

クモの巣の多様性における数理的解析：クモの巣の最適なサイズと構造
Mathematical Analysis of the Diversity of Spider's Web: the Optimal Form of
Spider's Web

吉田雄紀¹・小泉吉輝²・高橋弘明³

¹ 東京大学医学部医学科, ² 九州大学理学部生物学科

³ 筑波大学生命環境科学研究科

The architecture of spider's web varies a lot in nature. Many researchers are interested in and trying to understand this diversity. It is meaningful to consider which factor contributes to the variety of patterns of their webs. In this paper, we concentrated on orb web, one of typical web's structures that is two-dimensional circular, radial and gorgeous. We conducted an analysis by using mathematical models that focused on two features of spider's web, whole size and mesh height, which affect their success in prey capture. Our result shows that the optimal web form is determined by distribution of prey size available.

1. Introduction

自然界に存在するクモの巣は様々な形態をとっている。巣の形態としては tangled web, sheet web, orb web の3つがよく知られている。それぞれの特徴を述べると, tangled web は3次元状に不規則に糸が張り巡らされており, sheet web はシート状であり, orb web は放射状の縦糸と螺旋状の横糸から構成されて円形に広がっている[1]。本研究で扱う orb web は、自然界で広くみられ、その形状と餌捕獲効率に関して多くの研究が行なわれている[1,2,3]。

一般に、空中に巣をつくるクモ類は、普段巣の中心またはその周辺で待機して、巣に餌がかかるのを待つ待ち伏せ型の捕食者である。巣の形状は餌の獲得量に密接に関わる要素であり、クモはより効率的に餌を獲得できるように網の形状を進化させてきたと考えられる。

本研究で注目している巣の特徴量である巣の面積と網目の細かさに関しては、様々な研究が行われており、たとえばクモが利用できる獲物の栄養の質や量を変化させた時に、それらとクモが張る巣の大きさや網の細かさなどに統計的に相関があることが観察されている[4]。一方で、モデリング研究としては、巣の上でのクモの行動様式について数理モデルを立てている研究が見られた[5]。それらのモデルでは、餌などの環境因子は極力単純化され、クモ自身の内的な要因（行動様式）によって餌の捕獲確率が決定されていた。しかし自然界では、クモは複数の餌種を捕食し、環境によっても

餌のサイズや栄養量は変わるため、餌などの環境因子も巣の形状に影響を与えていると考えられる。そこで本研究では、orb web における網の形状の多様性が餌などの環境因子によって規定される可能性について、網の全体のサイズとその網目の細かさに注目した数理モデルを立てて解析を行った。

2. Models

2-1 巣のモデルに関する仮定

本研究では巣のモデルを作成する上でいくつかの性質を仮定した。まずクモが巣を作るのに使える糸の長さは一定であるとした。すなわちクモは使う糸の長さがある定数となるような戦略を選べるものとする。そして環境中に存在するクモが利用できる虫のサイズの分布を $s(x)$ として、サイズの平均が m で分散が σ^2 の正規分布に従うとした。

$$s(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left(-\frac{(x-m)^2}{2\sigma^2}\right) \quad (1)$$

また実際の巣を構成している縦糸には粘着力はないが強度が高く、横糸では粘着力が高いが強度が低いという性質を持っているが、本研究では縦糸と横糸の区別はせず、どちらも同じ強度と粘着力を持つとして単純化した。巣の外形は正方形と仮定し、その網目も同様に正方形であるとおいた。

