数理解析研究所講究録 1448 巻 2005 年 172-189

Volterra's perspective on the Lotka-Volterra equations with anti-symmetric interactions and related topics[1]

反対称相互作用を持つロトカ・ヴォルテラ方程式に対する
ヴォルテラの考察とその周辺

九州大学大学院数理学研究院　今 隆助 (Ryusuke Kon)

1　ロトカ・ヴォルテラ方程式

本稿では，Vito Volterra の論文 "Principes de biologie mathématique, *Acta Biotheoretica* **3**, 1–36, (1937)" の一部とそれに関連する研究結果を紹介することを目的としている．Volterra (1937) の論文は Scudo and Ziegler (1978) により再編集されている．また，本稿で扱う内容は [2, 1, 7] などでも一部紹介されている．

Volterra (1937) が考察したモデルは以下の常微分方程式系である：

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(\varepsilon_i + \frac{1}{\beta_i}\sum_{j=1}^{n} \widetilde{a}_{ji}x_j), \quad i = 1, 2, \dots, n. \tag{1}$$

両辺に β_i をかけると，

$$\beta_i \frac{dx_i}{dt} = x_i(\varepsilon_i\beta_i + \sum_{j=1}^{n} \widetilde{a}_{ji}x_j), \quad i = 1, 2, \dots, n$$

となる．この方程式系は現在ロトカ・ヴォルテラ方程式と呼ばれている．各変数 $x_i(t)$, $i = 1, 2, \dots, n$ は時刻 t における生物種 i の個体数を表しており，パラメータ $\varepsilon_i > 0$ は生物種 i の内的自然増加率（密度効果がないときの単位時間当たり 1 個体当たりの出生数），$\beta_i > 0$ は生物種 i の平均個体重量，$\widetilde{a}_{ji}$ は生物種 j が生物種 i の総重量の増加に与える影響を表している．Volterra (1937) は特にパラメータ $\tilde{a}_{ji}$ により成る行列 $\widetilde{A} = (\widetilde{a}_{ji})$ が次の仮定 $(\widetilde{\mathrm{H}}1)$ を満たしている場合に着目した：

$(\widetilde{\mathrm{H}}1)$ $\widetilde{A} = -\widetilde{A}^\top$ が成り立つ．

この仮定 $(\widetilde{\mathrm{H}}1)$ は次のことを意味している．

- $\widetilde{a}_{ii} = 0, i = 1, 2, \dots, n$ であるため，各生物種の増殖率は自己密度に依存しない，
- $\widetilde{a}_{ij}\widetilde{a}_{ji} < 0, i \neq j, i, j \in \{1, 2, \dots, n\}$ であるため，2 種間の相互作用は捕食者・被食者関係のみである（$\widetilde{a}_{ji} > 0$ のとき，種 i が捕食者で種 j が被食者）．また，捕食した生物の重量だけ捕食者の総重量が増えると仮定している（当量仮説）．

[1]This work was partially supported by the 21 Century COE Program "Development of Dynamic Mathematics with High Functionality" of the Ministry of Education, Culture, Sports, Science and Technology of Japan.

最近のロトカ・ヴォルテラ方程式の表記と一致させるために，本稿ではパラメータを以下のように置き変える：

$$r_i = \varepsilon_i, \quad a_{ij} = \frac{\widetilde{a}_{ji}}{\beta_i}, \quad i,j \in \{1,2,\ldots,n\}.$$

このとき，方程式(1)は以下のように書ける：

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}x_j), \quad i = 1,2,\ldots,n. \tag{2}$$

また，仮定 $(\widetilde{H}1)$ は行列 $A = (a_{ij})$ に対して以下のようになる：

(H1) ある対角行列 $D = \mathrm{diag}\{d_1, d_2, \ldots, d_n\}$, $d_i > 0$, $i = 1,2,\ldots,n$ に対して，DA が反対称行列になる．すなわち，$DA = -(DA)^{\top}$.

もし行列 A が反対称行列であれば仮定 (H1) は直ちに成り立つ．以下では仮定 (H1) のもとで方程式(2) が持つ性質を調べる．

本稿を通して以下の記号を用いる：$\mathbf{x} = (x_1, x_2, \ldots, x_n)$，正錘 $\mathbb{R}^n_+ = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n : x_1 \geq 0, x_2 \geq 0, \ldots, x_n \geq 0\}$，正錘の境界 $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+ := \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n_+ : x_1 x_2 \cdots x_n = 0\}$，正錘の内部 $\mathrm{int}\mathbb{R}^n_+ = \mathbb{R}^n_+ \backslash \mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$，方程式(2) の内部平衡点 $\mathbf{p} = (p_1, p_2, \ldots, p_n)$.

2 保存量

仮定 (H1) が成り立つとき，方程式(2) は保存量を持つことが知られている．

定理 1（[4], p.130 参照）

(H1) を仮定する．さらに，方程式(2) は内部平衡点 $\mathbf{p} \in \mathrm{int}\mathbb{R}^n_+$ を持つと仮定する．このとき，初期値 $\mathbf{x}(0) \in \mathrm{int}\mathbb{R}^n_+$ に対する解 $\mathbf{x}(t)$ は次の等式を満たす：

$$V_1(\mathbf{x}) := \prod_{i=1}^{n} \left(\frac{e^{x_i}}{x_i^{p_i}} \right)^{d_i} = C.$$

ここで，C は初期値によって決まる定数である．

証明.

