

個体群推移行列システムの拡張による成長と繁殖の評価

塩路直樹 (Naoki Shioji)*・高野雅典 (Masanori Takano)**
山谷崇 (Takashi Yamatani)***・米田武史 (Takeshi Yoneda)****

* 横浜国立大学大学院環境情報研究院 (Yokohama National University)

** 名古屋大学大学院情報科学研究科 (Nagoya University)

*** 東京大学大学院理学系研究科 (Tokyo University)

**** 東京大学大学院数理科学研究科 (Tokyo University)

1. はじめに

推移行列システムとは複数の状態（年齢、サイズなど）をもつ生物集団の個体数の動態を記述する線形システムである [1]。生物集団の動態は、時刻 t における集団の各状態の個体数を $\vec{x}$ 、推移行列を A とするとして、 $\vec{x}_{t+1} = A\vec{x}_t$ と表される。これにより、年齢やサイズなどの生育段階の推移を考察することができる。

しかし、生物によっては集団の振る舞いはそのような個体の状態だけでなく、季節などの外部の周期的な変動に伴い変化する。考察対象の生物種や考察したいタイムスケールによっては、単一の推移行列では不十分な場合も考えられる。そこで、このような外部環境の変化に伴う個体数の動態を分けて記述することを考える。例えば、一年で 4 つの異なる挙動を示す期間 A, B, C, D を持つ生物の動態は $\vec{x}_{t+1} = DCBA\vec{x}_t$ と書く。このように表現することにより各時期が個体数に及ぼす影響に関しての考察が可能になると考えられる。本稿では、これの単純な場合として一年間に成長段階、繁殖段階の 2 つの段階をもつ生物集団を考える。最初に推移行列システムについて概説し、提案システムの挙動について簡単な考察を行う。次に成長段階または繁殖段階の推移行列が密度依存要素を持つ場合に、平衡点の安定性を数値実験で示す。最後に、繁殖段階の推移行列が密度依存要素を持つ場合について、甚だ不完全ではあるが、平衡点の安定性について考察する。

2. 推移行列システム

まず、推移行列システムについて概説する。各状態の個体数の推移は次のように表される。

$$(1) \quad \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix} \mapsto \begin{pmatrix} g_1 & f_2 & f_3 & \cdots & f_n \\ p_1 & g_2 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & p_2 & g_3 & \cdots & 0 \\ \vdots & & & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & p_{n-1} & g_n \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix}$$

ここで、 x_i はステージ i の個体数、 p_i はステージ i から $i+1$ への成長率、 g_i はステージ i に滞留率、 $p_i + g_i$ がステージ i の生存率、 f_i はステージ i の繁殖率を表す。ゆえに、 p, g は $(0, 1)$ に含まれ、 $f \geq 0$ を満たす。この推移行列は非負行列であるため、次の性質を持つ [2]。(1) 単純根である正の実固有値をもつ。(2) その中で最大のものを λ_M とすれば、 λ_M に属する固有ベクトルは正ベクトルである。(3) 他の固有値の絶対値は λ_M 以下である。よって、 t が十分大きいとき、全個体数の増加率は最大固有値 λ_M に支配される。

3. 基本システムの考察

本稿では、成長段階、繁殖段階の 2 つの段階をもつ生物集団を考える。成長段階の推移行列を $S = \begin{pmatrix} d & 0 \\ e & f \end{pmatrix}$ 、繁殖段階の推移行列を $H = \begin{pmatrix} a & b \\ 0 & c \end{pmatrix}$ で表す。ここで、 a, c, d, e, f は、 $(0, 1)$ に

