

理論生態学の黄金時代：1923-1940

The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940 巻頭から第 I 部の第 1 章まで

大阪府立大学大学院工学研究科 吉田 直樹 (Naoki Yoshida)

E-mail: yoshida@ms.osakafu-u.ac.jp

歴史的背景

20 世紀初頭、Darwin や Wallace によって提案された生態論や進化論が 2 つの方面から広く研究されていた。1 つは主に人工的な環境の下での遺伝のメカニズムや自然淘汰の研究であり、Mendel の理論の再発見により活発になった。そして、もう 1 つは Darwin の理論を用いた微生物の量や分布のパターンの定量的研究である。

研究が進むにつれ、これら両方の方面で厳密に数学的な解析の必要性が明らかになってきた。Hardy、Weinberg の古典的理論に続き、20 世紀の初頭、Jennings、Robins、Wentworth、Remick らにより番 (つがい) のさまざまなシステムを差分方程式で扱われるようになる。同じ頃、Ross が微分方程式で伝染病の数学理論を構築した。

第 1 次世界大戦後すぐ、数学モデルがこれら両方の方面の発展のための枢要な地位を確立した。この時期に Fisher、Haldane、Wright らにより集団遺伝学における遺伝子頻度に関する数学理論が離散時間で扱われ、発展していった。同時期、Lotka (アメリカ) と Volterra (イタリア) が互いに独立に個体数や種数の変動の問題について数学的手法で研究し始めた。

ここで Lotka と Volterra について少し触れておこう。Lotka は化学反応の振動的ふるまい (物理化学) に興味があったが、人口問題 (1907、1911a) や熱力学的に見た進化論 (1911b、1915) についても扱った。また、マラリアの流行の数学理論 (1912、1919) も扱った (第 III 部参照)。

一方、Volterra は元々不可逆現象や弾性 (機械工学) に興味があった。弾性の研究により彼の業績がよく知られている関数方程式や積分微分方程式を生み出すこと

となる。彼は第1次世界大戦中は軍事技術に尽力した。そして、D'Anconaの指摘した以下のようなおもしろい現象 (Scudo、1971 参照) により、1925年に以前にも興味があった生物学の定量的研究 (1901、1906) に突然目覚める。戦時中、上アドリア海の漁獲の厳しい制限に応じて、捕食種が激増した。この原因は実質上の漁獲の停止であると思われ、狩りに対する Darwin の仮説でも全く同じ効果が唱えられていた。この推測を裏付けるべく、モデルの解析を行った。Lotka もまた農耕に対する同じような問題を研究した (1924、Chapter 22) が、理論的には全く異なるものであった。Volterra は、Lotka も考えていた (1924) 捕食者・被食者の2次微分方程式モデルを用いて自然平衡状態への外部摂動の影響について研究し始めた。Volterra はすぐに多種の場合の「保存的な (conservative)」捕食者被食者の相互作用の問題に拡張した。しかし、そのようなモデルは数学的には非常に興味深いのだが、一方で自然界を記述するという観点からは厳しい制限を課されていた。最も単純で適切に捕食者被食者の相互作用の記述をするためには食物連鎖と競争の中で能率の大きさを組み入れなければならなかった。そのことは Volterra も自身の文献で扱っている (第II部参照)。

Lotka も Volterra も生態学の研究の初期の頃から、ある程度の現実性を実現するためには明白に時間遅れの影響を考慮しなければならなかった。Lotka は Sharpe との論文 (1923) でマラリアの流行を記述する微分方程式に潜伏の遅れとしてそれを導入した。Volterra は捕食者の多いときの被食者への影響とバクテリアが成長する際の有毒異化代謝産物の蓄積を記述する積分微分方程式の構築を行った (それぞれ第III部と第I部参照)。

Volterra のこのような数学的アプローチにヨーロッパの多くの数学者が惹きつけられた。そのうちの最初の一人は、V. A. Kostitzin だった。もちろん彼は成功を収めた。彼の生涯や生物学でない仕事はほとんど知られていないが (Scudo and Ziegler、1976)、彼の初期の仕事は主として地球物理学と積分微分方程式だった。Pérez の研究である寄生のおもしろい事例によって彼も刺激を受け理論生態学 (フクロムシのツルアシ類クロロガスターによるカニへの複合的寄生病等) に興味を持った。彼の妻、寄生虫学者 Kostitzin と共著で Pérez のデータによる数値的研究を発表した

