数理解析研究所講究録 1448 巻 2005 年 29-38

生理的格差と種の多様性

The physiological and the variation of species

静岡大学理工学研究科 システム工学専攻 岩田繁英 (Shigehide Iwata)
Graduate School of Science and Engineering,
Shizuoka University.

1 序文

自然選択とは生物個体にとって有利な変異が保存され残り，不利な変異は棄却され淘汰されることである．自然選択を支持する観測結果は自然選択説を唱えたダーウィンから現在まで多くの地域で報告されている．一方で，生物的特徴の似た種類の生物でも共存しているという観測事実が挙げられる．このような生物的特徴の似た種は観測した時点では共存しているが，十分時間がたった時、共存するか類似した種の中でも最も環境に適する種のみ生き残っているかわからない．当然のことながらこの結末を我々が見届けるには余りに時間が足りない．そこで、我々は数学モデルを用い、生物的特徴の似た生物種が十分時間が経過した場合の共存可能性を検証していく．簡単のため本論中では対象とする種を1年生の種とし、生まれた個体が1年後に子供を産む時期の違いに注目する，つまり，種の1世代は（1）幼年期と（2）成熟期（子供を生む時期）の2つの期間からなっているものとする．これは，仮説でなく，もし種がより複雑な構造をしているならば我々の研究は追証分析となるだろう．そして，成体は冬になる前には全て絶滅してしまうとする．自然交配，人工的交配，偶然おきる交配の影響は無視する事ができるほど産卵時期の違いの影響は大きい．本論文では，はじめに1種系モデル，次に2種系モデルを1種系モデルをもとに考え解析を行う．2種で考える場合は，更に身体的特徴の相違を考慮した3つの仮定のもと検証していく．

2 基本モデル

はじめに，基本モデルを次のような仮定のもとで考える：

- 個体は1世代中に幼体と成体の2つの時期を過ごし，その期間中個体の移入出は考えないものとする．
- 種の個体数は産卵期の成体の産卵とそれ以降各期間の自然死により決定される．

p_n を n 世代の産卵可能な成体個体数，q_n を n 世代の成体により産卵された幼体個体数とする．種の1世代は，前世代の成体が産んだ幼体から始まり一定期間生き残った幼体が成体になる時刻 τ までの期間，産卵時期まで生き残った成体が次世代の幼体を産む時刻

$\sigma > \tau$ までの期間によりなる．幼体は μ の割合で，成体は m の割合で死亡するものとする．また，個体数が多くなるとそれに付随し個体数が制限される，その効果を h とする．最後に，t を各世代の個体が幼体から成体に育ち死亡するまでの時刻を示す．以上の仮定から次のような方程式を得る：

$$p_n' = -mp_n - hp_n^2 \qquad (\tau < t \leq \sigma) \tag{1}$$

$$q_n' = -\mu q_n \qquad (\sigma \leq t < 1+\tau) \tag{2}$$

産卵期（時間 $t=\sigma$）で成体が産む幼体の比率を $\lambda = e^{\rho}$ と仮定すると次の関係がなる：

$$q_n(\sigma) = e^{\rho} p_n(\sigma) = \lambda p_n(\sigma) \tag{3}$$

ある時刻 $t=\tau$ で生存する幼体が次世代の成体であると仮定し次の式を得る：

$$p_{n+1}(\tau) = q_n(1+\tau) \tag{4}$$

式(1)，(2) より次の 2 式を得る，

$$\frac{1}{p_n(t)} = \frac{1}{p_n(\tau)} e^{m(t-\tau)} + \frac{h}{m}(e^{m(t-\tau)} - 1) \quad (\tau < t \leq \sigma), \tag{5}$$

$$q_n(t) = q_n(\sigma) e^{-\mu(t-\sigma)}. \qquad (\sigma \leq t < 1+\tau) \tag{6}$$

