Title	1回繁殖型Leslie行列モデルにおける2分律 (第13回生物数学の理論とその応用 : 連続および離散モデルのモデリングと解析)
Author(s)	今, 隆助
Citation	数理解析研究所講究録 = RIMS Kokyuroku (2017), 2043: 44-50
Issue Date	2017-09
URL	http://hdl.handle.net/2433/236955
Right	
Type	Departmental Bulletin Paper
Textversion	publisher

数理解析研究所講究録
第2043巻 2017年 44-50

1回繁殖型 Leslie 行列モデルにおける2分律

A dynamic dichotomy for 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 n 次元連立差分方程式について考える（ただし，$n\geq 2$，$k\in\{0,1,2,\ldots\}$ である）．

$$\begin{cases} u_{1,k+1} &= s_n\sigma_n(u_{1,k},u_{2,k},\ldots,u_{n,k})u_{n,k}\\ u_{2,k+1} &= s_1\sigma_1(u_{1,k},u_{2,k},\ldots,u_{n,k})u_{1,k}\\ &\vdots\\ u_{n,k+1} &= s_{n-1}\sigma_{n-1}(u_{1,k},u_{2,k},\ldots,u_{n,k})u_{n-1,k},\end{cases} \tag{1}$$

この方程式は **1回繁殖型 Leslie 行列モデル**と呼ばれており，年齢構造を考慮した個体群動態を表す方程式である．状態変数 $u_{i,k}$ は時刻 k における年齢 i の個体数を表す．$s_i\sigma_i$ $(i=1,2,\ldots,n-1)$ は i 歳の個体の生存率を表す．s_i は正定数で，σ_i は正値連続関数とする．$s_n\sigma_n$ は n 歳の個体の出生率を表す．s_n は正定数で，σ_n は正値連続関数とする．関数 σ_i を，$\sigma_i(0,0,\ldots,0)=1$ $(i=1,2,\ldots,n)$ と正規化しておく．このとき，$s_1,s_2,\ldots,s_n$ は，個体数が少ないときの生存率や出生率を表す．いま，$s_1,s_2,\ldots,s_n$ は正定数で，σ_i $(i=1,2,\ldots,n)$ は正値関数であるから，非負錐

$$\mathbb{R}^n_+ := \{(u_1,u_2,\ldots,u_n)\in\mathbb{R}^n : u_i\geq 0\ (i=1,2,\ldots,n)\}$$

や，その境界

$$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+ := \{(u_1,u_2,\ldots,u_n)\in\mathbb{R}^n_+ : u_1u_2\cdots u_n=0\}$$

は正不変である．式 (1) は個体群動態を表すから，$\mathbb{R}^n_+$ に初期値をもつ解だけに着目する．

周期昆虫の周期的大発生のメカニズムを明らかにするために，式 (1) の特別な場合が，Bulmer [1] によって研究されている．この研究は，$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ 上の解軌道の重要性を明らかにした．$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ は正不変であり，$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ 上では，少なくとも1つの年齢の個体が欠けているので，$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ 上の解軌道は，個体が繁殖のタイミングを同期している状態に対応する．そのため，$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に初期値を持つ解軌道は，**同期軌道**と呼ばれており，その安定性がこれまで研究されてきた（例えば，[1, 4, 6, 8, 2, 10, 15, 16, 19] を参照)．低次元の場合には，同期軌道の安定条件は分かっているが，高次元になると，同期軌道の漸近挙動が複雑になり得るので，未解決の問題が多く残されている．

このような未解決の問題の中でも，本研究は [4, 7, 8, 10, 11] によって研究された問題を扱う．この問題は，次のように定式化される．よく知られているように，絶滅平衡点 $\mathbf{0}=(0,0,\ldots,0)^\top$ の安定性は，基本再生産数 $\mathcal{R}_0:=s_1s_2\cdots s_n$ によって判別できる．$\mathcal{R}_0<1$ のとき，式 (1) の絶滅平衡点における Jacobi 行列は安定となり，$\mathcal{R}_0>1$ のとき不安定となる（[9, 18] 参照）．関数 σ_i $(i=1,2,\ldots,n)$ にある仮定をおいたとき，絶滅平衡点の不安定化によって，そこから正平衡点 $\mathbf{u}^*$ が分岐することが知られている（[3, 5] 参照）．

