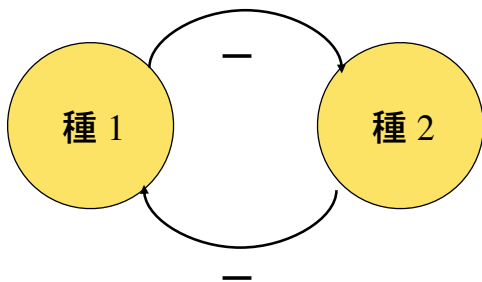


2 種系のモデル

2 つの生物集団の関係



互いに負の影響を与える関係を
競争関係という (Competition)

負の影響とは、片方の存在がもう片方の存在に悪影響(増加率を低下させるなど)を及ぼすこと。

資源(餌)や生存場所を巡って競争している状況が相当する。

競争関係にある 2 種の集団密度はどのように変化するのか?



2 種系の競争モデル

実例 1

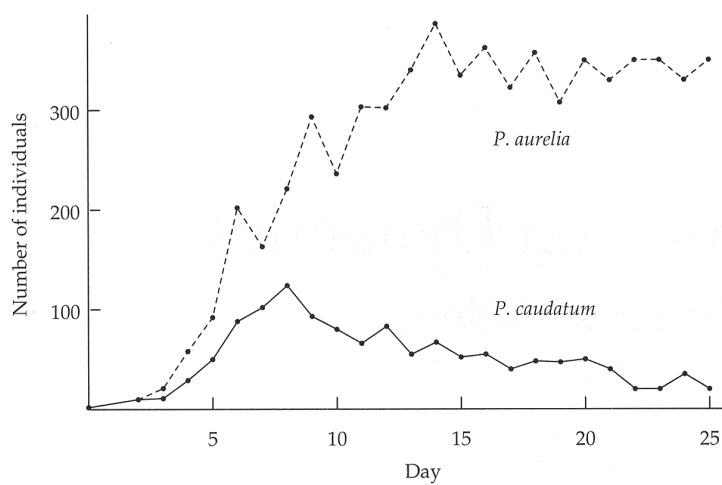


Figure 3.1. Growth of a mixed population of *Paramecium caudatum* and *P. aurelia*.
Source: Gause, 1934.

Bulmer 1994

実例 2

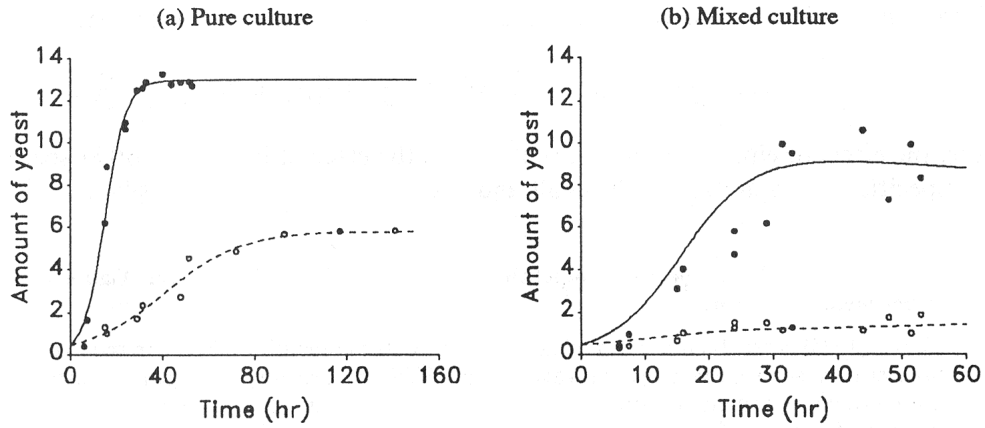
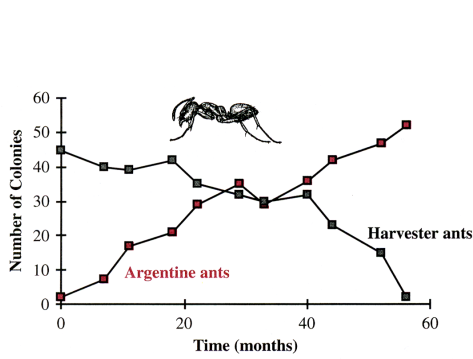


Figure 10.3 Gause yeast data with logistic curves fitted to growth in pure cultures and the Lotka–Volterra two species competition model fitted to growth in mixed culture. *Saccharomyces cerevisiae* (solid line); *Schizosaccharomyces kephir* (broken line).

