

個体群の世代の重りの程度と安定性
との関係について

佐賀医大 数学 山村則男

1. 序論

個体数の変動を記述する数学モデルのうち、最も簡単なものは、常微分方程式と差分方程式である。前者は、世代が重りあっている個体群について用いられ (Volterra, 1931; Lotka, 1925)、後者は世代が完全に分離している場合に用いられた (Nicholson & Kailey, 1935)。これらの単純なモデルは、その後、盛んに用いられ、多くの成果を上げてゐる。

しかし、世代が重りあっている個体群をより正確に記述するには、年齢構造を取り入れた定式化が必要である (Leslie, 1945; Lotka, 1925)。このとき、産出率および死亡率は各年齢ごとに与えられることになる。これらのパラメータに密度依存性がなければ、年齢構造は定常分布に収束し、総個体数が常微分方程式で記述できる。もし、密度依存性があれば、一般には、年齢分布は一定にならず、常微分方程式によ

る記述は、近似的にしか成立しないであろう。また、ニホリの年令構造の複雑性をさけるため、実際に世代が重なり合っても、世代を分離してあるモデルで代用することもよくある。

そこで、我々は、年令構造を最小限に含む簡単なモデルによつて、個体数の変動を表す式を提唱したい。この式は、考慮してある種が簡単な生活史を持つと仮定して求めらるもので、世代の重りの程度を表すパラメータを含んでいる。このパラメータの値の両極端において、その式が、常微分方程式および差分方程式になるように構成できる。ニホリは、時間おくれのパラメータを含んだ差分微分方程式となるが、この変動の安定性と世代の重りの程度が、いかに関係しているかを調べよう。

まずI種の場合について考察し、次に簡単な関係にあるII種の場合について考察する。

2. モデルの構成. (I種の場合)

我々は、次のような簡単な生活史を持つ生物種を考へる。親によつて産出される各個体は、一定の成育期間 T ののちに成熟して子を産子できるようにする。成熟した親は、一定の死亡率を持ち、生存している間は、一定の割合で4子を産みつづける。産出の時点で成熟個体内の密度依存性があり、

成育期間中は、密度依存的な死亡が行われるとされる。このとき成育期間における密度依存的な死亡は、同令個体内の競争によるものと仮定する。

大人の個体数を $N(t)$ とすると、個体数の変動は、

$$\frac{dN(t)}{dt} = f(t) - g(t) \quad (1)$$

で表される。ただし、 $f(t)$ は小佐が大人に成る割合で、

$g(t)$ は大人の死亡率である。

先の死亡率一定の仮定により、 $g(t) = d \cdot N(t)$ と表される。成育個体における死亡率一定性は、広く野外の個体群について近似的に成立すると思われ、例えば、Pearl (1928) の分類の II, III 型がこれである。死亡率一定の場合の令掃成は、 $N(s) = N_0 e^{-ds}$ となり、 $\ln N(s)$ と s の関係が直線となる。死亡率 d の逆数が大人の平均寿命であり、平均産子期間である。これを $\tau (= 1/d)$ と書く。

$f(t)$ は、 $t - T_0$ における大人が産んだ子供の数の関数である。この小佐の数は、 $X(t - T_0) = F_R(N(t - T_0))$ とこのときの大人の数の関数である。ここで、成長のときの死亡を考慮した小佐の個体数は、 $f(t) = F_D(X(t - T_0)) = F_D(F_R(N(t - T_0)))$ である。これを、

$$f(t) = \frac{1}{2} \bar{F}(N(t-T_0)) \quad (2)$$

と書く。 = の よう、

$$2 \cdot \frac{dN(t)}{dt} = \bar{F}(N(t-T_0)) - N(t) \quad (3)$$

と書くことができる。 = のは、遅れのパラメータ T_0 を含んだ差分微分方程式である。

遅れのパラメータを含む微分方程式は、これまで個体群の变化を表すために取り入れられ、安定性に関する議論もなされている。(May et al., 1974) しかし、 = のは、成育期間が増殖率に遅れの効果を持つとするとよくなる議論として理由をつけて、遅れのパラメータを入れている。式(3)は、単純であるが、はっきりした生理環境を持つ種の分析から導かれたものである。しかし、式(3)は、通常の微分方程式および差分方程式もとの制限に基づいて言われているのである。

我々のモデルでは、世代の重りは、大人が長生きして、その間に子と産みつけるとから生じる。一年に複数の世代を過ごす昆虫では、春に最初の世代において、早命がとらわいて、このような理由のために、 n 世代、 $n+1$ 世代が出てくるにしろ、 n 世代が重くなる場合がある。この重りの程度は、大人の平均寿命に対する4倍の成育期間の比に由

体するはずであるから、我々は、世代の重りの程度を表すパラメータ g とし、

$$g = \frac{T}{T_0} \quad (4)$$

と定義する。

$g=0$ に対応して、(3)式で $T=0$ とおけば、

$$N(t) = F(N(t-T_0)) \quad (5)$$

となり、これは、世代が分離している場合の差分方程式となる。 (3)式と(5)式の解の類似性についての、少々数学的議論が、Heiden (1979) によってもなされている。

