



Title	植物個体間競争過程のモデリングと北方林への適用
Author(s)	中河, 嘉明; 横沢, 正幸
Citation	低温科学, 0073, 93-104
Issue Date	2015-03-31
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.73.93
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/59080
Type	departmental bulletin paper
File Information	97-108.pdf



植物個体間競争過程のモデリングと北方林への適用

中河 嘉明¹⁾, 横沢 正幸²⁾

2014 年 12 月 4 日受付, 2015 年 1 月 28 日受理

植物個体間競争過程のモデルに関する過去の研究例をレビューした結果, サイズ, 個体間距離, 競争のサイズ非対称性の関数である競争関数 (CKF) は経験的に様々に表現されていた. 我々は, 北海道のトドマツ林の毎木データに基づいて, パラメータのベイズ推定およびモデル選択を行い新たな CKF を導出した. その関数型は個体間距離の -3.42 乗に比例するものであり, 従来, 広く用いられてきた距離の -2 乗に比例するものとは明らかに異なっていた. このようなデータに基づいた競争過程のモデルは, 植物個体の空間パターンや多種共存機構の解明ならびに定量的予測に有効である.

Modeling competition processes among plants and application to boreal forest

Yoshiaki Nakagawa¹ and Masayuki Yokozawa²

In this review, we summarize research on modeling competition processes among plants; that is, how an individual plant competes with its neighbors. Previous studies have empirically defined various types of competition kernel function (CKF), which is a function of the size difference, distance, and competitive asymmetry between two plants. In this study, we proposed a new CKF and determined the parameters based on census data of Sakhalin fir in Hokkaido using Bayesian inference with the Markov Chain Monte Carlo algorithm (MCMC). Model selection was conducted with Deviation Information Criteria (DIC) to obtain the most plausible model. The selected CKF attenuates with $r^{-3.42}$, where r denotes the distance between plants, while most previous studies have assumed that CKF decreases with inverse squared distance. The data-oriented CKF derived in this study could be used to elucidate and quantitatively predict temporal changes in spatial pattern and size structure, conspecific clustering, and coexistence in plant communities.

キーワード: 競争カーネル関数, 個体間競争, 生長, 逆二乗の法則, マルコフ連鎖モンテカルロ法

Competition kernel function, competition among plants, growth, inverse-square law, Markov Chain Monte Carlo methods

1. 先行研究

1.1 生態学≡競争研究の始まりから, 個体レベルの競争研究まで

生物間の競争自体を調べることが生態学における最重

要課題といっても過言ではない. Darwin C. R. は『種の起源』の第三章 (1859) において自然選択の原動力として 'Struggle for existence' (生存のための闘争) を重視し, Haeckel E. が『生物の一般形態学』(1866) において, それを調べる科学を「ecology (生態学)」と名付け, Gause G. (1934) が 'Struggle for existence' の原理を明らかにするため, 酵母菌や原生動物の資源をめぐる競争を調べ生態学の基礎をつくった. その後も, Hutchinson G. E. や MacArthur R. H. などの研究が続く, 現代の生態学においても競争は重要な地位を維持し続けている. 以上は, 科学哲学者 (特に生態学が専門) の Cooper G. J. の『The Science of the Struggle for Existence: On the Foundations of Ecology』(2003) での分析である. もちろん, 生態学には多様な定義が存在

連絡先

横沢 正幸

Tel. 053-478-1218

e-mail: yokozawa@sys.eng.shizuoka.ac.jp

1) 筑波大学大学院 生命環境科学研究科

Graduate School of Life and Environmental Sciences,
University of Tsukuba

2) 静岡大学大学院 工学研究科

Graduate School of Engineering, Shizuoka University

する (例えば Likens, 1992^{*1}). また, Cooper (2003) の定義 (いわゆる Struggle definition) では, 生態系生態学 (物質やエネルギーの流れの研究, すなわち Tansley A. G., Lindeman R. L., Odum 兄弟, Likens G. E. などの研究) が生態学から抜け落ちてしまうし, 生態学は進化生物学の中の一領域に過ぎなくなってしまう等の欠点もある. しかし, それでもなお, Struggle definition は生態学の重要な一側面を捉えていることには変わりないだろう.

植物個体群・群集における競争の研究に目を向けてみよう. 植物個体群・群集の研究では 80, 90 年代頃から, 競争についての研究は平均場的な研究から個体 (局所空間) レベルの研究に移行した (Stoll and Weiner, 2000; Law et al., 2000). それによって, 局所空間の生物・非生物的環境の不均質性が植物自体の生長や生存, ひいては植物個体群・群集の時空間構造に大きな影響力を持つと認識された.

本稿では, 実際の森林を対象とした個体レベルでの競争 (個体間競争) の性質についての 1980 年代から 2010 年代までの研究の系譜と, 我々がトドマツ実験林を対象に行った研究を紹介する.

1.2 植物の個体間競争の定性的性質

はじめに, これまで調べられてきた個体間競争の定性的性質について述べる. Stoll and Weiner (2000) にまとめられた個体間競争の定性的な性質を参考にした.

- (A₁) 局所的個体密度が高い場合, 植物の生長速度や生存率は減少する (Weiner (1982) によって経験的に証明されている).
- (B₁) 個体の競争能力において個体のサイズは重要な属性である (Weiner (1984) や Keddy and Shipley (1989) によって経験的に証明されている).
- (B₂) 近隣個体による競争の影響は個体間距離の増大に伴って弱くなる (Weiner (1982) および Tyler and D'Antonio (1995) によって経験的に証明されている).
- (B₃) 個体間距離がある距離を越えると, 競争の影響は検出できなくなる (これは無限の距離で影響しないことを考えれば自明である).
- (B₄) 個体間競争はたいいていサイズ非対称的である. (これは多くの研究者によって経験的に証明されている. 例えば, Schwinning and Weiner, 1998; Thomas and Weiner, 1989; Miller and Weiner,

1989; Weiner, 1990).

これらが現代の個体間競争の像 (ただし定性的な像) の多数派とみなしてよいであろう. また, (A₁) は多体間の競争の性質であるが, (B₁)~(B₄) の性質は二個体間の競争の性質であることに注意してほしい. 本稿では, とくに二個体間の競争の性質, すなわち, 近隣植物個体サイズや個体間距離, 競争のサイズ非対称性によって近隣個体からの競争の影響はどのように変化するかという観点から競争を調べる. ただし, 本稿では扱わないが, 多体間の競争の性質は個体群の時空間構造において重要であり, 二個体間の競争の性質から直観的に推測できない, 個体の空間的集中といった結果を生むことも分かっている (Nakagawa et al., 2015).

1.3 植物の個体間競争の定量的性質の分析

定性的な個体間競争の性質が分かれば, 次に定量的に個体間競争を調べていくことになる. 具体的には, 個体間競争を数式で表現 (数理モデル) して, それを実際の植物のデータに対してフィッティングする. 複数の表現モデルがあり得るので, その中からモデルを選択することによって個体間競争を定量化する. この時, 使用される二個体間の競争の数理モデルは, Competition kernel function と呼ばれる (単に Competition kernel とも呼ばれることもある: 以下では CKF と省略する). 慣習的に CKF によって, 個体の生長への影響の観点から, 対象個体がどのように近隣個体の競争の影響を受けているかが記述される. 個体間競争の定量化の歴史のはじまりは, 1980 年代初頭に遡る. 英国の Ford and Diggle (1981) は, 一様分布 (一辺 2 cm の三角格子点上) に植栽された *Tagetes patula* L を対象とした CKF を考案した. 植物個体 j が与える植物個体 i への競争の影響を表す CKF(F) は以下の式で表されるとした.

$$F = 1 - p(S_i, S_j, d_{ij}) = \begin{cases} 1 - \beta/\theta & (\beta < \theta) \\ 0 & (\text{otherwise}) \end{cases} \quad (1)$$

ここで S_i と S_j はそれぞれ個体 i と個体 j の高さを表し (ただし $S_i < S_j$), d_{ij} は個体 i と個体 j の間の距離である. $\beta = \tan^{-1}\{d_{ij}/(S_j - S_i)\}$ は植物個体 i と個体 j の頂点を結ぶ線が鉛直となす角を表す. θ はデータから推定される定数である (ただし $0^\circ \leq \theta \leq 90^\circ$). もし植物個体 i と j のサイズ差 $S_j - S_i$ が小さい, あるいは植物個体 i と植物個体 j の間の距離 d_{ij} が大きい場合には, $\beta \approx 90^\circ$ であるから, $p(S_i, S_j, d_{ij}) = \beta/\theta \approx 1$ となり競争の影響を表す F は 0 に近い値になる (図 1). 個体間に競争がない場合には $F = 0$, 個体 j に完全に抑圧されている場合には $F = 1$ である.

