様式Ｃ－１９

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年　5 月 28 日現在

機関番号：17601
研究種目：研究活動スタート支援
研究期間：2011～2012
課題番号：23840041
研究課題名（和文）Lotka-Volterra 方程式を用いた構造化生態系モデルの数理的研究
研究課題名（英文）A mathematical study on structured ecosystem models using Lotka-Volterra equations

研究代表者
今　隆助（KON RYUSUKE）
宮崎大学・工学部・准教授
研究者番号：10345811

研究成果の概要（和文）：生物の個体数変動のパターンを説明するために研究されてきた伝統的な生態系モデルの多くは，年齢構造やステージ構造といった種内構造を無視している．そのため，種内構造が個体数変動に決定的な影響を及ぼす場合には，現象の本質を捉えることが出来ない．本研究では，Lotka-Volterra 方程式よって近似できるシステムに的を絞り，離散的な年齢構造を考慮した生態系モデルのダイナミクスが持つ特徴を数学的に明らかにした．

研究成果の概要（英文）：The traditional ecosystem models studied to explain a pattern of population dynamics usually neglect internal structures such as age-structure and stage-structure. Such traditional ecosystem models cannot capture an essence of population dynamics caused by internal structure. This study focused on ecosystem models taking account of discrete age-structure that can be approximated by Lotka-Volterra equations, and revealed the features of their dynamics mathematically.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合　計
2011 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2012 年度	1,100,000	330,000	1,430,000
年度			
年度			
年度			
総　計	2,100,000	630,000	2,730,000

研究分野：数理生物学
科研費の分科・細目：数学・数学一般（含確率論・統計数学）
キーワード：Leslie 行列，基本再生産数，Lotka-Volterra 方程式，構造化生態系モデル，構造化個体群モデル，周期昆虫，差分方程式，数理モデル

１．研究開始当初の背景

昆虫の大発生や絶滅のような，自然界の個体数変動のパターンを説明するための理論を構築することは，生態学における重要な目標の一つである．この目標達成のための１つのアプローチとして，微分方程式や差分方程式のような力学系を用いた研究は重要な役割を担っており，これまでも重要な貢献をしてきた．例えば，Lotka-Volterra 方程式は生物の個体数変動を記述する最も基本的で重要な微分方程式であり，これまでこの方程式に対して一般的な数学の理論が構築され（e.g., Hofbauer and Sigmund, 1998），自然界のパターンを説明するために応用されてきた（e.g., Neutel et al., 2007）．

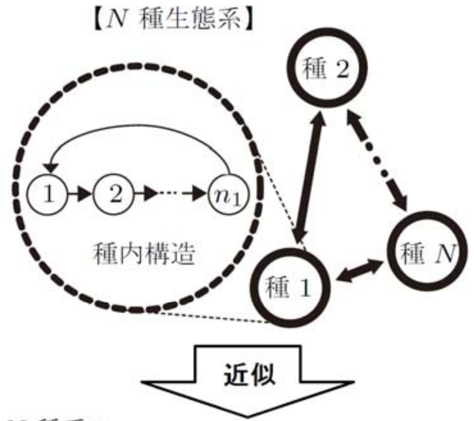
複数種の相互作用を考えた個体群モデル (Population Model) を生態系モデル

(Ecosystem Model) と呼ぶが，Lotka-Volterra 方程式のような古典的な生態系モデルでは各生物種の種内構造が無視されている．このことは，Lotka-Volterra 方程式において各生物種の状態が唯一つの変数によって表現され，その変数が時刻だけに依存していることから分かる．つまり，各生物種の空間分布や年齢分布などは無視されており，同一種の個体は全て同じ繁殖率を持ち，同じ死亡率を持つと仮定されている．この仮定は，容易に分かるように，多くの生物に対して当てはまらない．例えば昆虫であれば，同一種の個体でも，成虫は繁殖するが卵・幼虫・蛹は繁殖しないためである．このように，これまで生物の個体数変動のパターンを説明するために研究されてきた生態系モデルの多くは，種内構造を無視しているため，種内構造が個体数変動に決定的な影響を及ぼす場合には現象の本質を捉えることが出来ない．例えば，Cushing et al.(2003) はある甲虫の個体群を幼虫，蛹，成虫にグループ分けした単一種の個体群モデルを使い，精度の良いモデリングには種内構造を考慮することが重要であることを示している．生態系モデルにおいても種内構造が重要な役割を担うであろうことは想像に難く無い．以後，種内構造を持つ生態系モデルを構造化生態系モデル(Structured Ecosystem Model)と呼ぶことにする．

