数理解析研究所講究録
678巻 1989年 181-195

空間をめぐる競争系

専修大学商学部　難波　利幸(Toshiyuki Namba)

個体群密度が高まると、個体群の増殖率が減少する密度効果は良く知られている。しかし少なくとも動物は移動能力があるから、各個体は過密な地域を避けて、より個体群密度が低い地域に移動したり、自らは移動しないが、他の個体をその地域から排除したりすることによって、密度の低下をはかるであろう。このような場合には生物個体の動きは必ずしもランダムではなく、混み合いを避けるために、個体群密度に依存した動きをするだろう。ところが、過密が生じる地域は、個体群の増殖に好適な場所であることが多いから、過密を避けて周辺部に移動した個体は、過密の悪影響は避けられるが、より劣悪な環境にすむことを余儀なくされる。したがって、個体にとっては、自らは好適な場所にとどまり、他個体を排除するのが望ましいわけで、不均一な環境では、このような意味で空間をめぐる競争が生じる。

本稿では、移動分散の密度依存性に焦点を与えるため、増殖率に対する密度効果を無視し、不均一な環境で指数増殖をしながら、好適な場所から同種及び他種の他個体を排除することにより、空間をめぐって競争している、二種の個体群の分布を考察する。

生物の空間分布は個体がどのような動きをするかに大きく依存する。密度に依存した生物分散のモデルはいくつか提出されているが、ここでは個体群圧効果を表現するShigesada, Kawasaki, & Teramoto(1979)のモデルを用いる。一次元的に並んだパッチ状の環境の場合にこのモデルを説明すると、k番目のパッチからk＋1番目のパッチへ単位時間に境界を横切るi種の個体数は、k番目のパッチの同種及び他種の個体群密度u_i^k, u_j^kの増加とともに増加し、$(\delta_i+\alpha_{ii}u_i^k+\alpha_{ij}u_j^k)u_i^k$と表わされるというもので、反発型の相互作用とされている。ここで、α_{ij}がすべて0であれば、移動個体数は個体群密度u_i^kに比例することになり、ランダムな拡散となる。本稿では、密度依存性の分散に関心があるので、逆に$\delta_i=0$とし、ランダムな成分を無視する。

また、個体群の成長は指数的であるが、増殖率$g_i(x)$は、環境の不均一性を反映して、場所の変数xに依存して変化すると仮定する。そうすると、考える方程式系は、

$$\frac{\partial u_1}{\partial t} = d_1\frac{\partial^2}{\partial x^2}[(u_1+\alpha_1 u_2)u_1] + g_1(x)u_1,$$
$$\frac{\partial u_2}{\partial t} = d_2\frac{\partial^2}{\partial x^2}[(u_2+\alpha_2 u_1)u_2] + g_2(x)u_2, \tag{1}$$

となる。ここで、u_1とu_2は二種の個体群の個体群密度、α_1とα_2は、種内の排除効果に対する、種間の排除効果の相対的な大きさを示すパラメータである。$g_i(x)$は、$x=0$の付近では正であるが、$|x|\to+\infty$ で$g_i(x)\to-\infty$となる連続関数とする（実際にはこの仮定は強すぎ、必ずしも遠方で$-\infty$になる必要はない）。すなわち、二種にとっての環境は、中心部は好適であるが周辺に行くほど増殖に適さなくなる。以下では、方程式系(1) を、二種の個体群が共存できるか否か、すなわち、少なくともあるxでu_1とu_2が共に正となる、安定な定常解が存在するか否かの観点から考察する。

まず、$u_k(t,x)\equiv0(k\neq i)$、または$\alpha_i=0$と仮定すれば二つの方程式は独立となり、不均一環境で密度依存性の分散をする単独個体群の分布のモデル、Gurney & Nisbet(1975)のDirected Motion Model,

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = d_i\frac{\partial^2}{\partial x^2}(u_i)^2 + g_i(x)u_i, \tag{2}$$

