

称号及び氏名 博士（理学） 池川 雄亮

学位授与の日付 平成 27 年 3 月 31 日

論 文 名 **A mathematical approach to behavioral variation in prey and predator and structure of biological communities**
(被食者と捕食者の行動の変化が生物群集の構造に与える影響に関する数理的研究)

論文審査委員 主査 難波 利幸
副査 上田 純一
副査 石原 道博
副査 江副 日出夫

学位論文要旨

理学系研究科 生物科学専攻
数理生態学研究室
池川雄亮

序論

環境変動、外来生物の侵入、生息地の分断化などの外的要因による生物多様性の喪失は近年の重要な問題である。生物多様性の維持機構の解明は生態学における大きなテーマの1つであり、その鍵となる要素として生物の種間相互作用が挙げられる。群集生態学では、これまで種構成及び種間相互作用の変化が種の存続、系の安定性、個体群密度に与える影響が調べられてきた。

種間相互作用は、ある種 A が別の種 B に直接的に影響を与える「直接効果」と、第3の種 C を経由して種 A が種 B に影響を与える「間接効果」に大別される。これまでの個体群動態の理論研究では、種間相互作用が個体群密度の変化を通して種の存続や系の安定性に与える影響が主に調べられてきた。近年では、生物の行動（たとえば被食者の防御行動や捕食者の餌選択）が種間相互作用の強度を動的に変化させる効果も同様に研究されているが、これらの効果が種の個体群動態に与える統合的な影響は十分に調べられていない。

本研究では、共有被食者をめぐって競争する2種の捕食者間に捕食-被食関係が存在するギルド内捕食系において、一方のあるいは双方の捕食者に対する共有被食者の適応的防御がそれぞれの種の個体群密度に与える様々な影響を調べる（第1章）。続いて、共有被食者が害虫、2種の捕食者が天敵である場合に、共有被食者の防御と雑食者のスイッチング捕食が独立的または共働的に個体群密度に与える影響を調べ、これまでの天敵による生物的防除の理論及び実証研究と関連付けて考察する（第2章）。

第1章 被食者の2種類の防御がギルド内捕食系の種の個体群密度に与える影響

共有被食者、中間捕食者、雑食者の密度をそれぞれ R, N, P とおき、それぞれの個体群動態を Lotka-Volterra 型の捕食-被食モデルで以下のように記述した。

$$\frac{dR}{dt} = \left(r_R C - \frac{R}{k_R} - D_N a_{RN} N - D_P a_{RP} P \right) R \quad (1-A)$$

$$\frac{dN}{dt} = (b_{RN} D_N a_{RN} R - a_{NP} P - m_N) N \quad (1-B)$$

$$\frac{dP}{dt} = (b_{RP} D_P a_{RP} R + b_{NP} a_{NP} N - m_P) P \quad (1-C)$$

r_R, k_R は共有被食者の内的自然増加率と環境収容力の

指標、 a_{ij} は捕食者種 j と被食者種 i の遭遇率 ($i \in \{R, N\}, j \in \{N, P\}$)、 b_{ij} は被食者種 i を捕食

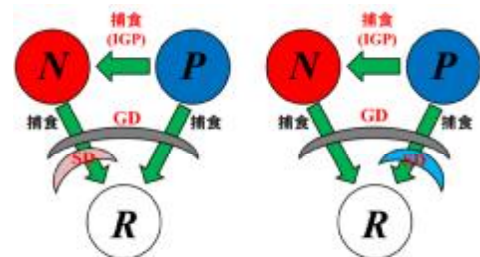


図1: スペシャリスト型防御 (SD) とジェネラリスト型防御 (GD) を考慮したギルド内捕食モデルの模式図。(左) 中間捕食者に対するSD (右) 雑食者に対するSD

した捕食者種 j の転換効率 ($i \in \{R, N\}, j \in \{N, P\}$)、 m_i は捕食者種 i の死亡率をそれぞれ表す ($i \in \{N, P\}$)。

このモデルでは、共有被食者は両方の捕食者に対して効果のあるジェネラリスト型防御 (GD) と中間捕食者または雑食者の一方に対してのみ効果がある 2 つのスペシャリスト型防御 (SD) のうちの片方を行うと仮定した (図 1)。 D_i は捕食者種 i に対する防御による共有被食者と捕食者種 i の遭遇率の減少を、 C は防御による繁殖率の減少のコストをそれぞれ表す。これら 2 つは共有被食者による GD 及び捕食者種 i に対する SD への努力量 (e_g 及び e_{si} , $i \in \{N, P\}$) の線形単調減少関数であると仮定する ($0 \leq D_i, C \leq 1$)。また、共有被食者は自身の適応度 (1 個体あたりの成長率 $W = (dR/dt)/R$) が増加するように努力量 e_g, e_{si} を動的に配分できると仮定し、その動態を以下のレプリケータ様方程式を用いて記述する。

$$\frac{de_g}{dt} = v_g e_g \left\{ \frac{\partial W}{\partial e_g} - \left(e_{si} \frac{\partial W}{\partial e_{si}} + e_g \frac{\partial W}{\partial e_g} \right) \right\} \quad (2-A)$$

$$\frac{de_{si}}{dt} = v_{si} e_{si} \left\{ \frac{\partial W}{\partial e_{si}} - \left(e_{si} \frac{\partial W}{\partial e_{si}} + e_g \frac{\partial W}{\partial e_g} \right) \right\} \quad (2-B)$$

v_g, v_{si} は GD 及び捕食者種 i に対する SD への努力量の適応速度を表す ($i \in \{N, P\}$)。式(2)より、 $v_g = v_{si}$ ならば共有被食者による努力量の総量には $0 \leq e_g + e_{si} \leq 1$ のトレード・オフが存在する。以上のモデルを、防御がそれぞれの種の個体群密度に与える影響に注目し、数値シミュレーションによって解析する。

その結果、適応的防御によって全ての種の個体群密度が、共有被食者の防御がないときよりも、増加する場合があることが示された (図 2: 全ての種の個体群密度 (記号で示す) が防御がないとき (点線で示す) を上回る)。系が不安定になる場合を除き、共有被食者による防御はそれ自身の個体群密度を増加させるのがふつうである。捕食者は、防御による負の効果の他に、被食者密度の増加による正の効果と、他の捕食者を介した間接効果を受けるために、密度は減少する場合も増加する場合もある。雑食者による共有被食者への捕食圧が非常に強いがその経路の効率が悪いとき、中間捕食者よりも雑食者に有効な GD は、共有被食者だけでなく雑食者の密度も増加させる。さらに、雑食者への SD の効率が良くなれば間接効果によって中間捕食者も密度が増加し、全ての種の個体群密度が共有被食者の防御がない場合を上回ることになる。

一方、共有被食者自身の適応度が増加するように防御努力が配分されるにもかかわらず、雑食者への防御の効率が良くなっても共有被食者の個体群密度が必ずしも増加しない (図 2 左)。共有被食者の防御は雑食者からの負の直接効果 (捕食) を減少させると同時に、中間捕食者を増加させる効果ももつので共有被食者の捕食リスクを増加させる負の間接効果を及ぼす。

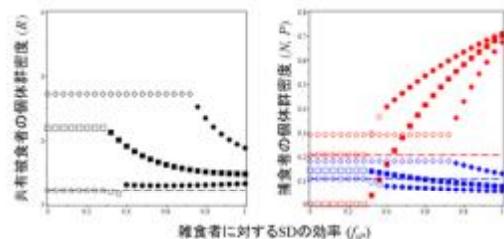


図2: 赤と青は中間捕食者と雑食者の密度をそれぞれ表す。線は防御がない場合のそれぞれの種の個体群密度を表す。それぞれの記号は雑食者に対するGDの効率 (f_{gp}) を表す。○: $f_{gp} = 0$, □: $f_{gp} = 0.3$, ◇: $f_{gp} = 0.6$ 。塗りつぶしは共有被食者がGDとSDを併用していることを示す。

後者の効果が前者を上回れば、効率の良い防御が被食者の個体群密度を減少させることが示唆された。

第2章 害虫の防御と雑食性天敵のスイッチング捕食が生物的防除の効率に与える影響

本章では、共有被食者が害虫、捕食者が天敵である場合に、生物の行動による種間相互作用の動的な変化が個体群密度に与える様々な影響を天敵による生物的防除の先行研究と関連付けて考察する。生物的防除では、防除効率を高める目的で1種の害虫に対して複数種の天敵を用いる場合がある。一見、複数種の天敵を導入すると害虫の密度がより減少するように思われるが、いくつかの先行の実証研究は複数種の天敵導入によって害虫の密度が1種の天敵導入時よりも増加することを示している。その原因の1つが天敵間の捕食-被食関係（ギルド内捕食）である。一方、ギルド内捕食の古典的な理論研究は、害虫の密度が、複数種の天敵導入によって常に増加することを示唆しており、実証研究の結果と部分的に矛盾することが指摘されている。

本章では、共有被食者の適応的防御に加えて、雑食者のスイッチング捕食（より個体群密度の大きい被食者をより多く捕食する捕食様式）をモデルに組み込むことにより、それらが独立的または共働的に害虫の個体群密度に与える影響を調べ、生物的防除における複数種天敵導入の有効性を評価する。

害虫、中間捕食者、雑食者の個体群密度をそれぞれ R, N, P とおき、個体群動態のモデルは、前章と同じものを用いる。害虫の適応的防御は GD だけを行う場合、2種の捕食者それぞれに対する2種類の SD を行う場合と、防御を全く行わない場合を区別する。雑食者のスイッチング捕食を表すために、雑食者の害虫及び中間捕食者に対する捕食率を Holling の III 型の機能の反応を用いて以下のようにそれぞれ記述する。

$$\frac{D_P a_{RP} R^2}{1 + D_P a_{RP} h_{RP} R^2 + a_{NP} h_{NP} N^2} \quad (5-A)$$

$$\frac{a_{NP} N^2}{1 + D_P a_{RP} h_{RP} R^2 + a_{NP} h_{NP} N^2} \quad (5-B)$$

以上より、害虫の防御の有無と種類（防御なし、SD, GD）と雑食者のスイッチング捕食の有無の組み合わせから合計6つのモデルを構築し、それぞれにおいて、中間捕食者または雑食者を単独で導入した場合と2種の天敵を同時に導入した場合で、害虫の個体群密度の大小を比較する。

害虫が防御をしないとき、雑食者のスイッチング捕食の有無によらず、害虫の個体群密度が最も小さくなるのは中間捕食者を単独で導入した場合であった（図3）。一方、害虫の GD を仮定すると、雑食者がスイッチング捕食をする場合、雑食者と害虫の遭遇率が小さく天敵間のギルド内捕食が強い場合に限り、複数種の天敵導入によって害虫の密度が

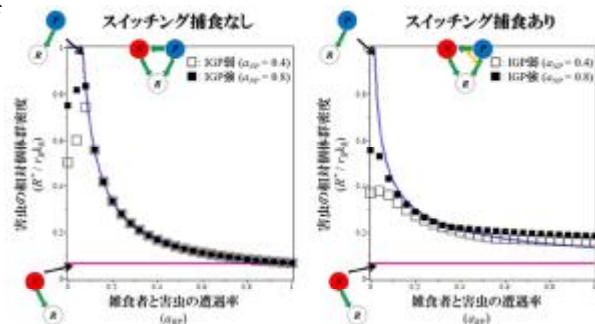


図3: 害虫が防御をしない場合の害虫個体群密度。赤線は中間捕食者のみ、青線は雑食者のみを導入した場合の害虫の個体群密度、記号は2種の天敵を同時に導入した場合の害虫の個体群密度をそれぞれ表す。□: ギルド内捕食が弱い ■: ギルド内捕食が強い

最も小さくなることが示された（図4右）。雑食者は共有被食者をあまり捕食しない一方、中間捕食者を捕食してその数を減少させる。すると、両方の捕食者からの捕食が小さくなるため、共有被食者はGDをしないことが適応的になり、防御の低下により、2種の天敵を導入した場合に、個体群密度が最も小さくなる場合があると考えられる。次に、害虫の2種類のSDを仮定すると、雑食者がスイッチング捕食をしない場合でも、ギルド内捕食が弱い場合に、複数種の天敵導入によって害虫の密度が最も小さくなった（図5左）。共有被食者が一方の天敵に対するSDにより多くの努力を投資すると、もう一方の天敵に対するSDが薄くなる。その結果、2種の天敵を導入することで共有被食者の密度が最も小さくなったと考えられる。さらに、雑食者のスイッチング捕食を合わせて考慮すると、ギルド内捕食が強い場合でも、複数種の天敵導入によって害虫の密度が最も小さくなった（図5右）。雑食者がスイッチング捕食をする場合、共有被食者の密度が小さくなると、雑食者からの捕食率が下がるため、雑食者に対するSDに努力を投資しないことが適応的になる。さらに、中間捕食者が雑食者によって抑制されると、中間捕食者に対するSDにも努力を投資しなくなる。その結果、全ての防御を捨てるために、共有被食者の密度は2種の捕食者がいる場合に最も小さくなると考えられる。

以上より、害虫、天敵それぞれの形質の種類及び組み合わせに依存して、複数種の天敵導入の有効性が定性的に変化しうることが示唆された。

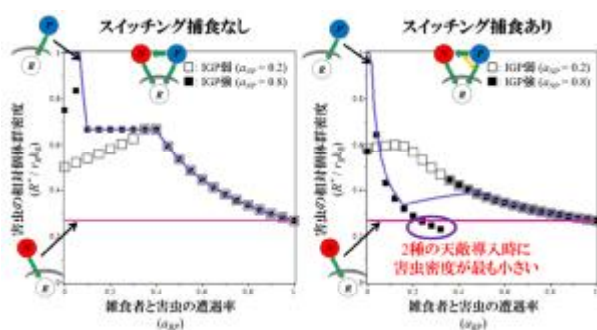


図4: 害虫がGDをもつ場合の害虫個体群密度。赤線は中間捕食者のみ、青線は雑食者のみを導入した場合の害虫の個体群密度。記号は2種の天敵を同時に導入した場合の害虫の個体群密度をそれぞれ表す。□: ギルド内捕食が弱い ■: ギルド内捕食が強い

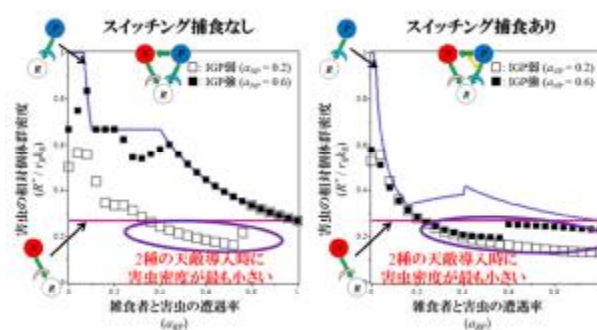


図5: 害虫がSDをもつ場合の害虫個体群密度。赤線は中間捕食者のみ、青線は雑食者のみを導入した場合の害虫の個体群密度。記号は2種の天敵を同時に導入した場合の害虫の個体群密度をそれぞれ表す。□: ギルド内捕食が弱い ■: ギルド内捕食が強い

総括

本研究によって、従来のモデルではほとんど研究されてこなかった、生物の行動の変化が個体群密度に与える様々な影響が示された。特に、農業生態系における生物的防除の事例研究では、従来のモデルで説明できないような結果が報告されている（例: IGPを含む2種の天敵導入による効率の良い害虫防除）が、生物の行動を考慮することでそれらを説明できることが示された。今後の研究では、より現実的な要素（空間構造など）を合わせて考慮することによって、実際の農場における防除手法の発展に貢献することが期待される。

参考論文

Ikegawa Y, Ezo H, Namba T, (2015) Effects of generalized and specialized adaptive defense by shared prey on intra-guild predation. *J. Theor. Biol.* **364**: 231-241.

Ikegawa Y, Ezo H, Namba T, Adaptive defense of pests and switching predation can improve biological control by multiple natural enemies. *Popul. Ecol.* in press.

Ikegawa Y, Ezo H, Namba T, Tuda M, (2014) Effects of nonspecific adaptive defense by pests on efficiency of biological control by multiple natural enemies. *J. Fac. Agr., Kyusyu Univ.* **59**: 305-311.

学位論文審査結果要旨

多くの野生生物の絶滅と生物多様性の減少が危惧される中、生物多様性の維持機構の一つとして生物間相互作用に注目が集まっている。生物間相互作用は、被食者の対捕食者防御や捕食者の餌選択行動の変化により改変を受けるが、池川氏は、複数種の捕食者が存在する場合に、生物行動の変化が生物群集内の個体群の存続と個体数の増減に与える影響について数理モデルを用いて調べた。特に、複数の捕食者が共有する被食者が害虫である場合には、応用問題として天敵導入による害虫防除の効率の解明につながる課題である。

1章では、**Nakazawa et al. (2010)**のモデルを拡張し、同じ被食者を利用する複数の捕食者の一方が他方を食うギルド内捕食が起こる場合に、両方の捕食者に有効な一般的防御と一方の捕食者にのみ有効な特異的防御に、被食者が防御努力を適応的に振り分けることができることを仮定した研究結果について記述している。池川氏は、2つの型の防御を使い分けることが2種の捕食者の存続可能性と系の安定性に寄与し、個体群密度と防御努力のさまざまな振動を引き起こすことを明らかにした。また、被食者が中間捕食者に一般的防御と特異的防御を併用する場合は被食者の個体数が増えるが、上位の雑食者に二つの型の防御を併用する場合は、被食者の個体数が減ることを示した。

2章では、農業生産現場への応用を意識して、2種の天敵間にギルド内捕食が起こり、害虫が中間捕食者と雑食者にそれぞれ特異的な2種類の防御を適応的に使い分けることができる場合に、1種の天敵導入と2種の天敵導入のどちらが害虫の防除に有効であるかを調べている。池川氏は、防御によって害虫は個体数を増やすことができるが、防御努力の制約から、2種の天敵に同時に十分な防御努力を振り分けることができないため、ギルド内捕食が弱ければ、2種の天敵導入は1種の天敵導入よりも有効になることを示した。さらに雑食者が、相対的により多い餌に相対的により大きな探索努力を集中するスイッチング捕食を行う場合は、低個体数での絶滅リスクが軽減するため被食者に防御を放棄させる効果を持ち、ギルド内捕食が強くても、2種の天敵導入を1種の天敵導入よりも有利にすることを明らかにした。

以上の結果は、生物の行動の変化が生物間相互作用の改変を通して生物群集の構造に及ぼす影響について新たな知見を加えるものであり、すでに2報の学術論文として著名な学術雑誌に掲載されている。以上を総合して、本論文は学位論文として十分な内容を要していると判断された。