

Coexistence of attractors in host-parasitoid systems

宿主-捕食寄生者系におけるアトラクターの共存

九州大学大学院数理学研究院 今 隆助 (Ryusuke Kon)

Faculty of Mathematics, Kyushu University

1 序

昆虫などの世代の重複しない個体群のダイナミクスは差分方程式によって記述されることが多い。宿主-捕食寄生者モデルはその代表例であり、Nicholson and Bailey [13] によって提案されて以来、多くの研究者によって研究されてきた。このような離散時間のモデルはカオスのように複雑な挙動を示すことが多く、アトラクターの完全な記述は困難である。しかし、共存可能性について議論する場合、解の漸近挙動を厳密に把握するよりも、解軌道が絶滅状態に達するかどうかを明らかにすることが重要である。本研究では解が絶滅状態に近づかないことを保証するパーマネンスという力学系の性質に注目し、宿主と捕食寄生者の共存可能性について調べた。パーマネンスの十分条件については平均リアプノフ関数を用いることにより数学的に得ることができたが、その必要性については不明であるため、数値的にリアプノフ指数を計算することにより必要性について調べた。その結果、2種の共存を意味するアトラクターと捕食寄生者の絶滅を意味するアトラクターとがパラメータ平面の広い範囲で共存することが分かった。つまり、初期値に依存して2種が共存したりしなかったりすることが分かった。また、パラメータによってアトラクターはリドルドな吸引域を持つことが数値計算によって確認できた。これらの性質は対応する連続時間モデルには見られない性質である。

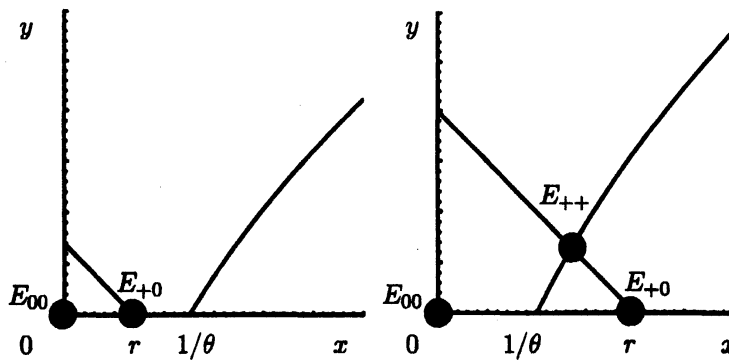
2 モデル

本研究で扱うモデルは次の宿主-捕食寄生者モデルである：

$$\begin{cases} H_{t+1} = \lambda H_t \exp[-\mu H_t] \exp[-a P_t] \\ P_{t+1} = b H_t (1 - \exp[-a P_t]). \end{cases}$$

ここで、 H_t, P_t はそれぞれ世代 t における宿主と捕食寄生者の個体群密度である。パラメータ λ は種内競争や寄生がないときの宿主 1 匹当りの出生数、 μ は宿主の種内競争の強さを表すパラメータ、 a は捕食寄生者の探索効率、 b は寄生された 1 匹の宿主から生まれる捕食寄生者の数である。このモデルは Nicholson-Bailey モデル [13] に宿主の自己密度依存効果を導入したモデルであり、Beddington *et al.* [3] によって提案された (モデルの詳細な説明は [7, 15] を参照；Nicholson-Bailey モデルについての最近の研究結果は [5] を参照)。

$x_t = \mu H_t, y_t = a P_t, r = \ln \lambda, \theta = ab/\mu$ という新しい変数とパラメータを用いるこ

図 1: 相平面 (x, y) .

