

# 生態系ネットワークモデルの侵入種数に対する構造の安定性

池田光夢, 湯川諭

大阪大学 理学研究科 宇宙地球科学専攻

## 概要

これまでも、生態系に関する多くのモデルが提唱されてきたが、近年、島田ら (2010) によって非常にシンプルなモデル (以下、島田モデルと呼称) が提唱された [1][2]。本研究ではこのモデルを用いて生態系の自己組織化シミュレーションを行い、一定時間における系への侵入種数を変えても、最終的な系の構造は変わらないことを発見した。これは、島田モデルにおける構造の安定性は、侵入種数の増減に対し非常に強固であることを示している。

## Robustness of the network structure of the model ecological system against the number of invasion species

Mitsumu Ikeda and Satoshi Yukawa

Department of Earth and Space Science, Graduate School of Science, Osaka University

## Abstract

Recently a simple model of the ecological divergence has been proposed by Shimada et al. (2010). In this paper, we study robustness of the network structure generated by the model, especially dependence of the number of invasion species. As a result we find that a life-time distribution of species and a fitness distribution are independent on the number of invasion species. It shows that the self-organized network is robust against the number of invasion species and has some kind of stability.

## 1 はじめに

進化に関する有名な仮説の1つに、進化し続けることのみが自然界の生存競争に勝ち続ける唯一の方法であり、進化を止めてしまった生物は絶滅するしかない、と主張する「赤の女王仮説」というものがある [3]。この仮説は種の生き残る可能性はその種がそれまで存続してきた時間に依存せず、常にランダムに絶滅するという仮定を前提として展開されている。しかし、「赤の女王仮説」が前提とした種の絶滅がランダムであるという仮定、即ち、生物種の寿命分布が指数関数的であるという仮定については、実際にそうなるかどうか疑わしいという報告も存在する [4][5]。本研究では、島田ら (2010) によって提唱されたモデル (以下、島田モデルと呼称) [1][2] における種の定常成長状態における構造の安定性や、定常成長状態にいたるまでの系の構造変化を調べる

ことを目的として、一定時間ごとに侵入者数を変化させてのシミュレーションを行った。

## 2 モデル

### 2.1 モデルの選定

本研究においては種の絶滅までの寿命に重点を置いてシミュレーションを行うため、使用する生態系のモデルはなるべく多くの種が登場し、生成・絶滅を繰り返すものが望ましい。生存競争のモデルとしては Lotka-Volterra モデルや、レプリケーターモデルなどがよく知られている [6]。しかし、これらのモデルでシミュレーションを行うには微分方程式を数値解析的に解く必要があり、大量の種を登場させ、生成・消滅を繰り返すようなモデルを用意する場合は膨大な計算量が必要になってしまう。そこで、単純であるが、それ故により多くの種間の生存競争の

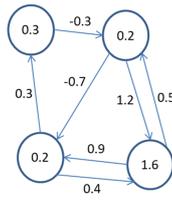


図 1: 安定な系。この状態ではどの種も取り除かれない

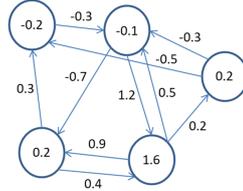


図 2: 新たな種の侵入により、適応度を計算し直したところ、適応度が負である種が2種生じた

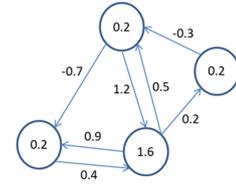


図 3: 図 2 では負の適応度を持つ種が2種いたが、最も適応度の小さい種を取り除いて影響を計算し直すと二番目に適応度の小さい種の適応度は正になったため、この種は取り除かれず系にとどまる

時間発展を記述することができる、島田モデルを採用した。後述するが、このモデルでは生存競争の再現は加減算のみによって行われ、乱数やガウス分布の計算を除けば乗算や除算すら行わなくて済み、微分方程式を解くようなこともない。したがって、このモデルの計算コストは Lotka-Volterra 形式のモデルに比べると格段に低く、より多くの種によって構成される生態系の自己組織化シミュレーションが可能である。

