

## Prey-predator の安定性

京大 理 川崎 広吉  
丹須紀久迷

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  $x_i$  として,

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

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( $t \rightarrow \infty$  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  $g_i, k_{ij}, \kappa_{ij}$  の suffix は trophic level を表わすことになる。

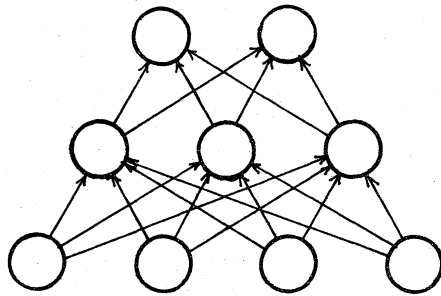


図 1

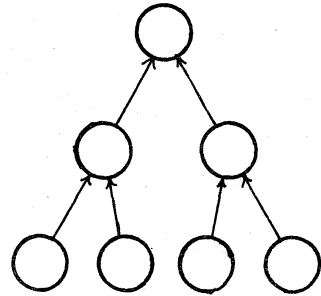


図 2

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。

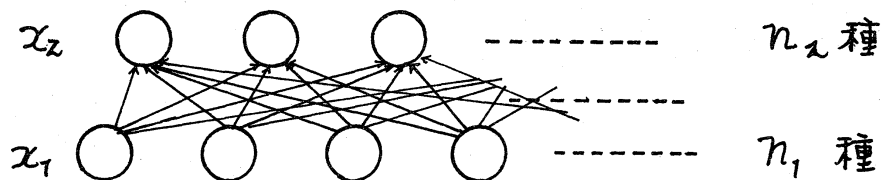


図 3

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

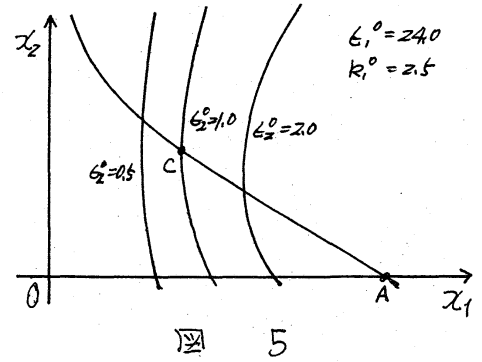
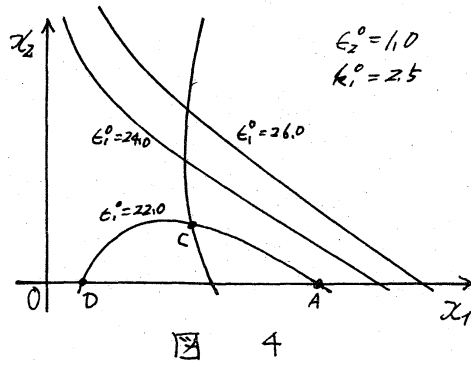
$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \epsilon_1(x_1)x_1 - k_{12}(x_1)m_2x_1 & (3-1) \\ \dot{x}_2 = \epsilon_2(x_2)x_2 + (1-\theta)k_{12}(x_1)m_1x_2 & (3-2) \end{cases}$$

となる。

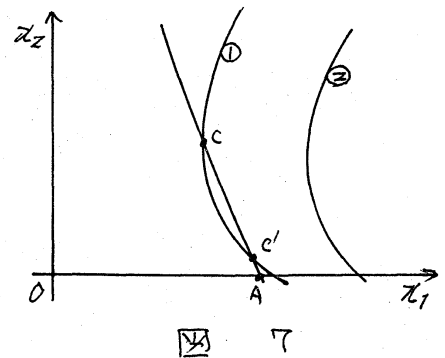
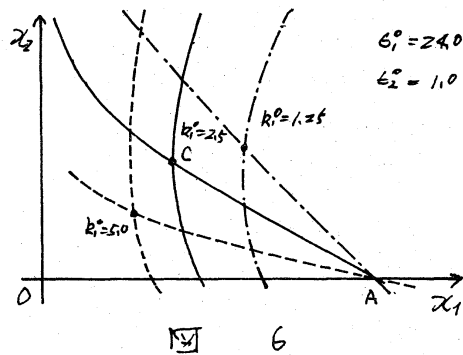
(2), (3)の方程式を決定するパラメーターには  $n_1$ ,  $n_2$ ,  $\epsilon_1^0$ ,  $\epsilon_2^0$ ,  $k_1^0$ ,  $A_1$ ,  $B_1$ ,  $A_2$ ,  $B_2$ ,  $C$ ,  $\theta$ ,  $F$  がある。パラメーターの数が多いので生物学的に妥当な値に固定して,  $(\epsilon_1^0, \epsilon_2^0, k_1^0)$  のパラメーター空間での方程式の解の挙動を調べることにする。方法は主に数値解析によったが,  $x_1$ - $x_2$  平面上の *isocline*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

