

共進化理論と食物網グラフ

Theory of coevolution and food web graph

中央水産研 松田裕之(Hiroyuki Matsuda)
専修大・商 難波利幸(Toshiyuki Namba)

A model community, which consists of multiple trophic levels is considered from the viewpoint of coevolutionarily stable community (CSC). Some properties of community digraphs are revealed as necessary conditions for a CSC. When a member of a predator species can simultaneously search for multiple prey species, the set of prey species can be interpreted as a single "trophic species."
(1) For any subgraph of a CSC food web, the number of arrows from trophic species to their predator species is less than the sum of the number of predator species and the number of component prey species. (2) If any predator member can discriminate any prey species and search for a specific prey species in a foraging excursion, then the maximum number of arrows in a CSC digraph is less than twice the number of species in the community.

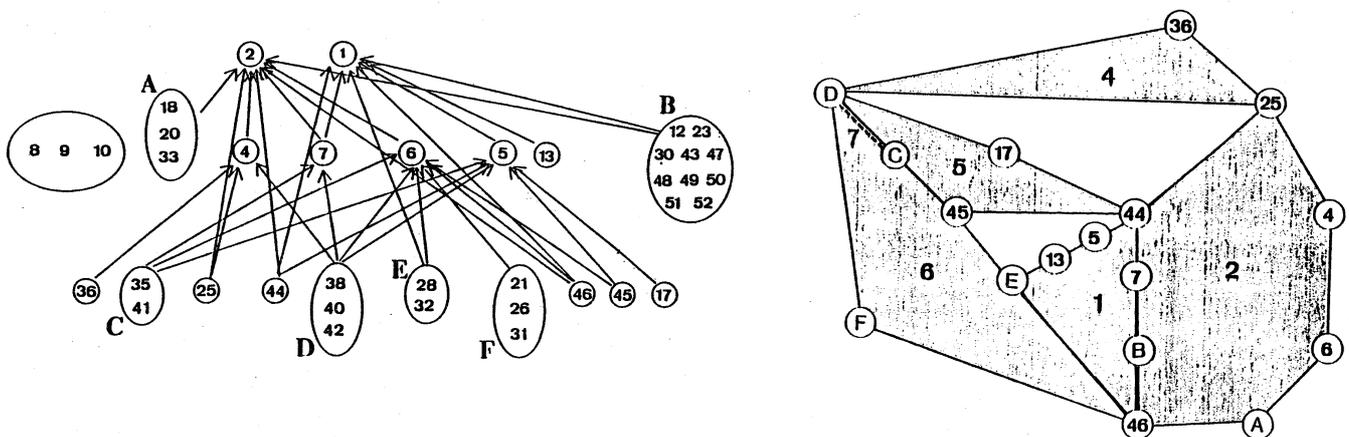
生態学の問題を数理的に扱う場合、個体数の時間変化と空間分布の理論では、微分方程式などの解析学の手法が役に立つ(本巻の三村,池田,竹内などを参照). 生物がいかにかうまく生きているかを論じる進化生態学(適応戦略論)の理論では、最適化や動的計画法などの解析学的手法(本巻の巖佐を参照)が有効である. それに対し、生物の群集内でどの捕食者がどの被食者を食べているかという群集構造の性質の解明には、本稿で述べるグラフ理論という代数的手法が必要になる. 私見によれば、生物数学者と数理生物学者の違いは、前者がある数学的理論をいかに広い分野の(生命)現象に応用できるかを探究するのに対し、後者はあらゆる数理的手法を用いて自分の興味とする生物学のテーマを解明することにある. だとすれば、数理生態学者は自分の取組む対象についての深い見識と共に、できるだけ広い数学的技術を身に付けるべきである. いきおい、独りの力では遠く及ばず、それぞれの数学的見識に精通した生物数学(応用数学)者とのネットワークが必要になる. まだ、日本の数理生物学懇談会にはグラフ理論の専門家が参加していないけれども、将来参加して頂けるとの願いをこめて、現在の食物網グラフの理論の到達点と問題点を我々なりにまとめとめておく.

