

12.1 A difficult choice between dynamics and complexity?

食物網…「ある生態学的群集の中で、捕食 - 被食関係によって接続された種たちのセット」

生態学的相互作用の一部だけしか含まない。それでも複雑なネットワーク構造を見せる。

・食物網への2つのアプローチ

①二値データを用いたアプローチ<高い多様性 - 静的>

(二値データ…食物網に含まれる種と捕食 - 被食相互作用のリスト)

<欠点> : 種の「分け方」や、データセットの解像度に強く依存する。食物網のスナップショット的な情報しか入っていない。種のアバンダンスや相互作用強度は測定しないため、保全・生態系機能に対する議論には向かない。

②ダイナミクスの入った数理モデル<低い多様性 - 動的>

二種か数種から成る食物網での共進化を考える。種の共存, ボトムアップ・トップダウンコントロールの強さ, ギルド内捕食・雑食の存続条件, 食物網モジュールの安定条件などに対する洞察を与えてくれる。少数種に対して得られたメカニズムが、どのようにより複雑な自然の系に拡張できるかは明らかでない。

■ 残された課題は、多くの種を含む動的なシステムで、食物網の二値・量的な性質を考慮に入れて研究するフレームワークを作ること。

・群集集合モデル

あらかじめ決まった種プールから、局所群集に種が侵入するダイナミクスを記述したモデル。群集が安定となる条件に対して情報を与えてくれるが、進化によって新種が生じることを考慮できない(この点については最近の進化食物網モデルで取り組まれている)

・ *Webworld* モデル

後述。群集進化モデルの一つ。

この章では著者らによる、体サイズの進化に基づく群集進化モデルを用いた研究を要約する。シミュレーションの結果、単一の体サイズ形質からスタートしても、適応放散を繰り返して安定かつ複雑な食物網が形成された。さらに、モデルの結果を他の進化的食物網モデルの結果と比較し、群集進化アプローチの群集生態学への適用の可能性を概観する。

12.2 Community evolution models: mechanisms, predictions and possible tests

「群集進化モデル」というフレームワークの紹介と、群集進化モデルを扱った研究のレビュー

群集進化モデル…突然変異、自然選択の基本進化プロセスから群集を生じさせるようなモデル。

①単一の形質からスタート

②突然変異によって新しい形質が生じる

③定着 or 絶滅（自然選択プロセス）

ミュータントが存続できない場合：

- ・レアなときの fitness が親種の fitness よりも小さい
- ・レアなときの fitness が親種よりも大きい、人口学的確率性によって絶滅

ミュータントが存続する場合の可能なシナリオ：

- ・＜置換＞親種が絶滅し、ミュータントによって置き換わる（最も確率が高い）
- ・＜共存＞親種とミュータントの共存（fitness が頻度依存であるときに起きる）
- ・＜他の種の絶滅＞共存、置換とは別に、ミュータントの侵入の影響で他の種が絶滅

12.2.1 One or many traits?

いくつの形質を扱うか？、どんな形質を扱うか？ ⇒ 群集進化モデルの特性を決定づける。

12.2.1.1 Models in which species are defined by many traits

既存の群集進化モデルの簡単な紹介

・ *Webworld model*

最初の群集進化モデル

複数個（L 個）の形質に基づく。それぞれの形質は K 通りの値をとりえる。形質の K 個の値同士での「相性」を決める $K \times K$ 行列があらかじめランダムに生成してある。種同士の捕食 - 被食関係は、全ての形質に関する「相性」を総合して決定される。（詳しくは Caldarelli et al 1998）

・ *Maching model*

Webworld model に刺激されて考え出された。それぞれの種は、「採餌戦略」を表す長さ n の 0/1 ベクトルと、「採餌戦略に対するもろさ」を表す長さ n の 0/1 ベクトルを持つ。捕食 - 被食相互作用強度は、捕食者側の「採餌戦略」と被食者側の「もろさ」のベクトルがマッチしているほど強い。

※体サイズも入っていて、自分よりも大きすぎる被食者は食べられないと仮定しています。

・ *Tangled Nature model*

種は長さ L の $+1/-1$ のベクトルを、ゲノムとして持つ。ゲノムの可能な空間上の位置同士での相互作用は、あらかじめランダムに決定されている。確率 Θ で相互作用あり、相互作用強度は $[-c, c]$ の一様分布よりランダムに決定（c は定数、相互作用は非対称）。

※このモデルは食物網構造と言うよりは、共進化によって多様な生態系が生じることをシミュレーションするのが狙いようです。

12.2.1.2 Models with a limited number of traits

ここでは著者らのモデルについて説明する。体サイズに基づいたモデルで、それぞれの種は体サイズによって特徴付けられる。体サイズが、生活史パラメータ、捕食 - 被食相互作用、干渉競争を決定する。

