

一回繁殖型の非線形Leslieモデルの連続化と分岐解析

今, 隆助
宮崎大学工学教育研究部

<https://doi.org/10.15017/1807499>

出版情報：応用力学研究所研究集会報告. 26A0-S2 (16), pp.94-100, 2015-03. 九州大学応用力学研究所
バージョン：
権利関係：



応用力学研究所研究集会報告 No.26AO-S2
「非線形波動研究の現状 — 課題と展望を探る—」 (研究代表者 増田 哲)

Reports of RIAM Symposium No.26AO-S2

State of arts and perspectives of nonlinear wave science

Proceedings of a symposium held at Chikushi Campus, Kyushu University,
Kasuga, Fukuoka, Japan, October 30 - November 1, 2014

Article No. 16 (pp. 94 - 100)

一回繁殖型の非線形 Leslie モデルの 連続化と分岐解析

今 隆助 (KON Ryusuke)

(Received 16 January 2015; accepted 28 January 2015)



Research Institute for Applied Mechanics
Kyushu University
March, 2015

一回繁殖型の非線形 Leslie モデルの連続化と分岐解析

宮崎大学工学教育研究部 今 隆助 (KON, Ryusuke)

周期的に大発生する生物は、自然界ではよく見られる．典型的な例が、周期ゼミ (periodical cicadas) である．Bulmer (1977) は、周期ゼミに代表される周期昆虫が、なぜ周期的に大発生するのかを数理モデルを用いて研究した．そして、同年齢間よりも異年齢間の競争が激しいときに、周期的な大発生が起こることを明らかにした．しかしながら、その条件が数理モデルのパラメータによって陽には表現できていないので、どれくらい同年齢間よりも異年齢間の競争が激しければ、周期的な大発生が起こるのかは明らかにされていない．本稿では、差分方程式の連続化を用いた分岐解析により、この条件をどのように数理モデルのパラメータによって陽に表現できるのかを紹介する．

1 導入

周期的に大発生する生物は、自然界ではよく見られる．典型的な例が、周期ゼミ (periodical cicadas) である．周期ゼミはアメリカ東部にだけ生息するセミであり、彼らの寿命は、北部では 17 年、南部では 13 年である．そのため、北部の周期ゼミは、17 年ゼミ、南部のそれは 13 年ゼミと呼ばれている．周期ゼミの局所個体群は同じ年齢の個体から成っている．そのため、17 年ゼミであれば 17 年に一度、13 年ゼミであれば 13 年に一度 (大量に) 一斉に羽化する．

周期ゼミの他にも、周期的に大発生するガやコガネムシが知られている．そこで、Bulmer [1] は、「一定の長さ n 年 ($n > 1$) の寿命を持ち、成虫が n 年に一度しか羽化しないような昆虫」を周期昆虫と名付けた．周期ゼミは周期昆虫の一種である．Bulmer [1] は周期昆虫に見られる周期的な大発生がどのようなメカニズムで起こるのかを数理モデルを用いて研究し、同年齢間よりも異年齢間の競争が激しいときに、周期的な大発生が起こることを明らかにした．しかしながら、その条件が数理モデルのパラメータによって陽には表現できていないので、どれくらい同年齢間よりも異年齢間の競争が激しければ、周期的な大発生が起こるのかは明らかにされていない．本稿では、差分方程式の連続化を用いた分岐解析により、この条件をどのように数理モデルのパラメータによって陽に表現できるのかを紹介する．

2 一回繁殖型の非線形 Leslie モデル

Bulmer [1] が調べた数理モデルは、次の非線形差分方程式である．

$$\begin{pmatrix} u_{1,k+1} \\ u_{2,k+1} \\ u_{3,k+1} \\ \vdots \\ u_{n,k+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & s_n g_n(\mathbf{u}_k) \\ s_1 g_1(\mathbf{u}_k) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 g_2(\mathbf{u}_k) & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & s_{n-1} g_{n-1}(\mathbf{u}_k) & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_{1,k} \\ u_{2,k} \\ u_{3,k} \\ \vdots \\ u_{n,k} \end{pmatrix} \quad (1)$$

ここで、

$$\mathbf{u}_k = (u_{1,k}, u_{2,k}, \dots, u_{n,k})^\top, \quad g_i(\mathbf{u}_k) = \exp\left(-\sum_{j=1}^n b_{ij} u_{j,k}\right), \quad b_{ij} > 0, \quad s_i > 0$$

である．この方程式は，非線形 Leslie (行列) モデルの特殊な場合である．多くの昆虫は一生に一度しか繁殖せず，そのような一回繁殖型の繁殖様式をもつ生物の個体数変化を記述する数理モデルが，上記の非線形差分方程式である．時間を表す k の単位は年であるとして，方程式の意味を説明する． $u_{i,k}$ は時刻 k における i 歳の個体の数を表している． $s_i g_i(\mathbf{u}_k)$, $i = 1, 2, \dots, n-1$, は i 歳の個体が 1 年後に生き残っている確率 (生存率) であり， $s_n g_n(\mathbf{u}_k)$ は繁殖可能な年齢に達した個体が産む子供の数 (出生数) である．したがって，繁殖可能なのは n 歳の個体だけであるので， $u_{1,k}, u_{2,k}, \dots, u_{n-1,k}$ は幼虫の個体数， $u_{n,k}$ は成虫の個体数といえる． g_i は各変数に関して単調減少である．これは，種内競争があることを意味しており，係数 b_{ij} は競争の強さを決める定数であることが分かる． b_{ij} は $u_{j,k}$ の係数であるので， j 歳の個体が i 歳の個体の生存率または出生数に与える負の影響の強さを表している．そのため，行列 $B = (b_{ij})$ の対角成分は同年齢間の競争の強さを，非対角成分は異年齢間の競争の強さを表している．同一種の個体は多くの場合，多かれ少なかれ資源を共有している．そのため，このような競争を仮定することは自然である．以上の設定のもとで，初期時刻における個体群ベクトル $\mathbf{u}_0 = (u_{1,0}, u_{2,0}, \dots, u_{n,0})^\top$ が非負であれば， $\mathbf{u}_k = (u_{1,k}, u_{2,k}, \dots, u_{n,k})^\top$ は任意の $k \geq 0$ で非負である．つまり， $\mathbb{R}_+^n := \{\mathbf{u} = (u_1, u_2, \dots, u_n)^\top \in \mathbb{R}^n : u_i \geq 0 \forall i\}$ は正不変である．生物の個体数変化に興味があるので，以下では， \mathbb{R}_+^n 上の解の振る舞いだけを調べていく．

3 周期的な大発生を表す解の存在と安定性

方程式 (1) の n 周期解が，次のような符号パターンをもつとき，それを単級 n 周期解 (single-class n -cycle) と呼ぶことにする．

$$\begin{pmatrix} + \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \rightarrow \begin{pmatrix} 0 \\ + \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \rightarrow \dots \rightarrow \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ + \end{pmatrix} \rightarrow \begin{pmatrix} + \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}$$

単級 n 周期解上では常に一つの年齢級しか存在していない．そして，成虫の個体数 u_n は n 年に一度だけ正の値をとる．したがって，このような単級 n 周期解が，周期昆虫に見られる周期的な大発生に対応する．方程式 (1) が単級 n 周期解をもつための条件は次のように得られる．

定理 1. 方程式 (1) が単級 n 周期解を持つための必要十分条件は $\mathcal{R}_0 := s_1 s_2 \cdots s_n > 1$ である．

証明. \mathbf{u}_k は $\mathbf{u}_1 = (p_1, 0, \dots, 0)^\top$ を満たす (1) の解であるとする．このとき，

$$\mathbf{u}_2 = p_2 \mathbf{e}_2, \quad \mathbf{u}_3 = p_3 \mathbf{e}_3, \quad \dots, \quad \mathbf{u}_{n+1} = p_{n+1} \mathbf{e}_1,$$

となる．ただし， $\mathbf{e}_1, \mathbf{e}_2, \dots, \mathbf{e}_n$ は \mathbb{R}^n の標準基底であり，

$$\begin{aligned} p_2 &:= s_1 g_1(p_1 \mathbf{e}_1) p_1 \\ p_3 &:= s_2 g_2(p_2 \mathbf{e}_2) p_2 \\ &\vdots \\ p_{n+1} &:= s_n g_n(p_n \mathbf{e}_n) p_n \end{aligned}$$

である．もし $p_1 = p_{n+1}$ かつ $p_1 > 0$ であるなら， \mathbf{u}_k は単級 n 周期解である．以下では，そのような p_1 の存在を調べる．そこで， $F_i(x) := s_i g_i(x \mathbf{e}_i) x$, $i = 1, 2, \dots, n$, とする．さらに，

$G(x) := F_n \circ F_{n-1} \circ \cdots \circ F_1(x) - x$ とする．このとき， $G(p_1) = p_{n+1} - p_1$ である．まず， $\mathcal{R}_0 > 1$ なら， $G(x) = 0$ となる $x > 0$ が存在することを示す． G は $G(0) = 0$ を満たす連続関数である．さらに， x を十分大きくとれば， $G(x) < 0$ となる．したがって，中間値の定理より， $G'(0) = \mathcal{R}_0 - 1 > 0$ なら， $G(x) = 0$ を満たす $x > 0$ が存在し，単級 n 周期解が存在することがいえる．次に， $x > 0$ なら $G(x) < (\mathcal{R}_0 - 1)x$ であるので， $\mathcal{R}_0 \leq 1$ のとき，単級 n 周期解は存在しない． \square

この定理で登場する \mathcal{R}_0 は基本再生産数と呼ばれており，密度効果を無視したときに 1 個体が一生の間に産むと期待される子供の数を表している．基本再生産数が 1 を越えないと，単級 n 周期解が存在しないだけでなく，すべての解が原点に収束することが知られている [7]．

周期昆虫に見られる周期的な大発生が，どのような状況下で安定な現象として起こるのかは，単級 n 周期解がどのような条件下で安定化するのかを調べればよい．以下では，単級 n 周期解の安定性に関する定理を紹介する．そこで，新しい指標 $\rho_1, \rho_2, \dots, \rho_{n-1}$ を次のように定義する．

$$\rho_i := \frac{b_{i+1,1} + s_1 b_{i+2,3} + \cdots + s_1 s_2 \cdots s_{n-1} b_{i+n,n}}{b_{11} + s_1 b_{22} + \cdots + s_1 s_2 \cdots s_{n-1} b_{nn}}, \quad i = 1, 2, \dots, n-1$$

ここで， b_{ij} の添え字は mod n で数えることとする．各 ρ_i の分母には行列 $B = (b_{ij})$ の対角成分が現れ，分子には非対角成分が現れている．したがって， $\rho_i < 1$ は同年齢間の競争が激しいことを意味し， $\rho_i > 1$ は異年齢間の競争が激しいことを意味している．この指標は Cushing [2] によって導入されたものである．この指標を用いると，単級 n 周期解の安定条件は次のように述べられる．

定理 2. $\rho_i \neq 1, i = 1, 2, \dots, n-1$, を仮定する．

- (i) $\rho_i < 1, i = 1, 2, \dots, n-1$ なら，定数 $\epsilon > 0$ が存在して，任意の $\mathcal{R}_0 \in (1, 1 + \epsilon)$ に対して，単級 n 周期解がただ一つ存在して，それは漸近安定である．
- (ii) $\rho_i > 1$ となる i があるなら，定数 $\epsilon > 0$ が存在して，任意の $\mathcal{R}_0 \in (1, 1 + \epsilon)$ に対して，単級 n 周期解がただ一つ存在して，それは不安定である．

この定理から，Bulmer [1] が結論したように，同年齢間の競争よりも異年齢間の競争が激しいと周期的な大発生が安定な現象として起こることがわかる．また，その条件は (\mathcal{R}_0 が十分 1 に近いことを仮定する必要があるが) 方程式のパラメータ s_i, b_{ij} によって陽に表現されており，どの程度，同年齢間の競争よりも異年齢間の競争が激しければ，周期的な大発生が安定して起こるのかが分かる．

次の節では，この定理の証明の手順を概説する．

4 差分方程式の連続化と原点の分岐

Diekmann and van Gils [3] によって提案された方法を用いて，方程式 (1) から Lotka-Volterra 方程式 (非線形常微分方程式) を導く ([5, 6] も参照せよ)．

$h := \log \mathcal{R}_0$ とし，後にこの h を十分小さく取り，差分方程式を連続化する．対角行列 D を $D := \text{diag}(1, s_1, s_1 s_2, \dots, s_1 s_2 \cdots s_{n-1})$ と定義する．変数変換 $\mathbf{x} := (1/h)D^{-1}\mathbf{u}$ によって，方程式 (1) をリスケールする． $\mathbf{x}_{k+1} = (1/h)D^{-1}\mathbf{u}_{k+1}$ であり，これは

$$D^{-1} \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & s_n g_n(hD\mathbf{x}_k) \\ s_1 g_1(hD\mathbf{x}_k) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 g_2(hD\mathbf{x}_k) & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & s_{n-1} g_{n-1}(hD\mathbf{x}_k) & 0 \end{pmatrix} D\mathbf{x}_k$$

に等しい．そのため，リスケールされた方程式は

$$\begin{cases} x_{1,k+1} = e^h g_n(hD\mathbf{x}_k)x_{n,k} \\ x_{2,k+1} = g_1(hD\mathbf{x}_k)x_{1,k} \\ \vdots \\ x_{n,k+1} = g_{n-1}(hD\mathbf{x}_k)x_{n-1,k} \end{cases} \quad (2)$$

となる．方程式 (2) は方程式 (1) を変数変換しただけなので， $h > 0$ である限り，方程式 (1) の単級 n 周期解の存在や安定性は，方程式 (2) の単級 n 周期解の存在や安定性を調べれば分かる．また，ある区間 $[0, h^*]$ 上で定義された関数 $\bar{x}(h)$ が，方程式 (2) の単級 n 周期点であるなら，用いた変数変換の性質から， $hD\bar{x}(h)$ は (1) の原点から分岐してくる単級 n 周期点に対応する（下図参照）．したがって，方程式 (2) の単級 n 周期解について調べると，方程式 (1) の原点から分岐してくる単級 n 周期解が理解できる．

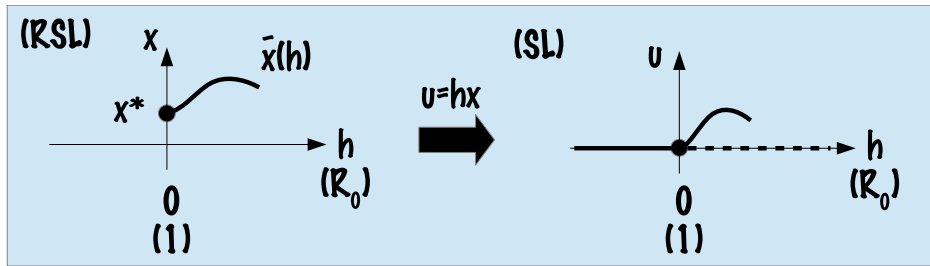


図 1: 左図は方程式 (2)（リスケール後），右図は方程式 (1)（リスケール前）の分岐の模式図（一次元の場合を想定して描いている）．分岐パラメータは h ，分岐点は $h = 0$ ．ただし， $h = \log R_0$ であることに注意．

