数理解析研究所講究録 1474 巻 2006 年 195-202

Dynamics of periodic difference equations and heteroclinic cycles in age-structured population models

周期差分方程式のダイナミクスと齢構造化個体群モデルにおける
ヘテロクリニックサイクル

九州大学大学院数理学研究院 今 隆助 (Ryusuke Kon)
Faculty of Mathematics, Kyushu University
平成 18 年 1 月 27 日

1 序

本研究では，次の齢構造化個体群モデルのダイナミクスについて調べる：

$$\mathbf{x}(t+1)=L[\mathbf{x}(t)]\mathbf{x}(t). \tag{1}$$

ここで，$\mathbf{x}=(x_0,x_1,\ldots,x_{n-1})^\top$ であり，$L[\mathbf{x}]$ は次のような行列値関数である：

$$L[\mathbf{x}]=\begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & f\hat{s}_{n-1}\sigma_{n-1}(\mathbf{x}) \\ \hat{s}_0\sigma_0(\mathbf{x}) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \hat{s}_1\sigma_1(\mathbf{x}) & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & \hat{s}_{n-2}\sigma_{n-2}(\mathbf{x}) & 0 \end{pmatrix}.$$

この行列は Leslie 行列の特殊な場合である（Leslie 行列モデルについては例えば [2, 3, 14, 21, 22] を参照）．t の単位時間を 1 年として考えると，$\hat{s}_i\sigma_i(\mathbf{x})$ は年齢 i の個体の生存率であり，f は年齢 $n-1$ の個体の出生数である．$\sigma_i(\mathbf{x})$ は $\mathbf{x}$ の関数であるから，生存率は個体群密度に依存して決まる．また $\sigma_{n-1}(\mathbf{x})$ は s_{n-1} の密度依存関数として考えることも fs_{n-1} の密度依存関数として考えることもできる．このモデルでは，最終齢（$n-1$ 歳）の個体しか子供を産むことができないモデルである．このように，一生のうち 1 度だけしか繁殖しない戦略は 1 回繁殖戦略 (semelparous) と呼ばれており，昆虫やサケなどによく見られる．

行列 $L[\mathbf{x}]$ が上記のように非原始的である場合，座標面から離れない軌道が存在することが知られている（[15] 参照）．さらに，上記のように非原始性の指数が n の場合，座標軸を順番に巡っていく軌道が存在することが分かる．このような軌道は single-year-class 軌道 [9] とか single-class 軌道 [5] と呼ばれおり（以下では SYC 軌道と呼ぶ），周期昆虫のように何年かに一度一斉に羽化する昆虫の個体群動態に対応する軌道である．そのため，方程式(1) が持つ SYC 軌道がどのような条件下で安定になるのがが興味を持たれている（[1, 5, 6, 7, 9, 12, 16, 17, 18, 20, 23] 参照）．次の節では一般の n に対して分かっている方程式(1) の性質を列挙し，SYC 軌道の安定性に関する結果を述べる．第 3 節から $n=3$ かつ $\sigma_i(\mathbf{x})=\exp(-\sum_{i=0}^{n-1}a_{ij}x_j)$ の場合に着目し，SYC 軌道を結ぶヘテロクリニックサイクルの存在と安定性について調べる．

2 準備

記号をいくつか導入する．$I = \{0, 1, \ldots, n-1\}$ とする．$\mathbf{x} = (x_0, x_1, \ldots, x_{n-1})^\top$，$\mathbf{y} = (y_0, x_1, \ldots, y_{n-1})^\top$ とする．全ての $i \in I$ に対して，$x_i \le y_i$ のとき $\mathbf{x} \le \mathbf{y}$，$x_i \le y_i$ かつ $\mathbf{x} \ne \mathbf{y}$ のとき $\mathbf{x} < \mathbf{y}$ と書く．また，$|\mathbf{x}| = \sum_{i \in I} x_i$ とする．原点を $\mathbf{0}$ とする．$\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n_+ = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n : x_0 \ge 0, x_1 \ge 0, \ldots, x_{n-1} \ge 0\}$ であるなら，$\mathbf{x} > \mathbf{0} \Leftrightarrow |\mathbf{x}| > 0$ である．

