

排他的干渉関係を持つ複数種系におけるランク-サイズ関係

日本医科大学基礎医学情報処理室
瀬野裕美

Rank-size Relation on a Multi-species System with an Exclusive Interference

Hiromi Seno

Nippon Medical School, Information Processing Center of Medical Sciences

Abstract. Considered is a rank-size relation reduced by a multi-species system. Each species in the community is characterized by the population size in an isolated region. It is easily able to be assigned the rank k ($= 1, 2, \dots$) of species from the largest to the smallest with respect to the population size. We discuss a rank-size relation of a stationary community, making use of a stationary solution for a multi-species system of diffusion equations with an exclusive interference among species.

1. 緒言

複数種からなる群集においては、種間のランク-サイズ関係を考えることができる。ランク-サイズ関係は、種間競争を反映したものと考えられる。さて、ある限られた領域を考える。この領域でサンプルされた種を個体数 x の大きいものから k ($= 1, 2, \dots$) とランク付けすることができる。このとき、あるランク-サイズ関係 $x = S(k)$ が得られる。こうしたランク-サイズ関係は、様々な対象について調べられ、いくつかの典型的なものは理論的にも研究されてきた[10, 15] (Fig.1)。多くの都市の人口のデータに対して次のようなランク-サイズ関係がうまくあてはまることは有名である[12]:

$$x = ck^{-1/(q-1)}$$

c と q は正定数であり、 $1 < q \leq 2$ である。同型のランク-サイズ関係は、他のデータについても見いだされている: 個人所得 [8], ある本や一連の新聞における単語の出現数[2], 属における種の数[4]など([9]の参照文献もみよ)。一方、元村 [6] と Corbet [3] は複数種群集の個体数データに対して幾何法則式をあてはめた:

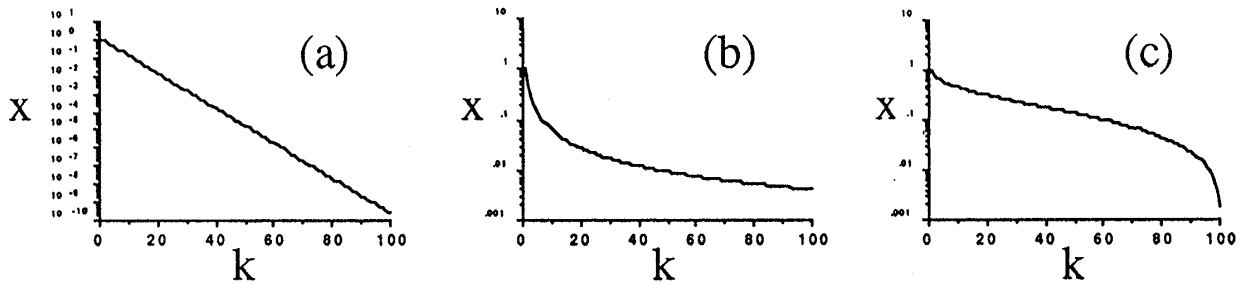


Fig. 1. Rank-size relation by the previous models: (a) $x = c'r^k$ ($0 < c', 0 < r < 1$); (b) $x = ck^{-1/q}$ ($0 < c, 1 < q \leq 2$); (c) Broken-stick model ($w = 100$).

$$x = c'r^k$$

c' と r は正定数であり、 r は1より小さい。このような観測されてきた特殊なタイプのランク-サイズ関係は、数理モデルをつかっても議論されている[11,14]。特に、ニッチ先取り仮説(the niche preemption hypothesis) [7, 13]による上記後者のランク-サイズ関係に対する説明は有名である [ニッチ=生態的地位; 生物個体群の生息する上で関わりのある環境要素に関する種間の地位関係]: w 種群集において、最も支配的な種が、まず、限られた資源のうち、 $1-r$ の割合を取るとする。次に支配的な種が、残りの資源の $1-r$ の割合を取る。以下同様であるとする。それぞれの種の頻度は、種の有する資源の割合に比例するものと考えれば、ランク-頻度の順列は、 $1-r, (1-r)r, (1-r)r^2, \dots, (1-r)r^{w-2}, (1-r)r^{w-1}$ となる。さて、他にも、有名な理論的サイズ分布がいくつかあるが、特に、折れ棒モデル(the broken-stick model) [1, 5]とニッチ重複モデル(the niche overlapping model) [5]はよく知られている。前者は、次のようなランク-サイズ関係を導くものである:

$$x = \frac{1}{w} \sum_{j=k}^w \frac{1}{j}$$

w は考えている種の総数である。「折れ棒」という名称からもわかるが、分割された有限の資源を、 w 個の破片に別れた棒、あるいは、線分と考えているのである。このとき、 $w-1$ 個の折れ目は、ランダムに決まっているものとする。各々の破片の長さを、各種にあてがわれる資源量、ひいては、各種の個体数サイズと考える。次に、後者のランク-サイズ関係は、次のようなものである:

$$x = 1 - \frac{w! \Gamma(w-k+3/2)}{(w-k)! \Gamma(w+3/2)}$$

Γ はガンマ関数である[10]。この場合には、環境は単位長の棒と見なされる。それぞれの種の頻度は、その棒の上にランダムにおかれた2点間の距離に比例するものと仮定する。種は互いに独立であるとするが、資源が有限であるとは仮定していない点において、ニッチ先取りモデルや折れ棒モデルとは異なる。こうしたモデルは、取得した資源量が、個体群サイズについての決定要因であると考えて構成されている。Pielouはそのようなモデルを資源配分モデル(resource apportioning model)と名付けた[9]。

本稿では、Teramoto and Seno [11]によって構成された、拡散複数種群集のモデルから導かれる一つのランク-サイズ関係を考察する。種間競争は、種間におけるある排他的干渉という形で導入する。その競争は空間をめぐるものと見なすことができる。モデルを記述するのは拡散方程式系であるが、その一つの定常解にのみ着目する。これまで提出されたランク-サイズ関係についての数理モデルとは異なり、種間の動態構造を定義する仮定から出発して、その動態の結果として導かれる定常分布を考察する。我々のモデルにおいては、それぞれの種の個体群サイズは、資源の配分によって決まるのではなく、優位種からの干渉の強さで決まる。従って、我々のモデルは、資源配分モデルではない。定常解のみに着目する以上、我々の議論は、構造が不安定に変動するような複数種群集に対してはあてはまらないことを断っておく。

