

拡散を持つ数理生態モデルのパーシステンスと大域的安定性

静大工学部 竹内康博 (Yasuhiro Takeuchi)

1. 序

山や川等の自然条件やパイプライン等の人工物により、環境がいくつかのパッチに事実上分割されてしまい、生物がパッチ間を移動する時にそれらが障害となり、その生存に大きな影響を与えている例は、自然界で数多く観察されている。パッチ間の移動が捕食者にとっては障害とはならず、被食者だけに障害となる例としては、カナダのユーコン準州におけるカリブーと黄金わしが挙げられる [1]。カリブーにとっては川や山は移動の障害になるが、わしにはそれらは一般に障害とはならない。このような系のパーシステンスと大域的安定性については、[2]で考察されている。

一方、カリブーと狼からなる系 [1] を考えると、川と山は両者にとって障害となる。本論文ではそのような捕食者と被食両者に移動時の障害が存在するモデルのパーシステンス

と安定性を解析する [3]

パーシステンスは、多くの研究者により様々に定義されている。生態システムに対しては Freedman と Waltman [4] により次のように定義される。ベクトル $[x_1(t), \dots, x_n(t)]^T$ は、各 i について $\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > 0$ であるとき、弱い意味でパーシステンス (weakly persistence) であり、 $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > 0$ ($i=1, \dots, n$) である時強い意味でパーシステンスであると呼ばれる。さらに、各 i について $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) \geq \delta > 0$ となる $\delta > 0$ が存在するとき、一様なパーシステンス (uniformly persistence) であると呼ばれる。一様なパーシステンスは、co-operativity [5]、permanent coexistence [6]、ecological stability [7] 及び permanence [8] 等、様々に呼ばれている。

生態系を表す数学モデルについては、弱い意味でのパーシステンスな系であっても強い意味ではそうではない例が知られており [9]、このような系は十分に小さな外乱によりいくつかの $x_i(t)$ が $t \rightarrow +\infty$ で 0 となる (対応する生物種が死滅する) 可能性があるので、少なくとも強い意味でパーシステンスであることが望ましい。従って今後は、強い意味でのパーシステンスを単にパーシステンスと呼ぶことにする。

以下、第2節ではパッチ間を移動する捕食者・被食者モデ

ルと、パーシステンスを示す際に有用な Butler-McGehee の補題を与える。第3節は捕食者を除いた系が大域的に安定となる条件を示し、第4節はその条件の下で捕食者が生き残ることができるため（パーシステンス）の十分条件及び死滅する十分条件を与える。最後にこれらの十分条件の生物学的意味について第5節で議論する。

2. モデル

環境が n 個のパッチに分割されていて、パッチ間を捕食者、被食者が共に移動できるモデルとして、次の常微分方程式系を考える。

$$dx_i/dt = x_i g_i(x_i) - y_i p_i(x_i) + \varepsilon \sum_{j=1}^n \pi_{ji} \alpha_j h_j(x_j) \quad i=1, \dots, n. \quad (1)$$

$$dy_i/dt = y_i [-s_i(y_i) + c p_i(x_i)] + \mu \sum_{j=1}^n \rho_{ji} \beta_j k_j(y_j)$$

ここで $x_i(0)=x_{i0} > 0$, $y_i(0)=y_{i0} > 0$ とする。 $x_i(t)$, $y_i(t)$ はパッチ i における被食者、捕食者の個体数を表す。

以下を仮定する（全ての $i=1, \dots, n$ について）：

(H0) : (1) の全ての関数は十分になめらかで、初期値問題の解が存在し、任意の $t > 0$ に延長可能である。

$g_i(x_i)$ はパッチ i に於ける被食者の固有成長率を表す。

被食者はその個体数が十分少ないとき増加できるが、有限な資源のため $g_i(x_i)$ は x_i の減少関数で、各パッチは有限な被食者だけを維持できるとすると、

