

生息地の細分化の程度と種間競争

東北工業大学 環境エネルギー学科 穴澤正宏 (Masahiro Anazawa)[†]

Department of Environment and Energy, Tohoku Institute of Technology

1 はじめに

一般に、個体群や群集の動態は生息環境の空間構造により大きな影響を受けると考えられる。パッチ状に細分化された環境で同じ資源をめぐり競争している 2 種の個体群間を考えたとき、種間競争の結果（共存するか、どちらが勝つか）は、細分化の程度にどのように依存するだろうか？ 環境全体の資源量を一定に保ったままパッチ数を増加させると（細分化の程度が増大）、1 パッチあたりの資源量が小さくなる。このため、パッチ数が少ないときに競争に不利であっても、繁殖に少ない資源しか必要としない種は、細分化が増大すると競争に有利になっていくかもしれない。このように、生息環境の細分化が増大したときの影響は、それぞれの種の 1 個体が繁殖するのに必要な資源量や資源競争の様式（スクランブルかコンテストか）など、個体レベルの資源競争の詳細に依存するはずである。本稿では、個体間の資源競争に基づいて第一原理から導かれた個体群動態方程式を使えば、生息地の細分化の増大が種間競争の結果に与える影響を見通しよく理解できることを示す。また、細分化の程度が大きくなるにしたがい種間競争の勝者が入れ替わることがあることや、このような勝者の入れ替わりの起きやすさは競争の様式（スクランブルかコンテストか）や個体の空間分布の集中度により大きく異なることなどを報告する。

2 第一原理競争方程式

本稿では、パッチ環境での 2 種の個体群間の競争を考察するのに、個体間の競争に基づいて第一原理から導出された競争方程式 [1] を使う。これは、[2, 3] のサイトベースモデルを発展させて導出されたもので、個体レベルの競争過程に基づいて 1 世代の間に生じるさまざまなパッチの状態を確率的に考慮したものでありながら、解析のしやすい非常にコンパクトな方程式になっている。この方程式によれば、それぞれの種の個体レベルのパラメータやパッチ数などが個体群レベルの競争方程式の形やパラメータにどのように反映されているかを理解できる。この節では、これらの第一原理競争方程式、それらの導出の背景にある仮定について簡単にまとめる。

2.1 基本的なフレームワーク

昆虫のように季節的に繁殖する 2 種の生物がパッチ状の環境で資源をめぐり競争している状況を考えよう（1 図参照）。パッチに産み付けられた卵から孵った幼虫は各パッチの中

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

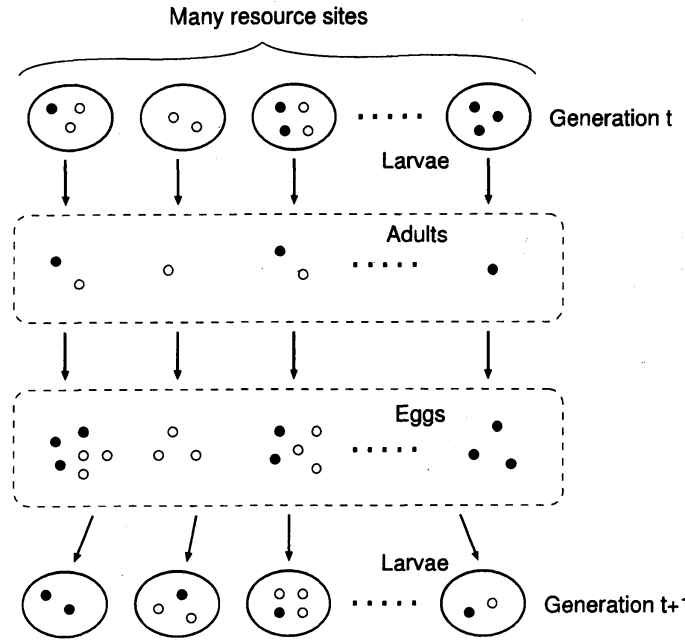


図 1: 生息地及び 1 世代の過程

で資源をめぐる競争し、十分な資源を得られた個体だけが成虫になるとする。成虫はパッチから出て、いろいろなパッチを飛び回り卵を産み付ける。このような状況で、ある世代 t のはじめての幼虫の個体数 X_t が決まっていたとき、次の世代の幼虫の個体数の期待値 X_{t+1} は次のように表すことができる：

$$X_{t+1} = n \sum_{\ell_1, \ell_2=0}^{\infty} \int dR \phi_1(\ell_1, \ell_2, R) p(\ell_1, \ell_2) q(R) \quad (1a)$$

$$Y_{t+1} = n \sum_{\ell_1, \ell_2=0}^{\infty} \int dR \phi_2(\ell_1, \ell_2, R) p(\ell_1, \ell_2) q(R) \quad (1b)$$

