

48 数理科学 1974 12月号
ダイヤモンド社
より再録



(オスカー・ドミグエツ)

まえがき

生態学は、ある地域における、生物個体間および生物と環境との相互作用を研究するものである。これらを理論的にとりあつかう一つの方法として、種ごとの個体数の変化を微分方程式で記述し、その時間的发展を追うということが行なわれてきた。つまり、生態系のモデルとして力学系を採用するのである。 m 個の種の生物が存在するとき、 i 番目の種の個体数を N_i として、次の連立常微分方程式を考える。

$$\frac{dN_i}{dt} = F_i(N_1, N_2, \dots, N_m, \alpha_i^1, \alpha_i^2, \dots, \alpha_i^k) \quad (1)$$

$$i = 1, 2, \dots, m$$

ここで、 α_i^j は関数 F_i を指定するパラメータであって、日射量、温度、湿度などの環境因子によって変る量である。関数 F_i は、一般に非線型であって、ごく限られた場合をのぞいて、微分方程式の解 $N_i(t)$ を求めることは困難である。そこで、 F_i の定性的な性質から、解の定性的な性質、とくに時間が十分に経過した後の性質を考察することが必要になる。このとき、 α_i^j の値が変化すれば、解のふるまいも変化する。環境がゆっくりと変化し、 α_i^j の値が連続的に変化したとしても、解のほうは非連続な変化を起こすことがある。つまり、ある種の個体数が急激に変化して、大発生や種の滅亡などがおこる。数学的に言えば、力学系のカタストロフがおこっているのである。

以下の節で、数理生態学で用いられている、もっとも簡単で基本的な方程式を、カタストロフ理論の立場から考察してみよう。

1 種の個体数の変動

生物の個体群は、良い環境条件のもとでは一定の増殖

数理科学 NO. 138, DECEMBER 1974

カタストロフ理論の 数理生態学での展開

山村 則 男

力学系と

カタストロフ

率を持ち、その数は幾何級数的に増してゆく。これを式で表わすと、

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N \quad (2)$$

しかし、定まった地域の中で個体数密度が増大してくると、過密のために増殖率が減少し、ある一定の水準以上には増えないのが普通である。この事情を、もっとも簡単に表現すると、

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon \left(1 - \frac{N}{\theta}\right) N \quad (3)$$

ε は N が小さいときの増殖率で、 θ はその地域の環境の許容量に相当する。この方程式の解曲線は、最初、幾何級数的に増し、そのうち増え方がにぶり、一定の値 θ に漸近してゆくもので、ロジスティック・カーブ¹⁾としてよく知られている(図 1)。たまたま、個体数が θ 以上の値になっても、この方程式に従うと θ にもどる。したがって、個体数は、 θ という値に安定に保たれるのである。

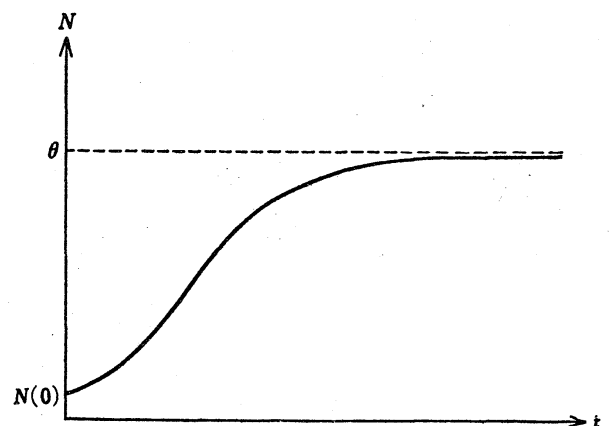


図 1 ロジスティック・カーブ

さて、このような自然の安定な個体群に対して、人為

的に、単位時間当たり一定量 f だけ、つけ加えたり、とりのぞいたりする場合を考えよう。養殖などのようにつけ加える場合、 f は正で、漁業や狩猟などのようにとりのぞく場合、 f は負である。方程式は、

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon \left(1 - \frac{N}{\theta} \right) N + f \quad (4)$$

