令和 7(2025)年度卒業研究

集団生物学における 2 種の生存競争

（指導教員　柳　重則）

1320034C　大海　萌

1320154U　久竹　翔子

はじめに

自然界では,2つの似た種が限られた食物と居住空間を争う生存競争の結果,一方が絶滅するという現象がしばしば観測される。これを競争排除原理という。

本稿では,自然界で,ある2種の生物が限られた食物と居住空間を争う生存競争の結果,ある条件下では一方の種が絶滅すること,また別のある条件下では2種が共存することを数学的に証明する。

研究成果

〇<u>微分方程式を導出する</u>

まずは1種の場合,つまり捕食者が存在しない場合について考える。

食料や生息空間に制限がなく,その種の中でも取り合っていないときは,その種の個体数は制限なく指数関数的に増加するため,

$N(t)$：時刻tにおける個体数, a：正の定数

とすると,

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

と表すことができる。

1つの種がその種の中で限られた食物と居住空間を取り合っているときは,

$N(t)$：時刻tにおける個体数, a,b：正の定数

とすると,上の微分方程式の a が $a - bN$ に置き換わり,

$$\frac{dN}{dt} = (a - bN)N \quad \cdots(*)$$

と表すことができる。

この微分方程式を解くと,任意の$N(0)$に対して $N(t) = \frac{aN(0)}{bN(0)+\left(a-bN(0)\right)e^{-at}}$ は$(*)$の解になることがわかる。$t \to \infty$に近づけると, $N(t)$は $\frac{a}{b}$ に近づくため, $K = \frac{a}{b}$ とおくと, Kは生態系が支えることのできる種の最大個体数と考えることができる。

そこで, Kを用いて$(*)$を

$$\frac{dN}{dt} = \frac{aN}{K}(K - N) \quad \cdots(*)'$$

と書き換える。

次に,2種の場合の生存競争について考える。

$(*)'$を用いて考える。

$i = 1,2$に対して

$N_i(t)$：時刻tにおける種iの個体数

K_i：生態系が支えることのできる種iの最大個体数

$a_i N_i$：種iの生物生産能力

α,β：一方の種が他方の種に及ぼす影響の度合い

とすると，$N_1(t),N_2(t)$は連立微分方程式

$$\frac{dN_1}{dt}=\frac{a_1N_1}{K_1}(K_1-N_1-\alpha N_2)\ ,\ \frac{dN_2}{dt}=\frac{a_2N_2}{K_2}(K_2-N_2-\beta N_1)\quad \cdots\ (1)$$

をみたす。

2つの種に利害関係がなく,異なる生態系地位を占める場合はα,βはともに0になる。2つの種が同じ生態系を占め,互いに似通っている場合はα,βはともに1に近づく。

この微分方程式(1)の $N_1(0)>0,\ N_2(0)>0$をみたす,すべての解の長期的な振る舞いを調べていく。

〇平衡解を求める

(1)の平衡解（時間に依存しない(1)の解）は，$\frac{dN_1}{dt}=0,\ \frac{dN_2}{dt}=0$ を解くことで求めることができる。

$$\frac{a_1N_1}{K_1}(K_1-N_1-\alpha N_2)=0\quad \cdots①\qquad \frac{a_2N_2}{K_2}(K_2-N_2-\beta N_1)=0\quad \cdots②$$

①,②より，

(i)$N_1=0,\ N_2=0$ のとき，O(0,0)

(ii)$K_1-N_1-\alpha N_2=0,\ N_2=0$ のとき，P$(K_1,0)$

(iii)$N_1=0,\ K_2-N_2-\beta N_1=0$ のとき，Q$(0,K_2)$

(iv)$K_1-N_1-\alpha N_2=0,\ K_2-N_2-\beta N_1=0$ のとき，R$\left(\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta},\frac{K_2-\beta K_1}{1-\alpha\beta}\right)$

よって，(1)の平衡解は，O(0,0), P$(K_1,0)$, Q$(0,K_2)$, R$\left(\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta},\frac{K_2-\beta K_1}{1-\alpha\beta}\right)$の4つであることがわかる。

本稿では，$\frac{K_1}{\alpha}<K_2,\ \frac{K_2}{\beta}>K_1$の場合と，$\frac{K_1}{\alpha}>K_2,\ \frac{K_2}{\beta}>K_1$の場合について考える。

まず $\frac{K_1}{\alpha}<K_2,\ \frac{K_2}{\beta}>K_1$の場合を考える。このとき点 R$\left(\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta},\frac{K_2-\beta K_1}{1-\alpha\beta}\right)$は，$1-\alpha\beta>0$のとき第2象限にあり，$1-\alpha\beta<0$のとき第4象限にあり,次の定理が成り立つ。

定理1

$\frac{K_1}{\alpha}<K_2,\ \frac{K_2}{\beta}>K_1$のとき，$N_1(0)>0,\ N_2(0)>0$をみたす(1)のすべての解$N_1(t),N_2(t)$は，最終的に平衡解 Q$(0,K_2)$に近づく。

