

Genotype-structured models for prey-predator growth

静岡大学大学院理工学研究科システム工学専攻 今井俊文 (Toshifumi Imai)

竹内康博 (Yasuhiro Takeuchi), 齋藤保久 (Yasuhisa Saito)

Graduate School of Science and Engineering,

Shizuoka University

イントロ

サメハダイモリとガーターヘビは、被食者と捕食者の関係にあるが、文献 [2] によれば、サメハダイモリの中には皮膚からテトロドトキシンを分泌するものがある。テトロドトキシンはガーターヘビを直接的には殺さないが、その毒によってガーターヘビを数時間動けなくする。その状態だと、ガーターヘビは外敵に見つけられやすくなってしまい、場所によってはうまく体温調節ができなくなって死んでしまうかもしれない。

本稿では、被食者のある遺伝子が捕食者に対し致死的な毒性を有する場合とそうでない場合を比較することで、系へ及ぼす影響を考察する。前者を「model with dangerous prey」、後者を「model without dangerous prey」と名付ける。被食者の遺伝子型は、 AA , Aa , aa の 3 種類で表し、model with dangerous prey の場合、 aa が捕食者に対し毒性を持つものとする (図 1 参照)。

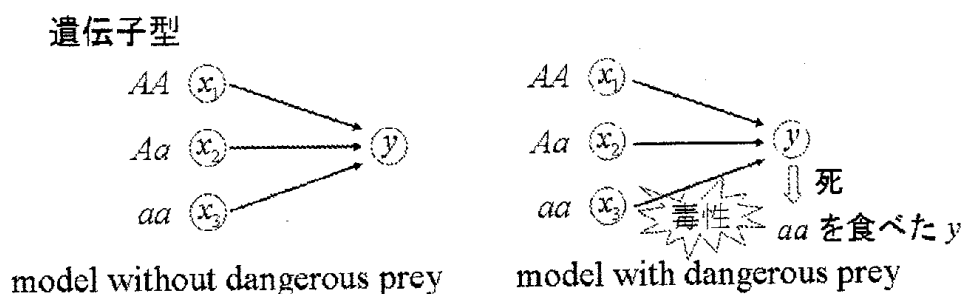


図 1: 概念図

モデル

次の 2 種類の、遺伝子構造を有する捕食者・被食者モデル (cf.[1]) を考える。

model without dangerous prey

$$\begin{aligned}
 \frac{dx_1}{dt} &= \frac{\alpha}{x} \left(x_1 + \frac{x_2}{2} \right)^2 - \frac{\alpha x_1 x}{K} - \frac{m x_1 y}{a + x} \\
 \frac{dx_2}{dt} &= 2 \frac{\alpha}{x} \left(x_1 + \frac{x_2}{2} \right) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{\alpha x_2 x}{K} - \frac{m x_2 y}{a + x} \\
 \frac{dx_3}{dt} &= \frac{\alpha}{x} \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)^2 - \frac{\alpha x_3 x}{K} - \frac{m x_3 y}{a + x} \\
 \frac{dy}{dt} &= y \left(\frac{m(x_1 + x_2 + x_3)}{a + x} - s \right)
 \end{aligned} \tag{1}$$

model with dangerous prey

$$\begin{aligned}
\frac{dx_1}{dt} &= \frac{\alpha}{x} \left(x_1 + \frac{x_2}{2} \right)^2 - \frac{\alpha x_1 x}{K} - \frac{m x_1 y}{a+x} \\
\frac{dx_2}{dt} &= 2 \frac{\alpha}{x} \left(x_1 + \frac{x_2}{2} \right) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{\alpha x_2 x}{K} - \frac{m x_2 y}{a+x} \\
\frac{dx_3}{dt} &= \frac{\alpha}{x} \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)^2 - \frac{\alpha x_3 x}{K} - \frac{m x_3 y}{a+x} \\
\frac{dy}{dt} &= y \left(\frac{m(x_1 + x_2)}{a+x} - s \right) - \frac{m x_3 y}{a+x}
\end{aligned} \tag{2}$$

x_1, x_2, x_3 は、それぞれ遺伝子型 AA, Aa, aa を持つ被食者の個体群密度をあらわす。 y は捕食者の個体群密度をあらわす。また、各々のパラメータはすべて正で、次のような意味を持つ。

