

生活環共鳴によって起こる個体群振動
— 構造化生態系モデルの構造と安定性の関係 —

Population cycles caused by life cycle resonances

* 今隆助

* 明治大学先端数理科学インスティテュート

*Ryusuke KON

* Meiji Institute for Advanced Study of Mathematical Sciences,
Meiji University, 1-1-1 Higashimita, Tamaku, Kawasaki 214-8571, Japan
ryusuke.kon@gmail.com

1 はじめに

昆虫の大発生や絶滅のような、自然界の個体数変動のパターンを説明するための理論を構築することは、生態学における重要な目標の一つである。この目標達成のための1つのアプローチとして、微分方程式や差分方程式のような力学系を用いた研究は重要な役割を担っており、これまでも重要な貢献をしてきた。例えば、Lotka-Volterra 方程式は生物の個体数変動を記述する最も基本的で重要な微分方程式であり、これまでこの方程式に対して一般的な数学理論が構築され (e.g., Hofbauer and Sigmund [4]), 自然界のパターンを説明するために応用されてきた (e.g., Neutel et al. [7])。複数種の相互作用を考えた個体群モデル (Population Model) を生態系モデル (Ecosystem Model) と呼ぶが、Lotka-Volterra 方程式

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (1)$$

のような古典的な生態系モデルでは各生物種の種内構造が無視されている。このことは、Lotka-Volterra 方程式における各生物種の状態が唯一の変数 (例えば x_i) によって表現され、その変数が時刻だけに依存していることから分かる。つまり、各生物種の空間分布や年齢分布などは無視されており、同一種の個体は全て同じ繁殖率を持ち、同じ死亡率を持つと仮定されている。この仮定は、容易に分かるように、多くの生物に対して当てはまらない。例えば昆虫であれば、同一種の個体でも、成虫は繁殖するが卵・幼虫・蛹は繁殖しないためである。このように、これまで生物の個体数変動のパターンを説明するために研究されてきた生態系モデルの多くは、種内構造を無視しているため、種内構造が個体数変動に決定的な影響を及ぼす場合には現象の本質を捉えることが出来ない。例えば、Cushing et al. [2] はある甲虫の個体群を幼虫、蛹、成虫にグループ分けした単一種の個体群モデルを使い、精度の良いモデリングには種内構造を考慮することが重要であることを示している。生態系モデルにおいても種内構造が重要な役割を担うであろうことは想像に難く無い。以後、種内構造を持つ生態系モデルを構造化生態系モデル (Structured Ecosystem Model) と呼ぶことにする。いくつかの先行研究において、これまでも構造化生態系モデルは研究されてきた。しかしながら、種内構造を考慮することにより、モデルが複雑になるため、数学的な解析が困難になっている。そこで本研究では、semelparous な離散的年齢構造を持つ生態系モデルのダイナミクスが Lotka-Volterra 方程式によって近似できるという性質を使い、個体群の内部構造と種間相互作用が相互に絡み合うことにより生態系の動態がどのように影響を受けるのかを考察する。

2 ある対称性を持つ Lotka-Volterra 方程式

N 種類の生物からなる生態系の個体群動態を考える。種 i は n_i 個の年齢クラスを持ち、semelparous な生活史を持つとする。このような個体群のダイナミクスは、各生物種の基本再生産数が十分 1 に近いとき、内的自然増加率と相互作用行列のペア (r, A) が次の条件 (S) を満たす Lotka-Volterra 方程式 (1) によって近似できることが知られている ([5] 参照) :

(S) : $n = n_1 + n_2 + \cdots + n_N$ を満たす $n_1, n_2, \dots, n_N \in \mathbb{N}$ と定数 $s_1, s_2, \dots, s_N \in \mathbb{R}$ が存在して,

$$\mathbf{r} = \underbrace{(s_1, s_1, \dots, s_1)}_{n_1}, \underbrace{(s_2, s_2, \dots, s_2)}_{n_2}, \dots, \underbrace{(s_N, s_N, \dots, s_N)}_{n_N}^\top$$

を満たす. さらに $n \times n$ 行列 K が存在して,

$$A = K + P^{-1}KP + \cdots + P^{-m+1}KP^{m-1}$$

を満たす. ただし,

$$P = \text{diag}(L\underbrace{[1, 1, \dots, 1]}_{n_1}, L\underbrace{[1, 1, \dots, 1]}_{n_2}, \dots, L\underbrace{[1, 1, \dots, 1]}_{n_N}),$$

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

m は n_1, n_2, \dots, n_N の最小公倍数である.

