数理解析研究所講究録 1448 巻 2005 年 190-199

数理生物学における原理と歴史的作用（historical action）を考慮した生態系モデル

Principles of Mathematical Biology and the ecological models with historical actions

静岡大学大学院 理工学研究科 山口　正博 (Masahiro Yamaguchi)
Graduate School of Science and Technology, Shizuoka University

本論文では、Volterra により提唱された生態系モデルについて考える [1]。まず、モデルの方程式が、求積系に還元されることを示す。そのあと、力学の最小作用の原理と同様の原理が生態系において成り立つことを示す。ここでは、その原理を生態系における最小生命的作用の原理 (the principle of least vital action) と呼ぶ。最小生命的作用の原理により、考える時間領域における最初と最後の生命量 (quantity of life) を固定し、仮想人口学的仕事量 (virtual demographic work) を 0 とすると、保存的群集内において生物の生命的作用 (vital action) は異なる種の個体群の変動による自然的変化によって増加することがわかる。最後に、現在の作用だけでなく、過去から現在までの作用、すなわち歴史的作用（historical action）を考慮した生態系モデルを考える。歴史的作用を考えたモデルについては、２種系の場合については、少しの改良を加えることにより、歴史的作用を考慮しないモデルにおいて成り立つ平均保存の法則等の３つの法則をそのまま適用できることが示されている。しかし、種の数が任意の場合の歴史的作用を考慮したモデルにおいては、これまでと同様の手法を用いて解析を行う限りは困難が伴う。本論文では詳しく述べないが、別の方法として、連続的近似法 (successive approximations) という方法を用いると、任意の種の場合についても解析が可能であることを紹介する。

1　包含積分

この章では、方程式

(Ⅱ’)
$$\beta_r X_r'' = \left(\epsilon_r\beta_r + \sum_{s=1}^{n} a_{sr} X_s'\right) X_r'$$

を求積系に還元することを目的とする。方程式 (Ⅱ’) の積分

(C)
$$\beta_r \ln \frac{dX_r}{dt} + \sum_{s=1}^{n} a_{rs} X_s - \epsilon_r\beta_r t = \text{constant}$$

を

(14”’)
$$p_r = \beta_r \ln X_r' + \beta_r + \frac{1}{2}\sum_{s=1}^{n} a_{rs} X_s$$

を使って以下のように書き直す。

(16)
$$\frac{p_r + \frac{1}{2}\sum_{s=1}^{n} a_{rs} X_s}{\epsilon_r\beta_r} - t = \text{constant}.$$

ここで、次の式を定義する。

$$H_r = \frac{p_r + \frac{1}{2}\sum_{s=1}^{n} a_{rs} X_s}{\epsilon_r\beta_r}.$$

(16) 式と添え字 r を i に置き換えた (16) 式より、t を削除することにより次を得る。

$$H_r - H_i = H_{ri} = \text{constant}.$$

ここで、

$$H = P - \sum_r \beta_r e^{\frac{1}{\beta_r}(p_r - \beta_r - \frac{1}{2}\sum_s a_{rs}X_s)}$$

と H_r のポアソン括弧 (H, H_r)、H_r と H_h のポアソン括弧 (H_r, H_h) を計算すると、

(17) $$(H, H_r) = 1, (H_r, H_h) = \frac{a_{hr}}{\epsilon_h \beta_h \epsilon_r \beta_r}$$

となり、次を得る。

(18) $$(H, H_{ri}) = 0$$

(19) $$(H_{rh}, H_{gl}) = \frac{a_{gr}}{\epsilon_g \beta_g \epsilon_r \beta_r} + \frac{a_{lh}}{\epsilon_l \beta_l \epsilon_h \beta_h} + \frac{a_{rl}}{\epsilon_r \beta_r \epsilon_l \beta_l} + \frac{a_{hg}}{\epsilon_h \beta_h \epsilon_g \beta_g}.$$

ここで、次の式を定義する。

(20) $$L = -H - K + \sum_{i=1}^{n} q_i \beta_i.$$

ただし、

$$K = \sum_{r=1}^{n} \left[\beta_r e^{\frac{1}{\beta_r}(p_r - \beta_r - \frac{1}{2}\sum_s a_{rs}X_s)} - q_r \left(p_r - \beta_r - \frac{1}{2}\sum_{s=1}^{n} a_{rs}X_s \right) \right]$$

