数理解析研究所講究録
第 1994 巻 2016 年 128-132



# 環境変動と居住地移動のある２種競争系における共存
# Coexisting in two-species competition system with environmental fluctuation and dispersion among habitats

守田　智
静岡大学　学術院工学領域 数理システム工学系列
Satoru Morita
Department of Mathematical and Systems Engineering
Shizuoka University

## 1　はじめに

生態学的地位（ニッチ）が等しい２つ以上の種は共存できないという原理はガウゼの法則として知られており，簡単化された決定論的モデルにおいて種間競争が種内競争より強いと共存できないという形式で証明される．本研究では Beverton-Holt 型２種競争系を考え，居住地が分断され移動に制限があるように拡張する．さらにランダムな環境変動を導入して居住地の環境が互いに独立に変動すると仮定する．このようなモデルにおいて環境変動と居住地間移動によって種間競争が強い場合でも共存が実現することを示す．

## 2　モデル

本研究では，以下のような離散時間 Beverton-Holt 型２種競争系を考える．

$$x_{t+1} = \frac{\lambda_x x_t}{1 + c_{xx}x_t + c_{xy}y_t}$$

$$y_{t+1} = \frac{\lambda_2 y_t}{1 + c_{yy}y_t + c_{yx}x_t}$$

変数$x_t$，$y_t$は２つの種の個体密度を表す．定数$c_{xx}$，$c_{yy}$は種内競争，定数$c_{xy}$，$c_{yx}$は種間競争を表す．$\lambda_x$，$\lambda_y$は内的自然増加率であり，独立に変動するランダム変数であると仮定する．変換

$$x'_t = c_{xx}x_t,\ y'_t = c_{yy}y_t,\ c_x = c_{xy}/c_{yy},\ c_y = c_{yx}/c_{xx}$$

をほどこし，変換後のプライムを省略するとモデルは

$$x_{t+1} = \frac{\lambda_x x_t}{1 + x_t + c_x y_t}$$

$$y_{t+1}=\frac{\lambda_y y_t}{1+y_t+c_y x_t}$$

となる．上記のモデルは内的自然増加率が定数の場合，Leslie-Gower モデルと呼ばれている[1]．Leslie-Gower モデルの漸近解の挙動は，ヌルクラインを用いて図 1 のように分類できる．ここでは，種間競争が強く種$x$より種$y$が優勢となる図 1 の右図の状況

$$c_x, c_y > 1, \lambda_x - 1 < \frac{\lambda_y-1}{c_y}$$

に注目する．この場合，系が単調であるため，劣種である$x$は必ず絶滅する[2]．

ランダムな環境変動を導入するために内的自然増加率$\lambda_x$，$\lambda_y$の対数が平均$\mu_x$，$\mu_y$，分散${\sigma_x}^2$, ${\sigma_y}^2$の正規分布に従っているとする．このとき種$x$が占有している居住地に種$y$が侵入するための条件は

$$\left\langle \log\frac{\lambda_y}{1+c_y x}\right\rangle = \langle r_y\rangle - \langle \log(1+c_y x)\rangle < 0$$

と書ける．この条件は，もう一方の種間競争のパラメーター$c_x$には依らないことに注意したい．内的自然増加率の変動が小さい($\sigma \cong 0$ )場合は，$x \cong \exp(\overline{r_x}) - 1$であるので，この条件は

$$\exp(\mu_x) - 1 < \frac{[\exp(\mu_y) - 1\ ]}{c_y}$$

と近似され，決定論的な Leslie-Gower モデルの場合と等価となる．この近似の妥当性を見るため図 2 に数値計算をおこなった結果を示した．図 2 から環境変動の大きさ$\sigma = \sigma_x = \sigma_y$に対する依存度は小さく，近似が妥当なものであることが分かる．すなわち居住地が 1 つだけの場合は環境変動の影響は大きくないといえる．

