

捕食・被捕食者系の遷移

立命館 理工 中島 久男
坂部 清人

はじめに 今世紀に入り, V. Volterra, A. J. Lotka 等によつて始められた生態系の数理的取り扱いは, その後も多くの研究者によつて解析され発展してきている。それらの研究を概観してみると, 問題を取り扱う方法, 観点において二つの異つた立場がある。一つは V. Volterra (1928, 1931, 1937), A. J. Lotka (1910, 1920, 1956) の仕事にみられるような力学的方法である。この方法では系の状態変数として系を構成する各生物種の個体数 (生体量) x_i をとり, その時間的变化を多くの場合, 非線型連立常微分方程式系を用いて記述し, 平衡点の力学的安定性, 周期解の存在条件等を考察している。そこで用いられる方程式系の一つの典型として次に表わされるような Lotka-Volterra 系がある。

$$\frac{dx_i}{dt} = (\varepsilon_i + \sum_j a_{ij} x_j) x_i \quad (i=1, 2, \dots, N)$$

に等し ε_i は内在的な増殖率であり, a_{ij} ($i, j = 1, \dots, N$) は種 i と種 j との間 ($i=j$ のときは種内の) 相互作用を表わす係数であり, N は系内の生物種の数である。

この力学的方法とは別に、生態系を全体として捉える量 (概念) を定式化していく方法がある。力学的方法では、系を構成する個々の生物種の振舞いを問題にしていたが、系の構造あるいは系全体の状態を特徴づける量 (概念) を見出し、その量を用いて生物現象の一般的な法則を導いたり、その量の性質から種々の生物現象の説明をする試みが行われていた。そこにおける巨視的量 (概念) としては、系内の生物種の数、生物種の多様性、系の複雑度、生態系内のエネルギー流、効率などがあつた。

生態系において、各々の生物種の個体数が変動する時間スケールよりもっと長い時間をかけて系の種構成や生物種の特性が変化する遷移や進化の過程がある。その過程における変化の方向性として述べたような系の巨視的な量との関連についての幾つかの主張がなされてきた。

A. J. Lotka (1922) はエネルギー論の立場から進化によってエネルギー流が増加すると主張している。そこでは「自己の生存のために系内にある利用可能なエネルギーをより多く利用するものが生存競争において優位を占めることは原理である。

そしてこの原理が認められるならば、自然選択の過程でより多くのエネルギーを利用する種が生き残り、系のエネルギー流は増加する」と述べられている。さらに Lotka は「進化は系内のエネルギー流を最大にするように進む」ということを熱力学の第4法則として認めることを提案している。

これに対し、H.T. Odum (1971) は Lotka のいうエネルギー流に対応して“Power”が進化の過程で増加するとしている。この“Power”は個々の場合によって具体的に定義されるはいないが、エネルギー流とその流れを引き起こす力との積として定義されている。

また D.R. Margalef (1968) はより具体的に定義された量を用いた仮説を提出している。彼の仮説では「遷移や進化の過程で系の成熟度が増す」とされている。遷移や進化の過程は系内に情報が蓄積され系が組織化されていく過程とみなされ、そしてより情報を蓄積し、より組織化された系では系を維持するための総代謝率はより小さくなるはずである。つまり、系の成熟度は系の総代謝率 $\pi = (\text{単位面積あたり、単位時間あたりの第1次生産者の生産量}) / (\text{単位面積あたりの全生体量})$ で測ることができ、成熟度の高い系ほど総代謝率は小さくなるのである。この関係から仮説は「遷移や進化の過程で系の総代謝率は減少する」といいかえられる。この

Margalef の仮説の定式化とその解析は M. Tansky (1976) によって行われている。

上の三つの主張の他にも、進化や遷移の過程において系を構成する種の多様性が増えとか、系が複雑になり系の安定性が増えなるともいわれている (C. S. Elton (1958))。しかし、多くの議論は観察や観測に基づいた定性的なものに終ってあり、理論的な検討は十分になされていないのが現状である。そこで我々は簡単な遷移のモデルを用い計算機によるシミュレーションから遷移の非可逆性を示す生物学的な量を見い出す試みを行った。

モデル 我々は捕食者と被捕食者からなる二栄養段階の系を考え、種間および種内相互作用は Lotka-Volterra 型とした。すなわち x_i を被捕食者の生体量、 y_k を捕食者の生体量とし、それらの量の時間的変化は Lotka-Volterra 型微分方程式系