であり、q_i は方程式

(20') $$\sum_{r=1}^{n} \epsilon_r \beta_r q_r = 0$$

の根である。L を計算し、(20') の関係を用いると次を得る。

$$L = \sum_{r=1}^{n} \epsilon_r \beta_r q_r H_{ri}.$$

よって、以上より L と H_h、L と H_{rh} についてのポアソン括弧は次のようになる。

$$(L, H_h) = \sum_{r=1}^{n} \epsilon_r \beta_r q_r (H_r, H_h) = \frac{1}{\epsilon_h \beta_h} \sum_{r=1}^{n} a_{hr} q_r = 1,$$

(20") $$(L, H_{rh}) = (L, H_r) - (L, H_h) = 0.$$

なお、上式の導出の際、

$$\epsilon_h \beta_h = \sum_s a_{hr} q_r$$

の関係式を用いた。

それでは、n 個の積分が得られたならば、方程式は求積系に還元されるのであろうか。この問題に対して、リュウヴィルの定理を適用することにより、n 個の積分が線形独立であり、かつその積分のすべての対が包合（すなわちポアソン括弧が0）であれば、方程式を求積系に還元することができる。

では、実際にリュウヴィルの定理の適用を試みる。(18) と (20") より、H, L, H_{rh} は互いに包合の関係にあることがわかる。またそれぞれ独立であることがわかる。ゆえに、$H_{12}, H_{13}, \cdots, H_{1n}$ の線形結合も、H と L について包合関係にある。よって、そのような独立で、かつ L に対しても独立である $n-2$ の線形結合を求めることができる場合に、リュウヴィルの定理から問題は求積法に還元することができる。

H_{1h} と H_{1g} が包合にあるための必要十分条件は、(19) から、

$$\frac{a_{gh}}{\epsilon_g\beta_g\epsilon_h\beta_h}+\frac{a_{1g}}{\epsilon_1\beta_1\epsilon_g\beta_g}+\frac{a_{h1}}{\epsilon_h\beta_h\epsilon_1\beta_1}=0$$

である。ゆえに、

$$a_{rs}=\epsilon_r\beta_r\epsilon_s\beta_s(m_s-m_r) \tag{21}$$

を満たすとき、$H_{12}, H_{13}, \cdots, H_{1n}$ は互いに包合の関係にある。ただし、$m_1, m_2, \cdots, m_n$ はある定数とする。さらに、それぞれは互いに異なる p_r を含んでいるので、互いに独立であることがわかる。ゆえに (21) を満たすとき、問題は求積法に還元できることがわかった。

この結果を方程式

$$\beta_r\frac{dN_r}{dt}=\left(\epsilon_r\beta_r+\sum_{s=1}^{n}a_{sr}N_s\right)N_r \tag{I}$$

に当てはめて考えてみる。(21) を使って、

$$\sum_s\epsilon_s\beta_sN_s=N, 1-\sum_s\epsilon_s\beta_sm_sN_s=M$$

と定義すると、方程式 (I) は次のようになる。

$$\frac{1}{\epsilon_r}\frac{d}{dt}\ln N_r=m_rN+M.$$

上式の M と N を消去することにより、次の関係を得る。

$$\frac{\frac{1}{\epsilon_1}\frac{d}{dt}\ln N_1-\frac{1}{\epsilon_1}\frac{d}{dt}\ln N_2}{m_1-m_2}=\frac{\frac{1}{\epsilon_1}\frac{d}{dt}\ln N_1-\frac{1}{\epsilon_3}\frac{d}{dt}\ln N_3}{m_1-m_3}=\cdots=\frac{\frac{1}{\epsilon_1}\frac{d}{dt}\ln N_1-\frac{1}{\epsilon_n}\frac{d}{dt}\ln N_n}{m_1-m_n}.$$

よって、この関係式は時間に依存しない $n-2$ の積分を与えることになる。さらに、(I) により dt を消去することができるので、これにより方程式は求積系に還元できることが証明された。

2 生態学における最小作用原理

2.1 仮想人口学的仕事量 (virtual demographic work)