$\mathbf{p}$ は方程式(2) の内部平衡点なので，次の等式を満たす：

$$r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} p_j = 0, \quad i = 1,2,\ldots,n.$$

両辺に $d_i p_i$ をかけ，$i = 1$ から n まで足し合わせると，

$$\sum_{i=1}^{n} d_i r_i p_i + \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} d_i a_{ij} p_i p_j = 0$$

となり，行列 $DA = (d_i a_{ij})$ の反対称性を利用すると，

$$\sum_{i=1}^{n} d_i r_i p_i = 0 \tag{3}$$

を得る．

方程式の形から $\mathrm{bd}\mathbb{R}_+^n$ は不変集合であることが分かる．よって $\mathrm{int}\mathbb{R}_+^n$ も不変集合である．このことは，初期値 $\mathbf{x}(0) \in \mathrm{int}\mathbb{R}_+^n$ に対する解 $\mathbf{x}(t)$ は常に正であることを保証している．以下では，

$$\sum_{i=1}^{n} d_i \left(\frac{dx_i}{dt} - p_i \frac{1}{x_i} \frac{dx_i}{dt} \right)$$

が時刻 t によらず常にゼロであることを示す．上式に方程式(2) の右辺を代入し，変形すると，次の等式を得る：

$$\begin{aligned}
\sum_{i=1}^{n} d_i \left(\frac{dx_i}{dt} - p_i \frac{1}{x_i} \frac{dx_i}{dt} \right) &= \sum_{i=1}^{n} \left\{ d_i x_i (r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} x_j) - p_i d_i (r_i + \sum_{i=1}^{n} a_{ij} x_j) \right\} \\
&= \sum_{i=1}^{n} r_i d_i x_i + \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} x_i d_i a_{ij} x_j \\
&\quad - \sum_{i=1}^{n} (p_i d_i r_i + \sum_{j=1}^{n} p_i d_i a_{ij} x_j).
\end{aligned}$$

ここで，式(3) と行列 DA の反対称性を利用すると，

$$\begin{aligned}
\sum_{i=1}^{n} d_i \left(\frac{dx_i}{dt} - p_i \frac{1}{x_i} \frac{dx_i}{dt} \right) &= \sum_{i=1}^{n} r_i d_i x_i - \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} p_i d_i a_{ij} x_j \\
&= \sum_{i=1}^{n} r_i d_i x_i + \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} p_i d_j a_{ji} x_j \\
&= \sum_{i=1}^{n} r_i d_i x_i + \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} x_i d_i a_{ij} p_j \\
&= \sum_{i=1}^{n} d_i x_i (r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} p_j) = 0.
\end{aligned}$$

よって，

$$\sum_{i=1}^{n} d_i \left(\frac{dx_i}{dt} - p_i \frac{1}{x_i} \frac{dx_i}{dt} \right) = 0$$

の両辺を積分すると，

$$\sum_{i=1}^{n} d_i (x_i - p_i \ln x_i) = C'$$

が求まり，変形すると目的の等式を得ることができる．

□

3 パーシステンス（存続性）

本節では，前節で求めた保存量を用いて方程式(2) の各解が $\mathrm{bd}\mathbb{R}_+^n$ から正の距離はなれたコンパクト集合におさまることを示す.

定理 2 （[4], p.130 参照）

(H1) を仮定する．さらに，方程式(2) は内部平衡点を持つと仮定する．このとき，初期値 $\mathbf{x}(0) \in \mathrm{int}\mathbb{R}_+^n$ に対する解 $\mathbf{x}(t)$ に対して，$\delta, D > 0$ が存在して，$\delta < x_i(t) < D$, $i = 1, 2, \ldots, n$ が任意の $t \geq 0$ に対して成り立つ．すなわち，方程式(2) は（強意の）パーシステントである.

証明.

定理 1 から次の等式が成り立つ：

$$\left(\frac{e^{x_1}}{x_1^{p_1}}\right)^{d_1}\left(\frac{e^{x_2}}{x_2^{p_2}}\right)^{d_2}\cdots\left(\frac{e^{x_n}}{x_n^{p_n}}\right)^{d_n} = C.$$

ここで，$y_i = x_i/p_i$, $i = 1, 2, \ldots, n$, $C' = Cp_1^{p_1d_1}p_2^{p_2d_2}\cdots p_n^{p_nd_n}$ とおくと，上の式は次のようになる：

$$\left(\frac{e^{y_1}}{y_1}\right)^{p_1d_1}\left(\frac{e^{y_2}}{y_2}\right)^{p_2d_2}\cdots\left(\frac{e^{y_n}}{y_n}\right)^{p_nd_n} = C'. \tag{4}$$

いま，解 $\mathbf{x}(t)$ は正であるから，$(y_1(t), y_2(t), \ldots, y_n(t))$ も正である．よって，

$$\frac{e^{y_i}}{y_i} \geq e,\ i = 1, 2, \ldots, n$$

が常に成り立っていることが分かる．式(4) から

$$\begin{aligned}\left(\frac{e^{y_i}}{y_i}\right)^{p_id_i} &= \frac{C'}{\prod_{j=1, j\neq i}^n\left(\frac{e^{y_j}}{y_j}\right)^{p_jd_j}}\\ &\leq \frac{C'e^{p_id_i}}{\prod_{j=1}^n e^{p_jd_j}} = Ke^{p_id_i}.\end{aligned}$$

ここで，$K = C'/\prod_{j=1}^n e^{p_jd_j}$．さらに，

$$\frac{e^{y_i}}{y_i} \leq eK^{\frac{1}{p_id_i}}$$

となり，関数 e^{y_i}/y_i の形状から，この不等式は y_i がある正の区間 $[\delta', D']$ にあることを意味している．よって，x_i もある正の区間 $[\delta, D]$ にあることが分かる.

□

4 個体数の時間平均に対するVolterraの原理

本節では前節の結果を用いて，個体数の時間平均について考察する．

定理3（[4], p.137 及び [3], Theorem 5.2.3 参照）

(H1) を仮定する．さらに，$\mathbf{p}$ を方程式(2) の唯一の内部平衡点とする．このとき初期値 $\mathbf{x}(0) \in \mathrm{int}\mathbb{R}^n_+$ に対する解 $\mathbf{x}(t)$ は次を満たす：

$$\lim_{T\to\infty} \frac{1}{T}\int_0^T x_i(t)dt = p_i, \quad i = 1, 2, \ldots, n.$$

証明.

