2010年度　卒業研究レポート
“魚種交替の「３すくみ関係」”

明治大学 理工学部 数学科
４年　中島　大介

2011 年 3 月 25 日

目 次

第1章　自己増殖する野生生物資源（１種の生物における個体数の増加モデル）

松田 [1]
生物学の第一原理より、生物は、自己増殖する。
マルサスが「人口論」において、“食糧は等差数列的に増加するが、人口は等比数列的に増加する” と述べて、産児制限を主張したとされるも、人間という生物が自己管理するためである。
この章ではまず、１種類の生物における、個体数の変化を扱う。

1.1　$Malthus$ 方程式

生物が幾何数列的に増える例

１年で親になり、子を残し、親自身は死ぬ生物を考える。（アサガオなど、１年草の植物は、このような生活史をもつ。）
ある世代の個体数を N_0 とし、１個体の親が R 個体の子を次世代に残すとする。個体数が次世代に増えるから、ある世代の個体数 N_{t-1} とその次の個体数 N_t の関係は、

$$N_t = RN_{t-1}$$

という漸化式で表せる。この漸化式の解は、

$$N_t = R_t N_0$$

となる。つまり、t 世代後の個体数 N_t は、等比数列となる。

親がなお生き続けて、子供を産み続ける生物の例

先ほどとは違い、親が子供を産んだ後に死ぬのではなく、なお生き続けて、子供を産み続けるような生物を考える。（人間やマイワシ）
個体数増加率が単に、全個体数 $N(t)$ に比例すると仮定する。
つまり、１個体当たりの増加率 r が一定と仮定する。

時刻(年)0の個体数を N_0 とし、時刻 t の個体数を $N(t)$ とすると、
1個体単位時間当たりの増加率が r なので、個体数の変化は、

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)$$

で表せる。この解は,

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

で表せる。つまり、個体数 $N(t)$ は指数関数的に増加する。
この r を**内的自然増加率**という。人口学者マルサスにちなんで、**マルサス係数** (*Malthusian parameter*) とも呼ぶ。

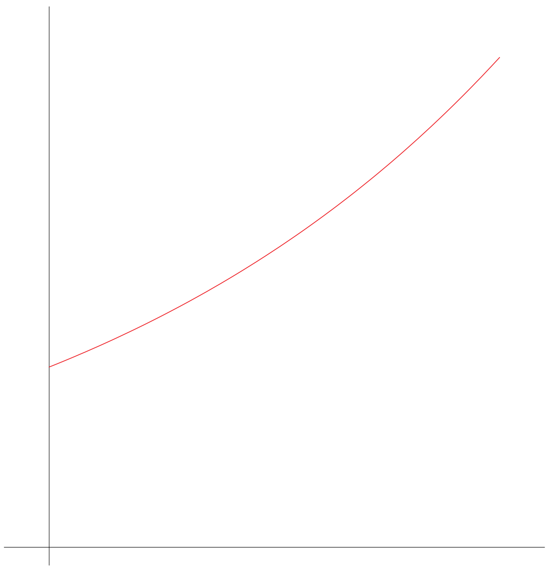


図 1.1: *Malthus* 方程式のシミュレーション

1.2 *logistic* 方程式

生物は無限に増え続けることはできない。地球は有限であり、個体数が増えていくと、利用できる資源が減り、排泄物の処理に困り、死亡率が上がったり、繁殖率が下がったりする。これを**密度効果**という。

つまり、1個体当たりの増加率は、個体数とともに減少し、ある個体数 K のときに、個体数は増えも、減りもしなくなる。この K を**環境容量** (*carrying capacity*) と呼ぶ。

