

# Adaptive Community Dynamics: understanding through a theoretical approach

(生物群集の適応的動態についての理論的研究)

## 学位論文内容の要旨

環境が適応を選択し、適応が環境を変える。進化の本質であるこの単純なルールは、生物の行動、形、生活史などを理解していく上で心強いメタファーである。しかし、ひとたびこの進化的視点を生物群集の在り方にまで拡張すると一筋縄では理解できない。

生物が織りなす群集ネットワークは、複数の種間相互作用の共進化の帰結として捉えることができる。つまり種内・種間相互作用という環境が適応的な形質を選択することで集団内の形質分布が変化し、種の形質が変わり、相互作用のかたちや群集構造も変わる。こうした進化プロセスや、その帰結としての生物の適応的振舞いは群集動態を考える上で重要な特徴であるにもかかわらず、盛んに研究され始めたのは最近のことである。というのも、ひとたび適応動態を考慮すれば、群集は動的なものとして扱わねばならず、理解するのが困難だからである。私は数理モデリング手法を用いてこの問題を扱い、数年にわたり群集生態学の諸問題への適用を試みてきた。

本研究では、以下の群集生態学の問題を進化的視点に基づいて分析した。(1) 競争種共存機構の古典的理論は生活史形質の進化に対し頑健なのか、(2) 群集構造の進化は環境の変化にどのように反応するだろうか、(3) 食物網の安定性は生物の適応的振舞いにどのように影響されるだろうか。

(1) 研究1では、競争種はどのようにして共存しているのかという生態学の古典的かつ中心的な“競争種共存”の問題を扱った。競争種の共存条件として複数の説明が考えられてきたが、中でも“生活史形質トレードオフ”は一般的な共存機構である。古典的

競争理論に従えば、同一資源をめぐり競争する複数種の共存は難しいが、この簡潔なルールは自然界に見られる多くの競争種共存を説明できない。当然のことながら、これはあまりに複雑な現実を度外視して考えたためである。その後、理論研究は競争相互作用の本質だけでなく、生活史構造、空間構造、群集構造といった重要な要素を考慮し、ある一般的な共存ルールを導き出した。それは、競争上優位な種が、繁殖力、移動能力、捕食者に対する防御能力など他の生活史形質において競争劣位種に比べ劣っているならば、競争種の共存が可能になるというものである（生活史形質トレードオフによる共存）。

簡潔なルールではあるが、この理論は実証研究の支持をあまり得ない。もちろん、検証の困難性などの問題もあるが、この共存理論の頑健性を疑うことは必要である。近年、進化は意外に迅速に生じることが実証研究によって報告されている。この知見を踏まえると、生活史形質トレードオフ共存は進化的に維持されるのか興味をもたれる。私は、生活史形質の進化を考え、生活史形質トレードオフによる共存が進化的に維持されるのかを理論的に分析した。その結果、競争種共存は生活史形質の進化によりもろくも崩れ去る可能性があることが分かった。生態学的時間スケールにおいて頑健な共存も進化学的時間スケールでは脆弱なのかもしれない。

(2) 研究2では、古典的な競争种群集の進化のモデルを他の群集構成員を含有したモデルへと拡張し、より複雑な群集の進化の理解を試みた。競争種のみ共進化群集は単純な進化的歴史を経て共存に行き着くことがあるが、捕食者や餌種の存在は進化の歴史を複数作り、様々な群集へと導きうる。また、捕食者環境や生産性の変化は、群集の進化的歴史を大きく左右し、環境変化によって一度ある群集構造へ進化すると、元の群集に戻ることは難しいことが示唆された。

(3) 研究3では、富栄養化が捕食-被食系を不安定化させるという富栄養化のパラドックスの問題に適応的な食物網の観点から取り組んだ。富栄養化は、一見それを餌にする種を増加させ、またそれを餌とする高次捕食者も増加させそうである。しかし、理論的には全く逆の結論に至る。古典的な理論によれば、富栄養化は捕食-被食系を不安定化さ

せ、種の絶滅を引き起こす。これはパラドックスであり、理論的な解消要因が求められる。私は、生物がみせる環境変化に応じた柔軟な適応的行動が系の不安定性を防ぐだろうと考え、富栄養化のパラドックスの解消を試みた。捕食者の餌スイッチングは適応行動の一つであり、柔軟な食物網を作り出す。この要素を考慮すると、ある単純なルールによって逆理が解消されうる、つまり富栄養化が系を安定化させることが分かった。捕食者の最適餌利用は系を安定化させるが、富栄養化には十分に安定ではない。しかし、最適餌利用をかき乱すいくつかの要因（食物網構造、最適採餌へのエラー効果、進化など）が富栄養化に対して安定化を引き起こすことが分析からわかる。

