平成１２年度 修士論文

宿主－捕食寄生者系における寄生者の侵入可能性

－局所的安定性理論の発展－

指導教官　宮崎 倫子 助教授

静岡大学大学院理工学研究科システム工学専攻
宮崎研究室 所属
50930201　海野 智哉

目 次

第1章　序論

1.1　はじめに

本研究では生物の世界でよく見られる「宿主ー捕食寄生者」間での食物連鎖の様子を差分方程式系を用いて解析している. 特に2つの宿主の生産力が等しいとき食物連鎖の際に発生する群集構造の局所的安定性を数学的手法を用いて調べることで明らかになった安定な群集構造への寄生者の侵入可能性を議論する.

1.2　概要

まず第2章では宿主ー寄生者間において食物連鎖によって得られた群集構造を示し, それらの性質を示す. それらの様子は力学モデル（差分方程式系）で表現することができる 第3章では力学モデルの局所的安定性について述べる. 特に2つの宿主の生産力が等しいとき, 構造 (c1) と構造 (c2) は互いに対称であるので構造 (c1) のみ評価する. 第4章では構造 (c1) と構造 (d) を改めて考察することで寄生者の侵入条件を明らかにする. 第5章では数値計算を用いて構造 (b) の吸引域と構造 (c1) での寄生者の侵入の様子を示す. 最後に第6章では全体のまとめについて述べる.

第2章　群集構造とその力学モデル

2.1　群集構造

ここでは，２種の宿主と３種の寄生者（２種は *Specialist*，１種は *Generalist*）を仮定する．

２種の宿主をそれぞれ H_1, H_2, *Specialist* のうち H_1 に寄生するものを P_{S1}, H_2 に寄生するものを P_{S2} とする．また H_1, H_2 の両方に寄生する *Generalist* を P_G とすると，それらの寄生によってできる群集構造は図 2.1 のようになる．また構造 (c1) は構造 (b) に P_{S1} が，構造 (c2) は構造 (b) に P_{S2} が，そして構造 (d) は構造 (a) に P_G がそれぞれ侵入したものとする．

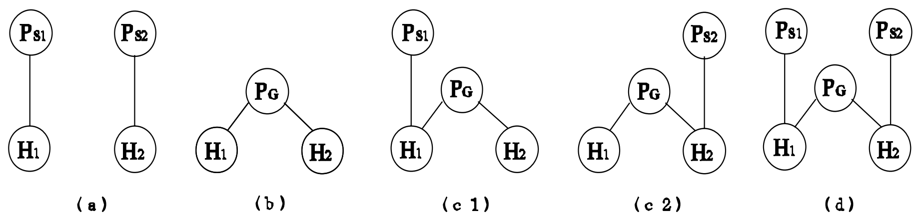

図 2.1: 「宿主ー寄生者」間の群集構造

2.2　力学モデル

宿主と寄生者の密度は離散的に決定されるものと仮定する．したがってモデルは以下のような差分方程式系になる ([1]).

$$H_i(t+1) = \lambda H_i(t) f\left(P_{Si}(t)\right) f\left(P_G(t)\right) \quad (i=1,2) \tag{2.2.1}$$

$$P_{Si}(t+1) = H_i(t) f\left(P_G(t)\right)\left[1 - f\left(P_{Si}(t)\right)\right] \quad (i=1,2) \tag{2.2.2}$$

$$P_G(t+1) = \sum_{i=1}^{2} H_i(t)\left[1 - f\left(P_G(t)\right)\right] \tag{2.2.3}$$

$$f(x) = \left(1 + \frac{a_. x}{k}\right)^{-k} \tag{2.2.4}$$

$H_i(t)$, $P_{Si}(t)$, $P_G(t)$ はそれぞれ宿主, *Specialist*, *Generalist* の現世代での密度を示している．宿主 H_i の生産力は λ (>1) とする．また (2.2.4) 式は寄生から宿主が逃れる確率で（.）には *Specialist*（S_1 又は S_2）か *Generalist*（G）が入る．a_{Si} $(a_{S1} = a_{S2} = a_S)$ は *Specialist* の探索能力を a_G は *Generalist* の探索能力を示している．k $(0 < k < 1)$ は寄生者の密度依存度で *Specialist*, *Generalist* とも同じ値とする．そして $\Phi = \frac{a_S}{a_G}$ を *Specialist* と *Generalist* との探索能力比とする．

第3章　群集構造の局所的安定性

3.1　構造 (a)

世の中に構造 (a) しか存在しないときその局所的安定性を議論する．すなわち

$$H_1(t+1) = \lambda H_1(t) f\left(P_{S1}(t)\right) \tag{3.1.1a}$$

$$H_2(t+1) = \lambda H_2(t) f\left(P_{S2}(t)\right) \tag{3.1.1b}$$

$$P_{S1}(t+1) = H_1(t)\left[1 - f\left(P_{S1}(t)\right)\right] \tag{3.1.1c}$$

$$P_{S2}(t+1) = H_2(t)\left[1 - f\left(P_{S2}(t)\right)\right] \tag{3.1.1d}$$

を考える．

3.1.1　正の平衡点における安定性

正の平衡点の値

(3.1.1) 式の宿主の正の平衡点の値を $H_i^{(a*)}(i=1,\ 2)$, $Specialist$ の正の平衡点の値を $P_{Si}^{(a*)}(i=1,\ 2)$ とすると，

$$H_i^{(a*)} = \lambda H_i^{(a*)} f\left(P_{Si}^{(a*)}\right) \quad (i=1,\ 2) \tag{3.1.2}$$

$$P_{Si}^{(a*)} = H_i^{(a*)}\left[1 - f\left(P_{Si}^{(a*)}\right)\right] \quad (i=1,\ 2) \tag{3.1.3}$$

となる．(3.1.2) 式を簡単にすると

$$f\left(P_{Si}^{(a*)}\right) = \frac{1}{\lambda} \quad (i=1,\ 2) \tag{3.1.4}$$

となる．(3.1.4) 式を $P_{Si}^{(a*)}$ について解くと

$$P_{Si}^{(a*)} = \frac{k}{a_S}\left(\lambda^{1/k} - 1\right) \quad (i=1,\ 2) \tag{3.1.5}$$

となる．また，(3.1.4) 式と (3.1.5) 式を (3.1.3) 式に代入し $H_i^{(a*)}$ について解くと

$$H_i^{(a*)} = \frac{\lambda}{\lambda-1}\,\frac{k}{a_S}\,\left(\lambda^{1/k} - 1\right) = \frac{P_{Si}^{(a*)}}{\beta} \ \ (i=1,\ 2) \tag{3.1.6}$$

となる．ただし，$\beta = \frac{\lambda-1}{\lambda}$ である．

以上より構造 (a) の正の平衡点の値は $i=1,\ 2$ について

$$\left(H_i^{(a*)},\ P_{Si}^{(a*)}\right) = \left(\frac{P_{Si}^{(a*)}}{\beta},\ \frac{k}{a_S}\left(\lambda^{1/k} - 1\right)\right) \tag{3.1.7}$$

である．

局所的安定性

(3.1.1) 式の正の平衡点におけるヤコビ行列は, (3.1.7) 式より

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 & -\lambda\alpha & 0 \\ 0 & 1 & 0 & -\lambda\alpha \\ \beta & 0 & \alpha & 0 \\ 0 & \beta & 0 & \alpha \end{pmatrix}$$

となる. ただし, $\alpha = \frac{k(\lambda^{1/k}-1)}{(\lambda-1)\lambda^{1/k}}$, $\beta = \frac{\lambda-1}{\lambda}$ である.

そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I} - \mathbf{A}| = \begin{vmatrix} s-1 & 0 & \lambda\alpha & 0 \\ 0 & s-1 & 0 & \lambda\alpha \\ -\beta & 0 & s-\alpha & 0 \\ 0 & -\beta & 0 & s-\alpha \end{vmatrix} = 0$$

より,

$$\left\{ s^2 - (\alpha+1)s + \lambda\alpha \right\}^2 = 0 \tag{3.1.8}$$

となる.

ここで $\alpha(\lambda)$ の性質について次のことが分かる.

命題 3.1

$\alpha(\lambda) = \frac{k(\lambda^{1/k}-1)}{(\lambda-1)\lambda^{1/k}}$ $(0 < k < 1,\ \lambda > 1)$ に対して次の不等式が成り立つ.

$$0 < \alpha(\lambda) < 1$$

（証明）

$$\lim_{\lambda\to 1} \alpha(\lambda) = 1$$
$$\lim_{\lambda\to\infty} \alpha(\lambda) = 0$$
$$\frac{d\alpha(\lambda)}{d\lambda} < 0$$

より成立する.

(3.1.8) 式の $\{\quad\}$ の中をゼロにする 2 次方程式の解が実数解, あるいは虚数解をもつ場合とに分けて考える.

$\langle 1 \rangle$ 実数解をもつとき

$$F(s) = s^2 - (\alpha+1)s + \lambda\alpha$$

とおく.

$$F(0) = \lambda\alpha > 0,\ F(1) = \alpha(\lambda-1) > 0$$
$$\frac{1}{2} < \frac{\alpha+1}{2} < 1 \quad (F(s) \text{ の頂点の } x \text{ 座標})$$

より $F(s)$ 概略図は図 3.1 のようになる.

よって図 3.1 より $\lambda > 1$ で常に $|s| < 1$ なので構造 (a) の正の平衡点は**安定結節点**である.

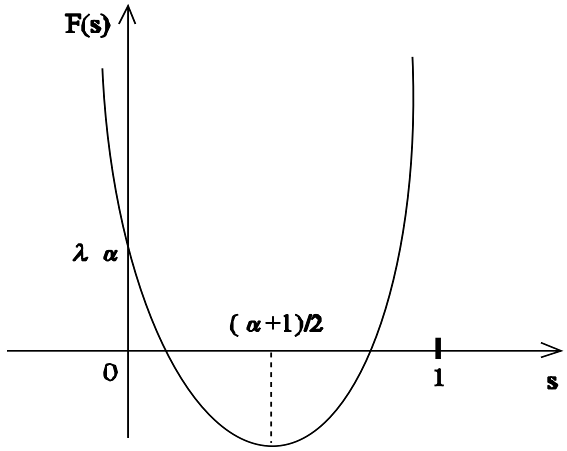

図 3.1: $F(s)$ の概略図

⟨2⟩ 虚数解をもつとき

$$|s| = \sqrt{\lambda\alpha(\lambda)}$$

である.

ここで $\lambda\alpha(\lambda)$ の性質について調べると次のことが分かる.

命題 3.2

$\lambda\alpha(\lambda) = \frac{k(\lambda^{1/k}-1)\lambda}{(\lambda-1)\lambda^{1/k}}$ $(0 < k < 1,\ \lambda > 1)$ に対して次の不等式が成り立つ.

$$k < \lambda\alpha(\lambda) < 1$$

（証明）

$$\lim_{\lambda\to 1} \lambda\alpha(\lambda) = 1$$
$$\lim_{\lambda\to\infty} \lambda\alpha(\lambda) = k$$
$$\frac{d(\lambda\alpha(\lambda))}{d\lambda} < 0$$

より成立する.

よって $\lambda > 1$ で常に $|s| < 1$ なので構造 (a) の正の平衡点は**安定渦状点**である.

以上より正の平衡点における固有値の大きさが全て 1 より小さいので構造 (a) は局所的安定である.

3.1.2 境界平衡点における安定性

境界平衡点の値

求める宿主の境界平衡点の値を $H_i^{(a*)}(i = 1,\ 2)$, *Specialist* の境界平衡点の値を $P_{Si}^{(a*)}(i = 1,\ 2)$ とする.

⟨1⟩ $H_1^{(a*)} = 0$ かつ $H_2^{(a*)} \neq 0$ のとき
(3.1.1) 式より

$$H_2^{(a*)} = \lambda H_2^{(a*)} f\left(P_{S2}^{(a*)}\right) \tag{3.1.9}$$
$$P_{S1}^{(a*)} = 0 \tag{3.1.10}$$
$$P_{S2}^{(a*)} = H_2^{(a*)}\left[1 - f\left(P_{S2}^{(a*)}\right)\right] \tag{3.1.11}$$

となる. (3.1.9) 式を簡単にすると

$$f\left(P_{S2}^{(a*)}\right)=\frac{1}{\lambda} \tag{3.1.12}$$

となる. (3.1.12) 式を $P_{S2}^{(a*)}$ について解くと

$$P_{S2}^{(a*)}=\frac{k}{a_S}\left(\lambda^{1/k}-1\right) \tag{3.1.13}$$

となる. また, (3.1.12) 式と (3.1.13) 式を (3.1.11) 式に代入し $H_2^{(a*)}$ について解くと

$$H_2^{(a*)}=\frac{\lambda}{\lambda-1}\ \frac{k}{a_S}\ \left(\lambda^{1/k}-1\right)=\frac{P_{S2}^{(a*)}}{\beta}$$

となる. ただし, $\beta=\frac{\lambda-1}{\lambda}$ である.

以上より構造 (a) の境界平衡点の値は

$$\left(H_1^{(a*)},\ H_2^{(a*)},\ P_{S1}^{(a*)},\ P_{S2}^{(a*)}\right)=\left(0,\ \frac{P_{S2}^{(a*)}}{\beta},\ 0,\ \frac{k}{a_S}\left(\lambda^{1/k}-1\right)\right) \tag{3.1.14}$$

である.

$\langle 2\rangle$ $H_1^{(a*)}\neq 0$ かつ $H_2^{(a*)}=0$ のとき

$\langle 1\rangle$ のときと同様に, 構造 (a) の境界平衡点の値は

$$\left(H_1^{(a*)},\ H_2^{(a*)},\ P_{S1}^{(a*)},\ P_{S2}^{(a*)}\right)=\left(\frac{P_{S1}^{(a*)}}{\beta},\ 0,\ \frac{k}{a_S}\left(\lambda^{1/k}-1\right),\ 0\right) \tag{3.1.15}$$

である. ただし, $\beta=\frac{\lambda-1}{\lambda}$ である.

