

生体力学系におけるカオスの挙動の解析

太田 垣 博 一

岡山理科大学 理学部電子理学科

(昭和56年 9月25日受理)

1. 緒 言

確定的なモデルの言葉で記述されている, ある種の生物の個体数の変化を記述する力学系におけるカオスの挙動は1946年に京都大学農学部の昆虫学者内田俊郎氏によって確認され¹⁾, 1975年になって Li and Yorke によってその発生条件が十分条件として与えられた²⁾. このような系におけるカオス的な挙動は, 系を記述する方程式が確定的であるにもかかわらず一見確率的な挙動と識別できない. 従ってこのような挙動は非常に複雑なものとなり非予測的である. 一方, 自然界における個体数は常にゆらいでいる. その変動のパターンは様々で, あるレベルでは比較的安定しているもの, 周期性をとともなうもの, 不規則に変動するもの等があり, 時には突然の大発生あるいは絶滅といった劇的な様相を示すこともある. これら個体数変動の要因を明らかにすることは個体群生態学における大きな問題である. その要因は大きく分けて二つに分類することができる. 一つは生物間の相互作用にもとづく生物的要因で, もう一つは環境変動といわれる, 気候などの物理的環境の変動の反映として現われるものである. ここでは, 生体の個体数の変化を記述する logistic 方程式と, ヨツモンマメゾウ虫などの個体数の変化を記述する, logistic 方程式の Euler 法による差分化とみることができる差分方程式の解の挙動を, あるパラメータ変動にとともなうその平衡解を把握することによって考察する. さらに, 白色雑音で表わされる環境変動が存在する場合の系の挙動について確率リヤプノフ関数を用いることによって考察し, 環境変動に基づく確率的挙動と, 一見確率的なカオスの挙動の発生の機構を解明しようとするものである.

2. 問題の定式化

一定の地域に住む生物の個体群を考え, その数を $N(t)$ とする. ただしこれがただ一種のものから成り立っているとしよう. そのとき, 単位時間での出生率を n , 死亡率を m (出生数は nN , 死亡数は mN と近似的に決める) と仮定すると, その個体数の時間的変化は

$$(2.1) \quad \frac{dN}{dt} = nN - mN = (n - m)N$$

となる. ここで $n - m = \varepsilon$ とかいたとき ε を Malthus 係数といい, (2.1) をかき直した式

$$(2.2) \quad \frac{dN}{dt} = \varepsilon N$$

を Malthus 方程式という。これは一階の線形の常微分方程式であるので、初等的な解法によって容易に解を求めることができ、個体数変化の生長を知ることができる。しかし、実在する成長現象の中には時間が経過するにつれて、その増加率が減り、時間が無限に経てば一定の値に収束する傾向を示すものが多い。それを典型的に表現したものが Pearl と Reed の logistic 方程式である。これは Malthus 方程式 (2.2) において増殖率 (すなわち Malthus 係数 ε) をこれが個体数 $N(t)$ に関して $\varepsilon - \lambda N$ となると仮定して導かれる方程式である。;

$$(2.3) \quad \frac{dN}{dt} = (\varepsilon - \lambda N)N$$

ここで λ は混雑定数と呼ばれるものである。この方程式は N について 1 次でないので非線形である。 dN/dt については 1 次であるので半線形であるともいわれる。この方程式は変数分離型であるので容易に解けて、初期条件を $N(t_0) = N_0$ とすると次式を得る。

$$(2.4a) \quad \frac{dN}{dt} = \frac{\varepsilon C e^{\varepsilon(t-t_0)}}{1 + \lambda C e^{\varepsilon(t-t_0)}}$$

$$(2.4b) \quad C = \frac{N_0}{\varepsilon - \lambda N_0}$$

これは与えられた初期値に対する一意的な解で

$$(2.5) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = \frac{\varepsilon}{\lambda}$$

