

生物はなにを食べる べきか？

"The specialization vs. generalization
in dietary stoichiometry" (仮)

セミナー担当： かつう

Why **WEB**?

生態系では多様な生物が『食物網』を形作る

前回は『食われる』側

『食うー食われる』のダイナミクスが
食われる側(藻類)の多種共存を可
能にした。

資源供給比率の非平衡性ができる

前回のモデルでは 消費者が餌を選ばなかった

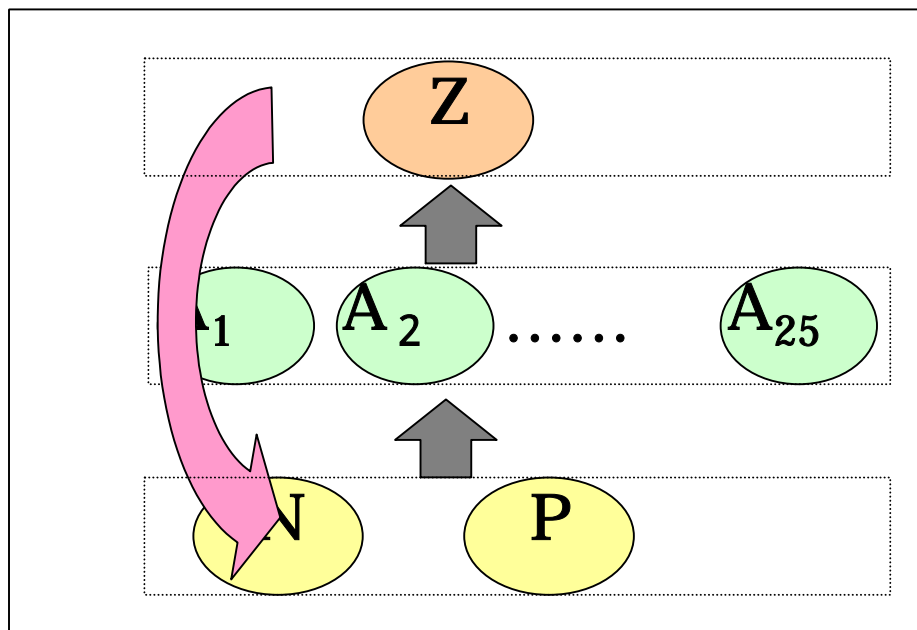
• 浅く小さい湖沼における多種藻類の栄養塩競争

– 藻類食者1種

– 藻類25種

– 栄養塩2種類(N,P)

– 藻類食者は全ての藻類を等しく食べる



こんどは『食べる』側

なぜ生物ごとに餌の違い・
食べ方の違いがあるのか？

=なぜ『食うー食われる』の係に
これほど多くのバリエーションが
あるのだろうか？

『生態学的化学量論』的

良い餌とは...

= 自分の要求する栄養塩
バランスを最もよく満たして
くれる餌

『生態学的化学量論』

Ecological Stoichiometry

生物の活動プロセスにおける制約
要因(=資源)を一つに限定せず、

むしろそれらのバランスに着目する

- エネルギーと物質の共制約 (ex:C-P)
- 複数の物質的制約 (ex:N-P)

転換効率と成長速度仮説

餌の栄養バランス (F_{R1}/F_{R2}) が自分の要求 (θ_{R1}/θ_{R2}) に近いほど、「効率よく」成長できる

摂餌による
栄養塩
転換効率

$$= \frac{F_{R1} / F_{R2}}{\theta_{R1} / \theta_{R2}}$$

食べられる側の
栄養バランス

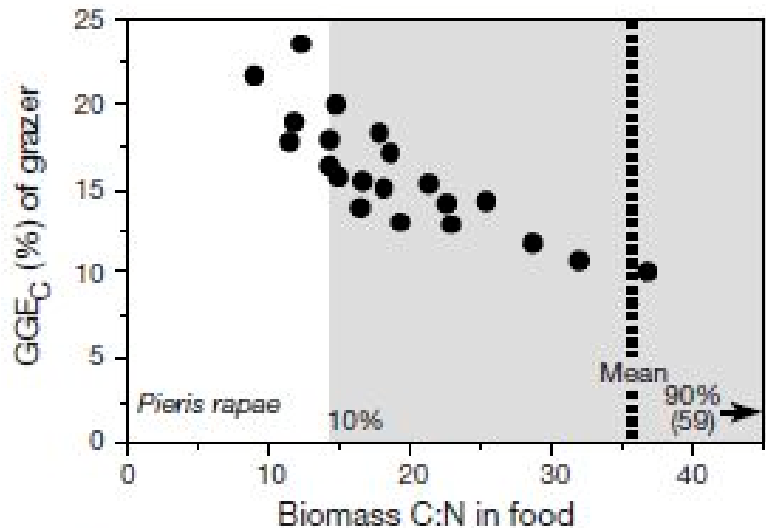
食べる側の
栄養バランス

F_R : 餌の持つ栄養塩Rの量

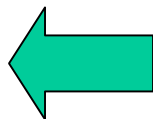
θ_R : ある個体の要求するR量

植物と植食者の場合、 $R1=C$ 、 $R2=N$ or P とすることが多い。

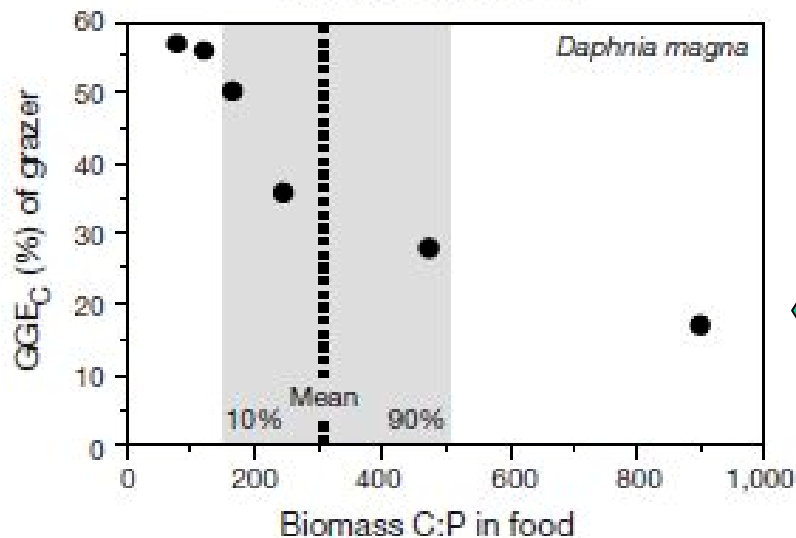
餌として誰を食べるかがとても重要



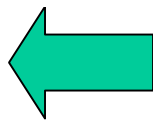
窒素



質の悪い餌
を食べると、
成長効率が
悪くなる。



リン



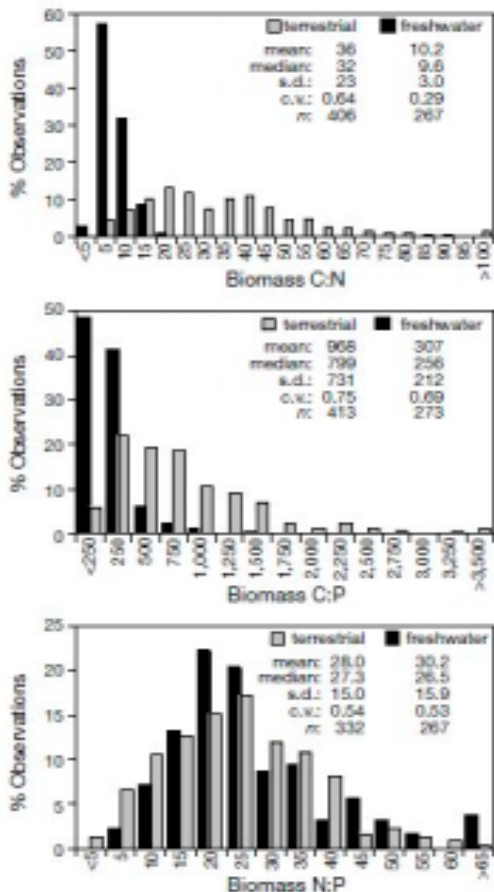
Figures from:

Elser et al. (2000), Nature

『成長速度仮説』

生物体の元素比は種ごとにばらつきがある (=一定の質ではない)

