

# Stabilizing uptake functions in plankton models

静岡大学大学院理工学研究科システム工学専攻 鈴木 良明 (Yoshiaki Suzuki)  
 Graduate School of Science and Engineering,  
 Shizuoka University

静岡大学工学部 齋藤 保久 (Yasuhisa Saito)  
 Faculty of Engineering,  
 Shizuoka University

静岡大学工学部 竹内 康博 (Yasuhiro Takeuchi)  
 Faculty of Engineering,  
 Shizuoka University

## 1 序論

湖では栄養塩と沈殿物の滞留プロセスが重要である。これを考慮すると、栄養塩、植物プランクトン、動物プランクトンの相互作用ダイナミクスを記述する方程式は、プランクトンの死骸のリサイクル (nutrient recycling) を有するケモスタットモデルとなる。以下このモデルをプランクトンモデルと称す。プランクトンモデルにおいて植物プランクトンの栄養吸収率や動物プランクトンの捕食率を表す関数は、従来、機能の反応第2型関数で用いられることが多い (cf.[2])。しかし、それらの関数は実験で得られたデータの近似に過ぎない。実際、動物プランクトンの捕食率を表す関数に関して折れ線である一例があり (cf.[3],[4])、折れ線関数は機能の反応第2型関数には属さない。本研究では、植物プランクトンの栄養吸収率や動物プランクトンの捕食率に折れ線関数を導入し、折れ線関数で表される機能の反応が3種の共存様式にどのように影響を及ぼすかを探る。

## 2 モデル

以下のプランクトンモデル

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = D(N^0 - N) - aPu(N) + c(1 - \delta)Z\omega(P) \\ \quad + \gamma_1 \int_{-\infty}^t F(t-s)P(s)ds + \varepsilon_1 \int_{-\infty}^t G(t-s)Z(s)ds \\ \frac{dP}{dt} = aPu(N) - cZ\omega(P) - (\gamma + D_1)P \\ \frac{dZ}{dt} = Z[\delta c\omega(P) - (\varepsilon + D_2)] \end{cases} \quad (1)$$

を考察する。ここで、 $N$  は栄養塩、 $P$  は植物プランクトン、 $Z$  は動物プランクトンの密度を表している。パラメータはすべて正で、 $a$  は植物プランクトンの最大栄養吸収率、 $c$  は動物プランクトンの植物プランクトン最大捕食率、 $N^0$  はシステムへの栄養塩の流入量、 $D$  は栄養塩の流出率、 $D_1$  は植物プランクトンの流出率、 $D_2$  は動物プランクトンの流出率、 $\gamma$  は植物プランクトンの死亡率、 $\epsilon$  は動物プランクトンの死亡率、 $\gamma_1$  は植物プランクトンの死骸が栄養塩へとリサイクルされる率 ( $\gamma < \gamma_1$ )、 $\epsilon_1$  は動物プランクトンの死骸が栄養塩へとリサイクルされる率 ( $\epsilon < \epsilon_1$ )、 $\delta$  は動物プランクトンが植物プランクトンを捕食して吸収する割合を表す。 $\int_{-\infty}^t F(t-s)P(s)ds$  は植物プランクトンの死骸のリサイクル、 $\int_{-\infty}^t G(t-s)Z(s)ds$  は動物プランクトンの死骸のリサイクルを表す。 $F(s), G(s)$  はそれぞれ *delay - kernel* であり、

$$F(s) = \frac{\alpha^{n+1}}{n!} s^n e^{-\alpha s}, G(s) = \frac{\beta^{n+1}}{n!} s^n e^{-\beta s}, \alpha > 0, \beta > 0 \quad (2)$$

である。また  $u(N)$  は植物プランクトンの栄養吸収率、 $\omega(P)$  は動物プランクトンの植物プランクトン捕食率を表す。

本研究では、 $u(N)$  は  $[0, \infty)$  で定義された連続関数で次の条件を満足するものとする。

$$u(0) = 0, \frac{du}{dN} > 0, \lim_{N \rightarrow \infty} u(N) = 1.$$

$\omega(P)$  は次の形で与えられる折れ線関数である。

$$\omega(P) = \begin{cases} \lambda P & (\text{if } P < \frac{1}{\lambda}) \\ 1 & (\text{if } P \geq \frac{1}{\lambda}) \end{cases}.$$

