

メタ個体群モデルに関するモデリングの数理

A mathematical modeling for metapopulation dynamics

瀬野裕美*・佐藤一憲†・齋藤保久‡

*東北大学大学院情報科学研究科情報基礎科学専攻, †静岡大学大学院総合科学技術研究科工学専攻数理システム工学コース, ‡島根大学大学院総合理工学研究科総合理工学専攻

Hiromi SENO*, Kazunori SATO† and Yasuhisa SAITO‡

*Research Center for Pure and Applied Mathematics, Department of Computer and Mathematical Sciences, Graduate School of Information Sciences, Tohoku University, Japan

†Mathematical and Systems Engineering Course, Department of Engineering, Graduate School of Integrated Science and Technology, Shizuoka University, Japan

‡Department of Mathematics, Interdisciplinary Faculty of Science and Engineering, Shimane University, Japan

In this paper, we revisit the metapopulation dynamics model of typical Levins type, and reconsider its mathematical modeling. For the metapopulation dynamics with three states, empty, small (i.e., threatened to the extinction) and large (i.e., far from the extinction risk) in terms of population size in the patch, we reconstruct the mathematical model, focusing the difference of time scale between the state transition and the dispersal of individuals within the habitat composed with a number of patches available for the reproduction. Even with our modeling along the standard process with commonplace assumptions, the typical Levins type of metapopulation dynamics model appears only for a specific case with some additional assumptions for mathematical simplification, while the derived 3-state metapopulation dynamics model includes a non-trivial functional form. Besides we show that our discussion is applicable also for the preliminary Levins type of metapopulation dynamics model with two states, empty and occupied.

1 序

Hanski (1985) は, 次の 3 状態メタ個体群モデルを提出した (Hanski (1991) や Hanski (1999) p. 61 も参照):

$$\begin{aligned}\frac{dE}{dt} &= e_S S - cLE \\ \frac{dS}{dt} &= cLE + e_L L - e_S S - rS - mLS \\ \frac{dL}{dt} &= rS + mLS - e_L L\end{aligned}\quad (1)$$

ここで, 生物個体群の生息域を成すパッチについての E, S, L は, パッチに定着している個体群サイズに関して, 空 (E), 小 (S), 大 (L) の 3 状態のパッチの存在頻度, あるいは, 存在確率であり, 系 (1) は, それらの時間変動ダイナミクス (メタ個体群動態) を与える数理モデルである。この数理モデルには, 個体の移住によるパッチの状態遷移という要素が導入されており, 個体の移住過程を起因とする正味の状態遷移率が, E と L, L と S の mass-action 型の積の項として与えられている。

パラメータ c は, 大きなサイズの個体群をもつ

パッチからの移住定着によって, 「空」パッチに小さな個体群が出現する係数である。小さな個体群をもつパッチからの移住定着の効果については無視されている。 e_S は, 小さな個体群が存在していたパッチで絶滅が起こることにより, パッチが空状態になる事象が起こる係数, r は, パッチに存在していた小さな個体群がパッチ内の繁殖過程によって大きな個体群に増大成長する事象が起こる係数, e_L は, その逆に, 大きな個体群がなんらかの原因により小さな個体群に減衰する係数である。そして, パラメータ m は, 大きな個体群からの移動分散個体の移入による小さな個体群のサイズ増大過程への寄与を与えるパラメータである。Hanski (1999) では, この 3 状態モデルについて最も重要な要素が, このパラメータ m によって導入される移動分散の項であると述べられている。この項の効果は, 小さな個体群に対する (絶滅についての) 救助効果 (rescue effect) と呼ばれることがあるものである。

ここで考えている生物個体群の生息環境における「パッチ」は空間内に固定されているものであるから, パッチの間に直接的な相互作用はない。しかし, 異なる状態をもつパッチが共存することによる間接的な相互作用にパッチの状態遷移は依存

している。その間接的な相互作用とはパッチからパッチへの個体の移住という要素である (Hanski & Gilpin, 1991)。

数理モデル (1) においては、異なる状態のパッチが共存する生息域のパッチ状態分布からの各パッチの状態遷移に対する寄与を状態頻度 (L と E , L と S) の積で与える mass-action 仮定によって導入している。そもそも, Lotka (1925, 1956) や Volterra (1926) が個体群動態モデルにおける密度効果による相互作用項に対して mass-action 仮定を適用したのは、空間で移動分散する個体間の相互作用への化学反応速度論における完全混合仮定に基づく基質反応速度項からのアナロジーによる応用であった (瀬野, 2007)。数理モデル (1) における、直接の相互作用のない異なる状態のパッチの共存による状態遷移への寄与に対しての応用については、数理モデリングの合理性の観点からの理解が必要である。

Levins (1969, 1970) によるモデリングの面白く、優れた点は、個体群サイズの変動を考えずに、パッチの状態の離散的クラスに関する遷移のみに縮約したダイナミクスを取り扱う点である (Hanski & Gilpin, 1991)。しかし、移住を考える以上、移住そのものの頻度、すなわち、移住の効果の強さを考える必要があり、実際には、それは、移住個体数に依存する。したがって、元々の Levins (1969, 1970) による、各パッチに生息する個体群のサイズを粗視化し、離散的なパッチの状態のみを考えるダイナミクスに昇華するというアイデアを数理モデリングする上では、パッチ状態の離散的クラスの遷移のみ考えるということと、通常の個体群の密度という拮抗する要素を合理的に組み合わせることが本質的に必要である。

Etienne (2002) は、同様の理論的課題に真っ向から取り組み、確率過程としての数理モデリングから期待値方程式を導く論理や、本稿の後述の議論と同様に時間スケールの違いを利用する特異摂動法を応用した数理モデリングなどによって、Levins (1969, 1970) による 2 状態メタ個体群動態モデルの数理モデリングとしての意味を解釈しようとした。ただし、それらの論理では、mass-action 型の相互作用が仮定として用いられており、その意味・解釈については議論されていない。また、Levins (1969, 1970) による 2 状態メタ個体群動態モデルの直系ともいえる 3 状態モデル (1) の数理モデリングの合理性に関して発表された議論については未知である。

