

講義ノート

「生物系への統計物理学の2, 3の応用」

Prof. C. J. Thompson

第五回 6月17日

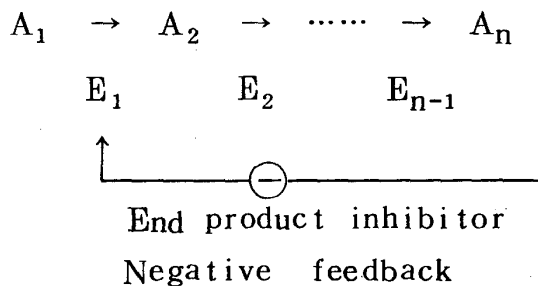
§5 制御と調節

高度に秩序づけられた生体系内では、物質の合成等の制御の調節は、次の二つの方法がとられる。

1. 最終生産物阻害

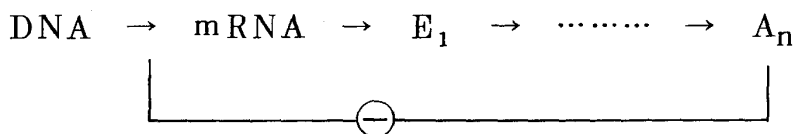
例えば、CTP（シチジン三リン酸）は、それ自身の合成経路の一つの反応の触媒、ATCase（アスパラギン酸トランスカルバミラーゼ）の作用を阻害する。これについては前に述べたことがある。

これは負のフィードバックといってもよい。CTP ; A_n , ATCase ; E_1



2. 遺伝情報による抑制

これは最終生産物が、反応経路の一つの反応に作用する触媒を合成せしむる mRNA の DNA からの転写を抑制する場合である。



DNA から mRNA を転写を抑制する方法としては、遺伝子に、構造遺伝子 (Structural Gene, SG) と調節遺伝子 (Regulator Gene, RG) があり、後者が前者によって生成される分子と共に、前者の "Operator section" と呼ばれる部分に結

びついて、この機能を抑制することが考えられる。

これらの生体の機能をモデル化するにあたっては、

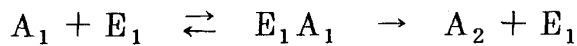
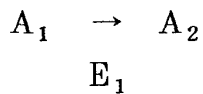
(1) 定量的な、モデルと現実との一致

を考えなければならない。これは実験データと比較すればよい。また、

(2) 定性的な、一致

(正確なデータのない場合は、定性的な一致を求めなければならないが) を要求することによって、考えられるある可能性を取除くことができる。

〔1〕 最終生産物阻害のモデル



簡単化して

$$\frac{dA_i}{dt} = F_{i-1}(A_{i-1}) - F_i(A_i) \quad i = 2, 3, \dots, n$$

Michaelis-Menten 近似によって

$$F_i(A_i) = \frac{V_m^{(i)} A_i}{K_m^{(i)} + A_i} \simeq K_i A_i$$

とする。

ここで考えなければならぬ問題点は

a) この方程式は危点 (Critical point)

を持つか。この点は、平衡または定常状態に対応する点、即ち

$$\frac{d}{dt} \bar{A}_i = 0$$

を満す $\{\bar{A}_i, i=1, \dots, n\}$ 。

更に、

b) もし危点が存在するとすれば、それは安定か不安定か。つまり場合として、次の

どれが起るかである。

今 $\{A_i\}$ を $t=0$ で $\{\bar{A}_i\}$ の近傍からスタートさせた時

- i) $t \rightarrow \infty, A_i \rightarrow \bar{A}_i$ (漸近安定)
- ii) $t \rightarrow \infty, |A_i| \rightarrow \infty$ 不安定
- iii) A_i は有界な振動を保持する。

モデルのうち、i) ii) を示めすのは生体系では“死”の平衡状態か、意味のないものであるから、排除せねばならない。従って iii) の、ある危点の回りを巡る周期解を持つモデルを考えなければならない。その中でもさらに次の二つの場合が考えられる。

