

植物個体群における競争ネットワークの構造解析

Network analysis of competition dynamics in plant population

中河 嘉明 (筑波大)・横沢 正幸 (農環研)・原 登志彦 (北大)

Y. Nakagawa (Univ. of Tsukuba), M. Yokozawa (NIAES), T. Hara (Hokkaido Univ.)

概要

植物個体群において、個体をノード、個体間競争をリンクと定義した個体間競争ネットワークを構築し、そのネットワーク的性質とダイナミクスを調べた。その結果、平均個体重と密度の間のベキ則 (自己間引き則) と、平均クラスターリング係数の間に関係があることが示唆された。さらに、この競争ネットワークを、個体 (ノード) サイズによって、層別化を行ったところ、自己間引き則が個体群内で一様に起きているとは限らないことが示唆された。これらのネットワーク解析の結果が、自己間引き則破綻の条件についての解明へとつながると考えられる。

導入

植物生態学における基本的かつ中心的な関心は、ミクロ・レベルの性質からマクロ・レベルのパターンをあらゆる信憑性のある説明で関係づけることである。実際に、個体間の相互作用が、どのように大域的なパターンを形成してきたかという多くの研究がなされてきた。本稿において、我々は、そのようなミクロ・レベルからマクロ・レベルを架橋するものとして個体間競争ネットワークを挙げ、その性質の時間発展を議論する。

とくに、植物個体群におけるマクロ・レベルの現象としては、「自己間引き則」が挙げられる。これは、平均個体サイズとプロット内の生存個体密度を両対数プロットした場合に直線 (最多密度曲線) が現れるという現象である (Yoda et al. 1963, Westoby 1984)。また、大沢 (1996) は、実際の森林では、自己間引きの最多密度曲線にそった個体群だけでなく、その線にまだ達していないさまざまな込み具合と平均個体重をもった個体群が混在していることを指摘している。したがって、最多密度曲線は、密度と平均個体重の関係の限界値を与える線であり、最多密度曲線に沿わないことのほうが通常に生じる現象であると考えられる。このため、自己間引き則を成立させる条件を調べるよりもむしろ、それを破綻させる条件を調べることのほうが生態学的に一般的かつ重要なテーマなのではないかと考えられる。

一方、近年の生態学における研究で、生態系における様々なネットワーク (例えば、食物網など) は、高度に組織化されている (ランダム・グラフではない) ことが明らかになっている (lings et al. 2009)。しかし、それらの研究の多くは、生物種をネットワークにおけるノードと定義してきた。しかし、実際の生態系における相互作用は、個体間で行われていると考えられる。そこで我々は、個体をネットワークのノードとして定義した。このように個体レベルまで考慮すること

によって局所的な個体の空間分布まで取り扱うことができるようになる。植物個体群において、このことは極めて重要な意味を持つ。なぜなら陸上植物は発芽した場所から移動することができないため、生涯を通じて特定の近隣個体と相互作用することとなり、局所的な空間分布が個体群全体においても無視できない影響を及ぼすと考えられるためである。

本稿で我々は個体間競争ネットワークを提案する。さらに、このネットワークの性質を調べることで、自己間引き則を新たな視点から説明する。自己間引き則は競争の作用により立ち現れる現象であるとすれば、個体間競争のトポロジカルな側面から読み解くことによって、自己間引き則について本質的な議論を提供できると考えられる。

方法

1. モデルとパラメータ推定

個体間競争ネットワークの推定と、個体群のシミュレーションをするために個体ベースモデルを構築する。第一に、個体 i の生長と個体間競争による生長抑制を n 個の連立微分方程式 (Schneider et al. 2006) として記述する。

$$y_i = \log x_i$$

$$\frac{dy_i}{dt} = \theta_1 - \theta_5 y_i - \theta_2 \sum_{j \neq i} F(y_i, y_j; \theta_3, \theta_4) \quad \dots(1)$$

$$F(y_i, y_j; \theta_3, \theta_4) = \begin{cases} \frac{y_j}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^2} [1 + \tanh(\theta_3(y_j - y_i))], & (d_{ij} < \theta_6 y_j^2) \\ 0, & (\text{otherwise}) \end{cases} \quad \dots(2)$$