## 2.2 モデルの詳細

島田モデルでは、生態系は種とみなされるノードと、種同士を結ぶ重み・向き付きのリンクによって構成されるネットワークとして再現される。この重みは種が他の種にもたらす影響度を表現しており、リンクで結ばれた種は向きに応じて一方的な影響を与えるか、受けるかのどちらかとなる。リンクは単方向的に生成されるが、生成された2つのリンクが結果的に双方向的に構成されることは禁止しない。影響度の値が正であれば、これは片利共生のような生態系内で繁栄するために適した環境を与えていることとなり、負であれば片害共生のように影響を受ける種がその生態系で衰退するような圧力を与えていることとなる。種は自分が受ける影響度の合計値として適応度(フィットネス)という指標を持つ(図1)。適応度が最小かつ負であるものは生態系から取り除かれる。生存しているすべての種の適応度が正であるとき、時間を進め、新たな種を系に侵入させる(図2)。新しく侵入した種は、ランダムに選んだ  $m$  個の種とリンクを張る。影響度の値は平均 0.0、分散 1.0 のガウス分布にしたがって決定し、リンクの向きは等しい確率でランダムに決まる。それによって適応度が負になることがあれば、最小のものから順次取り除いていく(図3)。これを生存しているす

べての種の適応度が正になるまで続ける。新しい種が侵入してからすべての種の適応度が正になるまでを1タイムステップとし、すべての種の適応度が正になったら時間を進め、次の種を侵入させる。以上のプロセスを繰り返し、系全体の成長過程や、種が侵入してから取り除かれるまでの寿命を調べる。

## 2.3 初期条件について

初期条件としては、まず完全に孤立した  $N_0$  個の種を用意し、系に新しい種が侵入した場合と同じように、それぞれの種について  $m$  本の単方向影響度リンクを作成する。その後、すべての適応度を計算し、適応度が負になっているものがあれば、最小のものから順次取り除いていく。これを繰り返し、すべての種の適応度が正になった状態を初期状態とする。十分な時間が経過した系では、生態系ネットワークの構造は  $N_0$  に依存しない。このモデルにおいてその後の生態系ネットワークの発展を決定する唯一のパラメータは、侵入種が他の種との間にもつリンク数  $m$  のみであることが知られており、系は  $4 < m < 19$  でのみ安定して成長していき、 $m \leq 4$  および  $19 \leq m$  では成長しない [2]。

## 2.4 先行研究との相違点

先行研究では侵入種はタイムステップごとに1種で固定であったが、実際の生態系においては、海準変動や造山活動で陸地同士が接続された場合など、一度に多くの種が生態系に侵入してくる状況も考えられる。また、このような大規模な侵入は、1種ずつが逐次的に侵入してくる場合に比べても既存の生態系構造に大きな影響を与えると期待できる。そこで本研究では、タイムステップごとの侵入種数を変えた場合にどのような変化が起こるかについてシミュレーションを行った。このことにより、唯一のパラ

メータ  $m$  に加え、侵入種数も系の発展を変化させるパラメータとして機能すると期待できる。

### 3 結果

#### 3.1 指標

十分成長した後の生態系ネットワークを計測する指標としては、以下の3つを用いた。1つめはダイバージェンスで、これは生態系の成長速度をあらわす。本研究においてはダイバージェンス  $D$  は、シミュレーション時間を  $t$ 、その最大値を  $t_{max}$  として、

$$D = \frac{1}{t_{max}} \sum_{t=1}^{t_{max}} \frac{N(t)}{t} \quad (1)$$

として定義した。ここで  $N(t)$  は時間  $t$  における生存している種の数である。2つめは種の寿命とその分布で、種の寿命は登場してから絶滅するまでのタイムステップ数として定義した。3つめは適応度とその分布である。

