

移動が個体群動態に及ぼすある影響

亜洲 (アジュ) 大学数学科 齋藤保久 (Yasuhisa Saito)

Department of Mathematics
Ajou University, Republic of Korea

1. はじめに

セッション題材として論文 [1] を選んだのは、学術的な理由よりはむしろ、「時間遅れは系の不安定化要素」なる固定観念を覆す“粋”な成果に惹かれた個人的理由が大きい。個体の移動にかかる所要時間の表現として時間遅れを導入しているのであるが、その誠実なモデリングと巧妙な数学を施すことにより系の安定化を実現しており、時間遅れ方程式の研究者にも数理モデリングに携わる研究者にも興味を抱かせる。

セッションでは、論文 [1] とは別の視点で「移動による系の安定化」を議論するスライドを用意していたが、時間がおしてしまっていて、お見せすることができなかった。ここでは紙面をお借りして、その内容を紹介したい。

2. Rosenzweig-MacArthur モデルに伴う問題

Rosenzweig-MacArthur モデルとは、ロジスティック成長する prey の個体群への捕食率が Holling II 型という機能の反応で表わされる次の方程式系である：

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{xy}{a+x}, \\ \frac{dy}{dt} &= y \left(\frac{\mu x}{a+x} - D\right).\end{aligned}\tag{1}$$

x と y はそれぞれ prey と predator の個体群サイズを表わす。 r , k はそれぞれ prey の内的自然増加率、環境収容力であり、 a は半飽和定数、 μ は捕食者が食った量の繁殖へ転換効率、 D は捕食者の死亡率を表わしている。ここで、食うものの探索効率（あるいは捕食効率）と機能の反応における飽和値の掛け算は、あらかじめ 1 にスケールリングしてあることに注意しておく。

方程式系 (1) の動態は良く知られている。 $\mu > D$ かつ $a(\mu + D)/(\mu - D) > k > aD/(\mu - D)$ のとき局所安定に存在していた内部平衡点は、 $k = a(\mu + D)/(\mu - D)$ を境に分岐する。 $k > a(\mu + D)/(\mu - D)$ で内部平衡点は不安定化し、安定なリミットサイクル

(極限閉軌道) が出現する. さらに k を増やしてゆくと, このリミットサイクルの振幅はどんどん増加し, 被食者と捕食者の個体群サイズが限りなく 0 に近い状況を経験するようになる. これは, 系を “豊か” にするはずの被食者の環境収容力が, 逆に系の存続を危うくする効果をもたらす「富栄養化のパラドックス (cf. [2])」として知られている.

しかしながら, モデル (1) からの予想とは状況を異にして, 自然界に見られる被食者-捕食者系では種の持続的な安定共存が観察され, 周期的な個体群変動の振幅は比較的小さい. こうしたモデルとのギャップは, モデルに組み込まれていない重要な要因が実際には存在していることを意味し, 系を持続的に保つ自然のメカニズムを理解するための洞察が十分ではないことを物語る. 本稿では, モデル (1) に組み込まれていない最もシンプルな空間構造— 被食者の移出入 — を考慮して, それが系の安定化に決定的な効果をもたらすという数学的実例を紹介する.

3. 被食者の移出入の導入とその結果

個体群サイズは, 出生, 死亡, 移入, 移出の 4 つのプロセスで変化する. モデル (1) に対し, 「移入, 移出」のプロセスの影響を考察してみよう. ここでは, 生物種の移出入を被食者に限った場合について話をすすめる. 考えるモデルは次の方程式である:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{xy}{a+x} + b - mx, \\ \frac{dy}{dt} &= y \left(\frac{\mu x}{a+x} - D\right).\end{aligned}\tag{2}$$

これは, 被食者が「一定の率 $b \geq 0$ で移入し, 比例定数 $m \geq 0$ で移出する」というもっともシンプルな移出入の設定で, Rosenzweig-MacArthur モデルで記述できる内部系と比べて, 移入が個体群サイズに依存しないぐらい外部系が “大きい” という空間構造を想定している.

捕食者の個体群維持のため, $\mu > D$ を仮定しよう. ここで

$$\lambda = \frac{aD}{\mu - D}$$

とおく.

$$k > \frac{r\lambda^2}{(r-m)\lambda + b} > 0$$

が成り立つとき (かつこのときに限り), 内部平衡点はただ 1 つ存在し, これを E^* と表わせば

$$E^* = \left(\lambda, \frac{\mu}{D} \left\{ \lambda \left(r - m - \frac{r\lambda}{k} \right) + b \right\} \right)$$

となる. 内部平衡点 E^* が存在するとき, 次の2つの定理が成立する:

定理 1. E^* が大域的漸近安定であるための必要十分条件は, $r \leq m$ が成り立つか, または

$$b \geq \frac{(r-m)aD^2}{(\mu-D)^2} - \frac{r(aD)^2(\mu+D)}{k(\mu-D)^3} \quad (3)$$

が成り立つことである.

