

Prey-predator の安定性

京大 理 川崎 広吉

丹須紀久雄

生態系についての詳しい話し (例えば, エネルギーの流れ, 物質の循環) や栄養段階 (trophic level), 生物体量 (biomass) などの用語については, 「生態系の構造・安定性・効率」を参照していただくとして, ここでは prey-predator の方程式のパラメーター空間の位相的性質について述べることにする。

生態系のエネルギーの流れに対する方程式は, 各々の種の biomass を x_i とし,

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} = & \epsilon_i(x)x_i + \sum_{j=1}^s [k_{ji}(x) - \kappa_{ji}(x)]x_i x_j \\ & - \sum_{j=1}^s k_{ij}(x)x_i x_j \quad (i=1, 2, 3, \dots, s) \quad (1) \end{aligned}$$

で与えられる。ここで, $\epsilon_i(x)$ は i -種の正味生産率又は死亡率, $k_{ij}(x)$ は i -種が j -種に食われる率, $\kappa_{ij}(x)$ は i -種が j -種に食われるときの環境へ失われるエネルギー率であ

る。

(1) の方程式の右辺を与える函数には多くのパラメーターがあり、任意性がある。パラメーターを動かしたときの解の状態(も $\rightarrow\infty$ のときの解の挙動)の変化より、パラメーター空間の安定性、つまり、方程式の構造安定性を考える。一般に生態系あるいは大きくみて生物界の、方程式による記述(モデル化)において、そこで得られた方程式が構造安定であることが必要である。生態系からみてパラメーター空間の意味は、生態系の遷移や進化をパラメーター空間の運動に対応させることにある。パラメーター空間でその大域的な領域での解の状態がわかれば、遷移や進化に伴って系の状態がどのように変化するかがわかる。パラメーター空間での運動法則については、今のところ一部の提案はあるが、はつきり確立されたものはない。しかし、パラメーター空間での解の状態がわかることによって、少なくとも遷移や進化に伴って生態系がどのような *Catastrophic* な現象を呈するかがわかる。

さて、上のようなことを調べるにあたって、数学的な取り扱いを簡単にするために理想化された *model* を考える。それには *Cage type* と *firework type* があり、図1, 図2のような食物連鎖をなしている。ここで同じ *i*-th trophic level に属する種の *biomass* はすべて同じ大きさ x_i でその

level では n_i 個の種が存在するとする。1つの trophic level での全 biomass は $m_i = n_i x_i$ となる。エネルギーの流れは cage type では $i+1$ -th trophic level に属するすべての種に同等に流れているが、firework type ではただ1つの種のみ流れている。更に、これらの函数には同じ trophic level では同じものを使う。このようにすると変数 x_i や函数 g_i , k_{ij} , κ_{ij} の suffix は trophic level を表わすことになる。

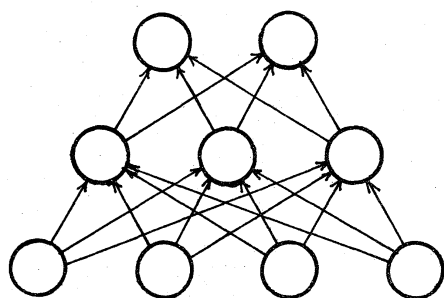


図 1

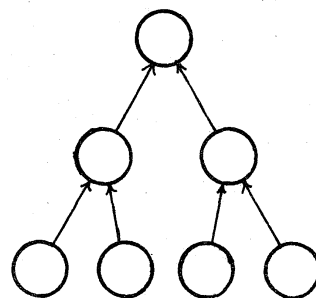


図 2

具体的に調べたのは2つの trophic level をもつ cage type の model である。(図3) *1 の trophic level の biomass を x_1 とし、 n_1 個の種がいるとする。*2 の trophic level のそれらに対しては x_2 , n_2 とする。

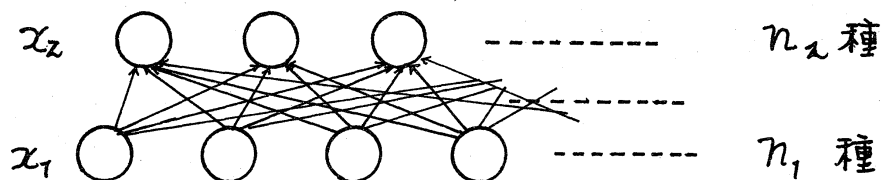


図 3

更に数学的な取り扱いを簡単にするために函数の形を

$$\epsilon_1(x_1) = \epsilon_1^0 \frac{x_1 + A_1}{x_1^2 + B_1} - F$$

$$\epsilon_2(x_2) = -\epsilon_2^0 \frac{x_2^2 + A_2}{x_2 + B_2} \quad (2)$$

$$k_{12}(x_1) = k_1^0 \frac{x_1}{x_1^2 + C}$$

$$k_{12}(x_1) = \theta k_{12}(x_1) \quad (0 \leq \theta \leq 1)$$

とする。(これらの函数の妥当性については「生態系の構造・安定性・効率」を参照)

