

Community Ecology CHAPTER 1

The topology of ecological interaction networks: the state of the art

1.1 Introduction

1.1.1 What do we mean by the 'topology' of ecological networks?

都市間の道路交通網、個体群ネットワーク、知人ネットワーク、シナプスによる神経網、ゲノムネットワーク、細胞内の生化学物質輸送ネットワーク……多様なシステムがネットワークとして描かれうる。本章では、種を「ノード node」、種間の相互作用を「リンク link」とするネットワークを扱う。

生態学的ネットワーク ecological network は主に3つの側面から特徴づけられる。

- ①Topology リンクの配置パターンをあらわす。ノード間の距離や角度に意味をもたない (Fig 1.1a)。
- ②Geometry ノード間の距離が意味 (ex 遺伝的/形態的/物理的) をもつ (Fig. 1.1b)。
- ③The direction and strength of interaction リンクが方向性や強さをもつ (Fig 1.1c)。

本章では、異なるタイプのネットワークトポロジーの起原と影響について焦点をあてる。

1.1.2 Different types of ecological networks

大まかに分けて、リンクによって2種類の情報があらわされる。

- ①ある特定の生物学的プロセスを表わす場合
食物網 (消費者-資源)、植物-ポリネーター、物質 (エネルギー) フロー
- ②さまざまなプロセスの正味の効果を表わす場合 interaction-sign networks
共生相互作用 mutualism (送粉 pollination、associational resistance、促進 facilitation)
競争 competition

1.2 Competition networks

1.2.1 Structural regularities

系統的に類似した種は潜在的に競争者になりうるが、実際に競争している種はほんの一部である (Fig 1.2)。

多くの競争ネットワークでは、生活史やトレードオフにより階層的な構造 hierarchy が起こりやすい。非階層的な構造 (ループ intransitive loop) が生じる例外としては化学物質による干渉が知られる (Fig 1.3)。有毒物質の生産能力・抵抗性・資源の消費能力におけるトレードオフは非階層的な構造が生じさせ、多くの種の共存を可能にする。これは、土壤に生息するバクテリアの高い多様性を説明するかもしれない。

1.2.2 Mechanisms

非階層的な構造による多種の共存は空間的に構造化された環境でのみ生じるものである。一方、空間的に構造化されていない環境においても、種のアバンダンスがカオス変動することで多種の共存が可能になる (Fig 1.4)。近年では、競争排除が起こらない理由として、より細かなニッチ分割が行われていることも知られている ('colourful niches')。空間的に構造化されている環境でもされていない環境でも関係なく、競争排除を起こさないように働くメカニズムも存在する (ex キーストーン捕食)。

1.2.3 Unresolved issues

実際の競争ネットワークはほとんど知られていない。

競争ネットワークは、食物網の安定性をどう変えるか? 非階層的な構造がどのくらい一般的か?

1.3 Mutualistic networks (Fig 1.5)

1.3.1 Structural regularities

ネスト構造をもち、非常に連結性の高い‘核 core’が存在する。

非対称な相互作用構造（連結性の高い種は連結性の低い種と結びつきやすい）をもつ。

自己触媒的な構造 hypercycle, autocatalytic loop をもっていることが示されている。

1.3.2 Mechanisms

共生ネットワークにおける規則性は、系統的類似性（進化履歴）によってある程度説明されうる。

1.3.3 Unresolved issues

進化履歴だけでは共生ネットワークを説明できない部分が多い。共生ネットワークは送粉・種子分散系に限られている。共生関係がより大きな生態学的ネットワークに与える動的な影響は分かっていない。

1.4 Food webs

1.4.1 Structural regularities

本節では、食物網の規則性として主に結合度に焦点をあてる。結合度とは、実際に観察されるリンク数 L を潜在的に起こりうるリンク数 S^2 で割った値のことをさし、他の多くの食物網の特性に影響を与える。近年の食物網データによると、結合度は 0.01-0.35 の値でばらつき、種数と負の関係があるようである (Fig 1.6)。

1.4.2 Mechanisms

結合度に関して、大きく 2 つのメカニズムが考えられている。

①採餌理論に基づいたメカニズム

結合度は消費者が採餌できる餌の数の合計によって決まるので、消費者にジェネラリストが多いのかスペシャリストが多いのかは大きく影響する。最適採餌理論は結合度に合理的な予測を与える。

一消費者あたりの餌数が一定 ($L = kS^2$) と考えられるとき結合度は一定となり、消費者全体で餌数が一定 ($L = nS$) と考えられるとき結合度は種数に反比例する。実際にはその中間的な値 $L \propto S^x$ ($1 < x < 2$) を示し、これは系統や食物網に含まれる生物相の違いにより、結合度と種数には複数の関係が成り立っていると考えられる。

②ネットワークの安定性に基づいたメカニズム

モデル研究により種数やリンク数が多いほど不安定であると考えられてきたが、現在では非常に種数やリンク数の多いシステムが発見されている。

食物網研究では、食物連鎖長の決定要因についても興味をもたれてきた。

①エネルギーの非効率な移動により連鎖長が短くなる

木洞の水たまり実験 (Jenkins *et al.* 1992) や微生物の実験 (Kaunzinger & Morin 1998; Fig 1.7) ではエネルギー制約の重要性が示されたが、これは比較的生産性の低い系でのみの特徴かもしれない。

②連鎖長が長いほど個体群動態の変動が大きくなり、自然界で残りにくい

③生産性が高いほど個体群動態が不安定になり、連鎖長が短くなる (‘paradox of enrichment’)

弱い相互作用は不安定な系を安定化するので、‘paradox of enrichment’の効果を相殺するかもしれない。

1.4.3 Unresolved issues

食物網の結合度に関して、採餌に基づいたメカニズムと安定性に基づいたメカニズムのどちらが相対的に重要なのか分かっていない。