負でyが減っていく場合を考える。またy_0は正ではあるが十分に小さいと仮定しaは正であるとしておく。十分に時間が経つ、つまり$t \to \infty$では、$x(t)$はほとんど

$$\left(x_0 + \frac{cy_0}{b-a}\right) e^{at} (t \to \infty)$$

と同じ挙動を示す。 $x_0 + \frac{cy_0}{b-a} < x_0$なので、第 2 種の存在が第 1 種の増殖に悪影響を与える様子は、十分に時間が経った先では、第 1 種だけが生息しているが、その初期条件が少し小さくなった場合と類似であることを意味している。

次にb > 0 で、$b > a > 0$ の場合を考える

第 2 種の個体数は$y = y_0 e^{bt}$は発散していく。これはe^{bt} の速さで大きくなり、 e^{at} よりも

ずっと速く増大する。 $x(t)$ *において*最後の項

$$-\frac{cy_0}{b-a}e^{bt}$$

が絶対値において一番速く大きくなり、いずれ前の項を追い抜かす。これを式でいうと $x(t)$が 0 になるtの有限な値Tが存在するということになる。$x(t)=0$ としてTを求めると

$$x(T)=\left(x_0+\frac{cy_0}{b-a}\right)e^{aT}-\frac{cy_0}{b-a}e^{bT}=0$$

両辺の対数を取ると

$$\log(x_0+\tfrac{cy_0}{b-a})+\mathrm{a}T\text{-}\log\tfrac{cy_0}{b-a}-bT=0$$

$$(b-a)T=\log(1+\tfrac{(b-a)x_0}{cy_0})$$

$$T=\frac{1}{b-a}\log(1+\frac{(b-a)x_0}{cy_0})$$

$$T=\tfrac{1}{b-a}\log(1+\tfrac{(b-a)x_0}{cy_0})$$

時間がこのTを超えると$x(t)$が負になってしまい、このモデルが適用できなくなる。まとめると $b>a>0$ *の場合*はTが第 1 種の生物が絶滅するまでの時間であり、(6)が適用できるのはTまでである。

4.ロトカ・ヴォルテラモデル

ヴォルテラはアドリア海で捕獲されるある種の魚数の振動を説明するために 1 つの種がもう一つの種に捕食されるシンプルなモデルを提示した。

$N(t), P(t)$をそれぞれ時刻tにおける被食者、捕食者とすると

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = N(a - bP) \\ \dfrac{dP}{dt} = P(cN - d) \end{cases} \quad (a, b, c, d\text{は定数})$$

それぞれの項は以下を仮定している。

aN…捕食者不在時、被食者はマルサス的に増加

$-bNP$… 捕食者存在時、被食者は捕食者との遭遇数に比例して減少

cNP…被食者存在時、捕食者は被食者との遭遇数に比例して増加

$-dP$ …被食者不在時、捕食者は現在の数に比例して減少

平衡点は

$$(N, P) = (0,0), \qquad \left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right)$$

で、このうち$(0,0)$は捕食者も被食者も全滅してしまった状態である。一方では、$\left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right)$捕食者・被食者ともにある個体数で共存する状態となっている。

平衡点は$\left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right)$平衡点近傍で系を近似的に次のように表すことができる。

$$\begin{pmatrix} \dfrac{dN}{dt} \\ \dfrac{dP}{dt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\dfrac{bd}{c} \\ \dfrac{ac}{b} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N - \dfrac{d}{c} \\ P - \dfrac{a}{b} \end{pmatrix}$$

固有値は $\pm i\sqrt{ad}$となる。固有値は複素共役の純虚数となっており、平衡点 $\left(\frac{d}{c}, \frac{a}{b}\right)$ は渦心点となっている。したがって、平衡点近傍においては、平衡点周りで状態点が近づきも離れもしない、中立安定な平衡点となる。

ロトカ・ヴォルテラモデルを解析するため

$$u(\tau) = \frac{cN(t)}{d}, \qquad v(\tau) = \frac{bP(t)}{a}, \qquad \tau = at, \alpha = \frac{d}{a}$$

