

【2009年研究奨励賞受賞者特別寄稿】

どうして理論群集生態学を研究するのか：食物網における栄養モジュールの構造-動態研究と関連させて

近藤 倫生*

1. はじめに

どうして僕が理論群集生態学の研究をするようになったのか、大学卒業後の進路に悩む学生に尋ねられることがある。そのたびに自分を知る良い機会だと思っただけで、はつきりした答えはできない。研究者になるきっかけ、原動力になったと感じるできごととはたくさんあるのだけれど、一直線にいまの研究に向かってきたということではなさそう。どちらかというと、いろいろな偶然のできごと、あちこちにはじかれながら、たまたまここにたどり着いたという感じがしている。

数理生態学という学問分野を知ったのは、大学の3年生に在籍していた頃だった。卒業研究のための研究室配属にあたって、配属希望先を決めなくてはならなかった。母校である名古屋の東海高校でうけた仏教の授業の強い印象もあって、「すべてのものが他のすべてのものと直接・間接にかかわり合いながら、互いを生かしつつ生きている」という仏教的な世界観に関わるような研究ができればと漠然と考えていた。そんななか、東正彦さんの「数理生態学」の講義で、多種共存の数理モデルの話題があって、この分野なら近いことができるかもと考えて理論生態学に興味をもったのだった。さっそく東さんの研究室を訪ねて、僕なりの「仏教的な世界観」を説明し、「これを数理モデルで表現したいのですが、指導していただけますか」と尋ねたら、東さんは「いいよ」とおっしゃった。学生を指導する立場にたっただけならわかるが、これは「有り難い」ことだ。文字通りの意味で。

しかし、研究室に配属されて大学院に進んでも、良い加減な僕は「すべてのものがすべてのものに…」の問いに取りかかることはしないで、しばらく同期で動物生態の研究室に在籍していた井出純也さんや、生態学研究センターの奥田昇さん、山村則男さんにもアドバイスをもらいつつ配偶システムの進化理論に取り組

んだ。研究グループの同世代に、瀧本岳さん、若野友一郎さん、吉山浩平さん、加藤元海さんをはじめとする、活発な研究仲間がいて大いに刺激を受けた。一度、指導教官の東さんに、当時生態学研究センターがとりこんでいた「生物多様性の創出と維持機構」に関するプロジェクトに関わる気があるかと尋ねられたが、進化動態のモデリング・解析手法を手に入れたばかりで、それを使いたくてしかたがなかった僕は「群集生態学にはあまり興味を持ってない」と答えたりしていた。

群集生態学の研究にはじめて本格的に取り組んだのは、博士課程に進んでからだった。同僚の加藤さんが研究室のセミナーのうちに、Proulx と Mazumder の研究論文 ([1]) を紹介されたのだが、そこで報告されていたパターン – 「植食者の存在下では栄養塩の添加で植物プランクトンの種数が増えるが、植食者がいないときには栄養塩を添加すると植物プランクトンの種数が減る」 – に興味をもったのがきっかけだった。このパターンを説明する理論研究 ([2]) を進めていくうちに、種多様性の維持機構の問題に魅力を感じていった。

群集生態学の研究を始めたきっかけがほとんど偶然であったのと同様に、食物網の研究をはじめたのも、パラパラとめくっていた雑誌に偶然みつけた論文がきっかけだった。Caldarelli ら ([3]) の、やたらと複雑な食物網モデルを使った研究論文だったように思う。種分化を考慮していたり、種間相互作用を決める種の形質値があったり、適応的捕食を考慮したりした数理モデルを使って、どのような食物網構造があらわれるかを調べた研究だった。当時、その意義をほとんど理解できなかったのだが、大規模な絶滅があまり生じなかったというような意味のことが、さらっと書かれていて、それが印象に残った。複雑な食物網では個体群動態が不安定になるため、多種共存が難しい (たとえば [4]) ことは、よく知られていたのに、何故だろうかと不思議に思った。じきに、適応的捕食が個体群動態に及ぼす影響に関する研究 (たとえば [5]) と複雑食物網維持の問題を結びつけることを思いついた。この研究は思い

