

## 多種競争系の構造と安定性

京都大学 理学部

\*同志社 理工研

重定南奈子

寺本 英

\*川崎 広吉

自然界である一つの地域に注目すると、そこには様々な種が互いに相互作用しながら棲息している。このような群集の構造を詳細に調べると、いくつもの同じ生活形をもつグループに分類することができるといえる(寺本ら 1982)。同じ生活形グループの中では、共通の資源をめぐる種間及び種内にわたってしばしば競争がくり返される。こうした競争はこのグループの種構成や個体数を規定する重要な要因となっており、本文では、競争の過程がどのように進行していくか、その結果実現する定常分布はいかなる構造をもつかといふ点を中心に議論を展開する。

## §1. 多種競争系のダイナミカル・システム

一つの孤立した生態系に注目しよう。その中で、特に同じ生活形グループに属していて共通の資源を求めて互いに競争を行なっている種に注目する。またそれとは異なる生活形グループに属する種が共に居合せても互いに相互作用が小さくてその存在を無視することができると考える。これらの種は本来その生態系に潜在的に棲息していたもので、外部からの侵入によつてすみついたものなどが考えられるが、やがてそれらの間で競争による排斥がおこり、最終的に競争に勝ちぬいた種だけがこの系を占有するようになるであろう。この節では、こうした競争による種構成の変化をみるために、 $N$ 種からなる多種競争系の数理モデルを定式化する。とくに  $N$ 種のうち、どの種が競争の結果生き残るか、またそのときの種数と個体数の間にはどのような関係があるかという事に注目して、問題を設定しよう。

$N$ 種競争系のモデルとして、つぎのような Lotka-Volterra の式を考える。

$$\frac{d}{dt} x_i = (E_i - \sum_{j=1}^N \mu_{ij} x_j) x_i \quad i=1, 2, \dots, N \quad (1)$$

ここに  $x_i$  は  $i$ -種の個体数密度である。また  $E_i (>0)$  は  $i$ -種の内的増殖率、 $\mu_{ij} (i \neq j)$  と  $\mu_{ii}$  はそれぞれ種間と種内の競争係数である。

ところで、一般に  $N$  の種はそれぞれ種に固有な特性を備えていると考えられる。したがって、種間及び種内競争係数  $\mu_{ij}$  の間には、この特性に1つづつ、一定の相対的な関係が存在するであろう。ここでは、競争によって個体の受ける損害の大きさが、相手種(競争種)が及ぼす干渉能力(攻撃能力)と、それを受けとめる側の防御能力(感受性)の二つの側面によって定まると考えて、 $\mu_{ij}$  が次のように表わされる場合を取りあける。

$$\begin{aligned} \mu_{ij} &= \beta_i \gamma_j \quad \text{for } i \neq j \\ &= \beta_i \alpha_i \quad \text{for } i = j \end{aligned} \quad \begin{array}{l} i, j \in \{1, 2, \dots, N\} \\ (2) \end{array}$$

ただし、 $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i > 0$  for all  $i$

ここに、パラメータ  $\alpha_i, \beta_i, \gamma_i$  はつぎのように意味づけされる。まず、 $j$ -種に注目すると、 $i$ -種はどの種に対しても常に一定の大きさの干渉(攻撃)能力を有していると考えて、それが競争係数に及ぼす効果を  $\gamma_j$  と表わし、以後干渉度と呼ぶことにする。例えば、強かな武器を有し、活動性の高い種ほど干渉度が大きいことになる。一方、干渉を受けた側に立ち、みると、同じ干渉作用でも、種によって受けとめ方が異なるであろう。今、 $i$ -種に注目すると、 $i$ -種は競争種から受ける干渉作用(攻撃)を一定の割合で軽減して受けとめる能力があると考える。つまり、 $i$ -種が受ける干渉作用を  $\beta_i$  ( $\leq 1$ ) 倍に軽減したものが実質的な

損害となると考えて、 $\beta_i$ を被害度と呼ぶことにする。例えば強国の外皮や、優れた逃避能力を備えた種ほど $\beta_i$ が小さいと考えられる。以上の事をまとめると、 $i \neq j$ のとき、 $\mu_{ij} = \beta_i r_j$ と表せる。同様にして、 $i = j$ のとき  $\mu_{ii} = \beta_i \alpha_i$ と表わした。ただし、 $\alpha_i$ は同一種内の個体間に働く干渉度で、種間干渉度 $r_i$ と区別するために $\alpha_i$ とおいた。よって、以下では、種内干渉作用 $\alpha_i$ が種間干渉作用 $r_i$ より大きいという

$$\alpha_i > r_i \quad i=1, 2, \dots, N$$

の場合について考察することにする。この条件は、全く同じ niche を利用する同種内の競争と niche が違うであろう他種間との競争を比べると、前者の方が後者より一般的に厳しいと考えられることから、生物学的にみても当を得たものと言えよう。