(H1) : $g_i(0) > 0$; $g_i'(x_i) > 0$; $g_i(K_i) = 0$ となる $K_i > 0$ が存在する。

$p_i(x)$ はパッチ i における被食者に対する捕食者の機能を表し、

(H2) : $p_i(0) = 0$; $p_i'(x_i) > 0$ 。

ε と μ は、それぞれ被食者と捕食者がパッチ間を移動するときの障害の強さの逆数であり、そのパッチごとの相対的強さが α_i, β_i である。 $\varepsilon = \mu = 0$ のとき、両者はパッチ間を移動できない。

(H3) : $\varepsilon \geq 0, \mu \geq 0, \alpha_i > 0, \beta_i > 0$ 。

$\pi_{ji}(\rho_{ji})$, $j \neq i$ は被食者(捕食者)がパッチ j から i へ安全に移動できる確率を表し、任意のパッチ間の移動が可能であるとすると

(H4) : $\pi_{ji} > 0, \rho_{ji} > 0 (j \neq i), \pi_{ii} = \rho_{ii} = -1$

$$\sum_{i \neq j}^n \pi_{ji} \leq 1, \quad \sum_{i \neq j}^n \rho_{ji} \leq 1.$$

$h_i(k_i)$ は、被食者(捕食者)が“より良い”パッチを求め

てパッチ i を離れるように働く圧力を表す。明かに圧力は $x_i(y_i)$ の増加関数であり、 α_i と β_i を調節することにより $h_i'(0) = k_i'(0) = 1$ とできる [2] ので、

(H5) : $h_i(0) = k_i(0) = 0$, $x_i > 0$, $y_i > 0$ に対して

$$1 = h_i'(0) \leq h_i'(x_i) \leq \xi_i, \quad 1 = k_i'(0) \leq k_i'(y_i) \leq \eta_i.$$

ここで (H5) の不等式は生物学的に要求される条件以上のものであり、3、4節で必要となる条件である。

$s_i(y_i)$ は捕食者の密度に依存する死亡率で、 c は捕食による被食者の捕食者への個体数変換率である。

(H6) : $s_i(0) > 0$, $s_i'(y_i) \geq 0$, $c > 0$.

今、 $X = (x_1, \dots, x_n)$, $Y = (y_1, \dots, y_n)$ とし、 $E = (X, Y)$ が (1) の非負の平衡点を表すとする。 $E_0(0, 0)$ は常に存在する。その他の E で存在する可能性があるのは、 $\varepsilon, \mu > 0$ の時仮定より $\hat{E}(\hat{X}(\varepsilon), 0)$ 及び正の平衡点 E^* だけである。ここで $\hat{X}(\varepsilon) = (\hat{x}_1(\varepsilon), \dots, \hat{x}_n(\varepsilon)) > 0$, $\hat{x}_i(0) = K_i$ である。 $\hat{X}(\varepsilon)$ の存在条件とその x 空間における大域的安定性条件は次節で与えられる。

(1) の解を $Z(t) = (X(t), Y(t))$ とおく時、任意の $Z(0) > 0$ に対して、 $\liminf_{t \rightarrow +\infty} z_i(t) > 0$, $i=1, \dots, 2n$ であるばあい (1) はパーシステンスであると呼ばれる。系がパーシステンスであることを証明する際に以下の Butler-McGehee の補題 (両者により独立に証明され、その証明は [4] に与えられている) が有用である。

Butler-McGehee の補題 : P を R_+^m の点、 Q を平衡点とする。

もし $Q \in \Omega(P)$ (P を通る軌道のオメガ極限集合) であるならば、

(i) $Q = \Omega(P)$ または (ii) $Q^+ \in W^+(Q) \setminus \{Q\}$, $Q^- \in W^-(Q) \setminus \{Q\}$ を満たす点

Q^+ と Q^- が存在する。ここで $W^+(Q)$ ($W^-(Q)$) は Q の強意の安定 (不安定) 多様体で、 $Q^+(Q^-) \in \Omega(P)$ である。

