

ニッチ利用の柔軟性が変動環境下での 競争的群集の多様性を促進する

山内淳・三木健（京都大学生態学研究センター）

【緒言】

競争関係にある生物種がニッチ空間上で何種類まで共存できるのかという問題は、1960年代から70年代にかけてMacArthurによって提案されて以降、現在に至るまで生態学における重要な問題の一つである。この問題に対して、MacArthurは一次元のニッチ空間を想定し、「limiting similarity」と「species packing」というパラレルなアプローチによって迫ろうとした（MacArthur, 1969; 1970; MacArthur and Levins, 1967; May and MacArthur, 1972）。MacArthur以後も、多くの研究者がこの問題に関する理論的な解析を発展させてきた。それらの研究の中でもRoughgarden (1979)の解析は特に重要な示唆を含むものの一つで、種内競争と種間競争のレベルが等しくまた適応度がGaussian関数で記述できる場合には、いずれのニッチを利用する種もニッチ空間上で連続的に共存できることが理論的に示されている。

また最近になって、ニッチ空間上での多種共存についていくつかの重要な指摘がなされてきた。まず一つ目として、Sasaki and Ellner (1995)によって、上記のRoughgardenの結果はGaussian型の適応度でのみ見られる特殊な状況であることが解析的に示された。すなわち、非Gaussian型の適応度の下では、ニッチ空間上での表現型の分布は不連続になり、一般には全ての種（表現型）の共存は実現しない。2番目の重要な指摘は、種内でのニッチ利用のバリエーションの存在が多種共存を促進するというものである（Vellend, 2006）。しかしながらVellend解析では、無性生殖を仮定しているために異なるニッチを利用している種内の系統が独立であり、加えて種内競争と種間競争を等しいと仮定しているため、結局のところ種の定義が曖昧で種多様性の意味が不明確となっている。彼のモデルにおいて各ニッチを占める系統をそれぞれ「種」とであると解釈するならば、彼の得た結果は前述のSasaki and Ellner (1995)の部分的な拡張としてとらえることができる。最後の3つ目の指摘は、必ずしもニッチ空間上での多種共存に限定されるものではないが、近年、環境変動をはじめとする様々な確率性が群集の構造に影響することが示されており（Tilman, 2004）、ニッチ空間上での

種多様性の問題も様々な確率性を考慮しつつさらに発展させることが望まれている。

これらの種多様性に関する近年の発展を踏まえて、著者らは(1)適応度の関数形の影響、(2)種内でのニッチ利用のバリエーション、(3)初期状態およびダイナミクスにおける確率性、といった要因に注目しながら理論モデルを構築して、それらの要因が種多様性にどのように関連しているのかを主にコンピュータシミュレーションによって解析した。

【数理モデル】

(1) 個体群動態と競争カーネル

0 から 100 までの整数値をとる一次元のニッチ空間を想定し、その空間上において種 i は特定の位置 x_i ($0 \leq x_i \leq 100$) を固有のニッチとして利用すると考える。ただし各種が利用可能なニッチには一定の幅があるとして、その幅を w とおく。単純化のために、 w の値は群集内の全ての種で共通であるとする。種 i のニッチ j を利用する局所個体群の密度を $n(i, j)$ とし、その動態を離散型 Lotka-Volterra 方程式により

$$n'(i, j) = n(i, j) + \left\{ r_{j,t} - \sum_k \sum_l \alpha_{i,j,k,l} n(k, l) \right\} n(i, j) \quad (1)$$

と定式化する。ただし、 $r_{j,t}$ は時刻 t におけるニッチ j での内的自然増加率、 $\alpha_{i,j,k,l}$ は、種 i のニッチ j を利用する局所個体群と種 k のニッチ l を利用する局所個体群との間での競争係数である。群集内の全ての種は共通の種内および種間の競争係数を持つと仮定するが、各個体群間の競争の強さはニッチ空間上で個体群の距離に従って低下する。

先に述べたように、ニッチ空間に対して適応度が Gaussian 型であると、全種共存のような特殊な解が現れてしまう。多種共存の一般的な性質を明らかにするためには、そのような特殊な状況は避けるべきであろう。そこで、非 Gaussian 型の適応度を用いるために、ニッチ上の局所個体群間の距離に対する競争の強さ（競争カーネル）を、矩形関数および裾野を途中で切り落とした Gaussian 関数によって定式化した。

(2) 遺伝システム

種内でのニッチ利用のバリエーションが生じる機構については、二つのタイプのものを考えた。まず一つ目は、バリエーションは遺伝的に決まっているので

はなく、同一種内の全ての個体が表現型可塑性によってある範囲のニッチに適応できることにより実現されるというシステムである。この場合、個体間にはニッチ利用に関する遺伝的差異は存在せず、生殖様式を明示的に意識する必要はないため、この仮定に基づくモデルを「無性生殖モデル」と呼ぶことにする。一方、ニッチ利用のバリエーションが遺伝的に決定されている状況も考え、その遺伝様式を「approximate hypergeometric phenotypic model」(Shpak and Kondrashov, 1999) によって記述し、それを「有性生殖モデル」と呼ぶことにする。

(3) 確率性

シミュレーションの初期状態としては、 N 種をランダムに選び、それぞれの種に固有なニッチの位置に初期密度 1 で配置した。そのためモデルには、初期状態の種組成に関する確率性が含まれている。この状態から、式(1)に基づいて個体群動態を 1,000 世代にわたって計算し、最終時刻に残っている種数を調べた。

