数理解析研究所講究録
第457巻 1982年 75-91

競争型反応－拡散方程式系の棲み分け解について

広大 工　岸本一男
広大 理　三村昌泰
熊大 理　吉田 清

自然界において同じ地域に近縁種の生物が競争によって、ある種が他の種に時間的に置き換わったり（succession），地域を棲み分けて共存したり（segregation）している例は数多く報告されている。本稿では、Lotka [5]，Volterra [12]，Gause [2] 等が提出した競争型力学系に拡散効果を結合した簡単な反応－拡散方程式系モデルを用いて上の問題を、特に時間的－空間的棲み分け現象を中心に論じたい。

§1　問題の設定

競争する2種の力学系モデルを最初に導出したのは，Lotka [5]，Volterra [12] そして Gause [2] であろう。このモデルは，u，v を生物個体数とする時、

$$(1)\quad \begin{cases} u_t = (c_1 - a_{11}u - a_{12}v)u \\ v_t = (c_2 - a_{21}u - a_{22}v)v \end{cases}$$

と表わされる。但し c_i は内的増殖係数，a_{ii} は種内競争係数，a_{ij} $(i \neq j)$ は種間競争係数と呼ばれている正定数である（$i=1, 2$）。さて方程式系（1）には高々4つの定常点：

$(0, 0)$，$\left(\frac{c_1}{a_{11}}, 0\right)$，$\left(0, \frac{c_2}{a_{22}}\right)$，$(\bar{u}, \bar{v}) =$

$$\left(\frac{c_1 a_{22} - c_2 a_{12}}{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}}, \frac{c_2 a_{11} - c_1 a_{21}}{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}} \right)$$

があることは容易にわかる。系（1）においては $(0, 0)$ は常に不安定定常点であるが，他の3つの定常点は次の条件（2）（3）で分類される。

$$(2)\qquad \frac{a_{11}}{a_{21}} > \frac{c_1}{c_2} > \frac{a_{12}}{a_{22}} \quad \text{（共存条件）}$$

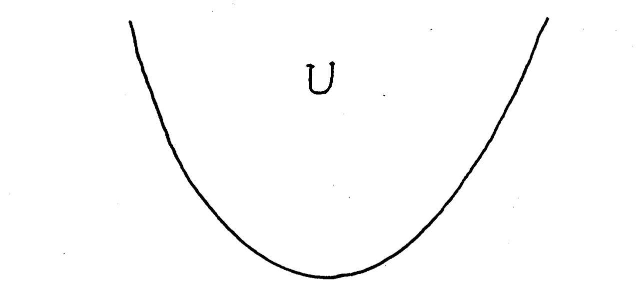
が成立する時 $(\bar{u}, \bar{v})$ は安定で他の定常点は不安定である。このことは生態学的には、才1種（u）と才2種（v）の共存が実現することを意味する。一方

$$(3)\qquad \frac{a_{11}}{a_{21}} < \frac{c_1}{c_2} < \frac{a_{12}}{a_{22}} \quad \text{（一方死滅の条件）}$$

の場合 $(\frac{c_1}{a_{11}}, 0)$ と $(0, \frac{c_2}{a_{22}})$ は安定で他の定常点は不安定である。このことはどちらか一方の種のみが生き残ることを意味し、どちらが生き残るかは初期状態による。さて系（1）に拡散がともなう場合を考えよう。Shigesada, Kawasaki & Teramoto [11] は、森下の環境密度理論にもとづいて以下の方程式系（4）を提出し、零流束条件の下に（以下本稿では、いつもこの条件を果す）棲み分けの問題を考察した。

$$
(4) \quad \begin{cases} u_t = [\{(d_1 + \alpha_1 u + \beta_1 v)u\}_x + \gamma_1 U_x]_x + (c_1 - a_{11}u - a_{12}v)u \\ v_t = [\{(d_2 + \beta_2 u + \alpha_2 v)v\}_x + \gamma_2 U_x]_x + (c_2 - a_{21}u - a_{22}v)v \end{cases} .
$$

但し d_i は拡散係数，α_i は種内個体群圧力係数，β_i は種間個体群圧力係数と呼ばれる正定数，γ_i は非負定数，U は環境ポテンシャルと呼ばれる x の関数である。