いくつかの先行研究において，これまでも構造化生態系モデルは研究されてきた．しかしながら，種内構造を考慮することにより，モデルが複雑になるため，多くの研究はモデルの平衡点の局所安定性解析，分岐解析，コンピュータシミュレーションにとどまっていた．つまり，解の非平衡な挙動や大域的な漸近挙動を捉えることの出来る数学は十分には準備されていない．昆虫や鮭のように一生に一度だけ繁殖する生活環(Life Cycle) は semelparous と呼ばれるが，研究代表者は 2011 年に semelparous な離散的年齢構造を持つ生態系モデル（結合 Leslie 行列モデル）のダイナミクスが Lotka-Volterra 方程式によって近似できることを明らかにした（Kon, 2011 及び図 1 参照）．この方法を発展させれば，Lotka-Volterra 方程式に関するこれまでの研究成果を用いることにより，構造化生態系モデルの解の非平衡な挙動や大域的な漸近挙動を捉えることの出来る理論の構築が期待される．このような背景から，Lotka-Volterra 方程式による近似を用いて構造化生態系モデルの研究に取り組むという本研究の着想を得た．

２．研究の目的

本研究の目的は，構造化生態系モデルの大域的な漸近挙動を捉えることのできる理論を構築することである．この目的のために，Lotka-Volterra 方程式によって近似できる構造化生態系モデルに焦点を絞り研究を進めた．構造化個体群モデルから任意の Lotka-Volterra方程式が導出されるわけではなく，導出される Lotka-Volterra 方程式はある特定の対称性を持っている．そのため，このような対称性を持つ Lokta-Volterra 方程式の漸近挙動を分類することが本研究の目的となる．また，この理論的な研究から得られた結果を構造化個体群モデルの観点から解釈し，内部構造が生態系のダイナミクスに与える影響を明らかにすることも本研究の重要な目的の一つである．



N 種系の

n 次元 "構造化"Lotka-Volterra 方程式

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(r_i + \sum_{j=1}^{n} a_{ij}x_j)$$

$$i = 1, 2, \ldots, n(= n_1 + n_2 + \cdots + n_N)$$

図 1：種 i (i = 1, 2,...,N) は n_i 個の離散的な年齢クラスを持つ．クラス 1 が一番若く，クラス n_i が最年長のクラスである．片側矢印は年齢の推移を表す（ただしクラス n_i からクラス 1 への矢印は繁殖を意味する）．両側矢印は種間相互作用を表す．種 1 は最終クラスだけが繁殖可能という意味で，semelparous な年齢構造を持つ（昆虫の多くは semelparous な年齢構造を持つ）．各生物種が semelparous な年齢構造を持つとき，構造化生態系モデルは Lotka-Volterra 方程式によって近似できる．

３．研究の方法

semelparou な離散的年齢構造を持つ構造化生態系モデルから Lotka-Volterra 方程式

が導出されることが分かっている．しかしながら，導出される Lotka-Volterra 方程式がどのように特徴づけられるのかは明らかではない．そのため，まず，semelparou な離散的年齢構造を持つ構造化生態系モデルから導出される Lotka-Volterra 方程式の特徴づけからはじめる．そして，その Lotka-Volterra 方程式の漸近挙動を分類していく．具体的には， Lokta-Volterra 方程式に対して有用な解析方法，例えば，Volterra によって提案された Lyapunov 関数，VL 安定性，D 安定性，符号安定等の行列理論，レプリケータ方程式による低次元化の手法を適用していく．また，低次元のシステムを詳しく調べることにより，高次元のシステムに適用可能なアイデアを求めていく．

４．研究成果

図１にあるように，N 種類の semelparous な生物種の種間相互作用を考えた．生物種 i の寿命は n_i 年であると仮定されている．このとき，Lotka-Volterra 方程式の次元は各生物種の寿命の和 $n=n_1+n_2+...+n_N$ となる．

任意の Lotka-Volterra 方程式が構造化生態系モデルから導出されるわけではない．導出される Lotka-Volterra 方程式は「N 個の巡回置換から成る置換行列を対称性(symmetry)として持つ」ということで特徴付けられることが分かった．この特徴づけによって，Lotka-Volterra 方程式に対する先行研究との関係が分かりやすくなった．例えば，N=1 の場合には，巡回置換行列を対称性として持つ Lotka-Volterra 方程式になる．したがって，May-Leonard 系に帰着することが分かる．また，N=2, $n_1=n_2=2$ の場合の特殊例は， Akin and Hofbauer (1982)により，ゲーム理論の観点から研究されていることが分かった．

N 個の巡回置換から成る置換行列を対称性として持つ Lotka-Volterra 方程式の解の分類を行った．特に，$\{n_1,n_2,...,n_N\}$が互いに素であるときには，次の一般的な結果を得ることができた．

(1) Lotka-Volterra 方程式は，N+1 個の孤立した Lotka-Volterra 方程式に分解できることが分かった．そのため，全体システムのダイナミクスは各部分システムの総和でしかない．例えば，全体システムの安定性は各部分システムの安定性によって完全に決定される．

(2) 上記のことを行列理論の観点から再確認した．Lotka-Volterra 方程式を正平衡点で線形化したときに得られるヤコビ行列の安定性は次数の低い N+1 個の行列の安定性によって決定されることが分かった．また，Lotka-Volterra 方程式の相互作用行列の VL 安定性も次数の低い N+1 個の行列の VL 安定性によって決定されることも明らかとなった．この解析の過程で，対称システム行列に対して， VL 安定性，D 安定性，安定性という三つの行列の安定性の概念は同値であることが分かった．

(3)上記の結果は構造化生態系モデルの観点から次のように解釈できる．各生物の寿命が互いに素であるという条件の下では，システム全体の安定性は，N+1 個の部分システムの安定性によって決定されるのだが，部分システムはつぎの意味を持っている．N 個の部分システムは，種間相互作用を無視したときに現れる N 個の孤立した単一種系のことであり，最後の１つは種間相互作用を年齢間で平均化したときに現れる N 種系である（N 個の孤立した単一種系は，さらに n_i-1 次元のレプリケータ方程式に縮約できる）．そのため，(1), (2)の結果は，種間相互作用がないときに，各生物種が安定なダイナミクスをもち，平均化された種間相互作用もつ N 種系も安定なのであれば，どの様に年齢特異的な種間相互作用を入れてもシステム全体が不安定化することはないことを示している．つまり，種間相互作用を年齢特異的にするなどして精密にモデリングしても，種間相互作用を平均化して大雑把にモデリングしても，全体のダイナミクスには影響を与えないことを意味している．

以上は$\{n_1,n_2,...,n_N\}$が互いに素であるときの結果であるが，$\{n_1,n_2,...,n_N\}$が互いに素ではないときには，結果が大きく異なる．例えば，Lotka-Volterra 方程式を N+1 個の孤立した Lotka-Volterra 方程式に分解することはもはやできない．そこで，N=2, $n_1=n_2=2$ という具体的な場合に焦点を絞り，$\{n_1,n_2,...,n_N\}$が互いに素でないときの結果を以下のように得た．

(4) 上記の(2)と同様に，Lotka-Volterra 方程式を正平衡点で線形化したときに得られるヤコビ行列の安定性を調べた．n_1 と n_2 が互いに素の場合，ヤコビ行列の安定性は 3 個の行列（2 つの定数と 1 つの 2×2 行列）の安定性によって決定される．つまり，2 つの単一種系が安定であり，平均化された 2 種間の相互作用が安定であれば，システム全体が安定である．しかしながら，$n_1=n_2=2$ の場合には，たとえそれら 3 つのシステムが安定であってもシステム全体が不安定になりえることが明らかとなった．つまり，n_1 と n_2 が互いに素であれば，年齢特異的な種間相互作用が系

を不安定化することはないが，n_1 と n_2 が互いに素でないのであれば，年齢特異的な種間相互作用が系を不安定化することが明らかとなった．このことにより，種間相互作用だけを見ていても，種内相互作用だけを見ていても見えてこない現象の存在が浮き彫りになった．図 2 は正平衡点が不安定であるときの対応する構造化生態系モデルの解軌道である．

(5) 上記の結果は周期昆虫を作り出す新しいメカニズムを提案している．周期昆虫は 2 年以上の一定した長さの寿命を持ち，数年に一度だけ成虫が発生する．このような現象を作り出すメカニズムとして，捕食者飽和および激しい年齢間の競争が知られている．(4)で述べた結果は，このようなメカニズム以外にも，年齢特異的な種間相互作用によって周期昆虫を作り出せることを意味している．

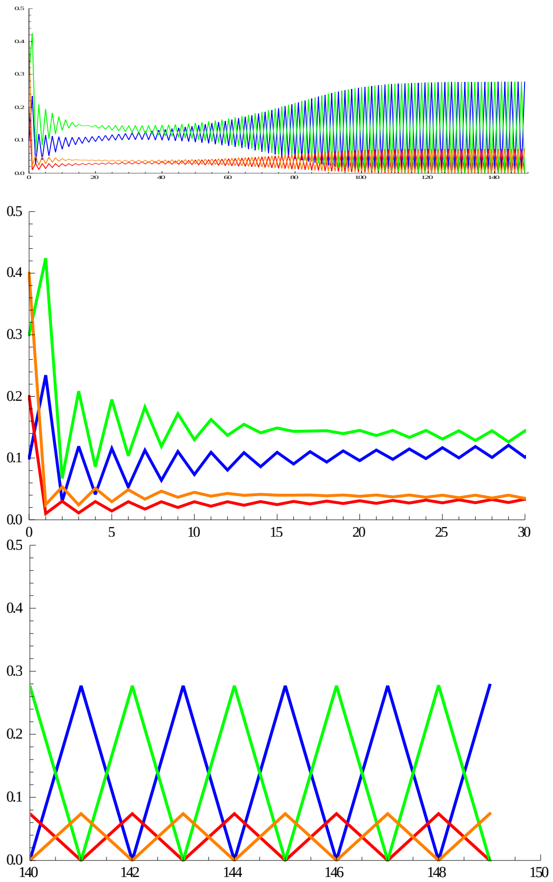


図 2：個体数の時間変化．横軸は時間，縦軸は個体数である．青（1 歳）と赤（2 歳）は種 1 を，緑（1 歳）と橙（2 歳）は種 2 を表している．中段の図は上段の図の初期動態を拡大したもの．下段の図は上段の図の最終動態を拡大したものである．

5．主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計 1 件）

① 今隆助，生活環共鳴によって起こる個体群振動 －構造化生態系モデルの構造と安定性の関係－，数理解析研究所講究録，査読無，No.1796, 2012, 102--108

〔学会発表〕（計 9 件）

① 今隆助，一般化Lotka-Volterra方程式を用いた年齢構造化モデルの研究，ゲーム理論ワークショップ2013，2013年3月15日～2013年3月17日，一橋大学マーキュリータワー7階会議室

② 今隆助，Population cycles induced by age-specific interactions，MEE セミナー，2012 年 11 月 22 日，明治大学生田キャンパス

③ Ryusuke Kon, Population cycles induced by age-specific interactions, GCOE Tutorial Workshop “Biomathematics of Structured Populations” with a Mini-Symposium in Honor of Professor Yasuhiro Takeuchi, 2012 年 10 月 30 日～11 月 2 日，東京大学大学院数理科学研究科

④ 今隆助，結合レスリー行列モデルのダイナミクス，日本数理生物学会第22回大会，2012年9月10日～9月12日，岡山大学大学院自然科学研究科棟

⑤ 今隆助，生活環共鳴による個体群振動の数理的研究，第 43 回種生物学シンポジウム，2011 年 12 月 9 日～11 日，富士 Calm（財団法人人材開発センター富士研修所）

⑥ 今隆助，Dynamics of age-structured predator-prey models: The problem of periodical cicadas，RIMS研究集会「力学系とトポロジーのフロンティア」，2011年11月21日～25日，京都大学理学研究科

⑦ 今隆助，生活環共鳴によって起こる個体群振動，RIMS 研究集会「生物数学の理論とその応用」，2011 年 11 月 15 日～18 日，京都大学数理解析研究所

⑧ 今隆助，Age-structured predator-prey models: The problem of periodical cicadas，明治大学先端数理科学研究科開設記念シンポジウム，2011年10月4日，明治大学（駿河台キャンパス）

⑨ Ryusuke Kon, Permanence induced by life-cycle resonances: the periodical cicada problem , The European Conference on Mathematical and Theoretical Biology (ECMTB2011),

2011 年 6 月 28 日～7 月 2 日，クラクフ（ポーランド）

６．研究組織

(1)研究代表者

今　隆助（KON RYUSUKE）
宮崎大学・工学部・准教授
研究者番号：10345811