

| | |
|-----------|---|
| 氏名 | ZHENG WEI |
| 学位の種類 | 博士（理学） |
| 学位記番号 | 総博甲第129号 |
| 学位授与年月日 | 平成30年9月20日 |
| 学位授与の要件 | 学位規則第4条第1項 |
| 文部科学省報告番号 | 甲第628号 |
| 専攻名 | 総合理工学専攻 |
| 学位論文題目 | 生態系モデルの大域的漸近安定性に関する相平面解析 (Phase plane analysis on global asymptotic stability of ecological models.) |
| 論文審査委員 | 主査 島根大学教授 杉江 実郎 島根大学教授 中西 敏浩 島根大学教授 黒岩 大史 島根大学准教授 山田 拓身 |

論文内容の要旨

台風や噴火または人為的な攪乱によって、生物種が急激に増殖したり減少したりする事例をよく耳にするが、自然環境に激しい変化を与える現象がない限り、生物の個体数は長期的に定数を保持し、生態系の種の多様性が保たれていると考えられている。初めは生息環境の資源が豊富にあり、場所が広ければ、個体数が徐々に増していく。しかし、資源には限りがあるため、個体数が高まることと共に、生存競争が激しくなり、個体数が減っていく。このような事実に基づいて考察された生態系モデルを研究対象として、生態系の種の個体密度が如何に変動するかについて調べるのが個体群生態学である。個体群生態学は、数理生物学の一分野であり、バイオテクノロジーや医学に跨る学際的な研究テーマにも応用されている。

個体密度の変動を予測するために、生物間の複雑な相互作用を考慮した様々な生態系モデルが提案されている。例えば、かつては Lotka-Volterra 型捕食者・被食者生態系モデル

$$\begin{cases} N' = (a - bP)N, \\ P' = (-c + dN)P \end{cases} \quad (LV)$$

がよく考察されていた。ここで、 N は被食者の個体密度を、 P は捕食者の個体密度を表している。モデル(LV)の唯一の内部平衡点 $(c/d, a/b)$ は中立安定であるため、自然現象をシミュレートするには適切ではないと多くの研究に指摘された([1]を見よ)。このようなモデルと現実とのギャップを埋めるために、多くの要因をモデルに加える試みがなされてきた。しかし、モデルが複雑になればなるほど、数学的に解析し難くなるのも事実である。

個体数に影響を与える様々な要因の中で、本論文では季節変化に着目する。季節の変化により、生物の出生率や環境の収容力なども変化することはよく知られている。季節変化を考慮するため

に、出生率や収容力などを表す係数が定数ではなく、時間 t についての関数である二種及び三種の生態系時変モデルを考察し、主に内部平衡点の大域的漸近安定性について研究する。

本論文は4章からなり、各章の概要は以下に記すとおりである。

第1章では、[2]と[3]を参照し、数学的解析に必要な概念や古典的な定理を紹介する。まず、連立微分方程式の平衡点または零解の安定性に関する定義を紹介する。次に、安定性問題の研究において頻繁に使われているリヤプノフ方法を紹介する。

第2章では、線形減衰振動子を一般化した半分線形微分方程式

$$\left(\phi_p(x')\right)' + h(t)\phi_p(x') + \omega^p\phi_p(x) = 0 \quad (H)$$

の平衡点 $(0,0)$ の大域的漸近安定性について研究する。ここで、 $p > 1$ に対して

$$\phi_p(z) = \begin{cases} |z|^{p-2}z & \text{if } z \neq 0, \\ 0 & \text{if } z = 0 \end{cases} \quad z \in \mathbb{R}$$

であり、 ω は正の定数である。この方程式の平衡点の大域的漸近安定性は減衰係数 $h(t)$ の発散速度との関係をもつことが報告されている。例えば、 $h(t) = t$ や $h(t) = t^2$ はどちらも非有界な関数であるが、前者の場合には平衡点は大域的漸近安定になるが、後者の場合には平衡点は大域的漸近安定にならないことが知られている。このことから分かるように、平衡点の大域的漸近安定性は $h(t)$ の増加率に深い関係を持っていると言える。本論文では、その関係を明確にするために、特に $h(t)$ が t の多項式である場合を考え、平衡点が大域的漸近安定になるための多項式の次数とパラメータに関する必要十分条件を与える。また、 $h(t)$ が多項式でない場合も考察し、方程式(H)の平衡点が大域的漸近安定であるかどうかを判断する基準をパラメータダイアグラムを用いて示す。