a) 周期、振幅とも初期条件による。

b) 周期、振幅とも、最終的には反応定数のみに依存する。安定な極限周期解

a) の場合は、現実には考慮してみれば、外部の条件によって系の性質が変化することになるので、実際的ではないから排除する。

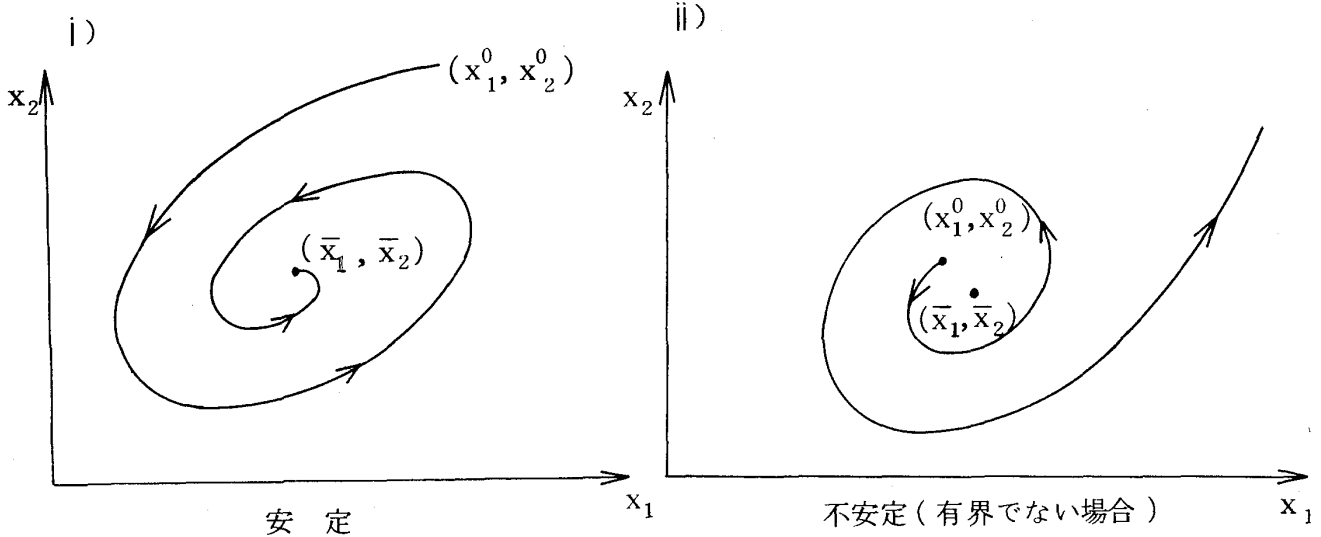
以上の事を判りやすく図示すると、

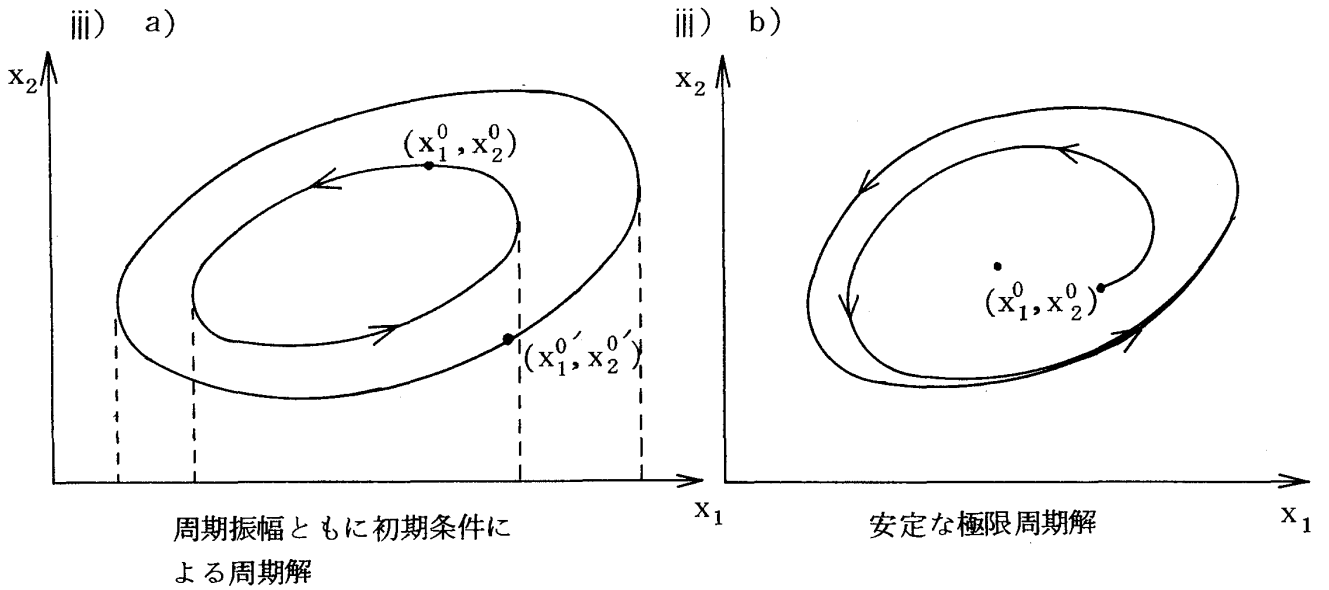
$$\frac{d}{dt} x_1 = f(x_1, x_2)$$

$$\frac{d}{dt} x_2 = g(x_1, x_2)$$

なる系で、

(\bar{x}_1, \bar{x}_2) を危点とする。





極限周期解を示す例として、

$$\frac{dx}{dt} = y + x(1 - x^2 - y^2) \quad \text{..... ①}$$

$$\frac{dy}{dt} = -x + y(1 - x^2 - y^2) \quad \text{..... ②}$$

$$\text{①} \times x + \text{②} \times y$$

$$x \frac{dx}{dt} + y \frac{dy}{dt} = \frac{1}{2} \frac{d}{dt} (x^2 + y^2) = (x^2 + y^2)(1 - (x^2 + y^2))$$

極座標で表示すると、

$$\frac{1}{2} \frac{dr^2}{dt} = r^2 (1 - r^2)$$

$$\frac{dr}{dt} = r (1 - r^2)$$

また、 $\tan \theta = \frac{y}{x}$ の両辺を t で微分すると

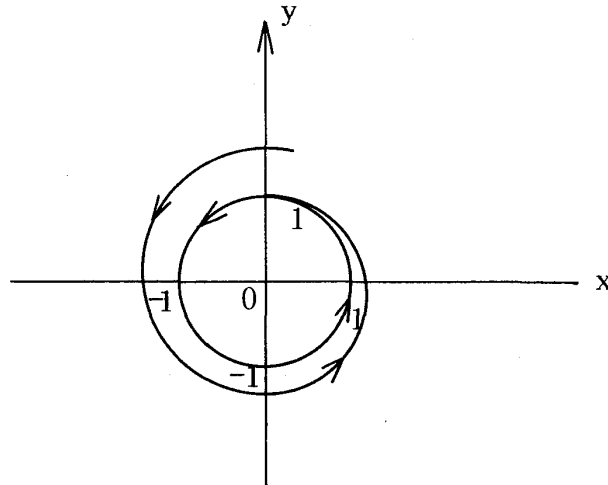
$$\frac{d\theta}{dt} = -1$$

従って

$$r = \frac{1}{\sqrt{1 + ke^{-2t}}} \rightarrow 1 ; t \rightarrow \infty$$

$$\theta = (t_0 - t)$$

これは最終的には初期条件によらず、 $r=1$ 、 $\theta = (t_0 - t)$ 、なる解に漸近する。



ここで、先の最終生産物阻害のモデルに戻ろう。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} A_1 &= f(A_n) - K_1 A_1 \\ \frac{d}{dt} A_i &= K_{i-1} A_{i-1} - K_i A_i \end{aligned}$$

危点の安定性を、線形安定性の解析によって調べるために、この方程式を危点の回りで線形化する。

危点は、

$$\begin{cases} f(\bar{A}_n) - K_1 \bar{A}_1 = 0 \\ \dots\dots\dots \\ K_{i-1} \bar{A}_{i-1} - K_i \bar{A}_i = 0 \quad i = 2, \dots\dots, n \end{cases}$$

の解である。

線形化するために、

$$A_i = \bar{A}_i + x_i$$

と置き、 x_i の一次の項だけ残すと、

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d}{dt} x_1 = a x_n - K_1 x_1 \\ \frac{d}{dt} x_i = K_{i-1} x_{i-1} - K_i x_i \end{array} \right.$$

$$a = f'(\bar{A}_n), \quad \begin{array}{ll} a < 0 & \text{負のフィードバック} \\ a > 0 & \text{正のフィードバック} \end{array}$$

一般に

$$\frac{d}{dt} A_i = f_i(A_1, \dots, A_n) \quad i = 1, \dots, n$$

の系で、危点は、 $f_i(\bar{A}_1, \dots, \bar{A}_n) = 0$ $A_i = \bar{A}_i + x_i$ と置き線形化すると、

$$\frac{d}{dt} x_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j$$

$$a_{ij} = \left. \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right|_{A_K = \bar{A}_K}$$

線形化されたこの方程式の解は、

$$x_i = \sum c_{i\ell} e^{\lambda_\ell t} \quad \left\{ \begin{array}{l} \lambda_\ell \text{ は } (a_{ij}) \text{ の} \\ \text{固有値} \end{array} \right.$$

もし、 $\Re \lambda_m > 0$ ($\lambda_m = \text{Max} \{ \lambda_\ell \}$) ならば、

$$x_i \sim c_{im} e^{\lambda_m t} \rightarrow \infty, \quad ; \quad t \rightarrow \infty$$

となり、局所不安定である。故に、局所安定であるためには、 (a_{ij}) のすべての固有値は負の実部を持たねばならない。

例として、 $n=2$ の場合を考えよう。

$$\frac{d}{dt} x_1 = -K_1 x_1 + a x_2$$

$$\frac{d}{dt} x_2 = K_1 x_1 - K_2 x_2$$

行列 $\begin{pmatrix} -K_1 & a \\ K_1 & -K_2 \end{pmatrix}$

$$\text{固有値 } \lambda_1 = \frac{1}{2} \left[-(K_1 + K_2) + \sqrt{(K_1 - K_2)^2 + 4aK_1} \right]$$

$$\lambda_2 = \frac{1}{2} \left[-(K_1 + K_2) - \sqrt{(K_1 - K_2)^2 + 4aK_1} \right]$$