に帰する。この方程式には上の仮定のもとで、有界な台を持

つ定常解（すなわち、分布が空間的に有限な範囲に局在した解）が存在することが知られている。特に、$g_i(x)$が二次式、

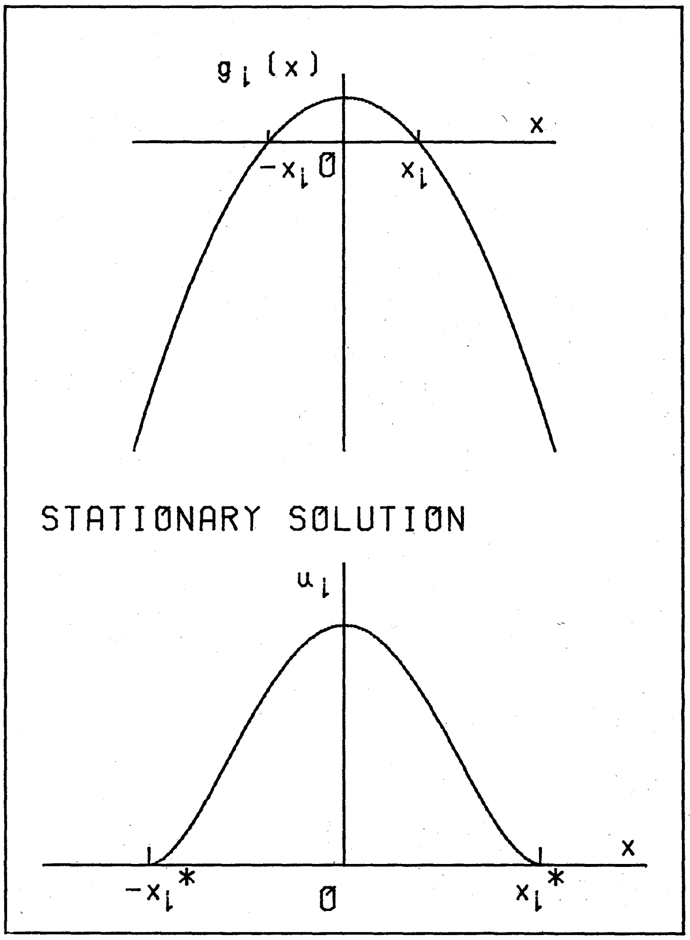
$$g_i(x)=r_i[1-(x/x_i)^2], \tag{3}$$

の場合には、四次式で表現される定常解、

$$\begin{aligned} u_i^*(x) &= c_i[1-(x/x_i^*)]^2[1+(x/x_i^*)]^2, & (|x|<x_i^*) \\ &= 0, & (|x|\geqq x_i^*) \end{aligned} \tag{4}$$

が存在する（Namba, 1980）。ただし、$x_i^*=\sqrt{7}x_i$で、この

1



解は自由境界$x=\pm x_i{}^*$で$u_i{}^*=0$と$\nabla u_i{}^*=0$を同時に満たす(図1)。

以上のことから、方程式系(1)には、どちらか一方の種の絶滅に対応する二つの定常解$(u_1{}^*(x),0)$と$(0,u_2{}^*(x))$が常に存在することが分かった。ところで、(1)には二種共存に対応する、非負で、少なくともあるxに対してはu_1もu_2も共に正となる定常解(正の定常解または共存解と呼ぶことにする)があるだろうか？

一般には(1)の定常解を求めることは困難だから、以下では

$$g_2(x)=\beta\, g_1(x), \tag{5}$$

を仮定する。生態学的にはもちろん、$g_1(x)$と$g_2(x)$が正となる区間が異なっている場合にも興味深い問題が数多く存在するが、２種が近縁のときは同じ範囲で増殖が可能($g_i(x)>0$)であり、両種にとって不適な環境も同じであるという仮定もそれほど不自然ではないだろう。

さて、上の仮定のもとで、

$$\tilde{u}_2(x)=\gamma\, \tilde{u}_1(x), \tag{6}$$

を満たす(1)の定常解を求めることにする。但し、この仮定は便宜的なもので、共存解が(6)を満たさなければならない積極的な理由はない。

(1)の定常問題を書き下すと、

$$\begin{aligned} 0 &= d_1(1+\gamma\alpha_1)\frac{\partial^2}{\partial x^2}\tilde{u}_1^{\,2} + g_1(x)\tilde{u}_1, \\ 0 &= d_2\gamma(\gamma+\alpha_2)\frac{\partial^2}{\partial x^2}\tilde{u}_1^{\,2} + \beta\gamma g_1(x)\tilde{u}_1, \end{aligned} \tag{7}$$

となる。(7)の各方程式は(2)の特別な場合だから、各方程式には自由境界を持つ解がある。これらが、(1)の定常解を構成するためには、二つの解が一致しなければならないから、この二つの方程式が同等となる条件から、γが、

$$\gamma = \frac{d_1\beta - d_2\alpha_2}{d_2 - d_1\alpha_1\beta} \tag{8}$$

と定まる。$\tilde{u}_1 \geqq 0$，$\tilde{u}_2 \geqq 0$となるためには、$\gamma > 0$でなければならないから、正の定常解が存在する条件として、

$$\alpha_1\alpha_2 > 1 \text{ かつ、}$$
$$(d_2/d_1)(1/\alpha_1) < \beta < (d_2/d_1)\alpha_2\text{、} \tag{9a}$$

または、

$$\alpha_1\alpha_2 < 1 \text{ かつ、}$$
$$(d_2/d_1)\alpha_2 < \beta < (d_2/d_1)(1/\alpha_1) \tag{9b}$$

が得られる。特に、$g_i(x)$が二次式(3)で表わされることを仮定すると、$x_2 = x_1$, $\beta = r_2 / r_1$で、βが(9)を満たせば(1)

の正の定常解が存在する。正の定常解の一意性及び、(9)が満たされないときに正の定常解が存在するか否か、の二つは残された問題である。

条件(9)が満たされている時には、(1)には$(\tilde{u}_1, \tilde{u}_2)$、$(u_1^*, 0)$、$(0, u_2^*)$の三つの定常解が存在する。種1の増殖率に対する種2の相対増殖率βを変化させるとき、βが小さく(9)が満たされないときは、存在が分かっている定常解は二つだけだが、βが増加し(9)が満足されると第三の定常解（共存解）が現れ、更にβが増加して条件(9)が満たされなくなると正の定常解は消えて、再び二つの定常解の存在だけが分かっている状況になる。但し、いずれの場合にもこれら以外の定常解が存在する可能性は否定できない。