- ・体サイズによって生活史パラメータが決まる

繁殖率と死亡率…代謝率に依存，代謝率は体重依存（アロメトリー）

$$f(x) = f_0 x^{-0.25}$$

$$m(x) = m_0 x^{-0.25}$$

※ x …体サイズ， f …繁殖率， m …死亡率

- ・体サイズによって捕食 - 被食相互作用が決まる

体サイズ y の捕食者⇒体サイズ $x < y$ の被食者だけを食われる。一方、 $x \ll y$ の場合、捕食者は被食者を無視する（発見できない，得られるエネルギーが少ない）。これらの条件を満たすサイズ y の捕食者⇒サイズ x の被食者の捕食率関数として、正規分布を仮定する。

$$\gamma(y - x) = \frac{\gamma_0}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(y-d-x)^2}{\sigma^2}}$$

※ σ^2 …捕食率の分散， $x = y - d$ …サイズ y の捕食者にとって最適な餌サイズ

- ・体サイズが干渉競争相互作用を制約する

似た体サイズの種間ほど、競干渉競争が生じやすい。干渉競争の関数は次の step function を仮定する。

$$\alpha(|x - y|) = \begin{cases} \alpha_0 & \text{if } (|x - y| < \beta) \\ 0 & \text{else} \end{cases}$$

これらの体サイズの効果は figure2.1 に要約されている。この様なアロメトリックな要素組み込んだダイナミカルモデルを、以下のように作る。

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(f(x_i) \sum_{j=0}^{i-1} \gamma(x_i - x_j) N_j - m(x_i) - \sum_{j=1}^n \alpha(|x_i - x_j|) N_j - \sum_{j=i+1}^n \gamma(x_j - x_i) N_j \right) \quad (12.4)$$

※ N_i …種 i のバイオマス， $1, 2, \dots, i, \dots, n$ は、サイズ x_i が小さい方から大きい方の順で並んでいる。

N_0 は非生物のリソース総量を表す（数学的な扱いやすさのために、 $x_0 = 0$ とする）。 N_0 のダイナミクスは、流入 I ，系外への放出 e ，消化時に同化されなかった栄養&死体から放出された栄養の再循環率 v によって決まる。

$$\frac{dN_0}{dt} = I - eN_0 - \sum_{i=1}^n \gamma(x_i - 0) N_i N_0 + v \left(\sum_{i=1}^n m(x_i) N_i + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \alpha(|x_i - x_j|) N_j N_i + \sum_{i=1}^n \sum_{j=0}^{i-1} (1 - f(x_i)) \gamma(x_j - x_i) N_j N_i \right) \quad (12.5)$$

N_0 だけを消費する N_1 しかいない状態からシミュレーションを開始した。タイムステップ毎にそれぞれの種に μN_i の確率で突然変異が生じ、新たな形質値 x' を持つ個体群が設立される（ μ は突然変異率/バイオマス）。ミュータントの形質 x' は親種の形質 x を中心とした一定範囲よりランダムに抽出する。ミュータントが侵入したとき、そのバイオマスは絶滅と判定する閾値の値（ 10^{-20} …これ以下のバイオマスになったら絶滅とする）に設定する。

12.2.2 Evolutionary emergence of body-size structured food webs

12.2.1.2 のモデルの結果の説明

・1種からスタートし、多様性は時間と共に上昇⇒多様性の増加は、初めのうちはとても速い。多様性が飽和すると、種組成のターンオーバーは小さくなる(Figure12.2)…進化的準平衡状態。

食物網の最終的な構造はモデルのパラメータに依存

- 形質の総数, 食物連鎖長は主にエネルギーのパラメータ栄養の流入 I , 基本生産率 f_0 に依存
- 干渉競争率 α_0 (Figure12.3)
 - A) 競争が全くない…栄養段階内での多様性が減少…食物網は、食物連鎖になる。
 - B) 小さな干渉競争 ($\alpha_0 = 0.005$ など) …かなり多様な食物網を作った。
 - C) 干渉競争率がとても大きい…fitness は競争に最も影響されるため、他の種と少なくとも β 離れた体サイズへと進化⇒結果的に体サイズは等間隔に隙間が空き、栄養段階構造は無くなる。
- ニッチ幅 $nw = \sigma^2/d$ (Figure12.3)

(捕食者のジェネラリスト度を表す。正規化のため、ニッチが広がると、最大消費率も下がる)

ニッチ幅が狭いと、はっきりした栄養段階構造が生まれる。ニッチ幅が広いと、餌の消費に関する体サイズへの選択圧が小さくなり、栄養段階構造はぼやけたものになる。

※これらの結果と実際の食物網データを比較した結果、実証的なデータセットとのマッチングは、完璧とはほど遠いがこれまでの二値データの食物網を説明するモデルの中でベストなものと同程度だった。

