

個体群動態モデルの数学および時間遅れ

慶北大学数学科 BK21 研究教授 齋藤保久 (Yasuhisa Saito)

Department of Mathematics

Kyungpook National University, KOREA

1. はじめに

単一の生物種の個体群動態を記述する基本的なモデルでは、個体群は平衡状態へ向かう。しかしながら、より現実的に個体群の動態を理解するためには、周りの環境との相互作用といった外的な要因や、個体群自身がつもつ内的な構造（年齢やサイズ）を考えなければならない。後者に着目するならば、もっとも単純な方法は、単一の生物種を若齢個体と成熟個体の2つに分けることである。個体の一生を若齢期と成熟期に分けることによってステージ間推移という概念が登場し、推移のタイムスケールを議論できる。

また、一般に多くのモデルでは、考えている系の未来の状態は現在の状態によってのみ決まると仮定される。しかし、実際に生ずるさまざまな系においては、未来に対する過去の影響を無視できない。このような現象を考慮した方程式は時間遅れをもつ方程式といい、個体群動態の問題、化学反応、制御工学においてしばしば見られる。

本稿では、ステージ推移の非線形性や非線形方程式における時間遅れが、系にどのような影響を及ぼすかを簡単な例を使って説明したい。

2. ステージ間推移の非線形効果

単一種の個体群を若齢期と成熟期の2つのステージに分ける。若齢期のステージにいる個体群のサイズを L 、成熟期のステージにいる個体群のサイズを A 、さらに、成熟個体のみ繁殖可能とし、若齢ステージから成熟ステージへの推移は若齢個体群サイズのみ依存するとしよう。すると、 L , A の満たす方程式は

$$\begin{aligned} L' &= \beta(A)A - \mu L - f(L)L \\ A' &= f(L)L - \alpha A \end{aligned} \tag{1}$$

となる. $\beta(A)$ は再生産率, $f(L)L$ はステージ間推移を表す. ここで $\beta(A)$ は狭義単調減少で $\lim_{A \rightarrow \infty} \beta(A) = 0$ を満たし, 1 個体あたりのステージ間推移率 $f(L)$ は単調減少, 両個体群は定数死亡率 μ, α をもつと仮定する. (1) の両辺をたし合わせて, 総個体群サイズを N で表すと

$$N' = \beta(A)A - \mu L - \alpha A. \quad (2)$$

若齢個体を考慮せず, すべての個体が成熟個体という状況を想定すれば, $L = 0, N = A$ であるから, $N' = \beta(N)N - \alpha N$ を得る. $\beta(0) > \alpha$ ならば, 解は $t \rightarrow \infty$ のとき $N(t) \rightarrow N^* > 0$ となり, 個体群は平衡状態に向かう (N^* は $\beta(N^*) = \alpha$ を満たす).

方程式 (1) の話にもどろう.

$$R_0 = \frac{\beta(0)}{\alpha} \frac{f(0)}{\mu + f(0)}$$

とくと, 次の定理が成り立つ ([1], 第 11 章, 定理 11.4, 系 11.5, および定理 11.6 を参照):

定理 1. $R_0 > 1$ ならば, 個体群はパーマネントである. すなわち, ある定数 $M > \delta > 0$ が存在して, (1) のすべての非自明な解 L, A が

$$\delta \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} L(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} L(t) \leq M$$

$$\delta \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} A(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} A(t) \leq M$$

を満たす. さらに, 内部平衡点が存在する. また, $R_0 < 1$ ならば個体群は絶滅する.

定理 2. 任意の $L > 0$ に対し, $\mu + \alpha + f(L) + L \frac{df(L)}{dL} > 0$ が成り立つとする. このとき $R_0 > 1$ ならば, (1) のすべての解はただ 1 つの内部平衡点に収束する.

一定のステージ間推移率 $f(L) = \eta$ のとき, $R_0 = \frac{\beta(0)}{\alpha} \frac{\eta}{\mu + \eta} > 1$ が成り立つならば, 定理 2 により, (1) のすべての解は内部平衡点に収束する. したがって, 線形のステージ間推移 ηL の場合には, ステージが 1 つのときと同じく, 個体群はただ 1 つの平衡状態へ向かう. 次に, ステージ間推移率を $f(L) = \eta e^{-\gamma L}$ として, Ricker 型のステージ間推移を仮定しよう. この場合でも R_0 の値は変わらないため, 定理 1 により, 系のパーマネントな状態は保たれる. しかし, 内部平衡点が 3 つ出現し, 解はさまざまな分岐現象を呈する ([1], 11.9 節を参照せよ).

このような効果はステージ間推移の非線形性によってもたらされるのだが, 式 (2) で見るように, 若齢個体群と成熟個体群をたし合わせるとステージ間推移の部分は消えてなくなる. トータルでは”見えない”非線形が, 解の振る舞いに劇的な変化をもたらすことは大変興味深い. そのような隠れた要因を表舞台に引き出すことこそ, モデリング研究における数学の役割ではないかと思う.

3. 時間遅れと境界リヤプノフ汎関数

「時間遅れ」は日常に多く存在する。たとえば、シャワー。蛇口をひねり、40℃に設定しても、なかなか温かくなならない。しびれをきらし、早く温水を得るため50℃に設定して、待つ。すると、温かくなってきたではないか。心地よくシャワーを浴びていると、だんだんと湯の温度が上昇し、熱いぐらいになってくる。ここで設定が50℃であったことを思い出し、あわてて冷たいレベルまで蛇口をひねる。が、なかなか水温は下がらない…。このあと容易に想像がつくように、心地よい水温を基準に「冷たい」「熱い」の振動を得る（学習の効果で振幅は減衰していくと思われる）。こんな経験は現在の日本ではほとんど遭遇しないが、海外の給湯事情の悪いホテルではめずらしくない。これと同じ理由で、車の運転でも、ちょうど60キロで走ろうとすると、かなり僅かだがスピードの振動が生じている。これらはすべて時間遅れの効果であり、シャワーの例は、蛇口をひねることとその反応に時間遅れが存在するために起こる現象である。

日常生活からかけ離れた例として、たとえば、次の時間遅れをもつ Lotka-Volterra 方程式を考えてみよう：

$$\begin{aligned} x'(t) &= x(t)[r_1 - a_{11}x(t - \tau) - a_{12}y(t)] \\ y'(t) &= y(t)[-r_2 + a_{21}x(t) - a_{22}y(t - \rho)] \end{aligned} \quad (3)$$

$r_i > 0$, $a_{ii} > 0$ ($i = 1, 2$), $a_{ij} \geq 0$ ($i, j = 1, 2, i \neq j$) とし, $\tau > 0$, $\rho > 0$ とする。初期関数は、区間 $[-\max\{\tau, \rho\}, 0]$ における正の連続関数 $x(s) = \phi(s)$, $y(s) = \psi(s)$ とする。 $a_{ij} = 0$ のときは Hutchinson 方程式と呼ばれ ([3]), 様々な研究成果がある (例えば [4])。したがって (3) は Hutchinson 方程式をベースとした捕食者・被食者モデルであり、時間遅れがなければ ($\tau = \rho = 0$)、内部平衡点は、存在すれば大域的漸近安定であることが知られている ([2])。

時間遅れ τ, ρ を増加させよう。 τ, ρ がある程度小さいときは、解の渦状度合い強くなっていくものの、内部平衡点の大域的漸近安定性は維持されることが数値シミュレーションにより確認できる。しかし、ある $\tau^\#, \rho^\#$ でホップ分岐による漸近周期解が出現する。さらに時間遅れを増加させると、漸近周期解の振幅は大きくなり、漸近周期解の一部分は x 軸と y 軸に接する程になる。時間遅れを増加させればさせるほど、その両軸への近づき具合は増す。また、カオティックな解軌道も存在する。実際、 $\tau = 0.71$, $\rho = 1.73$, $r_1 = 2.4$, $r_2 = 2.1$, $a_{11} = 1.4$, $a_{12} = 2.2$, $a_{21} = 5.5$, $a_{22} = 3.3$, 初期条件が $x(s) = 0.75$, $y(s) = 0.6$ のとき、サメの頭型のカオティックな解軌道 (shark-head chaos) が数値シミュレーションにより観察される ([8])。

上記のような解軌道を有する方程式 (3) はパーマネンスだろうか？実は、(3) はどんな時間遅れ τ, ρ に対してもパーマネンスであることが数学的に証明できる。実際、より一般性を

持たせた Lotka-Volterra 捕食者・被食者型方程式

$$\begin{aligned} x'(t) &= x(t) \left[r_1 - a_{11} \int_{-\tau_{11}}^0 x(t+\theta) d\mu_{11}(\theta) - a_{12} \int_{-\tau_{12}}^0 y(t+\theta) d\mu_{12}(\theta) \right] \\ y'(t) &= y(t) \left[-r_2 + a_{21} \int_{-\tau_{21}}^0 x(t+\theta) d\mu_{21}(\theta) - a_{22} \int_{-\tau_{22}}^0 y(t+\theta) d\mu_{22}(\theta) \right] \end{aligned} \quad (4)$$

がパーマネンスであるための必要十分条件は、内部平衡点が存在することであると知られている ([10]).

時間遅れをもつ Lotka-Volterra 方程式のパーマネンスを解析する手法の一つに、境界リヤプノフ汎関数を用いた方法がある。これは、解の挙動を直接追いながらパーマネンスを評価し、解が終局的に留まる第一象限の内部のコンパクトな領域 (パーマネンス領域) を explicit に定めることを可能にする。この手法は、Wang & Ma(1991) の研究 ([12]) に端を発する。

方程式 (3) に対し、実際に Wang & Ma(1991) のアイデアを適用してパーマネンスを示そう (以下は証明の概略である。詳細は [10, 12] を参照されたい)。まず最初に解の終局的有界性が示され、十分大きな時刻 t に対し $0 < x(t) \leq \frac{r_1}{a_{11}} e^{r_1 \tau} = B_1$, $0 < y(t) \leq \frac{a_{21} B_1}{a_{22}} e^{a_{21} B_1 \rho} = B_2$ を得る。境界リヤプノフ汎関数を

$$\begin{aligned} V_1(t) &= x(t)^{a_{22}} y(t)^{-a_{12}} \exp \left[-a_{11} a_{22} \int_{t-\tau}^t x(s) ds + a_{22} a_{12} \int_{t-\rho}^t y(s) ds \right], \\ V_2(t) &= x(t)^{a_{21}} y(t)^{a_{11}} \exp \left[-a_{11} a_{21} \int_{t-\tau}^t x(s) ds - a_{11} a_{22} \int_{t-\rho}^t y(s) ds \right] \end{aligned}$$

と構成しよう。これらの解に沿った微分を計算すると

$$\begin{aligned} V_1'(t) &= [r_1 a_{22} + r_2 a_{12} - (a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}) x(t)] V_1(t), \\ V_2'(t) &= [r_1 a_{21} - r_2 a_{11} - (a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}) y(t)] V_2(t). \end{aligned}$$

内部平衡点が存在すれば、 $r_1 a_{21} - r_2 a_{11} > 0$ 。これにより解は、直線 $x = h_1 = \frac{r_1 a_{22} + r_2 a_{12} - \varepsilon}{a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}}$ を超えて y 軸に近づけば有限時刻で $x > h_1$ の領域に跳ね返され、直線 $y = h_2 = \frac{r_1 a_{21} - r_2 a_{11} - \varepsilon}{a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21}}$ を超えて x 軸に近づけば有限時刻で $y > h_2$ の領域に跳ね返されることがわかる。したがって大雑把に言えば、上の $V_i'(t)$ と $V_i(t)$ の関係式が本質をなして、任意の時間遅れに対してパーマネンスが示される。実際、パーマネンス領域は、直線 $x = B_1$, $y = B_2$ と 2 つの曲線

$$\gamma : x^{a_{22}} y^{-a_{12}} = l_1 (h_1)^{a_{22}} B_2^{-a_{12}}, \quad \Gamma : x^{a_{21}} y^{a_{11}} = l_2 (\bar{x})^{a_{21}} h_2^{a_{11}}$$

で囲まれる領域となる。ここで $\bar{x}$ は $y = h_2$ と曲線 γ との交点であり、 $l_1 = e^{-a_{11} a_{22} B_1 \tau - a_{22} a_{12} B_2 \rho}$, $l_2 = e^{-a_{11} a_{21} B_1 \tau - a_{11} a_{22} B_2 \rho}$ である。

パーマネンス領域が時間遅れのパラメータに依存して決まることに注意してほしい。実際、 τ, ρ が増加すれば、それに応じてパーマネンス領域は広がっていく。これは、冒頭部分

で触れた漸近周期解やカオティックな解軌道が出現しても、パーマネンスであることを反映している。このようにパーマネンスに無影響な時間遅れを *harmless delay* と呼ぶこともある (例えば, [11, 12]).

以上の手法は, 時間遅れをもつ競争型や高次元, 及び変数係数の Lotka-Volterra 微分方程式や差分方程式に適用され, 現在まで様々な発展を遂げている。例えば [5, 6, 7, 9, 11] を参照されたい。Wang & Ma(1991) の手法がどのように息づいているかを見ることができるだろう。また, Lotka-Volterra 差分方程式のパーマネンスに関しては, 解に中間値の定理が適用できないぶん少し解析に手間がかかるが, 境界リヤプノフ汎関数の手法の本質は連続型の方程式のそれと同じである ([6, 9, 11] を参照されたい)。

境界リヤプノフ汎関数を用いた方法では解の下極限の値までわかることが良い。解の安定性に関する様々な概念 (指数漸近安定, 一様漸近安定, etc.) は, 系の安定性についての深い理解に役立ってきた。生物種の絶滅性や永続性に対する深い理解のため, パーマネンスをもっと細かい概念に定式化できるとうれしい。境界リヤプノフ汎関数を用いた方法の「解の下極限の値までわかる」という長所はパーマネンスの細分に好適と考えられるが, いまのところ, 万能性に欠けると言わざるを得ない。Lotka-Volterra 方程式以外にも境界リヤプノフ汎関数の方法を発展させ, まず, この長所を磨くことが今後の課題である。

参考文献

- [1] ホルスト R. ティーメ著, 齋藤保久監訳「生物集団の数学 (上) —人口学生態学疫学へのアプローチ」, 日本評論社, 東京, 2006.
- [2] Hofbauer, J. and Sigmund, K., *Evolutionary games and population dynamics*, Cambridge University Press, Cambridge, 1998.
- [3] Hutchinson, G. E., Circular causal systems in ecology, *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **50** (1948), 221–246.
- [4] Kuang, Y. *Delay differential equations with applications in population dynamics*, Academic Press, New York, 1993.
- [5] Liu, S. and Chen, L., Necessary-sufficient conditions for permanence and extinction in Lotka-Volterra system with distributed delays, *Appl. Math. Lett.* **16** (2003), 911–917.
- [6] Muroya, Y., Persistence and global stability for discrete models of nonautonomous Lotka-Volterra type, *J. Math. Anal. Appl.* **273** (2002), 492–511.
- [7] Muroya, Y. Uniform persistence for Lotka-Volterra-type delay differential systems, *Nonlinear Anal. Real World Appl.* **4** (2003), 689–710.

- [8] Nakaoka, S., Saito, Y., and Takeuchi, Y., Stability, delay, and chaotic behavior in a Lotka-Volterra predator-prey system, *Math. Biosci. Eng.* **3** (2006), 173–187.
- [9] Saito, Y., Ma, W., and Hara, T., A necessary and sufficient condition for permanence of a Lotka-Volterra discrete system with delays, *J. Math. Anal. Appl.* **256** (2001), 162–174.
- [10] Saito, Y., Permanence and global stability for general Lotka-Volterra predator-prey systems with distributed delays, *Nonlinear Anal.* **47** (2001), 6157–6168.
- [11] Saito, Y., Hara, T., and Ma, W., Harmless delays for permanence and impersistence of Lotka-Volterra discrete predator-prey system, *Nonlinear Anal. Theory Methods* **50** (2002), 703–715.
- [12] Wang, W. and Ma, Z., Harmless delays for uniform persistence, *J. Math. Anal. Appl.* **158** (1991), 256–268.