

生態学における多種共存への数理的アプローチ

九州大学・理・生物 向 草世香
muko@bio-math10.biology.kyushu-u.ac.jp

1. はじめに

生息環境や餌資源など生態的地位（ニッチ）を同じくする生物が、なぜ多種存在し、どのように共存しているのか、それは生態学の重要な課題の一つである。古くから野外調査、室内実験とともに、数理モデルによって多くの仮説が検証されてきた。ここでは、種多様性の高い生物の代名詞ともなっている造礁サンゴ（以下サンゴ）を例に、海洋生物における多種共存に関する新しい仮説を提唱する（Muko & Iwasa, 2000）。

日本近海には約340種のサンゴが確認されている。そのほとんどは、一旦岩盤に着底した後は自由に動くことが出来ない固着性動物である。そのため、サンゴにとっては自身の生息空間が最も重要な資源となる。もし他のサンゴと触れあった場合は、自分の生息空間を守るため互いに攻撃しあう。しかし相手を完全に殺してしまうことはなく、ほとんどの場合は境界線が維持されるだけであり、捕食者－被食者系のような干渉型競争はサンゴの動態を考える上では余り重要とはならない。

サンゴは他の海洋生物と同様、浮遊幼生期をもつ。プランクトン幼生は海流によって運ばれて、波の穏やかな内湾、波当たりの激しい外湾など様々な環境に着底する。サンゴの分布はその場所の環境条件に応じて特徴づけることができ、内湾環境には繊細な樹枝状サンゴが、外湾環境には頑強なテーブル状サンゴが多く観察される。しかし個々の生息地は独立しているわけではなく、様々な場所で作られた幼生が海流によって混ざり合い着底するため、幼生を通じて他の生息地と交流がある。そのため、好ましい生息地でたくさんつくられたある種の幼生が他の好ましくない生息地に運ばれて着底し、競争相手を凌駕することも起こりうる。では、様々な環境の生息地からなるメタ個体群の構造の中で、樹枝状サンゴとテーブル状サンゴはどのように共存しているのだろうか。

2. 多種共存へのアプローチ：環境の時間変動の効果

本論に入る前に、これまでの多種共存に関するアイデアを幾つか簡単に紹介しよう。Chesson and Warner (1981) は、生息空間を巡る間接的な競争系で環境の時間変動がもたらす共存のメカニズムを議論した。均一な生息地で2種が存在し、成体が死亡することで空いたサイトは幼生プールからランダムに選ばれた種の幼生が着底して瞬時に埋められる。どちらの種の幼生が着底するかは幼生頻度に応じて決まるため、これはロッタリー（くじ引き）モデルと呼ばれている。彼らは、成体の死亡率と幼生生産率が時間変動する場合、種間で幼生

生産率の変動に時間的なずれがあることが種の共存を導く条件であることを示した (Chesson & Warner, 1981)。

また Connell (1978) は、中程度の頻度で起こる攪乱は群集を初期化するため、競争優位種の独占を妨げ集団中の多様性を高めると主張した。これは後に重定のグループが、シミュレーションに基づいた理論的裏付けを行っている (重定, 1992)。また、干渉型競争系における種内競争の効果 (Tilman, 1982)、生活史 (分散、競争能力など) のトレードオフ (Tilman, 1994) など議論されている。これら他の仮説に関しては伊藤ほか (1992) を参照されたい。

さて、上述した理論的研究では、均質な生息地で環境の時間変動がもたらす種の共存条件が議論されてきた。では環境の異なる生息地からなるメタ個体群では、異なる生活史を持つ種の共存条件はどのように与えられるのだろうか。

3. 空間異質ロッタリーモデル

ここではメタ個体群ロッタリーモデルを用いて、生息地の異質性が2種の共存条件に与える影響を考える。集団は幾つかの生息地からなり、各種の成体の死亡率と幼生生産率は生息地によってそれぞれ異なるとする。各生息地で作られた幼生は完全に混ざり合い、一つの幼生プールをつくる。成体の死亡により空いたサイトは、それぞれ幼生プールからランダムに選ばれた種の幼生が埋めるロッタリーモデルである。

一般に n 個の生息地があるとき、生息地 i における種 1 の成体の個体数頻度 x_i 、幼生プールにおける種 i の幼生数 L_i の時間変化は

$$x_i(t+1) = (1 - \delta_{1i})x_i + \{\delta_{1i}x_i + \delta_{2i}(1 - x_i)\} \frac{L_i}{L_1 + L_2}, \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

$$L_1 = \sum_{i=1}^n \beta_{1i} x_i, \quad L_2 = \sum_{i=1}^n \beta_{2i} (1 - x_i).$$

ここで、 δ_{si} は生息地 i における種 s の年当たりの死亡率、 β_{si} は幼生の生存・競争の強さを含めた生産率を表す。また、生息地にある複数のサイトは完全に占められているという仮定から種 2 の個体数頻度は $1 - x_i$ で与えられる。

解析の結果、以下のことが明らかとなった (詳細は Muko & Iwasa, 2000 参照)。

【1】平衡状態は、一方の種が全ての生息地を埋める状態 (single-species equilibrium) に加えて、二種が共存する状態 (coexistence equilibrium) が $n - 1$ 個存在する。