$g=\infty$ に対応して、(3)式で $T=0$ とおけば、

$$\frac{dN(t)}{dt} = \frac{1}{T} F(N(t)) - \frac{1}{T} N(t) \quad (6)$$

となり、常微分方程式となる。

上記の意味で、(3)式は、 g をパラメータとして、世代が分離しているものから、完全に重なっているものまでを含む一般的な方程式であると言える。

(5)式における関数 $F(N)$ は世代間の個体数の関係を示す式であり、Reproduction Curve として知られている。我々は、雇印時、および、成長期の競争によつて、 N が増加すると

ととも、増進率が減少するモデルを考えてみる。その形が、図1のI, IIのようになるとする。I, IIの形は、Nicholson (1954) によつて指通される。"contest型" と "scramble型" の競争に知られてゐると考へられる。

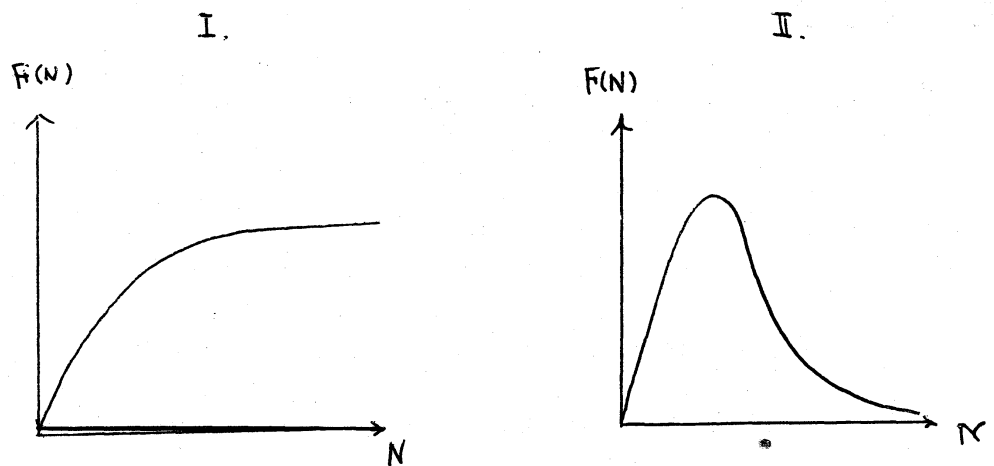


図1. Reproduction Curve の2つ型。IはContest型, IIはScramble型。

Iの場合、(5)式の解は平衡点に一律に近づいてゆくが、強い競争（甚だおこりの）が働くとIIの場合では、周期変動、非周期変動を含む複雑な変化が起る。と知られてゐる (May & Oster, 1976; May, 1975)。

3. 平衡点とその局所安定性

(5)式の平衡解を N^* とすると、

$$F(N^*) - N^* = 0 \quad (17)$$

となるが、(17)式を満す N^* は、もちろん、(5)式、(6)式の両方の平衡解でもある。この解は、図1において、I, II の各グラフと原点を通る 45° の直線の交点の N 座標である。A、この交点は一つしかない...と仮定する。

この平衡解の安定性は次のようにして決定できる。

$$x = N - N^* \quad (18)$$

と置き、(5)式に代入して、Taylor 展開し、 x の一次の項のみを書き出すと、

$$\tau \frac{dx}{dt} = a x(t-T) - x \quad (19)$$

ただし、

$$a = F'(N^*) \quad (20)$$

である。 N^* が一つに落ちるので

$$-\infty < a < 1 \quad (21)$$

となる。この a の値に対しては、(6)式の場合は常に安定となり、任意の初期値から出発する $N(t)$ は、半調に N^* に漸近

する。 (5) 式の場合の安定性の条件は、 $-1 < a < 1$ であり、 $0 \leq a < 1$ のときは、単調減衰、 $-1 < a < 0$ のときは、振動的減衰である。図1のI型では、 $0 < a < 1$ であり、単調減衰である。

(6) 式の形の安定性は、 \dots には、 a の値の他に、 $g = \tau/T$ の値が関与して来る。Maynard Smith (1974) と同じ計算により、次の結果が得られる。

$$-k_1(g) \leq a < 1 \quad \text{or} \quad \text{単調減衰 (安定)}$$

$$-k_2(g) < a < -k_1(g) \quad \text{or} \quad \text{振動的減衰 (安定)}$$

$$-\infty < a < -k_2(g) \quad \text{or} \quad \text{振動発散 (不安定)}$$

ただし、 $k_1(g)$ 、 $k_2(g)$ は g の増加関数で、

$$k_1(g) = g e^{-(1+\frac{1}{g})} \quad (12)$$

であり、 $k_2(g)$ は、次の γ を媒介変数として与えられる。

$$\begin{cases} g = -\frac{\tan \gamma}{\gamma} & (\frac{\pi}{2} \leq \gamma < \pi) & (13) \\ k_2 = -\frac{1}{\cos \gamma} & & (14) \end{cases}$$

