

基底資源による 2 種類の適応的防御が IGP 系に与える影響
Effects of two types of adaptive defense by basal resource on IGP system

*池川 雄亮, *江副 日出夫, *難波 利幸

*大阪府立大学理学系研究科

*Yusuke Ikegawa, *Hideo Ezoe and *Toshiyuki Namba

*Graduate School of Science, Osaka Prefecture University

mu304002@edu.osakafu-u.ac.jp

Some organisms having multiple predators in intra-guild predation systems employ two types of defense; generalized defense that is effective against more than two species of predators and specialized defense that is effective against only one predator species. Nevertheless, previous theoretical works on adaptive defense have studied systems including either one type of defense, and rarely studied both types of defense. To examine effects of two types of adaptive defense on persistence and stability of the system, we used an intra-guild predation model including basal prey that jointly used two types of defense against intermediate predator or omnivore. As a result, combined use of two types of defense did not affect persistence of each species but enhanced stability of three-species coexistence. Combined use of defenses against intermediate predator always increased equilibrium population size of basal prey. However, combined use of defenses against omnivore often decreased size of the basal prey.

1. はじめに

基底資源とそれを捕食する中間捕食者、それら両方を捕食する雑食者からなるギルド内捕食系 (IGP 系) は自然界に普遍的に存在する (Arim and Marquet 2004)。しかし、これまでの理論研究では、IGP 系の存続には (i) 雑食者が中間捕食者を一定程度以上捕食する (ii) 基底資源をめぐる競争においては中間捕食者が有利などの必要条件があり、自然界における普遍性との矛盾が生じていた (Holt and Polis 1997)。

一般に、生物の適応的な行動は系の存続及び安定性を促進させることが知られている (Vos et al. 2004; Křivan and Diehl 2005; Mougi and Nishimura 2009; Visser et al. 2012)。その 1 つとして被食者が捕食回避のために自らの形態や行動を適応的に変化させる適応的防御がある。ある被食者にとっての捕食者が複数存在する場合、適応的防御には 2 つの型が存在する。すなわち、複数の捕食者に対して同じ防御を発現するジェネラリスト型防御と、複数の捕食者に対して別々の防御を発現するスペシャリスト型防御である。

被食者がジェネラリスト型防御を行う場合、全ての捕食者による捕食が同時に抑制されるため、捕食者間の資源競争によって少数捕食者が競争排除されやすく、系の存続が促進されにくいことが知られている (Matsuda et al. 1993, 1996; Kimbrell et al. 2007)。一方、被食者がスペシャリスト型防御を行う場合、系の存続が促進されるものの、高生産性環境下に

において系が不安定化されることが知られている (Kondoh 2007; Nakazawa et al. 2010)。

また、自然界では、これら2つの防御を併用する生物が存在する。例えば、エゾアカガエル (*Rana pirica*)の幼生は、ヤゴがいる環境では尾鰭を大きくする形態をとり、遊泳能力を向上させることによって捕食を回避する。一方、サンショウウオの幼生がいる環境では頭部を捕食者の口よりも大きく膨張させる形態をとり捕食を回避する (Kishida and Nishimura 2005)。前者はヤゴだけでなくサンショウウオの幼生にも効果があるジェネラリスト型防御だが、後者はヤゴには効果のない防御であるためスペシャリスト型防御である。

このような2種類の防御の併用を考慮した理論研究はほとんどない。そこで本研究では、基底資源が2種類の防御を行うギルド内捕食系のモデルを用いて、防御の併用が系の存続及び安定性に与える影響を調べた。