という平衡値をもつ。このグラフは次のようになる。

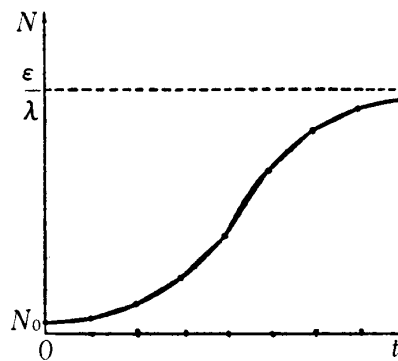


図-1

図 1 に示された曲線を Sigmoid と呼ぶ。Pearl によれば、ある限られた地域にある生物の個体群の数は指数関数的に無限にふえるのではなく、変曲点をもち、時間がたつと平衡に近づく上で示した曲線によって記述される。

ここで非常に興味深いことは、 t を 1 つの時間間隔 (任意に指定してよい) とするとき、解 (2.4) は時間間隔 t の次の差分方程式を厳密に満足しているということである。

$$(2.6a) \quad \frac{N_{n+1} - N_n}{N_n} = B(\varepsilon - \lambda N_{n+1})$$

$$(2.6b) \quad B = \frac{e^{\varepsilon} - 1}{\varepsilon}$$

これを生態学的な立場から説明すると次のようになる。一種の生物個体群を考え、その世代を t とすると、 N_n は n 世代目の総個体数を表わしており、 $N_{n+1}-N_n$ は 1 世代のうちに誕生する次の世代の個体数を表わしている。従って式 (2.6) は (誕生率) = (次代の個体数) / (親の代の個体数) は 1 世代あとの個体数つまり子孫と親をあわせた個体数と一次関係にあるということの意味している。

式 (2.6) は t を時間間隔とする差分方程式であり、数学的には logistic 方程式 (2.3) の近似である。このような見地から、式 (2.3) の解は誤差零で式 (2.6) を満足しており、式 (2.6) の差分解から折れ線をつくれれば、各分点における折れ線上の値は同じ初期値から出発した厳密解そのものであるといえる。

後での考察のために、Chauchy の折れ線に対応する Euler の差分による方程式を考えよう。これは

$$(2.7) \quad N_{n+1}-N_n=\tau N_n(\varepsilon-\lambda N_n)$$

である。また N_{n+1} に対して解けていないやり方をすると

$$(2.8) \quad N_{n+1}-N_n=\tau N_n(\varepsilon-\lambda N_{n+1})$$

である。式 (2.8) と式 (2.6) を比較すると τ が十分小さいときは

$$(2.9) \quad \frac{e^{\varepsilon\tau}-1}{\varepsilon} \sim \tau$$

であり非常に近いことがわかる。そして N_{n+1} に関して解くと式 (2.7) と (2.8) に対してそれぞれ

$$(2.10) \quad N_{n+1}=(1+\varepsilon\tau-\lambda\tau N_n)N_n$$

$$(2.11) \quad N_{n+1}=\frac{(1+\varepsilon\tau)N_n}{1+\lambda\tau N_n}$$

を得る。このことから、 $N_0 \geq 0$ ならば (2.11) に対しては $N_n \geq 0$ がつねに保証されるが、式 (2.10) に対してはそのことは保証されない。このことから差分方程式としては式 (2.8) の方がすぐれていることがわかる。

一方、昆虫学者内田氏は、直径 5cm のシャーレでヨツモンマメゾウ虫を飼ってその個体数を観察した結果そのモデルとして式 (2.11) を少し変形した

$$(2.12a) \quad N_{n+1}=\left(\frac{1}{b+cN_n}-\sigma\right)N_n \quad 0 < \sigma < 1$$

$$(2.12b) \quad b=\frac{1}{1+\varepsilon\tau}$$

$$(2.12c) \quad c=\frac{\lambda\tau}{1+\varepsilon\tau}$$

を考えた。式 (2.12) における N_{n+1} は $\sigma=0$ とすると式 (2.11) の N_{n+1} と一致するが $\sigma>0$ に対しては単調ではなく 1 つの峯をもつ山形になる。したがって N_n は b, c を適当な正の数にとることにより減衰振動を生じ、マメゾウ虫のデータに合わせることができた。

