

捕食者による共存の安定化

松下通紀*

Stable Coexistence due to Predator

Michinori MATSUSHITA

ABSTRACT

The competitive exclusion principle is established, whereby two species competing for the same limited resources cannot in general coexist. This paper deals with a three-species system consisting of two competing species and the predator of the surviving one of the two competing species. The coexistence of the three species is ascertained by means of stability analysis of the equilibrium point of the governing differential equations.

KEY WORDS : Competitive Exclusion Principle, Predator, Stable Coexistence

1. はじめに

食料や営巣場所など生存や繁殖に必要な資源を同じくする種は、必要な資源を奪い合うことになり、共存しにくいと考えられる。このことは、競争 (competition) とよばれ古くから多くの生態学者によって主張されてきたことであるが、ロトカ - ボルテラ競争系の理論が出てから後に、ガウゼはゾウリムシやイーストを用いた詳細な実験によって、理論の示すこの排他性の予測を確かめることに成功した。その後、この主張は「ガウゼの競争排除則」とよばれている。¹⁾ 本研究は、互いに競争関係にあって共存できない2種の系に、第3の種として競争に勝ち残る強者を捕食する種が加わった、3種の共存の可能性が予想される系の数理モデルを構成し、その挙動を調べようとするものである。

2. ロトカ - ボルテラ競争系

次の方程式系は競争関係にある2種の動態を表すモデルで、ロトカ - ボルテラ競争系とよばれる。^{1),2)}

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x + ay}{K_1} \right) \quad (1a)$$

$$\frac{dy}{dt} = r_2 y \left(1 - \frac{bx + y}{K_2} \right) \quad (1b)$$

ここで x, y は2種の個体数で時間 t の関数であり、その他の文字は正の定数である。 r_1, r_2 は内的自然増殖率で、種内競争、種間競争ともに存在せず指数増殖する場合の増殖率である。 K_1, K_2 は種内競争のみが存在してロジスティック増殖する場合の平衡点を表す環境容量である。 a, b は種間競争における、他種の1個体の影響を同種の1個体分の影響に換算する係数である。この系の漸近的挙動はアイソクライン法と平衡点の安定性解析によって調べられる。^{2),3)} その結果は環境容量 K_1, K_2 と種間競争を種内競争に換算する係数 a, b の間の関係によって表1のようにまとめられる。²⁾ (a), (b) の場合には共存平衡点は存在せず x または y のみが生存する平衡点が安定となる。(c) の場合には安定な共存平衡点が存在する。(d) の場合には共存平衡点は存在するが不安定で、一種のみの生存する平衡点が安定となる。どちらの種が生き残るかは初期条件

(a)	$K_1 > aK_2$	$bK_1 > K_2$	x が勝ち残る
(b)	$K_1 < aK_2$	$bK_1 < K_2$	y が勝ち残る
(c)	$K_1 > aK_2$	$bK_1 < K_2$	共存
(d)	$K_1 < aK_2$	$bK_1 > K_2$	x または y が勝ち残る

表1 ロトカ - ボルテラ競争系の最終状態

*機械工学科

によって決まる．ロトカ - ボルテラ競争系の最終状態において，(c) を例外と見なし「同じ資源を用いる 2 種は共存できない」という考えを競争排除則という．

3. 種間競争が一方的な場合

競争排除則に従う，式 (1) をさらに単純化した系として種間競争が一方的な場合の競争系を考える．

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1} \right) \quad (2a)$$

$$\frac{dy}{dt} = r_2 y \left(1 - \frac{bx + y}{K_2} \right) \quad (2b)$$

これは式 (1) において $a = 0$ としたもので，種 y は x の影響を受けて増殖率を低下させるが， x は y の影響を全く受けず単独でロジスティック増殖することを意味している．この系の挙動をアイソクライン法によって調べる． $dx/dt = 0$ のアイソクラインは $x = 0$ と $x = K_1$ で， $0 < x < K_1$ では x は増加し， $x > K_1$ では減少する． $dy/dt = 0$ のアイソクラインは $y = 0$ と $y = -bx + K_2$ で， $0 < y < -bx + K_2$ では x は増加し， $y > -bx + K_2$ では減少する．

$K_1 > K_2/b$ の場合の相平面図を図 1 に示す．破線はアイソクラインで実線は数値計算による相平面軌道である．矢印はアイソクラインで区分された領域内の x, y の増減を表す．この場合の平衡点は $(0, K_2)$ と $(K_1, 0)$ で，前者は不安定，後者は安定で全ての解軌道は後者に引込まれる．すなわち， y は x との競争に耐えられず絶滅し， x は環境容量 K_1 で生存する．