方程式(2) から

$$\frac{d}{dt}\ln x_i = r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}x_j$$

が成り立つ．両辺を $t=0$ から T まで積分すると，

$$\frac{\ln x_i(T) - \ln x_i(0)}{T} = r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}\overline{x}_j(T) \tag{5}$$

となる．ここで

$$\overline{x}_j(T) = \frac{1}{T}\int_0^T x_j(t)dt$$

である．定理2を用いると，$\delta < \overline{x}_j(T) < D$, $j = 1, 2, \ldots, n$ が任意の $T \geq 0$ に対して成り立っていることが分かる．よって適当な部分列 $T_j \to \infty$ に対して

$$\lim_{j\to\infty}(\overline{x}_1(T_j), \overline{x}_2(T_j), \ldots, \overline{x}_n(T_j)) = (\overline{x}_1, \overline{x}_2, \ldots, \overline{x}_n)$$

となり，式(5) から

$$0 = r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}\overline{x}_j$$

が得られる．よって，$\overline{\mathbf{x}} = (\overline{x}_1, \overline{x}_2, \ldots, \overline{x}_n)$ は方程式(2) の平衡点である．また $\overline{x}_j \geq \delta > 0$ だから，$\overline{\mathbf{x}} \in \mathrm{int}\mathbb{R}^n_+$ である．

内部平衡点は唯一だから，$\overline{\mathbf{x}} = \mathbf{p}$ となる．上の結果から，$\overline{\mathbf{x}}(T_j)$ が収束する任意の部分列 $T_j \to \infty$ について $\lim_{j\to\infty}\overline{\mathbf{x}}(T_j) = \mathbf{p}$ であるから，$\lim_{T\to\infty}\overline{\mathbf{x}}(T) = \mathbf{p}$ である．

□

5 摂動が平均個体数に与える影響：D'Anconaの疑問に対する一般的な回答

本節では，次の問題について考える：『第一次世界大戦後，アドリア海における漁獲高を調べてみると，戦前と比べて捕食者の数が非常に大きくなっていることが発見された（表1及び図1参照）．もちろん，オーストリアとイタリアの間に起こった戦争が漁業活動を中断させていたわけだが，それにしてもなぜこの中断が被食者より捕食者に有利に働いたのであろうか？（[3], Chapter 2 参照）』．Volterra は方程式(2) の $n=2$ の場合を解析し，この疑問に答えた．本節では，$n>2$ の場合に一般化された Volterra (1937) の結果を紹介する．

西暦	1905	1910	1911	1912	1913	1914	1915	1916
トリエステ	—	5.7	8.8	9.5	15.7	14.6	7.6	16.2
フィウム	—	—	—	—	—	11.9	21.4	22.1
ベニス	21.8	—	—	—	—	—	—	—

	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
	15.4	—	19.9	15.8	13.3	10.7	10.2
	21.1	36.4	29.3	16.0	15.9	14.8	10.8
	—	—	30.9	25.3	25.9	26.4	26.3

表 1: 全水揚げ量のうちサメの占めるパーセンテージ（[5, 8] 参照）．

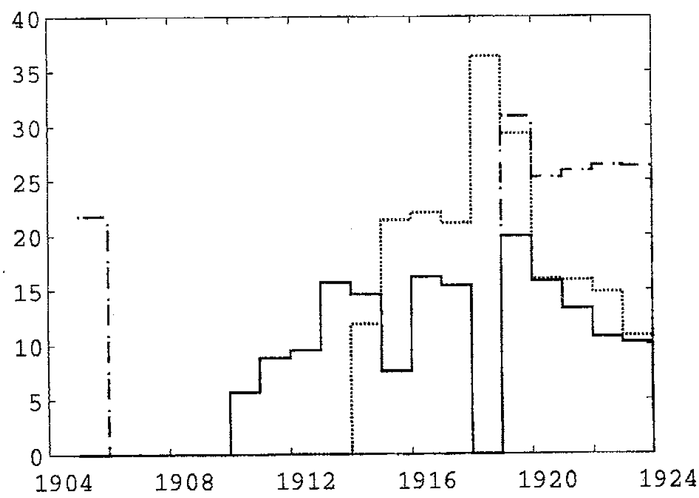

図 1: 表1のグラフ．実線がトリエステ，点線がフィウム，一転鎖線がベニスのグラフ．

Volterra (1937) は方程式(2) の内的自然増加率 r_i に摂動を加えることにより，漁業活動の有無を表現した．具体的には方程式(2)（漁業活動なしの場合）と次の方程式（漁業活動ありの場合）の解の時間平均を比較した：

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(r_i + \Delta r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}x_j). \tag{6}$$

ここで，$\Delta r_i < 0, i = 1, 2, \ldots, n$ とする．

定理4（[4], p.246 参照）

(H1) を仮定する．内部平衡点が存在する範囲で摂動 $\Delta r_i < 0$ を与えると次のことが成り立つ．

(i): 平均個体数が増加する種と，減少する種が存在する．

(ii): 平均個体数が増加した種の中には，他種から捕食されている種が存在する．

(iii): 平均個体数が減少した種の中には，他種を捕食している種が存在する．

証明．

定理3から，個体数の時間平均は内部平衡点に等しいので，以下では内部平衡点の変化に注目する．

(i): 方程式(2) と(6) の内部平衡点をそれぞれ $\mathbf{p} = (p_1, p_2, \ldots, p_n)$，$\mathbf{p} + \Delta\mathbf{p} = (p_1 + \Delta p_1, p_2 + \Delta p_2, \ldots, p_n + \Delta p_n)$ とする．内部平衡点 $\mathbf{p} + \Delta\mathbf{p}$ は次の式を満たす：

$$\begin{aligned} (r_i + \Delta r_i) + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}(p_j + \Delta p_j) &= 0 \\ \Delta r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}\Delta p_j &= 0. \end{aligned} \tag{7}$$

$\Delta r_i < 0$ だから，$\Delta p_1, \Delta p_2, \ldots, \Delta p_n$ の中にゼロでないものが存在する．

