

生息地破壊による集団の絶滅確率について

佐藤一憲 (静岡大・工・システム工学科) ・松田裕之 (東大・海洋研究所)

Kazunori SATO

Hiroyuki MATSUDA

1 1種メタ個体群動態モデル

Levins (1969) は1種メタ個体群動態モデルとして, 時刻 t で植物によって占有されているパッチの割合 q の時間変化を考えた:

$$\frac{d q}{d t} = a q (1 - q) - c q. \quad (1)$$

ここで, パラメータ a と c は, それぞれパッチの新生率と消失率をあらわす. 第1項は占有パッチが新たに生成されることを表わしていて, 占有パッチの割合と空きパッチの割合に比例して起こる. 第2項は, 一定の割合で占有パッチから植物がいなくなってしまうことを表わしている. 平衡状態での占有パッチの割合は,

$$\hat{q} = \begin{cases} 1 - \frac{c}{a}, & \text{if } c < a \\ 0, & \text{if } c \geq a. \end{cases} \quad (2)$$

となる. つまり, この決定論的なモデルでの個体群全体の絶滅が起こる条件は, 占有パッチの消失率が新生率を上回ることであり, 直感的にも納得がいく.

次に, このモデルをパッチ数 x を使って表現し直してみる. 全体のパッチ数を K とすれば, $x = Kq$ であるから, 式(1)は次のように書き換えられる:

$$\frac{d x}{d t} = \frac{a}{K} x (K - x) - c x. \quad (3)$$

すなわち, 各占有パッチの単位時間あたりの変化率 $(d x / d t) / x$ で考えると, 占有パッチ数 x は, 空きパッチ1つ当たりへの占有率 a / K に空きパッチ数 $K - x$ をかけた数で増加し, 一定の数 c で減少することを示している. 平衡状態での占有パッチ数は,

$$\hat{x} = \begin{cases} K \left(1 - \frac{c}{a}\right), & \text{if } c < a \\ 0, & \text{if } c \geq a. \end{cases} \quad (4)$$

となる.

次に, 希少種のように, 全体のパッチ数が小さく, 個体数の確率論的な変動が無視できないような場合として, 次のような確率モデルを考える.

時刻 t で生息パッチ数が x である確率 $p(x, t)$ の時間変化を考えよう.

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d p(x, t)}{d t} = \frac{a}{K} (x-1)\{K-(x-1)\} p(x-1, t) + c (x+1) p(x+1, t) \\ \quad - \left\{ \frac{a}{K} x (K-x) + c x \right\} p(x, t) \quad \text{for } x = 1, 2, \dots, K-1, \quad (5a) \\ \frac{d p(0, t)}{d t} = c p(1, t), \quad (5b) \\ \frac{d p(K, t)}{d t} = \frac{a}{K} (K-1)\{K-(K-1)\} p(K-1, t) - c K p(K, t). \quad (5c) \end{array} \right.$$

式(5a)で、右辺の第1項は、生息パッチ数 $x-1$ に新しい生息パッチが1つ増えることを示している。また、第2項は、生息パッチ数 $x+1$ から生息パッチが1つ減少することを表わす。第3項では、生息パッチ数が x から増えたり減ったりすることによって、 x 以外の数になってしまうことを意味している。ここで、時間は連続的に考えているので、パッチ数は1度に2つ以上増えたり減ったりすることは考えない。生息できるパッチの数には上限 K があるし、少なくとも0以上でなければならないという条件があるために、式(5b)と式(5c)が必要になってくる。

このモデルは、占有パッチがいくつか潰された場合と、多くの空きパッチを利用できなくなった場合の比較をおこない、現時点では生息していないが潜在的に定着することができるパッチを残すことが重要であるという結論が得られている(松田, 1998)。

