

自然食物網をいかにして理解するか：栄養モジュールアプローチ

龍谷大学・理工学部 近藤 倫生 (KONDOH Michio)

Faculty of Science and Technology

Ryukoku University

1. 食物網の構造と動態

特定の生息地に共存する複数の生物種の集合を生物群集とよぶ。生物群集におけるパターンやプロセスを研究する群集生態学には、生物種間の相互作用が多種共存の鍵を握るという考え方がある[1]。種間相互作用の中でもとくに、生物間の食べ、あるいは食べられる関係（捕食被食関係）は、生物群集を理解する上で特に重要であると考えられてきた。なぜなら、特定の生物種に属する個体の数の増減は、捕食-被食関係と直接に関係するからである。たとえば、天敵に食べられることは、生物個体の死亡につながる所以で個体数の減少に直接に貢献する。また、生物が増えるには、生物個体が成長し繁殖することが必要だが、これに必要なエネルギーや物質は食べることによってまかなわれている。捕食-被食関係は生物の個体数の変動をおおしく左右する要素だということになる。

特定の生態系においてどの生物種がどの生物種を食べているかを描いたネットワークのことを食物網とよぶ。食物網の構造（どの生物がどの生物をどれほどの強度で食べているか）によって、それぞれの生物種の個体数の変化が、他の生物種にどのように直接間接に影響を及ぼすかは違ってくる。ある食物網の構造のもとでは、おおくの生物種が共存できるかもしれないが、別の食物網の構造のもとでは多種の共存は困難になるかもしれない。これまで、「食物網の構造が多種共存の鍵を握る」との作業仮説のもと、食物網構造-個体群動態関係に関する理論研究がすすめられてきた[1]。

2. ギルド内捕食モジュール

食物網構造と個体群動態の間関係を探る研究のひとつの方法は、特定の構造を持つ食物網の数理解析モデルを作成し、その動態を解析することである。この研究は、3-4種の生物種から

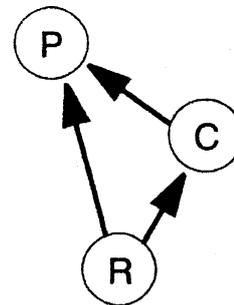


図 1. ギルド内捕食モジュールの食物網構造。矢印の先の生物が基の生物を利用している。

なる単純な食物網（栄養モジュール）を対象としてきた。たとえば、ギルド内捕食モジュール（図1）はそのような研究が熱心に行われてきた栄養モジュールの一つである[2]。

ギルド内捕食モジュールは3種の生物からなる。資源種とそれを利用する2種の生物種である。さらに、これら2種の資源を利用する生物種の中に食う・食われる関係がある。食うほうの生物種をギルド内捕食者、食われる方の生物種をギルド内被食者とよぶ。これら3種の生物（R 資源種、C ギルド内被食者、P ギルド内捕食者）のバイオマス（ $B_i$ ）の時間変化は以下のような数理モデルで表すことができる[3]。

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

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

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

ここで、 $r$ は資源種の内的自然増加率、 $\alpha_{ij}$ は種  $j$  が種  $i$  を捕食する際の単位バイオマスあたりの捕食率、 $f_{ij}$ は種  $j$  が種  $i$  を利用する際の未消化排泄物の全捕食量中の割合、 $T_i$ は呼吸によるバイオマスの損失を表している。 $\beta_i$ はここで扱う3種以外の生物との相互作用の影響を表している。3種が共存するような平衡点（ $B_R^*, B_C^*, B_P^* > 0$ ）が存在するとき、

$$r(B_R^*) - \alpha_{RC}^* B_C^* - \alpha_{RP}^* B_P^* + \beta_R^* = 0 \quad [2a]$$

$$-T_C - \alpha_{CP}^* B_P^* + (1 - f_{RC}) \alpha_{RC}^* B_R^* + \beta_C^* = 0 \quad [2b]$$

$$-T_P + (1 - f_{RP}) \alpha_{RP}^* B_R^* + (1 - f_{CP}) \alpha_{CP}^* B_C^* + \beta_P^* = 0 \quad [2c]$$