群集グラフ理論の用語

群集グラフ理論 (community graph theory) は Cohen(1978) の著書によって確立され、その後の野外データの蓄積や理論の発展は、Cohenら(1989)の著書に収録されている。この理論は、生物の種間関係のうち、競争や共生関係を除き、捕食(寄生)関係のみをグラフの形で表わして解析する。いま、ある生物群集に S 種の生物がいたとする。それぞれの種を一つの頂点で表わし、種 i が種 j を食うことを表わすために頂点 j から i へ矢印をひいたグラフを群集食物網グラフ (community digraph) という (松田・難波, 1990)。一方、天敵グラフ (common enemy graph) といって、食われる立場にある被食者だけを頂点にし、被食者 i と j が共通の捕食者 A に利用されるときに頂点 i と j を辺 A (辺にラベルを付けないこともある) で結ぶグラフも考えられている。逆に、捕食者を頂点にし、同じ被食者を利用する捕食者どうしを辺で結ぶものをニッチ重複グラフという。

野外データから食物網グラフを作るときには、食う食われるの関係をすべて調べ上げる困難とともに、種の同定の難しさが問題になる。高次捕食者については同定は比較的用意であるが、植物、土壌動物、プランクトンを1種1種同定するのはむずかしい。そのため、これらを十把一からげにまとめてしまったデータも多い。しかし、種をきちんと区別するか、まとめてしまうかででき上がったグラフの構造が以下に述べる性質を満たすか否かが変わってしまう場合もある (Sugiharaら, 1989)。さて、同じ被食者を利用し、同じ天敵に食われる種は、食物網の上で同じニッチ (生態的地位) を占めると考えられるから、これらを一つの頂点にまとめて表現することができる。これを擬種 (trophic species) という。

図 Hori(1987)のタンガニーカ湖の岩礁魚類群集の食物網グラフとその天敵グラフ。1から52までの番号は種を表わす (Matsuda & Namba, 1990 参照)



被食者を一つひとつ別々に扱うより擬種にまとめた方が、頂点の数も減るが、捕食関係を表わす矢印の数はそれ以上に少なくなることが、本稿の後半の議論のポイントになる。

群集食物網グラフの情報を天敵グラフに全て盛り込むには、以下の2点に注意しなければならない。①被食者*i*と*j*にとっての共通の天敵が*A*と*B*の二種いるときは、頂点*i*と*j*の間に辺を2本引く。②被食者*i, j, k*が共通の捕食者*A*に利用されるとき、この3つの頂点を結ぶ多角形をぬり潰した多角形(simplexという)で表わす。このような「グラフ」を複体(simplicial complex; Harary, 1968)という。

群集食物網グラフの性質

群集構造がでたらめに構成されたものでないとするれば、実際の食物網グラフはでたらめに辺をつないだグラフにはないなんらかの性質をもつはずだ。食物網グラフ、ニッチ重複グラフや天敵グラフが持つ性質について、これまでに次の5つの仮説が提唱されている(Pimm, 1988; 松田, 1989; 松田・難波, 1990)。①Cohen(1978)の区間グラフ、②Sugihara(1982)の長い回路のないグラフ、③Critchlow & Sterns(1982)の一次元資源配置、④Sugihara(1982, 1984)の穴のないグラフ、それに⑤Matsuda & Namba(1990)の共進化的に安定な群集グラフである。これらの仮説が予測するグラフの構造は、結果として互いに似通ってはいるが、違う点もある(松田・難波, 1990)。ここでは、我々の共進化グラフの理論的根拠とその問題点について説明しよう(Matsuda & Namba, 1989, 1990; 松田, 1989; 松田・難波, 1990)。

捕食者*k*が餌資源(被食者)を利用する場合、摂餌率 R_k は次のように表わせるとする。

$$R_k = \sum_p f_{kp} E_{kp}, \text{ ただし } \sum_p f_{kp} = 1 \quad (1)$$

ここで f_{kp} は捕食者*k*が擬種*p*の探索に配分する探索努力、 E_{kp} は*k*が*p*を探索する際の摂餌率を表わす。ある擬種を一所懸命探索すれば他の擬種への探索はなおざりになると考えるのが自然だから、探索努力 f_{kp} は $\sum_p f_{kp} = 1$ というトレードオフの関係にある。