$\langle 3\rangle$ $H_1^{(a*)}=H_2^{(a*)}=0$ のとき

構造 (a) の境界平衡点の値は明らかに

$$\left(H_1^{(a*)},\ H_2^{(a*)},\ P_{S1}^{(a*)},\ P_{S2}^{(a*)}\right)=(0,\ 0,\ 0,\ 0) \tag{3.1.16}$$

である.

局所的安定性

$\langle 1\rangle$ $H_1^{(a*)}=0$ かつ $H_2^{(a*)}\neq 0$ のとき

(3.1.1) 式の境界平衡点におけるヤコビ行列は, (3.1.14) 式より

$$A=\begin{pmatrix}\lambda & 0 & 0 & 0\\ 0 & 1 & 0 & -\lambda\alpha\\ 0 & 0 & 0 & 0\\ 0 & \beta & 0 & \alpha\end{pmatrix}$$

となる. ただし, $\alpha=\frac{k(\lambda^{1/k}-1)}{(\lambda-1)\lambda^{1/k}}$, $\beta=\frac{\lambda-1}{\lambda}$ である.

そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I}-\mathbf{A}|=\begin{vmatrix}s-\lambda & 0 & 0 & 0\\ 0 & s-1 & 0 & \lambda\alpha\\ 0 & 0 & s & 0\\ 0 & -\beta & 0 & s-\alpha\end{vmatrix}=0$$

より,

$$s(s-\lambda)\left\{s^2-(\alpha+1)s+\lambda\alpha\right\}=0 \tag{3.1.17}$$

となる.

ゆえに (3.1.17) 式より固有値 0 と $\{\quad\}$ の中をゼロにする 2 次方程式の解である固有値は正の平衡点における安定性の議論からそれらの大きさが 1 より小さいことが明らかである. 残りの固有値は $\lambda(>1)$ に等しく, 固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2}) = (1,\ 0,\ 0,\ 0)$ である.

以上より境界平衡点において構造 (a) は局所的安定ではない. また, その不安定要因は H_1 である.

$\langle 2 \rangle$ $H_1^{(a*)} \neq 0$ かつ $H_2^{(a*)} = 0$ のとき

固有値を s とすると, 固有方程式は $\langle 1 \rangle$ で求めた (3.1.17) 式に等しくなる.

ゆえに $\langle 1 \rangle$ と同様の議論から (3.1.17) 式より大きさが 1 より小さい固有値の他に固有値 $\lambda(>1)$ が存在し, その固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2}) = (0,\ 1,\ 0,\ 0)$ である.

以上より境界平衡点において構造 (a) は局所的安定ではない. また, その不安定要因は H_2 である.

$\langle 3 \rangle$ $H_1^{(a*)} = H_2^{(a*)} = 0$ のとき

(3.1.1) 式のヤコビ行列は, 構造 (a) の境界平衡点では (3.1.16) 式より

$$A = \begin{pmatrix} \lambda & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

となる.

そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I} - \mathbf{A}| = \begin{vmatrix} s-\lambda & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s-\lambda & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s \end{vmatrix} = 0$$

より,

$$s^2(s-\lambda)^2 = 0 \tag{3.1.18}$$

となる.

ゆえに (3.1.18) 式より固有値 0 と固有値 $\lambda(>\ 1)$ が存在する. また, 固有値 λ に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2}) = (x,\ y,\ 0,\ 0)$ である. ただし, x と y は任意の定数とする.

以上より境界平衡点において構造 (a) は局所的安定ではない. また, その不安定要因は H_1 と H_2 である.

3.2 構造 (b)

世の中に構造 (b) しか存在しないときその局所的安定性を議論する. すなわち

$$H_1(t+1) = \lambda H_1(t) f\left(P_G(t)\right) \tag{3.2.1a}$$

$$H_2(t+1) = \lambda H_2(t) f\left(P_G(t)\right) \tag{3.2.1b}$$

$$P_G(t+1) = \left(H_1(t) + H_2(t)\right)\left[1 - f\left(P_G(t)\right)\right] \tag{3.2.1c}$$

を考える.

3.2.1 正の平衡点における安定性

正の平衡点の値

(3.2.1) 式の宿主の正の平衡点の値を $H_i^{(b*)}$ ($i = 1, 2$), $Generalist$ の正の平衡点の値を $P_G^{(b*)}$ とすると,

$$H_i^{(b*)} = \lambda H_i^{(b*)} f\left(P_G^{(b*)}\right) \quad (i = 1, 2) \tag{3.2.2}$$

$$P_G^{(b*)} = \left(H_1^{(b*)} + H_2^{(b*)}\right)\left[1 - f\left(P_G^{(b*)}\right)\right] \tag{3.2.3}$$

となる. (3.2.2) 式を簡単にすると

$$f\left(P_G^{(b*)}\right) = \frac{1}{\lambda} \tag{3.2.4}$$

となる. (3.2.4) 式を $P_G^{(b*)}$ について解くと

$$P_G^{(b*)} = \frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k} - 1\right) \tag{3.2.5}$$

となる. また, (3.2.4) 式と (3.2.5) 式を (3.2.3) 式に代入し $H_1^{(b*)} + H_2^{(b*)}$ について解くと

$$H_1^{(b*)} + H_2^{(b*)} = \frac{\lambda}{\lambda - 1}\ \frac{k}{a_G}\ \left(\lambda^{1/k} - 1\right) = \frac{P_G^{(b*)}}{\beta} \tag{3.2.6}$$

となる. ただし, $\beta = \frac{\lambda - 1}{\lambda}$ である.

ここで (3.2.6) 式より平衡点は $A(\hat{H}_1,\ 0,\ P_G^{(b*)})$ と $B(0,\ \hat{H}_2,\ P_G^{(b*)})$ を結ぶ線分を成すことが分かる. ただし, $\hat{H}_1 = \hat{H}_2 = \frac{P_G^{(b*)}}{\beta}$ である. そこで平衡点を線分 AB を $(1-m) : m\ (0 < m < 1)$ に内分する点であると考えると

$$\left(H_1^{(b*)},\ H_2^{(b*)}\right) = \left(\hat{H}_1 m,\ \hat{H}_2(1-m)\right) \quad (0 < m < 1) \tag{3.2.7}$$

と書ける.

以上より構造 (b) の正の平衡点の値は

$$\left(H_1^{(b*)},\ H_2^{(b*)},\ P_G^{(b*)}\right) = \left(\hat{H}_1 m,\ \hat{H}_2(1-m),\ \frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k} - 1\right)\right) \quad (0 < m < 1) \tag{3.2.8}$$

である.

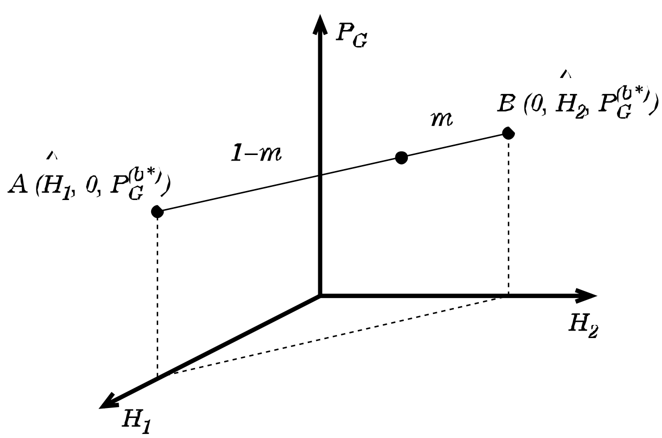

図 3.2: 構造 (b) の正の平衡点

局所的安定性

(3.2.1) 式のヤコビ行列は, 構造 (b) の平衡点では (3.2.8) 式より

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 & -\lambda\alpha m \\ 0 & 1 & -\lambda\alpha(1-m) \\ \beta & \beta & \alpha \end{pmatrix}$$

となる. ただし, $\alpha = \frac{k(\lambda^{1/k}-1)}{(\lambda-1)\lambda^{1/k}}$, $\beta = \frac{\lambda-1}{\lambda}$ である.

そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I} - \mathbf{A}| = \begin{vmatrix} s-1 & 0 & \lambda\alpha m \\ 0 & s-1 & \lambda\alpha(1-m) \\ -\beta & -\beta & s-\alpha \end{vmatrix} = 0$$

より,

$$(s-1)\left\{s^2 - (\alpha+1)s + \lambda\alpha\right\} = 0 \tag{3.2.9}$$

となる.

ゆえに (3.2.9) 式より { } の中をゼロにする 2 次方程式の解である固有値は構造 (a) での議論からそれらの大きさが 1 より小さいことが明らかである. 残りの固有値は 1 に等しく, 固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_G) = (1,\ -1,\ 0)$ である.

以上より線分 AB の近傍から出発した解は線分 AB 内のある点に収束する.

3.2.2 境界平衡点における安定性

境界平衡点の値

求める宿主の境界平衡点の値を $H_i^{(b*)}$ ($i = 1, 2$), *Generalist* の境界平衡点の値を $P_G^{(b*)}$ とする.

$\langle 1 \rangle$ $H_1^{(b*)} = 0$ かつ $H_2^{(b*)} \neq 0$ のとき

(3.2.1) 式より

$$H_2^{(b*)} = \lambda H_2^{(b*)} f\left(P_G^{(b*)}\right) \tag{3.2.10}$$

$$P_G^{(b*)} = H_2^{(b*)}\left[1 - f\left(P_G^{(b*)}\right)\right] \tag{3.2.11}$$

となる. (3.2.10) 式を簡単にすると

$$f\left(P_G^{(b*)}\right) = \frac{1}{\lambda} \tag{3.2.12}$$

となる. (3.2.12) 式を $P_G^{(b*)}$ について解くと

$$P_G^{(b*)} = \frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k} - 1\right) \tag{3.2.13}$$

となる. また, (3.2.12) 式と (3.2.13) 式を (3.2.11) 式に代入し $H_2^{(b*)}$ について解くと

$$H_2^{(b*)} = \frac{\lambda}{\lambda - 1}\ \frac{k}{a_G}\ \left(\lambda^{1/k} - 1\right) = \frac{P_G^{(b*)}}{\beta} \tag{3.2.14}$$

となる. ただし, $\beta = \frac{\lambda-1}{\lambda}$ である.

以上より構造 (b) の境界平衡点の値は

$$\left(H_1^{(b*)},\ H_2^{(b*)},\ P_G^{(b*)}\right) = \left(0,\ \hat{H}_2,\ \frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k} - 1\right)\right) \tag{3.2.15}$$

である. これは, (3.2.8) 式で $m = 0$ の場合にあたる.

$\langle 2 \rangle$ $H_1^{(b*)} \neq 0$ かつ $H_2^{(b*)} = 0$ のとき

$\langle 1 \rangle$ のときと同様に, 構造 (b) の境界平衡点の値は

$$\left(H_1^{(b*)},\ H_2^{(b*)},\ P_G^{(b*)}\right) = \left(\hat{H}_1,\ 0,\ \frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k} - 1\right)\right) \tag{3.2.16}$$

である. これは, (3.2.8) 式で $m=1$ の場合にあたる.

$\langle 3 \rangle$ $H_1^{(b*)} = H_2^{(b*)} = 0$ のとき
　構造 (b) の境界平衡点の値は明らかに

$$\left(H_1^{(b*)},\ H_2^{(b*)},\ P_G^{(b*)}\right) = (0,\ 0,\ 0) \tag{3.2.17}$$

である.

局所的安定性

$\langle 1 \rangle$ $H_1^{(b*)} = 0$ かつ $H_2^{(b*)} \neq 0$ のとき
　(3.2.1) 式のヤコビ行列は, 構造 (b) の境界平衡点では (3.2.15) 式より

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & -\lambda\alpha \\ \beta & \beta & \alpha \end{pmatrix}$$

となる. ただし, $\alpha = \frac{k(\lambda^{1/k}-1)}{(\lambda-1)\lambda^{1/k}}$, $\beta = \frac{\lambda-1}{\lambda}$ である.
　そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I} - \mathbf{A}| = \begin{vmatrix} s-1 & 0 & 0 \\ 0 & s-1 & \lambda\alpha \\ -\beta & -\beta & s-\alpha \end{vmatrix} = 0$$

より,

$$(s-1)\left\{s^2 - (\alpha+1)s + \lambda\alpha\right\} = 0 \tag{3.2.18}$$

となる.
　ゆえに (3.2.18) 式より $\{\quad\}$ の中をゼロにする 2 次方程式の解である固有値は構造 (a) での議論からそれらの大きさが 1 より小さいことが明らかである. 残りの固有値は 1 に等しく, 固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_G) = (1,\ -1,\ 0)$ である.
　以上より境界平衡点の近傍から出発した解はこの境界平衡点に十分近い線分 AB 上の平衡点に収束する.

$\langle 2 \rangle$ $H_1^{(b*)} \neq 0$ かつ $H_2^{(b*)} = 0$ のとき
　固有値を s とすると, 固有方程式は $\langle 1 \rangle$ で求めた (3.2.18) 式に等しくなる.
　ゆえに $\langle 1 \rangle$ と同様の議論から (3.2.18) 式より大きさが 1 より小さい固有値の他に固有値 1 が存在し, その固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_G) = (1,\ -1,\ 0)$ である.
　以上より境界平衡点の近傍から出発した解はこの境界平衡点に十分近い線分 AB 上の平衡点に収束する.