とにより, 上の方程式から次のようにパラメータを2つ減らすことができる:

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_t \exp[r - x_t - y_t] \\ y_{t+1} = \theta x_t (1 - \exp[-y_t]). \end{cases} \quad (1)$$

3 平衡点の安定性と分岐

方程式(1)は $\mathbb{R}_+^2 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x \geq 0, y \geq 0\}$ に最大3つの平衡点 $E_{00} = (0, 0)$, $E_{+0} = (x^*, 0)$, $E_{++} = (\hat{x}, \hat{y})$ を持つ. ここで $(\hat{x}, \hat{y})$ は次の方程式の唯一の根として与えられる (図1参照):

$$\begin{cases} r = \hat{x} + \hat{y} \\ \hat{x} = \hat{y} / \{\theta(1 - \exp[-\hat{y}])\}. \end{cases}$$

特に, 平衡点 E_{++} は2種の共存を意味する平衡点であるため, その安定性や分岐については Beddington *et al.*[3] によってすでに研究されている. 図2のパラメータ平面の灰色の領域で E_{++} が (局所的に) 安定である. また, その外側では平衡点 E_{++} が安定性を失い, Neimark-Sacker 分岐などを起こし, たとえ E_{++} が不安定であっても2種は個体数を振動させながら共存可能なパラメータがあることが知られている. しかし, E_{++} が存在するとき, (個体数を振動させるかさせないかに関係なく) 常に2種が共存可能なのかは分かっておらず, 本研究では方程式(1)のパーマネンスを調べることで, この共存可能性について考える.

4 パーマネンス

方程式(1)は次の条件を満たすときパーマネンスであるといわれる: 初期値に依存しない正の定数 $\delta > 0$, $D > 0$ が存在し, $x_0 > 0$, $y_0 > 0$ を満たす任意の解 $\{(x_t, y_t)\}$

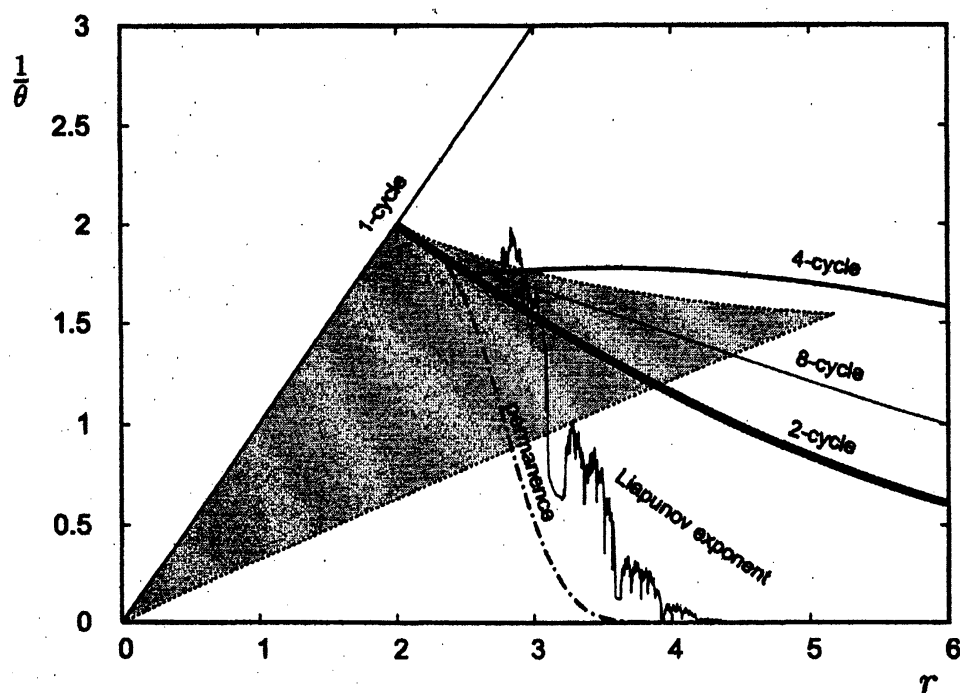


図 2: パラメータ平面 $(r, 1/\theta)$. 灰色の領域では平衡点 E_{++} が局所安定である. 実線は周期解 (図 3 に示されている 1, 2, 4, 8 周期解) の y 軸方向の安定性の境界を示している. この境界線より上側では各周期解は y 軸方向に安定である (x 軸と横断的な安定多様体を持つ). “Liapunov exponent” と書かれたギザギザの線の上側では $s(x_0) < 0$ が成り立っており, x 軸上にはアトラクターがありその吸引域は正の 2 次元 Lebesgue 測度を持つ. “permanence” と書かれた一点鎖線の下側では系はパーマネントであり, 正の初期値を持つ解のオメガ極限集合は x 軸上の点を含むことはない. ただし, この一点鎖線は系のパーマネンスの必要十分条件ではなく十分条件にすぎない.

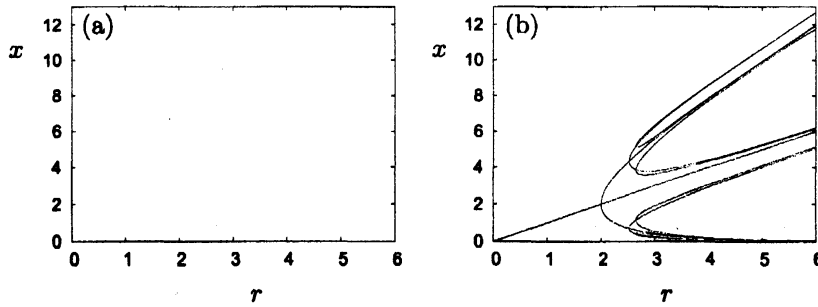


図 3: Ricker 写像の分岐図. (a) $t = 1000-1200$ の解をプロットした図であり, アトラクティブな軌道を反映している. (b) 不動点 $x = r$, 2,4,8 周期解をプロットした図.

に対して

$$\begin{aligned}\delta &\leq \liminf_{t \rightarrow \infty} x_t \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x_t \leq D \\ \delta &\leq \liminf_{t \rightarrow \infty} y_t \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} y_t \leq D\end{aligned}$$

が成り立つ. 平均リアプノフ関数の理論 (Hutson[6] 参照) によると, $x_0 > 0, y_0 = 0$ を初期値とする任意の解 $\{(x_t, y_t)\}$ に対して,

$$\sup_{T \geq 0} \frac{1}{T} \sum_{t=0}^{T-1} \ln(\theta x_t) > 0$$

が成り立てば, 方程式(1) はパーマネンスである.

方程式(1) から分かるように x 軸上の解は次の 1 次元写像によって得られる:

$$x_{t+1} = x_t \exp[r - x_t].$$

この写像は Ricker 写像と呼ばれており, ロジスティック写像と同様にパラメータ r を増加させることにより, 周期倍加分岐が起こる. 図 3 の左図はこの Ricker 写像の分岐図であり, 右図は不動点と 2,4,8 周期解をプロットした図である. 平均リアプノフ関数の理論から得られた不等式を満たすためには, これらの複雑な軌道に対しても不等式が成り立つ必要がある. 各周期解において方程式(1) を線形化すると分かるように, この不等式がある周期解に対して逆向きになる場合, その周期解は x 軸に横断的な安定多様体を持つことが分かる. この場合, 定義から明らかなように系はパーマネンスではない. そのため, 図 3 で求めた各周期解の安定性を調べることによって, パーマネンスの必要条件が得られる. この必要条件は図 2 に描かれている.

Ricker 写像の解の漸近挙動及び長時間平均を調べることにより, 図 2 のパラメータ平面において原点を通る傾き 1 の直線と 1 点鎖線によって囲まれた領域でこの不等式



図 4: 相平面 (x, y) , $0 \leq x \leq 8, 0 \leq y \leq 1$. 黒い領域の点を初期値に持つ軌道は x 軸に収束する. 白い領域の点を初期値に持つ軌道は平衡点 $E_{++} = (1.908, 1.342)$ に収束する. パラメータは $r = 3.25$, $\theta = 1/1.05$. x 軸上アトラクターで計算した Liapunov 指数は水平方向が 0.391 , 垂直方向が -0.105 である.

が成り立つことが分かる (Kon and Takeuchi [9] 参照). この結果からたとえ E_{++} が不安定であっても, 2種はパーマネンスの意味で共存可能であることが分かった.

