

# 1 回繁殖型非線形 Leslie 行列モデルの大域漸近安定性<sup>1</sup>

Global asymptotic stability of semelparous nonlinear Leslie matrix models

\* 今隆助

\* 宮崎大学工学教育研究部

\*Ryusuke KON

\* Faculty of Engineering, University of Miyazaki  
Gakuen Kibanadai Nishi 1-1, Miyazaki 889-2192, JAPAN  
konr@cc.miyazaki-u.ac.jp

## 1 はじめに

本稿では 1 回繁殖型非線形 Leslie 行列モデル

$$\begin{cases} u_1^{k+1} = s_0 f g_n (b_{n1} u_1^k + b_{n2} u_2^k + \cdots + b_{nn} u_n^k) u_n^k \\ u_2^{k+1} = s_1 g_1 (b_{11} u_1^k + b_{12} u_2^k + \cdots + b_{1n} u_n^k) u_1^k \\ \vdots \\ u_n^{k+1} = s_{n-1} g_{n-1} (b_{n-1,1} u_1^k + b_{n-1,2} u_2^k + \cdots + b_{n-1,n} u_n^k) u_{n-1}^k \end{cases} \quad (1)$$

について述べる (Leslie 行列モデルについては, 例えば, [2, 3] を参照). ここで,  $u_i^k$  は時刻  $k$  における  $i$  歳の個体の数 (または個体群密度) を表す. 例えば, 時間の単位を年とすれば,  $u_i^k$  は  $k$  年における  $i$  歳の個体の数であるが, 時間の単位を週や月としてもかまわない. 本稿では簡単のため時間の単位は年とする. パラメータは以下の意味を持つ.  $s_i$  は  $i$  歳の個体の一年あたりの生存確率であり,  $f$  は一年あたりの  $n$  歳の個体の出生数である. ただし, これらはすべて, 密度依存を無視した場合の値である. 密度依存の影響は関数  $g_i$  によって表現されている.  $g_i$  は  $[0, \infty)$  から  $(0, \infty)$  への 1 変数関数であり, 次の仮定を満たすとする.

(H1)  $g_i : [0, \infty) \rightarrow (0, \infty)$  は  $g_i(0) = -g_i'(0) = 1$  を満たす  $C^3$  級の減少関数.

この仮定を満たすものとして,  $g_i(x) = 1/(1+x)$  や  $g_i(x) = \exp(-x)$  などがある.  $b_{ij}$  が非負であれば, 個体数が増えれば増えるほど, 生存率や出生数が減る. そのため, その場合, 関数  $g_i$  は個体間の競争を表している. 実際, 本研究では次のことを仮定する.

(H2)  $s_i, f$  はすべて正で  $b_{ij}$  は非負. ただし,  $b_{ii} > 0$  となる  $i \in \{1, 2, \dots, n\}$  が少なくとも一つ存在する.

このモデルでは,  $n$  歳の個体しか繁殖できず, 繁殖後はすべての個体が死亡すると仮定されている. この意味で, (1) は 1 回繁殖型の個体群モデルである. 1 回繁殖型の生活史は, 昆虫やサケ科魚類に多く見られる.

$n = 3$  のときのダイナミクスは Cushing[4] により詳しく調べられている. その際に重要になるパラメータは

$$\rho_1 := \frac{b_{21} + s_1 b_{32} + s_1 s_2 b_{13}}{b_{11} + s_1 b_{22} + s_1 s_2 b_{33}}, \quad \rho_2 := \frac{b_{31} + s_1 b_{12} + s_1 s_2 b_{23}}{b_{11} + s_1 b_{22} + s_1 s_2 b_{33}}, \quad \mathcal{R}_0 := s_0 s_1 s_2 f$$

