

種間相互作用と生物群集の数理解モデル

Mathematical Models of Interspecific Interactions and Biological Communities

* 難波利幸

* 大阪府立大学大学院理学系研究科生物科学専攻

*Toshiyuki Namba

**Department of Biological Science, Graduate School of Science,
Osaka Prefecture University, Sakai 599-8531 JAPAN*

tnamba@b.s.osakafu-u.ac.jp

For building an excellent mathematical model of a biological phenomenon, it is necessary to know what we should reveal biologically and what model is novel. We mathematically or numerically analyze the model, compare the results with the corresponding biological phenomenon, and assess whether the model is appropriate for explaining the phenomenon. As a prerequisite, we should be well aware of existing models in the field and understand properties of the models. Interspecific interactions are one of the key factors that determine dynamics of biological communities. In Kyoto Winter School of Mathematical Biology 2006, I reviewed mathematical models of interspecific interactions and biological communities, and explained that even the dynamics of the simple Lotka-Volterra models of three species are not yet fully resolved. Therefore, there exist many open questions in dynamical system models of four or five interacting populations. In this short note, I will give a brief summary of my lecture in the Winter School.

1 はじめに

生物現象を理解するための良い数理解モデルを作るには、生物学的に何を理解する必要があるのかを知り、既存の数理解モデルにはどのようなものがあり、何が未解決問題か知る必要がある。そして、数理的手法や数値計算を駆使してそのモデルを解析し、現象にフィードバックすることによってモデルが適切かどうかを判断することになる。「新しい生物数学の研究交流プロジェクト」では、群集生態学における過去の数理解モデルを紹介し、何が未解決か示唆した。ここでは、そのほん一部であるが、3種競争系について紹介することにする。他のモデルについては、拙著（難波, 2001）をご覧いただきたい。

2 Lotka-Volterra型の3種競争系

Lotka (1925) と Volterra (1926) に始まる2種の個体群の相互作用のモデルの性質は非常によく知られている。食うものと食われるもののモデルでは、共存平衡状態は中立安定で、無数に多くの周期解が存在する。また、競争モデルでは、系の漸近的状态は、2種のうちの決まった1種が絶滅する2通りの場合、初期状態に依存してどちら1種か絶滅する場合、2種が共存する場合の4通りに限られ、解は必ず平衡状態（定常状態）に漸近する。

しかし、これらのモデルを3種以上の個体群からなる群集に拡張すると途端に問題は難しくなり、Lotka-Volterra系に限っても、3種系ですら完全な描像は得られていない。

次の Lotka-Volterra 型の n 種競争系を、主として 3 種系 ($n = 3$) を意識して考える。

$$\frac{dN_i}{dt} = \left(r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j \right) N_i, \quad i = 1, \dots, n \quad (1)$$

ここで、 $N_i(t)$ は第 i 種の個体群密度、内的自然増加率 r_i と競争係数 a_{ij} は非負の定数である。

2 種系では周期解が現れない競争系であるが、3 種以上の場合には周期解が存在する。Rescigno (1968) は、共存平衡状態の安定性の解析から、3 種競争系で振動解が現れる可能性を指摘した。しかし、世界で初めて、Lotka-Volterra 型の 3 種競争系にリミットサイクルが存在することを厳密に証明し、かつ数値例を挙げたのは、このプロジェクトの講師の一人である中島 (1978) である。ただし、3 種競争系を存続性 (persistence) の概念を使って詳しく調べた Hallam et al. (1979) は、Strobeck (1973) が共存平衡状態が存在するが不安定であるとしてあげた例が存続的 (persistent) であることを示している。この例に現れる周期的個体数変動は、Case (2000, p.340) に見られる。

3 種競争系に現れる複雑な解の挙動はリミットサイクルには限らない。May and Leonard (1975) は、3 種間の関係が巡回的な対称性をもつ 3 すくみの場合に、軌道がスパイラル状に広がり、境界面上に現れる 1 種のみが存続する 2 つの定常状態をつなぐ 3 つの曲線からなるヘテロクリニックサイクルに漸近的に近づく場合があることを証明している。また、3 種競争系では、共存平衡状態と、3 種のうちの 1 種だけが存続する 3 つの定常状態のうちの 1 つが、ともに安定な多重安定性も現れる (Goh, 1977)。

