

競争する種の共存とゲーム理論

舘 野 正 樹

(東京農工大学農学部)

はじめに

自然の中で多くの種が混在しているのを見たとき、これらの種はこれからも共存を続けていくのだろうか、それともあるものは排除されていくのだろうかと自問することは、生態学を生業とするものでなくともごく当然のことだろう。そして、共存や排除にはどのようなメカニズムが関与しているのだろうかと考えることもまた自然なことである。種の共存に関する問題は古くから生態学上の大きな話題であったし、これからもあり続けるだろう。

ここでは、まず、競争関係にある2種の共存と排除を予測する2つの理論を紹介する。ひとつは古典的なロトカ・フォルテラのモデルであり、もうひとつは、さらにわかりやすく汎用性の高いゲーム理論である。ゲーム理論は進化生態学の一翼を担うもので、種が生物の適応の単位ではなく、個体が適応の単位であるという立場に立つものである。これによって種の共存や排除がよりわかりやすく説明されることを示したい。次に、共存や排除のメカニズムについて解説することにする。具体例としては、シロザ (*Chenopodium album* L.) とコアカザ (*C. ficifolium* Smith) の競争 (舘野 未発表) をとりあげる。

ロトカ・フォルテラの方程式とゲーム理論

ロトカ・フォルテラの方程式

ロトカ・フォルテラの方程式は、個体群のロジスティック生長を仮定したものであり、2つの種の間の競争関係を記載することができる。

種1と種2が競争している状況を、次のように書くことにする。

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= r_1 x \left(1 - \frac{x + \alpha y}{K_1}\right) \\ \frac{dy}{dt} &= r_2 y \left(1 - \frac{\beta x + y}{K_2}\right)\end{aligned}$$

ここで x 、 y は種1および種2の個体数、 r_1 、 r_2 は種1および種2の内的自然増殖率、 K_1 、 K_2 は環境収容力を表わす。 α および β は競争係数と呼ばれるもので

あり、 α は種2が種1に与える干渉の程度を示し、 β は種1が種2に与える干渉の程度を示している。

もし、競争している2種のダイナミックスがこの式に従うならば、 $K_1 > \alpha K_2$ かつ $\beta K_1 < K_2$ の場合には安定して共存できる。詳しくは、巖佐 (1990) や Silver-town (1987) の邦訳を読み、アイソクライン法を使って、競争の結果としてさまざまな状態が現れることを確かめてほしい。アイソクラインによって、最終的に実現される平衡状態における2種の個体群密度を求めることもできる。

また、この方程式は時間を含んでいるために、2種の個体群密度の経時変化を予測できるという特長を持っている。経時変化を知るには、この微分方程式を解けばよい。パソコンを使って自分でプログラムを作ってもよいし、EQUATRAN-M (三井東圧化学) などの市販のソフトウェアを利用してもよい。市販のソフトでは、方程式を書きならべ、 x と y の初期値とパラメーターである r_1 、 r_2 、 K_1 、 K_2 、 α 、 β の値を入力するだけでよい。アイソクライン法と併用すればロトカ・フォルテラの方程式についてより良く理解することができるだろう。

しかし、経時変化までも予測できるロトカ・フォルテラの式にも欠点がないわけではない。少し考えてみれば、「果たして個体群のダイナミックスはこの方程式で常に記載できるのだろうか。」という疑問が出てくる。この方程式ではそれぞれの種の個体群の変動はロジスティック式に従うことになっているが、実際の個体群の変動がこの式に従うかどうかは、実測してみなければわからない。また、競争係数は定数であるが、これも仮定しているだけである。実験的に競争係数を測定すると、これは定数ではないという報告もある (Antonovics & Fowler, 1985)。

ゲーム理論

Maynard Smith & Price (1973) によってゲーム理論が生物学の世界に導入されたことは、生態学の歴史に残る出来事であったと思う。彼らは、ゲーム理論を使うと、進化の結果到達する安定な状態を知ることができることを示した。この理論を2種の競争に適用すると、2

つの種が安定して共存できるための十分条件を明らかにすることができる。ただし、ロトカ・フォルテラの式のように経時変化を知ったり、最終的な2種の個体群密度を計算したりすることは簡単にはできない。しかし、個体群のダイナミクスがロジスティック式に従わねばならないというような制約がないために、ロトカ・フォルテラよりも汎用性が高く、またグラフィカルに表現しやすい点ですぐれている。

