

2 種系：一方が他方を捕食している場合 Two species, one feeding on the other

静岡大学大学院理工学研究科 中岡慎治 (Shinji Nakaoka)
Department of Science and Technology, Shizuoka University

本稿の概要

Volterra の 1927 年の論文 “*Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*” (R. Comitato Talassografico Italiano, Memoria 131: pp. 1-142) を取り上げる. 小節 1 では考察の対象となる捕食者被食者方程式系の導出を行い, 小節 2 では解の満たすべき関係式 (保存量) の導出を行う. 小節 3 では小節 2 で得られた保存量を元に相平面における解軌道図 (周期軌道) を描く. 小節 4 では周期解の周期を求める: まず, 個体数変動が小さい場合に系の線形化方程式系から周期の近似値を計算する. 次に個体数変動が小さくない場合にも周期の値を計算する. 小節 5 では 2 種の平均個体数について考察し, いくつかの重要な結果を導く. 小節 6 では平均個体数の摂動に関して考察し, 小節 5 で得た重要な結果の定量的側面を補足する. 小節 7 は 2 節のまとめを行う. 最後に小節 8 では時間軸に沿った解軌道の作図方法の簡単な紹介をする.

1 捕食者被食者方程式系の導出

N_1, N_2 を 2 種の生物の個体数とする. 第 2 種がいない場合, 第 1 種は正の割合 ε_1 で増加するものと仮定しよう. 又, 第 2 種は第 1 種がいない場合には食料の不足で死んでしまうものと仮定する. このとき第 2 種はある負の割合 $-\varepsilon_2$ で減少する. したがってこれら 2 生物種が単独で存在している場合, 個体数の時間変化を表す方程式

$$(11_1) \quad \frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 N_1, \quad (11_2) \quad \frac{dN_2}{dt} = -\varepsilon_2 N_2$$

が得られる. しかし, 第 2 種が第 1 種を食べるという形でこれら 2 生物種が存在している場合には ε_1 は減少して $-\varepsilon_2$ は増加することが予想される. 更には, 第 2 種の個体数が多ければそれに応じて ε_1 はより減少し, 第 1 種の個体数が多ければそれ

に応じて $-\varepsilon_2$ はより増加する効果が予想される. このような効果を最も簡単に表現するため, ε_1 は N_2 に γ_1 という割合に比例して減少し, $-\varepsilon_2$ は N_1 に γ_2 という割合に比例して増加するものとする. このとき, 次の微分方程式系

$$(A_1) \quad \frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2)N_1, \quad (A_2) \quad \frac{dN_2}{dt} = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1)N_2.$$

ここでパラメーター $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ はそれぞれ第 1, 第 2 生物種の成長率, 死亡率を表す. γ_1 は第 2 種の捕食に対する第 1 種の感受性を表し, γ_2 は第 2 種の捕食能力を表す. したがって第 2 種の捕食能力が上昇すれば γ_1, γ_2 は共に増加し, 第 1 種の捕食に対する防御が改善されれば γ_1, γ_2 は共に減少する.

$\varepsilon_1, \varepsilon_2$ の次元について考えよう. 第 1, 第 2 生物種の間には相互作用がない場合, (11₁) と (11₂) をそれぞれ積分することにより

$$N_1 = C_1 e^{\varepsilon_1 t}, \quad N_2 = C_2 e^{-\varepsilon_2 t}$$

を得る. ここで C_1, C_2 はそれぞれ時刻 $t = 0$ における N_1, N_2 の個体数を表す. $N_1 = 2C_1$ となる時刻を t_1 , $N_2 = \frac{1}{2}C_2$ となる時刻を t_2 ととった場合, ε_1 と ε_2 はそれぞれ

$$\varepsilon_1 = \frac{\ln 2}{t_1} = \frac{0.693}{t_1}, \quad \varepsilon_2 = \frac{\ln 2}{t_2} = \frac{0.693}{t_2}$$

となって $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ の次元は t^{-1} である.

2 スケーリングと保存量の導出

K_1, K_2 を

$$\gamma_1 = \frac{\varepsilon_1}{K_2}, \quad \gamma_2 = \frac{\varepsilon_2}{K_1} \quad (12)$$

と定めよう. $N_1 = K_1, N_2 = K_2$ のとき方程式系 $(A_1), (A_2)$ は定常状態, 即ち $\frac{dN_1}{dt} = 0, \frac{dN_2}{dt} = 0$ が成り立つ. $N_1 = K_1 n_1, N_2 = K_2 n_2$ とおくことにより, 方程式系 $(A_1), (A_2)$ は

$$(A'_1) \quad \frac{dn_1}{dt} = \varepsilon_1(1 - n_2)n_1, \quad (A'_2) \quad \frac{dn_2}{dt} = -\varepsilon_2(1 - n_1)n_2$$

に帰着する.

