

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 18 日現在

機関番号：82101

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2014

課題番号：23570040

研究課題名(和文) 環境変化に対する生物群集の応答と機能形質動態に関する数理生態学的研究

研究課題名(英文) Mathematical ecological study on functional trait dynamics and community responses to environmental changes

研究代表者

田中 嘉成 (TANAKA, Yoshinari)

独立行政法人国立環境研究所・環境リスク研究センター・室長

研究者番号：60338647

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：人為的環境かく乱要因によって生態系が被る影響を予測する数理モデルを、構成種の形質分布の観点から研究した。生物群集の環境変化に対する応答を、機能形質の分布変化として予測する形質ベース群集モデルを作成した。環境変動性や確率性が、群集内の形質分布に与える影響を解析するために、環境フィルター効果と資源競争を組み込んだ一般化した群集モデルに基づく解析の結果、群集内の種形質の分散が環境フィルター効果によって減少し、資源競争によって増加する一般的傾向が把握できた。

研究成果の概要(英文)：Mathematical models for predicting responses by communities to anthropogenic environmental disturbances were investigated from the perspective of changes in trait distributions of composite species in the community. In order to analyze the effect of stochasticity of colonization and extinction of species in the formation of communities on the trait changes in the community, we made a generalized community dynamics model which incorporated the environmental filtration effect and the effect of resource competition between species. The numerical simulations and mathematical analyses indicated that the variance of functional traits among species within communities decreased with the environmental filtration effect, whereas it increased with the resource competition among species. This trend was not greatly influenced by the inclusion of the stochastic process in colonization and extinction of composite species.

研究分野：数理生態学 群集生態学

キーワード：生物群集 機能形質 生態系機能 環境かく乱要因 資源競争

1. 研究開始当初の背景

生物多様性が生態系の機能を促進することは多くの先行研究から立証され、生態学分野でコンセンサスが得られつつある。しかし、環境変化に対して生物群集が応答し、その結果、生態系機能がかく乱される場合、その環境駆動因を特定し、生態系機能変化を予測するためには、群集を構成する種の生態的特性（機能形質）に基づいた解析が必要である (Lavorel and Garnier 2002)。代表者の田中および共同研究者の吉野は、そのような形質ベースアプローチの理論的基礎となる群集形質動態モデルを研究してきた (Tanaka and Yoshino 2009)。

先行研究では、多次元ロトカ・ボルテラモデルに基づいた解析を行い、環境変化に伴う群集の平均形質値（種形質の種頻度による加重平均）は、種間競争の強さや種数には大きな影響を受けず、群集内における形質レンジに大きく左右されることを示した。本研究では、さらに環境変動や種の個体数変動における確率性がどのように形質動態に影響を与えるかを解析した。

2. 研究の目的

(1) 生物群集の環境変化に対する応答を、群集内の機能形質の分布変化として予測する数理モデルを作成する。生物群集は、単一栄養段階内であっても、資源をめぐる種間競争をしていると考えられるので、種間相互作用の形質分布変化への影響を調べる。さらに、実際の生物群集では群集の形成過程における移入や定着に大きな確率的変動があると考えられている。このような確率性によって、群集内の形質動態がどのような影響を受けるかを理論的に調べる。

(2) 生物の形質と生物群集の関係について、形質の進化と群集の人口学的動態との相互作用が、群集の長期的変動性に与える影響を調べる。特に、複雑な挙動が生じることが知られている3栄養段階系において、中間消費者（1次消費者）の形質進化が群集の長期的な挙動に与える影響を理論的に明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 資源競争群集を対象とする一般ロトカ・ボルテラモデルもしくはレプリケーター力学系に基づいて群集の動態モデルを、構成種の形質動態の方程式に代入し、構成種の変動による形質変化の方程式を導き出す。形質と種の繁殖能力（適応度）、形質と競争能力との共分散が、形質動態に与える影響を導く。さらに、生物の生息地（ハビタット）がモザイク状に存在し、多種が移入と局所的絶滅を繰り返しながら群集構造が形成されていくことを再現したロツタリー競争モデル (Chesson and Warner 1981) を採用し、侵入・定着の確率性が形質動態の期待値に与える影響を解析した。

