【研究の最前線：2007・2008 研究奨励賞受賞者特別寄稿】

Lotka-Volterra 方程式のネットワーク構造とパーマネンス

2007 年研究奨励賞受賞　今 隆助*

1.　はじめに

本稿では，この機会を利用して，[3] に沿って，Lotka-Volterra 方程式のネットワーク構造とパーマネンスについて紹介したいと思う．ここでいう Lokta-Volterra 方程式とは相互作用している生物種の個体群動態を記述する次の n 次元の常微分方程式系のことである：

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

ここで $\dot{x}_i$ は dx_i/dt のことである．状態変数とパラメータは次の意味を持つ．$x_i(t)$ は時刻 t における生物種 i の個体群密度をあらわす．a_{ij} は種 i と j の相互作用の質と強さを決めるパラメータであり，a_{ij} を要素に持つ行列 $A = (a_{ij})$ は**相互作用行列**と呼ばれている．r_i は生物種 i の内的自然増加率である．個体群動態が念頭にあるため，興味があるのは $\mathbb{R}^n_+ = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n : x_1,\ldots,x_n \geq 0\}$ 上の方程式の解である．Lotka-Volterra 方程式を少し一般化すると次のように書ける：

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x_1,x_2,\ldots,x_n), \quad i = 1,2,\ldots,n.$$

この方程式は Kolmogorov 方程式と呼ばれる一般的な生態系モデルである [4]．ここで f_i は各生物種 i の 1 個体当たりの増加率がどのように個体群密度ベクトル $\mathbf{x} = (x_1,\ldots,x_n)^\top$ に依存するのかを決める関数である．この Kolmogorov 方程式と比較すると分かるように，Lotka-Volterra 方程式では各生物種の増加率が個体群密度に線形に依存しており，その意味で非常に単純な生態系モデルの 1 つである．しかしながら，このような単純な形をしているにもかかわらず，種数 n が 3 を超えるとその数学的な取り扱いの困難さは増し，生態学的にも興味深い未解決な問題が残っている．

本稿では生態学的に最も基本的な性質であり数学的にも比較的扱いやすいパーマネンスという性質に的を絞る．Lotka-Volterra 方程式が**パーマネンス**であるとは，ある正数 $\delta_i > 0$, $D_i > 0$ が存在して，任意の $\mathbf{x}(0) > \mathbf{0}$ に対して

$$\delta_i \leq \liminf_{t\to\infty} x_i(t) \leq \limsup_{t\to\infty} x_i(t) \leq D_i, \quad i = 1,2,\ldots,n$$

となることをいう*．パーマネンスの定義から分かるように，正平衡点が存在し，それが $\mathbb{R}^n_+$ の内部の解を全て引き寄せるのであれば，システムはパーマネンスである．パーマネンスは，各生物種が初期時刻において絶滅していなければ，その個体群密度は初期値に依存しない区間 $[\delta_i, D_i]$ に近づくことを保証する．したがって，個体群密度 $x_i(t)$ が初期値に依存しないある区間内で複雑に振動するかもしれないが，絶滅することもなければ，無制限に増え続けることもないことが保証される．それでは，Lotka-Volterra 方程式がこのような性質を持つためには，システムはどのような性質を満たしていないといけないのであろうか．つまりパラメータ空間 $(\mathbf{r}, A)$ 上でパーマネンスの境界はどのように表現されるのだろうか．本稿では，この問題について [3] に沿って述べる．

2.　ネットワーク構造

Lotka-Volterra 方程式がパーマネンスになるための必要条件は正平衡点 $\mathbf{x}^*$ が存在することである（[2] 参照）．そのため，正平衡点が存在するという仮定の下で，システムのパーマネンスについて考えれば十分である．Lotka-Volterra 方程式の正平衡点は $\mathbf{r} + A\mathbf{x}^* = \mathbf{0}$ を満たすので，(1) は次のように書き換えることができる：

$$\dot{x}_i = x_i \sum_{j=1}^{n} a_{ij}(x_j - x_j^*), \quad i = 1,2,\ldots,n. \tag{2}$$

*ウィーン大学・数学科

*正数 δ_i, D_i は初期値 $\mathbf{x}(0)$ に依存しない定数であることに注意してほしい．また，パーマネンスとはある解や不変集合の性質ではなく，システムの性質である．パーマネンスと似ている概念にパーシステンスというものがある．パーシステンスの定義については [1] を参照．