がなりたっている。等式 2b、2c から、

$$\begin{aligned} B_R^* &= (T_C + \alpha_{CP}^* B_P^* - \beta_C^*) / \{(1 - f_{RC}) \alpha_{RC}^*\} \\ &= \{T_P - (1 - f_{CP}) \alpha_{CP}^* B_C^* - \beta_P^*\} / \{(1 - f_{RP}) \alpha_{RP}^*\} \end{aligned} \quad [3]$$

が成り立つ。ここから、以下の関係が導かれる。

$$(T_C - \beta_C^*) / \{(1 - f_{RC})\alpha_{RC}^*\} < B_R^* < (T_P - \beta_P^*) / \{(1 - f_{RP})\alpha_{RP}^*\}$$

ここで未消化排泄物の全食物中の割合が生物の間でそれほど変わらない場合には、 $f_{RC} = f_{RP}$ を仮定できて、

$$\frac{T_P}{\alpha_{RP}^*} - \frac{T_C}{\alpha_{RC}^*} > \frac{\beta_P}{\alpha_{RP}^*} - \frac{\beta_C}{\alpha_{RC}^*} \quad [4]$$

の関係が得られる。ギルド内捕食モジュールにおいて3種が共存するには、式4の関係が成り立っている必要がある。この条件から、ギルド内捕食モジュールを存続させるには2つの「方法」があることがわかる。すなわち、栄養モジュールの内的構造による方法と外的構造による方法である[3]。栄養モジュールに外部からの影響がない場合 ( $\beta_i = 0$ )、この条件は

$$\frac{T_P}{\alpha_{RP}^*} - \frac{T_C}{\alpha_{RC}^*} > 0 \quad [5]$$

となる。 $T_i/\alpha_{Ri}^*$ が種*i*と資源の2者系において、種*i*が存続できる最低限の資源密度と関連づけられることに注意すると、不等式5は、ギルド内捕食者とギルド内捕食者よりもギルド内被食者よりもより少ない資源量で存続できることをあらわしている。つまり栄養モジュールの内部構造に関する共存条件と考えることができるだろう。それに対して、栄養モジュールに外部からの影響があるが、内部構造が特にどちらにも有利に働かない場合 ( $T_C/\alpha_{RC}^* = T_P/\alpha_{RP}^*$ ) にこれら2種が共存するには、

$$\frac{\beta_P}{\alpha_{RP}^*} - \frac{\beta_C}{\alpha_{RC}^*} < 0 \quad [6]$$

が成り立つ必要がある。この不等式はギルド内被食者がギルド内捕食者よりも、ギルド外部との相互作用においてより多くのバイオマスを得ている（または、損失がより少ない）こと

を表しており、栄養モジュールの外部構造に関する条件だと考えることができる。

さて、これらの外的構造、内的構造に関する栄養モジュールの存続条件に着目すると、栄養モジュールは4つのタイプに分類することが可能である。すなわち、

タイプ1：内的条件のみを満たしている

タイプ2：内的、外的いずれの条件も満たしている

タイプ3：内的、外的いずれの条件も満たしていない

タイプ4：外的条件のみを満たしている

不等式5、6は3種共存の必要条件なので、これらのうち、タイプ3は決して存続できないことになる。

### 3. カリブ海食物網の解析

自然食物網では、外的条件と内的条件はそれぞれどのような役割を果たしているのだろうか？それを調べる一つの方法は、実際に実証研究によって得られた食物網データを利用して、どのタイプの栄養モジュールが多いかを調べることである。

Silvia Opitz (1996) によってまとめられたカリブ海食物網のデータ[4]はこのような解析に耐える数少ないデータのの一つである。この食物網は、魚、ウミガメ、海鳥、プランクトンなどの多くの種類の生物を含むが、特に魚に関しては208種もの生物種を含んでおり、種のレベルまで食物網が描かれているのが特徴的である。さらに、それぞれの生物について、バイオマスや捕食率等が推定されており、これを利用すると先の数理モデルのすべての変数の推定が可能である。変数推定の方法の詳細はここでは説明しない。興味をお持ちの方は、先に出版された論文[3]を参照していただきたい。