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= \left(k_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j - \sum_{e=1}^m b_{ie} y_e \right) x_i \\ \frac{dy_k}{dt} &= \left(-r_k + \sum_{j=1}^n b'_{kj} x_j \right) y_k \end{aligned} \right\} (1)$$

$$(i = 1, 2, \dots, n; k = 1, 2, \dots, m)$$

とした。ただし $K_i (>0)$ は被捕食者 i の Carrying Capacity に対応する量であり、 $a_{ij} (>0)$ は被捕食者 i, j 間の競争の係数、 $b_{ik} (>0)$ は被捕食者 i が捕食者 k によって捕食される割合、 $r_k (>0)$ は捕食者 k の死亡率、 $b'_{kj} (>0)$ は被捕食者 j を捕食することによる捕食者 k の生体量の増加率である。

被捕食者と捕食者系 (1) が共存安定平衡状態にあるとする。そこで新たな生物種が侵入する場合を考える。侵入生物種の個体数 (生体量) は非常に小さいものとする。はじめ N 種からなる系が生物種の侵入により $N+1$ 種の系となるが、状態変化は式 (1) によって支配される。すなわち $N+1$ 種系で侵入種の生体量が 0 で他のものが正の値を持つ平衡点に状態があるが、 $N+1$ 番目の生物の侵入により状態はその平衡点の近傍に近づき、その後式 (1) によって状態が変化していく。その状態変化がよって再び元の平衡状態に戻る場合と、別の平衡状態に落ち着く場合とがある。前者の場合には侵入種は系に定着できなかつたことになり、後者の場合には定着に成功したことになる。また侵入種が系に定着する場合には、系の種数が侵入種のぶんだけ増える場合や、在来種のうち 1 種が滅亡し侵入種がそれとおまかわって系の種数が変化しない場合、さらに、在来種の 2 種以上が滅亡して系の種数が減少する場

合がある。

系はいずれにせよ平衡状態に落ち着くか、さらにそこには別の侵入種が入って来る状態変化を繰り返すという繰り返しを考える。ここでは生物種の侵入頻度が少く、状態変化の途中で平衡状態に落ち着く前に次の侵入が起こるといふことが無いと仮定している。

我々は、種間相互作用の構造を与えるために一次元 niche 空間を用いた。niche は生物的環境における位置を表わすものでその生物の特性の一つである。簡単のために我々は niche 空間を一次元とし、便宜的に $(0,1)$ 区間を考えた。被捕食者の niche の位置を g_i とすると、carrying capacity に対応する量 K_i を

$$K_i = K(g_i)$$

と niche の位置の関数で与える。また $u(g, g_i)$ を被捕食者の資源利用関数とし、 a_{ij} の競争係数を

$$a_{ij} = \frac{\int u(g, g_i) u(g, g_j) dg}{\int \{u(g, g_i)\}^2 dg} \quad (2)$$

とある (J. Roughgarden (1979))。

モデルの力学的安定性

[結果1] 式(2)で定義された a_{ij} を作る行列は

$$\int \{u(z, z_i)\}^2 dz$$

が i によらず一定値を持つならば正定値行列となる。(J. Roughgarden (1979).)

(証) x_i を実数とすると

$$\begin{aligned} \sum_{i,j} x_i a_{ij} x_j &= \sum_{i,j} \frac{x_i \left\{ \int u(z, z_i) u(z, z_j) dz \right\} x_j}{\int \{u(z, z_i)\}^2 dz} \\ &= \frac{1}{c} \sum_{i,j} \int x_i u(z, z_i) u(z, z_j) x_j dz \\ &= \frac{1}{c} \int \sum_{i,j} x_i u(z, z_i) u(z, z_j) x_j dz \\ &= \frac{1}{c} \int \left\{ \sum_i x_i u(z, z_i) \right\}^2 dz \\ &\geq 0 \end{aligned}$$

