数理解析研究所講究録
第 1663 巻 2009 年 72-77

1種類の共通調節因子を介した競争系の平衡点の構造

ウィーン大学・数学科　今 隆助 (Ryusuke Kon)
Department of Mathematics, University of Vienna
平成 21 年 5 月 27 日

1　はじめに

一般的な Kolmogorov 型の生態系モデルは次のように書ける：

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

ここで，x_i は種 i の個体群密度であり，f_i は種 i の 1 個体当り単位時間当りの増加量を決める関数である．$\mathbf{f} = (f_1, f_2, \ldots, f_n)^\top$ は一般に個体群密度ベクトル $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \ldots, x_n)^\top$ の関数であるが，本研究では $\mathbf{f}$ の構造を制限し，次のような生態系モデルについて考えていく：

$$\left\{ \begin{array}{rcll} \dot{x}_i &=& x_i f_i(x_i, z), & i = 1, 2, \ldots, n \\ z &=& s(x_1, x_2, \ldots, x_n). & \end{array} \right. \tag{2}$$

ここで，関数 $f_i : \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R} \to \mathbb{R}$ は自己密度 x_i と z の関数である．z はスカラー関数 $s : \mathbb{R}^n_+ \to \mathbb{R}$ によって与えられる．z は資源や天敵などの量に対応し，全ての種の増加率に影響を及ぼす共通の調節因子 (regulating factor [11], limiting factor [9]) である．一方，f_i は自己密度 x_i の関数でもあるから，それぞれの種は種特異的な調節因子を持っていると見ることができる．例えば，種 i だけが利用できる資源や，種 i だけに悪さをする天敵がいる場合などに，(2) のように f_i は z だけでなく x_i の関数となる．関数 f_i, s は C^1 級とし，次のことを仮定する：

(H1) 自己密度に対する単調性：

$$\text{全ての } i \text{ に対して} \quad \frac{\partial f_i}{\partial x_i} < 0 \quad \text{かつ} \quad \frac{\partial f_i}{\partial z}\frac{\partial s}{\partial x_i} < 0.$$

また，必要に応じて次のことも仮定する：

(H2) 共通の調節因子に対する単調性：$f_i(0, z_i) = 0$ となる $z_i \in \mathbb{R}$ が存在し，

$$\text{(i) 全ての } i \text{ に対して} \quad \frac{\partial f_i}{\partial z} > 0, \quad z_1 < z_2 < \ldots < z_n$$

または

$$\text{(ii) 全ての } i \text{ に対して} \quad \frac{\partial f_i}{\partial z} < 0, \quad z_1 > z_2 > \ldots > z_n.$$

さらに $z_i = s(K_i e_i)$ となる $K_i > 0$ が存在する（e_i は $\mathbb{R}^n$ の i 番目の標準基底）．

(i) のとき，増加率 f_i は z が増えると増加する．したがって，この場合，例えば z は資源量と考えることができる．また，z_i は種特異的な調節因子が働いていないときに，種 i が個体群を維

持できる最低の資源量をあらわしている（R^* ルール [18, 19] 参照）．一方，(ii) のとき，増加率 f_i は z が増えると減少する．そのため，この場合，例えば z は天敵の量と考えることができる．z_i は種特異的な調節因子が働いていないときに，種 i が個体群を維持できる最大の天敵の量をあらわしている（P^* ルール [6] 参照）．

本研究では，このような仮定の下で，方程式(2) の平衡点がどのような構造を持つのかを調べる．特に，次の節で紹介するように，共通調節因子 z の影響が強い場合には，競争排除が起こるが，この競争排除によって付けられる順位が共通調節因子 z の影響が弱い場合にも平衡点の構造に強く影響を及ぼしていることを示す．

2 種特異的な調節因子がない場合

種特異的な調節因子がない場合，方程式(2) は次のように書ける：

$$\begin{cases} \dot{x}_i = x_i f_i(0, z), & i = 1, 2, \ldots, n \\ z = s(x_1, x_2, \ldots, x_n). \end{cases} \tag{3}$$

このようなシステムは [1, 9, 10, 20] で研究されている．特に，[1] は f_i, s の単調性 $\partial f_i/\partial z > 0$, $\partial s/\partial x_i < 0$ を仮定し，競争排除の定理を得ている．