我々の共進化理論は、捕食者が探索努力を適応的に配分することによって摂餌率を高めることを前提にして擬種のグループ分けを考えるため、擬種の定義が他の群集グラフ理論の場合とは異なっている。すなわち、擬種とは単に同じ天敵に利用されるだけでなく、捕食者の各個体が同時に探索する一群の被食者であると仮定している。つまり、同じ擬種に属す被食者の生活場所が遠く離れていたり、姿が全く違っているとは考えにくい。そして、Matsuda & Namba(1990)では摂餌に要する処理時間(handling time)を無視したため、適応的な捕食者は同時に探索されるものを分け隔てなく利用することになる。この仮定は常に成立するとは限らず、同時に探索できてもまずい被食者を無視する場合や、捕食者の種によって二種の被食者を同時に探索できたり、できない場合も考えられる。しかし、プランクトン食の魚のように、数種の餌を一まとめに利用する場合も多いだろう。これは、野外のデータから検証可能な仮定である。

さて、捕食者 k が擬種 p を利用するときの摂餌率 $E_{k,p}$ は、次のように表わせるとする。

$$E_{k,p} = \sum_i b_{k,p,i} u_{k,i} x_{p,i}, \quad (2)$$

ここで $b_{k,p,i}$ は捕食者 k が擬種 p のなかの被食者 i を発見し、捕食に成功する確率に左右される係数、 $u_{k,i}$ は k が i を摂餌したときのカロリー取得、 $x_{p,i}$ は擬種 p の中の被食者 i の個体群密度である。 $b_{k,p,i}$ と $u_{k,i}$ は定数で、捕食者や餌の種によるこれらの値の違いには規則性がないと仮定する。他方、探索努力 $f_{k,p}$ は捕食者の可変的な行動形質(戦略)で、与えられた条件($b_{k,p,i}, u_{k,i}, x_{p,i}$)下で R_k を最も高くするような値をとると仮定する。

これは生物が適応的な形質をとると考えるダーウィン進化の想定であり、もしも各捕食者の餌選択パターンによって被食者密度が変化するとすれば、他種または他個体の餌選択性 $f_{k,p}$ によって自分の適応的な餌選択性が変わるというゲーム理論の状況(進化的に安定な戦略)を考慮しなければならない。しかも群集内の全ての捕食者の適応的な餌選択を同時に考えるため、各種が進化的に安定な戦略をとっているとき、この群集を共進化的に安定な群集という(Roughgarden,1979)。

もし擬種 p の個体群密度が擬種 q よりかなり高ければどの捕食者も q より p を利用するだろうが、両者の個体群密度にあまり偏りがなければ、2種の捕食者 A と B にとって、 A は擬種 p を利用した方が摂餌率が高く、 B は q を利用した方が得になるといった得手不得手の関係ができる場合がある。つまり、各種の餌選択性はいずれかの擬種に集中することもあるが、捕食者間で食い分けを行う場合もあるはずである。このことを数学的に論じてみよう。もし捕食者 k が2つの擬種 p と q を同時に利用しているとするれば、 R_k 最大化の仮定より、

$$\text{もし } f_{k,p} > 0, f_{k,q} > 0 \text{ ならば } E_{k,p} = E_{k,q}, \quad (3)$$

が成立つ。もし摂餌率に差があれば、効率の悪い餌の探索を止め、効率のよい擬種に探索努力を集中した方が摂餌率が上がるからである。式(3)の結果は生態学でいう理想自由分布(Fretwell & Lucas,1970; Shimada & Matsuda,1990)に対応する。こうして、ある捕食者が複数の擬種を利用するたびに、式(3)のような方程式ができる。式(3)には、擬種 p と q に被食者密度 $x_{p,i}, x_{q,i}$ が未知数として含まれている。この方程式は偶然成立するというよりは、捕食者が効率のよい擬種に集中した結果、その擬種の密度が下がり、次善の擬種と効率が等しくなるためであると考えられる(松田,1989)。群集全体の方程式の数は、「食物網グラフの矢印の数 - 捕食者の種数」に等しい。それに対して未知数の数は、群集全体の擬種を構成する「真の被食者の種数」に等しい。式(1),(2)は1次式だから。未知数の数が方程式の数より多くないと、係数 $b_{k,p,i}$ と $u_{k,i}$ が特殊な値をとらない限り $x_{p,i}=0$ 以外の解がない。したがって、群集が共進化的に安定であるためには、方程式の数は未知数の数よりも少なくなければならない。しかもこれは、群集全体だけではなく、その任意の部分グラフについても成立しなければならない(必要条件)。したがって以下の結論が得られる。