2-2 巣の形に関するモデル

巣を構成している網目の幅を w 、巣の外形の一辺を l とした時にクモが使える糸の長さ L は以下のように表せる (図1)。

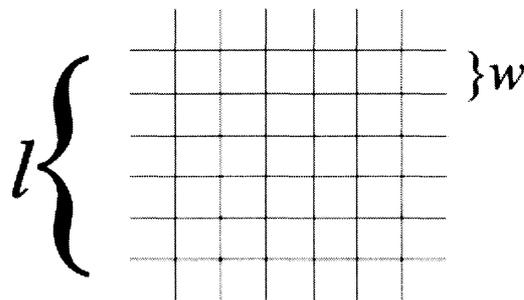


図1 単純化したクモの巣

$$L = \frac{2l^2}{w} \quad (2)$$

ここで縦糸と横糸の全本数が $\frac{2l}{w}$ であり、これに一本あたりの長さである l をかけた値が巣を構成している糸の長さである。

2-3 巣から得られる捕獲量

サイズ x の虫が幅 w の網目にとらわれる確率を $p_w(x)$ とし、以下のように表した(図2)。

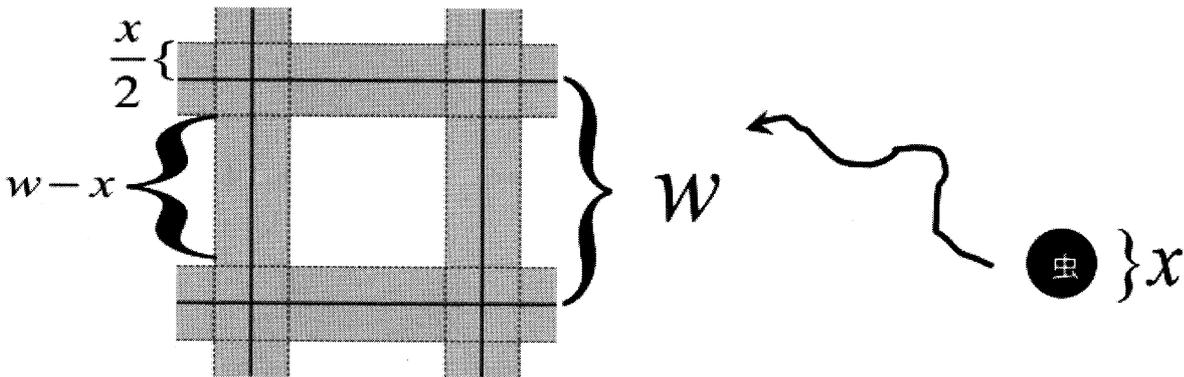


図2 巣に虫が引っかかる範囲

$$p_w(x) = \begin{cases} 1 - \frac{(w-x)^2}{w^2}, & x < w \\ 1, & x \geq w \end{cases} \quad (3)$$

図2ではサイズ x の虫の中心が網目のグレーの部分に接していれば、その虫は網に触れることとなり、捕獲されるとした。虫が網目よりも小さいときは、虫が網目を通り抜ける確率は $\frac{(w-x)^2}{w^2}$ となり、網目にかかる確率は1から通り抜ける確率を引いた値になる。また虫が網目よりも大きいときは必ず巣に引っかかるとして1とした。ここでは巣の強度に関しては無視している。次に巣全体からの捕獲量を ϕ として以下のように示した。

$$\phi = \int_0^{\infty} l^2 \cdot p_w(x) \cdot x^\alpha \cdot s(x) dx \quad (4)$$

ここでサイズが x の虫一匹から得られる養分を x^α として、本研究では α は3とおいた。そしてサイズが x の虫から得られる養分の期待値は(巣の面積) × (網目に引っかかる確率) × (サイズ x の虫の養分) × (サイズ x の虫の個体数)となる。これをすべてのサイズの虫から得られる養分の期待値まで積分することで、網目が w のときの

巢から得られる捕獲量 ϕ が導きだされる。本研究では、環境中の虫のサイズの分布が変化したときに捕獲量 ϕ を最大化するような網目 w^* がどのように変化するかを調べた。

3. Results

式(1),(2),(3),(4)のパラメータ m , σ^2 , L に具体的な数値を与えて、横軸に網の細かさである w 、縦軸に ϕ を取りプロットしたものが図3である。