*龍谷大学理工学部・JST さきがけ

のほかうまくいって Science 誌に掲載された ([6]). これ後、その後、食物網研究にのめり込むきっかけになり、また奨励賞をいただく対象となった複雑食物網における栄養モジュールの構造に関する研究 ([7]) につながっていく。

2. 食物網の構造と動態

僕の現在の興味は、食物網の構造と動態の関連性の解明にある。食物網とは特定の生態系における生物種(または生物群)間の捕食-被食関係を描いたネットワークである。一般に、自然食物網はとても複雑に絡み合っている。教科書等でよく目にするような、「植物-植食者-一次消費者-二次消費者」とつながる一直線の「食物連鎖」が単独で存在することはほとんどない。おおくの場合、同じ栄養段階とみえるグループの内部にも捕食-被食関係があったりして、生物を明確な栄養段階に区別することは困難である。

食物網のネットワーク構造を理解することは、種多様性の維持を理解する上で重要である。自然生態系において、生物種は、他の生物種を食うことで成長・繁殖し、また、食われることでその個体群密度を減らす。個体群動態は種間相互作用の影響を受けるのだ。さらに、この種間相互作用の効果は食物網のネットワーク上を広がっていき、直接には相互作用しない生物種どうしを因果関係で結びつける。この間接的な効果の伝わり方は、食物網の構造(トポロジーと種間相互作用強度)に依存するので、結果的に、食物網構造は個体群動態に影響を与える、ということになる。

食物網構造と個体群・群集動態が関連するという理論的アイデアのもと、さまざまな理論研究がなされてきた。これらの研究は、究極的には「どうして地球上には、このようなさまざまな生物群集が見られるのだろうか」という問いに答えることを目標にしていると思っただろう。構造-動態研究は、この問題に対する二通りのアプローチを提供してきた。一つめは、食物網構造が個体群動態に与える影響に着目した、群集成立・維持機構の特定をめぐるアプローチである。生物群集はつねに環境かく乱や、生物の侵入・局所絶滅等にさらされているが、局所生物群集の構造的特徴やそこに生息する生物種が大きく失われることなく、維持されているように見える。その理由を探るために、現実の食物網の背後にある構造的特徴を見つけ出し、それが個体群動態に及ぼす影響をさぐるのが、このような構造-動態研究の中心的課題だろう。二つめは、個

体群動態が食物網構造に与える影響に着目した、食物網構造の決定機構に関連したアプローチである。生物の絶滅や加入過程は個体群動態の結果として理解できるが、これらが生じると食物網の構造が変更される。個体群の消長を通じて特定の食物網が創出される理由を、構造-動態関係に求めるのが、この構造-動態研究の中心課題ということになるだろう。「個体群動態を不安定にしてしまうような生物群集は、現実の生態系では観察されないはずである」という作業仮説がその背後にある。

この2つの視点は、個体群動態と食物網構造が互いに影響し合って、一つのフィードバックループを形作る可能性を意味している。たとえば、生物群集が、新たな種の侵入や既存の種の局所絶滅といった個体群動態に関するイベントを促進するときには、現在の食物網構造は変化し、別の食物網構造へと変わっていくだろう。そして、個体群動態によって駆動される食物網構造の変化の過程で、種を失いにくく、新たな生物種を受け入れにくい群集構造にたどり着くならば、その生物群集は長い間維持されることになる。

