

食物網とカオス

雑食は少数自由度系と大自由度系を結ぶ鍵になるか？

大阪女子大学 理学部 難波 利幸¹

1 はじめに

ワークショップでは、少数自由度系で培われた数理生物学等の知識を、本質的に多数の主体が複雑に相互作用し分離不能な系としての記述を要求する大自由度系の理解にどのようにつなげていけばよいのか、という企画者の疑問に触発され、前半は食物網の理論の発展を概観し、後半は少数自由度系と大自由度系を結ぶ鍵となる可能性を秘めている「雑食」について話した。本稿では、講演内容のごく短いまとめを試みる。

2 食物網の理論

食物網の構造と安定性の関係、そしてそれを決める要因を明らかにすることは、生態学の古典的な課題である。そして、May (1972) により、ランダムな連鎖で結ばれた食物網は、種数や結合度が増すと不安定になることが明らかにされたこともあり、食物網の構造に見られる規則性を調べる研究が盛んになり、1990 年頃までに食物網について以下のような経験則がまとめられた (Pimm 1982; Lawton 1989; Pimm et al. 1991; Polis 1991)。

(1) 連鎖の長さは短く、3 から 4 に限られることが多い。(2) いくつかの栄養段階にまたがって食べる雑食者は少ない。(3) 雑食者は隣接する栄養段階に属する餌を食べる。(4) 昆虫とその捕食寄生者は (2) と (3) の例外である。(5) 生息地間では食物網はコンパートメント化されるが生息地内ではそうではない。(6) ループはほとんど存在しない。(7) 捕食者の種数に対する被食者の種数の比は 1 より小さい。(8) 全種に対する最上位の捕食者の数の割合は平均で 0.29–0.46。(9) 種が直接相互作用する他種は 2–6 種。また、Cohen ら (Cohen et al. 1990; Pimm et al. 1991) や Sugihara (1984) は、食う食われる関係で結ばれるグラフとしての食物網の性質を調べ、グラフの構造についていくつかの性質を明らかにしている (例えば、松田・難波, 1990)。

ところが、時をほぼ同じくして、これらの結果の妥当性を疑わせる重要な概念が登場した。「ギルド内捕食」(Polis et al. 1989; Polis and Winemiller, 1996) を含む雑食 (omnivory) の普遍性 (ギルド内捕食と雑食については 4 節で説明する) と、質の異なる生息地間の生物の移動やものの流れによる異所性入力 (Allochthonous input) とそれにともなう補助効果 (subsidized effect) であ

¹ E-mail: tnamba@center.osaka-wu.ac.jp

る (Polis and Winemiller 1996; Polis et al. 1997)。また、食う食われる関係をより詳しく調べることによって従来のまとめに対する疑問が出された。例えば、Polis (1991) が調べた Coachella 谷の沙漠の食物網は、連鎖が長く、雑食やループが稀ではなく、結合度が高く、最上位の捕食者は稀で、捕食者に対する被食者の割合は 1 より大きいなど、従来の食物網理論の枠組みには収まらないものだった。

その後、注目すべき研究はいくつかあるが、食物網理論の再構築はいまだ完了していない。例えば、Williams と Martinez (2000) は、種数と結合度を野外群集でのデータと同じ値に保ち、いくつかの基準を満たすように乱数をひいて食う食われる関係を表す結線を決める確率モデルとして「ニッチモデル」を考案し、このモデルは実際の 7 つの食物網の 12 の性質を予測する能力が高いことを示している。1990 年代には、野外ではより精密で標準化された食物網のデータを得ることが求められ、一方、理論の分野では非線型性を含む群集動態モデルを解析することの重要性が増してきた。

3 少数自由度系でのカオス

たった 3 種からなる単純な群集動態モデルでさえカオスなどの複雑な挙動を生み出すことは今日ではよく知られている。例えば、Lotka-Volterra 型の 3 種競争系では、ヘテロクリニックサイクル (May and Leonard, 1975) やリミットサイクル (中島, 1978) が生じるし、1 捕食者-2 被食者系ではカオスも現れる (Vance, 1978; Gilpin, 1979)。また、捕食者と被食者の相互作用に飽和効果があれば、資源-消費者-捕食者からなる 3 栄養段階の食物連鎖でもカオスが現れる (Hastings and Powell, 1991)。最近、Huisman と Weissing (1999) は、資源とプランクトンなどの微生物の相互作用を記述する Monod の方程式を取り入れたモデルで、個体群密度の変動を詳しく調べた。このモデルでは、平衡状態では、資源の数を超える数の生物種は存続できないことが知られているが、彼らは 3 資源-3 種の場合にリミットサイクルが生じることを明らかにし、次々と生物種を追加することにより、3 種の資源で 9 種の生物種を共存させることに成功している。また、資源の種類を増やした場合にはカオスも現れ、そこでは個々の種の個体数は大きく振動するものの群集全体の生体量はほぼ一定になることなどを示している。少数自由度の個体群動態モデルの挙動は拙著 (難波, 2001) に詳しいので、詳細についてはそれを参照願いたい。

4 雑食と生物群集の安定性

1990 年前後に、食物網において複数の栄養段階にまたがって餌を食う「雑食」が少ないと考えられた要因の一つは、Pimm と Lawton (1978, 1979) による、Lotka-Volterra 型のモデルの解析結果にある。彼らは、4 栄養段階までの食物連鎖モデルに雑食の結線を加え、雑食は平衡状態を不安定にするか、あるいは平常状態は安定でも復帰時間を長くするという意味で、系を不安定化する要因であることを示した。しかし、彼らは平衡状態が不安定となる場合の系の大域的挙動を調べているわけではない。

その後、Holt と Polis (1997) と Holt (1997) は、3 栄養段階の食物連鎖で、捕食者が消費者だけではなく資源も利用する場合について、Lotka-Volterra 型のモデルをより詳しく解析した。このモデルでは、捕食者と消費者は同じ資源を利用するので、同じ「ギルド」に属することになり、同じギルドのメンバーである捕食者が消費者を食うから、この現象は「ギルド内捕食 (intraguild predation)」とも呼ばれる。このモデルでは、資源と消費者が共存して捕食者が絶滅する状態と、資源と捕食者が共存して消費者が絶滅する場合がともに安定な双安定な状態が生じたり (Holt and Polis, 1997)、3 種共存平衡状態が不安定でリミットサイクルが生じたりする (Holt, 1997)。

一方、McCann と Hastings (1997) は、相互作用に飽和効果がありカオスを起こす可能性がある 3 栄養段階食物連鎖モデルに、捕食者が資源を食う効果を入れた。そして、捕食者の資源に対する相対的な好み (雑食性の強さ) をパラメータとし、雑食がないときにはカオ斯的挙動を示す系の状態が、雑食性が強くなるに連れリミットサイクルとなり、個体群密度の極小値が増加するために個体群統計学的確率性による絶滅も避けられるという意味で、雑食は不安定な食物連鎖を安定化することなどを示している。したがって、Lotka-Volterra 型のモデルと、飽和効果を含む Holling の II 型と呼ばれるモデルは双反する予測を示す。

Holt と Polis (1997) の結果は、環境が豊かになるにしたがって、捕食者が絶滅して資源と被食者だけが存続する状態から、3 種共存状態、そして被食者が絶滅して資源と捕食者だけが残る状態へと系が移行することを予測する。そして、原生動物を使った実験系で、富栄養化とともに資源と被食者だけの状態から共存状態へ変化し (Morin, 1999)、さらに富栄養化すると共存状態から資源と捕食者だけの状態になる (Diehl and Feissel, 2000) ことが確かめられている。富栄養化にともなって逆に捕食者が絶滅することがあるが、系が不安定化し振動の振幅が増して確率的要因による絶滅が起こるためであることが示唆されている (Diehl and Feissel, 2000)。

5 ギルド内捕食とカオス

最近、筆者の研究室と、静岡大学の竹内研究室で、Lotka-Volterra 型のギルド内捕食でカオスが生じることが明らかになった。3 種からなる個体群動態モデルでもカオスが生じる場合はいくつかあるが、相互作用を Lotka-Volterra 型に限れば、これは Vance (1978) の 1 捕食者 - 2 被食者系に次ぐ第 2 の発見で、直接の競争を含まない食う食われる連鎖だけで現れた初めての例である。食物網で雑食が普遍的に見られるとすれば、その中には 3 種のギルド内捕食系が多数埋め込まれていることになる。ギルド内捕食系がどのように食物網に埋め込まれているかにより群集全体の安定性がどのように変化するかを調べるのが今後の課題である。また、大自由度系の研究では、Lotka-Volterra モデルと位相的に同等なレプリケータモデルが使われることが多いから、少数自由度系を拡張していく際には、Lotka-Volterra 型のモデルを扱うことが、それぞれの系を研究する研究者間の相互理解につながるかもしれない。