つまりこの定理は,最終的に種1が絶滅するということを述べている。

○平衡解の局所的安定性を調べる

平衡解の局所的安定性,つまり平衡点の十分近くから始まる(1)の解が,その平衡点に収束するかどうかを調べる。これは,平衡点におけるヤコビ行列の固有値の実部の符号を調べることで判断できる。

$f(N_1, N_2) = \frac{a_1 N_1}{K_1}(K_1 - N_1 - \alpha K_2)$，$g(N_1, N_2) = \frac{a_2 N_2}{K_2}(K_2 - N_2 - \beta K_1)$とおいたとき，ヤコビ行列は

$$\mathrm{A}(N_1, N_2) = \begin{pmatrix} \dfrac{\partial f(N_1, N_2)}{\partial N_1} & \dfrac{\partial f(N_1, N_2)}{\partial N_2} \\ \dfrac{\partial g(N_1, N_2)}{\partial N_1} & \dfrac{\partial g(N_1, N_2)}{\partial N_2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \dfrac{a_1}{K_1}(K_1 - 2N_1 - \alpha N_2) & -\dfrac{\alpha a_1}{K_1} N_1 \\ -\dfrac{\beta a_2}{K_2} N_2 & \dfrac{a_2}{K_2}(K_2 - 2N_2 - \beta N_1) \end{pmatrix}$$

である。

・ O(0,0)の安定性

$\mathrm{A(O)} = \begin{pmatrix} a_1 & 0 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix}$ 固有値はa_1，a_2

$a_1 > 0$，$a_2 > 0$より O(0,0)は湧点となり不安定である。

・ $\mathrm{P}(K_1, 0)$の安定性

$\mathrm{A(P)} = \begin{pmatrix} -a_1 & -\alpha a_1 \\ 0 & \frac{a_2}{K_2}(K_2 - \beta K_1) \end{pmatrix}$ 固有値は$-a_1$，$\frac{a_2}{K_2}(K_2 - \beta K_1)$

$\frac{K_2}{\beta} > K_1$より$K_2 - \beta K_1 > 0$であるため $\frac{a_2}{K_2}(K_2 - \beta K_1) > 0$，また，$-a_1 < 0$である。

よって $\mathrm{P}(K_1, 0)$は鞍点となり不安定である。

・ $\mathrm{Q}(0, K_2)$の安定性

$\mathrm{A(Q)} = \begin{pmatrix} \frac{a_1}{K_1}(K_1 - \alpha K_2) & 0 \\ -\beta a_2 & -a_2 \end{pmatrix}$ 固有値は$\frac{a_1}{K_1}(K_1 - \alpha K_2)$，$-a_2$

$\frac{K_1}{\alpha} < K_2$より$K_1 - \alpha K_2 < 0$であるため $\frac{a_1}{K_1}(K_1 - \alpha K_2) < 0$，また，$-a_2 < 0$である。

よって $\mathrm{Q}(0, K_2)$は沈点となり漸近安定である。

ここで,平衡点 R は第2象限または第4象限にあり,種1または種2の個体数が負になってしまい現実的ではないため,局所的安定性は考えないでおく。

以上より,漸近安定な平衡点は $\mathrm{Q}(0, K_2)$のみであることがわかった。

○第1象限から始まる(1)のすべての解は未来においても第1象限にとどまることを示す

そのために，N_1軸とN_2軸の0以上の部分は軌道の集まりであることを証明する。

・$N_2(t)=0$のとき,(1)の第2式 $\left(\frac{dN_2}{dt}=\frac{a_2N_2}{K_2}(K_2-N_2-\beta N_1)\right)$ を満たしている。

このとき第1式は, $\frac{dN_1}{dt}=a_1\left(1-\frac{N_1}{K_1}\right)N_1$となり,

$N_1(t)=\frac{N_1(0)K_1}{N_1(0)+(K_1-N_1(0))e^{-a_1t}}$, $N_2(t)=0$ は任意の$N_1(0)$に対して(1)の解である。

この解の軌道は, $N_1(0)=0 \Longrightarrow$ 平衡点 O(0,0)

$0<N_1(0)<K_1 \Longrightarrow$ 線分 $0<N_1<K_1$, $N_2=0$

$N_1(0)=K_1 \Longrightarrow$ 平衡点 P$(K_1,0)$

$N_1(0)>K_1 \Longrightarrow$ 半直線 $K_1<N_1<\infty$, $N_2=0$

よって, N_1軸の0以上の部分は4つの軌道の和集合であることがわかった。

・$N_1(t)=0$のとき,(1)の第1式 $\left(\frac{dN_1}{dt}=\frac{a_1N_1}{K_1}(K_1-N_1-\alpha N_2)\right)$ を満たしている。

このとき第2式は, $\frac{dN_2}{dt}=a_2\left(1-\frac{N_2}{K_2}\right)N_2$となり,

$N_1(t)=0$, $N_2(t)=\frac{N_2(0)K_2}{N_2(0)+(K_2-N_2(0))e^{-a_2t}}$ は任意の$N_2(0)$に対して(1)の解である。

この解の軌道は, $N_2(0)=0 \Longrightarrow$ 平衡点 O(0,0)