$g \rightarrow +0$ とすれば、 $k_1(+0) = 0$ 、 $k_2(+0) = 1$ とする。 (6) 式の安定性の条件と一致して来る。

$g \rightarrow +\infty$ とすれば、 $k_1(\infty) = \infty$ とする。 (6) 式の安定性

と同様に、 (a, g) 空間での安定性の分類は、図2に5
つ表現できる。

Stability Region

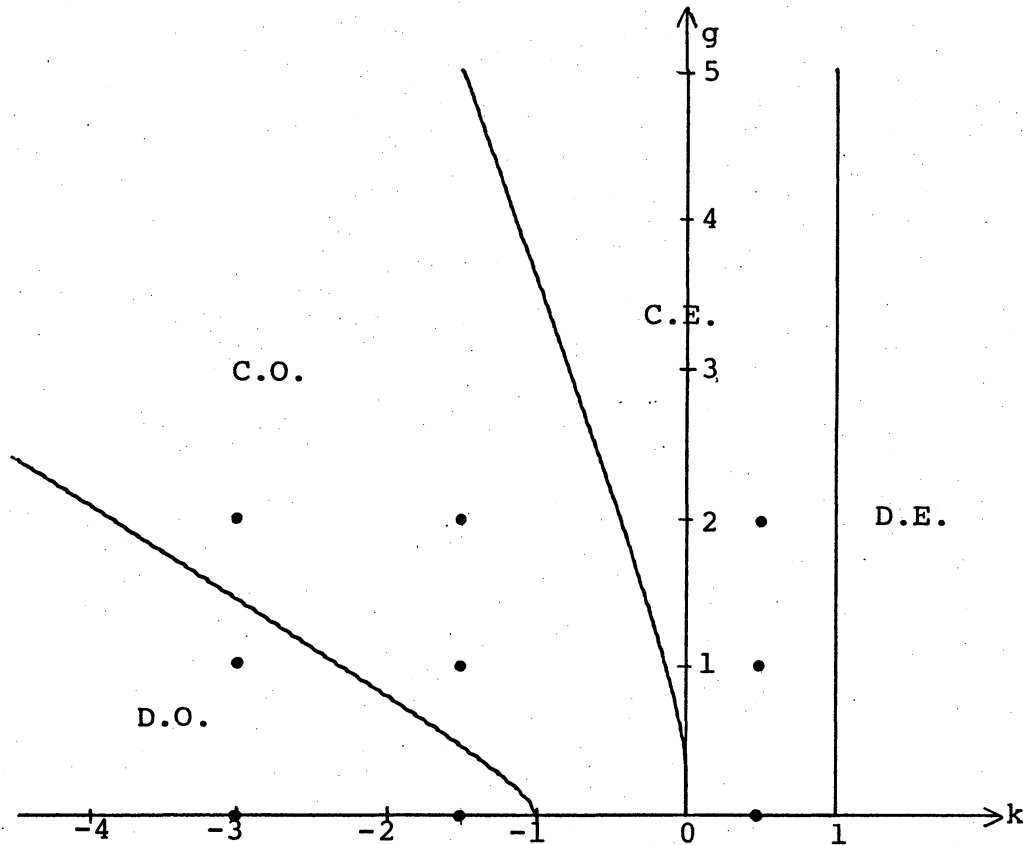


図2. (a, g) 空間に於ける、(3)式の平衡点の局所安定性の分類。

上の結果は、世代の重り g が大きいほど安定領域が増すので、 g が大きいほど、安定域が増すといえることができる。

平衡点が安定なときは、固有値の実部が負の値と取って
このが、その値を $-\alpha$ とおくと、単調減衰のときは、

$$x(t) = x(0) e^{-\alpha t} \quad (15)$$

とらう、振動減衰のときは、

$$x(t) = x(0) e^{-\alpha t} \{ c_1 \cos \beta t + c_2 \sin \beta t \} \quad (16)$$

とるから、平衡点に漸近してゆく速度のパラメータ α と β と γ と δ と

α を取ることはできる。 α を β の関数として、様々な γ の
値を代入してグラフをみると、図3、図4のようになる。ただし、
 α の値は、 k 、 γ の値のみによって決定される、 $\alpha = T$
の値にもよるから、 $\alpha + T = 2$ (図3) の場合と $T = 1$ (図4)
の場合を描いた。図3では、平均寿命一定として、図4では
成長期間一定として、 γ に対して安定性の陰さがどう変わった
かを見ることはできる。いずれの場合にも、V字型の曲線に
なるが、Vの右側が、単調減衰、左側が振動減衰に対応して
いる。 α と β の関係は、振動減衰に対しては、 γ
を少し増すと、 α は下まってくる。安定化するための、単
調減衰の場合には、 γ を少し増加させると α は上まってくる。
不安定化するとき向がある。 筆記

