

Allee 効果を考慮した密度依存捕食系並びに競争系方程式

六川 咲美*, 鈴木 溶子*, 大枝 一男*
日本女子大学理学研究科数理・物性構造科学専攻

(2008年 1 月22日受理)

要 旨 複数種生物の個体数の時間的変化を記述する方程式としてロトカ・ヴォルテラ方程式が有名である。ロトカ・ヴォルテラのモデルが考えられた時、個体数の増加は環境の悪化をもたらす生物の増殖にマイナスの効果になるとみなされた。しかし、Allee はその後の研究で個体数増加がマイナスの影響をもたらすのは個体数が多いときであり、個体数が少ないときはむしろ個体数増加はプラスに働くとの説を唱えた。これは Allee 効果と呼ばれ様々な研究がある。本論文の目的は Allee 効果を考慮した新たなモデル方程式を提案し解の性質を考察することである。Allee 効果の影響は平衡点である原点の安定性に現れる。

キーワード：捕食系, 競争系, Allee 効果

1. 序 論

1.1. はじめに

複数種生物の個体数（あるいは個体数密度）の時間的変化を記述するモデル方程式として、20 世紀初頭に提案されたロトカ・ヴォルテラ方程式がよく知られている。ここでは以下の 2 つを挙げる。未知関数は個体数（又は密度）なので正値解（0 を含む）を考える。

捕食系方程式：

$$(pp) \quad \begin{cases} \dot{u} = a \left(1 - \frac{u}{K}\right) u - buv \\ \dot{v} = -dv + cuv \end{cases}$$

u, v はそれぞれ、被食者、捕食者の個体数を表す。 a は被食者の増殖率、 d は捕食者の死亡率である。 b, c は被食率、捕食率を表し、 K は環境収容力である。 a, b, c, d, K はいずれも正定数である。

競争系方程式：

$$(cp) \quad \begin{cases} \dot{u} = a_1 \left(1 - \frac{u+s_2v}{K_1}\right) u \\ \dot{v} = a_2 \left(1 - \frac{s_1u+v}{K_2}\right) v \end{cases}$$

u, v は 2 種の生物の個体数を表し、 a_1, a_2 はそれぞれ u, v の増殖率、 s_1, s_2 は他種からの影響を自種の 1 個体分に換算する係数で、 K_1, K_2 は環境収容力である。 $a_1, a_2, s_1, s_2, K_1, K_2$ はいずれも正定数である。

ここで Allee 効果を説明する。ロトカ・ヴォルテラのモデルが考えられた時、個体数（密度）の増加は環境の悪化をもたらす、種の生存や増殖にマイナスの効果になるとみなされモデル方程式が作られた。しかし、Warder Clyde Allee は 1931 年および 1951 年の研究で、個体数の増加がマイナスの影響をもたらすのは個体数（密度）が大きいときであって、個体数（密度）が小さいときはむしろ個体数増加はプラスに働くという説を唱えた。これは Allee 効果と呼ばれている。たしかに、トキなどの稀少生物において個体数が稀少であることが繁殖に有利であるとは考えられない。Allee 効果および Allee モデルの方程式の研究は文献^{7,9)}を参照されたい。

本論文の目的は Allee 効果を考慮した新たなモデル方程式を提案し、その解の挙動を考察することである。Allee 効果の影響は原点 O の安定性に現れる（定理 2.6, 定理 3.5）。

*【付記】本稿は六川咲美¹⁴⁾（2005年度本研究科修士論文）、鈴木溶子¹⁵⁾（2006年度本研究科修士論文）を Allee 効果の視点から大枝一男が 1 つの論文としてまとめたものである。

1.2. Allee 効果を考慮した方程式の導出

最初に捕食系方程式を取り上げる。歴史的にみて、捕食系方程式としては、

$$\begin{cases} \dot{u} = (a - bv)u \\ \dot{v} = (-d + cu)v \end{cases}$$

がよく知られている。この方程式は時間的周期解をもつことが特徴で、第1次世界大戦終結後の地中海の漁獲高の周期的変化をうまく説明したことで名高い。ところが、この方程式は捕食者が存在しない ($v = 0$) ときは u は時間とともに無限大に増加してしまうという欠点をもっている。そこで提案されたのが § 1.1 の初めに挙げた方程式 (pp) である。しかし、(pp) は周期解をもたないことが証明出来る。そのため地中海の漁獲高変化をうまく説明できない。さらなる改良のため提案されたのがつぎの飽和型 (spp) である。飽和型は捕食者の摂食量には限度があるという考えでモデル化された方程式である^{6,4)}。

$$(spp) \quad \begin{cases} \dot{u} = ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) - v \frac{cu}{a+u} \\ \dot{v} = v \left(-d + \frac{bu}{a+u}\right) \end{cases}$$

(spp) は、調べてみると或る条件下で周期解をもつことが証明できる。そこで、(spp) を基にして Allee 効果を考慮した捕食系のモデル方程式 (al. spp)₂ を提案する：

$$(al. spp)_2 \quad \begin{cases} \dot{x} = rx^2 \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{cx^2}{a+x^2} \\ \dot{y} = -dy + y \frac{bx^2}{a+x^2} \end{cases}$$

ここで、これまでの方程式と区別し易いように被食者の変数を x に、捕食者の変数を y に代えた。被食者 x の増殖率は $rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ となり、 $x = 0$ では増殖率が0となることが特徴で、それが Allee 効果を表す。

さらに、原点 O における Allee 効果の影響を考察するために以下の捕食系方程式 (al. spp)_n (但し、 n は自然数) を提出する：

$$(al. spp)_n \quad \begin{cases} \dot{x} = rx^n \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{cx^2}{a+x^2} \\ \dot{y} = -dy + y \frac{bx^2}{a+x^2} \end{cases}$$

