

# May-Leonard の 3 種競争系 ・ 改

芝浦工業大学 数理科学研究会  
BV19035 園田 夏紀

2020 年 12 月 31 日

## 目次

1	研究背景	1
2	連立微分方程式	1
3	2種 Lotka-Volterra 競争モデル	1
4	Lotka-Volterra の競争モデル (1 被食者-1 捕食者)	1
5	Lotka-Volterra の方程式	1
6	May-Leonard の 3 種競争系	3
7	解の安定性の解析	3
8	今後の課題	4

# 1 研究背景

ある日数理研の先輩に微分方程式はどこで使えるの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。その内容にとっても興味を持ち、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。

## 2 連立微分方程式

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  $\frac{dx}{dt} = 0, \frac{dy}{dt} = 0$  を表す点のことである。アイソクライン (等傾斜線) とは、 $\frac{dx}{dt} = 0, \frac{dy}{dt} = 0$  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。

## 3 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

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

がある。ここで、 $\epsilon_1, \epsilon_2$  を内的自然増加率、 $\mu_{11}, \mu_{22}$  を種内競争係数、 $\mu_{12}, \mu_{21}$  を種間競争係数 ( $\mu_{ij}$  は競争によって種  $j$  が種  $i$  の増殖率を減少させる効果) とする。

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。ここでは  $\frac{\epsilon_1}{\mu_{11}} < \frac{\epsilon_2}{\mu_{21}}, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}} > \frac{\epsilon_1}{\mu_{12}}$  のときを考える。このとき、解は  $t \rightarrow \infty$  で平衡点  $(0, \frac{\epsilon_2}{\mu_{22}})$  に近づき、種 2 だけが生き残る。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。

## 4 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

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{dt} = \epsilon_1 n_1 - \mu_{12} n_1 n_2 \\ \frac{dn_2}{dt} = \mu'_{12} n_1 n_2 - \mu_{22} n_2 \end{cases}$$

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、被食者と捕食者の個体数変動パターンの一つの例として、被食者が自然増殖して増えていくとそれを餌とする捕食者も増殖し、捕食者が増殖したことによって被食頻度が増えて被食者が減少し、被食者が減少したことによってそれを餌とする捕食者も減少し、捕食者が減少したことによって被食者の自然増殖数が被食頻度を上回って被食者が増え、そして最初に戻り、このような形で被食者と捕食者が交互に増減し続けることが考えられる。

## 5 Lotka-Volterra の方程式

パラメータが全て 1 の場合を考える。つまり、

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-y) \\ \frac{dy}{dt} = -y(1-x) \end{cases} \quad (1)$$

を考える. これの第1象限  $x > 0, y > 0$  で Lotka-Volterra の方程式を考えると, その第1積分  $E$  は次の式で与えられる  $E_{(x,y)} = -\log x - \log y + x + y$  第1積分  $E = C$  (定数) となることを使って, 解の概略を調べる. 便利のため,  $X = x - \log x, Y = y - \log y$  とおく.  $x > 0$  における  $X$  のグラフは次のようになり,  $Y$  も同様である.

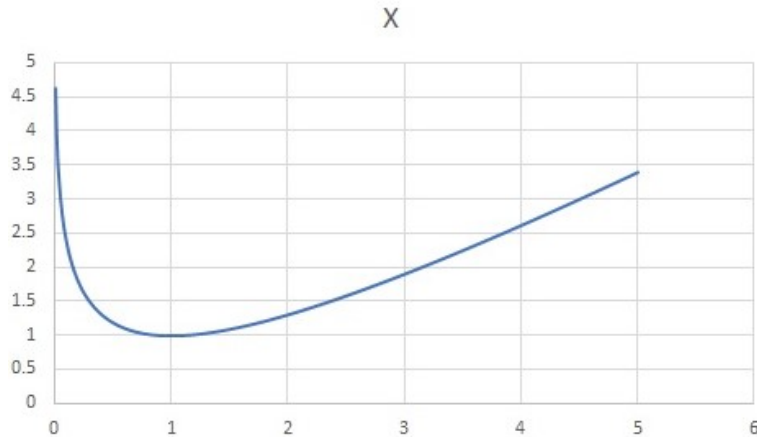


図 1:  $X = x - \log x$  のグラフ

解曲線の条件  $E_{(x,y)} = C$  は  $X + Y = C$  で表される. また, 第1象限における平衡点  $(x,y) = (1,1)$  は  $(X,Y) = (1,1)$  を満たす.  $1 \leq X < \infty, 1 \leq Y < \infty$  より

- $C < 1$  のとき, それを満たす  $(X,Y)$  はない.
- $C = 1$  のとき,  $(X,Y) = (1,1)$  に限る.

そして,  $C > 1$  のとき, 次のようにして解曲線を描くことができる. 解曲線が閉曲線で平衡点を含まなければ解は周期的になる. 解  $x$  に対し,  $T \neq 0$  (周期) があって,  $x_{(t+T)} = x_{(t)}$  となるから, 平衡点  $(1,1)$  を通らなければ解は周期的になる.

$1 \leq X, 1 \leq Y, X + Y = C$  より  $X$  が  $1$  から  $C - 1$  まで動くとき,  $Y$  は  $C - 1$  から  $1$  まで動く. 図1を参考にすると, 2つの正の数  $\alpha < 1 < \beta$  があって,  $C - 1 = \alpha - \log \alpha = \beta - \log \beta$  となる.

よって,  $X$  が  $1$  から  $C - 1$  まで変化するとき,  $x$  は  $1$  から  $\alpha$  までと  $1$  から  $\beta$  まで変化する.

このとき,  $Y$  は  $C - 1$  から  $1$  まで変化するが,  $X$  に対応して  $x$  が変化すると, それぞれの場合に,  $y$  は  $\alpha$  から  $1$  までと  $\beta$  から  $1$  まで変化する. したがって,  $x$  と  $y$  は4通りの動き方をし, 解曲線は以下ようになる

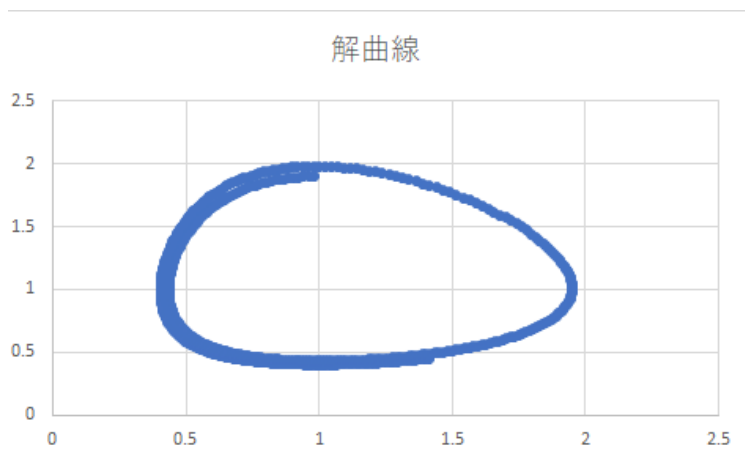


図 2: 解曲線

最後に解曲線上の解の動きについて調べる. (1) の右辺に着目して第 1 象限を 4 つに分け, 各々での  $(x', y')$  を調べる. 解曲線の接ベクトルの向きは以下の表のようになり, 解は解曲線上を反時計回りに動くことがわかる.

$(x, y)$	$(x', y')$
$1 < x, 1 < y$	$(-+)$
$0 < x < 1, 1 < y$	$(--)$
$0 < x < 1, 0 < y < 1$	$(+-)$
$1 < x, 0 < y < 1$	$(++)$

## 6 May-Leonard の 3 種競争系

競争種が 3 種からなる Lotka-Volterra 系

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

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  $\epsilon_i = 1, \mu_{ii} = 1, \mu_{i+1} = \alpha, \mu_{i+2} = \beta, 0 < \beta < 1 < \alpha, \alpha + \beta > 2$  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  $(n_{i+1}, n_{i+2})$  平面の中の軌道に注目するとき,

$$\begin{cases} \frac{dn_{i+1}}{dt} = (\epsilon_{i+1} - \mu_{i+1,i+1}n_{i+1} - \mu_{i+1,i+2}n_{i+2})n_{i+1} \\ \frac{dn_{i+2}}{dt} = (\epsilon_{i+2} - \mu_{i+2,i+1}n_{i+1} - \mu_{i+2,i+2}n_{i+2})n_{i+2} \end{cases}$$

としてみれる. この場合, パラメータの値は  $\frac{\epsilon_i}{\mu_{ii}} < \frac{\epsilon_{i+1}}{\mu_{i+1,i+1}}, \frac{\epsilon_{i+1}}{\mu_{i+1,i+1}} > \frac{\epsilon_i}{\mu_{ii+1}}$  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めぐるようにして変動する.