解は

$$x_1 = c_1 e^{\lambda_1 t} + D_1 e^{\lambda_2 t}$$

$$x_2 = c_2 e^{\lambda_1 t} + D_2 e^{\lambda_2 t}$$

この場合の可能性として、

i) $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$

ii) $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$

iii) λ_1 も λ_2 も複素数で負の実部を持つ

がある。i), iii) の場合、 \bar{A}_1, \bar{A}_2 は局所安定、即ち、 $t \rightarrow \infty, x_1, x_2 \rightarrow 0 \therefore$

$A_1, A_2 \rightarrow \bar{A}_1 \bar{A}_2$ 。ii) の場合は、 \bar{A}_1, \bar{A}_2 が局所不安定であることのみ推察でき
極限周期解になる可能性もある。

さて、負のフィードバックの場合 ($a < 0$) には、

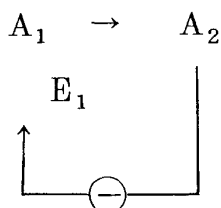
$$(K_1 - K_2)^2 - 4|a|K_1 < 0$$

この時には iii) の場合、又は

$$(K_1 - K_2)^2 - 4|a|K_1 > 0 \text{ でも}$$

$$K_1 + K_2 > \sqrt{(K_1 - K_2)^2 - 4|a|K_1}$$

であるから、ii) の場合は起りえない。故に極限周期解が要求される場合には、この様な二段階の障害又は直接障害



の可能性は排除しなければならない。

線形安定性の議論に対する注意をしておく, 例えば

$$\frac{dx}{dt} = x - e^t x^3$$

線形化すると

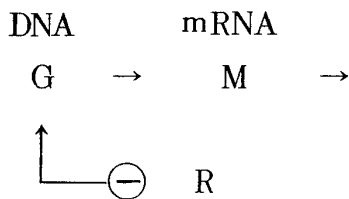
$$\frac{dx}{dt} = x \quad \therefore x = c e^t$$

故に $x=0$ は局所不安定と推論するかもしれないが, 厳密解は

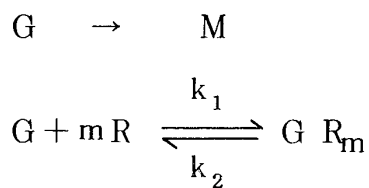
$$x = \frac{c e^t}{\sqrt{1 + \frac{2}{3} c^2 (e^{3t} - 1)}} \rightarrow 0 \quad (t \rightarrow \infty)$$

で, $x=0$ は安定な危点である。これはこの方程式が自励系でないからである。

〔2〕 遺伝情報の抑制のモデル



$G \rightarrow M$ への翻訳の阻害が起るためには, 抑制子 R が m 分子必要と仮定する。



$$\frac{d}{dt} [G R_m] = k_1 [G][R]^m - k_{-1} [G R_m]$$

mRNA の転写の速度は抑制子の結びついていない遺伝子の濃度に依存する。

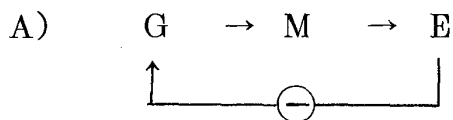
$$\frac{[G R_m]}{[G][R]^m} = \frac{k_1}{k_{-1}} = \kappa$$

$$[G]_0 - [G] = [G R_m]$$

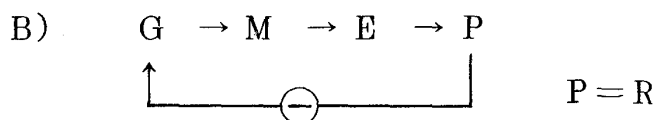
$$\therefore [G] = \frac{[G]_0}{1 + \kappa [R]^m}$$

$$\therefore \frac{dM}{dt} = \frac{a}{1 + \kappa R^m} - bM$$

例)



直接阻害, $E = R$



Ⓐ の場合

$$\begin{cases} \frac{dM}{dt} = \frac{a}{1 + \kappa E^m} - bM \\ \frac{dE}{dt} = cM - dE \end{cases}$$

Ⓑ の場合

$$\begin{cases} \frac{dM}{dt} = \frac{a}{1 + \kappa P^m} - bM \\ \frac{dE}{dt} = cM - dE \\ \frac{dP}{dt} = eE - fP \end{cases}$$

A の場合 極限周期解はない

B の場合 数値的に調べた結果 $m \geq 8$

以上でなければ多分存在しないであろう。

最後に、極限周期解の非存在についての結果にふれる。

Bendixon の Negative Criterion

$$\frac{d}{dt} x = f(x, y)$$

$$\frac{d}{dt} y = g(x, y)$$

が位相空間内のある領域 Ω 内で、閉じた軌道を解として持つための必要条件は、

$$B(x, y) = \frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial y}$$

が Ω 内で符号を変えるか、又はまったく 0 に等しいかのどちらかでなければならない。

証明

Ω 内に閉じた軌道 c が存在したとする。

$$\begin{aligned} \oint_c [f(x, y) dy - g(x, y) dx] \\ = \int_{t=0}^T [f(x, y) \frac{dy}{dt} - g(x, y) \frac{dx}{dt}] dt = 0 \end{aligned}$$

一方、平面上の Green の定理によれば

$$\oint_{c'} (M dx + N dy) = \iint_{\Omega'} \left(\frac{\partial N}{\partial x} - \frac{\partial M}{\partial y} \right) dx dy$$

故に

$$\begin{aligned} \iint_{\Omega} \left(\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial y} \right) dx dy &= \iint_{\Omega} B(x, y) dx dy \\ &= 0 \end{aligned}$$

