

## 資源競争生態系モデルの個体数分布

吉野好美<sup>†</sup>, トビアス ガーラ<sup>‡</sup>, 時田恵一郎<sup>†,§</sup>

(<sup>†</sup> 大阪大学理学研究科・サイバーメディアセンター、<sup>‡</sup> マンチェスター大学、<sup>§</sup> 大阪大学生命機能研究科)

### Species Abundance Distribution of a Model Ecosystem with Resource Competition

Yoshimi Yoshino<sup>†</sup>, Tobias Galla<sup>‡</sup> and Kei Tokita<sup>†</sup>

(<sup>†</sup> Graduate School of Science and Cybermedia Center, Osaka University, <sup>‡</sup> The University of Manchester, UK, <sup>§</sup> Graduate School of Frontier Biosciences, Osaka University)

## 1 はじめに

私たちは、動物間の捕食関係や競争、相利共生を考慮に入れた大自由度モデルのシステムレベルでの理解を目指している。ここでは、資源と種によって構成されるような一般的な生物群集を考えた [1]。これは De Martino と Marsili による研究 [2] を拡張したものである。De Martino と Marsili は、資源と、資源を介して種が相互作用しあう系を考えた。たとえば、光・土・水などの資源は種によって取り分けられ個体数や種数を変化させる。一方で、現実的には種間に直接的な相互作用が存在する。私たちは、[2] に種間の直接的な相互作用を導入した系を考えた。

私たちは、資源利用量と種間相互作用にガウシアンランダムネスを仮定している。実際は、大群集においてこれらの量がガウス分布に従うかどうかは全く自明ではなく、実証もされていない。しかし、ヌルモデルもしくはミニマルモデルとしてランダム群集モデルの性質を整理・分類しておくことは、理論研究として重要なだけでなく、将来大群集に対する実証研究を進める上でも有用な情報を提供できる可能性があると考えている。ランダム相互作用行列によるポピュレーションダイナミクスは May によって最初に記述されている [3]。このようなランダムネスを含む系に対して非常に有効な解析手法を与えてくれるのが Generating Functional (GF) である。GF は経路積分にもとづく方法で、相関が対称である必要はなく、一般的に非対称な場合の解析ができる。

一方、生態学においては、環境や種構成に依存して特徴的な個体数分布 (Species abundance distribution: SAD) が普遍的に観測されており、近年ではそれを生み出す機構に関する統計力学的議論も行われている [4, 5]。本研究は、相互作用対称な場合の SAD の先行研究 [5] の拡張として、一般非対称の場合の SAD について述べる。

## 2 モデル

$N$  種ランダムレプリケータ系

$$\frac{\dot{n}_i(t)}{n_i(t)} = f(n_i(t)) + \frac{1}{N} \sum_{\mu=1}^{\alpha N} Q^\mu(t) \xi_i^\mu + \sum_j J_{ij} n_j(t) - \nu(t) \quad (1)$$

を考える。 $n_i(t)$  は時刻  $t$  における種  $i$  の個体数密度であり、右辺第二項は資源利用に関するランダム非対称相互作用項、第三項は種間関係にもとづくガウシアンランダム非対称相互作用を表す ( $J_{ij}$  は  $\Gamma$  の相関を持つランダム行列、 $\xi$  はランダムパターンベクトル)。  $\Gamma$  ( $-1 \leq \Gamma \leq 1$ ) は 1 のときは相利共生的・ $-1$  のときは食物網的な相互作用を、 $\alpha = P/N$  は種数に対する資源の種類比、 $\sigma$  は資源の初期分布の分散をそれぞれあらわしている。時刻  $t$  において各動植物種が利用可能な資源  $\mu$  の量  $Q^\mu(t)$  は、初期資源量  $Q_0^\mu$  および個体数密度に依存する関数

