

多様性を生む生態系のミニマルモデル

東京大学 工学系研究科物理工学専攻 島田 尚,¹ 湯川 諭, 伊藤 伸泰

生態系の性質については、その安定性 [1, 2] や過去の大絶滅 [3]、食物連鎖網や系統樹の構造など [4, 5, 6, 7]、多くの観測、議論がなされてきた。一方で生態系はナイーブにはダーウィンの生存競争によって自己組織的に構成された相互作用系であると考えられる。本発表ではこのストーリーを再現するモデルを提案した。我々のモデルでは、系は個々の種の絶滅とランダムな変異 (侵入) によって複雑な構造へと成長する。さらに、このモデルにおける個々の種の寿命の分布は化石データから算出された分布 [9] を再現する。

1 多種共存生態系についてのレビュー

物理での小自由度力学系と統計力学とのように、生態系の研究においても少数の種同士の相互作用に興味を持ったものと、多種系、または種数 $\rightarrow \infty$ の方に興味を持ったものとの、大雑把に言って2つの流れがある。我々の興味の対象は主に後者なので、以下後者 (フィールドワークでいえば生態系全体、モデルでいえば多自由度) に関してこれまでなされてきた研究を簡単にレビューする。

多種相互作用系としての生態系の研究に関してまず避けて通れないのは Gardner, May 等による 1970 年代の安定性の議論である [1, 2]。彼らはランダム行列を用いた平衡点での線型安定性解析から、一般に系の自由度が大きく相互作用が密接であるほど系が安定点を持つ確率は小さくなることを示した。この仕事の成果は、それまでの密接に相互作用しあう多種系 (ジャングルや珊瑚礁) は安定であろうというナイーブな信仰²を覆したことである。とはいえ、実際の生態系では多種が共存し密接に相互作用しあっているようにみえるので、この議論とのギャップを考える必要が生じた。生態系はダイナミックに変動しているので、線型安定性を論じるのは意味が無いという指摘もあるが、この安定性の議論を受け入れるとすると生態系には共存を可能にするタネ (生物の振舞や相互作用の構造など) があるはずだということになる³。つまり、生態系はランダムネットではなく、“うまくできている” はずだということだが、創物主の存在を信じるよりもダーウィンの考えの方の肩を持つならばこの場合の“うまくできている” 具合は、あくまで種の変異、絶滅の積み重ねによって自己組織的に実現されるものでなくてはならない。従ってうまく作り込んで共存系を実現しても、この点では満足がいかない。しかしながら、“作り込まずに” 多種が共存する状態を実現するモデルを作るとは一般に難しかった。尚、後に述べるように、

¹E-mail: shiama@acolyte.t.u-tokyo.ac.jp

²筆者はまだ生まれていなかったので想像であるが

³そもそも生態系全体を数理モデルで記述すること自体に無理があるという批判もあるだろう

我々のモデルからの答えは実際の生態系の複雑さは May らの条件と折り合う範囲内で理解できるというものである。

では、実際の生態系ではどんな構造が見られるのだろうか。生態系の中の相互作用の構造を実際に観測することは難しいが、被食-捕食関係だけに注目すればやや取り付きやすくなる。この場合、生態系を食物連鎖網として見ていることになる。食物連鎖網の構造の特徴については古くから様々な研究があり [4]、最近ではインターネットの構造などで流行りの Scale-Free Network⁴ になっているという説もある [5, 6]。しかしながら、そもそも相互作用のノードである種の決定でさえ不完全であることもあり、食物網の推定には不確かさが残っている。このため、その構造の特徴についての確固とした結論を出すのは非常に難しいようである。

生態系の構造を調べることは難しくても、そこに何らかの構造があるとするならばそれに対応した特徴が時間的振舞の中に現れると期待される。化石資料から過去の生態系の時間的振舞が調べられている。この分野で最も有名なトピックは、絶滅のサイズ分布に関するものであろう [3]。ダーウィンの競争のもとでは小規模な絶滅は日常的に起こっていると考えられるが、これとは対照的に地球の生態系は過去幾度かの大絶滅を経験していることが分かり、データ点数が少ないが、絶滅のサイズ分布がベキ的である可能性も示された。