$\langle 3 \rangle$ $H_1^{(b*)} = H_2^{(b*)} = 0$ のとき
　(3.2.1) 式のヤコビ行列は, 構造 (b) の境界平衡点では (3.2.17) 式より

$$A = \begin{pmatrix} \lambda & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

となる.
　そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I} - \mathbf{A}| = \begin{vmatrix} s-\lambda & 0 & 0 \\ 0 & s-\lambda & 0 \\ 0 & 0 & s \end{vmatrix} = 0$$

より,

$$s(s-\lambda)^2=0 \tag{3.2.19}$$

となる.

ゆえに (3.2.19) 式より固有値 0 と固有値 $\lambda(>1)$ が存在する. また, 固有値 λ に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_G)=(x,\ y,\ 0)$ である. ただし, x と y は任意の定数とする.

以上より境界平衡点において構造 (b) は局所的安定ではない. また, その不安定要因は H_1 と H_2 である.

3.3 構造 (c1)

世の中に構造 (c1) しか存在しないときその局所的安定性を議論する. すなわち

$$H_1(t+1)=\lambda H_1(t)f\left(P_{S1}(t)\right)f\left(P_G(t)\right) \tag{3.3.1a}$$

$$H_2(t+1)=\lambda H_2(t)f\left(P_G(t)\right) \tag{3.3.1b}$$

$$P_{S1}(t+1)=H_1(t)f\left(P_G(t)\right)\left[1-f\left(P_{S1}(t)\right)\right] \tag{3.3.1c}$$

$$P_G(t+1)=\left(H_1(t)+H_2(t)\right)\left[1-f\left(P_G(t)\right)\right] \tag{3.3.1d}$$

を考える.

3.3.1 正の平衡点における安定性

２つの宿主の生産力が等しいとき, 構造 (c1) に正の平衡点は存在しないので境界平衡点の安定性のみ議論する.

3.3.2 境界平衡点における安定性

境界平衡点の値

求める宿主の境界平衡点の値を $H_i^{(c*)}$ $(i=1,2)$, H_1 を攻撃する *Specialist* の境界平衡点の値を $P_{S1}^{(c*)}$, *Generalist* の境界平衡点の値を $P_G^{(c*)}$ とする.

$\langle 1\rangle$ $H_1^{(c*)}\neq 0$ かつ $H_2^{(c*)}\neq 0$ のとき

(3.3.1) 式より

$$H_1^{(c*)}=\lambda H_1^{(c*)}f\left(P_{S1}^{(c*)}\right)f\left(P_G^{(c*)}\right) \tag{3.3.2}$$

$$H_2^{(c*)}=\lambda H_2^{(c*)}f\left(P_G^{(c*)}\right) \tag{3.3.3}$$

$$P_{S1}^{(c*)}=H_1^{(c*)}f\left(P_G^{(c*)}\right)\left[1-f\left(P_{S1}^{(c*)}\right)\right] \tag{3.3.4}$$

$$P_G^{(c*)}=\left(H_1^{(c*)}+H_2^{(c*)}\right)\left[1-f\left(P_G^{(c*)}\right)\right] \tag{3.3.5}$$

となる. (3.3.3) 式を簡単にすると

$$f\left(P_G^{(c*)}\right)=\frac{1}{\lambda} \tag{3.3.6}$$

となる. (3.3.6) 式を $P_G^{(c*)}$ について解くと

$$P_G^{(c*)}=\frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k}-1\right) \tag{3.3.7}$$

となる. さらに (3.3.2) 式を簡単にすると

$$f\left(P_{S1}^{(c*)}\right)=1 \tag{3.3.8}$$

となる. (3.3.8) 式を $P_{S1}^{(c*)}$ について解くと

$$P_{S1}^{(c*)}=0 \tag{3.3.9}$$

となる. よって (3.3.8) 式と (3.3.9) 式により (3.3.4) 式が成り立つのは明らかである. また, (3.3.6) 式と (3.3.7) 式を (3.3.5) 式に代入し $H_1^{(c*)}+H_2^{(c*)}$ について解くと

$$H_1^{(c*)}+H_2^{(c*)}=\frac{\lambda}{\lambda-1}\ \frac{k}{a_G}\ \left(\lambda^{1/k}-1\right)=\frac{P_G^{(c*)}}{\beta} \tag{3.3.10}$$

となる. ただし, $\beta=\frac{\lambda-1}{\lambda}$ である.

ここで (3.3.10) 式より平衡点は $C(\hat{H}_1,\ 0,\ 0,\ P_G^{*})$ と $D(0,\ \hat{H}_2,\ 0,\ P_G^{*})$ を結ぶ線分を成すことが分かる. ただし, $\hat{H}_1=\hat{H}_2=\frac{P_G^{(c*)}}{\beta}$ である. そこで平衡点を線分 CD を $(1-m):m\ (0<m<1)$ に内分する点であると考えると

$$\left(H_1^{(c*)},\ H_2^{(c*)}\right)=\left(\hat{H}_1 m,\ \hat{H}_2(1-m)\right)\quad(0<m<1) \tag{3.3.11}$$

と書ける.

以上より構造 (c1) の境界平衡点の値は

$$\left(H_1^{(c*)},\ H_2^{(c*)},\ P_{S1}^{(c*)},\ P_G^{(c*)}\right)=\left(\hat{H}_1 m,\ \hat{H}_2(1-m),\ 0,\ \frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k}-1\right)\right)\quad(0<m<1) \tag{3.3.12}$$

である.

$\langle 2\rangle$ $H_1^{(c*)}=0$ かつ $H_2^{(c*)}\neq 0$ のとき

$\langle 1\rangle$ のときと同様に, 構造 (c1) の境界平衡点の値は

$$\left(H_1^{(c*)},\ H_2^{(c*)},\ P_{S1}^{(c*)},\ P_G^{(c*)}\right)=\left(0,\ \hat{H}_2,\ 0,\ \frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k}-1\right)\right) \tag{3.3.13}$$

である. これは (3.3.12) 式で $m=0$ の場合にあたる.

$\langle 3\rangle$ $H_1^{(c*)}\neq 0$ かつ $H_2^{(c*)}=0$ のとき

$\langle 1\rangle$ のときと同様に, 構造 (c1) の境界平衡点の値は

$$\left(H_1^{(c*)},\ H_2^{(c*)},\ P_{S1}^{(c*)},\ P_G^{(c*)}\right)=\left(\hat{H}_1,\ 0,\ 0,\ \frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k}-1\right)\right) \tag{3.3.14}$$

である. これは (3.3.12) 式で $m=1$ の場合にあたる.

$\langle 4\rangle$ $H_1^{(c*)}=H_2^{(c*)}=0$ のとき

構造 (c1) の境界平衡点の値は明らかに

$$\left(H_1^{(c*)},\ H_2^{(c*)},\ P_{S1}^{(c*)},\ P_G^{(c*)}\right)=(0,\ 0,\ 0,\ 0) \tag{3.3.15}$$

である.

局所的安定性

$\langle 1\rangle$ $H_1^{(c*)}\neq 0$ かつ $H_2^{(c*)}\neq 0$ のとき

構造 (b) の安定な世の中に P_{S1} が侵入してきたとき, その侵入によってできる構造 (c1) の局所的安定性を議論する.

(3.3.1) 式のヤコビ行列は, 構造 (c1) の境界平衡点では (3.3.12) 式より

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 & -\frac{\mu m}{\beta}\Phi & -\frac{\mu m}{\beta\lambda^{1/k}} \\ 0 & 1 & 0 & -\frac{\mu(1-m)}{\beta\lambda^{1/k}} \\ 0 & 0 & \frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi & 0 \\ \beta & \beta & 0 & \frac{\mu}{\beta\lambda^{1/k+1}} \end{pmatrix}$$

となる. ただし, $\beta = \frac{\lambda-1}{\lambda}$, $\mu = k(\lambda^{1/k}-1)$, $\Phi = \frac{a_S}{a_G}$ である.

そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I} - \mathbf{A}| = \begin{vmatrix} s-1 & 0 & \frac{\mu m}{\beta}\Phi & \frac{\mu m}{\beta\lambda^{1/k}} \\ 0 & s-1 & 0 & \frac{\mu(1-m)}{\beta\lambda^{1/k}} \\ 0 & 0 & s-\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi & 0 \\ -\beta & -\beta & 0 & s-\frac{\mu}{\beta\lambda^{1/k+1}} \end{vmatrix} = 0$$

より,

$$(s-1)\left(s-\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi\right)\left\{s^2-\left(\frac{\mu}{\beta\lambda^{1/k+1}}+1\right)s+\frac{\mu}{\lambda^{1/k}}\left(\frac{1}{\beta\lambda}+1\right)\right\}=0 \qquad (3.3.16)$$

となる. さらに (3.3.16) 式を簡単にすると

$$(s-1)\left(s-\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi\right)\left\{s^2-(\alpha+1)s+\lambda\alpha\right\}=0 \qquad (3.3.17)$$

となる.

ゆえに (3.3.17) 式より { } の中をゼロにする 2 次方程式の解である固有値は構造 (a) での議論からそれらの大きさが 1 より小さいことが明らかである. また固有値 1 に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_G) = (1,\ -1,\ 0,\ 0)$ である. $\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi < 1$ のときには線分 CD の近傍から出発した解は線分 CD 上のある点に収束してしまい構造 (b) への P_{S1} の侵入は不可能である. 固有値 $\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi$ は P_{S1} の構造 (b) への侵入を可能とする重要な要素なので第 4 章で詳しく述べる.

$\langle 2\rangle$ $H_1^{(c*)} = 0$ かつ $H_2^{(c*)} \neq 0$ のとき

固有値を s とすると, 固有方程式は $\langle 1\rangle$ で求めた (3.3.17) 式で $m=0$ の場合にあたる. すなわち

$$s(s-1)\left\{s^2-(\alpha+1)s+\lambda\alpha\right\}=0 \qquad (3.3.18)$$

となる.

ゆえに (3.3.18) 式より固有値 0 と { } の中をゼロにする 2 次方程式の解である固有値は構造 (a) での議論からそれらの大きさが 1 より小さいことが明らかである. また固有値 1 に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_G) = (1,\ -1,\ 0,\ 0)$ である.

以上より境界平衡点の近傍から出発した解はこの境界平衡点に十分近い線分 CD 上の安定な平衡点に収束する.

$\langle 3\rangle$ $H_1^{(c*)} \neq 0$ かつ $H_2^{(c*)} = 0$ のとき

固有値を s とすると, 固有方程式は $\langle 1\rangle$ で求めた (3.3.17) 式で $m=1$ の場合にあたる. すなわち

$$(s-1)\left(s-\frac{\mu}{\beta\lambda}\Phi\right)\left\{s^2-(\alpha+1)s+\lambda\alpha\right\}=0 \qquad (3.3.19)$$

となる.

ゆえに (3.3.19) 式より { } の中をゼロにする 2 次方程式の解である固有値は構造 (a) での議論からそれらの大きさが 1 より小さいことが明らかである. また固有値 1 に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_G) = (1,\ -1,\ 0,\ 0)$ である. 固有値 $\frac{\mu}{\beta\lambda}\Phi$ に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_G) = (x,\ 0,\ y,\ z)$ である. ただし, x と y と z は任意の定数とする.

以上より境界平衡点の近傍から出発した解は $\frac{\mu}{\beta\lambda}\Phi > 1$ のとき P_{S1} の侵入とともに不安定となる.

$\langle 4 \rangle$ $H_1^{(c*)} = H_2^{(c*)} = 0$ のとき

(3.3.1) 式のヤコビ行列は, 構造 (c1) の境界平衡点では (3.3.15) 式より

$$A = \begin{pmatrix} \lambda & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

となる.

そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I} - \mathbf{A}| = \begin{vmatrix} s-\lambda & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s-\lambda & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s \end{vmatrix} = 0$$

より,

$$s^2(s-\lambda)^2 = 0 \tag{3.3.20}$$

となる.

ゆえに (3.3.20) 式より固有値 0 と固有値 $\lambda(>1)$ が存在する. また, 固有値 λ に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2}) = (x,\ y,\ 0,\ 0)$ である. ただし, x と y は任意の定数とする.

以上より境界平衡点において構造 (c1) は局所的安定ではない. また, その不安定要因は H_1 と H_2 である.

3.4 構造 (d)

全ての要素から構成される構造 (d) の局所的安定性を議論する. すなわち

$$H_i(t+1) = \lambda H_i(t) f\left(P_{Si}(t)\right) f\left(P_G(t)\right) \quad (i=1,2) \tag{3.4.1a}$$

$$P_{Si}(t+1) = H_i(t) f\left(P_G(t)\right)\left[1 - f\left(P_{Si}(t)\right)\right] \quad (i=1,2) \tag{3.4.1b}$$

$$P_G(t+1) = \left(H_1(t) + H_2(t)\right)\left[1 - f\left(P_G(t)\right)\right] \tag{3.4.1c}$$

を考える.

3.4.1 正の平衡点における安定性

(3.4.1) 式の宿主の正の平衡点の値を $H_i^{(d*)} (i=1,\ 2)$, *Specialist* の正の平衡点の値を $P_{Si}^{(d*)} (i=1,\ 2)$, *Generalist* の正の平衡点の値を $P_G^{(d*)}$ とすると,

$$H_i^{(d*)} = \lambda H_i^{(d*)} f\left(P_{Si}^{(d*)}\right) f\left(P_G^{(d*)}\right) \quad (i=1,\ 2) \tag{3.4.2}$$

$$P_{Si}^{(d*)} = H_i^{(d*)} f\left(P_G^{(d*)}\right)\left[1 - f\left(P_{Si}^{(d*)}\right)\right] \quad (i=1,\ 2) \tag{3.4.3}$$

$$P_G^{(d*)} = \left(H_1^{(d*)} + H_2^{(d*)}\right)\left[1 - f\left(P_G^{(d*)}\right)\right] \tag{3.4.4}$$

となる. (3.4.2) 式を簡単にすると

$$1 = \lambda f\left(P_{Si}^{(d*)}\right) f\left(P_G^{(d*)}\right) \quad (i=1,\ 2) \tag{3.4.5}$$

となる. さらに (3.4.5) 式より $f\left(P_{S1}^{(d*)}\right) = f\left(P_{S2}^{(d*)}\right)$ であるので

$$P_{S1}^{(d*)} = P_{S2}^{(d*)} \equiv P_S^{(d*)} \tag{3.4.6}$$

となる. このとき (3.4.3) 式より

$$H_1^{(d*)} = H_2^{(d*)} \equiv H^{(d*)} \tag{3.4.7}$$

となる.