2. モデル

Teramoto and Seno [11]は、次の型の密度依存型の拡散方程式系の定常解を2種系まで調べた:

$$(1) \quad \frac{\partial \mathbf{n}}{\partial t} = \frac{\partial \mathbf{J}}{\partial x}$$

$$\mathbf{n} = (n_1, n_2, \dots, n_w)^T$$

$$\mathbf{J} = (J_1, J_2, \dots, J_w)^T$$

$$(2) \quad J_i = -n_i \frac{\partial}{\partial x} (\mathbf{U} + 2\mathbf{B}\mathbf{n} + \mathbf{\Gamma}\mathbf{n})_i \quad (i = 1, 2, \dots, w)$$

$$\mathbf{U} = (U_1(x), U_2(x), \dots, U_w(x))^T$$

$$B = \begin{pmatrix} \beta_1 & & & & & \\ & \beta_2 & & & & \\ & & \ddots & & & \\ & & & & & \\ & & & & & \\ 0 & & & & \beta_{w-1} & \\ & & & & & \beta_w \end{pmatrix}$$

$$\Gamma = \begin{pmatrix} 0 & & & & & & & & \\ \gamma_{12} & 0 & & & & & & & \\ \gamma_{13} & \gamma_{23} & 0 & & & & & & \\ \vdots & & & & & & & & \\ \gamma_{1w} & \gamma_{2w} & \cdots & & & & 0 & & \\ & & & & & & \cdots & \gamma_{w-1,w} & 0 \end{pmatrix}$$

n_i は i 番目の種の場所 x 時刻 t における個体群密度、 w は考える種の総数である。 $\beta_i n_i$ が第 i 種の密度依存拡散係数に対応する。拡散係数に対する密度依存は、自分自身の密度からのみであり、他の種の密度には依存しないと仮定している。正定数 γ_{ij} は、第 i 種から第 j 種への排他的干渉の効果の強さを表わす。第 i 種については、第 1 種から第 $i-1$ 種までの種からの干渉を受けており、その干渉の強さは、それを及ぼす側の種の個体群密度に依存しているとする。上位の種からのみ干渉を受けるというこの仮定から、与えられた種の順位は、排他的干渉に関する種の優位性の順序となっていると見なせる。最上位種である第 1 種はいかなる種からも干渉効果をうけない。

U_i は、第 i 種にとっての環境ポテンシャルを表わし、任意の i について次の条件を満たす：

$$(P1) \quad U_i \text{ は } \Omega - \{0\} \text{ の上で } C^1$$

$$(P2) \quad \left[\frac{dU_i}{dx} \right]_{0 \leq x} \geq 0 \quad \text{on } \Omega$$

$$(P3) \quad U_i(-x) = U_i(x)$$

$$(P4) \quad U_i(x) < +\infty \quad \text{on } \partial\Omega$$

Ω は、考えている領域であり、原点 $x=0$ を含む連結した一次元閉区間とする。 $\partial\Omega$ は

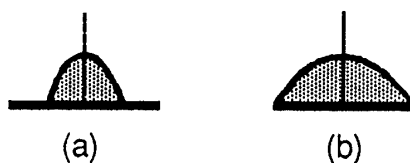


Fig. 2. The possible stationary distribution for (1). (a) shows a truncated distribution in Ω , which is the case excluded in this paper. Only the case of (b), in which the distribution is positive everywhere within the patch and zero at the boundary of Ω , is considered in this paper.

Ω の境界を表わす。これらの仮定を満たす環境ポテンシャルにしたがって、それぞれの個体群は、原点に向かって集合する傾向を持つ。この傾向は、排他的干渉の効果及び拡散の効果と拮抗する。

境界条件: 長さ L の連結一次元閉区間 $\Omega = (-L/2, L/2)$ を考える。境界 $\partial\Omega: x = \pm L/2$ においては次の条件をかす:

$$(3) \quad n(\pm \frac{L}{2}, t) = 0$$

この条件は、境界から Ω 外に移出した個体群が再び領域 Ω 内に戻ることがないことを表わす。今考えている方程式系においては、個体群は増殖項を持たないから、密度に依存しない定数拡散係数による拡散であれば、環境ポテンシャルによる集合の傾向が存在していたとしても、この移出によりあらゆる個体群は時間と共に絶滅の一途を辿る。しかし、密度依存拡散においては、このことが常に真とは限らない。以下の節においては、系(1)について、存在しうるゼロでない定常解を扱う。

3. ある定常解の解析

定常解: 系(1)の定常解 $n^*(x)$ は $J=0$ の解によって与えられる。式(2)からわかるように、 $J=0$ は Ω 上で n_i がゼロか正かによって、 2^w 通りの解を持ちうる。本稿では、次の条件を満たす、そのうちの一つのみに着目する(Fig. 2):

$$(H1) \quad \Omega - \partial\Omega \text{ 上で } n_i^* > 0 \quad (i=1, 2, \dots, w)$$

$t \rightarrow \infty$ において実現される定常状態は、初期分布に依存する。さらに、 $t \rightarrow \infty$ においては絶滅してしまう種もあるかも知れない。 $t \rightarrow \infty$ では絶滅してしまう種が、 $t < \infty$ に

おいては、他の種の存続に影響を与えている可能性もある。そこで、我々は、観測される群集は定常状態にあり、そこに存在する種をサンプルすることができるだけであると仮定する。Teramoto and Seno [11]が示したように、初期分布と、干渉効果の強さの分布によっては、定常状態におけるある個体群の分布が Ω 内で不連結で、その個体群密度が原点の周りでゼロである、という場合が起こりうる。また、分布は連結であるが、分布域の長さが L より小さい、ということも可能である (Fig. 2)。本稿では、このような場合は考えず、仮定(H1)を満たす定常状態に注目する。つまり、各種の初期個体群サイズは十分に大きく、定常分布は連結で、その分布域は、全ての種について長さ L を持つと仮定する。

さて、定常分布は、次の式から求められる:

$$U + 2Bn^* + \Gamma n^* = C$$

C_i は、境界条件(3)によって決まる定数である: $C = U(L/2)$ 。結果、我々は、次の式を得る:

$$(4) \quad (2B + \Gamma)n^* = U\left(\frac{L}{2}\right) - U(x)$$

行列 $2B + \Gamma$ は正則であるから、

$$(5) \quad n^* = (2B + \Gamma)^{-1} \left\{ U\left(\frac{L}{2}\right) - U(x) \right\}$$

特に、

$$(6) \quad n_1^* = \frac{1}{2\beta_1} \left\{ U_1\left(\frac{L}{2}\right) - U_1(x) \right\}$$