式(7) の両辺に $d_i \Delta p_i$ をかけて，$i = 1$ から n まで足し合わせると，

$$\sum_{i=1}^{n} d_i \Delta r_i \Delta p_i + \sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n} d_i a_{ij} \Delta p_j \Delta p_i = 0$$

となり，$DA = (d_i a_{ij})$ の反対称性を使うと，

$$\sum_{i=1}^{n} d_i \Delta r_i \Delta p_i = 0$$

となる．よって，$\Delta r_1 \Delta p_1, \Delta r_2 \Delta p_2, \ldots, \Delta r_n \Delta p_n$ がすべてゼロであったり同符号であることはないから，$\Delta p_1, \Delta p_2, \ldots, \Delta p_n$ の中に異符号のものが存在する．

(ii): (i) の結果から，$\Delta p_k > 0$ となる k が存在するから，簡単のため $k = 1$ として考える．$\Delta p_1 > 0$ であるとき，次の2つに場合分けるできる：

(I): $a_{12}, a_{13}, \ldots, a_{1n}$ のうちどれかが負.
(II): $a_{12}, a_{13}, \ldots, a_{1n}$ のすべてが正かゼロ.

(I) の場合，明らかに種1はある種に捕食されているが，平均個体数は増加している．次に (II) の場合を考える．

$$\Delta r_1 + \sum_{j=1}^{n} a_{1j} \Delta p_j = 0$$

が成り立っており，$\Delta r_1 < 0$ かつ $a_{12}, a_{13}, \ldots, a_{1n}$ のすべてが正かゼロだから，$\Delta p_s > 0$ となる s が存在しなくてはいけない．このとき，種 s は種1に捕食されているが，平均個体数は増加している．

(iii): (i) の結果から，$\Delta p_1 > 0$ と仮定すると，$\Delta p_2, \Delta p_3, \ldots, \Delta p_n$ のうちどれかは負である．いま簡単のため，$\Delta p_2 < 0$ として考える．このとき，次の2つに場合分けできる：

(I): $a_{21}, a_{23}, \ldots, a_{2n}$ のうちどれかが正.
(II): $a_{21}, a_{23}, \ldots, a_{2n}$ のすべてが負かゼロ.

(I) の場合，明らかに種2はある種を捕食しているが，平均個体数は減少している．次に (II) の場合を考える．

$$\Delta r_2 + \sum_{j=1}^{n} a_{2j} \Delta p_j = 0$$

が成り立っており，$\Delta r_2 < 0$ かつ $a_{22}, a_{23}, \ldots, a_{2n}$ のすべてが負かゼロだから，$\Delta p_s < 0$ となる s が存在しなくてはいけない．このとき，種 s は種2を捕食しているが，平均個体数は減少している．

□

群集内の生物種は次の3つに分類できる（図2参照）: (X)：捕食されているが，捕食していない．(Y)：捕食しているし，捕食されている．(Z)：捕食しているが，捕食されていない．(X) や (Z) だけで成っている群集はないことが分かる．この分類を用いると定理4の結果 (ii) と (iii) は次のように言い換えることができる：

(i)': 平均個体数が増加した種の中には (X) か (Y) がいる.
(ii)': 平均個体数が減少した種の中には (Y) か (Z) がいる.

さらに，(X) と (Z) だけから成る群集について考えると，次のように言える：

(i)": 平均個体数が増加した種の中には (X) がいる.
(ii)": 平均個体数が減少した種の中には (Z) がいる.

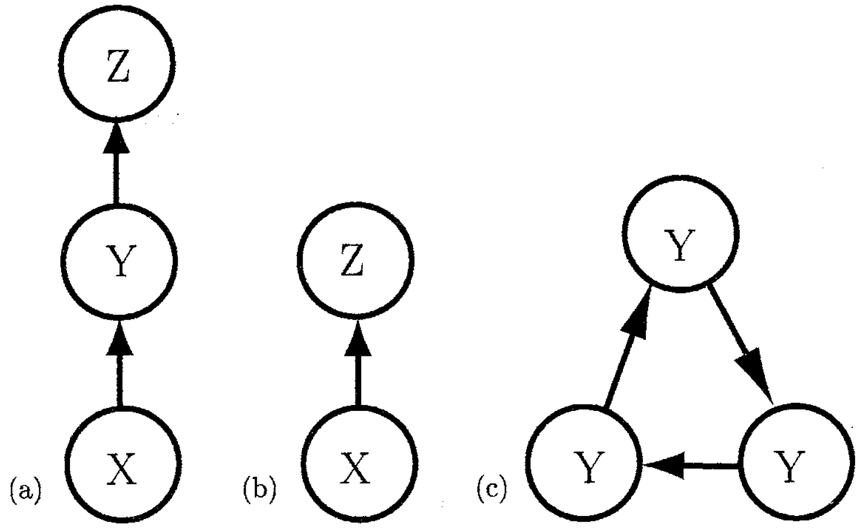

図 2: (a): (X), (Y), (Z) から成る群集の例．(b): (X), (Y) だけから成る群集の例．(c): (Y) だけから成る群集の例．

6　Volterraによるロトカ・ヴォルテラ方程式の物理学的考察

6.1　人口学的エネルギ保存則

ここでは，仮定 (H1) を満たすロトカ・ヴォルテラ方程式(2) が従っているエネルギ保存則を紹介する（[4], pp.242–245 参照）．

Volterra (1937) は次のように定義される X_i を生命量 (quantity of life) と呼んだ：

$$X_i(t) = \int_0^t x_i(s)ds.$$

この生命量 X_i を用いると方程式(2) は次のように書ける：

$$X_i'' = X_i'(r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} X_j')$$

ここで，$X_i' = dX_i/dt$, $X_i'' = d^2X_i/dt^2$ である．この両辺に d_i をかけ，$i = 1$ から n まで足し合わせると，$DA = (d_i a_{ij})$ の反対称性から，

$$\sum_{i=1}^{n} d_i X_i'' - \sum_{i=1}^{n} d_i r_i X_i' = 0$$

を得る．両辺を t で積分すると，

$$\sum_{i=1}^{n} d_i X_i' - \sum_{i=1}^{n} d_i r_r X_i + C_1 = 0 \tag{8}$$

となる．ここで，C_1 は積分定数である．

Volterra (1937) は生命量 X_i を用いて，人口学的実在エネルギ L (actual demogrpahic energy) と人口学的潜在エネルギ M (potential demographic energy) を次のように導入した：

$$
\begin{aligned}
L &= \sum_{i=1} d_i X_i' \\
M &= C_2 - \sum_{i=1}^{n} d_i r_i X_i.
\end{aligned}
$$