以上のことから、本研究においては連続力学系として環境変動を考慮した方程式

$$(2.13) \quad dx(t) = ax(1-x)dt + g(x)dw(t) \quad (t \geq t_0)$$

および、その離散化モデルと考えられる差分方程式

$$(2.14) \quad x_{n+1} = ax_n(1-x_n) + h(x_n)\xi_n \quad (n=0, 1, 3, \dots)$$

の解の挙動について考察する。ここで、 x_n は区間 $[0, 1]$ 上で値をとる個体の密度を表わす変数、 a は $0 < a \leq 4$ なるパラメータ、 $w(t)$ 、 ξ_n はそれぞれ力学系に内在するゆらぎや外乱のような環境変動を表わす標準 Brown 運動過程および定常な正規 Gauss 型の確率変数である。

3. 個体数変化の解析

はじめに、式 (2.14) において $h \equiv 0$ なる場合について考える。;

$$(3.1) \quad x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$$

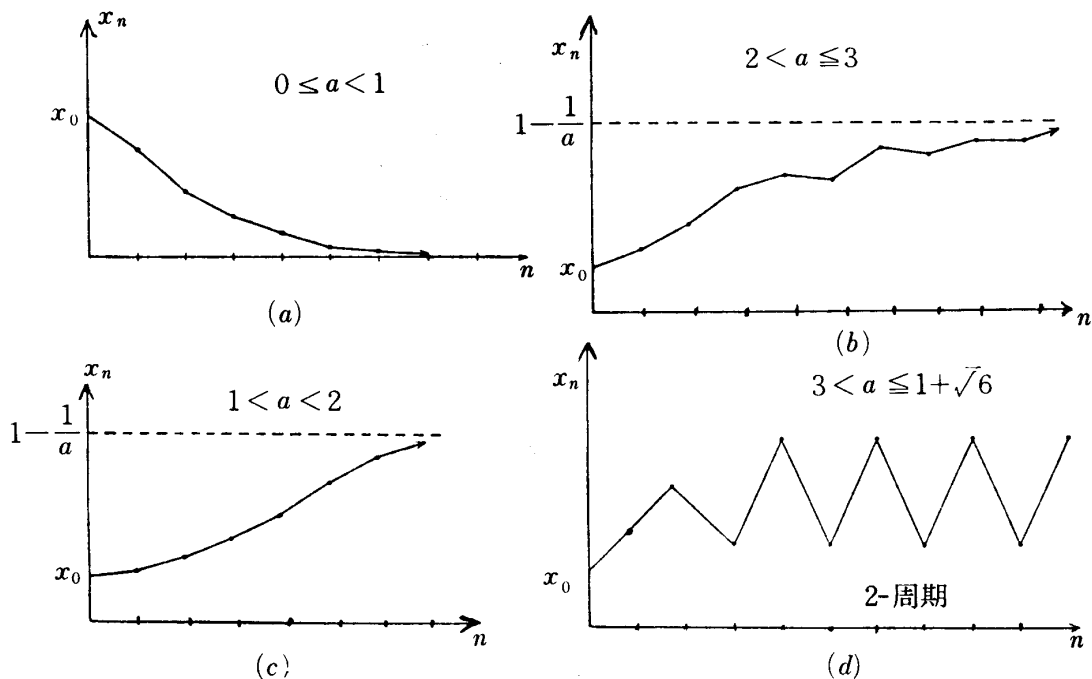
式 (3.1) は、 $0 \leq a \leq 1$ に対して x_n は単調に減少し零に収束する。このことは個体の絶滅を意味している。 $1 < a \leq 2$ に対しては x_n は単調に増大し

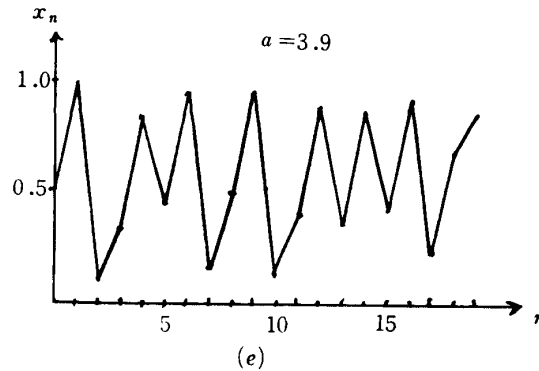
$$(3.2) \quad x_e = 1 - \frac{1}{a}$$

に収束 (飽和) する。 $2 < a \leq 3$ となると任意の初期値 x_0 に対して n を増やすと

$$(3.3) \quad x_e = 1 - \frac{1}{a}$$

に収束するが、単調ではなく減衰振動をとる。 $3 < a \leq 1 + \sqrt{6} = 3.449$ に対して $x_e = 1 - (1/a)$ 以下の x_0 から出発しても結局 2 周期の振動に漸近する。これはヨツモンマメゾウ虫の場合に対応している。さらに $1 + \sqrt{6} < a$ となるとはじめに 4 周期、次に 8 周期というように 2^n 周期が次々とでる。このように 4 までの a の値に対しては、初期値 x_0 の小さな違いが解の行動を一変させてしまう。(解の初期値への高感度依存性)