生産者
観察頻度



植食者
観察頻度

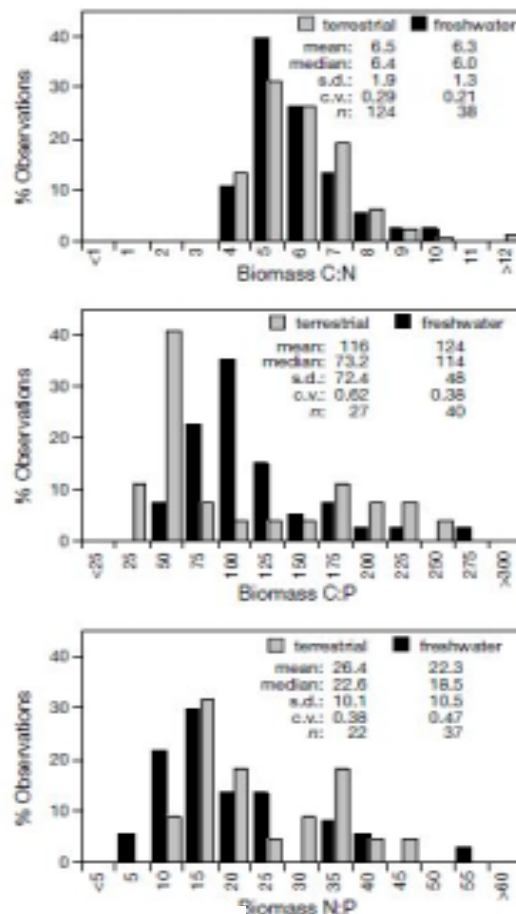


Figure 1 Frequency histograms sur base of terrestrial and freshwater f

Figures from: Elser et al.(2000), Nature

zing C:N:P stoichiometry of invertebrate bilials. All stoichiometric ratios are atomic.

生産者 (観察頻度)

Figures from: Elser et al.(2000), Nature

C:R比がかなり高い

種内のばらつき (個体差) も大きい

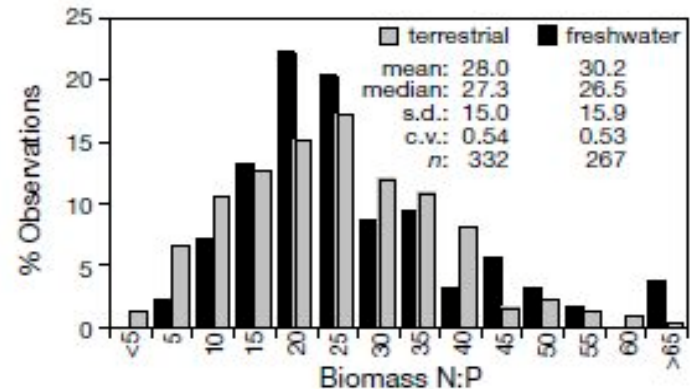
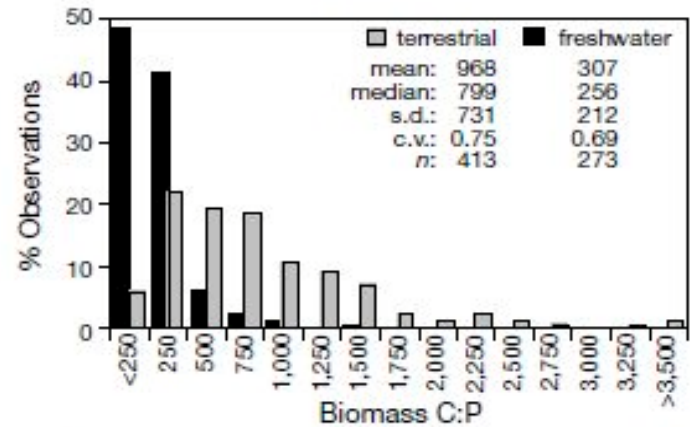
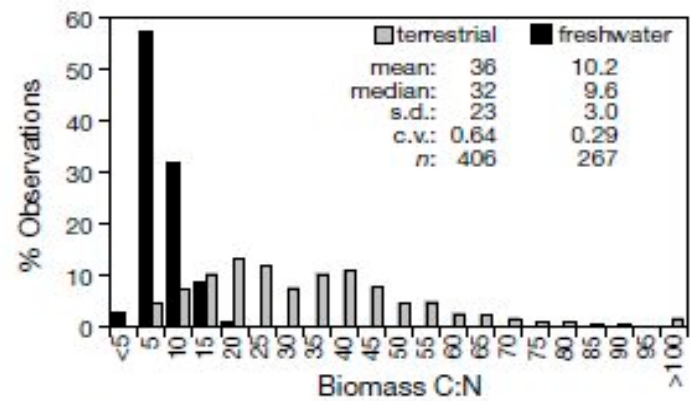


Figure 1 Frequency histograms summarizing C:N:P stoichiometry in autotrophs at the base of terrestrial and freshwater food webs. All stoichiometric ratios are atomic.

