

競争関係にある二種の個体群の空間分布

阪大 基礎工

難波 利幸

I. はじめに

自然界には、様々な種の生物が共存している。一方、競争排除の原理(Hardin, 1960)によれば、二種の個体群がよく似た生活要求や生活様式をもち、同一地域に住むならば、どちらかの個体群が絶滅する。したがって、他種の個体群と競争関係にある個体群は、何らかの手段で競争を緩和しているのであろう。実際、実験個体群においても、野外の個体群の観察から、えさ、すみ場所、採餌場所や採餌時間などを互いに分け合うことにより、競争関係にある個体群が共存する例が報告されている(Gause, 1934, Lack, 1969)。一方、生態系の数理モデルによる研究においては、最近特に、空間的すみ分けによる共存の現象に興味がもたれている(Levin, 1974, Shigesada, Kawasaki, & Teramoto, 1979, Mimura & Kawasaki, 1979)。

Shigesada et al. (1979) は、個体群圧効果と環境ポテンシャルを取り入れた、すぐれたモデルを提出した。そして、移動がない時には共存できない二種の個体群が、環境の不均一性と非線形な分散力を導入することにより共存できることを、数値計算によって示した。なお、彼女らのモデルでは、環境の不均一性は、環境ポテンシャルを通して、分散力にのみ影響を与える。また、Mimura & Kawasaki (1979) は、種間の個体群圧効果を取り入れることにより、空間的に一様な共存状態が不安定化し、不均一な空間分布（すみ分け解）が形成されることを示した。一方、岸本 (1980) は、二種の競争種がランダムな拡散をしている場合には、（周期境界条件のもとでは）不均一な空間分布は安定には存在し得ないことを示した。したがって、二種の競争種が空間的にすみ分けて共存するためには、空間の不均一性または個体群圧効果が必要であることがわかる。

本稿では、二種の競争種が、不均一な環境でランダムな拡散をしている場合を扱う。ここでは、環境の不均一性は、両種の競争能力の差に反映し、地域によって優勢な種が逆転する場合を考える。実際、個体群の競争能力は環境条件によって変化し、ある地域では劣勢な個体群も、別な地域では優先種となり、排他的に生存する例がいくつか知られている（

Kiritani, Hokyō & Yukawa, 1963, Miller, 1964)。したがって、本稿では、二種の個体群がそれぞれ排他的に生存する『本拠地』をもつ時に、それらにはさまれた領域での両種の分布を考える。はたして、この領域で両種は共存できるであろうか。また、両種の増殖能力や移動能力は、生存領域の大きさにどのように関係するであろうか。以上が、本研究における問題である。

なお、本稿は、甲南大学応用数学科 三村昌泰教授との共同研究の成果であることをお断りしておく。

II. モデル

S_1 , S_2 の二種の個体群を考えよう。環境 R は、三つの部分領域 R_1, R_2, R_3 に分けられるとする(図1)。二つの部分領域 R_1 と R_2 では、環境条件と二種の個体群の適応能力の差から、それぞれ種 S_1 と S_2 が排他的に生存する。したがって、両

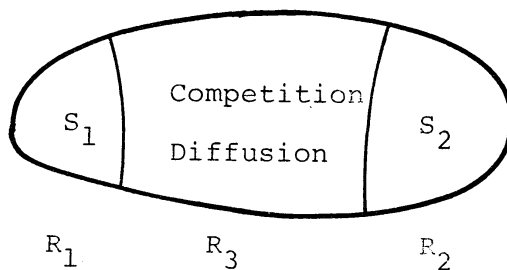


Fig.1

種の個体群密度を、 R_1 では u^* と0に、 R_2 では0と v^* に固定する。 R_3 では、二種の個体群は、Lotka-Volterra型の競争的相互作用をし、初期密度によってどちらかの種が絶滅するとしよう。また、両種の個体群は、領域 R_3 を拡散する。

以下では、領域 R_3 が一次元である簡単な場合を考える。

$u(x, t)$ と $v(x, t)$ を、それぞれ、位置 x 、時刻 t における S_1 と S_2 の個体群密度としよう。そうすると、 u 、 v は、次の方程式系、

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= d \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, v)u, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + g(u, v)v,\end{aligned}\tag{1}$$