となる。右辺 $= 0$ として N を解くと、 $\frac{dN}{dt} = 0$ となる定常点が求まるが、ここでは、パラメータの変化に対してその定常点がどのように変化するかを見るために、図形的な方法で進める。

$$\frac{f\theta}{\varepsilon} = p \quad (5)$$

とおくと、定常点が満たす式は、

$$p = N^2 - \theta N \quad (6)$$

となる。三次元の空間 $N \times \theta \times p$ の中に、式 (6) が表わす曲面を描く。これが、カタストロフ理論でいう、slow manifold である。 $p = N^2 - \theta N$ は、 θ を定めれば一つの放物線となるから、この放物線を θ 方向に動かして連続的に作ればよい(図 2)。この放物面の頂点は、 $\theta > 0$ の部分では、 $N > 0$ の部分に、 $\theta < 0$ の部分では $N < 0$ の部分にある。(4) 式の右辺の符号を調べると、この放物面の内側では正となり N は増大し、逆に、放物面の外側では負となり N は減少する。 N の変化の方向を矢印で書き入れると、放物面の上側の面は安定な定常点であり、下側は不安定な定常点であることがわかる。これらは、それぞれ、アトラクター、リベラーと呼ばれる。

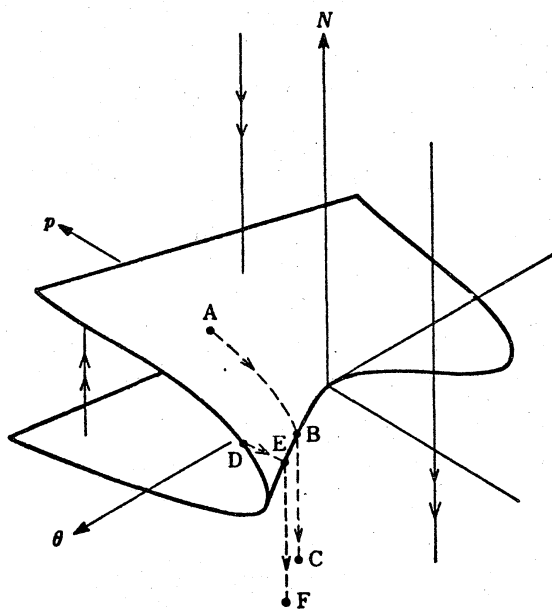


図 2 slow manifold

$\theta > 0$, $p > 0$ の領域では、 $N(0) > 0$ の初期値から出発すると、必ず安定定常点に向ってゆく。つまり、人為的な付け加え ($f > 0$) は、定常点の個体数を多少増やすだけで、質的に重大な変化はないことがわかる。

$\theta > 0$, $p > 0$ の領域では、これとは異なったことがおこる。図 2 の放物面を $\theta \times p$ の平面に射影するとき、放物面が折りたたまれる折り目の方程式は、

$$-p = \frac{\theta^2}{4} \quad (7)$$

であって、この曲線の両側で解の性質は異なっている(図 3)。 $-p < \frac{\theta^2}{4}$ の領域では、 N の値は安定定常点に向うが、 $-p > \frac{\theta^2}{4}$ の領域では、定常点が存在せずに、 N は減少しつづけて 0 になる。式 (7) を満たす点が、カタストロフで、トムの分類²⁾では、fold と呼ばれるものである。図 2 のアトラクターの上の点 A ($\theta > 0$, $f = 0$) から出発して、 $|f|$ の値を負の方向へ増やしていくと、式 (5) から、 $|p|$ の値も負の方向へ増えることになる。したがって点 A は、 p 軸の負の方向へ移動してゆく。 N の値は、アトラクターの面上をたどって、だんだんと減少してゆくが、折り目 $-p = \frac{\theta^2}{4}$ に到達した瞬間(点 B)に、 N の値は、 $\frac{\theta}{2}$ から 0 へと急速に落ちてゆく(点 C)。つまり、漁業などで、年間漁獲量 $|f|$ をだんだんと増してゆけば、ある値のところで急に、その魚類が絶滅してしまうという危険性を示している。このようなカタストロフは、環境の汚染などで、許容量 θ がだんだんと小さくなってゆくとときにも起こりうる。このときは、図 2 の点 D から

