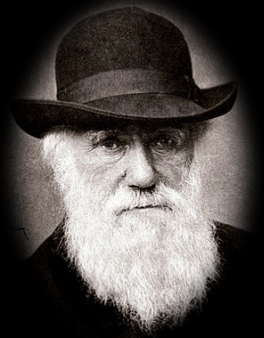


個体群動態入門



進化の駆動力: natural selection

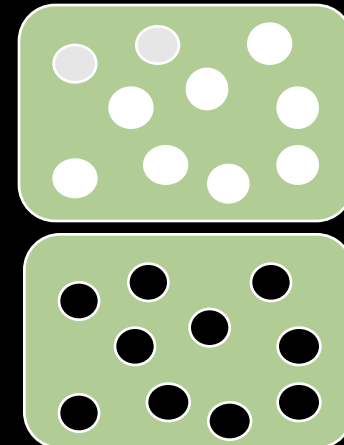
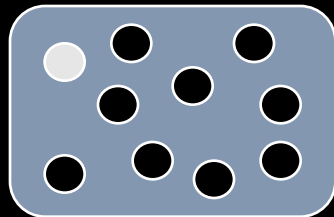
バリエーションの中から、不適なものが排除され、最後に何かが残る



バリエーションの創出とその遺伝



自然淘汰による、競争排除と集団への固定プロセス

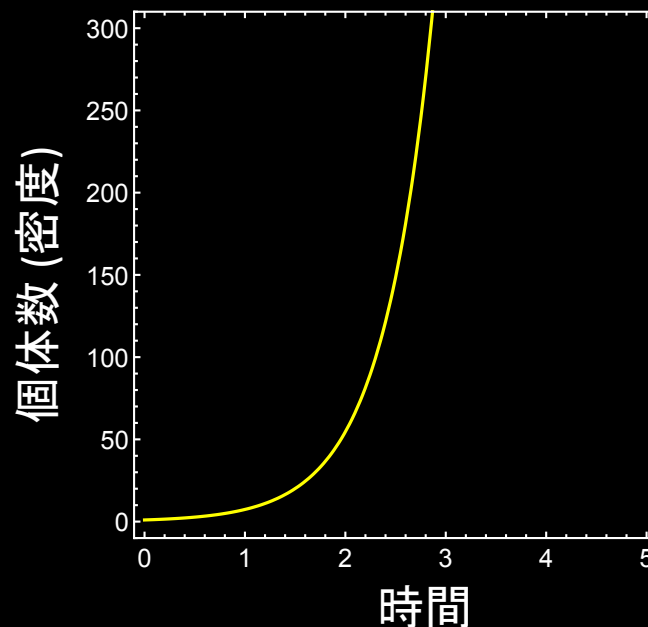


進化的な有利性の指標: 適応度

増殖の数理モデル: マルサス方程式

$$\frac{dx}{dt} = \underbrace{(b)}_{\text{出生}} - \underbrace{d}_{\text{死亡}} x = rx$$

$$x(t) = x_0 e^{rt} \quad e: \text{ネイピア数 (自然対数の底)}$$



ある個体の増殖率を規定する量: 適応度

$$W = \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = (b - d) = r$$

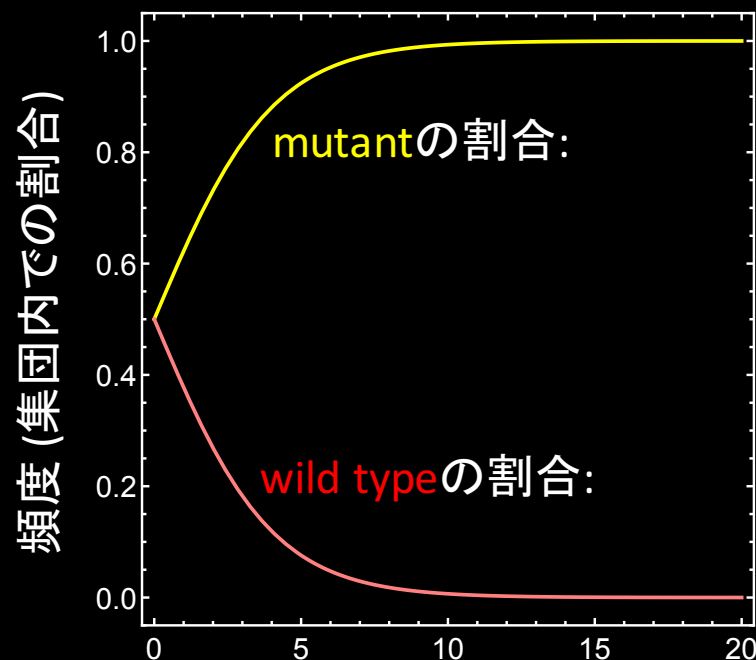
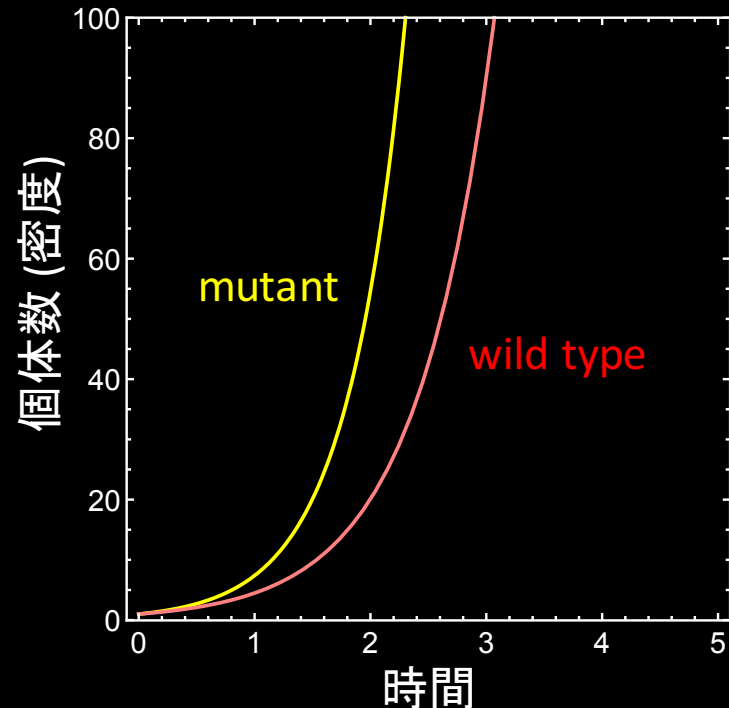
変異体の侵入 (基本再生産数 r が異なる)

$$\frac{dx'}{dt} = (b' - d')x' = r'x'$$

$$x'(t) = x'_0 e^{r't}$$

wild typeの割合: $\frac{x(t)}{x(t) + x'(t)}$

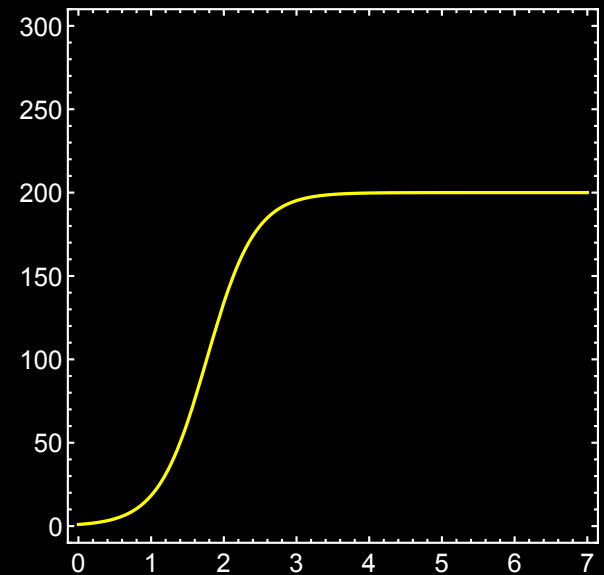
mutantの割合: $\frac{x'(t)}{x(t) + x'(t)}$



密度効果

Pierre-François Verhulstのロジスティック方程式

$$\frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1 + x_2}{K} \right)$$
$$\frac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_1 + x_2}{K} \right)$$



K : 環境収容力

このように書きたくなるのであるが...
ロトカ - ヴォルテラ 競争方程式と呼ばれる

平衡点: $(0,0), (x_1^*, 0), (0, x_2^*), (x_1^*, x_2^*)$

(0, 0)の平衡点が不安定なとき、
初期値とパラメータに依存した平衡状態が存在する

タイプ1とタイプ2のどちらの個体群動態も、

$$\frac{x_1 + x_2}{K} = 1$$

に到達すると、とまってしまう...

出生 と 死亡のプロセスを明示化する

$r = (b - d)$ であったことを思い出す

$$\frac{dx}{dt} = (b - d)x \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

これを直接的に解釈すると、個体数 x が環境収容力 K に近づくと、出生死亡の両プロセスが停止されることを意味する。

つまり、個体群の「中身」それ自体が変化しないことを意味してしまう。

そこで、個体の出生-死亡過程を明確化することを考える

密度効果は何に働くのか

出生 or 死亡

密度効果が死亡プロセスに働くとき...

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= bx - dx^2 \\ &= bx \left(1 - \frac{dx}{b}\right)\end{aligned}$$

$r = b, K = b/d$ とすればロジスティック方程式に読めるが、 K も b に依存していることが異なる

密度効果が出生プロセスに働くとき...