(Kostitzin and Kostitzin, 1931)。Kostitzin はすぐに、Lotka や Volterra と同じように、共存の一般的なケースの数学的特殊化として寄生を組み入れた非常に一般的な理論的枠組みに発展させた (第 III 部参照)。彼は地球物理学と生物学的進化に対する両方の興味からその 2 つの分野を含む一般の現象の理論を提案した最初の一人であり、それは広範囲において扱うことができる (第 V 部参照)。

しかしながら、さらにもっと Kostitzin の独創的であるのは遺伝学と進化学へのアプローチである。彼は最初に Volterra のものと似た微分方程式モデルでペアで交配するの個体群の競争と捕食による自然淘汰を適切に細かく表現することができた (1936, 1937, 1938)。彼も進化の”新生ダーウィン”理論の一般的な枠組みにおけるモデルの意味を完璧に議論した。遺伝子頻度の考え (第 I 部と第 IV 部参照) から提起される多くの問題と彼の数学理論からの推論を対比するのは面白い。

第 2 次世界大戦前、数理生態学は数理生物学の他のどの分野にも匹敵せず、かつ類似しない、抽象的かつ解析的に洗練されたレベルに達した。哲学の姿勢、自然界に対する問題や数学のテクニックの選択に新たな多様性が生まれた。Lotka はパラメータの値の様々な取り方に対して、比較的単純なシステムの詳細な定量的研究に没頭した。Kostitzin、さらに Volterra、Kolmogoroff はより一般的な解析の問題へ興味を示した。Volterra と Kolmogoroff は最初に一般的な定性的結果を求め、Volterra は定量的な考えは、実例で示すという方法で単純な場合に限定した。Kostitzin は非常に一般的な形では解析できない問題に特殊なケースをたくさん解析する方法でアプローチした。より特殊な技術面、そして、特殊な問題を立てる中で、体系的な違いもある。例えば、Volterra は周期的に変化する係数で季節の変化の効果を組み入れた。Kostitzin は季節中の連続的な変化の効果を差分方程式に組み入れて同じ問題に取り組んだ (第 I 部)。Kostitzin によるこの方法は Nägeli (1874) の古典的方法や Nicholson と Bailey (1935) の古典的方法とともに、第 2 次世界大戦前の生態学における離散時間での扱いの主要な例となっている。

この本で考えたほとんどの仕事が D'Ancona (1942, 1954) の本で詳細に多かれ少なかれ議論されている。これらの仕事は Rescigno と Richardson (1973) による雑誌と Poluektov et al. (1974) によるテキストにもうまくまとめられている。他にも挙

げられるが、これらの本があったからこそ、ここで議論したほとんどのものが最近の生態学の論文へ直接的にしる間接的にしる大いに影響を与えた。Volterra と Lotka の論文を引用している論文のほとんどが、彼らの初期の保存系の捕食者と被食者間の相互作用のものか、Volterra による初期の本（1926、フランス語、英語、ロシア語へ翻訳されている）が多い。Lotka の後期の広範囲にわたる仕事（1934、1939、フランス語）は我々の知る限りでは他の主要語に翻訳されていない。Volterra の「Lecons」（1931）はロシア語で手に入り、Volterra のおそらく最も詳しい経歴が書かれているのもロシア語で見つかる（Poloscink、1977）。Kostitzin の仕事も、我々の知る限りではロシア語への翻訳がなされ始めているが、「Biologic Mathématique」を除いて、まだ他の主要語で書かれていない。

Lotka の 2 巻の本「Théorie Analytique des Associations Biologique」（1934、1939）は非常に素晴らしい。第 1 巻は彼の有名な「Mathematical Biology」（Plate 3 と Part II の導入参照）を発展させた「骨子」の意味で力強く、進化論的な側面も含む彼の短くて大いなる生涯の「哲学的」エッセーである。第 2 巻は人口統計学に限定している。詳細は Smith と Keyfitz（1977）によって本に完全にカバーされているので立ち入らない。