2. モデル

本研究では、Nakazawa et al. (2010)の基底資源の適応的防御を仮定したギルド内捕食系モデルを拡張して用いる。基底資源とそれを食べる中間捕食者、さらにそれらを食べる雑食者から構成されるギルド内捕食系を仮定する。それぞれの種の個体群密度を R, N, P と定義し、その個体群密度の動態を以下のように記述する。

$$\frac{dR}{dt} = \left(rC - \frac{R}{k} - D_N a_{NR} N - D_P a_{PR} P \right) R \quad (1-A)$$

$$\frac{dN}{dt} = (b_{NR} D_N a_{NR} R - a_{PN} P - m_N) N \quad (1-B)$$

$$\frac{dP}{dt} = (b_{PR} D_P a_{PR} R + b_{PN} a_{PN} N - m_P) P \quad (1-C)$$

r, k はそれぞれ基底資源の内的自然増加率と環境収容力に関するパラメータを表す。 m_i は捕食者種 i の密度非依存の自然死亡率を表す ($i \in \{N, P\}$)。 b_{ij}, a_{ij} はそれぞれ種 j を捕食する種 i の転換効率と攻撃率を表す ($i \in \{N, P\}, j \in \{R, N\}$)。基底資源は両方の捕食者に対して効果があるジェネラリスト型防御と中間捕食者及び雑食者の一方にのみ効果がある2つのスペシャリスト型防御をもつと仮定し、防御による捕食者種 i からの捕食率の減少効果 D_i を以下のように記述する ($i \in \{N, P\}$)。

$$D_i = 1 - f_{gi} e_g - f_{si} e_{si} \quad (i \in \{N, P\}) \quad (2)$$

e_g, e_{si} はそれぞれジェネラリスト型防御と捕食者種 i に対するスペシャリスト型防御への努力量を表し、 $0 \leq e_{sN} + e_{sP} + e_g \leq 1$ であるとする。 f_{gi}, f_{si} は捕食者種 i に対するジェネラリスト型防御とスペシャリスト型防御の効率を表し、 $0 \leq f_{si}, f_{gi} \leq 1$ であるとする ($i \in \{N, P\}$)。

一方、基底資源は防御の努力量に依存して内的自然増加率が減少するコストを払っていると仮定し、コストの大きさ C を以下のように記述する。

$$C = 1 - c_g e_g - c_{sN} e_{sN} - c_{sP} e_{sP} \quad (3)$$

c_g, c_{si} はそれぞれジェネラリスト型防御と捕食者種 i に対するスペシャリスト型防御のコストの大きさを表す係数であり、 $0 \leq c_{si}, c_g \leq 1$ であるとする ($i \in \{N, P\}$)。

ここで、基底資源の適応度 W を個体当たりの成長率 $(dR/dt)/R$ とおく。基底資源は $0 \leq e_{sN} + e_{sP} + e_g \leq 1$ の制限の下で適応度 W を最大化するように防御の努力量 e_{si} ($i \in \{N, P\}$) および e_g を変化させると仮定し、中間捕食者および雑食者に対するスペシャリスト型防御とジェネラリスト型防御の努力量の動態をそれぞれ以下のように記述する。

$$\frac{de_{sN}}{dt} = A_{sN} e_{sN} \left\{ \frac{\partial W}{\partial e_{sN}} - \left(e_{sN} \frac{\partial W}{\partial e_{sN}} + e_{sP} \frac{\partial W}{\partial e_{sP}} + e_g \frac{\partial W}{\partial e_g} \right) \right\} \quad (4-A)$$

$$\frac{de_{sP}}{dt} = A_{sP} e_{sP} \left\{ \frac{\partial W}{\partial e_{sP}} - \left(e_{sN} \frac{\partial W}{\partial e_{sN}} + e_{sP} \frac{\partial W}{\partial e_{sP}} + e_g \frac{\partial W}{\partial e_g} \right) \right\} \quad (4-B)$$

$$\frac{de_g}{dt} = A_g e_g \left\{ \frac{\partial W}{\partial e_g} - \left(e_{sN} \frac{\partial W}{\partial e_{sN}} + e_{sP} \frac{\partial W}{\partial e_{sP}} + e_g \frac{\partial W}{\partial e_g} \right) \right\} \quad (4-C)$$

