

**A Biomathematical Study  
for  
Breakdown of Lotka-Volterra Prey-Predator System  
with Harvestion**

2002

**Naomi OGATA and Hiromi SENO**

*Department of Mathematical and Life Sciences  
Graduate School of Science  
Hiroshima University  
Kagamiyama 1-3-1, Higashi-hiroshima 739-8526  
JAPAN*

# Lotka-Volterra 被食者-捕食者系における 個体群削減による系崩壊の特性に関する 生物数理的研究

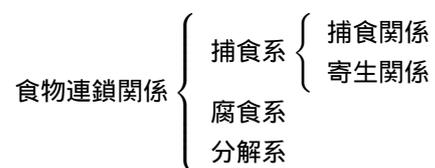
広島大学大学院数理分子生命理学専攻

緒方 直美・瀬野裕美

## Prey-Predator Relationship

食うものと食われるものの関係 (食物連鎖関係) は生物の相互関係として必然の関係であり生物の存在条件そのものであるといえる。つまり食物連鎖関係は生物が生きていくための最も重要な相互関係である。この食物連鎖関係は種内の関係 (共食い) と種間関係に分けて考えることができるが, Lamarck [11] が “ 同一種のもので食いつくし合うことはまれで, 他の種のもので戦いをするのである ” と指摘しているように, 食物連鎖関係の根幹は種間関係にあると考えるのが一般的であろう。

食物連鎖関係は次のように分けられる [6, 7] :



本研究においては捕食関係に焦点を絞る。捕食関係とは, 捕食者 (prey) と被食者 (predator) の関係であり, 捕食系食物連鎖の一般的性格は次のようなものである [6, 7] :

- 原則として一方的関係であり対等の立場にあるもの同志の関係ではない。
- 食物連鎖関係は直接の物質・エネルギーの流転の関係である。
- 捕食者は体が大きく, 被食者は体が小さい。Lamarck [11] も指摘し, Elton [1] が強調した。例外として, アリ類, クモ類などの無脊椎動物や, 哺乳類でもリカオンなどでは, 自分よりもはるかに大きい動物を食う。これらは, どれも群れとなって大きい動物を襲うのが特徴である。
- 捕食者は被食者より個体数が少ない。これは Elton [1] が, 個体数ピラミッドとして指摘した。
- 捕食者の生育場所は被食者のそれより, 面積・様式ともに広い。Elton [2] が指摘した。

- 一般的に、食物連鎖の上端にくるものほど進化の段階が高くなる。捕食のためには運動器官や感覚器官を活用する必要があり、また知能も発達し、エサ発見の効率も高くなければならない。
- 食物連鎖関係は進化の原動力として働く重要な相互作用である。

## Lotka-Volterra 被食者-捕食者系

第一次世界大戦後、アドリア海における漁獲高を調べてみると、戦前と比べて捕食者の数が非常に大きくなっていたことが発見された。もちろん、オーストラリアとイタリアの間に起こった戦争が漁業活動を中断させていたわけだが、それにしても何故この中断が被食者よりも捕食者に有利に働いたのか？この疑問が有名な数学者 Vito Volterra に持ち込まれたとき、彼は  $x$  で被食者密度を、 $y$  で捕食者密度を表し、それらの時間変動のダイナミクスを微分方程式系にまとめ、捕食者増加の理由を説明しようとした [16]。同時期に、Alfred Lotka はマラリアの伝染を数学的に表現するために、一般的な被食者-捕食者、寄主-寄生者の関係を表す式として、同様の微分方程式系をつくった [12]。この微分方程式系は、今日、しばしば、Lotka-Volterra モデルとして参照される。

Lotka-Volterra モデルの基本仮定は次のようなものである [6, 7, 9, 13] :

- 増殖の指数性:

捕食者がいないときの被食者の数の増加は指数的である :

$$\frac{dx}{dt} = ax \quad (a : \text{内的自然増加率}, > 0) \quad (1)$$

一方、被食者がいないとき捕食者の密度は、指数的に減少する :

$$\frac{dy}{dt} = -cy \quad (c : \text{自然死亡率}, > 0) \quad (2)$$

- 単位時間あたりに食われる被食者数 (捕食数) は、被食者密度と捕食者密度に比例する。また、捕食者は捕食量に比例して増殖するとし、その増殖率も被食者密度と捕食者密度に比例する。

これらの基本仮定に基づいて、次の常微分方程式が構成される [6, 7, 9, 13] :

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy \quad (3)$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + \mu bxy \quad (4)$$

$b$  は捕食者の摂食率、 $\mu$  は捕食者が摂取エネルギーを繁殖に転換する効率に対応する。これを、しばしば、Lotka-Volterra (型) 被食者-捕食者系という。

被食者がいないとき捕食者の密度は、指数的に減少する。ここで、 $b$  および  $\mu$  は正の定数である。

この Lotka-Volterra 被食者-捕食者系の解が次の3つの(特殊)解を持つことは容易にわかる：

- (i)  $x(t) = y(t) = 0$  ( $x(0) = y(0) = 0$ )
- (ii)  $x(t) = 0, y(t) = y(0)e^{-ct}$  ( $x(0) = 0$  かつ任意の  $y(0) > 0$  に対して)
- (iii)  $y(t) = 0, x(t) = x(0)e^{at}$  ( $y(0) = 0$  かつ任意の  $x(0) > 0$  に対して)

ここで、 $(x(0), y(0))$  は、 $t = 0$  における被食者と捕食者の密度を与える初期条件を表す。これら3つの解の状況は、以下のように解釈できる。捕食者もしくは被食者の個体群密度がある時刻において0であるならば、常に0である。被食者が不在の場合、捕食者は絶滅し、捕食者が不在ならば、被食者個体群は爆発する。

相平面におけるこれらの解の軌道は、それぞれ、

- (i) 休止点である原点  $(0, 0)$
- (ii) 正の  $y$  軸上
- (iii) 正の  $x$  軸上

となり、正の象限

$$R_+^2 = \{(x, y) \in R^2 : x \geq 0, y \geq 0\} \quad (5)$$

の境界

$$\text{bd}R_+^2 = \{(x, y) \in R^2 : x \geq 0, y \geq 0, xy = 0\} \quad (6)$$

は、これら3つの軌道から構成されることになる。

さて、個体群密度は非負でなければならないので解を  $R_+^2$  に制限して考察する。 $\text{bd}R_+^2$  から出発した任意の解が、解が定義される全ての時刻において  $\text{bd}R_+^2$  に留まる、という意味で  $\text{bd}R_+^2$  は不変である。さらに、解の一意性により軌道は交差しないので、内部

$$\text{int}R_+^2 = R_+^2 \setminus \text{bd}R_+^2 = \{(x, y) \in R^2 : x > 0, y > 0\} \quad (7)$$

も不変である。

$\text{int}R_+^2$  には唯一つの休止点  $(\bar{x}, \bar{y})$  が存在する。それは、 $\bar{x}(a - b\bar{y}) = 0$ ,  $\bar{y}(-c + \mu b\bar{x}) = 0$  を満たすことから、

$$(\bar{x}, \bar{y}) = \left( \frac{c}{\mu b}, \frac{a}{b} \right) \quad (8)$$

である。

## Lyapunov 関数

式 (3) に  $(c - \mu bx)/x$  , 式 (4) に  $(a - by)/y$  を辺々乗じて , それらを加えると

$$\left(\frac{c}{x} - \mu b\right) \frac{dx}{dt} + \left(\frac{a}{y} - b\right) \frac{dy}{dt} = 0 \quad (9)$$

すなわち ,

$$\frac{d}{dt}[c \log x - \mu bx + a \log y - by] = 0 \quad (10)$$

を得る。ここで , (8) で与えられる  $(\bar{x}, \bar{y})$  を用いて ,

$$P(x) = \bar{x} \log \frac{x}{\bar{x}} - (x - \bar{x}) \quad (11)$$

$$Q(y) = \bar{y} \log \frac{y}{\bar{y}} - (y - \bar{y}) \quad (12)$$

とおき ,

$$V(x, y) = \mu b P(x) + b Q(y) \quad (13)$$

とおくと , (10) 式より ,

$$\frac{d}{dt}V(x(t), y(t)) = 0 \quad (14)$$

すなわち ,

$$V(x(t), y(t)) = V(x(0), y(0)) = \text{時間によらず一定} \quad (15)$$

となることがわかる。よって ,  $\text{int}R_+^2$  で定義された関数  $V$  は , (3) と (4) で定まる軌道に沿って一定値をとる。(13) で定義した関数  $V$  は , (3) と (4) で与えられる Lotka-Volterra 被食者-捕食者系の Lyapunov 関数と呼ばれるものである [6, 7]。

関数  $P(x)$  は,

$$\frac{dP}{dx} = \frac{\bar{x}}{x} - 1 \quad (16)$$

$$\frac{d^2P}{dx^2} = -\frac{\bar{x}}{x^2} < 0 \quad (17)$$

を満たすので ,  $x = \bar{x}$  で最大値  $P(\bar{x}) = 0$  をとる。同様に ,  $Q(y)$  は  $y = \bar{y}$  で最大となり ,  $Q(\bar{y}) = 0$  である。従って ,  $V(x, y)$  は (9) で与えられる休止点  $(\bar{x}, \bar{y})$  で唯一つの最大値  $V(\bar{x}, \bar{y}) = 0$  をとる。よって ,  $V(x, y)$  は ,  $\text{int}R_+^2 \setminus \{\bar{x}, \bar{y}\}$  において負値をとることもわかる。また ,  $(\bar{x}, \bar{y})$  から出発する全ての半直線に沿って  $V$  は  $-\infty$  へ向かって単調に減少する。等高線の集合  $\{(x, y) \in \text{int}R_+^2 : V(x, y) = \text{定数}\}$  は ,  $(\bar{x}, \bar{y})$  の周りの閉曲線である。解は等高線上に留まり , 有限時間で出発点に戻ってくる。すなわち ,  $(x, y)$  の時間変動は周期的であり , 休止点  $(\bar{x}, \bar{y})$  は反時計方向に回転する周期軌道で囲まれている (Fig.1)。

## 平均個体群サイズ

Lotka-Volterra 被食者-捕食者系の個体群密度は周期的に振動し、その振幅と振動数は初期条件に依存して決まる。しかしながら、個体群密度の時間平均は一定であり、休止点  $(\bar{x}, \bar{y})$  の対応する成分の値に等しい。すなわち、

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \bar{x}, \quad (18)$$

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \bar{y}. \quad (19)$$

ここで  $T$  は解の周期である。実際、(3) より、

$$\frac{d}{dt}(\log x) = \frac{\dot{x}}{x} = a - by \quad (20)$$

の両辺を積分して、

$$\int_0^T \frac{d}{dt} \log x(t) dt = \int_0^T \{a - by(t)\} dt. \quad (21)$$

すなわち、

$$\log x(T) - \log x(0) = aT - b \int_0^T y(t) dt \quad (22)$$

を得る。 $x(T) = x(0)$  より、(22) は、

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b} = \bar{y} \quad (23)$$

となる。同様な結果が  $x$  の時間平均についても成り立つことは容易に示せる [6, 7]。

## 被食者 - 捕食者系の周期的変動についての実験的研究

Lotka-Volterra 被食者-捕食者系の示す周期的変動に対応すると考えることのできる生物現象に関わる実験的研究は少なくない。以下の2つは、特に有名な研究である：

- Gause による実験 [3]

試験管の溶液中にいろいろな被食者と捕食者の系を作って、モデルから期待される周期的変動を実験室内で再現しようとした。この実験による有名な例として、ゾウリムシの一種 *Paramecium caudatum* とこれを食べる原生動物ミズケムシ *Didinium nasutum* の実験がある。まず、均質な培養液中でゾウリムシを増やした2日後にミズケムシをいれた。結果、ミズケムシが増えるとゾウリムシは食い尽くされてしまい、ミズ

ケムシもエサがないので間もなく絶滅した。次に、培養液中にゾウリムシだけが潜りこめるような沈殿物を入れてみた。結果、ミズケムシは上澄み中のゾウリムシを食い尽くすと滅びてしまい、その後ゾウリムシだけが増加していった。一方、30日ごとに1個体ずつ両方の種を補給した場合には、周期的な波長を得ることができた。しかし、これは Lotka-Volterra 被食者-捕食者系における仮定とは異なる実験設定になっているので、このモデルの実証にはならない [9]。

- Huffaker による実験 [8]

植物性のダニ *Eotetranychus sexmaculatus* と捕食性のダニ *Typhlodromus occidentalis* の系を使って持続した個体数の周期的変動を起こすのに成功した。まず、ゴムのボールの間に多数のオレンジを少しずつ離して配置して、ダニにパッチ状の場所を与えた。結果、捕食者がいないとき、植物性のダニは変動しながらも持続した個体数を保ったが、捕食性ダニを導入したときは、増えた捕食者に被食者はすべて食い尽くされ、その結果、捕食者も死滅した。生育場所をよりパッチ状に、つまり、ダニが容易に横切ることのできないように、ワセリンの障壁をオレンジの間に複雑に配置した。ただし、オレンジに何本かの棒を立て、植物性のダニだけがそこから吐いた糸を命綱にして風に乗別パッチに移動できるようにした。結果、みごとな周期的個体数変動となった。捕食者と被食者が共存したパッチでは、捕食者が被食者を食い尽くしてしまうのだが（そのパッチでは捕食者も続いて死滅する）、被食者の方が分散力が強いので、常に捕食者のいないパッチに分散できて、その新しいパッチで増える。やがて遅れて到着する捕食者によって再び食い尽くされる。この繰り返しで安定した周期変動となった。空間の不均質性が導入された結果の周期変動であるから、やはり、Lotka-Volterra 被食者-捕食者系による周期変動と同質なものと考えerるにはさらなる議論が必要である。Lotka-Volterra 被食者-捕食者系は空間における生物個体の分布の効果を考慮するものではないからである。しかし、空間の不均質性が空間全体における平均的な捕食率を下げ、捕食者と被食者の捕食過程における平均的（統計的）な関係が Lotka-Volterra 被食者-捕食者系の数理モデリングによって近似されるものになっているという可能性も否定できない。もしそうであれば、この実験の周期的振動は Lotka-Volterra 被食者-捕食者系のそれとして解釈することもできよう。

## 数の応答と機能の応答

Solomon [15] は被食者の密度に対する捕食者の応答を、数の応答 (numerical response) と機能の応答 (functional response) とする2つのカテゴリーに分け

た。そして、両者を掛け合わせると、被食者密度が変化したときに個体群動態の結果として総捕食者密度がどう変化するかを知ることができるとした。

数の応答は、被食者密度の変化に対する捕食者の移動や増殖による捕食者密度の変化の関係を表わす。機能の応答は、被食者密度の変化に対する捕食者1匹あたりの捕食量変化の関係をあらわす。この機能の応答は、Holling [4, 5] によって次の3つのタイプに分けられた：

- タイプ1：被食者密度に比例して直線的に増加するが、ある被食者密度以上では一定値になる。
- タイプ2：被食者密度が高くなるほど捕食者は増加するが、増加率は単調に低下し飽和型曲線を描く。
- タイプ3：S字型の反応曲線を描く。