(A'_1) と ε_2 の積と (A'_2) と ε_1 の積の和をとることにより

$$\frac{d}{dt}(\varepsilon_2 n_1 + \varepsilon_1 n_2) = \varepsilon_1 \varepsilon_2 (n_1 - n_2) \quad (15)$$

が得られる. 一方, (A'_1) と ε_2/n_1 の積と (A'_2) と ε_1/n_2 の積の和をとることにより

$$\frac{\varepsilon_2}{n_1} \frac{dn_1}{dt} + \frac{\varepsilon_1}{n_2} \frac{dn_2}{dt} = \varepsilon_1 \varepsilon_2 (n_1 - n_2),$$

即ち

$$\frac{d}{dt} (\ln n_1^{\varepsilon_2} + \ln n_2^{\varepsilon_1}) = \varepsilon_1 \varepsilon_2 (n_1 - n_2) \quad (16)$$

が得られる. (15) と (16) は等しいので積分することにより

$$n_1^{\varepsilon_2} + n_2^{\varepsilon_1} = C \exp(\varepsilon_2 n_1 + \varepsilon_1 n_2).$$

ここで C は正の定数である. C は初期値によって定まることに注意しよう. これより

$$\left(\frac{n_1}{e^{n_1}}\right)^{\varepsilon_2} = C \left(\frac{n_2}{e^{n_2}}\right)^{-\varepsilon_1}. \quad (17)$$

が得られる. 又, 方程式系 $(A'_1), (A'_2)$ から

$$dt = \frac{dn_1}{\varepsilon_1(1-n_2)n_1} = \frac{dn_2}{-\varepsilon_2(1-n_1)n_2}.$$

解 n_1 を求める際, (17) を用いて

$$\int_0^t dt = \int_{n_1(0)}^{n_1(t)} \frac{dn_1}{\varepsilon_1(1-n_2)n_1}$$

を計算することで得られる. ただし, n_1 と n_2 は (17) に見られるように陰関数表示されているので, n_1, n_2 を陽に解くことは一般に出来ない.

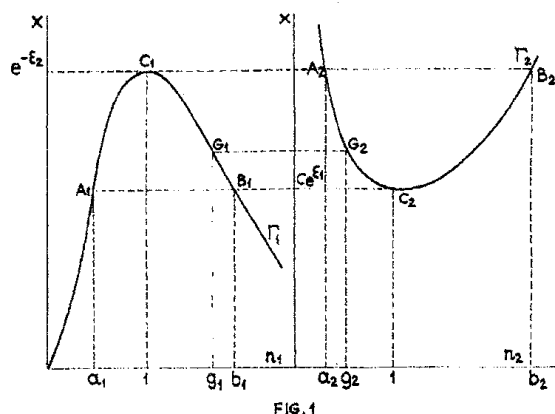
3 解の相図

次の曲線

$$x = \left(\frac{n_1}{e^{n_1}}\right)^{\varepsilon_2} = C \left(\frac{n_2}{e^{n_2}}\right)^{-\varepsilon_1} \quad (18)$$

について考察しよう. x を縦座標, n_1, n_2 を横座標にとったとき, 図 1 に見られるような 2 曲線 Γ_1, Γ_2 が得られる. 実際,

$$\frac{dx}{dn_1} = \varepsilon_2 \left(\frac{n_1}{e^{n_1}}\right)^{\varepsilon_2-1} e^{-n_1} (1-n_1) \quad (19)$$

図 1: 曲線 Γ_1, Γ_2

なので x は $n_1 = 1$ のとき最大値 $(1/e)^{\varepsilon_2}$ をとり, $0 < n_1 < 1$ で単調増加, $n_1 > 1$ で単調減少し $n_1 = 0$ のとき $x = 0$, $n_1 \rightarrow \infty$ のとき $x \rightarrow 0$ となるような関数である. x を n_2 の関数としてみた場合も同様に考察して曲線 Γ_2 が得られる (x は $n_2 = 1$ のとき最小値 Ce^{ε_1} をとる). C は (17) によって定められる初期値に依存した定数であった. x の n_1, n_2 に対する最大値, 最小値はそれぞれ $e^{-\varepsilon_2}$, Ce^{ε_1} であることに注意すると $C \leq e^{-(\varepsilon_1 + \varepsilon_2)}$ が得られる. $C < e^{-(\varepsilon_1 + \varepsilon_2)}$, 即ち $e^{-\varepsilon_2} > Ce^{\varepsilon_1}$ であるとき $x \in [Ce^{\varepsilon_1}, e^{-\varepsilon_2}]$ に対して n_1, n_2 は最大, 最小となる点を除いて 2 つ根を持つ. 曲線 Γ_1 上に 3 点 $(n_1, x) = (a_1, A_1), (1, C_1), (b_1, B_1)$ を $a_1 < 1 < b_1$ を満たすようにとり, 曲線 Γ_2 上に 3 点 $(n_2, x) = (a_2, A_2), (1, C_2), (b_2, B_2)$ を $a_2 < 1 < b_2$ を満たすようにとる. このとき n_1 を横座標, n_2 を縦座標とする解曲線を描こう: Γ_1 上の点 C_1 (このとき $n_1 = 1$) から B_1 ($n_1 = b_1$) まで n_1 の値を連続的に増加させたとき, n_2 の値は a_2 から 1 まで連続的に減少する. これは図 2 において解曲線上の 2 点 R_2, S_1 を結ぶ曲線に一致する. 次に n_1 の値を b_1 から 1 まで連続的に減少させたとき, n_2 の値は 1 から b_2 まで連続的に増加する. これは図 2 において解曲線上の 2 点 S_1, S_2 を結ぶ曲線に一致する. 同様の操作をして再び $(n_1, n_2) = (1, a_2)$ に戻ってきたとき, 図 2 における周期的な解曲線が得られる.