パラメータは次の条件を満たしていると仮定する：

$$s_0, s_1, \ldots, s_{n-2} \in (0, 1],\ s_{n-1} > 0.$$

ただし，$s_0 = \hat{s}_0, s_1 = \hat{s}_1, \ldots, s_{n-2} = \hat{s}_{n-2}$, $s_{n-1} = f\hat{s}_{n-1}$ である．関数 σ_i は次の条件を満たしていると仮定する：

(H1) $\sigma_i : \mathbb{R}^n_+ \to (0, 1]$ は $\sigma_i(\mathbf{0}) = 1$ を満たす連続関数;

(H2) 次の (i) または (ii) が成り立つ: (i) $k \in (0, 1)$ と $K > 0$ が存在し，$|\mathbf{x}| \ge K$ を満たす全ての $\mathbf{x} \ge 0$ に対して $s_{n-1}\sigma_{n-1}(\mathbf{x}) \le k^n$ が成り立つ; (ii) $\sigma_i(\mathbf{x})x_i$, $i \in I$ のうち少なくとも 1 つは上に有界；

(H3) 任意の $K > 0$ に対して $k \in (0, 1)$ と $i \in I$ が存在し，$|\mathbf{x}| \ge K$ を満たす全ての $\mathbf{x} \ge 0$ に対して $\sigma_i(\mathbf{x}) \le k$.

これらの仮定の下で，非負錘 $\mathbb{R}^n_+$ は明らかに正不変である．つまり，個体数が負になることはない．以下では，仮定 (H1)-(H3) の下で，方程式(1) が持つ性質を述べる（証明は [18] 参照）．

(1) の散逸性を次のように定義する．

定義 1 (散逸性). 初期値に依存しない定数 $D > 0$ が存在して，$\mathbf{x}(0) \ge \mathbf{0}$ を満たす全ての解 $\{\mathbf{x}(t)\}_{t \in \mathbb{Z}_+}$ に対して $\limsup_{t \to \infty} |\mathbf{x}(t)| \le D$ であるとき，(1) は散逸的であるという．

(1) が散逸的であるならば，個体群密度が無制限に増加することはないことが保証される．実際，次の命題が成り立つ．

命題 2. (1) は散逸的である．

また，(1) の基本再生産数 $\mathcal{R}_0$ は $\mathcal{R}_0 = s_0 s_1 \cdots s_{n-1}$ であることがすぐに分かる（[2, 3, 8, 11] 参照）．この基本再生産数は密度依存がないときに 1 個体が一生の間に生む子供の数を表している．この基本再生産数が 1 より小さい場合，個体群は絶滅すると予想される．実際，次の命題が成り立つ．

命題 3. (1) の自明平衡点 $\mathbf{0}$ が大域漸近安定であるための必要十分条件は $\mathcal{R}_0 \le 1$ である．

逆に基本再生産数が 1 よりも大きい場合，個体群は存続しそうである．次のようにパーマネンスという概念を導入すると，命題 5 のように個体群はパーマネンスの意味で存続することが分かる．

定義 4 (パーマネンス). 初期値に依存しない定数 $\delta > 0$ が存在して，$\mathbf{x}(0) > \mathbf{0}$ を満たす全ての解 $\{\mathbf{x}(t)\}_{t \in \mathbb{Z}_+}$ に対して

$$\delta \le \liminf_{t \to \infty} |\mathbf{x}(t)| \le \limsup_{t \to \infty} |\mathbf{x}(t)| \le \frac{1}{\delta}$$

が成り立つとき，(1) はパーマネンスであるといわれる．

命題 5. (1) がパーマネンスであるための必要十分条件は $\mathcal{R}_0 > 1$ である.

$\mathbb{R}^n_+$ における，x_i 軸上の点の集合を $F_i = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n_+ : 全ての\ j \neq i\ に対して\ x_j = 0\}$ と定義する．それらを全て足し合わせた集合を $F = \cup_{i=0}^{n-1} F_i$ とする．$X(\delta) = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n_+ : \delta \leq |\mathbf{x}| \leq 1/\delta\}$ とし，$F(\delta) = F \cap X(\delta)$ とする.