の 3 つである.  $b_{ij}$  の添字を見ると分かるように,  $\rho_i$  の分母は同じ年齢間の競争の強さを表し, 分子は異なる年齢間の競争の強さを表す. したがって,  $\rho_i$  が 1 より大きいとき, 異なる年齢間の競争が相対的に激しく, 1 より小さいとき, 同じ年齢間の競争が相対的に激しいことを意味する.  $\mathcal{R}_0$  は基本再生産数といわれ, 密度依存を無視したときに, 一個体が一生の間に産むと期待される子供の数である.  $\mathcal{R}_0 \leq 1$  であれば, 非負錐  $\mathbb{R}_+^3$  において, 原点は大域漸近安定である [7]. また,  $\mathcal{R}_0 > 1$  であれば, 原点は不安定であり, 原点に関して一様パーシステントとなる [8]. したがって,  $\mathcal{R}_0 = 1$  においてスーパークリティカル分岐が起こる. Cushing[4] は, 正平衡点  $\bar{u}$  と座標軸上の 3 周期解  $\mathbf{p}: (\hat{u}_1, 0, 0) \rightarrow (0, \hat{u}_2, 0) \rightarrow (0, 0, \hat{u}_3)$  の漸近安定性に着

<sup>1</sup>本稿で紹介されている結果は Josef Hofbauer (ウィーン大学) との共同研究にもとづく.

目し, 分岐点  $\mathcal{R}_0 = 1$  における原点の分岐を分類している (図 1 参照).  $\rho_1$ - $\rho_2$  平面の領域 (I) では,  $\bar{u}$  は漸近安定で  $\mathbf{p}$  は不安定である. 領域 (II) では,  $\bar{u}$ ,  $\mathbf{p}$  ともに不安定である. 領域 (III) では,  $\bar{u}$  は不安定で  $\mathbf{p}$  は漸近安定である.

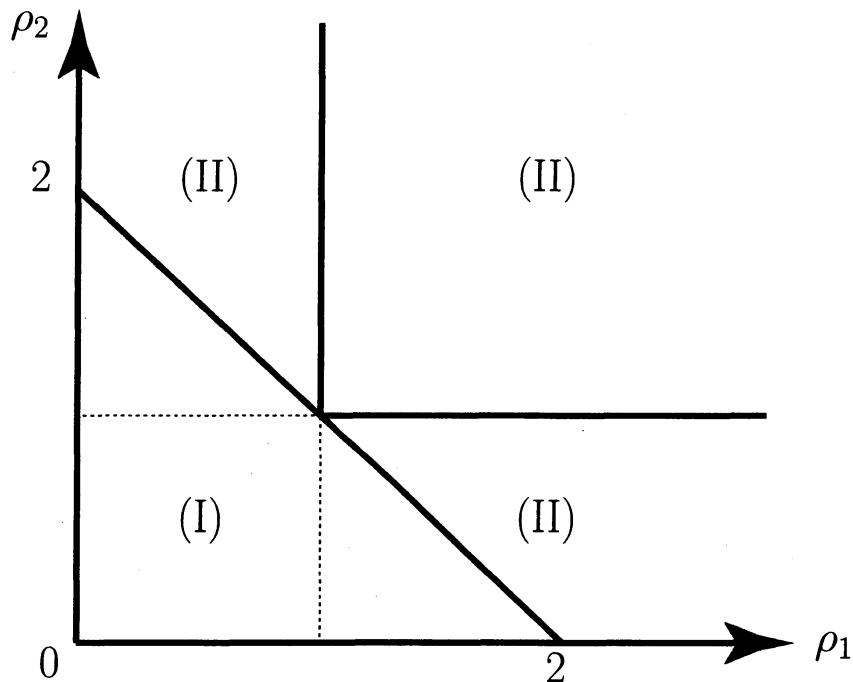


図 1:  $\rho_1$ - $\rho_2$  平面. それぞれの領域における代表的な解の振る舞いは図 2 を参照.

