

第 15 回宮地賞受賞記念講演要旨

札幌コンベンションセンター S 会場

3 月 11 日（金）14:00 ～ 15:30

階層的な生物動態の理解・予測に挑むモデリング

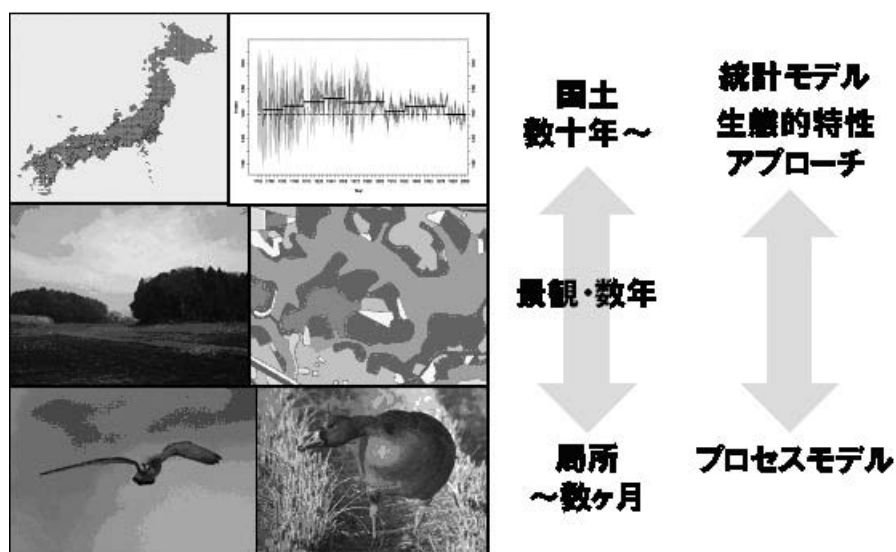
天野 達也（農業環境技術研究所）

近年、生態学においてモデリングが果たす役割の重要性が高まっている。生態学が対象とする生物の動態は、しばしば幅広い時空間スケールで多くの要因から影響を受ける。そのため実験的アプローチを適用できないことも多く、生物の動態を模倣することでメカニズムを推測するモデリングが、強力な研究アプローチとなり得る。特に、あらゆる時空間スケールで人類が環境を改変している現在、その生物多様性に与える影響を理解し予測するためにも、生物動態のモデリングは必須である。

多くの生物動態は、時空間スケールによって異なる生態学的プロセスに支配されており、また異なる時空間スケールでは得られるデータがもつ情報量やその質も異なる。このような条件下で生物動態を包括的に理解するためには、スケールの階層構造を意識したモデリングアプローチが必要不可欠となる。

私はこれまで主に農地に生息する生物を対象とし、プロセスモデルと統計モデルを取捨選択することで、個体群・群集の動態を階層的スケールの視点から包括的に明らかにする研究に取り組んできた。局所・数分～数ヶ月というスケールでは調査で得られる情報量も多く、プロセスモデルの構築が有効となる。そこで、個体の意思決定を基盤とした個体ベースモデルを構築し、農地環境の変化が鳥類個体群の動態に及ぼす過程を明らかにした。一方で、景観～国土・数年～数百年というスケールで多種を対象とする場合、詳細なプロセスの解明は一般に困難である。そこで、景観要素と鳥類の空間分布との関係や、広域・長期での個体群や群集の動態といったパターンを統計モデルで定量化し、生態的特性との関係を検証することで、農業活動や気候変動といった生物多様性の駆動要因が及ぼす影響を推測した。これら一連の研究では、対象となる事象やスケールによって異なるモデリング手法を適用し、生物の時空間動態とその駆動要因について包括的な理解を深めることができた。

生態学のモデリングが今後追求すべき目標の一つは、複雑で多様な生物動態を如何に予測するかであろう。特に地球規模で環境の改変が進む近年、広域・長期スケールでの生物動態を限られた情報量で予測するプロセスモデルの開発は、挑戦的な課題であると言えよう。様々な時空間スケールで生物動態を支配するプロセスの抽出と、それを効率的にモデリングする手法の探求は、今後も生態学の重要な課題であり続けるに違いない。



