

修士論文

格子空間ダイナミクスにおける空間分布の特性を繰り込んだ
非標準的平均場近似モデルの考察

A non-standard mean-field approximation model involving the characteristics
of spatial distribution in the lattice space dynamics

February, 2007

松岡 功 (Tsutomu MATSUOKA)

M052595

*Department of Mathematical and Life Sciences
Graduate School of Science
Hiroshima University
Kagamiyama 1-3-1, Higashi-hiroshima, Hiroshima 739-8526
JAPAN*

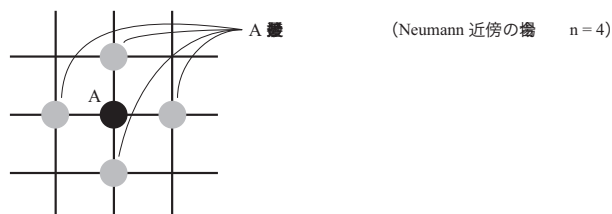
要旨

捕食や競争などの個体間の相互作用は、対象とする個体群が分布する空間スケールよりもはるかに小さな空間スケールで生じることがしばしばである。殊に、移動が制限される生物の個体群動態の数値モデリングについては、その空間分布の特性が分布域全体にわたる平均個体群密度の動態に重要な寄与をもつ。この観点において、格子空間モデルやセルオートマトンモデルは、空間構造をもった個体群動態を記述するために有効な数値モデルといえ、樹木の成長モデルや宿主-寄生者モデル、捕食者-被食者モデルなどの様々な個体群動態に応用されてきた。

格子空間モデルは、一般的に確率過程により記述されており、もっぱらコンピュータによる数値シミュレーションを用いて解析される。その数値データを理論的に理解する方法として、しばしば、全空間にわたる平均統計量の時間変動のみを差分方程式系あるいは微分方程式系により記述した標準的平均場近似モデル (standard mean-field approximation model) を解析した結果との対照が用いられる。このモデルは、個体群が完全に一様に混合されている状態と同等な仮定を用いたものであり、個体群動態の理論的研究に多く用いられている。しかしながら、空間分布の特性が個体群動態に本質的に重要な寄与を与える場合には、標準的平均場近似モデルは、必ずしも格子空間モデルにおける全空間にわたる平均統計量の時間変化を適切に近似できるとは限らない。本研究は、ある2次元格子空間上の捕食者-被食者系モデルを取り上げ、空間分布の特性を繰り込んだ非標準的な平均場近似の開発を試みることにより、格子空間モデルにおける全空間にわたる平均統計量の特性を理論的に理解するための新しい手法の可能性を探るものである。

本研究では、Pascual ら (2002) によって考察された以下の2次元正方格子上の捕食者-被食者系格子空間モデルを取り扱う：

- (1) 『被食者の増殖』各被食者は、微小時間 Δt あたり確率 $1 - e^{-\beta\Delta t}$ で、最近接サイトからランダムに1つ選び、それが空のサイトであれば、そこに新たな被食者を生む。



- (2) 『捕食』各捕食者は、最近接サイトに被食者が存在するサイトがあれば、ランダムにそのうちの1つを選び、微小時間 Δt あたり確率 $1 - e^{-\alpha\Delta t}$ でその被食者サイトに移動して捕食する。

- (3) 『捕食者の増殖』捕食者が捕食を行った場合，確率 b で元のサイトに新たな捕食者個体を生む。
- (4) 『捕食者の死亡』捕食者は最近接サイトのいずれにも被食者が存在しない場合，微小時間 Δt あたり確率 $1 - e^{-\delta\Delta t}$ で死亡する。
- (5) 『移動』隣接するサイトの状態は微小時間 Δt あたり確率 $1 - e^{-\nu\Delta t}$ で入れ替わる。

このモデルに対する標準的平均場近似は以下のように表される：

$$\begin{aligned}\frac{d\rho_x}{dt} &= \beta\rho_x(1 - \rho_x - \rho_y) - \rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^n\} \\ \frac{d\rho_y}{dt} &= b\rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^n\} - \delta\rho_y(1 - \rho_x)^n\end{aligned}\quad (1)$$

ρ_x と ρ_y は，それぞれ，被食者と捕食者の全空間にわたる平均密度である。本研究で考える正方格子空間モデルの場合には， $n = 4$ (Neumann 近傍) である。Pascual ら (2002) は， $\nu = 1$ の場合について，この標準的平均場近似モデルにおける自然数 n を格子空間モデルの数値シミュレーションから得られるデータを用いて決定される実数パラメータ γ_m で置き換える改変型平均場近似を提示し，より小さい誤差の近似値を得ることに成功した。この改変型平均場近似は，捕食者および空のサイトの周りには，均しく被食者が分布しているという直観的洞察に基づいていた。本研究では，この捕食者-被食者系格子空間モデルにおける個体分布の特性をより詳細に調べ，Pascual ら (2002) の手法によって得られる良精度の近似値の要因についての理論的な考察を行った結果，最近接サイトの状態配置に関する全空間にわたる平均密度との関係性により理論的に説明できることが判明した。

また，本研究では，Pascual ら (2002) の手法とは異なり，理論的に決定される γ_N を用いる新しい非標準的平均場近似モデルを提案し，比較対照を行うことにより，新しい近似手法の可能性について検討した。格子空間モデルにおける全空間平均密度が定常状態に収束する場合でも，標準的平均場近似では，パラメータの値によっては収束しない。本研究で提案する非標準的平均場近似では，パラメータ値のより広い範囲でより適切な近似が得られる。Pascual ら (2002) による改変型平均場近似では，個体の移動性が低い場合 (ν : 小)，得られる近似値の誤差が相当に大きい。本研究では，特に，個体の移動性 (パラメータ ν) に対する近似値の感度に着目し，理論的な検討を行うことによって，空間分布の特性の変化に対する近似手法の適合性について検討した。

目次

1 序論	1
1.1 空間構造のある個体群動態	1
1.2 偏微分方程式を用いた数理モデリング	2
1.3 格子空間を用いた数理モデリング	3
1.4 本研究の目的	5
2 1次元格子空間上の個体群動態	6
2.1 標準的平均場近似モデル	7
2.2 ペア近似モデル	9
2.3 標準的平均場近似とペア近似の比較	10
3 2次元格子空間における捕食者–被食者系	11
3.1 標準的平均場近似モデル	18
3.2 ペア近似モデル	23
3.3 Pascual ら (2002) による改変型平均場近似モデル	39
4 空間を内含した非標準的平均場近似モデル	43
4.1 Pascual ら (2002) による改変型平均場近似モデル再考	43
4.2 新しい非標準的平均場近似モデル	51
5 結語	54
謝辞	59
付録 A 微小時間 Δt での繁殖および死亡確率	60
付録 B 適切な格子空間サイズ	61
付録 C 平均場近似モデルにおける平衡点の局所安定性解析	62
参考文献	63

1 序論

1.1 空間構造のある個体群動態

生物の個体群動態を考える上で、空間構造を考慮することは重要である。一般的に自然界では様々な環境条件の組み合わせが空間的にモザイク状に分布している [22]。環境の空間的な不均一性が個体群動態に影響を及ぼすことは少なくない。それに伴い、生物の生息地は不均一かつ不連続に分布し、個体群密度にも空間的不均一性が生じる。多くの生物は環境中に偏って分布する傾向にある。競争関係にある 2 種の生息域の重複度が低ければ、重複度が高い（生息域が類似する）場合に一方が他方を根絶する場合でも、共存しやすくなると考えられる。種間で生息域がずれることにより、種間競争が弱められるためと解釈できる。次世代の個体は同じ生息域に生まれることが多く、もっぱら種内での競争が生じ、種間で生息域の重複が少なければ、種間の競争は弱い状態が維持される。理論生態学においては、基本的に、種内競争が種間競争よりも強い場合に共存できると考えられている [21]。空間構造は種内・種間競争に影響を及ぼすことにより、個体群動態の特性に寄与を与える。

また、単位時間における移動可能な空間スケールは個体群動態に大きな影響を与える。例えば、競争に弱い種子の分散能力が高く、遠くに新たな個体を殖やせる植物と、競争には強いがその個体の周囲にしか新たな個体を殖やすことができない植物を考える。植物個体の死亡は空き地（ギャップ）を生む。競争に弱い種でも、飛散した種子が空き地に定着することによって増殖できる可能性がある。海洋生態系でもこれに近い状況が、1 年生の褐藻であるウミヤシ (*Postelsia palmaeformis*) と岩礁に固着する多年生貝類のカリフォルニアアイガイ (*Mytilus californianus*) の間で見られる [3, 21]。繁殖可能な空間のスケールの違いが競争の非対称性を補い、共存を可能にしている。

生態学では、モザイク上に分布する生息場所の一つ一つをパッチという概念で捉える。パッチ内での相互作用とパッチ間の移動は、生物の存続と共存に大きく影響を及ぼす。あるパッチで個体群が絶滅したとしても、他のパッチからの移入があれば、再び個体群がそのパッチに定着することができる。パッチ状に分布する生息域における個体群分布の特性により共存が可能になる場合がある。Atkinson & Shorrocks [2] は、資源利用をめぐる競争において優劣のある 2 種がパッチ状の生息域を利用する場合に、2 種の空間分布様式が共存にどのように影響するかを、数理モデルの数値シミュレーションにより理論的に検討した。そのモデルでは、各世代、各パッチに卵が産み付けられる。パッチ内では幼生間で種内および種間競争が起こり、その競争に生き残った個体が成体となって次の世代に子孫を残すことができる。パッチ状環境でなければ、競争で優位な種が他種を排除してしまう場合であっても、パッチ状環境であれば、卵の空間分布の集中度が高ければ共存が生じる。高い集中度の空間分布によって、種間競争の影響の弱い劣位な種のパッチが生じ

るからである。このモデルは集中分布モデル (aggregation model) と呼ばれ、果実やキノコ、死体などを利用する双翅目の昆虫個体群動態に関するモデルとして知られている [13, 31]。

多くの生物は、それまで生息していなかった地域に侵入し、その生息域を広げてきた。その度に、各地域内の生態系が変化し、個体群動態が変化してきた。生物の侵入と伝播に関する問題は、生態学的に重要な意味を持ち、空間構造をもつ個体群の動態として様々な研究がなされてきた [14, 32]。古くは、Skellam (1951) [35] のマスカラットの伝播に関する研究に端を発し、同様の様々な研究が、鳥類 [24] や昆虫 [7, 11]、植物 [11] などを対象にしてなされている。

1.2 偏微分方程式を用いた数理モデリング

新しい生息場所に侵入した生物の増殖と拡散の動態は、しばしば、偏微分方程式により記述される [14, 32]。まず、生息場所を離散的に分割 x_i ($i = 1, 2, \dots$) し、各生物が隣り合う場所を時間 Δt ごとにランダムに行き来する場合を考えよう。移動する数は、各生息場所の密度 n に比例 (比例定数 D) すると仮定する。このとき、生物は密度の高い方から低い方に向かって移動するようになり、場所による密度の差が時間とともに減少する方向へ向かう。時間と生息場所の分割について適当な極限をとると、次の拡散方程式 (diffusion equation) が導かれる：

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2}$$

この方程式の基本解は

$$n(x, t) = \frac{N}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{-x^2/(4Dt)}$$

である。これは、時刻 $t = 0$ において N 個体が場所 $x = 0$ で放たれ、ランダムな運動によって広がる様子を表す解であり、位置 x に関して原点 $x = 0$ を中心とし、分散が $2Dt$ の正規分布である。

外来の生物や病原体が新たな土地に侵入して、増殖しながら次第に広がる様子は、拡散による空間移動に個体群の増殖を表す項を付け加えた方程式によって記述できる。増殖項がマルサス型の場合は次のようになる：

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + rn \quad (1)$$

r は増殖の速さを表す係数であり、内的自然増加率 (intrinsic growth rate) と呼ばれる。この方程式の基本解は

$$n(x, t) = \frac{N}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{-x^2/(4Dt) + rt}$$

である。ここで、十分時間が経過した状況で密度が c に等しい位置 $\hat{x}(t)$ を求めると、

$$\frac{\hat{x}(t)}{t} \approx 2\sqrt{rD}$$

となる。これは、侵入生物の広がりの波が、漸近的に速度 $2\sqrt{rD}$ で進むことを表しており、Skellam [35] によって、マスカラットの分布の広がりの速度が一定であることを示すために応用された。式 (1) では、単位密度あたりの増殖率は密度に依存せず、各地点での密度は指数関数的に増加し続ける。増殖率を、密度依存性をもち、各地点における密度がある一定値に収束するロジスティック型で与える以下のモデルが、Fisher (1937) [9] によって提案され、新しい有利な遺伝子が広がる様子を説明するのに用いられた：

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + rn \left(1 - \frac{n}{K}\right)$$

この数理モデルは、農耕文化が波のように伝わる様子を記述することにも応用された [1]。

空間的な不均一性の影響を考えるため、Shigesada ら [34] は、増殖率が高い場所と低い場所が空間内に交互に存在するような生息場所において、分布の拡大する速さを同様の偏微分方程式モデルについて計算した。また、複数種間の相互作用のある問題については、生物が競争緩和のため他種を避ける「空間的棲み分け」の問題に関して、偏微分方程式を用いた研究が行われている [33]。

上記のような、各地点で個体群が相互作用し、拡散によって空間内における相関が生じる現象に対する偏微分方程式によるモデルは、しばしば、反応拡散系モデル (reaction-diffusion system model) とよばれ、様々な生物学的問題に応用されている。反応拡散系モデルは偏微分方程式により構成されるため、限られた基本的なモデルに関してのみ厳密に解を導くことが可能であり、大抵のモデルについては解析的な手法のみの研究は困難である。そのため、多くのモデル研究では、もっぱら、数値計算による解析が用いられるが、十分な精度をもつ数値計算結果を得るための適切な数値計算法が必要とされ、その手法に関する研究も多くなされている [8]。

1.3 格子空間を用いた数理モデリング

個体群の拡散や伝播が、その個体群が存在する空間スケールで生じるのに対して、捕食や競争などの個体間相互作用は、多くの場合、個体群が分布する空間スケールよりもかなり小さな空間スケールで生じる [15]。殊に、移動に制限のある生物の個体群動態においては、個体群の空間分布の特性が分布域全体にわたる平均個体群密度の動態に対して重大な影響を与える。この観点において、格子空間モデル (あるいはセルオートマトンモデル) は、空間構造をもった個体群動態を記述するために有効な数理モデルといえる。例え

ば、樹木の成長モデル [5] や宿主-寄生者モデル [17]、捕食者-被食者モデル [36] などの様々な個体群動態に応用されてきた [4, 5]。

典型的な格子空間モデルでは、各サイト（格子点）の状態は高々1 個体によって占められるか空白であるかのいずれかである¹。個体の増殖、捕食、競争による死亡などの個体群サイズ変動の過程は、基本的には隣接するサイト間の相互作用によって生じる（格子空間内における大域的な相互作用が導入される場合にはこの限りではない）。増殖と分散の空間スケールが小さい場合には、同種の個体がクラスターを作る傾向が現れる。その結果、空間構造のない均一な集団を仮定した場合とは異なる動態の特性がしばしば得られる。佐藤・松田 [29] は、格子空間上に生息する宿主個体群内での病原体伝播の動態について、隣接する個体間でのみ感染が起こる場合に関して研究を行った。空間構造を含まない常微分方程式により構成したモデルの場合の集団全体に均一に感染が発生しうる結果と比較して、感染が広がりにくいという結果が得られた。また、病原体が個体群に侵入した場合、格子空間モデルでは感染により絶滅が生じうるのに対して、空間構造のない常微分方程式系で記述されたモデルでは対応する結果が得られないという例がある [30]。

格子空間モデルは、亜高山林の縞枯れ問題の理論的考察にも用いられた [16, 27]。日本では、標高 2000 メートル付近の山地において森林の縞枯れが観察される。これは、針葉樹が平行に帯状になって枯死する現象である。2 次元正方格子上の各サイトに樹木の個体群が存在し、同一サイト内の個体群は同じ速度で成長し、死亡すると考える。また、縞枯れの原因として風による倒木確率の増加を考え、直接風にさらされた樹木は死亡するとする。各サイトにおける樹木は、風上側の樹木がより高ければそれが風よけになるために生き残ることができる。このルールに従う格子空間モデルの数値シミュレーションを行うと、帯状の縞枯れ模様が空間内を進行するパターンを再現することができる。縞枯れの問題と同様に、森林生態学において重要視されている問題として、ギャップの拡大がある。ギャップとは、林冠ギャップとも呼ばれ、高さ 20m 以上の樹木が存在しない区画のことである。この問題の理論的考察にも格子空間モデルが用いられている。Barro Colorado 島の林冠（高さ 20m 以上の樹木がある区画）に関するデータによると、新たなギャップは既存のギャップの周りに形成される傾向が見られる [12]。このように、各個体の動態がその近縁の環境に重大な影響を受ける場合、格子モデルによる理論的研究が適していると考えられる。

格子空間モデルは捕食者-被食者系にも応用されている。捕食者-被食者系の問題については、古くから Lotka-Volterra 型の常微分方程式系を用いた研究が数多くなされてきた。Tainaka (1992) [37] は、2 次元正方格子空間における捕食者-被食者系モデルを構成し、数値シミュレーションを行った。捕食者

¹各サイトを個体群が占めるという設定も可能である。この場合の各サイトは考えている生物個体群にとっての資源パッチを意味していると考えても良い。メタ個体群動態の扱い方もいえる [10]。

は、四方に隣接するサイト（最近接サイト）に存在する被食者を、ある一定の確率で捕食し、被食者はある一定の確率で最近接の空のサイトに新たな被食者を生む。そして、捕食者は一定の確率で死亡する。このモデルでは、捕食者の死亡率低下に伴い、定常状態における全空間にわたる捕食者の平均個体数は減少する。これは、Lotka-Volterra 型常微分方程式系から得られる結果とは相反するものである。空間構造は個体群動態に大きな影響を及ぼしうる。

このように、個体群動態にとって本質的に重要な相互作用が空間的に限られた範囲の個体間で生じる場合、とりわけ、格子空間モデルによる理論的研究は有効である。格子空間モデルの場合、空間が本質的に離散的であることにより、特別な数値計算スキームを用いる必要性なく数値シミュレーションが行えることも利点といえよう。

格子空間モデルは、一般に、確率過程により構成されており、もっぱらコンピュータによる数値シミュレーションを用いて解析される。その数値データを理論的に理解する方法として、しばしば、全空間にわたる平均統計量の時間変動のみを差分方程式系あるいは微分方程式系により記述した標準的平均場近似モデル (standard mean-field approximation model) を解析した結果との対照が用いられる。このモデルは、個体群が完全に一様に混合されている状態と同等な仮定を用いたものである。平均として、各個体は存在する全ての個体と平等に（平均的な強さで）相互作用すると考えてもよい。この場合、ある個体が他の個体と遭遇する確率は、対象となる各個体の空間全体での平均密度に比例する [19]。この仮定は、生態学に應用される以前、物理学や化学で用いられていた [38]。例えば、よく混ぜ合わされた気体中で分子同士が衝突する確率を計算する場合や、原子内の電子間相互作用の計算に用いられた。後者の場合は、全ての電子が同じ電場で囲まれていると仮定するものであり、これが平均場 (mean field) と呼ばれていた。これにより、以後、生態学においてもこの言葉が用いられるようになった。しかしながら、この近似モデルは、必ずしも全格子空間にわたる平均密度の変化をうまく近似できるとは限らない [23]。空間分布の特性が個体群動態に大きく影響を与える場合には、格子空間モデルによるシミュレーション結果と本質的に異なる特性を有する場合が少なくないのである。

1.4 本研究の目的

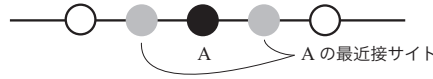
空間分布の特性が個体群動態に本質的に重要な寄与を与える場合には、標準的平均場近似モデルは、必ずしも格子空間モデルにおける全空間にわたる平均統計量の時間変化を適切に近似できるとは限らない。本研究は、ある 2 次元格子空間上の捕食者-被食者系を取り上げ、空間分布の特性を繰り込んだ非標準的な平均場近似モデルの開発を試みることにより、格子空間モデルにおける全空間にわたる平均統計量の特性を理論的に理解するための新しい手

法，ひいては，空間分布の特性が個体群動態に本質的に重要な寄与を与える場合に対する新しい数理モデリングの可能性を探るものである。

2 1次元格子空間上の個体群動態

格子空間モデルの例として，1次元格子空間における植物の個体群動態を考える [28]。各植物個体（群）は，1次元格子空間上に離散的に等間隔で並んだ各サイト（格子点）に分布する。繁殖と死亡はポアソン過程にしたがうとする。すなわち，個体群サイズは以下の増殖および死亡のプロセスにより変動する：

- (1) 『増殖』各個体は，微小時間 Δt あたり $\beta\Delta t$ の確率で，2個の最近接サイトからランダムに1つ選び，それが空のサイトであれば，そのサイトに新たな個体を生む。



- (2) 『死亡』各個体は，微小時間 Δt あたり $\delta\Delta t$ の確率で死亡し，そのサイトは空になる。

全空間にわたる平均個体群密度 ρ_x の時間変動を与える常微分方程式を考えよう。 $q_{\sigma/\sigma'}$ ($\sigma, \sigma' \in \{x, 0\}$) を，状態が σ' のサイトの最近接サイトからランダムに1つ選んだサイトの状態が σ である確率， $q_{\sigma/\sigma'\sigma''}$ ($\sigma'' \in \{x, 0\}$) を，隣接サイトのペア $\sigma'\sigma''$ に関して， σ' の σ'' 以外の最近接サイトからランダムに1つ選んだサイトの状態が σ である確率とする。 ρ_σ を大域密度 (global density) と呼び， $q_{\sigma/\sigma'}$ および $q_{\sigma/\sigma'\sigma''}$ を局所密度 (local density) と呼び。大域密度は全空間にわたる平均密度であり，局所密度は最近接サイトの状態との相関を記述する密度である。 ρ_x と $q_{x/x}$ の違いが，最近接サイト間の相関を反映する。

各サイトの状態遷移がポアソン過程に従うので，微小時間 Δt の間に個体 (x) が最近接空きサイト (0) に個体を生む確率，および，植物個体が死亡する確率は，それぞれ， $1 - e^{-\beta\Delta t}$ と $1 - e^{-\delta\Delta t}$ によって与えることができる (付録 A)。すると，時刻 $t + \Delta t$ における大域密度 $\rho_x(t + \Delta t)$ と時刻 t における大域密度 $\rho_x(t)$ の間の次の関係式を得ることができる：

$$\rho_x(t + \Delta t) = \rho_x(t) + (1 - e^{-\beta\Delta t}) q_{0/x}(t) \rho_x(t) - (1 - e^{-\delta\Delta t}) \rho_x(t) \quad (2)$$

式 (2) の第 2 項は以下のようにして導くことができる。一般性を保持するため，最近接サイト数を n と表すことにする²。ある個体の最近接サイトに 1

²本研究では，最近接サイト数が各サイトで等しい格子空間モデルを扱う。理論的な議論においては，最近接サイト数 n を限定する必要がなく，一般の n に対して成り立つので，格子空間の次元に依らず，本論文の理論的考察においては，許される限り，最近接サイト数は一般の n として議論を進める。