以上述べた条件のもとに、(1)式を書きなおすと、次のようになる。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} x_i &= (E_i - \beta_i \alpha_i x_i - \sum_{j \neq i} \beta_i r_j x_j) x_i \\ &\equiv f_i(x) x_i \quad i=1, 2, \dots, N \end{aligned} \quad (3)$$

ただし

$$\frac{E_1}{\beta_1} > \frac{E_2}{\beta_2} > \dots > \frac{E_N}{\beta_N}$$

$$\alpha_i > r_i \quad i=1, 2, \dots, N$$

ここに、一般性を失うことなく、種の index を、これ換えること  
 により、 $\frac{e_i}{p_i}$  の大きい順に種の順位付けを行、た。  $\frac{e_i}{p_i}$  は  
 内的増殖率を収容度で割、たものであるから、以後これを  
 有効増殖率と呼ぶことにする。

## §2. 定常解の存在と安定性

さて、方程式 (3) の解はどのような振舞いをするであろうか。  
 様々な特に、正の初期値、 $x_i(t=0) > 0$  (for all  $i$ ) から出発した解の  
 動向に興味がある。そこで以下では、つぎのような順序でこ  
 の問題を追求することにしよう。

方程式 (3) の critical point は縮退を許して  $2^N$  個存在するが、

(a)  $X$  の中に positive critical point が存在するたの、条件は何  
 か? (positive critical point とは critical point の element がすべ  
 て正の場合をいう)。

(b) positive critical point が存在しないとき、解は他の  
 critical point のどれか一つに近づくであろうか? そのと  
 きの種数と個体数はどのような関係にあるか?

まず、(3) 式において

$$f_i(x) = e_i - \beta_i \alpha_i x_i - \beta_i \sum_{j=0}^N \alpha_j x_j = 0 \quad i=1, 2, \dots, N$$

をみたす critical point  $x^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_N^*)$  の値を求める

と次のようにする

$$x_i^* = \frac{a_i}{\delta_i} \left\{ \frac{-\sum_{k=1}^N \frac{c_k}{\beta_k} a_k}{(1 + \sum_{k=1}^N a_k)} + \frac{c_i}{\beta_i} \right\} \quad (i=1, 2, \dots, N) \quad (4)$$

$$\Rightarrow a_i = \frac{\delta_i}{\alpha_i - \delta_i} (> 0)$$

これより次の Lemma 1) が成立する。

Lemma 1)

(3)式において,  $f_i(x) = 0$  ( $i=1, 2, \dots, N$ ) に対する解  $x^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_N^*)$  は (4)式で与えられ, 各 element の間には

$$(\alpha_1 - \delta_1)x_1^* > (\alpha_2 - \delta_2)x_2^* > \dots > (\alpha_N - \delta_N)x_N^* \quad (5)$$

が成立する。

また  $x_i^*$  がすべて正であるための必要十分条件は

$$-\sum_{k=1}^N \left( \frac{c_k}{\beta_k} - \frac{c_N}{\beta_N} \right) a_k + \frac{c_N}{\beta_N} > 0 \quad (6)$$

である。

証明) (4)式から

$$\frac{\delta_i}{a_i} x_i^* - \frac{\delta_j}{a_j} x_j^* = \frac{c_i}{\beta_i} - \frac{c_j}{\beta_j}$$

今,  $i > j$  のとき,  $\frac{\epsilon_i}{\beta_i} > \frac{\epsilon_j}{\beta_j}$  であるから

$$\frac{\gamma_i}{\alpha_i} x_i^* > \frac{\gamma_j}{\alpha_j} x_j^* \quad \text{for } i > j$$

となり (5) 式が成り立つ。

次に, (5) の条件より

$$x_i^* > 0 \quad \text{for } i=1, 2, \dots, N$$

と,  $x_N^* > 0$  とは同値である。一方  $x_N^*$  は (4) より, 下記のように表示される。

$$x_N^* = \frac{a_N}{r_N} \left[ \frac{-\sum_{k=1}^N \frac{\epsilon_k}{\beta_k} a_k}{1 + \sum_{k=1}^N a_k} + \frac{\epsilon_N}{\beta_N} \right] = \frac{a_N}{r_N (1 + \sum_{k=1}^N a_k)} \left\{ -\sum_{k=1}^N \left( \frac{\epsilon_k}{\beta_k} - \frac{\epsilon_N}{\beta_N} \right) a_k + \frac{\epsilon_N}{\beta_N} \right\}$$