ごく単純には、過去の人口増加とは逆に、個体数増加率が個体数に比例して下がると考えられる。このとき、微分方程式は、

$$\frac{dN(t)}{dt} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N$$

と表すことができる。これを *logistic* **方程式** (*logistic equation*) と呼ぶ。*logistic* とは、後方支援のことであり、エサや住居などの後方支援が失われて、増加率が鈍ることを意味している。この解は、変数分離法で解くことができ、

$$N(t) = \frac{K}{1 + (K - N_0)/N_0 e^{rt}}$$

で表わすことができる。

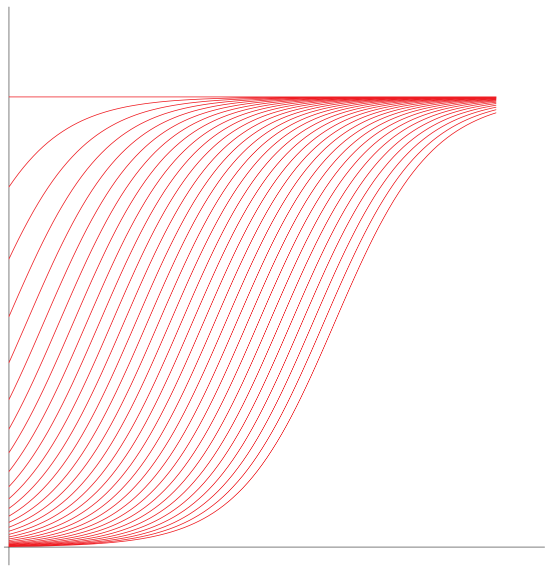


図 1.2: *logistic* 方程式のシミュレーション

個体数 N(t) が環境容量 K より少ないときには、1 個体数当たり毎年 r の率で増え続けるが、$N(t)$ が増えるにつれて増加率が鈍り、$N(t)$ が環境容量 K に一致したところで増加が止まる。もしも個体数 $N(t)$ が K よりも多ければ、個体数は減少する。

第2章　捕食者と被食者系
（２種の生物における競争モデル）

村上 [2],Hirsch・Smale・Devaney [3] 第一次世界大戦が終わって、長い間漁獲をしなかったイタリアの漁師たちは、アドリア海には魚が満ちているだろうと勇んで出掛けた。ところが意外なことに、戦前に獲れていたような魚は少なく、代わりにサメが増えていたのである。この現象は、イタリアの数学者ヴォルテラ (*Volterra*) によって解明された。それが捕食者と被食者のモデルである。このモデルは、キツネとウサギにも当てはまる。

２章では、２種類の生物における、捕食者と被食者の競争モデルを扱う。

2.1　*Lotoka-Volterra* の方程式

ある海域における被食者（小さい魚）の個体数を x とし、その海域の捕食者（サメ）の個体数を y とする。その海域は閉鎖性であって、境界からの魚やサメの出入りはほとんど無いものと仮定する。また、被食者は捕食者の全食糧供給源であるとし、捕食者がいないとき、被食者は現在数に比例して増加するものとする。すなわち、

$$y = 0 \quad \Longrightarrow \quad \frac{dx(t)}{dt} = ax \qquad (a > 0)$$

が成り立つ。このとき、

$$x(t) = x_0 e^{at}$$

である。

捕食者が存在するとき、被食者の個体数は、捕食者・被食者の遭遇数に比例して減るものとする。このことを簡単なモデルの 1 つとして、bxy $(y > 0)$ がある。だから、被食者についての微分方程式は、

$$\frac{dx(t)}{dt} = ax - bxy$$

である。

捕食者の個体数に関しては、ほぼ逆の仮定を立てる。被食者がいなければ、捕食者の個体数は現在数に比例して減少する。だから、

$$x = 0 \quad \Longrightarrow \quad \frac{dy(t)}{dt} = -cy \qquad (c > 0)$$

であり、

$$y_t = y_0 e^{-ct}$$

となる。捕食者種はこの場合絶滅する。環境内に被食者がいるとき、捕食者の個体数は、捕食者・被食者の遭遇数に比例して、つまり、dxy の形で増加するものとする。だから、捕食者についての微分方程式は、

$$\frac{dy(t)}{dt} = -cx + dxy$$

こうして、得られる数学モデルは、

$$\begin{cases} \dfrac{dx(t)}{dt} = (a - by)x \\ \dfrac{dy(t)}{dt} = (-c + dx)y \end{cases}$$

となる。この数学モデルは、ロトカ (*Lotka*) とヴォルテラ (*Volterra*) が独立に考えたものと言われ、*Lotka*・*Volterra* の**方程式**という。ここで、パラメータ a, b, c, d はすべて正であるとする。また、個体数を問題にしているので、$x, y \geq 0$ の範囲のみを考える。

