

生息地破壊による間接効果の格子モデル

豊橋技術科学大学・工学教育国際協力研究センター 中桐齊之(Nariyuki Nakagiri)

The International Cooperation Center for Engineering Education Development

Toyohashi University of Technology

1. はじめに

近年、環境破壊の問題が多く取り上げられている。中でも生物種の絶滅の主要な原因の一つとして挙げられているものに生息地破壊の問題がある[1]。局所的な小さな領域の破壊でさえその積み重ねが増加すると、生物絶滅のリスクは非常に大きくなる。現在までに多くの研究者が種の絶滅の原因についての研究を行ってきたが、多くの場合、特定の種における絶滅の要因を決定するまでには至っていない。これは生物種の絶滅と局所的な生息地の破壊の因果関係が非常に複雑であることを意味している。その絶滅の原因の解明を非常に困難にしているのは間接効果によるところが大きいであろう[3]。本稿ではこの生息地破壊と生物種の絶滅の間接効果に注目し[4]、生息地として二次元格子系を生息地破壊としてパーコレーション[5]を用いたモデルによる解析の結果を報告する。

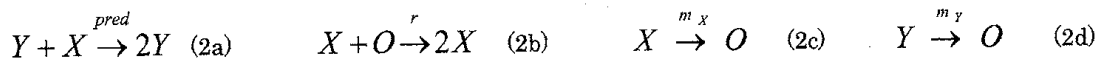
最近では二次元正方格子系におけるコンタクトプロセス[6]と生息地の破壊の研究がある[7]。この研究では部分的に破壊された格子上で一つの種 X の発生と死滅のプロセスを行った。



ここで X は生物、O は空き地を示している。(1a)は増殖率 r の増殖プロセス、(1b)は死亡率 m の死亡プロセスである。壁は最近接格子点間に配置した。壁は生息地の局所的な破壊を意味し、X の増殖が壁によって妨害されるとする。このとき、壁の密度が増加するにつれて X の定常的な密度は減少し、壁の密度がある一定の値を超えると X は絶滅してしまう。そして生物の個体群密度は生存相から絶滅相へ相転移を起こし、これは平均場近似のスケールリング則によって予測出来る事が分かっている。また、2001 年の中桐ら[8]の研究では同じような壁を 2 種系に導入し、生息地破壊の効果と生物種の絶滅に間接的な関係があることを示した。しかしこの系においては、壁が完全に繋がっても生物種が決して絶滅しないという現実的でない振る舞いを行っていた。そこでここでは、より複雑なで現実的な系として、前述のモデルを発展させた 2 種系と、さらに発展させた 3 種系を取り扱う。

2. モデル

最初に、簡単な生態系のモデルとして、餌・捕食者の 2 種の存在する二次元格子系を考える。餌(X)および捕食者(Y)は、二次元の格子上に存在し、それぞれの格子点が、餌(あるいは捕食者)によって占められたサイトである場合 X(もしくは Y)とする。また、O は空き地を表わす。そして、次の相互作用を仮定する。



上記の反応は、それぞれ捕食者の捕食(pred)、餌の増殖(r)、餌の死亡(mx)、捕食者の死亡(my)を表わしている。なお、捕食率は $pred=1$ とした。

そして、壁を隣接する格子点間に置く。簡単のため壁は確率 p でランダムに配置する。ゆえに p は生息地破壊の程度を示すパラメータとなる。ここで、相互作用(2a)または(2b)は、隣接した 2 点間でのみ起こるとし、壁は相互作用(2b)のみを妨害するものとする。すなわち、生息地の破壊は、餌(X)の増殖が妨害され、反対に捕食者(Y)は直接影響を受けないとする。

p が非常に小さな値をとる場合、壁は格子の端から端まで繋がらないのに対して、 p が大きな値をとる場合、壁はほとんど繋がる。そして、壁が格子の端から端まで繋がったときをパーコレーションと呼ぶ事にする。このパーコレーションの確率は、 p が臨界点 p_c (パーコレーション転移点と呼ばれる[5,7]) を超えたときに 0 でない値をとる。そして、臨界点の値は二次元格子上においては $p_c=0.5$ である。また、この生物学的な意味は $p > p_c$ において種 X の生息地が分断化されるという事である。

