

環境破壊の間接効果に関するモデリング*

2D-01

中桐 斉之† 泰中 啓一††

† 茨城大学大学院理工学研究科 †† 静岡大学工学部

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。中でも生息地の破壊の問題は、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 [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。種数面積曲線 (species-area curves) や種数生息地則 (species-habitat principle) といった観測データを主とした研究 [2] は、生息地の破壊と生物種の絶滅の密接な関係を示している。しかし、特定の種における絶滅の要因を決定することは困難である。現在までに、沢山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、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な関係に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だろう [3]。本報告では、この生息地の破壊と生物種の絶滅の間接的な関係 [4] を明らかにすることを目的とし、モデリングと計算機実験によるアプローチによる研究の結果を報告する。

最近では、二次元正方格子上的におけるコンタクトプロセス [5] と生息地の破壊の研究があるが [6]、これ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ものである。壁は近隣の格子サイト間の境界に置かれ、それらは生息地の局所的な破壊を意味する。そして X の再生は壁によって妨害されるとする。この時、壁の数が増加につれて 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。そして種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リング則によって表わされる事が分かっている。本研究ではより複雑な系として餌-捕食者の 2 種が存在する系を考えこれに生息地の破壊を適用したモデルを考える。

2 モデル

ここでは、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) によって占領さ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。

$$X + Y \xrightarrow{pred} 2Y, \quad (1a)$$

$$X + O \xrightarrow{r} 2X \quad (1b)$$

$$Y \xrightarrow{d} O \quad (1c)$$

上記の反応は、それぞれ捕食者の捕食 ($pred$)、餌の増殖 (r)、捕食者の死亡 (d) を表わしている。そして、破壊された生息地を意味する壁を、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とする。したがって、 p は生息地破壊の程度を示す。ここで、相互作用 (1a) または (1b) は、隣接した 2 点間でのみ起こるとし、壁は相互作用 (1b) 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が、それに対して、 p が大きな値をとる場合、壁はほとんど繋がる。私たちは、この様に壁の繋がった固まりをクラスターと呼ぶこととし、このクラスターの最大のサイズが系全体の大きさに達する時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物理学ではよく知られている [6]) を超えたときに 0 でない値をとり、二次元格子上においては、 $p_c = 0.5$ である。そして、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。

格子モデルのコンピューターシミュレーションによって摂動実験を行った。ここでは格子 Lotka-Volterra モデルを用いる。 $p = 0$ 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、種 X および Y の両方の個体

* Modelling on the indirect effects of environmental destruction

† Nariyuki NAKAGIRI (nakagiri@kei2.sys.eng.shizuoka.ac.jp)
Graduate School of Science and Engineering, Ibaraki University, 2-1-1 Bunkyo, Mito, Ibaraki 310-8512, Japan(†)

†† Kei-ichi TAINAKA (tainaka@sys.eng.shizuoka.ac.jp)
Department of Systems Engineering, Shizuoka University, 3-5-1 Johoku, Hamamatsu, Shizuoka 432-8561, Japan(††)

数密度を記録した。格子モデルにおける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。ここで、格子は周期境界条件を用いた。
- (2) 各々の反応につき次の 2 つのプロセスを行う。
 - a) まず、(1c) の反応を実行する。任意の格子点を 1 つ選びそれが Y で占められる場合、確率 d で O に変える。
 - b) 次に、反応 (1a) と (1b) 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。
- (3) 正方形の格子のサイトの総数 ($N \times N$) 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。

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の極限は次のように表される。

$$\dot{P}_X = -2P_X P_Y + 2r(1-p)P_X P_O \quad (2a)$$

$$\dot{P}_Y = 2P_X P_Y - dP_Y, \quad (2b)$$

ここで P_X, P_Y, P_O は、X, Y, O の密度 ($P_O = 1 - P_X - P_Y$) を表し、ドットは時間 t MCS に関しての微分を表している。上記の方程式において、壁の繋がり効果は無視されている。(2a) において $1-p$ は壁が存在しない確率である。 P_X, P_Y は定常密度をとり、 $d < 2$ のとき、以下のように表される。

$$P_X = \frac{d}{2}, \quad P_Y = \frac{r(1-p)(1-d/2)}{1+r(1-p)} \quad (3)$$

4 結果

まず、初期条件に関係なく $p = 0$ の系が定常状態になることを示す。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ある。これは、2 種の密度と時間 t の関係を表しており、系が定常状態に達すること