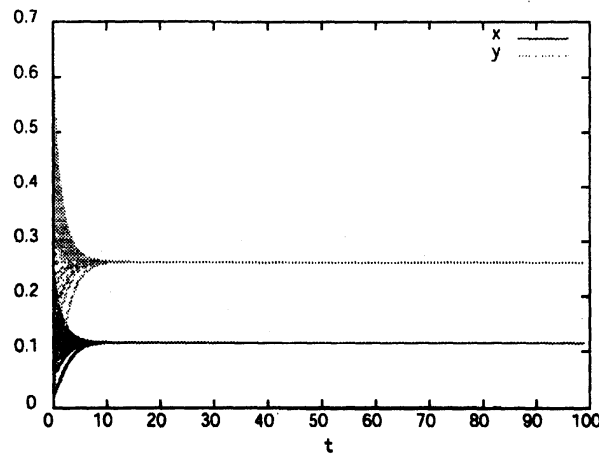


FIGURE 1. 繁殖項へ密度効果を導入した場合の個体数の時間変化

含まれる定数とし、 $d+e < 1$, $b > 0$ が成り立っているとする。 x をステージ1の個体数、 y をステージ2の個体数とすると、2つの段階を経た個体数の推移は

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \mapsto \begin{pmatrix} d & 0 \\ e & f \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a & b \\ 0 & c \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

である。

このシステムの基本的な挙動を最大固有値の評価により考察する。

$$SH = \begin{pmatrix} d & 0 \\ e & f \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a & b \\ 0 & c \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} ad & bd \\ ae & be + cf \end{pmatrix}$$

の最大固有値は

$$\lambda_M = \frac{1}{2} \left(ad + cf + be + \sqrt{(ad + be + cf)^2 - 4adcf} \right)$$

であり、 SH による個体数の増減は、

$$\lambda_M > 1 \Leftrightarrow be > (1 - ad)(1 - cf)$$

$$\lambda_M = 1 \Leftrightarrow be = (1 - ad)(1 - cf)$$

$$\lambda_M < 1 \Leftrightarrow be < (1 - ad)(1 - cf)$$

より容易にわかる。

4. 拡張システム（密度効果の導入）

安定なシステムの記述のために、基本システムに密度効果を導入する。

4.1. 繁殖項へ密度効果を導入. 繁殖率 b に関して密度効果を導入することを考える。ここでは、繁殖率 $b[N]$ は $\mathbb{R}_+$ から $\mathbb{R}_+$ への密度 $N = x + y$ に関する単調減少関数とする。 $(b$ などの関数の引数を明示するときは、 $()$ ではなく上記の $b[N]$ のように $[]$ を使って表す。また、 $\mathbb{R}_+ = (0, \infty)$ とする。) 繁殖段階 H は、

$$H = \begin{pmatrix} a & b[x+y] \\ 0 & c \end{pmatrix}$$

である。

FIGURE 1 に数値計算の結果を示す。密度効果関数は $b[N] = 1/N$ とした。 $a = 0.3$, $c = 0.4$, $d = 0.25$, $e = 0.3$ とした。 x, y の初期値を $(0, 1)$ の範囲の乱数で与え $t = 100$ まで行った。以上を 100 試行を行った。同図のように個体数 x, y は安定な平衡点へ収束した。

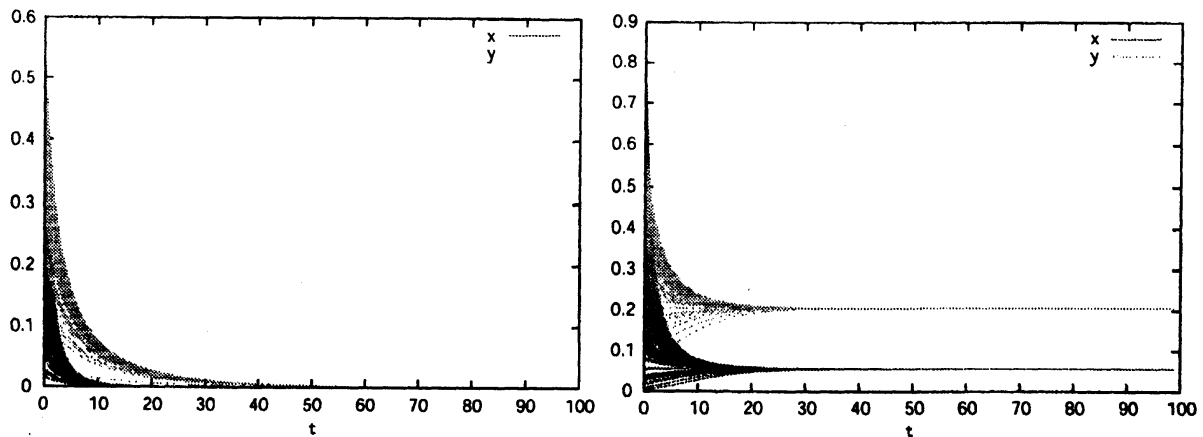


FIGURE 2. 成長項へ密度効果を導入した場合の個体数の時間変化。 $b = 0.9$ (左)、 $b = 1.2$ (右)