Brown and Rothery 1994

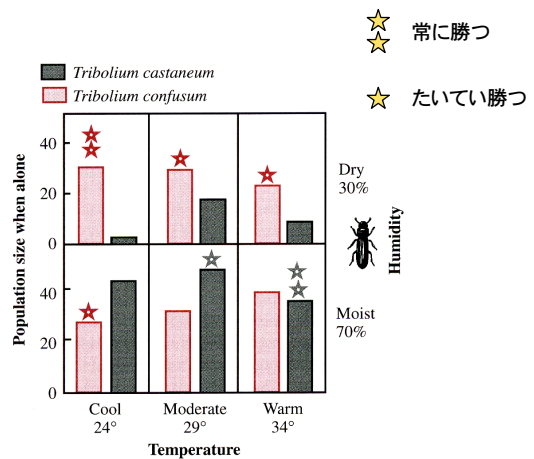
実例 3



Erickson 1971, Case 1999

南カリフォルニアでの蟻 2 種の競争

Argentine ants > Harvester ants



Park 1954, Case 1999

異なる環境下では勝ち負けが異なる

T. castaneum < > *T. confusum*

2 種系の競争モデル

それぞれの集団の個体密度を n_1, n_2 とする

1 種系のロジスティック増殖のように、集団の増加率が競争相手の個体密度に比例して減少する場合を考える

$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1}{K_1} \right) n_1 \quad \longrightarrow \quad \frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1}{K_1} - \mu_{12} n_2 \right) n_1$$

種 2 が存在することによる種 1 の増加率の低下

μ_{12} : 種 2 が種 1 に及ぼす種間競争の程度を表す

種 2 の個体密度の変化も同様に考える

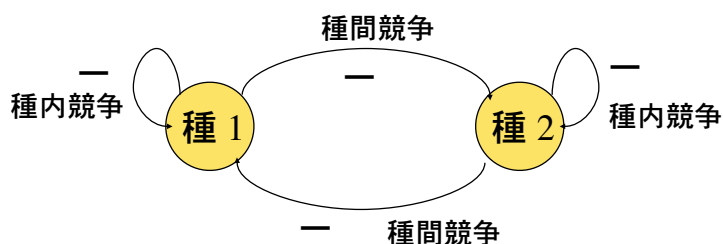
Lotka Volterra の競争モデル

$$\begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= r_1 \left(1 - \frac{n_1}{K_1} - \mu_{12} n_2 \right) n_1 \\ \frac{dn_2}{dt} &= r_2 \left(1 - \mu_{21} n_1 - \frac{n_2}{K_2} \right) n_2 \end{aligned} \quad \longrightarrow \quad \begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= r_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha_{12} n_2}{K_1} \right) n_1 \\ \frac{dn_2}{dt} &= r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21} n_1 + n_2}{K_2} \right) n_2 \end{aligned}$$

Lotka Volterra の競争モデル

α_{ij} : 種 j が種 i に及ぼす種間競争係数

種間競争係数 α は、自身に対する種内競争係数の強さ $1/K$ が単位





Lotka, Alfred James (1880 – 1949), USA

Alfred Lotka, chemist, demographer, ecologist and mathematician, was born in Lviv (Lemberg), at that time situated in Austria, now in Ukraine. He came to the United States in 1902 and wrote a number of theoretical articles on chemical oscillations during the early decades of the twentieth century, and authored a book on theoretical biology (1925). He is best known for the predator-prey model he proposed, at the same time but independent from Volterra (the Lotka-Volterra model, still the basis of many models used in the analysis of population dynamics). He then left (academic) science and spent the majority of his working life at an insurance company (Metropolitan Life). In that capacity he became president of the PAA (the Population Association of America).

<http://users.pandora.be/ronald.rousseau/html/lotka.html>



Volterra, Vito (1860 – 1940), Italy

Vito Volterra's interest in mathematics started at the age of 11 when he began to study [Legendre's](#) Geometry. At the age of 13 he began to study the [Three Body Problem](#) and made some progress by partitioning the time into small intervals over which he could consider the force constant.

His family were extremely poor (his father had died when Vito was two years old) but after attending lectures at Florence he was able to proceed to Pisa in 1878. At Pisa he studied under [Betti](#), graduating Doctor of Physics in 1882. His thesis on hydrodynamics included some results of [Stokes](#), discovered later but independently by Volterra.

<http://www-groups.dcs.st-and.ac.uk/~history/Mathematicians/Volterra.html>

Lotka Volterra モデルの解析

2 変数の非線形微分方程式は一般に解析的に解くのが困難

$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} \right) n_1 \quad \frac{dn_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} \right) n_2$$

グラフを用いて視覚的にモデルの振る舞いを知ることが出来る：
相平面解析 (phase plane analysis) もしくは [アイソクライン法](#)

下準備：

横軸に n_1 、縦軸に n_2 の平面 (相平面) をとり、時間微分がゼロとなる線を引く。時間微分がゼロとなる線を [ヌルクライン](#) という。

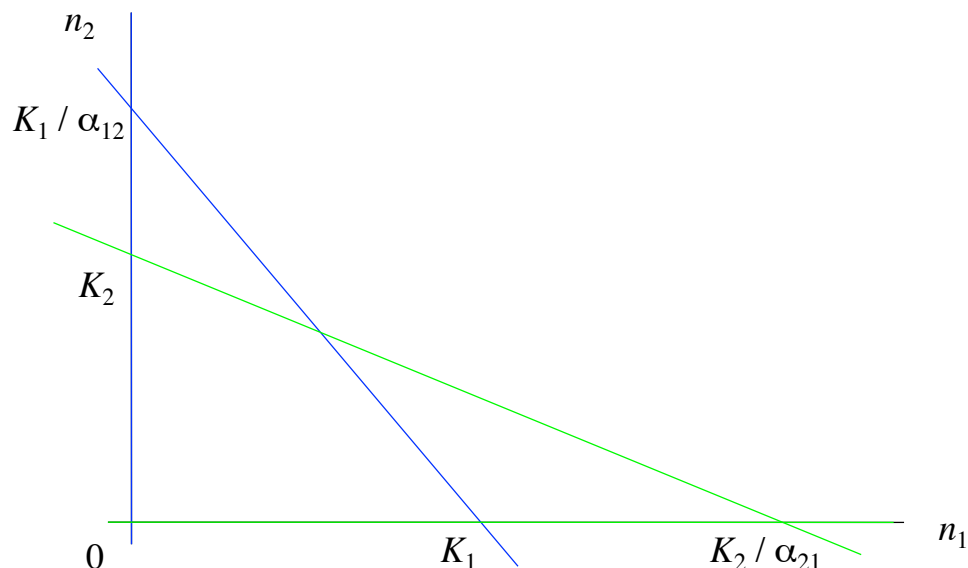
$$\frac{dn_1}{dt} = 0 \quad \text{を満たすものが } n_1 \text{ のヌルクライン}$$

$$\frac{dn_2}{dt} = 0 \quad \text{を満たすものが } n_2 \text{ のヌルクライン}$$

相平面解析

$$n_1 \text{ のヌルクラインは } \frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} \right) n_1 = 0 \longrightarrow n_1 = 0, \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} = 1$$

$$n_2 \text{ のヌルクラインは } \frac{dn_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} \right) n_2 = 0 \longrightarrow n_2 = 0, \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} = 1$$

