

## A mathematical model of prey-predator system with dormancy of predator

<sup>1</sup>Takefumi Nakazawa, <sup>2</sup>Masataka Kuwamura and <sup>3</sup>Megumi Shimoda

<sup>1</sup>Center for Ecological Research, Kyoto University, Otsu 520-2113 JAPAN  
nkzw@ecology.kyoto-u.ac.jp

<sup>2</sup>Faculty of Human Development, Kobe University, Kobe 657-8501 JAPAN  
kuwamura@main.h.kobe-u.ac.jp

<sup>3</sup>Graduate School of Mathematical Sciences, University of Tokyo, Tokyo 153-8914 JAPAN  
qqxs4cn9k@tea.ocn.ne.jp

捕食者の休眠を考慮した捕食者-被食者モデル

: 富栄養化の逆説の解消に向けて

<sup>1</sup> 仲澤剛史・<sup>2</sup> 桑村雅隆・<sup>3</sup> 霜田めぐみ

<sup>1</sup> 京都大学生態学研究センター, <sup>2</sup> 神戸大学発達科学部 <sup>3</sup> 東京大学数理科学研究科,

It is well recognized that the population dynamics of a typical prey-predator system becomes destabilized if the carrying capacity of the prey grows up. This implies that extinction of population can be induced by a small disturbance to enriched environment, which is known as a paradox of enrichment in ecosystems. In this article, a mathematical model of prey-predator system with dormancy state of the predator is proposed to resolve the paradox.

古典的なロトカ・ボルテラ型の捕食者-被食者モデルでは、被食者の環境収容力が増加すると個体群ダイナミクスは不安定化することが知られている。このことは、生態系が富栄養化すれば僅かな環境変動によって個体群の絶滅が起きやすくなる可能性があることを示唆しており、「富栄養化の逆説」とよばれている。本論文では、富栄養化の逆説を解消するために、捕食者の休眠を考慮した捕食者-被食者モデルを提案する。

### 1 はじめに

ロトカ・ボルテラの捕食者-被食者モデルでは、被食者がロジスティック成長して捕食者が Holling II 型の機能的反応を持つ場合、被食者の環境収容力が増加すると個体群ダイナミクスは不安定化することが知られている (Rosenzweig and MacArthur [8])。すなわち、平衡点の局所安定性は失われ、安定な周期解が発生する。しかも、被食者の環境収容力が増加するにつれて周期解の振幅は増大し、非常に大きく変動するようになる。そのため、たまたま周期解が小さな値をとったとき、わずかな環境変動によって解の値が 0 になり絶滅が起きやすくなることが示唆される。この理論的な予測に基づいて、Rosenzweig [7] は湖沼生態系における富栄養化の危険性を警告し、環境条件が良くなると絶滅が起きる可能性があるということから、この現象を「富栄養化の逆説」と呼んだ。

しかし、自然界では富栄養化が起きて、個体群の大増殖もしくは絶滅は必ずしも観察されていない (e.g., McCauley and Murdoch [4])。つまり、自然生態系には富栄養化の潜在的な不安定化効果を相殺する何らかの安定化要因が存在するはずである。単純な数理モデルによる理論的な予測と現実の観察との間にあるこのギャップは、もう一つの意味で「富栄養化の逆説」と呼ばれている (Jensen and Ginzburg [3])。これまで多くの研究者が理論的もしくは生物学的手法によって何が安定化効果をもたらすのかを追究してきた ([3] のレビュー参照)。

例えば、Genkai-Kato and Yamamura [2] は、利用価値 (単位時間当たりの獲得エネルギー) の異なるもう 1 種類の被食者を組み込んだ 1 捕食者-2 被食者モデルを提案した。彼らは、捕食者がそれぞれの被食者の個体群密度や利用価値に応じてスイッチング捕食を行うと仮定することで、新たな被食者の利用価値が本来の被食者のそれと比べて中程度に低いとき、富栄養化が生じても安定な周期解の振幅が増加しにくくなることを報告した。つまり、捕食者にとって「食えない餌」や「うまい餌」ではなく、「まずい餌」が個体群ダイナミクスを安定化させるのである。

