

複数の資源をめぐる個体間競争から導かれる 個体群モデル

Population models for individuals competing for multiple resources

東北工大 環境情報工学科 穴澤正宏 (Masahiro Anazawa)[†]

Department of Environmental Information Engineering,
Tohoku Institute of Technology

概要

個体同士が同時に 2 種類の資源をめくり競争しており、それぞれの競争のタイプがスクランブル型とコンテスト型になっている状況において、生存個体数の変化に注目した遷移行列による議論を通して、第一原理から離散時間の個体群モデルを導出した。

1 はじめに

個体群生態学では、さまざまな個体群モデルが使われるが、それらは個体群レベルでの現象論的なモデルとして利用されることが多い。しかし、個体群の動態は個体レベルの過程の積み重ねから生じてくるはずであり、個体レベルの過程と個体群レベルの動態の関係を明らかにしていくことは重要な課題である。この両者の関係を明らかにするための有効な一つの方法は、個体群モデルを個体レベルの過程から導出することであり、個体群モデルの第一原理導出などと呼ばれている。本稿では離散時間の個体群モデルの第一原理導出について考える。

個体群モデルの第一原理導出の中に、Site-based framework [1, 2, 3, 4, 5, 6] という枠組みによるものがあり、これにより最近いろいろな結果が得られてきている。例えば、[6] では、個体間での資源の分配を具体的に考察することで、次のようなスクランブル型とコンテスト型の中間の競争に対する個体群モデルが導出されている：

$$\begin{aligned}\hat{x}_{t+1} &= \frac{bn}{1-\beta} \left\{ \left(1 + \beta \frac{\hat{x}_t}{\lambda n} \right)^{-\lambda} - \left(1 + \frac{\hat{x}_t}{\lambda n} \right)^{-\lambda} \right\} \\ &\equiv f_I(\hat{x}_t; \beta, \lambda).\end{aligned}\tag{1}$$

ここで、 $\hat{x}_t$ は個体群のサイズ x_t に競争の強さと関係する定数をかけた量である。また、 β ($0 < \beta < 1$) と λ (> 0) は、それぞれ競争のタイプと個体の空間分布の集中度

[†]E-mail address: anazawa@tohtech.ac.jp.

と関係したパラメータであり、これらのパラメータの値に対し様々な極限を考えることで、(1) 式の個体群モデルは、さまざまな個体群モデルになる（表 1 参照）。このように、(1) 式のモデルは様々な個体群モデルを特別な場合として含む一般的なモデルになっている。

(1) 式のモデルを導出する際には、個体が 1 種類の資源をめぐる競争している状況を仮定していた。本稿では、同時に複数の資源をめぐる競争している状況において、個体群モデルの導出を考える。特に、2 つの資源をめぐる競争している場合で、それぞれの資源をめぐる競争のタイプがスクランブル型とコンテスト型になっている場合に注目する。この状況も、(1) 式を導出した状況と同様に、スクランブル型とコンテスト型の中間の競争であると考えられる。最終的に導出される個体群モデルは (16) 式で与えられ、1 資源の場合の中間型競争に対する個体群モデルの重ね合わせとして表現できることが分かった。

表 1: Site-based framework から導出される様々な個体群モデル

Type	$\hat{x}_{t+1} =$	β	λ	Model name
I	$\frac{nb}{(1-\beta)} \left\{ \left(1 + \frac{\beta \hat{x}_t}{\lambda n}\right)^{-\lambda} - \left(1 + \frac{\hat{x}_t}{\lambda n}\right)^{-\lambda} \right\}$	—	—	
I	$\frac{nb}{1-\beta} (e^{-\beta \hat{x}_t/n} - e^{-\hat{x}_t/n})$	—	∞	
S	$b\hat{x}_t \left(1 + \frac{\hat{x}_t}{\lambda n}\right)^{-\lambda-1}$	1	—	Hassell
S	$b\hat{x}_t e^{-\hat{x}_t/n}$	1	∞	Ricker
C	$nb \left\{ 1 - \left(1 + \frac{\hat{x}_t}{\lambda n}\right)^{-\lambda} \right\}$	0	—	Brännström-Sumpter
C	$b\hat{x}_t \left(1 + \frac{\hat{x}_t}{n}\right)^{-1}$	0	1	Beverton-Holt
C	$nb(1 - e^{-\hat{x}_t/n})$	0	∞	Skellam

I, intermediate competition; S, ideal scramble competition; C, ideal contest competition.

2 個体群モデル導出の基本的な枠組み

個体群モデルの導出を考えていく基本的な状況として、以下に説明するように [6] で使用された site-based framework を、複数の資源をめぐる競争を扱えるように修正したものを仮定する。まず、 n 個の資源サイトまたはパッチからなる生息地があ

り、世代 t でサイズ x_t の個体群のすべての個体はこれらのサイトに散らばって生息しているものとする（図 1 参照）。各個体はサイト間の移動はせずに、同じサイト内の他の個体と 2 種類の資源をめぐる競争しているものとする。繁殖するためには、各個体は資源 1 については資源量 s_1 、資源 2 については資源量 s_2 を得る必要があると仮定する。ここで、資源 1 についてはスクランブル型、資源 2 についてはコンテスト型の競争になっているものとする。また、サイトに含まれる資源 i の量を R_i とすると、これは平均 $\bar{R}_i$ の指数分布

$$q_i(R_i) = e^{-R_i/\bar{R}_i} / \bar{R}_i \quad (2)$$

にしたがって与えられているものとする。両方の資源について繁殖に必要な資源量を得られた個体は繁殖し、すべての親個体は繁殖期を過ぎると死ぬものとする。サイトから生まれた子供は一旦サイトを出て、いろいろなサイトの中から生息するサイトをランダムに選んで、そのサイトに入る。これらの個体が次世代の個体群になる。

このような状況では、次世代の個体群サイズの期待値は次の式で表すことができる：

$$x_{t+1} = n \sum_{k=1}^{\infty} p_k(x_t) \phi(k). \quad (3)$$

ここで、 $\phi(k)$ は k 匹の個体を含むサイトから生まれる子供の数の平均値を表しており、相互作用関数とよばれる。その具体的な関数形は、サイト内での資源をめぐる競争を具体的に考察することで導かれる。 $p_k(x_t)$ は任意のサイトに k 匹の個体が含まれている確率であり、個体群のサイズ x_t の関数であると仮定する。個体数分布が集中分布を示す場合の個体群モデルを考察するために、 p_k として次のような負の二項分布を仮定する：

$$p_k = \frac{\Gamma(k+\lambda)}{\Gamma(\lambda)\Gamma(k+1)} \left(\frac{x_t}{\lambda n}\right)^k \left(1 + \frac{x_t}{\lambda n}\right)^{-k-\lambda}. \quad (4)$$

ここで、 λ は分布の集中度と関係する正のパラメータで、 $1/\lambda$ が分布の集中度に対応している。この分布は、 $\lambda \rightarrow \infty$ の極限として、ポアソン分布を含んでいる。

3 2つの資源をめぐる競争

次に、同時に 2 つの資源をめぐる競争している場合の相互作用関数をどのように求めたらよいかを考えていく。ここで、資源 1 についての競争はスクランブル型

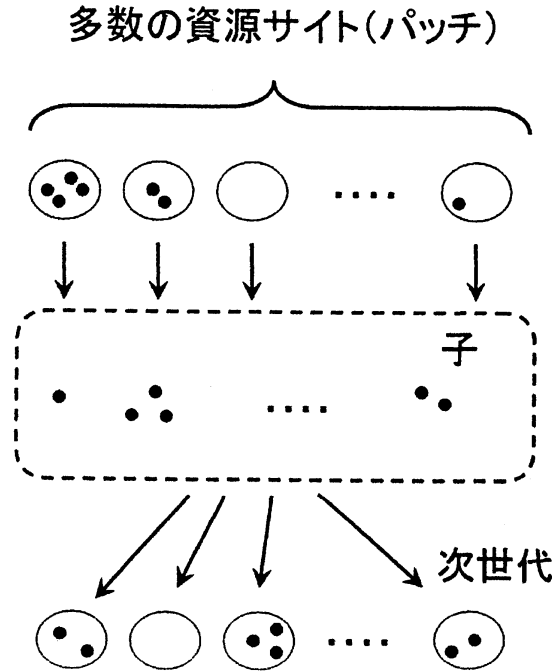


図 1: Site-based framework

で、サイトにある資源はサイト内の個体間で平等に分配されるものとする。また、資源2についての競争はコンテスト型で、サイトにある資源は、競争に強い個体から順番に繁殖に必要な量が分配されていくものと仮定する。ここで、注意しなければならないのは、サイト内で生存している個体の数は時間の経過とともに変化する可能性があることであり、また、個体数の変化はその後の競争による資源の分配に影響を与えることである。したがって、サイト内で生存している個体の数の変化に注目して、次のような遷移確率を導入する。ある期間の始めにサイト内の生存個体数が k だったとき、その期間の終わりにそれが m に減っている確率を、その期間に対する遷移確率 $T_{k,m}$ とする。また、遷移確率 $T_{k,m}$ を行列の (k, m) 要素とするような無限次元の行列を遷移行列 T とする。遷移確率を使うと、相互作用関数は、