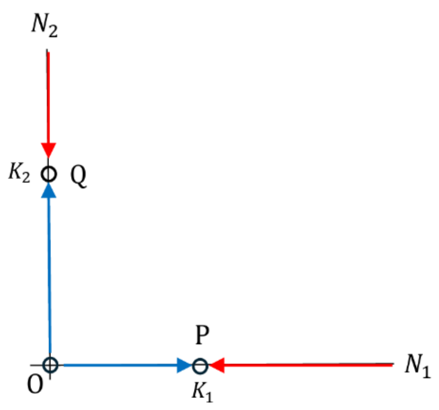
$0<N_2(0)<K_2 \Longrightarrow$ 線分 $N_1=0$, $0<N_2<K_2$

$N_2(0)=K_2 \Longrightarrow$ 平衡点 Q$(0,K_2)$

$N_2(0)>K_2 \Longrightarrow$ 半直線 $N_1=0$, $K_2<N_2<\infty$

よって, N_2軸の0以上の部分も4つの軌道の和集合であることがわかった。

したがって,ある1点を通る軌道はただ1つしか存在しないという軌道の一意性から,第1象限から始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は未来においても第1象限にとどまることが示せた。

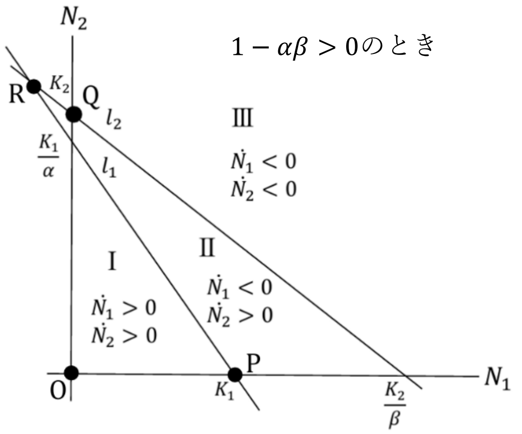


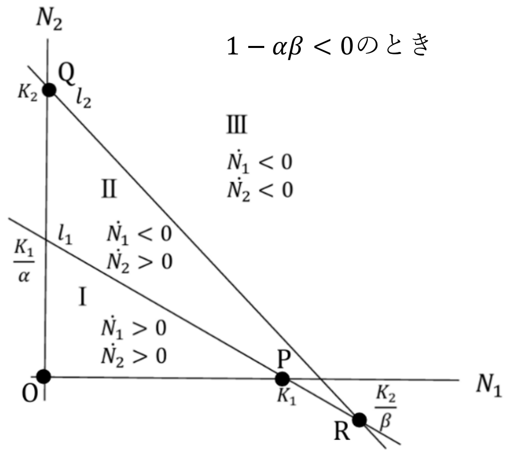
〇<u>第1象限を$\frac{dN_1}{dt}$, $\frac{dN_2}{dt}$の符号で分割する</u>

$$\frac{dN_1}{dt}=0 \leftrightarrow l_1 : K_1-N_1-\alpha N_2=0$$

$$\frac{dN_2}{dt}=0 \leftrightarrow l_2 : K_2-N_2-\beta N_1=0$$

直線l_1,l_2を上のようにおく。
平衡点Rは$1-\alpha\beta>0$のとき第2象限に存在し，$1-\alpha\beta<0$のとき第4象限に存在するため,第1象限は以下のように3つの領域に分割される。





$\dot{N}_1(t)>0$, $\dot{N}_2(t)>0$である領域をⅠ，$\dot{N}_1(t)<0$, $\dot{N}_2(t)>0$ある領域をⅡ，$\dot{N}_1(t)<0$, $\dot{N}_2(t)<0$である領域をⅢとする。

〇<u>証明で用いる補題を用意する</u>

補題A

$g(t)$を $t\geq 0$において上に有界な単調増加関数（または下に有界な単調減少関数）とする。
このとき，$t\to\infty$とすると$g(t)$は極限値をもつ。

(証明)
上に有界な単調増加関数は極限値をもつことを証明する。(下に有界な単調減少関数の場合も同様の考え方で証明することができる。)
$g(t)$をある定数Cに対して，$t\geq 0$において $g(t)\leq C$ を満たすとする。
（$\exists C\in\mathbb{R}\ \ \forall t\geq 0\ \ g(t)\leq C$）
このとき，lを$g(t)$の上限とすると,

$$
\begin{cases}
㋐\forall t \geq 0 \quad g(t) \leq l \\
㋑\forall \varepsilon > 0 \quad \exists t_\varepsilon \geq 0 \quad l - \varepsilon < g(t_\varepsilon)
\end{cases}
$$