これらの大絶滅は、ペルム紀末の大絶滅(最大の見積りで種の 96 %が絶滅)に代表されるように非常に苛酷なものであり、さらに地質年代的には非常に短期間の間に起こっていることも明らかになった。一般的にはこれらの絶滅は隕石の衝突や気候変動などの地球規模の事件に対応していると考えられている。これに対し、P. Bak と K. Sneppen は相互作用しあう種同士の共進化をスピングラス描象を用いた見事な議論から特殊な砂山崩しにモデル化し、安定な期間と大絶滅とが間欠的に現れる振舞が生態系そのものが持つ自発的臨界点へ向かう性質によるものである可能性を示した。[10] 彼らのモデルでは、系が臨界点にあるために絶滅のサイズ分布はきれいなベキ分布になる。しかしながら、実際のデータでの絶滅のサイズ分布がベキ分布であるという主張は点数の少ない(8点!)プロットをもとになされており、根拠に乏しい。また、その形も筆者にはむしろきれいな指数分布に見える。[3, 8]

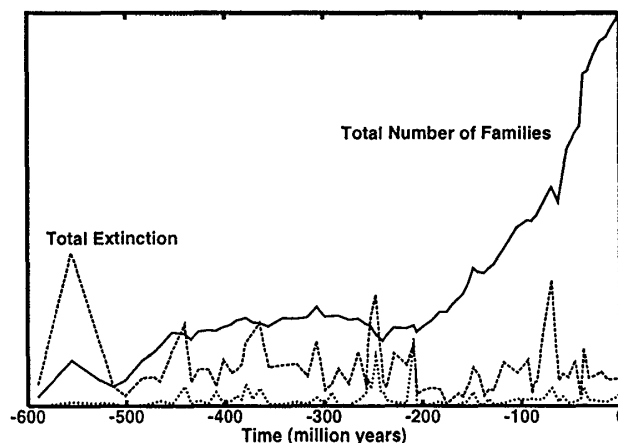


図 1: 各地質年代に地球上に存在した科の総数と、その地質年代に絶滅した科の数のプロット。縦軸は各々適当にとってある。一番下の点線は時間あたりの絶滅率。

⁴ ノードの持つボンドの数の分布がベキ分布であるようなネットワーク

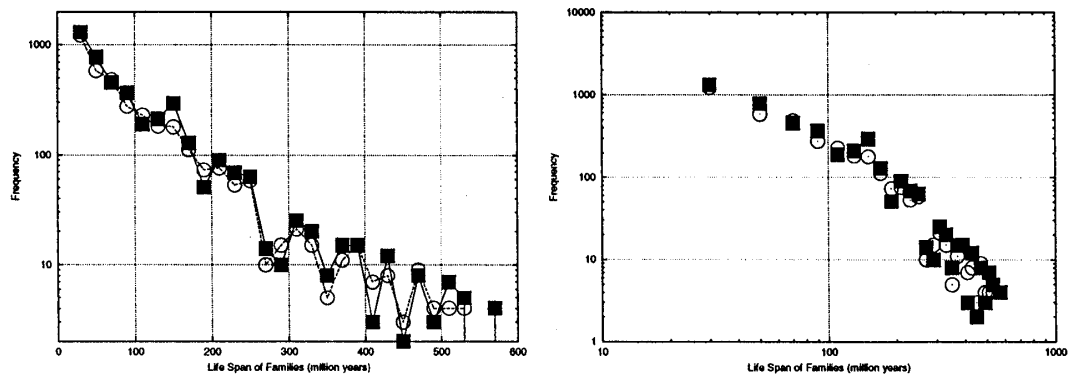


図 2: 化石データより算出された種の寿命の分布。左が片対数、右が両対数目盛でのプロット。■と○はそれぞれ、種の寿命の上方算出値と下方算出値。

もう一つのトピックは、種が出現してから絶滅するまでの時間、すなわち種の寿命の分布についてである。もしも種が放射性原子の崩壊のようにそれぞれ独立に時間的に一定の確率で絶滅しているのであれば、種の寿命は指数関数的に分布することになる⁵。これに対し、もし種の寿命分布が指数的減衰からずれるのであれば、種が絶滅する確率が種の年齢に依存していることを意味する。実際の化石資料を用いる際には、種のレベルで正確に分類することが困難なので代わりに分類樹上で二つ上の階層である科が用いられる。図 2 は、文献 [9] をもとに我々が算出した科の寿命の分布である。科の寿命の分布は明らかに単純な指数分布からずれており、単純なベキ則からもはずれた “skewed profile” [6] を持つことが分かる。なお、化石のデータには不明瞭さがつきまとうが、この分布の形状は寿命算定の詳細によらないことを指摘しておきたい。

