

## 多様性変動のコンピュータシミュレーション：従来の研究と展望

吉田勝彦

国立環境研究所生物多様性研究プロジェクト

### Computer simulation studies on biodiversity change over geological time: a review

Katsuhiko Yoshida

Biodiversity Conservation Research Project, National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan (kyoshida@nies.go.jp)

**Abstract.** During a past few decades, many computer simulations have been used to explore possible mechanisms controlling biodiversity in the geological time scale. Raup *et al.* (1973) conducted the stochastic simulation and generated some temporal diversity patterns that were similar to those seen in the fossil record. However, the stochastic model has been criticized because it could not generate several well-known diversity patterns such as living fossil, adaptive radiation, etc. Some improved models, in which inter-specific competition was incorporated, successfully generated mass extinction and rapid diversification pattern, but failed to generate living fossil lineages and high-diversity clades. In addition, these models have faced a relevant criticism: the dynamics of ecosystem cannot be fully understood in terms of models that simply describe competition among species. Differential equation models, based on various kinds of among-species interactions, generate most of the actual patterns of temporal diversity, even though it requires some unrealistic assumptions that oversimplify the nature. It is easy to understand the effect of each factor on the behavior of the system using a simple model based on a few significant factors. In addition, simple models are useful for simulations of ancient ecosystems in which complicated models are not available because of lacking detailed knowledge on the systems. Therefore, simple models are suitable for researches on biodiversity change over geological time.

**Key words:** computer simulation, geological time scale, biodiversity change, biological interaction

#### はじめに

古生物学者は長年にわたって丹念な化石記録の調査を積み重ねてきた。その結果、急速な放散や絶滅、多様性の増減の繰り返し、生きた化石のように長期間にわたって低い多様性を保つものなど、非常に変化に富んだ多様性変動パターンが明らかにされてきた（例えば Sepkoski, 1981; Larwood, 1988）。その次に課題となるのは「化石記録に見られるパターンを制御しているのは何か」を明らかにすることである。この課題に対して、ある特定の分類群や特徴的な多様性変動イベントに注目し、それぞれについて詳細な調査を行い、その時何が起こったのか、という歴史を明らかにすることは有効な方法の一つである（Ideographic Approach: Raup *et al.*, 1973）。例えば中生代末や古生代末などの大量絶滅イベントに関する研究はその代表的な例である（例えば Valentine and Moores, 1970; Schopf, 1974; Simberloff, 1974; Alvarez *et al.*, 1980; Hallam, 1984; Wignall and Hallam, 1992; Wignall and Twitchett, 1996）、比較的小さな多様性変動イベントや特定の分類群の消長に注目した研究もある（例えば Kennedy, 1977; House, 1989; Elder, 1989; 平野ほか, 1999）。このアプローチでは、個別の多様性変動を制御する様々な要素を詳細に明らかにすること

が出来るだろう。しかし、「多様性変動をコントロールする統一的なメカニズムがあるのか？もしあるとしたらそれはどのようなものか？」という問いに対する答えを得るまでには極めて長い時間がかかる。

これとは対照的に、個別の事象にとらわれることなく全体を見渡し、全体に共通する要素を探し出す、というアプローチもある（Nomothetic Approach: Raup *et al.*, 1973）。このような研究の例としては、これまでに蓄積された化石記録のデータをコンパイルしてデータベースを構築し、これを解析するような研究などがある。このアプローチでは、様々な個別事情やバイアスを無視し、全体を平均化して扱う。例えば生物には、その体の構造や生息場所によって化石に残りやすいものとそうでないものがある（Raup and Stanley, 1971）、多くの解剖学的用語を与えられている分類群の方が進化率が高く、多様性が高くなる傾向があることも知られている（Schopf *et al.*, 1975）、こうしたアプローチではそのような分類群毎の個別事情を余り考慮しない。そのため、データベースを解析して得られた結果に意味があるか疑わしい、という欠点がある。しかしこのアプローチには、前述の問いに対する仮説を見つけ出すのが比較的早いという利点がある。例えば、Raup and Sepkoski (1984, 1986) は膨大な化石記録のデータをコンパイルし、大量絶

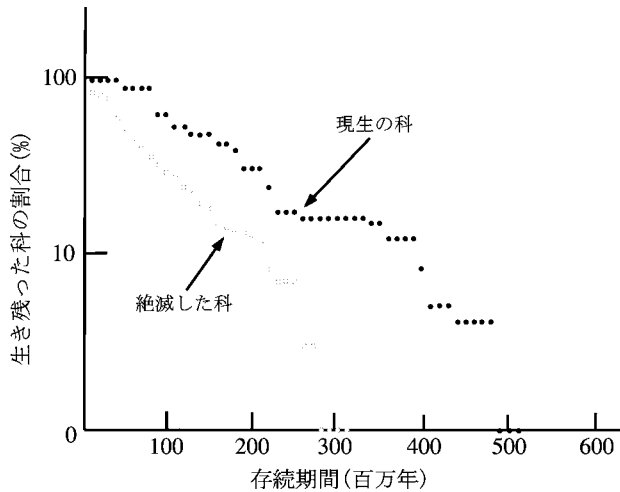


図1. 二枚貝の科の生存曲線. Van Valen(1973)を改変.

