数理解析研究所講究録 1432 巻 2005 年 76-81

Permanence of irreducible structured population models and instability of the origin

既約な構造化人口モデルのパーマネンスと原点の不安定性

九州大学大学院数理学研究院　今 隆助 (Ryusuke Kon[1])
Faculty of Mathematics, Kyushu University

平成 17 年 2 月 17 日

1　導入

本研究ではなんらかの構造を持つ個体群の存続可能性について研究する．以下の２つの数理モデルは構造化人口モデルの例である：

$$\begin{cases} \dot{l} &=& \beta(l,a)a - \mu(l,a)l - f(l,a)l, \\ \dot{a} &=& f(l,a)l - \alpha(l,a)a. \end{cases} \tag{1}$$

$$\dot{x}_i = g_i(x_i)x_i + \sum_{j=1}^{n}(\mu_{ij}x_j - \mu_{ji}x_i), \quad i = 1,2,\ldots,n. \tag{2}$$

ただし，$\beta,\mu,f,\alpha : \mathbb{R}_+^2 \to (0,+\infty)$ 及び $g_i : \mathbb{R}_+ \to (0,+\infty)$ は連続的微分可能な関数であり，$\mu_{ij} > 0$ は正の定数である．方程式(1) は単一種からなる生物の個体群動態を幼生と成体に分けて考えた発育段階構造モデルであり，l と a はそれぞれ幼生と成体の個体群密度である．一方，方程式(2) はパッチ状の生息域に生息する単一種の個体群動態を扱った空間構造モデルであり，x_i はパッチ i の個体群密度である．これら２つの構造化人口モデルのほかにも，年齢構造，性構造，行動構造など様々な構造を組み込んだ人口モデル（個体群モデル）が提案されている．

本研究では，上の２つの数理モデルを n 次元常微分方程式

$$\dot{\mathbf{x}} = A(\mathbf{x})\mathbf{x}, \tag{3}$$

の特殊な場合として捉え，構造を持つ個体群の存続可能性について考える．だたし，ここで $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \ldots, x_n)$ であり，$A(\mathbf{x}) = (a_{ij}(\mathbf{x}))$ は $n \times n$ 行列値関数である．x_i は，(1) においては i 番目の発育段階の個体群密度であり，(2) においては i 番目のパッチの個体群密度であった．以下では，発育段階やパッチを一般的にクラスと呼ぶ．

2　存続可能性

構造化人口モデルにおいて個体群の存続可能性を評価する方法は２種類考えられる．１つは個体群を構成する全クラスの個体群密度の和（総個体群密度）を評価する方法

[1]The author is supported by the 21st Century COE Program "Development of Dynamic Mathematics with High Functionality (Kyushu University)" of the Ministry of Education, Culture, Sports, Science and Technology of Japan.

であり，もう１つは各クラスの個体群密度を評価する方法である．総個体群密度によって評価する個体群の存続性は次のように定義される：

定義１（p - パーマネンス）

系(3) は散逸的で，初期値に依存しない定数 $\delta > 0$ が存在して，任意の初期値 $\mathbf{x}(0) \in \mathbb{R}^n_+$ に対して解 $\{\mathbf{x}(t)\}_{t\geq 0}$ が

$$\liminf_{t\to\infty} \sum_{i=1}^{n} x_i(t) \geq \delta$$

を満たすとき，**p - パーマネンス**といわれる．

この定義から，系が p - パーマネンスであるとき，総個体群密度は十分時間が経過した後ある正の値 δ より常に大きくなることが保証される（系が散逸的であることに注意）．しかし，系が p - パーマネンスであっても一部のクラスの個体群密度 x_i がゼロに近づく可能性は残っている．そこで，各クラスの個体群密度によって評価する個体群の存続性を次のように定義する：