を満たす。ただし、

$$\begin{aligned}f(u, v)u &= (a - u - b_1 v)u, \\ g(u, v)v &= (1 - v - b_2 u)v,\end{aligned}\tag{2}$$

である(詳細については、Namba & Mimura, 1980, または Namba, 1980, を参照)。

Ⅲ章では、方程式系(1)を、

$$(x, t) \in (0, L) \times R^+ \tag{3a}$$

において ($R^+ = \{t \mid t > 0\}$)、境界条件、

$$\begin{aligned}u(0, t) &= u^*, & u(L, t) &= 0, \\ v(0, t) &= 0, & v(L, t) &= v^*.\end{aligned}\tag{4a}$$

のもとで考える。ただし、 $u^* = a$ 及び $v^* = 1$ は、

$$f(u^*, 0) = 0, \quad g(0, v^*) = 0, \quad (5)$$

を満たす、平衡個体群密度である。

さらに、Ⅳ章では、方程式系 (1) を、

$$(x, t) \in \mathbb{R} \times \mathbb{R}^+ \quad (3b)$$

において、境界条件、

$$\lim_{x \rightarrow -\infty} \begin{pmatrix} u(x, t) \\ v(x, t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u^* \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} \begin{pmatrix} u(x, t) \\ v(x, t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ v^* \end{pmatrix}, \quad (4b)$$

のもとで考える。

ここで、二つの仮定

$$(A1) \quad 1/b_2 < a < b_1,$$

$$(A2) \quad d = \varepsilon^2 (\varepsilon > 0) \text{ は、十分小.}$$

をおこう。仮定 (A1) は、拡散のない時には、初期条件によっ

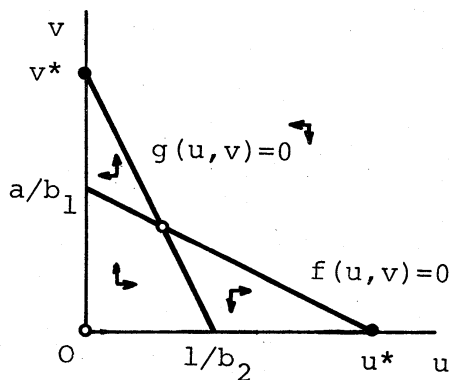


Fig. 2.

て、どちらかの種が絶滅することを意味する(図2)。仮定(A2)は、数学的簡単化のため、兩種の拡散係数が極端に異なる場合を扱うことを意味する。

III. 有限領域の場合

本章では、問題(1), (2), (3a), (4a)を扱う。まず、 $\varepsilon=0$ での方程式系(1)の解の漸近挙動、すなわち、(1)の定常問題を考える。

1. 定常問題($\varepsilon=0$)

$\varepsilon=0$ の時、(1)の定常問題は、

$$\begin{aligned} f(\hat{u}, \hat{v})\hat{u} &= 0, \\ \frac{d^2\hat{u}}{dx^2} + g(\hat{u}, \hat{v})\hat{v} &= 0, \end{aligned} \tag{6}$$

となる。また、境界条件は、

$$\hat{v}(0) = 0, \quad \hat{v}(L) = v^*, \tag{7a}$$

である。(6)の第一式から、 $\hat{u}$ を $\hat{v}$ の関数として解くことができる。相平面 (u, v) においては、 $f(u, v)u=0$ を満たす枝が二つある。これを、 $u=h_0(v)\equiv 0$, $u=h_1(v)=a-b_1v$ としよう(図3)。境界条件(7a)から、(6)の第一式を解くためには、両方の枝が必要である。したがって、

$$\hat{u} = h(\hat{v}) = \begin{cases} h_1(\hat{v}) = a - b_1 \hat{v}, & 0 \leq \hat{v} < \beta, \\ h_0(\hat{v}) \equiv 0, & \beta < \hat{v} \leq v^*, \end{cases} \quad (8)$$

となるような、 $\hat{v} = \beta$ ($0 \leq \beta \leq a/b_1$) で不連続性をもつ関数を構成する(ただし、 $\beta = a/b_1$ の時には、 $h(\hat{v})$ は連続である)。いくつかの不連続点をもつ場合については、Namba (1980) を参照していただきたい。