このモデルにおいて、モンテカルロシミュレーションによる摂動実験を行った。ここでは格子 Lotka-Volterra モデル[8]を用いる。 $p=0$ において、系の密度が定常状態を取るとする。このとき、 $t=0$ において p を 0 でない値までジャンプさせ、 X および Y の両方の個体数密度を記録した。時間発展は以下の方法を用いた。

- (1) $N \times N$ の二次元正方格子を用意し、1 格子点につき 1 種づつ等確率で配置する。
- (2) 各々の反応につき次の 2 つのプロセスを行う。
 - (i) まず、反応(2a)と(2b)を実行する。1 つの格子点を任意に選び、次にその最近接格子点のうちの 1 つを選ぶ。この選択された 2 点が X と O であり、かつ、2 点間に壁がない場合、 O を確率 r によって X に変える。また、選択された 2 点が Y と X である場合、壁の有無に関係なく X を Y に変える。
 - (ii) 次に、(2c)と(2d)の反応を実行する。任意の格子点を 1 つ選びそれが X (または Y)で占められる場合、確率 m_x (または m_y)で O に変える。
- (3) 格子点の総数($N \times N$)回にステップ(2)を繰り返し、1 モンテカルロステップ(MCS)とする。本研究では $N=100$ とした。
- (4) (3)を 2000MCS 繰り返す。なお、格子は周期境界条件を用いた。

3. 平均場近似

まず、Lotka-Volterra 方程式の平均場近似(MFT)による理論的な結果について述べる。相互作用が任意の 2 点間で起こると考えて近似すると、平均場近似の時間発展は次のように表される。

$$\dot{P}_X = 2r(1-p)P_X P_O - 2P_X P_Y - m_X P_X, \quad \dot{P}_Y = 2P_X P_Y - m_Y P_Y. \quad (3)$$

ここで P_X, P_Y, P_O は、 X, Y, O の密度($P_X + P_Y + P_O = 1$)を表し、ドットは時間 t [MCS]に関しての微分を表す。(3)において $(1-p)$ は壁が存在しない確率である。ゆえに上記の方程式において、壁の繋がりの効果は考慮されていない。

P_X, P_Y は定常密度をとり、 $p < 2$ のとき、以下のように表される。

$$P_X = \frac{m_Y}{2}, \quad P_Y = r(1-p) \frac{1 - (m_Y/2) - m_X/(2r(1-p))}{1 + r(1-p)}. \quad (4)$$

4. 結果

格子モデルにおいて摂動実験を行った結果について述べる。図 1 は、格子上のモンテカルロシミュレーションの結果で、時間 $t=0$ のとき p の値が 0 から 0.2 にジャンプさせたとき($r=0.5, m_X=0.05, m_Y=0.6$)、餌と捕食者、両方の種の密度における時間変化の典型的な例を示している。これより、摂動直後に餌 X は一旦減少するが(短期的応答)、その後増加して新しい定常状態に移行する(長期的応答)ことがわかる。図 2 は平均場近似による結果を示している。平均場近似は X が減少した直後に増加し新しい値まで増加することを予測している。

図 3 は、定常状態中の典型的な空間パターンをいくつかの p の値について示したものである。これより p の増加と共に Y の定常密度が減少し、特に p が大きな値をとったときは Y が絶滅することがわかる。

図 4 は様々な p の値における、餌(X)および捕食者(Y)の両方の定常状態密度を示している。図中の MFT は平均場近似の結果、プロットはシミュレーションの結果を表している。これらより、以下の結果が明らかになった。

