

パッチ状環境における生物群集の存続

Persistence of biological communities in a patchy environment

*難波利幸

*大阪府立大学大学院理学系研究科生物科学専攻

*Toshiyuki Namba

**Department of Biological Science, Graduate School of Science,
Osaka Prefecture University, Sakai 599-8531 JAPAN
tnamba@b.s.osakafu-u.ac.jp*

Dispersal of organisms in a heterogeneous environment strongly influences indirectly interacting populations. It is known that the source-sink habitat structure created by organismal dispersal in a heterogeneous environment can promote coexistence of locally exclusive competitors. Two populations that interfere with each other ([17]) or compete exploitatively ([14], [1]) or apparently ([12]) in an environment composed of two patches can coexist regionally even if one of them is locally inferior in both patches. The mechanism of coexistence is the higher dispersal rate of the superior and the lower dispersal rate of the inferior, and thus called emigration-mediated coexistence ([6]). Here, I report how persistence of biological communities can be realized in a patchy environment for three-species systems of exploitative competition, apparent competition, and intraguild predation.

1 はじめに

不均一環境での生物の移動・分散は、生物群集の中で間接的に相互作用する個体群の存続に大きな影響を与える。メタ群集は、不均一な環境で構成種の移動・分散によってつながる局所群集の集まりであると定義される ([20], [7])。メタ群集の動態は局所的な種間相互作用と個体のパッチ間移動に影響される。メタ群集に見られる空間的な群集構造と動態は、多種共存と生物多様性を促進することがあることが知られている ([2], [8])。

局所的には共存できない競争種が空間的に共存できることを説明するモデルは数多く提出されているが、Leibold や Holyoak はメタ群集モデルを四つの枠組みにまとめた ([9], [8])。中立 (neutral), パッチ動態 (patch dynamics), 種選別 (species sorting), 集団効果 (mass effect) の四つである ([18])。中立モデルは個体群統計学的パラメータに種間の差が無いと考え、パッチ動態モデルは均一な環境でのパッチへの移入と絶滅によってメタ群集動態を説明し、種選別モデルは局所的な環境の違いとそれに対する種の適性の違いを重視する。集団効果モデルでは、局所的な個体群動態とパッチ間移動が共通の時間スケールで起こると考え、パッチ内での個体数変動を問題にする ([9], [8], [18])。局所的な環境は均一である場合もパッチ間で異なる場合もある。以下では、集団効果モデルの枠組みで、パッチによって環境が異なる場合に、局所的な相互作用における間接効果とパッチ間移動によってメタ群集の動態がどのように決まるかを問題にする。

二つのパッチがあり、環境の違いによって生産者の生産性が異なるとしよう。そうすると生産性の高いパッチで個体数がより多くなるので、パッチ間で個体のランダムな移動があれば、生産性の高いパッチでは送り出す個体よりも受け入れる個体が少なく、生産性の低いパッチでは送り出す個体よりも受け入れる個体の方が多くなる。この意味で、生産性

の高いパッチは湧き出し (source), 低いパッチは吸い込み (sink) であると考えることができる。

生産性が高く生産者の個体数が多いパッチでは消費者の個体数も増えるから、消費者にとっても生産性の高いパッチは移出個体の多いソース、生産性の低いパッチは移入個体の多いシンクとなる。生産者や消費者の移動がない時に、一方のパッチの生産性が非常に低くなると、生産者の個体数が少なすぎるために消費者は存続できず絶滅してしまう。この場合でも、他のパッチからの消費者の移入があれば、生産性の低いパッチでも消費者は存続できるかもしれない。そうすると、消費者にとっては、他のパッチからの移入がなければ個体群を維持できないパッチをシンク、他のパッチからの個体の移入がなくても（他のパッチへの移出があっても）存続できるパッチをソースと考えることもできる。これが、ソースとシンクの第二の定義であるが、あるパッチで消費者が移入なしに存続できるか否かはパッチの生産性だけではなく、そのパッチでの他種との相互作用にも依存する。いずれにしても、パッチによって生産性に違いがあり、パッチ間での個体の移動があれば、不均一な環境ではソース・シンクの空間構造ができ、それはパッチ内での種間相互作用にも依存する。