参考文献

1. D'Ancona, U., 1942, *La Lotta per L'Esistenza*, Giulio Einaudi, Torino.
2. D'Ancona, U., 1954, *the struggle for existence*, E. J. Brill, Leiden.
3. Kostitzin, V. A., 1936, *Sur les équations différentielles du problème de la sélection mendélienne*, Comptes rendus de l'Ac. des Sciences 203: 156-157.
4. Kostitzin, V. A., 1937, *Biologie Mathématique*, A. Colin, Paris.
5. Kostitzin, V. A., 1938, *Équations différentielles générales du problème de sélection naturelle*, Comptes rendus de l'Ac. des Sciences 206: 570-572.
6. Kostitzin, J. and Kostitzin, V. A. 1932, *Sur la statistique d'infestation des Pagures par les Chlorogaster*, Comptes rendus de l'Ac. des Sciences 193:

- 86-88.
7. Lotka, A. J., 1907, *Relation between birth rates and death rates*, Science 26: 21-22.
 8. Lotka, A. J. (with F. R. Sharpe), 1911a, *A problem in age-distribution*, Philosophical Magazine, Series 6, 21: 435-438.
 9. Lotka, A. J., 1911b, *Die Evolution vom Standpunkte der Physik*, Ostwalds Annalen der Naturphilosophie 10: 59.
 10. Lotka, A. J., 1912, *Quantitative studies in epidemiology*, Nature 88: 497.
 11. Lotka, A. J., 1915, *Efficiency as a factor in organic evolution*, J. Washington Acad. Science 5: 360-397.
 12. Lotka, A. J., 1919, *A contribution to quantitative epidemiology*, J. Washington Acad. Science 9: 73.
 13. Lotka, A. J., 1924, *Elements of physical biology*, Williams and Wilkins, Baltimore, Md, Reprinted 1956, Dover, New York.
 14. Lotka, A. J., 1932, *The growth of mixed population : Two species competing for a common food supply*, J. Washington Acad. Science 21: 461-469.
 15. Nägeli, C., 1934, *Verdangung der Pflanzenformen durch ihre Mitbewerber*, Sitz. Akad. Wiss. Munchen. 11: 109-164.
 16. Nicholson, A. J. and V. A. Bailey, 1935, *The balance of animal populations, Part I*, Proc. Zool. Soc. Lond, 3: 551-598.
 17. Poluektov, et al., 1974, *The dynamical theory of biological populations*, Nauka, Moscow.
 18. Rescigno, A. and I. W. Richardson, 1973, *The deterministic theory of population dynamics. In Foundations of mathematical biology. Vol. III, pp. 293-360*, Ed: R. Rosen, Academic Press, New York.
 19. Scudo, F. M., 1971, *Vito Volterra and theoretical ecology*, Theor. Poula. Biol., 2: 1-23.
 20. Scudo, F. M. and J. R. Ziegler, 1976, *Vladimir Aleksandrovich Kostitzin and*

- theoretical ecology*, Theor. Poula. Biol., 10: 395-412.
21. Sharpe, F. R. and A. J. Lotka, 1923, *Contribution to the analysis of malaria epidemiology. IV Incubation lag*, Supplement to the Amer. J. Hygiene, 3: 96-112.
 22. Volterra, V., 1901, *Sui tentativi di applicazione della matematiche alle scienze biologiche e sociali*, Giornale degli economisti, 23: 436-458.
 23. Volterra, V., 1906, *Les mathématiques dans les sciences biologiques et sociales*, La Revue du Mois, Paris 1: 1-20.
 24. Volterra, V., 1931, *Lecons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, (Redigees par M. BreLOT), Gauthier-Villars, Paris.

第 I 部 ロジスティック方程式

イントロダクション

まず初めに最も簡単で歴史的に観て最初に広く用いられるようになったロジスティック方程式を選んだ。そこには個体群自身とそれ以外の世界、すなわち、「環境」とを分け、2つのクラスを作るというところに単純性がある。それ以外の世界は個体群のある係数にのみ影響するので、ロジスティック方程式は特定の「内的」個体群動態を扱うのに非常に便利である。ここでは生物学をそのキャリアの遅くから始めた Volterra と Kostitzin により作られたロジスティック方程式のうちいくつかを紹介しよう。