2.2 *Lotka-Volterra* の方程式の解の安定性

まずは、平衡点を見つける。これらは、原点と $(x, y) = (c/d, a/b)$ にある。ヤコビ行列は、

$$X' = \begin{pmatrix} a - bx & -bx \\ dx & -c + dx \end{pmatrix}$$

である。

原点は、固有値 a と c を持つ鞍点である。安定および、不安定曲線についてはわかっていて、これはそれぞれ、y 軸と x 軸である。

もう 1 つの平衡点 $(c/d, a/b)$ では、固有値は純虚数 $\pm i\sqrt{ac}$ である。なので、この段階では、この平衡点の安定性に関しては何も言えない。

2.3 *Lotka-Volterra* の方程式の解軌道

次に、系のヌルクラインを描く。x ヌルクラインは、直線 $x = 0$ と $y = a/b$ である。一方、y ヌルクラインは、$y = 0$ と $x = c/d$ である。0 でないヌルクラインは、領域 $x, y > 0$ を 4 つの基本領域に分ける。そこでのベクトル場から、解は平衡点の周りを反時計回りに巻く。

このことからは、解の詳細な振る舞いを決めることはできない。解は平衡点に巻き込むかもしれないし、極限サイクルに巻きつくかもしれないし、「無限遠」や座標軸に向かってほどけていくかもしれないし、初めから閉軌道上にあるかもしれない。

これを決定するために、第一積分 L を探す。変数分離のトリックを使って、

$$L(x, y) = F(x, y) + G(x, y)$$

なる関数を探す。$\dot{L}$ は解に沿っての L の時間微分であり、

$$\begin{aligned}\dot{L}(x,y) &= \frac{d}{dt}L(x(t),y(t)) \\ &= \frac{dF}{dx}x' + \frac{dG}{dy}y'\end{aligned}$$

ゆえに、

$$\dot{L}(x,y) = x\frac{dF}{dx}(a-by) + y\frac{dG}{dy}(-c+dx)$$

である。$\dot{L} \equiv 0$ であるためには、

$$x\frac{dF/dx}{dx-c} \equiv y\frac{dG/dy}{by-a}$$

であればよい。x と y は独立変数であるから、これが可能であるための必要十分条件は、

$$x\frac{dF/dx}{dx-c} = y\frac{dG/dy}{by-a} = \text{定数}.$$

である。定数を 1 とおけば、

$$\frac{dF}{dx} = d - \frac{c}{x}$$

$$\frac{dG}{dy} = b - \frac{a}{y}$$

が得られる。これらをそれぞれ積分して、

$$F(x) = dx - c\log x$$

$$G(y) = dy - a\log y$$

を得る。よって、関数

$$L(x,y) = dx - c\log x + by - a\log y$$

は、x,y> 0 のとき、系の解曲線上で一定である。
$\partial L/\partial x$ と $\partial L/\partial y$ の符号を考えればわかるように平衡点 $Z = (c/d, a/b)$ は L が最小になる場所である。したがって、L（あるいは正確には、$L - L(z)$) は系の第一積分である。だから、Z は安定平衡点である。

2.4 *Lotka-Volterra*の方程式のどの解も閉軌道（平衡点 Z と座標軸は除く）

捕食者・被食者系のどの解も閉軌道である。
（証明）

$W \neq Z$ を通る解を考える。W は x 軸にも y 軸上にもないものとする。この解は Z の周りを巻き、各ヌルクラインを無限回横切る。だから、$n \to \pm\infty$ とき、$t_n \to \pm\infty$ であるような、無限列

$$\cdots < t_{-1} < t_0 < t_1 < \cdots$$

を使って、$\phi_{t_n}(W)$ を直線 $x = c/d$ 上に乗せることができる。W が閉軌道上になければ、点 $\phi_{t_n}W)$ は直線 $x = c/d$ に沿って単調である。
無限サイクルがないから、$n \to \infty$ のとき、$\phi_{t_n}(W) \to Z$ であるか、$n \to -\infty$ のとき、$\phi_{t_n}(W) \to Z$ であるかのどちらかである。L は W を通る解に沿って一定であるから、$L(W) = L(Z)$ である。ところが、これは $L(Z)$ の極小性に矛盾する。
したがって、捕食者・被食者系のどの解も閉軌道である。（平衡点 Z と座標軸は除く）

