数理解析研究所講究録
第255巻 1975年 86-101

数理生態学モデルにおける波動について

京大理　　山口 昌哉

KdV方程式をはじめとして，多くの非線型の方程式に成功をおさめた広田氏の方法を，2-wave interactionの例である数理生態学の方程式に適用してもやはり，相当多くの相当興味のあるEXACT SOLUTIONが発見できることを紹介する。

§1　Competion (競合) をあらわす方程式系

数理生態学の発祥はマルサスのいわゆるマルサスの法則であろう，それは$N(t)$を時刻tにおける一定の地域の總個体数とすれば次の方程式で表現される．

$$\frac{dN}{dt} = aN \tag{1}$$

ここでaは正の定数で，マルサス係数または増殖率とよばれる．この考えを2種の生物の個体群からなる群集の生態に適

用したのが，Volterra 1937[1]およびLotkaである．
その方程式は N_1，N_2 をそれぞれ2種の個体数として，

$$
(2)\quad \begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt}=(a_1-b_{11}N_1-b_{12}N_2)N_1 \\[2ex] \dfrac{dN_2}{dt}=(a_2-b_{21}N_1-b_{22}N_2)N_2 \end{cases}
$$

であって，a_1，a_2 はそれぞれ正の定数で相互作用のないときの自然の増殖率である。また b_{ii} ($i=1,2$) は同一種内での相互作用係数で正の定数，b_{ij} ($i \neq j$ $i,j=1,2$) は異なる種間の相互作用で矢張り正の定数である．そして，このような2種の個体群は一つの食物をとりあい互に競合して生きてゆくので，competition の方程式とよばれる。ついでに述べておくと，$a_1>0$，$a_2<0$，$b_{11}=b_{22}=0$，かつ $b_{12}>0$ で $b_{21}<0$ の場合は，N_1 がprey（エヂキ），N_2 がpredator（捕食者）である有名なprey−predatorの方程式である。以下の方法は広田氏自身が注意されたように[2]後者の場合にも適用できるが，みつけられた解について相当の吟味が必要である．ここでは主として，competitionの場合について話を進めよう。

Volterraは(2)の方程式について，

$$
\Delta=b_{11}b_{22}-b_{12}b_{21}=0
$$

の場合に積分形を求めて，時間が無限に経過したとき，必らずどちらか一方の種が残り，他の一種は絶滅してしまうことを示した。この場合どちらの種が残るかは方程式によつて一定している。また，比較的新しい E.C. Pielou [3] によれば，

$$\Delta \neq 0$$

の場合が研究されている。その結果を示すと，

仮定1　$a_i > 0$ $(i=1,2)$，$b_{ij} > 0$ $(i,j=1,2)$ 且つ
$\Delta = b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21} \neq 0$，さらに

$$N_1^0 = \frac{a_1 b_{22} - a_2 b_{12}}{\Delta} > 0$$

$$N_2^0 = \frac{a_2 b_{11} - a_1 b_{21}}{\Delta} > 0$$

のもとに，もし $\Delta > 0$ であれば初期値に依存せず，$t \to \infty$ のとき上の平衡点 (N_1^0, N_2^0) が漸近安定になる。一方 $\Delta < 0$ の場合は，いづれか一種のみが $t \to +\infty$ のとき生きのこるが，いづれの種が生きのこるかは初期値によつてきまるという結果である。

しかし $\Delta \neq 0$ の場合，積分が求まるわけではなく(2)の右辺を (N_1, N_2) 平面上でしらべる，いわゆる定性的方法によつてである。

ところでこの報告では，２つの個体群の個体はそれぞれ一定の速さ v_1, v_2 で動いている場合を考えよう。ただし $v_1 \neq v_2$ にはどのようなことがおこるかを考えたい。$v_1 = v_2$ の場合は trivial である。

§2. Migration をともなった Competition の方程式系

ここでは N_1, N_2 は (t, x) の関数であって前節の最後に述べた現象は次の方程式系で記述されるものとする。

$$
(3) \quad \begin{cases} \dfrac{\partial N_1}{\partial t} + v_1 \dfrac{\partial N_1}{\partial x} = (a_1 - b_{11} N_1 - b_{12} N_2) N_1 \\[2ex] \dfrac{\partial N_2}{\partial t} + v_2 \dfrac{\partial N_2}{\partial x} = (a_2 - b_{21} N_1 - b_{22} N_2) N_2 \end{cases}
$$

