

高次元の1回繁殖型 Leslie 行列モデルにおける2分律

A dynamic dichotomy in high-dimensional semelparous Leslie matrix models

宮崎大学・工学教育研究部 今 隆助

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

次の差分方程式について考える。

$$\begin{cases} x'_1 = f\sigma_n(x_1, x_2, \dots, x_n)x_n \\ x'_2 = s_1\sigma_1(x_1, x_2, \dots, x_n)x_1 \\ \vdots \\ x'_n = s_{n-1}\sigma_{n-1}(x_1, x_2, \dots, x_n)x_{n-1} \end{cases} \quad (1)$$

これは1回繁殖型 Leslie 行列モデルといわれる年齢構造を考慮した個体群モデルである。状態変数  $x_i$  は  $i$  歳の個体数を表し、 $f$  は繁殖率、 $s_i$  は  $i$  歳の個体の1年間の生存率を表す正定数である。 $\sigma_i$  は繁殖率および生存率の密度依存効果を表す関数であり、常に正であると仮定する。この方程式に従う生物は  $n$  歳になって初めて繁殖でき、繁殖の後は  $n+1$  歳になることはなく死ぬと仮定されている。このように、一生の間に1回しか繁殖することがないので、(1) は1回繁殖型 Leslie 行列モデルと呼ばれており、セミなどのような昆虫の個体群動態を記述するのによく用いられる。(1) を昆虫の個体群モデルとしてみると、 $x_n$  は成虫の個体数を表しているといえる。

密度依存効果を表す関数  $\sigma_i$  がある仮定を満たすとき、(1) に従う生物が存続するか絶滅するかは、次の基本再生産数によって決まることが示せる。

$$\mathcal{R}_0 = fs_1s_2 \cdots s_{n-1}$$

$\mathcal{R}_0 \leq 1$  なら、原点が大域漸近安定となり、 $\mathcal{R}_0 > 1$  なら、原点に関して一様パーシステントとなる [13]。また、 $h := \ln \mathcal{R}_0$  を負から正へ増加し、原点を不安定化させると、正平衡点が原点から分岐する。 $h = 0$  のとき、(1) の原点における Jacobi 行列の固有値はすべて単位円周上に分布するため、分岐直後の正平衡点は漸近安定であるとは限らず、正平衡点だけではなく漸近安定な周期解やヘテロクリニックサイクルまでが原点から分岐しうることが知られている。 $n = 2$  または  $3$  の場合には、この分岐は分類されており [1, 2]、次のことが知られている。分岐してきた正平衡点が漸近安定なら、 $\text{bd}\mathbb{R}_+^n$  上にアトラクターは存在せず、不安定なら、 $\text{bd}\mathbb{R}_+^n$  上にアトラクターが存在する（ここで、 $\text{bd}\mathbb{R}_+^n$  は非負錐  $\mathbb{R}_+^n = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n : x_1 \geq 0, x_2 \geq 0, \dots, x_n \geq 0\}$  の境界を表す）。この性質は、1回繁殖型 Leslie 行列モデルの2分律 (dynamic dichotomy) と呼ばれている [3, 4]。(1) を昆虫の個体群モデルとしてみると、 $\text{bd}\mathbb{R}_+^n$  上の解は成虫が突然大発生する状態に対応する。そのため、2分律が成り立つのであれば、成虫が毎年一定数羽化する状態と、成虫が突然大発生する状態以外には安定な状態はないということになる。この2分律は  $n = 4$  のときには成り立たないことがわかっているが [11]、 $n \geq 5$  でも成り立たないかは不明である。以下では、少なくとも  $n$  が5以上の奇数であれば2分律が成り立たないことを示す。

## 2 Lotka-Volterra 方程式との関係

$h > 0$  が十分小さいとき, (1) の原点近傍の解は, 次の Lotka-Volterra 方程式の解で近似できることが知られている [5].

