

2 被食者 - 1 捕食者系の挙動

松下通紀*

The Population Dynamics of a Two-Prey and One-Predator System

Michinori MATSUSHITA

ABSTRACT

The population dynamics of a two-prey and one-predator system is investigated by means of stability analysis of the equilibrium point of the governing differential equations. It has been shown that the switching mechanism of predation, which means that the predatory rate diminishes with low population density of the prey, stabilizes the coexistence of the three species. Otherwise, one of the prey species is always led to extinction.

KEY WORDS : Population Dynamics, Prey-Predator System, Switching Predation

1. はじめに

すべての動物は、生きるためのエネルギーと成長のための物質を餌となる他の生物より得ている。このように他の生物を捕らえて食う方を捕食者、食われる方を被食者とよぶ。被食者が豊富にあると捕食者の個体数は増加する。その結果、被食者を消費しすぎようになり、ついには被食者が減少して、捕食者自身も減少し始めることになる。捕食者の個体数が充分に少なくなると被食者の個体数が増殖によって回復してくる。このような過程のために、被食者と捕食者の個体数には位相差のある振動が生じる傾向がある。この現象に対する古典的数理モデルが次のロトカ - ボルテラ捕食系である。

$$\frac{dx}{dt} = r_1x - axy \quad (1a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -r_2y + bxy \quad (1b)$$

ここで x, y はそれぞれ被食者と捕食者の個体数を表す。 $r_1 (> 0)$ は被食者の内的自然増加率である。捕食の速度は被食者と捕食者の出会いの数に比例すると仮定して axy ($a > 0$) とする。捕食者は一定の比率 $r_2 (> 0)$

で死亡し、捕食した餌の量に比例した速度 bxy ($b > 0$) で増加する。式 (1) の系には、固有値が純虚数の中立安定な共存平衡点 $(r_2/b, r_1/a)$ とリアプノフ関数

$$V(x, y) = -r_2 \log x + bx - r_1 \log y + ay$$

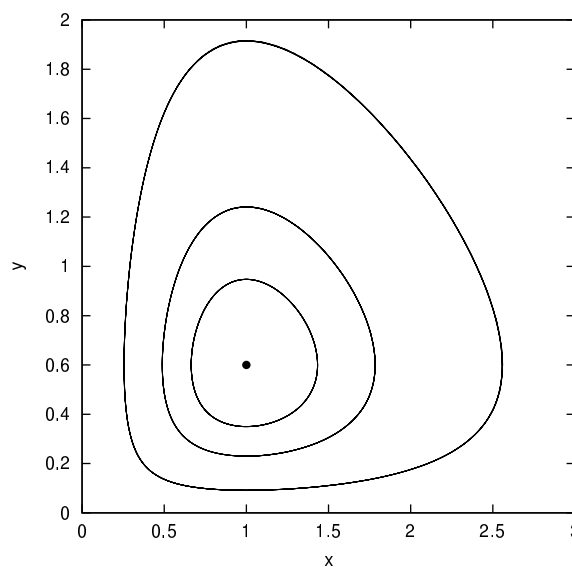


図 1 ロトカ - ボルテラ捕食系の相平面軌道 ($r_1 = 0.6, r_2 = 1, a = 1, b = 1$)

*機械工学科

が存在し、 V の等高線が解軌道となる。また、解軌道は図 1 に示すような共存平衡点を回る閉曲線で、式 (1) の解は周期解となることが知られている。^{1),2)}

本研究は、上記のモデルを拡張した 2 種の被食者と 1 種の捕食者からなる 3 種系の挙動を調べようとするものである。また、捕食率は式 (1) の個体数の積に比例する型と併せて、存在量の多い方の餌を比例関係以上に多く利用するスイッチング捕食²⁾ の効果についても比較検討する。

2. ロトカ - ボルテラ型の 2 被食者 - 1 捕食者系

2.1 基礎方程式と平衡点

1 被食者-1 捕食者系の挙動を記述する式 (1) を 2 被食者-1 捕食者系に拡張すれば次のようになる。

$$\frac{dx}{dt} = r_1 x - axz \quad (2a)$$

$$\frac{dy}{dt} = r_2 y - byz \quad (2b)$$

$$\frac{dz}{dt} = -r_3 z + cxz + dyz \quad (2c)$$

ここで x, y は 2 種の被食者の個体数で、 z は捕食者の個体数である。この系の原点以外の平衡点は次の 2 点である。

$$\begin{pmatrix} x^* \\ y^* \\ z^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{r_3}{c} \\ 0 \\ \frac{r_1}{a} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ \frac{r_3}{d} \\ \frac{r_2}{b} \end{pmatrix}$$