#### 3.2 侵入種数

タイムステップごとの侵入種数を1種、10種、100種と変えた場合、およびタイムステップごとの侵入種数を1~99のうちのランダムな数字から選んだ場合についてのシミュレーションを乱数シードを変えながら10回行い、各指標について平均を求めた。この時、全体の数を合わせるためにタイムステップごとの侵入種数が10種、100種、ランダムな場合については度数をそれぞれ1/10倍、1/100倍、1/50倍として  $t=500000$  での寿命分布を求めると、寿命分布は侵入種数に対しておおよそ変わらないことがわかった(図4)。また、同様の条件でダイバージェンスを計測したところ、これもおおよそ変わらない結果となった(図5)。

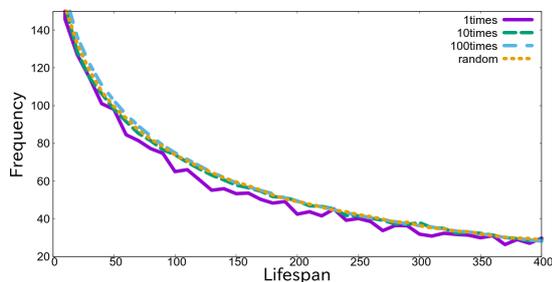


図4: タイムステップごとの侵入種数を変えた場合の  $m=7$  での寿命分布

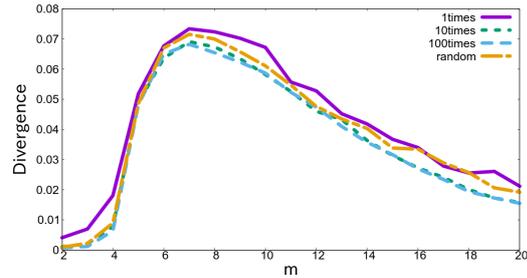


図5: タイムステップごとの侵入種数を変えた場合の  $2 \leq m \leq 20$  でのダイバージェンス分布

#### 3.3 適応度分布の時間変化

上記の結果から、「このモデルでは、1タイムステップごとの侵入種数を増やしても、系の構造はほとんど変わらない」ということが予想される。しかしこれは直感的にも奇妙なことに思える。そこで、「このモデルにおいては1タイムステップごとに絶滅判定をすることは系の構造に対し特に意味を持たず、初期状態を選び、最初に絶滅操作をした時点から、系の状態は変化していない」という仮説を立て、これを検証することにした。まず、 $m=10$ 、 $N_0 = 10000$  の初期状態から最初の絶滅判定のみを終えた系1を作った。この時、絶滅判定後の種数は3856であった。続いて、 $m=10$ 、 $N_0 = 100$  の初期状態からはじめ、 $n = 3856$  となるまで成長させた系2を作った。初期状態における絶滅判定後の種数は乱数によって変わるため、このシミュレーションは1サンプルで行った。それぞれの適応度の度数分布は(図6)のようになった。サンプル数が少ないため断言はできないが、この2つの適応度分布は異なっているように見える。これは、先ほど立てた仮説が正しくないということを示唆している。

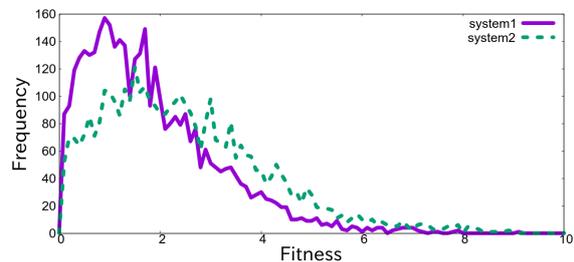


図6: 絶滅操作回数に対する適応度変化

さらに、確認のため、適応度分布の時間変化を調べることにした。初期状態において  $m=10$ 、 $N_0 = 10000$  とし、初期配置の影響度を重み付けする際の

ガウス分布の平均  $\mu_0$  を、それぞれ以下の表のように設定して系1~4とした。どの系も初期状態を求めたあとは、これまでと同様のガウス分布を用いて侵入種の影響度を計算し、生態系の成長を見た。シミュレーションは乱数シードを変えながら10回行った。

