

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 5月27日現在

機関番号：24403

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22570026

研究課題名（和文） 相利と捕食などの複数の型の相互作用を含む生物群集の構造と動態

研究課題名（英文） Structure and dynamics of biological communities including multiple types of interactions such as mutualism and predation

研究代表者

難波 利幸（NAMBA TOSHIYUKI）

大阪府立大学・大学院理学系研究科・教授

研究者番号：30146956

研究成果の概要（和文）：複数の型の相互作用が含まれることが生物群集の動態や安定性に及ぼす影響を明らかにした。相利系に捕食者や植食者を加えることは生物群集を複雑化することによって安定化の効果を持つこと、食物連鎖の基底栄養段階での競争は栄養段階の数によって連鎖の動的安定性を大きく変えること、共通の資源を利用する消費者間で捕食が起こるギルド内捕食系では餌の好適度によって高生産性環境でもギルド内被食者が絶滅しない謎を説明できることを示した。

研究成果の概要（英文）：Effects of multiple types of interactions on dynamics and stability of ecological communities were revealed. Inclusion of predators and competitors into a system of plants and mutualists makes the communities more complex and stable. Competition at the basal trophic level makes the dynamical stability of food chains crucially dependent on the number of trophic levels. In a system of intraguild predation, the profitability of the basal resource and intermediate consumer can explain the puzzle why the intermediate consumer does not become extinct in a highly productive environment.

交付決定額

（金額単位：円）

| | 直接経費 | 間接経費 | 合計 |
|--------|-----------|-----------|-----------|
| 2010年度 | 1,600,000 | 480,000 | 2,080,000 |
| 2011年度 | 1,100,000 | 330,000 | 1,430,000 |
| 2012年度 | 900,000 | 270,000 | 1,170,000 |
| 年度 | | | |
| 年度 | | | |
| 総計 | 3,600,000 | 1,080,000 | 4,680,000 |

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：群集

1. 研究開始当初の背景

かつては、一対一の特異な関係が多いと考えられていた送粉や種子散布のサービスと栄養の交換をともなう相利系で、入れ子構造をした多対多の関係が普通に見られることが明らかになってきた。また、これまで食物網の中で軽視されてきた寄生者が種数、生物量ともに上位捕食者に劣らないほどの位置

を占め、寄生者を考慮した食物網は、寄生者を無視した食物網とはまったく異なる構造をとることなどが明らかになってきた。このような発見が、ネットワークとしての生物群集の理解を探る動きと連動して、捕食と競争、植食と相利、相利と競争など、複数の型の相互作用を含む群集を研究することの重要性が認識されるようになり、数値的研究が始ま

りつつある。

2. 研究の目的

(1) 従来、生物群集の研究は、食うものと食われるものの相互作用である捕食によってつながる食物網や、主に競争的な相互作用とニッチ分割によって形成される植物群集を中心に進んできた。しかし、生物群集を理解するには、捕食と競争以外のさまざまな生物間相互作用や生物と環境との相互作用も考慮する必要がある。本研究の目的は、相利と捕食、相利と競争、捕食と競争の複数の型の種間相互作用を含む生物群集における生物群集の構造と動態を調べることににより、主に食物網と競争的群集の研究によって培われてきた群集観がどのような変更を迫られるかを明らかにすることである。

(2) 具体的には、相利と捕食が関わる系として、植物と相利関係にある花粉媒介者や種子散布者とその捕食者からなる系、相利と競争が関わる系として、植物と相利関係にある昆虫と植物にサービスを提供せず資源を利用するだけの植食者からなる系を考える。また、植物間の競争と植食、捕食が関わる系として、うまい草とまずい草とシカとオオカミからなる系、そして海洋における類似の系であるケルブとサンゴ藻とウニとラッコ、さらにはシャチを加えた系を考える。また、捕食と消費型競争及び見かけの競争が絡み合う複雑系として、共通の資源を利用する消費者間での捕食が起こるギルド内捕食系を考える。これらの系を材料に、複数の型の相互作用が生物群集の動態や安定性にどのように影響するかを明らかにする。また、相互作用の研究ではどのような関数型を仮定するかも重要であるので、植物などの多数のモジュールで構成される生物と昆虫の間の相互作用について、種間の相互作用を規定する要因から機能の反応と呼ばれる関数型を決める基礎研究も行う。

3. 研究の方法

(1) 相利系については、従来の2種モデルを包括的に調べ、長所短所を明らかにした上で、相利の基本モデルを確立する。そして、2種の相利者の他に捕食者や植食者が加わり、相利と他の型の相互作用を含む3種または4種の系のモデルを構築し解析する。モデルは、相利の正の効果とともにコストを考慮し、Lotka-Volterra型の力学系で記述する。数理的解析と数値計算を併用してその性質を調べる。特に、相利系に他の型の相互作用が加わることによって相利系が安定化されるかどうか、逆に相利系が不安定化し振動が起こることがあるかどうか注目する。