ここで、 x_i は個体 i のサイズ（胸高直径：DBH）であり、 d_{ij} は個体 i から個体 j の個体間距離である。

第二に、パラメータ ($\theta_1 \sim \theta_6$) を、トドマツ (*Abies sachalinensis*) 個体群における各個体のサイズ（胸高直径：DBH）の時系列データ（北海道林務部, 1982）に基づき、ベイズ推論によって決定した。この際、マルコフ連鎖モンテカルロ法を使用して計算した。

第三に、死亡率は、式（2）の第三項で表される近隣個体から受ける競争の強さ $\sum_{j \neq i} F(y_i, y_j; \theta_3, \theta_4)$ を独立変数にし、ロジスティック回帰モデルで推定した。

2. シミュレーション

上記の個体の生長・競争モデルと枯死モデルを用いて個体群動態のシミュレーションを行った。生長競争モデルのパラメータ値は全個体において、一律に事後分布平均値を使用した。シミュレーションには確率的な枯死過程が含まれているため、複数の試行の平均を結果として扱った。試行数は 100 回とした。また、一回の試行の時間は、300 年間とした。第一のシミュレーション

では、初期値として、1948 年（林齢 20 年）の実際の個体サイズと実際の個体の位置を使用した。第二のシミュレーションでは、初期値として、1948 年（林齢 20 年）の実際の個体サイズと、ランダム化した個体の位置を使用した。第一のシミュレーションでは初期個体数は 806 個体と 320 個体の 2 種類を用意した。

3. 競争ネットワークの構築とネットワーク解析

第一に競争ネットワークの構築について説明する。

個体をノードとみなし、2 個体間において競争があるとき、それをリンクとして表し、個体群全体の競争ネットワークを構築した。個体 j の影響範囲 $\theta_j y_j^2$ 内に、個体 i が存在するとき、個体 j から個体 i へ個体間競争があるとみなし、ノード i から j の有向リンク（矢印）をつないだ（図 1）。また、「リンクの重み」は個体間競争の強さ $F(y_i, y_j; \theta_3, \theta_4)$ によって定義した。

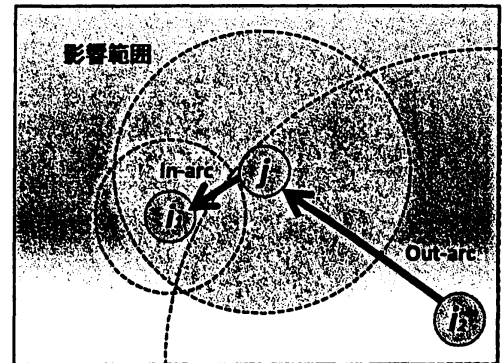


図 1. 競争ネットワークのつくりかた

第二に、以上で構築したネットワークの解析法について説明する。個体間競争ネットワークを解析するために最大クラスタリング係数と、サイズクラス間の平均クラスタリング係数を用いた。平均クラスタリング係数 $\bar{C}$ は、以下の式で記述される。

$$\bar{C} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{2e_{j,k}}{k_i(k_i - 1)} \quad \dots(3)$$

ここで、 k は、ノード i の次数であり、 $e_{j,k}$ は、個体 i の競争相手の個体 j の競争相手の個体 k が個体 i である総数であり、 n は、ネットワーク全体のノード数である。さらに、試行全体の最大クラスタリング係数 $\bar{C}_{\max}$ は、以下の式で記述される。

$$\bar{C}_{\max} = \max(\bar{C}) \quad \dots(4)$$

最大クラスタリング係数（平均クラスタリング係数の全試行における最大値）を調べるのは、自己間引き則の最多密度曲線が限界線であり（大沢, 1996）、個体間競争の最大密度を意味する最大クラスタリング係数を調べることでより現象を本質的に表すと考えたためである。