【2】共存平衡点 $\hat{x}_i$ ($0 < \hat{x}_i < 1$) は次の関数を満たす y で与えられる。

$$\phi(y) \equiv \sum_{i=1}^n \frac{1}{y/\delta_{1i} + (1-y)/\delta_{2i}} \left(\frac{\beta_{1i}}{\delta_{1i}} - \frac{\beta_{2i}}{\delta_{2i}} \right) = 0,$$

$$\text{ここで } \hat{x}_i = \frac{y/\delta_{1i}}{y/\delta_{1i} + (1-y)/\delta_{2i}}, \quad y = \frac{\hat{L}_1}{\hat{L}_1 + \hat{L}_2}.$$

β/δ は1個体が生涯に生産できる子供の数の期待値（生涯繁殖成功度）を表しており、 $\phi(y)$ は成功度の種間差の全生息地における平均を意味する。すなわち、種間で平均適応度に差がない条件が、共存平衡点の存在条件を与える。

もし各生息地で2種の死亡率が共通ならば（ $\delta_{1i} = \delta_{2i}$ for all i ）、 $\phi(y) = 0$ となる y は限られた条件でしか存在しえない。つまり、共存平衡点が存在するためには2種の死亡率が各生息地で異なることが必要であると言える。

【3】共存平衡点の安定性は次式で判定できる。

$$\frac{d\phi}{dy} = - \sum_{i=1}^n \frac{1}{(y/\delta_{1i} + (1-y)/\delta_{2i})^2} \left(\frac{\beta_{1i}}{\delta_{1i}} - \frac{\beta_{2i}}{\delta_{2i}} \right) \left(\frac{1}{\delta_{1i}} - \frac{1}{\delta_{2i}} \right) < 0$$

これは平均適応度の種間の違いが減少する場合、その点は安定となることを意味している。もし各生息地で2種の幼生生産率が共通ならば（ $\beta_{1i} = \beta_{2i}$ for all i ）、共存平衡点は唯一つ存在し大域安定である。逆に2種の幼生生産率が異なる場合、共存平衡点が不安定になることも起こりうる。

以上の結果から、環境の空間異質性に注目した場合、成体の死亡率の違いは2種の共存を導くが、幼生生産率の違いは共存をもたらしにくいことが明らかとなった。これは、いままでのロッターモデルで考えられていた環境の時間変動の影響とは全く逆の結論である。均一な生息地で成体の死亡率と幼生生産率が時間変動する場合、種間で幼生生産率の変動に時間的なずれがあることが種の共存には重要であった（Chesson & Warner, 1981）。ではなぜ環境の空間異質性を考えた場合、死亡率の違いが重要だという結論が導かれたのだろうか。

4. ソフトセレクションとハードセレクション

ここでは、集団中の多型維持条件を求めた集団遺伝学モデルを用いて、死亡率、幼生生産率の空間異質性が個体数の制御に及ぼす影響を議論する。いま世代に重なりがなく、幾つかの生息地からなる集団に2タイプが存在する場合を考える。各タイプの個体は各生息地でそれぞれ淘汰を受け、適応度に応じて子供を残す。そして各生息地で作られた子供が集まって幼生プールをつくり、そこでの幼生数の比率に応じて次世代の各タイプの頻度が決まる。この場合、ある生息地からはタイプ1の子供が、別の生息地からはタイプ2の子供が多く供

給されることにより、2つのタイプは集団中で維持される (Levene, 1953; Gliddon & Strobeck, 1975)。このような、それぞれの生息地で種の有利さを決定する機構はソフトセクションと呼ばれており、本研究の成体の死亡率はこれに相当する。一方、全ての生息地での適応度の和に応じて子供の数が決められる場合、生息地の違いは平均化され全体で種の有利さを決定するため、2タイプは共存できない (Dempster, 1955)。この機構はハードセクションと呼ばれており、本研究の幼生生産率に相当する。

5. さいごに

環境の異なる生息地からなるメタ個体群では、各種の死亡率が場所によって異なることが重要であることが明らかとなった。これは、環境の時間変動を考えた場合と逆の結論である。環境の変動をもたらす「空間」と「時間」という2つの要因は、種の共存に正反対の影響を及ぼす。生物の共存機構を考える際には、生活史パラメータの変動をもたらす主要因はどちらであるかを考慮し、議論する必要があるだろう。

Reference

- Chesson, P. L., & Warner, R. R. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *Am. Nat.* **117**, 923-943.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- Dempster, E. R. 1955. Maintenance of genetic heterogeneity. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **70**, 25-32.
- Gliddon, D., & Strobeck, C. 1975. Necessary and sufficient conditions for multiple-niche polymorphism in haploids. *Am. Nat.* **109**, 233-235.
- 伊藤嘉昭、山村則男、嶋田正和. 1992. 動物生態学. 蒼樹書房
- Levene, H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *Am. Nat.* **87**, 331-333.
- Muko, S., & Y. Iwasa, 2000. Species coexistence by permanent spatial heterogeneity in a lottery model. *Theor. Popul. Biol.* **57**, 273-284.
- 重定南奈子. 1992. 侵入と伝播の数理生態学. 東京大学出版会
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**, 2-16.