方程式(1)は

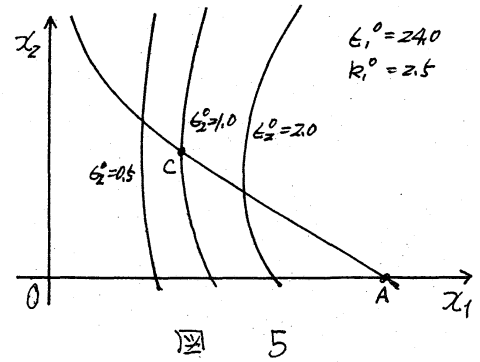
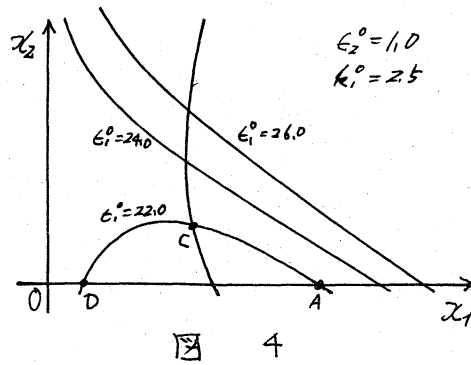
$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \epsilon_1(x_1)x_1 - k_{12}(x_1)m_2x_1 & (3-1) \\ \dot{x}_2 = \epsilon_2(x_2)x_2 + (1-\theta)k_{12}(x_1)m_1x_2 & (3-2) \end{cases}$$

となる。

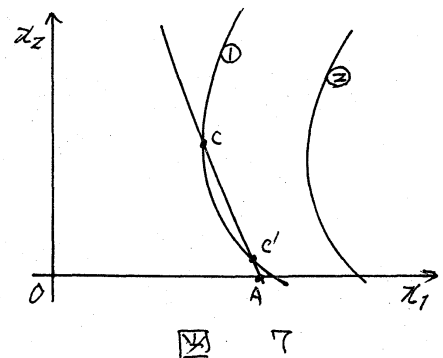
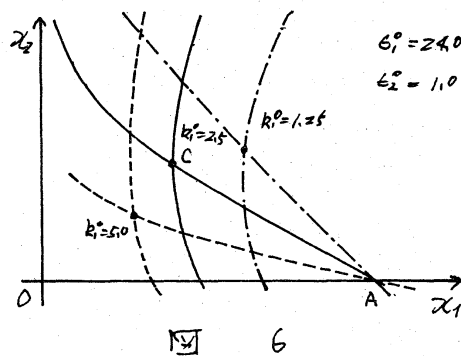
(2), (3) の方程式を決定するパラメーターには n_1 , n_2 , ϵ_1^0 , ϵ_2^0 , k_1^0 , A_1 , B_1 , A_2 , B_2 , C , θ , F がある。パラメーターの数が多いので生物学的に妥当な値に固定して, $(\epsilon_1^0, \epsilon_2^0, k_1^0)$ のパラメーター空間での方程式の解の挙動を調べることにする。方法は主に数値解析によったが, x_1 - x_2 平面上の *isocline* や *vector* 場と調べることによってもある程度の解の状態がわかる。

