

## 確率格子モデルを用いた生息地分断化の解析: 空間の効果の有効性

Analysis of the Habitat Destruction with Stochastic Processes on the Square Lattice:

The Effects of Special Pattern

\*中桐 齊之・\*\*向坂 幸雄・\*\*\*泰中 啓一

\*兵庫県立大学環境人間学部, \*\*中村学園大学短期大学部幼児保育学科, \*\*\*静岡大学創造科学技術大学院

\*Nariyuki Nakagiri, \*\*Yukio Sakisaka and \*\*\*Kei-ichi Tainaka

\*School of Human Science and Environment, University of Hyogo, Himeji 670-0092, JAPAN

\*\*Division of Early Childhood Care and Education, Nakamura Gakuen Junior College, Fukuoka 814-0198, JAPAN

\*\*\*Department of Systems Engineering, Shizuoka University, Hamamatsu 432-8561, JAPAN

nakagiri@shse.u-hyogo.ac.jp

Habitat destruction is one of the important causes of extinction. To study local destruction of habitat, we present lattice ecosystems composed of prey and predator. These systems correspond to lattice versions of the Lotka-Volterra model, where interaction is allowed between neighboring lattice points. We apply the random and continuous destruction to the lattice ecosystems. The predation is interrupted by these destructions; however prey does not suffer direct damage. When the destructed site density increases, we found that these systems exhibit different kinds of extinction due to habitat fragmentation: sometimes the predator species goes extinct rapidly. Some of the results can be explained by a mean-field theory such as the Lotka-Volterra equation. However, the extinction thresholds are different from the mean-field theory prediction. This may be the result of fragmentation of habitat via habitat loss. We discuss that endangered species may become extinct by the effects of the fragmentation of habitat.

### 1. はじめに

近年, 生物多様性の重要性の認識が高まり, 生物絶滅の問題が多く取り上げられている. この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[1-3]. 生息地破壊の問題については, 現在までに様々な研究が行われてきており, 生息地の面積と種数に関するものなどがあるが[4], 特に最近の調査では, 局所的で小さな破壊でもそれが蓄積されれば生態系に深刻な影響を及ぼすことがわかってきた. これは, 面積の縮小とともに生息地分断化に起因すると考えられており, 多くの調査研究が分断化の効果を取りあげ, その重要性が認識されつつある[5-7]. 生物絶滅の原因が主に面積縮小によるものなのか, 分断化によるものなのか, それとも, 2つの要因の相乗効果が絶滅を引き起こすのか, 生息地破壊による絶滅への影響は不明であり, 野外実験では説明が難しい. そこで, この生息地破壊における絶滅への影響について数理モデルによる解析を行った.

近年, 生態系環境動態の予測手法として, 格子モデルによる生息地破壊の研究が行われてきている[8]. 生息地破壊のモデルにおける破壊方法については, ランダムサイト破壊を用いて行われてきたが[9], これは生息地の面積縮小と分断化の影響の両方が含まれている. そこで, 本稿では生息地分断化の影響を解析するため, 新たに連続サイト破壊という手法を導入することにした. そして, この手法により, 生息地の分断化を変化させずに, 面積の影響を解析することとし, 2つの破壊方法を比較することにより, 生息地破壊による絶滅の要因を説明することとした.

## 2. モデル

最初に、モデル生態系として、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、二次元の格子点上に存在し、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。



上記の相互作用は、それぞれ捕食者の捕食( $p$ )、餌の増殖( $r$ )、捕食者の死亡( $m$ )を表している。なお、捕食率は  $p=1$  とした。

次に、生息地破壊を表す破壊地を、二次元格子点上に設置する。簡単のため破壊地は確率  $D$  でランダムに配置する。ゆえに  $D$  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(1a)または(1b)は、隣接した2点間でのみ起こるとし、破壊地は相互作用(1a)のみを妨害するものとする。すなわち、生息地の破壊は、捕食者(Y)の捕食が妨害され、反対に餌(X)は直接影響を受けないとする。

