数理解析研究所講究録 1445 巻 2005 年 67-77

A note on permanence of structured population models and instability of the origin[1]

構造化個体群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)
Faculty of Mathematics, Kyushu University
平成 17 年 5 月 23 日

1 序

本稿では，構造化個体群モデル (structured population model) のパーマネンスについて考える．構造化個体群モデルとは個体が持つ様々な特性が個体群内で不均一であることに着目したモデルである．例えば，ある個体群を構成する個体の中には，大人もいれば子供もおり，オスもいればメスもいる．これらの個体はそれぞれ異なった性質（例えば出生率や死亡率）を持っており，これらの構成頻度は個体群動態に大きな影響を与える．そのため，本研究では，構造を考慮することが個体群動態，特にパーマネンスに対してどのような影響を与えるのかを明らかにする．

構造化個体群モデルは様々な方程式系によって記述されている（例えば，常微分方程式，差分方程式，偏微分方程式，関数微分方程式）．本研究では次の常微分方程式系によって記述される構造化個体群モデルについて考える：

$$\dot{\mathbf{x}} = A_{\mathbf{x}}\mathbf{x}. \tag{1}$$

ここで，$\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_n)^\top$ であり，$A_{\mathbf{x}}$ は $n \times n$ 行列値関数である．ベクトル $\mathbf{x}$ の各要素は生物の個体数（または個体群密度）を表している．x_i は，例えば発育段階構造モデルであれば i 番目の発育段階の個体数であり，パッチ状空間構造モデルであれば i 番目のパッチの個体数を表している．以下では x_i を i 番目のクラスの個体数と呼ぶことにする．

方程式(1) の枠組みに当てはまる構造化個体群モデルを２つ紹介する．１つ目のモデルはパッチ状の空間構造を考慮したモデルである（e.g., [15] 参照）．

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

ここで，$g_i : \mathbb{R}_+ \to \mathbb{R}$ は連続的微分可能であり，$\mu_{ij} > 0$ である．この方程式(2) では，単一種からなる個体群が n 個のパッチ状の生息域に分布しており，x_i は i 番目のパッチの個体群密度である．

２つ目のモデルは発育段階構造を考慮したモデルである（e.g., [18] 参照）．

$$\begin{cases} \dot{L} = \beta(L,A)A - \mu(L,A)L - f(L,A)L, \\ \dot{A} = f(L,A) - \alpha(L,A)A. \end{cases} \tag{3}$$

[1]This research was partially supported by the Ministry of Education, Science, Sports and Culture, Grant-in-Aid for Young Scientists (B), 17740060, 2005 and 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.

ここで，$\beta, \mu, f, \alpha : \mathbb{R}^2_+ \to (0, +\infty)$ は連続的微分可能な関数である．この方程式(3) は単一種からなる個体群を幼生と成体に分けて考えたモデルであり，L と A はそれぞれ幼生と成体の個体群密度である．

これら具体的な構造化個体群モデルに関して次のことが分かっている（[15, 18] 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(3) および(2) は（非負錘の内部に前方不変なコンパクト集合が存在し，ゼロでない非負の点から出発した解はすべてそのコンパクト集合に入るという意味で）パーマネンスである．

この結果は構造を考慮していない個体群モデルの結果と一致する．つまり，構造を持たない単一種の個体群動態は次の 1 次元の常微分方程式

$$\dot{x} = f(x)x, \qquad f : \mathbb{R}_+ \to \mathbb{R}$$

によって記述され，原点 $x = 0$ が不安定であれば正の解軌道のオメガ極限集合は原点を含むことはない．本研究では，この結果を構造を持った場合に拡張し，行列 $A_{\mathbf{x}}$ がどのような条件を満たせば『原点の不安定性が(1) のパーマネンスを意味する』のかを調べる．

次の節ではパーマネンスを定義し，(1) が満たすべき仮定について述べる．第 3 節では，本研究の結果を述べ，第 4 節でその結果を具体的な構造化個体群モデルに対して応用する．このとき，行列 $A_{\mathbf{x}}$ が既約な場合だけでなく可約な場合に対しても応用する．最後の節では今後の課題について述べる．

2 定義と仮定

本研究では単一種の個体群動態について考える．そのため，方程式(1) の各変数 x_i はすべて同一種に属する個体の数である．このことから，原点 $\mathbf{0}$ が考えている生物種の絶滅状態に対応することが分かる．以下では原点だけから成る集合の記号として $O := \{\mathbf{0}\}$ を使う．