(e)
図-2

そこで、このような触の挙動の発生のメカニズムを解明するためにパラメータ a の固定された値に対する平衡点について考察しよう。平衡点を x^* と表わすと式 (3.1) から $1 < a \leq 3$ なるとき、

$$(3.4) \quad x^* = f(x^*)$$

を満足する。ただし $f(x) = ax(1-x)$ である区間 $I = [0, 1]$ より I への連続写像である。式 (3.4) より

$$(3.5) \quad x^* = 1 - \frac{1}{a}$$

を得る。 a が 3 を少し越えたときについて考えよう。そのために次の定義を導入する。

定義 f の p 回写像 $\overbrace{f(f(f \dots))}^p$ を f^p と書くことにする。ある $x_p^* \in I$

$$(3.6) \quad f^p(x_p^*) = x_p^*$$

が成立し $f^s(x_p^*) \neq x_p^*$ ($1 < s \leq p-1$) であるとき x_p^* を写像 f の p -周期点と呼ぶ。

$p=2$ なる 2 周期点 x_2 について考察しよう。 x_2^* は

$$(3.7) \quad x_2^* = f^2(x_2^*)$$

を満足する。横軸に x_n 、縦軸に $x_{n+2} = f^2(x_n)$ をとると x_2^* は式 (3.4) より f^2 のグラフと x_n 軸と 45° の傾きをなす直線との交点で与えられることがわかる。 f は x_n について 2 次の写像であるので f^2 は x について 4 次である。小さい $a < 3$ に対しては f^2 と x_n 軸と 45° の傾きをなす直線との交点は原点以外にもう 1 つある。(図 4-(a)) $a=3$ に対しても同様であるが零でない平衡点において f^2 の傾きは 1 となる。(図 4-(b)) そして $a=3$ を越えると f^2 の曲線は山と谷が深くなり、平衡点は零以外に 3 つになる。(図 4-(c)) a の値がさらに増大するにともなって、これら 3 つの平衡点のうち小さいものと大きいものはそれぞれその値がますます小さく、そして大きくなる。そして a のある値 ($a=3.8284\dots$) に対して f^3 を考えると f^2 を考えたときと同様に平衡点の一つにおいて f^3 の傾きが 1 になり、これより大きい a に対して平衡点の数は 5 となる。 a をさらに増大させると同様のことが生じ平衡点の数は 7, 9, 11, \dots と増大していき $a=3.8284$ においてついに平衡点の数は無限 (すなわち平衡点は稠密) となる。([2]参照) このような状況が生じると任意の初期値から出発する解のふるまいは非常に複雑なものとなり確率系から生成される解と区別