(18) より $\ln x = \varepsilon_2(\ln n_1 - n_1)$ であったので

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \varepsilon_2 \left(\frac{1}{n_1} - 1 \right) \frac{dn_1}{dt} = \varepsilon_1 \varepsilon_2 (1 - n_1)(1 - n_2).$$

したがって

$$dt = \frac{dx}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 x (1 - n_1)(1 - n_2)}.$$

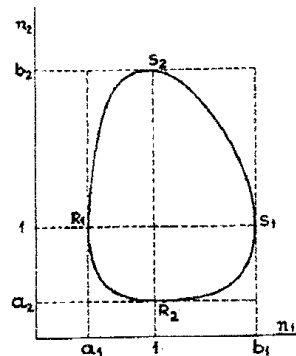


FIG. 2

図 2: 解 n_1, n_2 の相図

n_1, n_2 が閉軌道内を動くので t は T まで大きくなる. 即ち n_1, n_2 (もしくは N_1, N_2) は周期 T の関数となる. このとき周期 T は

$$T = \int_{\Gamma} \frac{dx}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 x (1 - n_1)(1 - n_2)}$$

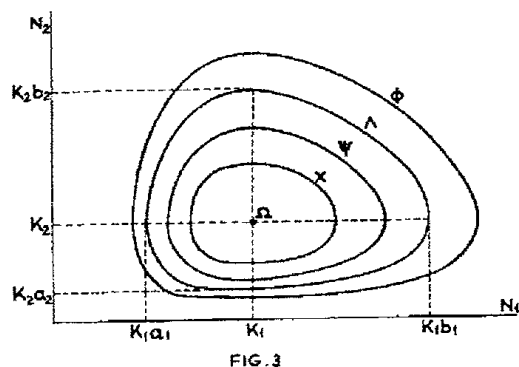
で与えられる. ここで $\Gamma = R_2 S_1 \cup S_1 S_2 \cup S_2 R_1 \cup R_1 R_2$. 上式において R_1, R_2, S_1, S_2 各点で被積分関数は発散しているが, 積分は収束する. 実際, $dt = \frac{dn_1}{\varepsilon_1(1-n_2)n_1} = \frac{dn_2}{-\varepsilon_2(1-n_1)n_2}$ であるから, S_1 付近で $n_1 \simeq 1$ となる場合には $dt = \frac{dn_1}{\varepsilon_1(1-n_2)n_1}$ を用いることで積分を評価することにより発散の問題は解消される.

図 2 は n_1, n_2 の相図を表しているが, スケーリングを行う前の変数 N_1, N_2 の相図を表したものが図 3 になる. N_1, N_2 の解軌道図は変動周期 (fluctuation cycle) と呼ばれ, N_1, N_2 方向の振幅はそれぞれ $K_1(b_1 - a_1), K_2(b_2 - a_2)$ である. 又, 図 3 において点 $\Omega = (K_1, K_2)$ は変動の中心 (center of fluctuation) と呼ばれる. 以下で解軌道図のいくつかの特徴を述べよう: 各軌道 $\chi, \Psi, \Lambda, \Phi$ は初期値に依存して決まる. 又これらの軌道は交わることはなく, 入れ子構造となっている.

以上に述べた性質は, 各軌道 $\chi, \Psi, \Lambda, \Phi$ がそれぞれ異なった初期値, 固定されたパラメーター $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$ によって決まることに由来する.

4 周期の計算

個体数変動が小さい場合 (small fluctuation case)

図 3: 解 N_1, N_2 の相図

まず個体数変動が小さい場合に、近似的な周期の値を求めてみよう。

$$n_1 = 1 + v_1, \quad n_2 = 1 + v_2 \quad (20)$$

もしくは同値な関係として

$$N_1 = K_1(1 + v_1), \quad N_2 = K_2(1 + v_2) \quad (21)$$

とおくと $(A'_1), (A'_2)$ は

$$(A'_1) \quad \frac{dv_1}{dt} = -\varepsilon_1 v_1 - \varepsilon_1 v_1 v_2, \quad (A'_2) \quad \frac{dv_2}{dt} = \varepsilon_2 v_2 + \varepsilon_2 v_1 v_2$$

に帰着される。もし変動が小さい場合、 v_1 と v_2 は小さいと考えられるので、2 次以上の項を無視することによって次の線形微分方程式系

$$\frac{dv_1}{dt} = -\varepsilon_1 v_1, \quad \frac{dv_2}{dt} = \varepsilon_2 v_2$$

が得られる。更に線形化方程式系の解は

$$v_1 = L\sqrt{\varepsilon_1} \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha), \quad v_2 = L\sqrt{\varepsilon_2} \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha)$$

