

Multi-Layer モデルにおける待ち伏せ型捕食者の 空間パターン形成

中桐齊之¹, 向坂幸雄²

¹ 兵庫県立大学環境人間学部環境人間学科

² 中村学園大学短期大学部幼児保育学科

概要

従来のメタ個体群モデルでは、生物個体は自由にパッチ間を移動していた。しかし、現実の生息地においては、パッチの空間には限りがある。本報告ではアリジゴクのような待ち伏せ型捕食者を Multi-Layer モデルを用いてシミュレーションによって解析した。その結果、パッチ間移住に「渋滞」が発生するため、共存が起こることが分かった。これは従来のメタ個体群動態からは得られなかった結果で、待ち伏せ型捕食者が高密度分布していても、結果的に餌生物の移住の渋滞効果により食べ尽くしが起きず共存できるためであることがわかった。

Spatial pattern formation of ambush predators in a multi-layered model

Nariyuki Nakagiri¹ and Yukio Sakisaka²

¹ School of Human Science and Environment, University of Hyogo

² Division of Early Childhood Care and Education, Nakamura Gakuen Junior College

Abstract

In the conventional metapopulation model, individuals were free to move between patches. However, in real-life habitats, the patch space is limited. In this report, ambush-type predators such as antlions were analyzed by simulation using a multi-layered model. It was found that “traffic jam” occurs in the migration between patches, so that prey and predator coexist. This is a result that could not be obtained from conventional metapopulation dynamics. It was found that even if the ambush-type predators are distributed at high density, they can coexist without being exhausted due to the traffic-jam effect of the migration of prey organisms.

1 はじめに

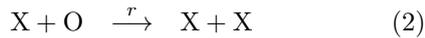
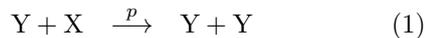
アリジゴクやクモのような待ち伏せ型捕食者の中には、密集化分布という奇妙な空間分布をとるものがあることが知られている。アリジゴクはウスバカゲロウの幼虫で、すり鉢型の巣穴（クレーター）を作り、巣穴に落ちてきた虫に砂をかけ底に落として捕食する、待ち伏せ型の捕食者の一種である。その巣穴は集中分布していることが多い。なぜ密集してい

ても餌を食べ尽くしてしまわないのか？ 多くの人は、アリジゴクは自らにとって環境の良い所に集まるという環境密度理論 [1] など、効率の最適化によって説明しようとしている。しかし、それらが上手く説明ができていないとは言い難い。本研究では複数の正方格子を用いたモデル（以下、Multi-Layer モデル）による解明を考える。これは、パッチの許容量が有限であるという Yokoi らの提案した非線形拡散モデル [2, 3] を発展させた空間モデルである。本研

究では、仮想格子空間上の個体群動態をシミュレーション解析することで、餌、捕食者両種が共存する条件を調べた。

2 Multi-Layer モデル

アリゾグクが巣穴を作るためには砂地であることや水分含有率などの条件が必要である。このような条件を満たす生息領域はパッチ状に分布する。ここではモデル構造を単純化するために生息領域として2つの正方格子（レイヤー）を考える。なぜなら1レイヤーで考えるならば多くの条件設定が必要となるからである。格子 i における、格子点（セル）の総数を C_i とする ($i = 1, 2$)。各セルは次の3状態のうち1つをとる：餌 (X)、捕食者 (Y)、空地 (O)。餌はアリなどの往來型生物を想定、捕食者はアリゾグクなどの待ち伏せ型捕食者を想定する。セル間の相互作用は通常の餌・捕食者モデルで表す [4]。



ここで、反応 (1) は Y の捕食プロセスで捕食率を p とする。反応 (2) は X の増殖プロセスで増殖率を r とする。また反応 (3) および (4) は、それぞれ生物個体 X または Y の死亡プロセスである。X および Y の死亡率を d_X, d_Y とする。

伝統的なパッチ環境のモデルでは、パッチ間の移動（移住）の際、図 1(a) のようにパッチの許容量を考慮せずに移動可能であった。しかし、Yokoi らのモデル [2] は、パッチの許容量を考慮したモデルとしている。このモデルに対し、本研究ではパッチを格子空間（レイヤー）とし、複数の格子空間（レイヤー）間を移動可能とする Multi-Layer モデルを用いることでレイヤー許容量を考慮したモデルを構築した。このモデルでは移動の際に、図 1(b) のように移動先のレイヤーに O が存在しているときのみ移動可能とする。このような仮定（排除体積効果）は、交通流では不可欠である。なぜなら、この仮定が無ければ渋滞は起きないからである。しかし、伝統的なメタ個体群（図 1(a)）ではこのような仮定は行われていない。また、Layer 内での反応を隣接格子間に限定することで、個体の位置関係を考慮することができるモデルとした。

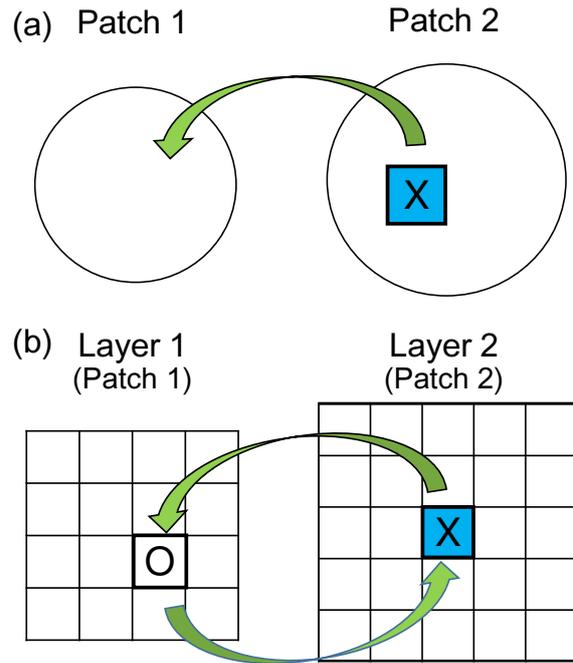


図 1: 移動モデル。餌 X がレイヤー 2 から 1 へ移動する場合。(a) 従来のメタ個体群モデル: 制限なく移動できる。(b) Multi-Layer モデル: X は空地 (O) にのみ移動できる。

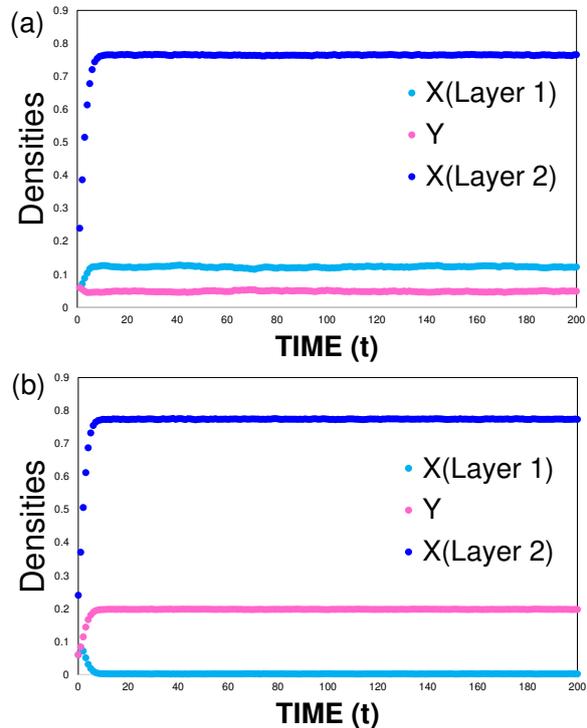


図 2: 個体群動態の時間変化。レイヤー 1 のサイズは、 $C_1 = 10000$ 、レイヤー 2 のサイズは $C_2 = 40000$ 。(a) $d_Y = 0.4$ 、(b) $d_Y = 0.01$ 。

このモデルを用いて、計算機シミュレーションによる解析を行う。シミュレーション方法は、反応と移動（拡散）のプロセスを交互に行うこととし、次の(A),(B)を行った:

- (A) 初期配置として、レイヤー1にXとYをレイヤー2にはXのみをランダムに配置する。
- (B) 以下の(i)(ii)を格子数 $C(C = C1 + C2)$ 回繰り返し1モンテカルロステップ(MCS)とする。

(i) 反応プロセス:

全ての反応は同一レイヤー内部で行う。ここで反応(1)と(2)は、隣接セル間(ノイマン近傍)でのみ行う。具体的には、隣接2点をランダムに取り、2点がYとXであった場合は捕食率 p でXをYに変える(反応(1))。XとOならば増殖率 r でOをXに変える(反応(2))。ここで、それぞれの格子は周期境界条件とする。次に、ランダムに1点を取り、それがXであった時は死亡率 d_X でXをOに変える(反応(3))。Yであった時、死亡率 d_Y でYをOに変える(反応(4))。餌しかないレイヤー2では反応(2),(3)のみが起こる。

(ii) 移動プロセス:

異なるレイヤー間のみで餌(X)だけが移動率 m で移動できる。このとき図1(b)の様に移動先が空地(O)である場合だけ移動可能と仮定する。具体的には2つのレイヤー全体からランダムに1点を取り、その点が存在しないもう一方のレイヤーからランダムに1点を選ぶ。2点がXとOのとき移動率 m で両者を交換する。

3 シミュレーション結果

個体群動態は図2のようになる(パラメータは、 $p = 1.0, r = 1.0, m = 1.0, d_X = 0.03$)。ここで、格子サイズを $C1 = 10000(= 100 \times 100)$, $C2 = 40000(= 200 \times 200)$ とし、死亡率を(a) $d_Y = 0.4$ 、(b) $d_Y = 0.01$ とした。桃色プロットは捕食者(Y)の密度であり、レイヤー1にのみ存在する。水色と紺色のプロットは、それぞれレイヤー1とレイヤー2での餌(X)の密度である。図2より、やがて系は定常状態となることが分かる。図2(b)は、従来のメタ個体群動態からは得られなかった結果で、両レイヤーの移住者(餌X)の密度は等しくない。従来

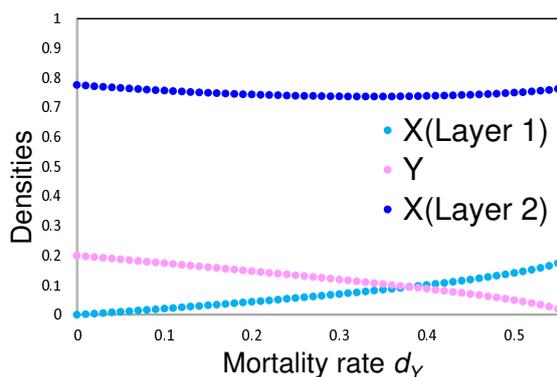


図3: 死亡率 d_Y の変化に対する個体群密度の変化。 $C1 = 10000, C2 = 40000$ 。

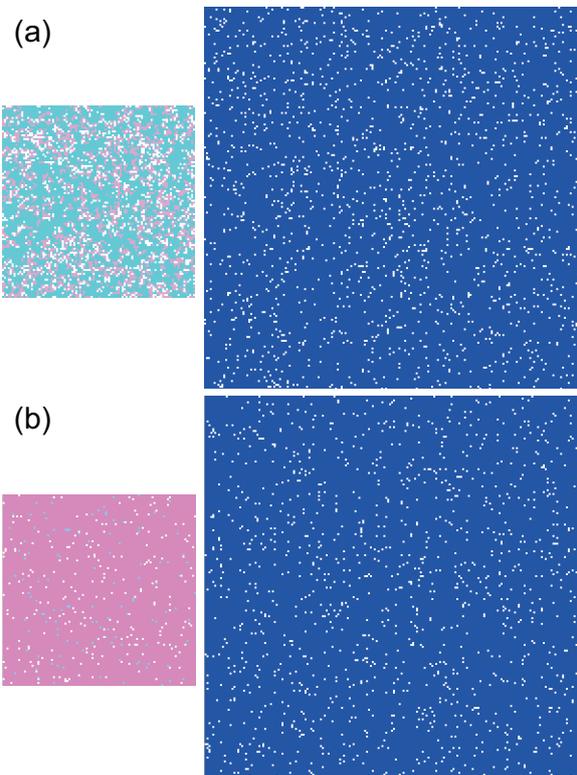


図4: 定常状態での空間パターン。紺色と水色は餌(X) 桃色は捕食者(Y)を示す。左側はレイヤー1($C1 = 10000$)、右側はレイヤー2($C2 = 40000$)。(a) $d_Y = 0.4$, (b) $d_Y = 0.01$ 。(b)は、従来のメタ個体群動態からは得られなかった結果である: 移住者(餌X)の密度が両レイヤーで等しくない。レイヤー2には餌Xが高密度であるにもかかわらず、レイヤー1でのXは絶滅寸前である。

のメタ個体群動態では、移住者が両レイヤー間を自由に行き来できるため、両レイヤーの定常密度は等しくなり、死亡率 d_Y が小さくなると、餌の絶滅が両レイヤーで同時に起きる。しかし、Multi-Layer モデルでは、自由な移動は許されない。レイヤー 2 は餌 (X) が高密度であるにもかかわらず、レイヤー 1 での餌 (X) は絶滅寸前となっている。

