

## 2. Trophic dynamics of communities

*Herman A. Verhoef and Han Olff*

### 2.1 What types of the dynamics can be distinguished?

なぜ個体群は時間とともに変化するのだろうか？長期的な共存をもたらす個体群動態は以下の4つである。

#### 2.1.1 Stable equilibria

- 多種がある安定した構成 (数理モデルにおける安定平衡点) にとどまるかを調べた研究は少ない。
- 多くの場合で、研究期間に対して対象生物の寿命が長いのが問題である。
- シダ類に生息する 20 種の植食性昆虫は、7 年間、相対個体数と分類学的構成が変化しない (Lawton & Gaston 1989)。
- 熱帯サバンナでは 25 年の間、大型草食獣の種構成が安定していた (Prins & Douglas-Hamilton 1990)。
- バクテリア食の繊毛虫 (捕食者) と 2 種のバクテリア (餌) を用いた実験では、高い希釈率下では、繊毛虫に好まれないバクテリアが絶滅した後に、残った 2 種は安定平衡点で共存した (Becks et al. 2005)。

#### 2.1.2 Alternate equilibria

- ある生態系では、代替平衡点と臨海転換点 (critical tipping point) の可能性が示唆されている (湖など)。
- 実験的に多重安定点の存在を実証するのは難しい。
- ある代替安定点から別の安定点への移行は、「カタストロフィック・レジームシフト」と呼ばれる。

#### 2.1.3 Stable limit cycles

- Lotka-Volterra モデルの捕食者-被食者動態は中立安定を導くが、Holling-Tanner モデルではリミットサイクルが生じる。
- 上述の微生物実験では、低い希釈率下で、リミットサイクルがみられる (Becks et al. 2005)。

#### 2.1.4 Chaotic dynamics

- 理論的には様々な種間相互作用がカオスを導くことが示されているが、実験による実証例は少ない
- 上述の微生物実験では、中程度の希釈率で、カオスがみられる (Becks et al. 2005)。

### 2.2 Dynamics of food web modules

- 数種からなるモジュール (Fig. 2.1) の理解はここ 2,30 年で大きく進展した。
- 実際の生態系に見られる複雑な相互作用網には、様々なモジュールが同時に作用し合っている (Fig. 2.2)。相互作用のトポロジーと強度で表わされた食物網は、生物密度と栄養塩などの流量の長期的な平

均値を捉えるように描かれる。実際の個体群動態は、外的な駆動要因にも影響される (Fig. 2.3)。

- 全てのモジュールがあらゆる生態系で同様に重要となるわけではない。たとえば、同じ栄養段階に多くの種を含む草原などでは、資源競争が構造に大きな影響を及ぼし、外洋では栄養連鎖 (trophic chain) が支配的になる。また、見かけの競争とギルド内捕食は偶然より多くみられる傾向にあるが、雑食の程度は生態系間で大きく異なる (Bascompte & Melian 2005)。

### 2.3 Internal dynamics in food web modules or simple webs

- 消費者-資源モデルは、その構造によって、長期的な振動や不安定な動態が起こる (Fig. 2.4)。動物プランクトン *Daphnia* とその餌となる藻類を用いた実験では、同じ環境で振幅が大きな周期 (消費者-資源) と振幅が小さな周期 (コホート) が見られた (Fig. 2.5)。コホートサイクルでは、幼生期の個体が資源競争によって成熟個体の成長を抑制し、幼生が成熟するか死亡した後で成熟個体の成長や繁殖が促進されることで生じる (McCauley et al. 1999)。
- この消費者-資源の周期とコホート周期はより複雑な食物網でもみられる (Leibold et al. 2005)。また植物プランクトンと動物プランクトンからなるより複雑な食物網では、カオスがみられた (Fig. 2.6) (Beninca et al. 2008)、実際の食物網でカオスが検出されることはまれである。

### 2.4 Dynamics enforced by external conditions

- 個体群動態は種間相互作用による内的な要因だけでなく、環境変動などによる外的な要因にも影響される。しかし、消費者-資源動態や食物網研究において、環境変動の影響はほとんど考慮されていない。Vasseur & Fox (2007) は、環境変動による同調性が群集の安定性を促進することを理論的に示した。
- 攪乱 (perturbation) が起きた時に吸収できる (別の状態へのシフトが起こらない) 攪乱の大きさの最大値を生態学的レジリانسという。最近の研究ではレジームシフトの早期予兆警報が開発されている。

### 2.5 Equilibrium biomass at different productivities

- 生産性の変化に伴い、異なる栄養段階に位置する生物の密度が変わってくる (Fig. 2.7)。
- 上位の消費者がトップダウン効果により下位の生物に影響する栄養カスケードがみられる (Fig. 2.7)。
- トップダウン栄養カスケードは主に水界生態系でみられ、陸上では少ない。バロ・コロラド島では、上位捕食者の減少が中間捕食者を増やし、多くの鳥類個体群を絶滅させたと考えられている。
- パハマ諸島では、トカゲがいない島では植食性昆虫の大発生が起こるため、アメリカスズカケノキの葉に防御のための突起がみられるが、トカゲがいる島ではそれがみられない (Spiller & Schoener 1989)。

### 2.6 Dynamics of complex interactions

- 食物網の安定性に弱い相互作用が大きく影響することが予測されている (McCann et al. 1998)。オランダの実験農場の食物網では、弱い相互作用強度が安定性に大きく影響する傾向がみられた (Fig. 2.8) (de Ruiter et al. 2005)。また長い栄養ループは、弱いリンクを相対的に多く含むことが示されている (Fig. 2.9) (Neutel et al. 2002)。