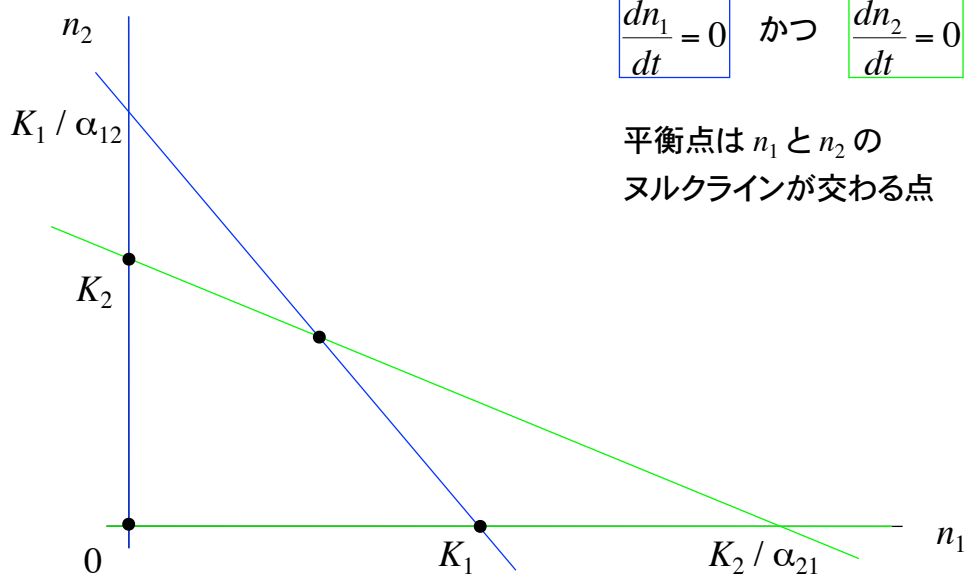


平衡点

時間的に変化しない点を平衡点という。

$$\frac{dn_1}{dt} = 0 \quad \text{かつ} \quad \frac{dn_2}{dt} = 0$$

平衡点は n_1 と n_2 の
ヌルクラインが交わる点



相平面上の軌道図

$$n_1 = 0, \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} = 1$$

$$n_2 = 0, \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} = 1$$

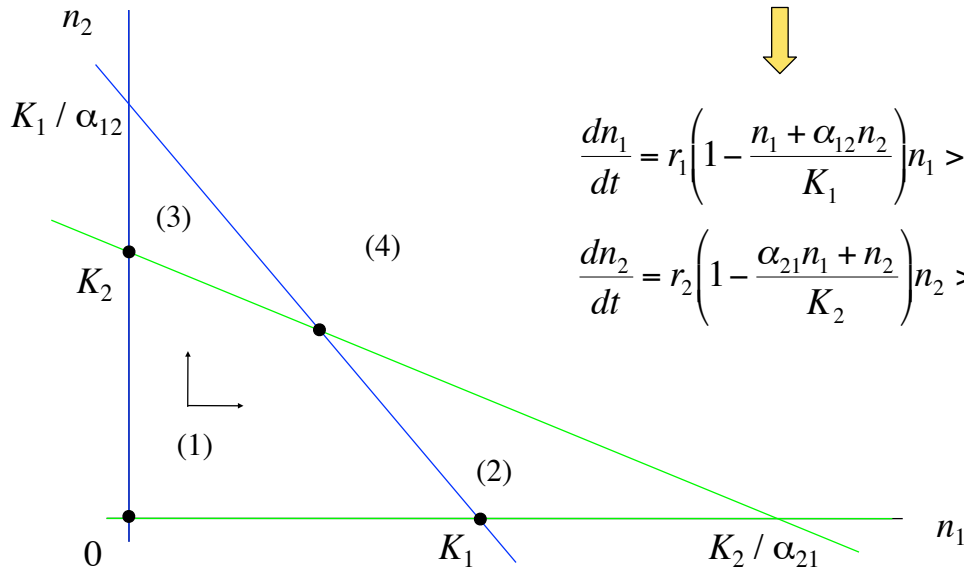
領域 (1) では、 $n_1 > 0, n_2 > 0$,

$$1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} > 0, \quad 1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} > 0$$



$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} \right) n_1 > 0 \quad \Rightarrow \quad n_1 \text{ は増加}$$

$$\frac{dn_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} \right) n_2 > 0 \quad \Rightarrow \quad n_2 \text{ は増加}$$



軌道図 2

$$n_1 = 0, \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} = 1$$

$$n_2 = 0, \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} = 1$$

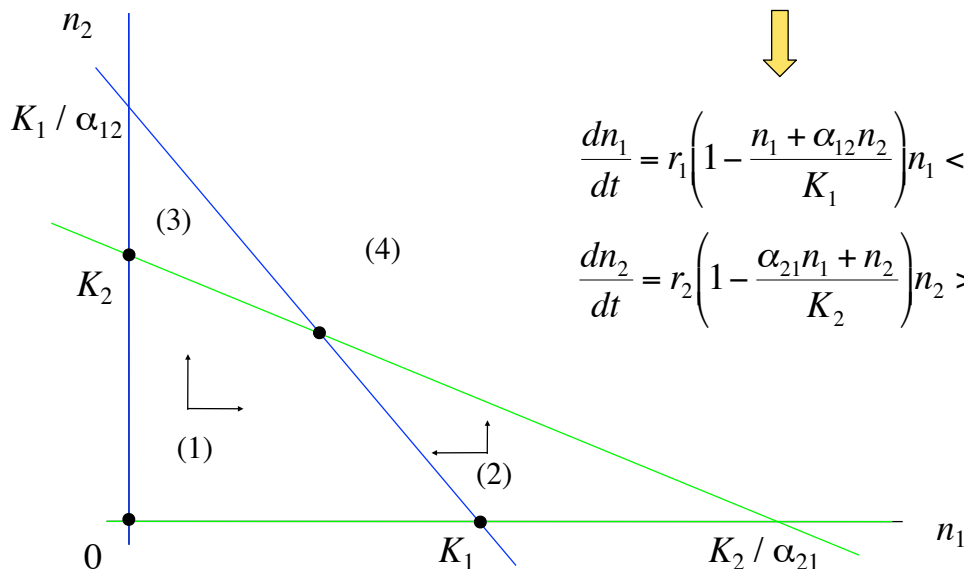
領域 (2) では、 $n_1 > 0, n_2 > 0$,

$$1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} < 0, \quad 1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} > 0$$



$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} \right) n_1 < 0 \quad \Rightarrow \quad n_1 \text{ は減少}$$

$$\frac{dn_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} \right) n_2 > 0 \quad \Rightarrow \quad n_2 \text{ は増加}$$