定義 1 (パーマネンス). 初期値に依存しない定数 $\delta > 0$ が存在して，任意の初期値 $\mathbf{x}(0) \in \mathbb{R}^n_+ \backslash O$ に対して解 $\{\mathbf{x}(t)\}_{t \geq 0}$ が

$$\delta \leq \liminf_{t \to \infty} x_i(t) \leq \limsup_{t \to \infty} x_i(t) \leq \frac{1}{\delta}, \quad i = 1, 2, \ldots, n$$

を満たすとき，系はパーマネンスであるという．

注意：我々のモデル(1) は特殊な場合として Lotka-Volterra 方程式を含んでいる．しかし，本稿で興味があるのは Lotka-Volterra 方程式が扱っているような多種の種間相互作用ではなく，構造を持った単一種の個体群動態である．そのため，パーマネンスの定義において $\mathrm{int}\mathbb{R}^n_+$ から出発した解軌道だけでなく，原点 $\mathbf{0}$ を除く $\mathbb{R}^n_+$ の境界上から出発した解軌道についても考えている．これは，いま扱っている単一種の絶滅状態は原点に対応するからである．また，単一種の存続可能性だけに着目するのであれば，総個体数 $\sum_{i=1}^n x_i(t)$ がある正の値 $\delta > 0$ より大きくなれば十分であるが，第 3 節で述べるように，総個体数がある正の値よりも大きくなれば，各クラスの個体数もある正の値より大きくなることが保証される．そのため，上記のようにパーマネンスを定義した．以下では，上で定義したパーマネンスを，総個体数に着目した存続可能性（p パーマネンス）と区別するために，c パーマネンスと呼ぶこともある．

方程式(1) に対して次のことを仮定する：

(H1): 系(1) の解は一意で初期値に対して連続である；

(H2): $a_{ij}(\mathbf{x})$, $i \neq j$, の符号 $(-, 0, +)$ は $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ で変わらない．つまり，任意の $\mathbf{x} \in \mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に対して $\mathrm{sign}(a_{ij}(\mathbf{x})) = \mathrm{sign}(a_{ij}(\mathbf{0}))$, $i \neq j$ が成り立つ；

(H3): A_0 は指数的非負行列である．つまり，$a_{ij}(\mathbf{0}) \geq 0$, $i \neq j$ である；

(H4): 系(1) は散逸的（解が一様終局有界）である．

仮定 (H1) は数学的な必要性から仮定されており，行列の各要素 $a_{ij}(\mathbf{x})$ が連続的微分可能であれば十分である．仮定 (H2) はクラス間の相互作用の仕方が個体群密度によって変化しないことを意味している．例えば，個体群密度ベクトルが $\mathbf{x}$ のとき，クラス j の個体がクラス i の個体を捕食（共食い）しているのであれば $a_{ij}(\mathbf{x}) < 0$ となるが，仮定 (H2) は $\mathbf{x}$ が変化したとき，捕食量は変化しうるが捕食関係が逆転するようなことはないことを保証している．仮定 (H3) は以下のように解軌道の非負性を保証している：

命題 2. (H1) と (H2) を仮定する．このとき，系(1) のダイナミクスの下で $\mathbb{R}^n_+$ が正不変になるための必要十分条件は (H3) が成り立つことである．

Proof. (H3) が成り立っているとする．$f_i(\mathbf{x}) = (A_{\mathbf{x}}\mathbf{x})_i$, $i = 1, 2, \ldots, n$, とおく．$\mathbf{y} \geq 0$ かつ $y_i = 0$ のとき，仮定 (H2) から $\mathrm{sign}(a_{ij}(\mathbf{y})) = \mathrm{sign}(a_{ij}(\mathbf{0}))$, $i \neq j$, である．よって，$f(\mathbf{y}) = \sum_{j \neq i} a_{ij}(\mathbf{y})y_j \geq 0$ であることが分かり，Proposition B.7[17] より，$\mathbb{R}^n_+$ は正不変である．