(6) 式において $t = 1+\tau$ とすると(19) より，

$$q_n(1+\tau) = q_n(\sigma) e^{-\mu(1+\tau-\sigma)}. \tag{7}$$

以上から，次の結果を得る．

$$p_n(\sigma) = \frac{p_n(\tau) e^{-m(\sigma-\tau)}}{1 + \frac{h}{m} p_n(\tau)[1 - e^{-m(\sigma-\tau)}]}. \tag{8}$$

この式は次として書き換えられ，

$$\frac{p_{n+1}(\tau)}{p_n(\tau)} = \frac{e^{\rho-\mu(1+\tau-\sigma)-m(\sigma-\tau)}}{1 + \frac{h}{m} p_n(\tau)[1 - e^{-m(\sigma-\tau)}]}, \tag{9}$$

種全体の個体数の変化率を示す．世代 $n \to \infty$ としたときの成体の個体数 p_∞ の動態を調べるため，$E = \rho - \mu(1+\tau-\sigma) - m(\sigma-\tau)$ とおき，$n \to \infty$ とすると p_∞ は次の通り，

$$p_\infty(\tau) = \frac{m(e^E - 1)}{h[1 - e^{-m(\sigma-\tau)}]}. \tag{10}$$

ここでは平衡状態を考えているので，種は次の条件を満たせば絶滅せずに存続できる．

$$E = \rho - \mu(1+\tau-\sigma) - m(\sigma-\tau)) > 0 \tag{11}$$

この条件は，幼体が成体に育つまでに死亡する割合よりも幼体を産む事ができるまで成長し子供を産む割合の方が多い場合に相当する．

3　2種モデル

次に，産卵時期が異なり成体になる時期は同じである2種のモデルを考える．2種系モデルでも，1種系同様に種の1世代は前の世代の成体が産んだ幼体から始まり，一定期間生き残った幼体が成体となった後に産卵時期まで生き残った成体が次世代の幼体を産むものとする．2種系でも1種系同様に成体期，幼体期には移入も移出も考えなく各期間中は個体数は減じる一方であると仮定する．これらを1種系モデルをもとに2種系モデルは次式のように得られる：

$$p'_{n1} = -m_1 p_{n1} - h p_{n1} P_n \quad (\tau < t \leq \sigma_1) \tag{12}$$

$$p'_{n2} = -m_2 p_{n2} - h p_{n2} P_n \quad (\tau < t \leq \sigma_2) \tag{13}$$

$$q'_{n1} = -\mu_1 q_{n1} \qquad (\sigma_1 \leq t < 1+\tau) \tag{14}$$

$$q'_{n2} = -\mu_2 q_{n2} \qquad (\sigma_2 \leq t < 1+\tau) \tag{15}$$

$$q_{ni}(\sigma_i) = e^{\rho_i} q_{ni}(\sigma_i) = \lambda_i q_{ni}(\sigma_i) \tag{16}$$

$$p_{n+1,i}(\tau) = q_n i(1+\tau) \tag{17}$$

$$p_n = p_{n1} + p_{n2} \ (i = 1,\ 2) \tag{18}$$

ここで，p_{ni} を種 i が n 世代の産卵可能な成体個体数，q_{ni} を種 i が n 世代の成体により産卵された幼体個体数，$\sigma_i > \tau$ を産卵の時期とする．m_i は種 i の成体の，μ_i は種 i の幼体の死亡率,h_i は種 i の成体の個体数の増加を抑える係数を意味している．$\lambda_i = e^{\rho_i}$ は種 i の成体の繁殖率を意味する．

$$p_{n+1}(\tau) = q_n(1+\tau) \tag{19}$$

1種の場合同様に p_{ni} を計算すると

$$p_{n1}(t) = p_{n1}(\tau) e^{-m_1(t-\tau) - h_1 P_n(t)} \tag{20}$$

$$p_{n2}(t) = p_{n2}(\tau) e^{-m_2(t-\tau) - h_2 P_n(t)} \tag{21}$$

である．P_n は

$$P_n(t) = \int_\tau^t p_n(s)ds, \tag{22}$$

又は

$$P'_n = p_{n1}(\tau) e^{-m_1(t-\tau) - h_1 P_n(t)} + p_{n2}(\tau) e^{-m_2(t-\tau) - h_2 P_n(t)} \tag{23}$$

