

格子生態系における生息地破壊：サイト破壊とボンド破壊

兵庫県立大学・環境人間学部 環境人間学科 中桐斉之(Nariyuki Nakagiri)

School of Human Science and Environment

University of Hyogo

静岡大学・工学部 システム工学科 泰中啓一(Kei-ichi Tainaka), 吉村仁(Jin Yoshimura)

Department of System and Engineering

Shizuoka University

1. はじめに

生息地破壊は、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[1]。現在までに生息地破壊に関して多くの研究がなされてきた。それらの一つとして、餌-捕食者の2種系における研究があるが、これらは主に破壊された土地に生物種が生息出来なくなるというサイト破壊を取り扱っている[2]。しかし最近、我々は、サイトとサイトの繋がりを破壊するボンド破壊を取り扱う研究を行った[3,4]。これは生息地自体を破壊するのではなく、その生息地どうしの繋がりを破壊するものである。また、格子モデルにおいてよく用いられる平均場近似は、空間的な効果を考慮しないので、生息地破壊の面積のみの効果を取り扱うことができる。そこで、本報告では、モデル生態系として餌-捕食者系を用い、ボンド破壊・サイト破壊・平均場近似の3つの方法を比較することにし、生息地破壊の効果について生息地の面積とその分断化について注目し、解析した結果を報告する。

2. モデル

最初に、簡単な生態系のモデルとして、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。



上記の反応は、それぞれ捕食者の捕食(p)、餌の増殖(r)、捕食者の死亡(m)を表わしている。そしてこの系に、生息地破壊としてサイト破壊及びボンド破壊を用いる。まず、はじめにボンド破壊モデルを用いて解析を行った。壁を隣接する格子点間に置く。簡単のため、壁は確率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、壁は相互作用(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)の増殖が妨害され、反対に餌(X)は直接影響を受けないとする。

次に、サイト破壊モデルを用いて実験を行った。あるサイトが破壊されたとき、捕食者はそのサイトに生存できない。そして、反対に餌は破壊地の中でも生きることが出来るとする。このとき破壊地の密度をDとすると、サイトは次の5タイプに識別できる。捕食者: Y, 破壊地上の餌: $X_D (X \cap D)$, 破壊されていない生息地上の餌: $X \cap \bar{D}$, 破壊地上の空き地: $O \cap D$, 破壊されていない生息地上の空き地: $O \cap \bar{D}$ 。なお、シミュレーション実験を通して破壊地の位置は変化しないものとした。

Dが非常に小さな値をとる場合、破壊地は格子空間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、壁はほとんど繋がる。この壁が格子の端から端まで繋がると生息地は2つに分断されるが、この現象は

パーコレーションと呼ばれる。このパーコレーションの確率は、 D が臨界点（パーコレーション転移点と呼ばれる[5]）を超えたときに0でない値をとる。そして、二次元格子状においてはボンド破壊における臨界点の値 D_{BC} 、サイト破壊における臨界点の値 D_{SC} は、それぞれ $D_{BC}=0.5$, $D_{SC}=0.6$ である。また、この生物学的な意味は $D > D_{BC}$ （もしくは $D > D_{SC}$ ）において種 Y の生息地が分断化されるという事である。

3. シミュレーション方法

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[6]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。

サイト破壊モデルにおける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、1 格子点につき 1 種ずつ等確率で配置する。
- (2) 各々の反応につき次の 2 つのプロセスを行う。
 - (i) まず、反応(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 Y と X であり、かつ、X が破壊地の上に存在していない場合、X を比率 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、破壊地の有無に関係なく O を比率 r によって X に変える。
 - (ii) 次に、(1c)の反応を実行する。任意の格子点を 1 つ選びそれが Y で占められる場合、確率 m で O に変える。
- (3) 格子点の総数($N \times N$)回にステップ(2)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。
- (4) (3)を 2000MCS 繰り返す。なお、格子は周期境界条件を用いた。

ボンド破壊モデルにおいても、サイト破壊モデルと同様の手法で実験を行った。ただし、ボンド破壊モデルにおいては破壊地の存在はなく、代わりに、Y と X が存在する格子点の間に壁が存在しない場合に、X を Y に変化させるとした。

4. 平均場近似

まず、Lotka-Volterra 方程式の平均場近似(MFT)による理論的な結果について述べる。ボンド破壊モデルにおいて、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。

$$\begin{aligned}\dot{P}_X &= 2rP_X P_O - 2p(1-D)P_X P_Y, \\ \dot{P}_Y &= 2p(1-D)P_X P_Y - mP_Y.\end{aligned}\quad (2)$$

ここで P_X, P_Y, P_O は、X, Y, O の密度($P_X + P_Y + P_O = 1$)を表し、ドットは時間 t [MCS] に関しての微分を表す。(2)において $(1-D)$ は壁が存在しない確率である。ゆえに上記の方程式において、壁の繋ぎの効率は考慮されない。 P_X, P_Y は定常密度をとり、 $m < 2p(1-D)$ のとき、以下のように表される。

$$\begin{aligned}P_X &= \frac{m_Y}{2p(1-D)}, \\ P_Y &= r \frac{1-m/(2p(1-D))}{p(1-D)+r}.\end{aligned}\quad (3)$$

$m < 2p(1-D)$ のとき(3)式は安定となる。反対に、 $m > 2p(1-D)$ のとき、捕食者 Y は絶滅する($P_Y=0$)。このとき、絶滅点を D_{BO} とすると $D_{BO}=1-m/2p$ である。そして、X は絶滅しない。

次に、サイト破壊モデルにおいて、 P_X, P_Y, P_O, P_{XD} の 4 つのタイプの密度を考える。ここで、 P_{XD} は破壊地上に存在する餌の密度である。平均場近似の時間発展は、以下のように表される。

$$\begin{aligned}\dot{P}_X &= 2rP_X(1-P_X-P_Y) - 2p(P_X - P_{XD}) - P_Y, \\ \dot{P}_{XD} &= 2rP_X(D - P_{XD}),\end{aligned}$$

$$\dot{P}_Y = 2p(P_X - P_{XD}) - mP_Y. \quad (4)$$

P_X, P_Y は定常密度をとり, $m < 2p(1-D)$ のとき, 以下のように表される.

$$P_X = \frac{m}{2p} + D, \\ P_Y = \frac{(m/2p + D)(1 - m/2p - D)}{m/2p + D + m/2r}. \quad (5)$$

ここで, $m > 2p(1-D)$ のとき, 捕食者 Y は絶滅する. そして, その絶滅点 D_{B0} はボンド破壊モデルの絶滅点と同じ値をとる ($D_{B0} = D_{B0} = 1 - m/2p$).

5. シミュレーション結果

まず, ボンド破壊において格子モデルによる振動実験を行った結果について述べる. 図 1 (a) は, 格子上的のモンテカルロシミュレーションの結果で, 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 ($r=1.0, p=2.0, m=0.6$), 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, 振動直後に餌 X は一旦減少するが, その後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 X 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, 定常状態中の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. これより D の増加と共に Y の定常密度が減少し, 特に D が大きな値をとったときは Y が絶滅することがわかる.

図 3 は様々な D の値における, 餌(X)および捕食者(Y)の両方の定常状態密度を示している. 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, 以下の結果が明らかになった.

- i) D の増加と共に, 餌の密度 P_X はいつも増加する.
- ii) 捕食者の密度 P_Y は D と共に増加しピークを経たあと減少する. とくに, $D \geq D_{B0}$ のとき捕食者は絶滅する.

D_{B0} はボンド破壊における捕食者の絶滅点である.

また, ボンド破壊モデルにおける平均場近似は, 個体群動態をうまく予測することができている. しかし, D_{B0} の値においては, 平均場近似の結果が格子モデルの結果より遙かに大きな値を取っている (図 3). さらに, 図 3 より格子モデルにおける密度 P_X (もしくは P_Y) は, 平均場近似で予測される値より小さく(もしくは大きく)なっていることがわかる. そして, 種 Y が絶滅したとき ($D > D_{B0}$), 系(1)はコンタクトプロセス[7-8]に移行する. このとき, 餌 X は D の増加と共に増加し最終的には全ての格子点を占める. なぜなら, 捕食者が絶滅し, 餌の死亡率が 0 になるからである. これに加え, 絶滅点 D_{B0} はパーコレーション転移点 D_{BC} に近い値を取る. この結果は生息地の分断化がパーコレーションによって導かれることを示唆している.