積分 (C) は次のように書き直すことができる。

(C")
$$\Omega = \sum_{r=1}^{n} X_r'\theta_r + \sum_{r=1}^{n} \epsilon_r\beta_r X_r - \sum_{r=1}^{n} \beta_r X_r' - C = 0.$$

ただし、

$$\theta_r = \beta_r \ln X_r' + \sum_{s=1}^{n} a_{rs}X_s - \epsilon_r\beta_r t - C_r = 0$$

である。ここで、時間によって変化しない（つまり $\delta t = 0$）X_r の変分を考えると、(C")の Ω の変分は、

$$\delta\Omega = \sum_{r=1}^{n} \delta X_r \left(\sum_{s=1}^{n} a_{sr}X_s' + \epsilon_r\beta_r \right).$$

となる。したがって、

$$\sum_{r=1}^{n} \delta X_r \left(\sum_{s=1}^{n} a_{sr}X_s' + \epsilon_r\beta_r \right) = 0$$

を満たすように変分をとると、積分 Ω の変分 $\delta\Omega$ は 0 となる。すなわち、このときには Ω が保存量であることがわかる。なお、境界 0 と t で変分 $\delta X_1, \delta X_2, \cdots, \delta X_n$ が 0 となるようにすれば、以下の二つの式は、任意の変分に対して同値であることがわかる。

(22)
$$\sum_{r=1}^{n} \delta X_r \left(\sum_{s=1}^{n} a_{sr}X_s' + \epsilon_r\beta_r \right) = 0$$

(22')
$$\delta\Omega = 0$$

以下、式 (22) について解釈する。$\theta_1, \theta_2, \cdots, \theta_n$ は、ある時間におけるそれぞれ異なる種の人口学的係数 (demographic coefficient) であり、一方、$\delta X_1, \delta X_2, \cdots, \delta X_n$ は、生命量についての仮想変分である。よって、

(22")
$$\sum_{r} \beta_r\theta_r\delta X_r$$

は、仮想人口学的仕事量 (virtual demographic work) と考えることができる。なお、人口学的係数 θ_r は以下の値と同値である。

$$\epsilon_r + \frac{1}{\beta_r}\sum_{s=1}^{n} a_{sr}N_s = \epsilon_r + \frac{1}{\beta_r}\sum_{s=1}^{n} a_{sr}X_s'.$$

よって、(22") は次のように書き直すことができる。

$$\sum_{r=1}^{n} \delta X_r \left(\sum_{s=1}^{n} a_{sr} X'_s + \epsilon_r \beta_r \right).$$

以上より、(22) は仮想変分 $\delta X_1, \delta X_2, \cdots, \delta X_n$ に対する、仮想人口学的仕事量が 0 であることを示している。

2.2 最小生命的作用の原理 (The principle of least vital action)

この章では、ある条件の下で、群集の状態間にある自然的変化により、生命的作用（vital action）と呼ばれる作用についての値がその最小値（極小値）から増加することを示す。すなわち、古典力学の最小作用原理と同様の生態系における最小作用原理を導く。

まず、初めに次の式を定義する。

$$2\Phi - \Omega = \sum_{r=1}^{n} \beta_r X'_r \ln X'_r + \frac{d}{dt}\left[\sum_{r=1}^{n} \epsilon_r \beta_r t X_r + \sum_{r=1}^{n} (C_r + \beta_r) X_r \right] + C.$$

上式を使って、ある時間における生命的作用

$$\chi = \sum_{r=1}^{n} \beta_r X'_r \ln X'_r$$

を書き直すと次を得る。

$$\chi = 2\Phi - \Omega - \frac{d}{dt}\left[\sum_{r=1}^{n} \epsilon_r \beta_r t X_r + \sum_{r=1}^{n} (C_r + \beta_r) X_r \right] - C.$$

よって、時間 0 から t における生命的作用 A は次のように表すことができる。

$$\text{(F)} \qquad A = \int_0^t \chi dt = \int_0^t (2\Phi - \Omega) dt - \left[\sum_{r=1}^{n} \epsilon_r \beta_r t X_r + \sum_{r=1}^{n} (C_r + \beta_r) X_r \right]_0^t - Ct.$$

ここで、$X_1, X_2, \cdots, X_n$ については、

$$\frac{d}{dt}\frac{\partial \Phi}{\partial X'_r} - \frac{\partial \Phi}{\partial X_r} = 0$$

