

Variations and Fluctuations in the Numbers of Coexisting Animal Species

Vito Volterra

pp.101-121

2004 年 9 月 1 日

坂本 啓法 (Hironori Sakamoto)

東京大学大学院 数理科学研究科 修士課程 2 年

Graduate School of Mathematical Sciences, University of Tokyo

§ 4. 共存する 2 種間の異なる相互作用による効果

1. 2 種の生物の存在を考え、 N_1, N_2 をそれぞれの個体数とする.

この 2 種の接触数は個体数の積 $N_1 N_2$ に比例すると仮定し、 $\alpha N_1 N_2$ で与えられるとする.

また,

λ_i : 隔離状態での増加率

β_i : 接触数 n に対する増加数

とすると、微小時間 dt における個体数の変化は,

$$\begin{cases} dN_1 = \lambda_1 N_1 dt + \frac{\beta_1}{n} \alpha N_1 N_2 dt \\ dN_2 = \lambda_2 N_2 dt + \frac{\beta_2}{n} \alpha N_1 N_2 dt \end{cases}$$

と表せる. さらに、 $\mu_i := \frac{\beta_i}{n} \alpha$ とすれば,

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\lambda_1 + \mu_1 N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(\lambda_2 + \mu_2 N_1) \end{cases} \quad (26)$$

となる.

とくに、§§ 2~3 では、 N_1 は被食者、 N_2 は捕食者を表し、 $(\lambda_1, \lambda_2, \mu_1, \mu_2) = (+, -, -, +)$ であったから、符号を明らかにするために $\varepsilon_i, \gamma_i > 0$ を用いて

$$\lambda_1 = \varepsilon_1, \quad \lambda_2 = -\varepsilon_2, \quad \mu_1 = -\gamma_1, \quad \mu_2 = \gamma_2$$

とすれば、(26) は再び

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1) \end{cases} \quad (\S 2.A)$$

となる.

2. λ_i, μ_i はそれぞれ,

λ_i : (隔離状態での) 成長率 (coefficients of growth)

μ_i : 接触による増加率 (incremental coefficients of encounter)

を表す. 以下, これらの符号を指定せずに (26) について考察する.
そのため, (§2.A) のような被食者-捕食者モデルになるとは限らない.

3. (26) より,

$$\begin{cases} \mu_2 \frac{dN_1}{dt} - \mu_1 \frac{dN_2}{dt} = \lambda_1 \mu_2 N_1 - \lambda_2 \mu_1 N_2 \\ \lambda_2 \frac{d}{dt} \log N_1 - \lambda_1 \frac{d}{dt} \log N_2 = \lambda_2 \mu_1 N_2 - \lambda_1 \mu_2 N_1 \end{cases}$$

$$\therefore \mu_2 \frac{dN_1}{dt} + \lambda_2 \frac{d}{dt} \log N_1 = \mu_1 \frac{dN_2}{dt} + \lambda_1 \frac{d}{dt} \log N_2$$

積分して,

$$\begin{aligned} \mu_2 N_1 + \lambda_2 \log N_1 &= \text{const.} + \mu_1 N_2 + \lambda_1 \log N_2 \\ \therefore N_1^{\lambda_2} e^{\mu_2 N_1} &= C N_2^{\lambda_1} e^{\mu_1 N_2} \quad (C > 0) \end{aligned} \quad (27)$$

ただし, C は初期値による.

以下, §2 と同様にして, 2 曲線

$$\Gamma_1: x = N_1^{\lambda_2} e^{\mu_2 N_1}, \quad \Gamma_2: x = C N_2^{\lambda_1} e^{\mu_1 N_2} \quad (C > 0)$$

を考えることにより, $N_1 N_2$ -平面上での解曲線を導く.

4. 曲線 $x = C N^{\lambda} e^{\mu N}$ ($C > 0$) は λ, μ の符号によって 4 種類に分けられる (図 8~11).