とおいて無次元化すると

$$\frac{du}{d\tau} = u(1 - v) \quad , \qquad \frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u - 1)$$

この微分方程式から(u, v)相平面における微分方程式

$$\frac{dv}{du} = \alpha \frac{v(u-1)}{u(1-v)}$$

を得る。これを積分すると

$$\alpha u + v - \log u^{\alpha} v = H$$

の相軌道を得る。(Hは$H \geq Hmin = \alpha + 1$を満たす定数で$Hmin$とは全ての(u,v)に関するHの最小値であり、$u = v = 1$のときこれをとる。)

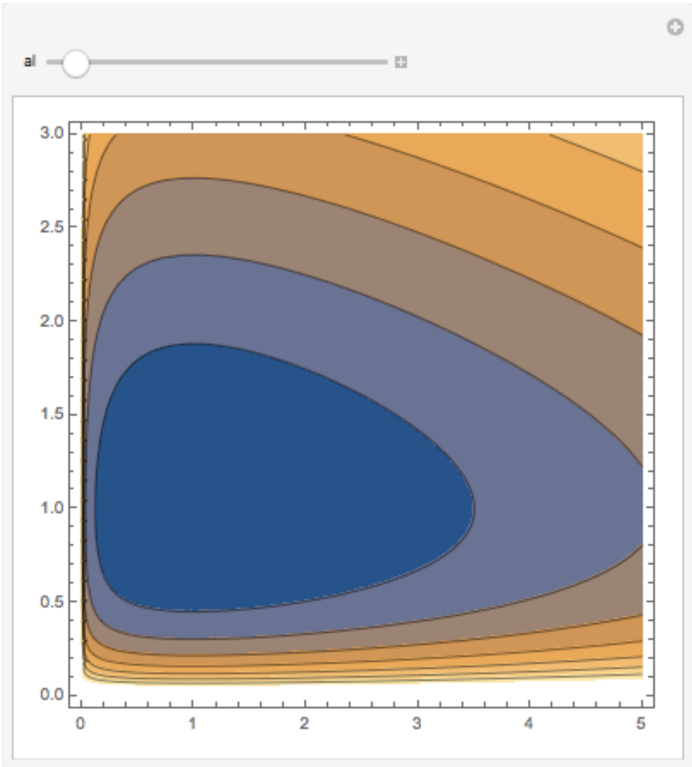


図1　ロトカ・ヴォルテラモデルにおける(u,v) 相平面上のおける閉軌道

解曲線が閉じた曲線であることは被食者と捕食者の個体数は一定周期で振動していることも意味する。

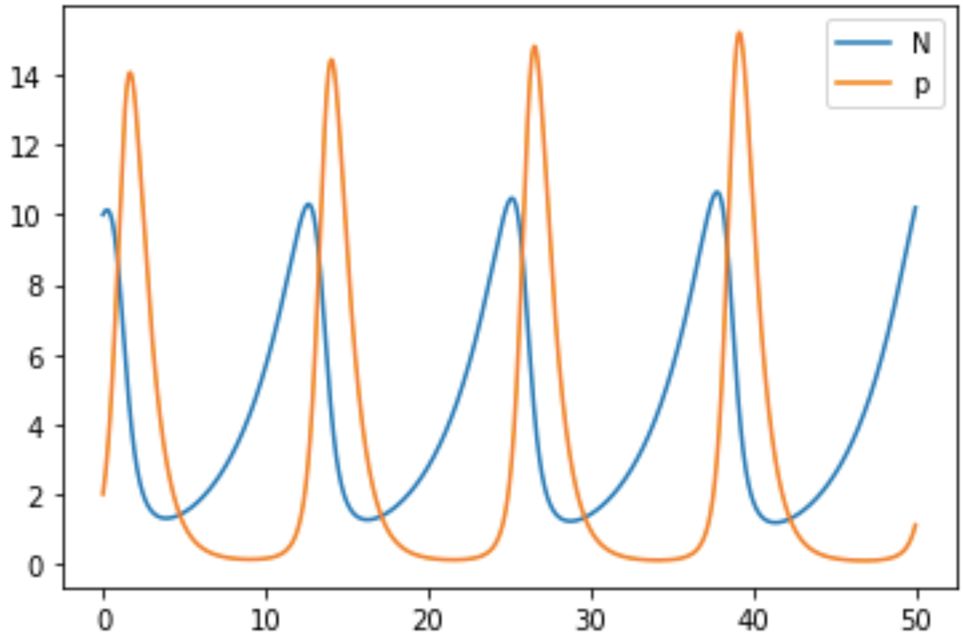


図 2　a=0.3,b=0.1,c=0.3,d=1.3 初期値 N＝10 ,P=2 のときの時間変化とそれぞれの個体数

前述のとおり、点$\left(\frac{d}{c},\frac{a}{b}\right)$は中立安定な平衡点となっている。その周りに存在し得る軌道も初期値によって一つに決定され、一定の閉曲線を保ち続ける。すなわち、平衡点以外の軌道も、そこから離れも近づきもしない状態となっている。被食者も捕食者も絶滅することはなく、一方で、どちらの個体数も際限なく増え続けるということもない。