(2) 植物間の競争と植食が関わるうまい草とまずい草とシカの系については、シカがうまい草を選択的に食うことによって、シカの増加とともにうまい草が激減してシカも減りまずい草だけが優占する状況を再現することを目標にLotka-Volterra型の力学系モデルを解析する。平衡状態の安定性を解析するとともに、平衡状態の近傍に長時間滞在する解の存在が予測されるため、精度の高い数値計算が必要になる。これに、オオカミを加えることによって、アメリカなどで行われている捕食者の(再)導入によって爆発的に増加する有蹄類の個体群動態を安定化することができるかどうかを理論的に明らかにする。上記の系に相当する海洋の系が、ケルブとサンゴ藻とウニとラッコの系である。近年のラッコの減少をめぐって、海洋ではこの系に対する上位捕食者であるシャチの影響が注目されているため、5種系のLotka-Volterra型のモデルでシャチの導入の効果も調べる。

(3) 捕食の他に消費型の競争と見かけの競争の2種類の競争を含むのがギルド内捕食系であるが、この系では、環境が豊かになると中間消費者が絶滅することを理論は予測するのに、自然界では環境が豊かでもギルド内捕食系が普遍的に存在することが謎とされている。本研究では、上位の雑食者にとっての基底資源と中間消費者の餌としての質に注目してII型の機能の反応を含む力学系モデルを調べる。この系では、餌の処理時間と転換効率で決まる好適度によって、複数の餌の内のいずれを利用すべきかが最適採餌理論によって予測されているが、好適度を考慮して動態を計算した研究が特にギルド内捕食系では少ない。本研究では、好適度を考慮して大域的な分岐解析を数値計算によって行うことにより、ギルド内捕食系の謎を解明する。

(4) 植物は、機能的に等価な多くの葉を持ち、その一部が失われても個体の存続が可能なモジュール構造をしている。植食性昆虫はモジュールを単位に採餌を行うので、短い時間スケールでの植食者とモジュールの接触を記述するモデルを基礎に、長い時間スケールでの植物と昆虫の動態を記述するモデルを構築し解析する。

4. 研究成果

(1) 相利のLotka-Volterra型モデルは、相利の効果が強すぎると個体群密度が発散するという欠点を持つが、逆に、発散を抑える要因を明確にできるという利点を持つ。植物と相利関係にある植食者と捕食者からなる系、植物と相利者と植物にサービスを提供せずに資源だけを利用する植食者からなる系の

Lotka-Volterra 型の個体群動態モデルでは、コストが大きすぎなければ、相利に捕食や競争の相互作用が加わるために、安定に3種が共存できる場合があることが明らかになった。ただし、コストが大きいつきには、サービスを提供することによって相利者や捕食者が絶滅し生物群集が単純化することも分かった。また、二つのモデルを結合した系として、植物、相利者、植食者、捕食者の4種からなる系を考え、群集構造が複雑化することによって、相利の発散効果が抑えられる場合があることを明らかにした。これは、単に種数が増えるだけではなく、異なる種類の相互作用が組み合わさることが群集の安定性に及ぼす影響を明らかにした先駆的な結果である。

相利が加わった系に現れる振動現象については、植物と花粉媒介者の相利系に植食者と捕食者を加えた系で、植食者や捕食者が相利系の発散を抑える際に個体数の振動が起こる場合があることが分かった。この振動が起こるために相利の利益とコストが満たすべき条件は、相利の効果が無いときの系の性質に依存し、相利がなくても相利者が存続できるか否かによって変わることを明らかにした。

(2) 植物間の競争と植食、捕食が関わる系として、うまい草とまずい草とシカからなる系では、うまい草では密度効果が小さいことを仮定すると、広範なパラメータ領域で平衡状態が不安定になり、まずい草だけが優占する定常状態に解軌道が長期間滞在するホモクリニック・サイクル的な変動が現れることが明らかになった。つまり従来重視されていた多重安定状態ではなく、すべての定常状態が不安定なことが有蹄類の爆発的な増加とその後の不可食植物の優占を説明することを示した初めての研究である。

これにオオカミを加えた系では、オオカミが存続すればまずい草が絶滅して必ず振動がとまり、捕食者によって系が安定化することが理論的に実証された。シカが年に1回しか繁殖しないことを考慮した離散力学系モデルでも同様の傾向が見られるが、オオカミを除く3種系が不安定で個体群密度が振動する場合でも、オオカミの導入によって4種が安定に共存する場合があるなど、連続力学系には見られない振る舞いが現れた。離散力学系モデルが対応する連続力学系よりも安定な場合があることを示した極めて稀な発見である。

上記の系に対応する海洋の例である、ウニとケルプとウニが食えないサンゴ藻の系でも、磯焼けに対応する不毛な状態が長く続くが、これにラッコを加えると系が安定化し振動が抑えられることを示した。さらに、ラッ

コの捕食者であるシャチを導入することにより、系が再び不安定化することが明らかになった。栄養段階の数により、栄養カスケードが個体数にどのように影響するかが変わるだけではなく、動的にも異なる影響を与えることを示した先駆的な結果である。

(3) ギルド内捕食者がギルド内被食者と資源の二つの餌に対してII型の機能の反応を示す数理モデルを作成し、ギルド内捕食者による資源と被食者の処理時間を増減させることによって資源と被食者の好適度を変え、平衡状態の存在と安定性の解析によって、ギルド内被食者とギルド内捕食者の共存可能性を調べた。

その結果、ギルド内捕食者に対する資源の好適度が低いときには、生産性の高い環境でも、資源だけではギルド内捕食者が存続できないため、ギルド内被食者は決して絶滅しないことが明らかになった。さらに、資源の好適度だけではなく、被食者の好適度も低いときには、ギルド内被食者ではなく、ギルド内捕食者が生産性の高い環境で絶滅することが分かった。

餌の好適度を考慮しない Lotka-Volterra 型のモデルでは、生産性が高くなると、資源だけでギルド内捕食者の平衡密度が単調に増加するので、ギルド内被食者が絶滅する。また、II型の機能の反応を仮定したモデルでは、限られた範囲のパラメータの値についてしかモデルの性質が調べられてこなかったのに対し、本研究による詳細な研究によって理論研究の制約が破られることになった。

また、振動解の分岐を詳細に調べることで、前向きまたは後ろ向きの Hopf 分岐などが起こることにより、3種共存の平衡状態が不安定になっても安定な周期解が存在し、高生産環境でもギルド内被食者が絶滅しないことを明らかにした。

様々な要因をギルド内捕食系に持ち込むことによって高生産性下でもギルド内捕食系が存続することを占めそうとする研究が数多く行われてきたが、本研究は餌の好適度という単純な指標だけを考慮することによって、モデルを複雑にすることなく、生産性が高い環境においてもギルド内被食者が存続できる場合が普遍的に見られることを示した画期的なものである。

(4) 植物のモジュールと昆虫との接触を考慮して得られた機能の反応は、従来のII型の機能に比べて強い安定化の効果を持ち、1個体当たりのモジュールの数が少ないという条件下では、捕食者間の干渉を取り入れた Beddington-DeAngelis 型の機能の反応とよく似た性質を示すことを明らかにした。従来の機能の反応は、ある昆虫に占有されている

モジュールも昆虫の探索対象になることを仮定していたのに対し、既に昆虫に占有されているモジュールは探索対象から外れることを仮定したことがその現員であることも明らかにした。

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0件)

[学会発表] (計20件)

① Namba Toshiyuki, Can adaptive foraging by intraguild predator promote persistence of intraguild prey in a productive environment? 日本生態学会第60回大会, 2013年3月8日, 静岡県コンベンションセンター(静岡市)

② Namba Toshiyuki, Effects of apex consumers cascade dynamically across trophic levels, The Society for Mathematical Biology Annual Meeting and Conference, 2012年7月27日, Knoxville Convention Center (Knoxville市, Tennessee, アメリカ合衆国)

③ Namba Toshiyuki and Ibuki Atsushi, Effects of apex consumers cascade dynamically through food chains, 2012 China-Korea-Japan International Conference on Mathematical Biology, 2012年5月22日, Pusan National University Sangnam International House (Pusan市, 大韓民国)

④ Namba Toshiyuki and Ibuki Atsushi, Effects of apex consumers and dynamic trophic cascades, 2012 ASLO Aquatic Sciences Meeting, 2012年7月11日, びわ湖ホール(大津市)

⑤ Namba Toshiyuki, Coexistence of intraguild prey and predator in a heterogeneous environment, International Conference on Analytic Mathematics and Its Applications, 2011, 2011年8月9日, 豫花园大酒店(信陽市, 河南省, 中華人民共和国)

⑥ Namba Toshiyuki, Intraguild Predation in a Source-Sink Metacommunity, European Conference on Mathematical and Theoretical Biology 2011, 2011年6月28日, Jagiellonian University (Krakow市, ポーランド)

⑦ Namba Toshiyuki, Ohno Aiko, Yoshimura Yoshika, Irruptive dynamics of deer populations and effects of wolves, 第5回国際数理生物学会議, 2011年6月4日, 南京理工大学(南京市, 中華人民共和国)

⑧ Namba Toshiyuki, Ohno Aiko, Multiple

unstable steady states and ungulate population dynamics, 第3回日中数理生物学コロキウム, 2010年10月19日, 海北緑園休閒度假會議中心(北京市, 中華人民共和国)

⑨ Namba Toshiyuki, Ohno Aiko, Effects of palatable and unpalatable plants on herbivore population dynamics, British Ecological Society Annual Meeting 2010, 2010年9月9日, University of Leeds (Leeds市, イギリス)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

難波 利幸 (NAMBA TOSHIYUKI)

大阪府立大学・大学院理学系研究科・教授
研究者番号: 30146956

(2) 研究分担者

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

()

研究者番号: