数理解析研究所講究録 1448 巻 2005 年 53-66

Part IV 遅れ効果の研究

§1 歴史的行動の場合への変動の第1基本的性質の拡張

大阪府立大学大学院工学研究科 舟久保 稔* (Minoru Funakubo)
Graduate School of Engineering, Osaka Prefecture University

1 序

ほとんどの生物的現象において，過去の出来事（歴史的行動）は現在に影響を与える．過去の時代において，微分積分方程式や関数微分方程式を用いて時間遅れの影響を記述しようとする試みがあった [1].

本論文の Part I から Part III までは常微分方程式を用いて時間遅れを考慮しない場合を扱った．初期段階の解決方法において時間遅れの効果は無視され続けてきたが，Part IV では生物モデルをより現実に近づける為に，時間遅れを考慮した単純な形の生物モデルを微分積分方程式を用いて議論する [2].

また，Part IV の §1 では時間遅れを考慮した2種間の捕食－被食系モデルに対する変動の基本的性質，特に周期性に関する第1基本的性質について議論する．

2 生物モデルの紹介

まず最初に以下の2種間における捕食－被食系モデル:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(t)\{\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t)\} \tag{1}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(t)\{-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t)\} \tag{2}$$

について考察する．ここで $N_i(t)\,(i=1,2)$ は時間 t における第 i 種の個体数を表し，各係数 $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$ はそれぞれ正の定数であると仮定する．方程式系 (1), (2) は第2種は第1種を捕食して，それを栄養源にするという捕食－被食関係を表している．この場合，第1種は被食者，第2種は捕食者と呼ばれている (Part I, §2, §4 参照).

ここで，時間区間 dt における2種の個体数に関する議論に振り返ることにしよう (Part I, §4 参照). 第1種はもし単独ならば，その個体数は $\varepsilon_1 N_1 dt$ まで増加する．ところが，第2種との遭遇を考えた場合，同じ時間区間 dt で N_1N_2 に比例した2種間の遭遇があるだろう．このとき，第2種に捕食される量は第1種の被食率 γ_1 に応じて N_1N_2 に比例する量，

*E-mail address:funamino@ms.osakafu-u.ac.jp

即ち $\gamma_1 N_1 N_2 dt$ となる．これより，区間 dt における第 1 種の個体数を dN_1 とおくと，方程式 (1) より

$$dN_1 = \varepsilon_1 N_1 dt - \gamma_1 N_1 N_2 dt \tag{3}$$

となる．

一方，第 2 種は単独ならば，その個体数は $-\varepsilon_2 N_2 dt$ まで減少するが，第 1 種を捕食する量は第 2 種の捕食率 γ_2 に応じて $N_1 N_2$ に比例する量，即ち $\gamma_2 N_1 N_2 dt$ であり，それを栄養源としている。よって，時間区間 dt における第 2 種の個体数を dN_2 とおくと，方程式 (2) より

$$dN_2 = -\varepsilon_2 N_2 dt + \gamma_2 N_1 N_2 dt \tag{4}$$

が得られる．

実際，方程式 (3) から時間区間 dt における第 1 種の個体数の減少はちょうど同じ区間 dt で生存している第 2 種の個体数によって起こるものだが，区間 dt における第 2 種の個体数の増加に寄与する栄養源は区間 dt で得られた栄養源ではなく，その時間区間より前に得られた栄養源である．しかし，方程式 (4) では時間区間 dt における第 2 種の個体数の増加は同じ区間内で得られた栄養源に寄与するものであることを表しているので，方程式 (4) には重大な欠点を持っている．この欠点を解消する為に時間遅れを考慮する必要がある．

次節では方程式系 (1), (2) に対する時間遅れの導入方法について議論する．

3　時間遅れの導入

方程式系 (1), (2) に過去の時間を考慮した場合，具体的には第 1 種を捕食することで得られる栄養源に時間差を考慮した場合について議論する．ここで，厳密には正確であるとは言い難いかもしれないが，モデルの簡潔化の為に捕食者の年齢構造は時間 t で変化しないと仮定する．

ここで，$\phi(\xi)d\xi$ を年齢区間 $(\xi, \xi + d\xi)$ における個体数の割合と定める。このとき，$t-\tau$ より大きい年齢の個体数の割合は

$$\int_{t-\tau}^{\infty} \phi(\xi)\, d\xi := f(t-\tau)$$

と表される．

現在の時間 t より τ だけ前の時間では既に生きていた，現在の時間における第 2 種の個体数は $f(t-\tau)N_2(t)$ で表される．これより，第 2 種が時間区間 $(\tau, \tau + d\tau)$ で第 1 種を捕

食した食物量は

$$f(t-\tau)N_2(t)\times\gamma N_1(\tau)d\tau=\gamma f(t-\tau)N_2(t)N_1(\tau)d\tau \tag{5}$$

で与えられる．ただし，係数 γ は正の定数である。

摂取した栄養は時間 t における捕食者の成長率に影響を与え，過去の時間の長さ τ に依存する．この効果を説明する為に，式 (5) に正の関数 $\phi(t-\tau)$ を乗ずると

$$\gamma\phi(t-\tau)f(t-\tau)N_2(t)N_1(\tau)d\tau=F(t-\tau)N_2(t)N_1(\tau)d\tau$$

と変形される。ここで，$\gamma\phi(t-\tau)f(t-\tau):=F(t-\tau)$ と記述した．

この量を時間 t より前の，全ての時間区間で足し合わせると

$$\int_{-\infty}^{t}F(t-\tau)N_2(t)N_1(\tau)d\tau$$

が得られる．これより，方程式 (2) は

$$\frac{dN_2}{dt}=N_2(t)\{-\varepsilon_2+\int_{-\infty}^{t}F(t-\tau)N_1(\tau)d\tau\}$$

と置き換えられる．故に方程式系 (1), (2) は

$$\frac{dN_1}{dt}=N_1(t)\{\varepsilon_1-\gamma_1N_2(t)\} \tag{6}$$

$$\frac{dN_2}{dt}=N_2(t)\{-\varepsilon_2+\int_{-\infty}^{t}F(t-\tau)N_1(\tau)d\tau\} \tag{7}$$

という常微分方程式と微分積分方程式の連立方程式として表すことができる．ここで，関数 $F(t-\tau)$ は変数が増加するにつれて，その積分が収束するような order の無限小であり，かつ，$T_0>0$ より大きい時間 t では恒等的に 0 であると仮定する．

モデルをより対称的に処理する為に，方程式系 (6), (7) の代わりに以下の方程式系を導入する．

$$\frac{dN_1}{dt}=N_1(t)\{\varepsilon_1-\gamma_1N_2(t)-\int_{-\infty}^{t}F_1(t-\tau)N_2(\tau)\,d\tau\}, \tag{8}$$

$$\frac{dN_2}{dt}=N_2(t)\{-\varepsilon_2+\gamma_2N_1(t)+\int_{-\infty}^{t}F_2(t-\tau)N_1(\tau)\,d\tau\}. \tag{9}$$

ここで，係数 γ_1,γ_2 は $\gamma_1>0,\gamma_2\geq 0$ を満たす定数であり，関数 $F_1(t), F_2(t)$ は 任意の時間 $t\geq T_0\,(T_0>0)$ で恒等的に 0 である，有限で連続な正の関数とする．ただし $F_1(t)$ に関して，$F_1(t)\equiv 0$ となる場合もありうる．第 1 種に対する積分項は第 2 種の場合と同様な方法によって解釈される．また，$N_1(t), N_2(t)$ は有限で連続な正の関数であり，区間 (t_0-T_0,t_0)

($t_0 > 0$: 初期時刻）で任意に選ぶことができると仮定する．このとき，$N_1(t)$, $N_2(t)$ を例えば逐次近似の方法を用いて $t_0 \leq t < t_1$ まで拡張できる．その結果，$N_1(t)$, $N_2(t)$ は区間 $t_0 \leq t < t_1$ で有限であり，方程式 (8), (9) を満たす．よって，区間 $(t_0 - T_0, t_0)$ における $N_1(t)$, $N_2(t)$ の値は区間 (t_0, t_1) における $N_1(t)$, $N_2(t)$ の値と時間 $t = t_0$ に対して連続的に結合される．ただし，それらの導関数に対しては一般的に成立しない．

以下，方程式系 (8), (9) に対する変動の周期性について議論する．

4　変動の基本的性質

まず最初に時間遅れのない 2 種の捕食－被食系 (1), (2) に対して成立する変動の基本的性質を紹介しよう（Part I, §2 参照）.

変動の基本的性質

1st.（周期性） 2 種の個体数の変動は周期的であり，その周期は第 1 種の成長率と第 2 種の減衰率，2 種の個体数の初期値のみに依存する．

2nd.（平均の保存） 2 種の個体数の平均はそれぞれの初期値に依存せず，成長率，減衰率，被食率，捕食率の係数が定数である限り，平均は定数のままである．

3rd.（平均の摂動） 一様に 2 種の個体数に比例して 2 種の個体数を減少させる場合，被食者の平均は増加し，捕食者の平均は減少する．一方，被食者の保護による増加は 2 種両方の平均を増加させる．

また，変動が小さい場合に対する基本的性質も挙げられているが，ここでは取り扱わないことにする．

次節以降で，時間遅れを持つ 2 種の捕食－被食系 (8), (9) に対する性質，具体的には有界性，内部平衡点，振動性の 3 点について考察し，変動の第 1 基本的性質がどのように拡張できるかを議論する．

5 有界性

この節では時間遅れを持つ方程式系 (8), (9):

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(t)\{\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_{-\infty}^{t} F_1(t-\tau)N_2(\tau)\,d\tau\} \tag{8}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(t)\{-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_{-\infty}^{t} F_2(t-\tau)N_1(\tau)\,d\tau\} \tag{9}$$

の有界性に関する定理を列挙する.

最初に方程式系 (8), (9) を満たす2種の個体数は下に有界であることを示す.

定理 5.1. 方程式 (8), (9) を時間区間 $t_0 \leq t < t_1$ に属する任意の時間 t でそれぞれ積分したものは正である.

(証明) 初期時刻 $t = t_0$ における第1種と第2種の初期値をそれぞれ $N_1(t_0) = N_1^0$, $N_2(t_0) = N_2^0$ とおく. さらに関数 $P_1(t)$, $P_2(t)$ をそれぞれ,

$$P_1(t) = \int_{t_0}^{t}\{\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(\theta) - \int_{-\infty}^{\theta} F_1(\theta-\tau)N_2(\tau)\,d\tau\}d\theta \tag{10}$$

$$P_2(t) = \int_{t_0}^{t}\{-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(\theta) + \int_{-\infty}^{\theta} F_2(\theta-\tau)N_1(\tau)\,d\tau\}d\theta \tag{11}$$

とおく. ここで, 方程式系 (8), (9) の両辺を t で積分すると,

$$N_1(t) = N_1^0 \exp\{P_1(t)\} \tag{12}$$

$$N_2(t) = N_2^0 \exp\{P_2(t)\} \tag{13}$$

が得られ, $N_1(t)$ と $N_2(t)$ は指数的であるので正にとどまっている. よって, 定理 5.1 が成立することが示せた. □

ここでは, 時間 t における第1種と第2種の個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ は下に有界であり, しかも非負であることを示している. 扱う方程式系が生物モデルであることを考えると, $N_1(t)$ と $N_2(t)$ が非負であることは道理にかなっている.

次に第1種と第2種の個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ とその増減率 dN_1/dt, dN_2/dt の絶対値は上に有界であることを示す.

定理 5.2. 時間区間 $t_0 < t < t_1$ に属する任意の時間 t に対して,

$$N_1(t) < N_1^0 e^{\varepsilon_1(t-t_0)} < N_1^0 e^{\varepsilon_1(t_1-t_0)} = N_1^*(t_1 - t_0) \tag{14}$$

$$\begin{aligned} N_2(t) &< N_2^0 \exp\left(\frac{\gamma_2 + \Gamma_2}{\varepsilon_1} N_1^0 e^{\varepsilon_1(t-t_0)}\right) \\ &< N_2^0 \exp\left(\frac{\gamma_2 + \Gamma_2}{\varepsilon_1} N_1^0 e^{\varepsilon_1(t_1-t_0)}\right) = N_2^*(t_1 - t_0) \end{aligned} \tag{15}$$

$$\left|\frac{dN_1}{dt}\right| < N_1^*(t_1 - t_0)\{\varepsilon_1 + (\gamma_1 + \Gamma_1)N_2^*(t_1 - t_0)\} \tag{16}$$

$$\left|\frac{dN_2}{dt}\right| < N_2^*(t_1 - t_0)\{\varepsilon_2 + (\gamma_2 + \Gamma_2)N_1^*(t_1 - t_0)\} \tag{17}$$

を満足する. ただし, N_1^*, N_2^*, Γ_1, γ_2 はそれぞれ

$$\Gamma_1 := \int_0^{T_0} F_1(\xi)\, d\xi, \qquad \Gamma_2 := \int_0^{T_0} F_2(\xi)\, d\xi$$

$$N_1^*(t) := N_1^0 e^{\varepsilon_1 t}, \qquad N_2^*(t) := N_2^0 \exp\left(\frac{\gamma_2 + \Gamma_2}{\varepsilon_1} N_1^0 e^{\varepsilon_1 t}\right)$$

で定義される.

(証明) 定理 5.1 の (10) より,

$$\begin{aligned} P_1(t) &= \int_{t_0}^{t}\{\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(\theta) - \int_{-\infty}^{\theta} F_1(\theta - \tau)N_2(\tau)\, d\tau\}d\theta \\ &< \int_{t_0}^{t} \varepsilon_1 d\theta = \varepsilon_1(t - t_0) \end{aligned}$$

が成立する. 故に (12) より

$$N_1(t) < N_1^0 e^{\varepsilon_1(t-t_0)} < N_1^0 e^{\varepsilon_1(t_1-t_0)} = N_1^*(t_1 - t_0)$$

となり, (14) が得られる. (15) に対しても同様にすると (11) より

$$\begin{aligned} P_2(t) &= \int_{t_0}^{t}\{-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(\theta) + \int_{-\infty}^{\theta} F_2(\theta - \tau)N_1(\tau)\, d\tau\}d\theta \\ &< \int_{t_0}^{t}\{\gamma_2 N_1(\theta) + \int_{-\infty}^{\theta} F_2(\theta - \tau)N_1(\tau)\, d\tau\}d\theta \\ &< \int_{t_0}^{t}\{\gamma_2 N_1^0 e^{\varepsilon_1(\theta-t_0)} + N_1^0 e^{\varepsilon_1(\theta-t_0)} \int_{-\infty}^{\theta} F_2(\theta - \tau)\, d\tau\}d\theta \end{aligned} \tag{18}$$

となる. ここで, $\theta - \tau = \xi$ とおくと

$$\int_{-\infty}^{\theta} F_2(\theta - \tau)\, d\tau = \int_0^{\infty} F_2(\xi)\, d\xi = \int_0^{T_0} F_2(\xi)\, d\xi = \Gamma_2$$

が得られる．これより (18) は

$$P_2(t) < \int_{t_0}^{t} (\gamma_2 + \Gamma_2) N_1^0 e^{\varepsilon_1(\theta - t_0)}\, d\theta$$
$$= \frac{\gamma_2 + \Gamma_2}{\varepsilon_1} N_1^0 e^{\varepsilon_1(t-t_0)}$$

となる．故に (13) より

$$N_2(t) < N_2^0 \exp\left(\frac{\gamma_2 + \Gamma_2}{\varepsilon_1} N_1^0 e^{\varepsilon_1(t_1 - t_0)}\right) = N_2^*(t_1 - t_0)$$

となり，(15) が得られる．

また，方程式 (8) を三角不等式で評価すると

$$\begin{aligned}
\left|\frac{dN_1}{dt}\right| &= \left|N_1(t)\{\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_{-\infty}^{t} F_1(t-\tau) N_2(\tau)\, d\tau\}\right| \\
&= |N_1(t)| \left|\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_{-\infty}^{t} F_1(t-\tau) N_2(\tau)\, d\tau\right| \\
&\leq |N_1(t)| \left(|\varepsilon_1| + |\gamma_1 N_2(t)| + \left|\int_{-\infty}^{t} F_1(t-\tau) N_2(\tau)\, d\tau\right|\right) \\
&\leq |N_1(t)| \left(|\varepsilon_1| + |\gamma_1 N_2(t)| + \int_{-\infty}^{t} |F_1(t-\tau)||N_2(\tau)|\, d\tau\right)
\end{aligned}$$

が得られる．ここで，先程導出した (14), (15) を用いると，

$$\begin{aligned}
\left|\frac{dN_1}{dt}\right| &< |N_1(t)|\{\varepsilon_1 + (\gamma_2 + \Gamma_2)|N_2(\tau)|\} \\
&< N_1^*(t_1 - t_0)\{\varepsilon_1 + (\gamma_2 + \Gamma_2) N_2^*(t_1 - t_0)\}
\end{aligned}$$

が得られ，(16) が成立する．(17) も同様にして得ることができる． □

次に，2 種の個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ とその増減率 dN_1/dt と dN_2/dt の $t \to t_1$ における極限について述べる．

定理 5.3. $N_1(t)$ と $N_2(t)$, dN_1/dt と dN_2/dt はそれぞれ $t \to t_1$ で一定でかつ，有限の極限に向かう．

(証明) 定理 5.1 と定理 5.2 の (14), (15) より $N_1(t)$ と $N_2(t)$ の絶対値は区間 (t_0, t_1) で有界である．故に $N_1(t)$ と $N_2(t)$ は $t \to t_1$ で無限大に発散し得ない．

個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ が $t \to t_1$ で無限大に発散しないが振動して極限が存在しないときを考える．このとき，区間 $(t_1 - \alpha, t_1)$ における $N_1(t)$ と $N_2(t)$ の振動はどんなに小さい $\alpha > 0$

であろうとも，ある正の定数 $\sigma > 0$ より大きいままである．これより dN_1/dt, dN_2/dt の絶対値の上限は無限大となるだろう．しかしこれは (16), (17) の不等式に矛盾する．

よって，個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ は $t \to t_1$ で一定の極限に向かう．また，導関数 dN_1/dt, dN_2/dt の極限は $N_1(t)$, $N_2(t)$ が一定の極限値を持つことから 0 に近づく．

以上より定理 5.3 が成立することが示せた． □

最後に時間区間 (t_0, t_1) における 2 種の個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ の延長可能性について述べる．

定理 5.4. 各方程式 (8), (9) の積分が任意の時間 $t_0 < t < t_1$ でそれぞれ存在するならば，任意の時間 $t_0 < t < t_2$ で積分が存在するような $t_2 > t_1$ がある．

(証明) 定理 5.3 より，方程式 (8), (9) をそれぞれ積分することで得られる 2 種の個体数とその導関数が $t \to t_1$ に近づくにつれて一定かつ有限な極限に向かう，という事実から分かる．このとき，t_0 から出発して t_1 から進んだとき，$t_2 > t_1$ なる時間区間 (t_1, t_2) に各方程式 (8), (9) の積分を拡張することができる．時間 $t = t_1$ で区間 (t_0, t_1) と (t_1, t_2) で決定された各方程式を積分したものとその導関数は連続的に結合できる．

よって，定理が成立することが示せた． □

逐次近似の過程を近似的に特定化することで，方程式 (8), (9) の積分は任意の時間 $t_0 < t < \infty$ で拡張され，常に正のままである，と帰着することが可能である．

6 内部平衡点の存在

この節では，方程式系 (8), (9) の内部平衡点とそれに関する性質について議論する．最初に内部平衡点の存在について述べる．

定理 6.1. 方程式系 (8), (9) 満たす $N_1(t)$ と $N_2(t)$ の定数値が存在する．

(証明) 方程式系 (8), (9):

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(t)\{\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_{-\infty}^{t} F_1(t-\tau) N_2(\tau)\, d\tau\} \tag{8}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(t)\{-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_{-\infty}^{t} F_2(t-\tau) N_1(\tau)\, d\tau\} \tag{9}$$

に対して，$N_1 = K_1 > 0$, $N_2 = K_2 > 0$ とおくと，

$$K_1\{\varepsilon_1 - \gamma_1 K_2 - \int_{-\infty}^{t} F_1(t-\tau) K_2\, d\tau\} = 0$$

$$K_2\{-\varepsilon_2 + \gamma_2 K_1 + \int_{-\infty}^{t} F_2(t-\tau) K_1\, d\tau\} = 0$$

が得られる．これらの方程式をまとめると

$$\varepsilon_1 - K_2(\gamma_1 + \int_0^{T_0} F_1(\xi) d\xi) = 0 \tag{19}$$

$$\varepsilon_2 - K_1(\gamma_2 + \int_0^{T_0} F_2(\xi) d\xi) = 0 \tag{20}$$

の式に帰着される．ここで，定理 5.2 の Γ_1, Γ_2 を導入すると，方程式 (19), (20) から

$$K_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2 + \Gamma_2}, \qquad K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1 + \Gamma_1}$$

が得られる．

各係数 $\varepsilon_i, \gamma_i, \Gamma_i\,(i = 1, 2)$ は正の定数なので，K_1, K_2 も正の定数となり，これは道理にかなっている．よって，定理 6.1 は成立する． □

定理 6.2. α を任意の正の定数とする．このとき与えられた時間の上限 $t = t_1$ より後の任意の時間 $t > t_1$ において $N_1(t)$ は

$$N_1(t) > K_1 + \alpha \tag{21}$$

または

$$N_1(t) < K_1 - \alpha \tag{22}$$

を満たさない．$N_2(t)$ も同様に

$$N_2(t) > K_2 + \alpha \tag{23}$$

または

$$N_2(t) < K_2 - \alpha \tag{24}$$

を満たさない．ただし K_1 と K_2 はそれぞれ定理 *6.1* で与えられた $N_1(t)$ と $N_2(t)$ の定数値である．

定理 6.2 は時間 t を $t > t_1$ に拡張した場合，任意の時間 $t > t_1$ に対する 2 種の個体数 $N_1(t), N_2(t)$ の振舞いについて議論している．これは定理 5.4 による，方程式系 (8), (9) を時間区間 $t_0 < t < t_1$ で積分したものは時間 $t = t_2\,(> t_1)$ まで延長可能である，という性質による．

(証明) 初期条件として，時間 $t > t_1$ では (21) は常に満足すると仮定する．方程式 (9) から $t > t_1 + T_0$ のとき，

$$\begin{aligned}\frac{dN_2}{dt} &> N_2(t)\{-\varepsilon_2 + \gamma_2(K_1+\alpha) + \int_{-\infty}^{t} F_2(t-\tau)(K_1+\alpha)\,d\tau\} \\ &= N_2(t)\{-\varepsilon_2 + (\gamma_2+\Gamma_2)(K_1+\alpha)\}\end{aligned}$$

を得る．ここで，(20) より

$$\frac{dN_2}{dt} > N_2(t)(\gamma_2+\Gamma_2)\alpha$$

を得る．時間 $t = t_1$ における $N_2(t)$ の値を $N_2(t_1) = N_2'$ とおくと，

$$N_2(t) > N_2' \exp\{\alpha(\gamma_2+\Gamma_2)(t-t_1)\}$$

となり，$N_2(t)$ は任意の時間 $t > t_1$ で無限に増加することがわかる．

任意の時間 $t > t_2\,(> t_1)$ において

$$N_2(t) > K_2 + \alpha$$

を満たすような時間 $t = t_2$ が存在するとしよう．このとき $t > t_2 + T_0$ ならば，方程式 (8) より

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &< N_1(t)\{\varepsilon_1 - \gamma_1(K_2+\alpha) - \int_{-\infty}^{t} F_1(t-\tau)(K_2+\alpha)\,d\tau\} \\ &< N_1(t)(\varepsilon_1 - \gamma_1 - \Gamma_1)(K_1+\alpha) \\ &< -N_1(t)(\gamma_1+\Gamma_1)\alpha\end{aligned}$$

が先程の同様の議論で導くことができる．時間 $t = t_2$ における $N_1(t)$ の値を $N_1(t_2) = N_1''$ とおくと，

$$N_1(t) < N_1'' \exp\{-\alpha(\gamma_1+\Gamma_1)(t-t_2)\}$$

となる．これより，$N_1(t)$ は時間が増加するにつれて 0 に近づく．

これより $t > t_1$ で

$$N_1(t) < K_1 + \alpha$$

を満たす時間 $t = t_1$ が存在するが，これは初期条件と矛盾する。

(22) も同様に証明できる．また，$N_2(t)$ に関する関係式 (23), (24) も同様の手順で証明することができる． □

定理 6.2 から 2 種の個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ とその内部平衡点 K_1, K_2 に関して，以下の系が得られる．系の証明はここでは省略する．

系 6.2.1. 時間が十分経過したとき，$N_1(t)$ は K_1 と異なる任意の値に近づくことはできない．また，$N_2(t)$ も K_2 と異なる任意の値に近づくことはできない．特に 2 種の個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ は 0 や ∞ に近づくことはない．

系 6.2.1 は，もし方程式系 (8), (9) が時間区間 $t_0 < t < t_1$ で積分可能ならば，2 種の個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ は時間が十分経過するとそれぞれの内部平衡点 K_1, K_2 に近づくことを示している．

7 振動性

この節では 2 種の個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ の振動性について述べる．最初に $N_1(t)$, $N_2(t)$ の単調性について議論しよう．

定理 7.1. $N_1(t)$ は K_1 に単調に近づくことはできない．また，$N_2(t)$ も K_2 に単調に近づくことはできない．

(証明) 初期条件として，ある時間 $t = t^*$ から $N_1(t)$ が K_1 より大きい値を通りながら K_1 に単調に近づくと仮定する．この仮定は任意の時間 $t > t^*$ では

$$\frac{dN_1}{dt} < 0, \quad \text{かつ} \quad N_1(t) > K_1$$

であることを意味している．

このとき，(20) の変形させた式

$$\varepsilon_2 - K_1(\gamma_2 + \int_{-\infty}^{t} F_2(t-\tau)d\tau) = 0$$

を用いると，方程式 (9) は

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(t)\{\gamma_2(N_1(t) - K_1) + \int_{-\infty}^{t} F_2(t-\tau)(N_1(\tau) - K_1)d\tau\}$$

と変形される．よって，初期条件より $N_2(t)$ は少なくても十分大きな時間 $t > t^*$ では

$$\frac{dN_2}{dt} > 0$$

となる．これより，任意の時間 $t > t^*$ において，$N_2(t)$ は単調に増加し続け，結果として $N_2(t)$ は K_2 より小さい値を通りながら K_2 に近づく．

一方，方程式 (8) も同様にすると，(19) を変形させた式，即ち，

$$\varepsilon_1 - K_2(\gamma_1 + \int_{-\infty}^{t} F_1(t-\tau)d\tau) = 0$$

を用いることで，

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(t)\{\gamma_1(K_2 - N_2(t)) + \int_{-\infty}^{t} F_1(t-\tau)(K_2 - N_2(\tau))d\tau\}$$

と変形できる，これより，

$$\frac{dN_1}{dt} > 0$$

となり，$N_1(t)$ は任意の時間 $t > t^*$ において単調に増加し続けることを示している．しかし，これは初期条件と矛盾する．

同様に $N_1(t)$ は任意の時間 $t > t^*$ では K_1 より小さい値を通りながら単調に増加して，結果として K_1 に近づくことは起こり得ない，ということが証明できる．

$N_2(t)$ に対しても $N_1(t)$ と同様に証明することができる． □

定理 7.1 から，時間が十分経過すると 2 種の個体数 $N_1(t)$ と $N_2(t)$ は振動しながら内部平衡点に近づくことを意味している．よって，以下の系が成立する．

