

淺談生物數學上之競爭理論

許世壁

在本文裏我們將介紹目前在生物數學上有關單一族群及二個、三個、三個以上不同族群之成長競爭理論。我們將利用常微分方程來建構我們的數學模型，並介紹經由這些非線性系統常微分方程所發展出來的數學理論。

1. 單一族群的競爭理論

所謂族群 (species), 我們可以想像為人類、動物、昆蟲、細菌、鳥類...等。令 $x(t)$ 為某一族群在時間 t 之人口總數或密度。馬爾薩斯 (Malthus) 的人口論假設在無限的資源下, 人口在時間 t 的變化量, $\frac{dx}{dt}$, 與其人口 $x(t)$, 成正比, 即

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax(t) \\ x(0) &> 0 \end{aligned} \quad (1.1)$$

大二的微分方程告訴我們 $x(t) = x(0)e^{at}$, 所以人口的成長將以指數的形式趨向無限大。馬爾薩斯人口論只適合描述如在實驗室培養之細菌的成長過程。在實際的世界裏, 方程式 (1.1) 是一個不適當的數學模型。因此, 我們可以將 (1.1) 修正為

$$\frac{dx}{dt} = f(x)$$

$$x(0) > 0 \quad (1.2)$$

在此 $f(x)$ 為某一個 x 的函數。

由於在實際的世界裏, 資源是有限的。在單一的族裏也有內在的競爭 (Interspecific competition), 因此 Verhulst 在 1836 年提出了下列 Logistic equation:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax - bx^2 \\ x(0) &= x_0 > 0 \end{aligned} \quad (1.3)$$

其中 bx^2 項表示在族群裏個體與個體之互相競爭行為。我們可以將 (1.3) 式改寫為下列形式:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) \\ x(0) &= x_0 > 0 \end{aligned} \quad (1.4)$$

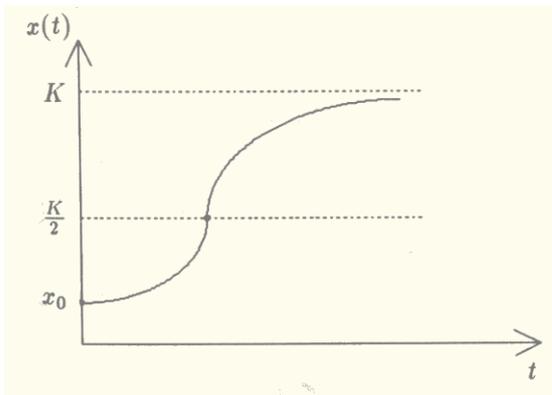
在 (1.4) 式中我們稱 r 為成長率, K 為環境容量 (Carrying capacity)。利用分離變數法 (Separation of variables) 解 (1.4) 可得

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{[K + x_0(e^{rt} - 1)]} \quad (1.5)$$

從 (1.5) 式, 我們可知

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K \quad (1.6)$$

因此, 我們稱 K 為環境容量。Logistic equation 除了可以描述人口成長至環境容量外, 它本身有很重要的生物意義。首先由方程式 (1.4) 我們很容易推論出下列結果: 當 $x(t) < K/2$ 時, $x''(t) > 0$; 反之 $x(t) > K/2$ 時, $x''(t) < 0$ 。換句話說, 當人口未到達環境容量的一半時, 其加速度為正, 而人口超過環境容量之一半後, 雖然人口還是增加, 但其加速度已變為負, 故 $x = K/2$ 為一轉折點 (inflection point)(見圖一)



圖一

從進化論的觀點來看, 每個族群會以下列兩種方式來適應環境求生存。如果一個族群以快速增加其人口為首要目標, 即將成長率 r 弄大, 我們稱其為 r -strategist。如果它以擴大其環境容量為優先, 即將 K 弄大, 我們稱其為 K -strategist。

如果有一組人口資料, 顯示其轉折點並不發生在 $K/2$ 時, 我們可以利用下列由

Gilpin 及 Ayala 所建議的 Generalized Logistic equation (1.7) 來描述。

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \left(\frac{x}{K}\right)^\theta\right), \quad \theta > 0 \\ x(0) &= x_0 \end{aligned} \quad (1.7)$$

由方程式 (1.7) 我們可以推論出: 當 $0 < \theta < 1$ 時, 轉折點會發生在 $x < K/2$; 反之若 $\theta > 1$ 時, 轉折點發生在 $x > K/2$ 。

Logistic equation 在非線性動力系統 (Nonlinear Dynamical System) 扮演一個很重要的角色。譬如 Hutchinson [1] 在 1948 考慮下列 Delayed Logistic equation

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx(t) \left(1 - \frac{x(t-T)}{K}\right) \\ x(\theta) &= \varphi(\theta) \geq 0, \quad -T \leq \theta \leq 0 \end{aligned} \quad (1.8)$$

經過下列調整 (Scaling)

$$\begin{aligned} \tau &= \frac{t}{T} \\ y(\tau) &= \frac{x(t)}{K} - 1 \end{aligned}$$

我們可以將 (1.8) 改寫為

$$\begin{aligned} \frac{dy}{d\tau} &= -\alpha y(\tau - 1)(1 + y(\tau)) \\ y(\theta) &= \varphi(\theta), \quad -1 \leq \theta \leq 0 \quad (1.9) \\ \alpha &= rT \end{aligned}$$

方程式 (1.9) 是一個很有名的 Functional Differential Equation ([2], p.254)。當 $\alpha > \pi/2$ 時, 我們可以利用 Felix Browder 的 nonjective fixed point 定理去證明 (1.9) 有週期解。

如果我們考慮下列插分形式的 Logistic equation

$$x_{n+1} - x_n = rx_n(1 - x_n) \quad (1.10)$$

則在 $r = 2.570$ 時會有混沌 (chaotic) 現象出現 [3]。方程式 (1.10) 及著名的 Lorentz equation [4] 改變了人們對於宇宙的看法。

2. 二個族群的競爭理論

不同族群之互相競爭行爲，我們稱其爲外在競爭 (Intraspecific Competition)。令 $x_1(t), x_2(t)$ 分別爲在時間 t 時第一個及第二個族群之人口。二個族群之競爭數學模型可表爲

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 f_1(x_1, x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 f_2(x_1, x_2) \end{aligned} \quad (2.1)$$

$$x_1(0) > 0, \quad x_2(0) > 0$$

在此函數 $f_1(x_1, x_2), f_2(x_1, x_2)$ 滿足

$$\frac{\partial f_1}{\partial x_2} \leq 0, \quad \frac{\partial f_2}{\partial x_1} \leq 0 \quad (2.2)$$

即 x_2 的人口成長率隨著 x_1 人口的增加而減少。同理, x_1 的人口成長率隨著 x_2 人口的增加而減少。以下我們介紹 (2.1) 的一個特殊情形: 著名的 Lotka-Volterra 二個族群之競爭模型。假設在沒有外在競爭時, x_1, x_2 依其 logistic equation 成長, 其數學模型爲:

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 \left[\gamma_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1} \right) - \alpha_2 x_2 \right]$$

$$\begin{aligned} \frac{dx_2}{dt} &= x_2 \left[\gamma_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2} \right) - \alpha_1 x_1 \right] \quad (2.3) \\ x_1(0) &> 0, \quad x_2(0) > 0 \end{aligned}$$

我們稱 (2.3) 式中的正數 α_1, α_2 爲“競爭係數”。對於常微分方程式 (2.3), 我們敘述下列數學結果及其生物上之意義:

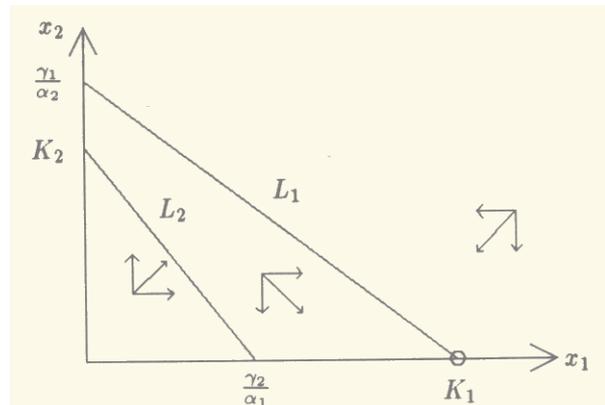
$$(i) \quad \frac{\gamma_1}{K_2} > \alpha_2, \quad \frac{\gamma_2}{K_1} < \alpha_1 \quad (2.4)$$

在假設 (2.4) 下, x_1 是個有效率的競爭者 (α_1 很大) 而 x_2 不僅競爭能力差 (α_2 很小) 而且其內在競爭很厲害 ($1/K_2$ 很大), 因此, 註定 x_2 將無法生存。由簡單的相平面分析 (phase plane analysis) (見圖二), 我們可以證明

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = K$$

及

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = 0 \quad (2.5)$$



圖二

在此

$$\begin{aligned} L_1 &: \gamma_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) - \alpha_2 x_2 = 0 \\ L_2 &: \gamma_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) - \alpha_1 x_1 = 0 \end{aligned}$$

分別為 x_1, x_2 之均等成長曲線 (Isocline)。

$$(ii) \quad \frac{\gamma_1}{K_2} < \alpha_2, \quad \frac{\gamma_2}{K_1} > \alpha_1 \quad (2.6)$$

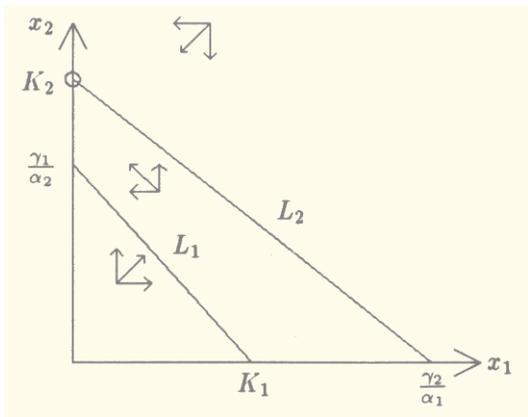
在假設 (2.6) 下, x_2 是一個很有效率的競爭者, 而 x_1 則不是。因此 x_1 無法生存。我們可以證明

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = 0$$

及

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = K_2$$

其相平面分析圖如下 (圖三):



圖三

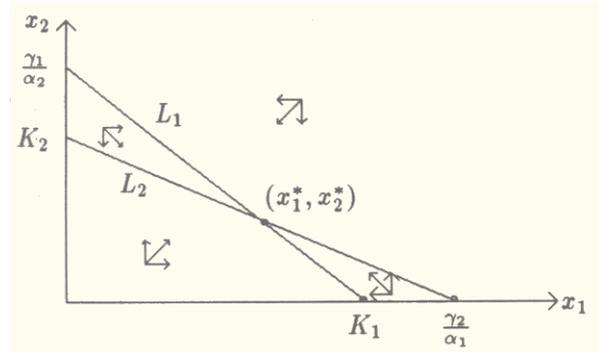
$$(iii) \quad \frac{\gamma_1}{K_2} > \alpha_2, \quad \frac{\gamma_2}{K_1} > \alpha_1 \quad (2.7)$$

條件 (2.7) 說明了內在的競爭比外在的競爭來得大, 因此兩個族群應共存。由相位平面分析 (見圖四), 我們可以證明:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = x_1^* > 0$$

及

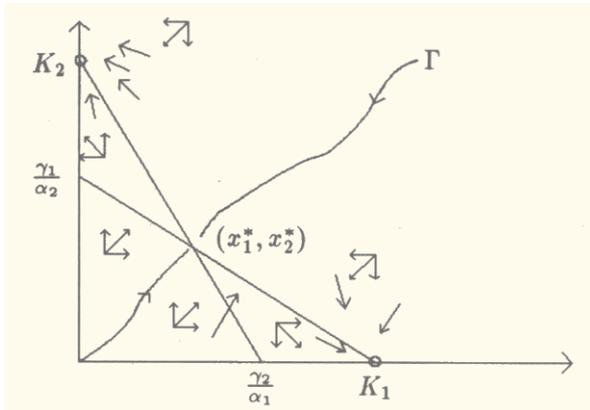
$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = x_2^* > 0$$



圖四

$$(iv) \quad \frac{\gamma_1}{K_2} < \alpha_2, \quad \frac{\gamma_2}{K_1} < \alpha_2 \quad (2.8)$$