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= bx(1-x) - dx \\ &= (b-d)x \left(1 - \frac{b}{b-d}x\right)\end{aligned}$$

$r = b - d, K = (b - d)/b$ とすればロジスティック方程式に読めるが、パラメータ依存関係が異なる。

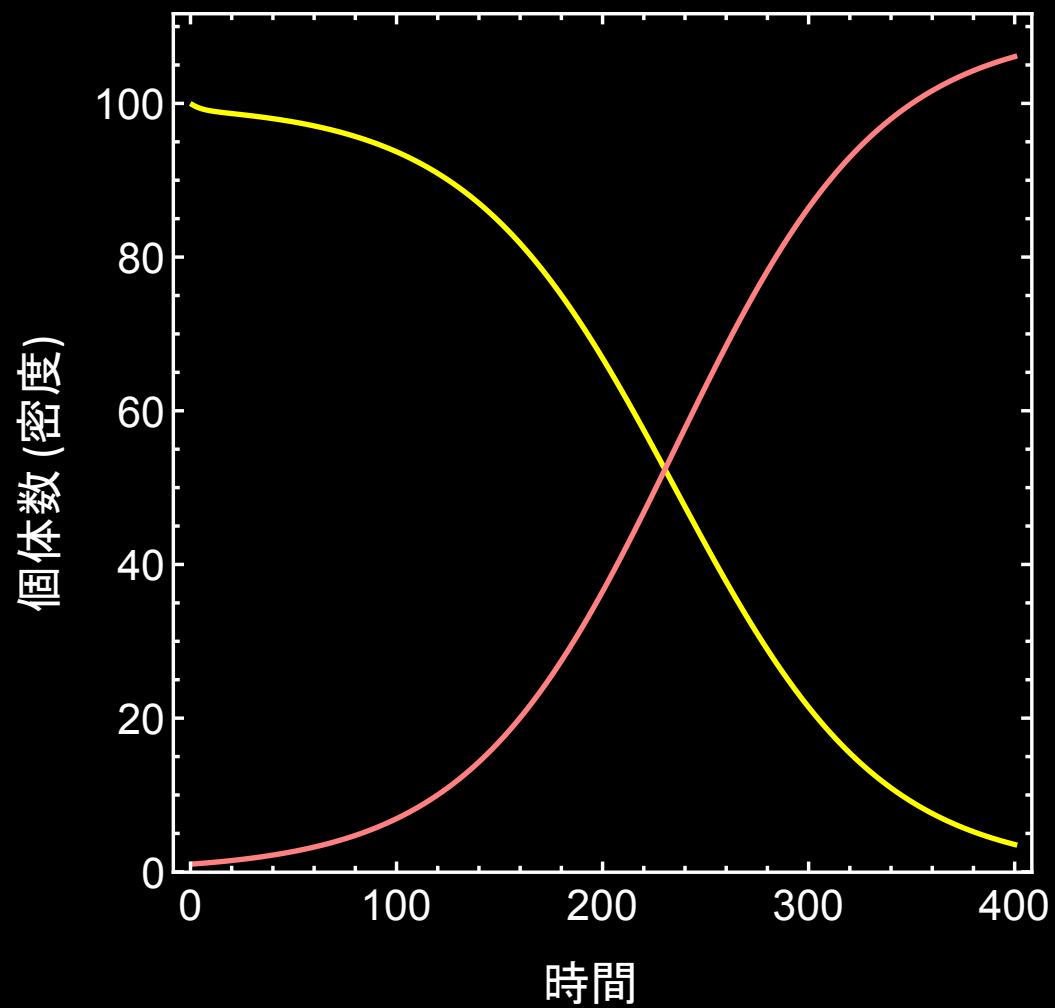
変異体が現れたと考える

出生率が異なる、変異体が登場したとする。
プロセスは死亡率に密度依存性が働く場合を考える

$$\begin{aligned} \text{wild type: } \frac{dx_1}{dt} &= b_1 x_1 \left(1 - \frac{d(x_1 + x_2)}{b_1} \right) \\ \text{mutant: } \frac{dx_2}{dt} &= b_2 x_2 \left(1 - \frac{d(x_1 + x_2)}{b_2} \right) \end{aligned}$$

平衡点: $(0,0), (x_1^*, 0), (0, x_2^*)$

$b_1 \neq b_2$ のときには、括弧内が共に0になることはない、
共存解が存在しない



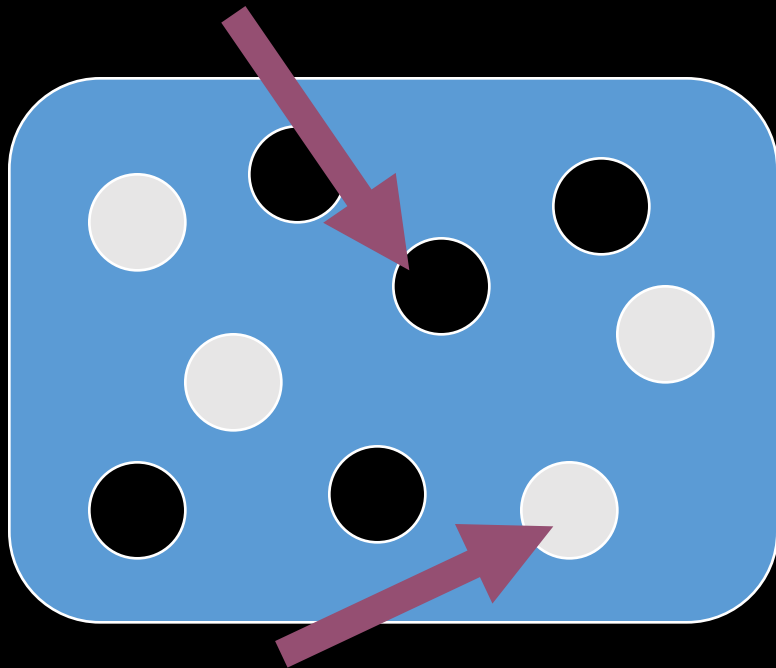
変異型の出現

野生型の絶滅
変異型の固定

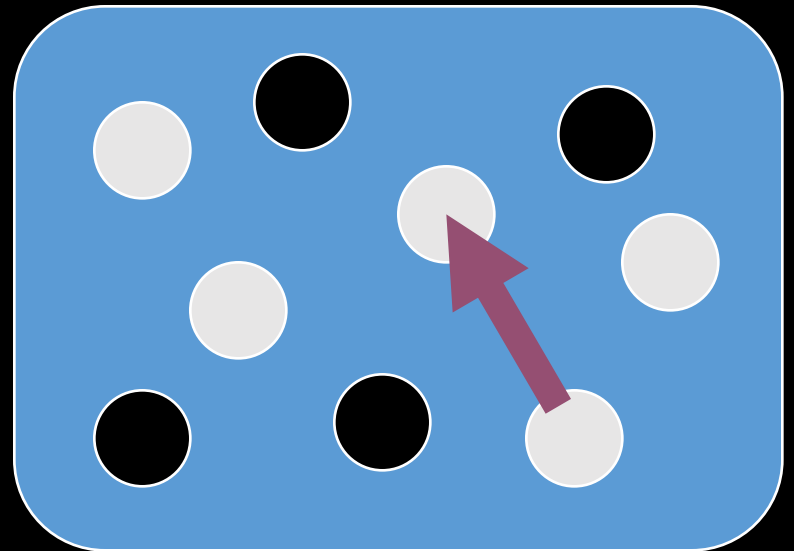
モランプロセス①

集団サイズが有限であるときの複製子ダイナミクスはモランプロセスで表現できる

死亡個体を選ぶ



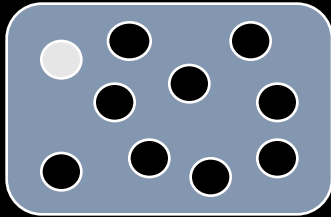
繁殖個体を選ぶ



死亡個体が繁殖個体の子供で置き換えられる

個体数増減のプロセスをモデル化

変異型は野生型の r 倍の増殖率を持つ



変異体の数の推移確率は...

$$p_{i,i-1} = \frac{N-i}{ri + N-i} \frac{i}{N}$$

数が減る

$$p_{i,i} = 1 - p_{i,i-1} - p_{i,i+1}$$

$$p_{i,i+1} = \frac{ri}{ri + N-i} \frac{N-i}{N}$$

数が増える

固定確率

$$p_{i,i-1} = \frac{N-i}{ri + N-i} \frac{i}{N}$$

$$p_{i,i+1} = \frac{ri}{ri + N-i} \frac{N-i}{N}$$

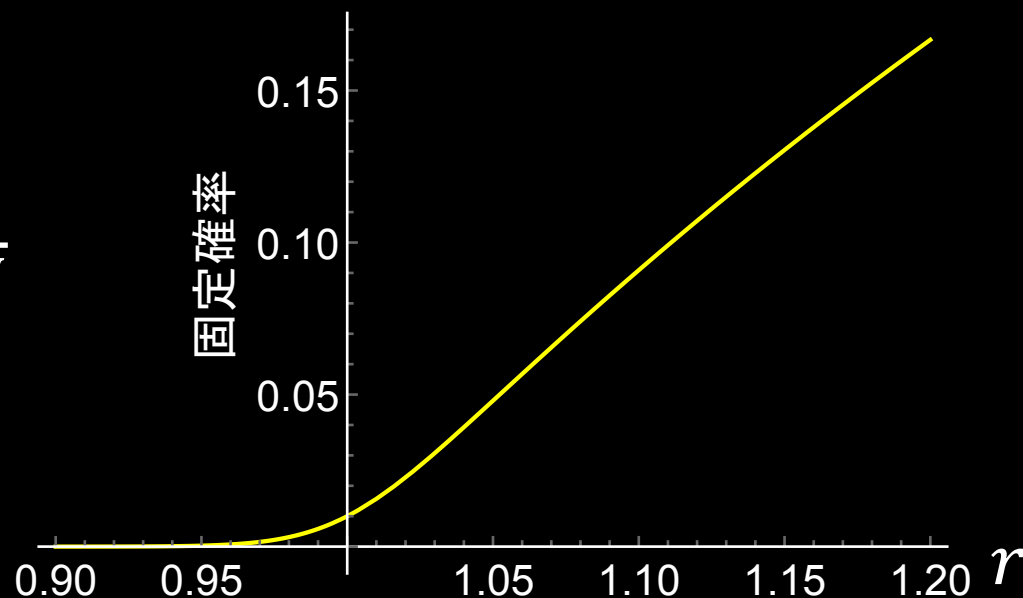
に注目すると...

$$\frac{p_{i,i-1}}{p_{i,i+1}} = \frac{1}{r}$$

である。1個体増えるほうがr倍高い

変異型の固定確率は

$$\text{Prob.} = \frac{1-1/r}{1-1/r^N}$$



ここまでのまとめ (質的形質の進化)

進化とは:

(生態学的には) 個体群内における形質(表現型)の頻度変化
(遺伝学的には) 集団の遺伝子頻度変化

「変異 – 遺伝 – 淘汰 – 固定」プロセス

進化生態学では、遺伝的詳細を省略して、生態学的ロジックを研究する

数理モデル構築:

突然変異に起因する形質(表現型)が生態学のどのプロセスに影響するのかを正しく考えることが肝要

その他の個体群動態モデル

ケモスタットモデル

資源等の一定の流入と流出が存在するときのモデル

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au_0 - au - r_c(c, x)$$

$$\frac{\partial x}{\partial t} = r_x(c, x) - \delta x$$

空間的な広がりを考慮したモデル

Fisher 方程式

$u(x, t)$: 個体数

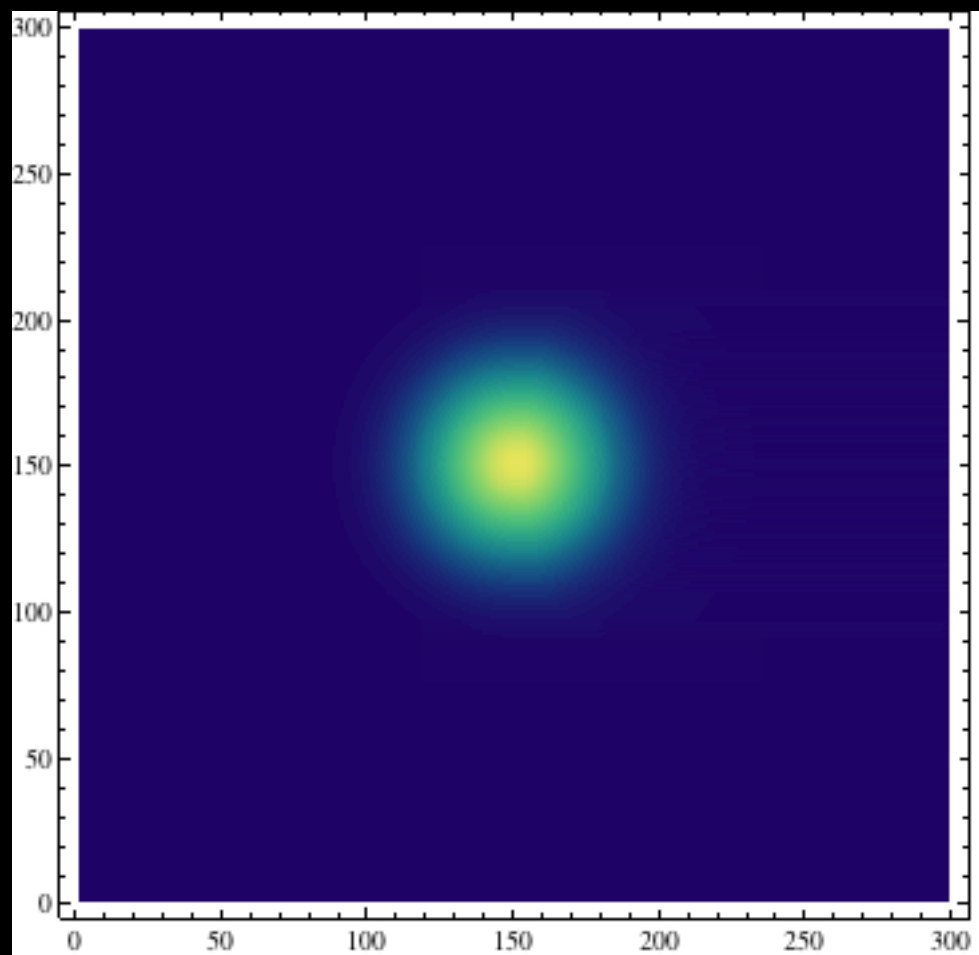
$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$$

拡散

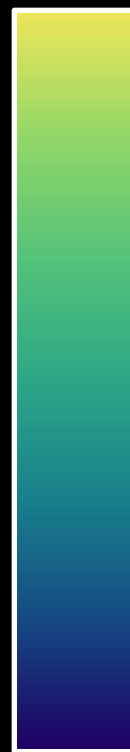
Fisher 方程式 (ロトカ-ヴォルテラ被食-捕食型)

$$\frac{\partial u_s}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 u_s}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u_s}{\partial y^2} \right) + \beta u_s v_s - \delta_u u_s$$

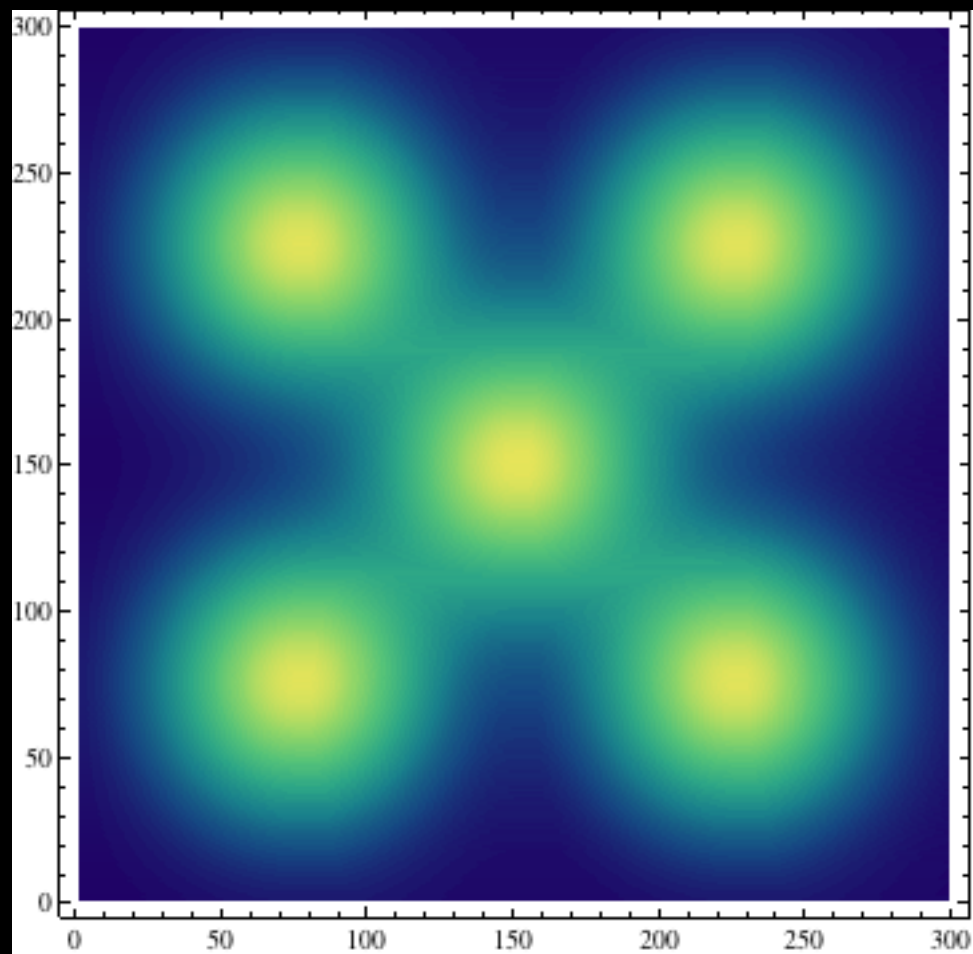
$$\frac{\partial v_s}{\partial t} = -\gamma u_s v_s - \delta_v v_s$$



