

Predation-Mediated Coexistence

観音 幸雄 (広島商船高専)

三村 昌泰 (広島大学)

1. モデル方程式

多くの生物種は自然界において、いろいろな生態学的相互作用（食う食われる、競合、共生など）のもとで共存している。例えば、ある捕食者が過剰の捕食を行って餌を食べ尽くすならば、その結果としてバランスが崩れ、滅亡の危機にさらされる場合がある。逆に、捕食という行動がその餌となる生物にとって必ずしも「害」にならないこともある。内田[14]の次の観察実験がある：アズキゾウムシ、ヨツモンマメゾウムシは同じ餌（アズキ）を食べるということから競合関係にあるが、この二種だけの場合には、アズキゾウムシが常に滅亡する。つまり、二種間の競合が各種の成長よりも強いのである。ここで、双方に寄生するゾウムシコガネバチを入れると競合する二種の共存が可能となる（図1参照）。この事実は、強い種間競合関係にある生物は捕食者がいないときには、競合の結果弱い種が死滅するが、捕食者が系に入ることによって、捕食によって競争が緩和されることから共存が可能になることを示唆している。このような現象は実験室の中だけでなく、自然界においても観察されている（Paine [10]）。

このような捕食による競争緩和共存（predation-mediated coexistence）の理論的研究のために、競合する二種の被捕食者と一種の捕食者の拡散を伴うダイナミクスを記述するモデル方程式として、次の式がある：

$$(1) \quad \begin{cases} \frac{\partial u_1}{\partial t} = d_1 \frac{\partial^2 u_1}{\partial x^2} + (a_1 - b_1 u_1 - c_1 u_2 - k_1 v) u_1 \\ \frac{\partial u_2}{\partial t} = d_2 \frac{\partial^2 u_2}{\partial x^2} + (a_2 - b_2 u_1 - c_2 u_2 - k_2 v) u_2 \\ \frac{\partial v}{\partial t} = d_3 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + (-r + \alpha_1 k_1 u_1 + \alpha_2 k_2 u_2) v \end{cases}$$

$$t > 0, \quad x \in (0, \ell)$$

ここで、 $a_i, b_i, c_i, k_i, \alpha_i, d_i$ ($i=1,2$), d_3, r はすべて正定数である。簡

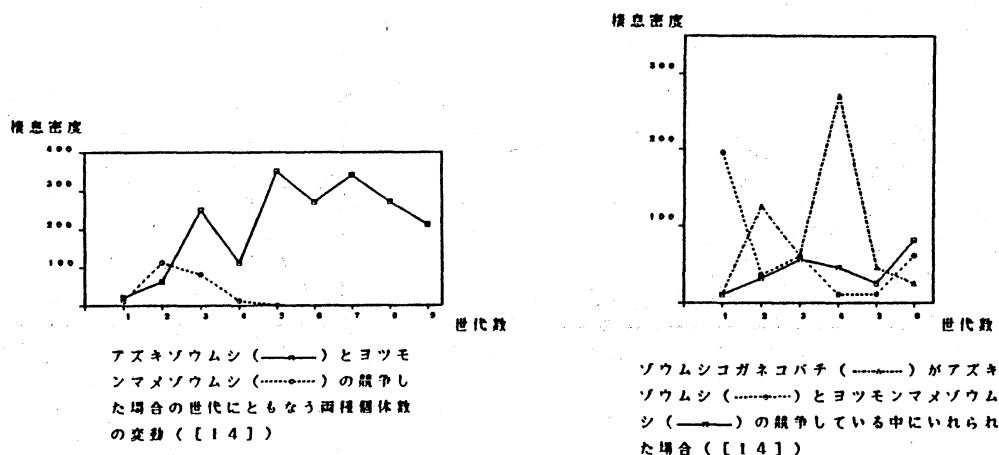


図 1

単に (1) の説明をすると、 u_1, u_2 は競合関係にある生物種の餌食の個体数、 v は競合する2種を餌として摂取する捕食者の個体数、 d_1, d_2, d_3 はそれぞれの種のランダム・ウォークによる拡散係数、 a_1, a_2 はそれぞれ u_1, u_2 の本来の増加率、 b_1, c_2 は種内競争係数、 b_2, c_1 は種間競争係数、 k_1, k_2 は捕食率、 r は v の本来の死亡率、 α_1, α_2 はそれぞれ u_1, u_2 を捕食することによって生じる v の増加率、 ℓ は生息区間である。(1) を無次元化すると、

$$(2) \quad \begin{cases} \frac{\partial u_1}{\partial t} = \varepsilon \frac{\partial^2 u_1}{\partial x^2} + (1 - b u_1 - u_2 - k v) u_1 \\ \frac{\partial u_2}{\partial t} = \varepsilon d \frac{\partial^2 u_2}{\partial x^2} + a (1 - u_1 - c u_2 - v) u_2 \\ \frac{\partial v}{\partial t} = D \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \alpha (-R + \gamma k u_1 + u_2) v \end{cases}$$