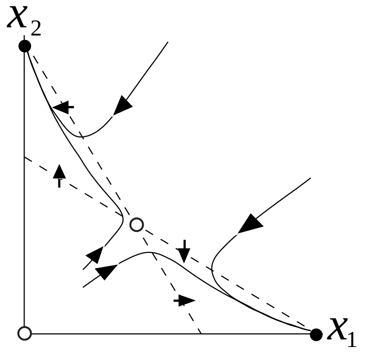

図 1　双安定な競争系

したがって，Lotka-Volterra 方程式がパーマネンスになるかどうかは相互作用行列 A と正平衡点 $\mathbf{x}^*$ のみによって決まることが分かる．問題を簡単にするために，正平衡点 $\mathbf{x}^*$ が存在する限り，Lotka-Volterra 方程式がパーマネンスになるための相互作用行列 A について考える．つまり，次のように定義される行列のクラス $\mathcal{C}$ について考える：

$$A \in \mathcal{C} \iff \text{任意の}\, \mathbf{x}^* > \mathbf{0}\, \text{に対して (2) がパーマネンス.}$$

このように問題を簡単にすると数学的に扱いやすくなると同時に，生態系のネットワーク構造を決めている相互作用行列 A がシステムのパーマネンスに与える影響をより明確にできる．本稿ではさらに問題を簡単化し，次の定性的パーマネンスという行列のクラスを特徴づけることを考える：

A が**定性的パーマネンス** $\iff$ 任意の $\tilde{A} \in \mathcal{Q}_A$ が $A \in \mathcal{C}$.

ここで $\mathcal{Q}_A$ は行列 A と同じ符号パターン $(+,-,0)$ を持つ行列の集合である．

以下に 2×2 行列の例を挙げる：

$$A_1 = \begin{pmatrix} -1 & -1 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}, \quad \mathrm{sign}A_1 = \begin{pmatrix} - & - \\ + & - \end{pmatrix},$$

$$A_2 = \begin{pmatrix} -1 & -0.1 \\ -0.1 & -1 \end{pmatrix}, \quad \mathrm{sign}A_2 = \begin{pmatrix} - & - \\ - & - \end{pmatrix},$$

$$A_3 = \begin{pmatrix} -1 & 0.1 \\ 0.1 & -1 \end{pmatrix}, \quad \mathrm{sign}A_3 = \begin{pmatrix} - & + \\ + & - \end{pmatrix}.$$

A_1 は捕食者－被食者系，A_2 は競争系，A_3 は共生系の相互作用行列の例である．捕食者－被食者系 A_1 の場合，正平衡点が存在すれば，それが**大域漸近安定**（局所漸近安定で $\mathbb{R}^2_+$ 内部の全ての解を吸引する）となるため，$A_1 \in \mathcal{C}$ である．さらに，この結論は行列の各要素の値には依らず，符号パターンが $\mathrm{sign}A_1$ と同じであればよい．そのため，A_1 は定性的パーマネンスである．競争系 A_2 の場合，種間競争よりも種内競争のほうが激しいことに注意してほしい．この場合，正平衡点が存在すれば，それが大域漸近安定となるため，$A_2 \in \mathcal{C}$ である．しかしながら，定性的パーマネンスではない．なぜなら，同じ符号パターンを持つ次の競争系 $\tilde{A}_2$ は双安定になり，正平衡点が存在してもパーマネンスにならないためである（図 1 参照）：

$$\tilde{A}_2 = \begin{pmatrix} -0.1 & -1 \\ -1 & -0.1 \end{pmatrix}, \quad \mathrm{sign}\tilde{A}_2 = \begin{pmatrix} - & - \\ - & - \end{pmatrix}.$$

共生系 A_3 の場合，正平衡点が存在すれば，それが大域漸近安定となるため，$A_3 \in \mathcal{C}$ である．しかし，非対角成分が大きくなりすぎると，正平衡点が存在しても解が発散することがある．したがって，定性的パーマネンスではない．

定性的パーマネンスの研究は，種間相互作用の強さを無視し，その符号だけから Lotka-Volterra 方程式のパーマネンスを分類しようとするものである．相互作用行列の符号パターンは符号付有向グラフで表現できる．例えば，$\mathrm{sign}A_i,\ i=1,2,3$ の符号付有向グラフ $G(A_i),\ i=1,2,3$ はそれぞれ，図 2 のように描ける．したがって，ここで考えたいことは，どのようなネットワーク構造 $G(A)$ が定性的パーマネンスを保証するかである．