次にパーマネンスのための必要条件についてさらに考える. 先ほど述べたように, $\mathbb{R}_+^2$ の境界に収束する解があればそのとき方程式は明らかにパーマネンスではない. そこで, x 軸上の解に対する y 軸方向のリアプノフ指数を計算することによって, x 軸上のアトラクターの存在について調べた. このリアプノフ指数は具体的には次のように書ける:

$$s(x_0) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \sum_{i=0}^{T-1} \ln(\theta x_i).$$

この極限は存在しない可能性があり, さらに初期値に依存する可能性がある. しかし, x 軸上の軌道は負のシュワルツ微分を持つ1次元単峰写像に従うため, この極限の存在と一意性をある程度保証することが可能である (de Melo and van Strien[4], Avila et al.[2] 参照). 図2のギザギザな線がこのリアプノフ指数がゼロになるパラメータであり, その上側で負になる. よって, この線の上側で x 軸は $\mathbb{R}_+^2$ の内部の軌道を引き寄せている (e.g, Alexander et al. [1] 参照). ただし, アトラクターは図4にあるように, リドルドな吸引域を持つこともある.

5 まとめ

生物の共存可能性について議論する場合, 従来は共存平衡点の安定性やその分岐に焦点が当てられてきた. しかし共存平衡点が安定であっても $\mathbb{R}_+^2$ の境界もアトラクティブになりうることを本研究は示した. また, 図2から分かるように, このような双安定性は広範囲なパラメータ領域で起こる. そのため, 生物の共存可能性について議論する場合, 方程式のパーマネンスを調べることが非常に重要であることが分かる.

方程式(1)は次のように一般化できる:

$$\begin{cases} x_{t+1} = x_t f(x_t, y_t) \\ y_{t+1} = y_t g(x_t, y_t). \end{cases}$$

この方程式はKolmogorov方程式と呼ばれている ([8, 12, 14] を参照). 方程式(1)で見られた双安定性は方程式(1)だけでなく, 関数 $\ln f(x, y)$ 及び $\ln g(x, y)$ がある種の凸性を持っていれば同様の双安定性を発見することが出来る (Kon [10, 11]).

謝辞

本研究の一部は21世紀COEプログラム『機能数理学の構築と展開』及び平成17年度科学研究費・若手研究(B)17740060の補助を受けた.

参考文献

- [1] J. C. Alexander, J. A. Yorke, Z. You, I. Kan: Riddled basins, *Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg.* **2** (1992), 795–813.
- [2] A. Avila, M. Lyubich, W. de Melo: Regular or stochastic dynamics in real analytic families of unimodal maps, *Invent. Math.* **154** (2003) 451–550.
- [3] J. R. Beddington, C. A. Free, J. H. Lawton: Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations, *Nature* **255** (1975), 58–60.
- [4] W. de Melo, S. van Strien: *One-dimensional dynamics*, Springer-Verlag, Berlin, 1993.
- [5] S.-B. Hsu, M.-C. Li, W. Liu and M. Malkin: Heteroclinic foliation, global oscillations for the Nicholson-Bailey model and delay of stability loss, *Discrete Contin. Dyn. Syst.* **9** (2003), 1465–1492.
- [6] V. Hutson: A theorem on average Liapunov functions, *Monatsh. Math.* **98** (1984) 267–275.
- [7] 巖佐庸：数理生物学入門—生物社会のダイナミクスを探る，共立出版，1998
- [8] A. N. Kolmogorov: Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza, *Giorn. Istituto Ital. Attuari* **7** (1936), 74–80.
- [9] R. Kon, Y. Takeuchi: Permanence of host-parasitoid systems, *Nonlinear Anal., TMA* **47** (2001) 1383–1393.
- [10] R. Kon: Permanence of discrete-time Kolmogorov systems for two species and saturated fixed points, *J. Math. Biol.* **48** (2004) 57–81.
- [11] R. Kon: Multiple attractors in host-parasitoid interactions: coexistence and extinction, *preprint*.
- [12] R. M. May: *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton University Press, Princeton, N. J., 1973
- [13] A. J. Nicholson and V. A. Bailey: The balance of animal populations. Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London* **3** (1935), 551–598
- [14] F. M. Scudo, and J. R. Ziegler (1978): The golden age of theoretical ecology: 1923–1940, A collection of works by V. Volterra, V. A. Kostitzin, A. J. Lotka and A. N. Kolmogoroff. *Lecture Notes in Biomathematics* **22**, Springer-Verlag, Berlin
- [15] 嶋田 正和, 粕谷 英一, 山村 則男, 伊藤 嘉昭：動物生態学，海游舎，2005