第3章では、被食者の個体群が環境の時間的変化を受けると仮定し、時変の Lotka-Volterra 型捕食者・被食者生態系モデル

$$\begin{cases} N' = (a + ch(t) - dh(t)N - bP)N, \\ P' = (-c + dN)P \end{cases} \quad (E)$$

の内部平衡点 $(c/d, a/b)$ が大域的漸近安定になるための必要十分条件を報告する。そのため、変数変換 $x = \ln(bP/a)$ と $y = \ln(dN/c)$ を行い、モデル(E)を非線形微分方程式

$$\begin{cases} x' = c(1 - e^{-y}), \\ y' = -a(1 - e^{-x}) - ch(t)(1 - e^{-y}) \end{cases} \quad (N)$$

に書き換える。このとき、モデル(E)の唯一の内部平衡点 $(c/d, a/b)$ は方程式(N)の原点 $(0,0)$ に移され、定義域は $(N - P)$ 平面の第一象限から $(x - y)$ 平面全体へ変換される。方程式(N)と第2章で考察した減衰線形振動子は構造的に近いことに注目したことがモデル(E)の内部平衡点の大域的漸近安定性を保証する必要十分条件を導くことができた契機である。さらに、内部平衡点の近傍に各解軌跡が漸近する時間がある程度予想可能とするために、一様大域的漸近安定性に関する研究も行う。

第4章では、海洋生物の育成を支える植物プランクトン、動物プランクトン及び小型魚類からなる三種の食物連鎖モデル

$$\begin{cases} P' = \left(h(t) + \frac{c}{d}g(t)\right)P - \frac{h(t)}{K}P^2 - g(t)PZ, \\ Z' = aZ + f(t)PZ - bZF - Kf(t)Z, \\ F' = -cF + dZF \end{cases} \quad (C)$$

を考察し、その三種が共存できるための条件を解明する。気温・水温や日照時間などの季節要因が植物及び動物プランクトンの活性に影響を及ぼすため、本論文では、成長係数や損失係数などは時間変化するものと仮定する。一般に、時間変化する係数には周期性を仮定して議論することが多いが、ここでは、環境の変化は不安定であると考え、これらの時間変化する係数は必ずしも周期的であることを仮定しない。もちろん、係数が周期性を有する場合も拒むものではない。また、動物プランクトンは人間や貝など魚以外の生物によって収穫されていることも知られている([4], [5]を参照せよ)。さらに、動物プランクトンは植物プランクトン以外の微生物から栄養を吸収できることも報告されている。このため、これらの収穫効果や栄養補給も考慮して、三種の食物連鎖モデル(C)を構成し、内部平衡点($K, c/d, a/b$)の大域的漸近安定性に加えて、同程度漸近安定性についても研究する。

参考文献

- [1] J. Sugie, Y. Saito, M. Fan, Global asymptotic stability for predator-prey systems whose prey receives time-variation of the environment, Proc. Amer. Math. Soc. **139** (2011) 3475–3483.
- [2] F. Brauer, J. A. Nohel, The qualitative theory of ordinary differential equations. Benjamin, New York, 1969; Dover, New York, 1989.
- [3] T. Yoshizawa, Stability Theory by Liapunov's Second Method, Math. Soc. Japan, Tokyo, 1966.
- [4] R. A. Smith, Asymptotic stability of $x'' + a(t)x' + x = 0$, Quart. J. Math. Oxford (2) **12** (1961) 123–126.
- [5] C. Liu, P. Liu, Complex dynamics in a harvested nutrient-phytoplankton-zooplankton model with seasonality, Math. Probl. Eng. 2014, Art. ID 521917, 13 pp.
- [6] Y. Lv, Y. Pei, S. Gao, C. Li, Harvesting of a phytoplankton-zooplankton model, Nonlinear Anal. Real World Appl. **11** (2010) 3608–3619.
- [7] J. Sugie, Three-dimensional time-varying nonlinear systems containing a Hamilton system, Nonlinear Anal. **74** (2011) 2296–2308.
- [8] J. Sugie, Y. Ogami, Asymptotic stability for three-dimensional linear differential systems with time-varying coefficients, Quart. Appl. Math. **67** (2009) 687–705.

