

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、多くの非線型方程式に成功をおさめた広田氏の手法を、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 Competition (競争) 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総個体数とすれば次の方程式で表現される。

$$(1) \quad \frac{dN}{dt} = aN$$

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。この考えも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,

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

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
うな 2 種の個体群は一つの食物をとりあい互に競争して生きて
ゆくのて, 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 (エゾキ), 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、時間無限に経過したとき、必ずどちらか一方の種が残る、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って一定している。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

$$N_1^0 = \frac{a_1b_{22} - a_2b_{12}}{\Delta} > 0$$

$$N_2^0 = \frac{a_2b_{11} - a_1b_{21}}{\Delta} > 0$$

のもとに、もし $\Delta > 0$ であれば初期値に依存せず、 $t \rightarrow \infty$ 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、いずれか一種のみが $t \rightarrow \infty$ のとき生きのこるが、いずれの種が生きのこるかは初期値によってきまるといふ結果である。

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、ゆわゆる定性的方法によつてである。

と二つの報告では、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た。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。 $v_1 = v_2$ の場合は trivial である。

§2. Migration とともなった Competition の方程式系
 ここでは N_1, N_2 は (t, x) の関数であって前者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。

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

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、右辺は 係数1 を満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

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

以下では ∂_t を $\frac{\partial}{\partial t}$, ∂_x を $\frac{\partial}{\partial x}$ のかわりにもちいす

7. ここで

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

とおき、更に田原氏の微分 D_t は氏の定義より

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

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 をつぎのように定める。

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

(6) は D の定義より次の系と全くおなじものである。

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

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 は後に定められる. これを (5) に代入すれば, 再び D の定義より,

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

ここで, 変数変換をおこなう,

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

(7) は次の (7') とかける,

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

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ぬ。(7') によって適用すると, g , h を定める条件となる。つまり

$$\begin{aligned} & - \left[b_{11} g_1'(x_1) e^{\frac{a_1(x_1-x_2)}{s}} + \frac{a_1}{s} b_{11} g_1(x_1) e^{\frac{a_1(x_1-x_2)}{s}} + \frac{a_2}{s} b_{12} h_1(x_2) e^{\frac{a_2(x_1-x_2)}{s}} \right] \\ & = -\frac{a_1}{s} b_{21} g_1(x_1) e^{\frac{a_1(x_1-x_2)}{s}} + b_{22} h_1'(x_2) e^{\frac{a_2(x_1-x_2)}{s}} - b_{22} \frac{a_2}{s} h_1(x_2) e^{\frac{a_2(x_1-x_2)}{s}} \end{aligned}$$

である。この式に移項をおこなえば,

$$\begin{aligned} & e^{\frac{a_1(x_1-x_2)}{s}} \left[-b_{11} g_1'(x_1) - \frac{a_1}{s} b_{11} g_1(x_1) + \frac{a_1}{s} b_{21} g_1(x_1) \right] \\ & = e^{\frac{a_2(x_1-x_2)}{s}} \left[b_{22} h_1'(x_2) - b_{22} \frac{a_2}{s} h_1(x_2) + b_{12} \frac{a_2}{s} h_1(x_2) \right] \end{aligned}$$

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

ことが出来る。

$$\begin{aligned} & e^{\frac{(a_1-a_2)}{s} x_1} \left[-b_{11} g_1'(x_1) + \frac{a_1}{s} (b_{21} - b_{11}) g_1(x_1) \right] \\ & = e^{\frac{(a_1-a_2)}{s} x_2} \left[b_{22} h_1'(x_2) - \frac{a_2}{s} (b_{22} - b_{12}) h_1(x_2) \right] = C \text{ 定数.} \end{aligned}$$

したがって, かわかれは次の2つの常微分方程式を得る。

$$= = 2 \quad p = a_2 - a_1, \quad P = \frac{p}{s} \quad \text{を用いると}$$

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

更に次の記号:

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

を用いると,

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

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 をとくものである。

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

- δ , α , β , h $\in (7)'$ に代入して, F を求めれば,

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

である。これから G, H, F を用いて N_1, N_2 を求めよ。

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

が得られる。 $t = T$ において δ, μ_1, μ_2 は次のような値である。

$$(12) \quad \delta = \frac{v_2 q_1 - v_1 q_2}{v_2 - v_1}, \quad \mu_1 = \frac{a_1 \bar{N}_2 \Delta}{s}, \quad \mu_2 = \frac{a_2 \bar{N}_1 \Delta}{s}$$

(こゝに $\bar{N}_1, \bar{N}_2$ は次の連立方程式の根である)

$$(13) \quad \begin{cases} v_1 = -b_{11} \bar{N}_1 - b_{12} \bar{N}_2 \\ v_2 = -b_{21} \bar{N}_1 - b_{22} \bar{N}_2 \end{cases}$$

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

$$(14) \quad \begin{cases} N_1(0, x) = \frac{\alpha e^{Ax} + \frac{r}{N_2^0} e^{Px}}{\frac{\alpha b_{11}}{a_1} e^{Ax} + \beta \frac{b_{22}}{a_2} e^{Bx} + \frac{r}{N_1^0 N_2^0} e^{Px} + C_1} \\ N_2(0, x) = \frac{\beta e^{Bx} + \frac{r}{N_1^0} e^{Px}}{\frac{\alpha b_{11}}{a_1} e^{Ax} + \beta \frac{b_{22}}{a_2} e^{Bx} + \frac{r}{N_1^0 N_2^0} e^{Px} + C_1} \end{cases}$$

§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させる。

(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つて実行される。これについての詳細は三村昌泰氏の学位論文[]を参照されたい。

(II) 「非負且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)によつて解は非負性を常に保持するからで、次のような微分方程式系を考える。

$$(15) \quad \begin{cases} \frac{\partial \tilde{N}_1}{\partial t} + v_1 \frac{\partial \tilde{N}_1}{\partial x} = (a_1 - b_{11} \tilde{N}_1) \tilde{N}_1 \\ \frac{\partial \tilde{N}_2}{\partial t} + v_2 \frac{\partial \tilde{N}_2}{\partial x} = (a_2 - b_{22} \tilde{N}_2) \tilde{N}_2 \end{cases}$$

同じ初期値をもつ2つの系(3)と(15)の解を考えるとならば

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

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

より、(I)の結果をも用いて、

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

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

一方, $\tilde{N}_1(t, x)$, $\tilde{N}_2(t, x)$ 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 に関して偏微係数の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:

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

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, $\frac{\partial N_1}{\partial x} = W_1$, $\frac{\partial N_2}{\partial x} = W_2$ - 階線型方程式系

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

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撃波解が生

れることはあり得ない。

以上の考察も頭に浮かべて、いくつかの初期値に対する解と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かかる場合について考える。

$$(17) \begin{cases} N_1(0, x) = \frac{\alpha e^{Ax} + \gamma'_1 e^{Px}}{C_1 + E e^{Ax} + F e^{Bx} + G e^{Px}} \\ N_2(0, x) = \frac{\beta e^{Bx} + \gamma'_2 e^{Px}}{C_1 + E e^{Ax} + F e^{Bx} + G e^{Px}} \end{cases}$$

(したがって, γ'_1, E, F, G は前のパラメータと下の関係がある。

$$(18) \begin{cases} \gamma'_1 = \frac{\gamma}{N_1^0}, \quad \gamma'_2 = \frac{\gamma}{N_2^0}, \quad G = \frac{\gamma}{N_1^0 N_2^0} \\ E = \frac{\alpha b_{11}}{a_1}, \quad F = \frac{\beta b_{22}}{a_2} \end{cases}$$