これは、系の外部から小さな乱れが加わった場合には、元の軌道から離れ、元に戻らないことも意味している。このような性質を「構造的に不安定」などという。現実にある多くの系を考えると、構造的に不安定であることは非現実的であることも多い。そのためより現実に合うようにモデルの改善が模索され、例えば、大域的に安定なリミットサイクルとなるようにモデルの修正がされる。

5.魚種交替の 3 すくみの関係

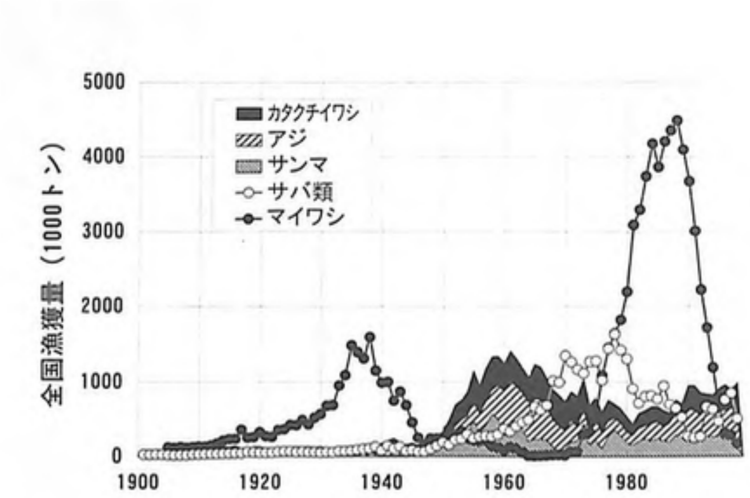


図　日本の主な浮魚類の漁獲量(農林水産省統計より)

上の図を見ると、マイワシ、カタクチイワシ、マサバの 3 種は異なる時期に高水準を迎えている。沖合では、この 3 種のうち 2 種以上が同時に大回遊している年もほとんどない。これら 3 種の消長は、互いに独立ではなく、何らかの原因で負の相関があることがうかがえる。優占する魚種が交替することを魚種交替という。

2 種の競争関係は共存しつつ永久に変動するような魚種交替を再現できないが、3 種の競争関係がじゃんけんと同じ「3 すくみ」関係にあれば 3 種は共存しながら永久に変動し続けることが理論的に証明できる。

マサバをN_1,マイワシをN_2,カタクチイワシをN_3としその時間変化が次の力学系で表わせたとする

$$\begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = c_1 + (r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 - a_{13}N_3) \\ \dfrac{dN_2}{dt} = c_2 + (r_2 - a_{21}N_1 - a_{22}N_2 - a_{23}N_3) \\ \dfrac{dN_3}{dt} = c_3 + (r_3 - a_{31}N_1 - a_{32}N_2 - a_{33}N_3) \end{cases}$$