- i) p の増加と共に捕食者の密度 P_Y は減少する。
- ii) 餌の密度 P_X は p と共に増加し $p=p_0$ で最大の値をとる。反対に $p > p_0$ のとき餌の密度 P_X は p と共に減少する。たとえ壁による直接の被害がない場合でも、そして餌が多く存在するにも関わらず、種 Y は絶滅する。また、

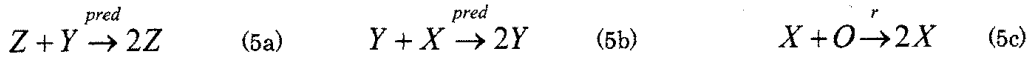
パーコレーション転移点より前に種 Y の絶滅が起こることが分かった。

さらに、図 4 より、格子モデルにおける密度 P_x (もしくは P_y) は、平均場近似で予測される値より大きく(もしくは小さく)なることがわかる。種 Y が絶滅したとき ($p > p_0$)、系(2)は系(1)に移行する。このとき、系(2)の時とは対照的に X は p の増加と共に減少し絶滅する。それゆえ、絶滅が起これば X に対する生息地破壊の影響は劇的に変化するのである。

このように壁が X に与える影響は単純ではなく、餌(X)の密度は p の増加に伴って増減することが分かった。

5. 3 種系モデル

ここまで、2 種系のモデルを扱ってきた。ここでは 2 種系を発展させた 3 種系として、Y を捕食する最上位捕食者(Z)を導入したモデルを取り扱う。このモデルにおける相互作用は次の(5a)~(5f)を適用する。



上記の反応(5)は、それぞれ 2 種類の捕食者の捕食(pred)、餌の増殖(r)、3 種それぞれの死亡(m_x, m_y, m_z)を表わしている。なお、捕食率は $pred=1$ とした。そして、壁は相互作用(5c)のみを妨害するものとする。したがって、壁の影響により餌(X)の増殖のみが妨害されることになる。