本研究では  $a - (\gamma + D_1) > 0$  かつ  $\delta c - (\epsilon + D_2) > 0$  を仮定する。前者は十分に栄養があるときに植物プランクトンは増加できるということを意味し、後者は植物プランクトンが十分な量あれば動物プランクトンが増殖できることを示しており、これらは自然な仮定である。

### 3 時間遅れなしのモデル

最初に  $F(s) = G(s) = \delta(s)$  と仮定する。 $\delta(s)$  は Dirac のデルタ関数である。このことから、栄養塩へのリサイクルに関する時間遅れを無視することができ、(1) は以下のモデルとなる。

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = D(N^0 - N) - aPu(N) + \gamma_1 P \\ \quad + \epsilon_1 Z + c(1 - \delta)Z\omega(P) \\ \frac{dP}{dt} = aPu(N) - cZ\omega(P) - (\gamma + D_1)P \\ \frac{dZ}{dt} = Z[\delta c\omega(P) - (\epsilon + D_2)] \end{cases} \quad (3)$$

(3) では平衡点が3つ存在する。

- (i) 境界平衡点 :  $E_0 = (N^0, 0, 0)$
- (ii) 境界平衡点 :  $E_1 = (N_1, P_1, 0)$
- (iii) 内部平衡点 :  $E^* = (N^*, P^*, Z^*)$

表 1: (3) の平衡点

平衡点	$N$	$P$	$Z$
$E_0$	$N^0$	0	0
$E_1$	$u^{-1}\left(\frac{\gamma+D_1}{a}\right)$	$\frac{D(N^0-N_1)}{\gamma+D_1-\gamma_1}$	0
$E^*$	$N^*$	$\frac{(\varepsilon+D_2)}{\delta c \lambda}$	$\frac{au(N^*)-(\gamma+D_1)}{c \lambda}$

平衡点の各成分は表1で与えられる。 $N^*$  は方程式 (4) の解である。

$$D(N^0 - N^*) + \gamma_1 P^* + \varepsilon_1 \frac{au(N^*)-(\gamma+D_1)}{c \lambda} - (\gamma + D_1) P^* - \delta P^* \{au(N^*) - (\gamma + D_1)\} = 0. \quad (4)$$

境界平衡点  $E_0 = (N^0, 0, 0)$  は常に存在する。 $E_0$  の安定条件を考えるために、 $E_0$  におけるヤコビ行列を考える。

$$M_0 = \begin{pmatrix} -D & -au(N^0) + \gamma_1 & \varepsilon_1 \\ 0 & au(N^0) - (\gamma + D_1) & 0 \\ 0 & 0 & -(\varepsilon + D_2) \end{pmatrix}.$$

$M_0$  の固有値は、

$$s_1 = -D < 0, \quad s_2 = au(N^0) - (\gamma + D_1), \\ s_3 = -(\varepsilon + D_2) < 0.$$

つまり、 $au(N^0) - (\gamma + D_1) < 0$  のとき、 $E_0 = (N^0, 0, 0)$  は局所漸近安定である。

次に、 $E_1 = (N_1, P_1, 0)$  について考える。 $E_1$  の存在条件は以下のように示すことができる。

$$N^0 > u^{-1}\left(\frac{\gamma + D_1}{a}\right).$$

$E_1$  におけるヤコビ行列は以下に示す。

$$M_1 = \begin{pmatrix} -D - aP_1 u'(N_1) & -au(N_1) + \gamma_1 & \varepsilon_1 + c(1-\delta)\lambda P_1 \\ aP_1 u'(N_1) & 0 & -c\lambda P_1 \\ 0 & 0 & \delta c \lambda P_1 - (\varepsilon + D_2) \end{pmatrix}.$$

$M_1$  に対応する特性方程式は以下のとおりである。

$$|M_1 - sI| = \{\delta c \lambda P_1 - (\varepsilon + D_2) - s\} [s^2 + \{D + aP_1 u'(N_1)\} s + \{au(N_1) - \gamma_1\} aP_1 u'(N_1)]$$