以下, λ, μ の符号を考慮して, 2 曲線 (Γ_1, Γ_2) の組合せを考える. N_1, N_2 を区別しなければ, 以下の 10 通りがある.

$$\begin{array}{cccc} \text{(I,I)}, & \text{(I,II)}, & \text{(I,III)}, & \text{(I,IV)} \\ & \text{(II,II)}, & \text{(II,III)}, & \text{(II,IV)} \\ & & \text{(III,III)}, & \text{(III,IV)} \\ & & & \text{(IV,IV)} \end{array}$$

5. ところが, 例えば, (I,I) のときの (27) で C を $\frac{1}{C}$ に変えれば, λ_i, μ_i の符号がすべて変わるから (N_1, N_2 を区別しないので), それは (II,II) のときを表す.
同様にすると,

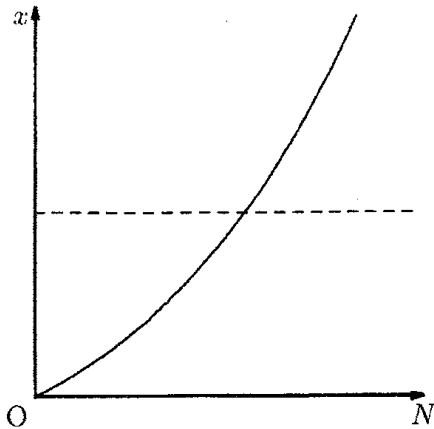
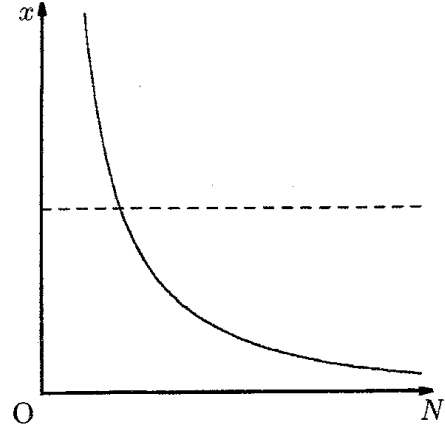
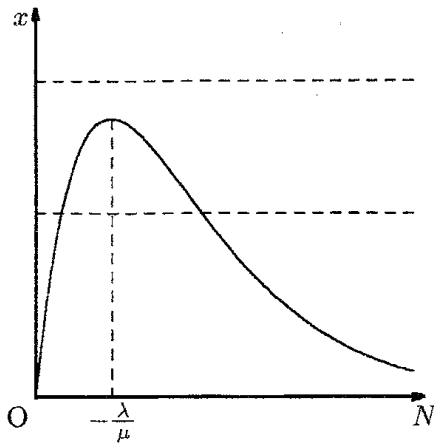
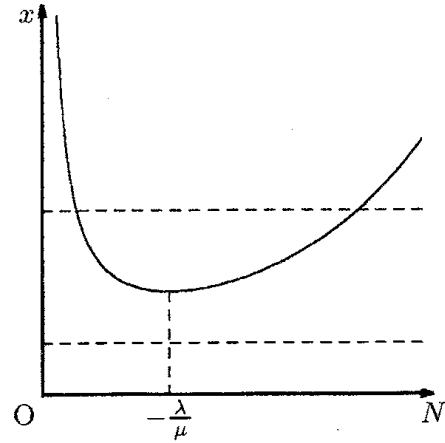
$$\text{(I,I)} \sim \text{(II,II)}, \quad \text{(I,III)} \sim \text{(II,IV)}, \quad \text{(I,IV)} \sim \text{(II,III)}, \quad \text{(III,III)} \sim \text{(IV,IV)}$$

がわかるから, 本質的に異なる性質をもつものは,

$$\text{(I,I)}, \text{(I,II)}, \text{(I,III)}, \text{(I,IV)}, \text{(III,III)}, \text{(III,IV)}$$

の 6 通りである (図 12~16).

(III,IV) は §2 で考えたものに一致するから, 以後, 結果のみを利用する.
なお, 以下では組み合わせの順番は便宜上, (I,I), (II,I), ... とする.

図 8: I. $(\lambda, \mu) = (+, +)$ 図 9: II. $(\lambda, \mu) = (-, -)$ 図 10: III. $(\lambda, \mu) = (+, -)$ 図 11: IV. $(\lambda, \mu) = (-, +)$

図注: $f(N) = N^\lambda e^{\mu N}$ とすると, $f'(N) = (\lambda + \mu N)N^{\lambda-1}e^{\mu N}$ だから, $\lambda\mu < 0$ のとき, $f(N)$ は $N = -\frac{\lambda}{\mu}$ で極値をとる (図 10, 11).

6. とくに, (III, III) では,

- (i) Γ_1 の最大値が Γ_2 の最大値より小さいとき, 図 16-1.
- (ii) Γ_1 の最大値が Γ_2 の最大値より大きいとき, 図 16-2.
- (iii) Γ_1 の最大値と Γ_2 の最大値が等しいとき, 図 16-3.