2 生息地破壊の導入

ここでは、人為的な攪乱として、ダムや道路の建設のような(半)永久的な破壊を考えることにして、環境収容力 K の減少として解釈する。決定論的モデル(3)とその平衡状態でのパッチ数 \hat{x} は以下のようになる：

$$\frac{d x}{d t} = \frac{a}{K} x (K - D - x) - c x, \quad (6)$$

$$\hat{x} = K \left(1 - \frac{c}{a} \right) - D. \quad (7)$$

ただし、 D は永久的攪乱による環境収容力の減少をあらわすパラメータである。また、これらのパラメータが大きすぎて式(7)が形式的に負の値を取る場合には、 \hat{x} は0となる。式(7)を見ると、 $D = K(1 - c/a)$ 、つまり攪乱がないときの平衡状態に相当するパッチ数が破壊されると絶滅することになる。なお、このモデルについては、複数種に拡張されたより一般的なモデルについて、Tilman *et al.* (1994) が解析をおこなっている。

次に、確率論的モデル(5)に永久的な攪乱を入れる：

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d p(x, t)}{d t} = \frac{a}{K} (x-1)\{K-D-(x-1)\} p(x-1, t) + c (x+1) p(x+1, t) \\ \quad - \left\{ \frac{a}{K} x (K-D-x) + c x \right\} p(x, t) \quad \text{for } x = 1, 2, \dots, K-D-1, \quad (8a) \\ \frac{d p(0, t)}{d t} = c p(1, t), \quad (8b) \\ \frac{d p(K-D, t)}{d t} = \frac{a}{K} (K-D-1)\{K-D-(K-D-1)\} p(K-D-1, t) \\ \quad - c (K-D) p(K-D, t). \quad (8c) \end{array} \right.$$

このモデルについて、100年後の絶滅確率がどのようになるのか、数値計算の例を示す(図1)。この図では、初期の生息パッチ数が極端に小さければ絶滅確率は大きくなるが、そうでなければ、空きパッチをつぶすことによる絶滅確率の増加への影響が非常に大きいことを示している。このことは、松田(1998)の結果とも一致している。

3 2種競争モデル

ここでは話を簡単にするために Tilman *et al.* (1994) の競争モデルを2種個体群の場合に限って考える。式(6)のような占有パッチ数の時間変化を記述するモデルは次のようになる：

$$\begin{cases} \frac{d x_1}{d t} = \frac{a_1}{K} x_1 \{K - D - (x_1 + x_2)\} - c_1 x_1 + \frac{a_1}{K} x_1 x_2, & (9a) \\ \frac{d x_2}{d t} = \frac{a_2}{K} x_2 \{K - D - (x_1 + x_2)\} - c_2 x_2 - \frac{a_1}{K} x_2 x_1. & (9b) \end{cases}$$

ここで、各記号の下付きの数字は種の番号を表わしていて、すべての記号は前節までの1種個体群モデルと全く同じ意味である。

式(9a)と式(9b)は、それぞれ競争に強い種と弱い種の時間変化をあらわす式である。式(9a)の第1項と第2項は、種1が空きパッチを新たに占有する項と、種1で占有されているパッチが消失する項であり、第3項は、すでに種2で占有されているパッチも、種1によって置き換えられる可能性を示している。式(9b)の第1項と第2項は、式(9a)と同様に、種2が空きパッチを新たに占有する項と、種2で占有されているパッチが消失する項であるが、第3項によって、種2で占有されているパッチが種1によってのっつけられてしまう。このとき、パッチ占有をめぐる競争に対する強弱がある代わりに、消失率が同じ($c_1 = c_2 = c$)という条件のもとでは、競争に強い種の新生率が弱い種のそれよりも小さい($a_1 < a_2$)と仮定する。

平衡状態は次のようになる：

$$\begin{cases} \hat{x}_1 = K \left(1 - \frac{c_1}{a_1}\right) - D, \\ \hat{x}_2 = K \left(1 - \frac{c_2}{a_2}\right) - D - \left(1 + \frac{a_1}{a_2}\right) \hat{x}_1. \end{cases} \quad (10)$$

ただし、人為的な攪乱や自然消失率が大きすぎる場合には、 \hat{x}_1 や \hat{x}_2 は0となる。ここで、人為的な攪乱が大きくなると、競争に強い種がパッチ数を減らし、逆に競争に弱い種がその恩恵を被って占有パッチ数を増やしていく。しかし、競争に強い種が絶滅してしまうと、人為的な攪乱は残った弱い種を再び減らしていくことがすぐにわかる。