次に, サイト破壊モデルにおいて同様の実験を行った. ダイナミクスの結果は定性的にはボンド破壊と同様の結果であった. 図 4(a)は図 1 と同じパラメータを用いた実験の結果で, 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. また, (b)は平均場近似による結果を示している. そして, 図 5 はいくつかの D について定常状態における典型的な空間パターンを示したものである.

図 6 は様々な D の値における, 餌(X)および捕食者(Y)の両方の定常状態密度を示している. 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, 以下の結果が明らかになった. サイト破壊モデルにおける定常密度のグラフは, ボンド破壊とほとんど同様になる. しかし, サイト破壊の捕食者の絶滅点 ($D_{B0} \approx 0.51$) は, ボンド破壊の絶滅点 ($D_{B0} \approx 0.56$) より小さな値となっている. これは, パラメータが異なっているにもかかわらず, いつも $D_{B0} > D_{B0}$ の関係となり, パーコレーション密度の転移点の場合 ($D_{BC} > D_{BC}$) と異なっている. これについては後で述べる.

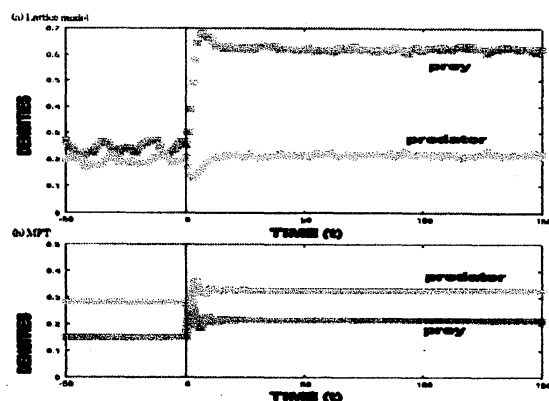


図-1 ボンド破壊における個体群密度の時間変化

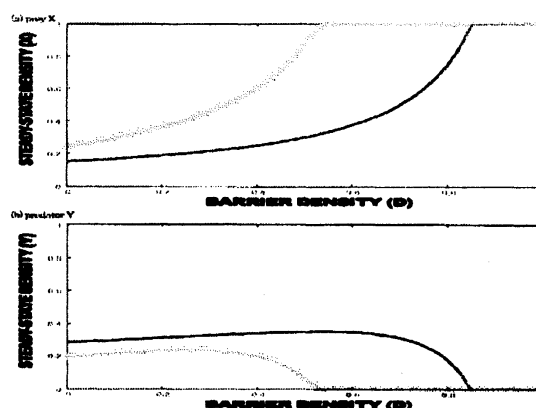


図-3 ボンド破壊における個体群密度と破壊地密度の関係

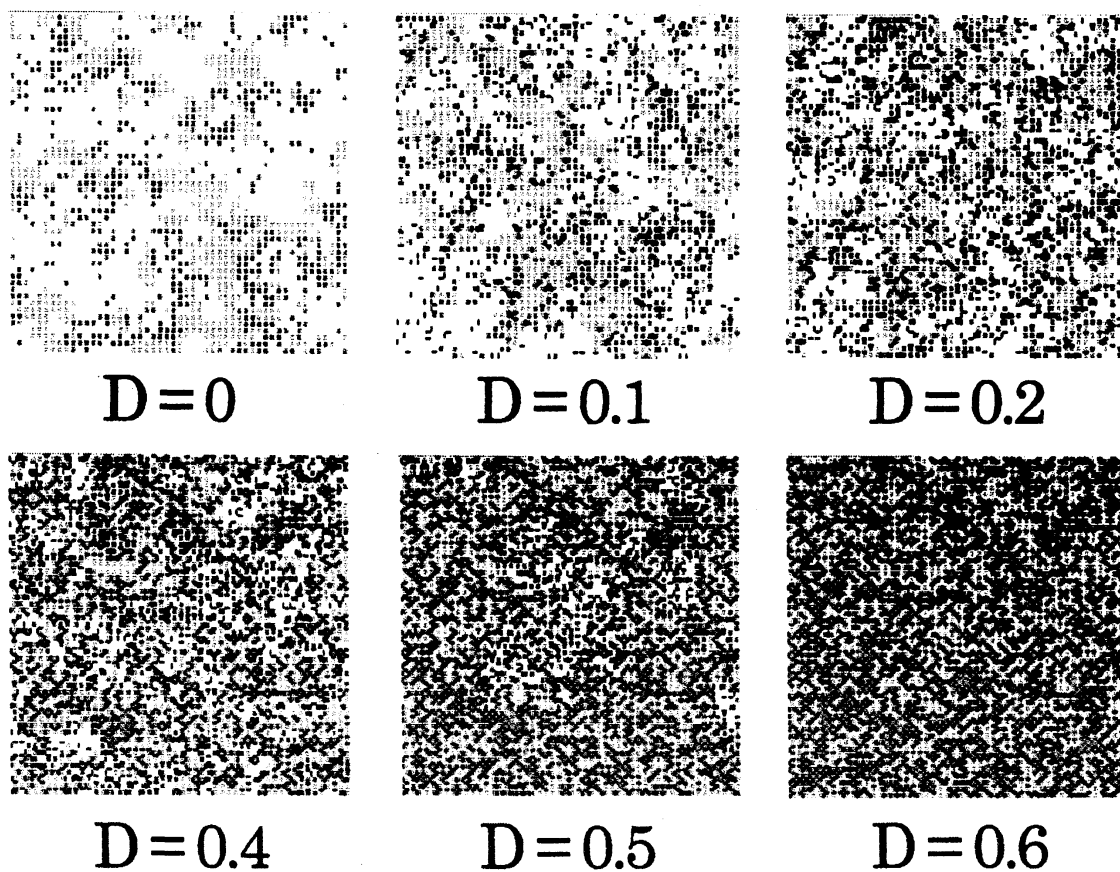


図-2 サイト破壊における定常状態における空間パターン(黒:Y,灰色:X, 白:O,太線:壁).

6. 考察

本稿では、生息地破壊の影響を調べるため、ボンド破壊とサイト破壊の2種類のモデルにおけるシミュレーション実験及びそれぞれについての平均場近似の解析を行った。その際、生息地破壊の影響は捕食者だけに及ぼされるものとした。したがって餌は何も影響を受けない。そして、 D が小さな値であるときには、 D の増加と共に、餌だけでなく、捕食者の密度も増加するという結果を得た。このときは、捕食者の破壊地すなわち餌の保護区は、