X を距離空間とし，連続関数 $f : X \to X$ によって生成される離散力学系を考える．$M \subset X$ とする．M の近傍 U が存在し，全ての $\mathbf{x} \notin M$ に対して $T = T(\mathbf{x}) > 0$ が存在し，全ての $t \geq T$ に対して $f^t(\mathbf{x}) \notin U$ となるなら，M はリペラーであるという．$U \subset X$ とする．全ての $\mathbf{x} \in U$ に対して $\omega(\mathbf{x}) \subset M$ なら U をアトラクトするという．以下の命題は S がリペラーになるための条件と，ある $\delta > 0$ が存在して，任意の $\epsilon \in (0, \delta)$ に対して，$F \backslash O$ の最大のコンパクト不変集合が $F(\epsilon)$ のある近傍をアトラクトするための条件を与えている.

命題 6. $\mathcal{R}_0 > 1$ とする．次の不等式が成り立つなら，F はリペラーである：

$$\sigma_i(\mathbf{x}) \leq \min_{j \in I \backslash \{i\}} \{\sigma_j(\mathbf{x})\}, \quad \forall \mathbf{x} \in F_i,\ \forall i \in I.$$

ただし，狭義の不等式が少なくとも 1 つ成り立つ.

命題 7. $\mathcal{R}_0 > 1$ とする．M を $F \backslash O$ の最大のコンパクト不変集合とする．次の不等式が成り立つなら，ある $\delta > 0$ が存在し，任意の $\epsilon \in (0, \delta)$ に対して M は $F(\epsilon)$ のある近傍をアトラクトする：

$$\sigma_i(\mathbf{x}) \geq \max_{j \in I \backslash \{i\}} \{\sigma_j(\mathbf{x})\}, \quad \forall \mathbf{x} \in F_i,\ \forall i \in I.$$

ただし，狭義の不等式が少なくとも 1 つ成り立つ.

$\sigma_i(\mathbf{x}) = \exp(-\sum_{i=0}^{n-1} a_{ij} x_j)$ なら，命題 6 と 7 の不等式はそれぞれ次のとき成り立つ：

$$a_{ii} \geq \max_{j \in I \backslash \{i\}} \{a_{ji}\}, \quad i = 0, 1, \ldots, n-1,$$

$$a_{ii} \leq \min_{j \in I \backslash \{i\}} \{a_{ji}\}, \quad i = 0, 1, \ldots, n-1.$$

3 ヘテロクリニックサイクルの存在

$n = 3$ の場合，方程式(1) は次のように書ける：

$$\begin{cases} x_0(t+1) &= s_2 \sigma_2(x_0(t), x_1(t), x_2(t)) x_2(t) \\ x_1(t+1) &= s_0 \sigma_0(x_0(t), x_1(t), x_2(t)) x_0(t) \\ x_2(t+1) &= s_1 \sigma_1(x_0(t), x_1(t), x_2(t)) x_1(t). \end{cases} \tag{2}$$

本節では F_0, F_1, F_2 を結ぶヘテロクリニックサイクルの存在について考える．[1] では F_0, F_1, F_2 の 3 周期点を結ぶヘテロクリニックサイクルが数値計算によって発見されており，[4] ではその存在が数学的に証明されている．そこで，以下では，F_0, F_1, F_2 を結ぶ一般的なヘテロクリニックサイクルが存在するための具体的な条件を与える．命題 6 と 7 の条件の下では，F_0, F_1, F_2 を結ぶヘテロクリニックサイクルが存在しないことに注意する.