(8) を (6) の第二式に代入することにより、次の問題が定式化される。

$$\frac{d^2 \hat{v}}{dx^2} + G(\hat{v}) = 0. \quad (9)$$

ただし、

$$G(v) = g(h(v), v), \quad (10)$$

である。 $G(v)$ は、 $\beta = a/b_1$ の場合を除いて、 $v = \beta$ で第一種不連続性をもつことに注意しよう(図4)。証明は省略

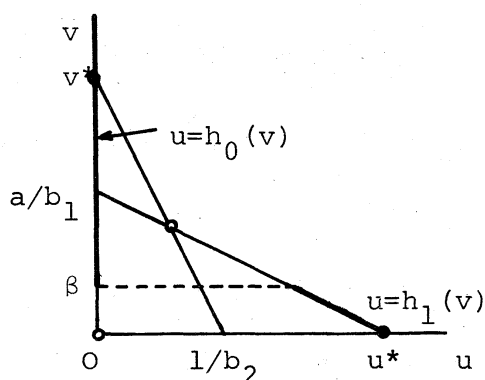


Fig.3.

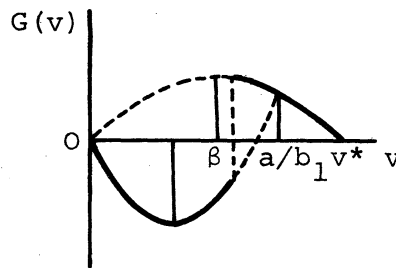


Fig. 4.

するが (Namba & Mimura, 1980. または Namba, 1980 を参照) 、問題 (9), (10), (7a) は、任意の β に対して解をもつ。したがって、問題 (6), (7a) についても同様である。結果をまとめると (図 5) 。

(i) 任意の β ($0 \leq \beta \leq a/b_1$) に対して、問題 (6), (7a) の解 $(\hat{u}(x; \beta), \hat{v}(x; \beta))$ が存在する。ただし、 $\hat{u}(x; \beta) = h(\hat{v}(x; \beta))$ である。

(ii) 不連続点の位置を、 β の関数 $l(\beta)$ として、 $\hat{v}(l; \beta) = \beta$ によって定義すると、

(a) $l(\beta)$ は、 β の単調増加関数で、 $\beta = a/b_1$ で最大値をとる。ただし、 $\beta = a/b_1$ に対応する (6) の解 $(\hat{u}(x; a/b_1), \hat{v}(x; a/b_1))$ は、連続である。

(b1) $\delta = a^3 b_2 / b_1^2 < 1$ ならば、最大値 $l(a/b_1)$ は、領域の大きさ L によらず有界である。

(b2) $\delta \geq 1$ ならば、 $l(a/b_1)$ は L の単調増加関数で

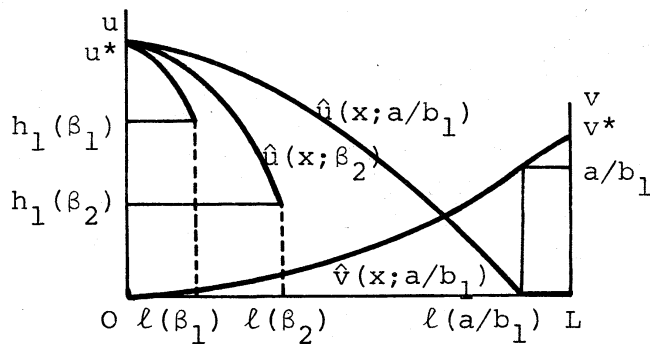


Fig.5.

$$\lim_{L \rightarrow +\infty} l(a/b_1) = +\infty.$$

解 $\hat{u}(x; \beta)$ には顕著な不均一性が存在するのがわかるであろう。 $\hat{u}(x; \beta)$ は区間 $(0, l(\beta))$ でのみ正で、区間 $(l(\beta), L)$ では $\hat{u}(x; \beta) \equiv 0$ である。生態学的には、 $(0, l(\beta))$ は、拡散の遅い種 S_1 が生存できる領域、 $(l(\beta), L)$ は S_1 が絶滅する領域である。 (b_1) と (b_2) から、種 S_1 が生存できる領域の大きさは、パラメータ δ の値に大きく依存することがわかる。

