

ベーツ氏擬態の Population Dynamics

九州大学理学部生物 山内 淳 (Atsushi Yamauchi)

1. はじめに

ある地域に住む生物の中で、まったく別の種に属する生物どうしが、形態的に非常に似ている例は多く知られている。その類似によって、似ている生物の双方あるいは一方に、なにかしらの利益がもたらされている場合を擬態と呼ぶ。

似ている生物の双方が利益を甘受している例としては、別の種に属するハチどうしが互いに似ている場合などがあげられる。日本に生息するハチでも、必ずしも系統的に近縁ではないにもかかわらず、ミツバチやアシナガバチ、スズメバチなど、腹部に黄色と黒の目立つ縞もようを持つ種が少なくない。学習能力を持つ鳥などの捕食者が一度あるハチを食べてひどい目に会えば、それ以降は似ている別種のハチをも避けようとするだろう。このように、有毒な生物が互いに似ることは、捕食者の学習効果を高めて捕食圧を下げる効果を持つであろう。このようなタイプの擬態を、提唱者の名をとって「ミュラー氏擬態」と呼ぶ。

それに対し、似ている生物のうち一方は類似によって利益を受けているが、他方はそうでもない、場合によっては損害まで被りかねない場合がある。その好例は、ハチとアブの関係であ

る。毒針を持つミツバチと、無毒なハナアブは非常によく似ているため、一度ミツバチを食べて刺された鳥は以後ハナアブをも避けてしまうだろう。つまり、本来なら鳥が喜んで食べるはずのハナアブは、ミツバチと似ることによって捕食圧を大きく下げている。しかしミツバチにとっては利益があるどころか、無毒なハナアブが混ざることによって本来よりも鳥の学習効果が落ち、単独で生息するよりも高い捕食圧を被ってしまうだろう。このように、無毒な生物が有毒な生物をまねるタイプの擬態を、提唱者の名をとって「ベーツ氏擬態」といい、そこにかかわる生物のうち有毒な方をモデル、それをまねる無毒な方をミミックと呼ぶ。

ベーツ氏擬態では、有毒なモデルの集団に入った無毒なミミックは、当初は低い捕食圧に乗じて個体数を増すだろう。しかし、ミミックの増加にともない捕食者の学習効果が低下し、今度はモデル・ミミック両種に対する捕食圧が上がり、両種の個体数は大きく変化すると考えられる。本研究では、これらベーツ氏擬態におけるモデルとミミックの個体数変化を解析する。

この解析の結果、ベーツ氏擬態の個体数のダイナミクスには、以下の4種類の平衡点が存在し得ることがわかった。すなわち、(1)モデルもミミックも存在しない状態、(2)モデルは環境収容力に達しミミックは不在である状態、(3)モデルは不在でミミックだけが環境収容力に達している状態、(4)両者が共

存している状態、の4つである。これらの4つの平衡状態によって、琉球列島における2種のチョウの生息パターンを説明することができる。

2. 数理モデル

ベーツ氏擬態の動態には、3種の生物、すなわちモデル、ミミック、そして捕食者がかかわっている。この3種の生物の個体数を、それぞれ N 、 M 、 P と定義する。ところで、現実の生物を考えてみると、もともと捕食者にとって有毒なモデルは餌にはならないし、無毒だからといってミミックばかりを食べて生活しているとも考えにくい。捕食者はほかのものを餌としながら、モデルやミミックも捕食すると考える方が妥当である。そこで、捕食者の個体数 P は、擬態の動態に依存しない定数であるとする。

次に捕食者の反応を考える。捕食者は有毒なモデル種と無毒なミミック種をまったく区別できず、獲物の中にはモデル種とミミック種が混在しているとする。もしも獲物の集団が有毒なモデルばかりからなり、無毒なミミックが含まれていないとするなら、最終的に捕食者はその集団をまったく襲わなくなるであろう。逆に獲物集団が無毒なミミックばかりからなっているなら、捕食者は痛い目にあうことがないため、出会った獲物を見送ることはない。それらの中間的な状況、つまりモデル種と