$$\dot{x}_i = x_i(r + (Ax)_i) \quad (i = 1, 2, \dots, n) \quad (2)$$

ここで,  $\dot{x}_i = dx_i/dt$  であり, 行列  $A$  は巡回行列, つまり,

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

と表せる. 定数  $r, c_1, c_2, \dots, c_n$  は方程式 (1) のパラメータ  $f, s_1, s_2, \dots, s_{n-1}$  および関数  $\sigma_i$  の原点における偏微分係数によって決まる値である (詳しくは [5, 9, 10] を参照).  $\sigma_i$  が  $C^2$  級であるとき,  $h$  を負から正に増加させたときに原点から分岐する (1) の正平衡点は, 対応する (2) の正平衡点と同じ安定性をもつことが知られている [12]. また, すべての成分が負の巡回行列  $B$  に対して,  $\sigma_i(\mathbf{x}) = \exp((B\mathbf{x})_i)$  とすると, (2) がパーマネンスなら, (1) もパーマネンスになることが知られている [11]. したがって, (1) において 2 分律が成り立たないことを示すためには, (2) は不安定な正平衡点をもつにもかかわらずパーマネンスになりうることを示せば十分である. そこで, 本稿では (2) において,  $r = 1, c_0 = -k$  ( $k > 0$ ),  $c_2 = c_3 = \dots = c_{n-1} = 0$  とし,

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(1 - x_1 - kx_2) \\ \dot{x}_2 = x_2(1 - x_2 - kx_3) \\ \vdots \\ \dot{x}_n = x_n(1 - x_n - kx_1) \end{cases} \quad (3)$$

が不安定な正平衡点をもつにもかかわらずパーマネンスになりうるかを調べる.

## 3 正平衡点の安定性

(2) について次の定理が成り立つことがよく知られている.

**定理 1** (Hofbauer [6]). (2) の正平衡点  $\mathbf{x}^*$  は, 漸近安定であるなら  $\text{int}\mathbb{R}_+^n$  において大域漸近安定でもある.

また, 巡回行列  $A$  と置換行列

$$S = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

とは交換可能であるから, 次の定理が得られる.

**定理 2** (Diekmann and van Gils [5]).  $\mathbf{x}(t)$  が (2) の解なら,  $S\mathbf{x}(t)$  も (2) の解である.

行列  $A$  が巡回行列であることを用いると, (3) の正平衡点の漸近安定性に関して次の定理が得られる.

定理 3. (3) の正平衡点  $\mathbf{x}^*$  は

$$k < \begin{cases} 1 & (n \text{ は偶数}) \\ -\frac{1}{\cos\left(\frac{n-1}{n}\pi\right)} & (n \text{ は奇数}) \end{cases}$$

が成り立つとき漸近安定で、逆の不等号が成り立つとき不安定である。

証明. 正平衡点  $\mathbf{x}^* = \frac{1}{1+k}\mathbf{1}$  ( $\mathbf{1} = (1, 1, \dots, 1)^\top$ ) における (3) の Jacobi 行列は次のように求まる。

$$J(\mathbf{x}^*) = \text{diag}(\mathbf{x}^*)A = -\frac{1}{1+k} \begin{pmatrix} 1 & k & \cdots & 0 \\ 0 & 1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ k & 0 & \cdots & 1 \end{pmatrix}$$

この行列は巡回行列であるから、固有値は次のように求まる。

$$\lambda_j = -\frac{1}{1+k}(1 + ke^{\frac{2\pi i}{n}j}) \quad (j = 0, 1, \dots, n-1)$$

$n$  が偶数のとき  $\max\{\text{Re } \lambda_j : j = 0, 1, \dots, n-1\} = -\frac{1-k}{1+k}$  となり、奇数のとき  $\max\{\text{Re } \lambda_j : j = 0, 1, \dots, n-1\} = -\frac{1}{1+k}(1 + k \cos \frac{2\pi}{n} \frac{n-1}{2})$  となり、結論が導かれる。□

## 4 境界上のアトラクター

境界  $\text{bd}\mathbb{R}_+^n$  上のアトラクターについて考えよう。 $n$  が偶数のとき、ベクトル  $\mathbf{F}_1^{\text{even}}$  と  $\mathbf{F}_2^{\text{even}}$  を次のように定義する。

$$\mathbf{F}_1^{\text{even}} = (\overline{0}, \overline{1}, \overline{0}, \overline{1}, \dots, \overline{0}, \overline{1})^\top, \quad \mathbf{F}_2^{\text{even}} = (\overline{1}, \overline{0}, \overline{1}, \overline{0}, \dots, \overline{1}, \overline{0})^\top$$