1 本目の論文は Volterra が執筆したものである。ロジスティック方程式に対する非常に一般的でかつ理論的でおもしろい問題を扱う。生態学における多くの微分方程式モデルはある生物学的に興味のある量を最小化するという仮定から出来ている。こういう背景のもと、古典力学における「基準となる」枠組みを適切に生態モデルに適用する。

2 本目もまた Volterra が執筆した。交配で繁殖する個体群の増殖過程での低密度効果を扱う。最も単純で生物学的に意味のあるモデルを3次微分方程式で記述する。ここで、2次の項は個体の交配を表し、3次の項は限界要因の変数を表す。交配をしていても個体群が絶滅に向かってしまう最小の密度がある。高い密度から始めると個体群が安定な平衡状態へ向かう。

同じ問題が3本目の論文で Kostitzin によって異なる方法で扱われる。彼が導出した方程式はロジスティック則を個体群の密度が高くなるのを抑制するために用いている。その密度の振る舞いは安定な平衡状態と絶滅が起こる閾値をもつという特徴

がある。直感的にこの効果は他のどのモデルでも持っている特徴であると期待する。ここでまた、Kostitzin は Verhulst-Pearl 方程式のロジスティック則による制限と複雑な係数の意味を考える。彼はまた毛いすが季節のサイクルを表す周期関数の場合を厳密に扱う。

「Biologie mathématique」(1937) で Kostitzin はもっと一般的で解析的な形式とより限定した生物学的状況の両方でいろいろなロジスティック方程式を考えた。後者で Kostitzin は空間と栄養の制限効果を考慮した。彼は栄養が回復しない場合も考えた。また、彼は移入や移出の効果、変態動物の異なるライフステージのオーバーラップやそれをしない場合も扱った。

4本目の論文もまた Kostitzin のものであるが、1年のライフサイクルをもつ個体群のいくつかの「内的変異」の影響を考える。ここでの問題は Nägeli の進化の-同じ種の中の異なる変種の安定共存の-数学的手法(1874)と全く同じである。Kostitzin の場合は Nägeli のものよりずっと単純で数学的には美しい。Nägeli の考えた多年生植物ではなく、Kostitzin は1年のライフサイクルをもち、幼虫と成虫の間に脱皮をする昆虫を扱う。多くの昆虫は部分的生殖孤立(「分離」)は異なる宿主種の行動選択による結果であるので、昆虫の選択は非常に適している。Kostitzin のモデルでは「分離」は成虫になるための脱皮をしているかどうかで厳密に導入できる。しかしながら生物学的な意味は Nägeli のものと同じで、どちらのモデルも特に Mendel の変態を組み込んでいない。

この Kostitzin の方法は1年のサイクルで連続と不連続過程をもつ離散時間モデルであり類をみない。2つの「分離」が安定共存できるという特別な条件の下で2つの変種について考えた。彼は特定の孤立のメカニズムが同じような多くの結果を導く原因のひとつと指摘する。また、彼は部分的生殖孤立の2つの形態にわたる「生理学上の」メカニズムは遺伝的分岐、最終的には種分化の理想的必要条件であると考える。

最後の3つの論文は1つの種の増殖と2つの種の競争のモデルで、制限される媒体の中でのバクテリアの増殖過程の詳細なデータが動機となっている。ある条件ではロジスティック増殖に急激な下り勾配が生じる。最初の論文で Volterra は媒体の中で

蓄積される異化代謝物の毒性効果の結果としてこのパターンを解釈した。この効果は積分微分方程式で表され、特別な場合に Volterra が解いた。次の論文は Kostitzin が Volterra の方程式の解より一般的な解を与える。彼は生きている細胞と死んでいる細胞を区別しない状況をカバーすることと、蓄積された死んだ細胞の毒性効果を含むように拡張した。最後の論文は Volterra と Kostitzin による共著で、毒性モデルを考えて広く集めたデータを解析する。著者は栄養の初期濃度が増加するときの分裂の割合と他の係数の上限の存在を考えた。

Kostitzin は約 1940 年頃一般の生態問題に興味が無くなったあとでも、バクテリアの個体群動態には興味があった。1956 年、彼はケモスタット（連続培養法の一つであり、特定の栄養基質を増殖制限因子としてバクテリアの増殖速度を制御した培養を行う方法）でバクテリアの増殖の一般モデルの素晴らしい解析的な解を与えた。我々の知る限りこれで Kostitzin の生態学へ貢献したのは最後である。