証明 了

第六回目 6月24日

§6 集団の個体数の消長と相互作用

6.1 個体数の消長

間隔のある繁殖の場合、即ちある季節のみ繁殖する。

$$X_1, X_2, \dots, X_n, \dots$$

を一期目、二期目、……、n期目のメスの数とする。一回出産した後、親は死ぬものとする。Rを一匹のメスが産みだす平均の子の数とする。

$$X_{n+1} = R X_n$$

一般には、 $R = R(X_1, X_2, \dots, X_n)$ である。

a) $R(X_1, \dots, X_n) = R, \text{ const}$ の場合

$$X_{n+1} = R X_n = R^2 X_{n-1} = \dots = R^n X_1$$

$R > 1$ 指数的な増加

$R < 1$ 指数的に減少、死滅してしまう。

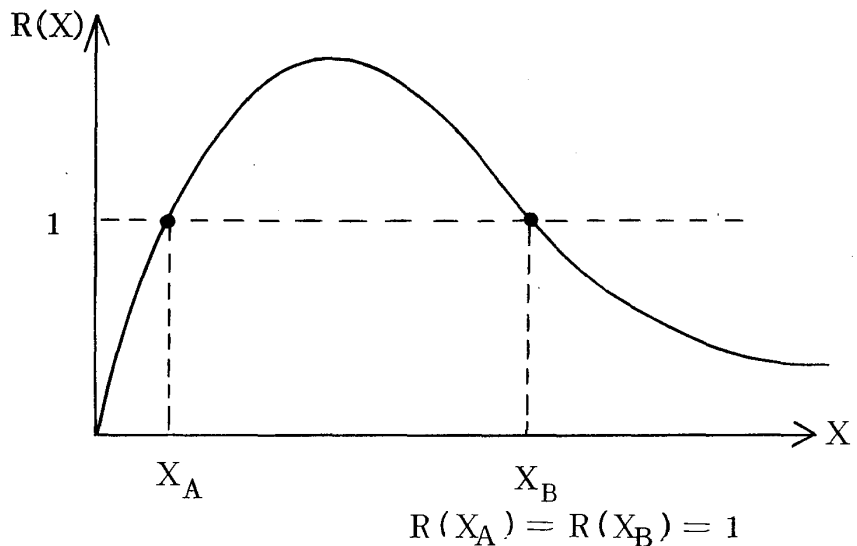
$$R = 1 \quad X_{n+1} = X_n = \dots = X_1$$

平衡状態

b) $R = R(X_n)$ の場合

$$X_{n+1} = R(X_n) X_n$$

$R(X)$



もし、 $X_1 = X_A$ ならば、常に $X_n = X_A$ 、同様に $X_1 = X_B$ であれば、 $X_n = X_A$ 。
 X_A, X_B は平衡状態である。

平衡状態の安定性

i) X_A について

$$X_1 < X_A, \text{ ならば}$$

$$X_2 = R(X_1)X_1 < X_1$$

$$X_1 > X_A \quad (X_B > X_1)$$

ならば、

$$X_2 > X_1$$

となり、 X_A は不安定であることが判る。それに対して、 X_B は安定となることが期待される。 X_B の回りで線形化して安定性を調べる。

$$X_{n+1} = R(X_n)X_n$$

$X_n = X_B + x_n$, x_n は小さいと仮定して一次の項のみ残す。

$$x_n = (1 - b X_B) X_n$$

$$= (1 - b X_B)^n x_1$$

$$b = -R'(X_B) > 0$$

$1 - b X_B > 1$ とはなり得ないから。

i) $0 < 1 - b X_B < 1$, $x_n \rightarrow 0$ (単調)

X_B は安定

ii) $-1 < 1 - b X_B < 0$

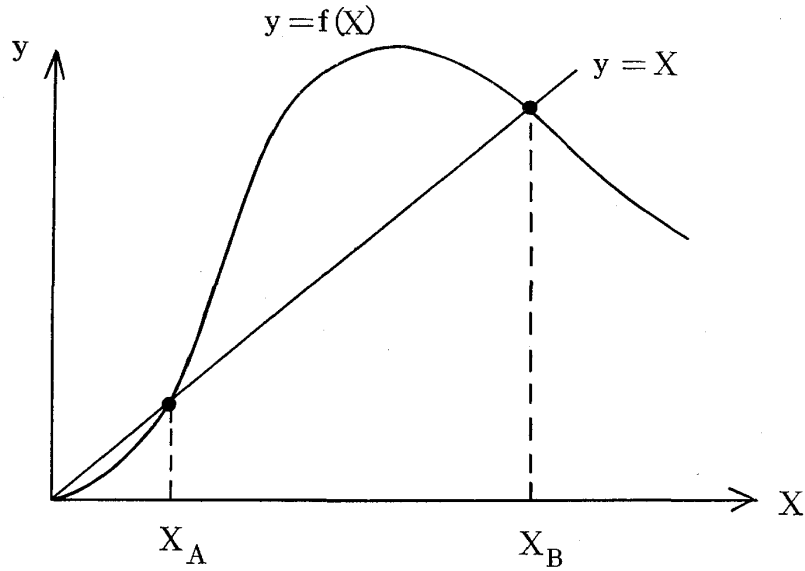
$x_n \rightarrow 0$, 但し符号は変化しつづける。故に、 $|1 - b X_B| < 1$ ならば、 X_B は局所安定である。