2. 特異摂動法による解析

前節で、方程式系(6)の解の β -族を得た。 u は $x = l(\beta)$ で不連続性をもち、状態 $u = h_1(v)$ から $u = h_0(v)$ へと突然跳ぶ。次の問題は、 $\varepsilon \neq 0$ での方程式系(1)の定常問題である。ところで、前節での解析から、 $x = l(\beta)$ の近傍に、急激な

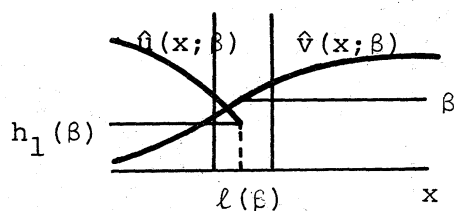


Fig.6.

変化を起す内部遷移層が存在することが予想される。したがって、この問題を研究するために、特異摂動法を用いる（たとえば、Fife, 1976, または Murray, 1977 を参照）。 $x=l(\beta)$ の近傍で $\varepsilon^2 \partial^2 u / \partial x^2 = O(1)$ であることが予想されるから、変換

$$\xi = (x - l(\beta)) / \varepsilon \quad (11)$$

によって、変数 x を ξ のばす（図 6）。 ξ は、急激な変化を起さないから、 $x=l(\beta)$ の近傍で一定の値 β をとると仮定してよいだろう。したがって、方程式系 (1) の第一式は、

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial \xi^2} + f(u, \beta)u \quad (12)$$

と書き直せる。(12) の解は、遷移層の内部での解の 0 次近似であり、前に得られた $(\hat{u}(x; \beta), \hat{v}(x; \beta))$ は外部での解の 0 次近似である。二つの解がうまくつながるように、 $\xi = \pm \infty$ で、境界条件、

$$\lim_{\xi \rightarrow -\infty} u(\xi, t) = h_1(\beta), \quad \lim_{\xi \rightarrow +\infty} u(\xi, t) = h_0(\beta), \quad (13)$$

を課するのが自然であろう。

方程式 (12) は拡散項をともなうロジスティック方程式で、 $f(u, \beta)u = 0$ は、 $u = h_0(\beta)$ または $u = h_1(\beta)$ の時に限って満たされる。問題 (12), (13) は、すでに Fisher (1937) や Kolmogoroff, Petrovsky & Piscounoff (1937) らによって研究されている古典的な問題である。 $0 < \beta < a/b_1$ ならば、問題 (12), (13) は、 β を固定した時、 $C(\beta) \geq 2\sqrt{a - b_1\beta} > 0$ を満たす任意の速度 $C(\beta)$ に対して、進行波解 $u(\xi - Ct; \beta)$ をもつことが知られている。波面の速度は正で、もとの座標 x については ε オーダーであることに注意してほしい。

さらに、数値計算の結果から、方程式系 (1) は $\varepsilon \neq 0$ の時、パラメータ ε に依存する定常解 $(u_\varepsilon(x), v_\varepsilon(x))$ をもち、これは $\varepsilon = 0$ での連続な定常解 $(\hat{u}(x; a/b_1), \hat{v}(x; a/b_1))$ の摂動解であることが確かめられた。すなわち、

区間 $(0, L)$ のほとんどいたるところで、

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} u_\varepsilon(x) = \hat{u}(x; a/b_1).$$

また、

$(0, L)$ で一様に、

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} v_\varepsilon(x) = \hat{v}(x; a/b_1)$$

である。

3. パターン形成

前節での解析と、いくつかの数値計算の結果から、方程式系(1)の時間に依存する解を調べる。前節の結果から、方程式系(1)には、解 $(u(x-\varepsilon C(t,\varepsilon)t;\varepsilon), v(x-\varepsilon C(t,\varepsilon)t;\varepsilon))$ が存在することが予想される。ただし、 t に依存して β が決まり、 (u, v) は $x = l(\beta)$ の近傍に遷移層をもち、遷移層の外部及び内部での解の0次近似は、それぞれ $(\hat{u}(x;\beta), \hat{v}(x;\beta))$ 及び、(12), (13)の解である。また、 $C(t, \varepsilon)$ は t の減少関数で、

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (u(x-\varepsilon C(t, \varepsilon)t; \varepsilon), v(x-\varepsilon C(t, \varepsilon)t; \varepsilon)) = (u_\varepsilon(x), v_\varepsilon(x)).$$