したがって, (6) 式を得る。

Q. E. D.

ここで, 正の critical point が存在するための条件 (6) について, 少し詳しく検討してみよう。この条件は,  $\left( \frac{\epsilon_k}{\beta_k} - \frac{\epsilon_N}{\beta_N} \right) > 0$  for  $k=1, 2, \dots, N-1$ , ということから, 下記の述べる (a), (b) の場合を除いて, 一般に  $N$  が大きくなると, 成立しにくいと考えられる。

$$(a) \quad \frac{\epsilon_k}{\beta_k} - \frac{\epsilon_N}{\beta_N} \approx 0 \quad \text{for } k=1, 2, \dots, N$$

つまり, すべての種の有効増殖率  $\frac{\epsilon_k}{\beta_k}$  がほぼ等しい場合。

$$(b) \quad \alpha_i \text{ (for all } i) \text{ が十分小さい。}$$

つまり  $\alpha_i \gg r_i$  (for all  $i$ ) の場合。

この事を具体的にみるために,  $a_k = a$  (一定)  $k=1, 2, \dots, N$  (つまり  $\alpha_i/\beta_i = \text{一定}$ ) という特別の場合について, (6)式を書き下してみると, 次のようになる.

$$aN \left\{ \frac{\langle \frac{E_k}{\beta_k} \rangle}{\frac{E_N}{\beta_N}} - 1 \right\} < 1$$

$$\text{すなわち } \langle \frac{E_k}{\beta_k} \rangle = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N \frac{E_k}{\beta_k}$$

$\beta_k$  が一定で, 仮に  $\langle \frac{E_k}{\beta_k} \rangle / (\frac{E_N}{\beta_N}) - 1 = O(1)$  かつ  $a = O(1)$  であれば,  $N < O(1)$  ということになる. つまり  $\left\{ \frac{\langle \frac{E_k}{\beta_k} \rangle}{\frac{E_N}{\beta_N}} - 1 \right\} \ll 1$  あるいは  $a \ll 1$  の限り, 大きな  $N$  に対して, すべての種の個体数が正となるような定常状態は出現しない.

このことから, 競争系において多数の種が共存する定常状態は, 一般に非常に実現しにくいと考えられる. そこで次に (3)式に正の critical point が存在しない場合について考察を進めることにしよう. この場合, 次の定理で述べられるように, (3)式の解は, 常にある一つの nonnegative の critical point (critical point の element の値がすべて正か0) に漸近することを示すことができる. 定理を示す前に, B. J. Goh (1980) によって導入された次の定義を与えておく.

## 定義

次の力学系を考える.



$$\frac{d}{dt} x_i = f_i(x) \quad i=1, 2, \dots, N \quad (7)$$

ただし,  $f_i(x)$  は 連続微分可能な関数である.

(7)式の nonnegative の critical point の一つを  $x^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_N^*)$  と表わし, 集合,  $P, Q$  を下記の様に定義する.

$$P = \{i \mid x_i^* > 0\}, \quad Q = \{j \mid x_j^* = 0\}$$

また,  $R = \{x \mid x_i > 0 \text{ for } i \in P; x_j \geq 0 \text{ for } j \in Q\}$  とおく.

$R$  内から出発した (7) 式のすべての解が有限時間内では  $R$  にとどまり, かつ,  $t \rightarrow \infty$  で  $x^*$  に収束するとき,  $x^*$  は  $R$  に対して globally sector stable であるという

### 定理

方程式 (3) において, 任意の  $S \in \{1, 2, \dots, N\}$  に対して, 下記の式

$$\begin{aligned} f_i(x) &= 0 & \text{for } i=1, 2, \dots, S \\ x_j &= 0 & \text{for } j=S+1, S+2, \dots, N \end{aligned} \quad (8)$$

をみたす critical point を

$$x^*(S) = (x_1^*(S), x_2^*(S), \dots, x_N^*(S))$$

と書く. かつ,  $S$  の内で

$$x_1^*(S), x_2^*(S), \dots, x_S^*(S) > 0$$

をみたす最大の  $S$  を  $\bar{S}$  とおくと,

$x^*(\bar{S})$  は (3) 式の globally sector stable point となる.