次に $K_1 < K_2/b$ の場合を図 2 に示す．この場合には 2 本のアイソクラインの交点である共存平衡点が存在する．他の平衡点 $(0, K_2)$ と $(K_1, 0)$ は不安定で，全

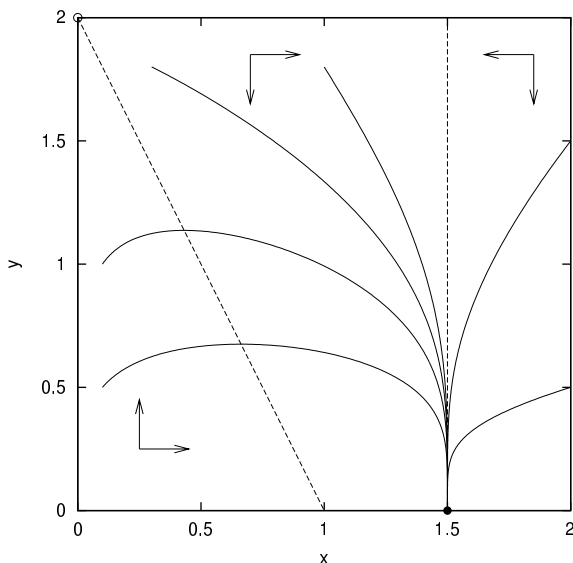


図 1 一方的種間競争の $K_1 > K_2/b$ の場合の解軌道 ($r_1 = 1, r_2 = 3, K_1 = 1.5, K_2 = 2, b = 2.$)

ての解軌道は安定な共存平衡点へと引込まれる．すなわち，種間競争は一方的であっても x の種内競争が強いので抑制が働いて 2 種の共存が可能となっている．

4. 種内競争のある被食者と捕食者の系

目的の 3 種系の解析に先立って，それを単純化した種内競争のある被食者と捕食者の系を調べる．基礎方程式は次のようになる．

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1} \right) - cxz \quad (3a)$$

$$\frac{dz}{dt} = -r_2 z + dxz \quad (3b)$$

被食者 x は捕食者がいなければ ($z = 0$) 単独でロジスティック増殖するが，捕食者がいれば両者の個体数の積に比例した速度 cxz で食われる．これは両者がランダムに出会った場合，一定の割合で捕食されることを意味している．一方，捕食者 z は捕食量に比例して速度 dxz で増加するが，被食者がいなければ ($x = 0$) 死亡率 r_2 で指数的に減少する．この系の原点以外の平衡点は次の 2 点である．

$$\begin{pmatrix} x^* \\ z^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{r_3}{d} \\ \frac{r_1}{c} \left(1 - \frac{r_3}{K_1 d} \right) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} K_1 \\ 0 \end{pmatrix}$$

前者の共存平衡点が存在する $K_1 > r_3/d$ の場合を考える． $dx/dt = 0$ のアイソクラインは，直線 $x = 0$ と

$$z = -\frac{r_1}{cK_1}x + \frac{r_1}{c}$$

である．また， $dz/dt = 0$ のアイソクラインは $x = r_3/d$ である (図 3)．平衡点 (x^*, z^*) の安定性を調べるため

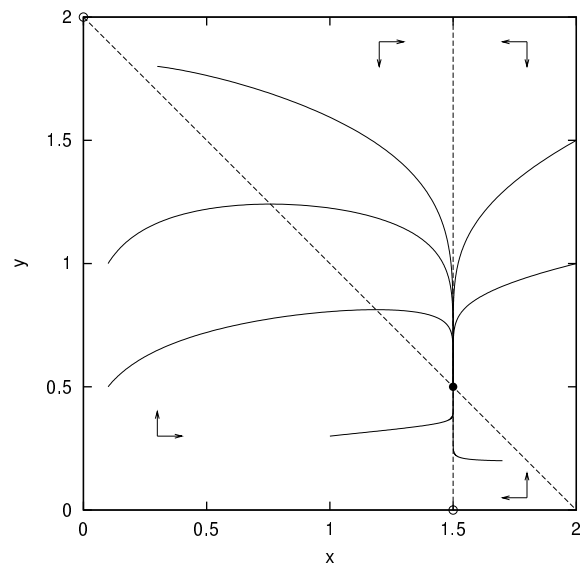


図 2 一方的種間競争の $K_1 < K_2/b$ の場合の解軌道 ($r_1 = 3, r_2 = 2, K_1 = 1.5, K_2 = 2, b = 1.$)

に $x = x^* + u, z = z^* + w$ (u, w は微小量) として式 (3) を (x^*, z^*) の回りで線形化すれば次のようになる .