つだけ空のサイトが存在する確率は，

$${}_n C_1 (1 - q_{0/x})^{n-1} q_{0/x}$$

である。このとき，個体が最近接サイトからランダムに選んだ1サイトが空のサイトである確率は $1/n$ である。 Δt の間に新たな個体を生む確率は $1 - e^{-\beta \Delta t}$ であったから，最近接に1つだけ空のサイトが存在し，かつ， Δt の間に新たな個体が生まれる確率は，

$$\frac{1}{n} (1 - e^{-\beta \Delta t}) {}_n C_1 (1 - q_{0/x})^{n-1} q_{0/x}$$

である。最近接に分布する空のサイト数が $2, 3, \dots, n$ の場合も同様にして新たな個体が生まれる確率を計算することができる。したがって， Δt 間の1個体当たりの期待増加率は，

$$\begin{aligned} & \frac{1}{n} (1 - e^{-\beta \Delta t}) {}_n C_1 (1 - q_{0/x})^{n-1} q_{0/x} + \frac{2}{n} (1 - e^{-\beta \Delta t}) {}_n C_2 (1 - q_{0/x})^{n-2} q_{0/x}^2 \\ & \quad + \dots + \frac{n}{n} (1 - e^{-\beta \Delta t}) {}_n C_n q_{0/x}^n \\ & = \sum_{k=1}^n \frac{k}{n} (1 - e^{-\beta \Delta t}) {}_n C_k (1 - q_{0/x})^{n-k} q_{0/x}^k \\ & = (1 - e^{-\beta \Delta t}) \sum_{k=1}^n \frac{k}{n} \frac{n!}{(n-k)!k!} (1 - q_{0/x})^{n-k} q_{0/x}^k \\ & = (1 - e^{-\beta \Delta t}) q_{0/x} \sum_{k=1}^n {}_{n-1} C_{k-1} (1 - q_{0/x})^{(n-1)-(k-1)} q_{0/x}^{k-1} \\ & = (1 - e^{-\beta \Delta t}) q_{0/x} \sum_{k=0}^{n-1} {}_{n-1} C_k (1 - q_{0/x})^{n-1-k} q_{0/x}^k \\ & = (1 - e^{-\beta \Delta t}) q_{0/x} \{(1 - q_{0/x}) + q_{0/x}\}^{n-1} \\ & = (1 - e^{-\beta \Delta t}) q_{0/x} \\ & = (1 - e^{-\beta \Delta t}) (1 - q_{x/x}) \end{aligned}$$

となる。定義より， $q_{0/x} = 1 - q_{x/x}$ である。式(2)の第3項も同様の議論により導出できる。式(2)において， $\Delta t \rightarrow 0$ の極限をとることにより，大域密度 ρ_x の時間変動を表す常微分方程式

$$\frac{d\rho_x}{dt} = \beta(1 - q_{x/x})\rho_x - \delta\rho_x \quad (3)$$

を得ることができる。

2.1 標準的平均場近似モデル

標準的平均場近似を，前節の植物個体群動態に関する大域密度の時間変動を表す式(3)に適用する。全空間にわたり植物個体がランダムに分布してい

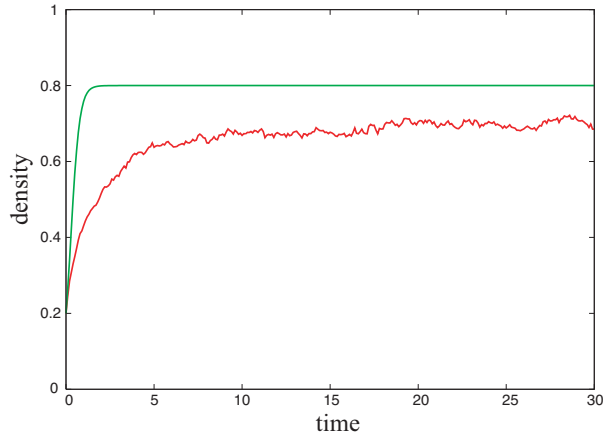


図 1: 大域密度 ρ_x の時間変動。赤: 1 次元 3000 格子空間モデルの数値シミュレーション。緑: 標準的平均場近似モデル (4)。周期境界条件。 $\beta = 5.0$; $\delta = 1.0$; $n = 2$ 。

ると仮定すれば、個体の分布の特性は場所に依らず（統計的に）等しいと考えることができるので、

$$q_{x/x} \approx \rho_x$$

という近似を用いる。これは、植物個体の最近接サイトからランダムに選んだ 1 サイトに植物が存在する確率が、全空間からランダムに選んだ 1 サイトに植物が存在する確率と等しいという近似である。全空間で個体群が完全に一様に混合されている状態で近似することになる。この近似により、(3) は、

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_x}{dt} &= \beta(1 - \rho_x)\rho_x - \delta\rho_x \\ &= (\beta - \delta) \left(1 - \frac{\rho_x}{1 - \delta/\beta} \right) \rho_x \end{aligned} \quad (4)$$

となり、閉じた微分方程式となる。これは、いわゆるロジスティック方程式であり、

$$\beta > \delta \quad (5)$$

のとき、正の平衡点 $\rho_x^* = 1 - \delta/\beta$ が存在し、大域安定である。数値計算による格子空間モデルと標準的平均場近似モデルの大域密度の時間変動の比較を図 1 に示す。格子空間モデルでも、大域密度はある平衡値に収束する。標準的平均場近似モデルと格子空間モデルの平衡値における誤差は明らかである。

2.2 ペア近似モデル

標準的平均場近似モデルでは個体群の空間分布の不均一性による個体間の相互作用の空間依存性が無視されるが、ペア近似モデル (pair approximation model) では、個体の空間分布における局所的相関の特性を組み込んだ近似を用いる。Matsuda ら [20] は、格子空間モデルに関するこの近似モデルの研究を行った。

ペア近似モデルでは、大域密度と局所密度の時間変動を常微分方程式で併せて記述する。局所密度を扱うために、隣接するサイトのペアが取りうる状態の組み合わせを考え、それらの全空間における平均密度の時間変動を併せて記述しようとするものである。標準的平均場近似モデルに比べて、方程式系の次元は増加するが、各サイトの隣接部分までの空間における状態分布の相関の特性を方程式に組み込むことができる。

例として、前述の 1 次元格子空間における植物個体群動態に対するペア近似モデルを考える ($n = 2$ の場合)。最近接サイトにおける植物個体のペアの大域密度 (doublet density) を ρ_{xx} とする。これは、ランダムに選んだ隣接サイトのペアが 2 つとも植物個体の存在するサイトである確率に等しい。大域ペア密度 ρ_{xx} の時間変化を表す方程式は次のように得られる：

$$\frac{d\rho_{xx}}{dt} = -2\delta\rho_{xx} + 2\frac{\beta}{n}\rho_{x0} + 2\frac{\beta}{n}(n-1)q_{x/0x}\rho_{x0} \quad (6)$$

第 1 項は、 xx のペアのうちいずれかの植物の死亡による ρ_{xx} の減少を表している。第 2 項は、植物個体と空のサイトのペア $x0$ において、ペア中の x が新たな個体を生むことで植物個体同士のペア xx となり、 ρ_{xx} が増加することを表している。さらに、第 3 項は、 $x0$ のペア中の 0 サイトの近傍 (ペアとなっている x サイトを除く) $n - 1$ 個のサイトから新たな個体が生まれることにより、ペア $x0$ がペア xx へと遷移することによる ρ_{xx} の増加を表している。第 2 項と第 3 項にかかる因子 2 は、ペア $x0$ とペア $0x$ の密度を区別していないからである： $\rho_{x0} = \rho_{0x}$ 。

次に、

$$\frac{dq_{x/x}}{dt} = \frac{d(\rho_{xx}/\rho_x)}{dt} = \frac{1}{\rho_x} \frac{d\rho_{xx}}{dt} - \frac{\rho_{xx}}{\rho_x^2} \frac{d\rho_x}{dt}$$

を用いれば、(3) と (6) を用いて、

$$\frac{dq_{x/x}}{dt} = (1 - q_{x/x}) \left\{ \delta + \frac{2\beta}{n} + 2\beta \left(1 - \frac{1}{n} \right) q_{x/0x} - \beta q_{x/x} \right\} - \delta \quad (7)$$

を導くことができる。

さて、ここで、ペア近似

$$q_{x/0x} \approx q_{x/0}$$

を適用する。この近似は、隣接サイトペア $x0$ において、空のサイトのペア以外の最近接サイトに個体が存在する確率が、空サイトの最近接に個体が存在

する確率と等しいとみなす。つまり、空サイトの最近接に存在する個体同士に相関がないことを仮定している。 $q_{x/0}$ は、定義より次の関係式を満たす：

$$q_{x/0} = \frac{\rho_{x0}}{\rho_0} = \frac{(1 - q_{x/x})\rho_x}{1 - \rho_x}.$$

これらを用い、(3) と (7) より、ペア近似による全空間にわたる平均密度の時間変動を記述する閉じた常微分方程式系によるペア近似モデルを次のように導くことができる：

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_x}{dt} &= \beta(1 - q_{x/x})\rho_x - \delta\rho_x \\ \frac{dq_{x/x}}{dt} &= (1 - q_{x/x}) \left[\delta + 2\beta \left\{ \frac{1}{n} + \left(1 - \frac{1}{n}\right) \frac{(1 - q_{x/x})\rho_x}{1 - \rho_x} - \frac{q_{x/x}}{2} \right\} \right] - \delta \end{aligned} \quad (8)$$

ペア近似モデル (8) では、条件

$$1 - \frac{1}{n} > \frac{\delta}{\beta} \quad (9)$$

が満たされているとき、正の平衡点

$$(\rho_x^*, q_{x/x}^*) = \left(\frac{1}{\Lambda + 1}, 1 - \frac{\delta}{\beta} \right)$$

が存在する。ただし、 $\Lambda = (1 - 1/n)\delta / \{\beta(1 - 1/n) - \delta\}$ である。

2.3 標準的平均場近似とペア近似の比較

標準的平均場近似モデルが格子空間モデルの個体群動態をうまく近似できない場合においても、ペア近似モデルは、しばしば、より小さな誤差の近似値を与える [28]。しかしながら、ペア近似モデルでは、各個体群の大域密度 (singlet density) に関する方程式と共に、各状態ペアの大域密度 (doublet density) に関する方程式を組み合わせるので、系の次元が増加し、複雑になる。例えば、次節で議論するような捕食者-被食者系の場合、捕食者 (y) と被食者 (x) それぞれの大域密度 ρ_y と ρ_x 、空 (empty) のサイトの大域密度 $\rho_0 (= 1 - \rho_x - \rho_y)$ に加え、 $x0$, xy など 6 通りの状態ペアに関しての大域密度 ρ_{x0} , ρ_{xy} などを考えなければならない。全てのペアの大域密度の合計は必ず 1 であるから、この場合、方程式の次元は少なくとも 7 である。

(5) と (9) より、正の平衡点が存在するためには、標準的平均場近似モデルに比べ、ペア近似モデルの方が、 δ/β の値がより小さくなければならない。また、 $n \geq 2$ のとき、標準的平均場近似モデルとペア近似モデルにおいて、ともに正の平衡点が存在する場合、

$$\left(1 - \frac{\delta}{\beta}\right) - \frac{1}{1 + \Lambda} = \frac{(\delta/\beta)^2}{n - 1 - \delta/\beta} > 0$$

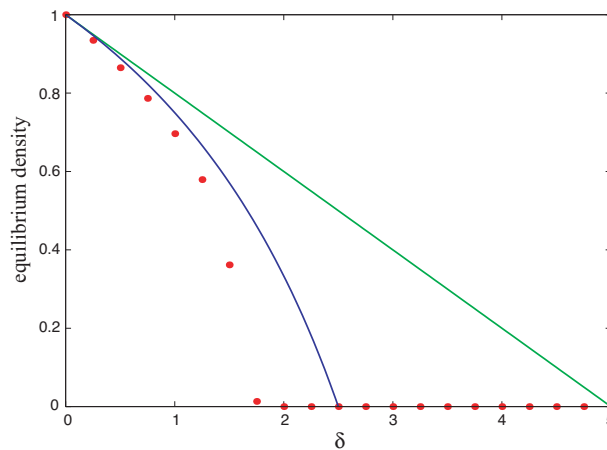


図 2: 平衡状態における大域密度。赤点: 1 次元 3000 格子空間モデルの数値シミュレーション。緑: 標準的平均場近似モデル (4)。青: ペア近似モデル (8)。 $\beta = 5.0$; $n = 2$ 。

より、平均場近似モデルにおける ρ_x の平衡値はペア近似モデルにおける ρ_x の平衡値よりも常に大きいことがわかる。

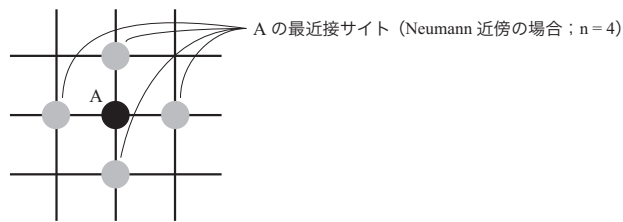
数値シミュレーションを用いて計算した 1 次元格子空間モデルにおける平衡状態での平均大域密度と標準的平均場近似モデルおよびペア近似モデル ($n = 2$) における平衡値を比較した (図 2)。全ての δ に対して、標準的平均場近似モデルに比べ、ペア近似モデルの方が格子空間モデルに対する誤差が小さい。また、個体群絶滅に関する δ の閾値についても同様である。

3 2 次元格子空間における捕食者–被食者系

Pascual[25] の 2 次元格子空間捕食者–被食者系モデル

Pascual ら [25] は、以下の 2 次元正方格子空間における捕食者–被食者系モデル [6, 26] について考察した。各サイトは、捕食者 (predator) または被食者 (prey) のどちらか 1 個体によって占められるか、空 (empty) である。サイトの状態は以下の規則に従って時間変動する：

- (1) 『被食者の増殖』各被食者は、微小時間 Δt あたり確率 $1 - e^{-\beta\Delta t}$ で、最近接サイトからランダムに 1 つ選び、それが空のサイトであれば、そこに新たな被食者を生む。



- (2) 『捕食』各捕食者は、最近接サイトに被食者が存在するサイトがあれば、ランダムにそのうちの1つを選び、微小時間 Δt あたり確率 $1 - e^{-\alpha\Delta t}$ でその被食者サイトに移動して捕食する。
- (3) 『捕食者の増殖』捕食者が捕食を行った場合、確率 b で元のサイトに新たな捕食者個体を生む。
- (4) 『捕食者の死亡』捕食者は最近接サイトのいずれにも被食者が存在しない場合、微小時間 Δt あたり確率 $1 - e^{-\delta\Delta t}$ で死亡する。
- (5) 『移動』隣接するサイトの状態は微小時間 Δt あたり確率 $1 - e^{-\nu\Delta t}$ で入れ替わる。

格子空間モデルの数値シミュレーション

図3は、Pascualら[25]による2次元格子空間モデルの数値シミュレーションにおけるある時刻での個体群の空間分布を表す。なお、本論文を通して数値シミュレーションでは、周期境界条件下の2次元 300×300 正方格子空間を扱い(付録B参照)、最近接サイトの定義においてはNeumann近傍($n=4$)の場合のみを考える。Pascualら[25]の格子空間モデルの数値シミュレーションでは、大域密度はほとんどのパラメータ値に対して定常状態へ収束する結果が得られる(図4)。ただし、 ν の値が十分に小さい場合には、ある範囲の b の値において大域密度が定常状態に収束しないと思われる場合がある(図5)。

β が十分に小さい場合には、捕食者が絶滅して被食者のみとなる定常状態が現れる(図4(a))。この場合、捕食者が絶滅する直前までに、捕食による被食者の減少が被食者の増殖を上回り、被食者が相当数減少する(図6参照)。被食者密度が十分に小さくなると、捕食者が被食者を捕食できる確率が相当に小さくなる。多くの捕食者が餌と遭遇できないため、捕食者は減少し、その捕食者の減少速度を補うだけの被食者の増加がない場合には、結果として、捕食者は絶滅する。捕食者のいなくなった格子空間上では、生残した被食者による増殖により、最終的に全サイトを被食者が埋め尽くす($\rho_x = 1$)(図7)。

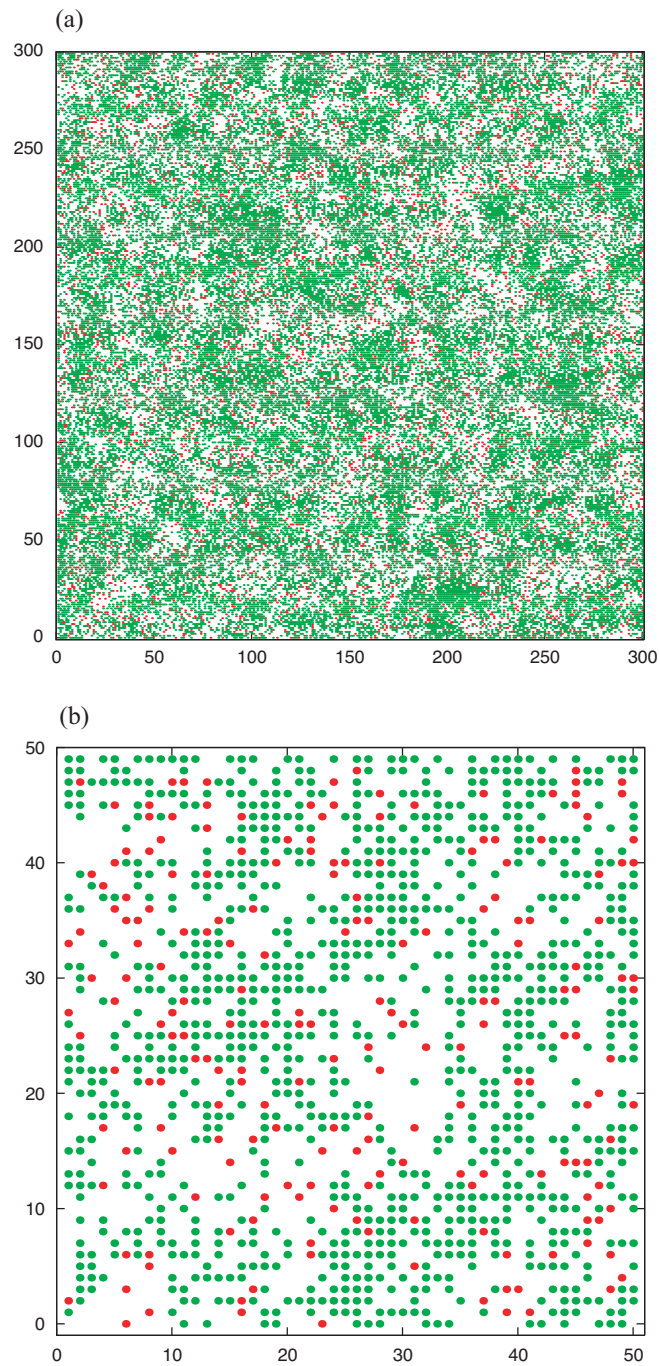


図 3: 格子空間モデルの数値シミュレーション ($t = 2000$)。 300×300 ; $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。 周期境界条件。 緑: 被食者, 赤: 捕食者, 白: 空。 (a) 全格子空間; (b) 50×50 部分格子空間。

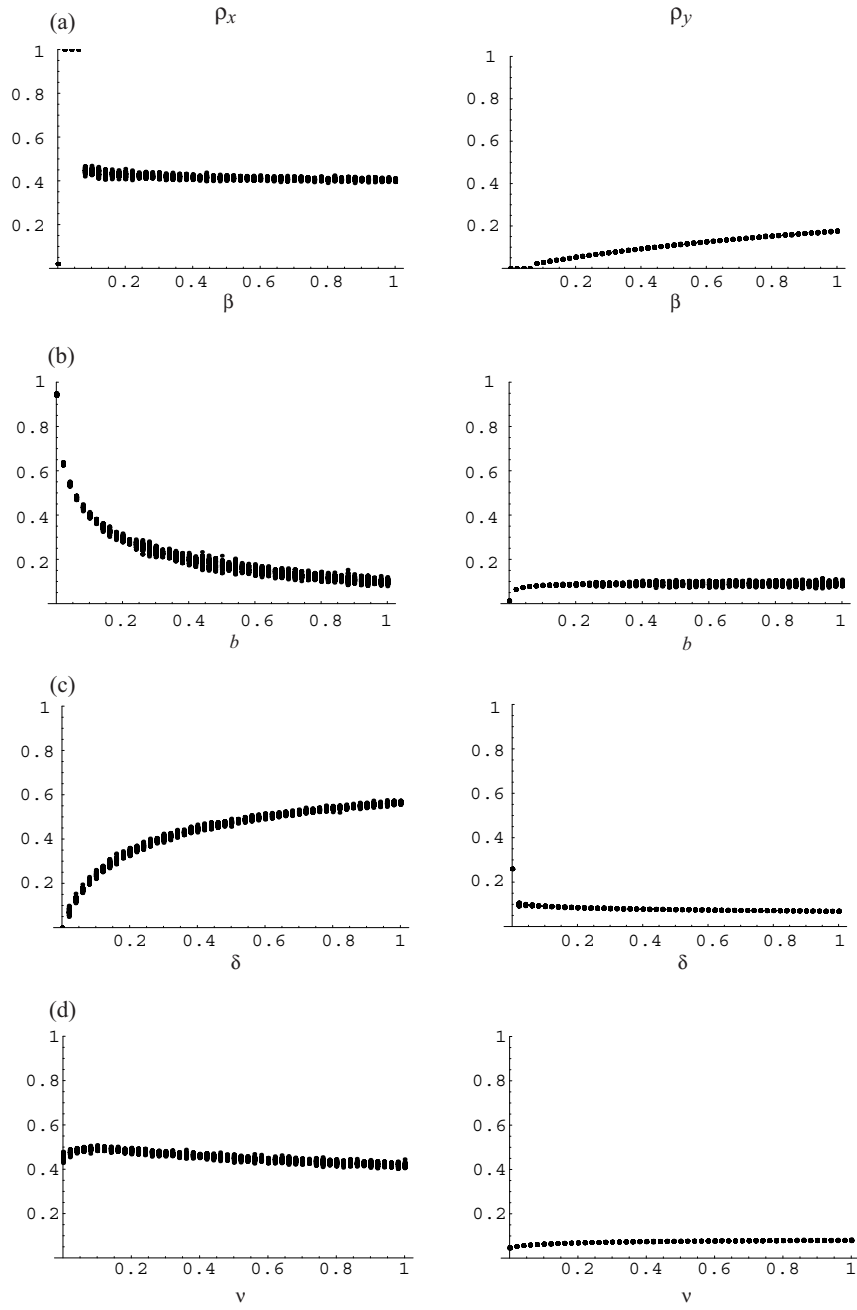


図 4: 平衡状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y のパラメータ依存性。格子空間モデルの数値シミュレーション。(a) $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。(b) $\beta = 1/3$; $\delta = 1/3$ 。(c) $\beta = 1/3$; $b = 1/10$ 。(d) $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。 300×300 ; $n = 4$; $\nu = 1$; $\alpha = 1$ 。周期境界条件。

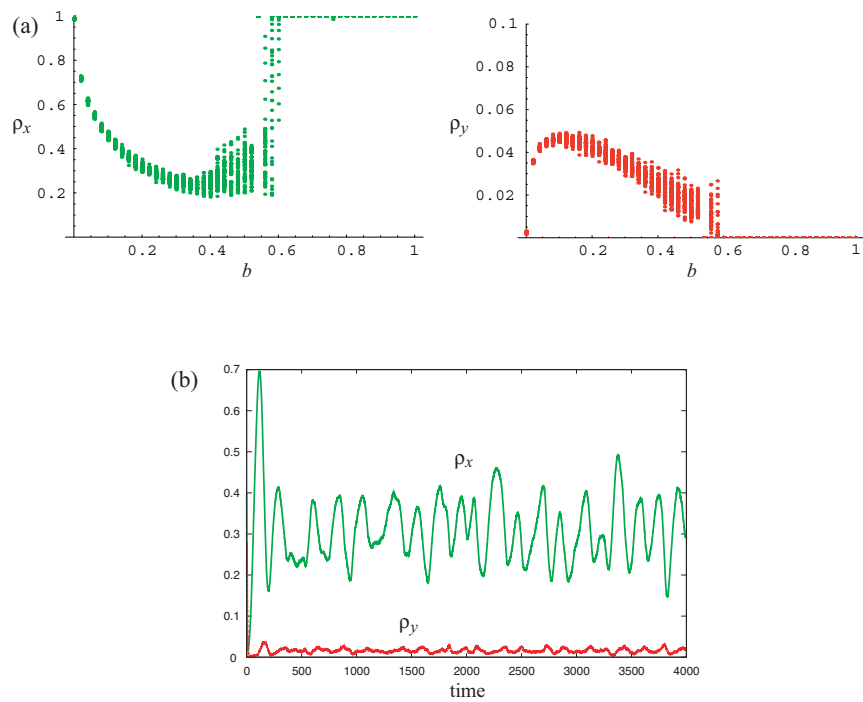


図 5: 大域被食者密度 ρ_x (緑) と大域捕食者密度 ρ_y (赤)。平衡状態における格子空間モデルの数値シミュレーション。(a) 大域密度。(b) 大域密度の時間変動。 300×300 ; $\nu = 0$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\delta = 1/3$; 周期境界条件。