ゲーム理論では次のような利得行列 payoff matrix を考える。

	種 1	種 2
種 1	a	b
種 2	c	d

ここでaは種1が種1個体群の中で実現する個体あたりの適応度、bは少数の種1が種2個体群の中に侵入した場合の種1の個体あたりの適応度、cは少数の種2が種1個体群の中に侵入した場合の種2の個体あたりの

適応度、dは種2が種2個体群の中で実現する個体あたりの適応度を表わす。多くの植物の場合、適応度とは一個の種子から発生した個体が一生の間に生産する種子の数としてもよいだろう。

2種が安定して共存できるための十分条件は上の利得行列で、

$$c > a \quad \text{かつ} \quad b > d$$

となることである。具体的には次のようなことである。種1個体群の中に種2の1個の種子が風などによって運ばれてきたとする。発芽したこの種子が種1の1個体あたりの平均種子生産量よりも多くの種子を作れば、種2は種1個体群の中で勢力を広げていく。つまり、 $c > a$ は種1個体群の中に種2が侵入できるための条件である。逆に種2個体群の中に種1が侵入できる条件が **$b > d$** である。こうした条件が満たされるならば、種1は種2を排除できず、種2は種1を排除できないためにこれらの種は共存できるのである。

図1 A および B はこの条件を満たしている2つの場合である。頻度が0と1の間では、種1と種2の頻度

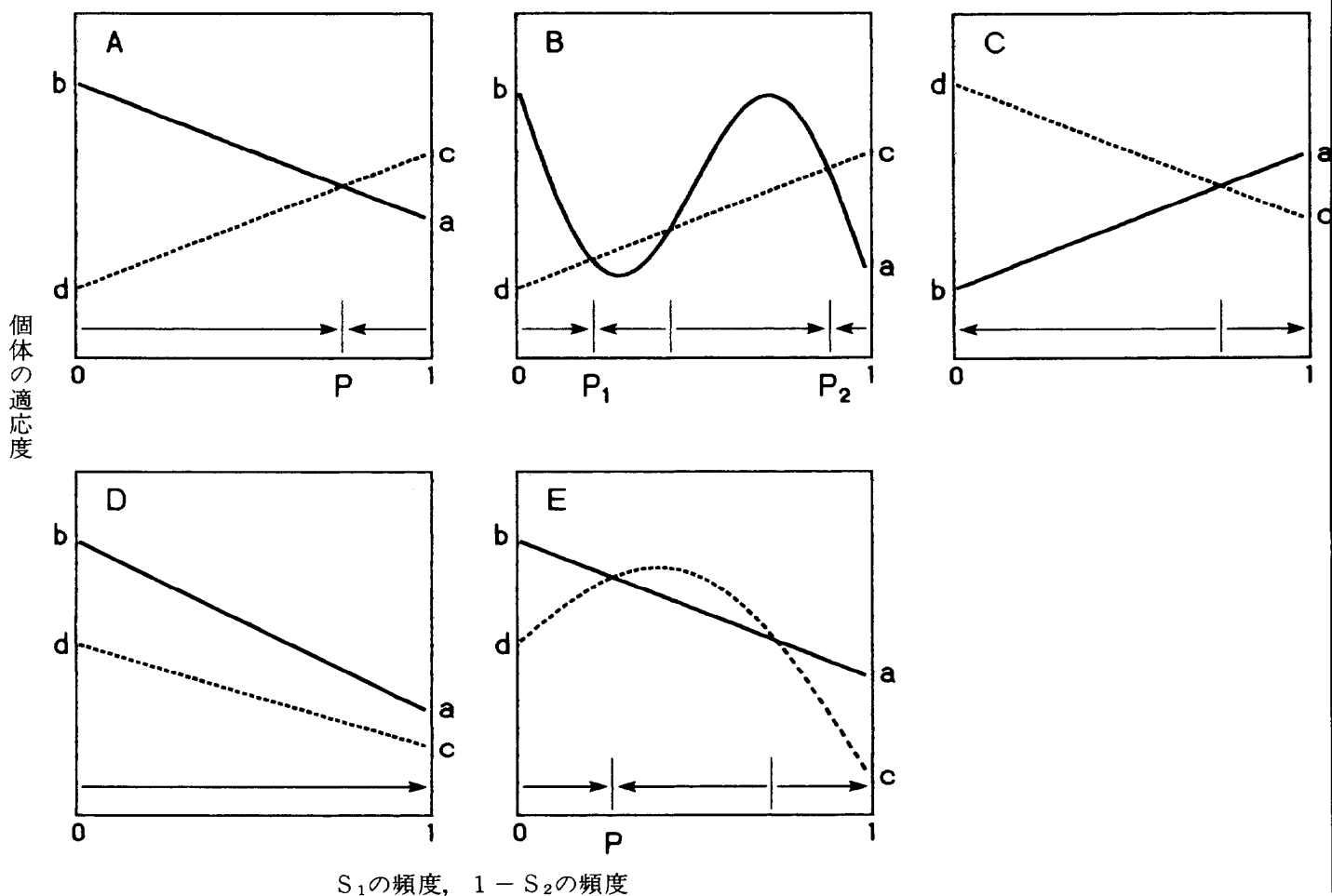


図1. 利得行列におけるa, b, c, d間のさまざまな関係と、頻度0と1間で考えられる適応度の変化の例。実線は種1（ S_1 ）の適応度、破線は種2（ S_2 ）の適応度を表わす。矢印は、頻度の推移する方向を示す。

と適応度との関係はこのようにさまざまな場合が考えられる。Aのように2種の適応度を表わす線が一回だけ交わる場合には、初期の頻度がどうあれ、年がたてば最終的には頻度Pに収束していく。Bのように三回交わる場合にはP₁またはP₂において平衡に達する。いずれにせよこの条件さえ満たしていれば、この2種は必ず共存できる。

安定して共存できるための十分条件とはならない場合の、a, b, c, d間の関係のいくつかを図1 CからEに示してみる。Cは初期の頻度によって勝ち残る種が異なる。Dの場合は、種1が種2を排除してしまうことを示している。Eではaとcおよびbとdの関係はDと同じだが、初期頻度によって安定した共存が可能となったり、種1が種2を排除してしまったりする。これ以外にもさまざまな場合を考えることが可能であるが、安定した共存を可能にするa, b, c, dの関係は前出のもの以外にはない。

