数理解析研究所講究録 1448 巻 2005 年 143-150

§5 Appendix to part III; The special case of a biological association of three species.

静岡大学大学院理工学研究科システム工学専攻 松本 昌之 (Masayuki Matsumoto)
Graduate School of Science and Technology
Shizuoka University

1.

このセクションでは、前セクションまでの例として次のようなケースについて解析を行う. 3種の生物がある限定された生息地（島のようなものを仮定）において共存する状況を考える. 第1種は第2種を食べ、第2種は第3種を食べる. その逆の捕食は行われない. 第1種、第2種、第3種の例として肉食動物、草食動物、植物の3種などが考えられる.

なお、このようなLotka-Volterra型の食物連鎖モデルについては、n種系のモデルに対する内部平衡点の大域的安定性が知られている. まず、本論文においてVolterraが行った3種系に対する解析について示し、最後にn種系のLotka-Volterra型食物連鎖モデルの大域的安定性について示す.

2.

始めにconservative(Part II, §7)であると仮定する. N_1, N_2, N_3をそれぞれの種の個体数とすると、Part II §2.2より

$$\begin{aligned}
\beta_1 \tfrac{dN_1}{dt} &= (\beta_1\varepsilon_1 + a_{21}N_2 + a_{31}N_3)N_1 \\
\beta_2 \tfrac{dN_2}{dt} &= (\beta_2\varepsilon_2 + a_{12}N_1 + a_{32}N_3)N_2 \\
\beta_3 \tfrac{dN_3}{dt} &= (\beta_3\varepsilon_3 + a_{13}N_1 + a_{23}N_2)N_3
\end{aligned}$$

このモデルでは、各パラメータは以下のようになる.

$$\begin{array}{lll}
\varepsilon_1 = -l < 0 & a_{21} = a > 0 & a_{31} = 0 \\
\varepsilon_2 = -m < 0 & a_{12} = -a < 0 & a_{32} = b > 0 \\
\varepsilon_3 = k > 0 & a_{13} = 0 & a_{23} = -b < 0
\end{array}$$

$\beta_1, \beta_2, \beta_3, a, l, m, k$は定数。よって、以下の式を得る.

$$\beta_1 \frac{dN_1}{dt} = (-\beta_1 l + aN_2)N_1 \tag{1}$$

$$\beta_2 \frac{dN_2}{dt} = (-\beta_2 m - aN_1 + bN_3)N_2 \tag{2}$$

$$\beta_3 \frac{dN_3}{dt} = (\beta_3 k - bN_2)N_3 \tag{3}$$

奇数種を扱うことから、Part II §4.1 より

$$N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a} = Ce^{(\beta_3 ka - \beta_1 lb)t} \tag{4}$$

が得られる．(4) より、以下では

$$\beta_3 ka - \beta_1 lb \tag{5}$$

の正負によって２つの場合を区別する．

3.

始めに (5) が負の場合について考える．

$$\tfrac{\beta_1 l}{a} = Q_1; \quad \tfrac{\beta_3 k}{b} = Q_2; \quad \tfrac{\beta_2 m}{b} = Q_3$$

と置く．(5) が負であるという仮定より、$Q_1 > Q_2$
このとき (1),(2),(3) は

$$\beta_1 \frac{dN_1}{dt} = -a(Q_1 - N_2)N_1$$
$$\beta_2 \frac{dN_2}{dt} = (-aN_1 + b(N_3 - Q_3))N_2$$
$$\beta_3 \frac{dN_3}{dt} = -b(N_2 - Q_2)N_3$$

となる．

$$N_1 = Q_1 v_1; \quad N_2 = Q_2(1 + v_2); \quad N_3 = Q_3(1 + v_3)$$

と置くと次の式を得る．

$$\beta_1 \tfrac{dv_1}{dt} = -a(Q_1 - Q_2)v_1 + aQ_2 v_2 v_1$$
$$\beta_2 \tfrac{dv_2}{dt} = -aQ_1 v_1 + bQ_3 v_3 - aQ_1 v_1 v_2 + bQ_3 v_2 v_3$$
$$\beta_3 \tfrac{dv_3}{dt} = -bQ_2 v_2 - bQ_2 v_2 v_3$$

2次の項を無視すると、これらの式は以下のようになる.

$$\begin{aligned}\beta_1\tfrac{dv_1}{dt} &= -a(Q_1-Q_2)v_1\\ \beta_2\tfrac{dv_2}{dt} &= -aQ_1v_1+bQ_3v_3\\ \beta_3\tfrac{dv_3}{dt} &= -bQ_2v_2\end{aligned}$$