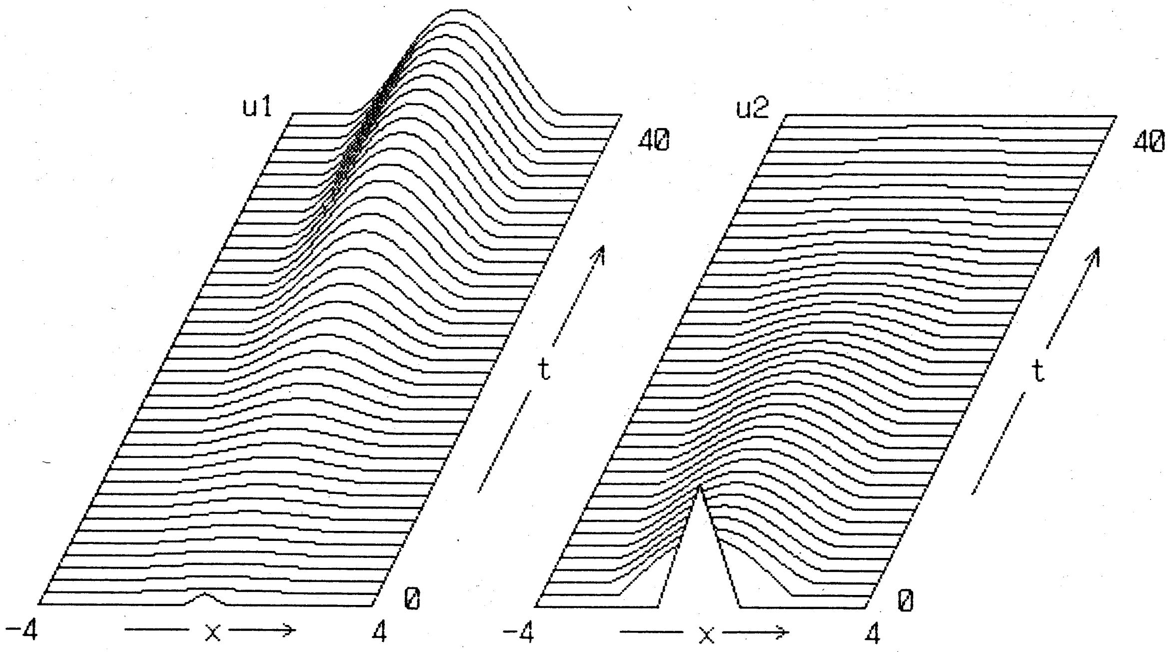
これらの定常解の安定性については解析的には判らないので、$g_i(x)$が二次式(3)で表わされることを仮定し、いくつかの初期分布を用いて数値実験を行なった。

まず、$\alpha_1\alpha_2>1$の時であるが(図2)、$\beta=r_2/r_1$が小さくて(9)を満足せず、少なくとも$\tilde{u}_2=\gamma\tilde{u}_1$を満たす正の定常解が存在しないときは$u_2$が絶滅する(図2a)が、逆に$\beta$が大きすぎて(9)を満たさないときは$u_1$が絶滅する(図2d)こと、すなわち増殖率が相対的に大きな種だけが生き残ることがわかる。またこの場合にはβが(9)を満たし正の定常解が存在して