High



Low



High



Low

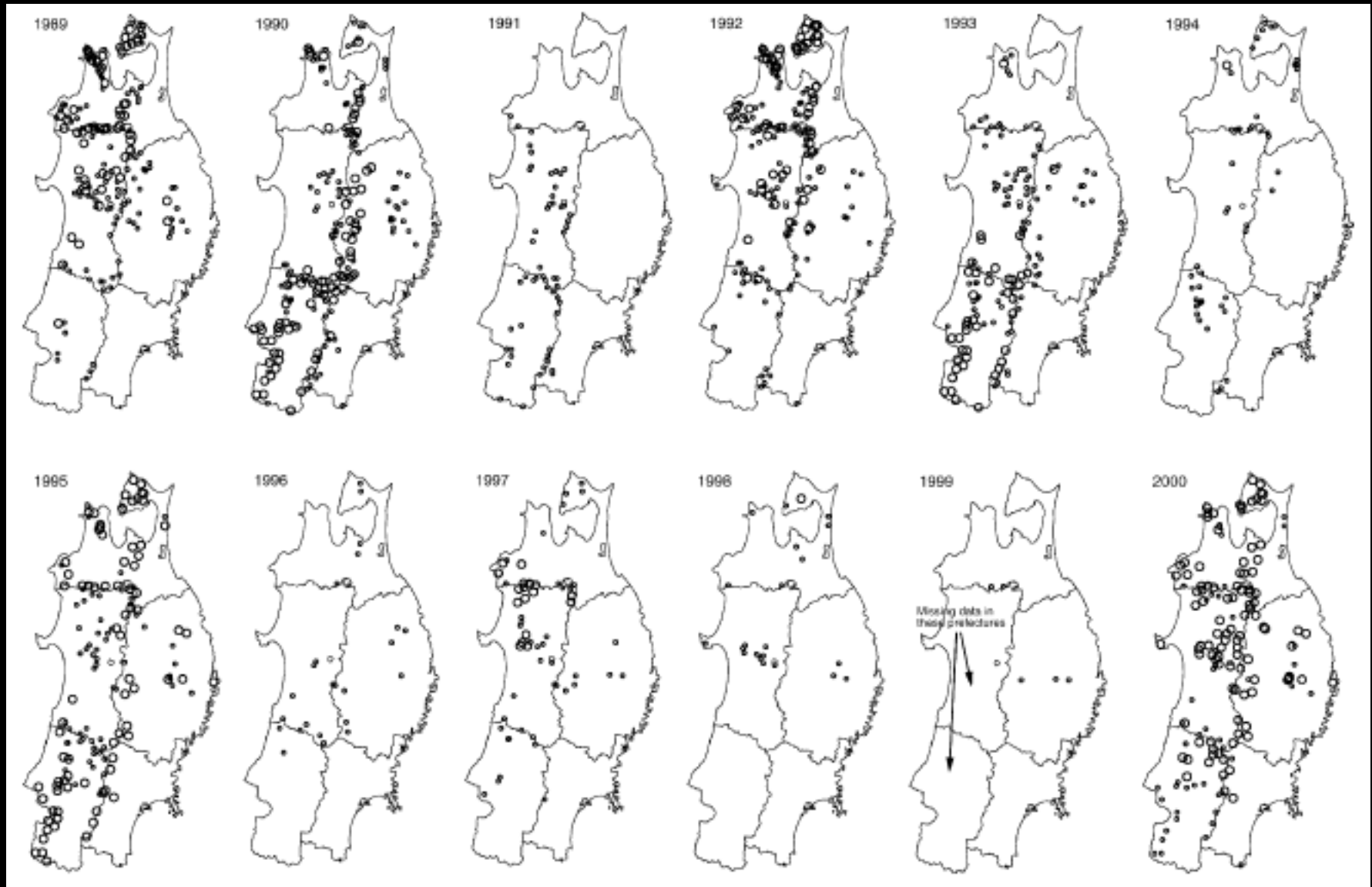
(解析目的に対して)適切なモデルを選択すること

そのためには、
生物学的事実を知っていないといけない

植物の成り年(豊凶)現象に対する
フィールド
化学分析
数理モデル
の統合アプローチ

立木佑弥
京都大学ウイルス研究所
九州大学大学院理学研究院
tachiki@bio-math10.biology.kyushu-u.ac.jp

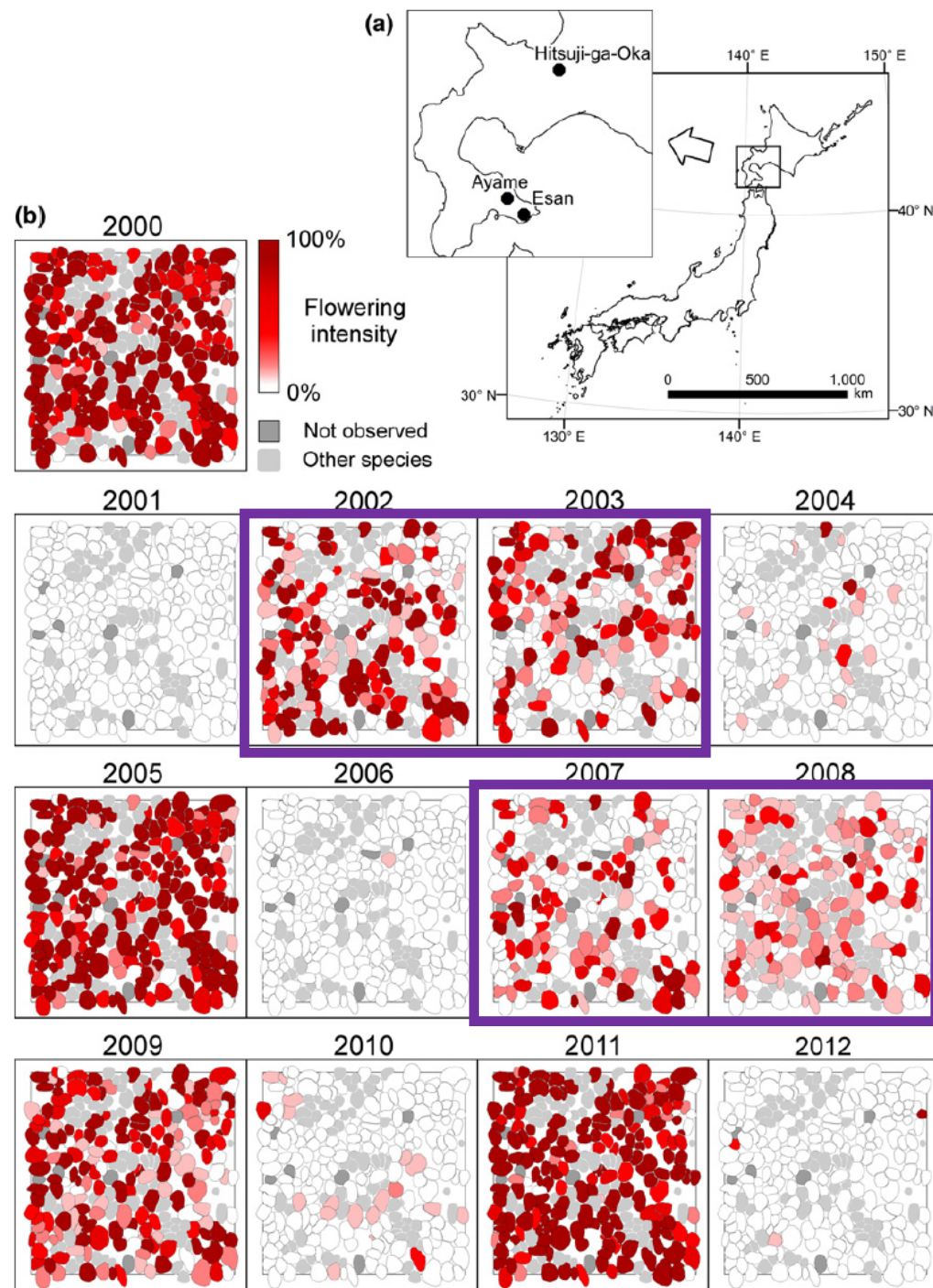
東北地方のブナ林: どんぐり精算量の変動



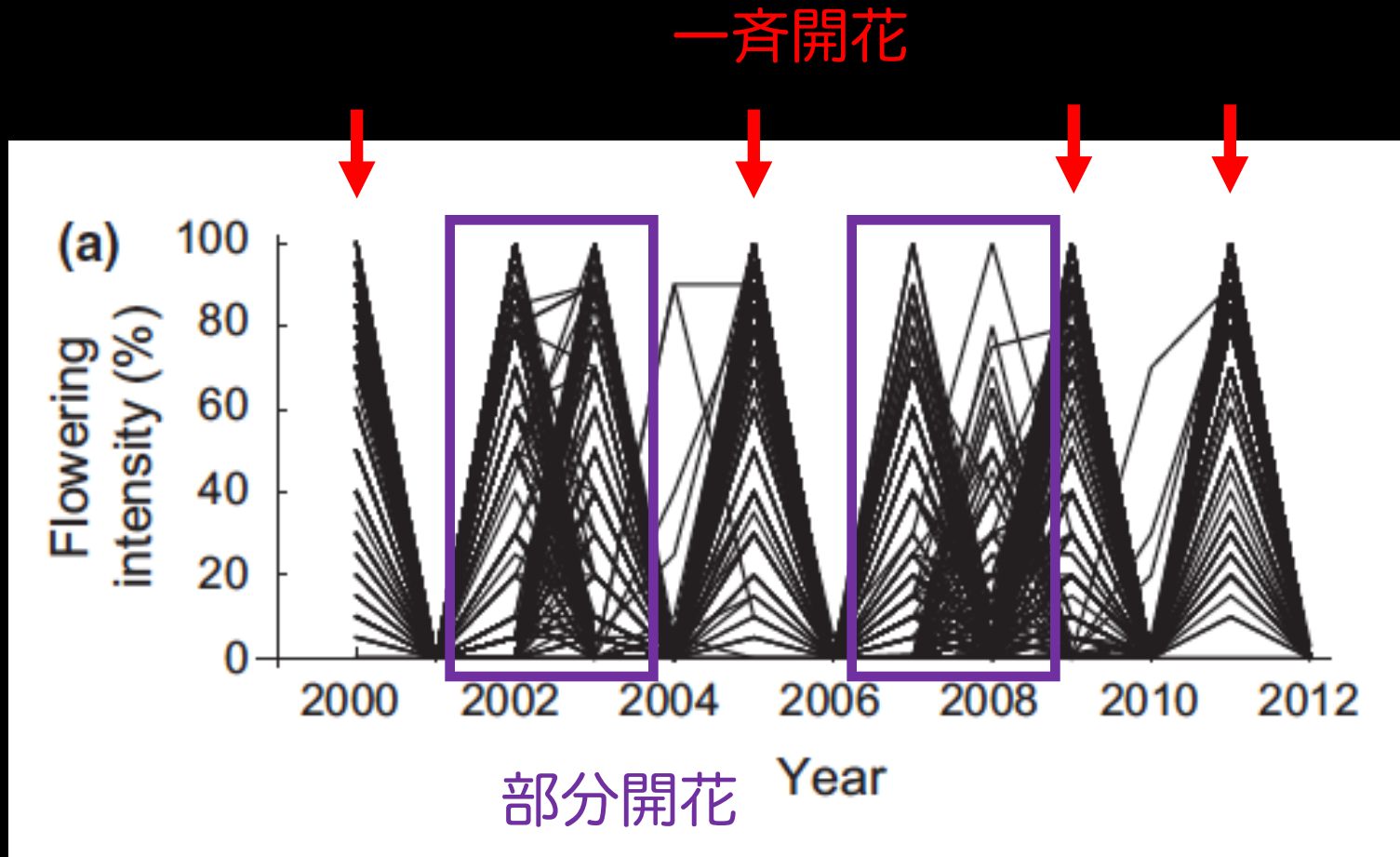
恵山ブナ林のマスティン

個体レベルでの開花記録

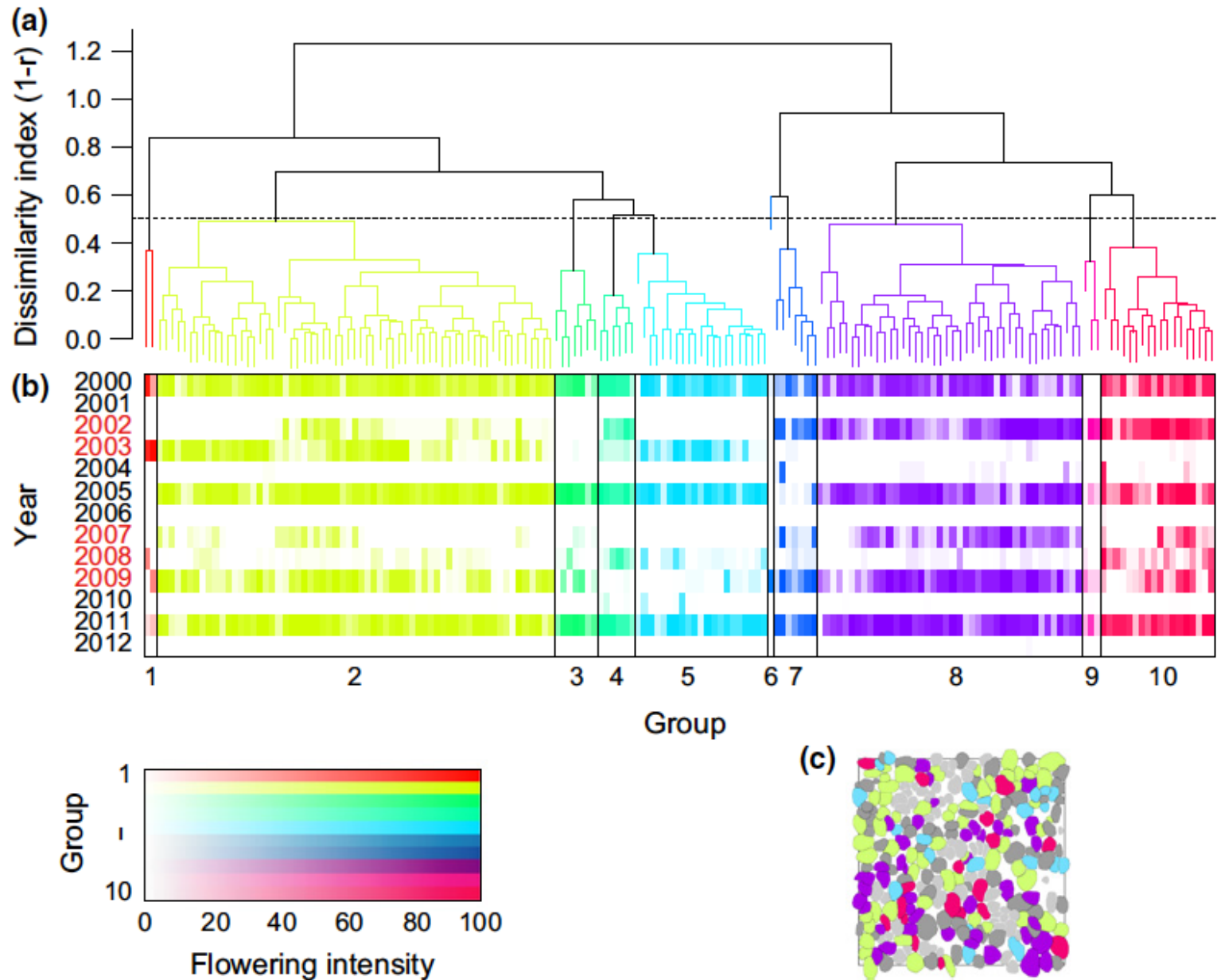
- ・ 豊作年
- ・ 部分開花
- ・ 不作年



恵山ブナ林の開花動態



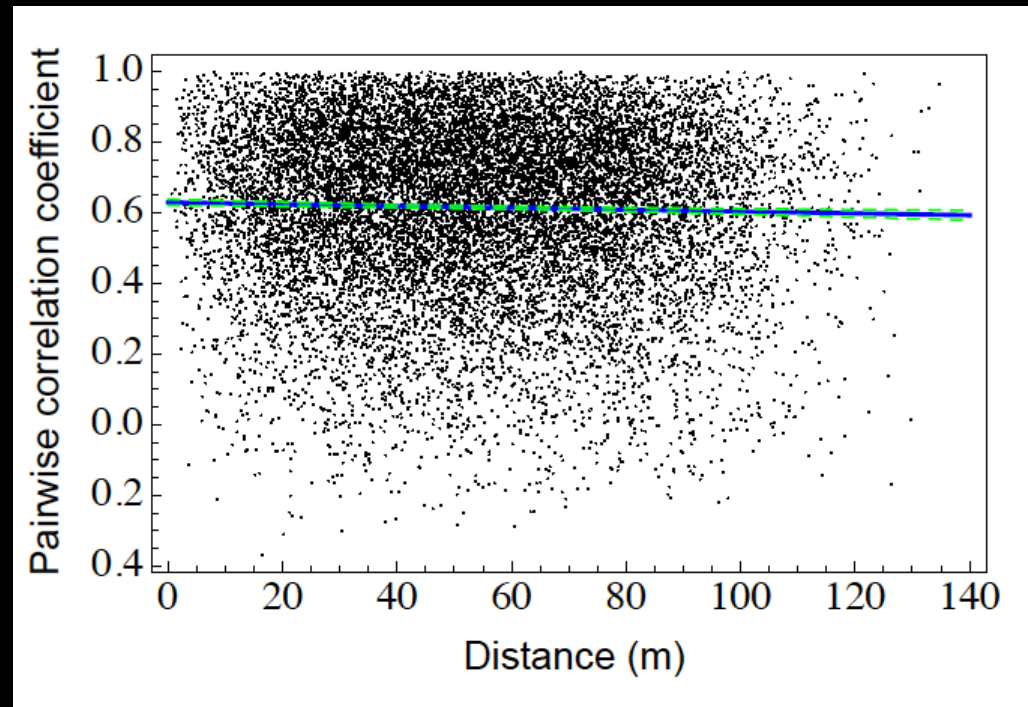
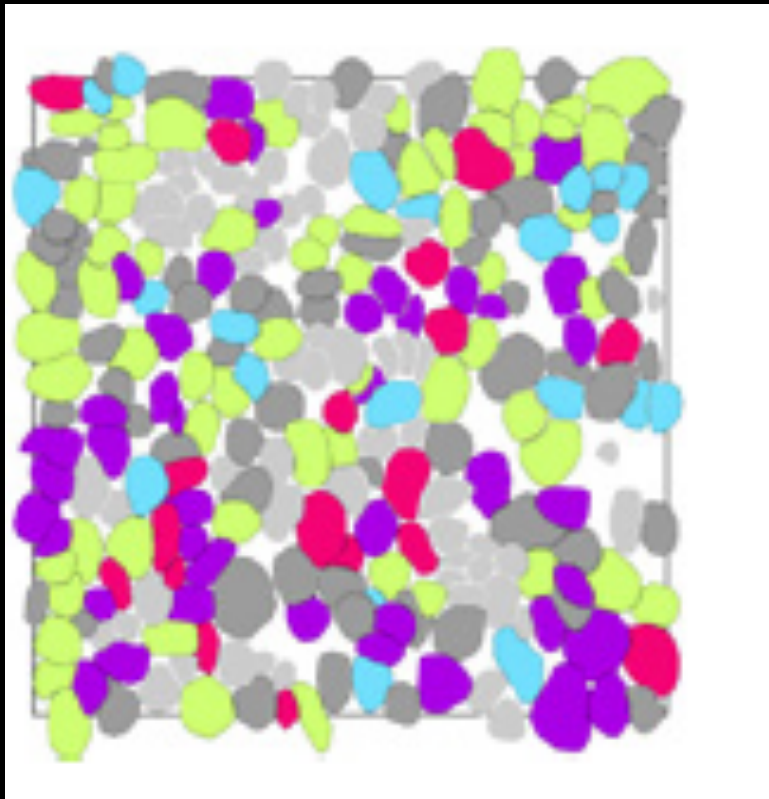