図 3 では、捕食者が絶滅しない区間での各生物の定常密度が、捕食者と餌に共通する死亡率 d_Y に対してプロットされている。図 3 において、 d_Y が 0 に近づいても、餌はレイヤー 1 とレイヤー 2 で同時に絶滅が起こることはない。この定常密度の結果は、伝統的なメタ個体群では観測されない現象である。すなわち、餌 (X) はレイヤー 1 では実質的な絶滅状態となっても、絶滅していないレイヤー 2 から移住が起き続けるため、完全な絶滅は起きない。

定常状態での空間パターンを図 4 に示す。図 4(a) は、 $d_Y = 0.4$ 、レイヤー 1 のサイズが $C_1 = 10000$ 、レイヤー 2 のサイズが $C_2 = 40000$ のとき、捕食者にとってそれほど環境は良くないが、餌も捕食者もすべて適当な密度を持っている。しかし、死亡率を $d_Y = 0.01$ とした場合は、図 4(b) のようになり捕食者が高密度になっていることが分かる。このときは、図 4(a) とは異なり捕食者にとって環境が良くなっている (低死亡率) ため、レイヤー 1 では捕食者が増加し、餌がほとんどいないにも関わらず、餌と捕食者が共存している。これは、レイヤー 1 には餌がいなくても、移動によってレイヤー 2 から常に餌が供給されているためである。これまでレイヤー 1 のサイズがレイヤー 2 より小さい場合のみを示してきた。逆にレイヤー 1 のサイズがレイヤー 2 より大きい場合でも同様なことが起きる (図 5)、また、レイヤー 1 のサイズがレイヤー 2 と等しい場合でも同様であり、レイヤーのサイズには依存しない。

4 考察・まとめ

アリジゴクの巣穴は集中分布していることが多い。なぜ密集していても餌を食べ尽くしてしまわないのか？ 環境密度理論 [1] など、従来の餌捕獲効率の最適化では、うまく説明できているとは言い難かった。そこで、本研究では Multi-Layer モデルによる解明を試みた。

捕食者のレイヤーと餌のレイヤーをつなぐとき、排除体積効果を考慮すると、従来のメタ個体群では見られなかった 2 レイヤーでの餌と捕食者の共存が

見られることが分かった。とくに、捕食者の環境が良くなると、捕食者は高密度でも共存し、すみ分けをしているようなパターンが見られる (図 4(b))[3]。この理由は次のように考えられる。図 4 において、(a) では Y にある程度死亡率が存在するため空き地が発生し、そこに侵入した X により水色がある程度存在する。(b) は死亡率が低いため Y の密度が高くなる。餌はレイヤー 2 からレイヤー 1 に移動する際、X か Y が存在する (0 ではない) ため移動が阻害され「渋滞」が発生する。その結果、レイヤー 2 の密度は増加する。このようにして、両レイヤーのすみ分けが起こると考えられる。ゆえに、捕食者が密集化し、餌を食べ尽くしてしまう程の高密度となっても、共存することが可能なのは、レイヤー間移動に渋滞が起きると、待ち伏せ型捕食者が高密度になっても、他のレイヤーでの餌が増殖が続き、餌が供給され続けるためであると考えられる。ここでの結論は、待ち伏せ型捕食者に共通して適用できると考える。例えばクモでも同じような原因で密集化しても共倒れが起きないと考えられる。

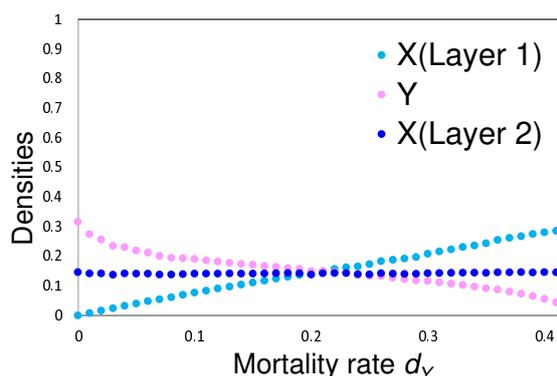


図 5: 死亡率 d_Y の変化に対する個体群密度の変化。 $C_1 = 40000$, $C_2 = 10000$ 。

参考文献

- [1] 森下正明, 日本生態学会誌 4 (1954) 71-79.
- [2] Yokoi, H., Tainaka, K. and Sato, K. J. Theor. Biol. **477** (2019) 24-35.
- [3] Yokoi, H., Tainaka, K., Nakagiri, N. and Sato, K. Ecological Informatics **55** (2020) 101022.
- [4] Nakagiri, N., Sakisaka, Y., Togashi, T., Morita, S., Tainaka, K., Ecol. Info. **5** (2010) 241-247.