

Bursting oscillations and chaos in a prey-predator system with dormancy of predators

¹Masataka Kuwamura and ²Hayato Chiba

¹Graduate School of Human Development and Environment, Kobe University,
kuwamura@main.h.kobe-u.ac.jp

²Graduate School of Informatics, Kyoto University,
chiba@amp.i.kyoto-u.ac.jp

捕食者の休眠を伴う被食者－捕食者系に現れるバースト振動とカオス

¹ 桑村雅隆・² 千葉逸人

¹ 神戸大学人間発達環境学研究科, ² 京都大学情報学研究科

It is shown that dormancy of predators induces bursting oscillations and chaos in population dynamics of a prey-predator system under certain conditions.

捕食者の休眠を伴う被食者－捕食者系モデルがある条件の下でバースト振動とカオス解をもつことを示す。

1 はじめに

古典的なロトカ・ボルテラの被食者－捕食者モデルは、次の式で与えられる。

$$\begin{cases} \frac{dp}{dt} = r(1 - \frac{p}{K})p - f(p)z \\ \frac{dz}{dt} = k_1 f(p)z - d_1 z \end{cases} \quad (1)$$

ここで、 p と z はそれぞれ被食者と捕食者の個体数密度を表し、被食者の個体数はロジスティック則に従って増加するものと仮定する。 $f(p)$ は Holling II 型の機能的反応を表す次のような形の関数である。

$$f(p) = \frac{cp}{1 + hcp} \quad (2)$$

ただし、 c と h は、それぞれ捕食者による被食者の最大採餌効率と消費に要する時間を表す。また、 r は被食者の増加率、 K は環境収容力を表し、 k_1 と d_1 はそれぞれ捕食者の増加率と死亡率を表す。

(1) によると、環境収容力 K を大きくすれば、被食者－捕食者系の個体群ダイナミクスは不安定化する。これに対し、[1] では「捕食者の休眠」が被食者－捕食者系の個体群ダイナミクスを安定化させる要因の 1 つであることを、(1) を拡張した次のモデルを用いて説明した。

$$\begin{cases} \frac{dp}{dt} = r(1 - \frac{p}{K})p - f(p)z \\ \frac{dz}{dt} = k_1 \mu(p) f(p)z + \alpha w - d_1 z \\ \frac{dw}{dt} = k_2 (1 - \mu(p)) f(p)z - \alpha w - d_2 w \end{cases} \quad (3)$$

ここで、 w は休眠中の捕食者の個体数密度である。 $\mu(p)$ は、捕食者が被食者の個体数密度に応じて休眠状態に入ることを表すスイッチング関数であり、次の形のものを仮定する。

$$\mu(p) = \frac{1}{2} \left\{ 1 + \tanh \left(\frac{p - \eta}{\sigma} \right) \right\} \quad (4)$$

ただし、 η と σ はそれぞれスイッチングのレベルと鋭さを表すパラメータである。また、 α は捕食者の平均休眠時間の逆数（孵化率）を表し、 k_2 と d_2 はそれぞれ休眠中の捕食者の増加率と死亡率を表す。

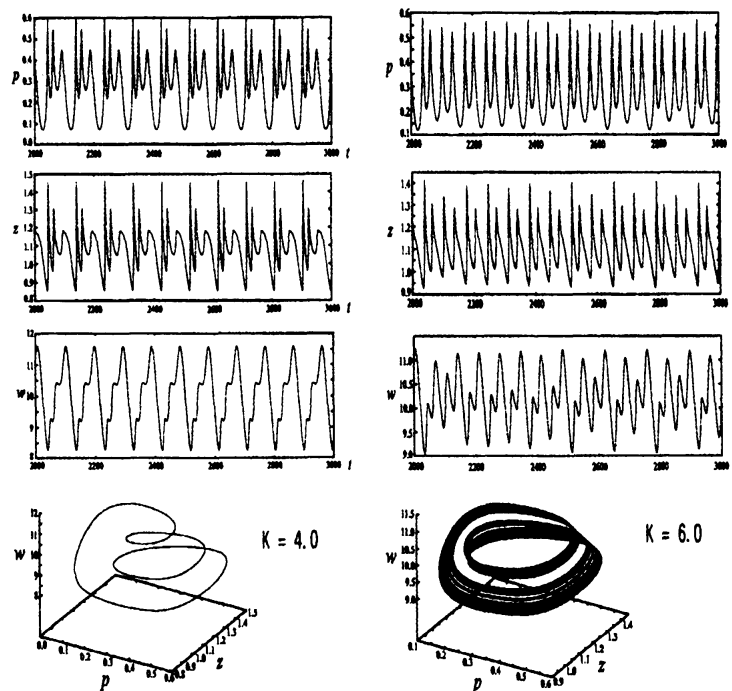
本報告では、[3] にもとづいて、ある条件の下で (3) がバースト振動とカオス解をもつことを手短かに説明する。より詳しい説明については [2] を、数学的な証明については [3] を参照せよ。

2 数値計算結果

[1] を参考にして、パラメータの値を

$$\begin{aligned} r = 1.0, c = 1.0, h = 0.5, \sigma = 0.1, \eta = 0.65, k_1 = 4.0, k_2 = 0.8, \\ d_1 = 0.2, d_2 = 0.0001, \alpha = 0.02 \end{aligned} \quad (5)$$

とする。このとき、 $K = 4.0$ と $K = 6.0$ に対して、(3) のアトラクタを数値計算によって求めると、次のような結果を得る。



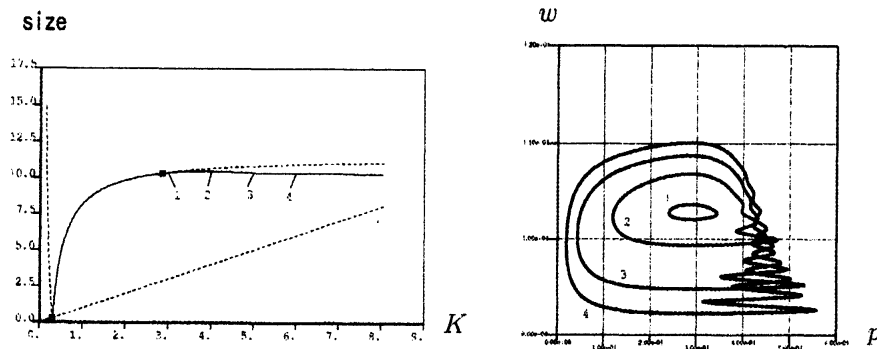
上の左側の図は (3) がバースト振動をもつことを示し、右側の図はカオス解をもつことを示している。上の図から、 dw/dt の値は dp/dt 、 dz/dt に比べて小さいことがわかる。このことに注意して、(3) に対する fast-slow system を導入し、バースト振動とカオス解が現れる理由を説明する。

3 fast-slow system

ε を小さい正のパラメータとし、(3) に対する fast-slow system

$$\begin{cases} \frac{dp}{dt} = r(1 - \frac{p}{K})p - f(p)z \\ \frac{dz}{dt} = k_1\mu(p)f(p)z + \alpha w - d_1z \\ \frac{dw}{dt} = \varepsilon(k_2(1 - \mu(p))f(p)z - \alpha w - d_2w) \end{cases} \quad (6)$$

を考える。 $\varepsilon = 0.1$ として、(6) の K に関する分岐図を AUTO を用いて計算すると次の結果を得る。ただし、パラメータの値は (5) で与えられているものを用いた。



上の左側の図は、 K の値を大きくすると共存平衡点が不安定化し、安定な周期解が Hopf 分岐する（分岐点は■）ことを示している。また、右側の図は、共存平衡点から Hopf 分岐した周期解がバースト振動を起こすようになることを示している。

このようなバースト振動解を理解するために、(6) の critical manifold とその上のダイナミクスを考える。(6) において $\varepsilon = 0$ とおくと、

$$\begin{cases} \frac{dp}{dt} = r(1 - \frac{p}{K})p - f(p)z \\ \frac{dz}{dt} = k_1\mu(p)f(p)z + \alpha w - d_1z \\ \frac{dw}{dt} = 0 \end{cases} \quad (7)$$

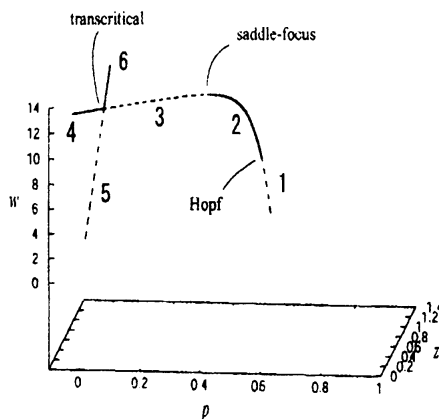
を得る。(7) の平衡点の全体

$$M = \{(p, z, w) \in \mathbb{R}^3 \mid r(1 - \frac{p}{K})p - f(p)z = 0, k_1\mu(p)f(p)z + \alpha w - d_1z = 0\} \quad (8)$$

を (6) の critical manifold という。 M 上の w 成分のダイナミクスは、

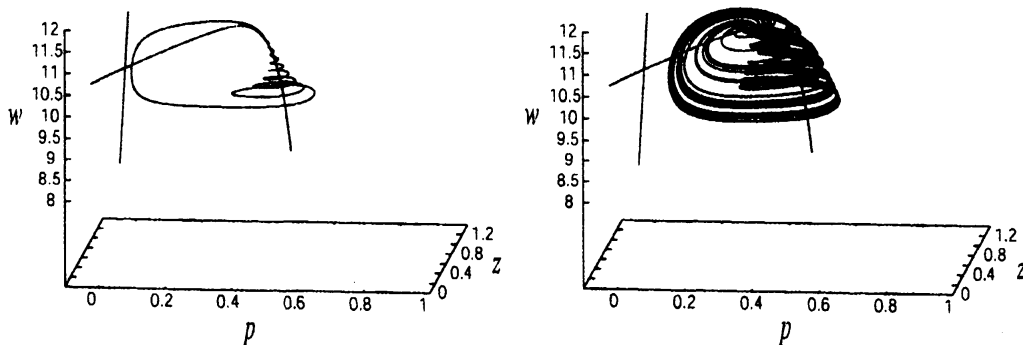
$$\frac{dw}{dt} = \varepsilon(k_2(1 - \mu(p))f(p)z - \alpha w - d_2w) \Big|_{(p, z, w) \in M} \quad (9)$$

で与えられる。



上図は、 $K = 6.0$ のときの (6) の critical manifold M を $p \geq 0, z \geq 0, w \geq 0$ の範囲で数値的に求めたものである。 M は直線 $M_1 = \{p = 0, \alpha w - d_1 z = 0\}$ と放物線状の曲線 M_2 からなる。(7) において w を分岐パラメータと見るとき、 M_2 上の 1 番の枝上の点は不安定フォーカスであり、2 番の枝上の点は安定なフォーカスである。したがって、1 番の枝と 2 番の枝の境界点は、Hopf 分岐点である。また、 M_2 上の 3 番の枝上の点はサドルであり、4 番の枝上の点は安定なノードである。2 番の枝と 3 番の枝の境界は、 M の退化点であり、サドルノード分岐点である。同様に、 M_1 上の 5 番の枝上の点はサドルであり、6 番の枝上の点は安定なノードである。 M_1 と M_2 の交点は transcritical 分岐点である。

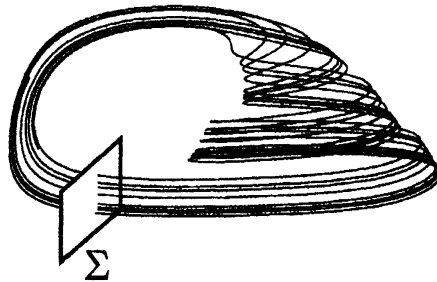
今、critical manifold M 上の 2 番の枝の付近から出発する (6) の解を考えよう。2 番の枝が安定なフォーカスであることと、(9) の右辺の値が 2 番の枝上で正であることから、解は 2 番の枝のまわりを回転しながら上昇していく (slow dynamics)。解が退化点に近づくと、解はジャンプして M_1 上の 6 番の枝に近づく (fast dynamics)。6 番の枝が安定なフォーカスであることと、(9) の右辺の値が 6 番の枝上で負であることから、解は 6 番の枝に沿って下降していく (slow dynamics)。解が M_1 と M_2 の交点に近づくと、解は再びジャンプして M 上の 2 番の枝に近づく (fast dynamics)。以上により、解は下の左側の図のような軌道を描くことがわかる。これがバースト振動解である。



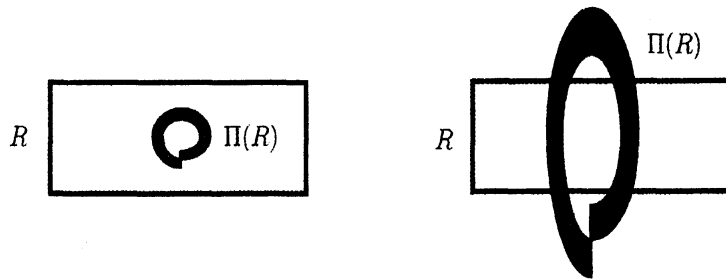
上の左側の図は、 $K = 6.0, \varepsilon = 0.1$ のときの (6) のアトラクタである。ただし、他のパラメータの値は (5) で与えられているものを用いた。

次に、 $K = 6.0$ として、 ε の値を 0.1 から少しずつ大きくしていくと、バースト振動解はカスケード分岐を通してカオスに至ることがわかる。上の右側の図は $\varepsilon = 0.5$ のときの (6) のアトラクタである。

このようなカオスが生じる理由は次のように説明される。下図のように、アトラクタに対する Poincaré 断面 Σ を考える。



Σ 上の開部分集合 U を取り、Poincaré 写像 $\Pi: U \rightarrow \Sigma$ を考える。 U 内の長方形領域 R を Π で写したときの像 $\Pi(R)$ と長方形領域 R の位置関係を調べよう。



先ほど述べたことから、長方形領域 R は、2 番の枝の付近でリング状に折り畳まれることがわかるであろう。 ε が小さいときは、(9) で与えられる w のダイナミクスは遅くなり、(6) の解は 2 番の枝の付近で長い時間に渡って滞在する。その結果、長方形領域 R は十分に小さく折り畳まれ、 $\Pi(R) \subset R$ が成り立つ（上の左側の図）。一方、 ε が小さいときは、(6) の解は 2 番の枝の付近で長く滞在することができない。それゆえ、長方形領域 R が小さく折り畳まれることはない。すなわち、 $\Pi(R) \subset R$ が成り立たず、horseshoe が形成される（上の右側の図）。このことは、カスケード分岐によってカオスが発生することを意味する。

以上述べてきたバースト振動とカオス解を生み出す仕組みは fast-slow system (6) に関するものであるが、元々の被食者－捕食者系 (3) に現れるバースト振動とカオス解も同様の仕組みで生み出されていると思われる。

4 まとめ

本報告では、捕食者の休眠を伴う被食者－捕食者系 (3) がある条件の下でバースト振動とカオス解をもつことを数値的に示し、そのような複雑なダイナミクスが生み出される仕組みを fast-slow system (6) を用いて説明した。

捕食者の休眠を伴う被食者－捕食者系としては、植物性プランクトンと動物性プランクトンからなる被食者－捕食者系が代表的であり、多くの実験的な研究がある [4, 5, 6]。それらの結果に対して、本報告が示唆できることは次のことである。

- 個体数密度の不規則的な変動は、環境変動ではなく、被食者－捕食者系に内在する個体群ダイナミクスによる可能性がある。
- 個体数密度の不規則な変動は、捕食者の休眠時間に揺らぎがなくても起こりうる。

参考文献

- [1] Kuwamura, M., Nakazawa, T., Ogawa, T., A minimum model of prey-predator system with dormancy of predators and the paradox of enrichment, *Journal of Mathematical Biology*, vol. **58**, pp.459-479 (2009)
- [2] Chiba, H., Kuwamura, M., Bursting oscillations and chaos in a prey-predator system with dormancy of predators, submitted.
- [3] Chiba, H., Fast-slow systems with codimension 2 fold points, submitted.
- [4] Gyllström, M., Hansson, L.-A., Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquat. Sci.* **66** (2004), 274-295.
- [5] McCauley, E., Nisbet, R.M., Murdoch, W.W., de Roos, A.M., Gurney, W.S.C., Large-amplitude cycles of *Daphnia* and its algal prey in enriched environments. *Nature* **402** (1999), pp.653-656.
- [6] McCauley, E., Nelson, W.A., Nisbet, R.M., Small-amplitude cycles emerge from stage-structured interactions in *Daphnia*-algal systems, *Nature* **455** (2008), pp.1240-1243.