

## 8. Sea changes: structure and functioning of emerging marine community

J. Emmett Duffy

### 8.1 Introduction (P.95)

富栄養化によるボトムアップ構造のシフト

大型動物の減少による食物網の歪み

外来種による局所的な群集構造の変化と大きなスケールでの均質化

CO<sub>2</sub>の排出による温暖化と海水表面の酸性化

→emergent(novel) ecosystems の出現

- ・応用的な群集生態学が必要

実際の群集における複雑な相互作用の理解と環境負荷による生態系へのインパクトを緩和

- ・群集生態学の理論の多くは数理モデルと実験により証明されたもの

⇔本当に現実の生態系に当てはまるのか? という疑問

この観点から

- ・漁業が海洋生態系に与える影響を群集生態学の基本的な理論で理解できるかを考える。

…特に、トロフィックカスケード、多様性による安定性への影響、レジームシフト

#### 8.1.1 Fishing as a global experiment in community manipulation

漁業：海洋生態系への大きな人為的インパクトの1つが

一般的に漁業では生産量を最大化させるために、資源量の~50%を漁獲

⇔実際には多くの資源でこの基準を超えて漁獲

- ・現在の海洋生態系では人間が独占的な捕食者

→漁業の生物個体群と群集への直接効果のインパクトは報告されている

⇔漁獲による間接効果のインパクトも大きいことが予想される

ここで、漁業は“どのように群集生態学の理論が実際の生態系に当てはまるか”を試す上で有効なケースになる理由を紹介する。

1. 漁業の影響は多くの地域で同じパターンを持ち、一般性を持つ可能性がある。
2. 回遊魚の漁獲は、群集の操作（ある種の除去）の影響だけをみることができる。
3. 漁業において、いつどのように漁獲されたかという詳細なデータが存在する。
4. MPAs 内の時系列データの蓄積は、漁業の影響をみるためのコントロールとなる。

#### 8.1.2 Physical forcing and the uniqueness of marine ecosystems

陸域と水域（外洋域）では物理環境が大きく異なり（大量の水の存在）、これが生態系の構造の違いを生み出す。

1. 浮力の存在により陸域のように一次生産者の体サイズが大きくない。そのため、植食

される割合が高い (⇨陸上の樹木などは限られた部分しか植食されない)。また植食者への転換効率も良い。強いトップダウン効果が働きやすく、トロフィックカスケードが起こりやすい。

→海域では陸域より食物網の改変に対する系の反応を予測しやすいだろう

2. 水の流れにより無機態やデトリタス、生物の移動が起こりやすい。

ハビタット間の補助(subsidy)、ソース・シンク動態、遺伝子流動が卓越する。

→メタ群集アプローチが有効 (局所的なアプローチでは不十分)

3. 一次生産者小さいことと開放系であることにより、物理的変動と生物学的プロセスが一致しやすい (ex. 栄養塩負荷に対して一次生産者がすぐに反応し、回復する)

→大きな時空間スケールにおける群集を調整する要因 (ボトムアップかトップダウン) を予測しやすいだろう。

## 8.2 The changing shape of marine food webs (P.97)

### 8.2.1 Conceptual background

・漁業では大型魚や量が多い魚を狙う→漁業の影響は強いだけでなく、選択的でもある。漁業に対する群集の反応は食物網の縦方向 (食物連鎖長と雑食) と横方向 (同一栄養段階での種・機能群の多様性や構成) とそれらの相互作用による (Fig 8.1)

…これらは生物の特徴 (体サイズ、食性、生活史) により決められる

→体サイズ、食性、生活史に注目すると、海洋生態系の機能・構造の変化のパターンとそのメカニズムがわかってくる

・多くの海洋生物は生活史の中で、幅広い体サイズと栄養段階を持つ

…海では食物連鎖の頂点の種も幼生の段階では他種の餌となる

→種ではなく体サイズにより食物網が構成される (共食いや雑食が多く、ループする)

成長による栄養段階のシフトは安定同位体比で示されている (Fig.8.2)

⇨食物網の底辺 (一次生産者) と上位捕食者になる種は決まっている。

・捕食者は体サイズが大きく、種数・個体数は少なく、成長速度が遅い

1. 上位捕食者は個体数と環境の確率的変動により絶滅リスクが高く、レジリエンス低い。

2. 捕食者は選択的に漁獲される

→最上位の栄養段階 (1つの機能群) がごっそり無くなる可能性 (食物網の歪み)

### 8.2.2 Empirical evidence for trophic skew in the ocean

1. 漁業による群集の構成の変化

北海では底魚の継続的漁獲により大型捕食魚の減少 (サンゴ礁でも同じパターン)

2. 外来生物の影響

海洋における外来生物の多くは低い栄養段階（植食者や堆積物食者）

→1 と 2 より食物網の構造を歪める(Fig.8.3)

・この例外

くびれ型の食物網…栄養段階の中間の種数が最も少ない食物網

（カタクチイワシなどの1種の植食者が優占）→レジームシフトが起こりやすい

### 8.3 Trophic cascades in the sea (P.100)

#### 8.3.1 Conceptual background

トロフィックカスケードは海洋生態系や他の系の実験で示している

（捕食者の減少により餌生物が増え、餌生物の資源が減る）

実験におけるトップダウン効果は、栄養塩負荷によるボトムアップ効果よりも栄養段階を伝播しやすい (Boree *et al.* 2006)。

→漁業によりトロフィックカスケードが起こる可能性大

#### 8.3.2 Evidence for trophic cascades in open marine systems

海洋生態系は開放系であり、気候の影響などにより緩和する可能性がある

⇔しかし、トロフィックカスケードは実際に起こっている(Fig.8.4)

##### 8.3.2.1 Rocky bottoms

シャチ（上位捕食者）増→ラッコ（中間捕食者）減→ウニ（植食者）増→ケルブ減 (Fig.8.4a)

##### 8.3.2.2 Continental shelves

サメ（上位捕食者）減→エイ（中間捕食者）増→二枚貝減 (Fig.8.4c)

ブルークラブ（捕食者）減 → 巻貝（植食者）増 → アシ減 (Fig.8.4.b)

##### 8.3.2.3 Pelagic systems

クラゲ増→動物プランクトン減→植物プランクトン増

魚食魚減→プランクトン食魚増→動物プランクトン減→植物プランクトン増

湖沼の沖と同様に多様な機能群をもつ外洋でもトロフィックカスケードが起きている。

### 8.4 Biodiversity and stability of marine ecosystems (P.104)

#### 8.4.1 Conceptual background

・多様な群集は環境負荷に対して安定である。

メカニズム：保険効果、機能の多様性（ニッチ分化）、機能の冗長性

・海では漁業のインパクトに対してどのように多様性が機能するか？

→捕食に対する餌生物の多様性の役割から考える

餌種が多様ならば捕食に対して強い種が優占し、餌全体のバイオマスを補償

同様に漁法の違いに対して異なる抵抗性をもつ餌種が優占し、餌全体のバイオマスを補償

→トロフィックカスケードは各栄養段階で種数が少ない場合に起こりやすい

## 8.4.2 Evidence linking diversity and stability in marine systems

海洋における実験でも種多様性がトップダウン効果や外来生物の侵入に対する抵抗性を高めることが示されている (Duffy *et al.* 2005; France and Duffy 2006)。

### 8.4.2.1 Comparisons through time

多様性により全体の漁獲量や生産量は安定している

- ・ 北海では全漁獲量の変動は各種のバイオマスの変動より小さい (Fig.8.5)
- ・ アラスカのサケは多様な個体群が異なる反応を示すことで、全体のバイオマスは一定に。

機能の多様性による安定

- ・ サンゴ礁では植食魚とウニの両方がいなくなると藻類が大発生する。
- ・ 複数の捕食者や捕食者と競争者がいるとき、稚魚の死亡率が密度依存し、安定する。

### 8.4.2.2 Comparisons across space

多様性が低い地域では生態系が不安定になりやすい。

…捕食者の餌のスイッチングができないため

・ 多様性の低いアラスカではラッコからケルプへのトロフィックカスケードが起こるが、多様性が高い南カリフォルニアでは起こらない。

- ・ 64 の海洋生態系で種多様性と漁獲量の関係 (Fig.8.6)

→種多様性が高いほど生産量が高い。漁業崩壊が起こりにくい。回復力が高い。

漁業者はある種が少なくなったときに他種にスイッチングし、最初の種が回復できるから。

### 8.4.2.3 Mechanisms

多様な群集では機能の冗長性が存在するため、1つの機能群全体では安定している。

## 8.5 Interaction strengths and dynamic stability in marine food webs (P.109)

### 8.5.1 Conceptual background

・ 捕食者からのトロフィックカスケードを予測するには食物網のトポロジーと相互作用強度が関係する→1つのアプローチ法がシミュレーションと数理モデル

・ 多くの食物網はコネクタンス網やエネルギー網である

・ エネルギー的に重要なリンクは食物網の機能的に必ずしも重要ではない

→食物網の機能的に重要なリンクが系の安定性や反応に関係している

・ 相互作用強度は群集中の多くのリンクでは弱く、限られたリンクでのみ強い (Fig.8.7)

→相互作用強度の偏りが群集の安定性をもたらすことが示されている (McCann 1998 など)

### 8.5.2 Empirical evidence

実際の食物網において

- ・ どのようにある種の相互作用強度が漁業に対する脆弱性と関係するか？
- ・ どのように食物網を介して漁業が影響を与えるか？

多くのサンゴ礁生態系においてメタ解析した結果、トロフィックカスケードの原因は漁業。

理由：相互作用強度が強い種ほど漁獲されやすい

…一般的に群集内の体サイズの大きな種は強い相互作用強度をもつ

⇔体サイズの大きな種は集中的に漁獲される

→多くの弱い相互作用は漁業によるインパクトから群集を守れないだろう

## 8.6 Alternate stable states and regime shifts in marine ecosystems (P.110)

### 8.6.1 Conceptual background

・レジームシフト(Fig8.8a)

1. 滑らかなレジームシフト、外力と応答変数が線形に近い
2. 急激なレジームシフト、線形ではない
3. 連続ではないレジームシフト、行きと帰りの道が違う、ヒステリシス

・Scheffer and Carpenter (2003)によるレジームシフトを判断する基準

- 1.時系列における急激なシフト、2.時系列における双（多）峰型の個体数頻度分布、
- 3.生態系の状態と外力との関係が2つ以上存在する

→これらが複数当てはまるほどレジームシフトの可能性大

### 8.6.2 Empirical evidence for regime shifts in marine ecosystems

・1931~2000年のモンツキダラの資源量データについて、レジームシフト (Scheffer and Carpenter 2003) に当てはまるかテスト (Collie *et al.* 2004)

1. 資源量が1960年前半に急激に減少し、低い状態が続く(外国船の漁獲による)(Fig 8.8b)
2. 資源量のヒストグラムが双峰型を描く(Fig 8.8c)
3. 1965年を境に漁獲死亡割合(資源量全体に対する)と漁獲量の関係が異なる(Fig 8.8d)

→レジームシフトの可能性大

数理モデルによるシミュレーションの結果、漁獲死亡割合が増加するときと減少するときでは漁獲量は異なる道を通る(Fig 8.8e)→ヒステリシス

・黒海における乱獲によるプランクトン食魚が壊滅(Fig 8.8f-h)

クラゲ(プランクトン食)の増加

…レジームシフトが海洋生態系で普通だとすると、どのような変動メカニズムが関係?

・Feng *et al.* (2004)では24の海洋生態系においてシミュレーション

10年間の乱獲後、漁獲量を弱め、系の状態をその後に70年間追跡し、それぞれの系が最終的に元の状態に戻るかどうかをみた。

→トップダウン効果により系が調整されているときの11~28%で異なる状態へ

…代替安定状態(alternative stable states)

### 8.6.2.1 Mechanisms

レジームシフトによる代替安定状態が起こるときにはいくつかのメカニズムがある。

- ・ 個体数レベルではアーリー効果：個体数が少ないときの正の密度効果
- ・ サイズ依存の加入量、成長量、生産量など
- ・ 単純な捕食者-被食者では、最大捕食圧と被食者の成長率の関係など
- ・ 種の行動的な特異性によるもの

ex. プラクトン食魚全体の個体数が多いときは単一種で群れるが、個体数が減ると異なる種が混ざった群れができて、摂餌効率や繁殖成功率が悪化してより減少する。

- ・ 成長に伴う栄養段階のシフト

2つの安定状態の一方の優占種が他方の稚魚を捕食することでフィードバックが働く

- ・ 生態系エンジニアによる環境改変

ex. 懸濁物が多い状態で活発な底生動物は、安定な状態を好む底生動物の優占を妨げる

多様性とレジームシフトの関係

1. 多様性が低い系ではレジームシフトが起こりやすい (Daskalov 2007; Frank 2007)  
くびれ型の食物網では特によく起こる (低い多様性と低いレジリエンスによる)
2. 外来生物の侵入は多様性の低い系で起こりやすく、レジームシフトが起こりやすい

### 8.7 Emerging questions in emerging marine ecosystems (P.113)

21世紀の海では生態系の物理的な変化 (富栄養化、温暖化、ハビタット改変) とともに、群集構造の直接的な変化 (漁業の乱獲、外来生物の侵入) が起こっている

今回のレビューから次のような疑問が生まれた。

- ・ 群集の単純化により系が不安定になり、レジームシフトが起こりやすくなるのか？
- ・ 乱獲により、ボトムアップ効果からトップダウン効果が支配する生態系へ変わるのか？
- ・ 外来生物の侵入による”invasional meltdown“が海でも起こるのか？

現在、進化が生態学的な時間スケールと同じ中で起こることがわかってきた (Thompson 1998; Hairston *et al.* 2005)

大型な水産重要種において、成熟齢や成熟サイズが早くなっている (Hsieh 2000)。

→ 遺伝している可能性がある。

- ・ 進化と競争回避などの要因による資源魚類の生活史の変化がどれくらいか？
- ・ 進化により自然状態と乱獲状態でヒステリシスを発生させるか？