

新型シミュレータ開発プロジェクト
Project for New-Type Simulators

ワーキングペーパー・シリーズ
Working Paper Series

Working Paper No. 1

空間上の生態系モデルにおける
個体密集度と系の安定性

---- A B S によるシミュレーション ----

鈴木 一敏*

1999年12月

(* 東京大学大学院総合文化研究科修士課程)

「シミュレータ開発プロジェクト」は、研究・教育を目的としたマルチエージェント型や繰り返しゲーム型のシミュレータやソフトの開発を目指しています。このワーキングペーパー・シリーズは、プロジェクトの活動・成果の一端を公開するものです。

“Project for New-Type Simulators” is developing a multi-agent based simulator and a simulator of iterated cognitive games, among others, for scientific and/or educational purposes. This working paper series aims at disseminating interim but interesting outcomes of this on-going project.

科学研究費補助金・基盤研究(B)(1)展開(10552001)

東京大学大学院総合文化研究科国際社会科学専攻 山影 進 研究室

Introduction

本稿ではロトカ・ボルテッラ(Lotka-Volterra)系に代表されるような生態系モデルをマルチエージェント型のシミュレーターを用いてシミュレートする。構成としては、はじめに、ロトカ・ボルテッラ系と呼ばれる生態モデルの概要を紹介する。次に、オオカミとヒツジが独自に行動するモデルを、今回の実験に適した形にどのように改変したのかを解説したあと、実際に行なった実験結果の報告を行なう。

実験は主に 3 つの環境で行なった。実験 1 ではオオカミの繁殖率を変化させて安定的なシステム(オオカミとヒツジの種の存続)を創出するような値を探した。その結果、オオカミの密度とヒツジの増減の転換点が密接に関連していることが読み取れた。

次に、実験 2 ではヒツジとオオカミの移動力の違いがシステムの安定性と種の存続にどのように影響しているのかを調べた。捕食動物は生存のためには空間上に離散していく必要がある一方、被捕食動物は固まる方が生存に有利であり、その能力に欠ける種は淘汰される。被捕食動物または捕食動物が密集すると個体数の増減幅が大きくなり、どちらかがゼロを突き、絶滅しやすくなる。

実験 3 では、ヒツジの繁殖率に空間的な制約を与え、他のヒツジと接する場合には増殖しないようにした。その結果、非常に安定的なシステムが創出された。この状況は、被捕食者が空間的に密集した状態で増えにくいという外的制約のルール化である。現実の例で言えば、ヒツジが食べる草の量は空間の広さに比例するため、草原中のヒツジが一箇所に集まって巨大な群れを作ることはできないこと、などが当てはまる。

淘汰プロセスによって被捕食者は密集しようとする内的傾向を持つ一方、捕食者は空間上に広がろうとする傾向を持つ様になる。この内、前者の傾向は個体数の増減は場を大きくし、システムを不安定にする。被捕食者が捕食者でもあるという状況は、被捕食者の過密を防ぐ外的な制約となることで、被捕食者の持つ内的な傾向を相殺し、システムを安定化する可能性を持つということが、結論として導き出される。

ロトカ・ボルテッラ系

ボルテッラの提唱したモデルは

$N_1(t) = t$ におけるヒツジの数

$N_2(t) = t$ におけるオオカミの数

のとき

$$\frac{dN_1(t)}{dt} = aN_1(t) - bN_1(t)N_2(t)$$

$$\frac{dN_2(t)}{dt} = -cN_2(t) + dN_1(t)N_2(t)$$

ただし、 $a b c d$ は共に正の定数。

である。第一式右辺第一項はヒツジの増加率、第二項はオオカミとの遭遇による死亡率、第二式右辺第一項はオオカミの自然死亡率、第二項はヒツジを捕食する事による増加率を表している。このモデルではそれぞれの個体数が変動する事が確かめられている。

この非線型動的方程式は基本的な関数を用いて解析的に解くことはできないが、均衡点は簡単に求まる。まず、 $N_1 = N_2 = 0$ と置くと、

$$\begin{aligned} 0 &= aN_1(t) - bN_1(t)N_2(t) \\ 0 &= -cN_2(t) + dN_1(t)N_2(t) \end{aligned}$$

となるので、一つの均衡点が $N_1 = N_2 = 0$ であるのは明らかである。また、

$$\begin{aligned} 0 &= aN_1(t) - bN_1(t)N_2(t) \\ aN_1(t) &= bN_1(t)N_2(t) \\ N_2(t) &= a/b \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 0 &= -cN_2(t) + dN_1(t)N_2(t) \\ cN_2(t) &= dN_1(t)N_2(t) \\ N_1(t) &= c/d \end{aligned}$$

となり、 $N_1 = c/d$ $N_2 = a/b$ がもう一つの均衡点になる。 N_1 及び N_2 の増加率について調べる。 N_2 の増加率を α とすると、 $N_2 > 0$ より、

$$\begin{aligned} \alpha &= -cN_2 + dN_1N_2 \\ \alpha/N_2 &= -c + dN_1 \end{aligned}$$

したがって、 α が正であるための条件は、

$$\begin{aligned} \alpha/N_2 &= -c + dN_1 > 0 \\ N_1 &> c/d \end{aligned}$$

また、 α が負であるための条件は $N_1 < c/d$ となることが分かる。

同様に、 N_1 の増加率は $N_2 < a/b$ ならば正であり、 $N_2 > a/b$ であれば負となる。よって、ヒツジとオオカミの増加率は以下ようになる。これを図に表したのが図 0 - 1 である。

$N_1 < c/d$	$N_2 < a/b$	のとき、 N_1 N_2
$c/d < N_1$	$N_2 < a/b$	のとき、 N_1 N_2
$c/d < N_1$	$a/b < N_2$	のとき、 N_1 N_2
$N_1 < c/d$	$a/b < N_2$	のとき、 N_1 N_2

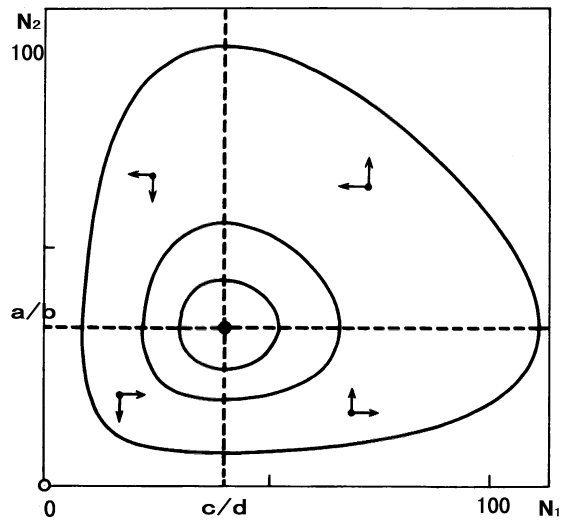


図 0 - 1 ロトカ・ボルテッラ捕食系のアイソクラインと軌道
 $a = 1, b = 0.03, c = 1, d = 0.025$ の場合。¹

では、実際にヒツジ・エージェントと、それを食うオオカミ・エージェントとが動き回る世界を作り出してみると、想定された結果 ヒツジとオオカミの個体数の周期的な変動と種の存続 が生み出されるのだろうか？

マルチエージェント型モデルの構築

この項では、構造計画研究所の Agent Based Simulator (以下 ABS) を用いサンプルルールとしてあげられている「オオカミとヒツジモデル」をベースとして、それに変更を加え実験に適したモデルを構築する。²

サンプルルールの基本的な特性

サンプルルールでは、二次元空間上にプロットされたエージェントが自らのルールに従って、1 ターンごとに行動する。以下個別のオオカミとヒツジについてのル

¹ 巖佐庸、『数理生物学入門』(共立出版 1998 年)第三章の図より作成。リミットサイクルがどのサイズになるかは N_1 及び N_2 の値による。 $N_1 = c/d, N_2 = a/b$ で最小となるような保存量関数 $V(N_1, N_2)$ は $V(N_1, N_2) = -c \log N_1 + dN_1 - a \log N_2 + bN_2$ で表わすことができる。これを t で微分すると、 $[-c/N_1 + d]dN_1/dt + [-a/N_2 + b]dN_2/dt = 0$ となるので、 V は時間でなく系の状態に依存する量である事が分かる。したがって、軌道は途中でズレがなければ一周回って元の点に戻ってくる事が分かる。

² 構造計画研究所 Agent Based Simulator top page は <http://www2.kke.co.jp/abs/index.html> 使用したサンプルルールは 99/12/7 時点で、<http://kids.glocom.ac.jp/eduwoods/abs/wolfsheep.html> からダウンロード可能である。

ールを描写する。

主なエージェントはオオカミとヒツジである。

オオカミは 1 ターンごとに移動を繰り返し、ヒツジエージェントと重なった場合には、ヒツジエージェントを殺す。ヒツジエージェントを殺すと、代謝率に示された値(初期設定では 30)の分だけ体力が増加する。ただし、体力は代謝率の 10 倍を超えて増えない。オオカミは 1 ターン移動するごとに体力を 1 消費し、体力が 0 になると死亡する。また、1 から 100 までの乱数が繁殖率よりも低い値であれば、オオカミを一匹生み出し、親エージェントは体力が半分になる。

ヒツジも 1 ターンごとに移動するが、サンプルルールでは、主なエージェント 2 つ オオカミとヒツジ に加え、「牧草要素」を入れる事ができるので、ヒツジエージェントの行動ルールはそれによって大きく 2 つの場合に分けられる。