次に，(H3) が成り立っていないとする．つまり，$k \neq l$ を満たすある k と l に対して，$a_{kl}(\mathbf{0}) < 0$ であるとする．このとき，仮定 (H2) から $y_l > 0$ かつ $y_i = 0$, $i \neq l$ を満たす点 $\mathbf{y}$ を選ぶと，$f_k(\mathbf{y}) = a_{kl}(\mathbf{y})y_l < 0$ となる．つまり，点 $\mathbf{y}$ を初期値に選ぶとその解は $\mathbb{R}^n_+$ の外に出てしまい，$\mathbb{R}^n_+$ が正不変でないことが分かる． □

仮定 (H4) 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．

3 結果

本節では前節で導入した仮定 (H1)-(H4) の下で得られた結果について述べる．以下では，行列 A が実部正の固有値を持つとき，それは不安定であるということにする．原点 $\mathbf{0}$ は平衡点であるので，A_0 は方程式(1) の原点におけるヤコビ行列に対応する．そのため，A_0 が不安定であるとは，原点が不安定であることを意味する．

定理 3. (H1)-(H4) を仮定する．A_0 が既約で不安定であれば系(1) の解は次の性質を持つ：初期値に依存しない定数 $\delta > 0$ が存在して，任意の初期値 $\mathbf{x}(0) \in \mathbb{R}^n_+ \backslash O$ に対して解 $\{\mathbf{x}(t)\}_{t \geq 0}$ が

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

を満たす．

解がこの定理のような性質を持つとき，つまり，十分時間が経過した後，総個体数がある正の区間に留まるとき，系が p パーマネンスであるいうことにする．

Proof. 証明の概略を述べる．仮定 (H4) から系(1) 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_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支配的な固有値 $\lambda \in \mathbb{R}$ が存在する．さらに，A_0 は $A_0^\top \mathbf{w} = \lambda \mathbf{w}$ 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，Hutson の定理を適用すると，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． □

定理 4. (H1)-(H4) を仮定する．A_0 が既約なとき，系(1) が c パーマネンスであるための必要十分条件は系(1) が p パーマネンスであることである．

Proof. 証明の概略を述べる．系が p パーマネンスであるとする．このとき，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(1) 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 [9] 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(1) は c パーマネンスである．

系(1) 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． □

以下では A_0 が既約でない場合に焦点を当てる．

定理 5. 仮定 (H1)-(H4) を仮定する．グラフ $G(A_0)$ は頂点 j から k への直接的な経路を持つと仮定する（つまり $a_{kj}(\mathbf{0}) > 0$ を仮定する）．さらに，ある定数 $\delta_j > 0$ が存在して，$x_j(0) > 0$ を満たす任意の解 $\{\mathbf{x}(t)\}_{t \geq 0}$ が $\liminf_{t\to\infty} x_j(t) \geq \delta_j$ を満たすとする．このとき，ある定数 $\delta_k > 0$ が存在して，$x_j(0) > 0$ を満たす任意の解軌道に対して

$$\liminf_{t\to\infty} x_k(t) \geq \delta_k$$

が成り立つ．

Proof. 証明の概略を述べる．$S_j := \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^n : x_j = 0\}$ と定義する．仮定から，ある正不変なコンパクト集合 $X_j \subset X_p \backslash S_j$ が存在して任意の $\mathbf{x} \in X_p \backslash S_j$ に対して $\gamma^+(\mathbf{x}) \cup X_j \neq \emptyset$ が成り立つ．

以下では，X_j 内の解軌道に注目する．$S_k := \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^n : x_k = 0\}$ と定義し，$S_k \cap X_j$ から出発した任意の軌道は $X_j \backslash S_k$ に入りそこに留まることを示す．任意の $\mathbf{x} \in S_k \cap X_j$ に対して

$\dot{x}_k = (A_{\mathbf{x}}\mathbf{x})_k \geq a_{kj}x_j > 0$ であるから，任意の $\mathbf{x} \in S_k \cap X_j$ に対して $\gamma^+(\mathbf{x}) \cap X_j \backslash S_k$ である．よって Corollary 1 [9] を適用すると，S_k が一様リペラーであることが示せる． □

上の定理からあるクラスの個体群密度が終局的にある正の値よりも大きくなれば，そのクラスとつながっているクラスの個体群密度も終局的にある正の値よりも大きくなることが分かった．そこで，以下では，ある一部分のクラスの個体群密度が終局的にある正の値よりも大きくなるための条件を示す．

記号を導入する．$I \subset \{1, 2, \ldots, n\}$ を指数の集合とする．I^c はその補集合，つまり $I^c := \{1, 2, \ldots, n\} \backslash I$ とする．$O_I := \{\mathbf{x} \in \mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+ : x_i = 0 \text{ for all } i \in I\}$ とする．さらに，$A^{(I)}$ は a_{ij}, $i, j \in I$ から成る A の主小行列とする．