この CKF では, 先に挙げた二個体間の競争の性質について, 個体サイズ (B₁) と個体間の距離 (B₂) を考

^{*1} Ecology is 'the scientific study of the processes influencing the distribution and abundance of organisms, the interaction among organisms, and the interactions between organisms and the transformation and flux of energy and matter'. (Likens, G. E., 1992)

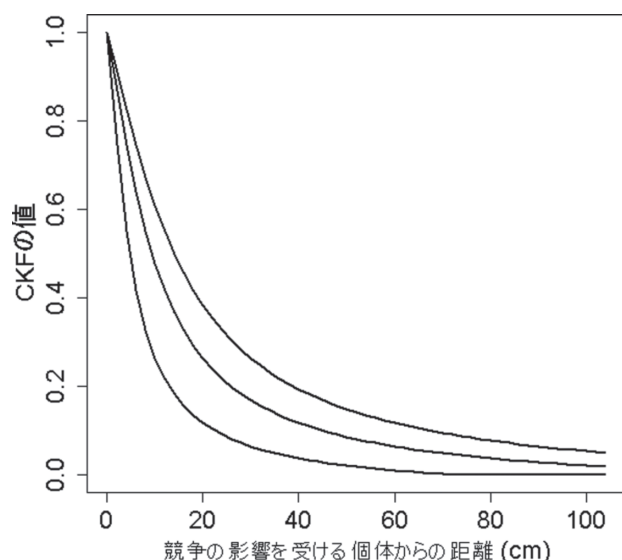


図1: Ford and Diggle (1980) のCKFの概形
Tagetes patula L.の実測データにフィッティングした式(1)のパラメータ $\theta=86^\circ$ を使用した。植物個体間のサイズ差 ($S_j - S_i$) = 5, 10, 15 (mm) とした。曲線は下から順に、サイズ差 5, 10, 15 (mm) に対応する。

慮している。ただし、個体サイズは個体間のサイズの差を使用しており、サイズの絶対値は考慮していない。したがって、15 cm のサイズの植物個体から 10 cm のサイズの植物個体 (サイズ差は +5) への競争の影響も、20 cm のサイズの植物個体から 15 cm のサイズの植物個体 (サイズ差は +5) への競争の影響も同じになるという特性をもっている。また、より大きい個体が小さい個体の生長阻害を行う一方向競争である。Weiner (1982) は植物個体サイズの絶対値と個体間距離を考慮したCKF (すなわち (B₁) と (B₂) の競争の定性的性

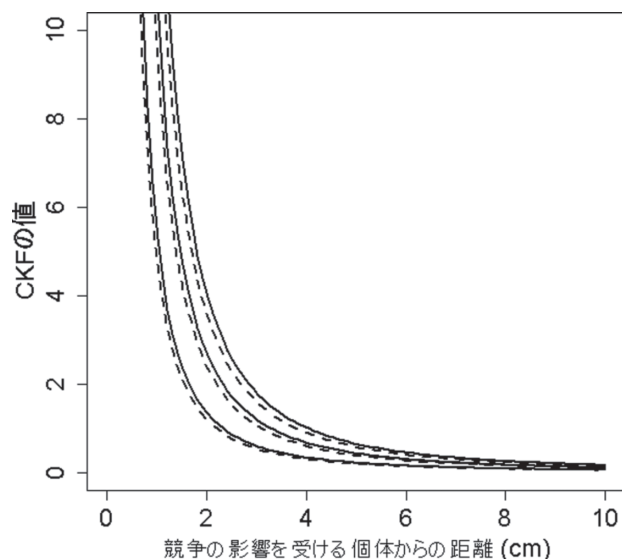


図2: Weiner (1982) のCKFの概形
 個体数 $N=2, 4, 8$ とした。実線: *Polygonum cascadenense* の実測データでフィッティングした式(2)のパラメータ $k=2.4$ を使用。点線: *Polygonum minimum* の実測データでフィッティングしたパラメータ $k=2.7$ を使用。曲線は下から順に、個体数 2, 4, 8 に対応する。

質を組み込んだ) を次式のように提案した。

$$F = k_1 N_l / d_l^2 \quad (2)$$

ここで k_1 は実測データから推定される定数、 N_l は個体 i から l 番目の距離にある同心円のエリアに存在する個体数、 d_l は個体 i と l 番目のエリアに存在する個体 (複数) との平均距離を表す。さらに、Weiner (1984) は式(2)において、「植物個体 i を中心とした幅のある同心円上のエリアの個体数 N 」を「個体サイズ S 」に代替した次式のCKFを提案した。

$$F = k_2 S_j / d_{ij}^2 \quad (3)$$

ここで k_2 は実測データから推定される定数、 S_j は個体 i から d_{ij} の距離だけ離れて存在する個体 j のサイズ (Weiner (1984) では「樹高」と「幹径の二乗」の積が最もデータにフィッティングした) である。上のCKFでは、 N_l あるいは S_j が大きくなるほど植物個体 i の受ける競争の影響は大きくなる (図2, 3)。また、どちらのCKFでも、競争の影響は距離の-2乗に比例する (図2, 3; このことを以降では便宜上、「競争の逆二乗則」と呼ぶことにする)。ここで競争の逆二乗則を採用した理由は、Weiner (1982) において、“A simple physical model suggests that if competition is for two-dimensional space (e. g., horizontal root space), the effect of an individual on another should decrease with the square of the distance. Therefore, distance is squared in this model.” と述べられている。このWeiner (1982) の理由の解釈については考察において詳しく行う。

Thomas and Weiner (1989) は競争のサイズ非対称性の性質 (B₄) を考慮したCKFを提案した。植物個体 j の植物個体 i への影響 F は以下のCKFで表される。

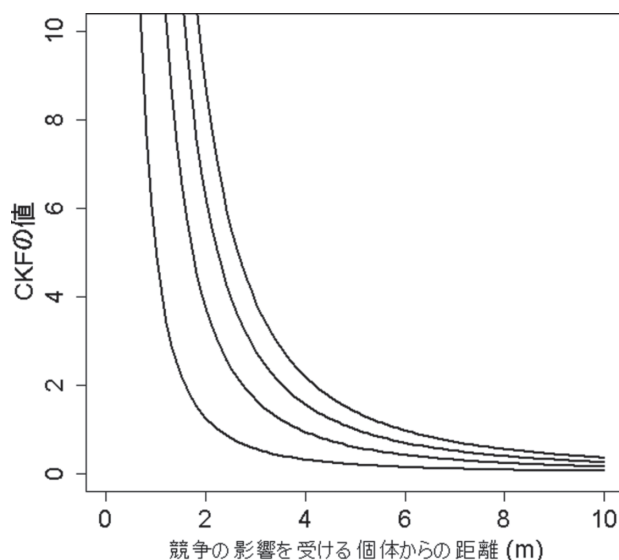


図3: Weiner (1984) のCKFの概形
 式(3)のパラメータ $k=1$ とした。植物個体 j のサイズ $S_j=5, 15, 25, 35$ (m³) とした。曲線は下から順に近隣個体 j のサイズ 5, 15, 25, 35 (m³) に対応する。