被食者 x の増殖率は $rx^{n-1} \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ である。なお、このモデルでは r の次元は n に依存する。Allee 効果の強さの n 依存性が課題となる。

【注意】表記上の簡単化のため、(al. spp)₂、(al. spp)_n をそれぞれ (S)₂、(S)_n と表す。

つぎに競争系方程式を取り上げる。§ 1.1 の (cp) に注目する。まず初めに無次元化する。

$$x(t') = \frac{s_1 u_1}{K_1}, \quad y(t') = \frac{s_2 u_2}{K_1}, \quad t' = a_1 t,$$

$$a = \frac{a_2}{a_1}, \quad b = \frac{a_2 K_1}{a_1 K_2}, \quad c = \frac{a_2 K_1}{a_1 s_2 K_2}$$

とおき、最後に $\frac{1}{s_1} = s$ とおく。 t' の ' は省く。(cp) は下式となる：

$$(cp') \quad \begin{cases} \dot{x} = (1 - sx - y)x \\ \dot{y} = (a - bx - cy)y \end{cases}$$

(cp') の x の増殖率 1 と、 y の増殖率 a に Allee 効果と無次元化した環境収容力 K_1, K_2 を導入して、下に示す競争系のモデル方程式 (al. cp)_n を提案する。但し、 n は自然数である。

$$(al. cp)_n \quad \begin{cases} \dot{x} = x^n \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - sx^2 - xy \\ \dot{y} = ay^n \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) - bxy - cy^2 \end{cases}$$

ここで、 $x^{n-1} \left(1 - \frac{x}{K_1}\right)$ 、 $ay^{n-1} \left(1 - \frac{y}{K_2}\right)$ がそれぞれ x, y の増殖率であり、 $x = 0, y = 0$ でそれぞれ 0 となり Allee 効果を表す。

【注意】表記上の簡単化のため、(al. cp)_n を以下では (E)_n と表す。

【注意】 x, y は無次元量なので x^n, y^n も無次元量である。パラメータ a も無次元量で n によって次元が変わることがない。もし無次元化されていないとすれば、(E)_n において例えば第1式の左辺の \dot{x} の次元は [個体数][時間]⁻¹ であり、右辺の x^n の次元は [個体数]ⁿ となって次元が異なり等式が意味をなさなくなる。

2. 捕食系方程式の結果

Allee 効果を考慮した捕食系方程式

$$(S)_2 \quad \begin{cases} \dot{x} = rx^2 \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{cx^2}{a+x^2} \\ \dot{y} = -dy + y \frac{bx^2}{a+x^2} \end{cases}$$

に対して定理 2.1 から定理 2.5 を得た。

但し、 $\mathbb{R}_+^2 = \{(x, y) | x > 0, y > 0\}$ である。

定理 2.1

$b < d$ または $K^2 < \frac{ad}{b-d}$ のとき、 \mathbb{R}_+^2 に属する (S)₂ のすべての解軌道は平衡点 $P = (K, 0)$ に収束する。すなわち、 P は大域的漸近安定である。

定理 2.2

(S)₂ の内部平衡点 $F = (x^*, y^*)$ (ただし、 $x^* > 0, y^* > 0$) について次が成り立つ：

(1) F が沈点となるための必要十分条件は

$$K < \frac{a}{2x^*} + \frac{3}{2}x^* \text{ である。}$$

(2) F が湧点となるための必要十分条件は

$$K > \frac{a}{2x^*} + \frac{3}{2}x^* \text{ である。}$$

定理 2.3

(S)₂ の内部平衡点 F が大域的漸近安定となるための十分条件は $0 < \frac{ad}{b-d} < K^2 < 3a$ が成り立つことである。

【注意】定理 2.3 の条件を満たすパラメータの例：

$$a = 6, b = 7, d = 1, K = 4$$

定理 2.4

$0 < \frac{ad}{b-d} < K^2 = 3a$ のとき, (S)₂ の内部平衡点 F は大域的漸近安定である。

【注意】定理 2.4 の条件を満たすパラメータの例：

$$a = 3, b = 8, d = 2, K = 3$$

定理 2.5

$0 < \frac{ad}{b-d} < K^2, K^2 > 3a$ と仮定する。このときもし F の x 座標 x^* が

$$\frac{K - \sqrt{K^2 - 3a}}{3} < x^* < \frac{K + \sqrt{K^2 - 3a}}{3}$$

を満たすならば, (S)₂ は極限周期軌道をもつ。

【注意】定理 2.5 の条件を満たすパラメータの例：

$$a = 3, b = 8, d = 2, K = 5$$

さらに, Allee 効果の n 依存性を考慮した捕食系方程式

$$(S)_n \begin{cases} \dot{x} = rx^n \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{cx^2}{a+x^2} \\ \dot{y} = -dy + y \frac{bx^2}{a+x^2} \end{cases}$$

に対して次の定理 2.6 を得た。

定理 2.6

方程式 (S)_n において平衡点 O(0, 0) の安定性は n に依存し, $n = 1, 2, 3$ のとき不安定, $n \geq 4$ のとき漸近安定である。

【注意】定理 2.6 は (S)_n における Allee 効果の強さの n 依存性を示している。

3. 競争系方程式の結果

Allee 効果を考慮した競争系方程式

$$(E)_n \begin{cases} \dot{x} = x^n \left(1 - \frac{x}{K_1}\right) - sx^2 - xy \\ \dot{y} = ay^n \left(1 - \frac{y}{K_2}\right) - bxy - cy^2 \end{cases}$$

に関して, 本論文では (E)₂, (E)₃ を考察する。以下の結果を得た。

定理 3.1

(E)₂ の平衡点 O(0, 0) についてつぎが成り立つ：

- (1) $a < c, s > 1$ のとき大域的漸近安定。
- (2) (2-1) $a > c, s < 1$ (2-2) $a < c, s < 1$ (2-3) $a > c, s > 1$ のとき, いずれも不安定。