これらを平衡点 P, Q とよぶ。この系には 3 種共存平衡点は存在しない。ここでパラメータの間に

$$\frac{r_1}{a} > \frac{r_2}{b} \quad (3)$$

の関係を仮定する。これは被食者 y よりも x の方が多数の捕食者を維持できることを意味している。

2.2 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 (2) を平衡点 (x^*, y^*, z^*) の回りで線形化して次の式を得る。³⁾

$$\frac{du}{dt} = (r_1 - az^*)u - ax^*w \quad (4a)$$

$$\frac{dv}{dt} = (r_2 - bz^*)v - by^*w \quad (4b)$$

$$\frac{dw}{dt} = cz^*u + dz^*v + (-r_3 + cx^* + dy^*)w \quad (4c)$$

平衡点 P においては式 (4) は次のようになる。

$$\frac{du}{dt} = -\frac{ar_3}{c}w \quad (5a)$$

$$\frac{dv}{dt} = \left(r_2 - \frac{br_1}{a}\right)v \quad (5b)$$

$$\frac{dw}{dt} = \frac{cr_1}{a}u + \frac{dr_1}{a}v \quad (5c)$$

式 (5) の固有方程式は次のようになる。

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 0 & -\frac{ar_3}{c} \\ 0 & r_2 - \frac{br_1}{a} - \lambda & 0 \\ \frac{cr_1}{a} & \frac{dr_1}{a} & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (6)$$

式 (6) の解は

$$\lambda_1 = r_2 - \frac{br_1}{a} \quad \lambda_{2,3} = \pm\sqrt{r_1 r_3} i$$

となり、式 (3) より $\lambda_1 < 0$ となり安定である。

平衡点 Q においては式 (4) は次のようになる。

$$\frac{du}{dt} = \left(r_1 - \frac{ar_1}{b}\right)u \quad (7a)$$

$$\frac{dv}{dt} = -\frac{br_3}{d}w \quad (7b)$$

$$\frac{dw}{dt} = \frac{cr_2}{b}u + \frac{dr_2}{b}v \quad (7c)$$

式 (7) の固有方程式は次のようになる。

$$\begin{vmatrix} r_1 - \frac{ar_2}{b} - \lambda & 0 & 0 \\ 0 & -\lambda & -\frac{br_3}{d} \\ \frac{cr_2}{b} & \frac{dr_2}{b} & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (8)$$

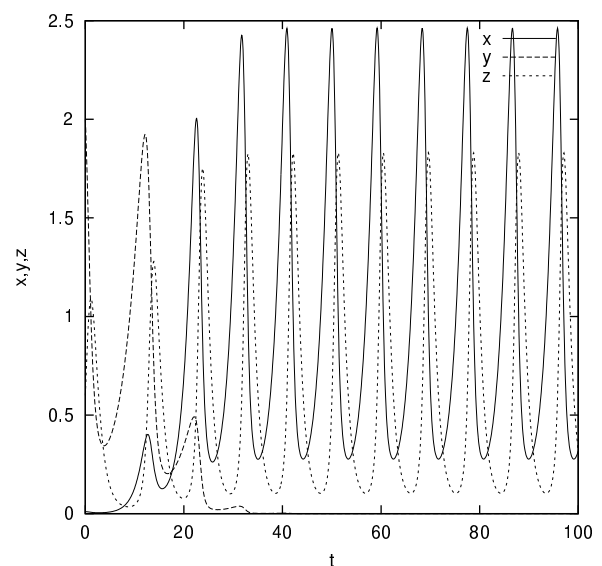


図 2 ロトカ - ボルテラ型 2 被食者 - 1 捕食者系の数値解 ($r_1 = 0.6, r_2 = 0.3, r_3 = 1, a = b = c = d = 1$)

式 (8) の解は

$$\lambda_1 = r_1 - \frac{a}{b}r_2 \quad \lambda_{2,3} = \pm\sqrt{r_2r_3} i$$

となり, 式 (3) より $\lambda_1 > 0$ となり不安定である.