が成り立つ。

㋐,㋑及び$g(t)$：単調増加関数より，

$\forall \varepsilon > 0 \quad \exists t_\varepsilon \geq 0 \quad \forall t \geq t_\varepsilon$に対して，（$t_\varepsilon$は㋑を満たすとする）

$$l - \varepsilon < g(t_\varepsilon) \leq g(t) \leq l < l + \varepsilon$$

である。よって，

$$-\varepsilon < g(t) - l < \varepsilon$$
$$|g(t) - l| < \varepsilon$$

したがって，$t \to \infty$とすると$g(t)$はlに収束する。■

補題 B

微分方程式

$$\dot{\boldsymbol{x}} = \boldsymbol{f}(\boldsymbol{x}),\ \boldsymbol{x} = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix},\ \boldsymbol{f}(\boldsymbol{x}) = \begin{pmatrix} f_1(x_1, x_2) \\ f_2(x_1, x_2) \end{pmatrix} \quad \cdots (**)$$

の解$\boldsymbol{x}(t)$が$t \to \infty$のとき$\boldsymbol{\xi}$に近づくとする。このとき，$\boldsymbol{\xi}$は$(**)$の平衡解である。

(証明)

$(**)$の解$\boldsymbol{x}(t)$が$t \to \infty$のとき$\boldsymbol{\xi}$に近づくとする。

このとき，$x_j(t)$はξ_jに近づく。（ここで，ξ_jは$\boldsymbol{\xi}$のj番目の成分である。）

このことは，

$$
\begin{aligned}
\left|x_j(t_1) - x_j(t_2)\right| &= \left|\left(x_j(t_1) - \xi_j\right) + \left(\xi_j - x_j(t_2)\right)\right| \\
&\leq \left|x_j(t_1) - \xi_j\right| + \left|x_j(t_2) - \xi_j\right|
\end{aligned}
$$

より，$t_1 \to \infty, t_2 \to \infty$のとき，$\left|x_j(t_1) - x_j(t_2)\right|$ は0に近づくことを意味する。

特に,ある正の定数hに対して，$t_1 = t, t_2 = t + h$とすると，

$t \to \infty$のとき，$\left|x_j(t) - x_j(t+h)\right|$ は0に近づく。

ここで,平均値の定理より，$\frac{dx_j(\tau)}{dt} = \frac{x_j(t+h) - x_j(t)}{(t+h) - t}$ が成り立つ数τがtと$t+h$の間に存在する。

$(t < \tau < t + h)$

よって，

$$x_j(t+h) - x_j(t) = h\frac{dx_j(\tau)}{dt} = hf_j\left(x_1(\tau), x_2(\tau)\right)$$

が成り立つ。

また，$t \to \infty$のとき$\boldsymbol{x}(t) \to \boldsymbol{\xi}$より，

$t \to \infty$のとき $f_j\left(x_1(\tau), x_2(\tau)\right) \to f_j(\xi_1, \xi_2)$である。

よって，$f_j(\xi_1,\xi_2)=0\ \ (j=1,2)$であり，$\boldsymbol{f}(\boldsymbol{\xi})=\boldsymbol{0}$である。
したがって，$\boldsymbol{\xi}$は$(**)$の平衡解である。■

〇定理1の証明のために補題を3つ用意する

補題1

時刻$t=0$において領域Ⅰから始まる(1)のすべての解$N_1(t),N_2(t)$は,未来においてこの領域を離れる。

(証明)
背理法で証明する。
(1)のある解$N_1(t),N_2(t)$が$t\geq 0$のすべての時刻において領域Ⅰにとどまると仮定する。
領域Ⅰでは $\dot{N}_1(t)>0$，$\dot{N}_2(t)>0$より,$t\geq 0$において，
$N_1(t)$は単調増加関数で$N_1(t)\leq K_1$，$N_2(t)$は単調増加関数で$N_2(t)\leq\frac{K_1}{\alpha}$であることを意味する。
よって補題A,Bより，$N_1(t),N_2(t)$は(1)の平衡解に収束する。
領域Ⅰ内にある(1)の平衡解はO(0,0)，P$(K_1,0)$の2点である。
領域Ⅰでは$N_2(t)$は単調増加関数であるため，　$\forall t>0\quad N_2(0)<N_2(t)$
$t\to\infty$のとき$N_2(t)$がηに収束する,とすると，　　　$0<N_2(0)\leq\eta$
$\eta>0$を満たす平衡解は領域Ⅰにはないため,矛盾。
よって,領域Ⅰから始まる(1)のすべての解$N_1(t),N_2(t)$は未来において領域Ⅰから離れる。
また，N_1軸とN_2軸の0以上の部分は軌道の集まりであり,軌道の一意性より,領域Ⅰから始まる(1)のすべての解$N_1(t),N_2(t)$は未来において領域Ⅰを離れて領域Ⅱに入る。■

補題2

時刻$t=0$において領域Ⅱから始まる(1)のすべての解$N_1(t),N_2(t)$は,未来において領域Ⅱにとどまり,最終的に平衡解Qに近づく。

(証明)
背理法で証明する。
時刻$t=t^*$において，(1)のある解$N_1(t),N_2(t)$が初めて領域Ⅱを離れると仮定する。
(a) 領域Ⅱから領域Ⅰに入るとする。
このとき,(1)の解は直線l_1と交差するので，$\dot{N}_1(t^*)=0$である。
(1)の第1式の$\frac{dN_1}{dt}$の式の両辺をtについて微分すると，

$$\ddot{N}_1(t)=\frac{a_1}{K_1}\dot{N}_1(t)\big(K_1-N_1(t)-\alpha N_2(t)\big)+\frac{a_1N_1(t)}{K_1}\Big(-\dot{N}_1(t)-\alpha\dot{N}_2(t)\Big)$$