開花動態のクラスター解析: 個体を同調傾向でグループ分け



同調性の空間自己相関は非常に小さい

100m×100mのスケールでは、空間構造は見られない

—空間的な近さや微地形(微環境)によって同調しているわけではない



どのような原因で開花動態が決まるのか

豊凶現象の至近要因:

気候cue仮説: 1. 気温や降雨(乾燥)などのcueに応じて開花する
(ストレス誘引開花)
2. 逆に気候要因により、開花が抑制される

資源収支仮説: 樹木体内の貯蓄資源によって開花が規定される

春期の高温による開花抑制

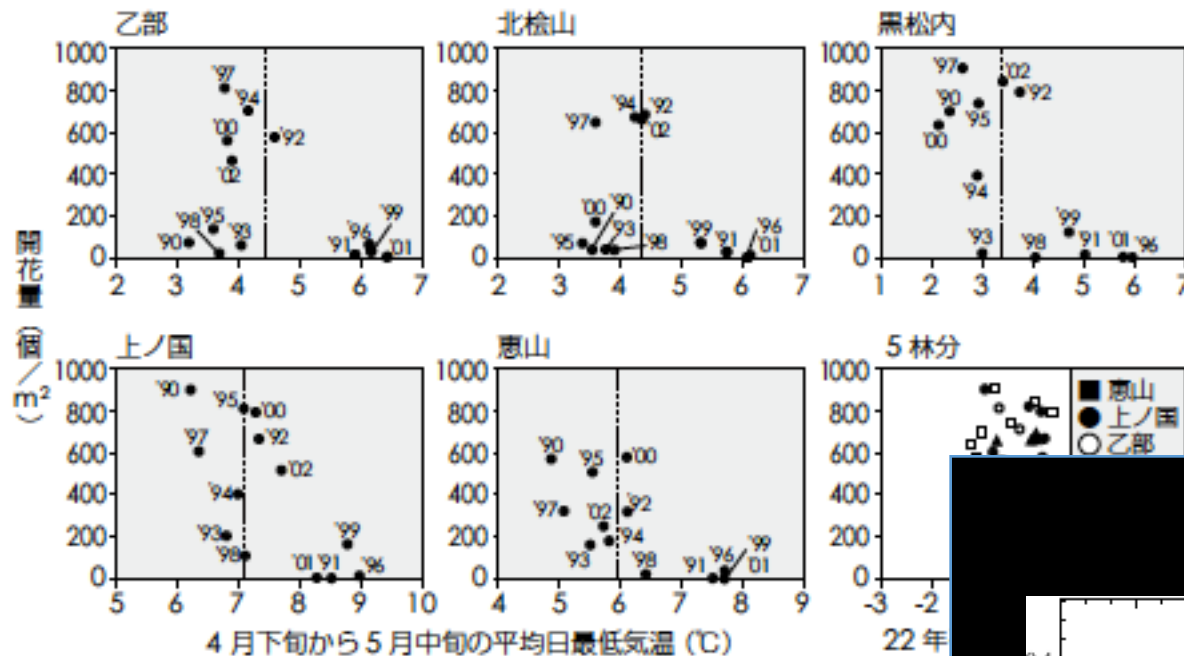
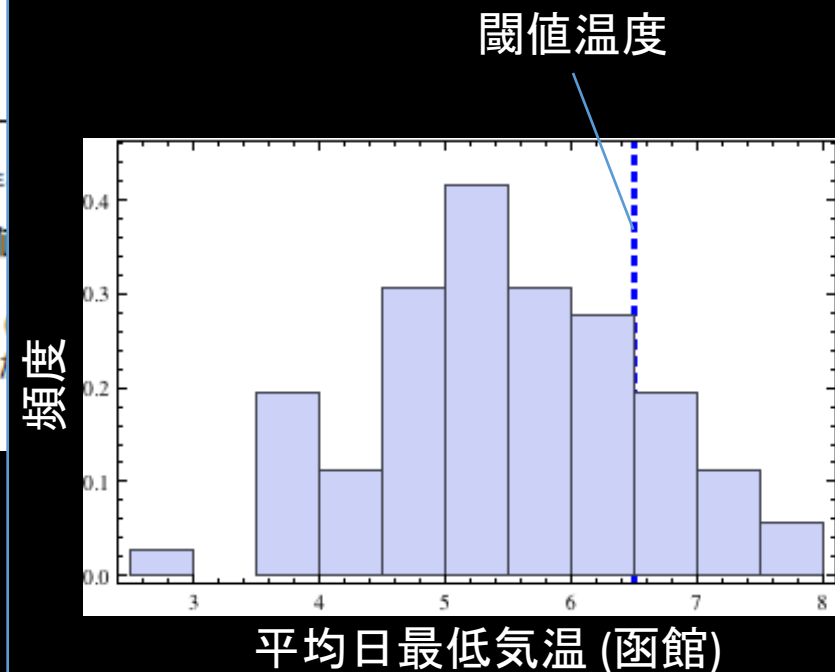


図 2.4 開花前年の4月21日から5月20日の日最低気温の平均値（種子数）との関係 (Kon et al., 2005b)
破線は各林分での4月21日から5月20日の日最低気温の22年平均を示す。右下のグラフは5林分をまとめたもので、横軸は22年平均気温データは林分に最寄りのアメダスのものを使用した。