となり証明された。

[結果2] 式(1)で定義される系で捕食者がない場合の遷移を考える ($m=0$)。さらに

$$a_{ij} = a_{ji}$$

と仮定する。平衡状態における各生物種の生体量を $\{x_i^*\}$ とし
 とするとき

$$G^* = \sum_i k_i x_i^*$$

なる量は遷移の過程で増加する。

(証)

$$G = \sum_i k_i x_i - \sum_{i,j} a_{ij} x_i x_j$$

とある。(1) に従う G の時間変化は

$$\begin{aligned} \frac{dG}{dt} &= \sum_i \frac{\partial G}{\partial x_i} \frac{dx_i}{dt} = \sum_i \left\{ k_i - \sum_j a_{ij} x_j - \sum_j a_{ji} x_j \right\} \\ &\quad \times \left\{ k_i - \sum_j a_{ij} x_j \right\} x_i \end{aligned}$$

$$= \sum_i 2 \left\{ k_i - \sum_j a_{ij} x_j \right\}^2 x_i$$

$$(\because a_{ij} = a_{ji})$$

$$\geq 0$$

となり、 $G(x_1, \dots, x_n)$ は系の Lyapunov 関数となる。遷移により $\{x_i^*\}$ なる状態から $\{x_i^{**}\}$ なる状態へ変化したとすれば上の不等式より

$$G(x_1^{**}, \dots, x_n^{**}) \geq G(x_1^*, \dots, x_n^*)$$

と

となり、平衡状態における G の値は平衡の条件

$$(k_i - \sum_j a_{ij} x_j^*) x_i^* = 0 \quad (i=1, \dots, n)$$

を用いて

$$\begin{aligned} G^* &= 2 \sum_i k_i x_i^* - \sum_{i,j} a_{ij} x_i^* x_j^* \\ &= 2 \sum_i k_i x_i^* - \sum_i k_i x_i^* = \sum_i k_i x_i^* \end{aligned}$$

となり上の命題が証明された。

[結果3] 式(1)において a_{ij} が作る行列が正定値でありかつ

$$\frac{b_{ik}}{b_{ki}} = \beta_k \quad (\beta_k > 0)$$

という関係があるとき、共存平衡点が存在したならばそれは大域的に安定である。

(証) 共存平衡点を $\{x_i^*, y_k^*\}$ とする。

$$F = \sum_i (-x_i^* \ln \frac{x_i}{x_i^*} + x_i - x_i^*) + \sum_k \beta_k (-y_k^* \ln \frac{y_k}{y_k^*} + y_k - y_k^*)$$

と定義する。 $x_i > 0, y_k > 0$ において F は非負であり、0 となるのは共存平衡点のみである。(1) に従う F の時間変化は

$$\begin{aligned}
\frac{dF}{dt} &= \sum_i \frac{x_i - x_i^*}{x_i} (K_i - \sum_j a_{ij} x_j - \sum_l b_{il} y_l) x_i \\
&\quad + \sum_k \beta_k \frac{y_k - y_k^*}{y_k} (-r_k + \sum_j b'_{kj} x_j) y_k \\
&= \sum_i (x_i - x_i^*) \left\{ -\sum_j a_{ij} (x_j - x_j^*) - \sum_l b_{il} (y_l - y_l^*) \right\} \\
&\quad + \sum_k \beta_k (y_k - y_k^*) \left\{ \sum_j b'_{kj} (x_j - x_j^*) \right\} \\
&= -\sum_i (x_i - x_i^*) a_{ij} (x_j - x_j^*) - \sum_{i,l} b_{il} (x_i - x_i^*) (y_l - y_l^*) \\
&\quad + \sum_{k,j} \frac{b'_{jk}}{b'_{kj}} (y_k - y_k^*) b'_{kj} (x_j - x_j^*) \\
&= -\sum_i (x_i - x_i^*) a_{ij} (x_j - x_j^*) \leq 0
\end{aligned}$$

となり下式(1)の Lyapunov 関数に於て、 $\dot{F} < 0$ となることを確かめれば大域的安定性が示される。

[結果4] 式(1)において a_{ij} が作る行列が正定値でありか

ら

$$\frac{b_{ik}}{b'_{ki}} = \beta_k \quad (\beta_k > 0)$$

という関係があり、共存平衡点が存在しないとき、^{局所}安定平衡点があればそれは大域的に安定である。(すなわち安定平衡点が存在すればそれは唯一つでかつ大域的に安定である。)

(証) ^{局所}安定平衡点におい $x_i^* > 0$ ($1 \leq i \leq n'$), $x_i^* = 0$ ($i+1 \leq n \leq n$); $y_k^* > 0$ ($1 \leq k \leq m'$), $y_k^* = 0$ ($m'+1 \leq k \leq m$) とする。

$$F = \sum_{p=1}^{n'} (-x_p^* \ln \frac{x_p}{x_p^*} + x_p - x_p^*) + \sum_{g=n'+1}^n x_g \\ + \sum_{s=1}^{m'} \beta_s (-y_s^* \ln \frac{y_s}{y_s^*} + y_s - y_s^*) + \sum_{t=m'+1}^m y_t$$

と定義する。Fは $x_i, y_k \geq 0$ で非負であり上記の安定平衡点でのみ0となる。

また局所安定性より

$$K_g - \sum_{j=1}^{n'} a_{gj} x_j^* - \sum_{l=1}^{m'} b_{gl} y_l^* < 0 \quad (g = n'+1, \dots, n) \\ -r_t + \sum_{j=1}^{n'} b'_{tj} x_j^* < 0 \quad (t = m'+1, \dots, m)$$

が成り立つ。式(1)に従うFの時間変化は

$$\frac{dF}{dt} = \sum_p (x_p - x_p^*) (K_p - \sum_j a_{pj} x_j - \sum_l b_{pl} y_l) \\ + \sum_g (K_g - \sum_j a_{gj} x_j - \sum_l b_{gl} y_l) x_g \\ + \sum_s \beta_s (y_s - y_s^*) (-r_s + \sum_j b'_{sj} x_j) + \sum_t \beta_t (-r_t + \sum_j b'_{tj} x_j) y_t$$

$$\begin{aligned}
&= \sum_p (x_p - x_p^*) \left\{ -\sum_j a_{pj} (x_j - x_j^*) - \sum_e b_{pe} (y_e - y_e^*) \right\} \\
&+ \sum_g x_g \left\{ -\sum_j a_{gj} (x_j - x_j^*) - \sum_e b_{ge} (y_e - y_e^*) \right\} \\
&+ \sum_g x_g \left\{ k_g - \sum_j a_{gj} x_j^* - \sum_e b_{ge} y_e^* \right\} \\
&+ \sum_s \frac{b_{is}}{b'_{sj}} (y_s - y_s^*) b'_{sj} (x_j - x_j^*) + \sum_t \frac{b_{jt}}{b'_{ij}} y_t (x_j - x_j^*) \\
&+ \sum_t \beta_t (-r_t + \sum_j b'_{ij} x_j^*) y_t \\
&= -\sum_{ij} (x_i - x_i^*) a_{ij} (x_j - x_j^*) \\
&+ \sum_g (k_g - \sum_j a_{gj} x_j^* - \sum_e b_{ge} y_e^*) x_g \\
&+ \sum_t \beta_t (-r_t + \sum_j b'_{ij} x_j^*) y_t \\
&\leq 0
\end{aligned}$$

となる。故に F は式 (1) の Lyapunov 関数となり平衡点は大域的に安定であることが示された。

シミュレーション 方程式系 (1) を数値的に解くことにより平衡状態の変遷を追跡し、遷移のシミュレーションを行った。その一連のシミュレーションにおいて捕食者の死亡率 r_k は種によらず一定と置き、また被捕食者の資源利用関数は

$$u(g, g_i) = \frac{1}{\sqrt{\pi s_1}} e^{-\frac{(g-g_i)^2}{s_1}}$$

のがウス型とした。これにより被捕食者間の競争係数は

$$a_{ij} = e^{-\frac{(g_i - g_j)^2}{2s_1}}$$

となる。

[モデル0] まず最初に系の構造を積極的に出すためにパラメータを次のようにおいた。

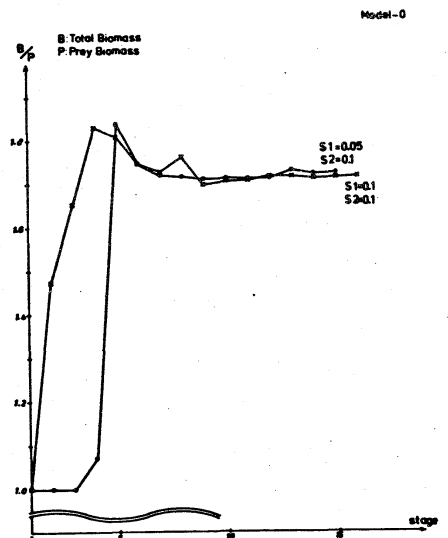
$$K_i = C g_i (1 - g_i)$$

$$b_{ie} = e^{-\frac{(g_i - g_e)^2}{2s_2}}$$

$$b_{ei} = b_{ie}^2$$

同じ捕食者にも被捕食者と同様の niche 空間を考へ捕食率が niche position に依存するような場合を考へた。Margalef の仮説に対応するものか等か異なるかどうかを調べるために

$$\frac{\text{全体の生体量}}{\text{被捕食者の生体量}}$$

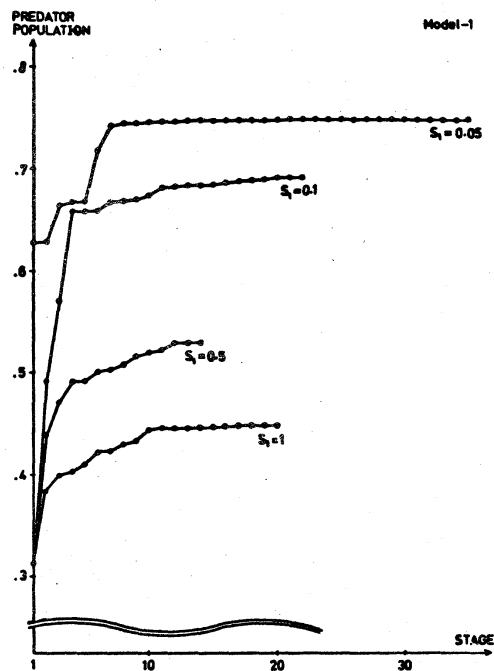


(図1 モデル0の結果)

なる量の変化を調べた。図1に示されているのは、 $S_1=0.05$ 、 $S_2=0.1$ と $S_1=0.1$ 、 $S_2=0.1$ の二つの場合についての結果である。大勢として増加の傾向があるが、減少部分もあり単調増加量とは必ずしもかぎらない。このモデルについては他のさまざまな量をためしてみても単調増加量を見い出すことができなかった。そこでさらに相互作用の構造を単純にしたものについてシミュレーションを行った。

[モデル1] ここでは a_{ij} 以外の全てのパラメータを種によらず一定とした。この場合には捕食者は高々1種しか存在することはできないのであるが、その捕食者の生体量が遷移によって単調に増加していくことがわかった。図1は S_1 の値が 1, .5, .1, .05 の4つの場合について得られた結果を示しており、縦軸に示した被食者の生体量が単調に増加しているのかわかる。

つぎに徐々に系の構造を考慮していく。



(図2 モデル1の結果)

[モデル2] このモデルでは a_{ij} は前2つのモデルと同様とし k_i をモデル0と同じく

$$k_i = c q_i (1 - q_i)$$

とし、他のパラメータは全2種によらず一定とした。

そこで捕食者の生体量は単調に増加することはなくなつた。そこで遷移1ステップにおける捕食者の生体量の変化分 Δy と、被捕食者のみの系で単調増加する量 $\sum k_i x_i$ の増分 $\Delta(\sum k_i x_i)$ をグラフにプロットしてみた。その結果が図3に示してある。(ここでは捕食者が侵入した以後についてプロットしてあり、捕食者が侵入するときは常に以下の議論の例外の場合とやる。) 図でみるとうりある1本の直線が引け、プロットされた点を全2その直線の上半分に分布することができる。すなわち

$$\Delta(\sum k_i x_i) > -\alpha \Delta y$$

したがって

$$\Delta(\sum k_i x_i + \alpha y) > 0$$

となり

$$\sum k_i x_i + \alpha y$$

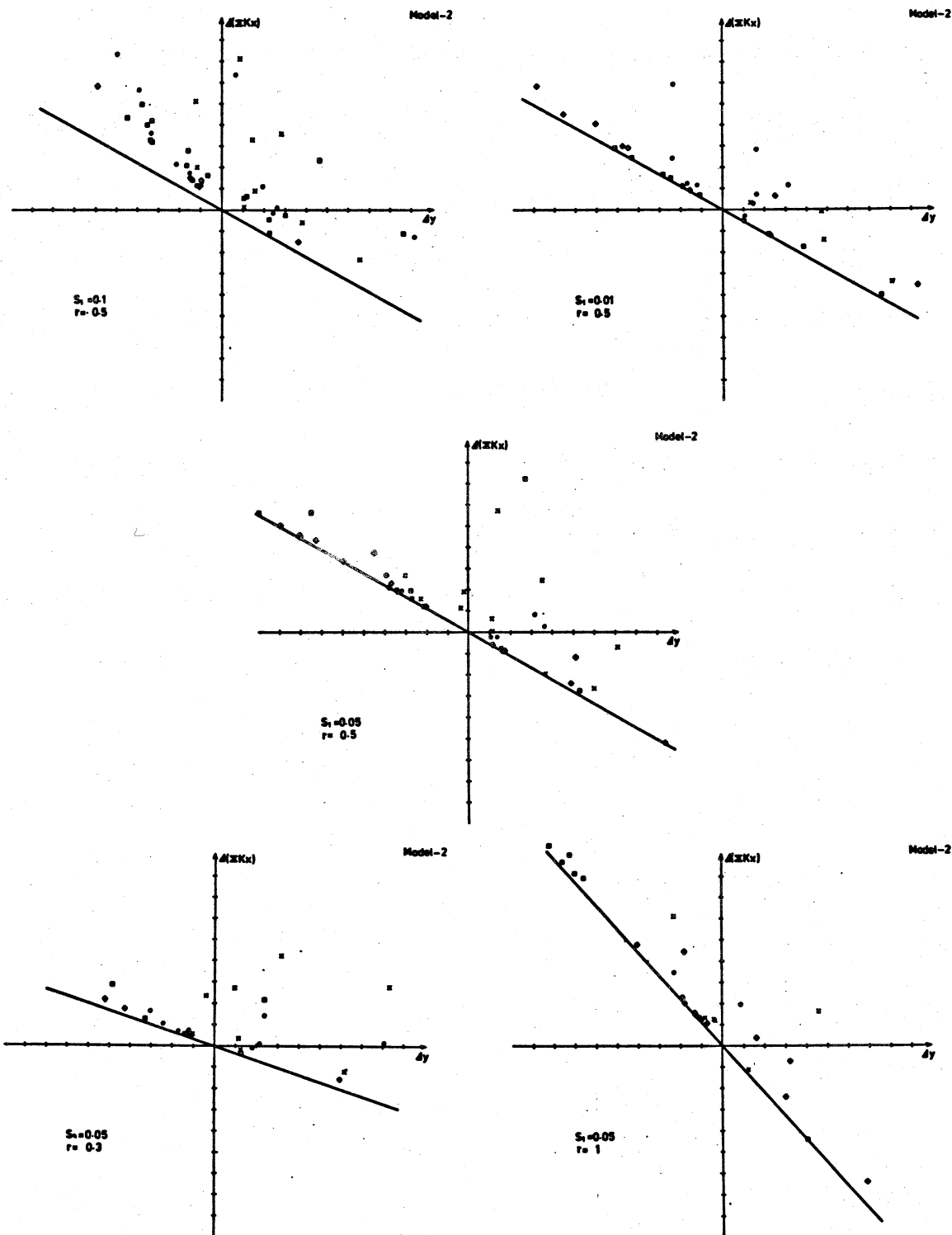


図3 モデル2の結果 上の3つは同一の傾きの直線が引
 け、下の3つは異った傾きの直線となる。

という量が遷移の過程で単調に増加することがわかった。

つぎに定数 α と系のパラメーターとの間の関係を調べる。また図3の上3つの図は S_1 のみを.01, .05, .1と変えてみた結果を示してあるが、明らかに S_1 によらず傾向は変化せず、 α は S_1 には依存しないことがわかる。つぎに図3の下3つの図に示してあるが、捕食者の死亡率を変えて $V = .5, .3, 1$ の場合についてシミュレーションを行った。結果は傾向が V が大きくなるに \rightarrow 水急になつており、 α は V に依存することがわかった。このモデルにおいても捕食者は1種しか存在することがわかるが、式(1)より V の値は $\sum x_i$ の値(平衡点における値)と関係しており、種々のシミュレーションより

$$\alpha = \sum_i b_i x_i$$

になることが確かめられた。このことからこのモデルにおける単調増加量は

$$\sum_i k_i x_i + \sum_i b_i x_i y$$

となる。

上の式の第一項は被捕食者の資源が被捕食者に流れ込むエネルギー流であり、第二項は捕食者へ流れ出る被捕食者のエネルギー流とみなすことができ、このモデルはLotkaの主