定義２（c - パーマネンス）

系(3) は散逸的で，初期値に依存しない定数 $\delta > 0$ が存在して，任意の初期値 $\mathbf{x}(0) \in \mathbb{R}^n_+$ に対して解 $\{\mathbf{x}(t)\}_{t\geq 0}$ が

$$\liminf_{t\to\infty} \prod_{i=1}^{n} x_i(t) \geq \delta$$

を満たすとき，**c - パーマネンス**といわれる．

この定義から，系が c - パーマネンスであるとき，各クラスの個体群密度は十分時間が経過した後ある正の値 δ より常に大きくなることが保証される．c - パーマネンスであれば p - パーマネンスであるが，その逆は成り立たない．

具体的な構造化人口モデル(1) と(2) の c - パーマネンスについてはすでに研究されており，方程式が散逸的なとき次の結果が知られている（[7, 9] 参照）：

> **原点が（ヤコビ行列が実部正の固有値を持つという意味で）不安定ならば方程式(1) および(2) は c - パーマネンスである．**

パーマネンスの定義から分かるように，原点が安定な場合，各方程式は p - パーマネンスでも c - パーマネンスでもない．そのため，散逸的であるという仮定の下では，方程式(1) と(2) の個体群の存続可能性は原点の安定性によって決定される．以下では，具体的な構造化人口モデル(1) および(2) を特殊な場合として含む方程式(3) について今回得られた結果を述べる．

3 結果

方程式(3) に対して次のことを仮定する：

(H0) ： 正錘 $\mathbb{R}_+^n$ は正不変である.

(H1) ： 関数 $a_{ij} : \mathbb{R}_+^n \to \mathbb{R}$ は連続的微分可能である.

(H2) ： 系(3) は散逸的である.

仮定 (H0) は個体群密度が負にならないことを保証している. 仮定 (H1) は系(3) の解が一意であり初期値に対して連続性があることを保証している. 仮定 (H2) は個体群密度が無制限に増加しないことを保証している.

定理 1

(H0)-(H2) を仮定する. $A(\mathbf{0})$ は既約な指数的非負行列であると仮定する. このとき, 原点が不安定なら方程式(3) は p - パーマネンスである.

(証明の概略) 仮定 (H2) から系(3) は散逸的であるから, ある正不変なコンパクト集合 $X_p \subset \mathbb{R}_+^n$ が存在して任意の $\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^n$ に対して $\gamma^+(\mathbf{x}) \cap X_p \neq \emptyset$ が成り立つ.

いま $A(0)$ は既約な指数的非負行列であるから, $e^{A(0)}$ は正行列となる. この正行列に対して Perron-Frobenius の定理を適用すると, $A(\mathbf{0})$ の任意の固有値 μ に対して $\mathrm{Re}\mu \leq \lambda$ が成り立つという意味で優占な固有値 $\lambda \in \mathbb{R}$ が存在する. さらに, $A(\mathbf{0})$ は $A(\mathbf{0})^\top \mathbf{w} = \lambda \mathbf{w}$ を満たす正の左固有ベクトル $\mathbf{w} > 0$ を持つ.

このとき, 関数 $P(\mathbf{x}) = \mathbf{w}^\top \mathbf{x}$ が原点に対する平均リアプノフ関数になっていることが確認でき, 原点が一様リペラー, つまり系が p - パーマネンスであることが示せる.

□

行列 $A(\mathbf{x})$ に対してさらに仮定を加えると, 次のように系は c - パーマネンスになる.

定理 2

(H1) と (H2) を仮定する. $A(\mathbf{x})$ が任意の $\mathbf{x} \in \mathrm{bd}\mathbb{R}_+^n$ に対して既約な指数的非負行列であると仮定する. このとき, 系(3) が c - パーマネンスになるための必要十分条件は系(3) が p - パーマネンスであることである.

(証明の概略) $x_i = 0$ かつ $\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^n$ のとき常に $\sum_{j=1}^n a_{ij}(\mathbf{x})x_j \geq 0$ であるから, Proposition B.7 [8] を適用すると正錘 $\mathbb{R}_+^n$ は正不変であることが分かる. すなわち, 仮定 (H0) が成り立つ.

系は p - パーマネンスであるから, ある正不変なコンパクト集合 $X_c \subset X_p \backslash O$ が存在して任意の $\mathbf{x} \in X_p \backslash O$ に対して $\gamma^+(\mathbf{x}) \cap X_c \neq \emptyset$ が成り立つ.

X_c 上の解に着目し, $S_c := X_c \cap \mathrm{bd}\mathbb{R}_+^n$ が一様リペラーであることを示す. 系(3) は次のように書くことができる：

$$\mathbf{x}(t+h) = h\left\{\left(\frac{1}{h}I + A(\mathbf{x}(t))\right)\mathbf{x}(t) + \mathbf{o}(h)\right\}.$$

ここで I は単位行列であり，$h \to 0$ なら $\mathbf{o}(h) \to \mathbf{0}$ である．いま $\mathbf{x}(t) \in S_c$ とする．$A(\mathbf{x})$ は既約な指数的非負行列だから，十分小さな $h > 0$ に対して $(1/h)I + A(\mathbf{x}(t))$ は既約な非負行列となる．ゆえに $0 < h < h_+$ なら $((1/h)I + A(\mathbf{x}(t)))\mathbf{x}(t) + \mathbf{o}(h) \in X_c \backslash S_c$ となるような $h_+ > 0$ が存在する．つまり，任意の $T \in (t, t + h_+)$ に対して $\mathbf{x}(T) \in X_c \backslash S_c$ となる．同様にして，任意の $T \in (t - h_-, t)$ に対して $\mathbf{x}(T) \notin \mathbb{R}^n_+$ となるような $h_- > 0$ が存在することが分かる．これらの結果は $X_c \backslash S_c$ が正不変であり，$\mathbf{x} \in S_c$ なら $\gamma^+(\mathbf{x}) \cap X_c \backslash S_c \neq \emptyset$ であることを意味する．よって Corollary 1 [5] を適用すると，S_c が一様リペラーであることが示せる．すなわち，系(3) は c - パーマネンスである．

系(3) が p - パーマネンスでないなら，明らかに c - パーマネンスではない．

□

4 考察

方程式(1) と(2) が仮定 (H1) を満たしていることは明らかである．仮定 (H2) については，関数 $\beta, \mu, f, \alpha, g_i$ に依存することが分かる．さらに，方程式(1) と(2) の行列 $A(\mathbf{x})$ は任意の $\mathbf{x} \in \mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に対して既約な指数的非負行列であることが分かる．そのため，上記の定理は方程式(1) と(2) に対する先行研究の結果を拡張している．

定理 1 では行列 $A(\mathbf{0})$ が既約な指数的非負行列であると仮定した．この仮定がどのように定理 1 の結果に影響を与えているかを考察する．まず行列 $A(\mathbf{0})$ が指数的非負でない場合について考える．このとき，定理A 1 から $a_{kl}(\mathbf{0}) < 0$ となる非対角成分が存在する．仮定 (H1) から関数 $a_{kl}(\mathbf{x})$ は連続であるから，原点 $\mathbf{0}$ のある近傍 U で $a_{kl}(\mathbf{x}) < 0$ が成り立っている．したがって，$i \neq l$ に対して $x_i = 0$ かつ $x_l > 0$ となる点 $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n_+ \cap U$ が存在する．この点 $\mathbf{x}$ に対して $\dot{x}_k = a_{kl}x_l < 0$ であるから，$\mathbf{x}$ を初期値とする解は正錘 $\mathbb{R}^n_+$ の外に飛び出してしまい，仮定 (H0) が成り立たなくなってしまう．次に行列 $A(\mathbf{0})$ が既約でない場合，つまり可約な場合について考える．このとき，原点の不安定性が p - パーマネンスを意味しない具体的な例を簡単に作ることができる（例えば，ロトカ・ヴォルテラ方程式について考えよ）．また，可約であっても原点の不安定性が p - パーマネンスを意味する場合があり，可約な場合についてさらに研究する必要である．

