

研究報告書

「栄養モジュール間相互作用に着目した食物網維持機構の解明」

研究期間：平成20年9月～平成24年3月

研究者：近藤 倫生

1, 研究のねらい

生物群集は種間相互作用のネットワークとして捉えられる。種間相互作用ネットワークの構造は、生物個体群の個体数変動やその安定性、多種共存のおこりやすさ、生態系過程に大きな影響を及ぼしうと考えられている。しかし、複雑なネットワーク全体の構造把握には、しばしばおおきな困難が伴う。その結果、複雑ネットワークの静的構造を巨視的な変量で特徴付けしよとしてきた実証研究と、単純な栄養モジュールの動的特徴を相互作用の強さ等の微視的な特徴によって説明しようとしてきた理論研究の間にギャップが生じている。本研究は、複雑食物網の構造や動態を栄養モジュール理論に基づいて理解するための理論的手法を構築し、そこから得られる生態学的予測を実証的にテストすることを目的とする。

2, 研究成果

(1) ギルド内捕食モジュール分析に基づく複雑食物網維持機構の研究

多くの部品からなる安定なシステムを構築するには2つの方法がある。安定な部品を組み合わせることでシステムを構成することと、不安定な部品を互いに支え合うように組み合わせることである。本研究では、数理モデリングと自然食物網のネットワーク構造解析を組み合わせることによって、食物網がこれら両方の機構によって維持されていることをしめした。種1と種2がともに種3を捕食し、さらに種1が種2を捕食するような、三種からなる食物網の「部品」を、ギルド内捕食(IGP)モジュールとよぶ。このモジュールにおける個体群動態を模した単純な数理モデルを解析すると、3種が共存する条件には、モジュールそれ自体の構造に関するもの(内的条件)と、モジュール外の食物網構造に関するもの(外的条件)があることがわかった。208種類の魚からなるカリブ海食物網データからすべてのIGPモジュールを抽出し、数理モデルより得られた予測にしたがって、個々のモジュールの安定性とその安定化メカニズムを特定した(図1)。さらに、ここから得られたパターンが偶然に得られる可能性を帰無モデル解析によって評価した。その結果、以下の4つのパターンが発見された。(1)カリブ海食物網において、存続不可能と予測されるIGPモジュールは有意に少ない。(2)内部安定な構造をもつIGPモジュールは有意に多いが、外部安定な構造をもつIGPモジュールは有意に少ない。(3)内部不安定なIGPモジュールにのみ着目すると、外部安定なIGPモジュールの割合は、それが全体に占める割合よりも有意に多い。(4)外部構造のみによって安定化されているIGPモジュールは、有意に高い確率で内的に安定なIGPモジュールと相互作用している。栄養モジュールの内的構造と外的構造が相補的に働いて自然食物網を維持していることを初めて示した上記報告は、PNAS誌において発表した(Kondoh 2008)。また、本論文はFaculty1000において、MUST READ(必読論文)として推薦された。

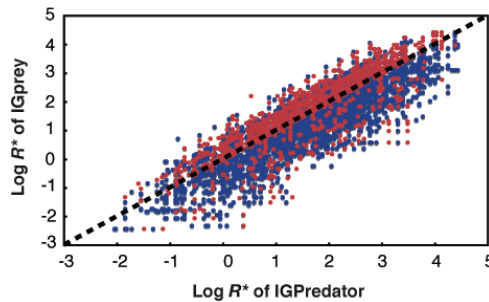


図1. カリブ海食物網における IGP モジュールの安定性とその安定化機構 内部安定なモジュール(破線より右下の領域)は有意に多い。外部安定なモジュール(赤色)は有意に少ないものの、内部不安定なモジュール(破線より左上)に占める割合は有意に高い。青色は外部不安定なモジュール。

(2) 食物網に埋め込まれたネスト構造の発見

食物網に埋め込まれた栄養モジュールの構造的パターンに関する研究を行った。ネスト構造は、当初、陸域に特有な「送粉・種子散布系」ネットワークにおいて発見されたネットワーク構造である(Bascompte et al. 2003)。この構造はその後、陸上における「アリ-花外蜜腺保有植物」系や、海域における「掃除魚群集」、「イソギンチャク共生系」等でも発見されることで、相利系一般に特有の構造と考えられるようになった。これを受けて、ネスト構造が相利系で生じるメカニズムに関する仮説や、ネスト構造が相利系の動態に及ぼす影響に関する研究が熱心に行われた。さらには、捕食-被食関係においては、ネスト構造が生じにくい理由が「説明」されるようになった。これらの議論はすべて「食物網においてはネスト構造がまれにしかみられないこと」を前提に進められており、食物網におけるネスト構造の多寡に関する情報がこの知見に及ぼす影響は非常に大きい。しかし、それにも関わらず、食物網におけるネスト構造の研究例は数編に限られているし、またこれらの過去の報告には手法上の問題がある。本研究では、過去に報告された陸域・水域の31の食物網データを解析し、食物網におけるネスト構造について再検討をおこなった。その結果、食物網は相利系と同程度のネスト構造をもった栄養モジュールの集合であることが初めてあきらかになった(図2)。この発見は、相利系が食物網よりも強いネスト構造を持っている事を前提に発展してきたこれまでの議論に見直しを迫るものである。また、ネスト構造は食物網における多種共存を抑制する効果があることがわかっており、本研究は生物群集ネットワークにおける主要なパラダイムの見直しを迫ることになるかもしれない。上記研究は Ecology 誌において報告した(Kondoh et al. 2010)。

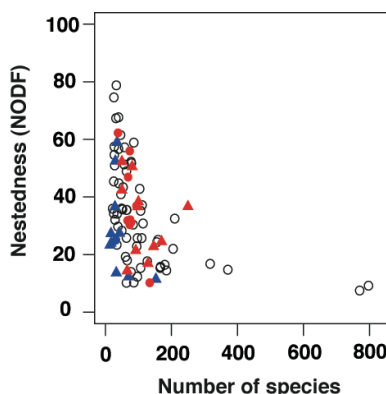


図2. 生態系ネットワークにおけるネスト構造 31の食物網と59の相利ネットワークのネスト度(NODF) 色付きの丸型と三角形はそれぞれ、2層食物網と複雑食物網からランダムに抜き出した食物網に対応する。赤色は有意なネスト構造のある食物網、青色はネスト構造が有意でない食物網。白抜き丸は相利系ネットワーク。

(3) 適応に基づく食物網構造と動態の理解

生物の適応的な行動が食物網の構造や動態におよぼす影響についての研究は、主に数種

からなる栄養モジュールを題材に進められてきた。本課題では、生物が適応的に餌を選択する場合における、より多くの種からなる複雑な食物網の大域的構造やその環境への反応、共存可能性に生じるパターンを理論的に研究した。これによって栄養モジュールにおいて展開してきた適応的生物群集に関する研究を、より複雑な生物群集において展開する事を目指した。

このテーマに関連する主要な研究として、適応的餌選択の存在下における食物連鎖長決定機構の理論的解明に取り組んだ。食物連鎖長とは、食物網において基底種から最上位捕食者に至る食物連鎖に含まれる捕食・植食者の数であり、トロフィックカスケードや生物濃縮に直接に影響する重要な食物網構造指標である。生態学の理論は、生態系の生産性が高まると食物連鎖長が長くなる事を予測してきた。しかし、現実の生態系ではこの予測が支持される事はまれであり、また、正の「生産性-食物連鎖長」関係が実際に観察されるのはマイクロコズムやファイトテルマータ等の単純な構造を持った生物群集に限られる。本研究では、この理論-実証間のギャップを埋めるために、適応的餌選択の存在下での食物網動態モデルを解析し、生産性、種数、結合度が食物連鎖長に及ぼす影響を調べた。このモデルから、(1)捕食者が適応的に餌を選択する複雑食物網では、生産性は食物連鎖長にほとんど影響を及ぼさないか、もしくは連鎖長を短くする可能性があること、(2)正の「生産性-食物連鎖長」関係が生じるには捕食者の適応性が低いか、食物網が単純で無くてはならないことが予測された(図3)。これらの結果は、実証研究から得られた「生産性-食物連鎖長」に関するパターンが適応的餌選択から生じている可能性のみならず、単純な栄養モジュールを題材に発展してきた「適応を考慮した群集生態学」がより複雑な生物群集でも重要な役割を果たしている可能性を示唆している。上記研究は *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* において報告した(Kondoh & Ninomiya 2009)。

この他にも進化過程を明示的に仮定した適応的食物網モデルを利用した「複雑性-安定性」関係に関する研究や(*Population Ecology*にて報告; Yamaguchi et al. 2010)、分解者における「適応」が物質循環への影響を通じて多種共存を促進する機構に関する理論研究(PNASにて報告; Miki et al. 2010)をおこなった。

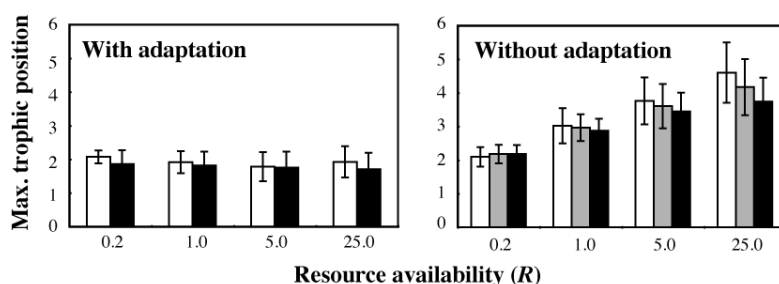


図3. 適応的餌選択が10種からなる食物網の「生産性-食物連鎖長」関係に及ぼす影響 適応的餌選択の存在下(左パネル)では、移入のなし(白色)あり(黒色)に関わらず、食物連鎖長(Max. trophic position)は生産性(Resource availability)の変化にほとんど反応しない。それに対して、適応的餌選択のない場合(右パネル)には、リンク数(9[白色]、13[灰色]、17[黒色])に関わらず、正の「生産性-食物連鎖長」関係が生じる。

また、適応的行動と食物網構造との間の関係を探るために、捕食者と被食者の脳サイズに関する研究を行なった。脳サイズは、生物の学習能力のよい指標になることが知られている。本研究では、277種の魚種からなる623ペアの捕食者-被食者について、体サイズや脳サイズに関わるパターンを解析した。その結果、以下の三つのパターンを発見した。(1)体サイズに比して脳サイズの大きい捕食者は、同様に脳サイズの大きい被食者を利用している;(2)脳サイズは被食者のほうが捕食者よりも体サイズに比して大きい;(3)脳サイズが大きい被食者を利用している捕食者は脳サイズが小さいときには体サイズが大きい傾向があり、脳サイズに関する情報を得る事で捕食者-被食者ペアをよりよく説明できる。これらの結果から、個体レベルの適応を支える学習能力が食物網構造とたしかに関わりを持っている事が示唆される。本研究は *Functional Ecology* において報告した(Kondoh 2010)。ただし、本研究では種レベルでの平均サイズをもとにしており、個体レベルのサイズ関係を利用した場合には異なる関係が得られる可能性があることに注意が必要である。捕食者-被食者のサイズ関係研究における、この解像度依存性については *Advances in Ecological Research* において報告した(Nakazawa et al. 2011)。

3, 今後の展開

群集生態学と生態系生態学の間のギャップを埋めるような研究を展開していきたい。生物群集の種組成を研究対象とする群集生態学は、生物個体の数とその変動を研究対象とする個体群生態学と密接な関わりをもって推進されてきた。他方、生態系における物質循環やエネルギー流を対象とする生態系生態学は、個々の生物個体群の動態を考慮に入れない単純化を行うことで発展してきた。そのため、生態系過程は、生物の増殖や成長、代謝、捕食-被食関係といった群集生態学が取り込んできた過程がその基礎にあるにもかかわらず、群集生態学とは乖離した状態にある。今後は、群集生態学における食物網理論を出発点とし、本さがけ研究において発展させてきた数理モデルと実証的食物網データ、その解析法を利用して、群集構造の複雑性と生態系過程の効率・安定性の間の関係を明らかにしていきたい。

4, 自己評価

当初は、複雑食物網を単純な栄養モジュールの集合ととらえることにより、食物網の構造-動態研究の新しい展開をおこなうことを目指した。栄養モジュール研究と複雑食物網の間のギャップを埋めようとするこの試みは *Ecology* や *PNAS* といった生態学分野のトップジャーナルでの学術論文報告や国際的学術賞の受賞に結びついたものの、研究途中で他の研究者との競合状態にあることが明らかになり軌道修正を行うことになった。新しい課題として、群集構造と生態系過程の間の関係に関する問題に取り組んだ。このアイデアは、極めて新規性の高い課題であり論文出版等の具体的な成果を得ることは容易ではなかったが、いくつかの発見が既になされており、着実に進展している。私にとって、向こう数年間取り組むべき非常に面白い研究課題を得られたことは、すでに発表した研究成果と同等、あるいはそれ以上に価値のあるものであると考える。

5, 研究総括の見解

複雑な自然の食物網を複数の栄養モジュールの相互作用系と捉え、その構造と動態を新規な理論的手法を開発する事により理解しようとする極めて意欲的な提案であった。先ず、208種

からなるカリブ海食物網内に埋め込まれているギルド内捕食モジュールに注目し、系全体の安定性が各モジュールとそれを取り囲むモジュール外構造との相補的相互作用によって維持されている事を明らかにした。次いで、食物網に埋め込まれたネスト構造が予想以上に多いことを発見し、さらに、食物網が示す食物連鎖長の特性を適応的な食物網動態モデルを用いて説明するなど、新しい着想を得て興味深い成果を次々と有力ジャーナルに発表したことは高く評価される。期間中に Okubo Prize を受賞するなど、この分野では世界をリードする研究者であり、今後のさらなる進展を期待する。

6, 主な研究成果リスト

(1) 論文(原著論文)発表

1. M. Kondoh, "Building trophic modules into a persistent food web" *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 16631-16635. (2008)
2. M. Kondoh and K. Ninomiya, "Food-chain length and adaptive foraging" *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, **276**, 3113-3121. (2009)
3. T. Miki, M. Ushio, S. Fukui and M. Kondoh, "Functional diversity of microbial decomposers facilitates plant coexistence in a plant-microbe-soil feedback model" *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 14251-14256. (2010)
4. M. Kondoh, S. Kato and Y. Sakato, "Food webs are built up with nested subwebs" *Ecology*, **91**, 3123-3130. (2010)
5. M. Kondoh, "Linking learning adaptation to trophic interactions: a brain size-based approach" *Functional Ecology*, **24**, 35-43. (2010)

(2) 特許出願

研究期間累積件数: 0 件

(3) その他の成果(主要な学会発表、受賞、著作物等)

< 主な学会発表・招待講演等 >

1. 近藤 倫生 陸域相利系における発見が水域群集に適用されるとき: 群集ネスト構造をめぐる発見と迷走. 第 58 回日本生態学会大会 企画集会「生態学における陸域・水域研究のギャップを考える(企画: 深谷 肇一, 奥田 武弘, 熊谷 直喜, 堀 正和)」。(札幌, 2011 年 3 月)
2. 近藤 倫生 食物網構造から適応の痕跡を読み取る. 第 26 回個体群生態学会 企画シンポジウム「適応と個体群動態(企画: 舞木 昭彦)」。(横浜, 2010 年 9 月)
3. Kondoh, M. A consideration of the scale at which food-web structure constrains population dynamics. British Ecological Society Annual Meeting 2010, "Ecological Networks: Community Robustness and Persistence" (Leeds, UK, 2010 年 9 月, 招待講演)
4. 近藤 倫生 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)」。(東京, 2010 年 3 月)
5. Kondoh, M.: Food-web structure, community dynamics and population level adaptation. International Forum for Ecosystem Management Applying to Ecosystem Adaptability Science

“Robustness and Stability of Organisms and Ecosystems” (仙台, 2010 年 2 月, 招待講演)

6. 近藤 倫生 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. (東京, 2009 年 9 月)
7. 近藤 倫生 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)」(盛岡, 2009 年 3 月).
8. 近藤 倫生 適応的捕食と食物連鎖長. 第 24 回個体群生態学会 年次大会 (東京, 2008 年 10 月).

< 受賞 >

1. 研究奨励賞(日本数理生物学会) 受賞(2009)
2. Akira Okubo Prize [大久保賞] (日本数理生物学会・The Society of Mathematical Biology [米国]) 受賞(2011)

< 著作物 >

1. M. Kondoh “Stability and Resilience” Encyclopedia of Theoretical Ecology (A. Hastings, L. Gross編) University of California Press. (in press)
2. 大串隆之、**近藤倫生**、吉田丈人 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. (2008)
3. 大串 隆之、**近藤 倫生**、難波 利幸 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. (2009)
4. 大串隆之、**近藤倫生**、仲岡雅裕 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. (2008)
5. 大串隆之、**近藤倫生**、野田隆史 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. (2008)
6. 大串 隆之、**近藤 倫生**、椿 宜高 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. (2009)