さらに，式 (1) が**散逸的**であるとき，つまり，定数 $L>0$ が存在し，初期値 $(u_{1,0},u_{2,0},\ldots,u_{n,0})\in\mathbb{R}^n_+$ をもつ式 (1) の任意の解が

$$\limsup_{k\to\infty} u_{i,k}\le L \quad (i=1,2,\ldots,n)$$

を満たすなら，$\mathcal{R}_0>1$ のとき，式 (1) は **0 に関して一様パーシステンス**となる．つまり，定数 $\delta>0$ が存在し，初期値 $(u_{1,0},u_{2,0},\ldots,u_{n,0})\in\mathbb{R}^n_+\backslash\{\mathbf{0}\}$ をもつ式 (1) の任意の解が

$$\liminf_{k\to\infty}(u_{1,k}+u_{2,k}+\cdots+u_{n,k})\ge\delta$$

を満たす（[3, 17] 参照）．したがって，式 (1) が散逸的で $\mathcal{R}_0>1$ なら，$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+\backslash\{\mathbf{0}\}$ の最大不変集合 V は，空集合ではなくコンパクトで，原点以外から出発した同期軌道は V に吸引される．本研究の目的は，次の 2 分律が成り立つかどうかを明らかにすることである．

（2 分律）： $\mathbf{u}^*$ が安定で V が不安定となるか，逆に，$\mathbf{u}^*$ が不安定で V が安定となる．

関数 σ_i $(i=1,2,\ldots,n)$ にある仮定をおき，$\mathcal{R}_0\gtrsim 1$ と仮定すると，上記の 2 分律は $n=2$ または 3 のとき正しいことが知られている．$n=2$ のときには，不変集合 V は 2 周期解であり（[4] 参照），$n=3$ のときには，V は 3 周期解とその周期点を結ぶヘテロクリニック軌道から成ることが知られている（[6, 8] 参照）．しかしながら，$n=4$ のときにはこの 2 分律は成り立たないと予想されている（ただし，σ_i $(i=1,2,\ldots,n)$ に強い仮定をおくと，$n=4$ でも 2 分律が成立することが，[5] に示されている）．例えば，Cushing and Henson [8] は，$n=4$ のときには，式 (1) が不安定な正平衡点をもっていても，$\mathrm{bd}\mathbb{R}^4_+$ が反発的になる数値例を与えている．さらに，Diekmann and van Gils [12] の研究も，$n=4$ のときには，2 分律が成り立たないことを示唆している．彼らは，式 (1) の解を近似する Lotka-Volterra 方程式

$$\frac{dx_i}{dt}=x_i\left(r_i+\sum_{j=1}^{n}a_{ij}x_j\right) \quad (i=1,2,\ldots,n) \tag{2}$$

の振る舞いを調べ，$n=4$ のときには，式 (2) は不安定な正平衡点をもっていても，**$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関して一様パーシステンス**になりうることを示している（$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関して一様パーシステンスであるとは，定数 $\delta>0$ が存在して，初期値 $(x_1(0),x_2(0),\ldots,x_n(0))\in\mathbb{R}^n_+\backslash\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ をもつ式 (2) の任意の解が

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

を満たすことである）．そこで，本研究はこれらの予想が正しいことを数学的に示す．そのために，$n=4$ のとき，式 (1) は不安定な正平衡点をもっていても，$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関して一様パーシステンスになることを示す．つまり，正平衡点 $\mathbf{u}^*$ と不変集合 V が同時に不安定化しうることを示す．このとき，典型的な解は，同期軌道にも正平衡点にも収束せず，非同期振動を示すことになる．

次節では，関数 σ_i $(i=1,2,\ldots,n)$ に特別な仮定をおくと，(1) の n 単位時間おきの挙動は，次の Kolmogorov 方程式に従うことを示す．

$$\begin{cases} x_{i,k+1}=x_{i,k}\exp\left(r_i+\displaystyle\sum_{j=1}^{n}a_{ij}z_{j,k}\right) \quad (i=1,2,\ldots,n) \\ z_{i,k}=\zeta_i(x_{1,k},x_{2,k},\ldots,x_{n,k}) \quad (i=1,2,\ldots,n) \end{cases} \tag{3}$$

