

平成 22 年 6 月 15 日現在

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2007～2009

課題番号：19770019

研究課題名（和文） 食物網構造成立機構の適応的視点からの解明

研究課題名（英文） Adaptation-oriented view to food-web structure

研究代表者

近藤 倫生 (KONDOH MICHIO)

龍谷大学・理工学部・准教授

研究者番号：30388160

研究成果の概要（和文）：数理モデリングの手法と食物網のネットワーク解析を組み合わせることで、生物を特徴づける適応的行動の、食物網構造やその個体群動態への影響を研究した。主な成果は以下の通りである：捕食者の適応的採餌や被食者の適応的対捕食者防御によって、食物網における複雑性-安定性の間に成立する関係が質的に変化することを理論的に示した；食物連鎖長とその生態系生産性への反応は適応的採餌の結果として理解が可能であることを理論的に示した；自然食物網は適応的餌選択から予測されるようなネスト構造をもつ栄養モジュールの集合として理解できることを明らかにした；自然生態系における捕食者と被食者の脳サイズにはいくつかの特徴的なパターンが見られることを発見した；カリブ海食物網は複数の栄養モジュールが、そこでの生物多様性を維持するような規則に従って配置されていることを発見した。

研究成果の概要（英文）：Combining theoretical modeling and empirical approaches, I have explored the properties of food web structure and population dynamics emerging from adaptation, an essential characteristic of living organisms. The major results are (i) that an adaptive diet choice and anti-predator defense alter the complexity-stability relationship of food web; (ii) that food-chain length and its response to environmental variables in natural ecosystems may be explained as an emergent property of interacting adaptive foragers; (iii) that food webs are built up with nested trophic modules, which optimal diet choice may give rise to; (iv) prey-predator pairs in natural ecosystems are related to their relative brain sizes; (v) that the complex food web of Caribbean ecosystem can be viewed as a set of interacting simple modules, nonrandomly arranged to enhance the maintenance of biodiversity.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007 年度	800,000	0	800,000
2008 年度	500,000	150,000	650,000
2009 年度	100,000	30,000	130,000
年度			
年度			
総計	1,400,000	180,000	1,580,000

研究分野：群集生態学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：食物網・複雑ネットワーク・適応

1. 研究開始当初の背景

| 生物群集の構造を理解することは、群集の動

態や成立・維持機構解明の鍵である。一方で、食物網の構造が、個体群動態や群集の安定性、連鎖絶滅の可能性、あるいは生態系機能といった様々な生態学的諸プロセスを大きく左右する重要な因子であることがわかってきた。他方、近年の自然食物網の詳細なデータの集積に伴い、食物網構造のより網羅的な解析やその生態系間比較が可能になり、多くの食物網に共通する構造のパターンが発見されてきている。これらの研究が食物網構造研究の重要性を示唆する一方で、しかし、肝心の「食物網構造はいかにして決まるのか」という問題は未解決のまま残されていた。

2. 研究の目的

食物網構造を、従来仮定されてきたような静的・固定的なものではなく、生物の行動可塑性に由来する柔軟性を備えたものだと捉えなおす。この生物群集観に基づき、数理モデルと食物網データの解析を通じて、生物の適応的行動を第一原理として、食物網の構造とそこから生じる動的特徴を予測・説明することを目的とする。具体的な研究課題として、以下の3つを挙げた。

課題1：「食物網のトポロジーは、各捕食者の採餌戦略の帰結として説明できる」とする仮説を、現実の食物網データを利用して検証する。より具体的には、生物の適応的行動を考慮した、食物網動態の数理モデルの解析を通じて、食物連鎖長とその生産性への反応を適応的餌選択に基づいて説明することを目的とする。

課題2：ネスト構造は、送粉系や種子散布系などの共生ネットワークに特異的だと考えられているネットワーク構造である。本研究では、ネスト構造は、動物種の最適採餌の帰結であるとの仮説のもと、食物網構造の解析によって、それらの「共生ネットワークに特異的な構造」が実は食物網においても隠された形で存在していることを明らかにすることを目的とする。