のように記述される．

我々は，生理的特徴の似た種が共存しているという現時点での観測事実からモデルを構築し種が将来共存できるか否か知りたい．そこで，生理的特長が似ているという状況を次の３つの場合を仮定し解析する：

1) 成体の個体数を抑制する係数が等しい場合

$$h_1 = h_2 = h$$

2) すべての種の死亡率が等しい場合

$$m_1 = m_2 = m$$

3) すべての種の死亡率と成体の個体数を抑制する係数の比が等しい場合

$$\frac{m_1}{h_1} = \frac{m_2}{h_2} = v$$

3.1 $h_1 = h_2 = h$ の場合

はじめに $h_1 = h_2 = h$ の場合を考える．$h_1 = h_2 = h$，(23) より次の関係が成立する，

$$e^{hP_n} P_n' = p_{n1}(\tau) e^{-m_1(t-\tau)} + p_{n2}(\tau) e^{-m_2(t-\tau)}. \tag{24}$$

(24) を区間 $[\tau, t]$ で積分すると，

$$e^{hP_n} = 1 + \frac{hp_{n1}(\tau)}{m_1}[1 - e^{-m_1(t-\tau)}] + \frac{hp_{n2}(\tau)}{m_2}[1 - e^{-m_2(t-\tau)}] \tag{25}$$

を得る．一方，(14)，(15) より次の関係が成立する，

$$q_{n1}(t) = q_{n1}(\sigma_1) e^{-\mu_1(t-\sigma_1)} \tag{26}$$

$$q_{n2}(t) = q_{n2}(\sigma_2) e^{-\mu_2(t-\sigma_2)}. \tag{27}$$

更に，(17) より，

$$p_{(n+1),1}(\tau) = q_{n1}(1+\tau) = q_{n1}(\sigma_1) e^{-\mu_1(1+\tau-\sigma_1)} \tag{28}$$

$$p_{(n+1),2}(\tau) = q_{n2}(1+\tau) = q_{n2}(\sigma_2) e^{-\mu_2(1+\tau-\sigma_2)}, \tag{29}$$

となり，(16) を代入すれば，

$$p_{n1}(\sigma_1) = p_{n1}(\tau) e^{-m_1(\sigma_1-\tau) - hP_n(\sigma_1)} \tag{30}$$

$$p_{n2}(\sigma_2) = p_{n2}(\tau) e^{-m_2(\sigma_2-\tau) - hP_n(\sigma_2)} \tag{31}$$

と計算できる．ここで $E_i = \rho_i - \mu_i(1+\tau-\sigma_i) - m_i(\sigma_i - \tau))$ とし(25) を用いると $p_{(n+1),i}(\tau)/p_{ni}(\tau)$ は，次として得られる：

$$\frac{p_{(n+1),1}(\tau)}{p_{n1}(\tau)} = e^{E_1 - hP_n(\sigma_1)}$$
$$= e^{E_1}\left\{1 + \frac{hp_{n1}(\tau)}{m_1}[1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)}] + \frac{hp_{n2}(\tau)}{m_2}[1-e^{-m_2(\sigma_1-\tau)}]\right\}^{-1} \quad (32)$$
$$\frac{p_{(n+1),2}(\tau)}{p_{n2}(\tau)} = e^{E_2 - hP_n(\sigma_2)}$$
$$= e^{E_2}\left\{1 + \frac{hp_{n1}(\tau)}{m_1}[1-e^{-m_1(\sigma_2-\tau)}] + \frac{hp_{n2}(\tau)}{m_2}[1-e^{-m_2(\sigma_2-\tau)}]\right\}^{-1}. \quad (33)$$