なめらかな初期値をもつ解を考えよう。まず、拡散がはやいために、 v は領域 $(0, L)$ の任意の点で正となる。また、ある β が初期状態によって決まり、 $x = l(\beta)$ の近傍で、 u に急激な変化が現れる(図7参照)。遷移層の近傍を除いて、解 (u, v) の形は、 $(\hat{u}(x;\beta), \hat{v}(x;\beta))$ で近似できることがわかる(図8参照)。次に、状態 $u = h_1(v)$ から $u = h_0(v)$ への遷移が起る面は、 u の値が増加し $h_1(\beta)$ に近づく方向に、オーダー ε の速度でゆっくりと動く。この動きに合わせて v も変化し、少し大きな β' に対応する面 $x = l(\beta')$ が形成される(図7, 8参照)。このようにして、遷移が起る面は順次移動し、最後に解は定常解 $(u_\varepsilon(x), v_\varepsilon(x))$ に収束する。

定常解においては、 u が ε より大きな値をとる領域 $(0, l_\varepsilon$

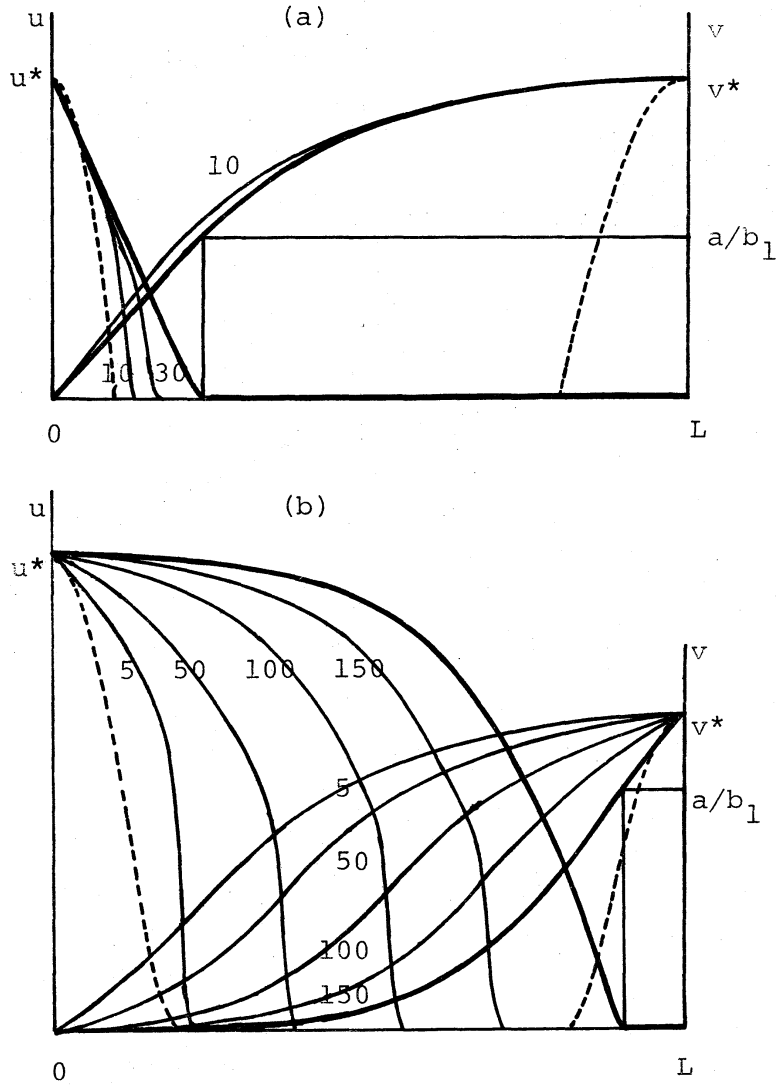


Fig.7. Stationary solutions (fat lines) and development of solutions (thin lines) with the initial distributions (broken lines), when (a) $\delta = 1/2 < 1$ ($a=1, b_1=b_2=2$) and (b) $\delta = 27/16 > 1$ ($a=3/2, b_1=b_2=2$). $L=5.0$ and $\epsilon=0.01$ both in (a) and in (b). The numbers beside thin lines are time.