【予想】(2-1) で, とくに $b/(a-c) > 1-s > 0$ のとき, $\dot{x} < 0$ かつ $\dot{y} < 0$ の領域で原点に十分近いところに原点に収束する安定集合があることが推測される。

定理 3.2

(E)₂ において $1-s > 0$ のとき x 軸上の平衡点

P $((1-s)K_1, 0)$ が存在し,

- (1) P は局所的漸近安定である。
- (2) さらに, $a < c$ であれば P は大域的漸近安定である。

定理 3.3

(E)₂ において $a-c > 0$ のとき y 軸上の平衡点

Q $\left(0, \frac{(a-c)K_2}{a}\right)$ が存在し,

- (1) Q は局所的漸近安定である。
- (2) さらに, $s > 1$ であれば Q は大域的漸近安定である。

定理 3.4

(E)₂ において以下の事柄が成り立つ：

- (1) $1-s > \frac{b}{a-c}$ のとき内部平衡点 F (x^*, y^*) ($x^* > 0, y^* > 0$) が存在する。
- (2) $\left(1-s - \frac{2}{K_1}x^*\right)\left(a-c - \frac{2a}{K_2}y^*\right) - b > 0$ かつ $x^*\left(1-s - \frac{2}{K_1}x^*\right) + y^*\left(a-c - \frac{2a}{K_2}y^*\right) < 0$ のとき, F は局所的漸近安定である。
- (3) $\left(1-s - \frac{2}{K_1}x^*\right)\left(a-c - \frac{2a}{K_2}y^*\right) - b < 0$ のとき, F は不安定である。

【注意】定理 3.4 (1) かつ (2) の条件を満たすパラメータの例：

$$a = 2, b = 0.4, c = 1, s = 0.5, K_1 = 2, K_2 = 2$$

このとき内部平衡点は一点だけで,

$(x^*, y^*) = (0.146613, 0.0625588141155)$ である。(計算には Mathematica を用いた)。

定理 3.4 (1) かつ (3) の条件を満たすパラメータの例：

$$a = 4, b = 0.8, c = 2, s = 0.5, K_1 = 4, K_2 = 4$$

このとき内部平衡点は一点だけで,

$(x^*, y^*) = (0.293226, 0.125117628231)$ である。(計算には Mathematica を用いた)。

定理 3.5

(E)₃ において, 平衡点 O(0, 0) は,

- (1) $a < c, s > 1$ (2) $a > c, s < 1$ (3) $a < c, s < 1$
- (4) $a > c, s > 1$ のいずれの場合でも $R = \{0 < x < s,$

$0 < y < c/a$ の範囲で局所的漸近安定である。

【注意】 § 1.1 の競争系方程式 (cp) においては平衡点である原点 O はつねに不安定であることが知られている。これに対して $(E)_2$ では原点は $a < c, s > 1$ のとき大域的漸近安定になる。また, $(E)_3$ ではどの条件でも原点は局所的漸近安定である。これらは Allee 効果の影響と考えられる。

定理 3.6

$(E)_3$ において $K_1 - 4s > 0$ のとき x 軸上の平衡点が 2 点存在し,

(1) $P_+ \left(\frac{K_1 + \sqrt{K_1^2 - 4sK_1}}{2}, 0 \right)$ は局所的漸近安定である。

(2) $P_- \left(\frac{K_1 - \sqrt{K_1^2 - 4sK_1}}{2}, 0 \right)$ は不安定である。

定理 3.7

$(E)_3$ において $K_2 - \frac{4c}{a} > 0$ のとき y 軸上の平衡点が 2 点存在し,

(1) $Q_+ \left(0, \frac{K_2 + \sqrt{K_2^2 - \frac{4c}{a}K_2}}{2} \right)$ は局所的漸近安定である。

(2) $Q_- \left(0, \frac{K_2 - \sqrt{K_2^2 - \frac{4c}{a}K_2}}{2} \right)$ は不安定である。

4. 捕食系の証明の概要

定理の証明のため, 幾つかの補助定理を述べる。

$\mathbb{R}_+^2 = \{(x, y) | x > 0, y > 0\}$ とおく。

補助定理 1.

$(S)_2$ の解は正值性をもつ。すなわち, 初期値を \mathbb{R}_+^2 にもつ $(S)_2$ の解は $t \geq 0$ で \mathbb{R}_+^2 にとどまる。(証明は文献¹⁴⁾ 参照。)

補助定理 2.

$p(x), q(x), g(x)$ は微分可能, $x > 0$ で $p(x) > 0$ かつ $q'(x) > 0$ と仮定する。

方程式

$$\begin{cases} \dot{x} = xg(x) - yp(x) \\ \dot{y} = y(-d + q(x)) \end{cases}$$

の内部平衡点 $F(x^*, y^*)$ の存在を仮定する。このとき F が沈点となるための必要十分条件は $\frac{d}{dx} \left(\frac{xg(x)}{p(x)} \right)$ が $x = x^*$ で負となることである。(証明は文献¹⁴⁾ 参照。文献⁶⁾ も参照されたい。)

補助定理 3.