この系(3)について，広田氏の方法を適用して，EXACT SOLUTION を求めてみよう。ここで $v_1 \neq v_2$ 且つ，左辺は仮定１をみたしているものとする。

先ず，$N_1 = \phi_1 e^{a_1 t}$，$N_2 = \phi_2 e^{a_2 t}$ とおいて(3)に代入する。ϕ_1, ϕ_2 に関する系

$$
(4) \quad \begin{cases} (\partial_t + v_1 \partial_x) \phi_1 = -\phi_1 (b_{11} \phi_1 e^{a_1 t} + b_{12} \phi_2 e^{a_2 t}) \\[1ex] (\partial_t + v_2 \partial_x) \phi_2 = -\phi_2 (b_{21} \phi_1 e^{a_1 t} + b_{22} \phi_2 e^{a_2 t}) \end{cases}
$$

以下では ∂_t を $\dfrac{\partial}{\partial t}$，$\partial_x$ を $\dfrac{\partial}{\partial x}$ のかわりにもちいよ

う．ここで

$$\phi_1 = \frac{G}{F} \quad , \quad \phi_2 = \frac{H}{F}$$

とおき，更に広田氏の微分 D_t は氏の定義のとおり

$$D_t\ f \cdot g = \left[\partial_t f(t) g(t') - \partial_{t'} f(t) g(t')\right]\Big|_{t=t'}$$

と定義すれば，

$$(5)\begin{cases}(D_t + v_1 D_x) G \cdot F = -G(b_{11} G e^{a_1 t} + b_{12} H e^{a_2 t}) \\ (D_t + v_2 D_x) H \cdot F = -H(b_{21} G e^{a_1 t} + b_{22} H e^{a_2 t})\end{cases}$$

ここで G，H をつぎのようにきめる。

$$(6)\begin{cases}(D_t + v_1 D_x) G \cdot 1 = 0 \\ (D_t + v_2 D_x) H \cdot 1 = 0\end{cases}$$

(6) は D の定義より次の系と全くおなじものである。

$$(6)' \begin{cases} (\partial_t + v_1 \partial_x) G = 0 \\ (\partial_t + v_2 \partial_x) H = 0 \end{cases}$$

この系の解は，$G = g(x - v_1 t)$，$H = h(x - v_2 t)$ であることは明らかである。このg，h は後にきめられる。
これを (5) に代入すれば，再び D の定義より，

$$(7) \begin{cases} (\partial_t + v_1 \partial_x) F = b_{11} g e^{a_1 t} + b_{12} h e^{a_2 t} \\ (\partial_t + v_2 \partial_x) F = b_{21} g e^{a_1 t} + b_{22} h e^{a_2 t} \end{cases}$$

ここで，変数変換をおこなう，

$$(8) \begin{cases} X_1 = x - v_1 t, \quad X_2 = x - v_2 t \qquad s = v_2 - v_1 \\ x = \dfrac{v_2 X_1 - v_1 X_2}{s}, \quad t = \dfrac{X_1 - X_2}{s} \end{cases}$$

(7) は次の (7') とかける。

$$(7') \begin{cases} \dfrac{\partial F}{\partial X_2} = -\dfrac{1}{s}\left[b_{11} g(X_1) e^{a_1 \frac{X_1}{s}} e^{-a_1 \frac{X_2}{s}} + b_{12} h(X_2) e^{-a_2 \frac{X_2}{s}} e^{a_2 \frac{X_1}{s}} \right] \\ \dfrac{\partial F}{\partial X_1} = \dfrac{1}{s}\left[b_{21} g(X_1) e^{a_1 \frac{X_1}{s}} e^{-\frac{a_1}{s} X_2} + b_{22} h(X_2) e^{-a_2 \frac{X_2}{s}} e^{a_1 \frac{X_1}{s}} \right] \end{cases}$$

これがとけるためには，次の compatibility condition

$$\frac{\partial^2 F}{\partial x_1 \partial x_2} = \frac{\partial^2 F}{\partial x_2 \partial x_1}$$