軌道図 3

$$n_1 = 0, \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} = 1$$

$$n_2 = 0, \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} = 1$$

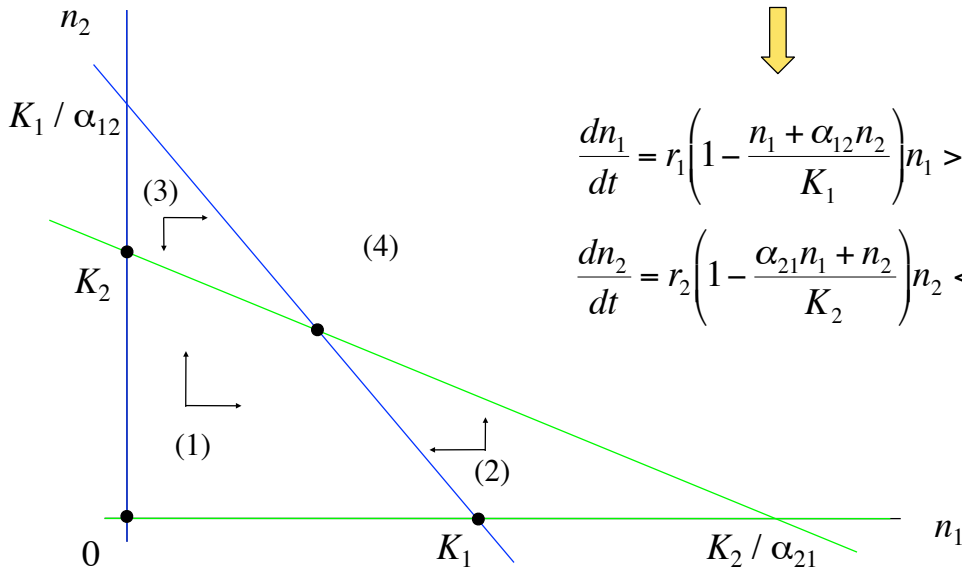
領域 (3) では、 $n_1 > 0, n_2 > 0,$

$$1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} > 0, \quad 1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} < 0$$



$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} \right) n_1 > 0 \quad \Rightarrow \quad n_1 \text{ は増加}$$

$$\frac{dn_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} \right) n_2 < 0 \quad \Rightarrow \quad n_2 \text{ は減少}$$



軌道図 4

$$n_1 = 0, \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} = 1$$

$$n_2 = 0, \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} = 1$$

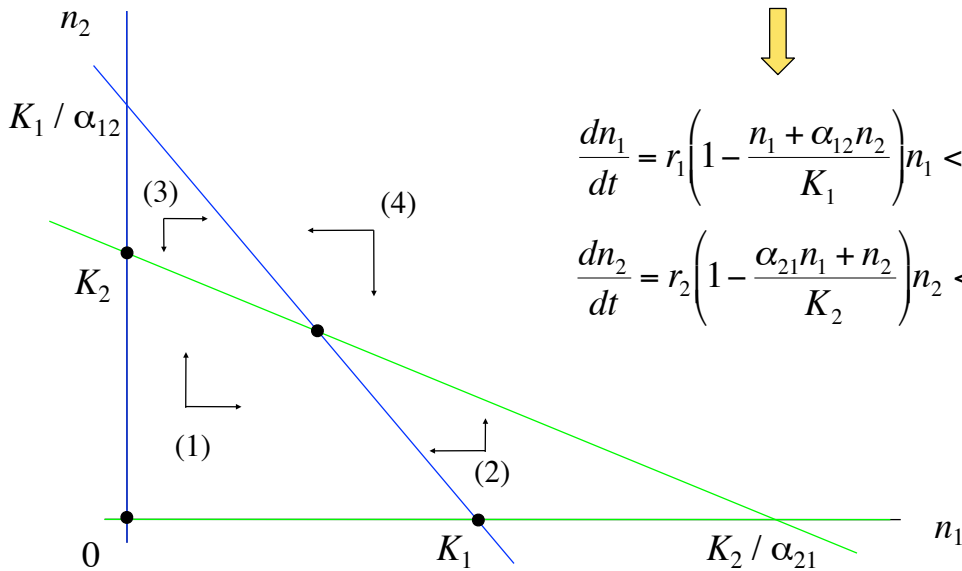
領域 (4) では、 $n_1 > 0, n_2 > 0,$

$$1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} < 0, \quad 1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} < 0$$