注目すべき点は、競争に強い種の方が人為的攪乱によるダメージが大きいことである。この結果は、たとえ2種間での競争に弱くても、新たに占有パッチを開拓して広がっていく種の方が、人為的攪乱に対しては、より抵抗性があるということであり、特に絶滅が危惧されている生物種を保全するためには、(当然のことではあるが)それがどのような生態学的な特性をもっているのかということを考慮に入れる必要があるということを示している。

次に、1種のモデルの場合と同様にして、パッチ数が有限であることを考慮した確率論的モデルを考える。時刻 t で、種1と種2の占有パッチ数が、それぞれ x_1 と x_2 である確率 $p(x_1, x_2, t)$ の時間変化は、

$$\begin{aligned}
\frac{d p(x_1, x_2, t)}{d t} &= \frac{a_1}{K} (x_1 - 1) \{K - D - (x_1 - 1 + x_2)\} p(x_1 - 1, x_2, t) \\
&+ c_1 (x_1 + 1) p(x_1 + 1, x_2, t) \\
&+ \frac{a_2}{K} (x_2 - 1) \{K - D - (x_1 + x_2 - 1)\} p(x_1, x_2 - 1, t) \\
&+ c_2 (x_2 + 1) p(x_1, x_2 + 1, t) \\
&+ \frac{a_1}{K} (x_2 + 1) (x_1 - 1) p(x_1 - 1, x_2 + 1, t) \\
&- \left[\frac{a_1}{K} x_1 \{K - D - (x_1 + x_2)\} + c_1 x_1 + \frac{a_2}{K} x_2 \{K - D - (x_1 + x_2)\} \right. \\
&\quad \left. + c_2 x_2 + \frac{a_1}{K} x_2 x_1 \right] p(x, y, t)
\end{aligned} \tag{11}$$

for $1 \leq x_1, 1 \leq x_2, x_1 + x_2 \leq K - D - 1$
と書ける. x_1 と x_2 の上限値と下限値が定められているので, 他にも以下の式が必要になってくるが煩雑なのでここでは省略しよう: $d p(0, 0, t)/d t$, $d p(0, x_2, t)/d t$, $d p(x_1, 0, t)/d t$, $d p(0, K - D, t)/d t$, $d p(K - D, 0, t)/d t$, $d p(x_1, x_2, t)/d t$ for $1 \leq x_1 \leq K - D - 1, x_1 + x_2 = K - D$.

この確率論的モデルによって, 100年後の, 各種の絶滅確率を計算することができる. 1種のモデルの場合と同様に, 少ない生息パッチ数からはじめて, 生息パッチを半分にする場合と, 全パッチ数を4分の1だけ減らす場合の2通りの人為的攪乱による比較をおこなうと, 種2への影響はあまり変化が見られないが, 種1や両種とも絶滅する確率に対しては, やはり後者の方が影響が大きいことがわかる.

4 議論と結論

今回の発表では, 非常に単純な1種個体群と2種個体群のモデルを用いて, 人為的攪乱が各生物種の将来の絶滅確率に与える影響についての評価をおこなった. 万博のような広い面積を必要とする人為的攪乱をおこなう場合には, 保護したい生物が生息していない場所はその生物にとっては不必要な場所であるから, その場所は潰してもいいのだとか, 一見して同じような物理的環境に, 保護すべき生物を移植すればいいのだ, というようなことが言われることがあるが, このような考え方は大いに疑問である. 前者については, 現在は生息が確認されていないような場所でも, 生息するための環境が整っているのであれば, 種子分散によって新たな生息が見込まれる可能性が十分にあるし, 共存のメカニズムはそのような空間的な非一様性や非平衡系としてのダイナミクスによって促進されていることが多い. ここではそのような効果を単純な数理モデルによって例示できたのではないかと考えている. 後者については, 当然のことであるが, 物理的環境だけではなく, そこに生息する他の生物種との相互作用や生態的な特性も考慮に入れる必要がある. また物理的環境についても, 微妙な違いがその生物種にとっては大きな影響を与えることもあるだろう.

参考文献

- Levins, R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Ent. Soc. Am.*, **15**: 237-240.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L. & Nowak, A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371**: 65-66.
- 松田裕之. (1998) 愛知万博が突きつけた環境影響評価法の諸問題. *科学*, **68**: 632-636.