$$\phi(k) = b' \sum_{m=1}^k T_{k,m} m \quad (5)$$

と書くことができる。ここで、 b' は正のパラメータであり、繁殖期まで生存した個体から生まれる子供の数の平均値に、生まれた子供が新しいサイトへ入るまでの生存率をかけたものである。

3.1 1 資源の場合の遷移確率

2 資源の場合の遷移確率を考える前に、まず、資源 1, 資源 2 をめぐりそれぞれ単独の競争が行われていた場合の遷移確率を求める。任意のサイトに含まれる資源量 R_i は (2) 式の指数分布で与えられることを使うと、スクランブル型とコンテスト型の競争に対する遷移確率は次のように求められる：

$$S(r_1)_{k,m} = \begin{cases} r_1^k & (m = k) \\ 0 & (\text{otherwise}) \end{cases} \quad (6)$$

$$C(r_2)_{k,m} = \begin{cases} r_2^m(1 - r_2) & (1 \leq m \leq k - 1) \\ r_2^k & (m = k) \\ 0 & (m \geq k + 1) \end{cases} \quad (7)$$

ここで、 $r_i = e^{-s_i/\bar{R}_i}$ はそれぞれの競争の強さと関係するパラメータである。

3.2 2 資源の場合の遷移確率

次に、スクランブル型とコンテスト型の競争が同時に作用している場合の遷移確率をどのように定義したらよいかを考える。まず、(6), (7) 式を使って具体的に計算すると、スクランブル型とコンテスト型の遷移行列はどちらも次の関係

$$S(r)S(r') = S(rr') \quad (8)$$

$$C(r)C(r') = C(rr') \quad (9)$$

を満たしていることが分かる。これから、次の関係式

$$S(r_1) = [S(r_1^{1/N})]^N \quad (10)$$

$$C(r_2) = [C(r_2^{1/N})]^N \quad (11)$$

が成り立つ。すなわち、左辺の遷移行列は、競争の強さの異なる同じタイプの遷移行列の積に分解することができる。この関係式から、 $S(r_1^{1/N})$, $C(r_2^{1/N})$ は、全体の競争期間を N 個の小期間に分割したときの、1つの小期間に対する遷移確率を表していると解釈することにする（図 2 参照）。このような仮定のもとでは、 N が十分大きい場合は、2種の競争が同時に作用している場合の1つの小期間に対する遷移行列は、 $S(r_1^{1/N})C(r_2^{1/N})$ または $C(r_2^{1/N})S(r_1^{1/N})$ であると考えることができる（ $N \rightarrow \infty$

ではどちらでも同じ)。したがって、2種の競争が同時に作用している場合の全体の期間に対する遷移確率を

$$T = \lim_{N \rightarrow \infty} [S(r_1^{1/N})C(r_2^{1/N})]^N \quad (12)$$

と定義することにする (図3参照)。

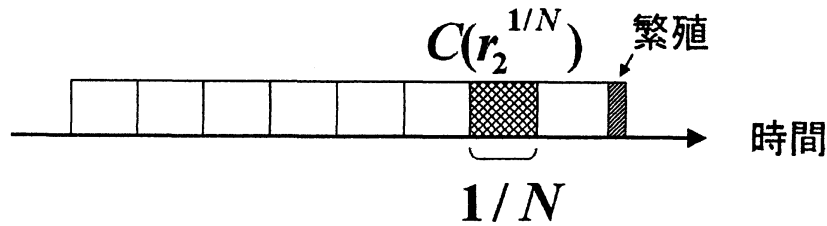


図 2: 繁殖期までの全体の競争期間を N 個に分割する。

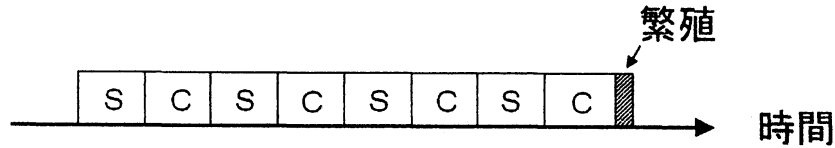


図 3: スクランプル型とコンテスト型の競争が同時に作用している場合の競争。

3.3 導出される個体群モデル

(12) 式に基づいて遷移行列を計算する。このとき、 $SC \neq CS$ であることに注意すると、 SC の N 個の積は、

$$[S(r_1^{1/N})C(r_2^{1/N})]^N = \sum_{i=1}^N K_{N,i} T_I(r = r_1 r_2, \beta = \beta_{N,i}) \quad (13)$$

のように、 β の値の異なる N 個の中間型の遷移行列 $T_I(r, \beta)$ の線形和になることがわかる。 $r_1 = r^\alpha$, $r_2 = r^{1-\alpha}$ と表すことにすると ($0 < \alpha < 1$)、 $N \rightarrow \infty$ の極限では、

$$T = \int_0^1 d\beta K(\alpha, \beta) T_I(r, \beta), \quad (14)$$

のように、ある重み関数 $K(\alpha, \beta)$ で中間型の遷移行列を積分したものになるはずである。そこで、 $K(\alpha, \beta)$ が満たす微分方程式を求め、それを解くと、

$$K(\alpha, \beta) = \frac{1}{B(\alpha, 1-\alpha)} \beta^{\alpha-1} (1-\beta)^{-\alpha} \quad (15)$$

が得られる。以上から、同時に2つの資源をめくり競争している場合の個体群モデルは、最終的に次のように求まる：

$$\hat{x}_{t+1} = \int_0^1 d\beta K(\alpha, \beta) f_I(\hat{x}_t; \beta, \lambda). \quad (16)$$

ここで、 f_I は(1)式で定義した1資源の中間型の競争に対する個体群モデルであり、 $\hat{x} = (1-r)x$, $b = b'r$ である。また、 α の値は $0 < \alpha < 1$ の範囲をとるが、 $\alpha \rightarrow 0$ では、(16)式の積分は $\beta = 0$ の部分だけを取り出し、コンテスト型のモデルが得られる。同様に、 $\alpha \rightarrow 1$ では、 $\beta = 1$ の部分だけが取り出され、スクランブル型のモデルが得られる。

$\lambda = 1$ の場合には、(16)式は次のような簡単な形になる (Hassell model)：

$$\hat{x}_{t+1} = bx_t \left(1 + \frac{\hat{x}_t}{n}\right)^{-\alpha-1} \quad (17)$$

Hassell model は1資源のスクランブル型競争の場合にも

$$\hat{x}_{t+1} = b\hat{x}_t \left(1 + \frac{\hat{x}_t}{\lambda n}\right)^{-\lambda-1} \quad (18)$$

と得られていた。両者を比べてみると、指数の部分のパラメータの意味が異なっていることがわかる。また、前者のモデルは、 $\alpha \rightarrow 0$ の極限で Beverton-Holt model になるが、後者のモデルの $\lambda \rightarrow 0$ 極限は、それとは異なることに注意したい。

4 まとめ

同時に2種類の資源をめくり個体同士が競争しており、しかも2つの競争のタイプがスクランブル型とコンテスト型になっている場合に、個体群モデルの導出を行った。得られたモデルは、1資源の場合の個体群モデルについて、いろいろな β のものを重ね合わせたものになることが分かった。

参考文献

- [1] D. J. T. Sumpter and D. S. Broomhead. Relating individual behaviour to population dynamics. *Proc. R. Soc. B*, 268:925–932, 2001.
- [2] A. Johansson and D. J. T. Sumpter. From local interactions to population dynamics in site-based models of ecology. *Theor. Popul. Biol.*, 64:497–517, 2003.
- [3] Å. Brännström and D. J. T. Sumpter. The role of competition and clustering in population dynamics. *Proc. R. Soc. London B*, 272:2065–2072, 2005.
- [4] 瀬野裕美. 数理生物学：個体群動態の数理モデリング入門. 共立出版, 東京, 2007.
- [5] M Anazawa. Bottom-up derivation of discrete-time population models with the Allee effect. *Theor. Popul. Biol.*, 75:56–67, 2009.
- [6] M Anazawa. The mechanistic basis of discrete-time population models: The role of resource partitioning and spatial aggregation. *Theor. Popul. Biol.*, 77:213–218, 2010.