と求められる。ここで L, α は定数である。

$E = L \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{\gamma_1 \gamma_2}$ と定める。(12), (21) に注意すると

$$\begin{aligned} N_1 &= \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} + \frac{\gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1}} E \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha), \\ N_2 &= \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} + \frac{\gamma_2}{\sqrt{\varepsilon_2}} E \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha). \end{aligned} \quad (22)$$

したがって周期は

$$\frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}$$

となる. 第 1 生物種の個体数が 2 倍になる時間 t_1 と第 2 生物種の個体数が 1/2 倍になる時間 t_2 を用いると, 周期 T は近似的に

$$T = \frac{2\pi\sqrt{t_1 t_2}}{0.693} = 9.06\sqrt{t_1 t_2}$$

と見積もることが可能である. 又, 変動の振幅は

$$f_1 = 2E \frac{\gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1}}, \quad f_2 = 2E \frac{\gamma_2}{\sqrt{\varepsilon_2}}$$

となり, その比は

$$\frac{f_1}{f_2} = \frac{\gamma_1}{\gamma_2} \sqrt{\frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}}.$$

以上の考察により, 変動が小さい場合の変動周期は一般に楕円によって構成されていることがわかる (図 4 参照).

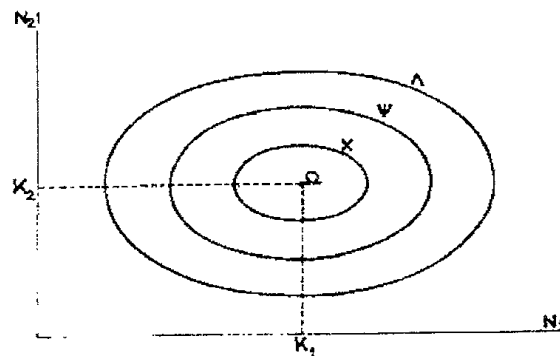


図 4: N_1, N_2 の相図 (変動が小さい場合)

次に変動が小さくない場合に対しても, 周期の近似的な値を計算しよう*. 再び (20) を用いる. 即ち

$$n_1 = 1 + v_1, \quad n_2 = 1 + v_2.$$

*変動が小さくない場合における周期の近似値の計算は Appendix にまとめられている内容 (pp. 229-231) を参照している.

(18) より $n_1 e^{-(n_1-1)} = e x^{1/\varepsilon_2}$ である. $n_1 = 1 + v_1$ を代入し, $e^{-(n_1-1)}$ を Taylor 展開することにより

$$\begin{aligned} n_1 e^{-(n_1-1)} &= (1 + v_1) \left(1 - v_1 + \frac{v_1^2}{2!} - \frac{v_1^3}{3!} + \cdots \right) \\ &= 1 - \frac{1}{2} v_1^2 + \frac{2}{3} v_1^3 \cdots \end{aligned}$$

したがって

$$1 - e x^{\frac{1}{\varepsilon_2}} = v_1^2 \left(\frac{1}{2} - \frac{2}{3!} v_1 + \frac{3}{4!} v_1^2 - \cdots \right).$$

同様にして

$$1 - e \left(\frac{x}{c} \right)^{-\frac{1}{\varepsilon_1}} = v_2^2 \left(\frac{1}{2} - \frac{2}{3!} v_2 + \frac{3}{4!} v_2^2 - \cdots \right)$$

が得られる. ここで $S(v)$ を

$$S(v) = \frac{1}{1 \cdot 2} - \frac{2v}{1 \cdot 2 \cdot 3} + \frac{3v^2}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4} - \cdots$$

と定めよう. このとき $S(v)$ を用いて $n_1 - 1$ と $n_2 - 1$ は

$$\begin{aligned} n_1 - 1 &= \sqrt{1 - e x^{1/\varepsilon_2}} \frac{1}{\sqrt{S(v_1)}}, \\ n_2 - 1 &= \sqrt{1 - e \left(\frac{x}{c} \right)^{-1/\varepsilon_1}} \frac{1}{\sqrt{S(v_2)}} \end{aligned}$$

とかける. したがって 2 点 R_2, S_1 の間を動くのにかかる時間 $T_{R_2 S_1}$ は

$$T_{R_2 S_1} = \int_{x_1}^{x_2} \frac{\sqrt{S(v_1)S(v_2)} dx}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 x \sqrt{(1 - e x^{1/\varepsilon_2})(1 - e (x/c)^{-1/\varepsilon_1})}}.$$

ここで $x_1 = C e^{\varepsilon_1}$, $x_2 = e^{-\varepsilon_2}$ とおいた.

$$e x^{\frac{1}{\varepsilon_2}} = \left(\frac{x}{x_2} \right)^{1/\varepsilon_2}, \quad e \left(\frac{x}{c} \right)^{-\frac{1}{\varepsilon_1}} = \left(\frac{x}{x_1} \right)^{-1/\varepsilon_2}$$

に注意すると

$$T_{R_2 S_1} = \int_{x_1}^{x_2} \frac{\sqrt{S(v_1)S(v_2)} dx}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 x \sqrt{\left(\frac{x}{x_2} \right)^{1/\varepsilon_2} \left(\frac{x}{x_1} \right)^{-1/\varepsilon_2}}}.$$