ここで、 n はパッチ数を表し、 $\phi_i(\ell_1, \ell_2, R)$ は、種 1 の幼虫を ℓ_1 個体、種 2 の幼虫を ℓ_2 個体、資源量 R を含むパッチが次世代の種 i の幼虫の個体数に与える寄与の期待値、すなわち、そのパッチから孵った種 i の成虫が生産する次世代の幼虫の数の期待値を表している。このパッチから成虫になれる種 i の個体の数の期待値は ℓ_1, ℓ_2, R に依存するはずなので、 ϕ_i はこれらの関数であると仮定している。この関数（種 i の相互作用関数）の具体形はパッチ内の個体間での資源競争の詳細から決まってくる。 $p(\ell_1, \ell_2)$ 、 $q(R)$ は、それぞれ、任意に選んだパッチがはじめ種 1 を ℓ_1 個体、種 2 を ℓ_2 個体含んでいる確率、及び、資源量 R を含んでいる確率密度である。簡単化のためにパッチ数は非常に大きいとし、2 種の幼虫は空間的に集中分布をしている状況を考察するために、それぞれ独立に負の二項分布に従っている場合を仮定する。この分布は集中度と関係するパラメータ λ_1, λ_2 を持つ（種 i の集中度 $\sim 1/\lambda_i$ ）。また、任意に選んだパッチが資源量 R をもつ確率密度 $q(R)$ は、平均 R_0/n の指数分布に従っていると仮定する。ここで、 R_0 はすべてのパッチにわたる資源量の合計である。この分布は、全資源量 R_0 がいろいろなパッチに非常にランダムに分割されている状況に相当する。

2.2 競争方程式

一般に、個体間の資源競争ではスクランブル型とコンテスト型という両極端の競争型が提唱されている。スクランブル型では資源を平等に分けあい、コンテスト型では競争に強い少数の個体が資源を独占する。[1] では、さまざまな競争型の組み合わせに対する相互作用関数 $\phi_i(\ell_1, \ell_2, R)$ を導入し、(1) 式にもとづいて種間競争方程式を導出している。以下では、2 種ともスクランブル型、2 種ともコンテスト型の場合に導かれた競争方程式をまとめる。

スクランブル型対スクランブル型

2 種ともスクランブル型の場合は、次の競争方程式が得られている：

$$x_{t+1} = b_1 x_t \left(1 + \frac{x_t}{\lambda_1}\right)^{-\lambda_1-1} \left(1 + \beta_{21} \frac{y_t}{\lambda_2}\right)^{-\lambda_2} \quad (2a)$$

$$y_{t+1} = b_2 y_t \left(1 + \frac{x_t}{\lambda_1}\right)^{-\lambda_1} \left(1 + \frac{y_t}{\lambda_2}\right)^{-\lambda_2-1} \quad (2b)$$

ここで、 x_t, y_t は次のように方程式を簡潔に表現するために導入された変数である： $x_{t+1} \equiv (1 - e^{-s_1 n/R_0})X_t/n$, $y_{t+1} \equiv (1 - e^{-s_2 n/R_0})Y_t/n$. ここで、 s_i は種 i の幼虫が成虫になり繁殖するために必要な資源量である。また、(2) 式において、 b_i は種 i の個体群の繁殖力を表しているが、次ように、パッチ数 n に依存している：

$$b_i \equiv b'_i e^{-s_i n/R_0} \quad (3)$$

この式は個体レベルの b'_i 繁殖力（種 i の 1 個体がうむ卵の数の平均）と、個体群レベルの繁殖力 b_i は、生息地の細分化の影響により異なることを示している。また、(2a) 式において、 $\beta_{21} (\leq 1)$ は、種 2 の個体群が種 1 の個体群へ与える競争の強さを表しており、次のように定義されている：

$$\beta_{21} \equiv \frac{1 - e^{-\beta'_{21} s_2 n/R_0}}{1 - e^{-s_2 n/R_0}} \quad (4)$$