図 2 には, 各領域における代表的な解の振る舞いを示した. 各シミュレーションで用いたパラメータは次のとおりである.

$$\text{上段: } s_1 = 0.5, s_2 = 0.5, s_3 = 0.5, f = 10, (b_{ij}) = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 2 \\ 0.5 & 2 & 2 \\ 0.5 & 1 & 4 \end{pmatrix}$$

$$\text{中段: } s_1 = 0.5, s_2 = 0.5, s_3 = 0.5, f = 10, (b_{ij}) = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 8 \\ 2 & 2 & 2 \\ 0.5 & 4 & 4 \end{pmatrix}$$

$$\text{下段: } s_1 = 0.5, s_2 = 0.5, s_3 = 0.5, f = 10, (b_{ij}) = \begin{pmatrix} 1 & 4 & 8 \\ 2 & 2 & 8 \\ 2 & 4 & 4 \end{pmatrix}$$

このとき, 基本再生産数は  $\mathcal{R}_0 = 1.25$  である. 図 2 上段は図 1 の領域 (I) に対応し, 中段は領域 (II) に, 下段は領域 (III) に対応する. 領域 (I) では解は漸近安定な正平衡点に収束している. 領域 (II) では解は  $\mathbb{R}_+^3$  の境界に収束している. このとき,  $\mathbb{R}_+^3$  の境界に存在する 3 周期解  $\mathbf{p}$  はサドルであるため, 解は  $\mathbf{p}$  には収束しない. しかし,  $\mathbf{p}$  の周期点を結ぶヘテロクリニックサイクルに巻きついていく.  $\mathbf{p}$  は周期解であるため, 各周期点近傍に解が長時間滞在することはなく, 常に振動している. 振動しながら, その位相が徐々に移り変わっている. その移り変わる周期は徐々に長くなっていく. 3 年おきに観察すれば, May and Leonard[9] にみられる 3 種競争系のヘテロクリニックサイクルと同様のものが観察される. 1 回繁殖型非線形 Leslie 行列モデルのこのような振る舞いはすでに Bulmer[1] によって報告されている. 領域 (III) では解は 3 周期解  $\mathbf{p}$  に収束している. Cushing and Henson [5] は, これらの研究をさらに進め, 一般の  $n$  において, 正平衡点が漸近安定であるための条件を得ている.

