

修士学位論文

生態系の進化ダイナミクスとキーストーン種

平成 14 年度

東京大学大学院 総合文化研究科  
広域科学専攻 広域システム科学系

16806  
岩田具治

## 要旨

生態系においてキーストーン種と呼ばれる、存在量は少ないにも関わらずその種がいなくなると生態系が大きく変わってしまうような種がいることが調べられている。キーストーン種の特定は、自然保護のためから望まれるが、生態系は複雑なネットワークで構成されているため困難である。また、遺伝子とキーストーン種とのアナロジーから、キーストーン種が生態系進化に何らかの役割を担っている可能性がある。本論では数理モデルを用い、キーストーン種の性質、系に大きな影響を与える仕組み、進化的意義について議論する。

まず、種の密度がレプリケータ方程式で時間発展する生態系モデルを用い、新種の導入と絶滅により生態系を進化させ、種の取り除き操作による系の変化を調べた。その結果、低い密度だが取り除くと大きな影響を系に与えるキーストーン種が存在した。それらのキーストーン種は、種の性質、系のネットワーク、取り除いたときの变化から (a) 作用度が高いもの、(b) 作用度が高いキーストーン種をコントロールするもの、(c) 捕食的なもの、(d) コアを維持するものに分類できる。b~dの種は、大きな作用する力を持っていないにも関わらずキーストーンとなるものである。また、キーストーン種が現われる系は、進化の過程で多様性が高く大絶滅が起きる前であることが多く、キーストーン種と大絶滅の関係について議論する。

つぎに、モデルを食物連鎖を意識したものに変更し、食物網における位置とキーストーン種の関係について解析した。その結果、キーストーン種となるのは一次消費者であることが多く、生産者はその密度に比べ系に与える影響が低くなることが分かった。また、高次消費者は二次的な影響を与える強さが大きくなる傾向がある。

進化的につくられた系において、もともとはランダムに相互作用をつくっているにも関わらず、生き残った種他種に作用する大きさの分布は歪んだもの(作用度が高い少数の種と低い多種)になっていた。この結果をもとに、作用度分布の歪みの効果を見た。その結果、作用が大きい少数種と作用が小さい多種で構成される系の場合、多様性を維持しやすいことが分かった。また、作用度が大きい種は密度が低く、かつ絶滅確率低いため、作用度分布が歪んだ系はキーストーン種が存在する可能性が高い系であると言える。これはキーストーン種の系を安定化させるという進化的意義を示唆する。

また、小さな摂動で多くの状態を遷移することができるモデルを提案し、適応的な生態系について議論する。

# 目次

第1章	はじめに	1
第2章	キーストーン種について	3
2.1	キーストーン種の定義	3
2.2	Mills らによるキーストーン種の分類	3
2.3	キーストーン種の特長	4
2.4	CI の分布	5
2.5	キーストーン種の進化的意義	6
2.5.1	安定性	6
2.5.2	適応性	7
第3章	進化ダイナミクスをもつ生態系におけるキーストーン種	9
3.1	モデル	9
3.2	進化ダイナミクス	10
3.3	キーストーン種解析	12
3.4	キーストーン種の分類	14
3.4.1	作用度が高いキーストーン種	14
3.4.2	作用度が高いキーストーン種をコントロールするキーストーン種	14
3.4.3	捕食的キーストーン種	17
3.4.4	コアを維持するキーストーン種	20
3.5	キーストーン種のライフサイクル	22
3.6	考察	26
3.6.1	生態系進化モデルとしての妥当性	26
3.6.2	大絶滅とキーストーン種	26
3.6.3	キーストーン種の分類	26
第4章	食物網におけるキーストーン種	29
4.1	モデル	29
4.2	進化ダイナミクス	29
4.3	キーストーン種解析	30
4.4	キーストーン種例	35
4.5	考察	35
第5章	キーストーン種と系の安定性	39
5.1	モデル	39
5.2	結果	39
5.3	考察	42

第 6 章 生態系の適応性	45
6.1 モデル	45
6.2 結果	45
6.2.1 大域的安定	45
6.2.2 局所安定	46
6.2.3 変異的	46
6.3 考察	47
第 7 章 議論と今後の展望	51

# 第1章 はじめに

生態系においてキーストーン種と呼ばれる、存在量は少ないにも関わらずその種がいなくなると生態系が大きく変わってしまうような種がいることが実験、観測等により調べられている。キーストーン種はその生態系における多様性・安定性の「要」となっている。

キーストーン種という概念を初めて出したのは Paine である。Paine はある潮間帯から食物網の頂点に位置する捕食者であるヒトデを取り除くという実験を行い、その結果ヒトデが餌としていたイガイが増殖し、その生態系に住む大量の他の種が絶滅してしまった [25]。この生態系におけるキーストーン種はヒトデであると言える。

また、北アメリカ太平洋沿岸域に広がるケルプ (コンブ目の海藻) 地帯に生息するラッコの例が歴史的に有名である。ラッコは毛皮目当の乱獲によって 19 世紀末には絶滅寸前にまで激減した。その後ラッコの主食であったウニが大発生し、ケルプを食いつくしてしまい、かつて多種多様な生物が住んでいたその海は、生物の住まない「死の海」と化した。その後、保護運動の高まりによって、ラッコの個体数の回復に成功した結果、ウニの個体数はおさえられ、ケルプ地帯とともに生物多様性は回復してきた [16][39]。

これまでにキーストーン種は数多く見つけられている [32]。しかし、実験的にある種を取り除いた結果どのくらい系が変化したかを観察することによってキーストーン種を特定することは可能であるが、事前にキーストーン種を特定することは困難である。その要因の 1 つは、生態系は数多くの生物と環境が複雑なネットワークをつくり出しているため、どの種がどのように他の種に影響をおよぼすかを単純な推論から帰結することができないためである。

また現在生態系について十分理解されているとはいえない。生態系に関する多くの観測、実験が行われてきているが、長期に渡って行う必要があり、また対象は常に変化し続けているために誤差が大きくなり、厳密な測定を行うことは困難である。そのため生態系に関する一般論が構築されることはあまりなく、例として様々な現象が挙げられるにとどまっている。

キーストーン種の理解は自然保護にとって重要である。費やすことのできる経済的人的資源が限られているなかで、すべての種を同等に扱うような保全活動を行うことは現実的ではない。生物多様性保全を効率よく行うためには、まず保護や管理を優先すべき種を選定して保護する必要がある、キーストーン種という概念が役に立つだろう [34]。

キーストーン種も遺伝子も少量だが系の性質を決定するというアナロジーから、キーストーン種が生態系の遺伝 [12]、変異を可能にしているのではないかと考えることもできる。生物は遺伝子を持つことにより遺伝、変異が実現でき、進化可能性を保持している。

本論では数理モデルを用い、キーストーン種はどのような性質を持っているのか、どのようなネットワークの場合存在するのか、どのようにして生態系全体に影響を与えるかを解析し、またキーストーン種の進化的意義について議論する。

近年、生態系を理解するための数理モデルが数多く提案されている。厳密な観測が困難であるため、いくつかの観測結果から生態系の数理モデルを構成し、そこから生態系の振舞いを理解しようというものである。例えば、ヴォルテラは漁獲の中断が被食者よりも捕食者に有利に働いたという観測結果を、簡単な数理モデルにより説明している。生態系に関する一般論構築には数理モデルが有用な手段であると考えられる。



## 第2章 キーストーン種について

本章ではキーストーン種に関連した研究について述べる。また、キーストーン種と生態系進化について議論する。

### 2.1 キーストーン種の定義

「キーストーン」とは石組みのアーチを安定させるため、アーチの頂点にはめ込まれるくさび形の石のことである。これが外れると、アーチ全体は崩壊してしまう。このキーストーンのように、存在量に比べて膨大な作用をその種が属する生態系に及ぼして、その種がいなくなると、他の多くの種の絶滅を引き起こされたり、生態系の構造や性質に大きな影響がもたらされるような種をキーストーン種と呼ぶ [34]。

Power らはキーストーン種を次のように定義している [32]。

キーストーン種とは、「生態系に対して大きな影響をもち、その影響が存在量に比べて著しく大きい種」である。

定量的にキーストーン種性をはかる指標として、CI(Community Importance) がある [23]。CI は、種の変化量に対する生態系の変化の大きさを示すものであり、次式で表される。

$$CI = \frac{d(\text{trait})}{dp} \frac{1}{(\text{trait})}$$

$p$  は量を変化させた種の密度、 $\text{trait}$  は生態系の定量的な性質である。

実際には種の量の微小変化をはかることは困難であるため、ある種を系から取り除いたときの影響ではかれることが多く、CI は次式のようになる [32]。

$$CI_i = \frac{t_N - t_D}{t_N} \frac{1}{p_i}$$

$t_N$  は種  $i$  を取り除く前の系の定量的な性質、 $t_D$  は取り除いた後の性質、 $p_i$  は取り除く前の種  $i$  の密度を表す。

上の Power の定義を定量的に言い換えると、「キーストーン種は高い CI を持ち、かつ系に対する影響度 ( $\frac{t_N - t_D}{t_N}$ ) が高い種である」となる。

### 2.2 Mills らによるキーストーン種の分類

Mills らにより種の性質、取り除きによる系に対する影響の与え方の違いからキーストーン種の分類がなされている [23]。

- 捕食者

捕食者が取り除かれることにより、その種が餌としていた種が増殖し、その結果他の多くの種が絶滅する。上述のヒトデ、ラッコの例はここに入る。

- 被食者

捕食に対してもその量を維持することができる被食者が取り除かれることにより、他の捕食に対して脆弱な被食者が絶滅し、また捕食者も絶滅する。例として、カンジキウサギの侵入でウサギを餌とするオオヤマネコが増殖し、カンジキウサギよりも捕食されやすい北極ウサギの数が激減したというものがある [15]。オオヤマネコが増殖した後のカンジキウサギの取り除きは、北極ウサギを絶滅させてしまうだろう。

- 植物

植物が取り除かれることにより、その植物を住処としていた動物や食料源としていた動物が絶滅する。例えば、アフリカ南西部の海岸沿に広がるナミブ砂漠の、ほとんど草木のない砂丘にナラという蔓植物はしっかりと根を下ろし、完全な小生態系を作っている。この植物は、地下水を吸い上げるため涸川沿に 50 メートルの深さまで根を下ろし、1 世紀以上生きる。昆虫からダチョウ、人間にいたるまで動物に生息地と食料、水を供給している [1]p46。

- 相利共生者

受粉媒介者など相利共生者が取り除かれることにより、生殖ができなくなる植物がでてくる。例えば、オオコオモリ類は花密や果実を食べることで、花粉媒介や種子分散の働きをしており、生物相が単純で、ほかに同様の役割を果たす動物のいない海洋島などでは、オオコオモリが減ったりいなくなると、多くの植物が繁殖できなくなる [34]。

- 系エンジニア

多くの生物が住むことができるように系の環境を変えるような種が取り除かれると、その環境を利用している種が絶滅する。例えば、サバンナ地帯のアフリカゾウは、樹木を折ったり倒したりして、森林内に解放地や通り道を作りだし、他の多くの種が住めるように環境を変える。また多くの植物を菜食するので、糞に混ざって種子が分散され、ゾウが生息している地域の生物多様性は高くなる [34]。

## 2.3 キーストーン種の特定

実験的にある種を取り除いた結果どのくらい系が変化したかを観察すること等によってキーストーン種を特定することは可能であるが [26][10]、事前にキーストーン種を特定することは困難である。生態系は数多くの生物と環境が複雑なネットワークをつくり出しているため、どの種がどのように他の種に影響をおよぼすかを単純な推論から帰結することができないためである。

系依存性もキーストーン種の特定を困難にする大きな要因である。系依存性とは、同じ種であるにもかかわらず、ある生態系ではキーストーン種であるが、別の系ではほとんど系に影響を及ぼすことのない種である可能性があることを言う。系依存性の実例として、次のようなものがある。打ち寄せる波にさらされる磯では、ヒトデはキーストーン種としての役割を果たしている。しかし、その影響力は波打ち際から数十メートルもはなれると急速に失われてしまう。そこではイガイの成長速度がずっと遅くなり、バイ貝など他の捕食者もイガイを捕食している。また、砂に定期的におおわれてしまう海岸では、イガイが死ぬ最大の要因は、ヒトデの捕食ではなく砂に埋もれてしまうことであり、ヒトデはキーストーン種ではなくなってしまう [1]p50。種の機能は、系の中で相互作用することにより発現されるため、このような系依存性が現われる。そのため、系がどのようなネットワークを構成している場合にどのような種がキーストーン種となりうるか解析する必要がある。

一つの種が失われたり追加されたときに、生態プロセスが変化するかどうかを予測するのに役立つと思われる情報が、生態学者らによりまとめられている [1]p29。(1) その生物群衆には何種が生息している



のか。(2) その生物群衆に侵入しようとしている生物や、絶滅の危機にある種と機能的に類似した生物が他に何種いるか。(3) 圧力が加わっている種の個体数は多いのか少ないのか。(4) 失われそうな、あるいはかわりそうな種は特別の機能を、あるいは他に影響が及びやすいような機能を有しているか。(5) その種は、生物群集の中にいる他の種と直接あるいは間接にどのように結びついているのか。これらの情報はキーストーン種の特定にも有用であると考えられる。

## 2.4 CIの分布

キーストーン種がいるような系は、少数の種(キーストーン種)だけが高いCIを持ち、他の多くの種は低いCIであるため、CIの分布は歪んだものになっているはずである[23]。Paineは潮間帯で捕食者の取り除き実験を行い、7種のうち2種の草食種だけがそこに多く生息する藻に密度に比べ大きな影響を与えることを調査した[28]。またRaffaelliらは河口で取り除き実験を行い、CIは一般に0付近に分布しているが、少数の種は高い値を持つという結果を出している[33]。一般的なCIの分布についてのさらなる調査が必要であるが、これらの結果はCIの強さの分布は偏ったものになっているという可能性を支持するものである。

CIを直接はかることは、取り除き実験等をしなければならず困難であり、今のところデータはあまりない。CIと関係すると思われるものに種間相互作用がある[23]。種間相互作用の強さは食物連鎖のエネルギーの流れや種の密度等の観察結果から求めることができるため[33][40]、CIよりは得られやすい。しかし、種間相互作用の強さは正規分布[5]になっているという主張や、一様分布[31]になっているという主張、対数正規分布[40]になっている主張があるなど、分布についての統一的な見解はまだ出されていない。これらの相異は、相互作用の求め方が違うことや、少数種の系での結果によっていること等が原因であると考えられ、さらなる観察データの取得が待たれる。

また、エネルギー流から想定される種間相互作用と大きく異なる取り除き実験の結果もある。例えば、Paine[27]は、大量に捕食する種の取り除きでは系に大きな影響を与えなかったが、ケルブからウニへのエネルギー流は僅かであるにもかかわらず、ウニの取り除きはケルブの大量増殖を引き起こし系に大きな影響を与えたと報告している。種間作用の強さを $a$ 、密度を $x$ とすると、十分短い時間での他種に与える影響度は $ax$ となり、相互作用の強さと影響度は比例する[40]。しかし、種の取り除きは二次的な効果を引き起こすことがあるため、Paine[27]のような結果が得られたと考えられる。

相互作用の強さではなく、相互作用の数に注目した調査もいくつかある。Soleらは3つの生態系における相互作用の数の分布を調べ、スケールフリーになっていると報告している[35]。スケールフリー分布とは、 $k$ 個の枝の数をもつノードの頻度がべき乗則( $P(k) \sim k^{-\gamma}$ )に従っているものであり、ほとんどのノードは他と少ししかつながっていないが、わずかなノードだけ多くのつながりを持っているネットワークである。生態系をグラフ的にとらえると、多くの他種と相互作用をしている少数の種がキーストーン種であり、Soleらの報告はキーストーン種の存在を示唆するものである。

インターネット、交友関係、代謝系など様々な複雑なネットワークはスケールフリー分布になっており、それらのネットワークは「スモールワールド」とよばれる興味深い性質を持っていることが調べられている[38]。スケールフリーネットワークは、高い結合度のノードを取り除くと崩壊するが、ランダムなノードの取り除きには高い安定性を示す。Soleらは実際の生態系のネットワークでノードの取り除きを行い、典型的なスケールフリーネットワークと同様な安定性があることを示している[35]。この結果は、キーストーン種の存在は系を安定化するという進化的意義があることを示している。

その後、Dunneらは16の生態系について相互作用の数を調査し、結合度(1種あたりの相互作用の数)が低い場合にはべき分布になっているが、結合度が高い場合は一様分布、結合度がその中間の場合は指数分布になる傾向があると報告している[7]。分布は歪んだものになっていないが、DunneらはSoleらと同様なグラフのノードの取り除きを行い、ランダムなノードの取り除きには高い安定性を示すという結果を

出している [6]。

## 2.5 キーストーン種の進化的意義

キーストーン種は数多く見つけられているのだが [32]、なぜキーストーン種は存在するのだろうか。膨大な数の種がいるなかでキーストーン種のような小さな密度で大きな影響を与える種が偶然にいただけなのだろうか。それともキーストーン種は生態系が作られるうえで何らかの重要な役割を果たしており、進化的にキーストーン種の存在する生態系が選択されてきたのだろうか。

キーストーン種に進化的な意義があるとすれば、どのような役割があるだろうか。生態系が進化するためには、複雑な構造を維持するための安定性、環境の変化に対する適応性が必要だと考えられ、以下で安定性、適応性について議論する。

### 2.5.1 安定性

Paine が初めてキーストーン種概念を提案したとき、キーストーン種は系の安定性を決めるものであると言っている [26]。キーストーン種であるヒトデを取り除くと多様性が激減したためである。では、高い多様性をつくり安定化するためには、キーストーン種は必要なのであろうか。

キーストーン種の取り除きによる多様性の減少はいくつか報告されているが [26]、上述の Sole らのものを除くと安定性とキーストーン種の関係の議論はあまりない。

簡単に考えると、キーストーン種の存在は系を不安定にさせるだろう。量の少ない種を取り除いただけで系が大きく変わってしまうためである。また、キーストーン種は小さな量であるため、外乱によりその量は大きく変動しやすく絶滅しやすいと考えられる。

しかし、Sole らの結果は静的なグラフを用いたものであるが、キーストーン種の存在は系を安定化させる可能性を示唆している。ダイナミクスを考慮した数理モデルでも、種の取り除きに対する安定性は低いが他の安定性は高いという可能性もあり、解析が必要である。

生態系の数理モデルの安定性に関する重要なものとして、May の解析結果がある [20]。May の結果は、 $N$  種存在する生態系において種間相互作用が結合度  $C$ 、平均 0、分散  $v$  の正規分布に従うとすると、線形安定性解析により  $\sqrt{vCN} > 1$  で全種共存解が不安定になるというものである。これは、相互作用が密で絶対値が大きく種数の多い生態系は不安定になることを示している。複雑であれば、ある種が絶滅したとしても他の種が絶滅した種が系のなかで担っていた役割を補うことができるという理由から、多様で複雑な生態系であるほど安定であると一般に考えられていたため [22][9]、May の結果は大きな議論を引き起こした。

May は内部平衡点の局所安定性を解析し、複雑な生態系は不安定であると結論づけたが、生態系の安定性には様々な意味の安定性がある [22]。代表的なものだけでも、

- 局所安定性：内部平衡点で摂動を与えたときに同じ状態に戻るか
- 大域的安定性：どのような初期状態からでも同じ定常状態に行くか
- 侵入に対する安定性：新種を系に導入したときの変化の大きさ
- 種の取り除きに対する安定性：既存種を取り除いたときの変化の大きさ
- 変動性：定常状態での種密度の変動の大きさ
- 抵抗性：摂動を与えたときに定常状態に戻るまでの時間

などがある。

複雑な生態系であるほど安定性が高いことを示す数値解析結果もいくつか報告されている。Case はロトカ・ヴォルテラ方程式を用い、種数が高いほど侵入に対する安定性が高まることを示した [3]。また、種の取り除きに対する安定性については、機能グループあたりの種数が多いほど安定である [2] という結果がロトカ・ヴォルテラ方程式を用いて出されている。

## 2.5.2 適応性

進化で得られた構造を維持するために安定性は必要であるが、適応的に変異をすることができなければ進化は続かない。生物は DNA という遺伝子を持つことによりこの安定性と適応性を獲得し、進化し続けている。DNA は物質的に安定であり、またデジタル情報として自己の記述を保持することができるため、生物は安定に情報を遺伝させることができる。また、DNA に書かれている自己の記述が書き変わることによって、表現型が変異し進化することができる。では、生物の DNA のような遺伝子の存在しない生態系ではどのように進化がすすめられてきたのだろうか。

遺伝子は細胞内に 1 セットしか存在しないが、遺伝子コードのわずかな書き換えはその生命の性質を大きく変化させる。遺伝子のこの性質に着目すると、少量で系に大きな影響を与えるキーストーン種は生態系における遺伝子であり、生態系が進化可能性を持つこととキーストーン種の存在が関係していると考えることができる。少数の変化だけで系全体に影響を与えることができるという能力は、生態系に適応性を与えるだろう。

生態系に限らず、生命、経済、企業等、成長するシステムは大きくなるに従い変化が困難になっていく。システムで優勢な構造が巨大になり続け、その構造を壊すことができなくなってしまうためである。しかし、システムが進化し続けるためには既存の構造を壊すことができる要因を内部に持たなければならない。その役割をキーストーン種が担っているという可能性がある [17]。つまり、環境が大きく変化し適応しなければならぬときに大量絶滅とそれに続く適応放散を引き起こし、進化させているのではないだろうか。適応放散とは一つの種から種の多様化が起こることである。主な適応放散は既存種の大量絶滅の地質学的時間スケールでの直後に起こってきており、中生代終わりの恐竜の絶滅に続いておきた哺乳類の適応放散は、その代表的な例である [16]p111。