iii) $1 - b X_B < -1$, x_n は非有界な振動的増大を示し、 X_B は局所不安定な点である。

また、

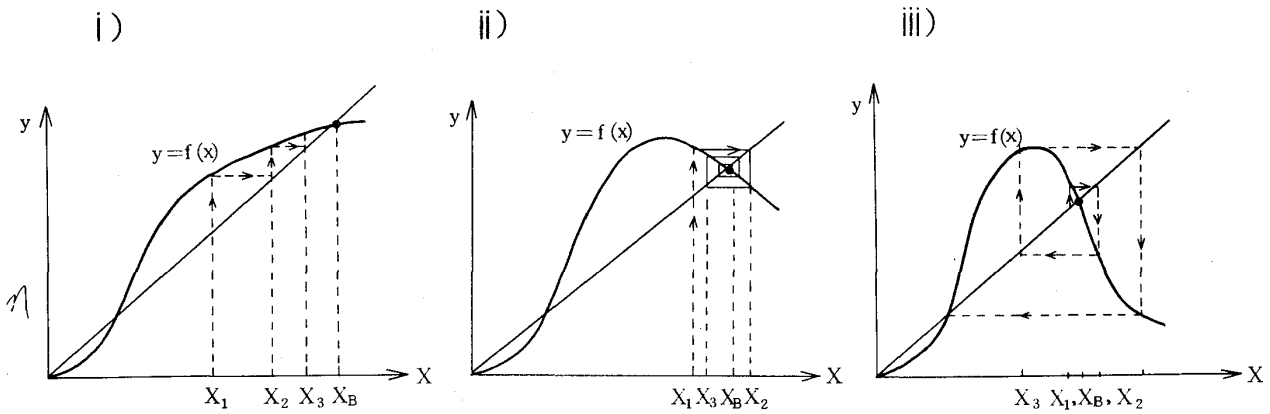
$$X_{n+1} = R(X_n)X_n = f(X_n)$$

と書替えると、これらの条件は



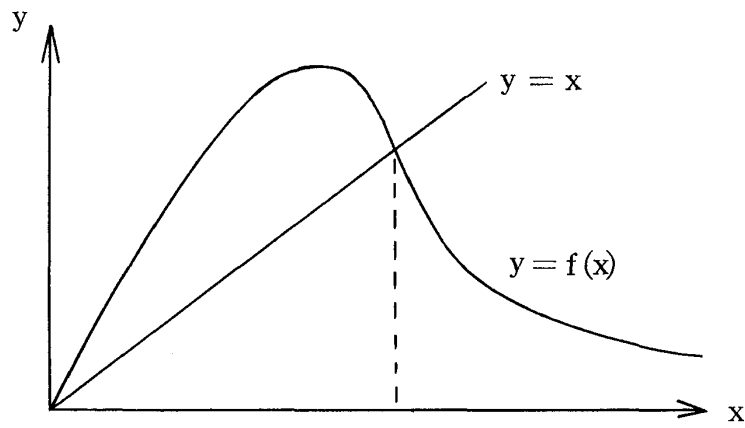
$$f(X_A) = X_A, \quad f(X_B) = X_B$$

- i) $1 > f'(X_B) > 0$
- ii) $-1 < f'(X_B) < 0$
- iii) $f'(X_B) < -1$



この具体的な例は、

$$x_{n+1} = \frac{x_n}{a + x_n^3} \equiv f(x_n)$$



$$x^* = (1-a)^{1/3} \quad 0 < a < 1 \text{ とする。}$$

$$f'(x^*) = 3a - 2$$

前記の結果より

$$|f'(x^*)| < 1 \text{ のとき}$$

即ち,

$$\frac{1}{3} < a < 1$$

のとき, x^* は局所安定

$$f'(x^*) < -1$$

即ち

$$a < \frac{1}{3}$$

のとき, x^* は局所不安定であるが, 振幅が有界な振動を続ける。この振動が周期的であるかどうかは問題である。

最も単純な可能性としては,

$$x_n = \begin{cases} x, & n \text{ が偶数} \\ y, & n \text{ が奇数} \end{cases}$$

x, y は次の解

$$\left. \begin{aligned} x &= \frac{y}{a+y^3} \\ y &= \frac{x}{a+x^3} \end{aligned} \right\} \text{2- サイクル}$$

安定な極限周期解のこのような離散的な場合の形は

$$x_1, x_2, \dots, x, y, x, y, x, y, \dots$$

$$x = f(y) = f(f(x)) = f^{(2)}(x)$$

$$[f^{(k)}(x) = f(f^{(k-1)}(x)), \quad f^{(1)}(x) = f(x)]$$

より、安定な 2-サイクルの極限周期解が存在するためには

$$f^{(2)'}(x) > -1$$

即ち、

$$\frac{\sqrt{2}-1}{3} < a < \frac{1}{3}$$

の時である。他の a の範囲については下に示す。

a	n -サイクル
$\frac{1}{3} < a < 1$	1
$\frac{\sqrt{2}-1}{3} < a < \frac{1}{3}$	2
0.095 - 0.1	4
0.080	8
0.070	16

0.0695	32
0.0693	64
0.06925	64?
0.06923	128
0.06921	256
0.069138	2048

しかし、いかなる n に対しても、 $a < a_c$ であれば、 n -サイクルの周期解が存在する様な a_c が存在するか、という問題は未解決である。

以上は (b) の場合、即ち $X_{n+1} = R(X_n)X_n$ の時である。

$$c) X_{n+1} = R(X_{n-1})X_n$$

の場合を考えてみよう。

$R(X_E) = 1$ となる X_E が存在したとする。 X_E の回りで線形化すると、

$$X_n = X_E + x_n$$

$$X_E + x_{n+1} = (1 + x_{n-1} R'(X_E))(X_E + x_n)$$

$$x_{n+1} = x_n - b X_E x_{n-1}$$

$$b = -R'(X_E)$$

故に

$$x_{n+1} - x_n + b X_E x_{n-1} = 0$$

解を $x_n = A \lambda^n$ の形に求めると、

$$A \lambda^{n+1} - A \lambda^n + b X_E A \lambda^{n-1} = 0$$

$$\lambda^2 - \lambda + b X_E = 0$$

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} (1 + \sqrt{1 - 4b X_E})$$

$$\lambda_2 = \frac{1}{2} (1 - \sqrt{1 - 4b X_E})$$

従って一般解は

$$x_n = A_1 \lambda_1^n + A_2 \lambda_2^n$$

安定性(局所)の要求は, $x_n \rightarrow 0$ となることであるから,

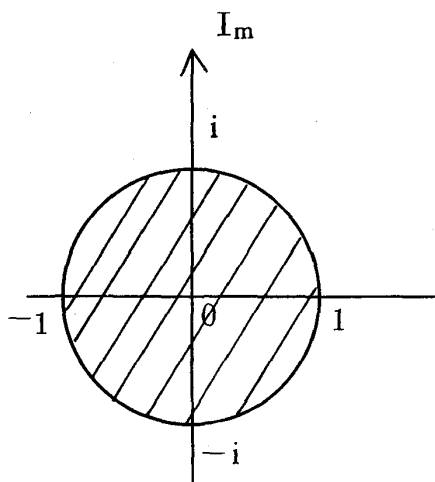
$$|\lambda_1|, |\lambda_2| < 1$$

$$\text{一方, } \frac{d}{dt} x_i = \sum_{j=1}^N a_{ij} x_j$$

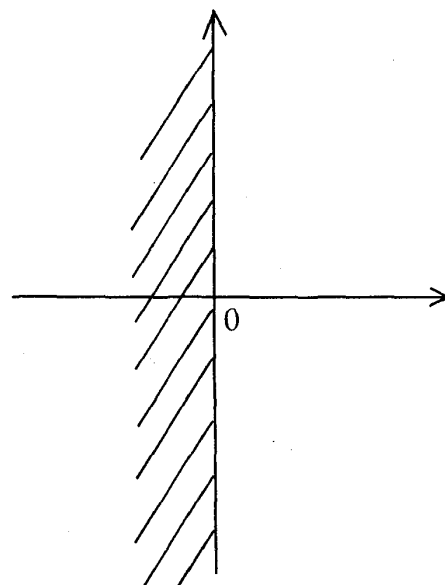
の解の安定性については, 一般解

$$x_i = \sum_l c_{il} e^{\lambda_l t}$$

より, $\text{Re } \lambda_i < 0$ が要求されることと対比してみよ,



階差方程式



微分方程式

$$1) \quad 0 < b X_E < \frac{1}{4}$$

$$0 < \lambda_1, \lambda_2 < 1$$

よって, 安定

$$\text{ii) } b X_E > \frac{1}{4}$$

λ_1 と λ_2 は複素数

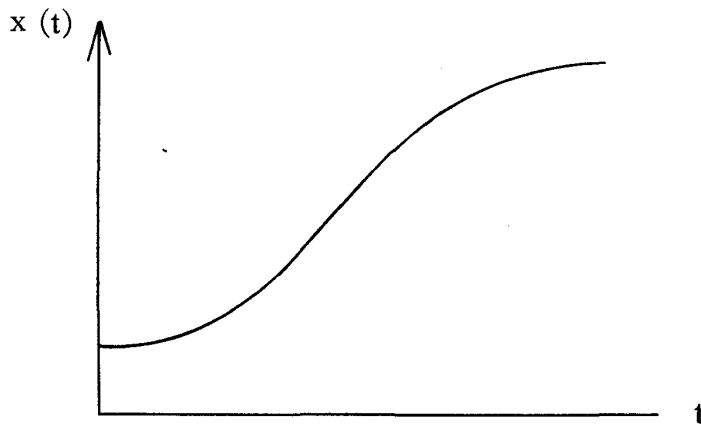
$$x_n = (b X_E)^{n/2} [\alpha \cos(n\theta + \beta)]$$