更に、McCauley et al. [5] は、植物プランクトン (被食者) と動物プランクトン (捕食者) の実験系において、動物プランクトンによる休眠卵 (耐性卵) の産生が安定化効果を持つことを示した。ミジンコなどのある種の動物プランクトンは通常は無性生殖 (単性卵の産生) を行うが、餌が不足すると有性生殖を行う (Carvalho and Hughes [1])。後者の繁殖形態によって作られるのが休眠卵である。休眠卵はすぐには孵化

せずに、環境条件の悪い期間を回避することができる。MaCauley 等は、休眠卵を持つ親個体を通常の単性卵を持つ親個体に置き換えると個体群ダイナミクスが不安定になることを示した [5]。

休眠卵の産生のような代替繁殖戦略が個体群ダイナミクスの安定化に寄与していることは、直観的に明らかのように思われる。しかし、それを理論的に検証した研究はまだないようである。そのため、休眠卵の産生による繁殖戦略が本当に機能しうるのか、もしくはどのような条件でそれが機能するのかは未だ明らかではない。本論文では、捕食者の休眠を考慮した数理モデルを通して、休眠卵の産生によって個体群ダイナミクスの安定性が本当に実現されるのかを確かめる。それにより、McCauley 等の実験に対して理論的な裏づけを与え、自然界において休眠卵の産生がどの程度の実効的な安定化効果をもたらすのかを考察する。更に、モデルの特性を理解することで現象の背景にある構造的なメカニズムについても検討する。

## 2 モデル方程式

我々が提案するモデルは、植物プランクトン(被食者)、動物プランクトン(捕食者)とその休眠卵からなる次のような3変数の常微分方程式系である。

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = r\left(1 - \frac{P}{K}\right)P - f(P)Z_1 \\ \frac{dZ_1}{dt} = \frac{e\mu(P)}{m_1}f(P)Z_1 + \alpha Z_2 - d_1 Z_1 \\ \frac{dZ_2}{dt} = \frac{e(1-\mu(P))}{m_2}f(P)Z_1 - \alpha Z_2 - d_2 Z_2 \end{cases} \quad (1)$$

ただし、

$$f(P) = \frac{cP}{1+hcP} \quad (2)$$

である。ここで、 $P$  と  $Z_1$  はそれぞれ植物プランクトンと動物プランクトンの個体群密度であり、 $Z_2$  は動物プランクトンの休眠卵の密度である。 $r$  と  $K$  は、植物プランクトンの内的自然増加率と環境収容力を表す。(2) で示されているように、 $f(P)$  には Holling II 型の機能的反応を仮定した。 $c$  と  $h$  は、それぞれ動物プランクトンによる植物プランクトンの最大採餌効率と消費に要する時間(ハンドリングタイム)を表す。また、動物プランクトン1個体当たりの獲得エネルギー量は  $f(P)$  であり、動物プランクトンはそれを効率  $e$  で繁殖エネルギーに変換する。その繁殖エネルギーは、 $\mu(P)$  と  $1-\mu(P)$  の割合でそれぞれ単性卵と休眠卵へ振り分けられる。 $m_1$  と  $m_2$  はそれぞれ単性卵と休眠卵の持つエネルギーである。したがって、単性卵からすぐに孵化する動物プランクトンと休眠卵の増加率は、それぞれに振り分けられた繁殖エネルギーを  $m_1$  もしくは  $m_2$  で割ることで得られる。 $\alpha$  は休眠卵の孵化率であり、休眠卵は平均して  $1/\alpha$  の休眠期間を持つと仮定する。 $d_1$  と  $d_2$  はそれぞれ動物プランクトンと休眠卵の死亡率である。単性卵と休眠卵への繁殖エネルギーの分配比は以下のような関数を仮定した。

$$\mu(P) = \frac{1}{2} \left\{ \tanh\left(\frac{P-\hat{P}}{\sigma}\right) + 1 \right\} \quad (3)$$