## 第3章 進化ダイナミクスをもつ生態系における キーストーン種

本章では数理モデルを用い、キーストーン種の一般的性質、系依存性、大きな CI を持つ理由、進化的意義について考える。進化と関連づけてキーストーン種について議論するため、生態系は進化させてつくる。そして、進化によりつくられた系において Paine[25] が実際の生態系で行ったような種の取り除きを行い、系に与える影響を調べる。

### 3.1 モデル

種の個体密度はレプリケータ方程式に従うものとする。

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( \sum_j a_{ij} x_j - \sum_k \sum_j x_k a_{kj} x_j \right) \quad i = 0, \dots, N-1 \quad (3.1)$$

$\sum_i x_i = 1.0$  とし、 $N$  は種数、 $x_i$  は種  $i$  の密度、 $A = \{a_{ij}\}$  は相互作用行列、 $a_{ij}$  は種  $j$  が種  $i$  の増殖率に与える影響を表す。 $\sum_j a_{ij} x_j$  は種  $i$  の適応度であり、 $\sum_k \sum_j x_k a_{kj} x_j$  は系の平均適応度である。

レプリケータ方程式は被食捕食、共生、寄生等の実際の生態系におけるあらゆる 2 種間相互作用を表現することができ、生態系のモデルとして広く使われている。

生態系に、はじめは 1 種のみだけおり、次のようにして進化させていく。定期的 ( $\tau$  間隔) に新しい種を少量 ( $\delta$ ) 系に入れる。新しい種はある確率 (結合度  $C$ ) で他と相互作用を持ち、その強さは平均 0、分散  $v$  の正規乱数で決定する。新しい種の作り方としてこれまでにいくつか提案されているが [13][11][37]、ここでは最もシンプルなランダムに他種との相互作用を決める方法を採用した。種内相互作用係数を表す相互作用行列の対角要素は全種  $-1$  とする。また、密度がある閾値 ( $\sigma$ ) 以下になった種を絶滅したとみなし系から取り除く。レプリケータ方程式では、密度が 0 に漸近することはあっても、単体 ( $\sum_i x_i = 1.0$ ) に束縛されているため厳密に 0 になることはなく、ある閾値を決めなければ絶滅は起こらない。またこの閾値がなければ、ヘテロクリニックサイクルが存在し、密度がほぼない状態からでも、十分な時間が経過すると  $O(1)$  の値にまでなる場合があり、これは離散的な個体が存在する生態系モデルにおいては不適切なものである。閾値の逆数 ( $1/\sigma$ ) は、系におけるバイオマスの上限を表すものでもある。

進化させてつくった各世代 (1 世代は新種を 1 種加えてから次に新種を加えるまでの期間) の生態系を取り出し、定常状態におちいった後、ある種を取り除いたときに系全体がどのような変化が起こるか調べる。

ある種 ( $k$ ) を取り除いたときの系の影響度 ( $I_k$ ) を、

$$I_k = \sqrt{\sum_i (x_i^{before} - x_i^{after})^2}$$

により求める。 $x^{before}$ 、 $x^{after}$  はそれぞれ取り除き操作を行う前の定常状態の密度、後の定常状態の密度である。つまり影響度は密度分布がどれほど変化したかによってはかられる。進化によりつくられた系の定常状態はほとんどが固定点であり、長時間経ても定常状態におちいらぬものや、周期、準周期やカオスなどのダイナミクスをもつ系は省いて解析を行った。そのため、 $x^{before}$ 、 $x^{after}$  は時間不変である。 $\sum_i x_i = 1.0$

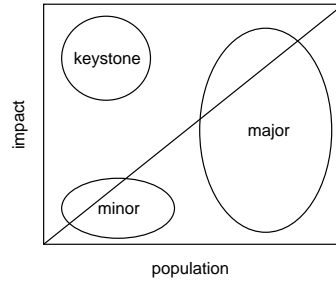


図 3.1: キーストーン種と優占種と少数種

であり、取り除いた後に密度総和が 1 になるように正規化しなければならないため、取り除きと同時に他の種の密度も変化する。そこで  $x^{before}$  として、固定点である種の密度を 0 にして正規化した後の密度を用いる。

横軸に個体密度、縦軸に影響度を取り、キーストーン種、優占種、少数種を描くと図 3.1 のようになる。このモデルにおけるキーストーン種を「密度が最大密度の種の  $1/4$  以下であり、かつ、影響度が最大影響度の種の  $1/2$  以上である」種と定義した。つまり、図 3.1 のように密度と影響度のグラフで右上にくるものをキーストーン種とする。

その他、種の性質を表す指標として、

- CI :  $I_k/x_k$
- 作用度 :  $\sum_j |a_{jk}|$  (他種に作用を与える大きさ)
- 正作用度 :  $\sum_{\{j|a_{jk}>0\}} a_{jk}$  (他種を増加させる作用の大きさ)
- 負作用度 :  $\sum_{\{j|a_{jk}<0\}} a_{jk}$  (他種を減少させる作用の大きさ)
- 被作用度 :  $\sum_j |a_{kj}|$  (他種から作用を与えられる大きさ)

を用いた。

## 3.2 進化ダイナミクス

パラメータを  $\tau = 1000.0$ 、 $\delta = 1e-7$ 、 $\sigma = 1e-8$ 、 $C = 0.1$ 、 $v = 1.0$  とし、1000 世代 (1000 回新しい種を入れる) 繰り返した。May の安定性解析によると  $C = 0.1$ 、 $v = 1.0$  では、ランダムに生態系をつくった場合 10 種から内部固定点は不安定になる可能性が高い。種数の時間変化を見ると (図 3.2)、種数が増えていき 20 種を越えることもあるが、大絶滅が起き数種程度にまで多様性が下がる。種数が増えて大絶滅という流れが繰り返し起こり、さらに長時間シミュレーションを続けても同様な結果が得られた。平均適応度は 0 付近をゆらぎ続けている。

新しい種が系に少量入れられたときの結果は大きく分けて 3 つある。

- 新しい種が系に加わることができず絶滅する
- 既存種を系から追い出し新しい種が系に加わる
- 既存種を絶滅させることなく新しい種が系に加わる

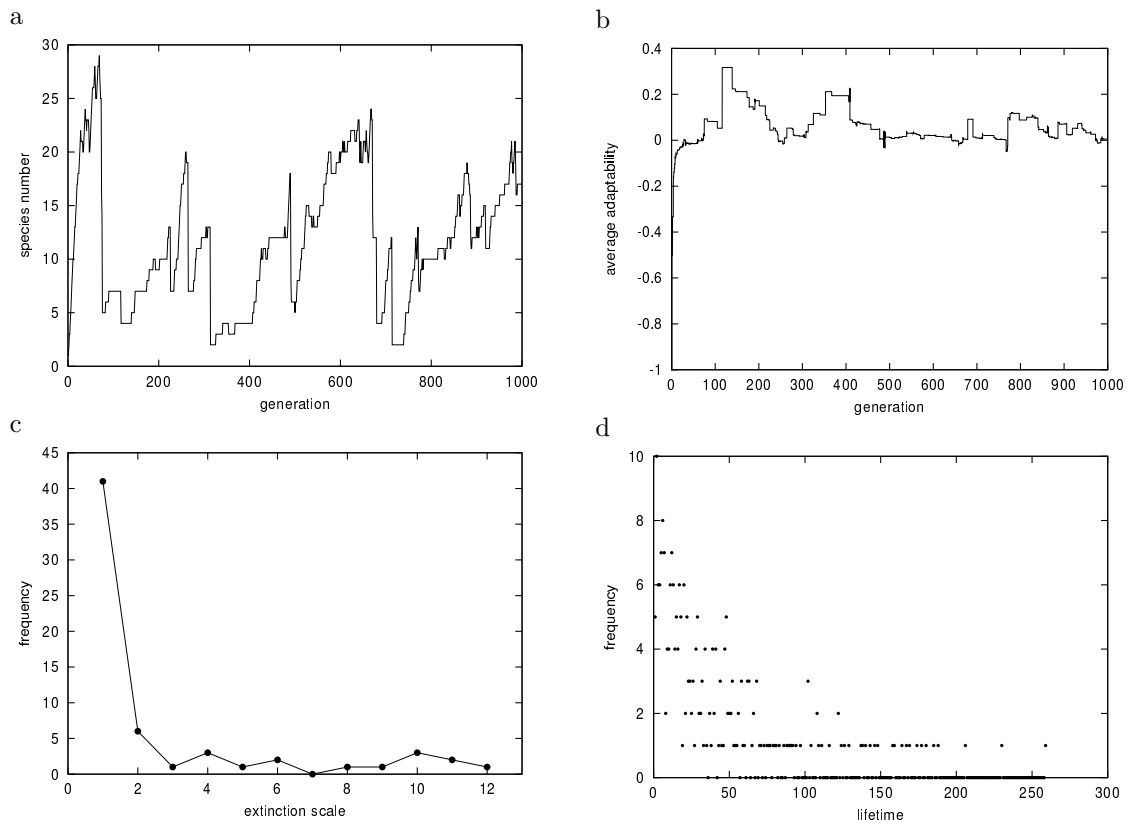


図 3.2: (a) 種数の時間変化、(b) 平均適応度の時間変化、(c) 絶滅スケールの頻度 (絶滅スケール: 1 世代間で絶滅した種の数)、(d) 種寿命の頻度 (種寿命: 系に加えられてから絶滅するまでの世代数)

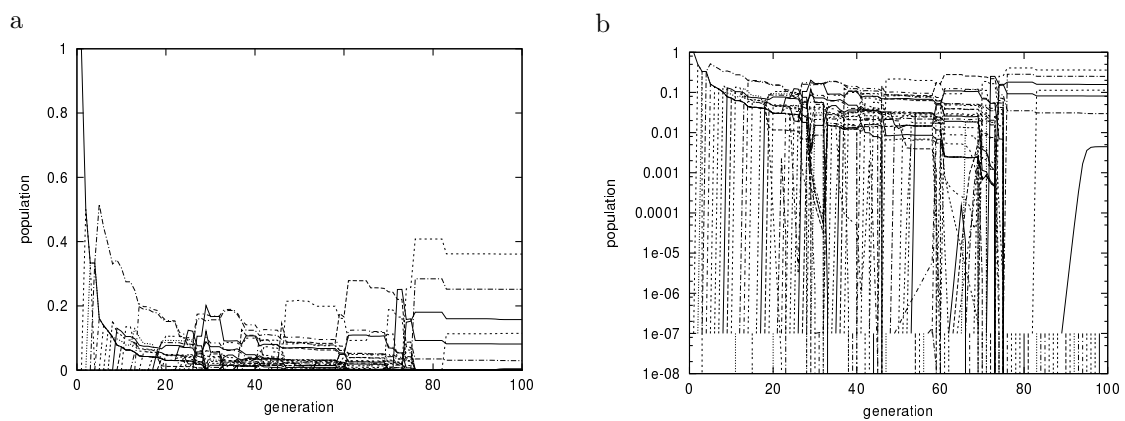


図 3.3: (a) 各種の密度の時間変化、(b) ログスケール

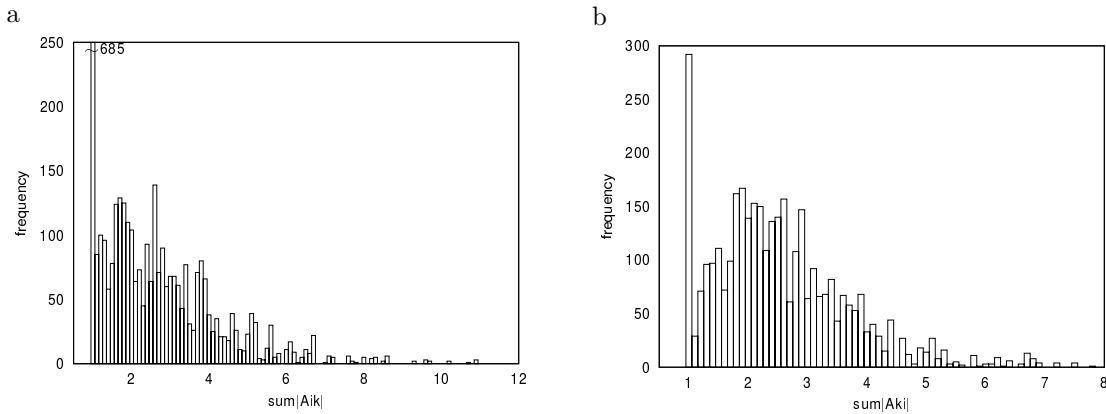


図 3.4: (a) 作用度の分布、(b) 被作用度の分布。全世代の種についてのもの

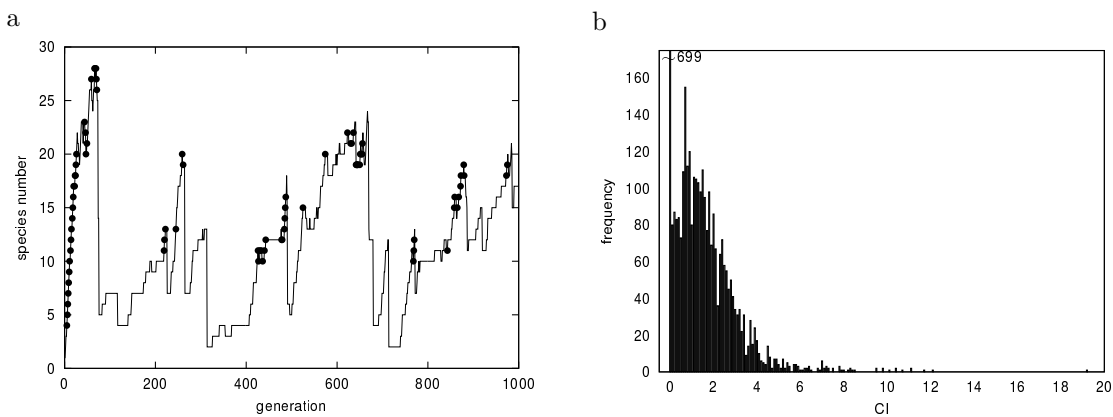


図 3.5: (a) 種数の時間変化とキーストーン種 (● : キーストーン種が存在した世代)、(b) CI の分布

図 3.3 から 3 種類とも起きていることが分かる。

各世代で生き残った種的作用度と被作用度の分布は図 3.4 のようになった。相互作用パラメータは全て平均 0.0、分散  $v$  の正規乱数で決めているため、つくられた種的作用度と被作用度の分布は同じものになる。しかし、生き残った種では被作用度と比べると、作用度は高い値を持つ種がいるなど歪んだ分布になっている。これはキーストーン種のような作用度が高くて他種よりも大きい種がいる生態系が進化的に強いことを示唆する。

### 3.3 キーストーン種解析

各世代で各種を取り除いてその影響を見た結果、キーストーン種は 1000 世代中 66 の生態系において 103 種、異なる世代でも誕生が同じ種をまとめると 36 種見つかった。1 つの系に 3 種キーストーン種がいることが 4 回、2 種が 17 回、1 種のみが 57 回あった。キーストーン種が存在しているのは、大絶滅の前の種数が増大しているときのことが多く (図 3.5a)、キーストーン種が大絶滅を引き起こしている可能性が考えられる。また、初期世代の生態系 (0 ~ 30 世代) を除くと、10 種程度以上の多様性がある程度高い生態系にのみキーストーン種が現われている。多種が混在する系ではキーストーン種のような密度が低くて影響力が大きい種もゆらぎとして偶然いるという可能性を否定することはできないが、キーストーン種の存在が多様な系をつくりやすくしている可能性がある。

CI の分布を見てみると (図 3.5b)、CI が 0 である種、つまり取り除いてもほとんど系に影響を与えない



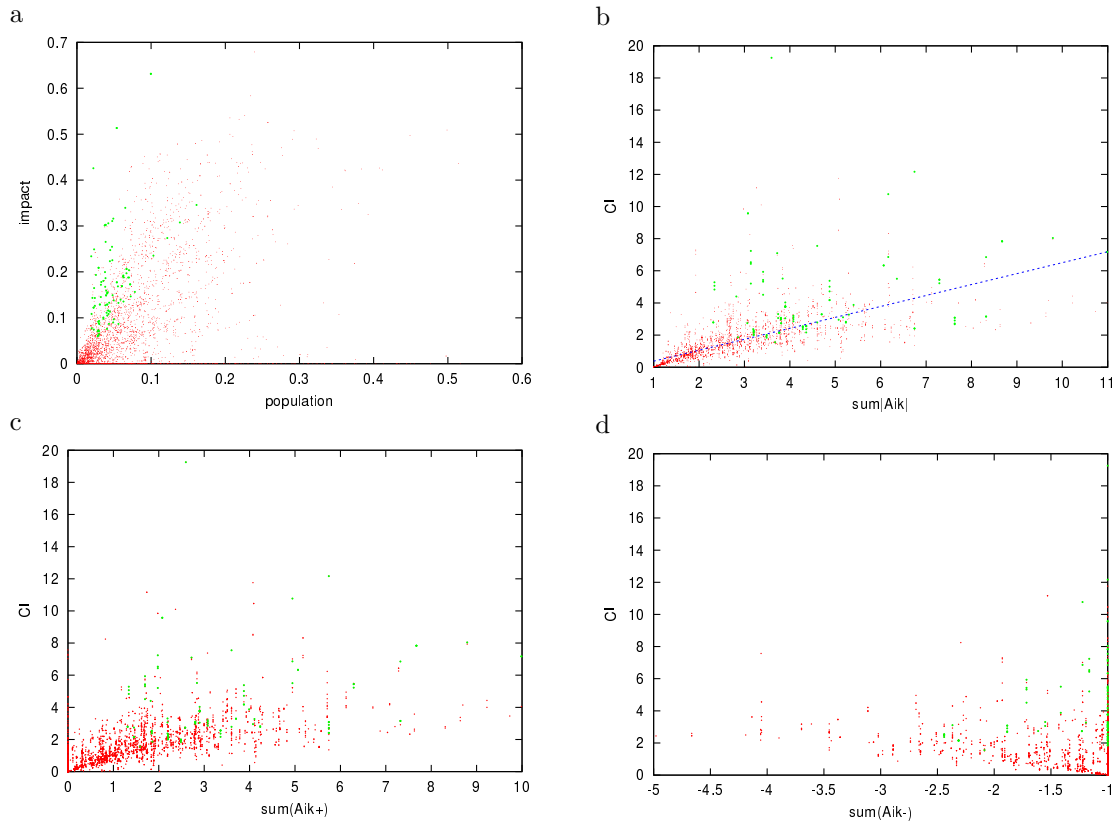


図 3.6: (a) 密度と影響度、(b) 作用度と CI、(c) 正の作用と CI、(d) 負の作用度と CI。緑：キーストーン種、赤：その他の種。c の直線は全種の回帰直線 ( $CI=0.68109 \times \text{作用度}-0.30450$ )

種が数多くいることが分かる。これは  $C = 0.1$  としたために、他種とほとんど相互作用しない種も生まれてくるためであると考えられる。他種と相互作用が全くない種であっても平均適応度が負であれば密度を増やすことができる。また、他種に作用をしなくても、他種から作用を受けるのみで生存している寄生的な種もいるだろう。0 の部分を除くと 1 のところにピークがあり、影響度は密度と同程度の値であることが多いことが分かる、極端に高い  $CI(> 10)$  を持つ種も数は少ないが存在し、密度に比べ影響度が大きい種がいることが分かる。

図 3.6a は、全世代における種の密度と影響度の関係を表したものである。小さな正の相関があるが、密度が小さいにもかかわらず影響度の大きいキーストーン種のような種や、密度が大きくても影響度のない種なども存在し、ばらつきがある。

CI と作用度の関係は図 3.6b のようになっている。ほとんどの種では回帰直線付近だが、乖離した種も少数存在する。レプリケータ方程式の形から、種  $i$  の一次的な影響度は  $x_i \sum_j |a_{ij}| x_j$  から決められる。回帰直線付近に分布している種は一次的な影響のみしか与えないもの、乖離している種は大きな二次的な影響を与えるものと言うことができる。キーストーン種となっているものは、回帰直線付近の作用度が高いために大きな一次的な影響を持つものと、回帰直線よりも上に位置する大きな二次的な影響を持つものがある。どのように密度を低いにも関わらず大きな二次的な影響を与えているのか解析する必要がある。

作用度を正作用度と負作用度に分けて CI との関係性を調べた (図 3.6c、d)。正作用度の方が絶対値が高くなっているが、これは進化させていく上で適応度が高い種が選ばれているため、正作用度が高くなる傾向があるのだろう。また、正作用度は負作用度に比べ CI との相関が高い。キーストーン種となっている種は負の作用度が  $-1$  のものもあり、正の作用度だけからキーストーン種となっているものが多いことが分かる。