$D$  が非常に小さな値をとる場合、破壊地は格子の端から端まで繋がらないのに対して、 $D$  が大きな値をとる場合、破壊地はほとんど繋がる。そして、破壊地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。このパーコレーションの確率は、 $D$  が臨界点  $D_c$  (パーコレーション転移点と呼ばれる[10])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系においては、サイト破壊のとき  $D_c$  は約0.6である。また、この生物学的な意味は  $D > D_c$  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[7]を用いる。 $D=0$  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  $D$  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、破壊地を密度  $D$  で配置する。ランダムサイト破壊では、ランダムに、連続サイト破壊では、破壊地が繋がってクラスターを形成するように配置する。
- (2) 格子点上に、生物種 X, Y, 空き地 O をそれぞれ1格子点につき1種ずつ等確率で配置する。
- (3) 各々の相互作用につき次の2つのプロセスを行う。
  - (i) まず、相互作用(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Yであり、かつ、Xが破壊地上にない場合、Xを確率  $p$  によってYに変える。また、選択された2点がXとOである場合、破壊地に関係なくOを確率  $r$  によってXに変える。
  - (ii) 次に、死亡過程(1c)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、Yを確率  $m$  でOに変える。
- (4) 格子点の総数( $N \times N$ )回にステップ(3)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。
- (5) (4)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、格子 Lotka-Volterra モデルの平均場近似(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。

$$\dot{P}_X = 2rP_X(1 - P_X - P_Y) - 2p(P_X - P_{XD})P_Y, \quad (2a)$$

$$\dot{P}_{XD} = 2pP_X(D - P_{XD}), \quad (2b)$$

$$\dot{P}_Y = 2pP_Y(P_X - P_{XD}) - mP_Y. \quad (2c)$$

ここで  $P_X, P_Y, P_0$  は、それぞれ X, Y, O の密度を、 $P_{XD}$  は、破壊地上に生息する餌 X の密度を、ドットは時間  $t$  [MCS] に関しての微分を表す。(3)において  $(P_X - P_{XD})$  は、破壊地でない場所に X が存在する確率である。上記の方程式において、破壊地の繋がり効果は考慮されていない。

$P_X, P_Y$  は定常密度をとり、 $D < 1$  のとき、以下のように表される。

$$P_X = \frac{m}{2p} + D, \quad (3a)$$

$$P_Y = r \frac{(m/2p + D)(1 - m/2p - D)}{m/2p + D + m/2r}. \quad (3b)$$

### 4. 結果と考察

格子モデルにおいて計算機実験を行った結果について述べる。図 1(a)は、格子上のモンテカルロシミュレーションの結果で、ランダムサイト破壊モデルにおいて、時間  $t=0$  のとき  $D$  の値を 0 から 0.2 にジャンプさせたとき ( $r=0.5, m=0.6$ )、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、 $D$  をジャンプさせた直後に捕食者(Y)は一度減少するが、その後は増加して新しい定常状態に移行することがわかる。図 1(b)は平均場近似による結果を示している。平均場近似は、捕食者(Y)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 2 は、ランダムサイト破壊モデルでの定常状態における典型的な空間パターンを、いくつかの  $D$  の値について示したものである。これらより、 $D$  の増加と共に捕食者(Y)の定常密度が減少し、特に  $D$  が大きな値をとったとき、捕食者(Y)が絶滅することがわかる。このときの値を絶滅点  $D_0$  とおく。図 3 は、図 2 の連続サイト破壊モデルの場合である。この図より、連続サイト破壊では、 $D$  の増加と共に捕食者(Y)の定常密度は徐々に減少するが、大きな値をとっても捕食者(Y)が絶滅することがないことがわかる。

図 4 は、ランダムサイト破壊モデルにおける様々な  $D$  の値に対する、餌(X)および捕食者(Y)の定常密度を示している。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、 $D$  の増加と共に捕食者の密度  $P_Y$  は減少することがわかる。また、平均場近似によって Y の減少と X の増加を予測できるが、