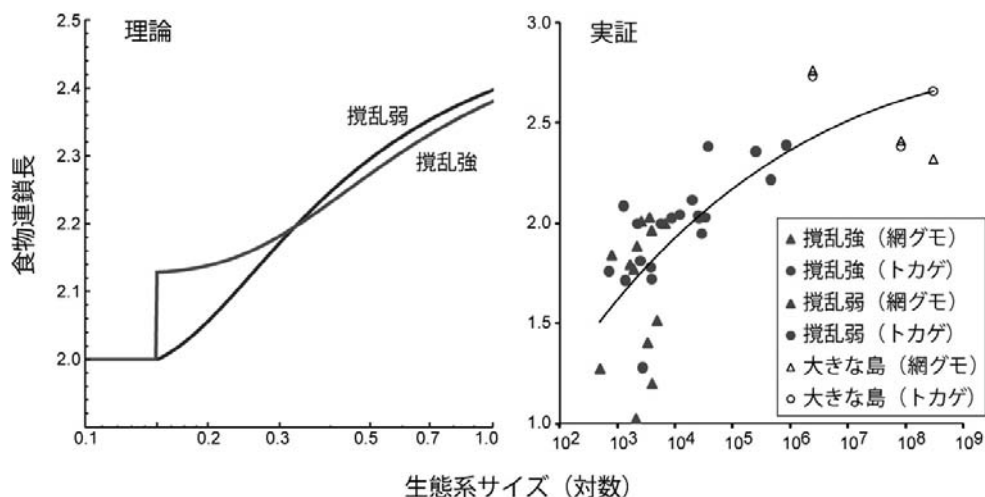
階層的な時空間スケールと適用したモデリングアプローチ

食物連鎖の長さの決定機構：理論と実証から迫る

瀧本 岳（東邦大学理学部）

食物連鎖の長さはどのように決まるのだろうか？ C.S. エルトンによって食うものと食われるものの関係が「食物連鎖」として概念化され、食物連鎖長の自然変異が指摘されたのが80年以上前である。それ以来、食物連鎖長の決定機構の解明は群集生態学の大きな課題の1つとなってきた。古典的に主流だったのは、一次生産性や攪乱が食物連鎖長の主要な決定要因だとする仮説である。しかし近年、食物連鎖が成立している生態系の物理的サイズ（生態系サイズ）が食物連鎖の長さを強く制限しているという証拠が、湖や河川の食物連鎖において見つかりはじめた。そこで私は、数理モデルを用いて、一次生産性や攪乱、生態系サイズがどのように相互作用して食物連鎖長を決定しているのかを調べた。このモデルから、1) 生態系サイズが大きくなると、食うものと食われるものの共存が促進され食物連鎖が長くなること、2) 一次生産性と生態系サイズの影響には相補的な関係がある一方で、一次生産性が高すぎると食うものと食われるものの共存が阻まれ食物連鎖は短くなること、3) 強い攪乱のもとでは高次捕食者が維持されないために食物連鎖は短くなるが、中程度の攪乱では食うものと食われるものの共存が促進され食物連鎖は長くなること、などが分かった。

これらの理論予測のうち攪乱と生態系サイズの影響を野外で検証するために、私はバハマ諸島の陸上食物連鎖の長さを調べた。比較的静かな内海と荒れやすい外海にある島を比較することで攪乱の影響を評価し、様々な面積の島を比較することで生態系サイズの影響を評価した。各島の上位捕食者を調べ、その栄養段階を安定同位体比分析により推定し、食物連鎖長の島間比較を行った。その結果、攪乱が強くなっても、上位捕食者がトカゲから網グモに交替するものの両者の栄養段階は変わらないため、食物連鎖長に違いは生じなかった。その一方で、生態系サイズが106倍になると、上位捕食者の栄養段階が1段階増えて食物連鎖が長くなっていた。これらは数理モデルが示す定性的なパターンとも合致していた。また、この結果は、安定同位体比分析を応用した食物連鎖長研究として初めて陸域生態系での生態系サイズの影響を示したものである。この結果を湖や河川での例に加えて総合すると、水域生態系と陸域生態系で広範に生態系サイズが食物連鎖長の決定要因として重要であることが示唆される。



生物群集と環境のフィードバックループ：微生物の多様性の役割

三木 健（國立台湾大學海洋研究所）

生物集団は環境改変作用により周囲の環境に影響を与え、その結果生じた環境の変化は反作用として生物集団の変化を促す。ここでは、この作用と反作用を生物群集と環境のフィードバックループと呼ぶことにする。「生物群集と環境のフィードバックループが生態系を形作っている」という生物を中心に置いた生態系観は、生態学者にとっては非常に魅力的なものであろう。しかし実際のところ、このフィードバックループはどれほど強固に機能しているのだろうか？