することが困難である。このような挙動はカオス的であるといわれるもので、図2(e)にその典型的なものが示されている。

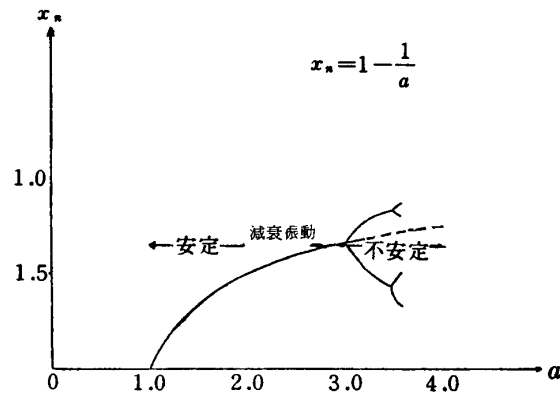


図-3

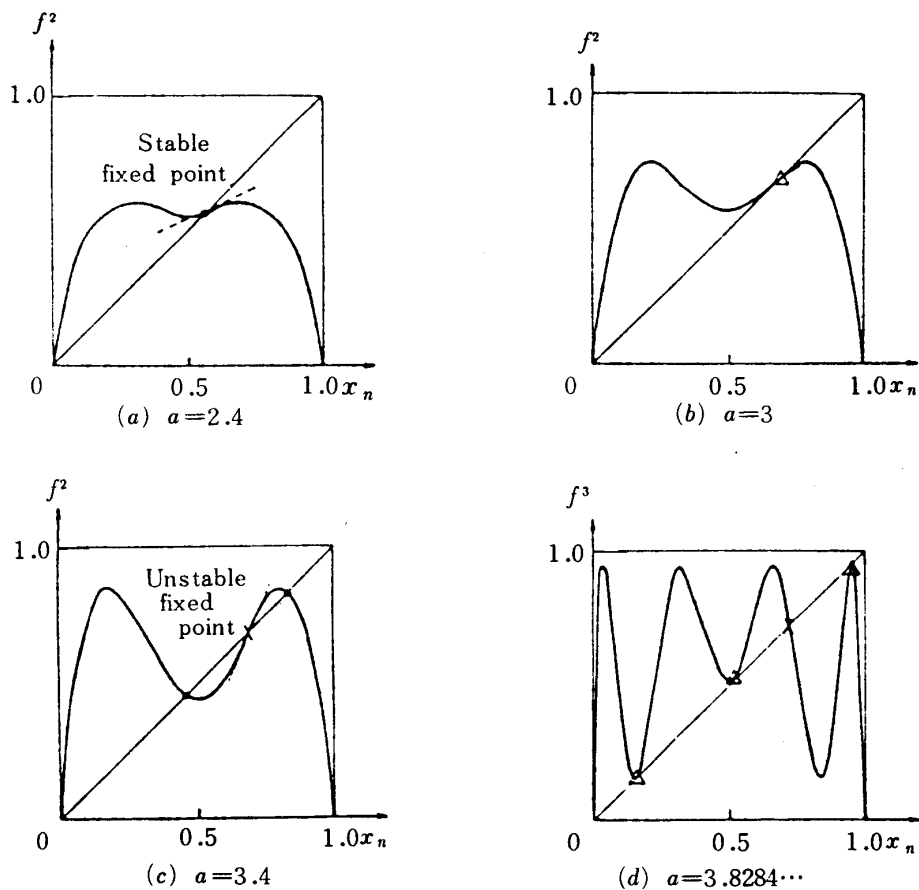


図-4

以上の考察から、 a の増大にともなって最初安定な平衡点であったものが不安定な平衡点となり、それに代わって二つの安定な平衡点が現われる。これを熊手型の分枝という。ただしそれぞれの 2^k 周期点が安定であるパラメータ a の領域は次第に小さくなりある点の近くに無限の分枝をする。その様子は R. Thom が考えた一般化カタストロフの一つの例である³⁾。

次にこのような挙動の発生について平衡解の安定性の面から考察しよう。平衡点は定数であるので交換によって零に移すことができる。零解の安定性については次の定理が有効である。

定理3.1 すべての $n \geq 0$ および ψ_n についての汎関数 $V(x, \psi_n)$ が存在してつぎの条件を満足するものとする。

(i) 任意の $\varepsilon > 0$ に対して適当な $\delta(\varepsilon)$ を定めると, $\max \psi_n < \delta$ を定めると不等式

$$(3.8) \quad V(\psi_n) < \varepsilon$$

が成立する。

(ii) 任意の $n \geq 0$ および ψ_n に対して, 不等式

$$(3.9) \quad \dot{a}(\psi_n) \leq V(\psi_n)$$

が成立する。

(iii) 系 (3.1) の任意の解 x に対して

$$(3.10a) \quad \Delta V_n = V_n - V_{n-1} \leq 0 \quad (n=1, 2, \dots)$$

$$(3.10b) \quad V_n = V(\psi_n)$$

が成立する。

このとき系 (3.1) の零解は安定である。ただし \dot{a} は連続な狭義の増加関数で $\dot{a}(0) = 0$ を満足しているようなものである。

さらに, 式 (2.13) に対して次の定理を用意する。

定理 3.2^[4] 確率過程 $x(t)$ は式 (2.13) の解過程である。もし次のような性質をもつスカラー関数 $V(x)$ が存在するならば, 式 (2.13) でモデル化される確率システムの平衡状態は Lyapunov の意味で確率的に安定である。但し