$D + aP_1 u'(N_1) > 0$  と  $\{au(N_1) - \gamma_1\} aP_1 u'(N_1) > 0$  より、特性方程式の第2項を満たす固有値の実部は共に負であることを示している。もし、

$$\delta c \lambda P_1 - (\varepsilon + D_2) < 0,$$

つまり、

$$N^0 < \frac{(\varepsilon + D_2)(\gamma + D_1 - \gamma_1)}{\delta c \lambda D} + u^{-1} \left( \frac{\gamma + D_1}{a} \right),$$

ならば、 $E_1 = (N_1, P_1, 0)$  は局所漸近安定である。

最後に、 $E^* = (N^*, P^*, Z^*)$  について考える。 $E^*$  の存在条件は以下のように示すことができる。

$$N^0 > \frac{(\varepsilon + D_2)(\gamma + D_1 - \gamma_1)}{\delta c \lambda D} + u^{-1} \left( \frac{\gamma + D_1}{a} \right).$$

$E^*$  で線形化したヤコビ行列は、以下のように与えられる。

$$M_2 = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} & m_{13} \\ m_{21} & 0 & m_{23} \\ 0 & m_{32} & 0 \end{pmatrix}$$

ただし、 $P^* < \frac{1}{\lambda}$  に注意する。

$$\begin{aligned} m_{11} &= -D - aP^*u'(N^*) \\ m_{12} &= -au(N^*) + (1 - \delta)cZ^*\lambda + \gamma_1 \\ m_{13} &= (1 - \delta)c\lambda P^* + \varepsilon_1 \\ m_{21} &= aP^*u'(N^*) \\ m_{23} &= -c\lambda P^* \\ m_{32} &= \delta c\lambda Z^* \end{aligned}$$

ここで

$$\begin{aligned} m_{12} &= -au(N^*) + (1 - \delta)cZ^*\lambda + \gamma_1 \\ &= -(\gamma - \gamma_1 + D_1) - \delta cZ^*\lambda < 0 \end{aligned}$$

である。つまり  $M_2$  の成分の符号は次で与えられる。

$$M_2 = \begin{pmatrix} m_{11} & m_{12} & m_{13} \\ m_{21} & 0 & m_{23} \\ 0 & m_{32} & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} - & - & + \\ + & 0 & - \\ 0 & + & 0 \end{pmatrix}$$

特性方程式は以下のように与えられる。

$$y^3 + c_1y^2 + c_2y + c_3 = 0$$

ここで

$$\begin{aligned} c_1 &= -m_{11} \\ c_2 &= -m_{12}m_{21} - m_{23}m_{32} \\ c_3 &= m_{11}m_{23}m_{32} - m_{13}m_{21}m_{32} \end{aligned}$$

である。明らかに、

$$\begin{aligned} c_1 &> 0 \\ c_3 &= m_{32} [cD\lambda P^* + aP^*u'(N^*) (\varepsilon - \varepsilon_1 + D_2)] > 0 \\ c_1c_2 - c_3 &= m_{11}m_{12}m_{21} + m_{13}m_{21}m_{32} > 0. \end{aligned}$$

である。ラウス-フルヴィッツの安定判別法から、 $E^*$  は局所漸近安定である。Ruan のモデル (cf.[2]) との違いは、 $E^*$  におけるヤコビ行列の  $m_{22}$  が 0 であることと、 $m_{12}$  の符号が決定することである。

今回、時間遅れのないモデルで、 $u(N)$  が一般の関数

$$u(0) = 0, \frac{du}{dN} > 0, \lim_{N \rightarrow \infty} u(N) = 1.$$

であっても、 $\omega(P)$  が折れ線関数である場合、 $E^*$  が存在すれば、内部平衡点の漸近安定性が保持されることを数学的に証明した。

#### 4 植物プランクトンのリサイクルに時間遅れがある場合

次のモデルの解析を行なう。

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = D(N^0 - N) - aPu(N) + \gamma_1 \int_{-\infty}^t F(t-s)P(s)ds \\ \quad + \varepsilon_1 Z + c(1-\delta)Z\omega(P) \\ \frac{dP}{dt} = aPu(N) - cZ\omega(P) - (\gamma + D_1)P \\ \frac{dZ}{dt} = Z[\delta c\omega(P) - (\varepsilon + D_2)] \end{cases} \quad (5)$$