[平年]+1°Cで開花が抑制される



[生理] 資源収支モデル

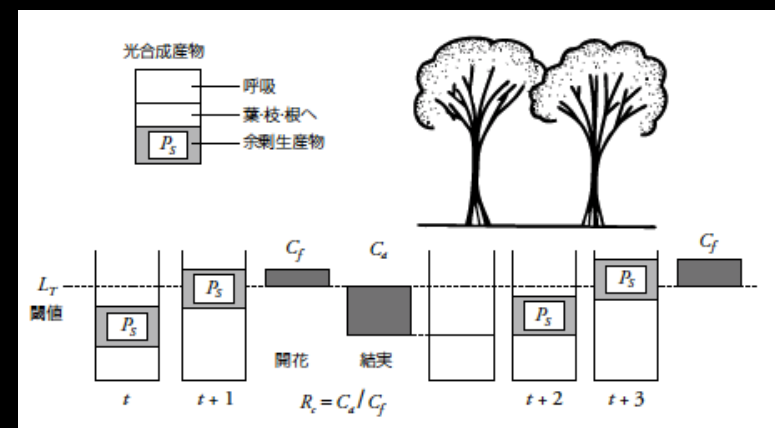
(Isagi et al 1997 *JTB*; Satake & Iwasa 2000 *JTB*)

- 資源の蓄積と繁殖投資により生成されるリズム

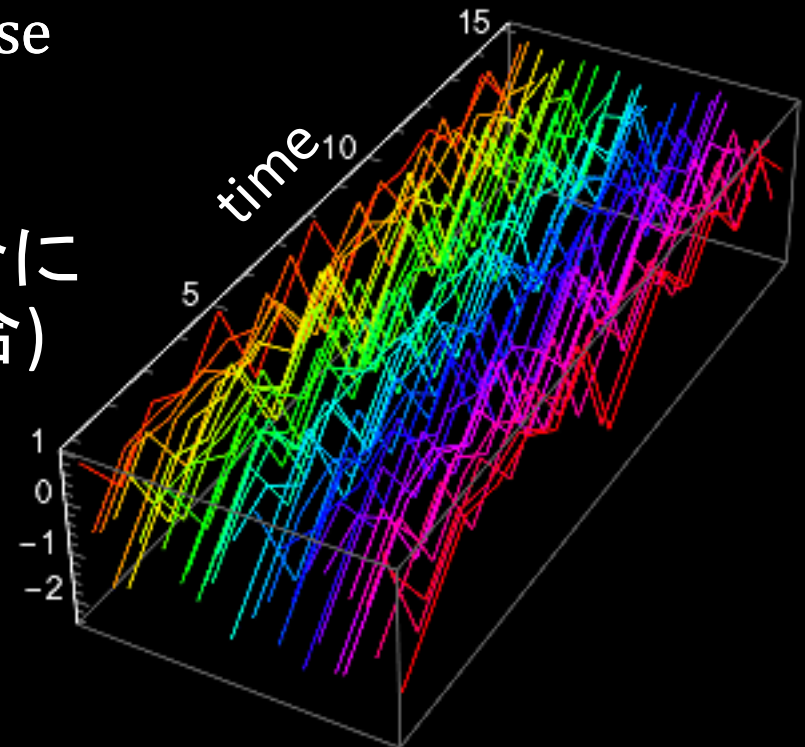
$$Y_{i,t+1} = \begin{cases} Y_{i,t} + 1 & \text{if } Y_{i,t} < 0 \\ -\underline{k}P_{i,t}Y_{i,t} + 1 & \text{otherwise} \end{cases}$$

- 個体間の送受粉を介した結合により繁殖が同調する(花粉結合)

$$P_{i,t} = \left(\frac{1}{N-1} \sum_{j \neq i}^N [Y_{j,t}]_+ \right)^\beta$$

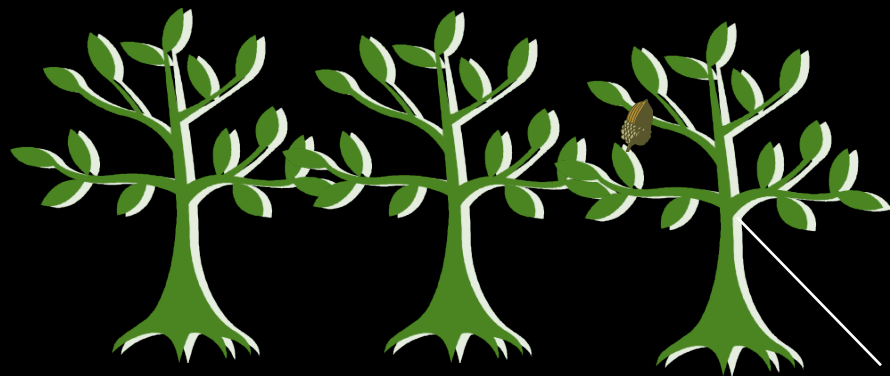


(今 & 野田 2008 ブナ林再生の応用生態学)

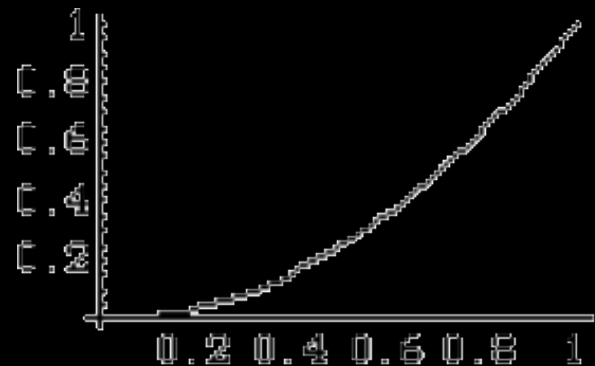


もし β が大きいならば...

開花



pollen availability



Flowering intensity

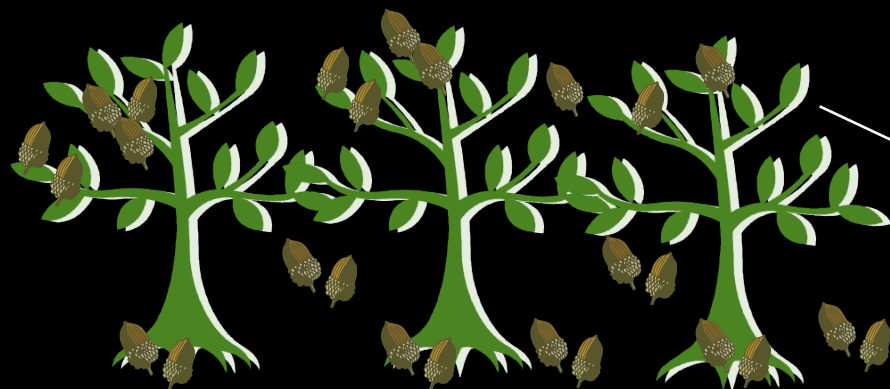
受粉に失敗し、種子生産
が少なくなる。資源を翌年に
持ち越す

次の年

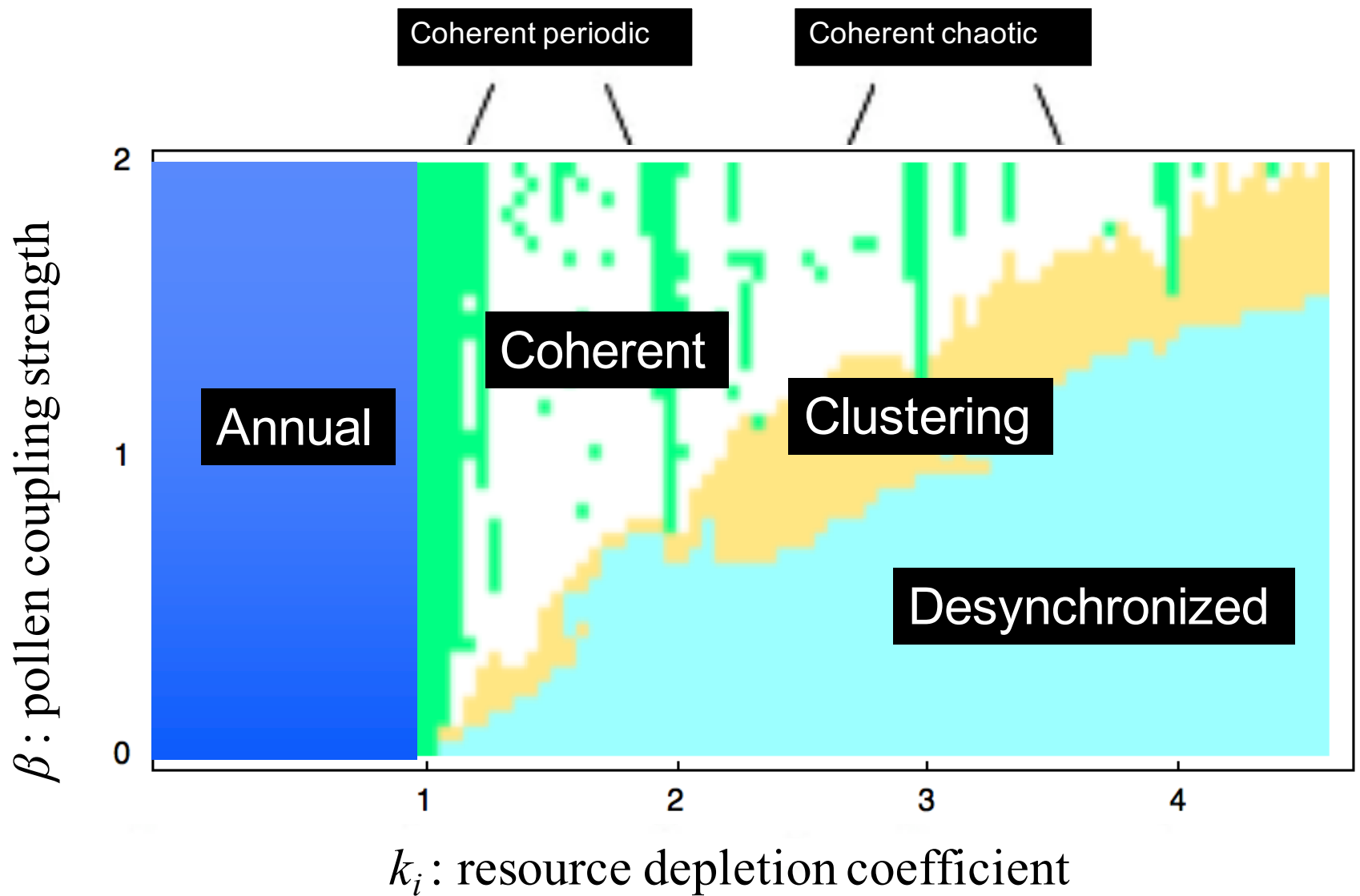
開花

開花

開花



たくさんの資源を種子に
投資する



問題

これまで知られている知見から
恵山ブナ林の開花動態は説明できるのか？

問題解決策

数理モデルのパラメータを推定し、
開花動態が再現できるのかを調べる

資源収支モデルをブナ林用に改良

[資源収支のダイナミクス]

$$Y_i(t+1) = \begin{cases} Y_i(t) + 1 & \text{if } Y_i(t) \leq 0 \\ -\theta_{t,d} a(RcP_i(t) + 1) - 1) Y_i(t) + 1 & \text{if } Y_i(t) > 0 \end{cases},$$

