

空間的非一様なパッチ環境における個体群の安定解析

静岡大学大学院理工学研究科システム工学専攻, 宮崎研究室

重沢尚志

2001年2月

目次

第 1 章 序論	1
第 2 章 3 パッチメタポピュレーションモデル	6
2.1 川崎, 寺本氏の定理	6
2.1.1 モデルと非負の平衡解	6
2.1.2 平衡点の安定性	8
2.2 結果と考察	11
第 3 章 内部競争モデル	15
3.1 Centrifugal pattern	16
3.2 Linear pattern	20
3.3 平衡点の安定性	22
3.4 シミュレーションと考察	23
第 4 章 まとめ	27
付 録 A	28
付 録 B	32
参考文献	35

第1章 序論

本論文では, 3 つの空間的に非一様なパッチで構成される, ロトカ・ボルテラタイプのプレイ・プレデターのモデルを考える. このモデルは, 連続時間モデルであり, 各パッチにおけるそれぞれの個体群密度は, パッチローカルでの条件と個体群のパッチ間の移住に依存する. そのプレイ, プレデターのダイナミクスは, 以下の微分方程式により与えられる.

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= (a_i - b_i y_i) x_i - c_i x_i^2, \\ \dot{y}_i &= (-d_i + x_i) y_i - 2e y_i + e q'_i (y_{i+1} + y_i) + e q_i (y_i + y_{i-1}), \quad i = 1, 2, 3. \end{aligned} \quad (1.1)$$

x_i, y_i は, それぞれパッチ i におけるプレイ, プレデターの個体群密度を表している. また, a_i はプレイの誕生率, b_i はプレデターからの捕食率, c_i はプレイ間の内部競争を表す係数であり, d_i はプレデターの死亡率を示している. そして第 2 式における係数 e は, 各パッチからのプレデターの移動率であり, $0 \leq e \leq 1$ とする. $e = 0$ であれば, プレデターの移住は起こらない. また, 係数 q'_i, q_i はそれぞれ $i+1, i-1$ 番目のパッチから i 番目のパッチへのプレデターの移入率を表し, $0 \leq q'_i + q_i \leq 1$ とする. プレデターがパッチ間を移動するとき, 個体群の減少が起こらないと仮定すれば, $q'_i + q_{i+1} = 1$ となる. ここで, 各パラメータは全て正の定数とする. そして, パッチが線形状に配列されるとき, $y_0 = (\frac{1}{q_1} - 1)y_1, y_{N+1} = (\frac{1}{q_N} - 1)y_N$ となる.

式 (1.1) において, プレイ間の内部競争の有無により, それぞれ独立したパッチダイナミクスに大きな相違を生じる. 初めに, プレイ間の内部競争が行なわれない場合において ($c_i = 0$), その独立したパッチダイナミクスは, 以下のような単純な L-V タイプの方程式となる.

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= (a_i - b_i y_i) x_i \\ \dot{y}_i &= (-d_i + x_i) y_i \end{aligned} \quad (1.2)$$

上記の方程式が, 中立安定な自明でない平衡点を持つことはよく知られている (図 1.2). *Kawasaki et al.* [1] は, プレデターの移住により N 個のパッチをリンクした, この単純な L-V タイプのプレイ・プレデターモデル ((1.1) 式において $c_i = 0, q'_i = q_i = 1/2$ の場合) の解析を行っている. 彼らは, パッチ間の空間的非一様性とプレデターの均一な移住が式 (1.2) のような中立安定なモデルを漸近的そして大域的に安定なダイナミクスへと導くことをリアプノフ関数を用いて証明している.

次に, プレイ間の内部競争が行なわれる場合において ($c_i \neq 0$), その独立したパッチダイナミクスは, 各パラメータ値により 2 通りに分けられる.

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= (a_i - b_i y_i) x_i - c_i x_i^2 \\ \dot{y}_i &= (-d_i + x_i) y_i \end{aligned} \quad (1.3)$$

パッチ i におけるダイナミクスを区別する条件は, 符号 Δ_i により与えられる.

$$\Delta_i = a_i - c_i d_i$$

仮に $\Delta_i > 0$ ならば、正の平衡点が存在して大域安定となる (図 1.3). そして、このパッチを $\ll source \gg$ と呼ぶ. 一方 $\Delta_i \leq 0$ ならば、正の平衡点は存在せず、捕食者はパッチ内では絶滅する. この場合、プレイのみが生存する境界平衡点が存在し、大域安定となる (図 1.4). そして、このパッチを $\ll sink \gg$ と呼ぶ. この $source - sink$ パッチを用いての $prey - predator$ モデルの解析は、Namba et al. [5] により行われており、パッチの配列方法による $prey - predator$ 個体群が共存するための環境条件の違いについて示している.

本論文では、式 (1.1) においてプレイ間の内部競争が行なわれる場合と行なわれない場合とに分けて、それぞれモデルの解析を行う.

第 2 章で、プレイ間の内部競争が行なわれない場合において、Kawasaki et al. [1] が発表した非負の平衡点を得る定理について、式 (1.1) に拡張可能であるかどうかについて検証を行う. ここで、彼らの用いたモデルとそこから得られた定理について紹介しておこう:

彼らの提案したモデルにおいては、プレイ、捕食者兩個体群が線形に配列された領域に配置され、それぞれの領域により個体群の成長率や捕食率は異なる. さらに、捕食者個体群のみが領域の境界を横切り拡散するものと仮定し、プレイ個体群は初期の領域に留まるとしている.

N 個の領域を持つこのシステムの L-V タイプのモデルは、以下の方程式により与えられている.

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= (a_i - b_i y_i) x_i, \\ \dot{y}_i &= (-c_i + x_i) y_i + D(y_{i+1} - 2y_i + y_{i-1}), \quad i = 1, 2, \dots, N. \end{aligned} \quad (1.4)$$

そして境界条件は、 $y_0 = y_1$ として $y_N = y_{N+1}$ である. また、パラメータ a_i, b_i, c_i, D はすべて正の定数となっている. この微分方程式の平衡点は多数存在するが、すべての領域で兩個体群が非負である平衡点を得る方法を彼らは示している. ここで、その手法について紹介する.

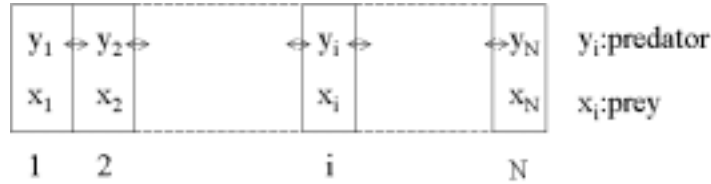


図 1.1: 1 次元 N 領域の kawasaki et al. モデルの概念図

システム (1.4) のすべての平衡点は、以下の代数方程式の解により与えられる.

$$\begin{aligned} (a_i - b_i y_i) x_i &= 0, \\ (-c_i + x_i) y_i + D(y_{i+1} - 2y_i + y_{i-1}) &= 0, \quad i = 1, 2, \dots, N. \end{aligned} \quad (1.5)$$

方程式 (1.5) の解は多数存在するが、kawasaki et al. [1] は非負の平衡点を得るための手法を提示している. 方程式 (1.5) の解の一つは、以下の方程式により与えられることが容易にわかる.

$$\begin{aligned} y_i^* &= a_i / b_i, \\ x_i^* &= c_i - D(y_{i+1}^* - 2y_i^* + y_{i-1}^*) / y_i^*, \quad i = 1, 2, \dots, N. \end{aligned}$$

もし x_i^* が非負であれば, y_i^* は定義により正となるため, (x_i^*, y_i^*) は方程式 (1.5) の非負の解となる. しかし, パラメータの値により x_i^* は, 常に非負とはならないため, 非負の平衡解を得るために帰納的手法を用いている.

以下に与えられている規則により, 帰納的に定義される点列 $x_i^k, y_i^k (k = 0, 1, \dots, n)$ を考える. 次に, x_i^k の符号により, 3つのグループに分類する. $S_k^+ = \{i | x_i^k > 0\}$, $S_k^0 = \{i | x_i^k = 0\}$, $S_k^- = \{i | x_i^k < 0\}$. すべての i において, $x_i^0 = x_i^*$, $y_i^0 = y_i^*$ とし, $k+1$ 回の繰り返しのステップの後に得られる x_i^{k+1}, y_i^{k+1} の値は, 以下の方程式により与えられる.

$$\begin{aligned} x_i^{k+1} &= 0 & \text{for } i \in S_k^0 \cup S_k^-, \\ y_i^{k+1} &= y_i^k & \text{for } i \in S_k^+, \\ (-c_i + x_i^{k+1})y_i^{k+1} + D(y_{i+1}^{k+1} - 2y_i^{k+1} + y_{i-1}^{k+1}) &= 0, & i = 1, 2, \dots, N. \end{aligned} \quad (1.6)$$

ここで, $y_0^{k+1} = y_1^{k+1}$, $y_{N+1}^{k+1} = y_N^{k+1}$. $2N$ の未知変数 $x_i^{k+1}, y_i^{k+1} (i = 1, 2, \dots, N)$ は, 関係式 (1.6) による代数方程式により一意に決定される. そして, 以下の2つの補題により, 方程式 (1.4) の非負の平衡点が N 以下のこれら帰納的手法により得られうることが保証されている.

補題 A-I. 関係式 (1.6) は, 一意に x_i^{k+1} と y_i^{k+1} を決定する. さらに, y_i^{k+1} はすべての i において, y_i^k に等しいかそれ以上となる.

補題 A-II. n 回目のステップで初めて S_k^- の要素が消えたとき, x_i^n, y_i^n をそれぞれ $\bar{x}_i, \bar{y}_i$ と表記する. その時, 少なくとも1つが $\bar{x}_i$ が正となるインデックスが存在する. つまり, 集合 S_n^+ は少なくとも一つの要素を持ち, S_n^+ に属するインデックス i において, $\bar{y}_i$ は y_i^* と等しくなる.

これらの補題により, 以下の方程式が与えられる.

$$\begin{aligned} \bar{x}_i &= 0 & \text{for } i \in S_n^0, \\ \bar{y}_i &= y_i^* = a_i/b_i & \text{for } i \in S_n^+, \\ (-c_i + \bar{x}_i)\bar{y}_i + D(\bar{y}_{i+1} - 2\bar{y}_i + \bar{y}_{i-1}) &= 0 & \text{for all } i. \end{aligned} \quad (1.7)$$

こうして, 方程式 (1.4) の非負の平衡解 $(\bar{x}_i, \bar{y}_i)$ は, これら帰納的手法により得られる.

定理 A. 上記の帰納的手法により構築されたシステム (1.4) の非負の平衡解は, パラメータが以下の条件を満たす特別な場合を除いて, 大域安定となる:

$$\begin{aligned} i) \quad & a_i = \alpha \quad \text{for all } i, \\ ii) \quad & c_i - D(1/b_{i+1} - 2/b_i + 1/b_{i-1})b_i = \gamma \quad \text{for all } i, \end{aligned} \quad (1.8)$$

仮に, 式 (1.8) が満たされるならば, 以下で与えられる振動解が存在する.

$$\begin{aligned} x_i(t) &= u(t) \quad \text{for all } i, \\ y_i(t) &= v(t)/b_i \quad \text{for all } i, \end{aligned} \quad (1.9)$$

ここで, $u(t)$ と $v(t)$ は以下の L-V 方程式の周期解である

$$\dot{u} = (\alpha - v)u, \quad \dot{v} = (-\gamma + u)v.$$

そしてシステム (1.4) のいかなる解も, $t \rightarrow \infty$ で上記の振動子に向かう.

本論文の第 3 章では, プレイ間の内部競争が行なわれる場合において, 独立したパッチダイナミクスにそれぞれ *source – sink* の概念を取り入れて, プレデターの移住が加わった時に, 全てのパッチでプレイとプレデターが共に生存する環境の存在条件について解析を行う. その際に, パッチの配列方法により, 両種の生存する環境の存在条件に, どのような違いが生じるかについて考察する.

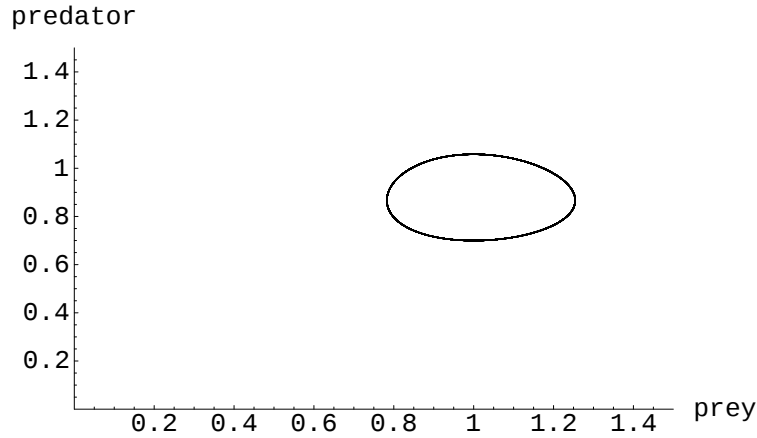


図 1.2: 中立安定なサークル

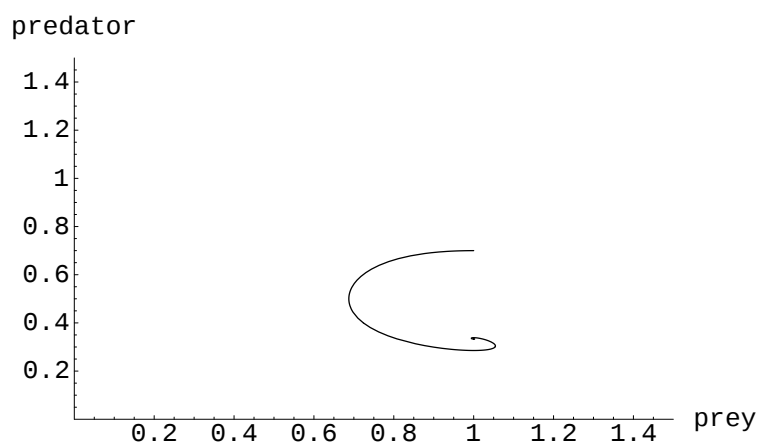


図 1.3: プレイ・プレデター共存可能な平衡点

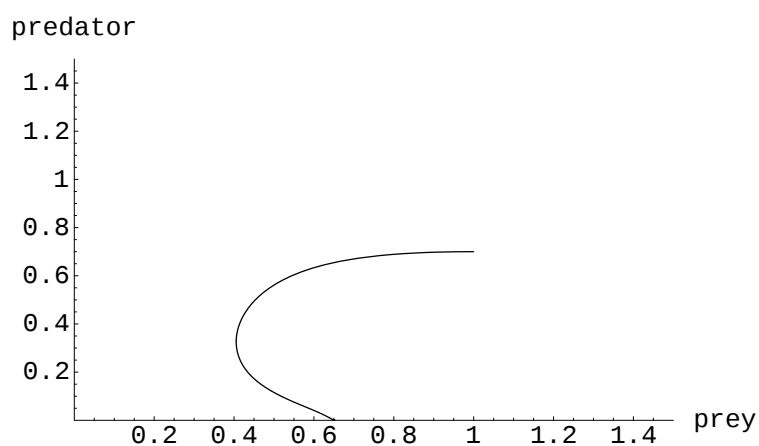


図 1.4: プレイ種のみ生存可能な境界平衡点

図 1.2～図 1.4 の $(x(t), y(t))$ の初期値はすべて $x(0) = 1.0$, $y(0) = 0.7$ である。また各パラメータの値は, $a = 1.3$, $b = 1.5$, $d = 1.0$ とし, c の値はそれぞれ図 1.2 ($c = 0$), 図 1.3 ($c = 0.8$), 図 1.4 ($c = 2.0$) となっている。

第2章 3パッチメタポピュレーションモデル

最も単純なメタポピュレーションモデルでさえ、数学的には扱いにくいものとされている。それらは、典型的にシミュレーションもしくは 2-patch に減少させることによって解析されてきた。

本論文で扱うモデルは、*Godfray and Pacala* [2] によって提案された 2-patch の L-V タイプのモデルを、個体群の移住項により柔軟性を与えて 3-patch に独自にアレンジしたものである。

2.1 川崎, 寺本氏の定理

非一様な環境下でのプレイ・プレデターシステムは、現在までに様々な研究が行われてきた。

Comins, Blatt [3] は、個体群が移住を行う時に、環境の条件による嗜好性をもたせた数学的モデルを用いて、環境の非一様性がシステムの安定化に重要な効果があることを数値的計算により証明している。

Kawasaki et al. [1] は、非一様な環境により個体群の誕生率や捕食率の異なるプレイ・プレデターシステムを考えた。L-V タイプの相互作用と均一な拡散をもつシステムの数学モデルを用いて、システムが漸近的そして大域的に、*Comins, Blatt* と同様に、不均一の平衡状態に達することを解析的に証明した。

本論文では、彼らの導いた定理 A が個体群の不均一な拡散を与えた本モデルにおいても適用可能であるかどうかについて証明を行う。証明を行うにあたり、最初にパッチ数を 3 に限定して試み、後に彼らの定理と同様に N 個のパッチで証明可能であるかについて検討する。

2.1.1 モデルと非負の平衡解

本章で扱うモデルは、式 (1.1) において $c_i = 0$ とした以下の微分方程式により与えられる。

$$\begin{aligned}\dot{x}_i &= (a_i - b_i y_i) x_i, \\ \dot{y}_i &= (-d_i + x_i) y_i - 2e y_i + e q'_i (y_{i+1} + y_i) + e q_i (y_i + y_{i-1}), \quad i = 1, 2, 3.\end{aligned}\tag{2.1}$$

境界条件は、 $y_0 = (\frac{1}{q_1} - 1) y_1$, $y_4 = (\frac{1}{q_3} - 1) y_3$ である。

彼らのモデルと同様に、プレイ・プレデター個体群は空間的に非一様なパッチ環境に生息しているものとする。また、パッチ間の移住もプレデター個体群のみが境界を横切れるとし、プレイ個体群は初期のパッチに留まるものと仮定する。

本システム (2.1) の平衡点は、以下の代数方程式の解により与えられる。

$$\begin{aligned}(a_i - b_i y_i) x_i &= 0, \\ (-d_i + x_i) y_i - 2e y_i + e q'_i (y_{i+1} + y_i) + e q_i (y_i + y_{i-1}) &= 0, \quad i = 1, 2, 3.\end{aligned}\tag{2.2}$$

上記の方程式の解の一つは、以下の方程式により与えられることが容易にわかる。

$$\begin{aligned}y_i^* &= a_i / b_i \\ x_i^* &= d_i - e \{ q'_i y_{i+1}^* - (2 - q'_i - q_i) y_i^* + q_i y_{i-1}^* \} / y_i^*,\end{aligned}\tag{2.3}$$

ここで, $y_0 = (\frac{1}{q_1} - 1)y_1$, $y_4 = (\frac{1}{q_3} - 1)y_3$ である.

上記の方程式において, y_i^* は定義により常に正となる. よって, x_i^* がすべての i において非負であれば, (x_i^*, y_i^*) は非負の解となる. しかしながら, パラメータ値により x_i^* が常に非負であるとは限らない. この場合, 以下の帰納的方法を用いて, 別の非負の平衡点を得ることができる.

ここで, 以下に与えられている規則により, 帰納的に定義される点列 $x_i^k, y_i^k (k = 0, 1, \dots, n)$ を考えよう. 次に, x_i^k の符号により, 3 つのグループに分類する. $S_k^+ = \{i | x_i^k > 0\}$, $S_k^0 = \{i | x_i^k = 0\}$, $S_k^- = \{i | x_i^k < 0\}$. すべての i において, $x_i^0 = x_i^*$, $y_i^0 = y_i^*$ とし, $k+1$ 回の繰り返しのステップの後に得られる x_i^{k+1}, y_i^{k+1} の値は, 以下の方程式により与えられる.

$$\begin{aligned} x_i^{k+1} &= 0 \quad \text{for } i \in S_k^0 \cup S_k^-, \\ y_i^{k+1} &= y_i^k \quad \text{for } i \in S_k^+, \\ (-d_i + x_i^{k+1})y_i^{k+1} + e \{q'_i y_{i+1}^{k+1} - (2 - q'_i - q_i)y_i^{k+1} + q_i y_{i-1}^{k+1}\} &= 0, \quad i = 1, 2, 3 \end{aligned} \quad (2.4)$$

式 (2.4) の第 3 式における項 $x_i^{k+1}y_i^{k+1}$ は, 第 1, 2 式により必ず一次式となるので, これら代数方程式は一次式となる. そして, 次の 2 つの補題は, 方程式の非負の平衡解は, 関係式 (2.4) によって与えられる N (パッチの数) 以下の繰り返しにより得られるということを示すものである (証明は付録 A に示す).

補題 1. (2.4) により, 一意に x_i^{k+1}, y_i^{k+1} が得られる. さらに y_i^{k+1} はすべての i において y_i^k に等しいか, それ以上となる:

$$y_i^{k+1} \geq y_i^k > 0 \quad i = 1, 2, 3. \quad (2.5)$$

補題 2. $S_k^- = \emptyset$ となる $k (0 \leq k \leq N)$ が存在する. そして, n 回目のステップで初めて S_k^- の要素が全て消えるとき, x_i^n, y_i^n をそれぞれ $\bar{x}_i, \bar{y}_i$ と記す. さらに, この時 $S_n^+ \neq \emptyset$ であり, $i \in S_n^+$ に対し $\bar{y}_i = y_i^*$ である.

補題 2 において, もし $n = 0$ であれば, 求めたい非負の平衡点は直接 (x_i^*, y_i^*) によって与えられることがわかる. さらに集合 S_n^- は空集合となり, 式の関係は $k = n$ で保たれ, よって以下の関係が成り立つ.

$$\begin{aligned} \bar{x}_i &= 0 & \text{for } i \in S_n^0, \\ \bar{y}_i &= y_i^* = a_i/b_i & \text{for } i \in S_n^+, \\ (-d_i + \bar{x}_i)\bar{y}_i + e \{q'_i \bar{y}_{i+1} - (2 - q'_i - q_i)\bar{y}_i + q_i \bar{y}_{i-1}\} &= 0 \quad \text{for all } i. \end{aligned} \quad (2.6)$$

こうして, $(\bar{x}_i, \bar{y}_i)$ はシステム (2.1) の非負の平衡解であることがわかる.

2.1.2 平衡点の安定性

(2.6) 式によって得られた非負の平衡解 $(\bar{x}_i, \bar{y}_i)$ について, 以下の定理が得られる .

定理 1. システム (2.1) の非負の平衡解は, パラメータが以下の条件を満たす特別な場合をのぞいて, 大域的そして漸近的に安定である :

$$\begin{aligned} i) \quad & a_i = \alpha \quad \text{for all } i, \\ ii) \quad & d_i - e \{q'_i/b_{i+1} - (2 - q'_i - q_i)/b_i + q_i/b_{i-1}\} b_i = \gamma \quad \text{for all } i, \end{aligned} \quad (2.7)$$

仮に, 式 (2.7) が満たされるならば, 以下で与えられる振動解が存在する .

$$\begin{aligned} x_i(t) &= u(t) \quad \text{for all } i, \\ y_i(t) &= v(t)/b_i \quad \text{for all } i, \end{aligned} \quad (2.8)$$

ここで, $u(t)$ と $v(t)$ は以下の L-V 方程式の周期解である

$$\dot{u} = (\alpha - v)u, \quad \dot{v} = (-\gamma + u)v.$$

そしてシステム (2.1) のいかなる解も, $t \rightarrow \infty$ で上記の振動子に向かう .

この定理は, 条件 (2.7) が満たされる特別な場合を除いて, 非負の平衡解は非一様なパッチ環境において常に確立されることを示している .

この定理の証明は, リアプノフの方法を用いることによって成される . ここで, システム (2.1) のリアプノフ関数 $H(x, y)$ を定義する .

$$\begin{aligned} H(x, y) &= \sum_{i=1}^3 \alpha_i \bar{y}_i \left\{ \frac{1}{b_i} (x_i - \bar{x}_i - \bar{x}_i \ln \frac{x_i}{\bar{x}_i}) + y_i - \bar{y}_i - \bar{y}_i \ln \frac{y_i}{\bar{y}_i} \right\} \geq 0 \\ \alpha_{i+1} &= \frac{q'_i}{q_{i+1}} \alpha_i, \quad \alpha_1 = \frac{1}{q'_1} \end{aligned} \quad (2.9)$$

ここで, $\bar{x}_i = 0$ となる項において, 項 $x_i - \bar{x}_i - \bar{x}_i \ln x_i/\bar{x}_i$ は単純に x_i に置き換えられるものとする . また, このリアプノフ関数 $H(x, y)$ は以下の領域において定義されるものとする .

$$\Omega = \{(x_1, x_2, x_3, y_1, y_2, y_3) \mid x_i \geq 0 \text{ for } \bar{x}_i = 0, x_i > 0 \text{ for } \bar{x}_i > 0 \text{ and } y_i > 0 \text{ for all } i\}$$

一般に, 解の一意性から $t = 0$ での (2.1) の解が領域 Ω 内であれば, $t > 0$ においても解は領域 Ω 内に留まる . 関数 $H(x, y)$ は, あきらかに領域 Ω において 0 に等しいかそれより大きくなる . そして平衡点においてのみ 0 に等しくなる .

ここで, 関数 (2.9) のシステム (2.1) の解に沿った時間微分は,

$$\begin{aligned} \dot{H}(x, y) &= \sum_{i=1}^3 \alpha_i \bar{y}_i \left[(x_i - \bar{x}_i) \left(\frac{a_i}{b_i} - y_i \right) \right. \\ &\quad \left. + (y_i - \bar{y}_i) \{ -d_i + x_i + (eq'_i y_{i+1} - e(2 - q'_i - q_i) y_i + eq_i y_{i-1}) / y_i \} \right] \end{aligned}$$

ここで，式 (2.3) と (2.6) を用いて

$$S = \{i \mid i \in S_n^0 \text{ and } y_i^* \neq \bar{y}_i\}.$$

と定義し， $i \in S$ ， $i \notin S$ に分けて $\dot{H}(x, y)$ を計算すると，

$i \in S$ ($\bar{x}_i = 0$ ， $y_i^* \neq \bar{y}_i$) のとき

$$\dot{H}(x, y) = \sum_{i \in S} \alpha_i \bar{y}_i \{x_i(y_i^* - \bar{y}_i) + (y_i - \bar{y}_i)(\frac{D}{y_i} - \frac{\bar{D}}{\bar{y}_i})\}$$

$i \notin S$ ($y_i^* = \bar{y}_i$) のとき

$$\dot{H}(x, y) = \sum_{i \notin S} \alpha_i \bar{y}_i \{(y_i - \bar{y}_i)(\frac{D}{y_i} - \frac{\bar{D}}{\bar{y}_i})\}$$

ここで， $D = eq'_i y_{i+1} - e(2 - q'_i - q_i)y_i + eq_i y_{i-1}$ ， $\bar{D} = eq'_i \bar{y}_{i+1} - e(2 - q'_i - q_i)\bar{y}_i + eq_i \bar{y}_{i-1}$.
よって，上の 2 式から

$$\dot{H}(x, y) = \sum_{i=1}^3 \alpha_i \bar{y}_i \{(y_i - \bar{y}_i)(\frac{D}{y_i} - \frac{\bar{D}}{\bar{y}_i})\} + \sum_{i \in S} \alpha_i \bar{y}_i \{x_i(y_i^* - \bar{y}_i)\}$$

上記の第 1 項について考えると，

$$\begin{aligned} \dot{H}_1(x, y) &= \alpha_1 \bar{y}_1 (y_1 - \bar{y}_1) \{eq'_1 (\frac{y_2}{y_1} - \frac{\bar{y}_2}{\bar{y}_1})\} \\ &+ \alpha_2 \bar{y}_2 (y_2 - \bar{y}_2) \{eq'_2 (\frac{y_3}{y_2} - \frac{\bar{y}_3}{\bar{y}_2}) + eq_2 (\frac{y_3}{y_2} - \frac{\bar{y}_3}{\bar{y}_2})\} \\ &+ \alpha_3 \bar{y}_3 (y_3 - \bar{y}_3) \{eq_3 (\frac{y_2}{y_3} - \frac{\bar{y}_2}{\bar{y}_3})\} \\ &= -eq'_1 \alpha_1 \frac{y_2}{y_1} (\bar{y}_1 - \bar{y}_2 \frac{y_1}{y_2})^2 - eq'_2 \alpha_2 \frac{y_3}{y_2} (\bar{y}_2 - \bar{y}_3 \frac{y_2}{y_3})^2 \end{aligned}$$

また，第 2 項は $i \in S$ であるから，補題 1 より必ず非正となる。

こうして， $\dot{H}(x, y)$ は以下のようにまとめられる。

$$\dot{H}(x, y) = -e \sum_{i=1}^2 q'_i \alpha_i \frac{y_{i+1}}{y_i} (\bar{y}_i - \bar{y}_{i+1} \frac{y_i}{y_{i+1}})^2 + \sum_{i \in S} y_i (y_i^* - \bar{y}_i) x_i \leq 0 \quad (2.10)$$

もし，上式の等号が平衡解 $(\bar{x}, \bar{y})$ においてのみ成り立つのであれば，その安定性は (2.9)，(2.10) の関係式，及び *La Salle and Lefschetz* [4] による定理より証明される．よって，導関数 $\dot{H}$ が 0 になる点の集合が，平衡解のみであることを証明する必要がある．

定理 B. (La Salle and Lefschetz)

自励系システム $\dot{x} = X(x)$, $X(0) = 0$ を考える. $V(x)$ を連続的に 1 回偏微分可能なスカラー関数とし, Ω_r を $V(x) < r$ なる x の領域とする. Ω_r が有界かつ Ω_r 内で

$$V(x) > 0 \text{ for } x \neq 0 \text{ and } \dot{V}(x) \leq 0$$

と仮定する. R を $\dot{V}(x) = 0$ となる Ω_r 内のすべての点の集合とし, そして M を R におけるシステムの最大の不变集合とする. この時, Ω_r におけるすべての解 $x(t)$ は $t \rightarrow +\infty$ で M に収束する.