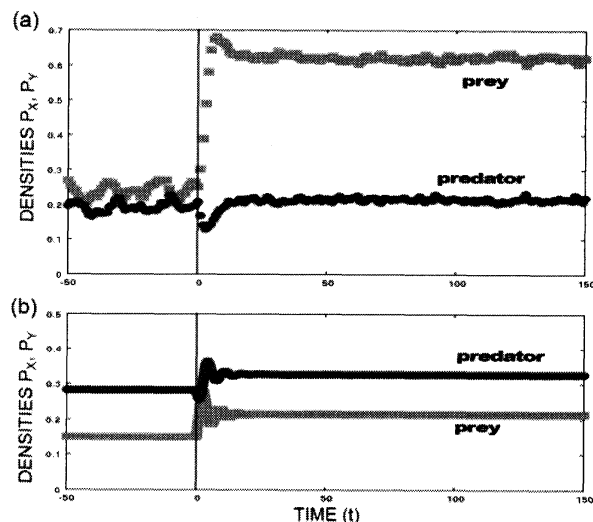


図 1. 格子モデルにおける個体群密度の時間変化。(a) シミュレーション、(b) 平均場近似。

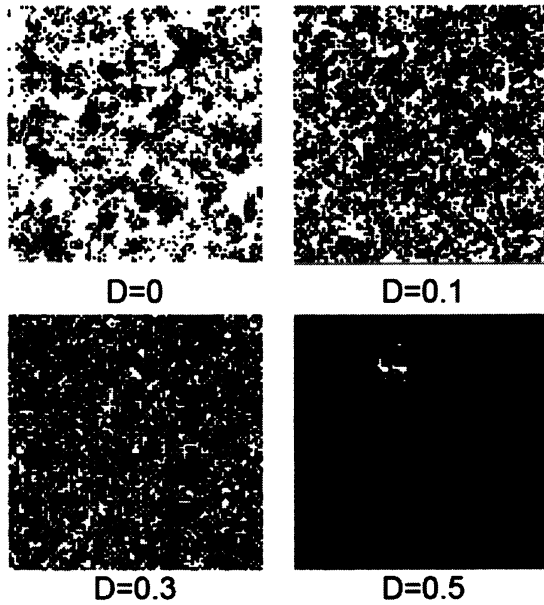


図2. ランダムサイト破壊における空間パターン(黒:Y, 濃灰色:破壊地上のX, 薄い灰色:X, 白:O,  $r=0.5, m=0.6$ ).

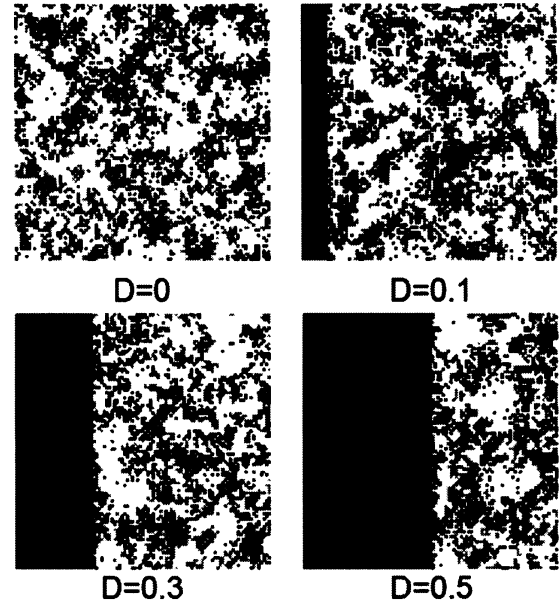


図3. 連続サイト破壊における空間パターン(黒:Y, 濃灰色:破壊地上のX, 薄い灰色:X, 白:O,  $r=0.5, m=0.6$ ).

絶滅点は異なることがわかる。Yの絶滅点は、パーコレーション転移点よりも小さな値となることが分かった。

図5は、連続サイト破壊における餌(X)と捕食者(Y)の定常密度を示している。連続サイト破壊モデルにおいては、 $D < 1$ において捕食者(Y)の絶滅が起こらないことがわかる。ランダム破壊モデルにおいては、Dがある程度大きな値をとったとき、捕食者(Y)の密度が急激に減少し絶滅が起こった(図4)が、連続破壊モデルにおいては、この急激な減少は見られなかった(図5)。また、実際に生息地分断化が起こっているかを調べるため、それぞれのモデルにおける生物種(X,Y)のクラスターの最大サイズ  $C_x, C_y$ を計測した(図6,7)。図6,7より、生息地破壊が進みDが増加したとき、連続サイト破壊モデルでは、捕食者(Y)の最大クラスターサイズが変化しないが、ランダムサイト破壊モデルでは、捕食者(Y)の最大クラスターサイズが急激に減少し、クラスターが小さなサイズとなっていることがわかる。このように、連続サイト破壊モデルにおいては、捕食者(Y)の分断化が起こっている。

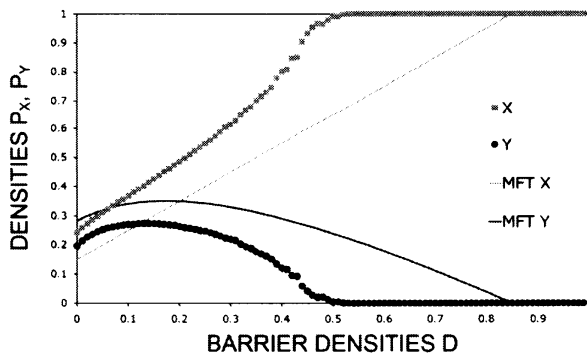


図4. ランダムサイト破壊モデルでの、定常状態におけるX, Yの密度と破壊地密度Dの関係( $r=0.5, m=0.6$ )。太線は平均場近似の結果を、プロットは  $100 \times 100$ の二次元格子における定常状態の平均値を示している。

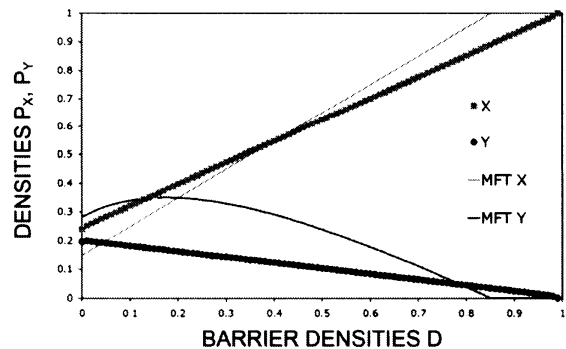


図5. 連続サイト破壊での、定常状態におけるX, Yの密度と破壊地密度Dの関係( $r=0.5, m=0.6$ )。プロットは格子モデルを太線は平均場近似の結果を示している。

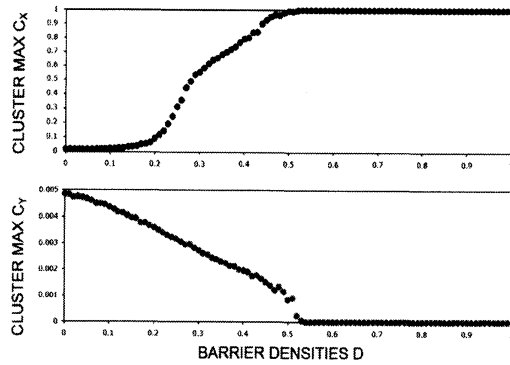


図6. ランダムサイト破壊モデルでの、定常状態における  $D$  と  $X, Y$  のクラスター最大サイズ  $C_x, C_y$  の関係( $r=0.5, m=0.6$ ).

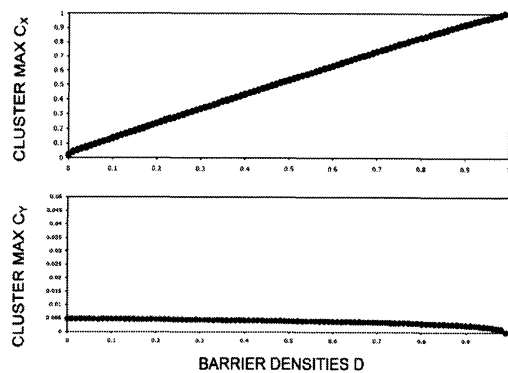


図7. 連続サイト破壊モデルでの、定常状態における  $D$  と  $X, Y$  の最大クラスターサイズ  $C_x, C_y$  の関係( $r=0.5, m=0.6$ ).

ランダムサイト破壊、連続サイト破壊のモデルの比較から、両方のモデルにおいて、生息地の面積は減少しているが、生息地の分断化の影響は、連続サイト破壊モデルでは、影響がほとんどないのに対し、ランダムサイト破壊においては、影響が大きいと考えられる。よって、図4でみられたような、生息地破壊における定常密度の急激な減少は、生息地分断化の影響によるところが大きいと考えられる。

以上のように、ランダムサイト破壊モデルでは、生息地の分断化が起こり小さなクラスターに分かれているが、連続サイト破壊では、分断化が起こらずクラスターが大きいままであることがわかった。そこで、生息地分断化と生息地破壊面積の関係を明らかにするため、ランダム破壊の破壊地一つあたりのサイズ  $S$  を変化させる実験を行うことにした。

図8は、ランダム破壊の破壊地のサイズ  $S$  を変化させ、 $S$  と  $P_x, P_y$  の関係をプロットした図である。図8よりサイズ  $S$  が大きくなると  $P_y$  の密度が増加し、捕食者(Y)が絶滅しにくくなっていることがわかる。したがって、クラスターが大きいと絶滅は起こりにくく、同じ面積を破壊するのでも、小さな面積を破壊して分断化が起こるよりも、大きな面積を破壊して分断化が起こりにくくする方が、絶滅が起こりにくいと考えられる。

