様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９、Ｚ－１９　（共通）

科学研究費助成事業　　研究成果報告書

平成 ２８ 年　 ６ 月　 ９ 日現在

機関番号：１７６０１
研究種目：若手研究(B)
研究期間：2013～2015
課題番号：２５８０００９５

研究課題名（和文）数理生物学に現れる差分方程式のLotka-Volterra方程式を用いた研究

研究課題名（英文）A study on difference equations in mathematical biology with Lotka-Volterra equations

研究代表者
今　隆助（Kon, Ryusuke）

宮崎大学・工学教育研究部・准教授

研究者番号：１０３４５８１１

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費）　　2,900,000円

研究成果の概要（和文）：生物現象はしばしば，差分方程式で記述される．またその差分方程式のいくつかは形式的にLotka-Volterra方程式と呼ばれる微分方程式で近似できる．本研究は，その形式的な近似に数学的な基盤を与え，差分方程式の分岐の問題がLotka-Volterra方程式の安定性の問題に帰着できることがあることを示した．差分方程式は微分方程式と比べその解析ツールが少ないが，この研究により，差分方程式の振る舞いを理解するための新しい手法を与えることが出来た．

研究成果の概要（英文）：Biological phenomena are often described by difference equations. Some of the difference equations are formally approximated by Lotka-Volterra equations. This study gives a mathematical base to this approximation and shows that some bifurcation problems of difference equations can be reduced to stability problems of Lotka-Volterra equations. The analytical tools for difference equations are poorer than those for differential equations. Our study gives a new method for understanding the behavior of difference equations.

研究分野： 数理生物学

キーワード： Lotka-Volterra方程式　Leslie行列モデル　1回繁殖型　連続化　離散化　非線形差分方程式　非線形常微分方程式　分岐

１．研究開始当初の背景

数理生物学は，生物現象や生命現象を数理モデル化し，得られた数理モデルの理解を通じて，現象を理解することを目指している．このような数理生物学の研究の過程で提案される数理モデルは，微分方程式や差分方程式などの力学系によって記述されることが多い．そのため，数理生物学の発展には，力学系の性質を理解するための数学の発展が欠かせない．特に，力学系の大域漸近挙動を把握することができれば，生物種・感染症・ウィルス等の絶滅・存続の可能性やそれらの時空間パターンを理解することができる．例えば, Lotka-Volterra 方程式は相互作用する生物種の個体数変動を記述する数理モデルであるが，これまでこの微分方程式の大域漸近挙動を理解するための数学的な研究が展開され（e.g., Hofbauer and Sigmund, 1998), その理論は自然界のパターンを説明するために活用されてきた（e.g., Neutel et al., 2007).

微分方程式は物理学とともに発展してきた．そのため，微分方程式の大域漸近挙動を理解するための数学が数多く準備されている．一方，物理現象を記述する差分方程式は稀であり，差分方程式の大域漸近挙動を理解するための数学は微分方程式のそれと比べ，十分には整備されていない．このような現状ではあるが，物理学とは異なり生物学では，しばしば差分方程式が用いられる．例えば，集団遺伝学では，遺伝子頻度の時間変化は伝統的に差分方程式によって記述される．さらに，繁殖や死亡などのイベントが離散的に発生する場合や，昆虫のようにシステムが離散的なステージ構造(e.g., 卵, 幼虫, さなぎ, 成虫というステージ）を持つ場合には，差分方程式が適している．このように，数理生物学では差分方程式がしばしば用いられるが，その大域漸近挙動を理解するための数学は，微分方程式ほど十分には整備されていない．

このような理由から，数理生物学に現れる差分方程式の大域漸近挙動を理解するための数学の整備が望まれている．先行研究において, 数理生物学に現れる１回繁殖型 Leslie 行列モデルと呼ばれる差分方程式は，Lotka-Volterra 方程式によって形式的に近似できることが明らかにされている（Kon, 2011)．そして，数学的な取り扱いが比較的容易なこの Lotka-Volterra 方程式を調べることにより，生態学における未解決問題に答えが与えられている（Kon, 2012)．このように，数学的に取扱いの難しい差分方程式を，研究の歴史も長く数学的な取り扱いも比較的容易な Lotka-Volterra 方程式によって近似することができれば，差分方程式の理解が進み，生物学の未解決問題の解決につながることが期待される．このような背景から，Lotka-Volterra 方程式による近似を用いた研究を展開し，この手法の数学的な確立を目指す本研究の着想に至った.

