

## モデル生態系における安定性および周期性

立命館大・理工 中島久男

本論文では生態系における動的性質の中で重要な二つの側面、安定性および周期性が、微分方程式系によるさまざまなモデルでもって議論されている。

前半の§ 2と§ 3では、二種生物系を例にとり、種内および種間相互作用のさまざまな型によって、安定性がどのように実現されるか、あるいは周期性がどのような相互作用によって出現するかについて議論されている。そこにおける安定性の解析は定常点の近傍における局所的なものにとどまらず大域的なLyapounov関数の構成により、着目する状態空間全域にわたる安定性の解析が行われている。

後半の§ 4では種内あるいは種間の相互作用が、その瞬間の状態によるだけでなく、それ以前の状態にもよる、いわゆる履歴の効果がある場合について議論されている。一種系および二種の生物からなる捕食・被捕食系において、履歴の効果が大きい場合や、履歴が効く時間が長い場合では周期現象が現われるという結果を得た。

§ 5では、これまであまり解析が行われていない三種系について議論されている。そこでは、捕食者が二種類の生物を捕食する場合、その被捕食生物を個体数に比例して捕食するのではなく、より個体数の多い生物種をより多く摂食するという効果がある場合、系の安定性がより高まるという結論を得ている。もう一つの例として三種競争系において、二種競争系では出現しなかった周期解が存在する場合があることが示されている。

§ 6では、多種生物からなる捕食被捕食系において、捕食被捕食の関係によって各々の生物種が結ばれているが、その種間関係の結ばれ方の様式によって、どのように安定性が実現されるかが議論されている。ここでは、これまで生態学者によって主張されてきた“生態系が複雑になればなるほど安定となる”ということとは逆に、種間関係の結ばれかたが複雑になると系が不安定となりやすいという、Mayが確率行列で解析して得た結果と同じ結論を得た。

なお本論文は学位申請のために書かれ、1977年11月京都大学で学位を授与されたものである。

目 次

§ 1	序
§ 2	一捕食者一被捕食者系
§ 3	二種競争系
§ 4	時間遅れをともなう系
§ 5	三種系の挙動
§ 6	捕食被捕食関係にある多種系の安定性
	付 録
	参 考 文 献

§ 1. 序

生態系の数理モデルはVolterra [40], Lotka [19], と Kolmogoroff [16] にはじまる。それ以来、特にこの十年の間にこの分野における仕事が飛躍的に増大してきている。その一つの大きな流れとして、Volterra 等の仕事の延長上にある、生態系の力学モデル、すなわち生態系に対する微分方程式による記述がある、このモデルとしての微分方程式の解と、現実の生態系の時間的変動を定量的に対応づけることは、元の系に影響する多数の因子を捨象あるいは平均化したモデルにとっては、困難であったり、また現在のデータの集積からみても意味のないことも多い。ここでは、モデル系の定量的な側面については何も議論せず、安定性・周期性に関する定性的な議論を行う。

Volterra が後に“Volterra 方程式”と呼ばれている式を導出した際の動機は魚の個体数の周期的変動を説明することであった。生態系においてこのような周期変動がしばしば観測されるが、これらの周期変動の原因の一つとして考えられるものに環境の周期変動によるものがある。日照量の一年間における周期変動、あるいは気象状況のさらに長い数年ごとの周期変動などが考えられる。しかし一方、このような外的環境の変動に共鳴するのではなく、系内の相互作用の機構によって自律的な周期変動をする場合もある。このような周期変動を生み出す相互作用には、捕食被捕食の相互作用、種内種間の競争による相互作用、あるいはそれらの相互作用の効果が同時的に現われるのではなく、時間の遅れを伴う場合等が考えられるが、以下でそれぞれについて議論されている。

もう一つの興味ある生態系に関する定性的な性質として安定性の問題がある。Elton [2]によって生態系の複雑度が増せば、その系はより安定になると云われ、以来多くの生態学者によって複雑度と安定性の間の関係について議論されてきた。しかしMay [26]は、系の安定性を、力学系の共存平衡状態の安定性という観点からながめ、系の各種内の結びつきが複雑になるにつれ、系は不安定になりやすいという結論を導いた。この一見パラドックス的な結論は、現実の生態系においては、全くランダムな相互作用による結びつき方が可能なのではなく、種間の相互作用によるむすばれ方にはある種の制約があって、生態遷移の進む過程において自然とその制約を満たしながらより複雑な系へと変化してきたことを示唆している。

§ 2では一種類の捕食者と一種類の被捕食者からなる系について、その安定性と周期性を考察した。Volterra系では中立安定な周期解が存在するが、増殖率や、摂食量を個体数の関数としたとき、系の挙動がどうわかるかをLyapunov 関数を構成することによって解析した。増殖率あるいは増加率が個体数の増加と共に密度効果によって減少する場合、すなわち自己抑制の効果がはたらいっている場合には系が安定となる。この事実は§ 6における多種系の場合にもいえることで、自己抑制の効果が系の安定性を高めている。またAllee効果や、摂食のスイッチング効果がある場合では、増加率が、系の状態のある範囲では個体数とともに増加し平衡点は不安定となる場合がある。この場合、系の状態が自己抑制の効果などにより無限大に発散することがなければ、不安定平衡点のまわりに周期解が存在する。この周期解は漸近安定なもので、Kolmogoroff [16] [17]が指摘したように、中立安定な周期解よりは生態系の周期性を説明するための適切なモデルとなっている。

§ 3では、二種生物が、共通の資源の奪い合いなどで競争している系について考察した。Volterra型の方程式系で二種が同一のhabitatに共存しうるかどうかの条件を示したが、二種競争系においては、このVolterra型が他の一般的な競争系の性質を持っており、増殖がAllee型とか、競争にスイッチングがあったとしても、系の共存平衡点の数や安定性が変わるだけで、捕食被捕食系のように周期変動をする解は存在しないことが示されている。

§ 4では、種内あるいは種間の相互作用の効果が時間遅れを伴う場合について考察されている。時間遅れの効果がある系に対してはHutchinson [12]が草食動物の過放牧の効

果の説明として、一定時間以前の草食動物の個体数が、現時点におけるその個体数の増殖に対し草の量を介して影響を与えるとしたモデルである。その系においては効果の時間のずれがある値よりも大きい場合には平衡状態は不安定となり周期解が出現する。時間遅れの効果が単に時間のずれではなく、それまでの個体数の履歴を時間に関して重みをつけて加えた量としてあらわれる場合が考えられる。その場合には方程式は積分微分方程式で表わされるが、上記の重みの関数が、指数関数等の場合には、元の系と同等な連立微分方程式によって系を記述することができる。この場合について、自己抑制が時間遅れを伴う系、捕食被捕食系において捕食による捕食者の増加が時間遅れを伴う系の両者について解析を行った。このような時間遅れの効果は、平衡点を不安定にする効果があり、平衡点のまわりに周期解が存在することが示される。

ここで取り扱われた系は、変数変換によって三変数の微分方程式系となるものであるが、周期解の存在を示す数学的手法は、二変数系に比べまだ十分に発展されてはいないが、最近、化学反応系における周期解の存在を示すために二・三の仕事がなされている[10] [36]。生態系においても同様の不動点定理を用いる手法によって、平衡点が不安定な場合に周期解が存在することが示された。

§ 5 では三種系の挙動に対して二つの例が紹介されている。これまでは三種系についての研究はあまりなされていないが、ここでは二種類の被捕食者を一種類の捕食者が、被捕食者の個体数の比に対応して捕食をスイッチ的に切りかえるという三種系固有の相互作用がある場合について考察した[34]。三種生物からなる Volterra 系は不安定で一種が滅亡し残り二種の系へと移行していくか、この捕食のスイッチングの効果が種の滅亡を救い、三種共存の安定な平衡状態が現われる。

もう一つの例は三種の競争系であるが、この場合は二種系では出現しなかった周期解が存在することが示されている。同一 habitat における共存状態は、二種系では平衡状態に停止しているだけであったが、三種系では、平衡点が安定でそこに状態が停止している場合だけでなく、その平衡点が不安定なとき、各々の個体数の大小関係が入れかわりながら共存するという形態が可能となることが示されている。

§ 6 では、多種の生物からなる捕食被捕食系の安定性が考察されている[35]。そこにおける結論は、捕食被捕食の関係が枝わかれ状となっている場合には系が安定であるが、それらの各々の枝同志が捕食被捕食の関係で結ばれるような loop の存在する系に

については、自己抑制の効果は系を安定化するが、それを上まわって、各々の種間の結びつき方がふえると系が不安定となる。これは May が確率的に導いた結論と傾向が一致したものである。

## § 2. 一捕食者一被捕食者系

捕食生物が一種と被捕食生物が一種からなる系に対するモデル化の先駆的かつ最も簡単な型の方程式は Volterra [41] によって提出された。

$$\frac{dx}{dt} = (\epsilon_1 - ay) x \quad (2.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = (-\epsilon_2 + bx) y$$

ただし、 $x$ 、 $y$  はそれぞれ被捕食者および捕食者の個体数（あるいは単位面積あたりの密度）である。定数  $\epsilon_1$  は捕食者が存在しない場合の被捕食者の増加率であり、定数  $\epsilon_2$  は被捕食者が存在しない場合の捕食者の減少率（死亡率）をあらわしている。二種間の捕食被捕食の相互作用は次のように解釈される。一定地域の中で生活している二種の個体が偶然出会うことによって捕食者が被捕食者を捕食するという過程を考える。この場合、二種の生物の単位時間あたりの出会いの頻度はそれら個体数の積に比例すると考えると被捕食者の単位時間あたりの減少率は  $axy$  で与えられ、捕食による捕食者の増加率は被捕食者一個体を捕食して捕食者が何個体に増加するかの比率がかかるので一般に  $bxy$  となる。

まず方程式 (2.1) の挙動を調べよう。この系の平衡点 ( $x^*$ ,  $y^*$ ) は

$$\begin{aligned} x^* &= \epsilon_2 / b \\ y^* &= \epsilon_1 / a \end{aligned} \quad (2.2)$$

で与えられる。次に生物学的に意味のある領域は  $x \geq 0$ ,  $y \geq 0$  であるからその領域で関数  $H(x, y)$  を

$$\begin{aligned} H(x, y) &= -bx^* \ln \frac{x}{x^*} + b(x - x^*) \\ &\quad - ay^* \ln \frac{y}{y^*} + a(y - y^*) \end{aligned} \quad (2.3)$$

中島久男

とする。この関数は次の性質を満たしている。

$$H(x, y) \geq 0 \quad \text{ただし} \quad x, y > 0$$

かつ  $H(x, y) = 0$  となるのは  $x = x^*$ , かつ  $y = y^*$  のときにかぎる。  
さて関数  $H(x, y)$  の微分方程式 (2.1) の軌道に沿っての変化を調べると,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} H(x, y) &= \frac{\partial H}{\partial x} \frac{dx}{dt} + \frac{\partial H}{\partial y} \frac{dy}{dt} \\ &= \frac{b(x - x^*)}{x} \cdot a(y^* - y)x \\ &\quad + \frac{a(y - y^*)}{y} \cdot b(x - x^*)y \\ &= 0 \end{aligned}$$