⁵これは「赤の女王仮説」と呼ばれている

2 我々のモデルとその成果

前節で大きな生態系を対象とした研究をごく簡単に紹介した。全体としてみると、理論的見地からは複雑な生態系の存在そのものが大きな謎である一方で、構造や時間的振舞について興味を持つ場合は大きな生態系の存在を仮定した単純なモデルで個々の性質について論じるという傾向にある。そのなかで、Lotka-Volterra 方程式系やレプリケーター系 [11] などのポピュレーションダイナミクスモデルを用いたアプローチは、種間の相互作用を用いて系を記述するために系の安定性の起源と性質の両者について同時に考察できる可能性を秘めている。この理由から本研究では生態系のモデルとしてポピュレーションダイナミクスモデルを採用した。

一般化された Lotka-Volterra モデル

$$\frac{dx_i}{dt} = c_i x_i + \sum_{j=1}^N a_{ij} x_i x_j \quad (i = 1, 2, 3, \dots, N), \quad (1)$$

(普通には、 x_i は種 i の個体数または個体数密度、 a_{ij} は種 $i-j$ 間の相互作用を表す定数である。) に代表されるポピュレーションダイナミクスモデルは、特に少数自由度生態系の研究において主要な役割を担って来た。しかしながら、ポピュレーションダイナミクスモデルを用いて“作り込まずに”多種が共存する状態を実現することは一般的に難しかった。この主な原因は、Lotka-Volterra モデルでは“個体数”の爆発が頻繁に起きることにある。しかしながらここで注意しなければいけないのは、このような爆発を含んでいること自体は不自然なものではないということである。実際、現実の生態系でも個体数の爆発はしばしば起きており、個体数が“発散”するようなことがない原因は個体数を変数にとったときの相互作用の特徴にあるのではなく、餌の不足などのエネルギーや栄養元素等の制限の存在のせいである。この条件を取り込むことができれば、個体数の際限ない増加を除くことが出来るだけでなく単なる多体相互作用系という側面以上の最低限の生態系らしさを表現することができる。このため、我々は系を記述する変数として個体数ではなく個々の種の持つエネルギーを採用する。こうすると項 c_i は各種の代謝率に対応するので、唯一の生産者(草や植物プランクトンに対応)を除いて全て負にとる。さらに相互作用項に条件 ($a_{ij} + a_{ji} \leq 0$) を課すことでエネルギー(栄養元素)の系内相互作用における劣保存則を取り入れることができる。ここで強調すべきことは、上記の制限が必ずしも生態系内の相互作用の内の嫌がらせ関係や共生関係などを排除するものではないということである。エネルギーに注目して生態系を見れば、共生関係があるような系でも相互作用によってエネルギーが増えるなどということはない。エネルギーを変数に取ったポピュレーションダイナミクスモデルにおいては直接的な捕食関係ではない共生的あるいは阻害的關係は3種以上の多体相互作用項、つまりは触媒的な項として表現される。但し本発表では簡単のために2種間相互作用のみを考えるので、この場合共生的な相互作用はモデルに含まれていない。

こうして得られた変形版 Lotka-Volterra 方程式系を用いて研究する場合、自分の望む

相互作用の構造を作ってその系の振舞を議論するというのも一つの道であるが、本研究では大きくて複雑な系の安定性に興味があるので変異や侵入と種の絶滅のなるべく簡単なルールを導入することにより自己組織的に多種系を実現することを目指した。絶滅のルールとしては、これまでなされている研究 [11] と同じく十分に保有エネルギーの小さくなった種を取り除くことを採用した。導入される新種の相互作用の決め方については、完全にランダムに決定するという最も簡単なルールを採用した。この場合、変異としてはドラスティックなもののみを相手にしているか変異の積み重ねとして十分に变化した種のみを新種として数えていると考えることもできるが、むしろ外部からの種の侵入と考えると議論の余地がない。