カリブ海食物網のうち特に詳細なデータが得られる208種の魚からなる部分に注目すると、そこには4969のギルド内捕食モジュールが含まれている。これらのギルドの相捕食モジュールのうち変数決定ができないものを除くと、4880のモジュールについて上記のタイプ分けが可能であった。タイプ分けの結果は表1のようにまとめられる。さらにここから、帰無モデル解析によって、これらのパターンが偶然生じる可能性を評価した。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( $\alpha_{ji}$ )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。

表 1. 各栄養モジュールタイプの数と帰無モデル解析の結果。外部構造による補償の効果は{[タイプ 4]/[タイプ 3 および 4]}/[タイプ 2 および 4]/[すべてのモジュールの合計]}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 (sd)	P
タイプ 1	2940**	2097 (144)	<0.0001
タイプ 2	351	187 (121)	0.057
タイプ 3	727**	1223 (156)	0.9992
タイプ 4	867**	1373 (148)	0.9997
安定な内的構造の栄養モジュール			
[タイプ 1 および 2]	3291**	2289 (68)	<0.0001
安定な外的構造の栄養モジュール			
[タイプ 2 および 4]	1218*	1562 (201)	0.9823
外部構造による補償効果	2.18**	1.66 (0.11)	<0.0001

カリブ海食物網を解析した結果、3つの興味深い特徴が見いだされた (表 1)。第一に、内部構造と外部構造のどちらもが3種の共存を妨げるような、タイプ3のギルド内捕食モジュールは、カリブ海食物網においては有意に少ない。食物網構造に関する研究では、しばしば現実の食物網の構造はその動態によって制限されているとの作業仮説にもとづいている。具体的には、それを構成する生物種の共存を不可能にするような食物網構造は、維持され得ないので、自然には存在しにくいという仮説である。本解析で得られたタイプ3のギルド内捕食モジュールが有意に少ないという結果は、この仮説と関連づけられるかもしれない。第二に、ギルド内捕食モジュールの共存機構を調べたところ、内的構造によって支えられているモジュールは有意に多いのに対して、外的構造によって支えられているモジュールは有意に少な

いことがわかった。だが、このことはカリブ海食物網において、外部構造のギルド内捕食モジュールにおける多種共存に果たす役割が小さいことを意味しない。内部構造が共存条件を満たさないモジュールのみに注目すると、外部構造が共存条件を満たすものの割合が有意に多いのである。この第三の結果は、食物網において、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唆している。

#### 4. 複雑食物網と栄養モジュールアプローチ

種間相互作用に着目する群集生態学は、多種共存のメカニズムを生物種間の相互作用のネットワークの構造にもとめてきた。このような研究の一つの特徴は、数理モデルを用いて、きわめて単純な数種からなる食物網（栄養モジュール）の構造と動態の関係が中心的に調べられてきたことにあるだろう。だが、ここには実証研究とのギャップがある。実証研究では、多数の種からなる詳細な食物網の構造が重要な役割を果たす可能性が示唆され、巨大な食物網データの集積が進んでいる。複雑食物網においては、栄養モジュールはより巨大な系に埋め込まれ、また周りの群集と相互作用している。このようなよりおおきな群集に「埋め込まれた」栄養モジュールの振る舞いを理解する上で、従来の数種の相互作用する栄養モジュールのみを考慮した研究から得られた理論予測はどの程度適用可能だろうか？また、複雑食物網に埋め込まれた栄養モジュールの振る舞いは、複雑食物網全体の振る舞いとどのように関連するだろうか？このような問いに答えるためには、ここで紹介したような、複雑食物網をいったん多数の栄養モジュールに分解してその動態を調べるような研究をすることが必要だろうと思われる。そのような研究は、また、栄養モジュール研究を中心に発展した理論的な研究と、よりマクロな特徴に注目してきた実証的な複雑食物網研究を橋渡しする役割を担うことになるだろうと思う。

#### 引用文献

- [1] Pimm, S. (1991) *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- [2] Holt, R. D. & Polis, G. A. (1997) A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.* 149: 745-764.
- [3] 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.
- [4] 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).