系 7.1.1. $N_1(t)$ と $N_2(t)$ は時間が十分経過するにつれ，無限個の極大と極小を通りながら振動する．

最後に，時間が十分経過したときの 2 種の個体数 $N_1(t)$, $N_2(t)$ の振動とその内部平衡点 K_1, K_2 との交差について述べる．

定理 7.2. $N_1(t)$ と $N_2(t)$ は時間が無限大に発散するにつれて，それぞれ K_1 や K_2 と交差する．

(証明) $N_1(t)$ がある時間 $t=\tilde{t}$ を経過してから常に K_1 より大きい所に留まっていると仮定する．このとき，定理 7.1 と同様の議論により，

$$\begin{aligned}\frac{dN_2}{dt} &= N_2(t)\{-\varepsilon_2+\gamma_2 N_1(t)+\int_{-\infty}^{t} F_2(t-\tau)N_1(\tau)\,d\tau\} \\ &= N_2(t)\{\gamma_2(N_1(t)-K_1)+\int_{-\infty}^{t} F_2(t-\tau)(N_1(\tau)-K_1)d\tau\}\end{aligned}$$

となり，dN_2/dt は正のままである．即ち $N_2(t)$ は任意の時間 $t>\tilde{t}$ では単調に増加し続けていくので極値をもたない．しかし，これは 系 7.1.1 と矛盾する．

同様に $N_1(t)$ はある時間 $t=\tilde{t}$ を十分経過したとき，常に K_1 小さい所に留まることはできないことも証明できる．

故に $N_1(t)$ と $N_2(t)$ は時間が十分経過するにつれて，それぞれ K_1, K_2 を通らなくてはならない． □

8　まとめと課題

前節まで，時間遅れを考慮した 2 種間の捕食－被食系 (8), (9) における性質，特に 2 種の個体数に対する有界性，方程式系の内部平衡点，個体数の振動性について考察してきた．

定理 7.2 から，2 種の個体数の変動について以下のように結論づけることができた．

> 2 種の個体数は内部平衡点に対応する値の周りを永久に振動する．また，時間が十分に増加するにつれて，個体数は無限個の極大と極小を通過しながら振動する．

これは，2 種の個体数に対する，平衡点の値のまわりの永続的な変動の特性を時間遅れのある場合に拡張している．しかし，この場合における変動の周期性に関しては本文では触れていない．

課題としては以下の 2 点が挙げられる．

1. 時間遅れをもつ方程式系 (8), (9) に対する変動の周期性．
2. 関数 $F_1(t), F_2(t)$ の具体的な記述．

1 つ目の課題は時間遅れをもつ方程式系 (8), (9) の 2 種の個体数の振動の周期を求め，数式化することである．変動が小さい場合に対する個体数の振動は非周期性である，という結

果は既に得られている（Part IV, §3 参照）．しかし，一般的な変動に対してはまだ解決されていない．

2つ目の課題は過去の現象を現在に影響を与える役割をしている関数 $F_1(t)$, $F_2(t)$ を具体的に数式に表すことである．どのような関数を導入すれば本文で生物モデルの現象をうまく記述できるかを考える必要がある．これはコンピューターシミュレーションで解軌道を描く際，かなり有効になる．

時間遅れを考慮した2種間の捕食－被食系への第2，第3の変動の基本的性質の拡張，及び小さい変動の場合に対する周期性については Part IV の §2, §3 で議論する．

注:

[1] 時間遅れの導入に関する，以前の研究については

1. V. Volterra, "Lecons sur les fonctions de lignes", Paris, Gouthier-Villars, 1913.
2. V. Volterra, "Saggi scientifici", Bologna, Zanichelli, 1920.

を参照．

[2] 以前の研究において，Lotka は時間遅れの実現性と epidemic model における遅れの導入を解析的に処理せずに言及した．しかし，Shapes と協同で執筆した論文，"*Contribution to the analysis of Malaria epidemiology: IV Incubation lag*" で遅れを明確に考慮したが，我々が議論している遅れの解析や微分積分方程式とは全く異なった方法で導入した．