$$\theta = \arccos\left(\frac{1}{2\sqrt{b X_E}}\right)$$

6.2 重なりのある, 集団個体数

繁殖期のない場合

$x(t)$ を, 時刻 t のときの集団の大きさとする。今 $x(t)$ は, この場合微分可能と仮定する。



単位時間あたりの平均の繁殖率を b とする。

$$x(t + \Delta t) = x(t) + b \Delta t x(t)$$

$$\frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t} = b x(t)$$

$$\Delta t \rightarrow 0$$

$$\frac{d}{dt} x(t) = b x(t)$$

$$x(t) = x(0) e^{bt}$$

Prof. C. J. Thompson

$$b > 0, \quad x(t) \uparrow \infty$$

$b = b(x)$ とする。例えば

$$b(x) = c(X_E - x)$$

とすると,

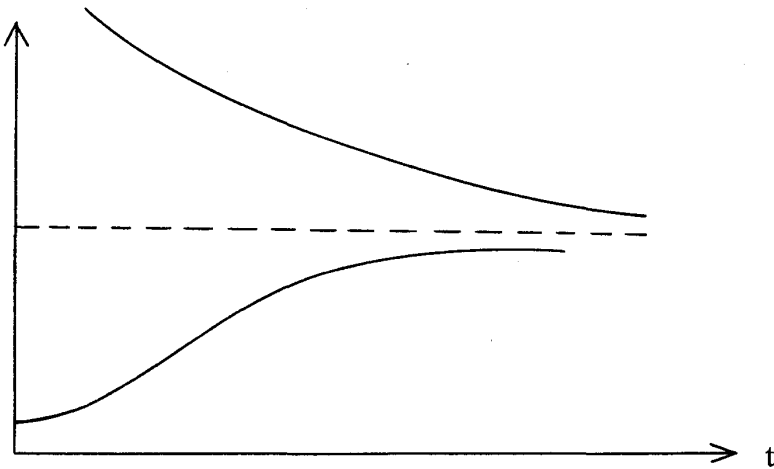
$$\frac{d}{dt} x = c[X_E - x]x$$

この方程式の解は、初期条件として、十分小さくとると、指数関数的に X_E に向って増大する。

平衡状態は,

$$\frac{dx^*}{dt} = 0, \quad x^* = X_E$$

$$x(t) = \frac{B X_E e^{c X_E t}}{1 + B e^{c X_E t}}$$



第七回目 7月 1日

§ 7 Volterra-Lotka 方程式

現実の生物集団の間には複雑な相互作用が存在する。このような種の中の相互作用を考えよう。アドリヤ海のある 2 種類の魚の数が時間的に同じ振動数、かつほとんど逆位相で変化することが観察されていた。大きい種の魚 (predator) は小さい種の魚 (prey) を食べ、小さな魚の量が十分でなくなるまで増殖した。その後、大きい魚は数が減り、小さな魚が繁殖するという具合になって周期的変化が始まった。Volterra はこのような振舞いを記述する次のような簡単なモデルを提案した。

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= -\alpha_1 N_1 + \lambda_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= \alpha_2 N_2 - \lambda_2 N_1 N_2\end{aligned}\tag{7.1}$$

ここに、 N_1 , N_2 はそれぞれ大きい魚と小さな魚の数である。 $\lambda_1 N_2$ は大きい魚 1 匹あたりに捕食される小さな魚の「平均数」を表わす。(7.1) において非線型項がないとき N_2 は指数関数的に成長し現実的でない。 $\alpha_2 N_2$ はたとえば $\alpha_2 (k - N_2)$ という形におきかえられるべきである。方程式 (7.1) は Volterra 以前に Lotka により、化学的な議論において提案され解析されていた。

Volterra-Lotka 方程式 (7.1) には二つの平衡点が存在する。

$$(i) \quad N_1^* = N_2^* = 0 \quad (\text{trivial})$$

$$(ii) \quad N_1^* = \frac{\alpha_2}{\lambda_2}, \quad N_2^* = \frac{\alpha_1}{\lambda_1}$$

(7.1) においてパラメーター α_1 , α_2 , λ_1 , λ_2 はすべて正とする。

方程式 (7.1) の特徴の 1 つは、運動の定数が存在することである。それをみるために、

$$N_1 = N_1^* \exp v_1, \quad N_2 = N_2^* \exp v_2$$

で新しい変数 v_1, v_2 を定義しよう。(7.1) に代入することにより,

$$\frac{dv_1}{dt} = \alpha_1 (e^{v_2} - 1) \quad (7.2)$$

$$\frac{dv_2}{dt} = -\alpha_2 (e^{v_1} - 1) \quad (7.3)$$

を得る。(7.2) に $\alpha_2 (1 - e^{v_1})$ を, (7.3) に $\alpha_1 (1 - e^{v_2})$ を乗じることにより,

$$\begin{aligned} & \alpha_2 (1 - e^{v_1}) \frac{dv_1}{dt} + \alpha_1 (1 - e^{v_2}) \frac{dv_2}{dt} \\ &= \frac{d}{dt} [\alpha_2 (v_1 - e^{v_1}) + \alpha_1 (v_2 - e^{v_2})] \\ &= 0 \end{aligned}$$

故に, 運動の定数

$$G \equiv \alpha_2 (v_1 - e^{v_1}) + \alpha_1 (v_2 - e^{v_2}) = \text{const.} \quad (7.4)$$