彼等は種間個体群圧力係数を正（$\beta > 0$）とし、環境ポテンシ

ャルが上のような場合、一方死滅の条件（3）の下で時間的定常な空間的棲み分け解の存在を数値的に示した。一方 Mimura と Kawasaki [8] は環境が一様（すなわち，U＝定数）でも共存条件（2）のもとでは種間個体群圧力がある程度大きければ時間的定常な空間的棲み分け解が存在することを分岐理論を用いて示した。（図1を参照）

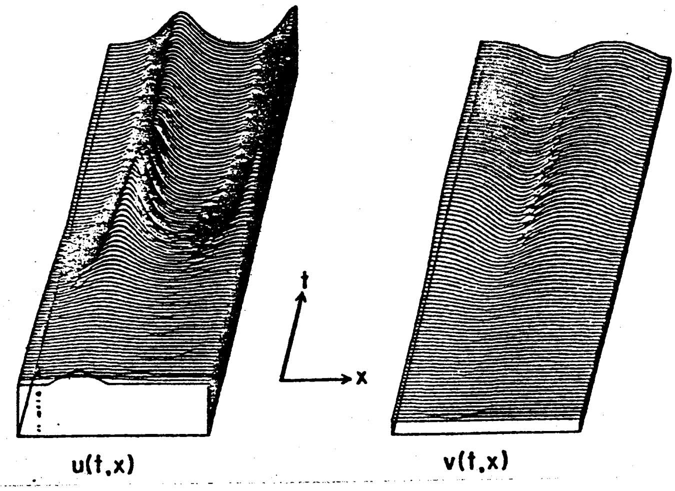


図1

更に Mimura [9] は [8] と同じ状況の下でいずれかの拡散係数が小さい時，特異摂動論を用いて明確な棲み分け現象を示す安定な定常解の存在を示した。以上の結果から種間個体群圧力の強さは、二種に棲み分けが起こる重用な要因の一つと考えられる。そこで次のような疑問が起こる。

問題　個体群圧力のない競争 n 種

$$(5)\quad \begin{cases} (u_i)_t = d_i (u_i)_{xx} + \left(c_i - \sum_{j=1}^{n} a_{ij} u_j\right) u_i & \text{in } (0,\infty)\times(0,\pi) \\ (u_i)_x(t,0) = (u_i)_x(t,\pi), & t>0,\ i=1,2,\cdots,n \end{cases}$$

に安定な棲み分け解が存在するだろうか？

この問題に対する最初の答は Kishimoto [3] による。$n=2$ のとき，時間的あるいは空間的棲み分け解があるとすれば，それは不安定である。つまり個体群圧力のない2種系では棲み分け現象が実現しないのである。それでは $n \geq 3$ ではどうであろうか？ $n=3$ の時 Kishimoto [4] は適当な係数 d_i, c_i, a_{ij} のもとで拡散不安定性により安定な空間的棲み分け定常解が存在することを示した。こうして通常拡散する3種系では適当な条件のもとで空間的棲み分け現象を示すことがあることが分った。そこで我々の疑問は $n=4$ の時にはどの様な現象が現われるかを調べることである。

§2　時間的－空間的棲み分け現象を示すモデルの構成法

今まで述べてきたように $n=3$ までの状況はおよそ分った。そこで $n=4$ とした時これまでと違った様相をを示す，つま

り、この節の表題にあるような現象を示すモデルがあるのではないかと期待される。まず3種（u_1, u_2, u_3）に対する3常微分方程式系

$$(6) \qquad \frac{du_i}{dt} = \left(c_i - \sum_{j=1}^{3} a_{ij} u_j\right) u_i \qquad (i=1,2,3)$$

を用意する。そこでこれら3種が3すくみ状態になるように係数を選んでおく。これは2種のみが共存する定常点はなく一種のみが生き残る定常点：$P_1 = \left(\frac{c_1}{a_{11}}, 0, 0\right)$, $P_2 = \left(0, \frac{c_2}{a_{22}}, 0\right)$ $P_3 = \left(0, 0, \frac{c_3}{a_{33}}\right)$は，$u_1$-$u_2$-$u_3$空間におけるこれら3点を通る平面上で鞍点をなしており，残りの3種が共存する定常点（$\bar{u}_1$, $\bar{u}_2$, $\bar{u}_3$）は（渦状点の意味で）不安定になるように係数を選ぶことを意味する。