A_{si}, A_g はそれぞれ捕食者種 i に対するスペシャリスト型防御とジェネラリスト型防御の適応速度を表し ($i \in \{N, P\}$)、これらの値が大きいほど適応度 W を最適化するための防御の努力量変化が速くなる。

以上より、(i) 式(1), (4-A)と(4-C)を用いて、基底資源が中間捕食者に対してスペシャリスト型防御とジェネラリスト型防御を併用する系と (ii) 式(1), (4-B)と(4-C)を用いて、基底資源が雑食者に対してスペシャリスト型防御とジェネラリスト型防御を併用する系において、2つの防御の併用がそれぞれの種の存続と安定性に与える影響を調べる。

3. 結果

3.1. 中間捕食者に2つの防御を併用する場合

異なる2つの防御を併用する場合、コストが2重にかかることになるため、どちらかの防御の効率がある程度以上良くなければ、防御の併用が基底資源にとって最適な行動にならないと考えられる。図1は、中間捕食者に対するジェネラリスト型防御の効率 (f_{gN}) とスペシャリスト型防御の効率 (f_{sN}) に依存した系の平衡状態を示したものである。ギルド内捕食の強さによらず、ジェネラリスト型防御の効率が大きくなると、ジェネラリスト型防御の効果によって、中間捕食者の存続が難しくなり、雑食者が相対的に有利になった。一方、スペシャリスト型防御の効率が大きくなっても中間捕食者は十分存続可能であり、絶滅す

ことなく3種が共存した。これらはジェネラリスト型防御のみ及びスペシャリスト型防御のみを考慮したそれぞれの先行研究の結果と定性的に合致する (Matsuda et al. 1993; Kimbrell et al. 2007; Nakazawa et al. 2010)。