変分法とロジスティック曲線

V. Volterra

ここでは変分問題、すなわち、最小化問題による生存競争の方程式を示す。

変分法とは？

図 1 に示すように A 駅から B 駅まで鉄道線路を建設することになったとする。エンジニアとしては最も適当な路線を決定しなければならない。「最適とはなにか？」という問題が生じるのであろうが、ここでは A 駅から B 駅までの建設費が最も安いものとしよう。路線 I のように海岸沿いに路線を建設するとき、1km 当たりのコストは安くなるかもしれないが全長が大きくなる。路線 II のように最短距離で結ぶと全長は短くなるが、トンネルを建設しなければならなくなり、1km 当たりのコストは高くなる。場合によっては工事をする期間なども考慮しなければならないかもしれない。このようにさまざまなことを考慮して、最適な路線を決定しなければならない。

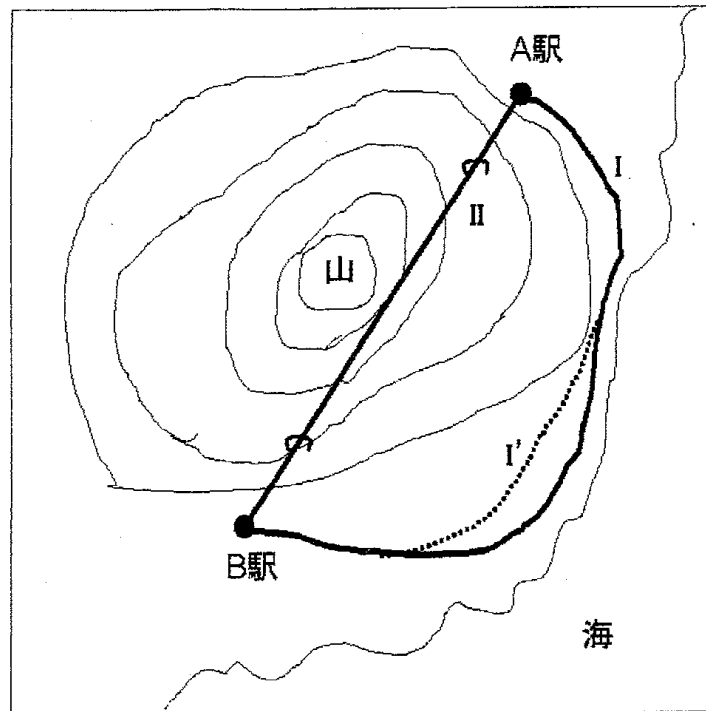


図 1 : 鉄道路線の決定

それはひとまず置いておいて、路線 I が経済的理由から好適であることが結論付けられたとしよう。このとき、はたして路線 I が「最適」であろうか？これを検討する一つの方法として変分法がある。路線 I に接近して任意に A 駅と B 駅を結ぶ他の路線 I' を選び、これについて総コストを検討するのである。このとき、もしも路線 I' の建設費が路線 I の建設費より高いことが確かめることができたならば、路線 I は最適であると考えても良いであろう。

上ではわかりやすいため鉄道路線の決定について記したが、一般的な変分法の基本問題について簡単に述べよう。変分法の基本問題として、定積分式

$$P = \int_a^b F(t, x, x') dt \quad (1)$$

を考える。ここで、 $x = x(t)$ (x は t の関数) であり、 $x' = dx/dt$ である。 F は t 、 x 、 x' 3 変数の関数である。 a 、 b は実定数であり、積分の端点である。ここでは簡単のため、 x は t のみに依存する実数値関数であると考え、 $F(t, x, X)$ は t 、 x 、 X について有限連続な関数であり、有限連続な偏導関数をもつとする。

関数 $x(t)$ を適当に選んで、定積分 P の値を極大（もしくは極小）にしたい。このときに $x(t)$ にうまく見つける方法が変分法である。もちろん $x(t)$ は有限閉区間 $[a, b]$ で有限連続な関数であるとし、 $t-x$ 平面上の2定点 $A (t = a, x = A)$ 、 $B (t = b, x = B)$ を通るものとする。