γ を増すと、パラメータ領域が増えるという意味では、安定
性は増すが、 α の増減という意味では、 γ を増すと必ず、必
ず、安定性を増すとは必ずしも言えない。

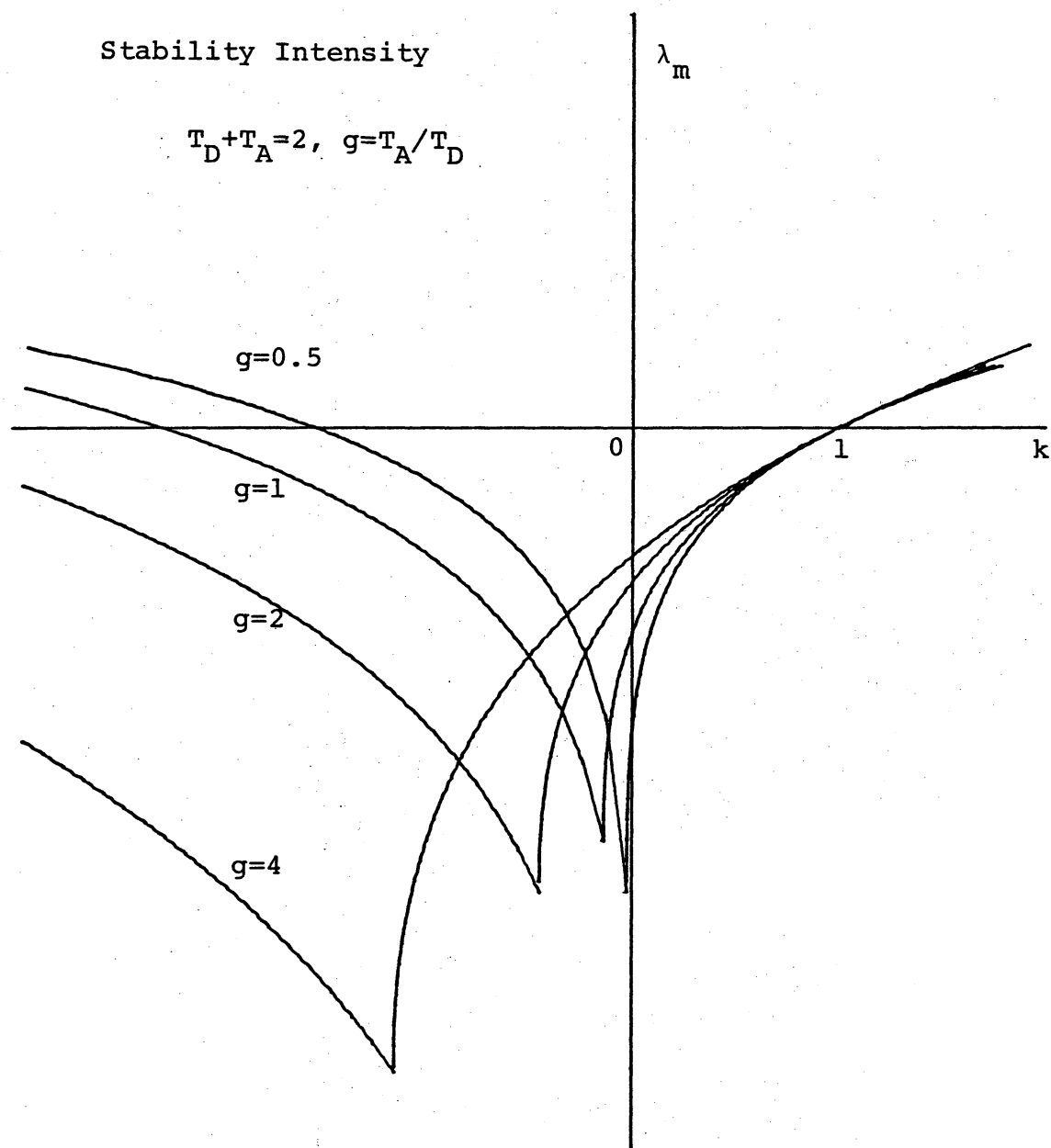
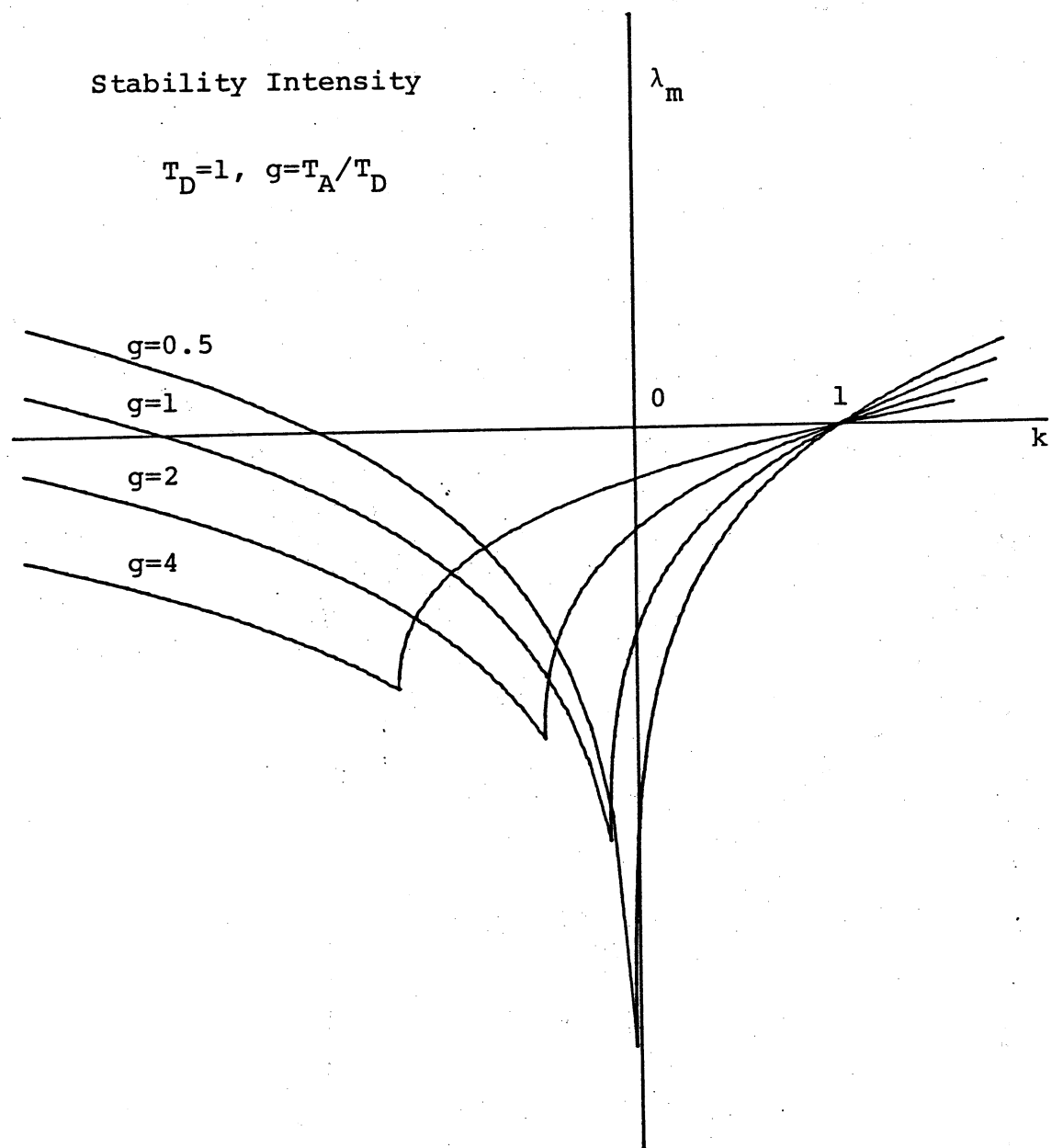


图 3



4. 数値計算

我々は、図1のII型の曲線を、

$$F(N) = N \exp \left\{ r \left(1 - \frac{N}{K} \right) \right\} \quad (17)$$

で表現して、^{(17)式の}数値計算をしてきた。

$$\text{このとき、 } N^* = K \text{ であり、 } a = F'(N^*) = 1 - r$$

となる。図2の領域の中に打たれた点を g 点に対応して、 (a, g) の値が与えられている。その他のパラメータは、 $T = 1$, $K = 100$ 初期値は、 $-1 \leq t < 0$ において $N(t) = 10$ である。

図5 (a) は、 g の値が増えるにつれて、平衡点への漸近が近くなるのである。(b) は、 $g = 0$ のとき周期振動 (2点) ミットサイクル) になるのが、 g を増やしていくと、減衰振動へと変わっていくのである。(c) では、 $g = 0$ の Chaotic 振動があるが、 $g = 1$ では Limit Cycle, $g = 2$ では減衰振動に変わっている。Local Stability の見方から行けば、グローバルな変動は g にも反映されていくようである。

つまり、振動しているものに対しては、世代の重りの効果は、個体数の平均化という作用によって、変動を安定化させるが、単調減衰のパターンに対しては、世代の重りの効果は必ずしも、安定化に効かず、逆に、不安定化 (漸近速度が速い) に傾きやすい傾向がある。

Numerical Simulations

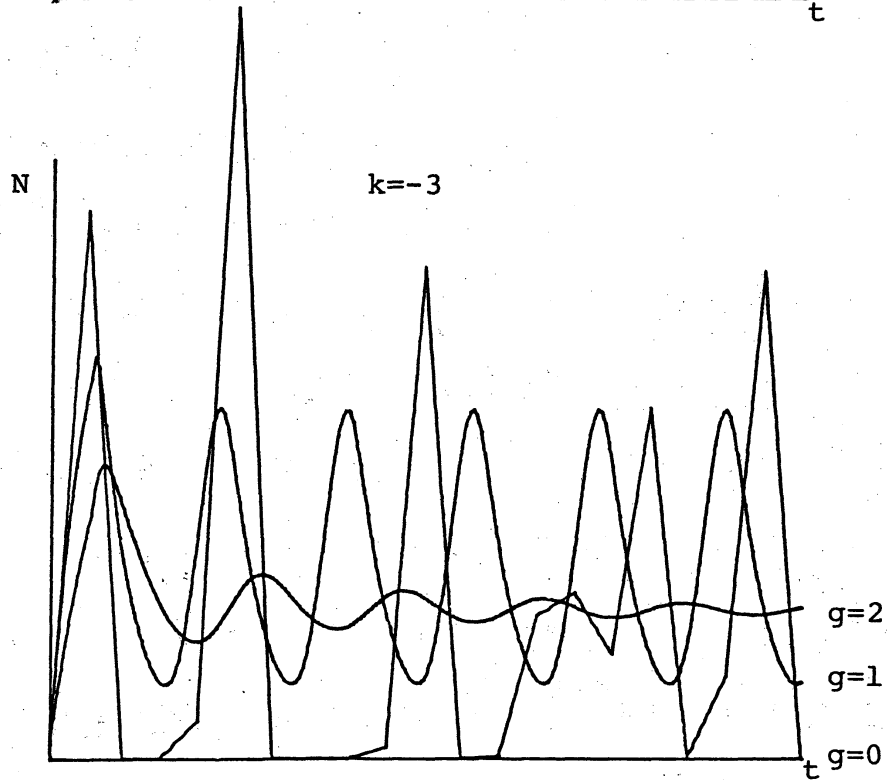
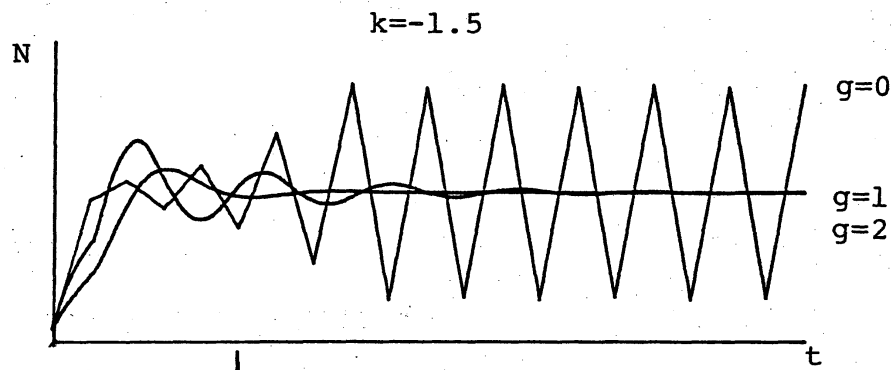
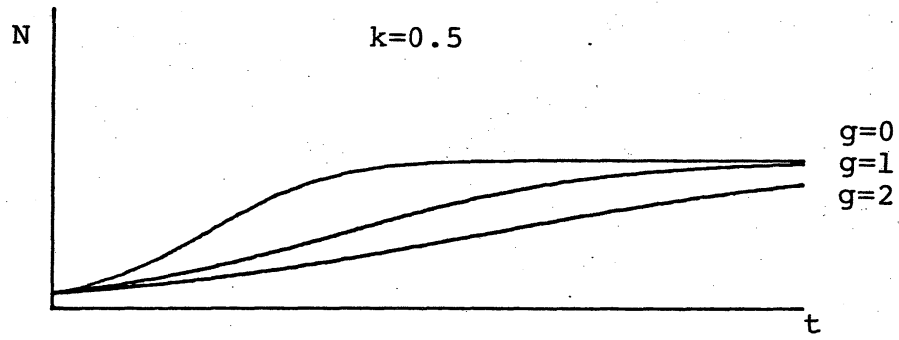