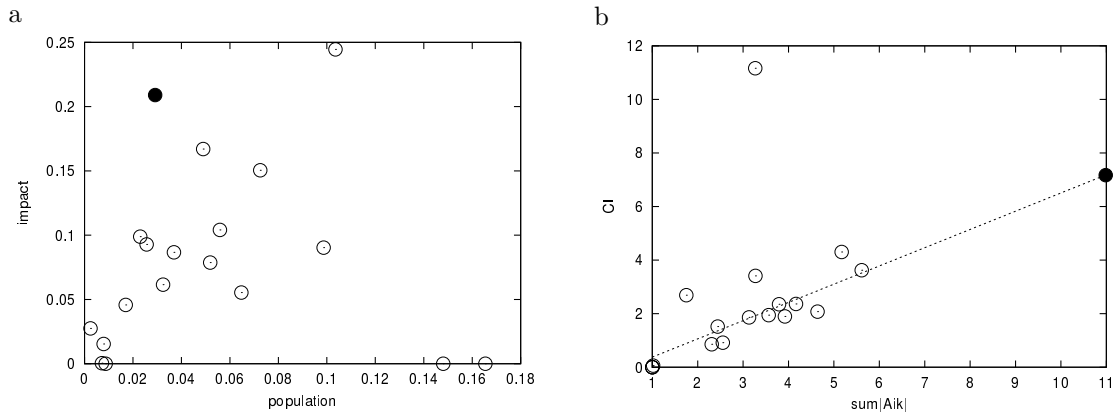


図 3.7: 259 世代の系における (a) 密度と影響度、(b) 作用度と CI。● : キーストーン種。b の直線は全世代種で求めた回帰直線 (図 3.6c のもの)

### 3.4 キーストーン種の分類

見つけられたキーストーン種は、種の性質、取り除いたときの系の変化、系のネットワークを見ることにより、(a) 作用度が高いもの、(b) 作用度が高いキーストーン種をコントロールするもの、(c) 捕食的なもの、(d) コアを維持するものに分類できる。ほとんどのキーストーン種は作用度が高いものであった。また、この分類の境界を明確に区切ることはできない (特に c と d)。

#### 3.4.1 作用度が高いキーストーン種

259 世代の生態系で見つかったキーストーン種は作用度が高いためにキーストーン種となっている。密度と影響度のグラフ (図 3.7a) の左上に位置している種がキーストーン種である。この種の作用度を見てみると、他種に比べ極めて高いことが分かる (図 3.7b)。しかし、作用度に比べ CI が高いことはなく、作用度から直接演繹可能な影響度である。相互作用はランダムにつくっており作用度と被作用度は相関していないため、このような密度は低いにも関わらず大きな作用度をもつ種がでてきたと考えられる。

図 3.8 は種を取り除いたときの系の変化である。キーストーン種を取り除いた後には密度分布が大きく変わっている。標準種は密度、影響度ともに平均的な種である。またこの系の優占種を取り除いても密度分布はほとんど変化しない。少数種は密度、影響度ともに低い種である。

#### 3.4.2 作用度が高いキーストーン種をコントロールするキーストーン種

69 世代の生態系では 3 種のキーストーン種が見つかった。そのうち 2 つは作用度が高い種であったが、1 種は作用度が低いにもかかわらず影響度が大きいものであった (図 3.9)。3 種のキーストーン種すべて CI/作用度が高いが、作用度が低いキーストーン種  $K_2$  は突出している。

取り除いたときの変化を見てみると (図 3.10)、作用度が低いキーストーン種  $K_2$  は作用度が高いキーストーン種  $K_1$  と同じような変化をしている。また、種  $K_2$  は種  $K_1$  を増加させる作用を持っており ( $a_{K_1K_2} = 1.177$ )、種  $K_2$  を取り除いたときに種  $K_1$  の密度は 0.046 から 0.012 まで下がっている。これらのことから、種  $K_2$  自身では作用度が低いため系にあまり大きな影響を与えることはできないが、高い作用度を持つ種  $K_1$  に作用する力を持っており、種  $K_1$  を通して系に大きな影響を与えていると考えられる。

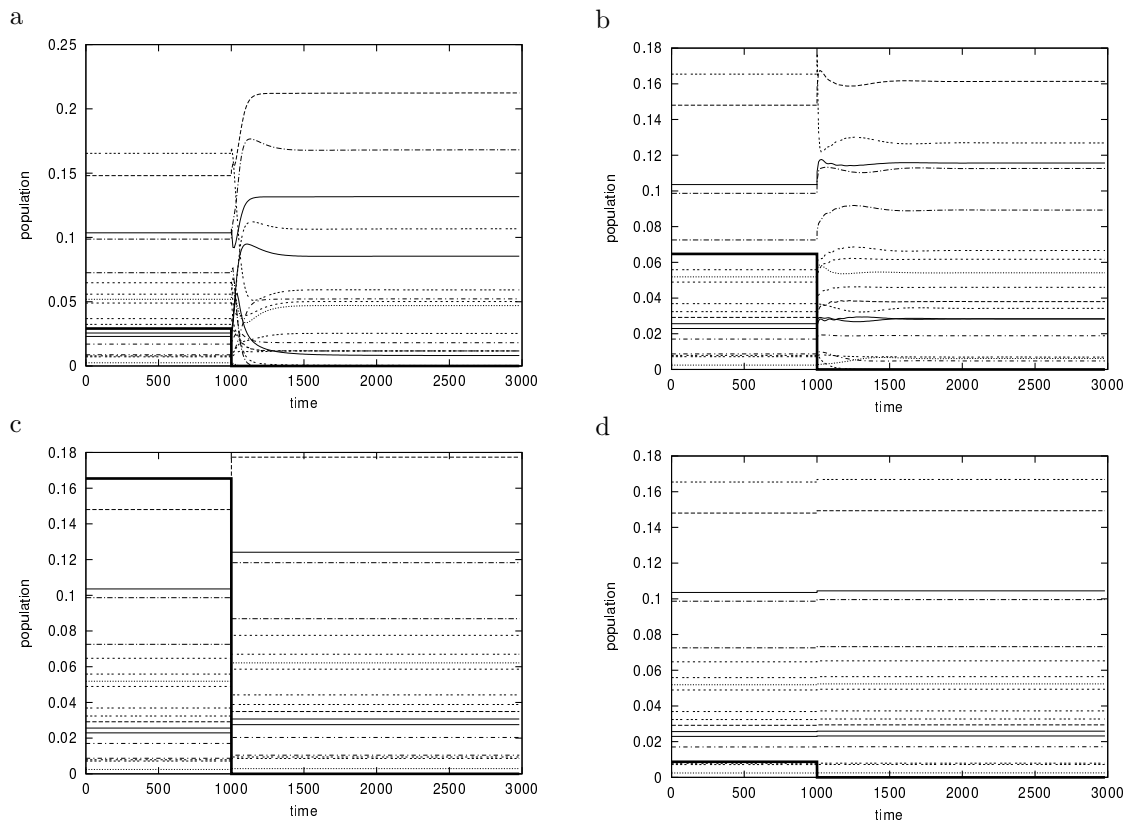


図 3.8: 259 世代の系において  $t=1000$  である種を取り除いたときの変化。(a) キーストーン種、(b) 標準種、(c) 優占種、(d) 少数種。太線は取り除かれた種

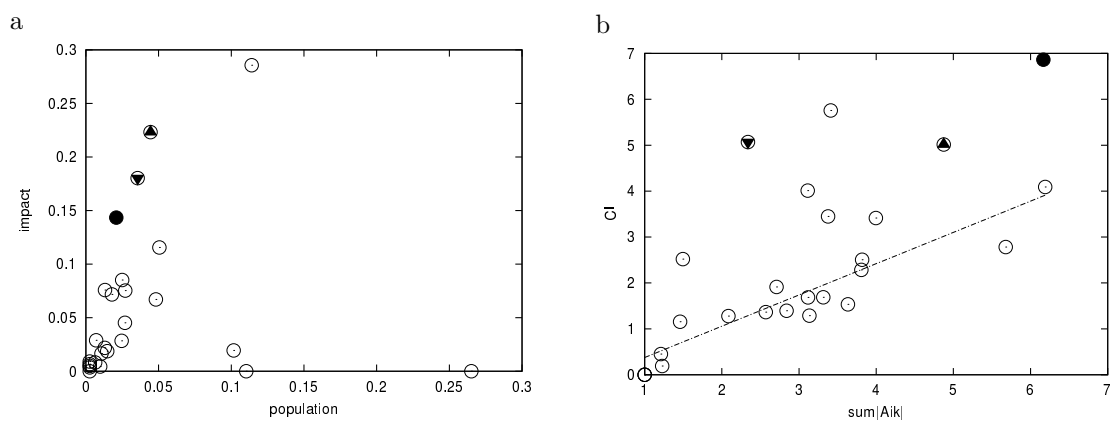


図 3.9: 69 世代の系における (a) 密度と影響度、(b) 作用度と CI。● : キーストーン種  $K_1$ 、▲ : キーストーン種  $K_2$ 、○ : キーストーン種  $K_3$

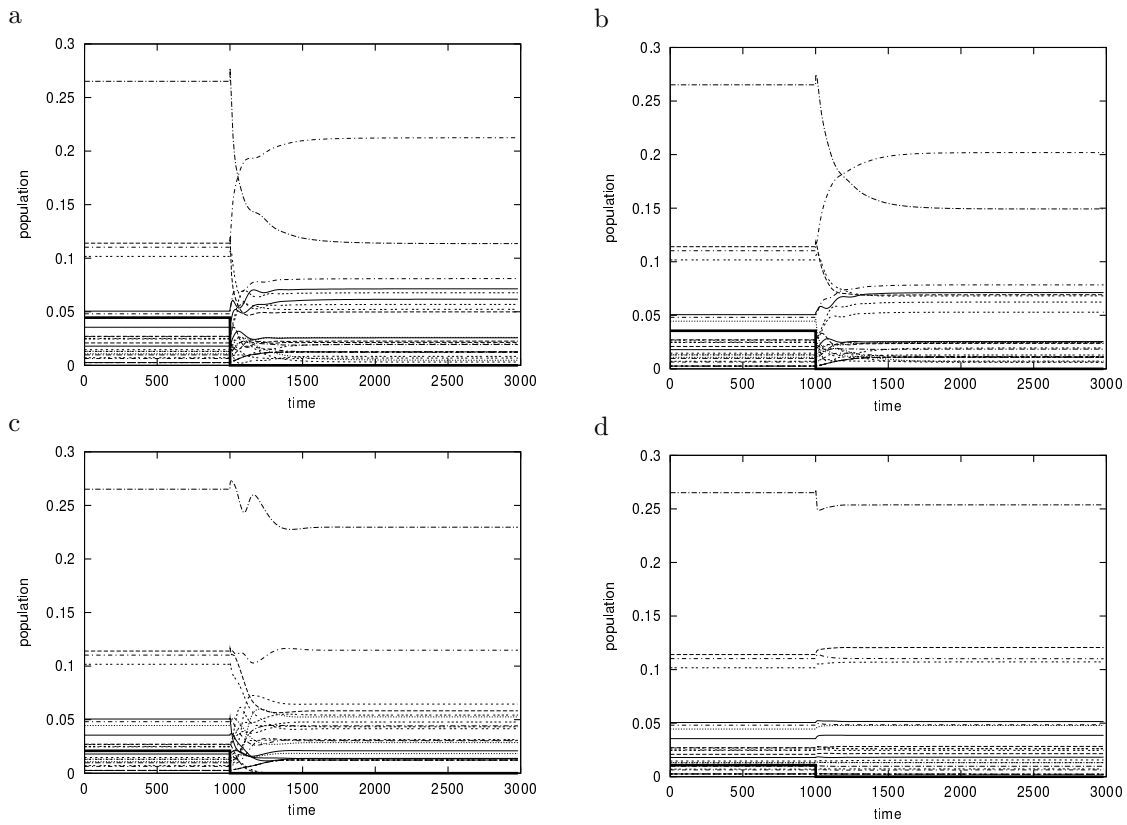


図 3.10: 69 世代の系においてある種を取り除いたときの变化。(a) キーストーン種  $K_1$ 、(b) キーストーン種  $K_2$ 、(c) キーストーン種  $K_3$ 、(d) 少数種

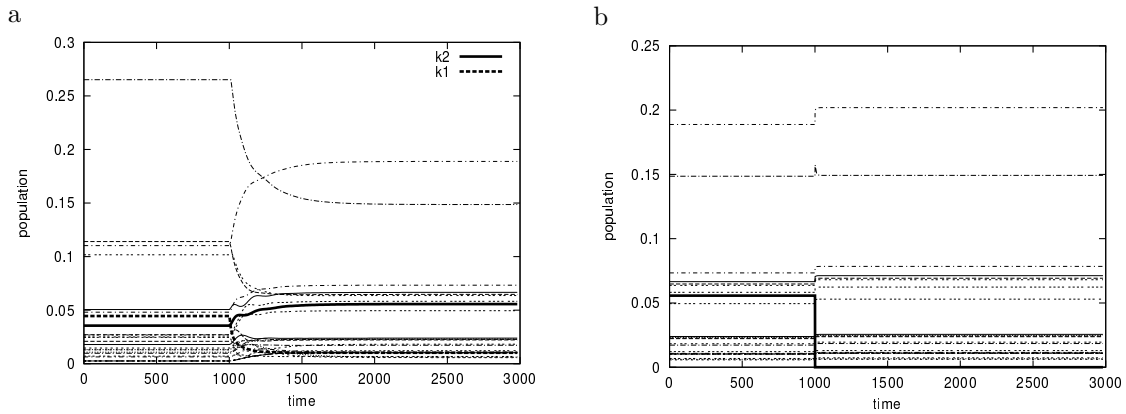


図 3.11: 69 世代の系において (a) 種  $K_1$  と種  $K_2$  の相互作用を切ったときの変化、(b) 切った後に種  $K_2$  を取り除いたときの変化

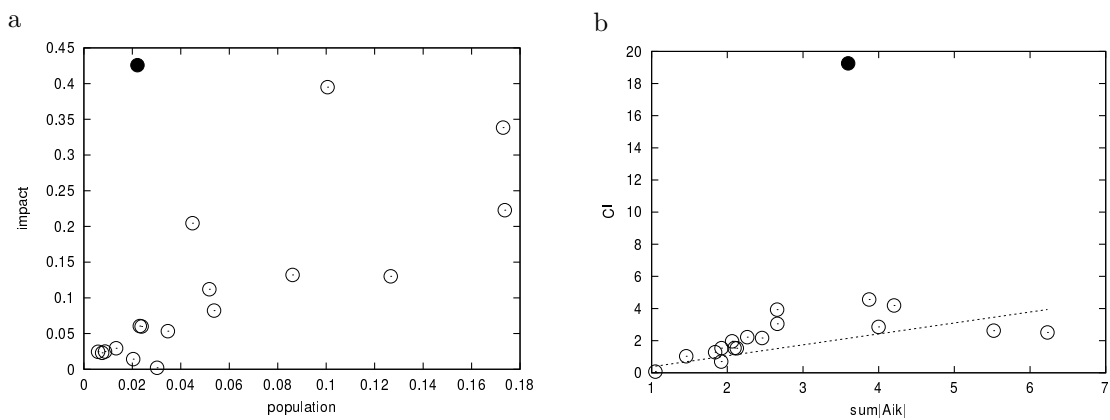


図 3.12: 973 世代の系における (a) 密度と影響度、(b) 作用度と CI。● : キーストーン種

種  $K_2$  の種  $K_1$  を増加させる作用を切ると種  $K_2$  を取り除いたときの変化とほぼ同じような変化が起こる (図 3.11a)。種  $K_2$  は密度を少し増加させるが、種  $K_1$  は密度を減らし (0.046 → 0.103)、それによって系に大きな影響を与えられる。この 2 種間の作用がこの系をコントロールしているとも言える。この作用を切った後に種  $K_2$  を取り除いても、系にほとんど影響を与えない。(図 3.11b)。

### 3.4.3 捕食的キーストーン種

973 世代の生態系では作用度が低く、CI/作用度が極めて高いキーストーン種 1 種だけが見つかった (図 3.12)。

キーストーン種を取り除いたときに、キーストーン種よりも密度の低い種 (種  $S_1$ 、種  $S_2$ ) が指数関数的に増大して系を大きく変えている (図 3.13a、b)。このタイプのキーストーン種も作用度が低いためそれ自身では系に大きな影響を与えることはできない。しかし、増大し大きな影響を与える可能性のある密度が低い種に影響を与えることはでき、これらの種を抑える働きをキーストーン種が担っていたと考えられる。

キーストーン種の取り除きの後に増大してきた種  $S_1$ 、種  $S_2$  が存在しないとしたら、キーストーン種は

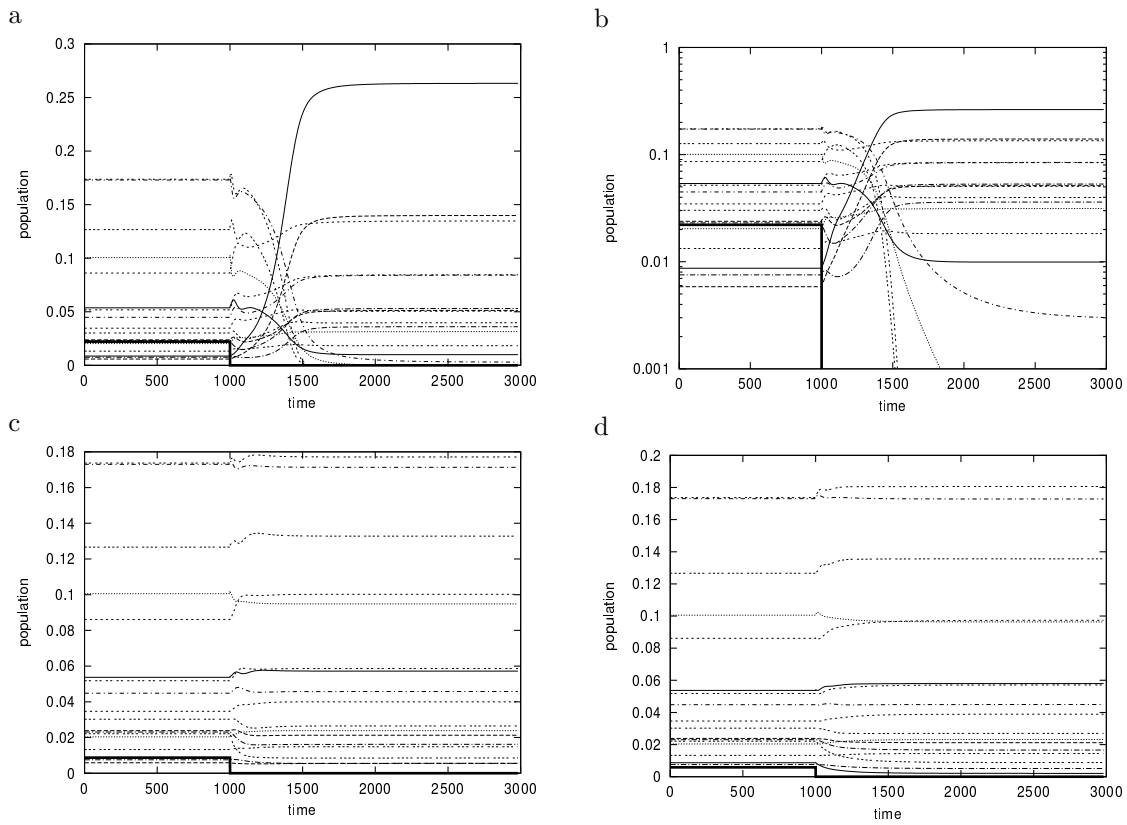


図 3.13: 973 世代の系においてある種を取り除いたときの変化。(a) キーストーン種、(b)a のログスケール、(c) 少数種  $S_1$ 、(d) 少数種  $S_2$

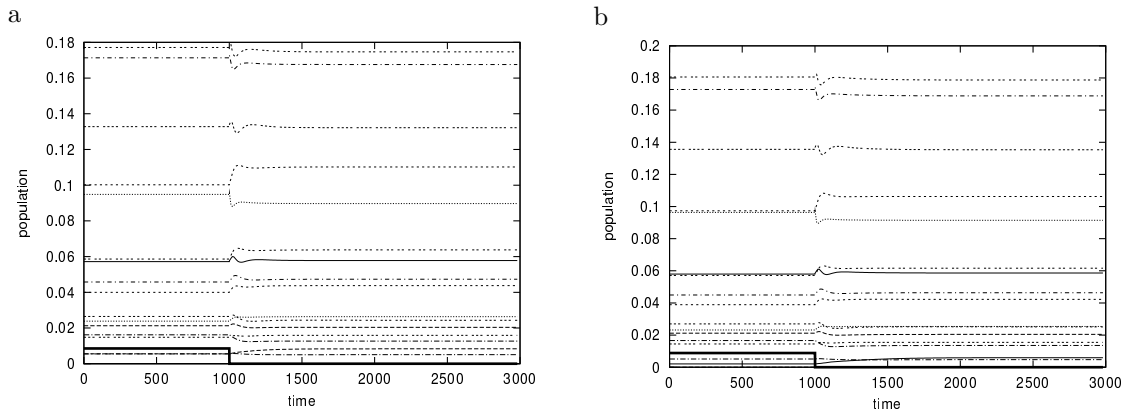


図 3.14: 973 世代の系において増大する種 ((a) $S_1$ 、(b) $S_2$ ) がいない系でキーストーン種を取り除いたときの変化

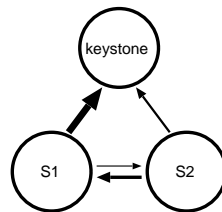


図 3.15: 973 世代の系における共生種  $S_1$ 、 $S_2$  とキーストーン種の関係

系に大きな影響を与えることができるだろうか。これを調べるため、種  $S_1$  もしくは種  $S_2$  を取り除いた後にキーストーン種を取り除くという操作を行った。もともとの系において、種  $S_1$ 、種  $S_2$  を取り除いても系はあまり変化しない (図 3.13c、d)。