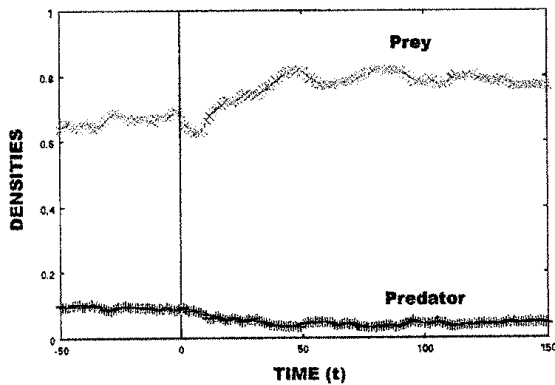


図-1 格子モデルにおける個体群密度の時間変化

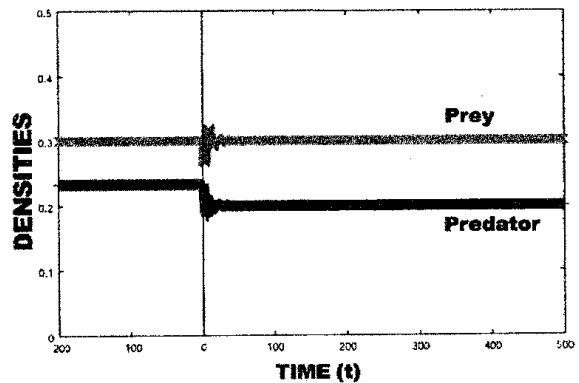


図-2 平均場近似における個体群密度の時間変化。

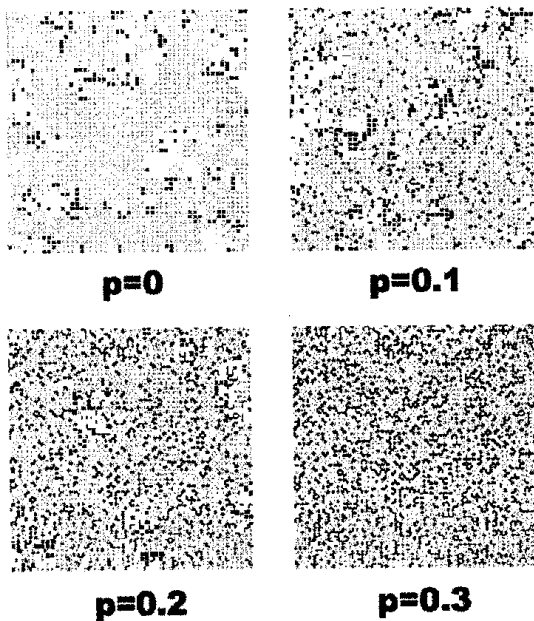


図-3 定常状態における空間パターン(黒:Y, 灰色:X, 白:O, 太線:壁)。二次元格子における定常状態の平均値($200 < t < 1000$)である。

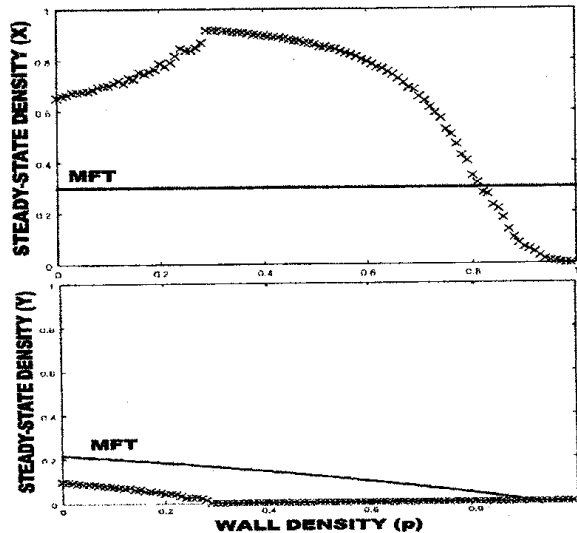


図-4 定常状態における X, Y の密度と壁密度 p の関係 ($r=0.5, m_x=0.05, m_y=0.6$)。図のプロットは格子モデルを太線が平均場近似の結果を示している。プロットは 100×100 の

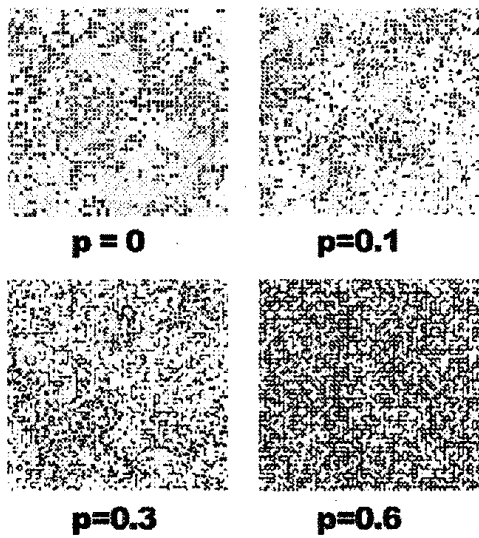


図-6 3種系における空間パターン(黒:Z,濃い灰色:Y,薄い灰色:X,白:O,太線:壁, $r=0.5, m_x=0.05, m_y=0.13, m_z=0.08$).