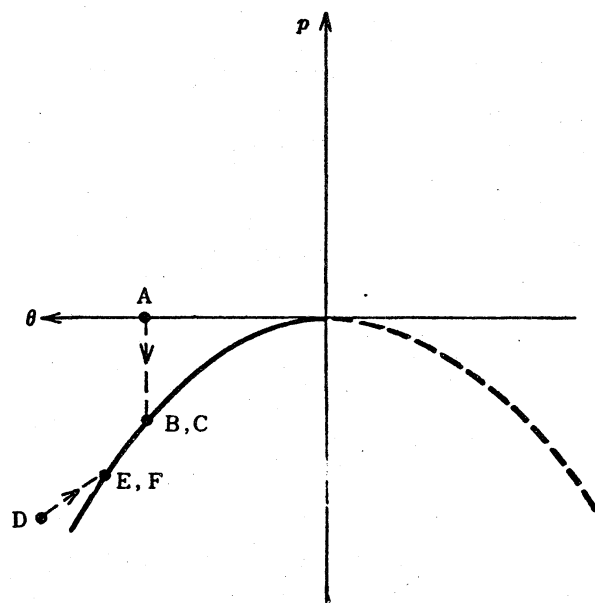


図 3 manifoldのパラメータ空間への写影

出発して, θ と $|p|$ が両方とも減少するので, $D \rightarrow E \rightarrow F$ という道すじをとる.

2 種の間の競争

ある地域に 2 種の生物がいると, それらのそれぞれの増殖率は, 自分の種の個体数密度以外に, 他の種の個体数密度にも関係してくるはずである. したがって,

$$\frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1(N_1, N_2) N_1 \quad (8)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \varepsilon_2(N_1, N_2) N_2 \quad (9)$$

種 1 と種 2 が互いに競争関係にあるということは, 相手の種の個体数が増すと自分の種の増殖率が減るということだから,

$$\frac{\partial \varepsilon_1}{\partial N_2} < 0, \quad \frac{\partial \varepsilon_2}{\partial N_1} < 0 \quad (10)$$

さらに, 種内の競争も考えると,

$$\frac{\partial \varepsilon_1}{\partial N_1} < 0, \quad \frac{\partial \varepsilon_2}{\partial N_2} < 0 \quad (11)$$

簡単のために, $\varepsilon_1(N_1, N_2)$ および $\varepsilon_2(N_1, N_2)$ を一次関数にすると, (8), (9) 式は, 次のようになる.

$$\frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2) N_1 \quad (12)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = (\varepsilon_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2) N_2 \quad (13)$$

パラメータ $\varepsilon_i, \alpha_{ij}$ は, 式 (10), (11) より, すべて正の量である. 式 (12), (13) は, Volterra³⁾ によって研究されたが, ここでは, グラフ的な方法によって, 解の定性的なふるまいを調べてみよう.