相対頻度: 次のように定義される個体群密度の相対頻度を考える: $\tilde{n} = n^*/n_1^*$ 。実際には、(5)と(6)を使うと、次のように表わされる:

$$(7) \quad \tilde{n} = 2\beta_1(2B + \Gamma)^{-1} \frac{U\left(\frac{L}{2}\right) - U(x)}{U_1\left(\frac{L}{2}\right) - U_1(x)}$$

以下、次のタイプの環境ポテンシャル U のみを考える:

$$(H2) \quad \mathbf{U}(x) = \Psi(x)\mathbf{K}$$

$\mathbf{K} = (\kappa_1, \kappa_2, \dots, \kappa_w)^T$ は正定数であり、第 i 種の環境ポテンシャル $\Psi(x)$ に対する感受性を表わす。 $\Psi(x)$ は種や群集構造に依存しないスカラー関数である。このタイプの環境ポテンシャルは、群集外の要因で決まっているような場合に当てはまると考えられる。例えば、環境ポテンシャルが、地理や化学物質の分布勾配によって決まっているような場合が考えられる。Teramoto and Seno [11] もこのタイプの環境ポテンシャルを扱った。このとき、相対頻度(7)は、次のようになる:

$$(8) \quad \tilde{\mathbf{n}} = \frac{2\beta_1}{\kappa_1} (2\mathbf{B} + \Gamma)^{-1} \mathbf{K}$$

この式は、 $\Psi(x)$ に依存していない。ここで、次の変換により、我々は、扱うパラメータの数をへらすことができる:

$$(9) \quad \mu_i \equiv \frac{\kappa_i}{2\beta_i}; \sigma_{ij} \equiv \frac{\mu_i \gamma_{ij}}{\kappa_j}; \hat{n}_i \equiv \frac{\mu_1 n_i^*}{\mu_i n_1^*}$$

$i = 1, 2, \dots, w; j = i+1, i+2, \dots, w$ である。 \hat{n}_i は第 i 種の個体群密度の 重みつき相対頻度 と呼ぶことができる。さらに、次のようなベクトルと行列を定義する:

$$\hat{\mathbf{n}} := (1, \hat{n}_2, \dots, \hat{n}_w)^T$$

$$\mathbf{e} = (1, 1, \dots, 1)^T$$

$$\mathbf{S} = \begin{pmatrix} 0 & & & & & & & & & & 0 \\ \sigma_{12} & 0 & & & & & & & & & \\ \sigma_{13} & \sigma_{23} & & & & & & & & & \\ \vdots & & & & & & & & & & \\ \vdots & & & & & & & & & & \\ \sigma_{1w} & \sigma_{2w} & \dots & & & & \dots & \sigma_{w-1,w} & 0 & & \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{E} = \begin{pmatrix} 1 & & & \mathbf{0} \\ & \ddots & & \\ & & & \\ \mathbf{0} & & & 1 \end{pmatrix}$$

すると、(8)の代わりに、次の式を得る:

$$(10) \quad \hat{\mathbf{n}} = (\mathbf{E} + \mathbf{S})^{-1} \mathbf{e}$$

(10)の導出については、付録Aを参照されたい。結果、重みつき相対頻度が行列 \mathbf{S} のみによって特徴付けられることがわかる。

ここまで、我々は、個体群密度 \mathbf{n}^* にのみ着目してきた。しかし、これまでの議論は、 Ω の任意の部分域 $\omega \subseteq \Omega$ における個体群サイズ N^* についてもあてはまる。 N^* は次のように表わされる:

$$N^* \equiv \int_{\omega} \mathbf{n}^* dx$$

実際、(4)の両辺を ω 上で積分し、(H2)を使えば、(8)に対応する次の式を得る:

$$\tilde{\mathbf{N}} = \frac{2\beta_1}{\kappa_1} (2\mathbf{B} + \Gamma)^{-1} \mathbf{K} \quad \text{ここで } \tilde{\mathbf{N}} \equiv \frac{N^*}{N_1^*} \text{ である。}$$

すると、同様にして、我々は、次の式を得る:

$$(11) \quad \hat{\mathbf{N}} = (\mathbf{E} + \mathbf{S})^{-1} \mathbf{e}$$

ここで、 $\hat{\mathbf{N}} = (\hat{N}_1, \hat{N}_2, \dots, \hat{N}_w)^T$, $\hat{N}_i = \frac{\mu_1 N_i^*}{\mu_i N_1^*}$ ($i = 1, 2, \dots, w$)。

結局、次の結果を得ることができる:

結果 1. 仮定(H1)を満たす定常複数種群集に対しては、任意の部分域 ω 上の個体群サイズに関する相対頻度は、 $\Omega - \partial\Omega$ 上の任意の点 x における個体群密度に関する相対頻度と同じである。

従って、今考えている場合には、種の個体群サイズについての相対頻度はサンプル領域によらない。以後、我々は、個体群密度 \mathbf{n}^* のみを考える。

ところで、(10)で与えられる $\hat{\mathbf{n}}$ が(H1)と矛盾しないためには、 \mathbf{S} に対しての拘束条件がある。十分条件は以下のように求められる(付録B):

結果 2. もしも、 $\text{Max}_i \sum_{k=1}^{i-1} \sigma_{ki} < 1$ ならば、(10)で与えられる $\hat{\mathbf{n}}$ は(H1)と矛盾しない。

さらに、次のような必要条件も得ることができる(付録C):

結果3. もしも、(10)で与えられる \hat{n} が(H1)と矛盾しないならば、 $\text{Max}_j \text{Min}_i \sigma_{ij} < 1$ である。

以下では、 $\{\sigma_{ij}\}$ について、いくつかの特殊な場合を調べる。特に、 $\{\sigma_{ij}\}$ がランダムに与えられる場合に注目する。その場合には、 $\{\sigma_{ij}\}$ は、平均値 $\langle \sigma \rangle$, 偏差 $\delta \langle \sigma \rangle$ ($0 \leq \delta \leq 1$) であるような一様分布にしたがって決まるとする。 δ は $\{\sigma_{ij}\}$ の偏差係数(coefficient of variance)である。すると、可能な σ_{ij} の最大値は $(1 + \delta)\langle \sigma \rangle$ であり、最小値は $(1 - \delta)\langle \sigma \rangle$ である。ランダムな $\{\sigma_{ij}\}$ の場合については、次のような数値計算の手順を繰り返して用い、平均的な様相を調べる:

- (A) ランダムに決めた $\{\sigma_{ij}\}$ について、 $i=2 \sim 100$ の個体群密度 n_i を(10)を用いて順に計算する。
- (B) もしも、得られた n_i が負であれば、 n_i は仮定(H1)に矛盾するからゼロにおく。
- (C) (B)を100種の個体群に対して順に行なってゆき、正の個体群密度を持つ個体群に対して1から w までの順位を付け直す。

(i) 任意の i, j に対して $\sigma_{ij} = \sigma = \text{const.}$ の場合。

この場合、上位の種からの干渉は、上位種についての個体群密度の総和のみで決まり、上位の種は区別されない。任意の i, j に対して $\sigma_{ij} = \sigma$ ならば、 \hat{n} は次のように陽に求められる:

$$(12) \quad \hat{n}_i = (1 - \sigma)^{i-1} \quad (i = 1, 2, \dots, w)$$

この場合には、 $\sigma < 1$ は \hat{n} と (H1)が矛盾しないための必要十分条件になっている。 i は第 i 番目の種の個体群サイズのランクと見なせる。もしも、あらゆる種の持つパラメータが全て等しいならば、排他的干渉の効果は、単に、上位種の個体群密度の総和からくる効果といえる。この意味で、結果(12)は、ニッチ先取りモデルの結果に対応している[7, 13]。ただし、(12)は仮定 $\sigma_{ij} = \sigma$ からだけ導かれるものであったから、(12)に対して、さらに、任意の i に対して $\mu_i = \mu = \text{const.}$ を仮定したとしても、パラメータの自由度は残る。であるから、この結果は、ニッチ先取りモデルの結果を拡張したものと考えることができる。ニッチ先取りモデルと異なり、動的な過程を経て至る定常状態に対してこ

の結果が得られていることは興味深い。

(ii) 任意の i, j に対して $\sigma_{ij} = \sigma_i$ の場合(dominant species-dependent case)。

この場合には、排他的干渉効果の強さは、どの上位種からのものかによって決まり、その効果を被る種にはよらない。この場合にも \hat{n} を陽に求めることができる：

$$(13) \quad \hat{n}_i = \prod_{k=1}^{i-1} (1 - \sigma_k) \quad (i = 2, 3, \dots, w)$$

容易にわかるように、 \hat{n} と (H1)が矛盾しないための必要十分条件は任意の i について $\sigma_i < 1$ である。この場合には、 $\{\sigma_i\}$ がランダムに与えられても、相対頻度分布の歪みは小さく(Fig. 3)、ほとんど幾何級数分布としてフィッティングされうる。

(iii) 任意の i, j に対して $\sigma_{ij} = \sigma_j$ の場合(ordinant species-dependent case)。

上位の種は区別されず、上位種についての個体群密度の総和が排他的干渉効果に寄与する。干渉効果の強さは、効果を被る種だけに依存する。 \hat{n} は次の形にかける：

$$(14) \quad \hat{n}_i = 1 - \sigma_i \left(1 + \sum_{j=2}^{i-1} \prod_{k=j}^{i-1} (1 - \sigma_k) \right) \quad (i = 2, 3, \dots, w)$$

(10)を解析すること(付録D)により、次の結果が得られる：

結果4. 任意の i, j に対して $\sigma_{ij} = \sigma_j$ の場合、重みつき相対頻度が優位性の順位の順で幾何法則にしたがうための必要十分条件は、任意の i, j に対して $\sigma_{ij} = \sigma = \text{const.} < 1$ であることである。

(14)で与えられる \hat{n} と (H1)が矛盾しないためには、(14)の右辺が正でなければならないが、そのような $\{\sigma_j\}$ の閾値を数値計算によって求めた結果を Fig. 4 に示す。

上記の $\sigma_{ij} = \sigma_j$ の場合と対照的に、この場合には、 $\{\sigma_j\}$ のランダムさは、相対頻度分布を顕著に歪ませる(Fig. 5)。正の δ は、低いランクの個体群サイズを上げ、高いランクのそれを下げる効果のあることが Fig. 5(c) からみてとれる。Fig. 5(a) からわかるように、大きなランダムさ、つまり、大きな δ の値は、相対頻度分布を線形に近い形に歪ませる。中庸な δ の値は、相対頻度分布が対数分布で近似できるような歪みを与えている(Fig. 5(b))。

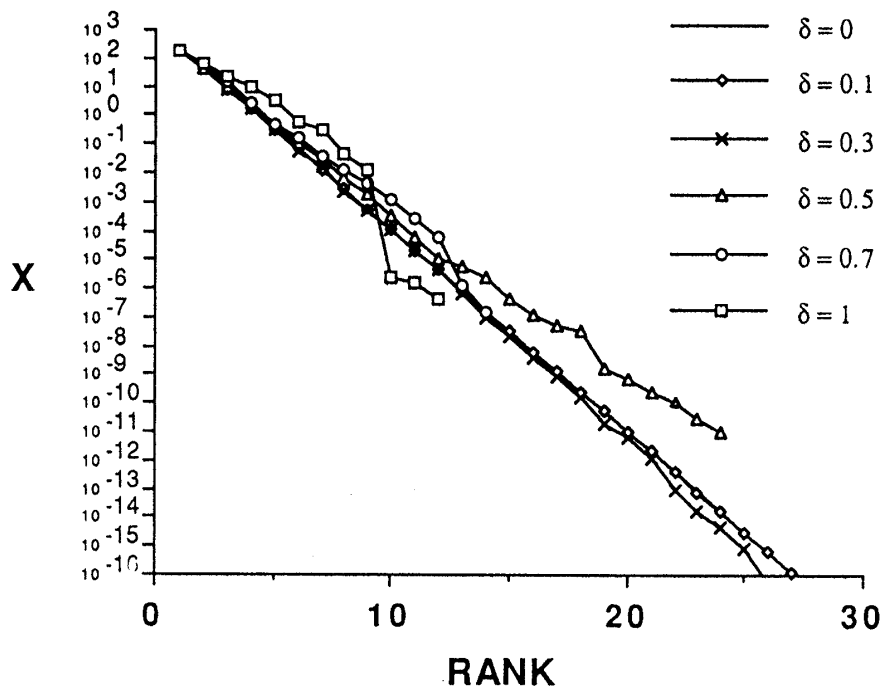


Fig. 3. Example distribution of \hat{n} in the case when $\sigma_i = \sigma_j$ given randomly for any i, j . $\langle \sigma \rangle = 0.8$.

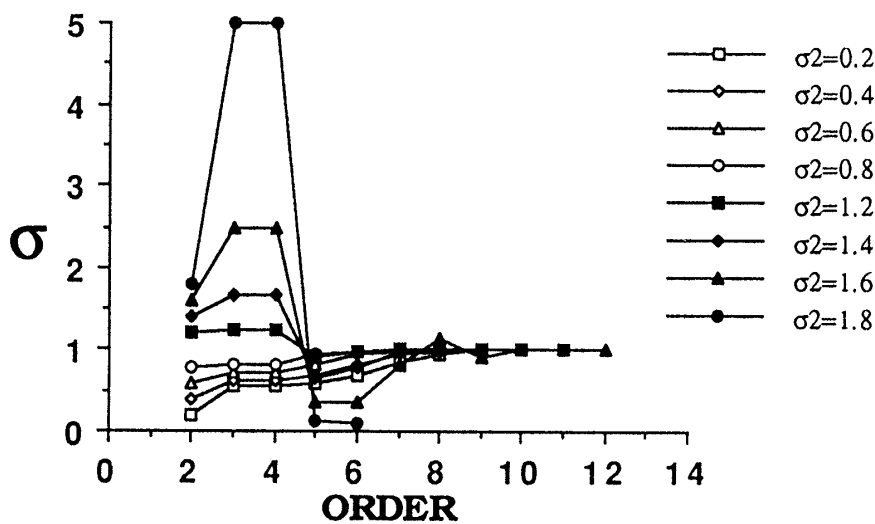


Fig. 4. Critical values of $\{\sigma_{ij}\}$ for the consistence between \hat{n} and (H1). Numerically calculated. Horizontal axis is for j of $\sigma_i = \sigma_j$; Vertical is for the value of σ_j . σ_2 is variously given.

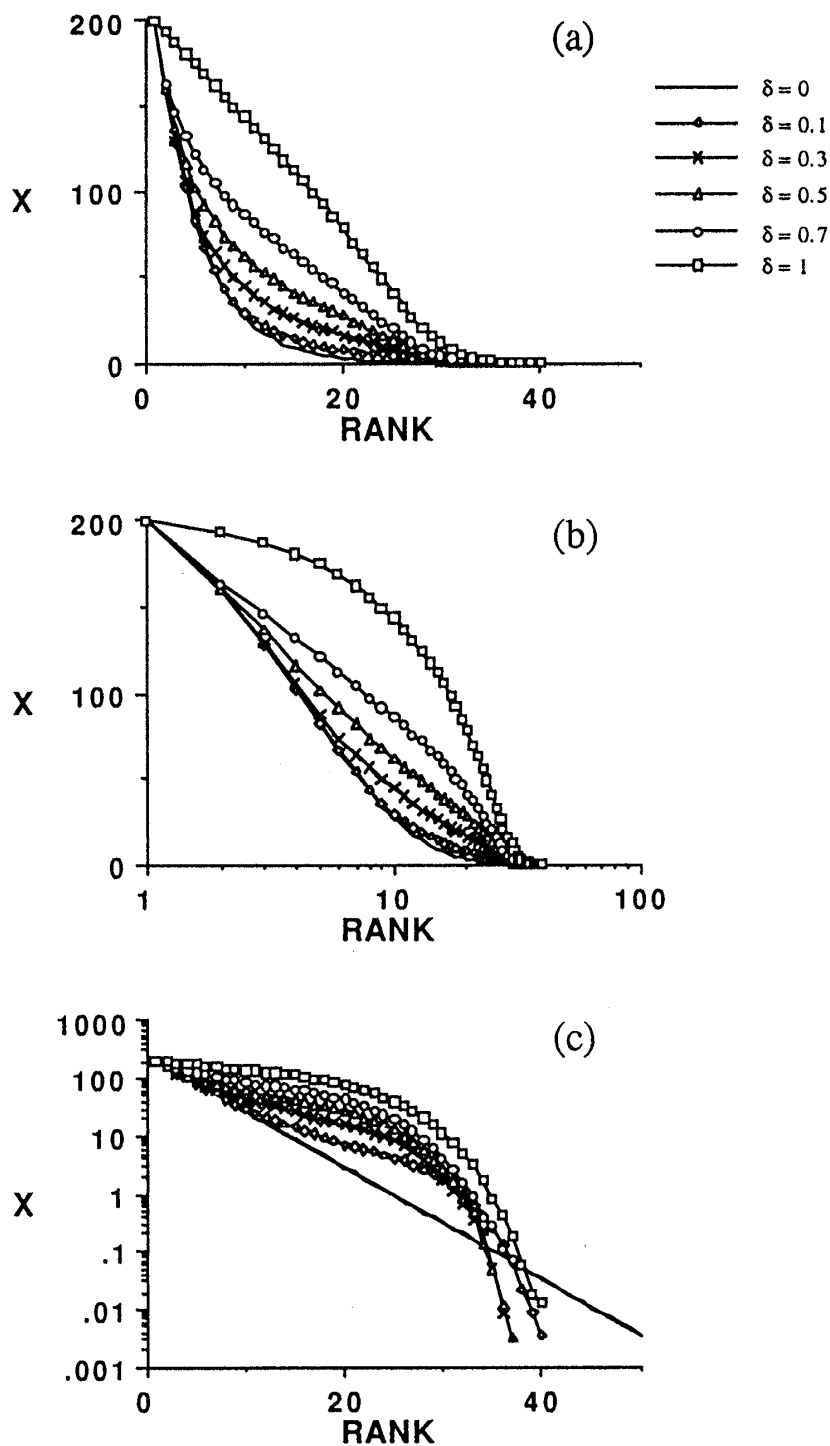


Fig. 5. Example distribution of \hat{n} in the case when $\sigma_i = \sigma_j$, given randomly for any i, j . $\langle \sigma \rangle = 0.2$.
 (a) normal-normal axis; (b) log-normal axis; (c) normal-log axis.

(iv) $\{\sigma_{ij}\}$ がランダムな場合。

生息可能な種の数 w は $\{\sigma_{ij}\}$ のランダムさによってある偏差を持つ。この種数 w を多数回の数値計算によって評価した結果、 $\langle\sigma\rangle$ が大きくなるにしたがって w は小さくなることが示された(Fig. 6)。ランダムな $\{\sigma_{ij}\}$ に対しては、たとえ $\langle\sigma\rangle$ が 1 よりも大きくても、生息可能な種数は必ずしも 1 ではない。 $\langle\sigma\rangle > 1$ の場合には、大きい偏差は生息可能種数を大きくする傾向がみられる。このことを確かめるために、各平均値 $\langle\sigma\rangle$ に対して、生息可能な種数が 1 になるような閾の偏差の値を数値計算によって評価した。そのような偏差の値を「閾偏差」(critical variance)と呼ぶことにする。Fig. 7 にその結果を示す。仮定された傾向が、明らかにみられる。閾偏差は、 $\langle\sigma\rangle$ が大きくなるにしたがって大きくなる。この傾向は、上の結果 3 から導かれる次の結果に関係があるはずである：

補題. (10)の \hat{n} が(H1)と矛盾しないならば、 $\langle\sigma\rangle - \delta\langle\sigma\rangle < 1$ である。

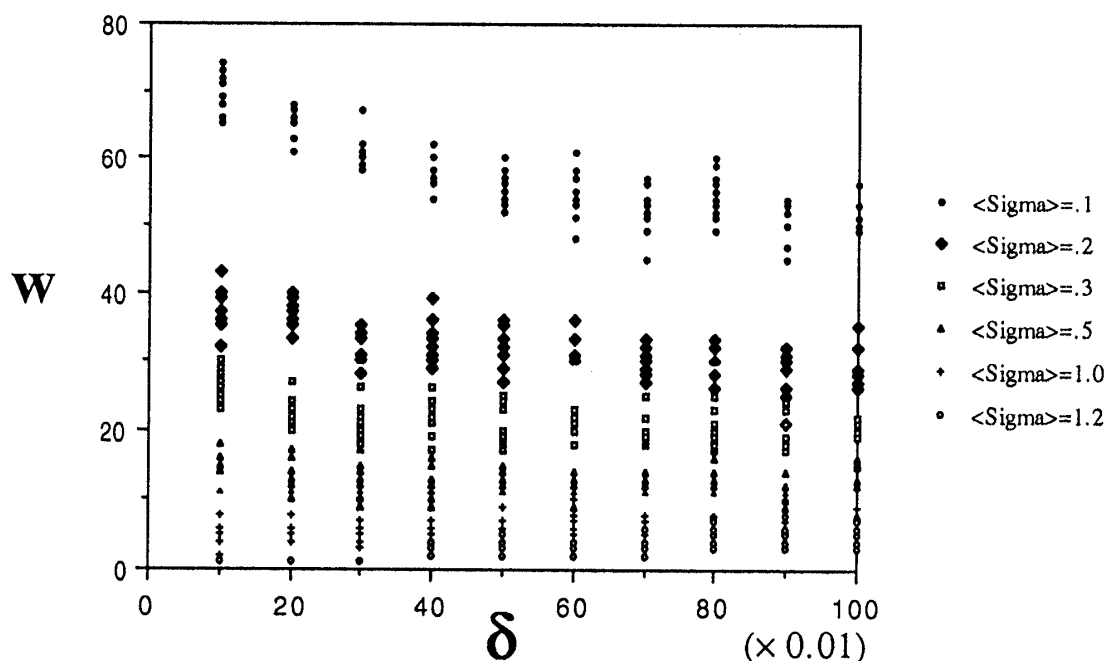


Fig. 6. Numerical results on the number of fugitive species for the random $\{\sigma_{ij}\}$. The horizontal axis is of the coefficient of variance. Plots are for a variety of $\langle\sigma\rangle$.

最後の不等式は、 $\langle \sigma \rangle$ と δ の関係式である。この関係式の与える境界点も Fig. 7 に示した。実際、数値計算による閾偏差は、それ自身の偏差を持ってはいるが、傾向はこの関係式の与えるそれと類似している。

次に、この $\{\sigma_j\}$ のランダムさによる相対頻度分布の歪みに着目する。Fig. 8 に示すように、ゼロでない δ は、 δ がゼロの時の相対頻度分布(幾何法則にしたがう分布)を明らかに歪ませる。正の δ が低いランクの個体群サイズを上げ、高いランクのそれを下げる効果を持っているのは、上記の $\sigma_{ij} = \sigma_j$ の場合と同様である。歪みは、相対頻度分布を幾何法則から完全にはずしてはいるが、 $\sigma_{ij} = \sigma_j$ の場合と比べて、その程度は小さい。さらに、この場合には、 $\sigma_{ij} = \sigma_j$ の場合と異なり、大きなランダムさ、つまり、大きな δ が、相対頻度分布を対数分布形に近づける。線形分布に近づくという、 $\sigma_{ij} = \sigma_j$ の場合にみられた傾向はない。

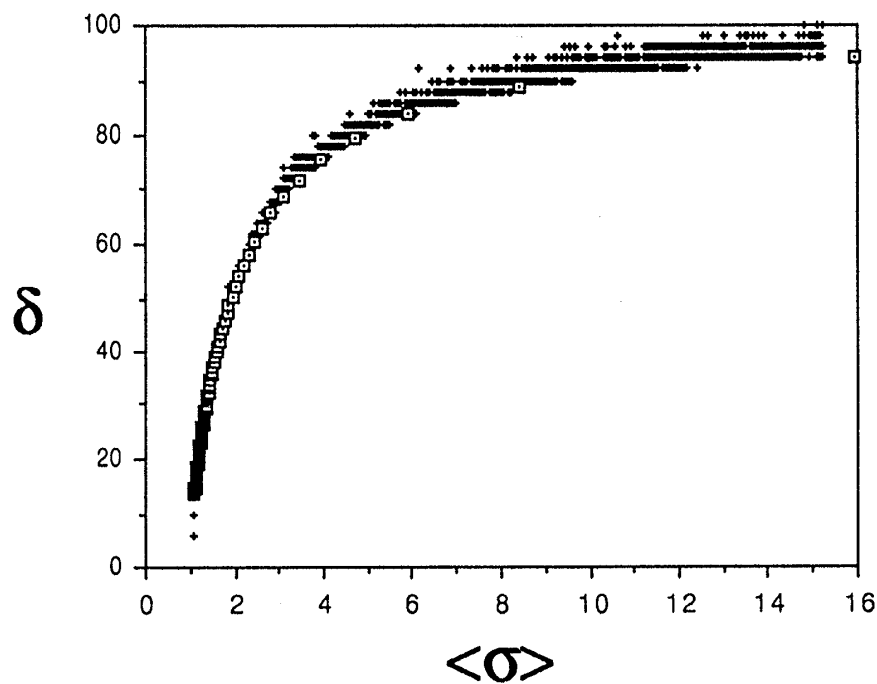


Fig. 7. Critical variance below which no population is sampled. "+" shows the numerical results. "□" is the critical point analytically obtained, mentioned as the corollary in the text.

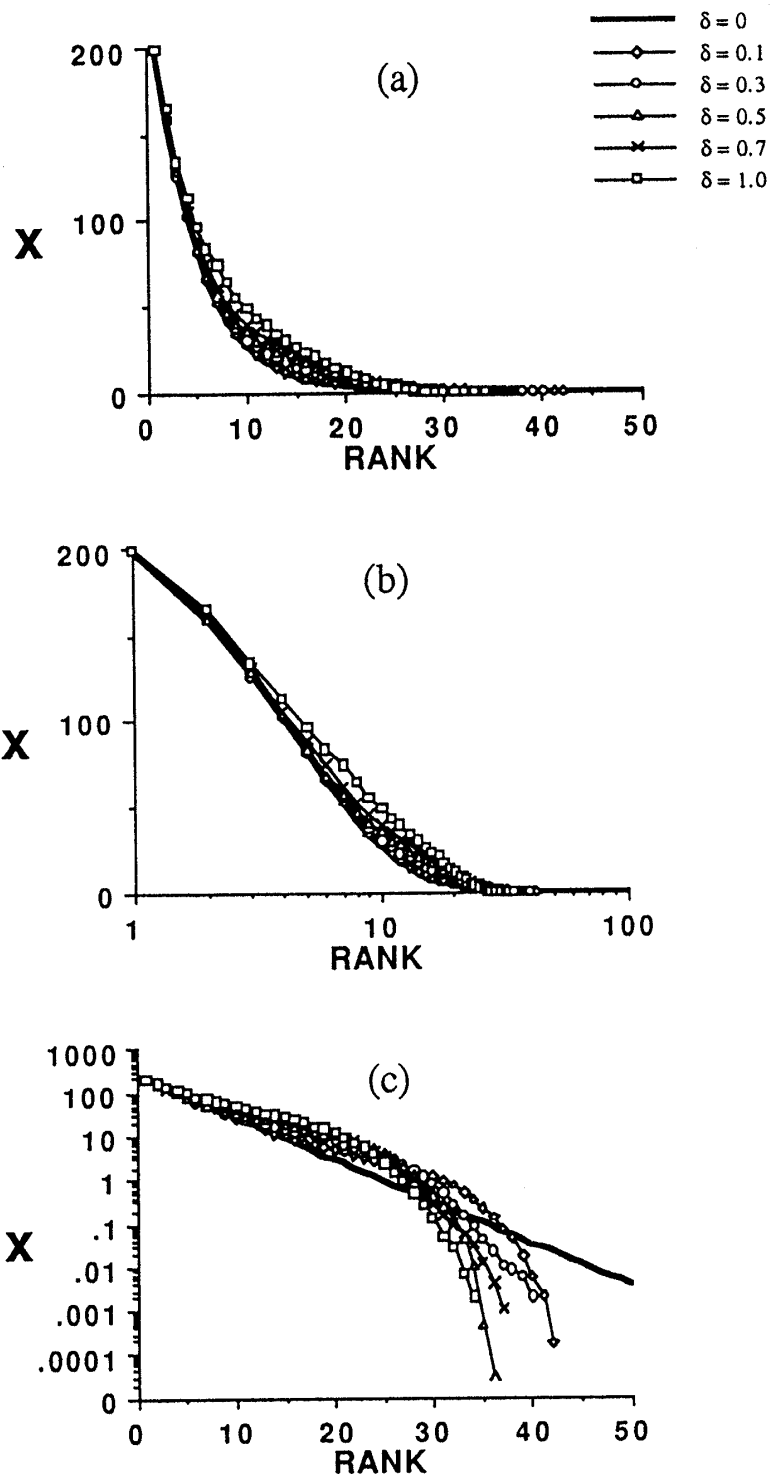


Fig. 8. Example distribution of \hat{n} in the case when $\{\sigma_j\}$ is randomly given. $\langle \sigma \rangle = 0.2$.
 (a) normal-normal axis; (b) log-normal axis; (c) normal-log axis.

4. 結語

一つの典型的なランク-サイズ関係である幾何法則が、我々のモデルにおいてもある特殊な場合として導かれた。このことは、幾何法則が、ニッチ先取りモデル[7, 13]でも示されたような空間をめぐる競争と強い関係を持っていることを示している。我々のモデルは、Pielou [9]のいうところの資源配分モデルではないが、ニッチ先取りモデルの拡張になっているとも解釈できる。

我々のモデルにおいては、種間の優位性は、考えている個体群の空間分布がいくつの他種の個体群密度からの干渉効果を受けて決まるか、によって定められていた。この優位順位と、ランク-サイズ関係におけるランクは、一般には一致しない。さらに、一般には、実現されるランク-サイズ関係は、従来のモデルから導かれるそれと比較して歪んでいる(Fig. 8)。

種間における排他的干渉効果の強さがランダムに与えられている場合には、ランク-サイズ関係が歪むばかりでなく、系における種の多様性はそのランダムさに影響を受ける。Fig. 6 に示したように、平均値としては最大の種数を実現できるような排他的干渉効果の強さが与えられているような場合に、ランダムさの偏差が大きくなるにしたがって、系の生息種数は減少する傾向がある。一方、平均値としては、1種しか生息できないような排他的干渉効果の強さの場合には、逆に、ランダムさの偏差が大きくなると種の多様性が上がる傾向がみられる(Fig. 7)。つまり、種間の排他的干渉効果が平均的に強い場合には、その偏差が大きい場合に、平均的に弱い場合には、偏差が小さい場合に、種の多様性は上がるという結論になる。

種間の干渉効果の強さの分布のランダムさがランク-サイズ関係を幾何法則から歪ませ、他の分布に近づける可能性を我々の解析は示唆している。つまり、多様な種の成すランク-サイズ関係が、従来研究されてきたような型にあてはまるのも、種間の関係に或るランダムさがあり、その反映なのかもしれない。

単純なモデルは、現実の現象を考えるには、余りにも単純すぎる場合もあるが、現実の現象を生物学的に考えるうえでの指標を与えることもある。我々は、この解析が他の研究に何らかの寄与を与えることを期待する。

付録 A

(10)の導出を述べる。(8)から、第*i*種についての次の式を得る:

$$2\beta_i \frac{n_i}{n_1} + \sum_{k=1}^{i-1} \gamma_{ki} \frac{n_k}{n_1} = 2\beta_1 \frac{\kappa_i}{\kappa_1}$$

(9)で示された記号を使うと次のように書き換えられる:

$$\frac{\mu_1}{\mu_i} \frac{n_i}{n_1} + \sum_{k=1}^{i-1} \frac{\mu_k \gamma_{ki}}{\kappa_i} \frac{\mu_1}{\mu_k} \frac{n_k}{n_1} = 1$$

この式は、 $\hat{\mathbf{n}} + \mathbf{S}\hat{\mathbf{n}} = \mathbf{e}$ を意味するから、(10)が導かれる。

付録 B

(10) と (H1)の無矛盾に関する結果 2 を証明する。(10) から次のことが得られる:

$$(B1) \quad \hat{n}_i = 1 - \sum_{k=1}^{i-1} \sigma_{ki} \hat{n}_k$$

すると、

$$(B2) \quad \hat{n}_i > 1 - \left(\sum_{k=1}^{i-1} \sigma_{ki} \right) \cdot \text{Max}_j \hat{n}_j$$

さて、今、 $1 \leq j \leq i-1$ における任意の j について $0 \leq \hat{n}_j$ とすると、(B1) から、 $1 \leq j \leq i-1$ における任意の j について $\hat{n}_j \leq 1$ でもある。したがって、(B2) から次の式を得る:

$$(B3) \quad \hat{n}_i > 1 - \sum_{k=1}^{i-1} \sigma_{ki}$$

もしも、(B3) の右辺が正であるならば、 i に関しても (H1) は満たされる。つまり、

$$1 - \text{Max}_i \sum_{k=1}^{i-1} \sigma_{ki} > 0$$

ならば、十分である。 $\hat{n}_1=1$ であるから、この条件を繰り返して使えば、結果 2 が得られる。

付録 C

結果 3 を証明する。(B1) から、

$$(C1) \quad \hat{n}_i \leq 1 - P_{i-1} \cdot \text{Min}_k \sigma_{ki}$$

ここで、 $P_i = \sum_{k=1}^i \hat{n}_k$ ($i=2, 3, \dots, w$)である。(H1) が満たされるならば (C1) の右辺は任意の i について正でなければならない。これは、次のように書ける:

$$(C1) \quad 0 \leq 1 - \text{Max}_i \left\{ P_{i-1} \cdot \text{Min}_k \sigma_{ki} \right\}$$

$\hat{n}_1 = 1 < P_{i-1} \leq P_i$ ($i=3, 4, \dots, w$)を使い、(C2) が満たされるとすれば、

$$0 < 1 - \text{Max}_i \left\{ \text{Min}_k \sigma_{ki} \right\}$$

結果 3 が証明された。

付録 D

結果 4 を証明する。 $\hat{n}_i = \eta^{i-1}$ ($0 < \eta < 1; i=2, 3, \dots, w$)と仮定する。すると、(10) から、次を得る:

$$\eta^{i-1} = 1 - \sum_{k=1}^{i-1} \sigma_{ki} \eta^{k-1}$$

$\sigma_{ki} = \sigma_i$ の場合を考えているので、これを代入すると、直接、 $\sigma_{ki} = 1 - \eta$ が得られる。したがって、このことは、(10)が幾何法則を与えるならば、任意の i, j について $\sigma_{ij} = \text{const.}$ であるときであることを示している。逆に、任意の i, j について $\sigma_{ij} = \text{const.}$ であるときには、我々は、幾何法則を表わす(12)を陽に得ることができる。

謝辞: 日本医科大学品川嘉也先生および山形大学小林四郎先生には仕事を進める励ましをいただきました。また、竜谷大学寺本英先生、京都大学重定南奈子先生、専修大学難波利幸先生、さらに、レフェリーの方々には有益なコメントをいただきました。原稿作成に当たり、小糸秀美さんには本当にお世話になりました。ここに感謝致します。

参考文献

- [1] Cohen, J. E., Alternate deviations of a species-abundance relation, *Am. Nat.*, **102**(1968), 165-172.
- [2] Condon, E. U., Statistics of vocabulary, *Science*, **67**(1928), 300.
- [3] Corbet, A. S., The distribution of butterflies in the Malay Peninsula (Lepid.), *Proc. Roy. Ent. Soc. London*, **A16**(1942), 101-116.
- [4] Fisher, R. A., Corbet, A. S. and Williams, C. B., The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population, *J. Anim. Ecol.*, **12**(1943), 42-48.
- [5] MacArthur, R. H., On the relative abundance of bird species, *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **43**(1957), 293-295.
- [6] 元村勲, 群集の統計的取扱について, *動物学雑誌*, **44**(1932), 379-383.
- [7] 元村勲, 動物群集の個体数密度の等比級数法則に関する再考察(Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association), *生理生態*, **1**(1947), 55-60.
- [8] Pareto, V., *Cours d'`Economie Politique*, Lausanne and Paris, 1897.
- [9] Pielou, E. C., *Ecological Diversity*, Wiley, New York, 1975.
- [10] Pielou, E. C. and Arnason, A. N., Correction to one of MacArthur's species-abundance formulas, *Science*, **151**(1965), 592.
- [11] Teramoto, E. and Seno, H., Modelling of biological aggregation patterns, *Biomathematics and Related Computational Problems*, (ed. Ricciardi, L.M.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1988, 409-419.
- [12] Teramoto, E., Shigesada, N. and Kawasaki, K., Species-abundance relation and diversity, *Lecture Notes in Biomathematics*, (eds. Levin, S. A. and Hallam, T. G.), Springer-Verlag, 1984, 163-177.
- [13] Uchida, T., A theoretical consideration on Motomura's geometric series law of species-abundance relation in animal communities, *Research Reports on Ecology*, **9**(1943), 173-178.
- [14] Yule, G. U., A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J.C. Willis, F.R.S., *Phil. Trans. Roy. Soc.*, **B213**(1924), 21-81.
- [15] Zipf, G. K., *Human Behavior and the Principle of Least Effort*, Addison-Wesley Press, Cambridge, 1949.

瀬野裕美（会員）〒113 東京都文京区千駄木1-1-5

1990年京都大学理学博士。寺本研出身。専門は数理生物学。1987-89年Italia, Napoli大学L. M. Ricciardi教授の元に留学。環境の不均質性と生物個体群とのかかわりあいに関心があり、数理モデル研究に勤しむ。現在、日本医科大学基礎医学情報処理室助手。

(1990年12月4日受付)