ここで注意しておかなければならないのは、図1 Aにおいて $a > d$ であることを見て、種1が種2を排除してしまうだろうという結論を出してしまうことである。競争が種個体群対種個体群というものであると考えると、こうした結論を導きやすい。これが誤りであることは、種1の頻度が高いと種2が増えることからみて明らかであろう。種1が必ず種2を排除してしまうのは、たとえ $a < d$ であっても、図1 Dのように種1の個体あたりの適応度がすべての頻度において種2に勝っている場合である。

ところで、ゲーム理論とロトカ・フォルテラの式の関係はどうなっているのだろうか。ロトカ・フォルテラの式で $K_1 = K_2$ とすると、 $\alpha < 1$ かつ $\beta < 1$ のときに安定した共存が可能である。これは種内競争が種間競争よりも激しい場合には2種は共存しやすいということを意味している。そして、ゲーム理論によれば2種が共存可能な図1 Aでは $a < b$ かつ $c > d$ となっているが、これも種内競争が種間競争よりも激しいことを意味している。ロトカ・フォルテラとゲーム理論は同じものではないが、種内競争が種間競争よりも激しいときには共存しやすいということを示唆する点では一致するのである。

シロザとコアカザの野外での混在

ゲーム理論を用いると、安定して2種が共存できるための十分条件をほとんど制約なしに明らかにすることができた。さて、それでは自然の中で混在している2種の中に、この条件を満たしながら生活しているものは実際にあるのだろうか。これまで、植物ではこうした研究はほとんど行われてこなかった。ここでは、シロザとコアカザを用いてこの問いに答えることを試みることにする。

シロザとコアカザは、東京周辺では畑や空き地・道端などにごく普通に見られるアカザ科の一年生草本である。出現時期は共に3月下旬から4月上旬頃で同じである。コアカザは5月に開花し6月には種子が成熟して生育期間を終えるのに対し、シロザは9月に開花し、11月に生育期間を終える。野外で手当たり次第に両種の個体群を調査したところ、これらは1/3以上の割合で混在していた(表1)。このように、野外ではこの2種は混在する場合が多い。