Holling はエサの処理時間を考慮した模擬実験によってタイプ2の機能の反応を示す円盤方程式 (disc equation) と呼ばれる数式を導いた。机の上に小さな円盤をたくさん並べ、それを目隠しした人にとらせた。実験者は机の上を指先でトントンと叩き、手に円盤が触れると、それを取って目隠しのまま実験室の隅の台に置き、再び円盤の探索を続けた。この実験で時間  $T$  の間に取った円盤の数  $n$  は、置いた円盤の密度  $N$  に対してタイプ2の関係を示した。机の上を手探りした総時間を  $T_S$  とすると、取った円盤の数  $n$  は円盤の密度  $N$  と探索時間  $T_S$  の両方に比例するので、

$$n = \sigma NT_S \quad (24)$$

となる。 $\sigma$  は比例定数である。また、見つけた円盤を拾ってから台の上に置くのにかかる時間を  $h$  とすると、 $n$  個の円盤を見つけるためには  $nh$  だけの時間がこの過程のために消費されている。生態学的な解釈としては、 $h$  は捕食者が、取ったエサを殺し、運び、摂食するための時間に対応すると考えられ、処理時間 (handling time) と呼ばれる。従って、探索と処理時間からなるこの過程全体にかかる時間  $T$  は、

$$T = T_S + nh \quad (25)$$

と表され、(24) と (25) より  $T_S$  を消去すれば、

$$n = \frac{\sigma TN}{1 + \sigma hN} \quad (26)$$

が得られる。結果、単位時間あたりの捕食数  $F(N) = n/T$  は、

$$F(N) = \frac{n}{T} = \frac{\sigma N}{1 + \sigma hN} \quad (27)$$

となる。この式のグラフは、 $N$  が十分に小さいときは近似的に  $N$  に比例する特性をもち、 $N$  が大きくなるにつれて単調に  $1/h$  という値に近づく。すなわち、Holling によるタイプ2の機能の応答を示す。

$F(N)$  は、 $N$  が十分に小さいときには Lotka-Volterra 型の捕食と同じ捕食過程に対応すると考えられる。実際、(3) と (4) からわかるように、Lotka-Volterra 被食者-捕食者系は、単位時間あたりの摂食量が被食者密度に比例する関係である。すなわち、Lotka-Volterra 被食者-捕食者における捕食過程においては、処理時間はゼロとされている、あるいは、処理時間が無視されていると考えることができる。

## Prey-Predator's General System

Lotka-Volterra 被食者-捕食者系では、どんな初期状態から出発しても系の状態点が出発点に戻る周期解 (閉軌道) となる。しかし、無数に多くの (中立安定な) 閉軌道が存在するこのモデルは、外的要因によって個体数の変化が起きると、一般的に、状態点はもとの軌道に戻らない。また、方程式に小さな摂動項が加わったとしても、やはり、解の性質が変わってしまうという意味で、構造的に不安定である。従って、散逸的であり、系が常に摂動を受けていると考えられる自然界に現れる周期的な個体数変動についてのモデルとして、軌道から外れることがあっても時間がたつにつれてもどに戻るという性質をもつ安定な閉軌道、リミットサイクル (limit cycle) を導くモデルの方が、その周期変動を説明するための数理モデルとしては、より適切と考えることもできるであろう。また、Lotka-Volterra モデルでは、捕食者個体群における密度効果が考慮されていない点や、被食者の密度の変化にともなう捕食者 1 個体の摂食量の変化 (機能の反応) が被食者の密度に比例して増加し、決して飽和しないなどの点でも非現実的であるとする批判もある。実際、機能の反応は多くの場合、飽和することが知られている [14]。

Kolmogoroff [10] は、相互作用する 2 種の生物の個体数変動を記述する一般的な微分方程式系、

$$\frac{dx}{dt} = \Phi_1(x, y)x \quad (28)$$

$$\frac{dy}{dx} = \Phi_2(x, y)y \quad (29)$$

を研究した。彼は、 $x$  が被食者、 $y$  が捕食者であるときに、数理モデリングとして関数  $\Phi_1$  と  $\Phi_2$  が自然に満たすべきいくつかの数学的性質を要請し、共存平衡状態が不安定になるときはリミットサイクルが存在することを証明した。

具体例の一つとして、円盤方程式 (タイプ 2 の機能の反応) を導入した被食者-捕食者系のモデル

$$\frac{dx}{dt} = \left\{ a \left( 1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{by}{1 + bhx} \right\} x \quad (30)$$

$$\frac{dy}{dt} = \left( -c + \frac{\mu bx}{1 + bhx} \right) y \quad (31)$$

では漸近安定なリミットサイクルが現れる [14](Fig.2)。ここで、 $x$  が被食者密度、 $y$  が捕食者密度で、 $a$  は被食者の内的自然増加率、 $K$  は環境収容力 (carrying capacity)、 $b$  は捕食者の摂食率、 $c$  は捕食者の自然死亡率、 $\mu$  は捕食者が摂取エネルギーを繁殖に転換する効率に対応する。 $h = 0$  の場合、(3) と (4) で与えられる Lotka-Volterra 被食者-捕食者系において被食者の増殖がロジスティック型に変更されたものに一致する。

## 本論文で扱う数理モデル

本論文では、Lotka-Volterra 被食者-捕食者系にある 2 種の個体群に対する削減の特性が、系の崩壊にどの様に反映されるかについて、主に数値計算を用いた生物数理的考察を行う。

論文本文中の式 (33) と (34) で与えられる Lotka-Volterra 被食者-捕食者系に、時間的に連続で定量の削減を行うとして削減定数  $\theta\gamma$ 、 $\gamma$  を加え、論文本文中の式 (35) と (36) を得る。 $\theta\gamma$  と  $\gamma$  は、それぞれ、被食者、捕食者の削減率であり、 $\theta$  は捕食者の削減率に対する被食者のその比である。このとき、 $x(t)$  もしくは  $y(t)$  は数学的には有限時間で負になり得るが、個体群サイズを表わす  $x(t)$  と  $y(t)$  における負値は生物学的には意味をもたないので、本論文では、論文本文中の (40) で定義される階段関数  $H$  を用いた式 (38) と (39) によって与えられる系について考える。この系においては、ある  $t$  時刻に  $x(t)$  もしくは  $y(t)$  がゼロになった場合にはその時刻以降、その変数はゼロに留まる。

また、本論文で導入する時間間欠的削減とは、削減のある期間と削減のない期間を交互に繰り返すように削減を行う過程である (Fig.6)。削減のある期間の長さを定数  $T_+$ 、削減のない期間の長さを定数  $T_-$  とし、1 周期を  $\hat{T} = T_+ + T_-$  で表わす。削減の有無を表す階段関数  $I(t)$  を論文本文中の (52) で与え、それを論文本文中の (38) と (39) に導入することで得られる式 (50) と (51) で時間間欠的削減下の Lotka-Volterra 被食者-捕食者系を構成する。

## 解析結果とその考察

削減が連続して起こっている場合、すなわち、 $T_- = 0$  のときについて数値計算による解析を行なった。初期条件は削減のない (33) と (34) で与えられる Lotka-Volterra 被食者-捕食者系の非自明な休止点 (8) とする。

削減比率  $\theta$  が系の崩壊に及ぼす効果に着目すると、被食者が絶滅することなく、捕食者が有限時間で絶滅する  $\theta$  の領域は、 $0 < \theta < 1$  の定義域に不連続にパッチ状に存在していることが数値計算によって示される (Fig.7)。すなわち、別の見方をすれば、捕食者より先に被食者が有限時間で絶滅する  $\theta$  の領域も不連続にパッチ状に存在している。これは、 $\theta$  が大きくなれば、被食者が絶滅しやすくなるという直感とは相入れない結果である。また、捕食者

が絶滅する  $\theta$  の領域を表わすパッチの長さは, Fig.8 のようにより大きな  $\theta$  に対してより長い。

ここで, 捕食者もしくは被食者のいずれかが絶滅するまでの被食者の時間平均個体群サイズ  $\langle x \rangle$  を考える。有限時間で被食者が絶滅する場合の  $\langle x \rangle$  は, 対応する  $\theta$  の連続区間の各々においてより大きな  $\theta$  に対してより大きくなる。有限時間で捕食者が絶滅する場合の  $\langle x \rangle$  については, 対応する各々の  $\theta$  の区間において, 大まかには, より大きな  $\theta$  に対してより小さくなる傾向がある。ただし, 厳密には, 必ずしも  $\theta$  の単調減少になっていない。特に, 相対的に小さな  $\theta$  の範囲において, 各々の連続区間において極小値をもつ (Fig.7)。また, いずれの場合についても, 削減を行わない場合, すなわち, (33) と (34) で与えられる Lotka-Volterra 被食者-捕食者系の場合の被食者の個体群サイズの時間平均よりも大きい値が得られる。

被食者もしくは捕食者が絶滅し, 系が崩壊するまでの時間  $T_e$  については, 数値計算によって, Fig.9 の結果が得られた。おおまかなトレンドとしては,  $\theta$  が大きくなるにつれて  $T_e$  が小さくなっているとみなすこともできるが, 不連続にパッチ状に分布する  $\theta$  の領域の各々において,  $\theta$  の単調減少とは限らない。これも,  $\theta$  が大きくなれば被食者の絶滅までの時間が短くなるという直感とは相入れない。

次に, 削減定数  $\gamma$  が系の崩壊に及ぼす効果に着目する。捕食者が有限時間で絶滅する  $\gamma$  の領域は,  $\theta$  の場合と同様に, パッチ状に存在していることが数値計算によって示される (Figs.10(a-c))。系が崩壊するまでの被食者時間平均  $\langle x \rangle$  への  $\gamma$  の関係については, Figs.10(a-c) が示すように,  $\theta$  の場合と同様に, 被食者が有限時間で絶滅する場合は, 対応する  $\gamma$  の区間の各々においてより大きな  $\gamma$  に対してより大きくなる傾向があるが, 捕食者が有限時間で絶滅する場合は,  $\gamma$  の単調減少とは限らず,  $\gamma$  の相対的に小さな範囲の区間においては極小値をもつ。

一方, 系が崩壊するまでの時間  $T_e$  については,  $\gamma$  が大きくなるにつれて, 単調に減少し,  $\gamma$  と絶滅時間  $T_e$  の両方の対数をとると, それらの関係は線形的であることがわかった (Fig.11)。すなわち, 系が崩壊するまでの時間  $T_e$  は, 捕食者と被食者のいずれが絶滅するかによらず,  $\gamma$  に対して  $\gamma$  の或る累乗の関係で単調減少性をもつことが示唆される:  $T_e \propto \gamma^{-q}$  ( $q$ : 正定数)。

削減を時間間欠的に行う場合については,  $\hat{T}$  の長さを 1 に固定し,  $T_-$  の時間を変化させて数値計算を行った。従って, 定義域は  $0 \leq T_- \leq 1$  であり,  $T_-$  が大きくなれば,  $T_+ = 1 - T_-$  は小さくなる。 $T_- = 0$  の場合は時間連続的な削減の数理モデルを,  $T_- = 1$  の場合は削減のない数理モデルを与える。

被食者の時間平均個体群サイズ  $\langle x \rangle$  は, 被食者が絶滅するか, 捕食者が絶滅するかにより異なるが, 全体的なトレンドとしては, より大きな  $T_-$  に対する  $\langle x \rangle$  はより小さくなる傾向にあり,  $T_- = 1$  のとき, 削減を行わない場合の平均と等しい (Fig.12)。しかしながら, 厳密には, やはり, 有限時間で捕

食者が絶滅する  $T_-$  の領域は、パッチ状に存在している。そして、被食者あるいは捕食者が絶滅し、系が崩壊するまでの時間  $T_e$  は  $T_-$  に対して単調増加の関係をもつ (Fig.13(a))。また、 $T_e$  から削減を行わない時間を除いた値、すなわち、削減を行う時間だけを累積した値 (=系の崩壊にかかる総削減時間長) を  $\tilde{T}_e$  としても、 $T_e$  と同様に単調増加である (Fig.13(b))。

次に、 $T_- > 0$  の場合について、 $T_e$  や  $\langle x \rangle$  の  $\theta, \gamma$  への依存性を調べた (Figs.14~19)。得られたパラメータ領域のもつ構造は  $T_- = 0$  のときと同様に見えるが、捕食者が有限時間で絶滅するパラメータ領域は、明らかに  $T_-$  の値に依存しており、 $T_- = 0$  の場合と異なる。削減を行わない期間  $T_-$  の導入が、系の崩壊の特性に顕著な効果を及ぼすことが明らかである。特に、 $T_-$  がゼロでない限り、大きな特性の変化をもたらす。例えば、 $T_- = 0$  の場合には捕食者が絶滅していたとしても、ある  $T_- > 0$  の場合には被食者が絶滅する (あるいはこの逆) ということが起こり得る。

さらに、 $\log \gamma$  と  $\log \tilde{T}_e$  の関係は、 $T_-$  によらず線形的である。 $\log \gamma$  と  $\log \tilde{T}_e$  の線形回帰によって得られる直線の傾きを調べると、 $T_-$  が大きくなるとその傾きは緩やかになっていく (Table.1)。Fig.19 は、次で与えられる、 $T_- = 0$  の場合の  $\tilde{T}_e$  に対する、 $T_- = 0.5$  の場合の  $\tilde{T}_e$  の変動率  $\eta$  についての結果を表わす：

$$\eta = \frac{\tilde{T}_e[T_- = 0.5] - \tilde{T}_e[T_- = 0]}{\tilde{T}_e[T_- = 0]} \quad (32)$$

$T_-$  が長くなると系の崩壊にかかる総削減時間長  $\tilde{T}_e$  も長くなるということが示されている。

以上の解析結果からいえることは、削減の結果、有限時間で被食者、捕食者のどちらが絶滅するかは、 $\theta, \gamma, T_-$  の値に依存した複雑な構造を有しており、捕食者の削減が目的であるとしても、慎重な削減策決定を行わなければ、我々の望む結果とは合わない結果となり得ることを示唆している。また、削減の導入により、被食者の平均個体群密度は、削減のない場合より大きくなる。この結果が引き起こし得る状況も実際の削減策決定においては問題になり得るだろう。このようなパラメータへの複雑な依存性は、(33) と (34) で与えられる Lotka-Volterra 被食者-捕食者系を非自明な平衡点 (40) の周りで線形化した線形系に対して周期的に一定の摂動を加えた場合の定常状態の解析結果からも推察できる (Appendix 参照)。

例えば、被食者を畑の作物、捕食者を害虫とし、 $T_-$  をコントロールすることによって、できるだけコストをかけずに害虫を駆除し、より多くの作物を収穫する方法について考える。理論的に考えるためには、削減定数  $\theta\gamma, \gamma$  が予め定まっている場合に、コントロールパラメータ  $T_-$  と必要とされるコストの関係を与える必要がある。

コストが総削減時間  $\tilde{T}_e$  に比例する場合は、害虫が絶滅するまでの総削減時間  $\tilde{T}_e$  が短いほうがコストは小さくなるので、 $T_- = 0$  の場合が最も総コスト