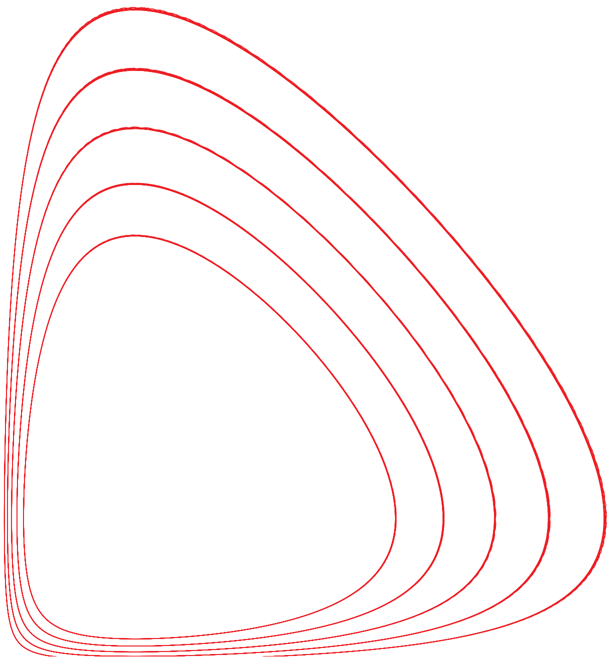


図 2.1: *Lotka-Volterra* 方程式のシミュレーション

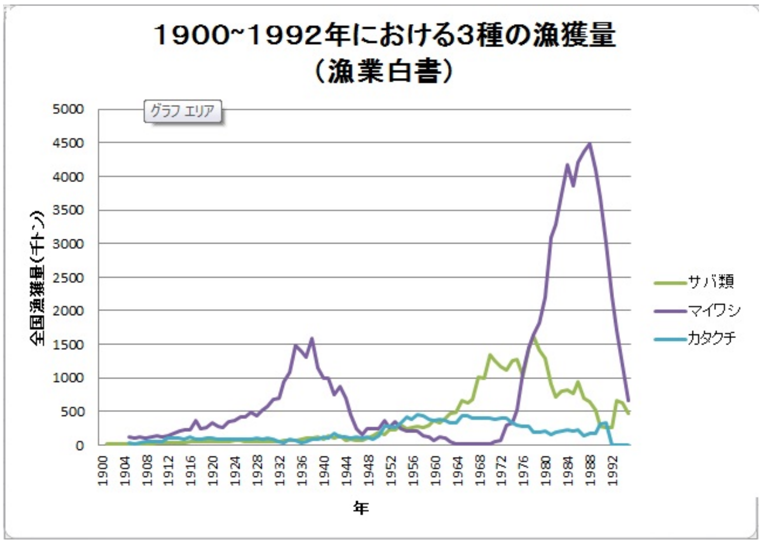
第3章　魚種交替の「３すくみ説」（３種の生物における競争モデル）

松田 [1] マイワシ、カタクチイワシ、マサバなど、表層に住み、プランクトン食の浮魚類により、世界の漁獲量は増え続けている。そして、これらの浮魚類の個体数はどれも、数１０年単位で大変動する。減ったときは沿岸に引っ込み、増えたときには沖合広く進出し、黒潮と親潮の間を回遊する。そのことから、この変動機構は３種の“３すくみ”関係と考えられている。マイワシはマサバにとって代わり、カタクチイワシはマイワシを押しのけ、マサバはカタクチイワシを餌食にする。

３章では、これら３種類の生物種の３すくみ関係を扱っていく。

3.1　魚種交替

図３－１を見ると、マイワシ、マサバ、カタクチイワシの３種類は、異なる時期に高水準期を迎えていることが分かる。沖合ではこの３種類のうちのどれかが分布を広げていて、どれにも巡り会えないという年はほとんどない。また、２種類以上が同時に大回遊している年のほとんどない。これら３種の消長は、互いに独立ではなく、何らかの原因で、負の相関があることがうかがえる。