$t=t^*$とすると，

$$\ddot{N}_1(t^*)=\frac{a_1}{K_1}\dot{N}_1(t^*)\big(K_1-N_1(t^*)-\alpha N_2(t^*)\big)+\frac{a_1N_1(t^*)}{K_1}\Big(-\dot{N}_1(t^*)-\alpha\dot{N}_2(t^*)\Big)$$

$$= \frac{a_1 N_1(t^*)}{K_1}\left(-\alpha \dot{N}_2(t^*)\right) < 0 \qquad (\because\ N_1(t^*) > 0,\ \dot{N}_2(t^*) > 0)$$

したがって，$\dot{N}_1(t^*) = 0$かつ$\ddot{N}_1(t^*) < 0$より$N_1(t)$は$t = t^*$で極大値をとるが，

(1)の解$N_1(t)$,$N_2(t)$が領域Ⅱにある限り，$\dot{N}_1(t) < 0$より$N_1(t)$は単調に減少するため矛盾。

よって領域Ⅱから領域Ⅰに入ることはない。

(b) 領域Ⅱから領域Ⅲに入るとする。

このとき,(1)の解は直線l_2と交差するので，$\dot{N}_2(t^*) = 0$である。

(1)の第2式の$\frac{dN_2}{dt}$の式の両辺をtについて微分し，$t = t^*$とすると，

$$\ddot{N}_2(t^*) = \frac{a_2 N_2(t^*)}{K_2}\left(-\beta \dot{N}_1(t^*)\right) > 0 \qquad (\because\ N_2(t^*) > 0,\ \dot{N}_1(t^*) < 0)$$

したがって，$\dot{N}_2(t^*) = 0$かつ$\ddot{N}_2(t^*) > 0$より$N_2(t)$は$t = t^*$で極小値をとるが，

(1)の解$N_1(t)$,$N_2(t)$が領域Ⅱにある限り，$\dot{N}_2(t) > 0$より$N_2(t)$は単調に増加するため矛盾。

よって領域Ⅱから領域Ⅲに入ることはない。

(a),(b)より,時刻$t = 0$において領域Ⅱから始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は，$t \geq 0$の未来において領域Ⅱにとどまることが示せた。

領域Ⅱでは $\dot{N}_1(t) < 0$，$\dot{N}_2(t) > 0$より，$t \geq 0$において，

$N_1(t)$は単調減少関数で$N_1(t) \geq 0$，$N_2(t)$は単調増加関数で$N_2(t) \leq K_2$であることを意味する。

よって補題A,Bより，$N_1(t)$,$N_2(t)$は(1)の平衡解に収束する。

領域Ⅱ内にある(1)の平衡解はP$(K_1, 0)$, Q$(0, K_2)$の2点である。

領域Ⅱでは$N_2(t)$は単調増加関数で，$N_2(0) > 0$よりN_2の極限値は0ではない。

よってPではない。

したがって，$t \to \infty$のとき，$N_1(t)$,$N_2(t)$はQ$(0, K_2)$に収束する。■

補題3

時刻$t = 0$において領域Ⅲから始まり,未来においてもその領域にとどまり続ける(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は,最終的に平衡解Qに近づく。

(証明)

(1)のある解$N_1(t)$,$N_2(t)$が$t \geq 0$において領域Ⅲにとどまるならば,領域Ⅲでは $\dot{N}_1(t) < 0$,
$\dot{N}_2(t) < 0$より，

$N_1(t)$は単調減少関数で$N_1(t) \geq 0$，$N_2(t)$は単調減少関数で$N_2(t) \geq 0$である。

よって補題A,Bより，$N_1(t)$,$N_2(t)$は(1)の平衡解に収束する。

領域Ⅲ内にある平衡解はQ$(0, K_2)$のみである。■

〇定理1の証明まとめ

補題1,2より,時刻$t = 0$において領域Ⅰまたは領域Ⅱから始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は

$t \to \infty$のとき,平衡解 $\mathrm{Q}(0, K_2)$に近づく。

補題3より,時刻$t = 0$において領域Ⅲから始まり,未来においても常にこの領域にある(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は，$t \to \infty$のとき,平衡解 $\mathrm{Q}(0, K_2)$に近づく。

次に，l_1上，l_2上から始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$を考える。

l_1上では，$\dot{N}_1(t) = 0, \dot{N}_2(t) > 0$，$l_2$上では，$\dot{N}_1(t) < 0, \dot{N}_2(t) = 0$より，$l_1$上，$l_2$上から始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は直ちに領域Ⅱに入る。そして補題2より，$t \to \infty$のとき,平衡解 Q に近づく。

最後に時刻$t = 0$において領域Ⅲから始まり,ある時刻において領域Ⅲを離れる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は,領域Ⅲを離れるときに直線 l_2を横切り,直ちに領域Ⅱに入る。そして補題2より,$t \to \infty$のとき,平衡解 $\mathrm{Q}(0, K_2)$に近づく。