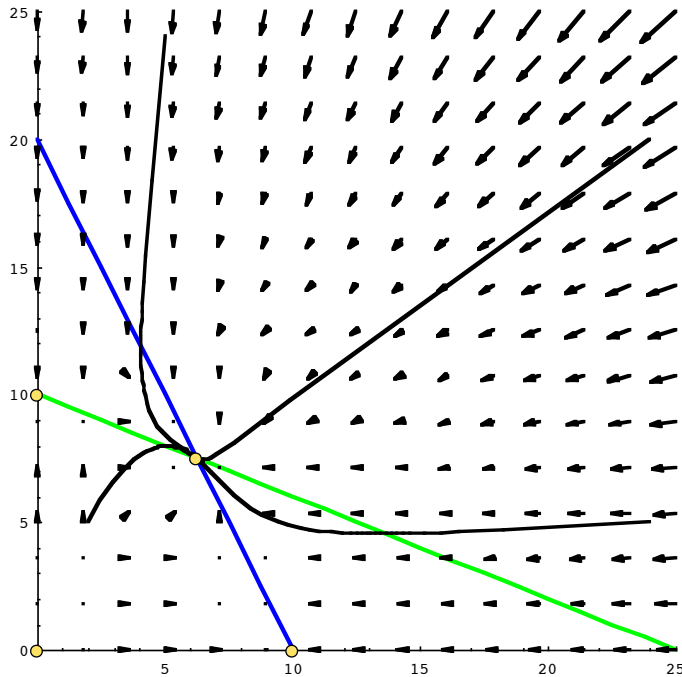
$$\frac{dn_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} \right) n_1 < 0 \quad \Rightarrow \quad n_1 \text{ は減少}$$

$$\frac{dn_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} \right) n_2 < 0 \quad \Rightarrow \quad n_2 \text{ は減少}$$



数値計算例

矢印: 相平面上の各点における解軌道の速度 $(dn_1/dt, dn_2/dt)$ のベクトル表示



初期状態が第一象限内であれば1つの平衡点に収束

$$\frac{n_1 + \alpha_{12}n_2}{K_1} = 1 \quad \frac{\alpha_{21}n_1 + n_2}{K_2} = 1$$

$$(n_1^*, n_2^*) =$$

$$\left(\frac{K_1 - \alpha_{12}K_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}, \frac{K_1 - \alpha_{12}K_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}} \right)$$

解軌道は n_1 のヌルクラインと必ず垂直に交わる(ヌルクライン上で n_1 の時間微分はゼロなので)

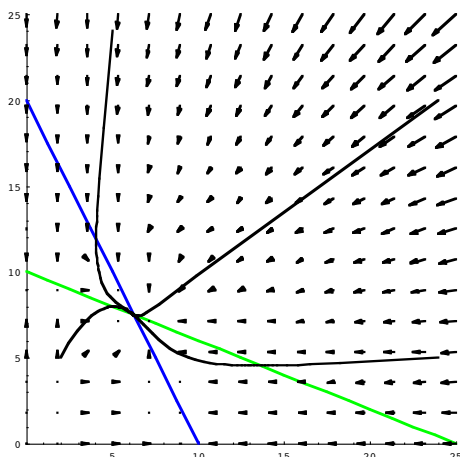
解軌道は n_2 のヌルクラインと必ず水平に交わる(ヌルクライン上で n_2 の時間微分はゼロなので)

数値計算例 2

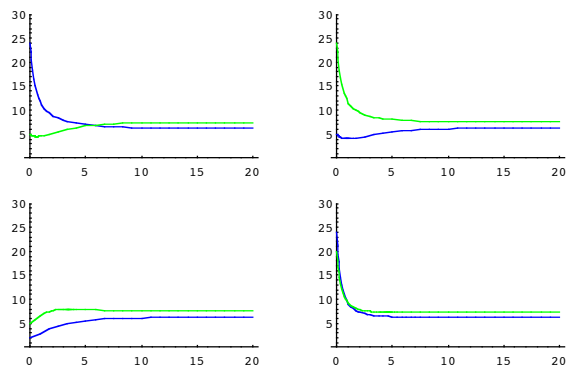
$$K_1 / \alpha_{12} > K_2, K_2 / \alpha_{21} > K_1$$