$x(t)$ がちょうど定積分 P の極大（もしくは極小）であると主張したとする。この主張が正しいかどうかは以下のように判定される。

まず、 $x_1 = x(t) + \epsilon(t)$ とおく。ここで、 $\epsilon(t)$ は t の関数であるが、 $|\epsilon(t)|$ は微小量 Δt のオーダーのものであるとし、簡単のため $\epsilon(t)$ は有限閉区間 $[a, b]$ で有限連続な値をとり、有限連続な導関数 $\epsilon'(t)$ をもつとする。 $\epsilon(t)$ は任意に与えるものとし、この関数 $\epsilon(t)$ を変分という。図1において路線1の近傍に路線1'を考えたが、それは変分を考えたことに相当する。もちろん x_1 は2点 A 、 B を通るものを選ばねばならないので、 $\epsilon(a) = \epsilon(b) = 0$ でなくてはならない。

定積分

$$P = \int_a^b F(t, x, x') dt \quad (1)$$

の値が定積分

$$P' = \int_a^b F(t, x + \epsilon, x' + \epsilon') dt \quad (2)$$

の値に比べて大きい（または小さい）ときには、 $x(t)$ は定積分 P の極値を与えるということにする。まず $\epsilon(t) = \alpha\eta(t)$ とおき $|\eta(t)|$ は有限値をとるものとする。この α は便宜上持ち込んだパラメータである。そうすると (2) より

$$P' = \int_a^b F(t, x + \alpha\eta(t), x' + \alpha\eta'(t)) dt. \quad (3)$$

P が極値であるためには P' において $\eta(t)$ がある決まった関数として α を一種の自変数とみたとき、 $P = J(0)$ が極値でなくてはならない。テーラー展開をすると

$$J(\alpha) = J(0) + \frac{\alpha}{1} J_1 + \frac{\alpha^2}{1 \cdot 2} J_2 + \cdots + \frac{\alpha^n}{1 \cdot 2 \cdots n} J_n + \alpha^n h(\alpha). \quad (4)$$

αJ_1 は $J(\alpha)$ の第1変分、 $\alpha^2 J_2$ は J_2 は第2変分、 \cdots とよぶ。(3) 式の $J(\alpha)$ が $\alpha = 0$ において極大となるためには $J_1 = 0$ 、 $J_2 < 0$ 、極小となるためには $J_1 = 0$ 、 $J_2 > 0$

となる必要がある。(3) 式より第1変分 δP の値を求めると、

$$\delta P = \alpha J_1 = \int_a^b \left[\frac{\partial F}{\partial x} \delta x + \frac{\partial F}{\partial x'} \frac{d\delta x}{dt} \right] dt. \quad (5)$$

ここで、 $\delta x = \epsilon(t) = \alpha \eta(t)$ である。 $x(t)$ の2階の微係数 $x''(t)$ が連続な値をもっている場合、部分積分により

$$\int_a^b \frac{\partial F}{\partial x'} \frac{d\delta x}{dt} dt = \left[\delta x \frac{\partial F}{\partial x'} \right]_a^b - \int_a^b \delta x \frac{d}{dx} \frac{\partial F}{\partial x'} dt \quad (6)$$

となる。一方点 A、B において $\delta x = \epsilon(t) = 0$ であるので、(6) 式の右辺の第1項は 0 となる。この値を (5) 式に代入すると、第1変分は

$$\delta P = \int_a^b \delta x \left[\frac{\partial F}{\partial x} - \frac{d}{dx} \frac{\partial F}{\partial x'} \right] dt. \quad (7)$$

となる。ある関数値 $x(t)$ に対して、 $J_1 = 0$ を示したいならば、任意の $\eta(t)$ の選び方に対して、すなわち任意の δx に対して、(7) 式の右辺の積分が 0 とならねばならない。このためには、

$$\frac{\partial F}{\partial x} - \frac{d}{dx} \frac{\partial F}{\partial x'} = 0 \quad (8)$$

とならねばならない。(8) 式は定積分 P に対して第1変分を求め、それに対して $x(t)$ が極値となっているための必要条件を表したものであり、Euler の方程式とよばれている。

第2変分は

$$\int_a^b \left[F_{xx} \delta x^2 + 2F_{xx'} \delta x \frac{d\delta x}{dt} + F_{x'x'} \left(\frac{d\delta x}{dt} \right)^2 \right] dt. \quad (9)$$

となり、 $x(t)$ が極大となるためには (9) 式の値が負となり、極小となるためには (9) 式の値が正とならなければならない。

参考文献：

鬼頭史城, 変分法と最適化問題, ダイヤモンド社, 東京.