まず, $N_1 \times N_2$ 平面の中に, 式 (12) の右辺=0 とした直線

$$N_1 = 0 \quad (14)$$

$$\varepsilon_1 - \alpha_{11}N_1 - \alpha_{12}N_2 = 0 \quad (15)$$

と, 式 (13) の右辺=0 とした直線

$$N_2 = 0 \quad (16)$$

$$\varepsilon_2 - \alpha_{21}N_1 - \alpha_{22}N_2 = 0 \quad (17)$$

の 4 本をかき入れる. (14) あるいは (15) と, (16) あるいは (17) の交点が定常点となり, その数は, 四つ以下

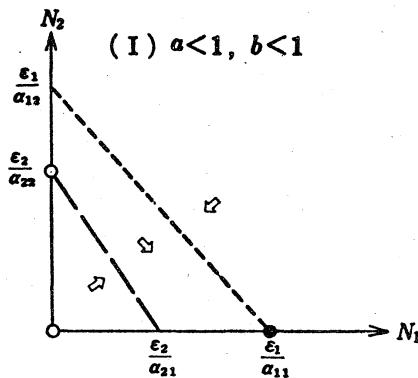


図 4

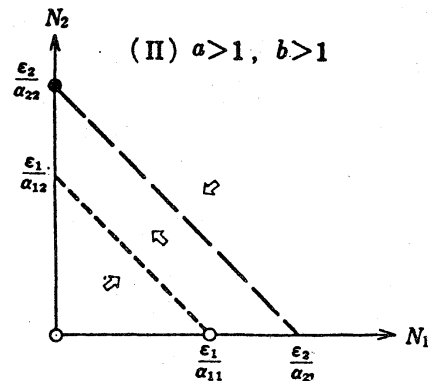


図 5

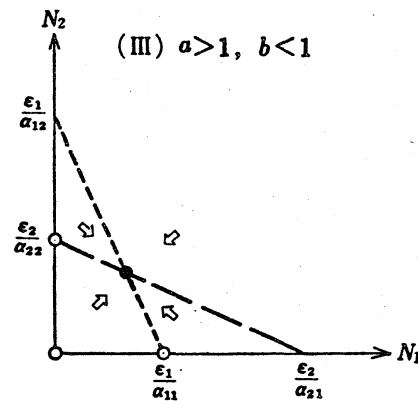


図 6

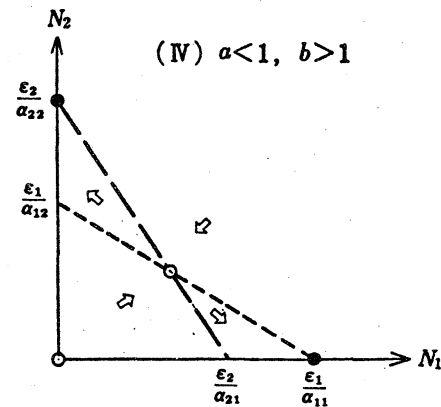


図 7

である。これらの定常点の安定性を調べるには、これらの直線(14), (15), (16), (17)によって分割された各部分に、式(12), (13)から求められる N_1, N_2 の変化の方向をかきいれればよい(図4, 5, 6, 7)。このとき、式(15)と(17)の位置関係が重要になる。たとえば、図4のように、直線(15)の N_1 切片 $\varepsilon_1/\alpha_{11}$, N_2 切片 $\varepsilon_1/\alpha_{12}$ が、それぞれ、直線(17)の N_1 切片 $\varepsilon_2/\alpha_{21}$, N_2 切片 $\varepsilon_2/\alpha_{22}$ より大きければ、この二つの直線は $N_1 > 0, N_2 > 0$ の部分では交わらず、分割された三つの領域に矢印を入れると、 $(\varepsilon_1/\alpha_{11}, 0)$ が安定定常点、 $(0, 0)$ が不安定定常点、 $(0, \varepsilon_2/\alpha_{22})$ がサドル型定常点であることがわかる。すなわち、直線(15), (17)の切片の間の関係が解の定性的ふるまいを決めているのである。これらの切片の比を

$$a = \frac{\alpha_{11}\varepsilon_2}{\alpha_{21}\varepsilon_1} \quad (18)$$

$$b = \frac{\alpha_{12}\varepsilon_2}{\alpha_{22}\varepsilon_1} \quad (19)$$

とおくと、 a, b の値によって、以下の四つの場合に分類される。

(I) 図4; $a < 1, b < 1$ のとき、安定定常点は、 $(\varepsilon_1/\alpha_{11}, 0)$ で、 $N_1(0) > 0, N_2(0) > 0$ のすべての初期値から出発して、時間が十分たてば、この点に近づく。つまり、種2が競争に負けて絶滅し、種1のみが一定の個体数を保持して生き残ることになる。

(II) 図5; $a > 1, b > 1$ のとき、安定定常点は、 $(0, \varepsilon_2/\alpha_{22})$ で、(I)の場合とは逆に、種1が絶滅し、種2が存続する。

(III) 図6; $a > 1, b < 1$ のとき、直線(15)と直線(17)は、 $N_1 > 0, N_2 > 0$ の領域で交わり、交点の座標は、

$$N_1 = \frac{\alpha_{22}\varepsilon_1 - \alpha_{12}\varepsilon_2}{\alpha_{11}\alpha_{22} - \alpha_{12}\alpha_{21}} \quad (20)$$

$$N_2 = \frac{-\alpha_{21}\varepsilon_1 + \alpha_{11}\varepsilon_2}{\alpha_{11}\alpha_{22} - \alpha_{12}\alpha_{21}} \quad (21)$$

となり、この点が安定点である。つまり、両種ともに一定の個体数を持つ安定な共存状態になる。

(IV) 図7; $a < 1, b > 1$ のとき、直線(15)と直線(17)は交わるが、この点は、サドル型定常点となり、安定な定常点は、 $(\varepsilon_1/\alpha_{11}, 0)$ と $(0, \varepsilon_2/\alpha_{22})$ の二つ存在する。解は、これら二つの安定点のうち、どちらかに近づくことになり、どちらへ行くかは、初期値によって決まる。大まかに言えば、最初に個体数の多いほうが、生存競争に勝って生き残るのである。

このように、パラメータの値 ε_i と α_{ij} が決まれば、その大きさの関係によって、上記の四つの場合が起こることがわかったが、パラメータを連続的に動かしていった

とき、どのような現象が起こるのかを次に調べたい。

このためには、1種の個体数の変動のときにしたことと同じことをする必要がある。すなわち、 $N_1 \times N_2 \times \varepsilon_1 \times \varepsilon_2 \times \alpha_{11} \times \alpha_{12} \times \alpha_{21} \times \alpha_{22}$ の8次元の空間内に、安定定常点の集合である6次元の超曲面を描ければよいのであるが、これは不可能である。しかし、安定定常点のトポロジカルなつながり方だけを問題にすることにすれば、事体を簡単化できる。

$$M_1 = \frac{\alpha_{11}}{\varepsilon_1} N_1 \quad (22)$$

$$M_2 = \frac{\alpha_{22}}{\varepsilon_2} N_2 \quad (23)$$

と、 (N_1, N_2) から (M_1, M_2) に座標変換すれば、さきの安定定常点は、すべて、 a と b のみの関数で書ける。つまり、

$$\left(\frac{\varepsilon_1}{\alpha_{11}}, 0\right) \rightarrow (1, 0)$$

$$\left(0, \frac{\varepsilon_2}{\alpha_{22}}\right) \rightarrow (0, 1)$$

$$\left(\frac{\alpha_{22}\varepsilon_1 - \alpha_{12}\varepsilon_2}{\alpha_{11}\alpha_{22} - \alpha_{12}\alpha_{21}}, \frac{-\alpha_{21}\varepsilon_1 + \alpha_{11}\varepsilon_2}{\alpha_{11}\alpha_{22} - \alpha_{12}\alpha_{21}}\right) \rightarrow \left(\frac{1-b}{1-b/a}, \frac{1-1/a}{1-b/a}\right)$$

これら (M_1, M_2) 座標での安定点を、 $a \times b$ の平面にかき入れたのが、図8である。図8の $a=1, b=1$ で分割

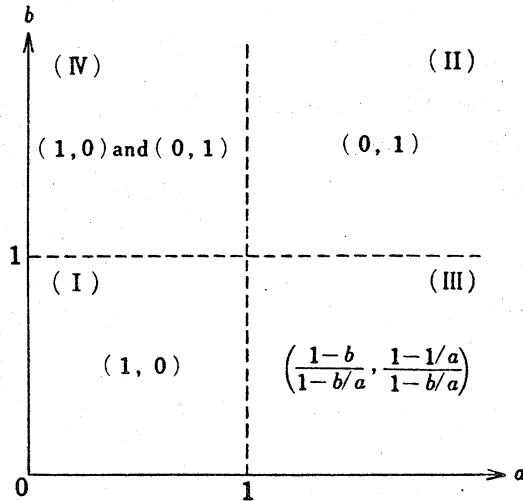


図8 (M_1, M_2) 座標での安定定常点

された四つの部分は、さきに分類された四つの場合に対応している。これらの安定点がどのようにつながっているのかを、知ることはやさしい。領域(III)の安定点に、 $a=1$ を代入すると、 $(1, 0)$ となるから、領域(III)の左端は領域(I)につながっている。同じく、 $b=1$ を代入すると、 $(0, 1)$ となるから、領域(III)の上端は領域(II)につながっている。この安定点の集合である slow manifold を、3次元の空間 $M_1 \times a \times b$ と $M_2 \times a \times$

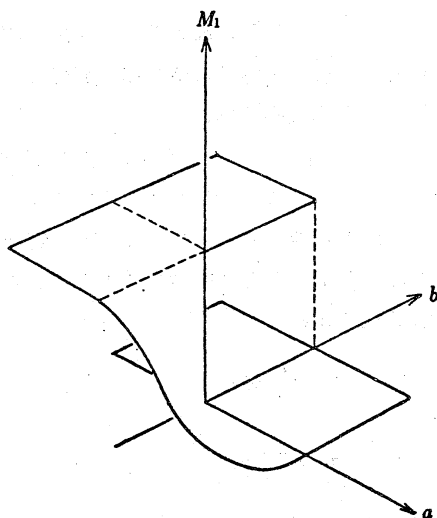


図9 slow manifoldの $M_1 \times a \times b$ への写影

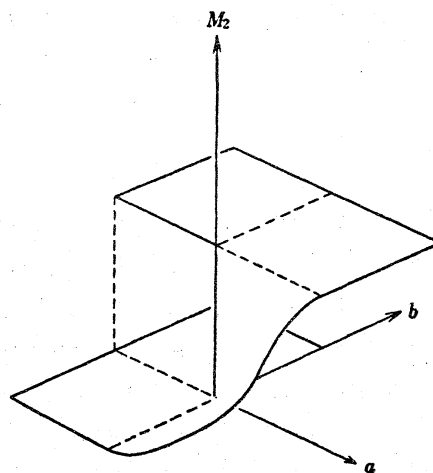


図10 slow manifoldの $M_2 \times a \times b$ への写影

b に射影したものを描くことができる。それが、図9と図10で、トムの分類の中にある cusp に似た形をしている。

以下の節で、ここで得られた2種間の競争を表現している slow manifold を使って、生態遷移 (succession) と、植物分布の境界線 (boundary) の問題を扱ってみる。