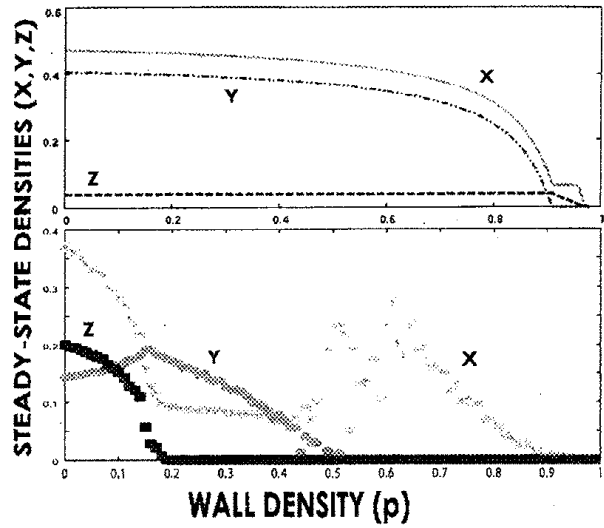


図-7 3種系における定常状態における X,Y,Z の密度と壁密度 p の関係(上:MFT,下:シミュレーション)(黒:Z,濃い灰色:Y,薄い灰色:X, $r=0.5, m_x=0.05, m_y=0.13, m_z=0.08$)

この系における平均場近似(MFT)による理論的な結果について述べる。平均場近似の時間発展は次のように表され、 P_x, P_y, P_z は定常密度をとり、図7(上)のようになる。

$$\dot{P}_x = 2r(1-p)P_x P_0 - 2P_x P_y - m_x P_x, \quad \dot{P}_y = 2P_x P_y - 2P_y P_z - m_y P_y, \quad \dot{P}_z = 2P_y P_z - m_z P_z. \quad (6)$$

これより、pの増加と共にXとZが減少するが、Yはpに依存しないことが分かる。

(5)のモデルにおいてモンテカルロシミュレーションを行った。様々なpの値におけるパターンのスナップショットを図6に示す。図6より3種系では餌-捕食者系とは反対に、pの増加に伴ってXの定常密度が減少し、Yの定常密度が増加することがわかる。図7(下)はpの変化に伴う3種X,Y,Zの定常密度をプロットした図である。この図より、3種系において以下のことがわかる。

- (i) XとZの定常密度はpの増加と共に減少する。
- (ii) Yの密度はpの増加に伴って増加する。
- (iii) 最上位の捕食者Zは最初に絶滅する。

結果(i)と(iii)は平均場近似から定性的に予測可能である。これに対して(ii)は、pの増加と共にYの密度が増加しており、pに依存しないという結果は平均場近似の結果からは予測不可能である。

$p > 0.18$ において、種Zは絶滅を起こす。Zが絶滅したとき、系は3種系(5)から2種系(2)へと移行する。この系においては、Yはpの増加と共に減少し、Xの密度変化はpの増加に伴ってある時は増加したりある時は減少したりと複雑な振る舞いをする。その後、さらにYが絶滅すると、この系(2)は1種系(1)へと移行する。そして、pの値が十分大きいとき ($p > 0.9$)、全ての種は絶滅する。

このように、それぞれの種に対する壁の間接効果は、コンタクトプロセス・餌-捕食者系・3種系のそれぞれのモデルにおいて完全に異なっている。

6. 考察

本稿では、2種および3種系のモデル生態系を発展させたモデルを取り扱った。壁の増加によって種Zが絶滅を起こすと、3種系(5)は2種系(2)になる。同様に、種Yが絶滅すると、2種系(2)は、コンタクトプロセスである1種系(1)へと移行する。本稿において、系(2)と(5)は間接効果によって種YとZの絶滅が起こることを示した。

種 Y と Z のどちらにも、壁による直接的な妨害は行われていないが、両方の種は絶滅を起こした。

1 種系(1)における壁の効果は、壁密度 p の増加に伴って X の定常密度が減少するだけであった。それに対して、2 種および 3 種系のモデルは、非常に複雑な振る舞いを呈している。X の増殖を妨げるという壁の影響は短期的応答が同じにもかかわらず、長期的応答においては壁の増加の影響は 3 つのモデル全てで異なる。2 種系(2)においては、 p の増加と共に X の定常密度は増加する(図 4)。本報告においては、 $r=0.5$, $m_x=0.05$, $m_y=0.6$ としたが他の r, m_x, m_y のパラメータにおいても種 Y はいつも減少する。種 X は p の増加と共に一般的には増加するが、ときどき減少する。