滅の2,600万年周期説を提唱したが、このような非常に長い期間にわたる周期性などは、このアプローチでなければ発見できない。

Raup *et al.* (1973) も述べている通り、どちらのアプローチが優れているというわけではないが、伝統的な古生物学は前者のアプローチに偏っていた。両方のアプローチをバランスよく試みて互いの短所を補い合えば、多様性変動をより効率よく理解することが出来るだろう。

後者のアプローチで得られた仮説を検証する上で、コンピュータシミュレーションは有効な手段である。例えば化石記録のコンパイルデータを解析して多様性変動をコントロールするメカニズムについての仮説を得た時、そのメカニズムに基づくモデルを構築してコンピュータシミュレーションを行い、その結果現実と同様の多様性変動が再現できることを示すことができれば、その仮説は信頼性の高いものとなる。もちろん、単一のメカニズムに基づいたモデルで実際の多様性変動パターンを十分に再現することは難しいだろう。しかし、シミュレーションの結果と実際の多様性変動パターンを比較して違いを明らかにすることにより、ある仮定のもとで現実の多様性変動がどこまで説明出来るのかを明らかにすることができる (Raup *et al.*, 1973)。そのため、シミュレーションを用いた多様性変動の研究はこれまで何度も試みられてきた。本稿ではこれまでにどのようなシミュレーションモデルが構築され、多様性変動についてどのような議論がなされてきたのかを紹介する。

### 確率モデル

コンピュータシミュレーションを用いた地質学的時間スケールでの多様性変動の研究の端緒となったのは Raup *et al.* (1973) の確率モデル (Stochastic simulation) である。このモデルは、いわゆるランダムウォークや単純出生死滅モデル (Simple Birth-Death Model: 例えば Iwasa and Mochizuki, 1988; Halley and Iwasa, 1998; Burkey, 1999; Maurer 1999)

と同じコンセプトに基づいており、基本的には種数が確率的に増減すると仮定したモデルである (このモデルは実は純粋な確率モデルではなく、後述のように種間競争の概念を含んでいるが、従来から確率モデルの代表として位置づけられているので、ここでもその位置づけを踏襲する)。

このモデルは Van Valen の法則 (Van Valen, 1973; Raup, 1975) を根拠としている。Van Valen は化石分類群の存続期間を調べ、いわゆる生存曲線 (Taxonomic survivorship curve) を描いた。これは、ある分類群が出現してから一定期間後に生き残っている確率を表している。縦軸を対数で表した時、生存曲線は、放射性物質の放射壊変と同様に右下がり直線状になることから (図1)、Van Valen は「生態学的に差のない分類群の中では、種がいつ絶滅するかは確率的なプロセスによって近似できる。」と述べた。

Raup *et al.* (1973) は、「生態学的に差のない分類群の中では」という制限を取り払って Van Valen の法則を拡張し、「分類群の絶滅は様々な原因で起こるのだから、その絶滅は確率的なセンスでしか予測出来ない」と考え、種数の増減が確率的に起こるような仮想世界のコンピュータシミュレーションを行った。その結果得られた多様性変動パターンが実際に化石記録に見られるものと“なんとなく”似ていることから (Raup *et al.* (1973) では定量的な比較は行っていない)、彼らは化石記録に見られる多様性変動パターンは概ね確率的な変動として近似される、と主張した (Raup *et al.*, 1973; Maurer, 1999)。

しかし、モデルの発表当初から、確率モデルでは再現出来ないパターンがあることが指摘されていた (Raup *et al.*, 1973; Kolata, 1975; Gould *et al.*, 1977; Stanley *et al.*, 1981)。例えばペルム紀—三畳紀境界や白亜紀—第三紀境界のような大量絶滅、リトロサウルス類 (Therapsida) や新生代の哺乳類のような急速な放散、ムカシカゲやシーラカンスやネオピリナなどの生きた化石のように低い多様性を保ったまま長期間生き延びるクレード、巻貝や二枚貝のように多様性が極めて高いクレードなどが再現されなかった。大量絶滅に関しては、通常では起こりえないようなカタストロフィックな環境変動が同時期に起こった証拠が見つかることから、大量絶滅は極めて特殊な時期に起こったイベントであり、他の時期の現象と同等に扱うことは出来ないという考えもある (Raup *et al.* 1973; Jablonski, 1986)。しかし、生きた化石のようなクレードや極めて多様性の高いクレードなどは大量絶滅とは全く関係のない時期に形成される。確率モデルによってこれらのパターンが形成されなかったことは、このモデルには決定的に何か足りない要素があることを示している。

### 種間競争を導入したモデル

“偶然”に多様性が変動する確率モデルに足りないものとは、言うまでもなく“必然”の要素である。“必然”の要素として重要視されてきたのが生物間相互作用である。

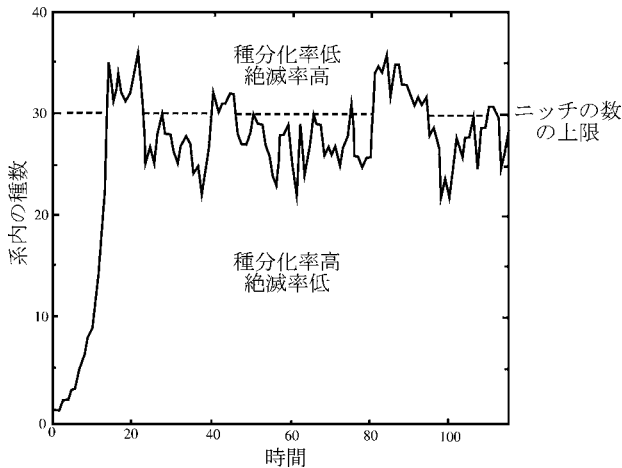


図2. 減衰平衡モデル(DE model)での多様性変動の例. ニッチの数の上限を設定し, 系内の種数がそれを上回っている間は種分化率を高くし, 絶滅率を低くするが, 系内の種数が低い時にはその逆にする. Raup *et al.* (1973) を改変.

生物間相互作用が分類群の消長に影響するという仮説の影響もあると思われるが (Vermeij, 1977,1987; Hayami and Hosoda, 1988; Ward, 1992; Sepkoski, 1996), 多様性変動とは生物群集を構成する要素の数が変動することであり, 生物群集とは進化する構成要素同士が相互作用で結ばれたシステムなので, 生物群集を再現し, その中で起こる多様性変動を現実のものとは比べるという方向に研究が進むのは必然であろう.

生物間相互作用には様々な種類があるが, 最初に注目されたのは種間競争である. 1950年代後半から Raup *et al.* (1973) が発表された 1970年代前半にかけて, Hutchinson (1957) や MacArthur and Wilson (1967) などによって, 種間競争を中心とした群集理論が展開されていたので, そのような時代背景がモデルの構築に影響したと思われる.

実は, 前述の Raup *et al.* (1973) のモデルにも種間競争の概念が導入されていた. このモデルでは, 仮想世界の中でのニッチの数の上限があると仮定されている. つまり, 世界の中に存在出来る種の数にはニッチ数で制限されており, それぞれの種はニッチの奪い合いという椅子取りゲームをしている, と仮定されている. この概念は, モデルの中では, 仮想世界の中の種数が設定されたニッチ数の上限を上回っている間は絶滅率を上げて種分化率を下げ, 下回っている時にはその逆にする, という形で表現されている (図2). このモデルを Gould *et al.* (1977) は減衰平衡モデル (Damped-Equilibrium Model) と呼び, 純粋に確率的に種数が変動する自由変動モデル (Freely Floating Model) との比較を行った. その結果, 大量絶滅の直後に多く見られるような急速に放散するクレードは, 自由変動モデルではうまく再現出来なかったが, 減衰平衡モデルでは再現出来ることになった. しかし, 減衰平衡モデルでも, 生きた化石をはじめとするいくつかの重要なパターンを再現することはできなかった.

実際の世界でのニッチの奪い合いは, さいころを振って

座る人を決めるような単純な椅子取りゲームではない. ニッチという椅子に座る種は「生物は進化し, その環境に適したものが生き残る」というプロセスによって決められると考えられるが, このプロセスを導入したのが千葉 (1992) のモデルである. このモデルでもニッチの数の上限を設ける点は同じであるが, このモデルでは, ニッチ毎に環境が異なるとし, それぞれの種に固有の性質を与え, それぞれのニッチの中で最も適応度の高い種だけがそのニッチを占有すると仮定されている. それぞれの種は隣のニッチに拡大可能であるが, 拡大先のニッチに既に種がいた場合, そのニッチ内で適応度の低い方が絶滅するとした. まれに突然変異によって新しい種が出現するが, 新種が生き残るかどうかも同様の方法で決定する. また, 環境条件を変化させることもできる. このように, 千葉 (1992) のモデルは相互作用, 生物の進化, 更に環境変動まで導入した極めて先進的なモデルであった. このモデルに基づくシミュレーションによって, 環境変動と, その変動に起因する絶滅の規模が必ずしも対応しているとは限らない, という結果が示された (わずかな環境変動によって大規模な絶滅が引き起こされる可能性がある). Chiba (1998) は, 安定した環境が長く続いた後に, 規模にかかわらず急激な環境変動が起こった時に大量絶滅が起こりやすいことを解析的に示したが, これは千葉 (1992) のシミュレーションの結果と深く関係すると思われる. 千葉 (1992) のモデルに見られる多様性変動パターンを更に詳細に解析すれば, 種間競争によってどこまで多様性変動が説明出来るかをより正確に明らかにすることが出来るだろう.

### 微分方程式モデル

競争排除が起こるためには, 群集が平衡状態にあり, 個体密度がかなり高くなければならないが, 実際には密度がかなり低く抑えられている場合が多いというデータや, 複数の種が共存していてもその間に競争が見られない場合があるというデータが数多く発表され始めた. それを契機として1980年代には, 群集生態学の分野において, 競争を重視する平衡論者とそれに批判的な非平衡論者との間で激しい論争が行われた. その論争を経て, 種間競争は群集の形成に非常に重要な役割を果たす場合があるが, 少なくとも種間競争だけでは生物群集は理解出来ないことが明らかとなった (この経緯については, 伊藤 (1990), 武田 (1990), 広瀬 (1990) に簡潔にまとめられている).

この流れを受けて, 捕食-被食や相利共生など, 競争以外の様々な相互作用を導入したモデルに対する必要性が高まった. これらの相互作用を導入したモデルとして, ロトカ・ヴォルテラ方程式 (Lotka-Volterra Equation) やレプリケーター方程式 (Replicator Equation) などの微分方程式がある. このモデルは, 群集を構成する種の生物量が群集内にいる別の種からの影響によって増減すると仮定する. 例えばロトカ・ヴォルテラモデルでは, 種*j*の影響による種*i*