ここでは (iii) の 2 曲線のなす角を求める. 交点は平衡点 $(N_1^*, N_2^*) := \left(-\frac{\lambda_2}{\mu_2}, -\frac{\lambda_1}{\mu_1}\right)$ であり, (26) より,

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{\mu_2 N_2}{\mu_1 N_1} \cdot \frac{N_1 - N_1^*}{N_2 - N_2^*}.$$

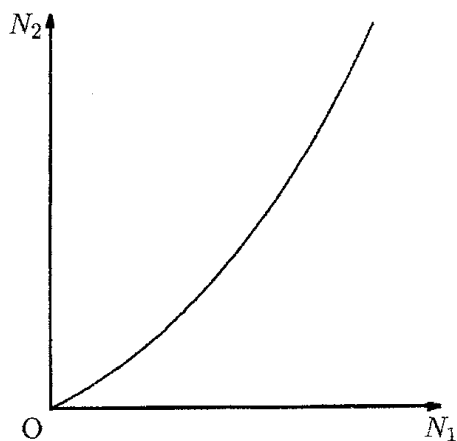


図 12: (I,I)

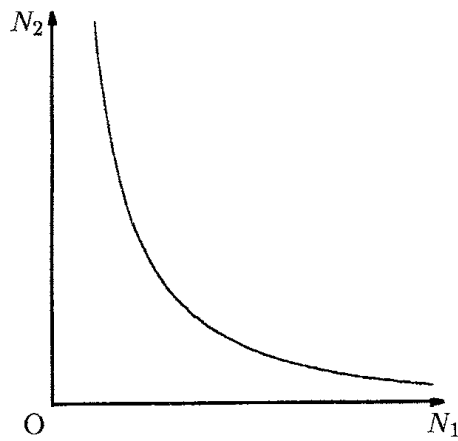


図 13: (II,I)

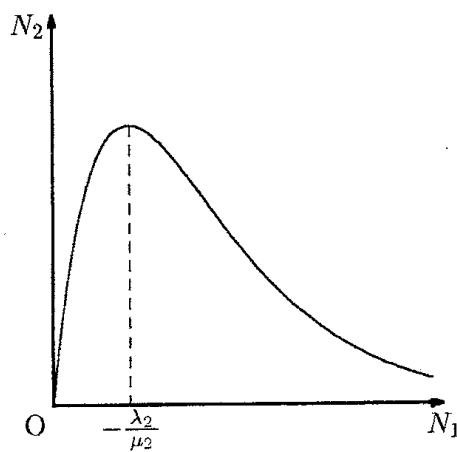


図 14: (III,I)

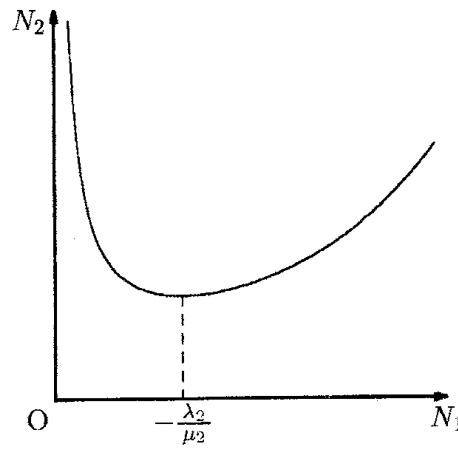


図 15: (IV,I)

以下、 \lim は $(N_1, N_2) \rightarrow (N_1^*, N_2^*)$ を示すものとして、

$$\lim \frac{dN_2}{dN_1} = \frac{\mu_2^2 \lambda_1}{\mu_1^2 \lambda_2} \lim \frac{N_1 - N_1^*}{N_2 - N_2^*} = \frac{\mu_2^2 \lambda_1}{\mu_1^2 \lambda_2} \lim \frac{dN_1}{dN_2}$$

$$\left(\lim \frac{dN_2}{dN_1} \right)^2 = \frac{\mu_2^2 \lambda_1}{\mu_1^2 \lambda_2} \quad \therefore \lim \frac{dN_2}{dN_1} = \pm \frac{\mu_2}{\mu_1} \sqrt{\frac{\lambda_1}{\lambda_2}}$$

よって、2 曲線のなす角 θ は、 \tan の加法定理により、

$$\tan \theta = \frac{2\mu_1\mu_2\sqrt{\lambda_1\lambda_2}}{\mu_1^2\lambda_2 - \mu_2^2\lambda_1}$$

