

[研究成果報導]

物種競爭之數學模型及其數學分析

清華大學數學系 許世壁

生物多樣性(Biodiversity)在生態學(Ecology)裏是一個重要的研究課題。在本文裏我們將介紹數理生態學家(Mathematical Ecologist)如何針對“生物多樣性”建構適當的數學模型及進行數學分析,解釋生物多樣性之機制進而提供如何控制及維持生物多樣性的方法。

在自然界,物種之間的交互作用有下列形式:

- (i) 競爭(competition); (ii) 掠奪—被捕食(predator-prey); (iii) 互利(mutualist); (iv) 食物鏈(food-chain); (v) 宿主—寄生(host-vector)及(i)-(v)的混和形式。首先我們介紹最簡單的兩個物種競爭的數學模型: Lotka-Volterra two species competition model

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) - \alpha x_1 x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) - \beta x_1 x_2\end{aligned}\quad (1)$$

在此 r_i , K_i 分別為物種 x_i 之固有生長率(intrinsic growth rate)及環境最大容量(Carrying capacity), $i = 1, 2$ 。 α , β 為競爭係數(competition coefficients)。由[1]可知兩個物種 x_1 , x_2 互相競爭有四種可能的結果: (i) x_1 贏, x_2 輸 (ii) x_2 贏, x_1 輸 (iii) x_1 , x_2 共存(coexist) (iv) x_1 , x_2 之輸贏由起始物種的數目(population)決定。

三個物種的 Lotka-Volterra 之競爭數學模型類似(1)式可推廣為下列形式:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K_1}\right) - \alpha_{12} x_1 x_2 - \alpha_{13} x_1 x_3 \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{K_2}\right) - \alpha_{21} x_1 x_2 - \alpha_{23} x_2 x_3 \\ \frac{dx_3}{dt} &= r_3 x_3 \left(1 - \frac{x_3}{K_3}\right) - \alpha_{31} x_1 x_3 - \alpha_{32} x_2 x_3\end{aligned}\quad (2)$$

系統(2)的解的行為相當有規律: 當時間 $t \rightarrow \infty$, 若 $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))$ 不包含平衡點(equilibrium)則 $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))$ 趨近於一週期軌道(periodic orbit) [2,3]。知名的數理生態學家 Robert May 在 1976 年提出一個非常著名的三個物種競爭模型[4]。假設三個物種其固有生長率 r_i 皆相等且競爭係數對稱, 其(2)可簡化為

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= x_1 (1 - x_1 - \alpha x_3 - \beta x_3) \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2 (1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3 (1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3)\end{aligned}\quad (3)$$

若 $0 < \alpha < 1 < \beta$, $\alpha + \beta > 2$, 則(3)被稱為「剪刀—石頭—布」(scissor-rock-paper)模型, 即假設當 $x_3 \equiv 0$ 時, x_2 贏過 x_1 ; 當 $x_1 \equiv 0$ 時, x_3 贏過 x_2 , 當 $x_2 \equiv 0$ 時, x_1 贏過 x_3 , Robert May 證明當時間 $t \rightarrow \infty$ 時, 解 $(x_1(t), x_2(t), x_3(t))$ 沿著平面 $x_1 = 0$, $x_2 = 0$, $x_3 = 0$ 作非週期性的振盪(aperiodic oscillation)。(在競爭系數為不對稱時, 我們證明其結論亦為正確[5]。)

當 $n \geq 4$, n 維的 Lotka-Volterra 的競爭模型變得更複雜。名數學家 Steve Smale ([6]或[3], p.69)證明了 n 維的競爭數學模型有可能變得非常複雜, 甚至於其解有可能變得混沌(chaotic)。他的方法如下: 給定一個任意的三維的動力系統(有可能是混沌), 我們先將其嵌入四維的 Simplex, 而後建構一個四維的競爭系統, 使其解的終極行為趨近於 Simplex 而與三維動力系統一樣。

以上我們所討論的 Lotka-Volterra 物種競爭模型皆為“現象模型”(phenomenological model), 其係數皆為 artificial parameters 而非進行生物實驗可測量的 physical parameters。有鑑於此有許多生物學家[7,8,9]提出了 Resources-

Consumers 形式的數學模型。在自然界中，資源為含碳、磷、氮、鉀等養分。以下我們將考慮 n 個物種競爭 k 個資源。首先我們假設資源只有一種，其數學模型如下

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= (S^{(0)} - S)D - \sum_{i=1}^n \frac{1}{y_i} \frac{m_i S}{a_i + S} x_i \\ \frac{dx_i}{dt} &= x_i \left(\frac{m_i S}{a_i + S} - D \right), \quad i=1, \dots, n \\ S(0) &> 0, x_i(0) > 0, \quad i=1, 2, \dots, n \end{aligned} \quad (4)$$

在此 $S(t)$ 為時間 t 時養分之濃度， $x_i(t)$ 為時間 t 時第 i 個物種的 population density。 m_i ， a_i ， y_i 分別為第 i 個物種的 maximal growth rate， half-saturation constant 及 yield constant； $S^{(0)}$ 為 Input concentration， D 為 dilution rate (washout rate)。由(4)可知物種 x_i 吸收 $\frac{1}{y_i} \frac{m_i S}{a_i + S} x_i$ 養分而產

生新的 population $\frac{m_i S}{a_i + S} x_i$ 。方程組(4)描述 n 個不同的微生物物種 x_i ， $i=1, \dots, n$ 在恒定器 (chemostat) 裏競爭吸取養分 S 。在[10,11]我們證明了下列 competitive exclusion principle：

Let $\lambda_i = \frac{a_i}{1 - (m_i/D)} < S^{(0)}$ ， $i=1, 2, \dots, n$ ，則當 n 個

物種競爭一個資源時，只有一個物種，其 λ_i 最小，贏得競爭，其他物種皆趨於滅亡。很明顯這個原則並不符合自然界許多物種共存的真實現象。因此，名生態學家 Huchinson 在[25]提出 “paradox of phytoplankton” 說明物種能夠共存必有其他因素。因此有許多學者證明在一個資源的假設下，加上其他因素，物種是有可能共存。譬如受到季節因素的影響，如在方程組(4)中的 Input concentration $S^{(0)}$ 改為 $S^{(0)} + b \sin \omega t$ [12,13]； washout rate D 改為週期函數 $D(t)$ [14]；或改為食物鏈的形式[17]；或加上擴散 (diffusion) 因素[18]；或內在，外在的抑制作用 (external, internal inhibition effect)[19,20]。簡而言之，二十多年來有關單一資源的競爭數學模型之研究已相當完整。

現在我們考慮 n 個物種競爭 k 個不同養分 (或資源) 的數學模型。在[8] Koch 首先提出一個類似經濟學裏「非差異曲線」 (indifference curve) 的概念。對一個物種而言兩種不同的資源有可能

是可替代的 (substitutable resources) 或互補的 (complementary resources) 或介於兩者之間。

在本文裏我們介紹如何建構 n 個物種競爭 k 個互補的資源。首先我們考慮二個物種競爭二個資源的數學模型：令 $S(t)$ ， $R(t)$ 為兩個互補的養分， $x_1(t)$ ， $x_2(t)$ 為兩個物種在時間 t 之個數，則數學模型為

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= (S^{(0)} - S)D - f_1(S, R) \frac{x_1}{y_{s1}} - f_2(S, R) \frac{x_2}{y_{s2}} \\ \frac{dR}{dt} &= (R^{(0)} - R)D - f_2(S, R) \frac{x_1}{y_{r1}} - f_2(S, R) \frac{x_2}{y_{r2}} \\ \frac{dx_1}{dt} &= (f_1(S, R) - D)x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= (f_2(S, R) - D)x_2 \end{aligned} \quad (5)$$

在此 $f_1(S, R) = \min \left\{ \frac{m_{s1} S}{a_{s1} + S}, \frac{m_{r1} R}{a_{r1} + R} \right\}$

$f_2(S, R) = \min \left\{ \frac{m_{s2} S}{a_{s2} + S}, \frac{m_{r2} R}{a_{r2} + R} \right\}$

$S^{(0)}$ ， $R^{(0)}$ 為 input concentration， y_{s1} ， y_{s2} ， y_{r1} ， y_{r2} 為 yield constants m_{si} ， m_{ri} 為 maximal growth rate， a_{ri} ， a_{si} 為 half-saturation constants， $i=1, 2$ ， D 為 dilution rate。在[21]我們引進了物種 x_i 為 S -limited 及 R -limited 的概念，並對方程組(5)做了完整的分析，其結論是 x_1 ， x_2 競爭的結果類似於古典的 Lotka-Volterra two species competition model (1)。在2000年[22]Smith & Li 將(5)推廣到 n 個物種 ($n > 2$) 競爭兩個互補的資源 S ， R 並得到 competitive exclusion principle： n 個物種競爭 2 個互補的資源，最多只有兩個物種生存。 n 個物種競爭 k 個資源數學模型可表為下列方程組：

$$\begin{aligned} \frac{dS_j}{dt} &= (S_j^{(0)} - S_j)D - \sum_{i=1}^n \frac{1}{y_{ji}} f_i(S_1, \dots, S_k) x_i \\ \frac{dx_i}{dt} &= x_i [f_i(S_1 \dots S_n) - D] \\ f_i(S_1 \dots S_n) &= \min_{j=1, \dots, k} \left\{ \frac{m_{ji} S_j}{a_{ji} + S_j} \right\} \end{aligned} \quad (6)$$

在 1999 年 Huisman 及 Weissing [23] 對方程組(6) 做大量的數值模擬，他們發現當 $k \geq 3$ 時，competitive exclusion principle 不見得是對的。譬如說在 5 個資源下，有可能有 12 個物種共存。共存的方式均是以週期形式出現或甚而致於已混沌形式。但其機制則到目前為止無人知曉。最近 Li 在[24]建構了一個類似(3)式中「剪刀—石頭—布」的 cycle，證明在 3 個資源下，有 3 個物種，甚至於 4 個物種以週期解形式出現的共存現象。因此如何分析方程組(6)應該是一個最重要的研究課題。

參考資料

- [1] J. D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer Verlag (1989).
- [2] M. Hirsch, *SIAM J. Math. Analysis*, **13**, 167 (1982).
- [3] H. Smith, *Monotone Dynamical Systems*, AMS (1995).
- [4] R. M. May and W. J. Leonard, *SIAM J. Appl. Math.* **29**, 243 (1975).
- [5] C. W. Chi, S. B. Hsu, L. Wu, *SIAM J. Appl. Math.*, **58**, 211 (1998).
- [6] S. Smale, *J. Math. Biology*, **3**, 5 (1976).
- [7] D. Tilman, *Resource Competition and Community structure*, Princeton Press (1982).
- [8] A. L. Koch, *J. theoretical Biology*, **44**, 373 (1974).
- [9] A. Leon and B. Thompson, *J. Theoretical Biology*, **50**, 185 (1975).
- [10] S. B. Hsu, S. P. Hubbell and P. E. Waltman, *SIAM J. Appl. Math.*, 366 (1977).
- [11] S. B. Hsu, *SIAM J. Appl. Math.*, **34**, 760 (1978).
- [12] S. B. Hsu, *J. Math. Biology*, **9**, 115 (1980).
- [13] J. Hale and S. Somolinas, *J. Math. Biology*, **18**, 255 (1983).
- [14] G. J. Butler, S. P. Hubbell, P. E. Waltman, *SIAM J. Appl. Math.*, **45**, 435 (1985).
- [15] S. B. Hsu, S. P. Hubbell and P. E. Waltman, *SIAM J. Appl. Math.*, **135**, 617 (1978).
- [16] S. B. Hsu, S. P. Hubbell and P. E. Waltman, *Ecological Monograph*, **38**, 337 (1978).
- [17] H. L. Smith and P. E. Waltman, *Theory of Chemostat*, Cambridge Press (1995).
- [18] S. B. Hsu and P. E. Waltman, *SIAM J. Appl. Math.* **53**, 1026 (1993).
- [19] S. B. Hsu and P. E. Waltman, *SIAM J. Appl. Math.*, **52**, 528 (1992).
- [20] S. B. Hsu and P. E. Waltman, *Math. Bioscience*, **187**, 53 (2004).
- [21] K. S. Cheng, S. B. Hsu and S. P. Hubbell, *SIAM J. Appl. Math.*, 422 (1981).
- [22] B. Li and Smith, *SIAM J. Appl. Math.*, **62**, 336 (2001).
- [23] J. Huisman and E. J. Weissing, *Nature*, **402**, 407 (1999).
- [24] B. Li, *Math. Bioscience*, **174**, 27 (2001).
- [25] G. E. Hutchinson, *Amer. Natural*, **95**, 137 (1961).