

# Structure of n-dimensional Lotka-Volterra systems for qualitative permanence

静岡大学システム工学科 今 隆助 (Ryusuke Kon)

ウィーン大学数学科 ヨーゼフ・ホッフバウアー (Josef Hofbauer)

## 1 はじめに

次のロトカ・ボルテラ系の定性的パーマネンスについて考える：

$$\dot{x}_i = x_i \left( r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) \quad i = 1, \dots, n. \quad (1)$$

ここで、初期値は  $x(0) = (x_1(0), \dots, x_n(0)) \in \mathbb{R}_+^n := \{x \in \mathbb{R}_+^n : x_1, \dots, x_n \geq 0\}$ 、パラメータは  $r_i, a_{ij} \in \mathbb{R}$  ( $i, j \in \{1, \dots, n\}$ )、ただし  $a_{ii} < 0$  ( $i \in \{1, \dots, n\}$ ) とする。系(1)のパーマネンスと定性的パーマネンスの定義は以下のように与えられる：

**定義 1 (パーマネンス).** 次のような  $\delta > 0$  が存在するとき、系(1)はパーマネントであるといわれる：任意の初期値  $x(0) \in \text{int}\mathbb{R}_+^n := \{x \in \mathbb{R}_+^n : x_1 \dots x_n > 0\}$  に対して、系(1)の解  $x(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$  が次の不等式を満たす：

$$\delta \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq \frac{1}{\delta} \quad (i = 1, \dots, n).$$

この定義からわかるように、パーマネンスとは生物種の共存を保証する概念の1つである。

**定義 2 (定性的パーマネンス).** 次のロトカ・ボルテラ系が、正の平衡点を持つとき常にパーマネントであるなら、系(1)は定性的パーマネントであるといわれる：

$$\dot{x}_i = x_i \left( r_i + \sum_{j=1}^n \tilde{a}_{ij} x_j \right).$$

ここで  $\text{sign}(\tilde{a}_{ij}) = \text{sign}(a_{ij})$  ( $i, j \in \{1, \dots, n\}$ )。

この定義からわかるように、定性的パーマネンスとは種間関係のみに注目し、生物種の共存を保証する概念の1つである。

系(1)が定性的パーマネンスとなるための必要条件として以下の条件が知られている：

**定理 3.** ロトカ・ボルテラ系(1) が定性的パーマネントであるならば、次が成り立つ：

$$\begin{aligned} a_{ii} &< 0, \\ a_{ij}a_{ji} &\leq 0 \quad (i \neq j), \\ a_{ij}a_{jk}a_{ki} &\leq 0 \quad (i, j, k \text{ は互いに相異なる}), \\ &\vdots \end{aligned}$$

この定理から、系(1) が定性的パーマネントであるためには、2 種間の種間関係は捕食者—被食者関係にないといけないことがわかる。この必要条件は定性的パーマネンスの十分条件ではないことが知られている。第 2 節以降では、系(1) が定性的パーマネンスとなるための十分条件について考えていく。具体的には、相互作用行列  $A = (a_{ij})$  が次のような符号パターンをもつときの定性的パーマネンスについて考える：

$$\begin{pmatrix} - & - & - & - & \cdots & - & - \\ + & - & - & - & \cdots & - & - \\ 0 & + & - & - & \cdots & - & - \\ 0 & 0 & + & - & \cdots & - & - \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & - & - \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & + & - \end{pmatrix}. \quad (2)$$

この相互作用行列があらわす群集構造の例をグラフで示したのが図 1 である。この行列は定理 3 の必要条件を満たしていることがわかる。

定性的パーマネンスを保証する相互作用行列  $A$  の符号パターンとして次の符号パターンが知られている（文献 [2], Theorem 15.5.3 参照）：

$$\begin{pmatrix} - & - & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ + & - & - & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & + & - & - & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & + & - & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & - & - \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & + & - \end{pmatrix}. \quad (3)$$

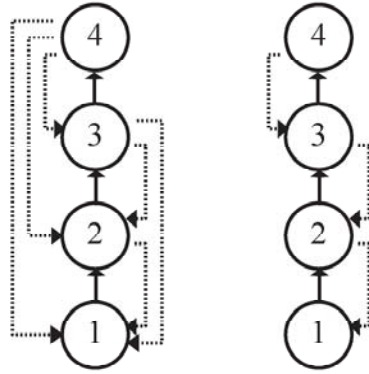


図 1: 相互作用行列(2) と(3) に対する群集構造 ( $n = 4$ ). 左が(2) 右が(3).  $j$  から  $i$  へ向かう実線の矢印は  $a_{ij} > 0$  であることを意味し, 点線の矢印は  $a_{ij} < 0$  であることを意味する. ただし,  $a_{ii}$  に関する矢印は省略してある.