生態遷移

ある場所における生物相は、次々と移り変っていくのが普通である。裸地には、最初、コケのような下等生物が生え、つぎに草原に変わり、ついで灌木林になって、最

後に高木を含む森林に発達する。動物相も、それにとともに変化してゆく。このような現象を、生態学では生態遷移と呼ばれている。種1から、種2への遷移は次のようにして起こる。種1がその場所を長期間占有することによって、土壌の性質などの環境条件を、自分の種にとって悪い方向に変化させ、そのような環境条件により強いような種2との生存競争に負け、滅びるのである。このようなことが、次々とくりかえされて遷移が続いてゆく。このことを、微分方程式のモデルで言えば、式(12)、(13)のパラメータ ε_i, α_i' が、時間的にゆっくりと変化することになり、その変化の方向は、 ε_i

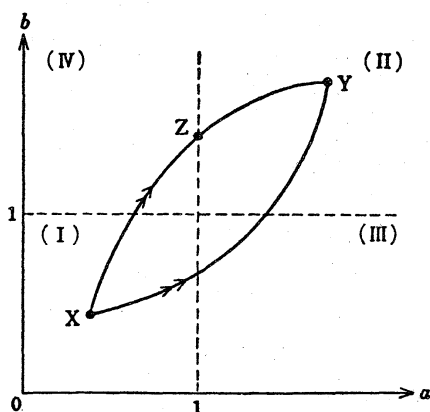


図11 successionの二つの道すじ

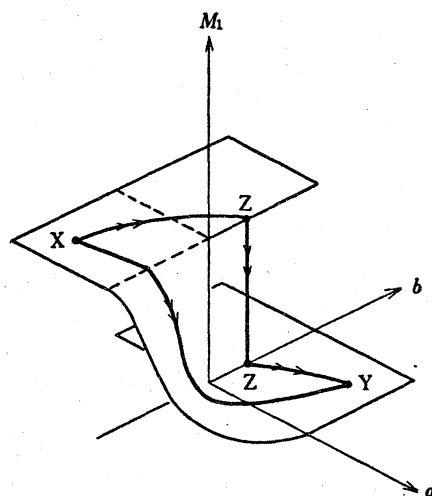


図12 slow and rapid succession

α_{21} , α_{22} を減らし, ε_2 , α_{11} , α_{12} を増やすことになる. この変化は, 式 (18) と (19) からわかるように, a と b を増大させる. $a \times b$ の空間内では, その時の状態を表わす点が, 領域 (I) から (II) のほうへ移動してゆく (図 11). つまり, 種 1 から種 2 への遷移が起こる. このとき, その道すじとして, 2 通り考えられる. 一つは, 領域 (III) を通るもので, この道すじを図 9 の slow manifold の上でたどれば, この遷移は, 種 1 と種 2 の共存状態を経る, ゆっくりしたものであることがわかる (図 12). もう一つの道すじは, 領域 (IV) を通るもので, 図 12 の領域 (IV) から (II) へ移る点 Z で, 急激に種 1 から, 種 2 への交代が起こる. このように, パラメータの微妙な変化のしかたの違いによって, 質的に異なった 2 種類の遷移のパターンが見られることがわかる.

植物分布の境界線

我々は, 植物の群落が種間で空間を分けて生息しているのをよく見かける. たとえば, 高い山へ登ると, 最初ふもとには落葉樹があり, つぎに針葉樹となり, 灌木林, 草原と移ってゆく. また, 池のまわりでも同じような光景が見られる. 水ぎわには, アシのような半分水に浸っている植物が生え, つぎにヤブのようなものになり, 最後に普通の木からなる林へと続いてゆく. このような場合, 一つの種から他の種へと移る地域は, かなり明確であって, 両側の景観の違いとして境界線が目につく. もともとの環境因子 (温度, 土壌の含水量など) は, 連

続的に変わっているはずであるのに, どうしてこのような非連続な分布が表われるのであろうか? このことを, ふたたび先のモデルを使って説明してみよう. 微分方程式 (12), (13) 中のパラメータ ε_i , α_{ij} は, こんどは, 環境因子の変化を通して, 時間, 空間の関数となる.

ある山の斜面上に, 2 種の植物が生えているとしよう. 空間座標 x を標高にとり, $0 \leq x \leq h$ の範囲を考える. 種 1 は比較的高温度を好み, 低地性の植物であって, 種 2 は比較的低温度を好む高地性の植物であるとする,

$$\frac{\partial \varepsilon_1}{\partial x} < 0 \quad (24)$$

$$\frac{\partial \varepsilon_2}{\partial x} > 0 \quad (25)$$

としてよいだろう. さらに, 各種は, その場所を占めることによって, 自分の種に利するように, 土壌の性質を改良すると仮定しよう. そうすると,

$$\frac{\partial \alpha_{11}}{\partial t} < 0, \frac{\partial \alpha_{12}}{\partial t} > 0, \frac{\partial \alpha_{21}}{\partial t} > 0, \frac{\partial \alpha_{22}}{\partial t} < 0 \quad (26)$$

簡単のために, しばらくの間, ε_1 , ε_2 は時間によらず, α_{11} , α_{12} , α_{21} , α_{22} は, 場所によらないとする. 式 (18) と (19) から $\varepsilon_2/\varepsilon_1$ を消去すると,

$$b = \frac{\alpha_{12}\alpha_{21}}{\alpha_{11}\alpha_{22}} \cdot a \quad (27)$$

となる. これは, $a \times b$ の空間内では, α_{ij} が与えられたとき, 原点を通る直線になる (図 13). 式 (18), (19) を, それぞれ x で微分すると,

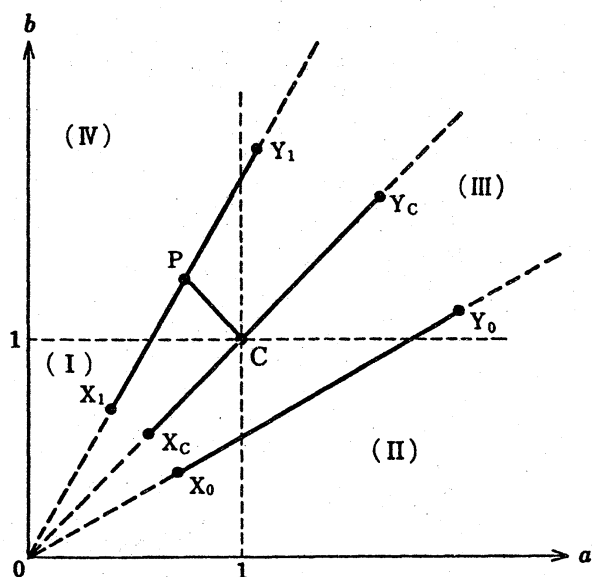


図 13

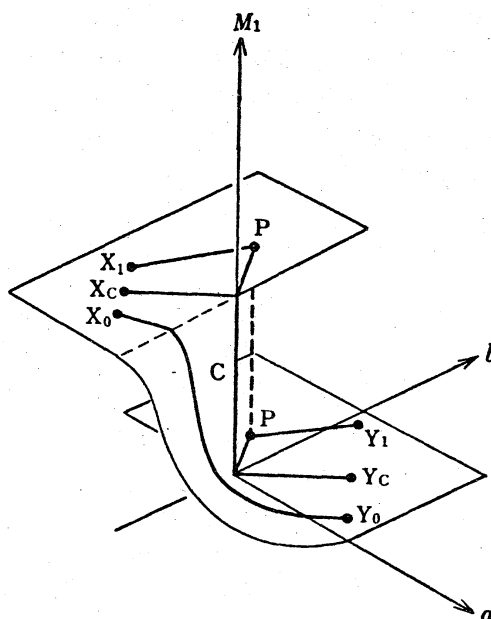


図 14 境界線の出現

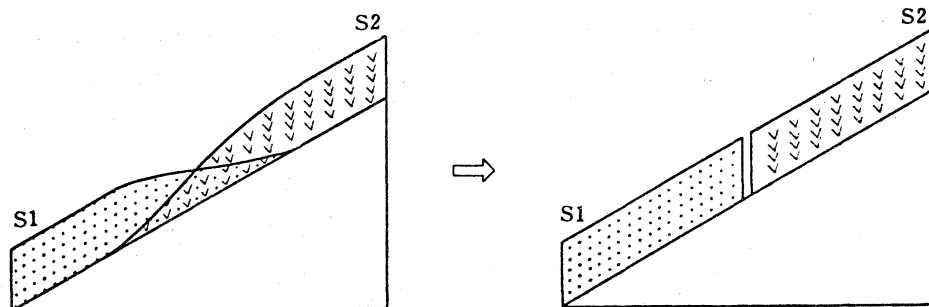


図15

$$\frac{\partial a}{\partial x} = \frac{\alpha_{11} \varepsilon_1 \varepsilon_2' - \varepsilon_1' \varepsilon_2}{\varepsilon_1^2} \quad (28)$$