ここで，$\mathbf{r}:=(r_1,r_2,\ldots,r_n)^\top$ は定数ベクトルで，$A:=(a_{ij})$ は定数行列，$\boldsymbol{\zeta}:=(\zeta_1,\zeta_2,\ldots,\zeta_n)^\top$ は

$$\zeta_i(x_1,x_2,\ldots,x_n)=0 \quad\Leftrightarrow\quad x_i=0.$$

を満たす非負値連続関数である．$\zeta_i(x_1,x_2,\ldots,x_n)=x_i$ $(i=1,2,\ldots,n)$ のとき，式 (3) は，[13] によって研究された Lotka-Volterra 型の差分方程式に帰着する．第 3 節では，式 (3) の $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関する一様パーシステンスについて調べ，その十分条件を求める．この十分条件は，式 (2) の $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関する一様パーシステンスのよく知られた十分条件でもある．第 4 節では，この関係を用いると，Diekmann and van Gils [12] が，(1) が不安定な正平衡点をもち，なおかつ $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関して一様パーシステンスになるためのパラメータを与えていることを示す．第 5 節では，まとめと今後の課題を述べる．

2 n 単位時間おきの挙動

本節では，次の仮定のもと，式 (1) から式 (3) を導出する．

(H1) $\sigma_i(x_1,x_2,\ldots,x_n)=\exp(b_{i1}x_1+b_{i2}x_2+\cdots+b_{in}x_n)$ $(i=1,2,\ldots,n)$

(H2) $B=(b_{ij})$ は巡回行列，つまり次のような定数 $c_0,c_1,\ldots,c_{n-1}$ が存在する．

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

差分方程式 (1) を写像 $\mathbf{F}$ としてとらえ，合成写像 $\mathbf{F}^n$ について考える．差分方程式 $\mathbf{x}_{k+1}=\mathbf{F}^n(\mathbf{x}_k)$ は

$$x_{i,k+1}=\mathcal{R}_0\sigma_{i+n-1}(\mathbf{F}^{n-1}(\mathbf{x}_k))\cdots\sigma_{i+1}(\mathbf{F}(\mathbf{x}_k))\sigma_i(\mathbf{x}_k)x_{i,k}\quad(i=1,2,\ldots,n)$$

とかける．仮定 **(H1)** から

$$x_{i,k+1}=x_{i,k}\exp\left(\log\mathcal{R}_0+\sum_{j=0}^{n-1}(B\mathbf{F}^j(\mathbf{x}))_{i+j}\right)\quad(i=1,2,\ldots,n)$$

となる．関数 g_i^j，ζ_i $(i=1,2,\ldots,n)$ を次のように定義する（ただし，$g_i^0(\mathbf{x}):=1$）．

$$g_i^j(\mathbf{x}):=\prod_{k=0}^{j-1}s_{i+k}\sigma_{i+k}(\mathbf{F}^k(\mathbf{x}))\ (j=1,2,\ldots,n-1),\quad \zeta_i(\mathbf{x}):=x_i\sum_{j=0}^{n-1}g_i^j(\mathbf{x})$$

$s_i\sigma_i$ は正定数であるから，g_i^j は正値関数である．したがって，$\zeta_i(\mathbf{x})=0\Leftrightarrow x_i=0$ である．以上の記号を用いると，

$$\begin{aligned}
&=\sum_{j=0}^{n-1}(B\mathbf{F}^j(\mathbf{x}))_{i+j}=\sum_{j=0}^{n-1}\sum_{k=1}^{n}b_{i+j,k}(\mathbf{F}^j(\mathbf{x}))_k=\sum_{j=0}^{n-1}\sum_{k=1}^{n}b_{i+j,k}g_{k-j}^j(\mathbf{x})x_{k-j}\\
&=\sum_{j=0}^{n-1}b_{i+j,j+1}g_1^j(\mathbf{x})x_1+\sum_{j=0}^{n-1}b_{i+j,j+2}g_2^j(\mathbf{x})x_2+\cdots+\sum_{j=0}^{n-1}b_{i+j,j+n}g_n^j(\mathbf{x})x_n\\
&=c_{1-i}x_1\sum_{j=0}^{n-1}g_1^j(\mathbf{x})+c_{2-i}x_2\sum_{j=0}^{n-1}g_2^j(\mathbf{x})+\cdots+c_{n-i}x_n\sum_{j=0}^{n-1}g_n^j(\mathbf{x})\\
&=c_{1-i}\zeta_1(\mathbf{x})+c_{2-i}\zeta_2(\mathbf{x})+\cdots+c_{n-i}\zeta_n(\mathbf{x})
\end{aligned}$$

となることがいえる．つまり，仮定 **(H1)**-**(H2)** のもとで，式 (1) の n 単位時間おきの挙動は

$$x_{i,k+1}=x_{i,k}\exp(\log\mathcal{R}_0+(B\boldsymbol{\zeta}(\mathbf{x}_k))_i)\quad(i=1,2,\ldots,n)\tag{4}$$

に従う．この方程式は式 (3) の特殊な場合である．

3 $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関する一様パーシステンス

本節では，式 (3) の $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関する一様パーシステンスについて調べる．ベクトル $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n_+$ に対して，$\mathrm{supp}(\mathbf{x}) := \{i : x_i > 0\}$ と定義する．次の補題は [13, Lemma 2.4] と同様に示すことができる．

補題 1. 式 (3) は散逸的であるとする．$\mathbf{x}_k$ を $\mathbf{x}_0 \in \mathbb{R}^n_+$ を初期値としてもつ式 (3) の解とする．このとき，もし定数 $\delta > 0$ と数列 $k_j \to \infty$ が存在して，$x_{i,k_j} > \delta$ $(\forall i \in \mathrm{supp}(\mathbf{x}_0), \forall j > 0)$ であるなら，k_j の部分列（部分列も k_j と書くことにする）と (2) の平衡点 $\mathbf{x}^*$ が存在して，$\mathrm{supp}(\mathbf{x}_0) = \mathrm{supp}(\mathbf{x}^*)$ かつ

$$\lim_{j\to\infty} \frac{1}{k_j} \sum_{k=0}^{k_j-1} \zeta(\mathbf{x}_k) = \mathbf{x}^*$$

が成り立つ．

この補題を用いると，次の定理が示せる（証明は省略する）．

定理 2. 式 (3) は散逸的であると仮定する．このとき，もしベクトル $\mathbf{p} > \mathbf{0}$ が存在して，$\mathbf{p}^\top(\mathbf{r} + A\mathbf{x}^*) > 0$ が式 (2) のすべての境界平衡点 $\mathbf{x}^*$ に対して成り立つなら，式 (3) は $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関して一様パーシステンスである．

4 2分律の不成立

ここまでで得られた結果を使い，$n = 4$ のときには，式 (1) は不安定な正平衡点をもっていても，$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関して一様パーシステンスになりうることを示す．その際，式 (2) の特別な場合である次の式が重要になる．

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(1 + (B\mathbf{x})_i) \quad (1 = 1, 2, \ldots, n) \tag{5}$$

いま，$y_i = \frac{x_i}{\sum_{j=1}^n x_j}$ $(i = 1, 2, \ldots, n)$ としよう．このとき，時間 t のスケールを取り直すと，式 (5) は次のレプリケータ方程式に帰着することが知られている．

$$\frac{dy_i}{dt} = y_i((B\mathbf{y})_i - \mathbf{y}^\top B\mathbf{y}) \quad (i = 1, 2, \ldots, n) \tag{6}$$

ここで，$\mathbf{y} = (y_1, y_2, \ldots, y_n)^\top$ である．式 (6) の解軌道は，初期値 $\mathbf{x}(0) \neq \mathbf{0}$ をもつ式 (5) の解軌道を，単体 $S_n := \{\mathbf{y} \in \mathbb{R}^n_+ : y_1 + y_2 + \cdots + y_n = 1\}$ に射影したものに対応する．この同値性から，Diekmann and van Gils [12] は，式 (5) の振る舞いを調べるために，式 (6) の振る舞いを調べている．彼らは，$n = 4$ なら，式 (6) が不安定な正平衡点をもち，**(H2)** に加えて，次を条件を満たす行列 B が存在することを示している．

(RE) ベクトル $\mathbf{q} \in \mathrm{int}S_n$ が存在し，$\mathbf{q}^\top B\mathbf{y} > \mathbf{y}^\top B\mathbf{y}$ が式 (6) のすべての境界平衡点 $\mathbf{y}$ に対して成り立つ．

この条件 **(RE)** は，次の条件と同値である．

(LV) ベクトル $\mathbf{p} > \mathbf{0}$ が存在し，$\mathbf{p}^\top(\mathbf{1} + B\mathbf{x}) > 0$ が式 (5) のすべての境界平衡点に対して成り立つ．

この **(LV)** は，式 (5) が $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関して一様パーシステンスになるための十分条件である．したがって，以上の結果は，$n = 4$ のとき，式 (5) で 2 分律が成り立たないことを示している．以下では，同様の結論を式 (1) に対して得る．

状態変数のスケールを取り直すと，定理 2 から，次の定理が得る．

定理 3. 式 (1) は散逸的で，**(H1)** と **(H2)** が成り立つと仮定する．このとき，もしベクトル $\mathbf{p} > \mathbf{0}$ が存在して，$\mathbf{p}^\top(\mathbf{1} + B\mathbf{x}) > 0$ が式 (5) のすべての境界平衡点 $\mathbf{x}$ に対して成り立つなら，式 (1) は $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関して一様パーシステンスである．

式 (1) が **(H1)** と **(H2)** に加え，次の **(H3)** を満たすなら，[16, Proposition 3.1] より，式 (1) は散逸的である．

(H3) $c_0 < 0,\ c_1, c_2 \ldots, c_{n-1} \le 0$

次を満たす式 (2) を考える．

$$A = BD + S^{-1}BDS + \cdots + S^{-n+1}BDS^{n-1}, \quad \mathbf{r} = \mathbf{1}$$

ここで，

$$S = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 1 & 0 \end{pmatrix} \quad \text{and} \quad D = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & s_1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & s_1 s_2 \cdots s_{n-1} \end{pmatrix}$$

最近の研究 [14] により，$\sigma_i\ (i = 1, 2, \ldots, n)$ が C^2 級であるなら，この行列 A をもつ Lotka-Volterra 方程式 (2) が正平衡点をもてば，式 (1) も正平衡点をもち，なおかつ $\mathcal{R}_0 \gtrsim 1$ なら，それらの安定性が同じであることが知られている．B が **(H2)** を満たすなら，$A = (1 + s_1 + \cdots + s_1 s_2 \cdots s_{n-1})B$ となる．$A = (1 + s_1 + \cdots + s_1 s_2 \cdots s_{n-1})B$ かつ $\mathbf{r} = \mathbf{1}$ のとき，式 (2) は，$\mathbf{x}$ をリスケーリングすると，**(H2)** を満たす (5) に帰着するので，Diekmann and van Gils [12] の研究と定理 3 から，**(H1)**–**(H3)** を満たす式 (1) は不安定な正平衡点をもつにもかかわらず $\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関して一様パーシステンスになることがわかる．したがって，$n = 4$ のとき，2 分律は式 (1) に対して成り立たない．