命題 I : 共進化的に安定な群集食物網グラフの任意の部分グラフにおいて、捕食者と捕食者が利用する擬種とを結ぶ矢印の数は、捕食者の種数と真の被食者の種数の和よりも少ない。

さて、すべての擬種がただ1種の被食者からとき、つまり各被食者が別々に探索されるとき、次の結果が得られる。

命題 II : すべての擬種がただ1種の被食者からなるとき、群集内の捕食者とその捕食者が利用する被食者を結ぶ矢印の数は、群集内の種数の2倍未満である。

すべての擬種がただ1種の被食者からなるとき、命題 I は「矢印の数が捕食者の種数と被食者の種数の和より少ない」という命題に帰着する。だから、かりに全ての種が捕食者かつ被食者だったとしても、矢印の数は種数の2倍未満である。二種の生物の間にやじるしが引かれる確率が群集の種数によらず一定であれば、種数の2乗に比例して矢印の数が増えてしかるべきであるが、実際の食物網のデータでは矢印の数は種数におおむね比例すると言われている (Rejmanek & Stary, 1979; Cohen & Briand, 1984)。命題 II はその一つの説明になっていると考えられる。

この理論は、理想自由分布という仮定さえ満たされれば、非定常な群集においても成立する。より簡単な例として、(被食者と1次捕食者だけの) 2栄養段階の系で、捕食者の出生死亡率に密度効果(非線形性)がないとし、定常状態を仮定すれば、この理論は MacArthur & Levins (1964, 1967) の古典的な結論に帰着する (松田, 1989; Matsuda & Namba, 1989)。

理論の実証への試み

我々の共進化理論は、いまだ単純な仮定に基づいてはいるが、必要に応じて複雑な現実的要因を考慮し、発展し得る理論を目指している。そのためには、メンデレーエフの周期律表の場合のように、理論の方から野外データに言及する態度が必要である。図1は、Hori (1987) のタンガニーカ湖の岩礁群集の食物網グラフである。C S C の条件をできるだけ満たすためには、図中の C, D, E をそれぞれ一つの擬種にまとめねばならないし、B が6つ以上の擬種に分れては困る。これらの擬種のまとめ方を認めて頂いても、捕食者1と2が被食者7, 44, 46を共有する部分が説明できないので、我々の共進化理論の諸仮定のうち、特に問題となりそうな点が、この群集で満たされているかどうか、著者(掘道雄氏)に書面で尋ねてみた。

堀氏は読みにくい草稿の段階だった我々の理論をよく理解され、Cは形態上も棲息場所

からも1つの擬種にはまとめ難く、Bは6つの擬種にまとめられるという回答をよせられた。また、捕食者1と2が多くの擬種を共有する理由についても、我々のモデルで考慮しなかった要因を具体的に指摘された。こうした議論は、我々にとってきわめて生産的かつ喜びの多いものであった。堀氏の指摘した要因とは、二種の捕食者が異なる方法で被食者を攻撃することにより、被食者の注意力が分散するため、捕食者間の食い分けが起きずに資源を共有するというものである。この要因を数理モデルで表わし、彼の主張の妥当性を検討することが我々の次のテーマである。そして、このような捕食者間の「摂餌共生」が見られない群集では、資源の共有が起きにくいことを立証すべきであろう。この点については、まだ目途が立っていない。したがって、我々の共進化理論はまだ実証された仮説とは言えない。しかし、野外研究者と議論しながら発展を目指しつつある理論とは言えるだろう。

上の例のCのように、いくつかの種を擬種にまとめるかどうかで群集構造のグラフとしての性質が変わる場合がある(Sugiharaら,1989)。擬種のまとめ方は恣意的ではなく、生態学的根拠に基づいて決めるべきである。その判断をするには文献中の食物網のデータだけでは不十分であり、それを観察した野外研究者との議論(または自分自身の観察)がたいせつである。