ここで、 $\beta'_{21} (\leq 1)$ は、個体レベルの種間競争の強さを表す係数である。また、モデル (2) の導出では、資源を取得するスピードは、種 1 の方が種 2 よりが速く、個体レベルの競争では種 1 の方が有利な状況を仮定している。

コンテスト型対コンテスト型

2 種がともにコンテスト型の場合には、次のような競争方程式が得られている：

$$x_{t+1} = b_1 x_t \int du q_1(u) \left(1 + Q_1(u) \frac{x_t}{\lambda_1}\right)^{-\lambda_1-1} \left(1 + Q_2(u) \frac{y_t}{\lambda_2}\right)^{-\lambda_2} \quad (5a)$$

$$y_{t+1} = b_2 y_t \int du q_2(u) \left(1 + Q_1(u) \frac{x_t}{\lambda_1}\right)^{-\lambda_1} \left(1 + Q_2(u) \frac{y_t}{\lambda_2}\right)^{-\lambda_2-1} \quad (5b)$$

ここで、 x_t, y_t, b_i の定義は、スクランブル対スクランブルの場合と同じである。 u は各個体の競争の強さをあらわす変数であり、 $q_i(u)$ は種 i の任意の 1 個体の競争の強さが u である確率密度である。各パッチの中では、パッチ内の資源量 R から競争に強い順 (u の値の大きい順) に、各個体が繁殖に必要な資源量 s_i を確保していくと仮定している。パッチ内の資源には限りがあるので、パッチ内にたくさんの個体がいるときは、競争に強い一部の個体のみが、繁殖に必要な資源を得ることができる。 $Q_i(u)$ は、次のように、種 i の個体の中で競争の強さが u 以上である個体の占める割合を表している：

$$Q_i(u) \equiv \int_u^{\infty} du' q_i(u')$$

具体的な解析を行うには、確率密度 $q_1(u), q_2(u)$ の関数形を決める必要があるが、図 2 のように有限幅のサポートを持った一様分布を仮定する。種 1 の個体の方が全体としてより大きな競争力を持っている。 δ ($\geq 0, \leq 1$) は 2 つの分布の重なりを程度を表している。

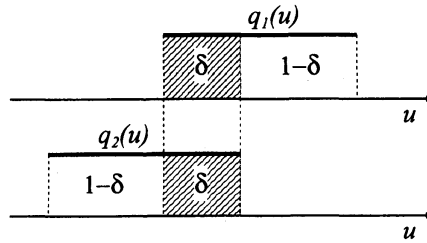


図 2: 仮定している競争の強さの分布密度関数 $q_1(u), q_2(u)$ 。

3 細分化増大の種間競争への影響

この節では、2.2 節で導入した競争方程式に基づいて、パッチ数が増加し細分化の程度が増大したときに、種間競争の結果がどのように変化するか考えていく。

3.1 個体群レベルの繁殖力の変化

まず、個体群レベルの繁殖力 b_i の定義 (3) はパッチ数 n に依存しており、 n が増加すると減少していくことに注意しよう。ここで、これ以降の議論の便宜のために、新しいパラメータ

$$B_i = (b_i - 1)/b_i \quad (6)$$

を導入し、 b_i のかわりに B_i を使って議論することにする。それぞれの種が単独のとき存続できるためには $b_i > 1$ が必要であるが、区間 $1 < b_i < \infty$ は区間 $0 < B_i < 1$ に対応する。図 3 には、パッチ数が n が増えたときの B_1, B_2 の変化の例を示している。点 P_0 は $n/R_0 \rightarrow 0$ の極限での (B_1, B_2) を示しているが、 n/R_0 が増加するにしたがい、点 (B_1, B_2) は図中の