がかからない (Fig.13 参照)。このとき、削減操作によって害虫が絶滅する場合について、 $T_-$  と単位コストあたりの時間平均収穫量の関係を数値計算で求めたものが Fig.20 である。この場合、害虫が絶滅する場合についてのみ考えれば、単位コストあたりの時間平均収穫量を最大にするのも、 $T_- = 0$  の場合、すなわち、削減を連続に行う場合になる。もちろん、 $T_-$  以外のパラメータ値に依存して、 $T_- = 0$  の場合であっても作物が絶滅する場合があります。ことには注意すべきである。

一方、削減の時間長  $\tilde{T}_e$  に比例するコストのみではなく、削減時間長とは無関係に削減開始時毎の初期コストもかかる場合、同様に、害虫が絶滅する場合についてのみ考えると、Fig.21 のような  $T_-$  と単位コストあたりの時間平均収穫量の関係が数値計算によって得られる。このとき、単位コストあたりの時間平均収穫量が最も小さくなる削減が  $T_- = 0.035$  のときであり、最も大きくなるのは  $T_- = 0.04$  のときである。

また、初期コストはなくても、コストが  $T_+$  の単調増加飽和型関数で与えられる場合には、Fig.22 のような関係となり得る。このとき、害虫が絶滅する場合についての単位コストあたりの時間平均収穫量が最も小さくなる削減は  $T_- = 0.775$  のときであり、最も大きくなるのは  $T_- = 0.04$  のときである。このように、削減により害虫を駆除する場合において、間欠的に削減を行うことにより、単位コストあたりの時間平均収穫量を最大にする方法を見出すことができる。

# 1 Model

## 1.1 Lotka-Volterra prey-predator system with constant harvestion

We begin with prey and predator population dynamics with Lotka-Volterra type of relationship:

$$\frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - bx(t)y(t) \quad (33)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = -cy(t) + \mu bx(t)y(t), \quad (34)$$

where  $x(t)$  is the prey population density,  $y(t)$  the predator population density at time  $t$ . Constants  $a$ ,  $b$ ,  $c$  and  $\mu$  are all positive.  $a$  is the intrinsic growth rate of prey,  $c$  the natural death rate of predator,  $b$  the predation rate,  $\mu$  the conversion coefficient of predation to reproduction. Each trajectory of the solution is periodic orbit, which is determined by the initial condition and is neutrally stable (Fig.1). If the initial condition is in  $\text{int}R_+^2$ , neither of prey nor predator goes extinct.

Under temporally constant and continuous harvestion which we consider,  $x(t)$  and  $y(t)$  of Lotka-Volterra prey-predator system are governed by the following equations:

$$\frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - bx(t)y(t) - \theta\gamma \quad (35)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = -cy(t) + \mu bx(t)y(t) - \gamma, \quad (36)$$

where  $\theta\gamma$  and  $\gamma$  are respectively the harvestion rate for prey and that for predator.  $\theta$  means the ratio of harvestion strength for prey to that for predator. As a dynamical system of ordinary differential equations, (35) and (36) can make the value of  $x(t)$  or  $y(t)$  negative at some finite  $t$ , even if the initial condition is in  $\text{int}R_+^2$  (see Figs.3,4 and 5).

Now, for the consistency with the mathematical modelling for population dynamics, the negative value of  $x(t)$  or  $y(t)$  in (35) and (36) is not appropriate as population density. If  $x(t)$  (or  $y(t)$ ) becomes negative at some  $t$  for the initial condition in  $\text{int}R_+^2$ , its value of  $x(t)$  (or  $y(t)$ ) must have become zero before it does negative, because of the continuity of trajectory. So we assume hereafter an additional dynamical constraint for the system of (35) and (36) as mathematical model for population dynamics: If  $x(t)$  becomes zero at some  $t$ , it must remain zero at any time  $t$  after the first moment at which it becomes zero. So does  $y(t)$ . Hence, we introduce

now the following chop function  $H$ :

$$H[x] = \begin{cases} x & \text{for } x > 0; \\ 0 & \text{for } x \leq 0, \end{cases} \quad (37)$$

and describe again our system as follows:

$$\frac{dx(t)}{dt} = H[ax(t) - bx(t)y(t) - \theta\gamma] \quad (38)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = H[-cy(t) + \mu bx(t)y(t) - \gamma]. \quad (39)$$

Once  $x(t)$  becomes zero,  $y(t)$  must converge to zero as  $t \rightarrow +\infty$ , because predator cannot survive without prey. In contrast, if  $y(t)$  becomes zero at some  $t$ ,  $x(t)$  comes to converge to zero as  $t \rightarrow +\infty$  if  $x(t)$  is less than  $\theta\gamma/a$  at the first moment when  $y(t)$  becomes zero, and otherwise  $x(t)$  exponentially diverges to positive infinite as  $t \rightarrow +\infty$ , because prey grows only under temporally constant harvestion without predator as seen in (38).

Next, we consider equilibrium points in  $R_+^2$ . If  $\gamma = 0$  and  $\theta\gamma = 0$ , the system coincides with that given by (33) and (34). The unique nontrivial equilibrium point  $(\bar{x}, \bar{y})$  is given by

$$(\bar{x}, \bar{y}) = \left( \frac{c}{\mu b}, \frac{a}{b} \right). \quad (40)$$

This has neutral stability with purely imaginary eigenvalue, as well-known for Lotka-Volterra prey-predator system given by (33) and (34) (for instance, see [6,16]).

If  $\theta = 0$  and  $\gamma \neq 0$ , the unique nontrivial equilibrium point  $(\bar{x}, \bar{y})$  in  $R_+^2$  is

$$(\bar{x}, \bar{y}) = \left( \frac{\gamma b + ac}{a\mu b}, \frac{a}{b} \right). \quad (41)$$

This is unstable node. Some trajectories in this case are numerically shown in Fig.3.

If  $\gamma = 0$  whereas  $\theta\gamma \neq 0$  (mathematically,  $\theta = +\infty$ ), feasible equilibrium points are

$$\left( \frac{\theta\gamma}{a}, 0 \right); \quad (42)$$

$$\left( \frac{c}{\mu b}, \frac{ac - \theta\gamma\mu b}{bc} \right). \quad (43)$$

The former (42) is unstable node. The latter (43) is in  $R_+^2$  only when  $ac \geq \mu\theta\gamma b$ . When it exists in  $R_+^2$ , it is unstable node if  $\mu\theta\gamma b \geq 2c^2(-1 + \sqrt{1 + a/c})$ , otherwise unstable focus. Some trajectories in this case are

numerically shown in Figs.4(a,b). If  $\theta \neq 0$  and  $\gamma \neq 0$ , nontrivial equilibrium point is given by the unique intersection of following two curves in  $R_+^2$ :

$$x = \frac{\theta\gamma/b}{y + a/b}; \quad (44)$$

$$y = \frac{\gamma/\mu b}{x - c/\mu b}. \quad (45)$$

It exists always in  $R_+^2$ , and unstable node if  $B^2 - 4C \geq 0$ , otherwise unstable focus, where

$$B = -a + by^* + c - \mu bx^* \quad (46)$$

$$C = -ac + a\mu bx^* + bcy^* \quad (47)$$

$$x^* = \frac{ac - \mu b + b\gamma + \sqrt{(ac - \mu b + b\gamma)^2 + 4abc\gamma}}{2bc} \quad (48)$$

$$y^* = \frac{\theta\gamma}{a - bx^*}. \quad (49)$$

Some trajectories in this case are numerically shown in Fig.5.

## 1.2 Lotka-Volterra prey-predator system with temporally intermittent harvestion

In this paper, as a specific feature of our model, we consider a temporally intermittent harvestion: Harvestion occurs periodically and intermittently in time. We assume that the length of period without harvestion is  $T_-$  while that with harvestion is  $T_+$ . These periods without and with harvestion are repeated in time by turns (Fig.6). For convenience of mathematical description, let  $\widehat{T} = T_- + T_+$ . With this type of temporally periodical and intermittent harvestion, we consider the following dynamical system:

$$\frac{dx(t)}{dt} = H[ax(t) - bx(t)y(t) - \theta\gamma I(t)] \quad (50)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = H[-cy(t) + \mu bx(t)y(t) - \gamma I(t)], \quad (51)$$

where the meanings of parameters are same as before, and we define the following step function  $I(t)$ :

$$I(t) = \begin{cases} 0 & \text{for } j\widehat{T} \leq t < j\widehat{T} + T_- \quad (j = 0, 1, 2, \dots); \\ 1 & \text{for } j\widehat{T} + T_- \leq t < (j+1)\widehat{T} \quad (j = 0, 1, 2, \dots). \end{cases} \quad (52)$$

## 2 Analysis

As the first step, we analyze the case when  $T_- = 0$ , that is, when the harvestion occurs continuously in time. In the analysis of this section, the

initial value is the rest point for the case when harvestion does not exist, given by (40).

## 2.1 Case of constant harvestion: $T_- = 0$

As for the effect of parameter  $\theta$  on the characteristics of system breakdown with the extinction of prey or predator, our numerical calculations show that the region of parameter  $\theta$  with which predator goes extinct at some finite time is distributed patchily in the domain of definition,  $0 < \theta < 1$  (see Fig.7). In other words, the region is composed with a countable number of disconnected finite intervals in the domain  $0 < \theta < 1$ . This result is unexpected because the larger value of  $\theta$  was intuitively expected to lead to the larger possibility of prey's extinction rather than predator's one.

Now, let us consider the mean prey population size  $\langle x \rangle$  temporally averaged over the period from the initial,  $t = 0$ , to the moment of extinction of prey or predator,  $t = T_e$ :

$$\langle x \rangle = \frac{1}{T_e} \int_0^{T_e} x(t) dt.$$

In case of prey's extinction,  $\langle x \rangle$  is monotonically increasing in terms of  $\theta$  in each connected region. In case of predator's extinction at some finite time, roughly saying,  $\langle x \rangle$  has a monotonically decreasing trend in terms of  $\theta$ , although, regorously speaking,  $\langle x \rangle$  does not necessarily depend on  $\theta$  monotonically decreasing, and has the local minimum in some connected regions of  $\theta$  especially for its relatively small value (see Fig.7).

System breakdown time  $T_e$  has such principal trend that the larger value of  $\theta$  leads to the shorter  $T_e$ . However, in detail about each connected region especially for predator's extinction at some finite time,  $T_e$  is not monotonically decreasing in terms of  $\theta$  (Fig.9). This result is unexpected, too, because the larger value of  $\theta$  was intuitively expected to lead to the shorter  $T_e$ .

As for the effect of parameter  $\gamma$  on the characteristics of system breakdown with the extinction of prey or predator, our numerical calculations show that the region of parameter  $\gamma$  with which predator goes extinct at some finite time is distributed patchily (Figs.10(a-c)). Further, let us consider the  $\gamma$ -dependance of the mean prey population size  $\langle x \rangle$ . As seen in Figs.10(a-c), in case of prey's extinction,  $\langle x \rangle$  is monotonically increasing in terms of  $\gamma$  in each connected region. In case of predator's extinction at some finite time, roughly saying,  $\langle x \rangle$  has a monotonically decreasing trend in terms of  $\gamma$  in each connected region, although, regorously speaking,  $\langle x \rangle$

does not necessarily depend on  $\gamma$  monotonically decreasing, and has the local minimum within the connected region of  $\gamma$  especially for its relatively small value. In contrast, the system breakdown time  $T_e$  is monotonically decreasing in terms of  $\gamma$ . Moreover,  $\log \gamma$  and  $\log T_e$  appear to have a linear relationship as indicated in Fig.11.

## 2.2 Case of temporally intermittent harvestion: $T_- > 0$

Let us consider the case when  $T_- > 0$ , that is, when harvestion occurs periodically and intermittently in time. In this paper, we analyse only the case when  $\hat{T}$  is a given constant,  $\hat{T} = 1$ . In this case, the larger  $T_-$  is, the smaller  $T_+$  is. Case of  $T_- = 0$  is when harvestion occurs continuously in time, whereas that of  $T_- = 1$  is when harvestion never occurs.

We focus the effect of parameter  $T_-$  on the characteristics of system breakdown with the extinction of prey or predator. The mean prey population size  $\langle x \rangle$  has a trend such that the larger value of  $T_-$  leads to the smaller  $\langle x \rangle$  although  $\langle x \rangle$  with prey's extinction is different from that with predator's extinction (Fig.12). Clearly, when  $T_- = 1$ ,  $\langle x \rangle$  is equal to the initial value  $\bar{x}$  given by (40), because this is the case without harvestion, given by (33) and (34). Our numerical calculations show that the region of parameter  $T_-$  with which predator goes extinct at some finite time is distributed patchily in  $R_+$  (Fig.12). System breakdown time  $T_e$  is monotonically increasing in terms of  $T_-$  (fig.13(a)). Since  $T_e$  includes also the period without harvestion, we can separately define the time  $\tilde{T}_e$  which is given by the sum of only period with harvestion until the system breakdown occurs.  $\tilde{T}_e$  is monotonically increasing in terms of  $T_-$ , too (Fig.13(b)).

Next, we focus the effect of parameters  $\theta$  and  $\gamma$  on the characteristics of  $\tilde{T}_e$  and  $\langle x \rangle$  (Figs.14~19). Our numerical calculations show that the region of parameter with which predator goes extinct at some finite time has the characteristics similar to that when  $T_- = 0$ . However it is clear that the region depends on the value of  $T_-$ . Consequently, period without harvestion  $T_-$  significantly affects the nature of system breakdown. For instance, even if predator goes extinct in case of  $T_- = 0$ , prey may do in case of  $T_- > 0$  (or vice versa).

Even in case of  $T_- > 0$ , from our numerical calculations,  $\log \gamma$  and  $\log \tilde{T}_e$  appear to have a linear relationship. The slope of linear aggression for  $(\log \gamma, \log \tilde{T}_e)$  has a trend that the larger value of  $T_-$  leads to the larger slope (Table.1). Fig.19 shows the variation rate  $\eta$  for  $\tilde{T}_e$  with  $T_- = 0.5$ ,

compared to  $\tilde{T}_e$  with  $T_- = 0$ :

$$\eta = \frac{\tilde{T}_e[T_- = 0.5] - \tilde{T}_e[T_- = 0]}{\tilde{T}_e[T_- = 0]}. \quad (53)$$

This result shows that the larger  $T_-$  requires the larger  $\tilde{T}_e$ .

### 3 Conclusion

In system given by (38) and (39), prey or predator goes extinct at some finite time. It depends on the initial condition, parameters  $\theta$ ,  $\gamma$  and  $T_-$  which goes extinct prey or predator. Parameter dependence appears not simple. If we want to control the predator population size with harvestion, some subtle difference of tactics may cause an undesired result. It is also interesting that the mean prey population size  $\langle x \rangle$  with harvestion is larger than the value  $\bar{x}$  given by (40) which is the mean size without harvestion.