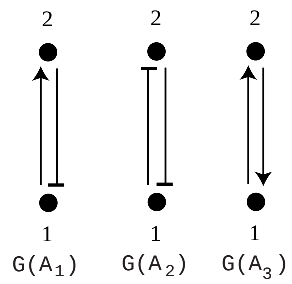

図 2　行列の対角成分は無視しており，$\rightarrow$ は正成分を，$\dashv$ は負成分を意味する．

3.　正平衡点の安定性

ここでは正平衡点の安定性に関する先行研究を簡単に紹介する．Lotka-Volterra 方程式を正平衡点 $\mathbf{x}^*$ で線形化すると，Jacobi 行列 $J(\mathbf{x}^*)$ は

$$J(\mathbf{x}^*) = (x_i^* a_{ij})$$

となる．先ほどと同じように，正ベクトル $\mathbf{x}^*$ に依らず，$J(\mathbf{x}^*)$ が安定になるような行列 A について考える．このような行列は符号安定な行列といわれる．つまり，

$$A \text{が}\textbf{符号安定性} \iff \text{任意の } \tilde{A} \in \mathcal{Q}_A \text{ が安定}.$$

ここで，行列が安定とは固有値が全て複素平面の左半平面にあることをいう．符号安定性の生態系モデルへの応用は，May[4] に見られる．経済学によって刺激され発展した符号安定性の結果 [5] から，Lotka-Volterra 方程式の正平衡点が存在する限りそれが局所漸近安定となるための必要十分条件は次のようになる（ただし $a_{ii} < 0,\ \forall i$ という仮定の下で）：

(i) $a_{ij}a_{ji} \le 0$,

(ii) 長さ 3 以上のサイクルは存在しない（つまり $k \ge 3$ である全ての相異なる $i_1, i_2, \ldots, i_k$ に対して $a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \cdots a_{i_k i_1} = 0$）．

このことから，2 種間の相互作用は捕食者－被食者の関係か，$a_{ij} > 0,\ a_{ji} = 0$ や $a_{ij} < 0,\ a_{ji} = 0$ という一方的な関係しか許されない．また，2 種間の相互作用を捕食者－被食者関係に限定した場合，循環的なネットワーク構造はあらわれない．さらに興味深いことに，符号安定性の条件 (i), (ii) が正平衡点 $\mathbf{x}^*$ の大域漸近安定性をも保証することが知られている．この結果は行列の **VL 安定性***の性質から導かれる（詳しくは [2,6] 参照）．したがって，条件 (i), (ii) は定性的パーマネンスの十分条件の 1 つといえる．では，(i), (ii) を満たさない定性的パーマネンスな行列は存在するのだろうか？

4. 定性的パーマネンス行列

[3] では次の結果を得た．

【定理 1】 全ての i に対して $a_{ii} < 0$ を仮定する．このとき，$A = (a_{ij})$ が定性的パーマネンスであるなら，次が成り立つ．

(C1) 長さ 2 以上の全てのサイクルは正ではない（つまり $k \ge 2$ である全ての相異なる $i_1, i_2, \ldots, i_k$ に対して $a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \cdots a_{i_k i_1} \le 0$），

(C2) 負のサイクル $a_{i_1 i_2} a_{i_2 i_3} \ldots a_{i_k i_1} < 0$ は全て負の要素 $a_{ij} < 0$ を唯一つだけ含む．

*行列 A が VL 安定（Volterra-Liapunov 安定）であるとは，$DA + A^\top D$ が負定値となるような正の対角行列 D が存在することをいう．つまり

$$\sum_i \sum_j d_i a_{ij} x_i x_j < 0,\ \forall \mathbf{x} \ne \mathbf{0}$$

となる $d_i > 0$ が存在するとき，A は VL 安定であるといわれる（S_w や dissipative ともいわれる）．

条件 (C1) は既存のパーマネンスの必要条件 $\det(-A) > 0$ から導くことができる．条件 (C2) はアトラクティブなヘテロクリニックサイクルを $\mathbb{R}_+^n$ の境界上に構成することによって示すことができる．例えば次の $n \times n$ 行列 A と $\mathbf{r}$ について考える：

$$A = \begin{pmatrix} -1 & 0 & \cdots & 0 & c_1 \\ c_2 & -1 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & c_n & -1 \end{pmatrix},\ \mathbf{r} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}.$$

ただし $n \ge 3$, $c_i \ne 0$. c_i が全て負のとき，行列 A は n 個の負の要素から成る長さ n の負のサイクルを持つ．そして，次の平衡点を結ぶヘテロクリニックサイクルが存在し，c_i が十分大きなときそれがアトラクティブになることを示すことができる（正平衡点も存在する）：

$$F_{1,3,5,\ldots,n-2} \to F_{3,5,\ldots,n-2,n} \to F_{5,\ldots,n-2,2} \to \\ \cdots \to F_{n-1,1,3,\ldots,n-4} \to .$$