$|x/x_2 - 1| < 1$ に対して一般化二項展開を適用させると

$$\begin{aligned} \left(\frac{x}{x_2}\right)^{1/\varepsilon_2} &= \sum_{m=0}^{\infty} \left(\frac{1}{\varepsilon_2}\right)_m \left(\frac{x}{x_2} - 1\right)^m \\ &= 1 - \sum_{m=1}^{\infty} (-1)^{m-1} \left(\frac{1}{\varepsilon_2}\right)_m \left(1 - \frac{x}{x_2}\right)^m \end{aligned}$$

が得られる。ここで α_m は一般化二項係数で

$$\alpha_m = \frac{\alpha(\alpha-1)(\alpha-2)\cdots(\alpha-m+1)}{m!}$$

で与えられる。したがって

$$\begin{aligned} 1 - \left(\frac{x}{x_2}\right)^{1/\varepsilon_2} &= \sum_{m=1}^{\infty} (-1)^{m-1} \left(\frac{1}{\varepsilon_2}\right)_m \left(1 - \frac{x}{x_2}\right)^m, \\ 1 - \left(\frac{x}{x_1}\right)^{-1/\varepsilon_2} &= \sum_{m=1}^{\infty} (-1)^{m-1} \left(\frac{1}{\varepsilon_1}\right)_m \left(1 - \frac{x}{x_1}\right)^m. \end{aligned}$$

これらを $T_{R_2S_1}$ に代入すると

$$\int_{x_1}^{x_2} \frac{\sqrt{S(v_1)S(v_2)}dx}{\varepsilon_1\varepsilon_2x\sqrt{(\sum_{m=1}^{\infty}(-1)^{m-1}\left(\frac{1}{\varepsilon_2}\right)_m\left(1-\frac{x}{x_2}\right)^m)(\sum_{m=1}^{\infty}(-1)^{m-1}\left(\frac{1}{\varepsilon_1}\right)_m\left(1-\frac{x}{x_1}\right)^m)}}$$

以下では v_1, v_2 が十分小さいものとして近似を行おう。即ち $v \ll 1$ のとき

$$\begin{aligned} S(v_1) = S(v_2) &= \frac{1}{2}, \\ 1 - \left(\frac{x}{x_2}\right)^{\frac{1}{\varepsilon_2}} &\simeq \frac{1}{\varepsilon_2} \left(1 - \frac{x}{x_2}\right), \quad 1 - e\left(\frac{x}{c}\right)^{-\frac{1}{\varepsilon_1}} \simeq -\frac{1}{\varepsilon_1} \left(1 - \frac{x}{x_1}\right) \end{aligned}$$

と近似できる。このとき

$$T_{R_2S_1} \simeq \int_{x_1}^{x_2} \frac{dx}{2\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}x\sqrt{(1-x/x_2)(x/x_1-1)}}.$$

$x = 1/\xi$ とおくと

$$\begin{aligned} T_{R_2S_1} &\simeq \int_{x_1}^{x_2} \frac{dx}{2\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}x\sqrt{(1-x/x_2)(x/x_1-1)}} \\ &= \int_{\xi_1}^{\xi_2} \frac{-d\xi}{2\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}\sqrt{(\xi-\xi_2)(\xi_1-\xi)}} \\ &= \frac{1}{2\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}} \left[\arcsin \left\{ \frac{2\xi - (\xi_1 + \xi_2)}{\xi_2 - \xi_1} \right\} \right]_{\xi=\xi_1}^{\xi=\xi_2} \\ &= \frac{1}{2\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}} \left(\frac{\pi}{2} + \frac{\pi}{2} \right) = \frac{\pi}{2\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}}. \end{aligned}$$

ただし $\xi_1 = Ce^{-\varepsilon_1}$, $\xi_2 = e^{\varepsilon_2}$. 変動が小さい場合 $T/4 \simeq T_{R_2 S_1}$ なので $T \simeq \frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}$ を得る. これは振動が小さいとして線型化した場合に導出した周期に一致する.

5 平均個体数の測定

ここでは周期時間に対する 2 生物種の個体数の平均について考えよう. $(A'_1), (A'_2)$ より

$$\frac{d \ln n_1}{dt} = \varepsilon_1(1 - n_2), \quad \frac{d \ln n_2}{dt} = -\varepsilon_2(1 - n_1).$$

上式の両辺を時刻 0 から T まで積分すると

$$\ln \left[\frac{n_1(T)}{n_1(0)} \right] = \int_0^T \varepsilon_1(1 - n_2(s)) ds, \quad \ln \left[\frac{n_2(T)}{n_2(0)} \right] = - \int_0^T \varepsilon_2(1 - n_1(s)) ds.$$

n_1, n_2 は周期 T の関数なので

$$T = \int_0^T n_1 ds = \int_0^T n_2 ds$$

即ち

$$\frac{1}{T} \int_0^T n_1 ds = \frac{1}{T} \int_0^T n_2 ds = 1$$

を得る. N_1, N_2 を用いると

$$\frac{1}{T} \int_0^T N_1 ds = K_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \quad \frac{1}{T} \int_0^T N_2 ds = K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} \quad (*)$$

が得られる. したがって変動周期の中心の座標 Ω は周期区間における個体数の平均値と一致していることがわかる. 又平均は $\varepsilon_1, \gamma_1, \varepsilon_2, \gamma_2$ に依存していて初期値には依存していないこともわかる.