が存在することがわかる。すなわち (7.1) の解は初期条件に依存する。それゆえ, 方程式 (7.1) において,

- (i) limit cycle は存在しない。
- (ii) 解は「構造的に不安定」である。

の2点が結論される。

このような性質をもつものを Fragile model という。運動の定数を次のように表わすこともできる。

$$f_1 = \frac{N_1}{N_1^*}, \quad f_2 = \frac{N_2}{N_2^*} \quad (7.5)$$

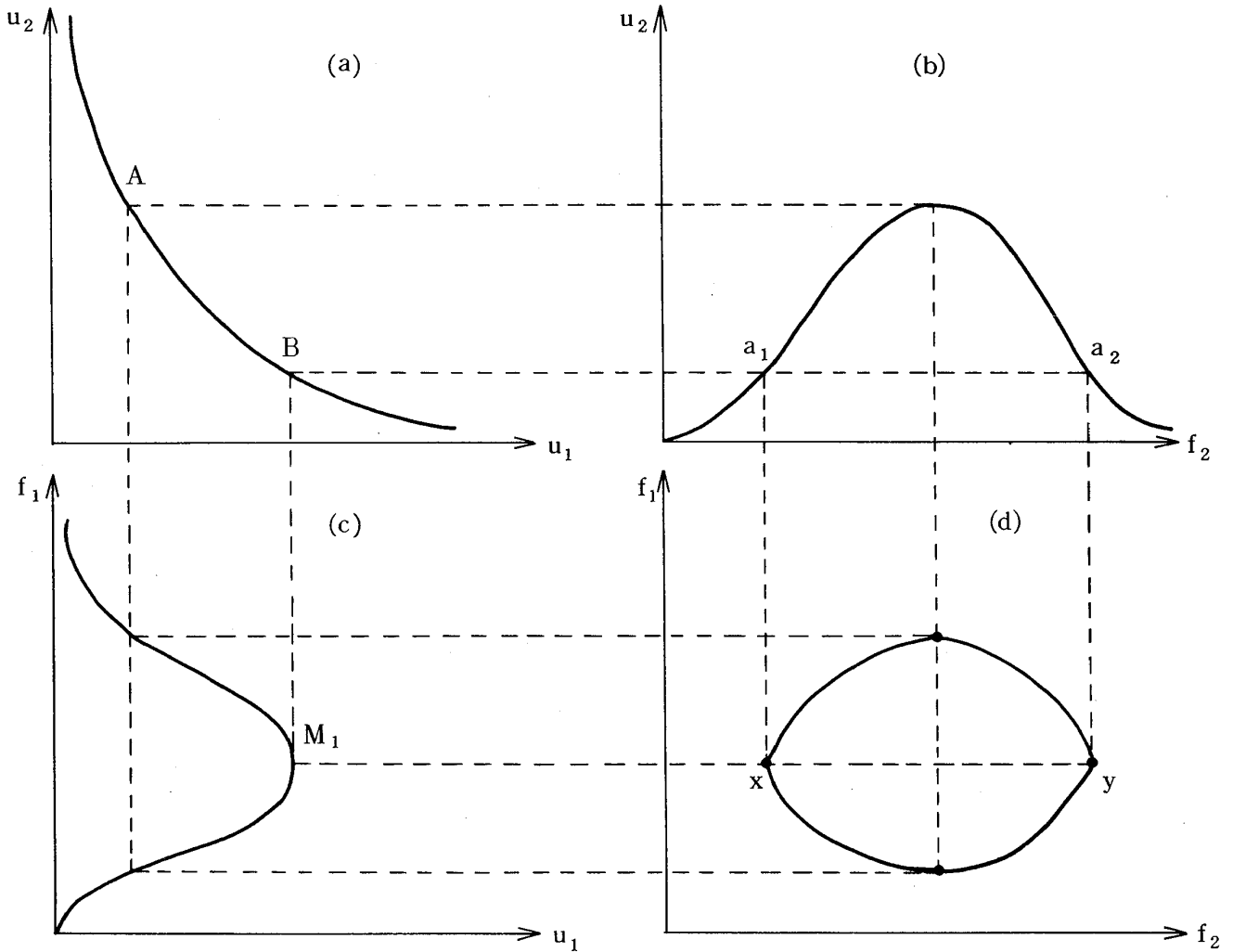
を定義する。(7.4) より,

$$\begin{aligned} \frac{G}{\alpha_1 \alpha_2} &= e^{\frac{1}{\alpha_1} (\log f_1 - f_1)} e^{\frac{1}{\alpha_2} (\log f_2 - f_2)} \\ &= u_1 u_2 = \text{const.} \end{aligned} \quad (7.6)$$

ここに,

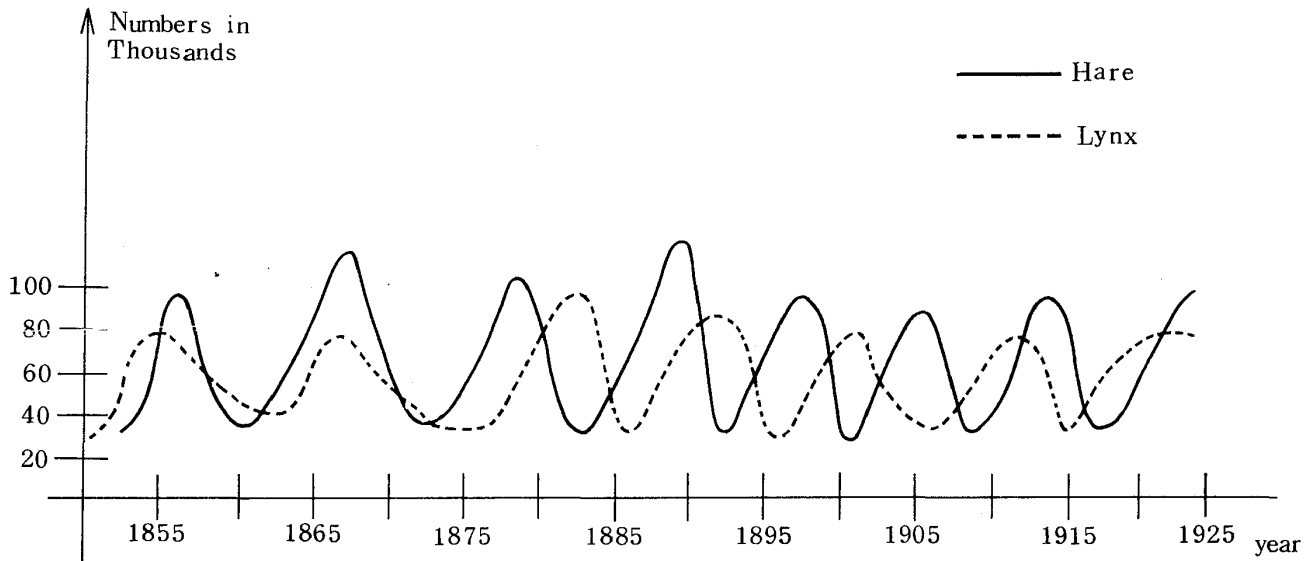
$$u_i = (f_i e^{-f_i})^{\frac{1}{\alpha_i}} \quad (7.7)$$

(7.6), (7.7) を使うと解の様子を簡単に調べることができる。



まず (7.6) より u_1-u_2 のグラフ (a), (7.7) より u_2-f_2 , f_1-u_1 のグラフ (b), (c) を書く。(b), (c) において, u_1, u_2 の極大値があることから, u_1, u_2 は A, B の間しか動けない。 u_1 の極大値 M_1 に対応して図 (b) より f_2 の 2 点 a_1, a_2 が決まり, 図 (d) において x, y が決定される。A と B の間の任意の点に関しても同様にして, 図 (d) の軌跡を決定することができる。

prey-predator 相互作用のデータとして, Ungava の Moravidn Mission によって, 野ウサギとヤマネコの捕獲数を記録したものがあ。図はわなに掛ったり, 皮にされたり, 売りに出されたものの数をあらわす。



(ノート作製者はこの図に少しく疑問を持つ。以下の議論を理解するのに、次の文献が役立つであろう。Amer. Nat. 97 (1963) 209, Amer. Nat. 107 (1973) 727)

Volterra-Lotka 方程式 (7.1) の解はこのデータと合わない。ただ、 N_1 と N_2 を入れかえる (即ち、野ウサギが predator でヤマネコが prey) と、1875年から1905年ごろまでのデータとよく合うことがわかった。この理由として、ヤマネコには致命的だが、野ウサギには影響のないある病気のためであるという説が出された。しかし、そのような病気は存在しない。記録をよく検討してみると、それは、自由に生きている動物の数ではなく、捕獲数の記録である。そこで、猟師 (わなの仕掛人) 自身が「病気」の役割を果していると考えるのが合理的のように思われた。すなわち、より高価なヤマネコが先に捕獲されたのである。

n 種の系では Volterra-Lotka 方程式は次のように一般化される。

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(k_i + \beta_i^{-1} \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j \right) \quad (7.8)$$