ミミック種がある割合で混ざっている場合には、捕食者が獲物を襲う頻度は、無毒なミミックの割合が多いほど高くなるに違いない。

以上のように、捕食者の行動が獲物集団中のミミックの頻度の関数になっている状況は、捕食者の学習とその忘却を仮定することで成り立つ。すなわち、捕食者が出会った獲物を襲い、それが有毒なモデル種であればしばらくのあいだ獲物を避けるが、時間がたつとその記憶を忘れて再び襲い始めるとする。ただし、有害なモデルばかりの場合に捕食がないためには、捕食者の記憶の持続時間もミミックの頻度の増加関数である必要がある。これらの仮定から捕食者の攻撃頻度は、全獲物における無毒なミミックの頻度 u ($=M/(M+N)$) を用いて、近似的に次のように表わされる。

$$[\text{Attacking Probability of a Predator}] \propto u^s$$

ただし s は、捕食者の学習の持続時間の、改善されやすさを表わすパラメタである。つまり s が大きい場合には、捕食者は、まずいモデルの頻度が少しでも増えれば (u がわずかでも小さくなれば)、その形態をしっかりと覚えてより長い間記憶しておくようになる。

この捕食者の攻撃確率を用いて、モデルとミミックの個体密度の変化は以下のように表わされる。

$$\frac{dN}{dt} = N \left\{ r_1 \left(1 - \frac{N}{K_1} \right) - \alpha \left(\frac{M}{N+M} \right)^s P \right\}$$

$$\frac{dM}{dt} = M \left\{ r_2 \left(1 - \frac{M}{K_2} \right) - \beta \left(\frac{M}{N+M} \right)^s P \right\}$$

K_1 、 K_2 は、それぞれモデル種とミミック種の環境収容力を表わし、 α 、 β は、それぞれの種について捕食者との出会いの頻度と捕食成功率を掛け合わせたものである。各個体数の変化は、ロジスティックな増殖と、捕食による減少で表わされている。捕食による減少の項は、ミミックの頻度に依存した捕食者の攻撃確率を含んでいる。

この微分方程式の性質を解析的に調べることは難しいため、まず最初に単純化した2つの場合について解析を行い、その後もとのダイナミクスに立ち返ってその性質を論じる。

System I: ミミックに環境収容力の効果がない場合

まず最初の単純化として、ミミック種の環境収容力が充分大きく、個体群の成長に密度効果による抑制がかからない場合を考える。その場合、個体密度の時間変化は以下のように表わされる。

$$\frac{dN}{dt} = N \left\{ r_1 \left(1 - \frac{N}{K_1} \right) - \alpha \left(\frac{M}{N+M} \right)^s P \right\}$$

$$\frac{dM}{dt} = M \left\{ r_2 - \beta \left(\frac{M}{N+M} \right)^s P \right\}$$

このシステムには3つの平衡点、すなわち、

$$(N^*, M^*) = \begin{aligned} &(0, 0) \\ &(K_1, 0) \\ &\left(K_1 \left(1 - \frac{\alpha r_2}{\beta r_1} \right), K_1 \left(1 - \frac{\alpha r_2}{\beta r_1} \right) \left(\left(\frac{\beta P}{r_2} \right)^{1/s} - 1 \right)^{-1} \right) \end{aligned}$$

が存在する。加えて $r_2 > \beta P$ の場合には、ミミックの増加は捕食圧が最大の場合にも抑えられないため、ミミック個体数が発散してしまうことも起こりうる。平衡点の存在条件については、1番目のどちらの種も生息しない平衡状態と、2番目の有害なモデル種だけが生息する平衡状態は、パラメタによらず存在する。しかし、3番目の両種が共存する平衡状態の存在は、パラメタに依存している。

各平衡点の安定性については、さまざまな場合がある。2番目の平衡点では無害なミミック種が必ず侵入可能であり、これはいつも不安定である。3番目の共存平衡点は、パラメタによって安定・不安定の両方がありえる。安定と不安定の境界に近いパラメタでは、この平衡点のまわりにリミット・サイクルが現れる場合もある。興味深いのは、1番目の平衡点（原点）の安定性である。この平衡点も安定な場合と不安定な場合があるが、パラメタによっては、ある方向からは安定だが別な方向からは不安定という sector stable になる。

System II: モデルに環境収容力の効果がない場合

2番目の単純化として考えるのは、ミミック種の環境収容力

が充分大きく、個体群の成長に密度効果による抑制がかからない場合である。その場合の個体密度の時間変化は、先のシステムと同様に以下のように表される。

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N \left\{ r_1 - \alpha \left(\frac{M}{N+M} \right)^s P \right\} \\ \frac{dM}{dt} &= M \left\{ r_2 \left(1 - \frac{M}{K_2} \right) - \beta \left(\frac{M}{N+M} \right)^s P \right\}\end{aligned}$$

このシステムもまた、3種類の平衡点を持ち、それぞれ

$$\begin{aligned}(N^*, M^*) &= (0, 0) \\ &\quad \left(0, K_2 \left(1 - \frac{\beta P}{r_2} \right) \right) \\ &\quad \left(K_2 \left(1 - \frac{\beta r_1}{\alpha r_2} \right) \left(\left(\frac{\alpha P}{r_1} \right)^{1/s} - 1 \right), K_2 \left(1 - \frac{\beta r_1}{\alpha r_2} \right) \right)\end{aligned}$$

となる。さらに $r_1 > \alpha P$ の場合には、モデル種の増加が抑制されることがないため、モデル種の個体数の発散も起こりうる。各平衡点の存在条件については、1番目の両種ともに生息しない平衡状態はいつも存在し、2番目のミミック種だけが生息する平衡状態と3番目の共存平衡点はパラメタによって現れる。

これらの平衡点のうち、2番目のミミック種だけの平衡状態は存在する場合には必ず安定、3番目の共存平衡点は存在しても必ず不安定である。一方、1番目の両種ともいない平衡点の安定性はパラメタに依存しており、パラメタによって安定、不安定、そして sector stable のいずれかになる。中でも、ミミック種だけの平衡点が存在している場合には、この平衡点は必ず不安定になる。

System III: 両種ともに環境収容力の効果がある場合

以上の単純化した2つのシステムの解析を踏まえて、本来のモデルに立ち返ってみよう。最初に述べたように、モデル-ミミック・システムは一般には次のように記述される。

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N \left\{ r_1 \left(1 - \frac{N}{K_1} \right) - \alpha \left(\frac{M}{N+M} \right)^s P \right\} \\ \frac{dM}{dt} &= M \left\{ r_2 \left(1 - \frac{M}{K_2} \right) - \beta \left(\frac{M}{N+M} \right)^s P \right\}\end{aligned}$$

この微分方程式は、次の5種類の平衡点を持っている。

$$\begin{aligned}(N^*, M^*) &= (0, 0) \\ & (K_1, 0) \\ & \left(0, K_2 \left(1 - \frac{\beta P}{r_2} \right) \right) \\ & \left(K_1 \left(1 - \frac{\alpha P u_1}{r_1} \right), K_2 \left(1 - \frac{\beta P u_1}{r_2} \right) \right) \\ & \left(K_1 \left(1 - \frac{\alpha P u_2}{r_1} \right), K_2 \left(1 - \frac{\beta P u_2}{r_2} \right) \right)\end{aligned}$$

ここで、最後の2つの平衡点に含まれる u_1 、 u_2 は、

$$\begin{aligned}u_1 &= \frac{1}{2(Y+ZX)} \left\{ (Y+Z+1) - \sqrt{(Y+Z+1)^2 - 4(Y+ZX)} \right\} \\ u_2 &= \frac{1}{2(Y+ZX)} \left\{ (Y+Z+1) + \sqrt{(Y+Z+1)^2 - 4(Y+ZX)} \right\}\end{aligned}$$

ただし、 $X = \alpha P / r_1$ 、 $Y = \beta P / r_2$ 、 $Z = K_1 / K_2$ である。

これらの平衡点のうち、1番目のモデルもミミックもない平衡点と2番目の有毒なモデルだけが生息している平衡点、そして5番目の共存平衡点は、システムIの3つの平衡解と対応

づけられる。一方、1番目の両種のいない平衡点と3番目の無毒なミミックだけが生息している平衡点、および4番目の共存平衡点は、システムIIの3つの平衡解と対応している。このように、このシステムの解と前述の単純化したシステムの解を相互に対応づけることはできるが、解の存在条件や安定性は必ずしも両者で同一ではない。

1番目の両種のいない平衡点と、2番目のモデルのみの平衡点はいつも存在している。しかし、それ以外の平衡点、すなわち3番目のミミックのみの平衡点や、4番目および5番目の共存平衡点の存在は、パラメタに依存している。特に共存平衡点の存在条件は、前述の単純化したシステムよりも複雑なパラメタ依存性を持つ。

さらに、共存平衡点の安定性にいたっては、一般に与えることは困難である。このシステムにおける安定性については、数値的な解析によって傾向を調べた。それによると、4番目の共存平衡点は調べた範囲では必ず不安定、5番目の共存平衡点は安定から不安定までの場合があった。また、ミミックだけの平衡点が現われる場合には、5番目の共存平衡点は調べた範囲で必ず安定であった。

パラメタによっては、これら5つの平衡点が同時に存在する場合がある。Figure 1 にその例を示す。Figure 1 の横軸は有毒なモデル種の個体密度、縦軸は無毒なミミック種の個体密度

を表わす。山型のカーブがモデルの個体密度変化ゼロのアイソクライン、右上がりのカーブがミミックの個体密度変化ゼロのアイソクラインである。原点が両種ともいない平衡点であり、横軸上と縦軸上に一方の種しか生息しない平衡点がある。そして、2本のカーブの交点が、2つの共存平衡点にあたる。

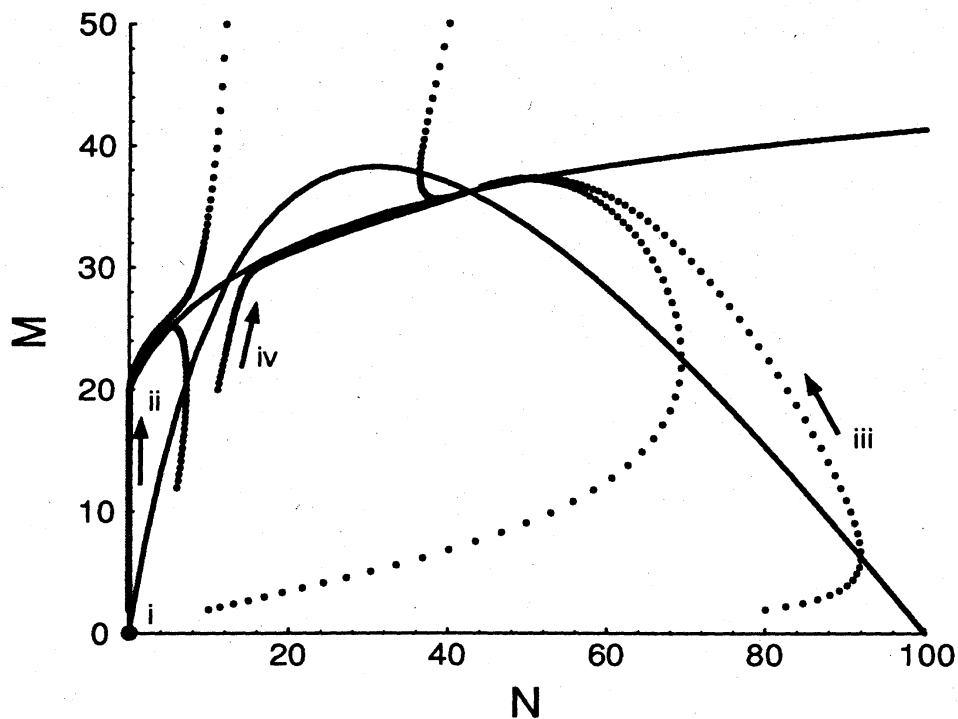


Figure 1

3. 議論

実際の生物について、モデルとミミックの個体数の変化を長期間にわたっておいかけることは難しく、個体数の変化を量的に示す研究は少ない。Uesugi (1991) は、琉球列島に生息す

るモデル-ミミックの関係にある2種のチョウについて過去の採取報告を総説し、個体数の動態を質的に示している。

インドから琉球列島まで広く分布するシロオビアゲハ (*Papilio polytes*) の雌には、羽の模様が多型が存在しており、各地で有毒なチョウに擬態していることが知られている。20数年前に、琉球列島へ有毒なベニモンアゲハ (*Pachliopta aristochiae*) が侵入し始めてから、ベニモンアゲハ型のシロオビアゲハの頻度が増加してきた。

Uesugi によると、モデルのベニモンアゲハと擬態型のシロオビアゲハの分布は、島ごとに次の4つのタイプに分類できる。

- (i) モデルもミミックもない。
- (ii) モデルはいないがミミックはいる。
- (iii) モデルが定着してからミミックが増加した。
- (iv) 以前からミミックがいたところにモデルが入り定着した。

これらの4つのタイプが同時に見られることの説明として、まず、各島の環境の違いが考えられる。琉球列島は南北に長く広がった列島であり、気象条件も島間で大きく異なっている。それらの違いがパラメタの差異を引き起こし、2種の個体群を異なる平衡状態へと導いているのかもしれない。

また、別の説明として、パラメタ自体は大きく違わないが、Figure 1 のようにいくつかの平衡点が同時に存在しており、初期条件の違いから島ごとで到達した平衡点が異なるとも考えられる。その場合、Figure 1 上の (i)-(iv) の軌道が、タイプ

(i)-(iv) に対応していると考えられる。

2つの説明の中では、前者の方がより妥当とは思われるが、まだ擬態の個体群動態を調べた研究は少なく、明確な答えを与えるためにはさらなる研究が待たれる。擬態については多くの興味深い現象があり、今後それらの解明に数理モデルが力を発揮するであろう。

参考文献

- Uesugi, K. 1991. Temporal change in records of the mimetic butterfly *Papilio polytes* with establishment of its model *Pachliopta aristochiae* in the Ryukyu Island. Japanese Journal of Entomology, 59:183-198.

ABSTRACT

A population dynamic model of Batesian mimicry, in which populations of both model and mimetic species were considered, was analyzed. The probability of a predator catching prey on each encounter was assumed to depend on the frequency of the mimic. The change in population size of each species was considered to have two components, growth at the intrinsic growth rate and carrying capacity, and reduction by predation. For simplicity in the analyses, three assumptions were made concerning the carrying capacities of each population: (1) no density effects on the mimic population growth rate; (2) no density effects on the model species; and (3) density effects on both species. The first and second cases were solved analytically, whereas the last was, for the most part, investigated numerically. Under assumption (1), two stable equilibria are possible, in which both species either coexist or go to extinction. Under assumption (2), there are also two stable equilibria possible, in which either only the mimic persists or both go to extinction. Under assumption (3), the results explain the field records of butterflies (*Pachliopta aristochiae* and its mimic *Papilio polytes*) in the Ryukyu Islands, Japan.