图5

5. 2種内の競争

1種のときは及定された生活環を以て2種内の競争を考へよう。種1, 2の成育期間を T_1, T_2 とし、成体の平均寿命を τ_1, τ_2 としよう。2種内の競争は、成体内の繁殖競争および、同令個体の幼体内の競争だけであるとする。この仮定のもとで、種1, 2の成体個体数を $N_1(t), N_2(t)$ とすれば、次の式が成立する。

$$\tau_1 \frac{dN_1(t)}{dt} = F_1(N_1(t-T_1), N_2(t-T_1)) - N_1(t) \quad (18)$$

$$\tau_2 \frac{dN_2(t)}{dt} = F_2(N_1(t-T_2), N_2(t-T_2)) - N_2(t) \quad (19)$$

この式で、 $T_1 = T_2, \tau_1 = \tau_2 = 0$ とすれば、連立差分方程式となり、 $T_1 = T_2 = 0$ とすれば、連立微分方程式となる。これより、世代が分離（2場合と異なる）2場合の種内競争を表現できるとする。世代分離の競争関係は Hassell & Gurney (1976) で研究された。

ここでは、生活環の似た2種の競争を考へるとして、

$$\tau_1 = \tau_2 = \tau, \quad T_1 = T_2 = T \text{ と置く。}$$

1種の場合と同様に τ 、平衡点 (N_1^*, N_2^*) は、

$$F_1(N_1^*, N_2^*) = N_1^* \quad (20)$$

$$F_2(N_1^*, N_2^*) = N_2^* \quad (21)$$

と置く。 $N_1 = N_1^* + x_1$, $N_2 = N_2^* + x_2$ と置き、 x_i の一次の項まで展開する。

$$\tau \frac{dx_1(t)}{dt} = a x_1(t-T) + b x_2(t-T) - x_1(t) \quad (22)$$

$$\tau \frac{dx_2(t)}{dt} = c x_1(t-T) + d x_2(t-T) - x_2(t) \quad (23)$$

$$\tau = \tau, \quad a = \frac{\partial F_1(N_1^*, N_2^*)}{\partial N_1}, \quad b = \frac{\partial F_1(N_1^*, N_2^*)}{\partial N_2}, \quad c = \frac{\partial F_2(N_1^*, N_2^*)}{\partial N_1}$$

$$d = \frac{\partial F_2(N_1^*, N_2^*)}{\partial N_2} \quad \tau \text{ である。}$$

この式の固有方程式は、固有値を λ とし、

$$\xi = (1 + \tau \lambda) e^{T\lambda} - 1 \quad (24)$$

とすると、

$$\xi^2 - (a + d - 2) \xi + (a-1)(d-1) - bc = 0 \quad (25)$$

$T = 0$ のときは、 $\lambda = \xi$ であり、(24) が固有方程式である。
このとき、(25) 式の 2 根の実部が負であることが局所的安定性の条件である。

$\tau = 0$ のときは、 $\xi = e^{T\lambda}$ であり、 $\xi + 1$ の絶対値が 1 より大きいことが安定条件である。

$$\tau \lambda = \rho \text{ とおけば、} \quad \xi = (1 + \rho) e^{\frac{1}{\rho} \rho} - 1, \quad \rho = \frac{\tau}{T}$$