優占する魚種が交替することを、**魚種交替** (*species replacement*) という。

マサバ、マイワシ、カタクチイワシの３種は、成魚はプランクトンを食べる競争関係にある。しかし、２章でも述べたが、２種の競争関係では、資源変動は長続きせず、安定に共存するか、どちらかを駆逐してしまう。

3.2　魚種交替の「３すくみ説」

２種の競争関係は共存しつつ、永久に変動するような魚種交替を再現することができない。しかし、３種の競争関係が、じゃんけんと同じ、「３すくみ」の関係にあれば、３種は共存しながら、永久に変動し続けることが理論的にできる。

３種の個体数をそれぞれ、マサバを $N_1(t)$、マイワシを $N_2(t)$、カタクチイワシを $N_3(t)$ とし、その時間変化が、次の力学系で表せたとする。

$$\begin{cases} \dfrac{dN_1(t)}{dt} = c_1 + [r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 - a_{13}N_3]N_1 \\ \\ \dfrac{dN_2(t)}{dt} = c_2 + [r_2 - a_{21}N_1 - a_{22}N_2 - a_{23}N_3]N_2 \\ \\ \dfrac{dN_3(t)}{dt} = c_3 + [r_3 - a_{31}N_1 - a_{32}N_2 - a_{33}N_3]N_3 \end{cases}$$

ただし、c_i は微少な正の定数（聖域からの補給を表す）。それぞれの魚種には、相手に侵されない「聖域」がある。聖域がないと、低水準期の資源量が減り過ぎて、存続が危うくなる。浮魚３種は沖合の回遊域をめぐっては競争しているが、沿岸域はそれぞれの聖域として残っている。r_i は内的自然増加率、a_{ij} は種 j が種 i に与える負の影響の強さを表す。

・$a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$ のとき

２種ともに絶滅せず、平衡点で共存することがある。

・$a_{11}a_{22} < a_{12}a_{21}$ のとき

２種は共存しない。

また、

・$N_2 = N_3 = 0$ のとき

これは１章で扱った、種１に関する *logistic* 方程式

・$N_3 = 0$ のとき

２章で扱った、種１と２の *Lotka-Volterra* の競争方程式

にそれぞれなる。

３種系の平衡点は、右辺 $= 0$ の連立方程式の解として求められる。簡単のため、$c_i = 0$ と仮

定する。共存平衡点 (N_1^*,N_2^*,N_3^*) は以下のように求められる。

$$\begin{cases} N_1^* = \dfrac{-(a_{23}a_{32}r_1 - a_{22}a_{33}r_1 - a_{13}a_{32}r_2 + a_{12}a_{33}r_2 + a_{13}a_{22}r_3 - a_{12}a_{23}r_3)}{D} \\ \\ N_2^* = \dfrac{-(a_{23}a_{31}r_1 - a_{21}a_{33}r_1 - a_{13}a_{31}r_2 + a_{11}a_{33}r_2 + a_{13}a_{21}r_3 - a_{11}a_{23}r_3)}{D} \\ \\ N_3^* = \dfrac{-(a_{22}a_{31}r_1 - a_{21}a_{32}r_1 - a_{12}a_{31}r_2 + a_{11}a_{32}r_2 + a_{12}a_{21}r_3 - a_{11}a_{22}r_3)}{D} \end{cases}$$

ただし、$D = (-a_{13}a_{22}a_{31} + a_{12}a_{23}a_{31} + a_{13}a_{21}a_{32} - a_{11}a_{23}a_{32} - a_{12}a_{21}a_{33} + a_{11}a_{22}a_{33})$
　まず、この点自体が局所安定なら、3 種は安定に共存する。不安定なら安定に共存することはない。不安定になる条件は、線形近似の局所安定性解析により求められる。