さらに  $x^*(S)$  の各 element の間にはつぎの関係が成立する

$$(\alpha_1 - \gamma_1)x_1^*(S) > (\alpha_2 - \gamma_2)x_2^*(S) > \dots > (\alpha_S - \gamma_S)x_S^*(S) > 0 \quad (9)$$

$$x_{S+1}^*(S) = x_{S+2}^*(S) = \dots = x_N^*(S) = 0$$

この定理は、 $N$ 個の種が互いに競争していき、最後に生き延びて定着するようになる種の判定現準を与えている。つまり、初期の個体密度  $x_i(t=0) (> 0)$  の値にかかわらず、つねに、 $\epsilon_i/\beta_i$  の値の大きい順に順位づけられた  $N$  種の種の内、1番から  $S$  番目までの種は生き残り、 $(S+1)$  より下位の種は競争に敗れて滅亡してしまうのである。しかし、最終的に到達した定常状態における個体数密度  $x_i^*(S)$  ( $i=1, 2, \dots, N$ ) の間には、かならずしも順位に従った大小関係はなく、むしろ(9)式で示される関係が成立していることに注意されたい。これは  $x_i^*(S)$  の値が、 $\epsilon_i/\beta_i$  ( $i=1, 2, \dots, N$ ) のみならず、 $\alpha_i, \gamma_i$  ( $i=1, 2, \dots, N$ ) の値にも依存しているためである。

これまで述べてきたモデルでは、 $N$ 個の種がはじめから一つの生態系に居合せた場合に、その後の種構成がどのように変化するかという問題を考えてきた。つぎに、少し見方を変えて、この生態系(パッチ)には、はじめから  $N$  個の種がいるのではなく、1種ずつ、時間をおいて侵入(侵入の順序は順位に無関係に)してくる場合について考察してみよう。つまり

新しく種が入るごとに、それまでいた種と侵入種との間に競争がおこり、やがてそれらの間に新しい定常状態が生ずる。そうした状態に次の種が入ってきて、再び競争がおこり種構成が再編成されるとい、た過程を繰り返して、全部で  $N$  種の種がこのパッチに侵入を試みた場合を考えてみよう。このような場合には、新しく種が入るごとに、それまでいた種と侵入種を含めた系に対して、上述の定理を適用することができる。つまり新しく入った種の順位が、既存の種の内、最下位の種の順位より上位にあれば、この種はかならず侵入に成功して、このパッチに定着するようになる。その際、それより低い順位の種は、それを含めた全ての種の間で正の定常状態が存在しないかぎり、滅亡してしまうことになる。こうして順位の高い程、優先的に定着できらるので、 $N$  種の種が全部侵入をおえたあかつきには、1番目から  $N$  番目までの種がこのパッチを占居していることになる。

以上まとめると、種内 & 種間干渉作用の大きさにかかわらず、 $\epsilon_i/\beta_i$  の値の大きい種ほど、与えられた環境の中で有利に生き残れるという結論に達した。これは、環境ゆらぎの少ないとき、carrying capacity の大きい種ほど生き残るのに有利であるという、いわゆる  $r$ - $K$  選抜の議論と対比させることができる。この説にしたがうと、(3) 式のモデルでは、 $i$ -種

の carrying capacity が  $K_i = E_i/\beta_i d_i$  となる。したがって  $K$ -  
 選択とは  $E_i/\beta_i d_i$  の値の大きい種ほど有利であるという事  
 になり、我々の結論とは  $\alpha_i = \alpha$  (一定) の場合を除いて一致  
 しない。これは  $r$ - $K$  選択説の由来が、1種あるのではなく  
 2種競争系における安定性の議論から推論されたもので、か  
 らずしも多種競争系モデルからの理論的結論ではないこと  
 を想起すると、納得のいかなうことではない。

### § 3. 定理の証明

以下では前節であげた定理の証明をする。そのために、つ  
 ぎの Lemma 2) をあげておく。

Lemma 2)

$\bar{S}$  を定理で定義した数とする。

任意の1つの  $l \in \{\bar{S}+1, \bar{S}+2, \dots, N\}$  に対して、つぎの式

$$\begin{cases} f_i(x) = E_i - \beta_i d_i x_i - \beta_i \sum_{j=1}^i \gamma_j x_j = 0 & \text{for } i=1, 2, \dots, \bar{S}, l \\ x_j = 0 & \text{for } j=\bar{S}+1, \bar{S}+2, \dots, N (\neq l) \end{cases} \quad (10)$$