その一例として、陸上植物群集と土壤環境のフィードバックループについて考えたい。植物は大きな環境改変作用を持っており、植物群集内で優占する種の形質が生態系の構造と機能に大きな影響を与えている。特に落葉の分解されやすさは、葉の化学的・物理的性質によって大きく異なるため、植物は土壤中で無機化速度を制御し土壤環境を変えることができると考えられている。植物による土壤環境の改変は植物群集にフィードバックし、植物種間の競争の優劣を逆転させる可能性がある。

多様な植物がすべて自種に有利になるように土壤環境を変える（＝正のフィードバックを生じさせる）とすると、植物はこの土壤改変作用を介して間接的に邪魔をし合い、植物の共存は難しくなるだろう。また、植物の形質と土壤環境のつながりが強いとすると、気候変動や食害量の変化などによって植物の形質が二次的に変化すれば土壤環境も簡単に変わってしまうだろう。

しかし、事実として、実際の多くの森林生態系では多様な植物が共存し土壤環境も急激な変化を見せないようだ。したがって、上記の理論的予想と現実とのギャップは、自然生態系には何らかの機構が隠れていて、植物による土壤改変作用を弱め正のフィードバックを抑えて安定性を高めていることを示唆している。そこで本講演では、落葉の分解過程を担う土壤微生物群集内の機能群の多様性を加味した生態系モデルを用いた研究をもとに、「微生物の多様性が、植物による土壤改変作用を弱めるような緩衝効果を持っている」という仮説*を提案したい。

最後に、これまでの群集理論の発展もふまえて、生物群集と環境のフィードバックループ、生物がさまざまな階層（個体・個体群・群集）で持つ緩衝効果と、生態系の安定性（レジリエンス）の関係について議論したい。

*この仮説の検証については共同研究者による口頭発表 [D2-01] をお聴きください。

第 4 回大島賞受賞記念講演要旨

札幌コンベンションセンター S 会場

3 月 11 日（金） 15:45 ～ 17:45

森林生態系の炭素循環：高山サイトでの 10 年間で分かったことと、分からなかったこと

大塚 俊之（岐阜大学流域圏科学研究センター）

1990 年の IPCC 第一次報告書では、化石燃料の使用によって大気中に放出される CO₂ の約 30% が行方不明とされ、科学的にも政治的にも陸上生態系の炭素吸収量について大きな注目が集まった。さらに 1997 年の京都会議以降は、微気象学的な「タワーフラックス観測」の発展を契機として、陸上生態系（特に森林生態系）の炭素循環と生態系純生産量（NEP）に関する研究が爆発的に増加した。

岐阜大学流域圏科学研究センター・高山試験地の落葉広葉樹二次林（高山サイト）は、日本では最も古く 1994 年からタワーフラックス観測が、また生態学的手法による炭素循環研究も 1998 年から開始されて、両者の長期的かつ詳細な比較研究がなされてきた（図 1）。本講演では、約 10 年間の高山サイトでの集約的な研究から分かったことを、まず整理する。生態学における物質生産の研究は 1970 年代に多くのデータ蓄積がある。一方で、ほぼリアルタイムでの GPP と RE の測定を可能とするタワーフラックス観測の手法は、必然的に生態学的な物質生産と炭素循環の研究手法の再考を促すことになった。例えば、長期的な平均値を推定する従来の積み上げ法による NPP の測定は「タワーフラックス観測」と時間スケールが合わない。高山サイトでは、物質生産研究の手法と方形区を用いた群落生態学的な森林動態研究の手法を組み合わせることによって、年々スケールでの NEP の推定に取り組み、独立な二つの手法による NEP の比較研究を行った（図 2）。さらに長期的な並行研究から、積み上げ法による NPP が微気象学的手法による NEP と平行に年変動し、分解呼吸量ではなく生産量の変動が NEP の年々変動に大きく寄与していることを、野外観測結果から初めて明らかにした。

くしくも、社会的要請に主導された近年の物質生産の研究は、炭素吸収量の推定だけでなく、新たな生態学的な課題を生みだす結果となった。生態学的な炭素循環研究は、吸収した炭素が生態系の「どこ」に「どのように」蓄積していくのかについて明らかにする。遷移が停滞して枯死木の多い高山サイトでは、バイオマスは増加せず、CWD や土壌有機物などのネクロマスとして炭素が多く蓄積している可能性がある（図 2）。高密度の林床ササ群落は炭素蓄積にどの程度寄与するのだろうか。本講演では、さらに、この 10 年間で分からなかったことを整理し、次の 10 年のための問題提起をしたい。