種  $S_1$  もしくは種  $S_2$  どちらか一方の種がいないだけで、キーストーン種は大きな影響を与えることができないう結果になった (図 3.14)。種  $S_1$  と種  $S_2$  は互いに増加させる作用をもち共生関係にある ( $a_{S_1 S_2} = 1.412$ 、 $a_{S_2 S_1} = 0.476$ )。そのため一方が増加すれば他方も増加し、指数関数的に増加することが可能である。この 2 種はキーストーン種を増加させる作用を持っており、直接的にキーストーン種がこの 2 種を捕食し抑えているわけではない。キーストーン種は共生サイクルに寄生的にはりついているため、2 種が増加すればキーストーン種もそれとともに増加することになるのだが、キーストーン種は他の優占種から抑えられており、その結果この 2 種を抑えることができていると考えられる (図 3.15)。

この 2 種とキーストーン種との作用をきった時どうなるか調べた。種  $S_1$  は大きくキーストーン種を増加させる作用を持っているが ( $a_{KS_1} = 2.203$ )、種  $S_2$  がキーストーン種を増加させる作用は小さい ( $a_{KS_1} = 0.670$ )。種  $S_1$  とキーストーン種的作用をきると、キーストーン種を取り除いたときと同じように種  $S_1$  と種  $S_2$  が大きく増加した。一方、種  $S_2$  とキーストーン種的作用をきってもあまり大きな変化は起きなかった (図 3.16)。種  $S_1$  のキーストーン種への作用が種  $S_1$ 、種  $S_2$  を抑える作用であり、この作用が系の密度分布を決定しているのもであるとも言える。

このキーストーン種は、Paine が発見したキーストーン種であるヒトデと似た作用を持っている [25]。ヒトデがキーストーン種となりえたのは、系を大きく変える可能性を持ったイガイの増殖を抑えていたためであり、このキーストーン種も大きく変える可能性を持った種の増殖を抑えているためである。そのため、このキーストーン種を「捕食的キーストーン種」と呼ぶ。

キーストーン種を取り除いた後に少数種  $S_1$  と  $S_2$  は増大し、優占種となっている。この取り除いたキー

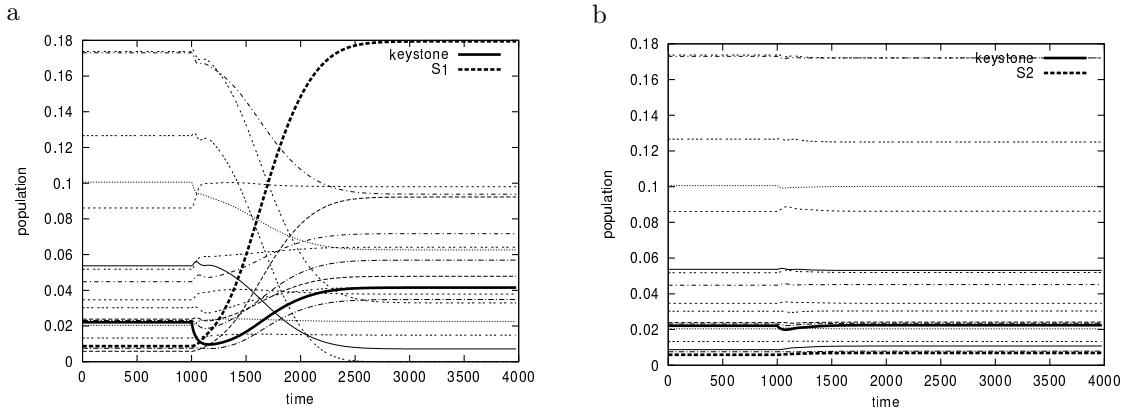


図 3.16: 973 世代の系においてキーストーン種と少数種 ((a) 種  $S_1$ 、(b) 種  $S_2$ ) の作用を切ったときの変化

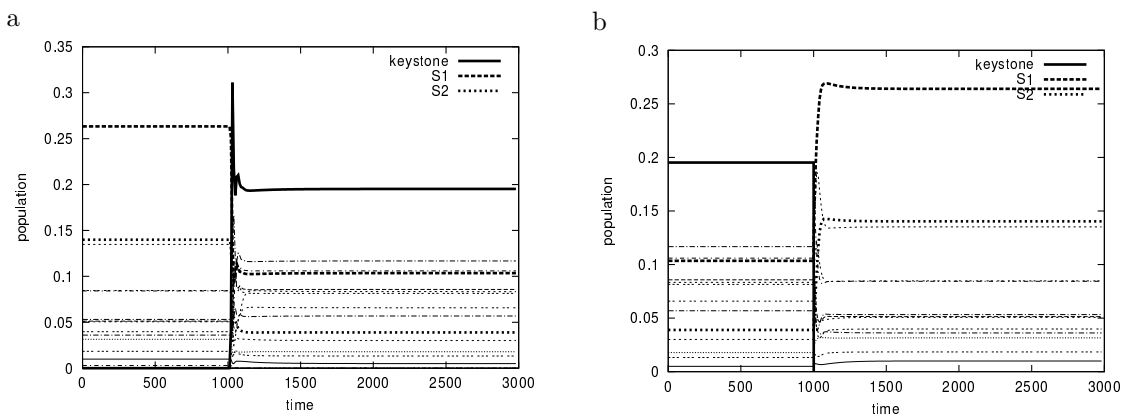


図 3.17: 973 世代の系において (a) 取り除いたキーストーン種を系に戻したときの変化、(b) その後にキーストーン種を再び取り除いたときの変化

ストーン種をまた系に戻したときどのような変化が起こるだろうか。図 3.17a はその結果であるが、キーストーン種は種  $S_1$ 、 $S_2$  に増大させられる作用をもつため、密度が増え優占種となっている。この後にキーストーン種を再び取り除くと種  $S_1$ 、 $S_2$  が増大し系が大きく変わるが (図 3.17b)、密度が高いためキーストーン種とは言えない。この 3 種の進化の過程で生まれた順序は、キーストーン種、種  $S_1$ 、種  $S_2$  というようになっている。はじめに種  $S_1$ 、 $S_2$  が生まれたとしたら、系は図 3.17a と同じようになり、キーストーン種はキーストーン種でなくなってしまう。はじめにキーストーン種が生まれたために、種  $S_1$ 、 $S_2$  は低密度のまま抑えられることができ、キーストーン種となることができたのである。このように、キーストーン種は、系のつくられ方、すなわち歴史に依存する。

### 3.4.4 コアを維持するキーストーン種

642 世代で見つかったキーストーン種は CI/作用度の高いものであった。平衡状態では種  $M_1$ 、 $M_2$ 、 $M_3$ 、 $M_4$  がハイパーサイクル [8] を構成しており、それらと、そのサイクルに寄生する種  $M_5$ 、 $M_6$  が優占種であった (図 3.20a)。ハイパーサイクルを構成しているとは、種  $M_1$  は種  $M_2$  を増加させ、種  $M_2$  は種  $M_3$  を増加させ、種  $M_3$  は種  $M_4$  を増加させ、種  $M_4$  は種  $M_1$  を増加させる、というように増加させる作用の連なりが閉じてサイクルになっていることを言う。この系においてハイパーサイクルはいくつか存在するた



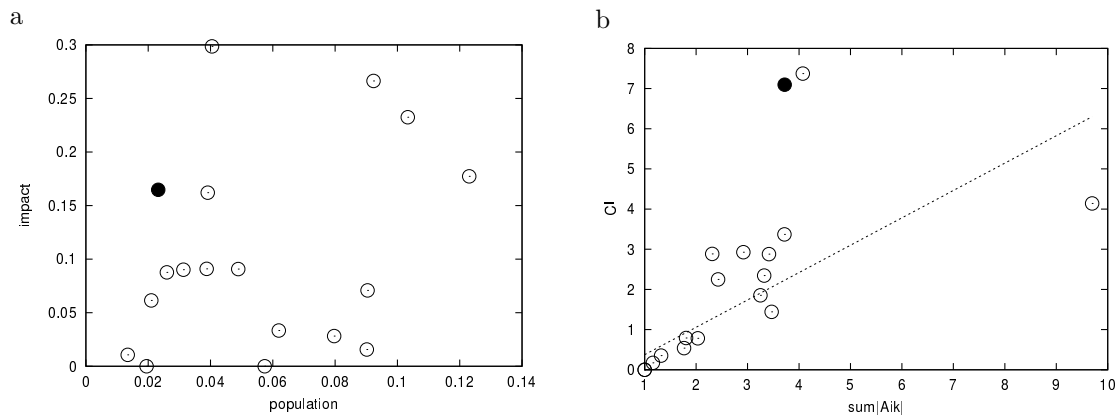


図 3.18: 642 世代の系における (a) 密度と影響度、(b) 作用度と CI。 ● : キーストーン種

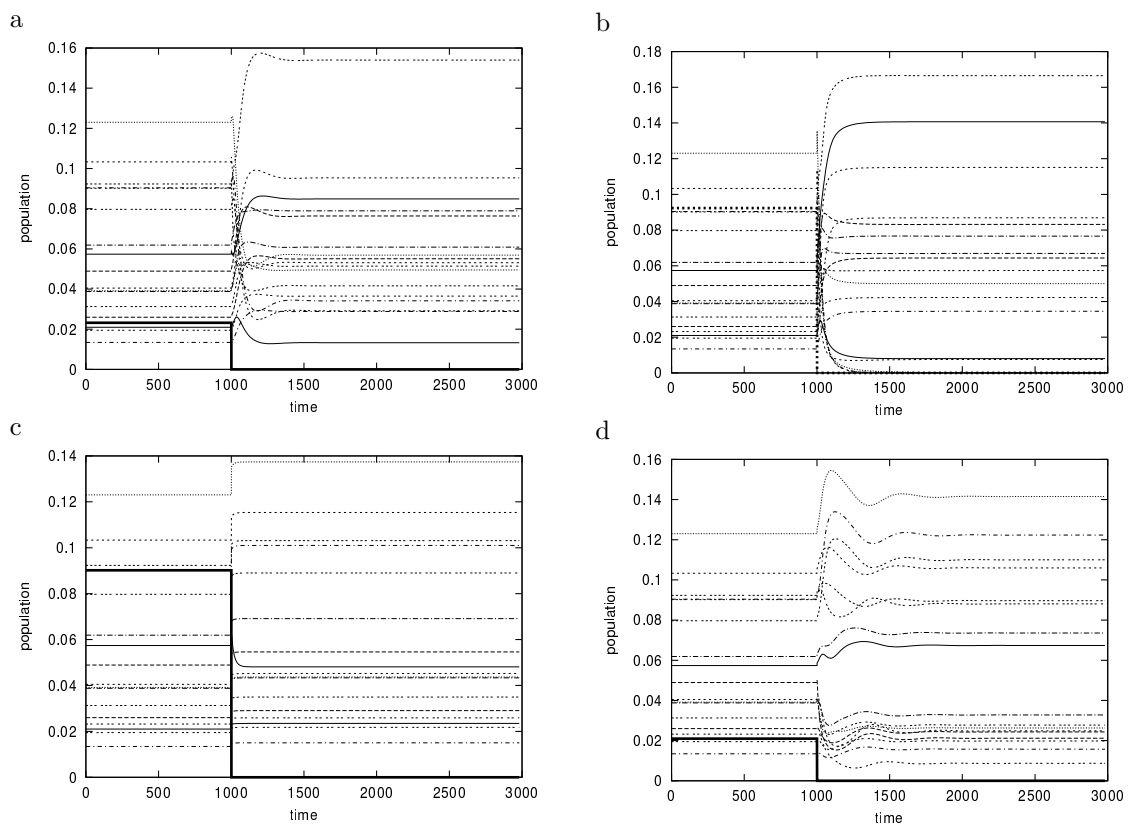


図 3.19: 642 世代の系においてある種を取り除いたときの変化。(a) キーストーン種、(b) コアを構成している優占種  $M_1$ 、(c) コアに寄生する優占種  $M_5$ 、(d) 少数種

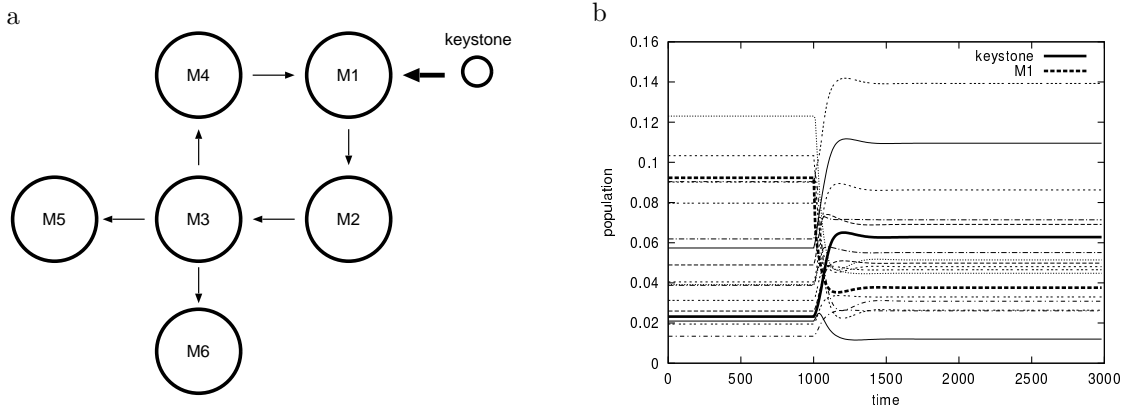


図 3.20: 624 世代の系における (a) 優占種とキーストーン種の関係 (種  $M_1$  から種  $M_4$  はコアを構成する優占種、種  $M_5$ 、種  $M_6$  はコアに寄生する優占種。他の種との作用は省略している)、(b) 種  $M_1$  とキーストーン種の作用を切ったときの変化

め、優占種で構成されるハイパーサイクルを特別にコアと呼ぶことにする [18]。

キーストーン種を取り除くと、それまでコアを構成していた種が減少し、それまで少数であった種らが優占種となった (図 3.19a)。キーストーン種は種  $M_1$  を強く増加させる作用をもっており、取り除きによってキーストーン種からの増加作用がなくなり既存のコアが弱まったものと思われる。また、コアを構成する優占種を取り除くと、キーストーン種を取り除いたとき同様、優占種と少数種の逆転が起こり系は大きく変化した (図 3.19b)。一方、コアに寄生する優占種を取り除いても系はほとんど変化しなかった (図 3.19c)。同じ優占種でも、コアをつくっている種と、そのコアの周辺にいる種では影響度は大きく異なる。

キーストーン種と種  $M_1$  の相互作用を切ると、キーストーン種を取り除いた時と同じような変化が起こり、系に大きな影響を与えた (図 3.20b)。コアはキーストーン種によって保たれていたことが分かる。

### 3.5 キーストーン種のライフサイクル

表 3.1は、1 回以上キーストーン種となった種のライフサイクルである。キーストーン種の寿命は他の種と同様ばらつきがある (図 3.2d 参照)。生まれてからすぐにキーストーン種になるものもあれば (770、865 等)、何世代か経た後にキーストーン種になるものもある (304、410 等)。

生まれた世代からキーストーン種となるものが系に入れられたとき、系はどのような変化がおきているのだろうか。865 世代に生まれた直後にキーストーン種となるものが系に加えられた時の変化を見てみると、密度分布が大きく変わっている (図 3.21)。加わることによって、既存の系を大きくつくりかえキーストーン種となっていることが分かる。

では、標準的な種であったものがどのようにキーストーン種になるのだろうか。140 世代で生まれ、259 世代でキーストーン種になったものの密度、影響度、作用度、CI の移り変わりを見た (図 3.22、3.23)。種数の少ない系に生まれ、そのときの密度は高いが作用度、CI は低い (140 世代)。系に他種が入れられ多様性が上がるにつれ、密度は減り作用度は上昇している (140 ~ 258 世代)。キーストーン種となる直前の 258 世代では密度は低く作用度は高いが、影響度は低い。259 世代で系全体の CI/作用度が大きく上がり、それとともに影響度を上げキーストーン種となっている。258 世代と 259 世代で作用度は同じで種の性質は変わっていないが影響度が大きく変わっており、系依存性が見られる。259 世代に系に加えられた新種が系の密度分布を大きく変えることにより (図 3.24)、大きな影響を持つようになった。そして 264 世代で大絶滅が起こり種数が減ったため (図 3.25)、それまで強く作用していた他種がいなくなり、作用度、影響度が

誕生世代	寿命	前世代数	回数	間世代数	後世代数
4	102	66	2	2	34
5	70	0	22	65	5
8	62	38	4	14	10
13	48	0	1	1	47
19	11	0	5	8	3
23	18	0	4	4	14
37	39	29	3	4	6
61	15	5	5	6	4
106	159	113	4	27	19
140	174	119	2	3	52
304	188	174	2	2	12
314	177	164	6	10	3
354	146	72	8	59	15
410	259	115	2	50	94
491	180	132	4	14	34
530	124	112	1	1	11
642	29	1	9	14	14
740	164	28	6	92	44
743	137	100	1	1	36
770	2	0	1	1	1
798	89	81	1	1	7
832	88	48	1	1	39
854	53	25	2	2	26
863	122	2	1	1	119
865	22	0	4	9	13
890	97	85	1	1	11
911	90	62	1	1	27

表 3.1: 1 回以上キーストーン種となった種のライフサイクル。1 列目から誕生世代 (名前)、生まれてからキーストーン種になるまでの世代数、キーストーン種となった生態系の数、初めてキーストーン種となった時から最後にキーストーン種となった時までの世代数、最後にキーストーン種となってから絶滅するまでの世代数

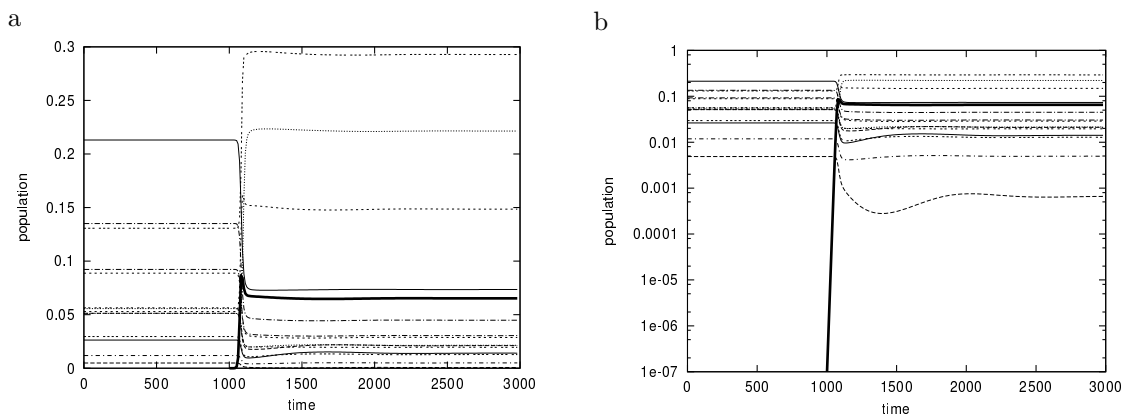


図 3.21: (a) 生まれてすぐキーストーン種になるものが系に加えられたときの変化、(b) ログスケール。time=1000 時に微量 ( $1e-7$ ) 加えられている

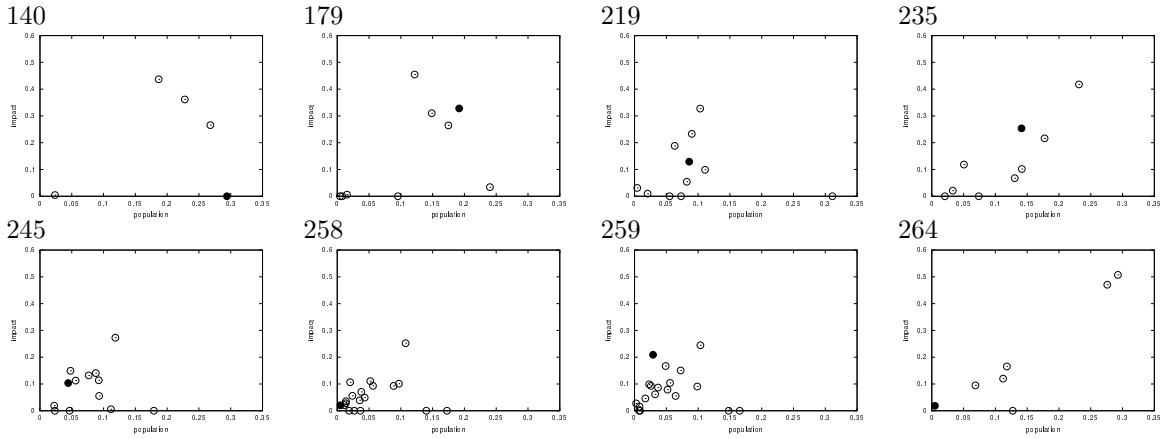


図 3.22: 140 世代で生まれた種に注目した系の密度と影響度の分布の移り変わり。 : 140 世代で生まれた種、左上の数字 : 世代

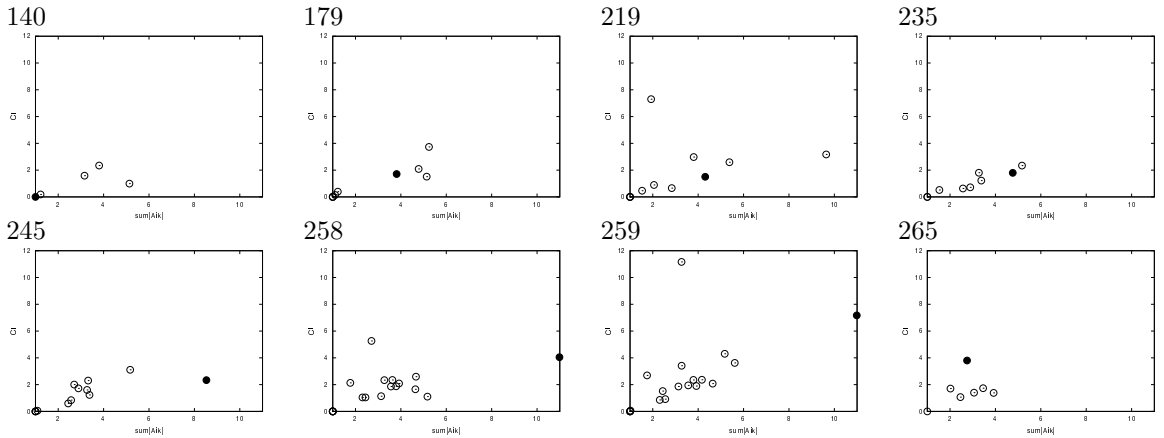


図 3.23: 140 世代で生まれた種に注目した系の作用度と CI の分布の移り変わり。 : 140 世代で生まれた種、左上の数字 : 世代

下がっている。この大絶滅はキーストーン種と関係しているのだろうか。264 世代で新しく加えられた種  $N$  はキーストーン種  $K$  を減少させる作用を持っている ( $a_{KN} = -0.067$ )。新種  $N$  のキーストーン種への作用をなくした種  $N'$  を 263 世代の生態系に入れた場合でも、種  $N$  を入れた場合同様大絶滅が起こり (図 3.26)、この絶滅は一次的にはキーストーン種と関係ないと考えられる。