ここで，C_2 は定数である．このとき，式(8) を用いると，

$$L + M = C_1 + C_2$$

となり，人口学的実在エネルギと人口学的潜在エネルギの和 $L + M$ は保存量であることが分かる．

以下では，$d_i = \beta_i$, $i = 1, 2, \ldots, n$ のとき，すなわち，平均個体重量 β_i から成る対角行列 $D = \mathrm{diag}\{\beta_1, \beta_2, \ldots, \beta_n\}$ で仮定 (H1) が成り立っている場合に，エネルギ L と M がどの様な意味を持っているのかについて考察する．β_i は種 i の平均個体重量であり，x_i は個体数であるから，$L = \sum_{i=1}^{n} \beta_i x_i$ は実在している生物の総重量である．また，$\beta_i r_i x_i$ は単位時間当たりに捕食に関係せずに外界のエネルギを使って生まれる種 i の総重量である（$r_i < 0$ のときは，死亡した個体の総重量）．そのため，$\sum_{i=1}^{n} \beta_i r_i x_i$ は単位時間当たりに捕食に関係せずに生まれる生物の総重量，すなわ外界のエネルギを使って生まれる生物の総重量となる．このことから，

$$\sum_{i=1}^{n} \beta_i r_i X_i(t) = \sum_{i=1}^{n} \beta_i r_i \int_0^t x_i(s) ds$$

は外界のエネルギを使って，時刻 0 から t までの間に生まれた生物の総重量であることが分かる．さらに，定数 C_2 を時刻 $t = 0$ において外界に存在しているエネルギを重量に換算した値と考えると，$M = C_2 - \sum_{i=1}^{n} \beta_i r_i X_i(t)$ は時刻 t において外界に存在するエネルギの重量と解釈できる．よって，$L + M$ が一定ということは，外界も含めた全体の重量は不変であることを意味している（捕食された生物の重量は瞬時に捕食した生物種の総重量に加算されていることに注意する）．

6.2 ロトカ・ヴォルテラ方程式の変分問題

ここでは，仮定 (H1) を満たす方程式(2) の解がある変分問題の解として解釈できることを示す．そこでまず，次の関数 Φ を導入する：

$$\Phi(X, X') = \sum_{i=1}^{n} d_i X_i' \ln X_i' + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} d_i a_{ij} X_i' X_j + \sum_{i=1}^{n} d_i r_i X_i. \tag{9}$$

そして，次の汎関数 $U(X)$ の極値として方程式(2) の解が得られることを示す：

$$U(X) = \int_{t_0}^{t} \Phi(X(s), X'(s))dt.$$

関数 X が $U(X)$ の極値であるための必要条件は，X が次のオイラーの方程式を満たすことである：

$$\frac{d}{dt}\frac{\partial \Phi}{\partial X_i'} - \frac{\partial \Phi}{\partial X_i} = 0, \quad i = 1, 2, \ldots, n.$$

ここに式(9) を代入し計算すると，

$$\frac{d}{dt}\left(d_i \ln X_i' + d_i + \frac{1}{2}\sum_{j=1}^{n} d_i a_{ij} X_j\right) - \left(\frac{1}{2}\sum_{j=1}^{n} d_j a_{ji} X_j' + d_i r_i\right) = 0$$

となり，さらに計算していくと，以下のようにロトカ・ヴォルテラ方程式を得る：

$$\begin{aligned}
d_i \frac{d}{dt} \ln X_i' &= d_i r_i + \frac{1}{2}\sum_{j=1}^{n} d_j a_{ji} X_j' + \frac{1}{2}\sum_{j=1}^{n} d_i a_{ij} X_j' \\
d_i \frac{1}{X_i'}\frac{dX_i'}{dt} &= d_i r_i + \sum_{j=1}^{n} d_i a_{ij} X_j' \\
\frac{dX_i'}{dt} &= X_i'(r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij} X_j').
\end{aligned}$$

よって，ロトカ・ヴォルテラ方程式の解は，上の変分問題の解である．

7　ロトカ・ヴォルテラ方程式とレプリケータ方程式の保存量

本節では，前節まで扱っていたロトカ・ヴォルテラ方程式(2) と次のレプリケータ方程式が持つ保存量の関係について考察する：

$$\frac{dy_i}{dt} = y_i((B\mathbf{y})_i - \mathbf{y} \cdot B\mathbf{y}), \quad i = 1, 2, \ldots, n+1. \tag{10}$$

ここで，行列 $B = (b_{ij})$ は $(n+1) \times (n+1)$ 行列であり，利得行列と呼ばれている．変数 y_i, $i = 1, 2, \ldots, n+1$ は戦略 i をとるプレイヤの頻度を表している．そのため，単体 $\mathbb{S}_{n+1} = \{\mathbf{y} \in \mathbb{R}_+^{n+1} : y_1 + y_2 + \cdots + y_{n+1} = 1\}$ 上のダイナミクスが興味の対象となる．この単体 $\mathbb{S}_{n+1}$ は不変集合であることが容易に確認できる．

$(n+1)$ 変数 $y_1, y_2, \ldots, y_{n+1}$ のレプリケータ方程式(10) と n 変数 $x_1, x_2, \ldots, x_n$ のロトカ・ヴォルテラ方程式(2) は次のように同値であることが知られている．

