

生態系ネットワークの柔軟性が「自然のバランス」を支える

近藤 倫生（龍谷大学理工学部）

食物網の複雑性と安定性

生態系においてどの生物がどの生物を食べているかを描いたネットワークを食物網と呼ぶ。種数が多い食物網や、種間相互作用の数が多い複雑な食物網では、個体群動態が不安定になる事が、数理モデルを用いた理論研究によって予測されてきた（May 1973, Pimm 1991）。しかし、現実には、多様な生物が驚くほど複雑な種間相互作用のネットワークの中で共存しており、これは「複雑な食物網は不安定である」という理論研究の予測と矛盾するように思える。個体群はいかにして複雑な相互作用のネットワークの中で存続しているのか？複雑な食物網を支えている「自然のバランス」の原動力は何なのか？これは生態学の問題の中でも最大の問題の一つと考えられてきた。

本発表では、数理モデルを用いて、複雑な食物網の維持メカニズムを説明する一仮説、「適応的食物網」仮説（Adaptive Food-web Hypothesis: Kondoh 2003a, b）、を紹介する。従来理論では生物間の「食う-食われる」の関係は一定で、食物網の構造は静的であると仮定されてきた。しかし、実際には、生物は状況に応じて実際に利用する食物を取捨選択しており、環境の変化や個体群密度の変化に応じて食物網の構造は刻々と柔軟に変化している。単純な数理モデルを利用して、この柔軟性と食物網の複雑性の相互作用が複雑な食物網を安定にさせる鍵である可能性を示す。

数理モデル

S 種類の生物種（種数）からなり、任意の二種の生物が確率 \bar{C} で繋がっている（結合度）食物網を考える。この食物網における各種の個体群動態は以下の微分方程式で表すことができる：

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left[r_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} \right) + \sum_{k \in \text{sp. i's resource}} e_{ik} f_{ik} a_{ik} N_k - \sum_{k \in \text{sp. i's consumer}} f_{ki} a_{ki} N_k \right] \quad (1)$$

ここで N_i は種 i の生物量, r_i は内的自然増加率, K_i は環境収容力, e_{ij} は種 i が種 j を利用した時の栄養転換効率, f_{ij} は種 i が種 j を利用した時の捕食効率, a_{ij} は種 i が種 j を利用する捕食努力量 ($\sum_{k \in \text{Esp. } i\text{'s resource}} a_{ik} = 1$) をあらわす。すべての捕食者のうち割合 F

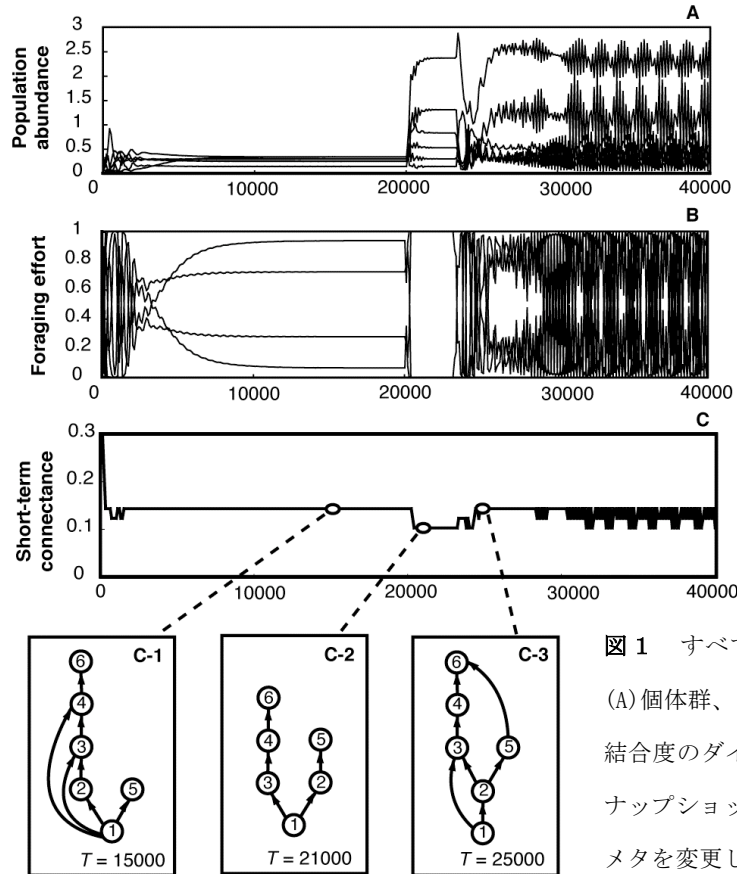
は、より数が多い、あるいは栄養効率の高い被食者を選んで捕食をすることができるとする。種 i がこの適応的餌選択の能力を持つとき、これは捕食努力量の動態を表す以下のレプリケータ方程式 (Hofbauer & Sigmund 1998) で表すことができる：