すなわち

$$\int_0^t \Phi dt = 0$$

を満たすようにとる。さらに、時間に変化しない X'_r についての変分が境界 0 と t で 0 であり、(22') を満たすと仮定すると、生命的作用 A の変分 δA は 0 となる。

さらに、生命的作用 A の第二変分 $\delta^2 A$ を考えると次のようになる。

$$\delta^2 A = \delta^2 \int_0^t \chi dt = \int_0^t \sum_{r=1}^{n} \beta_r \frac{\delta {X'_r}^2}{X'_r} dt.$$

$X'_r = N_r$ は正であるので、

$$\delta^2 A > 0$$

ということになる。ゆえに、積分 Ω を不変にする $X_1, X_2, \cdots, X_n$ についての時間によらない極限変分は、生命的作用が増加させる要因であることがわかった。

次に、これまでの結果を (22') と同等である (22) を用いて示す。$X'_r = N_r$ であるので、

$$\chi = \sum_{r=1}^{n} \beta_r X'_r \ln X'_r = \sum_{r=1}^{n} \beta_r N_r \ln N_r$$

と書き直すことができる。ここで、X_r を $X_r + \Delta X_r = X_r + \xi_r$、さらに、$X'_r$ を $X'_r + \xi'_r = N_r + \gamma_r$ に変化させる（ただし、$\gamma_r = \xi'_r$）。また、$\gamma_r > -N_r$ と仮定すると、$N_r \ln N_r$ は次のようになる。

$$(N_r + \gamma_r) \ln(N_r + \gamma_r) = N_r \ln N_r + \gamma_r (\ln N_r + 1) + N_r f\left(\frac{\gamma_r}{N_r}\right).$$

ただし、

$$f(x) = (1 + x) \ln(1 + x) - x$$

である。したがって、生命的作用 $A = \displaystyle\int_0^t \chi dt$ は次のように変化する。

$$\text{(22''')} \qquad \int_0^t \chi dt + \int_0^t \sum_{r=1}^{n} \beta_r (\ln N_r + 1) \xi'_r dt + \int_0^t \sum_{r=1}^{n} \beta_r N_r f\left(\frac{\gamma_r}{N_r}\right) dt.$$

境界 0 と t において ξ_r を 0 とすると、(22''') の第 2 項目は次のようになる。

$$\text{(23)} \qquad \int_0^t \sum_{r=1}^{n} \beta_r (\ln N_r + 1) \xi'_r dt = -\int_0^t \sum_{r=1}^{n} \beta_r \frac{N'_r}{N_r} \xi_r dt.$$

ここで、(22) の δX_r は ξ_r に対応するので、(22) を仮定すると (23) は 0 になる。よって、生命的作用 A は、N_r の微小変化により次の量だけ増加する。

$$\int_0^t \sum_{r=1}^{n} \beta_r N_r f\left(\frac{\gamma_r}{N_r}\right) dt.$$

この量は、$\gamma_r > -N_r$ の場合において正であり、全ての γ_r が 0 である場合に 0 となる。

ここで、$df(x)/dx = \ln(1+x)$ であるので、$f(\gamma_r/N_r)$ は $\gamma_r \in (-N_r, 0)$ で減少し、$\gamma_r = 0$ で 0 となる。そして、$\gamma_r > 0$ で増加する。したがって、(22') を用いた場合と同様の結果を得ることができた。

以上より、保存的群集内における、異なる種の個体群の変化による自然的変化（ただし、その変化は時間によらない）の増加は、①最初と最後の時間における生命量を固定し(つまり、最初と最後の変分を 0 とする)、②仮想人口学的仕事量を 0 とすることにより、生命的作用を増加させることがわかった。したがって、①と②の仮定をおくことにより、生態学における最小作用原理を構築することができた。

3　歴史的作用（historical action）を考慮した生態系モデル

これまで、方程式

$$\text{(A)} \qquad \beta\frac{dN_r}{dt} = \left(\epsilon_r\beta_r + \sum_{s=1}^{n} a_{sr}N_s\right)N_r, (a_{rs} = -a_{sr})$$