3. 複雑食物網と栄養モジュール研究

食物網の構造-動態研究を推進する上で、栄養モジュールの数理的研究が重要な役割を果たしてきた。栄養モジュールとは、数種の生物種からなる単純な食物網である。食物網構造と動態の関連を探るために、しばしば、注目する構造だけをさまざまに変えた栄養モジュールの動態モデルが構築され、その動態が解析、比較されてきた ([8]). Holt と Polis ([9]) は、資源が2種の資源利用者によって利用されており、かつこれらの資源利用者の間にも捕食-被食関係がある、ギルド内捕食のモデルを解析して、その構造が3種の個体群動態に及ぼす影響を解析した、もっとも初期の研究の一つである。資源種 (R), ギルド内被食者 (C), それを捕食するギルド内捕食者 (P) からなる、以下のようなシステムについて考えよう：

$$\frac{dB_R}{dt} = B_R[r(B_R) - \alpha_{RC}(B_R, B_C, B_P) B_C - \alpha_{RP}(B_R, B_C, B_P) B_P + \beta_R] \quad (1a)$$

$$\frac{dB_C}{dt} = B_C[-T_C - \alpha_{CP}(B_R, B_C, B_P) B_P + (1-f)\alpha_{RC}(B_R, B_C, B_P) B_R + \beta_C] \quad (1b)$$

$$\frac{dB_P}{dt} = B_C[-T_P + (1-f)\alpha_{RP}(B_R, B_C, B_P) B_R + (1-f)\alpha_{CP}(B_R, B_C, B_P) B_C + \beta_P] \quad (1c)$$

B_i は種 i のバイオマス, r は R の内的自然増加率, α_{ji} は種 i が種 j を利用する際の機能の反応 (functional response), f は被食量中の非同化量の割合, T_i は種 i の単位バイオマスあたりの呼吸による損失を表している. β_i はこれらの生物種がモジュールの外から受ける総効果を表しているが, ここでは先行研究 [9] にならって簡単のために 0 とおこう. これで, このギルド内捕食モジュールが単独で他の群集から独立して存在している状況を扱っていることになる. 式 1b と 1c から, このシステムが共存解 ($B_i^* > 0$) をもつためには, 次の不等式が成り立つことが必要だとわかる:

$$\frac{T_P}{\alpha_{RP}^*} > \frac{T_C}{\alpha_{RC}^*} \quad (2)$$

これは, ギルド内捕食モジュールが維持されるためには, ギルド内被食者がギルド内捕食者よりも少ない資源でその個体群を維持できなくてはならない, 言い換えると資源競争において有利でなくてはならない ([10]), というよく知られた理論予測 ([9]) をあらわしている. 前述した構造-動態研究の 2 つのアプローチに照らし合わせるならば, この理論予測は次のようにまとめられる: ① ギルド内捕食モジュールにおいて生物種が共存できるのは, ギルド内被食者がギルド内捕食者よりも資源競争において有利だからである; ② また, ギルド内被食者がギルド内捕食者よりも競争的に不利なギルド内捕食モジュールは長くは存続できないはずである.

これは, 食物網構造と個体群動態を結びつけて理解するためにおこなわれた, 典型的な栄養モジュール研究の重要な成果だ. しかし, この理論予測が現実の生物群集理解にとってどれほどの意味があるかははっきりしない. なぜなら, 現実の生態系ではギルド内捕食モジュールが単独で存在することはあり得ないからだ. 実際には, ギルド内捕食モジュールは, より大きく複雑な食物網の中に埋め込まれて存在しているはずであり, そのような条件のもとでは存続条件も変わってしまう可能性がある. これは栄養モジュールを用いた構造-動態研究の限界を意味している. たとえば, ギルド内被食者がギルド内捕食者よりも競争的に不利であっても, ギルド内捕食モジュールが埋め込まれた外部群集のために両者の個体群動態が安定化するような仕組みがあれば, そのギルド内捕食モジュールは存続できるかもしれない. 実際, ギルド外相互作用を考慮すると ($\beta_i \geq 0$), このモジュールが存続するのに必要な条件は次のように変わる:

$$\frac{T_P}{\alpha_{RP}^*} - \frac{T_C}{\alpha_{RC}^*} > \frac{\beta_P}{\alpha_{RP}^*} - \frac{\beta_C}{\alpha_{RC}^*} \quad (3)$$

