振動する生態系 — Lotka-Volterra モデル

1　Lotka-Volterra モデル

自然の中の生き物は，その数が消長を繰り返すことが知られている。有名なところでは，日本近海のイワシ，サンマ，サバなどの資源量が，数十年の周期で優勢劣勢を繰り返している現象や，バッタなどの昆虫が周期的に大発生することなどが知られている。これらを単純化したモデルとして，捕食者－生贄の関係を表現した Lotka-Volterra モデルがある。

Lotka-Volterra モデル自体も地中海における複数の魚類の漁獲量の変動に関連して，それを数学的に解析したものである（ただし，直接に漁獲量との関係で研究したのは Volterra のほう）。

最も簡単なモデルは 2 種の生物の関係をモデル化したもので，次のように定式化されている。

1. X, Y 二種の生物がいて， X は Y に捕食される。
2. X は一定の食糧のある環境で，同じ出生率を保っている。
   （X は自然に死ぬこともあるわけで，その死亡率もあるのだが，簡単のために死亡率の分を出生率に含めて考えるものとする。）
3. X と Y が出会うと，一定の確率で X は Y に食べられる。
4. Y は X を捕食した数に比例して子孫を増やせる。
5. Y は一定の死亡率で消えていく。

これを数学的な言葉に置き換えよう。単位面積あたりの X の数を x, Y の数を y とすれば，X, Y の数の増減について次のような式を立てられる。

$$\frac{dx}{dt} = k_1 x - k_2 xy \tag{1}$$

$$\frac{dy}{dt} = k_3 xy - k_4 y \tag{2}$$

ここで，k_1 は X の出生率，k_2 は X と Y が出くわした場合に食べられる率，k_3 は Y が X を食べたことで子孫を増やす率，k_4 は Y の死亡率である。

2　モデルを解くためのアルゴリズム

式 (1)(2) は単純な形の微分方程式であるから，これを Euler 法などで解くプログラムを書くのは容易なことである。以下の説明を見ながら，まず自力でソースを書いてみよう。

なお，この微分方程式のように xy という 2 次の項を含む微分方程式は非線形微分方程式と呼ばれて，解析的な式の形で解を求めることは不可能である。このような場合でも，コンピュータを使って数値的に解を求めることで研究を行うことができることを強調しておこう。

1. 扱われる変数は `x`，`y`，`t` である。
2. `k1`，`k2`，`k3`，`k4` の定数を適当に設定する。この設定はプログラムを走らせながらいろいろ検討して変えてみるとよい。
3. `x`，`y` の初期値 `x0`，`y0` を与える。
4. 時間刻み `dt` を適当な値に設定する。
5. 時刻 0 での初期値を印刷する。印刷するべき量は次の 3 つである。
   時刻　X の数　Y の数
6. 次のようにループを回す。終了条件は，`while` か `for` を使って設定する[*1]。
   (a) 時間刻み `dt` 後の `x` の増分を式 (1) から計算しておく。
   (b) 同じく `y` の増分を式 (2) から計算しておく。
   (c) `x`，`y` の現在の値に，それぞれの増分を加えて，新しい値を求める。
   (d) 時刻を `dt` だけ進める。
   (e) 必要な値を印刷する。
7. 結果のグラフは，(a) 時刻 `t` に対して `x`，`y` をそれぞれプロットしたもの，(b) `x` を横軸，`y` を縦軸にとってプロットしたもの，これら 2 つを作成する。
8. 初期条件や定数をいろいろ変化させながら，結果を検討する[*2]。特にこのような非線形の問題では，思いがけない現象が起きることがあるので，注意深く実験を進めること。

プログラム課題

上のアルゴリズムを Ruby のプログラムで書きなさい。

[*1] 終了条件に `while` 文を使う時には，ある回数内でその終了条件が確実に満たされるかどうかをよく確かめておいたほうがよい。もし終了条件が満たされないままであると，そのループは止まらないことになってしまう。たとえば，`t += dt` をループの中に書き忘れて，`while t < 100.0` などと書いた場合，`t` はいつまでも増えないのだから，永久に停止しない。**この状態で，`ruby hoge.rb > hoge.dat` などと，ファイルに出力をリダイレクトするとディスクが溢れることになって，非常に危険である。**一般に `while` による制御は論理的で柔軟な性質を持つが，こういう危険も伴うことに注意しよう。

[*2] コンピュータを使った実験研究でも，他の研究の手法におけるのと同じように，実験条件を変化させては結果がどう変わるかを検討することで，なんらかの知見を得て議論を行おうとするのである。

3　Lotka-Volterra 系の振る舞いと微分方程式の解の安定性

3.1　振動する解と定常解

Lotka-Volterra 方程式を解くと，多くの場合に振動する解が得られることに気がつくであろう。図 1,2 に，解のひとつの例を示した。

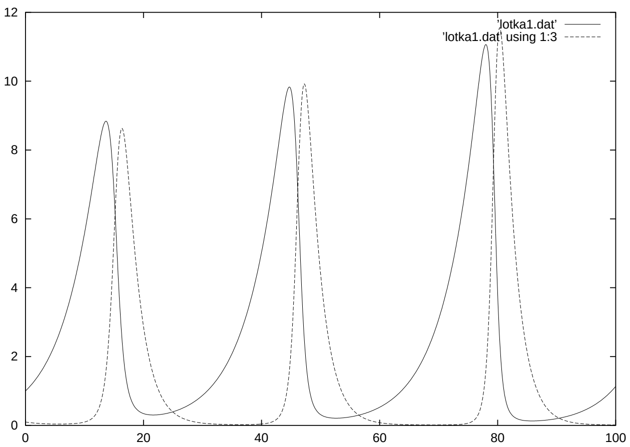

図 1　Lotka-Volterra 方程式の解の例。羊 (X) が増えると狼がそれを追って増え，その結果羊が減って狼も死んで減っていく。

これらの図からは X と Y の数は時間とともに周期的に変動しており，決して一定にとどまることはないように見える。羊と狼が一定の割合で共存して，ずっと変動しないような状態は起きないのだろうか？

式 (1)(2) を見ると，x と y が時間的に変動しない条件は，これらの微分がいずれもゼロになっていることである。すなわち，

$$\frac{dx}{dt} = k_1 x - k_2 xy = 0 \tag{3}$$

$$\frac{dy}{dt} = k_3 xy - k_4 y = 0 \tag{4}$$

から，

$$x = \frac{k_4}{k_3},\ y = \frac{k_1}{k_2} \tag{5}$$

という解が得られ，この条件を満たすように x と y の初期値が与えられれば，これらはそのままの値にとどまり，時間的に変動しない解が得られるはずである。このような解を**定常状態**

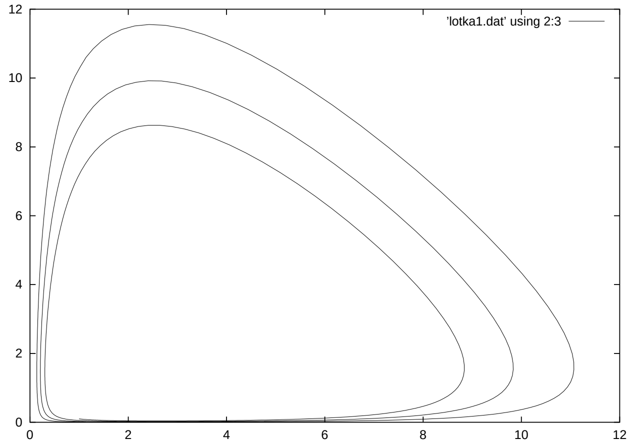

図 2　Lotka-Volterra 方程式の解を羊 (X) と狼 (Y) の関係としてプロットしたもの。

(steady state) あるいは**定常解**という。

実際にシミュレーションのプログラムで x_0 と y_0 とを上の条件によって定めてやれば，定常解の存在は容易に確かめられるので試みていただきたい。

課題

ここまでの例では，羊は狼がいなければいくらでも指数関数的に増える。これは式 1 で $k_2 = 0$ と置いて，

$$\frac{dx}{dt} = kx \tag{6}$$

を解いてみればよい[*3]。

しかし，生物はこんなふうに無限に増殖速度をふやすことはありえない。よりリアルな扱いにするには，羊が「混み合って」きたら，抑制がかかるような項を式 (6) に追加すればよい。

1. 式 (6) の変化を実現するプログラムを書いて，変化の様子を追跡しなさい。
2. 羊が混み合ってきたときに抑制がかかるような項は $-cx^2$ という形にするのが妥当であろう。この項を付け加えて，変化がどのようになるかを調べなさい。

[*3] マルサスはその有名な人口論で，「人口は幾何級数（等比数列）的に増加する が食糧生産は算術級数（等差数列）的にしか増加しない」と書いている。