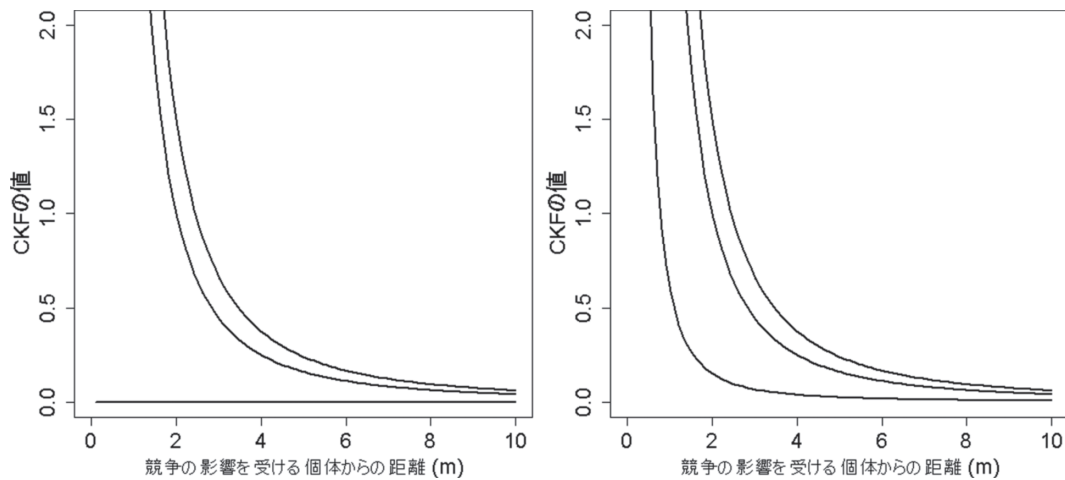


図4：Thomas and Weiner (1989) のCKFの概形

式(4)のパラメータ $k=1$ とした. $S_i=3, S_j=2, 4, 6(\text{g})$ とした. 左: *Impatiens pallida* の実測データでフィッティングしたパラメータ $A=1.0$ を使用. 右: *Pinus rigida* の実測データでフィッティングしたパラメータ $A=0.7$ を使用. 曲線は下から順に近隣個体 j のサイズ 2, 4, 6(g) に対応する.

$$F = \begin{cases} kS_j/d_{ij}^2 & (S_j \geq S_i) \\ kS_j(1-A)/d_{ij}^2 & (S_j < S_i) \end{cases} \quad (4)$$

ここで S_j は植物個体 j のサイズ (地上部の乾重量), A は競争のサイズ非対称性を表し 0~1 の間の値をとる定数であり, 実測データから決定される. 定義式から, $S_j < S_i$ の場合には植物個体 i が植物個体 j から受ける競争の影響は $(1-A)$ だけ小さく抑えられる (図4). すなわち, 相対的に大きな個体にとって有利な状況が表現されている. これらのCKFは大個体が小個体の生長阻害を行うだけでなく, 小個体が大個体の生長阻害を行うこともできる双方向的な競争を表現したCKFである. ただし, $S_j < S_i$ で $A=1$ のときは $F=0$ である. すなわち植物個体 j から植物個体 i への競争の影響はない一方競争を表す (図4).

以上のWeiner流のCKFに問題があるとするれば, 距離 $d_{ij} \rightarrow 0$ において F の値が無限大に発散してしまう点にあるだろう. このようなモデルでは, 個体の空間配置が集中分布を示すような個体群において個体間の距離が比較的小さい場合においては, 正しい競争影響 F を推計できない可能性がある.

ここまで植物生態学におけるCKFの研究について紹介したが, 農学においてもCKFの研究は1970から80年代初頭にかけて行われた. 英国のCurrah (1975), Benjamin (1982) は個体サイズの比と個体間の距離, さらに畑の平行な畝間の距離を考慮したCKFを提案した. 植物個体 j の植物個体 i への影響 F は以下のCKFで表される.

$$F = \frac{S_j}{S_i} \left\{ 1 - \exp \left[-\frac{a - g(1 - x/d_{ij})}{d_{ij}^b} \right] \right\} \quad (5)$$

ここで S_j は植物個体 j のサイズ (生重量) であり, a, g, b はデータから決定される定数である. x は畝間の

距離であり, x が長くなると競争の影響を表す F が減衰し始める距離も長くなる (図5). S_j が S_i に比べて大きければ, 個体 i の受ける競争の影響も大きくなる (図5). このCKFでは (B₁) と (B₂) の競争の性質が組み込まれている. このモデルでも, Ford and Diggle (1980) と同じく, 個体サイズの絶対値は使われていないので, 個体 j のサイズが違っていても個体 j と個体 i のサイズの比が等しければ, 競争の影響を表す F の値は等しくなる. また, このCKFは大個体が小個体の生長阻害を行なう様子を表現するだけでなく, 小個体が大個体の生長阻害も行なう双方向的な競争の様子を表現できる.

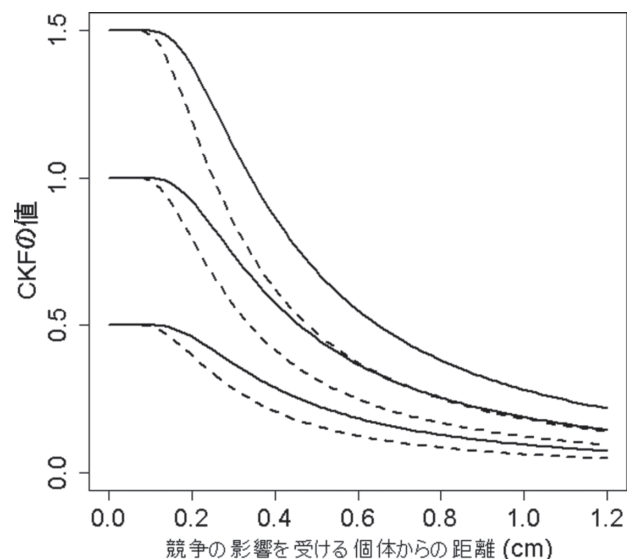


図5：Currah (1975) と Benjamin (1982) のCKFの概形
植物個体 i と個体 j のサイズ比 $S_j/S_i=0.5, 1.0, 1.5$ とした. 実線: 畝間の距離 $x=67(\text{cm})$, 点線: 畝間の距離 $x=41(\text{cm})$ とした. ニンジンの実測データにフィッティングした式(5)のパラメータ $a=0.00973, g=0.00299, b=1.55$ を使用した. 実線と点線はそれぞれ, 曲線は下から順に植物個体 i と個体 j のサイズ比 $S_j/S_i=0.5, 1.0, 1.5$ に対応する.

前世紀, さまざまなタイプの CKF が提案されたものの, どの CKF を使うべきかという議論は 2000 年代においても依然として続いている. とくに, 英国の Schneider et al. (2006) の研究では, 個体ベースの動的な生長モデル (ここに CKF が含まれる) を用いたシミュレーションと, *Arabidopsis thaliana* の個体サイズの実測データをフィッティングする新しい手法 (データ同化) によって, CKF の関数型選択とそのパラメータ推定が行われた.

データ同化は, ベイズ統計の枠組みを用いたマルコフ連鎖モンテカルロ法 (以下, MCMC と略する) によるもので, この方法は, 多くの生態現象の数理モデルに見られるように, パラメータ数が多く, かつ非線形性が高いモデルであっても, 比較的容易にパラメータ推定を行うことができるという利点がある. この手法の歴史は古いものの統計学の主流に認識されたのは 90 年代になってからであり, またコンピュータ・パワーを要するので, 実際に生態学において普及したのは主に今世紀になってからである (Braswell et al., 2005; Knorr and Kattge, 2005; Xu et al., 2006). この手法については次章で詳しく述べる.

Schneider et al. (2006) は, 個体群における個体の生長を以下の連立微分方程式によって表現した.

$$\frac{ds_i}{dt} = \theta_1 - \theta_2 s_i - \theta_3 \sum_{j \neq i} F(s_i, s_j, d_{ij}; \theta) \quad (6)$$

ここで s_i は植物個体サイズ S_i (地上部の乾燥重量) の自然対数 ($s_i = \ln S_i$) であり, s_i の生長速度 (ds_i/dt) は植物個体サイズ S_i の相対生長率 ($(1/S_i)ds_i/dt$) に等しい. 式 (6) の右辺第一項の θ_1 は内的増加率, 第二項の $\theta_2 s_i$ は代謝による損失, 第三項は複数の近隣個体との競争による損失を表す. 関数 $F(\cdot)$ は CKF であり, 植物個体 j から植物個体 i への競争の影響を表す. $F(\cdot) \equiv 0$ の場合, すなわち個体間競争がない場合には, 各個体は Gompertz 型の生長関数にしたがって生長すると仮定されている.

Schneider et al. (2006) では, CKF を表す $F(\cdot)$ の様々な関数型が提案されている (表 1). その関数型によって, Hyperbolic 型 (表 1 の式 (a), (b), (c)), Gaussian 型 (表 1 の式 (d), (e), (f), (g), (h), (i)) および ZOI (zone-of-influence) 型 (表 1 の式 (j), (k), (l)) に分類される. 一般に, Gaussian 型の方が Hyperbolic 型よりも個体間距離が増大するに伴って急速に $F(\cdot)$ の値が減少する.