となる。すなわちある定数  $c \geq 0$  に対して,

$$H(x, y) = c$$

は方程式 (2.1) の一つの軌道を与え、式 (2.3) からわかるようにこれらの軌道は全て閉曲線となっている。

Volterra系 (2.1) は捕食被捕食系における個体数の振動現象を微分方程式系で記述した先駆的モデルとして高く評価されているが、しかし多くの問題を含んでおりこれまで多くの研究者によってその修正式が提出されている。

問題点の第一は、被捕食者の増加率が一定であるという点である。個体数がある程度少ない場合にはその個体の増加は指数的となることは一般的に成り立つ原理であるが、個体数の増加と共に、資源の奪い合い等で増殖率が減少していくであろう。

第二点は捕食者一個体あたりの摂食量に関する問題で、Volterra系では摂食量が被捕食者の個体数に比例して増大すると仮定されているが、捕食者の摂食能力には限界があり、ある限度以上の摂食をすることはない。すなわち摂食量は被捕食者の個体数と共に増加していくが、ある一定量に漸近していくであろう。

第三点は微分方程式に関する問題であるが、式 (2.3) のような  $H$  という保存量が存在することは、この微分方程式に対しての外乱がいかに小さくとも、Volterra系の特徴である周期性が失われるということの意味している。上に述べたような二つの問題点か

らこの Volterra モデルは状態空間のある限られた領域で成り立つ近似モデルであることがわかったが、上に述べた方程式の構造不安定性は近似モデルとしては重大な欠点となっている。この中立安定周期性が生物系を記述する場合には不適當であり、漸近安定な周期性がより適當であることは Kolmogoroff [16], [17] によって指摘されている。

以下、増殖率、摂食量を修正した場合に、系の安定性および周期性がどのように変更されるかについて解析しよう。

### 2-1 増殖率の安定性、周期性への影響。

被捕食者の増殖率は、その個体数の増加と共に、個体間の競争などで一般には減少していく傾向にある。この増殖率  $\epsilon_1(x)$  の関数型はこれまで多くの研究者によって提出されているが以下にまとめると、

$$\epsilon_1(x) = \text{const.} \quad (\text{Volterra-Lotka})$$

$$\epsilon_1(x) = r \ln \frac{K}{x} \quad (\text{Gompertz [8]})$$

$$\epsilon_1(x) = r \frac{K-x}{K+\epsilon x} \quad (\text{Smith [32]})$$

$$\epsilon_1(x) = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (\text{Verhulst [37]})$$

$$\epsilon_1(x) = r \left[ \left(\frac{K}{x}\right)^g - 1 \right], \quad 0 < g \leq 1 \quad (\text{Rosenzweig [30]})$$

$$\epsilon_1(x) = r \left[ 1 - \left(\frac{x}{K}\right)^g \right], \quad 0 < g \leq 1 \quad (\text{Goel-Montroll [7]})$$

がある。増殖率への個体数の影響については種々のデータに基づく Watt [44] の議論があるが、それによると三つの基本的な型「Drosophila 型」, 「中間型」, 「Allee 型」がある。Drosophila 型は上に挙げたような個体数についての単調減少型である。Allee 型は、個体間の協同作用がある場合である。つまり、個体数が小さい場合には、低い増殖率を示すが個体数の増加に伴い協同作用の効果のため増殖率が増加し、やがてある最適値に達すると、それ以降は個体数が多くなるにつれて上記の密度効果の影響が大きくなり増殖率が低下する型のものである。

捕食者の減少率  $\epsilon_2(y)$  も被捕食者と同様に単調増加型, Allee 型などが考えられる。

中島久男

まず、増殖率、死亡率が単調な場合について安定性を考察しよう。

$$\frac{dx}{dt} = \{ \epsilon_1(x) - ay \} x \quad (2.4)$$

$$\frac{dy}{dt} = \{ -\epsilon_2(y) + bx \} y$$

ただし  $\epsilon_1'(x) \leq 0$ ,  $\epsilon_2'(y) \geq 0$  とする。正の領域に系 (2.4) の共存平衡点が存在すると仮定し、それを  $(x^*, y^*)$  とする。ここで安定性を調べるために Volterra 系における保存量であった (2.3) の  $H$  に対する方程式 (2.4) の軌道に沿っての微分を考える。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} H(x, y) &= \frac{\partial H}{\partial x} \frac{dx}{dt} + \frac{\partial H}{\partial y} \frac{dy}{dt} \\ &= \frac{b(x - x^*)}{x} [ \{ \epsilon_1(x) - \epsilon_1(x^*) \} - a(y - y^*) ] x \\ &\quad + \frac{a(y - y^*)}{y} [ \{ \epsilon_2(y^*) - \epsilon_2(y) \} + b(x - x^*) ] y \\ &= b(x - x^*) \{ \epsilon_1(x) - \epsilon_1(x^*) \} \\ &\quad + a(y - y^*) \{ \epsilon_2(y^*) - \epsilon_2(y) \} \end{aligned}$$

を得る。ここで  $\epsilon_1(x)$ ,  $\epsilon_2(y)$  の単調性の仮定から

$$\begin{aligned} (x - x^*) \{ \epsilon_1(x) - \epsilon_1(x^*) \} &\leq 0, \\ (y - y^*) \{ \epsilon_2(y^*) - \epsilon_2(y) \} &\leq 0 \end{aligned}$$

となり

$$\frac{dH}{dt} \leq 0$$

を得る。関数  $H$  は系 (2.4) の Lyapunov 関数となっており、この系は大域的に安定であることがわかる。すなわち、 $x, y > 0$  なる任意の状態から出発する軌道は全て平衡点  $(x^*, y^*)$  に漸近する。このように増殖率の単調減少、死亡率の単調増加の性質は捕食被捕食系の平衡状態を安定化する傾向がある。