定理 1 (c.f. Theorem D1 [1]). $\partial f_i/\partial z > 0$, $\partial s/\partial x_i < 0$, $\forall i$ または $\partial f_i/\partial z < 0$, $\partial s/\partial x_i > 0$, $\forall i$ を仮定する．$\mathbf{x}(0) \in \mathbb{R}^n_+$, $x_1(0) > 0$ のとき，(3) の解は $\lim_{t\to\infty} x_1(t) = K_1$, $\lim_{t\to\infty} x_i(t) = 0$, $i = 2, \ldots, n$ となる．

この定理から，種特異的な調節因子がない場合には，一種類の共通調節因子を介して競争排除が起こり，x_1 だけが生き残る．x_1 を取り除いたシステムでは，x_1 の次に順位の高い x_2 が生き残る．同様にして，(H2) で決めた順位に従って，大域的な競争排除が起こる．以下では，種特異的な調節因子を考慮した方程式(2) の平衡点の構造を調べ，共通調節因子を介した競争によって作られる順位と平衡点の構造との関係を明らかにする．

3 飽和平衡点の一意性

この節では非線形相補性問題の結果を使い，(2) が高々 1 つの飽和平衡点しか持たないことを示す．非線形相補性問題と飽和平衡点は次の様に定義される．

定義 2 (非線形相補性問題, nonlinear complementarity problem). $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ に対して，次の性質を満たす点 $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$ を求める問題を非線形相補性問題 NCP($\mathbf{F}$) と呼ぶ：

$$\mathbf{x} \geq \mathbf{0}, \quad \mathbf{F}(\mathbf{x}) \geq \mathbf{0}, \quad \mathbf{x} \cdot \mathbf{F}(\mathbf{x}) = 0.$$

定義 3 (飽和平衡点, saturated equilibrium point). (1) の平衡点 $\mathbf{x}^* \geq \mathbf{0}$ は $f_i(\mathbf{x}^*) \leq 0$, $i = 1, \ldots, n$ であるとき飽和平衡点という．

非線形相補性問題の解は $\mathbf{x} \geq \mathbf{0}$, $\mathbf{F}(\mathbf{x}) \geq \mathbf{0}$ を満たすから，非線形相補性問題の三つ目の条件は全ての i に対して $F_i(\mathbf{x})x_i = 0$ であることを意味する．定義から正平衡点は飽和平衡点であ

る．$\mathrm{supp}(\mathbf{x}) = \{i : x_i > 0\}$ とすると，(1) の平衡点 $\mathbf{x}^* \geq \mathbf{0}$ では

$$x_i^* = 0 \quad i \notin \mathrm{supp}(\mathbf{x}^*), \quad f_i(\mathbf{x}^*) = 0 \quad i \in \mathrm{supp}(\mathbf{x}^*)$$

が成り立っている．飽和平衡点では $f_i(\mathbf{x}^*) \leq 0,\ i \notin \mathrm{supp}(\mathbf{x}^*)$ が成り立つから，平衡点 $\mathbf{x}^*$ において存在していない種の増加率 $f_i(\mathbf{x}^*)$ が非正になっている．したがって，システムの状態が飽和平衡点にある場合，新しい種が侵入不可能であることを意味している．(1) の平衡点 $\mathbf{x}^* \geq \mathbf{0}$ では，$x_i^* f_i(\mathbf{x}^*) = 0$ が全ての i に対して成り立っている．したがって，(1) の飽和平衡点を求める問題は非線形相補性問題 NCP$(-\mathbf{f})$ と同値である [16, 17]（[4] も参照）．

以下では，P 行列，P 関数の定義及び，非線形相補性問題の解の一意性に関する定理を紹介する．そして，その定理を使い (2) が高々 1 つの飽和平衡点しか持たないことを示す

定義 4 (P 行列). $n \times n$ 行列 A は次の性質を持つとき，P 行列であるといわれる:

$$\mathbf{x} \neq \mathbf{0} \Rightarrow \max_{1 \leq i \leq n} x_i (A\mathbf{x})_i > 0.$$

定義 5 (P 関数). $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$, $D \subset \mathbb{R}^n$ とする．$\mathbf{F}$ は次の性質を持つとき，D において P 関数であるといわれる:

$$\mathbf{x}, \mathbf{y} \in D, \mathbf{x} \neq \mathbf{y} \Rightarrow \max_{1 \leq i \leq n} (x_i - y_i)(F_i(\mathbf{x}) - F_i(\mathbf{y})) > 0.$$