定理 6. (H1)-(H4) を仮定する．$\Omega(O_I) = O$ であるとし，I^c から I へは直接的な経路はないとする．このとき，$A_{\mathbf{0}}^{(I)}$ が既約で不安定であれば，系(1) は I に関してパーマネンスである．つまり，初期値に依存しない定数 $\delta > 0$ が存在して，任意の初期値 $\mathbf{x}(0) \in \mathbb{R}^n_+ \backslash O_I$ に対して解 $\{\mathbf{x}(t)\}_{t \geq 0}$ が

$$\delta \leq \liminf_{t \to \infty} x_i(t) \leq \limsup_{t \to \infty} x_i(t) \leq \frac{1}{\delta}, \qquad i \in I$$

を満たす．

Proof. 証明の概要を述べる．平均リアプノフ関数を用いて，O_I が一様リペラーであることを示す．いま $A_{\mathbf{0}}^{(I)}$ は既約で不安定であるから，Perron-Frobenius の定理を適用すると，$A_{\mathbf{0}}^{(I)}$ 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支配的な固有値 $\lambda \in \mathbb{R}$ が存在する．さらに，$A_{\mathbf{0}}^{(I)}$ は $(A_{\mathbf{0}}^{(I)})^\top \mathbf{w} = \lambda \mathbf{w}$ 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 $P(\mathbf{x}) = \sum_{i \in I} w_i x_i$ が O_I 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，Hutson の定理を適用すると，O_I が一様リペラーであることが示せる． □

注意: この定理において重要な仮定は，$\Omega(O_I) = O$ と I^c から I へは直接的な経路がないということである．I^c から I へ経路が存在しないため，I^c は I に影響を与えない．そのため，O_I は不変集合となっている．また，$\Omega(O_I) = O$ ということは I^c に属するクラスの個体だけではそのクラスを維持できないことを意味している．

上の定理と同様の手法を使い，次の定理を証明することができる：

定理 7. (H1)-(H4) を仮定する．任意の $\mathbf{x} \in O_I$ に対して $A_{\mathbf{x}}^{(I)} = A_{\mathbf{0}}^{(I)}$ であり，I^c から I への経路はないとする．このとき，$A_{\mathbf{0}}^{(I)}$ が既約で不安定であれば，系(1) は I に関してパーマネンスである．

注意: この定理において重要な仮定は，任意の $\mathbf{x} \in O_I$ に対して $A_{\mathbf{x}}^{(I)} = A_{\mathbf{0}}^{(I)}$ であることと I^c から I へは直接的な経路がないということである．I^c から I へ経路が存在しないため，I^c は I に影響を与えない．そのため，O_I は不変集合となっている．また，任意の $\mathbf{x} \in O_I$ に対して $A_{\mathbf{x}}^{(I)} = A_{\mathbf{0}}^{(I)}$ であるためには，I^c に属するクラスが I に属するクラスの個体群動態に影響を与えなければ十分である．

4 応用

本節では，前節で得られた結果を具体的なモデルに応用する．第1節で紹介したパッチ状空間構造モデル(2) および発育段階構造モデル(3) について考える．これらのモデルはいくつかの関数を含んでいたが，それらがすべて連続的微分可能であり生物学的に妥当な仮定を満たしていれば仮定 (H1)-(H4) が成り立つことが分かる．また(3) の場合，行列 A_0 は明らかに既約であるし，(2) の場合も，行列 $D=(\mu_{ij})$ が既約であれば A_0 も既約となる．そのため，定理3を適用することができ，従来知られていたように，原点の不安定性が系のパーマネンスを意味することが分かる．

A_0 が可約な場合について考えてみる．パッチ状空間構造モデル(2) の場合，パッチの結合を決める行列 D が可約であれば，A_0 も可約となる．この場合，定理7が適用できる可能性がある．なぜなら，まずパッチを既約になるもの同士で集め $I_1, I_2, \dots, I_m$ とする．パッチ状空間構造モデル(2) においては，各パッチ内の密度依存は他のパッチの個体群密度に依存しない．そのため，任意の $\mathbf{x} \in O_{I_i}$ に対して $A_{\mathbf{x}}^{(I_i)} = A_0^{(I_i)}$ が成り立っていることが分かる．よって，$A_0^{(I_1)}, A_0^{(I_2)}, \dots, A_0^{(I_m)}$ の中から不安定なものを見つけ出せば，その行列に対応するパッチは定理7から存続することが分かり，定理5からそのパッチからの経路を持つパッチ内の個体群も存続することが分かる．