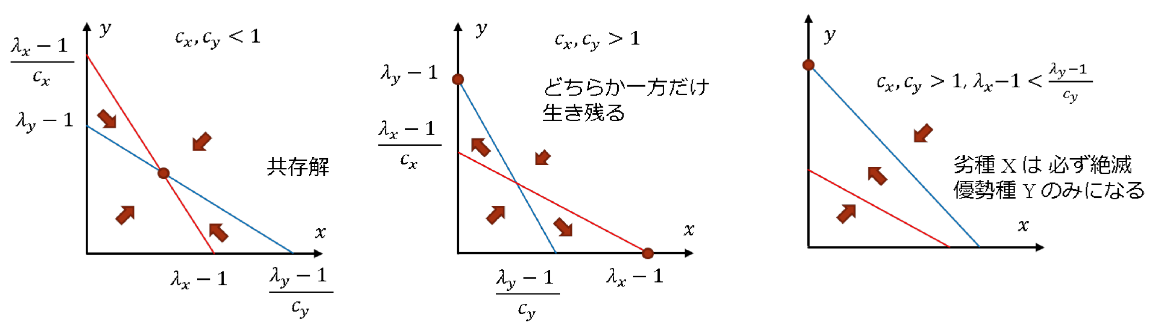


図 1　Leslie－Gower モデルのヌルクラインと漸近解の様子．左図の条件下では共存解となる．中図の条件下では，初期密度に応じてどちらか一方が生き残る．右図のケースでは種$y$のみが生存する．右図のヌルクラインの上下が右図と反対の場合，種$x$のみが生存する．

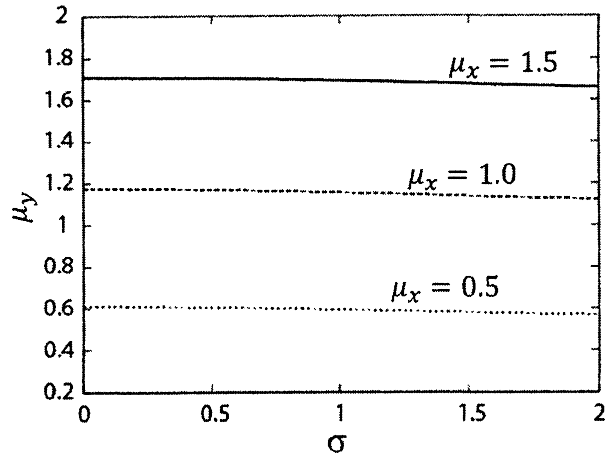


図２　環境変動のある Leslie-Gower モデルにおける環境変動の大きさ$\sigma = \sigma_x = \sigma_y$の影響．曲線より上部の領域が種$y$が侵入可能の条件に対応する．種間競争のパラメーターは$c_x. c_y = 1.3$とおいた．これらの曲線は，ほぼ水平で環境変動の影響は小さいことが示されている．

ここから移動に制限のある$n$個の居住地を考える．各居住地を$i = 1,2,\ldots,n$と表現する．このとき，モデルは以下のようになる．

$$x_{i,t+1} = (1-e)\frac{\lambda_{x,i}x_{i,t}}{1 + x_{i,t} + c_x y_{i,t}} + \frac{e}{n}\sum_{j=1}^{n}\frac{\lambda_{x,j}x_{j,t}}{1 + x_{j,t} + c_x y_{j,t}}$$

$$y_{i,t+1} = (1-e)\frac{\lambda_{y,i}y_{i,t}}{1 + y_{i,t} + c_y x_{i,,t}} + \frac{e}{n}\sum_{j=1}^{n}\frac{\lambda_{y,j}y_{j,t}}{1 + y_{j,t} + c_y x_{j,,t}}$$

ここで定数$e$は移動率であり，移動率は２種で差がないとした．すなわち，成長率と移動率のトレードオフは存在しない場合を考える．環境変動がない場合はすべて居住地での個体密度が一致する解が安定となり，解の挙動は居住地が１つの場合と本質的に変わらない．次節で環境変動が種の存続に与える影響を数値計算で調べた結果を示す

## 3　結果

図３に環境変動が大きい場合の移動率$e$と２種の個体密度の関係を示した．移動率が小さい領域で共存が実現している．環境変動が小さすぎる場合には共存領域は見られない．図４では，移動率と環境変動を変えた場合の劣種$x$の個体密度を濃淡図で示した．図４には，種$x$が占有している場合に種$y$が侵入できる条件を数値計算で求め，侵入できない領域をドットで重ねて示してある．濃淡の境界とドットはよく一致しており，優先種が侵入できない条件と２種の共存条件とが一致している．

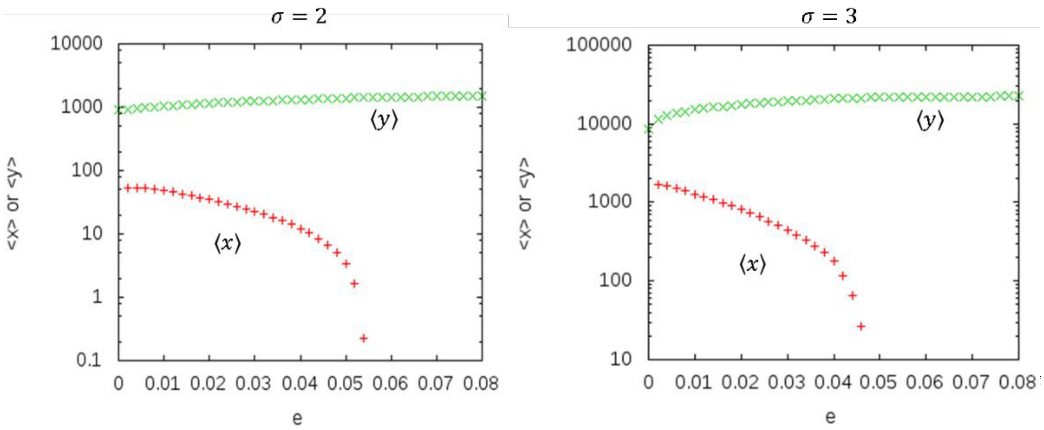


図３　２種の個体密度の平均値と移動率の関係．左図は$\sigma_x = \sigma_y = 2$，右図は$\sigma_x = \sigma_y = 3$．その他のパラメーターは$\mu_1 = 0.4, \mu_2 = 1, c_x, c_y = 2$, $n = 100$に固定した．

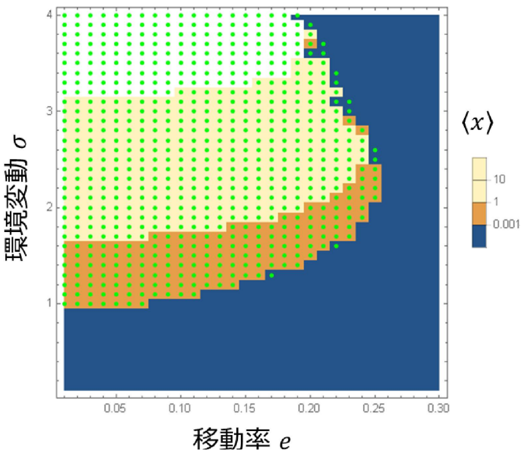


図４　劣種$x$の個体密度の濃淡図．環境変動が小さい場合，劣種$x$が絶滅するが，大きすぎて絶滅が生じる場合もある．ドットは種$x$が占有している場合に種yが侵入できない領域を数値計算で求めたものである．

## ４　考察

ランダムなゆらぎとして環境変動を導入するだけでは共存は生じないが，分離した居住地間に移動を導入すると共存が可能になった．この場合，比較的大きな環境変動が必要である．また移動率が大きいほうが絶滅しにくいとも考えられそうだが，実際はそうではなく移動率が小さい領域内で２種共存が実現していることがわかった．図３や図４からははっきり見て取れないが，移動率をさらに小さくしていった場合には共存はなくなることも確認している．このような一定の移動によって種の絶滅が抑制される現象は

１種系でも見られ，その条件については先行研究で解析されている [3,4]．２種競争系の場合も同じ原理で絶滅が抑制されていると考えられる．つまり，本研究の結果は，孤立した系で絶滅条件にあった種が環境変動と居住地間移動を通して絶滅を回避している例の一つである．しかし，ここでは２種の共存条件について詳細に解析することはできなかった．２種競争系での解析的な取り扱いについては今後の課題としたい．また同様のモデルで３種以上の共存も可能であると予想されるので，その方向でも研究を発展させたい．

参考文献

[1] P.H. Leslie and J.C. Gower, The properties of a stochastic model for two competing species, Biometrika, 45 (1958), 316-330.
[2] J.M. Cushing, S. Levarge, N. Chitnis, S.M. Henson, Some discrete competition models and the competitive exclusion principle, J. Differ. Equ. Appl., 10 (2004) 1139-1151.
[3] S. Morita and J. Yoshimura, Analytical solution of metapopulation dynamics in a stochastic environment, Phys. Rev. E 86 (2012) 045102R.
[4] S. Morita and J. Yoshimura, Analytical solution of a stochastic model of risk spreading with global coupling, Phys. Rev. E 88 (2013) 052809.