ただしc_iは聖域からの補給, r_iは内的自然増加率, a_{ij}はjがiに与える影響を表す。それぞれの魚種には相手に侵されない「聖域」が存在する。聖域がないと低水準期の資源量が減りすぎて存続が危うくなる。

$N_2, N_3 = 0$ の時、種 1 に関するロジスティック方程式、

$N_3 = 0$のとき種 1,2 のロトカ・ヴォルテラの競争方程式とそれぞれ等しくなる。

簡単のため$c_i = 0$とすると 3 種の共存定常点$(N_1^* N_2^* N_3^*)$は以下のように求められる

$(N_1^* N_2^* N_3^*) =$

$$\begin{pmatrix} -(a_{23}a_{32}r_1 - a_{22}a_{33}r_1 - a_{13}a_{32}r_2 + a_{12}a_{33}r_2 + a_{13}a_{22}r_3 - a_{12}a_{23}r_3)/D \\ -(a_{23}a_{31}r_1 - a_{21}a_{33}r_1 - a_{13}a_{31}r_2 + a_{11}a_{33}r_2 + a_{13}a_{21}r_3 - a_{11}a_{23}r_3)/D \\ -(a_{22}a_{31}r_1 - a_{21}a_{32}r_1 - a_{12}a_{31}r_2 + a_{11}a_{32}r_2 + a_{12}a_{21}r_3 - a_{11}a_{22}r_3)/D \end{pmatrix}$$

$D = (-a_{13}a_{22}a_{31} + a_{12}a_{23}a_{31} + a_{12}a_{31}a_{32} - a_{11}a_{23}a_{32} - a_{12}a_{21}a_{33} + a_{11}a_{22}a_{33})$

この点自体が局所的に安定なら 3 種は共存し不安定なら 3 種は共存することはない。

次にほとんど種 1 が存在し、種 2,3 がごくわずかしか存在しない場合、ほとんど種 2 が存在し、種 1,3 がごくわずかしか存在しない場合、ほとんど種 3 が存在し、種 1,2 がごくわずかしか存在しない場合をそれぞれ考えていく。

ほとんど種 1 が存在し、種 2,3 がごくわずかしか存在しない場合

種 1 の個体数はほぼ

$$N_1 \approx \frac{r_1}{a_{11}}$$

となる。この状態で種 2 が増える条件は

$$\frac{dN_2}{dt} > 0$$

つまり

$$r_2 - a_{21}N_1 > 0$$

となる。これに$N_1 \approx \frac{r_1}{a_{11}}$を代入すると

$$a_{11}r_2 > a_{21}r_1$$

が得られる。

またこの状態で種 3 が増えない条件は

$$\frac{dN_3}{dt} < 0$$

つまり

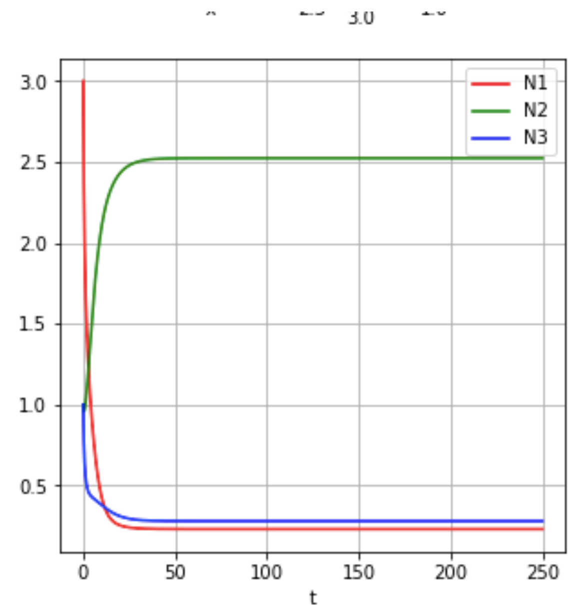
$$r_3 - a_{31}N_1 < 0$$

となる。これに$N_1 \approx \frac{r_1}{a_{11}}$を代入すると

$$a_{11}r_3 < a_{31}r_1$$

が得られる。

これらの 2 つの条件を満たすようにパラメータを設定しシミュレーションすると以下のようになる。



$$(a_{11}, a_{12}, a_{13}, a_{21}, a_{22}, a_{23}, a_{31}, a_{32}, a_{33}, r_1, r_2, r_3) =$$

$(0.3,0.4,0.2,0.1,0.2,0.4,0.4,0.4,0.2,0,7,0.6,0.8)$ $c_i = 0.01$　初期条件$N_1 = 3.0$，$N_2, N_3 = 1.0$
種 1 が優占した後は種 2 が増え、種 3 は増えないままである。

次にほとんど種 2 が存在し、種 1,3 がごくわずかしか存在しない場合を考える。
種 2 の個体数はほぼ

$$N_2 \approx \frac{r_2}{a_{22}}$$

となる。この状態で種 3 が増える条件は

$$\frac{dN_3}{dt} > 0 \quad \text{つまり} \quad r_3 - a_{32}N_2 > 0 \text{となる。}$$

これに$N_2 \approx \frac{r_2}{a_{22}}$を代入すると

$$a_{22}r_3 > a_{32}r_2$$

が得られる。またこの状態で種 1 が増えない条件は

$$\frac{dN_1}{dt} < 0$$

つまり

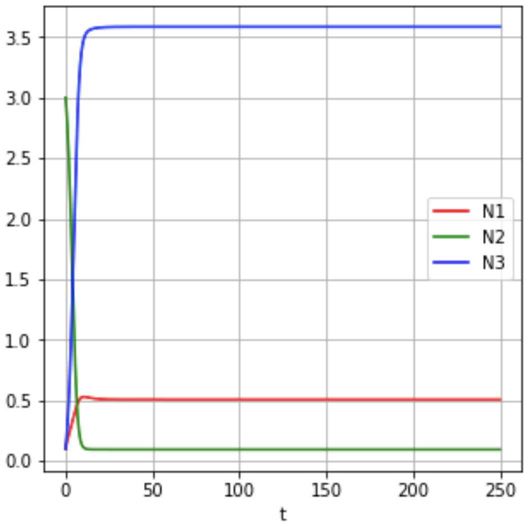
$$r_1 - a_{12}N_2 < 0$$

となる。

これに$N_2 \approx \frac{r_2}{a_{22}}$を代入すると

$$a_{22}r_1 < a_{12}r_2$$

が得られる。
これらの 2 つの条件を満たすようにパラメータを設定しシミュレーションすると以下のようになる。



$(a_{11}, a_{12}, a_{13}, a_{21}, a_{22}, a_{23}, a_{31}, a_{32}, a_{33}, r_1, r_2, r_3) =$
(0.3,0.3,0.2,0.4,0.2,0.4,0.2,0.1,0.2,0,7,0.6,0.8) $c_i = 0.01$ 初期条件$N_2 = 3.0$，$N_1, N_3 = 1.0$
種 2 が優占した後は種 3 が増え、種 1 は増えないままである。

次にほとんど種 3 が存在し、種 1,2 がごくわずかしか存在しない場合を考える。
種 3 の個体数はほぼ

$$N_3 \approx \frac{r_3}{a_{33}}$$

となる。この状態で種 1 が増える条件は

$$\frac{dN_1}{dt} > 0$$

つまり

$$r_1 - a_{13}N_3 > 0$$

となる。これに$N_3 \approx \frac{r_3}{a_{33}}$を代入すると

$$a_{33}r_1 > a_{13}r_3$$

が得られる。またこの状態で種 2 が増えない条件は

$$\frac{dN_2}{dt} < 0$$

つまり

$$r_2 - a_{23}N_3 < 0$$

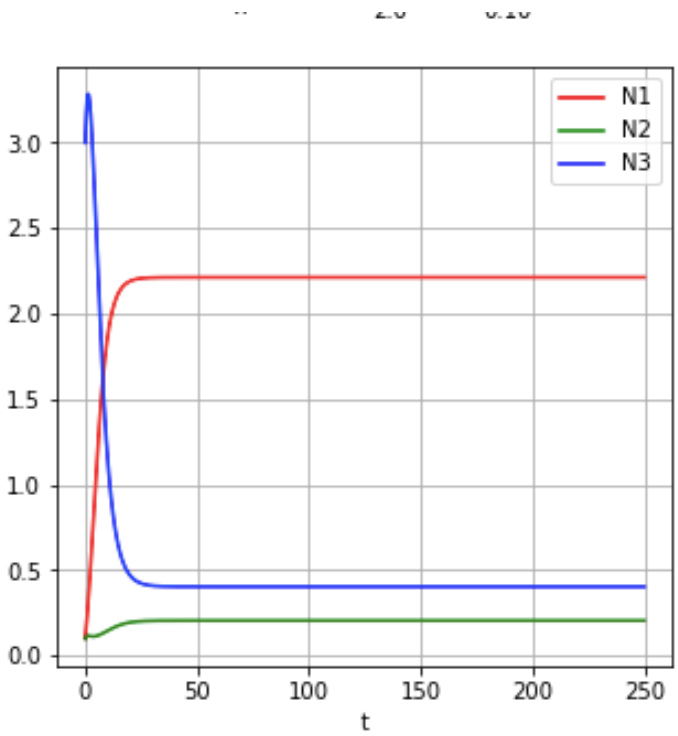
となる。

これに$N_3 \approx \frac{r_3}{a_{33}}$を代入すると

$$a_{33} r_2 < a_{23} r_3$$

が得られる。

これらの 2 つの条件を満たすようにパラメータを設定しシミュレーションすると以下のようになる。



$$(a_{11}, a_{12}, a_{13}, a_{21}, a_{22}, a_{23}, a_{31}, a_{32}, a_{33}, r_1, r_2, r_3) =$$

(0.3,0.2,0.1,0.4,0.2,0.4,0.4,0.4,0.2,0,7,0.6,0.8) $c_i = 0.01$ 初期条件$N_3 = 3.0$，$N_1, N_2 = 1.0$

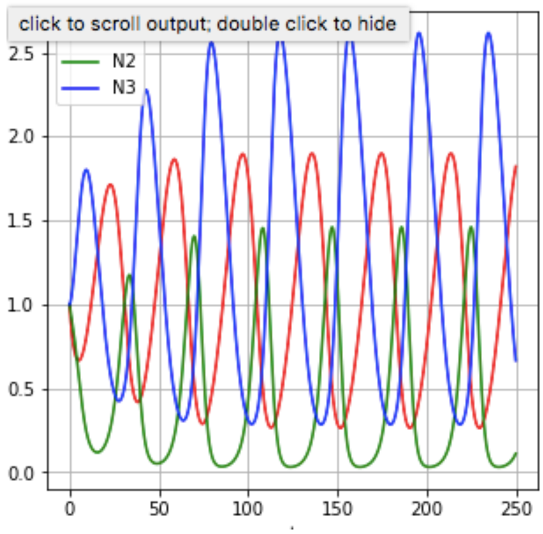
種 3 が優占した後は種 1 が増え、種 2 は増えないままである。

6 つの不等式に加え共存定常状態$(N_1^* N_2^* N_3^*)$=

$$\begin{pmatrix} -(a_{23}a_{32}r_1 - a_{22}a_{33}r_1 - a_{13}a_{32}r_2 + a_{12}a_{33}r_2 + a_{13}a_{22}r_3 - a_{12}a_{23}r_3)/D \\ -(a_{23}a_{31}r_1 - a_{21}a_{33}r_1 - a_{13}a_{31}r_2 + a_{11}a_{33}r_2 + a_{13}a_{21}r_3 - a_{11}a_{23}r_3)/D \\ -(a_{22}a_{31}r_1 - a_{21}a_{32}r_1 - a_{12}a_{31}r_2 + a_{11}a_{32}r_2 + a_{12}a_{21}r_3 - a_{11}a_{22}r_3)/D \end{pmatrix}$$

