

宿主・捕食寄生者モデルの超離散化と非有界性

Unboundedness of ultradiscrete host-parasitoid models

✉ 今隆助

* 宮崎大学工学教育研究部

*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

本稿では次の非線形差分方程式で記述される宿主・捕食寄生者モデルについて考える.

$$x_{t+1} = \lambda x_t f(y_t), \quad y_{t+1} = c x_t \{1 - f(y_t)\} \quad (1)$$

ここで, x_t と y_t はそれぞれ世代 t における宿主とその捕食寄生者の個体数, $\lambda > 0$ と $c > 0$ はそれぞれ宿主と捕食寄生者の基本再生産数, f は宿主が寄生から逃れる確率である (e.g., [2, 3] 参照). f は捕食寄生者の個体数に依存する関数であり, $f(y) = \exp(-ay)$ とした次の方程式が Nicholson-Bailey モデルである (e.g., [2, 3] 参照).

$$x_{t+1} = \lambda x_t \exp(-ay_t), \quad y_{t+1} = c x_t \{1 - \exp(-ay_t)\} \quad (2)$$

ここで, $a > 0$ は捕食寄生者の探索能力を表す. Nicholson-Bailey モデルが正平衡点を持つための必要十分条件は $\lambda > 1$ であり, 正平衡点は

$$(x^*, y^*) = \left(\frac{\lambda}{c(\lambda + 1)} \frac{\log \lambda}{a}, \frac{\log \lambda}{a} \right)$$

となる. 正平衡点は常に不安定渦状点であるため, 2 種は正平衡点で安定に共存することはできない (e.g., [1] 参照). 数値計算によると, 正平衡点からずれた解は振動し, その振幅は際限なく大きくなる. この性質はよく知られているが, 数学的な証明は知られていない. 例えば [5] では, Nicholson-Bailey モデルの解の性質が調べられているが, その非有界性については未解決で, “As for the problem of divergence in the radial coordinate ... for $\lambda > 1$, it still remains an open question” ([5, p.1467] 参照) と述べられている. 本稿では, Nicholson-Bailey モデルの解の非有界性について, 超離散化を用いた考察結果を述べる.

2 超離散化

単一種の個体数動態を記述する次の Beverton-Holt 方程式を例に, 超離散化について説明する.

$$x_{t+1} = \frac{\lambda x_t}{1 + x_t}$$

ここで, x_t は世代 t における個体数, $\lambda > 0$ は基本再生産数である. この差分方程式の超離散化とは, 変数変換 $X_t = \epsilon \log x_t$ と極限操作 $\epsilon \rightarrow +0$ によって, 方程式を書き換えることである. Beverton-Holt 方程式を変数変換すると,

$$e^{\frac{X_{t+1}}{\epsilon}} = \frac{\lambda e^{\frac{X_t}{\epsilon}}}{1 + e^{\frac{X_t}{\epsilon}}} \Leftrightarrow X_{t+1} = \epsilon \log \lambda + X_t - \epsilon \log(1 + e^{\frac{X_t}{\epsilon}})$$

と書き換えられる. λ は ϵ の関数だと考え, $\epsilon \log \lambda \rightarrow \Lambda$ ($\epsilon \rightarrow +0$) を仮定し, 極限 $\epsilon \rightarrow +0$ をとると,

$$X_{t+1} = \Lambda + X_t - \max(0, X_t)$$

が得られる. したがって, λ を非常に大きくすると, Beverton-Holt 方程式はこの超離散方程式に近づくことが分かる. また, $X_t = \epsilon \log x_t$ であるから, 超離散方程式で捉えることができるのは, Beverton-Holt 方程式の正の解の振る舞いだけである, もし Λ と X_0 が整数なら, X_t ($t \geq 0$) も整数であることが保証される. この意味で, 超離散化によって状態変数 x_t は離散化される.

この手順で Nicholson-Bailey モデルの超離散化を考える. 変数変換により, Nicholson-Bailey モデルの第 1 式は次のようになる.

$$X_{k+1} = \epsilon \log \lambda + X_k - a\epsilon \exp\left(\frac{Y_k}{\epsilon}\right)$$

ここで, 右辺の第 3 項は $\epsilon \rightarrow +\infty$ のとき発散するため, 意味のある方程式が得られない. そこで, 以下では, Nicholson-Bailey モデルを近似する May モデルの超離散化について考える.