さて、以上の拡張によってこのモデルは単純ではあるが現実的な相互作用と新種の導入および絶滅という、ダーウィンの競争の要素を全て持つことになった。それでは、このモデルは例えば草だけが存在するような状態から、変異 (侵入) および絶滅を繰り返すことで実際の生態系のような複雑な相互作用構造を持つ系に発展することができるだろうか? 残念ながら答えはノーである。それどころか、ある程度の大きさを持った系を作っても、新種の侵入によって系は図3のような単純な構造に潰れていってしまうことが分かった。この困難はこれまでなされてきた研究によってたびたび指摘されてきたことである。しかしな

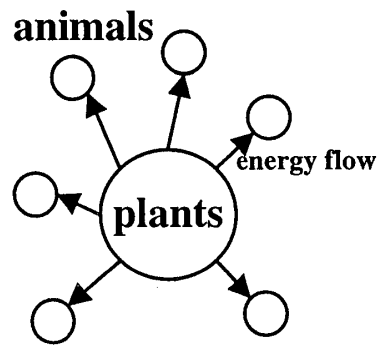


図 3: Lotka-Volterra タイプの相互作用を持つ系において典型的に見られる単純な安定構造の例。矢印はエネルギーの流れを示す。

が、この困難は必ずしも May 他安定性条件からくるものではない。実は今述べたシミュレーションではこの条件を免れるために種間相互作用は疎にとっているのである。ではもうひとつの困難とは何か? それは、Lotka-Volterra 方程式の化学反応と同じ二次の形の相互作用項にある。変数 $x = i$ をエネルギーを単位として取った場合、相互作用項 a_{ij} は [時間×エネルギー] $^{-1}$ の単位を持つことになる。このため、繁栄している種同士の相互作用と稀な種同士の相互作用を同時に表現するためには相互作用項は何桁にも渡る非常に広い範囲の値を取る必要がある。実際の生態系を考えても、稀な種が何らかの事情で繁栄することになった場合にその種がもともと持っていた Lotka-Volterra 相互作用項をそのまま固定して持ち続けるようなことはないと考えられる。これらのことがランダムに新種を決定することによる系の成長の見込みを絶望的に低くしているのである。しかしながら、例えば種の持つ性質を表す空間等をあらかじめ用意することによってうまく適切な相互作用を決めてやるような手法は、相互作用のみから種を特徴づけ、その自己組織的構造の有無や性質に興味を持った本研究の趣旨に沿わない。

我々の提案は、相互作用項の形を別のシンプルな形に変形するというものである。具体的には、種間の相互作用項を $a_{ij}x_i x_j \rightarrow a_{ij}x_i^{1-\lambda} x_j^{\lambda}$ ($\lambda \in (0, 1)$) と、系のサイズに依存しな

い型に変更する。これは、Lotka-Volterra 方程式系における単位捕食者当りの捕食率 $a_{ij}x_i$ を種同士の比の簡単な凸関数 $a_{ij}(x_i/x_j)^\lambda$ へと変更することに対応している (但し、 x_i : 被食者 x_j : 捕食者)。捕食相互作用を種同士の比で表すことは数理生態学でも議論されており、必ずしも非現実的なものではない⁶。 λ が $(0, 1)$ の範囲内であれば捕食率の凸性は維持されるので、相互作用毎に異なる λ を割り当ててもいいのであるが、今は単純化のために一様に $\lambda = 0.5$ とする。消費者たちの代謝率にあたる c_i も一様な値 (-1) とすれば、この代謝率と生産者の成長スピードとの比のみをパラメーターに持つ次のシンプルな時間発展方程式を得る。

$$\begin{aligned} \text{“生産者”} &: \frac{dx_1}{dt} = Gx_1(1 - x_1) + \sum_{j \neq 1} a_{1j} \sqrt{x_1 x_j} \\ \text{“動物”} &: \frac{dx_i}{dt} = -x_i + \sum_{j \neq i} a_{ij} \sqrt{x_i x_j} \\ & (a_{ij} \in (-1, 1), a_{ij} + a_{ji} \leq 0, \quad G > 0, \quad 0 < \lambda < 1), \end{aligned} \quad (2)$$