例 1 $A > P > B > 0$ の場合 $C_1 > 0$

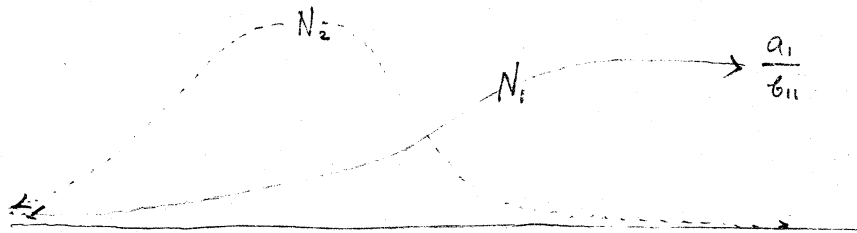
$$\alpha > 0, \quad \beta > 0, \quad \gamma > 0$$

つまりは, (17) はすべて正の初期値で, 下の図のような形

とる。

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

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



さて、この初期値に適合する解はどうなるか？ その式はわかっている。

$$N_1 = \frac{\alpha e^{Ax - \mu_1 t} + r_1' e^{Px - \delta t}}{C_1 + E e^{Ax - \mu_1 t} + F e^{Bx - \mu_2 t} + G e^{Px - \delta t}}$$

$$N_2 = \frac{\beta e^{Bx - \mu_2 t} + r_2' e^{Px - \delta t}}{C_1 + E e^{Ax - \mu_1 t} + F e^{Bx - \mu_2 t} + G e^{Px - \delta t}}$$

$$\begin{aligned} \frac{N_2}{N_1} &= \frac{\beta e^{Bx - \mu_2 t} + r_2' e^{Px - \delta t}}{\alpha e^{Ax - \mu_1 t} + r_1' e^{Px - \delta t}} \\ &= \frac{\beta e^{Bx - \mu_2 t} \left(1 + \frac{r_2'}{\beta} e^{(P-B)x + (\mu_2 - \delta)t} \right)}{\alpha e^{Ax - \mu_1 t} \left(1 + \frac{r_1'}{\alpha} e^{(P-A)x + (\mu_1 - \delta)t} \right)} \end{aligned}$$

もし δ, μ_1, μ_2 に次の関係があれば

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

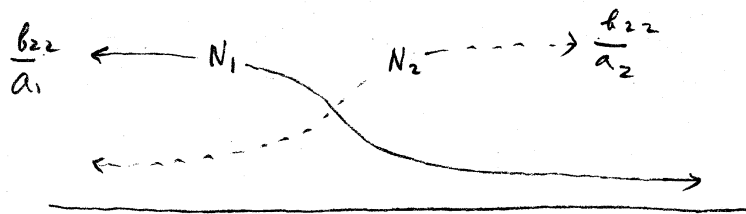
$$\frac{N_2}{N_1} \rightarrow +\infty \quad (t \rightarrow +\infty)$$

これは N_2 が (II) によって有界であるから, $N_1 \rightarrow 0$ を意味する。つまり, N_2 が N_1 を追いつはらうとゆくように進むことが予想できる。

例 2. $A < 0, B > 0, r = 0, C_1 > 0$.

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

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



このような初期値に対しては

$$\mu_1 = b_{21}v_1 - b_{11}v_2 < 0$$

$$\mu_2 = b_{12}v_2 - b_{22}v_1 > 0$$

$$a < 0, \quad \frac{N_1}{N_2} \rightarrow +\infty, \quad N_2 \rightarrow 0$$

となる。 N_2 が 1 に近づく

この他にも色々な場合について考察がある。

参考文献

- [1] V. Volterra. Leçons sur la théorie mathématique
de la lutte pour la vie. Paris Gauthier-Villars (1937)
- [2] R. Hinata. Direct method of finding
exact solutions of non linear evolution eq.
Proc. of workshop on contact transformations. Vanderbilt
Univ. Nashville 1974
- [3] E.C. Piclou 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.