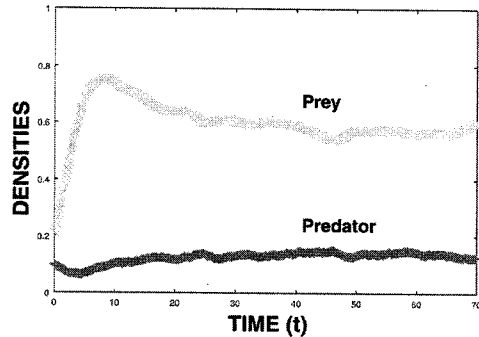


図 1: $p=0$ における密度の時間変化

を示している。このとき、定常密度はパラメータ r 及び d の値に依存する。図 2 は、平均場近似の理論の結果である。理論においても密度が定常状態をとることを示している。

次に、格子モデルの摂動実験の結果について述べる。図 3 は、時間 $t = 0$ のとき p の値が 0 から 0.3 に変化したとき、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、一旦減少するがその後増加して新しい定常状態へと向かう事が分かる。

図 4 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 の定常密度が増加し、 p が特に大きな値をとると Y が絶滅することがわかる。

図 5, 図 6 は p の様々な値における、種 X および Y の両方の定常状態密度を示している。図の 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。

さらに、図 5, 図 6 より、格子モデルにおける密度 P_X (もしくは P_Y) は、平均場近似で言われていた値より大きく (もしくは小さく) なることがある。

種 Y が絶滅したとき ($p > p_0$)、系 (1) は (1b) の反応のみで表される。それゆえ餌 X は全格子点を占め

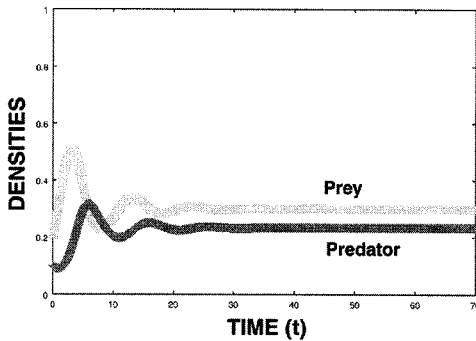


図 2: 平均場近似

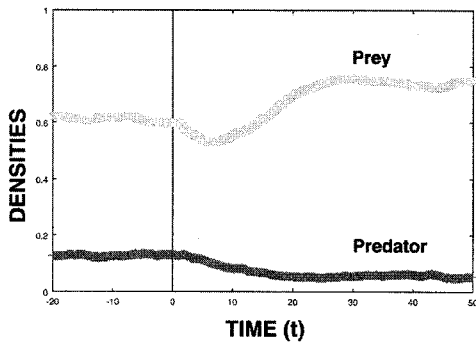


図 3: $p = 0$ から $p = 0.3$ に変化した時の時間変化

と考えられる。しかし、実際は上記の様にはならない。 p が大きな値をとると、 X の生息地の分断化が大きくなるため X は増加できないのである。

特に、 p がパーコレーション転移点 $p_c (p_c = 1/2)$ を超えた場合、餌 X は小さな領域に囲まれてしまう。したがって、餌密度は増加する p とともに減少する。(図 5) この生息地の分断化の効果は、平均場近似ではあられない。

5 考察

本研究では、餌 X および捕食者 Y からなるモデル生態系を発展させたモデルである。破壊された土地や壁は、コンタクトパーコレーションプロセス [6] で導入された様な生息地の局所的な破壊を表している。

この系において間接効果により捕食者の絶滅が起こることが示された。捕食者は生息地の破壊による直接

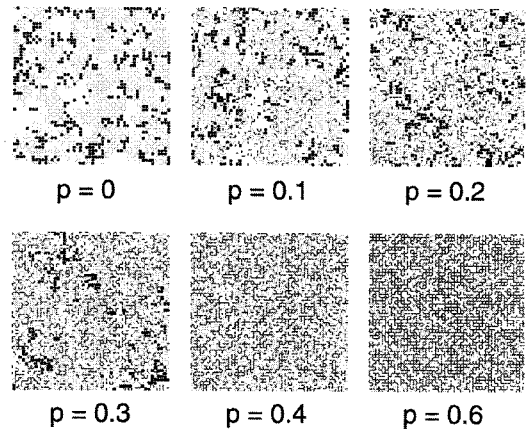


図 4: 定常状態におけるパターンのスナップショット ($t = 1500$)