Gaussian 型と Hyperbolic 型の CKF では, 個体間距離の効果のみを考慮した関数型 (すなわち (B2) の競争の性質を組み込んでいる: 表 1 の式 (d)), 個体サイズと距離の効果を考慮した関数型 (すなわち (B1) と (B2) の競争の性質を組み込んでいる: 表 1 の式 (a),

(b), (e), (f)), そして, 個体サイズと距離と競争のサイズ非対称性を考慮した関数型 (すなわち (B1) と (B2) と (B4) の競争の性質を組み込んでいる: 表 1 の式 (c), (g), (h), (i)) が提案されている. ただし表 1 の式 (b), (f), (h), (i) において, CKF の分子に個体 i (すなわち, 競争の影響を受ける個体) のサイズを入れている理由は明確ではない. この場合, 個体 i が大きいほど近隣個体から競争の影響を受けることになる^{*2}.

Hyperbolic 型の CKF では, Weiner J. A. の一連の研究を踏襲して, $F(\cdot)$ の関数型は距離の -2 乗に比例するという「競争の逆二乗則」を採用している. また, 競争のサイズ非対称性は, $1 + \tanh[\theta(s_j - s_i)]$ という項で記述されている. 競争のサイズ非対称性の程度は, 個体 i と j のサイズの差が大きい場合や θ が大きい場合に大きくなる. 図 6 に Hyperbolic 型 (表 1 の式 (c)) と Gaussian 型 (表 1 の式 (g)) の CKF の概形を示した.

ZOI 型の CKF モデルでは, 植物個体 i のサイズが小さいと植物個体 j との円 (ZOI) の重なる面積は小さくなるので, 植物個体 i が個体 j から受ける相対生長率に対する競争の影響は小さいことになる. これは小さい個体ほど競争において有利になるという点で非現実的である. また, 植物個体 i のサイズの自然対数が相対生長率を線形に低下させるということは, 代謝による相対生長率の低下 ($\theta_2 s_i$) と本質的に同じ働きをしているため, パラメータ推定において, θ_2 と ZOI 型 CKF モデル内の θ_4 が相互依存して, 代謝による損失の効果と競争の影響が正しく分離できないことになる. ちなみに, Schneider et al. (2006) が踏襲していると思われる Purves et al. (2002) の ZOI モデル型の CKF では, 円 (ZOI) の重なる面積を個体 i の円 (ZOI) の面積で規格化している. こちらは競争の影響のみを抽出した関数と考えられる.

また, Schneider et al. (2006) では, モデルとデー

^{*2} 個体 j のサイズだけでなく自身 (個体 i) のサイズも大きい場合には, 有限な資源競争においてより多くの資源を消費する (あるいは既に消費した) ために, 競争の度合いが激しくなることを表現しているのではないかと可能性も考えられる. より正確に言うならば, 個体 i のサイズが現在大きいならば, 比較的近い過去の個体 i のサイズも大きく, そのような過去の個体 i によってすでに有限な資源が多く獲得され資源が減っているため, 現在は競争の度合いが激しい状況を想定しているかもしれない. しかしながら, これでは個体 i のサイズ自身にも, 個体 i と個体 j の間の距離に依存した減衰項や競争のサイズ非対称性の項が掛かることになる. 例えば表 1 の式 (h) では以下のようなになる.

$$\begin{aligned} F &= (s_i + s_j) \exp \left[-\frac{1}{2} \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4} \right)^2 \right] \{1 + \tanh[\theta(s_j + s_i)]\} \\ &= s_i \exp \left[-\frac{1}{2} \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4} \right)^2 \right] \{1 + \tanh[\theta(s_j + s_i)]\} \\ &\quad + s_j \exp \left[-\frac{1}{2} \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4} \right)^2 \right] \{1 + \tanh[\theta(s_j + s_i)]\} \end{aligned}$$

自身の個体サイズ s_i になぜこれらの項が掛かるのか説明できない.

表 1: Schneider et al. (2006) における CKF と sRSE

式	$F(s_i, s_j, d_{ij}; \theta)$	sRSE
(a)	$\frac{s_j}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^2}$	128.30
(b)	$\frac{s_i + s_j}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^2}$	128.72
(c)	$\frac{s_j}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^2} \{1 + \tanh[\theta_5(s_j - s_i)]\}$	<u>124.94</u>
(d)	$\exp\left\{-1/2\left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^2\right\}$	129.20
(e)	$s_j \cdot \exp\left\{-1/2\left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^2\right\}$	128.54
(f)	$(s_i + s_j) \cdot \exp\left\{-1/2\left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^2\right\}$	128.79
(g)	$s_j \cdot \exp\left\{-1/2\left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^2\right\} \cdot \{1 + \tanh[\theta_5(s_j - s_i)]\}$	<u>124.94</u>
(h)	$(s_i + s_j) \cdot \exp\left\{-1/2\left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^2\right\} \cdot \{1 + \tanh[\theta_5(s_j - s_i)]\}$	<u>124.62</u>
(i)	$(s_i + s_j) \cdot \exp\left\{-1/2\left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^{\theta_5}\right\} \cdot \{1 + \tanh[\theta_5(s_j - s_i)]\}$	<u>124.48</u>
(j)	$A_1/2$	127.48
(k)	$A_1/2 \cdot \{1 + \tanh[\theta_4(r_j - r_i)]\}$	<u>124.56</u>
(l)	$A_2/2$	127.26

A_1 は、個体 i を中心とする半径 $g_i/2$ の円と個体 j を中心とする半径 $g_j/2$ の円の重なる面積である。このとき、 g_i は個体 i の円盤状のロゼット（放射状の根出葉の集合）の最大直径である。

A_2 は、個体 i を中心とする半径 $h_i (= \theta_4 s_i)$ の円と個体 j を中心とする半径 $h_j (= \theta_4 s_j)$ の円の重なる面積である。このとき、 θ_4 は実測データから推定される定数である。

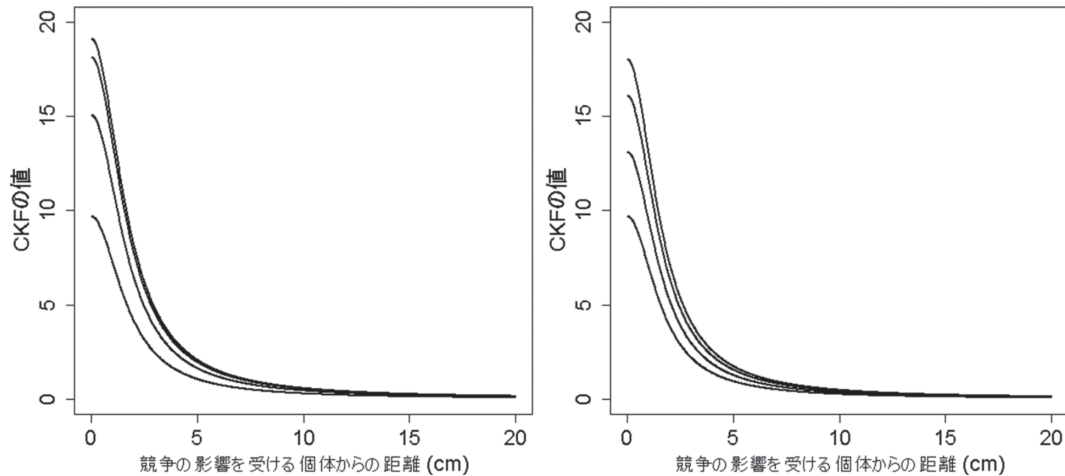


図 6: Schneider et al. (2006) の CKF の概形

左: 表 1 の式 (c) Hyperbolic 型, 右: 式 (g) Gaussian 型. 植物個体 i のサイズは 16, 近隣個体 j のサイズは 10, 12, 14, 16 (mg) である. 曲線は下から順に近隣個体 j のサイズ 10, 12, 14, 16 (mg) に対応する. *Arabidopsis thaliana* 遺伝子型 1 の実測データにフィッティングしたパラメータを使用した. それぞれ, パラメータの値は表 1 の式 (c) $\theta_4=1.734$, $\theta_5=4.695$, 式 (g) $\theta_4=1.626$, $\theta_5=2.771$ である.