$0 < \frac{ad}{b-d} < K^2 < 3a$ ならば $(S)_2$ の解は有界性をもつ。すなわち, \mathbb{R}_+^2 の或る有界閉集合 R が存在して, \mathbb{R}_+^2 の任意の初期値 (x_0, y_0) に対して, $t_1 > 0$ が決まり, $t \geq t_1$ に対して解は R にとどまる。

証明の概略

証明は長いのでここでは方針のみを述べる。詳細は文献¹⁴⁾ を参照されたい (証明のアイディアは文献¹⁾ にある)。

\mathbb{R}_+^2 を \dot{x}, \dot{y} の符号で 4 つの領域に分ける。

$$I = \{\dot{x} < 0, \dot{y} < 0\}, II = \{\dot{x} > 0, \dot{y} < 0\}$$

$$III = \{\dot{x} > 0, \dot{y} > 0\}, IV = \{\dot{x} < 0, \dot{y} > 0\}$$

ポアンカレ・ベンディクソンの定理から, I の点を通る正の軌道は II に入るか平衡点に収束する。同様に, II (III) の点を通る正の軌道は III (IV) に入るか平衡点に収束する。 IV の点を通る正の軌道が I に入るか平衡点に収束することを示すのは注意を要する。それは IV においては軌道が y が正であるような遠方に抜ける可能性があるためである。さて, 補助定理 3 の仮定から内部平衡点 $F(x^*, y^*)$ が存在することに注意する。

$x^* = \sqrt{ad/(b-d)}$ である。

$$f_1(x, y) = x \left\{ r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - y \frac{c}{a+x^2} \right\},$$

$$f_2(x, y) = -d + \frac{bx^2}{a+x^2}$$

とおく。 IV に初期値 (x_0, y_0) をとる。 $y_0 < y^*$ のときは F に収束する可能性があるが省く (文献¹⁴⁾ 参照)。ここでは $y_0 > y^*$ であるとして議論する。解が IV 内にとどまると仮定して矛盾を導く。 IV で考えているので $\dot{x} < 0$, これよりある $M_1 > 0$ が存在して

$$f_1(x, y_0) \leq -M_1 \quad (x^* \leq x \leq x_0)$$

ところが $y > y_0$ に対しては $f_1(x, y) < f_1(x, y_0)$ 。したがって, IV 内に軌道がある限り $\dot{x} < 0$ かつ $\dot{y} > 0$ であるので, $t > 0$ に対して $x^* \leq x(t) \leq x_0, y(t) > y_0$ となり, よって

$$f_1(x(t), y(t)) < f_1(x(t), y_0) \leq -M_1$$

一方, ある $M_2 > 0$ が存在して $f_2(x, y) < M_2$ が成り立つ。ここで, $V(x, y) = x^\beta y$ (但し $\beta = M_2/M_1$) とおく。上の (x_0, y_0) を初期値とする解 $x = x(t), y = y(t)$ について dV/dt を計算して f_1, f_2 に関する不等式を使うと $dV/dt < 0$ ($t > 0$) が得られる。これより

$$x(t)^\beta y(t) < x(0)^\beta y(0) = x_0^\beta y_0 \equiv \gamma \quad (t > 0)$$

が成り立つ。これを利用してポアンカレ・ベンディクソンの定理を適用すると矛盾が導ける。有界閉集合 R の存在は平衡点 $(K, 0)$ の不安定多様体を利用し構成して示す。その際, 上述の事実 (I, II, III, IV を巡回するか平衡点に収束する) を使う。以降の証明は文献¹⁴⁾ を参照されたい。

補助定理 3 の系

$0 < \frac{ad}{b-d} < K^2 = 3a$ のとき $(S)_2$ の解は有界性をもつ。(証明省略。)

補助定理 4.

$$0 < \frac{ad}{b-d} < K^2, 3a < K^2 \text{ かつ}$$

$\frac{K-\sqrt{K^2-3a}}{3} < x^* < \frac{K+\sqrt{K^2-3a}}{3}$ のとき (S)₂ の解は有界性をもつ。但し, x^* は F の x 座標である。

証明の方針

証明は補助定理 3 と類似の議論をする(文献¹⁴⁾ 参照)。概略のみ述べる。補助定理 3 の証明と同様に第 1 象限を I, II, III, IV の 4 つの領域に分ける。IV をさらにつぎのようにして 3 つの部分領域に分ける。

まず, 曲線 $\varphi(x) = \frac{a+x^2}{c} r \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ を考える。このとき $\frac{dy}{dx} = \frac{r}{cK} (-3x^2 + 2Kx - a) = 0$ を満たす x の値は,

$$\alpha = \frac{K-\sqrt{K^2-3a}}{3}, \quad \beta = \frac{K+\sqrt{K^2-3a}}{3}$$

である。 $y = \varphi(x)$ は $x = \alpha$ で極小, $x = \beta$ で極大をとる。 $y = \varphi(x)$ を用いて IV を 3 つの領域に分ける。

但し, $x^* = \sqrt{\frac{ad}{b-d}}$ である。

$$IV_1 = \{(x, y) \in IV; \beta < x, y < \varphi(\beta)\}$$

$$IV_2 = \{(x, y) \in IV; x^* < x < \beta, y < \varphi(\beta)\}$$

$$IV_3 = \{(x, y) \in IV; y \geq \varphi(\beta)\}$$

ポアンカレ・ベンディクソンの定理を利用すると IV の中を通る正の軌道は I に入るか内部平衡点 F に収束することが示せる。あとは省略する。

定理 2.1 の証明の方針

線形化法とポアンカレ・ベンディクソンの定理による。

定理 2.2 の証明の方針

補助定理 2 を用いる。

定理 2.3 の証明

まず定理 2.2 から内部平衡点 F は局所漸近安定である。大域的漸近安定の証明はポアンカレ・ベンディクソンの定理を適用することに帰着される。そのために周期解の非存在を示す必要がある。ここではベンディクソン・デュラクの定理⁶⁾ を利用して周期解の非存在を証明する。そのために適切なデュラク関数

$$B(x, y) = \frac{a+x^2}{x^2} y^{\alpha-1}$$

を見つけていることが本質的となる。 α はあとで決める。

(S)₂ の第 1 式, 第 2 式の右辺をそれぞれ P, Q とおき計算する。

$$\frac{\partial}{\partial x} (BP)(x, y) = ry^{\alpha-1} \left(2x - \frac{a}{K} - \frac{3x^2}{K}\right)$$

$$\frac{\partial}{\partial y} (BQ)(x, y) = y^{\alpha-1} x^{-2} \alpha (-ad + x^2(b-d))$$

よって,

$$\frac{\partial}{\partial x} (BP)(x, y) + \frac{\partial}{\partial y} (BQ)(x, y)$$

$$= y^{\alpha-1} x^{-2} \left[rx^2 \left(2x - \frac{a}{K} - \frac{3x^2}{K}\right) + \alpha \{-ad + (b-d)x^2\} \right]$$

ここで, $\alpha = \frac{r(3a-K^2)}{3K(b-d)}$ ($K^2 < 3a, b > d$ に注意) と選ぶと上式の [] の中は長い計算を経てつぎのようになる。

但し, $x^* = \sqrt{\frac{ad}{b-d}}$ である。

$$rx^2 \left(2x - \frac{a}{K} - \frac{3x^2}{K}\right) + \alpha \{-ad + (b-d)x^2\}$$

$$= -\frac{3r}{K} \left(x^4 - \frac{2K}{3}x^3 + \frac{a}{3}x^2\right) - \frac{r(x^*)^2(3a-K^2)}{3K} + \frac{rx^2(3a-K^2)}{3K}$$

$$= -\frac{3r}{K} \left(x^2 - \frac{K}{3}x + \frac{a}{6}\right)^2 + \frac{ar}{K}x^2 - \frac{ar}{3}x + \frac{a^2r}{12K} + \left(\frac{rK}{3} - \frac{ar}{K}\right)(x^*)^2$$

$$= -\frac{3r}{K} \left[\left\{\left(x - \frac{K}{6}\right)^2 - \frac{K^2}{36} + \frac{a}{6}\right\}^2 - \frac{K}{3} \left\{\frac{a}{K} \left(x - \frac{K}{6}\right)^2 - \frac{aK^2}{36K} + \frac{a^2}{12K} + \left(\frac{K}{3} - \frac{a}{K}\right)(x^*)^2\right\}\right]$$

ここで, $X = \left(x - \frac{K}{6}\right)^2$ とおいて [] の中を計算していくと,

$$\left(X + \frac{6a-K^2}{36}\right)^2 - \frac{a}{3}X - \frac{K}{3} \left(\frac{a(3a-K^2)}{36K}\right) - \frac{K}{3} \cdot \frac{K^2-3a}{3K} (x^*)^2$$

$$= X^2 + \left(\frac{6a-K^2}{18} - \frac{a}{3}\right)X + \left(\frac{6a-K^2}{36}\right)^2 - \frac{a(3a-K^2)}{108} + \frac{3a-K^2}{9} (x^*)^2$$

$$= \left(X - \frac{K^2}{36}\right)^2 + \frac{3a-K^2}{9} (x^*)^2$$

定理の仮定より $K^2 < 3a$ であるので最後の式の右辺は正である。よって,

$$\frac{\partial}{\partial x} (BP)(x, y) + \frac{\partial}{\partial y} (BQ)(x, y)$$

$$= -\frac{3r}{K} \left\{\left(X - \frac{K^2}{36}\right)^2 + \frac{3a-K^2}{9} (x^*)^2\right\} < 0$$

以上よりベンディクソン・デュラクの定理から周期解は存在しない。したがって, 補助定理 3 とポアンカレ・ベンディクソンの定理から F は大域的漸近安定である。

定理 2.4 の証明の方針

周期解の非存在を示すためにデュラク関数を

$$B(x, y) = \frac{a+x^2}{x^2} y^{\alpha-1} \text{ とおき, } \alpha = \frac{r(3a-K^2)}{3K(b-d)} \text{ と選ぶ.}$$

内部平衡点 F における線形化行列の固有値の符号の考察は定理 2.3 よりも注意を要する。実際、 $b \neq 4d$ のとき F が漸近安定となることは固有値の符号から分かるが、 $b = 4d$ のときは F は、安定な渦心点、漸近安定な渦状点、不安定な渦状点の可能性が出てくる。しかし、 $P = (K, 0)$ は鞍点で第 1 象限に安定集合を持たないのでポアンカレ・ベンディクソンの定理より解軌道は $t \rightarrow \infty$ で F に収束することがいえる。詳しくは文献¹⁴⁾ 参照。

定理 2.5 の証明の方針

定理 2.5 の仮定より F は湧点となる。この事実と解の有界性（補定理 4）から、ポアンカレ・ベンディクソンの定理により極限周期軌道の存在が示せる。

定理 2.6 の証明

$(S)_1$ においては線形化法により原点は不安定であることが示せる。 $(S)_n$ ($n \geq 2$) については原点は中立安定なので中心多様体定理（文献²⁾ 参照）を用いる。文献²⁾ により $(S)_n$ ($n \geq 2$) は原点において中心多様体 $y = h(x)$ (但し、 $h \in C^2$, $h(0) = 0$, $h'(0) = 0$) を持つ。いま、 ϕ を原点の近傍において C^2 級関数で $\phi(0) = 0$, $\phi'(0) = 0$ であるものとする。 $\phi(x) = \alpha x^2 + O(x^3)$ とおく。

$$\begin{aligned} (M\phi)(x) &:= \phi'(x) \left[rx^n - \frac{r}{K} x^{n+1} - \frac{cx^2}{a+x^2} \phi(x) \right] \\ &\quad + d\phi(x) - \frac{bx^2}{a+x^2} \phi(x) \\ &= 2\alpha rx^{n+1} + d\alpha x^2 + O(x^3) \end{aligned}$$

ここで $y = h(x) = \phi(x) + (M\phi)(x)$ とおくと、 $y = h(x) = \alpha x^2 + d\alpha x^2 + O(x^3)$ となる。 $y = h(x)$ は第 1 象限の中で原点に接するべきなので $\alpha > 0$ でなければならない。 $y = h(x)$ を $(S)_n$ の第 1 式に代入して計算すると、

$$\dot{x} = rx^n - \frac{r}{K} x^{n+1} - \frac{2\alpha c(1+d)}{a} x^4 + O(x^5)$$

となる。従って、 $n = 2, 3$ のときは rx^n が主要項となるので、 $r > 0$ であることより原点は不安定である。一方、 $n \geq 5$ のときは $-\frac{2\alpha c(1+d)}{a} x^4$ が主要項となり、 $\alpha > 0$ に注意すると原点は局所的漸近安定である。

しかし、 $n = 4$ のときはこのままでは判定できない。そこで更に $\phi_1 = \phi + M\phi$ とおくと

$$\begin{aligned} \phi_1(x) &= \alpha(1+d)x^2 + O(x^3), \\ (M\phi_1)(x) &= \alpha d(1+d)x^2 + O(x^3) \end{aligned}$$

となる。 $y = h_1 = \phi_1 + M\phi_1$ とおくと $y = h_1(x) = \alpha(1+d)^2 x^2 + O(x^3)$ となり、これを $(S)_4$ の第 1 式に代入すると

$$\dot{x} = rx^4 - \frac{r}{K} x^5 - \frac{2\alpha c(1+d)^2}{a} x^4 + O(x^5)$$

となる。いま $r - \frac{2\alpha c(1+d)}{a} = 0$ となるように α を定めると、上式で $\frac{2\alpha c(1+d)^2}{a} = (1+d)r$ となる。これを代入すると

$$\dot{x} = -drx^4 + O(x^5)$$

となるので原点は局所的漸近安定である。

5. 競争系の証明の概要

定理 3.1 の証明の概略

平衡点 $O(0, 0)$ における線形化行列は零行列になる。したがって、その固有値は $\lambda_1 = 0$, $\lambda_2 = 0$ である。よって、固有値の符号による安定性の判定や中心多様体定理は使えない。そこで、リャプノフ関数の方法を用いる。（詳しくは文献¹⁵⁾ 参照。）

(1) $a < c$, $s > 1$ のとき、 $V_1(x, y) = (s-1)x + (c-a)y$ とおく。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} V_1(x(t), y(t)) &= (s-1) \left\{ -(s-1)x^2 - \frac{1}{K_1} x^3 - xy \right\} \\ &\quad + (c-a) \left\{ -(c-a)y^2 - \frac{a}{K_2} y^3 - bxy \right\} < 0 \end{aligned}$$

よって、原点は大域的漸近安定。

(2-1) $a > c$, $s < 1$ のとき、 $V_2(x, y) = (1-s)x + (a-c)y$ とおく。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} V_2(x(t), y(t)) &= (1-s) \left\{ (1-s)x^2 - \frac{1}{K_1} x^3 - xy \right\} \\ &\quad + (a-c) \left\{ (a-c)y^2 - \frac{a}{K_2} y^3 - bxy \right\} \end{aligned}$$

(イ) $\frac{b}{a-c} < 1-s$ と、(ロ) $\frac{b}{a-c} > 1-s$ に場合分けするといずれも不安定である。

【注意】(ロ) の場合、計算を吟味すると、 $\dot{x} < 0$ かつ $\dot{y} < 0$ の領域で原点に十分近いところに原点に収束する安定集合があることが推測される。

(2-2) $a < c$, $s < 1$ のとき、 $V_3(x, y) = (1-s)x + (c-a)y$ とおく。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} V_3(x(t), y(t)) &= (1-s) \left\{ (1-s)x^2 - \frac{1}{K_1} x^3 - xy \right\} \\ &\quad + (c-a) \left\{ -(c-a)y^2 - \frac{a}{K_2} y^3 - bxy \right\} \end{aligned}$$

十分小なる $\beta > 0$ をとり、 $y = \beta x$ において代入する。このとき、十分小なる $x_\beta > 0$ をとると、 $y = \beta x$ 上で

$0 < x < x_\beta$ において $\frac{d}{dt} V_3(x(t), y(t)) > 0$ となり不安定である。

(2-3) $a > c$, $s > 1$ のとき, $V_4(x, y) = (s-1)x + (a-c)y$ とおく。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} V_4(x(t), y(t)) = (s-1) \left\{ - (s-1)x^2 - \frac{1}{K_1}x^3 - xy \right\} \\ + (a-c) \left\{ (a-c)y^2 - \frac{a}{K_2}y^3 - bxy \right\} \end{aligned}$$

十分小なる $\alpha > 0$ をとり, $x = \alpha y$ とおいて代入する。このとき, 十分小なる $y_\alpha > 0$ をとると, $x = \alpha y$ 上で $0 < y < y_\alpha$ において $\frac{d}{dt} V_4(x(t), y(t)) > 0$ となり不安定である。

定理 3.2 の証明

(1) 局所安定性は線形化法による。方程式 $(E)_2$ の線形化行列はつぎのようになる：

$$A_2 = \begin{pmatrix} 2x - \frac{3}{K_1^2}x^2 - 2sx - y & -x \\ -by & -2ay - \frac{3a}{K_2^2}y^2 - by - 2cy \end{pmatrix}$$

A_2 に $x = (1-s)K_1$, $y = 0$ を代入し固有値の符号を調べると, $\lambda_1 = -(1-s)^2K_1 < 0$, $\lambda_2 = -b(1-s)K_1 < 0$ となるので P は局所的漸近安定である。

(2) 大域的漸近安定性は解の有界性とポアンカレ・ベンディクソンの定理による。解の有界性を示すためにはつぎのように考える。

$\dot{x} = 0$ の曲線を $\varphi(x) = (1-s)x - \frac{x^2}{K_1}$ とおく。 $\delta > 0$ をとり固定する。 $x_1 = (1-s)K_1$, $y_1 = \varphi(x_1/2) + \delta$ とおき, 長方形 $R_\delta \equiv \{(x, y) | 0 \leq x \leq x_1 + \delta, 0 \leq y \leq y_1\}$ を作る。中心 $(0, 0)$, 半径 $d \equiv \sqrt{(x_1 + \delta)^2 + y_1^2}$ の円 d を描く。このとき, 初期値 $(x_0, y_0) \in R_\delta^c$ である解 $(x(t), y(t))$ は十分時間が経てば円 d に到達しさらに平衡点に収束することを示せる。ここで,

$$I = \{x_1 + \delta \leq x, 0 \leq y \leq y_1\},$$

$$II = \{x_1 + \delta \leq x, y_1 \leq y\},$$

$$III = \{0 \leq x \leq x_1 + \delta, y_1 \leq y\}$$

とおく。 I , II , III はいずれも $\dot{x} < 0$ の領域にあるがさらに詳しく I , II で次式が成り立つ：

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x^2 \left(1 - \frac{x}{K_1} \right) - sx^2 - xy \leq x^2 \left\{ (1-s) - \frac{x}{K_1} \right\} \\ &\leq (x_1 + \delta)^2 \left\{ (1-s) - \frac{x_1 + \delta}{K_1} \right\} \equiv -\alpha^* < 0 \end{aligned}$$

$c > a$ のとき $\dot{y} < 0$ であるがさらに詳しく II , III で次式が成り立つ：

$$\dot{y} = ay^2 \left(1 - \frac{y}{K_2} \right) - bxy - cy^2 \leq y^2 \left\{ (a-c) - \frac{ay}{K_2} \right\}$$

$$\leq (a-c)y^2 - \frac{a}{K_2}y^3 \equiv -\beta^* < 0$$

原点と点 $(x(t), y(t))$ との距離を $r(t)$ とおくと, \mathbb{R}_+^2 であるような R_δ^c において

$$\frac{d}{dt} r(t)^2 = 2x(t)\dot{x}(t) + 2y(t)\dot{y}(t) < 0$$

であるが, さらに

$$\begin{aligned} |\dot{r}| &= \sqrt{(\dot{x})^2 + (\dot{y})^2} \geq \frac{1}{\sqrt{2}} (|\dot{x}| + |\dot{y}|) \geq r^* > 0 \\ (\gamma^* &\equiv \min\{\alpha^*, \beta^*\}) \end{aligned}$$

以上から $(x(t), y(t)) \in R_\delta^c$ である限りは, $\dot{r}(t) \leq -r^* < 0$ となる。したがって, 或る $T(x_0, y_0) > 0$ が存在して, $\gamma^* T(x_0, y_0) \geq \sqrt{x_0^2 + y_0^2} - d$ が成り立つ。すなわち, $(x(t), y(t))$ は第一象限にある円 d のいずれかの点に到達する。しかも円 d は $\dot{x} < 0$, $\dot{y} < 0$ の領域にあるので一度到達したら解は円 d の外に出ることはないので有界性をもつ。また, \dot{x} , \dot{y} の符号から周期解も存在しない。定理の仮定から原点は不安定である。したがって, ポアンカレ・ベンディクソンの定理から平衡点 P は大域的漸近安定である。(文献¹⁵⁾ 参照。)

定理 3.3 の証明の方針

定理 3.2 の証明で x と y の役割を入れ替えれば同様であるので省略する。

定理 3.4 の証明の概略

(1) 内部平衡点の存在を調べるために 2 つの放物線

$$C_1: y = (1-s)x - \frac{1}{K_1}x^2, \quad C_2: x = \frac{a-c}{b}y - \frac{a}{bK_2}y^2$$

を考える。原点における C_1 , C_2 の接線の傾きを比較して 2 つの放物線が第 1 象限で交点を持つ条件を求めれば内部平衡点が存在する条件が得られる。

(2) 線形化法による。定理 3.2 の証明で用いた線形化行列 A_2 に内部平衡点 $F = (x^*, y^*)$ を代入して固有値の符号を調べる。具体的には,

$$B := 2x^* - \frac{3}{K_1}(x^*)^2 - 2sx^* - y^*,$$

$$C := 2ay^* - \frac{3a}{K_2}(y^*)^2 - bx^* - 2cy^*$$

とおき, F における 2 つの固有値を λ_1 , λ_2 とすると

$$\lambda_1 + \lambda_2 = B + C, \quad \lambda_1 \lambda_2 = BC - bx^*y^*$$

となる。したがって, $B + C < 0$, $BC - bx^*y^* > 0$ となるのが F が局所的漸近安定となる条件である。ところが (x^*, y^*) は

$$x^* \left(1 - \frac{x^*}{K_1} \right) - sx^* - y^* = 0,$$

$$ay^* \left(1 - \frac{y^*}{K_2} \right) - bx^* - cy^* = 0$$

を満たすべきなので、これを用いて計算すると (2) の結果が得られる。

(3) $\lambda_1 \lambda_2 < 0$ となる条件は $BC - bx^*y^* < 0$ であり、これより (3) の結果が得られる。

定理 3.5 の証明

定理 3.1 と同様に平衡点 $O(0, 0)$ における線形化行列は零行列になるので固有値は $\lambda_1 = 0$, $\lambda_2 = 0$ である。よって、固有値の符号による安定性の判定や中心多様体定理は使えない。そこでリャプノフ関数の方法を用いる。

(1) $a < c$, $s > 1$ のとき

$$V_1(x, y) = (s-1)x + (c-a)y$$

とおく。 $R = \{0 < x < s, 0 < y < c/a\}$ の範囲で考える。 $a < c$, $s > 1$ であるので

$$V_1(x, y) > 0 \text{ かつ } V_1(x, y) = 0 \Leftrightarrow (x, y) = (0, 0)$$

方程式 (E)₃ の解を $(x(t), y(t))$ とし $V_1(x, y)$ に代入して t で微分すると

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} V_1(x(t), y(t)) &= (s-1) \left\{ (x-s)x^2 - \frac{1}{K_1} x^4 - xy \right\} \\ &+ (c-a) \left\{ (ay-c)y^2 - \frac{a}{K_2} y^4 - bxy \right\} < 0 \end{aligned}$$

符号の判定は R の範囲で考えた。これより原点は R の範囲で局所的漸近安定である。

(2) $a > c$, $s < 1$ のとき

$$V_2(x, y) = (1-s)x + (a-c)y$$

とおく。 R では $\frac{d}{dt} V_2(x(t), y(t)) < 0$ となるので、原点は R で局所的漸近安定である。

(3) $a < c$, $s < 1$ のとき

$$V_3(x, y) = (1-s)x + (c-a)y$$

とおく。 R では $\frac{d}{dt} V_3(x(t), y(t)) < 0$ となるので、原点は R で局所的漸近安定である。

(4) $a > c$, $s > 1$ のとき

$$V_4(x, y) = (s-1)x + (a-c)y$$

とおく。 R では $\frac{d}{dt} V_4(x(t), y(t)) < 0$ となるので、原点は R で局所的漸近安定である。

定理 3.6 の証明

線形化法による。 x 軸上の平衡点は

$$P_{\pm} \left(\frac{K_1 \pm \sqrt{K_1^2 - 4sK_1}}{2}, 0 \right)$$

である (複号同順, 以下同様)。(E)₃ の線形化行列は

$$A_3 = \begin{pmatrix} 3x^2 - \frac{4}{K_1}x^3 - 2sx - y & -x \\ -by & 3ay^2 - \frac{4a}{K_2}y^3 - bx - 2cy \end{pmatrix}$$

である。 A_3 に P_{\pm} の座標を代入して固有値 $\lambda_{1\pm}$, $\lambda_{2\pm}$ を求めると

$$\lambda_{1\pm} = -\frac{D}{2} + \frac{\pm 2s \mp K_1}{2} \sqrt{D}, \quad \lambda_{2\pm} = -\frac{b}{2} (K_1 \pm \sqrt{D})$$

となる。ここで、 $D = K_1^2 - 4sK_1$ と置いた。直ちに $\lambda_{2\pm} < 0$ が分かるので $\lambda_{1\pm}$ の符号を調べればよい。なお、 $\lambda_{1\pm} = 0$ とならないことは係数の仮定から分かる。

(1) P_+ については $\lambda_{1+} = \frac{\sqrt{D}}{2} (-\sqrt{D} + 2s - K_1)$ と書け、 $2s - K_1 < 4s - K_1 < 0$ (定理の仮定より) から $\lambda_{1+} < 0$ が成り立ち、 P_+ が局所的漸近安定であることが示された。

(2) P_- については $\lambda_{1-} = \frac{\sqrt{D}}{2} (-\sqrt{D} + K_1 - 2s)$ と表せるが、 $K_1 - 2s > 0$ となるので \sqrt{D} と絶対値を比較する。 $(K_1 - 2s)^2 = K_1^2 - 4sK_1 + 4s > K_1^2 - 4sK_1 = D$ であるので $\lambda_{1-} > 0$ である。よって、 P_- は不安定である。

定理 3.7 の証明の方針

線形化法による。定理 3.6 の証明で x と y の役割を入れ替えれば同様の方針で示せる。

参考文献

- 1) Albrecht, F., Gatzke, H., Haddad, A. and Wax, N.: The dynamics of two interacting populations, *J. Math. Anal.* **46**, 658-670 (1974).
- 2) Carr, J.: Applications of Centre Manifold Theory, *Applied Mathematical Sciences* **35** (Springer) (1981).
- 3) Cheng, K.S.: Uniqueness of a limit cycle for predator-prey systems, *SIAM J. Math. Anal.* **12**, 541-548 (1981).
- 4) Cheng, K.S., Hsu, S.B. and Lin, S.S.: Some results on global stability of predator-prey system, *J. Math. Biol.* **12**, 115-126 (1981).
- 5) Coddington, E.A. and Levinson, N.: Theory of Ordinary Differential Equations (KRIEGER) (1955).
- 6) ホッフバウアー/シグムント著, 竹内/佐藤/宮崎 訳: 進化ゲームと微分方程式 (現代数学社) (1998).
- 7) ホルスト R. ティーム著, 斉藤保久 訳: 生物集団の数学・上 (日本評論社) (2006).
- 8) Hsu, S.S., Hubbell, S.P. and Waltman, P.: Competing predators, *SIAM J. Appl. Math.* **35**, 617-625 (1978).
- 9) 巖佐 庸: 数理生物学入門 (共立出版) (1990).
- 10) 笠原皓司: 微分方程式の基礎 (朝倉出版) (1982).
- 11) 森田善久: 生物モデルのカオス (朝倉出版) (1996).
- 12) 中島久男: モデル生態系における安定性および周期性, 物性研究, **29**, 245-265, 345-387 (1978).
- 13) Robinson, C. 著, 国府/柴山/岡 訳: 力学系上・下 (シュプリンガー・フェアラーク) (2001).
- 14) 六川咲美: 密度依存・飽和型 捕食者・被食者方程式についての考察 (2005年度日本女子大学理学研究科修士論文).
- 15) 鈴木溶子: Allee 効果を考慮した Lotka-Volterra 競争系方程式 (2006年度日本女子大学理学研究科修士論文).

Predator-prey Equations and Competition Equations with Allee's Effect

Sakimi Rokukawa, Yoko Suzuki and Kazuo Oeda
The Graduate School of Science, Division of Mathematical and
Material Structure Science, Japan Women's University

(Received January 22, 2008)

Abstract: We have proposed a predator-prey equation and a competition equation with Allee's effect. We have studied the properties of their solutions and obtained the result that the stability of the origin changes under the influence of the intensity of Allee's effect.

Key words: Predator-prey equation, Competition equation, Allee's effect