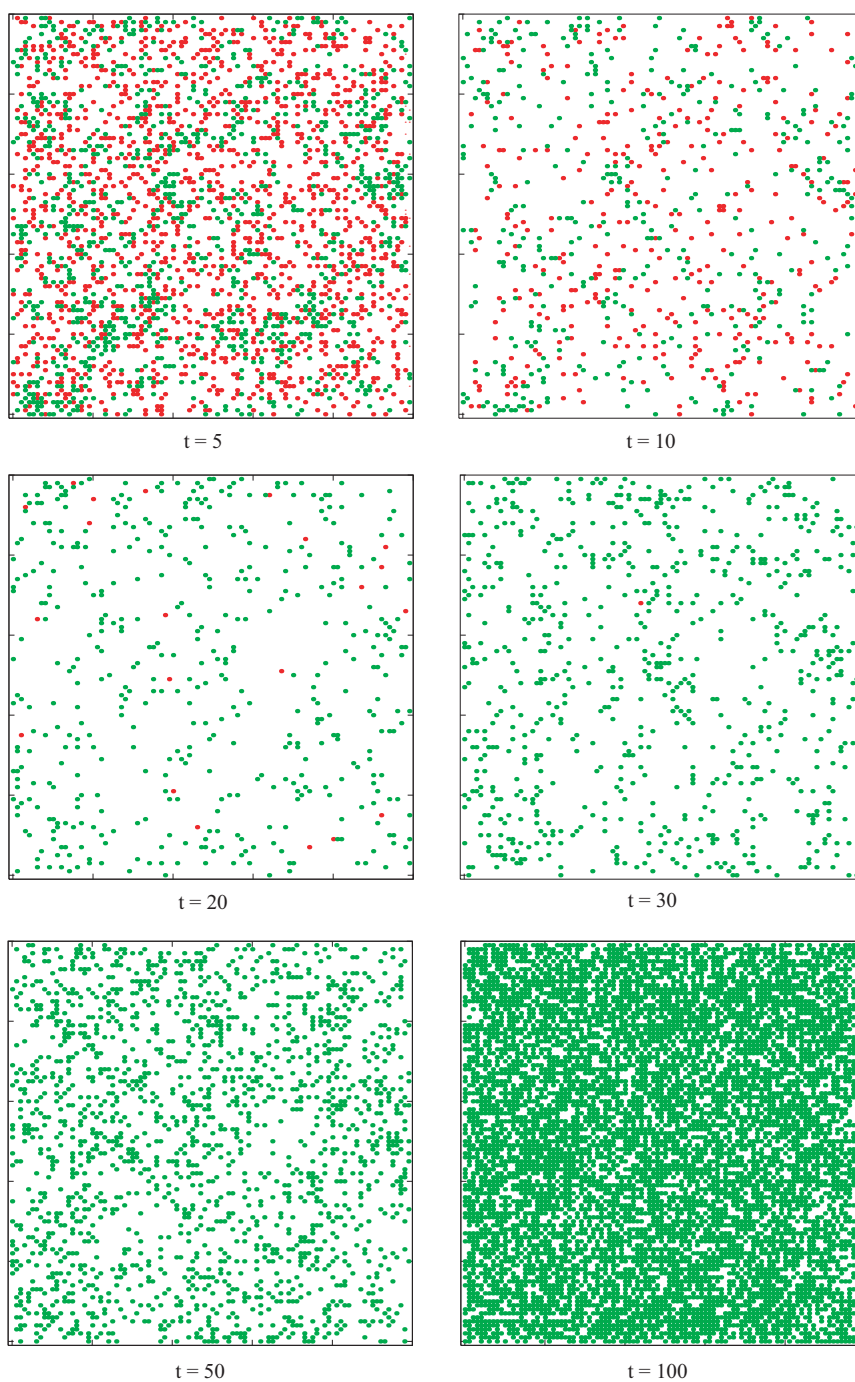


図 6: 格子空間モデルの数値シミュレーション。緑: 被食者, 赤: 捕食者, 白: 空。図 7 参照。 300×300 ; $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 0.05$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。周期境界条件。

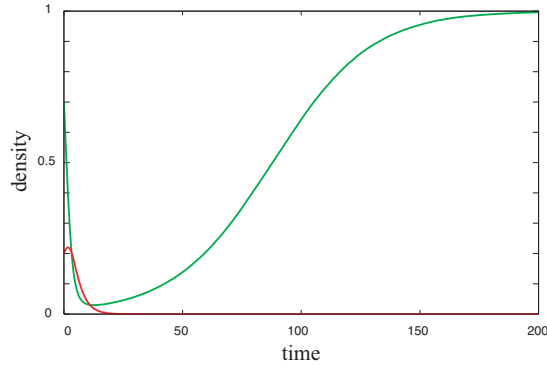


図 7: 格子空間モデルにおける大域密度の時間変動。緑：被食者密度，赤：捕食者密度。図 6 参照。 300×300 ; $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 0.05$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。周期境界条件。

大域密度の時間変動

前出の 1 次元格子空間上の植物個体群動態と同様に，この捕食者-被食者系に関しても，大域密度の時間変動を与える常微分方程式を導出できる。単位密度あたりの大域被食者密度 ρ_x の増加率は，1 次元格子空間モデルの場合と同様の計算により次のように導かれる：

$$\begin{aligned}
 & \frac{1}{n}(1 - e^{-\beta\Delta t}) {}_n C_1 (1 - q_{0/x})^{n-1} q_{0/x} + {}_n C_2 \frac{2}{n} (1 - e^{-\beta\Delta t}) (1 - q_{0/x})^{n-2} q_{0/x}^2 \\
 & \quad + \cdots + \frac{n}{n} (1 - e^{-\beta\Delta t}) {}_n C_n q_{0/x}^n \\
 & = \sum_{k=1}^n \frac{k}{n} (1 - e^{-\beta\Delta t}) {}_n C_k (1 - q_{0/x})^{n-k} q_{0/x}^k \\
 & = (1 - e^{-\beta\Delta t}) \sum_{k=1}^n \frac{k}{n} \frac{n!}{(n-k)!k!} (1 - q_{0/x})^{n-k} q_{0/x}^k \\
 & = (1 - e^{-\beta\Delta t}) q_{0/x} \sum_{k=1}^n {}_{n-1} C_{k-1} (1 - q_{0/x})^{(n-1)-(k-1)} q_{0/x}^{k-1} \\
 & = (1 - e^{-\beta\Delta t}) q_{0/x} \sum_{k=0}^{n-1} {}_{n-1} C_k (1 - q_{0/x})^{n-1-k} q_{0/x}^k \\
 & = (1 - e^{-\beta\Delta t}) q_{0/x} \{ (1 - q_{0/x}) + q_{0/x} \}^{n-1} \\
 & = (1 - e^{-\beta\Delta t}) q_{0/x}
 \end{aligned}$$

捕食者の最近接サイトに被食者が 1 個体も存在しない確率は $(1 - q_{x/y})^n$ であり，その場合，捕食者は Δt の間に確率 $1 - e^{-\delta\Delta t}$ で死亡する。また，捕食者の最近接サイトに被食者が少なくとも 1 個体存在する確率は $1 - (1 - q_{x/y})^n$

である。捕食者は Δt の間に最近接サイト中の被食者から 1 個体をランダムに選んで、確率 $1 - e^{-\alpha\Delta t}$ で捕食するので、 Δt の間に捕食者 1 個体が捕食を行う確率は、

$$(1 - e^{-\alpha\Delta t}) \{1 - (1 - q_{x/y})^n\}$$

で与えられる。捕食を行った捕食者は、確率 b で新たな個体を生む。

以上より、 $\Delta t \rightarrow 0$ の極限を考えることで、被食者と捕食者の大域密度 ρ_x と ρ_y の時間変動を与える次の微分方程式系が導かれる：

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_x}{dt} &= \beta q_{0/x} \rho_x - \alpha \rho_y \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} \\ \frac{d\rho_y}{dt} &= b \alpha \rho_y \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} - \delta (1 - q_{x/y})^n \rho_y \end{aligned} \quad (10)$$

(10) の辺々に $1/\alpha$ をかけ、

$$\tau = \alpha t; \quad \hat{\beta} = \frac{\beta}{\alpha}; \quad \hat{\delta} = \frac{\delta}{\alpha}$$

と書き換えれば、

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_x}{d\tau} &= \hat{\beta} q_{0/x} \rho_x - \rho_y \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} \\ \frac{d\rho_y}{d\tau} &= b \rho_y \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} - \hat{\delta} (1 - q_{x/y})^n \rho_y \end{aligned}$$

が得られる。この系は、数学的に系 (10) と同等の力学的性質をもつ。また、系 (10) において $\alpha = 1$ とした場合と同一である。すなわち、系 (10) における $\alpha = 1$ の場合を検討することが一般の $\alpha (\neq 1)$ の場合についての力学的性質を解析することと等価であり、定性的解析の一般性を損なうことはない。よって、本研究では、 $\alpha = 1$ の場合についてのみ扱う。

3.1 標準的平均場近似モデル

Pascual ら [25] の 2 次元格子空間捕食者-被食者系モデルに対する標準的平均場近似モデルは、系 (10) に対して、

$$q_{x/y} \approx \rho_x$$

という近似を適用することによって導くことができる：

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_x}{dt} &= \beta \rho_x (1 - \rho_x - \rho_y) - \rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^n\} \\ \frac{d\rho_y}{dt} &= b \rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^n\} - \delta \rho_y (1 - \rho_x)^n \end{aligned} \quad (11)$$

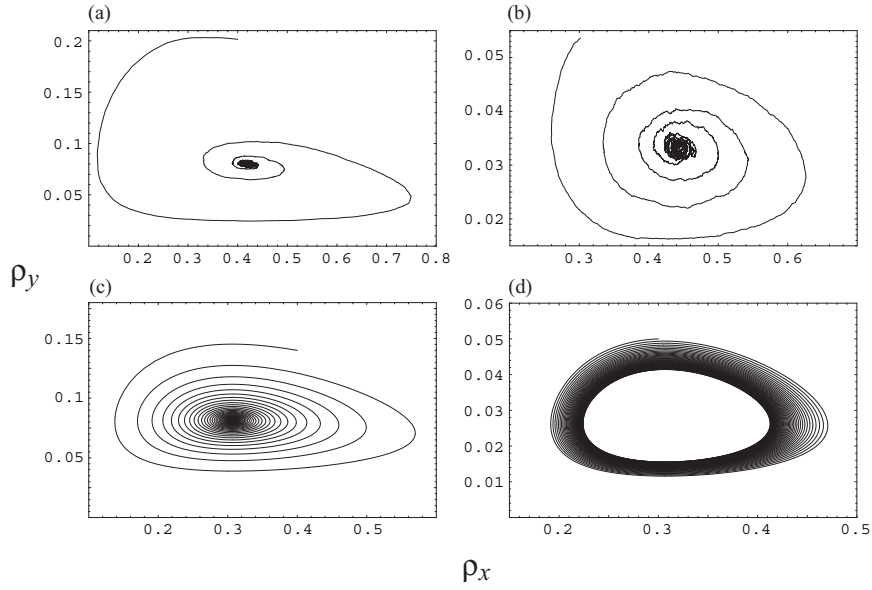


図 8: 大域密度 (ρ_x, ρ_y) の時間変動。(a,b) 格子空間モデルの数値シミュレーション; (c,d) 標準的平均場近似モデル (11)。(a,c) $\beta = 1/3$; (b,d) $\beta = 1/10$ 。 $\alpha = 1$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$; $n = 4$ 。

力学的特性

この系では、共存平衡点 (ρ_x^*, ρ_y^*) が常に存在する：

$$(\rho_x^*, \rho_y^*) = \left(1 - z^{1/n}, \frac{z^{1/n}}{1 + A} \right)$$

ただし、 $z = b/(b + \delta)$ 、 $A = (1 - z)/\{\beta(1 - z^{1/n})\}$ である。この平衡点の安定性に関して、Durrett & Levin [6] により以下の定理が示されている：

定理 1 $n \leq 3$ のとき、共存平衡点は常に局所安定であり、 $n > 3$ のとき、与えられた b と δ に対して β の減少と共にホップ分岐 (Hopf bifurcation) が起こり、リミットサイクルが現れる。

局所安定性解析により、不等式

$$\beta > \frac{(1 - z)(2z^{1/n} - 1)}{(1 - z^{1/n})^2} - \frac{nz}{1 - z^{1/n}} \quad (12)$$

が満たされる場合、共存平衡点が局所安定であり、逆不等号の条件が満たされる場合、解軌道はリミットサイクルに収束する (図 8(d), 図 9, 付録 C)。

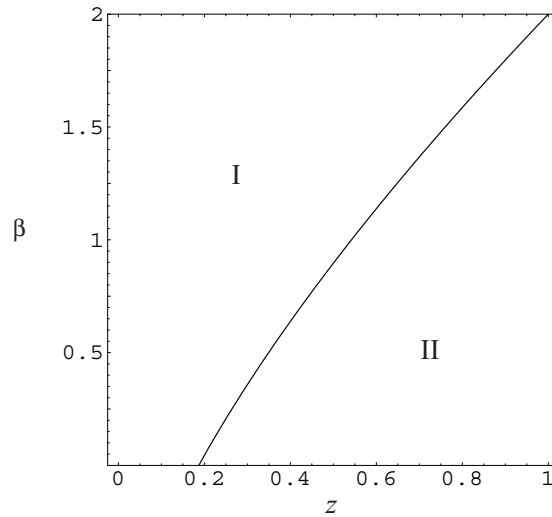


図 9: 標準的平均場近似モデル (11) における共存平衡点の局所安定性のパラメータ依存性。領域 I: 局所安定; 領域 II: 不安定 (リミットサイクルへ漸近収束)。 $z = b/(b + \delta)$.

格子空間モデルとの比較

前述の通り, Pascual ら [25] の 2 次元正方格子空間捕食者-被食者系モデルでは, 一部のパラメータ値を除いて大域密度は平衡値に収束する。そのため, 比較に用いる値は, 格子空間モデルにおいて十分時間が経過した後の大域密度の時間平均値とする。

β 依存性 被食者の大域密度 ρ_x についての誤差の β への依存性は小さい。捕食者の大域密度 ρ_y については, 大きな β の値に対して誤差がより大きくなる傾向がある。また, 十分小さな β の値では, 標準的平均場近似モデルによる大域密度は平衡値に収束しない (図 10(a))。この場合, 捕食者の大域密度 ρ_y の時間平均値は, 格子空間モデルで大域密度が共存平衡点に収束する β 値の範囲で誤差が十分小さい (図 10(b) 参照)。十分に小さな β の値に対して, 格子空間モデルでは捕食者の絶滅が起こるが, 標準的平均場近似モデルでは対応する絶滅は起こらない (図 10)。

b 依存性 b の値の広い範囲について標準的平均場近似モデルによる大域密度は収束せず, 格子空間モデルとは異なった振舞いを示す (図 11, 12)。標準的平均場近似モデルにおける大域密度が平衡値に収束しない場合でも, その時間平均値については, 誤差の小さい近似値となりうるということが数値計算により示される (図 11)。

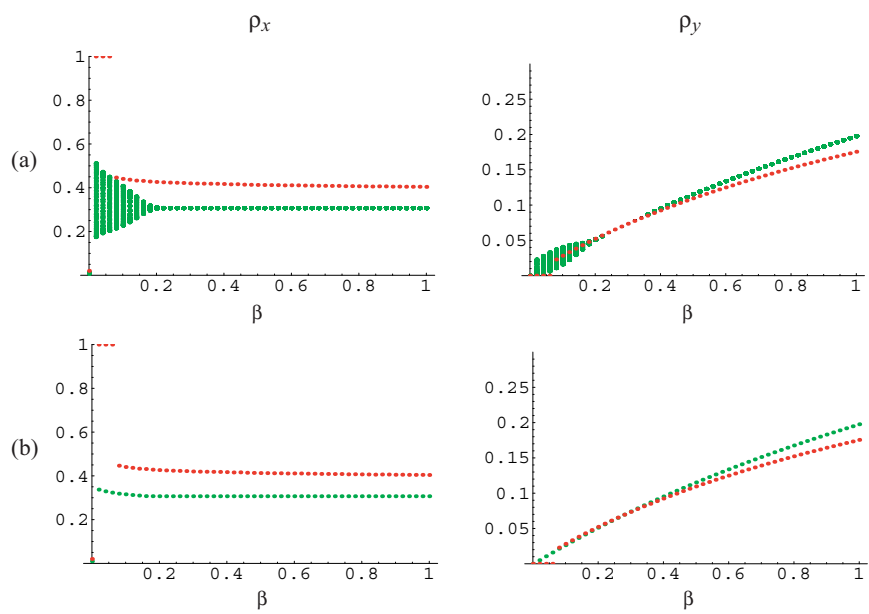


図 10: 定常状態における (a) 大域密度と (b) その時間平均値の β 依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; $\nu = 1$; 周期境界条件); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $n = 4$; $\alpha = 1$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。

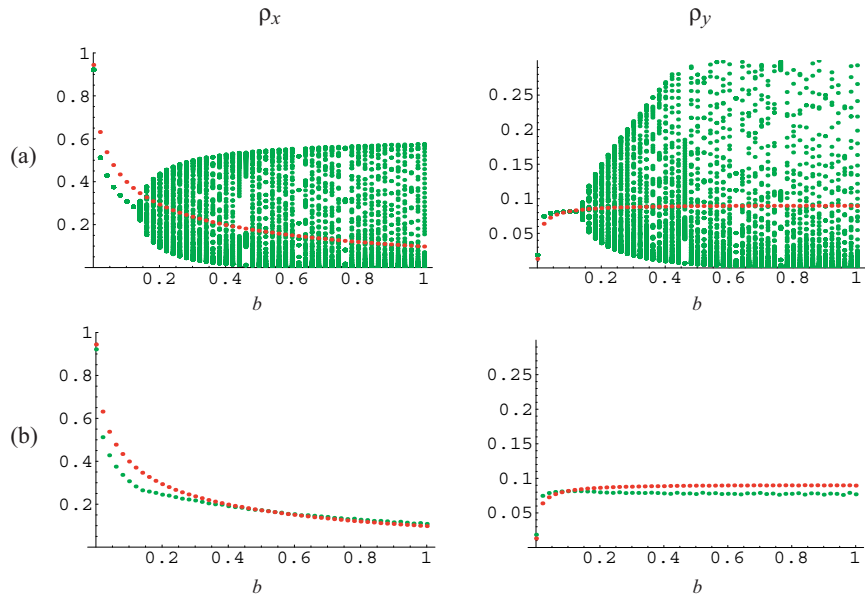


図 11: 定常状態における (a) 大域密度と (b) その時間平均値の b 依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; $\nu = 1$; 周期境界条件); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $\delta = 1/3$ 。

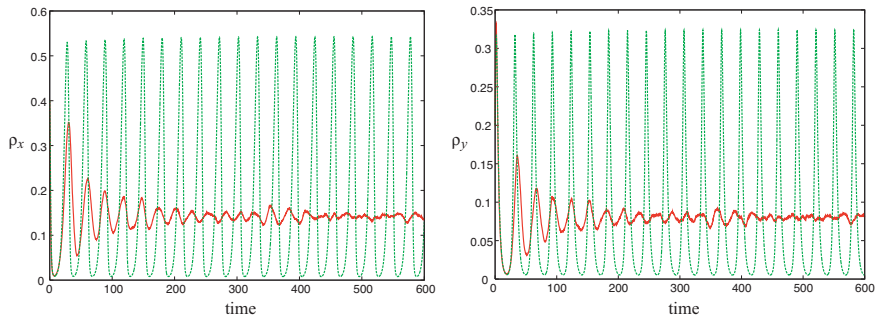


図 12: 大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の時間変動。赤：格子空間モデル (300×300 ; $\nu = 1$; 周期境界条件); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 0.5$; $\delta = 1/3$ 。

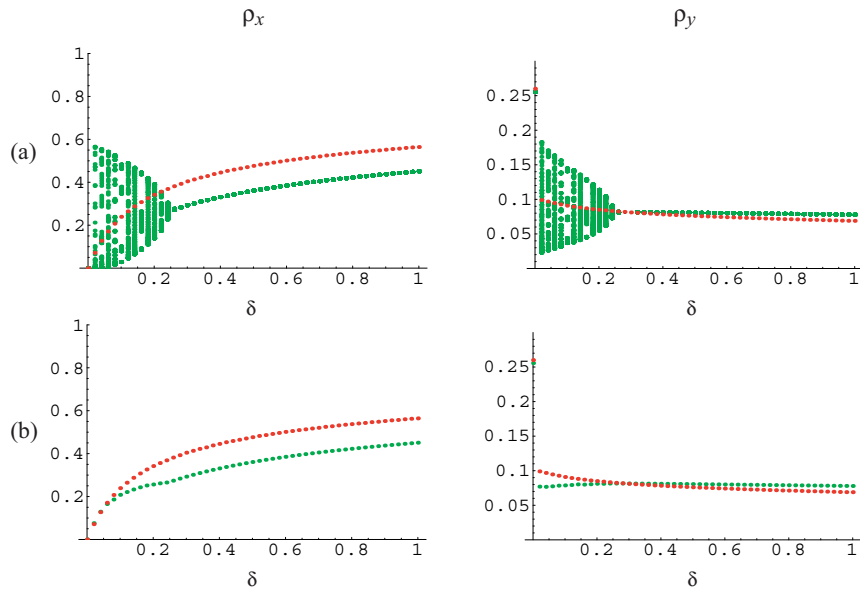


図 13: 定常状態における (a) 大域密度と (b) その時間平均値の δ 依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; $\nu = 1$; 周期境界条件); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$ 。

δ 依存性 誤差の δ 依存性は、 β 依存性と類似の性質をもつ。すなわち、被食者の大域密度 ρ_x の誤差の δ 依存性は小さい。一方、捕食者の大域密度 ρ_y については、大きな δ の値に対して誤差はより大きくなる (図 13)。また、十分に小さな δ の値に対する標準的平均場近似モデルによる大域密度は平衡値には収束しない。その場合、標準的平均場近似モデルによる大域密度の時間平均に関しては、 ρ_x の誤差は小さいが、 ρ_y の誤差が相対的に大きい (図 13(b))。

ν 依存性 より大きな ν の値に対して、大域密度の誤差はより小さくなる (図 14)。特に、 $\nu = 1$ において、誤差は最小になる。大きな ν の値の場合、格子空間上の各個体が空間的に混合する傾向が強くなることから、空間分布が平均場に近づくと考えられる。このことが、標準的平均場近似モデルと格子空間モデルの誤差の ν 依存性の特性の理由であると思われる。

3.2 ペア近似モデル

Pascual ら [25] の 2 次元格子空間モデルに対するペア近似モデルを構築する。まず、隣接ペア xx の大域ペア密度 ρ_{xx} の時間変動について考えよう。 x は近接する空サイトに対して、 Δt あたり、均しく $(1 - e^{-\beta\Delta t})/n$ の確率で新