パラメータ	意味
α	環境収容力に近づく早さ (内的自然増加率)
m	被食者の捕獲率 (大きいほど捕食されやすい)
a	正定数
s	被食者の不足による捕食者の死亡率
K	環境収容力

$$x(t) = x_1(t) + x_2(t) + x_3(t)$$

モデル (1) と (2) で違う所は、 y の式において x_3 を含む項が+か-かだけである。これは、 x_3 (遺伝子型 aa) が毒を持っているかないかの違いによる。モデル (1) と (2) が遺伝子構造を有する所以を第一式を例にとって説明しよう。第一式は次のように変形できる。

$$\begin{aligned}
\frac{dx_1}{dt} &= \frac{\alpha}{x} \left(x_1 + \frac{x_2}{2} \right)^2 - \frac{\alpha x_1 x}{K} - \frac{m x_1 y}{a+x} \\
&= \alpha x \left(\frac{x_1}{x} + \frac{1}{2} \frac{x_2}{x} \right)^2 - \frac{\alpha}{K} (x_1 x_1 + x_1 x_2 + x_1 x_3) - \frac{m x_1 y}{a+x}
\end{aligned}$$

第一項の $\left(\frac{x_1}{x} + \frac{1}{2} \frac{x_2}{x} \right)^2$ は被食者全体の配偶子 A の割合であるので、 $\left(\frac{x_1}{x} + \frac{1}{2} \frac{x_2}{x} \right)^2$ で AA の増加する割合をあらわす。 αx は被食者全体の増加量なので、第一項で AA の増加量をあらわす。第二項は自己密度依存による減少量であり、第三項は捕食者に食べられることによる減少量 (機能の反応の 2 型による) である。第二式、第三式も同様に解釈すれば、被食者に遺伝子構造が組み込まれていることが分かるであろう。

model without dangerous prey の場合、第一式から第三式までを足し合わせたものは、Gause 型の捕食者・被食者方程式

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= \alpha x \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{m x y}{a+x} \\
\frac{dy}{dt} &= y \left(\frac{m x}{a+x} - s \right)
\end{aligned}$$

となる (cf.[3])。また、捕食者不在のモデル ($y = 0$ とした場合に相当) は、

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= \frac{\alpha}{x} \left(x_1 + \frac{x_2}{2} \right)^2 - \frac{\alpha x_1 x}{K} \\ \frac{dx_2}{dt} &= 2 \frac{\alpha}{x} \left(x_1 + \frac{x_2}{2} \right) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{\alpha x_2 x}{K} \\ \frac{dx_3}{dt} &= \frac{\alpha}{x} \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)^2 - \frac{\alpha x_3 x}{K}\end{aligned}$$

となり、ハーディ・ワインベルグの法則が成り立っている。実際、 $c(t)$ を

$$c(t) = \frac{x_1 + \frac{x_2}{2}}{x_3 + \frac{x_2}{2}}$$

と定義すれば、

$$\begin{aligned}\frac{dc(t)}{dt} &= \frac{\left(x'_1 + \frac{x'_2}{2} \right) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \left(x_1 + \frac{x_2}{2} \right) \left(x'_3 + \frac{x'_2}{2} \right)}{\left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)^2} \\ (\text{分子}) &= \left(x_1 + \frac{x_2}{2} \right) \left(\alpha - \frac{\alpha x}{K} - \frac{my}{a+x} \right) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \left(x_1 + \frac{x_2}{2} \right) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) \left(\alpha - \frac{\alpha x}{K} - \frac{my}{a+x} \right) \\ &= 0.\end{aligned}$$

だからである。

$c(t) = c$ (ここで、 c は x_1, x_2, x_3 の初期値によって決まる正の定数) とすると、

$c = \frac{x_1 + \frac{x_2}{2}}{x_3 + \frac{x_2}{2}}$ より、 $x_1 = cx_3 + (c-1)\frac{x_2}{2}$ を得る。したがってこれを (1), (2) に代入し、次元を