[花粉結合による受粉率]

$$P_{i,t} = \left(\frac{1}{N-1} \sum_{j \neq i}^N [Y_{j,t}]_+ \right)^{\beta}$$

[気温による開花抑制]

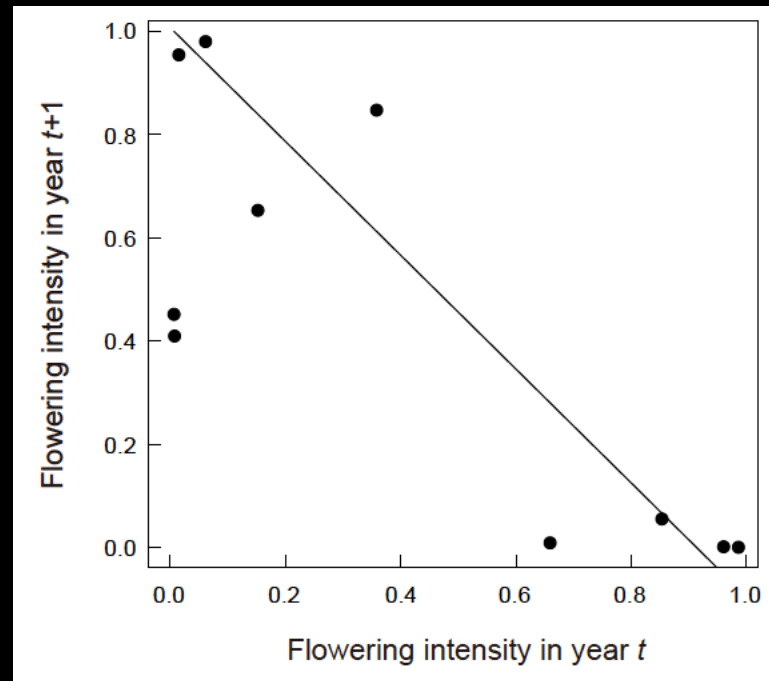
$$\theta_{t,d} = \begin{cases} 0 & \text{prob. } d \\ 1 & \text{prob. } 1 - d \end{cases}$$

パラメータ a の推定:

受粉率が非常に小さい場合
資源量は a のみに規定される

札幌市羊ヶ丘はブナが2本だけ植えられており、受粉率は高い年でも0.06.

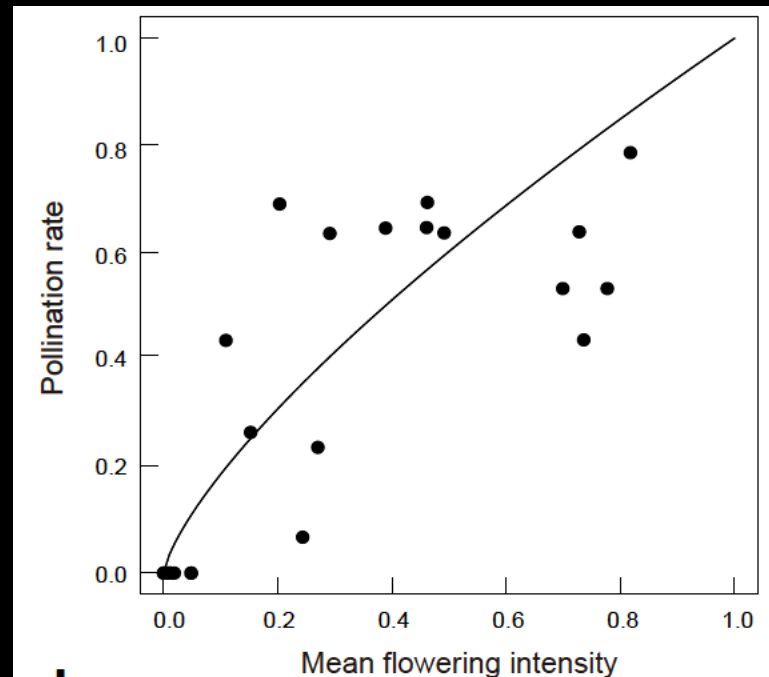
羊ヶ丘の開花動態を受粉率が0の条件の近似として用いる



パラメータ β の推定:

集団平均開花量に対する、受粉率の依存関係

恵山でシードトラップを設置し、
毎年の結果率を観測し推定



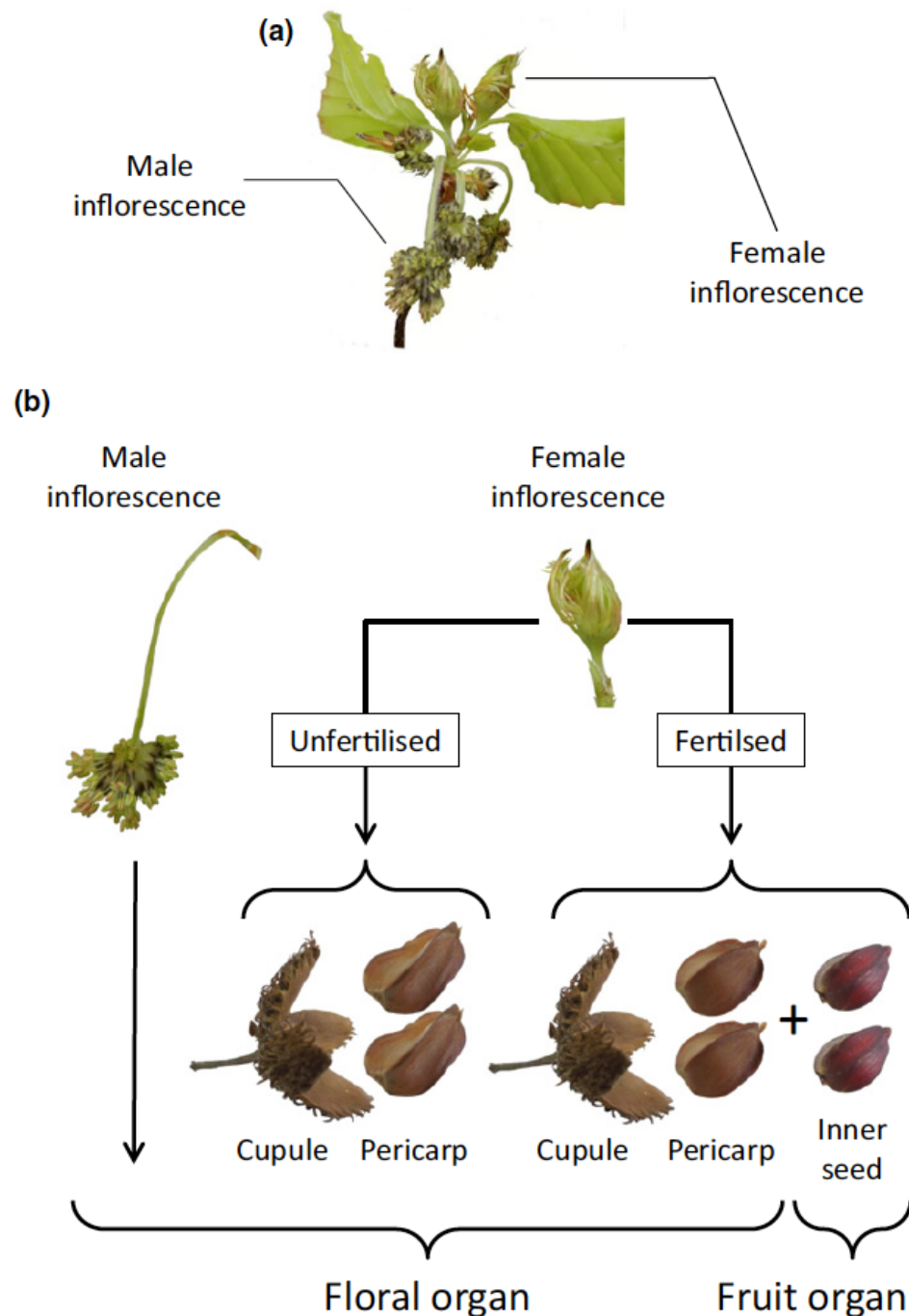
種子/花資源投資比(R_c)の推定

有性生殖器官を受粉前に投資する部分と受粉後に投資する資源に分解

$$R_c = \frac{\text{[種子]}}{\text{[雄花] + [雌花] + [殻斗] + [種]}}$$

それぞれの部位に含まれる窒素と炭素を測定し、C/N analyzerで分析

R_c を算出



窒素の比率が大きい

Table 1 Quantities of carbon and nitrogen invested for male inflorescence, cupule, pericarp and inner seed

	Tissue	<i>n</i>	C (mg)	N (mg)	R_C C	R_C N
E1	Male inflorescence	10	11.25 (2.34)	0.73 (0.18)	0.32	1.65
	Cupule	8	223.90 (79.78)	2.47 (0.88)		
	Pericarp	5	22.46 (4.21)	0.23 (0.14)		
	Inner seed	5	70.66 (11.22)	4.50 (1.01)		
E2	Male inflorescence	10	17.34 (3.38)	1.00 (0.19)	0.18	0.82
	Cupule	6	254.92 (27.20)	3.38 (0.36)		
	Pericarp	5	29.46 (1.15)	0.37 (0.21)		
	Inner seed	5	61.70 (7.77)	3.44 (1.18)		
E3	Male inflorescence	10	18.51 (3.74)	1.26 (0.26)	0.25	1.08
	Cupule	8	236.17 (34.57)	2.97 (0.30)		
	Pericarp	5	24.00 (3.79)	0.18 (0.043)		
	Inner seed	5	66.73 (9.08)	3.58 (0.87)		
H1	Male inflorescence	1*	9.82	0.58	0.30	1.86
	Cupule	10	211.56 (0.95)	1.35 (0.45)		
	Pericarp	7	22.13 (0.078)	0.18 (0.018)		
	Inner seed	3	64.86 (2.88)	3.46 (0.11)		
H2	Male inflorescence	1*	11.25	0.76	0.24	1.30
	Cupule	10	267.30 (2.26)	2.52 (1.37)		
	Pericarp	6	24.65 (0.19)	0.23 (0.06)		
	Inner seed	4	66.70 (1.58)	3.68 (0.45)		