ここで、上線は繰り返される数字の組を強調するためにつけてある。これらのベクトルに対して、 $\mathbf{F}_1^{\text{even}} = S\mathbf{F}_1^{\text{even}}$  が成り立つことがわかる。 $n$  が奇数のとき、ベクトル  $\mathbf{F}_1^{\text{odd}}$  を次のように定義する。

$$\mathbf{F}_1^{\text{odd}} = (0, \overline{0}, \overline{1}, \overline{0}, \overline{1}, \dots, \overline{0}, \overline{1})^\top$$

また、帰納的にベクトル  $\mathbf{F}_i^{\text{odd}}$  ( $i = 2, 3, \dots, n$ ) も  $\mathbf{F}_i^{\text{odd}} = S\mathbf{F}_{i-1}^{\text{odd}}$  によって定義する。ただし、添字は  $n$  を法として数える。 $\mathbf{F}_1^{\text{even}}$  と  $\mathbf{F}_i^{\text{odd}}$  はともに (3) の平衡点であることがわかる。したがって、定理 2 から、 $\mathbf{F}_1^{\text{even}}$ ,  $\mathbf{F}_i^{\text{odd}}$  ( $i = 2, 3, \dots, n$ ) も (3) の平衡点であることがわかる。

定理 4.  $n$  は偶数とする。このとき、境界平衡点  $F_1^{\text{even}}$  と  $F_2^{\text{even}}$  は、 $k > 1$  のとき漸近安定で、 $k < 1$  のとき鞍点である。

証明. 平衡点  $\mathbf{F}_1^{\text{even}}$  における (3) の Jacobi 行列は次のように求まる。

$$J(\mathbf{F}_1^{\text{even}}) = \begin{pmatrix} 1-k & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ -k & -1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-k & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -k & -1 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 1-k & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & -k & -1 \end{pmatrix}$$

この Jacobi 行列の固有値は  $1-k$ ,  $-1$  となるから,  $\mathbf{F}_1^{\text{even}}$  は  $k > 1$  のとき漸近安定で,  $k < 1$  のとき鞍点である.  $\mathbf{F}_2^{\text{even}}$  の漸近安定性も同様に示せる.  $\square$

定理 5.  $n$  は奇数とする. このとき,  $k > 1$  なら, 平衡点

$$\mathbf{F}_1^{\text{odd}} \rightarrow \mathbf{F}_3^{\text{odd}} \rightarrow \mathbf{F}_5^{\text{odd}} \rightarrow \dots \rightarrow \mathbf{F}_n^{\text{odd}} \rightarrow \mathbf{F}_2^{\text{odd}} \rightarrow \mathbf{F}_4^{\text{odd}} \rightarrow \dots \rightarrow \mathbf{F}_{n-1}^{\text{odd}} \rightarrow \mathbf{F}_1^{\text{odd}}$$

をこの順番で結ぶヘテロクリニックサイクルが存在し, さらに

$$k > \frac{n+1}{n-1}$$

が成り立つとき, ヘテロクリニックサイクルは漸近安定である.

この定理の証明は [7, Lemma 5.4] を参照.

## 5 パーマネンス

補題 6.  $k \geq 1$  と仮定する. このとき, (3) の境界平衡点  $\bar{\mathbf{x}}$  は次を満たす.

$$\mathbf{1}^\top \bar{\mathbf{x}} \leq \begin{cases} \frac{n}{2} & (n \text{ が偶数のとき}) \\ \frac{n-1}{2} & (n \text{ が奇数のとき}) \end{cases} \quad (4)$$

