数理解析研究所講究録
第 1704 巻 2010 年 203-209

捕食者の休眠を伴う prey-predator 系について

桑村雅隆 (神戸大学人間発達環境学研究科)
kuwamura@main.h.kobe-u.ac.jp

1 はじめに

古典的なロトカ・ボルテラの被食者一捕食者モデルは、次の式で与えられる。

$$\begin{cases} \dfrac{dp}{dt} &= r(1-\dfrac{p}{K})p - f(p)z \\ \dfrac{dz}{dt} &= k_1 f(p)z - d_1 z \end{cases} \tag{1}$$

ここで、p と z はそれぞれ被食者と捕食者の個体数密度を表し、被食者の個体数はロジスティック則に従って増加するものと仮定する。$f(p)$ は Holling II 型の機能的反応を表す次のような形の関数である：

$$f(p) = \frac{bp}{c+p} \tag{2}$$

ただし、b は捕食者による被食者の最大採餌効率であり、c は half saturation constant である。また、r は被食者の増加率、K は環境収容力を表し、k_1 と d_1 はそれぞれ捕食者の増加率と死亡率を表す。

(1) によると、環境収容力 K を大きくすれば、被食者一捕食者系の個体群ダイナミクスは不安定化する [1]。これに対し、[2] では「捕食者の休眠」が被食者一捕食者系の個体群ダイナミクスを安定化させる要因の 1 つであることを、(1) を拡張した次のモデルを用いて説明した。

$$\begin{cases} \dfrac{dp}{dt} &= r(1-\dfrac{p}{K})p - f(p)z \\ \dfrac{dz}{dt} &= k_1\mu(p)f(p)z + \alpha w - d_1 z \\ \dfrac{dw}{dt} &= k_2(1-\mu(p))f(p)z - \alpha w - d_2 w \end{cases} \tag{3}$$

ここで、w は休眠中の捕食者の個体数密度である。$\mu(p)$ は、捕食者が被食者の個体数密度に応じて休眠状態に入ることを表すスイッチング関数であり、次の形のものを仮定する。

$$\mu(p) = \frac{1}{2}\left\{1 + \tanh\left(\frac{p-\eta}{\sigma}\right)\right\} \tag{4}$$

ただし、η と σ はそれぞれスイッチングのレベルと鋭さを表すパラメータである。また、α は捕食者の平均休眠時間の逆数（孵化率）を表し、k_2 と d_2 はそれぞれ休眠中の捕食者の増加率と死亡率を表す。

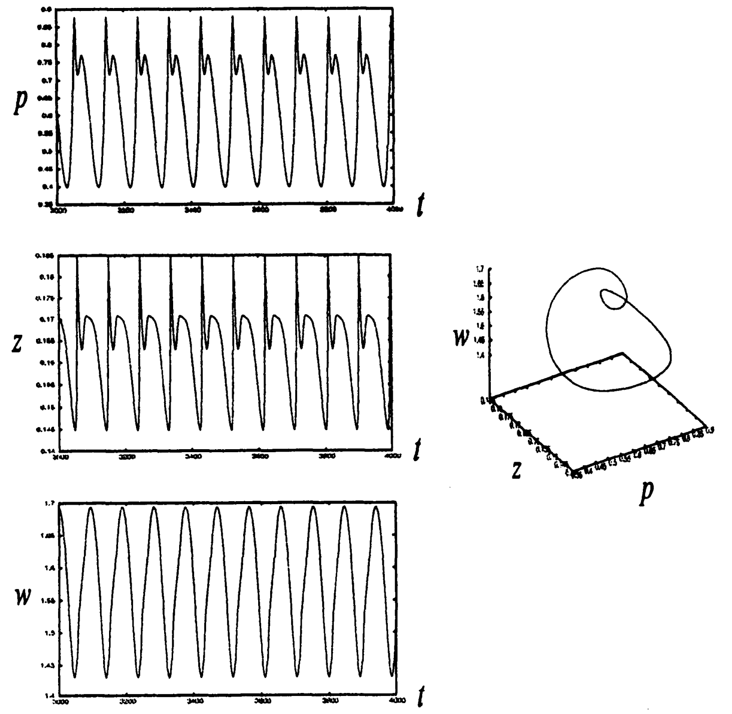
本報告では、[3] にもとづいて、ある条件の下で (3) が mixed-mode 振動とカオス解をもつことを説明する。詳しくは [3] を参照せよ。また、数学的な証明については [4] を参照せよ。