課題3：近年、食物網構造におけるパターンの一つとして、捕食者と被食者の体サイズ間の関係が注目を集めている。この研究は、代謝理論に基づく個体群動態モデルと結びつくことで、食物網理論の飛躍的發展を促した。他方、生物の学習や認知能力が種間相互作用や個体群動態におよぼす影響が示唆されてはいるものの、その一般性はよくわかっていない。本研究では、食物網の構造（例えば捕食者あたりの被食者数、被食者の多様性、栄養段階等）とその生物の脳サイズを関連づけることを目的とする。

3. 研究の方法

各主要課題の研究方法は以下の通りである。

課題1：食物網構造は捕食者の適応的餌選択によって決まると仮定した理論モデルを作成した。さらにその数理モデルを数値的に解析することで、適応的捕食によって成立する食物連鎖長とその生態学的・環境的変数（生産性、種数、種間の隔離等）の変化への反応を予測した。

課題2：これまでに出版、報告された食物網データを収集し、解析を行った。解析は、複雑ネットワークからランダムに取り出した2層からなる多数のサブウェブを解析し、それらのネスト構造をランダムウェブ（帰無モデル）と比較する帰無モデル解析によっておこなった。

課題3：脳の進化的研究から、相対脳サイズ（log 体サイズと log 脳サイズ間の線形回帰からの残差）と学習・認知能力の間に正の相関があることがわかっている。このことを念頭に、公開されているデータベースや出版されている論文のデータを用いて、食物網構造を脳サイズのデータとあわせて解析することで、検証する。より具体的には、277種の魚における623の捕食者-被食者ペアでの相対脳サイズの関係性を解析した。

4. 研究成果

それぞれの課題に関する成果を以下に説明する。

課題1：生態系の生産性を増加させても、適応的捕食者がより低い栄養段階の餌資源にスイッチするため、食物連鎖長が長くならないことを、数理モデルを用いて理論的に説明した。理論モデルの解析から、予測が導かれた理論予測は以下の通りである：

(1) 適応的捕食がある場合、生産性を増加させても食物連鎖長はほとんど変化しないか、あるいは、むしろ短くなる傾向がある。

(2) 種数が多いときや、潜在的「捕食-被食」関係の数が多いときほど、生産性の増加に伴う食物連鎖長の低下は激しくなる。

この生産性と食物網複雑性、適応性間の相互作用から、単純なマイクロコスム実験と複雑な自然食物網では、食物連鎖長の生産への反応が異なることが説明できる。また、最近報告されている「生息地サイズ-食物連鎖長」間の正の関係は、種数の増加と潜在的「捕食-被食」関係の減少の結果として理解できることをしめした。

本研究成果は、査読付き国際誌「*Proceedings*

of the Royal Society of London. Series B.」に掲載した。

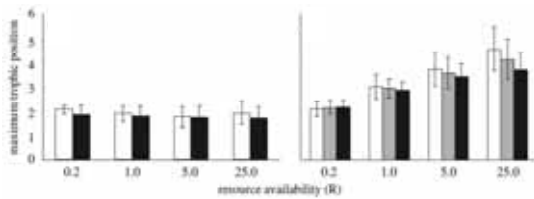


図 1. 適応的捕食がある場合（左）とない場合（右）における食物連鎖長（trophic position）とそのプライマリプロダクションへの反応。左パネルは、イミグレーションを仮定しない場合（白）とした場合（黒）を、右パネルは潜在的リンク数が9（白）、13（灰）、17（黒）のときを表している。種数は10。

課題2：食物網においてもネスト構造は一般的に見られることを、モジュールに着目した新しい食物網解析法によって示した。また、さまざまな生物群集ネットワークにおいて見いだされるネスト構造の成立は、適応的餌選択に基づいて説明できることを示した。本研究成果は、査読付き国際学術誌「*Ecology*」に受理されており、近日中に発表予定である。

課題3：脳サイズと動物の餌選択、捕食者-被食者相互作用との関わりに関するレビューをおこなった。さらに、魚における捕食者と被食者の脳サイズの間に成立している関係を世界に先駆けて解析し、いくつかのパターンを発見した。

解析の結果、以下の結果が得られた：

- (1) 被食者の相対脳サイズは捕食者の相対脳サイズよりも大きい場合が多い；
- (2) 被食者の相対脳サイズと捕食者の相対脳サイズの間に正の相関がある；
- (3) 捕食者の体サイズが大きいほど被食者の脳サイズが大きい傾向がある。

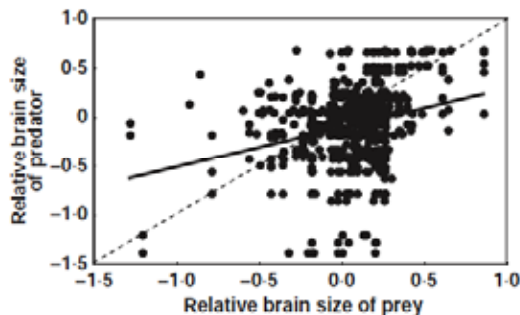


図 2. 被食者の相対脳サイズ（横軸）と捕食者の相対脳サイズ（縦軸）の関係。

これらの結果から、学習・認知能力が捕食者

-被食者関係とどのように関わっているのかを議論し、今後の研究の方向性を検討した。この研究は、近年注目されている「体サイズ」仮説に対する新しいカウンターアイデアであると同時に、体サイズ仮説を補完する意味を持つ。

この成果は、査読付き国際誌「*Functional Ecology*」において発表した。

これらの他にも、以下の4つの成果を得たので簡単に説明する。

課題 A-1：対捕食者防御戦略の存在によって、食物網の複雑性と生物群集の安定性の間の関係が大きく変わりうることを理論的につきとめた。本研究内容は、「*Proceedings of the Royal Society of London. Series B.*」に査読付き学術論文として掲載した。

課題 A-2：食物網を構成する栄養モジュールのひとつであるギルド内捕食モジュールが、現実の食物網においては、それ自身の構造的安定性と周りのモジュールとの相互作用の両方によって相補的に維持されていることを示した。本研究成果は、査読付き国際学術誌「*PNAS*」において発表した。

課題 A-3：餌資源選択が遺伝的に決まっている場合に成立する、食物網構造とその安定性の関係について共同研究を行い、査読付き国際学術誌「*Population Ecology*」に論文として発表した。

課題 A-4：物質循環系において、生物群集の種構成が環境の変化に応じて「適応的」に変化する過程を考慮した数理モデルから、微生物群集における生物多様性が植物群集の種多様性におよぼす影響について研究し、現在、査読付き国際学術誌に投稿中である。

数理モデルと食物網データの解析を通じて、生物の適応的行動やそれを支える形態的特徴を第一原理として、食物網の構造に隠されたパターンを説明し、その動的帰結を説明、予測するという当初の目的は達成された。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計6件)

査読有り国際学術誌のみ記載

- M. Kondoh, S. Kato & Y. Sakato (in press) Food webs are built up with nested subwebs. *Ecology*. 掲載確定
- W. Yamaguchi, M. Kondoh and M. Kawata

(2010) Effects of evolutionary changes in prey use on the relationship between food web complexity and stability. *Population Ecology* (online). DOI: 10.1007/s10144-010-0212-y.

M. Kondoh (2010) Linking learning adaptation to trophic interactions: a brain size-based approach. *Functional Ecology* 24: 35-43.

M. Kondoh and K. Ninomiya (2009) Food-chain length and adaptive foraging. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B.* 276: 3113-3121.