ここで左辺はモジュール内での資源競争に関連した内部構造に関するもので, 右辺は外部構造の影響に関するものであることに注意してほしい. これを利用すると, ギルド内捕食モジュールは次の 4 つのタイプに分類できる:

$$\text{TYPE I} \text{ --- } \frac{T_P}{\alpha_{RP}^*} > \frac{T_C}{\alpha_{RC}^*} \text{ かつ } \frac{\beta_P}{\alpha_{RP}^*} > \frac{\beta_C}{\alpha_{RC}^*} \quad (4a)$$

$$\text{TYPE II} \text{ --- } \frac{T_P}{\alpha_{RP}^*} > \frac{T_C}{\alpha_{RC}^*} \text{ かつ } \frac{\beta_P}{\alpha_{RP}^*} < \frac{\beta_C}{\alpha_{RC}^*} \quad (4b)$$

$$\text{TYPE III} \text{ --- } \frac{T_P}{\alpha_{RP}^*} < \frac{T_C}{\alpha_{RC}^*} \text{ かつ } \frac{\beta_P}{\alpha_{RP}^*} > \frac{\beta_C}{\alpha_{RC}^*} \quad (4c)$$

$$\text{TYPE IV} \text{ --- } \frac{T_P}{\alpha_{RP}^*} < \frac{T_C}{\alpha_{RC}^*} \text{ かつ } \frac{\beta_P}{\alpha_{RP}^*} < \frac{\beta_C}{\alpha_{RC}^*} \quad (4d)$$

これらのうち, TYPE III のモジュールは上記 3 の条件を決して満たさないので, 維持されないと予測される. つまり, ギルド内捕食モジュールが維持されるならば, TYPE I, II, IV のいずれかでなくてはならない. T_P/α_{RP}^* はギルド内被食者のほうがギルド内捕食者よりも資源をめぐる競争に有利であるという内部構造に関する条件, $\beta_P/\alpha_{RP}^* < \beta_C/\alpha_{RC}^*$ はギルド内被食者のほうがギルド内捕食者よりもギルド外相互作用において有利であるという外部構造に関する条件といえることができる.

これを利用して, カリブ海食物網 ([11]) に埋め込まれた, 魚で構成されたギルド内捕食モジュールをタイプ分けした. この食物網は 208 種の魚からなり, 4969 のギルド内捕食モジュールを含んでいる. ほとんどすべての魚種について, 代謝量など数理モデルの変数推定に必要な情報がわかっているため, これを利用してギルド内捕食モジュールを上記, 4 つのタイプ (TYPE I-IV) に分類することが可能である. さらに, 注目する特徴を持ったモジュールの数や比率 (N) を調べた上で, 帰無モデル解析によって, これらのパターンが偶然生じた可能性を評価した. 具体的には, 食物網のトポロジーはそのままに, 相互作用の強さ (α_{ji}) のみをシャッフルした帰無モデルを 10,000 個作成し, 注目する特徴を持ったモジュールの数 (N_n) が現実の食物網のそれを超える ($N_n > N$) 食物網の割合 (P) を計算した. $P < 0.05$ であれば N は有意に多い, 逆に $P > 0.95$ であれば有意に少ないと判断した.

このような解析によっていくつかの興味深いことがわかった (表 1). 第一に, 存続できないと予測される TYPE III の栄養モジュールの数は有意に少ない. こ

表1 帰無モデル解析の結果. 外部構造による補償の効果は $\{[Type IV]/[Type III + IV] \} / \{ [Type II + IV] / [total] \}$ によって計算される.
 **は $P < 0.001$ または $P > 0.999$ を, *は $P < 0.03$ または $P > 0.97$ をあらわす.

