

理論生態学の黄金時代：1923-1940

The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940 p145 から p159 まで

発表者：静岡大学工学部 守田 智 (Satoru Morita)

講究録担当：大阪府立大学工学部 川東 史幸 (Fumiyuki Kawahigashi)

E-mail: fumiyuki@ms.osakafu-u.ac.jp

§4 奇数個の種がいる場合

多種の生物の共存についてこれから考察していきたい。

§4 では、種の数に奇数個の場合について考えていく。この場合について、次のような性質が成り立つことが知られている。

- 全ての種が有限範囲にとどまるわけではない。
- 1種が絶滅する場合がある。(このとき偶数種の場合 (§3) に帰着できる。)
- 発散する場合がある。

この性質が成り立つことを §§4.1 で示す。

§§4.1 系が満たす条件

発展方程式における a_{ij} について、 $A = a_{ij}$ が次のような形で表される場合を考える。

$$A = \begin{pmatrix} 0 & a_{21} & a_{31} & \dots & a_{n1} \\ a_{12} & 0 & a_{32} & \dots & a_{n2} \\ a_{13} & a_{23} & 0 & \dots & a_{n3} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{1n} & a_{2n} & a_{3n} & \dots & 0 \end{pmatrix}$$

ここで、 n は奇数であり、 $a_{sr} = -a_{rs}$ であるものとする。

($a_{sr} = -a_{rs}, a_{ss} = 0$ を満たす行列を反対称行列という。)

この場合 $|A| = |{}^t A| = -|A|$ であるので、 $|A| = 0$ となる。

また、行列 A の余因子行列は、適当な定数 $R_i (i = 1, 2, \dots, n)$ を使って次のような形で表すことができる。(証明略)

$$\begin{pmatrix} R_1^2 & R_1 R_2 & R_1 R_3 & \dots & R_1 R_n \\ R_2 R_1 & R_2^2 & R_2 R_3 & \dots & R_2 R_n \\ R_3 R_1 & R_3 R_2 & R_3^2 & \dots & R_3 R_n \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ R_n R_1 & R_n R_2 & R_n R_3 & \dots & R_n^2 \end{pmatrix}$$

R_i の符号の取り方には2種類あり、1つの R_i について符号を決めると、残りの R_i についても符号が決まる。例えば、3次元反対称行列の場合

$$\begin{pmatrix} 0 & a & b \\ -a & 0 & c \\ -b & -c & 0 \end{pmatrix}$$

のような行列について、余因子行列は

$$\begin{pmatrix} c^2 & -bc & ac \\ -bc & b^2 & -ab \\ ac & -ab & a^2 \end{pmatrix}$$

で表される。

よって、この場合

$$R_1 = -c, \quad R_2 = b, \quad R_3 = -a$$

または

$$R_1 = c, \quad R_2 = -b, \quad R_3 = a$$

となり、実際に符号の取り方が2種類で、1つの R_i について符号を決めると全ての R_i について符号が決まるということが確認できる。

また、一般的な余因子行列の性質として

$$(\text{元の行列}) \times {}^t(\text{余因子行列}) = (\text{行列式}) \times (\text{単位行列}) \quad (*)$$

となることが知られている。

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\epsilon_r \beta_r + \sum_{s=1}^n a_{sr} N_s \right) N_r \quad (\text{B})$$

最初に述べたように、発展方程式 (B) は上のような式で表される。

余因子行列の性質 (*) と反対称行列 A に関する性質と ($|A| = 0$) を使うと

$$\sum_{h=1}^n a_{rh} R_h = 0$$

が成り立つので、(B) の両辺に R_r/N_r をかけて r に関して足し合わせると

$$\sum_{r=1}^n \frac{\beta_r}{N_r} R_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_{r=1}^n \epsilon_r \beta_r R_r$$

となる。これを積分して解くと、次のような $N_i (i = 1, 2, \dots, n)$ に関する式が得られる。

$$N_1^{\beta_1 R_1} N_2^{\beta_2 R_2} \dots N_n^{\beta_n R_n} = C e^{Lt} \quad (40)$$