このとき, Lotka-Volterra 方程式 (1) の変数

$$\mathbf{x} = \underbrace{(x_1, x_2, \dots, x_{n_1})}_{n_1}, \underbrace{(x_{n_1+1}, x_{n_1+2}, \dots, x_{n_1+n_2})}_{n_2}, \dots, \underbrace{(x_{n-n_N+1}, \dots, x_n)}_{n_N}^\top$$

の各ブロックが各生物種の個体群密度に対応する. 例えば, $(x_1, x_2, \dots, x_{n_1})^\top$ は種 1 の個体群密度を表し, このベクトルの各要素 x_i は種 1 の各コホートの個体群密度である. したがって, いま X_1, X_2, \dots, X_N を

$$X_1 = \sum_{j=1}^{n_1} x_j, X_2 = \sum_{j=1}^{n_2} x_{n_1+j}, \dots, X_N = \sum_{j=1}^{n_N} x_{n_1+n_2+\dots+n_{N-1}+j}$$

と定義すると, X_i は種 i の総個体群密度を表す.

行列 A を次のように, $N \times N$ のブロックに分ける:

$$A = \begin{pmatrix} A_{11} & A_{12} & \cdots & A_{1N} \\ A_{21} & A_{22} & \cdots & A_{2N} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ A_{N1} & A_{N2} & \cdots & A_{NN} \end{pmatrix}.$$

ここで A_{ij} は $n_i \times n_j$ 行列である. 条件 (S) が成り立つとき, 行列 A は次を満たす.

命題 1. A が条件 (S) を満たすとき, 行列 $A_{11}, A_{22}, \dots, A_{NN}$ は巡回行列となる. さらに, n_i と n_j が互いに素なら, 定数 $\alpha_{ij}, \alpha_{ji} \in \mathbb{R}$ が存在し, $A_{ij} = \alpha_{ij}E, A_{ji} = \alpha_{ji}E$ が成り立つ. ここで, E はすべての要素が 1 の行列である.

証明. [6] の Lemma 6.1 と同様に証明できる. □

また, Lotka-Volterra 方程式 (1) の解は次のような対称性を持つ.

命題 2. (\mathbf{r}, A) が条件 (S) を満たすとき, $\mathbf{x}(t)$ が方程式 (1) の解なら, $P\mathbf{x}(t)$ も同じ方程式の解である.

証明. [6] の Lemma 3.2 と同様に証明できる. □

記号をいくつか導入する。集合 I_1, I_2, \dots, I_N を次のように定義する：

$$\begin{aligned} I_1 &= \{1, 2, \dots, n_1\}, \\ I_2 &= \{n_1 + 1, n_1 + 2, \dots, n_1 + n_2\}, \\ &\vdots \\ I_N &= \{n_1 + \dots + n_{N-1} + 1, n_1 + \dots + n_{N-1} + 2, \dots, n_1 + \dots + n_N\}. \end{aligned}$$

I_i は種 i に対する添字の集合である。さらに行列 $\bar{A} = (\bar{a}_{ij})$ を次のように定義する：

$$\bar{a}_{ij} = \frac{1}{n_i n_j} \sum_{k \in I_i, l \in I_j} a_{kl}.$$

このとき、行列 $\bar{A} = (\bar{a}_{ij})$ は平均的な種間相互作用を与える。そこで、 \bar{A} を平均相互作用行列と呼ぶ。 M_1, M_2, \dots, M_N を次のように定義する：

$$M_i = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^n : x_j = x_k, j, k \in I_i\}.$$

M_i 上では種 i の各コホートは一様に存在している。 P の定義から、 $PM_i = M_i$ が成り立つ。さらに $M = \bigcap_{i=1}^N M_i$ とすると、 M 上では全ての種の各コホートが一様に存在している。したがって、 $PM = M$ が成り立つ。

命題 3 (Proposition 4.1 [5]). (r, A) は条件 (S) を満たすとする。このとき、 M は方程式 (1) の前方不変な集合であり、 M 上の解は次の方程式を満たす：

$$\dot{X}_i = X_i \left(s_i + \sum_{j=1}^N \bar{a}_{ij} X_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, N. \quad (2)$$

