数理生物学入門　第１章

小川 一仁*

2002.8.25

1　指数増殖

$\frac{dx}{dt} = mx$ を解くと $x(t) = x(0)e^{mt}$ となる。m はマルサス係数。人口は指数的に増加する。

2　ロジスティック成長

ロジスティック方程式は $\frac{dx}{dt} = rx(1 - x/K)$。高密度で増殖が停止することを表すのに大変有効な式である。これを変数分離で解くと

$$\int \frac{dt}{x} + \int \frac{dt}{K - x} = \int r dt$$

$$\ln x - \ln(K - x) = rt + C$$

よって $x(0) = \frac{K}{1+Ae^{-rt}}$。ただし $A = K/x(0) - 1$ である。

つぎに変数変換から解く方法。$dy/dt = c(R - y)$。$\int \frac{dy}{R-y} = \int cdt$ から $y(t) = R + (y(0) - R)e^{-rt}$。先ほどのロジスティック方程式を $y = 1/x$ で書き直して計算すると $dy/dt = -y^2 dx/dt$ から $dy/dt = r(1/K - y)$ となる。

r や K の変化を見ることで重要な成長法則が見つかることもあった。例えば植物の最大重量と単位面積あたりの育成本数の間には反比例の関係がある。

Equilibrium について。微分方程式で $dx/dt = 0$ となるところ。安定かどうかは dx/dt の符号を調べるだけで十分。

3　低密度の影響：閾値現象

生体固体間の協力的相互作用。密度が低すぎると交尾相手が見つかりにくく、繁殖に支障が出ることもある。このような低密度の悪影響が表れて

* 京都大学大学院経済学研究科経済システム分析専攻:O-kazu@m3.people.or.jp

いるときの個体群動態の式として

$$\frac{dx}{dt} = rx(x-a)(1-x/K)$$

があげられる。$K > a > 0$ である。安定点は $x = 0, K$。生物のいない場所に僅かな固体が侵入してきても低密度のため増加できないが、ある値 (a) を越えると一気に繁殖する。

4 スイッチする捕食者

外注の固体密度 … 一度高いレベルになると数年間は高密度のまま。たまたま低くなると数年間低いレベルを保つという動き。これをモデル化した式の１つが

$$\frac{dx}{dt} = rx(1-x/K) - \frac{Px^2}{1+x^2}$$

この式は最大４個の平衡点を持つ。p9 の形では４個の平衡点を持っている。補食が増殖より多いと外注が減少する。逆は逆である。この図では A と C が平衡点である。A は低密度の状態である。何らかの変動が起きて B を越えると一気に C まで増加する。C は補食を逃れた状態（エスケープ）と呼ばれる。

補食圧 P/r を連続的に変化されると平衡点の数が変化する場合がある。補食圧が高くなると最終的には低密度の平衡点のみが残る。このような平衡点の生成・消滅は bifurcation と呼ばれる。

5 練習問題

1. 上述

2. 温度が上がると r が上昇。K は温度が中くらいで最大となるようだ。

3. $y = x^{1/3}$ から $\frac{dy}{dt} = \frac{x^{-\frac{2}{3}}}{3}\frac{dx}{dt}$. $\frac{dx}{dt} = ax^{\frac{2}{3}} - bx$ を代入。

   $$\frac{dy}{dt} = \frac{1}{3}(a - bx^{\frac{1}{3}}) = \frac{1}{3}(a - by)$$

   これを解くと $y(t) = \frac{a-e^{-t/3}A}{b}$。ただし $A = a - by(0)$。$y(t) = x(t)^{1/3}$ を適用すると

   $$x(t) = (\frac{a - e^{t/3}(a - bx(0)^{1/3})}{b})^3$$

4. $y=\ln x$ から $\frac{dy}{dt}=\frac{1}{x}\frac{dx}{dt}=ax\ln(\frac{B}{x})=a\ln(B/e^y)=a(\ln B-y)$
これを解くと
$$y(t)=\ln B-Ce^{-at}$$
ただし、$C=\ln B-y(0)$。あとは $y(t)=\ln x(t)$ の関係を用いて計算する。

5. $y=x^a$ から $fracdydt=ax^{a-1}\frac{dx}{dt}=ry(1-\frac{y}{K^a})$, これを解くと $y(t)=\frac{K^a}{1+Ce^{-rt}}$. ただし、$C=K^a/y(0)-1$ である。次に $y(t)=x(t)^a$ を用いて計算すると
$$x(t)=\frac{K}{(1+e^{-rt}((\frac{K}{x(0)})^a-1))^{1/a}}$$
ここで、$a=1$ の時ロジスティック方程式になることは自明である。問題は $a\to 0$ の場合である。この場合はまず、
$$\ln x=\ln K-\frac{1}{a}\ln(1+e^{-rt}(\frac{K^a}{x(0)^a}-1))$$
とする。右辺第2項にロピタルの定理を適用する。右辺第2項の分子、分母を a で微分する。分母は微分すると1である。分子は $1/(1+e^{-rt}(\frac{K^a}{x(0)^a}-1))e^{-rt}K^a/x(0)^a\ln(K/x(0))$ である。これを $a\to 0$ とすると、$e^{-rt}\ln K/x(0)$ である。もとの式に代入し、整理すると
$$x(0)=\frac{K}{(K/x(0))^{e^{-rt}}}$$
明らかにゴンペルツ方程式である。

6. $r=r'+D$,$1/K=(1-\frac{D}{r'+D})/K'$ として、与式に代入すると $dx/dt=r'x(1-r'/K')$。これを解くと
$$x(0)=\frac{K'}{1+Ce^{-r't}}$$
ただし、$C=K'/x(0)-1$. 次に平衡状態を求めると $x=0,K(r-D)/r$ である。$D=F/V$ だったから、$rV<F$ のとき $x=K(r-D)/r<0$ となる。この時微分方程式は $x=0$ が唯一の安定点となる。この場合微生物は培養器にとどまれない。

7. うーん

8. 整理すると $dx/dt=rx/(1+brx)(1-x/K)$。$1/(1+brx)$ がかかっているので速度は遅くなることが分かる。