一般に (3.4.1) 式で $H_1(t) = H_2(t) = H(t),\ P_{S1}(t) = P_{S2}(t) = P(t)$ として得られる (3.4.8) 式のような $Two\ Parasitoid\ -\ One\ Host$ 系の安定性を評価するには数値解析を用いた解析が行われている ([2], [3]). 同様に (3.4.1) 式による正の平衡点の近傍での解析も数値解析が必要になり, 本研究では数学的手法を用いた安定性の評価を目的としているので省略する.

$$H(t+1) = \lambda H(t) f\left(P_S\right) f\left(P_G\right) \tag{3.4.8a}$$

$$P_S(t+1) = H(t) f\left(P_G\right)\left[1 - f\left(P_S\right)\right] \tag{3.4.8b}$$

$$P_G(t+1) = 2H(t)\left[1 - f\left(P_G\right)\right] \quad . \tag{3.4.8c}$$

3.4.2　境界平衡点における安定性 $\left(P_G^{(d*)} = 0 \text{ の場合}\right)$

境界平衡点の値

求める宿主の境界平衡点の値を $H_i^{(d*)}(i = 1, 2)$, H_i を攻撃する $Specialist$ の境界平衡点の値を $P_{Si}^{(d*)}(i = 1, 2)$ とする.

$\langle 1 \rangle$ $H_1^{(d*)} \neq 0$ かつ $H_2^{(d*)} \neq 0$ のとき

(3.4.1) 式より

$$H_i^{(d*)} = \lambda H_i^{(d*)} f\left(P_{Si}^{(d*)}\right) \quad (i = 1,\ 2) \tag{3.4.9}$$

$$P_{Si}^{(d*)} = H_i^{(d*)}\left[1 - f\left(P_{Si}^{(d*)}\right)\right] \quad (i = 1,\ 2) \tag{3.4.10}$$

となる. (3.4.9) 式を簡単にすると

$$f\left(P_{Si}^{(d*)}\right) = \frac{1}{\lambda} \quad (i = 1,\ 2) \tag{3.4.11}$$

となる. (3.4.11) 式を $P_{Si}^{(d*)}$ について解くと

$$P_{Si}^{(d*)} = \frac{k}{a_S}\left(\lambda^{1/k} - 1\right) \quad (i = 1,\ 2) \tag{3.4.12}$$

となる. また, (3.4.11) 式と (3.4.12) 式を (3.4.10) 式に代入し $H_i^{(d*)}$ について解くと

$$H_i^{(d*)} = \frac{\lambda}{\lambda - 1}\ \frac{k}{a_{Si}}\ \left(\lambda^{1/k} - 1\right) = \frac{P_{Si}^{(d*)}}{\beta} \quad (i = 1,\ 2) \tag{3.4.13}$$

となる. ただし, $\beta = \frac{\lambda - 1}{\lambda}$ である.

以上より構造 (d) の境界平衡点の値は $i = 1,\ 2$ について

$$\left(H_i^{(d*)},\ P_{Si}^{(d*)},\ P_G^{(d*)}\right) = \left(\frac{P_{Si}^{(d*)}}{\beta},\ \frac{k}{a_S}\left(\lambda^{1/k} - 1\right),\ 0\right) \tag{3.4.14}$$

である.

$\langle 2 \rangle$ $H_1^{(d*)} = 0$ かつ $H_2^{(d*)} \neq 0$ のとき

$\langle 1 \rangle$ のときと同様に, 構造 (d) の境界平衡点の値は

$$\left(H_1^{(d*)},\ H_2^{(d*)},\ P_{S1}^{(d*)},\ P_{S2}^{(d*)},\ P_G^{(d*)}\right) = \left(0,\ \frac{P_{S2}^{(d*)}}{\beta},\ 0,\ \frac{k}{a_S}\left(\lambda^{1/k} - 1\right),\ 0\right) \tag{3.4.15}$$

である. ただし, $\beta = \frac{\lambda-1}{\lambda}$ である.

$\langle 3 \rangle$ $H_1^{(d*)} \neq 0$ かつ $H_2^{(d*)} = 0$ のとき

$\langle 1 \rangle$ のときと同様に, 構造 (d) の境界平衡点の値は

$$\left(H_1^{(d*)},\ H_2^{(d*)},\ P_{S1}^{(d*)},\ P_{S2}^{(d*)},\ P_G^{(d*)}\right) = \left(\frac{P_{S1}^{(d*)}}{\beta},\ 0,\ \frac{k}{a_S}\left(\lambda^{1/k}-1\right),\ 0,\ 0\right) \tag{3.4.16}$$

である. ただし, $\beta = \frac{\lambda-1}{\lambda}$ である.

$\langle 4 \rangle$ $H_1^{(d*)} = H_2^{(d*)} = 0$ のとき

構造 (d) の境界平衡点の値は明らかに

$$\left(H_1^{(d*)},\ H_2^{(d*)},\ P_{S1}^{(d*)},\ P_{S2}^{(d*)},\ P_G^{(d*)}\right) = (0,\ 0,\ 0,\ 0,\ 0) \tag{3.4.17}$$

である.

局所的安定性

$\langle 1 \rangle$ $H_1^{(d*)} \neq 0$ かつ $H_2^{(d*)} \neq 0$ のとき

構造 (a) の安定な世の中に P_G が侵入してきたとき, その侵入によってできる構造 (d) の局所的安定性を議論する.

(3.4.1) 式のヤコビ行列は, 構造 (d) の境界平衡点では (3.4.14) 式より

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 & -\lambda\alpha & 0 & -\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha \\ 0 & 1 & 0 & -\lambda\alpha & -\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha \\ \beta & 0 & \alpha & 0 & -\frac{\mu}{\Phi} \\ 0 & \beta & 0 & \alpha & -\frac{\mu}{\Phi} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{2\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha \end{pmatrix}$$

となる. ただし, $\alpha = \frac{k(\lambda^{1/k}-1)}{(\lambda-1)\lambda^{1/k}}$, $\beta = \frac{\lambda-1}{\lambda}$, $\mu = k(\lambda^{1/k}-1)$, $\Phi = \frac{a_S}{a_G}$ である.

そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I}-\mathbf{A}| = \begin{vmatrix} s-1 & 0 & \lambda\alpha & 0 & \frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha \\ 0 & s-1 & 0 & \lambda\alpha & \frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha \\ -\beta & 0 & s-\alpha & 0 & \frac{\mu}{\Phi} \\ 0 & -\beta & 0 & s-\alpha & \frac{\mu}{\Phi} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s-\frac{2\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha \end{vmatrix} = 0$$

より,

$$\left(s-\frac{2\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha\right)\left\{s^2-(\alpha+1)s+\lambda\alpha\right\}^2 = 0 \tag{3.4.18}$$

となる.

ゆえに (3.4.18) 式より $\{\quad\}$ の中をゼロにする 2 次方程式の解である固有値は構造 (a) での議論からそれらの大きさが 1 より小さいことが明らかである. 固有値 $\frac{2\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha$ は構造 (a) への P_G の侵入を可能とする重要な要素なので第 4 章で詳しく述べる.

$\langle 2 \rangle$ $H_1^{(d*)} = 0$ かつ $H_2^{(d*)} \neq 0$ のとき

(3.4.1) 式のヤコビ行列は, 構造 (d) の境界平衡点では (3.4.15) 式より

$$A=\begin{pmatrix} \lambda & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & -\lambda\alpha & -\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \beta & 0 & \alpha & -\frac{\mu}{\Phi} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha \end{pmatrix}$$

となる. ただし, $\alpha=\frac{k(\lambda^{1/k}-1)}{(\lambda-1)\lambda^{1/k}}$, $\beta=\frac{\lambda-1}{\lambda}$, $\mu=k(\lambda^{1/k}-1)$, $\Phi=\frac{a_S}{a_G}$ である.

そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I}-\mathbf{A}|=\begin{vmatrix} s-\lambda & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s-1 & 0 & \lambda\alpha & \frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha \\ 0 & 0 & s & 0 & 0 \\ 0 & -\beta & 0 & s-\alpha & \frac{\mu}{\Phi} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s-\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha \end{vmatrix}=0$$

より,

$$s(s-\lambda)\left(s-\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha\right)\left\{s^2-(\alpha+1)s+\lambda\alpha\right\}=0 \tag{3.4.19}$$

となる.

ゆえに (3.4.19) 式より固有値0と $\{\quad\}$ の中をゼロにする2次方程式の解である固有値は構造 (a) での議論からそれらの大きさが1より小さいことが明らかである. また, 固有値 $\lambda(>1)$ に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2},\ P_G)=(x,\ 0,\ 0,\ 0,\ 0)$ である. ただし, x は任意の定数とする.

次に固有値 $\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha$ の固有ベクトルを求める. まず $P_G=0$ であると仮定する. このとき固有ベクトルの H_2 成分と P_{S2} 成分は,

$$\begin{cases} \left(1-\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha\right)H_2-\lambda\alpha P_{S2}=0 \\ \beta H_2+\left(1-\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\right)\alpha P_{S2}=0 \end{cases}$$

を満たさなければならない. ところが

$$\left(1-\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha\right)\left(1-\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\right)\neq 1-\lambda$$

より矛盾となる. 同様に $H_2=0$ あるいは $P_{S2}=0$ であると仮定したときも矛盾となる.
よって固有値 $\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha$ の固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2},\ P_G)=(0,\ x,\ 0,\ y,\ z)$ である. ただし, x と y と z は次の式を満たす0でない定数とする.

$$\begin{cases} \left(1-\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha\right)x-\lambda\alpha y-\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha z=0 \\ \beta x+\left(1-\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\right)\alpha y-\frac{\mu}{\Phi}z=0 \end{cases}.$$

以上より境界平衡点において構造 (d) は局所的安定ではない. また, その不安定要因は H_2 と P_{S2} と P_G である.

$\langle 3\rangle$ $H_1^{(d*)}\neq 0$ かつ $H_2^{(d*)}=0$ のとき

固有値を s とすると, 固有方程式は $\langle 2\rangle$ で求めた (3.4.19) 式に等しくなる.

ゆえに $\langle 2\rangle$ と同様の議論から (3.4.19) 式より大きさが1より小さい固有値の他に固有値1と $\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha$ が存在する. 固有値1に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2},\ P_G)=(0,\ x,\ 0,\ 0,\ 0)$ である. ただし, x は任意の定数とする. 固有値 $\frac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha$ の固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2},\ P_G)=(x,\ 0,\ y,\ 0,\ z)$ である. ただし, x と y と z は次の式を満たす0でない定数とする.

$$\begin{cases} \left(1-\dfrac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha\right)x-\lambda\alpha y-\dfrac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha z=0 \\ \beta x+\left(1-\dfrac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\right)\alpha y-\dfrac{\mu}{\Phi}z=0 \end{cases}.$$

以上より境界平衡点において構造 (d) は局所的安定ではない. また, その不安定要因は H_1 と P_{S1} と P_G である.

$\langle 4\rangle$ $H_1^{(d*)}=0$ かつ $H_2^{(d*)}=0$ のとき

(3.4.1) 式のヤコビ行列は, 構造 (d) の境界平衡点では (3.4.17) 式より

$$A=\begin{pmatrix} \lambda & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

となる.

そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I}-\mathbf{A}|=\begin{vmatrix} s-\lambda & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s-\lambda & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s \end{vmatrix}=0$$

より,

$$s^3(s-\lambda)^2=0 \tag{3.4.20}$$

となる.

ゆえに (3.4.20) 式より固有値 0 と固有値 $\lambda(>1)$ が存在する. また, 固有値 λ に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2},\ P_G)=(x,\ y,\ 0,\ 0,\ 0)$ である. ただし, x と y は任意の定数とする.

以上より境界平衡点において構造 (d) は局所的安定ではない. また, その不安定要因は H_1 と H_2 である.

第4章　寄生者の侵入可能性

4.1　構造 (c1)

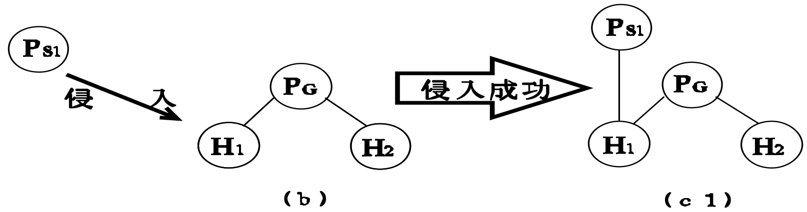

図 4.1: 構造 (b) への P_{S1} の侵入

侵入可能条件

固有値 $\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi$ に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_G) = (x_1,\ x_2,\ y,\ z)$ である. ただし, x_1 と x_2 と y と z は次の式を満たす0でない定数とする.

$$\begin{cases} \left(1-\dfrac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi\right)x_1 - \dfrac{\mu m}{\beta}\Phi y - \dfrac{\mu m}{\beta\lambda^{1/k}}z = 0 \\ \left(1-\dfrac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi\right)x_2 - \dfrac{\mu(1-m)}{\beta\lambda^{1/k}}z = 0 \\ \beta x_1 + \beta x_2 - \dfrac{\mu}{\beta\lambda}\left(m\Phi - \dfrac{1}{\lambda^{1/k}}\right)z = 0 \end{cases} .$$

ゆえに構造 (b) への P_{S1} の侵入はこの固有値の大きさが 1 より大きければ可能である. 言い換えると線分 CQ の近傍では構造 (c1) は不安定であり, 線分 QD の近傍では構造 (c1) は安定である. ここで Q は線分 CD を $(1-m_0):m_0$ に内分する点である. また $m_0 = \frac{\beta\lambda}{\mu\Phi}$ とする.