$\epsilon_1^0$ ,  $\epsilon_2^0$ ,  $k_1^0$  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。

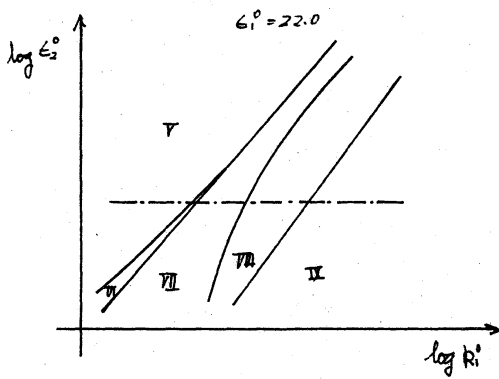


図 8

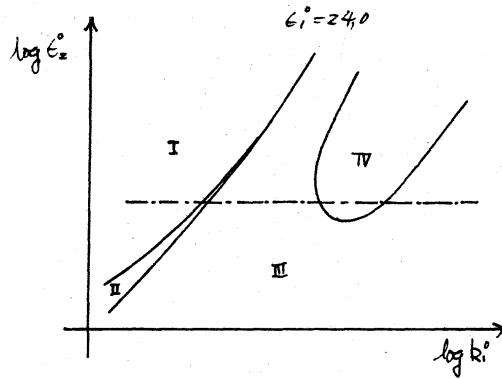


図 9

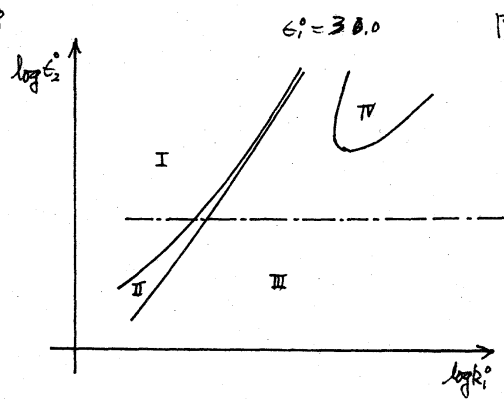


図 10

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C点について異なり、unstableとなつて、解は limit cycle となる。解の状態が大きく変化するのは  $\epsilon_1^0 = 22.0$  の図8で isocline は図4になる。このとき原点Oは  $\epsilon_2^0, k^0$  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)

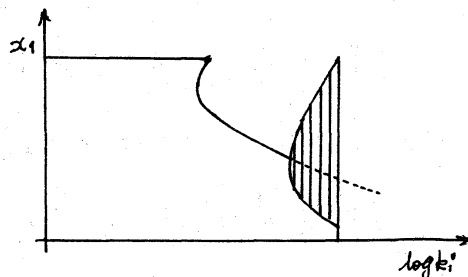


図 11

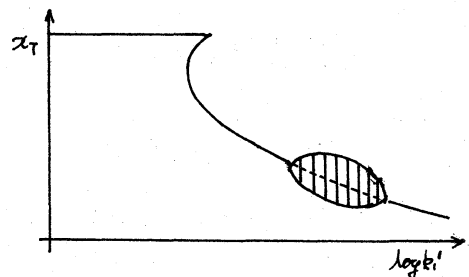


図 12

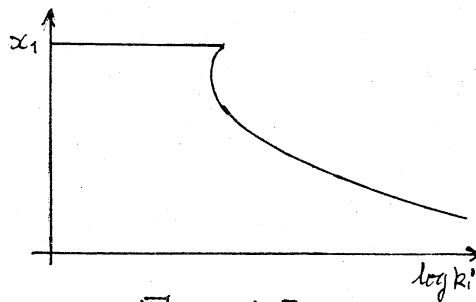


図 13

これらの図で  $k_i$  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  $(\epsilon^0, k_i)$  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  $k_i^0$  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  $k_i$  の増加に伴って、limit cycle が現れ消える。