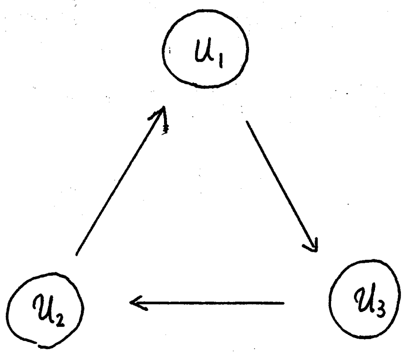


図 2

（u_1がu_2より，u_3がu_1より，u_2がu_3より
それぞれ強いことを示す）

この3すくみで競争する3種の解析はMayとLeonard [7] やNakajima [10] によってなされている。前者は、解軌道 (u_1, u_2, u_3) は時間とともに、P_1, P_2, P_3 の作る平面に近づくと同時にしだいに P_1, P_2, P_3 の各点を徘回しながら近づいて行くようなモデルを提出し，(特別な場合、P_1, P_2, P_3 を頂点とする3角形内に極限閉軌道 (limit cycle) が存在する) 後者では安定な極限閉軌道が存在するモデルを示している。(図3，図4参照)

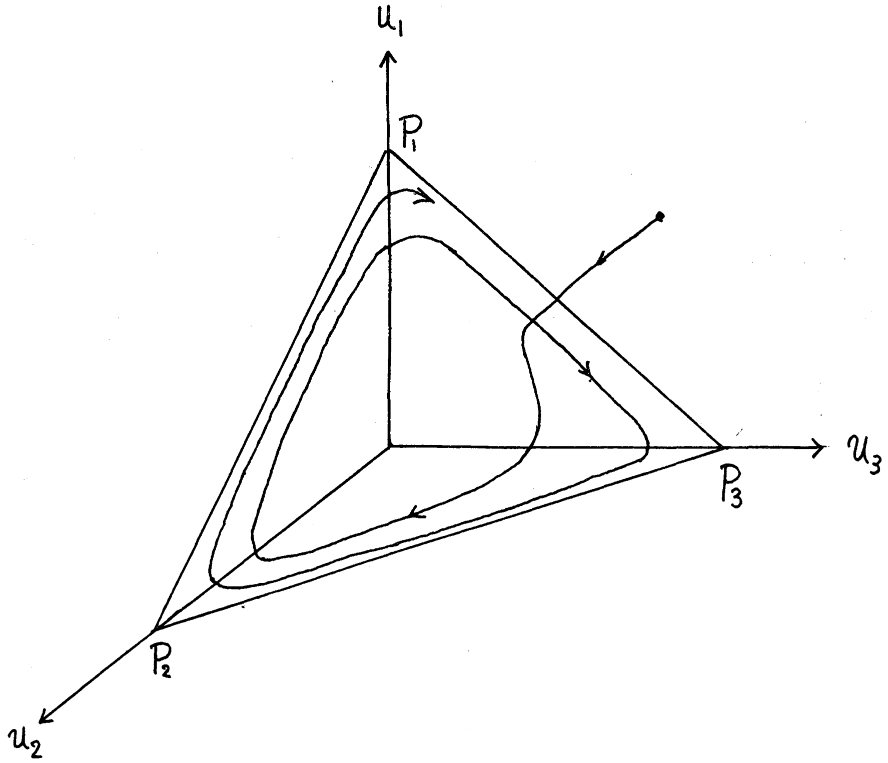


図 3

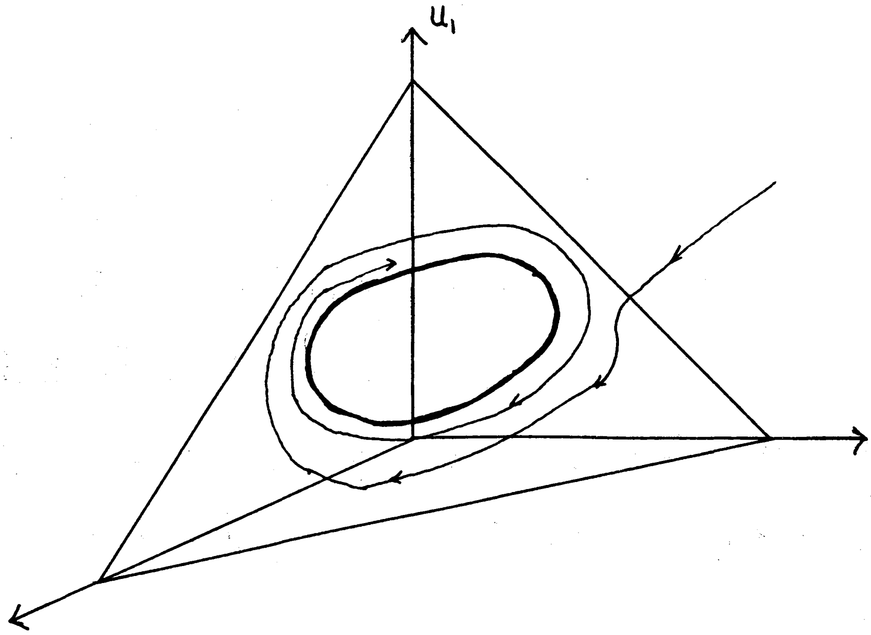


図 4.

さて，こうして用意された3種にもう1種つけ加えて4種共存，$(\bar{u}_1, \bar{u}_2, \bar{u}_3, \bar{u}_4)$としよう，が唯一の安定定常解になるようにする。このような性質をもつように係数c_iとa_{ij}を選んだ4種の競争型力学系を作っておく。この様な力学系((6)のタイプ)に対して(5)の反応-拡散方程式系を考える。ここで初めの(u_1, u_2, u_3)に対してゆっくりした拡散で動かしてやり($d_i \ll 1,\ i=1,2,3$)，後から加えた才4種を速い拡散で動かして($d_4 = O(1)$) $(\bar{u}_1, \bar{u}_2, \bar{u}_3, \bar{u}_4)$を(Hopfの意味で)拡散不安定化させ，時間的に周期性をもつ空間非一様な解を作り出そうとするのが我々のねらいである。このようなモデルを示す前にHopf分岐と安定性について少々ふれておく。

§3 Hopf 分岐とその安定性

ここでは（5）（$n=4$）の方程式系に対する Hopf 分岐とその安定性を簡単に述べるに留める。（詳しくは Marsden と McCracken [6] 又は Yoshida [13] を参照）。