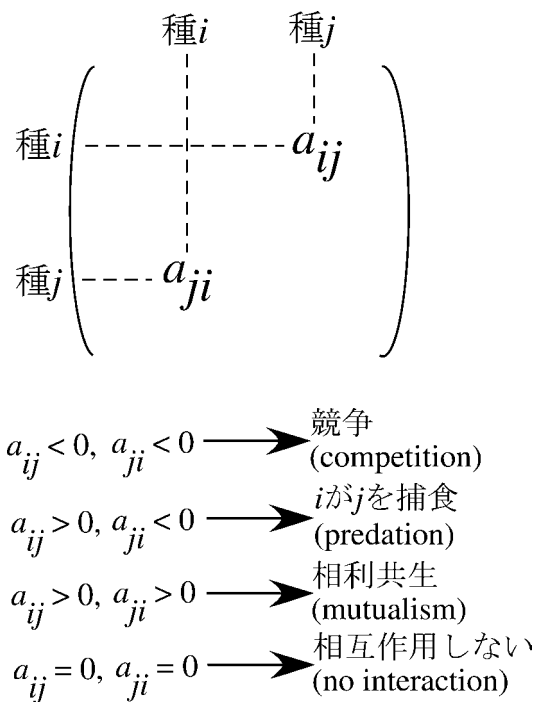


図3. 相互作用行列の模式図. 相互作用行列の対角成分の組み合わせによって、様々な相互作用が表現出来る。

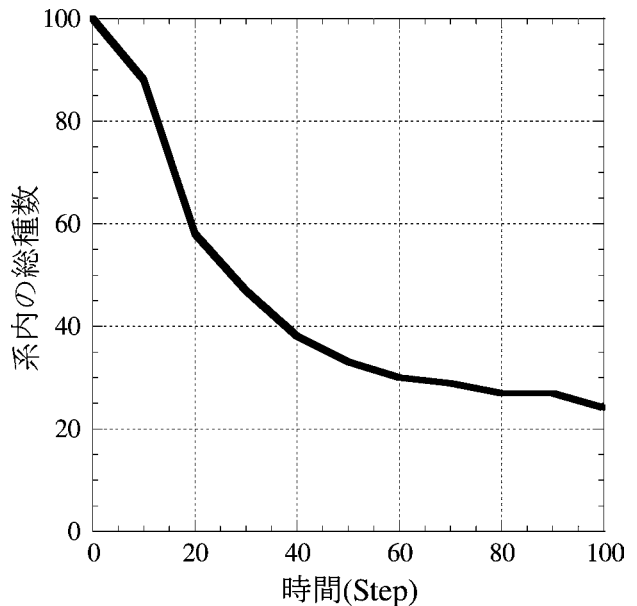


図4. Yoshida (2003a) のモデル(ロトカ・ヴォルテラ型の相互作用網システム)での多様性変動の例. シミュレーション開始時には系は100種から構成されていたが、わずか100ステップほどで約20種まで種数が減少した。

の生物量の時間変化は次の式で表される。

$$\frac{dM_i}{dt} = a_{ij} M_i M_j$$

ここで  $M_i$ ,  $M_j$  はそれぞれ種  $i$ ,  $j$  の生物量,  $a_{ij}$  は種  $j$  の 1 個体が種  $i$  に与える影響の強さを表し, 相互作用係数と呼ばれる。この式は, 種  $i$  の個体数の変化は, 種  $j$  からの影響の強さと種  $j$  との接触頻度によって決まることを意味している。この式を複数個用意すれば複数の種で構成される群集を表現できる。例えば  $N$  種からなる群集では, 種  $i$  の生物量の変化は以下の式で表される。

$$\frac{dM_i}{dt} = M_i \left( r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} M_j \right), \quad i=1, \dots, n$$

$r_i$  は種  $i$  の内的自然増加率である。例えば一次生産を行う植物と、他の生物を食べないと飢えて死んでしまう動物を意識して、植物種の  $r$  には正の値、動物種の  $r$  には負の値を与える場合もあるし (Taylor, 1988), 例えば Case (1990) のように競争系を扱う場合には全ての種の  $r$  に正の値を与えることもある。時には  $r$  の概念を無くし、群集内の 1 種を外部環境と見なし、その種によって群集内のエネルギー流が支えられるとする場合もある (Caldarelli *et al.*, 1998; Williams and Martinez, 2000; Drossel *et al.*, 2001)。

コンピュータの中では、この計算は行列を用いて行われる。この行列は種間相互作用係数の集合体であるので相互作用行列と呼ばれる。例えば  $i$  行  $j$  列の成分  $a_{ij}$  は、種  $i$  に対する種  $j$  の影響を表す。  $a_{ij}$  と、その対角成分である  $a_{ii}$  (前述の

ものとは逆の、種  $j$  に対する種  $i$  の影響) の組み合わせによって、捕食—被食や相利共生などの様々な相互作用が表せる (図3)。相互作用行列の成分を決定する時、  $a_{ij}$  と  $a_{ji}$  の符号が常に逆になるように制約を加えれば、捕食—被食関係を重視した食物網を表現出来るし、特に制約を設けなければ、様々な相互作用を含んだ相互作用網を表現出来る。

このモデルの原型は大変古くから知られていたが (Lotka, 1920a, b; Volterra, 1926, 1928), このモデルを利用した多様性変動の研究は大きく遅れた。その原因の一つは、大量の計算が必要になるためにコンピュータの発達を待たなければならなかったことである。もう一つの原因は、このようなシステムは非常に不安定であり、多様性変動の研究をする以前にそもそも多様性を高く保てなかったからだ (図4, Gardner and Ashby, 1970; May, 1972; Pimm, 1991; Tokita and Yasutomi, 1999)。これは「多様性の高い生態系ほど安定である」という Elton (1958) などの野外観察の結果と全く違っていたので「多様性と安定性の逆理」と呼ばれ、現在まで議論されてきた (松田, 1996, 1997; MaCann, 2000)。その後の研究により、系の結合度を下げること (相互作用が緊密でない状態にすること)、相互作用を弱くすること、更に系内での種の進化を起こすことによって、100以上の種で構成されるような極めて多様性の高い系を、微分方程式モデルを使って構築することができるようになった (Gardner and Ashby, 1970; May, 1972; Caldarelli *et al.*, 1998; MaCann *et al.*, 1998; MaCann, 2000; Williams and Martinez, 2000; Drossel *et al.*, 2001; Yoshida, 2002, 2003,

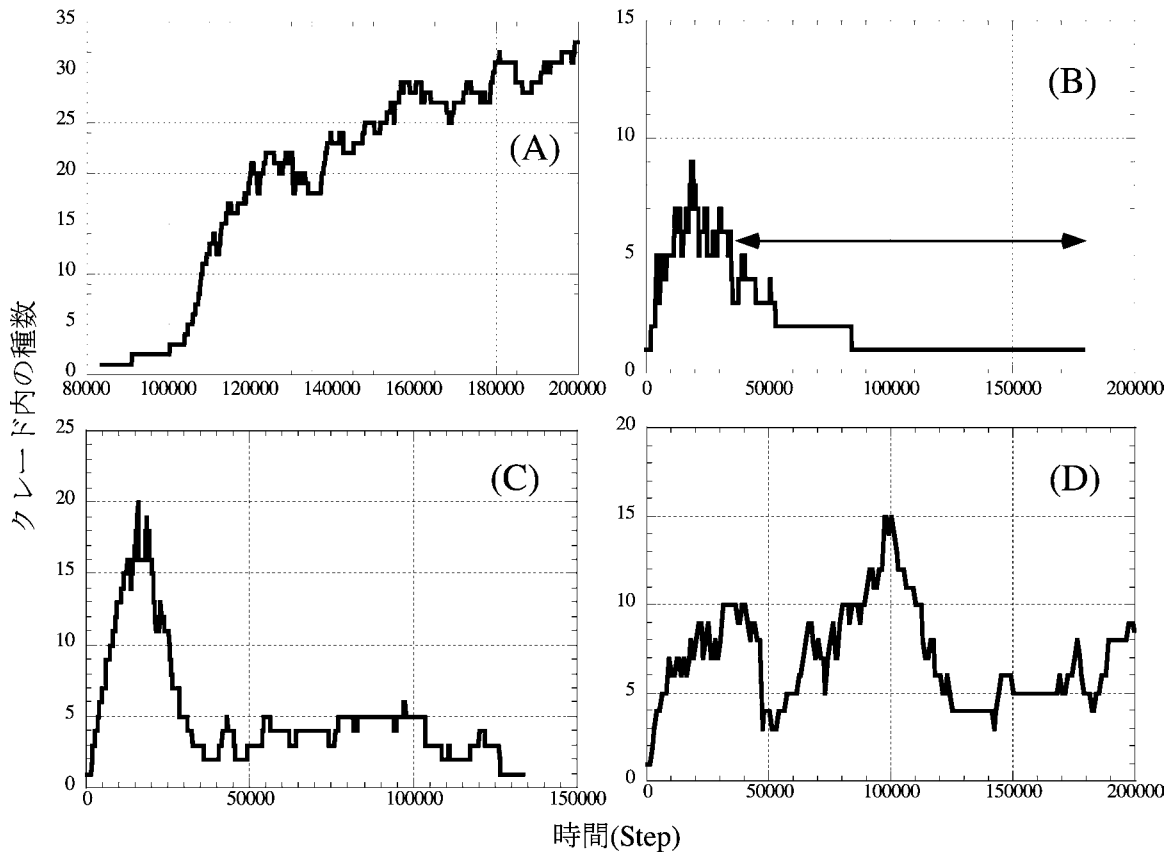


図5. Yoshida (2002b) の食物網モデル内で見られたクレード内の多様性変動の例. A, 巨大なクレード. B, 生きた化石 (クレード内の多様性が5種以下のまま14万ステップ以上(矢印で示した期間)生き延びた). C, 急速な放散. D, 多様性の増減を繰り返すクレード.

in press; Tokita and Yasutomi, 2003). また, パラメーターを適当に設定すれば, 食物連鎖の長さや結合度など, 実際の生物群集に非常によく似た性質を持つ系を構築することも可能になった. そして, その系の中では様々な多様性変動パターンが生み出されており (図5), 今後更に研究が進めば多様性変動に対する生物間相互作用の果たす役割が明らかにされていくと期待される.

### シミュレーション研究の今後

モデルには大きく分けて二つの方向性がある. その一つは, なるべく簡単に世界を再現することを目指し, 世界を少数の変数と式で表現するものである (おもちゃモデル: 増田, 1991). この例としては前述の微分方程式モデルがある. もう一つの方向は, 現実の世界をなるべく詳細に再現することを目指し, 多くの現実的な変数を用いて, 複数のプロセスをなるべく物理的に意味があるように再構成することを目指すものである (フルモデル: 増田, 1991). この例としては, 特定の湖沼生態系などを再現する時に用いられるコンパートメントモデルがある (楠田, 2002). 必然的に前者は単純なモデル, 後者は複雑なモデルになる.

単純なモデルには, 扱いが非常に簡単であるという利点がある. そのため, ある変数が系全体の挙動にどのような

影響を与えているか, ということも比較的簡単に理解できる. しかし単純なモデルは時に誤った結論を導くことがある (松田, 1996). 世界を極度に単純化するため, 必要不可欠な要素まで取り除いてしまうことがあるためだと思われる.

世界をなるべく詳細に再現するような複雑なモデルならば, 必要な要素を取り除く危険は少ない. しかし, 大量のデータと基礎知識がなければ, このような複雑なモデルを構築することはできない (巖佐, 2002). また, 複雑なモデルでは, ある要素がモデルの挙動にどのような影響を与えているのか理解しにくいという難点がある (巖佐, 1990, 1999). 更に, 複雑にしすぎるとかえって再現性が悪くなる場合もある (Ludwig and Walters, 1985).

どちらのタイプのモデルにもそれぞれ長所と短所があるので, 状況に応じて適切なモデルを用いることが必要である (巖佐, 2002). 地質学的な時間スケールにおける多様性変動の研究の場合, 必要な情報は地層中から抽出するしかないが, それは現在の世界から得られるものと比べると極めて断片的である. 例えば過去の生態系を再現しようとするれば, 生物間相互作用の情報が不可欠であるが, これは非常にまれな例外を除いて地層中にはほとんど保存されない. このように利用出来るデータが限られている状況では複雑なモデルを構築することは非常に難しい (巖佐,

2002). また, Nomothetic Approach では, 注目した少数の要素が多様性変動に影響しているかどうかを知ることが目的である. そのためには, モデルの挙動を把握しにくいような複雑なモデルではなく, 比較的単純なモデルの方が目的に合うと言える. 地質学的時間スケールにおける多様性変動の研究にコンピュータシミュレーションを用いる場合には, 単純なモデルの方が良いだろう.

ここで問題となるのは, 単純化をどのように行うか, である. 例えば微分方程式モデルでは, 生物間相互作用を微分方程式の形で表し, 種を単位として生物量の増減を計算する. そのため, 種内 (集団内) 変異がなく, 各種の個体がある空間内で均一に分布して混ざり合っており, 更に一度生まれた種の性質が不変であると単純化している. このようにあまりにも極度に単純化しているため, 微分方程式モデルでは生物の世界を適切にモデル化できない, と批判されている (Huston *et al.*, 1988; Pimm, 1991).

これらの問題点を解決するものとして登場したのが個体ベースモデルである (Individual-Based Model: Huston *et al.*, 1988; Judson, 1994). このモデルでは個体を単位としたモデル化を行うので, 個体レベル以上の全ての現象を現実の世界に即したように再現できる, という大きな利点がある. 遺伝的な変異を含む種内 (集団内) 変異も, 空間構造も導入可能であるし, 個体の分布の偏りを自然に発生させることも出来るので (Kawata, 1995; 竹中, 1999, 2000), 集団内での進化のダイナミクスや有限の地域内での多様性変動を詳細に解析することが出来る. しかし, 全ての個体をシミュレートするため, 地質学的な時間スケールでは扱う個体数が大きくなりすぎるので, 計算時間が非常に長くなるし, 記録すべきデータ量もそれにつれて大きくなるという問題が生じる.

以上のことから, 比較的短い時間スケールの多様性変動を詳細に議論する時には個体ベースモデル, 何千万年や何億年にもわたるような非常に長い時間スケールにおける多様性変動を大局的に議論する時には微分方程式モデルが適しているだろう. しかし, 微分方程式モデルはもともと人間が観察できる程度の短い時間スケールにおける生物量や個体数の変動をモデル化したものなので (Lotka, 1920b; Volterra, 1926, 1928; 森, 1997), 地質学的な時間スケールの議論に適したモデルではないかもしれない, という疑問がある. 現時点では不適切であるという積極的な証拠はないが, この問題については一度慎重に検討することが必要なのではないか. その結果, もし妥当ではなかった場合には, 新しいモデルが必要になるだろう.

シミュレーションの結果は, 可能であれば現実世界のデータと比較することが望ましい. 多様性変動のシミュレーションの場合, 比較すべき現実世界のデータは化石記録に見られる多様性変動であるが, ここでまず問題となるのは多様性変動の単位の違いである. 化石記録を用いて多様性を議論する時は, 属や科などの高次分類群が単位になることが多い. 低次分類群ほど化石記録が不完全になりや

すいからである (Stanley *et al.*, 1981). しかし, コンピュータシミュレーションで多様性変動を議論する場合には, ほとんどの場合, 種が単位となっている. 種を単位とすることには問題があると思われるが, 種には明確な定義があり, モデル中に導入しやすいのに対して, 高次分類群にはそれがなく, モデル中に導入しようがないからだ.

これがなぜ問題かという点, 扱う単位が違う場合, 全く異なる多様性変動パターンを見ている可能性があるからだ. Lane and Benton (2003) は海棲動物のデータベースを用いて, 単位とする分類階級の違いによるグローバルな多様性変動パターンの違いを解析した. その結果, 単位とする分類群が高次になるほどロジスティック曲線に近いパターン (多様性は顕生代の初期に急激に増加するが, その後はほぼ一定の値を保つ) を示すが, 低次になるほど指数関数曲線に近いパターン (時間が経過するにつれて加速度的に多様性が増加する) を示すことを明らかにした. この結果は, 新しい時代になるほど化石記録が豊富になるために低次分類群も発見されやすくなる, というバイアスを反映しているのかもしれない. しかしグローバルな多様性変動パターンについては, 高次分類群を単位とした化石記録とコンピュータシミュレーションの結果を単純に比較することには慎重になった方が良いだろう.

グローバルなパターンだけでなく, クレード内での多様性変動についても同様の危険が指摘されている. Stanley *et al.* (1981) は自由変動モデルに基づくシミュレーションの結果から, 高次分類群を単位とした場合は種を単位とした場合よりも多様性変動が見かけ上激しくなることを示した. これは, 例えば一つの科の中に含まれる属の数はその科に含まれる種の数よりも少ないため, 高次分類群を単位とした場合には確率的な浮動の影響を受けやすくなるためである (Stanley *et al.*, 1981). クレード内での多様性変動パターンについても, 化石記録が豊富な分類群を用いて, 単位とする分類階級によるパターンの違いを詳細に解析する必要があるだろう. また Stanley *et al.* (1981) の議論は確率モデルに基づいているが, 他のモデルについても単位とする分類階級の違いの影響を (モデル中に高次分類群を導入するという難題をまず解決する必要があるが) 解析する必要があるだろう.

次に問題となるのは, 化石記録に見られる多様性変動パターンの信頼性である. 大路 (2003) に紹介されているように, 現在, 化石記録をコンパイルして得られた多様性変動パターンの信頼性を見直そうという動きがある. 化石に残るのは実際にいた生物のほんの一部でしかないし (Raup and Stanley, 1971), 地層の露出面積の関係で新しい時代の化石ほど発見されやすいなど (Raup, 1972), 化石記録のデータベースには様々なバイアスが含まれている. そのため, このような様々なバイアスを無視して構築したデータベースから得られる多様性変動パターンに意味はないので, 多様性変動の研究は比較的バイアスの少ない条件下で, つまり地理的, 生態的, 系統的に限られた範囲で行うべきで

ある, と Vermeij and Leighton (2003) は主張している. それに対して Nee (2003) は, 広く全体を見渡すような研究でなければ見えないパターンがあること (例えば緯度による多様性の違いなど), グローバルなパターンはグローバルなプロセス (例えば大気中の酸素濃度の増加, 海洋循環の変化など) によって形成されること, 新たな研究を更に生み出して科学の進歩をもたらすことなどから, たとえ曖昧さを含んでいてもグローバルな多様性変動パターンを調査することは重要であると述べている. この議論は, まさに冒頭で述べた Nomothetic Approach と Ideographic Approach の対立に他ならない. 冒頭でも述べたとおり, どちらが優れていると言うことはなく, 両方のアプローチが必要である. たとえ曖昧さを含んでいても, グローバルな多様性変動パターンについて研究することは必要であるし, そのスケールに対応したシミュレーションモデルを構築し, グローバルな多様性変動パターンを形成するメカニズムについて議論することも必要である. ただしこの場合, パターンの再現の厳密さを追求することには意味がないかもしれない.

