May-Leonard の 3 種競争系

園田　夏紀

芝浦工業大学 数理科学研究会

2019/11/01

ある日数理研の先輩に微分方程式はどこで使えるか質問をし, てその答えの 1 つとして **Lotka-volterra** の方程式があった. その内容にとても興味を持ち, 今回の研究テーマにしようと思った. また, **May-Leonard** の **3** 種競争系は **Lotka-volterra** の方程式の応用であり, とても面白いものだと感じた.

- 未知数が複数個ある微分方程式を連立微分方程式という.
- 平衡点とは, どのようなときに個体数が増えも減りもしない, つまり $\dfrac{dx}{dt} = 0. \dfrac{dy}{dt} = 0$ を表す点のことである.
- アイソクライン (等傾斜線) とは, $\dfrac{dx}{dt} = 0. \dfrac{dy}{dt} = 0$ を満たす直線を使って, $x_{(t)}, y_{(t)}$ がどのような振る舞いを起こしているか概略的に知ることができる.

2 種 Lotka-Volterra 競争モデル

2 つの種が共通の資源を求めて競争関係に ある場合の最も単純なモデルとして, Lotka-Volterra の競争方程式がある.

$$\frac{dn_1}{dt} = (\epsilon_1 - \mu_{11}n_1 - \mu_{12}n_2)n_1$$
$$\frac{dn_2}{dt} = (\epsilon_2 - \mu_{21}n_1 - \mu_{22}n_2)n_2$$

文字	名前
ϵ_1, ϵ_2	内的自然増加率
μ_{11}, μ_{22}	種内競争係数 I
$\mu 12, \mu 21$	種間競争係数

この式の解は陽に定まってないが, (n_1, n_2) 平面にアイソクラインの方法にもとずいて描かれた相図から解の定性的な性質がわかる.

2 種 Lotka-Volterra 競争モデル

2 種 Lotka-Volterra 競争モデル

$\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} > \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} < \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$ のとき, 平衡点 $(\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}}, 0)$ に近づいて, 種 1 だけが生き残る.

$\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} > \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} < \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$ のとき, 平衡点 $(\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}}, 0)$ に近づいて, 種 1 だけが生き残る.
$\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} < \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} > \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$ のとき, 平衡点 $(0, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}})$ に近づき, 種 2 だけが生き残る.

$\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} > \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} < \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$ のとき, 平衡点 $(\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}}, 0)$ に近づいて, 種 1 だけが生き残る.
$\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} < \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} > \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$ のとき, 平衡点 $(0, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}})$ に近づき, 種 2 だけが生き残る.
$\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} < \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} < \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$ のとき, 平衡点 $(\frac{\epsilon_1\mu_{22}-\epsilon_2\mu_{12}}{\mu_{11}\mu_{22}-\mu_{12}\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2\mu_{11}-\epsilon_2\mu_{21}}{\mu_{11}\mu_{22}-\mu_{12}\mu_{21}})$ に近づき, 2 種共に生き残る.

$\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} > \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} < \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$ のとき, 平衡点 $(\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}}, 0)$ に近づいて, 種 1 だけが生き残る.
$\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} < \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} > \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$ のとき, 平衡点 $(0, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}})$ に近づき, 種 2 だけが生き残る.
$\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} < \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} < \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$ のとき, 平衡点 $(\frac{\epsilon_1\mu_{22}-\epsilon_2\mu_{12}}{\mu_{11}\mu_{22}-\mu_{12}\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2\mu_{11}-\epsilon_2\mu_{21}}{\mu_{11}\mu_{22}-\mu_{12}\mu_{21}})$ に近づき, 2 種共に生き残る.
$\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} > \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} > \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$ のとき, 初期値に依存してどちらか 1 種が生き残る.

Gause の競争排他則

両者の種内競争係数の積が種間競争係数を上回るとき ($\mu_{11}\mu_{22} > \mu_{12}\mu_{21}$), 2 種は共存できる. しかし, 一般に 2 つの種が同じ場所で同じような生活様式をとっていると種間競争が激しくなるので種間競争係数が種内競争係数を上回る可能性が高い. 実際, 生態的に似た近縁の 2 種は同じ場所に共存することはできないという Gause の競争排他則が支持されている.

Lotka-Volterra の競争モデル (1 被食者-1 捕食者)

1 被食者-1 捕食者の関係を表す方程式として

$$\begin{cases} \dfrac{n_1}{dt} = \epsilon_1 n_1 - \mu_{12} n_1 n_2 \\ \dfrac{n_2}{dt} = \mu'_{12} n_1 n_2 - \mu_{22} n_2 \end{cases}$$

がある. ここで 4 つの係数 $\epsilon_1, \mu_{12}, \mu'_{12}, \mu_{22}$ は正の実数のパラメータである.

Lotka-Volterra の競争モデル (1 被食者-1 捕食者)

$$\boxed{\text{被食者が自然増殖して増えていく}}$$

$$\downarrow$$

被食者が自然増殖して増えていく

↓

それを餌とする捕食者も増殖

↓

被食者が自然増殖して増えていく

↓

それを餌とする捕食者も増殖

↓

捕食者が増殖したことによって被食者が減少

↓

被食者が自然増殖して増えていく

↓

それを餌とする捕食者も増殖

↓

捕食者が増殖したことによって被食者が減少

↓

被食者が減少したことによって捕食者も減少

↓

Lotka-Volterra の競争モデル (1 被食者-1 捕食者)

被食者が自然増殖して増えていく

↓

それを餌とする捕食者も増殖

↓

捕食者が増殖したことによって被食者が減少

↓

被食者が減少したことによって捕食者も減少

↓

捕食者が減少したこによって被食者が増える

競争種が 3 種からなる Lotka-Volterra 系

$$\begin{cases} \dfrac{dn_1}{dt} = (\epsilon_1 - \mu_{11}n_1 - \mu_{12}n_2 - \mu_{13}n_3)n_1 \\ \dfrac{dn_2}{dt} = (\epsilon_2 - \mu_{22}n_2 - \mu_{23}n_3 - \mu_{21}n_1)n_2 \\ \dfrac{dn_3}{dt} = (\epsilon_3 - \mu_{33}n_3 - \mu_{31}n_1 - \mu_{32}n_2)n_3 \end{cases}$$

がある.

競争種が 3 種からなる Lotka-Volterra 系

$$\begin{cases} \dfrac{dn_1}{dt} = (\epsilon_1 - \mu_{11}n_1 - \mu_{12}n_2 - \mu_{13}n_3)n_1 \\ \dfrac{dn_2}{dt} = (\epsilon_2 - \mu_{22}n_2 - \mu_{23}n_3 - \mu_{21}n_1)n_2 \\ \dfrac{dn_3}{dt} = (\epsilon_3 - \mu_{33}n_3 - \mu_{31}n_1 - \mu_{32}n_2)n_3 \end{cases}$$

がある. 以下, 添え字 i は 3 を法とする. 上式の特別な場合として $\epsilon_i = 1, \mu_{ii} = 1, \mu_{ii+1} = \alpha, \mu_{ii+2} = \beta, 0 < \beta < 1 < \alpha, \alpha + \beta > 2$ の場合を考える. この場合, 種 1 より種 2 が強く, 種 2 より種 3 が強く, 種 3 より種 1 が強い. 平衡点は $E_0 = (0, 0, 0)$, $E_1 = (1, 0, 0)$, $E_2 = (0, 1, 0)$, $E_3 = (0, 0, 1)$, $E_* = (\frac{1}{1+\alpha+\beta}, \frac{1}{1+\alpha+\beta}, \frac{1}{1+\alpha+\beta})$ の 5 つである.

$0 < n_i \ll n_{i+1}, n_{i+2}$ のときの (n_{i+1}, n_{1+2}) 平面の中の軌道に注目する. この場合, パラメータの値は $\frac{\epsilon_i}{\mu_{ii}} < \frac{\epsilon_{i+1}}{\mu_{i+1i}}, \frac{\epsilon_{i+1}}{\mu_{i+1i+1}} > \frac{\epsilon_i}{\mu_{ii+1}}$ を満たしており,
$n_{i+1} \leq 0, n_{i+2} > 0, 0 < n_i \ll n_{i+1}, n_{i+2}$ から出発した軌道は常に平衡点 E_{i+2} に向かって近づいていく.

$0 < n_i \ll n_{i+1}, n_{i+2}$ のときの (n_{i+1}, n_{1+2}) 平面の中の軌道に注目する. この場合, パラメータの値は $\frac{\epsilon_i}{\mu_{ii}} < \frac{\epsilon_{i+1}}{\mu_{i+1i}}, \frac{\epsilon_{i+1}}{\mu_{i+1i+1}} > \frac{\epsilon_i}{\mu_{ii+1}}$ を満たしており,
$n_{i+1} \leq 0, n_{i+2} > 0, 0 < n_i \ll n_{i+1}, n_{i+2}$ から出発した軌道は常に平衡点 E_{i+2} に向かって近づいていく.
これは 2 種の Lotka-Volterra の方程式と違い境界上にある平衡点に近づいていくのではなく, E_0, E_* を除く平衡点の間を経めぐるようにして変動する.

今後の課題

今回は May-Leonard の 3 種競争系の簡単な説明しか出来なか. だから次までにこの完全な証明を理解したい. また, Lotka-volterra の方程式を今回は 3 種間に応用したが, 次は n 種間に応用したものを考えたい.

参考文献

甘利　俊一, 重定南奈子,　石井　一成, 太 地武, 弓場　美裕
生命・生物科学の数理, 岩波書店, 1993.

堀畑和弘, 長谷川浩司, 常微分方程式の新しい教科書, 2016

https://en.wikipedia.org/wiki/Lotka-Volterra_equations