明らかに系 (2.4) は周期解を持たない。また  $\epsilon_1(x)$  が  $\tilde{x} > 0$  に対して  $\epsilon_1(\tilde{x}) = 0$  とすると、捕食者が存在していない場合 ( $y = 0$  の場合) 系 (2.4) は一種系になるが、その系では  $x = \tilde{x}$  が安定な平衡状態となっている。この系に捕食者がわずかでも浸入し

てくると系の状態は  $(x^*, y^*)$  の二種共存の状態へと移行していくことがわかる。

次に被捕食者の増殖率が Allee 型の場合を考察する。またこの場合、簡単化のため  $\epsilon_2(y) = \epsilon_2 = \text{const.}$  とする。

$$\frac{dx}{dt} = \{ \epsilon_1(x) - ay \} x \tag{2.5}$$

$$\frac{dy}{dt} = \{ -\epsilon_2 + bx \} y$$

ただし  $x_0 > 0$  を増殖率の最適値を与える個体数とし、

$$\begin{aligned} \epsilon_1'(x) &> 0 && 0 \leq x < x_0 \\ \epsilon_1'(x_0) &= 0 && \\ \epsilon_1'(x) &< 0 && x_0 < x \end{aligned} \tag{2.6}$$

とする。また  $\epsilon_1(0) > 0$ ,  $\tilde{x} > 0$  に対して  $\epsilon_1(\tilde{x}) = 0$  とする。

系(2.5)の第1象限内の平衡点を考えると、 $(0, 0)$ と $(\tilde{x}, 0)$ は常に平衡点である。他の平衡点は  $\epsilon_2/b < \tilde{x}$  の場合に共存状態  $(\epsilon_2/b, \epsilon_1(\epsilon_2/b)/a)$  が存在する。

$\tilde{x} \leq \epsilon_2/b$  の場合における  $(\tilde{x}, 0)$  の安定性を考察しよう。次のように関数  $H(x, y)$  を定義する。

$$H(x, y) = -b\tilde{x} \ln \frac{x}{\tilde{x}} + b(x - \tilde{x}) + ay$$

この関数は

$$\begin{aligned} H(x, y) &> 0 && (x \neq \tilde{x} \text{ または } y \neq 0) \\ H(\tilde{x}, 0) &= 0 \end{aligned}$$

となっていて、 $H$ の系(2.5)に関する時間変化を求めると

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} H &= \frac{b(x - \tilde{x})}{x} \{ \epsilon_1(x) - ay \} x + a \{ -\epsilon_2 + b\tilde{x} + b(x - \tilde{x}) \} y \\ &= b(x - \tilde{x}) \epsilon_1(x) + a(-\epsilon_2 + b\tilde{x}) y \\ &\leq 0 \end{aligned}$$

となる。すなわち  $H$ は系(2.5)の Lyapunov 関数であり、この場合正の領域の状態点か

中島久男

ら出発すると全て  $(\tilde{x}, 0)$  に近づいていく。すなわち二種共存は不可能で捕食者が滅亡し被捕食者一種のみの系へと移行していく。

次に  $x_0 < \epsilon_1/b < \tilde{x}$  の場合を考察する。平衡点の近傍において式(2.3)で与えられる  $H$  の時間微分を考えると

$$\frac{dH}{dt} = (x - x^*) \{ \epsilon_1(x) - \epsilon_1(x^*) \}$$

となり  $\epsilon_1$  の  $x^*$  近傍における単調性より

$$\frac{dH}{dt} \leq 0$$

となり、平衡点  $(\epsilon_2/b, \epsilon_1(\epsilon_2/b)/a)$  は局所的に安定であることが得られた。 $\epsilon_1(x)$  の関数型によっては全域における安定性が、具体的にLyapunov関数を導き出すことによって調べられる(付録A参照)。

$0 < \epsilon_1/b < x_0$  の場合には平衡点近傍において上と同様にして  $H$  の時間微分を考えると

$$\frac{dH}{dt} = (x - x^*) \{ \epsilon_1(x) - \epsilon_1(x^*) \} \geq 0$$

となる。従って平衡点は不安定となる。この場合、系が全域にわたって不安定となるのではなく、 $\tilde{x} < x$  のとき  $\epsilon_1(x) < 0$  であり  $x$  の有界性が示唆され、周期解の存在が予想されるが、次にその解析を行おう。

図1のように  $x-y$  座標系の第一象限に4つの曲線あるいは直線  $c_1 \sim c_4$  によって囲まれる領域  $R$  を構成する。 $c_1 \sim c_4$  の方程式は以下のように与える。

$$K_1(x, y) = bx + ay = K_1^0 \quad (c_1)$$

$$K_2(x, y) = \int_{x^*}^x \frac{b(x-x^*) \epsilon_1(x)}{x} dx$$

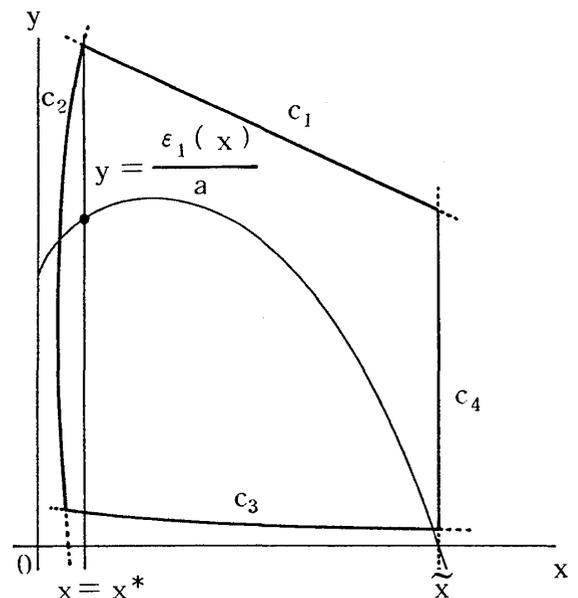


図1.

$$\begin{aligned}
 & + \frac{1}{2} \left\{ -bx^* \ln \frac{x}{x^*} + b(x - x^*) + ay \right\}^2 \\
 & = K_2^0 \quad (c_2) \\
 K_3(x, y) = xy^p = K_3^0 \quad (c_3) \quad (2.7) \\
 x = \tilde{x} \quad (c_4)
 \end{aligned}$$

ここで  $K_1^0, K_2^0, K_3^0, p$  の値を適当にとれば,  $R$  の境界,  $c_1 \sim c_4$  上において, 方程式 (2.5) で与えられるベクトルは領域  $R$  の内部を向いていることが確められる (付録B参照)。したがって, Poincaré-Bendixson の定理 [1] によりこの領域  $R$  内に少なくとも一つの安定な周期解が存在することが示される。

このように摂食量が Volterra 型である場合には増殖率, 死亡率の単調性は系の安定化に作用し, 周期解は存在し得ない。また Alee 型のように増殖率が個体数の少いところで増加しそれ以上では減少する場合にはパラメーターの変化によって安定平衡点から不安定平衡点へと移行した際に周期解が生じている。

## 2-2 摂食量の安定性, 周期性への影響

Volterra 系 (2.1) における  $ax$  の値は単位時間に捕食者一個体あたりが, 被捕食者を摂食する量である。この量は一般的に被捕食者の個体数の増加関数である。捕食者一個体の摂食量には限度があるであろうから被捕食者の個体数がある程度以上多い場合には飽和の傾向があるであろう。具体的な例として,

$$\begin{aligned}
 a(x)x &= ax && \text{(Volterra)} \\
 a(x)x &= a[1 - \exp(-cxy^{(1-b)})] && \text{(Watt [43])} \\
 a(x)x &= a[1 - \exp(-cx)] && \text{(Ivlev [13])} \\
 a(x)x &= ax/(1+x) && \text{(Holling [11])} \\
 a(x)x &= ax^g, \quad 0 < g \leq 1 && \text{(Rosenzweig [30])}
 \end{aligned}$$

これらの関数は単調増加で上に凸な関数となっており, Watt, Ivlev, Holling による関数は  $x$  の値が大きいくところでは  $a$  に漸近している型となっている。実際の生態系の観測では  $a(x) \cdot x$  の型が S 字曲線をなしている場合があり, これは生態系の安定性を高める効果があるのであるが「スイッチング機構」と呼ばれている。その例として,

中島久男

$$a(x)x = a[1 - \exp(-cx^2y^{(1-b)})] \quad (\text{Watt [43]})$$

$$a(x)x = a \frac{x^2}{x^2 + c^2} \quad (\text{Hassell, Varly and Murdoch [9], [28], [33]})$$

がある。

まず捕食者，被捕食者の増殖率が一定の場合に摂食量の関数が系の安定性にどう影響するかを調べよう。  $a(x)x$  の値が 0 から  $a$  の間を単調に増加するとすれば，ある単調増加関数  $\mu(x)$  が存在し

$$a(x)x = a \frac{\mu(x)}{1 + \mu(x)}$$

と書け  $\mu(0) = 0$ ，  $\lim_{x \rightarrow \infty} \mu(x) = \infty$  となっている。系の方程式は

$$\frac{dx}{dt} = \epsilon_1 x - a \frac{\mu(x)y}{1 + \mu(x)} \quad (2.8)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\epsilon_2 y + b \frac{\mu(x)y}{1 + \mu(x)}$$

となる。これを書きなおすと

$$\frac{dx}{dt} = \left[ \epsilon_1 x \{1 + \mu(x)\} - a\mu(x)y \right] \frac{1}{\{1 + \mu(x)\}} \quad (2.9)$$

$$\frac{dy}{dt} = \left[ -\epsilon_2 y \{1 + \mu(x)\} + b\mu(x)y \right] \frac{1}{\{1 + \mu(x)\}}$$

となる。さて次の方程式系

$$\frac{dx}{dt} = \left[ \epsilon_1 x \{1 + \mu(x)\} - a\mu(x)y \right] \quad (2.10)$$

$$\frac{dy}{dt} = \left[ -\epsilon_2 y \{1 + \mu(x)\} + b\mu(x)y \right]$$

を考えると，  $x$ ，  $y$  の値の時間変化は方程式 (2.9) の解と異っているが軌道の型は (2.9) と (2.10) では全く一致している。従って安定性，周期性の解析は (2.9) のかわりに (2.10) で議論できる。(2.10) 式において  $b < \epsilon_2$  であれば，常に  $dy/dt \leq 0$  となり捕食者が滅亡し被捕食者が増大することになるので  $b > \epsilon_2$  としよう。このとき

平衡点  $(x^*, y^*)$  は次の式を満たすものである。

$$\mu(x^*) = \frac{\epsilon_2}{b - \epsilon_2}$$

$$y^* = \frac{b\epsilon_1 x^*}{a\epsilon_2}$$

ここで次のような関数  $H$  を考える

$$H = \int_{x^*}^x \frac{(b - \epsilon_2) \{ \mu(s) - \mu(x^*) \}}{\mu(s)} ds - ay^* \ln \frac{y}{y^*} + a(y - y^*) \quad (2.11)$$