以下では、改めて、Levins によるモデリングの

アイデアを損なわずに、移動分散している個体群の密度、すなわち、移住の効果の強さを導入するメタ個体群動態の数理モデリングについて議論してみる。実際、同様の問題意識は過去にもししばしば取り上げられ、移動分散個体群を数理モデリングに導入した 2 状態メタ個体群動態モデルについては、Etienne (2002) に先だって発表された論文も少なくない (たとえば、Gyllenberg & Hanski, 1992; Hanski & Gyllenberg, 1993; Gyllenberg *et al.*, 1997; Gyllenberg & Metz, 2001)。本稿では、上記の 3 状態メタ個体群動態モデル (1) に注目し、特に、パッチの状態遷移における mass-action 型の項の数理モデリングとしての合理性に焦点をおきながら、Levins モデルの数理モデリングを独自に再検討する。

2 数理モデリング再考

2.1 パッチの状態遷移

数理モデル (1) においては、状態「空 (E)」と「大 (L)」の間の中間状態「小 (S)」を導入し、個体群に絶滅の危険性が生じる状態として扱う。ある意味で、これは、離散的な Allee 効果を導入していると考えてもよいだろう。なぜならば、「大」状態のパッチ (= 大きなサイズの個体群が定着しているパッチ) は絶滅の可能性をもたないと仮定されているからである。

数理モデル (1) における「大」状態から「小」状態への遷移 (項 $e_L L$) の原因としては何を仮定できるだろうか? もっとも考え易い因子は、Allee 効果の数理モデリングとしてしばしば仮定される、環境における確率的攪乱によるものである。確率的な気候変動や、生態系にとっては確率的と解釈しうる人間活動からの影響を考えることができる。数理モデル (1) におけるパラメータ e_L は、そのような確率的因子の規模や発生頻度 (強度) に正の相関をもつものと解釈できるだろう。

「小」状態から「空」状態への遷移についても同様に確率的環境変動因子に依存するものと解釈することができる。また、増殖率における確率的揺らぎ (demographic stochasticity) も「小」状態から「空」状態への遷移については重要な因子である。パラメータ e_S がこれらの確率的因子の強度に正の相関をもつものと考えられる。

一方、「小」状態から「大」状態への遷移については、個体群サイズの増加によるものであるから、生息個体群の増殖がその因子と考えるべきであろう。増殖による個体群の成長は、生息個体群における繁殖活動に依存するが、数理モデル (1) では、「大」パッチから「小」パッチへの個体の移住もその遷移に加担している (項 mLS)。しかし、後述のとおり、個体の移住という事象は、一般に、パッチの個体群サイズ変動の起因となりうるが、それ自体がパッチの個体群サイズを大きく変動させるものとは考えにくく、パッチの「小」状態から「大」状態への遷移という事象と結びつけるには、何らかの合理的な論理、すなわち、数理モデリングが必要である。したがって、数理モデル (1) における項 mLS による個体の移住の効果の導入については、再考が必要である。

「空」パッチが「小」パッチに遷移する項 cLE についても同様に再考が必要であるが、「空」状態から「小」状態への遷移については、「小」パッチや「大」パッチからの個体の移住・定着・増殖が唯一の因子であり、問題となるのは、その因子の状態遷移に対する影響の数理モデリングである。

2.2 個体の移動分散に関する仮定

まず、「大」パッチと「小」パッチからの個体の移出の数理モデリングとしての導入について考える。個体群の正味の移出速度 (単位時間当たりの移出個体数) は、母集団としての生息個体群サイズが大きくなればより大きいと仮定することができるとしよう。すなわち、「大」パッチからの移出速度は、「小」パッチからのそれよりも大きいと考える。

また、個体あたりの「小」パッチからの移出確率と「大」パッチからの移出確率には違いが生じると考えることもできるだろう。この違いを仮定するには、パッチの状態「小」と「大」の差に立ち戻って考える必要がある。前記のように、「小」状態では、(Allee 効果による) 絶滅の危険性が存在する。このことは、「小」状態にあるパッチ内における個体群密度が、確率的攪乱による絶滅で失われるほど相対的に低くなりうることを意味している。そのように十分に低い密度の生息パッチから個体が移出する可能性をどのように解釈できるだろうか。

今、生態学的な確率的攪乱を除く環境条件をパッチの状態に関連づけることはしない (できない) としよう。つまり、パッチの状態に対応して環境条件が異なるとは考えないことにする。すると、「大」

状態にあるパッチに比べると、「小」状態にあるパッチの方が、個体群内の資源競争は緩やかであり、個体あたりが利用できる資源が豊かであると考えられる。逆に、「大」状態のパッチでは、個体群内の資源競争が、「小」状態のパッチにおいてよりも厳しいと考えられるので、より厳しい資源競争が生息個体に対するより強い移出圧として働くとは仮定することができるだろう。言い換えれば、個体あたりの「小」パッチからの移出確率よりも、「大」パッチからの移出確率の方が大きいと仮定できる。

以上の議論に基づけば、さらに、移動分散個体の移入については、「空」パッチや「小」パッチへの移入・定着の成功率に比して、「大」パッチへの移入・定着の成功率が相当に低いと仮定することもできるだろう。「大」パッチには、強い移出圧がかかった個体群が生息していることを考えれば、外部からの移入個体の定着は確率的にも小さいと仮定することが妥当である。数理モデル (1) では、「大」パッチへの移動分散個体の移入・定着の効果は導入されていないが、このような論理によって、それは無視できるだけ小さいと考えることは可能である。

また、「小」状態から「大」状態への遷移過程が移動分散個体の移入・定着に依存しているとすれば、「大」状態から「小」状態への遷移過程も同様に移動分散個体の移入・定着に依存し、移動分散個体の「大」パッチへの移入が「大」状態から「小」状態への遷移確率を下げる効果をもつとすべきである。

2.3 パッチの状態に依存する個体の移動分散ダイナミクス

今、移動分散個体群密度を D と表す。本稿では、この移動分散個体群密度の時間変動ダイナミクスを与えるもっともシンプルな次の数理モデルを考える：

$$\begin{aligned} \frac{dD}{dt} = & m_L LN + m_S SN - \kappa_L LND \\ & - \kappa_S SND - \kappa_E END - qND \end{aligned} \quad (2)$$

m_L , m_S , κ_L , κ_S , κ_E , N , q はいずれも正の定数とする。 D が個体群密度を表しているために、頻度しか意味をもたない L , S だけでは、個体群ダイナミクスをモデリングするのに足りないため、パッチ総数 N をパラメータとして陽に導入してある (た