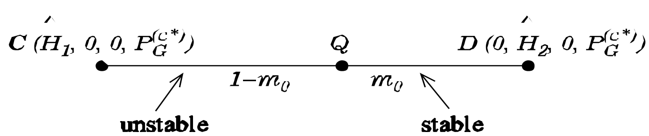

図 4.2: 線分 CD 上の安定領域と不安定領域

具体例

まず $\lambda = 2$, $k = 0.7$, $\Phi = 3$ とおき初期値を $(H_1(1),\ H_2(1),\ P_{S1}(1),\ P_G(1)) = (\hat{H}_1 m,\ \hat{H}_2(1-m),$ $1.0\times10^{-5},\ P_G^{(c*)})$ として m の値に対する P_{S1} の 1000 世代目までの値の平均値を数値計算によって求めると図 4.3 のようになる. このとき $m_0 = \frac{\beta\lambda}{\mu\Phi} = 0.28147\cdots$ である. なお平均値は $\sum_{j=1}^{t}\frac{P_{S1}(j)}{t}$ として計算した.

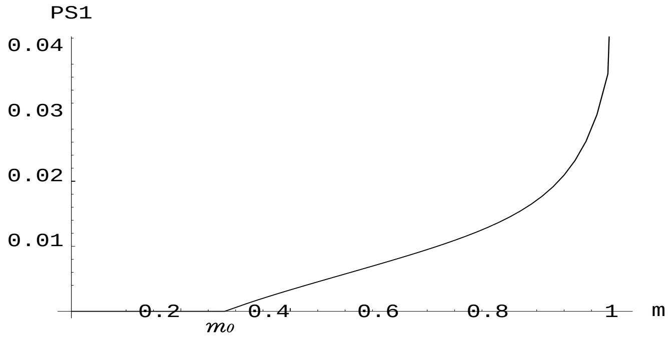

図 4.3: m の値に対する P_{S1} の 1000 世代目までの値の平均値

図 4.3 より m_0 の値が P_{S1} が構造 (b) への侵入を始める臨界点となっていることを確認できる．

　このとき $H_1(t) : H_2(t) = 1 - m(t) : m(t)$ $(0 < m(t) < 1)$ を満たす $m(t)$ について考える．t 世代目の値 $H_1(t),\ H_2(t)$ から $m(1)$ に対する $m(1000)$ を数値計算によって求めると図 4.4 のようになる．

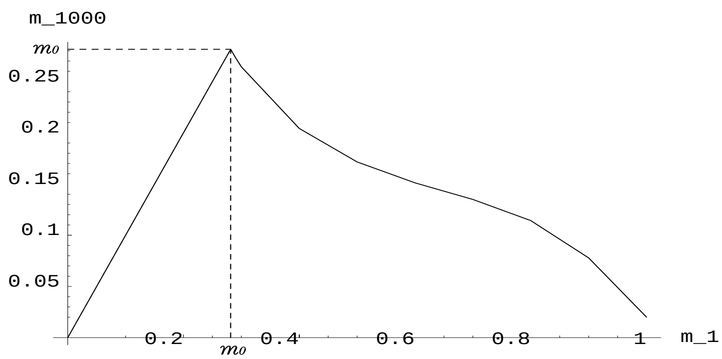

図 4.4: 初期値の m の値 m_1 に対する 1000 世代目の m の値 m_1000

図 4.4 より安定領域 $(0 \le m < m_0)$ の近傍から出発した解は安定領域に留まっているが，不安定領域 $(m_0 < m \le 1)$ の近傍から出発した解は後に安定領域へ入っていくことが確認できる．

　さらに $m(t)$ の値の時間による変化を数値計算によって求めると図 4.5 のようになる．

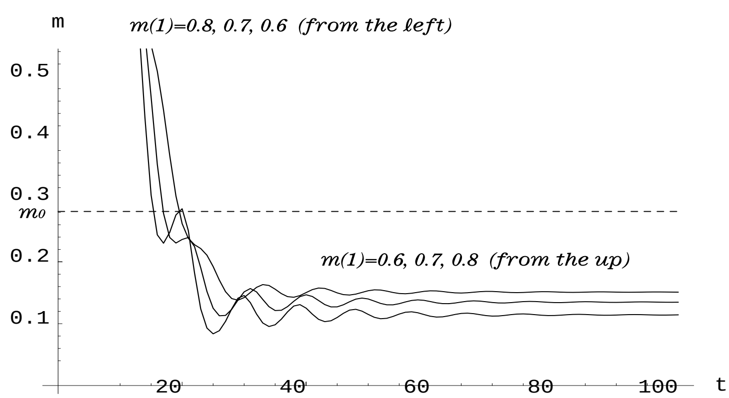

図 4.5: m の時間による変化

図 4.5 より不安定領域 $(m_0 < m \le 1)$ の近傍から出発した解は比較的早い時刻で安定領域 $(0 \le m < m_0)$ に入っていることが分かる．また，不安定領域で初期値を決める m の値が大きいほど後に安定領域により早い時刻でより遠くへ移動していることから移動スピードが速いことが分かる．

4.2　構造 (d)

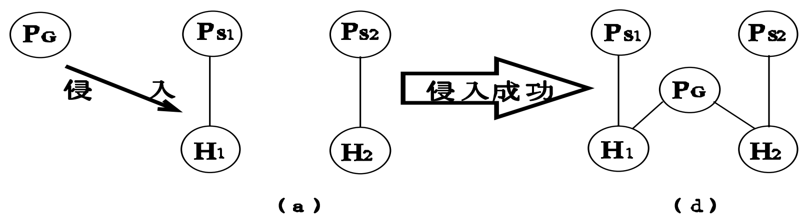

図 4.6: 構造 (a) への P_G の侵入

侵入可能条件

固有値 $\frac{2\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha$ に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2},\ P_G) = (x_1,\ x_2,\ y_1,\ y_2,\ z)$ である. ただし, x_1 と x_2 と y_1 と y_2 と z は次の式を満たす 0 でない定数とする.

$$\begin{cases} \left(1-\dfrac{2\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha\right)x_i - \lambda\alpha y_i - \dfrac{\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha z = 0 \quad (i=1,\ 2) \\ \beta x_i + \left(1-\dfrac{2\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\right)\alpha y_i - \dfrac{\mu}{\Phi}z = 0 \quad (i=1,\ 2) \end{cases}.$$

ゆえに構造 (a) への P_G の侵入はこの固有値の大きさが 1 より大きければ可能である.
具体的には $\frac{2\lambda^{1/k+1}}{\Phi}\alpha = \frac{2\lambda^{1/k}}{\Phi}\lambda\alpha$ より命題 3.2 を用いると, 宿主が大きな生産力 λ をもち, $a_S \ll a_G$ となることが分かる.

具体例

$\lambda = 10$, $k = 0.4$, $\Phi = 2$ とおき初期値を $i = 1,\ 2$ について $(H_i(1),\ P_{Si}(1),\ P_G(1)) = (H_i^{(d*)},\ P_{Si}^{(d*)},\ 1.0\times10^{-5})$ として各要素の時間による変化を描くと $m = 0.3$ のとき図 4.7 から図 4.11 のようになる.

以下の図より次のことが分かる. まず 2 つの宿主は 3 種の寄生者を養うために時間とともに密度が大幅にダウンしてる. また 2 つの P_S も P_G の侵入による影響で時間とともに密度が大幅にダウンしている. そして構造 (a) への P_G の侵入が確実に行われることで十分時間が経つと解は構造 (d) の正の平衡点に収束する. このとき具体的な構造 (d) の正の平衡点の値は, $i = 1,\ 2$ について $(H_i^{(d*)},\ P_{Si}^{(d*)},\ P_G^{(d*)}) = (70.2012\ldots,\ 8.74763\ldots,\ 108.867\ldots)$ である.

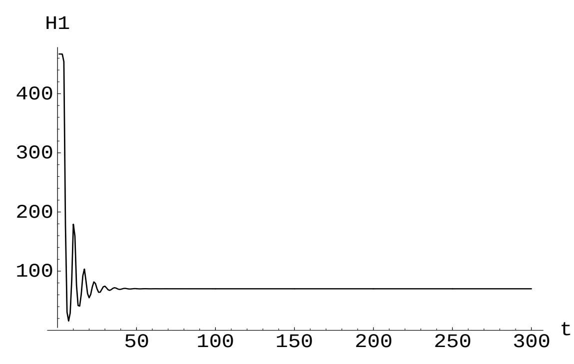

図 4.7: $m = 0.3$ のときの H_1 の時間による変化

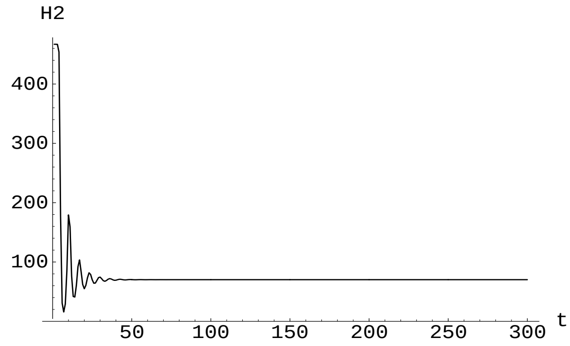

図 4.8: $m = 0.3$ のときの H_2 の時間による変化

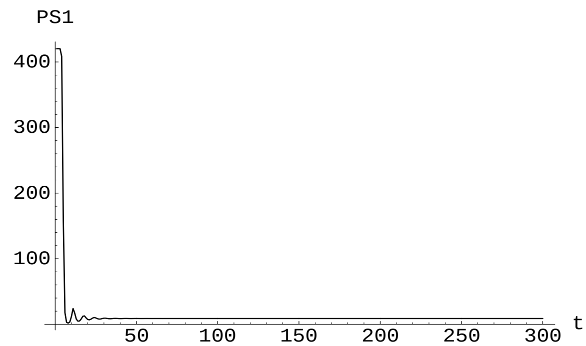

図 4.9: $m = 0.3$ のときの P_{S1} の時間による変化

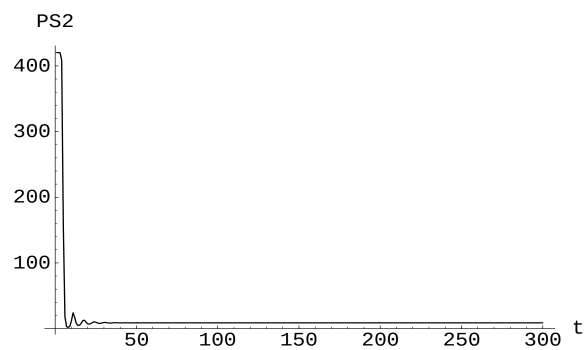

図 4.10: $m = 0.3$ のときの P_{S2} の時間による変化

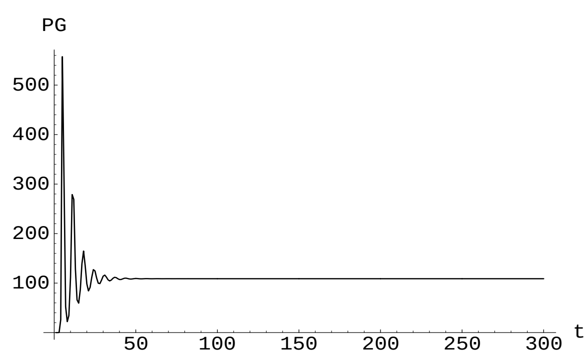

図 4.11: $m = 0.3$ のときの P_G の時間による変化

第5章　数値計算

5.1　構造 (b) の吸引域と解軌道

吸引域

命題 5.1

平面 π_m: $(1-m)H_1 - mH_2 = 0$ $(0 < m < 1)$ は構造 (b) について不変である.

(証明)

(3.2.1) 式と $(H_1(1),\ H_2(1),\ P_G(1)) \in \pi_m$ のとき

$$\frac{H_1(t+1)}{H_2(t+1)} = \frac{H_1(t)}{H_2(t)} = \cdots = \frac{H_1(1)}{H_2(1)} = \frac{m}{1-m}$$

であるので不変である.

ここで, 図 5.1 のように $0 < m < 1$ に対して $\tan\theta_m = \frac{1-m}{m}$ とおく. このとき $H_1 - P_G$ 平面を P_G を軸として θ_m 回転させた平面 $\pi_m(P_G - Y_m)$ を考える. すなわち,

$$Y_m = \frac{1}{\cos\theta_m} H_1 = \frac{\sqrt{m^2 + (1-m)^2}}{m} H_1 \tag{5.1.1}$$

と書ける.

