

CHAPTER3: Modelling the dynamics of complex food webs

笠田 実

平成 23 年 3 月 4 日

1 Introduction

ここでは生態学的なネットワークの研究について紹介します。生態学のネットワークを考えることで、生物間相互作用の直接効果だけでなく、間接効果についても考えることができます。実際に、間接効果の方が直接効果よりもストレス要因に対する頑健性に対して強く効いてくることもあります (Ives and Cardinale 2004)。

特にこの章では、生物間相互作用の最も重要な関係の 1 つとして trophic interaction (すなわち食物網) について考えます。異なる場所でも食物網の構造自体は似ているということは多くあり、食物網についての一般的な議論というのが大事です。ただし、食物網というのは複雑な dynamical system (動的システム、力学系) なので、その全貌を明らかにすることはなかなか難しいです。これから食物網にどのように迫っていくかということについて、様々なアプローチからの研究を紹介します。

2 Simple trophic interaction modules and population dynamics

複雑な食物網の構造を考えるには、まず、複雑なネットワークに埋め込まれた単純なモジュールから考えるのがよいでしょう。例えば、単純な 2 者系、3 者系のモデルや実験研究は数多くあります。重要なことは、

単純なモジュール構造から得られた知見がそのまま複雑なネットワークに当てはまるのか。
単純なモジュール構造を複雑なネットワークにどのように拡張したらよいのか。
どのようなネットワークの構造が食物網の性質を特徴付けているのか。

ということになってきます。

この節では、単純な 3 者系の food chain に feeding link を 1 つ付け加えて omnivory module にする (Figure 3.1) とどうなるかについて考えます。このような変化を付け加えるとモデルからは安定化する (McCann and Hastings 1997) という結果と、不安定化する (Vandermeer 2006) という結果と両方出てきます。他にも、実験的には、omnivory 化するという効果は栄養塩濃度に依存して変化するという研究 (Diehl and Fissel 2001) や、栄養段階が増加するような変化は不安定化を引き起こすが、その他のリンクの増加は安定化を引き起こすという研究 (Fussmann and Heber 2002) もあります。

3 Scaling up keystone effects in complex food webs

前説では単純なモジュール構造として 3 者の food chain を考えましたが、ここでは単純なモジュール構造として Figure 3.2a のようなキーストーン種がいるような構造 (キーストーンモジュール) を考

えます。キーストーン種がいる構造が、複雑なネットワーク構造の中でどう振る舞うかがここでの関心です。

キーストーン種とは生態系において比較的少ない生物量でありながらも、生態系へ大きな影響を与える生物種 (Wikipedia) ですが、ここでは捕食を通じて下位の栄養段階の生物種の競争排除を軽減する種としています。その軽減効果をキーストーン効果と呼びます。このキーストーン効果の強さは、local interaction module という、目的のモジュール (ここではキーストーンモジュール) から 1,2 リンク程度の距離までの構造に依存します (Brose et al. 2005)。逆に巨大なネットワーク全体の構造は多くの場合キャンセルアウトされ、モジュールに強い影響を及ぼしません。このことから、今まで考えられてきたモジュールよりは大きいけれど、ネットワーク全体よりは小さい構造が大事である、と筆者ら主張しています。

4 Diversity/complexity-stability relationships

ここからは、どのようなネットワークの構造が、食物網を特徴付けるのかという問題、特に、ネットワークの複雑さや多様性は、食物網の安定性にどのように効いてくるのかということについて考えていきます。ここでの安定性とは、基本的に生物種が絶滅せず、種数が減らないということを目指しています。

まずは、ここまでの多様性と安定化の議論の歴史的な背景から。1960年くらいまでは、MacArthur(1955)の「リンクの数が多ければ安定化する」の主張のように、多くのリンクを通じて、1種の over population が抑えられるので、多様性の増加は食物網の安定化に繋がると考えられてきました。この考えの根拠として、農作物の疫病抵抗性は単一作物よりも、いろいろなものを植えた方がよくなるとか、熱帯雨林の多様性は安定であるとか、鳥などの単一種が侵入に弱い、等の知見が上げられています。