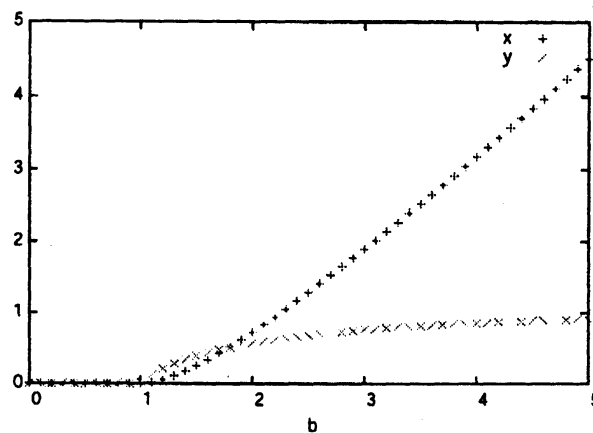


FIGURE 3. 成長項へ密度効果を導入した場合の b による平衡点の変化

4.2. 成長項へ密度効果を導入. 成長率 e に関して密度効果を導入することを考える。ここでは、成長率 $e[N]$ を $\mathbb{R}_+$ から $\mathbb{R}_+$ への密度 $N = x + y$ に関する単調減少関数とし、 $d[N] + e[N] < 1$ を満たすとする。成長段階 S は、

$$S = \begin{pmatrix} d[x+y] & 0 \\ e[x+y] & f \end{pmatrix}$$

である。

FIGURE 2 に数値計算の結果を示す。 $e[N] = 1/(N + 1.11)$ 、 $d[N] = 0.9 - e[N]$ とし、 $a = 0.3$ 、 $c = 0.4$ 、 $f = 0.3$ とした。 x 、 y の初期値を $(0, 1)$ の範囲の乱数で与え $t = 100$ まで行った。 b を変えて以上を 100 試行ずつ行った。個体数 x 、 y は、 $b = 0.9$ のとき絶滅、 $b = 1.2$ のとき安定な平衡点へ収束した。FIGURE 3 に b による平衡点の変化を示す。 $b < 1$ の場合は絶滅、 $b > 1$ の場合は安定な平衡点へ収束したことがわかる。

5. 以上のまとめ

推移行列システムにおいて周期的な外部環境の変化に伴う個体数の動態を記述するために推移行列を分けるという拡張をした。そして、基本システム（線形行列）と一部の項に密度効果を導入した場合について解析した。結果、繁殖項、成長項への密度効果の導入は安定したシステムを

記述することが数値計算により示された。ただし、成長項の密度効果を用いた安定したシステムの記述のためには、他のパラメータ設定の考慮が必要な場合がある。

6. 繁殖項へ密度効果を導入した場合の平衡点の安定性についての考察

この節では、成長項へは密度効果を入れずに、繁殖項へのみ密度効果を導入した場合の平衡点の安定性についての考察を行なう。繰返しになるが、成長段階を $S = \begin{pmatrix} d & 0 \\ e & f \end{pmatrix}$ 、繁殖段階を $H = \begin{pmatrix} a & b \\ 0 & c \end{pmatrix}$ で表す。ここで、 a, c, d, e, f は、 $(0, 1)$ に含まれる定数とし、 $d + e < 1$ が成り立っているとする。また、 b は、 $\mathbb{R}_+$ から $\mathbb{R}_+$ への狭義単調減少連続関数とし、

$$(2) \quad \lim_{N \rightarrow 0} b[N] = \infty, \quad \lim_{N \rightarrow \infty} b[N] = 0$$

を満たすとする。(繰返しになるが、 b などの引数を明示するときは、 $()$ ではなく上記のように $[]$ を使って表す。したがって、 $b(d+e)$ と書いてあれば、 b の値かける $d+e$ を意味するものとする。)

$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \mapsto H \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$ という繁殖段階を考える際は、きちんと書くと、

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \mapsto \begin{pmatrix} a & b[x+y] \\ 0 & c \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

を考えている。(2) は、個体総数が少ない時は繁殖率が高く、多い時は繁殖率が低いことを意味する。

補題 1. SH が固有値 1 を持つとき、 $be = (1-ad)(1-cf)$ が成り立つ。また、このとき、1 は SH の最大固有値である。

証明. I を単位行列とする。 $\det[SH - \lambda I] = be\lambda - (\lambda - ad)(\lambda - cf)$ より、前半は明らか。 $be = (1-ad)(1-cf)$ のときは、 $\det[SH - \lambda I] = (\lambda - 1)(\lambda - adcf)$ より、後半も明らか。□

$\bar{b} = (1-ad)(1-cf)/e$ と定める。つまり、 $b = \bar{b}$ のとき、 SH は最大固有値 1 を持つ。関数 b の値が b のとき、 $\lambda_M[b]$ を SH の最大固有値とし、 $\begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix}$ は

$$SH \begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix} = \lambda_M[b] \begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix}, \quad b[x[b] + y[b]] = \frac{(\lambda_M[b] - ad)(\lambda_M[b] - cf)}{e\lambda_M[b]}$$

を満たす $\mathbb{R}_+^2$ の点とする。つまり、 $\begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2$ は、 $x[b] + y[b] = N$ の下で

$$S \begin{pmatrix} a & b[N] \\ 0 & c \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix} = \lambda_M[b] \begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix}$$

を満たす。

$$\lambda_M[b] = \frac{ad + be + cf + \sqrt{(ad + be + cf)^2 - 4adcf}}{2},$$

$$\lambda_M[b] > 1 \Leftrightarrow be > (1-ad)(1-cf)$$

$$\lambda_M[b] = 1 \Leftrightarrow be = (1-ad)(1-cf)$$

$$\lambda_M[b] < 1 \Leftrightarrow be < (1-ad)(1-cf)$$

であり、

$$\begin{aligned} \frac{y[b]}{x[b]} &= \frac{\lambda_M[b] - ad}{bd} = \frac{be + cf - ad + \sqrt{(be + cf - ad)^2 + 4adbe}}{2bd} \\ &= \frac{be + cf - ad + \sqrt{(be + cf + ad)^2 - 4adcf}}{2bd} \end{aligned}$$

となる。また、 $\begin{pmatrix} x[\bar{b}] \\ y[\bar{b}] \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2$ は、

$$SH \begin{pmatrix} x[\bar{b}] \\ y[\bar{b}] \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x[\bar{b}] \\ y[\bar{b}] \end{pmatrix}, \quad b[x[\bar{b}] + y[\bar{b}]] = \frac{(1-ad)(1-cf)}{e}$$

を満たす $\mathbb{R}_+^2$ の元である。 $\begin{pmatrix} x[\bar{b}] \\ y[\bar{b}] \end{pmatrix}$ は、 $\mathbb{R}_+^2$ における $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \mapsto SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$ の唯一の不動点である。

$$\begin{aligned} \frac{y[\bar{b}]}{x[\bar{b}]} &= \frac{e}{d(1-cf)} = \frac{\bar{b}e + cf - ad + \sqrt{(be + cf - ad)^2 + 4ad\bar{b}e}}{2bd} \\ &= \frac{\bar{b}e + cf - ad + \sqrt{(be + cf + ad)^2 - 4adcf}}{2bd} \end{aligned}$$

が成り立つことを注意しておく。

$N: \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}_+$ および $K: \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}_+$ を、

$$N \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] = x + y, \quad K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] = \frac{y}{x}$$

と定める。

補題 2. $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2$ かつ $b[x+y] \leq (1-cf)/(d+e)$ ならば、

$$N \left[\left(SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right) \right] \leq N \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right]$$

が成り立つ。(つまり、総数は増加しない。)

証明.

$$\begin{aligned} N \left[\left(SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right) \right] \leq N \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] &\Leftrightarrow a(d+e)x + (b(d+e) + cf)y \leq x + y \\ &\Leftrightarrow b(d+e) + cf \leq 1 \Leftrightarrow b \leq (1-cf)/(d+e) \end{aligned}$$

□

補題 3. $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2$ かつ $b[x+y] > (1-cf)/(d+e)$ とする。このとき、

$$N \left[SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \geq N \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \Leftrightarrow K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \geq \frac{1-a(d+e)}{b(d+e)+cf-1}$$

が成り立つ。

証明. $y = kx$ と表す。

$$N \left[SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \geq N \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \Leftrightarrow a(d+e)x + (b(d+e) + cf)kx \geq (1+k)x \Leftrightarrow k \geq \frac{1-a(d+e)}{b(d+e)+cf-1}$$

より証明された。

□

補題 4. $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2$ に対し、

$$K \left[SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \geq K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \Leftrightarrow K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \leq \frac{be + cf - ad + \sqrt{(be + cf - ad)^2 + 4ad\bar{b}e}}{2bd}$$

証明. $y = kx$ と置くと、

$$\begin{aligned} K \left[SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] &\geq K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \Leftrightarrow \frac{aex + (be + cf)kx}{adx + bdkx} \geq \frac{kx}{x} \\ &\Leftrightarrow bdk^2 + (ad - be - cf)k - ae \leq 0 \\ &\Leftrightarrow k \leq \frac{be + cf - ad + \sqrt{(be + cf - ad)^2 + 4adbe}}{2bd} \end{aligned}$$

□

補題 5. $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2$ とする。 $N \left[\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \right] = N \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right]$ かつ $K \left[\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \right] \geq K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right]$ のとき、

$$K \left[SH \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \right] \geq K \left[SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right]$$

が成り立つ。

証明. $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ kx \end{pmatrix}$ と置くと、 $K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] = k$, $K \left[SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] = \frac{ae + (be + cf)k}{ad + bdk}$ だから、

$$\frac{\partial}{\partial k} \left(\frac{ae + (be + cf)k}{ad + bdk} \right) = \frac{(be + cf)(ad + bdk) - (ae + (be + cf)k)bd}{(ad + bdk)^2} = \frac{adcf}{(ad + bdk)^2} > 0$$

より証明された。

□

上の証明から次もわかる。

補題 6. $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2$ とすると、

$$\frac{e}{d} \leq K \left[SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \leq \frac{be + cf}{bd}$$

補題 7. $b[x[b] + y[b]] > (1 - cf)/(d + e)$ とすると、

$$K \left[\begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix} \right] \geq \frac{1 - a(d + e)}{b(d + e) + cf - 1} \Leftrightarrow \lambda_M[b] \geq 1$$

が成り立つ。

証明.

$$\begin{aligned} K \left[\begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix} \right] &\geq \frac{1 - a(d + e)}{b(d + e) + cf - 1} \Leftrightarrow \frac{\lambda_M[b] - ad}{bd} \geq \frac{1 - a(d + e)}{b(d + e) + cf - 1} \\ &\Leftrightarrow \lambda_M[b](b(d + e) + cf - 1) \geq bd - ad + adcf \\ &\Leftrightarrow (\lambda_M[b] - 1)(b(d + e) + cf - 1) \geq (1 - ad)(1 - cf) - be \\ &\Leftrightarrow \lambda_M[b] \geq 1 \end{aligned}$$

より証明された。

□

補題 8. $\frac{\partial}{\partial b} \left(\frac{y[b]}{x[b]} \right) < 0$ が成り立つ。

証明.

$$\begin{aligned}
\frac{\partial}{\partial b} \left(\frac{y[b]}{x[b]} \right) &= \frac{\partial}{\partial b} \left(\frac{\lambda_M[b] - ad}{bd} \right) = \frac{\partial}{\partial b} \left(\frac{be + cf - ad + \sqrt{(ad + be + cf)^2 - 4adcf}}{2bd} \right) \\
&= \frac{1}{2d} \frac{\partial}{\partial b} \left(\frac{be + cf - ad + \sqrt{(ad + be + cf)^2 - 4adcf}}{b} \right) \\
&= \frac{1}{2b^2d} \left(\left(e + \frac{(ad + be + cf)e}{\sqrt{(ad + be + cf)^2 - 4adcf}} \right) b - (be + cf - ad + \sqrt{(ad + be + cf)^2 - 4adcf}) \right) \\
&= \frac{-(ad - cf)^2 - be(ad + cf) + (ad - cf)\sqrt{(ad + be + cf)^2 - 4adcf}}{2b^2d\sqrt{(ad + be + cf)^2 - 4adcf}}
\end{aligned}$$

となるので、 $-(ad - cf)^2 - be(ad + cf) + (ad - cf)\sqrt{(ad + be + cf)^2 - 4adcf} < 0$ を示せば良い。
したがって、

$$\begin{aligned}
&-(ad - cf)^2 - be(ad + cf) + (ad - cf)\sqrt{(ad + be + cf)^2 - 4adcf} < 0 \\
&\Leftrightarrow (ad - cf)^2((ad + be + cf)^2 - 4adcf) < ((ad - cf)^2 - be(ad + cf))^2 \\
&\Leftrightarrow b^2e^2(ad - cf)^2 < b^2e^2(ad + cf)^2
\end{aligned}$$

より、証明された。 □

$\bar{N} = x[\bar{b}] + y[\bar{b}]$ と置く。

$$\begin{aligned}
D_1 &= \left\{ \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2 : x + y \geq \bar{N}, b[x + y] > (1 - cf)/(d + e), \right. \\
&\quad \left. \frac{1 - a(d + e)}{b(d + e) + cf - 1} \geq K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \geq \frac{be + cf - ad + \sqrt{(be + cf - ad)^2 + 4adbe}}{2bd} \right\} \\
&\cup \left\{ \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2 : x + y \geq \bar{N}, b[x + y] \leq (1 - cf)/(d + e), \right. \\
&\quad \left. K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \geq \frac{be + cf - ad + \sqrt{(be + cf - ad)^2 + 4adbe}}{2bd} \right\} \\
D_2 &= \left\{ \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2 : x + y \leq \bar{N}, \right. \\
&\quad \left. \frac{1 - a(d + e)}{b(d + e) + cf - 1} \leq K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] \leq \frac{be + cf - ad + \sqrt{(be + cf - ad)^2 + 4adbe}}{2bd} \right\}
\end{aligned}$$

と置く。かなり強い条件であるが、これまでに得た補題より、

$$(3) \quad SH \left(\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right) \in D_1 \quad \forall \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in D_1 \quad \text{かつ} \quad SH \left(\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right) \in D_2 \quad \forall \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in D_2$$

が成り立てば、 $\begin{pmatrix} x[\bar{b}] \\ y[\bar{b}] \end{pmatrix}$ は大域安定であることがわかる。条件 (3) は強過ぎるので、もう少し弱い条件を考えてみる。まだ強い条件だが、

$$(4) \quad SH \left(\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right) \in D_2 \quad \forall \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in D_2$$

が成り立てば、ひとたび D_2 に入ると SH を作用させてもずっと D_2 に留まっているので、ひとたび D_2 に入れば $\begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix}$ に収束することがわかる。ここでは、(4) に対する十分条件を考えてみる。

補題 9.

$$\lambda \geq 1 \Rightarrow \lambda b^{-1} \left[\frac{\lambda^2 - (ad + cf)\lambda + adcf}{e\lambda} \right] \leq b^{-1} \left[\frac{1 - (ad + cf) + adcf}{e} \right]$$

が成り立てば、(4) が成り立つ。

この補題の証明のために、まず次を示す。

補題 10. $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_+^2$ とする。 $b[x + y] > (1 - cf)/(d + e)$, $N \left[\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \right] = N \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right]$, $K \left[\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \right] \geq K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right]$ のとき、

$$N \left[SH \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \right] \geq N \left[SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right]$$

が成り立つ。

証明. $y = N - x$ と置くと、 $N \left[SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right] = a(d + e)x + (b(d + e) + cf)(N - x)$ である。

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial x} (a(d + e)x + (b(d + e) + cf)(N - x)) &= a(d + e) - (b(d + e) + cf) \\ &\leq a(d + e) - 1 < 0 \end{aligned}$$

より、結論が成り立つことがわかる。 $\square$

補題 9 の証明. $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in D_2$ とする。 $x[b] + y[b] = x + y$ とする。 $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix} \in D_2$ および補題 6 より $K \left[\begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix} \right] \geq K \left[\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \right]$ が成り立つ。補題 9 の仮定より $SH \begin{pmatrix} x[b] \\ y[b] \end{pmatrix} \in D_2$ がわかるので、補題 10 より $SH \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \in D_2$ もわかる。 $\square$

$b(N) = N^{-\alpha}$ ($0 < \alpha < 1$) の場合に、補題 9 の条件を考えてみる。 $b^{-1}(N) = N^{-1/\alpha}$ であることを注意しておく。

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial \lambda} \left(\lambda b^{-1} \left[\frac{\lambda^2 - (ad + cf)\lambda + adcf}{e\lambda} \right] \right) &= \frac{\partial}{\partial \lambda} \left(\lambda \left(\frac{e\lambda}{\lambda^2 - (ad + cf)\lambda + adcf} \right)^{\frac{1}{\alpha}} \right) \\ &= -\frac{e\lambda}{\alpha} \left(\frac{e\lambda}{\lambda^2 - (ad + cf)\lambda + adcf} \right)^{\frac{1}{\alpha}-1} \frac{(1 - \alpha)\lambda^2 + \alpha(ad + cf)\lambda - (\alpha + 1)adcf}{(\lambda^2 - (ad + cf)\lambda + adcf)^2} \end{aligned}$$

だから、

$$\frac{-\alpha(ad + cf) + \sqrt{(\alpha(ad + cf))^2 + 4(1 - \alpha^2)adcf}}{2(1 - \alpha)} < 1$$

ならば、補題 9 の条件が成り立つ。 $\alpha = 1/2$ ならばこの条件は、 $(1 + 2ad)(1 + 2cf) > 16adcf$ と同値である。数値実験で見える限りは、このような条件を科さなくても大域安定性は成り立つようなので、この節で考察した条件はまだまだ強過ぎるように思われる。

7. まとめ

今までにも構造化された個体群の解析システムは多数存在していたが、推移が一通りであるものが大部分であり、季節変動などで推移の仕方が劇的に変わるものにまで充分に対応するようなシステムはほとんどなかった。我々は今回、それを解決するためのシステムを提唱した。

まず、一般的なシステムを提唱した。今回のシステムは「成長率」「出生率」「死亡率」「生存率」をはじめから組み込んだシステムになっている。さらにサイズの大小・食性の変化などの様々な外的要因までを、 N を単純和ではなく重み付きの和などのもう少し複雑な写像で表現することで考える事が出来るようになるだろう。これは数値計算などで例を考えたが、厳密な数学的システムの解析にはもう少し時間を要するだろう。

今回はその上で、特に N が単純和を表す写像の場合の数学的な解析を行った。これは総数に対して出生率が決まってくる場合のシステムを考えたということである。数値計算では大域的に安定をしそうではあるのだが、不完全だと思われる形でしか今回は示すことは出来なかった。また、今回の K という関数も N が単純和であることから、この形で定義することにより証明に大きな役割を果たしたのであろうが、様々な N の形に対応できるようにこの K という写像の定義の仕方を考え直さなければならないだろう。また、今回の K は各状態の分布割合を与える写像であり、研究を発展させる上では生物学的な意味でも重要性がより増していくと思われる。

また、今回は議論をできるだけ一般的なシステムで行ったが、これ以上の発展を考えるにあたり、この N の形を変えろという発展だけでなく、さらに生物種を限定したシステムを考えることによって、出生率が単調でない繁殖などにも対応したようなモデルなどを考える事が出来るようになると思われる。その意味でも、この考え方には十分な将来性があるだろう。

参考文献

- [1] H. Caswell, *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation* second Edition, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 2000.
- [2] F. R. Gantmacher, *Applications of The Theory of Matrices*, Dover Publications, Inc., Mineola, 2005.