すなわち, 相互作用行列  $A$  がこの符号パターンをもち, さらに正の平衡点をもてば, 系(1) はパーマネントとなる. また, このとき正の平衡点は常に大域的漸近安定であることが知られている (正の平衡点  $x^*$  は安定で, すべての初期値  $x(0) \in \text{int}\mathbb{R}_+^n$  に対して,  $t \rightarrow \infty$  のとき  $x(t) \rightarrow x^*$  が成り立つ). この相互作用行列(3) の符号パターンは食物連鎖をあらわしており, 群集構造の例をグラフで示したのが図 1 である. 相互作用行列(2) と(3) を比較するとわかるように, (2) は食物連鎖に関する種間関係に加えて, 上位階層の種が自分より下位の階層の種に負の影響を与える構造になっている.

## 2 平均リアプノフ関数

第 3 節以降で相互作用行列(2) をもつロトカ・ボルテラ系(1) のパーマネンスについて考えていくために, この節では平均リアプノフ関数の定理を紹介する.

次の常微分方程式について考える:

$$\dot{x} = f(x).$$

ここで,  $x \in \mathbb{R}_+^n$ ,  $f$  は  $C^1$  級であるとし, さらに, 以下のことを仮定しておく:

- $S \subset X$  とし,  $X$  と  $S$  はそれぞれコンパクトとする,
- $S$  の内部は空とする,

- $S$  と  $X \setminus S$  は前方不変とする.

このとき、次の定理が成り立つ：

**定理 4** ([3], Theorems 2.2 and 2.5). 次の条件 (a) と (b) を満たす  $C^1$  級関数  $P : X \rightarrow \mathbb{R}_+$  が存在すると仮定する：

(a)  $P(x) = 0 \iff x \in S,$

(b) すべての  $x(0) \in \overline{\Omega(S)}$  に対して  $\sup_{t \geq 0} \int_0^t \psi(x(s)) ds > 0,$  ただし

$$\psi(x) = \liminf_{\substack{y \rightarrow x \\ y \in X \setminus S}} \frac{\dot{P}(x)}{P(x)} > -\infty \quad x \in S.$$

このとき、 $X \setminus S$  の中に前方不変なコンパクト集合  $M$  が存在し、 $X \setminus S$  から出発した軌道はすべて十分時間がたてば  $M$  に入る.

注： $\Omega(x)$  は  $x$  を初期値とする解のオメガ極限集合であり、 $\Omega(S) = \bigcup_{x \in S} \Omega(x).$

### 3 ロトカ・ボルテラ系のパーマネンス

この節では、平均リアプノフ関数の定理をロトカ・ボルテラ系に適用する.

**補題 5.** すべての  $i \in \{1, \dots, n\}$  に対して  $\delta < x_i(t_k) < 1/\delta$  となる  $\delta > 0$  および点列  $t_k \rightarrow \infty$  が存在すると仮定する. このとき、すべての  $i \in \{1, \dots, n\}$  に対して、次の条件を満たす  $t_k$  の部分列（再び  $t_k$  と書く）と平衡点  $\hat{x} = (\hat{x}_1, \dots, \hat{x}_n)$  が存在する：

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{1}{t_k} \int_0^{t_k} x_i(s) ds = \hat{x}_i.$$

*Proof.* 式(1) から、すべての  $i \in \{1, \dots, n\}$  に対して次の等式が成り立つことがわかる：

$$\frac{\ln x_i(t) - \ln x_i(0)}{t} = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \frac{1}{t} \int_0^t x_j(s) ds.$$

いますべての  $k \in \mathbb{Z}_+$  と  $i \in \{1, \dots, n\}$  に対して  $\delta < x_i(t_k) < 1/\delta$  であるので、すべての  $i \in \{1, \dots, n\}$  に対して次の等式を満たす  $t_k$  の部分列（再び  $t_k \rightarrow \infty$  と書く）が存在する：

$$0 = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{1}{t_k} \int_0^{t_k} x_j(s) ds.$$

この式から、この補題の主張が成り立つことがわかる. □

**定理 6.**  $S_i = \{x \in \mathbb{R}_+^n : x_i = 0\}$  とし,  $X$  は前方不変なコンパクト集合であるとする.  $S_i \cap X$  上のすべての平衡点  $\hat{x}$  に対して次の不等式が成り立つような  $i \in \{1, \dots, n\}$  が存在すると仮定する:

$$r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \hat{x}_j > 0.$$

このとき, 前方不変なコンパクト集合  $X' \subset X \setminus S_i$  が存在し,  $X \setminus S_i$  を出発する軌道は最終的に  $X'$  に入る.