（5）の自明解（$\bar{u}_1, \bar{u}_2, \bar{u}_3, \bar{u}_4$）の周りでの線型化方程式系に対する固有値問題を考えると

$$(7)\quad \begin{cases} \lambda V = DV_{xx} - A(\bar{U})V, & x \in (0, \pi) \\ V_x(0) = V_x(\pi) = 0 \end{cases}$$

となる。但し $V = (v_1, v_2, v_3, v_4)$, $D = \mathrm{diag}\,(d_1, d_2, d_3, d_4)$, $A(\bar{U}) = [\bar{u}_i a_{ij}]_{i,j=1,2,3,4}$。（7）に $V(x) = \sum_{l=0}^{\infty} \Phi_l \cos lx$（$\Phi_l$ は定ベクトル）とフーリエ級数展開を適用すると（7）と次の固有値問題は同値となる。

$$(8)\quad M_l \Phi_l = \lambda \Phi_l,\ l = 0, 1, \cdots, \text{ 但し } M_l = -A(\bar{U}) - l^2 D.$$

さて方程式系（5）（$n=4$）が前節の構成に従って次の意味で拡散不安定化をおこしているとしよう：例えば，拡散係数のようなパラメーターを変化させたとき，ある $l_0 \geq 0$ があっ

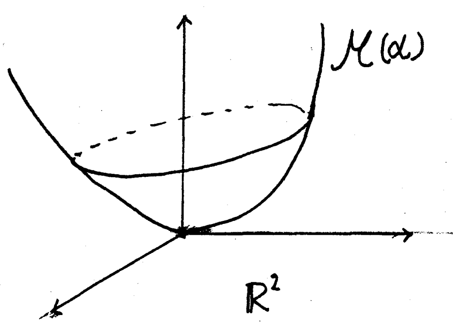
て才l_0モードに対応する（8）の固有値が初めて虚軸を横切り，残りの固有値はすべて複素平面の左半平面にある。すなわちαを拡散不安定化をおこすパラメーターとする。このとき才l_0モードに対する（8）の単純共役複素固有値で $\mu(\alpha)\pm i\nu(\alpha)$ $\nu(0)\neq 0$; $\mu(\alpha)<0$, $\alpha<0$, $\mu(0)=0$, $\mu(\alpha)>0$, $\alpha>0$, なるものが存在する。このとき

定理1 上のような拡散不安定化による定常解 $\overline{U}=(\overline{u}_1, \overline{u}_2, \overline{u}_3, u_4)$ のHopf分岐解 $U(t,x)$ は近似的に

$$\zeta(\alpha)\, e^{i\nu(\alpha)t}\, \Phi_{l_0} \cos l_0 x + \overline{\zeta(\alpha)}\, e^{-i\nu(\alpha)t}\, \overline{\Phi}_{l_0} \cos l_0 x + \overline{U}$$

で表わされる。但し $\zeta(\alpha)$ は $\zeta(0)=0$ なるある複素ベクトル。

この分岐解が安定であるかどうかを知る事は，Chow と Mallet-Paret［1］の理論により可能であるが，少々面倒な計算を必要とする。まず中心多様体（center manifold）と呼ばれる局所アトラクティブな2次元局所積分多様体$\mathcal{M}(\alpha)$を構成する事が出来る。そしてHopf分岐は必ずこの多様体上の閉曲線を描く。



Chow と Mallet-Paret [1] はこの閉曲線が軌道安定かどうかを調べる十分条件を与えている。我々の問題では次の定理で与えられる。定理を述べる前に少し記号の説明をしておく。$\alpha = 0$ に対応する $A(\bar{U})$, D を $A_c(\bar{U})$, D_c と書く（勿論, $A(\bar{U})$ は α に依存しない事もある）. この時の Φ_{l_0} の実部と虚部をそれぞれ Φ, Ψ と書き, k_1, k_2, k_3 を

$$k_1 = \frac{|\Phi|^2}{(\Phi,\Psi)^2 - |\Phi|^2|\Psi|^2}, \quad k_2 = \frac{(\Phi,\Psi)}{(\Phi,\Psi)^2 - |\Phi|^2|\Psi|^2}, \quad k_3 = \frac{|\Psi|^2}{(\Phi,\Psi)^2 - |\Phi|^2|\Psi|^2}$$

と定義する。又, ベクトル $\mathbb{b} = \mathrm{col}(b_1, b_2, b_3, b_4)$, $\mathbb{c} = \mathrm{col}(c_1, c_2, c_3, c_4)$ を

$$b_j = \sum_{k=1}^{4} a_{jk}\varphi_j\varphi_k + \sum_{k=1}^{4} a_{jk}\psi_j\psi_k,$$

$$c_j = -\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\varphi_j\varphi_k + \sum_{k=1}^{4} a_{jk}\psi_j\psi_k + i\left[\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\varphi_j\psi_k + \sum_{k=1}^{4} a_{jk}\psi_j\varphi_k\right]$$

と定義した時, $\mathbb{b}^{(j)} = \mathrm{col}(b_1^{(j)}, b_2^{(j)}, b_3^{(j)}, b_4^{(j)})$, $\mathbb{c}^{(j)} = \mathrm{col}(c_1^{(j)}, c_2^{(j)}, c_3^{(j)}, c_4^{(j)})$, $j = 1, 2$, を次の関係式で定義する。

$$\mathbb{b}^{(1)} = A_c(\bar{U})^{-1}\mathbb{b}, \quad \mathbb{b}^{(2)} = (A_c(\bar{U}) - (2l_0)^2 D_c)^{-1}\mathbb{b}$$

$$\mathbb{c}^{(1)} = (2i\nu(0) + A_c(\bar{U}))^{-1}\mathbb{c}, \quad \mathbb{c}^{(2)} = (2i\nu(0) + A_c(\bar{U}) - (2l_0)^2 D_c)^{-1}\mathbb{c}$$

定理２　$\mu'(0)K<0$ ならば，Hopf 分岐は安定である。ここで

$$
\begin{aligned}
K = {} & \frac{k_3}{4}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\varphi_j^2(2b_k^{(1)}+b_k^{(2)}) + \frac{k_3}{4}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\varphi_k\varphi_j(2b_j^{(1)}+b_j^{(2)}) - \frac{k_2}{4}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\varphi_k\psi_j(2b_j^{(1)}+b_j^{(2)}) \\
& + \frac{k_2}{4}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\varphi_j\psi_k(2b_j^{(1)}+b_j^{(2)}) - \frac{k_1}{4}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\psi_j^2(2b_k^{(1)}+b_k^{(2)}) - \frac{k_1}{4}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\psi_j\psi_k(2b_j^{(1)}+b_j^{(2)}) \\
& - \frac{k_3}{8}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\,\mathrm{Re}\{(\varphi_j+i\psi_j)\varphi_j(2c_k^{(1)}+c_k^{(2)})\} - \frac{k_3}{8}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\,\mathrm{Re}\{(\varphi_k+i\psi_k)\varphi_j(2c_j^{(1)}+c_j^{(2)})\} \\
& + \frac{k_2}{8}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\,\mathrm{Re}\{(\varphi_j+i\psi_j)\psi_j(2c_k^{(1)}+c_k^{(2)})\} + \frac{k_2}{8}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\,\mathrm{Re}\{(\varphi_k+i\psi_k)\psi_j(2c_j^{(1)}+c_j^{(2)})\} \\
& + \frac{k_2}{8}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\,\mathrm{Re}\{(\psi_j+i\varphi_j)\varphi_j(2c_k^{(1)}+c_k^{(2)})\} + \frac{k_2}{8}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\,\mathrm{Re}\{(\psi_k+i\varphi_k)\varphi_j(2c_j^{(1)}+c_j^{(2)})\} \\
& - \frac{k_1}{8}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\,\mathrm{Re}\{(\psi_j+i\varphi_j)\psi_j(2c_k^{(1)}+c_k^{(2)})\} - \frac{k_1}{8}\sum_{j=1}^{4}\sum_{k=1}^{4} a_{jk}\,\mathrm{Re}\{(\psi_k+i\varphi_k)\psi_j(2c_j^{(1)}+c_j^{(2)})\}
\end{aligned}
$$

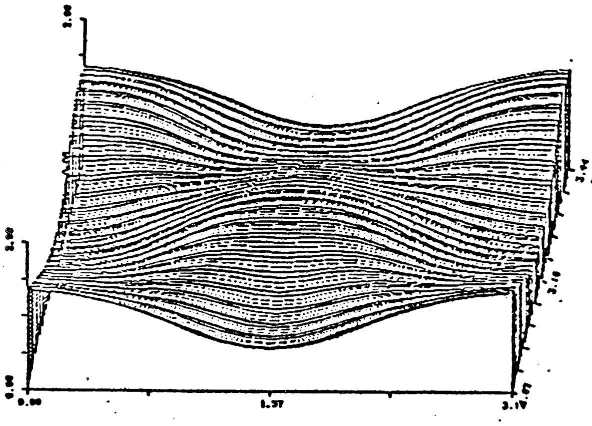
§４　モデルの例

§２で時间的に周期性をもつ空间的棲み分け解を示すモデの直観的構成法を述べたが，その方法に従って作られたのが次の例である。

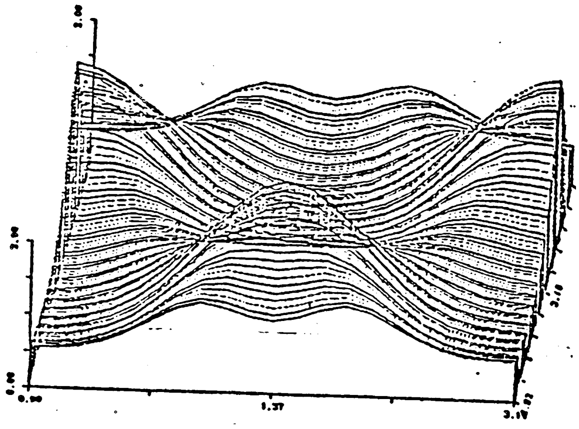
$$
A=[a_{ij}]=\begin{bmatrix} 14, & 2, & 12, & 14 \\ 95, & 24, & 41, & 13 \\ 21, & 35, & 25, & 23 \\ 5, & 21, & 21, & 44 \end{bmatrix} \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \\ c_3 \\ c_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 42 \\ 173 \\ 105 \\ 91 \end{pmatrix}
$$