この補題を用いて、 $\hat{E}$ が局所的に不安定であるならば (1) はパーシステンスであることが 4 節で示される。

尚 (1) の解が有界であることは関数 $z(t) = \sum_{i=1}^n (cx_i(t) + y_i(t))$ を用いて容易に証明できる [3]。

3. 捕食者なしのモデルの大域的安定性

系 (1) から捕食者を除いたモデル

$$dx_i/dt = x_i g_i(x_i) + \varepsilon \sum_{j=1}^n \pi_{ji} \alpha_j h_j(x_j), \quad i=1, \dots, n \quad (2)$$

の正の平衡点 $\hat{X}(\varepsilon)$ の大域的安定性を考察する。

定理 3-1 [2]: $g_i(+\infty) = -\infty$ ($i=1, \dots, n$) とする。この時、

$$0 \leq \varepsilon \leq \min\{g_i(0)/\alpha_i\}, \quad i=1, \dots, n \quad (3)$$

をみたす ε に対して、 $\hat{X}(\varepsilon) > 0$ が存在する。 $\hat{X}(\varepsilon)$ が一意であるならば、それは正の初期値に対する (2) の全ての解に対して

大域的に漸近安定である。

系(2)は $\varepsilon=0$ の時、すなわち n 個のバッチが独立しているばあい、大域的に安定な正の平衡点 $\hat{X}(0) = (K_1, \dots, K_n)$ をもつ。定理 3-1 は、 ε が (3) を満たすばあい、正の平衡点の存在と大域的安定性が保存されることを示している。

特に $h_i(x_i)$ が線形であるばあい、次の定理がえられる。

定理 3-2 [2] : $h_i(x_i) = x_i (i=1, \dots, n)$ とする。 $\hat{X}(\varepsilon) > 0$ が存在すれば、それは一意であり全ての $\varepsilon \geq 0$ に対して大域的漸近安定である。

4. 捕食者 - 被食者系のパーシステンス

本節では、前節で考察した $\hat{X}(\varepsilon) > 0$ の存在と x 空間に関する大域的安定性を仮定する。

系(1)の $\hat{E}(\hat{X}(\varepsilon), 0)$ におけるヤコビアン行列 $\hat{J}$ は

$$\hat{J} = \begin{pmatrix} A & C \\ 0 & B \end{pmatrix} \quad (4)$$

と表せる。ここで $A=(a_{ij})$, $B=(b_{ij})$, $C=(c_{ij})$, 0 は全て $n \times n$ 行列であり、 0 は全ての要素が 0 、 B は次で与えられる。

$$b_{ij} = \begin{cases} -s_i(0) + cp_i(\hat{x}_i) - \mu\beta_i = \psi_i(\hat{x}_i) - \mu\beta_i & (j=i) \\ \mu\rho_{ji}\beta_j & (j \neq i) \end{cases} \quad (5)$$

$\hat{E}$ は x 空間に関して大域的に安定であるので、 A は安定行列となり、 $\hat{E}$ の局所的安定性は行列 B の安定性で決められる。 B の非対角成分は $\mu > 0$ の時正であるので、 B は既約な ML 行列であり、正の固有ベクトルと対応する実固有値 τ をもち、 B の任意の固有値 λ ($\neq \tau$) に対して $\tau > \operatorname{Re} \lambda$ をみたす [10]。従って、 B が安定行列となる必要十分条件は $\tau < 0$ である。以下、 B は双曲型であるとする。

定理 4-1 [3] B が不安定ならば、系(1)はパーシステンスである。

(証明) 非負の錐 R_+^{2n} は正の不変集合で、 ∂R_+^{2n} に 2 つの不変集合 E_0 と $\hat{E}$ を持つ。 $P \in \operatorname{int} R_+^{2n}$ とする。定理を示すためには、 ∂R_+^{2n} の任意の点が $\Omega(P)$ に属さないことを言えばよい。 $E_0 \notin \Omega(P)$ は [2] と同様に証明できる。

今、 $\hat{E} \in \Omega(P)$ とする。 B が不安定行列で双曲型なので、 B は正の固有ベクトル q と対応する実固有値 $\tau > 0$ をもつ。 $-q$ も τ に対する固有ベクトルなので、 $W^-(\hat{E}) \cap (R^{2n} \setminus R_+^{2n}) \neq \emptyset$ であり、 $W^+(E) \cap (\operatorname{int} R_+^{2n}) = \emptyset$ [11]。故に $W^+(\hat{E}) \cap R_+^{2n}$ は x 空間と一致する。

Butler-McGehee の補題から x 空間に $\hat{E}$ と異なる点 Q が存在し、

$Q \in \Omega(P)$ であり $cl\bar{O}(Q) \subset \Omega(P)$ 。しかし x 空間は大域的に安定な正の平衡点 $\hat{X}(\varepsilon)$ をもちさらに $E_0 \notin \Omega(P)$ なので $cl\bar{O}(Q)$ は非有界となり矛盾。従って $\hat{E} \notin \Omega(P)$ 。

最後に R_+^{2n} に属する任意の L について $L \in \Omega(P)$ とする。 $cl\bar{O}(L)$ は非有界か E_0 または $\hat{E}$ を含むことになり矛盾。従って $L \notin \Omega(P)$ 。以上より $\Omega(P) \cap \partial R_+^{2n} = \emptyset$ となりパーシステンスが証明された。

E_0 と $\hat{E}$ は双曲型であり acyclic であるので、 B が不安定ならば定理 4-1 のパーシステンスは一樣なパーシステンスとなり [12]、正の平衡点 E^* が存在する。

次に捕食者が死滅する条件を考える。 B が安定なばあい、 $r < 0$ で対応する固有ベクトルは正であるので、 $W^+(\hat{E}) \cap (int R_+^{2n}) \neq \emptyset$ 。従って $int R_+^{2n}$ を出発し、 $t \rightarrow +\infty$ で $Y(t) \rightarrow 0$ となる解が少なくとも一つ存在する。しかし、これは $\hat{E}$ の局所的性質であり任意の正の初期値を出発する解が $t \rightarrow +\infty$ で $Y(t) \rightarrow 0$ となることを意味しない。

定理 4-2 [3] もし次の条件 (i) または (ii) が成り立てば、任意の正の初期値に対する (1) の解は、 $t \rightarrow +\infty$ で $Y(t) \rightarrow 0$ となる。

$$(i) \quad \psi_i(\hat{x}_i) = -s_i(0) + cp_i(\hat{x}_i) < 0, \quad i=1, \dots, n. \quad (6)$$

(ii) $\tilde{B}$ が安定。

ここで $\tilde{B} = (\tilde{b}_{ij})$ は

$$\tilde{b}_{ij} = \begin{cases} b_{ii} & (j=i) \\ \mu \rho_{ji} \beta_j \eta_j & (j \neq i) \end{cases}. \quad (7)$$

(証明) $\hat{E}$ が x 空間において大域的に安定であるので、

$x_i(t) \leq \hat{x}_i(\varepsilon) + \delta$ が $t > T$ で成り立つような T が、任意の $\delta > 0$ について存在する [2]。従って $t \geq T, i=1, \dots, n$ に対し

$$dy_i/dt \leq y_i[-s_i(0) + cp_i(\hat{x}_i(\varepsilon) + \delta)] + \mu \sum_{j=1}^n \rho_{ji} \beta_j k_j(y_j). \quad (8)$$

(i) の証明 : (6) より $\delta > 0$ を十分小とすると、 $-s_i(0) + cp_i(\hat{x}_i(\varepsilon) + \delta) < 0$ 。その $i=1, \dots, n$ における最大値を $-\psi^0 < 0$ とおけば

$$dy_i/dt \leq -\psi^0 y_i + \mu \sum_{j=1}^n \rho_{ji} \beta_j k_j(y_j), \quad t \geq T, i=1, \dots, n. \quad (9)$$

(9)式と

$$du_i/dt = -\psi^0 u_i + \mu \sum_{j=1}^n \rho_{ji} \beta_j k_j(u_j), \quad i=1, \dots, n, \quad (10)$$

と比べる。(H4) より

$$\sum_{i=1}^n du_i/dt \leq -\psi^0 \sum_{i=1}^n u_i < 0, \quad t \geq T, \quad i=1, \dots, n,$$

となり、 $u_i(t) \rightarrow 0$ ($t \rightarrow +\infty$, $i=1, \dots, n$)。従って比較定理 [13] より $Y(t) \rightarrow 0$ ($t \rightarrow +\infty$)。(i) が示された。

(ii) の証明 : (8)式と

$$dv_i/dt = v_i [-s_i(0) + cp_i(\hat{x}_i(\epsilon) + \delta)] + \mu \sum_{j=1}^n \rho_{ji} \beta_j k_j(v_j) \quad (11)$$

を比較する。任意のスカラー $a \geq 0$ に対して

$$\zeta_i(a, \bar{q}) = a \bar{q}_i [-s_i(0) + cp_i(\hat{x}_i(\epsilon) + \delta)] + \mu \sum_{j=1}^n \rho_{ji} \beta_j k_j(a \bar{q}_j), \quad i=1, \dots, n.$$

を定義する。ここで $\bar{q}$ は行列 $\bar{B} = (\bar{b}_{ij})$

$$\bar{b}_{ij} = \begin{cases} -s_i(0) + cp_i(\hat{x}_i(\epsilon) + \delta) - \mu \beta_i & (j=i) \\ \tilde{b}_{ij} & (j \neq i) \end{cases} \quad (12)$$

の最大固有値 τ に対応する固有ベクトルである。 $\tilde{B}$ が安定と仮定したから、 $\delta > 0$ が十分小なら $\bar{B}$ も安定であるので、 $\tau < 0$, $\bar{q} > 0$ である。(H4) より

$$\partial \zeta_i(a, \bar{q}) / \partial a \leq (\bar{B} \bar{q})_i = \tau \bar{q}_i < 0. \quad (13)$$

$\zeta_i(0, \bar{q}) = 0$ であるから任意の $a > 0$ に対して $\zeta_i(a, \bar{q}) < 0$ 。従って R_+^n の空でない集合 F で

$$F = \{v \in R_+^n \mid f_i(v) < 0, \quad i=1, \dots, n\} \supset \{(a \bar{q}_1, \dots, a \bar{q}_n) \mid a > 0\}$$

をみたすものが存在する。ここで $f_i(v)$ は (11) の右辺を表す。

故に [2] と同様な証明により、 R_+^n を出発する (11) の任意の解は $t \rightarrow +\infty$ で 0 に収束する。再び比較定理により $Y(t) \rightarrow 0$ ($t \rightarrow +\infty$)。

条件 (i) または (ii) は、 B が安定行列であるための十分条件であるが必要条件ではない。しかし、特に全ての $k_i(y_i)$ が線形である場合 $\tilde{B}$ は B と一致するので、このばあい定理 4-1 とあわせて、行列 B が不安定ならば系 (1) はパーシステンス、安定ならば捕食者が常に死滅することが示された。条件 (ii) は非線形関数 $k_i(y_i)$ に対して、 $k_i'(y_i)$ の上限 η_i が余り大きくとれないことを示している。

5 ・ 例

本節では、捕食者の移動を表す関数 $k_i(y_i)$ が線形であり、パッチの個数が 2 であるとの仮定の下で、系 (1) のパーシステンスと捕食者のパッチ間移動に対する障害のパラメター $1/\mu$ との関連を考察する。定理 4-1、4-2 により系 (1) がパーシステンスであるための必要十分条件は、行列

$$B = \begin{pmatrix} \psi_1(\hat{x}_1) - \mu\beta_1 & \mu\rho_{21}\beta_2 \\ \mu\rho_{12}\beta_1 & \psi_2(\hat{x}_2) - \mu\beta_2 \end{pmatrix} \quad (14)$$

が不安定となることである。一方、行列 B が安定となるための必要十分条件は

$$(\beta_1 + \beta_2)\mu - (\psi_1 + \psi_2) > 0 \quad (15)$$

$$(1 - \rho_{12}\rho_{21})\beta_1\beta_2\mu^2 - (\psi_1\beta_2 + \psi_2\beta_1)\mu + \psi_1\psi_2 > 0 \quad (16)$$