この時間微分は

$$\frac{dH}{dt} = \epsilon_1 (b - \epsilon_2) \left[ \frac{x \{ 1 + \mu(x) \}}{\mu(x)} - \frac{x^* \{ 1 + \mu(x^*) \}}{\mu(x^*)} \right] (\mu - \mu^*)$$

となる。ここでもとの定義にもどると

$$\frac{x \{ 1 + \mu(x) \}}{\mu(x)} = \frac{a}{a(x)}$$

であるから、もし  $a(x)$  が単調減少であれば

$$\frac{dH}{dt} \geq 0$$

となり、系は大域的に不安定となる。例えば Ivlev 型や Holling 型では  $a(x)$  はそれぞれ

$$a(x) = \frac{a(1 - e^{-cx})}{x},$$

$$a(x) = \frac{a}{1 + x}$$

であり  $x$  に関し単調減少であることから、系は大域的に不安定となる。

一方、スイッチング機構を持つ系においては平衡点  $x^*$  において関数  $a(x)$  が単調減少の場合には平衡点は不安定であるが、 $a(x)$  が  $x^*$  において増加している場合もあり得るので、その場合にはその平衡点は安定となる。このような例からもスイッチング機構が系の安定性に寄与していることがわかる。

中島久男

2-3 増殖率と摂食量が共に定数ではない場合の系の挙動—二つの例に対する考察。  
増殖率が単調減少で、摂食量が飽和する場合の系の挙動を、次の例で調べてみる。

$$\frac{dx}{dt} = \left\{ \epsilon_1 - \beta x - \frac{ay}{1+x} \right\} x \quad (2.12)$$

$$\frac{dy}{dt} = \left\{ -\epsilon_2 + \frac{bx}{1+x} \right\} y$$

ここで増殖率はVerhulst型、摂食量はHolling型を仮定した。また捕食者の死亡率は一定とした。式(2.12)と軌道の型が全く同じとなるような次の型の系でもって系の挙動を調べる。

$$\frac{dx}{dt} = \{ \epsilon_1(1+x) - \beta x(1+x) - ay \} x \quad (2.13)$$

$$\frac{dy}{dt} = \{ -\epsilon_2(1+x) + bx \} y$$

前と同様  $b < \epsilon_2$  の場合には捕食者の個体数  $y$  は時間と共に単調に減少し滅亡へと向かう。以後  $b > \epsilon_2$  と仮定する。系(2.13)は増殖率が

$$-\beta x^2 + (\epsilon_1 - \beta)x + \epsilon_1 \quad (2.14)$$

で与えられる系(2.5)と同じ型になっている。

$\epsilon_1 < \beta$  の場合には(2.14)が単調減少となり正の領域にあらわれる平衡点は安定である。

$\epsilon_1 > \beta$  の場合には(2.14)はAllee型となり、平衡点の位置により系が大域的に安定であったり、不安定平衡点のまわりに周期解があらわれる場合とがある。以上をまとめると、

(i)  $\frac{\epsilon_2}{b - \epsilon_2} \geq \frac{\epsilon_1}{\beta}$  のとき平衡点  $(\frac{\epsilon_1}{\beta}, 0)$  が安定で全ての状態はこの平衡状態へと向

う。

(ii)  $\frac{\epsilon_1 - \beta}{2\beta} \leq \frac{\epsilon_2}{b - \epsilon_2} < \frac{\epsilon_1}{\beta}$  のとき平衡点  $(\frac{\epsilon_2}{b - \epsilon_2}, \frac{b\{\epsilon_1(b - \epsilon_2) - \epsilon_2\beta\}}{a(b - \epsilon_2)^2})$

が安定で全ての状態はこの平衡点へと向かう(大域的安定性は付録A参照)

$$(iii) \frac{\epsilon_2}{b - \epsilon_2} < \frac{\epsilon_1 - \beta}{2\beta} \quad \text{のとき平衡点} \left( \frac{\epsilon_2}{b - \epsilon_2}, \frac{b \{ \epsilon_1 (b - \epsilon_2) - \epsilon_2 \beta \}}{a (b - \epsilon_2)^2} \right) \text{は不}$$

安定でまわりに周期解が存在する。

次に増殖率は前と同様であるとして、摂食にスイッチングがある場合を考察しよう。

系は

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \left\{ \epsilon_1 - \beta x - \frac{axy}{1+x^2} \right\} x \\ \frac{dy}{dt} &= \left\{ -\epsilon_2 + \frac{bx^2}{1+x^2} \right\} y \end{aligned} \quad (2.15)$$

で与えられる。前と同様にしてこの方程式と同じ軌道を持つ系

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \left\{ -\beta x^2 + \epsilon_1 x - \beta + \frac{\epsilon_1}{x} - ay \right\} x \\ \frac{dy}{dt} &= \left\{ -\frac{\epsilon_2}{x} + (b - \epsilon_2)x \right\} y \end{aligned} \quad (2.16)$$

を考察する。

$b > \epsilon_2$ ,  $\sqrt{\epsilon_2 / (b - \epsilon_2)} < \epsilon_1 / \beta$  と仮定する。(この仮定がやぶれると捕食者が滅亡する解しか存在しない。) 次のような関数  $H(x, y)$  を考える。

$$\begin{aligned} H = & \epsilon \left( \frac{1}{x} - \frac{1}{x^*} \right) + (b - \epsilon_2)(x - x^*) \\ & - ay^* \ln \frac{y}{y^*} + a(y - y^*) \end{aligned} \quad (2.17)$$

ただし  $x^*$ ,  $y^*$  は平衡値

$$\begin{aligned} x^* &= \sqrt{\frac{\epsilon_2}{b - \epsilon_2}} \\ y^* &= \frac{b}{a(b - \epsilon_2)} \left[ \epsilon_1 \sqrt{\frac{b - \epsilon_2}{\epsilon_2}} - \beta \right] \end{aligned}$$