表1. 東京周辺におけるシロザおよびコアカザ個体群の混在程度。

種構成	個体群の数
シロザのみ	42
コアカザのみ	41
シロザ・コアカザ混在	58

1989年と1991年に調査。2種間の直線距離が2 m以内の場合に混在とみなした。

実験個体群で得られたシロザとコアカザの利得行列

利得行列を正確に測定し、かつそのような利得行列が得られる原因を明らかにするためには、環境をコントロールできる実験個体群を用いることが有効である。ここでは個体群密度の大小と攪乱の有無という2つの環境要因を組み合わせて実験を行った。個体群の密度としては、アカザとコアカザを合わせて400/m²という高密度と0.25/m²の低密度とを設定し、攪乱条件としては7月に圃場を完全に堀り起こすという明らかに致命的な条件とまったく攪乱のない条件を設定した。

密度が低く攪乱がない場合の利得行列は表2-1のようにつける。種子1個あたりの重さはシロザとコアカザともほぼ同じであるので、適応度の指標としては個体あたりの種子生産量を使うことができる。また、こうした環境での種子生産量は、2種の潜在的な最大種子生産量を示しているともいえる。コアカザはシロザに比べて短い生育期間しかもたないために、シロザの約1/40の種子生産しかできない。このような環境ではコアカザはシロザと安定して共存していくことはできない。この環境では個体が接することはないので、すべての頻度でシロザとコアカザの種子生産量はこの利得行列の値と同じである。したがって、低密度で攪乱のない環境が維持されるかぎり、数年後にはシロザのみが生き残ることになるだろう。

密度は低い攪乱のある環境ではどうだろうか。コアカザは6月中に種子生産を終えているために、7月の攪乱はコアカザの種子生産量にはまったく影響を与えない。それに対し、シロザはこの攪乱によってすべて死亡

表2-1. 密度が低く攪乱のない環境でのシロザとコアカザの利得行列.

種	種子生産量 (g/個体)	
	シロザ個体群中	コアカザ個体群中
シロザ	257.80	257.80
コアカザ	6.70	6.70

表2-2. 密度が低く攪乱のある環境でのシロザとコアカザの利得行列.

種	種子生産量 (g/個体)	
	シロザ個体群中	コアカザ個体群中
シロザ	0.00	0.00
コアカザ	6.70	6.70

表2-3. 密度が高く攪乱のある環境でのシロザとコアカザの利得行列.

種	種子生産量 (g/個体)	
	シロザ個体群中	コアカザ個体群中
シロザ	0.00	0.00
コアカザ	1.03	0.48

表2-4. 密度が高く攪乱のない環境でのシロザとコアカザの利得行列.

種	種子生産量 (g/個体)	
	シロザ個体群中	コアカザ個体群中
シロザ	0.60	169.20
コアカザ	1.03	0.48

すべての組み合わせはt検定(両側検定, 5%水準)で有意.

してしまい, 種子をつけることはできなかった(表2-2). この場合にも安定した共存は不可能である. コアカザのみで構成された個体群ができあがっていくだろう.

密度が高く攪乱のある環境では表2-3のような利得行列になった. 競争の結果としてコアカザの種子生産量は潜在的な最大種子生産量よりもある程度低下するが, シロザは攪乱のためにまったく種子生産ができない. この環境でもコアカザのみの個体群が成立していくに違いない.

それでは, 密度が高く攪乱のない環境ではどうだろう

か. 表2-4に示すとおり, この場合の利得行列は, 2種が安定して共存できるための十分条件となっていたのである. シロザとコアカザの利得がなぜこのようになるのかというメカニズムについては後で述べるが, こうした環境が続く限り, コアカザとシロザは何年もの間安定した共存を続けていくことが可能である.

このような実験を行うことによって, 混在する場合の多いシロザとコアカザは, 環境条件によっては共存を可能にするための十分条件を満たしていることが明らかになった. もちろん, シロザとコアカザは密な環境以外でも混在しているし, 攪乱が大きそうな畑の中でも混在している. しかし, 「攪乱がなく密な環境条件のもとではこの2種は安定した共存が可能であるために, 野外ではこの2種が混在した個体群を見かけやすいのだろう。」と推測することは, それほどの外れではあるまい.