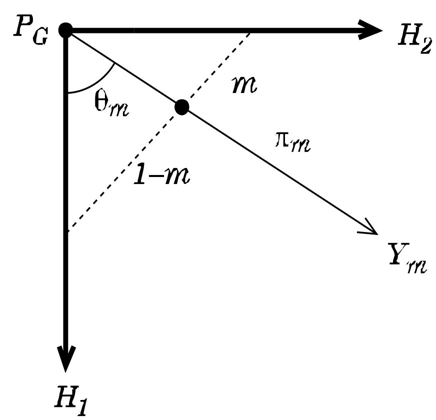

図 5.1: $H_1 - H_2 - P_G$ 空間に存在する平面 π_m の概略図

次に平面 π_m 上での構造 (b) の解軌道を数値計算を用いて描くために構造 (b) の吸引域を求める. まず, P_G の吸引域 $1.0 \times 10^{-15} \leq P_G \leq 1.0 \times 10^5$ 内の 3 つの P_G の値について $0 < m < 1$ に対する H_1 と H_2 の吸引域の最小値と最大値を有効数字 2 桁まで求めると表 5.1 から表 5.3 のようになる.

表 5.1: $P_G = 1.0 \times 10^{-15}$ のとき

m	$\min H_1$	$\max H_1$	$\min H_2$	$\max H_2$
0.2	6.0	4.0×10^4	1.5	1.0×10^4
0.3	5.1	2.3×10^5	2.2	1.0×10^5
0.5	3.6	1.0×10^5	3.6	1.0×10^5
0.7	2.2	1.0×10^5	5.1	2.3×10^5
0.8	1.5	1.0×10^4	6.0	4.0×10^4

表 5.2: $P_G = P_G^{(b*)}(= 11.8426\ldots)$ のとき

m	$\min H_1$	$\max H_1$	$\min H_2$	$\max H_2$
0.2	4.0×10^{-2}	4.0×10^5	1.0×10^{-2}	1.0×10^5
0.3	2.3×10^{-2}	2.3×10^5	1.0×10^{-2}	1.0×10^5
0.5	2.0×10^{-2}	1.0×10^6	2.0×10^{-2}	1.0×10^6
0.7	1.0×10^{-2}	1.0×10^5	2.3×10^{-2}	2.3×10^5
0.8	1.0×10^{-2}	1.0×10^5	4.0×10^{-2}	4.0×10^5

表 5.3: $P_G = 1.0 \times 10^5$ のとき

m	$\min H_1$	$\max H_1$	$\min H_2$	$\max H_2$
0.2	6.8	4.0×10^6	1.7	1.0×10^6
0.3	5.8	2.3×10^6	2.5	1.0×10^6
0.5	4.09	1.0×10^6	4.09	1.0×10^6
0.7	2.5	1.0×10^6	5.8	2.3×10^6
0.8	1.7	1.0×10^6	6.8	4.0×10^6

解軌道

構造 (b) の解軌道を (5.1.1) 式より数値計算を用いて平面 π_m 上に描く.

解が平衡点に収束するとき

初期値を吸引域内にとれば (3.2.8) 式で示される正の平衡点に収束する. ここでは $\lambda = 2,\ k = 0.7,\ \Phi = 3$ とおき初期値を $P_G(1) = P_G^{(b*)}$ とし, $H_1(1),\ H_2(1)$ は表 5.2 を参考に決める.

具体的に $m = 0.2$ のとき正の平衡点の近傍及び吸引域内から出発した解は, 図 5.2 から図 5.4 のように (3.2.8) 式で示される正の平衡点に収束する. $m = 0.5$ のときも図 5.5 から図 5.7 のように同様のことがいえる.

解が発散するとき

初期値を吸引域外にとれば解は発散する. ここでも $\lambda = 2,\ k = 0.7,\ \Phi = 3$ とおき初期値を $P_G(1) = P_G^{(b*)}$ とし, $H_1(1),\ H_2(1)$ は表 5.2 を参考に決める.

具体的に $m = 0.2$ のとき吸引域外から出発した解は, 図 5.8 と図 5.9 のように発散する. $m = 0.5$ のときも図 5.10 と図 5.11 のように同様のことがいえる.

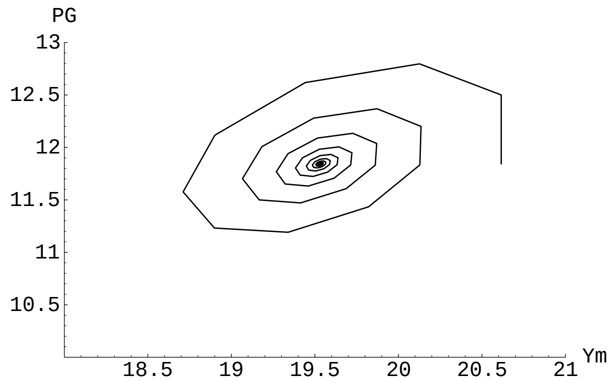

図 5.2: $m = 0.2,\ H_1(1) = 5,\ H_2(1) = 20$ のとき

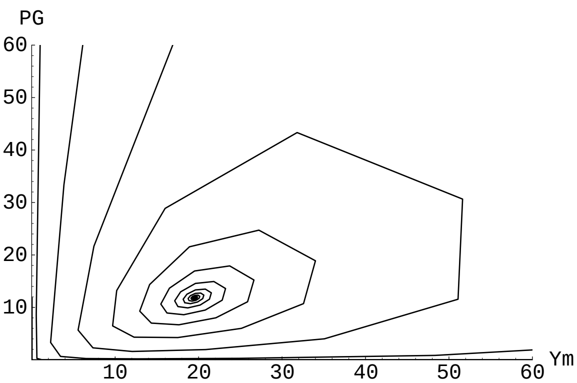

図 5.3: $m = 0.2,\ H_1(1) = 1.0 \times 10^{-2},\ H_2(1) = 4.0 \times 10^{-2}$ のとき

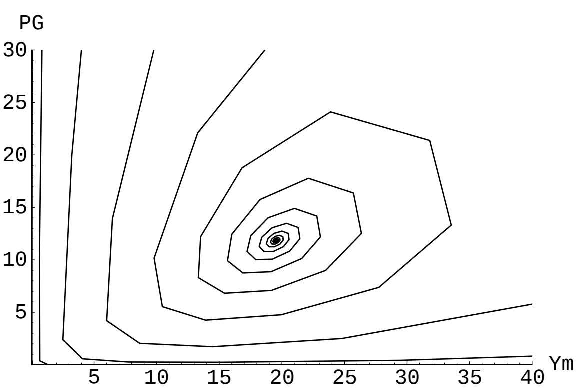

図 5.4: $m = 0.2,\ H_1(1) = 1.0 \times 10^5,\ H_2(1) = 4.0 \times 10^5$ のとき

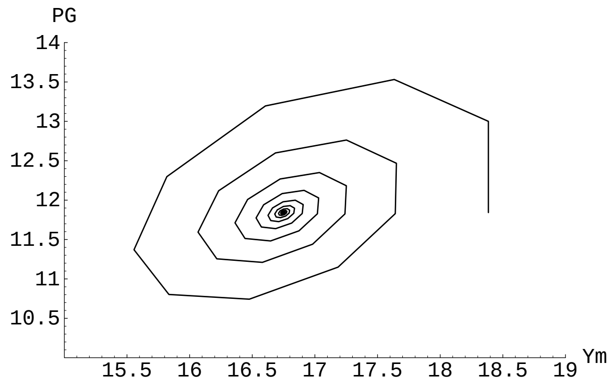

図 5.5: $m = 0.5,\ H_1(1) = H_2(1) = 13$ のとき

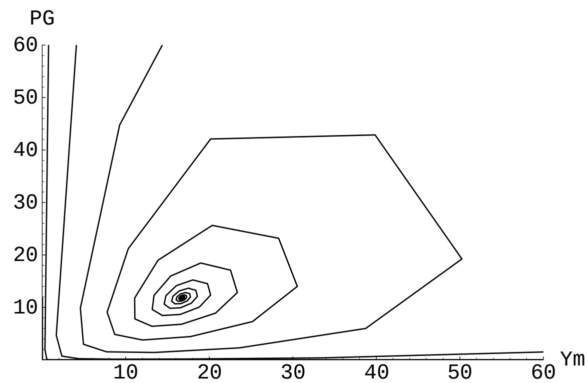

図 5.6: $m = 0.5,\ H_1(1) = H_2(1) = 2.0 \times 10^{-2}$ のとき

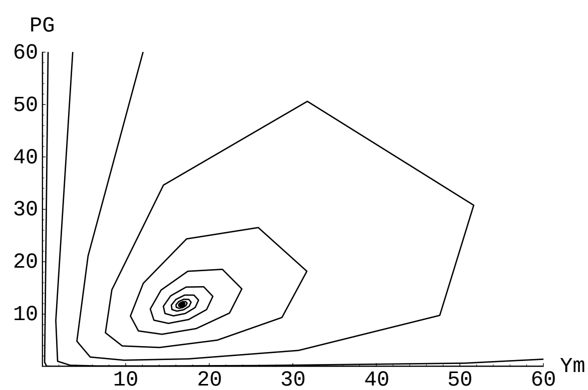

図 5.7: $m = 0.5,\ H_1(1) = H_2(1) = 1.0 \times 10^{6}$ のとき

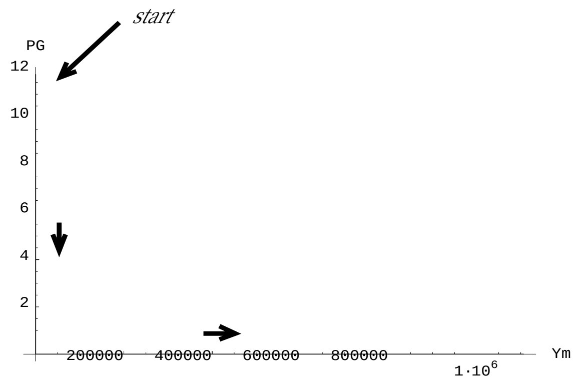

図 5.8: $m = 0.2,\ H_1(1) = 1.0 \times 10^{-3},\ H_2(1) = 4.0 \times 10^{-3}$ のとき

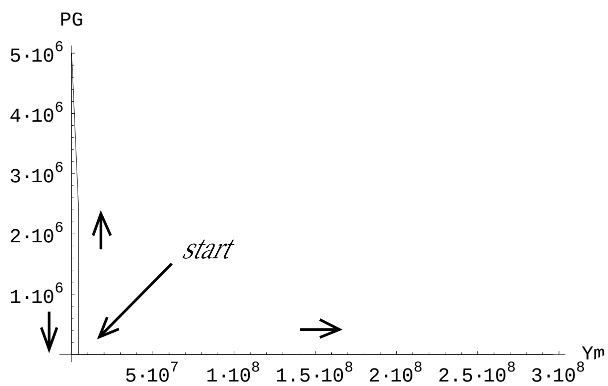

図 5.9: $m = 0.2,\ H_1(1) = 1.0 \times 10^{6},\ H_2(1) = 4.0 \times 10^{6}$ のとき

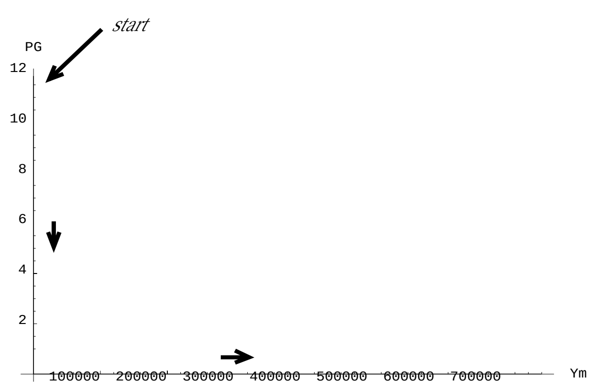

図 5.10: $m = 0.5,\ H_1(1) = H_2(1) = 2.0 \times 10^{-3}$ のとき

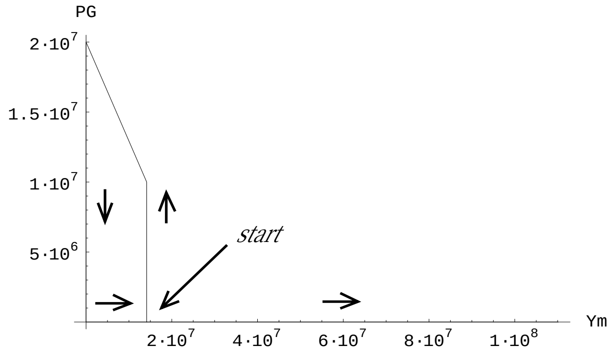

図 5.11: $m = 0.5,\ H_1(1) = H_2(1) = 1.0 \times 10^7$ のとき

5.2　構造 (c1) への寄生者の侵入

構造 (b) へ P_{S1} が侵入することでできる構造 (c1) は, P_{S1} の値を数値計算を用いて調べると一瞬増加することで構造 (c1) が発生することが確かめられるが, 持続性がないことが分かる. ここではその P_{S1} の侵入の仕方を議論する. $\lambda = 2,\ k = 0.7,\ \Phi = 3$ とおき初期値を $(H_1(1),\ H_2(1),\ P_{S1}(1),\ P_G(1)) = (\hat{H}_1 m,\ \hat{H}_2(1-m),\ 1.0 \times 10^{-5},\ P_G^{(c*)})$ として P_{S1} の時間による変化を描くと図 5.12 から図 5.14 のようになる.

具体的に図 5.12 から図 5.14 より m の値が大きくなるほど P_{S1} の侵入時間が短くなり, かつより早い時刻により大きな P_{S1} の最大値を示すようになる. すなわち, 初期値を決める m の値が大きくなるほど構造 (b) の正の平衡点の H_1 成分が大きくなり, P_{S1} がより H_1 に寄生しやすくなるためだと考えられる.