しかし、最初に、多様性と安定化の数理モデルをきちんと作成し、分析した May(1972, 1973)の結果からは、逆の結果が証明されました。モデル上では食物網の多様化は不安定化を引き起こします。すなわち、

ネットワークをただ多様化する (リンクの数を増やす) だけでは、食物網は不安定化するので、複雑な食物網を安定化させる別の機構があるはずである。

ということが言えるはずですよ。

5 Stability of complex food webs: community matrices

Mayの解析したモデルはランダムなネットワークでしたが、実際の食物網は決してランダムなネットワークではありません。そこで、de Ruiter et al.(1995)では実際に得られた食物網データに基づくネットワークを解析したところ、食物網を安定化させる構造をもっていることがわかりました。Neutel et al.(2002)はループをもつことが食物網の安定化にとって重要であるということを示しました。

6 Stability of complex food webs: bioenergetic dynamics

Mayらが用いたランダムネットワークを作る微分方程式を、より細かく考えることで、モデルを作ることもできます。この節では、機能的反応 (Figure 3.3) の形が重要であるということ Williams

and Martinez(2004)が示しました。Mayはタイプ1の機能的反応を用いていましたが、Williams and Martinez(2004)はタイプ2とタイプ3の機能的反応を用いました。これは、

$$F(B) = \frac{cB^h}{1 + cT_h B^h} \quad (1)$$

で与えられる関係式の h を1にするか2にするかによって得られます。 B は被食者の生物量、 T_h はハンドリングタイム(食べ物の処理にかかる時間)、 c 生物量の増加に伴うは attack rate の強さを表す定数です。 $h = 1$ ならばタイプ2の機能的反応を表し、 $h = 2$ ならばタイプ3の機能的反応を表します。Williams and Martinez(2004)ではこの h を1から2の間で変化させることで、機能的反応がタイプ2である $h = 1$ の値から少し大きくなってくると安定化が起こることを示しました。

また、Kondoh(2003, 2006)は、捕食者が適応的に利用資源を変動させる(スイッチング捕食)場合には、複雑な食物網ほど群集構造が安定になることを理論的に示しました。

7 Stability of complex food webs: allometric bioenergetic dynamics

アロメトリーは、生物の体の大きさにかかわらず、2つの指標の間に成立する両対数線形関係のことをいいます(Wikipedia)。つまり、2つの指標 T と M の間に、

$$T = aM^b \quad (2)$$

の関係が成り立つことをいいます。ここでは M は体重(一般的にこの指標の1つは体重であることが多いようです)で T は生物の代謝量などの形質を表しています。ここで言いたいのは、生物の体重を無視してはいけないということです。無脊椎動物ではだいたい10倍、脊椎動物では100倍くらい、捕食の体重が被食者の体重より大きくなっています(Brose et al. 2006a)。

Brose et al.(2006b)では、consumer-resource body-mass ratioを「consumerの体重/resourceの体重」で定義し、体重差を考えたモデルを分析したところ、この比率が上がると種の絶滅が起こりやすくなるという結果を得ました(Figure 3.4a)。また、このモデルを個体群動態の安定化の指標である、population negative CVで測ったところ、実際に観測される consumer-resource body-mass ratioのあたりで最も不安定化したという結果が出ました(Figure 3.4b)。これは、実際の body-mass rationのあたりでは、種数は多いけれども、population dynamics自体は不安定になっていることを示しています。これが妥当であれば、body-mass ratioは非常に重要であるということがモデルから言えると考えられます。

8 まとめと感想

この章で重要な問題提起は、

- 簡単なモジュールを複雑な食物網にどう拡張するか
- 食物網のネットワーク構造(リンクの多さ)はどのように食物網の性質を特徴付けるか

ということではないでしょうか。前者に関しては、部分的な研究とそのアプローチが示されましたが、一般的な議論ができる段階にはまだきていないように感じます。後者は、ここでは食物網の多様性と安定性の関係の議論に終始していて、多様性と安定性に関してはだいぶ研究が進んでいるような印象を受けました。しかし、やはり多様性と安定性だけでなく、より一般的にネットワーク構造と食物網の性質について議論できるようになることが重要なのではないかと思います。