$$(3.11a) \quad f(x) = f_0 x + o(|x|) \quad (x \rightarrow 0)$$

$$(3.11b) \quad g^2(x) = g_0^2 x^2 + o(x^2) \quad (x \rightarrow 0)$$

である。

(i) $V(x)$ は x について非負な連続関数であり, かつ $V(0) = 0$ である。

(ii) $LV \leq 0$ である。ただし

$$L = f(x) \frac{d}{dx} + \frac{1}{2} g^2(x) \frac{d^2}{dx^2}$$

である。

定理 3.2 の離散化モデルに対応するものは定理 3.1 より容易に導くことができるのでここでは割愛する。以上の準備のもとに, はじめに (3.1) の平衡点 $x_e = 1 - \frac{1}{a}$ の安定性について考えよう。変数変換

$$(3.12) \quad y_n = x_n - x_e$$

を行なうと式 (3.1) は

$$(3.13) \quad y_{n+1} = -a y_n^2 + (2-a) y_n$$

となる. y_n は x_n の平衡点 x_e からのずれを表わしている. いま Lyapunov 関数として

$$(3.14) \quad V(y_n) = |y_n|$$

を選ぼう. このとき

$$(3.15a) \quad \Delta V(y_n) = V(y_n) - V(y_{n-1}) = |\dot{f}(y_{n-1})| - |y_{n-1}|$$

ただし \dot{f} は

$$(3.15b) \quad \dot{f}(x) = -ax^2 + (2-a)x$$

なる写像である. 式 (3.13), (3.15) より $y_{n-1} > 0$ に対して

$$(3.16) \quad \Delta V_n = -ay_{n-1}^2 + (a-1)y_{n-1}$$

を得る. これから $1 < a < 2$ に対して $y=0$ の近傍において

$$(3.17) \quad \Delta V_n < 0$$

であることがわか. $y_{n-1} < 0$ に対しても式 (3.17) は成りたつことは容易にわかる. このことは平衡点より小さい解 x_n に対しては x_n は増大して平衡点に近づき, 平衡点より大きい x_n に対しては x_n は減少してやはり平衡点に近づくことを意味している. また定理 3.1 から平衡点は安定であることがいえる. $2 < a < 3$ に対しては $y_{n-1} > 0$ に対して前と同様に, 式 (3.13) において $y_n < 0$ であることに注意すると

$$(3.18) \quad \Delta V_n = ay_{n-1}^2 - (3-a)y_{n-1} \leq 0$$

が成りたつことがわかる. $y_{n-1} < 0$ に対しても同様である. しかし, 式 (3.18) より a が 3 を越えると式 (3.18) は成立しなくなることがわかる. このことは平衡点 x_e が不安定化したことを意味している.

以上の考察から, ここで考察している力学系においては安定な平衡点の不安定化がカオスの挙動を引き起こすということがわかる.

4. 環境外乱の影響による個体数変化

3 節での考察をもとに, 式 (2.13), (2.14) に対する解の挙動を平衡点の安定性の変化という観点から考察しよう. はじめに (2.13) の解について考えよう. 式 (2.13) の解は, $g \equiv 0$ なるとき, 初期値 $x(t_0) = x_0$ とすると

$$(4.1) \quad x(t) = \frac{\frac{x_0}{1-x_0} e^{a(t-t_0)}}{1 + \frac{x_0}{1-x_0} e^{a(t-t_0)}}$$

で与えられる. 式 (4.1) から平衡点は

$$(4.2) \quad x_e = 1$$

であることがわかる. 変換 $y = x - x_e$ を行なうと式 (2.13) より

$$(4.3) \quad dy = -ay(y+1)dt + g(y+1)dw(t)$$

を得る. 定理 3.2 を応用するため確率 Lyapunov 関数

$$(4.4) \quad V(y) = \frac{1}{2}y^2$$

を選ぼう. このとき, 式 (4.3) に対応する微分生応作用素 L は

$$(4.5) \quad L = -ay(y+1)\frac{d}{dy} + \frac{1}{2}g^2(y+1)\frac{d^2}{dy^2}$$

となるので

$$(4.6) \quad LV = -ay^2(1+y) + \frac{1}{2}g^2(1+y)$$

を得る. 式(4.6)より g が十分小さくて

$$(4.7) \quad LV \leq 0$$

が成り立つならば, 平衡解は Lyapunov の意味で確率的に安定であることがわかる. しかし, 外乱の雑音のレベルが大きくなると g の値が増大し, 式(4.7)は成立しなくなる.