例えば, Etienne (2002) 参照)。 LN , SN , EN は、それぞれ、「大」パッチ数、「小」パッチ数、「空」パッチ数に対応する。 m_L , m_S は、「大」パッチ、「小」パッチからの個体の正味の移出速度、 κ_L , κ_S , κ_E は、移動分散個体の「大」パッチ、「小」パッチ、「空」パッチへの移入・定着率を表す。パラメータ qN は、移動分散個体にかかる個体あたり死亡率である (パラメータ N への依存性については後述)。

今、十分に短い時間 Δt に移動分散個体がパッチに遭遇する確率を $N\Delta t$ に比例すると仮定している。パッチ総数が多いほど、移動分散個体がパッチに遭遇する可能性が高いと考えるのである。そして、遭遇したパッチが「空」パッチである確率は、平均場近似を適用すれば、 E である。同様に、遭遇パッチが「小」パッチである確率は S 、「大」パッチである確率は L である。移動分散個体の移入という事象は、移入対象とするパッチの状態には依存せずに生起するとこととする。一方、前節で述べたように、移入したパッチでの定着の成功はパッチの状態に依存すると考えられるので、パッチの状態に依存した確率で与えられる。この考え方に基づいて、移動分散個体の「大」パッチ、「小」パッチ、「空」パッチへの移入・定着率をそれぞれ、 κ_L , κ_S , κ_E で与える。

【パラメータ m_L , m_S 】 そもそも、元々の数理モデル (1) と同様、ここでも、「小」状態と「大」状態を規定するパッチの個体群サイズ (個体数、個体数密度) を陽には扱わない数理モデリングを考えようとしている。そこで、前節での移出に関する議論も勘案し、各パッチからの移出個体数をその状態に依存する定数 (それは、それぞれの状態に属するパッチからの移出個体数の平均値と考えてもよい) として考え、係数 m_L , m_S を次のように定義する。十分に短い時間 Δt における各「小」パッチからの移出個体数を $m_S\Delta t$ とする。すると、時間 Δt における「小」パッチ全体からの移出個体数は $NS \cdot m_S\Delta t$ となる。同様に、「大」パッチ全体からの移出個体数は $NL \cdot m_L\Delta t$ となる。前節の議論に基づけば、「小」パッチからの単位時間あたり移出個体数は、「大」パッチからのそれより小さいと考えるのが適当であるから、このモデリングでは、一般に、 $m_S \leq m_L$ であると仮定してもよいが数学的には必須の条件とはならない。ただし、条件 $m_S > m_L$ が成立する状況はモデリングとして合理的とは考えにくい。

なお、あくまでも、パッチからの個体の移出は、

そのパッチに生息する個体群の十分微少な割合であるとし、個体の移動分散過程についての時間スケールでは、個体の移入はパッチの状態遷移に即時的には影響を与えないものとする。すなわち、個体が出たことによって、あるパッチの個体群サイズが著しく減少するとか、「空」状態になるとかは起こらないとする。また、併せて、個体が入った時点で、あるパッチの状態が「小」から「大」に転ずることも考えない。

【移動分散とパラメータ N 】 しばしば、数理モデル (1) を含む Levins 型メタ個体群モデル (i.e., Levins モデル*) については、パッチ数は「無限」とであると仮定されている、という説明が加えられる (Hastings, 1995; Gyllenberg *et al.*, 1997; Hanski & Simberloff, 1997; Etienne, 2000, 2002)。もちろん、それは、実際のパッチ数が無限であることを意味する訳ではなく、パッチの状態クラスの頻度のみを考えるモデリングにおける「数学的な取り扱い上の単純化」である。実際のパッチ環境に生息する個体群の動態を考えると、生息パッチ総数が有限であることは当然である。メタ個体群モデルの意義は、生息パッチ総数の有限性、あるいは、生息域の辺縁に位置するパッチの特異性が個体群全体の動態の統計的特性に及ぼす影響が十分に弱い場合についての、パッチ環境に生息する個体群動態の特性の一面に焦点を当てて理論的に取り扱うことができる点である。この「個体群動態の特性の一面」とは、対象としている個体群についてのパッチへの定住率や現住率であり、個体群の存続性である。

パッチ総数 N を導入することは、Levins 型のメタ個体群モデルにおける上記の「パッチ総数は無限」とする数学的取り扱いとの間の齟齬となるのではないかという観点はあるだろう。しかし、パラメータ N については、次のような意味付けをすることができる：パラメータ N は、個体の移動分散レンジ [メタ個体群の空間スケール (Hanski & Gilpin, 1991)] に含まれるパッチ総数であり、十分に大きい。そして、生息域全体 [地理的空間スケール (Hanski & Gilpin, 1991)] におけるパッチの状態の空間分布について平均場近似を適用して考えれば、生息域全体の一部としての移動分散レンジに含まれるパッチの状態分布に対して、生息域全体の状態分布を適用することになる。

この意味付けでは、パラメータ N は、個体の分散性の強度に正の相関をもつと考えるのが自然で

*Levins & Culver (1971) では、migration-extinction モデルと呼んでいる。

ある。すなわち、個体の分散性が強ければ強いほど移動分散レンジは大きくなるので、移動分散レンジに含まれるパッチ総数 N も大きくなる。以下では、パラメータ N がこの意味付けを持つものとして数理モデリングを進める。

【移動分散個体にかかる個体あたり死亡率 qN 】

パラメータ N についての上記の移動分散レンジの仮定によるモデリングに基づけば、 D を、生息域全体における移動分散個体群の個体の移動分散レンジあたりの個体群サイズと意味付けて考えることが可能である。

移動分散レンジが広いほど、移動分散行動にかかる平均時間、あるいは、単位時間あたりの移動分散範囲がより大きいということになるので、移動分散個体にかかる単位時間での個体あたり死亡率もより大きくなると考えられる。この仮定に基づき、十分に短い時間 Δt における移動分散個体あたりの死亡率を $qN\Delta t$ とおく。

パラメータ N は移動分散レンジあたりのパッチ数を表すが、上述のとおり、この数理モデリングは、移動分散個体についての死亡率がパッチ数自体に比例することを意味するのではなく、パッチ数に正の相関をもつ移動分散個体の分散性の強度に比例することを意味する仮定である。したがって、パラメータ q には、仮定されている移動分散レンジあたりのパッチ数 N と移動分散個体の分散性の強度との間の正の相関の比例定数が含まれている。