写像 $\mathbf{x}^k \mapsto \mathbf{x}^{k+1}$ を $\xi(h, \cdot) = (\xi_1(h, \cdot), \xi_2(h, \cdot), \dots, \xi_n(h, \cdot))^\top$ と書くことにする．このとき， $g_i(0) = 1$ であるので， $\xi(0, \mathbf{x}) = P\mathbf{x}$ である．ただし， P は次の置換行列である．

$$P = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

方程式 (2) の解を n 回おきに観察するには，次の方程式の解を見ればよい．

$$x_{i,k+n} = x_{i,k} e^h \prod_{j=0}^{n-1} g_{j+i}(hD\xi^j(h, \cdot)(\mathbf{x}_k)), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (3)$$

ここで， g_i の添え字は $\text{mod } n$ で数える．写像 $\mathbf{x}^k \mapsto \mathbf{x}^{k+n}$ を $\phi(h, \cdot) = (\phi_1(h, \cdot), \phi_2(h, \cdot), \dots, \phi_n(h, \cdot))^\top$ と書くことにすると， $\phi(h, \mathbf{x}) = \xi^n(h, \cdot)(\mathbf{x})$ である．写像 ϕ の解は (2) の解を n 回おきに見た解に対応するので， ϕ の平衡点は (2) の広義の n 周期点である（つまり，素周期が n とは限らない）．したがって，方程式 (2) の単級 n 周期解について調べるためには， ϕ の（適当な）平衡点を調べれば良い．

$\mathbf{q}(h, \mathbf{x}) = (q_1(h, \mathbf{x}), q_2(h, \mathbf{x}), \dots, q_n(h, \mathbf{x}))^\top$ を次のように定義する .

$$\mathbf{q}(h, \mathbf{x}) := \begin{cases} \frac{\phi(h, \mathbf{x}) - \mathbf{x}}{h}, & h \neq 0 \\ \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\phi(h, \mathbf{x}) - \mathbf{x}}{h}, & h = 0 \end{cases}$$

ロピタルの定理より , 次が得られる .

$$\begin{aligned} q_i(0, \mathbf{x}) &= x_i \left(1 + \sum_{j=0}^{n-1} \sum_{m=1}^n \frac{\partial g_{j+i}}{\partial x_m}(\mathbf{0})(DP^j \mathbf{x})_m \right) \\ &= x_i \left(1 - \sum_{j=0}^{n-1} (BDP^j \mathbf{x})_{j+i} \right) \\ &= x_i \left(1 - \sum_{j=0}^{n-1} (P^{-j} BDP^j \mathbf{x})_i \right) \end{aligned}$$

ここでも , g_i と $(BDP^j \mathbf{x})_i$ の添え字は mod n で数える . 以上より , 差分方程式

$$\begin{aligned} \mathbf{x}_{k+1} &= \mathbf{x}_k + h\mathbf{q}(h, \mathbf{x}_k) \\ &= \phi(\mathbf{x}_k) \end{aligned} \quad (4)$$

は次の Lotka-Volterra 方程式を離散化したものとして見る事ができる .

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(1 + (A\mathbf{x})_i), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (5)$$

ここで , A は次の行列である .

$$A = BD + P^{-1}BDP + P^{-2}BDP^2 + \dots + P^{-n+1}BDP^{n-1}$$

A の要素はすべて負であるので , (5) は Lotka-Volterra 競争方程式である . さらに , A は巡回行列であることも分かる . 実際 , A は次のように書ける .

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

ここで , c_i は次のように求まる .

$$\begin{cases} c_0 := b_{11} + b_{22}s_1 + b_{33}s_1s_2 + \cdots + b_{nn}s_1s_2 \cdots s_n \\ c_1 := b_{n1} + b_{12}s_1 + b_{23}s_1s_2 + \cdots + b_{n-1,n}s_1s_2 \cdots s_n \\ \vdots \\ c_{n-1} := b_{21} + b_{32}s_1 + b_{43}s_1s_2 + \cdots + b_{1n}s_1s_2 \cdots s_n \end{cases}$$

方程式 (4) は方程式 (5) の離散化方程式と見る事ができるので , (5) を調べる事により , (4) の性質を理解できる事が期待される . 実際 , 次の定理を証明することができる . 証明は省略するが , より一般的な理論は Garay [4] を参照せよ .