$$Q^\mu(t) = Q_0^\mu - \sum_{j=1}^N \xi_j^\mu n_j(t) \quad (2)$$

を仮定している。

## 3 SAD の理論

GF を用いた理論解析 [1] より、

$$\frac{\alpha M}{q\sqrt{\lambda}} = \int_{-\infty}^{\Delta} Dz(\Delta - z), \quad (3)$$

$$\frac{QM^2}{\lambda} = \int_{-\infty}^{\Delta} Dz(\Delta - z)^2, \quad (4)$$

$$-M\chi = \int_{-\infty}^{\Delta} Dz. \quad (5)$$

ここで、 $Dz = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-z^2/2} dz$ 、 $\lambda = J^2 Q + \alpha(\alpha\sigma^2 + Q)/(1 - \chi)^2$ 、 $M = 2u + J^2\Gamma\chi + \alpha/(1 - \chi)$ 、 $\Delta = \nu/\sqrt{\lambda}$  とする。また、 $\phi = \int_{-\infty}^{\Delta} Dz = \frac{1}{2} (1 + \text{erf}(\Delta/\sqrt{2}))$  は生存種数の割合をあらわす。

生存関数は、熱力学的極限において、

$$\alpha(x) = \frac{1}{2} \left( 1 + \text{erf} \left( \frac{\Delta - \frac{M}{\sqrt{\lambda}} x}{\sqrt{2}} \right) \right) \quad (6)$$

累積密度関数  $C(x) \equiv 1 - \alpha(x)$  により、[5] に従うと、個体数分布は以下のように書ける。

$$F(x) = \frac{dC(x)}{dx} = \frac{M}{\sqrt{2\pi\lambda}} \exp \left( -\frac{(\Delta - \frac{M}{\sqrt{\lambda}} x)^2}{2} \right) \quad (7)$$

これは、ガウス分布  $N(\nu/M, \lambda/M^2)$  をあらわしている。もはや  $q$  には依存しておらず ( $q$  は  $\nu$  にのみあらわれる) したがって、私たちは  $q = 1$  に固定した計算結果をのちに示す。

## 4 結果

SAD の形状から種の多様性を議論することができる。分布のすそが広がっているということは、個体数が多い種と少ない種が共存しているような、極地や高山などの一般に環境条件の厳しい多様性に乏しい群集に対応しており、一方で、すそが広がっていないということは、熱帯雨林などのように多種が同程度の個体数で分布している状況に対応していることをあらわしている。

### 4.1 SAD (種間相互作用なし)

種間相互作用のない場合 ( $J = 0$ ) の結果を以下に示す。図 1 (左) は、資源の種類が多いほど分布の平均も分散も大きくなっていることが見える。図 2 (右) を見ると、資源の初期分布の分散が大きいほど  $F(x)$  のすそが広がっており、資源の分散が個体数分布の形状を決定しているのを見ることができる。