発育段階構造モデルにおいては，例えば次のように繁殖不可能な上位層を導入すると A_0 は可約になる：

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dot{L} &=& \beta(L,A,S)A - \mu_L(L,A,S)L - f_L(L,A,S)L, \\ \dot{A} &=& f_L(L,A,S)L - \mu_A(L,A,S)A - f_A(L,A,S)A, \\ \dot{S} &=& f_A(L,A,S)A - \mu_S(L,A,S)S. \end{array}\right. \tag{4}$$

この場合，定理6が適用できる．なぜなら，ステージ S の個体だけでは個体群を維持することができないので，$I=\{L,A\}, I^c=\{S\}$ とすると $\Omega(O_I)=O$ となるからである．ステージ S の個体は新しい個体を作り出すことはできないが，ステージ L と A の個体に正又は負の影響を与えることができることに注意しよう．つまり，関数 μ_i, f_i によって，ステージ S の個体はステージ L, A の個体を捕食（共食い）したり手助けしたりしている状況を作り出すことができる．

5 まとめと今後の課題

本稿では常微分方程式に従う構造化個体群モデルのパーマネンスについて調べた．その結果，モデルがある意味で既約であれば，原点の不安定性がモデルのパーマネンスを意味することが分かった．また，可約の場合でも，発育段階構造モデルやパッチ状空間構造モデルの場合には，部分システムの原点の不安定性を調べることにより，系のパーマネンスについて議論できることが分かった．つまり，これらの系のパーマネンスの問題は原点の安定性の問題に帰着できることが分かった．構造化個体群モデルにおいては原点の安定性は基本再生産数が1より大きいか小さいかによって特徴付けられることが多い．そのため，本研究の結果が応用可能な系のパーマネンスに関しては，基本再生産数を求めることが今後の課題である．

本稿では単一種からなる構造化個体群モデルについて考えたが，複数種からなる構造化個体群モデルも方程式(1) の枠組みに当てはまる．最も典型的な例は Lotka-Volterra 方程式であ

る．しかし，Lotka-Volterra 方程式のようにモデルが複数種から成る場合には，行列 A_0 は既約にならず，その上連結になることもない．なぜなら，ある生物種の存在が個体数ゼロの他の生物種の個体数を増加させることはないからである．このように，行列 A_0 が連結にならないモデルは Lotka-Volterra 方程式だけでなく，感染症や免疫系のモデルにも見られる特徴であり，今後このような連結でない構造化個体群モデルに対しての応用を考える必要がある．また，感染症モデルの多くは仮定 (H2) を満たさないため，今後この仮定が成り立たない構造化個体群モデルのパーマネンスについても考える必要がある．

我々の仮定の下では，原点の不安定性は(1) のパーマネンスを意味することが分かった．原点が不安定であれば，モデルは内部平衡点を持つことが多い．実際，パーマネンスな系は内部平衡点を持つことが知られている [12]．また，原点が安定な場合でも密度依存によっては内部平衡点が存在することがあり，このような内部平衡点は感染症モデルにおいては重要な意味を持っている．そのため，原点の安定性と内部平衡点の存在との関係を明らかにすることは重要である．例えば，原点の局所安定性が大域安定性を意味するためには行列 $A_{\mathbf{x}}$ がどのような特徴を持てば良いのかを明らかにすることは今後の課題である．

定理4では c パーマネンスと p パーマネンスが同値になるための条件を明らかにした．その一方で，p パーマネンスであるが c パーマネンスではない系が注目されている．そのような系においては，総個体数は正であり続けるが，各クラスの個体数がゼロになるような同期軌道と呼ばれる解が存在する．差分方程式に従う構造化個体群モデルにおいてはこのような解軌道はしばしば見られるが [5, 7, 8, 14, 16, 20]，定理 4 は常微分方程式モデルが同期軌道を持たないための条件を与えている．同じ連続時間モデルでも時間遅れを含む関数微分方程式の場合には同期軌道の存在が知られており [6]，同期軌道とモデルの構造との関係を明らかにすることは今後の課題である．