この命題から、 M 上では生態系の個体群動態は $\mathbf{s} = (s_1, s_2, \dots, s_N)^\top$ と平均相互作用行列 \bar{A} のペア (\mathbf{s}, \bar{A}) だけによって決まる。しかし、 M の外では (\mathbf{s}, \bar{A}) だけによって決まるとは限らない。

3 構造化生態系モデルの構造と安定性

3.1 単一種系

条件 (S) を満たす Lotka-Volterra 方程式の種 1 だけからなる部分系を考える。つまり、 $x_{n_1+1} = x_{n_1+2} = \dots = x_n = 0$ の場合のダイナミクスを考える。このとき、方程式 (1) は次の n_1 次元 Lotka-Volterra 方程式に帰着する：

$$\dot{x}_i = x_i \left(s_1 + \sum_{j=1}^{n_1} a_{ij} x_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n_1. \quad (3)$$

この単一種系に対して、次の定理が成り立つ。

定理 4 (Hofbauer [3]). $s_1 > 0$ かつ $A_{11} < 0$ なら、(3) は正平衡点 $\bar{\mathbf{x}}$ を持つ。 $\bar{\mathbf{x}}$ は $\sigma(A_{11}) < 0$ のとき漸近安定で、 $\sigma(A_{11}) > 0$ のとき不安定である。さらに、 $\sigma(A_{11}) < 0$ なら、 $\bar{\mathbf{x}}$ は $\text{int} \mathbb{R}_+^{n_1}$ で大域漸近安定である。ここで $\sigma(A_{11})$ は行列 A_{11} のスペクトル上限 (spectral bound) である。

この定理は任意の種 i からなる単一種系でも成り立つ。したがって、 $\sigma(A_{ii}) < 0, i = 1, 2, \dots, N$ のとき、各生物種は隔離されたとき安定なダイナミクスを持つ。そこで、以下では、このような状況で種間相互作用を入れた時に、系全体が不安定化しうることを示す。

3.2 局所安定性

方程式 (1) の正平衡点を $\mathbf{x}^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)^\top > 0$ とすると

$$\mathbf{r} + A\mathbf{x}^* = \mathbf{0}$$

が成り立つ。したがって、 A が正則なら \mathbf{x}^* は一意に定まる。 (\mathbf{r}, A) が条件 (S) を満たすなら、命題 2 から一意に定まる正平衡点 \mathbf{x}^* は M 上になくなくてはならない。そのため、 $X_i^* = \sum_{j \in I_i} x_j^*$ とすると、この正平衡点は

$$\mathbf{x}^* = \left(\underbrace{\frac{X_1^*}{n_1}, \frac{X_1^*}{n_1}, \dots, \frac{X_1^*}{n_1}}_{n_1}, \underbrace{\frac{X_2^*}{n_2}, \frac{X_2^*}{n_2}, \dots, \frac{X_2^*}{n_2}}_{n_2}, \dots, \underbrace{\frac{X_N^*}{n_N}, \frac{X_N^*}{n_N}, \dots, \frac{X_N^*}{n_N}}_{n_N} \right)^\top$$

と書ける。命題 3 から、 $\mathbf{X}^* = (X_1^*, X_2^*, \dots, X_N^*)^\top$ は

$$\mathbf{s} + \bar{A}\mathbf{X}^* = \mathbf{0}$$

により求まる。

定理 5 (漸近安定性). (\mathbf{r}, A) は条件 (S) を満たし、各 A_{ii} は $A_{ii} \leq 0$ かつ $A_{ii} \neq 0$ を満たすとする。 n_1, n_2, \dots, n_N の各ペアが互いに素なら、Jacobi 行列 J が安定であるための必要十分条件は $\bar{J} = \text{diag}(\mathbf{X}^*)\bar{A}$ $A_{11}, A_{22}, \dots, A_{NN}$ がすべて安定であることである。

証明. 行列 A_{ii} は巡回行列だから、

$$A_{ii} = \begin{pmatrix} c_0^i & c_1^i & \cdots & c_{n_i-1}^i \\ c_{n_i-1}^i & c_0^i & \cdots & c_{n_i-2}^i \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ c_1^i & c_2^i & \cdots & c_0^i \end{pmatrix}$$