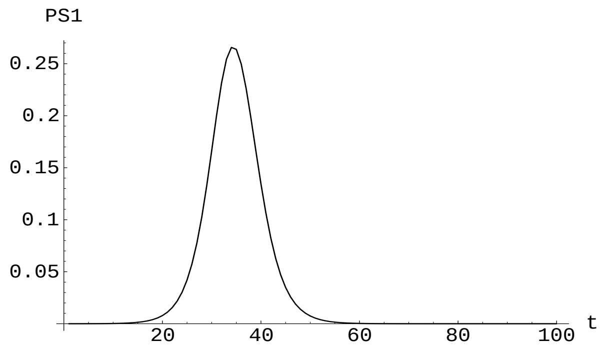

図 5.12: $m = 0.4$ のときの P_{S1} の時間による変化

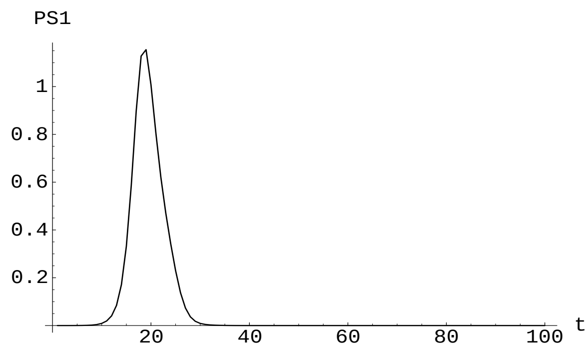

図 5.13: $m = 0.6$ のときの P_{S1} の時間による変化

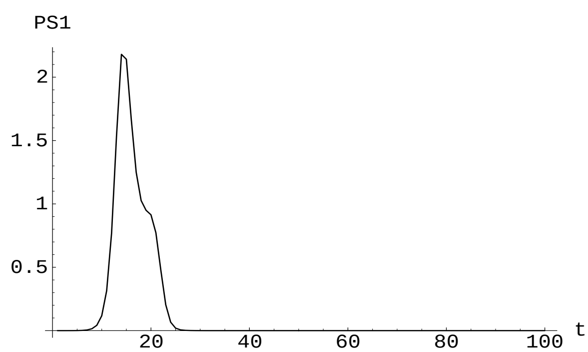

図 5.14: $m = 0.8$ のときの P_{S1} の時間による変化

第6章　まとめ

構造 (a)

正の平衡点における安定性は, 具体的に固有値を求めて評価できなかったが, 固有値 s が実数の場合と虚数の場合を仮定して議論したので十分だと思われる. いずれの場合も正の平衡点は安定となり, (3.1.1) 式のパラメーターの決め方で結節点と渦状点の両方の場合がある.

一方, 境界平衡点における安定性は, 片方あるいは両方の宿主の値が 0 となる点の近傍ではそれらに寄生する P_S の影響がなくそれらの宿主が急激に増加するため不安定となる.

構造 (b)

正の平衡点における安定性は, 平衡点が線分になるがその平衡点の位置を決める m の値によらず安定となる. 数値計算で平面 π_m 上に構造 (b) の解軌道を描くと, 吸引域内から出発した解は, 正の平衡点からどんなに離れていても正の平衡点に収束する. 一方, 吸引域外から出発した解は発散する.

一方, 境界平衡点における安定性は, 両方の宿主の値が 0 となる点の近傍ではそれらに寄生する P_G の影響がなくそれらの宿主が急激に増加するため不安定となる. また, H_1 の値が 0 となる点の近傍では安定となり, 3 種 (H_1, H_2, P_G) が共存する. 同様に H_2 の値が 0 となる点の近傍でも 3 種が共存する.

構造 (c1)

正の平衡点における安定性は, 正の平衡点が存在しないので議論しない.

一方, 両方の宿主が存在する点での境界平衡点における安定性は, 平衡点が線分となりその平衡点の位置を決める m の値によって安定領域と不安定領域に分けることができる. このとき平衡点の P_{S1} 成分が 0 となることから平衡点の近傍で P_{S1} 成分が増加する条件を調べることで構造 (c1) は構造 (b) に P_{S1} が侵入し発生することが分かる. 数値計算から構造 (b) への P_{S1} の侵入は一瞬で構造 (c1) の存在は永続的でないことも分かる. これは正の平衡点が存在しないことからも推察できる. さらに初期値の H_1 の値が大きいほど P_{S1} が寄生しやすくなる. そして生物学的には線分 QD の近傍に H_1 が存在するのに P_{S1} の侵入が全く起こらないことは興味深いが, H_1 の密度が H_2 に比べて小さく, P_{S1} を養うだけの余力が残っていないからだと推察できる. また両方の宿主の値が 0 となる点の近傍ではそれらに寄生する P_{S1} と P_G の影響がなくそれらの宿主が急激に増加するため不安定となる. また, H_1 の値が 0 となる点の近傍では安定となり, 2 種 (H_2, P_G) が共存する. そして, H_2 の値が 0 となる点の近傍では H_1 が P_{S1} と P_G の両方に寄生されるので不安定となる.

構造 (d)

正の平衡点における安定性は, 数値計算を必要とするので本研究では省略した. 参考文献 ([2], [3]) では (3.4.8) 式の局所的安定性の議論が数値計算を用いてされている.

一方, 両方の宿主が存在する点での境界平衡点における安定性は, 平衡点の P_G 成分が 0 となる場合を仮定しその平衡点の近傍で P_G 成分が増加する条件を調べることで構造 (d) は構造 (a) に P_G が侵入し発生することが分かる. また両方の宿主の値が 0 となる点の近傍ではそれらに寄生する P_S と P_G の影響がなくそれらの宿主が急激に増加するため不安定となる. また, H_1 の値が 0 となる点の近傍では H_2 が P_{S2} と P_G の両方に寄生されるので不安定となる. 同様に H_2 の値が 0 となる点の近傍でも不安定となる.

付 録A　構造(b)への２つのP_Sの侵入可能性

ここでは $P_{S1}^{(d*)} = P_{S2}^{(d*)} = 0$ のとき, 構造 (d) の境界平衡点における安定性の解析から構造 (b) への P_{S1} と P_{S2} の侵入可能性を議論する.

A.1　境界平衡点の値

求める宿主の境界平衡点の値を $H_i^{(d*)}(i = 1, 2)$, $Generalist$ の境界平衡点の値を $P_G^{(d*)}$ とする.
$H_1^{(d*)} \neq 0$ かつ $H_2^{(d*)} \neq 0$ のとき, (3.4.1) 式より

$$H_i^{(d*)} = \lambda H_i^{(d*)} f\left(P_G^{(d*)}\right) \quad (i = 1, 2) \tag{A.1.1}$$

$$P_G^{(d*)} = \left(H_1^{(d*)} + H_2^{(d*)}\right)\left[1 - f\left(P_G^{(d*)}\right)\right] \tag{A.1.2}$$

となる. (A.1.1) 式を簡単にすると

$$f\left(P_G^{(d*)}\right) = \frac{1}{\lambda} \tag{A.1.3}$$

となる. (A.1.3) 式を $P_G^{(d*)}$ について解くと

$$P_G^{(d*)} = \frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k} - 1\right) \tag{A.1.4}$$

となる. また, (A.1.3) 式と (A.1.4) 式を (A.1.2) 式に代入し $H_1^{(d*)} + H_2^{(d*)}$ について解くと

$$H_1^{(d*)} + H_2^{(d*)} = \frac{\lambda}{\lambda - 1}\ \frac{k}{a_G}\ \left(\lambda^{1/k} - 1\right) = \frac{P_G^{(d*)}}{\beta} \tag{A.1.5}$$

となる. ただし, $\beta = \frac{\lambda - 1}{\lambda}$ である.

ここで (A.1.5) 式より平衡点は $E(\hat{H}_1,\ 0,\ 0,\ 0,\ P_G^{(d*)})$ と $F(0,\ \hat{H}_2,\ 0,\ 0,\ P_G^{(d*)})$ を結ぶ線分を成すことが分かる. ただし, $\hat{H}_1 = \hat{H}_2 = \frac{P_G^{(d*)}}{\beta}$ である. そこで平衡点を線分 EF を $(1 - m) : m$ $(0 < m < 1)$ に内分する点であると考えると

$$\left(H_1^{(d*)},\ H_2^{(d*)}\right) = \left(\hat{H}_1 m,\ \hat{H}_2(1 - m)\right) \quad (0 < m < 1) \tag{A.1.6}$$

と書ける.

以上より構造 (d) の境界平衡点の値は, $0 < m < 1$ に対して

$$\left(H_1^{(d*)},\ H_2^{(d*)},\ P_{S1}^{(d*)},\ P_{S2}^{(d*)},\ P_G^{(d*)}\right) = \left(\hat{H}_1 m,\ \hat{H}_2(1 - m),\ 0,\ 0,\ \frac{k}{a_G}\left(\lambda^{1/k} - 1\right)\right) \tag{A.1.7}$$

である.

A.2　局所的安定性

$H_1^{(d*)} \neq 0$ かつ $H_2^{(d*)} \neq 0$ のとき, 構造 (b) の安定な世の中に P_{S1} と P_{S2} が侵入してきたとき, その侵入によってできる構造 (d) の局所的安定性を議論する.

(3.4.1) 式のヤコビ行列は, 構造 (d) の境界平衡点では (A.1.7) 式より

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 & -\frac{\mu m}{\beta}\Phi & 0 & -\frac{\mu m}{\beta\lambda^{1/k}} \\ 0 & 1 & 0 & -\frac{\mu(1-m)}{\beta}\Phi & -\frac{\mu(1-m)}{\beta\lambda^{1/k}} \\ 0 & 0 & \frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{\mu(1-m)}{\beta\lambda}\Phi & 0 \\ \beta & \beta & 0 & 0 & \frac{\mu}{\beta\lambda^{1/k+1}} \end{pmatrix}$$

となる. ただし, $\beta = \frac{\lambda-1}{\lambda}$, $\mu = k(\lambda^{1/k}-1)$, $\Phi = \frac{a_S}{a_G}$ である.

そして固有値を s とすると, 固有方程式は

$$|s\mathbf{I}-\mathbf{A}| = \begin{vmatrix} s-1 & 0 & \frac{\mu m}{\beta}\Phi & 0 & \frac{\mu m}{\beta\lambda^{1/k}} \\ 0 & s-1 & 0 & \frac{\mu(1-m)}{\beta}\Phi & \frac{\mu(1-m)}{\beta\lambda^{1/k}} \\ 0 & 0 & s-\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s-\frac{\mu(1-m)}{\beta\lambda}\Phi & 0 \\ -\beta & -\beta & 0 & 0 & s-\frac{\mu}{\beta\lambda^{1/k+1}} \end{vmatrix} = 0$$

より,

$$(s-1)\left(s-\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi\right)\left(s-\frac{\mu(1-m)}{\beta\lambda}\Phi\right)\left\{s^2-(\alpha+1)s+\lambda\alpha\right\} = 0 \qquad \text{(A.2.1)}$$

となる.

ゆえに (A.2.1) 式より { } の中をゼロにする 2 次方程式の解である固有値は構造 (a) での議論からそれらの大きさが 1 より小さいことが明らかである. また固有値 1 に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2},\ P_G) = (1,\ -1,\ 0,\ 0,\ 0)$ である. $\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi < 1$ かつ $\frac{\mu(1-m)}{\beta\lambda}\Phi < 1$ のときには線分 EF の近傍から出発した解は線分 EF 上のある点に収束してしまい構造 (b) への P_{S1} と P_{S2} の侵入は不可能である. 固有値 $\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi$ と固有値 $\frac{\mu(1-m)}{\beta\lambda}\Phi$ は構造 (b) への P_{S1} と P_{S2} の侵入を可能とする重要な要素なので次節で詳しく述べる.

A.3　侵入可能性

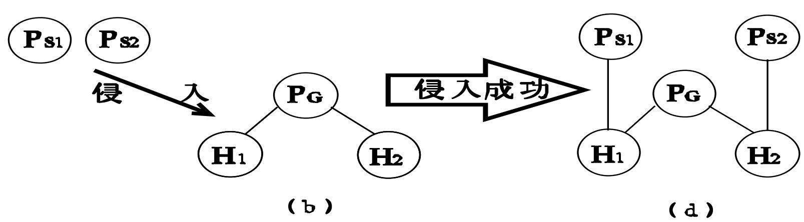

図 A.1: 構造 (b) への P_{S1} と P_{S2} の侵入

侵入可能性

固有値 $\frac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi$ に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2},\ P_G) = (x_1,\ x_2,\ y,\ 0,\ z)$ である. ただし, x_1 と x_2 と y と z は次の式を満たす 0 でない定数とする.

$$
\begin{cases}
\left(1-\dfrac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi\right)x_1-\dfrac{\mu m}{\beta}\Phi y-\dfrac{\mu m}{\beta\lambda^{1/k}}z=0\\
\left(1-\dfrac{\mu m}{\beta\lambda}\Phi\right)x_2-\dfrac{\mu(1-m)}{\beta\lambda^{1/k}}z=0\\
\beta x_1+\beta x_2-\dfrac{\mu}{\beta\lambda}\left(m\Phi-\dfrac{1}{\lambda^{1/k}}\right)z=0
\end{cases}.
$$

ゆえに構造 (b) への P_{S1} の侵入はこの固有値の大きさが 1 より大きければ可能である. 言い換えると線分 EU の近傍では構造 (d) は不安定であり, 線分 UF の近傍では構造 (d) は $P_{S2}=0$ に対して安定である. ここで U は線分 EF を $(1-m_1):m_1$ に内分する点である. また $m_1=\frac{\beta\lambda}{\mu\Phi}$ とする.