*Proof.*  $S = S_i \cap X$ ,  $P(x) = x_i$  とする. この関数  $P$  は  $C^1$  級であり, 定理 4 の条件 (a) を満たしていることがわかる. 以下では条件 (b) をチェックする.  $\sigma$  を次のように定義する:

$$\begin{aligned} \sigma(x(0)) &= \sup_{t \geq 0} \int_0^t \psi(x(s)) ds \\ &= \sup_{t \geq 0} \int_0^t \left( r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j(s) \right) ds. \end{aligned}$$

ここでは, 簡単のため  $X$  は次のような  $n$  次元直方体であるとして考えていく:  $\prod_{i=1}^n [0, d_i]$ . 原点  $O$  は系(1)の平衡点であり,  $O \in S_i \cap X$  であるから,  $\sigma(O) > 0$  である. 以下では, 帰納法を用いて, 任意の  $y \in \overline{\Omega(S_i \cap X)}$  に対して  $\sigma(y) > 0$  であることを示す.  $k$  個以下の成分が正となる  $S_i \cap X$  の部分集合を  $F^k$  とする. 例えば,  $F^0$  は原点  $O$  であり,  $F^1$  は  $x_1, \dots, x_n$ -軸と  $S_i \cap X$  との交わりをあらわす. ここで, 任意の  $x(0) \in F^k$  に対して  $y \in \Omega(x(0))$  ならば  $\sigma(y) > 0$  であると仮定する. 次に  $x(0) \in F^{k+1}$  とする. もし,  $\Omega(x(0)) \subset F^k$  ならば, 帰納法の仮定により, 任意の  $y \in \Omega(x(0))$  に対して  $\sigma(y) > 0$  であることがわかる. もし  $\Omega(x(0)) \setminus F^k \neq \emptyset$  ならば, 補題 5 から, 次の等式を満たす点列  $t_m \rightarrow \infty$  と平衡点  $\hat{x} \in S_i \cap X$  が存在する:

$$\lim_{m \rightarrow \infty} \frac{1}{t_m} \int_0^{t_m} x(s) ds = \hat{x} \in S_i \cap X.$$

このとき,

$$\begin{aligned} \sigma(x(0)) &\geq \sup_{m \geq 0} \int_0^{t_m} \left( r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j(s) \right) ds \\ &= \sup_{m \geq 0} t_m \left( r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \frac{1}{t_m} \int_0^{t_m} x_j(s) ds \right) > 0 \end{aligned}$$

となるので,  $\sigma(x(0)) > 0$  であることがわかる. よって任意の  $y \in \overline{\Omega(S_i \cap X)}$  に対して  $\sigma(y) > 0$  であることがわかり, 定理 4 を用いると証明が終わる.  $\square$

#### 4 定性的パーマネンスのための構造

**補題 7** ([3], Lemma 2.1, [1], Lemma 2.1, [2], Theorem 15.2.1). 相互作用行列が式(2)の符号パターンをもつとき, ロトカ・ボルテラ系(1)は散逸的 (*dissipative*) であり,  $\mathbb{R}_+^n$  から出発したすべての軌道が最終的に入る前方不変なコンパクト集合  $X \subset \mathbb{R}_+^n$  が存在する.

**補題 8** ([2], Theorem 15.4.5). 相互作用行列が式(2)の符号パターンをもつとき, ロトカ・ボルテラ系(1)は唯一つの飽和平衡点をもつ.

**定理 9.**  $n = 4$  とする. 相互作用行列が式(2)の符号パターンをもつとき, ロトカ・ボルテラ系(1)は定性的パーマネントである.

*Proof.* 相互作用行列が式(2)の符号パターンをもつとき, 補題 7 から系(1)は散逸的であり,  $\mathbb{R}_+^n$  から出発したすべての軌道が最終的に入る前方不変なコンパクト集合  $X \subset \mathbb{R}_+^n$  が存在する. そこで, 集合  $X$  内の軌道に注目する.

いま系(1)は正の平衡点をもつため, 補題 8 から, 系(1)は飽和平衡点を  $\text{bd}\mathbb{R}_+^n := \{x \in \mathbb{R}_+^n : x_1 \dots x_n = 0\}$  上にもたない. そのため, 平衡点の一つである原点も飽和でないから,  $r_1, r_2, r_3, r_4$  の内少なくともどれか一つは正である.