ϵ_1^0 , ϵ_2^0 , k_1^0 をそれぞれ別々に動かしたときの *isocline* の図

を描くと、図4～6になる。又、isoclineの可能な交り方には図7のような場合がある。



x_2 軸とDCAを通る曲線あるいはCAを通る曲線とが(3-1)の式の右辺を0にし、 x_1 軸とCを通る縦の曲線が(3-2)の式の右辺を0にする。



パラメーター空間の解の状態を分類した図は、図8～10である。

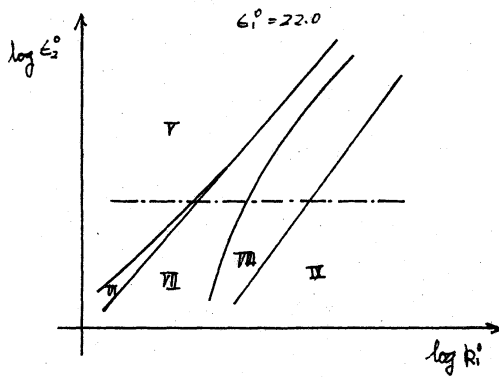


図 8

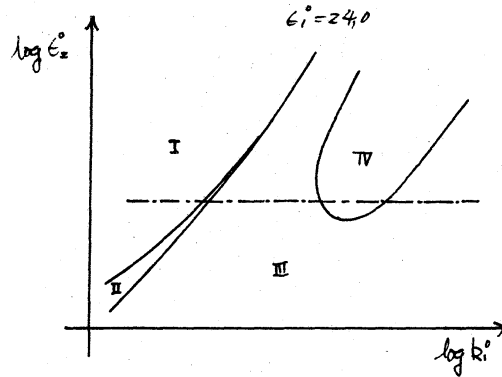


図 9

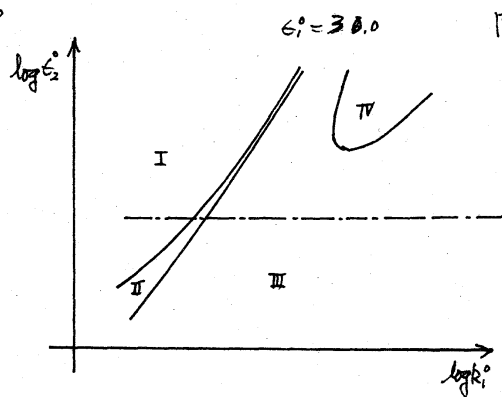


図 10

I の領域では x_1 のみ正の値であって $x_2 = 0$ となる。isocline の図で説明すると図 7 の②の場合で critical point は A と O の 2 点あり、 A は stable, O は saddle の状態である。II の領域では初期値によって x_1 のみ正の値を持つ場合と x_1, x_2 共に正の値を持つ場合とがあり、図 7 の①の状態である。critical point は A, C, C', O の 4 点あり、 A, C は stable, C' は unstable, O は saddle である。III の領域は x_1, x_2 共に正の値が stable point となるとして、critical point は他に原点 O と x 軸上の点 A があり、両方共に saddle となる。

(図5, 6) IVの領域では critical pointはIIIの領域のそれと同じであるが、その性質が原点について異なり、unstable となって、解は limit cycle となる。解の状態が大きく変化するのには $\epsilon_1^0 = 22.0$ の図8で isocline は図4になる。このとき原点Oは ϵ_2^0 , k^0 の変化に対して常に stable point となり、初期値によって $x_1 = x_2 = 0$ つまり生物の全滅という状態に向う。図8のIXの領域はどの初期値から出発しても $x_1 = x_2 = 0$ の状態になる。V~VIIIの領域に対しては、ある初期値から出発したものだけが $x_1 = x_2 = 0$ となり、その他の初期値に対しては、Vでは x_1 のみ正の値をとり $x_2 = 0$ となる。VIでは x_1, x_2 共に正の値をとる場合と x_1 のみ正の値をとり $x_2 = 0$ となる。VIIは x_1, x_2 共に正の値をとる。VIIIは limit cycle となる。

図8~10の———line上で、attractorとしての x_1 の値を調べると図11~13となる。(注)図11では $x_1 = 0$ も含まれる)

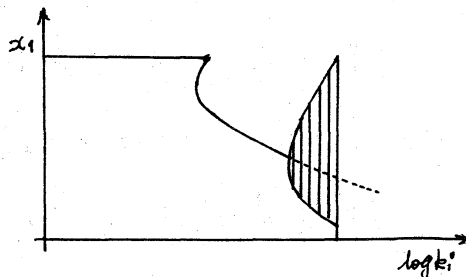


図 11

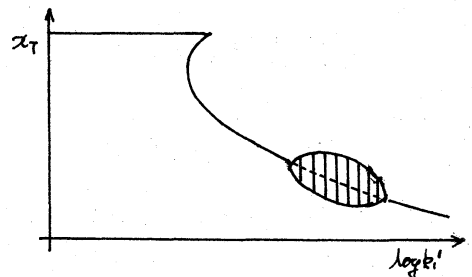
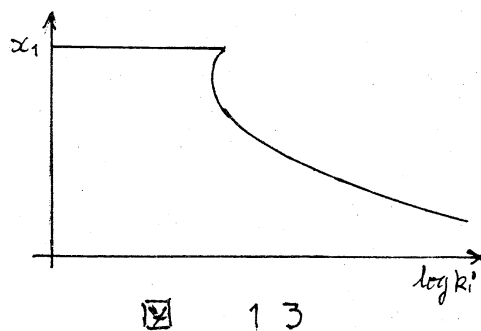


図 12



これらの図で k_1 を適当な値から減していくと x_1 の値が跳躍的に変化する点がある。これは (ϵ^0, k_1) 平面上で cusp catastrophe の type に類似したものとなっている。又、図 11 では k_1^0 を増すと途中から limit cycle となり、ある値で $x_1 = 0$ の点へ吸い込まれる。図 12 では k_1 の増加に伴って、limit cycle が現れ消える。