さらに、環境状態に関する確率性も考慮し、内的自然増加率 $r_{j,i}$ に関する確率的変動を組み込んだ。本解析では 2 つのタイプの環境変動を考慮した。一つ目は、時間ごとに全てのニッチが同調して変動する「ニッチ非依存の変動」、もう一つは、各時刻においてそれぞれのニッチに独立に生じる「ニッチ依存の変動」である。また後者については、性質の似たニッチは比較的変動の仕方が類似する「ニッチ空間に対する自己相関」が生じる可能性も考慮した。

これらの確率性が含まれるため、シミュレーションではそれぞれのパラメータ設定で 50 回の試行を行ない、それらの 1,000 世代後の種数の平均値と分散で種多様性を評価した。

【結果】

まず一定環境の下では、結論から言えば、ニッチ幅の広さ（ニッチ利用の種内バリエーションの大きさ）が種数を高める傾向は限られた状況でしか見られなかった。特に、種内競争より種間競争が強い状況や、競争カーネルとして裾野の比較的長い Gaussian 型を用いた場合には、ニッチ幅の広さと種数の間に正の相関が見られることはなかった。このことは、一定環境の下ではニッチ利用の柔軟性が種多様性を促進させる傾向はないわけではないが、それは必ずしも一般的な傾向ではないことを示している。

それに対して変動環境の下では、ニッチ幅の広さが種数を高める傾向が一般

的に見られた。「ニッチ非依存の変動」では、共存種数が全体的に減少する傾向があったが、ニッチ幅が小さい場合にその減少の程度が顕著となる結果、ニッチ幅の広さと種数に正の相関が現れた。一方、「ニッチ依存の変動」の下では、変動に自己相関がない場合には、ニッチ幅が1の時（すなわちニッチ利用に種内バリエーションがない時）に種数が大きく減少するものの、ニッチ幅が少しでも広がると種数の減少は見られなかった。しかしながら「ニッチ依存の変動」に自己相関が加わると、より広いニッチ幅において種数の減少が現れるようになった。さらに、「ニッチ非依存の変動」と自己相関をともなう「ニッチ依存の変動」が同時に作用する時には、ニッチ幅の広さと種数の間に最も明確な相関が見られた（図1）。

以上の結果は、ニッチ利用の柔軟性は変動環境下において顕著に種多様性を促進する役割を持つことを示している。

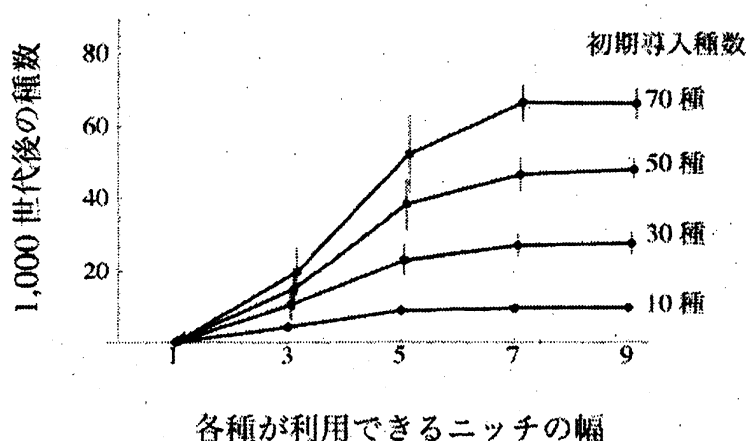


図1 ニッチ利用の柔軟性と共存種数の関係。「ニッチ非依存の変動」と自己相関をともなう「ニッチ依存の変動」が同時に存在し、種内競争が種間競争より強い場合の結果。各点は50回のシミュレーションの平均値、縦線は標準偏差。

【考察】

本解析から、ニッチ利用の柔軟性が変動環境下で種多様性を促進するメカニズムには、二つのものがあることが示唆された。

一つ目は、主として「ニッチ非依存の変動」で働く効果である。それぞれの種のニッチ利用にある程度の柔軟性があると、ニッチ空間上での種の配置が調整される結果、各種の個体数が平均化されて極端に多い種や極端に少ない種といったバラつきが小さくなる。その結果、環境変動によって個体数の少ない種

がさらに個体数を減らして絶滅に至るというリスクが軽減され、種の多様性が比較的維持されやすくなるというメカニズムである。

もう一つの効果は、「ニッチ依存の変動」の下で作用する効果で、それは空間的な環境変動がある場合に複数のハビタットを利用してリスクを分散する「bet-hedging (両掛け)」に対応するものである。ある種が特定のニッチのみを利用している場合、そのニッチの環境条件が大きく悪化した場合にはその種は絶滅を免れない。しかし、環境変動が各ニッチで独立ならば、複数のニッチを利用することによってあるニッチの悪条件を他のニッチで補償できるため、絶滅のリスクを抑えることができる。

こうした二つの効果によって、変動環境下でニッチ利用の柔軟性が種の多様性を促進しうるのだと考えられる。

【参考文献】

- MacArthur, R. 1969. Species packing, and what interspecies competition minimizes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **64**:1369-1371.
- MacArthur, R. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, **1**:1-11.
- MacArthur, R. and R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**:377-385.
- May, R. M. and R. MacArthur. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **69**:1109-1113.
- Sasaki, A. and S. Ellner. 1995. The evolutionarily stable phenotype distribution in a random environment. *Evolution*, **49**:337-350.
- Shpak, M. and A. S. Kondrashov. 1999. Applicability of the hypergeometric phenotypic model to haploid and diploid population. *Evolution*, **53**:600-604.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **101**:10854-10861.