両者共存

相平面上の解軌道



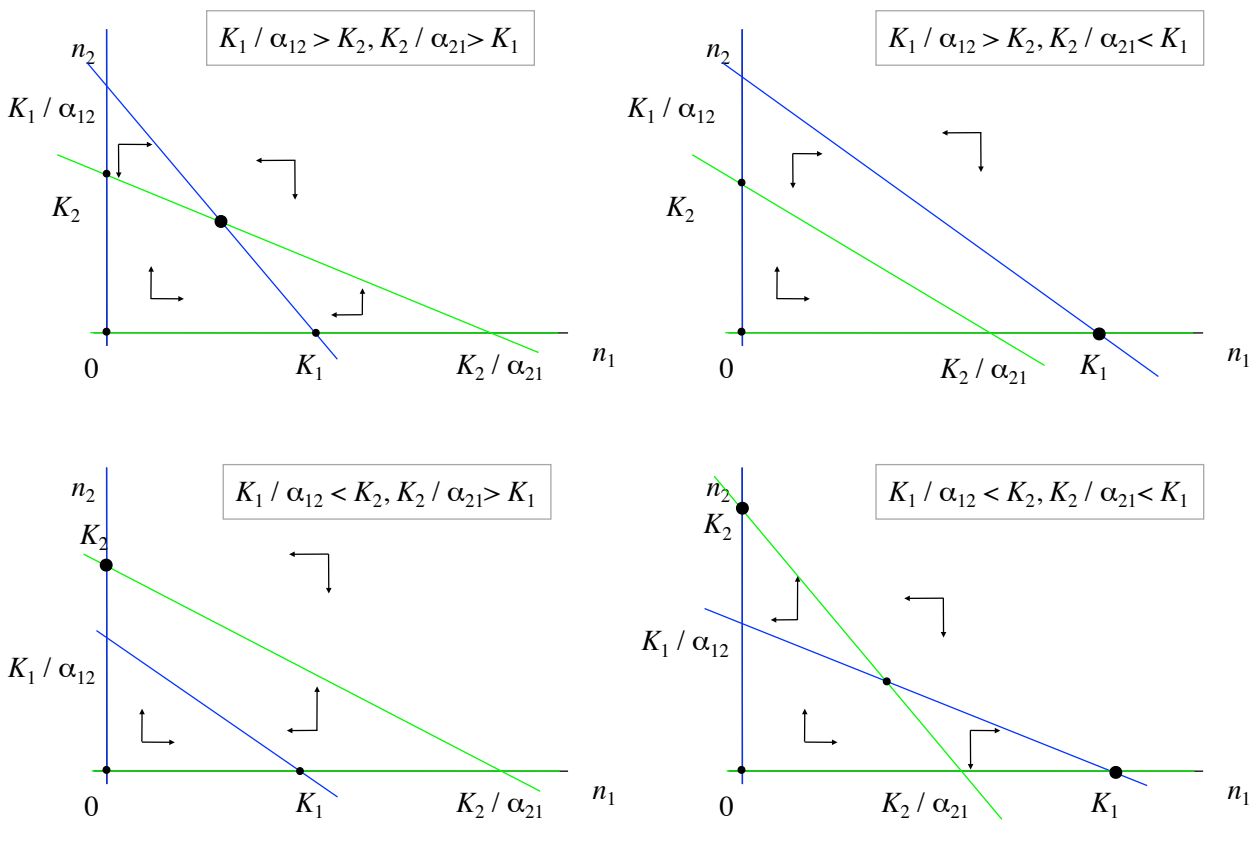
時刻の関数としての個体密度



青: $n_1(t)$

緑: $n_2(t)$

ヌルクラインの 4 通りの交わり型



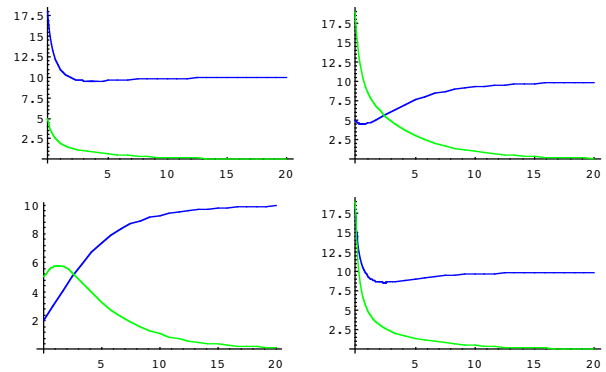
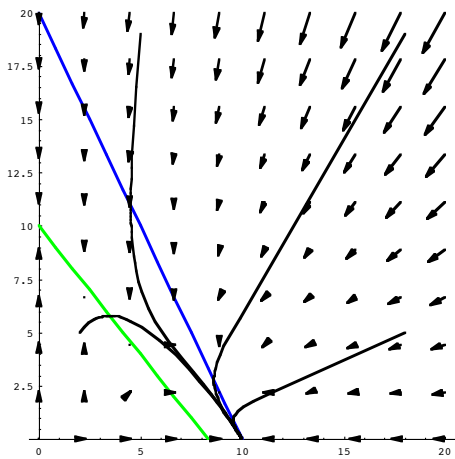
数値計算例 3