ここで，$F_{i_1,i_2,\ldots,i_k}$ は $x_{i_1}, x_{i_2}, \ldots, x_{i_k}$ の要素が正でその他の要素がゼロの平衡点を意味する．偶数個の c_i が正のときも同様にアトラクティブなヘテロクリニックサイクルを構成できる．またこれらのヘテロクリニックサイクルは行列 A の摂動に対してロバストである．そのため，(C2) が定性的パーマネンスの必要条件となる．十分性については [3] を参照してほしい．

低次元の場合には定理 1 の必要条件が必要十分条件になることが分かった．

【定理 2】 全ての i に対し $a_{ii} < 0$ を仮定し，$n \le 3$ であるとする．このとき，$n \times n$ 行列 A が定性的パーマネンスであるための必要十分条件は (C1) と (C2) が成り立つことである．

定性的パーマネンスな 3×3 行列を（添え字を入れ替えて出てくる行列は除いて）全て以下に列挙する：

$$B_1 = \begin{pmatrix} - & \ominus & \ominus \\ \oplus & - & \ominus \\ 0 & \oplus & - \end{pmatrix},\quad B_2 = \begin{pmatrix} - & 0 & \ominus \\ \oplus & - & \ominus \\ \oplus & \oplus & - \end{pmatrix},$$

$$B_3 = \begin{pmatrix} - & \ominus & \ominus \\ \oplus & - & 0 \\ \oplus & \oplus & - \end{pmatrix},\quad B_4 = \begin{pmatrix} - & 0 & 0 \\ \oplus & - & \ominus \\ \ominus & \oplus & - \end{pmatrix},$$

$$B_5 = \begin{pmatrix} - & \ominus & 0 \\ \oplus & - & 0 \\ \ominus & \oplus & - \end{pmatrix}.$$

ここで $\oplus$ は 0 または + を，$\ominus$ は 0 または − を意味する．

符号安定性の必要十分条件と比較すると分かるように，条件 (i), (ii) は満たさないが，条件 (C1), (C2) を

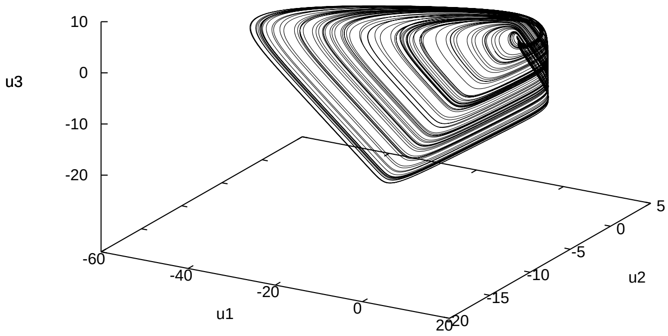

図 3 (1) を $u_i = \ln x_i$ で書き換え，数値的に解いた解.

満たす行列を作ることができる．したがって，(C1), (C2) は，正平衡点は不安定だがパーマネンスになるネットワーク構造も含んでいる．実際，次のパラメータのとき，カオティックな軌道を見つけることができる（図 3 参照）:

$$A = \begin{pmatrix} -0.4 & -1 & -10 \\ 1 & -0.01 & -1 \\ 0 & 1 & -0.01 \end{pmatrix}, \ \mathbf{r} = \begin{pmatrix} 5 \\ -1 \\ -1.2 \end{pmatrix}.$$

ここでパラメータはカオティックなギルド内捕食系 [7] のパラメーターを参考にした.

5. おわりに

本稿では [3] の内容を紹介したが，紹介しきれなかった内容もある．また参考文献も最小限にとどめた．興味ある方は，ここに載せた参考文献やさらにそれらに載っている参考文献を参考にしてほしい．Lotka-Volterra 方程式は比較的単純なシステムである．そのため，様々なシステムが Lotka-Volterra 方程式と同値であったり，Lotka-Volterra 方程式で近似できたりする．そのため，このようなシステムの数学を整備していくことにより，一見複雑で難解に見えるシステムの本質を見通すことができる普遍的な新しい視点を獲得できるのではないかと期待している.

参 考 文 献

[1] Freedman, H. I. and Moson, P.: Persistence definitions and their connections. *Proc. Amer. Math. Soc.* **109** (1990), 1025–1033.

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

[3] Hofbauer, J., Kon, R. and Saito, Y.: Qualitative permanence of Lotka-Volterra equations, *Journal of Mathematical Biology* **57**(6) (2008), 863–881.

[4] May, R. M.: *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton, Princeton University Press (1973).

[5] Maybee, J. and Quirk, J.: Qualitative problems in matrix theory, *SIAM Review* **11** (1969), 30–51.

[6] Takeuchi, Y.: *Global dynamical properties of Lotka-Volterra systems*, World Scientific, 1996.

[7] Tanabe, K. and Namba, T.: Omnivory creates chaos in simple food web models, Ecology, **86** (12) (2005), 3411-3414.