2.4 移動分散と状態遷移の時間スケール

次に、個体の移動分散過程とパッチの状態遷移過程についての時間スケールについて考える。

数理モデル (1) では、3つのクラス「空」「小」「大」の間のパッチの状態遷移を認めうる時間スケールのダイナミクスを扱っていると考えるべきである。たとえば、「小」状態が「空」状態に遷移するダイナミクスが連続時間で近似できるだけの時間スケールで考えられているということである。この時間スケールには、個体群における増殖や死亡がパッチを占める個体群のサイズを変動させ、それをパッチの状態変化として認められうるだけの大きさが必要である。

移動分散にかかる時間スケールは、一般的に、パッチの状態遷移の時間スケールとは異なる。多くの動物については、個体がパッチからパッチへ移動分散する時間スケールは増殖や死亡のそれに比べ

るとかなり小さい（短い）と考えることができる。そのような動物の個体群動態を考えるならば、上記の移動分散個体群サイズのダイナミクス (2) は時間スケールが小さい、すなわち、速い過程 (fast process)、パッチの状態遷移のダイナミクスはより大きな時間スケールをもつ遅い過程 (slow process) とする仮定が合理的であろう。このようなメタ個体群動態モデルについての時間スケールを用いたモデリングの考え方は、2状態メタ個体群動態モデルに関する過去の同様の研究においても応用されている (Gyllenberg & Hanski, 1992; Hanski & Gyllenberg, 1993; Gyllenberg *et al.*, 1997; Gyllenberg & Metz, 2001; Etienne, 2002)。次節では、そのような過去の研究と同様のアイデアを活用し、前節までの枠組みに基づいて、速い過程としての移動分散を伴う動物個体群動態による遅い過程としてのパッチ状態分布遷移のダイナミクスに対する3状態メタ個体群動態モデルを導出するための次の段階の数理モデリングを考える。

2.5 個体の移動分散のパッチの状態遷移への寄与

前出の移動分散個体群サイズのダイナミクス (2) についてのモデリングを元に、個体の移動分散の効果のパッチの状態遷移への寄与を導入する数理モデリングを考える。

【「空」→「小」】 個体の移動分散による効果が状態遷移過程の本質となるのは、「空」から「小」への状態遷移である。ある「空」パッチが「小」パッチへ状態遷移するためには、その「空」パッチへの移動分散個体の移入があり、かつ、その移入個体がパッチに定着し、増殖に成功しなければならない。その確率が移動分散個体群の正味の移入速度に正の相関をもつと仮定する。移動分散個体が頻繁に移入してくることにより、移入個体の定着・増殖による「空」から「小」への状態遷移率が上昇するという仮定である。

移動分散個体群サイズのダイナミクス (2) についてのモデリングから、移動分散個体群の「空」パッチあたりの平均移入速度は、 $\kappa_E EN D / (EN) = \kappa_E D$ である。よって、「空」状態が「小」状態へ遷移する確率は $\kappa_E D$ に正の相関をもつとする。

【「小」→「空」】 「小」状態のパッチへの移動分散個体群からの移入による加入は、パッチの生息個体群サイズをわずかにせよ増加させ、確率的攪乱に

よる絶滅, すなわち, 「空」状態への遷移の可能性を小さくすると考えることができる (“rescue effect”: Brown & Kodric-Brown, 1977; Etienne, 2002) ので, 移動分散個体群からの移入が「小」状態から「空」状態への遷移確率を減少させるという仮定を導入する。すなわち, 「小」状態から「空」状態への遷移確率が移動分散個体群の「小」パッチあたりの平均移入速度 $\kappa_S SND / (SN) = \kappa_S D$ に負の相関をもつとする。

【「小」→「大」】 「小」状態から「大」状態への遷移については, 移動分散個体の移入・定着からの寄与は, 上記の「空」状態から「小」状態への遷移への寄与と比べて小さいと考えることができる。「小」から「大」への状態遷移においては, 状態遷移の本質は生息する個体群の増殖成長であり, 既述のとおり, 移動分散個体群からの移入そのものは相対的に微少であるとしているので, 移入個体群サイズ自体が「小」から「大」への状態遷移を引き起こすだけの寄与はもたないと仮定する。しかし, 生息個体群への移動分散個体群からの移入による加入は, 生息個体群サイズを増加させ, 増殖成長を促進すると考えることは可能であるので, 一般的に, 移動分散個体群からの移入が「小」状

態から「大」状態への遷移係数を増加させるという仮定を導入する。すなわち, 増殖成長率は, 移動分散個体群の「小」パッチあたりの平均移入速度 $\kappa_S SND / (SN) = \kappa_S D$ に正の相関をもつとする。

【「大」→「小」】 前述の個体の移動分散に関する仮定により, 「大」パッチへの移動分散個体の移入・定着の効果は相当に小さいと仮定する。よって, パラメータ κ_L は相当に小さいとする。ただし, 移動分散個体の「大」パッチへの移入が「大」状態から「小」状態への遷移確率を下げる効果をもつと仮定することは合理的であるから, 「大」状態から「小」状態への遷移確率は, 移動分散個体群の「大」パッチあたりの平均移入速度 $\kappa_L LND / (LN) = \kappa_L D$ に負の相関をもつとする。

2.6 速い過程としての移動分散の影響を伴うパッチ状態分布遷移ダイナミクス

以上の議論による仮定に基づく次の数理モデル (3) を考える:

$$\begin{aligned} \frac{dE}{dt} &= [e_S - a_{SE}\kappa_S D]S - [a_{ES}\kappa_E D]E \\ \frac{dS}{dt} &= [a_{ES}\kappa_E D]E + [e_L - a_{LS}\kappa_L D]L - [e_S - a_{SE}\kappa_S D]S - [r + a_{SL}\kappa_S D]S \\ \frac{dL}{dt} &= [r + a_{SL}\kappa_S D]S - [e_L - a_{LS}\kappa_L D]L \\ \epsilon \frac{dD}{dt} &= m_L NL + m_S NS - \kappa_L LND - \kappa_S SND - \kappa_E END - qND \end{aligned} \quad (3)$$

ここで, パラメータ ϵ は時間スケール係数 (正値) であり, パッチの状態遷移過程の代表的な時間スケールを 1 とするとき, 移動分散過程の代表的な時間スケールが ϵ であることを意味する。そして, 移動分散過程が「速い」過程であるとは, $\epsilon \ll 1$ を意味する。

