

栄養を考慮したロッタリーモデルの解析

静岡大学大学院・理工学研究科 システム工学専攻 岩田 繁英 (Shigehide Iwata)

Graduate School of Science and Engineering

Shizuoka University

九州大学大学院・数理学研究院 今 隆助 (Ryusuke Kon)

Faculty of Mathematics

Kyusyu University

静岡大学・工学部 竹内 康博 (Yasuhiro Takeuchi)

Faculty of Engineering

Shizuoka University

1 序論

多くの生物学者は種の多様性に魅了され、その一方で原因の究明に頭を悩ませている [12]. 湿润熱帯に例をとれば、地球上では 25 万種の顕花植物が存在し、そのうち 17 万種が熱帯に分布する [11]. 種の多様性が豊富である要因は多くの研究者により研究されてきたが多くの部分で謎に包まれている. 我々は種の多様性が豊富である説明をするため、種の共存が促進される機構の解明を行うことを目的とする. そこで、我々は種の共存を促進させる機構のひとつとして空き地と栄養に注目し数学モデルを用いてその影響を考察する. 一般に、攪乱による植物の除去は個体数の減少のみならず、幼生の定着場所の提供という側面を有し、植物の幼生個体の生産率は土壌中の栄養に依存する. その意味で空き地、土壌中の栄養が種の多様性にどのような影響を与えるかを理論的側面から研究することは多種共存機構の解明の一助となると考える. 本研究では、Chesson ら [1] により提案されたロッタリーモデルに栄養の影響を付け加えたモデルを提案しその基本的性質を紹介する.

Chesson らは次のモデルを提案した.

$$N_i(t+1) = (1 - \delta_i(t))N_i(t) + \left\{ K - \sum_{j=1}^n (1 - \delta_j(t))N_j(t) \right\} \frac{\beta_i(t)N_i(t)}{\sum_{j=1}^n \beta_j(t)N_j(t)}, \quad (1)$$

$$i = 1, \dots, n, \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

ここで, $N_i(t)$ を植物種 i が時刻 t において占める面積を指し, $0 \leq \delta_j(t) \leq 1$ は時刻 t における植物種 j の死亡率, $\beta_j(t) \geq 0$ は時刻 t における植物種 j の繁殖率を示している. $K > 0$ は種が生存できる可能性がある面積の合計であり, 環境収容力である.

Chesson らはこのモデルを用い, 死亡率 $\delta_i(t)$, 繁殖率 $\beta_i(t)$ が時間に依存し変動する場合に共存が促進され, 時間に依存しない場合は稀にしか共存しないことを示した [2]. このモデルの第 2 項は, 各種子が攪乱により生じる空き地 $\{K - \sum_{j=1}^n (1 - \delta_j(t)) N_j(t)\}$ を全ての幼生の総数に対する種 i の割合, $\beta_i(t) N_i(t) / \sum_{j=1}^n \beta_j(t) N_j(t)$, で定着することを表現している. ロッタリーモデルはこの割合がくじ引きのように決定されることが由来である. ロッタリーモデルを用いた研究には Muko ら [6], [7] の生息地の違いを考慮したモデル [4] がある. しかし Chesson らによるロッタリーモデルでは次の 2 つの仮定を元に構築されている. 栄養が十分存在している. 植物は種子の総数に関わらず一定の割合で全ての空き地に定着することができる. 我々はこの仮定を変更し, 生産量が栄養に依存すること, また全ての空き地が利用されるとは限らないことを考慮した関数を導入したロッタリーモデルを用いて解析を行う.

2 モデル

我々のモデルでは, 種は前年から生き残った個体と新たに生まれ空き地に定着できた個体により次世代の個体数が決定される. 次の年の栄養量は, 前年に種により利用されずかつ残留した量と常に一定の割合で流入してくる栄養量により決定される. これらを考慮した方程式が次の差分方程式モデルである.

$$\begin{cases} N_i(t+1) = (1 - \delta_i) N_i(t) + \left\{ K - \sum_{j=1}^n (1 - \delta_j) N_j(t) \right\} g(C(t)) \frac{\beta_i(S(t)) N_i(t)}{\sum_{j=1}^n \beta_j(S(t)) N_j(t)} \\ KS(t+1) = \left(KS(t) - \sum_{j=1}^n c_j \beta_j(S(t)) N_j(t) \right) q + x_{in}, \quad i = 1, \dots, n, \quad t = 0, 1, 2, \dots \end{cases} \quad (2)$$

ここで,

$$C(t) = \frac{\sum_{j=1}^n \beta_j(S(t)) N_j(t)}{K - \sum_{j=1}^n (1 - \delta_j) N_j(t)}, \quad \beta_i(S) = \frac{\lambda_i S}{a_i + S},$$

とする. 初期値は $(N_1(0), \dots, N_n(0), S(0)) \in \Omega := \{(N_1, \dots, N_n, S) \in \mathbb{R}^{n+1} \mid N_1 \geq 0, \dots, N_n \geq 0, K \geq \sum_{j=1}^n N_j \geq 0, S \geq 0\}$ とする. $N_i(t)$, K , δ_i はモデル (1) と同様の意味であり, δ_i は時間依存しない. $S(t)$ は時刻 t における単位面積当たりに含まれる栄養量を示す. λ_i は単位栄養当たりに種 i から生産される最大の種子数の占める面積を, a_i は Michaelis-Menten 定数で栄養摂取率 $S/(a+S)$ が 2 分の 1 となる栄養量を示す. c_i は植物の占める面積から栄養への変換係数を示している ($c_i > 0$). ここで, 植物が存在する以上の栄養を摂取する状況がないよう $\lambda_i c_i < a_i$ と仮定する. q は栄養の残留率 ($0 < q < 1$) で x_{in} は流入栄養量 ($x_{in} > 0$) を示す. $g(C)$ は, 空き地 $\{K - \sum_{j=1}^n (1 - \delta_j) N_j(t)\}$ に対する新しく生産されたすべての種の子が占めるだろう面積 $\sum_{j=1}^n \beta_j(S(t)) N_j(t)$ の割合 C により決定される関数で $g \in [0, 1)$, $C \geq 0$ を満たす. 本論文では

$$g(C) = \frac{C}{1+C}$$

として考えている.

ここで, 方程式 (2) は次の命題を満たすことがわかっている.

命題 1. $\beta_i(S) \equiv \beta_i$ と $g(C) \equiv 1$ を満たすとき, 系 (2) は系 (1) に帰着する.

命題 2. 系 (1) が内部平衡点を持つならば, 次の等式を満たす.

$$\frac{\delta_i}{\beta_i} = \frac{\delta_j}{\beta_j}, \quad i \neq j, \quad i, j = 1, \dots, n. \quad (3)$$

これらから, オリジナルのロッタリーモデルでは特殊な場合しか共存しないことがわかる.

2.1 有界性と非負性

我々のモデルでは次の 2 つの命題が成立する.

命題 3. $(N_1(0), \dots, N_n(0), S(0)) \in \Omega$ ならば任意の $t \geq 0$ において $(N_1(t), \dots, N_n(t), S(t)) \in \Omega$ が成立する.

証明. $(N_1(0), \dots, N_n(0), S(0)) \in \Omega$ と仮定する. このとき, 任意の i について $g(C(1)) \geq 0$

であるので任意の i について $N_i(1) \geq 0$ は自明.

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^n N_i(1) &= \sum_{i=1}^n \left\{ (1 - \delta_i) N_i(0) + \left\{ K - \sum_{j=1}^n (1 - \delta_j) N_j(0) \right\} g(C(0)) \frac{\beta_i(S(0)) N_i(0)}{\sum_{j=1}^n \beta_j(S(0)) N_j(0)} \right\} \\ &= K - (1 - g(C(0))) \left\{ K - \sum_{j=1}^n (1 - \delta_j) N_j(0) \right\} \leq K \end{aligned}$$

次に, $f_M(S) = \max_i \left\{ \frac{a_i}{a_i + S} \right\}$ とおき, $\lambda_i c_i < a_i$ であることから

$$\begin{aligned} KS(1) &= \left(KS(0) - \sum_{j=1}^n c_j \frac{\lambda_j S(0)}{a_j + S(0)} N_j(0) \right) q + x_{in} \\ &\geq \left(KS(0) - \sum_{j=1}^n \frac{a_j S(0)}{a_j + S(0)} N_j(0) \right) q + x_{in} \\ &\geq \left(KS(0) - \sum_{j=1}^n f_M(S(0)) S(0) N_j(0) \right) q + x_{in} \\ &\geq KS(0) (1 - f_M(S(0))) q + x_{in} \geq 0. \end{aligned}$$

これらの議論は $t \geq 2$ でも同様. ゆえに, $(N_1(0), \dots, N_n(0), S(0)) \in \Omega$ ならば任意の $t \geq 0$ において $(N_1(t), \dots, N_n(t), S(t)) \in \Omega$ が成立する. $\square$

命題 4. $(N_1(0), \dots, N_n(0), S(0)) \in \Omega$ としたとき, 系 (2) の全ての解は有界である.