実線に沿って減少していく。ここで、 (B_1, B_2) が動いたときに描く軌跡を b_1, b_2 の定義 (3) 式と (6) 式から求めると

$$\frac{1}{s_1} \log(1 - B_1)b'_1 = \frac{1}{s_2} \log(1 - B_2)b'_2 \quad (7)$$

となる。一般に、十分時間が経過したあとの種間競争の結果（共存するか、どちらが排除されるか等）は、2種の相互の侵入可能性から求めることができるが、 B_1, B_2 の値に依存している。図4(a)は、コンテスト対コンテストの場合に、 (B_1, B_2) 平面の中での種間競争の結果を分類した例であり、 B_1, B_2 の値に応じて、共存、種1の排除、種2の排除のどれかになっている。さらに、この図にはパッチ数を増加させたときの (B_1, B_2) の変化（図3(b)）を重ねあわせてある。例えば、 $s_1/s_2 = 2$ の場合は、パッチ数を増やしていくと (B_1, B_2) は P_0, P_1 を含む線上を動き、やがて共存領域から、種1が排除される領域に移動する。同様に、 $s_1/s_2 = 0.5$ の場合には、パッチ数を増やすと、点 (B_1, B_2) は点 P_0, P_2 を含む線上を動き、共存領域から種2が排除される領域に移動する。このように、細分化の程度が増加すると、 (B_1, B_2) が変化し、これに応じて、種間競争の結果が変化する。

また、(7) 式に基づいて考えると、細分化の程度を上げていったとき、最終的に $(\log b'_i)/s_i$ が大きな種が競争に有利になることがわかる。この量は、単位資源あたりの繁殖能力（繁殖の効率）を表していると考えることができ、この量が大きく、資源を繁殖に有効に利用できる種が競争に有利になる。

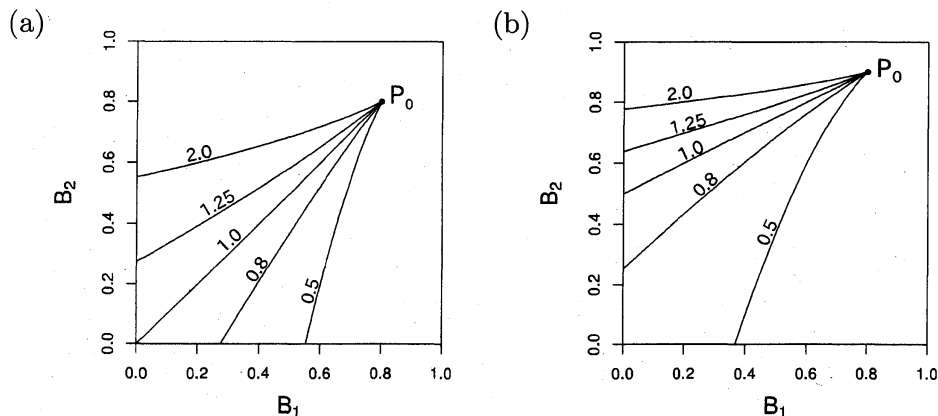


図 3: 細分化の増大に伴う 2 種の個体群の繁殖力 b_1, b_2 の変化。(a) は $(b'_1, b'_2) = (5, 5)$, (b) は $(b'_1, b'_2) = (5, 10)$ の場合。パッチ数 n が大きくなるに従い、 (B_1, B_2) は減少していく。各線上の数値は、 s_1/s_2 の値。

3.2 種間競争の結果の変化

図 4 には、コンテスト対コンテストの場合の種間競争の結果の分類と (B_1, B_2) の変化の例が示されている。パネル (a) は個体の空間分布の集中度が高い場合 ($\lambda = 1$)、パネル (b) は集中度が低い場合 ($\lambda = 4$) の例である。細分化の程度が小さい時は (B_1, B_2) は点 P_0 の近くにあり、2種は共存しているが、細分化の程度を増加させていくと、やがて、 s_1/s_2 の