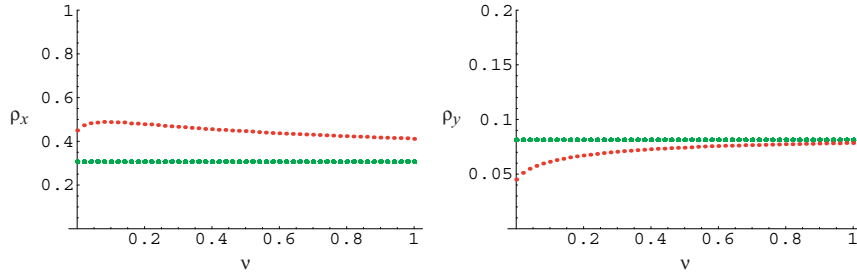


図 14: 定常状態における大域密度の ν 依存性。赤: 格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); 緑: 標準的平均場近似モデル (11)。 $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。

たな個体を生むとみなすことができる (付録 A 参照) ので, ペア x_0 は, ペア中の x による増殖により, $(1 - e^{-\beta\Delta t})/n$ の確率でペア xx に遷移すると考えられる (図 15(a))。また, ペア $0x$ も同様にしてペア中の x による増殖により, ペア xx へと遷移する。ただし, 定義より, $\rho_{x_0} = \rho_{0x}$ なので, 結局, ペア x_0 もしくは $0x$ のペア中の x による増殖によるペア xx の大域ペア密度の Δt あたりの増加率は,

$$\frac{2(1 - e^{-\beta\Delta t})}{n} \rho_{x_0}$$

と表される。さらに, ペア x_0 の 0 サイトに, ペアである x 以外の近接の x から新たな個体生まれることによって, ペア x_0 がペア xx に遷移することを考える (図 15(b))。ペア x_0 もしくは $0x$ 中の 0 サイトについて, ペアである x 以外の最近接サイトの数は, $n - 1$ である。この最近接サイト中に存在する x の期待数は, $(n - 1)q_{x/0x}$ で与えられる。各 x サイトは Δt あたり増殖率 $(1 - e^{-\beta\Delta t})/n$ で新たな個体を生むので, 結局, この場合, ペア xx の Δt あたりの増加率は,

$$2 \frac{1 - e^{-\beta\Delta t}}{n} (n - 1) q_{x/0x} \rho_{x_0}$$

で表すことができる。

次に, ある被食者個体 x_1 がその近接サイトに存在する捕食者個体 y によって捕食される確率を考える。もしも, y の近接サイトに別の被食者 x_2 が存在すれば, y は x_1 と x_2 からランダムに 1 個体を選んで捕食する。したがって, x_1 が捕食される確率は, y の近接サイト中に存在する被食者の数に依存する。 y の近接サイトに x_1 と x_2 の 2 被食者が存在し, Δt の間に x_1 が捕食される確率は,

$$(1 - e^{-\alpha\Delta t}) \frac{1}{2} {}^{n-1}C_1 (1 - q_{x/y})^{n-2} q_{x/y}$$

となる。同様にして, 可能な全ての場合について, x_1 が捕食される確率の総

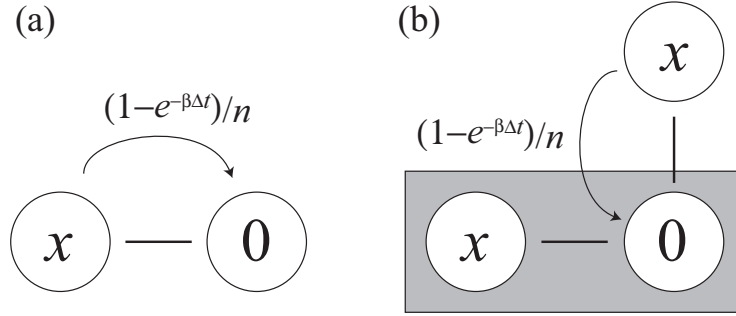


図 15: Δt あたりの被食者 x の増殖によるペア x_0 からのペア xx への遷移。
 (a) ペア中の x の増殖による生成。(b) ペア以外で近接する x の増殖による生成。

和を計算すると,

$$\begin{aligned}
 & (1 - e^{-\alpha\Delta t})(1 - q_{x/y})^{n-1} + (1 - e^{-\alpha\Delta t})\frac{1}{2}{}_{n-1}C_1(1 - q_{x/y})^{n-2}q_{x/y} \\
 & + \dots + (1 - e^{-\alpha\Delta t})\frac{1}{n}{}_{n-1}C_{n-1}q_{x/y}^{n-1} \\
 = & (1 - e^{-\alpha\Delta t})\sum_{k=0}^{n-1}\frac{1}{k+1}{}_{n-1}C_k(1 - q_{x/y})^{n-1-k}q_{x/y}^k \\
 = & (1 - e^{-\alpha\Delta t})\frac{1}{nq_{x/y}}\sum_{k=0}^{n-1}\frac{n!}{(k+1)!(n-1-k)!}(1 - q_{x/y})^{n-1-k}q_{x/y}^{k+1} \\
 = & (1 - e^{-\alpha\Delta t})\frac{1}{nq_{x/y}}\sum_{k=1}^n\frac{n!}{k!(n-k)!}(1 - q_{x/y})^{n-k}q_{x/y}^k \\
 = & (1 - e^{-\alpha\Delta t})\frac{1}{nq_{x/y}}\left[\{(1 - q_{x/y}) + q_{x/y}\}^n - (1 - q_{x/y})^n\right] \\
 = & (1 - e^{-\alpha\Delta t})\frac{1}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}
 \end{aligned}$$

となる。したがって、 Δt あたりに、ペア xx が捕食によりペア xy に遷移する率は、

$$-(1 - e^{-\alpha\Delta t})\frac{2}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}(n-1)q_{y/xx}\rho_{xx}$$

と表すことができる。

最後に、個体移動による状態遷移を考える。ペア $\sigma\sigma'$ 中の1つのサイトが、 Δt の間にその $n-1$ 個の近傍サイトのうち1つと状態を入れ替える確率は $1 - e^{-\nu\Delta t}$ である。この個体移動によりペア xx が異なるペア σx もしくは σx ($\sigma \in \{y, 0\}$) に遷移する事象、逆に、ペア σx が移動により、 xx に遷移する ($\sigma \in \{y, 0\}$) 事象が起こり得る。これらの個体移動による遷移によるペア xx

の大域密度の時間 Δt あたりの変化率は次のように与えられる：

$$2(n-1)(1-e^{-\nu\Delta t})(\rho_{xy}q_{x/yy} + \rho_{x0}q_{x/0x}) \\ -2(n-1)(1-e^{-\nu\Delta t})(\rho_{xx}q_{y/xx} + \rho_{xx}q_{0/xx})$$

以上の遷移率の総和によって Δt あたりのペア xx の大域密度の正味の変化率が得られるので、 $\Delta t \rightarrow 0$ の極限を考えると、ペア xx の大域密度 ρ_{xx} の時間変動を与える微分方程式を得ることができる。他のペアの大域密度の時間変動についても、同様の議論により微分方程式が構成でき、結果、以下の系を得ることができる：

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_{xx}}{dt} &= \frac{2\beta}{n}\rho_{x0} + 2\beta\left(1 - \frac{1}{n}\right)q_{x/0x}\rho_{x0} \\ &\quad -2\frac{1}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}(n-1)q_{y/xx}\rho_{xx} \\ &\quad +2(n-1)\nu(\rho_{xy}q_{x/yy} + \rho_{x0}q_{x/0x}) \\ &\quad -2(n-1)\nu(\rho_{xx}q_{y/xx} + \rho_{xx}q_{0/xx}) \end{aligned} \quad (13)$$

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_{yy}}{dt} &= -2(1 - q_{x/yy})^{n-1}\delta\rho_{yy} + 2\frac{b}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}\rho_{xy} \\ &\quad +2\frac{1}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}(n-1)q_{y/xy}\rho_{xy} \\ &\quad -2(n-1)\frac{1-b}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}q_{x/yy}\rho_{yy} \\ &\quad +2(n-1)\nu(\rho_{xy}q_{y/xy} + \rho_{y0}q_{y/0y}) \\ &\quad -2(n-1)\nu(\rho_{yy}q_{x/yy} + \rho_{yy}q_{0/yy}) \end{aligned} \quad (14)$$

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_{xy}}{dt} &= -\frac{1}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}\rho_{xy} \\ &\quad -\frac{1}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}(n-1)q_{y/xy}\rho_{xy} \\ &\quad +\frac{\beta}{n}(n-1)q_{x/0y}\rho_{y0} + \frac{1}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}(n-1)q_{y/xx}\rho_{xx} \\ &\quad -(n-1)\frac{1-b}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}\rho_{xy}q_{x/yy} \\ &\quad +(n-1)\nu(\rho_{y0}q_{x/0y} + \rho_{yy}q_{x/yy} + \rho_{x0}q_{y/0x} + \rho_{xx}q_{y/xx}) \\ &\quad -(n-1)\nu(\rho_{xy}q_{y/xy} + \rho_{xy}q_{0/xy} + \rho_{xy}q_{x/y0} + \rho_{xy}q_{0/y0}) \end{aligned} \quad (15)$$

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_{x0}}{dt} &= -\frac{1}{nq_{x/y}}\{1 - (1 - q_{x/y})^n\}(n-1)q_{y/x0}\rho_{x0} - \frac{\beta}{n}\rho_{x0} \\ &\quad +\frac{\beta}{n}(n-1)q_{x/00}\rho_{00} - \frac{\beta}{n}(n-1)q_{x/0x}\rho_{x0} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& +(n-1)\frac{1-b}{nq_{x/y}} \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} \rho_{xy}q_{x/yx} \\
& +(n-1)\nu(\rho_{00}q_{x/00} + \rho_{y0}q_{x/y0} + \rho_{xx}q_{0/xx} + \rho_{xy}q_{0/yx}) \\
& -(n-1)\nu(\rho_{x0}q_{y/x0} + \rho_{x0}q_{0/x0} + \rho_{x0}q_{y/0x} + \rho_{x0}q_{x/0x}) \quad (16)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{d\rho_{y0}}{dt} &= -(1 - q_{x/y0})^{n-1}\delta\rho_{y0} - \frac{\beta}{n}(n-1)q_{x/0y}\rho_{y0} \\
& + \frac{1}{nq_{x/y}} \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} (n-1)q_{y/x0}\rho_{x0} \\
& + \frac{1-b}{nq_{x/y}} \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} \rho_{xy} + (1 - q_{x/y})^{n-1}\delta\rho_{yy} \\
& +(n-1)\frac{1-b}{nq_{x/y}} \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} q_{x/y}y\rho_{yy} \\
& -(n-1)\frac{1-b}{nq_{x/y}} \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} q_{x/y0}\rho_{y0} \\
& +(n-1)\nu(\rho_{xy}q_{0/xy} + \rho_{yy}q_{0/yy} + \rho_{x0}q_{y/x0} + \rho_{00}q_{y/00}) \\
& -(n-1)\nu(\rho_{y0}q_{x/y0} + \rho_{y0}q_{0/y0} + \rho_{y0}q_{x/0y} + \rho_{y0}q_{y/0y}) \quad (17)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{d\rho_{00}}{dt} &= -2\frac{\beta}{n}(n-1)q_{x/00}\rho_{00} + 2(1 - q_{x/y0})^{n-1}\delta\rho_{y0} \\
& + 2(n-1)\frac{1-b}{nq_{x/y}} \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} q_{x/y0}\rho_{y0} \\
& + 2(n-1)\nu(\rho_{x0}q_{0/x0} + \rho_{y0}q_{0/y0}) \\
& - 2(n-1)\nu(\rho_{00}q_{x/00} + \rho_{00}q_{y/00}) \quad (18)
\end{aligned}$$

ただし, (10) と (13-18) を合わせた系は閉じていない。局所密度 $q_{\sigma/\sigma'\sigma''}$ ($\sigma, \sigma', \sigma'' \in \{x, y, 0\}$) の時間変動が与えられていないからである。そこで, ペア近似

$$q_{\sigma/\sigma'\sigma''} \approx q_{\sigma/\sigma'} \quad (\sigma, \sigma', \sigma'' \in \{x, y, 0\})$$

を適用する。これは, 各サイトの最近接サイト内に存在するサイト同士は相関がないことを仮定する近似である。すると, 式 (10) と (14-18) を合わせて, ペア近似による大域密度の時間変動を与える閉じた常微分方程式系を次のように導くことができる:

$$\frac{d\rho_x}{dt} = \beta\rho_{x0} - \rho_y \left\{ 1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y} \right)^n \right\} \quad (19)$$

$$\frac{d\rho_y}{dt} = b\rho_y \left\{ 1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y} \right)^n \right\} - \delta \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y} \right)^n \rho_y \quad (20)$$

$$\frac{d\rho_{xx}}{dt} = \frac{2\beta}{n}\rho_{x0} + 2\beta \left(1 - \frac{1}{n} \right) \frac{\rho_{x0}^2}{1 - \rho_x - \rho_y}$$

$$\begin{aligned}
& -2 \left(1 - \frac{1}{n}\right) \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \frac{\rho_y \rho_{xx}}{\rho_x} \\
& + 2(n-1)\nu \left\{ \frac{\rho_{xy}^2}{\rho_y} + \frac{\rho_{x0}^2}{1 - \rho_x - \rho_y} - \frac{\rho_{xx}}{\rho_x} (\rho_{xy} + \rho_{x0}) \right\} \quad (21)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{d\rho_{yy}}{dt} &= -2 \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^{n-1} \delta\rho_{yy} + 2\frac{b}{n} \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \rho_y \\
& + 2 \left(1 - \frac{1}{n}\right) \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \frac{\rho_y \rho_{xy}}{\rho_x} \\
& - 2(1-b) \left(1 - \frac{1}{n}\right) \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \rho_{yy} \\
& + 2(n-1)\nu \left\{ \frac{\rho_{xy}^2}{\rho_x} + \frac{\rho_{y0}^2}{1 - \rho_x - \rho_y} - \frac{\rho_{yy}}{\rho_y} (\rho_{xy} + \rho_{y0}) \right\} \quad (22)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{d\rho_{xy}}{dt} &= - \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \frac{\rho_y}{n} - \left(1 - \frac{1}{n}\right) \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \frac{\rho_y \rho_{xy}}{\rho_x} \\
& + \beta \left(1 - \frac{1}{n}\right) \frac{\rho_{x0} \rho_{y0}}{1 - \rho_x - \rho_y} \\
& + \left(1 - \frac{1}{n}\right) \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \frac{\rho_y \rho_{xx}}{\rho_x} \\
& - (1-b) \left(1 - \frac{1}{n}\right) \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \rho_{xy} \\
& + (n-1)\nu \left\{ \frac{2\rho_{y0} \rho_{x0}}{1 - \rho_x - \rho_y} + \rho_{xy} \left(\frac{\rho_{yy}}{\rho_y} + \frac{\rho_{xx}}{\rho_x} \right) \right\} \\
& - (n-1)\nu \left\{ \frac{\rho_{xy}}{\rho_x} (\rho_{xy} + \rho_{x0}) + \frac{\rho_{xy}}{\rho_y} (\rho_{xy} + \rho_{y0}) \right\} \quad (23)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{d\rho_{x0}}{dt} &= - \left(1 - \frac{1}{n}\right) \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \frac{\rho_y \rho_{x0}}{\rho_x} - \frac{\beta}{n} \rho_{x0} \\
& + \beta \left(1 - \frac{1}{n}\right) \frac{\rho_{x0} \rho_{00}}{1 - \rho_x - \rho_y} - \beta \left(1 - \frac{1}{n}\right) \frac{\rho_{x0}^2}{1 - \rho_x - \rho_y} \\
& + (1-b) \left(1 - \frac{1}{n}\right) \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \rho_{xy} \\
& + (n-1)\nu \left(\frac{\rho_{00} \rho_{x0}}{1 - \rho_x - \rho_y} + \frac{\rho_{xx} \rho_{x0}}{\rho_x} + \frac{2\rho_{xy} \rho_{y0}}{\rho_y} \right) \\
& - (n-1)\nu \left\{ \frac{\rho_{x0}}{\rho_x} (\rho_{xy} + \rho_{x0}) + \frac{\rho_{x0}}{1 - \rho_x - \rho_y} (\rho_{x0} + \rho_{y0}) \right\} \quad (24)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{d\rho_{y0}}{dt} &= - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^{n-1} \delta\rho_{y0} - \beta \left(1 - \frac{1}{n}\right) \frac{\rho_{x0} \rho_{y0}}{1 - \rho_x - \rho_y} \\
& + \left(1 - \frac{1}{n}\right) \left\{1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y}\right)^n\right\} \frac{\rho_y \rho_{x0}}{\rho_x}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& + \frac{1-b}{n} \left\{ 1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y} \right)^n \right\} \rho_y + \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y} \right)^{n-1} \delta \rho_{yy} \\
& + (1-b) \left(1 - \frac{1}{n} \right) \left\{ 1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y} \right)^n \right\} (\rho_{yy} - \rho_{y0}) \\
& + (n-1)\nu \left\{ \frac{2\rho_{xy}\rho_{x0}}{\rho_x} + \rho_{y0} \left(\frac{\rho_{yy}}{\rho_y} + \frac{\rho_{00}}{1-\rho_x-\rho_y} \right) \right\} \\
& - (n-1)\nu \left\{ \frac{\rho_{y0}}{\rho_y} (\rho_{xy} + \rho_{y0}) + \frac{\rho_{y0}}{1-\rho_x-\rho_y} (\rho_{x0} + \rho_{y0}) \right\} \quad (25)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{d\rho_{00}}{dt} & = -2\beta \left(1 - \frac{1}{n} \right) \frac{\rho_{x0}\rho_{00}}{1-\rho_x-\rho_y} + 2 \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y} \right)^{n-1} \delta \rho_{y0} \\
& + 2(1-b) \left(1 - \frac{1}{n} \right) \left\{ 1 - \left(1 - \frac{\rho_{xy}}{\rho_y} \right)^n \right\} \rho_{y0} \\
& + 2(n-1)\nu \left\{ \frac{\rho_{x0}^2}{\rho_x} + \frac{\rho_{y0}^2}{\rho_y} - \frac{\rho_{00}}{1-\rho_x-\rho_y} (\rho_{x0} + \rho_{y0}) \right\} \quad (26)
\end{aligned}$$

方程式系 (19-26) は大域密度の時間変動を記述しているが，関係式

$$q_{\sigma/\sigma'} = \frac{\rho_{\sigma\sigma'}}{\rho_{\sigma'}}$$

を用いて，関係式

$$\frac{dq_{\sigma/\sigma'}}{dt} = \frac{1}{\rho_{\sigma'}} \frac{d\rho_{\sigma\sigma'}}{dt} - \frac{q_{\sigma/\sigma'}}{\rho_{\sigma'}} \frac{d\rho_{\sigma'}}{dt}$$

が得られ，(19-26) を局所密度に関する方程式系に書き換えることもできる：

$$\frac{d\rho_x}{dt} = \beta q_{0/x} \rho_x - \rho_y \{ 1 - (1 - q_{x/y})^n \} \quad (27)$$

$$\frac{d\rho_y}{dt} = b\rho_y \{ 1 - (1 - q_{x/y})^n \} - \delta(1 - q_{x/y})^n \rho_y \quad (28)$$

$$\begin{aligned}
\frac{dq_{x/x}}{dt} & = \frac{2\beta}{n} q_{0/x} + 2\beta \left(1 - \frac{1}{n} \right) q_{0/x} q_{x/0} \\
& - 2 \left(1 - \frac{1}{n} \right) \{ 1 - (1 - q_{x/y})^n \} \frac{\rho_y}{\rho_x} q_{x/x} \\
& + 2(n-1)\nu \{ q_{x/y} q_{y/x} + q_{0/x} q_{x/0} - q_{x/x} (q_{y/x} + q_{0/x}) \} \\
& - q_{x/x} \left[\beta q_{0/x} - \{ 1 - (1 - q_{x/y})^n \} \frac{\rho_y}{\rho_x} \right] \quad (29)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{dq_{0/x}}{dt} & = - \left(1 - \frac{1}{n} \right) \{ 1 - (1 - q_{x/y})^n \} \frac{\rho_y}{\rho_x} q_{0/x} - \frac{\beta}{n} q_{0/x} \\
& + \beta \left(1 - \frac{1}{n} \right) q_{0/x} q_{0/0} - \beta \left(1 - \frac{1}{n} \right) q_{0/x} q_{x/0} \\
& + (1-b) \left(1 - \frac{1}{n} \right) \{ 1 - (1 - q_{x/y})^n \} (1 - q_{x/x} - q_{0/x})
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& +(n-1)\nu \{q_{0/x}(q_{0/0} + q_{x/x}) + 2q_{y/x}q_{0/y}\} \\
& -(n-1)\nu \{q_{0/x}(q_{y/x} + q_{0/x}) + q_{0/x}(q_{x/0} + q_{y/0})\} \\
& -q_{0/x} \left[\beta q_{0/x} - \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} \frac{\rho_y}{\rho_x} \right] \tag{30}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{dq_{x/0}}{dt} = & - \left(1 - \frac{1}{n}\right) \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} \frac{\rho_y}{\rho_x} q_{x/0} - \frac{\beta}{n} q_{x/0} \\
& + \beta \left(1 - \frac{1}{n}\right) q_{x/0} q_{0/0} - \beta \left(1 - \frac{1}{n}\right) q_{x/0}^2 \\
& + (1-b) \left(1 - \frac{1}{n}\right) \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} \frac{(1 - q_{0/x} - q_{x/x})\rho_x}{1 - \rho_x - \rho_y} \\
& +(n-1)\nu \{q_{x/0}(q_{0/0} + q_{x/x}) + 2q_{x/y}q_{y/0}\} \\
& -(n-1)\nu \{q_{x/0}(q_{y/x} + q_{0/x}) + q_{x/0}(q_{x/0} + q_{y/0})\} \\
& + \left[\beta q_{x/0} - (1-b) \frac{\{1 - (1 - q_{x/y})^n\} \rho_y}{1 - \rho_x - \rho_y} - \delta \frac{(1 - q_{x/y})^n \rho_y}{1 - \rho_x - \rho_y} \right] \\
& \times q_{x/0} \tag{31}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{dq_{0/0}}{dt} = & -2\beta \left(1 - \frac{1}{n}\right) q_{x/0} q_{0/0} + 2(1 - q_{x/y})^{n-1} \delta (1 - q_{x/0} - q_{0/0}) \\
& + 2(1-b) \left(1 - \frac{1}{n}\right) \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} (1 - q_{x/0} - q_{0/0}) \\
& + 2(n-1)\nu \{q_{0/x}q_{x/0} + q_{0/y}q_{y/0} - q_{0/0}(q_{x/0} + q_{y/0})\} \\
& + \left[\beta q_{x/0} - (1-b) \frac{\{1 - (1 - q_{x/y})^n\} \rho_y}{1 - \rho_x - \rho_y} - \delta \frac{(1 - q_{x/y})^n \rho_y}{1 - \rho_x - \rho_y} \right] \\
& \times q_{0/0} \tag{32}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{dq_{x/y}}{dt} = & -\frac{1}{n} \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} \\
& - \left(1 - \frac{1}{n}\right) \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} (1 - q_{x/x} - q_{0/x}) \\
& + \beta \left(1 - \frac{1}{n}\right) q_{x/0} q_{0/y} + \left(1 - \frac{1}{n}\right) \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} q_{x/x} \\
& - (1-b) \left(1 - \frac{1}{n}\right) \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} q_{x/y} \\
& +(n-1)\nu \{2q_{0/y}q_{x/0} + q_{x/y}(q_{y/y} + q_{x/x})\} \\
& -(n-1)\nu \{q_{x/y}(q_{y/x} + q_{0/x}) + q_{x/y}(q_{x/y} + q_{0/y})\} \\
& - [b \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} - \delta(1 - q_{x/y})^n] q_{x/y} \tag{33}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\frac{dq_{0/y}}{dt} = & -(1 - q_{x/y})^{n-1} \delta q_{0/y} - \beta \left(1 - \frac{1}{n}\right) q_{x/0} q_{0/y} \\
& + \left(1 - \frac{1}{n}\right) \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} q_{0/x} \\
& + \frac{1-b}{n} \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} + (1 - q_{x/y})^{n-1} \delta(1 - q_{x/y} - q_{0/y}) \\
& + (1-b) \left(1 - \frac{1}{n}\right) \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} (1 - q_{x/y} - 2q_{0/y}) \\
& + (n-1)\nu \{2q_{x/y}q_{0/x} + q_{0/y}(q_{y/y} + q_{0/0})\} \\
& - (n-1)\nu \{q_{0/y}(q_{x/y} + q_{0/y}) + q_{0/y}(q_{x/0} + q_{y/0})\} \\
& - [b \{1 - (1 - q_{x/y})^n\} - \delta(1 - q_{x/y})^n] q_{0/y} \tag{34}
\end{aligned}$$