付録A

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, 4, 10, 17, 18, 19] を参照せよ．特に指数的非負行列については [1, 19] が詳しい．[17, 18] の付録にも指数的非負行列についてまとめられている．

定理 8 (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 9 (Theorem 8.2 [19] 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．

Proof. 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 $\mathrm{e}^{tA}=I+tA+t^2A^2/2!+\cdots$ 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 $\mathrm{e}^{tA}=I+tA+\cdots$ 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 $\mathrm{e}^{t(A+sI)}=I+t(A+sI)+t^2(A+sI)^2/2!+\cdots$ は非負であり，したがって

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

も非負であることが分かる. □

定理 10 (Theorem 8.2 [19] 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.

Proof. 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 9 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 9 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. □

付録B

この付録では Hutson の定理を紹介する. この定理は距離空間 X 上の半力学系 $(X,\mathbb{R}_+,\pi)$ について考えている.

定理 11 (Hutson の定理). *Assume that X is compact and that S is a compact subset of X with empty interior. Let S and $X\backslash S$ be forward invariant. Suppose that there is a continuous function $P:X\to\mathbb{R}_+$ which satisfies the following conditions:* (a) $P(x)=0$ *if and only if* $x\in S$; (b) $\beta(x)>1$ *for all* $x\in\Omega(S)$; (c) $\beta(x)>0$ *for all* $x\in S$, *where*

$$\beta(x)=\sup_{t>0}\liminf_{\substack{y\to x\\ y\in X\backslash S}}\frac{P(\pi(y,t))}{P(y)}.$$

Then there is a compact absorbing set M with $M\cap S=\emptyset$.

Proof. For $x\in X$ and $t\geq 0$ define

$$\alpha(t,x)=\begin{cases} P(\pi(x,t))/P(x) & (x\in X\backslash S)\\ \liminf\limits_{\substack{y\to x\\ y\in X\backslash S}} P(\pi(y,t))/P(y) & (x\in S).\end{cases}$$

Then, for $t,t'>0$ and $x\in X$,

$$\begin{aligned}\alpha(t+t',x) &= \liminf_{\substack{y\to x\\ y\in X\backslash S}}\frac{P(\pi(y,t+t'))}{P(\pi(y,t))}\frac{P(\pi(y,t))}{P(y)}\\ &\geq \alpha(t,x)\alpha(t',\pi(x,t)),\end{aligned}$$

and therefore for any $t_i>0$ $(i=1,2,\ldots,k)$

$$\alpha(t_1+\cdots+t_k,x)\geq\alpha(t_1,x)\alpha(t_2,\pi(x,t_1))\cdots\alpha(t_k,\pi(x,t_1+\ldots+t_{k-1})). \tag{5}$$

We claim that for any $T > 0$ and $x \in S$ there is a $t^* \geq T$ such that $\alpha(t^*, x) > 0$. For $h > 0$, $t > 0$ set

$$U_0(h,t) = \{x : \alpha(t,x) > h\}.$$

Since $\alpha(t, \cdot)$ is lower semi-cotinuous, each $U_0(h,t)$ is open, and clearly $U_0(h_1,t) \supset U_0(h_2,t)$ if $h_1 < h_2$. By the condition (c)

$$S \subset \bigcup_{h>0,t>0} U_0(h,t),$$

and since S is compact, there is an $\overline{h}_0 > 0$ and a finite set $G_0 \subset (0,\infty)$ such that

$$S \subset \bigcup_{t \in G_0} U(\overline{h}_0, t).$$

Let $\widetilde{t} = \min G_0$. Then for any $T > 0$ and $x \in S$, there is a $t_1 \geq \widetilde{t}$ such that $\alpha(t_1, x) > 0$, and $t_i \geq \widetilde{t}$ can be chosen inductively so that $\alpha(t_i, \pi(x, t_1 + \cdots + t_{i-1})) > 0$. Therefore, (5) implies that $\alpha(t_0 + \cdots + t_n, x) > 0$ for some n such that $t_0 + \cdots t_n \geq T$. This proves the claim.