をみたす critical point を

$$x^*(\bar{S}|l) = (x_1^*(\bar{S}|l), x_2^*(\bar{S}|l), \dots, x_N^*(\bar{S}|l))$$

と書く。このとき

$$x_l^*(\bar{S}|l) \leq 0 \quad (11)$$

である。

これは,  $1, 2, \dots, \bar{S}$ -種からなる競争系に,  $\bar{S}$ より低い順位  
の  $l$ -種が加わると,  $l$ -種の critical point の値  $x_l^*(\bar{S}|l)$  は  
つねに負になることを示している。

Lemma 2) の証明)

順位が  $1, 2, \dots, \bar{S}+1, l$  の種からなる競争系に対して, (10)  
式を  $i$  にす critical point,  $x_i^*(\bar{S}|l)$  を求めると,

$$x_i^*(\bar{S}|l) = \frac{a_i}{\gamma_i} \left\{ \frac{-\sum_{k=1,2,\dots,\bar{S},l} \left( \frac{E_k}{\beta_k} - \frac{E_i}{\beta_i} \right) a_k + \frac{E_i}{\beta_i}}{1 + \sum_{k=1,2,\dots,\bar{S},l} a_k} \right\} \quad (12)$$

for  $i=1, 2, \dots, \bar{S}, l$

この式を用いて, 任意の  $m, l \in \{\bar{S}+1, \bar{S}+2, \dots, N\}$  に対して  
(ただし  $m \geq l$  とする), つぎの量を計算すると,

$$\begin{aligned} x_m^*(\bar{S}|m) \times \frac{\gamma_m (1 + \sum_{k=1,2,\dots,\bar{S},m} a_k)}{a_m} - x_l^*(\bar{S}|l) \times \frac{\gamma_l (1 + \sum_{k=1,2,\dots,\bar{S},l} a_k)}{a_l} \\ = \left( \frac{E_m}{\beta_m} - \frac{E_l}{\beta_l} \right) (1 + \sum_{k=1,2,\dots,\bar{S}} a_k) \geq 0 \end{aligned} \quad (13)$$

となる。ただし, 等号は  $m=l$  のときのみ成立する。

ところで、定理の中の  $\bar{S}$  の定義から、 $x_1^*(\bar{S}+1), x_2^*(\bar{S}+1), \dots, x_{\bar{S}+1}^*(\bar{S}+1)$  の少くとも 1 つは正でない。また Lemma 1) の (5) より、

$$(d_1 - r_1)x_1^*(\bar{S}+1) > (d_1 - r_2)x_2^*(\bar{S}+1) > \dots > (d_{\bar{S}+1} - r_{\bar{S}+1})x_{\bar{S}+1}^*(\bar{S}+1)$$

であるから、少くとも  $x_{\bar{S}+1}^*(\bar{S}+1) \leq 0$  となる。さらに、

$x_{\bar{S}+1}^*(\bar{S}+1) \equiv x_{\bar{S}+1}^*(\bar{S}|\bar{S}+1)$  であることに注意して、 $m = \bar{S}+1$  とおくと、(13)式から

と、(13)式から

$$x_l^*(\bar{S}|l) \leq 0 \quad \text{for } l \in \bar{S}+1, \bar{S}+2, \dots, N$$

を得る。

Q.E.D

定理の証明)

$P = \{1, 2, \dots, \bar{S}\}$ ,  $Q = \{\bar{S}+1, \bar{S}+2, \dots, N\}$ ,  $M = P \cup Q$  とおく。方程式(3)において、 $x_i = 0$  のとき、 $\frac{d}{dt}x_i = 0$  であるから  $R = \{x \mid x_i > 0 \text{ for } i \in P; x_j \geq 0 \text{ for } j \in Q\}$  上の点から出発した(3)式の解は、有限時間内で  $R$  にとどまることは明らかである(山口 1972)。そこで  $R$  上で、7.3 のような Lyapunov 関数を導入する。

$$V(x) = \sum_{i \in P} \frac{\gamma_i}{2\beta_i} \left\{ x_i - x_i^*(\bar{S}) - x_i^*(\bar{S}) \ln x_i / x_i^*(\bar{S}) \right\} + \sum_{j \in Q} \frac{\gamma_j}{2\beta_j} x_j \geq 0$$

