

## Lotka-Volterra 系における隣接平衡状態の排除則とその拡張

大阪工大 奥田賢三

生態学においては、排除則としてガウゼの競争排除則（生態的要求の同様な2種の生物は同じ所で同じ生態的地位では共存できない）がよく知られている。ここでは、種間ではなく平衡状態（種の組合わせ）の間に或る排除則が成立することがわかったので報告する。

## 1. 隣接平衡状態の排除則

まず2つの思考実験を考えよう。

（設問1）池に2種類の生物1, 2を初期個体数  $x_1^0, x_2^0$  ( $x_1^0 > 0, x_2^0 > 0$ ) で入れたところ、十分に時間が経過したとき、種1だけになった。環境条件が一定として

i)  $x_2^0$  をもっと大きくすると、種1, 2の共存の状態に落ちつくだろうか？

ii) さらに  $x_2^0$  を大きくすると、種2だけの状態に落ちつくだろうか？

iii)  $x_1^0$  をもっと小さくすると、両種とも絶滅してしまうだろうか？

（設問2）3つの島A, B, Cがある。植生を調べると島Aは植物1の群落であり、島Bは2種の植物1, 2の共存する群落であり、島Cは植物2のみからなる群落である。島A, B, Cの環境条件について何が言えるか？

相互作用する種の個体群変動に関する代表的な数学モデルはLotka-Volterra系

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = \{ r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j(t) \} x_i(t) \quad (1)$$

( $i = 1, 2, \dots, n$ ) である。ここで、 $x_i(t)$  はある領域内の種  $i$  の個体数、 $r_i$  は種  $i$  の固有成長率、 $a_{ij}$  は種  $j$  が種  $i$  の成長率に及ぼす効果を表わす係数である。どの  $r_i, a_{ij}$  も環境条件により定まる実定数である。 $a_{ij}$  の符号は種間関係の型により定まる。種  $j$  が種  $i$  を捕食する場合には、 $a_{ij} < 0, a_{ji} > 0$  となる。種  $i$  と種  $j$  が互いに競争する場合には、 $a_{ij} < 0, a_{ji} < 0$  であり、共に利益を与える相利共生の場合には  $a_{ij} > 0, a_{ji} > 0$  となる。

系(1)は非線形系であるので、一般に平衡状態は唯一とは限らない。しかし、ある「種の組合わせ」からなる平衡状態は、存在しても唯一つである。それゆえ系(1)の平衡状態を次のように表現できる。種  $i$  のみからなる平衡状態を  $[i]$ 、種  $i$  と  $j$  のみからなる平衡状態を  $[ij]$ 、種  $i, j, k$  からなる平衡状態を  $[ijk]$  というように表現する。すべて

の種が絶滅の平衡状態を  $[\phi]$  で表わす。

2つの平衡状態が互いに種を1つ付け加えた状態または取り除いた状態のとき、隣接平衡状態であると定義する。たとえば  $[\phi]$  と  $[1]$ ,  $[1]$  と  $[12]$  は隣接平衡状態であるが、 $[1]$  と  $[2]$  は隣接平衡状態ではない。

Lotka-Volterra 系 (1) について、次の結果を与えた。

### [隣接平衡状態の排除則]

平衡状態  $E$  が安定であるならば、 $E$  の隣接平衡状態は存在しても不安定である。

この排除則はもし  $[12]$  が安定であれば平衡状態  $[1]$ ,  $[2]$ ,  $[123]$  等は存在しても不安定であることを示している。これは種間関係の型によらず成立することに注意しておく。Lotka-Volterra 系 (1) を仮定してこの排除則を前述の設問に適用すると、(設問1) では i), iii) は決して起こりえないことがわかる。ii) については何も言えない。(設問2) では、島 B の環境条件は島 A あるいは島 C の環境条件とは異なっていると結論できる。

## 2. 平衡状態の交互排除則

次に一般的な  $n$  次元力学系

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(x_1, \dots, x_n) \quad (2)$$

( $i = 1, 2, \dots, n$ ) の平衡状態の安定性に関する関係を論じる。系 (2) の平衡点 (状態) はすべて線形近似系での孤立点である (零固有値をもたない) としておく。

平衡点  $x_0^*$  と平衡点  $x_k^*$  が、ある  $j$  が存在して

$$F_1 = F_2 = \dots = F_{j-1} = F_{j+1} = \dots = F_n = 0 \quad (3)$$

の曲線 (経路)  $S$  でつながっているとする。簡単のため、曲線 (3) の特異点 (系 (2) の特異点ではない) はすべて結節点とする。曲線  $S$  を通って、 $x_0^*$  から  $x_k^*$  へ移る間に

- i) 系 (2) の平衡点が  $p$  個 ( $p = 0, 1, 2, \dots$ ) あり、
- ii) 曲線 (3) の滑らかな分枝を  $q$  回 ( $q = 0, 1, 2, \dots$ ) 横切ったとする。

このとき

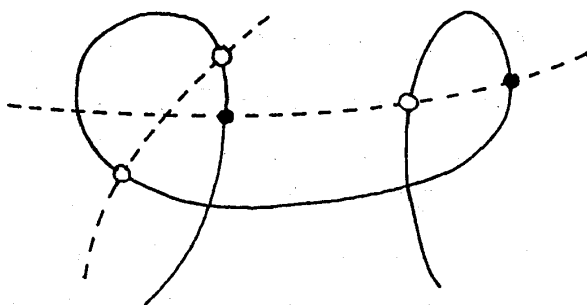
$$R(x_0^*, x_k^*) = (-1)^{p+q+1} \quad (4)$$

とおくと、次のような平衡点に関する排除則が得られる。

[平衡状態の交互排除則]

平衡状態  $x_0^*$  が安定であれば,  $R(x_0^*, x_k^*) = -1$  となる平衡状態  $x_k^*$  はすべて不安定である。

例えば, 位相平面が図のような 2 次元力学系を考えてみよう。  $F_1=0$  は実線で  $F_2=0$  は破線で示されている。平衡状態はそれらの交点であり, 黒丸および白丸で表わされている。



相互排除則によると, もしひとつの白丸の平衡状態が安定であれば, 黒丸の平衡状態はすべて不安定であり, もし黒丸のひとつの平衡状態が安定であれば, 白丸の平衡状態はすべて不安定であることがわかる。すなわち, 固有値の詳しい計算をすることなく, いくつかの平衡状態が不安定であることを示すことができる。

文 献

(1) M. Okuda, Prog. Theor. Phys. **81** (1989) 7.