論文審査結果の要旨

本学位論文審査委員会は当該提出論文を詳細に査読するとともに、博士論文公聴会を平成30年8月3日(金)に開催し、十分な質疑応答を行った。以下に審査結果の要旨を記す。

本提出論文で扱われている研究テーマは、2種及び3種の生態系モデルの内部平衡点に対する大域的漸近安定性とその結果を導出するための数学的手法の確立である。一般に、生態系モデルの内部平衡点が大域的漸近安定になるということは、モデルに記述されるすべての生物種が共栄共存することを意味する。したがって、この研究では、異種の生物が調和を保って、永続的に存続できるための条件を解明していることになる。

2種の個体密度の変化を記述する生態系モデルとして、ロトカーボルテラ捕食者・被食者系が有名である。アルフレッド・ロトカは化学物質濃度の変動を、ヴィト・ヴォルテラは娘婿のウンベルト・ダンコナとともに第1次世界大戦後のアドリア海の小魚の個体数の変動を説明するために、それぞれ独立にこの2次元非線形微分方程式系を提案した。この方程式系は非線形であるにも拘らず、すべての解を解析的に求めることができる稀な例である。数学的用語で表現すると、これは保存系であり、第一積分が存在する。このとき、内部平衡点は中立安定であ

るといふ。そのため、すべての解軌道は内部平衡点の周囲を回転する。即ち、周期解となる。したがって、ロトカーボルテラ捕食者・被食者系モデルでは、何らかの影響によって、捕食者か被食者（または両者）の個体密度が急変する場合、両者の個体密度の組を表わす点が今まで回転していた解軌道上から別の解軌道に飛び、その後、新たな解軌道上を回転することになる。しかし、自然界は柔軟であり、少々の攪乱は時間とともに消滅してでは、元の状態に戻ることが報告されている。

モデルと現実のこのギャップを埋めようとする試みが以前からいろいろと行われてきた。その試みとは、理論値と現象の観察データとの乖離を少なくするために、主に古典的なロトカーボルテラ捕食者・被食者系モデルに別の要因を加えて、考察することである。しかし、別の要因を加えると、モデルは保存系ではなくなり、数学的に解析することが困難になる。

本提出論文では、生物種の個体密度に影響を与える様々な要因の中で、季節変化に着目している。季節変化が各生物種の出生率や死亡率に大きく係わっていることは妥当である。また、それらの生物種を取り巻く環境の収容力も季節変化に無関係ではないことが報告されている。このような考え方から、申請者は出生率や収容力などを表わす係数を定数とは考えずに、時間の関数として捉えて、2種及び3種の時変生態系モデル（変数係数非線形微分方程式系）を研究対象としている。一般に、時変モデルは不変モデルより解析が難しく、シミュレーションだけに留まらずに、厳密な数学的解析を用いる研究は少ないのが現状である。申請者の研究は、数学理論を用いた個体群生態学の研究でもあり、純粋数学的側面に加えて、関連分野への応用面に対しても、今後の発展が大いに期待される。

本提出論文は、序文を述べた後、第1章で数学的準備を整え、第2章から第4章が本論である。第2章は関連論文(a1)を、第3章は関連論文(a2)及び(a3)をそれぞれ再構成したものである。また、第4章は現在査読中の論文内容をまとめている。関連論文3編の掲載先はすべてレフェリー制度の整った国際一流雑誌であり、SJR: Scientific Journal Rankingでは、2編がQ1誌で1編がQ2誌である。