人口問題と変分原理

まず個体数の代わりに生物量¹を導入しよう。この方法により人口変動問題を考える。生物量 X とある種の個体群の数 N は次の関係にある。

$$X = \int_0^T N(s) ds, \quad N = \frac{dX}{dt}$$

ここで、 N は時間 t の関数と考える。ここではこれを用いて、変分原理により Verhulst-Pearl 方程式

$$\frac{dN}{dt} = N(\epsilon - \lambda N)$$

を導出しよう。

定積分

$$\int_0^T \left(m_1 \frac{dX}{dt} \ln \frac{dX}{dt} + m_2 \left(\epsilon - \lambda \frac{dX}{dt} \right) \ln \left(\epsilon - \lambda \frac{dX}{dt} \right) + KX \right) dt$$

を最小化するような関数 X を与えればよい。 m_1 、 m_2 、 K はあとでうまく選択する。

前節の(8)式を用いると、 X は

$$\left(-\frac{m_1}{\frac{dX}{dt}} - \frac{m_2 \lambda^2}{\epsilon - \lambda \frac{dX}{dt}} \right) \frac{d^2 X}{dt^2} + K = 0$$

を満たす。 $m_1 = \lambda m_2 > 0$ 、 $K = m_1 \epsilon$ とすると、方程式

$$\frac{d^2 X}{dt^2} = \frac{dX}{dt} \left(\epsilon - \lambda \frac{dX}{dt} \right)$$

を得ることができ、すなわち、Verhulst-Pearl 方程式

$$\frac{dN}{dt} = N(\epsilon - \lambda N)$$

を導ける。また、第2変分を計算すると、

$$\int_0^T \left(\frac{m_1 \left(\frac{d\delta X}{dt} \right)^2}{\frac{dX}{dt}} + \frac{m_2 \lambda^2 \left(\frac{d\delta X}{dt} \right)^2}{\epsilon - \lambda \frac{dX}{dt}} \right) dt$$

となり、今、

$$0 < \frac{dX}{dt} = N < \frac{\epsilon}{\lambda}$$

であるので、第2変分は正であることがいえ、したがって最小化できる。

Volterra は 1937 年² に発表した論文で数理生物学での変分原理について述べた。その論文を受け取った L. Amoroso 教授は Volterra に次のような質問を投げかけた。

この論文で示した方法で Verhulst-Pearl 方程式を Euler の形式に変換することで、人口変動の問題を変分問題（最小化原理）に取って替えることは可能だろうか？

本節でこれに答えることができたのである。

生存競争方程式と変分原理

ここでは、前節を少し一般化した定理とその証明を与えよう。

定理

微分方程式

$$\frac{dz}{dt} = f(z) = a(z - a_1)(z - a_2) \cdots (z - a_n) \quad (10)$$

($f(z)$ は次数 n の有理整多項式で a_1, a_2, \dots, a_n はすべてが異なるとする) を以下により得ることができる。

$$P = \int_0^T F(t) dt; \quad F = \sum_{i=1}^n m_i \left(a_i - \frac{dX}{dt} \right) \ln \left(a_i - \frac{dX}{dt} \right) + KX$$