2 数値計算結果

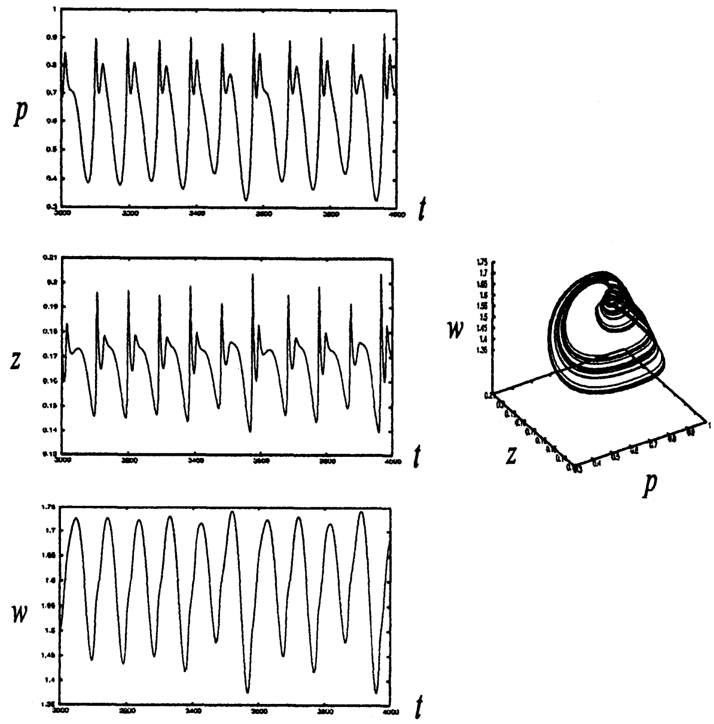
[5, 6, 7, 8] を参考にして、既知の実験結果に矛盾することのないように、次のようなパラメータの値を選ぶ。

$$r = 0.5,\ c = 2.0,\ b = 7.0,\ \sigma = 0.1,\ \eta = 1.0,\ k_1 = 0.6,\ k_2 = 0.12,$$
$$d_1 = 0.2,\ d_2 = 0.0001,\ \alpha = 0.02 \tag{5}$$

このとき、$K = 5.0$ に対して (3) のアトラクタを数値計算によって求めると、下図のような mixed-mode 振動を得る。



同様に、 $K = 6.0$ に対して (3) のアトラクタを数値計算によって求めると、次の図のようなカオスを得る。



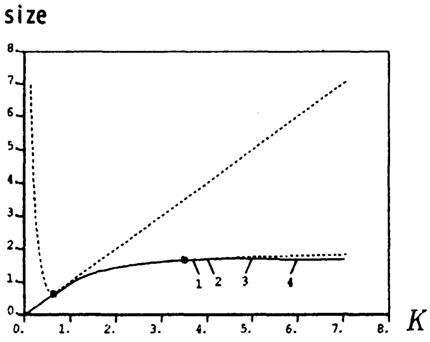
上の２つの数値計算結果をよく見ると、dw/dt の値は dp/dt、dz/dt に比べて小さいことがわかる。このことに注意して、(3) に対する fast-slow system を導入し、mixed-mode 振動とカオス解が現れる理由を説明しよう。

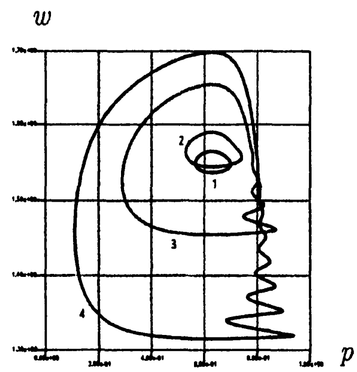
3 fast-slow system

ε を小さい正のパラメータとし、(3) に対する fast-slow system

$$\left\{\begin{array}{rcl} \dfrac{dp}{dt} & = & r(1-\dfrac{p}{K})p - f(p)z \\ \dfrac{dz}{dt} & = & k_1\mu(p)f(p)z + \alpha w - d_1 z \\ \dfrac{dw}{dt} & = & \varepsilon(k_2(1-\mu(p))f(p)z - \alpha w - d_2 w) \end{array}\right. \tag{6}$$

を考える。$\varepsilon = 0.2$ として、(6) の K に関する分岐図を AUTO を用いて計算すると次の結果を得る。ただし、パラメータの値は (5) で与えられているものを用いた。





上の左側の図は、K の値を大きくすると共存平衡点が不安定化し、安定な周期解が Hopf 分岐する（分岐点は■）ことを示している。また、右側の図は、共存平衡点から Hopf 分岐した周期解が mixed-mode 振動を起こすようになることを示している。

このような mixed-mode 振動解を理解するために、(6) の critical manifold とその上のダイナミクスを考える。(6) において $\varepsilon = 0$ とおくと、

$$\begin{cases} \dfrac{dp}{dt} &= r(1-\dfrac{p}{K})p - f(p)z \\ \dfrac{dz}{dt} &= k_1\mu(p)f(p)z + \alpha w - d_1 z \\ \dfrac{dw}{dt} &= 0 \end{cases} \tag{7}$$

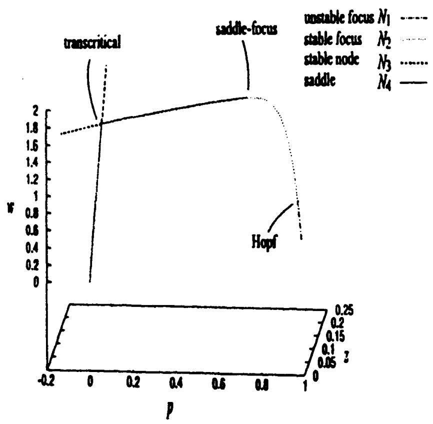
を得る。(7) の平衡点の全体

$$M = \{\, (p,z,w) \in \mathbf{R}^3 \,|\, r(1-\frac{p}{K})p - f(p)z = 0,\ k_1\mu(p)f(p)z + \alpha w - d_1 z = 0 \,\} \tag{8}$$

を (6) の critical manifold という。M 上の w 成分のダイナミクスは、

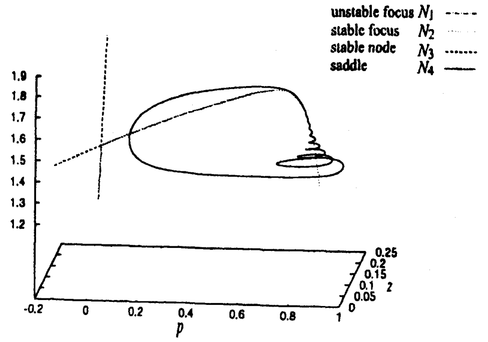
$$\frac{dw}{dt} = \varepsilon(k_2(1-\mu(p))f(p)z - \alpha w - d_2 w)\Big|_{(p,z,w)\in M} \tag{9}$$

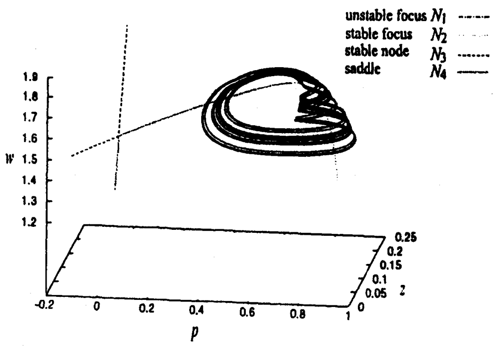
で与えられる。



上図は、$K = 6.0$ のときの (6) の critical manifold M を $p \geq 0, z \geq 0, w \geq 0$ の範囲で数値的に求めたものである。M は直線 $M_1 = \{p = 0,\ \alpha w - d_1 z = 0\}$ と放物線状の曲線 M_2 からなる。(7) において w を分岐パラメータと見るとき、M_2 上の１番の枝上の点は不安定フォーカスであり、２番の枝上の点は安定なフォーカスである。したがって、１番の枝と２番の枝の境界点は、Hopf 分岐点である。また、M_2 上の３番の枝上の点は安定なノードであり、４番の枝上の点はサドルである。M_2 上の２番の枝と４番の枝の境界は、M の退化点であり、サドルノード分岐点である。同様に、M_1 上の３番の枝上の点は安定なノードであり、４番の枝上の点はサドルである。さらに、M_1 と M_2 の交点は transcritical 分岐点である。

今、M_2 上の２番の枝の付近から出発する (6) の解を考えよう。２番の枝が安定なフォーカスであることと、(9) の右辺の値がその２番の枝上で正であることから、解は M_2 上の２番の枝のまわりを回転しながら上昇していく (slow dynamics)。解が退化点に近づくと、解はジャンプして M_1 上の３番の枝に近づく (fast dynamics)。３番の枝が安定なフォーカスであることと、(9) の右辺の値がその３番の枝上で負であることから、解は M_1 上の３番の枝に沿って下降していく (slow dynamics)。解が M_1 と M_2 の交点に近づくと、解は再びジャンプして M_2 上の２番の枝に近づく (fast dynamics)。以上により、解は下の左側の図のような軌道を描くことがわかる。これが mixed-mode 振動解である。

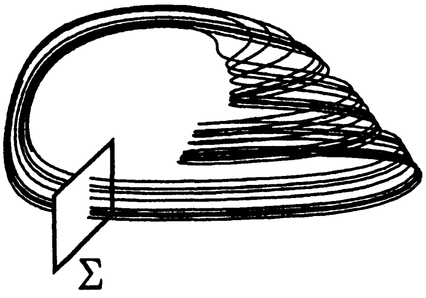




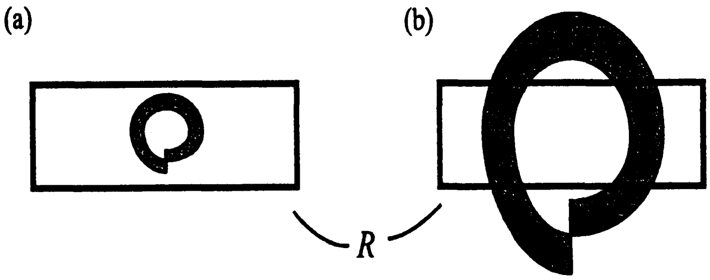
上の左側の図は、$K = 6.0$、$\varepsilon = 0.2$ のときの (6) のアトラクタである。ただし、他のパラメータの値は (5) で与えられているものを用いた。

次に、$K = 6.0$ として、ε の値を 0.2 から少しずつ大きくしていくと、mixed-mode 振動解はカスケード分岐を通してカオスに至ることがわかる。上の右側の図は $\varepsilon = 1.0$ のときの (6) のアトラクタである。

このようなカオスが生じる理由は次のように説明される。下図のように、アトラクタに対する Poincaré 断面 Σ を考える。



Σ 上の開部分集合 U を取り、Poincaré 写像 $\Pi : U \to \Sigma$ を考える。U 内の長方形領域 R を Π で写したときの像 $\Pi(R)$ と長方形領域 R の位置関係を調べよう。



