

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 5 月 16 日現在

機関番号：24403

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26440247

研究課題名(和文) トップダウン効果とボトムアップ効果の相乗作用が決める生物群集の構造と動態

研究課題名(英文) Structure and dynamics of biological communities determined by synergy of top-down and bottom-up effects

研究代表者

難波 利幸 (Namba, Toshiyuki)

大阪府立大学・理学(系)研究科(研究院)・客員研究員

研究者番号：30146956

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)： トップダウン効果とボトムアップ効果の相乗作用を解明するために、主に二つの数理モデルを解析した。植食者と2種の植物からなる系では、植食者の極端な嗜好性と系の富栄養化は激しい個体数変動を生むが、排泄物を通じた栄養塩の循環によって生じる個体数変動は穏やかであることが明らかになった。共通の被食者を利用する2種の捕食者間に食う食われる関係が生じるギルド内捕食のモデルでは、理論は高生産性環境下で中間捕食者が絶滅することを予測するのに実証研究はそれを支持しない矛盾を解消する三つのモデルを提案し、さらに高次の捕食者のトップダウンの効果も明らかにした。

研究成果の概要(英文)： In order to elucidate the synergistic effect of top-down and bottom-up effects, two mathematical models were mainly analyzed. In the system consisting of herbivore and two species of plants, the extreme differences in preference of the herbivore and the eutrophication of the system produce violent population fluctuations, but the variation in populations caused by the circulation of nutrient through excrement of the herbivore turns out to be milder. In the intraguild predation model, in which one of the two predators sharing a common prey feeds on the other, three models are proposed to resolve the contradiction that the extinction of the intermediate predator predicted by theory is not supported by empirical observations, and further the top down effect by higher predators are clarified.

研究分野：数理生態学

キーワード：生物群集 構造 安定性 ボトムアップ効果 トップダウン効果 食物網 ギルド内捕食 植食者

1. 研究開始当初の背景

上位の捕食者からのトップダウン効果と、栄養塩や生産者からのボトムアップ効果が生物群集の構造や動態に果たす役割の重要性は古くから認識されていたが、二つの効果の相乗作用については未だ明確になっていない点が多かった。

トップダウン効果とボトムアップ効果の相乗作用、そして各栄養段階の複雑性の効果を調べるための最も簡単なモデルとして、栄養塩、2種の植物、1種の植食者からなるダイヤモンド食物網とよばれる食物網がある。このモデルは、生態学的時間スケールで起こる迅速な進化についての研究においても用いられ、栄養塩の摂取効率と植食者への防御能力のトレードオフが複数の異なる型の振動を引き起こすことが明らかになっていった。

また、乱獲による大型魚類の絶滅や生態系の攪乱による陸上の頂点捕食者の絶滅が引き起こす食物連鎖の劣化が深刻な問題となっていた。最上位の捕食者に始まり、下位の栄養段階の生物量に及ぶトップダウン効果である栄養カスケードについては、申請者らの研究によって、植食者の餌嗜好に依存する新たな動的な描像が得られつつあった。

共通の餌を利用する2種の消費者の間で捕食が起こるギルド内捕食(IGP系)は、栄養カスケードとの関係でも注目されるが、共有資源と雑食者の間に直接経路と消費者を経る間接経路の二つの経路があり、単純でありながら群集に及ぼすトップダウン効果とボトムアップ効果の相乗作用の研究には欠かせない食物網である。この系でも、申請者らの研究により共有資源と消費者の餌としての好適度に依存して複雑な振動をともなう共存が起こることが明らかになりつつあった。

以上のように、トップダウン効果とボトムアップ効果の相乗作用を動的描像とともに明らかにする必要性がますます増加するとともに、その研究のための背景も充実しつつあった。

2. 研究の目的

本研究の目的は、栄養段階の数の違いが栄養カスケードに及ぼす動的な影響、資源と消費者の好適度がギルド内捕食系の存続に果たす役割、栄養塩の利用効率と捕食者に対する防御能力の違いに基づく異なる型の振動の存在などに関する新たな知見を基礎に、トップダウン効果とボトムアップ効果の相乗作用が生物群集の構造と動態にどのような影響を及ぼすかを明らかにすることである。

具体的には、本研究の基礎となる単純な食物網に、基底資源や上位の捕食者を導入して、ボトムアップ効果またはトップダウン効果を強めた食物網の数理モデルを構築して解析することにより、いくつかの食物網の性質の共通性と差異を明確にするとともに、ボト

ムアップ効果とトップダウン効果の相乗作用によって食物網にどのような代替安定状態や複雑な振動が現れるかを明らかにすることである。

また、いくつかの食物網に雑食者を加えることにより、ギルド内捕食を含む食物網を構築し、食物網に複数のエネルギー経路が存在することがトップダウン効果とボトムアップ効果の相乗作用にどのように影響するかも明らかにする。

3. 研究の方法

本研究の基礎となる単純な食物網に、基底資源や上位の捕食者を導入することにより、ボトムアップ効果またはトップダウン効果を強めた食物網の数理モデルと、雑食者を追加することによって基底資源から雑食者へのいくつかのエネルギー経路を含む食物網の数理モデルを作成して解析する。これにより、ボトムアップ効果とトップダウン効果の相乗作用がより顕著に現れることが期待される。数理モデルの平衡状態とその安定性を解析的に調べるが、非線形性の効果によってさまざまな振動が起こることが予想されるので、コンピュータを使って力学系を数値的に解く方法を併用する。

文献等によって当該テーマに関連する研究の進展をフォローするほか、国内外の学会に参加するなどして、多くの研究者と議論を深めることにより、研究成果の妥当性を検証し、研究方向の修正を図る。

4. 研究成果

(1) 嗜好植物と不嗜好植物と植食者からなる食物網

トップダウン効果とボトムアップ効果の相乗作用

栄養塩を明示的に導入し、それをめぐる2種の植物の消費型の競争を考慮したモデルを解析した。その結果、栄養塩の流入速度でその大きさが決まるボトムアップの効果と、植食者の2種の植物に対する嗜好で決まるトップダウンの効果は相補的にはたらき、どちらか一方が大きいときに2種の植物の共存が可能になった。ボトムアップとトップダウンの効果とともに強くなると、まず低い栄養塩濃度でも成長できる嗜好植物が増えるが、それを餌とする植食者が増えるために嗜好植物は激減し、その後、不嗜好植物が長い間優占する。この結果は、2種の植物が干渉競争をする場合と類似であり、この食物網の動態は植物間の競争が消費型か干渉型かにはよらないことが明らかになった。これは、世界各地で起こっている有蹄類の増加とそれによる植生の変化を理解するには、有蹄類の餌嗜好性と生息地の富栄養化に注目すべきことを示す重要な結果である。

栄養塩の循環

次に、この系に植食者の排泄物を通じての

栄養塩の循環を取り入れたモデルを解析した。植食者によって栄養塩の循環が促進されると、栄養塩流入がより少ないパラメータ領域で不嗜好植物の存続が可能になり、2種の植物と植食者の共存が実現する。しかし、栄養塩の循環が促進されると、広いパラメータ領域で3種共存が不安定化し、個体数の振動が起こる。非線型動態の数値解析の結果、栄養塩の循環がなくても振動が起こる領域では、栄養塩の循環によってさらに激しい振動が起こるが、栄養塩の循環がなければ振動が起こらない領域での動態は、それとは全く異なることが分かった。栄養塩の循環によって起こる振動は、正弦波に近いおとなしいもので、嗜好植物も不嗜好植物も植食者も極端に減ることはない。つまり、もともと植物と植食者の間の食うものと食われるものとの関係によって振動傾向にある系で、栄養塩の循環は利用可能な栄養塩を増やし、植物と植食者の密度をとともに底上げしておだやかな振動を永續させる効果を持つ。植物と植食者の個体数振動と不嗜好植物の優占は、栄養塩の循環ではなく、植食者の極端な嗜好性と系の富栄養化によって起こることが分かった。

植食者の嗜好性

不嗜好植物の植食者の餌としての質が悪いときには、植食者が不嗜好植物も少し食うようになると系は安定化する。しかし、不嗜好植物の餌としての質が良くなり、植食者が不嗜好植物もある程度食う場合には、外部からの栄養塩の流入が多くなると、見かけの競争によって嗜好植物が絶滅する。植食者や植生の管理にあたっては、栄養塩の流入や循環を通しての系の豊かさにも十分に配慮する必要があることが明らかになった。

(2) ギルド内捕食系

同じ被食者(資源)を共有する2種の捕食者の間に食う食われる関係が生じるギルド内捕食系では、理論は高生産性環境でのギルド内被食者の絶滅を予測するが実証研究はそれを支持しないという矛盾がある。本研究では、高生産性環境でギルド内被食者が絶滅しない原因として三つのモデルを解析し、その後ギルド内捕食系へのトップダウン効果の影響を明らかにするため、更に上位の捕食者を導入したモデルを解析した。

ギルド内被食者と基底資源の餌としての質

本研究開始以前の予備的研究に続いて、ギルド内捕食者がギルド内被食者と基底資源の2種の餌にII型の機能の反応を示す場合に、ギルド内被食者と比べて基底資源の餌としての質が低いことが系の動態に及ぼす影響を調べた。ギルド内捕食者が基底資源だけを餌として存続できなければ、どんなに環境の生産性が上がってもギルド内被食者が絶滅することはない。さらに、ギルド内被食者

の餌としての質も下がると、生産性が高い環境では、ギルド内被食者ではなくギルド内捕食者が絶滅する可能性があることが明らかになった。さらに、ギルド内被食者を欠くりミットサイクルと、ギルド内捕食者を欠くりミットサイクルが双安定になる場合もあり、ギルド内捕食系の動態には、ギルド内被食者と基底資源の餌としての質が強く影響し、高生産性環境でのギルド内被食者の絶滅は必ずしも理論の予測するところではないことが明らかになった。

ギルド内捕食者のスイッチング捕食

上述のギルド内捕食者の機能の反応がII型の場合に続いて、I型の機能の反応を取り入れたモデルを解析した。このモデルでは、ギルド内被食者の相対密度が減少すると相対捕食率はそれを上回る率で減少し、ギルド内捕食者は基底資源を主要な餌とするスイッチングが生じる。そのため、基底被食者の生産性が高くなってもギルド内被食者が絶滅することはなかった。さらに、このモデルでは非線型性のために多重安定状態が出現し、ギルド内捕食者が絶滅する平衡状態とリミットサイクルがギルド内捕食者の侵入を許さなくても、3種共存の安定平衡点が存在する場合があり、またギルド内被食者が絶滅する定常状態にはギルド内被食者が侵入できなくても、境界のリミットサイクルは反発的でギルド内捕食者とギルド内被食者が振動状態で共存できる場合もあることが明らかになった。このように、ギルド内捕食系では、機能の反応への理解と非線型動態の詳細な解析が必須である。

ギルド内捕食者とギルド内被食者の自己調節

ギルド内捕食系で、ギルド内被食者とギルド内捕食者の自己調節を考慮して基底資源の内的自然増加率の増加が系の動態に及ぼす影響を調べた。ギルド内被食者とギルド内捕食者の自己調節は系を安定化するが、特にギルド内捕食者の密度依存性が強くなりトップダウンの効果が弱まると、基底資源の内的自然増加率がどんなに大きくなってもギルド内被食者は決して絶滅せず、理論と実証の乖離を説明する要因となり得ることが明らかになった。数理モデルでは無視されることが多い、高次の栄養段階での密度効果が系の存続に大きな影響を及ぼす場合があることを明らかにした新奇な結果である。

上位捕食者の影響

ギルド内捕食系に、ギルド内捕食者を食う上位捕食者を加えた場合には、ギルド内捕食者によるギルド内被食者の捕食と消費型の競争が弱まるために、上位捕食者がいなければギルド内被食者が絶滅する場合でも、4種共存が実現することが分かった。3種系ではギルド内被食者が絶滅する場合にギルド内

被食者だけを食う捕食者が入れば、もちろんギルド内被食者は絶滅する。しかし、ギルド内被食者もギルド内捕食者も食う上位捕食者を加えた場合には、ギルド内被食者の餌としての質によっては、ギルド内捕食者が絶滅してギルド内被食者の存続が可能になったり、4種共存が実現したりすることが明らかになった。3種ギルド内捕食系では存続できないギルド内被食者であっても、上位捕食者を支え逆にギルド内捕食者を絶滅に追い込むことがあるわけで、食物網全体の性質は部分系の性質だけからでは推測できないことを明確に示す例となった。

(3) 生物的防除への応用

複数種为天敵導入の効果

天敵に対して適応的に防御する害虫と2種の天敵の一方が他方の天敵も食うギルド内捕食系で、スイッチング捕食の効果調べた。ギルド内捕食が弱いときには、適応的防御は害虫を増強するが、多種天敵の導入によって害虫防除が促進される。スイッチング捕食そのものは複数の天敵の導入を有利にする効果を持たないが、害虫が適応的に防御している場合には、スイッチング捕食は雑食者に対する防御の必要性を減らすために、複数の天敵の導入を効果的にすることが明らかになり、生物的防除における有効な天敵導入の方法を示唆することができた。

栽培管理と収量

イチゴを想定した空間明示的な害虫防除モデルをシミュレーションによって研究した。幼果の間引きや果実の摘み取りは害虫も天敵も畑の外に持ち出すために、天敵が減る害虫には有利に、餌が減る天敵には不利に働く。しかし、大きな良質の果実を収穫できる経済的效果も考慮すると、天敵が代替餌である花粉を利用することによるトップダウンの効果がボトムアップの効果を上回り、間引きの強度が高まるほど収量が上がる事が分かった。

捕食者の代替被食者と害虫

農耕地に生息する害虫と、隣接する非農耕地に生息する代替被食者、農耕地と非農耕地を移動し農耕地の害虫も非農耕地の代替被食者も食う捕食者からなる系で、農耕地と非農耕地の面積比、害虫と代替被食者の増殖率の比、捕食者の移動率が、害虫防除の効率と天敵の逸出による非標的効果(非農耕地での代替被食者の減少)に及ぼす影響を調べた。一般に、より広い生息地でより成長率の高い餌によって捕食者が増えるボトムアップの効果は、隣接する生息地に生息する被食者に負のトップダウンの効果を及ぼす。したがって、非農耕地が広く代替被食者の成長率が高いと害虫防除の効果が大きく、逆に、農耕地が広く害虫の成長率が高いと非農耕地での

非標的効果が大きくなる。ロトカ-ヴォルテラ型の相互作用を仮定したモデルを解析した結果、非農耕地が広く代替被食者の成長率が高いときに、天敵の捕食率が死亡率よりもかなり高ければ天敵の移動率が大きいほど害虫防除に有効だが、天敵の捕食率が下がると中間の移動率が防除に最適となる。農耕地が広く害虫の成長率が高いときには、これとは逆に、天敵の捕食率が死亡率よりもかなり高ければ天敵の移動率が低いほど非標的効果が弱まるが、天敵の捕食率が下がると、移動率が中間の時に非標的効果が最も強くなることが明らかになった。

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 5件)

Toshiyuki NAMBA, Yasuhiro TAKEUCHI, Malay BANERJEE, Stabilizing effect of intra-specific competition on prey-predator dynamics with intraguild predation, *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 査読有, 印刷中, 2018 DOI: 10.1051/mmnp/2018033

Yusuke IKEGAWA, Kotaro MORI, Makiko Ohasa, Ipppei FUJITA, Takeo WATANABE, Hideo EZOE, Toshiyuki NAMBA, A theoretical study on effects of cultivation management on biological pest control: A spatially explicit model, 査読有, *Biological Control*, 93, 2016, 37-48 DOI:10.1016/biocontrol.2015.11.008

Yusuke IKEGAWA, Hideo EZOE, Toshiyuki NAMBA, Adaptive defense of pests and switching predation can improve biological control by multiple natural enemies, 査読有. *Population Ecology*, 57, 2015, 381-395 DOI:10.1007/s10144-044-0468-8

Toshiyuki NAMBA, Multi-faceted approaches toward unravelling complex ecological networks, 査読有, *Population Ecology*, 57, 2015, 3-19 DOI:10.1007/s10144-015-0482-5

Yusuke IKEGAWA, Hideo EZOE, Toshiyuki NAMBA, Effects of generalized and specialized adaptive defense by shared prey on intraguild predation, 査読有, *Journal of Theoretical Biology*, 364, 2015,

[学会発表](計 12 件)

難波利幸, 磯野玲菜, 藤原吉司, シカの
餌植物選好性と栄養塩の循環がシカ - 植
物系の動態に及ぼす影響, 日本生態学会
第 65 回大会, 2018

難波利幸, 多様な群集は外来種の侵入に
抵抗性が高いか? 第 27 回日本数理生物
学会年会, 2017

Toshiyuki NAMBA, Rena ISONO,
Yoshiji FUJIWARA, Effects of nutrient
recycling on deer-plants dynamics, The
International Society for Ecological
Modelling Global Conference 2017,
2017

Toshiyuki NAMBA, Rena ISONO,
Yoshiji FUJIWARA, Yusuke IKEGAWA,
Effects of herbivory and nutrient
recycling on plant community
structure and dynamics, Joint Meeting
of the European Society for
Mathematical and Theoretical Biology
and the Society for Mathematical
Biology, 2016

Toshiyuki NAMBA, Persistence of
intra-guild predation systems in
ecological communities, The 7th
EAFES International Congress, 2016

Toshiyuki NAMBA, Coexistence of
predators in simple ecological systems
of intra-guild predation, 2016 年日本数
理生物学会年会, 2016

Toshiyuki NAMBA, Bifurcation
phenomena appearing in a system of
intraguild predation and persistence of
consumers and predators, The Joint
Meeting of the 5th CJK Colloquium
and the 25th JSMB Meeting, 2015

Toshiyuki NAMBA, Takahiro
YAMAHATA, Yusuke IKEGAWA, Type
III functional response by omnivores
and persistence of intraguild predation
in a productive habitat, The 100th
Ecological Society of America Annual
Meeting, 2015

Toshiyuki NAMBA, A simple
explanation for herbivore irruptions
and their control, Vth International
Wildlife Management Congress, 2015

難波利幸, 山畑敬宏, 池川雄亮, 雑食者
のスイッチング捕食とギルド内捕食系の
存続, 日本生態学会第 62 回大会, 2015

Toshiyuki NAMBA, Prey profitability
and prevalence of intraguild predation
in productive environments, The 99th
Annual Meeting of the Ecological
Society of America, 2014

Toshiyuki NAMBA, Takahiro
YAMAHATA, Yusuke IKEGAWA,
Switching predation by omnivores and
persistence of intraguild predation in a
productive habitat, The Joint Annual
Meeting of the Japanese Society for
Mathematical Biology and the Society
for Mathematical Biology, Osaka 2014,
2014

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・客員
研究員

研究者番号 : 3 0 1 4 6 9 5 6