ここで γ_1, γ_2 を固定して $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ を変化させたとき, 平均個体数 K_1, K_2 はどのように変化するのかについて考えてみよう. ε_1 を小さく (大きく) することは第 1 生物種 [被食者] の個体数をその個体数に比例して減少 (増加) させることに対応し, ε_2 を大きく (小さく) することは第 2 生物種 [捕食者] の個体数をその個体数に比例して減少 (増加) させることに対応する. 一方, (*) に見られるように ε_1 を小さくし, ε_2 を大きくすることは被食者の平均個体数を増加させ, 捕食者の平均個体数を減少さ

せる。したがって漁業に見られるように被食者、捕食者の個体数をそれらの個体数に比例して減少させることは被食者の平均個体数を増加させ、捕食者の平均個体数を減少させる結果をもたらすことが導かれる。図 5 に解軌道図 Λ と Λ' よりも ε_1 を減少、 ε_2 を増加させた場合に対応する解軌道図 Λ' を示す。 Λ の変動周期の中心 Ω が Λ' では右下の Ω' に移動していることがわかる。図 5 から被食者の平均個体数が増加し、捕食者の平均個体数が減少していることが観察できる。 γ_1, γ_2 を共に小さくした場合、被食者の捕食者に対する防御率は上昇するが、このとき (*) より 両方の種の平均個体数は増加することがわかる。

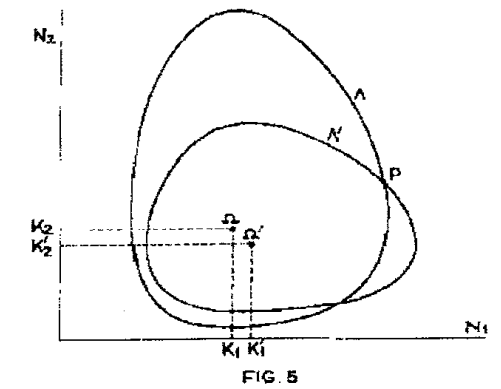


図 5: 2 つのパラメータの組に対する N_1, N_2 の相図

6 変動が小さい場合における平均個体数の摂動

ここで $\varepsilon_1, \gamma_1, \varepsilon_2, \gamma_2$ を微小に変動させた場合、個体数 N_1, N_2 がどれくらい変化するか計算しよう。変動が小さい場合、 N_1 および N_2 は (22), 即ち

$$\begin{aligned} N_1 &= \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} + \frac{\gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1}} E \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha), \\ N_2 &= \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} + \frac{\gamma_2}{\sqrt{\varepsilon_2}} E \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha). \end{aligned}$$

で与えられる。

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 &\mapsto \varepsilon_1 + \delta\varepsilon_1, & \varepsilon_2 &\mapsto \varepsilon_2 + \delta\varepsilon_2, & \gamma_1 &\mapsto \gamma_1 + \delta\gamma_1, \\ \gamma_2 &\mapsto \gamma_2 + \delta\gamma_2, & E &\mapsto E + \delta E, & \alpha &\mapsto \alpha + \delta\alpha \end{aligned}$$

をそれぞれ (22) に代入する. 摂動後の N_1 の値を N'_1 としたとき

$$N'_1 = \frac{\varepsilon_2 + \delta\varepsilon_2}{\gamma_2 + \delta\gamma_2} + \frac{\gamma_1 + \delta\gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1 + \delta\varepsilon_1}}(E + \delta E) \cos(\theta't + \delta\alpha),$$

ここで $\theta' = \sqrt{(\varepsilon_1 + \delta\varepsilon_1)(\varepsilon_2 + \delta\varepsilon_2)}t + \alpha$.

δ を十分小さいとして δ の 2 次以上の項を無視する. $|x| \ll 1$ のとき近似式 $(1+x)^\beta \simeq 1 + \beta x$, $\sin x \simeq x$, $\cos x \simeq 1$ を用いることにより, 最終的に

$$\begin{aligned} N'_1 = & \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} + \frac{\gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1}} E \cos \theta' + \frac{1}{\gamma_2} \delta\varepsilon_2 - \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2^2} \delta\gamma_2 \\ & + \left(-\frac{1}{2} \frac{\gamma_1}{\varepsilon_1^{3/2}} E \delta\varepsilon_1 + \frac{1}{\sqrt{\varepsilon_1}} E \delta\gamma_1 + \frac{\gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1}} \delta E \right) \cos \theta' - \frac{\gamma_1}{\varepsilon_1} E \delta\alpha \sin \theta' \end{aligned} \quad (22_1)$$

が得られる. N'_2 に対しても同様にして

$$\begin{aligned} N'_2 = & \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} + \frac{\gamma_2}{\sqrt{\varepsilon_2}} E \sin \theta' + \frac{1}{\gamma_1} \delta\varepsilon_1 - \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1^2} \delta\gamma_1 \\ & + \left(-\frac{1}{2} \frac{\gamma_2}{\varepsilon_2^{3/2}} E \delta\varepsilon_2 + \frac{1}{\sqrt{\varepsilon_2}} E \delta\gamma_2 + \frac{\gamma_2}{\sqrt{\varepsilon_2}} \delta E \right) \sin \theta' - \frac{\gamma_2}{\varepsilon_2} E \delta\alpha \cos \theta' \end{aligned} \quad (22_2)$$