植食者 (観察頻度)

Figures from: Elser et al.(2000), Nature

植物よりC:R比は低い

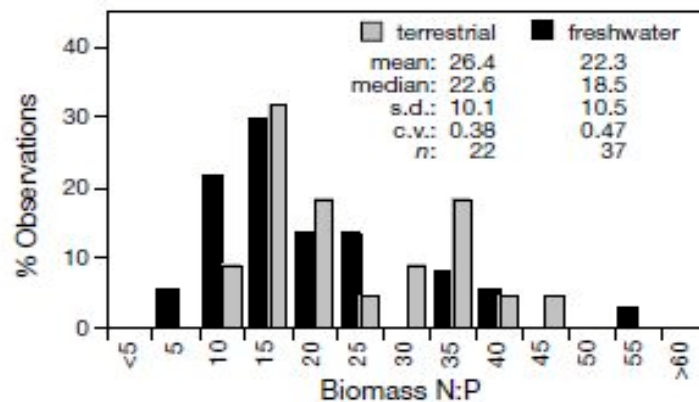
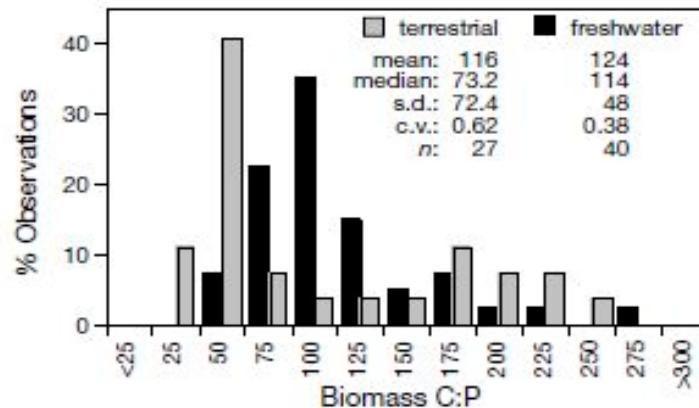
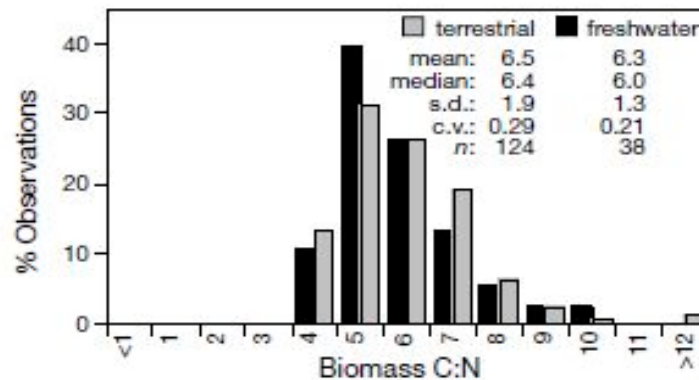


Figure 2 Frequency histograms summarizing C:N:P stoichiometry of invertebrate herbivores in terrestrial and freshwater habitats. All stoichiometric ratios are atomic.

『成長効率の追求の為に、
生物は**自分に似たもの**を
食べたがる』(仮説)

『食うー食われる』の栄養バランスは、
完全には合致しないが
より『質の良い餌』を選んで食べたがる

生物は何を餌とするべきか ～ 1種類にこだわる必要は無い？

•specialist的になる

= 限定された餌のみを好んで食べる (狭食性)

•generalist的になる

= さまざまな餌を組み合わせで食べる (広食性)