証明.  $n = 2$  のとき, 不等式が成り立つことは明らかなので,  $n \geq 3$  の場合を考える.  $\bar{\mathbf{x}}$  の正の成分の数は,  $n$  が偶数なら  $n/2$  より大きく,  $n$  が奇数なら  $(n-1)/2$  より大きいと仮定しよう. このとき,  $\bar{x}_i > 0$ ,  $\bar{x}_{i+1} > 0$ ,  $\bar{x}_{i+2} = 0$  となるような  $i \in \{1, 2, \dots, n\}$  が存在する ( $\bar{x}_i, \bar{x}_{i+1}, \bar{x}_{i+2}$  の添字は  $n$  を法として数える). 平衡方程式を解くと,  $\bar{x}_i = 1-k$ ,  $\bar{x}_{i+1} = 1$  が得られる. しかし,  $k \geq 1$  であるから,  $\bar{x}_i \leq 0$  となってしまい, 矛盾する. したがって,  $\bar{\mathbf{x}}$  の正の成分の数は,  $n$  が偶数のとき  $n/2$  を超えることはなく,  $n$  が奇数のとき  $(n-1)/2$  を超えることはない.  $\bar{x}_i \leq \max\{0, 1-k\bar{x}_{i+1}\} \leq 1$  が成り立つので,  $\mathbf{1}^\top \bar{\mathbf{x}}$  は  $\bar{\mathbf{x}}$  の正の成分の数を超えることはなく, 結論を導ける.  $\square$

定理 7. (3) は次の条件が成り立つとき, パーマネンスである.

$$k < \begin{cases} 1 & (n \text{ が偶数のとき}) \\ \frac{n+1}{n-1} & (n \text{ が奇数のとき}) \end{cases}$$

また, もし逆の不等号が成り立つとき, (3) はパーマネンスではない.

証明.  $n$  が偶数のとき, 定理 1, 3, 4 から結論を容易に導けるので,  $n$  が奇数の場合を考えよう.  $k \leq 1$  の場合と  $k > 1$  の場合に分けて考える.  $n \geq 3$  のとき,  $1 < -1/\cos(\frac{n-1}{n}\pi) \leq 2$  であるから,  $k \leq 1$  なら, 定理 3 から正平衡点は漸近安定であるので, 定理 1 から正平衡点は  $\text{int}\mathbb{R}_+^n$  で大域漸近安定である. したがって, (3) はパーマネンスである.  $1 < k < \frac{n+1}{n-1}$  のとき, 補題 6 から, 次の不等式が (3) のすべての境界平衡点  $\bar{\mathbf{x}}$  に対して成り立つ.

$$\mathbf{1}^\top (\mathbf{1} + A\bar{\mathbf{x}}) = n - (1+k)\mathbf{1}^\top \bar{\mathbf{x}} \geq n - (1+k)\frac{n-1}{2}$$

この結果から, 正のベクトル  $\mathbf{p} > \mathbf{0}$  が存在して, 次の不等式が (3) のすべての境界平衡点  $\bar{\mathbf{x}}$  に対して成り立つことがわかる.

$$\mathbf{p}^\top (\mathbf{1} + A\bar{\mathbf{x}}) > 0$$

したがって、Lotka-Volterra 方程式のパーマネンスの十分条件 ([8, Chapter 13] 参照) が成り立つので, (3) は散逸的であるならパーマネンスであることがわかる. 散逸性は,  $\mathbf{1}^T \mathbf{x}$  が十分大きくなる様なすべての  $\mathbf{x}$  に対して,  $\dot{\mathbf{x}}$  のすべての成分が負になることからわかる.  $\frac{n+1}{n-1} < k$  が成り立つときには, 定理 5 から,  $\text{bd}\mathbb{R}_+^n$  上に漸近安定なヘテロクリニックサイクルが存在するので, (3) はパーマネンスではない.  $\square$

## 6 おわりに

以上の結果をまとめたものが図 1 である. この図からも分かる通り,  $n$  が奇数であれば, (3) は不安定な正平衡点をもつにもかかわらずパーマネンスになりうるということがわかる. そのため, Lotka-Volterra 方程式と 1 回繁殖型 Leslie 行列モデルとの関係から, (1) においても, 分岐した直後に正平衡点が不安定であっても, パーマネンスになるような例を作ることができる. したがって, 図 1 を見ると分かる通り,  $n$  が 5 以上の奇数であれば, 2 分律は成り立たない.  $n$  が 5 以上の奇数と場合には, (3) の正平衡点が不安定化すると, Hopf 分岐が起こり, 漸近安定な周期解が正平衡点から分岐することがわかっている [6]. 数値計算によると, (1) でも同様のことが起こり, 不安定な正平衡点をもつがパーマネンスである場合には, (1) は漸近安定な不変閉曲線をもつと予想される. この予想を数学的に確認することは, 今後の課題である.