$$K_1 / \alpha_{12} > K_2, K_2 / \alpha_{21} < K_1$$

種 1 のみ生存、種 2 は絶滅

相平面上の解軌道

時刻の関数としての個体密度



青: $n_1(t)$

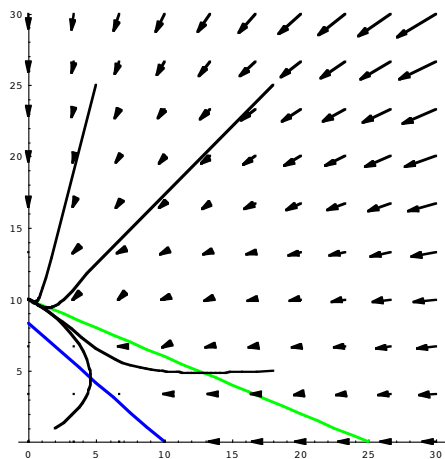
緑: $n_2(t)$

数値計算例 4

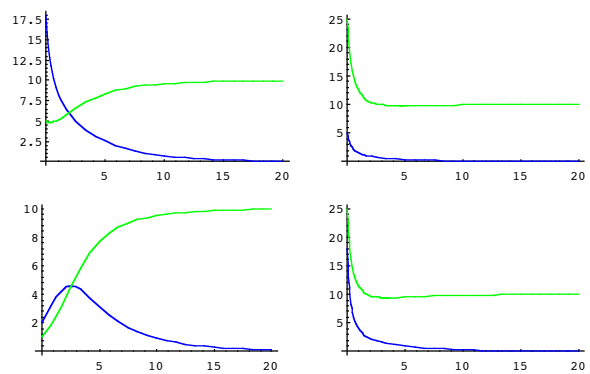
$$K_1 / \alpha_{12} < K_2, K_2 / \alpha_{21} > K_1$$

種 1 は絶滅、種 2 のみ生存

相平面上の解軌道



時刻の関数としての個体密度



青: $n_1(t)$

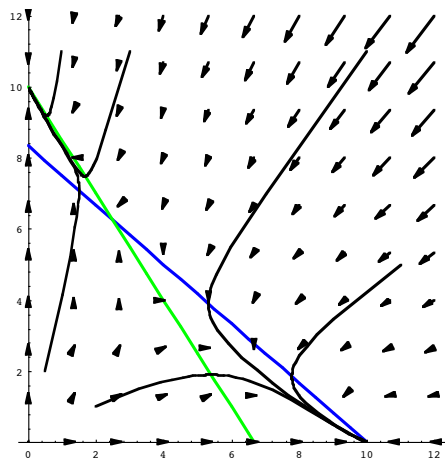
緑: $n_2(t)$

数値計算例 5

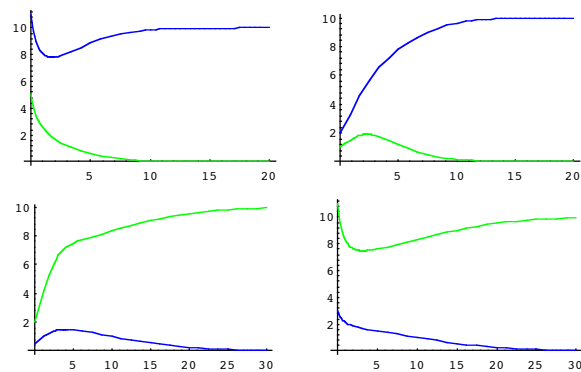
$$K_1 / \alpha_{12} < K_2, K_2 / \alpha_{21} < K_1$$

初期値に依存してどちらかが絶滅

相平面上の解軌道



時刻の関数としての個体密度



青: $n_1(t)$

緑: $n_2(t)$

Lotka Volterra 競争モデルのまとめ

環境収容量 K_1, K_2 、種間競争係数 α_{12}, α_{21} に依存して次の 4 通りが可能
 内的自然増加率 r_1, r_2 は無関係

	$K_1 / \alpha_{12} > K_2$	$K_1 / \alpha_{12} < K_2$
$K_2 / \alpha_{21} > K_1$	2 種共存	種 1 は絶滅 種 2 のみ
$K_2 / \alpha_{21} < K_1$	種 2 は絶滅 種 1 のみ	初期条件に依存して どちらかが絶滅

種 2 が種 1 に及ぼす種間競争係数 α_{12} が大きいと、種 1 は絶滅

種 1 が種 2 に及ぼす種間競争係数 α_{21} が大きいと、種 2 は絶滅

2 種が共存するのは、種間競争係数 α_{12}, α_{21} が小さいときに限る

競争排除則

同じ環境下で同じ資源要求を持つ複数の種は共存できない、という多くの系で経験的に知られている事実(経験則)がある

ゾウリムシの増殖を観察したガウゼ Gause にちなんで、
ガウゼの競争排他律、ともいわれる

Lotka Volterra の競争モデルは、**競争排除則**が起こることを示している

共存するためには、種間競争の効果の方が、種内競争(自己抑制効果)の効果よりも小さくなくてはならない。

競争系における種の多様性維持の問題

多種の生物が共存しているのは資源要求が互いに異なるためか?

このモデルでは考慮されていない他の要因によるのか?