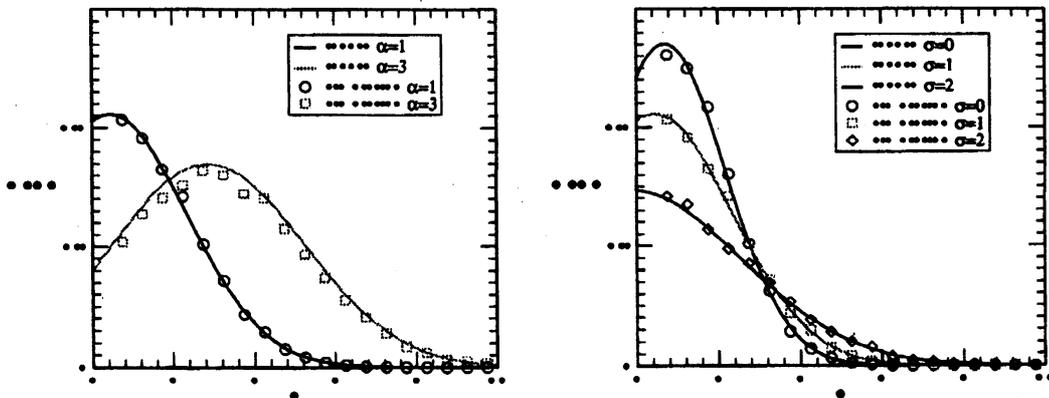


図 1: Histogram of  $\alpha = 1, 3, \sigma = 1$ (left) and  $\alpha = 1, \sigma = 0, 1, 2$ (right) with  $J = 0, q = 1$ . These plots are from simulations. ( $N = 400, 50$  samples, 10000 iterations).

### 4.2 SAD (種間相互作用あり)

図 2 は、一見、図 1 (右) と類似しているが、相互作用の対称性によって描かれている。 $\Gamma$  が大きくなるほど分布のすそが広がっている。

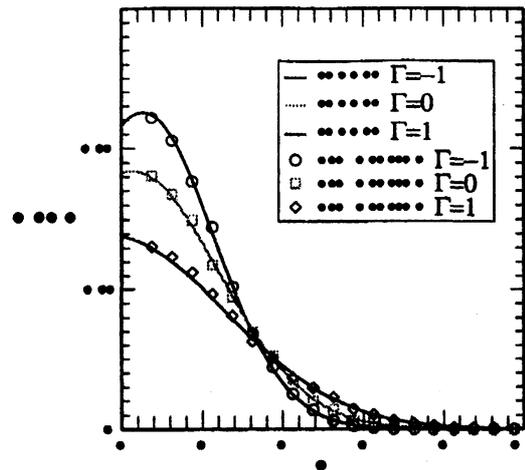


図 2: Histogram(SAD) of  $\Gamma = -1, 0, 1$ , and  $\alpha = q = 1, J = 0.25$ . These plots are from simulations. ( $N = 400, 50$  samples, 10000 iterations).

## 5 安定性と分布

これまで、個体数分布がどのようなパラメータによりその形状を決定するかを調べてきた。一方で、この系は自己撞着な解を持つ領域で安定である。安定性と分布の広がりには関係性があるのだろうか？私たちは安定性 (Stability) という量を、以下のように定義した。

$$S = \phi - w^2 \chi^2 + \alpha \frac{\chi^2}{(1 - \chi^2)^2}. \quad (8)$$

なお、 $S > 0$  は安定、 $S < 0$  は不安定である。私たちは  $\sigma = 2$  と  $\Gamma = 1$  における個体数分布 (図 1 右、図 2) がともに広く、しかしながら大きな  $S$  と小さな  $S$  を示すことを発見した。(図 3)。つまり、線形安定性の意味での Stability と定常状態の個体数分布の形状には相関がないことがわかる。

また、私たちは  $\sigma - S$  と  $\Gamma - S$  の関係を様々な大きさの  $\alpha$  について調べた (図 4)。図 4 左から、 $\alpha$  の値が比較的小さい場合 (資源の多様性が比較的低い場合) には安定性  $S$  が  $\sigma$  のある値でピークをもち、 $\alpha$  が大きくなると  $\sigma = 0$  (資源利用分布の分散が最小の場合) で安定性  $S$  が最大化することがわかる。このことは、生態学的には、資源の種類が少ない場合にはそれぞれの種が資源を利用する仕方に差がある方が安定であり、資源の種類が十分多い場合には、全ての種が同じように資源を利用するのが最も安定であることを意味している。これは、資源の多様性と資源利用の方法に対する、本理論の予測の一つである。

