

May-Leonard の 3 種競争系 ・ 改 (II)

芝浦工業大学 数理科学研究会
BV19035 園田 夏紀

2021 年 11 月 4 日

目次

1	研究背景	1
2	用語説明	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	2
6	May-Leonard の 3 種競争系	3
7	解の安定性の解析	3
8	一般 Lotka-Volterra 競争系	4
8.1	消費型競争	4
9	今後の課題	6

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 用語説明

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。

アトラクター領域とは周りの解軌道を引き寄せる領域であり、吸引集合とも呼ばれる。

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、 ϵ_1, ϵ_2 を内的自然増加率、 μ_{11}, μ_{22} を種内競争係数、 μ_{12}, μ_{21} を種間競争係数 (μ_{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き、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。

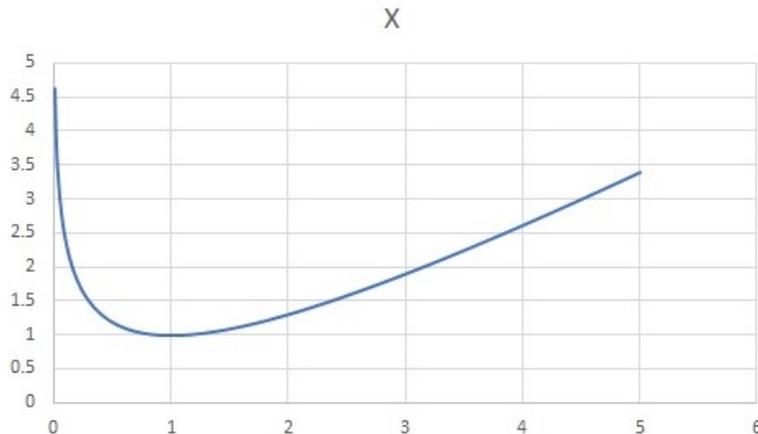


図 1: $X = x - \log x$ のグラフ

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 α までと 1 から β 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 α から 1 までと β 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

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

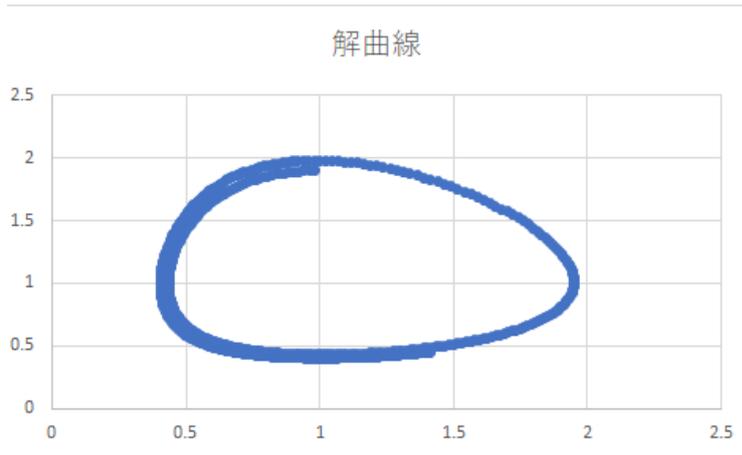


図 2: 解曲線

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 $\epsilon_i = 1, \mu_{ii} = 1, \mu_{ii+1} = \alpha, \mu_{ii+2} = \beta, 0 < \beta < 1 < \alpha, \alpha + \beta > 2$ 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_{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 $\frac{\epsilon_i}{\mu_{ii}} < \frac{\epsilon_{i+1}}{\mu_{i+1,i}}, \frac{\epsilon_{i+1}}{\mu_{i+1,i+1}} > \frac{\epsilon_i}{\mu_{ii+1}}$ 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巡るようにならざるを得ない。

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。個々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 その不動点は不安定

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、 ϵ_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 一般 Lotka-Volterra 競争系

種類 N からなる一般一般 Lotka-Volterra 競争系は次式で与えられる。

$$\frac{dn_i}{dt} = \left(\epsilon - \sum_{j=1}^N \mu_{ij} n_j \right) n_i \equiv f_i(n_1, n_2, \dots, n_N) n_i \quad (2)$$

ただし、 $\epsilon_i > 0$, $\mu_{ij} > 0$. 2 には一般に非負の安定な平衡解が複数個存在し、それを囲むアトラクター域が N 次元空間の中を複雑に分解していると考えられる。 $N \geq 4$ になると不規則な変動を続けるカオス解が出現する場合もあり、2 の解の性質を解析的に調べることは一般には不可能である。しかし、周期解やカオス解は限られたパラメータの値に対して表れるものなので、パラメータの値を現実の競争系を反映したものを選べば、解の性質も限定されてくるものと期待できる。