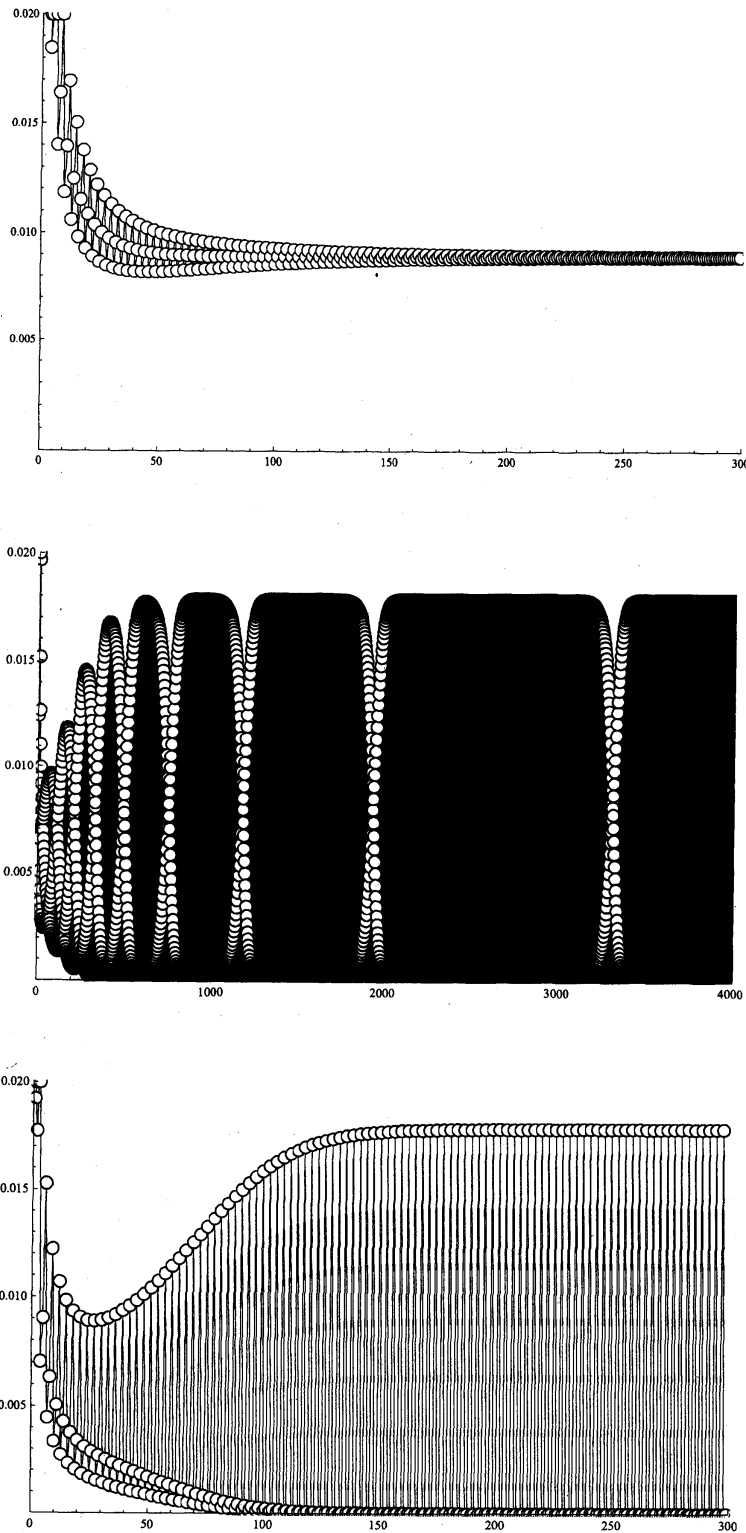


図 2: 3次元1回繁殖型非線形 Leslie 行列モデルの典型的な挙動。横軸は時間  $k$ , 縦軸は個体数  $u_3$  を表す。上段は図 2 の領域 (I) に, 中段は領域 (II) に, 下段は領域 (III) に対応する。詳しい説明は本文を参照。

以上の結果は平衡点や周期解の(局所)漸近安定性にもとづく解析結果である。本研究では、これらの結果が大域的にも成り立つかどうかに興味がある。以下では正平衡点  $\bar{\mathbf{u}}$  の大域漸近安定性に関して得た結果を紹介する。

## 2 結果

結果を述べるためにいくつかの記号を導入する。  $L[l_1, l_2, \dots, l_n]$  を

$$L[l_1, l_2, \dots, l_n] := \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & l_n \\ l_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & l_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & l_{n-1} & 0 \end{pmatrix}$$

と定義する。この記号を用いると、(1)は

$$\mathbf{u}^{k+1} = L[s_1 g_1((B\mathbf{u}^k)_1), s_2 g_2((B\mathbf{u}^k)_2), \dots, s_n f g_n((B\mathbf{u}^k)_n)] \mathbf{u}^k$$

と書き換えることができる。ここで、 $\mathbf{u} = (u_1, u_2, \dots, u_n)^\top$ 、 $B = (b_{ij})$  であり、 $(B\mathbf{u})_i$  はベクトル  $B\mathbf{u}$  の第  $i$  成分を意味する。基本再生産数  $\mathcal{R}_0 = s_0 s_1 \cdots s_{n-1} f$  を分岐パラメータとして考えるため、 $s_0 f$  を  $\mathcal{R}_0 / (s_1 s_2 \cdots s_{n-1})$  によって置き換える。いま、行列

$$L[s_1, s_2, \dots, s_{n-1}, 1 / (s_1 s_2 \cdots s_{n-1})]$$

は 1 を固有値として持ち、その固有値は正の固有ベクトルを持つことが分かる。この固有ベクトルを  $\mathbf{d} = (d_1, d_2, \dots, d_n)^\top$  とし、 $n \times n$  行列  $D$  と  $M$  を

$$D := \begin{pmatrix} d_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & d_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & d_n \end{pmatrix}, \quad M := BD$$

