

## 原 著

ロトカ・ヴォルテラ3種方程式の“断熱近似”による  
2種方程式への還元とその解の考察

本橋 佳奈\*, 依田 慶子\*, 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

(2010年11月20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歴史的にロトカ・ヴォルテラ2種捕食系と2種競争系が有名であるが、他方3種あるいはn種のロトカ・ヴォルテラ方程式の研究も多数行なわれている。ところが、3種以上は2種と比較して計算が複雑となり、多くはコンピュータの援用を必要とする。これに対して本稿では化学反応論で用いられる断熱近似(消去)の手法を3種方程式に適用し近似的な2種方程式を導出し、その2種方程式に対してよく知られた手法を用いて解析を行ない結果を得たのでそれを示す。

**キーワード**：飽和効果, 被食者補完, 共生・競争系, 断熱近似(消去)

## 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ロトカ・ヴォルテラ方程式がよく知られている。2種捕食系および2種競争系は詳しく研究され多くの結果がある。3種あるいはn種ロトカ・ヴォルテラ方程式についても盛んに研究が行なわれているが、3種以上の方程式の解析は2種と比較して計算が複雑となり詳しい結果を得るためにはコンピュータの援用が欠かせない。これに対し、本稿では3種の計算の複雑さを打開する工夫の一つとして、化学反応論で用いられる速度の速い反応過程に対する断熱近似(消去)の手法を適用して3種方程式を近似的な2種方程式に還元し、2種で用いられるよく知られた解析方法を使うことによって近似的2種方程式の解の性質を研究した。3種の解との関係を厳密に考察することは今後の課題である。

\*【付記】本稿は本橋佳奈<sup>6)</sup>(2009年度本研究科修士論文)、依田慶子<sup>7)</sup>(2009年度本研究科修士論文)を断熱近似の観点から指導教授大枝一男が1つの論文として監修したものである。

Contribution No.: MP 10-1

ここで化学反応論で用いられる断熱近似(消去)の例を紹介する。有名なベローゾフ・ジャボチンスキー(BZ)反応のモデル方程式としてつぎのオレゴネータがある：

$$(O) \begin{cases} \dot{x} = s(y - xy + x - qx^2) \\ \dot{y} = s^{-1}(-y - xy + fz) \\ \dot{z} = w(x - z) \end{cases}$$

ただし、 $x, y, z$ は未知関数で、或る化学物質の濃度である。 $s, q, f, w$ は正の定数である。未知関数が濃度を意味するので正值解(0を含む)を考える。

いまもし方程式(O)の $y$ が非常に速い時間スケールで変化する場合( $0 < s \ll 1$ )に $s\dot{y} = 0$ とみなし、 $y$ の値はその瞬間における $x, z$ の値で関係式 $y = \frac{fz}{x+1}$ によって決まると仮定する(Tyson-Fife<sup>5)</sup>)、すなわち断熱近似(消去)を施してよいと考えることにする(蔵本由紀<sup>2)</sup>p.18)。この $y$ と $x, z$ の関係式を用いて(O)の $y$ を消去して2種方程式に還元したのち、スケール変換し、無次元化して得たのがつぎの簡約化オレゴネータである：

$$(RO) \begin{cases} e\dot{x} = x(1-x) - pz \frac{x-q}{x+q} \\ \dot{z} = x-z \end{cases}$$

ただし、 $x, z$ は未知の濃度で $e, p, q$ は正の定数である。

1.2 “断熱近似”による3種方程式から2種方程式への還元

我々は3種飽和型捕食者・被食者補完方程式、および3種共生・競争方程式に対して“断熱近似(消去)”を施すことにより対応する2種方程式を導出し、その解を考察する。

(i) 飽和型捕食者・被食者補完方程式

$$(s.p.p.c.*) \begin{cases} \dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{cx}{ax+1} + z \\ \dot{y} = -dy + y \frac{bx}{ax+1} + axz \\ \eta \dot{z} = (-y + z + axz)z \end{cases}$$

上記の方程式で  $x$  は被食者,  $y$  は捕食者,  $z$  はプランクトンなどの浮遊生物の個体数密度を表す。 $a, b, c, d, r, K$  はいずれも正定数である。被食者  $x$  がプランクトン  $z$  で補完されるとみなし、補完と名付けた。ここで、 $z$  は  $x$  や  $y$  と比べて誕生, 成長, 死亡のライフサイクルのスピードが非常に早いので、断熱近似(消去)が適用できるとする、すなわち、 $z$  はその瞬間における  $x$  と  $y$  の値で以下の式(1)の形に従うと仮定できるとする ( $0 < \eta \ll 1$ ,  $\eta \dot{z} = 0$  とみなし、 $-y + z + axz = 0$  が保たれるとする) :

$$z = \frac{y}{ax+1} \dots\dots\dots (1)$$

今後はこの(1)を(s.p.p.c.\*)に代入した以下の2種方程式(s.p.p.c.)を用いて研究する。

$$(s.p.p.c.) \begin{cases} \dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{cx-1}{ax+1} \\ \dot{y} = y \left(-d + \frac{(a+b)x}{ax+1}\right) \end{cases}$$

ただし、 $x$  は被食者,  $y$  は捕食者, 定数  $a, b, c, d, r, K$  は正の定数である。(s.p.p.c.)の第1式の第1項はロジスティック型, 第1式と第2式の第2項は共に飽和型となっている。未知関数は個体数密度なので正値解(0を含む)を考える。

後出の2節で方程式(s.p.p.c.)を考察し、その結果(平衡点の安定・不安定, 大域的漸近安定, 極限周期軌道)を5つの定理にまとめ、それらの証明の概略を示す。

(ii) 共生・競争方程式

つぎの系で表される3種の個体群ダイナミクスを考える:

$$(c.c.*) \begin{cases} \dot{x} = x(p - ax - by + cz) \\ \eta \dot{y} = y(q + dx - ey - fz) \\ \dot{z} = z(r + \lambda x - \mu y - \nu z) \end{cases}$$

$x, y, z$  は3種の生物の個体数密度を表し,  $a, b, c, d, e, f, \lambda, \mu, \nu$  は正定数で  $p, q, r$  は実定数である。種  $x$  と種  $z$  は共生関係, 種  $y$  と種  $z$  は競争関係にある。また, 種  $x$  にとって種  $y$  は競争相手であり, 種  $y$  からみた種  $x$  は共生相手である。生態系における仮説的な例として, (c.c.\*)に従う3種の生物をそれぞれ, 種  $x$  は大切な苔, 種  $y$  はとても邪魔な苔, 種  $z$  は少し邪魔な苔とする。(c.c.\*)において  $0 < \eta \ll 1$ , すなわちとても邪魔な苔である種  $y$  は成長のスピードが非常に早く,  $\eta \dot{y} = 0$  とみなせると仮定し,

$$y = \frac{1}{e} (q + dx - fy) \dots\dots\dots (2)$$

の関係式が成り立つ(断熱近似)と考える。この(2)を用いて(c.c.\*)の  $y$  を消去すると

$$(c.c.) \begin{cases} \dot{x} = \left\{ p - \frac{bq}{e} - \left(a + \frac{bd}{e}\right)x + \left(c + \frac{bf}{e}\right)z \right\} \\ \dot{z} = \left\{ r - \frac{\mu q}{e} + \left(\lambda - \frac{\mu d}{e}\right)x - \left(\nu - \frac{\mu f}{e}\right)z \right\} \end{cases}$$

が得られる。未知関数は個体数密度なので正値解(0を含む)を考える。

後出の3節で方程式(c.c.)を考察する。(c.c.)は、 $\lambda - \frac{\mu d}{e} > 0$  かつ  $\nu - \frac{\mu f}{e} > 0$  のとき共生系となる。そこで3節ではまず共生系を調べ、そのうえで(c.c.)において大切な苔である種  $x$  が生き残る十分条件に焦点を合わせる。

2. 飽和型捕食者・被食者補完方程式

2.1 得られた結果

$$(s.p.p.c.) \begin{cases} \dot{x} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{cx-1}{ax+1} \\ \dot{y} = y \left(-d + \frac{(a+b)x}{ax+1}\right) \end{cases}$$