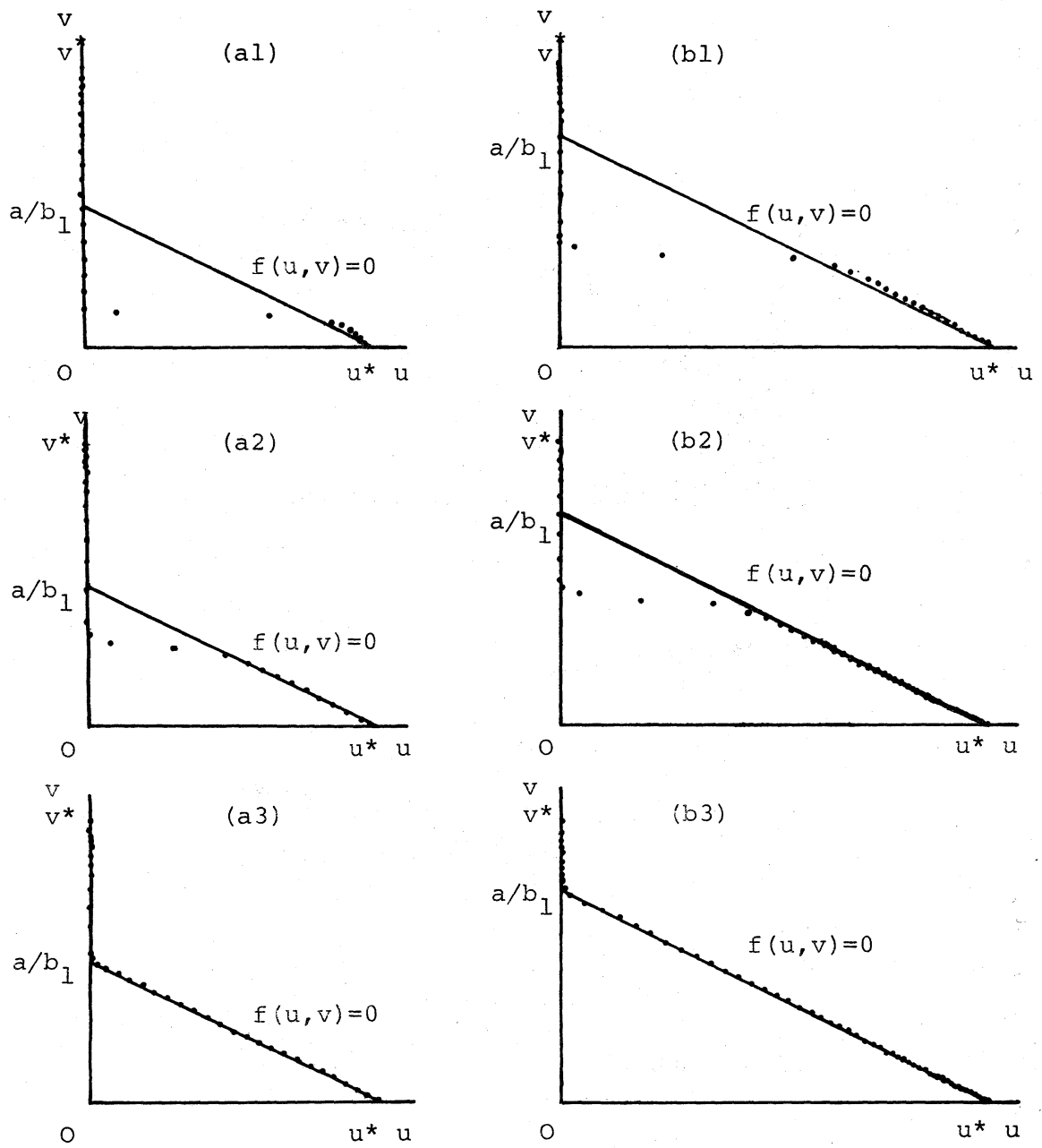


Fig.8. Phase plane portraits of solutions $(u(x,t), v(x,t))$ at (a1) $t=2.5$, (a2) $t=10$ and (a3) $t=+\infty$ (steady state), in the case shown in Fig.7a, and also at (b1) $t=5$, (b2) $t=100$ and (b3) $t=+\infty$ (steady state), in the case shown in Fig.7b.