$t > 0, x \in (0, 1)$

となる。ここで、 $a, b, c, k, \alpha, \gamma, d, \varepsilon, D, R$ はすべて正定数である。初期条件および境界条件として、

$$(3) \quad \begin{aligned} u_i(0, x) &= u_{i0}(x) \geq 0 \quad (i=1, 2) \\ v(0, x) &= v_0(x) \geq 0, \quad x \in [0, 1] \end{aligned}$$

$$(4) \quad \frac{\partial u_1}{\partial x} = \frac{\partial u_2}{\partial x} = \frac{\partial v}{\partial x} = 0, \quad t > 0, x = 0, 1.$$

捕食者がいない場合 ($v(t, x) \equiv 0$) には、(2) は、

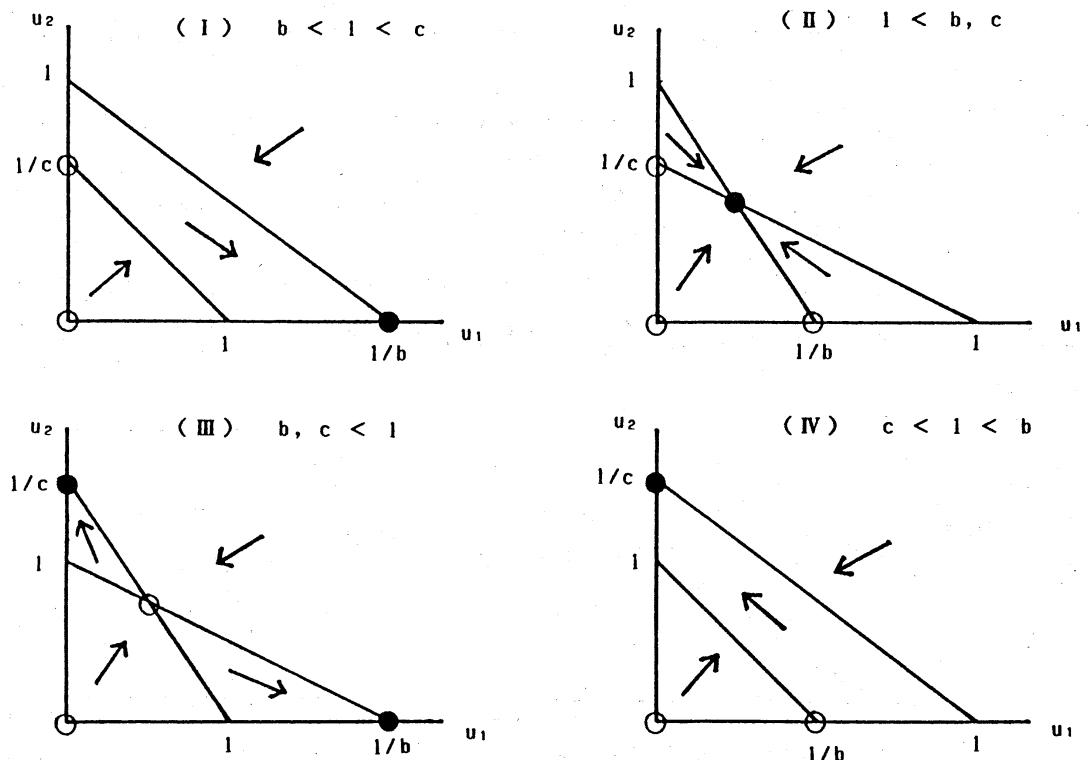


図2 ●: 漸近安定な平衡点 ○: 不安定な平衡点

$$(5) \quad \begin{cases} \frac{\partial u_1}{\partial t} = \varepsilon \frac{\partial^2 u_1}{\partial x^2} + (1 - b u_1 - u_2) u_1 \\ \frac{\partial u_2}{\partial t} = \varepsilon d \frac{\partial^2 u_2}{\partial x^2} + a (1 - u_1 - c u_2) u_2 \end{cases}$$

$$t > 0, \quad x \in (0, 1)$$

となる。この系の解の挙動は、二つの直線： $1 - b u_1 - u_2 = 0$, $1 - u_1 - c u_2 = 0$ の位置関係によって図2のように4つの場合に分けられ、de Mottoni[8] や Hsu[3] によって、次の結果が知られている。

- (I) $b < 1 < c$ の場合
 $\lim_{t \rightarrow \infty} (u_1(t, x), u_2(t, x)) = (1/b, 0)$
- (II) $1 < b, c$ の場合
 $\lim_{t \rightarrow \infty} (u_1(t, x), u_2(t, x)) = ((c-1)/(bc-1), (b-1)/(bc-1))$
- (III) $b, c < 1$ の場合
 $(1/b, 0), (0, 1/c)$ は漸近安定で、どちらに収束するかは初期条件に依存する。
- (IV) $c < 1 < b$ の場合
 $\lim_{t \rightarrow \infty} (u_1(t, x), u_2(t, x)) = (0, 1/c)$

上の結果を内田の実験データに適用すると、(I)にあてはまり、 u_1 をアズキゾウムシ、 u_2 をヨツモンマメゾウムシと考えることができるであろう。我々は、方程式(2)を用いて、パラメータ b, c を競合する二種系の場合には、 u_1 が生き残り u_2 が死滅する(I)の場合に固定し、その系に捕食者を入れるときに競合する二種が共存できるかどうかという問題を考察してみよう。特に本報告では、捕食者の本来の死亡率 R 、捕食者が餌食を食べる割合 k 、捕食者と餌食の拡散係数の比 ε をパラメータとして調べる。

2. 基礎的な結果

(5)の拡散係数 ε, D が十分大きい場合には、解は空間的に一様になり、その漸近挙動は常微分方程式

$$(6) \quad \begin{cases} \frac{du_1}{dt} = (1 - b u_1 - u_2 - k v) u_1 \\ \frac{du_2}{dt} = a (1 - u_1 - c u_2 - v) u_2 \\ \frac{dv}{dt} = \alpha (-R + \gamma k u_1 + u_2) v \end{cases}$$

の解の漸近挙動に対応することが知られている(Conway-Hoff-Smoller[1])。 (6)の解の挙動については、Parrish-Saila[11], May[6], Fujii[2], Vance[15], Hsu[4], 寺本-川崎[13], Huston-Vickers[5], Takeuchi-Adachi[12], Mimura-Kan-on[7]などの多くの研究がある。ここでは我々の研究に関係のある結果のみを示しておこう。

- 1) $R_{\max}(k) = \max((k-1)/(ck-1), \gamma k(k-1)/(k-b))$
 $R_{\min}(k) = \min((k-1)/(ck-1), \gamma k(k-1)/(k-b))$
 と置く。

$$R \leq R_{\min}(k) \text{ または } R \geq R_{\max}(k)$$

を満たす (R, k) に対しては、 u_1, u_2 のいずれかは漸近的に零になる。つまり、競合する2種は共存できない（図3の斜線部分以外の領域）。この範囲のパラメータでは捕食者による競争緩和が起こらない。

曲線： $R = (k-1)/(ck-1)$, $R = \gamma k(k-1)/(k-b)$ の交点の k の値で $k > 1$ を満たすならばそれを k^* とし、そうでなければ $k^* = 1$ とする。このとき、

- 2) $k > k^*$ を満たす k に対しては、図4に示されているような分岐ダイアグラムが得られる。 $R_{\min}(k) < R < R_{\max}(k)$ の R に対しては、安定な共存平衡点または共存平衡点が不安定な場合には周期的あるいは非周期的な振動共存解が存在する。つまり、競合する2種は共存する。
- 3) $1 < k < k^*$ を満たす k に対しては、図5に示されているような分岐ダイアグラムが得られる。 $R_{\min}(k) < R < R_{\max}(k)$ の R に対しては、平衡点は存在するが不安定であり、 u_1 または u_2 のいずれかが死滅している平衡点が漸近安定である。これだけでは安定な共存解が存在しないという結論には達しないが、数値計算で調べる限りそのような解は見つかっていない。

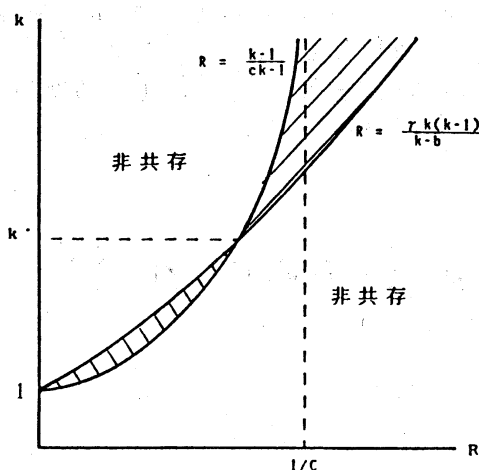


図3 (R, k) 分岐ダイアグラム
 斜線では安定な共存平衡点または周期的で安定な共存解が存在
 空白では共存平衡点は存在するが不安定

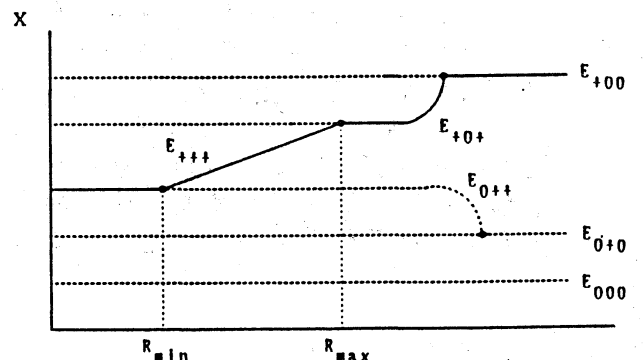


図4 $k^* < k$ を満たす k に対する平衡点の R 分岐ダイアグラム
 実線：安定な平衡点 破線：不安定な平衡点
 ●：分岐点

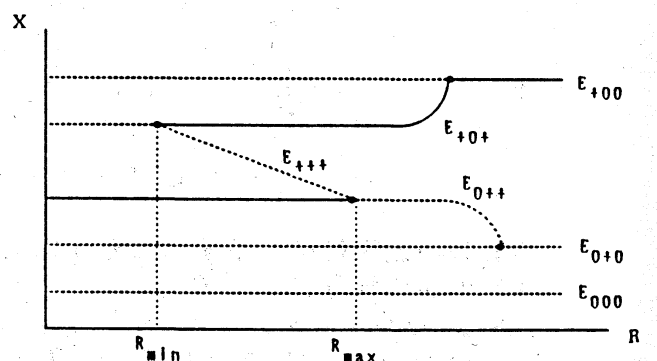


図5 $1 < k < k^*$ を満たす k に対する平衡点の R 分岐ダイアグラム
 実線：安定な平衡点 破線：不安定な平衡点
 ●：分岐点

以上のことから、拡散率 ε , D が大きければ、十分時間が経った後の (2) の解と (6) の解とは同じ性質を持つことより、

$$R \leq R_{\min}(k) \text{ または } R \geq R_{\max}(k) \text{ または } 1 < k < k^*$$

を満たす (R, k) の範囲では、捕食者による競合する二種の競争緩和共存は起こらないことがわかる。

3. ε が小さい場合の競争緩和共存可能性について

この節では、 $1 < k < k^*$ の場合に限って捕食者による競合する二種の競争緩和共存について調べる ($k > k^*$ に対しては、Mimura-Kan-on[7] 参照)。

図6は、パラメータを

$$b < 1 < c, \quad R_{\min}(k) < R < R_{\max}(k), \quad 1 < k < k^*, \\ a, \alpha \text{ を適当}$$

に固定して数値計算を行ったものである。初期時刻から一定の時間、捕食者を導入していない競合する二種だけの挙動である。これは、上の節で述べたように、 u_1 が生き残り u_2 が死滅していく様相がわかる。その後、捕食者を導入すると、捕食者が優勢の u_1 を捕食することにより競争緩和が起こり競合する二種の共存が可能になっていることがわかる。この数値計算例は餌食種の移動効果が(捕食者に比べて)非常に小さいということから生じた結果である。いかなるメカニズムでこのような共存が起こったのであろうか? もう少し詳しく調べてみよう。

$1 < k < k^*$ と k を固定して、 $R_{\min}(k) < R < R_{\max}(k)$ の R に対しては、不安定な共存平衡点 (u_1^*, u_2^*, v^*) が存在する。その平衡点のまわりで、方程式 (2) を線形化方程式系に対する固有値問題

$$(7) \quad \lambda(\varepsilon, R) \Phi = D(\varepsilon) \frac{d^2 \Phi}{dx^2} + M(R) \Phi$$

ただし、 $\Phi = {}^t(\phi_1, \phi_2, \phi_3)$ 、 $D(\varepsilon) = \text{diag}(\varepsilon, \varepsilon d, D)$ 、

$$M(R, k) = \begin{pmatrix} -b u_1^* & -u_1^* & -k u_1^* \\ -u_2^* & -c u_2^* & -u_2^* \\ \gamma k v^* & v^* & 0 \end{pmatrix}$$

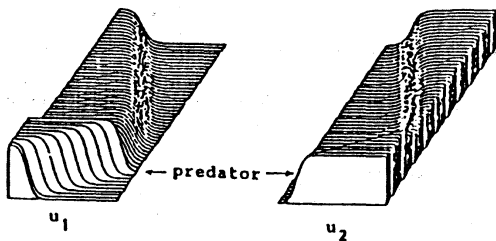


図6 移動効果による競争緩和の数値例
 $a = 0.9$, $b = 0.818$, $c = 1.01$, $k = 1.35$,
 $R = 0.924$, $\gamma = 1$, $\varepsilon = 10^{-2}$, $d = 1$,
 $D = 0.07$, $\alpha = 0.5$

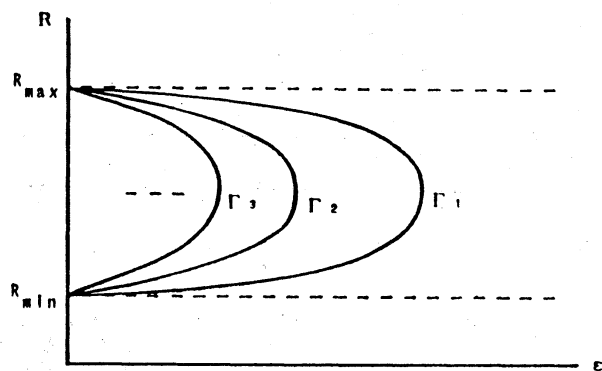


図7 D が十分大きいときの分岐を起こす曲線
 Γ_n は $\phi_n \cos(n\pi x)$ が分岐を起こす曲線

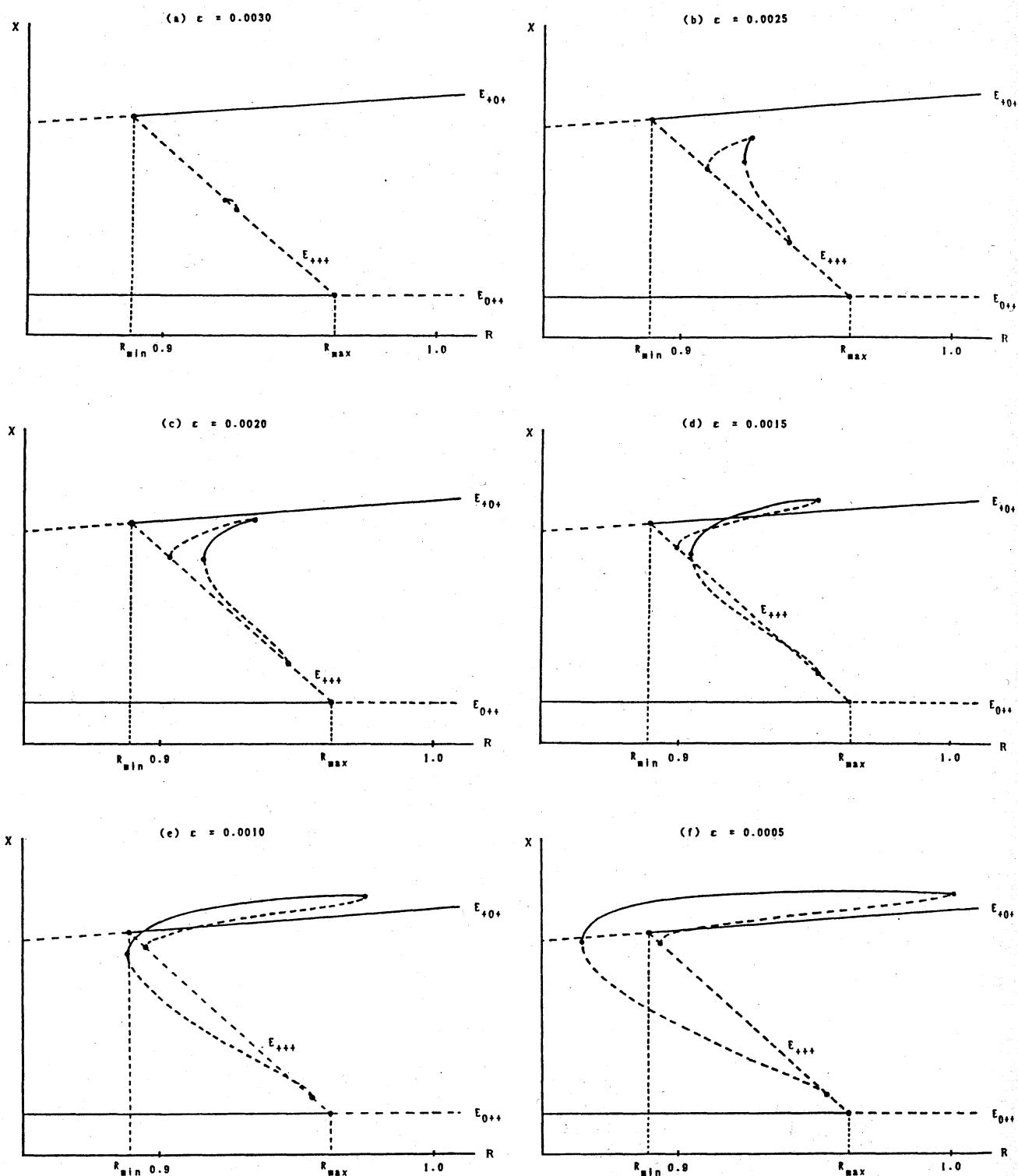


図8 R 分岐ダイアグラム
 実線：安定な解 破線：不安定な解
 ●：分岐点

を考える。 $\Phi = \sum_{n=0}^{\infty} \Phi_n \cos(n\pi x)$ (Φ_n は定ベクトル) とフーリエ級数展開すると (7) と次の固有値問題は同値となる。

$$(8) \quad \lambda_n(\varepsilon, R) \Phi_n = -n^2 \pi^2 D(\varepsilon) \Phi_n + M(R) \Phi_n \\ n = 0, 1, 2, \dots$$

D が十分に大きい場合には、 $\lambda_n(\varepsilon, R) = 0$ の曲線 Γ_n を図7に示している。曲線 Γ_n 上の点 (ε, R) は、第 n モード $\Phi_n \cos(n\pi x)$ が不安定化を起し、非一様な解が分岐する分岐点である。 R を $R_{\min} < R < R_{\max}$ で固定して、 ε を小さくしていくと $\Gamma_1, \Gamma_2, \Gamma_3, \dots$ の順番で曲線にぶつかり、そのたびに共存平衡点の不安定固有値の数が一つずつ増加していく (不安定の度合が増していく) ため、その分岐点から分岐する非一様な解の不安定の度合も増加していく。つまり、 Γ_n ($n \geq 2$) から分岐した解は Γ_1 から分岐した解より不安定であるため、よりたくさんの分岐を繰り返さなければ、安定な解が得られない。したがって、ここでは分岐構造が簡単であると思われる第1モードに限って調べる。

図7からわかるように、 $0 < \varepsilon < \varepsilon_0$ を満たす ε に対して R を分岐パラメータとすると、二つの分岐点 $R = R_*(\varepsilon), R^*(\varepsilon)$ が存在する。図8は、第1モードに対して R を分岐パラメータとしたときの分岐ダイアグラムである。このとき、 $R = R_*(\varepsilon), R^*(\varepsilon)$ で分岐した解は、分岐点の近傍では不安定実固有値を1個持つ不安定な解である。 $\varepsilon_1 < \varepsilon < \varepsilon_0$ に対しては、 $R = R_*(\varepsilon)$ で分岐した不安定な解は、分岐を起こしたり折り返したりすることなく、 $R = R^*(\varepsilon)$ で分岐した不安定な解につながっている。つまり、この ε に対して現れる第1モードの解は不安定である。 $\varepsilon < \varepsilon_1$ のときには、 $R = R_*(\varepsilon)$ で分岐した不安定な解は、分岐点 $R = R_0^*(\varepsilon)$ まで延長することができ、その点で

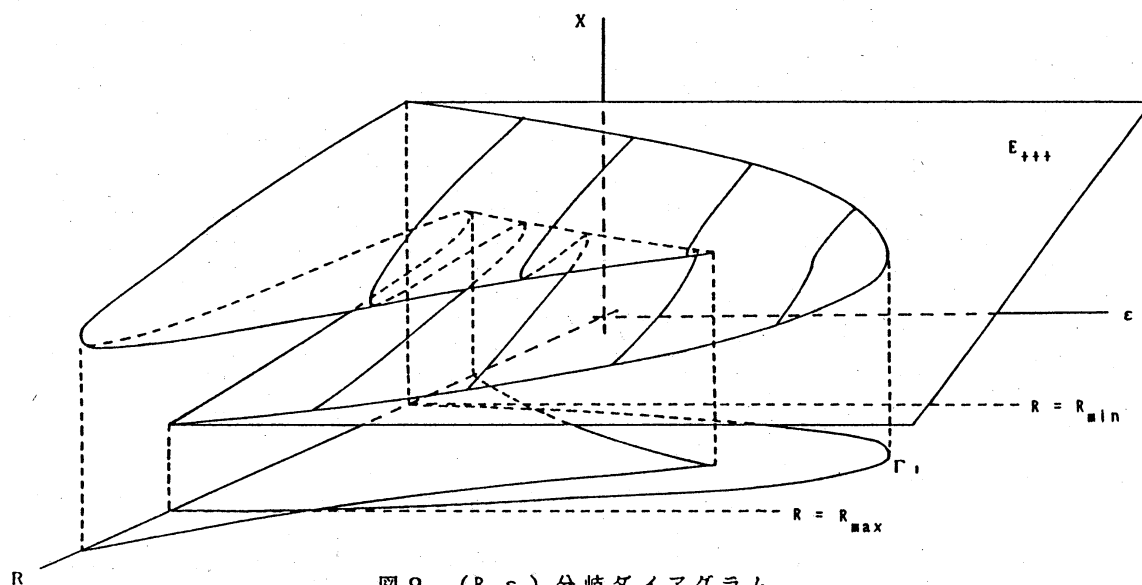


図9 (R, ε) 分岐ダイアグラム

折り返す。このとき、安定性が変化し、折り返した後の解は安定となる。さらに延長していくと、もう一つの分岐点 $R = R_{0*}(\varepsilon)$ が現れ、その点でまた折り返す。このときも安定性が変化し、今度は不安定固有値を1個持つ不安定な解になる。ここで折り返した解は、 $R = R^*(\varepsilon)$ で分岐した不安定な解とつながっている。つまり、 $R_{0*}(\varepsilon) < R < R_{0*}^*(\varepsilon)$ の R で安定な非一様な解が現れることがわかる。また、 ε を小さくしていくと、共存可能な区間 $[R_{0*}(\varepsilon), R_{0*}^*(\varepsilon)]$ の長さが増加している。(図9に (ε, R) -平面での分岐ダイアグラムを示す。)

以上のことから、 $\varepsilon < \varepsilon_1$ の範囲で競合する二種の競争緩和が起こり共存が可能になり、 ε を小さくしていくと共存可能な R の範囲が増加する。

4. まとめ

以上のことをまとめると、餌食、捕食者の拡散係数がともに大きければ、捕食による競争緩和が起こらない状況下でも、餌食の拡散係数が捕食者の拡散係数より小さいときには、競合する二種の競争緩和が移動効果によって起こる。このことは競争緩和共存現象には捕食者・餌の相互作用のみならず、生物種の分散効果も重要な要因になり得ることを示唆している。

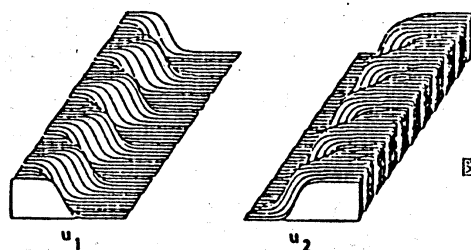


図 10 D, α が小さい場合の数値例
 $a, b, c, k, R, \gamma, \varepsilon, d$ は図6と同じ値
 $D = 1.40 \times 10^{-4}, \alpha = 9.09 \times 10^{-4}$

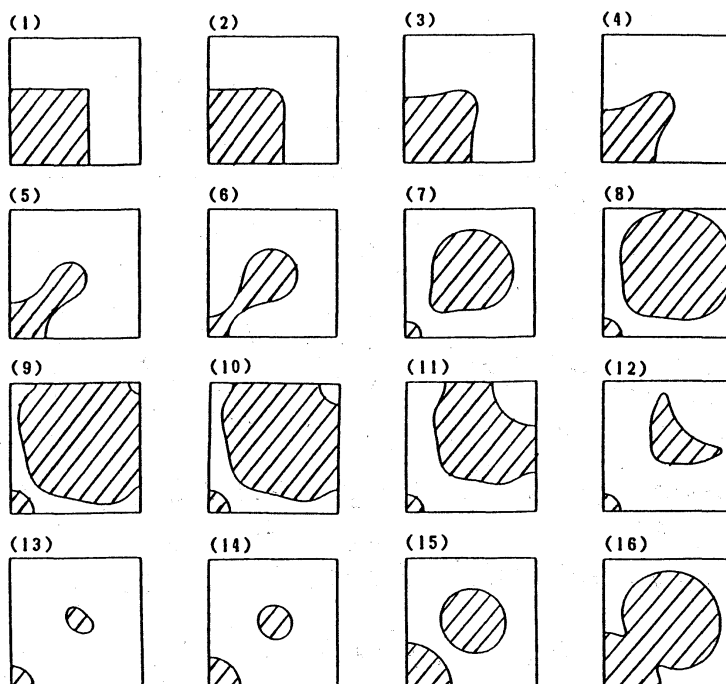


図 11 領域が二次元の場合の数値例
 領域は $(0, 25/8) \times (0, 25/8)$ で、 $a, b, c, k, R, \gamma, \varepsilon, d$ は図6と同じ値
 $D = 4.2 \times 10^{-4}, \alpha = 3.0 \times 10^{-3}$

一方、捕食者のダイナミックスが餌食のそれより緩やかなとき、つまり、 D , α が小さいとき、図 10 に示されているように、棲み分け振動現象も現れる。また、2次元領域の場合には、予測しがたい複雑な挙動が現れる（図 11；ただし、斜線部分は u_1 が優勢な領域）。これらの時空間パターンの解析は今後の課題として残っている。

参考文献

- [1] E. Conway, D. Hoff and J. Smoller, Large time behavior of solutions of systems of nonlinear reaction-diffusion equations, SIAM J. Appl. Math. 35, 1-16, 1978.
- [2] K. Fujii: Complexity-stability relationship of two-prey-one-predator species system model: local and global stability, J. Theoret. Biol. 69, 613-623, 1979.
- [3] S. B. Hsu: On general two-species competition model with diffusion.
- [4] S. B. Hsu: Predator-mediated coexistence and extinction, Math. Biosci. 54, 231-248, 1981.
- [5] V. Hutson and G. T. Vickers: A criterion for permanent coexistence of species with an application to a two-prey one-predator system, Math. Biosci. 63, 252-269, 1983.
- [6] R. M. May: Stability in multispecies community models, Math. Biosci. 12, 59-79, 1971.
- [7] M. Mimura and Y. Kan-on: Predation-mediated coexistence and segregation structures, in Pattern and Waves (Eds. T. Nishida, M. Mimura and H. Fujii), Kinokuniya/North-Holland, 129-155, 1986.
- [8] M. Mimura, Y. Kan-on and Y. Nishiura: Oscillations in segregation of competing populations, in Mathematical Ecology (Eds. T. G. Hallam, L. J. Gross and S. A. Levin), World Scientific, 711-719, 1988.
- [9] P. de Mottoni: Qualitative analysis for some quasi-linear parabolic systems, Inst. Math. Polish Acad. Sci. Zam 11/70. 190, 1979.
- [10] R. T. Paine: Food web complexity and species diversity, Amer. Natur. 100, 65-75, 1966.
- [11] J. D. Parrish and S. B. Sella: Interspecific competition, predation, and species diversity, J. Theoret. Biol. 27, 207-220, 1970.
- [12] Y. Takeuchi and N. Adachi: Existence and bifurcation of stable equilibrium in two-prey, one-predator communities, Bull. Math. Biol. 45, 887-900, 1983.
- [13] 寺本英、川崎広吉: 捕食による競争の緩和、摂食行動のメカニズム, 産業図書, 217-235, 1982.
- [14] 内田俊郎: 2種のマメゾウムシの間にみられる種間競争, 個体群生態学の研究 1, 166-172, 1952.
- [15] R. R. Vance: predator and resource partitioning in one predator-two prey model communities, Amer. Natur. 112, 797-813, 1978.