5 おわりに

本研究は [4, 7, 8, 10, 11] で研究された 2 分律について研究した．[8, 12] では，$n = 4$ のときには，2 分律が成り立たないと予想されていた．そこで，本研究はこの予想が正しいことの数学的な証明を与えた．具体的には，不安定な正平衡点をもつが，$\mathrm{bd}\mathbb{R}^n_+$ に関して一様パーシステンスになる式 (1) の例が存在することを示した．この結論を得るために，**(H1)**-**(H3)** を仮定した．仮定 **(H1)** は，Bulmer [1] や [10, 15, 16] で仮定されている．しかしながら，論文 [4, 7, 11] では，$x_i\sigma_i(\mathbf{x})\ (i = 1, 2 \ldots, n)$ が，x_i について単調増加であることを仮定している．この単調性の仮定のもとでは，解の振る舞いは比較的単純である．そのため，この仮定のもとで，$n = 3$ のときには，$\mathcal{R}_0 \gtrsim 1$ であれば，式 (1) の解が分類でき（[6, 8] 参照），2 分律が成り立つことが示されている．しかしながら，**(H1)** を仮定すると，$x_i\sigma_i(\mathbf{x})$ は単調ではないので，このアプローチは本研究で調べた方程式には適用できない．したがって，**(H1)** を仮定すると，$n = 3$ かつ $\mathcal{R}_0 \gtrsim 1$ のとき，式 (1) において，2 分律が成り立つかどうかは不明である．仮定 **(H1)**-**(H2)** のもとでは，補題 1 で示された平均則が，任意の次元で成り立つので，本研究のアプローチは $n \ge 5$ でも用いることができる．実際，本研究の結果から，式 (5) に対して 2 分律が成り立たないなら，**(H1)**-**(H3)** を満たす式 (1) に対して，2 分律が成り立たないことがすぐにわかる．$n \ge 5$ のとき，式 (5) において 2 分律が成り立つかどうかは，まだ明らかにされていない．

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] M. G. Bulmer. Periodical insects. *American Naturalist*, 111:1099–1117, 1977.

[2] J. Cushing and J. Li. On Ebenman's model for the dynamics of a population with competing juveniles and adults. *Bulletin of Mathematical Biology*, 51(6):687–713, 1989.

[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. Nonlinear semelparous Leslie models. *Mathematical Biosciences and Engineering*, 3:17–36, 2006.

[5] J. M. Cushing. Matrix models and population dynamics. In M. A. Lewis, M. A. J. Chaplain, J. P. Keener, and P. K. Maini, editors, *Mathematical Biology*, volume 14 of *IAS Park City Mathematics Series*, pages 47–150. American Mathematical Society, Providence, RI, 2007.

[6] J. M. Cushing. Three stage semelparous Leslie models. *Journal of Mathematical Biology*, 59(1):75–104, Jul 2009.

[7] J. M. Cushing. A dynamic dichotomy for a system of hierarchical difference equations. *Journal of Difference Equations and Applications*, 18(1):1–26, 2012.

[8] J. M. Cushing and S. M. Henson. Stable bifurcations in semelparous Leslie models. *Journal of Biological Dynamics*, 6:80–102, 2012.

[9] J. M. Cushing and Z. Yicang. The net reproductive value and stability in matrix population models. *Natur. Resource Modeling*, 8:297–333, 1994.

[10] N. V. Davydova, O. Diekmann, and S. A. van Gils. Year class coexistence or competitive exclusion for strict biennials? *J Math Biol*, 46(2):95–131, Feb 2003.

[11] 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.

[12] 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.

[13] J. Hofbauer, V. Hutson, and W. Jansen. Coexistence for systems governed by difference equations of lotka-volterra type. *Journal of Mathematical Biology*, 25(5):553–570, 1987.

[14] R. Kon. Stable bifurcations in multi-species semelparous population models. *(submitted).*

[15] R. Kon. Competitive exclusion between year-classes in a semelparous biennial population. In A. Deutsch, R. B. de la Parra, R. J. de Boer, O. Diekmann, P. Jagers, E. Kisdi, M. Kretzschmar, P. Lansky, and H. Metz, editors, *Mathematical Modeling of Biological Systems, Volume II*, pages 79–90. Birkhäuser, Boston, 2007.

[16] R. Kon and Y. Iwasa. Single-class orbits in nonlinear Leslie matrix models for semelparous populations. *J Math Biol*, 55(5-6):781–802, Nov 2007.

[17] R. Kon, Y. Saito, and Y. Takeuchi. Permanence of single-species stage-structured models. *J. Math. Biol.*, 48(5):515–528, 2004.

[18] C.-K. Li and H. Schneider. Applications of perron–frobenius theory to population dynamics. *Journal of mathematical biology*, 44(5):450–462, 2002.

[19] E. Mjølhus, A. Wikan, and T. Solberg. On synchronization in semelparous populations. *Journal of Mathematical Biology*, 50(1):1–21, 2005.