E_i $(i=1,2)$ は種 i の個体数変化率を意味する係数である．(32)，(33) から，種 i は $E_i < 0$ であれば必ず絶滅する．我々は両種が共存する状況を考えるか調べるため次のような仮定を置く：

$$E_1 > 0\ ,\ E_2 > 0, \quad (34)$$

又は,

$$\lambda_1 > e^{\mu_1(\sigma_1-\tau)-\mu_1(1+\tau-\sigma_1))} \gg 1, \quad (35)$$
$$\lambda_2 > e^{\mu_2(\sigma_2-\tau)-\mu_2(1+\tau-\sigma_2))} \gg 1. \quad (36)$$

以上の仮定のもとでは平衡状態として(32)，(33) より次の場合が考えられる:

$$Eq_{h1} = (0,\ \tilde{p_{n2}}(\tau)),\ \ Eq_{h2} = (\tilde{p_{n1}}(\tau),\ 0),\ \ Eq_{h+} = (p_{n1}^{h*}, p_{n2}^{h*}),$$

Eq_{h1}，Eq_{h2} は次の通り記述できる：

$$\tilde{p_{n1}}(\tau) = 0, \tilde{p_{n2}}(\tau) = \frac{e^{E_2}-1}{1-e^{-m_2(\sigma_2-\tau)}}\frac{m_1}{h}, \quad (37)$$

$$\hat{p_{n1}}(\tau) = \frac{e^{E_1}-1}{1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)}}\frac{m_2}{h}, \hat{p_{n2}}(\tau) = 0, \quad (38)$$

Eq_{h+} は次の関係式を満たし,

$$\begin{cases} \frac{h}{m_1}p_{n1}^{h*}(\tau)[1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)}] + \frac{h}{m_2}p_{n2}^{h*}(\tau)[1-e^{-m_2(\sigma_1-\tau)}] & = e^{E_1}-1, \\ \frac{h}{m_1}p_{n1}^{h*}(\tau)[1-e^{-m_1(\sigma_2-\tau)}] + \frac{h}{m_2}p_{n2}^{h*}(\tau)[1-e^{-m_2(\sigma_2-\tau)}] & = e^{E_2}-1, \end{cases} \quad (39)$$

次のように記述される,

$$\begin{aligned} p_{n1}^{h*} &= \frac{m_1\{(e^{E_1}-1)(1-e^{-m_2(\sigma_2-\tau)})-(e^{E_2}-1)(1-e^{-m_2(\sigma_1-\tau)})\}}{Ah} \\ p_{n2}^{h*} &= \frac{m_2\{(e^{E_2}-1)((1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)})-(e^{E_1}-1)(1-e^{-m_1(\sigma_2-\tau)})\}}{Ah} \\ A &= (1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)})(1-e^{-m_2(\sigma_2-\tau)}) - (1-e^{-m_1(\sigma_2-\tau)})(1-e^{-m_2(\sigma_1-\tau)}). \end{aligned} \quad (40)$$

ここで，(32)，(33) よりヤコビアン J_h は，

$$J_h = \begin{pmatrix} \frac{e^{E_1}}{A_1} - \frac{P_n1(\tau)e^{E_1}\frac{h}{m_1}(1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)})}{A_1^2} & -\frac{P_n1(\tau)e^{E_1}\frac{h}{m_2}(1-e^{-m_2(\sigma_1-\tau)})}{A_1^2} \\ -\frac{P_n2(\tau)e^{E_2}\frac{h}{m_1}(1-e^{-m_1(\sigma_2-\tau)})}{A_2^2} & \frac{e^{E_2}}{A_2} - \frac{P_n2(\tau)e^{E_2}\frac{h}{m_2}(1-e^{-m_2(\sigma_2-\tau)})}{A_2^2} \end{pmatrix}$$