いま g として具体的に

$$(4.8) \quad g = \sigma \quad (\sigma: \text{雑音の分散パラメータ})$$

とすると (付加雑音を意味する)

$$(4.9) \quad \frac{1}{2}\sigma^2 < ay^2(1+y)$$

に対して平衡解は不安定化する. また $g = \sigma\sqrt{x}$ とすると (これはパラメータ a が不規則にゆらいでいることを意味している), 式(4.6)は

$$(4.10) \quad LV = -ay^2(1+y) + \frac{1}{2}(1+y)\sigma^2$$

となり

$$(4.11) \quad \frac{1}{2}\sigma^2 > ay^2$$

に対して平衡解は不安定化する. 従っていずれの場合にも外乱としての雑音のレベルが大きくなると平衡解は不安定化することがわかる. 式(2.14)についても同様のことがいえる. このことから, 分散パラメータ σ が増大するにともなって平衡解は不安定化しカオスの挙動を発生させる役割を演じることがわかる.

5. 中点法による差分方程式の解

本節において, 方程式

$$(5.1) \quad \frac{dy}{dt} = y(1-y)$$

に対する中心差分をとる中点法を用いて構成される差分方程式

$$(5.2) \quad u_{n+1} = u_{n-1} + 2hu_n(1-u_n)$$

の発生する解について考察しよう. ただし初期値は

$$(5.3a) \quad u_0 = y_0$$

$$(5.3b) \quad u_1 = y_0 + hy_0(1-y_0)$$

で与えられているものとする. 式(5.1)の厳密解は

$$(5.4) \quad y(t) = \frac{\frac{y_0}{1-y_0}e^t}{1 + \frac{y_0}{1-y_0}e^t}$$

で与えられ平衡点は1である。ところが式(5.2), (5.3)の解を計算すると, 図5-(b)に示されているような解が発生する。この解は(ここでは $y_0=0.5, h=0.1$ として計算されている。)幻影解の一例であり, 前述の幻影解が差分間隔を細かくすることによって発生を防ぐことができる, すなわち, パラメータ a の値を小さくし解を安定化できるのに対し, この差分方程式の解は差分間隔 h をどのように選んでも幻影解の発生を防ぐことができない例である^{5) 8)}。

非線形系の数値計算においては, 離散化によってカオスが生じることは避けたいことである。その対策は次のようである。

- (i) Euler 法またはそれに準じた差分化を行なった場合, 差分間隔を十分小さくすることによってカオスの発生を避けることができる。どのくらい細かくするかは非線形性に依存する。
- (ii) 差分化または離散化による写像を1:1を保存するようにすれば, 1次元ではカオスは絶対起こらない。