について考えてきた。ここで、$N_1, N_2, \cdots, N_n$ は、さまざまな種の個体群の数で、$\epsilon_1, \epsilon_2, \cdots, \epsilon_n$ は種の内的自然増加率であり、$\beta_1, \beta_2, \cdots, \beta_n$ は個体群の質量を表している。方程式 (A) については、次のようなよく知られた結果が得られている：

1. 変動保存の法則
   異なる種の個体群の数は正の数に制限されており、その個体群の変動は決して絶滅することはない
2. 平均保存の法則
   異なる種の漸近的平均をとると、その平均は定数であり初期の個体群に依存しない
3. 平均摂動の法則
   全ての種が一様にそれらの個体数に比例して被害を受けるとすると、利益を得る種がいる一方で、被害を受ける種が存在する。すなわち、利益を得る種の漸近的平均は増加し、被害を受ける種の漸近的平均は減少する。

(A) は現在の作用のみ、すなわち即時的な作用 (immediate action) のみを考慮したモデルである。しかし、実際の生物現象を考えると、現在の作用だけでなく、過去から現在までの作用（以下、歴史的作用（historical action)）も考える必要がある。

なお、２種系で歴史的作用を考慮したモデル（すなわち、$n = 2$）については、少しの改良を加えることにより上記の３つの法則をそのまま適用できることが示されている。しかし、種の数が任意の場合の歴史的作用を考慮したモデルにおいては、これまでと同様の手法を用いて解析を行う限りは困難が伴う。

以下、Volterra が構築した歴史的作用を考慮したモデルについて紹介する。

まず、歴史的作用を考慮しない方程式、すなわち (A) の導出を行う。これまでと同様、種の個体群の数を $N_1, N_2, \cdots, N_n$ とし、それぞれの種の内的自然増加減少率を $\epsilon_1, \epsilon_2, \cdots, \epsilon_n$

とする。すると、それぞれの種の変化量は次のように表すことができる：

$$\frac{dN_1}{dt} = \epsilon_1 N_1, \frac{dN_2}{dt} = \epsilon_2 N_2, \cdots, \frac{dN_n}{dt} = \epsilon_n N_n.$$

さらに、それぞれの種の間で即時的な作用が働いているとすると、内的自然増加減少率、$\epsilon_1, \epsilon_2, \cdots, \epsilon_n$ は次のように書き直すことができる：

$$\epsilon_1 + \sum_{s=1}^{n} A_{s1} N_s, \epsilon_2 + \sum_{s=1}^{n} A_{s2} N_s, \cdots, \epsilon_n + \sum_{s=1}^{n} A_{sn} N_s.$$

ただし、A_{sr} は種 s が種 r 与える 1 個体あたりの作用についての係数であり、A_{rs} はその逆である。なお、A_{sr} と A_{rs} について、

$$A_{rs} = \frac{1}{\beta_r} a_{rs}, A_{sr} = \frac{1}{\beta_s} a_{sr}, a_{rs} = -a_{sr}$$

とすると、(A) を得る。

以上のような導出方法に従い、歴史的作用を考慮したモデルを導出する。t を現在の時間とし、τ をその前の時間とする。ここで、時間 τ における種 s の個体群の数を $N_s(\tau)$ とする。さらに、時間 τ から $\tau + d\tau$ の極限時間内において、種 s が種 r に与える作用が時間 t で明らかになる作用についての係数を $F_{sr}(t-\tau)$ とする。よって、時間 τ から $\tau + d\tau$ の極限時間内における種 s の作用は次のようになる。

$$N_s(\tau) F_{sr}(t-\tau) d\tau.$$

したがって、初期時刻を 0 とすると、現在の時間 t までの種 s による総作用は、

$$\int_0^t N_s(\tau) F_{sr}(t-\tau) d\tau$$

となる。よって、全ての種 n による種 r に対する歴史的作用は、

$$\sum_{s=1}^{n} \int_0^t N_s(\tau) F_{sr}(t-\tau) d\tau$$

となる。以上より、即時的作用と歴史的作用を考慮することにより、種 r の内的自然増加減少率は次のようになる。

$$\epsilon_r + \sum_{s=1}^{n} \left(A_{sr} N_s(t) + \int_0^t N_s(\tau) F_{sr}(t-\tau) d\tau \right).$$