このシステムの一般解は

$$\begin{aligned}v_1 &= \tfrac{\beta_2(\rho^2+km)}{\beta_1 l}C_1e^{-\rho t}\\ v_2 &= \rho C_1e^{-\rho t}+C_2\sqrt{m}\sin(\sqrt{km}t+C_3)\\ v_3 &= kC_1e^{-\rho t}+C_2\sqrt{k}\cos(\sqrt{km}t+C_3)\end{aligned}$$

$\rho=\frac{a(Q_1-Q_2)}{\beta_1}$, C_1,C_2,C_3 は定数.

$$\begin{array}{lll} v_1'=\frac{\beta_2(\rho^2+km)}{\beta_1 l}C_1e^{-\rho t}, & v_2'=\rho C_1e^{-\rho t}, & v_3'=kC_1e^{-\rho t}\\ v_1''=0, & v_2''=C_2\sqrt{m}\sin(\sqrt{km}t+C_3), & v_3''=C_2\sqrt{k}\cos(\sqrt{km}t+C_3)\\ N_1'=Q_1v_1', & N_2'=Q_2v_2', & N_3'=Q_3v_3'\\ N_1''=0, & N_2''=Q_2(1+v_2''), & N_3''=Q_3(1+v_3'')\end{array}$$

と置くと

$$N_1=N_1'+N_1''\quad N_2=N_2'+N_2''\quad N_3=N_3'+N_3''$$

を得る.
つまり、個体群の変化は N_1',N_2',N_3' と N_1'',N_2'',N_3'' の重ね合わせによって表現される. 前者は3種の生物が絶滅へ向かう変化を表し、後者は第2種と第3種の非減衰振動を表す. 即ち、第1種は単調に減少して絶滅へ向かうが、第2種と第3種は非減衰振動となる.
以上より、(5) が負であるということは、草食動物を通じて植物によって供給される食物の量が、肉食動物の死亡率を相殺するのに十分ではないことを意味する.

4.

次に、(5) が正である場合を考える. この場合、(4) から N_1,N_2,N_3 が無限に増加することになる. しかし最初の仮定より、島のような限られた地域を考えているため、明らかに島の面積で制限された限界を超えることは出来ない. ここでは植物の繁殖率は植物の数とともに減少すると仮定する.
(3) で β_3k に $\beta_3k-\lambda N_3$ を代入する. λ は正.

$$\beta_1\frac{dN_1}{dt} = (-\beta_1 l+aN_2)N_1 \tag{6}$$

$$\beta_2\frac{dN_2}{dt} = (-\beta_2 m-aN_1+bN_3)N_2 \tag{7}$$

$$\beta_3\frac{dN_3}{dt} = (\beta_3 k-\lambda N_3-bN_2)N_3 \tag{8}$$

平衡条件

$$
\begin{aligned}
&-\beta_1 l + aN_2 = 0\\
&-\beta_2 m - aN_1 + bN_3 = 0\\
&\beta_3 k - \lambda N_3 - bN_2 = 0
\end{aligned}
$$

より、

$$
\begin{aligned}
q_1 &= \tfrac{ab\beta_3 k - b^2\beta_1 l - a\lambda\beta_2 m}{a^2\lambda} = \tfrac{b(a\beta_3 k - b\beta_1 l) - a\lambda\beta_2 m}{a^2\lambda}\\
q_2 &= \tfrac{\beta_1 l}{a}\\
q_3 &= \tfrac{a\beta_3 k - b\beta_1 l}{a\lambda}
\end{aligned}
$$

を得る.

$$
ab\beta_3 k - b^2\beta_1 l - a\lambda\beta_2 m > 0
$$

と仮定すると q_1, q_2, q_3 は正となり、内部平衡点が存在する.

$$
\begin{aligned}
N_1 &= q_1(1 + v_1)\\
N_2 &= q_2(1 + v_2)\\
N_3 &= q_3(1 + v_3)
\end{aligned}
$$

と置き、(6),(7),(8) の 2 次の項を無視すると

$$
\begin{aligned}
\beta_1 \frac{dv_1}{dt} &= aq_2 v_2 && (9)\\
\beta_2 \frac{dv_2}{dt} &= -aq_1 v_1 + bq_3 v_3 && (10)\\
\beta_3 \frac{dv_3}{dt} &= -bq_2 v_2 - \lambda q_3 v_3 && (11)
\end{aligned}
$$

ここで

$$
\begin{aligned}
v_1 &= A_1 e^{xt}\\
v_2 &= A_2 e^{xt}\\
v_3 &= A_3 e^{xt}
\end{aligned}
$$

と置くと (9),(10),(11) は

$$
\begin{aligned}
A_1\beta_1 x &= aq_2 A_2\\
A_2\beta_2 x &= -aq_1 A_1 + bq_3 A_3\\
A_3\beta_3 x &= -bq_2 A_2 - \lambda q_3 A_3
\end{aligned}
$$