と定義する。  $L[1, 1, \dots, 1]$  を  $P$  と書くことにする。  $P$  は巡回置換

$$\begin{pmatrix} 1 & 2 & \cdots & n \\ 2 & 3 & \cdots & 1 \end{pmatrix}$$

に対する置換行列である。以上の記号を用いて、行列  $A$  を

$$A := -M - P^{-1}MP - P^{-2}MP^2 - \cdots - P^{-n+1}MP^{n-1}$$

と定義する。行列  $A$  は定数行列であり、モデルのパラメータ  $s_1, s_2, \dots, s_{n-1}$  および、行列  $B$  の要素から成る。つまり、分岐パラメータ  $\mathcal{R}_0$  は含まれていない。この行列  $A$  の安定性により、(1) の正平衡点  $\bar{\mathbf{u}}$  の大域漸近安定性が次のように分かる(証明は省略する)。

**定理 1.** (H1) と (H2) を仮定する。  $A$  が安定であるなら、定数  $\epsilon > 0$  が存在し、任意の  $\mathcal{R}_0 \in (1, 1 + \epsilon]$  に対して、(1) は正平衡点  $\bar{\mathbf{u}}$  を持ち、それは非負錐  $\mathbb{R}_+^n$  の内部において大域漸近安定である。

ここで、  $A$  が安定であるとは、  $A$  の固有値がすべて負の実部を持つことをいう。  $P$  は巡回置換に対応する置換行列であるので、

$$a_{ij} = - \sum_{l=0}^{n-1} m_{i+l, j+l} = - \sum_{l=0}^{n-1} b_{i+l, j+l} d_{j+l},$$

となる. ここで,  $m_{ij}$  は行列  $M$  の  $(i, j)$  要素であり, 添字は  $n$  を法として数えている. 上の表示により, 行列  $A$  は巡回行列であることが分かる. 行列  $A$  は非正であり,  $B$  の対角成分は少なくとも一つ正であるから,  $A$  の対角成分  $a_{ii}$  はすべて負である. 簡単のため,

$$A = - \begin{pmatrix} c_0 & c_1 & \cdots & c_{n-1} \\ c_{n-1} & c_0 & \cdots & c_{n-2} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_1 & c_2 & \cdots & c_0 \end{pmatrix}$$

と書く. ここで,  $c_0$  は正で,  $c_1, c_2, \dots, c_{n-1}$  は非負である.  $A$  は巡回行列であるので, その固有値  $-\gamma_0, -\gamma_1, \dots, -\gamma_{n-1}$  は

$$\gamma_i := \sum_{j=0}^{n-1} c_j \lambda^{ij}$$

と書ける (例えば, [6] 参照). ここで,  $\lambda := \exp(2\pi i/n)$  は 1 の  $n$  乗根の一つである.  $\gamma_0 = c_0 + c_1 + \cdots + c_{n-1}$  は正であるので,  $A$  が安定であるための必要十分条件は任意の  $i = 1, 2, \dots, n-1$  に対して,  $\operatorname{Re} \gamma_i > 0$  となることである.