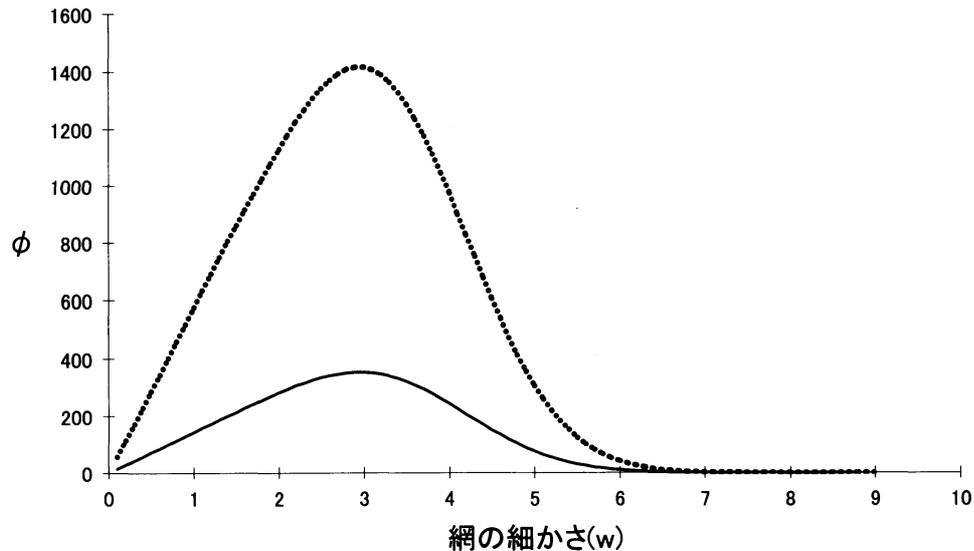


図3 使用できる糸の総量に対する ϕ の値

ϕ が最大となる w が今いる環境では最適な網の細かさである。図3の計算に使ったパラメータの値は $m=3$, $\sigma^2=1$, $L=8$ (実線), $L=32$ (黒点線) である。 $L=8$ と $L=32$ での ϕ が最大となるのは $w=2.9$ の時である。

図4の縦軸、横軸は図3と同様であり、 L を8に固定して獲物のサイズの分散 σ^2 を0.1, 1.0, 1.3と変化させた。

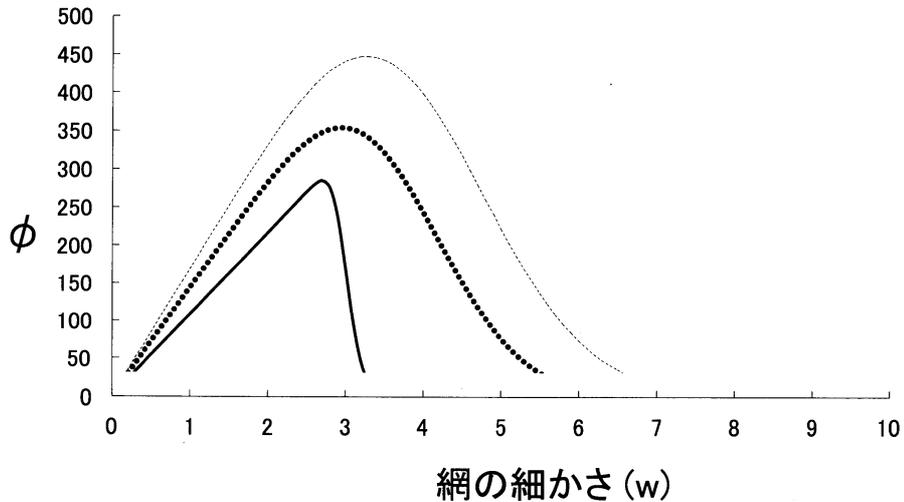


図4 獲物のサイズの分散に対する ϕ の変化

図4の計算で使用したパラメータの値は $m=3$, $L=8$, $\sigma^2=0.1$ (実線), 1.0 (点線), 1.3 (破線)である。それぞれの分散では ϕ が最大となるのは $w=2.7, 2.9, 3.3$ の時である。

次に図5では横軸に獲物のサイズの分散 σ^2 、縦軸に ϕ が最大となる時の w の値をプロットした。

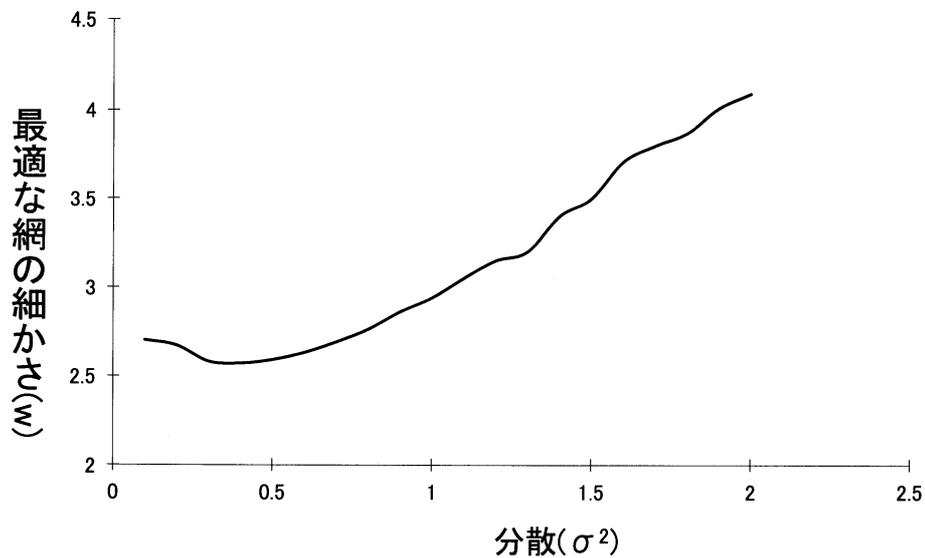


図5 獲物のサイズの分散に対する最適な網の細かさの変化

図5の計算で用いたパラメータの値は, $m=3$, $L=8$ である。

図6では横軸に獲物のサイズの平均値、縦軸に最適な網の細かさをプロットした。

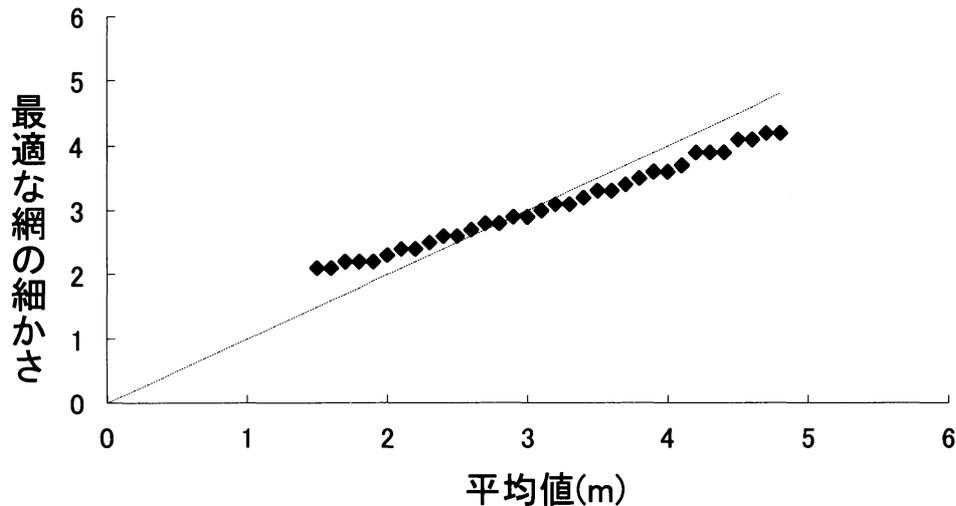


図6 獲物のサイズの平均値に対する最適な w^* の変化

図6の計算で使用したパラメータの値は、 $L=8$ 、 $\sigma^2=1$ である(図の点線は45°線)。

4. Discussion

環境パラメータの変化に対する最適解(最適な網目幅 w) の変化についてまとめる。まず、環境中の虫サイズの平均値 m をさまざまに変化させても、最適解は常におよそ m であった。しかし、最適解の変化の傾きは1未満であり、虫サイズの平均値が大きくなると最適解が平均値を下回るようになった(図6)。次に環境中の虫サイズの平均を固定して分散 σ^2 を変化させると、分散が大きくなるにつれて最適解も大きくなったが、分散が小さい状況においては、虫サイズの平均よりも小さな網目が最適解であった(図5)。最後に、糸の使用可能量 L を変化させても、最適解は変化しなかった(図3)。しかし実はこのことは数値計算せずともわかることであった(Appendix 参照)。

4-1 網目の細かさの多様性はどこから生じているか

巣の多様性に貢献する要素として、「クモの種類や生息地によって利用可能な獲物が異なる」点が挙げられる。これは、関数 $s(x)$ が異なることに対応し、その結果、彼らが作る巣の網の細かさは必然的に異なるものになるといえるだろう。一方、「クモの種類によって使える糸の量が異なる」としても、それが網目の細かさの多様性には貢献しないことが今回のモデルより示唆される。

一定量の糸を使って巣を作る場合、「大きさ」をとるか「細かさ」をとるかの2つの戦略の方向性がある。今回のモデルでは、虫サイズの平均が高いときまたは分散が低いときには、平均サイズ以下の網目が最適となり(図5・6)、その他の状況では

平均サイズ以上の網目が最適となっている。すなわち、環境中の虫のサイズとその分布によって、巣の「大きさ」か「細かさ」のどちらを優先するのかということが決定される。

4-2 モデルの改善点

使える糸の長さが一定という仮定についてまず考える。糸の生産に要するエネルギーや時間は有限であるので、吐ける糸量には上限がある。しかし、実際には、その上限いっぱい糸を使って網を張るわけではなく、その範囲内でエネルギーや時間を考慮しながら、最も効率よく餌を捕獲できるような網を張っていると考えられる。したがって、糸の長さが一定という仮定は非現実的ではあるが、網の張り方や糸の生産にかかるエネルギーを定量化するのは難しく、より現実的な仮定を設定するのは困難だと思われる。

巣の形を正方格子状と仮定して議論したが、他の形だとどうなるだろうか？確かに、巣の形に応じて l と w の間の関係式、および関数 $p_w(x)$ は変化するため、最適解のふるまいにも影響が及びそうであるが、実際は巣の形がどのようなものであっても、ここまで論じた現象はほとんど変化しないはずである。なぜならば、まず L が固定されたもとでは l^2 と w が比例するという拘束条件がこのモデルで本質的であったが、この関係は巣の形がいかなる平面図形であっても変化しないと思われる。それは、 l^2 がおよそ巣の面積に比例する一方で、 L と w の積もおよそ巣の面積に比例すると考えられるためである。また、巣の形によって関数 $p_w(x)$ の概形もそれほど変化しないと思われる。

今回のモデルは、縦糸と横糸のみを用いるという仮定を置いた。この仮定を置くことによる問題点を考察する。1つ目は巣の形成のコストの無視である。orb web をつくるクモ類では、体重が大きいほど上下方向に非対称な網を張る傾向があり、hub より上方は重力の影響で網を張るコストが大きいと予想されている[6]。したがって、巣をつくるコストは、形成される巣の形状に影響を与える重要な要素であると考えられる。2つ目に、縦糸と横糸を区別していない点が挙げられる。一般的な orb web では、横糸のみが粘着性を持ち、縦糸は巣の支持のみを担当し、粘着性を持たない。この事をモデルに導入する場合、餌が接触した糸が縦糸か横糸かによって、捕獲確率を別に設定したり、単に虫が捕獲される領域が減るという設定も可能かもしれない。どちらにしる、捕獲確率 $p_w(x)$ の式が変化し、結果に影響を及ぼす可能性がある。

このモデルの拡張として、「巣の可視性」の導入が挙げられる。餌が巣の至近距離まで接近したとき、網目の細かい場合は巣を認識することができ、飛行の向きを変え

て巣を避ける、という現象が知られている。このような「巣の可視性」によって、クモ類の餌捕獲率は低下すると考えられている[2]。可視性を導入することで、本モデルとは別の「最適な巣の形状」が得られるかもしれない。

Appendix

$$\begin{aligned}\phi &= \int_0^{\infty} l^2 p_w(x) x^\alpha s(x) dx \\ &= \int_0^{\infty} \frac{wL}{2} p_w(x) x^\alpha s(x) dx \quad \left(L = \frac{2l^2}{w} \text{より} \right) \\ &= \frac{L}{2} \int_0^{\infty} w p_w(x) x^\alpha s(x) dx\end{aligned}$$

積分の中身が w のみの関数となっている。すなわち ϕ を最大にする w は L には依存しないことがわかる。

Reference

- [1] Rypstra, A., 1982. Building a better insect trap; an experimental investigation of prey capture in a variety of spider webs. *Oecologia* 52, 31-36.
- [2] Smallwood, P., 1993. Web-site tenure in the long-jawed spider: is it risk-sensitive foraging, or conspecific interactions? *Ecology* 74(6), 1826-1835.
- [3] Lubin, Y., and Ellner..., S., 1993. Web relocation and habitat selection in desert widow spider. *Ecology* 74(7), 1915-1928.
- [4] Mayntz, D., and Toft..., S., 2009. Nutrient balance affects foraging behaviour of a trap-building predator. *Biology Letters* 5, 735-738.
- [5] Maciejewski, W., 2010. An analysis of the orientation of an orb-web spider. *J Theor Biol* 265, 604-608.
- [6] Herberstein, M., and Heiling, A., 1999. Asymmetry in spider orb webs: a result of physical constraints? *Animal behavior* 58, 1241-1246.