次に、我々はサイズクラスごとの個体間競争ネットワークの性質を調べ

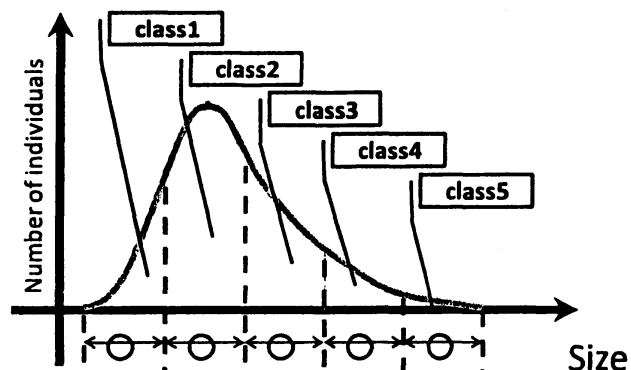


図 2. 個体サイズの層別化

た。このサイズクラスごとに分割したネットワークの解析は「network stratification」(Suzuki et al. 2005) を援用したものである。ただし本研究では、各個体（ネットワークのノード）をサイズクラスに分類する方法としては、個体の最大サイズから最小サイズまでを、サイズを均等に 5 分割して決めた（図 2）。これは植物個体群においては、従来の多くの研究により、個体サイズが個体群レベルの現象において重要だと指摘されているためである(原, 1988)。

ネットワーク解析においては、サイズクラス間（もしくは内）の平均クラスタリング係数を使用した。サイズクラス l とサイズクラス m の間の平均クラスタリング係数は以下の式で記述される。

$$\bar{C}_{l,m} = \frac{1}{n_l} \sum_{i=1}^{n_l} \frac{2e_{j,k,m}}{k_{i,m}(k_{i,m}-1)} \quad \dots(5)$$

ここで、 $e_{j,k,m}$ はサイズクラス l に属する個体 i に個体 j と個体 k がつながっている場合のサイズクラス m に属する個体 j と個体 k の間のリンク数であり、 $k_{i,m}$ はサイズクラス l に属する個体 i とサイズクラス m に属するノードとの間のリンク数であり、 n_l はサイズクラス l の個体の総数である。

結果&考察

Analysis 1. 平均クラスタリング係数

最大クラスタリング係数の時間変化は、二つの時期に分けられることがわかった（図 3）。前期（～約 45 年）においては、時間が進むにつれて、最大クラスタリング係数の値は増加していく

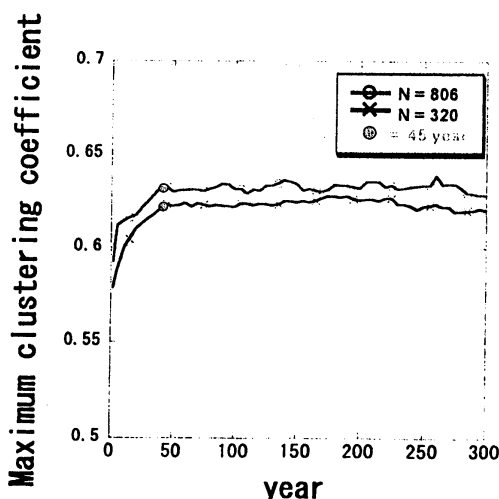


図 3. 最大クラスタリング係数の時間変化

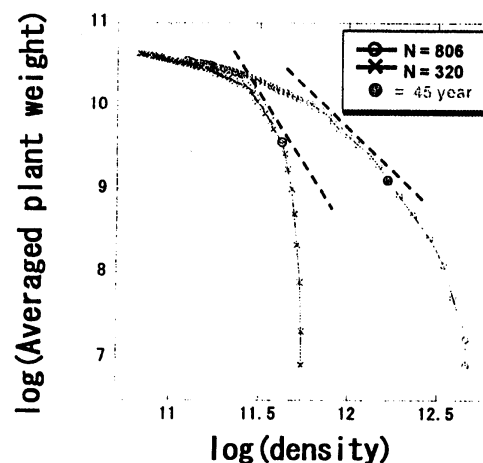


図 4. 最多密度曲線のべき乗則
平均個体重は、サイズ x (胸高直径:DBH)
の 3 乗とした

が、しだいにその増加は鈍り始める。後期（約 45 年～）においては、最大クラスタリング係数の値は頭打ちになりほぼ一定化する。さらに、最大クラスタリング係数が頭打ちし一定化する時間は、自己間引き則のベキ乗則上にのる年（約 45 年）とほぼ一致していた（図 3, 4）。トドマツの同種同齢個体群では、自己間引きのベキ乗ラインにあるとき、個体間競争のトポロジカルな密度（最大クラスタリング係数）は一定になることが明らかになった。最大クラスタリング係数は、競争の強さを考慮しないバイナリなものであるにもかかわらず、その幾何学的形状が維持されることは興味深い（図 3）。

さらに、我々は最大クラスタリング係数の値が頭打ち、一定化することは、自己間引きの $3/2$ 乗則（Yoda et al. 1963）を、個体間競争ネットワークによって表した例であると考えている。その理由を以下に示す。自己間引きのベキ乗則は、次式で表される。

$$\left(\overline{CrownVolume}\right)N^{\alpha} = K \quad \dots(6)$$

ここで、 $\overline{CrownVolume}$ は個体重の平均であり、 N は群落密度(stand density)であり、 K は定数である。また、 α の値は、 $\alpha = 1.5$ またはそれに近い値だといわれる。これは以下のように導かれる。

① 林冠が埋まり、ある一定の密度のままでは、樹冠は、それ以上成長できない。

② 個体が死ぬことで形成された空間（ギャップ）を、生き残った近隣個体の樹冠が生長して埋める。

①、②を仮定するとき、自己間引き則は、林冠がつねにうっ閉し、自己間引きは被度 100%を保つように起こる。よって、

$$\left(\overline{CrownArea}\right)N = K' \quad \dots(7)$$

が成り立つ。ここで $\left(\overline{CrownArea}\right)$ は個体の平均占有面積である。さらに、

③ 生育の時期、個体の大きさに関係なく同種個体はつねに相似形で比重はひとしい。
と仮定すると、

$$\left(\overline{CrownArea}\right) \propto \left(\overline{CrownVolume}\right)^{1/3} \quad \dots(8)$$

となり、式(8)を式(7)に代入すると、式(6)が導かれる。このように、自己間引きベキ乗則は説明されてきた（Yoda et al. 1963）。

今回の最大クラスタリング係数による結果は、とくに式(7)と相同であると考えられる（図 6）。まず、最大クラスタリング係数が、40 年以後、頭打ちし水平になることは、林冠が閉鎖し（競争の強さが均衡に達し）各個体が成長せず、そのため新たな競争関係を結ばなくなりネットワークの成長がなくなったためであると考えられる。したがって、最大クラスタリング係数の頭打ち、水平化は仮定①と相同なものであり、そのため頭打ちする年は「平均個体重 vs. 群落密度」の両対数グラフにおけるベキ乗部分（最多密度曲線）に沿い始める年と同じになったと考えられる。次に、ある 1 試行における平均クラスタリング係数の時間変化を 1 年ごとにプロットすると、上

下に蛇行していることが分かった (図 5)。これは個体が死んだ後、近隣個体が成長しそれまで競争関係になかった個体とも競争を行うようになり、個体間競争ネットワークが再構築されたためであると考えられる。したがって、これは仮定②と相同である。これらのことから、今回の最大クラスタリング係数の結果は、式(7)を競争関係の観点から表現したものであると考えられる。このように最大クラスタリング係数の時間変化は、自己間引き則の最多密度曲線と原理的に同一視し説明できることが示唆された。ただし、最大クラスタリング係数の値が頭打ちし時間を通じて 0.62~0.63 の値で一定することは、式 (7) における右辺が一定になること (被度が 100% を維持してそれ以上大きくなれない状態) と同じ現象であると推測されるが、未だ理論的な説明はできていない。今後の研究が必要である。

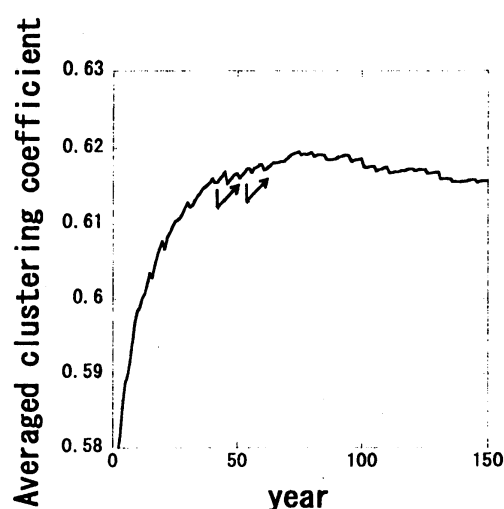


図 5. 上限クラスタリング係数の時間変化の拡大図

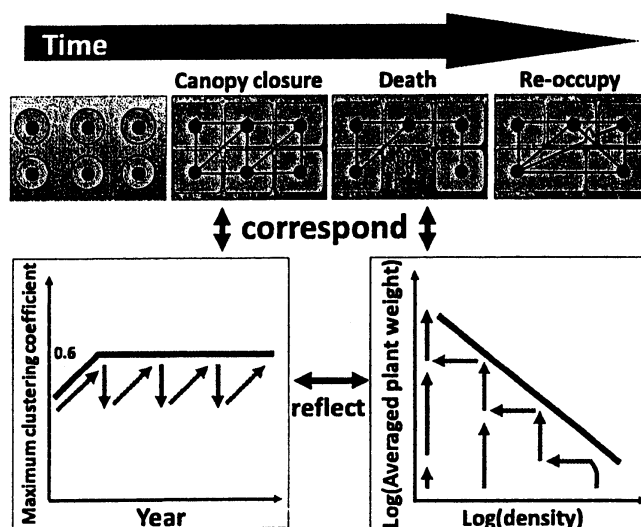


図 6. 対応関係の模式図

Analysis 2 サイズクラスごとの平均クラスタリング係数

最大クラスタリング係数が時間を通じて一定化する現象の詳細を調べるため、個体をサイズにしたがって 5 クラスに層別化し (図 2)、各サブグラフ内と相互間での平均クラスタリング係数を計算した。また、従来の自己間引き則を表現する「平均個体重 vs 群落密度」の関係性では、各サイズクラスの群落密度が求められないため、サイズクラスごとの挙動を描くことはできなかったため、自己間引き則におけるサイズクラスごとの性質を調べられなかった。しかし、先に指摘したように「自己間引き則の最多密度曲線は最大クラスタリング係数の時間変化 (頭打ち、一定化) と原理的に同一視が可能」だとすれば、サイズクラスごとのクラスタリング係数を調べることによって、サイズの違いが自己間引き則にどのような意味をもつかを知ることができる。

結果、クラスごとの平均クラスタリング係数の頭打ち時刻は同じにならないことが分かった (図 7)。ここで、個体群の平均クラスタリング係数の頭打ちと自己間引き則が相同であるという先の予想が正しいとすると、これらの結果はサイズクラスによって自己間引き則に従いはじめる時期にばらつきがあり、自己間引き則は、個体群内で一様な現象ではないことを示唆する。した

がって、個体群のサイズ不均質性が増すと、成長限界に達する前に全てのサイズで林冠閉鎖が完了せず、自己間引き則が崩れることが推測される。このことは、Wiegand ら (2008) によっても指摘されている。

図 7 において、初期値に実測の個体位置データを使った結果（左）と、初期値にランダム化した位置データを使った結果（右）を比較した。とくに有向リンク（矢印）の始点が大きいサイズクラスの場合で傾向が異なることが分かった。すなわち、実測データを使ったものでは、同じサイズクラス内のクラスタリング係数の頭打ちの時間が早いのにに対し、ランダム化データを使ったものでは、そのような傾向は見られなかった。この違いは、初期の実測データの空間分布の影響によるものである。とくに初期の実測データでは、「背揃い現象」と呼ばれる、同じサイズの個体が同所的に生息する現象が起こっていることが報告されており（清和&菊沢, 1987）、このためサイズクラス間の平均クラスタリング係数の頭打ちの時間が短縮されたものだと考えられる。しかし、どちらにしてもサイズクラスによって自己間引き則に従いはじめる時期にばらつきがある。

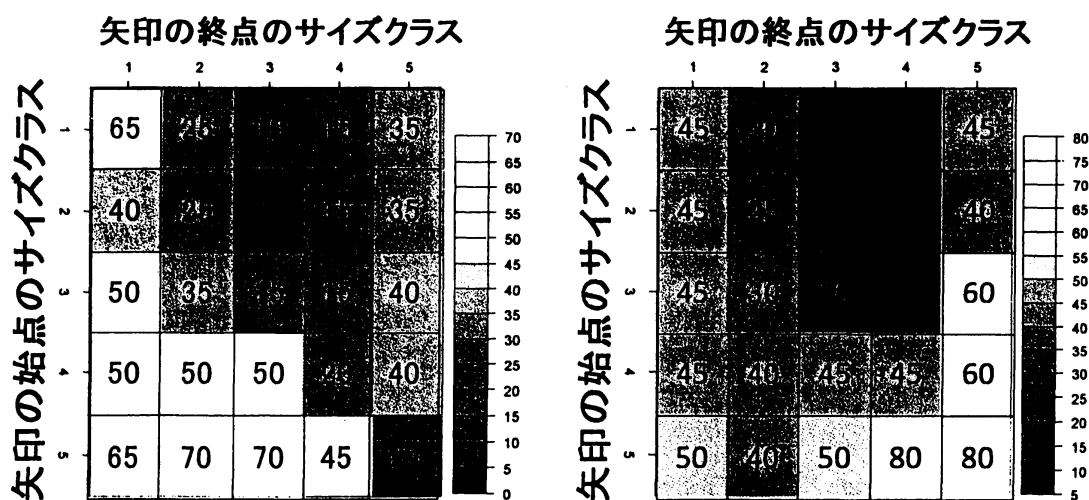


図 7. サイズクラスごとの平均クラスタリング係数の頭打ち時間（年）

（左：初期値は実測データ、右：初期値は個体位置のランダム化データ）

参考文献

- Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., & Jones, J. I. (2009). Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 253-269.
- Schneider, M. K., Law, R., & Illian, J. B. (2006). Quantification of neighbourhood-dependent plant growth by bayesian hierarchical modelling. *Ecology*, 94, 310-321.

- Suzuki Y., Nakagawa, S., Takeshi, H., Ogishima, S., ., & Tanaka, H. (2005). The specificity of topology of the protein-protein interactions in yeast and its biological characteristics. *J Mass Spectrom*, 53(3), 137-141.
- Westoby, M. (1984). The self-thinning rule. *Advances in Ecological Research*, 14, 167-226.
- Wiegand K, Saltz D, Ward D, Levin SA. (2008). The role of size inequality in self-thinning: a pattern-oriented simulation model for arid savannas. *Ecological Modelling*, 210, 431-445
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H., & Hozumi, K. (1963). Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (intraspecific competition among higher plants XI). *Journal of Biology, Osaka City University*, 14, 107-129.
- 大沢晃. (1996). 樹冠の三次元構造と自己間引き過程. *日本生態学会誌*, 46, 97-102
- 清和 研二, & 菊沢 喜八郎. (1987). トドマツ人工林における樹木の大きさごとの空間分布の林齢にともなう変化. *日本林學會誌*, 69(12), 465-471.
- 原登志彦. (1988). 生長・相互作用・群落構造: 植物個体群をめぐって. *種生物研究*, 12, 1-17
- 北海道林務部. (1982). 久保トドマツ人工林間伐試験地の資料整理に関する報告書