今回  $F(s)$  は次のような指数 kernel で表されている。

$$F(s) = \alpha e^{-\alpha s}.$$

"linear chain trick" を利用して、(5) を常微分方程式系に書き換える。そのためにまず  $x(t)$  を次のように定義する。

$$x(t) = \int_{-\infty}^t \alpha e^{-\alpha(t-s)} P(s) ds.$$

両辺を  $t$  で微分すると以下の方程式を得ることができる。

$$\frac{dx}{dt} = -\alpha x + \alpha P.$$

よって、(5) を次のように書き換えることができる。

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = D(N^0 - N) - aPu(N) + \gamma_1 x \\ \quad + \varepsilon_1 Z + c(1-\delta)\omega(P) \\ \frac{dP}{dt} = aPu(N) - cZ\omega(P) + (\gamma + D_1)P \\ \frac{dZ}{dt} = Z[\delta c\omega(P) - (\varepsilon + D_2)] \\ \frac{dx}{dt} = -\alpha x + \alpha P. \end{cases} \quad (6)$$

(6) では次の3つの平衡点が存在する。

- (i) 境界平衡点 :  $E_0 = (N^0, 0, 0, 0)$
- (ii) 境界平衡点 :  $E_1 = (N_1, P_1, 0, x_1)$
- (iii) 内部平衡点 :  $E^* = (N^*, P^*, Z^*, x^*)$

ただし、 $E_0, E_1$  については、3節の  $E_0, E_1$  の平衡点の存在条件と安定条件が同じであるので詳しい解析は省略する。また、 $\delta c > \epsilon + D_2$  より  $P^* = \frac{\epsilon + D_2}{\delta c \lambda} < \frac{1}{\lambda}$  に注意する。

今回は特に、 $E^*$  におけるヤコビ行列を考えて、 $E^*$  の安定性を調べる。

$$M^* = \begin{pmatrix} m_{11}^* & m_{12}^* & m_{13}^* & \gamma_1 \\ m_{21}^* & 0 & m_{23}^* & 0 \\ 0 & m_{32}^* & 0 & 0 \\ 0 & \alpha & 0 & -\alpha \end{pmatrix}.$$

また、

$$\begin{aligned} m_{11}^* &= -D - aP^*u'(N^*) \\ m_{12}^* &= -au(N^*) + (1 - \delta)cZ^*\lambda \\ m_{13}^* &= (1 - \delta)c\lambda P^* + \epsilon_1 \\ m_{21}^* &= aP^*u'(N^*) \\ m_{23}^* &= -c\lambda P^* \\ m_{32}^* &= \delta c\lambda Z^* \end{aligned}$$

$M^*$  の対する特性方程式は以下に示す。

$$y^4 + a_1y^3 + a_2y^2 + a_3y + a_4 = 0$$

ただし

$$\begin{aligned} a_1 &= D + aP^*u'(N^*) + \alpha \\ a_2 &= \alpha(D + aP^*u'(N^*)) + \delta c^2\lambda^2 P^*Z^* + aP^*u'(N^*)\{au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda\} \\ a_3 &= \delta c^2\lambda^2 P^*Z^*(D + aP^*u'(N^*) + \alpha) + aP^*u'(N^*)\alpha\{au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda\} \\ &\quad - aP^*u'(N^*)\delta c\lambda Z^*\{\epsilon_1 + (1 - \delta)cP^*\lambda\} - aP^*u'(N^*)\alpha\gamma_1 \\ a_4 &= \alpha(D + aP^*u'(N^*))\delta c^2\lambda^2 P^*Z^* - aP^*u'(N^*)\delta c\lambda Z^*\alpha\{\epsilon_1 + (1 - \delta)cP^*\lambda\} \end{aligned}$$

ここで、 $a_i > 0$  ( $i = 1, 2, 3, 4$ ) であることと、 $(a_1a_2 - a_3)a_3 - a_1^2a_4$  を計算しなければならない。まず、 $a_1 > 0$  は明らかである。

$$au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda = \delta au(N^*) + (1 - \delta)(\gamma + D_1) > 0.$$

であることに注意すると  $a_2 > 0$ 。  $\delta c P^* \lambda = \epsilon + D_2$  を利用すると、  $a_3$  と  $a_4$  は次のように書き換えることができる。

$$\begin{aligned} a_3 &= \delta c^2 \lambda^2 P^* Z^* (D + \alpha) + a P^* u'(N^*) [\{a u(N^*) - (1 - \delta) c Z^* \lambda - \gamma_1\} \alpha + \delta c \lambda Z^* (\epsilon + D_2 - \epsilon_1)] \\ a_4 &= \delta c^2 \lambda^2 P^* Z^* \alpha D + \alpha a P^* u'(N^*) \delta c \lambda Z^* (\epsilon - \epsilon_1 + D_2) > 0 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &(a_1 a_2 - a_3) a_3 - a_1^2 a_4 \\ &= [(D + a u'(N^*)) \{a u(N^*) - (1 - \delta) c Z^* \lambda\} + \delta c \lambda Z^* \{\epsilon_1 + (1 - \delta) c P^* \lambda\} + \alpha \gamma_1] \\ &\quad \left[ \delta c^2 \lambda^2 P^* Z^* (D + a) + a u'(N^*) \delta c \lambda Z^* \{(\epsilon - \epsilon_1) + D_2\} + a u'(N^*) \alpha \{a u(N^*) - (1 - \delta) c Z^* \lambda - \gamma_1\} \right] \\ &\quad + (D + a u'(N^*) + \alpha) [\delta c \lambda Z^* \alpha^2 \{\epsilon_1 + (1 - \delta) c P^* \lambda\} + \alpha^2 (D + a u'(N^*)) \{a u(N^*) - (1 - \delta) c Z^* \lambda - \gamma_1\}] \end{aligned}$$

$c Z^* \lambda = a u(N^*) - (\gamma + D_1)$  であることから、

$$\begin{aligned} &\{a u(N^*) - (1 - \delta) c Z^* \lambda - \gamma_1\} \\ &= (\gamma - \gamma_1 + D_1) + \delta \{a u(N^*) - (\gamma + D_1)\} > 0. \end{aligned}$$

つまり

$$a_3 > 0, (a_1 a_2 - a_3) a_3 - a_1^2 a_4 > 0.$$

この結果から  $E^*$  は局所漸近安定である。

## 5 動物プランクトンのリサイクルに時間遅れがある場合

次のモデルの解析を行なう。

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = D(N^0 - N) - a P u(N) + c(1 - \delta) Z \omega(P) \\ \quad + \gamma_1 P + \epsilon_1 \int_{-\infty}^t G(t-s) Z(s) ds \\ \frac{dP}{dt} = a P u(N) - c Z \omega(P) - (\gamma + D_1) P \\ \frac{dZ}{dt} = Z [\delta c \omega(P) - (\epsilon + D_2)] \end{cases} \quad (7)$$

今回  $G(s)$  は次のような指数 kernel であると仮定する。

$$G(s) = \beta e^{-\beta s}.$$

$y(t)$  を次のように定義する。

$$y(t) = \int_{-\infty}^t \beta e^{-\beta(t-s)} Z(s) ds$$

両辺を  $t$  で微分すると以下の方程式を得ることができる。

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y + \beta Z.$$

つまり (7) を次のように書き換えることができる。

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = D(N^0 - N) - aPu(N) + c(1 - \delta)Z\omega(P) \\ \quad + \gamma_1 P + \varepsilon_1 y \\ \frac{dP}{dt} = aP - cZ\omega(P) + (\gamma + D_1)P \\ \frac{dZ}{dt} = Z[\delta c\omega(P) - (\varepsilon + D_2)] \\ \frac{dy}{dt} = -\beta y + \beta Z. \end{cases} \quad (8)$$

(8) では次の 3 つの平衡点が存在する。

- (i) 境界平衡点 :  $E_0 = (N^0, 0, 0, 0)$
- (ii) 境界平衡点 :  $E_1 = (N_1, P_1, 0, 0)$
- (iii) 内部平衡点 :  $E^* = (N^*, P^*, Z^*, y^*)$

$E_0, E_1$  については、3 節の  $E_0, E_1$  の平衡点の存在条件と安定条件が同じであるので詳しい解析は省略する。また、 $\delta c > \varepsilon + D_2$  より  $P^* = \frac{\varepsilon + D_2}{\delta c \lambda} < \frac{1}{\lambda}$  に注意する。今回は特に、 $E^*$  におけるヤコビ行列を考えて、 $E^*$  の安定性を述べる。

$$M^{**} = \begin{pmatrix} m_{11}^* & m_{12}^* & m_{13}^* & \varepsilon_1 \\ m_{21}^* & 0 & m_{23}^* & 0 \\ 0 & m_{32}^* & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \beta & -\beta \end{pmatrix}$$

ただし、

$$\begin{aligned} m_{11}^* &= -D - aP^*u'(N^*) \\ m_{12}^* &= -au(N^*) + (1 - \delta)cZ^*\lambda\gamma_1 \\ m_{13}^* &= (1 - \delta)c\lambda P^* \\ m_{21}^* &= aP^*u'(N^*) \\ m_{23}^* &= -c\lambda P^* \\ m_{32}^* &= \delta c\lambda Z^* \end{aligned}$$

$M^{**}$  に対する特性方程式を以下に示す。

$$y^4 + b_1 y^3 + b_2 y^2 + b_3 y + b_4 = 0$$

ただし、

$$\begin{aligned} b_1 &= D + aP^*u'(N^*) + \beta \\ b_2 &= \beta(D + aP^*u'(N^*)) + \delta c^2 \lambda^2 P^* Z^* + aP^*u'(N^*) \{au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda + \gamma_1\} \\ b_3 &= \delta c^2 \lambda^2 P^* Z^* (D + aP^*u'(N^*) + \beta) + aP^*u'(N^*)\beta \{au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda + \gamma_1\} \\ &\quad - aP^*u'(N^*)\delta c^2 \lambda^2 Z^* (1 - \delta)P^* \\ b_4 &= \beta(D + aP^*u'(N^*))\delta c^2 \lambda^2 P^* Z^* - aP^*u'(N^*)\delta c\lambda Z^* \{\beta(1 - \delta)cP^*\lambda + \varepsilon_1\beta\} \end{aligned}$$



今回特に  $b_i > 0$  ( $i = 1, 2, 3, 4$ ) であることと、 $(b_1 b_2 - b_3) b_3 - b_1^2 b_4$  を計算しなければならない。  
まず、 $b_1 > 0$  は明らか。

$$au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda = \delta au(N^*) + (1 - \delta)(\gamma + D_1) > 0.$$

であることに注意すると  $b_2 > 0$ 。

$$\begin{aligned} b_3 &= \delta c^2 \lambda^2 P^* Z^* (D + \beta) + a P^* u'(N^*) \beta \{ au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda + \gamma_1 \} \\ &\quad + \delta^2 c^2 \lambda^2 (P^*)^2 a Z^* u'(N^*) > 0 \\ b_4 &= \beta D \delta c^2 \lambda^2 P^* Z^* + \beta a P^* u'(N^*) \delta c \lambda Z^* (\varepsilon - \varepsilon_1 + D_2) > 0. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &(b_1 b_2 - b_3) b_3 - b_1^2 b_4 \\ &= (D + au'(N^*) + \beta)^2 au'(N^*) \delta c \lambda Z^* \{ \beta(1 - \delta)cP^*\lambda + \varepsilon_1 \beta \} \\ &\quad \times (D + au'(N^*) + \beta) \beta (D + au'(N^*)) \{ au'(N^*) \beta \{ au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda - \gamma_1 \} - au'(N^*) \delta c \lambda Z^* (1 - \delta)cP^*\lambda \} \\ &\quad + [(D + au'(N^*)) au'(N^*) \{ au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda - \gamma_1 \} + au'(N^*) \delta c \lambda Z^* (1 - \delta)cP^*\lambda] \\ &\quad [(D + au'(N^*) + \beta) \delta c^2 \lambda^2 P^* Z^* + au'(N^*) \beta \{ au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda - \gamma_1 \} - au'(N^*) \delta c \lambda Z^* (1 - \delta)cP^*\lambda] \\ &cZ^*\lambda = au(N^*) - (\gamma + D_1) \text{ なので,} \end{aligned}$$