牧草要素が off の場合、ヒツジにはその体力に関係なくオオカミに殺されるまで生き続ける。³ ヒツジはターンごとに 1 移動する。

牧草要素が on の場合には、ヒツジもターンごとに移動で体力を消費し、それが 0 になると死亡する。牧草は牧草生長ステップで指定された値の分だけターンのはじめに生長する。ヒツジは牧草が十分に育っていればそれを食べて体力を代謝率分だけ増やし、その分の牧草は減る。ただし、ヒツジの体力は代謝率の 20 倍以上は増えない。

問題点と変更点

モデルが複雑であるので、できるだけ単純化し、恣意的な部分を減らす方向で数箇所に変更を加えた。

まず、牧草要素に関するルールは全て削除した。主な理由は以下の通りである。

- ボルテッラのモデルに出ておらず、実験をはじめめる時点では不必要
- 論理的にはオオカミとヒツジだけでも均衡するはずであること
- オオカミとヒツジだけの関係すら実験開始時点では分かっていないので、モデルを単純化して理解しやすくするため
- 処理が非常に重くなり、実験規模が限られてしまうため

次に、オオカミの代謝率と体力に関する所で変更を加えた。初期設定では、オオカミの代謝率は 30、体力の最大値は 30×10 で 300、オオカミの体力消費は 1 であるので、十分に体力を貯えた後にはオオカミはヒツジを捕食せずに 300

³ ボルテッラのモデルでもヒツジが減るのはオオカミに遭遇した時だけである。オオカミがいなければ指数的に増加するという点も同じである。個体密度があがると増加率に歯止めがかかる(ロジスティック成長)場合は後で実験の中で取り上げる。

ターン生き続けることになっている。今回の実験ではオオカミの最大体力を 9、代謝率を 7 とすることとした。理由は

- 初期設定のままではヒツジの数の変化によるオオカミの数の調整が上手く行なわれない可能性が高いこと。
- ヒツジの繁殖率を 3%とした予備的実験の結果、この組み合わせが一番安定性が高かったこと。⁴

最後に、モデルの分析を容易にするために、オオカミが同じ升にいるヒツジを全て殺すようにした。この理由には説明が要るだろう。まず、ヒツジの増加率と減少率の差が大きくなれば、ヒツジが無限に増加、または絶滅してしまうはずである。逆に言えば、ヒツジの増加率が減少率と等しくなれば均衡するはずである。ここで、ヒツジの増加率はヒツジの繁殖率に等しくなる。一方、ヒツジの減少率はオオカミと出会う確率であるので、オオカミの密度であるように思える。しかし、初期設定ではオオカミは重なっているヒツジを 1 匹しか殺さないため、少々複雑である。例えば、 $10 \times 10 = 100$ 升の二次元空間において、1 匹のオオカミと 200 匹のヒツジがいる時、オオカミがヒツジを見つける期待値は 2 になるが、殺されるヒツジの数は 1 であるので、ヒツジの死亡率は 0.5%になってしまう。

オオカミが同じ升にいるヒツジを全て殺すようにすることで、オオカミの密度がヒツジの死亡率と等しくなる。このことによって、例えば $10 \times 10 = 100$ 升における、ヒツジの死亡率(per cent)はオオカミの数と等しくなる。なぜなら、ヒツジが 100 升の中からランダムに移動先を選ぶ場合、次のターンでオオカミのいる升を選んでしまう確率は $1/100$ だからである。⁵

これによって、オオカミの絶対数(ヒツジの死亡率)と、ヒツジの繁殖率との関係が観察しやすくなる。⁶

⁴ 3%とというのは、ヒツジの繁殖率をある水準に保った状態で、他の要素のシステムに与える影響を考えるために、気まぐれに設定された恣意的な数字である。しかし、ここでの目的は、単にあるヒツジの繁殖率に対応するオオカミの体力・代謝率の適当な値を見つけ出すことであるので、特に問題にならないと考えた。

⁵ ただし、後で見るとようにそれぞれの移動能力に制限があると、空間的な偏りが生じ、それぞれのヒツジの死亡率は変わってくる。

⁶ 後に実験 ではこの設定と元の設定との比較実験も行なっているが、特別の記述がない限りこの設定を用いている。

実験 : オオカミの繁殖率とシステム安定性

上記のように変更したルールで、オオカミの繁殖率と生態系システムの安定性の関係調べ。その為に、環境を以下のように設定した。

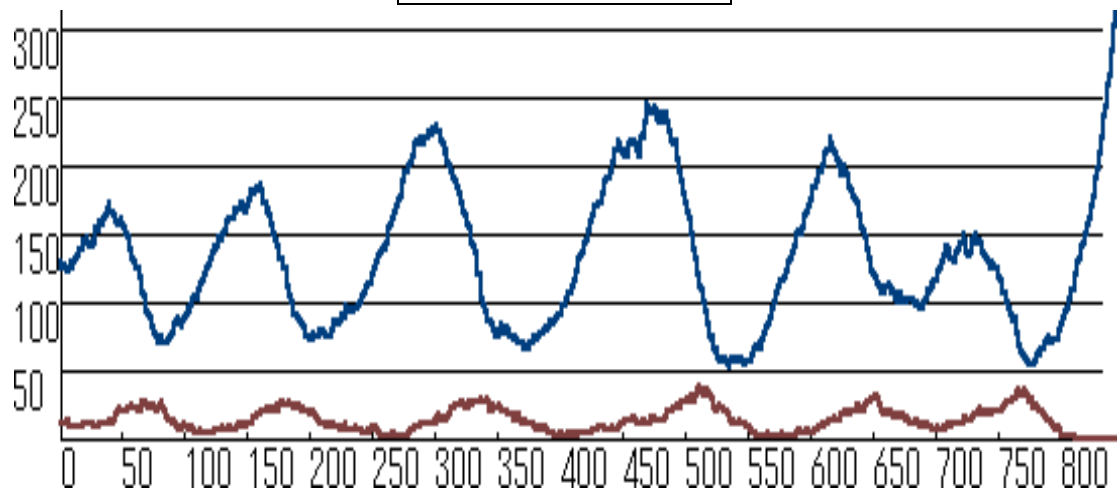
二次元空間 20×20	オオカミの移動力 2	ヒツジの移動力 1
ヒツジの数 130	ヒツジの繁殖率 3	オオカミの体力上限 9
オオカミの数 10	オオカミの繁殖率 *	オオカミの代謝率 7

その結果、図 - 1~3 のような結果が表れた。それぞれ、5 回以上試行し、発散せずに一番長く続いた場合である。繁殖率 8 では、ヒツジが減った後にオオカミが増えるのが遅れ、ヒツジが急増をもたらす、後にオオカミの大幅な増加へとつながる。この結果、個体数の振幅が大きくなり、それによってオオカミが絶滅してしまう。図 - 1 はその典型的な例である。一方、繁殖率 10 では、ヒツジがある程度減ってもオオカミの数が減らず、ヒツジの急減をもたらす、これが原因でオオカミが絶滅する。図 - 3 はその典型的な例である。

繁殖率 9 の時にも、図 - 1、図 - 3 のような絶滅のパターンが両方見られるが、両者に比べると比較的安定的である。図 - 2 は数回試行したうちで最も長く続いた例であるが、調整が比較的うまくいっていることが読み取れる。



- 2 オオカミの繁殖率 9



- 3 オオカミの繁殖率 10

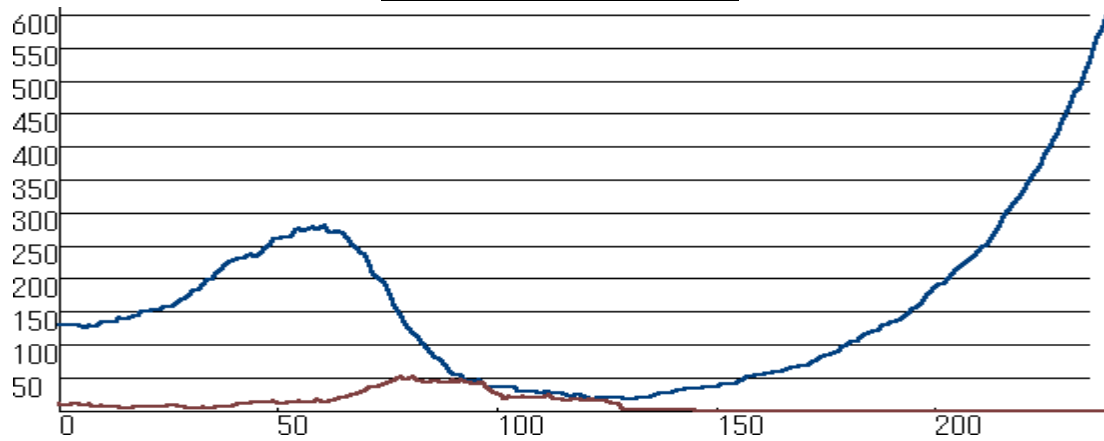


図 - 4 オオカミの繁殖率 9 二次元空間 40×40

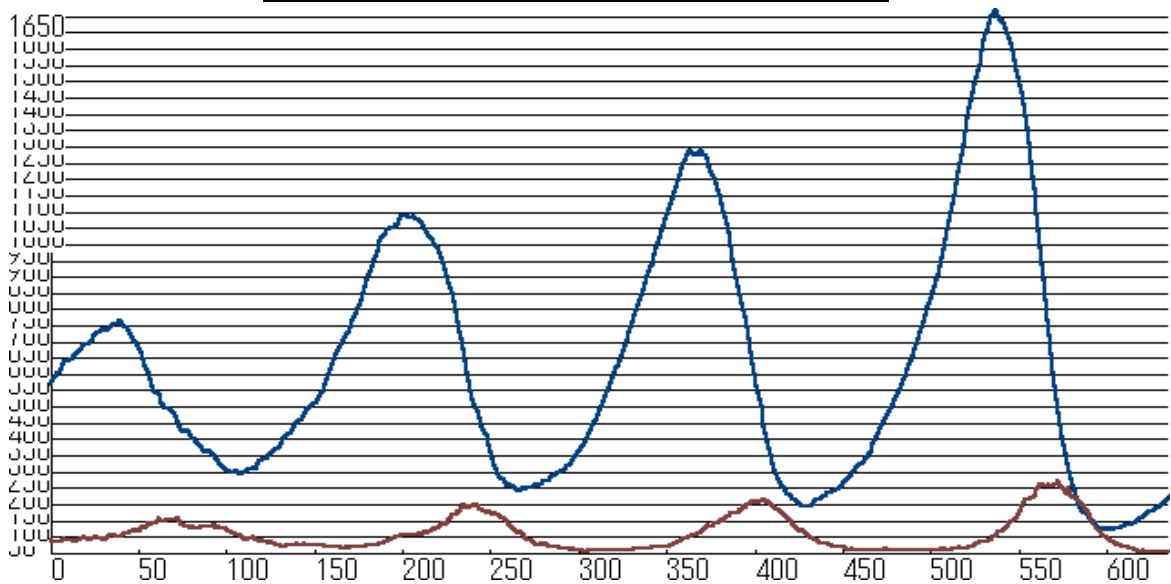
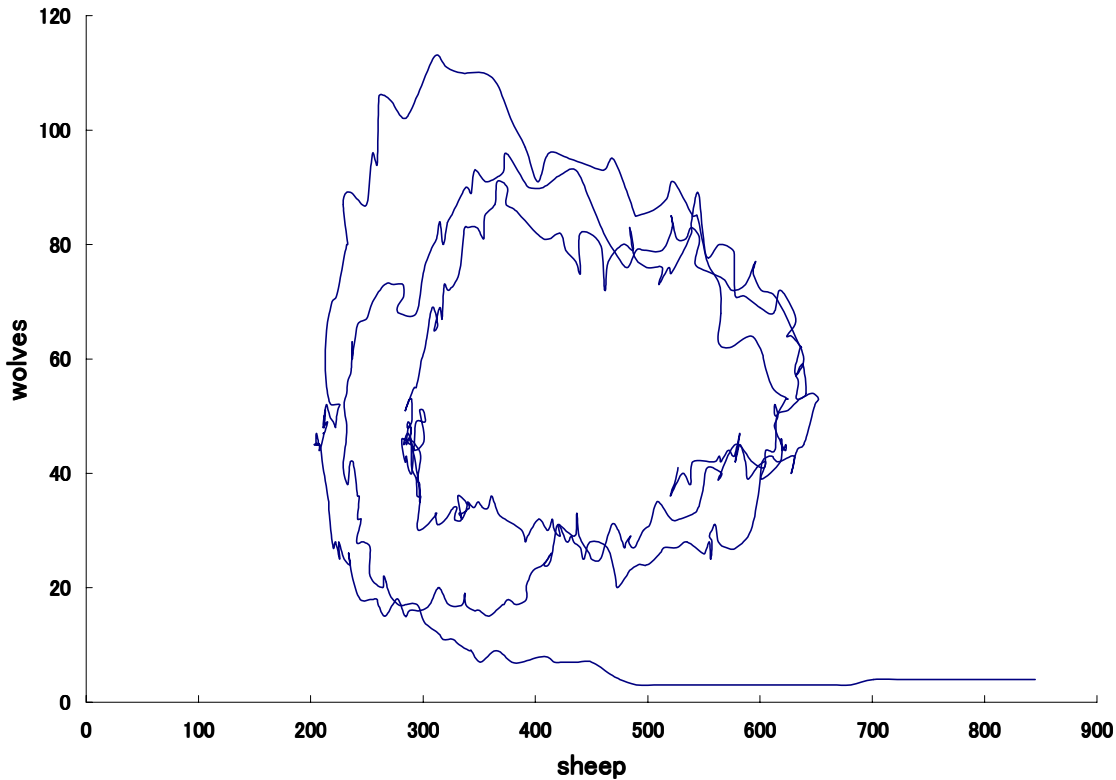


図 - 5 オオカミの繁殖率 9 二次元空間 40 × 40



この環境では、オオカミの繁殖率を 9 に設定した時に安定性が高いことが分かったが、試行ごとに結果が大きく異なるので、偶然性の影響をできる限り排除するために二次元空間を 20×20 から 40×40 へと拡大した。面積が四倍になったことに伴い、ヒツジの数、オオカミの数の初期値をそれぞれ 4 倍とした。図 - 4 がその結果である。また、この設定の時の別の試行結果をヒツジとオオカミの個体数の関係をグラフにプロットしたのが図 - 5 である。

観察

ヒツジの数が急激に減る点がある。この点は、オオカミの繁殖率に関わりなく、 20×20 の実験(図 - 1、図 - 2、図 - 3)ではオオカミが 50 の目盛の $1/3$ か $1/4$ くらいの時であることが観察できる。これはおよそ 12 頭から 16 頭ほどのオオカミがいる時にヒツジの増加が頭打ちになるということである。 $12/400 = 0.03$ 、 $16/400 = 0.04$ である事を考えると、このオオカミの個体密度は、ヒツジの繁殖率 0.03 に近い値であることが分かる。この傾向は 40×40 での実験(図 - 4、図 - 5)でより明白になる。図 - 5 ではオオカミの個体数が 50 を超えた辺りでヒツジの個体数が減少に転ずる事が容易に読み取れる。この時のオオカ

ミの密度は、 $50/40^2 = 50/1600 = 0.03125$... これはこの時のヒツジの繁殖率 3%に非常に近い。

まとめ

今回の実験環境でオオカミの繁殖率を 9 とした時には、システムは均衡に近い状態にあることが分かった。しかし、波形は徐々に拡大し、最終的にはオオカミが絶滅してしまう。その原因として現時点で考えられることのうち一つは、空間が広くなったにもかかわらず移動力が限られているため、オオカミの個体数が一旦少なくなるとその後繁殖して個体数が増加したとしても空間的に偏りができてしまうということである。そのために、局地的にオオカミの密度の高い地域とヒツジの密度の高い地域ができて、数量調整が上手く行なわれなくなってしまうものと思われる。よって、以下では、エージェントの移動力とシステムの安定性の関係を調べる。

実験 : エージェントの移動力の影響

ここでは 1~20 までの実験を行なう。それぞれ実験で明らかにしたい対象は以下の通りである。

1~5 : 捕食者の移動力が低い時の、被捕食者の移動力の変化と空間的偏り・安定性の関係

6~10 : 捕食者の移動力が低い時の、被捕食者の移動力と生存率の関係

11~15 : 被捕食者の移動力が低い時の、捕食者の移動力と生存率の関係

16~18 : 捕食者の移動力が高い時の、被捕食者の移動力と生存率の関係

19~20 : 被捕食者の移動力が高い時の、捕食者の移動力と生存率の関係

実験 - 1~5

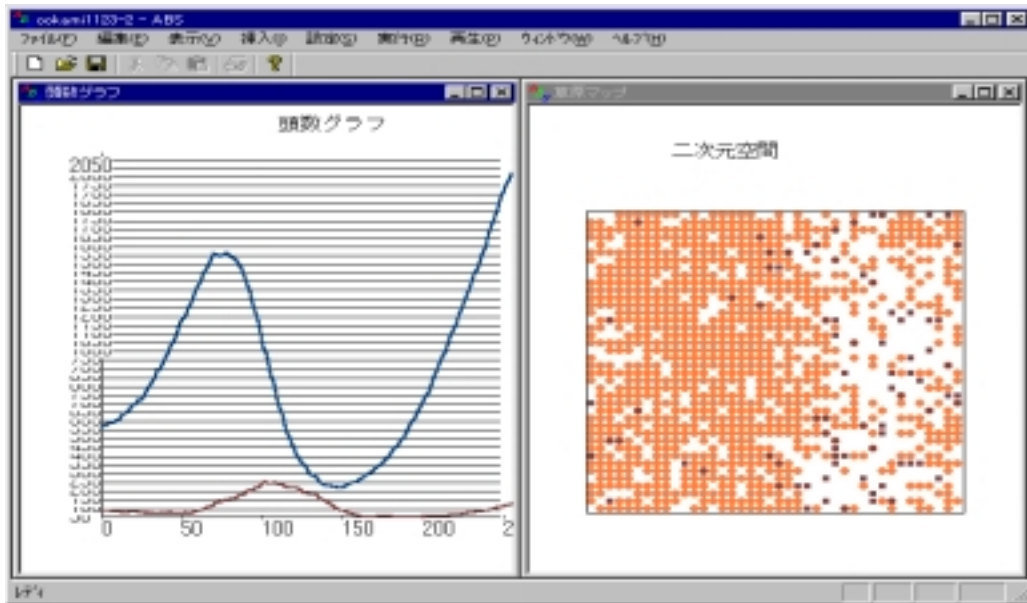
エージェントの移動能力がシステムにどのように影響するのかを調べる。まず、実験 - 1 から 5 では、オオカミの移動能力を 2 に固定した状態でヒツジの移動力を 1 から 5 まで変化させる。図 - 1 から 5 はそれぞれヒツジの移動力が 1 から 5 の時を表している。

観察 - 1~5

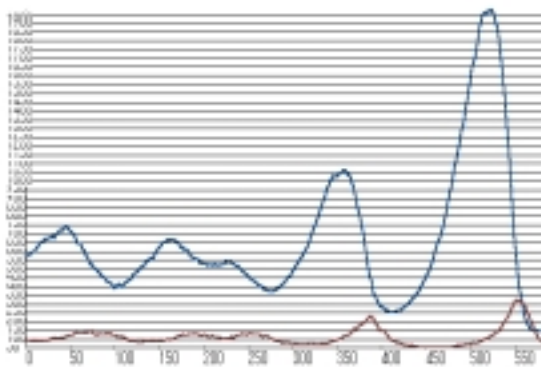
ヒツジの移動力が低い時にはヒツジが増える局面でヒツジが多い所とオオカミが多い所が別れる傾向があり、グラフの振幅が大きくなる。1 - 3 では最大値が 2000 近いが 4, 5 では 1000 を少し超えるほどに落ち着く。 - 1 ではオレンジのヒツジと茶色のオオカミが二次元空間で空間的に偏っているのが良く分かる。この実験から言えることは以下の通りである。

- オオカミの移動力が小さい時、ヒツジの移動力が小さいと空間的分布に偏りができる。
- 空間的な偏りがあるとヒツジが大幅に増加し、オオカミは周りのヒツジを食い尽くしてしまい、増えにくくなる。
- 偏りができると、個体数変動の振幅が大きくなりシステムが不安定化する。

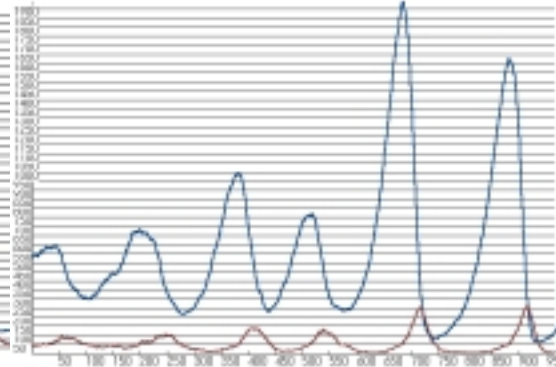
- 1



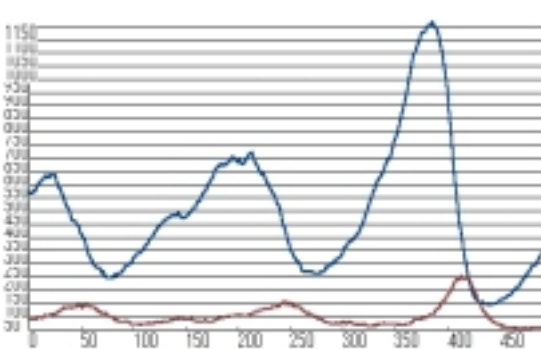
- 2



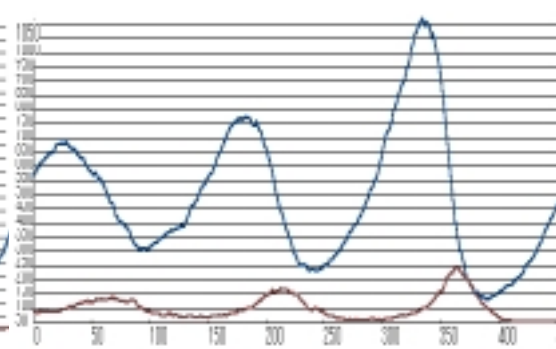
- 3



- 4



- 5

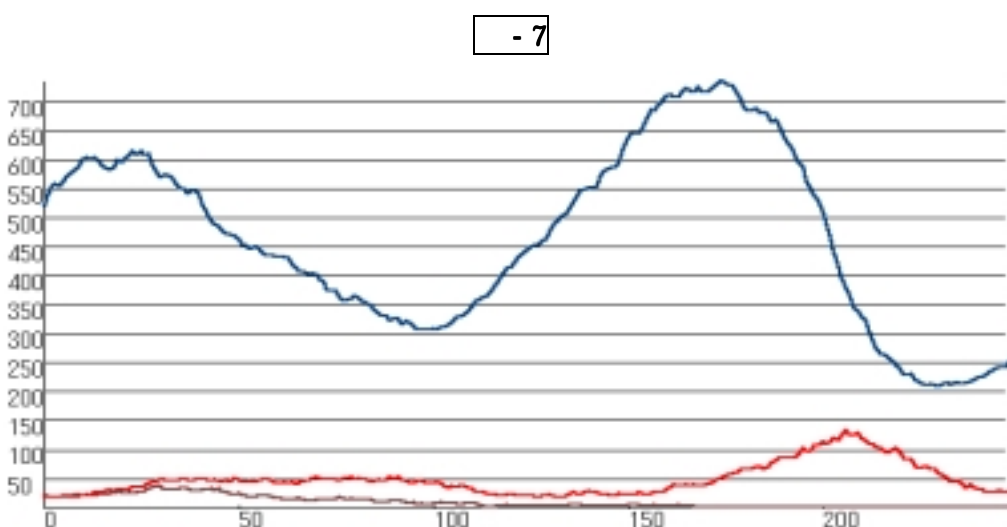
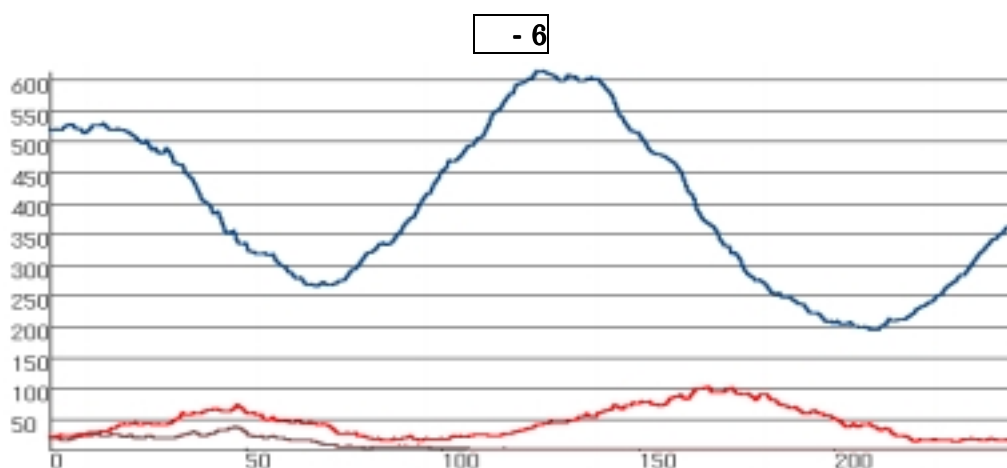


実験 - 6~10：捕食者の移動能力と生存率

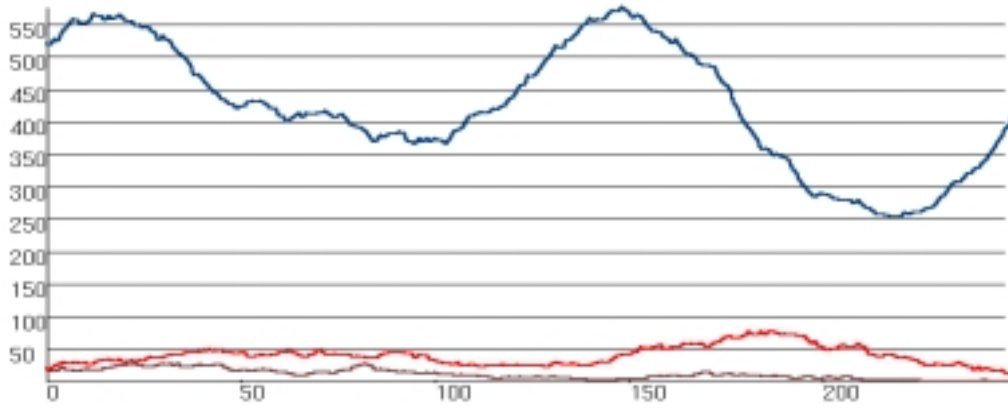
- 1~5 の実験からエージェントの移動能力とその生存率に因果関係があることが示唆された。この因果関係を確かめるために、まず、実験 - 6~10 では、オオカミ(茶)と同じ能力を持つキツネ(赤)を混ぜて、キツネの移動力を 5 に固定し、オオカミの移動力を変化させてそれぞれの生存率の変化を見ることにする。被捕食者の生存と移動能力の関係は実験 - 11~15 で後に見ることにする。 - 6 はオオカミの移動力が 1 の時、 - 7 はオオカミの移動力が 2 の時・・・ - 10 はオオカミの移動力が 5 の時となっている。なお、いずれの場合もヒツジの移動力は 1 である。

観察 - 6~10

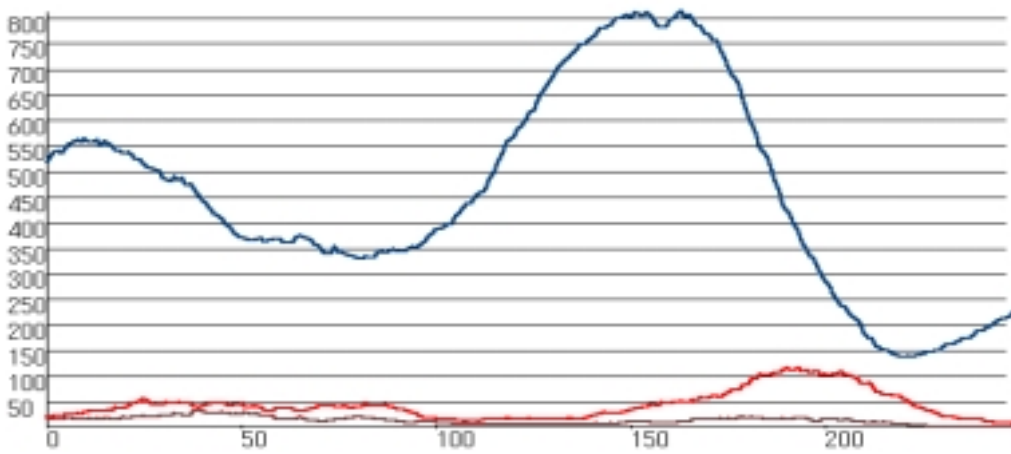
捕食者は移動力が少ないと繁殖した後に固まってしまう、餌不足から数が増えにくくなる、ことが、図 - 6~10 から読み取れる。オオカミ(茶：移動力 1~5)は、移動力が低ければ低いほど絶滅しやすくなる。このことは、移動力を 5 に固定したキツネ(赤)との比較から明確である。



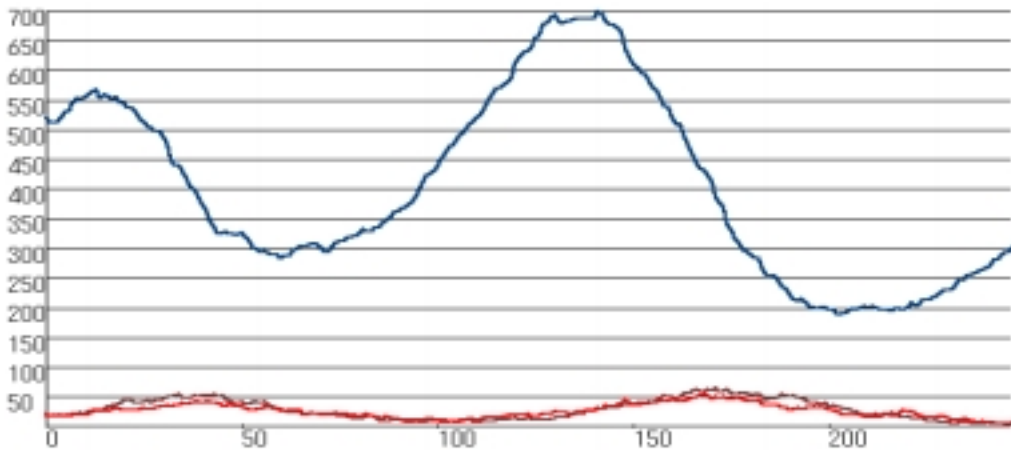
- 8



- 9



- 10

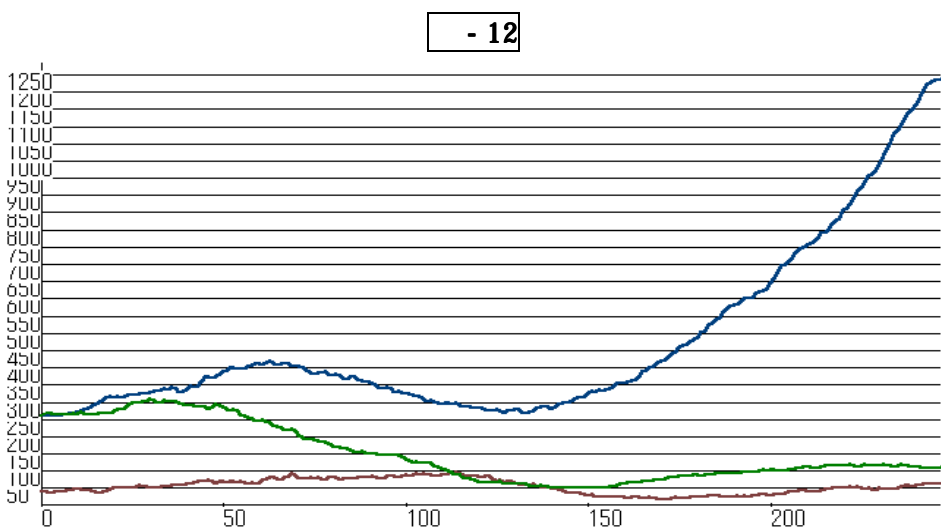
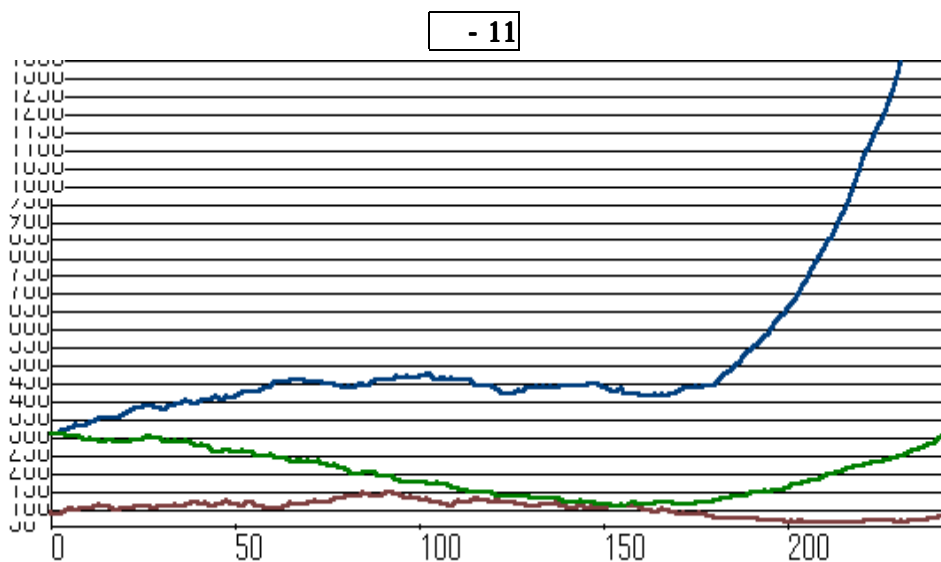


実験 - 11~15

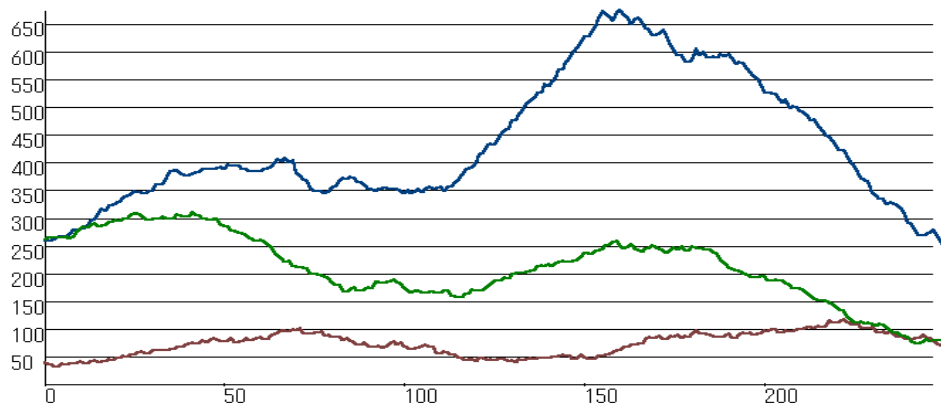
今度は被捕食者の移動能力と生存率の関係を調べるために、オオカミを 40 匹とした環境で、移動力を 1 に固定したヒツジ(青)を 260 頭、同じルールを持つヤギ(緑)を 260 頭として全体の数を前回と同じ 520 にした。この状態でヤギの移動力を 5~1 まで変化させたの結果が図 - 11~15 である。 - 11 ではヤギの移動力が 5 になっており、 - 12 では 4、 - 15 ではヒツジと同じ 1 という風になっている。オオカミの移動能力は 1 である。

観察 - 11~15

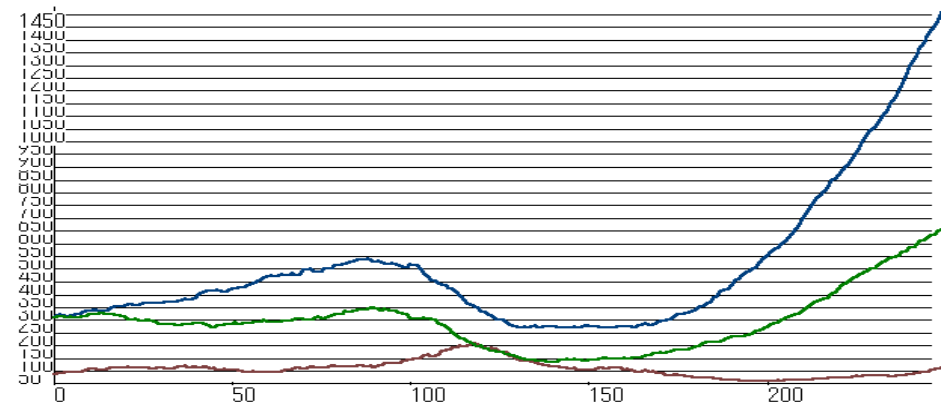
少なくとも捕食者の移動力が小さい今回の環境では、移動能力が高いある被捕食者は生存率が低く、長期的には淘汰されるてしまうだろう事が予想される。ただし、図 - 15 から読み取れるように、移動力が全く同じでも固体数に差が出る。



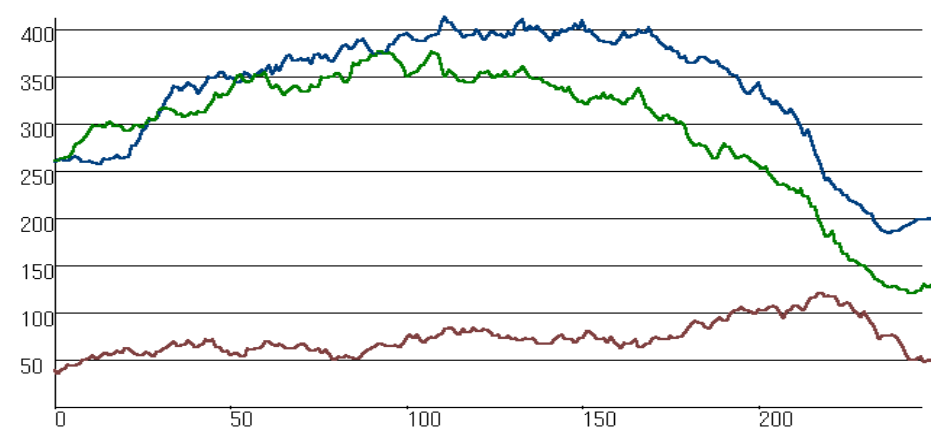
- 13



- 14

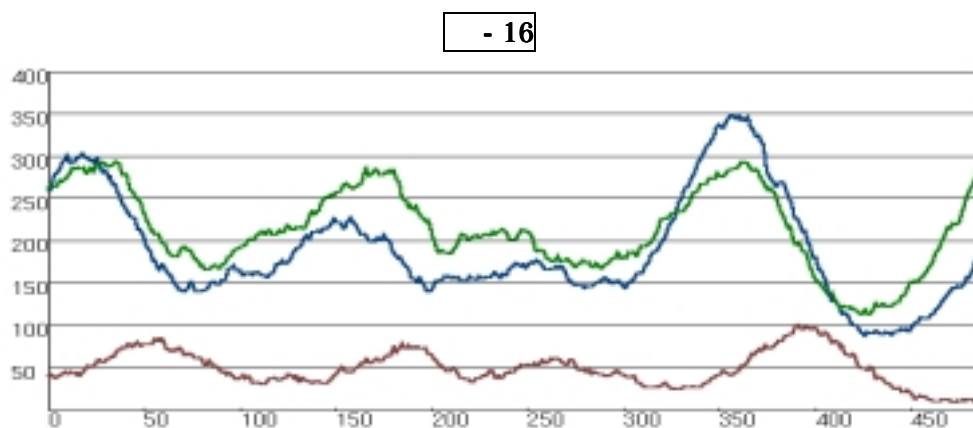


- 15



実験 - 16~18

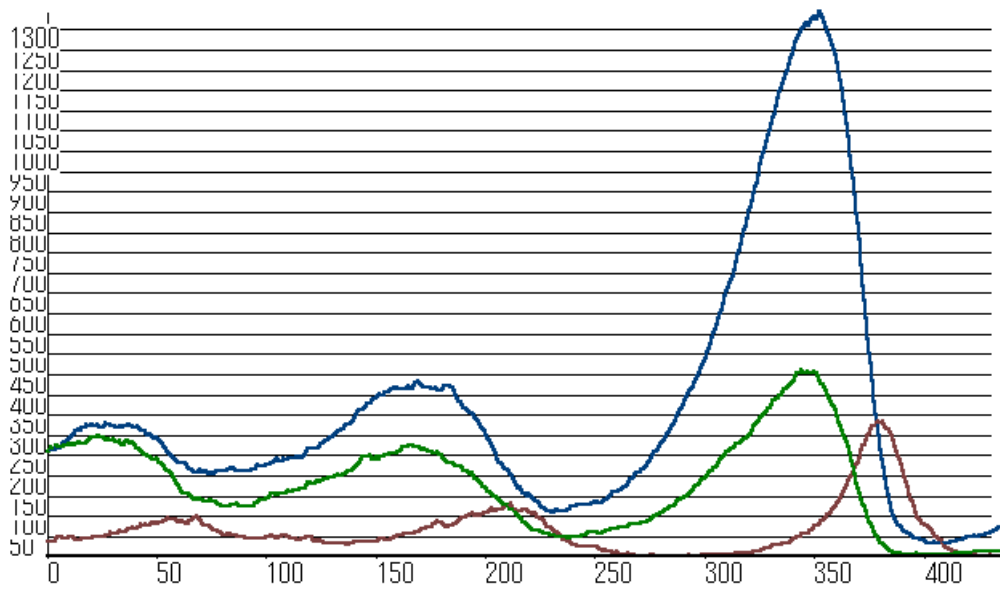
これまでの実験からでは、捕食者の移動能力が高い場合の、被捕食者の移動能力と生存率の関係、および被捕食者の移動能力が高い場合に捕食者の移動能力がその生存率に与える影響が明らかにされていない。まず、被捕食者の移動能力と生存率の関係を調べるために、実験 - 16 ではオオカミの移動力を高い水準(5)に固定して、移動力 1 のヒツジと移動力 5 のヤギの生存率の差を調べることにする。



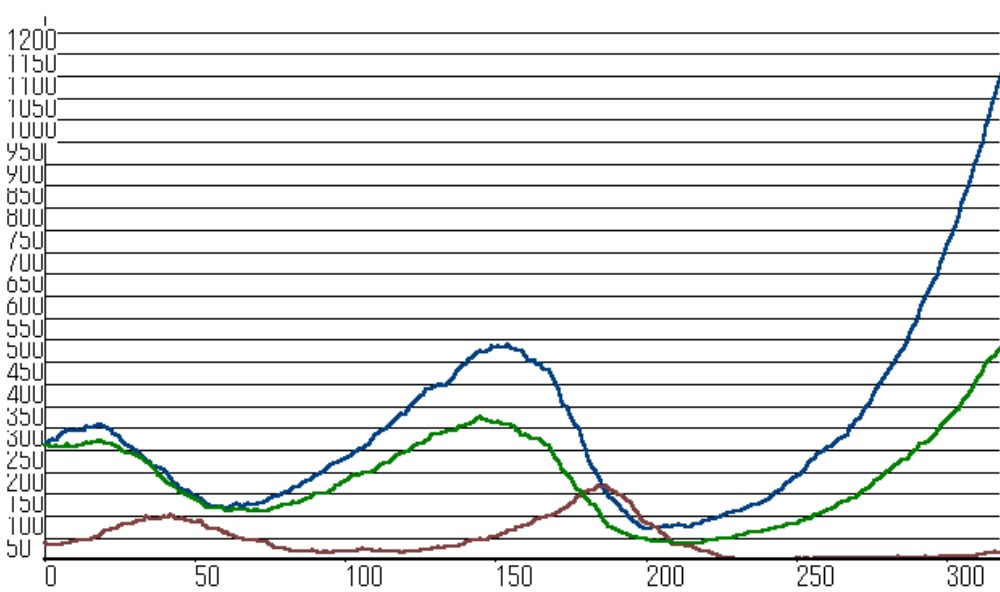
観察と追試

ヒツジとヤギの生存率の差は殆ど読み取れない。ただし、この結果は、オオカミのルールが同じ升に何匹ヒツジが重なっても全て殺す設定になっているから出たのかもしれない。そこで、- 17 では、オオカミが一度に一匹のヒツジしか殺さないようにルールを変更して他は - 16 と全く同じ環境で実験した。- 18 ではオオカミの移動力を 10 に高めてある。

- 17



- 18



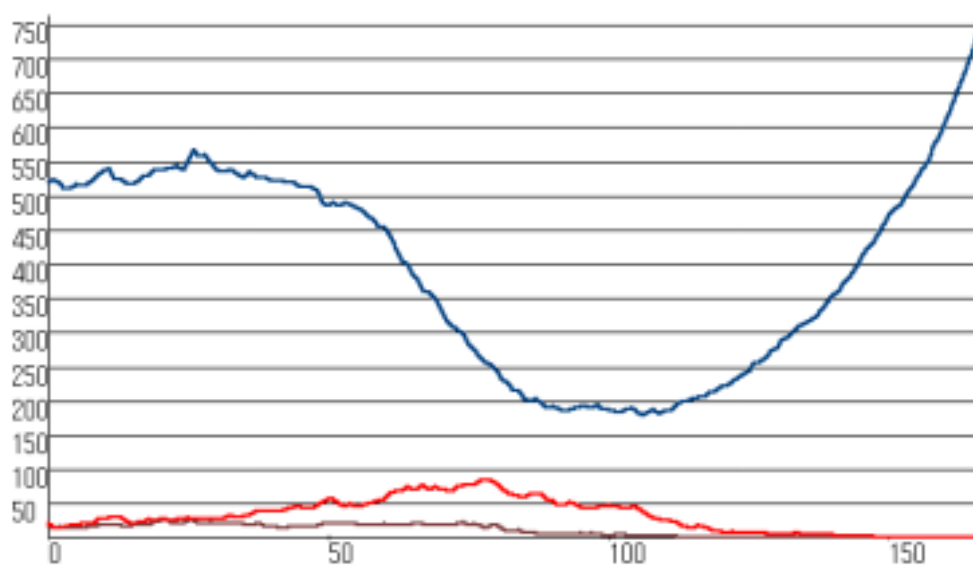
追試の観察

オオカミが一度に一匹しか捕食できない時には、移動力の高いヤギの方が捕食されやすいことが分かった。実験 - 16 と、実験 - 17~18 との違いは、重なっている被捕食者がすべて捕食されるのか、1匹だけしか捕食されないのかだけである。実験 - 17~18 ではこの変化だけから、移動能力の低いヒツジの生存率が高まっていることから、移動能力の低い被捕食者は密集していることにより生存確率が高まっていることが分かる。

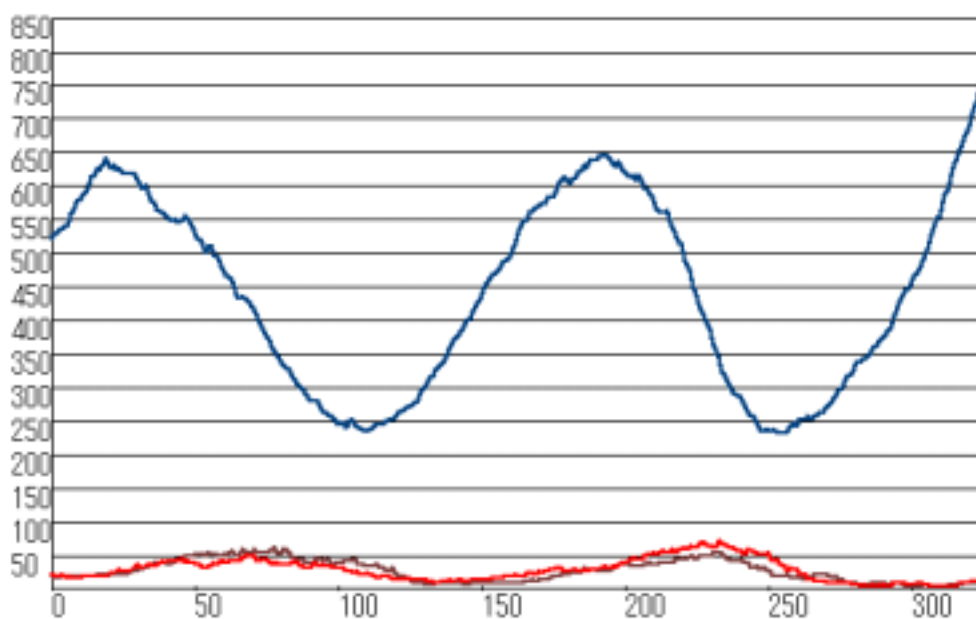
実験 - 19~20

オオカミ(赤)の移動力を 1、キツネ(赤)の移動力を 5、ヒツジの移動力を 5 として、オオカミとキツネが何匹でも捕食する場合を - 19、オオカミとキツネが一匹ずつしか捕食しない場合を - 20 として実験した。

実験 - 19



実験 - 20



観察 - 19~20

実験 - 19 は、ヒツジの移動力が低い場合である実験 - 6 とほとんど同一の結果が出ている。これに対し、- 20 のように捕食者が一度に一匹しか捕食しないようにすると、捕食者の移動力の差はその生存率にそれほど大きく影響しないようである。

実験 のまとめ

これらの結果から、捕食者にとっては被捕食者または捕食者または両方が固まらずに広範囲に広がった方が生存に有利であることが分かる。生存に有利な形質を持ったものが生き残り、そうでないものが淘汰されると考えると、それぞれの進化の方向性を以下のように予想することができる。

被捕食者の進化の方向

- I. 捕食者の移動力が低い時、低い移動力のものが生き残る。(- 11~15 より)
- II. 捕食者の移動力が高い時、移動力の違いによる淘汰は起きにくい。(- 16 より)
(ただし、 - 17~18 より、捕食者が一度に一匹だけ殺すと設定すると、低い移動力のものが生き残る。)

総合すると、低い移動力に進化することはあっても、高い移動力に進化するとは考えにくい。

捕食者の進化の方向

- III. 被捕食者の移動力が低い時、高い移動力のものが生き残る。(- 6~10 より)
- IV. 被捕食者の移動力が高い時、高い移動力のものが生き残る。(- 19 より)
(ただし、 - 20 より、捕食者が一度に一匹だけ殺すと設定すると、移動力による淘汰は起きにくい。)

総合すると、高い移動力に進化することはあっても、低い移動力に進化するとは考えにくい。

広がっていくことのできない捕食者(例えば図 - 6 におけるオオカミ)はすぐに淘汰されてしまう。一方、被捕食者自身にとってはあまりに広範囲に広がってしまうと、捕食者の生存率を高めてしまうため不利になる。例えば、図 - 1~5 におけるヒツジのように、被捕食者の移動力が高くなるにつれてその増加率は下がっていく。図 - 11~15 は被捕食者の移動力の違いがもたらす影響を更に鮮明に描き出している。移動率力が高い、つまり、能力の高いヤギの方が淘汰されてしまう。

移動能力の低い捕食エージェント及び移動能力の高い被捕食エージェントがともに淘汰されやすいのは、移動力が大きい場合にはエージェントは広い範囲に均一に広まる傾向が、移動力が小さい場合には局地的に集まりやすい傾向があり、それによって捕食・被

捕食率変わるからである。このことは、実験 - 16 と 17 の対比から読み取ることができる。実験 - 16 と - 17 の違いは捕食者が重なった被捕食者を全て食うか一匹だけ食うかの差だけである。 - 16 の環境において移動力の高いヤギ(緑)の生存率は移動力の低いヒツジと変わらないが、 - 17 では両者の生存率の差が大きく開いていることから、後者におけるヒツジは一箇所に集中することでその生存能力を高めていることは明らかである。

また、捕食者、被捕食者の進化の方向性を考えると、両者の進化の相互作用が予想できる。捕食者が空間上にある程度の距離を取って広がる傾向を現実の縄張り行動、被捕食者が空間上に密集する傾向を群れ行動と考え、初期状態では、どちらのエージェントも群れ行動も縄張り行動も持たないと考えると、以下のような相互作用の仮定が予想できる。

捕食者が一度に何匹でも殺す場合

I より、捕食者が縄張り行動をとらないと群れ行動をとる被捕食者が生き残る。

III より、被捕食者が群れ行動をとると、縄張り行動をとる捕食者が生き残る。

II より、捕食者が縄張り行動をとるようになると、群れ行動を取らない被捕食者も生き残る可能性が出てくる。

捕食者が一度に一匹だけ殺すと場合

IV より、被捕食者が群れ行動を取らないと、捕食者の淘汰は起こりにくく、縄張り行動を取らない。

I より、捕食者が縄張り行動をとらないと群れ行動をとる被捕食者が生き残る。

III より、被捕食者が群れ行動をとると、縄張り行動をとる捕食者が生き残る。

II より、群れ行動を取る被捕食者が生き残る

現実の自然界において日常的に捕食のための縄張り行動を示すのはほとんどが肉食動物であり、大規模な群れを作るのはほとんど草食動物であることは、この実験結果から考えると単なる偶然ではなく、空間における集中と捕食率・被捕食率の変化という構造的な原因を持っていることが予想できる。

実験 : ヒツジの繁殖への制約要因の存在と、システムの安定性

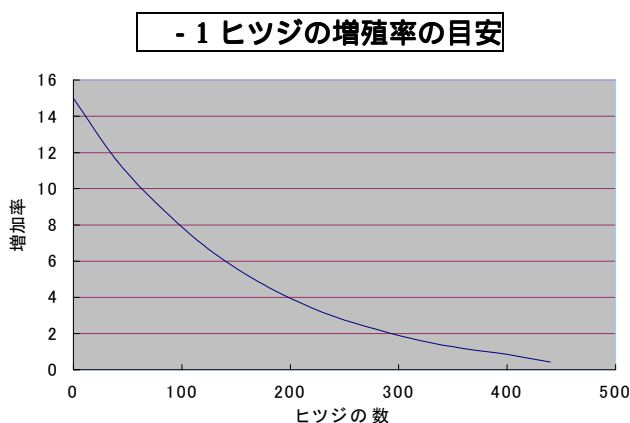
実験

最後に、ヒツジの繁殖率を変化させる。前回までのシミュレーションでは、オオカミがいなければヒツジの数は際限なく増え続けてしまう。しかし、実際には、オオカミがいないからといって草原がヒツジで埋めつくされる事はない。なぜなら、草原のある一区画を考えた時に(このシミュレーションは正にこの場合を考えている)、そこに一定数以上のヒツジがいれば、草を一定量以上食べる必要があることから余剰ヒツジがどこかに離散していくことになる。よって密度はある一定以上増えにくいはずである。

ヒツジの繁殖に空間的制約を加えるとどういことが起きるのかを考えるため、「別のヒツジと接しているまたは重なっていると繁殖しない」というルールをヒツジに付け加えた。ここで、この制約を加えた上でのヒツジの増加率を増殖率と呼ぶことにする。例えば、 10×10 の草原を考えた時にヒツジが 1 匹いると他のヒツジと接している可能性はゼロなので増殖率は繁殖率と等しくなる。ヒツジが 2 匹だと、あるヒツジの周りに他のヒツジがない、かつ重なっていない確率は $91/100$ なので、増殖率 = 繁殖率 $\times 91/100$ となる。ヒツジが 3 匹だと、あるヒツジの周りに他のヒツジがない確率は、増殖率 = 繁殖率 $\times (91/100)^2$ となる。当然、ヒツジが 4 匹だと増殖率 = 繁殖率 $\times (91/100)^3$ ヒツジが 5 匹だと増殖率 = 繁殖率 $\times (91/100)^4$ となる。