共存と排除のメカニズム

ガウゼの競争排除則

利得行列を書き下せば, 2種の共存が常に可能であるか, または, 排除されてしまう場合があるかなどについての情報を得ることができる. しかし, 利得行列自身は共存や排除のメカニズムについて何も教えてくれない. 共存や排除のメカニズムはガウゼの競争排除則によって説明されてきた.

ガウゼの競争排除則とは, 2種の個体群の生長が同一の要因によって制限されているならば, この2種間に競争が起こり, どちらかの種は排除されてしまうというものである(Hardin, 1960). 言い換えれば, それぞれの種の個体群の生長を制限している要因が異なるならば, それぞれの種が他方の種へ与える影響は小さく(すなわち種間競争は種内競争に比べて相対的に小さく), 2種が安定して共存しやすくなるということである.

シロザとコアカザの競争実験からも, 共存可能な場合には種内競争が種間競争よりも厳しくなることが読みとれる(表2-4). シロザはシロザの中よりもコアカザの中でより多くの種子を生産し, コアカザはコアカザの中よりもシロザの中でより多くの種子を生産するのである. では, シロザとコアカザが共存可能な環境においては, それぞれの個体群の生長を制限する要因は本当に異なっているのだろうか. もし制限要因が同じならば, 競争排除則ではシロザとコアカザが共存可能であることを説明できない.

シロザとコアカザの光利用戦略

まず, シロザとコアカザの光の利用のしかたについてみてみよう. 光を空間的にどう利用するかは, それぞれの植物の形態的特徴によってほぼ決定される. コアカザ

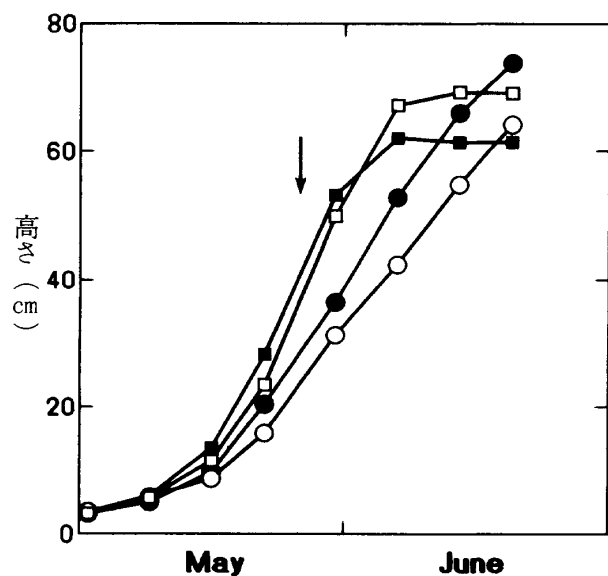


図2. 5月から6月にかけてのシロザとコアカザの高さの経時変化。

●: 高密度でのシロザ, ■: 高密度でのコアカザ, ○: 低密度でのシロザ, □: 低密度でのコアカザ。12個体の平均値。矢印はコアカザの開花時期を示す。

は、5月から6月にかけての高さの生長がシロザよりも速く、生育期間を終える直前まで、シロザによって完全に被陰されることはない(図2)。シロザはこのあと秋まで生長を続ける。5月から6月にかけてコアカザの高さの生長がシロザよりも速い傾向は、まばらな環境でも同じである。コアカザがどのような生理的メカニズムによって高さの生長を速くしているのかの解明はこれからの課題であるが、コアカザは密な環境ではシロザよりも光を空間的にうまく使う性質を持っているといえるだろう。逆に、シロザはまばらな環境でうまく光を利用するといえるかもしれない。

光を時間的にどう利用するかは、フェノロジーによって規定される。シロザは長い生育期間を持つため、攪乱のない安定した環境では時間的にうまく光を利用するといえる。逆に、攪乱の前に種子を実らせるコアカザは、夏から秋にかけての攪乱の多い不安定な環境では時間的にうまく光を利用しているといえる。

まとめると、シロザは攪乱のない疎な環境で効率的に光を利用し、コアカザは攪乱のある密な環境で効率的に光を利用していることになる。それでは、これらの2種が共存可能な攪乱のない密な環境(この環境はどちらの種にとっても自分の土俵ではない)では、それぞれの個体群の生長はどのような要因によって制限されているのだろうか。

図3の模式図は、攪乱のない密な環境において2種が混在する場合の春と秋の群落構造を示している。春に

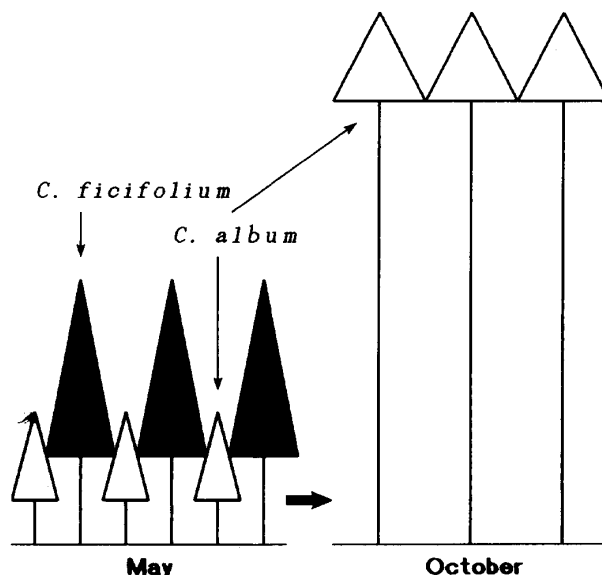


図3. シロザとコアカザが攪乱のない密な環境で混在する場合の群落構造の模式図。

は、コアカザは高さの生長が速いという性質を生かして、シロザよりも空間的にうまく光を利用している。ところが、攪乱がないにもかかわらず6月には生育期間を終えるために、時間的にはうまく光を利用することはできない。コアカザの生長は、空間的要因よりもむしろ時間的要因によって制限されているといえるだろう。そのため、夏から秋にかけてはコアカザはシロザの生長に影響を与えることはない。したがって、コアカザは、春にはシロザを被陰してその生長を抑制するが、総合的には長い生育期間を持つシロザに大きな影響を与えない。

一方、シロザはその長い生育期間によって時間的にはうまく光を利用するが、密な環境ではコアカザほど空間的に光をうまく利用できない。そのため、密な環境でうまく光を利用するコアカザにシロザが与える影響は少ない。また、表2-4からもわかるように、シロザの密度が高くなるとシロザの種子生産量は極端に減少する。シロザの生長は明らかに空間的要因によって制限されている。

こうしてみると、攪乱がなく密な環境では、シロザは光の空間的利用法によって生長を制限され、コアカザはむしろ光の時間的利用法によって生長を制限されていることがわかる。確かに、それぞれの種の生長を制限する要因は異なっているようだ。そして、どちらの種も相手の種に与える影響はあまり大きくはないのである。したがって、シロザとコアカザの共存のメカニズムも、「制限要因が異なることによって種間競争が軽減され、共存が可能になる。」という競争排除則によって説明することができる。

おわりに —作物と雑草—

競争関係にある種の共存の問題を考えるためにゲーム理論を利用したのはいくつかの理由がある。ひとつには、ゲーム理論は汎用性が高いからである。そのため、理論的に明らかになった共存の条件が現実混在して生活している植物の間に存在するのかどうかをテストしやすいからである。実際に、環境条件によっては、野外で混在していることの多いシロザとコアカザは安定して共存できるための条件を満たしていることがわかった。そしてもっとも重要なことは、「純粋な種個体群対純粋な種個体群の競争の結果としてではなく、種間そして種内での個体対個体の競争の結果として、種の共存や排除がおきる。」ということを理解してもらいたかったからである。

しつこいようであるが、最後に、農地における作物と雑草の競争をとりあげ、ゲーム理論の復習のための思考実験を行ってみよう。あらかじめ言っておくと、この競争は図1 Dのような結末になる。

雑草であるシロザを400/m²で植えた場合、生育期間の最後には個体あたりの乾物量は4.67 gであり、その12.8%にあたる0.60 gが種子であった。茎は総乾物量の68.1%にもあたる3.18 gであった。植物体の高さは最高2.9mであった。種子への物質分配率と高さは、Bazzaz & Carlson (1979) が合衆国イリノイ州の一年生草本で測定した値とほぼ一致する。