ただし，$A_i = 1 + \dfrac{h}{m_1}p_{n1}(\tau)\{1-e^{-m_1(\sigma_i-\tau)}\} + \dfrac{h}{m_2}p_{n2}(\tau)\{1-e^{-m_2(\sigma_i-\tau)}\}\ \ (i=1,2.)$

となる．境界上平衡点 Eq_{h1} において，ヤコビアンに $Eq_{h1} = (0,\ \tilde{p_{n2}}(\tau))$ を代入すると固有値 λ_{h1} は，

$$\lambda_{n1} = 1 - \frac{\tilde{p_{n1}}(\tau)\frac{h}{m_1}(1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)})}{1+\tilde{p_{n1}}(\tau)\frac{h}{m_1}(1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)})},\ \frac{e^{E_2}}{1+\tilde{p_{n1}}(\tau)\frac{h}{m_1}(1-e^{-m_1(\sigma_2-\tau)})}.$$

$Eq_{h2} = (\tilde{p_{n1}}(\tau),\ 0)$ の場合，固有値 λ_{h2} は，

$$\lambda_{n2} = 1 - \frac{\tilde{p_{n1}}(\tau)\frac{h}{m_1}(1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)})}{1+\tilde{p_{n1}}(\tau)\frac{h}{m_1}(1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)})},\ \frac{e^{E_2}}{1+\tilde{p_{n1}}(\tau)\frac{h}{m_1}(1-e^{-m_1(\sigma_2-\tau)})}.$$

これらより，境界上平衡点 Eq_{hi} $(i=1,2.)$ が安定であるための条件として

$$\frac{e^{E_j}-1}{1-e^{-m_i(\sigma_j)}} < \frac{e^{E_i}-1}{1-e^{-m_i(\sigma_i-\tau)}},\ (i,\ j=1,\ 2,\ i\neq j)$$

をえる．内部平衡点 $Eq_{h+} = (p_{n1}^{h*}, p_{n2}^{h*})$ は下記の条件で存在する．

$$\frac{e^{E_1}-1}{1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)}} > \frac{e^{E_2}-1}{1-e^{-m_1(\sigma_2-\tau)}}, \tag{41}$$

$$\frac{e^{E_1}-1}{1-e^{-m_2(\sigma_1-\tau)}} < \frac{e^{E_2}-1}{1-e^{-m_2(\sigma_2-\tau)}} \tag{42}$$

又は，

$$\frac{e^{E_1}-1}{1-e^{-m_1(\sigma_1-\tau)}} < \frac{e^{E_2}-1}{1-e^{-m_1(\sigma_2-\tau)}}, \tag{43}$$

$$\frac{e^{E_1}-1}{1-e^{-m_2(\sigma_1-\tau)}} > \frac{e^{E_2}-1}{1-e^{-m_2(\sigma_2-\tau)}} \tag{44}$$

先程の結果から，(41)，(42) は境界上平衡点 Eq_{hi} が局所安定かつ内部平衡点が存在する，また，(43)，(44) は境界上平衡点 Eq_{hi} が不安定かつ内部平衡点が存在する条件に一致している．

一方で内部平衡点の安定性を調べると，ヤコビアンより内部平衡点 Eq_{h+} では，$e^{E_i} = e^{hP_n(\sigma_i)}$ であることを用い，次の固有方程式 $C(\lambda_h)$ を得る．

$$
\begin{aligned}
&C(\lambda) = \lambda_h^2 - \{2 - A_1 - A_2\}\lambda_h + 1 - A_1 - A_2 + A_3 \\
&A_1 = p_{n1}^{h*}\frac{h}{m_1}e^{-E_1}(1 - e^{-m_1(\sigma_1-\tau)}) \\
&A_2 = p_{n2}^{h*}\frac{h}{m_2}e^{-E_2}(1 - e^{-m_2(\sigma_2-\tau)}) \\
&A_3 = \frac{p_{n1}^{h*}p_{n2}^{h*}h^2e^{-(E_1+E_2)}}{m_1m_2}\times \\
&\{(1 - e^{-m_1(\sigma_1-\tau)})(1 - e^{-m_2(\sigma_2-\tau)}) - (1 - e^{-m_1(\sigma_2-\tau)})(1 - e^{-m_2(\sigma_1-\tau)})\}
\end{aligned}
$$