タのあてはまりの良さを表す sRSE ($=\sum_{g,q}[\sum_{i,t}(s_{g,q,i,t}^o - s_{g,q,i,t}^e)^2]^{\frac{1}{2}}$; ここで g は *Arabidopsis thaliana* の遺伝子型, q は調査地番号, i は個体番号, t は時間を表し, s^o と s^e は, それぞれ個体サイズの実測値と推定値の自然対数を表す.) を用いて CKF のモデル選択を行っている. しかし, パラメータが多いモデルほどデータに過適合 (overfitting) して sRSE の値が小さくなり易いことを考えると, モデルの選択の基準として情報量規準を用いるのが適切である.

1.4 MCMC (主にメトロポリス・ヘイスティングス・アルゴリズム)

Schneider et al. (2006) では, 数理モデルとデータを架橋するために MCMC (メトロポリス・ヘイスティングス・アルゴリズムによるマルコフ連鎖モンテカルロ法, 以下 M-H アルゴリズムと略す) によるデータ同化を利用している. ここで MCMC の M-H アルゴリズムについて説明する. 現在に続くモンテカルロ法自体は, 米国ロスアラモス国立研究所での核物理学研究 (すなわち原子爆弾の研究) において, Ulam S. と Neumann F. J. によって開発されたといわれる. 戦後の 1949 年に Metropolis N. と Ulam S. によってその内容が公表された (Metropolis and Ulam, 1949). この時の論文には簡単な説明しか載っていなかったが, その後, Metropolis et al. (1953) によって詳しいアルゴリズムが発表された. したがって, Metropolis et al. (1953) が M-H アルゴリズムの原型として論文において引用される事が多い. また, この論文は Journal of Chemical Physics に発表されたため, メトロポリス・アルゴリズムは統計学者の間よりも, 物理学者や化学者の間で普及することになった. 1970 年, Hastings W. K. は Biometrika にメトロポリス・アルゴリズムを一般化した論文を発表した (Hastings, 1970). ところが, 統計学の主流 (そしてベイズ統計学者達) はこの論文を無視した. 当時は数値計算を志向しない統計学者が大勢いたためだと言われる. しかし, 1990 年に Gelfand A. E. と Smith A. F. M が Metropolis et al. (1953) と Hastings (1970) によって開発されたアルゴリズムを再発見し, ベイズ統計の計算において非常に有効であることを発表した (Gelfand and Smith, 1990; Gelfand et al., 1990). これにより, M-H アルゴリズムは主流の統計学において認知されることとなり, 近年のベイズ統計の興隆をもたらした (Cappe and Robert, 2000; Robert and Casella, 2011; Mcgrayne, 2011).

MCMC (M-H アルゴリズム) は, 以下の 4 つのステップからなる (大森, 2005; 中妻, 2007).

ステップ 1: θ の初期値 $\theta^{(1)}$ を任意に決める.

ステップ 2: θ^r が与えられた下でのマルコフ連鎖の推移核 (あるいは提案分布) $q(\theta'|\theta^r)$ から提案するパ

ラメータ θ' を生成し, 採択確率 $\alpha(\theta'|\theta^r)$ を計算する.

$$\alpha(\theta'|\theta^r) = \min\left\{\frac{\pi(\theta')q(\theta^r|\theta')}{\pi(\theta^r)q(\theta'|\theta^r)}, 1\right\} \quad (7)$$

ここで $\pi(\theta)$ は目標分布 (求めたい分布) である. 採択確率の意味は以下である. そもそも, $\pi(\theta)$ が不変分布であるためには, 次の詳細釣り合い (detailed balance) 条件が成り立たなければならない: $\pi(\theta^r)p(\theta^{(r+1)}|\theta^r) = \pi(\theta^{(r+1)})p(\theta^r|\theta^{(r+1)})$. ここで $p(\theta^{(r+1)}|\theta^r)$ は目標分布を不変分布とするマルコフ連鎖の推移核である. 実際の計算上は推移核が不明であるから, 代わりの既知の推移核 $q(\theta'|\theta^r)$ を使用するが, このとき詳細釣り合いは成立しない: $\pi(\theta^r)q(\theta'|\theta^r) \neq \pi(\theta')q(\theta^r|\theta')$. それを修正するために採択確率 $\alpha(\theta')$ を導入する: $\pi(\theta^r)q(\theta'|\theta^r)\alpha(\theta'|\theta^r) = \pi(\theta')q(\theta^r|\theta')$.

ステップ 3: 0 と 1 の間の一様乱数 U を生成する.

ステップ 4: θ^r を以下のように採択確率に従って決定する.

$$\theta^r = \begin{cases} \theta', & U \leq \alpha(\theta'|\theta^r) \\ \theta^r, & U > \alpha(\theta'|\theta^r) \end{cases} \quad (8)$$

MCMC の利点は, 計算中に対数尤度の値がローカル・ミニマムに陥っても, そこから抜けだしてグローバル・ミニマムを探索できるという点にある. これを直観的に説明すると, MCMC 反復 r 回目に受理されたパラメータ θ^r の尤度より, MCMC 反復 $r+1$ 回目に提案されたパラメータ θ' の尤度が大きい時だけでなく, 小さい時もたまに受理される. このため, 常に尤度が高い方ばかりに行かないので, ローカル・ミニマムから抜け出すことを可能にしている. この MCMC の仕組みが, 非線形でパラメータ数が多いモデルのパラメータ推定を可能にしている (Mosegaard and Tarantola, 1995). 一方, MCMC はマルコフ連鎖*3 ごとにしか並列化できない. そのため, 一回のランに時間がかかるモデルに対しては, 反復を伴う MCMC はパラメータ推定に長い時間がかかることが欠点である.

2. トドマツ個体群における毎木データを用いた CKF の定量化

2.1 提案する CKF の修正

前章までの CKF の先行研究の知見や問題点を踏まえ, 我々はトドマツ (*Abies sachalinensis* [F. Schmidt] Mast.) を対象に CKF の推定を行う. まず, 我々は Schneider et al. (2006) によって提案された生

*3 一般に異なる初期値からはじめた複数のマルコフ連鎖を並列に走らせて, 各連鎖の目標分布が不変分布になっているかを Gelman-Rubin 指数 (Gelman and Rubin, 1992) などで診断する (大森, 2005).

表2: トドマツ人工林における CKF と DIC

式	$F(s_i, s_j, d_{ij}; \theta)$	DIC
(A)	$\begin{cases} \frac{S_j}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^{\theta_5}} \{1 + \tanh[\theta_6\{s_j - s_i\}]\}, (d_{ij} < \theta_7 s_j^{\theta_8} + \theta_9) \\ 0, \text{otherwise} \end{cases}$	9.29E+03
(B)	$\begin{cases} \frac{S_j}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^{\theta_5}} \{1 + \tanh[\theta_6\{S_j - S_i\}]\}, (d_{ij} < \theta_7 S_j^{\theta_8} + \theta_9) \\ 0, \text{otherwise} \end{cases}$	9.32E+03
(C)	$\begin{cases} \frac{S_j}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^{\theta_5}} \{1 + \tanh[\theta_6\{s_j - s_i\}]\}, \left(d_{ij} < \frac{\theta_9}{1 + \exp(\theta_7 - \theta_8 s_j)}\right) \\ 0, \text{otherwise} \end{cases}$	9.30E+03
(D)	$\begin{cases} \frac{S_j}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^{\theta_5}} \{1 + \tanh[\theta_6\{S_j - S_i\}]\}, \left(d_{ij} < \frac{\theta_9}{1 + \exp(\theta_7 - \theta_8 S_j)}\right) \\ 0, \text{otherwise} \end{cases}$	9.33E+03
(E)	$\begin{cases} s_j \cdot \exp\left\{-1/2\left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^{\theta_5}\right\} \cdot \{1 + \tanh[\theta_6\{s_j - s_i\}]\}, (d_{ij} < \theta_7 s_j^{\theta_8} + \theta_9) \\ 0, \text{otherwise} \end{cases}$	9.33E+03
(F)	$\begin{cases} s_j \cdot \exp\left\{-1/2\left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^{\theta_5}\right\} \cdot \{1 + \tanh[\theta_6\{s_j - s_i\}]\}, \left(d_{ij} < \frac{\theta_9}{1 + \exp(\theta_7 - \theta_8 s_j)}\right) \\ 0, \text{otherwise} \end{cases}$	9.36E+03
(G)	$\begin{cases} \frac{S_j}{1 + \left(\frac{d_{ij}}{\theta_4}\right)^{\theta_5}} \{1 + \tanh[\theta_6\{s_j - s_i\}]\} - \theta_7, (if F(\cdot) > 0) \\ 0, \text{otherwise} \end{cases}$	9.44E+03

長モデル (式(6)) と改良した CKF (表 2 の式(A)～(G)) を使用した. ただし, 本研究では植物個体サイズとして胸高直径 (DBH) を使用した. CKF に対する主な改良点は, i) Hyperbolic 型については, (Weiner (1982) から Schneider (2006) まで続く) 「競争の逆二乗則」という前提をなくし, 距離依存性もパラメータとして推定する, ii) 競争の定性的性質で挙げた「(B₃) 個体間距離がある距離を越えると, 競争の影響は検出できなくなる」を組み込む, iii) 個体サイズの自然対数だけでなく真数も引数とする関数型も候補に入れる, という三点である.

改良点 ii) について詳しく説明する. まず, 個体 i の近隣個体 j についてある半径の影響範囲 (ZOI) を考え, その ZOI の中に個体 i が存在していれば, 個体 i は個体 j から競争の影響を受けるが, ZOI の外に個体 i が存在した場合には, 個体 j から競争の影響は受けないとする. そして, ZOI の半径を決めるモデル候補を複数用意した (指数関数型, ロジスティック型など). 従来のように, この競争の性質 (B₃) を CKF に組み込まないと, 個体間距離が非常に大きい場合にも影響関係が生じ, 個体 i から遠く離れた個体 (複数) からの競争の影響も加算されてしまい, 使用する実測データの調査地面積に依存して推定されるパラメータの値が変わってしまう. このような問題は改良点 ii) によって防ぐことができる.

2.2 生長モデルと CKF のパラメータの推定

ベイズ統計の枠組みで, 生長モデルと CKF のパラメータの推定を行なった. データ (data) が与えられた下でのパラメータ θ の事後分布 $P(\theta|\text{data})$ は, ベイズの定理より以下のように求められる.

$$P(\theta|\text{data}) \propto P(\text{data}|\theta) \times P(\theta) \quad (9)$$

ここで $P(\theta)$, $P(\text{data}|\theta)$ はそれぞれ事前分布, 尤度関数である. 本研究では事前分布は未知であるため一様分布を用いた. 尤度関数 $P(\text{data}|\theta)$ は次式で定義される.

$$P(\text{data}|\theta) = \prod_{i=1}^n \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma^2} \exp\left[-\frac{1}{2\sigma^2} \sum_t (S_{i,t}^o - S_{i,t}^e)^2\right] \quad (10)$$

ここで $S_{i,t}^o$ と $S_{i,t}^e$ は, それぞれ個体 i の時間 t における実測された DBH (実測値) と生長モデル (式(6)) から計算された DBH (モデル推定値) を表す. σ は 1948～1978 年の実測値とモデル推定値との差の標準偏差を表す. 事後分布 $P(\theta|\text{data})$ は, 前章で説明した MCMC (M-H アルゴリズム; Metropolis et al., 1953; Hastings, 1970) を用いた. MCMC 反復の回数は 300000 回で, そのうち最初の 50000 回をバーンインとして事後分布の計算には使用しなかった (MCMC 反復の初期は, マルコフ連鎖が初期値依存性を持っているた

め). また, MCMC の収束判定には Gelman-Rubin 指数 (Gelman and Rubin, 1992) を使用した. 表 2 の CKF 候補の全てについて, MCMC によるパラメータ推定を行い, それらの中から情報量規準の一種である DIC (deviance information criterion) (Spiegelhalter et al., 2002) を用いて最も良いモデルを選択した. DIC は MCMC で得られた事後分布を考慮したモデル選択に適している.

2.3 使用データ

生長モデルおよび CKF をフィッティングする実測データについて説明する. データは北海道, 久保・池田地区のトドマツ (*Abies sachalinensis*) の同種同齢実験林のものである. データの詳細は北海道林務部 (1982) に掲載されている. また, 清和・菊沢 (1986) や, 甲山編『植物生態学—Plant Ecology』(2004) の 7 章「密度効果と個体間相互作用」においても考察されているデータである. 調査地面積は 0.202 ha である. 1929 年に, 苗木が 1 ha あたり 4200 個体植栽された. その後, 間伐は行われていない. 1948, 1951, 1953, 1958, 1963, 1968, 1973, 1975, 1978 年に調査地内の全てのトドマツ個体の DBH と位置が計測された. それらのうち妥当だと思われる 1953 年以外のデータを使用した. 1948 年には, 806 個体のトドマツが生存していたが, 自己間引きにより, 1978 年には 449 個体にまで減少していた.

この調査地では北西と南東側の枠外では樹木が生えていない. 一方, 北東と南西側の枠外は無間伐の森林が続いている. 我々は, パラメータ推定を行う際, 境界の影響を避けるために, 北東と南西側の枠から内側へ 10 m のエリアの個体 (図 7 においてで示される個体) については, 生長モデル (式 (6)) における競争の影響を表す関数 $F(\cdot)$ の値を求める際には使用したが, 尤度関数 (式 (10)) の計算における実測値データとしては使用しなかった. なぜなら, もしこの操作をしなければ, 北東と南西の枠付近の個体は枠外の個体から競争の影響を受けているにもかかわらず, 生長モデルによる個体の時間変化においてその状況を考慮できないため, 推定される競争の影響は過小評価になるからである.

北東と南西側の枠より 10 m に挟まれたエリアにあった個体でも, 1948 年から 1978 年の間に枯死した個体 (図 7 において○で示される個体) については, 生長モデルでは競争による影響を与える個体として扱ったが, 尤度計算では実測値データとして使用しなかった. これは式 (6) で記述されるモデルは生長と競争しか表現していないからである.

図 7 において●で示される個体については, 生長モデルによる個体の時間変化の計算において 1948 年のサイズを各個体の初期値として使用するとともに, 尤度計算において各時刻の実測値データとして使用した.

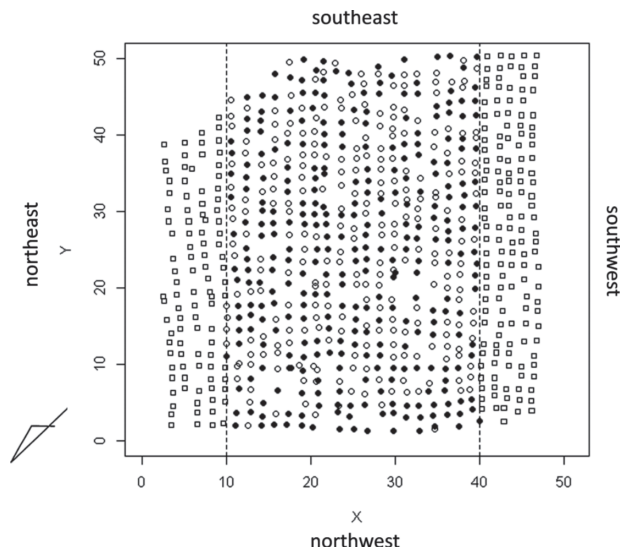


図 7: トドマツ人工林の個体配置

○●がトドマツ個体の位置である. 全個体数は 806 個体である. ●の個体数は 306 個体である. ●で示される個体は生長モデル式 (6) において 1948 年の個体サイズを初期値として使用した. また, 尤度計算式 (10) でも実測値として使用した. ○で示される個体は生長モデルにおける CKF の計算に使用したが, 尤度計算式 (10) における実測値としては使用しなかった.

2.4 モデル選択, パラメータ推定の結果

表 2 の式 (A) が DIC の値が最も小さい CKF であった. 推定された式 (6) と表 2 の式 (A) のパラメータの事後分布を図 8, その統計値を表 3 に示した. Gelman-Rubin 指数はいずれのパラメータも 1.00 であった (慣習的に 1.05~1.10 より小さく 1.00 に近ければ収束しているとされる). さらに, 推定された CKF の概形を図 9 に示した.

2.5 考察

トドマツの毎木データを使った本研究では, データに基づいた CKF の関数型選択に際して, 2.1 で述べた 3 つの改良を行なった. その結果, 改良点 iii) の真数を引数に使った CKF は, 従来の対数を引数に使った CKF のよりも DIC によるモデル選択の観点からは良くなかった (表 2 の式 (B), (D)). 以下では, 改良点 i) および ii) によって得られた結果について考察する.

まず, 「競争の逆二乗則」は必ずしも成り立たないことが明らかになった. 我々の推定したパラメータ θ_6 の事後分布の両側 95% 信用区間は, 明らかに 2.0 から異なっており, 平均は 3.42 であった. Weiner (1982) が「競争の逆二乗則」を採用した根拠に関する記述は 1.3 節に引用した. Weiner (1982) は, 二次元空間ならば, 競争の影響は距離の -2 乗に比例すると述べているが, この根拠について, 我々は明確には理解できなかった. しかしながら, 物理学における「逆二乗則」のモデル (万有引力, 光の減衰の法則, クーロンの法則などに適用されている) をアナロジーとして, 個体間競争におい

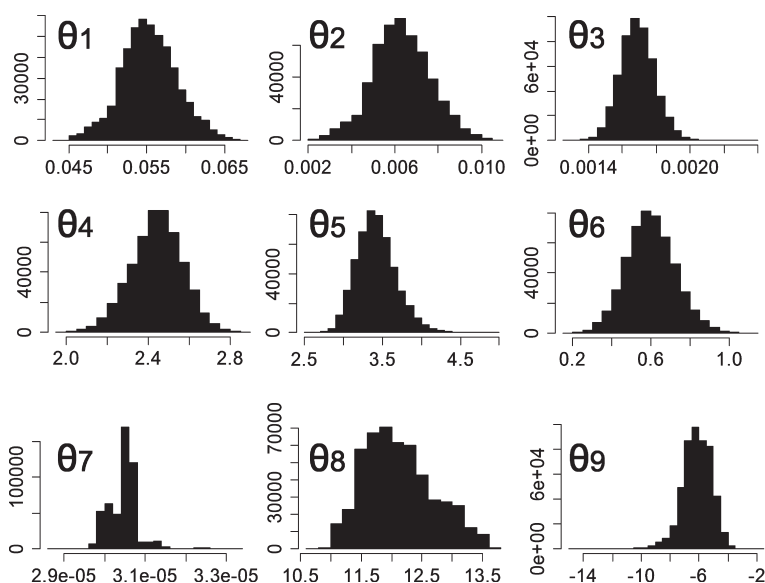


図8：式(6)と表2の式(A)の推定されたパラメータの事後分布

表3：式(6)と表2の式(A)の推定されたパラメータの統計値

パラメータ	平均	標準偏差	両側 95%信用区間	Gelman-Rubin 指数
θ_1	5.53 E-02	3.58 E-03	(4.80 E-02, 6.27 E-02)	1.00
θ_2	6.31 E-03	1.34 E-03	(3.56 E-03, 8.99 E-03)	1.00
θ_3	1.69 E-03	1.01 E-04	(1.50 E-03, 1.90 E-03)	1.00
θ_4	2.44 E+00	1.24 E-01	(2.19 E+00, 2.68 E+00)	1.00
θ_5	3.42 E+00	2.53 E-01	(2.98 E+00, 3.97 E+00)	1.00
θ_6	6.01 E-01	1.23 E-01	(3.65 E-01, 8.56 E-01)	1.00
θ_7	3.05 E-05	3.82 E-07	(2.98 E-05, 3.13 E-05)	1.00
θ_8	1.21 E+01	5.69 E-01	(1.12 E+01, 1.33 E+01)	1.00
θ_9	-6.16 E+00	1.10 E+00	(-8.48 E+00, -4.42 E+00)	1.00

でも適用した（すなわち、植物個体 j を発生源として競争の影響が三次元空間で全方位に放射される）と考えれば、「競争の逆二乗則」は（一応は）理解することはできる。

それではなぜ、我々の推定では逆二乗則ではなく、逆3.42乗則だったのだろうか。それを理解するためには、まず、競争の基本的なメカニズムを思い出さなければならない。生態学における競争は大きく分けて2つのタイプがあり、それぞれ干渉型競争（interference）と消費型競争（exploitation）と呼ばれる（Birch, 1957; Miller, 1967）。前者は、相手を直接攻撃しながら競争を行う場合。有害な物質を出したり、あるいは単なる威嚇的行為をしたりする場合もこの範疇に入る（重定, 1997）。植物では、セイタカアワダチソウなどの周囲の植物の生長を阻害する物質を分泌するアレロパシーなどが当てはまるであろう。後者は、いくつかの種が互いに共通の資源を消費しているとき、消費によってもたらされる資源の欠乏が間接的な競争を引き起こす場合とされる（重定, 1997）。このように競争の2つの形態を考え

ると、先の「逆二乗の法則」の法則は、前者の干渉型競争にはうまく当てはまりそうだが（これについても定量的な厳密な解析は必要だが）、後者の消費型競争には当てはまりそうもないことがわかる。つまり、後者は、直接的に個体間で影響を与えるのではなく、資源を介し間接的に影響を与え合っているからである。以上のように考えると、「競争の逆二乗則」は干渉型競争では当てはまるかもしれないが、消費型競争においては、逆二乗則が必ずしも当てはまる必要はない。しかし、CKFの研究においては、明確な競争のタイプの区別なく消費型競争にも「競争の逆二乗則」は当てはめられ、受け入れられてきたと考えられる。

次に、個体間競争の影響の及ぶ距離について議論する。従来、植物は局所相互作用をすると言われてきた（例えば, Stoll and Weiner, 2000）。確かに、CKFの値は距離に伴い急激に減衰するので図9をみれば分かるように距離の小さいCKFの値に対して、距離5m以上のCKFの値ははるかに小さい。しかしながら、その影響は、（我々の仮定したモデル構造と推定されたパラメー

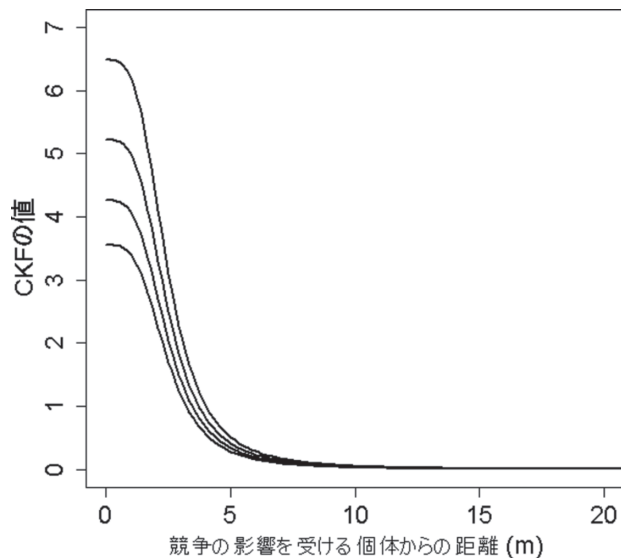


図9：トドマツ每木データから推定されたCKFの概形
DICでモデル選択されたCKF（表2の式(A)）を使用した。植物個体*i*のサイズは35(cm)，近隣個体*j*のサイズは5, 15, 25, 35(cm)である。曲線は下から順に近隣個体*j*のサイズ5, 15, 25, 35(cm)に対応する。トドマツ每木データにフィッティングしたパラメータ ($\theta_4 \sim \theta_8$)を使用した。パラメータの値は表3にある。

タ値によれば) ある個体のDBHが20 cmのときには、その個体から約12 m、DBHが25 cmのときには約37 m、DBHが30 cmのときには約79 mまで到達すると推定される。したがって、従来のように植物が局所相互作用すると言うのであれば、その「局所」とは人間の感覚からすれば非常に大きなスケールを指すと注意したほうが良いだろう（あるいは、「局所」相互作用をしているとは言わず「遠距離」相互作用をしていると言ったほうがいいかもしれない）。

3. CKFと多種共存

これまで紹介した研究は単一種個体群におけるCKFに関したものであったが、最後に多種系に関するCKFについて若干言及する。生態学において、多種共存とそのメカニズム（競争排除則があるにもかかわらず多種が共存しているのはなぜかという問い）はきわめて重要な課題である。Cooper (2003)によれば、Balance of nature（多種共存もBalance of natureの一種だろう）はダーウィン由来の生態学の基本的な傾向であるといわれる。

Murrell and Law (2003)において、‘heteromyopia’という用語が提案された（myopiaは近視眼の意味。Law R.らはplant-eye-viewという植物個体を原点とした空間構造の見方を提案しているので、この他の空間構造の表現においてもshort-sightedなどの視覚的表現を使う）。heteromyopiaとは、異種内の個体間競争よりも同種内の個体間競争のほうが遠方まで影響を及ぼす状態を指す（図10）。CKFでは、同種内の個体間競争よ

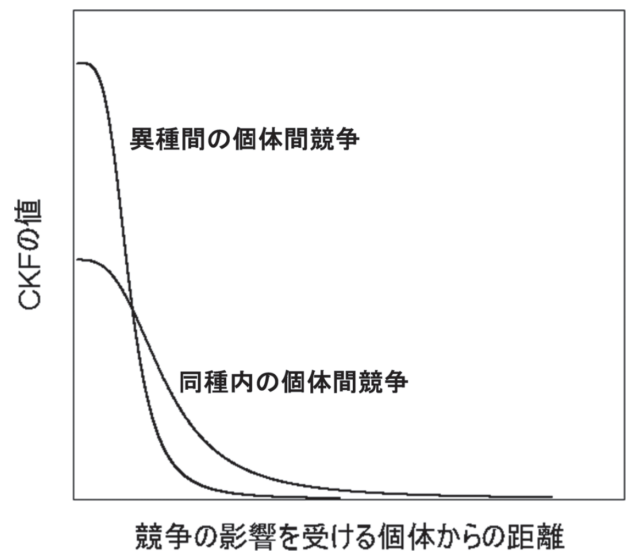


図10：Heteromyopiaの模式図

りも異種間の個体間競争の方が尖度が大きい。このようなheteromyopiaの状況下では、同種内の個体が集中分布を形成される。これによって、同種間の個体間競争は激しくなるが異種間の個体間競争は抑制されるため多種共存は促進されることが理論的に示されている（Murrell and Law, 2003）。このように、CKFの性質はheteromyopiaによる多種共存をはじめとして、個体群や群集の時空間構造の理解にとって重要である。北方林の多種共存機構などの時空間構造の理解のためにも、我々が今回行ったようなデータに基づいた正確なCKFの定量化はさらに必要となるであろう。

参考文献

- Benjamin, L. R. (1982) A model to predict the effects of complex row spacings on the yields of root crops. *Journal of Agricultural Science*, **98**, 31-139.
- Birch, L. C. (1957) The meanings of competition. *American Naturalist*, **91**, 5-18.
- Braswell, B. H., W. J. Sacks, E. Linder and D. S. Schimel (2005) Estimating diurnal to annual ecosystem parameters by synthesis of a carbon flux model with eddy covariance net ecosystem exchange observations. *Global Change Biology*, **11**, 335-355.
- Cappe O. and C. P. Robert (2000) Markov Chain Monte Carlo: 10 Years and Still Running! *Journal of the American Statistical Association*, **95**, 1282-1286.
- Cooper, G. J. (2003) *The Science of the Struggle for Existence: On the Foundations of Ecology*. Cambridge.
- Currah, I. E. (1975) *Some factors affecting the size of plants in the carrot crop*. Univ. of London Ph. D. thesis.
- Darwin, C. (1859) *The origin of species*. Murray, London.
- Ford, E. D. and P. J. Diggle (1981) Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. *Annals of Botany*, **48**, 481-500.
- Gause, G. F. (1934) *The struggle for existence*. Williams

- and Wilkins, Baltimore.
- Gelfand, A. E., S. Hills, A. Racine-Poon and A. Smith (1990). Illustration of Bayesian inference in normal data models using Gibbs sampling. *Journal of the American Statistical Association*, **85**, 972-982.
- Gelfand, A. E. and A. F. M. Smith (1990) Sampling-based approaches to calculating marginal densities. *Journal of the American Statistical Association*, **85**, 398-409.
- Gelman, A. and D. B. Rubin (1992) Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*, **7**, 457-511.
- Hastings, W. K. (1970) Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika*, **57**, 97-109.
- Haeckel, E. (1866) Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der Plexus choroides. *Virchows Archiv*, **16**, 253-289.
- Keddy, P. A. and B. Shipley (1989) Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. *Oikos*, **54**, 234-241.
- Knorr, W. and J. Kattge (2005) Inversion of terrestrial ecosystem model parameter values against eddy covariance measurements by Monte Carlo sampling. *Global Change Biology*, **11**, 1333-1351.
- Law, R. and U. Dieckmann (2000) A dynamical system for neighborhoods in plant communities. *Ecology*, **81**, 2137-2148.
- Likens, G. E. (1992) *The ecosystem approach: Its use and abuse. Excellence in Ecology, Vol.3, Ecology Institute*. Oldendorf/Luhe, Germany.
- Mcgrayne, S. B. (2011) *The Theory That Would Not Die: How Bayes' Rule Cracked the Enigma Code, Hunted Down Russian Submarines, and Emerged Triumphant from Two Centuries of Controversy*. Yale University Press, New Have (邦訳:『異端の統計学ベイズ』富永星翻訳)
- Metropolis, N., A. W. Rosenbluth, M. N. Rosenbluth and A. H. Teller (1953) Equation of state calculations by fast computing machines. *The Journal of Chemical Physics*, **21**, 1087-1092.
- Metropolis, N. and S. Ulam (1949) The Monte Carlo method. *Journal of the American Statistical Association*, **55**, 335-341.
- Miller, R. S. (1967) Pattern and Process in Competition. *Advances in Ecological Research*, **4**, 1-74.
- Miller, T. E. and J. A. Weiner (1989) Local Density Variation may Mimic Effects of Asymmetric Competition on Plant Size Variability. *Ecology*, **70**, 1188-1191.
- Mosegaard, K. and A. Tarantola (1995) Monte Carlo sampling of solutions to inverse problems. *Journal of Geophysical Research*, **100**, 12431-12447.
- Murrell, D. J. and R. Law (2003) Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. *Ecology Letters*, **6**, 48-59.
- Nakagawa, Y., M. Yokozawa and T. Hara (2015) Competition among plants can lead to an increase in aggregation of smaller plants around larger ones. *Ecological Modelling*, **301**, 41-53.
- Purves, D. W. and R. Law (2002) Experimental derivation of functions relating growth of *Arabidopsis thaliana* to neighbour size and distance. *Journal of Ecology*, **90**, 882-894.
- Robert, C. and G. Casella (2011) A Short History of Markov Chain Monte Carlo: Subjective Recollections from Incomplete Data. *Statistical Science*, **26**, 102-115.
- Stoll, P. and J. Weiner (2000) A neighborhood view of interactions among individual plants. In: Dieckmann U. et al (eds) *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Schneider, M. K., R. Law and J. B. Illian (2006) Quantification of neighborhood-dependent plant growth by Bayesian hierarchical modelling. *Journal of Ecology*, **94**, 310-321.
- Schwinning, S. and J. A. Weiner (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, **113**, 447-455.
- Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. P. Carlin and A. Van Der Linde (2002) Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society Series B (Statistical Methodology)*, **64**, 583-639.
- Thomas, S. C. and J. A. Weiner (1989) Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia*, **80**, 349-355.
- Tyler, C. M. and C. M. D'Antonio (1995) The effects of neighbors on the growth and survival of shrub seedlings following fire. *Oecologia*, **102**, 255-264.
- Weiner, J. A. (1982) Neighborhood model of annual-plant interference. *Ecology*, **63**, 1237-1241.
- Weiner, J. A. (1984) Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *Journal of Ecology*, **72**, 183-195.
- Weiner, J. A. (1990) Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution*, **5**, 360-364.
- Xu, T., L. White, D. Hui and Y. Luo (2006) Probabilistic inversion of a terrestrial ecosystem model: analysis of uncertainty in parameter estimation and model prediction. *Global Biogeochemical Cycles*, **20**, GB2007.
- 大森裕浩 (2005) マルコフ連鎖モンテカルロ法の基礎と統計科学への応用. 統計科学のフロンティア 12, 計算統計 II (甘利俊一ら編): 153-211, 岩波書店, 東京.
- 甲山隆司・可知直毅 (2004) 密度効果と個体間相互作用. 植物生態学 (甲山隆司ら編): 234-261, 朝倉書店, 東京.
- 重定南奈子 (1997) 競争と共存—生物多様性. シリーズニューバイオフィジックス 数理生態学 (巖佐庸ら編): 57-68, 共立出版, 東京.
- 清和研二・菊沢喜八郎 (1987) トドマツ人工林における樹木の大きさごとの空間分布の林齢にともなう変化. 日本林學會誌, **69**, 465-471.
- 中妻輝雄 (2007) 入門ベイズ統計学. 朝倉書店, 東京.
- 北海道林務部 (1982) 久保トドマツ人工林間伐試験地の資料整理に関する報告書.