## 7 解の安定性の解析

前章で扱った連立微分方程式の解の安定性を考える. 方法としては, 各不動点での線形化方程式を求め, そこから, 線形化行列を求める. 個の線形化行列は不動点を原点に平行移動して, 考える.

**定理 7.1.** ある不動点での線形化行列の固有値により以下のように分類される

- すべての固有値の実部が負  $\implies$  その不動点は漸近安定
- 固有値の実部が正のものがある  $\implies$  その不動点是不安定

まず, 線形化方程式を求めていく.

$$\begin{pmatrix} n_1 \frac{\partial n_1}{\partial t}(0, 0, 0) + n_2 \frac{\partial n_1}{\partial t}(0, 0, 0) + n_3 \frac{\partial n_1}{\partial t}(0, 0, 0) \\ n_1 \frac{\partial n_2}{\partial t}(0, 0, 0) + n_2 \frac{\partial n_2}{\partial t}(0, 0, 0) + n_3 \frac{\partial n_2}{\partial t}(0, 0, 0) \\ n_1 \frac{\partial n_3}{\partial t}(0, 0, 0) + n_2 \frac{\partial n_3}{\partial t}(0, 0, 0) + n_3 \frac{\partial n_3}{\partial t}(0, 0, 0) \end{pmatrix}$$

これを計算して,

$$\begin{pmatrix} n_1 \epsilon_1 \\ n_2 \epsilon_2 \\ n_3 \epsilon_3 \end{pmatrix}$$

を得る. ここで  $N_{(t)}$  を  $(n_1, n_2, n_3)^T$  とおくと, 原点での線形化方程式を

$$\frac{d}{dt} N_{(t)} = \begin{cases} \epsilon_1 n_1 + 0 + 0 \\ 0 + \epsilon_2 n_2 + 0 \\ 0 + 0 + \epsilon_3 n_3 \end{cases}$$

とおくと, 線形化行列として,

$$A = \begin{pmatrix} \epsilon_1 & 0 & 0 \\ 0 & \epsilon_2 & 0 \\ 0 & 0 & \epsilon_3 \end{pmatrix}$$

を得る. この  $A$  の固有値を求めることで, この方程式の不動点での解の安定性を求める.  $E$  を単位行列として

$$\begin{aligned} & \|A - \lambda E\| = 0 \\ \Rightarrow & \left\| \begin{pmatrix} \epsilon_1 - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & \epsilon_2 - \lambda & 0 \\ 0 & 0 & \epsilon_3 - \lambda \end{pmatrix} \right\| = 0 \\ \Rightarrow & (\epsilon_1 - \lambda)(\epsilon_2 - \lambda)(\epsilon_3 - \lambda) = 0 \\ & \therefore \lambda = \epsilon_1, \epsilon_2, \epsilon_3 \end{aligned}$$

いま,  $\epsilon_i$ , ( $i = 1, 2, 3$ ) は正の実数だから, この方程式は不動点で不安定である. したがって,  $\epsilon_i = 1$  ( $i = 1, 2, 3$ ) 以外の場合についての安定性が考察できた.

## 8 今後の課題

今回, 去年に続いて May-Leonaard の 3 種競争系について研究を進めた. 今年は大学の図書館が利用できなかったため必要な文献が手に入らず, 不動点における安定性解析しかできなかった. 次回は, この問題の解の挙動を様々な場合について考察したい. また, 3 以上の自然数  $n$  種間における不動点の安定性の解析を行いたい.

## 参考文献

- [1] 甘利俊一, 重定南奈子, 石井一成, 太こ地武, 弓場美裕, 生命・生物科学の数理, 岩波書店, 1993.
- [2] 堀畑和弘, 長谷川浩司, 常微分方程式の新しい教科書, 2016

サイト名:趣味の大学数学

<https://math-fun.net/20180720/844/>

閲覧日 2020 年 12 月 31 日