Simon Levin ([10]) は、同質の二つのパッチでの種間競争とパッチ間移動を考慮した Lotka-Volterra 型の個体群動態モデルを提案し、局所的な動態が双安定で2種が共存できないときに、初期分布における個体数の大小がパッチによって異なれば、移出と移入により、どちらのパッチでも2種が共存できることを示した。Takeuchi ([17]) はさらに、二つのパッチが異質である場合を考え、局所動態がどのようなようになっていても、移動（拡散）率が適当な条件を満たせば、二つのパッチで2種が共存可能であることを示した。特に、どちらのパッチでも同じ種が優位な場合には、優位な種の分散率が高く劣位の種の分散率が低いことが共存のための必要条件である。

本稿では、Namba and Hashimoto ([14]), Namba ([12]), 難波 ([13]) にしたがって、消費型競争と見かけの競争の場合にソース・シンク構造による共存について解説し、最後にギルド内捕食の場合にメタ群集動態を説明する。

2 2捕食者-1被食者系

Namba and Hashimoto ([14]) は、二つの質の異なるパッチに生息する1種の被食者（資源）と2種の捕食者（消費者）からなる離散型の反応拡散モデル

$$\begin{aligned} \frac{dN_i}{dt} &= r \left(1 - \frac{N_i}{K_i} \right) N_i - \frac{C_p N_i P_i}{1 + C_p h_p N_i} - \frac{C_q N_i Q_i}{1 + C_q h_q N_i} \\ \frac{dP_i}{dt} &= \left(-m_p + \frac{B_p C_p N_i}{1 + C_p h_p N_i} \right) P_i - d_p (P_i - P_j) \\ \frac{dQ_i}{dt} &= \left(-m_Q + \frac{B_q C_q N_i}{1 + C_q h_q N_i} \right) Q_i - d_q (Q_i - Q_j) \end{aligned} \quad (1)$$

を考えた ($i, j = 1, 2; i \neq j$)。ここで、 N_i , P_i , Q_i は、それぞれ、パッチ i での被食者 N と捕食者 P と Q の個体群密度である。被食者はロジスティック成長し、機能の反応は Holling の II 型で、二つのパッチは生産性を表す環境収容力だけが異なると仮定している。

このモデルを数値計算によって調べた結果、捕食者 Q にとって、パッチ 1 もパッチ 2 もシンクであるときでも、拡散係数が適当な値をとれば、3種は振動状態または平衡状態で

共存できることが明らかになった (図 1)。共存のために必要な拡散係数についての条件は、Lotka-Volterra 型の競争の場合 ([17]) と同様に、優位な捕食者の拡散係数 d_p が大きく、劣位の捕食者の拡散係数 d_q が小さいことである。相対的に豊かなパッチで増えた優位な捕食者が相対的に貧しいパッチへ移出することによって競争圧が減り、劣位の捕食者が存続できるようになる。こうして豊かなパッチで存続できるようになった劣位の捕食者の低い拡散率での移動によって、両方のパッチで劣位の捕食者が存続できるようになる。ソース・シンク系におけるこの共存メカニズムを、Amarasekare ([6]) は移出が媒介する共存 (emigration-mediated coexistence) とよんだ。