定理5（[3], Theorem 7.5.1 参照）

$r_i = b_{i,n+1} - b_{n+1,n+1}$, $a_{ij} = b_{ij} - b_{n+1,j}$, $i, j \in \{1, 2, \ldots, n\}$ とする．このとき，レプリケータ方程式(10) の軌道をロトカ・ヴォルテラ方程式(2) の軌道へ対応づける次の微分同相写像 $\psi : \widehat{\mathbb{S}}_{n+1} \to \mathbb{R}^n_+$ が存在する：

$$\psi(\mathbf{y}) = \left(\frac{y_1}{y_{n+1}}, \frac{y_2}{y_{n+1}}, \ldots, \frac{y_n}{y_{n+1}}\right).$$

ここで，$\widehat{\mathbb{S}}_{n+1} = \{\mathbf{y} \in \mathbb{S}_{n+1} : y_{n+1} > 0\}$ であり，

$$\psi^{-1}(\mathbf{x}) = \left(\frac{x_1}{\sum_{i=1}^n x_i + 1}, \frac{x_2}{\sum_{i=1}^n x_i + 1}, \ldots, \frac{x_n}{\sum_{i=1}^n x_i + 1}, \frac{1}{\sum_{i=1}^n x_i + 1}\right)$$

である．

この結果を用いて，レプリケータ方程式(10) の保存量及び，ロトカ・ヴォルテラ方程式(2) の保存量について考察する．特に，以下のような仮定を満たす場合に着目する．

(H2) ある対角行列 $M = \mathrm{diag}\{m_1, m_2, \ldots, m_{n+1}\}$, $m_i > 0$, $i = 1, 2, \ldots, n+1$ に対して，BM が反対称行列になる．すなわち，$BM = -(BM)^\top$.

利得行列 B が反対称であれば，仮定 (H2) は直ちに成り立つ．この様に反対称な利得行列 B を持つゲームはゼロ和ゲームと呼ばれている．また，このとき，レプリケータ方程式(10) は保存量を持つことが良く知られている（Hofbauer and Sigmund [3], Exercises 7.4.2 及び 7.4.3 参照）．

行列 B が上の仮定を満たすためには，対角成分がすべてゼロであることが必要となる．一般に，行列 B の j 列に定数 c_j を加えても，$\mathbb{S}_{n+1}$ 上でレプリケータ方程式(10) は変わらないことが知られており，行列 B の対角成分がすべてゼロである行列に変更できる（Hofbauer and Sigmund [3], Exercise 7.1.2 参照）．そのため，一般性を失うことなく行列 B の対角成分はすべてゼロであると仮定することができる．

7.1 ロトカ・ヴォルテラ方程式からレプリケータ方程式へ

定理1と5の結果を用いるとレプリケータ方程式(10) の保存量が次のように求まる．

定理6

ロトカ・ヴォルテラ方程式(2)が内部平衡点 $\mathbf{p} \in \mathrm{int}\mathbb{R}_+^n$ を持ち，仮定(H1)が成り立つとする．このとき，定理5によって対応づけられるレプリケータ方程式(10)は内部平衡点 $\mathbf{q} \in \mathrm{int}\mathbb{S}_{n+1}$ を持ち，初期値 $\mathbf{y}(0) \in \mathrm{int}\mathbb{S}_{n+1}$ に対する解 $\mathbf{y}(t)$ は次の等式を満たす：

$$P_2(\mathbf{y}) := \prod_{i=1}^{n} \left(\frac{e^{y_i/y_{n+1}}}{(y_i/y_{n+1})^{q_i/q_{n+1}}} \right)^{d_i} = C.$$

ここで，C は初期値によって決まる定数である．

この結果を用いて，次の具体的な $n=2$ のロトカ・ヴォルテラ方程式について考える：

$$\begin{cases} \dot{x}_1 &= x_1(1-x_2) \\ \dot{x}_2 &= x_2(-1+x_1). \end{cases} \tag{11}$$

この方程式は被食者 x_1 と捕食者 x_2 から成る被食者・捕食者系である．行列 A は

$$A = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$$

であり，$A = -A^\top$ が成立りつ．すなわち，仮定(H1)が成り立つことが分かる．さらに，方程式(14)の内部平衡点 $\mathbf{p}$ は

$$\mathbf{p} = (1, 1)$$

である．よって，定理1から

$$V_1(\mathbf{x}) = \frac{e^{x_1+x_2}}{x_1 x_2}$$

はロトカ・ヴォルテラ方程式(14)の保存量となる．この保存量の等高線を $\mathbb{R}_+^2$ に描くと図3 (a)のようになる．

定理5によって対応づけられるレプリケータ方程式の利得行列 B は

$$B = \begin{pmatrix} 0 & -1 & 1 \\ 1 & 0 & -1 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

である．これは，ゼロ和ゲームではなく，仮定(H2)も満たしていないことに注意する．定理6を用いると，この利得行列 B を持つレプリケータ方程式は次の保存量を持つ：

$$P_2(\mathbf{y}) = \frac{y_3^2}{y_1 y_2} e^{\frac{y_1+y_2}{y_3}}.$$

この保存量の等高線を $\mathbb{S}_3$ に描くと図3 (b)のようになる．

7.2 レプリケータ方程式からロトカ・ヴォルテラ方程式へ

レプリケータ方程式(10) は仮定 (H2) を満たすとき，次の様に保存量を持つことが分かる．

定理 7 ([3], Exercises 7.1.3, 7.4.2 及び 7.4.3 参照)

(H2) を仮定する．さらに，レプリケータ方程式(10) は内部平衡点 $\mathbf{q} \in \mathrm{int}\mathbb{S}_{n+1}$ を持つと仮定する．このとき，初期値 $\mathbf{y}(0) \in \mathrm{int}\mathbb{S}_{n+1}$ に対する解 $\mathbf{y}(t)$ は次の等式を満たす：

$$P_1(\mathbf{y}) := \prod_{i=1}^{n+1} \left(\frac{y_i/m_i}{\sum_{j=1}^{n+1} y_j/m_j} \right)^{\frac{q_i/m_i}{\sum_{j=1}^{n+1} q_j/m_j}} = C.$$

ここで，C は初期値によって決まる定数である．

証明.