以上より,定理1を証明することができた。

次に $\frac{K_1}{\alpha} > K_2$，$\frac{K_2}{\beta} > K_1$の場合を考える。このとき点 $\mathrm{R}\left(\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta}, \frac{K_2-\beta K_1}{1-\alpha\beta}\right)$は，$\frac{K_1}{\alpha} > K_2$，$\frac{K_2}{\beta} > K_1$ かつ $1 - \alpha\beta > 0$より第1象限にあり,次の定理が成り立つ。

定理2

$\frac{K_1}{\alpha} > K_2$，$\frac{K_2}{\beta} > K_1$のとき，$N_1(0) > 0$，$N_2(0) > 0$をみたす(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は,最終的に

平衡解 $\mathrm{R}\left(\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta}, \frac{K_2-\beta K_1}{1-\alpha\beta}\right)$に近づく。

つまりこの定理は,種1と種2が共存することを述べている。

〇平衡解の局所的安定性を調べる

・O(0,0)の安定性

$$A(\mathrm{O}) = \begin{pmatrix} a_1 & 0 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix}$$ 固有値はa_1，a_2

$a_1 > 0$，$a_2 > 0$より O(0,0)は湧点となり不安定である。

・ $\mathrm{P}(K_1, 0)$の安定性

$$A(\mathrm{P}) = \begin{pmatrix} -a_1 & -\alpha a_1 \\ 0 & \frac{a_2}{K_2}(K_2 - \beta K_1) \end{pmatrix}$$ 固有値は$-a_1$，$\frac{a_2}{K_2}(K_2 - \beta K_1)$

$\frac{K_2}{\beta} > K_1$より$K_2 - \beta K_1 > 0$であるため $\frac{a_2}{K_2}(K_2 - \beta K_1) > 0$，また，$-a_1 < 0$である。

よって $\mathrm{P}(K_1, 0)$は鞍点となり不安定である。

・ $\mathrm{Q}(0, K_2)$の安定性

$$A(\mathrm{Q}) = \begin{pmatrix} \frac{a_1}{K_1}(K_1 - \alpha K_2) & 0 \\ -\beta a_2 & -a_2 \end{pmatrix}$$ 固有値は$\frac{a_1}{K_1}(K_1 - \alpha K_2)$，$-a_2$

$\frac{K_1}{\alpha} > K_2$より$K_1 - \alpha K_2 > 0$であるため $\frac{a_1}{K_1}(K_1 - \alpha K_2) > 0$，また，$-a_2 < 0$である。

よって $\mathrm{Q}(0, K_2)$は鞍点となり不安定である。

・$\mathrm{R}\left(\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta}, \frac{K_2-\beta K_1}{1-\alpha\beta}\right) = \left({N_1}^0, {N_2}^0\right)$の安定性

$K_1 - {N_1}^0 - \alpha {N_2}^0 = 0$，$K_2 - {N_2}^0 - \beta {N_1}^0 = 0$であることを用いると，

$$A(\mathrm{R}) = \begin{pmatrix} -\dfrac{a_1}{K_1}{N_1}^0 & -\dfrac{\alpha a_1}{K_1}{N_1}^0 \\ -\dfrac{\beta a_2}{K_2}{N_2}^0 & -\dfrac{a_2}{K_2}{N_2}^0 \end{pmatrix}$$

$\det\left(A(\mathrm{R}) - \lambda \mathrm{I\!I}_2\right) = \lambda^2 + \lambda\left(\frac{a_1}{K_1}{N_1}^0 + \frac{a_2}{K_2}{N_2}^0\right) + \frac{a_1 a_2}{K_1 K_2}{N_1}^0{N_2}^0(1-\alpha\beta) = 0$という固有方程式を

(☆)とおく。ここで,$\mathrm{I\!I}_2$とは2×2行列の単位行列である。

$\left(\frac{a_1}{K_1}{N_1}^0 + \frac{a_2}{K_2}{N_2}^0\right) > 0$,また，$(1-\alpha\beta) > 0$より $\frac{a_1 a_2}{K_1 K_2}{N_1}^0{N_2}^0(1-\alpha\beta) > 0$であるから，

2次方程式の解をλ_1,λ_2とすると,解と係数の関係より$\lambda_1 + \lambda_2 < 0$，$\lambda_1\lambda_2 > 0$である。

また(☆)の判別式を$\mathcal{D}$とすると，$\mathcal{D} = \left(\frac{a_1}{K_1}{N_1}^0 + \frac{a_2}{K_2}{N_2}^0\right)^2 - 4\frac{a_1 a_2}{K_1 K_2}\,{N_1}^0\,{N_2}^0(1-\alpha\beta)$

$$= \left(\frac{a_1}{K_1}{N_1}^0 - \frac{a_2}{K_2}{N_2}^0\right)^2 + 4\frac{a_1 a_2 \alpha\beta}{K_1 K_2}\,{N_1}^0\,{N_2}^0 \quad > 0$$