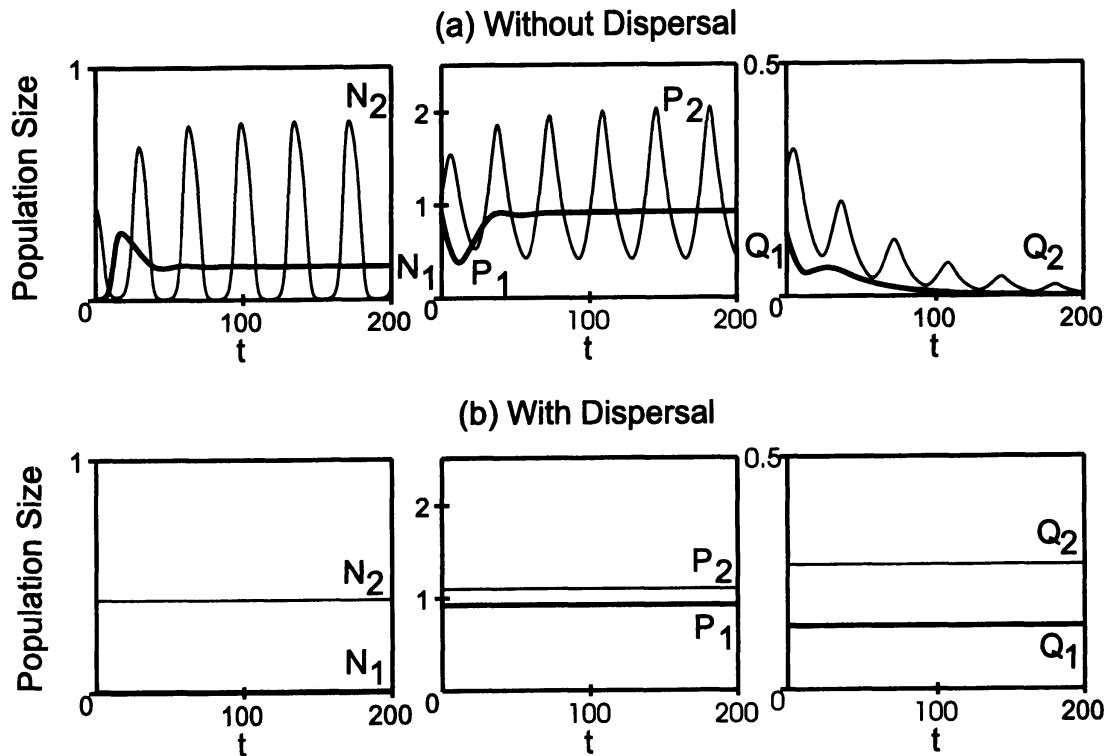


図 1: 分散がある場合とない場合の個体群動態。(a) 分散がなければ、どちらのパッチでも捕食者 Q が絶滅する場合。(b) 捕食者 P と Q の拡散率を適当に選ぶと、どちらのパッチでも 2 種の捕食者が共存する。Namba and Hashimoto [14] より。

Abrams and Wilson ([1]) は、Namba and Hashimoto ([14]) とは異なり、Lotka-Volterra 型の相互作用を仮定して同じ問題を考えた。彼らは、主に、1 種類の資源を巡る消費型競争では、最も低い資源密度で成長できる消費者 1 種だけが生存できるという Stewart and Levin ([16]) の $\hat{r}$ 則、あるいは Tilman ([19]) の R^* 則が分散によって破れ、より高い $\hat{r}$ (R^*) を持つ種が他種と共存したり他種を排除したりする場合があることを示している。Lotka-Volterra 型のモデルでは、次節で示すのと同様の方法により、一方の捕食者にとって二つのパッチがともにシンクであっても、優位な捕食者の拡散率が高くなると 2 種が共存できることを証明することができる (難波 [13])。

移出が媒介する共存では、優位な捕食者は適応度の高いパッチから適応度の低いパッチへ移動するので、ランダムな移動は非適応的であると考えられる。これに対して、個体群密度やパッチの質や適応度を考慮した移動によって共存が促進されるかどうかを調べた研

究に Amarasekare ([6]), Lin et al. ([11]) がある。

3 1 捕食者-2 被食者系

Namba ([12]) は, 被食者間に直接の干渉型の競争がない次の 1 捕食者-2 被食者モデルを考えた ($i, j = 1, 2; i \neq j$)。

$$\begin{aligned}\frac{dR_1^i}{dt} &= (r_1^i - a_1^i R_1^i - c_1 C^i) R_1^i - d_1(R_1^i - R_1^j) \\ \frac{dR_2^i}{dt} &= (r_2^i - a_2^i R_2^i - c_2 C^i) R_2^i - d_2(R_2^i - R_2^j) \\ \frac{dC^i}{dt} &= (-m^i + b_1 c_1 R_1^i + b_2 c_2 R_2^i) C^i - d_C(C^i - C^j)\end{aligned}\quad (2)$$