２．研究の目的

本研究では，数理生物学に現れる具体的な差分方程式の解析を通じて，Lotka-Volterra 方程式による近似を用いた研究を展開していく．そして, Lotka-Volterra 方程式を用いた差分方程式の解析手法を数学的に確かなものにしていく．これまで，いくつかの差分方程式は Lotka-Volterra 方程式で形式的に近似できることが知られている．このような形式的な近似の数学的な意味を明らかにしていき，近似を用いた解析手法の一般化を目指す. また, 得られた数学的な結果を応用し, 近似前の差分方程式の漸近挙動を明らかにすることを目指す.

３．研究の方法

上で述べた目的を達成するために以下のことを行った.

(1) 形式的な近似の数学的な意味を明らかにするために，数値解析の研究にヒントを求めた．差分方程式と微分方程式との関係に着目した従来の研究では，微分方程式を離散化し，差分方程式を導出している．しかしながら, 本研究ではその逆を考えている. つまり, 差分方程式から微分方程式を導出している．そのため，従来の数値解析の手法がそのまま適用できるとは限らない．本研究では従来の数値解析の手法を精査し，その応用可能性を確認するなどし，近似の数学的な意味を明らかにした.

(2) 単一種系の１回繁殖型 Leslie モデルに，ある変形を施した差分方程式は，巡回置換行列を対称性として持つ Lotka-Volterra 方程式で形式的に近似できる．また N 種系の１回繁殖型 Leslie 行列モデルに，ある変形を施した差分方程式も，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 方程式で形式的に近似できることが知られている．これらの方程式の漸近挙動の研究を行い，(1)の結果を応用する研究を行った.

(3) 形式的に Lotka-Volterra 方程式で近似できる差分方程式を収集し，本研究手法のより広いクラスの差分方程式への応用可能性を探った.

４．研究成果

(1) 対象とする非線形差分方程式がLotka-Volterra方程式の１段１次の離散化方程式としてみることができる場合に，近似前の非線形差分方程式の平衡点の安定性が，Lotka-Volterra 方程式の平衡点の安定性と一致するための条件を，Liapunov の直接法を用いて与えた．また，安定な平衡点の吸引域は，離散化パラメータに対して一様に存在することが示された．つまり，離散化パラメータが十分小さくても，吸引域はそれに伴って縮まないことが保証される．さらに，上で述べた結果は Lotka-Volterra 方程式ではない常微分方程式で近似できる場合にも成り立つことが示され，多様な差分方程式に応用が可能であることが分かった．

(2) 単一種系の 1 回繁殖型 Leslie モデルにある変形を施した差分方程式は，巡回置換行列を対称性として持つ Lotka-Volterra 方程式の１段１次の離散化方程式であることが分かった．同様に，N 種系の１回繁殖型 Leslie 行列モデルにある変形を施した差分方程式も，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１段１次の離散化方程式であることが分かった．この結果から， Leslie 行列モデルの平衡点および周期解の安定性は， 対応する Lotka-Volterra 方程式の平衡点の安定性の問題に帰着できることが分かった．

(3) (1)，(2)の成果により，巡回置換行列を対称性として持つ Lotka-Volterra 方程式の平衡点の安定性を調べることで，単一種系の1回繁殖型Leslie行列モデルの絶滅平衡点から分岐する平衡点や周期解の安定性を明らかにできることを示した（図１および図２参照）．この結果により，セミなどに代表される１回繁殖型の生物が周期的に大発生するための条件を与えることが出来た．また，同様に，(1),(2)の結果を，N 種系の 1 回繁殖型 Leslie 行列モデルに応用することにより，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 方程式の平衡点の安定性を調べることで，N 種系の分岐の問題を扱えることも明らかとなった．

(4) 単一種系であっても，多種系であっても，1 回繁殖型であれば，Leslie 行列モデルは Lotka-Volterra 方程式で近似できた．しかしながら， 多回繁殖型の場合には， Lotka-Volterra 方程式はもとより，常微分方程式による近似を用いた研究は，これまで知られていなかった．本研究は，ある特殊な多回繁殖型 Leslie 行列モデルであれば，Lotka-Volterra 方程式に近い常微分方程式で近似できることを発見した．この発見により，(1)の成果をより広いクラスの差分方程式の研究に応用できる展望が開けた．

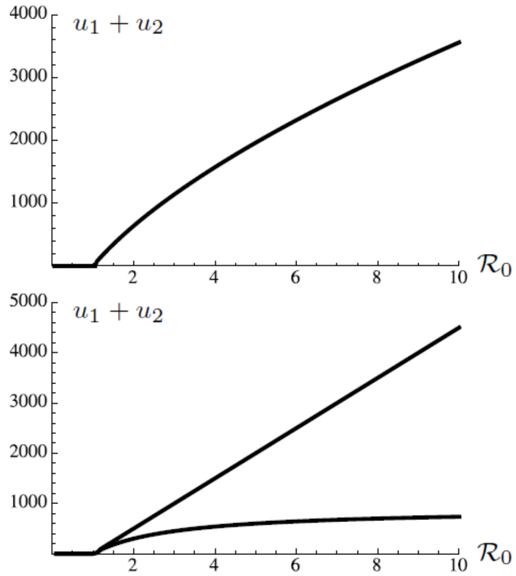

図１: 単一種系の１回繁殖型 Leslie 行列モデルの分岐図の例（ただし，齢クラスは２つ）．横軸は基本再生産数（分岐パラメータ），縦軸は総個体数．上段：安定な正平衡点が分岐している．下段：安定な 2 周期解が分岐している．

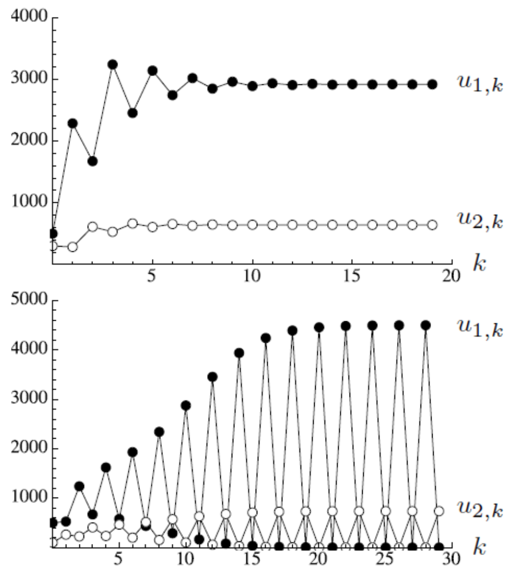

図２: 単一種系の１回繁殖型 Leslie 行列モデルの個体数変動の例（ただし，齢クラスは 2 つ）．上段：正平衡点が安定な場合．下段：2 周期解が安定な場合．

＜引用文献＞

① Hofbauer and Sigmund (1998), Evolutionary games and population dynamics, Cambridge University Press, Cambridge.

② R. Kon (2011), Age-structured Lotka-Volterra equations for multiple semelparous populations, SIAM J. on Applied Mathematics, 71 (3),

pp.694-713.
③ R. Kon (2012), Permanence induced by life-cycle resonances: the periodical cicada problem, Journal of Biological Dynamics, 6 (2), pp.855-890.
④ A.-M. Neutel et al. (2007), Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs, Nature, 449, pp.599-602.

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 6 件）

① Ryusuke Kon (2015), Dynamics of competitive systems with a single common limiting factor, Mathematical Biosciences and Engineering, 12 (1), pp.71-81. 査読有
doi:10.3934/mbe.2015.12.71

② 今　隆助 (2015), 一回繁殖型の非線形 Leslie モデルの連続化と分岐解析, 研究集会報告(26AO-S2)「非線形波動研究の現状ー課題と展望を探るー」, 応用力学研究所, pp.94-100. 査読有

③ 今　隆助 (2015), 周期ゼミの素数年周期と周期的な捕食圧, 応用数理, 25 巻, 4 号, pp16-23. 査読有
http://ci.nii.ac.jp/naid/110009989107

④ 今　隆助 (2014), 1 回繁殖型非線形 Leslie行列モデルの大域漸近安定性, 数理解析研究所講究録, No. 1917, pp.153-158. 査読無
http://ci.nii.ac.jp/naid/110009846123

⑤ 瀬野　裕美, 今　隆助 (2013), 数理生物学の発展に関わる研究者の生没年グラフ, 数理解析研究所講究録, No. 1863, pp.4-12. 査読無
http://hdl.handle.net/2433/195331

⑥ 今　隆助 (2013), George Udny Yule の略歴, 数理解析研究所講究録, No. 1863, pp.2-3. 査読無
http://ci.nii.ac.jp/naid/110009658811

〔学会発表〕（計 10 件）

① 今　隆助, 宿主・捕食寄生者モデルの超離散化と非有界性, RIMS 研究集会「生物数学の理論とその応用」, 京都大学数理解析研究所（京都府・京都市）, 2015 年 11 月 24 日～27 日.

② 今　隆助, 一回繁殖型 Leslie 行列モデルにおける周期解の分岐, 日本数学会 2015 年度秋季総合分科会, 京都産業大学（京都府・京都市）, 2015 年 9 月 13 日～16 日.

③ Ryusuke Kon, Dynamics of nearly-semelparous Leslie matrix models, 2015 Joint Meeting of JSMB and CJK Colloquium on Mathematical Biology (2015JSMB-CJK Joint Meeting), 2015 年 8 月 26 日～29 日, 同志社大学（京都府・京都市）

④ Ryusuke Kon, Bifurcating of cycles in nonlinear semelparous Leslie matrix models (invited talk), 2015 Joint Meeting of JSMB and CJK Colloquium on Mathematical Biology (2015JSMB-CJK Joint Meeting), 2015 年 8 月 26 日～29 日, 同志社大学（京都府・京都市）

⑤ 今　隆助, 一回繁殖型の非線形 Leslie モデルの連続化と分岐解析（特別講演）, 平成２６年度九大応力研共同利用研究集会「非線形波動研究の現状―課題と展望を探る―」, 九州大学応用力学研究所（福岡県・福岡市）, 2014 年 10 月 31 日～11 月 1 日.

⑥ 今　隆助, 一回繁殖型 Leslie モデルの同期周期軌道の安定性, RIMS 研究集会「生物数学の理論とその応用」, 京都大学数理解析研究所（京都府・京都市）, 2014 年 9 月 16 日～19 日.

⑦ Ryusuke Kon, Dynamics of competitive systems with a single common limiting factor, The Joint Annual Meeting of the Japanese Society for Mathematical Biology and the Society for Mathematical Biology (JSMB/SMB 2014 Osaka), 2014 年 7 月 28 日～8 月 1 日, 大阪国際会議場（大阪府・大阪市）

⑧ 今　隆助, semelparous な Leslie 行列モデルの分岐と大域安定性（特別講演）, RIMS 研究集会「生物数学の理論とその応用」, 京都大学数理解析研究所（京都府・京都市）, 2013 年 11 月 19 日～22 日.

⑨ 今　隆助, Leslie 行列モデルの分岐と Lotka-Volterra 方程式, 第 129 回 日本数学会九州支部例会, 宮崎大学工学部（宮崎県･宮崎市）, 2013 年 10 月 26 日.

⑩ Ryusuke Kon, Bifurcation and global stability of nonlinear semelparous

Leslie matrix models, The 4th International Conference on Mathematical Modeling and Analysis of Populations in Biological Systems, 2013 年 10 月 4 日〜6 日, Lubbock TX (USA)

〔その他〕
ホームページ等
http://www.cc.miyazaki-u.ac.jp/konr/

６．研究組織

(1)研究代表者

今　隆助（KON, Ryusuke）
宮崎大学・工学教育研究部・准教授
研究者番号：10345811