$$d_1 = d_2 = d_3 = \alpha, \quad d_4 = \beta,$$

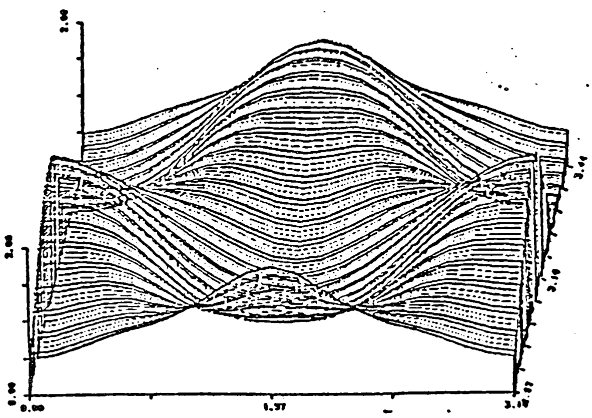
とおくと（1，1，1，1）が唯一の安定定常点である。さて，α と β をたとえば，$\alpha=2$，$\beta=40$ とすると（8）の Φ_1 のみが拡散不安定化をおこし，（1，1，1，1）から時間－空間Hopf分岐がおこり，このHopf分岐は定理2を使って安定である事が証明される。又 $\alpha=1/4$，$\beta=5$ とすると第1モードと第2モードによる拡散不安定化がおこる。以下の図6は $\alpha=\frac{1}{4}$，$\beta=5$ とした時の第2モードに対するHopf分岐のグラフであり、図7は $x=\frac{\pi}{2}$ の所の時間的プロフィルである。この例において u_4 をどのように入れたかまだ述べてなかった。u_4 は拡散がない場合，他の種がいなければ，u_1 と u_4 又は u_4 と u_3 は共存出来るようになっている。そこで図6及び7により，空間的に棲み分けて時間的3すくみの状態で棲息している事が分る。一方 u_4 は u_1 又は u_3 と共存出来るように入れてあるが，u_1 とよく似た棲み分けをしているのが分る。