For example, let us suppose that prey is a crop and predator a pest for it. We consider the harvestion tactic with which the mean crop per cost paid for harvestion is maximum. Especially we focus the break time  $T_-$  of harvestion to control its effect on the prey-predator system. If the cost is proportional to  $\tilde{T}_e$ , the mean crop per cost in case of predator's extinction is as shown by Fig.20. The best tactic is given by  $T_- = 0$ . In contrast, if we must pay an additional initial cost at the beginning of each harvestion period, as resulted in Fig.21, there exists such a tactic as to give the largest (or the smallest) mean crop per cost in case of predator's extinction, according to the control of the length of  $T_-$ . Similarly, even if such additional initial cost is not necessary, there may such a tactic as to realize the largest mean crop per cost, that is, the most desirable result, depending on the relation between the amount of cost and  $\tilde{T}_e$ . Numerical result given in Fig.22 shows such an example with a cost function monotonically increasing in terms of  $\tilde{T}_e$  with a finite upper bound. These numerical results illustrate the possibility of control for prey-predator system with temporally periodic and intermittent harvestion.

## Appendix

### Linearized system around rest point

We consider the linearized system around the rest point  $(\bar{x}, \bar{y}) = (c/\mu b, a/b)$  for Lotka-Volterra prey-predator system under consideration. By the following ordinal linearizing approximation,  $(x(t), y(t)) = (\bar{x} + \epsilon_1(t), \bar{y} + \epsilon_2(t))$

with  $|\epsilon_1| \ll 1$  and  $|\epsilon_2| \ll 1$ , we can obtain

$$\begin{aligned} \frac{dx(t)}{dt} = \frac{d\epsilon_1(t)}{dt} &= a\{\bar{x} + \epsilon_1(t)\} - b\{\bar{x} + \epsilon_1(t)\}\{\bar{y} + \epsilon_2(t)\} \\ &\sim a\{\bar{x} + \epsilon_1(t)\} - b\{\bar{x}\bar{y} + \bar{x}\epsilon_2(t) + \bar{y}\epsilon_1(t)\} \\ &= -\frac{c}{\mu}\epsilon_2(t), \end{aligned} \quad (54)$$

and, in the same way,

$$\frac{d\epsilon_2(t)}{dt} \sim a\mu\epsilon_1(t). \quad (55)$$

These linear ordinary differential equations (54) and (55) can be easily solved, and we obtain the following general solution with unknown constants  $p, q, r$  and  $s$ :

$$\epsilon_1(t) = p \sin \omega t + q \cos \omega t; \quad (56)$$

$$\epsilon_2(t) = r \sin \omega t + s \cos \omega t, \quad (57)$$

where  $\omega = \sqrt{ac}$ .

## Impulsive harvestion for linearized system

In this section, we consider a periodically impulsive harvestion for the linear dynamical system given by (56) and (57). We assume that the harvestion occurs at moment and that its occurrence is temporally periodical with period  $\tau$ . This assumption for harvestion is corresponding to  $T_+ \rightarrow 0$  with  $\hat{T} = \tau$  for (50) and (51), instead of (52):

$$I(t) = \delta(t - j\tau) \quad (j = 0, 1, 2, \dots), \quad (58)$$

where  $\delta$  is the Dirac's delta function.

Let  $(\epsilon_1^j(\tau), \epsilon_2^j(\tau))$  be the point just *before* the  $j$  th harvestion, and  $(\epsilon_1^{j+1}(0), \epsilon_2^{j+1}(0))$  the point just *after* the  $j$  th harvestion. Our assumption of the  $j$  th harvestion leads to the following relation:

$$\epsilon_1^{j+1}(0) = \epsilon_1^j(\tau) - \theta\gamma \quad (59)$$

$$\epsilon_2^{j+1}(0) = \epsilon_2^j(\tau) - \gamma, \quad (60)$$

where we assume that the prey  $\epsilon_1^j(\tau)$  is reduced by a constant amount  $\theta\gamma$  at its moment of harvestion, while the predator  $\epsilon_2^j(\tau)$  is done by  $\gamma$ . Both  $\theta$  and  $\gamma$  are positive constants with the same meanings as for (35) and (36). Since the trajectory of  $(\epsilon_1(t), \epsilon_2(t))$  is governed by (56) and (57) in the

period between subsequent moments of impulsive harvestion, we obtain the following recurrence relation from (56), (57), (59) and (60):

$$\epsilon_1^{j+1}(\tau) = -\frac{c}{\mu\omega}\{\epsilon_2^j(\tau) - \gamma\} \sin \omega\tau + \{\epsilon_1^j(\tau) - \theta\gamma\} \cos \omega\tau \quad (61)$$

$$\epsilon_2^{j+1}(\tau) = \frac{\mu a}{\omega}\{\epsilon_1^j(\tau) - \theta\gamma\} \sin \omega\tau + \{\epsilon_2^j(\tau) - \gamma\} \cos \omega\tau. \quad (62)$$

We can rewrite (61) and (62) with matrix  $M$ , vectors  $E_j$  and  $Q$  as follows:

$$E_j = M(E_{j-1} - \gamma Q), \quad (63)$$

where

$$E_j = \begin{pmatrix} \epsilon_1^j \\ \epsilon_2^j \end{pmatrix}; \quad (64)$$

$$M = \begin{pmatrix} \cos \omega\tau & -\frac{c}{\mu\omega} \sin \omega\tau \\ \frac{\mu a}{\omega} \sin \omega\tau & \cos \omega\tau \end{pmatrix}; \quad (65)$$

$$Q = \begin{pmatrix} \theta \\ 1 \end{pmatrix}. \quad (66)$$

We assume the followings initial condition  $E_1$ :

$$E_1 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad (67)$$

which is the equilibrium point for (54) and (55) without harvestion. Then,

$$E_2 = \gamma \begin{pmatrix} \frac{c}{\mu\omega} \sin \omega\tau - \sigma \cos \omega\tau \\ -\frac{\mu a}{\omega} \sin \omega\tau - \cos \omega\tau \end{pmatrix} = -\gamma M Q. \quad (68)$$

Now, we easily obtain

$$\begin{aligned} E_j &= M(M E_{j-2} - \gamma M Q) - \gamma M Q \\ &= M^2 E_{j-2} - (M^2 + M)\gamma Q \\ &= M^3 E_{j-3} - (M^3 + M^2 + M)\gamma Q \\ &\vdots \\ &= M^{j-2} E_2 - \sum_{k=1}^{j-2} M^k \gamma Q \\ &= -\gamma \sum_{k=1}^{j-1} M^k Q. \end{aligned} \quad (69)$$

Making use of fundamental theories of linear algebra, we can obtain the following explicit form of  $k$  times multiplied matrix  $M^k$  for any  $k$ :

$$M^k = \begin{pmatrix} \cos k\omega\tau & -\frac{c}{\mu\omega} \sin k\omega\tau \\ \frac{\mu a}{\omega} \sin k\omega\tau & \cos k\omega\tau \end{pmatrix}. \quad (70)$$

Consequently,

$$\begin{aligned}\epsilon_1^j(\tau) &= \frac{\theta\gamma}{2(1 - \cos \omega\tau)} \\ &\times \left[ \{ \cos j\omega\tau - \cos(j-1)\omega\tau - \cos \omega\tau + 1 \} \right. \\ &\quad \left. - \frac{c}{\theta\mu\omega} \{ \sin j\omega\tau - \sin(j-1)\omega\tau - \sin \omega\tau \} \right] \quad (71)\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\epsilon_2^j(\tau) &= \frac{\gamma}{2(1 - \cos \omega\tau)} \\ &\times \left[ \{ \cos j\omega\tau - \cos(j-1)\omega\tau - \cos \omega\tau + 1 \} \right. \\ &\quad \left. + \{ \frac{\theta\mu a}{\omega} \{ \sin j\omega\tau - \sin(j-1)\omega\tau - \sin \omega\tau \} \} \right] \quad (72)\end{aligned}$$

From (71) and (72), we can estimate the upper and the lower bounds for the values of  $\epsilon_1^j(\tau)$  and  $\epsilon_2^j(\tau)$ :

$$\begin{aligned}\frac{\theta\gamma}{2} \left\{ -\frac{\sqrt{(\frac{c}{\mu\omega\theta})^2 + 1}}{|\sin \frac{\omega\tau}{2}|} + \frac{c \sin \frac{\omega\tau}{2}}{\mu\omega\theta \cos \frac{\omega\tau}{2}} + 1 \right\} &\leq \epsilon_1^j(\tau) \\ &\leq \frac{\theta\gamma}{2} \left\{ \frac{\sqrt{(\frac{c}{\mu\omega\theta})^2 + 1}}{|\sin \frac{\omega\tau}{2}|} + \frac{c \sin \frac{\omega\tau}{2}}{\mu\omega\theta \cos \frac{\omega\tau}{2}} + 1 \right\} \quad (73)\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\frac{\gamma}{2} \left\{ -\frac{\sqrt{(\frac{a\mu\theta}{\omega})^2 + 1}}{|\sin \frac{\omega\tau}{2}|} + \frac{a\mu\theta \sin \frac{\omega\tau}{2}}{\omega \cos \frac{\omega\tau}{2}} + 1 \right\} &\leq \epsilon_2^j(\tau) \\ &\leq \frac{\gamma}{2} \left\{ \frac{\sqrt{(\frac{a\mu\theta}{\omega})^2 + 1}}{|\sin \frac{\omega\tau}{2}|} + \frac{a\mu\theta \sin \frac{\omega\tau}{2}}{\omega \cos \frac{\omega\tau}{2}} + 1 \right\} \quad (74)\end{aligned}$$

Fig.A(a) shows the upper and the lower bounds for  $\epsilon_1^j(\tau)$ , and Fig.A(b) does those for  $\epsilon_2^j(\tau)$ .

## References

- [1] Elton, C.S., 1927. *Animal Ecology*, Sidgwick & Jackson, Chicago.
- [2] Elton, C.S., 1966. *The Pattern of Animal Communities*, Methuen, London.
- [3] Gause, G.F., 1934. *The Struggle for Existence*, Williams and Wilkins, Baltimore.

- [4] Holling, C.S., 1959. The components predation as revealed by a study of small mammals predation of the European pine sawfly. *Canad.Ent.*, **91**: 292-320.
- [5] Holling, C.S., 1959. Some characteristics of simple type of predation and parasitism. *Canad.Ent.*, **91**: 385-398.
- [6] Hofbauer, J. and K. Sigmund, 1998. *Evolutionary Games and Population Dynamics*, Cambridge University Press, Cambridge.
- [7] ホッフバウアー・シグムント (竹内 康博 / 佐藤 一憲 / 宮崎 倫子 訳), 2001. 『進化ゲームと微分方程式』, 現代数学社, 東京.
- [8] Huffaker, C.B., 1958. Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, **34**: 305-329.
- [9] 伊藤 嘉昭・山村 則男・嶋田 正和, 1992. 『動物生態学』, 蒼樹書房, 東京.
- [10] Kolmogoroff, A.N., 1936. Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza. *G.Istit.Ital.Degli Attuali*, **7**: 74-80
- [11] Lamarck, J.B.P.A., 1908. *Philosophie Zoologique*, Dentu, Paris.
- [12] Lotka, A.J., 1923. Contributions to the analysis of malaria epidemiology. *American Journal of Hygiene*, **3**: 1-121.
- [13] 森 圭一, 1997. 『動物の生態』, 京都大学学術出版会, 京都.
- [14] 佐藤 宏明・山本 智子・安田 弘法, 2001. 『群集生態学の現在』, 京都大学学術出版会, 京都.
- [15] Solomon, M.E., 1949. The natural control of animal populations. *J.Anim.Ecol.*, **18**: 1-35.
- [16] Volterra, V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, **118**: 558-560.

## Captions

Fig.1

Some numerical trajectories for Lotka-Volterra prey-predator system of (3) and (4). Each trajectory is periodic orbit depending on the initial condition.

Fig.2

Some numerical trajectories for a prey-predator system given by (30) and (31). Any trajectory asymptotically converges to a stable limit cycle.  $a = 0.5$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.2$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $h = 1.0$   $K = 10.0$ .

Fig.3

A numerical trajectory for Lotka-Volterra prey-predator system with constant harvestion, (38) and (39). In case of  $\theta = 0$  and  $\gamma > 0$ . Thick arrow indicates the point where predator population reaches zero.

Fig.4

Some numerical trajectories for Lotka-Volterra prey-predator system with constant harvestion, (38) and (39). In case of  $\gamma = 0$ , with  $\theta\gamma > 0$ . (a)  $ac < \mu\theta\gamma b$ ; (b)  $ac > \mu\theta\gamma b$ . Thick arrow indicates the point where prey population reaches zero.

Fig.5

Some numerical trajectories for Lotka-Volterra prey-predator system with constant harvestion, (38) and (39). In case of  $\theta > 0$  and  $\gamma > 0$ . Thick arrow indicates the point where prey or predator population reaches zero.

Fig.6

Schematic explanation of temporally periodical and intermittent harvestion.

Fig.7

$\theta$ -dependence of the mean prey population size  $\langle x \rangle$  with temporally constant harvestion, given by (38) and (39).  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\gamma = 0.005$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . Grey points show the mean prey population size  $\langle x \rangle$  in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.8

$\theta$ -dependence of the length of interval with which predator goes extinct at some finite time. Plots are of the interval length against the minimum

value of each interval.  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\gamma = 0.005$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ .

Fig.9

$\theta$ -dependence of the system breakdown time  $T_e$  with temporally constant harvestion, given by (38) and (39).  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\gamma = 0.005$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . Grey points show the system breakdown time  $T_e$  in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.10

$\gamma$ -dependence of the mean prey population size  $\langle x \rangle$  with temporally constant harvestion, given by (38) and (39).  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.003$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . (a)  $0 < \gamma < 0.001$ ; (b)  $0.0005 < \gamma < 0.0008$ ; (c)  $0.00075 < \gamma < 0.0008$ . Grey points show the mean prey population size  $\langle x \rangle$  in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.11

$\gamma$ -dependence of the system breakdown time  $T_e$  with temporally constant harvestion, given by (38) and (39).  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.003$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . In logarithmic scale. Grey points show the system breakdown time  $T_e$  in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.12

$T_-$ -dependence of the mean prey population size  $\langle x \rangle$  with temporally intermittent harvestion, given by (50) and (51).  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.003$ ;  $\gamma = 0.005$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . Grey points show the mean prey population size  $\langle x \rangle$  in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.13

$T_-$ -dependence of the system breakdown time with temporally intermittent harvestion, given by (50) and (51). (a)  $T_e$ ; (b)  $\tilde{T}_e$ .  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.003$ ;  $\gamma = 0.005$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . Grey points show the system breakdown time in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.14

$\theta$ -dependence of the mean prey population size  $\langle x \rangle$  with temporally intermittent harvestion, given by (50) and (51).  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\gamma = 0.005$ ;  $T_- = 0.5$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . Grey points show the mean prey population size  $\langle x \rangle$  in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.15

$\theta$ -dependence of the system breakdown time with temporally intermittent harvestion, given by (50) and (51). (a)  $T_e$ ; (b)  $\tilde{T}_e$ .  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\gamma = 0.005$ ;  $T_- = 0.5$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . Grey points show the system breakdown time in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.16

$\theta$ -dependence of the mean prey population size  $\langle x \rangle$  with temporally intermittent harvestion, given by (50) and (51).  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\gamma = 0.005$ ;  $T_- = 0.01$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . Grey points show the mean prey population size  $\langle x \rangle$  in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.17

$\theta$ -dependence of the system breakdown time with temporally intermittent harvestion, given by (50) and (51). (a)  $T_e$ ; (b)  $\tilde{T}_e$ .  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\gamma = 0.005$ ;  $T_- = 0.01$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . Grey points show the mean prey population size  $\langle x \rangle$  in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.18

$\gamma$ -dependence of the mean prey population size  $\langle x \rangle$  with temporally intermittent harvestion, given by (50) and (51). (a)  $T_- = 0.5$ ; (b)  $T_- = 0.01$ .  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.003$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ . Grey points show the mean prey population size  $\langle x \rangle$  in case of prey's extinction. Black points show that in case of predator's extinction.