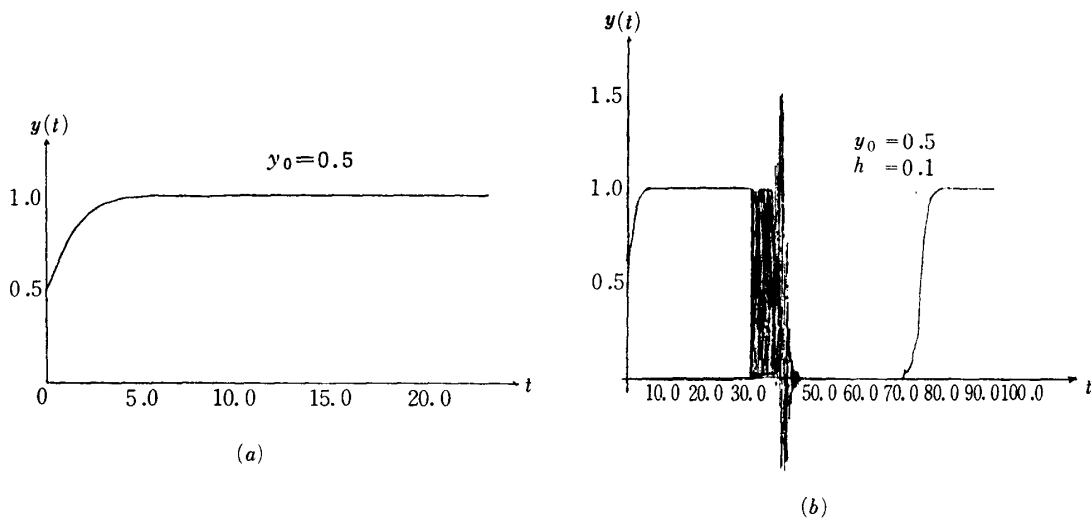


図-5

6. 結 語

ある種の生体の個体数変化を記述する方程式の挙動を平衡点を導出しその安定性について調べることによって考察した。3節において, 安定な平衡点が不安定化し対応する二つの安定な平衡点に分枝することが明らかにされカオスの挙動の発生メカニズムが解明されている。4節において, 確率 Lyapunov 関数を用いて環境外乱が正規性白色雑音によって特徴づけられる場合にシステムの挙動に与える影響について考察し分散パラメータが増大するにともなって平衡点が不安定化し確定系では未だカオスの挙動が発生しないパラメータ a の値に対してでもカオスの挙動が発生するようになることが明らかにされた。さらに5節において中心差分法による差分方程式が考察されており, この差分方程式はパラメータの選び方にかかわらず幻影解が発生することが報告されている。

謝 辞

文献を御教示くださった京都大学の山口昌哉先生に深甚の謝意を表します。

参考文献

- 1) H. Fujita and S. Utida ; The Effect of Population Pensity on the Growth of an Animal Population. Ecology Vol. 34 No. 3, 488-498 (1953)
- 2) T. Y. Li and J. A. Yorke; Period Three implies Chaos, Amer. Math. Monthly 82 985-992 (1975)
- 3) R. Thom; Structural Stability and Morphogenesis W. A. Benjamin Inc. (1975)
- 4) R. Z. Khas'minskii; On the stability of the trajectories of Markov processes. P. M. M. Vol 26, 1554-1565 (1962)
- 5) M. Yamaguchi and S. Ushiki: Chaos in Numerical Analysis of Ordinary Differential Equations Physica D (to appear)
- 6) Y. Sunahara; Chaos, Strange Attractors and Dynamic Evolutions 10th SICE Symposium on Control Theory (1981)
- 7) 砂原善文; 確率システム理論 電子通信学会 情報とシステムシリーズ (1979)
- 8) 山口昌哉; カオスとは何か—新しい不安定性の研究, 自動制御技術 前刷 日本自動制御協会 (1980)
- 9) 山口昌哉; 無限の分枝—カオス 数学セミナー増刊 “非線形現象の数学 13—30 (1980)
- 10) 高橋陽一郎; カオス, 周期点, エントロピー——次元力学系のエルゴード理論 日本物理学会誌 Vol. 35, No. 2 (1980)
- 11) 高橋陽一郎; カオスの一側面 岩波 科学 Vol. 50, No. 10 (1980)
- 12) 鈴木千里; カオスの周辺 SICE非線形システムの線形化法委員会資料 (1980.7.17)
- 13) 新田克巳; 生態系におけるゆらぎ 数理科学, No. 188 (1979)
- 14) 砂原善文 朝倉俊行 太田垣博一; 非線形確率システムにおけるカオスの挙動の存在と発生条件について; 機論 (in preparation)

On the Analysis of Chaotic Behaviour of Population Dynamics

Hirokazu OHTAGAKI

*Department of Electronic Science, Okayama University of
Science, Ridai-cho 1-1 Okayama 700, Japan*

(Received September 25, 1981)

A first order nonlinear difference equation which describes the transition of biological populations are considered. Such a dynamics has the exquisite fine structure of the chaotic behaviour. The purpose of this paper is to clarify the mechanism of occurrence of chaotic behaviour.