(2) 食うものと食われるものの種間相互作用を現わす2種ロトカ・ボルテラモデルを3栄養段階に拡張した連立方程式をベースに、中間消費者（1次消費者）の対捕食者形質（捕食者からの捕食を逃避する能力）の進化に関して、量的遺伝モデルに基づく進化方程式を加え、3種の個体数と中間消費者の形質の動態式を作成した。モデルパラメータとして、Hastings and Powell (1991)に従ってカオス性を伴うストレンジアトラクターを生じる設定値を採用した。手法として、数値計算によるアトラクタの大域的特徴の把握と、局所安定性の解析を行った。

さらに長期時系列変動のデータに対してウェーブレット解析をおこない、パラメータ値と長周期の変動性との関係を調べた。

4. 研究成果

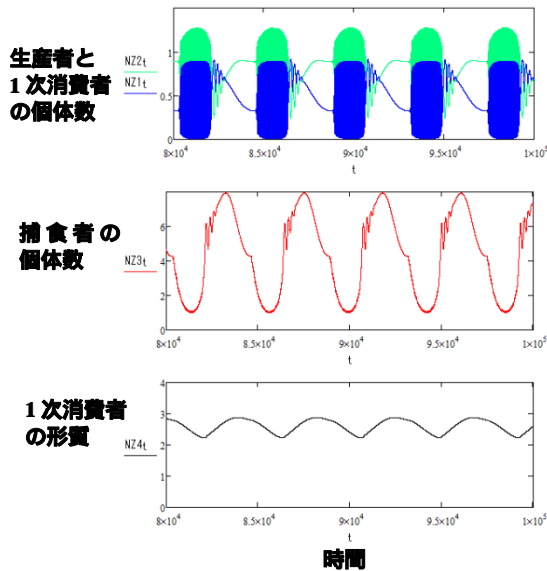
(1) 多次元レプリケーター方程式に基づいた形質動態の解析の結果、群集内の平均形質値 z の時間変化は

$$dz/dt = Cov(z,r) - N Cov(z,\alpha)$$

で近似されることが示唆された。ここで、 $Cov(z,r)$ は種の形質値と内的自然増加率の共分散、 $Cov(z,\alpha)$ は種の形質と種間競争係数の共分散、 N は群集における総個体数である。群集全体の個体密度が低く、種間競争が強い状態では、 $Cov(z,r)$ の項が卓越し、種の増殖能力と相関の高い形質が増加し、個体密度が高い種間競争の強い群集では、多種との種間競争に強い形質が増加する傾向を示した。形質の動態がほぼ平衡状態にある群集では、競争能力に独立の種の増殖能力と種間競争能力とのバランスが取れていると考えられる。

Chesson and Warner のロツタリー競争モデルに、環境フィルター効果と資源競争を組み込んだ一般化した群集モデルは、群集形成過程における確率性が多種共存を可能にすることを説明する最も一般的な理論であり、生物群集の中立説の理論的背景にもなっている。このモデルに基づく解析の結果、群集内の種形質は、上記のロトカ・ボルテラモデルに基づく予測に一致し、さらに、形質の群集内分散が環境フィルター効果によって減少し、資源競争によって増加する一般的傾向が確認できた。また、群集形成過程における確率性が大きくても、決定論的予測が成り立つことが示唆された。

(2) 3栄養段階の直鎖型食物網においては、基底種（生産者）と中間種（1次消費者、植食者）の（早い）動態と、上位種（2次消費者、捕食者）の（遅い）動態の時間スケールが大きく異なるとき、上位種のトップダウン効果が作用するときと作用しないときの2つの不安定平衡点を連結するヘテロクリティック軌道が生じ、カオス性を伴うティーカップアトラクタがもたらされることが知られている。



中間種の特徴者形質が進化的に変化し、それに伴って上位種の間種に対する捕食効率が時間的に変化すると仮定した。形質の適応度コストが十分に小さいとき、上位種が減少して基底種と中間種の律動が支配するフェーズと、上位種によるトップダウン効果が作用する安定なフェーズが、非常に長い周期で交互に現れる現象が見られた(上図参照)。このような超長周期変動(生態進化的摂動と呼ぶ)は、形質の進化がない生態学モデルでも、種間相互作用がない進化モデルでも生じえないので、群集における種間の相互作用と形質の進化的変化との相互作用でもたらされると考えられる。進化速度(遺伝分散量)を非常に大きく設定すると、上記の現象は消失することから、表現型可塑性や学習などの早い形質シフトでは生態進化的摂動は起きない。従来の進化生態学的研究では、形質の進化が群集動態の安定性に与える影響が研究されてきた。この場合、形質変化の影響は変化速度の速い表現型可塑性の方が顕著である。本研究は、群集の個体数変動より遅い進化的変化によって、形質進化と群集動態の相互作用によって長周期の相転換がおこり得ることを理論的に示した。

引用文献

Chesson P, Warner R. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist* 1984, 117 巻 923-943.

Hastings A, Powell T. Chaos in a three-species food chain. *Ecology*, 1991, 72 巻 896-903.

Lavorel S, Garnier E. Predicting the effects of environmental changes on plant community composition and ecosystem functioning: revisiting the Holy Grail.

Functional Ecology, 2002, 16 巻 545-556.

Tanaka Y, Yoshino M. Predicting the phenotypic response of resource-competing communities to environmental change. *Journal of Theoretical Biology*, 2009, 257 巻 627-641.

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計 2件)

Yoshino, M. and Tanaka, Y. Global properties of evolutionary Lotka-Volterra system. *Advances in Pure Mathematics*. 査読有, 3 巻 2013, 709-718.

Tanaka, Y. and Mano, H. Functional traits of herbivores and the food chain efficiency in a simple model ecosystem. *Ecological Modelling*. 査読有, 237 巻, 2012, 88-100.

[学会発表](計 7件)

吉野正史「形質進化を伴う3種系の挙動」日本数学会年会(明治大学)(2015年3月21日)

吉野正史「ある半線形偏微分方程式系の形式解のポレル総和法」日本数学会年会(明治大学)(2015年3月21日)

田中嘉成「形質進化と群集動態の相互作用がもたらす超長周期律動: 進化的ヘテロクリックサイクル」第60回日本生態学会大会。静岡(2013年3月7日) H1-01

Tanaka, Y. "Can community-level trait dynamics work as an aggregate measure of biodiversity to predict ecosystem functioning?" 個体群/群集理論国際シンポジウム(研究集会), 京都(2012年6月19日)

Tanaka, Y. "Responses of mean species traits in communities to environmental stressors and the ecological risk assessment based on ecosystem function" 6th SETAC World Congress/SETAC Europe 22nd Annual Meeting. Berlin, Germany (2012年5月24日) RA17A-4
http://berlin.setac.eu/embed/Berlin/Abstractbook1_Part2.pdf

田中嘉成「生物群集における機能形質の多様性と生態系機能の安定性: 変動環境下におけるギルド形質の動態理論」Joint Meeting of The 59th Annual Meeting of ESJ and The 5th EAFES International Congress. Otsu, Japan (2012年3月18日)

田中嘉成「生物群集における種形質の動態
と環境変動に対する生態系応答」研究集会
「生態系の数学的研究に向けて」広島大学
(2012年2月4日)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

田中 嘉成 (TANAKA, Yoshinari)
国立環境研究所・環境リスク研究センター・室長
研究者番号： 60338647

(2) 研究分担者

吉野 正史 (YOSHINO Masafumi)
広島大学・大学院理学研究科・教授
研究者番号： 00145658