と書ける。固有方程式 $|J - \lambda I| = 0$ は次のように書き換えられる：

$$\begin{aligned} |J - \lambda I| &= |\text{diag}(\mathbf{x}^*)A - \lambda I| \\ &= \begin{vmatrix} \frac{X_1^*}{n_1} A_{11} - \lambda I & \frac{X_1^*}{n_1} \alpha_{11} E & \cdots & \frac{X_1^*}{n_1} \alpha_{1n} E \\ \frac{X_2^*}{n_2} \alpha_{21} E & \frac{X_2^*}{n_2} A_{22} - \lambda I & \cdots & \frac{X_2^*}{n_2} \alpha_{2n} E \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ \frac{X_N^*}{n_N} \alpha_{N1} E & \frac{X_N^*}{n_N} \alpha_{N2} E & \cdots & \frac{X_N^*}{n_N} A_{NN} - \lambda I \end{vmatrix} \\ &= |\bar{J} - \lambda I| |R_1 - \lambda I| |R_2 - \lambda I| \cdots |R_N - \lambda I|. \end{aligned}$$

ここで、 R_i は次の $(n_i - 1) \times (n_i - 1)$ 行列である：

$$R_i = \begin{pmatrix} c_0^i & c_1^i & \cdots & c_{n_i-2}^i \\ c_{n_i-2}^i & c_0^i & \cdots & c_{n_i-3}^i \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ c_1^i & c_2^i & \cdots & c_0^i \end{pmatrix} - c_{n_i-1}^i E.$$

また、 $|A_{ii} - \lambda I| = |\sum_{j=0}^{n_i-1} c_j^i - \lambda| |R_i - \lambda I|$ だから、 $A_{ii} \leq 0$ かつ $A_{ii} \neq 0$ であることに注意すると、 A_{ii} が安定であるための必要十分条件は R_i が安定になることである。□

この定理から、 n_1, n_2, \dots, n_N の各ペアが互いに素であり、各単一種系が安定なら、 (\mathbf{s}, \bar{A}) によって生態系の安定性が決まることが分かる。つまり、このとき、(1) と (2) の安定性が一致する。そのため、このとき年齢特異的な種間相互作用は生態系の安定性に影響を及ぼさないことが分かる。

一方, n_1, n_2, \dots, n_N の中に互いに素でないペアが存在するなら, たとえ各単一種系が安定であっても, (\mathbf{s}, \bar{A}) だけでは生態系の安定性は決定しない. このことは次の例から分かる.

$N = 2, n_1 = n_2 = 2$ とする. このとき n_1 と n_2 は互いに素ではない. いま

$$\mathbf{r} = (s_1, s_1, s_2, s_2)^\top, \quad A = \begin{pmatrix} -a_1 & -a_2 & -\alpha_1 & -\alpha_2 \\ -a_2 & -a_1 & -\alpha_2 & -\alpha_1 \\ -\beta_1 & -\beta_2 & -b_1 & -b_2 \\ -\beta_2 & -\beta_1 & -b_2 & -b_1 \end{pmatrix}$$

とすると, (\mathbf{r}, A) は条件 (S) を満たす. A_{11}, A_{22} は

$$A_{11} = \begin{pmatrix} -a_1 & -a_2 \\ -a_2 & -a_1 \end{pmatrix}, \quad A_{22} = \begin{pmatrix} -b_1 & -b_2 \\ -b_2 & -b_1 \end{pmatrix}$$

となる. $A_{11} < 0, A_{22} < 0$ と仮定する. つまり, 種内競争を仮定する. いま, 正平衡点 $\mathbf{x}^* = (x_1^*, x_2^*, x_3^*, x_4^*)^\top$ は $x_1^* = x_2^*, x_3^* = x_4^*$ を満たす. そのため, 正平衡点における Jacobi 行列 J は

$$J = \begin{pmatrix} -x_1^* a_1 & -x_1^* a_2 & -x_1^* \alpha_1 & -x_1^* \alpha_2 \\ -x_1^* a_2 & -x_1^* a_1 & -x_1^* \alpha_2 & -x_1^* \alpha_1 \\ -x_3^* \beta_1 & -x_3^* \beta_2 & -x_3^* b_1 & -x_3^* b_2 \\ -x_3^* \beta_2 & -x_3^* \beta_1 & -x_3^* b_2 & -x_3^* b_1 \end{pmatrix}$$