$\mathbf{q}$ はレプリケータ方程式(10) の内部平衡点なので，次の等式を満たす：

$$(B\mathbf{q})_i - \mathbf{q} \cdot B\mathbf{q} = 0, \quad i = 1, 2, \ldots, n+1. \tag{12}$$

両辺に $w_i = (q_i/m_i)/\sum_{j=1}^{n+1}(q_j/m_j)$ をかけ，$i = 1$ から $n+1$ まで足し合わせると，

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^{n+1} w_i(B\mathbf{q})_i - \sum_{i=1}^{n+1} w_i \mathbf{q} \cdot B\mathbf{q} &= 0 \\ \mathbf{w} \cdot BM\mathbf{w} \sum_{j=1}^{n+1}(q_j/m_j) - \mathbf{q} \cdot B\mathbf{q} &= 0 \end{aligned}$$

となる．ここで，$\mathbf{w} = (w_1, w_2, \ldots, w_{n+1})^\top$ である．いま，行列 BM は反対称だから，

$$\mathbf{w} \cdot BM\mathbf{w} = \mathbf{q} \cdot B\mathbf{q} = 0$$

となり，式(12) から，

$$(BM\mathbf{w})_1 = (BM\mathbf{w})_2 = \cdots = (BM\mathbf{w})_{n+1} = \mathbf{w} \cdot BM\mathbf{w} = 0 \tag{13}$$

が得られる．

以下では，$\mathbf{z} = (z_1, z_2, \ldots, z_{n+1})$, $i = 1, 2, \ldots, n+1$ とし，$P_1 = \prod_{i=1}^{n+1} z_i^{w_i}$ が時刻 t によらず一定であることを示す．P_1 を t で微分すると，

$$\begin{aligned} \frac{dP_1}{dt} &= \frac{d}{dt} \prod_{i=1}^{n+1} z_i^{w_i} \\ &= P_1 \sum_{i=1}^{n+1} w_i \frac{1}{z_i} \frac{dz_i}{dt} \end{aligned}$$

となる．いま，

$$
\begin{aligned}
\frac{dz_i}{dt} &= \frac{(\dot{y}_i/m_i)(\sum_{j=1}^{n+1} y_j/m_j) - (y_i/m_i)(\sum_{j=1}^{n+1} y_j/m_j)}{(\sum_{j=1}^{n+1} y_j/m_j)^2} \\
&= z_i \frac{((B\mathbf{y})_i - \mathbf{y}\cdot B\mathbf{y})(\sum_{j=1}^{n+1} y_j/m_j) - \sum_{j=1}^{n+1}(y_j/m_j)((B\mathbf{y})_i - \mathbf{y}\cdot B\mathbf{y})}{\sum_{j=1}^{n+1} y_j/m_j} \\
&= z_i\{(B\mathbf{y})_i - \mathbf{y}\cdot B\mathbf{y} - \sum_{j=1}^{n+1} z_j((B\mathbf{y})_j - \mathbf{y}\cdot B\mathbf{y})\} \\
&= z_i\{(BM\mathbf{z})_i - \mathbf{z}\cdot BM\mathbf{z}\}(\sum_{j=1}^{n+1} y_j/m_j)
\end{aligned}
$$

であるから，BM の反対称性と式(13) を使うと，以下の様に P_1 は保存量であることが分かる：

$$
\begin{aligned}
\frac{dP_1}{dt} &= P_1 \sum_{i=1}^{n+1} w_i((BM\mathbf{z})_i - \mathbf{z}\cdot BM\mathbf{z})(\sum_{j=1}^{n+1} y_j/m_j) \\
&= -P_1 \sum_{i=1}^{n+1} z_i (BM\mathbf{w})_i (\sum_{j=1}^{n+1} y_j/m_j) \\
&= 0.
\end{aligned}
$$

□

この定理5と7を用いると，次のようにロトカ・ヴォルテラ方程式(2) の保存量が求まる．

定理8

レプリケータ方程式(10) が内部平衡点 $\mathbf{q} \in \mathrm{int}\mathbb{S}_{n+1}$ を持ち，仮定 (H2) が成り立つとする．このとき，定理5によって対応づけられるロトカ・ヴォルテラ方程式(2) は内部平衡点 $\mathbf{p} \in \mathrm{int}\mathbb{R}^n_+$ を持ち，初期値 $\mathbf{x}(0) \in \mathrm{int}\mathbb{R}^n_+$ に対する解 $\mathbf{x}(t)$ は次の等式を満たす：

$$
V_2(\mathbf{x}) := \prod_{i=1}^{n+1} \left(\frac{x_i/m_i}{\sum_{j=1}^{n+1} x_j/m_j} \right)^{\frac{p_i/m_i}{\sum_{j=1}^{n+1} p_j/m_j}} = C.
$$

ただし，$x_{n+1} \equiv 1$, $p_{n+1} = 1$ であり，C は初期値によって決まる定数である．

この結果を用いて，次の具体的な利得行列 B を持つ $n = 3$ のレプリケータ方程式について考える：

$$
B = \begin{pmatrix} 0 & 1 & -1 \\ -1 & 0 & 1 \\ 1 & -1 & 0 \end{pmatrix}.
$$

この利得行列を持つゲームはジャンケンゲームである．いま，$B=-(B)^{\top}$ が成り立っている．すなわち，仮定 (H2) が成立している．さらに，方程式(14) の内部平衡点 $\mathbf{p}$ は

$$\mathbf{p}=\left(\frac{1}{3},\frac{1}{3},\frac{1}{3}\right)$$

である．そのため，定理７から

$$P_1(\mathbf{y})=y_1y_2y_3$$

はこのレプリケータ方程式の保存量となる．この保存量の等高線を $\mathbb{S}_3$ に描くと図３ (c) のようになる．

定理５によって対応づけられるロトカ・ヴォルテラ方程式は以下のようになる：

$$\left\{\begin{array}{lll}\dot{x}_1 & = & x_1(-1-x_1+2x_2)\\ \dot{x}_2 & = & x_2(1-2x_1+x_2).\end{array}\right. \tag{14}$$