の第1変分をゼロとする。ここで、 $dX/dt = z$ 、定数 m_i, K はうまく選択する。

証明. 前節の (8) 式により X は

$$\sum_i \frac{-m_i \frac{d^2 X}{dt^2}}{a_i - \frac{dX}{dt}} + K = 0$$

を満たす。 $dX/dt = z$ とおくと、

$$Q(z) \frac{dz}{dt} = K(a_1 - z)(a_2 - z) \cdots (a_n - z)$$

となる。 $Q(z)$ は $n-1$ 次多項式で、 m_1, m_2, \dots, m_n に関して線形で同次である。

$$Q(z) = A_1 z^{n-1} + A_2 z^{n-2} + \dots + A_n$$

と書くことができ、ここで、

$$A_i = m_1 p_{i1} + m_2 p_{i2} + \dots + m_n p_{in}$$

で、 A_i と $p_{i1}, p_{i2}, \dots, p_{in}$ は a_1, a_2, \dots, a_n に関して $i-1$ 次である。

$$A_1 = A_2 = \dots = A_{n-1} = 0, A_n = A \text{ (定数)} \quad (11)$$

とすると、 m_1, m_2, \dots, m_n に関して、線形の n 個の方程式を得る。

これらの方程式の行列式は

$$D = \begin{vmatrix} p_{11} & p_{12} & \dots & p_{1n} \\ p_{21} & p_{22} & \dots & p_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ p_{n1} & p_{n2} & \dots & p_{nn} \end{vmatrix}$$

$p_{11}, p_{12}, \dots, p_{1n}$ が a_1, a_2, \dots, a_n に関して $i-1$ 次であることを考慮すると、 D は次数

$$1 + 2 + \dots + (n-1) = \frac{n(n-1)}{2}$$

次であることがわかる。さらに i 列の a_s を a_i と書くことで、 i 列を s 列に書き換えることとなり、したがって、 D が因数 $a_i - a_s$ を持つことがわかる。その因数の数は添え字 $1, 2, \dots, n$ から 2 つの組合せにより $n(n-1)/2$ 個である。よって、 D はすべての因数 $a_i - a_s$ の掛け合せた定数と等しいということが結論づけられる。このことから、 a_1, a_2, \dots, a_n がすべて異なるとき、 D はゼロでないことがわかる。

したがって、(11) の解として m_1, m_2, \dots, m_n を決めることができ、このとき、 $Q(z) = A$ と

$$\frac{dz}{dt} = a(a_1 - z)(a_2 - z) \dots (a_n - z)$$

を得る。ここで、

$$a = K/A$$

である。 □

続いて第2変分を計算すると、

$$\int_0^T \sum_i \frac{m_i \left(\frac{d\delta X}{dt} \right)}{a_i - \frac{dX}{dt}} dt$$

となる。 $m_i > 0$ かつ $a_i > dX/dt$ ($i = 1, 2, \dots, n$) のとき、第2変分は正となり、このとき F を最小化できる。

さて、 $f(z)$ において a_1, a_2, \dots, a_n はすべて異なる場合の定理を証明した。そのうち2つが等しい場合と3つ以上が等しい場合が同じであるので、特に

$$f(z) = a(z - a_1)(z - a_2)(z - a_3), \quad a_2 = a_3$$

の場合のみを考える。

$$\begin{aligned} F = & m_1 \left(a_1 - \frac{dX}{dt} \right) \ln \left(a_1 - \frac{dX}{dt} \right) + m_2 \left(a_2 - \frac{dX}{dt} \right) \ln \left(a_2 - \frac{dX}{dt} \right) \\ & + m_3 \ln \left(a_2 - \frac{dX}{dt} \right) + m_3 + KX \end{aligned}$$

とすればよく、定理の証明と同様にすると方程式系

$$m_1 a_2^2 + m_2 a_1 a_2 + m_3 a_1 = A$$

$$2m_1 a_2 + m_2(a_1 + a_2) + m_3 = 0$$

$$m_1 + m_2 = 0$$

を得る。この方程式系の行列式 D は $-(a_1 - a_2)^2$ であり、したがって、

$$a_1 \neq a_2$$

のときゼロでない。

前節で導出した Verhulst-Pearl 方程式は本節で示した定理を適用することでも導出できる。また、他にも Volterra はある論文³で死亡項と Pearl 項と出生項を考慮して Pearl の方程式を拡張した。そして (10) の形で書くことができる方程式 [(3)、§8、方程式 (1') を参照] を得ている。

注：

¹Principes de Biologie Mathématique: Part I, §1, N. 2; Acta Biotheoretica vol. III, part I, 1937.

²Applications des Mathématiques à la Biologie, L'enseignement Mathématique, vol. 36, 1937, pp. 297-330.

³Population growth, equilibria, and extinction under specified breeding conditions: a development and extension of the theory of the logistic curve, Human Biology, vol.10, 1938, pp.1-11.