力学的特性

ペア近似モデル (19-26) の共存平衡点の局所安定性を数値的に判定し、パラメータ依存性について調べた (図 16)。より大きな ν の値に対して共存平衡点が局所安定となるパラメータ領域がより広い。 $\nu = 0$ の場合は特異的に共存平衡点が不安定になるパラメータ領域が広い。 $\nu > 0$ の場合と比べて $\nu = 0$ の場合が特異的であるのは、系 (21-26) における構造的な違いが本質的な原因であると考えられる。

格子空間モデルおよび平均場近似モデルとの比較

ペア近似モデルが導く大域密度と格子空間モデルの大域密度との間の誤差のパラメータ依存性の特徴は標準的平均場近似モデルの場合と類似であるが、誤差はどのパラメータについてもより小さい (図 17-23)。

β 依存性 被食者の大域密度 ρ_x についての格子空間モデルとの誤差の β への依存性は小さい。捕食者の大域密度 ρ_y に関しては、より大きな β の値に対して誤差がより大きくなる傾向がある。十分小さな β の値では、ペア近似モデルによる大域密度は平衡値に収束しない (図 17(a))。しかしながら、ペア近似モデルは、標準的平均場近似モデルと比較して、より広いパラメータ値の範囲で平衡点に収束する (図 17)。どの β の値に対してもペア近似モデルの方が標準的平均場近似モデルよりも誤差が小さい。

b 依存性 ペア近似モデルは標準的平均場近似モデルに比べて、 b の値のより広い範囲で大域密度が平衡値に収束する (図 18)。特に、 $\nu = 0$ の場合、ペア近似は相当に広い範囲の b の値について平衡点に収束する (図 19)。しかしながら、大きな b の値において起こる格子空間モデルでの捕食者の絶滅は、

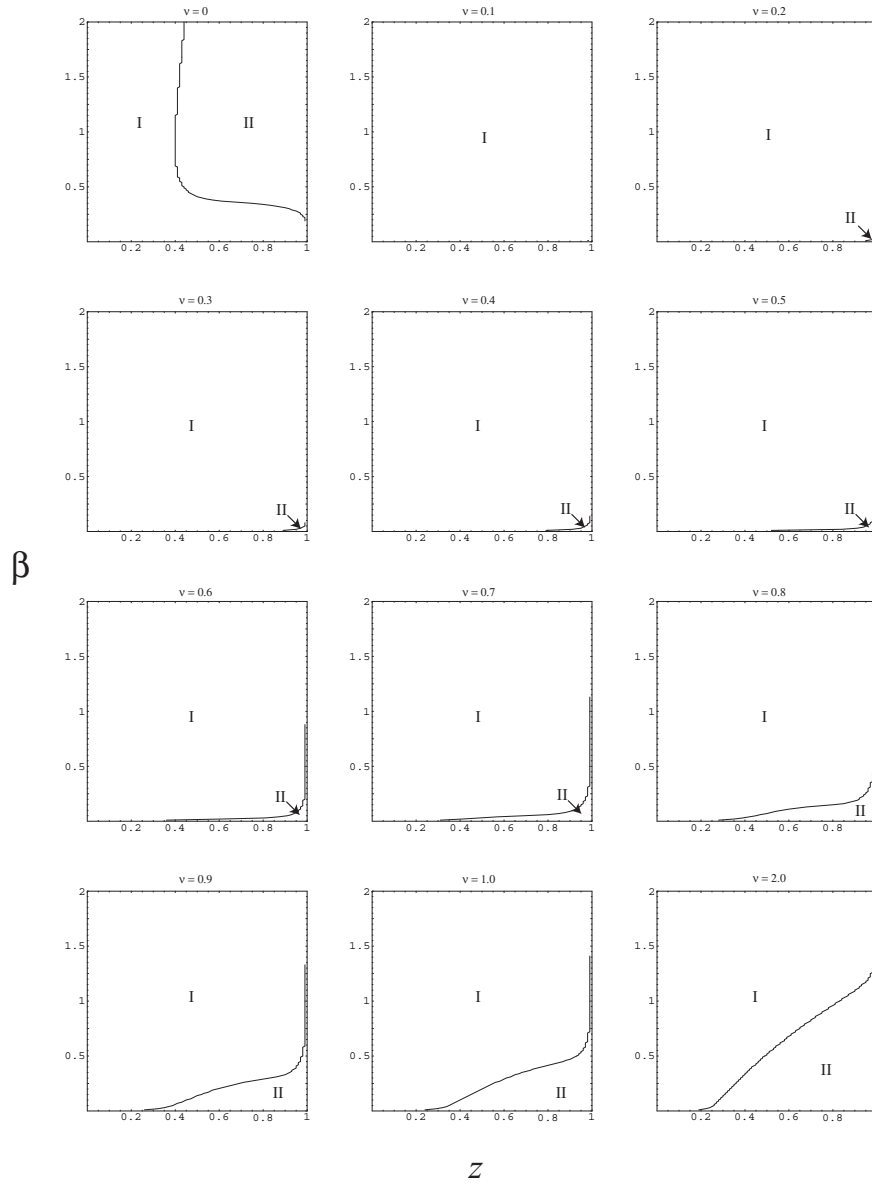


図 16: ペア近似モデルにおける共存平衡点の局所安定性のパラメータ依存性。数値計算。領域 I : 局所安定。領域 II : 不安定。 $n = 4$; $\alpha = 1$; $\delta = 1/3$ 。
 $z = b/(b + \delta)$ 。

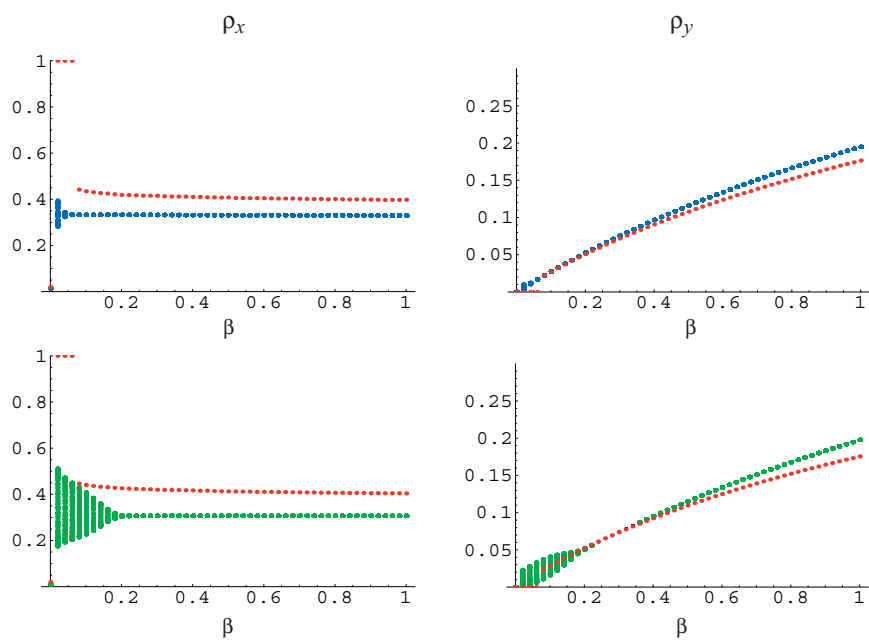


図 17: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の β 依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); 青：ペア近似モデル (19-26); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。

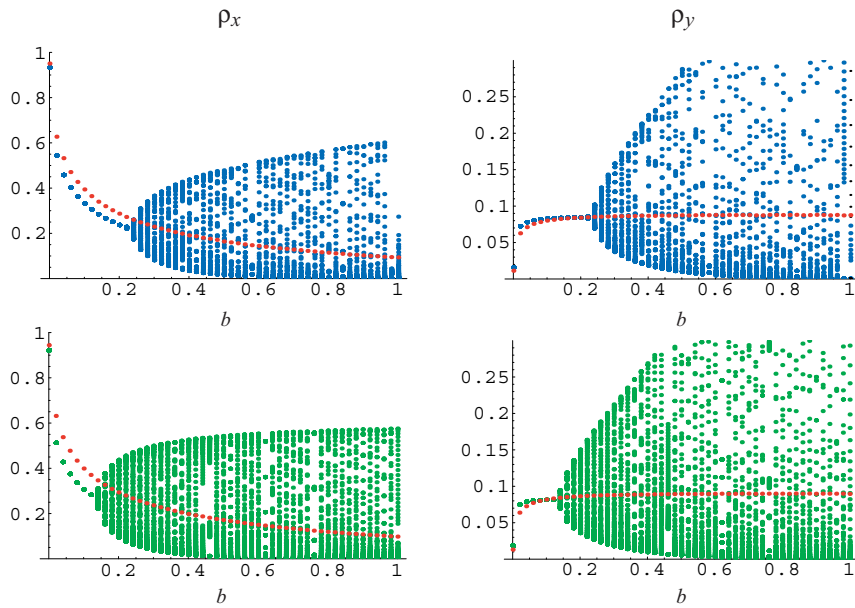


図 18: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の b 依存性。赤：格子空間モデル (300 × 300; 周期境界条件); 青：ペア近似モデル (19–26); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $\delta = 1/3$ 。

ペア近似モデルでも現れない。一方，大域密度の時間平均は，ペア近似モデル，標準的平均場近似モデル，いずれの場合も格子空間モデルの平衡値と小さな誤差となり，ペア近似モデルと標準的平均場近似モデルの間の違いは顕著ではない (図 20)。

δ 依存性 大域密度の δ に対する依存性は， β 依存性と類似の性質をもつ。すなわち，十分に小さい δ の値に対するペア近似モデルによる大域密度は平衡値に収束しない。しかしながら，ペア近似モデルでは，標準的平均場近似モデルに比べて，より広い範囲の δ の値で平衡値に収束する (図 21)。大域密度が平衡値に収束しない場合，その時間平均をとると，被食者の大域密度 ρ_x に関しては，十分に小さい δ の値において標準的平均場近似モデルの方が誤差がより小さい (図 22)。

ν 依存性 ペア近似モデルにおいても，より大きな ν の値に対して，大域密度についての誤差はより小さい (図 23)。標準的平均場近似モデルにおける大域密度は ν に対する依存性がないことに注意する。一方，ペア近似モデルでは，特に，小さな ν の値において，標準的平均場近似モデルに比べて誤差

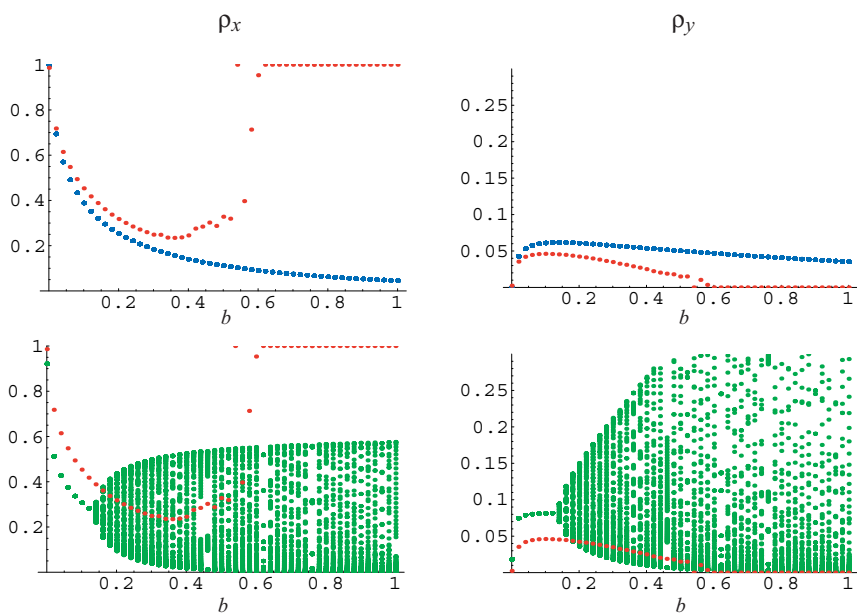


図 19: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の b 依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); 青：ペア近似モデル (19–26); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $\nu = 0$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $\delta = 1/3$ 。

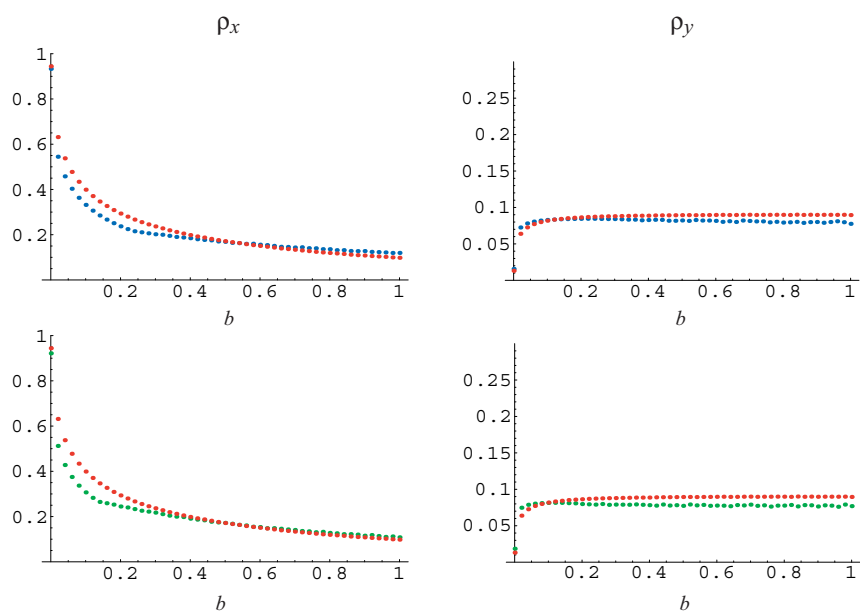


図 20: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の時間平均の b 依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); 青：ペア近似モデル (19–26); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $\delta = 1/3$ 。

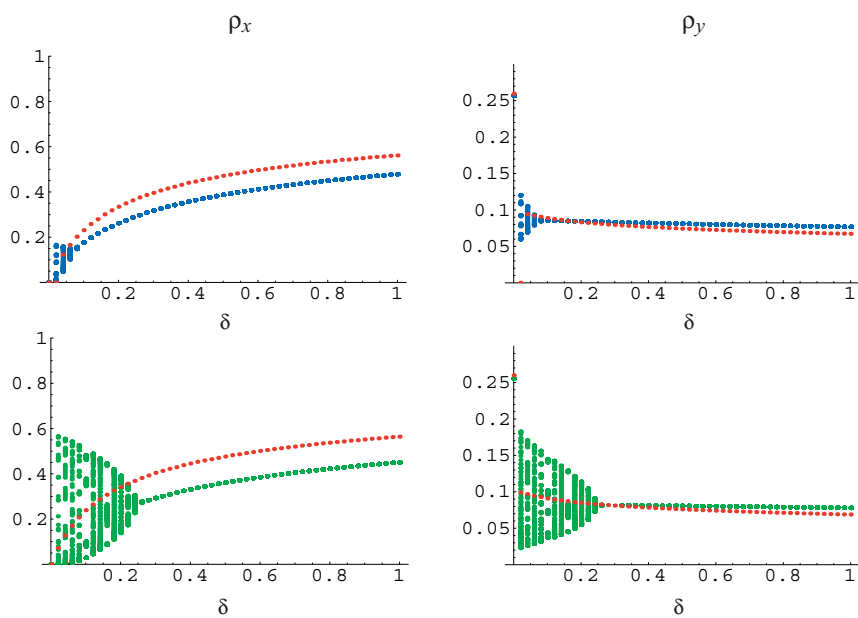


図 21: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の δ 依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); 青：ペア近似モデル (19–26); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$ 。

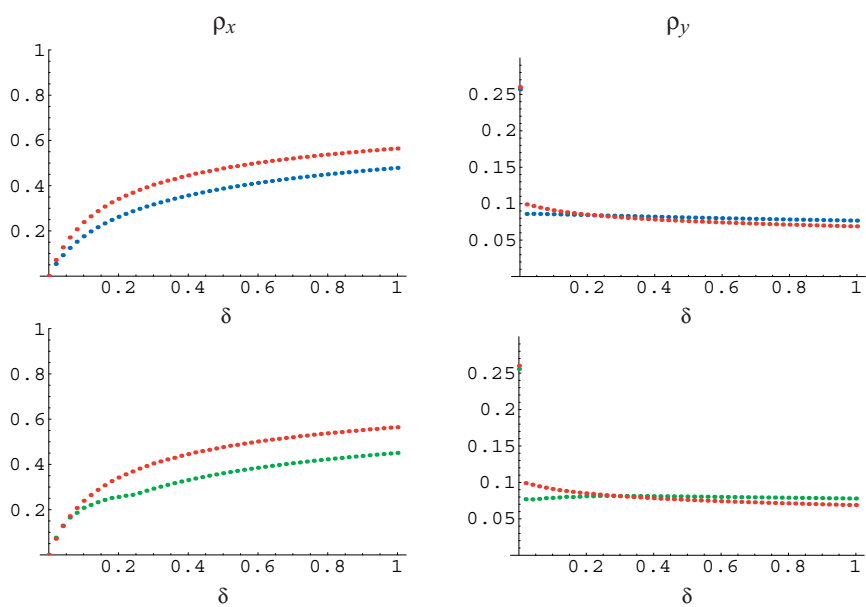


図 22: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の時間平均の δ 依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); 青：ペア近似モデル (19–26); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$ 。

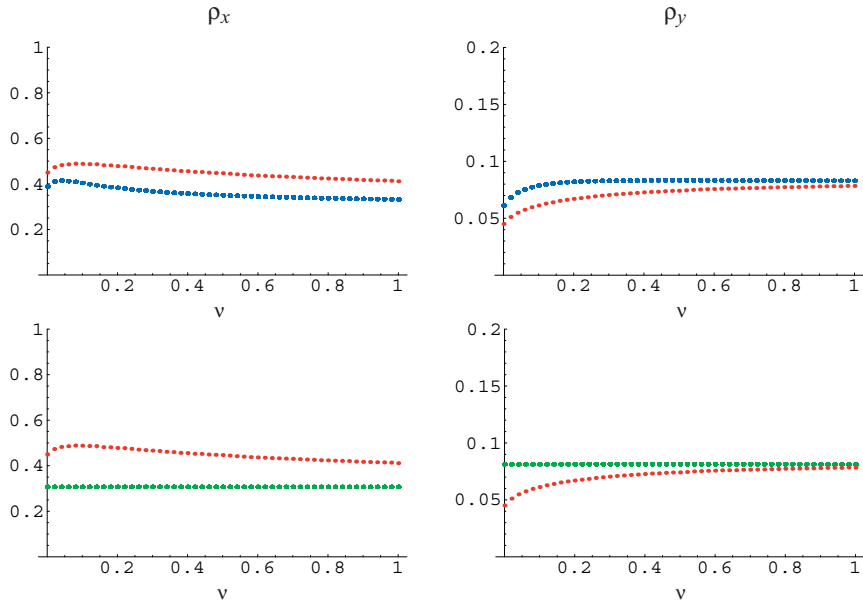


図 23: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の ν 依存性。赤：格子空間モデル (300 × 300; 周期境界条件); 青：ペア近似モデル (19–26); 緑：標準的平均場近似モデル (11)。 $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。

が相当に小さいことは，同モデルの ν 依存性によるものと考えられる。小さな ν の値の場合，空間分布の特性が個体群の変動過程に大きな影響を与える (図 24)。このような場合，平均場近似モデルでは誤差が相当に大きくなることは明白である。一方，ペア近似モデルでは，最近接までのサイト間相互作用が方程式系に組み込まれているため，より誤差の小さい近似が得られるのである。

3.3 Pascual ら (2002) による改変型平均場近似モデル

Pascual ら [25] は， $\nu = 1$ の場合について，標準的平均場近似モデル (11) における自然数 n を格子空間モデルの数値シミュレーションから得られるデータを用いたある関係式 (後述) により決定される実数パラメータ γ_m で置き換える改変型平均場近似を提示し，より小さな誤差の近似値を得ることに成功した：

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_x}{dt} &= \beta\rho_x(1 - \rho_x - \rho_y) - \rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^{\gamma_m}\} \\ \frac{d\rho_y}{dt} &= b\rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^{\gamma_m}\} - \delta\rho_y(1 - \rho_x)^{\gamma_m} \end{aligned} \quad (35)$$

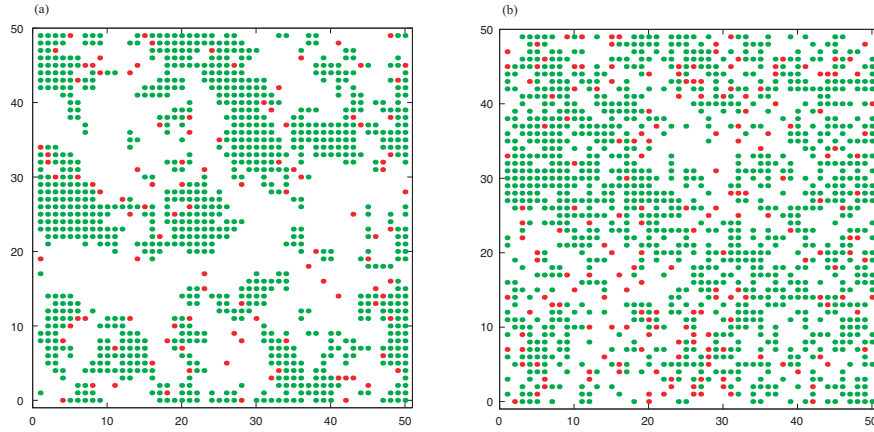


図 24: 格子空間モデルの数値シミュレーション ($t = 2000$)。緑：被食者，赤：捕食者，白：空。 300×300 ; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。周期境界条件。(a) $\nu = 0$; (b) $\nu = 1$ 。