方程式(2) から

$$\begin{cases} x_0(t+3) &= \mathcal{R}_0\sigma_2(\mathbf{x}(t+2))\sigma_1(\mathbf{x}(t+1))\sigma_0(\mathbf{x}(t))x_0(t) \\ x_1(t+3) &= \mathcal{R}_0\sigma_0(\mathbf{x}(t+2))\sigma_2(\mathbf{x}(t+1))\sigma_1(\mathbf{x}(t))x_1(t) \\ x_2(t+3) &= \mathcal{R}_0\sigma_1(\mathbf{x}(t+2))\sigma_0(\mathbf{x}(t+1))\sigma_2(\mathbf{x}(t))x_2(t) \end{cases}$$

が得られる．方程式(2) の右辺を f とすれば，上の式は

$$\begin{cases} x_0(t+3) &= \mathcal{R}_0\sigma_2(f^2(\mathbf{x}(t)))\sigma_1(f(\mathbf{x}(t)))\sigma_0(\mathbf{x}(t))x_0(t) \\ x_1(t+3) &= \mathcal{R}_0\sigma_0(f^2(\mathbf{x}(t)))\sigma_2(f(\mathbf{x}(t)))\sigma_1(\mathbf{x}(t))x_1(t) \\ x_2(t+3) &= \mathcal{R}_0\sigma_1(f^2(\mathbf{x}(t)))\sigma_0(f(\mathbf{x}(t)))\sigma_2(\mathbf{x}(t))x_2(t) \end{cases}$$

と書くことができ，f^3 のダイナミクスは 3 次元の Kolmogorov 型生態系モデルに従うことが分かる．また，初期値が $\mathbf{x}(0) \in \mathrm{bd}\mathbb{R}^3_+$ のとき，(2) の解は次のように 2 次元の非自励 Kolmogorov 型生態系モデルに従っていると見ることができる（$n = 2$ の場合については [9, 10] を参照）．例えば，初期値が $\mathbf{x}(0) \in \mathrm{bd}\mathbb{R}^3_+$, $x_0(0) = 0$ のとき，解は

$$\begin{cases} x_0(1) &= s_2\sigma_2(0, x_1(0), x_2(0))x_2(0) \\ x_1(1) &= 0 \\ x_2(1) &= s_1\sigma_1(0, x_1(0), x_2(0))x_1(0) \end{cases}$$

$$\begin{cases} x_0(2) &= s_2\sigma_2(x_0(1), 0, x_2(1))x_2(1) \\ x_1(2) &= s_0\sigma_0(x_0(1), 0, x_2(1))x_0(1) \\ x_2(2) &= 0 \end{cases}$$

$$\begin{cases} x_0(3) &= 0 \\ x_1(3) &= s_0\sigma_0(x_0(2), x_1(2), 0)x_0(2) \\ x_2(3) &= s_1\sigma_1(x_0(2), x_1(2), 0)x_1(2) \end{cases}$$

を満たしている．そのため，m を整数として $t = 3m$ のとき $(u(t), v(t)) = (x_1(t), x_2(t))$，$t = 3m+1$ のとき $(u(t), v(t)) = (x_2(t), x_0(t))$，$t = 3m+2$ のとき $(u(t), v(t)) = (x_0(t), x_1(t))$ とおくと，$(u(t), v(t))$ は次の 2 次元の非自励 Kolmogorov 型生態系モデルに従うことが分かる：

$$\begin{cases} u(t+1) &= g_t(u(t), v(t))u(t) \\ v(t+1) &= h_t(u(t), v(t))v(t). \end{cases}$$

ここで，$g_t(u, v), h_t(u, v)$ は次の関数である：m を整数として

$$\begin{array}{rll} t = 3m \text{ のとき} & g_t(u,v) = s_1\sigma_1(0,u,v), & h_t(u,v) = s_2\sigma_2(0,u,v) \\ t = 3m+1 \text{ のとき} & g_t(u,v) = s_2\sigma_2(v,0,u), & h_t(u,v) = s_0\sigma_0(v,0,u) \\ t = 3m+2 \text{ のとき} & g_t(u,v) = s_0\sigma_0(u,v,0), & h_t(u,v) = s_1\sigma_1(u,v,0). \end{array}$$

初期値を $\mathbf{x}(0) \in \mathrm{bd}\mathbb{R}^3_+$, $x_1(0) = 0$ としたときも，$\mathbf{x}(0) \in \mathrm{bd}\mathbb{R}^3_+$, $x_2(0) = 0$ としたときも位相が異なるだけで，解は 2 次元の非自励 Kolmogorov 型生態系モデルに従うことが分かる．また，