この方程式系は生産者のロジスティック増殖項を除いて種のエネルギーの一様な変換 $x_i \rightarrow \alpha x_i$ に対して同じ発展を与えるので、我々は変更された相互作用項 $a_{ij}x_i^{1-\lambda}x_j^\lambda$ を Size-Free と呼んでいる。

上の時間発展方程式に加えて、方程式の変更前と同様のシンプルな絶滅と変異のルールを導入するのであるが、その詳細は次のようである。

絶滅：ある種の持つエネルギー x_i が 0 になったら、その種は取り除かれ、対応する自由度が系から削除される。これに加えて、他の種から完全に孤立した種が出来た場合はその種は即座に取り除かれる。

ランダム変異 (侵入)：新しい種が時間的にランダムに導入される。新しい種のエネルギーの初期値は非常に小さく ($\sim 10^{-8}$)、先住の種との相互作用の総数及び係数はそれぞれ $(1, 2m), (-1, 1)$ の範囲からランダムに決定される。但し、今回のシミュレーションでは m としては 5 程度の値を選んだ。変異の起こる頻度については、本発表の中では個々の変異が独立に起きているとみなしていいような低い値を設定した。

我々のモデルにおいては、絶滅のルールがより簡単かつ自然になっていることを指摘しておきたい。Lotka-Volterra タイプの相互作用下では、絶滅してゆく種はその個体数を指数関数的に減らすため、有限時間内で絶滅させるためには何らかの足切りのルールが必要だった。これに対し、我々の Size-Free な相互作用項の下では弱い種は代数的に減っていく、有限時間内に 0 に接するのでこのような足切りは必要としない。この違いは、Size-Free 相互作用下では $x_i = 0$ においてリプシッツ連続性が破れていることと対応している。

⁶本研究会で難波先生より御指摘頂いた。この場でお礼申し上げたい。

それでは我々のモデルのもたらす結果を見て行こう。Lotka-Volterra タイプのモデルとの最大の違いは、系が豊かな相互作用構造を持つ状態へと発展出来ることである(図3)。もちろん、Size-Free なモデルにおいてもほとんどの新種は定着に失敗するし、侵入に成功したとしても同時にそれまでにいた種が(時には複数)絶滅することもあるので、系の自由度は揺らぎながらも少しずつ増加していくのである。種数については、計算の都合で上限に設定した1000種程度の共存状態を実現することができる。種数が増えるだけでなく、実際に構造が複雑になっていることは系内に存在する栄養段階の数を見ることで確認できる。ここで栄養段階は最短ルートを辿って生産者にたどり着くまでの相互作用の数で定義される。現実の生態系では栄養段階の数は系によって異なるが、2~5程度であるようである。我々のモデルではこれに負けない6~7段の栄養段階を時間的に安定に持つような系も観測できるので、この点では現実の生態系の記述に足るということが出来る。

前章では多種が共存する系の不安定性について知られていることを紹介した。そこで、この条件と我々のモデルにおける多種共存状態はどのような関係にあるのかという疑問が自然湧き上がって来る。実際にMayの安定性条件を我々のモデルで粗く見積もってみよう。我々のモデルをMayの議論にあてはめると、系が安定である条件は

$$\sqrt{2m\sigma^2} < 1 \quad (3)$$

となる。但しここで σ^2 は相互作用項の分散である。この項については、新しい相互作用項の値には(0,1)内での一様乱数をとるのであったから、種のエネルギー分布を無視して一様分布だとすると $\sigma^2 = 1/12$ と求められる。一方、一種当りの相互作用の数($= 2m$)は10程度であるから、Mayの条件は満たされていることが分かる。このことでこのモデルが相互作用が非現実的な弱い範囲になるようにあらかじめ作り込まれているという印象を