ここで我々は、作物として効率よく種子を生産する品種「ハイパーシロザ」をシロザから作りだすことにする。脱粒性のないことなど作物の満たすべき条件はたくさんあるが、ここでは種子生産にのみ問題を限定する。さらに問題を簡単にするために、栽植密度、生育期間、総乾物生産量は上記のシロザの場合とまったく同じであるとしよう。作物として効率よく種子を作るとは、単位面積あたりできるだけ多くの種子を作ることである。そのためには、総乾物中に占める種子の割合を増やし、逆に茎の割合を減らせばよいということは容易に思いつく。ただし、高さをそのままにして茎の量を減らせば植物は力学的に不安定となり、折れたり倒れたりしてしまう。そこでハイパーシロザに矮性の遺伝子を導入し、シロザよりもゆっくりと伸長して1 mの高さにしかならないようにする。Tateno & Bae (1990) によって考えれば、その場合、ハイパーシロザの種子生産量をシロザの2倍である個体あたり1.2 gまで引き上げることは十分可能である。これによって、ハイパーシロザの種子生産量は10 aあたり480kgとなり、高さや収量は日本の水田での平均的なイネとほぼ同じになる。当然、シロザは10 aあたり240kgの種子生産量しかなく、純粋な個体群

どうしの競争ならば、作物であるハイパーシロザに負けてしまうはずである。

では、本当にハイパーシロザは原種でありまた雑草であるシロザとの競争に勝てるだろうか。まず、ハイパーシロザの中に少数のシロザが侵入した場合について考える。シロザはハイパーシロザの上部の空間を自由に使い、おそらく個体あたり100 gを超える種子を生産するだろう。放置すれば毎年急速にシロザの頻度が高くなっていく。次に、シロザの中に少数のハイパーシロザが侵入した場合について考える。ハイパーシロザはコアカザと違ってシロザによって完全に被陰され、ほとんど種子を生産できないだろう。したがって、ハイパーシロザはシロザの中で広まることはない。まとめてみれば、ハイパーシロザはシロザの中に侵入できず、かつ、シロザはハイパーシロザの中に楽々と侵入してくることになる。結局、ハイパーシロザは、純粋な個体群どうしで対決するならば確実に勝てる相手であるシロザによって排除されてしまうのである。(図1 Dで、S₁をシロザ、S₂をハイパーシロザと見ればよい。もちろん、図1 Eのように初期頻度によっては共存可能な場合が出現することもあるが、図1 Eは現実にはありそうもない状況を考えているので無視してもいいだろう。)

以上は思考実験であるが、つぎは事実である。改良された背丈の低い作物では、10 aあたり1000kgもの種子を生産させることができる。イネでもコムギでもそうした報告はある。これも事実であるが、こうした作物のような、純粋な集団全体としての高い種子生産力を持つ野生の植物は、いまだに見つかったことがない。ここまで拙稿につきあってくれた方には、そのような野生種がない理由の1つはすでに明らかだろう。ハイパーシロザとシロザの競争からわかるように、集団全体としての種子生産量を高める植物は、たとえ突然変異で生じたとしても、自然の中では決して広まれないのである。

引用文献

- Antonovics, J. & N.L. Fowler 1985. Analysis of frequency and density effects on growth in mixture of *Salvia splendens* and *Linum grandiflorum* using hexagonal fan designs. *J. Ecol.* 73 : 219–234.
- Bazzaz, F.A. & R.W. Carlson 1979. Photosynthesis contribution of flowers and seeds to reproductive effort of an annual colonizer. *New Phytol.* 82 : 223–232.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131 : 1292–1297.
- 巖佐庸 1990. 数理生物学入門 HBJ 出版局
- Maynard Smith, J. & G.R. Price 1973. The logic

of animal conflict. *Nature* **246** : 15–18.

Silvertown, J.W. 1987. *Introduction to Plant Population Ecology* (2nd ed.), Longman, London.

Tateno, M. & K. Bae 1990. Comparison of lodging safety factor of untreated and succinic acid-2, 2-dimethyl-hydrazide-treated shoots of mulberry tree. *Plant Physiol.* **92** : 12–16.