$$\frac{da_{ij}}{dt} = G_i a_{ij} \left[e_{ij} f_{ij} N_j - \sum_{k \in \text{Esp. } i\text{'s resource}} e_{ik} f_{ik} a_{ik} N_k \right] \quad (2)$$

ここで G は餌選択の「素早さ」を表す (Kondoh 2003a)。

適応的食物網の構造と柔軟性

適応的餌選択が存在しないとき ($F = 0, G = 0$) すべての餌生物は利用されており、食



物網の構造は絶滅等がおこらない限り変化することはない。だが、適応的餌選択の存在下では、餌生物のうち実際に利用されているものは全体のごく一部であり、しかも、その食物網内での位置は時間とともに変化する (図 1、2)。食物網が柔軟な構造を持っているといえる。

図 1 すべての捕食者が適応的捕食する場合の (A) 個体群、(B) 捕食努力、(C) スナップショット結合度のダイナミクス、および食物網構造のスナップショット。T = 20000 において主要なパラメタを変更した。S = 6、 $\bar{C} = 1$

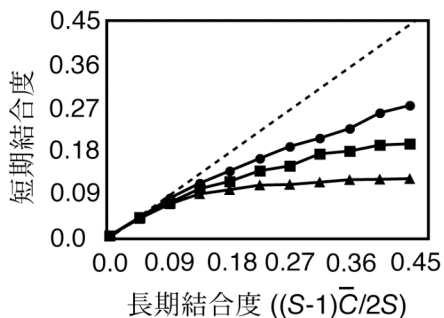


図2 適応的食物網のスナップショットにおける結合度（短期結合度）の適応的捕食者の割合 (F) と \bar{C} への依存性。 $S = 10$ 、 $G = 0.25$ 。Kondoh (2003a) を改変。

食物網の柔軟性が複雑性-安定性関係を逆転する

食物網の構造的特徴や変数の値などの条件を適当に変えながら数値計算を繰り返すと、ある条件のもとでは生物の絶滅がおこる。では、複雑性と安定性の間にはどのような関係が生じるだろうか。食物網の安定性を評価するために生物学的に信頼できるパラメタ領域において多数の数理モデルをランダムに発生し、数値計算をおこなった。食物網における個体群の安定性を存続性 ($P_p = \ln[\text{どの生物種も絶滅しなかった割合}] / S$) で評価することにしよう。図3は、さまざまな適応レベル (F , G) のもとでの「複雑性-安定性関係」を描いたものである。横軸に結合の度合い (\bar{C}) を、縦軸に個体群の安定性をとっている。図中の数字 (2-10) は種数を表している。