ただし、等号は、 $x = x^*(\bar{S})$  のときのみ成立する。

$V(x)$  を (3) 式の軌道に沿って微分すると、

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} V(x) = & -\frac{1}{2} \left\{ \sum_{i \in M} \delta_i (x_i - x_i^*(\bar{s})) \right\}^2 + \sum_{i \in M} (a_i - \delta_i) \delta_i (x_i - x_i^*(\bar{s}))^2 \\ & + \sum_{j \in Q} \frac{\gamma_j}{2\beta_j} \left\{ \epsilon_j - \beta_j \sum_{i \in P} \delta_i x_i^*(\bar{s}) \right\} x_i(\bar{s}) \end{aligned} \quad (14)$$

となる。したがって、もし

$$f_j(x^*(\bar{s})) = \epsilon_j - \beta_j \sum_{i \in P} \delta_i x_i^*(\bar{s}) \leq 0 \quad \text{for } j \in Q \quad (15)$$

であれば、 $\frac{d}{dt} V(x) \leq 0$  となる。さらに等号が  $x = x^*(\bar{s})$  のみで成立するならば、 $x^*(\bar{s})$  は globally sector stable である。

(14)式から、 $x = x^*(\bar{s})$  のときのみ  $\frac{d}{dt} V(x) = 0$  であることは明らか。

したがって、つぎに (15)式がなりたつことを証明しよう。

(4)式より

$$\sum_{i \in P} \delta_i x_i^*(\bar{s}) = \frac{\sum_{i \in P} \frac{\epsilon_i}{\beta_i} a_i}{1 + \sum_{i \in P} a_i} \quad \text{となる。}$$

この式を用いると、任意の  $l \in Q$  に対して、 $f_l(x^*(\bar{s}))$  は

$$\begin{aligned} f_l(x^*(\bar{s})) &= \epsilon_l - \beta_l \sum_{i \in P} \delta_i x_i^*(\bar{s}) \\ &= \frac{\beta_l \left\{ - \sum_{k \in P \cup \{l\}} \left( \frac{\epsilon_k}{\beta_k} - \frac{\epsilon_l}{\beta_l} \right) + \frac{\epsilon_l}{\beta_l} \right\}}{\left( 1 + \sum_{k \in P} a_k \right)} \\ &= \frac{\beta_l \left( 1 + \sum_{k \in P \cup \{l\}} a_k \right)}{a_l \left( 1 + \sum_{k \in P} a_k \right)} x_l^*(\bar{s} | l) \end{aligned}$$

と表わせる。ここで Lemma 2) の ii) 式より、 $x_l^*(\bar{s} | l) < 0$  であるから、

$$f_l(x^*(\bar{s})) \leq 0 \quad \text{for } l \in Q \quad \text{となる。}$$

こうして、 $x^*(\bar{s})$  が globally sector stable point であることが証明される。

また (9)式は Lemma 1) より明らかである。 Q.E.D.

#### § 4. 多数の異質なパッチからなる生態系の構造と安定性

これまでのモデルでは、一つの孤立した生態系(パッチ)に注目して、その中で  $N$  種の種がはじめから競争に参加しているとき、その後それらの間で種構成がどのように変化していくかという問題を考察してきた。しかし、生態系は、一般的にみて、不均質なシステムであり、しかも種々様々なパッチによって構成されているとみなすことができよう。その場合には同じ種でも、棲息するパッチが違えば、それにあわせて、異なる  $\epsilon_i, \alpha_i, \beta_i, \gamma_i$  の値を示すと考えられる。したがってパッチごとに、それに含まれる種数や個体数も異ってくるであろう。こうした様々な種構成からなるパッチの集計が、この地域の種数-個体数(species-abundance)の関係を与えているとみなすことができる。ところでこの際、各パッチ間に移動(拡散)があると、これまでのように各パッチを孤立した系とみなして取扱うことは出来なくなる。パッチ間の移動は、それがたとえ小さくても、孤立系における種構成のパターンをすくかり変えてしまう事があるからである。しかし、我々が注目している系では、各パッチが孤立しているときにはそれぞれ globally sector stable な定常状態をもつという安定性の高い性質を備えており、このような系に、パッチ間の拡散が加わっても、それが小さければ、定常分布に与える影響



も小さいと期待される。こうした問題は、すでに、S. Levin (1976) 及び、B.S. Goh (1980) が一般的な系で考察を行っており、以下では S. Levin により求められた定理を具体的に我々の系にあてはめることにより、拡散の及ぼす効果についてみてみよう。

今、この地域には全部で  $M$  コの patches が存在しているとしよう。  $\mu$  番目の patch に注目すると、そこでの増殖及び競争はこれまでと同様に定式化できると考えて、  $i$  番目の種が示す内的増殖率及び競争の係数をそれぞれ、  $e_i^\mu, \alpha_i^\mu, \beta_i^\mu, \gamma_j^\mu$  (ただし  $\alpha_i^\mu > \gamma_j^\mu$ ) とおく。また patches 間の拡散については  $\mu$  番目の patch 内の  $i$ -種が他の patches に単位時間に移動する割合を  $D_i^\mu$  とし、  $D = (D^1, D^2, \dots, D^M)$ ,  $D^i = (D_i^1, D_i^2, \dots, D_i^N)$  と表わす。このとき、  $\mu$  番目の patch 内の  $i$ -種の個体数密度  $x_i^\mu$  はつぎのような式に従おう。

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} x_i^\mu &= (e_i^\mu - \beta_i^\mu \alpha_i^\mu x_i^\mu - \beta_i^\mu \sum_{j \neq i} \gamma_j^\mu x_j^\mu) x_i^\mu \\ &\quad - D_i^\mu x_i^\mu + \sum_{\mu' \neq \mu} D_i^{\mu'} x_i^{\mu'} \end{aligned} \quad (16)$$

$$\mu = 1, 2, \dots, M ; \quad i = 1, 2, \dots, N$$

(16) 式において、  $D = 0$  とおくと、  $M$  コの patches はそれぞれ孤立していてもみ分すことができるので、各 patch に対して、独立に前節の定理を適用することができる。つまり  $D = 0$  の

とき,  $M$ コのパッチはそれぞれ globally sector stable な定常点をもち, ており, それを  $x^*(D=0) = (x^{*1}(0), x^{*2}(0), \dots, x^{*M}(0))$  と表わすことにする. つぎに  $D$ が nonnegative な十分小さい値を持っている場合を考えよう. Levin によれば, このとき, (16)式には, sector stable な critical point,  $x^*(D)$  が存在し, しかも

$$x^*(D) \rightarrow x^*(D=0) \quad \text{as } D \rightarrow 0$$

となる. つまり, パッチ間の拡散が十分小さい限り, それぞれのパッチ内の種数と個体数の分布は拡散のない孤立系の安定な定常分布で近似され, しかもその定常分布は安定であることが分った.

以下では, (16)式の定常解を具体的に計算し, 種数・個体数の関係を調べることにしよう. とくに  $D$ が十分小さい場合を考えるときにして, 上述の議論にもとづいて, この定常分布を  $M$ コの孤立したパッチの定常分布の集計で代表させることにする.

$M$ コのパッチの不均一性は, まず  $E_i^u$  の値に反映され, その値の多様性によって特性づけられよう. そこで,  $M$ コの  $E_i^u$  ( $u=1, 2, \dots, M$ ) の値の頻度分布を  $f_i(\epsilon)$  とおく. つまり

$$\text{Prob}(\epsilon < E_i^u < \epsilon + d\epsilon) = f_i(\epsilon) d\epsilon$$

実際の計算ではさらに, つぎのような特別の場合を取りあげて computer simulation を行った. つまり,  $f_i(\epsilon)$  として, 平

均値が  $E_i$  のつぎのような箱形の函数を考える.

$$p_i(\epsilon) = \frac{1}{\omega} \quad \text{for } -\frac{\omega}{2} + E_i < \epsilon < \frac{\omega}{2} + E_i$$

$$= 0 \quad \text{otherwise}$$

この分布に従って,  $M$  回の値をランダム抽出し, それらを順次  $\epsilon_1^M, \epsilon_2^M, \dots, \epsilon_i^M$  の値として採用する. 一方平均値,  $E_1, E_2, \dots, E_N$  も,  $\underline{\epsilon}$  と  $\bar{\epsilon}$  ( $\bar{\epsilon} > \underline{\epsilon}$ ) の間からランダムに選ばれた  $N$  個の値を大きい順に順次対応させてやる.

また, 個体間の競争作用はパッチの特性に無関係であるとみなして

$$\alpha_i^M = \alpha_i, \quad \beta_i^M = \beta_i, \quad \gamma_i^M = \gamma_i \quad \text{for all } \mu \neq i$$

$$\text{ただし } \alpha_i > \gamma_i$$

とおくことにする. とくに,  $\alpha_i = 1$  とおく

$$\mu_{ii} = \beta\alpha = 1, \quad \mu_{ij} = \beta\gamma = K (< 1)$$

の場合を考える.

こうして, 各パッチにおける  $N$  個の種の  $\epsilon_i, \alpha_i, \beta_i, \gamma_i$  がすべて定まるので, (4)式 & 定理を用いて, 各パッチにおける定常分布を計算することが出来る. それらを集計した結果を, 図1に, 順位・個体数グラフにして示した. つまり横軸は, 個体数の大きい順に並べた種の順位で, 縦軸はその個体数を表わしている. 各パラメータは,  $N=200, K=0.5, \sigma=2.5, \bar{\epsilon}=10, \underline{\epsilon}=5$  とおいた. 左側のたて列は, 上から順に, パッチ

数が  $M=1, 2, 5, 10, 40$  の場合である。また、右側のたて列は、個体数(縦軸)を  $\log$  scale で表わしている英を除いて、右側のグラフと同じ。

上から順にみていくと、 $M=1$  のとき、 $N=200$  の種の内、わずか13種しか残っていない。しかし、パッチ数の増加と共に個体数の少ない稀な種が加わってきて、分布は1だいに下に凸の形を呈してくる。これは元村をはじめ、多くの生態学者によって指摘された(参照 寺本1982) "少数の優勢な種と多数の稀少な種" からなる種数・個体数関係 (species-abundance relation) の特徴をよく表わしていると言っておく。

このような性質は、パラメターの値を変動させても広い範囲で維持されることが確かめられた。これはつぎのように解釈される。

各パッチの中では、有効増殖率  $E_i/\beta_i$  の大きい種ほど生き残りやすいということから、平均値  $E_i$  の値の大きい種ほど多くのパッチに生き残る可能性が高い。したがって、システム全体で見ると、このような種は個体数の多い優勢種となる。一方、パッチが均一でないということから、 $E_i/\beta_i$  が小さくなると ( $E_i$  が小さい)、それらは、各自の特性に合ったパッチでしか生き残れない。こうして、パッチごとに種類のちがう稀な種が存在することになる。その結果、システム全体は、少数の優勢種と、多数の稀少種から構成されることになるという。

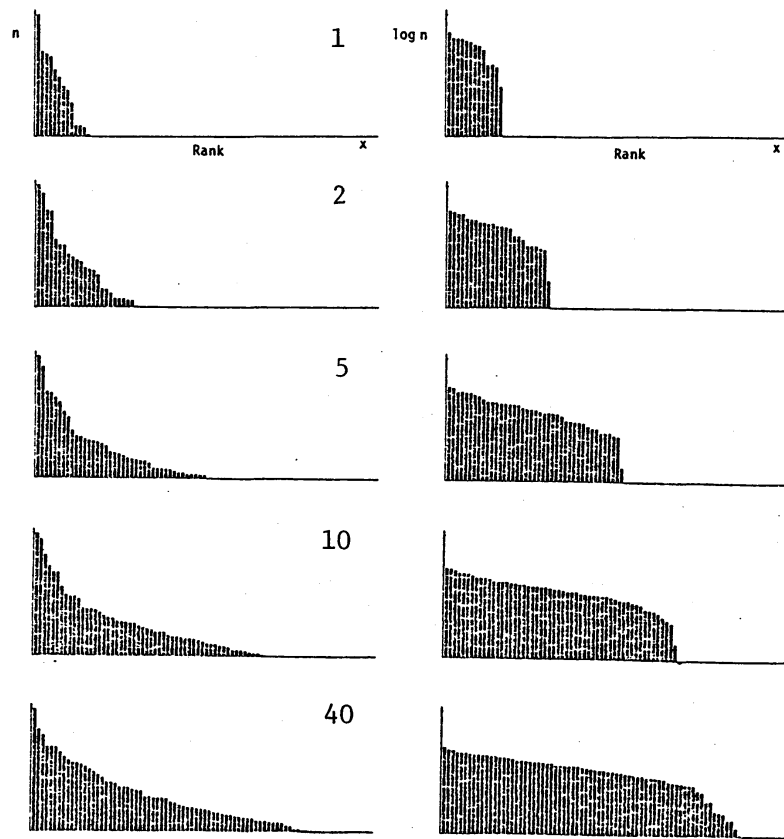


図 1

## 文 献

寺本・重足・川崎 (1982). 種の多様性と個体数の分布. 本誌別項.

Bean-San Goh (1980); Management and Analysis of Biological Population, Elsevier Scientific Publishing Company.

S.A. Levin (1976); Some Mathematical Questions in Biology, 7, Am. Math. Soc., Providence, R.I.

山口昌武 (1972). 非線型現象の数学, 朝倉書店.