

報告番号	甲	第	号
------	---	---	---

主 論 文 の 要 旨

論文題目 栄養段階の制約に基づく食物網の進化に関する構成論的
アプローチ
氏 名 落合 洋文

論 文 内 容 の 要 旨

生態系を構成する種の間には捕食-被食といった敵対的な関係や寄生といった共生的な関係など多様な相互関係が形成されており、食物網とはそれらの関係をまとめたもので、食物網のネットワークのトポロジーを考えることで食物網全体の構造と機能を明らかにすることができる。そのため、食物網あるいは食物網をエネルギーの流れに基づいて段階化した栄養段階構造に関する一般的特性を明らかにすることは、生態学の基本的課題となっている。

現在までに、食物網構造に対して多様なモデルを用いた多くの研究がなされているが、May(1999)が生態学の未解決問題として、種数の多さや種間相互作用の複雑さと生態系の安定性の関係の解明と、食物網構造を決定する進化的および生態学的要因の解明を挙げているように、安定性と構造に関する問題は未解決である。特に構造に関する問題については、食物連鎖長が比較的一定、もしくは、比較的短いのはなぜかという点が生態学研究の中心的な課題となっている。

近年の食物網の複雑ネットワーク性に関する研究では、連続した変化に基づいたネットワークの進化的側面における重要性が指摘されている。また、栄養段階の階層性を考慮したニッチモデルの研究から、栄養段階に基づく捕食活動の重要性が指摘されている。

そこで本研究では、エネルギーや栄養物質の流れから食物網構造を段階的にとらえた栄養段階構造と種分化と絶滅による進化の2つの観点から、構造の特性が系の安定性に及ぼす影響と、構造の生成メカニズム、および、食物網のネットワークの特性の3点を明らかにすることを目的として、食物網の基本的な特徴に基づいた種分化と絶滅による単純な進化型ネットワークモデルを構築して実験をおこなった。

構造の特性が系の安定性に及ぼす影響については、栄養段階構造の特性が系の安定性に及ぼす影響を調べるために、完全に制約のあるネットワークから完全に制約

のないネットワークまで系が固有にもつ制約度合いを1つのパラメータで連続的に変化させることのできる進化型ネットワークモデルを構築して解析をおこなった。その結果、ネットワーク構造と系の安定性が制約度合いに強く依存していることが明らかとなった。これは、制約度合いが低くなるにつれて、栄養段階の低階層に存在する頑強性の低い種の割合が低下するために、各栄養段階の種数分布がフラット型から逆ピラミッド型へと変化し、低階層の少数の種が系全体を支えるという下層の絶滅に対して大絶滅を起こしやすい不安定な系となる。その他にも、制約度合いに関わらず、絶滅規模分布と出次数分布がベキ乗則にしたがうことが明らかとなった。

次に、構造の生成メカニズムについて、制約の有無を遺伝的に伝達する種を構成要素としたモデルを構築して実験をおこなった。このモデルは、栄養段階構造を自律的に形成される構造と考え、栄養段階構造の制約の程度をパラメータで与えるのではなく、制約の有無を遺伝的に伝達する種を構成要素とした次の食物網の基本的な特徴に基づく進化型ネットワークモデルである。第一に、栄養段階に基づく捕食活動と基つかない捕食活動をおこなう種がいる。第二に、種分化において種の特性が遺伝する。第三に、環境的な変異による偶発的絶滅が生じる。第四に、環境に種の収容限界がある。なお、モデルに用いるパラメータは、種分化する確率、突然変異する確率、絶滅する確率、そして、環境的な制約を意味するニッチ数上限であり、食物網を構成する方向性を制御するパラメータは環境的な制約以外含まれていない。このモデルでは、種が内部状態を持たないことに加え、種間競争がなく、捕食量（結合重み）が一定であり、実際の食物網の特徴を極めて単純化している。また、種分化と捕食活動が栄養段階に基づいており、確率的に絶滅が起きる。なお、影響が伝搬する方向は、ボトムアップのみである。

実験の結果、単純化されたモデルにも関わらず、実際の食物網で観測されている7つの特徴（種分化と絶滅の種数変動の相関、栄養段階の2層化、生産者と中間捕食者と最上位捕食者の割合、結合度の低さ、結合度と種数の関係、絶滅規模の分布、栄養段階数の低さ）との定量的・定性的な一致の傾向を示した。用いたモデルには種間競争がなく、捕食量（結合重み）が一定で、影響の伝達がボトムアップ型であるにもかかわらず、食物網の特性を再現することが可能であったことから、食物網の進化ではそれら種間競争などの影響が小さいと考えられる。

また、ネットワーク構造の生成メカニズムについてはその一部を示すことができ、さらに、実際の食物網で観測されている食物網の特徴については、次の3つが明らかとなった。第一に、栄養段階の2層化に関して、栄養段階の制約を受ける制約種と受けない雑食種の性質から導かれる特徴であること。第二に、中間捕食者 > 最上位捕食者 > 生産者の構造に関して、種分化と絶滅の性質から導かれる特徴であること。第三に、栄養段階の階層数の低さについて、種分化と絶滅の連鎖に起因

するネットワーク構造の動的な変化により階層数の上限が形成されること。特に、第三の栄養段階の階層数の低さに関しては、食物網のネットワークには基本的な特性として系の増大と共に栄養段階の階層数が高くなる傾向と、系の増大と共に系が不安定になる傾向の2つが存在していることが明らかとなった。この2つの傾向からは、系の増大と共に栄養段階の階層数は高くなる一方で、系が不安定となるために絶滅が発生して栄養段階の階層数が低くなることを繰り返し、結果として栄養段階の階層数は高い状態に達することなく低い状態で動的に変化することが示唆された。なお、系の増大と共に系が不安定になる傾向が発生する理由は、他の種から捕食されるのみで自分は捕食をしない生産者 (B)、他の種から捕食され自分も捕食をする中間捕食者 (I)、他の種から捕食されず自分は捕食をする最上位捕食者 (T) の割合が $I > T > B$ の状態になり、中間捕食者 (I) の割合が増大するために、系を支える生産者 (B) の種数が減少し、絶滅が発生する可能性が高まることが要因であると考えられる。

本研究では、栄養段階構造から生じる制約度合いを変化可能なモデルを提案して、構造の特性が系の安定性に及ぼす影響を明らかにした。さらに、制約の有無を遺伝的に伝達するモデルを提案して、構造の生成メカニズムとネットワークの特性を明らかにして、食物網の安定性と構造に対する知見を得た。今後は、提案したモデルにより構築される食物網構造の変遷を複雑ネットワークの観点から詳細に分析することで、構築されたネットワークの複雑性に関わる特性を明らかにすることが課題である。