d1=1.00 α1=1.50 r1=1.00 x1=1.00
d2=1.00 α2=1.00 r2=0.50 x2=1.00

2a

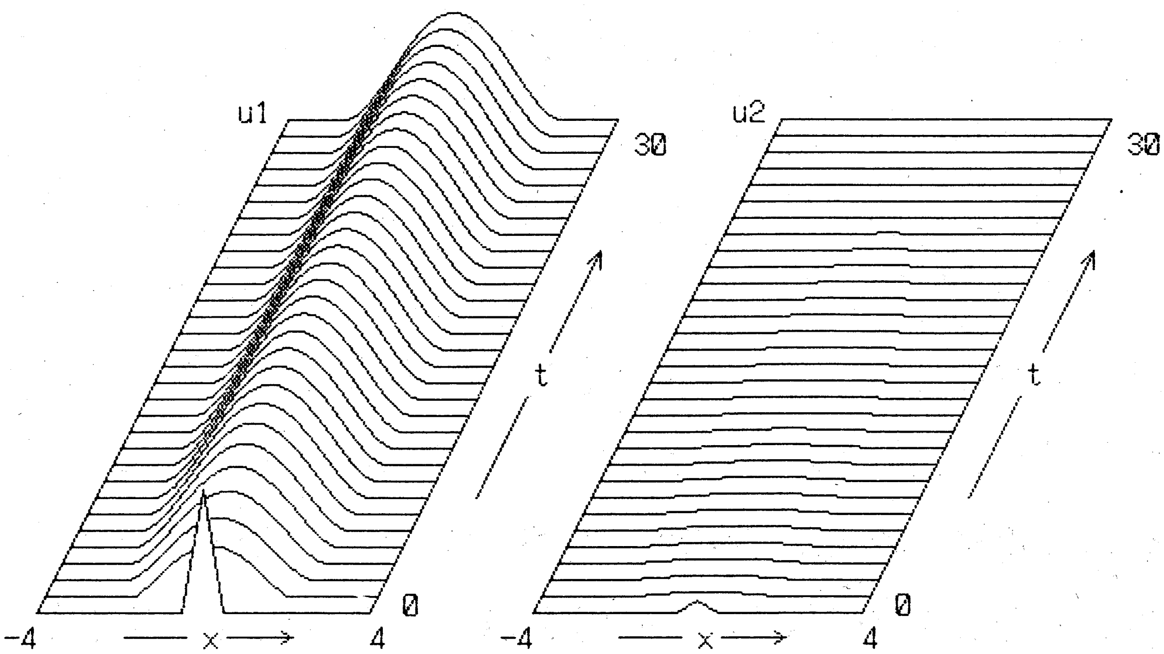
⊿t=0.0001
⊿x=0.05



d1=1.00 α1=1.50 r1=1.00 x1=1.00
d2=1.00 α2=1.00 r2=0.80 x2=1.00

2b

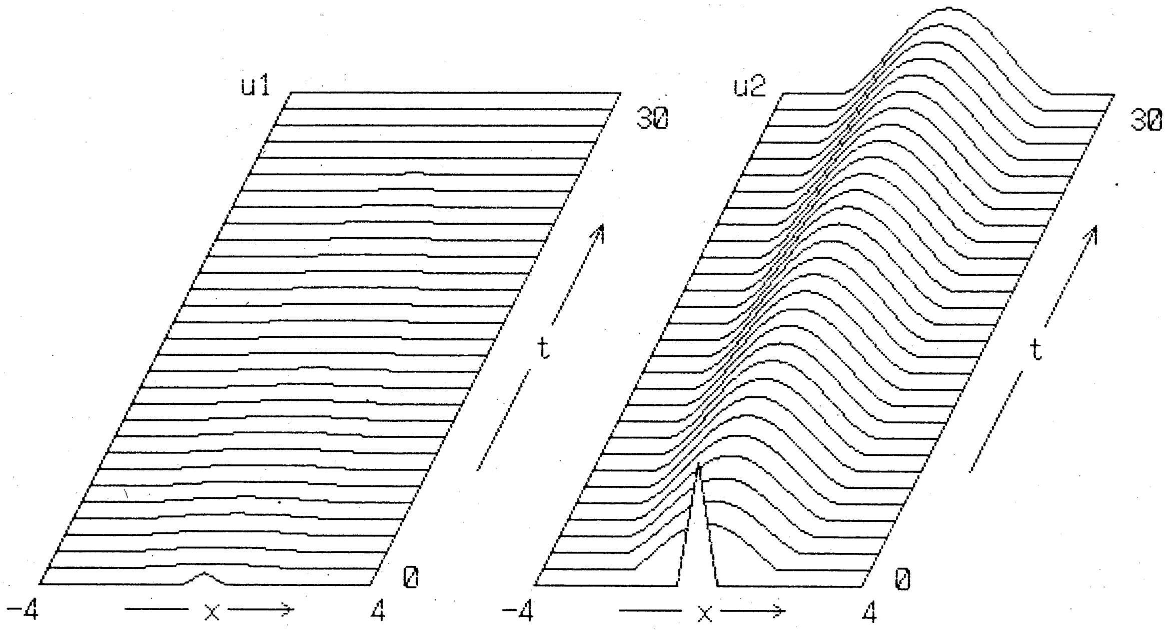
⊿t=0.0001
⊿x=0.05



d1=1.00 α1=1.50 r1=1.00 x1=1.00
d2=1.00 α2=1.00 r2=0.80 x2=1.00

2c

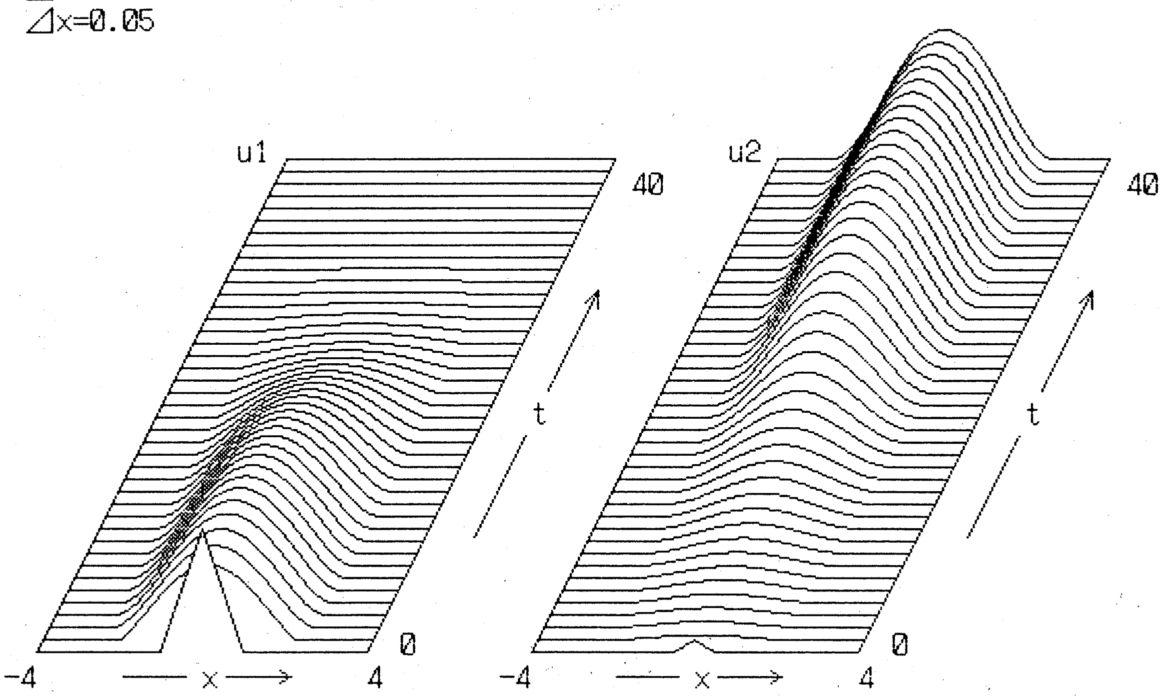
⊿t=0.0001
⊿x=0.05



d1=1.00 α1=1.50 r1=1.00 x1=1.00
d2=1.00 α2=1.00 r2=1.20 x2=1.00

2d

⊿t=0.0001
⊿x=0.05



も、解は初期分布に依存して(u_1^*, 0)と(0, u_2^*)のいずれかに近づく。すなわち、共存解は不安定で、初期状態で優勢な種だけが残り、他種は絶滅してしまう(図2b, c)。つまり、種間の排除効果が種内の排除効果よりも大きい($\alpha_1\alpha_2>1$)時には、二種の個体群の共存は不可能である。

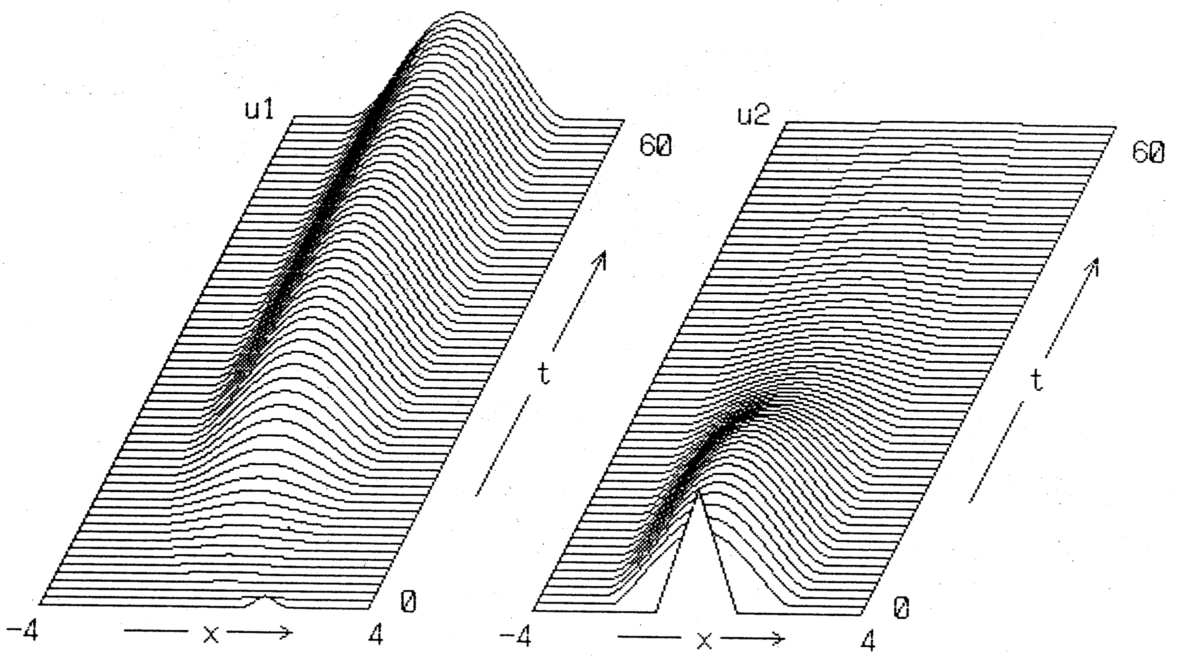
次に$\alpha_1\alpha_2<1$の時(図3)であるが、(9)が満たされないときは$\alpha_1\alpha_2>1$の場合と同じで増殖率が相対的に大きな種だけが生き残る(図3a, d)。今度はβが(9)を満たし正の定常解が存在すれば、初期分布に大きな違いがあってもどちらの個体群も絶滅することなく、解は正の定常解($\tilde{u}_1$, $\tilde{u}_2$)に漸近する(図3b, c)。すなわち、($\tilde{u}_1$, $\tilde{u}_2$)は安定で、二種の共存が可能である。種間の排除効果が種内の排除効果よりも小さい($\alpha_1\alpha_2<1$)時には、相対増殖率βが大きすぎたり小さすぎたりすることなく、(9)を満たせば、二種は共存するわけである。

以上の結果を分岐ダイアグラムの形にまとめると図4となる。図4では、横軸に分岐パラメータとしてu_2の最大増殖率r_2、縦軸にu_1の(x=0での)最大個体群密度を取っている。他種の個体群の存在が増殖率の減少には結びつかないが、好適な場所から他個体を排除する、空間をめぐる競争を行なっている場合には、二種の共存が実現されるためには、種間の排除効