このように、それぞれの種に対する生息地破壊の効果は、生息地面積だけでなく、生息地破壊の空間パターンにも依存していることがわかる。

## 5. まとめ

本稿では、2種系のモデル生態系に生息地破壊を組み込んだモデルを取り扱った。破壊地  $D$  が増加すると、捕食者(Y)の現象が起こる。この際、ランダムサイト破壊では、捕食者(Y)のクラスターサイズが小さくなり(図6)、生息地の分断化が起こる。このため、捕食者(Y)について、急激な密度減少が起こり、捕食者(Y)の絶滅が起こると考えられる(図4)。しかし、連続サイト破壊においては、捕食者(Y)のクラスターサイズに変化がなく(図7)、生息地の分断化は起こらない。このため、捕食者(Y)については、密度減少はゆるやかになり、捕食者(Y)の絶滅が起こらないと考えられる(図5)。このように、生息地破壊においては、生物の絶滅に対して、生息地の分断化の影響が重要なキーとなっていることがわかる。また、生息地破壊においては、破壊される面積だけでなく、破壊される

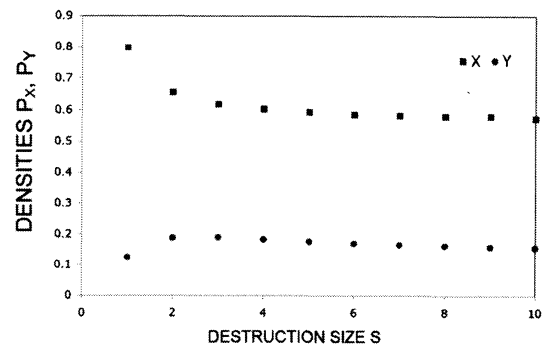


図8. 破壊地のサイズ  $S$  と  $X, Y$  の定常密度の最大クラスターサイズ  $C_x, C_y$  の関係( $r=0.5, m=0.6$ ).

空間パターンが重要である(図 6,7)ことを示唆している。よって、クラスターが大きいと絶滅が起こりにくいことから、同じ面積を生息地破壊するときにおいても、小さな面積を破壊して分断化が起こるような破壊よりも、大きな面積を破壊して分断化が起こりにくくする破壊の方が、捕食者(Y)の絶滅は、起こりにくいと考えられる。

また、平均場近似は、餌-捕食者系(1)における、餌(X)と捕食者(Y)の個体群動態をよく予測できている(図 1,4,5)。しかし、平均場近似によって、この系の挙動を完全に予測出来たわけではない。例えば、(Y)の絶滅点は、ランダムサイト破壊の絶滅点とも連続サイト破壊の絶滅点とも一致していない(図 4,5)。

これまで、破壊地の密度  $D$  を 0 から 0 でない値へとジャンプさせるシミュレーション実験を行ってきた。ここで、より一般的な場合を考えてみる。すなわち、 $D$  が  $D_1$  から  $D_2$  に増加する場合である。 $D_1 < D_0 < D_2$  のとき、捕食者(Y)は絶滅すると考えられる。そして  $D_2 - D_1$  の値がどれだけ小さくても絶滅は起こりうるだろう。ある絶滅危惧種が存在するときを考えてみると、その生息地に対して、何らかの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。

本稿においては、単純な餌-捕食者系といったモデルを扱ったが、より複雑な栄養段階のモデルにおいても、同様の絶滅は起こると予測されるため、生息地の破壊の影響を考える際は、その生息地面積だけを考えるのではなく、その種の生息する場所の空間パターンや生息地の繋がりをも考慮する必要がある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] D. Tilman, R.M. May, C.L. Lehman and M.A. Nowak, *Habitat destruction and the extinction debt*, *Nature* 371 (1994), 65-66.
- [4] O. Arrhenius, *Species and area*. *J. Ecol.* 9 (1921), 95-99.
- [5] K.L. Ryall, and L. Fahrig, *Response of predators to loss and fragmentation of prey habitat : A review of theory*, *Ecology* 87 (2006), 1086-1093.
- [6] J. Bascompte and R.V. Sole, *Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models*, *J. Anim. Ecol.* 65 (1996), 465-473.
- [7] N. Nakagiri, K. Tainaka and T. Tao, *Indirect relation between species extinction and habitat destruction*, *Ecol. Model.* 137 (2004), 109-118.
- [8] J. Bascompte and R.V. Sole, *Effects of habitat destruction in a prey-predator metapopulation model*. *J. Theor. Biol.* 195 (1998), 383-393.
- [9] G.P. Boswell, N.F. Britton and N.R. Franks, *Habitat fragmentation, percolation theory and the conservation of a keystone species*, *Proc. R. Soc. Lond. B* 265 (1998), 1921-1925.
- [10] D. Stauffer, *Introduction to percolation theory*, Taylor and Francis, London (1993).