よって，λ_1,λ_2は実数であり，$\lambda_1 + \lambda_2 < 0$，$\lambda_1\lambda_2 > 0$であるから，$\lambda_1 < 0$，$\lambda_2 < 0$

したがって点Rは沈点となり漸近安定である。

以上より,漸近安定な平衡点は $\mathrm{Q}(0, K_2)$のみであることがわかった。

第1象限から始まる(1)のすべての解が未来においても第1象限にとどまることはすでに示した。

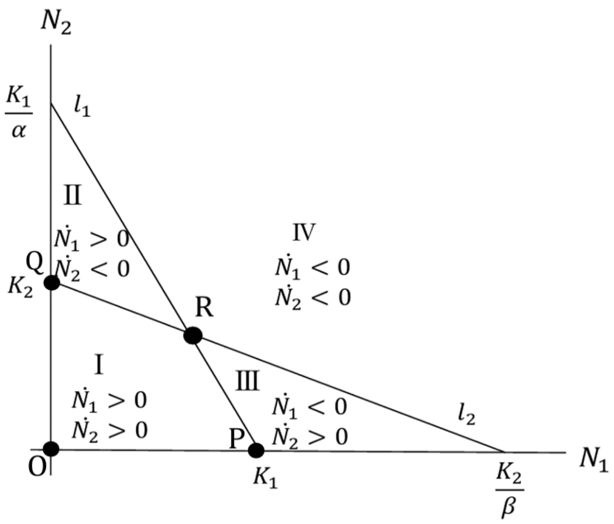
〇<u>第1象限を$\frac{dN_1}{dt}$，$\frac{dN_2}{dt}$の符号で分割する</u>

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \leftrightarrow l_1\colon K_1 - N_1 - \alpha N_2 = 0$$

$$\frac{dN_2}{dt} = 0 \leftrightarrow l_2\colon K_2 - N_2 - \beta N_1 = 0$$

直線 l_1,l_2を上のようにおく。

平衡点Rは第1象限に存在するため,第1象限は以下のように4つの領域に分割される。



$\dot{N}_1(t) > 0$, $\dot{N}_2(t) > 0$である領域をⅠ，$\dot{N}_1(t) > 0$, $\dot{N}_2(t) < 0$ある領域をⅡ，$\dot{N}_1(t) < 0$, $\dot{N}_2(t) > 0$である領域をⅢ，$\dot{N}_1(t) < 0$, $\dot{N}_2(t) < 0$ある領域をⅣとする。

〇定理 2 の証明のために補題を2つ用意する

補題 4

$t = 0$において領域ⅡまたはⅢから始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は,未来においてその領域にとどまり,最終的に平衡解Rに近づく。

(証明)

背理法で証明する。

$t = t^*$において,(1)のある解$N_1(t)$,$N_2(t)$が初めて領域Ⅱを離れると仮定する。

(a)領域ⅡからⅣに入るとする。

このとき,(1)の解は直線 l_1と交差するので，$\dot{N}_1(t^*) = 0$である。

(1)の第1式の両辺をtについて微分し，$t = t^*$とすると，

$$\ddot{N}_1(t^*) = \frac{a_1 N_1(t^*)}{K_1}\left(-\alpha \dot{N}_2(t^*)\right) > 0 \quad (\because\ N_1(t^*) > 0,\ \dot{N}_2(t^*) < 0)$$

したがって，$\dot{N}_1(t^*) = 0$かつ$\ddot{N}_1(t^*) > 0$より$N_1(t)$は$t = t^*$で極小値をとる。

しかし,(1)の解$N_1(t)$,$N_2(t)$が領域Ⅱにある限り,$\dot{N}_1(t) > 0$より$N_1(t)$は単調に増加するため矛盾する。よって,領域Ⅱから領域Ⅳに入ることはない。

(b)領域ⅡからⅣに入るとする。

このとき,(1)の解は直線 l_2と交差するので，$\dot{N}_2(t^*) = 0$である。

(1)の第2式の両辺をtについて微分し，$t = t^*$とすると，

$$\ddot{N}_2(t^*) = \frac{a_2 N_2(t^*)}{K_2}\left(-\beta\dot{N}_1(t^*)\right) < 0 \quad (\because\ N_2(t^*) > 0,\ \dot{N}_1(t^*) > 0)$$

したがって，$\dot{N}_2(t^*) = 0$かつ$\ddot{N}_2(t^*) < 0$より$N_1(t)$は$t = t^*$で極大値をとる。
しかし,(1)の解$N_1(t)$,$N_2(t)$が領域Ⅱにある限り,$\dot{N}_2(t) < 0$より$N_2(t)$は単調に減少するため矛盾する。よって,領域Ⅱから領域Ⅰに入ることはない。

(a),(b)より,時刻$t = 0$において領域Ⅱから始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は，$t \geq 0$の未来において領域Ⅱにとどまることが示せた。
領域Ⅱでは $\dot{N}_1(t) > 0$，$\dot{N}_2(t) < 0$より，$t \geq 0$において，
$N_1(t)$は単調増加関数で$N_1(t) \leq K_1$，$N_2(t)$は単調減少関数で$N_2(t) \geq 0$であることを意味する。
よって補題 A,B より，$N_1(t)$,$N_2(t)$は(1)の平衡解に収束する。