ここで、 $(1 - \rho_y)^{\gamma_m}$ が、捕食者が被食者と隣接しない確率に対応していることに注意する。

Pascual ら [25] は、被食者で占められていないサイトの集合、すなわち、空であるか、あるいは、捕食者によって占められているサイト (non-prey サイト) の集合 B に着目した。このサイト集合 B において、被食者と接しているサイト (interior perimeter) の占める割合が大きく、被食者と接していないサイトの割合は小さいことに Pascual ら [25] は注目したのである。 700×700 の格子空間モデルの数値計算の結果によれば、サイト集合 B の約 23% が被食者と接していないサイトであるという。non-prey サイトの密度を b 、そのうち、被食者と接していないサイトの密度を b_I とし、non-prey サイトのうち被食者から孤立しているものの割合を

$$F = \frac{b_I}{b} \quad (36)$$

で定義する。サイト集合 B 内における捕食者の空間分布がランダムとみなせるならば、サイト集合 B 内で被食者から孤立している捕食者の割合は F に一致すると考えられる。Pascual ら [25] は、捕食者が被食者から孤立している確率を $(1 - \rho_x)^{\gamma_m}$ の形式で与えることを考えた。すなわち、

$$F \approx (1 - \rho_x)^{\gamma_m} \quad (37)$$

を仮定し、この関係式より γ_m を評価することを考えた。さて、 b は被食者以外のサイトの密度であるから、

$$b = 1 - \rho_x \quad (38)$$

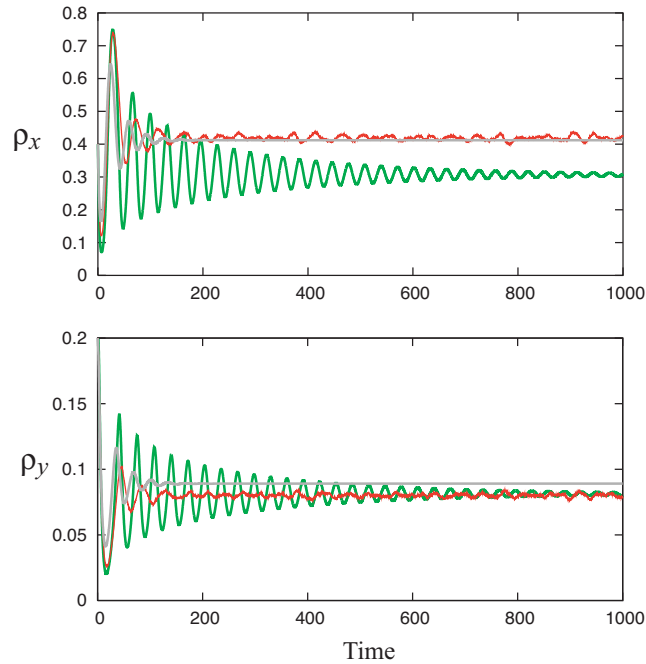


図 25: 大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の時間変動。赤：格子空間モデル (300×300)；緑：標準的平均場近似 (11)；灰： γ_m 変型平均場近似 (35)。 $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。

という関係式が成り立つ。したがって、(36)、(37)、(38) より、 γ_m を定める次式が得られる：

$$\gamma_m \approx \frac{\ln b_I^*/b^*}{\ln(1-\rho_x^*)} = \frac{\ln b_I^*}{\ln b^*} - 1$$

ただし、 b_I 、 b 、 ρ_x の値は、格子空間モデルの数値シミュレーションから得られる平衡値 b_I^* 、 b^* 、 ρ_x^* を用いる。Pascual ら [25] は、 γ_m の評価値として 2.75 を得た。実際、この値を用いると、被食者の大域密度に関する近似の誤差は格段に小さく現れる (図 25, 26)。また、標準的平均場近似モデルおよびペア近似モデルでは現れた、共存平衡点が不安定となるパラメータ値が現れない。しかしながら、捕食者の大域密度 ρ_x に関しては、標準的平均場近似モデルおよびペア近似モデルに比べて誤差が大きく、特に、大きな β と b において、捕食者の大域密度 ρ_y の誤差が大きい。また、小さな ν の値では誤差が相対的に大きくなる。

Pascual ら [25] は、サイト集合 B 内における捕食者の空間分布がランダムであると仮定したが、果たしてそれは妥当であろうか。実際には、Pascual ら [25] は、数値シミュレーションの結果がこの仮定に反することに言及している。捕食者は被食者を捕食することにより新たな個体を近傍サイトに生み、

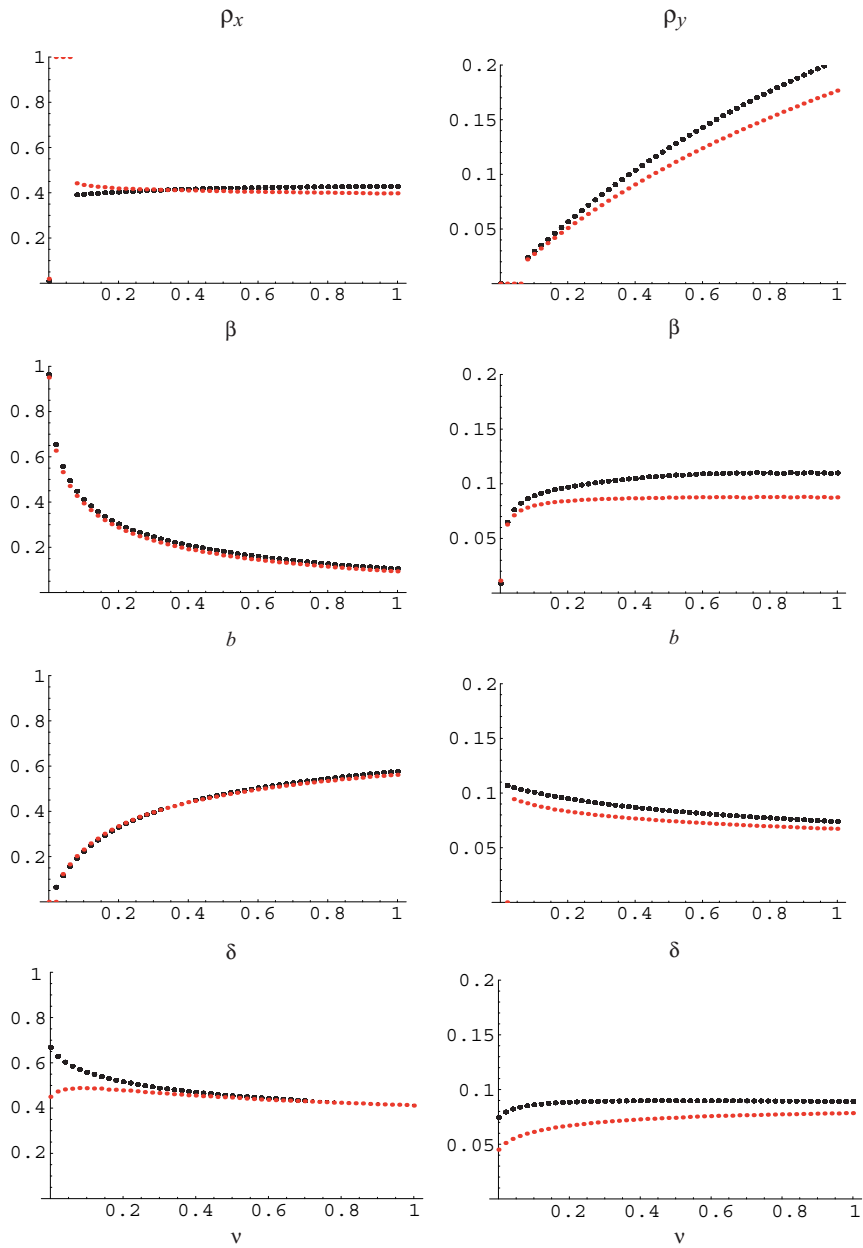


図 26: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y のパラメータ依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; $\nu = 1$; 周期境界条件); 黒： γ_m 改変型平均場近似モデル (35)。 $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。

被食者から孤立した捕食者は δ の率で死亡するので、捕食者サイトの大部分が被食者サイトと隣接していると考えられる。すなわち、捕食者の多くは、interior perimeter 中に存在していると考えられるのである。さらに、新たな捕食者個体の多くは、被食者と接する境界の外側に生まれることになり、しばしば被食者と接することができないだろう。したがって、サイト集合 B 内において捕食者がランダムに空間分布しているとは考えにくいのである。

では、なぜ、Pascual ら [25] による近似が成功したのであろうか。Pascual ら [25] は以下の理由を論じている。non-prey サイトのクラスターサイズに依らず、 F の値が十分に小さいという理由である。すなわち、どの non-prey サイトのクラスターにおいても、大部分のサイトが被食者と接していることが原因であるとする。したがって、捕食者が被食者と接する確率に及ぼす空間分布の影響は小さいと考えたのである。

4 空間を内含した非標準的平均場近似モデル

4.1 Pascual ら (2002) による改変型平均場近似モデル再考

関係式 (36) における、 b と b_I の値を大域密度と局所密度を用いて表す。定義より、 b は、空または捕食者が存在するサイトの密度なので、

$$b = \rho_0 + \rho_y \quad (39)$$

と表すことができる。一方、 b_I は、空のサイトと捕食者サイトのうち、被食者サイトと接していないサイト密度である。したがって、次のように表すことができる：

$$b_I = \rho_0(1 - q_{x/0})^n + \rho_y(1 - q_{x/y})^n \quad (40)$$

Pascual ら [25] は、空サイトと捕食者サイトがサイト集合 B 内でランダムに空間分布していると仮定した。この仮定は、空サイトの近傍に被食者が存在する確率と、捕食者サイトの近傍に被食者が存在する確率がほぼ等しいとみなすことを意味する。すなわち、次の近似を用いることと同等であるとみなせる：

$$q_{x/0} \approx q_{x/y} \quad (41)$$

実際、パラメータ値に依らず、この 2 つは相当に近い値を取ることを、数値シミュレーションの結果が示す (図 27)。この近似を用いると、(36)、(39)、(40) より、

$$F = \frac{b_I}{b} \approx (1 - q_{x/y})^n \quad (42)$$

が導かれる。一方、Pascual ら [25] は、関係式 (37) より、数値シミュレーションによって得られる b_I と b の平衡値を用いて γ_m を算出した。したがって、(41) の近似を用いれば、(37) と (42) より、

$$(1 - q_{x/y})^n \approx (1 - \rho_x)^{\gamma_m} \quad (43)$$

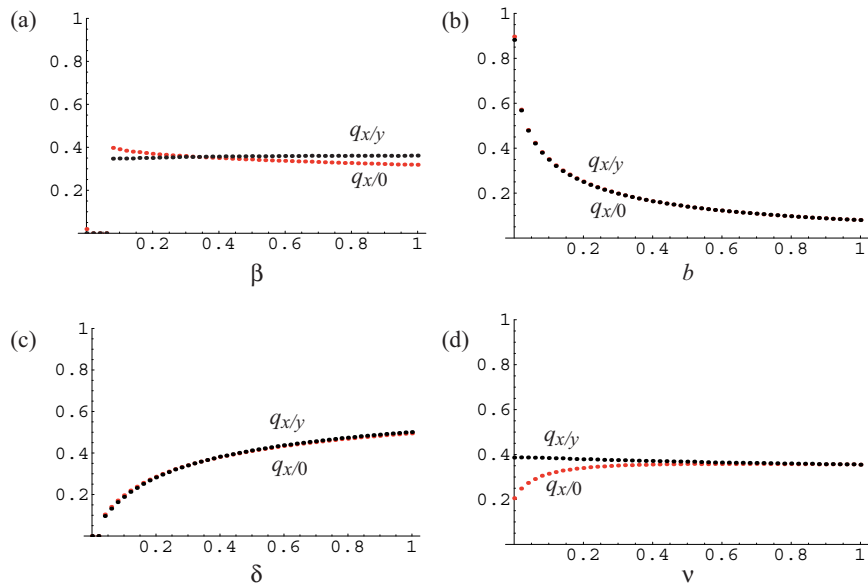


図 27: 定常状態における局所被食者密度 $q_{x/y}$ (黒) と $q_{x/0}$ (赤) のパラメータ依存性。格子空間モデルの数値シミュレーション (300×300 ; 周期境界条件)。 (a) $\nu = 1$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。 (b) $\nu = 1$; $\beta = 1/3$; $\delta = 1/3$ 。 (c) $\nu = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$ 。 (d) $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。 $\alpha = 1$ 。

という近似が用いられることになる。つまり、本質的には $q_{x/y}$ を用いるべきところを、 ρ_x に代えると同時に、近接サイト数 n を γ_m で置き換えることにより近似を補正していると考えることができる。言い換えれば、格子空間上の個体の空間分布の特性が陽には入らない大域密度 ρ_x を用いることによる個体の空間分布の特性に関する情報の欠如を、格子空間の「構造」を(統計的に)平均化して扱うことで補っているとみなすことができよう。

では、何故、 $q_{x/y}$ と $q_{x/0}$ が近い値をとるのであろうか。考えている捕食者-被食者系においては、被食者は、近接サイトにのみ新たな被食者を生むため、被食者クラスターを形成しやすい。捕食者は被食者を捕食しながら、被食者クラスターを分断するように移動していく。捕食者は周囲に被食者が存在しない場合には、ある一定の確率で死亡するため、結果として、捕食者は被食者クラスターの周縁に分布すると考えられる。一方、空サイトは、捕食者が被食者を捕食して移動し、かつ、新たな捕食者を生まなかった場合に出現する。したがって、空サイトは、しばしば捕食者サイトによって被食者サイトと隔てられるはずである。移動がない ($\nu = 0$) 場合はこのような分布特性が保たれるので、 $q_{x/y}$ と $q_{x/0}$ の値は有為に異なるはずである。実際、数値シミュレーションの結果はこの傾向を示している(図 28(d) 参照)。

格子空間モデルの数値シミュレーションによれば、より大きな ν の値に対

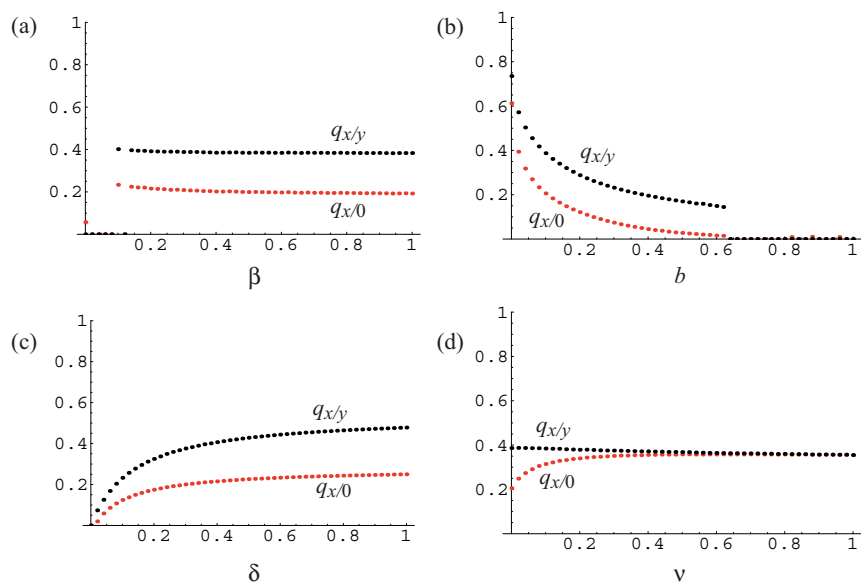


図 28: 定常状態における局所被食者密度 $q_{x/y}$ (黒) と $q_{x/0}$ (赤) のパラメータ依存性。格子空間モデルの数値シミュレーション (300×300 ; 周期境界条件)。 (a) $\nu = 0$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。 (b) $\nu = 0$; $\beta = 1/3$; $\delta = 1/3$ 。 (c) $\nu = 0$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$ 。 (d) $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。 $\alpha = 1$ 。

して、 $q_{x/y}$ と $q_{x/0}$ の値がより近い値をとることが示される (図 28(d))。被食者サイトはクラスターを形成するが、捕食者サイトと空サイトは被食者サイトほどクラスターを形成する性質を持たない。したがって、捕食者サイトと空サイトによるクラスターの空間的なサイズは小さいと考えられる。移動がない場合には、捕食者は被食者クラスター周縁部に分布し、サイト集合 B 内での捕食者と空のサイトの空間分布は均一ではない。ところが、移動がある場合には、移動の効果によって、空のサイトと捕食者サイトがクラスター内で混合され、捕食者の近傍の被食者分布と空サイトの近傍の被食者分布が統計的に似てくるはずである。このことは、Pascual ら [25] も言及している。Pascual ら [25] は、近似 (41) が適切である原因として、捕食者サイトと空サイトから成るクラスターの空間的な幅が狭いことを挙げているが、 $\nu = 1$ の場合のみを考察しており、実際には、近似 (41) が適切であるためには、移動により捕食者サイトと空サイトが十分に混ぜ合わされることが必要である。

結果的に、Pascual ら [25] は、定常状態にある格子空間モデルにおける捕食者サイトと空サイトの近傍の被食者サイトの統計量を用いて計算される適当な γ_m の値を用いて、(43) の近似をとった。一方、格子空間モデルの数値シミュレーションから得られる捕食者サイトと隣接する被食者サイトの平衡局所密度 $q_{x/y}^*$ と被食者の平衡大域密度 ρ_x^* を用いて、直接、関係式 (43) より評価される γ_d の値

$$\gamma_d = n \frac{\ln(1 - q_{x/y}^*)}{\ln(1 - \rho_x^*)} \quad (44)$$

を γ_m に代えて用いる近似モデルを考えることができる：

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_x}{dt} &= \beta\rho_x(1 - \rho_x - \rho_y) - \rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^{\gamma_d}\} \\ \frac{d\rho_y}{dt} &= b\rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^{\gamma_d}\} - \delta\rho_y(1 - \rho_x)^{\gamma_d} \end{aligned} \quad (45)$$

関係式 (39) と (40) より、 $q_{x/y}$ と $q_{x/0}$ の値が等しい場合は、 γ_m と γ_d の値は一致しなければならない。図 27 に示した数値計算の結果は $\nu = 1$ のとき、 $q_{x/y}$ と $q_{x/0}$ が相当に近い値を取ることを示している。一方、数値計算によって得られた γ_m と γ_d の値は $\nu < 1$ の場合に限らず $\nu = 1$ であっても必ずしも同じではない (図 29)。この結果より、格子空間モデルにおける $q_{x/0}$ と $q_{x/y}$ は、近似 (43) が適切であるほど十分に近い値ではないことが示唆される。したがって、Pascual ら [25] による γ_m 改変型平均場近似モデル (35) による近似の成功は、 $q_{x/0}$ と $q_{x/y}$ の値の違いの効果を指数 γ_m にうまく取り込むために、関係式 (43) ではなく、関係式 (37) を用いたことが有効であったと考えられる。

γ_d 改変型平均場近似モデル (45) における被食者の大域密度の平衡値 $\tilde{\rho}_x$ は、

$$\tilde{\rho}_x = 1 - z^{1/\gamma_d} \quad (46)$$

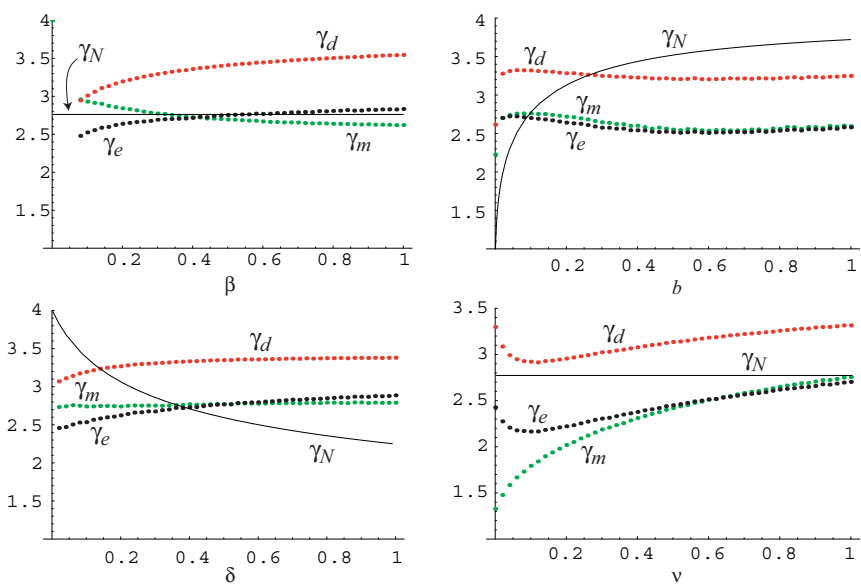


図 29: 改変型平均場近似における指数 γ_m , γ_d , γ_e と非標準的平均場近似における指数 γ_N のパラメータ依存性。格子空間モデルの数値シミュレーション (300×300 ; 周期境界条件)。(a) $\nu = 1$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。(b) $\nu = 1$; $\beta = 1/3$; $\delta = 1/3$ 。(c) $\nu = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$ 。(d) $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。 $\alpha = 1$ 。

である。ただし, $z = b/(b + \delta)$ である。一方, 式 (10) から導かれる $q_{x/y}$ の厳密な平衡値 $\bar{q}_{x/y}$ は,

$$\bar{q}_{x/y} = 1 - z^{1/n} \quad (47)$$

である。もしも, 格子空間モデルにおける平衡値 $q_{x/y}^*$ と $\bar{q}_{x/y}$ の誤差が十分小さければ, (44) と (46), (47) より, $\bar{\rho}_x$ と ρ_x^* の誤差も十分に小さい。格子空間モデルの数値シミュレーションによって得られる $q_{x/y}^*$ と $\bar{q}_{x/y}$ の値を比較した結果を図 30 に示す。どのパラメータに関してもある程度の誤差が明白である。そこで, 数値シミュレーションにより得られる平衡状態における大域密度と, γ_d 改変型平均場近似モデル (45) の数値計算の結果を比較すれば, やはり各パラメータに対して誤差が明白である (図 31)。誤差は, 大きな δ と小さな ν に対してより大きくなる。また, 十分大きな b について, γ_d 改変型平均場近似 (45) では, 大域密度は平衡状態に収束しない。

さて, γ_m 改変型平均場近似モデル (35) から導かれる被食者の大域密度の平衡値は,

$$\hat{\rho}_x = 1 - z^{1/\gamma_m}$$

である ($z = b/(b + \delta)$)。これより,

$$\gamma_m = \frac{\ln z}{\ln(1 - \hat{\rho}_x)} \quad (48)$$

という関係式が得られる。ここで, (48) の $\hat{\rho}_x$ に代えて, 格子空間モデルの数値シミュレーションから得られた平衡値 ρ_x^* を用いて,

$$\gamma_e = \frac{\ln z}{\ln(1 - \rho_x^*)} \quad (49)$$

を評価する。 γ_e 改変型平均場近似モデル (49) からは, 格子空間モデルの数値シミュレーションより得られる被食者の大域密度の平衡値と誤差のない平衡値が得られることは明らかである。数値計算による図 29 が示すように, γ_m と γ_e は, 大きな ν の値において相当に近い値をとる。小さな ν の値においては誤差が大きい。また, γ_m の評価値は常に 3 以下であるから, 定理 1 によって, γ_m 改変型平均場近似モデル (35) における) 共存平衡点は局所安定であることが保証される。 γ_d は, γ_m に比べて γ_e との誤差が大きい。

γ_d 改変型平均場近似モデル (45) では, γ_m 改変型平均場近似モデル (35) に相当するほどの小さい誤差の近似値は得られない。しかしながら, γ_d 改変型平均場近似モデル (45) における平衡状態のパラメータ依存性は, γ_m 改変型平均場近似モデルに比べて, γ_e 改変型平均場近似モデルとよく類似しており, γ_e との誤差のパラメータ依存性は弱く, 誤差の大きさはほぼ一定である。