	系1	系2	系3	系4
$\mu_0$	0.0	0.1	0.5	1.0

表 1: 影響度の初期設定

図7に初期状態における適応度分布を、図8に  $t = 500000$  における適応度分布を示す。系1~3は時間経過により同じ形に収束していくように見えた。しかし、系4については徐々に同じ形に収束しそそうに見えつつも、 $t = 500000$  でいまだに収束していないため、系の適応度の平均値の時間変化を計測し、どのように変化していくかをみた(図9)。この緩和現象について、指数関数  $f(t) = a + be^{-\frac{t}{\tau}}$  でのフィッティングを試みたところ、系1、系2についてはうまくいったものの、系3、系4のフィッティングはうまくいかなかった。そこでべき関数  $f(t) = a + b(t-c)^{-\alpha}$  でのフィッティングを試み、こちらは  $\alpha \approx 0.6$  ですべての系についてよいフィッティングの結果を得た(図9)。また、フィッティングした結果すべての系において  $a \approx 2.3$  となり、適応度は同じ平均値に収束していくことがわかった。

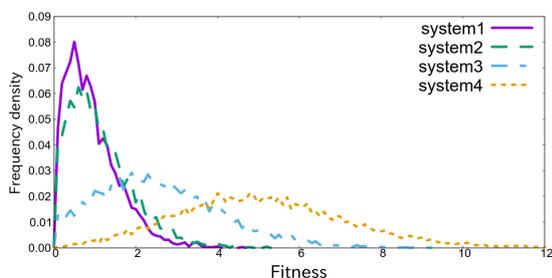


図 7:  $t = 0$  における適応度分布

### 3.4 まとめ

以上のように、我々は島田モデルにおいてタイムステップごとの侵入種数を変化させた場合の挙動について、および始状態の適応度分布を変化させた場合にどのように系の自己組織化が進展するかを調べた。シミュレーション結果からは「系はタイムステップごとの侵入種数に依らず、かつ、初期状態における適応度の分布に依らず、 $m$  が同じならば同じ『最も安定的な』構造を目指して自己組織化していく」

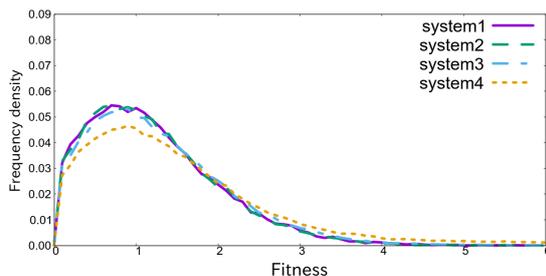


図 8:  $t = 500000$  における適応度分布

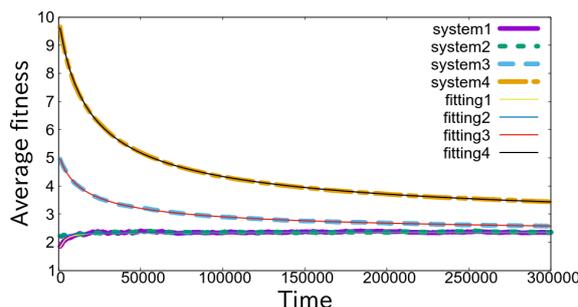


図 9: 適応度の時間変化

「系の状態は1つの同じ形に向かっていっているように見えるが、その緩和過程は単純な指数的減衰ではなく、むしろべき的減衰である」ということがわかった。自己組織化していき定常成長状態に辿り着くまでの時間変化が特徴的なタイムスケールをもたないべき的な変化であることは自明ではなく、タイムステップごとの侵入種数を変えても系の最終的な構造は変化しなかったこととあわせて、なぜ自己組織化の過程がこのように変化するのか解明することが今後の課題となるだろう。

## 4 参考文献

- [1] Y. Murase, T. Shimada, and N. Ito, New Journal of Physics **12**, (2010) 063021.
- [2] T. Shimada, Scientific Reports **4**, (2014) 4082.
- [3] L. Van Valen, Evolutionary Theory **1**,(1973) 130.
- [4] D. M. Raup, Science **231** (1986) 1528 – 1533
- [5] K. L. Voje, O. H. Holen, L. H. Liow, N. C. Stenseth, Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **282** (2015) 1808.
- [6] I. M. Bomze, Biological Cybernetics **48** (1983) 201-11.