をみたさなければならない。(7′) について適用すると，g，hをきめる条件となる。つまり

$$-\left[b_{11} g_1'(x_1) e^{\frac{a_1(x_1-x_2)}{s}} + \frac{a_1}{s} b_{11} g_1(x_1) e^{\frac{a_1(x_1-x_2)}{s}} + \frac{a_2}{s} b_{12} h_1(x_2) e^{\frac{a_2(x_1-x_2)}{s}}\right]$$

$$= -\frac{a_1}{s} b_{21} g_1(x_1) e^{\frac{a_1(x_1-x_2)}{s}} + b_{22} h_1'(x_2) e^{\frac{a_2(x_1-x_2)}{s}} - b_{22} \frac{a_2}{s} h_1(x_2) e^{\frac{a_2(x_1-x_2)}{s}}$$

である。この式に移項をおこなえば，

$$e^{\frac{a_1(x_1-x_2)}{s}} \left[-b_{11} g_1'(x_1) - \frac{a_1}{s} b_{11} g_1(x_1) + \frac{a_1}{s} b_{21} g_1(x_1)\right]$$

$$= e^{\frac{a_2(x_1-x_2)}{s}} \left[b_{22} h'(x_2) - b_{22} \frac{a_2}{s} h(x_2) + b_{12} \frac{a_2}{s} h(x_2)\right]$$

さらに両辺に $e^{a_1 x_2 - a_2 x_1}$ をかけて，変数分離した形にすることができる。

$$e^{\frac{(a_1-a_2)}{s} x_1} \left[-b_{11} g'(x_1) + \frac{a_1}{s}(b_{21} - b_{11}) g(x_1)\right]$$

$$= e^{\frac{(a_1-a_2)x_2}{s}} \left[b_{22} h'(x_2) - \frac{a_2}{s}(b_{22} - b_{12}) h(x_2)\right] = C \text{ 定数}$$

したがって，われわれは次の2つの常微分方程式を得る。

ここで $p = a_2 - a_1$, $P = \frac{p}{s}$ を用いると

$$(9)\quad \begin{cases} -b_{11} g'(x) + \frac{a_1}{s}(b_{21} - b_{11}) g(x) = C e^{Px} \\ b_{22} h'(x) - \frac{a_2}{s}(b_{22} - b_{12}) h(x) = C e^{Px} \end{cases}$$

更に次の記号;

$$(10)\quad \begin{aligned} A &= \frac{a_1}{s}\left(\frac{b_{21}}{b_{11}} - 1\right) \\ B &= \frac{a_2}{s}\left(1 - \frac{b_{12}}{b_{22}}\right) \end{aligned}$$

を用いて,

$$(9)'\quad \begin{cases} g'(x) - A\, g(x) = -\frac{C}{b_{11}} e^{Px} \\ h'(x) - B\, h(x) = \frac{C}{b_{22}} e^{Px} \end{cases}$$

この解は

$$(10)\quad \begin{cases} g(x) = \alpha e^{Ax} + \frac{\gamma}{N_2^0} e^{Px} \\ h(x) = \beta e^{Bx} + \frac{\gamma}{N_1^0} e^{Px} \end{cases}$$

ここでα, β は任意定数で, γは既に(9′)に現れた任意定数 Cをふくむものである.

$$\gamma = \frac{C_s}{\Delta}$$

一方，この g，h を(7)′に代入して，F を求めれば，

$$
\begin{aligned}
F(x_1, x_2) &= \frac{1}{s}\Big[\frac{b_{11}^2}{b_{21}} \frac{A\alpha s^2}{a_1^2} e^{\frac{b_{21}}{b_{11}}\frac{a_1}{s}x_1} e^{-\frac{a_1}{s}x_2} + \frac{b_{11}\gamma}{N_2^0} P \frac{s^2}{a_1 a_2} e^{\frac{a_2}{s}x_1 - \frac{a_1}{s}x_2} \\
&+ \frac{b_{11}^2}{b_{21}} \frac{\alpha s}{a_1} e^{\frac{b_{21}}{b_{11}}\frac{a_1}{s}x_1} e^{-\frac{a_1}{s}x_2} + \frac{b_{11} s\gamma}{a_2 N_2^0} e^{\frac{a_2}{s}x_1 - \frac{a_1}{s}x_2} \\
&+ \frac{b_{22} s}{a_2}\beta e^{-\frac{b_{12}}{b_{22}}\frac{a_2}{s}x_2} e^{\frac{a_2}{s}x_1} + \frac{b_{12} s\gamma}{a_1 N_1^0} e^{-\frac{a_1}{s}x_2 + \frac{a_2}{s}x_1} \Big] \\
&+ C_1 \qquad (C_1 \text{ は新しい任意定数}
\end{aligned}
$$

である。これらの G，H，F を用いて N_1，N_2 をもとめると．

$$
(11)\begin{cases}
N_1(t, x) = \dfrac{\alpha e^{Ax-\mu_1 t} + \dfrac{\gamma}{N_2^0} e^{Px-\delta t}}{C_1 + \dfrac{\alpha}{a_1} b_{11} e^{Ax-\mu_1 t} + \dfrac{\beta b_{22}}{a_2} e^{Bx-\mu_2 t} + \dfrac{\gamma}{N_1^0 N_2^0} e^{Px-\delta t}} \\[3ex]
N_2(t, x) = \dfrac{\beta e^{Bx-\mu_2 t} + \dfrac{\gamma}{N_1^0} e^{Px-\delta t}}{C_1 + \dfrac{\alpha b_{11}}{a_1} e^{Ax-\mu_1 t} + \dfrac{\beta b_{22}}{a_2} e^{Bx-\mu_2 t} + \dfrac{\gamma}{N_1^0 N_2^0} e^{Px-\delta t}}
\end{cases}
$$

が得られる。ただしここで δ，μ_1，μ_2 は次のような値である。

$$(12)\qquad \delta = \frac{v_2 a_1 - v_1 a_2}{v_2 - v_1},\quad \mu_1 = \frac{a_1 \overline{N_2}}{s}\Delta,\quad \mu_2 = \frac{a_2 \overline{N_1}}{s}\Delta$$

(ここに $\overline{N_1}$, $\overline{N_2}$ は次の連立方程式の根である)

$$(13)\qquad \begin{cases} v_1 = -b_{11}\overline{N_1} - b_{12}\overline{N_2} \\ v_2 = -b_{21}\overline{N_1} - b_{22}\overline{N_2} \end{cases}$$

(11) はパラメーター４つ α, β, C, C_1 をふくむ (3) の EXACT SOLUTION であるが、$t=0$ とおけばその初期値がえられる。

$$(14)\qquad \begin{cases} N_1(0,x) = \dfrac{\alpha e^{Ax} + \dfrac{\gamma}{N_2^0} e^{Px}}{\dfrac{\alpha b_{11}}{a_1} e^{Ax} + \dfrac{\beta b_{22}}{a_2} e^{Bx} + \dfrac{\gamma}{N_1^0 N_2^0} e^{Px} + C_1} \\[2ex] N_2(0,x) = \dfrac{\beta e^{Bx} + \dfrac{\gamma}{N_1^0} e^{Px}}{\dfrac{\alpha b_{11}}{a_1} e^{Ax} + \dfrac{\beta b_{22}}{a_2} e^{Bx} + \dfrac{\gamma}{N_1^0 N_2^0} e^{Px} + C_1} \end{cases}$$

§3. Non-negative な初期値に対する解の定性的考察

上のような解法と別に非負の初期値に対する解の挙動は定性的に方程式を用いて考察できる。

(I)「非負の初期値 $N_1(0,x)$, $N_2(0,x)$ をもつ解は常に非負である。」

証明は方程式系(3)の適当な差分化を用いることによって実行される。これについての詳細は三村昌泰氏の学位論文[ ]を参照されたし。

(II)「非負且つ有界連続な初期値に対する解は有界にとどまる。」

何故ならば，上の(I)によって解は非負性を常に保持するので，次のような微分方程式系を考える。

$$(15)\begin{cases}\dfrac{\partial\tilde{N}_1}{\partial t}+v_1\dfrac{\partial\tilde{N}_1}{\partial x}=(a_1-b_{11}\tilde{N}_1)\tilde{N}_1\\[2ex]\dfrac{\partial\tilde{N}_2}{\partial t}+v_2\dfrac{\partial\tilde{N}_2}{\partial x}=(a_2-b_{22}\tilde{N}_2)\tilde{N}_2\end{cases}$$

同じ初期値をもつ2つの系(3)と(15)の解を考えるならば

$$\frac{\partial N_1}{\partial t}+v_1\frac{\partial N_1}{\partial x}\leqq\frac{\partial\tilde{N}_1}{\partial t}+v_1\frac{\partial\tilde{N}_1}{\partial x}$$

$$\frac{\partial N_2}{\partial t}+v_2\frac{\partial N_2}{\partial x}\leqq\frac{\partial\tilde{N}_2}{\partial t}+v_2\frac{\partial\tilde{N}_2}{\partial x}$$

より，(I)の結果をも用いて，

$$0\leq N_1(t,x)\leq\tilde{N}_1(t,x)$$
$$0\leq N_2(t,x)\leqq\tilde{N}_2(t,x)$$

一方，$\hat{N}_1(t,x)$，$\hat{N}_2(t,x)$ の有界性は logistic equation の解であることからあきらかである。

(III)「初期値 $N_1(0,x)$，$N_2(0,x)$ は x に関しての偏微係数が連続且つ有界であるとき，解 $N_1(t,x)$，$N_2(t,x)$ の1階偏微係数：

$$\left|\frac{\partial N_1}{\partial x}(t,x)\right|, \quad \left|\frac{\partial N_2}{\partial x}(t,x)\right|$$

は，t に関して高々指数関数的に上からおさえられる」

何故なら，(3) を x で偏微分をとった，$\frac{\partial N_1}{\partial x}=W_1$，$\frac{\partial N_2}{\partial x}=W_2$ 一階線型方程式系

$$(16)\begin{cases} \dfrac{\partial W_1}{\partial t}+v_1\dfrac{\partial W_1}{\partial x}=(a_1-2b_{11}N_1-b_{12}N_2)W_1-b_{12}N_1W_2 \\ \\ \dfrac{\partial W_2}{\partial t}+v_2\dfrac{\partial W_2}{\partial x}=-b_{21}N_2W_1+(a_2-b_{21}N_1-2b_{22}N_2)W_2 \end{cases}$$

ここで，右辺の W_1，W_2 の係数が (II) の結果から有界であり，$W_1(0,x)$，$W_2(0,x)$ も有界であるという仮定から，W_1，W_2 の絶対値は t について指数関数的に上からおさえられる。

註 (III) の結果から，x に関して一階連続的微分可能且つ，有界また，偏導関数も有界な初期値に対しては衝激波解が生

れることはあり得ない.

以上の考察を頭に浮べて，いくつかの初期値にみする解を例としてしらべてみよう.

§4. EXAMPLES.

以下では初期値が次の形における場合について考える.

$$(17)\quad \begin{cases} N_1(0,x) = \dfrac{\alpha e^{Ax} + \gamma_1' e^{Px}}{C_1 + E e^{Ax} + F e^{Bx} + G e^{Px}} \\[2ex] N_2(0,x) = \dfrac{\beta e^{Bx} + \gamma_2' e^{Px}}{C_1 + E e^{Ax} + F e^{Bx} + G e^{Px}} \end{cases}$$

したがって，γ', E, F, G は前のパラメーターと下の関係がある.

$$(18)\quad \begin{cases} \gamma_1' = \dfrac{\gamma}{N_2^0}, \quad \gamma_2' = \dfrac{\gamma}{N_1^0}, \quad G = \dfrac{\gamma}{N_1^0 N_2^0} \\[2ex] E = \dfrac{\alpha b_{11}}{a_1}, \quad F = \dfrac{\beta b_{22}}{a_2} \end{cases}$$

例1　$A > P > B > 0$ の場合　$C_1 > 0$

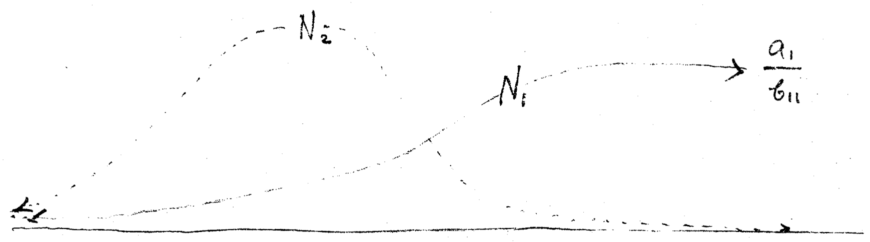
$\alpha > 0$, $\beta > 0$　$\gamma > 0$

とすれば，(17) はすべて正の初期値で，下の図のような形

をとる。

$$N_1(0,+\infty)=\frac{\alpha}{E}=\frac{a_1}{b_{11}}, \qquad N_1(0,-\infty)=0$$

$$N_2(0,+\infty)=0, \qquad N_2(0,-\infty)=0$$



さて、この初期値にみたす解はどうなるか？ その式はわかっている。

$$N_1=\frac{\alpha e^{Ax-\mu_1 t}+\gamma_1' e^{Px-\delta t}}{C_1+Ee^{Ax-\mu_1 t}+Fe^{Bx-\mu_2 t}+Ge^{Px-\delta t}}$$

$$N_2=\frac{\beta e^{Bx-\mu_1 t}+\gamma_2' e^{Px-\delta t}}{C_1+Ee^{Ax-\mu_1 t}+Fe^{Bx-\mu_2 t}+Ge^{Px-\delta t}}.$$

$$\frac{N_2}{N_1}=\frac{\beta e^{Bx-\mu_2 t}+\gamma_2' e^{Px-\delta t}}{\alpha e^{Ax-\mu_1 t}+\gamma_1' e^{Px-\delta t}}$$

$$=\frac{\beta e^{Bx-\mu_2 t}\left(1+\frac{\gamma_2'}{\beta}e^{(P-B)x+(\mu_2-\delta)t}\right)}{\alpha e^{Ax-\mu_1 t}\left(1+\frac{\gamma_1'}{\alpha}e^{(P-A)x+(\mu_1-\delta)t}\right)}$$

もしδ, μ_1, μ_2 に次の関係があれば

$$\delta > \mu_1 > \mu_2 .$$

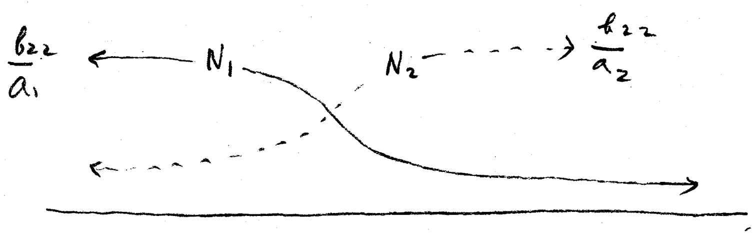
$$\frac{N_2}{N_1} \to +\infty \qquad (t \to +\infty)$$

これは、N_2が(II)によって有界であるから、$N_1 \to 0$ を意味する。つまり、N_2がN_1を追いはらってゆくように進むことが予見できる。

例2. $A < 0$, $B > 0$, $\gamma = 0$, $C_1 > 0$.

$$N_1(0, +\infty) = 0, \qquad N_1(0, -\infty) = \frac{b_{22}}{a_1}$$

$$N_2(0, +\infty) = \frac{b_{22}}{a_2}, \qquad N_2^0(0, -\infty) = 0$$



このような初期値に対しては

$$\mu_1 = b_{21}\nu_1 - b_{11}\nu_2 < 0$$
$$\mu_2 = b_{12}\nu_2 - b_{22}\nu_1 > 0$$

のとき、$\frac{N_1}{N_2} \to +\infty$. $\qquad N_2 \to 0$

となる。N_2 がにげる

この他にも色々の場合について考察できる。

参考文献

[1] V. Volterra. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris Gauthier-Villars (1937)

[2] R. Hirota. Direct method of finding Exact solutions of non linear evolution eq. Proc. of workshop on contact transformations. Vanderbilt Univ. Nashville 1974

[3] E.C. Pielou An introduction to mathematical biology. John Wiley 1969.

[4] M. Mimura. Finite difference method for a class of semi linear degenerate parabolic systems related to physical and biological problems (1973) Thesis Kyoto Univ. Fac. of Engineering.