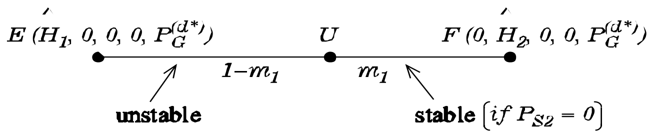

図 A.2: 線分 EF 上の安定領域と不安定領域

一方, 固有値 $\frac{\mu(1-m)}{\beta\lambda}\Phi$ に属する固有ベクトルは $(H_1,\ H_2,\ P_{S1},\ P_{S2},\ P_G)=(x_1,\ x_2,\ 0,\ y,\ z)$ である. ただし, x_1 と x_2 と y と z は次の式を満たす 0 でない定数とする.

$$
\begin{cases}
\left(1-\dfrac{\mu(1-m)}{\beta\lambda}\Phi\right)x_1-\dfrac{\mu m}{\beta\lambda^{1/k}}z=0\\
\left(1-\dfrac{\mu(1-m)}{\beta\lambda}\Phi\right)x_2-\dfrac{\mu(1-m)}{\beta}\Phi y-\dfrac{\mu(1-m)}{\beta\lambda^{1/k}}z=0\\
\beta x_1+\beta x_2-\dfrac{\mu}{\beta\lambda}\left((1-m)\Phi-\dfrac{1}{\lambda^{1/k}}\right)z=0
\end{cases}.
$$

ゆえに構造 (b) への P_{S2} の侵入はこの固有値の大きさが 1 より大きければ可能である. 言い換えると線分 EV の近傍では構造 (d) は $P_{S1}=0$ に対して安定であり, 線分 VF の近傍では構造 (d) は不安定である. ここで V は線分 EF を $(1-m_2):m_2$ に内分する点である. また $m_2=1-\frac{\beta\lambda}{\mu\Phi}=1-m_1$ である.

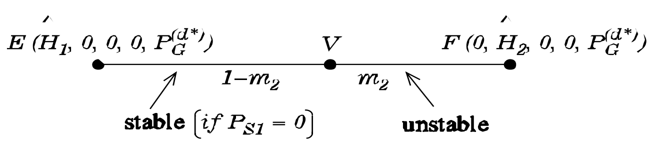

図 A.3: 線分 EF 上の安定領域と不安定領域

以上より構造 (b) への P_S の侵入条件は次のようになる.

- $m_1<0.5$ のとき

下図より線分 EV の近傍では P_{S1} のみの侵入が可能である. また線分 UF の近傍では P_{S2} のみの侵入が可能である. そして線分 VU の近傍では P_{S1} と P_{S2} の侵入が可能である.

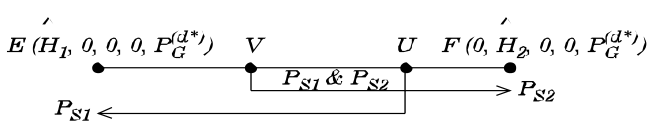

図 A.4: $m_1<0.5$ のときの構造 (b) への P_S の侵入可能領域

- $m_1 > 0.5$ のとき

下図より線分 EU の近傍では P_{S1} のみの侵入が可能である. また線分 VE の近傍では P_{S2} のみの侵入が可能である. そして線分 UV の近傍では P_{S1} と P_{S2} が共に侵入不可能である.

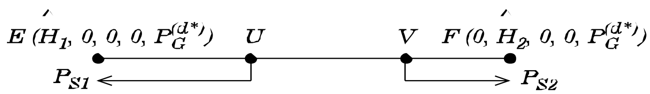

図 A.5: $m_1 > 0.5$ のときの構造 (b) への P_S の侵入可能領域

具体例

$\lambda = 10$, $k = 0.4$, $\Phi = 6$ とおき初期値を $(H_1(1),\ H_2(1),\ P_{S1}(1),\ P_{S2}(1),\ P_G(1)) = (\hat{H}_1 m,$ $\hat{H}_2(1-m),\ 1.0\times 10^{-5},\ 1.0\times 10^{-5},\ P_G^{(d*)})$ として各要素の時間による変化を描くと $m = 0.1$ のときは図 A.5 から図 A.9, $m = 0.9$ のときは図 A.10 から図 A.14 のようになる. このとき $m_1 = 0.0118962\ldots$ であるので図 A.4 の場合に相当する.

ここでは図 A.4 で P_{S1} と P_{S2} が構造 (b) に侵入できる線分 VU の近傍に初期値をとる場合を調べると以下の図より $m = 0.1,\ 0.9$ のいずれにも共通して次のことが分かる. まず 2 つの宿主は 3 種の寄生者を養うために時間とともに密度が大幅にダウンしてる. また P_G も 2 つの P_S の侵入による影響で時間とともに密度が大幅にダウンしている. そして構造 (b) への 2 つの P_S の侵入が確実に行われることで十分時間が経つと解は構造 (d) の正の平衡点に収束する. このとき具体的な構造 (d) の正の平衡点の値は, $i = 1,\ 2$ について $(H_i^{(d*)},\ P_{Si}^{(d*)},\ P_G^{(d*)}) = (101.592\ldots,\ 21.4691\ldots,\ 139.927\ldots)$ である.

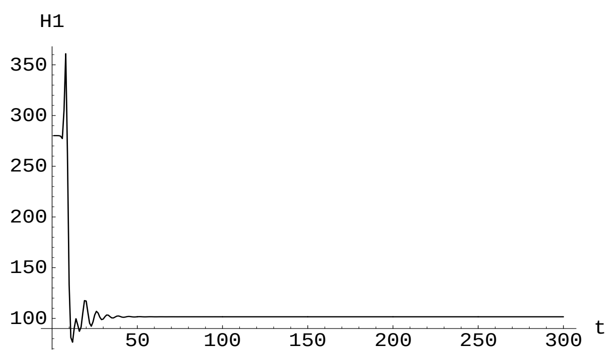

図 A.6: $m = 0.1$ のときの H_1 の時間による変化

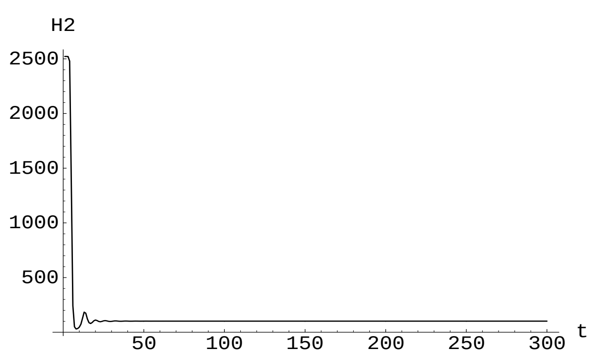

図 A.7: $m = 0.1$ のときの H_2 の時間による変化

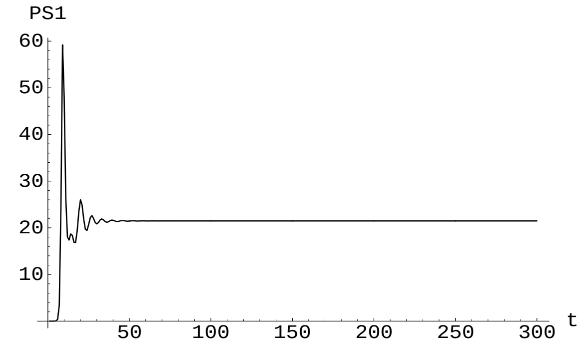

図 A.8: $m = 0.1$ のときの P_{S1} の時間による変化

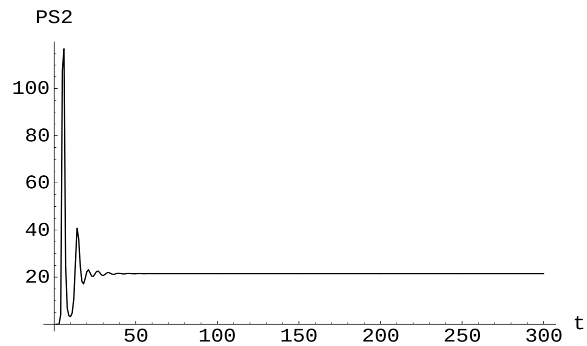

図 A.9: $m = 0.1$ のときの P_{S2} の時間による変化

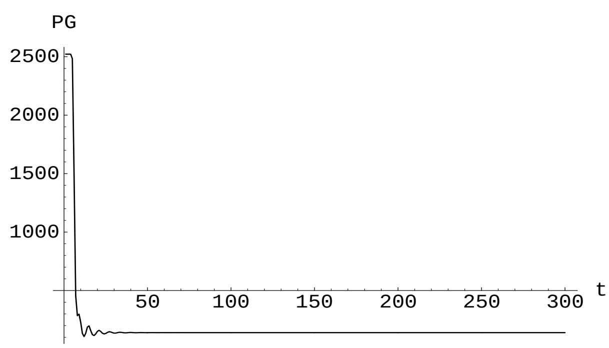

図 A.10: $m = 0.1$ のときの P_G の時間による変化

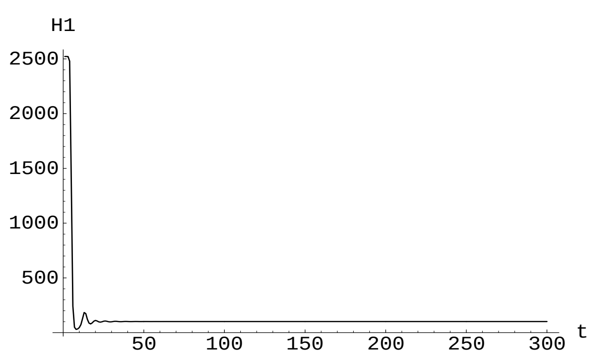

図 A.11: $m = 0.9$ のときの H_1 の時間による変化

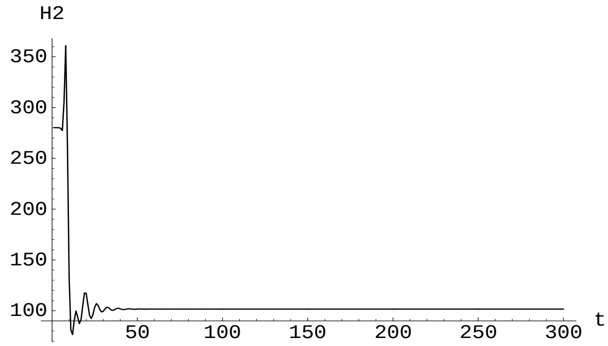

図 A.12: $m = 0.9$ のときの H_2 の時間による変化

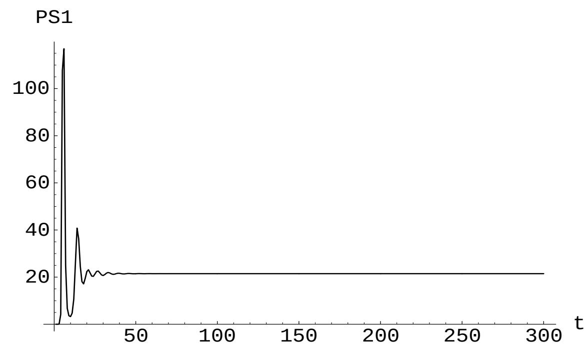

図 A.13: $m = 0.9$ のときの P_{S1} の時間による変化

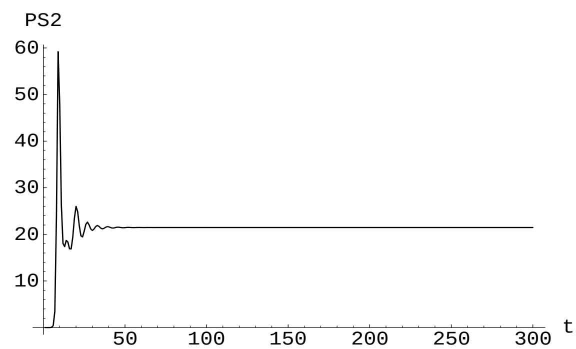

図 A.14: $m = 0.9$ のときの P_{S2} の時間による変化

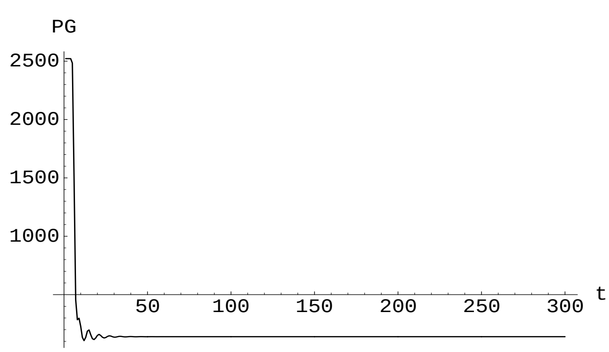

図 A.15: $m = 0.9$ のときの P_G の時間による変化

参考文献

[1] H.B.Wilson, M.P.Hassell, and H.C.J.Godfray.“ HOST-PARASITOID FOOD WEBS: DYNAMICS, PERSISTENCE, AND INVASION ”. **The American Naturalist**. Vol.148. pp.787-806.1996.

[2] Robert M.May and Michael P.Hassell.“ THE DYNAMICS OF MULTIPARASITOID-HOST INTERACTIONS ”. **The American Naturalist**. Vol.117. pp.234-261.1981.

[3] W.L.Hogarth and Phil Diamond.“ INTERSPECIFIC COMPETITION IN LARVAE BETWEEN ENTOMOPHAGOUS PARASITOIDS ”. **The American Naturalist**. Vol.124. pp.552-560.1984.

[4] Robert M.May.“ HOST-PARASITOID SYSTEMS IN PATCHY ENVIRONMENTS: A PHENOMENOLOGICAL MODEL ”. **Journal of Animal Ecology**. Vol.47. pp.833-844.1978.

謝辞

本研究において最後まで懇切丁寧にご指導いただいた宮崎倫子助教授に心から感謝いたします. また審査委員として貴重なコメントをお寄せいただいた竹内康博教授と泰中啓一教授にも感謝いたします.

最後に他研究室でありますがパソコン等の設定の際に助言をいただいた今 隆助さん (竹内研究室), ありがとうございました.