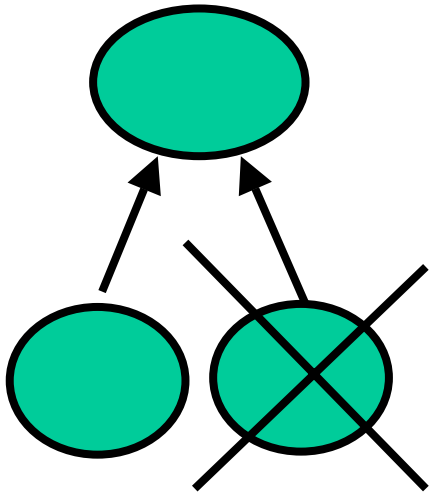
Specialist vs. generalist

現実には両方居る

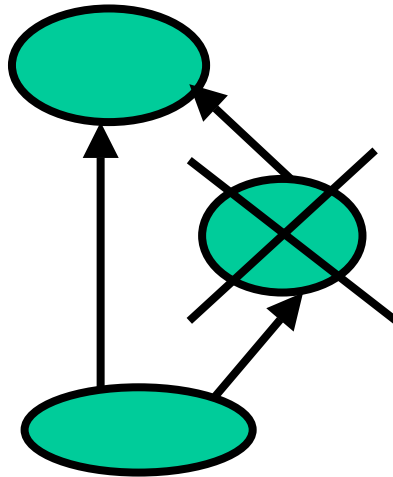
- 大部分の研究は餌の獲得に着目
- specialist
 - 自分の専門とする餌が無ければアウト
- generalist
 - それぞれの餌に対するコストが掛かる
(ex:捕獲能力・摂餌器官・消化/無毒化系・etc.)

餌利用に関する先行研究 ~ Omnivoryは成立しにくい

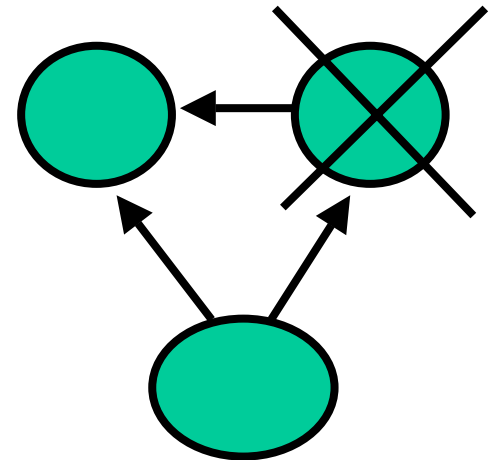
Competitive
prey



Intermediate
predator



Competitive
predator



陸上昆虫のOmnivoryでは、窒素制限の重要性が指摘されている。

- 餌(植物)の質が悪ければ成立する
(栄養塩制限: Diehl, 2003)
- 餌間の質-量のtrade-offによって成立する(補助食: Denno & Fagan, 2003)

しかし、これらの研究は
単純で固定された食物網が
どのような条件下で成立するか？
しか見ていない

複雑な食物網を扱った研究では
餌の質について
ほとんど考慮されていない。

餌の質(化学量論)から 生物の餌利用に関する ニッチシフトについて考える

餌利用の『好み』や『幅』のニッチシフト
について、餌の質という視点での研究
例は(多分)まだ無い。

個体ベースモデルの 生物集団で、餌についての ニッチシフトを観察する

生物の摂餌がどのような条件下で
specialist的になるのか？
generalist的になるのか？

モデルの流れ

餌を探す (餌を選ぶ)

餌を食べる

繁殖成功度を元に、
コピーを残す
(突然変異が起きる)

これを世代数
だけ繰り返す

繁殖成功度 = 二種類の『効率』

- (1) 餌の栄養比率 / 要求バランス
- (2) 獲得餌量 / 獲得努力
 - 扱える資源の種類が増えるほど、ひとつあたり処理能力(効率)が低くなると仮定する。

(1) 獲得した餌の利用に関する形質

ある個体が残せるコピー数を以下の式で与える

$$N = N_{\max} \sum_j e_j \text{Min} \left(\frac{F_{R1,j} / F_{R2,j}}{\theta_{R1} / \theta_{R2}}, \frac{F_{R2,j} / F_{R1,j}}{\theta_{R2} / \theta_{R1}} \right)$$

R1が制限 R2が制限

N : ある個体が残せるコピー数 $F_{R,j}$: 餌 j の持つ栄養塩 R の量

N_{\max} : 最大コピー数 R : ある個体の要求する R 量

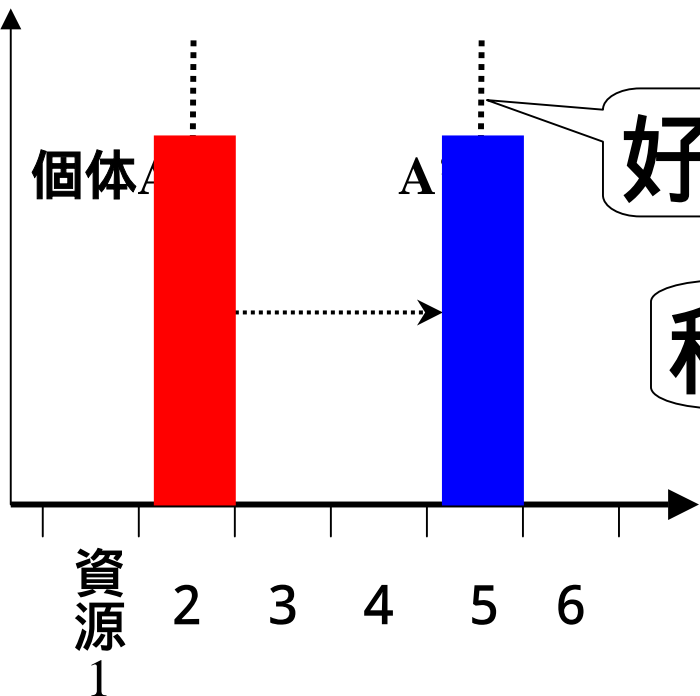
e_j : 餌 j の利用効率

(2) 餌獲得と利用効率に関する形質

獲得
利用
効率

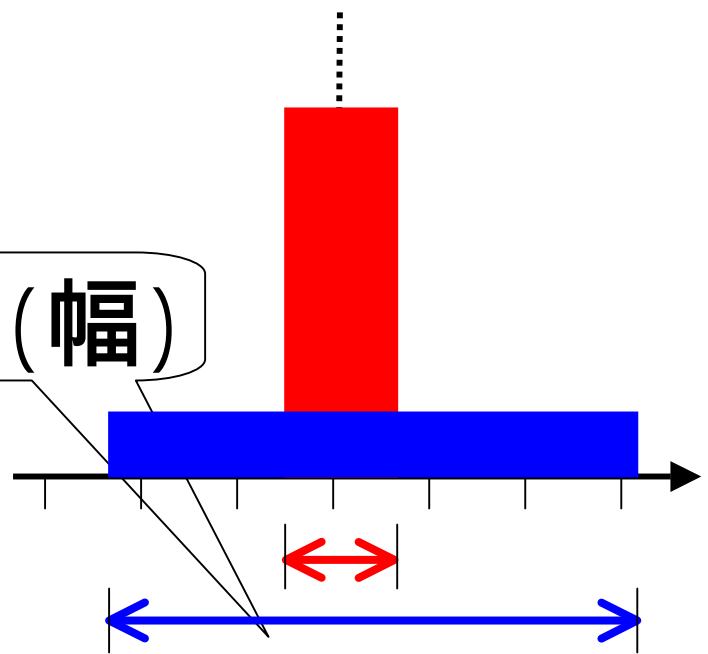
利用資源のタイプが変化

資源の利用幅(種類数)が変化



好み

種類(幅)



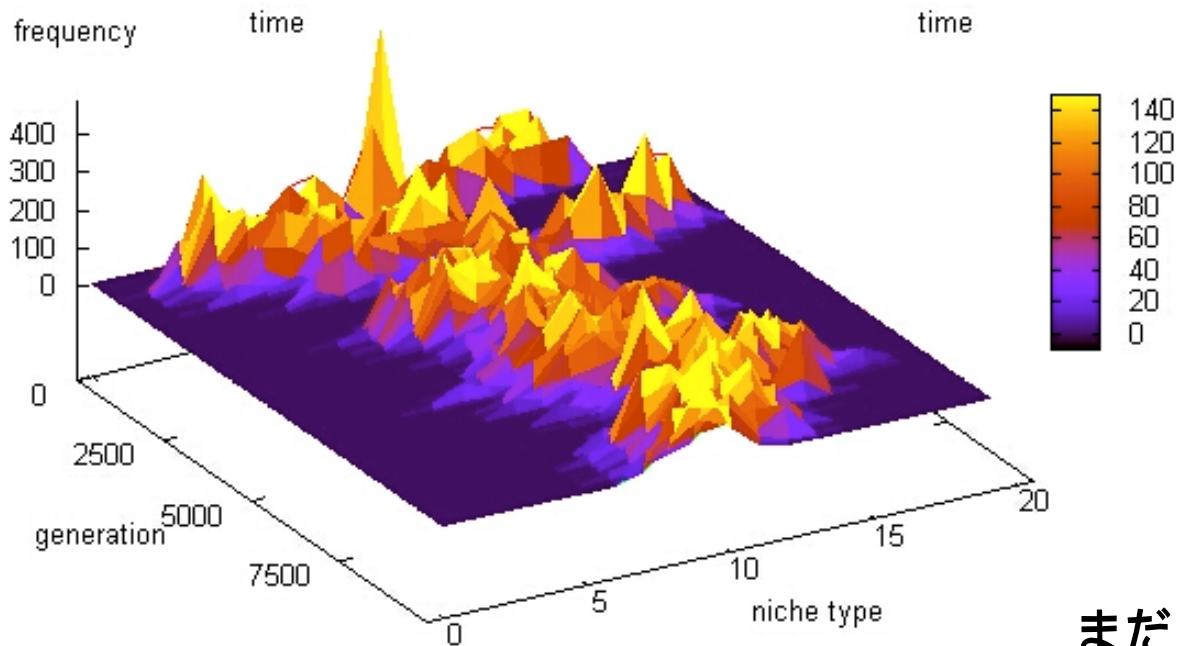
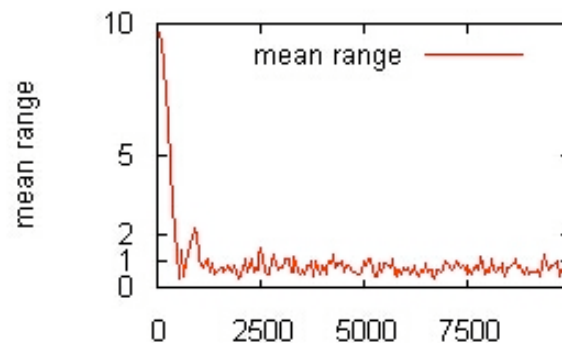
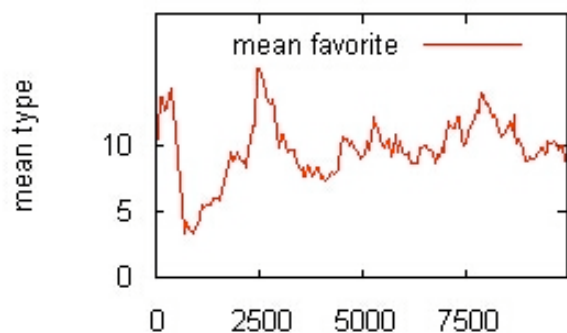
利用する餌

餌利用についてのニッチシフト (突然変異)

- 餌利用に関して、『好み』と『幅』と『効率』の三つのパラメータを考える。
- 『好み』と『幅』に遺伝子突然変異を考える。
- 『幅』と『効率』の間に投資量が一定であるというtrade-offを仮定する。

結果：空間なし・餌を等確率で獲得

餌の質が全部同じ条件ではランダムウォーク？



まだこれだけ...

シミュレーション条件 (改善案 + これから先)

(1) 空間構造なし

「餌の数は無限」と仮定してるのをやめる

ランダムなアクセス順に『好み』に近い餌を獲得する

(2) 空間構造あり:

餌資源の空間分布と餌の探索範囲を考える

一定の探索範囲内でもっとも『好み』に近い餌を獲得する

これから作るモデル

餌資源の空間分布を考える

(2) イメージ

一定の探索範囲内で自分の『好み』にもっとも近い餌から獲得する

・ 集団サイズ / 面積が環境収容力

・ 探索範囲のオーバーラップが競争の強さ

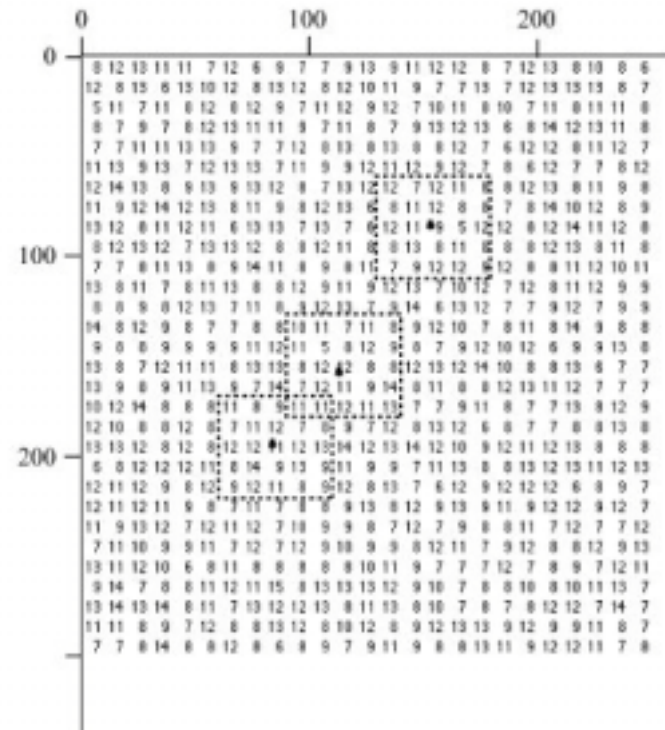


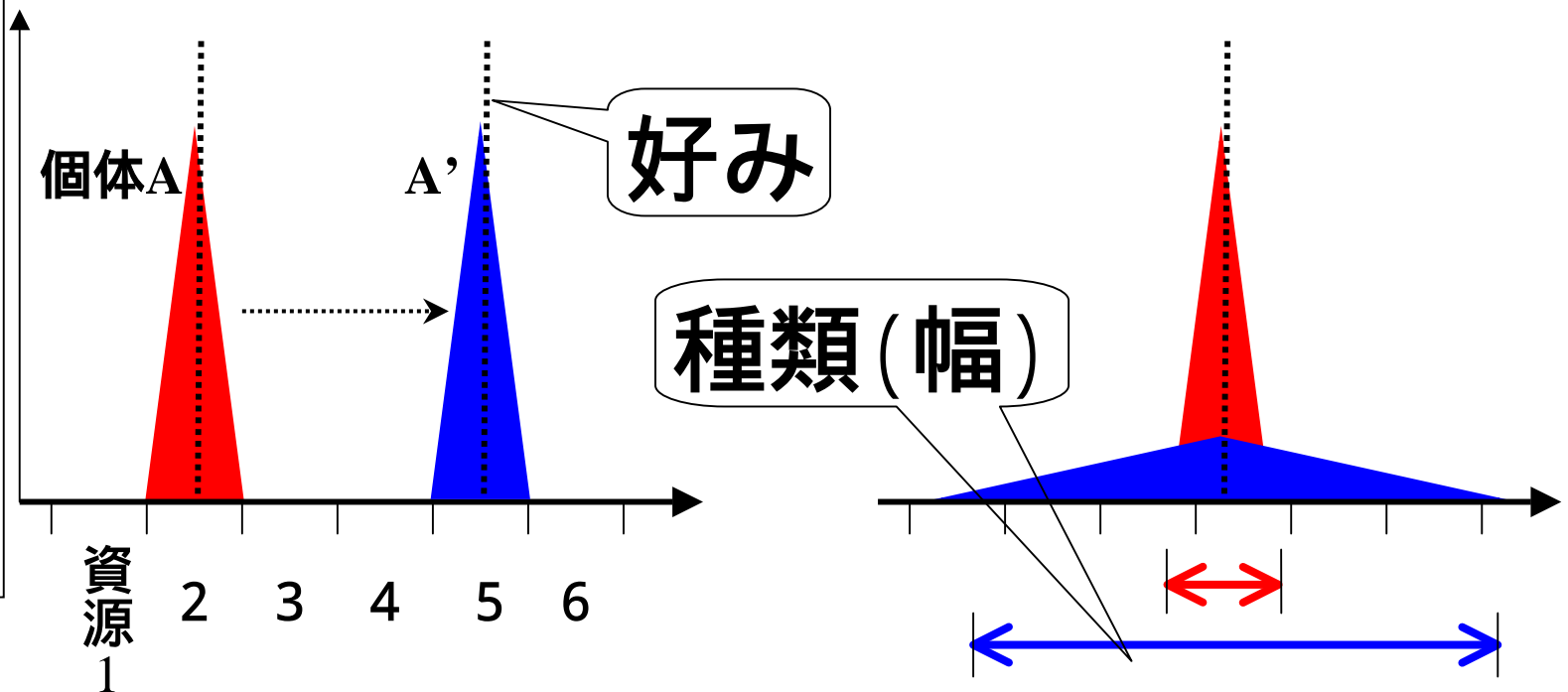
Figure from: Kawata(2002),
Proc.R.Soc.Lond.B.

餌獲得と利用効率に関する形質 (改善案)

獲得
利用
効率

利用資源のタイプが変化

資源の利用幅(種類数)が変化



利用する餌

実は一山型では駄目かも...

まだまだ課題

どのくらい一般性のある話に出来るのか？

- (最重要)

- まともなパラメータを使う

- 2種類の『効率』の相対的重要性

- (現実性)

- コピー様式(二倍体・交配・組み換え)

- 空間のあるモデル

この先の発展：

餌だった同士が互いを餌とみなす

- 『食うー食われる』の関係について、システム全体での効率が最適化されるのではないか？
- システム全体の行き着く先に、(現実にあるような)食物網が形作られるのか？