群集構造は、潜在的に生息可能な地域種群に属するいくつかの種を順次系に入れ、最終的にどのような状態が実現されるかを調べる「種の集合法則 (assembly rule)」の観点から研究されることも多い。Law と Morton (1993) は、多数の種からなる系では多重安定状態が現れたり、そのう

ちのいくつかが非平衡のアトラクターになる可能性があるので、永続性 (permanence) の観点から種の集合法則を研究する必要性があることを指摘している。彼らが研究した例の一つでは、互いに競争する2種の資源、これらの資源を利用する1種の消費者、資源も消費者も利用する2種の捕食者からなる5種系で、(1) 資源2と捕食者4の平衡状態、(2) 資源1と消費者3と捕食者5からなる平衡状態、(3) 資源1と消費者3と捕食者4からなる振動状態の、3つの永続的な状態が現れることを示している。第2と第3の永続状態では、最上位の捕食者はギルド内捕食者である。また別の例では、いくつかの永続的な部分集合があるが、それらが他種の侵入を許し、いくつかの状態を経巡るヘテロクリニックサイクルが現れることもある。上述の、雑食を含む生物群集の研究をより大きな次元の系に拡張する課題と、永続性を意識して種の集合法則を研究する課題とを結びつけることは、少数自由度系の挙動と大自由度系の複雑な挙動を結びつける鍵になる可能性があるのではないだろうか。

参考文献

- [1] J. E. Cohen, F. Briand and C. M. Newman, *Community Food Webs: Data and Theory* (1990), Springer-Verlag.
- [2] S. Diehl and M. Feissel, *Am. Nat.* **155** (2000), 200–218.
- [3] M. E. Gilpin, *Am. Nat.* **113** (1979), 306–308.
- [4] A. Hastings and T. Powell, *Ecology* **72** (1991), 896–903.
- [5] R. D. Holt, *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems* (eds. A. C. Gange & V. K. Brown, 1997), 333–350, Blackwell Science.
- [6] R. D. Holt and G. A. Polis, *Am. Nat.* **149** (1997), 745–764.
- [7] J. Huisman and F. J. Weissing, *Nature* **402** (1999), 407–410.
- [8] R. Law and R. D. Morton, *Ecology* **74** (1993), 1347–1361.
- [9] J. H. Lawton, *Ecological Concepts* (ed. J. M. Cherrett, 1989), 43–78, Blackwell.
- [10] 松田裕之・難波利幸, *生物科学* **42** (1990), 113–121.
- [11] R. M. May, *Nature* **238** (1972), 413–414.
- [12] R. M. May and W. J. Leonard, *SIAM J. Appl. Math.* **29** (1975), 243–253.
- [13] K. McCann and A. Hastings, *Proc. R. Soc. Lond. B* **264** (1997), 1249–1254.
- [14] P. J. Morin, *Ecology* **80** (1999), 752–760.
- [15] 中島久男, *物性研究* **29** (1978), 245–265,

- [16] 難波 利幸,『群集生態学の現在』(佐藤・山本・安田編著, 2001), 93-122, 京都大学学術出版会.
- [17] S. L. Pimm, *Food Webs* (1982), Chapman & Hall.
- [18] S. L. Pimm and J. H. Lawton, *Nature* **268** (1977), 329-331.
- [19] S. L. Pimm and J. H. Lawton, *Nature* **275** (1978), 542-544.
- [20] S. L. Pimm, J. H. Lawton and J. E. Cohen, *Nature* **350** (1991), 669-674.
- [21] G. A. Polis, *Am. Nat.* **138** (1991), 123-155.
- [22] G. A. Polis, W. B. Anderson and R. D. Holt, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **28** (1997), 289-316.
- [23] G. A. Polis, C. A. Myers and R. D. Holt, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20** (1989), 297-330.
- [24] G. A. Polis and K. O. Winemiller eds., *Food Webs* (1996), Chapman & Hall.
- [25] G. Sugihara, *Proc. Symp. Appl. Math* **30** (1984), 83-101.
- [26] R. R. Vance, *Am. Nat.* **112** (1978), 797-813.
- [27] R. J. Williams and N. D. Martinez, *Nature* **404** (2000), 180-183.