1 つ落とした次の方程式系：

model without dangerous prey

$$\begin{aligned}\frac{dx_2}{dt} &= 2 \frac{c\alpha}{1+c} \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{\alpha x_2}{K} (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{mx_2 y}{a + (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)} \\ \frac{dx_3}{dt} &= \frac{\alpha}{1+c} \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{\alpha x_3}{K} (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{mx_3 y}{a + (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)} \\ \frac{dy}{dt} &= y \left(\frac{m(1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)}{a + (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)} - s \right)\end{aligned} \quad (3)$$

model with dangerous prey

$$\begin{aligned}\frac{dx_2}{dt} &= 2 \frac{c\alpha}{1+c} \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{\alpha x_2}{K} (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{mx_2 y}{a + (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)} \\ \frac{dx_3}{dt} &= \frac{\alpha}{1+c} \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{\alpha x_3}{K} (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right) - \frac{mx_3 y}{a + (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)} \\ \frac{dy}{dt} &= y \left(\frac{m \left\{ (1+c) \frac{x_2}{2} + cx_3 \right\}}{a + (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)} - s \right) - \frac{mx_3 y}{a + (1+c) \left(x_3 + \frac{x_2}{2} \right)}\end{aligned} \quad (4)$$

を解析すればよいことになる。

解析

モデル (3) の平衡点は以下の 3 点である。

平衡点	x_2	x_3	y
E_0	0	0	0
E_1	$\frac{2cK}{(1+c)^2}$	$\frac{K}{(1+c)^2}$	0
E_*	$\frac{2cas}{(1+c)^2(m-s)}$	$\frac{as}{(1+c)^2(m-s)}$	$\frac{\alpha a}{m-s} \left(1 - \frac{as}{K(m-s)}\right)$

表 1 : モデル (3) の平衡点

上の 3 点において、存在条件と安定条件を求めると次のようになる。

平衡点	存在条件	安定条件
E_0	常に存在	不安定
E_1	常に存在	$m-s > 0$ かつ $0 < K \leq \frac{as}{m-s}$ または $m-s \leq 0$
E_*	$m-s > 0$ かつ $\frac{as}{m-s} < K$	$\frac{as}{m-s} < K < \frac{a(m+s)}{m-s}$

表 2 : モデル (3) の局所解析

また、モデル (4) の平衡点は以下の 3 点である。

平衡点	x_2	x_3	y
E^0	0	0	0
E^1	$\frac{2cK}{(1+c)^2}$	$\frac{K}{(1+c)^2}$	0
E^*	$\frac{2cas}{(-1+2c+c^2)m-(1+c)^2s}$	$\frac{as}{(-1+2c+c^2)m-(1+c)^2s}$	$\frac{(-1+2c+c^2)\alpha a}{(-1+2c+c^2)m-(1+c)^2s} \left(1 - \frac{(1+c)^2 as}{K\{(-1+2c+c^2)m-(1+c)^2s\}}\right)$

表 3 : モデル (4) の平衡点

モデル (4) の平衡点において、存在条件と安定条件を求めると次のようになる。

平衡点	存在条件	安定条件
E^0	常に存在	不安定
E^1	常に存在	$K(m-s) - as > 0$ かつ $0 \leq c \leq c^*$ または $K(m-s) - as \leq 0$
E^*	$K(m-s) - as > 0$ かつ $c^* < c$	$K(m-s) - a(m+s) > 0$ かつ $c^* < c < c^\#$ または $K - a \leq 0$ かつ $c^* < c$

表 4 : モデル (4) の局所解析

$$\left(c^* = \frac{-\{K(m-s)-as\} + \sqrt{2Km\{K(m-s)-as\}}}{K(m-s)-as}, c^\# = \frac{-\{K(m-s)-a(m+s)\} + \sqrt{2m(K-a)\{K(m-s)-a(m+s)\}}}{K(m-s)-a(m+s)} \right)$$