現実の競争の機構は大きく消費型競争と干渉型競争の二つに分けられる。ここでは消費型競争について調べる。

8.1 消費型競争

消費型競争とは、いくつかの種が互いに共通の資源(餌、棲む場所、など)を消費しているときに、資源の利用分が低下することによっておこる間接的競争をいう。

消費型競争に関する MacArthur-Levins のニッチ分割モデルは、基本方程式として 2 式の Lotka-Volterra モデルを用いる。ただし、係数 ϵ_i, μ_{ij} の間に次の条件が課せられる。

$$\mu_{ij} = \int u_i(x)u_j(x)dx \quad (3)$$

$$\epsilon_i = \int K(x)u_i(x)dx \quad (4)$$

ここに $K(x)$ は資源関数, $u_i(x)$ は資源利用関数とよばれる。 $K(x)$ は資源 x が単位時間に供給される量を表す。また, $u_i(x)$ は i 番目の種の 1 個体が単位時間に資源 x を消費する速度を表す。例えば, i 種と j 種が同時に資源を消費すれば, 取り合いになるそこで, 競争係数 μ_{ij} は (3) のように二つの資源利用関数の重なった部分の積分と表わされると仮定する。また, 内的自然増加率 ϵ_i は, 単位時間に利用する資源の量と比例関係にあると考えて, 資源供給量 $K(x)$ とそれを i 種が消費する速度 u_i との積の x に関する積分量である (4) が用いられる。MacArthur&Levins は, 資源の量と消費者の数がともに Lotka-Volterra の方程式にしたがって変化し, しかも資源のダイナミックスが消費者のそれと比べて十分速いとすると (3, 4) が近似的に導かれることを示している。

定理 8.1. 任意の正の初期値から出発した消費型競争 (2), (3), (4) の解は常にただ一つの安定な平衡点に近づいていく。

証明. $f_i = \epsilon_i - \sum \mu_{ij}n_j^* = 0$ を満たす平衡点を n^* と表す。 μ_{ij} を係数とする $(n_i - n_i^*)$ の二次形式を $V(t)$ とおくと, $V(t)$ は正定値であることが次の変形により分かる。

$$\begin{aligned} V(t) &= \sum_{i,j=1}^N (n_i - n_i^*)\mu_{ij}(n_j - n_j^*) = \int \sum_{i,j=1}^N (n_i - n_i^*)u_i(n_j - n_j^*)u_j dx \\ &= \int \left(\sum_{i,j=1}^N (n_i - n_i^*)u_i \right)^2 dx \geq 0 \end{aligned}$$

また, 任意の自然数 n において $\sum_{i,j=1}^N d_i a_{ij} n_i n_j < 0$ が成り立つような正の実数 d_i が存在とき, Lotka-Volterra の方程式は N 次元ユークリッド空間の正の部分において大域安定な平衡点を持つことが成り立つ。上の式で $d_i = 1, a_{ij} = -\mu_{ij}, n_i = (n_i - n_i^*)$ と置いた式に等しい。したがって (2), (3), (4) には大域安定な平衡点が存在する。□

上の定理に生物学的な意味付けをするために, $V(t)$ に定数として

$$Q_0 = \int \left(K(x)^2 - \left(\sum_{i=1}^N n_i^* u_i \right)^2 \right) dx$$

を加えた関数 $Q(t)$ を導入する。つまり,

$$Q(t) = V(t) + Q_0$$

である。これは, (3), (4) と平衡点の条件 $\epsilon_i - \sum \mu_{ij}n_j^* = 0$ を用いると,

$$Q(t) = \int \left(K(x) - \sum u_i(x)n_i \right)^2 dx$$

とように変形される。この式から, $Q(t)$ は資源供給速度 $K(x)$ とそれを実際に消費する速度 $\sum u_i(x)n_i$ の差を表す指標になっていることが分かる。この $Q(t)$ を軌道に沿って時間微分すると,

$$\frac{dQ(t)}{dt} = -2 \sum_{i=1}^N n_i \left(\epsilon_i - \sum_{i=1}^N n_j \mu_{ij} \right)^2 \leq 0 \quad (5)$$

となり, $Q(t)$ は単調減少関数となり, $t \rightarrow \infty$ で $\epsilon_i - \sum_{i=1}^N n_j \mu_{ij} = 0$ または, $n_i = 0$ を満たす (2) の平衡点の 1 つに漸近する。定理 8.1 からその平衡点は大域安定であるから一意に定まる。こうして, 消費型競争系は単位時間に供給される資源量とそれを消費する量の差が単調に減少する方向へと変化し, やがて到達する平衡点では生き残っている種が与えられた資源を最大限に利用していることが示された。

9 今後の課題

今回も一昨年, 去年に引き続き Lotka-Volterra の競争系について調べた. 以前までの 3 種間の競争系よりも一般的な N 種間の競争系について学ぶことができた. 今回扱った消費型競争とは別に干渉型競争モデルもとても興味深い内容だったから, いつかその内容を人に説明できるくらいに理解したいと思った. また, Lotka-Volterra の競争系についての理論的な解の性質を調べたから具体例を自分で作って数値実験などのやってみたいと思った.

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
- [3] 船越満明, 非線形科学入門 カオス, , 朝倉書店, 2015

サイト名:趣味の大学数学

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

閲覧日 2021 年 11 月 4 日