$$\frac{\partial b}{\partial x} = \frac{\alpha_{12} \varepsilon_1 \varepsilon_2' - \varepsilon_1' \varepsilon_2}{\varepsilon_1^2} \quad (29)$$

式 (24), (25) を用いると, $\frac{\partial a}{\partial x} > 0, \frac{\partial b}{\partial x} > 0$ となり, x から $a \times b$ への写像は単調であるから, 領域 $0 \leq x \leq h$ と, $a \times b$ 空間内の直線 (27) の上の線分 XY とが, 1対1に対応する ($x=0 \leftrightarrow$ 点 X, $x=h \leftrightarrow$ 点 Y). 式 (27) の直線の傾きを t で微分すると,

$$\frac{\partial}{\partial t} \left(\frac{\alpha_{12} \alpha_{21}}{\alpha_{11} \alpha_{22}} \right) = \frac{\alpha_{12}' \alpha_{21} \alpha_{11} \alpha_{22} + \alpha_{12} \alpha_{21}' \alpha_{11} \alpha_{22} - \alpha_{12} \alpha_{21} \alpha_{11}' \alpha_{22} - \alpha_{12} \alpha_{21} \alpha_{11} \alpha_{22}'}{\alpha_{11}^2 \cdot \alpha_{22}^2} \quad (30)$$

式 (26) の関係を使うと式 (30) の値は正となる。つまり, 時間の経過とともに, 線分 XY の傾きが増す。 $t=0$ において, $\frac{\alpha_{12} \alpha_{21}}{\alpha_{11} \alpha_{22}} < 1$ (種内競争が, 種間競争より強い) のとき, この線分 XY は, 一般に (I), (III), (II) の三つの領域にまたがっている。この線分を, slow manifold の上に描いてみると (図 14), 植物群落の空間的パターンが目に見えるようにわかる。 $x=0$ の近くには種 1 のみがあり, x が増すと, 種 2 が表われ, 2 種の共存地域を経て, $x=h$ の近くでは, 種 2 だけになる。その状態から始めて, 時間が経過すると, 線分 XY の傾きが, だんだん大きくなり, 点 C に到達した瞬間に 2 種の分布は不連続となる。それ以後, 線分 XY の左半分 XC は領域 (IV) の上側のアトラクター上を進み, CY は下側のアトラクター上を進む。すなわち, 2 種の間には, はっきりとした境界線が存続する。

これまで, 簡単のために, ε_i は x のみの関数, α_{ij} は t のみの関数としたが, 実際には, これらのパラメータはすべて, 時間, 空間, 両方の関数だろう。しかし, ε_1 と ε_2 の時間的変化が, 同じ程度であり, $\left| \frac{\partial}{\partial t} \left(\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1} \right) \right|$ が小さく, $\left| \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\alpha_{12} \alpha_{21}}{\alpha_{11} \alpha_{22}} \right) \right|$ が小さければ, 線分 XY が少し曲がり, その動きかたが多少複雑になるだけで, 同じような

結果を得ることができる。

まとめると, もし, 環境因子が空間的な勾配を持ち, 各々の種が自分の種の環境条件を改良する傾向にあるならば, 最初の共存状態を含む連続的分布は, 時間の経過とともに, 不連続な分布となり, 2 種の間に明確な境界線が表われてくる, ということが結論できる (図 15)。

とにかく, 変数とパラメータの連続性のみを議論することによって, ある系の時間空間的發展を, 定性的に説明できることは, 非常に興味深いことだと思われる。

参考文献

- 1) Verhulst, P. F. 1845, Nouv. Mem. Acad. Roy. Bruxelles. 18, 1
- 2) Thom, R. 1972, "Stabilite structurelle et morphogenese" W.A. Ben-jamin, Inc. p. 332
- 3) Volterra, V. 1931, "Leson sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie". Paris : Gauthier-Villars.

(やまむら・のりお, 京大・理学部生物物理)