これらの研究は、進化的視点から考えれば古典的群集理論は成り立たない場合があることを示唆している。生態学における進化的視点の重要性は、主に個体に焦点を当てる行動生態学や進化生物学において立証されてきたが、個体群生態学、群集生態学のような集団に注目した分野でも理論だけでなく実証的にも示されつつある。本研究成果は、このような発展途上の研究分野の中で、わずかながらも貢献しうるものだと期待される。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 高 橋 豊 美  
副 査 教 授 桜 井 泰 憲  
副 査 教 授 五 嶋 聖 治  
副 査 准教授 西 村 欣 也

学 位 論 文 題 名

## Adaptive Community Dynamics: understanding through a theoretical approach

(生物群集の適応的動態についての理論的研究)

どのようにして多種多様な種が共存しているのかという問題は、生態学の中心的な課題である。この問題に取り組むことで、生態系の維持を図る上で重要な示唆が得られるはずである。生物の行動、形態、生活史などの形質は時間的に一定のものではなく、環境の変化に伴い変化するものである。それは、進化的な変化であるかもしれないし、進化の帰結としての生物の適応的な振る舞いによるものかもしれない。このことは個体群動態、種の共存・絶滅、群集構造が、進化や適応行動によって影響されることを示唆している。本研究では、数理モデルを用いた理論的な分析を通じて、進化的視点から生態学の古典的理論の再考を行った。本論文において評価される点は以下のとおりである。

- (1) 競争種の共存は、競争的に強い種が弱い種に比べて劣る側面がなければ成立しにくい。例えば、競争的に他種より劣っていれば局所的な生息場での絶滅は避けられないが、代わりに分散能力が高いことで地域的には競争優位種と共存できる。このような共存は競争能力と他の生活史形質とのトレードオフと呼ばれる。しかし、生活史形質の進化が生じて競争種共存理論が成立するかは不明であった。数理モデルを用い、競争能力と他の生活史形質とのトレードオフによりバランス状態にある共存が、生活史形質の進化によってどのように影響されるのかを分析した。その結果、共存種が近縁種であれば生活史形質の進化を通じて必ず共存が崩壊することが分かった。さらに、この結果はモデルの構造に依存せず一般的に成立しうることを示唆された。つまり、古典的な競争種共存理論は生活史形質の進化によりもろくも崩れ去る可能性があることを示した。
- (2) 近年、外来種の導入後に在来種の行動や形態などの形質が進化することが報告されている。このような進化的反応は在来群集や侵入種が行く末にどのように影響するだろうか。本研究では、進化している群集への外来種の侵入条件や、侵入後の在来群集の進化的応答を分析することで、近年急激に増加する外来種侵入の在来群集への影響を進化的な観点から考察した。数理モデルにより、外来捕食者種の在来群集への進化的な影響を分析した。その結果、在来群集の進化の歴史のどのタイミングで外来種が導入されるかによって、外来種の侵入可能性やその後の群集への影響が大きく変わることが分かった。在来群集の歴史が浅いときに外来種と共存していれば、外来種は群集の進化の歴史に溶け

込みその後も共存し続ける。一方、在来群集の歴史が浅いときに付き合いがないと、外来種が侵入できない場合や、侵入したとしても在来群集の進化変化を引き起こし群集を崩壊させる可能性が高い。条件によっては共存できる場合もあるが、そのとき在来群集は大きな進化的改変を余儀なくされる。これらの結果は、外来種の導入が長い時間スケールで見て在来群集にどのように影響するのかを理解する上で重要な意味を持っていると考えられる。

- (3) 人為的栄養塩流入は生態系にどう影響するのか。直感的には餌の成長が良くなればそれを餌とする種は増加するはずであるが、不安定になり、かえって種の絶滅をもたらすことが理論的に分かっている。この富栄養化の逆理の理論予測はしばしば自然界では成り立たない。この理論と現実の差の説明を試みてきたこれまでの理論研究はごく単純な捕食-被食系に限定されてきた。本研究では、複雑な相互作用が織り成す食物網の構造と、捕食者の適応的な採餌行動や形質(捕食者の攻撃能力や被食者の防御能力)の進化による食物網構造の変化の現実的側面に焦点を当て、富栄養化の逆理の問題に取り組んだ。数理モデルによる分析から、富栄養化の逆理の解消メカニズムを明らかにした。富栄養化に対し食物網が頑健であるためには、安定性を生む柔軟に餌利用を切り替える捕食者種だけではなく、不安定性を生む柔軟性を欠く捕食者種もいなければならない。これは食物網が柔軟であるだけでなくしっかりとした骨格も有していなければ富栄養化のような環境変化に対し安定ではないということの意味している。

以上の結果は、進化的視点から生態学の問題を捉えることで、これまでの生態学における古典的理論は必ずしも成り立たないことを示唆している。また、種の共存問題を長い時間スケールでどう考えるかについて重要な示唆を与えている。本研究成果は基礎群集生態学・進化生態学的貢献もさることながら、保全学的にも貢献している点は高く評価される。よって審査員一同は申請者が博士(水産科学)の学位を授与される資格のあるものと判定した。