が得られる. t は時間が進むにつれて大きくなっていくので, $\delta\varepsilon$ と t の積が小さいとは限らないことに注意する. 以下では時刻 $t = 0$ において摂動を加えた場合を考えよう. $\theta = \theta' = \alpha$ であることに注意すると

$$\begin{aligned} \frac{\gamma_2}{\sqrt{\varepsilon_2}} (\sin \alpha \delta E + \cos \alpha E \delta\alpha) &= \frac{1}{\gamma_1} \delta\varepsilon_1 + \frac{\gamma_2 E \sin \alpha}{2\varepsilon_2^{3/2}} \delta\varepsilon_2 + \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1^2} \delta\gamma_1 - \frac{E \sin \alpha}{\sqrt{\varepsilon_2}} \delta\gamma_2, \\ \frac{\gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1}} (\cos \alpha \delta E - \sin \alpha E \delta\alpha) &= -\frac{1}{\gamma_2} \delta\varepsilon_2 + \frac{\gamma_1 E \cos \alpha}{2\varepsilon_1^{3/2}} \delta\varepsilon_1 + \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2^2} \delta\gamma_2 - \frac{E \cos \alpha}{\sqrt{\varepsilon_1}} \delta\gamma_1 \end{aligned}$$

が成立する. これを δE , $\delta\alpha$ に関して解くことにより

$$\begin{aligned} \delta E = & \left(\frac{E}{2\varepsilon_1} - M_1 \sin \alpha \right) \delta\varepsilon_1 + \left(\frac{E}{2\varepsilon_2} - M_1 \cos \alpha \right) \delta\varepsilon_2 \\ & + \left(-\frac{E}{\gamma_1} - P_1 \sin \alpha \right) \delta\gamma_1 + \left(\frac{E}{\gamma_2} - P_2 \cos \alpha \right) \delta\gamma_2, \end{aligned} \quad (22_3)$$

$$E \delta\alpha = -M_1 \cos \alpha \delta\varepsilon_1 + M_2 \sin \alpha \delta\varepsilon_2 + P_1 \cos \alpha \delta\gamma_1 - P_2 \sin \alpha \delta\gamma_2 \quad (22_4)$$

を得る. ここで M_1, M_2, P_1, P_2 はそれぞれ

$$\begin{aligned} M_1 &= \frac{\sqrt{\varepsilon_2}}{\gamma_1 \gamma_2} + \frac{E}{2\varepsilon_1} \sin \alpha, & M_2 &= \frac{\sqrt{\varepsilon_1}}{\gamma_1 \gamma_2} + \frac{E}{2\varepsilon_2} \cos \alpha, \\ P_1 &= \left(\frac{\sqrt{\varepsilon_2}}{\gamma_1 \gamma_2} + \frac{E}{\varepsilon_1} \sin \alpha \right) \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}, & P_2 &= \left(\frac{\sqrt{\varepsilon_1}}{\gamma_1 \gamma_2} + \frac{E}{\varepsilon_2} \cos \alpha \right) \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \end{aligned}$$

で定義される。(22₃), (22₄) を (22₁), (22₂) に代入することにより 時刻 $t=0$ における個体数 N_1, N_2 の摂動値が得られる。

最後に、平均個体数の摂動について考えよう。摂動を加えた場合、周期 T も T' へと変化するが、このとき周期時間分の $\cos \theta'$ と $\sin \theta'$ の積分値は 0 になるので、 $\cos \theta'$, $\sin \theta'$ を含む項は 0 となる。したがって摂動後の平均個体数は

$$\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} + \frac{\delta\varepsilon_2}{\gamma_2} - \frac{\varepsilon_2\delta\gamma_2}{\gamma_2^2}, \quad \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} + \frac{\delta\varepsilon_1}{\gamma_1} - \frac{\varepsilon_1\delta\gamma_1}{\gamma_1^2}$$

となる。 γ_1, γ_2 の摂動がなく $\delta\varepsilon_2 > 0, \delta\varepsilon_1 < 0$ であるとき、先に考察したように摂動によって被食者、捕食者両方の個体数が減少している場合、上式から被食者の平均個体数は増加し、捕食者の平均個体数は減少していることがわかる。

7 まとめ

この節で得られた内容をまとめておく。

(1st) 周期性 2 種の個体数振動は周期的で、周期は $\varepsilon_1, \varepsilon_2, C$ に依存する。即ち、周期は成長率、減少率、初期値に依存して決まる。

(2nd) 平均値の保存 2 種の平均個体数は初期値に依らず成長率 ε_1 , 減少率 ε_2 , 防御率 γ_1 , 攻撃率 γ_2 が一定である限りいつも一定である。

(3rd) 平均値に対する摂動 2 種の個体数に比例して個体数を減少させた場合、被食者の平均個体数は増加し、捕食者の平均個体数は減少する。一方、被食者の防御率を増加させたとき両方の種の平均個体数は増加する。