これより、歴史的作用を考慮したモデルは次のようになる。

$$\text{(B)} \qquad \frac{dN_r}{dt} = \left\{ \epsilon_r + \sum_{s=1}^{n} \left(A_{sr} N_s(t) + \int_0^t N_s(\tau) F_{sr}(t-\tau) d\tau \right) \right\} N_r(t).$$

さらに、歴史的作用を考慮する時間間隔を $(t-T_0,t)$ とすると、(B) は次のように書き直すことができる：

$$(\mathrm{B}") \qquad \frac{dN_r}{dt}=\left\{\epsilon_r+\sum_{s=1}^{n}\left(A_{sr}N_s(t)+\int_{t-T_0}^{t}N_s(\tau)F_{sr}(t-\tau)d\tau\right)\right\}N_r(t)$$

もしくは、

$$(\mathrm{B}"') \qquad \frac{dN_r}{dt}=\left\{\epsilon_r+\sum_{s=1}^{n}\left(A_{sr}N_s(t)+\int_{0}^{T_0}N_s(t-\tau)F_{sr}(\tau)d\tau\right)\right\}N_r(t).$$

なお、(B"') において、$N_1,N_2,\cdots,N_n$ の定常状態を $K_1,K_2,\cdots,K_n>0$ とすると次の式を満たす：

$$(\mathrm{C}) \qquad \epsilon_r+\sum_{s=1}^{n}C_{sr}K_s=0.$$

ただし、

$$\det(C_{sr})=\det\left(A_{sr}+\int_0^{T_0}F_{sr}(\tau)d\tau\right)\neq 0$$

である。

次に、(B) について解析する。(B) の両辺に $\dfrac{dt}{N_r(t)}$ をかけて $(0,\theta)$ 区間で積分すると次を得る：

$$\ln\frac{N_r(\theta)}{N_r(0)}=\epsilon_r\theta+\sum_{s=1}^{n}\int_0^{\theta}\left(A_{sr}N_s(t)+\int_0^{t}N_s(\tau)F_{sr}(t-\tau)d\tau\right)dt.$$

さらに、ディレクレ変換を行うと、

$$\ln\frac{N_r(\theta)}{N_r(0)}=\epsilon_r\theta+\sum_{s=1}^{n}\int_0^{\theta}\left(A_{sr}+\int_t^{\theta}F_{sr}(\tau-t)d\tau\right)N_s(t)dt$$

となり、次を得る：

$$N_r(\theta)=N_r(0)e^{P}.$$

ただし、

$$P=\epsilon_r\theta+\sum_{s=1}^{n}\int_0^{\theta}\left(A_{sr}+\int_t^{\theta}F_{sr}(\tau-t)d\tau\right)N_s(t)dt$$

である。ここから先は、連続的近似法 (successive approximations) を適用することにより解析が可能になる。$n=2$ の場合は、"*Lecons sur la théorie mathematique de la lutte pour la vie*" (1931) の中で、この連続的近似法を用いた解析が示されている。なお、n が任意の場合についても、$n=2$ と同様に拡張することができる。

さらに、

$$A_{sr}=\frac{a_{sr}}{\beta_r}, A_{rs}=\frac{a_{rs}}{\beta_s}, a_{sr}=-a_{rs}, F_{sr}(t-\tau)=\frac{f_{sr}(t-\tau)}{\beta_r}, F_{rs}=\frac{f_{rs}(t-\tau)}{\beta_s}, f_{sr}=-f_{rs}$$

と置き換えることにより、(B"') は次のように書き直すことができる：

$$\text{(B"")} \qquad \beta_r\frac{dN_r}{dt}=\left\{\beta_r\epsilon_r+\sum_{s=1}^{n}\left(a_{sr}N_s(t)+\int_0^{T_0}N_s(t-\tau)f_{sr}(\tau)d\tau\right)\right\}N_r(t).$$

なお、これまでと同様に、$N_1, N_2, \cdots, N_n$ の定常状態を $K_1, K_2, \cdots, K_n>0$ とすると次の式を満たす：

$$\sum_{r=1}^{n}\beta_r\epsilon_r K_r=0.$$

参考文献

[1] Scudo, F. M. and Ziegler J. R., The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940 (A Collection of Works by V. Volterra, V. A. Kostitzin, A. J. Lotka and A. N. Kolmogoroff), Lecture Notes in Biomathematics 22 (1978)