となる. 固有方程式は

$$|J - \lambda I| = |\text{diag}(x_1^* + x_2^*, x_3^* + x_4^*) \bar{A} - \lambda I| |J_1 - \lambda I| = 0$$

となる. ただし,

$$J_1 = \begin{pmatrix} x_1^* (-a_1 + a_2) & x_1^* (-\alpha_1 + \alpha_2) \\ x_3^* (-\beta_2 + \beta_1) & x_3^* (-b_1 + b_2) \end{pmatrix}$$

である. そのため, $\bar{J} = \text{diag}(\mathbf{X}^*) \bar{A}$ が安定なら J の安定性は J_1 によって決まる. J_1 が安定であるための必要十分条件は

$$\begin{aligned} \text{tr } J_1 &= x_1^* (-a_1 + a_2) + x_3^* (-b_1 + b_2) < 0, \\ \det J_1 &= x_1^* x_3^* \{ (-a_1 + a_2)(-b_1 + b_2) - (-\alpha_1 + \alpha_2)(-\beta_2 + \beta_1) \} > 0 \end{aligned}$$

である. A_{11} と A_{22} が安定であるための必要十分条件は, それぞれ $a_1 > a_2$ と $b_1 > b_2$ であるから, A_{11} と A_{22} が安定なら, $\text{tr } J_1 < 0$ は自動的に成り立つ. したがって, $a_1 > a_2, b_1 > b_2$ という条件のもとで $\det J_1 > 0$ が成り立てば, 年齢特異的な種間相互作用が生態系を不安定化するといえる. 実際, $-(-\alpha_1 + \alpha_2)(-\beta_2 + \beta_1)$ を十分大きくとればそのような状況を作れる.

3.3 大域安定性

(\mathbf{r}, A) が条件 (S) を満たす場合の (1) の大域安定について考える.

定義 6. $n \times n$ 行列 A が VL 安定であるとは, 定数 $d_i > 0$ が存在して, 任意の $\mathbf{x} \neq \mathbf{0}$ に対して

$$\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n d_i a_{ij} x_j < 0$$

が成り立つことをいう.

定理 7. A を巡回行列とする. このとき, A が安定であるための必要十分条件は A が VL 安定になることである.

証明. Lyapunov の定理から, A が VL 安定なら A が安定であることは明らかである. そこで, A が安定な $n \times n$ 行列であると仮定する. いま, A は巡回行列だから,

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

と書け, A の固有値 $\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1}$ は

$$\lambda_k = \sum_{j=0}^{n-1} c_j \omega^{jk}$$

と書ける. ただし, ω は 1 の n 乗根 $\omega = \exp(2\pi i/n)$ である. A は安定だから, $\operatorname{Re} \lambda_k < 0$ である. また,

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

となるから, $A + A^T$ も巡回行列である. したがって, $A + A^T$ の固有値 $\tilde{\lambda}_0, \tilde{\lambda}_1, \dots, \tilde{\lambda}_{n-1}$ は

$$\tilde{\lambda}_k = \sum_{j=0}^{n-1} (c_j + c_{n-j}) \omega^{jk}$$

となる. 仮定から

$$\operatorname{Re} \tilde{\lambda}_k = \operatorname{Re} \sum_{j=0}^{n-1} c_j \omega^{jk} + \operatorname{Re} \sum_{j=0}^{n-1} c_{n-j} \omega^{(n-j)k} < 0$$

となり, $A + A^T$ は負定値対称行列である. したがって, VL 安定である. \square

前節で得た漸近安定性の定理は次のように大域漸近安定性に拡張できる.

定理 8 (大域漸近安定性). A は条件 (S) を満たし, 各 A_{ii} は $A_{ii} \leq 0$ かつ $A_{ii} \neq 0$ を満たすとする. n_1, n_2, \dots, n_N の各ペアが互いに素なら, A が VL 安定であるための必要十分条件は $\bar{A}, A_{11}, A_{22}, \dots, A_{NN}$ がすべて VL 安定であることである.