Fig.19

$\gamma$ -dependence of the variation rate  $\eta$  of  $\tilde{T}_e$ , given by (53).  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.003$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ .

Fig.20

$T_-$ -dependence of  $\langle x \rangle / \tilde{T}_e$  in case of predator's extinction.  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.005$ ;  $\gamma = 0.01$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ .

Fig.21

$T_-$ -dependence of the mean crop per cost in case of predator's extinction when we must pay an additional initial cost at each beginning of harvestion period:  $\text{cost} = 100 + 1.15\tilde{T}_e$ .  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.005$ ;  $\gamma = 0.01$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ .

Fig.22

$T_-$ -dependence of the mean crop per cost in case of predator's extinction when the cost function is monotonically increasing in terms of  $\tilde{T}_e$  with a finite upper bound:

$$\text{cost} = \frac{\tilde{T}_e}{2000\tilde{T}_e + 1}.$$

$a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.005$ ;  $\gamma = 0.01$ ;  $(x(0), y(0)) = (2.0, 2.0)$ .

Fig.A

Upper and lower bounds (a) for  $\epsilon_1^j(\tau)$ , given by (73); (b) for  $\epsilon_2^j(\tau)$ , given by (74). Dark region satisfies the inequality (73) for (a), and (74) for (b).  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.003$ ;  $\gamma = 0.005$ ;  $\omega = \sqrt{0.4}$ .

Table.1

Slope of linear aggression for  $(\log \gamma, \log \tilde{T}_e)$ .  $a = 1.0$ ;  $b = 0.5$ ;  $c = 0.4$ ;  $\mu = 0.4$ ;  $\theta = 0.003$ ;  $\gamma = 0.005$ .

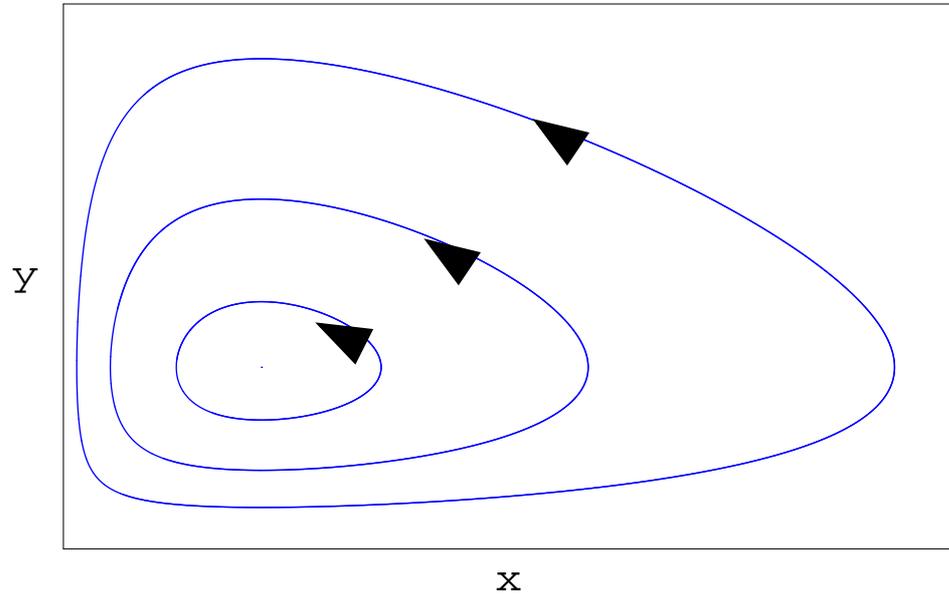


Fig.1

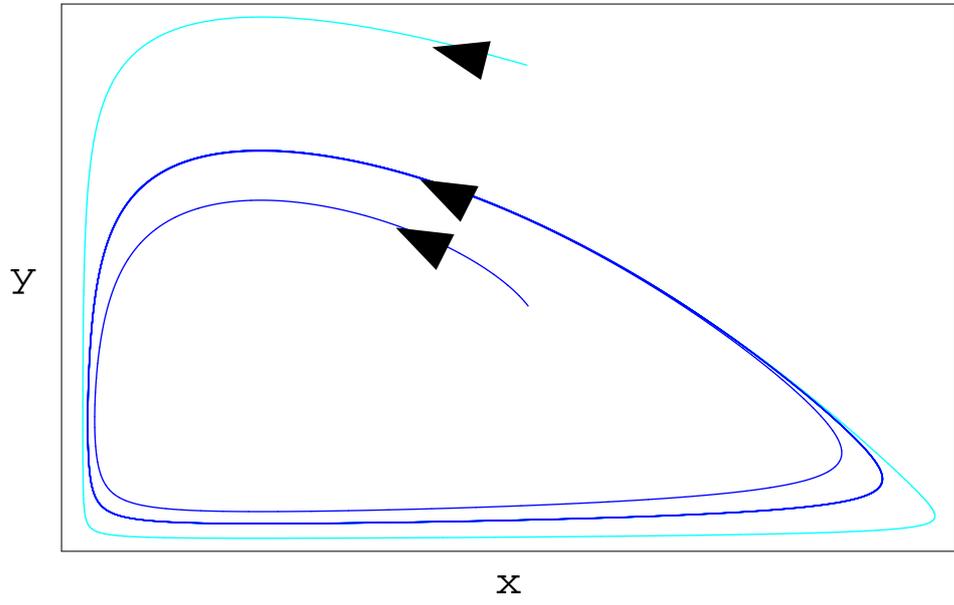


Fig.2

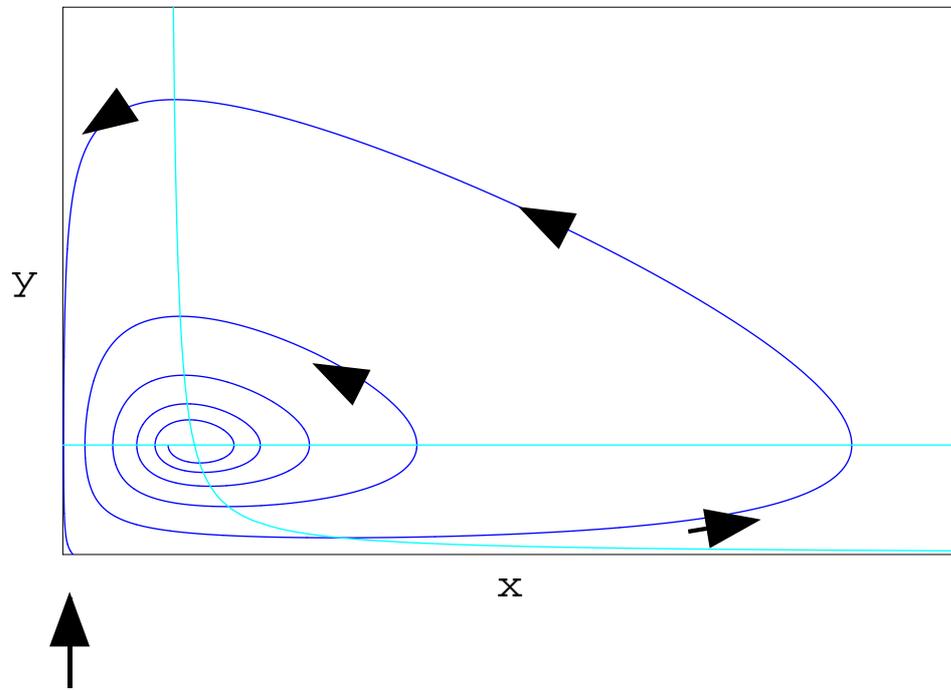


Fig.3

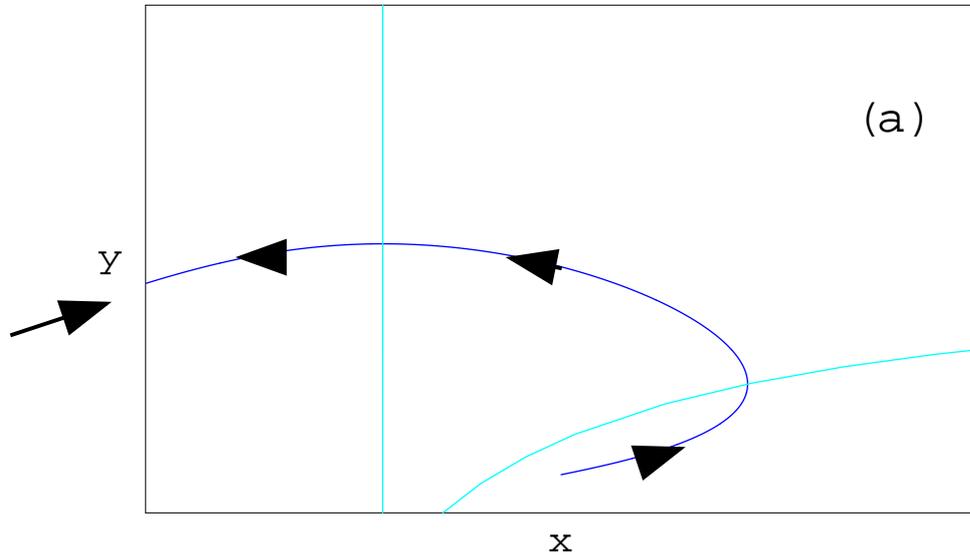


Fig.4(a)

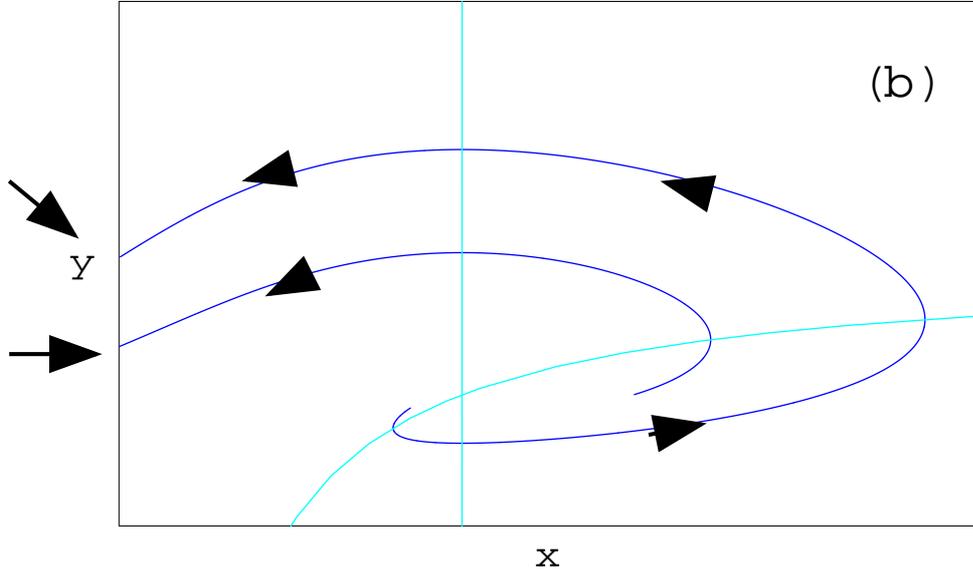


Fig.4(b)