3 May モデルの超離散化

方程式 (1) で $f(y) = (1 + \frac{ay}{k})^{-k}$ とした次の方程式が May モデルである ([7] 参照).

$$x_{t+1} = \lambda x_t \left(1 + \frac{ay_t}{k}\right)^{-k}, \quad y_{t+1} = cx_t \left\{1 - \left(1 + \frac{ay_t}{k}\right)^{-k}\right\} \quad (3)$$

ここで, a, c, λ, k は全て正定数である. $(1 + \frac{ay}{k})^{-k} \rightarrow \exp(-ay)$ ($k \rightarrow \infty$) であるので, Nicholson-Bailey モデルは May モデルの極限系としてみることができる. May モデルが正平衡点を持つための必要十分条件は $\lambda > 1$ である. 正平衡点は

$$(\hat{x}, \hat{y}) = \left(\frac{\lambda}{c(\lambda+1)} \frac{k(\lambda^{\frac{1}{k}} - 1)}{a}, \frac{k(\lambda^{\frac{1}{k}} - 1)}{a} \right)$$

となる. 正平衡点は $k \leq 1$ のとき安定 [6] で, $k < 1$ のとき漸近安定 [7] であることが知られている.

次の変数変換を用いて May モデルの超離散方程式を導出する.

$$X_t := \epsilon k \log \left(\frac{ac}{k} x_t \right), \quad Y_t := \epsilon k \log \left(\frac{a}{k} y_t \right)$$

この変数変換を用いると, May モデルの第 1 式は

$$X_{t+1} = \epsilon k \log \lambda + X_t - k^2 \epsilon \log \left(1 + e^{\frac{Y_t}{k}} \right) =: F_\epsilon(X_t, Y_t)$$

第 2 式は

$$Y_{t+1} = X_t + \epsilon k \log \left\{ \left(1 + e^{\frac{Y_t}{k}} \right)^k - 1 \right\} - k^2 \epsilon \log \left(1 + e^{\frac{Y_t}{k}} \right) =: G_\epsilon(X_t, Y_t)$$

となる. ここで, $\epsilon \log \lambda = 1$ を仮定し, 極限 $\epsilon \rightarrow +0$ をとると

$$\lim_{\epsilon \rightarrow +0} F_\epsilon(X_t, Y_t) = k + X_t - k \max(0, Y_t)$$

そして,

$$\lim_{\epsilon \rightarrow +0} G_\epsilon(X_t, Y_t) = X_t + \min(0, Y_t)$$

を得る. したがって λ を大きくしたとき, May モデルは超離散方程式

$$X_{t+1} = k + X_t - k \max(0, Y_t), \quad Y_{t+1} = X_t + \min(0, Y_t) \quad (4)$$

に近づく.

(X^*, Y^*) を方程式 (4) の平衡点とする. このとき, X^* と Y^* は次を満たす.

$$k \max(0, Y^*) = k, \quad X^* = Y^* - \min(0, Y^*)$$

いま $k > 0$ なので, 第 1 式から $Y^* = 1$, そして第 2 式から $X^* = 1$ を得る. よって, 方程式 (4) はただ 1 つの平衡点

$$(X^*, Y^*) = (1, 1)$$

を持つ. 図 1 に方程式 (4) の典型的な挙動を示す.

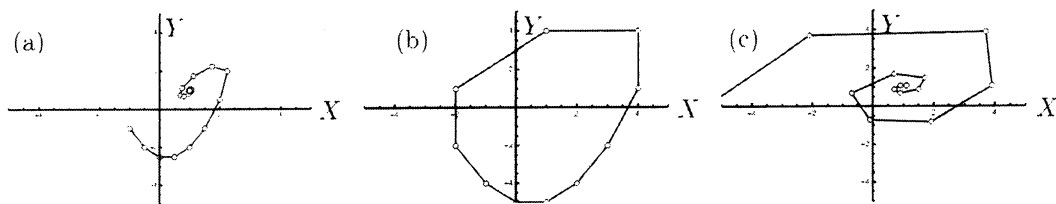


図 1: 方程式 (4) の解軌道. (a): $k = 0.5$, 解は平衡点に収束. (b): $k = 1$, 解は周期解. (c): $k = 2$, 解は発散.

4 区分線形差分方程式

$\Omega_1 := \{(X, Y) \in \mathbb{R}^2 : Y > 0\}$ とする. Ω_1 上で方程式 (4) は次の線形差分方程式となる.

$$X_{t+1} = k + X_t - kY_t, \quad Y_{t+1} = X_t \quad (5)$$

$Y^* > 0$ であるので, 平衡点 (X^*, Y^*) 近傍の挙動はこの線形差分方程式に従う. この方程式は次のようにも書ける.

$$\begin{pmatrix} X_{t+1} - 1 \\ Y_{t+1} - 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & -k \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_t - 1 \\ Y_t - 1 \end{pmatrix}$$

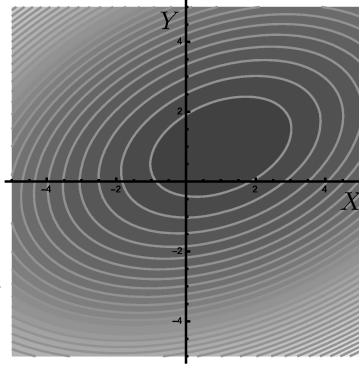
したがって, 平衡点 (X^*, Y^*) が漸近安定であるための必要十分条件は $k < 1$ であり, 安定であるための必要十分条件は $k \leq 1$ である. この平衡点の安定性は May モデルの正平衡点の安定性と同じである. $V_1(X, Y) := (X - 1)^2 + k(Y - 1)^2 - (X - 1)(Y - 1)$ とすると, V_1 の等高線は図 2 のように平衡点を内部に持つ閉曲線となり, 方程式 (5) の解は

$$V_1(X_{t+1}, Y_{t+1}) = kV_1(X_t, Y_t)$$

を満たす. したがって, $Y_t > 0$ かつ $k \geq 1$ のとき, (5) の解に沿って, V_1 は非減少である.

$\Omega_2 := \{(X, Y) \in \mathbb{R}^2 : Y \leq 0\}$ とする. Ω_2 上では (4) は次のようになる.

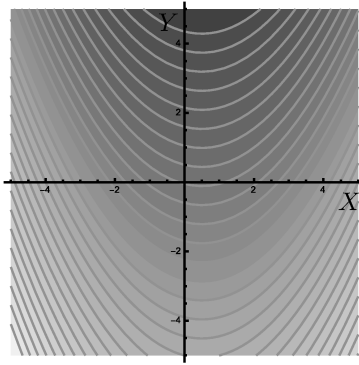
$$X_{t+1} = k + X_t, \quad Y_{t+1} = X_t + Y_t \quad (6)$$

図 2: V_1 の等高線

$V_2(X, Y) := X^2 - X - 2kY + k$ とすると, V_2 の等高線は図 3 のように下に凸の放物線となり, (6) の解は

$$V_2(X_{t+1}, Y_{t+1}) = V_2(X_t, Y_t) + k(k-1)$$

を満たす. したがって, $Y_t \leq 0$ かつ $k \geq 1$ のとき, (6) の解に沿って, V_2 は非減少である.

図 3: V_2 の等高線

5 Liapunov 様関数の構築

閉曲線 $V_1(X, Y) = c$ と放物線 $V_2(X, Y) = c$ の交点を求める. いま,

$$V_1(X, Y) = V_2(X, Y) \Leftrightarrow Y(kY + 1 - X) = 0$$

であるから, 交点は $Y = 0$ または $Y = (X - 1)/k$ を満たす. $Y = 0$ のとき, $V_2(X, Y) = c$ を解くと,

$$X^2 - X + k - c = 0 \Leftrightarrow X = \frac{1 \pm \sqrt{1 + 4(c - k)}}{2}.$$

を得る. $Y = (X - 1)/k$ のとき, $V_2(X, Y) = c$ を解くと,

$$X^2 - 3X + k - c + 2 = 0 \Leftrightarrow X = \frac{3 \pm \sqrt{1 + 4(c - k)}}{2}$$

を得る. $\alpha = \sqrt{1+4(c-k)}$ とする. このとき, 閉曲線 $V_1(X, Y) = c$ と放物線 $V_2(X, Y) = c$ の交点は

$$\left(\frac{1 \pm \alpha}{2}, 0\right), \quad \left(\frac{3 \pm \alpha}{2}, \frac{1 \pm \alpha}{2k}\right)$$

と書ける (図 4 参照).

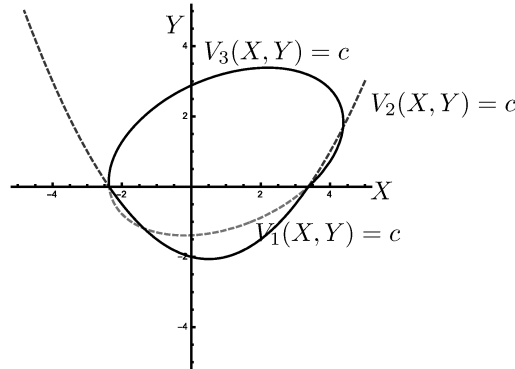


図 4: $V_1(X, Y) = c$, $V_2(X, Y) = c$, $V_3(X, Y) = c$ の位置関係.

関数 V_3 を次の様に定義する.

$$V_3(X, Y) := \begin{cases} V_1(X, Y) & (Y \geq 0) \\ V_2(X, Y) & (Y < 0) \end{cases}$$

このとき, $V_3(X, Y) = c$ が $Y = 0$ と交点を持つための必要十分条件は

$$1 + 4(c - k) \geq 0$$

である. 関数 V_3 は Liapunov 関数の様に振る舞うことが期待される.

6 非有界性

前節で定義した関数 V_3 を用いて, 方程式 (4) の解の非有界性について考える. 方程式 (4) の解に沿って, V_3 が一定の割合で増加するなら, 平衡解を除く解は非有界であることが示せる. しかしながら, V_3 が単調に増加するとは限らない. 実際, 図 4 にある様に, 放物線 $V_2(X, Y) = c$ の一部は $Y > 0$ の領域において閉曲線 $V_1(X, Y) = c$ の内部に存在するため, 方程式 (4) の解が集合 Ω_2 を出て集合 Ω_1 に入るとき, 解に沿って V_3 の値が減少する可能性がある. つまり, $Y_t < 0$ かつ $Y_{t+1} > 0$ のとき, $V_2(X_t, Y_t) = c$ かつ $V_1(X_{t+1}, Y_{t+1}) < c$ が成り立つかもしれない. 以下では, そのような場合でも, k が十分大きければ, $V_1(X_{t+2}, Y_{t+2}) > c$ となることを示す.

補題 1. $\{(X_t, Y_t)\}_{t=0}^{\infty}$ を方程式 (4) の解とし, $Y_T < 0$ かつ $Y_{T+1} > 0$ を満たす $T \geq 0$ が存在すると仮定する. もし $k > 1$ なら $V_3(X_{T+2}, Y_{T+2}) \geq (k - \frac{1}{4})V_3(X_T, Y_T)$ かつ $V_3(X_{T+1}, Y_{T+1}) \geq \frac{k-1}{k}V_3(X_T, Y_T)$ が成り立つ.

証明. $c_0 := V_3(X_T, Y_T)$ とする. $V_3(X_T, Y_T) > V_3(X_{T+1}, Y_{T+1})$ を仮定する. このとき,

$$c_0 = V_2(X_T, Y_T) = V_3(X_T, Y_T) > V_3(X_{T+1}, Y_{T+1}) = V_1(X_{T+1}, Y_{T+1})$$

が成り立つ. さらに, $c_0 = V_2(X_T, Y_T) < V_2(X_{T+1}, Y_{T+1})$ であるから, 点 (X_{T+1}, Y_{T+1}) は下記の様に定義される集合 $\mathcal{D}(c_0)$ に属している.

$$\mathcal{D}(c) := \{(X, Y) \in \mathbb{R}^2 : Y > 0, V_1(X, Y) < c < V_2(X, Y)\}$$

$Y_T < 0$ なので, 閉曲線 $V_1(X, Y) = c_0$ と放物線 $V_2(X, Y) = c_0$ は交点 $(\frac{1+\alpha_0}{2}, 0)$ と $(\frac{3+\alpha_0}{2}, \frac{1+\alpha_0}{2k})$ を持つ (図 4 参照). ここで, $\alpha_0 = \sqrt{1+4(c_0-k)}$ である. これら 2 点を通る直線の方程式は

$$Y = \frac{1+\alpha_0}{2k} \left(X - \frac{1+\alpha_0}{2} \right)$$

となる. 閉曲線 $V_1(X, Y) = c$ がこの直線と交点を持たないための c の条件を求める. $V_1(X, \frac{1+\alpha_0}{2k}(X - \frac{1+\alpha_0}{2})) = c$ を満たす X が存在しなければ, 交点は存在しない. この方程式は次のようになる.

$$\begin{aligned} & X^2 - X + Y(kY - 2k + 1 - X) + k = c \\ \Leftrightarrow & \frac{-1+\alpha_0^2+4k}{4k} X^2 - \frac{(2+\alpha_0)(-1+\alpha_0^2+4k)}{4k} X \\ & + \frac{-3+4\alpha_0^3+\alpha_0^4+8(1-2c)k+16k^2+4\alpha_0(4k-1)+2\alpha_0^2(4k+1)}{16k} = 0 \end{aligned}$$

この方程式が実根を持つための必要十分条件は

$$c < \frac{1-\alpha_0^2-8k+4\alpha_0^2k+16k^2}{16k} =: c_m$$

である. 放物線 $V_2(X, Y) = c_0$ は凸なので, 閉曲線 $V_1(X, Y) = c_m$ は集合 $\mathcal{D}(c_0)$ と交わらない. さらに

$$\frac{c_0}{c_m} = \frac{k}{k - \frac{1}{4}}$$

が成り立つ. また, $(X_{T+1}, Y_{T+1}) \in \mathcal{D}(c_0)$ であるので,

$$V_3(X_{T+1}, Y_{T+1}) > \frac{k - \frac{1}{4}}{k} V_3(X_T, Y_T)$$

を得る. そして,

$$V_3(X_{T+2}, Y_{T+2}) > \left(k - \frac{1}{4} \right) V_3(X_T, Y_T)$$

を得る. □

補題 2. $\{(X_t, Y_t)\}_{t=0}^\infty$ を方程式 (4) の解とし, $Y_T > 0$ かつ $Y_{T+1} < 0$ を満たす $T \geq 0$ が存在すると仮定する. もし $k \geq 1$ なら, $V_3(X_{T+1}, Y_{T+1}) \geq V_3(X_T, Y_T)$ が成り立つ.

証明. $Y_T > 0$ かつ $Y_{T+1} < 0$ であるから, $X_T < 0$ かつ $V_3(X_T, Y_T) = V_1(X_T, Y_T) = X_T^2 - X_T + kY_T^2 - (2k-1)Y_T - X_TY_T + k$ が成り立つ. $k \geq 1$ であるから,

$$\begin{aligned} V_3(X_{T+1}, Y_{T+1}) &= k(k-1) \left\{ \left(Y_T - \frac{2k-1}{2k} \right)^2 + \frac{4k-1}{4k^2} \right\} - (2k-1)X_TY_T + V_3(X_T, Y_T) \\ &\geq V_3(X_T, Y_T) \end{aligned}$$

□

以上から次の定理を得る.

定理 3. $\{(X_t, Y_t)\}_{t=0}^\infty$ を方程式 (4) の解とし, $(X_0, Y_0) \neq (1, 1)$ とする. このとき, $k > \frac{5}{4}$ なら, $V_3(X_t, Y_t) \rightarrow \infty$ ($t \rightarrow \infty$) が成り立つ.

7 おわりに

非線形差分方程式を超離散化することによって、区分別形差分方程式を得ることができる。そこで、本研究では、Nicholson-Bailey モデルの解の非有界性を数学的に示すことを目指し、その超離散化を試みた。しかしながら、Nicholson-Bailey モデルの超離散化から意味のある方程式を導出できなかった。そのため、Nicholson-Bailey モデルを近似している May モデルを超離散化し、その方程式の解の非有界性を調べた。その結果、パラメータが十分大きいなら、平衡解以外の解は非有界であることを示すことができた。同様の結論が、超離散化する前の May モデルやその極限系である Nicholson-Bailey モデルに対しても成り立つかどうかはまだ不明である。また、Nicholson-Bailey モデルのように、解の有界性が明らかになっていないモデル（例えば、[4]）に対して、超離散化が有効かどうかを明らかにするのも今後の課題である。

謝辞

本研究は科学研究費補助金・若手研究 (B) (No.25800095) の支援のもとで行われた。

参考文献

- [1] L. Edelstein-Keshet. *Mathematical models in biology*, volume 46. Society for Industrial and Applied Mathematics, 1988.
- [2] M. Hassell. *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press, 1978.
- [3] M. Hassell. *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*. Oxford University Press, Oxford, 2000.
- [4] M. P. Hassell, H. N. Comins, and R. M. May. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 353(6341):255–258, 1991.
- [5] S.-B. Hsu, M.-C. Li, W. Liu, and M. Malkin. Heteroclinic foliation, global oscillations for the nicholson-bailey model and delay of stability loss. *Discrete and Continuous Dynamical Systems*, 9(6):1465–1492, 2003.
- [6] G. Ladas, G. Tzanetopoulos, and A. Tovbis. On may's host parasitoid model. *Journal of Difference Equations and Applications*, 2(2):195–204. 1996.
- [7] R. M. May. Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. *The Journal of Animal Ecology*, pages 833–844. 1978.