となるので、相互作用の性質が決定する。(25) 式の 2 根 ξ_1, ξ_2

に対して、 g が限りなく、 f が限り、 f の定数部を g の
 局所安定性が決定できる。この意味で、 g を、 f
 の変換は、 f により決定され、安定性の f により信
 存性が決定される。 f から、 g の変換

$$g = (1 + f) e^{\frac{1}{2}f} - 1 \quad (26)$$

は、図 6 で示されるように、 f の右反面が、兩滴形の領域 G
 の外側へと変換される。従って G の内部に g_1, g_2 があつた
 対応する f の値 (一般には g の値) の定数部は、必ず負に
 なるので、 (N_1^+, N_2^-) は局所安定となる。

g の G の形は、 f の値により決まり、 $g = \infty$ では、左
 半面全体、 $g = 0$ では、 $(-1, 0)$ を中心とする半径 1 の円、 f
 が中間の値では、兩滴形になり、 $g_1 > g_2$ とすれば、 $G(g_1) \supset$
 $G(g_2)$ とする。

つまり、 a, b, c, d のパラメータで決定される安定領
 域が、 f の増加に従って増してゆくことになる。この意味
 で、 f の増加は安定化に伴うものとなる。

a, b, c, d が、 G の内部に g_1, g_2 を与える場合には、素は
 安定であるが、 $a < 0$ のとき、 a, b, c, d を一定にして、 f を
 増してゆくと (斜線部分を除く)、 G の領域がせげたり
 する。 g_1, g_2 が G の境界を覆うことになる。このときは、

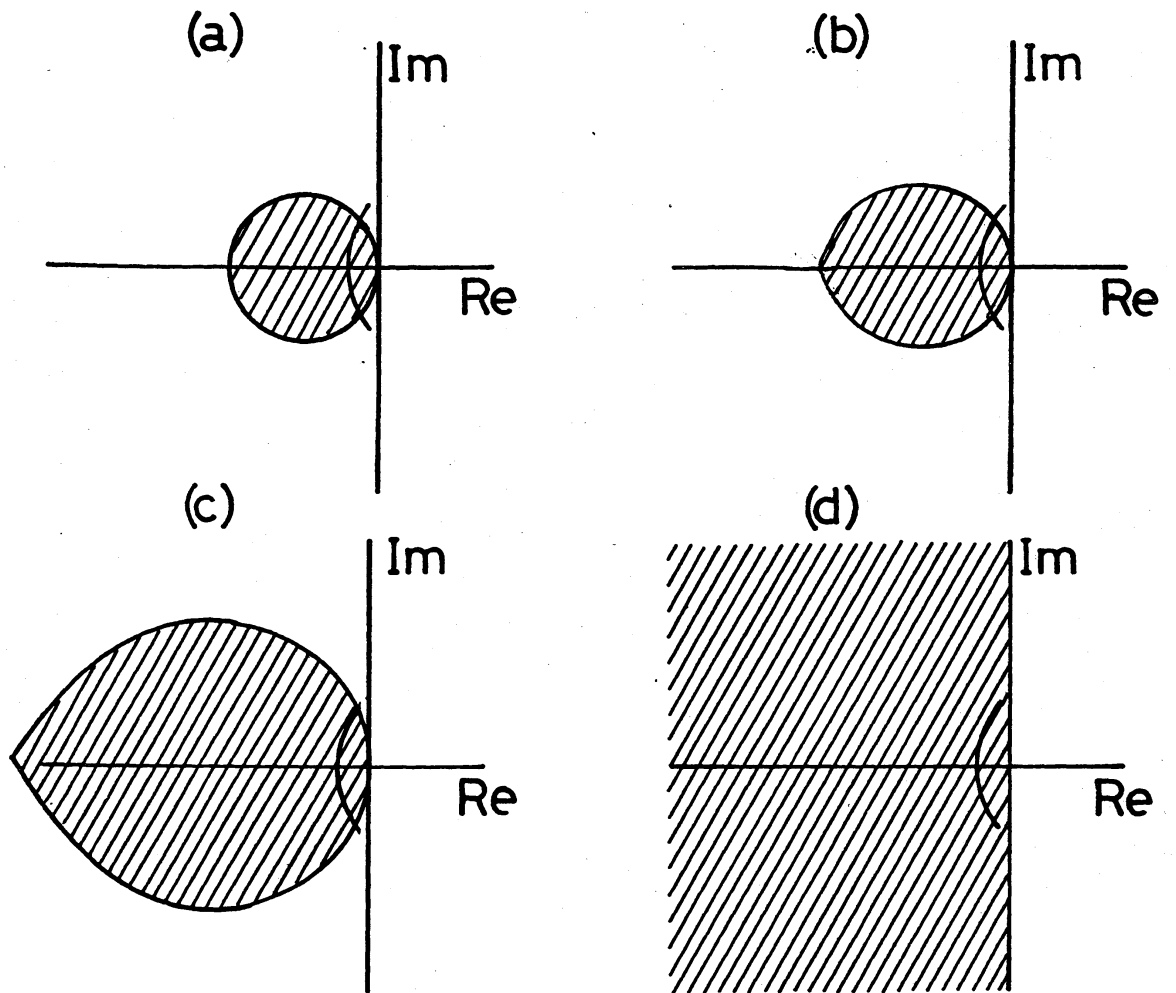


圖6. Σ 空間での安定領域. (a) $g=0$, (b) $g=0.9$
 (c) $g=2$, (d) $g=\infty$

Hopfの定理 (Marsden & McCracken, 1976) により、 G の境界近傍のパラメータに対して、周期的な解が存在する。このとき、振動減衰が振動発散に変わったとき、周期解がリミットサイクルになり得る。