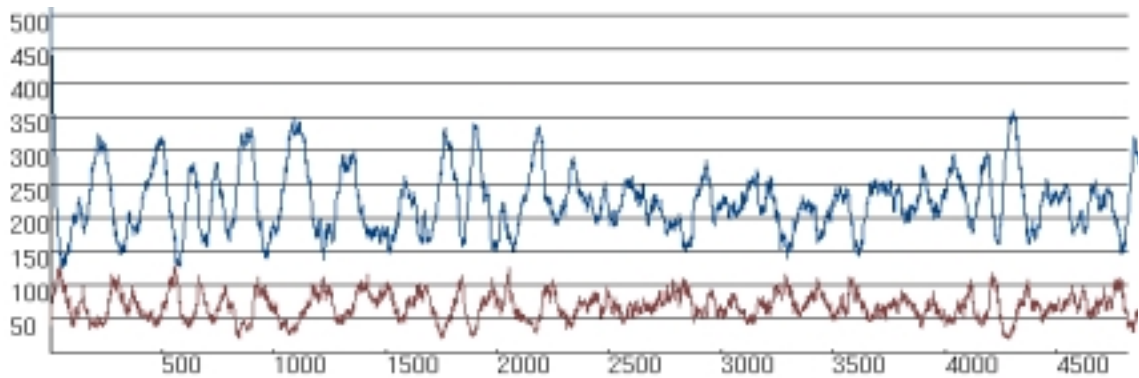
$40 \times 40 = 1600$ 升の二次元空間において、繁殖率を 15 と設定した時のヒツジの増殖率は解析的には以下のようになる。

ヒツジの増殖率 = ヒツジの繁殖率(15) \times あるヒツジの周りにヒツジがない確率

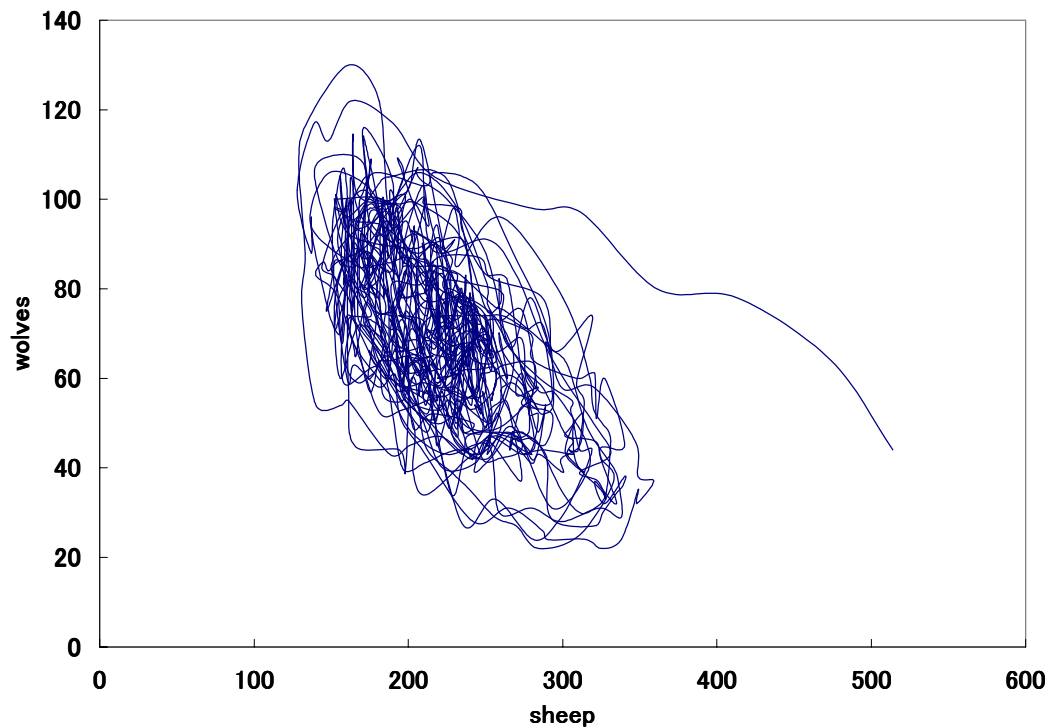


更に、前回同様、オオカミ 40、ヒツジ 520、オオカミ代謝率/体力上限 $7/10$ とし、以前よりも平均的なヒツジの密度が減ることからオオカミの繁殖率を 15 に増やすと、非常に安定的な波形の均衡状態が現れた。(図 2、 - 3、試行は 5000 ターンまで)

- 2



- 3



観察とまとめ

それまでオオカミとヒツジだけでは早晚必ず発散していたが、今回は均衡した。この実験結果とこれまでの結果を比較すると、波形が生まれるのは確かに「捕食者と被捕食者の関係」からだが、生態系のバランスが確実に保たれ種が保存されるのは出生率が個体密度に依存して変化するからであって、よく言われる単なる「捕食者と被捕食者」だけでは不十分であることを示唆している。ここでは“増加率 = 繁殖率 × f(密度) - 被捕食率”であるが、このfとして考えられるヒツジに対する空間的な制約などが重要な要素であることが分かる。

ここからシステムの安定に空間が果たす役割が重要であることが再確認できる。被捕食動物の増殖率に空間的制約を与えると安定するということは、すなわち、被捕食動物が空間的に密集して増えなければシステムが安定的になるということだからである。この点の実験の結果、(図 - 1~5)からも明らかである。ヒツジの移動力が低く、かつ、オオカミの移動力も低い時には、ヒツジ・オオカミの個体数変動の振幅が大きくなり、システムが不安定になる。しかし、捕食動物 または/かつ 被捕食動物の移動力が高ければシステムが安定的に推移する。

結果とインプリケーション

実験

ロトカ・ボルテッラ モデルに示されるような均衡は、少なくとも今回用いた個体数が整数でしか表せないようなエージェントベースのシミュレーションでは表すのが難しい。後の実験 及び から、この原因の一つは空間的な偏りであることが分かった。

実験

二次元空間を想定したエージェントベースのシミュレーションでは、エージェントの空間上に散らばる能力の違いがシステムの安定性に大きく影響する。空間における生態系システムが安定的になるためには、捕食動物または被捕食動物が広範囲に広がっていく必要がある。このことは、オオカミの移動力が低くヒツジの移動力も低い場合(例えば図 - 1)に、ヒツジの個体数の振幅が大きくなり不安定化する一方、ヒツジの移動力が上がると安定化することから読み取れる。

また、捕食動物にとっては空間上に広がる能力を持つことが、被捕食動物にとっては空間上に広がる能力を持たないことが、生存にとって有利に働き、その能力が欠ける種は淘汰される。したがって、自然淘汰プロセスによって被捕食者は内的傾向として密集していく傾向を持つようになり、捕食者は広がっていく傾向を持つようになる。

実験

被捕食動物の増殖率に空間的制約を与えることで、システムは非常に安定的になる。これは、単に捕食者と被捕食者の関係だけでなく、「被捕食者自身の増殖率が個体密度が低い時に高くなり、個体密度が高い時に低くなるような状況」 例え空間一単位当たり一定量の食料インプットの存在など がシステムの安定に重要だということである。そうした条件が揃っている場合、例え捕食者とのバランスが一時的に崩れても長期的には安定は守られる。言い換えれば、被捕食者が捕食者でもあるという状況であること、生態系である

ことは、システムの安定に貢献していることが分かる。

実験 では、捕食動物または被捕食動物が広範囲に広がっていく必要が確認された。しかし、自然淘汰のプロセスによって、広範囲に広がる被捕食動物は淘汰されてしまう傾向があることも分かっているため、システムの長期の安定には捕食動物が広範囲に散らばっていく行動(e.g. 縄張り行動)を持つようになることが重要となる。

被捕食者は淘汰プロセスによって空間的に固まろうとする**内在的**な傾向が強くなるが、この傾向は個体数の変動幅を大きくし、システムを不安定にしてしまう。これに対し被捕食者の密度増加に対する**外的**制約(今回は空間的制約を加えたが、例えば被捕食者が捕食者でもあること 生態系)は、被捕食者が広範囲に広がらざるを得ない状況を作り出すことで、システムの安定化に役立っている事が分かる。

よって、二次元空間におけるマルチエージェント型の生態系モデルシミュレーションでのシステムが安定するためには、

淘汰による進化プロセスによって生み出される被捕食動物の空間的な 偏りを制約するような外的条件の存在

淘汰による進化プロセスによって生み出される捕食動物が拡散していく傾向を持つこと

が必要であると思われる。ここで興味深いのは、空間的な要素を考慮に入れた場合、システムが食物連鎖を伴った生態系であること(条件 に当てはまる)、および、個体の行動原則(の捕食者の拡散する傾向)が決定的な影響を与えるということである。また、ある動物が被捕食者でも捕食者でもある場合、捕食のためには拡散する必要があり、被捕食を避けるためには密集する必要がある。この2つの相反する必要があることで、群れの密集度が一定に保たれることが予想される。そして群れの密集度がこの2つの必要性の衝突によって適当なレベルに保たれることで、生態系システムの安定がもたらされる。

今回実験 においては同一の環境で異なった性質の捕食エージェント(被捕食エージェント)を競争させることで、それぞれエージェントごとの進化の方向を予測した。しかし、エージェントに突然変異と遺伝に関するルールを持たせて動的な進化の過程を作り出した場合に、ここで予測された結果が確かめられるかどうかは明らかでないことも否定できない。この問題については、別の機会に扱うこととしたい。