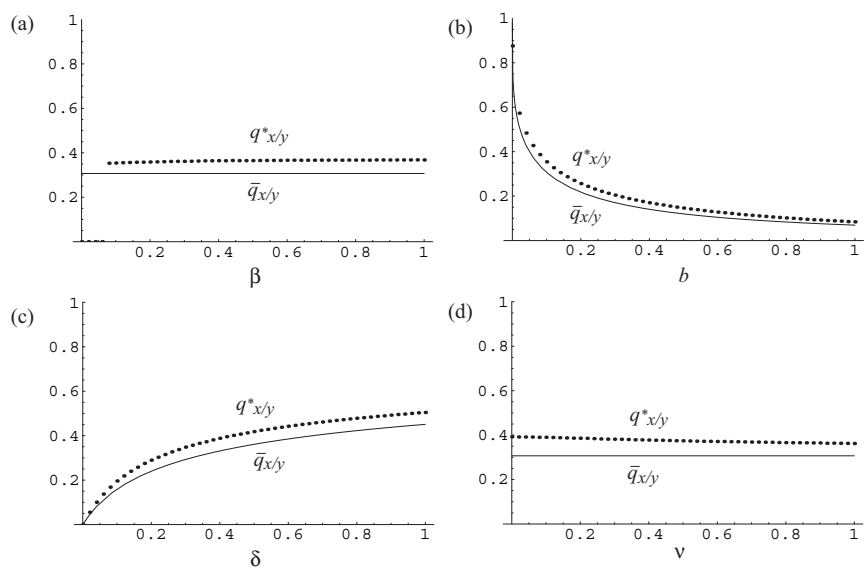


図 30: $\bar{q}_{x/y}$ と $q_{x/y}^*$ のパラメータ依存性。 $q_{x/y}^*$: 格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件)。 $\nu = 1$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。

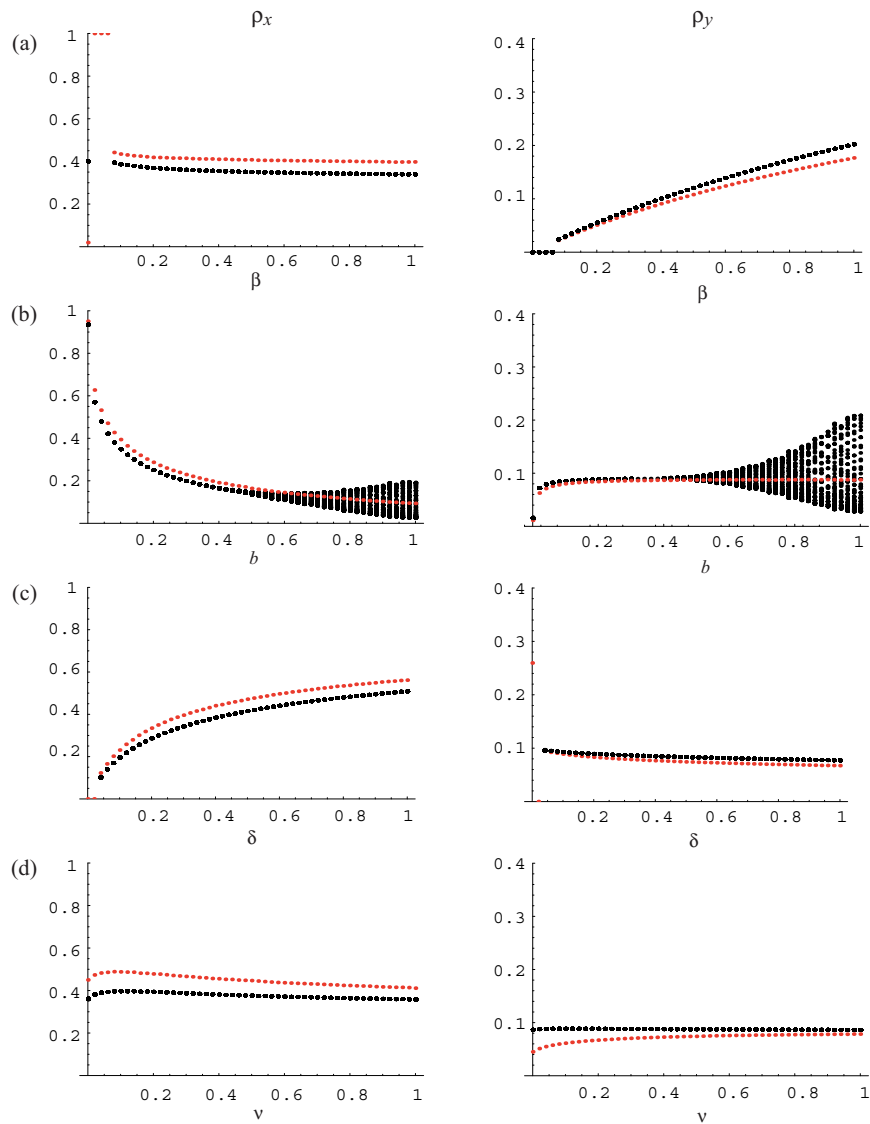


図 31: 定常状態における被食者大域密度 ρ_x と捕食者大域密度 ρ_y のパラメータ依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); 黒： γ_d 改変型平均場近似モデル (45)。(a) $b = 1/10$; $\delta = 1/3$; $\nu = 1$ 。(b) $\beta = 1/3$; $\delta = 1/3$; $\nu = 1$ 。(c) $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\nu = 1$ 。(d) $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。 $\alpha = 1$ 。

4.2 新しい非標準的平均場近似モデル

捕食者の近接サイトに存在する被食者以外のサイトの数の全空間にわたる期待値は

$$n(1 - q_{x/y})$$

で与えられる。そこで、式 (10) より厳密に導くことのできる $q_{x/y}$ の平衡値 $\bar{q}_{x/y}$ (47) を用いて、この期待数として、

$$\gamma_N = n(1 - \bar{q}_{x/y}) = nz^{\frac{1}{n}} \quad (50)$$

を用いた近似を導入することにする ($z = b/(b + \delta)$)。Pascual ら [25] と類似の考え方によって、捕食者の近傍に被食者がいない確率 $(1 - q_{x/y})^n$ を大域密度 ρ_x を用いた $(1 - \rho_x)^{\gamma_N}$ で近似することを考える。これは、本質的には $q_{x/y}$ を用いるべきところを、 ρ_x に代えると同時に、近接サイト数 n を γ_N で置き換えることにより近似を補正する、という考え方に基づいている。この近似による新しい非標準的平均場近似モデルとして、次の系を考えよう：

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_x}{dt} &= \beta\rho_x(1 - \rho_x - \rho_y) - \rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^{\gamma_N}\} \\ \frac{d\rho_y}{dt} &= b\rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^{\gamma_N}\} - \delta\rho_y(1 - \rho_x)^{\gamma_N} \end{aligned} \quad (51)$$

Pascual ら [25] の γ_m 改変型平均場近似モデルにおいては、近似 $q_{x/0} \approx q_{x/y}$ の適用が本質的に重要であったのに対し、ここで述べる非標準的平均場近似モデルでは、同様の局所密度に対する近似が用いられていない点で Pascual ら [25] による γ_m 改変型平均場近似モデルと異なる。また、 γ_m 改変型平均場近似モデルにおける指数 γ_m は格子空間モデルの数値シミュレーションから得られるデータ値によって定められているが、非標準的平均場モデルで用いる指数 γ_N はパラメータ値によって直接定まることは重要な相違点である。

力学的特性

共存平衡点は常に存在して、

$$(\rho_x^*, \rho_y^*) = \left(1 - z^{1/\gamma_N}, \frac{z^{1/\gamma_N}}{1 + (1 - z)/\{\beta(1 - z^{1/\gamma_N})\}} \right)$$

である。局所安定性解析により、共存平衡点は、不等式

$$\beta > \frac{(1 - z)(2z^{1/\gamma_N} - 1)}{(1 - z^{1/\gamma_N})^2} - \frac{\gamma_N z}{1 - z^{1/\gamma_N}} \quad (52)$$

が満たされるとき局所安定であり、逆不等号の条件が満たされるとき不安定である。(52) を用いて、共存平衡点の局所安定性のパラメータ依存性を調べた結果を図 32 に示す。標準的平均場近似モデルと比較して、パラメータ値のより広い範囲で共存平衡点に収束する。

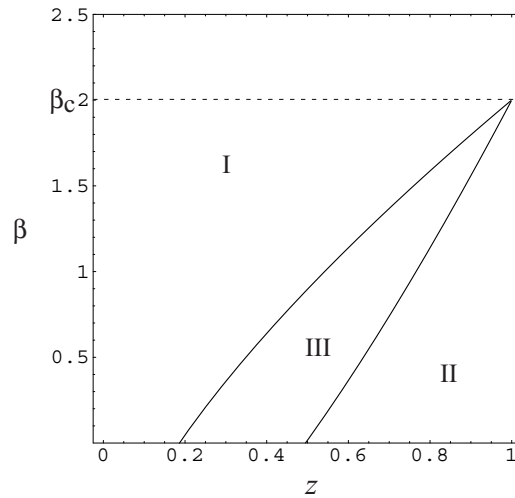


図 32: 共存平衡点の局所安定性のパラメータ依存性。領域 I: 標準的平均場近似モデル (11), 非標準的平均場近似モデル (51) 共に局所安定。領域 II: 共に不安定 (リミットサイクルに収束)。領域 III: 標準的平均場近似モデル (11) 不安定, 非標準的平均場近似モデル (51) 局所安定。 $z = b/(b + \delta)$ 。 $\beta_c = n(n - 3)/2 = 2$ ($z \rightarrow 1$ の極限)。

格子空間モデルおよび他の近似モデルとの比較

β 依存性 (図 33) 被食者の大域密度 ρ_x における誤差の β への依存性は小さい。標準的平均場近似モデルおよび非標準的平均場近似モデルでは, ρ_x の平衡値は β には依存しない。格子空間モデルの数値シミュレーションによって得られる平衡値およびペア近似モデルと Pascual ら [25] による γ_m 改変型平均場近似モデルの数値計算によって得られる平衡値は, 被食者の大域密度 ρ_x の β 依存性が相当小さいことを示している。標準的平均場近似モデルおよびペア近似モデルでは, 小さな β の値で大域密度が平衡点に収束しないが, 非標準的平均場近似モデルおよび γ_m 改変型平均場近似モデルでは, すべての β の値で平衡値に収束している。捕食者の大域密度 ρ_y に関しては, モデルの間で誤差についての大きな差は見られないが, 被食者の大域密度 ρ_x に関しては, 非標準的平均場近似モデルと γ_m 改変型平均場近似モデルについて誤差が小さい。

b 依存性 (図 34) Pascual ら [25] による γ_m 改変型平均場近似モデル以外では, b の値の広い範囲で大域密度が平衡値に収束しない。ただし, 非標準的平均場近似モデルは, 標準的平均場近似モデルおよびペア近似モデルと比較して, より広い b の値の範囲で平衡値に収束する。定理 1 より, 標準的平均場近似モデルおよび非標準的平均場近似モデルでは, パラメータの値によっ

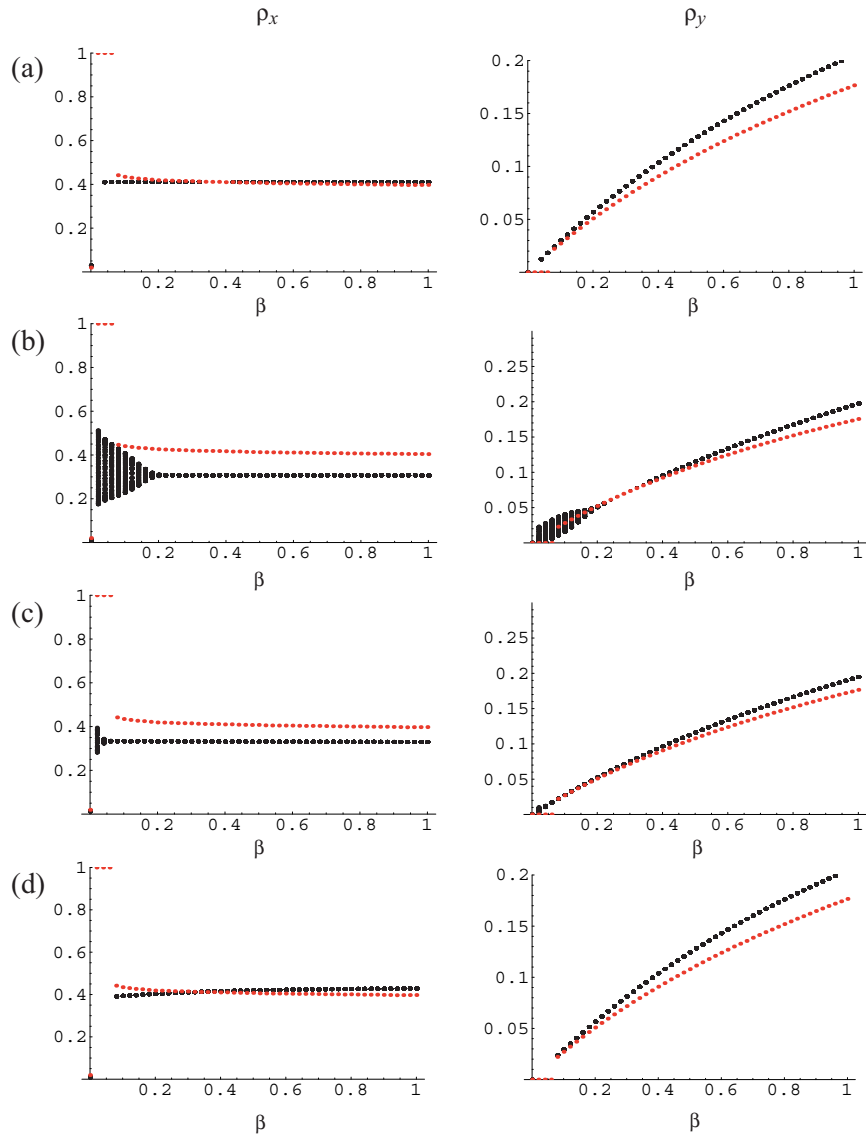


図 33: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の β 依存性。赤: 格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); (a) 非標準的平均場近似モデル (51); (b) 標準的平均場近似モデル (11); (c) ペア近似モデル (19–26); (d) γ_m 改変型平均場近似モデル (35)。 $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。

ては大域密度が周期振動する。 γ_m 変型平均場近似モデルに関しては、各パラメータ値の相当に広い範囲で $\gamma_m \leq 3$ が満たされることが数値的に明らかになり、定理 1 より、大域密度の平衡値への収束が力学的に保証される。そして、 b の値については、 γ_m 変型平均場近似モデルが最もよく格子空間モデルの平衡状態における大域密度の振舞いを近似する。しかしながら、捕食者の大域密度 ρ_y に関しては、 γ_m 変型平均場近似以外のモデルは、他のモデルにおいて密度が収束している場合に限って比較すると、誤差が比較的大きいことが明らかである。

δ 依存性 (図 35) δ に関しても、Pascual ら [25] による γ_m 変型平均場近似モデルにおいて、大域密度が平衡値に収束する最も広い範囲をもつ。そして、被食者の大域密度に関しては、誤差が相当に小さい。一方、捕食者の大域密度 ρ_y に関しては、平衡値に収束している場合については、モデルの間で誤差の大きさについての大きな差はない。非標準的平均場近似モデルとペア近似モデルは、標準的平均場近似モデルと比較して、 δ の値のより広い範囲で大域密度が平衡値に収束する。非標準的平均場近似モデルでは、大きな δ の値において誤差がより大きく、他のモデルと比較して誤差の δ 依存性が相対的に大きい。

ν 依存性 (図 36) 標準的平均場近似モデルおよび非標準的平均場近似モデルでは、大域密度が ν に依存しない。格子空間モデルにおける大域密度は、大きな ν の値で標準的平均場近似モデルとの誤差がより小さくなる。 ν が大きくなるとともに、格子空間モデルにおける個体群の空間分布が平均場に近づくためである。全ての近似モデルについても同様であり、大きな ν の値において格子空間モデルとの誤差はより小さく、 $\nu = 1$ において、非標準的平均場近似モデルと Pascual ら [25] による γ_m 変型平均場近似モデルで最も被食者の大域密度 ρ_x の誤差が小さくなる。 γ_m 変型平均場近似モデルでは、 $\nu = 0$ において誤差が最も大きい。 γ_m 変型平均場近似モデルは小さな ν をもつ個体群動態に対しては適切でないと考えられる。一方、捕食者の大域密度 ρ_y に関しては、標準的平均場近似モデルとペア近似モデルで誤差が小さい。大域密度の誤差の ν 依存性がペア近似モデルにおいて最も小さいのは、これらの近似モデルの中で唯一、方程式系に ν (個体移動) 依存性が繰り込まれているからであろう。

5 結語

Pascual ら [25] によって提案され、考察された γ_m 変型平均場近似モデルは、捕食者サイトと空サイトが一様に混合しているという近似、つまり、 $q_{x/0}$ と $q_{x/y}$ が十分に近い値をもつという予測に基づいていた。実際、本研究によ

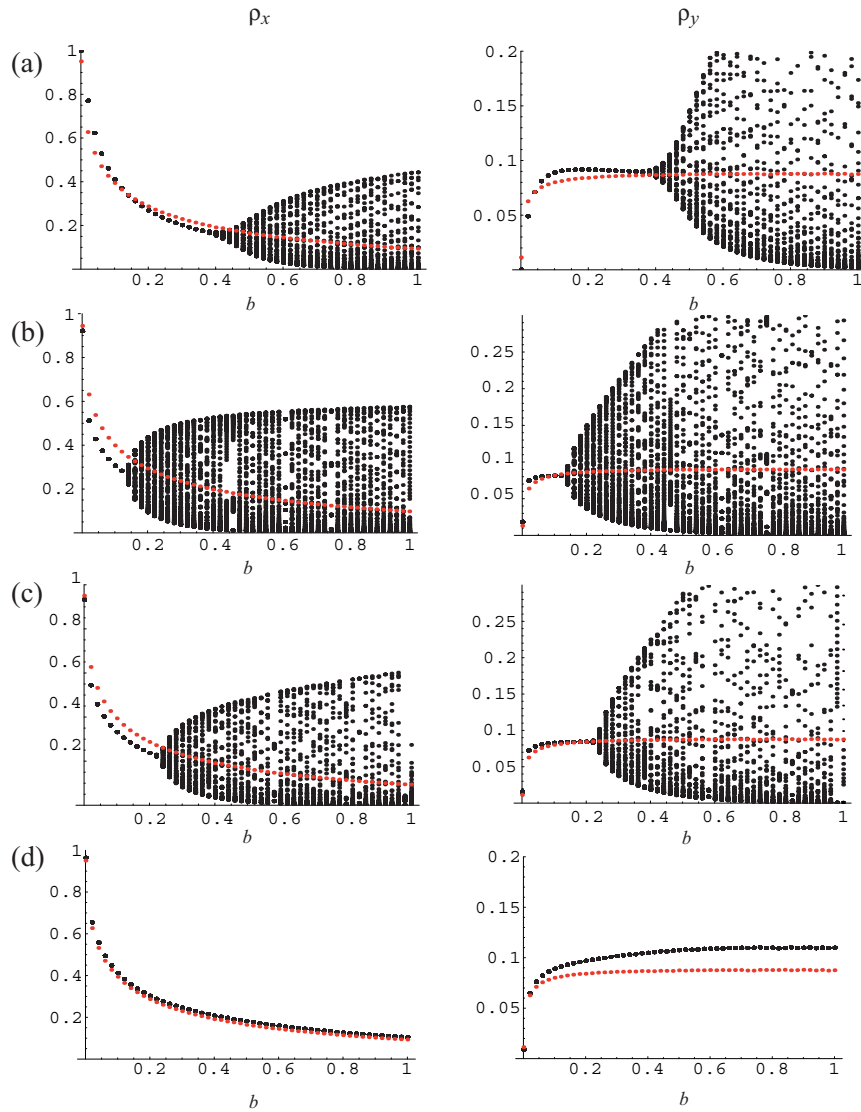


図 34: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の b 依存性。赤: 格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); (a) 非標準的平均場近似モデル (51); (b) 標準的平均場近似モデル (11); (c) ペア近似モデル (19–26); (d) γ_m 改変型平均場近似モデル (35)。 $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $\delta = 1/3$ 。

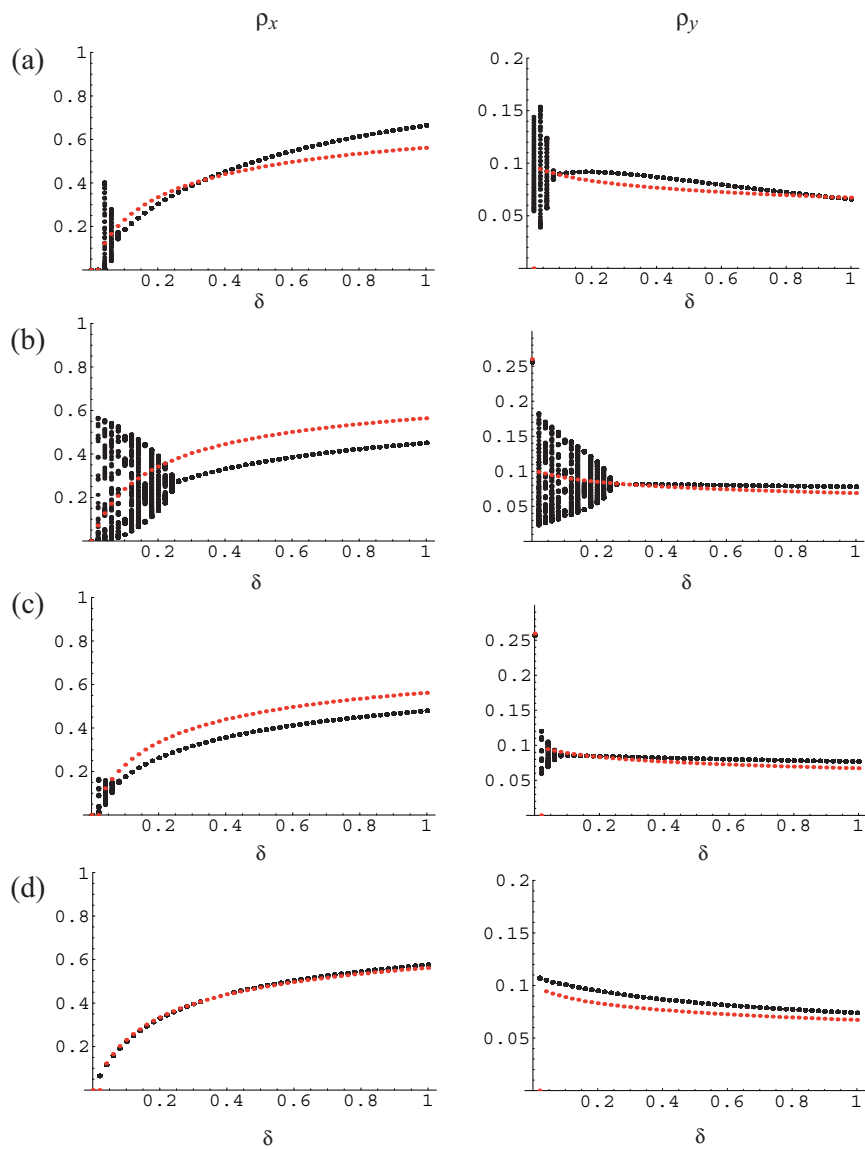


図 35: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の δ 依存性。赤：格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); (a) 非標準的平均場近似モデル (51); (b) 標準的平均場近似モデル (11); (c) ペア近似モデル (19–26); (d) γ_m 改変型平均場近似モデル (35)。 $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$ 。