定理 2. リミットサイクルがただ1つ存在するための必要十分条件は,

$$b < \frac{(r-m)aD^2}{(\mu-D)^2} - \frac{r(aD)^2(\mu+D)}{k(\mu-D)^3}$$

が成り立つことである.

$r > m$ であつてかつ (3) が成立しないとき, 内部平衡点 E^* は不安定化し, その周りにリミットサイクルが出現する. 非線型方程式に出現するリミットサイクルの個数がいくつあるかという問題は, 数学的にも興味深いテーマである. 定理の主張と

$$(\text{定理1の条件の否定}) = (\text{定理2の条件})$$

という関係から, 非線型方程式 (2) に対しては, リミットサイクルはただ1つしか出現しないことがわかる.

これらの定理の証明は概略だけにとどめたい. 方程式 (2) に適当な変数変換を施し, 一般化 Liénard 方程式の理論に帰着することで証明を行う. $r > m$ のときは, $m = 0$ の場合の成果 [3] の証明にしたがう.

4. 考察と結び

定理1と定理2により, 方程式 (2) の動態は完全に分類され, 定理の主張と各条件式, およびそこに現れる b, m の位置から, 被食者の移出入は系を大域的に安定化させる要因であることがわかる. 一方, k が系の不安定化要因であることも一目瞭然である. 実際, 閾値条件式

$$b = \frac{(r-m)aD^2}{(\mu-D)^2} - \frac{r(aD)^2(\mu+D)}{k(\mu-D)^3}$$

を, 横軸 k , 縦軸 b にしてグラフにプロットし, m をパラメータとしてそのグラフの振舞をみれば, b と m の増加にしたがい, リミットサイクルが出現する領域が小さくなることが理解できる. 特に, 富栄養化のパラドックスのくだりで見られるような, k の増加に伴って動態の振幅が増大する場合でも, 適当な被食者の移出入の効果により, 系は大域的に安定化する.

上の閾値条件式は、数学的に完全な答えである必要十分条件からくるものであるため、これを“弄んで”いろいろな示唆を引き出すことは数理モデリングの面白さの至りであるが、ここではそれには触れず、「 b 」という移入表現の意味について考えてみたい。前述したとおり、Rosenzweig-MacArthur モデルで記述できる内部系と比べて、移入が個体群サイズに依存しないぐらい外部系が“大きい”という空間構造を想定しているわけだが、常に一定の移入 b を外部系から得るということは、外部系が同量の一定サイズの出力を安定的に行えることを意味する。すなわち、個体群サイズに依らない移入表現の裏には、外部系は大きいばかりではなく、安定的な個体群サイズの維持も要求されていると理解しなければならない。したがって、本研究の「被食者の移出入は系を安定化する」という成果は、移入に限っては、外部系のもつ安定さが内部系の安定化を招くという解釈もできて、系が真に移入の影響で安定化するとは断言できない。

対象をシンプルに捉えた場合、そのシンプルさの状況を具体的に把握することも数理モデリングの上で重要である。シンプルさの状況を正しく把握することで、たとえば「外部系は大きい」が、それは必ずしも自らの個体群サイズを安定に維持していない」状況を考察する必然性が生まれる。実際、被食者の移入量がある程度小さければ、外部系個体群サイズの変動性を無視した“一定の b ”は無理な仮定でないが、被食者の移入量が大きくなれば、その変動性は無視できなくなってくる。こういった具合に、次の研究ステップにおける様々な方程式の拡張案が出てくるわけである。

References

- [1] M. G. Neubert, P. Klepac, P. van den Driessche, Stabilizing Dispersal Delays in Predator-Prey Metapopulation Models, *Theoret. Population Biol.*, **61** (2002), 339–347.
- [2] M. L. Rosenzweig, Paradox of enrichment-destabilization of exploitation ecosystems in ecological time, *Science*, **171** (1971), 385–387.
- [3] J. Sugie, Y. Saito, Uniqueness of limit cycles in a Rosenzweig-MacArthur model with prey immigration, *SIAM J. Appl. Math.*, in press.