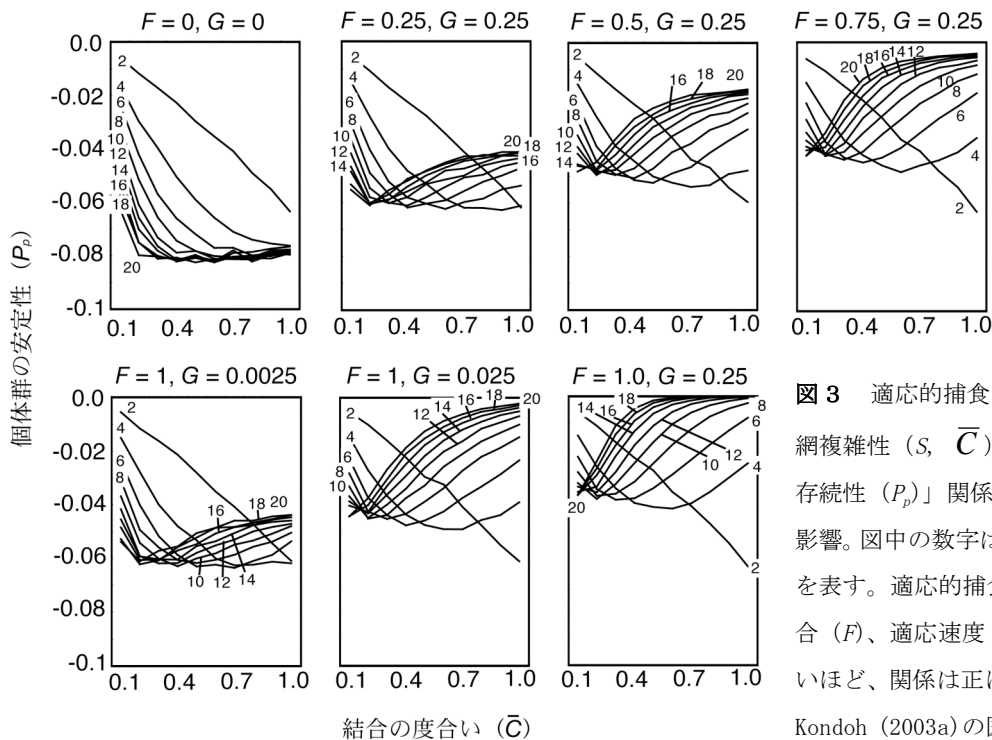


図3 適応的捕食が「食物網複雑性 (S , \bar{C}) - 個体群存続性 (P_p)」関係に与える影響。図中の数字は種数 (S) を表す。適応的捕食者の割合 (F)、適応速度 (G) が速いほど、関係は正に近づく。Kondoh (2003a) の図を改変。

適応レベルが低いとき、複雑性-安定性関係は負になる。 \bar{C} の大きさに関わらず、種数が多いほど個体群は不安定になり、また、種数に関わらず、結合度が高いほど個体群は不安定になる。種の絶滅は食物網が複雑であるほどおこりやすいということになる。それに対して、すべての捕食者が十分に速い速度で適応するとき ($F = 1, G = 0$ 。25), 個体群の安定性は、種数 (S) が増えるほど、潜在的な結合度 (\bar{C}) が高まるほど、大きくなる場合があることがわかる。この正の関係は、適応速度 (G) が遅くなったり、適応的捕食者の割合 (F) が低下したりするとともに負の関係に近づいていく。

結論

数理モデルの解析から、捕食者の適応的餌選択に由来する柔軟性がある場合には食物網が複雑になるほど生物種の絶滅がおこりにくくなることが示された。このことから、「自然のバランス」には二つの因子が重要であることが想像される。一つは、食物網に数多くの種が含まれており、それらが密接にかかわり合うことができること、つまり生態系の複雑性である。もう一つは、ネットワークを構成する生物種がその場その場の状況に併せてより利用価値の高い餌種を利用する能力があること、すなわち生物の適応性である。これら二つの因子が互いに相互作用する時にはじめて食物網構造の柔軟性が生まれ、そしてそれが生態系における多様な個体群の維持に一役買っている可能性が示された

引用文献

- [1] Hofbauer, J. & Sigmund, K. 1998. *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- [2] Kondoh, M. 2003a. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science* **299**, 1388-1391.
- [3] Kondoh, M. 2003b. Response to comment on "foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability". *Science* **301**, 918c.
- [4] May, R. M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- [5] Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature?: Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago.