日本生態学会誌 67：133 - 145（2017）

特 集　生物のクローン性：クローン増殖による分散と局所環境変化への応答からその有効性を考える

環境撹乱下で非分散型が有利になる生態的条件とは？ —コロニーベースモデルによる検証—

中丸　麻由子*

東京工業大学　環境・社会理工学院

Ecological conditions favoring non-dispersal under environmental disturbance in the colony-based model

Mayuko Nakamaru*

School of Environment and Society, Tokyo Institute of Technology

要旨：環境撹乱があるときにはリスクを回避するために分散型が有利であると言われている。しかし、環境撹乱下において非放浪種のアリでは非分散型である。また、珊瑚等のように分散型と非分散型を使い分ける生物においても、環境撹乱下において非分散型になっていることもある。このような固着性生物で、環境撹乱下において非分散型が有利になる生態上の条件は何だろうか。そこで、著者はアリのコロニーに焦点を当て、コロニーサイズの成長やサイズ依存の死亡率、そして分巣するときのコロニー分割比率を考慮したシミュレーションモデルやサイズ構造のある行列モデルを構築し、コロニーベースモデルと名付けた。非分散型のアリは、巣を 1:1 に分割して、一方が隣の空き地へ移動するとした。分散型のアリはコロニーを大きなコロニーと小さなコロニーに分割し、小さなコロニーをランダムに分散させて空き地に定着させるとした。小さなコロニーは女王飛行に相当する。コロニー成長の無いモデル（つまり、コロニーサイズ依存性の無いモデル）では分散型コロニーが有利になるが、小さなコロニーの死亡率が高く、環境撹乱頻度も比較的高い時には非分散型が有利になる事を示した。しかし、環境撹乱が広範囲で生じる時にはリスク回避を行う事の出来る分散型コロニーが有利となった。このアリに関する研究結果から、コロニーダイナミクスを考慮する事で、アリに限らず固着性生物において非分散型が分散型に対して生態的に有利になる条件を探る事が出来る。

キーワード：格子モデル、生活史、分巣、シミュレーション、サイズ構造のある行列モデル

Keywords: lattice model, life history, budding, simulations, size-structured matrix model

はじめに

環境撹乱があるとき、つまり洪水や暴風雨といった自然災害によって成育地が破壊される時やある地域の気候が不安定で生物が成長しにくくなる時、その成育地に子孫を残すような形質であると、その形質をもった個体群が消滅してしまう。そのため生態学において消滅を避けるために、子孫を別の場所へ分散させるなどをしてリスク回避を行っているといわれている。

環境撹乱に限らず、生物は様々なリスクに晒されている。たとえば生育地に子孫を残す傾向が強いと兄弟間や親子間の資源を巡るコンフリクトが生じたり、近親交配が生じやすくなる。リスク回避による分散の有利性を最初に数理モデルによって証明したのが Hamilton and May（1977）である。この研究では、子どもを拡散させずにいるとその場所に留まった子どもたちや他から拡散して定着しようとする個体との場所を巡る競争が生じてしまうために、拡散のために生存率が非常に低くなるときでも、子どもの半分を拡散させる事が進化的に安定な戦略となる事を示した。この Hamilton and May（1977）の研究を皮切りに、リスクと拡散（分散）に関して数理モデルのみならず、植物の種子分散などを例にした野外調査や実験も行われ、生態学にとって重要な研究テーマの 1 つとなっている（例えば、Clobert et al. 2001, 2012）。

2016 年 1 月 16 日受付、2016 年 6 月 8 日受理
*e-mail: nakamaru.m.aa@m.titech.ac.jp

多くの理論研究では Hamilton and May（1977）のモデル枠組みを用いている。そこでまずは彼らのモデルを紹介しよう。各パッチに一個体が成育しているとする。そして子どもを n 個体生むが、そのパッチに生き残るのは 1 個体のみとする。そのため、ある確率で子どもは別の場所へ拡散した方が生存の可能性が高くなるだろう。拡散すると移動の時に被るコストや生存率の減少が生じるとする（拡散コスト）。拡散した子どもは一度「拡散プール」へプールされる。そして、各パッチにランダムに定着する。この時、拡散せずに留まった子どもと競争することになり、最終的には 1 個体のみが生き残るとする。そして進化的に安定な拡散確率を計算したところ分散コスト（死亡率）を c とした時に $1/(1 + c)$ となり、拡散コストが大きいほど拡散確率は低いという結果であった。そして拡散コストが非常に大きくても（$c = 1$）、0.5 の確率で拡散するというのが進化的に安定となる事を示したのである。

Hamilton and May（1977）はパッチを仮定していると言う点で空間構造のあるモデルであるが、分散距離というような距離に関する仮定を入れていない。そこで、格子モデルのような空間の距離を扱えるモデルにおける拡散の研究が行われている（例えば、Lion and van Baalen 2008）。Harada and Iwasa（1994）では、植物において各個体がクローン繁殖と種子繁殖の両方を行うとし、1 つのタイプのみ集団に存在しているとした上で、格子モデルで良く用いられる数理近似方法であるペア近似を用いて平衡点における個体密度の近似計算を行い、シミュレーション結果と比較して近似計算の良し悪しを議論している。この論文では、クローン繁殖では隣接の空き格子点に子どもを増殖させ、種子繁殖ではランダムに種子を飛ばし空き格子点に定着するとしているが、種子繁殖とクローン繁殖のトレードオフは仮定していない。Harada（1999）ではこの研究を拡張し、格子モデル上で子どもの長距離拡散と短距離拡散の進化に関するモデルを立て、ペア近似や個体ベースのコンピュータシミュレーションを用いて解析を行った。すると、子どもの短距離分散と長距離分散の両方へ配分を行う戦略が進化的に安定になる事を示した。Bolker and Pacala（1999）では植物を念頭に置き、空間構造に関する研究では colonization（種子散布などによる、混んでない場所への移動）、exploitation（他の個体に利用される前に、資源を出来る限り早く利用する）、tolerance（隣接個体との競争）の 3 つに着目していると指摘し、この 3 つに注目しながら、2 次元連続空間上において種間・種内競争、競争の密度・距離依存効果、分散距離を仮定して個体ベース・コンピュータシミュレーションやモーメント式（Moment equations）という近似的解析手法を用いて解析を行った。そして短距離分散戦略が有利になるには、同種でクラスターを作って他種から分離する場合や、種間競争の方が種内競争より強い場合、つまり隣接に子どもを産んだことによる他の子ども間の競争による悪影響を考慮する必要がなくなる場合である事を示した。彼らのモデルでは成育環境の悪化や環境撹乱は仮定していないが、これらの要素を仮定に加えると長距離分散は有利になるだろうという議論もしている（p. 586 in Bolker and Pacala 1999）。

全ての生物がリスク回避のために遠くへ分散させる形質を進化させている訳ではない。ここでは放浪種と非放浪種のアリを例に挙げる（表 1；Nakamaru et al.（2007, 2014）を元に表を作成）。環境撹乱による成育地破壊が激しくない環境下に成育しているアリでは女王が単独で遠くへ飛行（分散）するタイプが観察される。飛行後にある場所に定着してコロニーを創設する。一方で、環境撹乱が激しい環境下では巣を 2 つに分裂させて（分巣）、一方が近隣に移動するタイプのアリが成育しているという。これについて表 1 にまとめている。つまり分散や分巣をする時にはコロニーの大きさの変化が起こっているのだ。

表 1. 非放浪種と放浪種のアリの比較（Nakamaru et al.（2007, 2014）を元に作成）。

	非放浪種	放浪種
種名	オニコツノアリ	アシナガキアリ
	アズマオオズアリ　など	ツヤオオズアリ　など
女王数	単女王	多女王
女王の寿命	長	短
女王の産子数	多	少
種内血縁度	高	低
成育地	一時林の林床の石の下、地下、朽木の下	河原、草地、農地、人家の周辺・若い二次林
成育地撹乱	小	大
移動	分散型	非分散

コロニーが再び大きくなるには時間がかかるだろう。コロニーが大きいほどコロニーの消滅率が低いというのであれば、女王が単独で飛行してコロニーを一から作るよりも、分巣して比較的大きなコロニーからサイズを増加させた方が生き残りやすいと考えられる。一方で、リスク回避のためには遠くへ分散した方が生き残りやすい場合もあるが、分散の際にコロニーサイズが大きいと移動コストがかかりすぎるだろう。分巣して比較的大きなコロニーのままで成長をした方が良いのか、それとも小さなサイズのコロニー（例えば女王 1 匹）を遠くへ分散させ、一からコロニーを成長させた方が良いのだろうか。この問いに答えるためには、コロニーを単位として扱い、各コロニーでサイズが成長するモデルを設定する必要がある。アリに関する研究では血縁度を中心に展開されてきており、今までの先行研究の流れからするとコロニー内の個体間コンフリクトも仮定する方が一般的であろう。コロニー内コンフリクトがコロニー分割比や分巣・分散に影響を与えているかもしれないが、あえて無視することにする。なぜならば非常に複雑なモデルになるためである。モデルが複雑になりすぎると着目したい事から逸れてしまうのである。まずは個体間相互作用を無視することで、コロニー分割比と分巣・分散の関係性について明確化することが可能になり、後述する Nakamaru et al.（2014）のように数理モデル化も可能になる。このモデル枠組みによって、環境撹乱があっても移動や拡散しない戦略が有利になる状況の再現が出来るかもしれない。ただ、コロニー単位で活動している生物を数理モデルやシミュレーションで研究を行う時、シンプル化のためにコロニーを個体単位と同じと置き換えることが多い。このようにシンプル化をしたとしてもここで取り扱いたい状況を上手く表現していることもある。実際、先行研究では生態学のシミュレーションとして個体ベースモデルが用いられている。ここでは個体ベースモデルと区別するために、コロニーを単位としてコロニーサイズが時間変化をするモデルを「コロニーベースモデル」と呼ぼう。

Nakamaru et al.（2007）では環境撹乱下でのコロニーベースモデル、つまりコロニー動態とアリの移動・拡散戦略との関係に着目してコンピュータシミュレーション解析を行った。また、環境撹乱によるコロニー消滅範囲（面積）とコロニーの移動距離がこの生態系システムを考える上で重要となるので、空間構造のシミュレーション研究において汎用される格子モデルを用いた。そして個体ベースモデルとの比較も行い、コロニーベースモデルが今回の問題設定において有用である事を示した。以下では Nakamaru et al.（2007）の紹介をする。

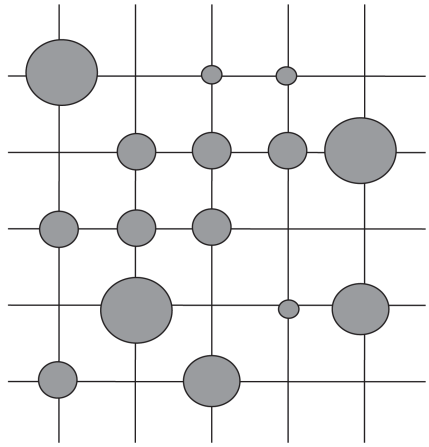

図 1. コロニーベースモデルについて。

モデル

以下ではコロニーベースモデルの説明をする。一辺が N 点からなる 2 次元格子を考える。格子サイズは $N \times N$ となる。コロニーの存在する格子点と無い格子点が存在する（図 1）。

コロニーのサイズはロジスティック関数に従って成長するとした。

$$s(t+1) = s(t) + as(t)(1 - s(t)/K) \tag{1}$$

$s(t)$ は時刻 t におけるコロニーサイズ、a はコロニー成長率である。あるサイズ（K）以上には成長しないとした。格子点の座標（i, j）上に存在するコロニーサイズについて $s_{ij}(t)$ と表記する。コロニーが大きいほどコロニーの死亡確率（$d_m(s)$）は低くなると仮定し、以下のような指数関数を用いる（図 2(a)）。

$$d_m(s) = d\exp(-cs) \tag{2}$$

d、c は正のパラメータであり、後ほどこのパラメータが系全体の結果に影響を与えることを示す。コロニーサイズが小さいということは、コロニーを形成する個体数が少ないということである。個体数が少ないほど、コロニーとして脆弱で（分業体制が確立していないなど）、死亡確率が高いとする。特に、d と c の値が高いときはサイズが小さいときの死亡率が他のコロニーサイズに比べて

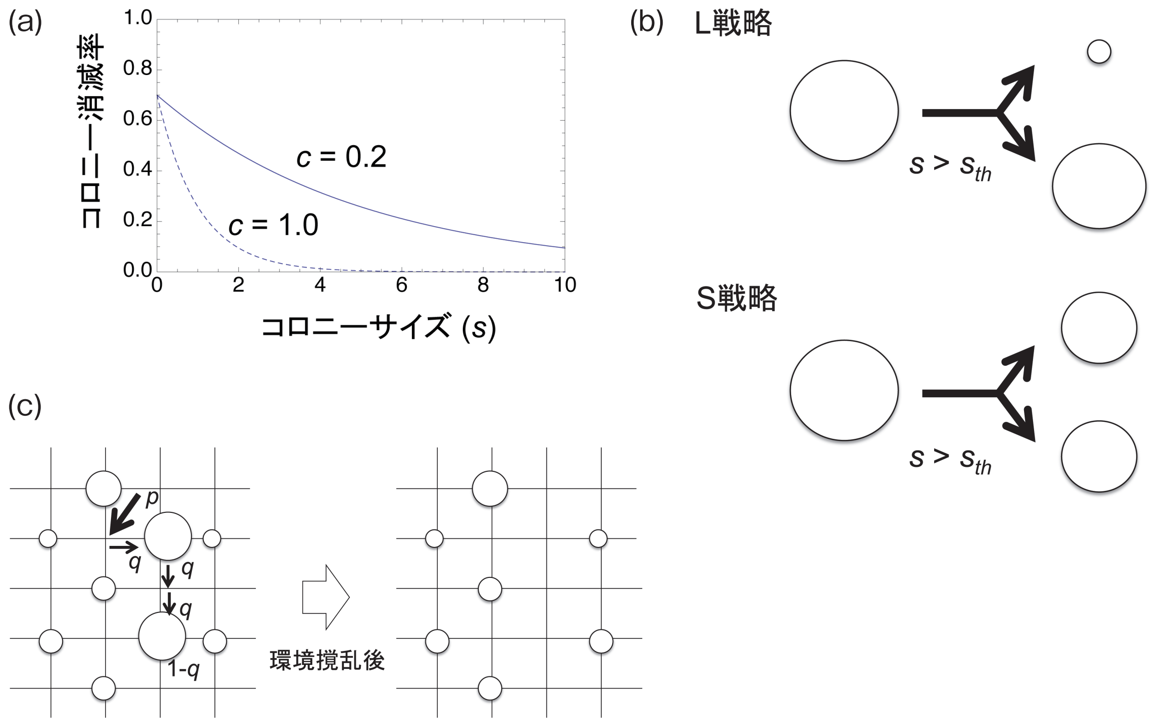

図 2. コロニーベースモデルの説明。

(a) コロニーの死亡率
コロニーの死亡確率である式（2）をグラフ化したものである。2 本の線は $c = 0.2$ と 1.0 を示す。$d = 0.7$。

(b) S 戦略と L 戦略でのコロニー分割のタイミングと分割比について
コロニーサイズ（s）が閾値（s_{th}）より大きくなると、分割する。S 戦略は 1:1 と 2 つに分割し、L 戦略は非常に小さいサイズと大きいサイズの 2 つに分割する。

(c) 環境撹乱についての仮定
格子上のある点に撹乱頻度 p で撹乱が起こる。そして隣の 8 つの点の内、1 つをランダムに選んで、撹乱の広がる確率 q でその点に撹乱が広がるとする。これを続けて、$1 - q$ の確率で撹乱の広がりが止まるとした。撹乱を受けた格子点上にコロニーがあるとコロニーは消滅する。ここでは $pq^3(1 - q)$ で撹乱が起こる時を例にして作図した。

非常に高くなる（図 2(a)）。この場合はアリー効果が働いていると考えられる。

コロニーサイズがある閾値（s_{th}）に達するとコロニーが 2 つに分かれると仮定する（図 2(b)）。分かれ方について 2 つの戦略（あるいは、遺伝子型）を仮定する。1 つは、コロニーが 2 つに分かれる時に大きさに偏りがあり、小さい方が遠くへ（モデル上では、ランダムな場所へ）分散する戦略である。これを長距離分散戦略（L 戦略）とよぶ。ランダムに選んだ分散先が空格子点ではない場合は分散しないとする。分散した小さいコロニーの死亡率が高いと、せっかく遠くへ分散してもすぐに死んでしまう確率も高いため、環境撹乱下でリスク回避のメリットが薄れてしまうだろう。しかし、大きいコロニーは死亡率が低いので死ににくく、すぐに成長して閾値（s_{th}）に達し、またコロニーを分割して小さなコロニーを分散させることが可能となる。

もう 1 つの戦略は、コロニーサイズが閾値以上になると均等に 2 つに分巣して、一方が同じ場所に留まり、もう一方はすぐ隣へ移動する。この戦略を短距離分散戦略（S 戦略）とよぶ。分巣させる隣接格子点はランダムに選び、その分巣先が空格子点ではない場合は分巣しないとする。移動した方も留まった方も、コロニーサイズは大きくもなく小さくもないため、死亡率も低くもなく高くもない。そのため、L 戦略の分散したコロニーに比べて、分巣したコロニーの死亡率は低くなる。しかし、環境撹乱が生じて成育地が破壊されると、近くにいたコロニーはすべて消滅してしまうというデメリットが生じてしまう。つまり、分散距離とコロニーの分割比率のトレードオフが生じるのである。

成育地破壊を引き起こす環境撹乱がある確率（p）で生

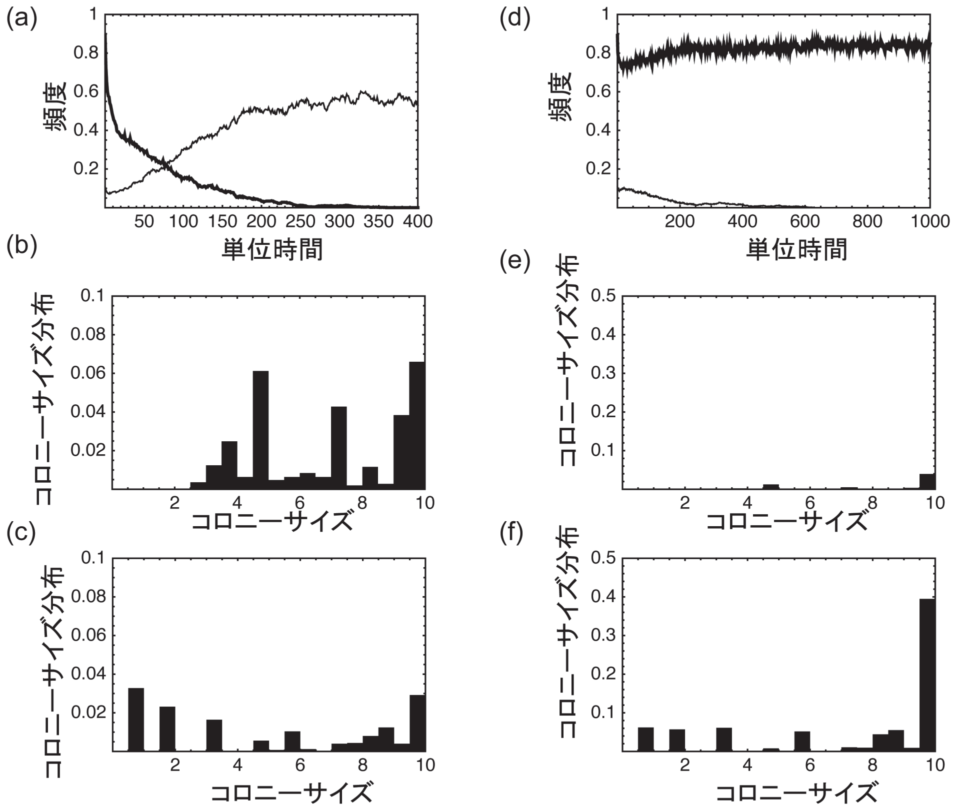

図 3. コロニーベースモデルのシミュレーション結果。
(a) と (d)：格子上の戦略の頻度の時間変化を示す。細い線は S 戦略、太線は L 戦略を示す。(b) と (e)：100 単位時間目の S 戦略のコロニーサイズの分布、(c) と (f)：100 単位時間目の L 戦略のコロニーサイズの分布を示す。$c = 0.2$ では、S 戦略が L 戦略に勝っており、この時の S 戦略のコロニー分布はコロニーサイズの大きいものの頻度が高くなっている。一方、L 戦略はサイズ 10 のコロニーがほとんどいない。$c = 1.0$ では、L 戦略が有利になっており、この時の L 戦略のサイズ分布を見ると、サイズ 10 が多い。パラメータは $a = 1$、$d = 0.5$、$p = 0.05$、$q = 0.5$、$s_{th} = K/2$。S 戦略と L 戦略の初期頻度は 0.1 と 0.9。(a) 〜 (c) $c = 0.2$、(d) 〜 (f) $c = 1.0$ の結果を示す。

じ、撹乱の被害の広がりが確率（q）で生じるとする（図 2(c)）。この時、格子上での空白を巡る競争において S 戦略が L 戦略に対して有利になる条件についてコンピュータシミュレーションで調べた。補遺にプログラムの流れを説明している。

コロニーベースモデルの結果

まずはコロニーベースシミュレーションの例を示そう。図 3、図 4 は $p = 0.05$ および $q = 0.5$、つまり環境撹乱の広がり度合いが比較的高い時のコロニーベースシミュレーションでの各戦略の集団中に占める割合の時間変化やコロニーサイズの分布や格子の状態を示している。図 3(a) 〜 (c) は死亡率に関するパラメータとして $c = 0.2$ を用いており、S 戦略が有利になっている。図 3(b)、(c) は、時刻 100 での S 戦略と L 戦略のコロニーサイズの分布を示す。S 戦略は分巣で 1：1 の割合でコロニーが分かれる。分巣するときのコロニーサイズの最小値は s_{th} であり、分巣直後の最小コロニーサイズは $s_{th}/2$ であるため $s_{th}/2$ より小さなサイズのコロニーの分布はゼロになっている。また、S 戦略はサイズが 10 のコロニー分布数が多いこともわかる。図 3(c) は L 戦略のコロニーサイズの分布である。分巣すると一方がサイズ 1 になるため、サイズ 1 の頻度が高くなっている。そしてサイズが 1 より大きくなるにつれて分布が小さくなっていることもわかる。

図 3(d) は $c = 1.0$ の結果であり、L 戦略の集団中の頻度が高くなり最終的には L 戦略のみになることがわかる。図 3(e)、(f) は S 戦略、L 戦略のコロニーサイズの分布であり、S 戦略がほとんどおらず、L 戦略のサイズ 10 でのコロニー分布が高頻度であることがわかる。

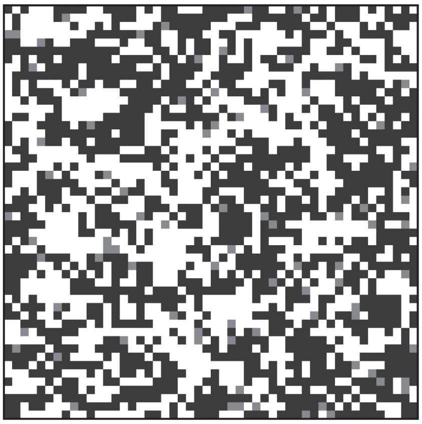

図 4. 200 単位時間後の格子パターン図。黒は S 戦略、灰色は L 戦略、白は空白を示す。図 3(a) ～ (c) と同じパラメータである。

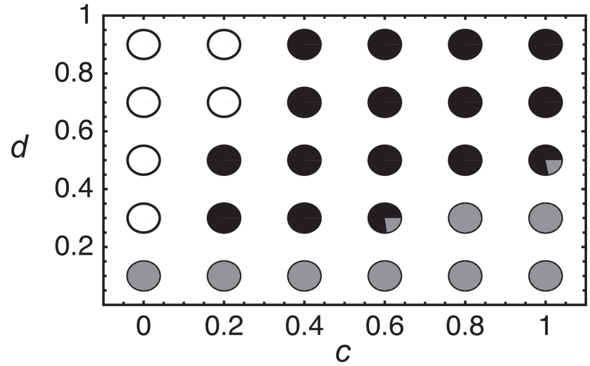

図 5. コロニー死亡確率に関するパラメータ c、d とシミュレーション結果の関係について。コロニー死亡に関するパラメータを与えた時に、5,000 単位時間のシミュレーション後の格子上の状態を示している。各パラメータにつき 100 回シミュレーションを行っている。灰色は L 戦略が勝って、S 戦略が絶滅したことを示す。黒は、S 戦略が勝って、L 戦略が絶滅したことを示す。空白は 2 種とも絶滅したことを示す。薄灰色は、5,000 単位時間では、2 種とも存在していたことを示す（おそらく、安定共存ではないだろう）。100 回中 n 回ほど L 戦略が勝ち、$(100 - n)$ 回 S 戦略が勝った場合は、円のうち $n/100$ が灰色、$(100 - n)/100$ は黒色となっている。他のパラメータは、$a = 1$、$s_{th} = K/2$、$p = 0.1$、$q = 0.1$ であり、初期 S 戦略頻度は 0.1、初期 L 戦略頻度は 0.9 である。

図 4 は、図 3(a) ～ (b) と同じパラメータを用いた時の、時刻 200 での格子の状態である。黒い点が S 戦略、灰色の点が L 戦略、白が空白を示す。この格子パターンより、S 戦略は固まっていて、L 戦略は格子空間上にばらけていることがわかる。

次に、最初の問いである「コロニーを単位としてモデル化する必要があるのはどのような時であろうか」について議論をしよう。この研究では、個体ベースモデルではなくコロニーベースモデルとした事で、(1) コロニーサイズに依存した死亡率、(2) コロニーが成長ののちに分巣する閾値サイズ（s_{th}）、(3) 分巣するときのコロニーの分割比、などのパラメータに様々な仮定を置く事が可能となった。では、コロニーサイズを仮定しない個体ベースモデルと、今回のシミュレーションでは結果は異なるのだろうか。そこで、コロニー死亡率のパラメータを $c = 0$ あるいは $d = 0$ の時はサイズ依存の死亡率ではなくなるためにコロニーサイズからの影響が重要ではなくなる。その結果を紹介しよう。

図 5 は $p = 0.1$、$q = 0.1$ の時、つまり撹乱が頻繁でも広範囲でもない時の、コロニー死亡率のパラメータ 2 つ（c、d）とシミュレーション結果との関係を示している。$c = 0$ では、コロニーサイズによらない死亡率となる。この時、d が低い時は L 戦略が S 戦略を打ち負かして、L 戦略ばかりになる。一方、パラメータ d が大きいと、どのコロニーサイズの死亡率も一律に高くなるためにアリは絶滅する。後述の図 6(a) や図 7(a) より $d = 0$ では L 戦略が有利になっている。$c > 0$ ではコロニーサイズが小さいと死亡率が高くなるがコロニーが大きいと死亡率が低くなる。そのため、d が比較的高いと L 戦略の分巣後の小さいサイズのコロニーが死亡しやすいため L 戦略は不利になってしまい、S 戦略ばかりの集団となるのである。$c = 0$ や $d = 0$ が個体ベースシミュレーションに相当すると考えられるので、個体ベースモデルでは描ききれないことをコロニーベースモデルは描くことが可能になる事を示したと言える。

図 6 と図 7 は環境撹乱パラメータ（p、q）とコロニーベースモデルの結果の関係を示している。図 6、7 では死亡率のパラメータ c が 0.2 と 1.0 である。c が大きいほど、死亡率のサイズ依存性は大きくなる。つまり、$c = 0.2$ での死亡率に比べて $c = 1.0$ ではコロニーサイズが大きくなるほど死亡率が低くなりやすい。図 6 と図 7 の各グラフは死亡率のもう一つのパラメータである d が異なる値での結果を示している。$d = 0$ ではコロニーは自然に死亡することは無く、撹乱によってのみコロニーが死亡することになる。パラメータ d が高くなるほど死亡率が高くなる。これらのグラフより、以下のようにまとめることが出来る。

(1) コロニーの死亡が起こらないときは（$d = 0$）、図 5 と同様に撹乱のパラメータによらず L 戦略が S 戦略よりも強い。これはリスク回避から予測される結果そのものである。つまり、撹乱があるときは、隣に分巣するより遠くへ飛ばすことで撹乱リスクが回避出来る。

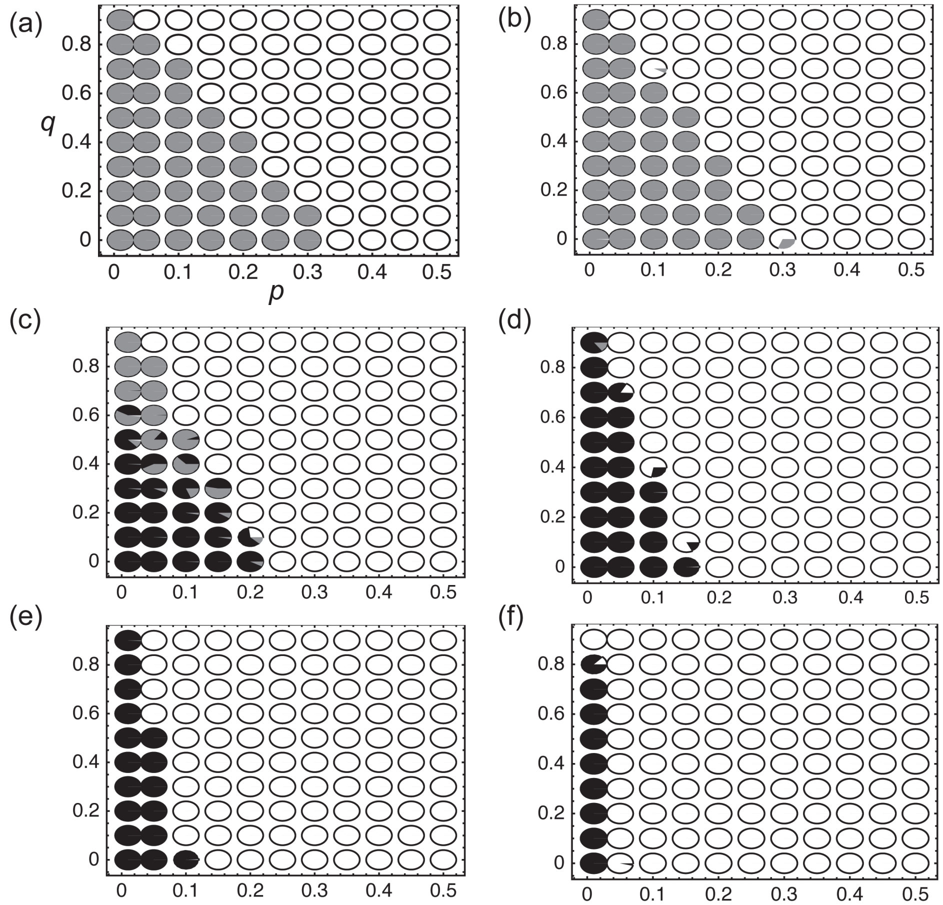

図 6. $c = 0.2$ のときの撹乱のパラメータ p、q とシミュレーション結果の関係について。(a) $d = 0$、(b) $d = 0.1$、(c) $d = 0.3$、(d) $d = 0.5$、(e) $d = 0.7$、(f) $d = 0.9$。詳細は図 5 を参照のこと。

(2) 環境撹乱と生態システムの関係は以下の通りである。環境撹乱範囲が広い（高 q）場合は L 戦略が有利になる。これは、S 戦略のように分巣先が隣であれば、広範囲の環境撹乱が生じると全滅してしまうためである。L 戦略の分巣先はランダムに決まるため、広範囲の環境撹乱が起こってもたまたま分巣した場所に撹乱被害がない場合もあり生き残りやすいのである。

一方、環境撹乱範囲は狭く（低 q）、環境撹乱頻度は高い時（高 p）には S 戦略が有利になる。この理由を説明しよう。L 戦略の分巣後に大きなコロニーと小さなコロニーが出来る。このとき環境撹乱によってランダムにどちらかが消滅するとする。式 (2) ではサイズ依存の死亡率を仮定しているので、大きなコロニーが死ににくい。そして大きなサイズのコロニーは分巣後にすぐに成長して、再び分巣するチャンスが高い。そのため小さなコロニーの消滅より、大きなコロニーの消滅の方が L 戦略にとってはかなりの痛手である。一方、S 戦略では分巣後の 2 つのコロニーは同じ大きさなので、どちらが消滅しても同じダメージである。つまり、L 戦略の巣が分割した後の大きい方のコロニーが撹乱によって消滅する時ほどには、S 戦略のどちらかのコロニーの消滅は大きな影響を与えない。

(3) コロニー依存死亡率と系のダイナミクスの関係は以下の通りである。小さいコロニーの死亡率が高く、死亡率そのものが高い時（d の値が大）、L 戦略より S 戦略の方が有利になりやすい（図 5、図 6、図 7）。

この理由を説明しよう。上述の (2) で説明した通り、撹乱の広がりが大きいほど（高 q）、L 戦略はリスク回避できるために S 戦略に比べて有利になる。

しかし、コロニー死亡率を加えると、撹乱リスクよりもコロニーサイズ依存の死亡がシステムに影響を及ぼすようになる。その理由は、L 戦略は小さい巣と大きな巣の非対称で分割する。そして、小さい方がランダムな場所に分散する。このため、小さなコロニーの死亡率が相

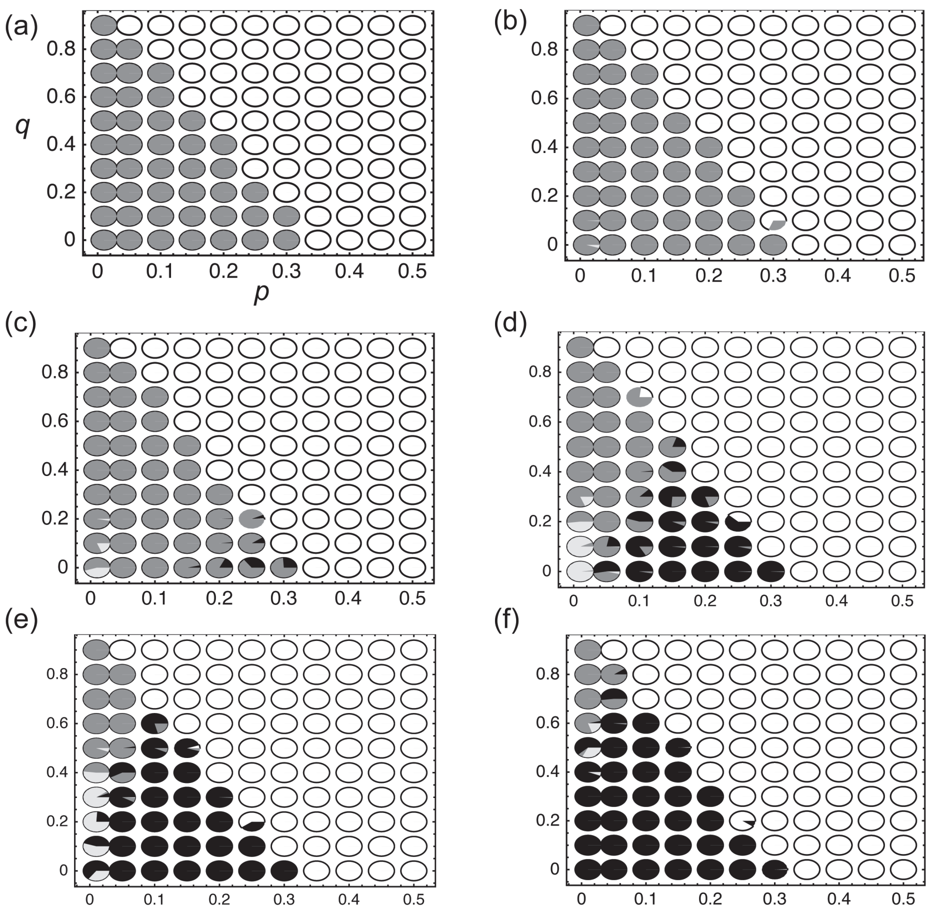

図 7. $c = 1.0$ のときの撹乱のパラメータ p、q とシミュレーション結果の関係について。(a) $d = 0$、(b) $d = 0.1$、(c) $d = 0.3$、(d) $d = 0.5$、(e) $d = 0.7$、(f) $d = 0.9$。詳細は図 5、6 を参照のこと。

対的に高いと、分散した L 戦略のコロニーの死亡率は高くなる。分巣後の一方のコロニーは大きいため（図 2(b)）、このコロニーが再び成長して分巣を繰り返して小さなコロニーの供給を続けることが出来れば L 戦略が有利になる。一方、S 戦略は 1:1 で分巣するので、分巣後のコロニーサイズは大きくも小さくもない。そのため、死亡率の関数型によっては分巣後のコロニーの死亡率は高くない。死亡率に関するパラメータである d と c が高い値では小さなコロニーの死亡率が高くなるが、S 戦略の分巣後のコロニーサイズでは死亡率は高くないため、L 戦略が不利になる。

S 戦略および L 戦略は分かれ方について 2 通り、分かれた後の移動距離も 2 タイプを仮定している。すると、S 戦略と L 戦略以外に 2 つの戦略が考えられる。S 戦略のようなコロニー分割をし、一方はランダムに移動する戦略（X 戦略）と、L 戦略のようなコロニー分割をし、小さい方は大きい方の隣に移動する戦略（Z 戦略）の 2 つである。この 4 つの戦略が存在するときのシミュレーションをしたところ、X 戦略が非常に有利になっていた（Nakamaru et al. 2007）。なぜならば長距離移動をすることで S 戦略のデメリットを克服でき、かつコロニーが均等に分かれるために死亡率が著しく高くなることがないためであると考えられる。ただ、表 1 にも書いたよう、アリでは大きく分けて 2 つに分けることができ、それがそれぞれ S 戦略と L 戦略に対応している。熱帯地方のハチでは X 戦略をとるものもいる（Nakamaru et al.（2007）の 296 ページ）。これは比較的大きな集団での移動にコストがかからない環境に生育するのであれば、このような戦略をとってもデメリットにならないため、X 戦略へ進化することが可能になっていると考える。

サイズ構造のある行列モデルによる解析

Nakamaru et al.（2007）では空き地にしか分巣しないと

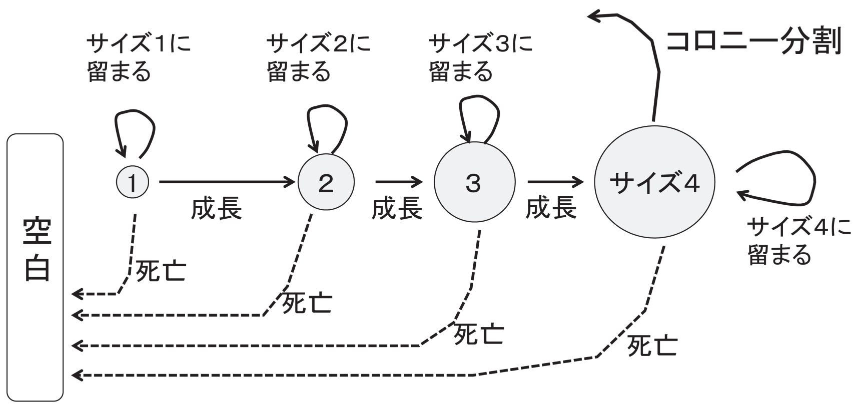

図 8. Nakamaru et al.（2014）のサイズ構造のある行列モデルの基本構造について。

仮定した。このような行動をする個体や種もあるが、他のコロニーに占拠されている場所に成育するために他コロニーに闘争を仕掛けることもあるだろう。そこで、Nakamaru et al.（2014）では直接的な闘争がある状況についても扱っている。以下では Nakamaru et al.（2014）を紹介する。

今回紹介した Nakamaru et al.（2007）のシミュレーションモデルは複雑であるために数理モデルを作成する事が出来なかった。そこで、Nakamaru et al.（2014）ではモデルを単純化してコロニーサイズを 4 種類とし、死亡率はコロニーサイズに依存しているとした。そして、まずは完全混合モデル（つまり空間構造が無く、コロニーはランダムに配置され、分巣後の定着先もランダムに場所を選ぶと仮定）としてサイズ構造のある行列モデルを立て、数理的解析を行った。図 8 に基本的なモデルが示してある。サイズ 1 をコロニーの最小サイズとし、死亡しなかったコロニーの一部は同じサイズに留まるが、他の一部は成長して一段階大きなサイズのコロニーとなる。サイズ 4 になると、分巣あるいは死亡しない限りはサイズ 4 のままとする。分巣するとコロニーが 2 つに分割する。分割の仕方として 2:2 分割戦略と 1:3 分割戦略の 2 つのタイプを仮定した（図 9）。2:2 分割戦略とはサイズ 4 が分巣して、サイズ 2 のコロニーとして 2 つに分かれ、一方は別の場所へ分散する。これは Nakamaru et al.（2007）での S 戦略の分割方法に当たる。1:3 分割戦略とはサイズ 4 のコロニーがサイズ 1 とサイズ 3 のコロニーの 2 つに分割し、サイズ 1 のコロニーが別の場所へ分散する。この戦略は Nakamaru et al.（2007）での L 戦略の分割方法にあたる。では、分巣後にどこに分散するかが問題となる。そこでまずは Nakamaru et al.（2007）と同じ仮定として、他のコロニーが成育していない場所にのみ分散する場合、つまり空き地がないと分巣をしないモデルを基本モデルとして数理解析及びコロニーベースモデルのシミュレーションを行った。図 10 はコロニーサイズとコロニーの死亡率を 3 種類仮定し、それぞれの死亡率関数における 2 戦略の競争結果を示している。以下ではサイズ i のコロニーの死亡率を d_i とする（$i = 1, 2, 3, 4$）。図 10(a) は $d_2 = d_3 = d_4$ の時の結果になっている。Nakamaru et al.（2007）ではコロニーの死亡率を指数減少関数としており（式 (2) および図 2(a)）、小さいコロニーの死亡率が高く死亡率そのものが高い時は、ここでの $d_1 >> d_4$ にあたる。図 10(a) によると $d_1 > d_4$ の時に 2:2 分割戦略が有利になっている。図 10(b) は 4 つの死亡率が一直線上にある場合である。このときも $d_1 > d_4$ の時に 2:2 分割戦略が有利になりやすいが、有利になるパラメータ範囲は図 10(a) ほど広くない。図 10(c) は $d_1 = d_2 = d_3$ という死亡率関数での結果であり、1:3 分割戦略が有利になっている事がわかる。

図 10 の結果より、コロニーの死亡率はサイズ 1 が他のサイズにくらべて死亡率が高い状況であれば（$d_1 > d_2 \approx d_3 \approx d_4$）、2:2 分割戦略は 1:3 分割戦略に対して有利になる事を示している。この理由は Nakamaru et al.（2007）において S 戦略が有利になる理由と同じである。つまり、1:3 分割戦略は、サイズ 4 のコロニーが分割してサイズ 1 とサイズ 3 になる。サイズ 3 のコロニーはすぐにサイズ 4 のコロニーに成長する。一方、サイズ 1 のコロニーがサイズ 4 へ成長するのに時間がかかり、サイズ 1 のコロニーの死亡率が高いほどサイズ 4 になる前に消滅してしまう。サイズ 3 の成長率が高ければその損失分を埋める事が出来るが、そうでもないと 1:3 分割戦略は 2:2 分割戦略との競争に不利になる。このような死亡率は Nakamaru et al.（2007）の指数減少関数の死亡率関数で c と d の値が高い時にあたり、S 戦略が有利になっている（図 5 ～ 7）。

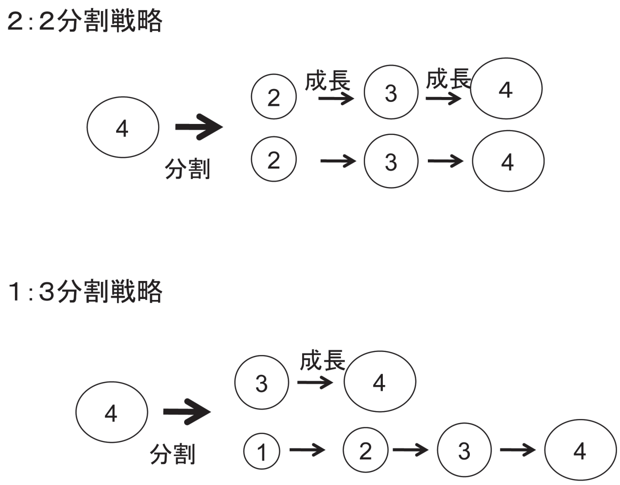

図 9. 2:2 分割戦略と 1:3 分割戦略について。

つまり Nakamaru et al.（2014）の数理モデルの結果は Nakamaru et al.（2007）の傾向とほぼ一致している事が分かる。

では、もし分散先に他のコロニーが既に成育していたらどうなるのだろうか。これについて 3 つのケースについて検討した。ケース 1 として先に成育しているコロニーが勝つ場合、ケース 2 として分散してきたコロニーが勝つ場合、ケース 3 としてサイズの大きなコロニーが勝つ場合の 3 通りを仮定した。3 つのケースとも、負けたコロニーは消滅するとする。この 3 つのケースについてはシミュレーションによって 2:2 分割戦略と 1:3 分割戦略の両方が存在する集団での平衡状態を調べた。ここでは死亡率関数として $d_2 = d_3 = d_4$ を使用した。すると、3 つのケースの中で、ケース 2 において 2:2 分割戦略が一番有利になりやすいことがわかった（図 11）。

この理由はなぜだろうか。1:3 分割戦略に着目して理由を考えてみる。ケース 2 のように、分散したコロニーの方が既存のコロニーより強いということは、1:3 分割戦略においては分巣後のサイズ 3 のコロニーは他からやってきたコロニーに打ち負かされて死滅しやすいが、サイズ 1 のコロニーが分散して定着する事を意味する。しかし L 戦略と同様、1:3 分割戦略にとっても小さなコロニー（サイズ 1 のコロニー）より大きなコロニー（サイズ 3 のコロニー）の方が重要であり、サイズ 3 のコロニーが消滅しやすいと言う事は、1:3 分割戦略の競争力が下がってしまうことを意味する。その結果、2:2 分割戦略が有利になる。

しかし、基本モデルとケース 2 を比べてみると、基本モデルの方が 2:2 分割戦略にとって有利になりやすいのである（図 10(a)、11）。結局、基本モデルのように成育場所が空き地であるときにのみ分巣して一方のコロニーを分散させるような状況において 2:2 分割戦略が有利になりやすいのである。

また、空間構造のあるときは格子モデルを用いて、コンピュータシミュレーションによって解析を行った。このとき、1:3 分割戦略は L 戦略のように分巣後のサイズ 1 のコロニーをランダムに分散させるとし、2:2 分割戦略は S 戦略のように分巣後の一方のコロニーを隣に分散させるとした。そして、空間構造を導入すると L 戦略が有利になる範囲が広くなった。つまり、リスク分散をさせるような L 戦略的な戦略の方が有利になる事をしめし、既存の生態学の理論を裏付ける結果にもなった。

Nakamaru et al.（2014）では以上の結果を受けて、短距離移動の 2：2 分割戦略（S 戦略に相当）が有利になる条件を議論したが、Nakamaru et al.（2007）と基本的には同じメッセージとなる。

Nakamaru et al.（2014）でも 4 戦略での計算結果について説明している。4 戦略とは、2:2 分割＋短距離移動戦略、2:2 分割＋長距離移動戦略、1:3 分割＋短距離移動戦略、1:3 分割＋長距離移動分割である。すると、2 つの短距離移動戦略がまずは絶滅し、2 つの長距離移動戦略が残る。この 2 つの戦略は、分割後に一方をランダムに移動させる。つまり、完全混合モデルにおける 2:2 分割戦略と 1:3 分割戦略の競争と同じ結果となる事がわかる。一方、Nakamaru et al.（2007）においては X 戦略が常に強い結果となっている。もし Nakamaru et al.（2014）と同じロジックが働くならば、完全混合モデルでも X 戦略が非常に競争に強くなるだろう。しかし、Nakamaru et al.（2007）では完全混合モデルでの計算は行っていないため、今の時点ではこれ以上のことは言えない。

まとめ

Nakamaru et al.（2007, 2014）ではコロニーダイナミクスやコロニーサイズに依存した死亡率を仮定した時に、環境撹乱下でのコロニーの分割比と分散距離のトレードオフを考えると放浪種のアリでの生態現象が説明できることを示した。環境撹乱の範囲が広い場合は、従来の理論通りにリスク回避の可能な長距離分散型タイプの L 戦略は有利になる。環境撹乱範囲は広くないが撹乱頻度が高い場合は、コロニー分割比とコロニーサイズ依存の死亡率が影響して、S 戦略のような短距離分散タイプでも有利になることを示した。

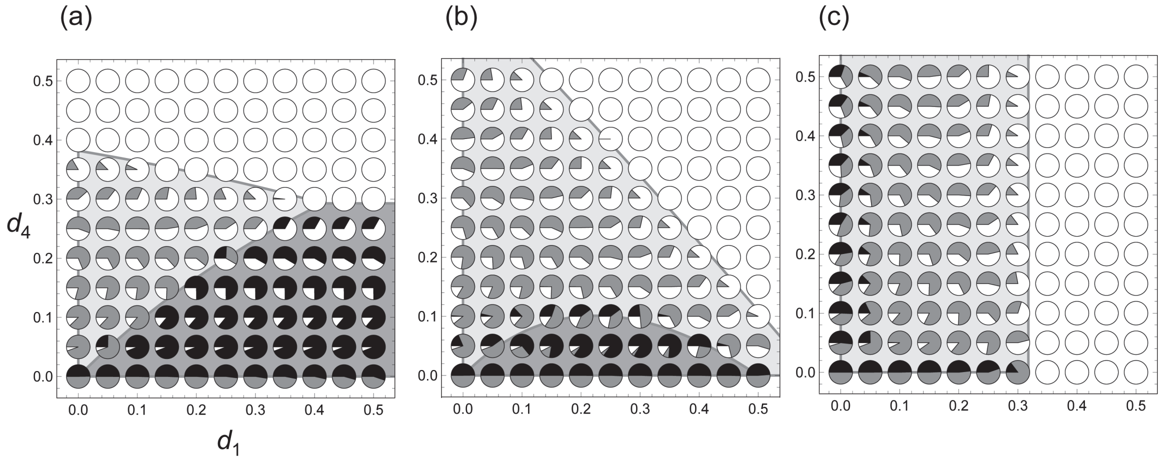

図 10. Nakamaru et al.（2014）の基本モデルの結果について。横軸はサイズ 1 のコロニーの死亡率（d_1）、縦軸はサイズ 4 のコロニーの死亡率（d_4）にあたる。円グラフはシミュレーション結果を示している。この見方は図 5 と同じである。黒は 2:2 分割戦略が勝った回数、灰色は 1:3 分割戦略が勝った回数、白は 2 戦略とも絶滅した回数をしめす。サイズ構造のある行列モデルの数理解析結果は、円グラフの背後の灰色と薄い灰色で示している。灰色は 1:3 分割戦略が絶滅して 2:2 分割戦略のみにある領域、薄い灰色は 2:2 分割戦略が絶滅して 1:3 分割戦略のみにある領域になる。この図より、解析結果とシミュレーション結果がほぼ一致する事も分かる。(a) は $d_2 = d_3 = d_4$、(b) は 4 つの死亡率が一直線上にある場合、(c) は $d_1 = d_2 = d_3$ の時にあたる。

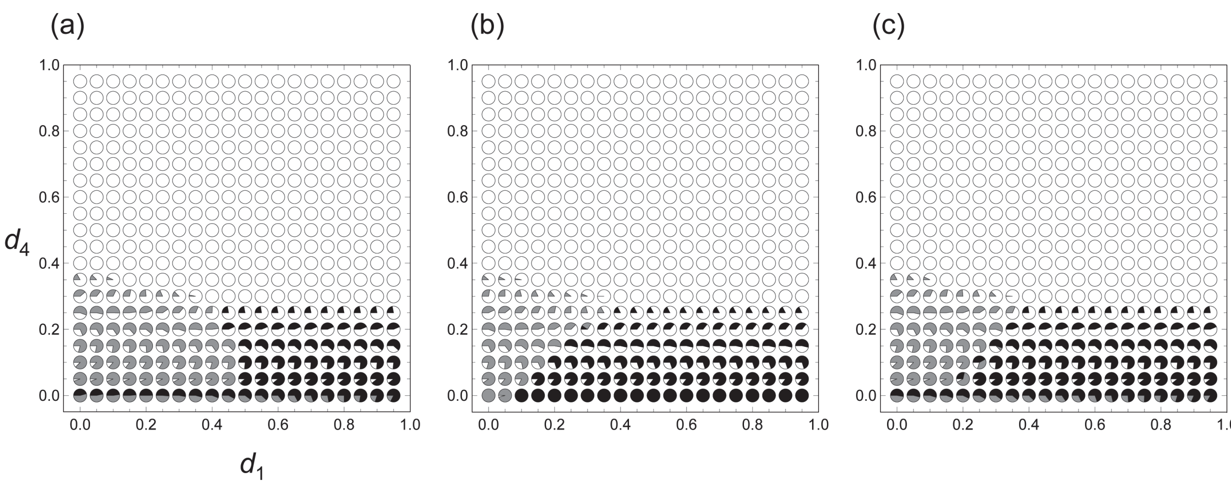

図 11. 分散先での闘争の 3 つの場合についてのコロニーベースモデルのシミュレーション結果について。(a) はケース 1（先に成育しているコロニーが勝つ場合）、(b) はケース 2（分散してきたコロニーが勝つ場合）、(c) はケース 3（サイズの大きなコロニーが勝つ）にあたる。図の見方は図 10 と同じである。

Nakamaru et al.（2007, 2014）のようにサイズと分散の関係を扱った論文としては Gyllenberg et al.（2008, 2011a, 2011b）がある。この一連の研究は前述の Hamilton and May（1977）を基にして各個体の体長や強さを表す体状態（body condition）を仮定している。クローン繁殖で世代の重複が無いとし、また体状態は生む子どもの数に影響しないが、体状態が成熟するまでの生存率や拡散確率に影響する場合を考慮している。体状態が大きいほど、拡散後のパッチを巡る競争に強くなるという仮定をおき、パッチの質が変動したり不均一な場合での進化的に安定な戦略を求めている。例えば、Gyllenberg et al.（2008）ではパッチの質が毎年ランダムに変動するという状況において、どのパッチにいても同じになるため、親は自分の所に留まる子どもに投資をして、分散先での成功率が非常に高い時には分散に投資をする事を導いた。また、体状態が大きいほどパッチを巡る競争に勝つときは、進化

的に安定な拡散確率は体状態に比例して高くなるという結果を導いている。

Gyllenberg et al.（2008, 2011a, 2011b）と Nakamaru et al.（2007, 2014）の結果を比較したいところだが、モデル枠組みが異なるため結果の比較をする事は難しい。そこで、Hamilton and May（1977）の枠組みと格子モデルのような 2 次元空間モデルとの違いを説明しよう。Hamilton and May（1977）の仮定では各パッチにつき成熟個体は 1 個体しか生き残らないという仮定のために、子ども時代にパッチを巡る競争に打ち勝つ事が重要となる。しかし、パッチ間は影響し合うことはないために、2 次元空間のモデルのように隣接個体による密集効果や同種のクラスター効果を研究で調べる事が出来ない。また、パッチモデルでは 2 次元空間モデルのように拡散距離を扱う事は出来ない。そのため、Hamilton and May（1977）のパッチモデルでは、「はじめに」で説明した Bolker and Pacala（1999）が着目した 3 点についての検証をする事が難しくなっている。ただ、それぞれのモデルには長所、短所があるので、どのような生態学的な問題に取り組みたいかによってモデルは選ぶべきである。

Nakamaru et al.（2007, 2014）のコロニーベースモデルを仮定する事で、Bolker and Pacala（1999）やその他の個体ベースモデルでは説明が出来なかった事をどのぐらい説明出来るようになっただろうか。Nakamaru et al.（2007, 2014）の枠組みにおいて、コロニーベースモデルと個体ベースモデルの比較を行い、コロニーベースモデルならではの結果を示した(図 5)。では､Bolker and Pacala（1999）が示した短距離分散戦略が有利になる条件と照らし合わせてみよう。Nakamaru et al.（2007, 2014）で S 戦略が有利になるのは、L 戦略のコロニーの分割後の小さなコロニーの死亡率が非常に高い時である。L 戦略のコロニー分割後の大きい方のコロニーがすぐに成長して、また分割を繰り返せば良いのだが、分割しても小さい方の死亡率が高いと分割が追いつかなくなる。このときは、S 戦略のようにコロニーを半分に分割して分巣するほうが、コロニーの死亡率が低いために空間を巡る競争に有利になるのだ。これは一見、密集するために生じる種内競争に比べ、種間競争の方が集団全体に与える影響がより大きい場合に、短距離拡散戦略が有利になるとする先行研究の主張に一致するように見える。しかし彼らの仮定では、他種が周囲に多いほど競争に悪い影響を与えるという設定をして種間競争を入れている。一方、Nakamaru et al.（2007, 2014）では種間の直接的な競争は入れていない（ただし、Nakamaru et al.（2014）では分巣先に他のコロニーがいるときに場所を巡って闘争する状況についても調べている)。つまり、Nakamaru et al.（2007, 2014）ではコロニーダイナミクスをいれる事で、Bolker and Pacala（1999）が仮定をしていない条件でも短距離分散戦略の有利性を言えた事になる。また、Nakamaru et al.（2007, 2014）は、仮定上の制約もあり、S 戦略がクラスターを作って他種とは分離する事で有利になっている事を検証が出来るモデルではない。この効果について検討するのならば、2 次元連続空間モデルを構築するか、格子モデルにおいて隣接に分巣するときの隣接範囲を広くする事で、クラスター効果の議論が出来るだろう。

本論文ではアリのコロニーを例にしてコロニーベースモデルを紹介してきた。アリのようなコロニーを作る生物だけではなく、様々な生物種に応用が可能ではないかと考えている。コロニーサイズを一個体の年齢や体サイズと解釈し直すと、年齢や体長毎に状態が異なる状況を表すモデルとなる。また、荒木・福井（2017）の表 1、2 では有性繁殖とクローン繁殖の比較をしている。本論文の表 1 と比較すると有性繁殖が非放浪種、クローン繁殖が放浪種の性質に似ている事が分かる。この表より、今回紹介する研究はクローン繁殖に関する一般的なモデルとしても適用する事が可能である。このようにいろいろな研究テーマへの応用が可能である。

引用文献

荒木 希和子, 福井 眞 (2017) 特集にあたって. 日本生態学会誌, 67:119-122

Bolker BM, Pacala SW (1999) Spatial moment equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. The American Naturalist, 153:575-602

Clobert J, Danchin E, Dhonde AA, Nichols JD (2001) Dispersal. Oxford University Press, Oxford

Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock JM (2012) Dispersal ecology and evolution. Oxford University Press, Oxford

Gyllenberg M, Kisdi E, Utz M (2008) Evolution of condition-dependent dispersal under kin competition, Journal of Mathematical Biology, 57:285-307

Gyllenberg M, Kisdi E, Utz M (2011a) Variability within families and the evolution of body-condition-dependent dispersal. Journal of Biological Dynamics, 5:191-211

Gyllenberg M, Kisdi E, Utz M (2011b) Body condition dependent dispersal in a heterogeneous environment. Theoretical Population Biology, 79:139-154.

Hamilton WD, May RM (1977) Dispersal in stable habitats. Nature, 269:578-581

Harada Y, Iwasa Y (1994) Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation. Researches on Population Ecology, 636:237-249

Harada Y (1999) Short- vs. long-disperser: the evolutionary stable allocation in a lattice-structured habitat. Journal of Theoretical Biology, 201:171-187

Lion S, van Baalen M (2008) Self-structuring in spatial evolutionary ecology. Ecology Letters, 11:277-295

Nakamaru M, Beppu Y, Tsuji K (2007) Does disturbance favor dispersal? An analysis of ant migration using the colony-based lattice model. Journal of Theoretical Biology, 248:288-300

Nakamaru M, Takada T, Ohtsuki A, Suzuki US, Miura K, Tsuji K (2014) Ecological conditions favoring budding in colonial organisms under environmental disturbance. PLoS ONE 9:e91210

補遺　コロニーベースモデルのシミュレーションプログラム

コンピュータシミュレーションプログラムの流れを以下の（1）～（4）に沿って説明する。

初期設定としては、戦略の初期頻度に従ってコロニーをランダムに配置し、コロニーサイズもランダムに決める。

（1）コロニーの分割および移動

格子点からランダムに一点ほど選び、格子点上にコロニーがあるかどうか判別する。コロニーがあれば、閾値 s_{th} とコロニーサイズを比較する。閾値よりもコロニーサイズが大きければ、戦略を判別する。もし S 戦略であれば、半分に分割し、一方を隣の空き格子へ移動させる。L 戦略であれば、小さいコロニーサイズは 1 とし、残りのコロニーは 1 を引いたものとする。格子点をランダムに選び、空いていたらコロニーサイズ 1 のコロニーをそこへ移動させる。空格子点ではない場合はコロニー分割をしないとする。閾値よりも小さい場合や格子点上にコロニーがなければ（2）へ移る。

（2）コロニーサイズに依存した死亡

ランダムに格子を一点選ぶ。そして、その格子点上にコロニーがあるかどうか判別する。コロニーがあれば、式（2）の死亡確率に従って死亡するかどうか判定する。死亡した場合はその格子点からコロニーは消滅して空白となる。コロニーがなければ（3）へ移る。

（3）コロニーサイズの成長

ランダムに格子を一点選ぶ。コロニーがあれば、式(1) のロジスティック方程式に従って成長する。格子上にコロニーがなければ（4）へ移る。

（4）環境撹乱によるコロニーの消滅

ランダムに格子点を一点選び p の確率で撹乱が起こるかどうか判定する。撹乱が起こったとすると、その点の隣接点 (8 格子点）のうち 1 つをランダムに選び、確率 q でその格子点に撹乱が広がるかどうか判定する。もし撹乱が広がれば、同様にして、その点を中心にして隣の格子点のうち 1 点をランダムに選び、確率 q で撹乱が広がるかどうか判定する。これをどんどんくり返す。もし確率 $1 - q$ で撹乱が広がらなければ、撹乱の拡大が終わる。撹乱を受けた格子点上のコロニーはすべて消滅するとする。図 2(c) にイメージ図がある。

（1）から（4）を 1 イベントとして、これを格子のサイズ（たとえば、50 × 50 の格子であれば 2,500 回）の回数をくり返し、1 単位時間とする（1 単位時間 = 2,500 イベント）。そして 5,000 単位時間ほどシミュレーションを行う。本文や図では「時刻 5,000 でのシミュレーション結果」というような表現を使うが、これは 5,000 単位時間のシミュレーションを行ったという意味である。