Jury の条件より，

$$C(1) = A_3 > 0,\ C(-1) = 4 - 2(A_1 + A_2) + A_3 > 0,\ |1 - A_1 - A_2 + A_3| < 1$$

を満たせば全ての固有値は 1 より小さくなり内部平衡点 Eq_{h+} は安定である．A_3 は p_{n1}^{h*}, p_{n2}^{h*} の分母が正であれば正である．$e^{E_i} = e^{hP_n(\sigma_i)}$ と(25) より，$A_1 < 1$, $A_2 < 1$ であるので，$C(1) > 0$ であれば $C(-1) > 0$ である．$(1-A_1-A_2+A_3)^2 = 1+(2-A_1-A_2+A_3)(-A_1-A_2+A_3)$ で $-A_1-A_2+A_3 < 0$ かつ $2-A_1-A_2+A_3 > 0$ から $-1 < -A_1-A_2+A_3 < 0$ を満たすので $|1-A_1-A_2+A_3| < 1$ は常に成立する．以上から境界平衡点 Eq_{hi} の安定条件は内部平衡点 Eq_{h+} の安定条件に関係する条件となっている．これらの解析結果より，(41)，(42) を満たすときに内部平衡点常は局所安定となる一方，(43)，(44) を満たす場合は不安定となる．内部平衡点が局所安定となる状況で初期値を内部平衡点 Eq_{h+} の近傍にとると解は内部平衡点へと向い不安定であれば内部平衡点に近づくことはない．解は初期条件に依存して 3 つの平衡点のどれかに近づいていく．

3.2 $m_1 = m_2 = m$ の場合

次に $m_1 = m_2 = m$, $h_1 \neq h_2 \neq h$ の場合を考える．再び，(23) より，

$$\frac{P_n'}{p_{n1}(\tau)e^{-h_1P_n} + p_{n2}(\tau)e^{-h_2P_n}} = e^{-m(t-\tau)}, \tag{45}$$

が得られ，積分すると下記の関係式が得られる，

$$1 - e^{-m(t-\tau)} = m\int_0^{P_n(t)} \frac{ds}{p_{n1}(\tau)e^{-h_1s} + p_{n2}(\tau)e^{-h_2s}}. \tag{46}$$

先程同様に $p_{(n+1),i}(\tau)/p_{ni}(\tau)$ の関係式を導く次式を得る，

$$\frac{p_{(n+1),1}(\tau)}{p_{n1}(\tau)} = e^{E_{m1}-h_1P_n(\sigma_1)}, \tag{47}$$

$$\frac{p_{(n+1),2}(\tau)}{p_{n2}(\tau)} = e^{E_{m2}-h_2P_n(\sigma_2)}. \tag{48}$$

ここで，E_{mi} $(i=1,\ 2)$ は次の通りである．

$$E_{m1} = \rho_1 - m(\sigma_1 - \tau) - \mu_1(1 + \tau - \sigma_1) \tag{49}$$
$$E_{m2} = \rho_2 - m(\sigma_2 - \tau) - \mu_2(1 + \tau - \sigma_2) \tag{50}$$