$$\frac{du}{dt} = \left(r_1 \left(1 - \frac{2x^*}{K_1} \right) - cz^* \right) u - cx^*w \quad (4a)$$

$$\frac{dw}{dt} = dz^*u + (-r_3 + dx^*)w \quad (4b)$$

これの特性方程式は次のようになる .

$$\lambda^2 + \left(r_3 - r_1 + \left(\frac{2r_1}{K_1} - d \right) x^* + cz^* \right) \lambda - r_1r_3 + r_1 \left(d + \frac{2}{K_1} (r_3 - dx^*) \right) x^* + cr_3z^* = 0 \quad (5)$$

$(x^*, z^*) = (K_1, 0)$ の場合には固有値は式 (5) より

$$\lambda_1 = -r_1 < 0 \quad \lambda_2 = K_1d - r_2 > 0$$

となり鞍点で不安定である .

$(x^*, z^*) = \left(\frac{r_3}{d}, \frac{r_1}{c} \left(1 - \frac{r_3}{K_1d} \right) \right)$ の場合には式 (5) は

$$\lambda^2 + \frac{r_1r_3}{K_1d}\lambda + r_1r_3 \left(1 - \frac{r_3}{K_1d} \right) = 0$$

となり, 解と係数の関係から

$$\lambda_1 + \lambda_2 = -\frac{r_1r_3}{K_1d} < 0$$

$$\lambda_1\lambda_2 = r_1r_3 \left(1 - \frac{r_3}{K_1d} \right) > 0$$

であり, $Re(\lambda_1) < 0, Re(\lambda_2) < 0$ よりこの平衡点は安定である . 図 3 に示すように全ての解軌道はこの平衡点に引き込まれ, x と z の 2 種は平衡状態で共存する .

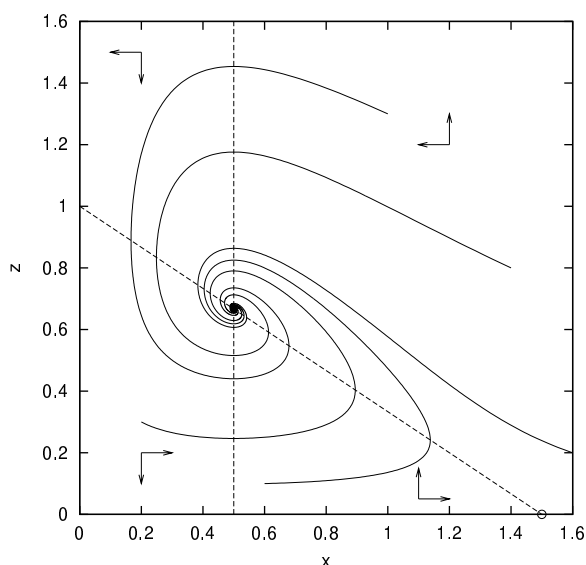


図 3 種内競争のある被食者と捕食者

($r_1 = 3, K_1 = 1.5, c = 3, r_3 = 1, d = 2.$)

5. 捕食者による共存の安定化

5.1 基礎方程式と平衡点

次に 3 節の一方的な種間競争において強者 x のみが生残り弱者 y が絶滅する系 (図 1) に強者 x を捕食する種 z が加わった場合を考える . この場合には 3 種の共存の可能性があることが予想される . 基礎方程式は次のようになる .

$$\frac{dx}{dt} = r_1x \left(1 - \frac{x}{K_1} \right) - cxz \quad (6a)$$

$$\frac{dy}{dt} = r_2y \left(1 - \frac{bx + y}{K_2} \right) \quad (6b)$$

$$\frac{dz}{dt} = -r_3z + dxz \quad (6c)$$

この系には次の 3 種共存平衡点が存在する .

$$\begin{pmatrix} x^* \\ y^* \\ z^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{r_3}{d} \\ K_2 - \frac{br_3}{d} \\ \frac{r_1}{c} \left(1 - \frac{r_3}{K_1d} \right) \end{pmatrix}$$

以後これを平衡点 P とよぶ . 式 (6) に含まれるパラメータは, 先ず x が生残り y が絶滅するという図 1 の場合の条件 $K_1 > K_2/b$ を満たす . さらに平衡点 P が第 1 象限に存在する場合を考察の対象としているので結局パラメータは次の条件式を満たすことになる .

$$K_1 > \frac{K_2}{b} > \frac{r_3}{d} \quad (7)$$

この条件の下で式 (6) の系には 3 種共存平衡点 P 以外に以下の 3 個の平衡点がある .

$$\begin{pmatrix} x^* \\ y^* \\ z^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} K_1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} 0 \\ K_2 \\ 0 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \frac{r_3}{d} \\ 0 \\ \frac{r_1}{c} \left(1 - \frac{r_3}{K_1d} \right) \end{pmatrix}$$

これらを平衡点 Q, R, S とよぶ .

5.2 平衡点の安定性解析と系の挙動

前節の平衡点の安定性を調べるために $x = x^* + u, y = y^* + v, z = z^* + w$ (u, v, w は微小量) として式 (6) を平衡点 (x^*, y^*, z^*) の回りで線形化して次の式を得る .

$$\frac{du}{dt} = \left(r_1 - \frac{2r_1}{K_1}x^* - cz^* \right) u - cx^*w \quad (8a)$$

$$\frac{dv}{dt} = -\frac{r_2by^*}{K_2}u + r_2 \left(1 - \frac{bx^* + 2y^*}{K_2} \right) v \quad (8b)$$

$$\frac{dw}{dt} = dz^*u - (r_3 - dx^*)w \quad (8c)$$

この線形微分方程式系の固有方程式は次のようになる .

$$\left[\lambda^2 + \left\{ -r_1 + r_3 + \left(\frac{2r_1}{K_1} - d \right) x^* + cz^* \right\} \lambda - r_1 r_3 + r_1 \left\{ d + \frac{2}{K_1} (r_3 - dx^*) \right\} x^* + cr_3 z^* \right] \times \left\{ \lambda - r_2 \left(1 - \frac{bx^* + 2y^*}{K_2} \right) \right\} = 0 \quad (9)$$

平衡点 Q において式 (9) の解は

$$\lambda_1 = -\frac{br_2}{K_2} \left(K_1 - \frac{K_2}{b} \right) < 0$$

$$\lambda_2 = -r_2 < 0 \quad \lambda_3 = d \left(K_1 - \frac{r_3}{d} \right) > 0$$

となり不安定である . 3 節の (x, y) の 2 種のみでの系では安定であった $(K_1, 0)$ (図 1) が第 3 種 z が加わることによって不安定化していることは興味深い .

平衡点 R において式 (9) の解は

$$\lambda_1 = r_1 > 0 \quad \lambda_2 = -r_2 < 0 \quad \lambda_3 = -r_3 < 0$$

となり不安定である .

平衡点 S において式 (9) の解は

$$\lambda_1 = -\frac{br_2}{K_2} \left(\frac{K_2}{b} - \frac{r_3}{d} \right) > 0$$

となり不安定である . 4 節の (x, z) の 2 種のみでの系では安定であった x, z の共存平衡点が第 3 種 y が加わることによって不安定化していることは興味深い .

3 種共存平衡点 P において式 (9) の解は

$$\lambda_1 = -\frac{r_2}{K_2} \left(K_2 - \frac{br_3}{d} \right) < 0$$

$$\lambda_2 + \lambda_3 = -\frac{r_1 r_3}{K_1 d} < 0 \quad \lambda_2 \lambda_3 = \frac{r_1 r_3}{K_1} \left(K_1 - \frac{r_3}{d} \right) > 0$$

より $Re(\lambda_2) < 0$ $Re(\lambda_3) < 0$ となるので安定である .

3 種系では共存平衡点 P のみが安定であることは興味深い . 図 4 , 5 , 6 は不安定平衡点 Q, R, S 近傍から出発した式 (8) の解が共存平衡点 P に引き込まれていく様子を数値計算によって示したものである .

図 6 では x, z は 4 節の 2 種系の平衡点の一定値のまま変化せず y だけが 0 近傍から増加して 3 種共存平衡点の値に到達している . このことは 3 種の平衡的共存の問題を, 先に平衡的に共存している x, z (この安定性は 4 節で示した) のなかに, 外部から侵入した小数の y が定着可能か否かという問題として把握できることを意味している . x, z の共存平衡点の回りで式 (6b) を線形化すれば次の式を得る .

$$\frac{dy}{dt} = r_2 y \frac{b}{K_2} \left(\frac{K_2}{b} - \frac{r_3}{d} \right)$$

侵入した小数の y が増加するか否かは右辺の括弧の中の式の符号の正負によって決まる . 正の場合に増加して侵入定着可能となるがこの条件は式 (7) の不等式で表される 3 種共存点の存在条件と同じである . 侵入に

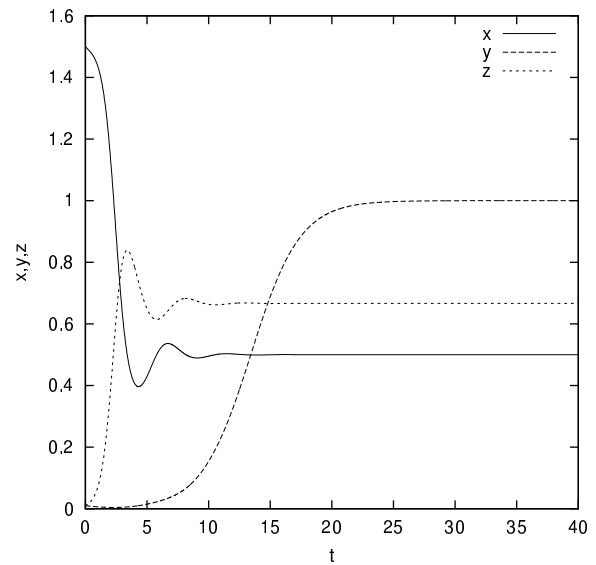


図 4 平衡点 Q 近傍から出発する解

($r_1 = 1, r_2 = 1, r_3 = 3, K_1 = 1.5, K_2 = 2, b = 2, c = 3, d = 2.$)

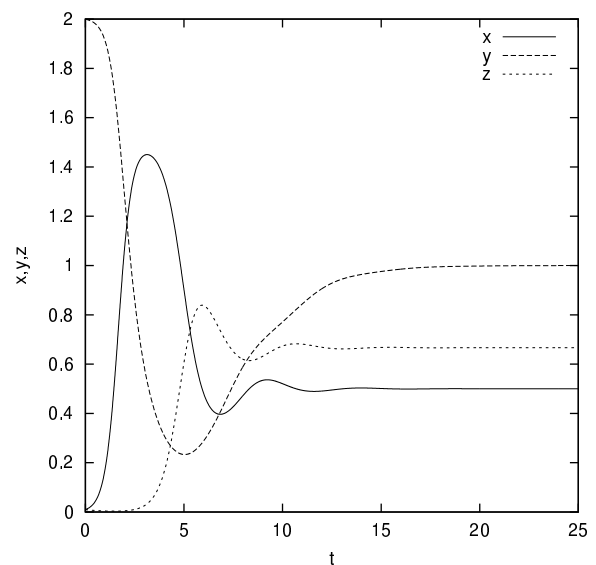


図 5 平衡点 R 近傍から出発する解

(パラメータは図 4 と同じ.)

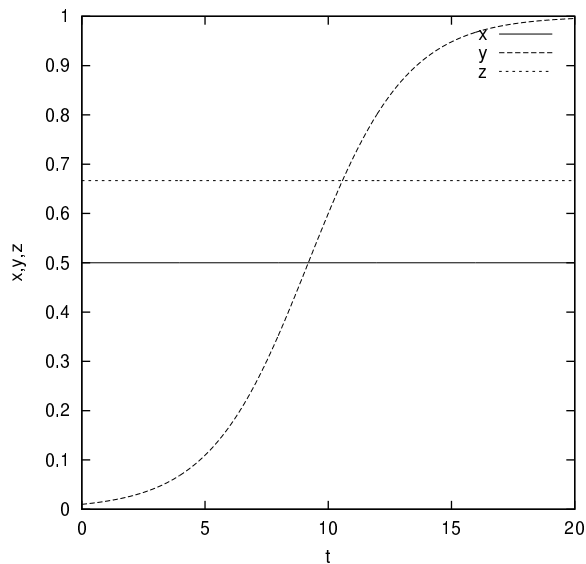


図6 平衡点 S 近傍から出発する解
(パラメータは図4と同じ.)

成功した y は一定値の x^*, z^* の下でロジスティック増殖して平衡値に到達することが式 (7b), 図6 から分かる。

6. おわりに

2種 x, y のうちの一方の種 x が必ず生き残り他方 y が絶滅する一方的な種間競争のロトカ - ボルテラ競争系に, 強者 x を捕食する種 z が加わった3種系の挙動を平衡点の安定性解析に数値シミュレーションを援用する方法で調べた. その結果, この3種系には4個の平衡点が存在するが, 3種共存平衡点のみが安定で, その他は不安定であることが分かった. また, 3種共存平衡点の存在する条件は, 強者 x とその捕食者 z が平衡して共存している状態に侵入した弱者 y が定着を果たす条件と同じであることが分かった.

参考文献

- 1) Murray, J.D. (2002) Mathematical Biology, Third Edition, Springer-Verlag
- 2) 巖佐庸 (1998) 数理生物学入門, 共立出版
- 3) Jordan D.W. and P.Smith (1999) Nonlinear Ordinary Differential Equations: An Introduction to Dynamical Systems, Third Edition, Oxford University Press.