と定まる。

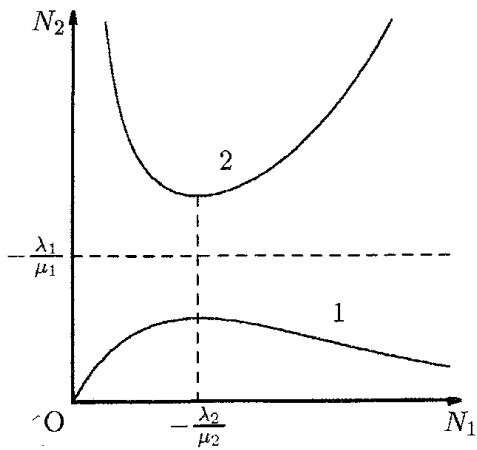


図 16-1: (III,III)

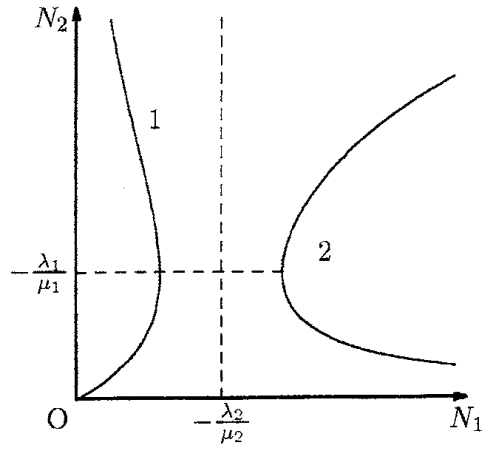


図 16-2: (III,III)

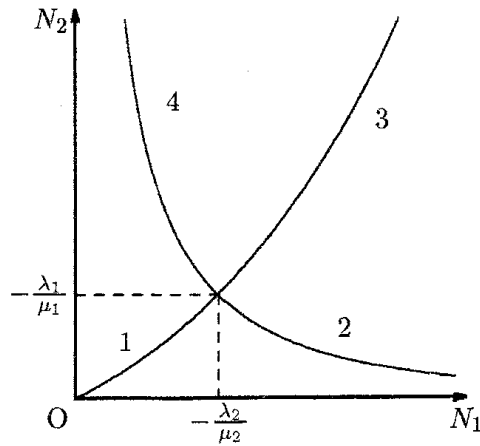


図 16-3: (III,III)

7. (26) より, $\lambda_1, \lambda_2, \mu_1, \mu_2$ の符号を変えることは t を $-t$ に変えることと同値だから, 曲線上を逆方向に進む. また, (26) から曲線の進む方向を考え, まとめると次の表のようになる.

図	ケース	符号	方向
図 12	(I,I)	$(\lambda_1, \mu_1, \lambda_2, \mu_2) = (+, +, +, +)$	左→右
図 13	(II,I)	$(\lambda_1, \mu_1, \lambda_2, \mu_2) = (+, +, -, -)$	左→右
図 14	(III,I)	$(\lambda_1, \mu_1, \lambda_2, \mu_2) = (+, +, +, -)$	左→右
図 15	(IV,I)	$(\lambda_1, \mu_1, \lambda_2, \mu_2) = (+, +, -, +)$	左→右
図 16-1	(III,III)	$(\lambda_1, \mu_1, \lambda_2, \mu_2) = (+, -, +, -)$	1: 左→右, 2: 右→左
図 16-2	(III,III)	$(\lambda_1, \mu_1, \lambda_2, \mu_2) = (+, -, +, -)$	1: 下→上, 2: 上→下
図 16-3	(III,III)	$(\lambda_1, \mu_1, \lambda_2, \mu_2) = (+, -, +, -)$	1,2: 左→右, 3,4: 右→左
図 3	(IV,III)	$(\lambda_1, \mu_1, \lambda_2, \mu_2) = (+, -, -, +)$	反時計回り

(II,II) などは省略したが, 方向が逆になるだけである.

注意. 平衡点の漸近安定性

(26) より, 原点以外の平衡点は,

$$(N_1^*, N_2^*) := \left(-\frac{\lambda_2}{\mu_2}, -\frac{\lambda_1}{\mu_1} \right)$$

であり, これは $\lambda_1\mu_1 < 0$ かつ $\lambda_2\mu_2 < 0$ のとき ((III,III) または (IV,III) のとき) に限り存在する.

絶対値が十分小さい x, y に対し, (26) で $N_1 = N_1^* + x$, $N_2 = N_2^* + y$ として線形化すると,

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{\lambda_2\mu_1}{\mu_2} \\ -\frac{\lambda_1\mu_2}{\mu_1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

となるから, 特性方程式は,

$$\lambda^2 - \lambda_1\lambda_2 = 0.$$

よって, 平衡点 (N_1^*, N_2^*) が漸近安定であるとはいえない. \square

8. 共存平衡解が存在するのは (III,IV) または (III,III) のときだけである.

(III,IV) では, どんな初期値に対しても (N_1^*, N_2^*) の近傍で周期軌道が生じるから, 局所安定である.

(III,III) の枝 1,3, (IV,IV) の枝 2,4 上の点を初期値にとると, (N_1^*, N_2^*) に無限時間で収束する(*)が, (III,III) の枝 2,4, (IV,IV) の枝 1,3 では (N_1^*, N_2^*) から遠ざかってしまうため, 安定ではない(鞍点である). また, (III,III) や (IV,IV) になる確率は極めて低い.

((*) の証明) 6. の考察より,

$$\lim \frac{N_1 - N_1^*}{N_2 - N_2^*} = \pm \frac{\mu_1}{\mu_2} \sqrt{\frac{\lambda_2}{\lambda_1}}$$

が得られるから,

$$N_1 - N_1^* \sim N_2 - N_2^* \quad ((N_1, N_2) \rightarrow (N_1^*, N_2^*)).$$

(26) より,

$$\begin{aligned} dt &= \frac{dN_1}{\mu_1 N_1 (N_2^* - N_2)} \\ &\sim \frac{dN_1}{\mu_1 N_1 (N_1^* - N_1)} \\ &= \frac{1}{\mu_1 N_1^*} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_1^* - N_1} \right) dN_1 \end{aligned}$$

$$\therefore t \sim \frac{1}{\mu_1 N_1^*} \log \frac{N_1}{N_1^* - N_1} \rightarrow \infty \quad (N_1 \rightarrow N_1^*).$$

\square

係数 $\lambda_1, \lambda_2, \mu_1, \mu_2$ のいずれかが 0 となるときについてはこれまで考えてこなかった。これが起こるのは極めて低い確率であるが、2 ケース間の遷移を見られるので興味深い。例えば、 $(\lambda_1, \mu_1, \lambda_2, \mu_2) = (0, -, -, +)$ は (IV, III) と (IV, II) の間の遷移段階であり、この場合を次の節で考える。

このような低確率の現象を除き、これまでの結果をまとめると次のようになる。

「永続的に安定な共存解を持つのは (III, IV) のときのみである。」

残りの場合は「両種ともに絶滅する」「一方の種が絶滅して他方の種が限りなく増える」「両種ともに限りなく増える」のいずれかとなる。また、「種が限りなく増える」ということは実際に起こり得ないから、これは理論上のものである。

9. これまでは N_1 と N_2 の関係のみを扱ってきたが、ここでは時刻 t についても扱う。収束や発散に要する時間が有限か無限かを調べる。

(i) 両種ともに限りなく増える場合

これは $\mu_1, \mu_2 > 0$ のときに限り、十分大きい N_1, N_2 に対し、(26) は、

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \mu_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = \mu_2 N_1 N_2 \end{cases}$$

としてよい。簡単のため、 $\mu_1 = \mu_2 = 1$ とすれば、

$$N_1 = \frac{A}{1 - Be^{At}}, \quad N_2 = \frac{A}{(Be^{At})^{-1} - 1} \quad (A > 0, 0 < B < 1)$$

となり、有限時間で発散する。

また、傾きの極限は、

$$\lim_{N_1, N_2 \rightarrow \infty} \frac{dN_1}{dN_2} = \lim_{N_1, N_2 \rightarrow \infty} \frac{\frac{\lambda_1}{N_2} + \mu_1}{\frac{\lambda_2}{N_1} + \mu_2} = \frac{\mu_1}{\mu_2}$$

である。

(ii) 両種ともに絶滅する場合

これは $\lambda_1, \lambda_2 < 0$ のときに限り、十分小さい N_1, N_2 に対し、(26) は、

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \lambda_1 N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = \lambda_2 N_2 \end{cases}$$

としてよいから、

$$N_1 = C_1 e^{\lambda_1 t}, \quad N_2 = C_2 e^{\lambda_2 t} \quad (C_i > 0)$$

となり、有限時間では原点に到達しない。

(iii) 一方の種が絶滅して他方の種が限りなく増える場合

例えば $N_1 \rightarrow \infty, N_2 \rightarrow 0$ のとき, 十分大きい N_1 と十分小さい N_2 に対し, (26) は,

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \lambda_1 N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = \mu_2 N_1 N_2 \end{cases} \quad (\lambda_1 > 0, \mu_2 < 0)$$

としてよいから,

$$N_1 = C_1 e^{\lambda_1 t}, \quad N_2 = C_2 \exp\left(\frac{C_1 \mu_2}{\lambda_1} e^{\lambda_1 t}\right) \quad (C_i > 0)$$

となり, 有限時間では $(\infty, 0)$ に到達しない.

§ 5. 被食者にとって最適となるような両種の捕獲率の極限

1. § 2.9 では, 次のことが示された.

「両種のそれぞれの個体数に比例して両種を捕獲すれば,
被食者の個体数の平均は増加し, 捕食者の個体数の平均は減少する」
また, これは $\varepsilon_1 > 0$ である限り成り立つ.

以下, 被食者-捕食者モデルのこの性質についてさらに細かく調べる.

2. 以後, 「人間が2種類の魚を捕獲するようなモデル」と思うことにする.

$\alpha\lambda$: 捕獲された N_1 の数の個体数に対する比

$\beta\lambda$: 捕獲された N_2 の数の個体数に対する比

と仮定する. つまり, 単位時間あたりに釣られる数を n_1, n_2 とすると,

$$\alpha\lambda = \frac{n_1(t)}{N_1(t)}, \quad \beta\lambda = \frac{n_2(t)}{N_2(t)}$$

であり, 比 θ を,

$$(n_2 : N_2) : (n_1 : N_1) = \frac{\beta}{\alpha} =: \theta$$

で定義する. 表現を変えると,

$$n_1 : n_2 = \alpha N_1 : \beta N_2$$

ともかける(くじ引きのように同等に確からしいわけではないので, $n_1 : n_2 = N_1 : N_2$ というわけではない. α, β は「えさに対するかかりやすさ」など, 魚の特性によって決まる).

これらは,

θ : N_1, N_2 の釣られやすさの比

λ : 漁獲が行われる度合い

と考えてよい.

3. 次に、方程式を考える。ここで再び、

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1) \end{cases} \quad (\S 2.A)$$

を準備する。

微小時間 dt において、

$$\alpha\lambda N_1 dt, \quad \beta\lambda N_2 dt$$

の個体がそれぞれ漁獲により減少するから、(§2.A)を修正して、

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \alpha\lambda - \gamma_1 N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\varepsilon_2 - \beta\lambda + \gamma_2 N_1) \end{cases} \quad (28)$$

となる。

$$\varepsilon'_1 := \varepsilon_1 - \alpha\lambda, \quad \varepsilon'_2 := \varepsilon_2 + \beta\lambda$$

とすれば、

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon'_1 - \gamma_1 N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\varepsilon'_2 + \gamma_2 N_1) \end{cases}$$

である。

以下、 $\varepsilon'_1, \varepsilon'_2$ を λ の関数として扱い、(28)の解の λ による変化を調べる。つまり、漁獲の頻度を上げたら生態系はどうなるかを考える。 λ を増加させると ε'_1 は線形的に減少し、(28)は(IV,III)から(IV,II)へと遷移する。その間の過程を調べたい。

$\lambda < \frac{\varepsilon_1}{\alpha}$ ($\varepsilon'_1 > 0$) のとき、(28)は(IV,III)の形だから、§2.5より、ある周期 T で周期軌道を反時計回りに進む。

単位時間あたりに除去される N_1 の個体数の平均は、

$$P = \frac{1}{T} \int_0^T \alpha\lambda N_1 dt$$

で与えられ、§2.8より、個体数の時間平均は、

$$\frac{1}{T} \int_0^T N_1 dt = \frac{\varepsilon'_2}{\gamma_2}$$

であったから、

$$P = \frac{\alpha\lambda\varepsilon'_2}{\gamma_2} = \frac{\alpha\lambda(\varepsilon_2 + \beta\lambda)}{\gamma_2}.$$

また、この場合の(周期軌道を保つための) λ の上限は $\frac{\varepsilon_1}{\alpha}$ だから、 P の上限は、

$$P_m = \frac{\varepsilon_1(\varepsilon_2 + \theta\varepsilon_1)}{\gamma_2}.$$

共存状態を保つためには、単位時間あたりの N_1 の漁獲量の平均がこの P_m を超えてはならない。

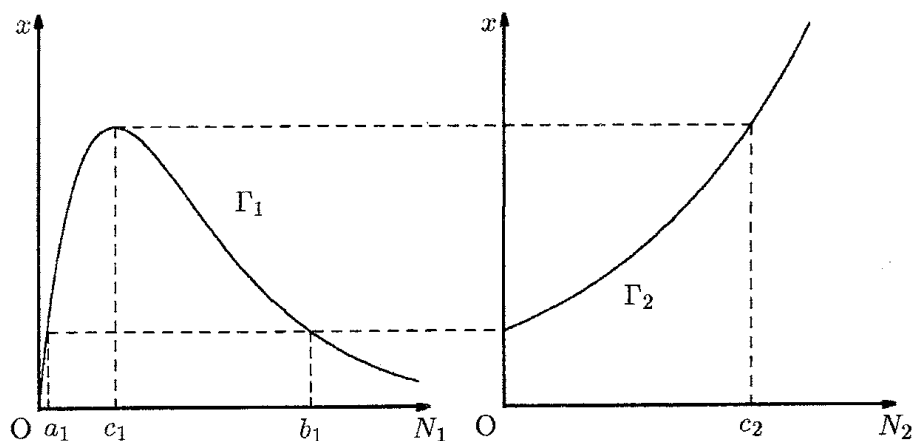


図 17: $\varepsilon'_1 = 0$

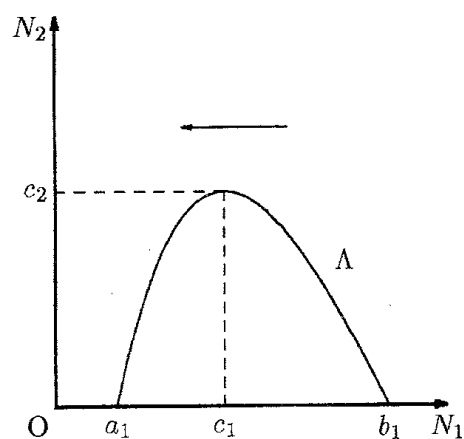


図 18: $\varepsilon'_1 = 0$

図注: $c_1 = \frac{\varepsilon'_2}{\gamma_2}$.

4. $\lambda > \frac{\varepsilon_1}{\alpha}$ ($\varepsilon'_1 < 0$) のとき, (28) は (IV, II) の形だから, § 4.5 より, 図 14 で右から左へ進み, 両種ともに絶滅へ向かう.

$\lambda = \frac{\varepsilon_1}{\alpha}$ ($\varepsilon'_1 = 0$) のとき, (28) は,

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -\gamma_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\varepsilon'_2 + \gamma_2 N_1) \end{cases} \quad (29)$$

ただし, $\varepsilon'_2 = \varepsilon_2 + \theta\varepsilon_1$

§ 4.2 と同様にして積分すると,

$$N_1^{\varepsilon'_2} e^{-\gamma_2 N_1} = C e^{\gamma_1 N_2} \quad (C > 0). \quad (30)$$

2 曲線

$$\Gamma_1: x = N_1 \varepsilon_2' e^{-\gamma_2 N_1}, \quad \Gamma_2: x = C e^{\gamma_1 N_2} \quad (C > 0)$$

を考慮することにより, $N_1 N_2$ -平面上での解曲線 Λ が得られる (図 17, 18). 図 18 では, $(c_1, 0)$ を左に見ながら収束していく.

次に, $N_1 = p_0$ を出発したとして, $N_1 = a_1$ までにかかる時間を求める.
(29) より, $N_1 = p_0$ から $N_1 = p$ までにかかる時間は,

$$t = - \int_{p_0}^p \frac{dN_1}{\gamma_1 N_1 N_2}$$

で与えられる. 計算は省略するが, (30) を用いると,

$$\gamma_1 N_2 = \varepsilon_2' \left(\log \frac{N_1}{a_1} - \frac{N_1 - a_1}{c_1} \right)$$

となり,

$$\gamma_1 N_2 \sim N_1 - a_1 \rightarrow 0 \quad (N_1 \rightarrow a_1 + 0).$$

§ 4.8 の (*) の証明と同様にして,

$$- \int_{p_0}^{a_1} \frac{dN_1}{\gamma_1 N_1 N_2} = \infty.$$

よって, 図 18 の Λ 上の任意の点から出発すると, a_1 に限りなく近づくが到達はしない.

注意.

$$N_2 \sim N_1 - a_1 \quad ((N_1, N_2) \rightarrow (a_1 + 0, +0)).$$

となることは, Λ の $(a_1, 0)$ における傾きが有限であることと曲線の微分 (傾き) の定義からも導かれる. \square

また, いかなる初期値に対しても, $t \rightarrow \infty$ のとき,

$$\begin{cases} N_1 \rightarrow \exists a_1 (< c_1) \\ N_2 \text{ は絶滅する} \end{cases}$$

注意. N_1 軸上の任意の点は平衡点である. \square

点 P を始点とする曲線を ε_1' の符号により分けてかくと, 図 19 のようになる. それぞれの式は以下の通りである.

$$\begin{aligned} \text{I: } & N_1 \varepsilon_2'^{(1)} e^{-\gamma_2 N_1} = C_1 N_2^{-\varepsilon_1'} e^{\gamma_1 N_2} \\ \text{II: } & N_1 \varepsilon_2'^{(2)} e^{-\gamma_2 N_1} = C_2 e^{\gamma_1 N_2} \\ \text{III: } & N_1 \varepsilon_2'^{(3)} e^{-\gamma_2 N_1} = C_3 N_2^{-\varepsilon_1'} e^{\gamma_1 N_2} \end{aligned}$$

ただし, $0 < \varepsilon_2'^{(1)} < \varepsilon_2'^{(2)} < \varepsilon_2'^{(3)}$, $C_i > 0$.

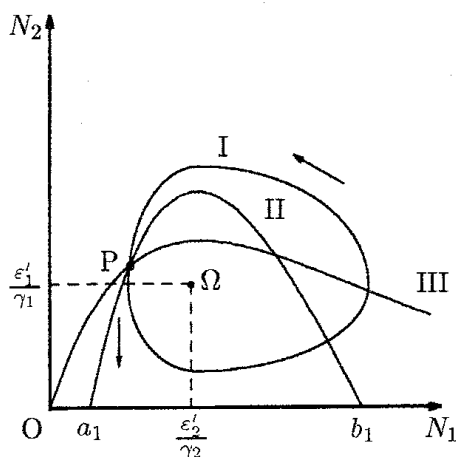


図 19: 遷移過程

$$\text{I: } \varepsilon'_1 > 0, \quad \lambda < \frac{\varepsilon_1}{\alpha} \quad (\text{IV, III})$$

$$\text{II: } \varepsilon'_1 = 0, \quad \lambda = \frac{\varepsilon_1}{\alpha}$$

$$\text{III: } \varepsilon'_1 < 0, \quad \lambda > \frac{\varepsilon_1}{\alpha} \quad (\text{IV, II})$$

Ω : 周期軌道 I の時間平均

P: 始点

N_1 の個体数の平均値について,

$$\frac{\varepsilon'_2(1)}{\gamma_2} \rightarrow \frac{\varepsilon'_2(2)}{\gamma_2} \quad \left(\lambda \rightarrow \frac{\varepsilon_1}{\alpha} - 0 \right)$$

であるが、この極限值に達することはなく、 $\lambda \geq \frac{\varepsilon_1}{\alpha}$ においては個体数は減少する。

とくに、 $\lambda > \frac{\varepsilon_1}{\alpha}$ では両種ともに絶滅に向かう。(ここでは (IV, III) と (IV, II) の間の遷移段階についてのみ考えたが、その他の場合も同様に考えればよい。)

考察.

λ を大きくしすぎると (捕獲しすぎると)、生態系が壊れる。

しかし、使い方によっては、 λ (捕獲) によって生態系を制御できる。例えば、とても大きな半径の周期軌道を描く 2 種類の魚がいたとする (両種がほぼ絶滅したのに数年後に大量発生するパターン)。このままでは魚の供給は安定しないし、生態系として望ましいとはいえない。これは λ がつねに一定であると決めているから単純にこうになってしまうわけで、解決法としては λ を時間によって変化させればよいのである。いま、 $\lambda = \lambda_0 < \frac{\varepsilon_1}{\alpha}$ であったとする。グラフ上で $\Omega_{\lambda=\lambda_0}$ の右上にくる (両種が大量発生する) のを待ち、 $\Omega_{\lambda=\lambda_0}$ の右上にきたら $\lambda = \lambda_1 > \frac{\varepsilon_1}{\alpha}$ とすることにより左下に動かす。 $\Omega_{\lambda=\lambda_0}$ の付近に来たところで $\lambda = \lambda_0$ に戻す。これにより周期軌道の半径は小さくなり、もとの漁獲率 λ_0 で魚の安定供給が実現できる。