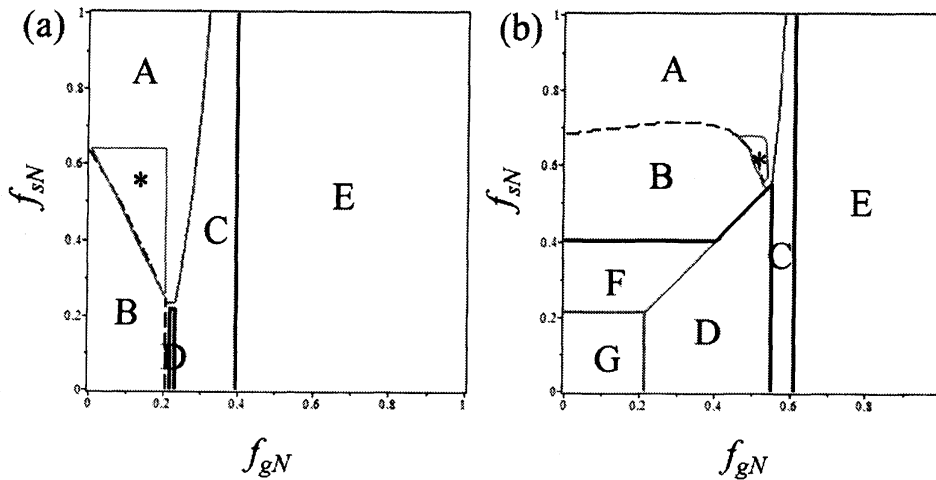


図 1: (a) ギルド内捕食が強い場合 ($a_{PN}=0.9$) (b) ギルド内捕食が弱い場合 ($a_{PN}=0.5$)の、中間捕食者に対する2つの防御の効率がそれぞれの種の存続と安定性に与える影響。縦軸と横軸はそれぞれ、中間捕食者に対するスペシャリスト型防御の効率 (f_{sN})とジェネラリスト型防御の効率 (f_{gN})を示す。基底資源は、横軸上 ($f_{sN}=0$)ではジェネラリスト型防御のみを使用し、縦軸上 ($f_{gN}=0$)では、ジェネラリスト型防御が中間捕食者には効かないので2つのスペシャリスト型防御を使用することになる。平衡状態は個体群密度と防御努力量によって分類し、A: 基底資源が2つの防御を併用する3種安定共存、B: 3種不安定共存 (防御は併用する場合もしない場合も含む)、C: ジェネラリスト型防御のみを使用する3種安定共存、D: ジェネラリスト型防御のみを使用する基底資源-中間捕食者安定共存、E: ジェネラリスト型防御のみを使用する基底資源-雑食者安定共存、F: 中間捕食者に対するスペシャリスト型防御のみを使用する基底資源-中間捕食者安定共存、G: 防御をしない基底資源-中間捕食者安定共存、をそれぞれ示す。アスタリスクの領域は2つの防御を併用することによって3種共存が安定化される領域を示す。その他のパラメータは $f_{gP}=0.5$, $c_{sN}=c_g=0.2$, $a_{NR}=1$, $a_{PR}=0.25$, $b_{NR}=b_{PR}=b_{PN}=0.5$, $m_N=m_P=0.5$, $r=1$, $k=15$, $A_{sN}=A_g=1$ である。

スペシャリスト型防御の効率が大きく、ジェネラリスト型防御の効率が小さいとき、基底資源は2つの防御を併用する (図1の領域A)。防御の併用の効果によって、それぞれの種の存続領域が増加しないが、3種共存状態の安定性が促進されることが示された (図1のアスタリスク領域)。この効果は、ギルド内捕食が強い (a_{PN} が大きい) 場合に、より顕著であった (図1a)。

防御の併用が基底資源にとって有益であるかどうかを調べるために、防御の効率に沿った基底資源の平衡個体群密度の変化を図2に記述した。中間捕食者に対するジェネラリスト型防御及びスペシャリスト型防御の効率が小さいとき、ジェネラリスト型防御の効率に沿って基底資源の個体群密度は減少した。しかし、スペシャリスト型防御の効率が十分大

きければ、防御の併用の効果によって基底資源の個体群密度はジェネラリスト型防御の効率に沿って単調増加した (図 2a)。また、スペシャリスト型防御の効率が小さく防御が併用できない場合、基底資源の個体群密度はジェネラリスト型防御の効率に依存して増加または減少した。スペシャリスト型防御の効率が十分大きくなり防御を併用できるようになると、スペシャリスト型防御の効率に沿って基底資源の個体群密度は単調増加した (図 2b)。