3つの条件を考える

- a) 花粉結合のみ
- b) 高温による開花抑制のみ
- c) 花粉結合+開花抑制

動態を説明するための要約統計量

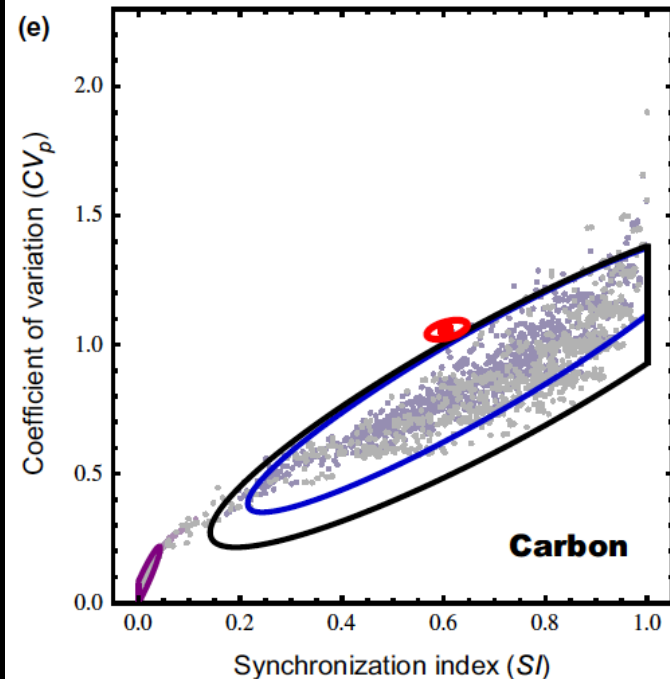
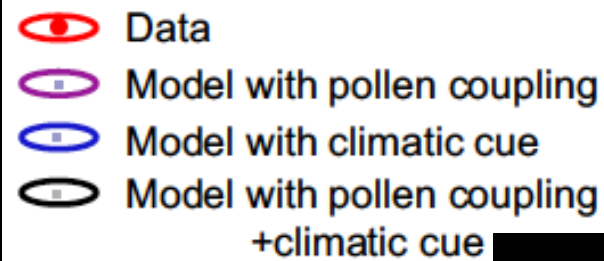
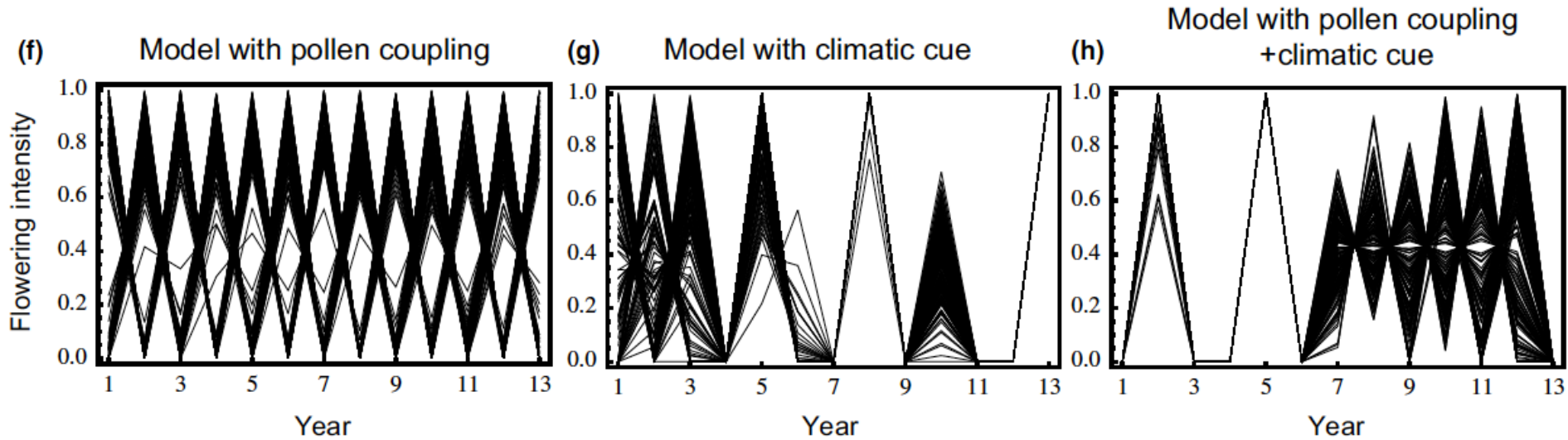
同調の程度
synchronization index:

$$SI = \frac{\text{Var}_t(\bar{\varphi}_t)}{\text{Var}_t(\bar{\varphi}_t) + \text{Mean}_t(\text{Var}_i(\bar{\varphi}_{i,t}))}$$

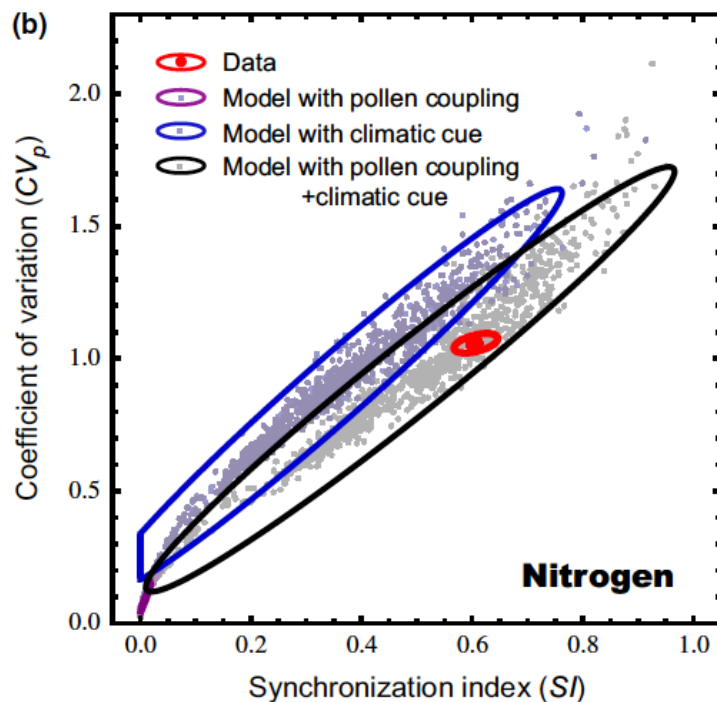
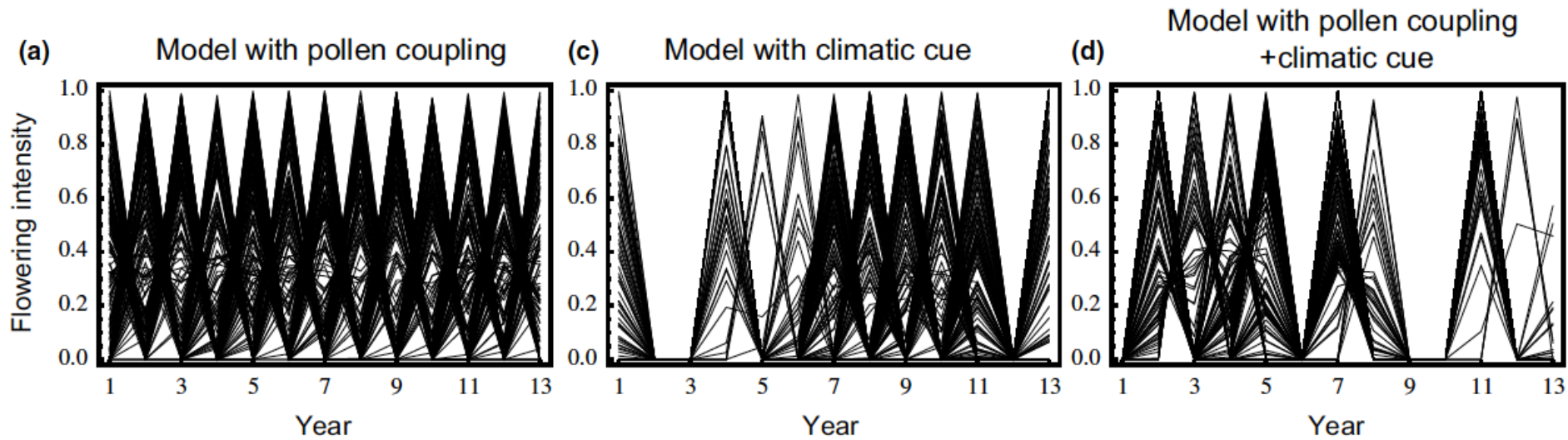
変動の程度
coefficient of variation

$$CV_p = \frac{SD_t(\bar{\varphi}_t)}{\text{Mean}_t(\bar{\varphi}_t)}$$

炭素が制限要因の場合: 野外の統計量を再現できない



窒素が制限要因の場合: 野外の統計量を再現できた



まとめ

- ・ 野外観測に基づく開花動態記録を、数理モデルによって再現する試み
- ・ パラメータの推定は化学分析技術とフィールドデータのパラメータフィッティングの手法により、開花動態記録とは準独立なデータ・セットを用いた

結果

- ・ 開花動態は、
 1. 窒素を制限資源とし
 2. 花粉結合と
 3. 春期の高温による開花抑制が存在するときに説明された

これまで、植物の豊凶の至近要因が明らかにされてこなかったが、ブナ林においては、動態の運動特性が説明されるまでに要因が明らかとなった

LETTER

Parameterisation and validation of a resource budget model for masting using spatiotemporal flowering data of individual trees

Tomoyuki Abe,^{1*} Yuuya Tachiki,²
Hirokazu Kon,¹ Akiko Nagasaka,¹
Kensuke Onodera,¹ Kazuhiro
Minamino,¹ Qingmin Han^{3†} and
Akiko Satake^{2*}

Abstract

Synchronised and fluctuating reproduction by plant populations, called masting, is widespread in diverse taxonomic groups. Here, we propose a new method to explore the proximate mechanism of masting by combining spatiotemporal flowering data, biochemical analysis of resource allocation and mathematical modelling. Flowering data of 170 trees over 13 years showed the emergence of clustering with trees in a given cluster mutually synchronised in reproduction, which was successfully explained by resource budget models. Analysis of resources invested in the development of reproductive organs showed that parametric values used in the model are significantly different between nitrogen and carbon. Using a fully parameterised model, we showed that the observed flowering pattern is explained only when the interplay between nitrogen dynamics and climatic cues was considered. This result indicates that our approach successfully identified resource type-specific roles on masting and that the method is suitable for a wide range of plant species.

Keywords

Carbon, climatic cue, clustering, *Fagus crenata*, mast seeding, nitrogen, pollen coupling, reproduction, resource allocation, synchrony.