証明. 対角行列 D を

$$D = \operatorname{diag}(\underbrace{d_1, d_1, \dots, d_1}_{n_1}, \underbrace{d_2, d_2, \dots, d_2}_{n_2}, \dots, \underbrace{d_N, d_N, \dots, d_N}_{n_N})$$

とする. いま $DA + A^T D$ の対角ブロック $d_i(A_{ii} + A_{ii}^T)$ は巡回行列であり, 非対角ブロックは $(d_i \alpha_{ij} + d_j \alpha_{ji})E$ だから, 定理 5 の証明と同様にして

$$|DA + A^T D - \lambda I| = |\bar{D}\bar{A} + \bar{A}^T \bar{D} - \lambda I| |\tilde{R}_1 - \lambda I| |\tilde{R}_2 - \lambda I| \cdots |\tilde{R}_N - \lambda I| \quad (4)$$

となる. ここで,

$$\tilde{R}_i = d_i \left\{ \begin{pmatrix} 2c_0^i & c_1^i + c_{n_i-1}^i & \cdots & c_{n_i-2}^i + c_2^i \\ c_{n_i-2}^i + c_2^i & 2c_0^i & \cdots & c_{n_i-3}^i + c_3^i \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ c_1^i + c_{n_i-1}^i & c_2^i + c_{n_i-2}^i & \cdots & 2c_0^i \end{pmatrix} - (c_{n_i-1}^i + c_1^i)E \right\},$$

$\bar{D} = \operatorname{diag}(d_1, d_2, \dots, d_N)$ である.

$\bar{A}, A_{11}, A_{22}, \dots, A_{NN}$ がすべて VL 安定であるとする. このとき, \bar{A} は安定であり, $d_1, d_2, \dots, d_N > 0$ が存在して, $\bar{D}\bar{A} + \bar{A}^T \bar{D}$ も安定となる. また, $A_{11}, A_{22}, \dots, A_{NN}$ も安定だから, 定理 5 の証明と同様に, $\tilde{R}_1, \tilde{R}_2, \dots, \tilde{R}_N$ も安定となる. したがって, (4) より, $DA + A^T D$ が安定だから, A は VL 安定である.

次に, A が VL 安定であるときも同様にして, $\bar{A}, A_{11}, A_{22}, \dots, A_{NN}$ が VL 安定であることが示せる. \square

4 おわりに

本稿では年齢特異的な種間相互作用が系を不安定化することを示した。このことから、2種間の相互作用を捕食者・被食者関係、競争関係、共生関係の三つに分類しただけでは見えてこないダイナミクスがあることが分かる。これまでの研究で、同種内における相互作用が系を不安定化することは知られていた。例えば、Bulmer [1] はコホート間の競争がコホート内の競争よりも激しいとき、系が不安定化することを示している。第3節で示した不安定化の例はこのような不安定化とは異なる。なぜなら、各生物種は種間相互作用のない場合には安定であるが種間相互作用が存在することによって不安定化するからである。さらに、その不安定化は相互作用を種内で平均化した平均相互作用行列を見ただけでは分からない。このような不安定化がどのようなクラスの年齢特異的な種間相互作用において起こるのかを明らかにすることは今後の課題である。

謝辞

本研究は明治大学グローバル COE プログラム「現象数理学の形成と発展」および科学研究費補助金・研究活動スタート支援 (No.23840041) 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] J. M. Cushing, Robert Costantino, Brian Dennis, Robert Desharnais, and Shandelle Henson. *Chaos in Ecology: Experimental Nonlinear Dynamics*. Academic Press, New York., 2003.
- [3] Josef Hofbauer. On the occurrence of limit cycles in the Volterra-Lotka equation. *Nonlinear Analysis-Theory Methods & Applications*, 5(9):1003–1007, 1981.
- [4] Josef Hofbauer and Karl Sigmund. *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, 1998.
- [5] Ryusuke Kon. Age-structured Lotka-Volterra equations for multiple semelparous populations. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 71(3):694–713, 2011.
- [6] Ryusuke Kon. Permanence induced by life-cycle resonances: the periodical cicada problem. *Journal of Biological Dynamics*, DOI:10.1080/17513758.2011.594098.
- [7] Anje-Margriet Neutel, Johan A P. Heesterbeek, Johan van de Koppel, Guido Hoenderboom, An Vos, Coen Kaldewey, Frank Berendse, and Peter C. de Ruiter. Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature*, 449(7162):599–602, Oct 2007.