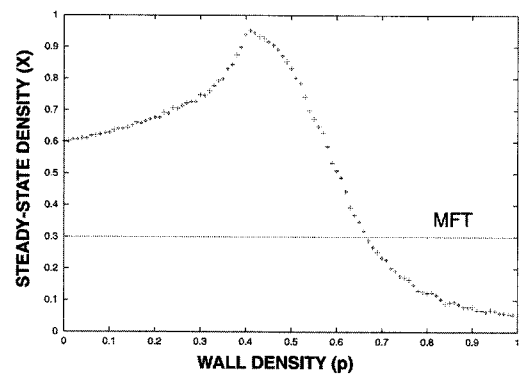


図 5: p の値と X の定常密度の関係

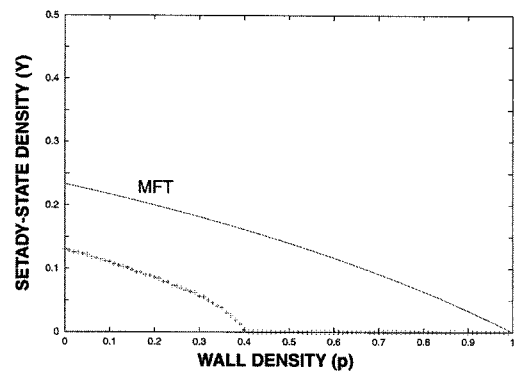


図 6: p の値と Y の定常密度の関係

の影響を受けないにも関わらず絶滅するのである。

今回のモデルとコンタクトプロセスの場合の両方において、壁による影響は、種 X の短期的応答においては、同じ結果を得ることが解ったが、長期的応答については、両方のモデルの間で全く異なる。コンタクトプロセスでは、 X の定常密度が、直観的に壁の数の増加に伴って減少したが、今回のモデルでは、定常状態の密度 $p(p < p_0$ のとき) は増加する。(図 5) 本研究では、 $r = 0.5, d = 0.6$ と置いた。他の r と d パラメータにおいても、いつも種 Y は p の増加と共に減少し種 X は増加する。平均場近似による解析ではこのシミュレーション結果は予測できない。

また、捕食者が絶滅した状態 ($p > p_0$) においては、反対に p の増加と共に餌は減少する。この結果は、パーコレーション転移と関係がある。 p が非常に小さな値をとる場合、壁は互いに繋がらないが、これに対して、 p が大きな値をとると壁はほとんど繋がってしまう。そして、 p が転移点 p_c を超えると、壁が端から端まで繋がる確率は 0 でない値をとる。この値は二次元格子の上では $p_c = 0.5$ である。したがって、 p の増加に伴い餌 X は小さな領域に阻まれる。(図 4) 特に p がパーコレーション転移点 $p_c(p_c = 1/2)$ を超えたとき、 X の生息地は小さくなり、餌の密度は p の増加とともに減少する(図 5)。ここで、系 (1) において、 X の死亡プロセスは無視されている。しかし、ここで X の死亡プロセスを導入すれば、 $p > p_c$ において種 X は p には絶滅する様になると考えられる。

シミュレーションによって示された捕食者 (Y) の絶滅の要因は次の様に考えられる。種 Y が増殖するためには、 X を消費することが必要である。そして、捕食者 (Y) の死 [反応 (1c)] があるため、単に Y だけを含んでいる領域は不安定となるだろう。なぜなら、その領域への餌 (X) の流入がなければ、結局種 Y は絶滅してしまうからである。しかし、この議論はこれで完全であるとは言えないだろう。なぜなら、壁の密度 p が増加するにしたがって、餌の定常密度も増加するからである。 Y の絶滅の説明には、もう少し良い理論が必要であろう。

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ると、ある絶滅危惧種が存在するときその生息地に対して何ら

かの影響が及ぼされたとする。この時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。本研究では非常に単純な餌-捕食者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。

最後に、こういったモデリングとシミュレーションによるアプローチは生息地破壊および種消滅の関係を研究するのに有用な手段であると言えるだろう。それは、(i) 理論またはシミュレーションの場合には絶滅の真実の原因を知ることができる。本研究では、 Y が p の増加によって絶滅する事が分かる。だが、観測の分野では餌密度の増加が起こっている為そのような原因を信じ難いという事が起こるかもしれない。(ii) 実際の生態系では長期応答を知るために非常に長い時間が必要である。(iii) 実際に生物種の絶滅を実験することができない。といった理由からである。今後生物をコアとした環境問題にはモデリングとシミュレーションを用いた研究がより重要になってくると考えられる。

参考文献

- [1] Soule, M. E., 1987. Viable populations for conservation. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- [2] MacArthur, R. H. and Wilson, E. O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- [3] Nakagiri, N., Tainaka, K., and Tao, T., 2001. Indirect reration between speices extinction and habitat destruction. *Ecol. Model.*, **137** 109-118.
- [4] Yodzis, P., 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments. *Ecology*, **69**, 508-515.
- [5] Nakagiri, N., Tainaka, K. and YOSHIMURA, J., 2001. Trade-off Between Diffusion and Reaction LatticeSystems, *Trans. of the Mater. Res. Soc. Jpn.*, **26** 445-448.
- [6] Tao, T., Tainaka K. and Nishimori, H., 1999. Contact percolation process: contact process on a destructed lattice. *J. Phys. Soc. Jpn.*, **68** 326-329.