

機関番号：32661

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2009～2010

課題番号：21770091

研究課題名（和文） 食物網構造の進化を決める環境条件の理論的解明

研究課題名（英文） A theoretical study on the environmental determinants of food-web evolution

研究代表者

瀧本 岳 (TAKIMOTO GAKU)

東邦大学・理学部・講師

研究者番号：90453852

研究成果の概要（和文）：食物連鎖の長さ（食物網に含まれる栄養段階の数）は、どんな環境要因によって決まるのだろうか？過去の仮説は、基底資源量や攪乱、生態系サイズが重要な要因だと考えているが、最近の野外研究では、生態系サイズの効果が検出されることが多い。本研究では、これら三要因すべてを組み込んだ数理モデルにおいて生態系サイズの効果が最も強く現れることを示し、野外パターンを理論的に説明した。この基礎理論は、漁業や農業が対象とする生態系の管理にも役立つと期待できる。

研究成果の概要（英文）：What environmental factors determine food-chain length (the number of trophic levels in food webs)? While previous hypotheses consider primary productivity, disturbance, or ecosystem size as an important determinant, recent empirical works tend to find a strong effect of ecosystem size. We used a mathematical model incorporating all three potential determinants to show the strongest influence of ecosystem size. This theory explains the existing empirical pattern, and may be useful for the management of fishery and agricultural ecosystems.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	2,000,000	600,000	2,600,000
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,100,000	930,000	4,030,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：数理モデル、ギルド内捕食、一次生産性、攪乱、生態系サイズ、食物連鎖長

1. 研究開始当初の背景

ギルド内捕食とは雑食の一形態であり、1種の餌資源をめぐる競争している2種の一方が他方を食うことである。ギルド内捕食は、陸域や水域の様々な食物網において広い分類群で知られている。近年の研究から、ギルド内捕食が食物網構造とその動態を理解するうえでカギとなる種間相互作用であることが分かってきた。特に、申請者らの最近の研究から、食物連鎖の長さが環境条件によ

って決まる際にギルド内捕食が重要な役割を果たしていることが分かった。

このようにギルド内捕食の生態学的な重要性が明らかになる一方で、ギルド内捕食が進化する環境条件についての研究はほとんど進んでいない。これまでに指摘されたギルド内捕食の進化的利点として、(ア) 共通の餌資源をめぐる競争相手を減らす、(イ) 競争相手を直接捕食することで新たな

餌資源を得る、(ウ) 餌資源よりギルド内被食者のほうが餌としての質的価値が高い、などがあるが、詳細な理論的検討は行われていない。

ギルド内捕食の進化は、食物網構造が進化する際の基本プロセスの一つだと考えられる。適応放散はしばしば複雑な食物網構造を進化させる。例えば、東アフリカの大地溝湖でのシクリッドの適応放散は多様な栄養段階を進化させた。カメルーンのクレター湖で適応放散したシクリッド科魚類の種分化のうち2分の1から3分の1は新しい栄養段階の進化を伴っている。オーストラリア大陸での有袋類の適応放散においても幾種もの肉食性有袋類が出現したことが知られている（多くは既に絶滅した）。このような適応放散に伴う高次栄養段階がどんな環境で進化するのかを理解するには、ギルド内捕食の同所的進化という基礎プロセスの検討が有効である。

同所的種分化の理論研究は過去10年で飛躍的に進展した。資源競争や性選択が引き起こす同所的種分化の可能性が提案され、種分化のための環境条件や遺伝学的条件の理論解析が進んだ。しかしこれまでに、高次栄養段階が単一の祖先種から同所的に進化する可能性を検討した理論研究はきわめて限られている。

2. 研究の目的

(1) 単一の祖先種から派生した複数種の間でギルド内捕食が進化する可能性を理論的に検討する。

(2) ギルド内捕食の同所的進化が起きるために必要な環境条件（生態系サイズ [進化の舞台となる島や湖の大きさ] や基底資源量など）を解明する。

3. 研究の方法

(1) 食物網構造の環境条件依存性を野外パターンから明らかにするために、食物連鎖長の決定要因を調べた野外研究をレビューした。

(2) 食物連鎖長の決定機構を理論的に解明するために、ギルド内捕食系のメタ群集を扱う数理モデルを作成し、その解析を行った。このメタ群集モデルでは、ギルド内捕食系（ギルド内捕食者、ギルド内被食者、基底種、図1）の一部あるいはすべてが、局所群集の構成種となると考えた。このことから、基底種がいる局所群集の割合を p_1 、ギルド内被食者がいる局所群集の割合を p_2 、ギルド内捕食者がいる局所群集の割合を p_3 、ギルド内捕食者・ギルド内被食者・基底種すべてがいる局

所群集の割合を p_E とすると、次の微分方程式モデルを構成した。

$$\frac{dp_1}{dt} = s_1 m_1 (1 - p_1) p_1 - e p_1$$

$$\frac{dp_2}{dt} = s_2 m_2 (p_1 - p_2) p_2 - 2e p_2 - a p_E$$

$$\frac{dp_3}{dt} = s_3 m_3 (p_1 - p_3) p_3 - 2e p_3$$

$$\frac{dp_E}{dt} = s_2 m_2 (p_3 - p_E) p_2 + s_3 m_3 (p_2 - p_E) p_3 - (3e + a) p_E$$

このモデルのなかで、基底資源量の影響はパラメーター s_1 および m_1 の影響として考慮した。攪乱の影響は、パラメーター e の影響として考慮した。生態系サイズの影響は m_1 、 m_2 、 m_3 の影響として考慮した。また、局所群集の安定性を制御する重要なパラメーターとして、トップダウン効果の強さを表すパラメーター、 a （ギルド内捕食によってギルド内被食者が絶滅する率）を考慮した。

(3) Rooney ら (2006) は、「非対称な食物網構造」が生態系を安定化する可能性を指摘した。非対称な食物網構造とは、(ア) エネルギーの流動速度が異なる二つの食物連鎖があり、(イ) 両方から捕食する捕食者がそれらを連結する、というものである。Rooney らが用いた数理モデルは生物の進化は考慮していない。しかし近年進化プロセスが生態ダイナミクスに与える影響の重要性が指摘されている。そこで本研究では、非対称な食物網構造が進化に対して安定なのかをシミュレーションモデルを用いて検証した。

4. 研究成果

(1) 食物連鎖長の決定要因を調べた野外研究として、近年に行われた合計9つの論文をレビューした。これらの論文について、基底資源量、攪乱、生態系サイズのうち、どの要因が食物連鎖の長さとは有意な関係があるのかを調べた。基底資源量の影響は7つの研究において調べられており、そのうち4つで有意な影響がみられた。攪乱の影響は6つの研究において調べられており、そのうち2つで有意な影響がみられた。生態系サイズの影響は7つの論文で調べられており、そのすべてで有意な影響が見出されていた。これらのことから、(ア) 基底資源量の効果はしばしばみられる、(イ) 攪乱の効果はまれである。(ウ) 生態系サイズの効果はよくみられる、という野外パターンが見出せた。

表. 食物連鎖長の決定要因を調べた野外研究のまとめ

	決定要因		
	基底資源量	攪乱	生態系サイズ
Townsend et al. 1998	Yes	No	-
Vander Zanden et al. 1999	Yes	-	Yes
Post et al. 2000	No	-	Yes
Thompson & Townsend 2005	Yes	No	Yes
Takimoto et al. 2008	-	No	Yes
Walters & Post 2008	-	No	-
Doi et al. 2009	Yes	-	Yes
McHugh et al. 2010	No	Yes	Yes
Sabo et al. 2010	No	Yes	Yes
各要因を調べた研究のうち有意な影響を見つけた研究の割合	4/7	2/6	7/7

(2) 数理モデル解析の結果、基底資源量と攪乱が食物連鎖長に与える効果は、トップダウン効果の強さに依存して決まることが分かった。トップダウン効果が弱いときには、基底資源量が増えるほど、あるいは攪乱が弱くなるほど、食物連鎖は長くなった (図 A, C)。しかしトップダウン効果が強いときには、基底資源量や攪乱が食物連鎖長に与える影響は弱くなった (図 B, D)。その一方で、生態系サイズの増加は、トップダウン効果の強弱によらず、食物連鎖を長くした (図 E, F)。

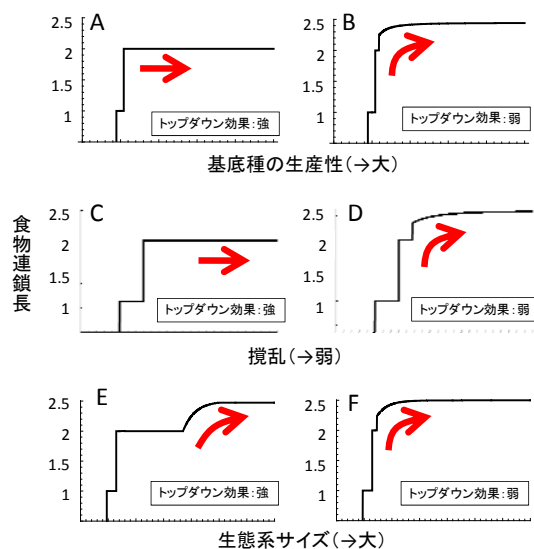


図. ギルド内捕食系のメタ群集モデルにおける食物連鎖長の基底資源量、攪乱、生態系サイズへの応答

(3) Rooney らのモデルに進化を組み込んだシミュレーションの結果、進化が起きると一方の食物連鎖の中間捕食者が絶滅した。従って、非対称な食物網は進化に対しては不安定であることが分かった。このとき進化した種自身が絶滅する「進化的自滅 (evolutionary suicide)」が起こっていた。つまり、進化を考慮すると Rooney らが示した野外食物網の非対称性を説明できない。そこで、モデル群集の空間構造を閉じた単一群集からメタ群集へと拡張し、非対称な食物網が進化に対して安定となるのか調べた。メタ群集とは生物の移動分散によって接続された複数の局所群集の集まりである。メタ群集モデルでは進化が起こっても非対称な食物網が安定となる条件があることが分かった。局所群集内では進化的自滅へ向かう選択圧が働いていた。しかし、局所個体群に対する自然選択がその進化を止める事が示唆された。また、メタ群集上での進化がもたらした食物網構造は、Rooney らのモデルとは少し異なる非対称性を持っていた。以上の結果からメタ群集上で非対称な食物網構造が進化し、安定となり得る事が分かった。Rooney らが示した野外食物網の非対称性はメタ群集上での進化から生じた可能性がある。

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 4 件)

- ① Takeshi Miki, Gaku Takimoto, Maiko Kagami. Roles of parasitic fungi in aquatic food webs: a theoretical

- approach. *Freshwater Biology*, 査読有、56 巻、2011、1173-1183
- ② 中野貴瑛、瀧本岳、ヒロヘリアオイラガとヨコヅナサシガメの外来生物間相互作用、*昆虫(ニューシリーズ)*、査読有、14 巻、2011、11-20
- ③ David A. Spiller, Jonah Piovia-Scott, Amber N. Wright, Louie H. Yang, Gaku Takimoto, Thomas W. Schoener, Tomoya Iwata, Marine subsidies have multiple effects on coastal food webs, *Ecology*, 査読有、91 巻、2010、1424-1434
- ④ Doug Armstrong, Heiko Wittmer, Incorporating Allee effects into reintroduction strategies. *Ecological Research*, 査読有、2010、(印刷中)

[学会発表] (計 10 件)

- ① 瀧本岳、食物連鎖の長さの決定機構：理論と実証から迫る、日本生態学会第 58 回全国大会、2011 年 3 月 11 日、札幌コンベンションセンター、札幌
- ② 香川幸太郎、瀧本岳、送粉相互作用を介した同所的種分化の理論的可能性、日本生態学会第 58 回全国大会、2011 年 3 月 11 日、札幌コンベンションセンター、札幌
- ③ 瀧本岳、地域種数-局所種数パターンと facilitation、日本生態学会第 58 回全国大会、2011 年 3 月 8 日、札幌コンベンションセンター、札幌
- ④ Gaku Takimoto、Using stable isotopes to test the theory of food-chain length, *International Symposium on Isotope Ecology 2010*、2010 年 11 月 2 日、コープイン京都、京都
- ⑤ Gaku Takimoto、Searching for the early warning signals of impending demographic regime shifts in non-native populations、第 26 回個体群生態学会大会、2010 年 9 月 23 日、横浜国立大学、横浜
- ⑥ 瀧本岳、アリー効果とは何か？どのように生じるのか？、日本生態学会第 57 回全国大会、2010 年 3 月 18 日、東京都目黒区 (東京大学駒場キャンパス)
- ⑦ 香川幸太郎、瀧本岳、非対称な食物網は進化的にも安定か？、日本生態学会第 57 回全国大会、2010 年 3 月 17 日、東京都目黒区 (東京大学駒場キャンパス)
- ⑧ Gaku Takimoto、The time dimension of spatial food webs、*International Forum for Ecosystem Management Applying to Ecosystem Adaptability Science*、2010 年 2 月 23 日、宮城県仙台市 (仙台国際センター)
- ⑨ 瀧本岳、アリー効果と外来種の人口学的

レジームシフト、第 19 回日本数理生物学会年会、2009 年 9 月 10 日、東京都目黒区 (東京大学駒場キャンパス)

- ⑩ Gaku Takimoto、Ecosystem size, but not disturbance, determines food-chain length on islands of the Bahamas、*The 10th International Congress of Ecology*、2009 年 8 月 18 日、オーストラリア・ブリスベン

6. 研究組織

(1) 研究代表者

瀧本 岳 (TAKIMOTO GAKU)
東邦大学・理学部・講師
研究者番号：90453852

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

香川幸太郎 (KAGAWA KOUTAROU)
東邦大学・理学部・生物学科 4 年

Doug Armstrong
Massey University・
Conservation Biology・Professor