もし、 λ_1, λ_2 が実数であるならば、1種の場合と同じように、固有値の大きさについての議論が成立する。つまり、世代の重りが増すにつれて、振動は安定化するが、単調減衰の速さは遅くなる。

6. 考察

我々の提出したモデルと同じ形式、つまり差分微分方程式によって、個体群密度の変化の様相を研究する仕事が多い。このとき、時間おくれのパラメータは、生長や、資源の回復などの一般的新年を代表して増殖率に入れている場合が多い。例えは、May et al (1974) は、

$$\frac{dN(t)}{dt} = [g(N(t-T))] N(t) \quad (27)$$

の形の式を研究している。これは、我々の式とは異なっている。T に対する局所安定の条件を量っている。

我々のモデルでは、成長期間一定、成体の死亡率および産出率一定という単純な仮定が、明確な生活環を持つ2生

物を想定して、差分微分方程式で書いているのである。それゆえ、成育期間と成体の平均生存期間の比である。世代の重りの順序を代表する示数で定義でき、その示数と安定性との関係を議論してきたのである。

我々のモデルは、むしろ、概念的には、レスリーマトリックスに密度効果を入れた、Levin & Goodyear (1980) のモデルに近い。そこでは、年齢構造を離散的なものとし、密度効果は、初期年齢の死亡率のみに入れている。彼等も、安定性の計算および、数値計算を(2.11)が、その結果を、世代の重りの順序と安定性と、この観点から見ることも可能であった。

2種間の競争モデル(18), (19)は、2種内の関係が、繁殖時および、特定の令に限られている場合には、競争以外の関係にも応用できる。実際、このモデルの形式は、Yamamura & Iwahashi (1981) によって、果実寄生者とその盗食寄生者との関係を表すのに用いられた。

実際のある種の生物の個体数変動の予測を可能にするために、モデルを構成する場合、2つの要求が求められる。一つは、なるべく現実によく近くなるために、複雑なモデルを作ることであり、一つは、データを取得コストを最小にするために簡単なモデルを作ることである。このようにするとき、世代が重っているときは、我々のモデルの設定が近似的に満たされている。

らは、予測モデルとして効力を発揮すると思える。しかし、
 元し、世代の重りの程度に応じて、差分方程式を、
 常微分方程式で近似して、 \dots かどうかを判断する目安にな
 るであろう。

本文の式の形のモデルは、Mackey & Glass (1977) が、
 造血モデルに用いている。このとき適当な $F(N)$ として、
 T の増加が、方程式の解で、安定漸近解から、周期解、さら
 に非周期解 (chaos) と移行してゆくことを、計算実験によ
 って示している。

文 献

- Hassel, M.P. and Comins, H.N. (1976) "Discrete Time Models for Two-Species Competition." *Theor. Pop. Biol.* 9, 202-221
- Heiden, V. (1979) "Delays in Physiological Systems" *J. Math. Biology* 8, 345-364
- Leslie, P.H. (1945) "On the Use of Matrices in Certain Population Mathematics." *Biometrika* 33, Part 3, 183-212
- Levin, S.A. and Goodyear, C.P. (1980) "Analysis of an Age-Structured Fishery Model." *J. Math. Biology* 9, 245-247
- Lotka, A.J. (1925) "Elements of Physical Biology." Williams and Wilkins, Baltimore. (reissued Dover (1956) *Elements of mathematical Biology*)
- Mackey, M.C. and Glass, L. (1977) "Oscillation and Chaos in Physiological Control Systems." *Science* 197, 287-289.
- Marsden, J.E. and McCracken ed. (1976) "The Hopf Bifurcation and Its Applications" *Applied Mathematical Sciences* 19.
- May, R.M., Conncy, G.R., Hasselle, M.P., Southwood, T.R.E. (1974) "Time Delays, Density Dependence and Single-species Oscillations." *J. Anim. Ecol.* 43, 747-770.
- May, M.R. (1975) "Biological Populations Obeying Difference Equations: Stable Points, Stable Cycles, and Chaos" *J. of Theoretical Biology* 51, 511-524.
- May, M.R. and Oster, G.F. (1976) "Bifurcations and Dynamic Complexity in Simple Ecological Models" *American Naturalist*, 110.

Maynard Smith, J. (1973) "Models in Ecology" Cambridge Univ. Press, London. 43-46.

Nicholson, A.J. and Bailey, V.A. (1935) "The Balance of Animal Populations Part 1." Proc. Zool. Soc., London. Part 3, 551-598.

Nicholson, A.J. (1954) "An Outline of the Dynamics of Animal Populations" Aust. J. Zool. 2, 9-65.

Pearl, R. (1928) "The Rate of Living" Knopf, N.Y.

Volterra, V. (1926) "Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi." Mem. Acad.

Lincei, 2, 31-113. (translation by Chapman, R.N.

(1931) "Animal Ecology" McGraw-Hill, N.Y. 409-448)

Yamamura, N. and Iwahashi, O. "Stabilization of a Population of a Parasite on Fruits by the Population of a Predator-Parasite" submitted to Researches on Population Ecology.