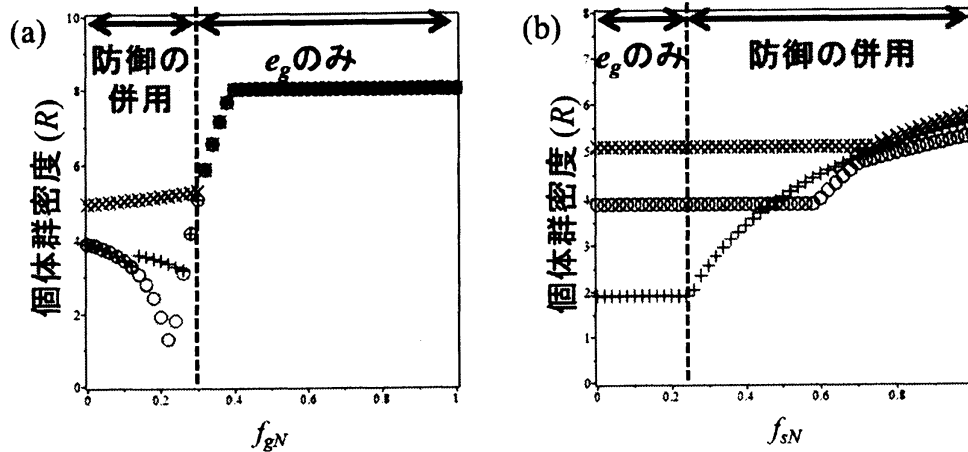


図 2: (a) 中間捕食者に対するジェネラリスト型防御の効率 (b) スペシャリスト型防御の効率に沿った基底資源の平衡個体群密度の変化。平衡点が不安定な場合は周期あたりの平均を用いた。(a) ○は $f_{sN} = 0$ (基底資源はジェネラリスト型防御のみを使用可能)、+は $f_{sN} = 0.4$ 、×は $f_{sN} = 0.8$ を示す。(b) ○は $f_{gN} = 0$ (基底資源は 2 つのスペシャリスト型防御を使用可能)、+は $f_{gN} = 0.2$ 、×は $f_{gN} = 0.3$ を示す。その他のパラメータは図 1a と同様。

3.2. 雑食者に 2 つの防御を併用する場合

図 3 は、雑食者に対するジェネラリスト型防御の効率 (f_{gP}) とスペシャリスト型防御の効率 (f_{sP}) に依存した系の平衡状態を示したものである。ギルド内捕食の強さによらず、ジェネラリスト型防御の効率が大きくなると、ジェネラリスト型防御の効果によって、雑食者の存続が難しくなり、中間捕食者が相対的に有利になった。一方、スペシャリスト型防御の効率が大きくなっても雑食者は十分存続可能であり、絶滅することなく 3 種が共存した。

スペシャリスト型防御の効率が大きく、ジェネラリスト型防御の効率が小さいとき、基底資源は 2 つの防御を併用する。中間捕食者に 2 つの防御を併用する場合と同様に、防御の併用の効果によって、それぞれの種の存続領域は増加しないが、3 種共存状態の安定性が促進されることが示された (図 3 のアスタリスク領域)。しかし、中間捕食者に 2 つの防御を併用する場合と異なり、このパラメータ領域の大きさはギルド内捕食の強さに依存しなかった。