「空」パッチが「小」パッチに状態遷移する係数は, 「空」パッチへの移動分散個体の移入速度に比例するとしている。すなわち, パッチの状態遷移に関する遅い時間スケールにおける微小時間 $[t, t + \Delta t]$ について, 移動分散個体の移入・定着・増殖により, 「空」状態が「小」状態へ遷移する確率を比例定数 a_{ES} を用いて $a_{ES}\kappa_E D \Delta t$ によって与えている。

また, 「小」パッチが「空」パッチへ状態遷移する係数が, 「小」パッチへの移動分散個体の移入速度に比例する減少分をもつとしている。これも同様に, パッチの状態遷移に関する遅い時間スケールにおける微小時間 $[t, t + \Delta t]$ について, 移動分散個体の移入・定着・増殖により, 「小」状態が「大」状態へ状態遷移する確率を, 正のパラメータ a_{SE} を導入して $(e_S - a_{SE}\kappa_S D)\Delta t$ によって与えている。同様に, 「大」状態が「小」状態へ遷移する確率を $(e_L - a_{LS}\kappa_L D)\Delta t$ によって, また, 「小」状態が「大」状態へ遷移する確率を $(r + a_{SL}\kappa_S D)\Delta t$ によって, 与えている。パラメータ a_{ES} , a_{SE} , a_{SL} , a_{LS} は, 移動分散による個体の移入・定着による

パッチの状態遷移への寄与の度合いを与える係数である。

これらの数理モデリングが合理的であるためには、次の条件が満たされることが必要である：

$$\begin{cases} e_S - a_{SE}\kappa_S D > 0 \\ e_L - a_{LS}\kappa_L D > 0 \end{cases} \quad (4)$$

左辺の因子が遷移率として定義されているからである。この必要性は、数理モデル (3) の合理性が要求するパラメータや変数の値に対する拘束条件として解釈されるものである。

条件 (4) が満たされるならば、数理モデル (3) において、任意の非負の初期条件に対して、 $0 \leq E \leq 1$, $0 \leq S \leq 1$, $0 \leq L \leq 1$ が常に成り立つことが示されるが、条件 (4) が成り立たない場合については、これらが成り立つことは数学的に保証されない。

拘束条件 (4) の出現は、決して必然的なものではない。上記の数理モデリングにおいて、もっとも単純な数学的構造として、線形関数を導入したことが原因である。遷移率は正でなければならないから、負の係数をもつ線形関数は、遷移率の定義に対して常に正当であるとはいえない。

ただし、単純な数学的構造を選択することは、ときにこのような数理モデルについての拘束条件を伴うけれども、慎重な取り扱いによって、そのような数理モデルであっても、現象の数理的・理論的な議論に足ることは、数理生物学の歴史を見ても明らかである。また、非線形であることが適当な場合であっても、対象とするダイナミクスの性質によって、その非線形性が限られた範囲でのみ本質的な場合には、その範囲でも線形近似をとることでダイナミクスの特徴を十分に捉えうる可能性もある。線形関数を数理モデリングに用いることは単純すぎるという批判は、数理モデリングの合理性の観点からも、必ずしもあたらない。

2.7 準定常状態近似の適用

数理モデル (3) について速い過程である移動分散ダイナミクスに対する準定常状態近似 $\epsilon dD/dt \approx 0$ を適用すると、

$$D \approx \frac{m_L L + m_S S}{\kappa_L L + \kappa_S S + \kappa_E E + q} \quad (5)$$

であるから、系 (3) に代入すれば、以下の縮約モデル (6) が導出される。

$$\begin{aligned} \frac{dE}{dt} &= e_S S - a_{SE}\kappa_S \frac{m_L L S + m_S S^2}{\kappa_L L + \kappa_S S + \kappa_E E + q} - a_{ES}\kappa_E \frac{m_L L E + m_S S E}{\kappa_L L + \kappa_S S + \kappa_E E + q} \\ \frac{dS}{dt} &= a_{ES}\kappa_E \frac{m_L L E + m_S S E}{\kappa_L L + \kappa_S S + \kappa_E E + q} + e_L L - a_{LS}\kappa_L \frac{m_L L^2 + m_S S L}{\kappa_L L + \kappa_S S + \kappa_E E + q} \\ &\quad - e_S S + a_{SE}\kappa_S \frac{m_L L S + m_S S^2}{\kappa_L L + \kappa_S S + \kappa_E E + q} - r S - a_{SL}\kappa_S \frac{m_L L S + m_S S^2}{\kappa_L L + \kappa_S S + \kappa_E E + q} \\ \frac{dL}{dt} &= r S + a_{SL}\kappa_S \frac{m_L L S + m_S S^2}{\kappa_L L + \kappa_S S + \kappa_E E + q} - e_L L + a_{LS}\kappa_L \frac{m_L L^2 + m_S S L}{\kappa_L L + \kappa_S S + \kappa_E E + q} \end{aligned} \quad (6)$$

3 仮定の単純化によって現れる数理モデル

3.1 「大」パッチからのみ個体が移出し、「空」パッチへのみ移入が起こる場合

相当な単純化として、移出は「大」パッチのみから、移入は「空」パッチのみへ、とすると、それは、 $m_S = 0$, $\kappa_L = \kappa_S = 0$ の場合であり、このとき、準定常状態近似 (5) は次のようになる：

$$D \approx \frac{m_L L}{\kappa_E E + q} \quad (7)$$

そして、この場合、系 (3) は次のようになる：

$$\begin{aligned} \frac{dE}{dt} &= e_S S - a_{ES}\kappa_E \frac{m_L L E}{\kappa_E E + q} \\ \frac{dS}{dt} &= a_{ES}\kappa_E \frac{m_L L E}{\kappa_E E + q} + e_L L - e_S S - r S \\ \frac{dL}{dt} &= r S - e_L L \end{aligned} \quad (8)$$