d1=1.00 α1=0.50 r1=1.00 x1=1.00
d2=1.00 α2=1.00 r2=0.90 x2=1.00

3a

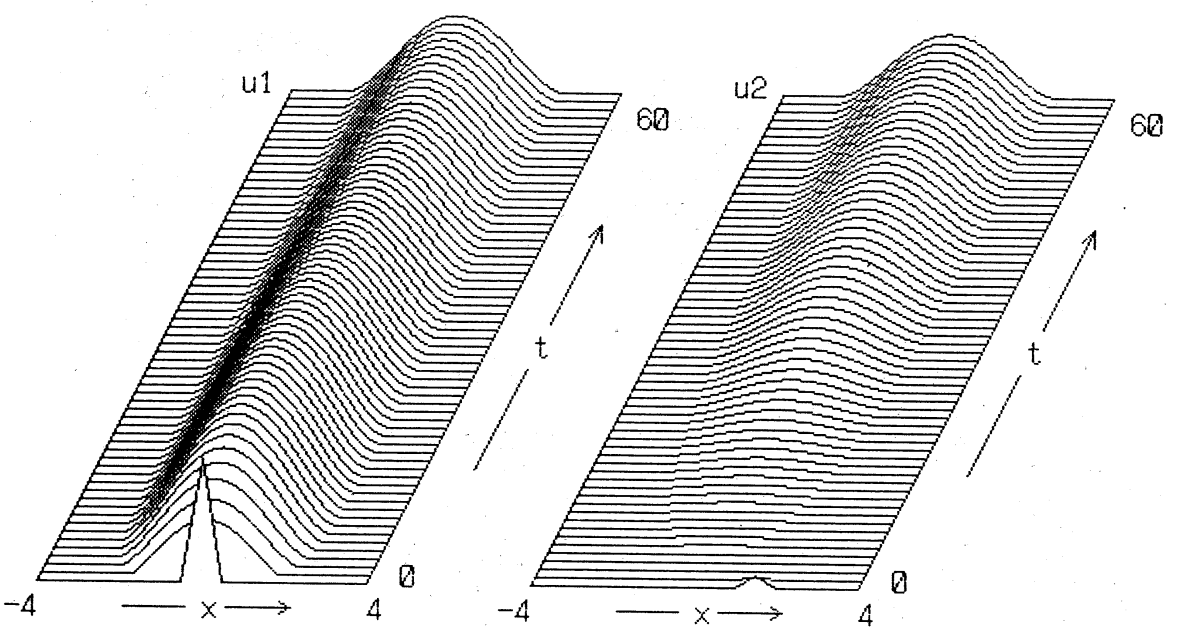
Δt=0.0001
Δx=0.05

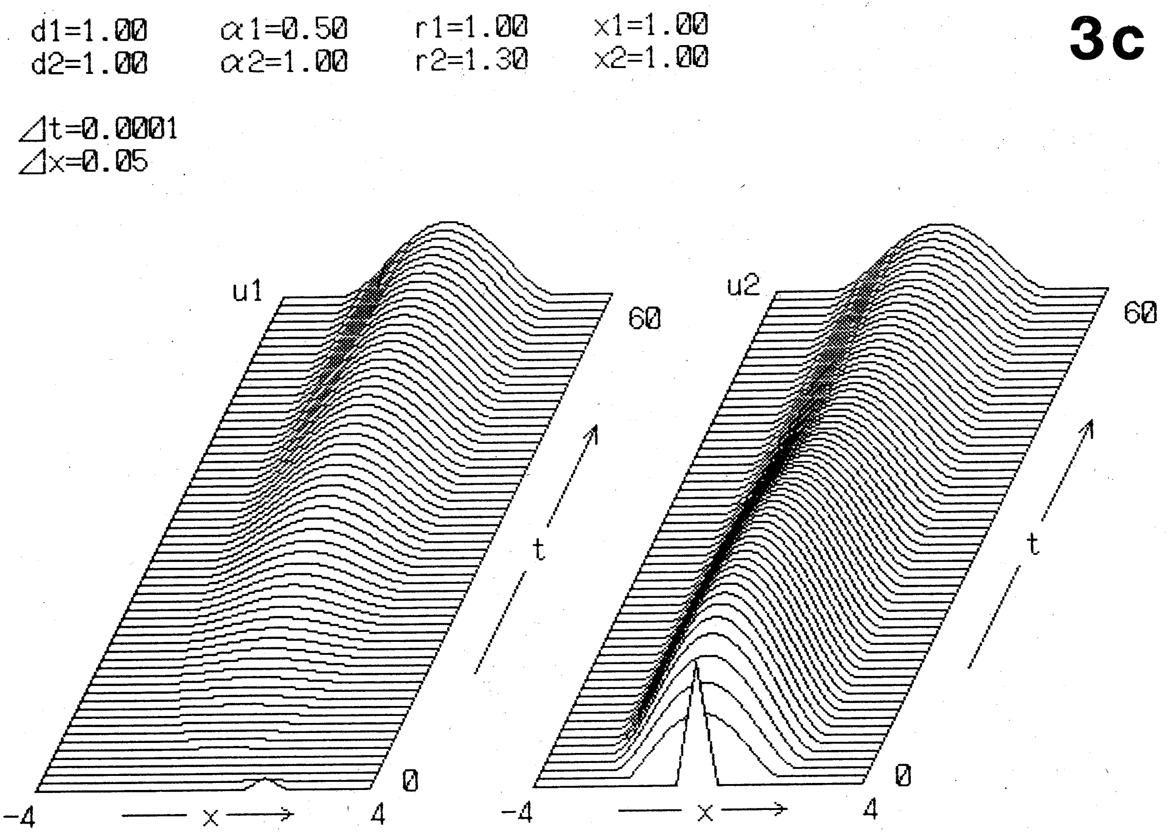


d1=1.00 α1=0.50 r1=1.00 x1=1.00
d2=1.00 α2=1.00 r2=1.30 x2=1.00

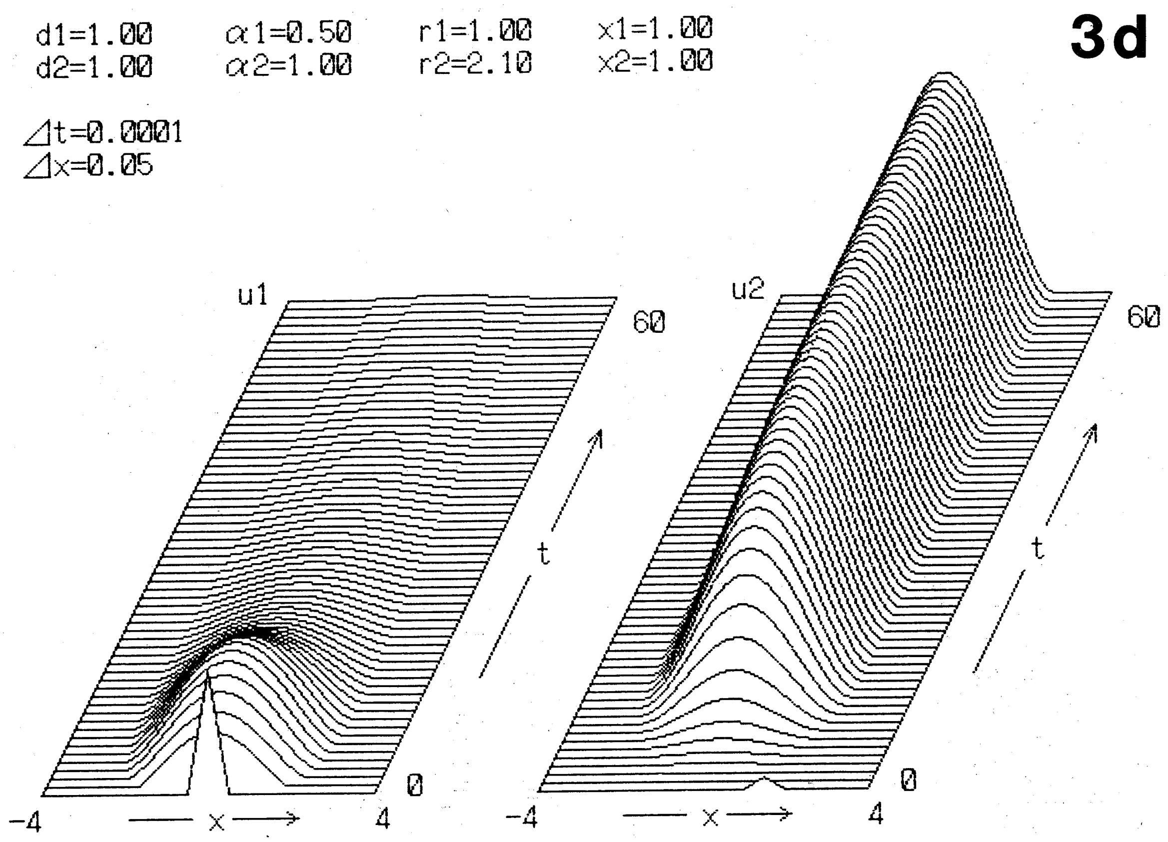
3b

Δt=0.0001
Δx=0.05




d1=1.00 α1=0.50 r1=1.00 x1=1.00
d2=1.00 α2=1.00 r2=1.30 x2=1.00
⊿t=0.0001
⊿x=0.05
u1
60
t
0
-4
x
4
u2
60
t
0
-4
x
4

3c


d1=1.00 α1=0.50 r1=1.00 x1=1.00
d2=1.00 α2=1.00 r2=2.10 x2=1.00
⊿t=0.0001
⊿x=0.05
u1
60
t
0
-4
x
4
u2
60
t
0
-4
x
4

3d

果が種内の排除効果よりも小さいこと、二種の増殖率が違い過ぎないこと、が必要であることが明らかとなった。

この結果は、競争が空間的な排除効果を通して行なわれていることを除けば、ロトカーボルテラの競争モデル、

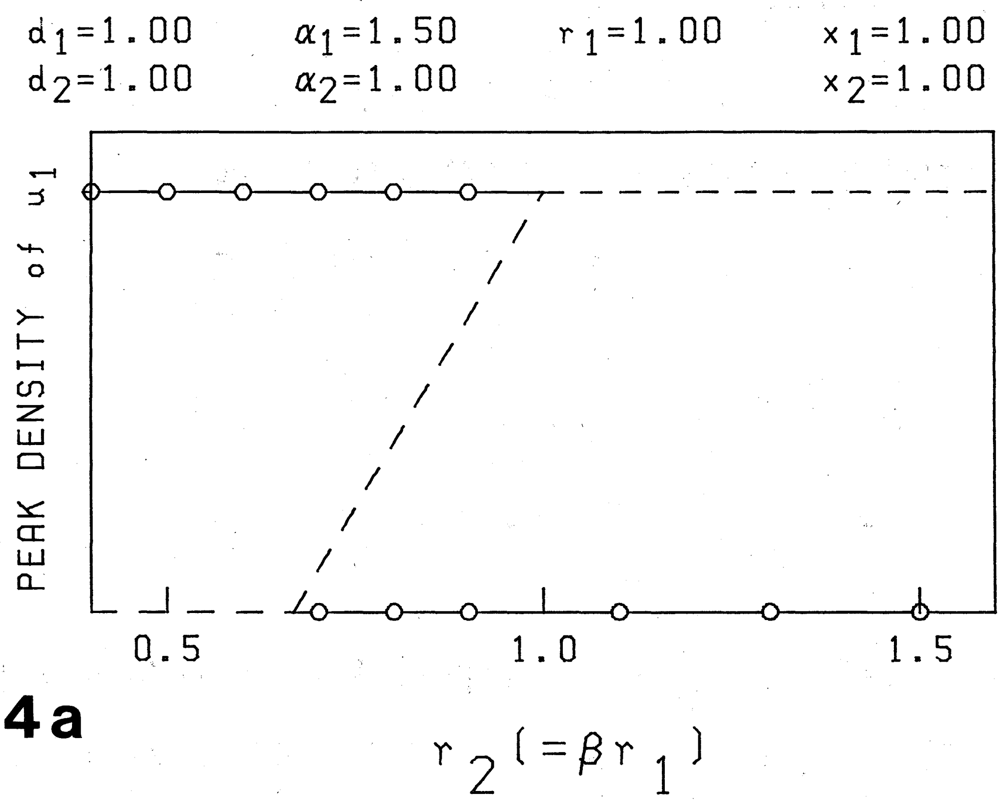
$$\frac{du_1}{dt}=r_1\left(1-\frac{u_1+\alpha_1 u_2}{K_1}\right)u_1,$$
$$\frac{du_2}{dt}=r_2\left(1-\frac{u_2+\alpha_2 u_1}{K_2}\right)u_2, \quad (10)$$