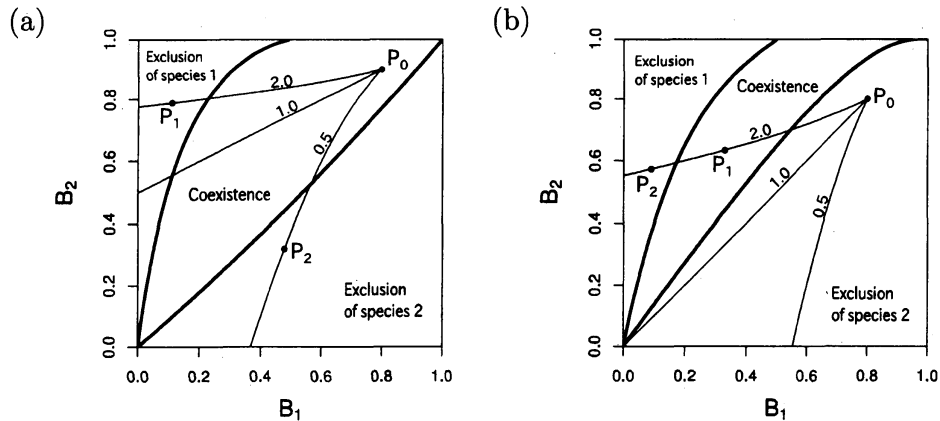


図 4: コンテスト対コンテスト競争における細分化増大の影響。個体の空間集中度が (a) 高い場合 ($\lambda = 1$) と (b) 低い場合 ($\lambda = 4$)。細分化が増大するにつれて、2 種の個体群の繁殖力 B_1, B_2 は実線に沿って減少するため、種間競争の結果が変化する場合がある。パラメータ: $\delta = 0.5$, (a) $(b'_1, b'_2) = (5, 10)$, (b) $(b'_1, b'_2) = (5, 5)$. 細い実線上の数値は s_1/s_2 の値。

値に応じて種 1 または種 2 が排除されるようになる。個体の空間分布の集中度が低い (パネル (b)) 時はさらに興味深い。 $s_1/s_2 = 2$ の場合に注目しよう。細分化の程度が小さい時は、 (B_1, B_2) は点 P_0 の近くにあり、種 2 が排除される。しかし、細分化の程度を上げていくと、2 種は共存するようになり (点 P_1)、やがて種 1 が排除される結果 (点 P_2) に変化する。このように、細分化の程度を変化させると、種間競争の勝者が入れ替わる現象が起こりうる。つまり、細分化の程度が低いときに、競争上不利で敗者となる種も、細分化の程度があがると、勝者になることがある。

図 5 には、スクランブル対スクランブルの場合の同様のグラフが示されている。パッチ数が増加すると、個体群レベルの競争係数 β_{21} もわずかに変化するので、種 1 が排除される領域の境界も変化する (図では、 $n/R_0 \rightarrow 0$ の時 (実線) と $n/R_0 = 2$ の時 (点線) の境界を示している)。スクランブル型では、共存領域は 2 種の間で対称に近い形をしており、コンテスト型のように非対称にはなっていない。このため、図のように、個体レベルの繁殖力 b'_i が 2 種であまり差がないときには、パッチ数を増やしたときに勝者が入れ替わる現象は起きにくい。

上で、コンテスト対コンテストの場合に予想された競争の勝者の入れ替わりは、個体ベースシミュレーションからも確認することができる。図 6 は、コンテスト対コンテスト型の競争で図 4(b) の $s_1/s_2 = 2$ に相当する個体ベースシミュレーションをいろいろなパッチ数 ($200 \leq n \leq 800$) に対して行ったときの結果をまとめたものである。ある期間シミュレーションを行った後の状態は、共存、種 1 の排除、種 2 の排除、両種の排除のどれになるが、同じパラメータの組み合わせに対して 1000 回のシミュレーションを行い、50 世代後に各状態が生じる割合が図中のデータ点として示されている。また、図の点線と破線は、第一原理競争方程式による解析から種間競争の結果が変化すると予想される n/R_0 の値を表している。図を見ると、シミュレーションの結果は、第一原理方程式からの予想と非常によく合っていることがわかる。