以下では, 簡単のため  $r = (r_1, r_2, r_3, r_4)^T$  が次のような符号パターンをもっている場合だけを考える:  $r = (+, -, -, -)^T$ . まず  $i = 1$  に対して定理 6 を用いることを考える. 行列  $A$  の符号パターンから,  $S_1 \cap X$  上の平衡点は原点のみであることがわかる. よって  $S_1 \cap X$  上のすべての平衡点  $\hat{x}$  に対して,

$$r_1 + \sum_{j=1}^4 a_{1j} \hat{x}_j = r_1 > 0$$

であるので, 前方不変なコンパクト集合  $X_1 \subset X \setminus S_1$  が存在し,  $X \setminus S_1$  上のすべての軌道が最終的に  $X_1$  に入る. そのため, 次は集合  $X_1$  内の軌道に注目し,  $i = 2$  に対して定理 6 を用

いることを考える. いま,  $X_1$  内の平衡点  $\hat{x}$  は  $\hat{x}_1 > 0$  を満たしている. すなわち

$$\hat{x}_1 = -\frac{1}{a_{11}}(r_1 + a_{12}\hat{x}_2 + a_{13}\hat{x}_3 + a_{14}\hat{x}_4) > 0$$

を満たしている. これを文献 [4] のように, 系(1) の第 2, 3, 4 式に代入し, 新しい系を作る. 新しくできた系の  $r^{(1)}$  と相互作用行列  $A^{(1)}$  は次のような符号パターンを持つ:

$$r^{(1)} = \begin{pmatrix} + \\ - \\ - \end{pmatrix}, \quad A^{(1)} = \begin{pmatrix} - & - & - \\ + & - & - \\ 0 & + & - \end{pmatrix}.$$

この新しくできた系は元の系と同じ平衡点を持ち, さらにその平衡点におけるヤコビ行列が同じ "external eigenvalue" をもつことがわかる (文献 [4] 参照). また, この行列  $A^{(1)}$  は行列  $A$  と同じ符号パターンをもつため, 以下同様の手法により, 前方不変なコンパクト集合  $X_2, X_3, X_4$  を構築していき,  $\text{int}\mathbb{R}_+^4$  内から出発した軌道が最終的に入る前方不変なコンパクト集合  $X_4 \subset \text{int}\mathbb{R}_+^4$  を得る. □

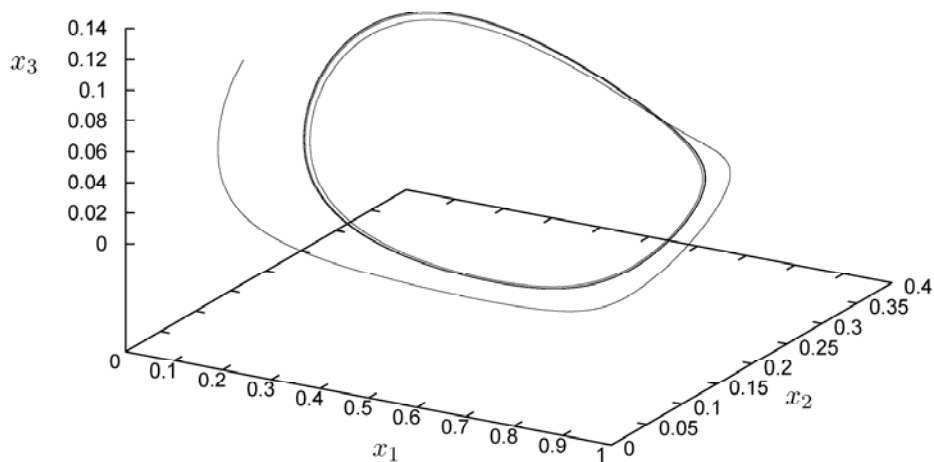


図 2: ロトカ・ボルテラ系(1) の解軌道. パラメータは本文を参照.

## 5 最後に

相互作用行列  $A$  が式(3) の符号パターンをもつとき、正の平衡点が存在すればそれは大域的漸近安定であることが知られている。一方、相互作用行列  $A$  が式(2) の符号パターンをもつとき、正の平衡点が存在してもその平衡点は必ずしも大域的漸近安定ではないことが数値計算によってわかる (図2 参照)。この計算では次のようなパラメータをもちいた：

$$r = \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \\ -1 \end{pmatrix}, \quad A = \begin{pmatrix} -1 & -1 & -7 \\ 2 & -1 & -1 \\ 0 & 7 & -1 \end{pmatrix}.$$

## 参考文献

- [1] J. Hofbauer, V. Hutson and W. Jansen, Coexistence for systems governed by difference equations of Lotka-Volterra type. *Journal of Mathematical Biology* **25**, 553-570 (1987).
- [2] J. Hofbauer and K. Sigmund, *Evolutionary games and population dynamics*, Cambridge, Cambridge University Press 1998. (邦訳) 竹内康博, 佐藤一憲, 宮崎倫子, 進化ゲームと微分方程式, 現代数学社, 2001.
- [3] V. Hutson, A theorem on average Liapunov functions. *Monatshefte für Mathematik* **98**, 267-275 (1984).
- [4] G. Kiriinger, Permanence of some ecological systems with several predator and one prey species, *Journal of Mathematical Biology* **26**, 217-232 (1988).