の場合の共存条件である、『種間競争が種内競争より弱いこと』と同じである。ロトカーボルテラモデルの場合にも第2種の環境容量K_2をパラメータとして分岐ダイアグラムを描けば、本稿の空間をめぐる競争の場合と全く同じになる。

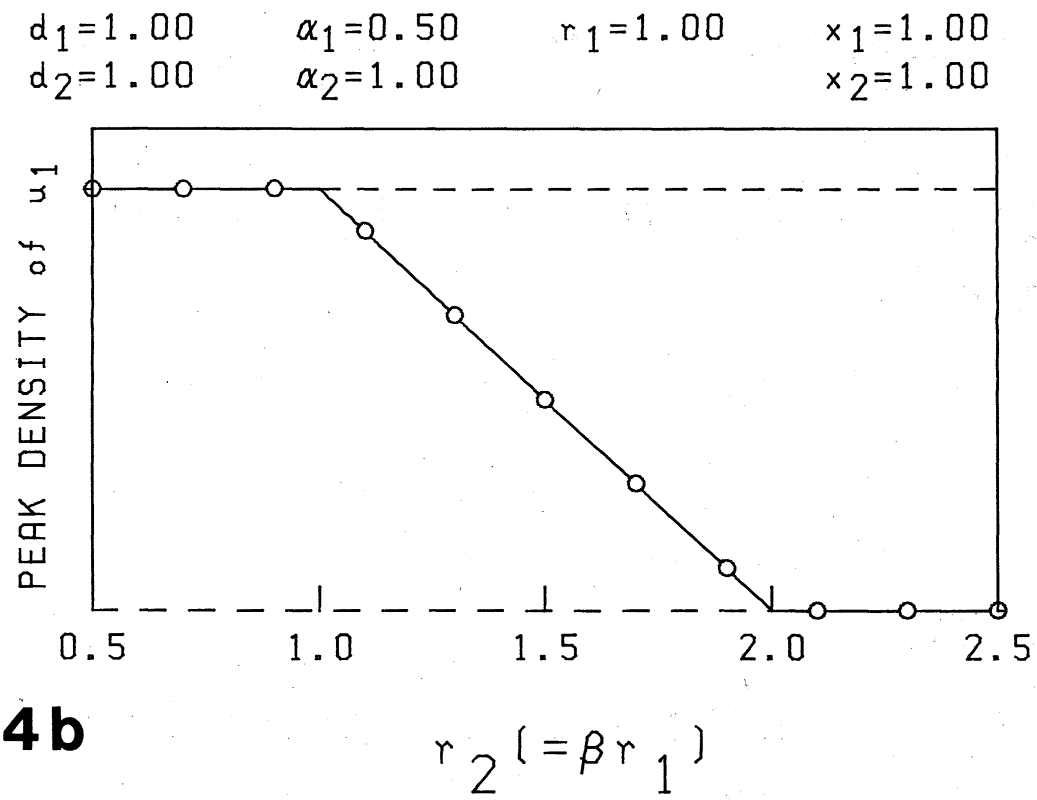
なお、本稿の内容の詳細については、Namba(1988)を参照されたい。

参考文献

Gurney, W. S. C. & Nisbet, R. M. (1975), "The Regulation of Inhomogeneous Populations", *J. theor. Biol.* 52, 441-457.


d_1=1.00 α_1=1.50 r_1=1.00 x_1=1.00
d_2=1.00 α_2=1.00 x_2=1.00
PEAK DENSITY of u_1
0.5
1.0
1.5
$r_2\,(=\beta r_1)$

4a


d_1=1.00 α_1=0.50 r_1=1.00 x_1=1.00
d_2=1.00 α_2=1.00 x_2=1.00
PEAK DENSITY of u_1
0.5
1.0
1.5
2.0
2.5
$r_2\,(=\beta r_1)$

4b

Namba, T. (1980), "Density-dependent Dispersal and Spatial Distribution of a Population", *J. theor. Biol.* **86**, 351-363.

Namba, T. (1988), "Competition for Space in a Heterogeneous Environment", *J. Math. Biol.* (*in press*)

Shigesada, N., Kawasaki, K. & Teramoto, E. (1979), "Spatial Segregation of Interacting Species", *J. theor. Biol.* **79**, 83-99.