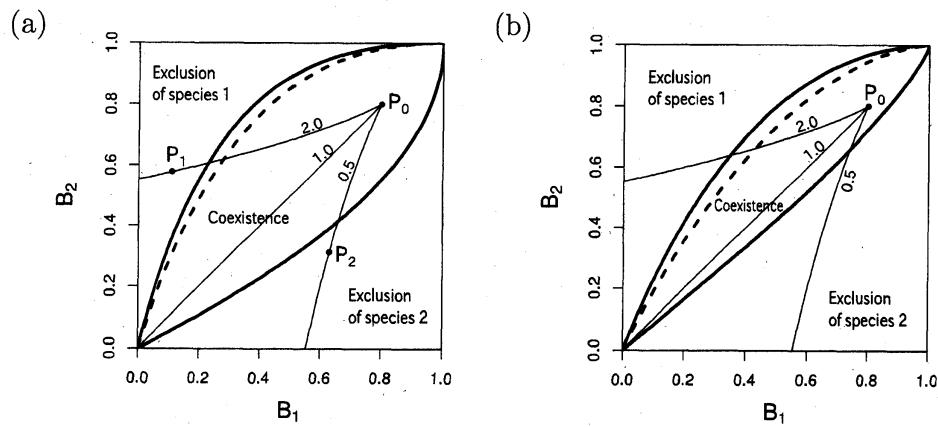


図 5: スクランブル対スクランブル競争における細分化増大の影響。個体の空間集中度が (a) 高い場合 ($\lambda = 1$) と (b) 低い場合 ($\lambda = 4$)。コンテスト対コンテストの場合と異なり、勝者の入れ替わりは起きにくい。パラメータ: $\beta'_{21} = 0.5$, $s_2 = 0.5$, $(b'_1, b'_2) = (5, 5)$.

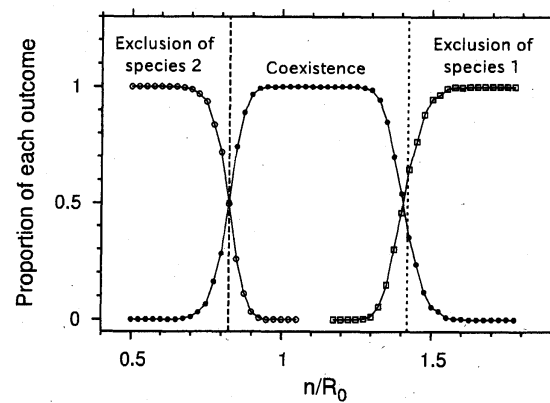


図 6: 個体ベースシミュレーションによる種間競争の結果 (コンテスト対コンテスト競争。図 4(b) と同じ状況。 $s_1/s_2 = 2$, $s_2 = 0.5$, $R_0 = 400$)。シミュレーションの結果は、第一原理方程式からの予想と非常によく合っている。

4 まとめ

本稿では、生息環境の細分化の程度が2種の個体群間の競争に与える影響を第一原理競争方程式にもとづいて考察した。第一原理競争方程式によると、細分化の影響は、主に個体群レベルの繁殖力 (b_i または B_i) のパッチ数依存性として現れるので、この変化を通して種間競争の結果がどのように変化するか見通しよく考察することができた。一般に、はじめ2種が共存していた場合、細分化の程度が増大すると、資源をより有効に利用できる種 ($\log b'_i/s_i$ が大きな種) が次第に有利になり、他方の種が排除される結果になる場合が多い。また、細分化の増大の影響は、資源競争のタイプや個体の空間集中度にも大きく依存する。特に、コンテスト型の競争で空間集中度が低いときは、細分化の程度が増大するにしたがい、競争の勝者が入れ替わる現象が起きやすい。一方、スクランブル型の競争では、空間集中度が低い場合でも、このような勝者の入れ替わりは起きにくい。また、以上のように、第一原理競争方程式による解析から導かれた結果は、対応する個体ベースシミュレーションによる結果ともよく一致していた。これから、第一原理競争方程式による解析は、個体レベルの競争にもとづいて、個体群間の競争を見通しよく考察することができる有効な方法であると言えるだろう。

参考文献

- [1] M. Anazawa. Interspecific competition models derived from competition among individuals. *Bull. Math. Biol.*, 74:1580–1605, 2012.
- [2] Å. Brännström and D. J. T. Sumpter. The role of competition and clustering in population dynamics. *Proc. R. Soc. B*, 272:2065–2072, 2005.
- [3] M Anazawa. Bottom-up derivation of discrete-time population models with the Allee effect. *Theor. Popul. Biol.*, 75:56–67, 2009.