何回もキーストーン種となるものもいるが (5 等)、1 回のもが多く、長期間キーストーン種であり続けているものはいない。同じ種でも生態系に存在する他種の構成が変わればキーストーン種となることも、キーストーン種でなくなることもあり、系依存性が見られる。

キーストーン種になってから絶滅するまでには期間がある程度空いているものが多い。キーストーン種は密度が低く摂動に対して鋭敏になるため、絶滅しやすいものであるはずだが、比較的安定していることが分かる。

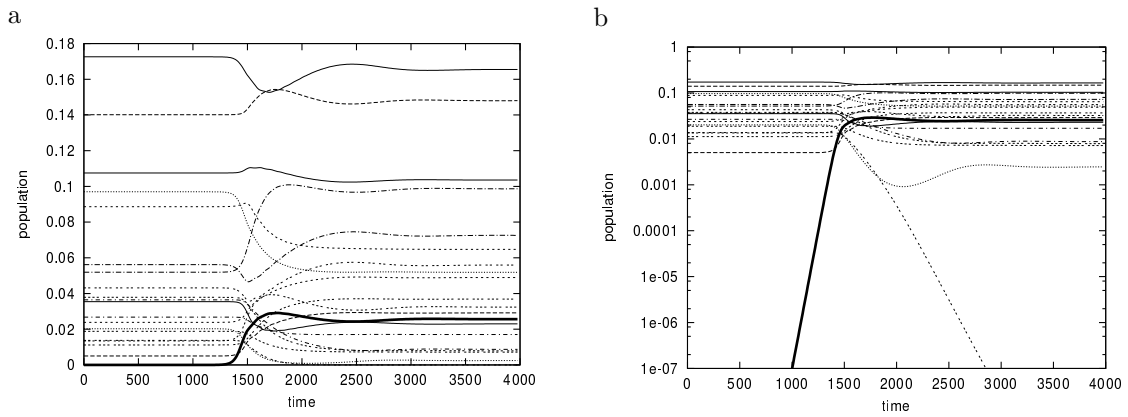


図 3.24: (a)259 世代で起こった変化、(b) ログスケール。time=1000 時に新種が微量 ( $1e-7$ ) 加えられている

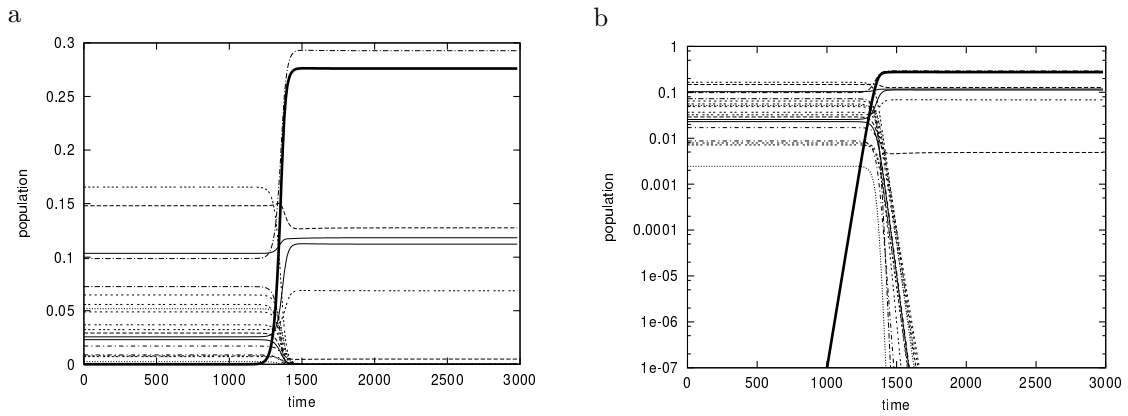


図 3.25: (a)264 世代で起こった変化、(b) ログスケール。time=1000 時に新種が微量 ( $1e-7$ ) 加えられている

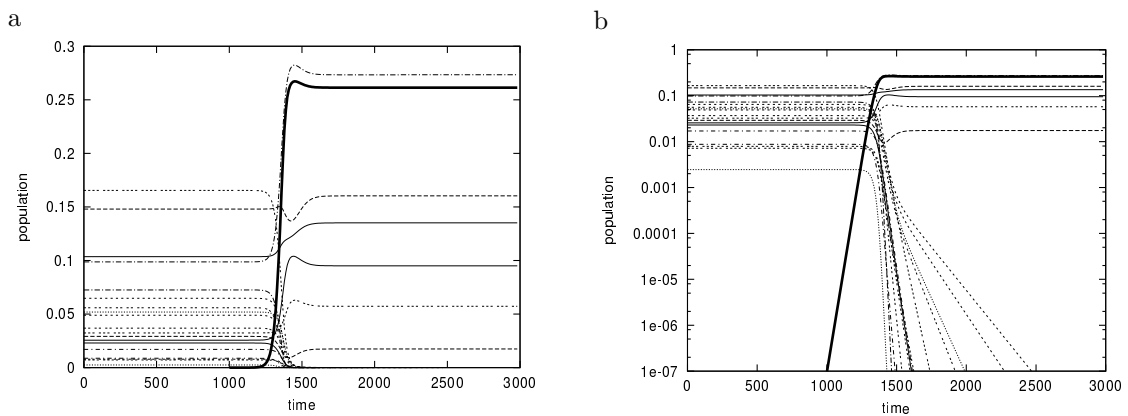


図 3.26: (a)264 世代で入れられた新種がキーストーン種への作用がない場合の変化、(b) ログスケール。time=1000 時に新種が微量 ( $1e-7$ ) 加えられている

## 3.6 考察

本章の結果を以下にまとめた。

- 新種の導入と絶滅の進化ダイナミクスをもつ生態系モデルでキーストーン種が現われた
- 進化により作用度の分布に歪みができる
- キーストーン種は大絶滅の起こる前の多様性の高い系で現われることが多い
- 見つかったキーストーン種は (1) 作用度が高いもの、(2) 作用度が高いキーストーン種をコントロールするもの、(3) 捕食的なもの、(4) コアを維持するもの、に分類できる
- キーストーン種の系依存性が見られた

### 3.6.1 生態系進化モデルとしての妥当性

本モデルの生態系モデルとして妥当性を考えてみる。生態系における主要な相互作用は捕食作用 ( $a_{ij} > 0$  かつ  $a_{ji} < 0$ ) であると考えられている。しかし、本モデルでは相互作用をランダムに決めているため捕食作用だけでなく、競争 ( $a_{ij} < 0$  かつ  $a_{ji} < 0$ )、相利共生 ( $a_{ij} > 0$  かつ  $a_{ji} > 0$ )、片利共生 ( $a_{ij} > 0$  かつ  $a_{ji} = 0$ )、片害作用 ( $a_{ij} < 0$  かつ  $a_{ji} = 0$ )[29] 等様々な作用が生まれる。また、進化させていくことにより、相利共生または片利共生作用をもつ種で構成される系になる傾向があり、捕食作用は少ない。そのため実際の生態系とは異なる系がつくられているという批判があるだろう。しかし、共生作用は生態系でも数多く存在し [29]、また進化的スケールで見ると一般に観測データは頼りにならないことを考えると、ランダムで近似することを正当化することも不可能ではない [41]。捕食作用に限定した食物網でのキーストーン種については 4章で議論する。

### 3.6.2 大絶滅とキーストーン種

キーストーン種の進化的な役割として大絶滅とそれに続く適応放散を引き起こすというものが考えられる。キーストーン種は大絶滅の起こる前の多様性の高い系で現われることが多いが、大絶滅の後にもキーストーン種が生き残っていること、また大絶滅が起こった世代に加えられた種とキーストーン種の相互作用をきっても大絶滅が起こったことを考えると、本モデルの進化においてキーストーン種は大絶滅を引き起こす役割を担っている可能性は低い。キーストーン種と大絶滅の関係について、Jain らはシンプルな化学反応モデル ( $\frac{dx_i}{dt} = \sum_j a_{ij}x_j - x_i \sum_k \sum_j a_{kj}x_j$ ) を用いて議論している [18]。Jain らのモデルは生態系進化ではなく化学進化のモデルではあるが、大絶滅の詳細な解析を可能にし、生態系における大絶滅を考える場合の有用な指針を与えてくれる。Jain らは、コアを構成する種の密度が低くなることもあり、この種が取り除かれると大絶滅が起こるため、このような種をキーストーン種と名付けている。レプリケータ方程式ではコアを構成する種の密度が低くなることはないため、同じようなことは起こらない。しかし、コアを維持するキーストーン種は同様な作用を持っているため、このタイプのキーストーン種も大絶滅を起こす能力があることは十分考えられるだろう。

### 3.6.3 キーストーン種の分類

取り除いたときの一次的な影響は  $x_i \sum_j |a_{ij}|x_j$  で求めることができるため、作用度の高いキーストーン種が小さな密度で大きな影響を与えることは、ある程度自明なものである。

優占種は、他の優占種と相互作用しエネルギーの大きな流れがあるために密度が高くなっていることが多い。そのため、密度も作用度も低い種では優占種への作用が相対的に低くなり、大きな影響を与えることができない。しかし、密度の低い種にであれば、密度も作用度も低い種でも大きな影響を与えることができるだろう。そのため、作用度の高いキーストーン種をコントロールするキーストーン種が現われたと考えられる。

コアを維持するキーストーン種が現われるためには、コアがある程度不安定なものでなければならないだろう。もし安定であれば、密度の低い1種の取り除きで壊れることはない。ハイパーサイクルの不安定性についての解析結果として(1)寄生に脆弱である、(2)長いサイクルは短絡をしばしば起こす、(3)構成種の密度がゆらぎにより0になると崩壊する、というものがある [24]。642世代の系でコアを構成している種は多くの他種とも相互作用しているため解析は困難であるが、4種のサイクルと長く、また寄生種も存在しているため不安定なものであると考えられる。642世代では、キーストーン種の取り除きによって新しいコアは構成されていないが、コアの候補となるものが既存のコア以外にあれば不安定性は高まるだろう。捕食的キーストーン種に抑えられていた種らは、コアとなる可能性をもつものであり、間接的に既存のコアを維持していると言うこともできる。

キーストーン種の定量的な分類はできていないが、これらの分類をもとに系や種を調べることはキーストーン種の特定にとって有益な情報となるだろう。





## 第4章 食物網におけるキーストーン種

キーストーン種の分類で被食、捕食、植物と食物網における位置に注目したものがあある。これまでのモデルでは相互作用は非対称に決定されていたので捕食関係だけでなく、寄生、共生等あらゆる相互作用があり、捕食関係や栄養段階による影響の与え方、大きさ等を議論することができなかった。そこで本章では、生態系の食物連鎖に注目したモデルでキーストーン種の解析を行う。

### 4.1 モデル

食物網を簡潔に構築できるようにするためにレプリケータ方程式の代わりにロトカ・ヴォルテラ方程式を採用する。 $N$ 種のロトカ・ヴォルテラ方程式は $(N + 1)$ 種のレプリケータ方程式と同値である [14]。

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(b_i + \sum_j a_{ij}x_j) \quad (4.1)$$

$b_i$ は種*i*の他に個体がない場合の増加率(内的増加率)を表す。植物の場合は一般に $b_i > 0$ であり、動物の場合は $b_i < 0$ である。このように $b_i$ の正負により植物等の生産者と動物等の消費者を明示的に分離することができる。

相互作用を捕食関係のみにする。これは、 $a_{ij}a_{ji} \leq 0 (i \neq j)$ とすることを意味する。さらに $a_{ij} + a_{ji} < 0$ とし、捕食者が餌のエネルギーを100%以上の効率で採り入れることができないこととする。

3章のモデル同様、 $\tau$ 間隔で新種を小量 $\delta$ を入れ、密度が $\sigma$ 以下になった種を系から取り除くことにより進化させる。各種はロトカ・ヴォルテラ方程式のパラメータである $b_i$ 、 $A$ の他に、栄養段階パラメータ $F$ を持つ。 $F$ は食物網のなかでの位置を表し、 $F = 0$ であれば生産者(植物)、 $F = 1$ であれば一次消費者(草食動物)、 $F = 2$ であれば二次消費者(肉食動物)というようになっている。新種*i*を導入する場合は、まず栄養段階 $F_i$ を、0から(系に存在する最大の $F + 1$ )の間の整数からランダムに決める。次に、 $F_i = 0$ であれば $(0.0, 2.5)$ 、 $F_i > 0$ であれば $(-2.5, 0.0)$ から $b_i$ を一様乱数で決める。そして、 $F_i - F_j = 1$ である種*j*を確率 $C$ で食べ、 $F_i - F_k = -1$ である種*k*に確率 $C$ で食べられるように相互作用をつくる。種間相互作用の強さは、被食係数 $a_{ji}$ を $(-2.5, 0.0)$ から一様乱数で決め、捕食係数 $a_{ij}$ は $(0.0, -a_{ji})$ から一様乱数で決める。種内相互作用 $a_{ii}$ は-1とする。

### 4.2 進化ダイナミクス

パラメータを $\tau = 1000.0$ 、 $\delta = 1e-7$ 、 $\sigma = 1e-8$ 、 $C = 0.5$ とし、1000世代繰り返した。種数の時間変化は図4.1aのようになった。前のモデル同様種数のランダムな増減が見える。 $C = 0.5$ だが、食物レベルが隣り合った種同士でしか相互作用を行わないため、実質的な結合度は0.2程度となっている。これは前のモデル( $C = 0.1$ )よりも高く、相互作用の強さの選び方が異なるため単純には比較できないが、Mayの議論からすると複雑でより不安定な系になっているはずである。しかし、種数は20~40の間を増減しており、1~30であった前モデルよりも安定な構造を持ち続けている。これは種寿命の分布を見ても(図4.1c)、より長寿命の種がいることから言うことができる。この安定性の理由としては、まず捕食関係のみであ

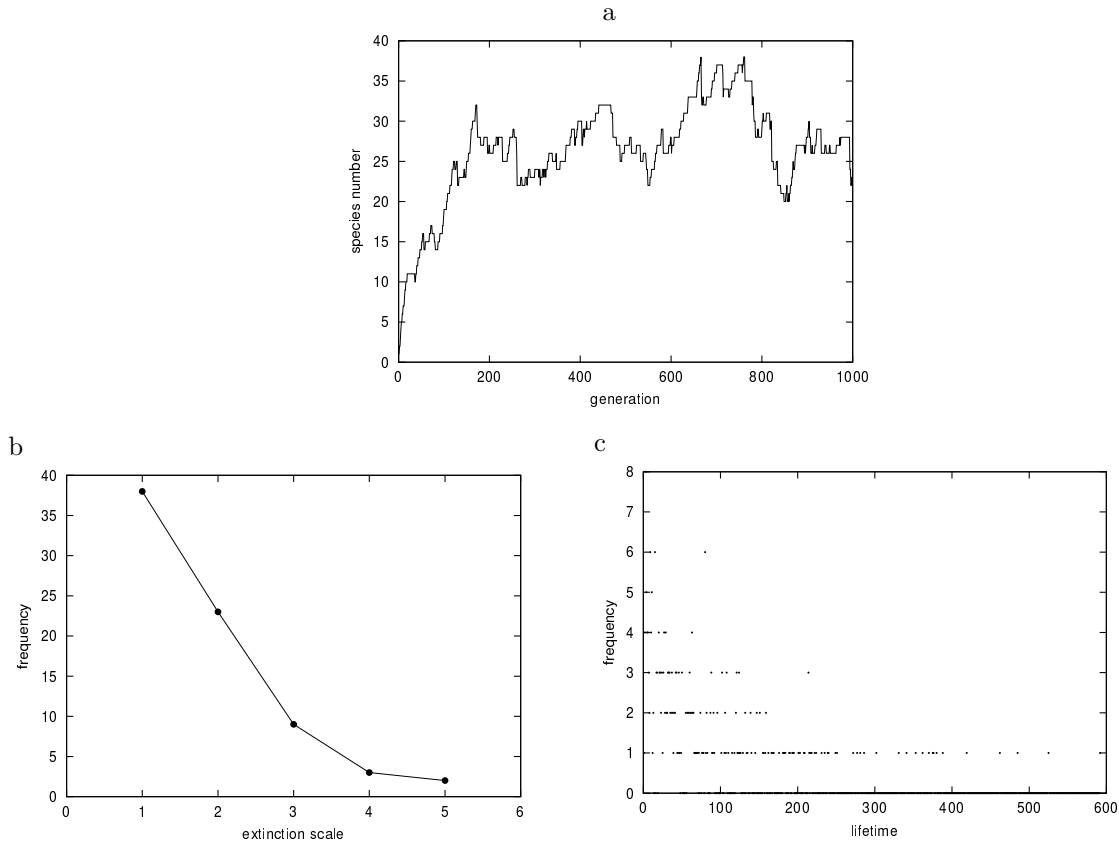


図 4.1: (a) 種数の時間変化、(b) 絶滅スケールの頻度、(c) 種寿命の頻度

ることが挙げられる。茶碗谷らはレプリケータ方程式を用い、相互作用行列が反対称つまり捕食作用のみの場合、統計的に多様度が初期の半分に維持されることを示した [4]。ランダムな相互作用行列場合では初期の多様度が高くても種数は  $O(1)$  になってしまう。捕食関係のみの場合安定な系を構成することができるのである。また、自身のみで増殖できる生産者がいることも多様性の高い系になっている理由であろう。

図 4.2 は各種の個体密度の時間変化である。3章のモデルと同様、新しい種が入れられたとき、すぐに絶滅するもの、既存種を追い出すもの、追い出すことなく系に加わるもの、3 タイプの結果が起こっている。

栄養段階  $F$  が 4 の種まで観測された。現実の生態系での栄養段階の数は系によって異なるが 2~5 程度であると考えられており、実際と同程度複雑な食物網が進化的に構築された。図 4.3 はそれぞれの栄養段階ごとの個体密度の総和 (a) と平均 (b) の時間変化である。実際の生態系の同じく、栄養段階が低いほど密度総和が高くなっている。密度平均を見ると、生産者 ( $F = 0$ ) は総和同様高いが、消費者間では密度の逆転が起きている世代もある。

作用度と被作用度の分布は図 4.4 のようになった。3章のモデルほどではないが、被作用度に比べ作用度に歪みがでていることが分かる。

### 4.3 キーストーン種解析

今回のモデルでは密度、影響度の分散が大きいため、「密度が最大密度の種の  $1/4$  以下であり、かつ、影響度が最大影響度の種の  $3/4$  以上である」種をキーストーン種とした。

キーストーン種は 1000 世代中 78 の生態系において 107 種、異なる世代でも誕生が同じ種をまとめると

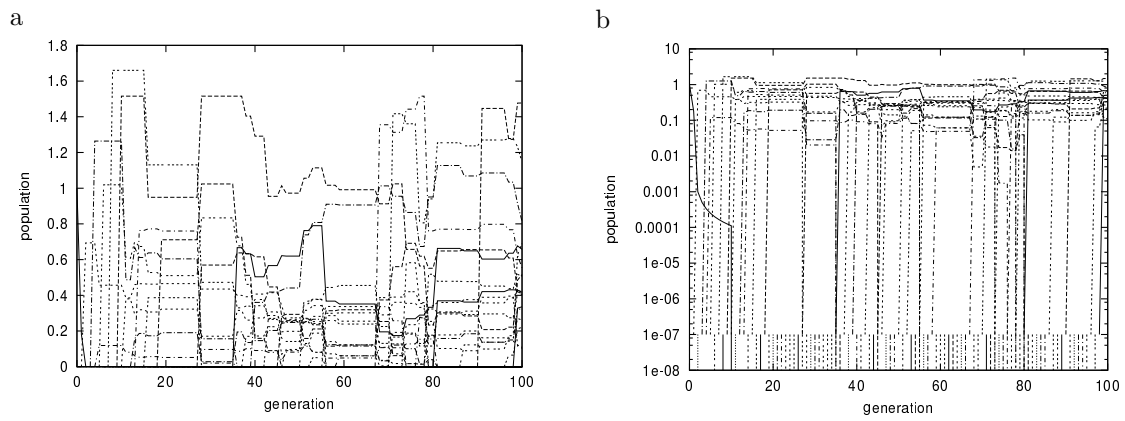


図 4.2: (a) 各種の密度の時間変化、(b) ログスケール

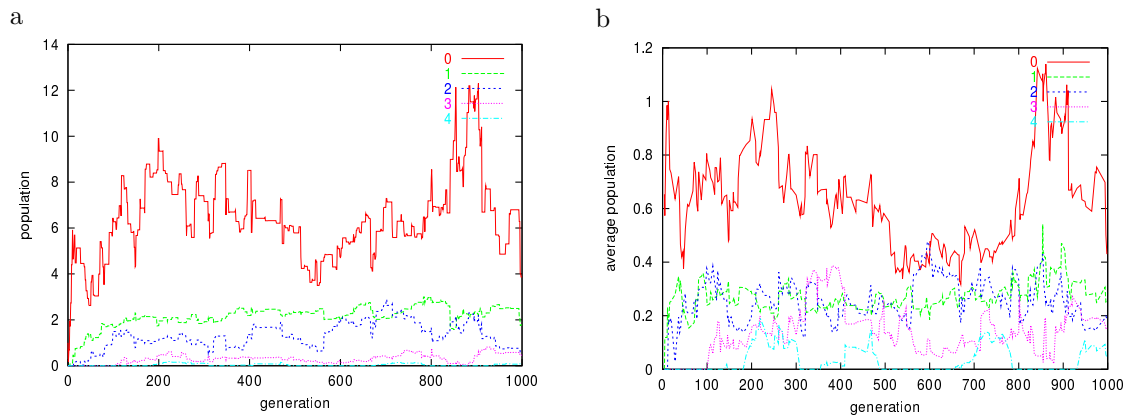


図 4.3: 栄養段階ごとの (a) 密度総和の時間変化、(b) 平均密度の時間変化。赤 : F=0、緑 : F=1、青 : F=2、ピンク : F=3、水色 : F=4

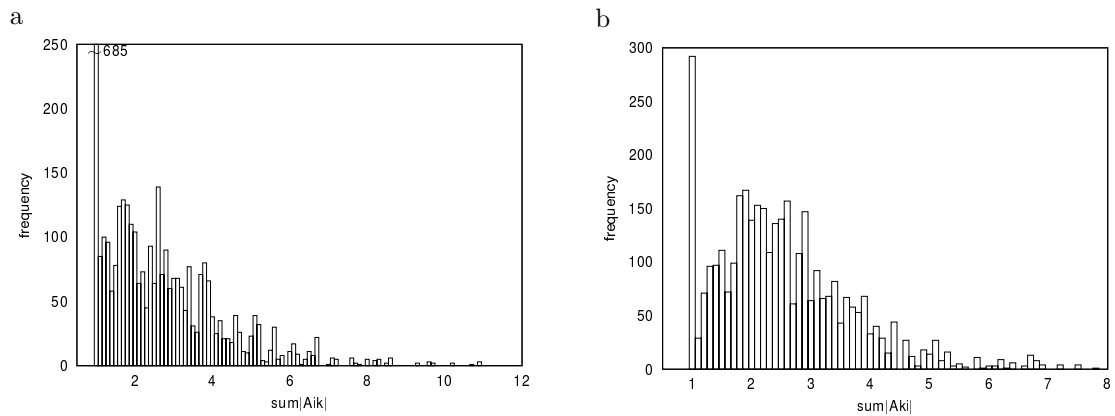


図 4.4: (a) 作用度の分布、(b) 被作用度の分布

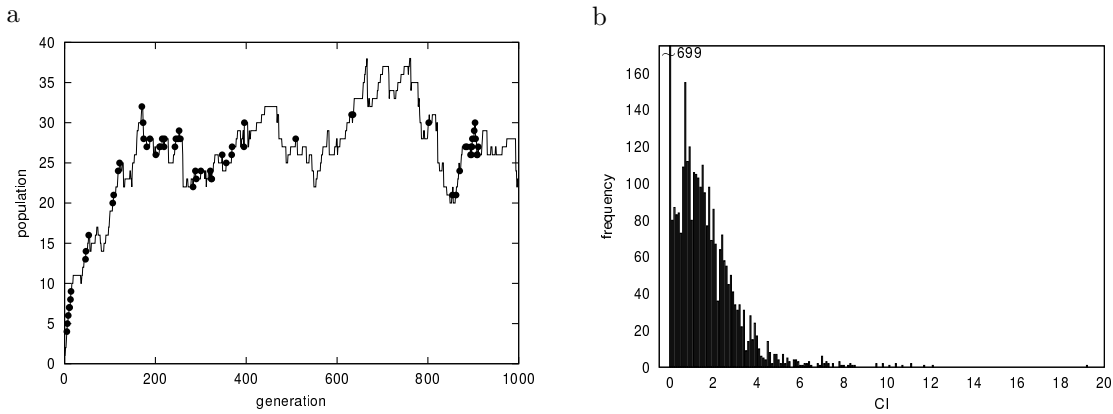


図 4.5: (a) 種数の時間変化とキーストーン種 (●) : キーストーン種が存在した世代、(b) CI の分布

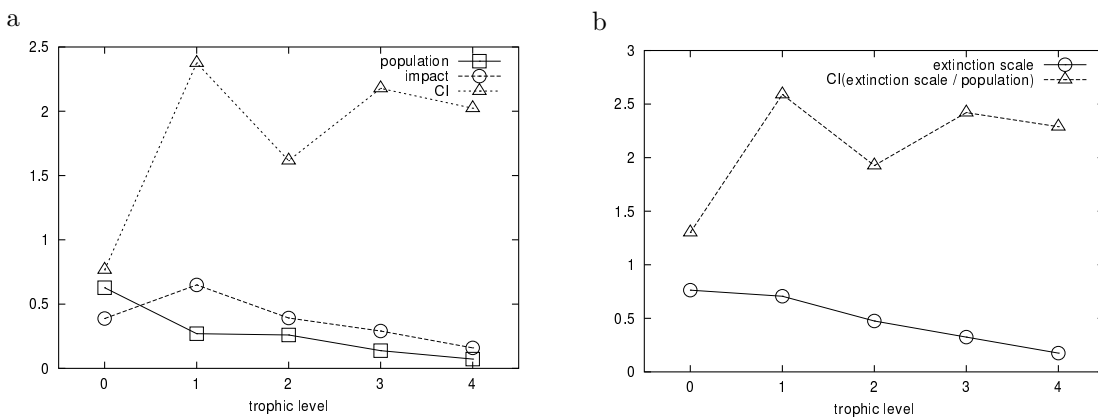


図 4.6: (a) 栄養段階と平均密度 (○)・平均影響度 (□)・平均 CI (△)、(b) 栄養段階と平均二次絶滅スケール (○)・平均二次絶滅 CI (△)

27 種見つかった。1 つの系に 4 種キーストーン種がいることが 6 回、3 種が 6 回、2 種が 14 回、1 種が 37 回であった。種数の絶対値や増減とキーストーン種の存在の深い関連は見られなかった (図 4.5a)。CI の分布 (図 4.5b) を見ると、最大でも 4.5 以下であり極端に高い CI を持つ種はおらず、3 章のモデルとは大きく異なっている。また、前モデルでは CI が 0 の種が数多くいたが、今回はあまりいない。これは、他種との相互作用がないと消費者は生きられないこと、結合度が 0.5 と高いことからくるものであると考えられる。CI のピークは前モデルと同様 1 のところにある。

影響度は一次消費者が最も高く、次に二次消費者と生産者が同程度に高く、三次消費者から高次になるにつれて低くなっていく (図 4.6a)。CI も影響度同様一次消費者が最も高い。次に高次の消費者が高く、生産者は低い。つまり、生産者は密度に比べ系に対する影響度は小さい。Borrvall ら [2] は、生産者の取り除きは系に大きな影響を与えるという結果を出しているが、彼等は影響度として二次絶滅の大きさを採用しているためにこのような違いがでた。二次絶滅の大きさは、ある種を取り除いたときにそれとともに絶滅する他の種の数である。同様にこのモデルで二次絶滅の大きさを影響度とし、栄養段階ごとの平均を出すと図 4.6b のようになった。Borrvall らの結果と同様、生産者の取り除きが最も二次絶滅の大きさが大きく、栄養段階が上がるにつれて下がっていった。しかし、二次絶滅の大きさを密度で割った  $CI/I$  を見ると  $CI$  同様生産者は低く、消費者は高いという結果になった。消費者は生産者に比べ密度に対して影響度が高いと言える。

個体密度と影響度の分布は栄養段階で異なる傾向が見られた (図 4.7a)。特に生産者と消費者の相異は著

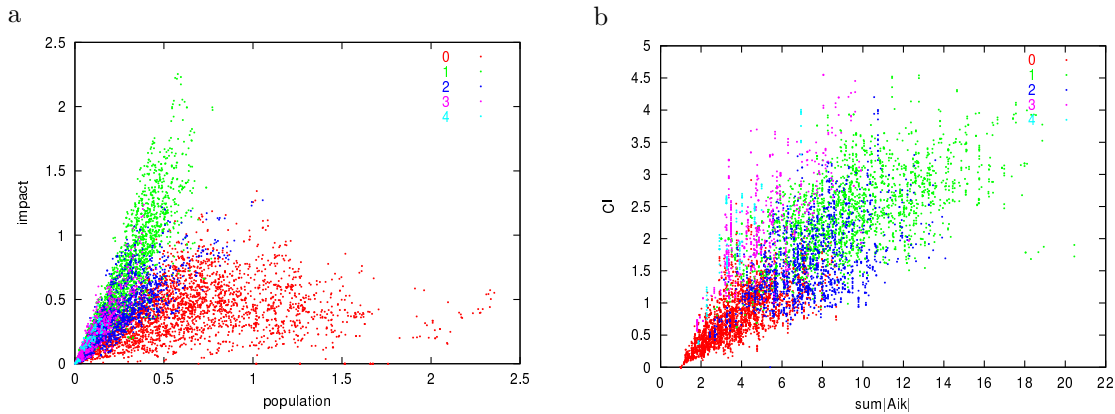


図 4.7: 栄養段階ごとの (a) 密度と影響度、(b) 作用度と CI

しく、生産者は密度が高いものもあるが影響度は高くないのに対し、消費者は低い密度で高い影響度をもつものもある。それぞれの栄養段階ごとでは密度と影響度は高い相関が見え、ばらつきの大きかった前モデルと異なっている。

作用度と CI も相関が高く、作用度に対して大きな CI を持つものはいなかった (図 4.7b)。栄養段階ごとにみると、生産者は作用度が低く、一次消費者は作用度が高い。これは消費者は被食作用、捕食作用ともに持つことができるが、生産者は被食作用のみしか持つことができないことから考えると考えられる。また、生産者は被食作用が小さい方が生き残りやすく、逆に消費者は捕食作用が大きい方が生き残りやすいため生産者の作用度が低くなるのだろう。高次の消費者になるにつれて作用度が低くなるのは、被食作用がない可能性が高くなるためである。 $a_{ij} + a_{ji} < 0$  の制約も高次の消費者の作用度が低い理由であると考えられる。

CI と正負作用度の分布 (図 4.8) を見ると、負の作用度と CI は相関しているが、正の作用度はあまり相関していない。これは正の作用度と CI が強く相関していた 3 章のモデルとは対照的である。負の作用度と CI の相関は、捕食作用が系に与える影響を決定しているということである。また、負の作用度が高い捕食して増加を抑えているキーストーン種が多かった。栄養段階ごとの CI/作用度の値 (図 4.9) を見ても、三次、四次消費者の CI/作用度が下位の栄養段階のものに比べて高くなっており、捕食作用の方が被食作用よりも系に与える影響度が大きいことが分かる。これは、高次捕食者の種数は少ないため、取り除かれることによりそれまで捕食されていた種が食物網の頂点の種になり、密度を大きく増大することができるからであろう。多くの種に捕食されている種の場合、その捕食者が取り除かれたとしても、他の捕食者に食べられるためあまり増大することはできない。

見つかったキーストーン種の栄養段階の割合は、 $F = 1$  (一次消費者) 99 種、 $F = 2$  (二次消費者) 8 種であった。生産者、三次以上の消費者からはキーストーン種は見つからなかった。これは、捕食しかつ捕食されているとすると、捕食のみ、被食のみの場合より影響を与えることができる他種の数が増えるため、食物ピラミッドの中間種がより大きな影響度を持つことになったと考えられる。

また、生産者のみが他種に関係なく増加することができるため ( $b_i > 0$ )、一次消費者のキーストーン種が多く現われると考えられる。二次消費者が取り除かれると食べられていた一次消費者は増加するが、増加しすぎると餌としている生産者を減らしてしまうのであまり増加することはできない。一次消費者が取り除かれて生産者が増加するのにこの制約はなく、生産者は大きく増加することができる。キーストーン種が生産者からでてこなかったのは、密度が高いことも原因であろう。

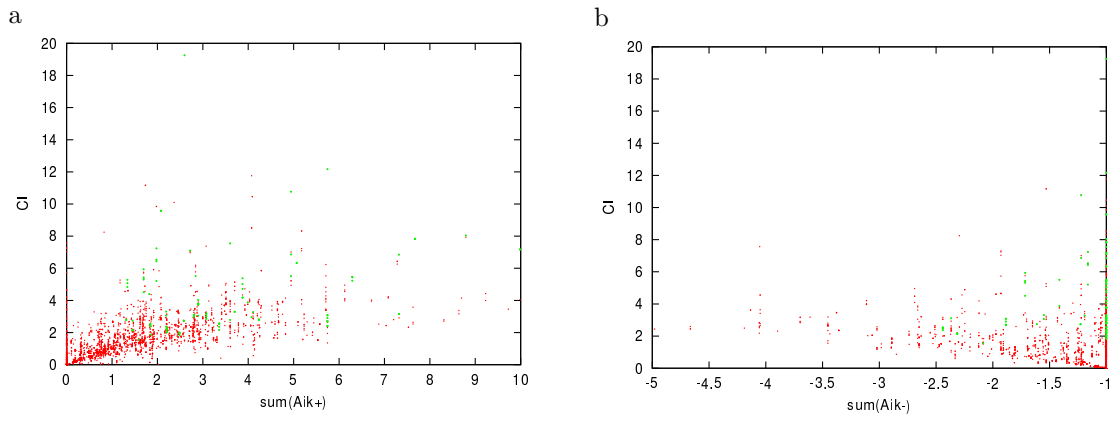


図 4.8: (a) 正作用度と CI、(b) 負作用度と CI。緑：キーストーン種、赤：その他の種

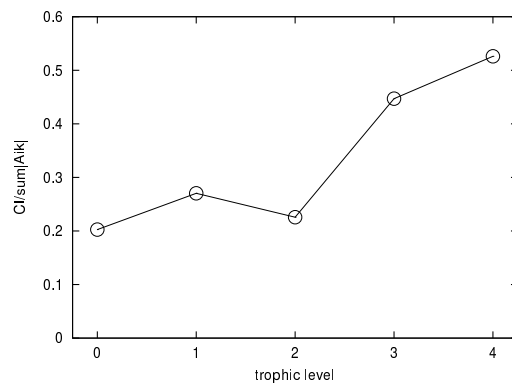


図 4.9: 栄養段階と CI/作用度

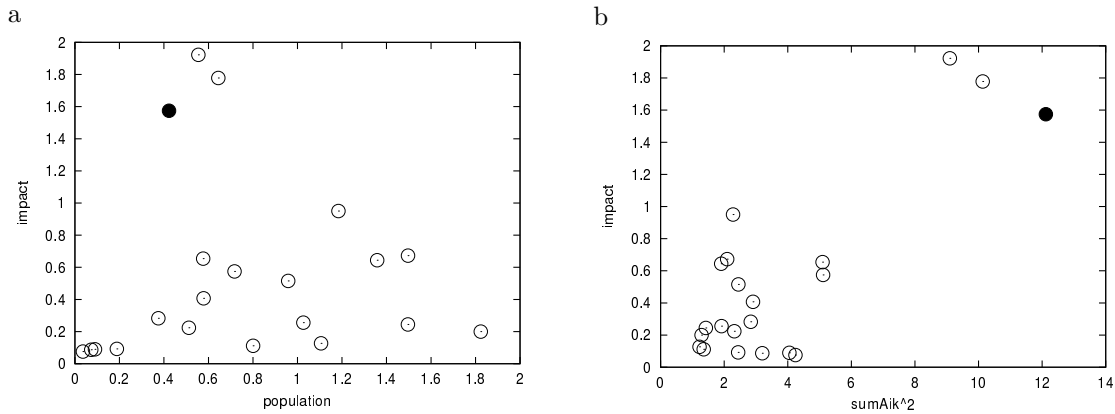


図 4.10: (a) 密度と影響度、(b) 作用度と CI

#### 4.4 キーストーン種例

854 世代の生態系に見つかったキーストーン種は一次消費者で作用度が高いためにキーストーン種となっている。密度と影響度のグラフ (図 4.10a) の左上に位置している種がキーストーン種である。この種の作用度を見てみると、他種に比べ極めて高いことが分かる (図 4.10b)。この種はよく食べかつよく食べられるものである。

図 4.11 は種を取り除いたときの系の変化である。一次消費者であるキーストーン種を取り除いたとき大きく変化しているものを見ると、キーストーン種が餌としていた生産者の 5 種が密度を増やし、キーストーン種を餌としていた二次消費者の 1 種が絶滅している。これは取り除きによる一次的な効果である。また反対に、一次消費者や二次消費者で増加している種や、生産者で減少している種も見られる。これは、一次消費者の取り除きによって生産者が増え、それによって他の一次消費者も増え、また二次消費者も増えるという、間接的な効果の結果である。また、減る生産者もあったのは、間接的に他の一次消費者が増え、生産者を食べるものが増えたためであろう。このように、単純に取り除いた栄養段階だけから他種がどのように増減するかを演繹することはできない。

#### 4.5 考察

本章の結果を以下にまとめた。

- 進化ダイナミクスをもつ食物網モデルにおいてキーストーン種が現われた
- 生産者に比べ消費者は高い CI をもつ
- 高次消費者は作用度に比べ高い CI をもつ
- キーストーン種は一次消費者であることが多い

Mills らによるキーストーン種の分類 (2.2 節参照) で、食物網に関する分類は「捕食者」「被食者」「植物」である。この分類でいくと、今回見つかった作用度が高い一次消費者のキーストーン種は「捕食者」に近い。しかし、Paine[25] の見つけたヒトデのような最上位捕食者でなく、また大変化を起こさせるような種ではなかった。これは、多種の生産者が存在しており、イガイのような系のほとんどの生産者を食べつくすような種が現われなかったためであると考えられる。生産者の多様性が生態系を安定化させているのである [2]。また、捕食作用のみでありハイパーサイクルを構成することは不可能であるため、捕食的キーストーン種、コアを維持するは見つからなかったと考えられる。

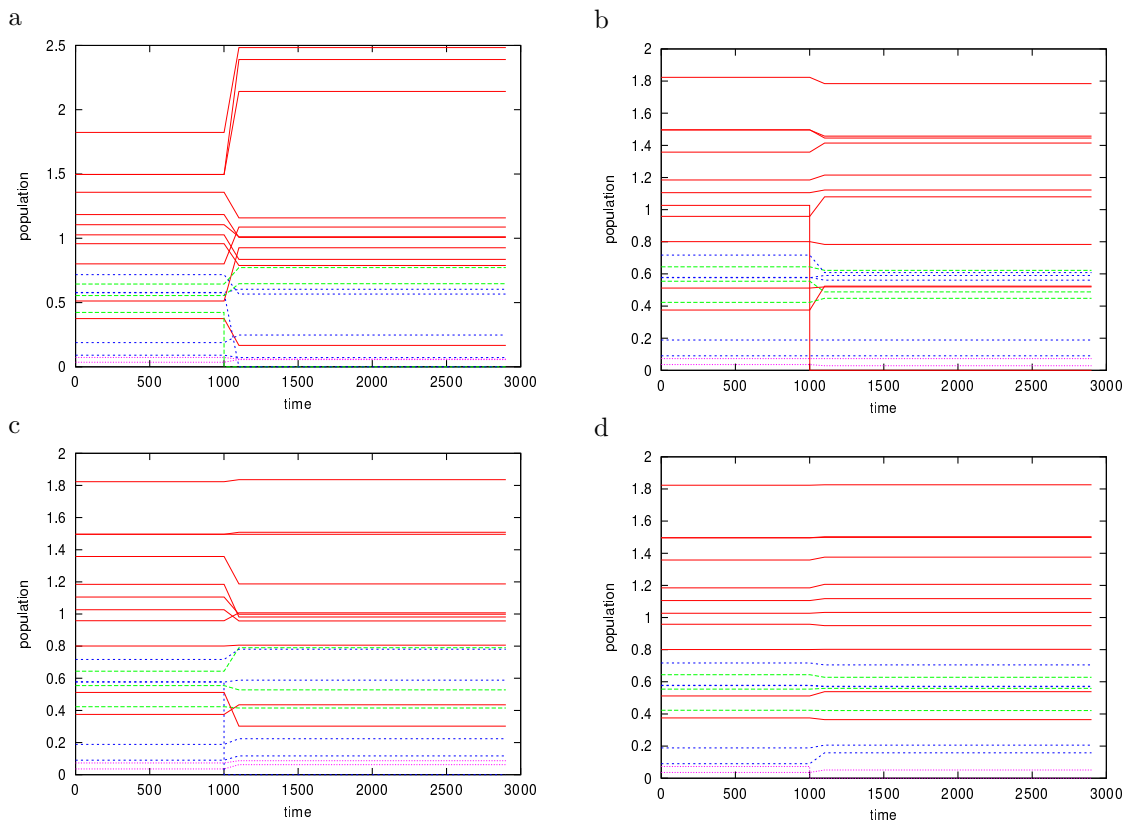


図 4.11: 取り除いたときの変化。(a) キーストーン種 (一次消費者)、(b) 生産者、(c) 二次消費者、(d) 三次消費者。赤 : F=0、緑 : F=1、青 : F=2、ピンク : F=3、水色 : F=4



被食者キーストーン種が現われるためには、餌の嗜好性が必要であろう。オオヤマネコがカンジキウサギを好むため、北極ウサギを捕食する量が減り、北極ウサギは存続できている(2.2節参照)。本モデルではカンジキウサギの存在の有無を問わず北極ウサギを捕食する量は一定であるため、このような場合になることはなく被食者キーストーン種が現われなかったものと考えられる。

植物がキーストーン種となるためには、捕食作用だけでなく、ナラのように水の供給源となっていたり、住みかとなっているなど他の作用が必要である。被食捕食作用のみである場合、エネルギーの転換効率が100%でないため ( $a_{ij} + a_{ji} < 0$ ) 被食者の作用は低くなり、従って影響度も低くなる。



## 第5章 キーストーン種と系の安定性

進化的につくられた系において、もともとはランダムに相互作用をつくっているにも関わらず、生き残った種の作用度は分布は歪んだもの（作用度が高い少数の種と低い多種）になっていた（図 3.4）。作用度の大きな種はキーストーン種となる傾向があるため、作用度分布の歪んだ系はキーストーン種が存在する可能性が高いであろう。作用度の歪みの効果、つまりキーストーン種の効果を見るため、歪みの異なる生態系の比較を行った。

### 5.1 モデル

はじめに  $N$  種用意し、個体密度をレプリケータ方程式 (式 3.1) で変化させ、密度がある閾値  $\sigma$  以下になった種を絶滅したと見なし取り除く。作用度の歪みをつくるため、種ごとに作用結合度が異なるようにする。種  $i$  の作用結合度  $C_i^a$  とは、 $a_{ji} \neq 0 (j = 0, \dots, N-1)$  の確率である。 $C_i^a$  は  $C_{ave} - d(i - ((N-1)/2))$  で求める。 $C_{ave}$  は平均結合度、 $d$  は歪み度である。種 0 が作用結合度が最も高く、種  $(N-1)$  が最も低いものとなる。 $d$  が高いほど歪みが大きく、 $d = 0$  であれば全種の結合度は同じになる。被作用結合度は全種等しく  $C_{ave}$  とする。 $a_{ii} = -1$  とし、作用結合度に従い  $N$  種間の相互作用を決める。初期密度はランダムに割りふる。

実際の生態系のデータを見ると、捕食関係の相互作用の数については、Dunne らは結合度が低い場合にはベキ分布になる傾向があると報告している [7]。今回のモデルでは捕食関係に限定することなく相互作用を選んだために Dunne らの調査と直接比較することはできないが、ベキ分布のような歪んだ分布になることもあるという結果は、作用度が歪んだ分布になっている可能性を示唆する。

### 5.2 結果

$N = 20$ 、 $\sigma = 1e-8$ 、 $C_{ave} = 0.5$ 、 $d=0 \sim 0.05$  とし、各  $d$  でそれぞれ 10000 回シミュレーションを行った。 $d = 0.05$  の場合、種 0 の作用結合度は 0.975、種 19 の作用結合度は 0.025 となる。

生き残った種の作用度、被作用度の分布は図 5.1 のようになった。 $d$  が高いほど作用度の分布が歪んでいることが分かる。また  $d$  が高くなるにつれ、作用度が 1、つまり同種にのみ作用する種が多く存在するようになっている。被作用度は  $d$  に関らず同じような分布である。

図 5.2a は、各  $d$  についての生き残った種数平均を表したものである。 $d$  が高くなるにつれて種数が高くなっており、作用度が歪んだ生態系の方が多様性を安定に維持できることが分かる。

作用度が高くて密度が低くなければキーストーン種とはならない。図 5.2b~d は、 $d = 0.05$  での各種の平均密度、絶滅した系を除いた平均密度、絶滅確率である。作用結合度が高い種が密度が低く作用結合度が下がるにつれて密度が上がっている。これは作用度が高い種は密度が低くなる傾向があり、したがって作用度に歪みがある場合キーストーン種が生まれやすいと言える。また、作用度の高い種は密度が低いにもかかわらず絶滅確率は低くなっているという結果は注目すべきである。一般に密度が低ければ絶滅しやすいものであると考えられるが、作用結合度が高い種は安定している。

比較のため、被作用度が歪んだ分布の場合についての解析も行った。作用結合度  $C^a$  の代わりに、被作

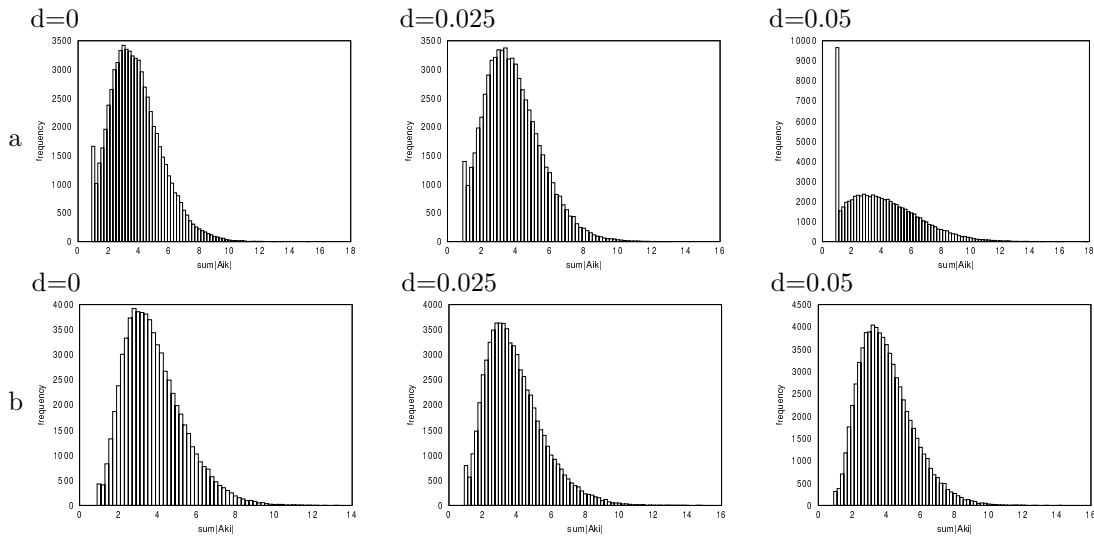


図 5.1: 作用結合度の歪み度  $d$  と (a) 作用度の分布、(b) 被作用度の分布。生き残った種についてのも

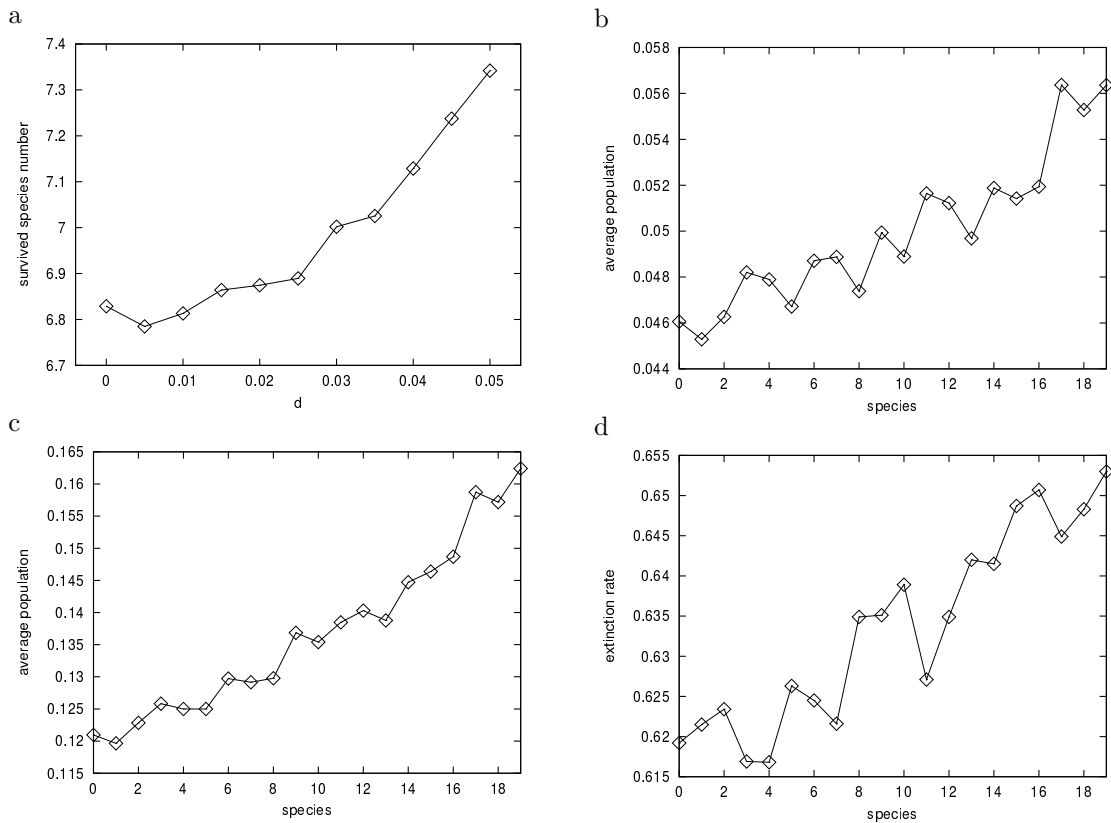


図 5.2: (a) 作用結合度の歪み度  $d$  と生き残った種数。  $d=0.05$  のときの (b) 平均密度、(c) 絶滅した系を除いた平均密度、(d) 絶滅確率。 b~d は作用結合度が高い種を左から順にならべている

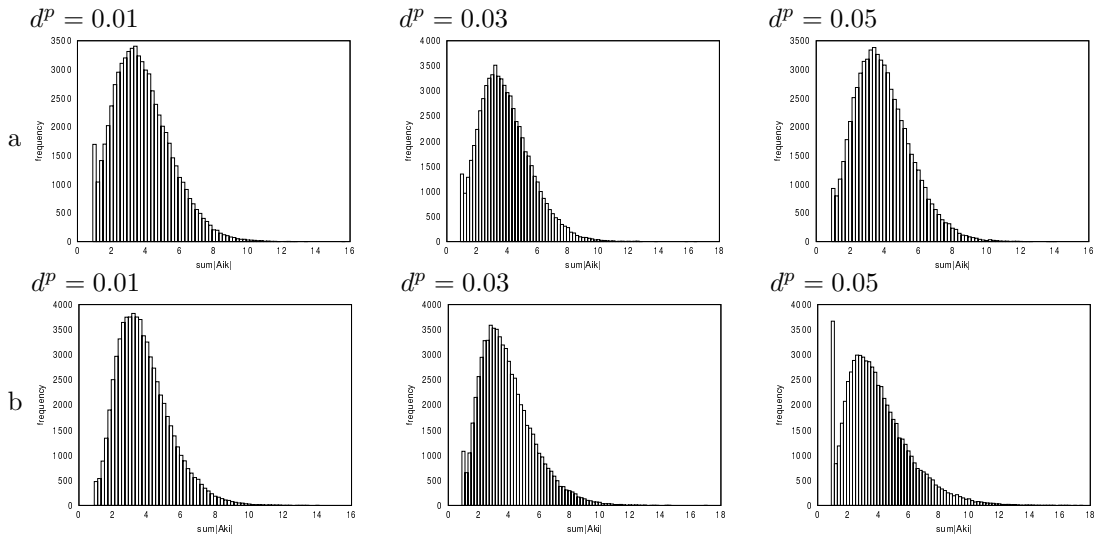


図 5.3: 被作用結合度の歪み度  $d^p$  と (a) 作用度の分布、(b) 被作用度の分布。生き残った種についてのもの

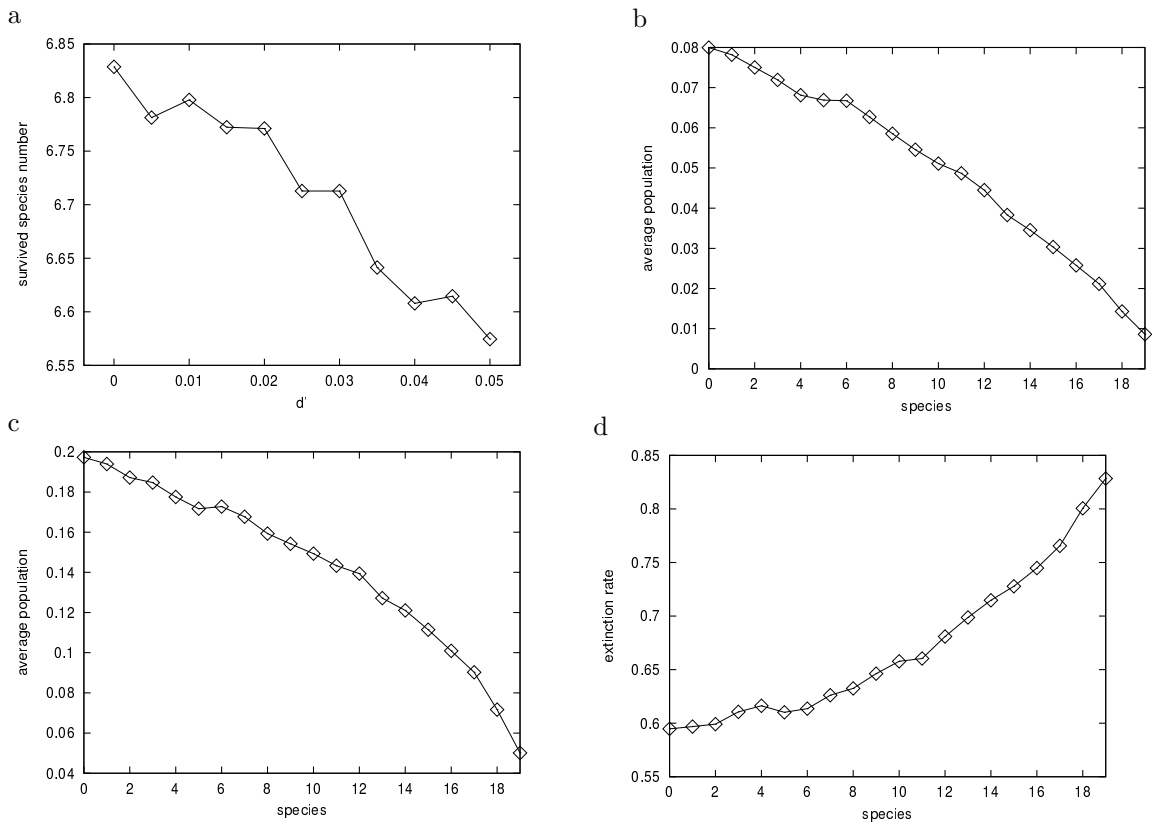


図 5.4: (a) 被作用結合度の歪み度  $d^p$  と生き残った種数。  $d^p = 0.05$  のときの (b) 平均密度、(c) 絶滅した系を除いた平均密度、(d) 絶滅確率。 b~d は被作用結合度が高い種を左から順にならべている

用結合度  $C^p$  を用いる。種  $i$  の被作用結合度  $C_i^p$  とは、 $a_{ij} \neq 0 (j = 0, \dots, N - 1)$  の確率である。また被作用結合度の歪み度を  $d^p$  とし、作用度を歪めた場合と同様に相互作用を決め各  $d^p$  について 10000 回シミュレーションを行った。

被作用度の分布を見てみると (図 5.3b)、歪みはしているものの、作用結合度を变化させた  $d = 0.05$  の場合の作用度 (図 5.1) と比べてみるとあまり歪んでいない。歪んだ作用度の系がつくられるように選択されるが、歪んだ被作用度の系がつくられるようには選択されないことが分かる。生き残った種数を見てみると (図 5.4a)、作用度の分布を变化させたときは逆に、被作用度が歪んだ分布の場合の方が種数は減っており安定でない。また、歪んだ分布 ( $d^p = 0.05$ ) の場合、被作用結合度が高い種の方が密度が高く、絶滅する確率も低くなる傾向がある (図 5.4b ~ d)。これは他種からの影響がない種は密度を増やすことができず、絶滅してしまうためであろう。

### 5.3 考察

作用度が歪んだ分布の場合の方が生き残る種数が多く (図 5.2a)、作用度が歪んだ系において作用度が高い種の方が密度が低くなる (図 5.2b) という結果は、キーストーン種がいるような系は多様性を安定に維持できることを示唆し、キーストーン種の進化的意義を示すことができた。

なぜ歪んだ作用度分布の場合の系の方が安定なのだろうか。ランダム相互作用行列の場合  $\sqrt{vCN} > 1$  で不安定になり、結合度  $C$  が安定性に影響する。生き残った種で構成される相互作用行列の結合度はすべての  $d$  において  $0.462 \pm 0.02$  であり、歪みによって結合度の違いは生まれていない。相互作用の強さが歪んだ分布になっていれば、系にモジュール構造ができ安定化されやすいと考えられており [21]、この場合も結合度の歪みによってモジュール構造がつくりだされ安定化されている可能性がある。しかし、もしモジュール構造ができているとすれば、被作用度分布を歪めた場合でもモジュール構造ができ安定化されていてもよいはずだが、逆に不安定になっている (図 5.4a)。

単純化し、作用度が高い種  $H$  とほとんど作用度がない ( $N - 1$ ) 種で構成される系を考えてみる。種  $H$  が生き残ることができれば、種  $H$  が増加させる作用をもつ種全て絶滅をのがれることができるだろう。作用の正負の確率はそれぞれ 50% ずつで、種  $H$  は他からの作用がほとんどないため密度の増減がなく生き残る確率を 1 と考えると、 $(C_H^a(N - 1)/2 + 1)$  種が生き残ることができる。ランダム作用行列の場合の生き残る種数の期待値は  $1/vC$  種である。今回のシミュレーションにのっとってパラメータを  $N = 20$ 、 $C_H^a = 0.9$ 、 $v = 1.0$ 、 $C = 0.5$  とし生き残る種数の期待値を計算すると、高作用度 1 種の場合は 9.55 種、ランダムの場合は 2 種となる。単純すぎる計算をもとにしたものではあるが、種が生き残るか絶滅するかが少数種のみによって決定されている作用度の歪んだ系の方が高い多様性をもつことができるという結果になった。

この単純な系でさらに結果について考えてみると、生き残っている種はすべて種  $H$  から増加させられる作用を持っているが、種  $H$  は他種から増加させられないため、種  $H$  の密度は低くなる。このような理由で作用度の高い種ほど密度が低くなるのだろう。また絶滅率が低いのは、上で仮定したように他からの作用がほとんどなければ絶滅確率は 0 となり、ランダム作用行列の場合の絶滅確率  $(1 - 1/vCN)$  より低いためであると考えられる。

シミュレーションでは、作用度の高い種でも作用を受けており、また連続的に種ごとの作用結合度を变化させているので作用度の高い種は 1 種ではない。そのため上のシナリオのように単純ではないだろうが、粗く考えればこのようなことが起こっていると考えられる。

ガウゼの競争排他原理 [14] で主張されているように、競争関係にある多種の共存が実現する可能性は低い。作用度が低い種同士では多くが競争関係ではなく中立関係 ( $a_{ij} = 0$  かつ  $a_{ji} = 0$ ) になっているため多種の共存が可能であり、多様性が高まるとも考えられる。

この作用度分布に極端な歪みがある系における種  $H$  は、高い作用度をもち密度の低い、系の性質を決定

するキーストーン種である。生態系を進化させることにより作用度分布の歪みが生まれたということは(図 3.4)、種  $H$  のようなキーストーン種は進化で必然的につくられるものである可能性を示すものである。





## 第6章 生態系の適応性

適応的な生態系であれば、環境の変化に応じて系の構造を変化させることができる。多種生態系数理モデルを用いて一般にこれまで行われてきた研究は、どうすれば多様で複雑な系が構築できるか、という問題に対するものばかりであった。安定性はもちろん必要であるが、適応的でなければ進化することはできない。そこで、本章ではある操作に対して変化することができる生態系を適応的と考え、適応的な系と適応的でない系について議論する。

### 6.1 モデル

種の密度はレプリケータ方程式 (式 3.1) で変化させる。ここでは種数  $N$  を固定し、初期密度をランダムに決める。相互作用行列は平均 0.0、分散  $v$ 、結合度  $C$  の正規乱数でつくり、間隔  $\tau$  で摂動を与え、その時間発展を見る。密度が  $\sigma$  以下になった種は絶滅したとし、その密度を 0 とする。摂動は全ての種に平均 0.0、分散  $\epsilon$  の密度を加える。もし密度が負になれば 0 と置き換え、その後正規化 ( $\sum_i x_i = 1$ ) する。

摂動は全種の密度にかけるのだが、密度が 0 であったものも摂動により確率  $1/2$  で微小な密度を持つことができるようになる。この摂動で系に大きな変化を起こすものは、この微小に新たに系に入れられた種である。密度が大きな種にとってはこの摂動は相対的にほとんど影響を与えない。したがってこの摂動は、絶滅した種をまた系に少量戻す操作と言うこともできる。

3、4章のキーストーン種は、取り除いたときの影響が大きいものであったが、今回は系に入れられたときに影響が大きいものとしてキーストーン種をとらえる [42]。また、特定の種をキーストーン種をラベルづけするのではなく、絶滅した種も含む系全体としての変化しやすさを考える。