図 1. 岐阜大学流域圏科学研究センター・高山サイト

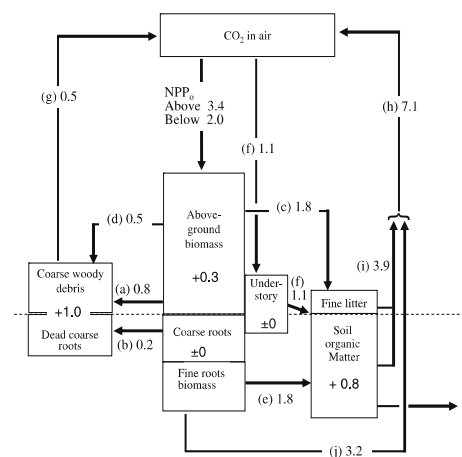


図 2. 高山サイトの炭素循環の概要
(単位 $\text{ton C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)

森林生態系の物質循環における水の役割

— Do you have a monsoon season in your forest? —

大手信人（東京大学大学院農学生命科学研究科）

森林における物質循環研究は、欧米では早くから集水域を対象として行われてきた。これらの研究の殆どは、西岸海洋性か地中海性気候下の森林で行われてきおり、前者の降水の季節変動は明瞭でなく、後者は明らかな冬雨型であるが、いずれにしても、植物の蒸発散の影響も重なって集水域は夏季に乾燥する。一方、日本を含むアジアモンスーン気候下の地域は、明らかに夏季に降水量が増大する。この場合、集水域が他の季節に比べて乾燥するか湿潤になるかは、降水量と蒸発散量の大小関係で決まることになるが、多くの地域で夏季に湿潤になり、土壤中では活発な水移動が生じる。

この違いは、物質循環のプロセスにいくつかの重要な違いを生み出す。例えば、植物と微生物の両方にとって重要な栄養塩である NO_3^- は、普通、自然な森林では夏季の植物・微生物の成長時期に土壤中の現存量は減少し、休止期である秋から冬にかけて増加する。上で述べた西岸海洋性気候や地中海性気候下では、このため、夏季、森林からの流出 NO_3^- 量は低下する。しかし、夏季に降水量が多い日本の森林では一見逆説的なことが起こる。 NO_3^- の土壤中で現存量は夏季に減少しているのに、同じ時期に NO_3^- 濃度が上昇する集水域がしばしば見られる。このことは、土壤中での観察されている NO_3^- の現存量の季節変動が、いわゆる net rate であって、本当は、その時期の NO_3^- 生成の gross rate が極めて大きいことを示唆している。 NO_3^- は、いくらたくさん生成されても、できたものから植物や微生物に消費され、さらに水とともに流亡する。結果、測定される土壤中の現存量は少なくなる。日本の森林では、溪流への NO_3^- の流出量を強く規定するのは、植物や微生物の消費よりもむしろ、降雨流出という水文学的なプロセスであるということができる。このことは、夏雨気候下の森林で NO_3^- の availability を考えるときに、それを一つの要因として考慮にいれなければならないことを示している。

同じ温帯森林であっても、気候条件の違いで窒素循環をはじめとする物質循環の季節パターンにドラスティックな違いがある。蓄積の圧倒的に多い欧米のフィールドでは示せないメカニズムを示し、欧米では軽視されている水移動の影響を考慮する、よりユニバーサルなコンセプトが提示できるという意味で、我々のフィールドは利用価値が高い。

湿地植生の保全と再生のための種子生態研究

西廣 淳（東京大学大学院農学生命科学研究科）

近年、生物多様性保全と生態系修復が社会的課題として認識されるようになった。しかし、生物多様性のあまりにも急速な衰退に対して、有効な対策の立案に必要な生態学的知見は不足している。このギャップを埋めるには、生態学の最新成果をすみやかに現場に反映させるとともに、保全や自然再生の実践の現場を検証実験のフィールドとして活用して研究を進める、両方向の努力が重要である。私はこれまで霞ヶ浦（茨城県）を主なフィールドとして、湖沼沿岸域の湿生植物を対象に、種子生産の制限要因の研究や種子発芽と実生定着の条件に関する研究を行い、その成果に基づく保全・再生手法を提案し、実際に行われた自然再生事業を活用した生態学的研究を行ってきた。