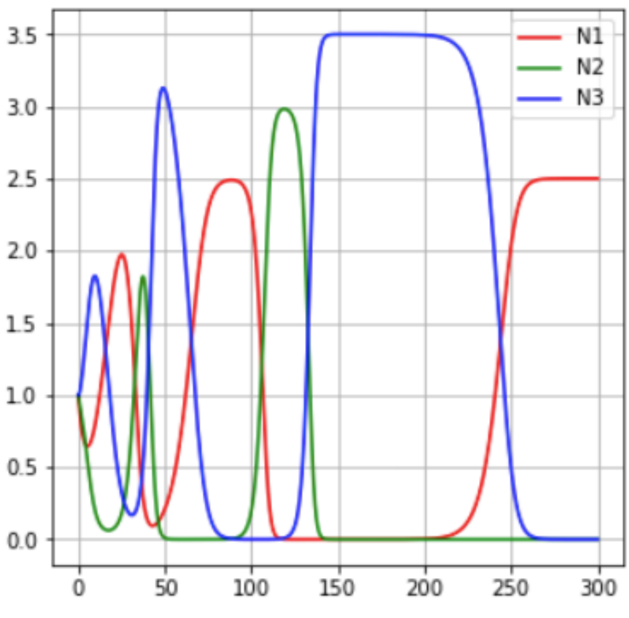
が不安定になる条件を加えると種 1 が増え,その後種 2 が増え種 1 に置き換わり、その後種 3 が増え種 2 に置き換わり、その後種 1 が増え種 3 に置き換わるという 3 すくみの関係が得られる。

これらすべての条件を満たすようにパラメータを設定しシミュレーションすると以下のようになる。



$(a_{11}, a_{12}, a_{13}, a_{21}, a_{22}, a_{23}, a_{31}, a_{32}, a_{33}, r_1, r_2, r_3) =$
(0.2,0.4,0.1,0.1,0.2,0.4,0.4,0.1,0.2,0,5,0.6,0.7) $c_i = 0.01$ 初期条件 $N_1, N_2, N_3 = 1.0$

上の図の条件から聖域からの補給を 0 としてシミュレーションすると



上のようになってしまい、ある一定の時期には 1 種が絶滅し 2 種のみが存在する時期ができてしまい、3 すくみの関係を表すことができない。

これらの結果から条件に合わせてうまくパラメータを選びシミュレーションするとマサバ、マイワシ、カタクチイワシの魚種交替の現象は 3 すくみ説によって説明できる可能性があ

るのではないかと思える。一方でもし 3 すくみ説により説明できるとしたら、シミュレーションの結果から何か一つ、3 匹を取り巻く環境に変化が起った場合に 1 種あるいは 2 種の魚が増えなくなり 1 種のみが多く存在し続けてしまうなんてこともあり得てしまうのではないかと思った。

6.まとめ

被食者が自然増殖し増えていくと餌が増え捕食者も増殖し、捕食者が増殖すると捕食頻度が増え被食者が減少し、被食者が減少すると捕食頻度が減り捕食者が減る、捕食者が減ると被食者の自然増殖が捕食頻度を上回り、被食者が増え最初に戻る。といった捕食者と被食者が交互に増減する周期的な様子をロトカ・ヴォルテラモデルは示すことができる。3 種がそれぞれ共存しつつ、異なるある時期に 1 匹のみが高水準を迎えていく魚種交替の現象は 3 すくみ説によって説明することができる可能性があると考えた。

7.参考文献

・James D. Murray 『マレー数理生物学入門』丸善出版　2014 年
・松田裕之 『環境生態学序説　~持続可能な漁業、生物多様性の保全、生態系管理、環境影響評価の科学~』共立出版
・https://ja.wikipedia.org/wiki/ロトカ・ヴォルテラの方程式
・今隆助，竹内康博　『常微分方程式とロトカ・ヴォルテラ方程式』共立出版 2018 年
・https://qiita.com/kj455/items/32fef8f04d461d36a92a/【python】ロトカ-ヴォルテラ方程式とかいう超絶かっこいい数式でライオンとガゼルの争いを再現してみた
・2010 年度　卒業研究レポート”魚種交替の「3 すくみの関係」”　中島大介