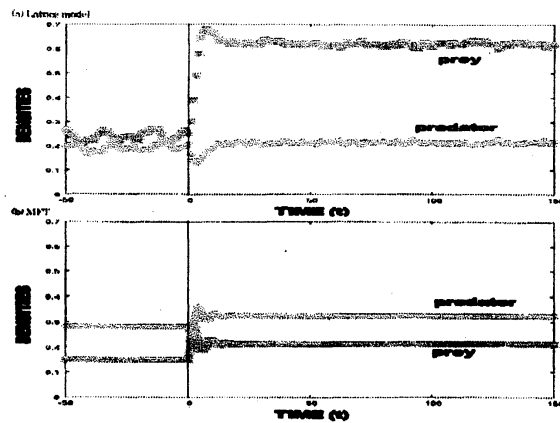


図-4 サイト破壊における個体群密度の時間変化

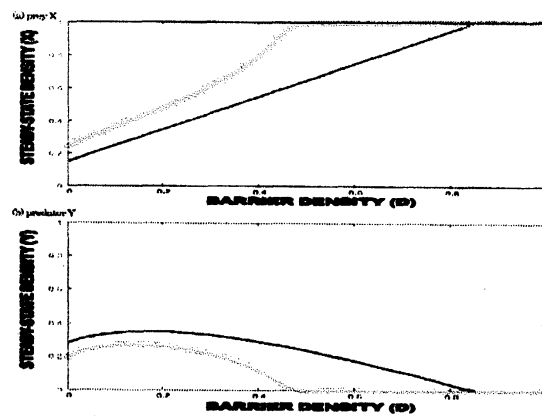
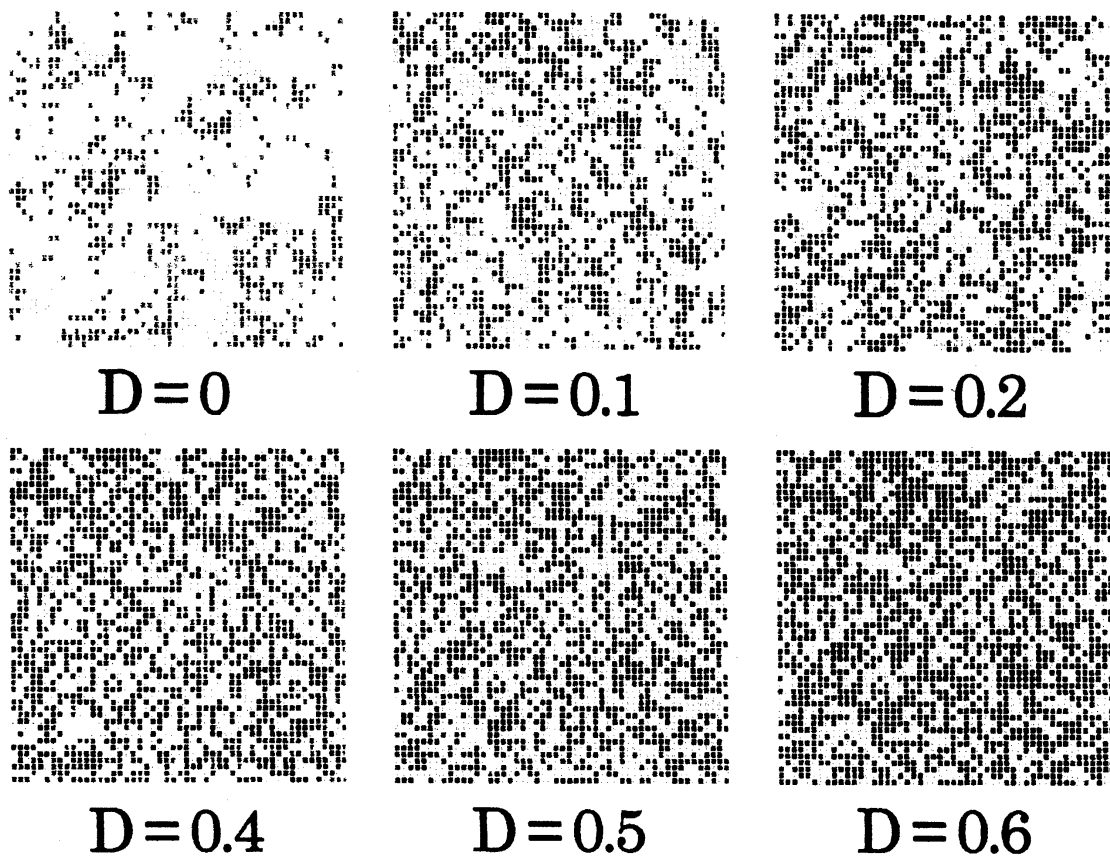


図-6 サイト破壊における個体群密度と破壊地密度の関係

図-5 サイト破壊における定常状態における空間パターン(黒:Y, 灰色:X, 白:O, 濃灰色:X_D).

捕食者に有利な要因を与えている。反対に、 D が大きな値であるときには、 D の増加と共に、捕食者 Y の密度は減少する。たとえ餌の密度が大きくても、捕食者は絶滅する。これは、捕食者の生存できる生息地が分断化したためであると考えられる。

平均場近似は、ボンド破壊とサイト破壊の両方における Y の絶滅などの動態をよく予測している。そして、ポ

ンド破壊とサイト破壊の両方の絶滅点が、同じ値を取ることがわかった ($D_{B0} = D_{B0} = 1 \cdot (m/p)$)。これら2つのモデルにおける平均場近似の方程式は異なるが、絶滅点は等しくなる。そして、シミュレーションの結果から、平均場近似の絶滅点が、シミュレーションの絶滅点よりも遙かに大きな値を取ることがわかる。平均場近似の予測は、餌の増殖を壁で阻害するという実験を行った以前の研究[3]においては見られなかった新しい事実である。これに加え、先の研究においては平均場近似において、 D が増加すると捕食者が絶滅したが、本研究においては、 $D < 1$ において絶滅が起こらない。

ボンド破壊とサイト破壊において、捕食者の絶滅点が平均場近似より小さくなる理由は次のように考えられる。シミュレーションと平均場近似の違いは、実際の生息地の分断化に起因している。つまり、平均場近似では、作用確率の低下が起こるだけであるが、シミュレーションでは破壊地が繋がりを生息地が分断化されるからである。そして、破壊地密度 D が臨界点を取るとき、パーコレーション転移が起こる。パーコレーション理論によると、この値は、ボンド破壊で $D_{BC} = 0.5$ 、サイト破壊で $D_{SC} \approx 0.6$ である ($D_{SC} > D_{BC}$)。しかし、ボンド破壊とサイト破壊の絶滅点は $D_{B0} < D_{B0}$ と大小関係が逆になっている。これは、破壊地ではなく生息可能な区域のパーコレーションを考えると説明できる。例えば、サイト破壊について考えてみると、破壊された土地の代わりに生息できる区域の繋がりを考える。生息できる区域はその密度が 0.6 より大きいとき、パーコレーションする。反対に、生息できる区域の密度が 0.6 より小さいとき、つまり破壊地の密度が 0.4 より大きいとき、生息できる区域が、繋がらなくなり分断化が起こる。したがって、 $D > 0.4$ で生息地が分断化し、破壊地は $D < 0.6$ で分断化する。同じことがボンド破壊についてもいえる。このとき、 $D > 0.5$ で生息地が分断化し、破壊地は $D < 0.5$ で分断化する。以上より、たとえ $D_{B0} < D_{B0}$ であっても $D_{SC} > D_{BC}$ となる。

本研究では、生息地破壊の影響を調べるため、ボンド破壊とサイト破壊、そして、それらの平均場近似による解析を行った。そして、それらによる捕食者 Y の絶滅点は、平均場近似によるものが大きく、ボンド破壊とサイト破壊は共に小さかった。これは、ボンド破壊とサイト破壊に生息地破壊の影響が出やすいことを示唆している。このふたつの破壊モデルに共通する生息地破壊の影響は、破壊地が繋がった結果引き起こされる生息地分断化である。したがって、生息地破壊による絶滅は、生息地の分断化が重要な役割を果たしていると考えられる。

参考文献

- [1] M.E. Soule, Viable populations for conservation, Cambridge Univ. Press, Cambridge (1987).
- [2] J. Bascompte and R.V. Sole, Effects of Habitat Destruction in a Two-Species Food Chain, J. Theor. Biol., Vol.195, pp.383-393 (1998)
- [3] N. Nakagiri et al., Indirect effects and parity law in interacting particle systems, Trans. of the Mater. Res. Soc. of Japan, Vol.26, pp.445-448 (2001).
- [4] N. Nakagiri et al., Indirect relation between species extinction and habitat destruction Ecol. Model. Vol.137, No.2-3, pp. 109-118 (2004).
- [5] D. Stauffer, Introduction to percolation theory, Taylor and Francis, London (1993).
- [6] K. Tainaka, Lattice model for the Lotka-Volterra system, J. Phys. Soc. Jpn. Vol.57, 2588-2590 (1988).
- [7] T.E. Harris, Contact interaction on a lattice, Ann. Prob., Vol.2, pp.969-988 (1974).
- [8] T. Tao et al., Contact Percolation Process: Contact process on a destructed lattice, J. Phys. Soc. Jpn. Vol.68, No.2, pp.326-329 (1999).