

令和 3 年 6 月 7 日現在

機関番号：17601

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2016～2020

課題番号：16K05279

研究課題名（和文）常微分方程式で近似できる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 ecological models that can be approximated by ODEs

研究代表者

今 隆助（Kon, Ryusuke）

宮崎大学・工学部・教授

研究者番号：10345811

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,500,000円

研究成果の概要（和文）：周期昆虫の個体数変動を記述する数理モデルの研究を行った。この数理モデルは、非線形の1回繁殖型Leslie行列モデルという非線形差分方程式で記述されている。差分方程式の解析は容易ではないため、差分方程式よりも比較的扱いやすい微分方程式で1回繁殖型Leslie行列モデルを近似することにより、その性質を明らかにした。特に、基本再生産数が1に十分近い場合には、1回繁殖型Leslie行列モデルの周期解の存在や安定条件が、ロトカ・ヴォルテラ方程式という常微分方程式の平衡点の存在や安定条件と一致することを示した。この結果により、周期昆虫の特徴である周期的な一斉羽化が生ずる条件を明確な形で与えることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

周期昆虫は周期的に一斉に羽化するという特徴をもっている。このような特徴がなぜ進化したのかを明らかにすることによって、他の様々な生物の理解が深まることが期待される。周期昆虫のこのような特徴を理解するためには、数理モデルによる理解が欠かせない。しかしながら、周期昆虫のように繁殖が1年のある時期に集中している場合には、数理モデルは差分方程式となり、その数学的な取り扱いが難しい。本研究では、このような数理モデルを扱うための方法を与えた。この研究成果により、自然現象を記述するさまざまな数理モデルの解析がさらに進むことが期待される。

研究成果の概要（英文）：I studied a mathematical model describing population dynamics of periodical insects. The model is described by a system of nonlinear difference equations called a semelparous Leslie matrix model. Since it is difficult to examine the behavior of systems of difference equations, I revealed the behavior of a semelparous Leslie matrix model by reducing it to a system of ordinary differential equations, whose behavior is easier to understand than that of systems of difference equations. By using this reduction, I showed that the existence and stability condition of cycles in semelparous Leslie matrix models are equivalent to those of a certain Lotka-Volterra differential equation. By this result, I expressed the condition for periodical emergence observed in periodical insects in terms of parameters.

研究分野：応用数学

キーワード：レスリー行列モデル 常微分方程式 ロトカ・ヴォルテラ方程式 連続化 分岐 周期解 個体群振動 周期昆虫

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

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一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、自然界のパターンを説明するために応用されてきた。

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 方程式における各生物種の状態が唯一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、振動的な個体数変動を精度よく再現するためには種内構造を考慮することが重要であることを示した。そのため、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。以下では、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漸近安定性解析、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。一方で、自然界で観察される生物の個体数変動は平衡点近傍の挙動として理解できるものばかりではない。例えば、昆虫には振動的な個体数変動を示すものがよく見られる。そして、その振動的な個体数変動が、生物の存続にとって重要な役割を果たしていることが多い。そのため、このような振動的な個体数変動が関係する生態学の未解決問題に理論的に取り組むためには、構造化生態系モデルの平衡点から遠く離れた解の挙動を捉えるための数学が必要とされる。申請者のこれまでの研究成果を発展させれば、差分方程式や偏微分方程式よりも扱いやすい常微分方程式の性質を利用し、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や、振動的な個体数変動が関係してくる生態学の未解決問題の解決が期待される。このような背景から、本研究の着想を得た。

2. 研究の目的

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。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、種内構造を持つ生態系モデル(構造化生態系モデル)の研究を行う。具体的には、常微分方程式による近似を利用することにより、従来の構造化生態系モデルでは扱いが難しかった振動的な個体数変動に対しても応用可能な理論を構築し、振動的な個体数変動が関係してくる生態学の未解決問題の解決を目指す。

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) 複数種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルの正平衡点の安定性について調べた。単一種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルは形式的に巡回対称性をもつ Lotka-Volterra 方程式により近似できることが知られているため、本研究では、このアイデアを複数種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルに応用し、複数種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルが個体群振動を示す条件を調べた。

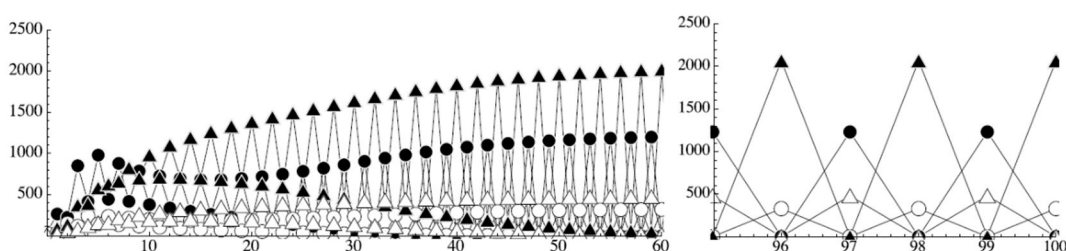
(2) 複数種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルはもちろん単一種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルにおいても、そのパーマネンスについてはほとんどわかっていない。そこで、後者のパーマネンスを考察することにより、正平衡点から遠く離れた解の挙動について調べた。

(3) 単一種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルを巡回対称性をもつ Lotka-Volterra 方程式で形式的に近似するアイデアを発展させ、単一種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルの周期解の安定性を調べた。

(4) 1回繁殖型の生物(例えば多くの昆虫)の寿命は、同一種であっても、必ずしも個体間で均一ではなく、育った環境に依存することが知られている。しかしながら、周期昆虫の寿命は個体間で均一であるため、どのようなメカニズムがその性質の進化や維持にかかわっているのかわからない。この問題を解決するための構造化生態系モデルを提案し、その振る舞いを調べた。

4. 研究成果

(1) 複数種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルがある種の対称性をもつ Lotka-Volterra 方程式によって形式的に近似でき、さらにこの形式的な近似に数学的な正当性を与えた。具体的には、複数種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルの正平衡点の分岐の安定性が近似によって得られる Lotka-Volterra 方程式の正平衡点の安定性に一致することを明らかにした。単一種系の1回繁殖型 Leslie 行列モデルにおいて、正平衡点が不安定化するためには、同年齢間よりも異年齢間の競争が激しくなる必要があった。しかしながら複数種系においては、必ずしもそれは必要ないことが明らかとなった。そのため、同年齢間よりも異年齢間の競争が激しくなくても、時間的棲み分けにより、個体群振動が起こることが明らかとなった(個体群振動の例は下図参照)。



図：2種(白と黒)の個体数変動。三角印と丸印はそれぞれ若年個体と成熟個体の個体群サイズを表す。

(2) 密度依存関数が Ricker 型の場合、(単一種の)1回繁殖型 Leslie 行列モデルのパーマネンスの十分条件は、ある巡回対称性をもつ Lotka-Volterra 方程式のパーマネンスの十分条件と一致することを示した。また巡回対称性をもつ Lotka-Volterra 方程式は、2次元、3次元の場合、正平衡点の安定条件とパーマネンスの条件が一致するが、4次元の場合には、正平衡点不安定であっても、パーマネンスになりえることを明らかにした。このことにより、1回繁殖型 Leslie 行列モデルも、正平衡点不安定であってもパーマネンスになりえることを明らかにできた。1回繁殖型 Leslie 行列モデルにおいては、力学的な2分律が成り立つと予想されていた。この2分律とは、正平衡点不安定であれば座標軸上の周期解が不安定で、逆に正平衡点不安定であれば座標軸上の周期解が安定になることである。座標軸上の周期解は同期周期解と呼ばれ、周期昆虫に見られる一斉羽化に対応する解である。2分律が成立しないのであれば、正平衡点不安定と同期周期解が同時に安定になったり不安定になったりしえることになる。先行研究において、2次元、3次元では2分律が成立することが知られていた。本研究結果により、この2分律が4次元では成立しないことが明らかとなった。そのため、少なくとも、4次元の場合、同期周期解以外の振動解の存在が明らかとなった。また、この研究成果は、5次元以上の場合にも、2分律が成立しないことを示すための重要な足掛かりになると期待される。

(3) 1回繁殖型 Leslie 行列モデルの原点から分岐して出現する周期解の存在条件と安定条件が巡回対称性をもつ Lotka-Volterra 方程式の非負平衡点の存在条件と安定条件に一致することを示した。この結果により、座標軸上の周期解(同期周期解)以外の周期解の存在や安定性を調べる方法が与えられた。

(4) 寿命が均一な従来の1回繁殖型 Leslie 行列モデルと、寿命が均一でない1回繁殖型 Leslie 行列モデル(多回繁殖型 Leslie 行列モデル)を結合させた構造化生態系モデル、つまり年齢構造化競争モデルを提案し、寿命が均一であることが有利となる条件を調べた。寿命が均一な従来の1回繁殖型 Leslie 行列モデルのダイナミクスは、寿命が均一でないモデルと比べて比較的よくわかっている。そのため、寿命が均一でないモデルを寿命が均一なモデルに摂動を与えたものとして捉え、平衡点や周期軌道の局所安定性解析を行うことにより、侵入条件を調べた。その結果、個体数変動がない場合には、均一な寿命は有利にならないが、個体数変動がある場合には、均一な寿命が有利になりえることを明らかにできた。さらに、年齢間で同一の密度依存と捕食者飽和を仮定し、年齢構造化競争モデルの大域挙動を調べた。寿命が均一でない場合でも、十分に十分近ければ、個体群振動が生じ、そのとき、寿命が均一でない個体群が均一な個体群に侵入され、排除されることの証明の足掛かりが得られた。当初、局所安定性の観点からの証明しか期待していなかったが、大域安定性の観点からも証明できる可能性があることが明らかとなった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Ryusuke Kon	4. 巻 80 (4)
2. 論文標題 Bifurcations of cycles in nonlinear semelparous Leslie matrix models	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Mathematical Biology	6. 最初と最後の頁 1187-1207
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00285-019-01459-9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 今隆助	4. 巻 -
2. 論文標題 高次元の1回繁殖型Leslie行列モデルにおける2分律	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 数理解析研究所講究録	6. 最初と最後の頁 141-146
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 今隆助	4. 巻 -
2. 論文標題 私とロトカ・ヴォルテラ方程式	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 日本数理生物学会ニュースレター	6. 最初と最後の頁 2-9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Ryusuke Kon	4. 巻 10
2. 論文標題 Non-synchronous oscillations in four-dimensional nonlinear semelparous Leslie matrix models	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Difference Equations and Applications	6. 最初と最後の頁 1~13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/10236198.2017.1365144	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ryusuke Kon	4. 巻 212
2. 論文標題 Stable bifurcations in multi-species semelparous population models	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Advances in Difference Equations and Discrete Dynamical Systems	6. 最初と最後の頁 3~26
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 今隆助	4. 巻 1997
2. 論文標題 宿主・捕食寄生者モデルの超離散化と非有界性	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 数理解析研究所講究録	6. 最初と最後の頁 114-120
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計17件 (うち招待講演 4件 / うち国際学会 6件)

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 1回繁殖型レスリー行列モデルの大域挙動
3. 学会等名 第29回日本数理生物学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 Evolution of life cycle constancy in periodical insects
3. 学会等名 研究集会「現象数学の形成と発展」
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 1回繁殖型Leslie行列モデルにおける分岐の問題
3. 学会等名 第185回愛媛大学解析セミナー
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 ロトカ・ヴォルテラ方程式を用いた周期ゼミの研究
3. 学会等名 数理工学センター第29回MCMEセミナー
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ryusuke Kon
2. 発表標題 Evolution of life cycle constancy in periodical insects
3. 学会等名 International Conference on Mathematical Modeling and Computations (ICMMC-2018) (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ryusuke Kon
2. 発表標題 Sustained oscillations in three-dimensional nonlinear iteroparous Leslie matrix models
3. 学会等名 The 12th AIMS Conference on Dynamical Systems, Differential Equations and Applications (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ryusuke Kon
2. 発表標題 An invariant loop in four-dimensional nonlinear semelparous Leslie matrix models
3. 学会等名 The 12th AIMS Conference on Dynamical Systems, Differential Equations and Applications (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 1回繁殖型戦略における周期性と生活環恒常性の進化
3. 学会等名 日本応用数学会2018年度年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 1回繁殖型戦略における周期性と生活環恒常性の進化
3. 学会等名 日本人口学会第70回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ryusuke Kon
2. 発表標題 Permanence of Lotka-Volterra equations with cyclic symmetry
3. 学会等名 6th China India Japan Korea Mathematical Biology Colloquium (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ryusuke Kon
2. 発表標題 A dynamic dichotomy for semelparous Leslie matrix models
3. 学会等名 6th China India Japan Korea Mathematical Biology Colloquium (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 高次元の1回繁殖型Leslie行列モデルにおける2分律
3. 学会等名 「特別計画」RIMS共同研究(公開型):第14回「生物数学の理論とその応用」
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 Lotka-Volterra 方程式のパーマネンス
3. 学会等名 日本バイオインフォマティクス学会九州地域部会(招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 巡回対称性をもつLotka-Volterra 方程式のパーマネンス
3. 学会等名 第27回日本数理生物学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 巡回対称性をもつLotka-Volterra 方程式のパーマネンス
3. 学会等名 日本応用数学会2017年度年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ryusuke Kon
2. 発表標題 Bifurcations in Leslie matrix models
3. 学会等名 The 22nd International Conference on Difference Equations and Applications (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 今 隆助
2. 発表標題 1回繁殖型Leslie行列モデルにおける2分律
3. 学会等名 RIMS研究集会「生物数学の理論とその応用」
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
その他の国・地域：台湾	中央研究院			