となる. A_1, A_2, A_3 を消去すると

$$
\begin{vmatrix}
-\beta_1 x & aq_2 & 0\\
-aq_1 & -\beta_2 x & bq_3\\
0 & -bq_2 & -\lambda q_3 - \beta_3 x
\end{vmatrix} = 0
$$

この式は負の実根、または負の実数部を持つ複素根をもつ.
x' を x の共役、A'_1, A'_2, A'_3 を A_1, A_2, A_3 の共役とすると

$$\begin{aligned} A'_1\beta_1 x &= aq_2A'_2 \\ A'_2\beta_2 x &= -aq_1A'_1 + bq_3A'_3 \\ A'_3\beta_3 x &= -bq_2A'_2 - \lambda q_3A'_3 \end{aligned}$$

よって

$$(A_1A'_1\beta_1q_1 + A_2A'_2\beta_2q_2 + A_3A'_3\beta_3q_3)(x+x') = -2\lambda q_3^2A_3A'_3$$

$A_3 = 0$ でなければ、$x + x'$ は負となる. よって方程式は負の根、または負の実数部を持つ複素根しかもつことができない. このことから、単調な変化、または減衰振動を示し、システムは平衡状態へ向かう.

5.

(5) が正で

$$ab\beta_3k - b^2\beta_1l - a\lambda\beta_2m < 0 \tag{12}$$

となる場合を考える. この式を

$$a(b\beta_3k - \lambda\beta_2m) - b^2\beta_1l$$

のように変形し、次の 2 つの場合を考える.

$$\text{I.}\quad b\beta_3k - \lambda\beta_2m < 0 \tag{13}$$

$$\text{II.}\quad b\beta_3k - \lambda\beta_2m > 0 \tag{14}$$

I.

$$\begin{aligned} \tfrac{\beta_3k}{\lambda} &= g \\ N_3 &= g(1+\nu_3) \end{aligned}$$

と置く. このとき、(6),(7),(8) は

$$\begin{aligned} \beta_1\tfrac{dN_1}{dt} &= -\beta_1lN_1 + aN_1N_2 \\ \beta_2\tfrac{dN_2}{dt} &= (-\beta_2m + bg)N_2 - aN_1N_2 + bgN_2\nu_3 \\ \beta_3\tfrac{dN_3}{dt} &= (-\lambda g\nu_3 - bN_2)(1+\nu_3) \end{aligned}$$

2 乗の項を無視すると

$$\begin{aligned} \tfrac{dN_1}{dt} &= -lN_1 \\ \tfrac{dN_2}{dt} &= -\omega N_2 \\ \tfrac{dN_3}{dt} &= \tfrac{-b}{\beta_3}N_2 - \tfrac{\lambda g}{\beta_3}\nu_3 \end{aligned}$$

(13) から、

$$\omega = \frac{\beta_2 m - bg}{\beta_2} > 0$$

一般解は

$$\begin{aligned} N_1 &= C_1 e^{-lt} \\ N_2 &= C_2 e^{-\omega t} \\ N_3 &= C_3 \tfrac{b}{\beta_2(\omega - k)} e^{-\omega t} + C_3 e^{-\frac{-\lambda g}{\beta_3} t} \end{aligned}$$

となる．これらは 0 へと収束するため、このケースにおいては第 3 種 (植物) が $g = \frac{\beta_3 k}{\lambda}$ へと収束し、第 1 種、第 2 種 (肉食動物と草食動物) はともに絶滅へ向かっていく．

II.

$$\frac{\beta_2 m}{b} = f_3$$

とおくと、(14) より、

$$\frac{\beta_3 k - \frac{\lambda \beta_2 m}{b}}{b} = f_2 > 0 \tag{15}$$

また、

$$\begin{aligned} N_2 &= f_2(1 + \nu_2) \\ N_3 &= f_3(1 + \nu_3) \end{aligned}$$

と置く．このとき、(6),(7),(8) は

$$\begin{aligned} \beta_1 \tfrac{dN_1}{dt} &= (-\beta_1 l + af_2)N_1 + af_2\nu_2 N_1 \\ \beta_2 \tfrac{dN_2}{dt} &= (bf_3\nu_3 - aN_1)(1 + \nu_2) \\ \beta_3 \tfrac{dN_3}{dt} &= (-\lambda f_3 \nu_3 - bf_2\nu_2)(1 + \nu_3) \end{aligned}$$

となる．2 乗の項を無視すると

$$\begin{aligned} \tfrac{dN_1}{dt} &= -\tfrac{\rho_1}{\beta_1} N_1 \\ \tfrac{d\nu_2}{dt} &= -\tfrac{a}{\beta_2} N_1 + \tfrac{bf_3}{\beta_2} \nu_3 \\ \tfrac{d\nu_3}{dt} &= -\tfrac{bf_2}{\beta_3} \nu_2 - \tfrac{\lambda f_3}{\beta_3} \nu_3 \end{aligned}$$

(12) から、

$$-\rho_1 = -\beta_1 l + af_2 = \frac{ab\beta_3 k - a\lambda\beta_2 m - b^2\beta_1 l}{b^2} < 0$$

I と同様に考えると、第 2 種と第 3 種は平衡状態へ向かい、第 1 種は絶滅へと向かう．

6.

これまでのケースを要約すると以下のようになる.

$$1.\quad \beta_3 ka - \beta_1 lb < 0$$

植物種が無限に増加しても、草食動物を通じて肉食動物へ供給される食物の量が十分ではない. そのため、草食動物と植物が非減衰な周期変動へと向かっていくとき、肉食動物は絶滅へと向かう.

$$2.\quad \beta_3 ka - \beta_1 lb > 0$$

植物の増殖率が一定であるなら、その数は無限に増加する. そのため増殖率が個体数の増加とともに線形に減少すると仮定する.

$$2a.\quad b\beta_3 k - \lambda\beta_2 m < 0$$

植物によって供給される食物の量が、草食動物にとって十分ではない. そのため、草食動物と肉食動物は絶滅へ向かい、植物の個体数は定数値へと向かう.

$$2b.\quad \begin{array}{c} b\beta_3 k - \lambda\beta_2 m < 0 \\ ab\beta_3 k - b^2\beta_1 m - a\lambda\beta_2 m < 0 \end{array}$$

植物から草食動物への食物の供給は十分にあるが、草食動物から肉食動物に対しては不十分である. そのため、草食動物と植物は平衡状態へと向かい、肉食動物は絶滅へと向かう.

$$2C.\quad ab\beta_3 k - b^2\beta_1 l - a\lambda\beta_2 m > 0$$

3種の生物が単調に、または減衰変動を通じて平衡状態へ向かうための十分な養分が存在する.（3種の生物が共存する）

7.

ここまでは本論文における3種の食物連鎖モデルについて述べてきた. さらに、Lotka-Volterra型の食物連鎖モデルについてはn種系のモデルにおける内部平衡点の大域的安定性について知られている.
全ての種の種内競争を考慮し、相互作用項が一定であると仮定すると

$$\begin{aligned} \dot{x_1} &= x_1(r_1 - a_{11}x_1 - a_{12}x_2) \\ \dot{x_j} &= x_j(-r_j + a_{j,j-1}x_{j-1} - a_{jj}x_j - a_{j,j+1}x_{j+1}), j = 2, \ldots, n-1 \\ \dot{x_n} &= x_n(-r_n + a_{n,n-1}x_{n-1} - a_{nn}x_n) \end{aligned} \tag{16}$$

全ての係数 $r_j, a_{ij} > 0$

定理 1. *(16) が内部平衡点 $\mathbf{P}$ を持てば、$\mathbf{P}$ は大域的に安定である．(int$\mathbf{R}^n_+$ の全ての軌道が $\mathbf{P}$ に収束する)*

証明. (16) を $\dot{x}_i = x_i w_i$ と表し、

$$V(\mathbf{x}) = \sum c_i(x_i - p_i \log x_i) \tag{17}$$

が int$\mathbf{R}^n_+$ でリアプノフ関数となるように係数 c_i を選ぶ．明らかに、

$$\dot{V} = \sum c_i(x_i - p_i \frac{\dot{x}_i}{x_i}) = \sum c_i(x_i w_i - p_i w_i) = \sum c_i(x_i - p_i) w_i \tag{18}$$

$\mathbf{P}$ が平衡点なので、$j = 2, \ldots, n-1$ に対して

$$r_j = a_{j,j-1} p_{j-1} - a_{jj} p_j - a_{j,j+1} p_{j+1}$$

が成り立ち、同様な方程式を $j = 1$ と $j = n$ についても求めることが出来る．よって

$$w_j = a_{j,j-1}(x_{j-1} - p_{j-1}) - a_{jj}(x_j - p_j) - a_{j+1}(x_{j+1} - p_{j+1})$$

$y_j = x_j - p_j$ とすると、(18) より

$$\dot{V} = -\sum_{j=1}^{n} c_j a_{jj} y_j^2 + \sum_{j=1}^{n-1} y_j y_{j+1}(-c_j a_{j,j+1} + c_{j+1} a_{j+1,j}) \tag{19}$$

定数 $c_j > 0$ は $j = 1, \ldots, n-1$ に対して

$$\frac{c_{j+1}}{c_j} = \frac{a_{j,j+1}}{a_{j+1,j}}$$

を満たすように選ぶ．このとき、(19) は

$$\dot{V} = -\sum c_j a_{jj}(x_j - p_j)^2 < 0$$

となる．リアプノフの定理より、int$\mathbf{R}^n_+$ における全ての軌道の ω 極限は平衡点 $\mathbf{P}$ である． □