We next show that $\beta(x) > 1$ holds for all $x \in S$. For $h > 0$ and $t > 0$ set

$$U_1(h,t) = \{x : \alpha(t,x) > 1 + h\}.$$

Since $\Omega(S)$ is compact, from the same argument used above, there is an $\overline{h}_1 > 0$ and a finite set $G_1 \subset (0,\infty)$ such that

$$\Omega(S) \subset \bigcup_{t \in G_1} U_1(\overline{h}_1, t) := W_1.$$

By what was prooved above, and from the definition of $\Omega(x)$, there is a $t^* > 0$ such that $\pi(x,t) \in W_1$ for all $t \geq t^*$ and $\alpha(t^*, x) = \eta > 0$. Choose n such that $(1 + \overline{h}_1)^n \eta > 1$. Take inductively $t_i \in G_1$ such that $\pi(x, t^*) \in U_1(\overline{h}_1, t_1)$, $\ldots$, $\pi(t^* + t_1 + \cdots + t_{n-1}) \in U_1(\overline{h}_1, t_n)$. It follows from (5) that

$$\alpha(t^* + t_1 + \cdots + t_n, x) \geq (1 + \overline{h}_1)^n \eta > 1,$$

which prooves the assertion.

Since S is compact, we can repeat the covering argument. Hence, there is an $\overline{h}_2 > 0$ and a finite set $G_2 \subset (0,\infty)$ such that

$$S \subset \bigcup_{t \in G_2} U_1(\overline{h}_2, t) := W_2.$$

Since W_2 is open, there is a closed neighborhood V of S with $V \subset W_2$. Suppose that $\pi(x,t) \in V$ for some $x \in X \backslash S$ and all $t \geq 0$. Then there is a infinite sequence $\{t_i\}$ such that $t_i \in G_2$ and $x \in U_1(\overline{h}_2, t_1)$, $\ldots$, $\pi(x, t_1 + \cdots + t_{i-1}) \in U_1(\overline{h}_2, t_i)$. Then from (5)

$$\alpha(t_1 + \cdots + t_n, x) \geq (1 + \overline{h}_2)^n.$$

Hence

$$P(\pi(x, t_1 + \cdots + t_n)) \geq (1 + \overline{h}_2)^n P(x),$$

which contradicts boundednes of P. Therefore, $\gamma_+(x) \cap (X \backslash V)$ holds for every $x \in V \backslash S$. Then Lemma 2.1 [11] completes the proof. □

注意 1：Hutson (1984) は Corollary 2.3 [11] において "$\beta(x) = \sup_{t \geq 0} \cdots$" として同様の結論を主張した．しかし，その場合，条件 (b) が成り立てば (c) が無条件で成り立ってしまう．実際，Corollary 2.3 [11] の証明は不十分であった．その後，Butron and Hutson (1989) は Theorem 2.1 [3] において "$\beta(x) = \sup_{t \geq 1} \cdots$" と定理の仮定を修正した．Hutson and Schmitt (1992) は Theorem 2.17 [13] において "$\beta(x) = \sup_{t > 0} \cdots$" とすれば十分であることを証明した．上記の Hutson の定理の証明では，前半部分で Theorem 2.17 [13] と異なる証明方法を用いた．
注意 2：Hutson の定理が述べられている有用な文献は以下である：Hutson (1984), Butron and Hutson (1989), Hutson and Schmitt (1992),

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] Burton, T. and Hutson, V.: Repellers in systems with infinite delay. *J. Math. Anal. Appl.* **137** (1989), no. 1, 240–263.

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

[5] Cushing, J. M. and Li, L.: Intra-specific competition and density dependent juvenile growth, *Bulletin of Mathematical Biology,* **54** (1992), 503–519.

[6] Cushing, J. M.: Oscillations in age-structured population models with an Allee effect. *J. Comput. Appl. Math.* **52** (1994), no. 1-3, 71–80.

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

[8] 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.

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

[10] 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.

[11] Hutson, V.: A theorem on average Liapunov functions. *Monatsh. Math.* **98** (1984), no. 4, 267–275.

[12] Hutson, V.: The existence of an equilibrium for permanent systems. *Rocky Mountain J. Math.* **20** (1990), no. 4, 1033–1040.

[13] Hutson, V. and Schmitt, K.: Permanence and the dynamics of biological systems. *Math. Biosci.* **111** (1992), no. 1, 1–71.

[14] Kon, R.: Non-existence of synchronous orbits and class coexistence in matrix population models, preprint.

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

[16] Mjølhus, E., Wikan, A. and Solberg, T.: On synchronization in semelparous populations, *J. Math. Biol.* DOI: 10.1007/s00285-004-0275-5.

[17] 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)

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

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

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