やはり、数理モデル (1) のような mass-action 型の項は現れず、Michaelis-Menten 型の項が個体の移動分散の効果として現れる。

なお、ここで考えている $\kappa_L = \kappa_S = 0$ の場合に

は、条件 (4) は常に満たされるので、**パラメータや変数に対する拘束条件は存在しない**ことに注意する。

ここでは、移動分散個体の死亡係数 q について、 $q > 0$ とする。 $q = 0$ の場合、準定常状態近似 (7) による系 (8) は線形系となる。このとき、任意の時刻において $E + S + L = 1$ は保たれるが、パラメータの範囲によっては、 E の値が負になり、 S もしくは L の値が 1 を超える振る舞いが現れる可能性がある。これは、ここで考えている $\kappa_L = \kappa_S = 0$ の場合に準定常状態近似 (7) を適用したことによる。実際、 $\kappa_L = \kappa_S = 0$ の場合、系 (3) については、 $q = 0$ の場合であっても、 $E + S + L = 1$ が保たれ、 E, S, L がいずれも負の値は取り得ないことを示すことができる。ただし、 $q = 0$ の場合には、 D が発散に向かう可能性があることに注意しなければならない。 $q > 0$ の場合には、系 (3) において、 D が有限値に留まることも示すことができるので、数理モデルとして不適切な振る舞いは起こらない。

移動分散行動が捕食者などによる死亡の危険性をはらむことは当然であり、数理モデリングとし

て $q > 0$ とすることは合理的であるばかりでなく、ここで考えている数理モデルにおいて、 $q = 0$ の場合は、数理モデルの適切性として問題が生じるような、数学的に特別な振る舞いが現れることから、本稿では、以後、 **$q > 0$ の場合に限って議論を進める**ことにする。

3.2 移動分散個体の移入・定着率がパッチの状態に依らない場合

移入・定着はすべての状態のパッチに起こりうるが、「大」パッチへの移入・定着は難しいとか、「空」パッチへの移入・定着が（捕食者からの探索されやすさなどから）難しいとかということもなく、移入したパッチへの定着率がそのパッチの状態に依らない場合、すなわち、 $\kappa_L = \kappa_S = \kappa_E = \kappa$ の場合を考えると、 $E + S + L = 1$ により、準定常状態近似 (5) は、次のように、 D が L と S の線形結合によって近似されることを導く：

$$D \approx \frac{m_L L + m_S S}{\kappa + q} \quad (9)$$

このとき、系 (6) は以下の式 (10) のようになる：

$$\begin{aligned} \frac{dE}{dt} &= e_S S - \hat{a}_{SE}(m_L L S + m_S S^2) - \hat{a}_{ES}(m_L L E + m_S S E) \\ \frac{dS}{dt} &= \hat{a}_{ES}(m_L L E + m_S S E) + e_L L - \hat{a}_{LS}(m_L L^2 + m_S S L) \\ &\quad - e_S S + \hat{a}_{SE}(m_L L S + m_S S^2) - r S - \hat{a}_{SL}(m_L L S + m_S S^2) \\ \frac{dL}{dt} &= r S + \hat{a}_{SL}(m_L L S + m_S S^2) - e_L L + \hat{a}_{LS}(m_L L^2 + m_S S L) \end{aligned} \quad (10)$$

ここで、

$$\hat{a}_{xy} := \frac{a_{xy}}{1 + q/\kappa} \quad (xy = SE, ES, LS, SL)$$

であり、 $E + S + L = 1$ を用いた。この系において、異なる状態のパッチの共存による状態遷移への寄与を表す項は、すべて、mass-action 型になっており、状態頻度の積の項によって構成されている。

今、数理モデリングの単純化として、「大」パッチへの移動分散個体の移入・定着の効果は無視することにしよう。すなわち、 $a_{LS} = 0$ 、つまり、 $\hat{a}_{LS} = 0$ とおく。さらに、「小」パッチからの個体の移出も無視することにして、 $m_S = 0$ とおけば、上記の系

(10) は次のようになる：

$$\begin{aligned} \frac{dE}{dt} &= e_S S - \hat{a}_{SE} m_L L S - \hat{a}_{ES} m_L L E \\ \frac{dS}{dt} &= \hat{a}_{ES} m_L L E + e_L L \\ &\quad - e_S S + \hat{a}_{SE} m_L L S - r S - \hat{a}_{SL} m_L L S \\ \frac{dL}{dt} &= r S + \hat{a}_{SL} m_L L S - e_L L \end{aligned} \quad (11)$$

よって、さらに、「小」パッチへの移動分散個体の移入・定着が「小」パッチの生息個体群の絶滅確率を低下させる効果を表すパラメータ a_{SE} を 0、すなわち、 $\hat{a}_{SE} = 0$ とすれば、(11) は、**数理モデル (1) に数学的に同等なもの**になる。このことは、移

入する移動分散個体群サイズが十分に小さく、移動分散個体群の移入による「小」パッチの生息個体群サイズの増分が絶滅確率を変えるほどの効果をもたないという仮定の下で数理モデル (1) が合理性をもつことを意味している。

結果として、数理モデル (10) が数理モデル (1) に数学的に同等な場合とは、 $m_S = 0$, $\hat{a}_{LS} = \hat{a}_{SE} = 0$ の場合となり、再び、条件 (4) が常に満たされている。すなわち、この節で考えた場合に関して、(1) に数学的に同等な数理モデルが導かれる条件の下では、数理モデルを構成するパラメータや変数に対する数理モデリングからの拘束条件はない。

4 2 状態モデル

3 状態モデル (1) の元になったものは、Levins (1969, 1970) による 2 状態モデル

$$\begin{aligned}\frac{dE}{dt} &= e_P P - cPE \\ \frac{dP}{dt} &= cPE - e_P P\end{aligned}\quad (12)$$

である。パッチ状の生息域についての E , P は、「空」(E) と「現住」(P) の 2 状態のパッチの存在頻度、あるいは、存在確率であり、 $E + P = 1$ が満たされる。したがって、この数理モデルは、本質的に次の 1 次元常微分方程式で記述できる：

$$\frac{dP}{dt} = cP(1 - P) - e_P P \quad (13)$$

ここで、パラメータ e_P は、個体群が存在していた「現住」パッチで絶滅が起こることにより、パッチが空状態になる事象が起こる係数、 c は、「現住」パッチから「空」パッチへの移住定着過程により、「空」パッチが「現住」パッチ状態へ遷移する係数である。

4.1 数理モデリングの再考

本節では、前節まで展開した 3 状態モデルの数理モデリングの考え方をこの 2 状態モデルに関しても応用する議論を行う。したがって、まず、移動分散個体群密度の時間変動ダイナミクスを導入する。

3 状態モデルに関する (2) と同様に、移動分散個体群密度 D の時間変動ダイナミクスを与えるもつともシンプルな数理モデルとして、

$$\frac{dD}{dt} = mNP - \kappa_P PND - \kappa_E END - qND \quad (14)$$

を考える。 m , κ_P , κ_E , N , q はいずれも正の定数である。それぞれのパラメータの意味は、3 状態モデルの数理モデリングに準ずる。 m は、「現住」パッチからの個体の正味の移出率、 $\kappa_P N$, $\kappa_E N$ は、移動分散個体の「現住」パッチ、「空」パッチへの移入・定着率を表す。パラメータ qN は、移動分散個体にかかる死亡率である。

この移動分散個体群サイズのダイナミクス (14) を組み込んだ E - P 状態遷移のダイナミクスを与える次の数理モデルを考える：

$$\begin{aligned}\frac{dE}{dt} &= [e_P - a_{PE}\kappa_P D]P - [a_{EP}\kappa_E D]E \\ \frac{dP}{dt} &= [a_{EP}\kappa_E D]E - [e_P - a_{PE}\kappa_P D]P \\ \epsilon \frac{dD}{dt} &= mNP - \kappa_P PND - \kappa_E END - qND\end{aligned}\quad (15)$$

パラメータ a_{EP} , a_{PE} は、移動分散による個体の移入・定着によるパッチの状態遷移への寄与の度合いを与える係数である。パラメータ ϵ は時間スケール係数（正値）であり、移動分散過程が「速い」過程であると仮定して、 $\epsilon \ll 1$ を満たすものとする。

ここでも、3 状態モデル (6) に関してと同様に、数理モデリングの合理性による、パラメータと変数に対する拘束条件

$$e_P - a_{PE}\kappa_P D > 0 \quad (16)$$

が要求されることに注意する。

速い過程である移動分散ダイナミクスに対して、準定常状態近似 $\epsilon dD/dt \approx 0$ を適用すると、

$$D \approx \frac{mP}{\kappa_P P + \kappa_E E + q} \quad (17)$$

であるから、これを系 (15) に代入し、 $E + P = 1$ を用いれば、以下の縮約モデル (18) を導出できる：

$$\frac{dP}{dt} = a_{EP}\kappa_E m \frac{P(1-P)}{\kappa_P P + \kappa_E (1-P) + q} - e_P P + a_{PE}\kappa_P m \frac{P^2}{\kappa_P P + \kappa_E (1-P) + q} \quad (18)$$

4.2 移動分散個体が「空」パッチのみに移住する場合

この場合、 $\kappa_P = 0$ であるから、(18) は次のようになる：

$$\frac{dP}{dt} = a_{EP}m \frac{P(1-P)}{(1-P) + q/\kappa_E} - e_P P \quad (19)$$

このとき、 $\kappa_P = 0$ により、条件 (16) は常に満たされるので、**数理モデリングからの拘束条件はない**。

この数理モデル (19) は、Levins モデル (13) と同様の力学的性質をもつことが簡単な解析からわかる。Levins モデル (13) では、 $c \leq e_P$ ならば、個体群は絶滅に向かうが、 $c > e_P$ ならば、個体群は $P = 1 - e_P/c$ で与えられる存続平衡状態に収束する。数理モデル (19) については、 $a_{EP}m/(1+q/\kappa_E) \leq e_P$ ならば、個体群は絶滅に向かうが、 $a_{EP}m/(1+q/\kappa_E) > e_P$ ならば、個体群は

$$P = 1 - \frac{e_P q / \kappa_E}{a_{EP}m - e_P}$$

で与えられる存続平衡状態に収束する。

個体群が存続するためには、個体の移出率 m についての閾値 $m_c = e_P(1+q/\kappa_E)/a_{EP}$ が存在して、 $m > m_c$ でなければならない。 m_c は、移動分散個体の死亡率 (q) が高いほど、「空」パッチへの移住個体の定着率 (κ_E) が低いほど大きくなる。

4.3 移動分散個体の移入・定着率がパッチの状態に依らない場合

移入したパッチへの定着率が移入先パッチの状態に依存しない場合、すなわち、 $\kappa_P = \kappa_E = \kappa$ の場合を考える。 $E + P = 1$ により、準定常状態近似 (17) は、次のようになる：

$$D \approx \frac{mP}{\kappa + q} \quad (20)$$

D は P への比例関係として近似される。そして、(18) から次の数理モデルが得られる：

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= a_{EP}\mu P(1-P) - e_P P + a_{PE}\mu P^2 \\ &= \mu\{a_{EP}(1-P) + a_{PE}P\}P - e_P P \end{aligned} \quad (21)$$

ただし、 $\mu := m/(1+q/\kappa)$ とおいている。

数理モデル (21) において、 $a_{PE} = 0$ 、すなわち、「現住」パッチへの移動分散個体の移入・定住が「現住」パッチの「空」パッチへの遷移率に与える効果（遷移率低下効果）を無視できる場合には、**Levins**

モデル (13) と数学的には同等の数理モデルとなる。この場合には、条件 (16) が常に満足されるので、数理モデリングからの拘束条件はない。

$a_{PE} > 0$ とする場合には、数理モデル (21) は数理モデリングからの拘束条件 (16) を付随させて考えなければならない。今考えている場合については、(20) により、拘束条件は次のように表される：

$$P < \frac{e_P}{\mu a_{PE}} \quad (22)$$

この条件を数理モデル (21) に付随させることのできる十分条件の一つとして、

$$\left. \frac{dP}{dt} \right|_{P=e_P/(\mu a_{PE})} < 0$$

を考察することができる。この条件は、式 (21) の右辺に $P = e_P/(\mu a_{PE})$ を代入すれば、条件

$$\frac{e_P}{\mu a_{PE}} > 1 \quad (23)$$

に等しい。この条件 (23) が満たされる場合には、(22) が任意の $P \leq 1$ について成り立つ。

初期条件について $0 < P(0) \leq 1$ であることに注意すれば、条件 (23) の下の数理モデル (21) は、Levins モデル (13) と類似の力学的性質をもつことが容易にわかる： $\max\{a_{EP}, a_{PE}\} \leq e_P/\mu$ のとき、個体群は任意の初期条件に対して絶滅に向かう。 $a_{PE} < e_P/\mu < a_{EP}$ のとき、個体群は存続し、ある割合の「空」パッチを含む平衡状態に向かう。

5 Concluding Remark

本稿では、一見、mass-action 型相互作用項による Lotka-Volterra 型複数種個体群動態モデルからの類型、あるいは、その応用としてみられる Levins (1969, 1970) による 2 状態メタ個体群モデル、Hanski (1985) による同類の 3 状態メタ個体群モデルの数理モデリングについて踏み込んだ議論を試みた。