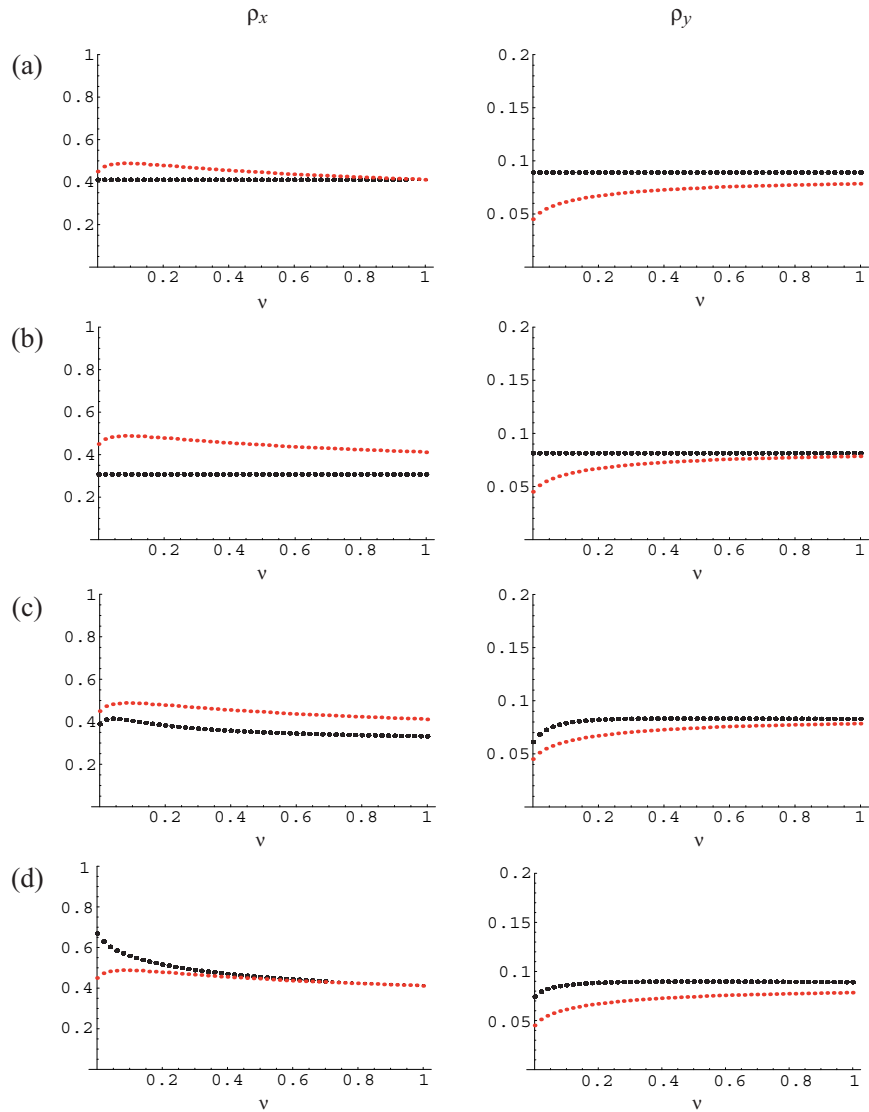


図 36: 定常状態における大域被食者密度 ρ_x と大域捕食者密度 ρ_y の ν 依存性。
 赤: 格子空間モデル (300×300 ; 周期境界条件); (a) 非標準的平均場近似モデル (51); (b) 標準的平均場近似モデル (11); (c) ペア近似モデル (19–26); (d) γ_m 改変型平均場近似モデル (35)。 $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。

る格子空間モデルの数値シミュレーションによって、 $q_{x/0}$ と $q_{x/y}$ がほぼ等しい値をとることが示された。そして、近似 $q_{x/0} \approx q_{x/y}$ を用いれば、Pascual ら [25] の近似は、

$$(1 - q_{x/y})^n \approx (1 - \rho_x)^{\gamma_m}$$

という近似を導くことが理論的に明らかになった。 γ_m 改変型平均場近似モデルを導く近似は、捕食者が被食者と隣接しない確率が、本質的には被食者の局所密度 $q_{x/y}$ に依るところを、大域密度 ρ_x に代えるとともに、近接サイト数 n を実数 γ_m で置き換えることにより近似を補正するものである。しかしながら、本研究により、 $q_{x/0}$ と $q_{x/y}$ は、近似 $(1 - q_{x/y})^n \approx (1 - \rho_x)^{\gamma_m}$ が適切であるほど十分に近い値ではないことが示唆された。したがって、Pascual ら [25] による γ_m 改変型平均場近似モデルの成功は、 $q_{x/0}$ と $q_{x/y}$ の違いの効果をうまく指数 γ_m に取り込んだことが要因であると結論することができる。

本研究では、捕食者の近傍に被食者が存在しない確率 $(1 - q_{x/y})^n$ を、平衡状態における捕食者の近接サイト内に存在する被食者以外のサイト数の期待値 γ_N を用いた $(1 - \rho_x)^{\gamma_N}$ で置き換える非標準的な平均場近似を試みた。数値計算を用いて得られた結果を比較することにより、非標準的平均場近似モデルは、パラメータ値のほとんどの範囲で、大域被食者密度 ρ_x について、標準的平均場モデルよりも誤差の小さい近似値を導くことがわかった。さらに、標準的平均場近似モデルおよびペア近似モデルと比較しても、共存平衡点に収束するパラメータ値の領域が広いことが数値的に示された。

ペア近似モデルを用いれば、誤差のより小さい近似値を得ることが可能であるが、系が複雑化し、解析的に扱うことが困難になる。ペア近似が、格子空間における個体群分布について、最近接までのサイト相関を方程式に組み込むことによって近似を補正するのに対し、非標準的平均場近モデルでは、格子空間における個体群の空間分布の特性を方程式に繰り込むために格子空間の構造を個体群動態の特性に応じて統計的に扱おうとする点で考え方が異なる。空間分布の特性が個体群動態に大きな影響を及ぼすことを考えれば、非標準的平均場近似の考え方は、個体群動態の性質を捉える上で有効な手法を提供していると考えられる。

Pascual ら [25] による γ_m 改変型平均場近似モデルは、パラメータ値の相当な広範囲で、他の近似モデルと比較して誤差のより小さい近似を与える。しかしながら、個体の移動性が低い場合 (ν :小) には、誤差が相当に大きい。 γ_m 改変型平均場近似モデルで用いられた指数 γ_m は、局所密度の近似 $q_{x/0} \approx q_{x/y}$ の適用が本質であったのに対し、非標準的平均場近似モデルでは局所密度に関する近似は不要である。また、指数 γ_m は、格子空間モデルの数値シミュレーションのデータを用いて定められるものであったのに対し、非標準的平均場近似モデルにおける指数 γ_N は、パラメータ値によって直接定めることができる。

ただし、非標準的平均場近似モデルでは、他の近似モデルと比較して、必

ずしも十分小さな誤差の近似値が得られるとは限らない。より広いパラメータ値の範囲でより誤差の小さい近似値を得るためには、格子空間の構造を個体群動態の特性に応じて統計的に扱って理論的に導出される指数 γ_N のより適切な定義についてさらなる理論的検討が必要である。本研究で論じた非標準的平均場近似モデルの考え方は、空間分布が個体群動態へ及ぼす影響に関する理論的研究において新しい問題提起ができるものと期待する。

謝辞

研究の遂行と論文作成に関して細やかなるご指導をくださった瀬野裕美先生に感謝致します。また、ペア近似モデルの構成に関して静岡大学の佐藤一憲先生に助言をいただきました。ここに併せて感謝の意を表します。

付録 A 微小時間 Δt での繁殖および死亡確率

まず、微小時間 Δt の間に植物個体が最近接のある空きサイトに個体を生む確率を求める。今、繁殖はポアソン過程に従うと仮定しているので、微小時間 Δt の間に繁殖が 1 回のみ起こる確率 $p_1(\Delta t)$ を、

$$p_1(\Delta t) = \beta\Delta t + O(\{\Delta t\}^2)$$

で与える。 $O(\{\Delta t\}^2)$ は、 Δt について 2 次以上のオーダーの微小量である。次に、微小時間 Δt の間に繁殖がちょうど 2 回起こる確率 $p_2(\Delta t)$ を考える。 Δt を適当に 2 分割すれば、 Δt_1 の間に初めの繁殖が起こり、引き続き Δt_2 の間に 2 回目の繁殖が起こると考えてよい ($\Delta t = \Delta t_1 + \Delta t_2$)。よって、 $p_2(\Delta t) = p_1(\Delta t_1)p_1(\Delta t_2)$ であり、上式より $p_2(\Delta t) = O(\{\Delta t\}^2)$ がわかる。同様にして、時刻 t までの間にちょうど k 回繁殖が起こる場合の確率を $p_k(t)$ で表せば、任意の $k > 1$ について明らかに $p_k(t) = O(\{\Delta t\}^k)$ である。さて、時刻 $t + \Delta t$ までの間に 1 回も繁殖が起こらない確率は、

$$p_0(t + \Delta t) = p_0(t)p_0(\Delta t)$$

である。 Δt の間に 2 回以上繁殖が起こる確率は $O(\{\Delta t\}^2)$ なので、 $\sum_{k=0}^{\infty} p_k(\Delta t) = p_0(\Delta t) + \beta\Delta t + O(\{\Delta t\}^2) = 1$ が導かれる。よって、

$$p_0(t + \Delta t) = p_0(t) \{1 - \beta\Delta t - O(\{\Delta t\}^2)\}$$

となるので、上式より $\Delta t \rightarrow \infty$ の極限における次の常微分方程式を得ることができる：

$$\frac{dp_0(t)}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{p_0(t + \Delta t) - p_0(t)}{\Delta t} = -\beta p_0(t)$$

この解は、 $p_0(0) = 1$ の場合、

$$p_0(t) = e^{-\beta t}$$

で与えられる。したがって、 Δt の間に、ある植物個体が最近接のある空のサイトに新たな個体を生む確率は、

$$1 - p_0(t) = 1 - e^{-\beta\Delta t}$$

で与えられる。上の議論により、 Δt を十分に小さくとれば、新たに生まれた個体は 1 個体のみ (i.e. 新規の個体の生成の事象は 1 回のみ) と近似することは適当である。死亡に関しても、同様の議論から、 Δt の間に起こる確率は $1 - e^{-\delta\Delta t}$ となる。格子空間における数値シミュレーションにはこれらの確率を用いることが適当である。

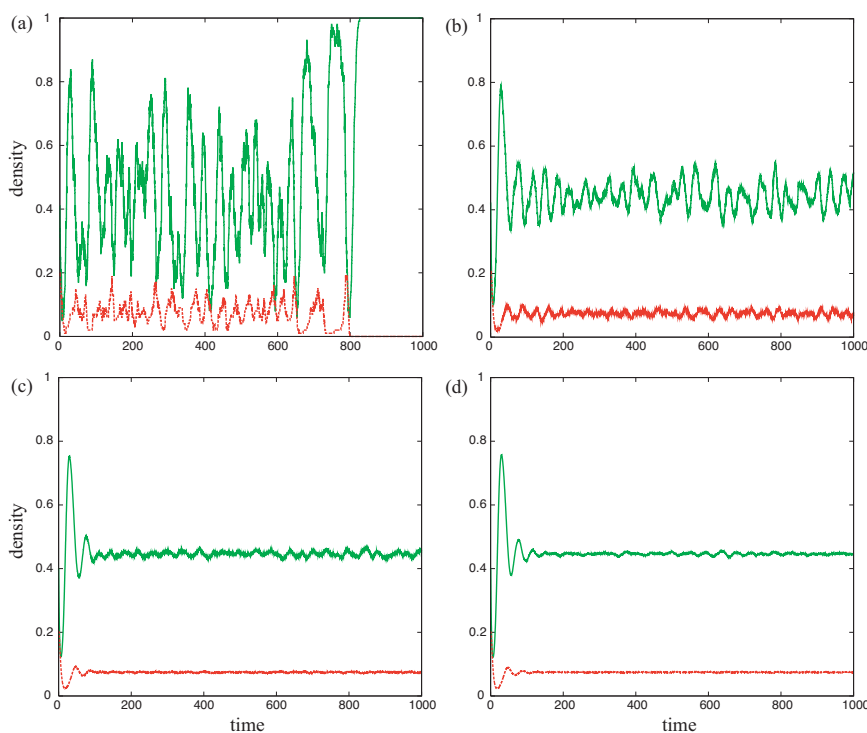


図 37: 格子空間モデルにおける大域密度の時間変動。緑: 大域被食者密度 ρ_x , 赤: 大域捕食者密度 ρ_y 。(a) 10×10 ; (b) 50×50 ; (c) 300×300 ; (d) 700×700 。
 $\nu = 1$; $n = 4$; $\alpha = 1$; $\beta = 1/3$; $b = 1/10$; $\delta = 1/3$ 。

付録 B 適切な格子空間サイズ

2次元正方格子空間上の捕食者–被食者系において、全空間にわたる平均密度が定常状態に収束している場合（図 37(b,c,d)）でも、格子空間サイズが小さくなればその振幅は大きくなり、確率的に捕食者または被食者の絶滅が起こる（図 37(a)）。格子モデルにおける数値シミュレーションが特徴的な密度変動を示すには、格子空間サイズを十分大きくとらなければならない。本研究では、Keeling ら (1997) [18] によって提案された以下の方法を用いて、特徴的な格子空間サイズについて考察する。

まず、各時刻における全空間にわたる被食者の平均密度を時刻 t_0 から T まで平均した値は、

$$\mu = \frac{1}{T} \sum_{t=t_0}^{t_0+T} \rho_{x,L}(t) = \langle \rho_{x,L} \rangle_t$$

となる。 $\rho_{x,L}(t)$ は、 $L \times L$ 格子空間における時刻 t での全空間にわたる被食者の平均密度である。また、 $\langle \rangle_t$ は、括弧内の値の時間平均を意味する。 $\rho_{x,L}$

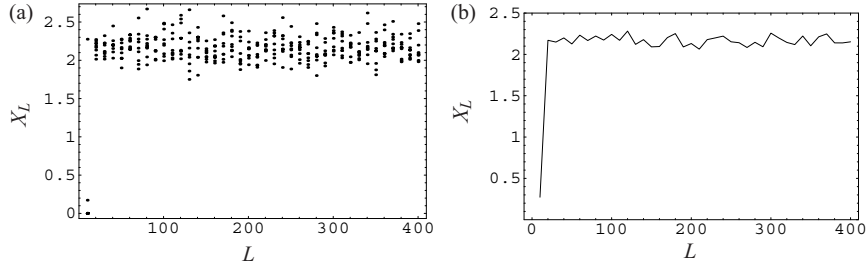


図 38: 格子サイズ L に対する X_L (a) とその平均値 (b)。

の標準偏差 E_L は,

$$E_L = \left\{ \langle (\rho_{x,L}(t) - \mu)^2 \rangle_t \right\}^{1/2}$$

である。今、2次元正方格子空間のサイズ L に対して

$$X_L = LE_L$$

という値を考える。 X_L^2 は,

$$X_L^2 = L^2 E_L^2 = L^2 \langle (\rho_{x,L}(t) - \mu)^2 \rangle_t = \langle (\rho_{x,L}(t)L^2 - \mu L^2)^2 \rangle_t$$

となり、全空間にわたる平均被食者個体数の分散であることがわかる。つまり X_L はその標準偏差である。この値は、格子空間サイズの拡大と共にある一定の値に収束する(図の挿入)。このことは、あるサイズより大きい格子空間においては、全空間にわたる平均個体数の変動がある一定の幅に収束することを意味する。したがって、そのような格子空間サイズを選べば、この捕食者-被食者格子空間モデルにおける特徴的な密度変動のデータが得られる。

X_L の値は、格子サイズ L の増加とともに、ある一定値に近い値をとるようになる(図 38)。格子空間サイズが $L = 50$ では、全空間にわたる平均密度の特徴的な変動が現れており(図 37(b))、格子空間サイズが大きくなるとともに、平均密度の変動の振幅が小さくなる(図 37(c,d))。本研究では、 300×300 格子空間で数値シミュレーションを行った。

付録 C 平均場近似モデルにおける平衡点の局所安定性解析

$$f(t, \rho_x, \rho_y) := \beta \rho_x (1 - \rho_x - \rho_y) - \rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^n\}$$

$$g(t, \rho_x, \rho_y) := b \rho_y \{1 - (1 - \rho_x)^n\} - \delta (1 - \rho_x)^n \rho_y$$

とおく。また，

$$\begin{aligned} A(\rho_x) &= \beta\rho_x(1 - \rho_x) \\ B(\rho_x) &= \beta\rho_x + \{1 - (1 - \rho_x)^n\} \\ C(\rho_x) &= b - (b + \delta)(1 - \rho_x)^n \end{aligned}$$

とする。これらを ρ_x で微分すると，

$$\begin{aligned} A'(\rho_x) &= \beta(1 - 2\rho_x) \\ B'(\rho_x) &= \beta + n(1 - \rho_x)^{n-1} \\ C'(\rho_x) &= n(b + \delta)(1 - \rho_x)^{n-1} \end{aligned}$$

となる。これらを用いて，ヤコビアン J^* を求める：

$$J^* = \begin{pmatrix} A'(\rho_x^*) - \rho_y^* B'(\rho_x^*) & -B(\rho_x^*) \\ \rho_y^* C'(\rho_x^*) & 0 \end{pmatrix}$$

$\det(J^*) = \rho_y^* B(\rho_x^*) C'(\rho_x^*) > 0$ なので，特性方程式の固有値 λ_1 と λ_2 は，同符号の実数か，または，共役な複素数である。このとき，固有値が実数であるか複素数であるかに関わらず， $\text{trace}(J^*) > 0$ のとき， $\Re(\lambda_i) > 0$ ($i = 1, 2$) であり， $\text{trace}(J^*) < 0$ のとき， $\Re(\lambda_i) < 0$ である。 $\text{trace}(J^*) = 0$ のとき固有値は準虚数となり，方程式系の解はホップ分岐が起こる。共存平衡点 (ρ_x^*, ρ_y^*) ($\rho_x^*, \rho_y^* > 0$) が局所安定であるための条件， $\text{trace}(J^*) < 0$ が満たす方程式は，

$$\beta > \frac{(1 - z)(2z^{1/n} - 1)}{(1 - z^{1/n})^2} - \frac{nz}{1 - z^{1/n}}$$

である。ただし， $z = b/(b + \delta)$ とする。

参考文献

- [1] Ammerman, A.J. and Cavalli-Sforza, L.L., 1984. *The Neolithic Transition and The Genetics of Populations in Europe*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- [2] Atkinson, W.D. and Shorrocks, B., 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: A simulation model. *Journal of Animal Ecology*, **50**: 461-471.
- [3] マイケル = ベゴン，コリン = タウンゼント，ジョン = ハーパー，2003. 「生態学—個体・個体群・群集の科学」(堀 道雄 訳)，京都大学学術出版会，京都.
- [4] Caraco, T., Glavanakov, S., Li, S., Maniatty, W. and Szymanski, B.K., 2006. Spatially structured superinfection and the evolution of disease virulence. *Theor. Popul. Biol.*, **69**: 367-384.

- [5] Durrett, R., 1995. Ten Lectures on Particle Systems. In: Lectures on Probability Theory (Baine, P. and Durrett, R., eds), Lecture Notes in Mathematics, Vol. 1608, p. 97-118, Springer, Berlin.
- [6] Durrett, R. and Levin, S., 2000. Lessons on patten formation from planet WATOR. *J. theor. Biol.*, **205**: 201-214.
- [7] Elton, C.S., 1958. *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*, Mathuen, London.
- [8] Farlow, S.J., 1982. *Partial Differential Equations for Scientists and Engineers*, Dover Publications, New York.
- [9] Fisher, R.A., 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugen.*, **7**: 355-360.
- [10] Hanski, I., 1999. *Metapopulation Ecology*, Oxford University Press Inc., New York.
- [11] Hengeveld, B., 1989. *Dynamics of Biological Invasions*, Chapman and Hall, London.
- [12] Hubbell, S.P., Foster, R.B., 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest, pp. 77-96. In: Plant Ecology (ed. Crawley, M.J.), Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- [13] Ives, A.R., 1991. Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecol. Monogr.*, **61**: 75-94.
- [14] 巖佐庸, 1998. 「数理生物学入門-生物社会のダイナミクスを探る」, 共立出版, 東京.
- [15] Iwasa, Y., 2000. Chapter 13 Lattice models and pair approximation in ecology, pp. 227-251, In: The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity (Eds. Dieckmann, U., Law, R. and Metz, J.A.J.), Cambridge University Press, Cambridge.
- [16] Iwasa, Y., Satō, K. and Nakashima, S., 1991. Dynamic modeling of wave regeneration (Shimagare) in subalpine Abies forests. *J. theor. Biol.*, **152**: 143-158.
- [17] Keeling, M.J., 2000. Chapter 15 Evolutionary dynamics in spatial host-parasite systems, pp. 271-291, In: The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity (Eds. Dieckmann, U., Law, R. and Metz, J.A.J.), Cambridge University Press, Cambridge.

- [18] Keeling, M.J., Mezić, I., Hendry, R.J. and McGlade, J., 1997. Characteristic length scales of spatial models in ecology via fluctuation analysis. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **352**: 1589-1601.
- [19] Law, R., Dieckmann, U. and Metz, J.A.J., 2000. Chapter 1 Introduction, pp. 1-6, In: *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity* (Eds. Dieckmann, U., Law, R. and Metz, J.A.J.), Cambridge University Press, Cambridge.
- [20] Matsuda, H., Ogita, N., Sasaki, A. and Sato, K., 1992. Statistical mechanics of population — The lattice Lotka-Volterra model *Prog. Theoret. Phys.* **88**: 1035-1049.
- [21] 松田裕之, 2004. 「ゼロからわかる生態学—環境・進化・持続可能性」, 共立出版, 東京.
- [22] 宮下直, 野田隆史, 2003. 「群集生態学」, 東京大学出版会, 東京.
- [23] Nakagiri, N. and Tainaka, K., 2004. Indirect effects of habitat destruction in model ecosystems. *Eco. Mod.* **174**: 103-114.
- [24] Okubo, A., 1980. *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*, Springer-Verlag, New York.
- [25] Pascual, M., Roy, M. and Franc, A., 2002. Simple temporal models for ecological systems with complex spatial patterns. *Ecology Letters*, **5**: 412-419.
- [26] Pascual, M. and Levin, S., 1999. From individuals to population densities: Searching for the intermediate scale of nontrivial determinism. *Ecology*, **80**: 2225-2236.
- [27] Satō, K. and Iwasa, Y., 1993. Modeling of wave regeneration (Shimagare) in subalpine Abies forests: population dynamics with spatial structure. *Ecology*, **74**: 1538-1550.
- [28] Satō, K. and Iwasa, Y., 2000. Chapter 18 Pair approximations for lattice-based ecological models, pp. 341-358, In: *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity* (Eds. Dieckmann, U., Law, R. and Metz, J.A.J.), Cambridge University Press, Cambridge.
- [29] 佐藤一憲, 松田博嗣, 1989. 「伝染病の伝播と集団絶滅: 空間構造の効果」, 京都大学数理解析研究所講究録, **678**: 101-108.

- [30] Satō, K., Matsuda, H. and Sasaki, A., 1994. Pathogen invasion and host extinction in lattice structured population. *Journal of Mathematical Biology*, **32**: 251-268.
- [31] Sevenster, J.G. and van Alphen, J.J.M., 1996. Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *J. Anim. Ecol.*, **65**: 308-324.
- [32] 重定南奈子, 1992. 「侵入と伝播の数理生態学」, 東京大学出版会, 東京.
- [33] Shigesada, N., Kawasaki, K. and Teramoto, E., 1979. Spatial segregation of interacting species. *J. theor. Biol.*, **79**: 83-99.
- [34] Shigesada, N., Kawasaki, K. and Teramoto, E., 1986. Traveling periodic waves in heterogeneous environments. *Theor. Pop. Biol.*, **30**: 143-160.
- [35] Skellam, J.G., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, **38**: 196-218.
- [36] Tainaka, K., 1988. Lattice model for the Lotka-Volterra system. *Journal of the Physical Society of Japan*, **57**: 2588-2590.
- [37] Tainaka, K., 1992. Spatial Pattern in a Chemical Reaction System: Prey and Predator in the Position-Fixed Limit. *Journal of Physical Society of Japan*, **6**: 1891-1894.
- [38] Weiss, M.P., 1907. L'hypothèse du champ moléculaire et la propriété ferromagnétique. *Journal de Physique*, **6**: 661-690.