M. Kondoh (2008) Building trophic modules into a persistent food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 16631-16635.

M. Kondoh (2007) Anti-predator defence and the complexity-stability relationship of food webs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B.* 274: 1617-1624.

〔学会発表〕(計 11 件)

口頭発表のみ記載

近藤 倫生 (東京; 2010 年 3 月 18 日) 生物群集理解の基本的枠組みと問いかけ. 第 57 回日本生態学会 企画集会「群集生態学の新しい展開: 生物群集とは何か(企画: 近藤 倫生)」.

山口 和香子、大野 ゆかり、近藤 倫生、河田 雅圭 (東京; 2010 年 3 月 18 日) メタ群集における共進化と食物網構造: 多種の捕食-被食群集モデル. 第 57 回日本生態学会 企画集会「共進化生態学の新天地を求めて(企画: 東樹 宏和)」.

近藤 倫生 (東京; 2010 年 3 月 16 日) メタボリズム理論を個体群・群集・生態系の理解に活かす. 第 57 回日本生態学会 企画集会「捕食・被食系の新しい展開(企画: 奥田 昇、岩田 智也)」.

M. Kondoh (仙台; 2010 年 2 月 23 日) Food web structure, community dynamics and population level adaptation. *International Forum of Ecosystem Management Applying to Ecosystem Adaptability Science*.

近藤 倫生 (東京; 2009 年 9 月 9 日) 研究奨励賞受賞記念講演 食物網の維持機構: 栄養モジュール研究からわかることわからないこと. 第 19 回日本数理生物学会大会.

加藤 聡史、近藤 倫生、土居 秀幸、片野 泉 (東京; 2009 年 9 月 9 日) 被食者の可

用性 と消費者の集合分布パターン. 第 19 回日本数理生物学会大会.

近藤 倫生 (盛岡; 2009 年 3 月 21 日) 栄養モジュールを組み立てて安定な食物網をつくる. 第 56 回日本生態学会 企画集会「捕食・被食系の新しい展開(企画: 舞木 昭彦)」.

秋山 賢太、近藤 倫生、安東 義乃 (盛岡; 2009 年 3 月 18 日) ゲンバイがセイタカアワダチソウ上の昆虫群集に及ぼす影響. 第 56 回日本生態学会.

近藤 健太、近藤 倫生 (福岡; 2008 年 3 月 18 日) 森林の被陰関係ネットワークとその構造. 第 55 回日本生態学会.

近藤 倫生 (福岡; 2008 年 3 月 15 日) 複雑な食物網を構成する栄養モジュールの安定性とその配置. 第 55 回日本生態学会.

高井 健太、近藤 倫生 (福岡; 2008 年 3 月 15 日) 捕食者としてのヒト: 食物網におけるその生態学的特徴. 第 55 回日本生態学会.

〔図書〕(計 5 件)

大串 隆之、近藤 倫生、椿 宜高 (2009) シリーズ群集生態学 6 「新たな保全と管理を考える」京都大学学術出版会, 327 頁

大串 隆之、近藤 倫生、難波 利幸 (2009) シリーズ群集生態学 3 「生物間ネットワークを紐とく」京都大学学術出版会, 327 頁

大串 隆之、近藤 倫生、吉田 丈人 (2008) シリーズ群集生態学 2 「進化生物学からせまる」京都大学学術出版会, 327 頁

大串 隆之、近藤 倫生、仲岡 雅裕 (2008) シリーズ群集生態学 4 「生態系と群集をむすぶ」京都大学学術出版会, 252 頁

大串 隆之、近藤 倫生、野田 隆史 (2008) シリーズ群集生態学 5 「メタ群集と空間スケール」京都大学学術出版会, 189 頁

6. 研究組織

(1) 研究代表者

近藤 倫生 (KONDOH MICHIO)
龍谷大学・理工学部・准教授
研究者番号: 30388160

(2) 研究分担者

(3) 連携研究者