1) の大きさは、次の性質をもつ。

$$(a) \quad l_\varepsilon = l(a/b_1) + O(\varepsilon).$$

(b1)' $\delta = a^3 b_2 / b_1^2 < 1$ ならば、 l_ε は、全領域 $(0, L)$ の大きさによらず有界。

(b2)' $\delta \geq 1$ ならば、 l_ε は L とともに単調に増加し

$$\lim_{L \rightarrow +\infty} l_\varepsilon = +\infty.$$

生態学的には、非常に小さな拡散率をもつ種は、領域の一部でしか生きのびられないことを意味する。しかし、種 S_1 の内的増殖率 a が十分大きい、または種 S_1 の個体群が種 S_2 の個体群の増殖を抑制する効果が、その逆の効果より大きい時 ($b_2 > b_1$)、拡散の遅い種 S_1 は、全領域の大きさに応じて、かなり大きな領域を占められることがわかる。

IV. 無限領域の場合

本章では、問題 (1), (2), (3b), (4b) を考える。議論は、前章の場合と同様に進めることができる。まず、方程式系 (6) を、境界条件、

$$\lim_{x \rightarrow -\infty} \hat{v}(x) = 0, \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} \hat{v}(x) = v^*, \quad (7b)$$

のもとで考える。 $\hat{v}(x^*; \beta^*) = \beta^*$ を満たす不連続点 x^* がただ一つ存在することを仮定すると、

$\delta = a^3 b_2 / b_1^2 \geq 1$ の時、またその時に限り、ただ一つ

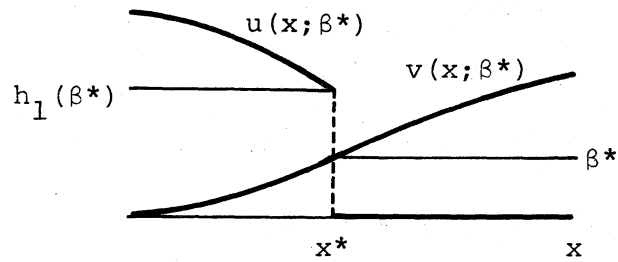


Fig.9.

の解 $(\hat{u}(x; \beta^*), \hat{v}(x; \beta^*))$ が存在する (図9)。ただし、 β^* は、

$$\phi(\beta) = \frac{1}{3}(2b_1b_2\beta^3 - 3ab_2\beta^2 + 1) = 0 \quad (14)$$

によって決まる (証明は、Namba & Mimura, 1980 を参照)。

方程式系 (6), (7b) の解は、座標の平行移動に関して不変であるから、不連続点 x^* は任意に選べることに注意しよう。

$\varepsilon \neq 0$ の時には、解の一つは内部遷移層をもつことが予想されるから、方程式系 (1) を解析するために特異摂動を用いる。手続きは、不連続点が任意に選べることを除けば、前と同様である。したがって、座標 $\xi = (x - x^*)/\varepsilon$ に関して、 $C \geq 2\sqrt{a - b_1\beta^*}$ を満たす速度 $C > 0$ をもつ進行波解が存在することを示すことができる。

前と同様に、なめらかな初期分布をもつ解に、まず、急激な変化を起す遷移層が現れる。次に、状態 $u = h_1(v)$ から u

$=h_0(v)$ への遷移が起る面は、 u の値が増加するようにゆっくりと動く。この動きに合わせて v が変化し、新しい面が形成される。しかし、無限領域の場合には、方程式系(1)の解は座標の平行移動に関して不変であるから、解は同じ形を保つであろう。したがって、方程式系(1)は、速度 $c\varepsilon > 0$ をもつ進行波解 $(u(x-c\varepsilon t), v(x-c\varepsilon t))$ をもつであろう。したがって、 $\delta \geq 1$ の時には種 S_1 が優勢で、遅い拡散速度にもかかわらず、次々と分布を拡大する。

なお、進行波解 $(u(x-c\varepsilon t), v(x-c\varepsilon t))$ の存在についての、特異摂動法によるより詳細な解析については、本講究録中の細野と三村による論文を参照されたい。