條件 (2.8) 說明了外在競爭比內在競爭來得大, 因此競爭之結果將視時間 $t = 0$ 時 x_1, x_2 之人口而定。由相位平面分析 (見圖五) 及對平衡點 (x_1^*, x_2^*) 之穩定性分析, 可得 (x_1^*, x_2^*) 為一馬鞍點 (Saddle point), 其一維的穩定流型曲線 (Stable manifold) Γ , 聯接 $(0, 0)$ 及 (x_1^*, x_2^*) 與無限大。若 $(x_1(0), x_2(0))$ 落在 Γ 之右邊, 則 $(x_1(t), x_2(t)) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} (K_1, 0)$ 。若 $(x_1(0), x_2(0))$ 落在 Γ 之左邊, 則 $(x_1(t), x_2(t)) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} (0, K_2)$ 。如果 $(x_1(0), x_2(0))$ 剛好落在 Γ 上, 則 $(x_1(t), x_2(t)) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} (x_1^*, x_2^*)$ 。



圖五

3. 三個族群之競爭理論

三個族群之競爭數學模型可表為

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1 f_1(x_1, x_2, x_3) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 f_2(x_1, x_2, x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3 f_3(x_1, x_2, x_3) \\ x_1(0) &> 0, \quad x_2(0) > 0, \quad x_3(0) > 0 \end{aligned} \quad (3.1)$$

在此函數 $f_i(x_1, x_2, x_3)$ 滿足 $\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \leq 0, i \neq j, i = 1, 2, 3$ 。在我們研究系統 (3.1) 式其解 $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))$ 之漸近行為 (Asymptotic Behavior) 之前, 我們先介紹在常微分方程理論裏一個非常重要的定理: Poincaré-Bendixson 定理 [5]。Poincaré-Bendixson 定理描述有關二維自主系統 (Two-dimensional autonomous system)

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= g(x, y) \end{aligned} \quad (3.2)$$

之有界解 (Bounded solutions) 之漸近行為。其定理內容分二部份:(i) 系統 (3.2) 的任一個有界解 $(x(t), y(t))$, 如果當時間趨近於無限大時, 它不趨近於某一些 (3.2) 的平衡點 (equilibrium), 則它必趨近於 (3.2) 的某一個週期解 (periodic solution) 之軌道 (orbit)。(ii) 如果 (3.1) 有一個週期解, 則在 $x - y$ 平面上, 由此週期解所形成之封閉曲線必包含一個平衡點。

Poincaré-Bendixson 定理對於 n 維自主系統, $n \geq 3$, 則不見得是對的 ([5], p.64)。近年來 Hirsch[6] 及 Smith H.[7] 證明了對於三維的競爭系統 (3.1), 我們有類似於 Poincaré-Bendixson Theorem 的結果:(i) 對於 (3.1) 的任一個有界解 $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))$, 當時間趨近於無限大時, 它不是趨近於一個包含平衡點的集合, 就是趨近於某一個週期解的軌道。(ii) 如果 (3.1) 有一個週期解, 則我們可以在 $x_1 - x_2 - x_3$ 空間上建造出一個包含其週期軌道之封閉曲面, 而且在這個封閉曲面內含一平衡點。

因此, 我們很容易推論得知: 若方程組

$$\begin{aligned} f_1(x_1, x_2, x_3) &= 0 \\ f_2(x_1, x_2, x_3) &= 0 \\ f_3(x_1, x_2, x_3) &= 0 \end{aligned} \quad (3.3)$$

沒有正解 $(x_1^*, x_2^*, x_3^*), x_i^* > 0, i = 1, 2, 3$, 則由 (ii) 可知 (3.1) 一定沒有週期解。 $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))$ 必趨近於某些平衡點。

在 1975 年, May 及 Leonard[8] 研究下列三個類似的族群的 Lotka-Volterra 競爭

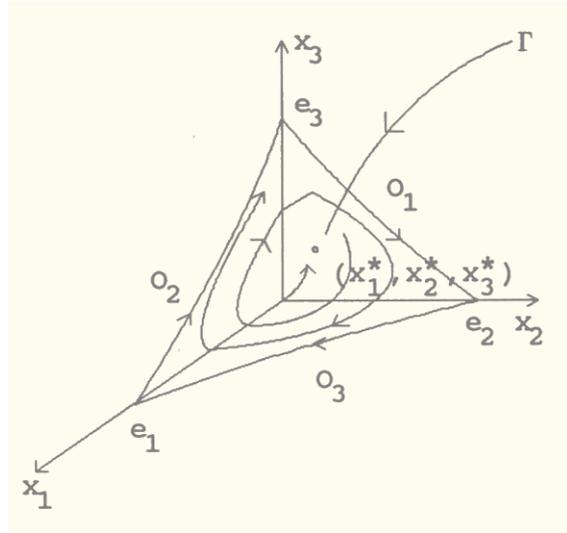
模型 (3.4)。這個特例說明了三維的 Lotka-Volterra 之競爭模型的解可能是非常複雜的。令

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(1 - x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3(1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3) \quad (3.4) \\ x_1(0) &> 0, \quad x_2(0) > 0, \quad x_3(0) > 0 \end{aligned}$$

我們假設 (3.4) 中的正數 α, β 滿足

$$0 < \alpha < 1 < \beta, \quad \alpha + \beta > 2 \quad (3.5)$$

則 $(x_1^*, x_2^*, x_3^*) = (1 + \alpha + \beta)^{-1}(1, 1, 1)$ 為 (3.4) 之唯一正平衡點，而且 (x_1^*, x_2^*, x_3^*) 為一馬鞍點 (saddle point) 其穩定流型 (stable manifold) Γ 為一維之曲線。令 $e_1 = (1, 0, 0), e_2 = (0, 1, 0), e_3 = (0, 0, 1)$ 而 O_3 為在平面 $x_3 = 0$ 上連接平衡點 e_2 及 e_1 之軌道 (orbit), O_2 為在平面 $x_2 = 0$ 上連接 e_1 及 e_3 之軌道, O_1 為平面 $x_1 = 0$ 上連接 e_3 及 e_2 之軌道。May 及 Leonard 發現任一個 (3.4) 的解 $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))$ ，只要 $(x_1(0), x_2(0), x_3(0))$ 不落在 Γ 上，就會沿著 $O_1 \cup O_2 \cup O_3$ 跑，但 $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))$ 永遠不是個週期解 (見圖六)。有興趣的讀者可以參考 [9] 裏的嚴格證明。



圖六

4. 三個以上族群之競爭理論

對於三個以上的族群競爭數學模型

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= x_i f_i(x_1, x_2, \dots, x_n) \\ x_i(0) &> 0, \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (4.1) \end{aligned}$$

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \leq 0, \quad i \neq j \quad (4.2)$$

我們問有沒有類似的 Poincaré-Bendixson 定理? Smale 在 1976 年 [10] 證明了任何一個在 standard $(n - 1)$ -simplex 上的向量場 (vector field) 可以被嵌入 (embedded) 到 \mathbf{R}^n 形成一個平滑 (Smooth)、競爭 (Competitive) 的向量場，而且其解將趨近於 $(n - 1)$ -simplex，換句話說，解的漸近性質與在 $(n - 1)$ -simplex 上的漸近性質一模一樣。譬如說我們將有混沌性質的 Lorentz 方程式弄到 \mathbf{R}^4 的 3-simplex 上，而後根據 Smale 的理論，我們可以建造出一個平滑的

4維競爭方程式, 其解將跑到3-simplex 上而且跟 Lorentz equation 的解一樣混沌!

參考資料:

1. Hutchinson G: An introduction to population ecology, Yale University Press, 1978.
2. Hale J: Theory of functional differential equations, Springer-Verlag, 1977.
3. Peitgen H. & Richter: The Beauty of fractals, Springer-Verlag, 1986.
4. Guckenheimer J & Holmes P: Nonlinear Oscillations, Dynamical systems and Bifurcation of vector fields, Springer, 1983.
5. Hale J: Ordinary Differential Equation, Wiley & Sons.
6. Hirsch M: Systems of differential equations which are competitive or cooperative I. Limit sets, SIAM. J. Math. Analysis 13(2), (1982), 167-179.
7. Smith H: Periodic orbits of competitive and cooperative systems. J. Differential equations 65(1986), 362-373.
8. Leonard & May: Nonlinear aspects of competition between species, SIAM J. Applied Math. 29(1975), 243-275.
9. Schuster, Sigmund & Wolff: On the ω -limits for competition between three species, SIAM J. Applied Math. 37, (1979), 49-54.
10. Smale S.: On the differential equations of species in competition, J. Math. Biology 3(1976), 5-7.

—本文作者任教於清華大學應用數學所—