証明. $(N_1(0), \dots, N_n(0), S(0)) \in \Omega$ と仮定すると命題 3 が成立する. 一方で,

$$\begin{aligned} KS(t+1) &= \left(KS(t) - \sum_{j=1}^n c_j \frac{\lambda_j S(t)}{a_j + S(t)} N_j(t) \right) q + x_{in} \\ &\leq (KS(t)) q + x_{in} \end{aligned}$$

である.

$$\begin{aligned} KS(t+1) &\leq KS(t) q + x_{in} \\ S(t+1) - \frac{x_{in}}{K(1-q)} &\leq q \left(S(t) - \frac{x_{in}}{K(1-q)} \right) \\ S(t+1) - \frac{x_{in}}{K(1-q)} &\leq q^{t+1} \left(S(0) - \frac{x_{in}}{K(1-q)} \right) \end{aligned}$$

$0 < q < 1$ であるので, t を十分大きくとったとき, 次の不等式が成立する.

$$S(t) \leq \frac{2x_{in}}{K(1-q)}$$

以上から $S(t)$ は有界である. $N_i(t)$ に関しては命題 3 より有界であることがわかっている. □

2.2 平衡点と安定性

系 (2) では, 植物が絶滅し栄養 S だけが残る平衡点は常に存在する. この平衡点 E_S は $(0, \dots, 0, S^*)$ $S^* = x_{in}/K(1-q)$ である. 絶滅平衡点 E_S は $0 < q < 1$ であることから常に存在している. $F_i = (1 - \delta_i) + \beta_i(S^*)$ としたとき, $F_i < 1$, $i = 1, \dots, n$ が成立すれば安定となることがわかっている. すなわち, 全ての i について $\delta_i > \beta_i(S^*)$ である (死亡率が繁殖率を上回る) 場合, 全ての種は絶滅する.

系 (2) において内部平衡点 $(\hat{N}_1, \dots, \hat{N}_n, \hat{S})$ が存在する場合

$$\frac{\beta_i(\hat{S})}{\delta_i} = \frac{\beta_k(\hat{S})}{\delta_k}, \quad i, k = 1, 2, \dots, n, \quad i \neq k$$

を満たす必要がある. この制限により, 系 (2) は実質的には $n = 2$ の場合に正の平衡点が存在し, $n \geq 3$ では内部平衡点は超平面上に退化して存在する.

3 まとめ

土壌の影響を組み込んだロッタリーモデルを提案しその基本的な性質について述べた. 紹介した基本的性質 (*i.e.* 系 (2) の解の非負性, 有界性) は, 生物を対象とするモデルとして最低限満たすべき条件である. なぜなら, 個体数や栄養の量が負となる, 有界でなくなることは現実の世界においては常に成立している定性的性質に反するからだ. その意味で, 我々のモデルは新しいモデルとして提案する最低条件を満たしている.

我々のモデルで将来的に説明できる可能性があることとこれまでの先行研究の成果を比較する. 栄養を考慮したモデルとして, Tilman[10] があげられる. Tilman は資源の供給速度と消費速度のバランスに着目したモデルを提案した. Tilman はそのモデルと実験により, 双方ともに種内競争の効果の方が種間競争の効果よりも強いときに安定した共存

が生じるという結果を示した。Tilman のモデルと同様に、我々のモデルにおいても植物 N_i が存在しなければ栄養 S の量は平衡状態 S^* へ向かう。しかしながら、Tilman の結論でも栄養の種類を超える種は共存できない。一方で我々のモデルでは、栄養種 n 種に対して植物種 $n+1$ 種が共存できる事が示せる可能性がある。その意味で、Tilman の示した共存機構とは異なる共存機構の提示を行える可能性がある。

Tilman のモデルは多くの研究者によって研究されるようになったが、数値計算で3種の栄養と9種の生物が共存していることが Huisman ら [5] により示された。一方、理論的な研究では、 n 種の資源に対して $n+1$ 種の生物が安定的に共存することはできないことが知られている [9]。現在、我々のモデルを用いたシミュレーションでは1種類の資源に対して2種の生物が共存している可能性がある。この点に関してより深い考察と数学的裏づけがなされれば大きな発見となると考える。

参考文献

- [1] Chesson, P. and Warner, R. R., Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive system, *Am. Nat.* **117**, (1981), 923-943.
- [2] Chesson, P., The stabilizing effect of a random environment, *J. Math. Biology.* **15**, (1982), 1-36.
- [3] Caswell, H., *Matrix Population Models*, Second Edition. Sinauer Associates (2001).
- [4] Dewi, S. and Chesson, P., The age-structured lottery model *Theor. Popul. Biol.* **117**, (1981), 923-943.
- [5] Huisman, J. and J. Weissing, F., Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos *Nature* (1999), 407-410.
- [6] Muko, S. and Iwasa, Y., Species coexistence by permanent spatial heterogeneity in a lottery model. *Theor. Popul. Biol.* **57**, (2000), 273-284.

- [7] Muko, S. and Iwasa, Y., Incomplete mixing promotes species coexistence in a lottery model with permanent model with permanent spatial heterogeneity, *Theor. Popul. Biol.* **64**, (2003), 359-368.
- [8] 長瀬敏英, 熱帯生態学, 2004, 朝倉書店
- [9] Smith, H. and Waltman, P. *The theory of the chemostat*. Cambridge University Press (1995).
- [10] Tilman, D. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press (1982).
- [11] Whitmore, T. C., *Tropical rain forest of the far east*, 2nd edn., Clarendon, Oxford, 1984.
- [12] Wilson, E. O., *The diversity of life*, Belknap, Cambridge, Massachusetts, 1992.