$\mu(P)$  は下図で示されるような概形をもち、スイッチング効果を持つ関数である。ここで、 $\hat{P}$  は通常卵と休眠卵を産み分ける閾値であり、 $\sigma$  はスイッチングの鋭さを表す。

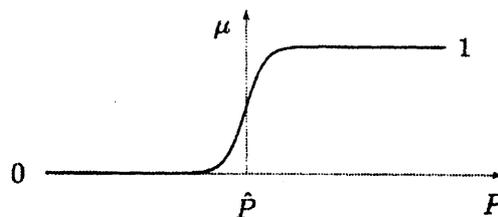


図1 関数  $\mu = \mu(P)$  のグラフ

$\mu(P) = 1$  のとき、動物プランクトンは休眠卵を産生しないので、(1) は [8] で提案された従来のモデル

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = r(1 - \frac{P}{K})P - f(P)Z_1 \\ \frac{dZ_1}{dt} = \frac{e}{m_1}f(P)Z_1 - d_1Z_1 \end{cases} \quad (4)$$

に帰着される。

### 3 シミュレーション結果

本節では、 $\mu(P) = 1$  の場合と  $\mu(P)$  が (3) で定義される分配関数を持つ場合を比較し、植物プランクトンの環境収容力  $K$  が増加したときに、後者の方が前者よりも個体群ダイナミクスの安定性が大きいことを数値実験によって確かめる。ここでは、次のパラメータ値を用いる。

$$r = 1, c = 0.4, h = 0.75, m_1 = m_2 = 1, e = 2, \alpha = 0.1, d_1 = 1, d_2 = 0.5 \quad (5)$$

この数値実験では、便宜的に  $P(0) = 1, Z_1(0) = 1, Z_2(0) = 1$  を初期値とした。以下の数値計算は、数式処理ソフトウェア Maple を利用して行った。

まず、 $\mu(P) = 1$  の場合を調べよう。次の図 2 は、それぞれ  $K = 10$  と  $K = 20$  のときの  $P$  および  $Z_1, Z_2$  の個体群ダイナミクスを示す。