付録

この付録では指数的非負行列と指数的正行列の性質を簡単にまとめる．非負行列の理論については例えば [1, 2, 3, 6, 8, 9, 10] を参照せよ．特に指数的非負行列については [1, 10] が詳しい．[8, 9] の付録にも指数的非負行列についてまとめられている．

定義A 1（指数的非負行列，指数的正行列）

正方行列 A が**指数的非負**（**指数的正**）であるとは，任意の $t > 0$ に対して e^{tA} が非負（正）であることを言う．

定理A 1（Theorem 8.2 [10] 参照）

行列 A が指数的非負であるための必要十分条件は A の非対角成分が非負であることである．

（証明） 行列 A が指数的非負であると仮定する．すなわち，任意の $t > 0$ に対して $e^{tA} = I + tA + t^2A^2/2! + \cdots$ が非負であると仮定する．A が負の非対角成分を持つなら，十分小さな $t > 0$ に対して $e^{tA} = I + tA + \cdots$ は明らかに負の成分を持ってしまう．よって，このとき A の非対角成分は非負であることが分かる．

次に A の非対角成分が非負であると仮定する．このとき，$A+sI$ は十分大きな $s > 0$ に対して非負である．よって，任意の $t > 0$ に対して $e^{t(A+sI)} = I + t(A+sI) + t^2(A+sI)^2/2! + \cdots$ は非負であり，したがって

$$e^{tA} = e^{-st}e^{t(A+sI)}$$

も非負であることが分かる．

□

定理A 2（Theorem 8.2 [10] 参照）

行列 A が指数的正であるための必要十分条件は A が指数的非負であり既約であることである．

（証明） 行列 A が指数的正であると仮定する．すなわち，任意の $t > 0$ に対して $e^{tA} = I + tA + t^2A^2/2! + \cdots$ が正であると仮定する．定理A 1 から A は非負行列である．もし A が既約でない，つまり可約であるとすると，任意の整数 $m > 0$ に対して A^m は可約であり，$e^{tA} = I + tA + t^2A^2/2! + \cdots$ がゼロになる成分を持ってしまう．したがって，A は既約である．

次に A が指数的非負であり既約であると仮定する．このとき，十分大きな $s > 0$ に対して $A + sI$ が非負で原始的な行列となる．そのため，十分大きな整数 $m > 0$ に対して $(A + sI)^m$ が正行列となる．よって，定理A 1 の証明と同様にして

$$e^{tA} = e^{-st}e^{t(A+sI)}$$

が正であることが分かる．

□

参考文献

[1] Berman, A., Neumann, M. and Stern, R. J.: *Nonnegative matrices in dynamic systems. Pure and Applied Mathematics (New York).* A Wiley-Interscience Publication. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1989.

[2] Berman, A. and 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] Caswell, H.: *Matrix Population Models, 2nd Ed.* Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2001.

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

[5] Fonda, A.: Uniformly persistent semidynamical systems. *Proc. Amer. Math. Soc.* **104** (1988), 111–116.

[6] Gantmacher, F. R.: *The theory of matrices. Vol. 1. Translated from the Russian by K. A. Hirsch. Reprint of the 1959 translation.* AMS Chelsea Publishing, Providence, RI, 1998.

[7] Lu, Z. and Takeuchi, Y: Global asymptotic behavior in single-species discrete diffusion systems. *J. Math. Biol.* **32** (1993), 67–77.

[8] Smith, H. L. and Waltman, P.: *The theory of the chemostat. Dynamics of microbial competition. Cambridge Studies in Mathematical Biology, 13.* Cambridge University Press, Cambridge, 1995. （邦訳：ハル・スミス，ポール・ウォルトマン著,『微生物の力学系：ケモスタット理論を通して』，竹内康博監訳，日本評論社，２００４）

[9] Thieme, H. R.: *Mathematics in population biology. Princeton Series in Theoretical and Computational Biology.* Princeton University Press, Princeton, NJ, 2003.

[10] Varga, R. S.: *Matrix iterative analysis. Second revised and expanded edition.* Springer Series in Computational Mathematics, 27. Springer-Verlag, Berlin, 2000.