そもそも、メタ個体群モデルでは、パッチの状態分布の遷移ダイナミクスによって、生物個体群の存続性や絶滅を議論しようとするのであるから、個体群サイズの変動は見えなくなっている。この視点こそが、メタ個体群動態の観点の理論的有益さであり、面白さである (Hanski & Gilpin, 1991)。しかしながら、その数理モデリングに関しては、パッチの状態の遷移過程についての仮定が必要であり、Levins モデルでは、この仮定がブラックボックスとなる。

とりわけ、上記の通り、パッチの状態遷移が mass-action 型の項に依存するという数理モデリングの合理性については、元来、慎重に検討すべ

き課題であったはずである。個体群サイズ変動を扱わないメタ個体群動態の数理解モデルに個体群サイズ変動を表す Lotka–Volterra 型モデルの相互作用項を安易に用いることは、この課題に目をつぶっている、あるいは、非論理的なモデリングという批判を受け兼ねないと考えるのは当然である。

本稿で議論した数理解モデリングがメタ個体群動態の数理解モデリングとして唯一でも、また、最適であるともいえない（たとえば, Etienne (2002) 参照）。しかしながら、本稿の数理解モデリングによって合理的に導出されるメタ個体群モデルが Levins モデルと同等になるには、相応の理想化条件が必要であることが示された。ただし、一方で、本稿で導出された数理解モデルが Levins モデルとは数学的に異なる構造から成っていても、Levins モデルと同類の定性的性質をもちうることも予想される（本稿では、数理解モデリングそのものが主題であるため、導出されたメタ個体群モデルの数学的性質についての解析にはほとんど踏み込んでいない）。もちろん、Levins モデルとは異なる定性的性質が現れる可能性もあるので、メタ個体群動態についての理論的な議論に関する興味深い数理解モデルとして今後の解析を待つことになる。

本稿での数理解モデリングの議論の結論として、Levins モデル、あるいは、その同類のメタ個体群モデルは、相応の理想化条件の下での理論的考察に供されるべきものであって、それらの数理解モデルの理論的結果をその理想化条件を逸脱するような議論にそのまま適用することはできないことが示されたので、Levins モデルによる理論的な考察については、過去のものも含めて、慎重に取り扱う（場合によっては、再検討す）べきである。

本稿での数理解モデリングでは、議論を容易にするために線形関数を利用している。このことが、導出される数理解モデルに対する合理性からくる拘束条件を導くことについても述べた。本稿での線形関数の利用は、あくまでも、数学的構造の単純さの便ゆえであるから、変更することは可能であるが、非線形関数へ置き換えるとしても、当然ながら、その関数の選択に関する合理的な仮定、数理解モデリングが必要である。本稿で述べた数理解モデリングからの拘束条件についての議論でも明らかな通り、数理解モデルに拘束条件が付随することが、その数理解モデルを無用にするわけではない。線形関数による「線形近似」の範囲での理論的な考察が有意義な理論的結果を導く可能性については、歴史上で示されてきた通りでもある。

この線形関数による数理解モデリングを適当な性

質をもつ非線形な関数に置き換えれば、数理解モデルに対する拘束条件は現れないが、上で触れた通り、具体的な非線形関数を選択するには、考えるべきメタ個体群動態に関するより詳細な性質についての情報が必要である。一般論として、適当な性質を満たす一般的な非線形関数の族を仮定し、導出されるメタ個体群モデルがもつ数学的性質について、どの程度まで議論できるのか試みることは無意味ではないだろう。本稿に引き続く研究テーマの一つとして、そのような課題に取り組んだ結果については、別の機会に発表したい。

参考文献

- Brown, J.H. and Kodric-Brown, A., 1977. Turnover rate in insular biogeography: Effect of immigration on extinction, *Ecology*, **58**: 445–449.
- Etienne, R.S., 2000. Local populations of different sizes, mechanistic rescue effect and patch preference in the Levins metapopulation model, *Bull. Math. Biol.*, **62**: 943–958.
- Etienne, R.S., 2002. A scrutiny of the Levins metapopulation model, *Comments on Theoretical Biology*, **7**: 257–281.
- Gyllenberg, M. and Hanski, I., 1992. Single-species metapopulation dynamics: A structured model, *Theor. Pop. Biol.*, **42**: 35–61.
- Gyllenberg, M., Hanski, I. and Hastings, A., 1997. Structured metapopulation models, in: “Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution”, I.A. Hanski and M.E. Gilpin (eds.), pp. 93–122, Academic Press, San Diego, CA.
- Gyllenberg, M. and Metz, J.A.J., 2001. On fitness in structured metapopulations, *J. Math. Biol.*, **43**: 545–560.
- Hanski, I., 1985. Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness, *Ecology*, **66**: 335–343.
- Hanski, I., 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations, *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**: 17–38.

- Hanski, I., 1999. "Metapopulation Ecology", Oxford Series in Ecology and Evolution, 324pp., Oxford University Press, New York.
- Hanski, I., and Gilpin, M., 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain, *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**: 3–16.
- Hanski, I. and Gyllenberg, M., 1993. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis, *Am. Nat.*, **142**: 17–41.
- Hanski, I. and Simberloff, D., 1997. The metapopulation approach: Its history, conceptual domain, and application to conservation, in: "Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution", I.A. Hanski and M.E. Gilpin (eds.), pp. 5–26, Academic Press, San Diego, CA.
- Hastings, A., 1995. A metapopulation model with population jumps of varying sizes, *Math. Biosci.*, **128**: 285–298.
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, *Bull. Entomol. Soc. Am.*, **15**: 237–240.
- Levins, R., 1970. Extinction, in: "Some Mathematical Problems in Biology", M. Gerstenhaber (ed.), *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, Vol. 2, pp. 75–107, American Mathematical Society, Providence, Rhode Island.
- Levins, R. and Culver, D., 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **68**: 1246–1248.
- Lotka, A.J., 1925. "Elements of Physical Biology", Williams and Wilkins, Baltimore.
- Lotka, A.J., 1956. "Elements of Mathematical Biology", Dover, New York.
- 瀬野裕美, 2007. 「数理生物学 — 個体群動態の数理モデリング入門」, p.p. 352, 共立出版, 東京.
- Volterra, V., 1926. Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi, *Mem. Acad. Lincei.*, **6**: 30–113.