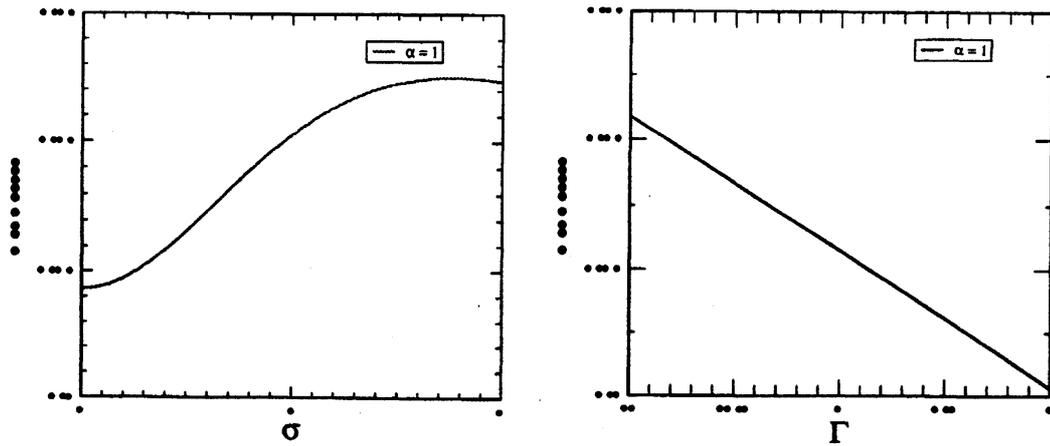


図 3: Stability v.s.  $\sigma$  (left) and Stability v.s.  $\Gamma$  (right) with  $\alpha = 1$ .

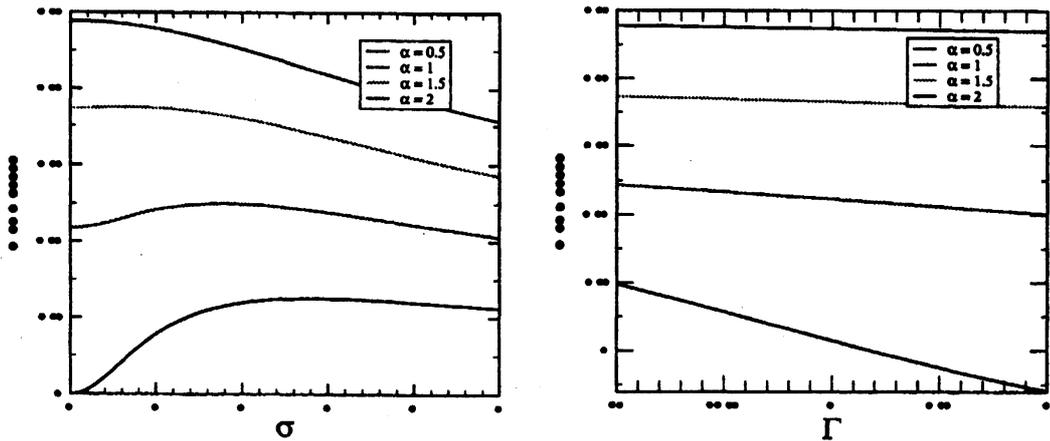


図 4:  $\alpha = 2, 1.5, 1, 0.5$  from top to bottom.

## 6 まとめ

生物間の相互作用として、より一般的な非対称相互作用に対する解析を GF を用いて行い、その安定な分布である個体数分布を理論的に求めた。資源の分布の分散や相互作用の対称性などをパラメータとして、分布の形状について調べた。また、長い間議論されている、安定性と多様性のひとつの見方として Stability を測り、それと分布の形状との関係についても調べた。

**参考文献**

- [1] Y. Yoshino, T. Galla and K. Tokita, *J. Stat. Mech.*, P09003, 2007
- [2] A. De Martino and M. Marsili, *J. Phys. A: Math. Gen.*, 39, R465-R540, 2006
- [3] May R. M., *Nature*, 238, 5364, 413, 1972
- [4] I. Volkov, J. R. Banavar, S. P. Hubbel and A. Maritan, *Nature*, 424, 1035-1037, 2003
- [5] K. Tokita, *Phys. Rev. Lett.*, 93, 178102, 2004