考察

図 2 が解析結果の図式である。model without dangerous prey は、初期値に関係なく平衡点や安定性が決まる。一方 model with dangerous prey は、 x_1, x_2, x_3 の初期値によって決まる定数 c により、平衡点とその安定性が変化するという特徴がある。図 2 の右側の平面図は、 x_1 と x_3 の初期値を軸にとったとき、それぞれのパラメータの条件によって安定性がどのように変化するかを見たものである。ここで P.O. とは、Periodic Orbit を意味する。例えば一番上の平面図について、model without dangerous prey ではどの初期値をとっても周期解となるのに対し、model with dangerous prey では初期値のとり方によって E^1 や E^* が局所漸近安定になったり、または周期解になったりと変化する。

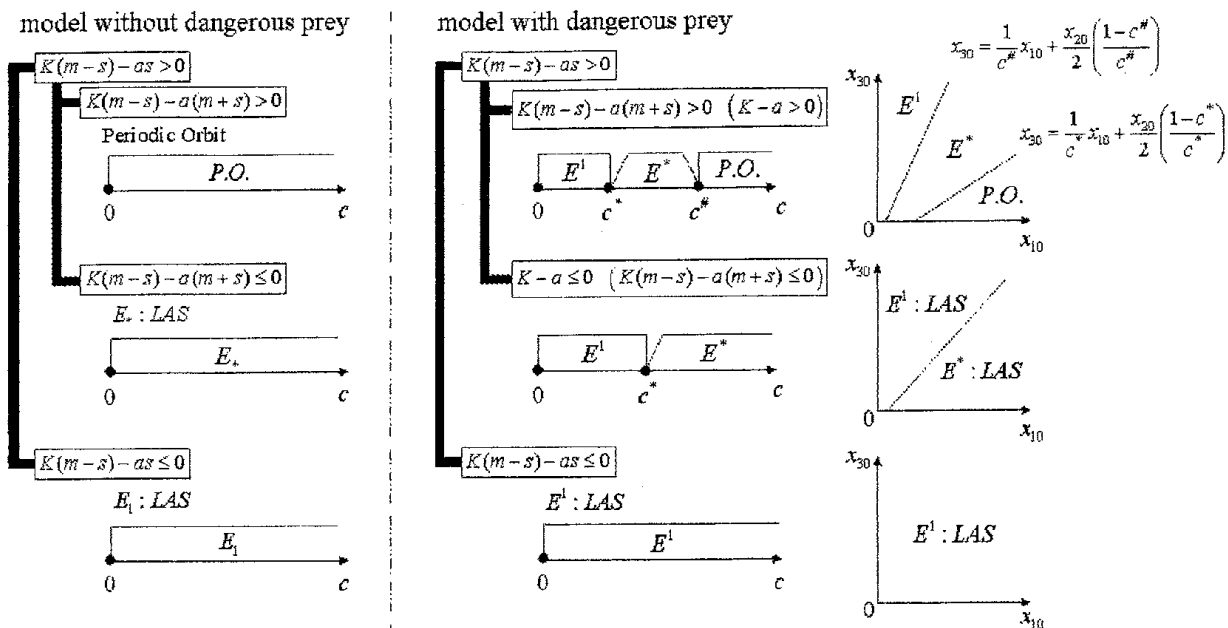


図 2: 解析結果の解釈

x_1 の初期値を固定して x_3 の初期値だけ変化させたとき、 x_3 (毒を持つ被食者) の初期値が大きいと捕食者は絶滅し、 x_3 の初期値を減少させるにつれて、4 種の安定共存 (内部平衡点が局所漸近安定であるという意味)、4 種の周期的共存、と系の持つ性質が変遷する。図 3 は、その状況をイラストレートした数値シミュレーションである。(i), (ii), (iii) はそれぞれ、 x_3 の初期値を 0.55, 0.3, 0.2 と減少させたときの相平面 (左図) と、各々の個体の時間変化 (右図) をあらわす。上図の 2 直線のうち、上方の直線は $x_{30} = \frac{1}{c^\#} x_{10} + \frac{x_{20}}{2} \left(\frac{1-c^\#}{c^\#} \right)$ 、下方の直線は $x_{30} = \frac{1}{c^*} x_{10} + \frac{x_{20}}{2} \left(\frac{1-c^*}{c^*} \right)$ であり、 $c^\#$ と c^* によって定まり、系のもつ性質が変化する境界線となっている。境界線を挟んで、(i) 捕食者が絶滅、(ii) 4 種の安定共存、(iii) 4 種の周期的共存、となっていることがシミュレーションから観察される。

Gause 型の捕食者・被食者方程式の被食者に遺伝子型を考慮し、毒性を加えることによって、4 種の周期解が局所的に 4 種の安定共存になったり捕食者が絶滅したりすることが確認できた。このことから、遺伝子による毒性が系の安定化をもたらし、共存性を強くすることが示唆される。今後は、局所だけでなく大域的な解の挙動を考えていく。また、他のタイプの捕食者・被食者系 (例えば古典的なロトカ・ボルテラ) に遺伝子型を考慮し、さらに毒性を加えることで、それらが系に与える影響について考えていきたい。

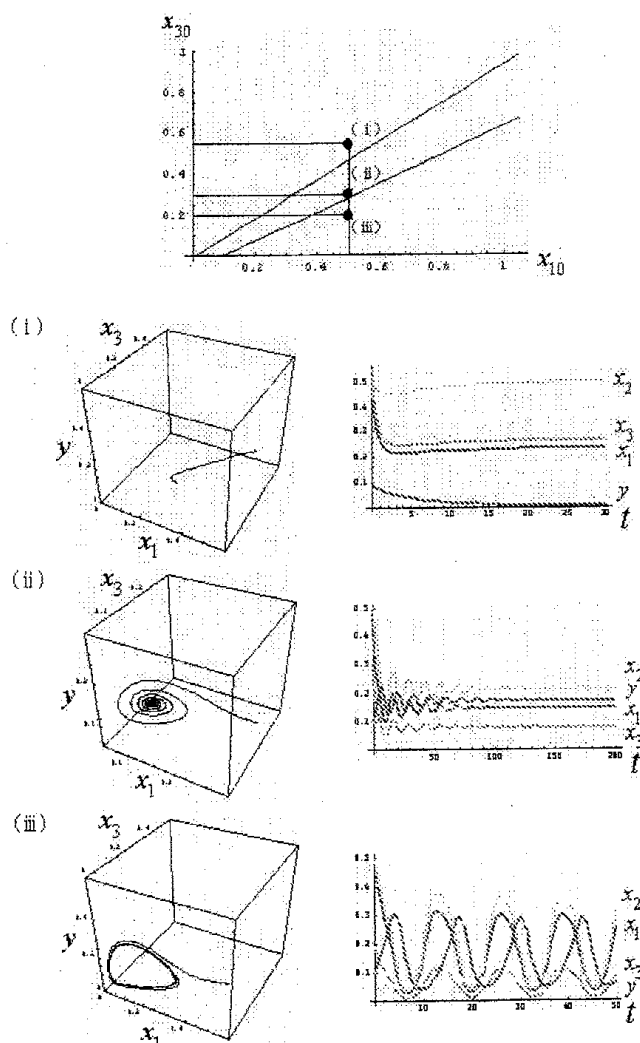


図 3: 数値シミュレーション: $m = 2.5, a = 0.2, s = 1.1, K = 1, \alpha = 1.2, x_{20} = 0.5$ (このとき $K - a > 0, K(m - s) - a(m + s) > 0$) (i) $x_{10} = 0.5, x_{30} = 0.55$, (ii) $x_{10} = 0.5, x_{30} = 0.3$, (iii) $x_{10} = 0.5, x_{30} = 0.2$

参考文献

- [1] Waltman, P., Braselton, J. & Braselton, L.(2002). A mathematical model of a biological arms race with a dangerous prey. *J.theor.Biol.* **218**, 55-70.
- [2] Brodie, E. D. III & Brodie, E. D. Jr.(1999). Predator prey arms race: asymmetrical selection on predators and prey may be reduced when prey are dangerous. *Bio Science*. **49**, 557-568.
- [3] Yang Kuang. Delay Differential Equations With Applications in Population Dynamics, MATHEMATICS in SCIENCE and ENGINEERING Volume 191