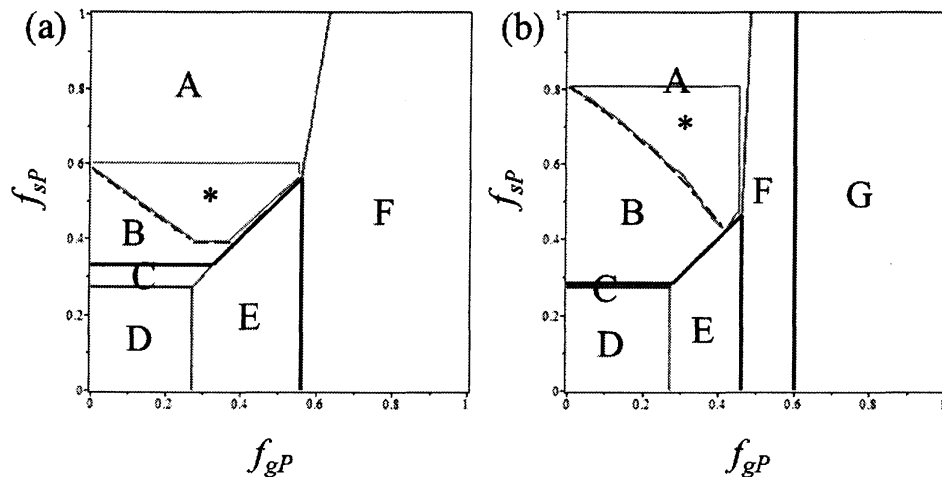


図 3: (a) ギルド内捕食が強い場合 ($a_{PN} = 1$) (b) ギルド内捕食が弱い場合 ($a_{PN} = 0.6$)の、雑食者に対する 2 つの防御の効率がそれぞれの種の存続と安定性に与える影響。縦軸と横軸はそれぞれ、雑食者に対するスペシャリスト型防御の効率 (f_{sp})とジェネラリスト型防御の効率 (f_{gp})を示す。平衡状態は個体群密度と防御努力量によって分類し、A: 基底資源が 2 つの防御を併用する安定な 3 種共存、B: 不安定な 3 種共存 (防御は併用する場合もしない場合も含む)、C: 雑食者に対するスペシャリスト型防御のみを使用する安定な基底資源-雑食者共存、D: 防御をしない基底資源-雑食者安定共存、E: ジェネラリスト型防御のみを使用する基底資源-雑食者安定共存、F: ジェネラリスト型防御のみを使用する 3 種安定共存、G: ジェネラリスト型防御のみを使用する基底資源-中間捕食者安定共存、をそれぞれ示す。アスタリスクの領域は 2 つの防御を併用することによって 3 種共存が安定化される領域を示す。その他のパラメータは $f_{gN} = 0.5$, $c_{sp} = c_g = 0.2$, $a_{NR} = 1$, $a_{PR} = 0.25$, $b_{NR} = b_{PR} = b_{PN} = 0.5$, $m_N = m_P = 0.5$, $r = 1$, $k = 15$, $A_{sp} = A_g = 1$ である。

防御の併用が基底資源にとって結果として有益であるかどうかを調べるために、防御の効率に沿った基底資源の平衡個体数変化を図 4 に記述した。雑食者に対するジェネラリスト型防御の効率が小さいとき、防御の併用によって、基底資源の個体群密度は防御効率に沿って単調増加した。ジェネラリスト型防御の効率が一定以上大きくなると、基底資源は防御の併用をやめ、個体群密度は単調減少した (図 4a)。また、スペシャリスト型防御の効率が小さく防御が併用できない場合、基底資源の個体群密度はジェネラリスト型防御の効率に依存して増加した。スペシャリスト型防御の効率が十分大きくなり防御を併用できるようになると、スペシャリスト型防御の効率に沿って基底資源の個体群密度は、 $f_{gp} = 0$ の場合を除いて、単調減少した (図 4b)。

4. 考察

先行研究より、被食者が複数の捕食者に対して捕食者特異的なスペシャリスト型防御を使用する場合、防御が 3 種の共存を促進する一方、高生産性環境下における系の安定性を低下させることが知られている (Kondoh 2007; Nakazawa et al. 2010)。本研究の図 1 及び図 3 よ

り、中間捕食者または雑食者のいずれに対して2つの防御を使用する場合でも、防御の併用はそれぞれの種の存続に影響せず、不安定な3種共存状態の安定化を促進した。このことから、基底資源による2種類の防御の併用が、特に高生産性下 (k が大きい) において、ギルド内捕食系の安定な存続に寄与していることが示唆された (低生産性下では不安定な領域がほとんど出現しないため、結果は省略)。