ここで, 不变集合 M は, もしシステムが M 内の点から出発したならば, その全体の軌道は M 内に存在し続けるというものである. システム (2.1) と (2.9) で定義されるリアプノフ関数 $H(x, y)$ は, 定理 B の条件を満たす. だからシステムにおいて最大の不变集合 M を見つけることが必要である (付録 B 参照).

補題 3. もし定理 1 において, 条件 (2.7) が満たされなかったならば, R における最大の不变集合 M は, 非負の平衡解 $(\bar{x}, \bar{y})$ のみからなる. もしそうでなければ, 最大の不变集合 M は,

$$M = \{(x_1, x_2, x_3, y_1, y_2, y_3) \in \Omega_r \mid x_1 = x_2 = x_3 \text{ and } b_1 y_1 = b_2 y_2 = b_3 y_3\}.$$

M に属する方程式 (2.8) の軌道は, システム (2.1) の解であることは容易にわかる. こうして, 定理 B と補題 3 から定理 1 は証明される.

最後に, *Kawasaki et al.* [1] はこれらの定理において注意しなければならない事例をあげている. 本システムにおいても同様であるが, プレイ種は領域の境界を越えないため, 初期にプレイが存在しない領域においては, 以後少しのプレイも存在することがない. つまり, もし $x_i(0) = 0$ であれば, すべての t において $x_i(t) = 0$ となる. Ω_r の定義より, もし $\bar{x}_i \neq 0$ ならば, Ω_r 内のいかなる点においても $x_i \neq 0$ となる. それゆえに, 定理 1 は $\bar{x}_i \neq 0$ ならば, $x_i(0) = 0$ の点から出発する軌道に適用されえない. この特別な場合に関して, 彼らは一様な成長率や補食率を定義して考えている.

ここで, 本システムにおいても, 一様なパラメータを定義する.

$$a_i = \alpha, \quad b_i = \beta, \quad c_i = \gamma \text{ and } q_i = q'_i = q,$$

そしてプレイを含まない領域を持つ. つまり

$$x_i(0) = \begin{cases} > 0 & \text{for } i \neq 2, \\ = 0 & \text{for } i = 2, \end{cases} \quad y_i(0) > 0 \text{ for all } i. \quad (2.11)$$

この例において, 非負の平衡点 $(\bar{x}_i, \bar{y}_i)$ は, 以下のように与えられる.

$$\bar{x}_i = \begin{cases} \frac{\gamma^2 + 3e\gamma(1-q) + 2e^2(1-2q)}{\gamma + 2e(1-q)} & \text{for } i \neq 2, \\ = 0 & \text{for } i = 2, \end{cases} \quad (2.12)$$

$$\bar{y}_i = \begin{cases} \frac{\alpha}{\beta} & \text{for } i \neq 2, \\ \frac{\gamma^2 + 3e\gamma(1-q) + 2e^2(1-2q)}{\gamma + 2e(1-q)} & \text{for } i = 2. \end{cases} \quad (2.13)$$

また, この平衡点に関しても, 先と同様にリアプノフ関数 $H(x, y)$ を構成することができる. そして, 上記のような初期条件に $x_i(0) = 0$ をもつような解に対しても, 局所安定性が証明されることがわかる.

2.2 結果と考察

前節により，定理 A(*Kawasaki et al.*) の定理が本システムにおいて拡張可能であることが証明された．もし，システムが条件 (2.7) を満たすような様な環境であれば，プレイとプレデターの個体群密度は $t \rightarrow +\infty$ で均一な分布に向かい，システムは L-V タイプの振動子に漸近する．

反対に，システムが条件 (2.7) を満たされなければ，システムは非均一な平衡点が安定化する．

ここでは，プレデターのパッチ間の移住の際に，個体群の減少が起こるかどうかにより，システム全体に与える影響がどのようなものであるか，数値的計算によりシステム (2.1) のシミュレーションを行う．シミュレーションに際して，各パラメータは表 2.1 で与えられた値を用い，その結果を図 2.1 にて示す．そして，これらのパラメータの値を用いて導いた非負の平衡点を表 2.2 に示す．

表 2.1: パラメータの設定

	a_i	b_i	c_i	q'_i	q_i
パッチ 1	0.1	1	0.5	0.4	
2	1.0	1	1.0	0.6	0.3
3	2.0	1	1.5		0.7

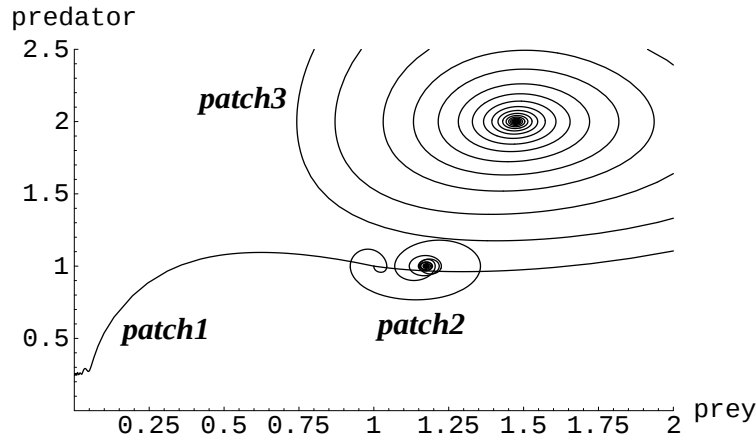


図 2.1: プレイ・プレデターの個体群密度 (x_i, y_i) の軌道 ($e = 0.5$)

図 2.1 は，表 2.1 のパラメータを用いて，初期値 $x_i(0) = y_i(0) = 1.0$ から出発したパッチ i の個体群密度 (x_i, y_i) の軌道を表したものである．図から，パッチ 1 ではプレデターのみ生存し，パッチ 2, 3 ではプレイ・プレデター種が共存していることがわかる (表 2.2 参照)．

次に，パッチ 1 ではプレデター種のみが生存しているが，この要因としてはプレイ種の誕生率が極端に低いことが考えられる．プレイ種が極端に減少してしまうことにより，当然プレデター種の減少も考えられるが，その減少の起こるスピード以上にパッチ 2 から 1 へのプレデター個体群の移住が上回っているため，プレデター種のみが生存していることが考えられる．

表 2.2: 非負の平衡点

パッチ i	1	2	3
$y_i^0 = y_i^*$	0.1	1	2
$x_i^0 = x_i^*$	-1.2	1.22	1.475
$y_i^1 = \bar{y}_i$	0.25	1	2
$x_i^1 = \bar{x}_i$	0	1.175	1.475

ここで、表 2.1 のパラメータにおいて、パッチ 1 への移入率 q_1' の値を 0.4 から少しずつ減らしていき、パッチ 1 の捕食者種の個体群を減少させることにより、両種とも絶滅してしまうのか、もしくは両種が共存可能となるのか、パラメータの境界を導く。また、捕食者の移住率 e の値を変動させて、同様に試みる。

初めに、パラメータ e について考える。パッチ 1 において、プレイ種が絶滅せずに生き残るための条件は、 $0.5 - 3.4e > 0$ となり、 $e \leq 0.147$ であれば、すべての i において $\bar{x}_i, \bar{y}_i > 0$ となり正の平衡点が存在し、両種が生存可能となる。逆に $e > 0.148$ であれば、表 2.1 のパラメータにおいては、必ずパッチ 1 ではプレイ種が絶滅する。パッチ 2, 3 では e の値に関係なくプレイが生存可能となり、プレイ・捕食者両個体群が共存できる (表 2.3 参照)。

表 2.3: パラメータ e に関する境界条件

$e \leq 0.147$				$e > 0.148$			
パッチ i	1	2	3	パッチ i	1	2	3
$\bar{y}_i = y_i^*$	0.1	1	2	$y_i^0 = y_i^*$	0.1	1	2
$\bar{x}_i = x_i^*$	$0.5 - 3.4e$	$1.0 + 0.44e$	$1.5 - 0.05e$	$x_i^0 = x_i^*$	$0.5 - 3.4e$	$1.0 + 0.44e$	$1.5 - 0.05e$
				$y_i^1 = \bar{y}_i$	$\frac{0.4e}{0.5 + 0.6e}$	1	2
				$x_i^1 = \bar{x}_i$	0	$1 + e \left(0.5 - \frac{0.24e}{0.5 + 0.6e} \right)$	$1.5 - 0.05e$

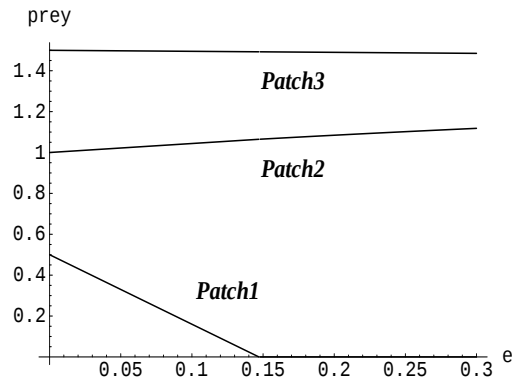


図 2.2: パラメータ e に関する境界条件

次に，プレデター個体群の移住の際に，パッチ間での個体群の死亡を考える．表 2.1 から q'_i , q_i の値を変動させて， $q'_i + q_{i+1} \leq 1$ ，すべてのパッチにおいてプレイ・プレデター個体群が共存可能なパラメータの値を導く．

表 2.4: パラメータ q_i , q'_i に関する境界条件 ($e = 0.5$)

パッチ i	1	2	3
$y_i^0 = y_i^*$	0.1	1	2
$x_i^0 = x_i^*$	$1.0 - 5.5q'_1$	$2.0 - 1.5q'_2 - 0.55q_2$	$2.0 - 0.75q_3$

表 2.4 から，パッチ 1 においてプレイ種がプレデター種と共存するための条件は， $q'_1 < 1/5.5$ となる．また，パッチ 3 においては q_3 の値に関係なく，プレイ種の個体群は正の数を持つ．逆に，パッチ 2 に関しては，図 2.3 で示されるパラメータ q_2 , q'_2 の値をとる時，パッチ内のプレイ種は絶滅する．

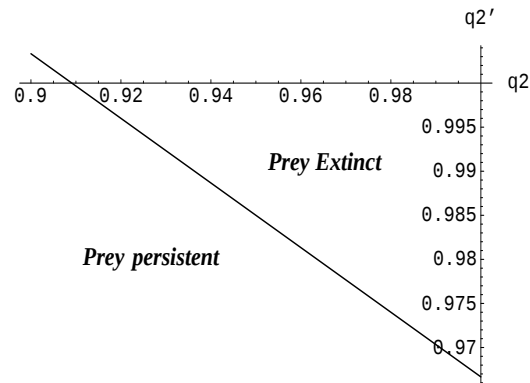


図 2.3: q_2 , q'_2 に関する境界条件

ここで、パッチ 1 に関して、プレイ・プレデター種が共存するためのパラメータ e と q'_1 に関する境界条件を合わせたグラフを以下に示す。下記のグラフは、横軸にパラメータ e 、縦軸に q'_1 をとり、 x_1^* の値をとったものである。下から 4 つ目の等高線が $x_1^* = 0$ を表しており、この等高線の下部であればパッチ 1 のプレイ種は生存し、反対に上部であれば絶滅することがわかる。よって、すべてのパッチにおいてプレイ・プレデター種が共存するための条件は、図 2.3 と図 2.4 で示される境界により与えられる。

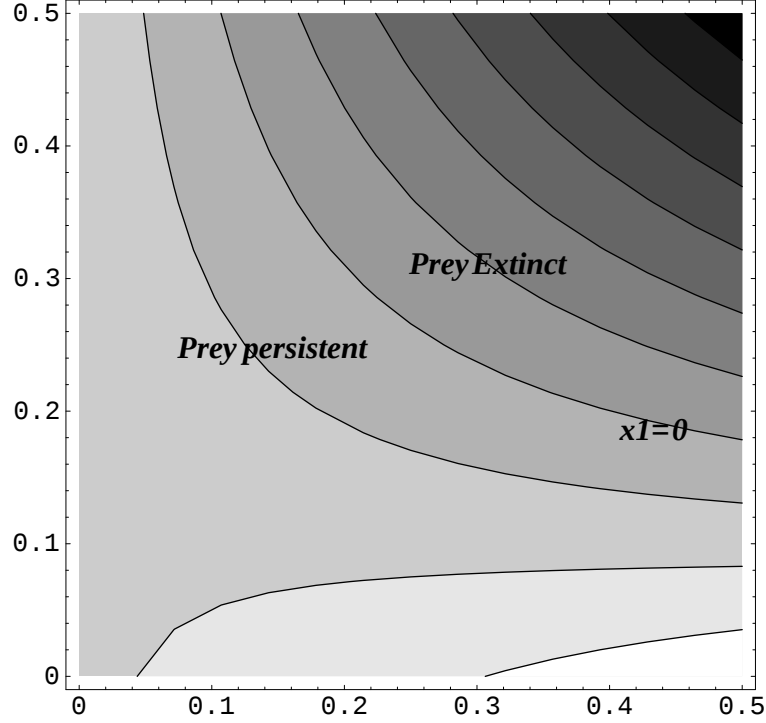


図 2.4: パッチ 1 におけるプレイ種 (x_1^*) の等高線グラフ

Kawasaki et al. により提案された帰納的方法 (2.4) は、本システムにおいても非均一な平衡点を与えられることが、上記のシミュレーション結果でも明らかになった。また、表 2.2 からわかるが、 $i \in S_k^-$ であれば、その影響は $x_i^{k \pm 1}$ に現れている。つまり、 $i, i \pm 1 \in S_k^+$ であれば、パッチ i では $(x_i^k, y_i^k) = (x_i^{k+1}, y_i^{k+1})$ となる。

ここで、本システムにおけるパッチ数を *Kawasaki et al.* のシステム (1.4) と同様に 3 から有限の数 N まで拡張した場合について考える。この時、それぞれの補題の証明は、 N 次のシステムにおいても可能であり、非均一な平衡点が得られる (付録 A 参照)。

第3章 内部競争モデル

実世界の生態環境を考えたとき、プレデター種に捕食されるプレイ種が、ある領域から絶滅してしまった場合には、餌のなくなったプレデター種の個体群も徐々に減少していく。餌を求めてプレデター種はプレイ種のいる領域へと移住を繰り返し、すべての領域でプレイ種が絶滅してしまった場合には、当然プレデター種も絶滅してしまうことは想像に難しくない。

反対に、プレデター種がなんらかの理由によりすべての領域において絶滅してしまった場合には、一時的に捕食の圧力から解放されたプレイ種は爆発的に増加するが、寿命等の自然的死亡により繁殖が抑制されるものである。

しかし、前章で考えていたプレイ種の内部競争が起こらないモデルにおいては、初期的にパッチにプレデター種が存在しない場合、もしくはなんらかの理由で個体群が絶滅してしまった場合には、プレイ種の自然死亡率がモデルには考慮されていないため、プレイ個体群が単調増加する。しかし、この現象は上で述べたことと矛盾するため、領域の環境容量によりプレイ種の爆発的な増加を抑制する。ここで、プレイ種間の内部競争を考慮し、 $c_i > 0$ 、システム (3.1) を解析する。

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= (a_i - b_i y_i) x_i - c_i x_i^2, \\ \dot{y}_i &= (-d_i + x_i) y_i - 2e y_i + e q'_i (y_{i+1} + y_i) + e q_i (y_i + y_{i-1}), \quad i = 1, 2, 3. \end{aligned} \quad (3.1)$$

システム (3.1) において、もし個体群の移住が行われなければ、その独立したパッチダイナミクスは前章のモデルと違い、パラメータ値により2つのタイプに区分される。パッチ i におけるダイナミクスを区別する条件は、符号 Δ_i により与えられる。

$$\Delta_i = a_i - c_i d_i \quad (3.2)$$

それゆえに、独立したパッチダイナミクスにおいて、 $\Delta_i > 0$ であればプレデター種はプレイ種とパッチ内で共存可能であるが、 $\Delta_i \leq 0$ であれば、プレデター種は共存することはできない。ここで、以下のようにパッチ毎に Δ_i の符号を仮定し、プレデター個体群の移住が起こった場合に、システム (3.1) のパッチ毎のプレイ・プレデター個体群にどのような影響を及ぼすか解析する。

また、すべてのパッチの独立したパッチダイナミクスが $\Delta_i = a_i - c_i d_i \leq 0$ であるとき、正の平衡点が存在可能であるかどうかについても解析する。

表 3.1: パッチ i における符号 Δ_i

	<i>centrifugal pattern</i>	<i>linear pattern</i>
パッチ 1	$\Delta_1 = a_1 - c_1 d_1 \leq 0$	$\Delta_1 = a_1 - c_1 d_1 > 0$
2	$\Delta_2 = a_2 - c_2 d_2 > 0$	$\Delta_2 = a_2 - c_2 d_2 \leq 0$
3	$\Delta_3 = a_3 - c_3 d_3 \leq 0$	$\Delta_3 = a_3 - c_3 d_3 \leq 0$

3.1 Centrifugal pattern

システム (3.1) の正の平衡点 (x_i^*, y_i^*) は，以下の代数方程式の解により与えられる．

$$(a_i - b_i y_i^*) - c_i x_i^* = 0, \quad (3.3)$$

$$(-d_1 + x_1)y_1^* - e y_1^* + e q_1'(y_2^* + y_1^*) = 0, \quad (3.4)$$

$$(-d_2 + x_2^*)y_2^* - 2e y_2^* + e q_2'(y_3^* + y_2^*) + q_2(y_2^* + y_1^*) = 0, \quad (3.5)$$

$$(-d_3 + x_3)y_3^* - e y_3^* + e q_3(y_3^* + y_2^*) = 0. \quad (3.6)$$

方程式 (3.3) より，正の平衡点を持つための x_i^* の条件は，

$$x_i^* = \frac{a_i}{c_i} - \frac{b_i}{c_i} y_i^* > 0 \rightarrow y_i^* < \frac{a_i}{b_i} \quad (3.7)$$

となる．これを方程式 (3.4)~(3.6) にそれぞれ代入すると，それぞれ

$$y_2^* = \frac{y_1^*}{e q_1' c_1} (b_1 y_1^* - \delta_1), \quad (3.8)$$

$$y_2^* = \frac{y_3^*}{e q_3 c_3} (b_3 y_3^* - \delta_3), \quad (3.9)$$

$$y_3^* = \frac{b_2 y_1^{*2}}{e^3 A} (b_1 y_1^* - \delta_1)^2 - \frac{\delta_2 y_1^*}{e^2 B} (b_1 y_1^* - \delta_1) - C y_1^* \quad (3.10)$$

ここで， $A = q_1'^2 q_2' c_1^2 c_2$ ， $B = q_1' q_2' c_1 c_2$ ， $C = q_2 / q_2'$ ．

また， δ_i はそれぞれ

$$\begin{cases} \delta_1 = (a_1 - c_1 d_1) - c_1 e (1 - q_1'), \\ \delta_2 = (a_2 - c_2 d_2) - c_2 e (2 - q_2' - q_2), \\ \delta_3 = (a_3 - c_3 d_3) - e c_3 (1 - q_3). \end{cases} \quad (3.11)$$

ここで，表 3.1 より， $\delta_1, \delta_3 < 0$ であることがわかる．よって，式 (3.8), (3.9) により，

$y_1 - y_2, y_3 - y_2$ 曲線は共に $y_1, y_3 > 0$ であれば，それぞれ必ず $y_2 > 0$ となる．

ここで，式 (3.8), (3.9) から y_2 を消去した式を再考し， $g(y_1, y_3) = 0$ とおくと

$$g(y_1, y_3) = \frac{y_3^*}{e q_3 c_3} (b_3 y_3^* - \delta_3) - \frac{y_1^*}{e q_1' c_1} (b_1 y_1^* - \delta_1) = 0. \quad (3.12)$$

式 (3.12) の双曲線と式 (3.10) の 4 次曲線が第一象限で交わるとき， $y_i > 0$ ($i = 1, 2, 3$) となる．この 2 つの曲線が第一象限で交わるための条件は，式 (3.10) における 4 次曲線の原点における傾きにより分けられる．式 (3.10) の曲線における原点での傾きは，式 (3.10) の右辺を $f(y_1^*)$ とおくと $f(y_1)$ について

$$f'(y_1) = -C + \frac{b_1 \delta_2}{e^2 B} y_1 - \frac{\delta_2}{e^2 B} (b_1 y_1 - \delta_1) + 2 \frac{b_1 b_2 y_1^2}{e^3 A} (b_1 y_1 - \delta_1) + 2 \frac{b_2 y_1}{e^3 A} (b_1 y_1 - \delta_1)^2 \quad (3.13)$$

よって， $f'(0)$ の符号の境界条件は，

$$\begin{cases} f'(0) < 0 & \text{for } \delta_2 > \frac{e^2 B C}{\delta_1} \\ f'(0) \geq 0 & \text{for } \delta_2 \leq \frac{e^2 B C}{\delta_1} \end{cases} \quad (3.14)$$

ここで，式 (3.10) の 4 次曲線について考える． y_1^4 の係数は， $b_1 b_2 y_1^{*2} / (e^3 A) > 0$ より，最後は下に凸な単調増加関数となる．

$f'(0) < 0$ のとき, 4 次関数 $y_3 = f(y_1)$ は $y_1 > 0$ において, 一度第 4 象限に入ったのち, 最終的には第一象限へと入り, 単調に増加する. 一方, 式 (3.12) の双曲線は原点から第一象限へと伸びる半曲線部分を持っており, y_3 は y_1 に対して一次のオーダーで増加する. 従って, この半曲線部分は必ず 4 次関数 $y_3 = f(y_1)$ と第一象限で交わる.

次に, $f'(0) \geq 0$ のとき, $y_1 > 0$ において曲線 $y_3 = f(y_1)$ が単調増加となるかどうかを確かめる. $f''(y_1) > 0$ ならば, 曲線の変化率 $f'(y_1)$ は増加する. つまり, $f'(y_1) > f'(0) > 0$ となり, $x > 0$ において曲線 $y_3 = f(y_1)$ は単調増加となることが証明される.

$$f''(y_1) = -2\frac{\delta_2}{e^2B} + 2\frac{b_2}{e^3A}y_1^2 + 8\frac{b_2}{e^3A}y_1(y_1 - \delta_1) + 2\frac{b_2}{e^3A}(y_1 - \delta_1)^2$$

ここで, $\delta_2 \leq e^2BC/\delta_1 < 0$ より, 上記の式はすべて正の項となる. よって, $y_1 > 0$ において曲線 $y_3 = f(y_1)$ は単調増加となることが証明される.

次に, 式 (3.12) の双曲線について考える. $g(y_1, y_3) = 0$ より,

$$\frac{b_3}{eq_3c_3} \left(y_3 - \frac{\delta_3}{2b_3} \right)^2 - \frac{b_1}{eq_1c_1} \left(y_1 - \frac{\delta_1}{2b_1} \right)^2 = \frac{b_3}{eq_3c_3} \left(\frac{\delta_3}{2b_3} \right)^2 - \frac{b_1}{eq_1c_1} \left(\frac{\delta_1}{2b_1} \right)^2. \quad (3.15)$$

上記の式を $p(y_3 - u)^2 - q(y_1 - v)^2 = r$ と書き換えると, $p, q > 0$, $u, v < 0$ である. よって, 漸近線の交点の座標は (v, u) となり, 双曲線は, r の符号により異なる. $r > 0$ ならば, 双曲線は直線 $y_3 = u$ について対象となり, 原点を通る曲線は下に凸な曲線となる. 逆に, $r < 0$ ならば, 双曲線は直線 $y_1 = v$ について対象となり, 原点を通る曲線は左 (y_1 軸が負の方向) に凸な曲線となる. 双曲線の方程式を $y_3 = \pm g(y_1)$ と変形させると,

$$g(y_1) = \pm \sqrt{\frac{r + q(y_1 - v)^2}{p}} + u. \quad (3.16)$$

ここで, 2 つの曲線のうち原点を通るのは, r の符号に関係なく $y_3 = g(y_1)$ となる. この曲線の傾きを求めると,

$$g'(y_1) = \frac{q(y_1 - v)}{\sqrt{pr + pq(y_1 - v)^2}}. \quad (3.17)$$

式 (3.13) と (3.17) から, 2 つの曲線の原点における接線の傾きは,

$$\begin{aligned} f'(0) &= -C + \frac{\delta_2\delta_1}{e^2B}, \\ g'(0) &= \frac{c_3q_3\delta_1}{c_1q_1\delta_3}. \end{aligned} \quad (3.18)$$

よって, 2 つの曲線が第一象限で交わるためには, $f'(0) < g'(0)$ より,

$$\frac{c_3q_3\delta_1}{c_1q_1\delta_3} - \left(-C + \frac{\delta_2\delta_1}{e^2B} \right) > 0. \quad (3.19)$$

以上のことから, 2 つの曲線が第一象限で交わるための条件, つまりプレイ間の内部競争を含むシステム (3.1) が正の平衡点 (x_i^*, y_i^*) を持つための条件は, 以下のようにまとめられる.

$$(I) \begin{cases} y_i^* < \frac{a_i}{b_i} \\ \delta_2 > \frac{e^2 BC}{\delta_1} \end{cases} \quad (II) \begin{cases} \delta_2 \leq \frac{e^2 BC}{\delta_1} \\ \frac{c_3 q_3 \delta_1}{c_1 q_1 \delta_3} - \left(-C + \frac{\delta_2 \delta_1}{e^2 B} \right) > 0 \end{cases} \quad (3.20)$$

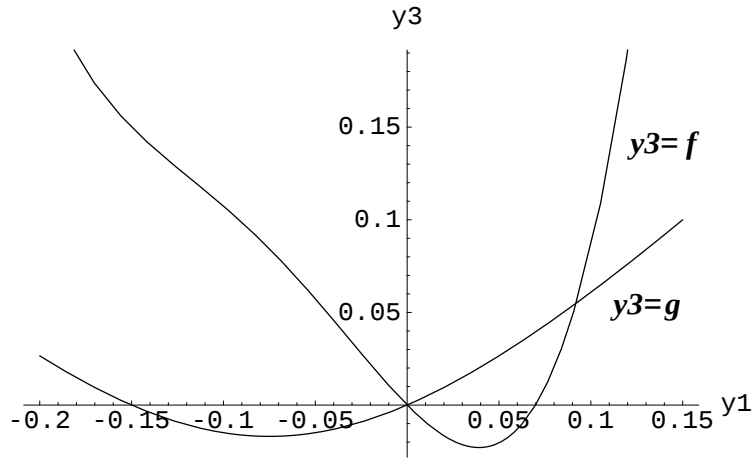


図 3.1: (I) $\delta_2 > e^2 BC/\delta_1$ における 4 次曲線 $y_3 = f(y_1)$ と半曲線 $y_3 = g(y_1)$

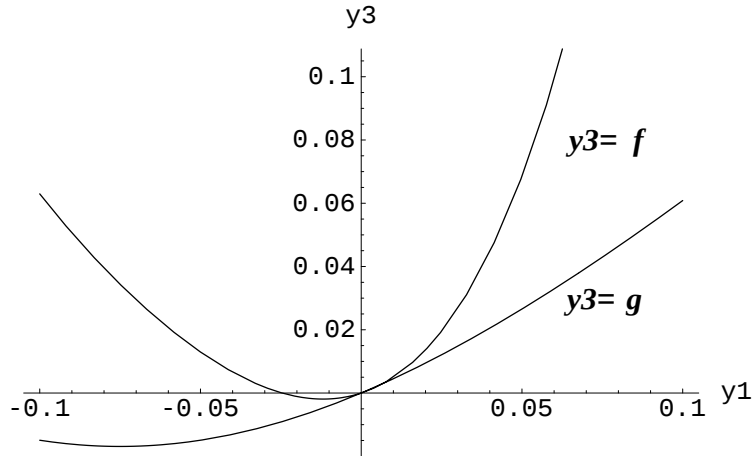


図 3.2: (II) $\delta_2 < e^2 BC/\delta_1$ における 4 次曲線 $y_3 = f(y_1)$ と放物線 $y_3 = g(y_1)$

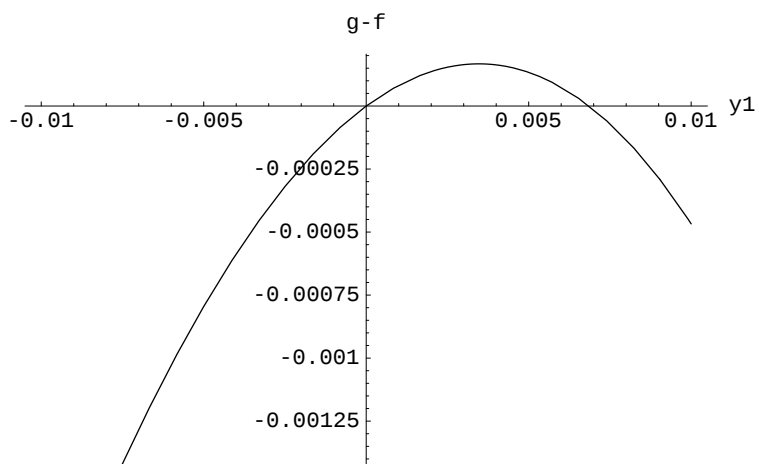


図 3.3: (II) $g(y_1) - f(y_1)$ のグラフ ($g'(0) - f'(0) > 0$)

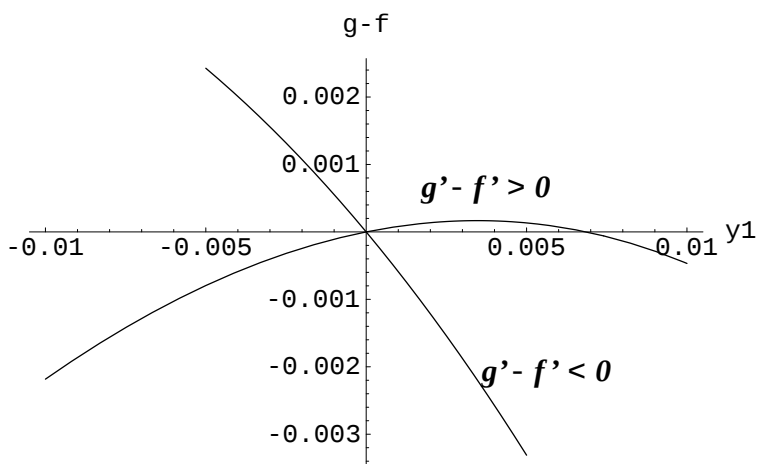


図 3.4: (II) $g'(0) - f'(0) > 0$ と $g'(0) - f'(0) < 0$ の $g(y_1) - f(y_1)$ のグラフ

3.2 Linear pattern

今まで述べてきた Centrifugal モデルでは、プレデターは sink から source , source から sink パッチへの移動のみを考えてきた。ここでは、パッチ 1 のローカルダイナミクスを source とし、パッチ 2, 3 のローカルダイナミクスを sink とする。よって、このモデルでは、プレデターは source $\Leftrightarrow$ sink 間のみでなく、sink $\Leftrightarrow$ sink 間の移動も加わることになる。これにより、プレイ・プレデター個体群にどのような影響がもたらせるかを考える。

表 3.1 と式 (3.11) により、Linear モデルでは $\delta_2, \delta_3 < 0$ となることがわかる。また、式 (3.8) において、 $\delta_1 < 0$ の時、 $y_1 - y_2$ 曲線は、 $y_1 > 0$ であれば $y_2 > 0$ となり、逆に $\delta_1 > 0$ であれば、 $y_1 - y_2$ 曲線の極値点は $y_1 = v > 0$ となり、 $0 < y_1 < 2v$ では $y_2 < 0$ となる。よって、式 (3.12) の双曲線と式 (3.10) の 4 次曲線が第一象限で交わるための条件は、 δ_1 の値により 3 通りに分けられる。

式 (3.10) の 4 次曲線における原点での傾き、 $f'(0)$ の符号の境界条件は、式 (3.13) より

$$\begin{cases} f'(0) < 0 & \text{for } \delta_1 > \frac{e^2 BC}{\delta_2} \\ f'(0) \geq 0 & \text{for } \delta_1 \leq \frac{e^2 BC}{\delta_2} \end{cases} \quad (3.21)$$

次に、式 (3.15) の双曲線について再考する。

$$\frac{b_3}{eq_3c_3} \left(y_3^* - \frac{\delta_3}{2b_3} \right)^2 - \frac{b_1}{eq'_1c_1} \left(y_1^* - \frac{\delta_1}{2b_1} \right)^2 = \frac{b_3}{eq_3c_3} \left(\frac{\delta_3}{2b_3} \right)^2 - \frac{b_1}{eq'_1c_1} \left(\frac{\delta_1}{2b_1} \right)^2.$$

上記の式を再び $p(y_3^* - u)^2 - q(y_1^* - v)^2 = r$ とおくと、 $p, q > 0, u < 0$ であり、双曲線の漸近線の交点は (v, u) となる。よって、 $\delta_1 < 0$ であれば、 $v < 0$ となり、2 つの曲線が第一象限で交わるための条件は、前節の証明を用いると以下のように示される。

$$(III) \begin{cases} y_i^* < \frac{a_i}{b_i} \\ \frac{e^2 BC}{\delta_2} < \delta_1 < 0 \end{cases} \quad (IV) \begin{cases} y_i^* < \frac{a_i}{b_i} \\ \delta_1 \leq \frac{e^2 BC}{\delta_2} \\ \frac{c_3 q_3 \delta_1}{c_1 q_1 \delta_3} - \left(-C + \frac{\delta_2 \delta_1}{e^2 B} \right) > 0 \end{cases} \quad (3.22)$$

次に、 $\delta_1 > 0$ の場合について考える ($v > 0$)。この時、 $0 < y_1 < 2v$ において、2 次曲線 $g(y_1, y_3) < 0$ となるので、その時の $y_3 = f(y_1)$ の曲線の値に関係なく、2 つの曲線が第一象限で交わることは不可能である。つまり、この範囲においては正の平衡点は存在しない。 $\delta_1 > 0$ の時、式 (3.10) の 4 次曲線は、原点における傾きが負となる。よって、2 つの曲線が第一象限で交わるための条件は、式 (3.12) の半曲線部分が y_1 軸と交わる $y_1 = 2v$ において、4 次曲線が $f(2v) < 0$ となることである。ここで、 $y_1 = 2v = \delta_1/b_1$ における $f(y_1)$ の値を調べると、

$$f\left(\frac{\delta_1}{b_1}\right) = -C \frac{\delta_1}{b_1}.$$

今、 $\delta_1 > 0$ であるから、常に $f(\frac{\delta_1}{b_1}) < 0$ となる。よって、2 つの曲線は $\delta_1 > 0$ の時、 $y_1 = \delta_1/b_1$ で常に第一象限で交わるということがわかる。しかし、式 (3.7) から、もし $a_1/b_1 > 2\delta_1/b_1$ であれば、たとえ 2 つの曲線が第一象限で交わったとしても、 $x_1 < 0$ となり、正の平衡点は存在しない。したがって、プレイ種が正の個体群を持つための必要条件は、 $0 < \delta_1 < a_1$ となる。しかし、 $\delta_1 = (a_1 - c_1 d_1) - c_1 e(1 - q'_1)$ より、常に $\delta_1 < a_1$ は成り立つ。

以上のことから, 2つの曲線が第一象限で交わり, かつシステム (3.1) が正の平衡点 (x_i^*, y_i^*) を持つための条件は, 以下のようにまとめられる.

$$(III)' \begin{cases} y_i^* < \frac{a_i}{b_i} \\ \delta_1 > \frac{e^2 BC}{\delta_2} \end{cases} \quad (IV) \begin{cases} y_i^* < \frac{a_i}{b_i} \\ \delta_1 \leq \frac{e^2 BC}{\delta_2} \\ h(0) > 0 \end{cases} \quad (3.23)$$

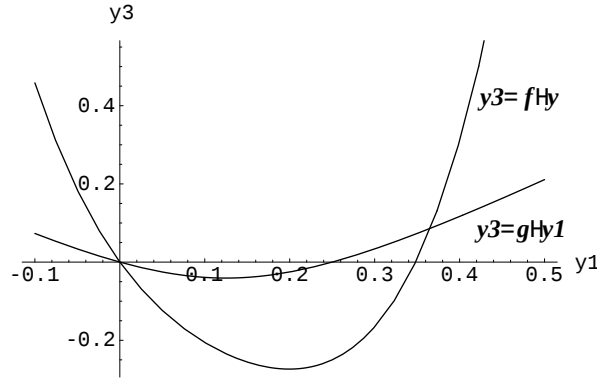


図 3.5: (IV) $\delta_1 > 0$ のグラフ

Centrifugal モデルと Linear モデルについて考えたが, 条件 (3.20), (3.23) より, 両モデルにおいて正の平衡点の存在条件は, 式 (3.10) の 4 次曲線の原点における接線の傾きにより, 分けられることがわかる. そして $y_3 = f(y_1)$ 曲線の原点における傾きが負であれば, 配列に関わらず必ず 2 つの曲線は第一象限で交わる. しかしながら, (I)~(IV) より, $f'(0)$ の符号に関わらず, $y_i < a_i/b_i$ の条件を満たさない限り, $x_i \leq 0$ となり, 正の平衡点 (x_i^*, y_i^*) は存在しない. ここで, 線形配列, 遠心配列における 4 次曲線 $y_3 = f(y_1)$ と 2 次曲線 $y_3 = g(y_1)$ の交点が $y_i < a_i/b_i$ を満たすための条件について, それぞれ調べる. X_1, X_2, Y_1, Y_2 について以下のように定義する.

$$\begin{aligned} X_1 &= \{y_3 = \frac{a_3}{b_3} \text{ での } y_3 = g(y_1) \text{ における } y_1 \text{ の正の値} \} \\ X_2 &= \{y_3 = \frac{a_3}{b_3} \text{ での } y_3 = f(y_1) \text{ における } y_1 \text{ の正の値} \} \\ Y_1 &= \{y_1 = \frac{a_1}{b_1} \text{ での } y_3 = g(y_1) \text{ における } y_3 \text{ の正の値} \} \\ Y_2 &= \{y_1 = \frac{a_1}{b_1} \text{ での } y_3 = f(y_1) \text{ における } y_3 \text{ の正の値} \} \end{aligned}$$

$y_1^* < a_1/b_1$, $y_3^* < a_3/b_3$ の条件を満たすためには, 以下の条件を満たすことが必要である.

$$X_2 < X_1 \quad (3.24)$$

$$Y_1 < Y_2 \quad (3.25)$$

上記の不等式が成り立つ時, $x_1^*, x_3^* > 0$ となる. また, 上記の不等式が成り立つ時, x_2^* に関しては式 (3.9) より, $y_3 = a_3/b_3$ での y_2 の値が a_2/b_2 であれば, 必ず $x_2^* > 0$ となる.

3.3 平衡点の安定性

代数方程式 (3.3) から得られうる正の平衡点の安定性について証明を行う. 条件 (3.20), (3.23) がそれぞれの配列パターンで満たされる時, システム (3.1) の正の平衡点 (x_i^*, y_i^*) が存在し, その平衡点は, 漸近的そして大域的に安定となる. このことを証明するために, 式 (2.9) のリアプノフ関数 H を用いる.

$$H(x, y) = \sum_{i=1}^3 \alpha_i y_i^* \left\{ \frac{1}{b_i} (x_i - x_i^* - x_i^* \ln \frac{x_i}{x_i^*}) + y_i - y_i^* - y_i^* \ln \frac{y_i}{y_i^*} \right\} \geq 0$$

$$\alpha_{i+1} = \frac{q'_i}{q_{i+1}} \alpha_i, \quad \alpha_1 = \frac{1}{q'_i} \quad (3.26)$$

ここで, $x_i^* = 0$ において, 項 $x_i - x_i^* - x_i^* \ln x_i/x_i^*$ は, 単純に x_i に置き換えられる. このリアプノフ関数 $H(x, y)$ は領域は以下のように定義される.

$$\Omega = \{(x_1, x_2, x_3, y_1, y_2, y_3) \mid x_i > 0 \text{ and } y_i > 0 \text{ for all } i\}$$

一般に, $t = 0$ での (3.1) の解が領域 Ω 内であれば, $t > 0$ においても解は領域 Ω 内に留まる. 関数 $H(x, y)$ は, あきらかに領域 Ω において 0 に等しいかそれより大きくなる. そして平衡点においてのみ等式が成り立つ.

ここで, 関数 (3.26) の時間微分は,

$$\begin{aligned} \dot{H}(x, y) &= \sum_{i=1}^3 \alpha_i y_i^* \left\{ \frac{1}{b_i} (\dot{x}_i - x_i^* \frac{\dot{x}_i}{x_i}) + \dot{y}_i - y_i^* \frac{\dot{y}_i}{y_i} \right\} \\ &= \sum_{i=1}^3 \alpha_i y_i^* \left[(x_i - x_i^*) \left(\frac{a_i}{b_i} - c_i x_i \right) \right. \\ &\quad \left. + (y_i - y_i^*) \{ -d_i + x_i + (eq'_i y_{i+1} - e(2 - q'_i - q_i) y_i + eq_i y_{i-1}) / y_i \} \right] \end{aligned}$$

ここで, 方程式 (3.3)~(3.6) を用いて, a_i, d_i を消去すると

$$\dot{H}(x, y) = -e \sum_{i=1}^3 \frac{\alpha_i c_i y_i^*}{b_i} (x_i - x_i^*)^2 - e \sum_{i=1}^2 q'_i \alpha_i \frac{y_{i+1}}{y_i} (y_i^* - y_{i+1}^* \frac{y_i}{y_{i+1}})^2 \leq 0 \quad (3.27)$$

方程式 (3.26) と (3.27) から, R の最大の不变集合を見つけることができる.

$$R = \{(x_1, y_1, x_2, y_2, x_3, y_3) \in \Omega \mid \dot{H} = 0\}.$$

定理 B を用いることにより, 正の平衡点 (x_i^*, y_i^*) が大域安定となることが証明される.

3.4 シミュレーションと考察

ここで, centrifugal pattern, linear pattern の場合について, パラメータの値を表 3.2 のように設定し, e の値を $0 \rightarrow 0.5$ まで変動させて, 平衡点の変化の様子をそれぞれ考察する (表 3.3 参照).

表 3.2: パラメータの設定

パッチ i	a_i	b_i	c_i	d_i
$\Delta_i > 0$	1.25	1.0	1.0	1.0
$\Delta_i \leq 0$	1.0	1.0	1.0	1.2

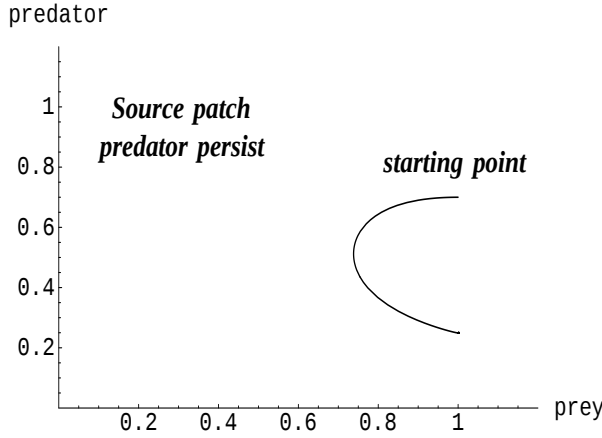


図 3.6: *source* パッチのローカルダイナミクス

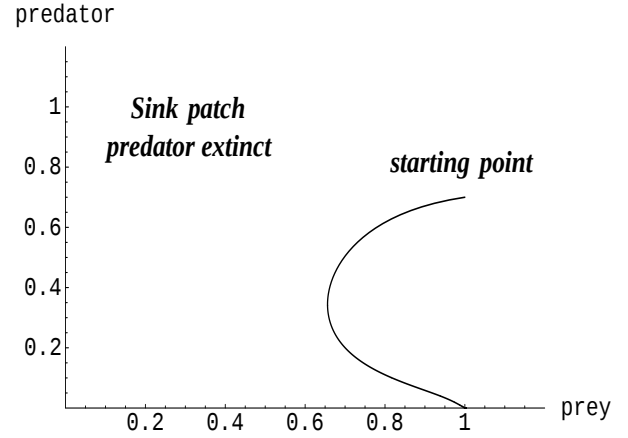


図 3.7: *sink* パッチのローカルダイナミクス

表 3.3: パラメータ e に関する平衡点の値 $q'_i = q_i = 0.5$

e	<i>centrifugal pattern</i>						<i>linear pattern</i>					
	x_1	y_1	x_2	y_2	x_3	y_3	x_1	y_1	x_2	y_2	x_3	y_3
0	1	0	1	0.25	1	0	1	0.25	1	0	1	0
0.1	0.970	0.030	1.082	0.168	0.970	0.030	1.042	0.208	0.968	0.032	0.994	0.006
0.2	0.967	0.033	1.140	0.110	0.967	0.033	1.076	0.174	0.958	0.042	0.986	0.014
0.3	0.972	0.027	1.181	0.069	0.972	0.027	1.104	0.146	0.954	0.045	0.982	0.018
0.4	0.981	0.019	1.209	0.041	0.981	0.019	1.123	0.123	0.955	0.045	0.979	0.021
0.5	0.989	0.011	1.229	0.021	0.989	0.011	1.147	0.103	0.958	0.042	0.978	0.022

表 3.3 を見てもわかるように, *source* パッチにおいては, 配列パターンに関係なく, パッチからの移住率 e が高くなるに連れて, プレイ個体群は増加し, プレデター個体群は減少していくことがわかる. 逆に *sink* パッチにおいては, 配列パターンの違いにより, 違った兆候が見られる. *centrifugal* パターンにおける *sink* パッチでは, プレイ個体群は, 移住率 e の増加に伴い, いったんは減少するが, その後, 再び個体群が増加する. 逆にプレデター個体群は, 移住率 e の増加に, 初め増加するが, その後, 再び減少していく.

一方, *linear* パターンにおける *sink* パッチであるパッチ 2 とパッチ 3 とでは個体群の変化の様子が異なる. パッチ 2 においては, プレイ, プレデター個体群共に *centrifugal* パターンにおける *sink* パッチと同様の変化を見せるのに対して, パッチ 3 では, 移住率 e の増加に伴いプレイ個体群の数が徐々に減少していくのに対して, プレデター個体群の数が増えている.

そのため, パッチ 3 においては, 移住率が高い値のときでさえ, プレイ・プレデター個体群が共存可能となっている. つまり *source* パッチに隣接した *sink* パッチでは, 移住率が高くなるのに連れて, プレイ個体群は増加し, プレデター個体群は減少している.

この要因として次のことが考えられる. *centrifugal* パターンにおいては, *source* $\Leftrightarrow$ *sink* 間の移動のみであるため, 生産性の高い *source* パッチから *sink* パッチに移住してくるプレデター個体群により, 移住率の低い値においては, *sink* パッチにおいても, 両種の共存が可能となる. しかし, 移住率の値が高くなると, *sink* パッチでは移入してくるプレデター種を賄いきれるだけの生産性が備わっていないため, 餌の少なくなった *sink* パッチでは再びプレデター個体群が減少していくと考えられる.

同様の理由により, *linear* パターンにおける個体群の変化についても説明できる. 移住率の低い段階において, *source* パッチと隣接する *sink* パッチで, 両種の共存が可能となる. そして, プレデター個体群密度の増したパッチ 2 から徐々にパッチ 3 へと移住していくことになるので, 移住率が高くなるに連れ, パッチ 3 においても両種の共存が可能となっている.

よって, すべてのパッチで両種が共存可能となる正の個体群をもつためには, *centrifugal* パターンの場合には, *linear* パターンに比べて, *source* パッチにより高い生産性が求められることがわかる.

次に, 上記のシミュレーションは, $q'_i = q_i = 0.5$ の場合について行ったが, そのために *centrifugal* パターンの平衡点は, $x_1 = x_3, y_1 = y_3$ の値をとっている. ここで, q'_i, q_i について上記のシミュレーションを再考する. $e = 0.3$ と固定し, パッチ 1 への移入率 q'_1 を表 3.4 のように 0.1 ~ 0.9 まで変動させた時 ($q_2 = 1 - q'_1, q'_2 = q_3 = 0.5$), *centrifugal* パターンにおけるパッチ 1 とパッチ 3 の平衡点でどのような変化が生じるかを確かめる. またパッチ 1~2 間で移住の際に, プレデター個体群の数が減少すると仮定したとき $q'_1 = q_2 \leq 0.5$, システム全体に与える影響について考察する.

表 3.4: パラメータ q'_1 に関する平衡点の値

q'_1	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9
x_1	0.991	0.983	0.977	0.973	0.972	0.977	0.989	1.000	1.
x_3	0.947	0.952	0.958	0.964	0.972	0.982	0.993	1.000	1.
y_1	0.009	0.017	0.023	0.027	0.027	0.023	0.011	0.0	0.
y_3	0.053	0.048	0.042	0.036	0.027	0.018	0.007	0.0	0.

表 3.4 より, $q'_1 = 0.5$ の値を境に, パッチ 1 へのプレデター個体群の移入率が極端に高くなるとき, もしくは低くなるときに, パッチ 1 のプレイ個体群の数が増加する. これはパッチ 1 のプレデター個体群の数が減少してしまっているためである. まず, q'_i の値が小さい場合には, パッチ 1 は *sink* パッチであるゆえに, プレデター個体群が全滅してしまうことは想像に難しくない. 逆に, q'_1 の値が非常に高いときにも, 各パッチ内のプレデター個体群が全滅してしまう. これは, パッチ 1 へプレデターを送り続けるだけの生産性が伴っていなかったためであると考えられる. そのために, パッチ 3 へ移住するプレデター個体群の数も激減してしまうため, パッチ 3 においてもプレデター個体群は絶滅してしまう. このことから, *source* パッチへのプレデター個体群の移入率が低くなるとき, システム全体が不安定化することがわかる.

表 3.5: $q'_1 + q_2 \leq 1$ に関する平衡点 (*linear*)

q'_1, q_2	x_1	y_1	x_2	y_2	x_3	y_3
0.5	1.076	0.174	0.958	0.042	0.986	0.014
0.4	1.105	0.145	0.972	0.028	0.991	0.009
0.3	1.132	0.118	0.983	0.017	0.995	0.005
0.2	1.156	0.094	0.991	0.009	0.997	0.003
0.1	1.179	0.071	0.997	0.003	0.999	0.001

次に、個体群がパッチ $1 \leftrightarrow 2$ 間を移住する際に、個体群の減少を伴う場合について、つまり移入率 $q'_1, q_2 \leq 0.5$ となるとき各パッチでの個体群の変化の様子を centrifugal, linear パターンに関して表 3.5, 表 3.6 にそれぞれ示す。表 3.5 より、linear パターンにおいてパッチ $1 \leftrightarrow 2$ 間で個体群の減少が起こることは、*source* への移入する個体群の数が減ると同時に、*sink* であるパッチ 2 への移入する個体群の数も減るということなので、パッチ 2 でのプレデター個体群の数が減少する。パッチ 2 へプレデター個体群の数が減ることは、同時にパッチ 3 へ移入する個体群の減少をも意味するので、システム全体でプレデター個体群の数が減少する。

表 3.6: $q'_1 + q_2 \leq 1$ に関する平衡点 (*centrifugal*)

q'_1, q_2	x_1	y_1	x_2	y_2	x_3	y_3
0.5	0.967	0.033	1.140	0.110	0.967	0.033
0.4	0.981	0.019	1.170	0.080	0.975	0.025
0.3	0.991	0.008	1.120	0.052	0.984	0.016
0.2	0.997	0.003	1.223	0.027	0.991	0.009
0.1	1.000	0.000	1.243	0.006	0.998	0.002

次に、表 3.6 より、centrifugal パターンにおいては、*sink* パッチであるパッチ 1 へ個体群が移入しにくくなるのだから、パッチ 1 のプレデター個体群が減少するであろうことは容易にわかる。また、パッチ 3 においては *source* パッチと隣接しているので、linear パターンに比べるとプレイ・プレデター個体群が共存できる環境であるが、パッチ 1, 2 の移入率が極端に低くなると linear パターンと同様に、全てのパッチでプレデター個体群が絶滅してしまうことがわかる。

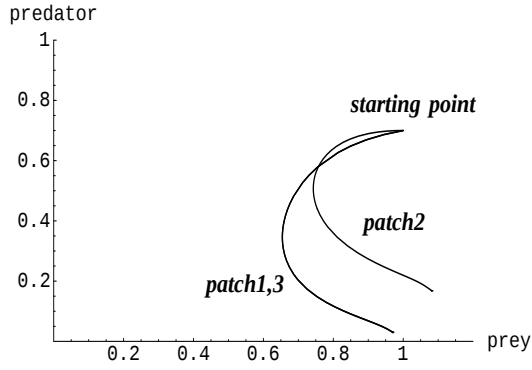


図 3.8: centrifugal pattern の解軌道 ($e = 0.1$)

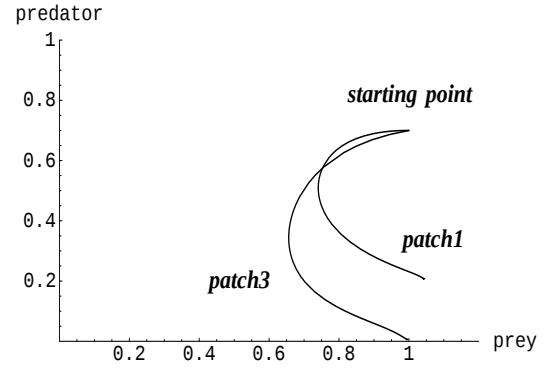


図 3.9: linear pattern の解軌道 ($e = 0.1$)

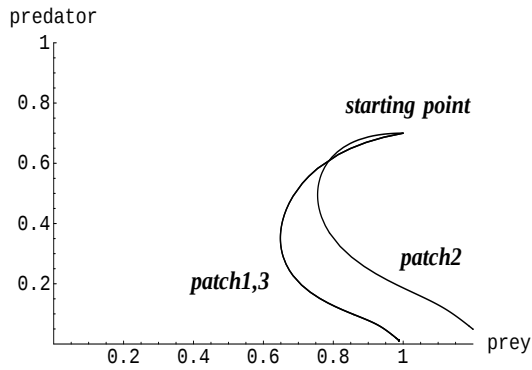


図 3.10: centrifugal pattern の解軌道 ($e = 0.5$)

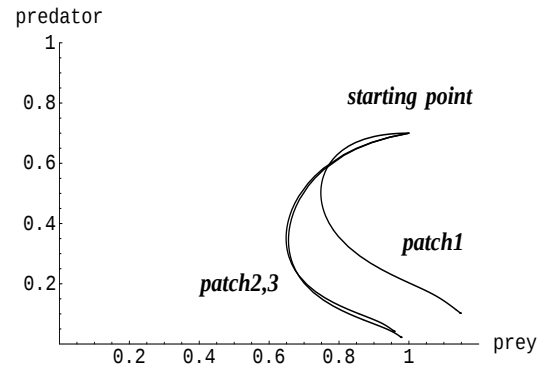


図 3.11: linear pattern の解軌道 ($e = 0.5$)

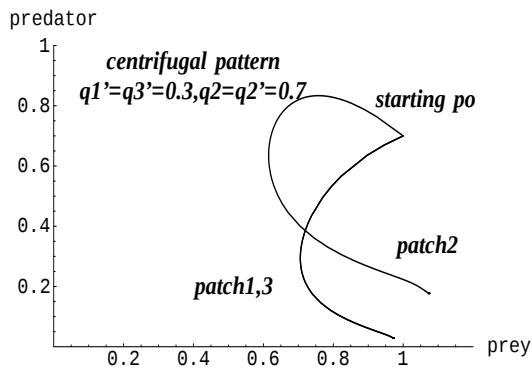


図 3.12: centrifugal pattern の解軌道 ($e = 0.5$)

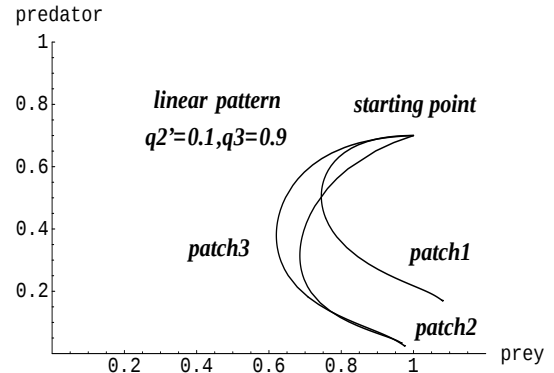


図 3.13: linear pattern の解軌道 ($e = 0.1$)

第4章 まとめ

本論文では、空間的非一様な3つのパッチで構成される、L-Vタイプのプレイ・プレデターモデルを取り扱い、プレイ間の内部競争が行われないシステム(2.1)と行われるシステム(3.1)について考えてきた。第2章では、*Kawasaki et al.* モデルの帰納的手法と定理Aを参考に、本モデルにおいて定理1を導き出し、さらにリアブノフ関数 $H(x, y)$ と *La Salle and Lefschetz* の定理Bを適用し、帰納的手法により構築したシステム(2.1)の非負の平衡解は大域安定であることが証明できた。さらに、この定理が3つのパッチ環境にのみ適用可能なものではなく、 N 次の場合にも成り立つことが付録Aにより証明された。

第3章では、個体群の移住を考えない独立したダイナミクスにおいて、空間的非一様性を仮定し、正の平衡点をもち大域安定となる *source* パッチとプレデター個体群が絶滅してしまう *sink* パッチをモデルに取り入れた。また、この *source* パッチと *sink* パッチの配列パターンに *centrifugal* パターンと *linear* パターンを用いて、空間構造の違いによる正の平衡点の存在条件について導きだした。正の平衡点の存在条件に関して、プレイ種間の内部競争が行われないモデルに比べて、それを考慮したモデルでは、厳密な正の平衡点の存在条件がより厳しくなっていることがわかる。つまり、パッチの非一様性がもたらす影響がそれだけ大きいと言える。また、前節のシミュレーション結果から、パッチの配列パターンによっても、プレイ・プレデター個体群に与える影響が少なくないと言える。*centrifugal* パターンでは、プレデター個体群の移住率 e が高くなるにつれて、*linear* パターンに比べて、プレイ・プレデター個体群の共存に、*source* パッチに対して、より大きな生産性が求められる。つまり、両個体群が全てのパッチで共存するためには、*linear* パターンの方が条件が良いのである。また、各パッチへの移入率に関して、一つのパッチに個体群が集中することは、全てのパッチでの個体群の絶滅を及ぼしかねないのである。

こうして、空間的に非一様なパッチ環境における個体群モデルについて考えてきたが、プレデター種のみが移住できる本モデルにおいて、プレイ種間の内部競争の有無に寄らず、正の平衡点が存在することが示され、存在したのであれば、大域安定となることが証明された。

付 録 A

補題 1 の証明のために，以下の付録の補題を用いる．

補題 A-1. A_m を以下のような $m \times m$ の行列とする．

$$A_m = \begin{pmatrix} e(1 - q'_1) + d_1 & -eq'_1 & 0 & \cdot & \cdot & \cdot & 0 \\ -eq_2 & e(2 - q_2 - q'_2) + d_2 & -eq'_2 & 0 & \cdot & \cdot & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & \cdot & \cdot & 0 & -eq_m & e(2 - q_m - q'_m) + d_m \end{pmatrix}$$

$b = {}^t(b_1, b_2, \dots, b_m)$ は非負の要素もつベクトル，すなわち，すべての i において $b_i \geq 0$ とする．この時，方程式 $A_m x = b$ は，一意解 $x = {}^t(x_1, x_2, \dots, x_m)$ を持ち，その要素はすべて非負，すなわち，すべての i において $x_i \geq 0$ である．

補題 A-1 の証明．初めに， $m = 3$ の時について考える．方程式 $A_m x = b$ を計算すると，以下の 3 つの方程式が得られる．

$$\{e(1 - q'_1) + d_1\}x_1 - eq'_1 x_2 = b_1 \quad (\text{A.1})$$

$$-eq_2 x_1 + \{e(2 - q_2 - q'_2) + d_2\}x_2 - eq'_2 x_3 = b_2 \quad (\text{A.2})$$

$$-eq_3 x_2 + \{e(1 - q_3) + d_3\}x_3 = b_3 \quad (\text{A.3})$$

式 (A.3) から，

$$x_3 = \frac{eq_3 x_2 + b_3}{e(1 - q_3) + d_3}. \quad (\text{A.4})$$

これを式 (A.2) に代入すると，

$$\begin{aligned} -eq_2 x_1 + \left[e(2 - q_2 - q'_2) + d_2 - \frac{e^2 q'_2 q_3}{e(1 - q_3) + d_3} \right] x_2 &= b_2 + \frac{eq'_2}{e(1 - q_3) + d_3} b_3 \\ \Rightarrow x_2 &= \frac{eq_2 \{e(1 - q_3) + d_3\}}{A} x_1 + \frac{\{e(1 - q_3) + d_3\} b_2 + e^2 q'_2 q_3 b_3}{A}. \end{aligned}$$

ここで， $A = \{e(2 - q_2 - q'_2) + d_2\} \{e(1 - q_3) + d_3\} - e^2 q'_2 q_3$ ．

A の符号について調べると，

$$\begin{aligned} A &= e^2(1 - q_3)(2 - q_2 - q'_2) - e^2 q'_2 q_3 + e(1 - q_3)c_2 + e(2 - q_2 - q'_2)c_3 \\ &= e^2(2 - q_2 - q'_2 - 2q_3 + q_2 q_3) + e(1 - q_3)c_2 + e(2 - q_2 - q'_2)c_3 \\ &= e^2\{(1 - q'_2 - q_3) + (1 - q_2)(1 - q_3)\} + e(1 - q_3)c_2 + e(2 - q_2 - q'_2)c_3 > 0 \end{aligned}$$

よって，式 (A.5) は傾き，切片共に正の直線となる．

また, 式 (A.1) を変形すると,

$$x_2 = \frac{e(1 - q'_1) + d_1}{eq'_1} x_1 - \frac{b_1}{eq'_1}.$$

よって, この直線は傾き正, 切片が負の直線となる. また, 式 (A.4) より, $x_2 > 0$ であれば $x_3 > 0$ となるので, すべての i において, $x_i \geq 0$ となるための条件は, 式 (A.1) と (A.5) の直線が第一象限で交わることである. よって, 補題 A-1 を満たすための必要十分条件は, 以下の不等式となる.

$$\frac{e(1 - q'_1) + d_1}{eq'_1} > \frac{\{e(1 - q_3) + d_3\}eq_2}{\{e(1 - q_3) + d_3\}\{e(2 - q_2 - q'_2) + d_2\} - e^2q'_2q_3} \quad (\text{A.5})$$

パラメータの初期条件により, 式 (A.5) は常に満たされる. こうして $m = 3$ のとき, 補題 A-1 は証明される.

次に, *Kawasaki et al.* のモデル同様に, システム (2.1) を N 次まで拡張した場合について考える. この時, システムは以下の微分方程式により与えられる.

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= (a_i - b_i y_i) x_i \\ \dot{y}_i &= (-d_i + x_i) y_i - 2e y_i + eq'_i(y_{i+1} + y_i)eq_i(y_i + y_{i-1}), \quad i = 1, \dots, N \end{aligned} \quad (\text{A.6})$$

境界条件は $y_0 = (\frac{1}{q_1} - 1)y_1$, $y_{N+1} = (\frac{1}{q_N} - 1)y_N$ となる.

ここで, 方程式 (A.6) においても補題 A-1 が成り立つことを帰納法を用いて証明する.

$m = 1$ においては, 明らかに真となる. $m = n$ において, 補題が成り立つと仮定すると, $m = n + 1$ において方程式 $A_{n+1}x = b$ は

$$\{e(1 - q'_1) + d_1\}x_1 - eq'_1x_2 = b_1, \quad (\text{A.7})$$

$\vdots$

$$-eq_nx_{n-1} + \{e(2 - q_n - q'_n) + d_n\}x_n - eq'_nx_{n+1} = b_n, \quad (\text{A.8})$$

$$-eq_{n+1}x_n + \{e(1 - q_{n+1}) + d_{n+1}\}x_{n+1} = b_{n+1}. \quad (\text{A.9})$$

方程式 (A.9) を (A.8) に代入することにより, 以下の関係式を得る.

$$-eq_nx_{n-1} + \{e(1 - q_n) + d'_n\}x_n = b'_n,$$

ここで, d'_n , b'_n は

$$\begin{aligned} d'_n &= d_n + \frac{e^2(1 - q'_n - q_{n+1}) + e(1 - q'_n)d_{n+1}}{e(1 - q_{n+1}) + d_{n+1}}, \\ b'_n &= b_n + \frac{eq'_nb_{n+1}}{e(1 - q_{n+1}) + d_{n+1}}. \end{aligned}$$

よって, n 次の未知変数 $x_1, \dots, x_n$ における代数方程式は, 以下のように与えられる.

$$\{e(1 - q'_1) + d_1\}x_1 - eq'_1x_2 = b_1,$$

$\vdots$

$$-eq_{n-1}x_{n-2} + \{e(2 - q_{n-1} - q'_{n-1}) + d_{n-1}\}x_{n-1} - eq'_{n-1}x_n = b_{n-1},$$

$$-eq_nx_{n-1} + \{e(1 - q_n) + d'_n\}x_n = b'_n.$$

$m = n$ における仮定により，上記の方程式には，非負の要素 $(x_i, \dots, x_n)$ を持つ一意の解が存在する．そして， x_{n+1} は方程式 (A.9) により，非負の値として一意に決定される．こうして，システム (A.6) においても，補題 A-1 は成り立つことが証明された．

補題 1 の証明. 帰納的方法 (2.4) により， $i \in S_k^+$ における y_i^{k+1} と $i \in S_k^0 \cup S_k^-$ における x_i^{k+1} の値は， $y_i^{k+1} = y_i^k$ ， $x_i^{k+1} = 0$ と直接与えられる．しかし， x_i^{k+1} と y_i^{k+1} のその他の値は，以下の方程式により与えられる

$$(-d_i + x_i^{k+1})y_i^{k+1} + e\{q'_i y_{i+1}^{k+1} - (2 - q'_i - q_i)y_i^{k+1} + q_i y_{i-1}^{k+1}\} = 0, \quad i = 1, \dots, N.$$

これらの方程式は $i \in S_k^0 \cup S_k^-$ もしくは $i \in S_k^+$ により，2 つのグループに分けられる． $i \in S_k^0 \cup S_k^-$ であれば，未知変数 y_i^{k+1} ($i \in S_k^0 \cup S_k^-$) に関する 1 次の代数方程式となる．

$$-d_i y_i^{k+1} + e\{q'_i y_{i+1}^{k+1} - (2 - q'_i - q_i)y_i^{k+1} + q_i y_{i-1}^{k+1}\} = 0$$

$i \in S_k^+$ であれば，未知変数 x_i^{k+1} と $y_{i\pm 1}^{k+1}$ に関する方程式となる．

$$(-d_i + x_i^{k+1})y_i^k + e\{q'_i y_{i+1}^{k+1} - (2 - q'_i - q_i)y_i^k + q_i y_{i-1}^{k+1}\} = 0$$

もし $i \pm 1 \in S_k^+$ ならば， $y_{i\pm 1}^{k+1} = y_{i\pm 1}^k$ となり， $i \pm 1 \in S_k^0 \cup S_k^-$ ならば， $y_{i\pm 1}^{k+1}$ は初めのグループの方程式により決定されるので，上記の式は，未知変数 x_i^{k+1} に関する 1 次の代数方程式となる．それゆえに，問題は初めのグループの方程式に縮約される．これらの方程式を解くために， $i \in S_k^0 \cup S_k^-$ の集合を連続の数で構成される部分集合へと分けて証明する．例えば， $S_k^0 \cup S_k^- = \{1, 4, 5, 6, 7, 9, 10\}$ の時，次の 3 つの部分集合に分ける： $\{1\}$ ， $\{4, 5, 6, 7\}$ ， $\{9, 10\}$ ．ここで， $S_k^0 \cup S_k^-$ において，連続の数で構成される部分集合のパッチ番号を $\{j, j+1, \dots, j+m-1\}$ とし証明を行う ($j-1, j+m \in S_k^+$)． $i \in \{j, j+1, \dots, j+m-1\}$ においては，関係式 (2.4) により， $x_i^{k+1} = 0$ ．また， $y_{j-1}^{k+1} = y_{j-1}^k$ ， $y_{j+m}^{k+1} = y_{j+m}^k$ となる．それゆえに，未知変数 $\{y_j^{k+1}, y_{j+1}^{k+1}, \dots, y_{j+m-1}^{k+1}\}$ における方程式は，以下の方程式により与えられる

$$-eq_i y_{i-1}^{k+1} + \{e(2 - q'_i - q_i) + d_i\}y_i^{k+1} - eq'_i y_{i+1}^{k+1} = 0, \quad i = j, j+1, \dots, j+m-1. \quad (\text{A.10})$$

これらの方程式は，また $A_m y = b$ として書かれる．

ここで,

$$A_m = \begin{pmatrix} e(2 - q_j - q'_j) + d_j & -eq'_j & 0 & \cdot & 0 \\ -eq_{j+1} & e(2 - q_{j+1} - q'_{j+1}) + d_{j+1} & -eq'_{j+1} & \cdot & 0 \\ & \cdot & \cdot & \cdot & \\ 0 & \cdot & 0 & -eq_{j+m-1} & e(2 - q_{j+m-1} - q'_{j+m-1}) + d_{j+m-1} \end{pmatrix}$$

$$b = {}^t(eq_j y_{j-1}^{k+1}, 0, \dots, eq_{j+m-1} y_{j+m-1}^{k+1}), \quad y = (y_j^{k+1}, y_{j+1}^{k+1}, \dots, y_{j+m-1}^{k+1}).$$

こうして, 補題 A-1 により, 代数方程式 $A_m y = b$ は, 一意解 $y = {}^t(y_j^{k+1}, y_{j+1}^{k+1}, \dots, y_{j+m-1}^{k+1})$ をもち, その要素がすべて非負, すなわち $y_i \geq 0$ ($i = \{j, j+1, \dots, j+m-1\}$) となることが証明できるので, 方程式 (A.10) の非負の一意解が存在する. 補題 1 の証明を完成させるために, 本システムにおいて $y_i^{k+1} \geq y_i^k$ for $i = \{j, j+1, \dots, j+m-1\}$ が成り立つことを証明する必要がある. ここで, y_i^k は以下の方程式を満たすことは明らかである.

$$(-d_i + x_i^k)y_i^k + e\{q'_i y_{i+1}^k - (2 - q'_i - q_i)y_i^k + q_i y_{i-1}^k\} = 0, \quad i = j, j+1, \dots, j+m-1. \quad (\text{A.11})$$

そして, $i \in \{j, j+1, \dots, j+m-1\} \subset S_k^0 \cup S_k^-$ において $x_i^k \leq 0$ である. 方程式 (A.10) と (A.11) の両辺の和をとり, $y_i^{k+1} - y_i^k = z_i$ とすると, 以下の方程式を得る.

$$-eq_i z_{i-1} + \{e(2 - q'_i - q_i) + d_i\}z_i - eq'_i z_{i+1} = -x_i^k y_i^k, \quad i = j, j+1, \dots, j+m-1. \quad (\text{A.12})$$

ここで, $z_{j-2} = z_{j+2} = 0$, $-x_i^k y_i^k \geq 0$.

これらの方程式 (A.12) は, また $A_m z = b$ の形態で, 補題 A-1 が適用されうる. こうして, 方程式 (A.12) は非負の一意解 (z_{j-1}, z_j, z_{j+1}) を持つ. このことから $y_i^{k+1} \geq y_i^k$ と結論づけられる. こうして, 補題 1 は証明される.

補題 2 の証明. 関係式 (2.4) と集合 S_k^0 の定義より, 明らかに $|S_k^0| < |S_{k+1}^0| \leq N$ となる. ここで $|S_k^0|$ は集合 S_k^0 における要素の数である. それゆえに, 関係式 (2.4) の繰り返しは, N 回以下で終了する. また, すべての i で $\bar{x}_i = 0$ を仮定すると, 関係式 (2.6) の第 3 式により, すべての i で $\bar{y}_i = 0$ となる. このことは, 補題 1 から得られた関係式 $\bar{y}_i \geq y_i^* > 0$ に矛盾する. こうして, 集合 S_k^+ は少なくとも一つは要素を持ちこととなり, つまり $S_n^+ \neq \emptyset$ となる. $i \in S_n^+$ に属するインデックス i においては, 常に $y_i^{k+1} = y_i^k$ ($0 \leq k \leq n$) の関係が成り立つ. よって, $\bar{y}_i = y_i^n = y_i^* = a_i/b_i$ となる. こうして補題 2 が証明される.

以上の証明により, システム (2.1) を N 次まで拡張したシステム (A.6) においても, *Kawasaki et al.* の提案した帰納的手法が適用できることが証明された.

付 録 B

補題 3 の証明. システム (2.1) とそのリアプノフ関数 $H(x, y)$ において, R は $\dot{H}(x, y) = 0$ での領域 $\Omega_r = \{(x, y) | (x, y) \in \Omega \text{ and } H(x, y) < r\}$ 内におけるすべての点の集合である. 式 (2.10) から, 集合 R におけるすべての点は, 以下の関係を満たす

$$\frac{y_1}{\bar{y}_1} = \frac{y_2}{\bar{y}_2} = \frac{y_3}{\bar{y}_3} \quad (\text{B.1})$$

$$x_i = 0 \quad \text{for } i \in S. \quad (\text{B.2})$$

不変集合 M は, R 内のすべての軌道からなるので, 不変集合 M 内のすべての点において,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \frac{y_i}{y_{i+1}} &= \frac{d}{dt} \frac{\bar{y}_i}{\bar{y}_{i+1}} = 0, \\ \frac{\dot{y}_i y_{i+1} - y_i \dot{y}_{i+1}}{y_{i+1}^2} &= 0, \quad i = 1, 2, 3. \end{aligned} \quad (\text{B.3})$$

式 (2.1) を (B.3) へ代入し, そして関係式 (B.1) を用いることにより, 以下の関係式を得ることができる.

$$\begin{aligned} x_i - x_{i+1} &= \gamma_i - \gamma_{i+1}, \quad \text{for } i = 1, 2, 3, \\ \gamma_i &= d_i - e\{q'_i \bar{y}_{i+1} - (2 - q'_i - q_i) \bar{y}_i + q_i \bar{y}_{i-1}\} / \bar{y}_i. \end{aligned} \quad (\text{B.4})$$

それゆえに M 内のすべての点で,

$$\dot{x}_i - \dot{x}_{i+1} = 0, \quad \text{for } i = 1, 2, 3 \quad (\text{B.5})$$

の関係を得る.

ここで, 集合 S が要素を持つか持たないかにより, 2 つの場合に分けて証明を行おう. 集合 S がいくつかの要素を持つ場合, (B.2) より M 内のすべての点で $x_j = 0$ となる添え字 j が少なくとも 1 つ存在する. すると明らかに $\dot{x}_j = 0$ となるので, 関係式 (B.5) を用いることにより, M 内のすべての点で, すべての i において $\dot{x}_i = 0$ と結論づけられる. 式 (2.1) から, これらの関係は以下のようにも書かれうる

$$(a_i - b_i y_i) x_i = 0 \quad \text{for all } i.$$

補題 2 から, $\bar{x}_{j'} > 0$ となる添え字 j' が存在し, そして Ω もしくは Ω_r の定義より, M において $x_{j'} = 0$ となる点は存在しない. これは, $a_{j'} - b_{j'} y_{j'} = 0$ となることを示しており, 言い換えると M 内のすべての点で,

$$y_{j'} = \frac{a_{j'}}{b_{j'}} = y_{j'}^* = \bar{y}_{j'}.$$

それゆえに, 関係式 (B.1) により, すべての i において

$$y_i = \bar{y}_i, \quad (\text{B.6})$$

M 内におけるすべての点で，すべての i において $\dot{y}_i = 0$ となることを示している．よって，また方程式 (2.1) から， M 内のすべての点で，すべての i において

$$(-d_i + x_i)y_i + e\{q'_i y_{i+1} - (2 - q'_i - q_i)y_i + q_i y_{i-1}\} = 0 \quad (\text{B.7})$$

となる．こうして方程式 (B.6) と (B.7) は，関係式 $x_i = \bar{x}_i$ を導く．つまり M 内のすべての点で，すべての i において $x_i = \bar{x}_i$ and $y_i = \bar{y}_i$ ，言い換えると，最大の不変集合 M は平衡点 $(\bar{x}, \bar{y})$ のみからなる．

次に，集合 S が要素を持たない場合について考える．この場合において，非負の平衡点 $(\bar{x}, \bar{y})$ は，以下のように与えられる

$$\bar{x}_i = x_i^* \text{ and } \bar{y}_i = y_i^* = \frac{a_i}{b_i} \text{ for all } i. \quad (\text{B.8})$$

システム (2.1) を式 (B.5) に代入し，式 (B.1) と (B.8) を用いることにより， M 内のすべての点で，以下の方程式を得ることができる

$$\begin{aligned} \dot{x}_i - \dot{x}_{i+1} &= (a_i - b_i y_i)x_i - (a_{i+1} - b_{i+1} y_{i+1})x_{i+1} \\ &= (a_i - b_i y_i)(x_i - a_{i+1} \frac{x_{i+1}}{a_i}) = 0 \quad i = 1, 2, 3. \end{aligned}$$

もし，ある時間区間内で， $a_i - b_i y_i = 0$ の関係を満たす M における点が存在するならば，それは平衡点 $(\bar{x}, \bar{y})$ である．それゆえに，平衡点 $(\bar{x}, \bar{y})$ を除く M 内のすべての点は，以下の関係式を満たすことが必要とされる．

$$x_i - a_{i+1} \frac{x_{i+1}}{a_i} = 0, \quad i = 1, 2, 3. \quad (\text{B.9})$$

ここで，さらに証明を 3 つの場合に分ける；(a) いくつかの j において $a_j \neq a_{j+1}$ ，(b) すべての i において $a_i = \alpha$ であるが，いくつかの j において $\gamma_j \neq \gamma_{j+1}$ ，(c) すべての i において $a_i = \alpha$ and $\gamma_i = \gamma$ ．初めに，(a) の場合において，もし方程式 (B.4) のすべてと (B.9) の一部を組み合わせた方程式の集合を考えるならば， $x_j - a_{j+1}x_{j+1}/a_j = 0$ ，一意の解 (x_1, x_2, x_3) を得ることができる．それゆえに，もしこの解が式 (B.9) の残りを満たさなければ，平衡点を除いて M 内に点が存在しないと結論づけられる．この解がこれらの方方程式を満たす場合でさえ， M 内のすべての i において $\dot{x}_i = 0$ なので， M 内のすべての点で固有値をとる．その後，集合 S がいくつかの要素をもつ場合と同様の証明に従い， M は平衡点 $(\bar{x}, \bar{y})$ のみからなると結論づけられる．

次に，(b) の場合について考える．この場合，方程式 (B.4) と (B.9) を満たす解は存在しない．言い換えると， $x_j - x_{j+1} = \gamma_j - \gamma_{j+1} \neq 0$ そして $x_j - x_{j+1} = 0$ ．こうして，また非負の平衡点 $(\bar{x}, \bar{y})$ を除いて M 内に点は存在しない．

ここで，最後の (c) について考える．この場合，方程式 (B.4) と (B.9) は同等であり，

$$x_1 = x_2 = x_3. \quad (\text{B.10})$$

と書くことができる．また，方程式 (B.1) は関係式 $y_i = \alpha/b_i$ により

$$b_1 y_1 = b_2 y_2 = b_3 y_3, \quad (\text{B.11})$$

となる．こうして方程式 (B.10) と (B.11) は，最大の不変集合 M において満たされるに違いない，つまり M は以下で定義される M' により示される．

$$M' = \{(x_1, x_2, x_3, y_1, y_2, y_3) \in \Omega_r \mid x_1 = x_2 = x_3, b_1 y_1 = b_2 y_2 = b_3 y_3\}.$$

最後に， M' が不変集合であることを示さなければならない．その後，集合 M' が最大の不変集合 M と同等であることを結論づけることができる． M' 内の点から出発した軌道は，以下の方程式により与えられる

$$\begin{aligned} x_1(t) &= x_2(t) = x_3(t) = u(t) \\ b_1 y_1(t) &= b_2 y_2(t) = b_3 y_3(t) = v(t) \end{aligned} \tag{B.12}$$

ここで， $u(t)$, $v(t)$ はよく知られている L-V 方程式の解である

$$\dot{u} = (\alpha - v)u \quad \text{and} \quad \dot{v} = (-\gamma + u)v .$$

このことは，方程式 (B.12) をシステム (2.1) へ直接代入することにより確かめることができる．こうして，方程式 (B.12) は M' 内の点から出発した軌道は，常に M' 内にあり，つまり M' は不変集合であることを示している．

関連図書

- [1] K. Kawasaki and E. Teramoto (1979): Spatial pattern formation of prey-predator populations. *J. Math. Biol.* 8, 33-46.
- [2] Godfray, H. C. J., S. W. Pacala. (1992): Aggregation and the population dynamics of simple models of parasitoids and predators. *American Naturalist*. 140, 30-40.
- [3] Comins, H. N., Blatt, D. W. E. (1974): Prey-predator models in spatially heterogeneous environments. *J. Theor. Biol.* 48, 75-83.
- [4] La Salle, J., Lefshentz, S. (1961): Stability by Liapunov's direct method. *New York: Academic Press*.
- [5] Toshiyuki Namba, Asako Umemoto and Eriko Minami (1999): The Effects of Habitat Fragmentation on Persistence of Source-Sink Metapopulations in Systems with Predators and Prey or Apparent Competitors. *Theor.Popul.Biol*56, 123-137.
- [6] Hideki Muranishi (2000): Global Stability in Ecological Communities with Spatial Heterogeneity. *Graduate School of Shizuoka University*.

謝辞

本研究を進めるにあたり、担当教官の宮崎倫子助教授には2年間大変お世話になりました。また、論文審査には竹内康博教授と泰中啓一教授にもご協力を賜り大変感謝しております。また数理生物学会では、参考文献にもさせて頂いた同志社大学の川崎先生にもアドバイスをして頂き誠にありがとうございました。