である。(2.17)のHを時間で微分すると、

$$\frac{dH}{dt} = \left\{ \left( -\beta x^2 + \epsilon_1 x - \beta + \frac{\epsilon_1}{x} \right) - \left( -\beta x^{*2} + \epsilon_1 x^* - \beta + \frac{\beta}{x^*} \right) \right\}$$

中島久男

$$\times \left\{ -\frac{\epsilon_2}{x} + (b - \epsilon_2)x \right\}$$

となる。ここで

$$g(x) = -\frac{\epsilon_2}{x} + (b - \epsilon_2)x$$

とおくと  $g(x)$  は単調増加で  $g(x^*) = 0$  であり、また

$$f(x) = -\beta x^2 + \epsilon_1 x - \beta + \frac{\epsilon_1}{x}$$

とおくと  $f(x)$  は  $\beta \geq \epsilon_1/\sqrt{27}$  の場合には単調減少関数となる。このとき  $dH/dt < 0$  となり大域的に安定となる。一方  $\beta < \epsilon_1/\sqrt{27}$  の場合には  $f(x)$  はそれぞれ一つづつの極大、極小を持つ、その時の  $x$  の値を  $x_1, x_2$  とすれば、 $0 < x^* < x_1$  の場合には、 $f(x)$  は  $x^*$  の近傍で減少し  $dH/dt$  は  $x^*$  の近傍で非正となり平衡点は安定となる。また  $x_2 < x^*$  の場合も同様にして平衡点は安定となる一方、 $x_1 < x^* < x_2$  の場合には逆に平衡点は不安定となり、不安定平衡点のまわりに周期解が存在する（付録C参照）。この場合パラメーターの変化にともない安定平衡点が不安定となり、そのまわりに周期解が存在し、パラメーターの変化にともないその振幅が増大し、ある程度の振幅に達すると再び振幅が小さくなり、不安定平衡点が安定となり周期解が消滅するという変化を行う。

### § 3 二種競争系

前節では捕食被捕食の関係にある二種系の安定性に関する議論を行ったが、本節では同じ栄養段階にあり、資源の共有等により互いに競争している二種の系の安定性に関して考察を行う。

生態学において、「一つの動物の生物学的環境における位置、その食物ならびに敵に対する諸関係」を与える“Niche”という概念がある。Gauseをはじめ多くの研究者は、一般的に、「同一“Niche”に二種以上の生物は存在しない」という、いわゆる競争による排他原理が成立していることを主張した。しかし、実際には同一場所に二種の互いに競争する生物が存在する例もいくつか指摘されており、この競争排他の原理の成否については、長らく議論的となっている。ここでは同一の場所に競争種が共存可能かどうかについて、力学系の安定性という立場から解析を行う。

二種競争系に対する解析は Volterra [38] Lotka [21] Gause [6] によって行われているが、そこでは次のような方程式が考察されている。

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \{ \epsilon_1 - \beta_1 x - r_1 y \} x \\ \frac{dy}{dt} &= \{ \epsilon_2 - \beta_2 y - r_2 x \} y \end{aligned} \tag{3.1}$$

ここに  $\epsilon_1, \epsilon_2$  は各種の増殖率,  $\beta_1, \beta_2$  は各種内における競争の係数で, 種間競争が無い場合には, 各々の種が Logistic 成長の式に従っている。さらに種間の相互作用による影響がそれぞれ,  $r_1 xy, r_2 xy$  で与えられている。

ここで安定性の解析をする際の簡単化のために, 次のような変数とパラメーターの変換を行う。

$$\begin{aligned} X &= \beta_1 x \\ Y &= \beta_2 y \\ r_1' &= r_1 / \beta_2 \\ r_2' &= r_2 / \beta_1 \end{aligned} \tag{3.2}$$

X, Y に関する微分方程式を書き下すと,

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= (\epsilon_1 - X - r_1' Y) X \\ \frac{dY}{dt} &= (\epsilon_2 - Y - r_2' X) Y \end{aligned} \tag{3.3}$$

となる。系 (3.3) の平衡点は

$$(0, 0), (\epsilon_1, 0), (0, \epsilon_2) \tag{3.4}$$

が常に存在し,  $\epsilon_1, \epsilon_2, r_1', r_2'$  がある条件を満たしたとき正の領域に二種共存の平衡点

$$(X^*, Y^*) = \left( \frac{\epsilon_1 - \epsilon_2 r_1'}{1 - r_1' r_2'}, \frac{\epsilon_2 - \epsilon_1 r_2'}{1 - r_1' r_2'} \right) \tag{3.5}$$

が存在する。

中島久男

この平衡点の安定性を調べるために、次のような関数を考える。

$$H(X, Y) = r_2' (X - X^*)^2 + r_1' (Y - Y^*)^2 + 2r_1' r_2' (X - X^*) (Y - Y^*) \quad (3.6)$$

(3.6) を時間で微分すると、

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= 2r_2' \{X - X^* + r_1' (Y - Y^*)\} \{ \epsilon_1 - X - r_1' Y \} X \\ &\quad + 2r_1' \{Y - Y^* + r_2' (X - X^*)\} \{ \epsilon_2 - Y - r_2' X \} Y \\ &= -2r_1' \{X - X^* + r_1' (Y - Y^*)\}^2 X \\ &\quad - 2r_1' \{Y - Y^* + r_2' (X - X^*)\}^2 Y \leq 0 \end{aligned}$$

となる。ここで安定性を調べるためには、関数  $H(X, Y)$  の定符号性をみればよい。

式(3.6)の二次形式が正定符号となるための必要十分条件は

$$r_1' r_2' < 1 \quad (3.7)$$

である。すなわちこの場合には平衡点は安定となり、かつ系は大域的にも安定であることが示される。逆に

$$r_1' r_2' > 1 \quad (3.8)$$

の場合には、 $Z = H(X, Y)$  なる曲面は鞍型となり、平衡点  $(X^*, Y^*)$  が鞍点となるため、平衡点は不安定となる。この場合には、初期状態によって一種だけの平衡点  $(\epsilon_1, 0)$  あるいは  $(0, \epsilon_2)$  のいずれかに漸近する。

系(3.1)の元のパラメーターの値にもどって議論をすれば、二種共存の平衡点がある場合には、(3.7)、(3.2)から

$$\frac{r_1 r_2}{\beta_1 \beta_2} < 1$$

のとき、共存状態が安定となる。すなわち、種間の競争よりも種内における競争が大きい場合には、二種共存状態が安定となる。逆に種内競争よりも種間競争が大きい場合には、二種共存状態は不安定となり、どちらかの生物種が滅亡し、もう一方の種が安定に存在する平衡状態へと系の状態は移行していく。

つぎに、二種共存の平衡状態が存在しない場合について考える。系の対称性から、

$$\begin{aligned} \epsilon_1 &> r_1' \epsilon_2 \\ \epsilon_2 &< r_2' \epsilon_1 \end{aligned} \tag{3.9}$$

の場合のみを調べる。(これらの不等式が二つとも破れる場合については、二種の生物を入れ替えて考えるとよい。) 次のような関数  $H$  を考える。

$$\begin{aligned} H(X, Y) = & r_2' (X - \epsilon_1)^2 + r_1' Y^2 + 2r_1' r_2' XY \\ & - 2\epsilon_2 r_1' Y \end{aligned} \tag{3.10}$$

(3.10) を時間で微分すると、

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} = & -2r_2' (\epsilon_1 - X - r_1' Y)^2 X \\ & - 2r_1' (\epsilon_2 - Y - r_2' X)^2 Y \leq 0 \end{aligned}$$

となる。一方、 $X, Y \geq 0$  において

$$H(X, Y) \geq 0$$

かつ等式は  $X = \epsilon_1$  かつ  $Y = 0$  のときに限られているので  $H(X, Y)$  の最小は平衡点  $(\epsilon_1, 0)$  で実現されている。このことから平衡点  $(\epsilon_1, 0)$  は安定で、かつ系は大域的に安定となっている。以下をまとめると、安定性は以下の表で示される。

	$\epsilon_1 < \epsilon_2 r_1'$ $\epsilon_2 < \epsilon_1 r_2'$ $(r_1' r_2' > 1)$	$\epsilon_1 > \epsilon_2 r_1'$ $\epsilon_2 > \epsilon_1 r_2'$ $(r_1' r_2' < 1)$	$\epsilon_1 > \epsilon_2 r_1'$ $\epsilon_2 < \epsilon_1 r_2'$	$\epsilon_1 < \epsilon_2 r_1'$ $\epsilon_2 > \epsilon_1 r_2'$
$(0, 0)$	不安定	不安定	不安定	不安定
$(\epsilon_1, 0)$	安定	不安定	安定	不安定
$(0, \epsilon_2)$	安定	不安定	不安定	安定
$(X^*, Y^*)$	不安定	安定	—	—

中島久男

系(3.1)では周期解は存在しなかったが、つぎに捕食被捕食系と同様に増殖率、種間相互作用の係数が個体数の関数となる場合に周期解が出現するかどうかの解析を行う。ここで、

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \{ \epsilon_1(x) - g_1(x) f_2(y) \} x \\ \frac{dy}{dt} &= \{ \epsilon_2(y) - g_2(y) f_1(x) \} y\end{aligned}\tag{3.10}$$

なる系を解析する。ただし、

$$\begin{aligned}g_1(x), g_2(y) &> 0 \\ f_1'(x), f_2'(y) &> 0\end{aligned}$$

とする。このとき次のような関数Hを考える。

$$\begin{aligned}H = & - \int_{x_0}^x \frac{\epsilon_1(s) f_1'(s)}{g_1(s)} ds - \int_{y_0}^y \frac{\epsilon_2(s) f_2'(s)}{g_2(s)} ds \\ & + f_1(x) f_2(y)\end{aligned}\tag{3.11}$$

(3.11)を時間で微分すると、

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} = & - \frac{f_1'(x)}{g_1(x)} \{ \epsilon_1(x) - g_1(x) f_2(y) \}^2 x \\ & - \frac{f_2'(y)}{g_2(y)} \{ \epsilon_2(y) - g_2(y) f_1(x) \}^2 y \\ \leq & 0\end{aligned}\tag{3.12}$$

となる。系(3.12)の安定性を調べる場合には(3.13)で与えられた関数H(x, y)の型を調べる必要があるが、上のHが時間と共に単調に減少するという事実から周期解の存在は否定された。(もし周期解が存在したとすれば、その軌道に沿ってdH/dt=0でなければならない。しかし(3.12)によりdH/dt=0となるのは系(3.10)の平衡点のみである。)

増殖率がAllee型とか、競争にスイッチング機構がある等の一般化された競争系にお

モデル生態系における安定性および周期性

いて、正の領域に複数個の平衡点があられる可能性があり、パラメーターの変化によってそれらの平衡点の安定性や個数などが変化する可能性がある。しかしそれらの挙動は本質的には一次元力学系と類似したもので、二次元系固有の周期性等の性質は持っていないようである。三種系において周期解が存在することは後の § 5 で示されている。

( 以下次号に続く )