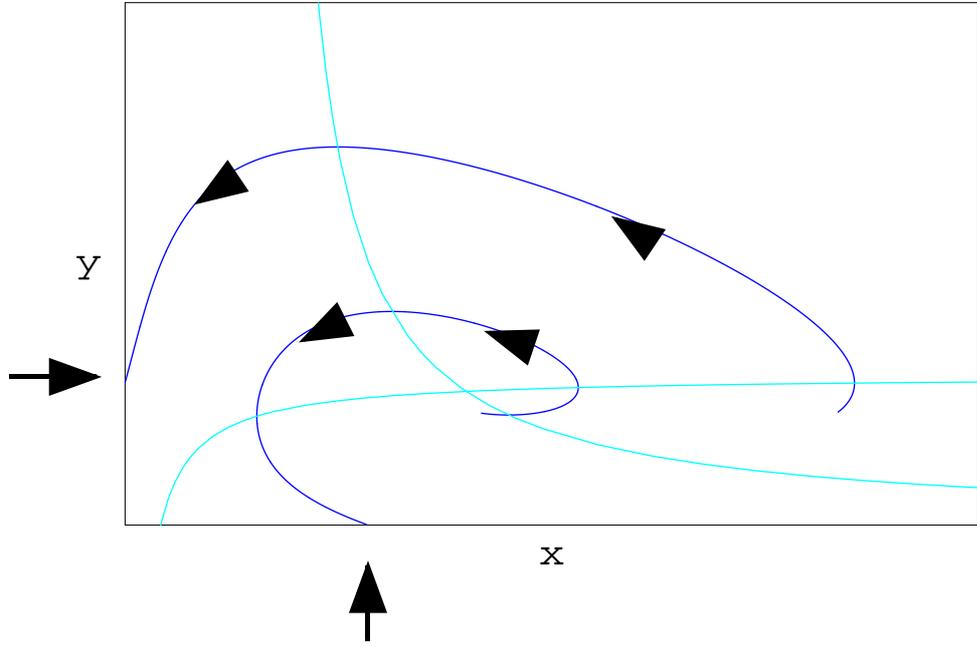


Fig.5

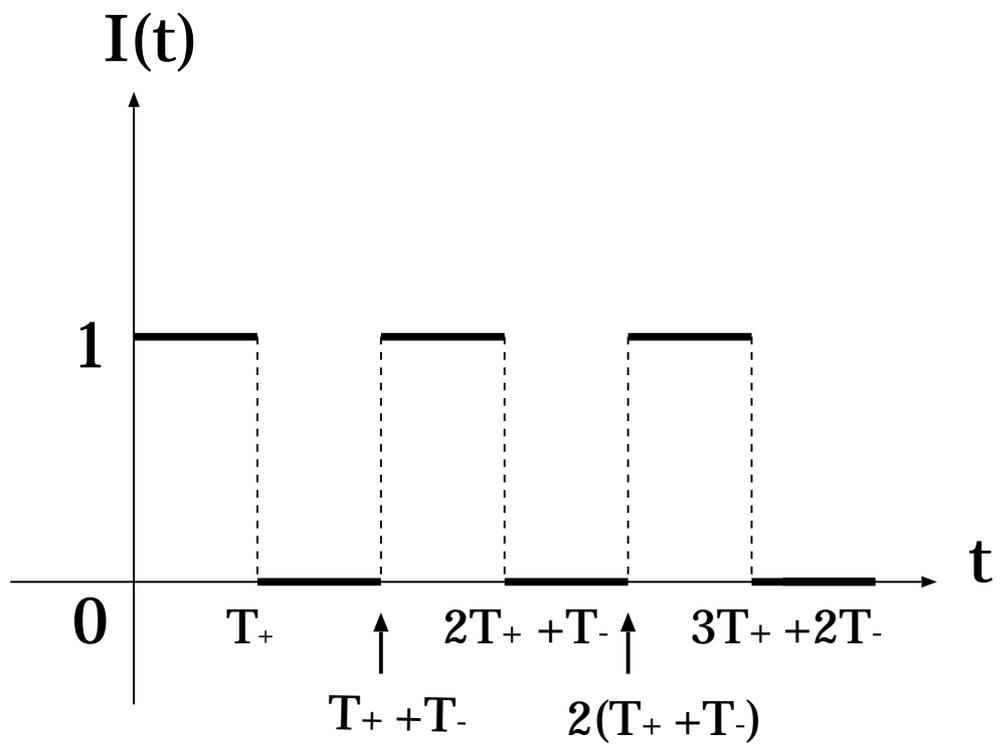


Fig.6

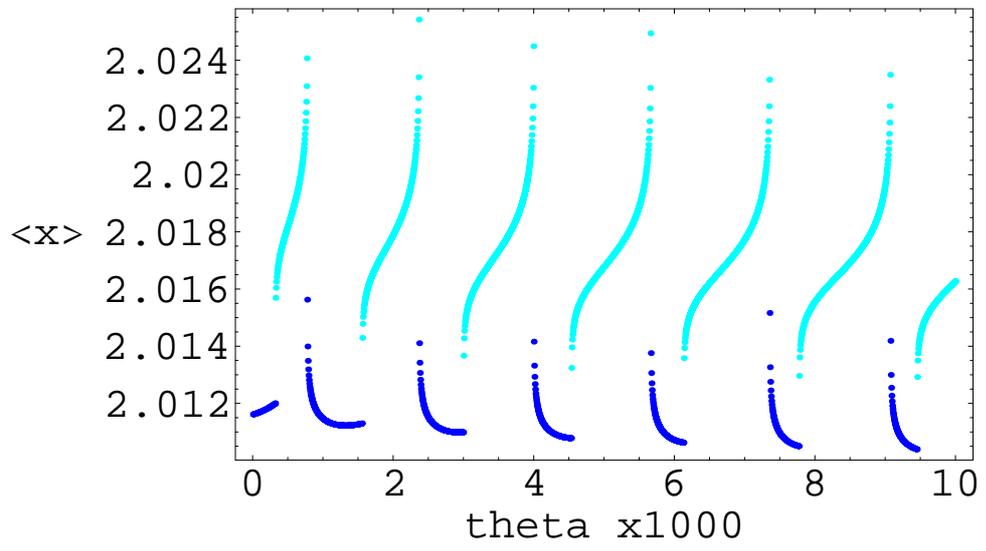


Fig.7

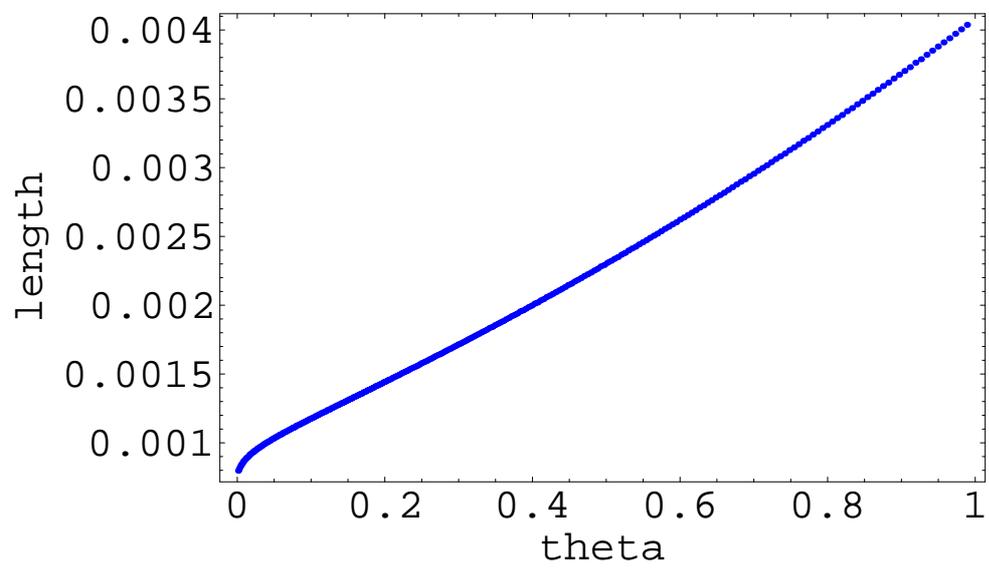


Fig.8

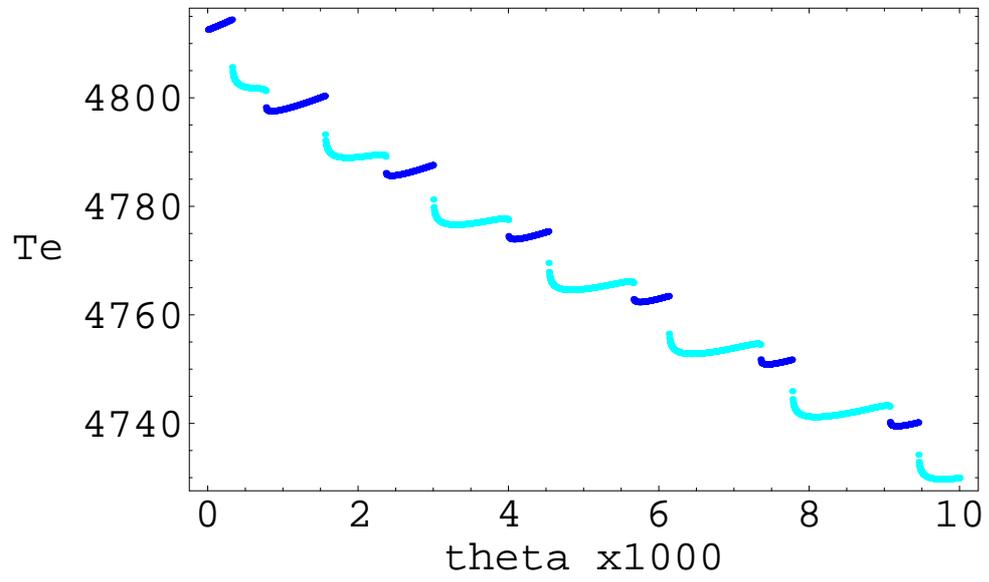


Fig.9

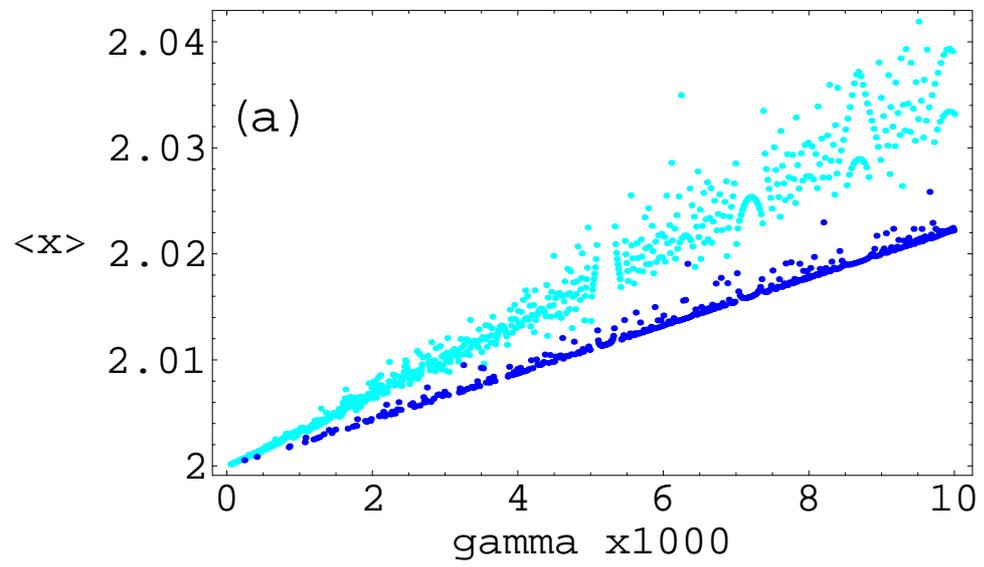


Fig.10(a)

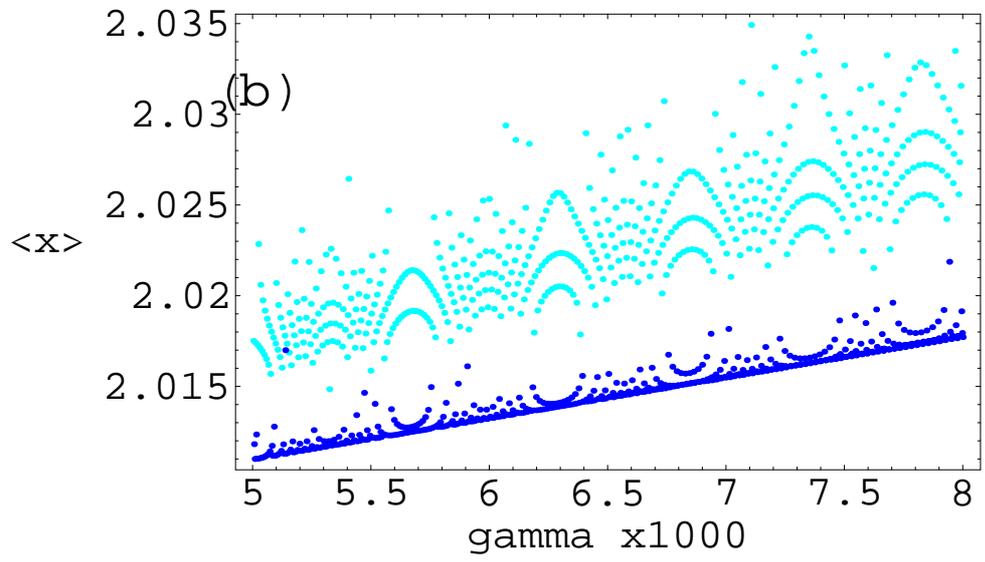


Fig.10(b)

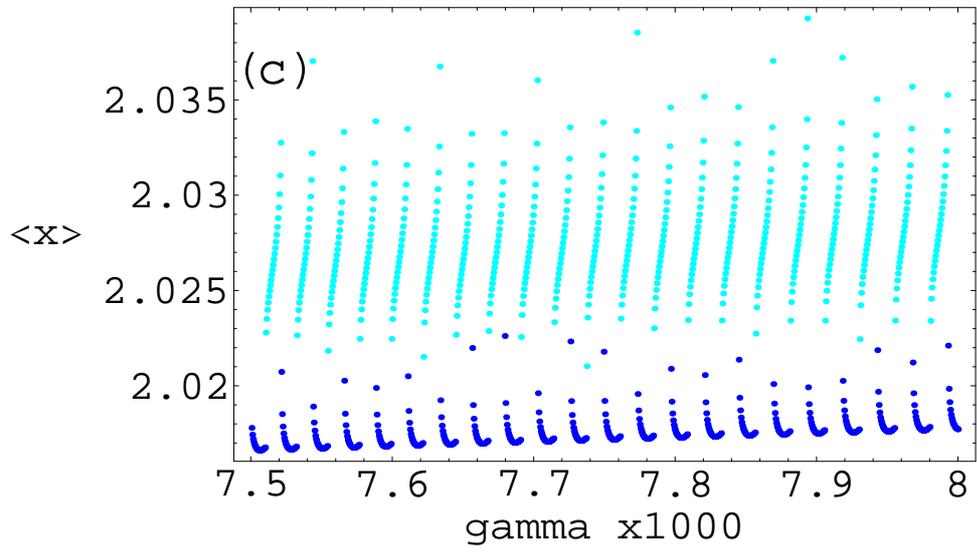


Fig.10(c)

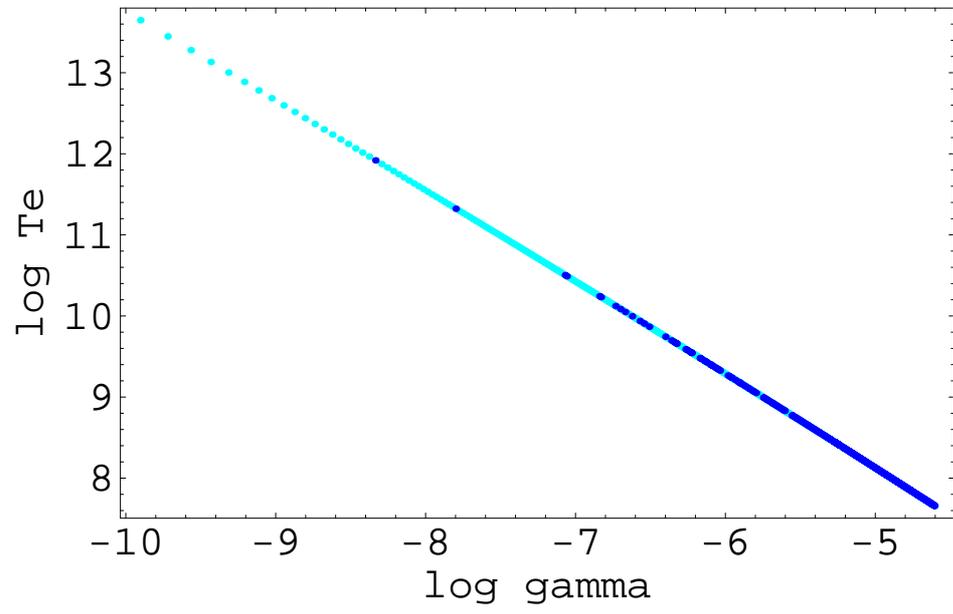


Fig.11

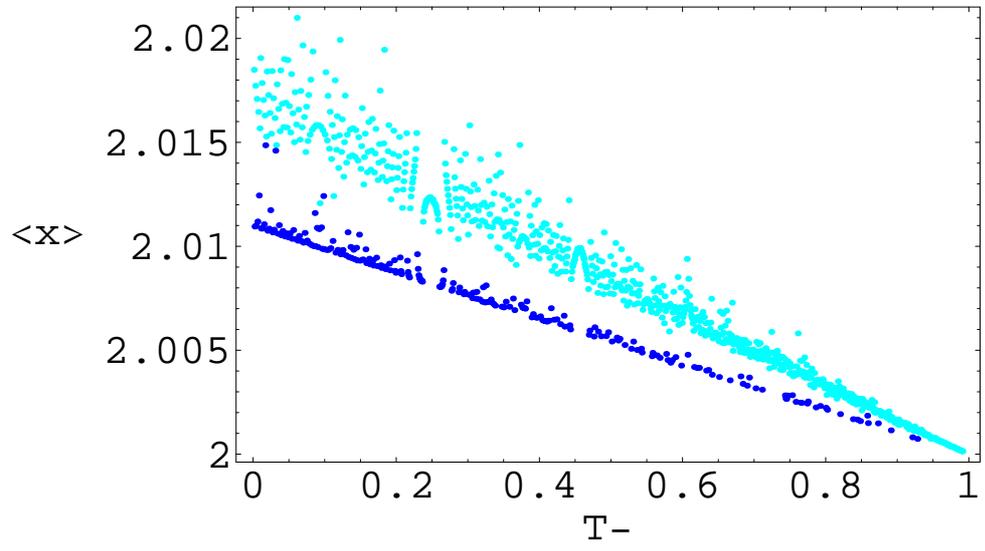


Fig.12

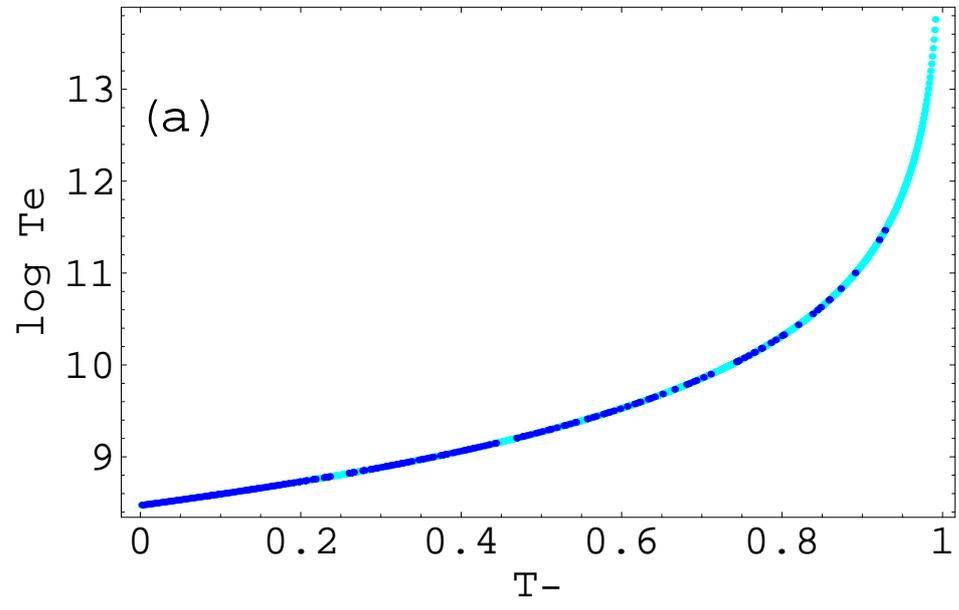


Fig.13(a)

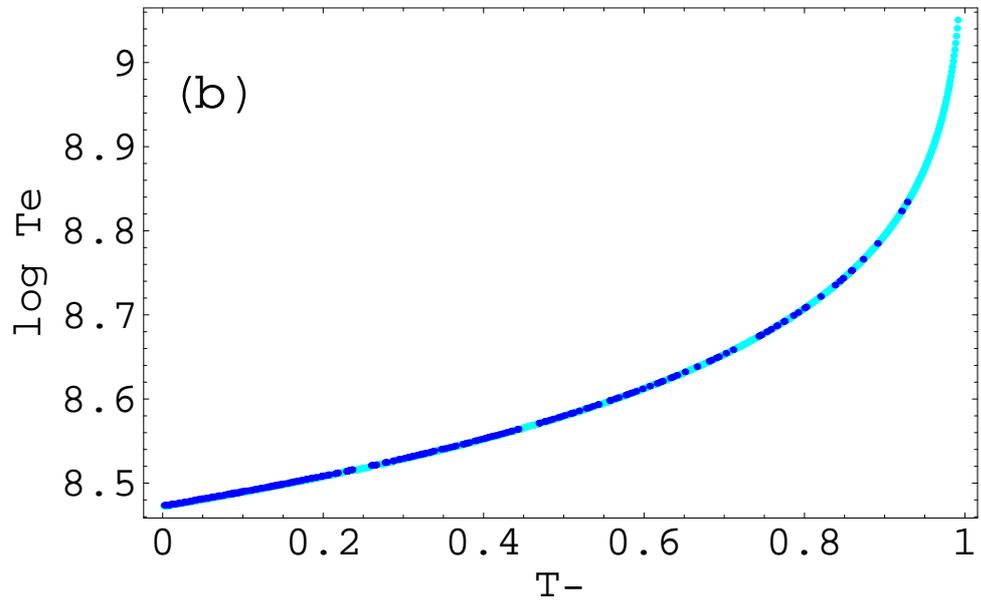


Fig.13(b)

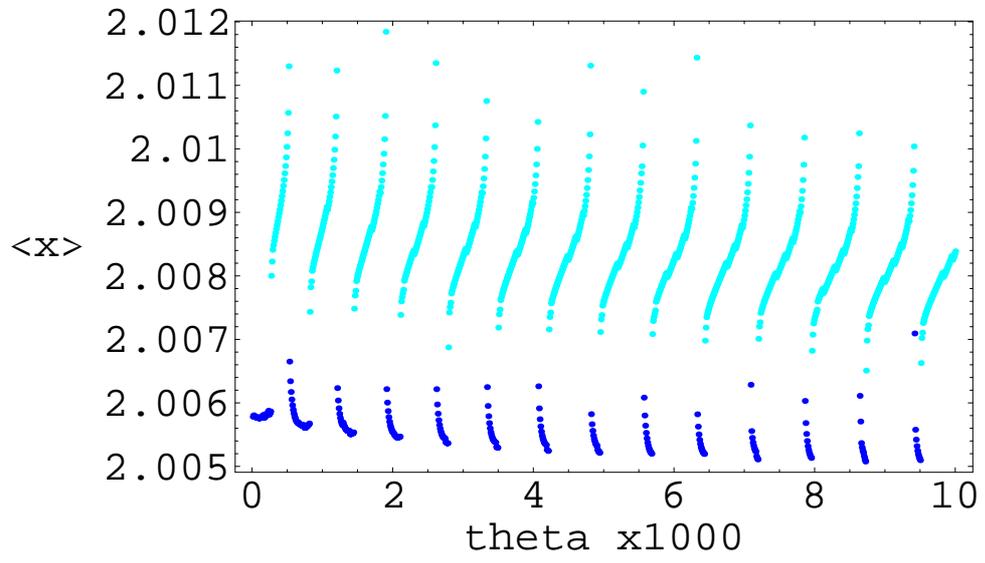


Fig.14

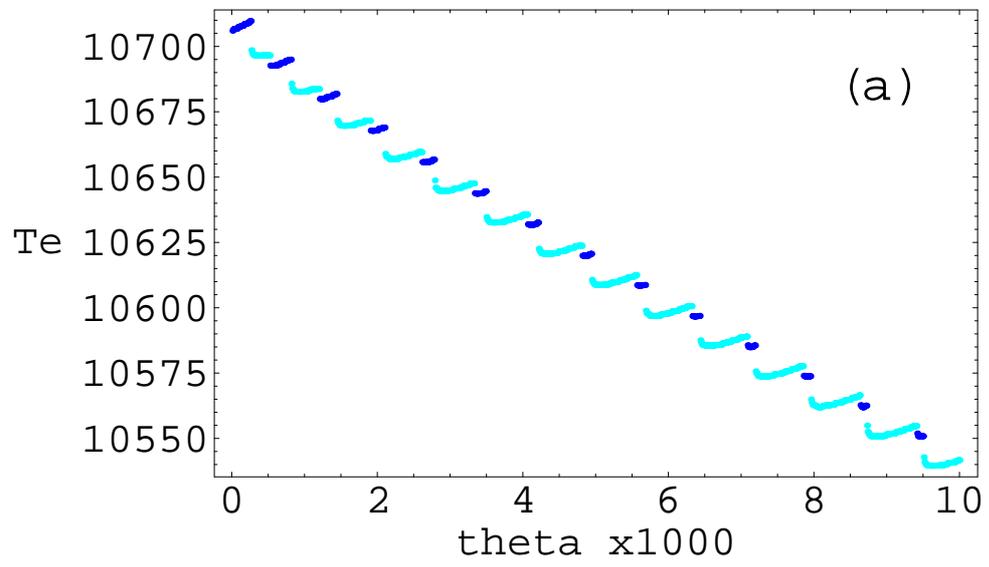


Fig.15(a)

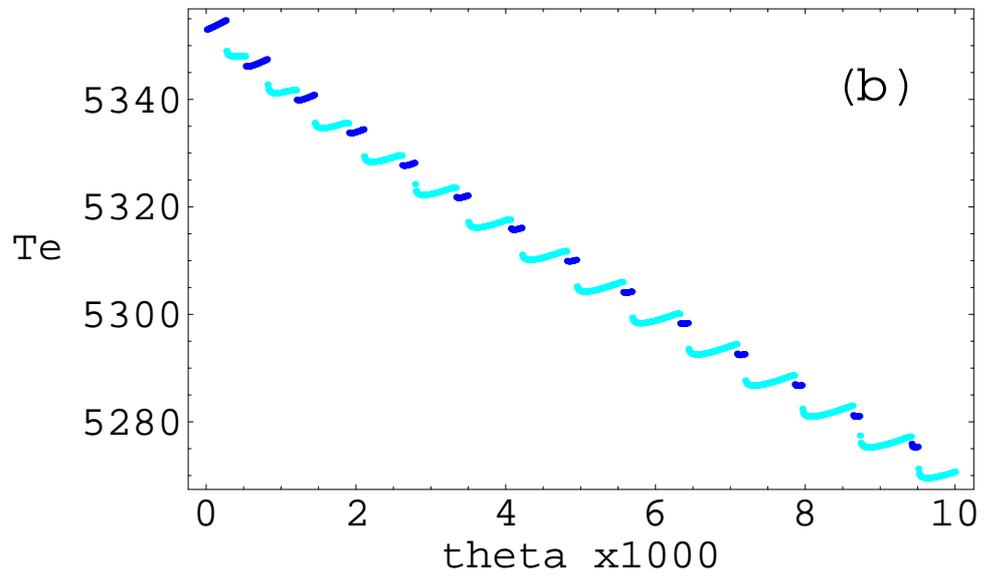


Fig.15(b)

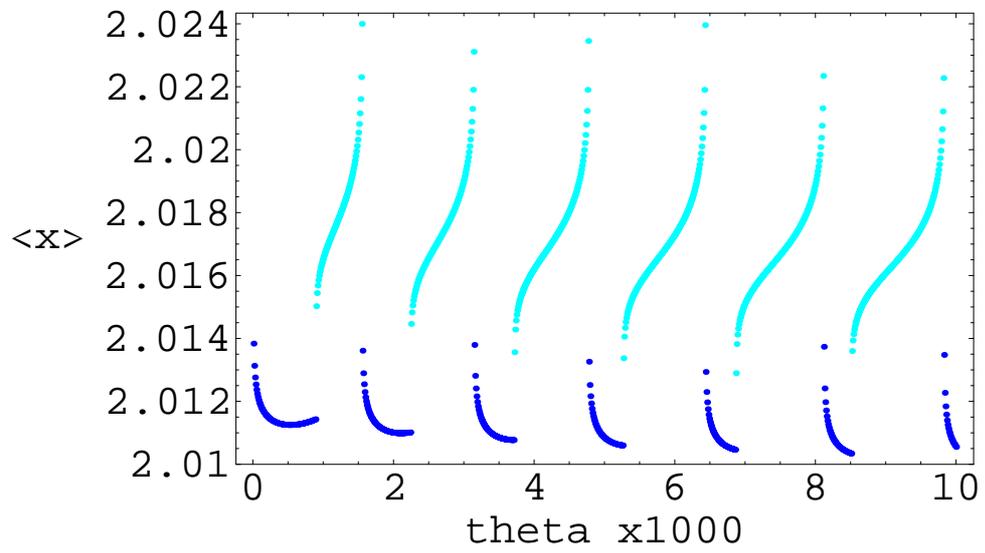


Fig.16

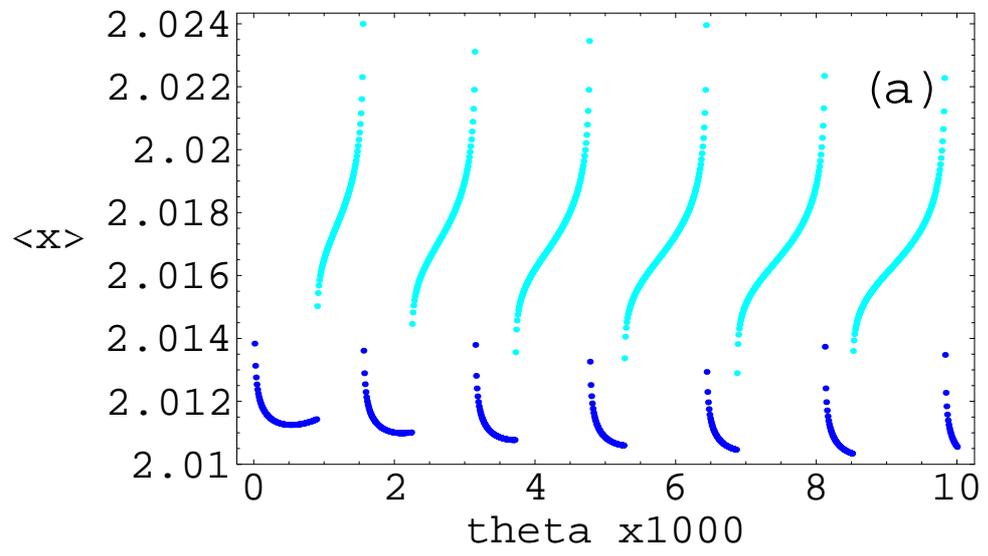


Fig.17(a)

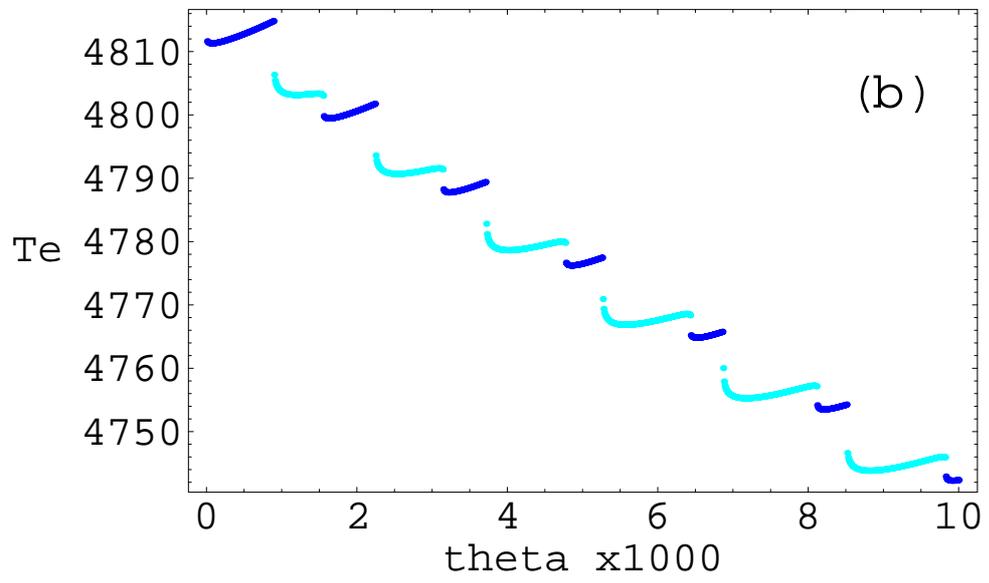


Fig.17(b)

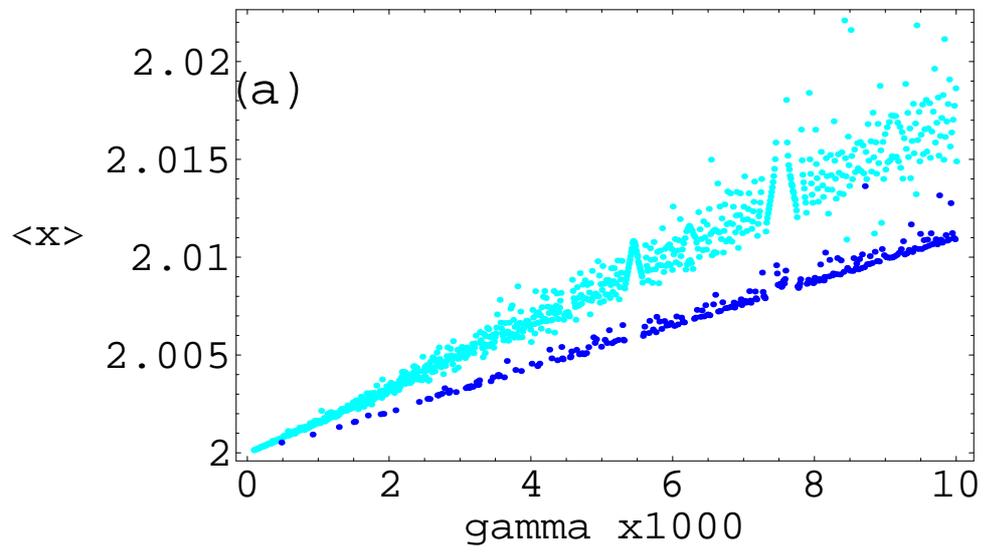


Fig.18(a)

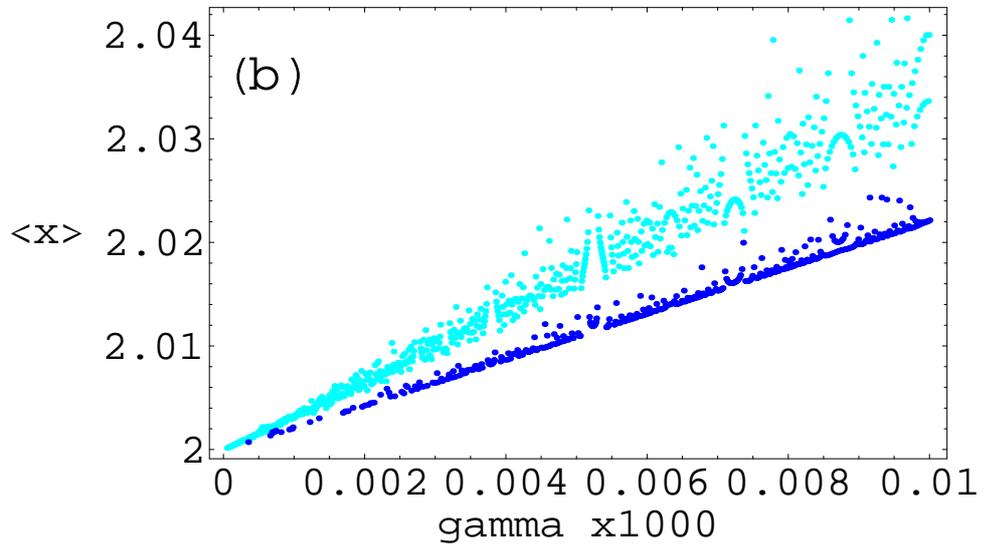


Fig.18(b)

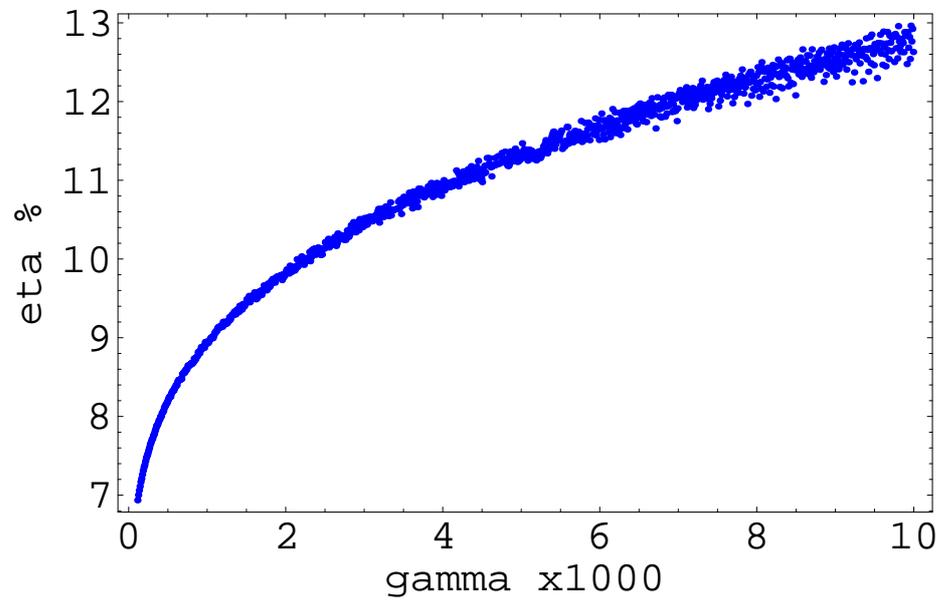


Fig.19

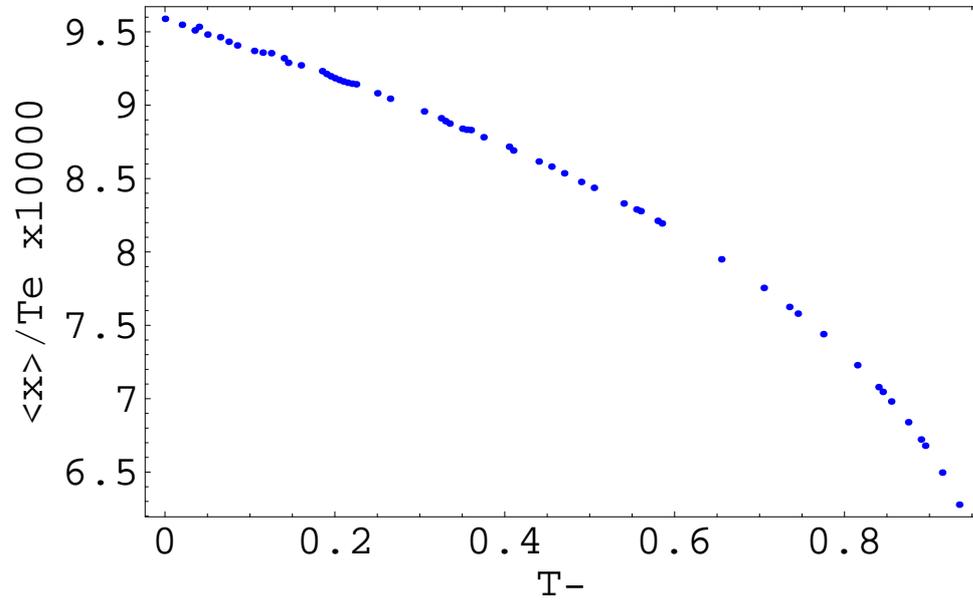


Fig.20

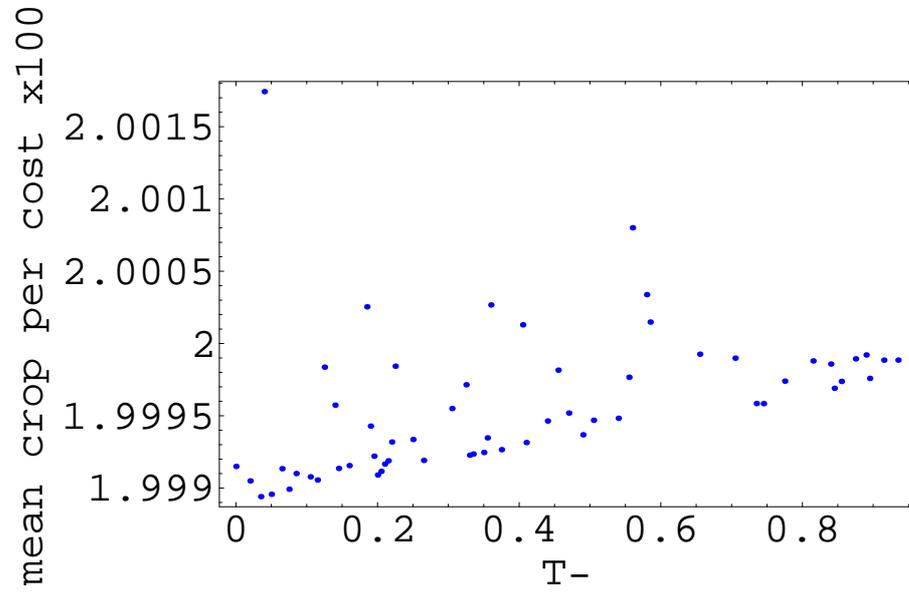


Fig.21

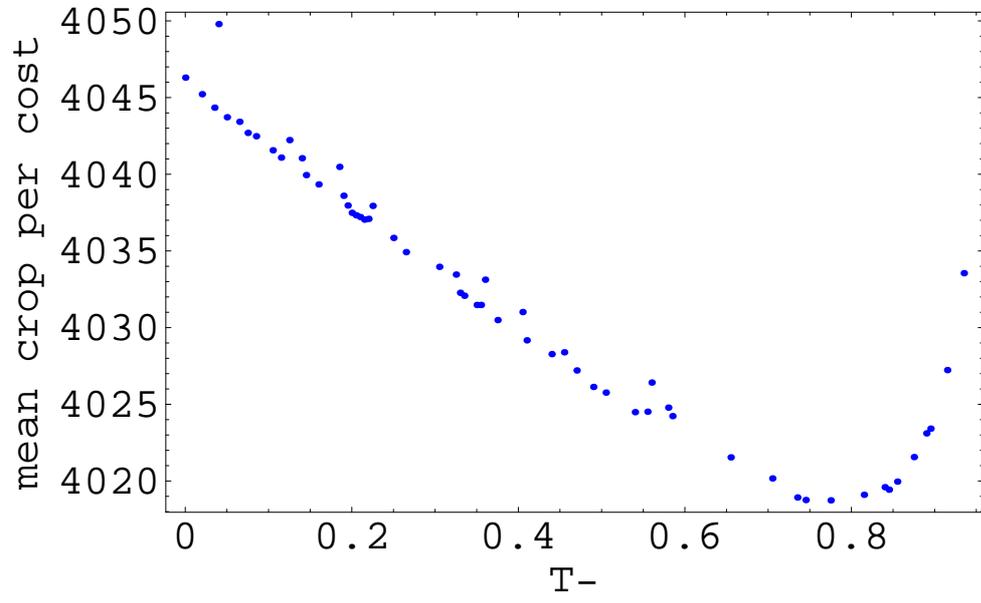


Fig.22

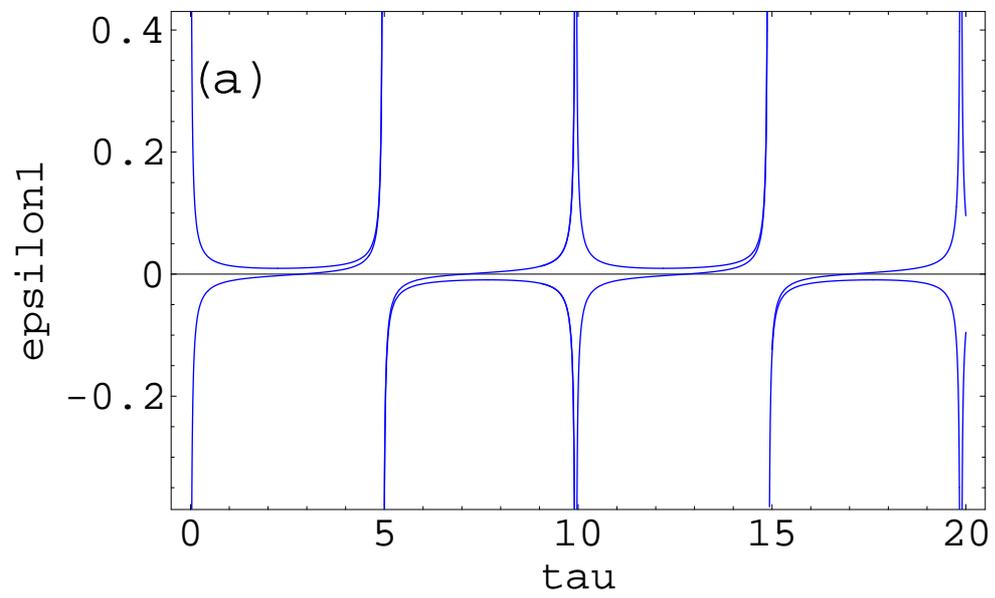


Fig.A(a)

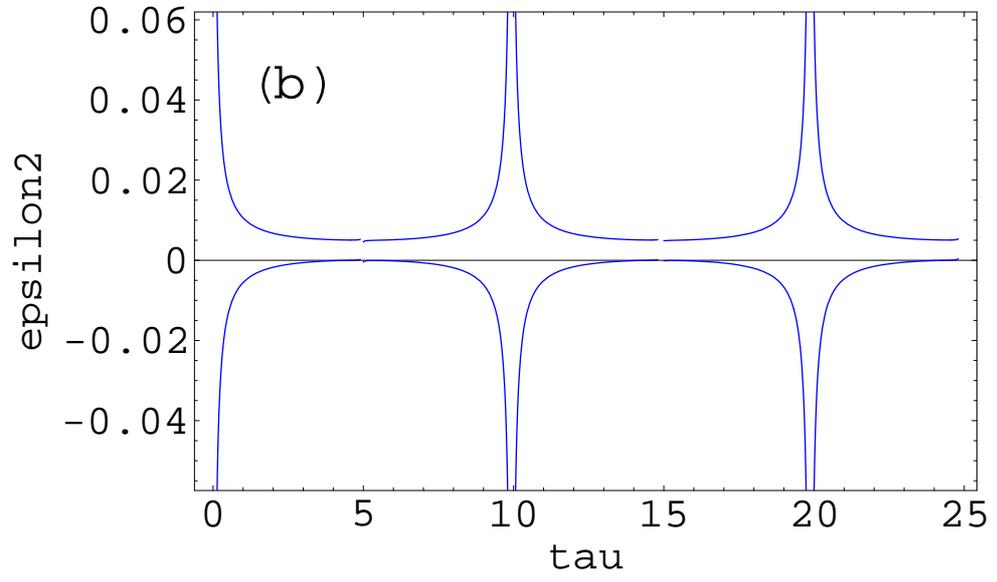


Fig.A(b)