ほとんど種 1 だけがいて、種 2 と 3 がごくわずかしかいない状態

　種 1 の個体数はほぼ $N_1 \fallingdotseq r_1/a_{11}$ である。このとき、$dN_2(t)/dt$ の右辺が正なら、種 2 は増える。その条件は $r_2 - a_{21}N_1 > 0$ である。これに $N_1 \fallingdotseq r_1/a_{11}$ を代入すると、

$$a_{11}r_2 > a_{21}r_1 \tag{3.1}$$

が得られる。同様に、種 1 が優占していて、種 3 が増えない条件は、

$$a_{11}r_3 > a_{31}r_1 \tag{3.2}$$

である。これらの条件を満たすとき、種 1 が優占した後は、種 2 が増え、種 3 は少ないままである。

ほとんど種 2 だけがいて、種 1 と 3 がごくわずかしかいない状態

　今度は種 2 だけが増えて、$N_2 \fallingdotseq r_2/a_{22}$ である。このとき、種 3 が増えて、種 1 が少ないままになる条件はそれぞれ、

$$a_{22}r_3 > a_{32}r_2 \tag{3.3}$$

と、

$$a_{22}r_1 > a_{12}r_2 \tag{3.4}$$

である。

ほとんど種３だけがいて、種１と２がごくわずかしかいない状態

同様に、種３だけが増えたときに、種１が増えて、種２が少ないままになる条件は、

$$a_{33}r_1 > a_{13}r_3 \tag{3.5}$$

と、

$$a_{33}r_2 > a_{12}r_3 \tag{3.6}$$

である。

これで、６つの不等式が得られた。

これに共存平衡点が不安定になる条件を加えた、７つの条件をすべて満たすとき、

種１が増えた後で、種２が増えて、種１に置き換わり、種２が増えた後で、種３が増えて置き換わり、種３が増えると、種１が増えて置き換わるという、３すくみ関係が得られる。

3.3　魚種交替における３すくみ系のシミュレーション

３すくみ関係のとき、種１だけが存在する定常平衡点は、鞍点になっていて、数の変化は複数の鞍点を結ぶ奇跡を描く。

聖域からの補給（c_1, c_2, c_3）$= 0$ のとき

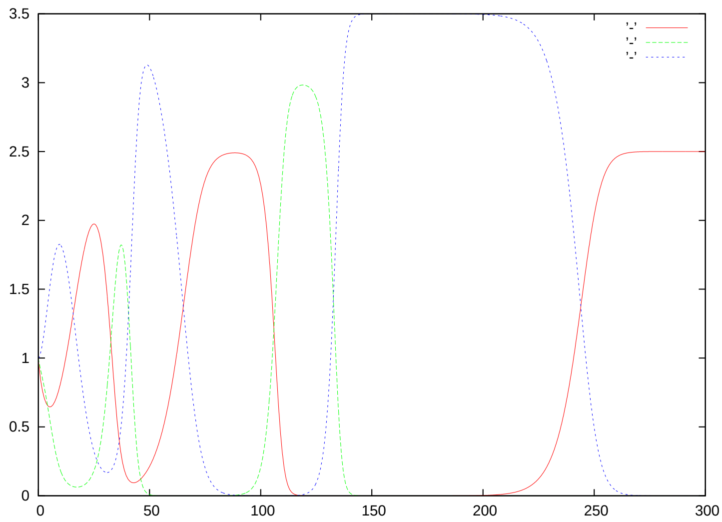


図 3.1: $c_i = 0$ における３すくみのシミュレーション

となり、種１と種２は絶滅してしまう。そして、被食と捕食の関係がなくなったことから、種３の個体数は増えも減りもしなくなった。

これらのことから、$c_i = 0$ なら、この軌跡は、数が少ないときに、無限に近づき、$limN_i(t) = 0$ となり、数学的に存続できない。これを**鞍点結合** (saddle connection)、そのときの軌道を、*heteroclinic* **軌道**という。c_i がわずかでも正なら、有限な極限周軌道 (*limit cycle*) に収束し、永久に振動しながら共存し続ける。

次に、条件式の (1),(2) を満たさない場合のシミュレーションは、

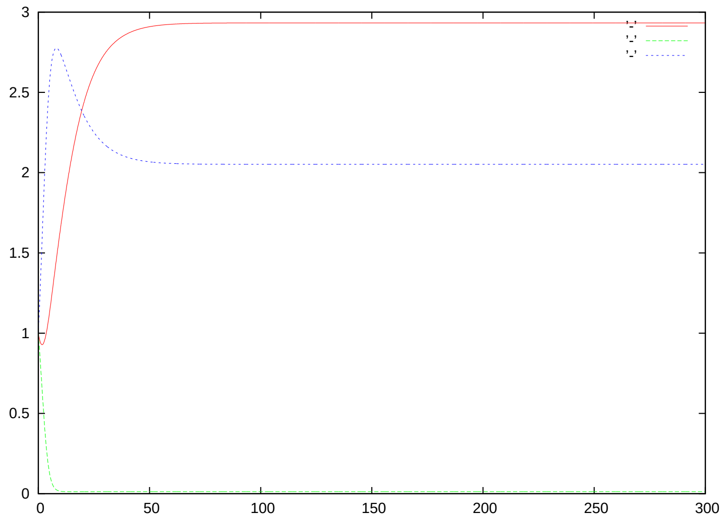


図 3.2: 条件式の (1),(2) を満たさない場合のシミュレーション

となり、３すくみの関係が成り立たないことが分かる。
最後に、３すくみの関係のシミュレーションは、

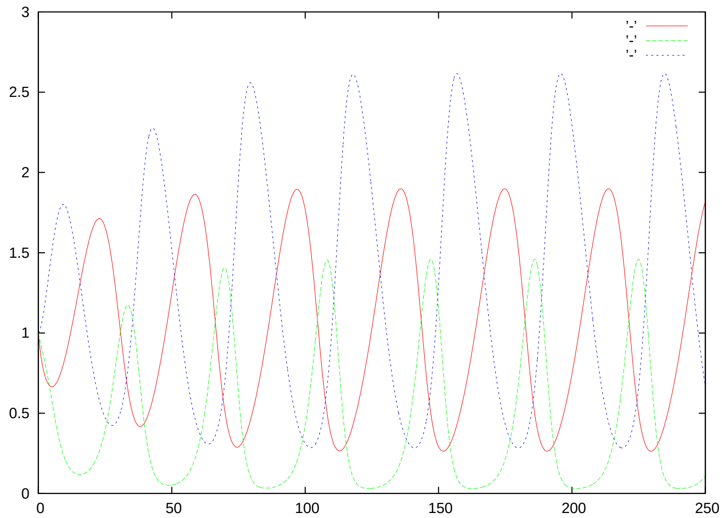


図 3.3: 3 すくみのシミュレーション

となる。図３．３は、$(a_{11}, a_{12}, a_{13}, a_{21}, a_{22}, a_{23}, a_{31}, a_{32}, a_{33}) = (0.2, 0.4, 0.1, 0.1, 0.2, 0.4, 0.4, 0.1, 0.2)$、$c_i = 0.1$、$(r_1, r_2, r_3) = (0.5, 0.6, 0.7)$ の場合の計算結果の一例。
実際には環境が変動し、特に毎年の加入率が大きく変動する。

関連図書

[1] 松田裕之, 環境生態学序説, 共立出版 (2000).

[2] 村上温夫, 微分方程式入門, 新曜社出版 (1997).

[3] Hirsch・Smale・Devaney, 力学系入門, 共立出版 (2007).

[4] 三井斌友 小藤俊幸 齋藤善弘, 微分方程式による計算科学入門, 共立出版 (2004).

[5] マイベルク・ファヘンアウア, 常微分方程式, サイエンス出版 (1997).

[6] 宮下直 野田隆史, 群衆生態学, 東京大学出版会, (2010).

[7] 巌佐庸, 数理生態学入門, 共立出版, (1998).

[8] 高橋陽一郎, 微分方程式入門, 東京大学出版会, (1992).

[9] 河井智康, イワシと逢えなくなる日, 角川ソフィア文庫, (2002).

[10] Michael E Gilpin, Limit Cycles in Competition Communities, The American Naturalist 109 (1975).

[11] Hiroyuki MATSUDA Tokio WADA Yasuhiro TAKEUCHI Yoshiharu MATSUMIYA,MODEL ANALYSIS OF THE EFFECT OF ENVIRONMENTAL FLUCTUATION ON THE SPECIES REPLACEMENT PATTERN OF PELAGIC FISHES UNDER INTERSPECIFIC COMPETITION,Res Popul Ecol (1992).