$\rho_i := c_{n-i}/c_0, i = 1, 2, \dots, n-1$  と定義すれば, これは上で定義した  $\rho_i$  の一般化である. 実際,

$$\begin{aligned} \frac{d_2}{d_1} &= s_1 \\ \frac{d_3}{d_1} &= s_1 s_2 \\ &\vdots \\ \frac{d_n}{d_1} &= s_1 s_2 \cdots s_{n-1} \end{aligned}$$

であるから,

$$\begin{aligned} \rho_i &= \frac{c_{n-i}}{c_0} = \frac{m_{1,n-i+1} + m_{2,n-i+2} + \cdots + m_{n,n-i+n}}{m_{11} + m_{22} + \cdots + m_{nn}} \\ &= \frac{m_{1+i,1} + m_{2+i,2} + \cdots + m_{n+i,n}}{m_{11} + m_{22} + \cdots + m_{nn}} \\ &= \frac{b_{1+i,1}d_1 + b_{2+i,2}d_2 + \cdots + b_{n+i,n}d_n}{b_{11}d_1 + b_{22}d_2 + \cdots + b_{nn}d_n} \\ &= \frac{b_{1+i,1} + b_{2+i,2}s_1 + \cdots + b_{n+i,n}s_1s_2 \cdots s_{n-1}}{b_{11} + b_{22}s_1 + \cdots + b_{nn}s_1s_2 \cdots s_{n-1}} \end{aligned}$$

となる.  $n = 2$  のとき,  $A$  が安定であるための必要十分条件は  $\rho_1 < 1$  である. また,  $n = 3$  のとき,  $A$  が安定であるための必要十分条件は  $\rho_1 + \rho_2 < 2$  である. この条件は図 1 で見た, 正平衡点が漸近安定であるための条件と一致しており, Cushing [4] の結果を一般化していることが分かる (Cushing and Henson [5] の結果も一般化しているが, 詳しい説明は省略する).

### 3 おわりに

本研究は 1 回繁殖型非線形 Leslie 行列モデルのダイナミクスを調べた. 定理 1 は行列  $A$  が安定であれば, 基本再生産数  $\mathcal{R}_0 > 1$  が十分 1 に近いときに, 正平衡点  $\bar{u}$  が大域漸近安定であることを示した. Cushing and Henson [5] の結果から,  $A$  の固有値が一つでも正の実部を持つなら,  $\mathcal{R}_0 > 1$  が十分 1 に近いときに, 正平衡点が不安定であることが分かる. そのため, 実部ゼロの固有値を持つ特殊な場合を除けば, 正平衡点の大域漸近安定性は  $A$  の安定性によって決まる. 図 2 のシミュレーション結果で分かるように, 正平衡点が不安定な場合, 1 回繁殖型非線形 Leslie 行列モデルは多様な振る舞いを見せる. このような振る舞いを数学的にとらえることは今後の課題である.

## 謝辞

本研究は科学研究費補助金・若手研究(B) (No.25800095) の支援のもとで行われた。

## 参考文献

- [1] M. G. Bulmer. Periodical insects. *Amer. Natur.*, 111:1099–1117, 1977.
- [2] H. Caswell. *Matrix population models: Construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Publisher, Sunderland, MA, 2nd edition, 2001.
- [3] J. M. Cushing. *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] J. M. Cushing. Three stage semelparous Leslie models. *J Math Biol*, 59(1):75–104, Jul 2009.
- [5] J. M. Cushing and Shandelle M. Henson. Stable bifurcations in semelparous leslie models. *Journal of Biological Dynamics*, 6:80–102, 2012.
- [6] Josef Hofbauer and Karl Sigmund. *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, 1998.
- [7] Ryusuke Kon and Yoh Iwasa. Single-class orbits in nonlinear leslie matrix models for semelparous populations. *J Math Biol*, 55(5-6):781–802, Nov 2007.
- [8] Ryusuke Kon, Yasuhisa Saito, and Yasuhiro Takeuchi. Permanence of single-species stage-structured models. *J. Math. Biol.*, 48(5):515–528, 2004.
- [9] Robert M. May and Warren J. Leonard. Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 29(2):243–253, 1975.