ここで, R_1^i, R_2^i, C^i は, それぞれ, パッチ i での被食者 (資源) R_1 と R_2 , 捕食者 (消費者) C の個体群密度である。被食者はロジスティック成長し, 被食者と捕食者の相互作用は Lotka-Volterra 型であると仮定している。パッチによって値が異なるパラメータは, 上付きの添え字 i で示している。

このモデルには, 一方の被食者が絶滅する二つの定常状態 $E_{R_1} = (R_1^{1*}, 0, C^{1*}, R_1^{2*}, 0, C^{2*})$ と $E_{R_2} = (0, R_2^{1*}, C^{1*}, 0, R_2^{2*}, C^{2*})$ がある。パッチ間移動がないときには, 最初の定常状態が安定でどちらのパッチでも被食者 2 が絶滅する, つまりどちらのパッチも被食者 2 にとってシンクであると仮定する。このとき, E_{R_1} では, それぞれのパッチでの捕食者密度 C^{i*} は,

$$\begin{aligned}C^{1*} &= \frac{1}{c_1} \left\{ r_1^1 - \frac{a_1^1 m^1}{b_1 c_1} - d_1 \left(1 - \frac{m^2}{m^1} \right) \right\} \\ C^{2*} &= \frac{1}{c_1} \left\{ r_1^2 - \frac{a_1^2 m^2}{b_1 c_1} - d_1 \left(1 - \frac{m^1}{m^2} \right) \right\}\end{aligned}\quad (3)$$

となり, $m^1 = m^2$ ではない限り, 捕食者密度 C^{1*}, C^{2*} の一方は被食者 1 の拡散率の増加関数, 他方は減少関数となる (図 2 (a))。

平衡状態の安定性を調べるには, 侵入条件, つまり, 平衡状態の近傍で, 平衡状態では 0 になっている変数の値を小さな正の数に変える摂動を与えたときに, それらの変数が増加するか減少するかを調べればよい。したがって, (ξ_1, ξ_2) を小さな正の量とすると, 線型系

$$\begin{aligned}\frac{d\xi_1}{dt} &= (r_2^1 - c_2 C^{1*}) \xi_1 - d_2(\xi_1 - \xi_2) \\ \frac{d\xi_2}{dt} &= (r_2^2 - c_2 C^{2*}) \xi_2 - d_2(\xi_2 - \xi_1)\end{aligned}\quad (4)$$

において (ξ_1, ξ_2) が増加する, つまり原点において係数行列の最大固有値が正であれば被食者 2 は存続できる。被食者 2 自身の拡散率 d_2 が 0 である時には, $r_2^i - c_2 C^{i*}$ が各パッチでの成長率となり, これが負であればそのパッチは被食者 2 にとってシンク, 正であればソースということになる。

捕食者密度 C^{1*} , C^{2*} の一方は被食者 1 の拡散率の増加関数, 他方は減少関数であることから, 成長率 $r_2^i - c_2 C^{i*}$ の一方は被食者 1 の拡散率の減少関数, 他方は増加関数となる (図 2 (a))。したがって, シンクだったパッチの一方では d_1 の増加とともに必ず成長率が正となり, このパッチがシンクからソースに変わるので, 被食者 2 は存続可能になる (図 2 (a))。被食者 2 の拡散率 d_2 が 0 でないときには, 線形系 (4) の固有値の積が負に変わるという条件から被食者 2 が存続できるかどうかを判断することができる (図 3 (a))。

次に, 移動がないときには, 被食者 2 にとって一方のパッチはシンク (被食者 1 にとってソース), 他方はソース (被食者 1 にとってシンク) である場合を考える (図 2 (b))。このとき, 被食者 1 も被食者 2 も低率で移動するとき, ソースからの移出によってシンクでの損失を補うことができるので, 2 種の被食者はどちらのパッチでも共存することができる (図 3 (b))。これは, 1 捕食者-2 被食者系 (見かけの競争) の場合の, Levin (1974) の 2 種の干渉競争の場合の結果に当たる。しかし, 被食者 1 の拡散率の増加にともなう成長率の増減によって, ソースだったパッチがシンクに, シンクだったパッチがソースに変わるにあたって, ソースが先にシンクに変わることがある (図 2 (b))。このとき, 中間の拡散率に対してどちらのパッチも被食者 2 にとってシンクとなり, 被食者 2 が絶滅することがある (図 2 (b), 図 3 (b))。この場合でも, 拡散率がさらに大きくなると, もともとシンクだったパッチがソースに変わり, 再び 2 種の共存が実現する。つまり, 2 種の被食者が異なるパッチで優位な時には, 拡散率がどちらも小さい時, あるいは一方の拡散率が大きく他方の拡散率が小さい時に共存し, どちらの拡散率も大きくて全体が均質化する時には相対的に弱い種が絶滅するが, 相手の拡散率が中間の時にも相対的に弱い種が絶滅することがある。