この方程式で，x_1 は捕食者，x_2 は被食者と解釈できる．ただし，被食者が正の自己密度依存を持っている奇妙な方程式である．このロトカ・ヴォルテラ方程式の行列 A は

$$A=\begin{pmatrix}-1 & 2\\ -2 & 1\end{pmatrix}$$

であり，明らかに仮定 (H1) を満たさない．しかし，定理８を用いると，このロトカ・ヴォルテラ方程式に対して次の保存量が求まる：

$$\frac{x_1^{\frac{1}{3}}x_2^{\frac{1}{3}}}{x_1+x_2+1}.$$

この保存量の等高線を $\mathbb{R}^2_+$ に描くと図３ (d) のようになる．

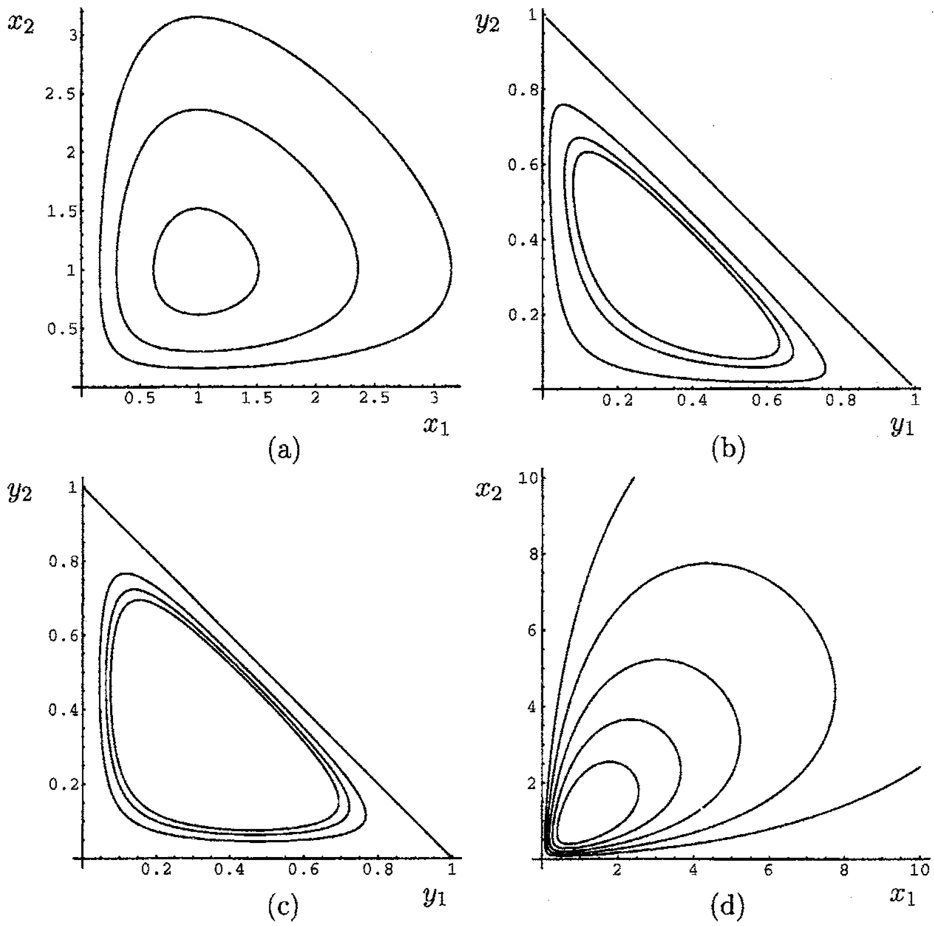

図 3: (a): $V_1(\mathbf{x}) = e^{2.1}$, $e^{2.5}$, e^3. (b): $P_2(\mathbf{y}) = P_2(\frac{7}{12}, \frac{1}{12}, \frac{4}{12})$, $P_2(\frac{8}{12}, \frac{1}{12}, \frac{3}{12})$, $P_2(\frac{9}{12}, \frac{1}{12}, \frac{2}{12})$. (c): $P_1(\mathbf{y}) = P_1(\frac{7}{12}, \frac{1}{12}, \frac{4}{12})$, $P_1(\frac{8}{12}, \frac{1}{12}, \frac{3}{12})$, $P_1(\frac{9}{12}, \frac{1}{12}, \frac{2}{12})$. (d): $V_2(\mathbf{x}) = 0.01, 0.015, 0.02, 0.025, 0.03$.

参考文献

[1] 寺元英 (1997)：数理生態学；川崎廣吉ほか編，朝倉書店

[2] 寺元英，山口昌哉編 (1975)：数理を通してみた生命（岩波講座現代生物科学；17），岩波書店

[3] Hofbauer, J. and Sigmund, K. (1998): *Evolutionary games and population dynamics*, Gambridge, Cambridge University Press, （竹内康博ほか訳 (2001) 進化ゲームと微分方程式，現代数学社）

[4] Scudo, F. M. and Ziegler J. R. (1978): 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, Springer-Verlag, Berlin

[5] Volterra, V. (1931): *Leçons sur la théorie mathematique de la lutte pour la vie* (Redigees par M. Brolot), Gauthier-Villars, Paris

[6] Volterra, V. (1937): Principes de biologie mathématique, *Acta Biotheoretica* **3**, 1–36

[7] 山口昌哉 (1972)：非線型現象の数学（基礎数学シリーズ；11），朝倉書店

[8] 山口昌哉 (1985)：食うものと食われるものの数学，筑摩書房