定理 3. x^* を方程式 (5) の双曲型平衡点とする . このとき , 定数 $h^* > 0$ と滑らかな関数 $\bar{x} : [0, h^*] \rightarrow \mathbb{R}^n$ が存在して , $\bar{x}(0) = x^*$ であり , $h \in [0, h^*]$ に対して $\phi(h, \bar{x}(h)) = \bar{x}(h)$ である . つまり , $\bar{x}(h)$ は方程式 (4) の平衡点である . さらに ,

(i) x^* が漸近安定なら , $\bar{x}(h)$ も漸近安定である .

(ii) x^* が不安定なら , $\bar{x}(h)$ も不安定である .

したがって , Lotka-Volterra 方程式 (5) の平衡点の安定性により , 差分方程式 (4) の平衡点の安定性が分かる . そして , 方程式 (1) の周期解の安定性が分かるという流れである .

p_i^* を次のように定義する .

$$p_i^* = -\frac{1}{c_0} e_i, \quad i = 1, 2, \dots, n$$

このとき , 各 p_i^* は (5) の座標軸上にある平衡点であり , 次の符号パターンを持つ .

$$p_1^* = \begin{pmatrix} + \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}, p_2^* = \begin{pmatrix} 0 \\ + \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}, \dots, p_n^* = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ + \end{pmatrix}$$

これらの平衡点は , $\rho_i < 1, i = 1, 2, \dots, n-1$ なら漸近安定であり , $\rho_i > 1$ となる i があると , 不安定であることが示せる . 定理 3 を用いることにより , p_i が方程式 (4) の座標軸上の平衡点であることが示せ , $h > 0$ が十分小さい限り , 同じ安定性を持つことが示せる . そして , この平衡点は元の方程式 (1) の単級 n 周期点であることも示せる . このような流れで , 定理 2 が示せる .

5 まとめ

周期昆虫にみられる周期的な大発生という現象が安定に起こるためには , 一回繁殖型の非線形 Leslie モデルの単級周期解の安定性を調べればよい . Bulmer [1] はその安定性を調べることにより , 同年齢間の競争よりも異年齢間の競争が激しいと , 単級周期解が安定化すると結論付けた . しかしながら , その安定性の条件はパラメータによって陽に表現できていなかった . 本研究ではそれを定理 2 において陽に表現した . この定理を得るために , まず , 一回繁殖型の非線形 Leslie モデルを連続化し , Lotka-Volterra 方程式を得た . そして , 得られた Lotka-Volterra 方程式の平衡点の安定性を調べることによって , 元の一回繁殖型の非線形 Leslie モデルの周期解の安定性が理解出来るということを示した .

Lotka-Volterra 方程式は古くから研究されており , 様々な研究成果が蓄積されている . それらを使うことにより , 一回繁殖型の非線形 Leslie モデルの理解をさらに進め , 周期ゼミを代表とする周期昆虫の性質を明らかにすることは今後の課題である .

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] M. G. Bulmer. Periodical insects. *Amer. Natur.*, 111:1099–1117, 1977.
- [2] J. M. Cushing. Three stage semelparous Leslie models. *J Math Biol*, 59(1):75–104, Jul 2009.
- [3] 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.
- [4] Barnabas M. Garay. Discretization and some qualitative properties of ordinary differential equations about equilibria. *Acta Math. Univ. Comenianae*, 62(2):249–275, 1993.
- [5] Ryusuke Kon. Age-structured Lotka-Volterra equations for multiple semelparous populations. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 71(3):694–713, 2011.
- [6] Ryusuke Kon. Permanence induced by life-cycle resonances: the periodical cicada problem. *Journal of Biological Dynamics*, 6(2):855–890, 2012.
- [7] Ryusuke Kon and Yoh Iwasa. Single-class orbits in nonlinear leslie matrix models for semelparous populations. *J Math Biol*, 55(5-6):781–802, Nov 2007.