領域Ⅱ内にある(1)の平衡解は Q$(0, K_2)$, R$\left(\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta}, \frac{K_2-\beta K_1}{1-\alpha\beta}\right)$の2点である。

しかし,領域Ⅱでは$N_1(t)$は単調増加関数かつ$N_1(0) > 0$より,N_1の極限値は0ではないから Q ではない。

したがって，$t \to \infty$のとき，$N_1(t)$,$N_2(t)$はR$\left(\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta}, \frac{K_2-\beta K_1}{1-\alpha\beta}\right)$に収束する。（領域Ⅲも同様）■

補題 5

$t = 0$において領域ⅠまたはⅣから始まり,未来においてもその領域にとどまり続ける(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は,最終的に平衡解 R に近づく。

（証明）
(1)のある解$N_1(t)$,$N_2(t)$が$t \geq 0$において領域Ⅰにとどまるならば,領域Ⅰでは $\dot{N}_1(t) > 0$，$\dot{N}_2(t) > 0$より，
$N_1(t)$は単調増加関数で$N_1(t) \leq K_1$，$N_2(t)$は単調増加関数で$N_2(t) \leq K_2$である。
よって補題 A,B より，$N_1(t)$,$N_2(t)$は(1)の平衡解に収束する。

領域Ⅰ内にある(1)の平衡解は O$(0,0)$, P$(K_1, 0)$, Q$(0, K_2)$, R$\left(\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta}, \frac{K_2-\beta K_1}{1-\alpha\beta}\right)$の4点である。

領域Ⅰでは$N_1(t)$は単調増加関数で，$N_1(0) > 0$よりN_1の極限値は0ではない。
よって O, Q ではない。
同様に,領域Ⅰでは$N_2(t)$は単調増加関数で，$N_2(0) > 0$よりN_2の極限値は0ではない。
よって P でもない。

したがって，$t \to \infty$のとき，$N_1(t)$,$N_2(t)$は R$\left(\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta}, \frac{K_2-\beta K_1}{1-\alpha\beta}\right)$に収束する。（領域Ⅳも同様）■

〇定理2の証明まとめ

補題4より,時刻$t=0$において領域ⅡまたはⅢから始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は$t\to\infty$のとき,平衡解Rに近づく。
補題5より,時刻$t=0$において領域Ⅰまたは領域Ⅳから始まり,未来においても常にこの領域にある(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は，$t\to\infty$のとき,平衡解Rに近づく。
次に，l_1上，l_2上から始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$を考える。

$N_1(t)<\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta}$のとき$l_1$上では，$\dot{N}_1(t)=0, \dot{N}_2(t)<0$，$l_2$上では，$\dot{N}_1(t)>0, \dot{N}_2(t)=0$より，$l_1$上，$l_2$上から始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は直ちに領域Ⅱに入る。

$N_1(t)>\frac{K_1-\alpha K_2}{1-\alpha\beta}$のとき$l_1$上では，$\dot{N}_1(t)=0, \dot{N}_2(t)>0$，$l_2$上では，$\dot{N}_1(t)<0, \dot{N}_2(t)=0$より，$l_1$上，$l_2$上から始まる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は直ちに領域Ⅲに入る。そして補題4より，$t\to\infty$のとき,平衡解Rに近づく。
最後に時刻$t=0$において領域Ⅰまたは領域Ⅳから始まり,ある時刻においてその領域を離れる(1)のすべての解$N_1(t)$,$N_2(t)$は,直線l_1または直線l_2を横切り,直ちに領域Ⅱまたは領域Ⅲに入る。そして補題4より，$t\to\infty$のとき,平衡解Rに近づく。
以上より,定理2を証明することができた。

〇最後に

$$\frac{K_1}{\alpha}<K_2,\ \frac{K_2}{\beta}>K_1 \Leftrightarrow \alpha>\frac{K_1}{K_2},\ \beta<\frac{K_2}{K_1}$$

のとき,定理1より種1が絶滅することがわかった。
たとえば,種2が種1に及ぼす影響力αが大きく,種1が種2に及ぼす影響力βが小さいときに,種1が絶滅すると考えられる。

$$\frac{K_1}{\alpha}>K_2,\ \frac{K_2}{\beta}>K_1 \Leftrightarrow \alpha<\frac{K_1}{K_2},\ \beta<\frac{K_2}{K_1}$$

のとき,定理2より種1と種2は共存することがわかった。
たとえば,種2が種1に及ぼす影響力αと種1が種2に及ぼす影響力βがともに小さいときに,種1と種2が共存すると考えられる。

参考文献

「微分方程式　下　その数学と応用」
　　　　M. ブラウン 著　一樂重雄/河原正治/河原雅子/一樂祥子 訳（丸善出版 2012）

「常微分方程式」入江昭二・垣田高夫共著（内田老鶴圃）

「微分方程式の基礎」笠原皓司著（朝倉書店）

「数理生態学」寺本英著（朝倉書店）