先ほど述べたことから、長方形領域 R は、M_2 上の２番の枝の付近でリング状に折り畳まれることがわかるであろう。ε が小さいときは、(9) で与えられる w のダイナミクスは遅くなり、(6) の解は M_2 上の２番の枝の付近で長い時間に渡って滞在する。その結果、長方形領域 R は十分に小さく折り畳まれ、$\Pi(R) \subset R$ が成り立つ（上の左側の図）。一方、ε が小さくないときは、(6) の解は M_2 上の２番の枝の付近で長く滞在することができない。それゆえ、長方形領域 R が小さく折り畳まれることはない。すなわち、$\Pi(R) \subset R$ が成り立たず、horseshoe が形成される（上の右側の図）。このことは、カスケード分岐によってカオスが発生することを意味する。

以上述べてきた mixed-mode 振動とカオス解を生み出す仕組みは fast-slow system (6) に関するものであるが、元々の被食者ー捕食者系 (3) に現れる mixed-mode 振動とカオス解も同様の仕組みで生み出されていると思われる。

4　おわりに

本報告では、捕食者の休眠を伴う prey-predator 系 (3) の解のダイナミクスを理解するために、fast-slow system (6) を導入し、幾何学的特異摂動論 [9, 10, 11] にもとづいて (6) のダイナミクスを調べた。このようなアプローチは、Hastings-Powell モデル [12] とよばれる food-prey-predator 型の３変数常微分方程式に現れるカオスの解析にも見られる [13, 14]。興味のある方は、これらの文献を参照されるとよいだろう。

参考文献

[1] Rosenzweig, M.L., MacArthur, R.H., Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. Am. Nat. **47** (1963), 209-223.

[2] Kuwamura, M., Nakazawa, T., Ogawa, T., A minimum model of prey-predator system with dormancy of predator and the paradox of enrichment, J. Math. Biol. **58** (2009), 459-479

[3] Kuwamura, M., Chiba, H., Mixed-mode oscillations and chaos in a prey-predator system with dormancy of predators, Chaos **19** (2009), 043121

[4] Chiba, H., Fast-slow systems with Bogdanov-Takens type fold points, submitted to J. Diff. Eqns.

[5] Scheffer, M., de Boer, R.J., Implications of spatial heterogenety for the paradox of enrichment, Ecology **76** (1995), 2270-2277.

[6] Vos, M., Kooi, B.W., DeAngelis, D.L., Mooij, W.M., Inducible defences and the paradox of enrichment, Oikos **105** (2004), 471-480.

[7] Genkai-Kato, M., Yamamura, N., Unpalatable prey resolves the paradox of enrichment. Proc. R. Soc. Lond. B. **266** (1999), 1215-1219.

[8] Genkai-Kato, M., Yamamura, N., Profitability of prey determines the response of population abundances to enrichment. Proc. R. Soc. Lond. B. **267** (2000), 2397-2401.

[9] Hoppensteadt, F.C., Izhikevich, E.M., Weakly connected neural networks, Springer-Verlag, New York (1997)

[10] Jones, C.K.R.T, Geometric singular perturbation theory, Dynamical systems (Montecatini Terme, 1994), pp.44-118, Lecture Note in Math. **1609**, Springer-Verlag, Berlin (1995)

[11] Mischenko, E., Rozov, N., Differential equations with small parameters and relaxation oscillations, Plenum Press New York (1980)

[12] Hastings, A., Powell, T., Chaos in a three-species food chain, Ecology **72** (1991), 896-903.

[13] Kuznetsov, Y.A., Rinaldi, S., Remarks on food chain dynamics, Math. Biosci. **133** (1996) 1-33.

[14] Deng, B., Food chain chaos with canard exposition, Chaos **14** (2004) 1083-1092