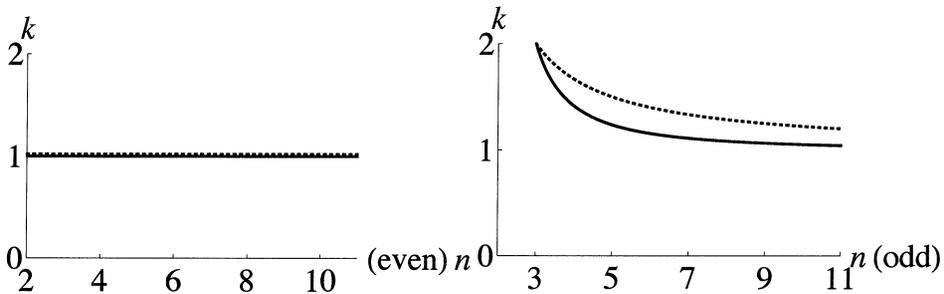


図 1: (3) における正平衡点の安定条件とパーマネンス条件を各次元  $n$  に対して表した図. 左図, 右図はそれぞれ  $n$  が偶数, 奇数の場合を表す. 実線より下で正平衡点は漸近安定, 点線より下で (3) はパーマネンスになる.  $n$  が偶数の場合には安定条件とパーマネンス条件は一致するが, 奇数の場合には一致しない. 実線と点線で囲まれた部分では, 正平衡点是不安定であるが, (3) はパーマネンスになる.

## 謝辞

本研究は科学研究費補助金・基盤研究 (C) (JP16K05279) の支援のもとで行われた.

## 参考文献

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

- [2] J. M. Cushing. Three stage semelparous Leslie models. *Journal of Mathematical Biology*, 59(1):75–104, Jul 2009.
- [3] J. M. Cushing. A dynamic dichotomy for a system of hierarchical difference equations. *Journal of Difference Equations and Applications*, 18(1):1–26, 2012.
- [4] O. Diekmann, N. V. Davydova, and S. A. van Gils. On a boom and bust year class cycle. *Journal of Difference Equations and Applications*, 11(4, 5):327–335, 2005.
- [5] O. Diekmann and S. A. van Gils. On the cyclic replicator equation and the dynamics of semelparous populations. *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.*, 8:1160–1189, 2009.
- [6] J. Hofbauer. On the occurrence of limit cycles in the Volterra-Lotka equation. *Nonlinear Analysis-Theory Methods & Applications*, 5(9):1003–1007, 1981.
- [7] J. Hofbauer, R. Kon, and Y. Saito. Qualitative permanence of Lotka-Volterra equations. *J Math Biol*, 57(6):863–881, Dec 2008.
- [8] J. Hofbauer and K. Sigmund. *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, 1998.
- [9] R. Kon. Age-structured Lotka-Volterra equations for multiple semelparous populations. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 71(3):694–713, 2011.
- [10] R. Kon. Permanence induced by life-cycle resonances: the periodical cicada problem. *Journal of biological dynamics*, 6(2):855–890, 2012.
- [11] R. Kon. Non-synchronous oscillations in four-dimensional nonlinear semelparous leslie matrix models. *Journal of Difference Equations and Applications*, 23(10):1747–1759, 2017.
- [12] R. Kon. Stable bifurcations in multi-species semelparous population models. In *Advances in difference equations and discrete dynamical systems*, volume 212 of *Springer Proc. Math. Stat.*, pages 3–25. Springer, Singapore, 2017.
- [13] R. Kon and Y. Iwasa. Single-class orbits in nonlinear Leslie matrix models for semelparous populations. *Journal of Mathematical Biology*, 55(5-6):781–802, Nov 2007.