序文から続く第1章では、微分方程式の安定性理論の必要性を説明し、安定性に関する種々の定義を与えている。その後、本研究テーマに関連する古典的かつ有名なリアプノフの直接法を紹介している。一般に、リアプノフの直接法を用いるためには、良い性質を有するリアプノフ関数と呼ばれる補助関数が必要である。しかし、現実をできるだけ正確に映し出そうとすると、そのモデルは複雑な非線形微分方程式系になるので、良い性質を有するリアプノフ関数を見つけ出すことは困難になる。そのため、リアプノフの直接法だけを用いて安定性を議論することはできない。第2章以降においては、考察するそれぞれの微分方程式系に対するエネルギー関数の減少度に着目するが、このようなエネルギー関数はリアプノフ関数としては良い性質を有しているとは言えない。その弱点を補うために、詳細な数学的解析を駆使している。また、本提出論文全体を通して必要不可欠な関数族を導入している。

第2章では、運動方程式の一つである減衰線形振動子を一般化した減衰半分線形振動子を考え、唯一の平衡点である原点の大域的漸近安定性を議論している。特に、減衰係数が時間を変数とする冪関数や多項式である場合の必要十分条件を与えている。この必要十分条件は、半分線形減衰振動子を表わすパラメータと多項式の次数の関係式であり、この関係式が成り立つかどうかを調べるのは容易である。その意味で、実用的な結果である。また、減衰係数の発散度と大域的漸近安定性の関するより詳細な情報を得るために、減衰係数が冪関数や多項式で表現できない場合も考察し、大域的漸近安定性であるかどうかを判断する基準をパラメータダイアグラムで表現している。これらの結果は減衰線形振動子にも適用できる。

第3章では、被食者の個体密度が環境の時間変化に影響を受けることを想定した時変のロトカーボルテラ捕食者・被食者系モデルを研究対象にして、その唯一の内部平衡点が大域的漸近

安定になるための必要十分条件や、内部平衡点が一様大域的漸近安定になるための十分条件を報告している。上述したように、内部平衡点の大域漸近安定性の研究は価値がある。また、すべての解が内部平衡点に漸近する速度が初期状態に関係なく同程度であることを保証する一様大域的漸近安定性の研究は、さらに詳細な解の情報を与えるという意味で重要である。内部平衡点の大域漸近安定性の必要十分条件を与える先行研究は数少なく、一様大域的漸近安定性の先行研究はさらに少なく皆無と言っても過言ではない。第3章の諸結果を得るために、まず、時変のロトカーボルテラ捕食者・被食者系モデルをある変数変換を用いて、非線形微分方程式系に書き変える。この変数変換によって、モデルの内部平衡点は非線形微分方程式系の原点に移され、定義域も第1象限から2次元平面全体に広がる。この非線形微分方程式系は第2章で考察した減衰線形振動子と構造的に近いことに注目したことが、先駆的な研究成果を生み出した契機となっている。

第4章では、植物プランクトン、動物プランクトン及び小型魚類からなる3種の食物連鎖モデルを考察している。海洋生物の食物連鎖には、多くの種が複雑に関連し合っているであろうが、それらの海洋生物の育成を支えているのが、植物プランクトン、動物プランクトン及び小型魚類であるもの事実である。その意味で、この3種の捕食・被食関係の研究は重要である。温帯水生生態系では、気温・水温や日照時間などの季節変化が植物プランクトン及び動物プランクトンの個体密度に大きな影響を及ぼすとの調査結果が報告されている。そのため、第4章で考察している食物連鎖モデルでは、成長係数や損失係数などは時間変化するものと仮定している。関連研究では、それらの係数に周期性を仮定している場合が多いが、ここでは、環境の季節変化は不規則であると考え、係数は必ずしも周期性をもつとは仮定していない。また、動物プランクトンは人間や貝など小型魚類以外の生物によって収穫されることも知られている。さらに、動物プランクトンは植物プランクトン以外の微生物からも栄養を吸収することも報告されている。これらの収穫効果や栄養補給も考慮して、内部平衡点の大域的漸近安定性や同程度漸近安定性に関する研究成果を収めている。

以上のように、申請者は生態系モデルの内部平衡点の大域的漸近安定性に関する様々な優れた結果を導いており、本審査委員会一同は島根大学大学院総合理工学研究科の課程博士の学位授与に十分に値するものと認定した。