よく、進化的安定状態とか最適戦略という想定の実現性をめぐって、生態学者からも「生物は本当に最適か」といった質問を受ける。我々の理論の枠内では、理想自由分布というのは一つの近似であると考えて欲しい。生態学の数理モデルでは、十分に一般性をもつモデルを解析することが難しいため、係数を簡単のためある値に固定してしまう場合が少なくない。たとえば、探索努力の配分が種によらず一定であると仮定して式(1)で f_{k0} をすべて $1/n$ などと置くのに比べ、理想自由分布という想定はむしろ生態学的に現実的であり、少なくともより乱暴な仮定ではない。行動生態学の分野では、適応戦略の理論の中でも、特に理想自由分布は現実の生物でも近似的に実現されやすいことが理論的にも実験的にも示されており(Shimada & Matsuda,1990参照)、しかも探索の場合などよりも数学的に解析しやすいことが知られている(Matsudaら,1986;1987)。

我々の共進化理論は、グラフ理論の用語を用いてはいるが、グラフ理論としてはきわめて素朴なものであり、数学的にもまだまだ発展する余地を残している。グラフ理論に精通した数学者の協力に期待している。

謝辞 山村則男、堀道雄、巖佐庸、嶋田正和の諸氏には、理論の発展の上で特に貴重な助言を頂いた。

引用文献

Cohen, J.E. (1978) "Food webs and niche space" Monogr. Popul. Ecol., Princeton

- Univ.Press, NJ.189pp.
- Cohen,J.E. & Briand,F.(1984) Proc.Nat.Acad.Sci.U.S.A.81:4105-4109.
- Cohen,J.E.,Briand,F. & Newman,C.M.(1989)"Community Food Webs: Data and Theory" Heidelberg, Springer-Verlag
- Critchlow,R.E. & Sterns,S.C.(1982) Am.Nat.120:478-499.
- Fretwell,S.D. & Lucas,H.L.(1970) Acta Biotheor.19:16-36.
- Harary,F.(1968) "Graph Theory", Addison-Wesley, MA (池田貞雄訳「グラフ理論」共立出版, 1971)
- Hori,M.(1987)in "Evolution and coadaptation in biotic communities" (eds. S. Kawano, J.H.Connell & T.Hidaka) Univ.Tokyo Press,Tokyo, pp.219-239.
- MacArthur,R. & Levins,R.(1964) Proc. Nat.Acad.Sci.USA, 51:1207-1210
- MacArthur,R. & Levins,R.(1967) Am.Nat.100:377-385
- 松田裕之(1989)個体群生態学会会報.47:3-10
- 松田裕之・難波利幸(1990)生物科学,42:113-121
- Matsuda,H., Kawasaki,K., Shigesada,N., Teramoto,E. & Ricciardi,L.M. (1986) J.Theor. Biol. 122:251-262
- Matsuda,H.,Kawasaki,K.,Shigesada,N.,Teramoto,E. & Ricciardi,L.M.(1987) Lect.Note. Biomath.Springer 71:172-181
- Matsuda,H. & Namba,T.(1989) J.theor.Biol, 136:229-243.
- Matsuda,H. & Namba,T. (1990) Ecology, 印刷中
- Pimm,S.L.(1988) in "Community Ecology", (ed.A.Hastings) Lect.Note. Biomath.77, Spriner-Verlag. Berlin. pp.92-111.
- Rejmanek,M. & Stary,P.(1979) Nature 280:311-313.
- Roughgarden,J.(1979)"Population genetics and evolutionary ecology: an introduction." Macmillan,NY.
- Shimada,M. & Matsuda,H.(1990)5th.Int.Cong.Ecol.Abstracts(Yokohama),97
- Sugihara,G.(1982)Ph.D.diss., Dept.Biol., Princeton Univ.
- Sugihara,G.(1984)in "Population Biology" (ed.S.A.Levin) Proc.Symp.Appl.Math. 30:83-101.
- Sugihara,G.,Schoenly,K. & Trombla,A.(1989)Science 245:48-52