である。 $\psi_i(\epsilon)$ の符号により 3 つのばあいを考える。

(i) $\psi_i(\hat{x}_i) < 0$ ($i=1,2$) のばあい : (15)、(16) は任意の $\mu > 0$

に対して成り立つ ($\rho_{ij} \leq 1$ ($i \neq j$) に注意) ので、このばあい系 (1) の捕食者は死滅する。 $\psi_i(\hat{x}_i) = -s_i(0) + c\rho_i(\hat{x}_i)$ と表せるので、

$\psi_i(\hat{x}_i) < 0$ は $\hat{x}_i$ が小さいことを意味する。すなわち、このばあい両方のパッチで餌が不十分であるので捕食者がパッチ間をどのように移動しても生き残ることができない。

(ii) $\psi_1(\hat{x}_1)\psi_2(\hat{x}_2) < 0$ のばあい : $\mu = \mu^* > 0$ を (16) を等式におき

かえた方程式の正の根とすると、(15)(16) は $\mu > \mu^*$

に対して成り立つ。従って、系 (1) は $0 < \mu < \mu^*$ でパーシステンス、 $\mu > \mu^*$ に対して捕食者が常に死滅する。すなわち、一方のパッチで餌が十分に存在するので、捕食者の移動が小さければ (捕食者のパッチ間移動に対する障害が大きければ) 捕食者・被食者ともに生き残れる。

(iii) $\psi_i(\hat{x}_i) > 0$ ($i=1,2$) のばあい : (ii) の場合と同様に、系

(1) がパーシステンスであるための必要十分条件は、

$0 < \mu < \mu^*$ である。 $\rho_{12}\rho_{21} < 1$ である時 (パッチ間の移動で捕食者が死亡する可能性がある)、 μ^* は有限である。従って、たとえ両方のパッチに餌が十分存在しても、パッチ間の捕食者の移動が大きな系 ($\mu > \mu^*$) では捕食者は死滅する。一方、 $\rho_{12}\rho_{21} =$

1 (パッチ間の移動が捕食者にとって安全であるばあい) では、 $\mu^* = +\infty$ となる。すなわち 任意の $\mu > 0$ に対して系(1)はパーシステンスであり、捕食者のいかなるパッチ間移動に対しても両者共に生き残れる。

謝辞 : 本研究の一部は、筆者が文部省在外研究員 (若手) として、カナダのアルバータ大学数学科に出張した際になされたものである。同科のフリードマン教授にはパーシステンスに関して御指導頂いたこと、及び静大工学部の共通講座には筆者の出張を可能にして頂いたことに対して謝意を表する。

参考文献 :

1. N.R. LeBlond. Porcupine Caribou Herd, Canadian Arctic Resources Com. Ottawa, 1979.

2. H.I. Freedman and Y. Takeuchi. Nonlinear Analysis TMA(in press).
3. _____. Applicable Analysis (in press).
4. _____ and P. Waltman. Math.Biosci.68: 213-231(1984)
5. J. Hofbauer. Monatsh.Math.91: 233-240(1981).
6. V. Hutson and G.T. Vickers. Math.Biosci.63: 253-269(1983).
7. Yu M. Svirezhev and P.O. Logofet. Stability of Biological Communities, Mir, Moscow 1983.
8. K. Sigmund and P. Schuster. Synaletics 21, Springer, NY. 1984.
9. R.M. May and W.J. Leonard. SIAM J.Appl.Math.29: 243-253(1975).
10. E. Seneta. Non-Negative Matrices, John Wiley and Sons, NY, 1973.
11. J.W.-H. So. Preprint.
12. G.J. Butler, H.I. Freedman and P. Waltman. Proc. Amer.Math.Soc. 96: 425-430(1986)
13. V. Lakshmikanthan and S. Leela. Differential and Integral Inequalities, Vol.1. Academic Press, NY, 1969.