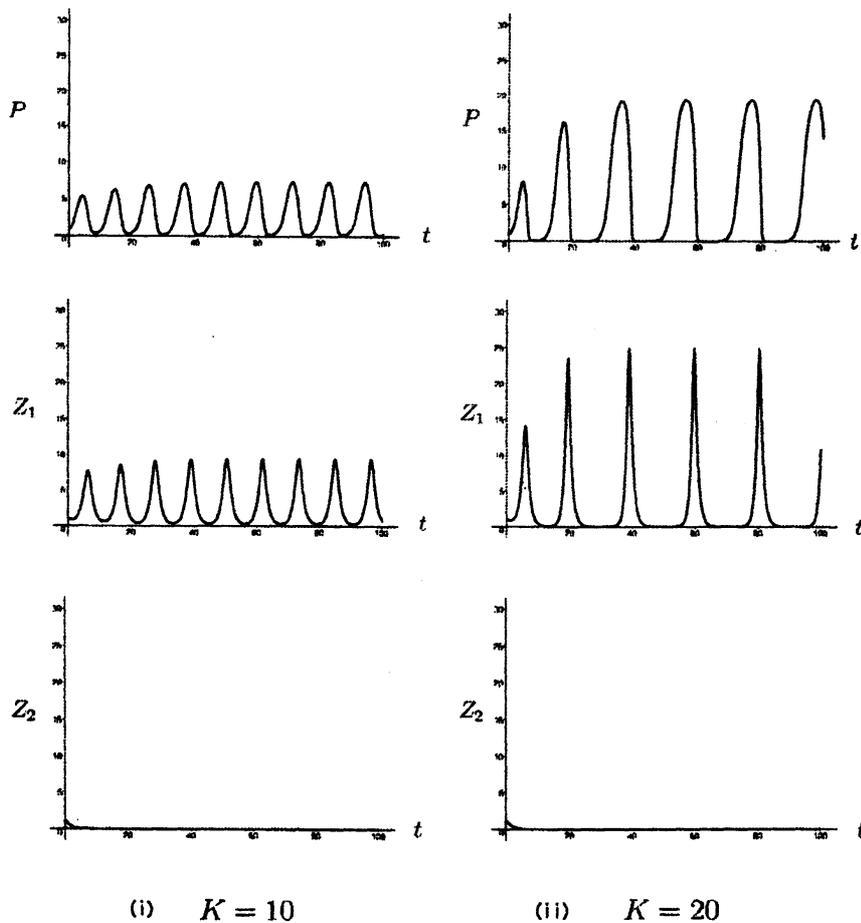


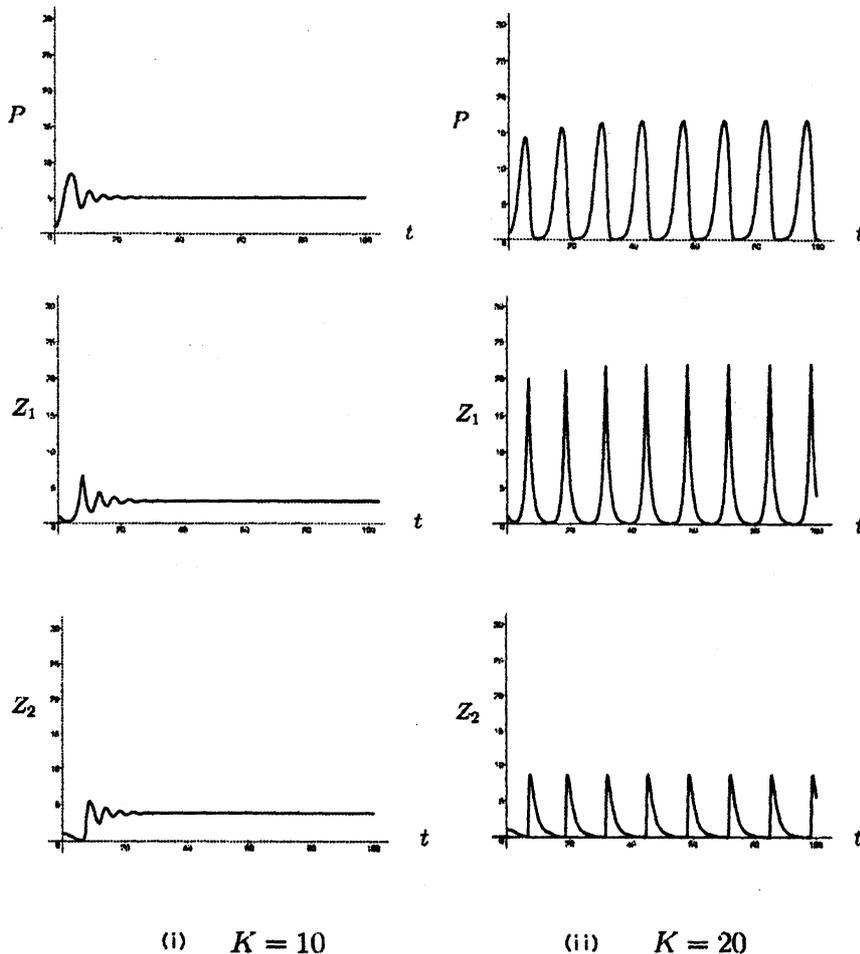
図 2  $\mu(P) = 1$  のときの個体群ダイナミクス

$K = 10$  のとき、 $P$  は  $0 < P < 8$  で、 $Z_1$  は  $0 < Z_1 < 10$  の範囲内で振動している。一方、 $K = 20$  のとき、 $P$  は  $0 < P < 20$  で、 $Z_1$  は  $0 < Z_1 < 25$  の範囲内で振動している。つまり、 $K$  が大きいほど振幅は増大する。 $\mu(P) = 1$  のとき、モデル (1) が (4) に帰着されることからわかるように、これは [8] の結果と同様である。また、 $\mu(P) = 1$  のとき、繁殖エネルギーは休眠卵の産生に使われない。したがって、この場合は常に  $Z_2 = 0$  である。

次に、 $\mu(P)$  が (3) で定義される場合を調べる。ここでは、スイッチング効果を制御するパラメータ  $\hat{P}$  と  $\sigma$  を

$$\hat{P} = 5, \sigma = 1 \quad (6)$$

とする。図 3 を見るとわかるように、 $K = 10$  のとき、(1) の解は安定平衡点に収束する。一方、 $K = 20$  のときは周期解が生じている。実際、 $K$  を 10 から 20 に増加させると、 $K_c \approx 17.86$  で周期解が現れる。しかし、図 2 と図 3 を比べてみればわかるように、 $K = 20$  のときの周期解の振幅は、休眠卵の産生がない  $\mu(P) = 1$  の場合に比べて明らかに小さい。以上の結果は、休眠卵の産生が個体群ダイナミクスの安定化効果を持つ可能性を示唆する。



(i)  $K = 10$

(ii)  $K = 20$

図 3  $\mu(P)$  が (3) のときの個体群ダイナミクス

次に、通常卵と休眠卵を産み分ける閾値  $\hat{P}$  の影響を調べよう。そのために、 $\sigma = 1$  を固定して、 $\hat{P} = 5$  のときの  $K = 10, 20$  に対する個体群ダイナミクス (図 4 (a))、 $\hat{P} = 10$  のときの  $K = 20, 30$  に対する個体群ダイナミクス (図 4 (b))、および、 $\hat{P} = 20$  のときの  $K = 40, 50$  に対する個体群ダイナミクス (図 4

(c) を調べてみる。周期解が出現するかどうかを調べるのが目的であるので、 $P, Z_1, Z_2$  のどれに着目しても問題ない。図4では  $Z_1$  のダイナミクスを示した。数値実験によると、 $\hat{P}$  が大きくなるにつれて、周期解が出現する閾値  $K_c$  は大きくなるのがわかる。

休眠卵の産生をしない従来のモデル (4) では、環境収容力が十分大きくなると植物プランクトンは大増殖し、動物プランクトンが大発生する。その結果として、捕食者による資源の食い尽くしが起こり、個体群ダイナミクスは周期的に大きく変動するようになる。我々のモデル (1) における上の数値実験結果は、 $\hat{P}$  を大きくすることで、より多くの動物プランクトンを休眠状態にして捕食者の個体数の増加を抑え、捕食者による資源の食い尽くしを防ぎ、個体群ダイナミクスを安定化できることを示唆している。

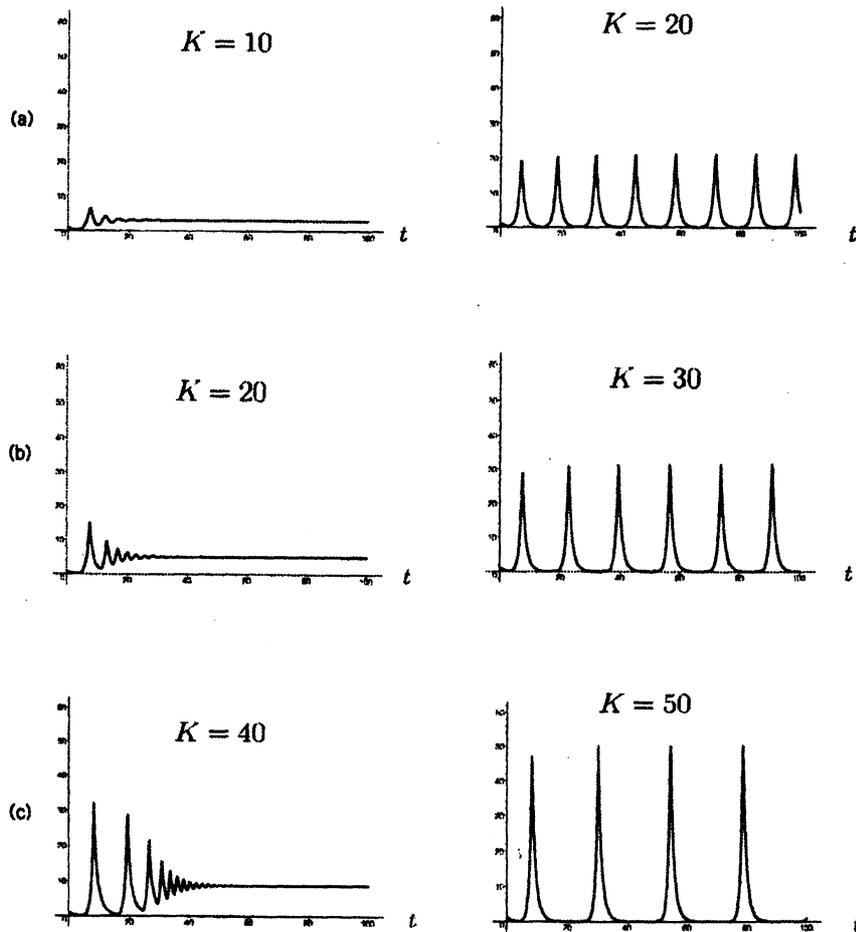


図4  $\hat{P} = 5, 10, 20$  のときの  $Z_1$  のダイナミクス

最後に、スイッチングの鋭さがどの程度効いているのかを調べよう。これを確認するために、 $\hat{P} = 10$  を固定して  $K = 20$  のときの  $\sigma = 1, 10, 100$  に対する個体群ダイナミクスを調べる。図5はそのときの  $Z_1$  のダイナミクスと分配関数 (3) の概形であり、 $\sigma = 1, 10, 100$  はそれぞれ (a), (b), (c) に対応している。この例では、 $\sigma$  を小さくしスイッチングを鋭くすると、個体群ダイナミクスは安定化された。しかし、数値実験によると、 $\sigma$  を大きくすると個体群ダイナミクスが安定化されるケースもあり、さらなる研究が必要であると思われる。

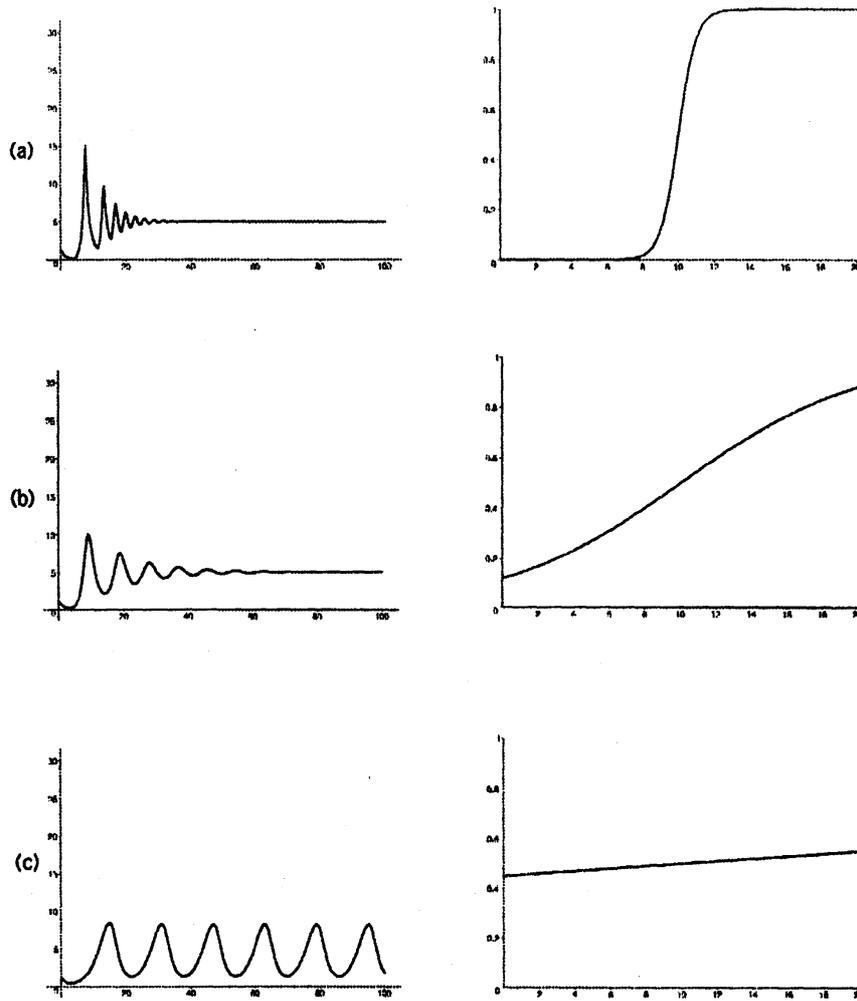


図5  $\sigma = 1, 10, 100$  のときの  $Z_1$  のダイナミクスおよび  
分配関数  $\mu(P)$  のグラフ。ただし、 $\hat{P} = 10$ ,  $K = 20$ 。

## 4 議論

前節の数値実験の結果から、捕食者の休眠状態を考慮することによって捕食者-被食者の個体群ダイナミクスは安定化されることが示された。この結果は、植物プランクトンが少ないときに、動物プランクトンの見かけの増殖率が低下することによって植物プランクトンの消費が抑制されたためである。この安定化効果は McCauley 等 [5] の実験結果とも一致する。

Genkai-Kato and Yamamura [2] は、捕食者にとってあまり利用価値のない「まずい餌」を新たに数理モデルに組み込むことで個体群ダイナミクスが安定化されることを示した。彼らの結果によると、「まずい餌」には、被食者の環境収容力  $K$  が増加しても周期解の振幅を増加しにくくする効果がある ([2, pp.1218, Fig. 2])。一方、捕食者の休眠を考慮した我々のモデル (1) では、周期解の振幅はあまり緩和されなかったが、平衡点の安定性は大きくなることがわかった (図3)。すなわち、「休眠卵」は周期解が生じる  $K$  の閾値  $K_c$  を高くする効果がある。

「休眠卵」が「まずい餌」とは異なる安定化効果を持つことは、それぞれのモデルの構造の違いを反映していると考えられる。古典的なモデル (4) では、植物プランクトンと動物プランクトンの2変数しか考慮されていなかった [7, 8]。そのため、植物プランクトンの増殖率が増加すると、そのエネルギーが直接的に

高次の動物プランクトンへと波及する。その結果、ある閾値  $K_c$  で周期解が生じた。「休眠卵」という状態を考慮することで、植物プランクトンからのエネルギーをそこで「蓄積」することができる (図3 (i))。モデル (1) において周期解が出現する閾値  $K_c$  が高くなったのは、このようなメカニズムが働いているためであると想像できる。しかし、「休眠卵」でもカバーしきれなくなると、やはり周期解が生じる (図3 (ii))。一方、Genkai-Kato and Yamamura [2] のモデルでは、植物プランクトンのエネルギーは低次のレベルで他の状態 (「まずい餌」) へと横流しされていた。そうすることで、動物プランクトンへのエネルギーの伝達が「緩衝」されていたのである。その結果、「まずい餌」は周期解の振幅を小さくする効果があったのだろう。Murdoch et al. [6] はこの効果を "sponge" と表現した。ただし、以上の推察にはパラメーターのスケールリングの問題が含まれているため、詳細な解析を行うことで、その概念をより明確にしていく必要がある。興味深いことは、もし自然界において「休眠卵」と「まずい餌」の両方が機能していれば、富栄養化が起きても周期解は生じにくく、もし生じたとしてもその振幅は増大しにくいのではないか、ということである。「富栄養化の逆説」はもはや逆説ではないかもしれない。