張を支持するものとなり、という。

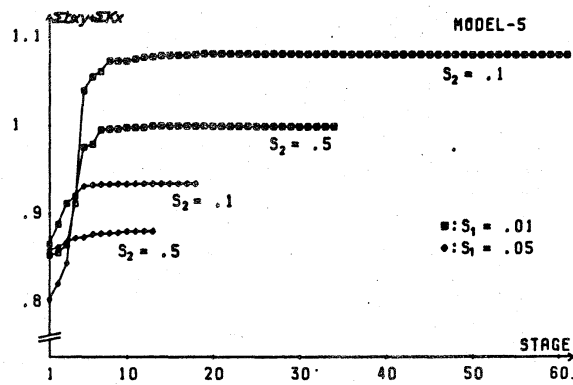
[モデル5] このモデルでは a_{ij} , K_i をモデル2と同じにとり、捕食率が被捕食者によって異なる場合について解析した。系に存在しうる捕食者は1種だけの制限をおき、

$$b_i = e^{-\frac{(g_i - .5)^2}{2S_2}}$$

$$b'_i = \beta b_i$$

とした。これはモデル0とは捕食者が1種に限定されたことと $b'_i = \beta b_i$ (モデル0では $b'_i = b_i^2$) とした点だけが異なっている。

シミュレーションの結果は図4に示されているように



$\sum_i K_i x_i + \sum_i b_i x_i y$ の値が遷移と共に単調に増加 (図4 モデル5の結果) している。

このことから、捕食者を1種に限定し、 $b'_i = \beta b_i$ の関係があれば $\sum_i K_i x_i + \sum_i b_i x_i y$ が増加する値が予測される。次のモデルでは b_i を random にとってみた。

[モデル7] a_{ij}, K_i をモデル2と同じにとり b_i を random にとる. またモデル5と同様系内の捕食者は高々1種となる. また

$$b'_i = \beta b_i$$

とした.

このモデルの結果は図5に示してあるが, これまでのモデルと著しく異なっている点は遷移の途中で捕食者を絶滅してしまふ点である. 捕食率の小さな種捕食者のない種へ侵入により, 捕食者を生かすまでなくなり絶滅し, 次にある程度の捕食率を持つ捕食者が侵入し, またその捕食者に対する捕食率の小さな種捕食者のおき替わりがおこる. このような過程の繰り返しにより, この場合には遷移はこれまでのモデルとは異なり極相に達することはない.

一つの捕食者の侵入以後, 次の捕食者の侵入まで

$$\sum_i K_i x_i + \sum_j b_j x_j y$$

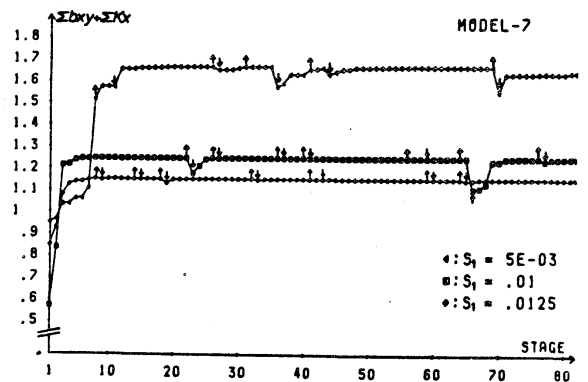


図5 モデル7の結果
↑印で捕食者を絶滅し ↓印で捕食者を侵入している。

の値は増加し、捕食者の侵入によって減少する（これまでのモデルにおいても単一捕食者であったがその侵入の際に上記の量は減少していった）。図から予想されるのだが、上記の量に上限があり、それ以上にはならないかその値の付近で増減を繰り返えることになる。

おわりに 以上のことから、単一捕食者でかつ捕食係数に

$$b'_i = \beta b_i$$

という関係がある場合には

$$G = \sum_i k_i x_i + \sum_i b_i x_i y$$

という値の遷移の過程において被捕食者の侵入の際には増加し、捕食者の侵入の際には減少する、という結論が得られた。特に単一の捕食者が絶滅しない場合には、捕食者の侵入以後 G の値は増加し極相に達し G の最大値をとる。逆に G の最大の条件から極相の系の構造を解析することもできる。

また、捕食の相互作用に何らかの構造がない場合には必ず極相には達するとはできない。上のシミュレーションでは単一捕食者系のみについて調べたが複数捕食者系においても同様の結果が生じると予想される。

$$b' = \rho b_i$$

とこの条件が成り立たない場合には、これは現在シミュレーションを行っている子か、上級のGの値にかかわらず Odum の主張する "Power" に対応する量が単調増加量となっており可能性が大きい。