12.2.3 Advantages of simple community evolution models

明確に定義された、少数の形質セットに基づく群集進化モデルのアドバンテージ

12.2.3.1 Comparison with other community evolution models

12.2.3.2 Comparison with binary qualitative models

- 形質と、その種の生物学の間にメカニスティックなつながりがある (トレード・オフの役割が明確)
- 二値データを使ったモデルでは、群集のトポロジー構造を予測するために、群集の他の特性を用いる (群集全体での多様性, 群集の接続度(connectance)をパラメータとして用いる)。パラメータとなる群集のパターンがどのように生じるかは不明。一方、群集進化モデルでは体サイズのような、個体レベルで設定されたパラメータとプロセスによって群集全体のトポロジーの出現を説明できる
- 相互作用強度, 種のアバンダンスなどの量的な情報も得られる
- 進化的に群集が生じる過程すべてを与えてくれる (スナップショット的ではない)

12.2.3.3 Testing predictions

Table12.1 に挙げたようなトポロジー的特性に関して、実証的なデータをモデルの予測値を比較することでモデルをテストできる。しかし、群集進化モデルではダイナミクスに関する情報も得られるので、よりテストできる項目が多い。

12.3 Community evolution models and community ecology

群集進化モデルは群集生態学的に興味深いトピックに対しても面白い洞察をもたらしてくれる。

12.3.1 Community evolution models and the diversity-stability debate

- ・ 著者らのモデルも、Webworld モデルも、大きな多様性を持ちつつかなり安定な群集を生成した
- ・ May(1973)が「多様性が増加するとシステムが不安定になる」という可能性を提示して以来、多様性と安定性の関係について議論されている
- ・ 群集進化モデルのダイナミクスは群集集合モデルと比較して安定性が高い

⇒「進化プロセスによって生じた食物網」の安定性が、進化プロセスそのものと接続することが示唆される

12.3.2 Effects of perturbations on natural communities

- ・ 人間による自然群集への摂動が生物の進化を引き起こすかもしれない
- ・ このことが群集に対してどのような効果を持つか？…群集進化モデルを使って研究できる
- ・ 例えば「大きな生物に対する捕獲」の効果（著者らが現在解析中）

12.3.3 Models with identified traits: other possible applications

体サイズ以外に、候補となる形質

・ ストイキオメトリー

元素比という形質を進化可能な形質とし、生活史や捕食 - 被食関係との関係を仮定したモデルが作れるだろう。それによって、ストイキオメトリーに関係する群集パターンの予測が可能となると考えられる。

・ 分散能力・ハビタット選択

メタ群集フレームワークとの融合によって、分散能力を形質として入れた群集進化モデルが作れるだろう。

生態学のアロメトリー理論(allometric theory of ecology)とのリンク

生態学のアロメトリー理論は、アロメトリー関係を使って種ごとのバイオマスや、生態系内の栄養の流れなどに対する予測を行う。群集構造のマクロなパターンや生態系機能の記述に成功している。ただし、ダイナミックなプロセスは考慮しておらず、スナップショット的な見方。

⇒体サイズベースの群集進化モデルは、生態学のアロメトリー理論に対する補足となる。

- アロメトリー理論の主要な結果の一つ：「種のアバンダンスの分布が体サイズの関数になる」に関する議論について考える。Damuth(1981)はある種の密度 D はその種の平均体重 x と、 $D = x^{-0.75}$ という関係になると提唱した。Kleiber(1961)による「代謝率 M は個体の体重 x と、 $M = x^{0.75}$ という関係になる」という結果と合わせると、種レベルの代謝量はどの種でも一定になる、と予想される (energetic equivalence rule)
- 実証的な研究の結果は、これを肯定するものも否定するものもある。また、後に複数の栄養段階を含むシステムに対して拡張した研究では $D = x^{-1}$ という結果

⇒群集進化モデルを使って、「共進化によって種間でのエネルギーの等配分が生じるかどうか」をテストした。その結果、個体群密度は体重の減少関数となったが、アロメトリー関係の指数は消費者の競争の強さ、ニッチ幅に依存して変わる、という結果になった。

12.4 Conclusions, and possible extensions of community evolution models

12.4.1 Possible extensions of community evolution models

12.4.2 Empirical and experimental implications of community evolution models

- 体サイズ以外の形質をモデルに入れるために、その形質に関するトレード・オフについての実証・実験的研究が必要
- 量的なデータを含むような実証研究が必要。既にいくらかは存在するが、基準が統一されていない（例えば、種のアバンダンスを記述するのに、ある研究では密度、ある研究ではバイオマスを用いている）
- 食物網に対する長い時間スケールでの研究が必要（種のアバンダンスなどは、季節的な変動は大きいですが、長期でのトレンドは比較的変動が少ないため）
- データをとる際の仮定に対する評価が必要。書誌の情報、胃内容物情報の広範囲な使用、平衡状態の仮定、部分的な情報を用いた全体の推定などが行われているが、それらの方法がどのくらいのエラーを含みうるのか評価する必要がある。また、データにエラーバーを含めるべき。