$$\{ au(N^*) - (1 - \delta)cZ^*\lambda - \gamma_1 \} = (\gamma - \gamma_1 + D_1) + \delta \{ au(N^*) - (\gamma + D_1) \} > 0.$$

つまり

$$(b_1 b_2 - b_3) b_3 - b_1^2 b_4 > 0$$

この結果から、 $E^*$  は局所漸近安定である。

## 6 考察

結果は、表 2 の通りである。

植物プランクトンの栄養吸収関数は表 (2) の形で記述されることが多い (cf.[6])。その場合、 $\omega(P)$  が折れ線関数であれば、(1) を常に安定にさせることがわかった。このことから動物プランクトンの捕食率は折れ線関数で近似されるものが多いのではないか。実際、動物プランクトンの捕食率に関しての機能の反応は、餌を無選択に濾過して食べる動物は折れ線関数になるという例がある (cf.[3],[4])。例えばオオミジンコの酵母菌細胞に対する捕食率である。図 1 は、餌として酵母菌細胞の密度を様々に変えたときの、オオミジンコの酵母菌吸収率を示している。ミジンコは酵母菌細胞を取り込む際、時間当たり一定量の水を自前の濾過器で濾し取り、濾し取る酵母菌細胞の量はその濃度の上昇と共に直線的に増加する。酵母菌細胞がある一定量を越えてしまうと、ミジンコは濾しとった酵母菌細胞すべてを取り込むことができないため、ミジンコの捕食率は折れ線となる。このようなメカニズムからミジンコの酵母菌細胞に対する捕食率が折れ線関数となることが説明されるのであるが、本研究は数学的にも折れ線型の吸収率が系の安定性を強固にすることを示唆していることは大変興味深い。

表 2: Ruan のモデルと我々のモデルの結果の比較

	$u(N)$	$\omega(P)$	正の平衡点
Ruan の場合	$\frac{N}{K+N}$	$1 - e^{-\lambda P}$	安定 $\rightarrow$ 不安定 (Hopf 分岐)
我々の場合	$u(N)$ $u(0) = 0, \frac{du}{dN} > 0, \dots$ $\lim_{N \rightarrow \infty} u(N) = 1$	$\lambda P$ (if $P < 1/\lambda$ ) $1$ (if $P \geq 1/\lambda$ )	局所漸近安定

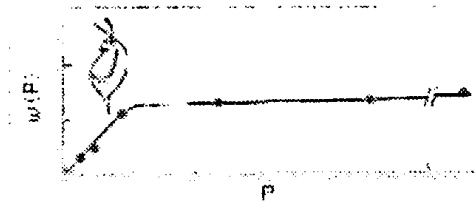


図 1: オオミジンコの酵母菌細胞に対する捕食率。

## 参考文献

- [1] E. Beretta, Y. Takeuchi, 1995, Qualitative Properties of Chemostat Equations with Time Delay, *J. Biological systems*, 3, 689-696.
- [2] S. Ruan, 2001, Oscillations in Plankton Models with Nutrient Recycling, *J. theor. Biol.*, 208, 15-26.
- [3] 堀 道雄 (2003): 生態学 個体・個体群・群集の科学. 京都大学出版会
- [4] 森 主一 (1997): 動物の生態. 京都大学出版会
- [5] Y. Takeuchi (1995): Global Dynamical Properties of Lotka-Volterra System. World Scientific, Singapore.
- [6] J. Huisman, F. J. Weissing, Biodiversity of Plankton by species oscillations and chaos, *nature*, 402, 407-410