Smale (1976) と Hirsh (1988) によって示されたように、Lotka-Volterra 系を含む n 次元の競争系では、原点を除くすべての軌道が単体 $N_1 + \dots + N_n = 1$ と位相同型な超曲面上の軌道に漸近するので、3 種競争系は本質的に 2 次元系である。したがって、カオスは現れず (中島, 1978)、境界面上のヘテロクリニックサイクルを除くと、軌道はすべて平衡点またはリミットサイクルに漸近する (Zeeman, 1993)。したがって、Lotka-Volterra 型の 3 種競争系は極めて単純な力学系のように思われるが、あらゆる場合に系の漸近状態を知ることは意外に難しく、いまだ完全な解は得られていない。

Zeeman (1993) は、6 つのヌルクライン (nullcline), $N_i = 0$, $r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} N_j = 0$, ($i = 1, 2, 3$) の位置関係によって、3 種競争系を 33 通りの安定ヌルクライン群に分類した。そして、内部平衡点を持たない 18 通りと、内部平衡点が鞍点である 7 通りのクラスには、リミットサイクルが存在しないことを証明した。残りの 26 番から 33 番のクラスでは、ヌルクラインの位置関係だけでは内部平衡点の安定性が定まらないので、リミットサイクルが存在し得るかどうかを明らかにするには、Hopf 分岐が起こるかどうかを調べる必要がある。そして、彼女は 26 番から 31 番までの 6 通りのクラスに Hopf 分岐が起こってリミットサイクルが現れる場合があることを証明した。後に、van den Driessche and Zeeman (1998) が、32 番と 33 番のクラスでは周期軌道が現れ得ないことを証明している。

これで、Lotka-Volterra 型の 3 種競争系のほぼ完全な描像が得られたように思われるが、クラス 26 から 31 までの場合には、詳細にパラメータの値を調べないとリミットサイクルが存在するかどうか分からない。したがって、ランダムにパラメータの値が与えら

れたとき、系の漸近状態を予測することは容易ではない。さらに問題を複雑にするのは、リミットサイクルが存在するとき、それが1つとは限らないことである。

Hofbauer and So (1994) は、境界面がすべて反発的 (repelling) で永続性 (permanence) の条件が満たされるのでどの種も決して絶滅しない場合に、サブクリティカルな Hopf 分岐が起こりえることを証明した。この分岐が起こるとき、内部平衡点が安定な側に不安定なリミットサイクルが分岐し、さらにその外側に安定なリミットサイクルが存在する。内部平衡点が安定な側に分岐パラメータを変化させると安定なリミットサイクルと不安定なリミットサイクルがぶつかって消える。分岐パラメータを逆に変化させると、安定なリミットサイクルは境界面に達して消える (ヘテロクリニック分岐)。この例は、Zeeman の分類ではクラス 27 に属するが、彼らは、3次元 Lotka-Volterra 競争系ではどのクラスにも3つ以上のリミットサイクルは存在しないことを予言した。しかし、そのコンジェクチャーは正しくないことが最近になって示されている。例えば、Gyllenberg et al. (2006) は Zeeman (1993) のクラス 29 で3つのリミットサイクルが存在することを証明し、3次元 Lotka-Volterra 競争系でのリミットサイクルの最大数は3であるというコンジェクチャーを残している。しかし、3つのリミットサイクルが存在するのは、Zeeman (1993) の分類によるクラス 27 (Lu and Luo, 2003) とクラス 29 (Gyllenberg et al. 2006) に限られるのかどうかも、本当に4つ以上のリミットサイクルが無いのかどうかも未解決の問題である。

3次元 Lotka-Volterra 競争系でのリミットサイクルの数については、2007年3月に浜松で開催された国際シンポジウム 2nd International Symposium on Dynamical Systems Theory and Its Applications to Biology and Environmental Sciences で、中国の Zhengyi Lu が、Hofbauer と Gyllenberg を前にして、詳細なレビューを行った。この会議で口頭発表された論文はいくつかの学術雑誌の特集号に掲載されることになっているので、いずれ Lu による総説を読めるのではないかと期待している。

なお、3種競争系ではカオスは現れないが、4種競争系でカオスが現れることは、この4次元系をカオスが現れる1捕食者-2被食者の3次元系に対応させることによって示されている (Arneodo et al. 1982)。

3 おわりに

上で説明したように、Lotka-Volterra 型の3種系のように非常に単純に思えるモデルでも、非線型系に現れるすべての現象を知り、どのパラメータの値で系の漸近状態がどうなるかを明確に予測することは極めて難しい。しかし、このことは、4種か5種の個体群からなる群集モデルでも、未知の現象が現れるかもしれないことを示している。モデル作りには、生物学的な興味から出発することもちろん大事だが、例えば乱数を使ってパラメータの値を決めて4次元または5次元の力学系モデルを数値計算してみると、思いがけない結果が現れるかもしれない。この結果が生物学的にどのような現象に対応しているかを考えることも、数理モデルを使って生物現象を理解するために有効なアプローチの1つではないかと思う。いずれのアプローチをとるにしても、過去の研究をしっかりと学び、新

奇な結果が現れたときにそれを見逃さない鋭敏な感性を身につけることが必要だと思う。

最後に、前半の講師による講演と指定論文のイッキ読みの部では、与えられた論文を読みこなすことを超えて自らモデルを解析することによって新しいことを発見することに挑戦し、後半のモデル作りと解析の実践では、短期間に夜を徹して努力して立派な成果を上げられた参加者の皆さんに心から敬意を表します。また、日本では初めてと思われる企画を立ち上げ、周到な準備で常に講師陣と参加者をリードされた、企画者の瀬野裕美さんと齊藤保久さんに、このプロジェクトにかかわらせていただいたものの一人として心からお礼を申し上げます。

参考文献

- [1] Arneodo, A., Couillet, P., Peyraud, J., and Tresser, C. 1982. Strange attractors in Volterra equations for species in competition. *J. Math. Biol.* **14**, 153–157.
- [2] Case, T. J. 2000. *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- [3] Goh, B. S. 1977. Global stability in many-species systems. *Am. Nat.* **111**, 135–143.
- [4] Gyllenberg, M., Yan, P., and Wang, Y. 2006. A 3D competitive Lotka–Volterra system with three limit cycles: a falsification of a conjecture by Hofbauer and So. *Appl. Math. Lett.* **19**, 1–7.
- [5] Hallam, T. G., Svoboda, L. J., and Gard, T. C. 1979. Persistence and extinction in three species Lotka–Volterra competitive systems. *Math. Biosci.* **46**, 117–124.
- [6] Hirsh, M. W. 1988. Systems of differential equations which are competitive or cooperative: III. Competing species. *Nonlinearity* **1**, 51–71.
- [7] Hofbauer, J., and So, J. W.-H. 1994. Multiple limit cycles for three dimensional Lotka–Volterra equations. *Appl. Math. Lett.* **7**, 65–70.
- [8] Lotka, A. J. 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore. 1956年にNew YorkのDover社から“*Elements of Mathematical Biology*”の題で再刊されている。
- [9] Lu, M., and Luo, Y. 2003. Three limit cycles for a three-dimensional Lotka–Volterra competitive system with a heteroclinic cycle. *Comput. Math. Appl.* **46**, 231–238.
- [10] May, R. M., and Leonard, W. J. 1975. Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM J. Appl. Math.* **29**, 243–253.
- [11] 中島久男 1978. モデル生態系における安定性および周期性. *物性研究* **29**, 245–265, 345–387.
- [12] 難波利幸 2001. 種間相互作用と群集動態の理論. 佐藤・山本・安田編著『群集生態学の現在』, 京都大学学術出版会, pp.93–122.

- [13] Rescigno, A. 1968. The struggle for life: II. three competitors. *Bull. Math. Biophys.* **30**, 291–298.
- [14] Smale, S. 1976. On the differential equations of species in competition. *J. Math. Biol.* **3**, 5–7.
- [15] Strobeck, C. 1973. N species competition. *Ecology* **54**, 650–654.
- [16] van den Driessche, P., and Zeeman, M. L. 1998. Three dimensional competitive Lotka–Volterra systems with no periodic orbits. *SIAM J. Appl. Math.* **58**, 227–234.
- [17] Volterra, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memorie della R. Accademia Nazionale dei Lincei* **VI** **2**, 31–113. 原文のイタリア語をフランス語に翻訳した *Journal du Conseil international pour l'exploration de la mer* **III** **1** (1928) からの英語訳が, R. N. Chapman の “*Animal Ecology*” の付録として, 1931 年に New York の McGraw–Hill 社から出版されている。
- [18] Zeeman, M. L. 1993. Hopf bifurcations in competitive three-dimensional Lotka–Volterra systems. *Dyn. Stab. Syst.* **8**, 189–217.