V. おわりに

不均一な環境で拡散し、競争的な相互作用をしている、二種の個体群の空間分布を考えた。ただし、両種の拡散速度は極端に異なることを仮定した。一見したところ、すばやい侵入の能力により、『早いもの勝ち』で、種 S_2 が種 S_1 を凌駕するように思える。しかし、解析の結果、拡散の遅い種 S_1 は、ある部分領域では生きのびることができることがわかった。種 S_1 が定常分布において生存できる領域の大きさは、パラメータの値によって大きく変化する。 $\delta = a^3 b_2 / b_1^2 = 1$ で、著し

い定性的変化が起り、 $\delta \geq 1$ ならば、種 S_1 の個体群はかなり大きな領域を占めることができる。特に、考えている領域が無限領域である場合には、 $\delta \geq 1$ ならば、種 S_1 は遅い拡散にもかかわらず優勢となり、無限に分布を拡げることができる。 $\delta \geq 1$ という条件は、種 S_1 が競争関係において少し有利であることを意味する。 S_1 がより大きな内的増殖率をもつ ($a > 1$) か、 S_1 の個体群が S_2 の個体群の増殖を抑える効果が、その逆の効果よりも大きい ($b_2 > b_1$) という意味で、 S_1 がやや有利である。また、数学的には、拡散がない時に、種 S_2 が絶滅する定常状態 $(u^*, 0)$ の安定多様体が、 $(0, v^*)$ の安定多様体より広いことを意味する (図 2 参照)。

次に指摘しておきたいことは、定常分布において、二種の個体群が空間的にすみ分けていることである。したがって、二つの個体群間の競争は緩和され、両種は共存できる。個体群圧効果を導入すれば、空間的すみ分けが実現されることが知られている (Shigesada, et al., 1979, Mimura & Kawasaki, 1979) が、本稿で考えたような不均一な環境では、ランダムな分散のみでも、空間的すみ分けによる競争種の共存が可能である。Levin (1974) は、均一な環境下でランダムな拡散を考慮することにより、拡散がない時には共存できない二種の個体群の共存が可能であることを示した。なお、彼のモデル

では、空間は離散的である。ところで、彼の得た定常分布は局所的にのみ安定で、二種の個体群が実際に共存するためには初期分布に制限が必要である。いくつかの数値計算の結果から、本稿で得られた定常分布は大域的に安定であることが確かめられている。また、Ⅲ-3節で示したように、定常分布が実現される過程は大変興味深い(図7参照)。他種と競争関係にあるいくつかの種の個体群は、他種の生息地を侵食しながら、ゆっくりとその分布を拡げていくことが知られている(Miller, 1964)。詳細を比較することはできないが、我々のモデルは、そうした状況に対応しているかもしれない。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、熱心な討論と貴重な御意見をいただいた、寺本英教授はじめ京都大学寺本研究室の皆さん、また、鈴木良次教授、佐藤俊輔助教授をはじめ、大阪大学鈴木研究室の皆さんに、心から感謝いたします。

参考文献

1. Fife, P.C. (1976). J. Chem. Phys. 64, 554.
2. Fisher, R.A. (1937). Ann. of Eugenics 7, 355.
3. Gause, G.F. (1934). The struggle for existence. Baltimore:

Williams & Wilkins Co.

4. Hardin, G. (1960). Science 131, 1292.
5. Kiritani, k., Hokyo, N., & Yukawa, N. (1963). Res. Popul. Ecol. 5, 11.
6. 岸本 一男 (1980). 信学技報 MLP 79-35.
7. Kolmogoroff, A., Petrovsky, I., & Piscounoff, N. (1937). Bull. Univ. Moskou, Ser. Internat., Sec. A, 1, #6, 1.
8. Lack, D. (1969). Am. Nat. 103, 43.
9. Levin, S. A. (1974). Am. Nat. 108, 207.
10. Miller, R. S. (1964). Ecology 45, 256.
11. Mimura, M., & Kawasaki, K. (1979). J. Math. Biol. (in press).
12. Murray, J. D. (1977). Lectures on nonlinear-differential-equation models in biology. Oxford: Clarendon Press.
13. Namba, T. (1980). Thesis. Osaka Univ.
14. Namba, T., & Mimura, M. (1980). submitted to J. Theor. Biol.
15. Shigesada, N., Kawasaki, K., & Teramoto, E. (1979). J. Theor. Biol. 79, 83.