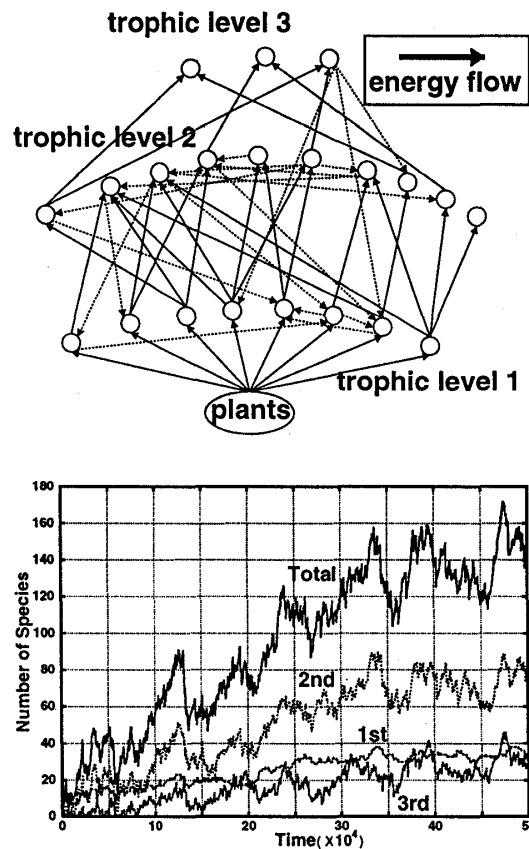


図4: 上: Size-Free なモデルによって自己組織的に生成された複雑な相互作用構造の一例。○は各々の種を、矢印は種間のエネルギーの流れを表す。ここでは3つの栄養段階が存在するが、これは例えば大陸棚での生態系のものと同じ数である。下: 変異(侵入)と絶滅によって発展して行く系の時系列の一例。新種の発生は平均して100単位時間に一回である。これに対して、新種の侵入に対する系の典型的な緩和時間は10単位時間程度である。点線は各栄養段階毎に分類した種数の変化。

持たれたかも知れないので、現実の生態系と比べて議論してみたい。相互作用の強さを絶対値 1 の範囲に限定したことは、餌となる種のエネルギーの総和が自身のエネルギー程度はないと代謝をまかない切れないという条件と対応している。この条件は現実の生態系で見られる相互作用の強さより弱いというより、むしろ強い範囲までも含んでいると思われる。次に、相互作用の数についてであるが、現実の食物連鎖網において見積もられた一種当りの相互作用の数は、Ythan estuary(134 種系)で 8.7、Sliwood park(154 種系)で 4.75 等となっており [5]、シミュレーションで採用した値 (10) はこれらよりも多くなっている。以上のことから、我々のモデルは現実の生態系にまけない複雑な構造を持ち、かつ May 等の条件を満たしていると結論することができる。食物網の構造について不明な点が多いことを考慮に入れても、少なくとも我々のモデルにおける系の構造が現実の系よりも貧しいということを示すデータは今のところないのである。もちろん、May の条件は平衡点での線形安定性解析から来ているので、実際の生態系の安定性と対応がつくかどうかは議論のあるところであろう。しかしながら、ランダムに生成した Lotka-Volterra モデルおよび Size-Free モデルではその 99% はリミットサイクルやカオス軌道ではなく安定点であることから数理的な記述をする場合にはやはり彼らの条件は有効であると筆者は考えている。実際に我々のモデルでも、系はほとんどの場合安定点にいたので、相互作用をより強めて行くと系は種数成長のトレンドを失って行く。相互作用がほどよい強さの領域では、系は成長のトレンドも崩壊のトレンドも持たないので、種数変動は下端に境界のあるランダムウォークをする。この場合、種数変動のパワースペクトルは現実の化石データにも見られる $1/f$ 状の分布になる [6]。

以上で我々の提案するシンプルなモデルが多種共存状態を実現できることが分かったが、それではこの系から実際の生態系と関連する知見は得られるのだろうか？ 現在までのところ、モデルの示す統計性のうちのいくつかは化石からの算出値と一致することが分かっている。以下に説明する。まず絶滅のサイズ分布については、このモデルからは指数分布が出てくる。これは面白みのない結果ではあるが、前章で述べたように現実の化石データ自体もベキ分布であるか指数分布であるか判然としない、というよりも指数分布のほうに近いようである [3]。いずれにしろ、このモデルは Bak らのモデルのような自己組織的臨界点にあるようなモデルにはなっていないので固有の性質としての短期間での大絶滅は起こさない。