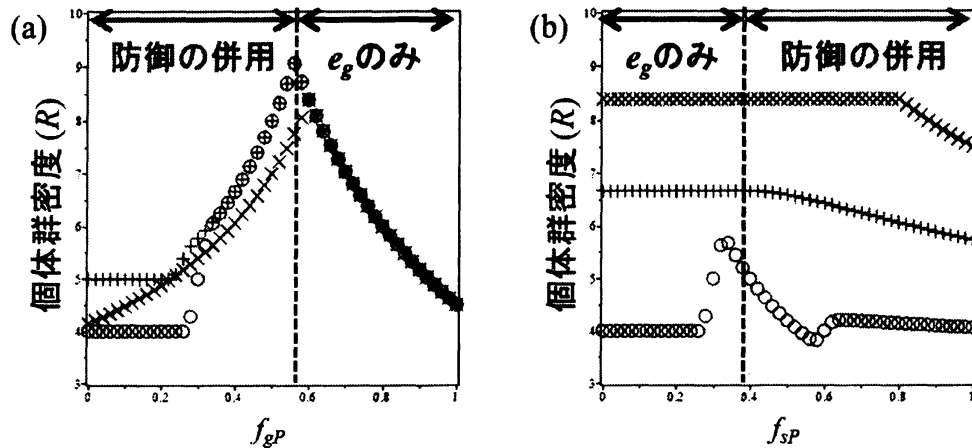


図 4: (a) 雑食者に対するジェネラリスト型防御の効率 (b) スペシャリスト型防御の効率に沿った基底資源の平衡個体群密度の変化。平衡点が不安定な場合は周期あたりの平均を用いた。(a) $\circ$ は $f_{sp} = 0$ (基底資源はジェネラリスト型防御のみを使用可能)、 $+$ は $f_{sp} = 0.4$ 、 $\times$ は $f_{sp} = 0.8$ を示す。(b) $\circ$ は $f_{gp} = 0$ (基底資源は2つのスペシャリスト型防御を使用可能)、 $+$ は $f_{gp} = 0.4$ 、 $\times$ は $f_{gp} = 0.6$ を示す。その他のパラメータは図 3a と同様。

防御の併用が基底資源にとって適応的であるためには、スペシャリスト型防御の効率が十分大きく、ジェネラリスト型防御の効率が小さいことが必要であった。中間捕食者に対して2つの防御を併用する場合、スペシャリスト型防御の効率が十分の大きければ、防御の併用の効果によって、基底資源の個体群密度はジェネラリスト型防御の効率に沿って単調増加した (図 4a)。中間捕食者は基底資源にとって捕食者であるとともに雑食者の餌として雑食者を増やし基底資源への捕食圧を高めるため、特にスペシャリスト型防御の効率を上げて捕食の効果を軽減することは、基底資源にとって有益であると考えられる。一方、雑食者に対して2つの防御を併用する場合、スペシャリスト型防御の効率が大きすぎると、基底資源の個体群密度は防御の併用の効果によってむしろ減少した (図 4b)。雑食者は、基底資源にとって捕食者であると同時に、中間捕食者を捕食してその個体群密度を減少させることによって、基底資源に間接的な正の相互作用を与えている。雑食者に対する過度のスペシャリスト型防御はこの間接的な正の相互作用を減少させてしまい、効率の良い防御が結果的に基底資源にとって害悪になっていると考えられる。

参考文献

Arim, M., Marquet, P.A., 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species

- biology. *Ecol. Lett.* **7**: 557-564.
- Holt, R.D., Polis, G.A., 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.* **149**: 745-764.
- Kimbrell, T., Holt, R.D., Lundberg, P., 2007. The influence of vigilance on intraguild predation. *J. Theor. Biol.* **249**: 218-234.
- Kishida, O., Nishimura, K., 2005. Multiple inducible defences against multiple predators in the anuran tadpole (*Rana pirica*). *Evol. Ecol. Res.* **7**: 619-631.
- Kondoh, M., 2007. Anti-predator defence and the complexity-stability relationship of food webs. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **274**: 1617-1624.
- Křivan, V., Diehl, S., 2005. Adaptive omnivory and species coexistence in tri-trophic food webs. *Theor. Popul. Biol.* **67**: 85-99.
- Matsuda, H., Abrams, P.A., Hori, M., 1993. The effect of adaptive anti-predator behavior on exploitative competition and mutualism between predators. *Oikos* **68**: 549-559.
- Matsuda, H., Hori, M., Abrams, P.A., 1996. Effects of predator-specific defence on biodiversity and community complexity in two-trophic-level communities. *Evol. Ecol.* **10**: 13-28.
- Mougi, A., Nishimura, K. 2009. Imperfect optimal foraging and the paradox of enrichment. *Theor. Ecol.* **2**: 33-39.
- Nakazawa, T., Miki, T., Namba, T., 2010. Influence of predator-specific defense adaptation on intraguild predation. *Oikos* **119**: 418-427.
- Vos, M., Kooi, B.W., DeAngelis, D.L., Mooji, W.M., 2004. Inducible defences and the paradox of enrichment. *Oikos* **105**: 471-480.
- Visser, A.W., Mariani, P., Pigolotti, S., 2012. Adaptive behaviour, tri-trophic food-web stability and damping of chaos. *J. R. Soc. Interface* **9**: 1373-1380.