栄養モジュールのタイプの数と比	カリブ海食物網	帰無モデル	
		平均 (s.d.)	P
TYPE I	2940**	2097 (144)	< 0.0001
TYPE II	351	187 (121)	0.057
TYPE III	727**	1223 (156)	0.9992
TYPE IV	867**	1373 (148)	0.9997
安定な内的構造の栄養モジュール [TYPE I+II]	3291**	2289 (68)	< 0.0001
安定な外的構造の栄養モジュール [TYPE I+IV]	1218*	1562 (201)	0.9823
外部構造による補償効果	2.18**	1.66 (0.11)	< 0.0001

これは、「個体群動態を不安定化するような食物網構造は観察されにくいはずだ」という、構造-動態研究における作業仮説を支持する結果である。さらに、その安定化機構を見てみると、内的に安定化する条件 ($T_P/\alpha_{RP}^* > T_C/\alpha_{RC}^*$) を満たすモジュールは有意に多いのに対して、外的に安定化する条件 ($\beta_P/\alpha_{RP}^* < \beta_C/\alpha_{RC}^*$) を満たすモジュールは有意に少ない。つまり、単独で存続する栄養モジュール研究から導かれる理論予測は、複雑な食物網に埋めこまれた栄養モジュールにおいても、意外に良く当てはまるということを意味している。では、栄養モジュールとその外部群集との相互作用に関する外的構造は、たいして重要ではないのだろうか。そうではない。すべての栄養モジュールを対象に帰無モデル解析を行うと、安定な外部構造をもったものは少ないのだが、内的に不安定な栄養モジュールに限って調べると、内的に不安定なモジュールは、内的に安定なモジュールよりもずっと高い頻度で外的に安定な構造を持っていることがわかる。これは、複雑食物網の内部において、内的構造と外的構造が相補的に働いてギルド内捕食モジュールを維持している可能性を示している。

栄養モジュールの数理モデルを用いた構造-群集研究は、食物網の構造決定機構や多種共存のメカニズムを理解する上で重要な役割を果たしてきた。だが、その一方で、ここから導かれた理論と現実の複雑食物網の関連性は、不明確であった。今回の解析の意義は大きく分けて3つあるだろう。第一に、栄養モジュールの外部構造と内部構造の両方が、構造-動態関係を考える上で重要であることを理論的に示した。第二の意義は、現実の食物網において、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いることをはじめて示した

ことにある。第三に、複雑食物網に埋め込まれた栄養モジュールの数理的解析を帰無モデル解析と組み合わせることで、栄養モジュールの食物網構造が個体群動態に影響し、個体群動態が食物網構造を規定するという従来のアイデアが、複雑な食物網においてもテストできる可能性を示唆している。

群集生態学には、長い研究の歴史の中で築かれた、栄養モジュール理論の蓄積がある。いかなる食物網構造が存続しやすいか、また、どのような食物網構造が多種共存の鍵となるかについて、これらの研究は多くのことを予測している。その一方で、Polisによる研究 ([12]) などにはじまる複雑食物網研究の流れによって、詳細な食物網の構造が報告され、データも集積しつつある。食物網の構造-動態研究の挑戦は、栄養モジュール理論の蓄積をいかにして複雑食物網の構造や動態理解と結びつけるかというところにあるだろう。もしもこれが可能になれば、豊富な栄養モジュール理論を現実の食物網に適用するための突破口が拓け、食物網研究の飛躍的な進展が期待できる。ここで紹介した研究がその取りかかりになればと思う。

4. おわりに

食物網構造が個体群動態に影響を及ぼす理由、そして、それを理解するのが困難な理由は、食物網が相互作用する生物種間の効果を広く間接的に伝えることにある。栄養モジュールのように種数が少ない群集では、原因と結果の連鎖は比較的(そこから構造-動態の関係のパターンを見いだすことができる程度に)単純である。しかし、種数が増えると、任意の二種の間効果の連鎖は長さを増し、また、効果の連鎖の数も多くなる ([13])。その結果、種間にはたらく効果や、構造と

動態の間の関係にパターンを見いだすことが難しくなるのである。

だが、カリブ海食物網に埋め込まれた3種からなるギルド内捕食モジュールにおいて、構造-動態関係のパターンが見いだされたことを考えると、複雑食物網における原因と結果の連鎖は思いのほか単純に理解できる可能性もある。食物網構造-動態間の関係が、いったいどれくらいの「大きさ」の栄養モジュールにおいて強く働くのか。食物網構造-動態間の関係が強く生じる範囲は生態系のタイプや、食物網の複雑性とどのように関連するのか。そして、局所的な食物網構造と複雑食物網の全体構造はどう関連し、局所的な動態と全体の動態はどう関連するのか。栄養モジュールと複雑食物網の関係に関連して答えるべき問いはまだたくさんある。

原因と結果の連鎖が複雑に絡まっていると、あるできごとが起きた理由を特定するのは簡単ではない。冒頭の大学生の質問「どうして僕は理論群集生態学をやっているか」についても同じことが言える。この場合でも、着々といまの自分に導くイベントがあった訳ではなくて、いくつものささいな偶然やその結果がどういうわけか結びついて、いまあるようになっている。たとえば、大学院生時代に加藤さんが Proulx と Mazumder の論文 ([1]) を紹介しなかったら、群集生態学にいまほどの興味をもつこともなかったかもしれない。ぱらぱらとめくった雑誌が Caldarelli ら ([3]) のページでたまたま開かなかつたら、食物網の研究はしていなかったかもしれない。東さんが、「仏教的世界観」などと口走る、少々風変わりな学生の指導を引き受けてくださらなかつたら、数理生物学の分野に進むことすらなかつたかもしれない。しかし、複雑な因果のネットワークである食物網において、個体群動態という「結果」のある一面が、局所的な論理である程度は理解できそうだとわかったいま、とりあえずはいま自分が直面している1つ1つの具体的な問題に誠実に向き合えば、遠い過去や未来の因果関係の論理の連鎖に思いをいたさ

なくとも、それほど予想外に悪いことにはなったりはしないような気もしている。

参考文献

- [1] Proulx, M., Mazumder, A. (1998) Grazer reversal of plant species richness under contrasting nutrient richness. *Ecology* 79: 2581–2592.
- [2] Kondoh, M. (2001) Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 268: 269–271.
- [3] Caldarelli, G., Higgs, P. G., McKane, A. J. (1998). Modelling coevolution in multispecies communities. *Journal of Theoretical Biology* 193: 345–358.
- [4] May, R. M. (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- [5] Abrams, P. A., Matsuda, H. (1996) Positive indirect effects between prey species that share predators. *Ecology* 77: 610–616.
- [6] Kondoh, M. (2003) Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science* 299: 1388–1391.
- [7] Kondoh, M. (2008) Building trophic modules into a persistent food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 16631–16635.
- [8] Pimm, S. (1991) *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- [9] Holt, R. D., Polis, G. A. (1997) A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.* 149: 745–764.
- [10] Stewart F. M., Levin B. R. (1973) Partitioning of resources and the outcome of interspecific competition: a model and some general considerations. *American Naturalist* 107: 171–198.
- [11] Opitz, S. (1996) *Trophic Interactions in Caribbean Coral Reefs, International Center for Living Aquatic Resources Management* (Tech. Rep. 43, International Center for Living Aquatic Resources Management, Makati City).
- [12] Polis, G. A. (1991) Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food web theory. *American Naturalist* 138: 123–155.
- [13] 東 正彦 (1992) 間接効果：種間関係の複雑さ・柔軟さを生み出す隠れた作用 In：シリーズ地球共生系（1）「地球共生系とは何か」（東 正彦・安部 琢哉 編）平凡社。