以上の結果から式 (2),(3) に支配されるロトカ - ボルテラ型の 2 被食者 - 1 捕食者系は, どのような初期状態から出発しても最終的には xz 平面上の平衡点 P の回りのリミットサイクルに近付いていくことが分かる. すなわち被食者 y は死滅し, 被食者 x と捕食者 z が生き残って 1 節で述べた 2 種のロトカ - ボルテラ捕食系の周期変動に近付いていく. 図 2, 3 に式 (2) の数値解と相空間における解軌道を示す. 平衡点の安定性解析から予測される結果が得られていることが分かる. 2 種の被食者は捕食者がいなければそれぞれ独立に指数増殖するが, 捕食者を介した競争によって繁殖率の低い種は死滅し繁殖率の高い種が捕食者と動的に共存している.

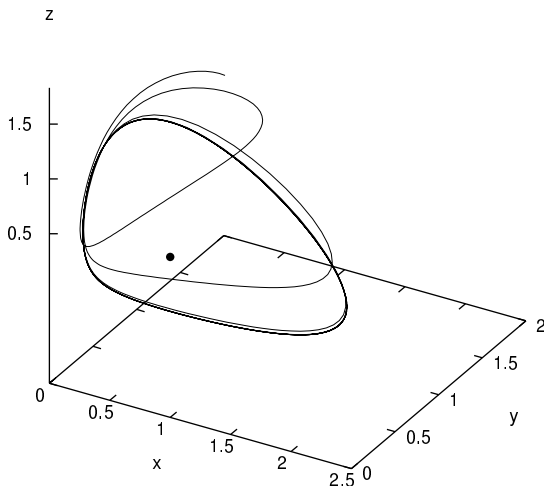


図 3 ロトカ - ボルテラ型 2 被食者 - 1 捕食者系の解軌道 (パラメータは図 2 と同じ)

3. スイッチング捕食型の 2 被食者 - 1 捕食者系

3.1 スイッチング捕食

捕食者 1 個体が単位時間に捕食する被食者の数を捕食率とよび P で表す. 被食者の個体数を x とすると 1 節のロトカ - ボルテラ捕食系では

$$P = kx \quad (k \text{ は定数})$$

となる. 2 種の被食者 x, y が捕食されるときに, それぞれの捕食率は他種の存在に関係なく独立に与えられ

るとすれば

$$P_x = k_x x \quad P_y = k_y y \quad (k_x, k_y \text{ は定数}) \quad (9)$$

となる. これは 2 節の場合である.

しかし, 個体数が少なくなった被食者は捕食者から逃れるための隠れ場所を得やすいし, 捕食者も少数の被食者を必要以上に探索するより豊富にある種の方を利用する傾向があると考えられる. このように存在量の多い方の被食者を存在量の比以上に捕食する傾向を捕食のスイッチングとよぶ. さしあたり式 (9) の捕食率の係数 k_x, k_y が定数ではなく 2 種の存在量の割合に比例すると仮定して, この効果をモデル化すれば 2 種の捕食率は次のようになる.

$$P_x = \frac{ax^2}{x+y} \quad P_y = \frac{by^2}{x+y} \quad (a, b \text{ は定数}) \quad (10)$$

2 種の被食者の存在量の比 y/x と捕食率の比 P_y/P_x の関係は式 (9) と式 (10) の場合それぞれ次のようになる.

$$\frac{P_y}{P_x} = \frac{k_y y}{k_x x} \quad (11)$$

$$\frac{P_y}{P_x} = \frac{b}{a} \left(\frac{y}{x}\right)^2 \quad (12)$$

これらを図 4 に示す. 捕食率が個体数に比例する式 (11) の場合は直線関係になるが, 式 (12) のスイッチング捕食の場合は下に凸の 2 次曲線になる.

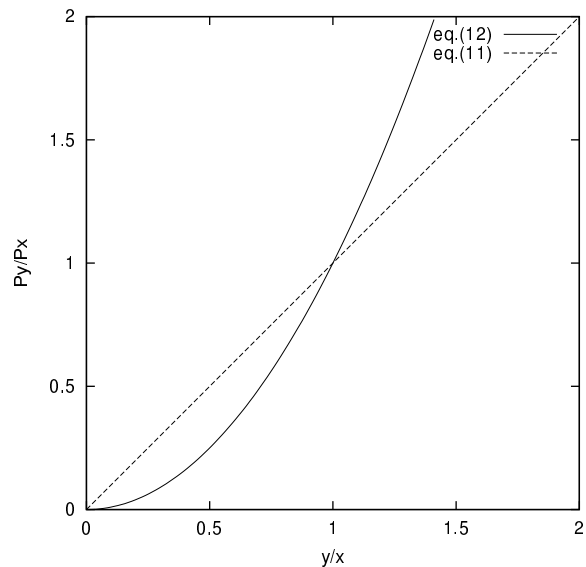


図 4 2 種の被食者の存在量の比と捕食率の関係 ($k_y/k_x = 1, b/a = 1$)

3.2 基礎方程式

スイッチング捕食型の2被食者 - 1捕食者系の挙動を支配する基礎方程式は次のようになる .

$$\frac{dx}{dt} = r_1x - \frac{ax^2z}{x+y} \quad (13a)$$

$$\frac{dy}{dt} = r_2y - \frac{by^2z}{x+y} \quad (13b)$$

$$\frac{dz}{dt} = -r_3z + \frac{(ax^2 + by^2)z}{x+y} \quad (13c)$$

ここで x, y は2種の被食者の個体数で, z は捕食者の個体数である . この系の原点以外の平衡点は次の2点 (平衡点 R, S とよぶ)

$$\begin{pmatrix} x^* \\ y^* \\ z^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{r_3}{a} \\ 0 \\ \frac{r_1}{a} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ \frac{r_3}{b} \\ \frac{r_2}{b} \end{pmatrix}$$

と以下に示す3種共存平衡点 T である .

$$\begin{aligned} x^* &= \frac{r_1r_3(ar_2 + br_1)}{a(ar_2^2 + br_1^2)} & y^* &= \frac{r_2r_3(ar_2 + br_1)}{b(ar_2^2 + br_1^2)} \\ z^* &= \frac{ar_2 + br_1}{ab} \end{aligned} \quad (14)$$

3.3 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 (13) を平衡点の回りで線形化する . 平衡点 R においては次式を得る .

$$\frac{du}{dt} = r_1v - r_3w \quad (15a)$$

$$\frac{dv}{dt} = 0 \quad (15b)$$

$$\frac{dw}{dt} = r_1u - r_1v \quad (15c)$$

式 (15) の固有方程式は次のようになる .

$$\begin{vmatrix} -\lambda & r_1 & -r_3 \\ 0 & -\lambda & 0 \\ r_1 & -r_1 & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (16)$$

式 (16) の解は

$$\lambda_1 = 0 \quad \lambda_{2,3} = \pm\sqrt{r_1r_3} i$$

となり, 線形理論では安定判別不能である .

同様に平衡点 S においては次式を得る .

$$\frac{du}{dt} = 0 \quad (17a)$$

$$\frac{dv}{dt} = r_2u - r_3w \quad (17b)$$

$$\frac{dw}{dt} = -r_2u + r_2v \quad (17c)$$

式 (17) の固有方程式は次のようになる .

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 0 & 0 \\ r_2 & -\lambda & -r_3 \\ -r_2 & r_2 & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (18)$$

式 (18) の解は

$$\lambda_1 = 0 \quad \lambda_{2,3} = \pm\sqrt{r_2r_3} i$$

となり, この場合も線形理論では安定判別不能である .

次に式 (14) の3種共存平衡点 T の安定性を調べる . この平衡点の回りの線形近似により次式を得る .

$$\frac{du}{dt} = -\frac{ax^*y^*z^*}{(x^* + y^*)^2}u + \frac{ax^{*2}z^*}{(x^* + y^*)^2}v - \frac{ax^{*2}}{x^* + y^*}w \quad (19a)$$

$$\frac{dv}{dt} = \frac{by^{*2}z^*}{(x^* + y^*)^2}u - \frac{bx^*y^*z^*}{(x^* + y^*)^2}v - \frac{by^{*2}}{x^* + y^*}w \quad (19b)$$

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dt} &= \frac{z^*}{(x^* + y^*)^2}(ax^{*2} + 2ax^*y^* - by^{*2})u \\ &+ \frac{z^*}{(x^* + y^*)^2}(by^{*2} + 2bx^*y^* - ax^{*2})v \end{aligned} \quad (19c)$$

式 (19) の固有方程式は次のようになる .

$$\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0 \quad (20a)$$

$$a_1 = \frac{(a+b)x^*y^*z^*}{(x^* + y^*)^2} \quad (20b)$$

$$\begin{aligned} a_2 &= \frac{z^*}{(x^* + y^*)^3}(a^2x^{*4} + 2a^2x^{*3}y^* - 2abx^{*2}y^{*2} \\ &+ 2b^2x^*y^{*3} + b^2y^{*4}) \end{aligned} \quad (20c)$$

$$a_3 = \frac{abx^*y^*z^{*2}}{(x^* + y^*)^2}(ax^{*2} + by^{*2}) \quad (20d)$$

ここでラウス - フルヴィッツの安定判別法³⁾を適用する . すなわち, 式 (20a) のすべての解の実部が負であるための必要十分条件は

$$a_1 > 0, \quad a_1a_2 - a_3 > 0, \quad a_3 > 0$$

が成り立つことである . このうち第1式と第3式が成り立つことは式 (20b), (20d) より明らかである . 第2式については以下に示す .

$$a_1 a_2 - a_3 = \frac{x^* y^* z^{*2}}{(x^* + y^*)^5} \{ a^3 x^{*4} + 2a^3 x^{*3} y^* - 3ab(a+b)x^{*2} y^{*2} + 2b^3 x^* y^{*3} + b^3 y^{*4} \}$$

$$= \frac{x^* y^* z^{*2}}{(x^* + y^*)^5} (ax^* - by^*)^2 \{ ax^{*2} + 2(a+b)x^* y^* + by^{*2} \} \geq 0$$

これより $ax^* = by^*$ (式 (14) より $r_1 = r_2$) の場合を除いて 3 種共存平衡点が安定であることが示された。図 5, 6 に式 (13) の数値解と相空間における解軌道を示す。どのような初期状態から出発しても, 安定判別不能であった 2 種共存平衡点 R, S に引き込まれたりその回りを周回することはなく, すべての解が安定な 3 種共存平衡点に引き込まれる結果となった。2 種の被食者の捕食者の存在を介しての競争は捕食のスイッチング効果によって緩和され 3 種の平衡的共存が可能となっていることが分かる。

4. おわりに

2 被食者 - 1 捕食者系の挙動を平衡点の安定性解析と数値シミュレーションによって調べた。2 種の被食者に対する捕食率がそれぞれの被食者の個体数に比例するロトカ - ボルテラ型捕食と, 多い方の被食者を存

在量の比以上に捕食するスイッチング捕食との比較を行った。その結果, ロトカ - ボルテラ型捕食の場合には繁殖率の低い被食者は死滅し繁殖率の高い被食者と捕食者のみが共存し, スwitching型捕食の場合には被食者の競争が緩和されて 3 種が共存できることが分かった。

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.

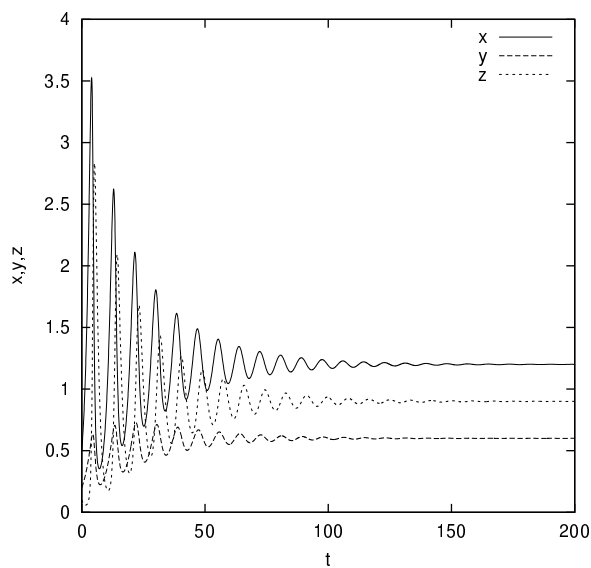


図 5 スwitching捕食型 2 被食者 - 1 捕食者系の数値解 ($r_1 = 0.6, r_2 = 0.3, r_3 = 1, a = 1, b = 1$)

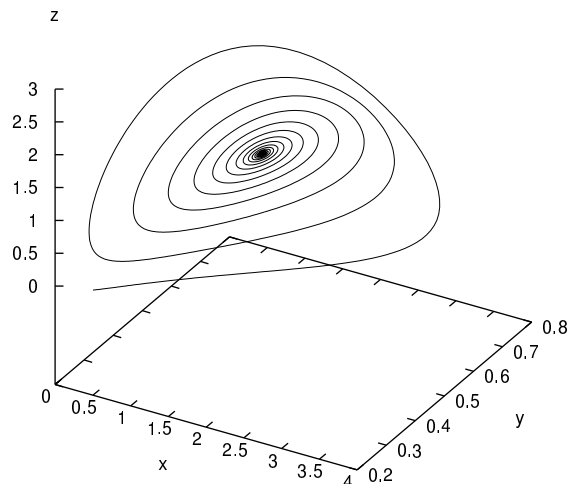


図 6 スwitching捕食型 2 被食者 - 1 捕食者系の解軌道 (パラメータは図 5 と同じ)