$\sigma_i(x_0,x_1,x_2)=\exp(-\sum_{j=0}^{2}a_{ij}x_j)$ のとき，この2次元の非自励Kolmogorov型生態系モデルは2次元の非自励Lotka-Volterraモデルになる．つまり，適当にパラメータを新しい記号で書き直すと，

$$\begin{cases} u(t+1) &=& \exp[r(t)-a(t)u(t)-b(t)v(t)]u(t) \\ v(t+1) &=& \exp[s(t)-c(t)u(t)-d(t)v(t)]v(t) \end{cases} \tag{3}$$

と書ける．ただし，$r(t),s(t),a(t),b(t),c(t),d(t)$ は周期3で変動する．具体的には，$r(t)=\ln s_1, r(t+1)=\ln s_2, r(t+2)=\ln s_0$, $s(t)=\ln s_2, s(t+1)=\ln s_0, s(t+2)=\ln s_1$, $a(t)=a_{11}, a(t+1)=a_{22}, a(t+2)=a_{00}, b(t)=a_{12}, b(t+1)=a_{20}, b(t+2)=a_{01}, c(t)=a_{21}, c(t+1)=a_{02}, c(t+2)=a_{10}$, $d(t)=a_{22}, d(t+1)=a_{00}, d(t+2)=a_{11}$ であり，方程式(2)の初期値が $\mathbf{x}(0)\in \mathrm{bd}\mathbb{R}^3_+$，$x_0(0)=0$ のときは $t=3m$, $\mathbf{x}(0)\in \mathrm{bd}\mathbb{R}^3_+$，$x_1(0)=0$ のときは $t=3m-1$，$\mathbf{x}(0)\in \mathrm{bd}\mathbb{R}^3_+$，$x_2(0)=0$ のときは $t=3m-2$ である（m は整数）．

方程式(3)について次のことが示せる．

定理 8. $\hat{r}=r(0)+r(1)+r(2)>0$ かつ $\hat{s}=s(0)+s(1)+s(2)>0$ とする．

(i) 任意の $i=0,1,2$ に対して $\hat{s}a(i)/\hat{r}>c(i)$, $\hat{s}b(i)/\hat{r}>d(i)$ なら，任意の $u(0)>0, v(0)>0$ に対して $\lim_{t\to\infty}u(t)=0$.

(ii) 任意の $i=0,1,2$ に対して $\hat{s}a(i)/\hat{r}<c(i)$, $\hat{s}b(i)/\hat{r}<d(i)$ なら，任意の $u(0)>0, v(0)>0$ に対して $\lim_{t\to\infty}v(t)=0$.

証明の概略. 方程式(3)から

$$\begin{cases} u(t+3) &=& \exp[\sum_{i=t}^{t+2}(r(i)-a(i)u(i)-b(i)v(i))]u(t) \\ v(t+3) &=& \exp[\sum_{i=t}^{t+2}(s(i)-c(i)u(i)-d(i)v(i))]v(t) \end{cases}$$

である．この式から，

$$\frac{u(t+3)^{\hat{s}/\hat{r}}}{v(t+3)} = \exp\left[\sum_{i=t}^{t+2}\left\{-\left(\frac{\hat{s}}{\hat{r}}a(i)-c(i)\right)u(i)-\left(\frac{\hat{s}}{\hat{r}}b(i)-d(i)\right)v(i)\right\}\right]\frac{u(t)^{\hat{s}/\hat{r}}}{v(t)}$$

を得る．解は一様終局有界であり，$\hat{r}=r(0)+r(1)+r(2)>0$ かつ $\hat{s}=s(0)+s(1)+s(2)>0$ のとき原点はリペラーであるから，定理の結論を得ることができる．

□

$\omega_G(\mathbf{x})$ と $\alpha_G(\mathbf{x})$ をそれぞれ点 $\mathbf{x}$ を通る $G:=f^3$ の軌道のオメガ極限集合とアルファー極限集合とする（オメガ極限集合とアルファー極限集合の定義については[13]を参照）．$i,j\in I, i\neq j$ とし，全ての $k\in I\backslash\{i,j\}$ に対して $x_k=0$ である点 $\mathbf{x}\in\mathbb{R}^n_+$ の集合を $F_i\times F_j$ と書く．上の定理から次の定理を導くことができる．