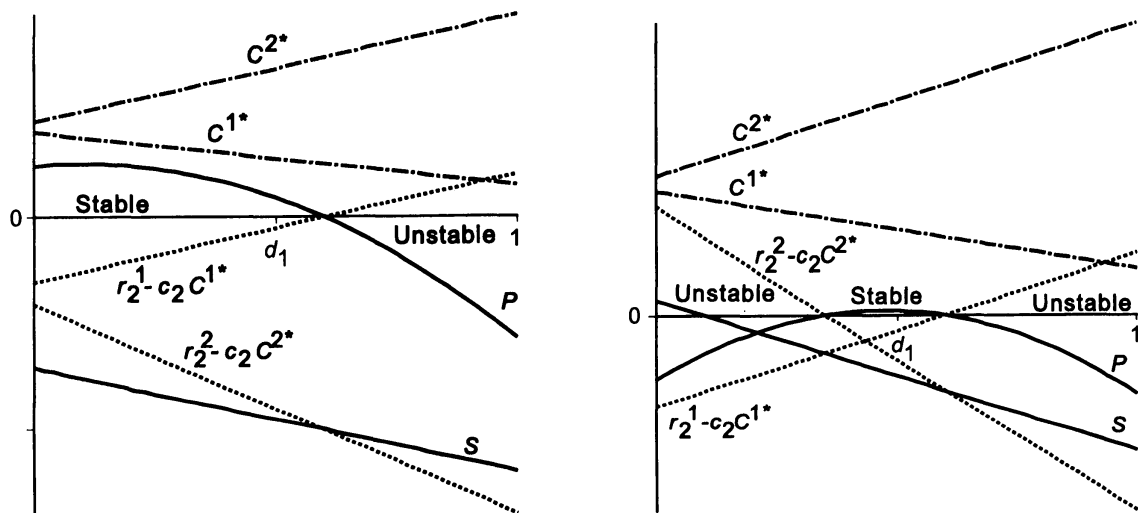


図 2: 拡散率と一方の被食者が絶滅する定常状態の安定性との関係。一点鎖線は一方の被食者が絶滅する場合の各パッチでの捕食者の個体数, 点線は各パッチでの被食者 2 の成長率, 実線で示された S と P は, 固有値の和と積。(a) 移動がなければ, 二つのパッチとも被食者 2 にとってシンクの場合 (b) 移動がない時, 被食者 2 にとって一方のパッチはシンク, 他方はソースの場合

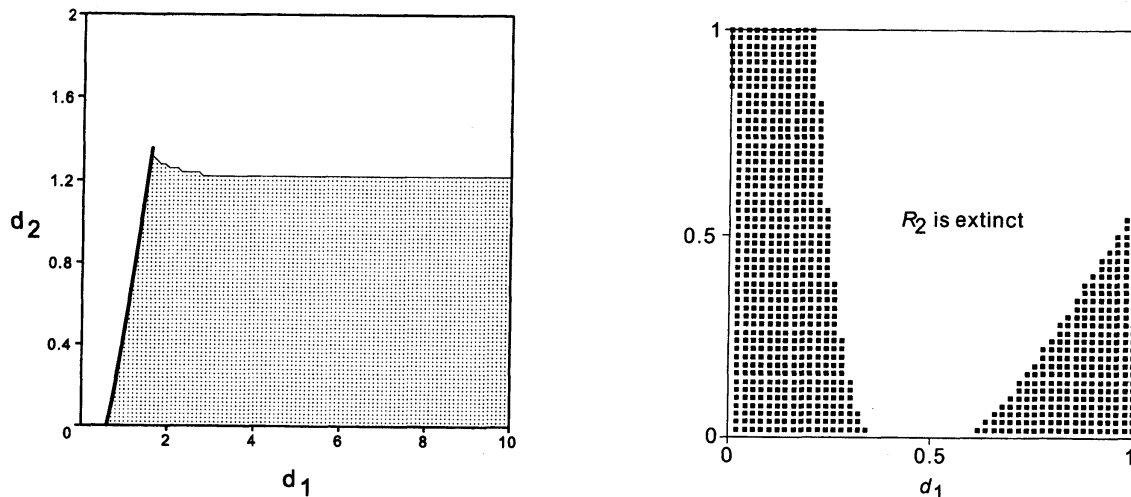


図 3: 2種の被食者の拡散率と系の漸近状態の関係。黒い点で示された部分では2種の被食者と捕食者が共存する。(a) 移動がなければ、二つのパッチとも被食者2にとってシンクの場合。Namba [12] より。(b) 移動がない時、被食者2にとって一方のパッチはシンク、他方はソースの場合

4 ギルド内捕食系

資源、資源を利用する消費者、消費者と資源の両方を利用する捕食者からなるギルド内捕食系を、二つのパッチで考える ($i, j = 1, 2; i \neq j$)。

$$\begin{aligned}
 \frac{dR^i}{dt} &= (r^i - a_{RR}R^i - a_{RC}C^i - a_{RP}P^i) R^i \\
 \frac{dC^i}{dt} &= (-m_C + e_{RC}a_{RC}R^i - a_{CP}P^i) C^i - d_C(C^i - C^j) \\
 \frac{dP^i}{dt} &= (-m_P + e_{RP}a_{RP}R^i + e_{CP}a_{CP}C^i) P^i - d_P(P^i - P^j)
 \end{aligned} \tag{5}$$

ここで、 R^i , C^i , P^i は、それぞれ、パッチ i での資源 R 、消費者 C 、捕食者 P の個体群密度である。資源はロジスティック成長し、資源と消費者、消費者と捕食者、資源と捕食者の相互作用は Lotka-Volterra 型であると仮定している。パッチによって、資源の内的自然増加率が異なると仮定している。

この系は、共通の資源を利用するという意味で同じギルドに属する消費者が捕食者に食われるので、ギルド内捕食系とよばれる。ギルド内捕食系では、消費者と捕食者は消費型競争をし、捕食者が資源も消費者も食うために、資源と消費者は見かけの競争の関係にある。消費型競争をする消費者と捕食者の間に食うものと食われるものの関係があるため、2捕食者-1被食者系の場合とは異なり、消費者と捕食者の間に非対称な関係が生じる。

ギルド内捕食のメタ群集モデル (5) でも、資源の密度効果 a_{RR} が0であることを仮定すれば、1捕食者-2被食者系の場合と同様に、拡散率の増加とともに、消費者（ギルド内被食者）が絶滅する状態、捕食者（ギルド内捕食者）が絶滅する状態の安定性がどのように変化するかを調べることができる。ただし、この場合、密度効果がないために、資源と消費者、資源と捕食者の系はどちらも中立安定であり、無限に多くの周期解を持つ。そ

して、二つの系の振動数の違いによって、孤立したパッチでも複雑な振動を引き起こすことがある。

この系でも、2捕食者-1被食者系や1捕食者-2被食者系と同様に、二つのパッチが消費者にとって、あるいは捕食者にとって、どちらもシンクである時には、優位な種の拡散率が上がるとともにシンクの一方がソースに変わり共存が実現することがある。また、ギルド内捕食系では、移動がないときに個体数が振動している場合に、移動・分散により振動が止まる安定化効果も見られる。

さらに、ギルド内捕食系では、消費者が絶滅する状態と捕食者が絶滅する状態のどちらも安定な双安定性が知られているが、移動・分散が加わった場合には、3種共存状態と捕食者が絶滅する状態が双安定になることもあるなど、相互作用の非対称性と移動・分散によってさまざまな現象が現れる。

ギルド内捕食のメタ群集モデルは Amarasekare ([3], [4]) によっても研究され、ギルド内捕食者が優位なパッチ、ギルド内被食者が優位なパッチ、両者が共存するパッチの3パッチを考えたモデルで、ランダムな分散が共存を促進することが明らかにされ、適応度や密度に依存する分散の効果も調べられている。しかし、空間を考慮しなくても複雑な挙動が現れるギルド内捕食の場合にメタ群集の挙動を整理するにはもう少し研究が必要であると思われる。

5 おわりに

本稿では、消費型競争、見かけの競争、ギルド内捕食の場合に、パッチの異質性と種間相互作用における間接効果を考慮したメタ群集モデルとその性質を紹介したが、不均一な環境における食物網の研究はまだまだ限られている ([5])。より多くの種を含む食物網、相利などの正の相互作用を含む群集について、パッチのつながり方 ([15])、移動・分散のパターン ([6], [11]) などを考慮した研究が必要とされている。

参考文献

- [1] Abrams, P.A., and Wilson, W.G., 2004. Coexistence of competitors in metacommunities due to spatial variation in resource growth rate; does R^* predict the outcome of competition? *Ecol. Lett.*, **7**, 929-940.
- [2] Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecol. Lett.*, **6**, 1109-1122.
- [3] Amarasekare, P. 2006. Productivity, dispersal and the coexistence of intraguild predators and prey. *J. Theor. Biol.*, **243**, 121-133.
- [4] Amarasekare, P. 2007. Spatial dynamics of communities with intraguild predation: the role of dispersal strategies. *Am. Nat.*, **170**, 819-831.
- [5] Amarasekare, P. 2008. Spatial dynamics of food webs. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **39**, 479-500.

- [6] Amarasekare, P. 2010. Effect of non-random dispersal strategies on spatial coexistence mechanisms. *J. Anim. Ecol.*, **79**, 282-293.
- [7] Hanski, I. A., and Gilpin, M. E. (eds.). 1997. Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution. Academic Press, San Diego.
- [8] Holyoak, M., Leibold, M.A., and Holt, R.D., 2005. Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities. Chicago University Press, Chicago.
- [9] Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., and Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, **7**: 601-613.
- [10] Levin, S.A., 1974. Dispersion and population interactions, *Am. Nat.*, **108**, 207-228.
- [11] Lin, W.-T., Hsieh, C.-h., and Miki, T. 2013. Difference in adaptive dispersal ability can promote species coexistence in fluctuating environments. *PLoS One*, **8**, e55218.
- [12] Namba, T., 2007. Dispersal-mediated coexistence of indirect competitors in source-sink metacommunities, *Japan J. Indust. Appl. Math.*, **24**, 39-55.
- [13] 難波利幸, 2009. パッチ状環境における群集動態モデル. シリーズ 数理生物学要論 巻2, 「空間」の数理生物学 (日本数理生物学会編, 瀬野裕美責任編集), 共立出版, 東京. pp.11-37.
- [14] Namba, T., and Hashimoto, C., 2004. Dispersal-mediated coexistence of competing predators, *Theor. Popul. Biol.*, **66**, 53-70.
- [15] Namba, T., Umemoto, A., and Minami, E., 1999. The effects of habitat fragmentation on persistence of source-sink metapopulations in systems with predators and prey or apparent competitors, *Theor. Popul. Biol.*, **56**, 123-137.
- [16] Stewart, F.M., and Levin, B.R., 1973. Partitioning of resources and the outcome of interspecific competition: a model and some general considerations. *Am. Nat.*, **107**, 171-198.
- [17] Takeuchi, Y., 1989. Diffusion-mediated persistence in two-species competition Lotka-Volterra model. *Math. Biosci.*, **95**, 65-83.
- [18] 瀧本 岳, 2008. メタ群集の理論と適用. シリーズ 群集生態学 5, メタ群集と空間スケール (大串・近藤・野田編), 京都大学学術出版会, 京都. pp.73-86.
- [19] Tilman, D., 1980. Resources: a general mechanistic approach to competition and predation. *Am. Nat.*, **116**, 362-393.
- [20] Wilson, D. S. 1992. Complex interactions in metacommunities with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, **73**, 1984-2000.