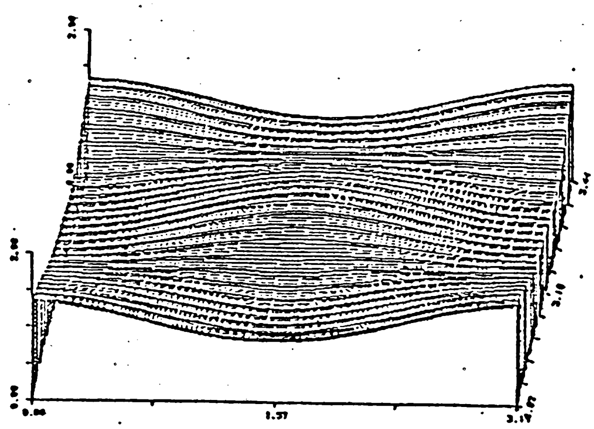
$u_1(t,x)$



$u_2(t,x)$



$u_3(t,x)$



$u_4(t,x)$

図 6

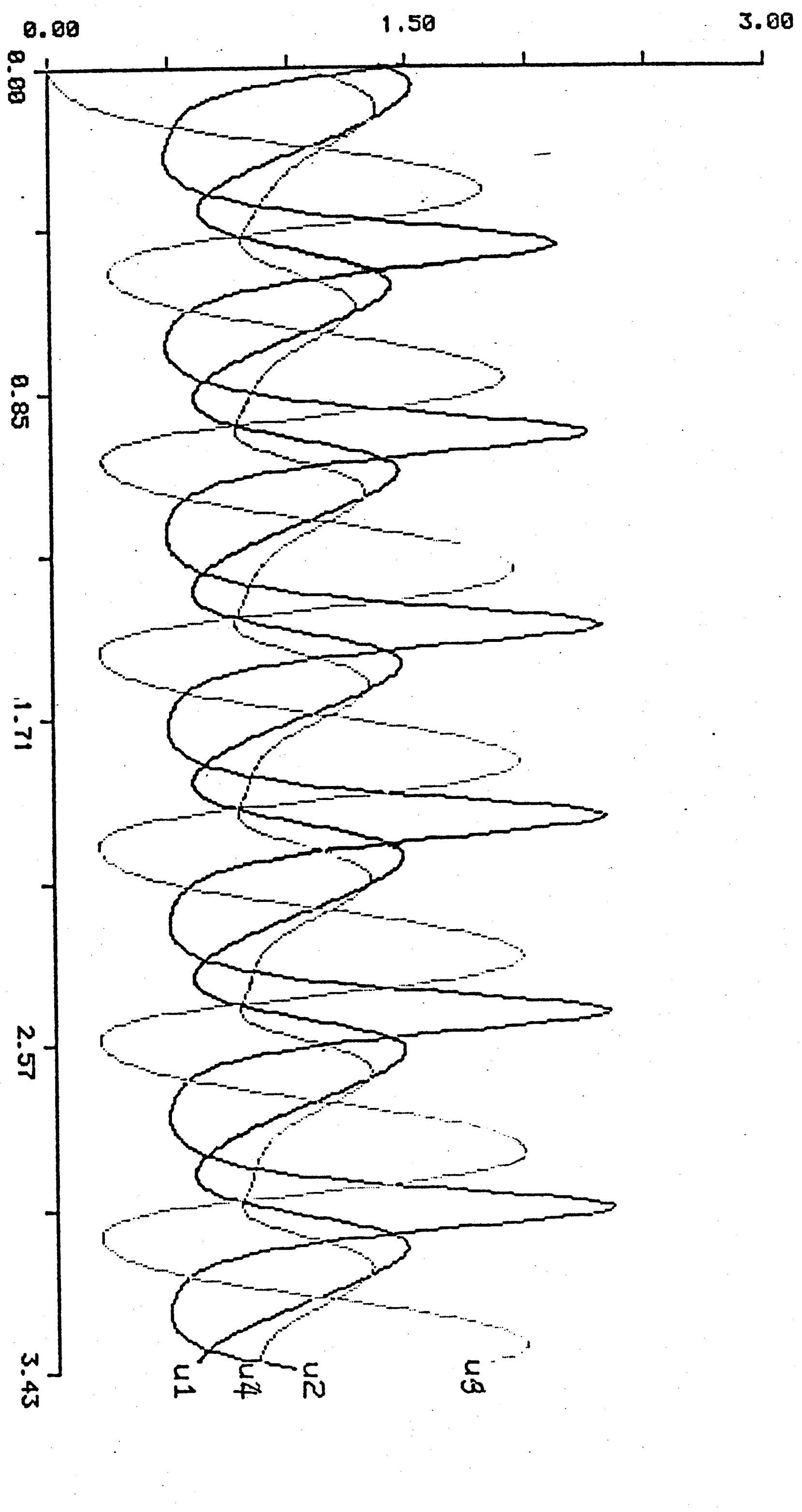


図 7

参考文献

[1] S-N. Chow and J. Mallet-Paret, Integral averaging and bifurcation, J. Differential Equations, 26(1977), 112-159.

[2] G. F. Gause, The struggle for existence, Williams and Wilkins, Baltimore, 1934.

[3] K. Kishimoto, Instability of non-constant equilibrium solution of a system of competition-diffusion equations, J. Math., Biology, 13(1981), 105-114.

[4] 岸本一男，3変数 Lotka-Volterra 拡散方程式の非一様安定解，電子通信学会 (1981)

[5] A. J. Lotka, Elements of physical biology, Williams and Wilkins, Baltimore, 1924.

[6] J. E. Marsden and M. McCracken, The Hopf bifurcation and its applications, Springer, New York-Heidelberg-Berlin, 1976.

[7] R. M. May and W. J. Leonard, Nonlinear aspects of competition between three species, SIAM J. Appl. Math., 29(1975), 243-253.

[8] M. Mimura and K. Kawasaki, Spatial segregation in competitive interaction-diffusion equations, J. Math. Biology, 9(1980), 49-64.

[9] M. Mimura, Stationary pattern of some density-dependent difusion system with competitive dynamics, Hiroshima Math. J., 11(1981), 621-635.

[10] 中島久男，モデル生態系における安定性および同期性，物性研究，28 (1978)

[11] N.Shigesada, N. Kawasaki and E, Teramoto, Spatial segregation of interacting species, J. Theor. Biol., 79(1979), 89-99.

[12] V. Volterra, Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi, Memor. Accad. Lincei, Ser. 6, 2(1926), 31-112.

[13] K.Yoshida, The Hopf bifurcation and its stability for semilinear diffusion equations with time delay arising in ecology, to appear in Hiroshima Math. J..