$\{a_{ij}\}$ は反対称行列であると仮定する。以前と同様に、運動の定数が存在する。ま

ず正の定常解, N_1^*, \dots, N_n^* が存在するとしよう。

n が奇数のとき反対称行列 $A = \{a_{ij}\}$ において $\det A = 0$ であるから, non-trivial 平衡点はない。

$$v_j = \log (N_j / N_j^*) \quad i = 1, 2, \dots, n$$

を定義すると, 簡単な計算により,

$$\frac{d}{dt} \sum_j \beta_j N_j^* (e^{v_j} - v_j) = \sum_{i,j} a_{ij} N_i^* N_j^* (e^{v_i} - 1)(e^{v_j} - 1)$$

a_{ij} は反対称行列であるから右辺はゼロ。

故に,

$$G = \sum_{j=1}^n \beta_j N_j^* (e^{v_j} - v_j) = \text{const.} \quad (7.9)$$

Kerner は G を Hamiltonian とみなして統計力学的議論をした。しかし, このような運動の定数の存在は, 我々の仮定の結果であって, たとえば, より現実的な記述をするため (7.8) において $\{a_{ij}\}$ を反対称行列でないとする, 運動の定数は存在しない。

§8 安定性

まず Volterra-Lotka 方程式の平衡点の安定性を調べよう。

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= -\alpha_1 N_1 + \lambda_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= \alpha_2 N_2 - \lambda_2 N_1 N_2 \end{aligned} \right\} \quad (8.1)$$

$$N_1 = N_1^* + x_1, \quad N_2 = N_2^* + x_2$$

を代入し x_1, x_2 について線型化すると,

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= (\lambda_1 N_2^* - \alpha_1) x_1 + \lambda_1 N_1^* x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= -\lambda_2 N_2^* x_1 + (\alpha_2 - \lambda_2 N_1^*) x_2\end{aligned}\tag{8.2}$$

まず trivial 平衡点 $N_1^* = N_2^* = 0$ の場合, (8.2) は

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= -\alpha_1 x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= \alpha_2 x_2\end{aligned}$$

このとき, 平衡点は saddle point である。

次に $N_1^* = \alpha_2 / \lambda_2$, $N_2^* = \alpha_1 / \lambda_1$ のとき,

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= \frac{\alpha_2 \lambda_1}{\lambda_2} x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= -\frac{\alpha_1 \lambda_2}{\lambda_1} x_1\end{aligned}$$

となり, 係数行列

$$M = \begin{pmatrix} 0 & \frac{\alpha_2 \lambda_1}{\lambda_2} \\ -\frac{\alpha_1 \lambda_2}{\lambda_1} & 0 \end{pmatrix}$$

の固有値は $\pm i \sqrt{\alpha_1 \alpha_2}$ である。この場合を, neutral stability とよび, 平衡点を center という。

次に種が n 個ある場合の安定性を調べよう。方程式,

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(k_i + \beta_i^{-1} \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j \right)$$

の non trivial 平衡点 N_i^* ($i=1, \dots, n$) は

$$\beta_i^{-1} \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j^* = -k_i$$

より、決定される。この平衡点のまわりで線型化することにより、

$$\frac{dx_i}{dt} = \beta_i^{-1} \sum_{j=1}^n N_j^* a_{ij} x_j \quad (x_i = N_i - N_i^*)$$

新しい変数

$$y_i = (\beta_i / N_i^*)^{\frac{1}{2}} x_i$$

を導入すると、

$$\frac{dy_i}{dt} = \sum_{j=1}^n b_{ij} y_j$$

$$b_{ij} = \left(\frac{N_i^*}{\beta_i} \right)^{\frac{1}{2}} a_{ij} \left(\frac{N_j^*}{\beta_j} \right)^{\frac{1}{2}} = -b_{ji}$$

と書ける。反対称行列 ($n = \text{even}$) の固有値は純虚数であるから、今の場合の平衡点は、center であり、安定性は neutral stability である。

もう一つの例を考えよう。生態学において Folk law theorem とよばれる正しいと信じられているが、その証明のない定理がある。その内容は本質的に、「生態系において系が複雑であればある程、その系は安定になる。あるいは安定化する chance が増加する。」ということをも主張する。しかし、このことは数学的に正しくないように思われる。その例を以下で示す。二つの trophic level を考え、host を H_1, \dots, H_n , parasite を P_1, \dots, P_n で表わそう。このような系は次のような方程式で記述されるであろう。

$$\frac{dH_i}{dt} = H_i \left(a_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} P_j \right)$$

$$\frac{dP_i}{dt} = P_i \left(-b_i + \sum_{j=1}^n \beta_{ij} H_j \right)$$

Prof. C. J. Thompson

平衡点 H_i^* , P_i^* のまわりで線型化すると,

$$H_i = H_i^* + h_i$$

$$P_i = P_i^* + p_i$$

で定義される変数を使って,

$$\frac{dh_i}{dt} = - \sum_{j=1}^n H_i^* \alpha_{ij} p_j$$

$$\frac{dp_i}{dt} = \sum_{j=1}^n P_i^* \beta_{ij} h_j$$

あるいは,

$$z_i = \begin{cases} h_i & i=1, \dots, n \\ p_i & i=n+1, \dots, 2n \end{cases}$$

を定義すると,

$$\frac{dz_i}{dt} = \sum_{j=1}^n A_{ij} z_j$$

$$\underline{A} = \left(\begin{array}{c|c} \underline{0} & -\alpha^* \\ \hline \beta^* & \underline{0} \end{array} \right)$$

$$\alpha_{ij}^* = H_i^* \alpha_{ij}, \quad \beta_{ij}^* = P_i^* \beta_{ij}$$

となる。安定性の必要条件は $\text{Tr } A < 0$ である。

$\text{Tr } A = 0$ のとき, A の固有値を λ_ℓ とすると,

$$\mathcal{R}_e \lambda_\ell = 0 \quad \text{すべての } \ell \text{ に対して (neutral stability)}$$

もしくは,

$$\mathcal{R}_e \lambda_\ell > 0 \quad \text{少なくとも1つの } \ell \text{ に対して (unstable)}$$

である。今の例では $\text{Tr} A = 0$ であり系は安定でない。 $n=1$ は Volterra-Lotka 系であるが、 trophic level 間の相互作用を複雑にしても系は安定にならない。

再び Volterra-Lotka 系にもどろう。現実の生態系の周期的振舞がある時点の状況（初期条件）に依存するとするのは不自然である。周期的変化は limit cycle でなければならぬ。生態学において広く次のような方程式が使用される。

$$\frac{dN_1}{dt} = -bN_1 + \beta N_1 (1 - e^{-dN_2})$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K}\right) - k N_1 (1 - e^{-cN_2})$$

Volterra-Lotka 系はこの方程式のある極限の場合である。上の方程式は安定な limit cycle を解として持つであろうか。 stable limit cycle に関して Kolmogorov の定理がある。（N. Minorsky “Non-Linear Oscillations” p.69）上の方程式は、

$$K > N_2^*$$

ならば Kolmogorov の条件をすべて満足する。 K が predator (N_1) のいないときの prey (N_2) の最大平衡量であることから、上の条件は生態学的にも妥当な条件であることが首肯されるであろう。