### 6.2 結果

パラメータを  $N = 10$ 、 $v = 1.0$ 、 $C = 1.0$ 、 $\tau = 10000.0$ 、 $\sigma = 1e-8$ 、 $\epsilon = 1e-8$  とした。 $\sigma = \epsilon$  となっており、絶滅したときの密度と同程度の摂動を与えることになる。

摂動に対する反応により、大域的安定、局所安定、変異性の 3 つのタイプに分けることができる。

#### 6.2.1 大域的安定

摂動により密度 0 であった種が少量加えられても、すぐに絶滅してしまうもの (図 6.1)。この系は大域的安定である。大域的安定とは、相空間内部のすべての点が 1 つのアトラクターに引き込まれることである。大域的安定でなくても初期状態から摂動に対して安定なアトラクターに引き込まれてしまい同様な挙動となる系もあるが、この場合は次のタイプに分類される。

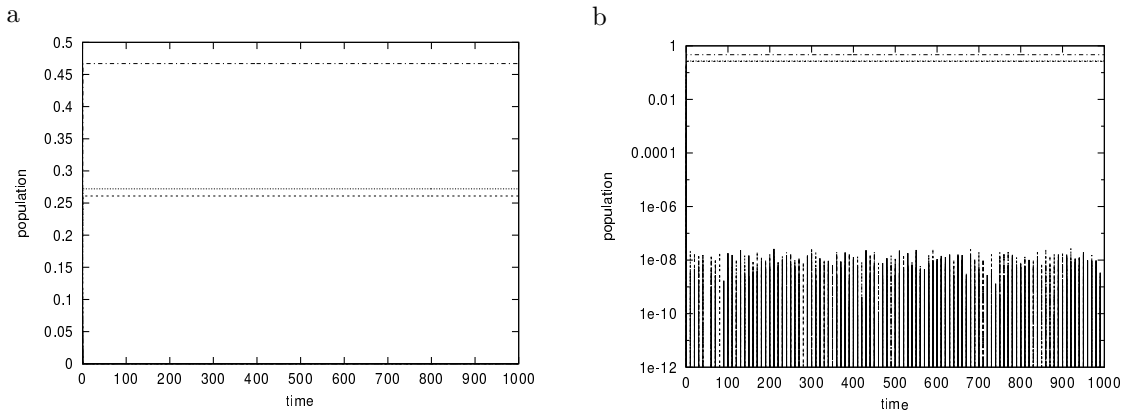


図 6.1: (a) 大域的安定な系で 100 回摂動を加えたときの密度の時間変化、(b) ログスケール

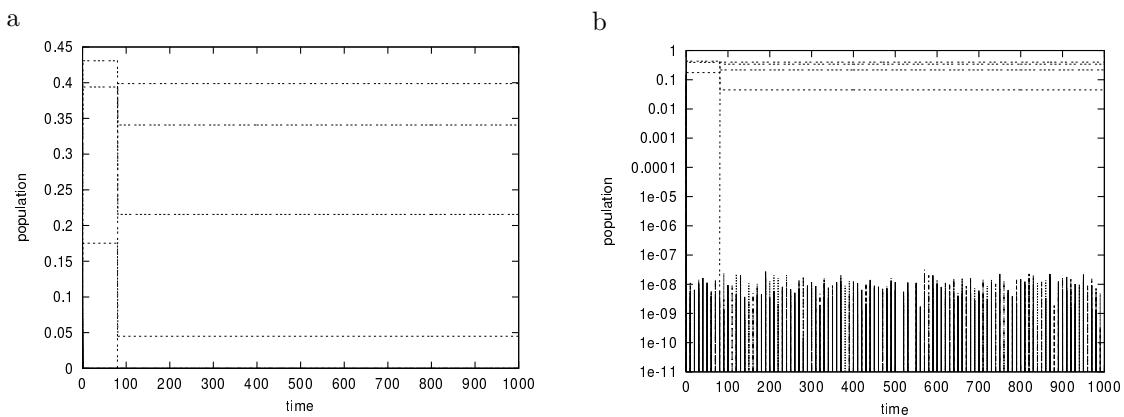


図 6.2: (a) 局所安定な系で 100 回摂動を加えたときの密度の時間変化、(b) ログスケール

### 6.2.2 局所安定

ある平衡点では摂動により変化できるが、ある平衡点に陥るとそこから抜け出せないもの (図 6.2)。陥った点は局所安定になっているため、小さな摂動では抜け出せない。

### 6.2.3 変異的

摂動によって多くのアトラクターを遷移するもの (図 6.3)。

図 6.4 はアトラクターの移り変わりを見たものである。見つかったアトラクターの数は摂動を加える回数に対して対数的に増えていっている。また、陥りやすいアトラクター、陥りにくいアトラクターがあることが分かる。レプリケータ方程式において内部安定固定点は 1 つ以下である。そのため、アトラクターを存在した種を 1、絶滅した種を 0 とし、全 10 種を並べたものを十進数になおすことで、アトラクターに名前をつけることができる。 $N$  自由度のレプリケータ方程式では最大  $2^N - 1$  個のアトラクターが存在する。図 6.4b から、組み合わせ的に共存しやすい種や、共存できない種がいることが分かる。

アトラクターの遷移を解析した結果、系は確率的有限オートマトンのようなものになっていることが分かった。10000 回摂動を与えて遷移確率を求めたところ、例えばアトラクター (101011110) は摂動に対して 95% の確率で遷移せず、5% の確率で (0010010000) に遷移する。(0010010000) は 59% でそのまま、3% で (1000110000)、16% で (1000010000)、12% で (0010010001)、10% で (00101110000) に遷移する。摂動がラ

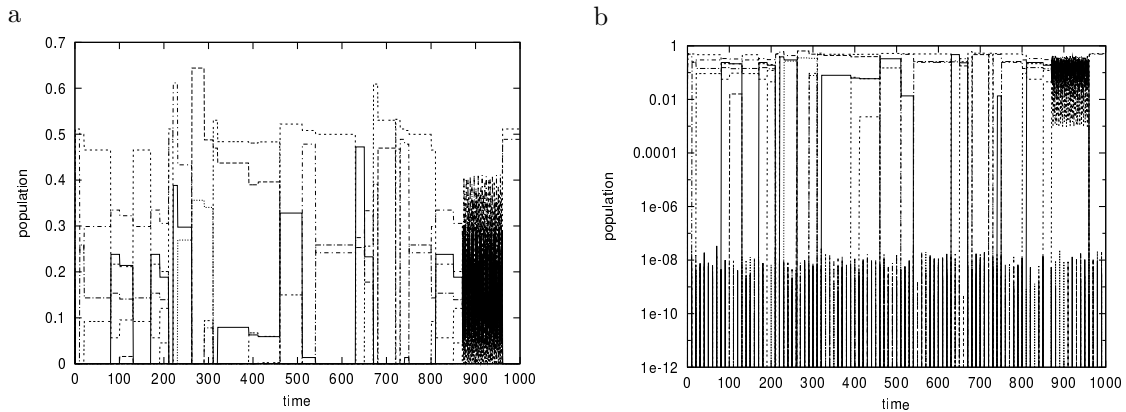


図 6.3: (a) 変異的な系で 100 回摂動を加えたときの密度の時間変化、(b) ログスケール

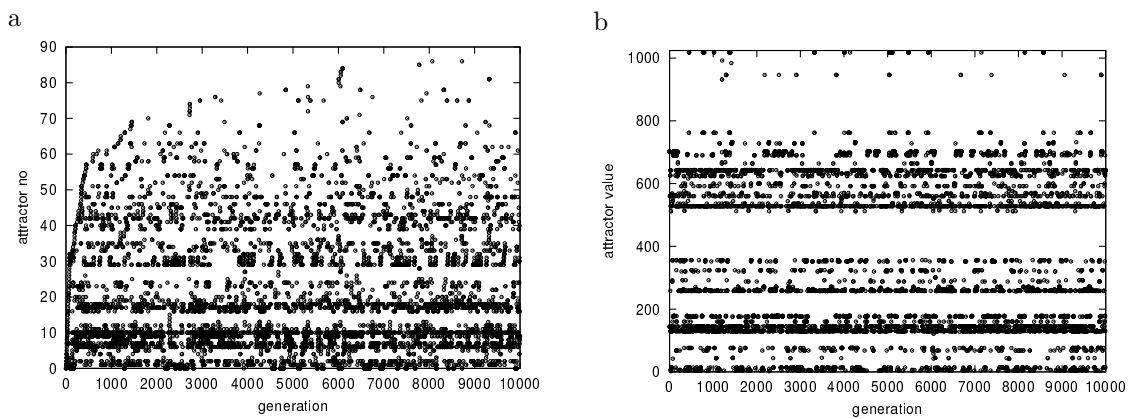


図 6.4: 変異的な系におけるアトラクターの移り変わり。(a) 縦軸は見つかったアトラクター順に 0 から番号を振ったもの、(b) 縦軸は生き残っている種を 1、絶滅した種を 0 とし、アトラクターを二進数で名前付けし、それを十進数になおしたもの

ンダムなため確率的有限オートマトンのようにになっているが、時間発展はレプリケータ方程式のみで決定されるので、摂動を操作することができれば決定論的有限オートマトンになるだろう。

図 6.5 は、種が存在した世代、種ごとの存在確率を表したものである。生き残りやすい種、絶滅しやすい種はあるが、全 10 種とも摂動によって存在することができるようになることが分かる。

このような系はどのような性質を持っているのだろうか。絶滅のないときの時間発展を見てみると、ヘテロクリニックサイクル軌道になっている (図 6.6)。ヘテロクリニックサイクルとは、サドル型固定点をヘテロクリニック軌道でサイクリックにつないだものである。サドルは不安定方向と安定方向を持っており、変異的な系の各固定点は不安定方向を多くもっているため、このようにいくつもの別のアトラクターに遷移することができると思われる。また、トランジェントにおけるリアプノフスペクトルを見たところ (図 6.7)、正のものが 4 つあり不安定方向を多く持っていることが分かる。

### 6.3 考察

変異的な系は同じ種構成にも関わらず、小さな摂動で多くの状態をつくるのが可能である。適応度が下がっているときには摂動を受けやすくなるということは考えられる。そうすると、適応度が低い場合、ランダムな摂動によりランダムな遷移を繰り返し適応度を変化させ、適応度が高くなった状態で摂動がなくな

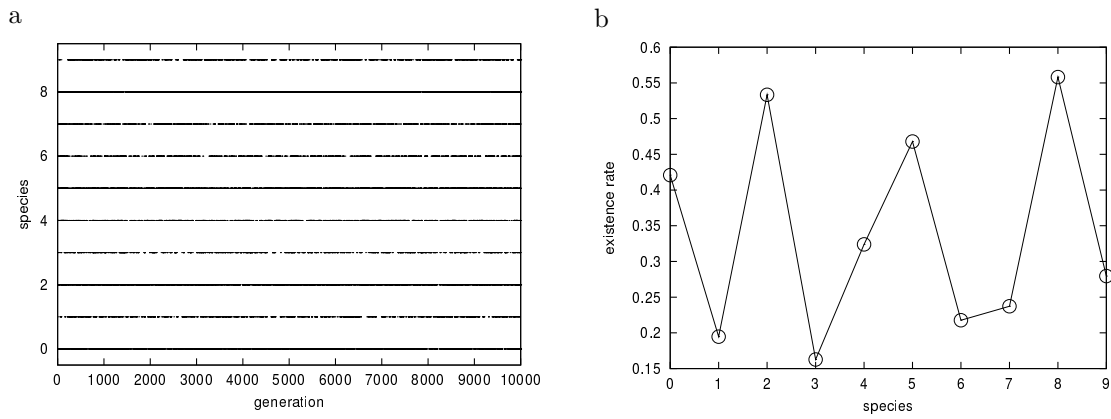


図 6.5: 変異的な系における (a) 種が存在した世代 (縦軸に種 0 から種 9 まで並べてあり、存在した世代にプロットしている)、(b) 存在確率 (横軸が種)

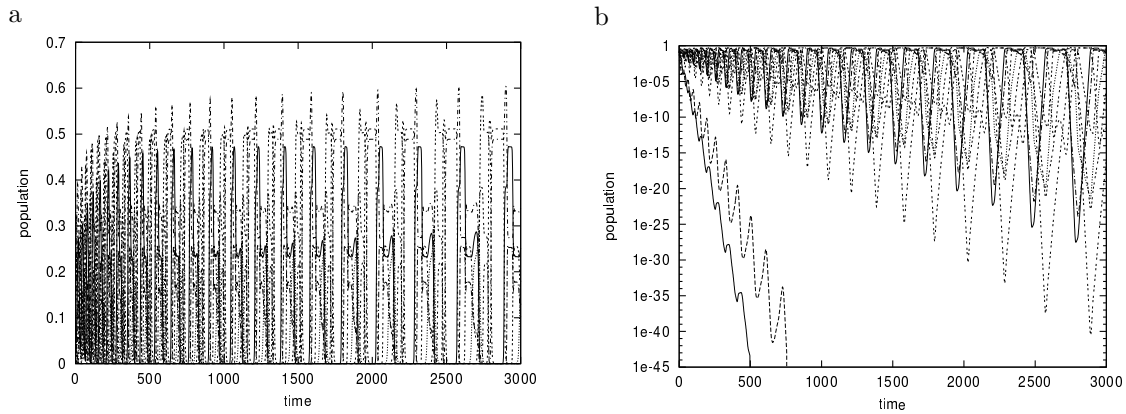


図 6.6: (a) 変異的な系で絶滅なしの場合の密度の時間変化、(b) ログスケール

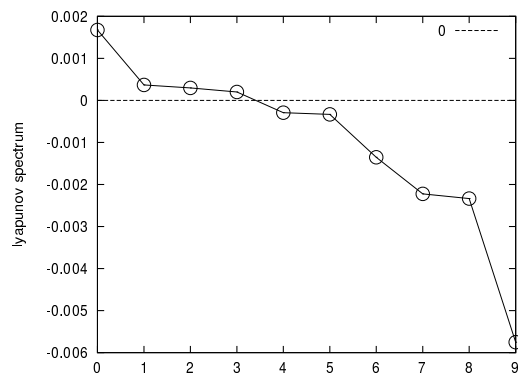


図 6.7: 変異的な系のリアプノフスペクトル

り、結果的に適応度を上げることができる。また、環境変化と摂動の種類がある程度対応していれば、環境変化に適応できる状態遷移規則を獲得することによって、適応的な生態系になるだろう。

絶滅した種が再び系に加える操作を行う本モデルは、現実の生態系との対応付けは難しい。しかし、簡単な数理モデルで、小さな操作でいくつもの状態を遷移することができる系を記述できたことは、生態系も同様な力を用いて系の状態を変えている可能性が考えられる。



## 第7章 議論と今後の展望

3、4章で、キーストーン種の性質や、そのときの系のネットワーク、影響の与え方を見た。これらの結果は、生態系でどのような種がキーストーン種になりやすいか、またどのような系がキーストーン種がいる可能性が高いかなどを調査する際に有益な情報となるだろう。3章において、相互作用行列の値の変更や、密度を0にしてシミュレーションを行うことで、どの作用が重要であるか、どの種が重要であるか等、系の詳しい解析をした。実際の生態系ではこのような実験は極めて困難であろう。本論では進化させることにより生態系を構成したが、現実の生態系の調査をもとにモデルをつくり、コンピュータ上で様々な操作を行うことでキーストーン種の特定をする、という方法は有効であると思われる。

5章で、作用度が歪んだ分布の系について解析することにより、キーストーン種の存在は系を安定化する傾向があることが分かった。これはキーストーン種に進化的意義があることを示す結果である。しかし、キーストーン種はどのように獲得されるのかについては、あまり議論できていない。今回のモデルでは、生物はレプリケータ方程式の相互作用行列によって記述され、固定されたものとなっている。しかし実際の生物はあるパラメータのみで記述することのできるものではなく、まわりの環境との相互作用によって自身の性質を変え、様々な状況に対応することのできるものである。生物自身も常に進化し続けているのである。キーストーン種はこのような生物の性質から系のなかで自発的につくられ、そして生態系進化の源動力となる可能性がある。種の進化と系の進化、この二つのレベルの相互作用によって駆動される進化を今後考えてみたい。キーストーン種は密度が小さいため、密度が大きい種に比べ変異が種全体に行き渡るスピードが速くなり、適応的であることは十分考えられる。そしてキーストーン種が適応的ならば、性質を決定される生態系も適応的になるだろう。そして適応的な生態系は、より適応的になるためにキーストーン種を維持し、またキーストーン種の効果を最大限に生かすように進化していくというシナリオが考えられる。

## 謝辞

指導教官である池上高志助教授には本研究を進めるにあたり、指導にあたっていただき、また有益な議論をして頂き、この場をかりて深く感謝致します。また、橋本康氏にはレプリケータ方程式について多くの助言を頂きました。公私共々お世話になりました池上研究室の皆様に深く感謝致します。



## 関連図書

- [1] Baskin Y. 1997. *The Work of Nature - How the Diversity of Life Sustains Us*. ISLAND PRESS
- [2] Borrvall C, Ebenman B and Jonsson T. 2000. Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food web. *Ecology Letters* 3: 131-136
- [3] Case TJ. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *PNAS* 87: 9610-9614
- [4] Chawanya T and Tokita K. 2002. *Journal of the Physical Society of Japan*. 71 429-431
- [5] Cohen JE and Newman CM. 1988. Dynamic basis of food web organization. *Ecology* 69: 1655-1664
- [6] Dunne JA, Williams RJ and Martinez ND. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increase with connectance. *Ecology Letters* 5: 558-567
- [7] Dunne JA, Williams RJ and Martinez ND. 2002. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *PNAS* 99: 12917-12922
- [8] Eigen M and Schuster P. 1979. *The Hypercycle: A Principle of Natural Self-Organization*. Springer-Verlag
- [9] Elton JA. 1958. *The ecology of invasions of animals and plants*. Methuen, London
- [10] Fauth JE. 1999. Identifying potential keystone species from field data - an example from temporary ponds. *Ecology Letters* 2: 36-43
- [11] Ginzburg LR, Akcakaya HR and Kim J. 1988. *Journal of theoretical Biology* 133: 513-523
- [12] Goodnight CJ. 2000. Heritability at the ecosystem level. *PNAS* 97: 9365-9366
- [13] Happel R and Stadler PF. 1998. The Evolution of Diversity in Replicator Networks. *Journal of theoretical Biology* 195: 329-338
- [14] Hofbauer and Sigmund. 1998. *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press
- [15] Holt RD. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197-229
- [16] 井上民二, 和田英太郎編. 1998. *生物多様性とその保全*. 岩波書店
- [17] Ikegami T, Iwata T and Hashimoto K. 2002. A Network of Dynamic Keystone Species. *Proceedings of Artificial Life* 8. MIT press

- [18] Jain S and Krishna S. 2002. Large extinctions in an evolutionary model: The role of innovation and keystone species. *PNAS* 99: 2055-2060
- [19] Jordan F, Takacs-Santa A and Molnar I. 1999. A reliability theoretical quest for keystones. *OIKOS* 86: 463-462
- [20] May RM. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238: 413-414
- [21] May RM. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press
- [22] McCann KS. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233
- [23] Mills LS, Soule ME and Doak DF. 1993. The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. *BioScience* 43: 219-224
- [24] Niesert U, Harnasch D and Bresch C. 1981. Origin of Life between Scylla and Charybdis. *Journal of Molecular Evolution* 17: 348-353
- [25] Paine RT. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75
- [26] Paine RT. 1969. A NOTE ON COMPLEXITY AND COMMUNITY STABILITY. *American Naturalist* 103: 91-93
- [27] Paine RT. 1980. Food webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667-685
- [28] Paine RT. 1992. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* 355: 73-75
- [29] Pianka ER. 1978. *Evolutionary Ecology* (2nd Edition). Harper & Row. New York
- [30] Pimm SL. 1980. Food web design and the effect of species deletion. *OIKOS* 35: 139-149
- [31] Pimm SL and Kitching RL. Food web patterns: trivial flaws or the basis of an active research program? *Ecology* 69: 1669-1672
- [32] Power ME et al. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46: 609-620
- [33] Raffaelli DG and Hall SJ. 1996. Assessing the Relative Importance of Trophic Links in Food Webs. *Food webs : integration of patterns and dynamics*, edited by Polis GA and Winemiller KO. Chapman and Hall: 185-191
- [34] 生物多様性政策研究会 II 編. 2002. 生物多様性キーワード事典. 中央法規出版
- [35] Sole RV and Montoya JM. 2001. Complexity and Fragility in Ecological Networks. *Proceedings of the Royal Society B* 268: 2039-2045
- [36] Swenson W, Wilson DS and Elias R. 2000. Artificial ecosystem selection. *PNAS* 97: 9110-9114
- [37] 時田恵一郎 2001 「はい、複雑な生態系が安定な場合はあります」 第 23 回システム工学部会研究会「オープンダイナミックスの諸相」
- [38] Watts DJ and Strogatz SH. 1998. Collective dynamics of “small-world” networks. *Nature* 393: 440-442

- [39] Wilson EO. 1992. The Diversity of Life. Belknap Press of Harvard University Press
- [40] Wootton JT. 1997. Estimates and Tests of Per Capita Interaction Strength: Diet, Abundance and Impact of Intertidally Foraging Birds. *Ecological Monographs* 67: 45-64
- [41] 安富歩. 2000. 貨幣の複雑性. 創文社
- [42] Zaret TM and Pain RT. 1973. Species introduction in a tropical lake. *Science* 182: 449-455