次に“種の寿命”の分布についてであるが、これについては化石データに単純な“赤の女王仮説”には従わない分布が見出されていることを紹介した。比較対象のシミュレーションとしては、成長のトレンドが無いような系を用い、アンサンブルとしては試行平均ではなく一回の試行の長時間平均を用いた。また、個々の変異が独立であると仮定していいように変異率は低く取ってあるため時間の単位に任意性があるので、種の寿命はその種が最終的に絶滅するまでの間に系に新しく入って来た種の数で定義

した。この結果、化石データとよく似た単純なベキではないが長寿命側で指数約 -2 のベキに漸近する分布が得られることが分かった。実際に、適当にフィットしてやると、両者が実によく一致することが分かる。この結果の重要な点は次の二つである。第一に、化石データは観測の都合上種ではなく科単位での推定なのでその科の下に分類される種の赤の女王的な栄枯盛衰をしているとして説明できるのではという議論があった。これに対し、我々のモデルのように種を単位とした競争系から現実と一致する分布が得られたことは意味のあることである。第二に、絶滅のサイズ分布や種の寿命の分布などについては個々にそのプロファイルを再現する簡単なモデルはいくつか提案されているが、我々のモデルのように多種の共存、絶滅のサイズ及び種の寿命分布という複数の側面に同時に応えるモデルは今まで無かった。このモデルがこれらの側面に同時に対応できたことは、生態系の持つこれらの性質が独立ではない由来を持っていることを示唆していると思われる。一方、現実の系の粗い近似である我々のモデルが絶滅のサイズ分布や寿命分布について一致したプロファイルを示すことは、この性質がポピュレーションダイナミクスの詳細に依らないより単純なモデルに帰着して理解される可能性を示唆しており、この方向での更なる考察が必要であると考えられる。

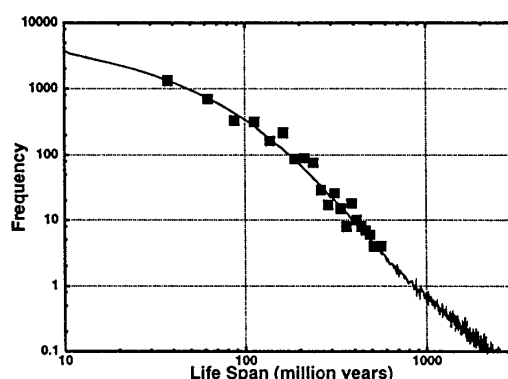


図 5: シミュレーションにおける種の寿命分布 (実線) と、化石データ [9] からの算出値 (■) との比較。

謝辞

本ワークショップに参加したことは筆者にとって非常に有益でした。参加のお誘いをしてくださった時田さんと、有益な議論、コメント、話題提供をしていただいた参加者の皆さんに感謝いたします。

また、筆者がこの研究を投げ出さずにすむきっかけとなった、2000夏の国際高等研究所でのワークショップ「多様性の起源と維持のメカニズム」においても参加者の方々と有益な議論をさせていただきました。同研究所のホスピタリティと併せて、ここでお礼を申し上げます。

参考文献

- [1] M. R. Gerdner and W. R. Ashby, *Nature* **228**, 228-228 (1970).
- [2] R. M. May, *Nature* **238**, 413-414 (1972).
- [3] D. M. Raup, *Science* **231**, 1528-1533 (1986).
- [4] S. L. Pimm, J. H. Lawton and J. E. Cohen, *Nature* **350**, 669-674 (1991).
- [5] J. M. Montoya and R. V. Solé, cond-mat 0011195 (2000).
- [6] R. V. Solé and J. M. Montoya, cond-mat 0011196 (2000).
- [7] B. Burlando, *J. theor. Biol.* **163**, 161-172 (1993).
- [8] M. E. Newman, *Proc. R. Soc. Lond. B* **263**, 1605-1610 (1996).
- [9] M. J. Benton, (ed.) *The Fossil Record* Vol. 2 (Chapman and Hall, London, 1993).
- [10] P. Bak and K. Sneppen, *Phys. Rev. Lett.* **71**, 4083-4086 (1993).
- [11] K. Tokita, A. Yasutomi, *Phys. Rev. E* **60**, 842-847 (1999).
- [12] T. Shimada, Satoshi Yukawa, and Nobuyasu Ito, proceedings of AROB 6th, 353-356 (2001).
- [13] T. Shimada, Satoshi Yukawa, and Nobuyasu Ito, in preparation.