平衡状態としてどちらか１種のみ生き残る場合と両種ともに生存する場合の２パターンが考えられる．これ以降は共存する状況にのみに焦点を当てて考えていく．(47), (48), より２種が平衡状態にあるとき，次の条件が満たされている，$Eq_{m+} = (p_{m1n}, p_{m2n})$

$$E_{m1} = h_1 P_n(\sigma_1)\ ,\ E_{m2} = h_2 P_n(\sigma_2). \tag{51}$$

(46)，(51) より，次の関係式を得る．

$$F_1(v_1, v_2) = m \int_0^{\frac{E_{m1}}{h_1}} \frac{ds}{p_{m1n}e^{-h_1 s} + p_{m2n}e^{-h_2 s}} - [1 - e^{-m(\sigma_1 - \tau)}] = 0 \tag{52}$$
$$F_2(v_1, v_2) = m \int_0^{\frac{E_{m2}}{h_2}} \frac{ds}{p_{m1n}e^{-h_1 s} + p_{m2n}e^{-h_2 s}} - [1 - e^{-m(\sigma_2 - \tau)}] = 0 \tag{53}$$

(52)，(53) より次の条件のもとで内部平衡点が存在する．

$$\frac{e^{E_{m1}} - 1}{1 - e^{-m(\sigma_1 - \tau)}} > \frac{e^{\frac{h_1 E_{m2}}{h_2}} - 1}{1 - e^{-m(\sigma_2 - \tau)}}, \tag{54}$$
$$\frac{e^{\frac{h_2 E_{m1}}{h_1}} - 1}{1 - e^{-m(\sigma_1 - \tau)}} < \frac{e^{E_{m2}} - 1}{1 - e^{-m(\sigma_2 - \tau)}} \tag{55}$$

又は，

$$\frac{e^{E_{m1}} - 1}{1 - e^{-m(\sigma_1 - \tau)}} < \frac{e^{\frac{h_1 E_{m2}}{h_2}} - 1}{1 - e^{-m(\sigma_2 - \tau)}}, \tag{56}$$
$$\frac{e^{\frac{h_2 E_{m1}}{h_1}} - 1}{1 - e^{-m(\sigma_1 - \tau)}} > \frac{e^{E_{m2}} - 1}{1 - e^{-m(\sigma_2 - \tau)}} \tag{57}$$

これらの条件下で共存する可能性があるのだが，(52)，(53) の左辺は超幾何関数となるため，$P_n(\sigma_i)$ を求められず，(47)，(48) に関して安定性解析を行えない．

3.3 $m_1/h_1 = m_2/h_2 = v$ の場合

最後に，$m_1/h_1 = m_2/h_2 = v$ の場合を考える．ここで，x_n を次のように定義する．

$$x_n = v(t - \tau) + \int_\tau^t P_n ds \tag{58}$$

x_n，(23) を用いると，次式が得られ，

$$x_n' = p_{n1}(\tau)e^{-h_1 x_n} + p_{n2}(\tau)e^{-h_2 x_n} + v \tag{59}$$

積分すると，

$$t - \tau = \int_0^{x_n(t)} \frac{ds}{p_{n1}(\tau)e^{-h_1 s} + p_{n2}(\tau)e^{-h_2 s} + v} \tag{60}$$

を得る．これまで同様に $p_{(n+1),i}(\tau)/p_{ni}(\tau)$ の関係式を導くと次式を得る．

$$\frac{p_{(n+1),1}(\tau)}{p_{n1}(\tau)} = e^{\rho_1 - \mu_1(1+\tau-\sigma_1) - h_1 x(\sigma_1)} \tag{61}$$

$$\frac{p_{(n+1),2}(\tau)}{p_{n2}(\tau)} = e^{\rho_2 - \mu_2(1+\tau-\sigma_2) - h_2 x(\sigma_2)} \tag{62}$$