多くの研究者は, 化石記録をコンパイルしたデータベースを用いて, 顕生代を通じたグローバルな多様性変動のような, 大きなスケールの長期間にわたる多様性変動を議論することに全く意味がないとは思っていないが, そのようなスケールではあまりにも多くの曖昧さが含まれるため, まずは比較的限られた地域, 系統において多様性変動を詳しく調査した方が良いと考えているようだ (例えば大路 2003; Badgley, 2003). これからそのような研究が進んでいくと思われるが, その結果, 様々な時空間スケールにおいて, 信頼性のある多様性変動パターンが明らかにされることが期待される. また, 限られた地域, 系統における多様性変動には, 生物間相互作用が強く影響を与えると予想する研究者もいる (Vermeij and Leighton, 2003; Badgley 2003). もしそうならば, もちろんそのスケールに適したものである必要があるが, 生物間相互作用を含んだモデルの重要性が今後増していくと思われる.

## 謝辞

草稿に対して貴重なコメントを数多く下さった静岡大学の生形貴男博士と国立環境研究所の竹中明夫博士に心から御礼申し上げます. また, 本稿に対して大変建設的なコメントを下さった大路樹生博士と匿名の査読者の方に深く感謝いたします.

## 文献

Alvarez, L. W., Alvarez, W., Asaro, F. and Michel, H. V., 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction: experimental results and theoretical interpretation. *Science*, **208**, 1095-1108.

Badgley, C., 2003. The multiple scales of biodiversity. *Paleobiology*, **29**, 11-13.

Burkey, T. V., 1999. Extinction in fragmented habitats predicted from stochastic birth-death processes with density dependence. *Journal of Theoretical Biology*, **199**, 395-406.

Caldarelli, G., Higgs, P. G. and McKane, A. J., 1998. Modelling coevolution in multispecies communities. *Journal of Theoretical Biology*, **193**, 345-358.

Case, Y. J., 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **87**, 9610-9614.

千葉 聡, 1992. 生物進化にみられるパターンとその発展様式. 月刊地球, **14**, 621-625.

Chiba, S., 1998. A mathematical model for long-term patterns of evolution: effects of environmental stability and instability on macroevolutionary patterns and mass extinctions. *Paleobiology*, **24**, 336-348.

Drossel, B., Higgs, P. G. and McKane, A. J., 2001. The influence of predator-prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure. *Journal of Theoretical Biology*, **208**, 91-107.

Elder, W. P., 1989. Molluscan extinction patterns across the Cenomanian-Turonian boundary in the Western Interior of the United States. *Paleobiology*, **15**, 299-320.

Elton, C. S., 1958. *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*. 181p., Methuen & Co. Ltd., London.

Gardner, M. R. and Ashby, W. R., 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature*, **228**, 784.

Gould, S. J., Raup, D. M., Sepkoski, J. J. Jr., Schopf, J. M. and Simberloff, D. S., 1977. The shape of evolution: a comparison of real and random clades. *Paleobiology*, **3**, 23-40.

Hallam, A., 1984. Pre-Quaternary sea-level changes. *Annual Review of Earth and Planetary Science*, **12**, 205-243.

Halley, J. M. and Iwasa, Y., 1998. Extinction rate of a population under both demographic and environmental stochasticity. *Theoretical Population Biology*, **53**, 1-15.

Hayami, I. and Hosoda, I., 1988. *Fortipecten takahashii*, a reclining pectinid from the Pliocene of north Japan. *Palaeontology*, **31**, 419-444.

平野弘道・利光誠一・松本 崇・高橋一晴, 1999. 白亜紀中期の生物事変と古環境変動. 化石, (66), 47-49.

広瀬義躬, 1990. 種間競争をめぐる近年の論争. 科学, **60**, 465-473.

House, M. R., 1989. Ammonoid extinction events. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **325**, 307-326.

Huston, M., DeAngelis, D. L. and Post, W., 1988. New computer models unify ecological theory. *Biosciences*, **38**, 682-691.

Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415-427.

伊藤嘉昭, 1990. 生態学—激動の20年と日本の現状. 科学, **60**, 282-289.

巖佐 庸, 1990. 数理生物学入門. 352p., HBJ出版局, 東京.

巖佐 庸, 1999. よいモデルとは何だろうか? 保全生態学研究, **4**, 143-149.

巖佐 庸, 2002. 生態系の見方とシミュレーション, 楠田哲也・巖佐 庸, 生態系とシミュレーション, 1-9. 朝倉書店.

Iwasa, Y. and Mochizuki, H., 1988. Probability of population extinction accompanying a temporary decrease of population size. *Researches on Population Ecology*, **30**, 145-164.

Jablonski, D., 1986. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. *Science*, **231**, 129-133.

Judson, O. P., 1994. The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 9-16.

Kawata, M., 1995. Effective population size in a continuously distributed population. *Evolution*, **49**, 1046-1054.

Kennedy, W. J., 1977. Ammonite evolution. In Hallam, A., ed., *Patterns of Evolution: as Illustrated by the Fossil Record*, 251-304. Elsevier, Amsterdam.

Kolata, G. B., 1975. Paleobiology: random events over geological time. *Science*, **189**, 625-626, 660.

楠田哲也, 2002. 水域生態系のコンパートメントモデル. 楠田哲也・巖佐 庸, 生態系とシミュレーション, 10-30. 朝倉書店.

Lane, A. and Benton, M. J., 2003. Taxonomic level as a determinant of the shape of the Phanerozoic marine biodiversity curve. *The American*

- Naturalist*, **162**, 265-276.
- Larwood, G. P., 1988. *Extinction and Survival in the Fossil Record*. 365p., Clarendon Press, Oxford.
- Lotka, A. J., 1920a. Undamped oscillations derived from the law of mass action. *The Journal of the American Chemical Society*, **42**, 1595-1599.
- Lotka, A. J., 1920b. Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **6**, 410-415.
- Ludwig, D. and Walters, C. J., 1985. Are age-structured models appropriate for catch-effort data? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**, 1066-1072.
- McCann, K. S., 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, **405**, 228-233.
- McCann, K., Hastings, A. and Huxel, G. R., 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, **395**, 794-798.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. 203 p., Princeton University Press, Princeton.
- 増田耕一, 1991. 気象学 (特に大気循環モデル) は地球科学現代化の手本になりうるか. 月刊地球, **13**, 594-601.
- 松田裕之, 1996. 共進化理論から見た動物群集の多様性と安定化機構. 日本生態学会誌, **46**, 339-344.
- 松田裕之, 1997. 利己的な遺伝子が織りなす食物網. 巖佐 庸, 数理生態学, シリーズ・ニューバイオフィジックス, **10**, 95-105. 共立出版.
- Maurer, B. A., 1999. *Untangling Ecological Complexity: the Macroscopic Perspective*. 251p., University of Chicago Press, Chicago.
- May, R. M., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*, **238**, 413-414.
- 森 主一, 1997. 動物の生態. 582p., 京都大学学術出版会, 京都.
- Nee, S., 2003. In praise of the big picture. *Paleobiology*, **29**, 8-10.
- 大路樹生, 2003. 生物の多様度変遷を測ることは可能か? 遺伝, **57**, 23-25.
- Pimm, S. L., 1991. *The Balance of Nature?* 434p., The University of Chicago Press, Chicago.
- Raup, D. M., 1972. Taxonomic diversity during the phanerozoic. *Science*, **177**, 1065-1071.
- Raup, D. M., 1975. Taxonomic survivorship curves and Van Valen's Law. *Paleobiology*, **1**, 82-96.
- Raup, D. M., Gould, S. J., Schopf, T. J. M. and Simberloff, D. S., 1973. Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. *The Journal of Geology*, **81**, 525-542.
- Raup, D. M. and Sepkoski, J. J. Jr., 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proceedings of National Academy of Science of United States of America*, **81**, 801-805.
- Raup, D. M. and Sepkoski, J. J. Jr., 1986. Periodic extinction of families and genera. *Science*, **231**, 833-836.
- Raup, D. M. and Stanley, S. M., 1971. *Principles of Paleontology*. 388p., W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Schopf, T. J. M., 1974. Permo-Triassic extinctions: relation to sea-floor spreading. *Journal of Geology*, **82**, 129-143.
- Schopf, T. J. M., Raup, D. M., Gould, S. J. and Simberloff, D. S., 1975. Genomic versus morphologic rates of evolution: influence of morphologic complexity. *Paleobiology*, **1**, 63-70.
- Sepkoski, J. J. Jr., 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*, **7**, 36-53.
- Sepkoski, J. J. Jr., 1996. Competition in macroevolution: the double wedge revisited. In Jablonski, D., Erwin, D. H. and Lipps, J. H., eds., *Evolutionary Paleobiology*, 211-255. The University of Chicago Press, Chicago.
- Simberloff, D. S., 1974. Permo-Triassic extinctions: effects of area on biotic equilibrium. *Journal of Geology*, **82**, 267-274.
- Stanley, S. M., Signor, P. W. I., Lidgard, S. and Karr, A. F., 1981. Natural clades differ from "random" clades: simulations and analyses. *Paleobiology*, **7**, 115-127.
- 武田博清, 1990. 群集生態学の展開. 科学, **60**, 406-414.
- 竹中明夫, 1999. 木々の知識を集めてみれば: 個体ベースモデルによる森林動態の再現と予測. 保全生態学研究, **4**, 135-141.
- 竹中明夫, 2000. 格子状の森林モデル LatFor-G. [http://takenaka-akio.cool.ne.jp/etc/latfor\\_g/index.htm](http://takenaka-akio.cool.ne.jp/etc/latfor_g/index.htm) [2004, February 9]
- Taylor, P. J., 1988. The construction and turnover of complex community models having generalized Lotka-Volterra dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, **135**, 569-588.
- Tokita, K. and Yasutomi, A., 1999. Mass extinction in a dynamical system of evolution with variable dimension. *Physical Review E*, **60**, 682-687.
- Tokita, K. and Yasutomi, A., 2003. Emergence of a complex, symbiotic and stable ecosystem in replicator equations with extinction and mutation. *Theoretical Population Biology*, **63**, 131-146.
- Valentine, J. W. and Moores, E. M., 1970. Plate-tectonic regulation of faunal diversity and sea level: a model. *Nature*, **228**, 657-659.
- Van Valen, L., 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, **1**, 1-30.
- Vermeij, G. J., 1977. The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology*, **3**, 245-258.
- Vermeij, G. J., 1987. *Evolution and Escalation*. 527p., Princeton University Press, Princeton.
- Vermeij, G. J. and Leighton, L. R., 2003. Does global diversity mean anything? *Paleobiology*, **29**, 3-7.
- Volterra, V., 1926. Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memorie della Reale Accademia Nazionale dei Lincei*, **6**, 31-113.
- Volterra, V., 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *Journal du Conseil*, **3**, 1-51.
- Ward, P. D., 1992. *On Methuselah's Trail*. 212p., John Brockman Associates, New York.
- Wignall, P. B. and Hallam, A., 1992. Anoxia as a cause of the Permian / Triassic mass extinction: facies evidence from northern Italy and the western United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **93**, 21-46.
- Wignall, P. B. and Twitchett, R. J., 1996. Oceanic anoxia and the end Permian mass extinction. *Science*, **272**, 1155-1158.
- Williams, R. J. and Martinez, N. D., 2000. Simple rule yield complex food webs. *Nature*, **404**, 180-183.
- Yoshida, K., 2002. Long survival of "living fossils" with low taxonomic diversities in an evolving food web. *Paleobiology*, **28**, 464-473.
- Yoshida, K., 2003a. Evolutionary dynamics of species diversity in an interaction web. *Ecological Modelling*, **163**, 131-143.
- Yoshida, K., 2003b. The dynamics of evolutionary patterns of diversity in clades in a hypothetical food web. *Ecological Research*, **18**, 625-637.

(2003年9月30日受付, 2003年12月12日受理)