定理 9. $\mathcal{R}_0>1$ とする．

(i) 次の条件が成り立つとする：

$$a_{20}>a_{00}>a_{10},\quad a_{01}>a_{11}>a_{21},\quad a_{12}>a_{22}>a_{02}.$$

このとき，任意の$\mathbf{x} \in (F_i \times F_{i+1}) \backslash F$に対して，$\omega_G(\mathbf{x}) \subset F_i \backslash O$である（$F$の添字は3を法として考える）．

(ii) 以下の条件が成り立つとする：

$$a_{20} < a_{00} < a_{10}, \quad a_{01} < a_{11} < a_{21}, \quad a_{12} < a_{22} < a_{02}.$$

このとき，任意の$\mathbf{x} \in (F_i \times F_{i+1}) \backslash F$に対して，$\omega_G(\mathbf{x}) \subset F_{i+1} \backslash O$である（$F$の添字は3を法として考える）．

注意: 上の定理の (i) では，$(F_i \times F_{i+1}) \backslash F$上の正軌道は全て座標軸$F_i$に収束することだけを述べており，$F_{i+1}$に収束する負軌道の存在については言及していない．つまり，F_iとF_{i+1}を結ぶヘテロクリニック軌道の存在については述べていない．しかし，F上に双曲型の周期解がある場合，安定多様体定理をその双曲型の周期解に適用すると，$\omega_G(\mathbf{x}) \subset F_i \backslash O$かつ$\alpha_G(\mathbf{x}) \subset F_{i+1} \backslash O$となる$\mathbf{x} \in (F_i \times F_{i+1}) \backslash F$が存在することがいえる．

4 ヘテロクリニックサイクルの安定性

$S = \mathrm{bd}\mathbb{R}^3_+$とし，$S(\delta) = S \cap X(\delta)$とする．以下の定理は$S$がリペラーになるための条件と，ある$\delta > 0$が存在して，任意の$\epsilon \in (0, \delta)$に対して$S \backslash O$の最大のコンパクト不変集合が$S(\epsilon)$のある近傍をアトラクトするための条件を与えている．

定理 10. $\mathcal{R}_0 > 1$とし，$a_{20} > a_{00} > a_{10}$, $a_{01} > a_{11} > a_{21}$, $a_{12} > a_{22} > a_{02}$または$a_{20} < a_{00} < a_{10}$, $a_{01} < a_{11} < a_{21}$, $a_{12} < a_{22} < a_{02}$が成り立つとする．

(i) 以下の条件が成り立つとき，Sはリペラーである:

$$a_{00} > \frac{a_{10} + a_{20}}{2}, \quad a_{11} > \frac{a_{01} + a_{21}}{2}, \quad a_{22} > \frac{a_{02} + a_{12}}{2}.$$

(ii) Mを$S \backslash O$の最大のコンパクト不変集合とする．以下の条件が成り立つとき，$\delta > 0$が存在して，任意の$\epsilon \in (0, \delta)$に対してMは$S(\epsilon)$のある近傍をアトラクトする:

$$a_{00} < \frac{a_{10} + a_{20}}{2}, \quad a_{11} < \frac{a_{01} + a_{21}}{2}, \quad a_{22} < \frac{a_{02} + a_{12}}{2}.$$

証明の概略. システムはパーマネンスであるから，ある$\delta > 0$が存在して，任意の$\epsilon \in (0, \delta)$に対して$X(\epsilon)$は吸収的であることが分かる．そのため，$\gamma^+(X(\epsilon))$は前方不変なコンパクト集合となる．連続関数$P : \gamma^+(X(\epsilon)) \to \gamma^+(X(\epsilon))$を$P(\mathbf{x}) = x_0 x_1 x_2$と定義し，(i) の場合は$S(\epsilon)$近傍で$P$が解に沿って平均的に減少していくことを示し，(ii) の場合は$S(\epsilon)$の近傍で平均的に増加することを示す．

□

注意： 上の定理の (ii) では，$S(\epsilon)$近傍の解がMに収束することを述べているが，収束する先が$S \backslash O$上のヘテロクリニックサイクルかどうかは分からない．しかし，$S \backslash O$上の最大のコンパクト不変集合Mが$F \backslash O$上の双曲型の周期解とそれを結ぶヘテロクリニック軌道により成っている場合，Butler-McGeheeの補題を使うことによって$S \backslash O$に収束する軌道のオメガ極限集合はM自身であることを示すことが出来る．

謝辞

本研究の一部は 21 世紀 COE プログラム『機能数理学の構築と展開』及び平成 17 年度科学研究費・若手研究 (B)17740060 の補助を受けた.

参考文献

[1] Bulmer, M. G.: Periodical insects. *Amer. Natur.*, **111**, 1099–1117 (1977)

[2] Caswell, H.: *Matrix Population Models, 2nd Ed.* Sinauer Associates, Sunderland, MA, (2001)

[3] Cushing, J. M.: *An introduction to structured population dynamics. CBMS-NSF Regional Conference Series in Applied Mathematics, 71.* Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM), Philadelphia, PA, (1998)

[4] Cushing, J. M.: Cycle chains and the LPA model. *J. Difference Equ. Appl.*, **9**, 655–670 (2003)

[5] Cushing, J. M.: Nonlinear semelparous Leslie models. *Mathematical Biosciences and Engineering*, **3**, 17–36 (2006)

[6] Cushing, J. M. and Li, J.: Intra-specific competition and density dependent juvenile growth. *Bull. Math. Biol.*, **54**, 503–519 (1992)

[7] Cushing, J. M. and Li, J.: The dynamics of a size-structured intraspecific competition model with density dependent juvenile growth rates. *Chapter 6 in Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems (D. L. DeAngelis and L. J. Gross, eds.)*, Routledge, Chapman, and Hall, New York, (1992)

[8] Cushing, J. M. and Yicang, Z.: The net reproductive value and stability in matrix population models. *Nat. Res. Mod.*, **8**, 297–333 (1994)

[9] Davydova, N. V., Diekmann, O. and van Gils, S. A.: Year class coexistence or competitive exclusion for strict biennials? *J. Math. Biol.*, **46**, 95–131 (2003)

[10] Davydova, N. V.: Dynamics and bifurcations in families of Single Year Class maps. (preprint)

[11] Diekmann, O., Heesterbeek, J. A. P. and Metz, J. A. J.: On the definition and the computation of the basic reproduction ratio R_0 in models for infectious diseases in heterogeneous populations. *J. Math. Biol.*, **28**, 365–382 (1990)

[12] Diekmann, O., Davydova N. V. and van Gils, S. A.: On a boom and bust year class cycle. *J. Difference Equ. Appl.*, **11**, 327–335 (2005)

[13] Hale, Jack K.: *Asymptotic behavior of dissipative systems. Mathematical Surveys and Monographs, 25.* American Mathematical Society, Providence, RI, (1988)

[14] 巌佐庸（著），数理生物学入門—生物社会のダイナミックスを探る，共立出版，(1998)

[15] Kon, R.: Nonexistence of synchronous orbits and class coexistence in matrix population models. *SIAM J. Appl. Math.*, **66**, 616–626. (2006)

[16] Kon, R.: Invasibility of missing year-classes in Leslie matrix models for a semelparous biennial population (submitted)

[17] Kon, R.: Competitive exclusion between year-classes in a semelparous biennial population (submitted)

[18] Kon, R.: Single-class orbits and intra-specific competition in semelparous Leslie matrix models (in preparation)

[19] Kon, R., Saito, Y. and Takeuchi, Y.: Permanence of single-species stage-structured models. *J. Math. Biol.*, **48**, 515–528 (2004)

[20] Mjølhus, E., Wikan, A. and Solberg, T.: On synchronization in semelparous populations. *J. Math. Biol.*, **50**, 1–21 (2005)

[21] 嶋田 正和，粕谷 英一，山村 則男，伊藤 嘉昭 (著)，動物生態学，海游舎，(2005)

[22] 寺本 英（著），数理生態学，朝倉書店，(1997)

[23] Wikan, A. and Mjølhus, E.: Overcompensatory recruitment and generation delay in discrete age-structured population models. *J. Math. Biol.*, **35**, 195–239 (1996).