平衡状態として２種生き残る場合を考える．$Eq_{v+} = (p_{v1n},\ p_{v2n})$ 平衡状態を考えた時，(61)，(62) より次の２式を得る．

$$\rho_1 - \mu_1(1+\tau-\sigma_1) - h_1 x(\sigma_1) = 0 \tag{63}$$

$$\rho_2 - \mu_2(1+\tau-\sigma_2) - h_2 x(\sigma_2) = 0 \tag{64}$$

(60)，(63)，(64) より，次式を得る．

$$F_1(v_1, v_2) = m\int_0^{\frac{\rho_1-\mu_1(1+\tau-\sigma_1)}{h_1}} \frac{ds}{p_{v1n}e^{-h_1 s} + p_{v2n}e^{-h_2 s} + v} - (\sigma_1 - \tau) = 0 \tag{65}$$

$$F_2(v_1, v_2) = m\int_0^{\frac{\rho_2-\mu_2(1+\tau-\sigma_2)}{h_2}} \frac{ds}{p_{v1n}e^{-h_1 s} + p_{v2n}e^{-h_2 s} + v} - (\sigma_2 - \tau) = 0 \tag{66}$$

これまでの解析同様内部平衡点の存在条件をこの式より導くと，

$$\frac{e^{\rho_1-\mu_1(1+\tau-\sigma_1)}}{e^{vh_1(\sigma_1-\tau)} - 1} < \frac{e^{\frac{h_1}{h_2}\{\rho_2-\mu_2(1+\tau-\sigma_2)\}}}{e^{vh_1(\sigma_2-\tau)} - 1} \tag{67}$$

$$\frac{e^{\frac{h_2}{h_1}\{\rho_1-\mu_1(1+\tau-\sigma_1)\}}}{e^{vh_2(\sigma_1-\tau)} - 1} > \frac{e^{\rho_2-\mu_2(1+\tau-\sigma_2)}}{e^{vh_2(\sigma_2-\tau)} - 1} \tag{68}$$

又は，(67)，(68) の不等号を逆にした条件が内部平衡点の存在条件となっている．しかし，(66)，(65) の左辺は超幾何関数となるため，$P_n(\sigma_i)$ を得られず，(61)，(62) の安定性解析を行うことはできない．

4 まとめ

これらの例から生理的な違いは近縁種が共存するような安定な状況をうみだした．このような結果は，幼生の生産率が同じ場合でもいうことができる．このような生理的な違いだけある近縁種２種は，遺伝子型の多様性により全く異なる２種へと形質が変換するだろう．

5 訳者の見解

5.1 序文に関して

産卵時期が異なり，生物的特徴が似ている種の例として，日本国内九州以北に生息するセミが挙げられる．このことから生理的特徴の違いにより種の多様性が生まれる状況証拠は確かにあると考える．
途中，自然交配，人工的交配，偶然起きる交配等の影響は無視できるほど産卵時期の違いの影響は大きい，と本文中にあるが訳者としては交配の影響に関しては別途検証する必要があると考える．何故なら特にこの件に関しての根拠となる事実が挙げられていないので仮定として用いるのであれば，もう少し厳密に論述すべきであろう．

5.2 まとめに関して

まとめでは，種が生理的特徴が異なることで近縁である種が共存できるとあるが注意する必要がある．何故なら，$h_1 = h_2 = h$ における解析結果は局所的な解析のみであるために，内部平衡点が局所安定となる場合でも種が絶滅する可能性はある．加えて，$m_1 = m_2 = m$, $h_1 \neq h_2 \neq h$ 又は，$m_1/h_1 = m_2/h_2 = v$ の場合は，存在条件のみの提示で安定性まで計算できないため本当に共存するか，また絶滅するかを判断するには不十分であると考える．生理的特徴が異なる近縁２種は，遺伝子型の違いにより異なる２種へと形質を変換する，という記述では遺伝子型と生物的特徴とのつながりに関しては本論中には記されていないので推測の域を超えないと考える．この件は産卵時期等の生物の生理的特徴が遺伝子に影響されていることに関して別途検証が必要である．

6 参考文献

[1] Kostizin, V. A. Sur la loi logistique et ses généralistions. *Acta Biotheoretica* 5, 155 *155* (1940)