種 X に対する生息地破壊の影響は単純ではない。3 種系(5)においては、 p の増加に伴って X の定常密度は減少した。反対に、Z が絶滅したとき(2 種系)においては、 p の増加と共に増加することも減少することもあった。さらに、Y と Z が絶滅したとき(1 種系)においては、 p の増加に伴って X の密度は減少した。このように、絶滅が起こると、生き残った種に対する生息地破壊の影響は劇的に変化する。今回の結果は、生息地という環境要因に基づく理由だけで生息地破壊の影響を予測することが不可能であることを示唆している。それどころか、種の数に依存していることもあるのである。

平均場近似は、餌-捕食者系(2)における Y の絶滅と 3 種系(5)における Z の絶滅ををよく予測している。以前に、中桐ら[8]は餌-捕食者系において平均場近似にて Y の絶滅を予測出来なかった。この違いはモデルに X の死亡プロセス(2c)が追加されたことに起因している。しかし、平均場近似で完全に予測出来たわけではない。例えば、3 種系において Y の定常密度は p と共に増加した(図 7)が、平均場近似では Y の定常密度は p に依存しない。

これまで、壁の密度 p を 0 から 0 で無い値へとジャンプさせる摂動実験について考えてきた。ここで、より一般的な場合を考えてみる。すなわち、 p が p_1 から p_2 に増加する場合である。 $p_1 < p_0 < p_2$ のとき、種 Y は絶滅すると考えられる。そして $p_2 - p_1$ の値がどれだけ小さくても絶滅は起こりうるだろう。これを生物種の話として考えてみる。ある絶滅危惧種が存在するとき、その生息地に対して生息地破壊の影響が及ぼされたとすると、影響がどれだけ小さくてもその絶滅危惧種が絶滅する可能性があると言える。

本研究では単純な餌-捕食者系や 3 種系といったモデルを扱ったが、より複雑な多くのフードウェブモデルでも間接効果による同様の絶滅が起こると予測される。ゆえに、生息地の破壊の影響を考える際は、直接破壊の影響を受ける種に対して影響を与える直接効果だけでなく、その種の生息する場所での他の生物種に対しても及ぼす間接効果をも考慮する必要があると考えられる。そして、その効果は種の関係や強さだけでなく生態系を構成するネットワークの形や種の数をも考慮しなければならないことを示唆している。

参考文献

- [1] M. E. Soule, *Viable populations for conservation*, Cambridge Univ. Press, Cambridge (1987).
- [2] R. H. MacArthur and E. O. Wilson, *The theory of island biogeography*, Princeton Univ. Press, Princeton (1967).
- [3] N. Nakagiri et al., Indirect effects and parity law in interacting particle systems, *Trans. of the Mater. Res. Soc. of Japan*, Vol. 26, pp. 445-448 (2001).
- [4] P. Yodzis, The Indeterminacy of Ecological Interactions as Perceived Through Perturbation Experiments, *Ecology*, Vol. 69 No. 2, pp. 508-515 (1988).
- [5] D. Stauffer, *Introduction to percolation theory*, Taylor and Francis, London (1993).
- [6] T. E. Harris, Contact interaction on a lattice. *Ann. Prob.*, Vol. 2, pp. 969-988 (1974).
- [7] T. Tao et al., Contact Percolation Process: Contact process on a destructed lattice, *J. phys. Soc. Jpn* Vol. 68, No. 2, pp. 326-329 (1999).
- [8] N. Nakagiri et al., Indirect relation between species extinction and habitat destruction *Ecol. Model.* Vol. 137 No. 2-3, pp. 109-118 (2004).