定理 6 (Theorem 2.3 [12]). $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ が $\mathbb{R}^n_+$ において P 関数であるとき，非線形相補性問題 NCP$(\mathbf{F})$ の解は存在するなら唯 1 つである．

上の定理から，(2) の飽和平衡点が高々 1 つしかないことを示すためには，$-\mathbf{f}$ が P 関数であることを示せば十分である．以下では，$-\mathbf{f}$ の点 $\mathbf{x}$ における Jacobi 行列 $-D_{\mathbf{x}}\mathbf{f}$ が各 $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n_+$ において P 行列であることを示すことによって，$-\mathbf{f}$ が P 関数であることを示す．

補題 7 (c.f. [15]). $n \times n$ 行列 A を $A = \mathrm{diag}[\mathbf{u}] + \mathbf{v}\mathbf{w}^\top$ とする．ただし，$\mathbf{u} < \mathbf{0}$, $v_1 w_1 < 0, \ldots, v_n w_n < 0$．このとき，$A$ は VL 安定行列である．

Proof. $D = \mathrm{diag}[-w_1/v_1, \ldots, -w_n/v_n] > 0$ とすると，任意の $\mathbf{x} \neq \mathbf{0}$ に対して

$$\mathbf{x} \cdot (DA + A^\top D)\mathbf{x} = -2\left\{(\mathbf{w} \cdot \mathbf{x})^2 + u_1 \frac{w_1}{v_1} x_1^2 + \cdots + u_n \frac{w_n}{v_n} x_n^2\right\} < 0.$$

□

定理 8 (Theorem 3 [3], Theorem 5.2 [13]). $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ は微分可能とし，D を $\mathbb{R}^n$ の矩形領域とする．$D_{\mathbf{x}}\mathbf{F}$ が D の各点で P 行列であるなら，$\mathbf{F}$ は D で P 関数である．

定理 9. (H1) を仮定する．$\mathbf{f}$ を (2) で定義すると，$-\mathbf{f}$ は $\mathbb{R}^n_+$ で P 関数である．

Proof. $-\mathbf{f}$ の Jacobi 行列 $-D_{\mathbf{x}}\mathbf{f}$ は次のようになる：

$$-D_{\mathbf{x}}\mathbf{f} = -\mathrm{diag}\left[\frac{\partial f_1}{\partial x_1}, \ldots, \frac{\partial f_n}{\partial x_n}\right] - \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial z} \\ \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial z} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{\partial g}{\partial x_1}, \ldots, \frac{\partial g}{\partial x_n} \end{pmatrix}.$$

補題 7 から $D_{\mathbf{x}}\mathbf{f}$ は任意の $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n_+$ に対して VL 安定行列であるので，$-D_{\mathbf{x}}\mathbf{f}$ は任意の $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n_+$ に対して P 行列である [2, 5]．したがって，定理 8 から $-\mathbf{f}$ は $\mathbb{R}^n_+$ において P 関数である．□

正平衡点 $\mathbf{x}^*$ における(2) の Jacobi 行列 J は $J = \mathrm{diag}[x_1^*, \ldots, x_n^*]D_\mathbf{x}\mathbf{f}$ なので，補題 7 から $\mathbf{x}^*$ は局所漸近安定である．$\mathbb{R}_+^n$ の境界上の各平衡点 $\mathbf{x}^*$ も $\mathrm{supp}(\mathbf{x}^*)$ からなるサブシステムでは局所漸近安定であるので，$\mathbf{x}^*$ は飽和平衡点であればフルシステムでも局所漸近安定であることが分かる．以上から次の定理が導かれる．

定理 10. (H1) を仮定する．(2) の飽和平衡点は高々 1 つであり，局所漸近安定である．

(1) は散逸的であるとき飽和平衡点を持つことが知られている [4, 5]．そのため，(2) は散逸的で (H1) を満たせば唯 1 つ飽和平衡点を持つことが分かる．

4 平衡点の構造

(H1) に加え，(H2) も仮定し平衡点の構造について考える．各定理の証明では $\partial f_i/\partial z > 0$ の場合について考えるが，$\partial f_i/\partial z < 0$ の場合も同様に考えることができる．

定理 11. (H1), (H2) を仮定する．$\mathbf{x}^*$ を(2) の飽和平衡点とする．このとき，$\mathrm{supp}(\mathbf{x}^*) = \{1, 2, \ldots, k\}$ となる $k \geq 1$ が存在する．

Proof. $k = \max \mathrm{supp}(\mathbf{x}^*)$ とする．矛盾を導くために，$\mathrm{supp}(\mathbf{x}^*) = \{1, 2, \ldots, k\}$ ではないと仮定する．このとき，k より小さい l で $x_l^* = 0$ を満たすものが存在する．$z^* = s(\mathbf{x}^*)$ とする．$x_k^* > 0$ だから，$f_k(x_k^*, z^*) = 0$. もし $z_k \geq z^*$ なら f_k の単調性から $0 = f_k(x_k^*, z^*) < f_k(0, z^*) \leq f_k(0, z_k) = 0$ となるので，$z_k < z^*$. したがって，f_l の単調性から $f_l(0, z^*) > f_l(0, z_k) > f_l(0, z_l) = 0$. これは，$\mathbf{x}^*$ が飽和平衡点でないことを意味する． □

この定理から，唯 1 つ存在する安定な平衡点では，種特異的な調節因子が例え働いていたとしても，純粋に共通調節因子を介した競争で決まる順位に従って，存続できる種が決まることが分かる．例えば，$f_i(x_i, z) = r_i(1 - x_i/K_i) - a_i z$, $r_i > 0$, $K_i > 0$, $a_i > 0$ の場合について考えてみる．このとき，共通調節因子を介した競争を無視すれば，K_i が大きいほど種 i は個体数を増やすことができる．しかしながら，共通調節因子を介した競争がある場合には，K_i を例え大きくしても，種 i よりも上位の種を差し置いて i が存続することはできない．なぜなら，$z_i = r_i/a_i$ は K_i に依存しないためである．

定理 12. (H1), (H2) を仮定する．$\hat{\mathbf{x}}, \check{\mathbf{x}}$ を(2) の平衡点とする．$\mathrm{supp}(\hat{\mathbf{x}}) \subset I \subset \mathrm{supp}(\check{\mathbf{x}})$ を満たす任意の I に対して，$\mathrm{supp}(\mathbf{x}^*) = I$ となる平衡点 $\mathbf{x}^*$ が存在する．

Proof. $I = \mathrm{supp}(\hat{\mathbf{x}})$ または $I = \mathrm{supp}(\check{\mathbf{x}})$ のとき明らかだから，$I \neq \mathrm{supp}(\hat{\mathbf{x}})$ かつ $I \neq \mathrm{supp}(\check{\mathbf{x}})$ とする．$\hat{z} = s(\hat{\mathbf{x}})$, $\check{z} = s(\check{\mathbf{x}})$ とおく．もし $\hat{z} \leq \check{z}$ だとすると，任意の $i \in \mathrm{supp}(\hat{\mathbf{x}})$ に対して $0 = f_i(\hat{x}_i, \hat{z}) \leq f_i(\hat{x}_i, \check{z})$ だから，$f_i(\check{x}_i, \check{z}) = 0$ であるためには $\hat{x}_i \leq \check{x}_i$ でなくてはいけない．したがって，任意の $i \in \mathrm{supp}(\hat{\mathbf{x}})$ に対して $\hat{x}_i \leq \check{x}_i$ となる．このとき，$\hat{z} = s(\hat{\mathbf{x}}) > s(\check{\mathbf{x}}) = \check{z}$ となるため，矛盾（$\mathrm{supp}(\hat{\mathbf{x}}) \subsetneq \mathrm{supp}(\check{\mathbf{x}})$ であることに注意）．よって，$\hat{z} > \check{z}$ である．

f_i の単調性から，$f_i(p_i(z), z) = 0, i \in I$, $p_i(z) \equiv 0, i \notin I$ を満たす連続関数 $\mathbf{p} : [\check{z}, \hat{z}] \to \mathbb{R}_+^n$ が存在する（$\check{z} > z_i, i \in I$ となっていることに注意；$\mathbf{p}$ の存在と単調性は f_i の単調性から分かり，連続性は陰関数定理から分かる）．いま $s(\mathbf{p}(\hat{z})) - \hat{z} < s(\hat{\mathbf{x}}) - \hat{z} = 0$ かつ $s(\mathbf{p}(\check{z})) - \check{z} > s(\check{\mathbf{x}}) - \check{z} = 0$ だから $s(\mathbf{p}(z^*)) - z^* = 0$ を満たす $z^* \in [\check{z}, \hat{z}]$ が存在する．$\mathbf{p}(z^*)$ が求めていた平衡点である． □

この定理から，正平衡点に加えて各座標軸上に単一種からなる平衡点が存在するなら，(2) が持つ平衡点は 2^n 個であることが分かる．

5 大域漸近安定性

ここでは，仮定 (H1), (H2) に加えてさらに f_i, s に制限を加え，飽和平衡点 $\mathbf{x}^*$ の大域漸近安定性を示す．

定理 13. (H1), (H2) を仮定する．さらに，$s(\mathbf{x}) = s_0 + \sum_{i=1}^n c_i x_i$ かつ $f_i(x_i, z) = r_i(x_i) + b_i h_i(x_i) g(z)$ を仮定する．ただし，$r_i : \mathbb{R}_+ \to \mathbb{R}$, $g : \mathbb{R} \to \mathbb{R}$, $h_i : \mathbb{R}_+ \to (0, +\infty)$, $g' > 0$ とする．このとき，(2) の飽和平衡点 $\mathbf{x}^*$ は $D = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^n : x_i > 0,\ i \in \mathrm{supp}(\mathbf{x}^*)\}$ に対して大域漸近安定である．

Proof. 関数 $V(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n d_i(x_i^* \log x_i - x_i)$ が Liapunov 関数であることを示す．$i \notin \mathrm{supp}(\mathbf{x}^*)$ に対して $x_i^* = 0$ だから，$V(\mathbf{x})$ は $\mathbf{x} \in D$ に対して定義されている．解に沿って微分すると，

$$\dot{V}(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n d_i \left(x_i^* \frac{\dot{x}_i}{x_i} - \dot{x}_i \right) = \sum_{i=1}^n d_i(x_i^* - x_i) f_i(x_i, z).$$

$f_i(x_i^*, z^*) = 0$, $i \in \mathrm{supp}(\mathbf{x}^*)$, $x_i^* = 0$, $i \notin \mathrm{supp}(\mathbf{x}^*)$ に注意すると，

$$\dot{V}(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n d_i(x_i^* - x_i)\{f_i(x_i, z) - f_i(x_i^*, z^*)\} - \sum_{i \notin \mathrm{supp}(\mathbf{x}^*)} d_i x_i f_i(x_i^*, z^*).$$

第 1 項は

$$\begin{aligned} &\sum_{i=1}^n d_i(x_i^* - x_i)\{f_i(x_i, z) - f_i(x_i^*, z)\} + \sum_{i=1}^n d_i(x_i^* - x_i)\{f_i(x_i^*, z) - f_i(x_i^*, z^*)\} \\ = \ &\sum_{i=1}^n d_i(x_i^* - x_i)\{f_i(x_i, z) - f_i(x_i^*, z)\} + (g(z) - g(z^*)) \sum_{i=1}^n b_i h_i(x_i^*) d_i(x_i^* - x_i). \end{aligned}$$

この第 1 項は $\mathbf{x} \neq \mathbf{x}^*$ のとき正である．また，$d_i = -c_i / b_i h_i(x_i^*) > 0$ とすると，第 2 項は非負となる（$b_i c_i < 0$ に注意）．したがって，$\mathbf{x}^*$ が飽和平衡点であることに注意すると，$\mathbf{x} \in D$, $\mathbf{x} \neq \mathbf{x}^*$ のとき，$\dot{V}(\mathbf{x}) > 0$ となることが分かる． □

上の定理の仮定を満たす Lotka-Volterra 方程式を作ることができる．実際，そのような方程式は [15] で研究されており，本研究はこの論文に動機付けられている．$\mathbf{f}$ が強単調である場合の飽和平衡点の大域漸近安定性については [17] を参照せよ．

6 おわりに

本稿では調節因子のダイナミクスは考えず，各調節因子は個体群密度の関数として与えられる場合について考えた．そのため，資源や天敵のダイナミクスを考慮に入れたモデルは，(2) では表現できない．資源のダイナミクスを考慮に入れた場合には，方程式は例えばケモスタットモデルで表現されたり，天敵のダイナミクスを考慮に入れた場合には，方程式は捕食者－被食者モデルで表現されたりする．このような場合でも，1 種類の共通調節因子を介した競争系の平衡点の構造は(2) と同様であると予想される．動的な調節因子を考慮したモデルの研究は今後の課題である．また，本稿では生態系のダイナミクスを念頭に考えてきたが，生態系に限らずさまざまなシステムでも同様の性質を持っていると考えられる（例えば [7, 8, 14] 参照）．生態系モデル以外のポピュレーションモデルに対する拡張も今後の課題である．

謝辞

竹内康博先生（静岡大）には原稿を精読していただき，いくつかの間違いを指摘していただいた．また岩田繁英氏（静岡大）には関連する論文を紹介していただいた．両氏に感謝いたします．

参考文献

[1] Armstrong, R. A., McGehee, R.: Competitive Exclusion. *Am. Nat.*, **115** (1980), no.2, pp.151–170.

[2] Berman, A., Plemmons, R. J.: *Nonnegative matrices in the mathematical sciences.* Revised reprint of the 1979 original. Classics in Applied Mathematics, 9. Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM), Philadelphia, PA, (1994)

[3] Gale, D., Nikaido, H.: The Jacobian matrix and global univalence of mappings. *Math. Ann.* **159** (1965), pp.81–93.

[4] Hofbauer, J.: An index theorem for dissipative semiflows. *Rocky Mountain J. Math.* **20** (1990), no.4, pp.1017–1031.

[5] Hofbauer, J. and Sigmund, K.: *Evolutionary games and population dynamics*, Gambridge, Cambridge University Press, (1998).

[6] Holt, R. D., Grover, J., Tilman, D.: Simple rules for interspecific dominance in system with exploitative and apparent competition. *Am. Nat.* **144** (1994), pp.741–771.

[7] Iwasa, Y., Michor, F., Nowak, M. A.: Some basic properties of immune selection. *Journal of Theoretical Biology* **229** (2004), pp.179–188.

[8] Iwasa, Y., Michor, F., Nowak, M. A.: Virus evolution within patients increases pathogenicity. *Journal of Theoretical Biology* **232** (2005), pp.17–26.

[9] Levin, S. A.: Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *Am. Nat.* **104** (1970), pp.413-423.

[10] McGehee, R., Armstrong, R. A.: Some mathematical problems concerning the ecological principle of competitive exclusion. *Journal of Differential Equations* **23** (1977), pp.30–52.

[11] Meszéna, G., Gyllenberg, M., Pásztor, L., Metz, J.A.J: Competitive exclusion and limiting similarity: A unified theory *Theoretical Population Biology* **69** (2006), pp.68–87.

[12] Moré, J.: Classes of functions and feasibility conditions in nonlinear complementarity problems. *Math. Programming* **6** (1974), pp.327–338.

[13] Moré, J., Rheinboldt, W.: On P- and S-functions and related classes of n-dimensional nonlinear mappings. *Linear Algebra and Appl.* **6** (1973), pp.45–68.

[14] Nowak, M.A., May, R.: *Virus Dynamics.* Oxford University Press, Oxford, (2000).

[15] Shigesada, N., Kawasaki, K., Teramoto, E.: The effects of interference competition on stability, structure and invasion of a multi-species system. *J. Math. Biology* **21** (1984), pp.97–113.

[16] Takeuchi, Y., Adachi, N.: The existence of globally stable equilibria of ecosystems of the generalized Volterra type. *J. Math. Biol.* **10** (1980), no.4, pp.401–415.

[17] Takeuchi, Y., Adachi, N.: Existence of stable equilibrium point for dynamical systems of Volterra type. *J. Math. Anal. Appl.* **79** (1981), no.1, pp.141–162.

[18] Tilman, D.: *Resource competition and community structure.* Princeton Univ. Press, (1982)

[19] Tilman, D.: Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. pp.117–141, *in* J. Grace and D. Tilman, eds. *Perspectives on plant competition.* Academic Press, San Diego, Calif, (1990)

[20] Volterra, V.: Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer.* **3** (1928), pp.3–51.