C : 正の定数

$$L = \sum_{r=1}^n \epsilon_r \beta_r R_r$$

ここで、 L が 0 となる確率はほとんど 0 なので、 L を正か負と仮定する。このとき、(40) より、 $t \rightarrow \infty$ の時に少なくとも 1 つの種が 0 か ∞ になることは明らかである。よって、最初に述べたように、全ての種が有限範囲にとどまることはないということがわかる。

1 つの種が絶滅する場合は、種の数はいくつでも偶数となるので、§3 の結果に帰着できる。また、1 つの種が無限大に発散する場合は、発展方程式 (B) は使えない。生物の個体数が無限に増えることは現実的にあり得ないので、このような事態を回避するために、個体数の増加に伴い増加に伴い増殖率が減る項を加味する必要があるからである。(この場合については §6 で述べる。)

§§4.2 線形化（1種絶滅の場合）

1種が絶滅する場合について詳しく考える。

発展方程式 (B) は非線形であるので、この方程式を線形化したい。

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\epsilon_r \beta_r + \sum_{s=1}^n a_{sr} N_s \right) N_r \quad (\text{B})$$

の N_1 は十分に小さいとして、 r 番目の種の成長率を表す式

$$\epsilon_r \beta_r + \sum_{s=2}^n a_{sr} N_s = 0 \quad (r = 2, 3, \dots, n)$$

が正の解 Q_2, Q_3, \dots, Q_n を持つと仮定する。このとき、 N_1 は十分に小さいと仮定しているので、 N_1^2 の項は無視してもよい。 N_1^2 の項を無視すると、式 (B) は

$$\begin{aligned} \beta_1 \frac{dN_1}{dt} &= \left(\epsilon_1 \beta_1 + \sum_{s=2}^n a_{s1} N_s \right) N_1 \\ \beta_r \frac{dN_r}{dt} &= \left(\sum_{s=2}^n a_{sr} (N_s - Q_s) + a_{1r} N_1 \right) N_r \\ &\quad (r = 2, 3, \dots, n) \end{aligned}$$

となる。さらに

$$N_1 = Q_1 \nu_1, \quad N_r = Q_r (1 + \nu_r), \quad (r = 2, 3, \dots, n)$$

と変換する。ただし、 Q_1 は正定数、 $\nu_r (r = 1, 2, \dots, n)$ は十分小さい変数と仮定する。

この仮定の下で、 $\nu_i \nu_j$ の項は無視できるので、次のような $\nu_i (i = 1, 2, \dots, n)$ に関する方程式が得られる。

$$\beta_1 \frac{d\nu_1}{dt} = \left(\epsilon_1 \beta_1 + \sum_{s=2}^n a_{s1} Q_s \right) \nu_1 \quad (41)$$

$$\begin{aligned} \beta_r \frac{d\nu_r}{dt} &= \sum_{s=2}^n a_{sr} Q_s \nu_s + a_{1r} Q_1 \nu_r \\ &\quad (r = 2, 3, \dots, n) \end{aligned} \quad (42)$$

§§4.3 種 1 の増殖率の計算

(41)における ν_1 の増殖率 $(\epsilon_1\beta_1 + \sum_{s=2}^n a_{s1}Q_s)$ について、さらに詳しく計算していきたい。

ここで、1番目の種を除いた偶数次元行列は次のような形になっている。。

$$D = \begin{pmatrix} 0 & a_{23} & a_{24} & \cdots & a_{2n} \\ a_{32} & 0 & a_{34} & \cdots & a_{3n} \\ a_{42} & a_{43} & 0 & \cdots & a_{4n} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ a_{n2} & a_{n3} & a_{n4} & \cdots & 0 \end{pmatrix}$$

D の行列式を D' とする。 Q_2, Q_3, \dots, Q_n が $n-1$ 次の連立方程式

$$\epsilon_r\beta_r + \sum_{s=2}^n a_{sr}N_s = 0 \quad (r = 2, 3, \dots, n)$$

の解であるということを思い出してみよう。 D'_r を上記行列の余因子行列の転置とすると、これは逆行列に行列式をかけたものに等しい。そのことに注意して連立方程式を解くと

$$Q_s = -\frac{\sum_{r=2}^n \epsilon_r\beta_r D'_{rs}}{D'}, \quad (s = 2, 3, \dots, n)$$

この両辺に a_{s1} をかけて s について 2 から n まで足し合わせると

$$\sum_{s=2}^n a_{s1}Q_s = -\frac{\sum_{r=2}^n \epsilon_r\beta_r \sum_{s=2}^n a_{s1}D'_{rs}}{D'}$$

さらに

$$D' = D_{11}$$

$$\sum_{s=2}^n a_{s1}D'_{rs} = -\sum_{s=2}^n a_{1s}D'_{rs} = -D_{r1}$$

であるので、これを代入すると

$$\sum_{s=2}^n a_{s1}Q_s = \frac{\sum_{r=2}^n \epsilon_r\beta_r D_{r1}}{D_{11}}$$

$$\therefore \epsilon_1 \beta_1 + \sum_{s=2}^n a_{s1} Q_s = \frac{\sum_{r=1}^n \epsilon_r \beta_r D_{r1}}{D_{11}}$$

最後に $D_{r1} = R_r R_1$, $D_{rr} = R_r^2$, $D_{11} = R_1^2$ を代入すると

$$\epsilon_1 \beta_1 + \sum_{s=2}^n a_{s1} Q_s = \frac{1}{R_1} \sum_{r=1}^n \epsilon_r \beta_r R_r = \frac{L}{R_1}$$

2ページでも述べたように、 R_i の符号の取り方には2通りあるが、ここでは $R_1 > 0$ としておく。

§§4.4 種1が絶滅する解

(41)に §§4.3の結果を代入すると $\beta_1 dv_1/dt = L/R_1 v_1$ となるので、 v_1 は

$$v_1 = A_1 e^{-mt}$$

と表せる。ここで、線形化の仮定 ($L < 0$) より $m > 0$ ($m = -L/\beta_1 R_1$ とおいた) であるので $t \rightarrow \infty$ のとき1番目の種が絶滅する。

$L < 0$ の場合について、 $v_1 \rightarrow 0$ であるので、(42)は

$$\beta_r \frac{dv_r}{dt} = \sum_{s=2}^n a_{sr} Q_s v_s \quad (r = 2, 3, \dots, n)$$

と近似できる。これは §§3.4の(37)式に一致する。

よって、この解は §§3.4の(Ⅲ)式で与えられる。これを u_r とおく。

実際は、(42)において指数減衰の項がつくので

$$\beta_r \frac{dv_r}{dt} = \sum_{s=2}^n a_{sr} Q_s v_s + A_1' e^{-mt}$$

となっている。したがって、この場合の解は

$$v_r = u_r + A_r e^{-mt}$$

で表される。(A_r は簡単な計算で求まる定数)

§5 個体数の時間変化の3つの特徴

Part I の2節において、捕食者と被食者の2種しかいない場合について個体数の変動に関する次のような3つの性質が成り立つということを確認した。

1. 周期性 2種の個体数振動は周期的で、周期は $\epsilon_1, \epsilon_2, C$ に依存する。即ち、周期は被食者の成長率、捕食者の減少率、2種の個体数の初期値に依存して決まる。
2. 平均値の保存 2種の平均個体数は初期値に依らず成長率 ϵ_1 , 減少率 ϵ_2 , 防御率 γ_1 , 攻撃率 γ_2 が一定である限りいつも一定である。
3. 平均値に対する摂動 2種の個体数に比例して個体数を減少させた場合、被食者の平均個体数は増加し、捕食者の平均個体数は減少する。

n 種の場合にもこの3つの性質が成り立つかどうか見ていきたい。

条件として次のようなものを考える。

- 基礎行列式が0でない。
- 種の数が偶数である。
- 正の平衡点が存在する。

まず、性質1について確かめる。種数が n の場合についても個体数が平衡点に減衰しないという性質は変わらない。しかし、2種系については個体数の変動が周期的であるのに対して、 n 種系において変動は周期的でない。つまり、性質1は成り立たない。

次に、性質2について確かめる。2種系において変動は周期的であるので、ある時刻からその周期だけ時間がたった時刻までの個体数の変動を見てやると、すぐに平均個体数を求めることができる。それに対して、 n 種系では変動が周期的ではないので、単純に平均個体数を求めることはできない。だが、もうすでに、個体数の $[0, t]$ 区間における平均個体数は、 $t \rightarrow \infty$ としたときある値に近づくということがわ

かっている。この値（個体数の長時間平均）は初期値によらないので、個体数の長時間平均を n 種の場合の性質 2 における平均個体数として解釈すると、2 番目の性質は成り立っているということになる。

最後に、性質 3 について確かめる。性質 3 について議論するためには、全ての生物種が捕食者か被食者のどちらかに分類されなければならない。2 種の場合については両者を捕食者と被食者に分けることができたが、 n 種の場合では果たしてこれが可能なのだろうか？

3 種の場合について考えてみよう。1 番目の種が 2 番目の種を食べるとしよう。この時点では、2 番目の種は 1 番目の種に食べられる被食者である。だが、もし 2 番目の種が 3 番目の種を食べるとするとどうなるだろうか？この場合、2 番目の種は 3 番目の種を食べる捕食者ということになってしまう。このように、 $n > 2$ の場合は一概にある種を捕食者か被食者かどうか区別することができない。

しかし、特別な場合に限ってこの区別ができるようになる。グループ A に属する種は、他の種を食べることはあっても他のどの種からも食べられることはないとする。一方、グループ B に属する種は、他の種から食べられることはあっても他のどの種を食べることもないとする。この場合に限って、グループ A に属する種を捕食者、グループ B に属する種を被食者というように分類することができる。このような分類の下で、捕食者と被食者の種数は等しくなければならない。なぜなら、もしどちらかの種数の方が多いとすると、基礎行列式が 0 となり、最初の前提条件に矛盾するからである。

それでは、捕食者と被食者の分類ができる場合について、果たして本当に性質 3 が成り立っているのだろうか？ $|\epsilon_1|, |\epsilon_2|, \dots, |\epsilon_p|$ を増加させ、 $|\epsilon_{p+1}|, |\epsilon_{p+2}|, \dots, |\epsilon_{p+q}|$ を減少させた場合について考えてみよう。これは、全体的に種の個体を取り除くことに対応している。このとき、平衡点における N_1, N_2, \dots, N_p のいずれかが減少し、 $N_{p+1}, N_{p+2}, \dots, N_{p+q}$ のいずれかが増加しなくてはならない。このことから、性質 3 についても成り立っていることがわかる。

§6 増殖率自体が個体数に依存して減る場合

§§6.1 増殖率の密度依存性

奇数種の生物の個体数の変動について、§4.1で、個体数が無限大に発散する場合には増殖率の密度依存性を考える必要があるということを述べた。そのことについてさらに詳しく考えていきたい。

まず、1種系について増殖率の密度依存性を考えた場合、個体数 N の変動は次のような方程式で表すことができる。

$$\frac{dN}{dt} = (\epsilon - \lambda N)N \quad (\epsilon > 0, \lambda > 0)$$

これを解くと

$$N = \frac{\epsilon N_0 e^{\epsilon t}}{\epsilon + N_0 \lambda (e^{\epsilon t} - 1)}$$

が得られ、個体数は N_0 と ϵ/λ の間の範囲に収まるということがわかる。

多種系の場合についても同様に、(B)に増殖率の密度依存効果を入れた方程式(D)について考えていく。

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\epsilon_r \beta_r - \lambda_r \beta_r N_r + \sum_{s=1}^n a_{sr} N_s \right) N_r \quad (D)$$

今、全体の成長率に関する式

$$\epsilon_r \beta_r - \lambda_r \beta_r N_r + \sum_{s=1}^n a_{sr} N_s = 0$$

が全ての種で正の解 $N_r = q_r$ を持つと仮定する。このとき、 $N_r = q_r n_r$ とおくと、(D)は次のように書き換えられる。

$$\beta_r \frac{dn_r}{dt} = \left(-\lambda_r \beta_r q_r (n_r - 1) + \sum_{s=1}^n a_{sr} q_s (n_s - 1) \right) n_r \quad (D')$$

(D')の両辺を n_r で割ると

$$\beta_r \frac{d \ln n_r}{dt} = -\lambda_r \beta_r q_r n_r + \lambda_r \beta_r q_r + \sum_{s=1}^n a_{sr} q_s n_s - \sum_{s=1}^n a_{sr} q_s \quad (D'')$$

(D') と (D'') について、それぞれ両辺に q_r をかけて r に関して 1 から n まで足し合わせてやると、 a_{sr} の反対称性から

$$\sum_{r=1}^n \beta_r q_r \frac{dn_r}{dt} = - \sum_{r=1}^n \lambda_r \beta_r q_r^2 n_r^2 + \sum_{r=1}^n \lambda_r \beta_r q_r^2 n_r - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n a_{sr} q_r q_s n_s$$

$$\sum_{r=1}^n \beta_r q_r \frac{d \ln n_r}{dt} = - \sum_{r=1}^n \lambda_r \beta_r q_r^2 n_r + \sum_{r=1}^n \lambda_r \beta_r q_r^2 + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n a_{sr} q_r q_s n_s$$

上の 2 式の両辺の差をとると

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \sum_{r=1}^n \beta_r q_r (n_r - \ln n_r) &= - \sum_{r=1}^n \lambda_r \beta_r q_r^2 (n_r^2 - 2n_r + 1) \\ &= - \sum_{r=1}^n \lambda_r \beta_r q_r^2 (n_r - 1)^2 \end{aligned}$$

両辺を 0 から t まで積分すると

$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1} \right)^{\beta_1 q_1} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2} \right)^{\beta_2 q_2} \cdots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n} \right)^{\beta_n q_n} = C \exp \left(\int_0^t \sum_{r=1}^n \lambda_r \beta_r q_r^2 (n_r - 1)^2 dt \right)$$

C : 正定数

よって、§3.1(p133) と同等の議論により

$$\frac{e^{n_r}}{n_r} \leq e^{G^{1/q_r} \beta_r}$$

$$G = \frac{C}{e^{\sum_h \beta_h q_h}} e^{-\int_0^t \sum_r \lambda_r \beta_r q_r^2 (n_r - 1)^2 dt}$$

§§6.2 密度効果の結果

以上のことから、次のような性質が成り立つ。

- n_r (すなわち N_r) は有限の範囲にとどまる。

∵ 関数 $y = e^x/x (0 < x < \infty)$ は $x = 1$ で最小値 e をとる。これと §§6.1 の最後の結果から

$$e \leq \frac{e^{n_r}}{n_r} \leq e^{G^{1/q_r} \beta_r}$$

となるので、 n_r は 0 となることも無限大に発散することもない。

- もし $\lambda_r \neq 0$ ならば N_r は q_r に近づく。すなわち、 n_r は 1 に近づく。

(任意の $\delta > 0$ に対して t 時間以降に $|n_r - 1| < \delta$ となる t が存在する。)

\therefore そうでないと仮定すると $t \rightarrow \infty$ で $\int_0^t \sum_r \lambda_r \beta_r q_r^2 (n_r - 1)^2 dt$ が無限大に発散するので、このとき G は 0 に近づく。(つまり e^{n_r}/n_r が 0 に近づく。) しかし、これは $e^{n_r}/n_r \geq e$ に矛盾。

§§6.3 密度効果を入れた場合の特殊なケース

(同種間の競争がある場合)

先程の方程式 (D) について、 $a_{rr} = 0$ のかわりに $a_{rr} = \lambda_r \beta_r$ とおいて考えてみる。(つまり、同じ種の中で競争があると考える。) このとき (D) は

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \epsilon_r \beta_r N_r - \sum_{s=1}^n a_{sr} N_s N_r$$

で表せる。

以下のような関数

$$F(N_1, N_2, \dots, N_n) = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n a_{sr} N_s N_r = \sum_{r=1}^n a_{rr} N_r^2 \quad (43)$$

を考えると

$$\frac{d}{dt} \sum_{r=1}^n \beta_r N_r = -F(N_1, N_2, \dots, N_n) + \sum_{r=1}^n \epsilon_r \beta_r N_r$$

ここで $\epsilon_r = 0$ とすると

$$\frac{d}{dt} \sum_{r=1}^n \beta_r N_r = -F(N_1, N_2, \dots, N_n)$$

となるので、 $F(> 0)$ は、全ての種の成長率 ϵ_r が 0 の時の重み付き平均

$$\sum_{r=1}^n \beta_r N_r$$

の減少具合を指定する量であるということがわかる。