一般に、種子発芽の場所とタイミングは適応度に大きく影響するため、発芽特性には強い自然淘汰を通じた適応が生じる。霞ヶ浦湖岸に残存する植生帯に典型的な 39 種の植物を対象にした分析から、これらの植物のほとんどが、春先に低下し秋には上昇するというかつての霞ヶ浦の水位季節変動に適応した性質をもつことが示された。現在の霞ヶ浦では、利水と治水を目的とした水位操作のため、過去とは季節的に逆転した水位変動が生じている。この水位管理は湖岸の植物に不適応を生じさせ、湖岸植生における種多様性の低下の主要な原因の一つとなっていることが示された。また得られた結果を活用し、湖の水位管理方針の変更が湖岸の植物に及ぼす影響を予測する単純なモデルを提案した。

湖岸の湿地植生の喪失原因として水位操作と並んで重要なのは、人工護岸化等に伴う湖岸地形の変化である。霞ヶ浦では、湖岸地形を修復し湖岸植生が成立する場所そのものを再生させる事業が行われた。この事業では、湖底堆積土砂中の土壌シードバンクを活用して種多様性の高い植生を再生させる手法を提案するとともに、その現場を活用した研究を行った。その結果、地上植生から消失して約 30 年が経過した種でもシードバンクが残存している場合があることを確認するとともに、今後の自然再生の目標となる水生・湿生植物の発芽定着適地に関して多くの知見を得ることができた。

湖沼の環境改変が大幅・急速に進む中で、多くの在来植物が新たな環境に適応する時間もなく消失しつつある。植生の一部や土壌シードバンクが残存しているうちに、それらから本来の生活史戦略を学び、管理に反映させる努力が必要である。

岩礁潮間帯における固着生物のメタ群集動態

野田 隆史（北海道大学地球環境科学研究院）

生物群集は、出現頻度が低く個体数も少ない多数の種と、出現頻度が高く数の多い少数の種から構成されることが一般的であるが、その理由の解明は生態学の一大テーマである。

最近のいくつかの研究から、しばしば局所群集はその場所の環境が好適で常に出現する種（コア種）とそうではない種（偶来種）から構成され、両種群では出現頻度分布や個体数分布などのパターンや分布と個体数を決定するプロセスが異なることが示唆されている。コア種と偶来種それぞれの出現パターンとその決定機構を探ることは、生物群集の理解に有効であると思われるが、その成否はいかにすればコア種と偶来種が峻別できるかに依存する。この点で岩礁潮間帯の固着生物群集は理想的な材料である。なぜなら個々の種は潮位に沿った出現のモードを持ち、出現季節が限られる種も多いため、特定の季節と潮位の群集を対象にして各種の出現季節と出現潮位のモードを明らかにすれば、コア種と偶来種の峻別ができるからだ。

そこで北海道東部の25の岩礁で行った9年間の調査から得られたデータを用い、夏の中潮帯の群集構成種を潮位と出現季節を基準にコア種と偶来種に峻別し、1) 生態的特徴、2) 種数の時空間変動、3) 出現頻度分布の形状、4) 局所群集における存否やアバンダンスの動態を左右する要因を比較した。

出現した全41種のうち、コア種は7種すべてが多年生であった。一方、偶来種には季節性の種も含まれていたが、ほとんどは低潮位に分布モードを持つ種であった。コア種は偶来種にくらべ種数の空間変異も年変動も小さく、コア種の出現頻度分布は2峰型なのに対し偶来種は単峰型となるなど、コア種と偶来種では種数の時空間変異や出現頻度分布の形状が大きく異なっていた。さらに、各種の存否やアバンダンスの動態を左右する要因もコア種と偶来種で大きく異なった。たとえばコア種では中潮位が、偶来種では中潮位以外の潮位がそれぞれ加入個体の供給源として重要であることが示唆された。双方の相互作用も非対称的で、偶来種はコア種から一方的に負の影響を被っていることや、コア種同士では種間より種内で密度効果が強く働いていることが示唆された。

以上の結果は、岩礁潮間帯の固着生物群集は、おもに潮位に沿ったニッチの違いに対応したコア種と偶来種から構成され、両種群間では数と分布の時空間動態のパターンとそのプロセスが大きく異なることを示唆している。