における平衡点の安定・不安定性・大域的漸近安定性・極限周期軌道の存在条件について、以下の5つの定理にまとめた。ただし、 $x$  は被食者,  $y$  は捕食者, 定数  $a, b, c, d, r, K$  は正の係数である。(s.p.p.c.)の平衡点は

$$(x, y) = (0, 0), (K, 0), (\bar{x}, \bar{y})$$

$$\left( \text{ただし, } \bar{x} = \frac{d}{a+b-ad}, \bar{y} = r\bar{x} \left( \frac{a\bar{x}+1}{c\bar{x}-1} \right) \left( 1 - \frac{\bar{x}}{K} \right) \right)$$

の3点である。

**定理 2.1**

(s.p.p.c.) において, 原点  $(0, 0)$  は不安定である。

**定理 2.2**

$K < \frac{d}{a+b-ad}$  ならば, 平衡点  $P = (K, 0)$  は局所的漸近安定となる。また,  $a+b-ad < 0$  ならば  $\mathbb{R}_+^2$  に属する (s.p.p.c.) の全ての解軌道は平衡点  $P = (K, 0)$  に収束する。

**定理 2.3**

$K < \bar{x} < \frac{1}{c}$  ならば, 平衡点  $(0, 0)$  は不安定, 平衡点  $(K, 0)$  は局所的漸近安定, 内部平衡点  $F = (\bar{x}, \bar{y})$  は不安定となる。

(条件を満たすパラメータの例:  $r=1, a=1, b=4, c=1/2, d=3, K=1$ )

**定理 2.4**

$\frac{1}{c} < \bar{x} < K < \frac{1}{a} + 2\bar{x}$  ならば, 平衡点  $(0, 0), (K, 0)$  は不安定, 周期解は存在せず, 内部平衡点  $F = (\bar{x}, \bar{y})$  は大域的漸近安定である。

(条件を満たすパラメータの例:  $r=1, a=1, b=4, c=1, d=3, K=2$ , 安定結節点)

(条件を満たすパラメータの例:  $r=1, a=1, b=5, c=2, d=4, K=4$ , 安定渦状点)

**定理 2.5**

$\frac{1}{c} < \bar{x} < \frac{1}{a} + 2\bar{x} < K$  ならば,  $c > c^*$  のときに極限周期軌道が現れる。 $(c^* = \frac{1}{\bar{x}} (\frac{\beta}{a} + 1))$

ただし,  $\alpha = \frac{r\bar{x}}{K(a\bar{x}+1)}(aK - 2a\bar{x} - 1), \beta = \frac{r}{K}(K - \bar{x})$  とする。

(条件を満たすパラメータの例:  $r=1, a=1, b=4, c=6, d=3, K=5$ )

定理を証明するにあたり, 以下の4つの補助定理を証明し, 利用した。

**補助定理 2.1**

(s.p.p.c.) の解は正值性を持つ。

**補助定理 2.2**

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

において (a)~(c) を仮定したとき, (I), (II) が成り立つ。

(a)  $p(x), q(x), g(x)$  は微分可能

(b)  $x > 0$  で  $q'(x) > 0$

(c) 内部平衡点  $F = (\bar{x}, \bar{y})$  が存在する

(I)  $x > 0$  で  $p(\bar{x}) > 0$  のとき, 内部平衡点  $F = (\bar{x}, \bar{y})$

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  $x = \bar{x}$  で負であることである。また, 内部平衡点

$F = (\bar{x}, \bar{y})$  が湧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  $x = \bar{x}$  で正であることである。

(II)  $x > 0$  で  $p(\bar{x}) < 0$  のとき  $F = (\bar{x}, \bar{y})$  は不安定である。

**補助定理 2.3**

$a+b-ad < 0$  のとき, (s.p.p.c.) の解は有界性を持つ。

**補助定理 2.4**

$\frac{1}{c} < \bar{x} < K$  ならば, (s.p.p.c.) の解は有界性を持つ。すなわち, 第1象限のある有界閉集合  $M$  が存在して, 第1象限の任意の初期値  $(x_0, y_0)$  に対して,  $t_1 > 0$  が決まり,  $t \geq t_1$  に対して解は  $M$  にとどまる。

**2.2 証明の概略**

**定理 2.1 の証明**

$$\begin{cases} f_1(x, y) = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{cx - 1}{ax + 1} \\ f_2(x, y) = y \left(-d + \frac{(a+b)x}{ax + 1}\right) \end{cases}$$

とおくと,

$$Df(x, y) = \frac{\partial (f_1, f_2)}{\partial (x, y)} = \begin{pmatrix} r - \frac{2rx}{K} - \frac{(a+c)y}{(ax+1)^2} & -\frac{cx+1}{ax+1} \\ \frac{(a+b)y}{(ax+1)^2} & -d + \frac{(a+b)x}{ax+1} \end{pmatrix} \dots (*)$$

となる。 $(x, y) = (0, 0)$  を代入し, 行列  $Df(0, 0)$  の固有値を求める。

$$0 = |Df(0, 0) - \lambda I| = \begin{vmatrix} r - \lambda & 1 \\ 0 & -d - \lambda \end{vmatrix} = (\lambda - r)(\lambda + d)$$

$r, d$  は共に正の係数なので, 固有値  $\lambda_1 = r > 0$ , 固有値  $\lambda_2 = -d < 0$  となる。よって, 2つの固有値のうち, 符号が1つでも正となるものがあるので, 原点  $(0, 0)$  は不安定である。

**定理 2.2 の証明**

定理 2.1 の証明内の (\*) に  $(x, y) = (K, 0)$  を代入し, 行列  $Df(K, 0)$  の固有値を求める。

$$0 = \begin{vmatrix} -r - \lambda & \frac{-cK+1}{aK+1} \\ 0 & -d + \frac{(a+b)K}{aK+1} - \lambda \end{vmatrix} = (\lambda + r) \left( \lambda + d - \frac{(a+b)K}{aK+1} \right)$$

固有値  $\lambda_1 = -r < 0$  である。

固有値  $\lambda_2 = -d + \frac{(a+b)K}{aK+1} = \frac{-d+K(a+b-ad)}{aK+1}$  を

考える。(分母は正なので分子のみ考える。)

$a+b-ad < 0$  のとき,  $\lambda_2 < 0$

$a+b-ad > 0$  のときは,  $K < \frac{d}{a+b-ad}$  を使うと,

$K(a+b-ad) < d$  となるので,  $\lambda_2 < 0$  である。

よって, 2つの固有値の符号は共に負になるので  $P = (K, 0)$  は局所的に漸近安定である。

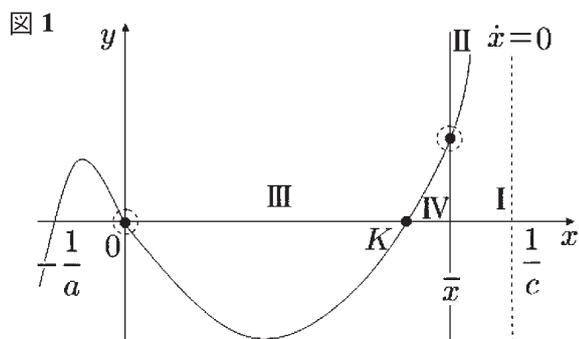
次に,  $a+b-ad < 0$  の場合を考える。

$\mathbb{R}_+^2$  で  $\dot{x} = 0$  となるのは  $y = rx \left( \frac{ax+1}{cx-1} \right) \left( 1 - \frac{x}{K} \right)$  の線上である。また,  $\dot{y} = 0$  となるのは  $a+b-ad > 0$  かつ  $K < \frac{d}{a+b-ad}$  の場合  $x = \bar{x} = \frac{d}{a+b-ad}$  の線上である。

$a+b-ad < 0$  の場合は,  $\mathbb{R}_+^2$  の全ての点で  $\dot{y} < 0$  である。これらを元にして,  $\dot{x}, \dot{y}$  の符号を調べるにより周期解がないことがわかる。また, 補助定理 2.2 から解が有界性を持つことがわかるので, ポアンカレ・ベンディクソンの定理から, 全ての解軌道は  $P = (K, 0)$  に収束する。

### 定理 2.3 の証明

まず, 平衡点の安定性を調べる。



I = { $\dot{x} < 0$  かつ  $\dot{y} > 0$  となる点}

II = { $\dot{x} > 0$  かつ  $\dot{y} > 0$  となる点}

III = { $\dot{x} > 0$  かつ  $\dot{y} < 0$  となる点}

IV = { $\dot{x} < 0$  かつ  $\dot{y} < 0$  となる点}

平衡点  $(0, 0)$  は不安定である。(定理 2.1 で証明済み)

平衡点  $(K, 0)$  は局所的漸近安定である。(定理 2.2 の  $K < d/(a+b-ad)$  の場合)

内部平衡点  $(\bar{x}, \bar{y})$  の安定性を調べる。

条件  $\bar{x} < \frac{1}{c} \Leftrightarrow c\bar{x} - 1 < 0$  より,

$$p(\bar{x}) = \frac{c\bar{x} - 1}{a\bar{x} + 1} < 0$$

となるので, 補助定理 2.2 の (II) の場合に相当する。つまり 2つの固有値の符号は正となるものと負になるものの1つずつ存在することがわかる。ゆえに, 2つの固有値の積が負になるので内部平衡点  $(\bar{x}, \bar{y})$  は不安定(鞍点)である。

ところで, F は安定多様体と不安定多様体をもつ。安定多様体上から出発した解は, F に収束することが一般的に知られている。

次に領域 II 内に初期値を持つ解は有界ではないことを示す。解が有界性を持つと仮定する。解が有界性を持つならば, 領域 II から出発した解軌道は漸近安定な平衡点に収束するか(極限)周期軌道を持つはずである。しかし領域 II 内にある内部平衡点  $(\bar{x}, \bar{y})$  は不安定なので, この  $(\bar{x}, \bar{y})$  に収束することはない。また  $\dot{x}$  と  $\dot{y}$  の符号から, 領域 I, III に入ることもなく領域 II 内にとどまることになる。よって, 領域 II には漸近安定な平衡点も(極限)周期軌道も存在しないので解が有界性を持つことに矛盾する。ゆえに領域 II 内に初期値を持つ解は有界ではない。

以上のことをまとめる。

■ 領域 I 内に初期値を持つとする。領域 I から出発した解は, 領域 II 内に入らなければいずれは平衡点  $(K, 0)$  に収束する。

■ 領域 II 内に初期値を持つとする。領域 II から出発した解は, 発散する。

■ 領域 III 内に初期値を持つとする。領域 III から出発した解は, 領域 IV 内に入ったとしてもいずれは平衡点  $(K, 0)$  に収束する。

■ 領域 IV 内に初期値を持つとする。領域 IV から出発した解は, 領域 IV 内から直接, または領域 III に入りいずれは平衡点  $(K, 0)$  に収束する。

### 定理 2.4 の証明

平衡点の安定性を調べる。

(1) 平衡点  $(0, 0)$  は不安定である。(定理 2.1 で証明済み)

(2) 平衡点  $(K, 0)$  も不安定である。(2つの固有値の積が負になるため不安定である)

(3) 平衡点  $(\bar{x}, \bar{y})$  について考える。まず, 平衡点  $(\bar{x}, \bar{y})$  が沈点であることを証明する。

$$\frac{d}{dx} \left( \frac{\bar{x}g(\bar{x})}{p(\bar{x})} \right) < 0$$

となることを示せばよい。(補助定理 2.2)

$$\begin{aligned} \frac{d}{dx} \left( \frac{xg(x)}{p(x)} \right) &= \frac{d}{dx} \left( \frac{rx \left( 1 - \frac{x}{K} \right)}{\frac{cx-1}{ax+1}} \right) \\ &= \frac{r \left( 1 - \frac{2x}{K} \right) \left( \frac{cx-1}{ax+1} \right) - rx \left( 1 - \frac{x}{K} \right) \left( \frac{a+c}{(ax+1)^2} \right)}{\left( \frac{cx-1}{ax+1} \right)^2} \end{aligned}$$

分母は正なので、分子だけ考える。

$$\begin{aligned} \text{分子} &= \frac{r}{K(ax+1)^2} (-2acx^3 + acKx^2 - 2aKx - cx^2 + 3ax^2 + 2x - K) \\ &= \frac{r}{K(ax+1)^2} \{ (c\bar{x}-1)\bar{x}(aK-2a\bar{x}-1) + (-1-a\bar{x})(K-\bar{x}) \} \quad (x=\bar{x} \text{ を代入}) \end{aligned}$$

条件  $K-\bar{x} > 0$ ,  $\frac{1}{c} < \bar{x}$ ,  $K < \frac{1}{a} + 2\bar{x} \Leftrightarrow aK - 2a\bar{x} - 1 < 0$  より,

$$\frac{d}{dx} \left( \frac{\bar{x}g(\bar{x})}{p(\bar{x})} \right) < 0$$

が成り立つので、平衡点  $(\bar{x}, \bar{y})$  は沈点である。(補助定理 2.2 の (I) の場合)

次に平衡点  $(\bar{x}, \bar{y})$  が大域的漸近安定であることの証明に入る。証明の準備として、ベンディクソン・デュラクの定理を説明する。

#### ベンディクソン・デュラクの定理

単連結領域  $\Omega$  において、 $P, Q$  は  $C^1$  級とする。このとき、

$$\begin{cases} \dot{x} = P(x, y) \\ \dot{y} = Q(x, y) \end{cases}$$

において、

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

が定符号ならば、周期解は存在しない。(B はデュラク関数)

内部平衡点  $F = (\bar{x}, \bar{y})$  が大域的漸近安定であることの証明

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。そのためには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・デュラクの定理を用いて、周期解の非存在を示すためにデュラク関数を  $B(x, y) = \frac{ax+1}{x} y^{\alpha-1}$  とおく。  $\alpha$  の値は後で決める。

(s.p.p.c.) の右辺をそれぞれ  $P, Q$  とすると

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial x} (BP)(x, y) &= \frac{\partial}{\partial x} \left\{ \frac{ax+1}{x} y^{\alpha-1} \left( rx \left( 1 - \frac{x}{K} \right) - y \frac{cx}{ax+1} + \frac{y}{ax+1} \right) \right\} \\ &= y^{\alpha-1} \left( \frac{ar(K-2x)-r}{K} \right) - \frac{1}{x^2} y^{\alpha} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial y} (BQ)(x, y) &= \frac{\partial}{\partial y} \left\{ \frac{ax+1}{x} y^{\alpha-1} \cdot y \left( -d + \frac{(a+b)x}{ax+1} \right) \right\} \\ &= \alpha x^{-1} y^{\alpha-1} \{ (a+b-ad)x - d \} \end{aligned}$$

よって、

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial x} (BP)(x, y) + \frac{\partial}{\partial y} (BQ)(x, y) &= x^{-1} y^{\alpha-1} \\ &\cdot \left[ \left( \frac{ar(K-2x)-r}{K} \right) x + \alpha \{ (a+b-ad)x - d \} \right] \\ &- \frac{1}{x^2} y^{\alpha} \end{aligned}$$

となる。仮定  $K < \frac{1}{a} + 2\bar{x}$  から、 $x = \bar{x}$  で上式は負である。

従って、放物線  $g_1(x) = \{ar(K-2x) - r/K\}x$  が直線  $g_2(x) = \alpha \{ (a+b-ad)x - d \}$  の下に位置するような定数  $\alpha$  を見つけることが出来る。例えば、

$\alpha = \frac{r(4a\bar{x} - aK + 1)}{K(a+b-ad)}$  と選び、上式の [ ] の中を計算すると、

$$\begin{aligned} [ ] &= \left( \frac{ar(K-2x)-r}{K} \right) x + \alpha (a+b-ad)x - \alpha d \\ &= \left( \frac{ar(K-2x)-r}{K} \right) x + \frac{r(4a\bar{x} - aK + 1)}{K(a+b-ad)} \\ &\quad \cdot (a+b-ad)x - \frac{r(4a\bar{x} - aK + 1)}{K(a+b-ad)} d \\ &= -\frac{2ar}{K} (x-\bar{x})^2 - \frac{r\bar{x}(2a\bar{x} - aK + 1)}{K} \\ &< 0 \end{aligned}$$

と書き直せる。ゆえに

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial x} (BP)(x, y) + \frac{\partial}{\partial y} (BQ)(x, y) &= x^{-1} y^{\alpha-1} \\ &\cdot \left\{ -\frac{2ar}{K} (x-\bar{x})^2 - \frac{r\bar{x}(2a\bar{x} - aK + 1)}{K} \right\} \\ &- \frac{1}{x^2} y^{\alpha} < 0 \end{aligned}$$

となるので、仮定  $\frac{1}{c} < \bar{x} < K < \frac{1}{a} + 2\bar{x}$  のとき、周期解は存在しない。

よって、補助定理 2.4 とポアンカレ・ベンディクソンの定理 (文献<sup>4)</sup>, 上巻 p.298) から、F は大域的漸近安定である。

定理 2.5 の証明

$(x, y) = (\bar{x}, \bar{y})$  では,

$$\begin{cases} \bar{x}g(\bar{x}) - \bar{y}p(\bar{x}) = 0 \\ -d + q(\bar{x}) = 0 \end{cases}$$

が成り立つ。これより,

$$\bar{y} = \frac{\bar{x}g(\bar{x})}{p(\bar{x})}$$

また,

$$\lambda_1 + \lambda_2 = -d + q(\bar{x}) + g(\bar{x}) + \bar{x}g'(\bar{x}) - \bar{y}p'(\bar{x}) = g(\bar{x}) + \bar{x}g'(\bar{x}) - \bar{y}p'(\bar{x})$$

$$\lambda_1 \lambda_2 = \bar{y}p(\bar{x})q'(\bar{x}) = \bar{x}g(\bar{x})q'(\bar{x})$$

である。(s.p.p.c) では,

$$g(x) = r\left(1 - \frac{x}{K}\right), g'(x) = -\frac{r}{K}, p(x) = \frac{cx - 1}{ax + 1}$$

$$p'(x) = \frac{a+c}{(ax+1)^2}, q(x) = \frac{(a+b)x}{ax+1}, q'(x) = \frac{a+b}{(ax+1)^2}$$

となるので, これらを  $\lambda_1 + \lambda_2$  と  $\lambda_1 \lambda_2$  に代入し, 整理すると

$$\lambda_1 + \lambda_2 = \frac{r}{K} \left\{ \frac{\bar{x}}{a\bar{x}+1} (aK - 2a\bar{x} - 1) - \frac{1}{c\bar{x}-1} (K - \bar{x}) \right\}$$

$$\lambda_1 \lambda_2 = \bar{x}r \left(1 - \frac{\bar{x}}{K}\right) \frac{a+b}{(a\bar{x}+1)^2} > 0 \quad (K - \bar{x} > 0 \text{ より})$$

ここで

$$\alpha = \frac{r\bar{x}}{K(a\bar{x}+1)} (aK - 2a\bar{x} - 1), \beta = \frac{r}{K} (K - \bar{x}),$$

$$\gamma = r\bar{x} \left(1 - \frac{\bar{x}}{K}\right) \frac{a+b}{(a\bar{x}+1)^2}, w = c\bar{x} - 1$$

とおく。  $\frac{1}{c} < \bar{x}$  より  $w > 0$ , さらに  $\alpha > 0, \beta > 0, \gamma > 0$  である。また,

$$E = \lambda_1 + \lambda_2 = \alpha - \frac{\beta}{w}, \text{ 固有方程式の判別式は}$$

$$D = \left(\alpha - \frac{\beta}{w}\right)^2 - 4\gamma \text{ である。このとき}$$

$$\blacksquare E > 0 \Leftrightarrow w > \frac{\beta}{\alpha}, D > 0 \Leftrightarrow \left(\alpha - \frac{\beta}{w}\right)^2 > 4\gamma \Leftrightarrow \alpha + 2\sqrt{\gamma} < \frac{\beta}{w} \text{ または } \frac{\beta}{w} < \alpha - 2\sqrt{\gamma}$$

$$\blacksquare E < 0 \Leftrightarrow w < \frac{\beta}{\alpha}, D > 0 \Leftrightarrow \left(\alpha - \frac{\beta}{w}\right)^2 < 4\gamma \Leftrightarrow \alpha - 2\sqrt{\gamma} < \frac{\beta}{w} < \alpha + 2\sqrt{\gamma}$$

したがって

■  $\alpha - 2\sqrt{\gamma} > 0$  のとき

$$D > 0 \Leftrightarrow 0 < w < \frac{\beta}{\alpha + 2\sqrt{\gamma}} \text{ または } \frac{\beta}{\alpha - 2\sqrt{\gamma}}$$

$$D < 0 \Leftrightarrow \frac{\beta}{\alpha + 2\sqrt{\gamma}} < w < \frac{\beta}{\alpha - 2\sqrt{\gamma}}$$

■  $\alpha - 2\sqrt{\gamma} \leq 0$  のとき

$$D > 0 \Leftrightarrow 0 < w < \frac{\beta}{\alpha + 2\sqrt{\gamma}}$$

$$D < 0 \Leftrightarrow \frac{\beta}{\alpha + 2\sqrt{\gamma}} < w$$

よって,  $w^* = \frac{\beta}{\alpha}$  のとき, 実部が 0 になるので純虚数になる。

以上のことをまとめる。ただし,  $c^* = \frac{1}{\bar{x}} (w^* + 1)$  であることに注意する。

■  $\alpha - 2\sqrt{\gamma} > 0$  のとき

$c = c^*$  で  $\lambda$  は純虚数になる。

ホップの分岐 (文献<sup>3)</sup>, 命題 3.3) より,  $c > c^*$  のときに極限周期軌道が現れる。

$\frac{1}{\bar{x}} < c < c^*$  では内部平衡点 F は漸近安定となる。

■  $\alpha - 2\sqrt{\gamma} \leq 0$  のとき

$c = c^*$  で  $\lambda$  は純虚数になる。

ホップの分岐 (文献<sup>3)</sup>, 命題 3.3) より,  $c > c^*$  のときに極限周期軌道が現れる。

$\frac{1}{\bar{x}} < c < c^*$  では内部平衡点 F は漸近安定となる。

### 2.3 まとめ・今後の課題

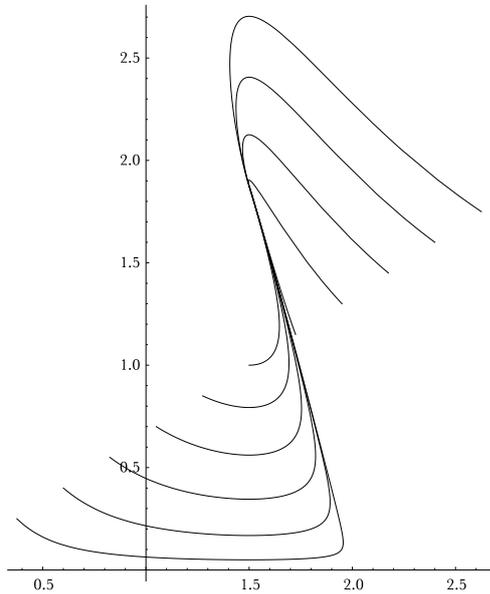
本研究では, ある条件の下での平衡点の安定・不安定性, 局所的漸近安定性, 大域的漸近安定性を証明することができた。もう一つの目標であった, Mathematica を用いた数値シミュレーションを行い, 解の挙動を目に見える形で表すことも実行することができた。特に, シミュレーション結果の例からは, 同じ定理 2.4 を満たす解でも, F が結節点と渦状点となる 2 種類の軌道が存在することを示すことができた。

また, 生態学分野で大きな意味を持つ (極限) 周期軌道の存在も示すことができた。しかし, 定理 2.5 ( $\frac{1}{\bar{x}} < c < c^*$  の場合) の F の漸近安定性が, 大域的なものであるのか, 局所的なものであるのかを判別することができなかった。今後は, ベンディクソン・デュラクの定理の適用だけでなく, リャプノフ関数も用いることでこの解明にあたりたいと考えている。

最後に, (s.p.p.c) の第 1 式第 2 項分子の 1 を  $\varepsilon$  とおき, この  $\varepsilon$  を動かした ( $\varepsilon \rightarrow 0$ ) ときの解の挙動の変化が大変興味深いので, これについても詳しく調べたいと考えている。

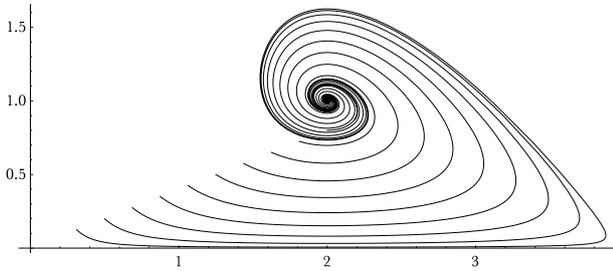
2.4 (s.p.p.c.) のシミュレーション例  
(横軸は  $x$ , 縦軸は  $y$ )

図 2



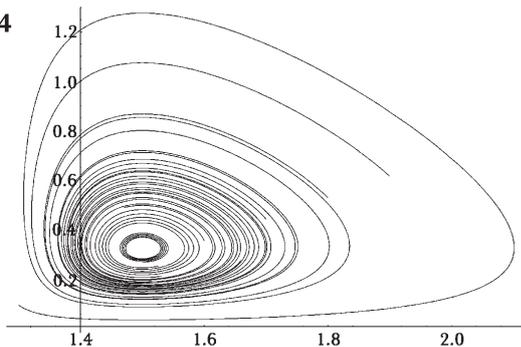
(1) 定理 2.4 の条件を満たすパラメータ  $r=1, a=1, b=4, c=1, d=3, K=2$  を代入した (s.p.p.c.) の解軌道を示した。大域的漸近安定な内部平衡点  $F = \left(\frac{3}{2}, \frac{15}{8}\right)$  に収束していることがわかる。

図 3



(2) 定理 2.4 の条件を満たすパラメータ  $r=1, a=1, b=5, c=2, d=4, K=4$  を代入した (s.p.p.c.) の解軌道を示した。大域的漸近安定な内部平衡点  $F = (2, 1)$  に収束していることがわかる。

図 4



(3) 定理 2.5 の条件を満たすパラメータ  $r=1, a=1, b=4, c=6, d=3, K=5$  を代入した (s.p.p.c.) の解軌道を示した。内側から外側へ向かう軌道と外側から内側へ向かう軌道が存在しており、いずれはある極限周期軌道に収束する。湧点  $F = \left(\frac{3}{2}, \frac{21}{64}\right)$  が中心にある。

3. 共生・競争方程式

3.1 共生系の結果

共生・競争方程式を扱う前に共生系について述べる。

$$\begin{cases} \frac{dx_1(t)}{dt} = (r_1 - a_{11}x_1 + a_{12}x_2)x_1 \\ \frac{dx_2(t)}{dt} = (r_2 + a_{21}x_1 - a_{22}x_2)x_2 \end{cases} \quad (1)$$

$r_1, r_2$ : 実定数  $a_{11}, a_{12}, a_{21}, a_{22}$ : 正の定数

共生系 (1) の平衡点

$$O(0, 0), P\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right), Q\left(0, \frac{r_2}{a_{22}}\right),$$

$$F\left(\frac{r_1 a_{22} + r_2 a_{12}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}}, \frac{r_1 a_{21} + r_2 a_{11}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}}\right)$$

の安定性について、次の定理を得た。

ただし、 $\overline{\mathbb{R}}_+^2 = \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}^2; x_1 \geq 0, x_2 \geq 0\}$ ,  $\Delta = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$ ,  $\delta_1 = r_1 a_{22} + r_2 a_{12}$ ,  $\delta_2 = r_1 a_{21} + r_2 a_{11}$  とする。

定理 3.0 共生系の解は正値性をもつ。

定理 3.1 共生系において  $\Delta > 0$  のとき次が成り立つ。

- (i) 平衡点  $O$  はパラメータの値に関わらず  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し、 $r_1 < 0$  かつ  $r_2 < 0$  のとき大域的漸近安定、それ以外るとき不安定である。
- (ii) 平衡点  $P$  は  $r_1 > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し、 $\delta_2 < 0$  のとき大域的漸近安定、 $\delta_2 > 0$  のとき不安定である。
- (iii) 平衡点  $Q$  は  $r_2 > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し、 $\delta_1 < 0$  のとき大域的漸近安定、 $\delta_1 > 0$  のとき不安定である。
- (iv) 平衡点  $F$  は  $\delta_1 > 0$  かつ  $\delta_2 > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し、全て大域的漸近安定である。

定理 3.2 共生系において  $\Delta < 0$  のとき次が成り立つ。

- (i) 平衡点  $O$  はパラメータの値に関わらず  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し、 $r_1 < 0$  かつ  $r_2 < 0$  のとき局所漸近安定、それ以外るとき不安定である。
- (ii) 平衡点  $P$  は  $r_1 > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し、 $\delta_2 < 0$  のとき局所漸近安定、 $\delta_2 > 0$  のとき不安定である。
- (iii) 平衡点  $Q$  は  $r_2 > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し、 $\delta_1 < 0$  のとき局所漸近安定、 $\delta_1 > 0$  のとき不安定である。
- (iv) 平衡点  $F$  は  $\delta_1 < 0$  かつ  $\delta_2 < 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し、全て不安定である。

得られた結果を  $r_1, r_2, \delta_1, \delta_2$  の符号に注目してまとめると下表の通りになる。表中、×の箇所のような条件は存在しない。筆記体 (O, P, Q, F) で記された平衡点は大域的漸近安定であることを表す。

表1.  $\Delta > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在する平衡点

|                    | $\delta_1 > 0, \delta_2 > 0$ | $\delta_1 > 0, \delta_2 < 0$ | $\delta_1 < 0, \delta_2 > 0$ | $\delta_1 < 0, \delta_2 < 0$ |
|--------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| $r_1 > 0, r_2 > 0$ | O, P, Q, F                   | ×                            | ×                            | ×                            |
| $r_1 > 0, r_2 < 0$ | O, P, F                      | O, P                         | ×                            | O, P                         |
| $r_1 < 0, r_2 > 0$ | O, Q, F                      | ×                            | O, Q                         | O, Q                         |
| $r_1 < 0, r_2 < 0$ | ×                            | ×                            | ×                            | O                            |

表2.  $\Delta < 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在する平衡点

|                    | $\delta_1 > 0, \delta_2 > 0$ | $\delta_1 > 0, \delta_2 < 0$ | $\delta_1 < 0, \delta_2 > 0$ | $\delta_1 < 0, \delta_2 < 0$ |
|--------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| $r_1 > 0, r_2 > 0$ | O, P, Q                      | ×                            | ×                            | ×                            |
| $r_1 > 0, r_2 < 0$ | O, P                         | ×                            | O, P                         | O, P, F                      |
| $r_1 < 0, r_2 > 0$ | O, Q                         | O, Q                         | ×                            | O, Q, F                      |
| $r_1 < 0, r_2 < 0$ | ×                            | ×                            | ×                            | O, F                         |

### 3.2 共生系の証明の概略

平衡点の局所的な漸近安定性・不安定性

共生系 (1) の  $\overline{\mathbb{R}}_+^2 = \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}^2; x_1 \geq 0, x_2 \geq 0\}$  の内部における平衡点を調べる。連立方程式

$$\begin{cases} r_1 x_1 - a_{11} x_1^2 + a_{12} x_1 x_2 = 0 \\ r_2 x_2 + a_{21} x_1 x_2 - a_{22} x_2^2 = 0 \end{cases}$$

を解くと、まず  $(x_1, x_2) = (0, 0)$  を得る。また、 $r_1 > 0$  のときに  $(\frac{r_1}{a_{11}}, 0)$ 、 $r_2 > 0$  のときに  $(0, \frac{r_2}{a_{22}})$  が得られる。さらに  $\Delta = a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}$ 、 $\delta_1 = r_1 a_{22} + r_2 a_{12}$ 、 $\delta_2 = r_1 a_{21} + r_2 a_{11}$  とすると「 $\Delta > 0$  かつ  $\delta_1 > 0$  かつ  $\delta_2 > 0$ 」または「 $\Delta < 0$  かつ  $\delta_1 < 0$  かつ  $\delta_2 < 0$ 」のとき、もうひとつの平衡点

$$\left( \frac{r_1 a_{22} + r_2 a_{12}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}}, \frac{r_1 a_{21} + r_2 a_{11}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}} \right)$$

が得られる。

平衡点

$$O(0, 0), P\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0\right), Q\left(0, \frac{r_2}{a_{22}}\right),$$

$$F\left(\frac{r_1 a_{22} + r_2 a_{12}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}}, \frac{r_1 a_{21} + r_2 a_{11}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}}\right)$$

をそれぞれ  $e_{00}, e_{+0}, e_{0+}, e_{++}$  で表し、これらの平衡点について、局所的な漸近安定性・不安定性を調べる。

$$\begin{cases} f_1 = r_1 x_1 - a_{11} x_1^2 + a_{12} x_1 x_2 \\ f_2 = r_2 x_2 + a_{21} x_1 x_2 - a_{22} x_2^2 \end{cases}$$

とすると、系 (1) の  $x$  における線形項は

$$\begin{aligned} Df(x) &= \frac{\partial (f_1, f_2)}{\partial (x_1, x_2)} \\ &= \begin{pmatrix} r_1 - 2a_{11}x_1 + a_{12}x_2 & a_{12}x_1 \\ a_{21}x_2 & r_2 + a_{21}x_1 - 2a_{22}x_2 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

となる。これを用いて解析する。容易に、平衡点 O は  $r_1 < 0$  かつ  $r_2 < 0$  のとき漸近安定、それ以外のとき不安定である。

$Df(e_{+0})$  の固有値は  $\lambda = -r_1, \frac{r_1 a_{21} + r_2 a_{11}}{a_{11}}$ 。平衡点 P が  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  の内部に存在するとき  $r_1 > 0$  であるから、 $-r_1 < 0$ 。よって、平衡点 P は  $r_1 a_{21} + r_2 a_{11} < 0$  のとき漸近安定、 $r_1 a_{21} + r_2 a_{11} > 0$  のとき不安定である。

$Df(e_{0+})$  の固有値は  $\lambda = -r_2, \frac{r_1 a_{22} + r_2 a_{12}}{a_{22}}$ 。平衡点 Q が  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  の内部に存在するとき  $r_2 > 0$  であるから、 $-r_2 < 0$ 。よって、平衡点 Q は  $r_1 a_{22} + r_2 a_{12} < 0$  のとき漸近安定、 $r_1 a_{22} + r_2 a_{12} > 0$  のとき不安定である。

さらに、平衡点

$$\begin{aligned} x = e_{++} &= \left( \frac{r_1 a_{22} + r_2 a_{12}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}}, \frac{r_1 a_{21} + r_2 a_{11}}{a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}} \right) \\ &= (x_1^*, x_2^*) \end{aligned}$$

に対して定義される行列  $Df(e_{++})$  は

$$Df(e_{++}) = \begin{pmatrix} r_1 - 2a_{11}x_1^* + a_{12}x_2^* & a_{12}x_1^* \\ a_{21}x_2^* & r_2 + a_{21}x_1^* - 2a_{22}x_2^* \end{pmatrix}$$

となる。固有値を  $\lambda = \lambda_1, \lambda_2$  とし、解と係数の関係から固有値の符号を判定する。

$r_1 - a_{11}x_1^* + a_{12}x_2^* = 0, r_2 + a_{21}x_1^* - a_{22}x_2^* = 0$  に注意すると

$$0 = \lambda^2 - \{(r_1 - 2a_{11}x_1^* + a_{12}x_2^*) + (r_2 + a_{21}x_1^* - 2a_{22}x_2^*)\} \lambda + (r_1 - 2a_{11}x_1^* + a_{12}x_2^*)(r_2 + a_{21}x_1^* - 2a_{22}x_2^*) - a_{12}a_{21}x_1^*x_2^* \\ = \lambda^2 - (-a_{11}x_1^* - a_{22}x_2^*) \lambda + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})x_1^*x_2^*$$

よって,

$$\lambda_1 + \lambda_2 = -a_{11}x_1^* - a_{22}x_2^* \\ \lambda_1 \lambda_2 = (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})x_1^*x_2^*$$

以上より,  $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$  のとき  $\lambda_1 < 0$  かつ  $\lambda_2 < 0$ ,  $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} < 0$  のとき  $\lambda_1$  と  $\lambda_2$  は異符号となる。

よって, 平衡点  $F$  は  $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$  のとき漸近安定,  $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} < 0$  のとき不安定である。

### 平衡点 $F$ の大域的漸近安定性

平衡点  $F(x_1^*, x_2^*)$  の大域的な漸近安定性を調べる。

リャプノフ関数

$$V_4(x) := a_{11}a_{21}(x_1 - x_1^*)^2 + a_{12}a_{22}(x_2 - x_2^*)^2 \\ - 2a_{12}a_{21}(x_1 - x_1^*)(x_2 - x_2^*)$$

を導入する。 $V_4(x)$  は内積  $\langle, \rangle$  を用いて

$$V_4(x) = \langle B(x - e_{++}), x - e_{++} \rangle, \quad B := \begin{pmatrix} a_{11}a_{21} & -a_{12}a_{21} \\ -a_{12}a_{21} & a_{12}a_{22} \end{pmatrix}$$

平衡点  $F$  が局所漸近安定となる条件  $a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$  より  $B$  は正値対称行列, すなわち,

$$\langle By, y \rangle \geq 0, \quad y \in \mathbb{R}_+^2 \text{ かつ } \langle By, y \rangle = 0 \Leftrightarrow y = 0.$$

よって,  $V_4(x)$  は正定値, すなわち,

$$V_4(x) \geq 0 \text{ かつ } V_4(x) = 0 \Leftrightarrow x = e_{++}. \quad (2)$$

任意の解  $x(t) = (x_1, x_2)$  を  $V_4(x)$  に代入して微分すると,

$$\frac{d}{dt} V_4(x(t)) = 2a_{11}a_{21}(x_1 - x_1^*)\dot{x}_1 + 2a_{12}a_{22}(x_2 - x_2^*)\dot{x}_2 \\ - 2a_{12}a_{21}(x_2 - x_2^*)\dot{x}_1 - 2a_{12}a_{21}(x_1 - x_1^*)\dot{x}_2 \\ = -2a_{21}\{a_{11}(x_1 - x_1^*) - a_{12}(x_2 - x_2^*)\}^2 x_1 \\ - 2a_{12}\{a_{21}(x_1 - x_1^*) - a_{22}(x_2 - x_2^*)\}^2 x_2 \quad (3)$$

これから平衡点  $x = e_{00}, e_{++}$  以外の点では,

$$\frac{d}{dt} V_4(x(t)) < 0.$$

ところで,

(i)  $r_1 > 0, r_2 > 0$  のとき

$$e_{00} \in \{x \in \mathbb{R}_+^2; r_1 - a_{11}x_1 + a_{12}x_2 > 0, r_2 + a_{21}x_1 - a_{22}x_2 > 0\} \text{ であるが, } x \in \mathbb{R}_+^2, r_1 - a_{11}x_1 + a_{12}x_2 > 0, r_2 + a_{21}x_1 - a_{22}x_2 > 0 \text{ なら}$$

$$\dot{x}_1 = x_1(r_1 - a_{11}x_1 + a_{12}x_2) > 0,$$

$$\dot{x}_2 = x_2(r_2 + a_{21}x_1 - a_{22}x_2) > 0.$$

(ii)  $r_1 > 0, r_2 < 0$  のとき

$$e_{00} \in \{x \in \mathbb{R}_+^2; r_1 - a_{11}x_1 + a_{12}x_2 > 0, r_2 + a_{21}x_1 - a_{22}x_2 < 0\} \text{ であるが, } x \in \mathbb{R}_+^2, r_1 - a_{11}x_1 + a_{12}x_2$$

$> 0$  なら

$$\dot{x}_1 = x_1(r_1 - a_{11}x_1 + a_{12}x_2) > 0.$$

(iii)  $r_1 < 0, r_2 > 0$  のとき

$$e_{00} \in \{x \in \mathbb{R}_+^2; r_1 - a_{11}x_1 + a_{12}x_2 < 0, r_2 + a_{21}x_1 - a_{22}x_2 > 0\} \text{ であるが, } x \in \mathbb{R}_+^2, r_2 + a_{21}x_1 - a_{22}x_2 > 0 \text{ なら}$$

$$\dot{x}_2 = x_2(r_2 + a_{21}x_1 - a_{22}x_2) > 0.$$

こうして,  $x$  は  $e_{00}$  に近づくことはありえない。このことから,  $\lim_{t \rightarrow \infty} V_4(x) = 0$  が次のように示せる。式 (3) より,  $V_4(x)$  は  $t$  について単調減少で  $V_4(x) \geq 0$  だから,  $\inf_{t > 0} V_4(x) = \delta_4$  なる  $\delta_4 \geq 0$  が存在する。

もし,  $\delta_4 > 0$  なら,

$$\|x(t) - e_{++}\| \geq \varepsilon_4, \quad t \geq 0$$

を満たすある  $\varepsilon_4 > 0$  が存在する。十分時間がたてば, 上でみたように,  $x(t)$  はもうひとつの平衡点  $e_{00}$  からも,  $\varepsilon_4$  以上距離が離れているとしてよい。(必要なら,  $\varepsilon_4$  を小さく取り直せばよい。) 式 (3) の右辺の式は連続で平衡点以外で 0 にならないから, ある時刻以降,

$$\|x(t) - e_{00}\|, \|x(t) - e_{++}\| \geq \varepsilon_4.$$

よって,

$$\frac{dV_4}{dt}(x) \leq -\eta_4$$

なる  $\eta_4 = \eta_4(\varepsilon_4) > 0$  が存在する。これは,  $\inf_{t > 0} V(x) \geq \delta_4$  に矛盾。ゆえに,  $\delta_4 = 0$ 。こうして,  $\lim_{t \rightarrow \infty} V_4(x) = 0$ 。 $V_4(x)$  が  $x$  について連続なことから, 式 (2) より,  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = e_{++}$ 。

他の平衡点  $O, P, Q$  の大域的漸近安定性についても, それぞれ, 次のリャプノフ関数を用いて示すことができる。

《平衡点  $O$  に関するリャプノフ関数》

$$V_1(x) := a_{11}a_{21}x_1^2 + a_{12}a_{22}x_2^2 - 2a_{12}a_{21}x_1x_2 \\ - 2r_1a_{21}x_1 - 2r_2a_{12}x_2$$

《平衡点  $P$  に関するリャプノフ関数》

$$V_2(x) := \frac{a_{21}}{a_{11}}(a_{11}x_1 - r_1)^2 + a_{12}a_{22}x_2^2 \\ - 2a_{12}a_{21}x_1x_2 - 2r_2a_{12}x_2$$

《平衡点  $Q$  に関するリャプノフ関数》

$$V_3(x) := \frac{a_{12}}{a_{22}}(a_{22}x_2 - r_2)^2 + a_{11}a_{21}x_1^2 \\ - 2a_{12}a_{21}x_1x_2 - 2r_1a_{21}x_1$$

### 3.3 共生・競争方程式への応用

#### 3種の個体群ダイナミクス

序論の方程式 (c.c.\*), (c.c.) を再掲する。

$$(c.c.*) \quad \begin{cases} \dot{x} = x(p - ax - by + cz) \\ \eta \dot{y} = y(q + dx - ey - fz) \\ \dot{z} = z(r + \lambda x - \mu y - \nu z) \end{cases}$$

ここで,  $a, b, c, d, e, f, \lambda, \mu, \nu$  は正定数,  $p, q, r$  は実定数,  $0 < \eta \leq 1$  である。

種  $x$  と種  $z$  は共生関係, 種  $y$  と種  $z$  は競争関係にある。また, 種  $x$  にとって種  $y$  は競争相手であり, 種  $y$  からみた種  $x$  は共生相手である。

断熱近似により,  $y = \frac{1}{e}(q + dx - fz)$  と仮定すると

$$(c.c.) \quad \begin{cases} \dot{x} = x \left\{ p - \frac{bq}{e} - \left( a + \frac{bd}{e} \right) x + \left( c + \frac{bf}{e} \right) z \right\} \\ \dot{z} = z \left\{ r - \frac{\mu q}{e} + \left( \lambda - \frac{\mu d}{e} \right) x - \left( \nu - \frac{\mu f}{e} \right) z \right\} \end{cases}$$

を得る。さらに系 (c.c.) において,

$$p - \frac{bq}{e} = \rho, \quad a + \frac{bd}{e} = \alpha, \quad c + \frac{bf}{e} = \beta \\ r - \frac{\mu q}{e} = \sigma, \quad \lambda - \frac{\mu d}{e} = \gamma, \quad \nu - \frac{\mu f}{e} = \delta$$

とおくことで, 次を得る。

$$\begin{cases} \dot{x} = x(\rho - \alpha x + \beta z) \\ \dot{z} = z(\sigma + \gamma x - \delta z) \end{cases} \quad (4)$$

系 (4) について,  $\overline{\mathbb{R}}_+^2 = \{(x, z) \in \mathbb{R}^2; x \geq 0, z \geq 0\}$  に存在する平衡点は

$$O(0, 0), \quad P\left(\frac{\rho}{\alpha}, 0\right), \quad Q\left(0, \frac{\sigma}{\delta}\right), \quad F\left(\frac{\rho\delta + \sigma\beta}{\alpha\delta - \beta\gamma}, \frac{\rho\gamma + \sigma\alpha}{\alpha\delta - \beta\gamma}\right)$$

の4つである。ただし,  $P$  が存在するとき  $\rho > 0$ ,  $Q$  が存在するとき  $\sigma > 0$ ,  $F$  が存在するとき「 $\alpha\delta - \beta\gamma > 0$  かつ  $\rho\delta + \sigma\beta > 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha > 0$ 」または「 $\alpha\delta - \beta\gamma < 0$  かつ  $\rho\delta + \sigma\beta < 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$ 」である。

#### 共生系に帰着できる場合

$\alpha > 0, \beta > 0$  であるから,  $\delta > 0$  かつ  $\gamma > 0$  のときは共生系の定理を適用できる。よって, 系 (4) について  $\delta > 0$  かつ  $\gamma > 0$  のとき, 次が成り立つ。

**定理 3.3** 系 (4) において  $\delta > 0$  かつ  $\gamma > 0$  かつ  $\alpha\delta - \beta\gamma > 0$  のとき, 次が成り立つ。

(i) 平衡点  $O$  はパラメータの値に関わらず  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し,  $\rho < 0$  かつ  $\sigma < 0$  のとき大域的漸近安定, それ以

外のとき不安定である。

(ii) 平衡点  $P$  は  $\rho > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し,  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$  のとき大域的漸近安定,  $\rho\gamma + \sigma\alpha > 0$  のとき不安定である。

(iii) 平衡点  $Q$  は  $\sigma > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し,  $\rho\delta + \sigma\beta < 0$  のとき大域的漸近安定,  $\rho\delta + \sigma\beta > 0$  のとき不安定である。

(iv) 平衡点  $F$  は  $\rho\delta + \sigma\beta > 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し, 全て大域的漸近安定である。

**定理 3.4** 系 (4) において  $\delta > 0$  かつ  $\gamma > 0$  かつ  $\alpha\delta - \beta\gamma < 0$  のとき, 次が成り立つ。

(i) 平衡点  $O$  はパラメータの値に関わらず  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し,  $\rho < 0$  かつ  $\sigma < 0$  のとき局所漸近安定, それ以外のとき不安定である。

(ii) 平衡点  $P$  は  $\rho > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し,  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$  のとき局所漸近安定,  $\rho\gamma + \sigma\alpha > 0$  のとき不安定である。

(iii) 平衡点  $Q$  は  $\sigma > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し,  $\rho\delta + \sigma\beta < 0$  のとき局所漸近安定,  $\rho\delta + \sigma\beta > 0$  のとき不安定である。

(iv) 平衡点  $F$  は  $\rho\delta + \sigma\beta < 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し, 全て不安定である。

#### 共生系に帰着できない場合

$\delta > 0$  かつ  $\gamma > 0$  以外のときはそれぞれの平衡点における固有値の符号の場合わけが複雑である。平衡点の局所的安定性についてまとめる。

##### ■平衡点 $O$ について

$\rho < 0$  かつ  $\sigma < 0$  のとき局所漸近安定, それ以外のとき不安定である。

##### ■平衡点 $P$ について

$\rho > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し,  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$  のとき局所漸近安定,  $\rho\gamma + \sigma\alpha > 0$  のとき不安定である。

##### ■平衡点 $Q$ について

$\sigma > 0$  のとき  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在し,  $\rho\delta + \sigma\beta < 0$  のとき局所漸近安定,  $\rho\delta + \sigma\beta > 0$  のとき不安定である。

##### ■平衡点 $F$ について

$\gamma > 0$  かつ  $\delta < 0$  のとき,  $\alpha\delta - \beta\gamma$  の符号は常に負であるから不安定である。

$\gamma < 0, \delta > 0$  のとき  $\alpha\delta - \beta\gamma$  の符号は常に正であるから,  $-\alpha x^* - \delta z^* < 0$  のとき局所漸近安定,  $-\alpha x^* - \delta z^* > 0$  のとき不安定である。

$\gamma < 0, \delta < 0$  のとき,  $\alpha\delta - \beta\gamma > 0$  かつ  $-\alpha x^* - \delta z^* < 0$  のとき局所漸近安定,  $\alpha\delta - \beta\gamma < 0$  のとき不安定である。

ただし、平衡点  $F$  が  $\overline{\mathbb{R}}_+^2$  に存在するとき、「 $\alpha\delta - \beta\gamma > 0$  かつ  $\rho\delta + \sigma\beta > 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha > 0$ 」または「 $\alpha\delta - \beta\gamma < 0$  かつ  $\rho\delta + \sigma\beta < 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$ 」である。

### 3.4 共生・競争方程式の仮説的な例についての考察

生態系における仮説的な例として、3種の生物、すなわち、種  $x$  : 大事な苔、種  $y$  : とても邪魔な苔、種  $z$  : 少し邪魔な苔が、系 (c.c.\*) のような共生・競争増殖ダイナミクスに従うとする。このとき (c.c.\*) を変換した系 (4) において大事な苔である種  $x$  が生き残るための十分条件を考える。

種  $x$  が生き残るためには、平衡点  $P$  または  $F$  が漸近安定であればよい。

$\gamma > 0$  かつ  $\delta > 0$  の場合:

- $\alpha\delta - \beta\gamma > 0$ : 「 $\rho > 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$ 」のとき平衡点  $P$  が大域的漸近安定となる。  
「 $\rho\gamma + \sigma\alpha > 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$ 」のとき平衡点  $F$  が大域的漸近安定となる。

- $\alpha\delta - \beta\gamma < 0$ : 「 $\rho > 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$ 」のとき平衡点  $P$  が局所漸近安定となる。

$\gamma < 0$  または  $\delta < 0$  のとき、平衡点における線形項の固有値の符号から、局所的な安定性を調べる。

$\gamma > 0$  かつ  $\delta < 0$  の場合:

「 $\rho > 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$ 」のとき平衡点  $P$  が漸近安定となる。

$\gamma < 0$  かつ  $\delta > 0$  の場合:

「 $\rho > 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$ 」のとき平衡点  $P$  が漸近安定となる。

「 $-\alpha x^* - \delta z^* < 0$ 」のとき平衡点  $F$  が漸近安定となる。

$\gamma < 0$  かつ  $\delta < 0$  の場合:

「 $\rho > 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha < 0$ 」のとき平衡点  $P$  が漸近安定となる。

「 $\rho\delta + \sigma\beta > 0$  かつ  $\rho\gamma + \sigma\alpha > 0$ 」のとき平衡点  $F$  が漸近安定となる。

すなわち、もし、系 (c.c.\*) で  $z = 0$  とすると  $x, y$  だけの第1式と第2式が得られるが、その平衡点の一つである  $E = \left(0, \frac{q}{e}\right)$  について線形化行列の固有値を求めると  $-q, p - \frac{bq}{e}$  になる。ここでもし、 $p - \frac{bq}{e}$  が負ならば  $E$  は漸近安定になる。つまり、大切な苔  $x$  は絶滅する。しかし、もし系 (c.c.\*) において、 $z \neq 0$  のときを考えれば、系 (4) を導いて、系 (4) でたとえ  $p - \frac{bq}{e} = \rho$  が負であっても系 (4) における平衡点  $F$  が漸近安定になる場合があり (共生系でもそれ以外でも有り得る)、大切な苔  $x$  が生き残る場合が出てくる。このように解釈す

れば  $z$  を入れて3種で研究する意味が出てくると考えられる。

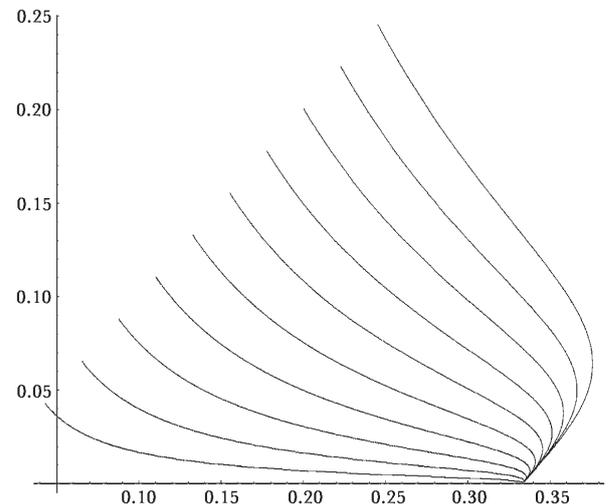
### 3.5 まとめ・今後の課題

2種共生方程式の解の性質を定理としてまとめ、共生・競争方程式に応用した。3種共生・競争方程式の解の性質を更に詳しく考察することが今後の課題である。

### 3.6 共生系のシミュレーション例

$\Delta > 0, \delta_1 > 0, \delta_2 < 0$  を満たすパラメータ  $r_1 = 1, r_2 = -1, a_{11} = 3, a_{12} = 2, a_{21} = 2, a_{22} = 3$  を代入した共生系 (1) の解軌道を示した。大域的漸近安定な平衡点  $P\left(\frac{1}{3}, 0\right)$  に収束している。但し、横軸は  $x$ , 縦軸は  $y$ 。

図 5



### 参考文献

- 1) J. Hofbauer and K. Sigmund: 進化ゲームと微分方程式 (竹内, 佐藤, 宮崎 訳). 現代数学社 (2001).
- 2) 蔵本由紀 編: 非線形・非平衡現象の数理 1 リズム現象の世界. 東京大学出版会 (2005).
- 3) 森田善久: 生物モデルのカオス. 朝倉書店 (1996).
- 4) C. Robinson: カ学系 上・下 (國府, 柴山, 岡 訳). シュプリンガー・フェアラーク (2001).
- 5) J.J. Tyson and P.C. Fife: Target patterns in a realistic model of the Belousov-Zhabotinskii reaction, J. Chem. Phys., **73**, 2224-2237 (1980).
- 6) 本橋佳奈: 飽和型捕食者・被食者補完方程式についての考察 (2009年度日本女子大学理学研究科修士論文).
- 7) 依田慶子: 共生・競争方程式 (2009年度日本女子大学理学研究科修士論文).

# Reduction of 3-species Lotka-Volterra System to 2-species One by “Adiabatic Approximation” and Studies of the Property of Its Solution

Kana Motohashi, Keiko Yoda and Kazuo Oeda

The Graduate School of Science, Division of Mathematical and Material Structure Science,  
Japan Women's University

(Received November 20, 2010)

**Abstract:** We have proposed a reduction of 3-species Lotka-Volterra system to 2-species one by making use of “adiabatic approximation” suggested by the theory of chemical reaction, and obtained the stability of solution of 2-species equation.

**Key Words:** Saturated effect, Complementary prey, Cooperate-Competitive system, Adiabatic approximation