— 振動が小さい場合 —

(1st) 振動が小さい場合 2 種の個体数は等時的で、初期値や防御、攻撃による影響は無視できるぐらい小さい。

(2nd) 周期 T は

$$T = 9.06\sqrt{t_1 t_2}$$

で与えられる。ここで t_1 は被食者が単独で存在する場合、個体数が 2 倍になるのにかかる時間を表し、 t_2 は捕食者が単独で存在する場合、個体数が 1/2 倍になるのにかかる時間を表す。

(3rd) 個体数に比例して捕食者の個体を減少させることは周期を小さくし (振動を加速)、同様に被食者の個体数を減少させることは周期を大きく (振動を減速) する。又、同時に両方の個体数を (比例的に) 減少させた場合、prey と predator の振幅の比は増加する。

(注) Volterra はここまでの解析結果を実際に自然界で検証することは、肉食性の種が幾つか存在するような魚の生態系においては比較的容易であると記している。絶え間ない漁業活動は、いくつかの種それぞれの個体数を一様に減少させる効果がある。特に第一次世界大戦のときの漁業活動の停止とそれに続く活動の再開により、これまでの考察で得られたような変化が観察されている(ある周期から他の周期へのシフト)。漁業活動で取れる種の相対量は様々な種の実際の量の測りとなる。漁獲量のデータは振動しており、これまでに導出してきたような数学的予想は正しいと考えられる。(D'Ancona のデータ参照)

平均個体数の摂動については、既に C. Darwin によって見越されていた。Struggle for existence の中の一節を引用しよう:

”それぞれの種が利用できる食料の量によって種の増殖に過度の制限が加えられる。ところがしばしば(観察されていることであるが)、食料を得ることではなく餌食として他の動物に差し出されることが種の平均個体数を決定することがある。広大な大地に住むヤマウズラ、ライチョウ、ノウサギの群れが、主にそれらの害獣によって危害が加えられていることはほとんど疑いの余地の無いことであり、今後英国で 20 年にわたって狩猟が行われないとすれば、あるいは害獣によって危害が加えられないとすれば、数百数千の狩猟動物が毎年撃ち殺されているにもかかわらず、おそらく今よりも群れの数はいくつか減っているであろう。”

8 Fluctuation diagram

この小節では時間軸に沿った解軌道の作図方法の概要を紹介する。図 6-A は図 1 と同じ図(曲線 Γ_1, Γ_2)である。図 6-B は横軸に n_1 、縦軸に $\frac{dn_1}{dt}$ を表す。図 6-A, B, C の数字 1, 2, ..., 7 と図 6-A, B のアルファベット a, b, ..., f は一致している。解曲線を直線や放物線で近似することによって、個体数 n_1 の変化量から時間変化を近似的に導き出している。なお、原著では図 6-D を用いると計算を実行する必要なしに時間の変化量が得られると書かれてあるが、筆者は図 6-D の利用方法が分かっていないのでこれ以上説明することが出来ない。原著の pp. 94-100 に作図方法が詳しく書かれているので興味のある読者はそちらを参照されたい。図 7 は図 6-D を用いて得られた時間軸に対する n_1, n_2 の解軌道を表す。

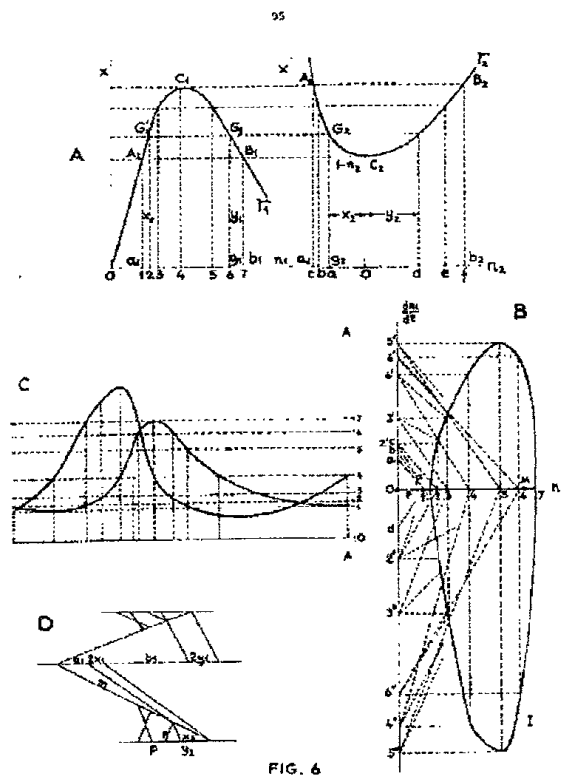


図 6: A-D

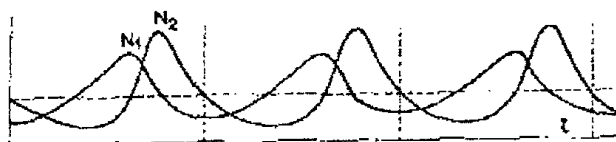


FIG. 7

図 7: 時間軸に対する個体数の解軌道図