さらなる解析のためには、より現実的な仮定を数理モデルに取り入れる必要がある。モデル (1) では、休眠卵が平均休眠時間  $1/\alpha$  を持つと仮定した。もし、休眠卵が植物プランクトンから放出されている何らかの化学物質に刺激されて孵化するのであれば、パラメーター  $\alpha$  は  $P$  の関数になるだろう。この場合、休眠卵の産生によるダイナミクスの安定化効果は更に大きくなると予想される。なぜなら、植物プランクトンが多いときほど休眠卵が孵化しやすければ、植物プランクトンの消費が促進されるからである。

また、繁殖エネルギーの分配関数  $\mu$  は  $P$  の関数であると仮定した。これは、単性卵と休眠卵の産み分けは植物プランクトン由来の何らかの化学物質の濃度で決定されるという仮定を表わしている。しかし、実際の卵の生み分けはそのような外的要因ではなく、内的要因 (例えば体内の栄養状態) によって決まるのかもしれない。その場合、分配関数  $\mu$  は  $P$  ではなく、1個体当たりの獲得エネルギー量  $f(P)$  の関数であると仮定すべきだろう。

今後さらにモデルを洗練させていくためには、数学的な整合性を保ちつつ休眠卵に関する生物学的な知見を取り入れることが重要である。その上で、周期解が出現する閾値や周期解の振幅がモデルに含まれるパラメータや関数の形にどのように依存しているのかを明らかにする必要がある。

謝辞「新しい生物数学の研究交流プロジェクト 2006」を企画、運営をなされた瀬野裕美博士 (広島大学) と斎藤保久博士 (静岡大学) には、本研究を行う機会を与えていただいたことを感謝いたします。また、プロジェクトに参加して下さった講師陣の方々には、有益なアドバイスをいただいたことを感謝いたします。

## 参考文献

- [1] Carvalho, G.R., Hughes, R.N., Effect of food availability, female culture-density and photoperiod on ephippia production in *Daphnia magna* Strauss (Crustacea: Cladocera). *Freshw. Biol.* **13** (1983), 37-46.
- [2] Genkai-Kato, M., Yamamura, N., Unpalatable prey resolves the paradox of enrichment. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **266** (1999), 1215-1219.
- [3] Jensen, C.X.J., Ginzburg, L.R., Paradox or theoretical failures? The jury is still out. *Ecol. Model.* **188** (2005), 3-14.
- [4] McCauley, E., Murdoch, W.W., Predator-prey dynamics in environments rich and poor in nutrients *Nature* **343** (1990), 455-457.
- [5] McCauley, E., Nisbet, R.M., Murdoch, W.W., de Roos, A.M., Gurney, W.S.C., Large-amplitude cycles of *Daphnia* and its algal prey in enriched environments. *Nature* **402** (1999), 653-656.

- [6] Murdoch, W.W., Nisbet, R.M., McCauley, E., de Roos, A.M., Gurney, W.S.C., Plankton abundance and dynamics across nutrient levels: tests of hypotheses. *Ecology* **79** (1998), 1339-1356.
- [7] Rosenzweig, M.L., Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* **171** (1971), 385-387.
- [8] Rosenzweig, M.L., MacArthur, R.H., Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *Am. Nat.* **47** (1963), 209-223.