

## CHAPTER 3 Food Web Dynamics in a Metacommunity Context

### Modules and Beyond

担当：三宅もえ(東大・多様性)

#### Introduction

メタ群集プロセスと食物網の関係は？

メタ群集の *ur-theory* = 島嶼生物地理学…群集の水平構造 (種数と島の大きさの関係 etc) に注目

⇔食物網生態学…群集の垂直構造 (捕食による間接効果 etc) に注目

⇒食物網生態学とメタ群集動態の統合をめざす (食物網に空間も重要 ex.食物連鎖長や種数と面積)

#### メタ群集の4つの視点と食物網

【neutral model】系にいくつかの制限 (餌がないと捕食者はいられない etc)。同様の資源要求性や捕食者を有する種は機能群としてまとめることもある。

【species sorting】古典的な群集生態学の課題 (無生物や相互作用による優占・侵入・排除) に関わる。

【mass effect】異地性流入など、近年食物網生態学で注目。局所食物網に数々の重要な影響 (安定性や競争関係の逆転など) を及ぼす可能性あり。

【patch dynamics】局所群集では種が頻繁に絶滅するが、地域全体としては存続する。強い攪乱が頻繁なときや、局所群集の栄養段階間の相互作用が不安定なときに生じやすい。

#### 食物網生態学の理論的なアプローチ

食物網は複雑→食物網全体の動態を示す理論モデルは極端に単純化されている (=非現実的)

⇒「群集モジュール(単一種の動態と食物網全体の間中に位置する)」で解析

- ・食物網は数種からなる相互作用パターンの繰返し構造をもつとする。
- ・モジュールは複雑な群集を組み立てるブロックにあたる。

#### Conceptual Overview

**Kareiva(1990)** 個体群動態は個体の分散や相互作用によってどのように影響を受けるか？

相互作用に対する分散の影響の強さ：分散率<環境変動の空間的スケール

- ・高い分散率→メタ群集は空間的に広がった一つの群集
- ・低い分散率→生息する種は局所環境条件や種間相互作用のみで存続 既存の食物網理論で記述されるモジュールや食物網全体を見るときにもポイントは同じ。(分散率・パッチスケール・空間的異質性)

群集ができる過程で

- ・分散…分散制限は局所群集へ侵入可能な巢のプールを明確にする

- ・相互作用…侵入者が実際に定着するかを定める。

**Shurin(2001)** 捕食者がソースからの競争種や餌種の侵入を促進し、捕食者の影響は群集の開放度に依存することを実験的に示した。

#### Community Modules and Metacommunities

##### Pairwise Trophic Interactions

空間動態や空間構造が複数種の相互作用の地域的な存続に関わるメカニズムは？

捕食者-餌間相互作用の安定平衡の必要条件…少なくとも一種が密度依存性を経験(複数種の系でも同様)。  
生息地間の移動→「誘導された」局所密度依存性が生じる

N 個体の個体群に I 個体に移入 一個体当たりの成長 :  $I/N$ (←N 増加にともない減少)

負の密度依存性⇒局所相互作用の安定化にはたらく

スペシャリスト捕食者・寄生者

餌が多いとより多く捕食→餌の死亡は密度依存性→資源の開放→局所種多様性の上昇

⇒メタ群集動態がスペシャリスト捕食者-餌関係の存続を促進するなら、餌生物と資源を共有する他種の存続を促進する。

⇒分散によるキーストーン種のアバンダンスや分布のばらつきが群集に大きな影響をもつに違いない。

### Competitive Modules(他章で詳しく扱う)

空間動態は資源を共有して競争関係にある消費者の共存を説明できるか?

**Ruxton と Rohani(1996)** Hassel らの格子モデルを基に、同一宿主をめぐって競争関係にある二つの寄生者の共存がメタ群集で生じうることを示した(攻撃率と移動能力の間でトレードオフを設定)。

**Shurin と Allen(2001)**捕食者が、競争関係にある 2 消費者の局所的な共存を可能にするというメタ群集モデルを開発した。競争する餌のメタ個体群モデルと捕食者-餌間相互作用のメタ個体群モデルの統合

- ・捕食者の効果：地域レベルの共存…促進する⇔局所レベルの多様性…正の場合も負の場合もある
- ・複数のジェネラリスト捕食者がそれぞれ影響を及ぼす場合：捕食者と餌の局所多様性の間に正の相関

### Spatial Determinants of Food Chain Length: Metacommunity Perspectives

分散有り/無しのもので、食物連鎖長を決める要因は何か?

食物連鎖長の制限 古典的な説明…エネルギーや局所相互作用の安定性

**Shoener(1989)** エナジエティック説を拡張

「生産空間」説：ある栄養段階の種が利用できるトータルのエネルギーによって食物連鎖長は定まる。

⇒生産性だけでは説明不十分、生息地面積や体積も食物連鎖長に影響(メタ群集動態から生じる効果)

餌特異性が高いとき、基底種の存続性に影響する空間の効果は高次段階へ伝わる。

メタ群集の定着-絶滅の動態は食物連鎖長を制限する。⇒ドナーコントロールモデルで示す

仮定：消費者は資源があるパッチにのみ定着可能・資源が絶滅すると消費者も絶滅(=強いボトムアップ)

栄養段階 j に位置する種のメタ群集モデル：(式 3.1)

[note]  $p_i^*$  は食物連鎖長 i のパッチの平衡点での割合でもある。

食物連鎖長 n の最高次種が存続する条件： $h_1 > \sum e_j / c_j$  (式 3.2)

$p_j$ : 種 j 占有パッチの割合
$h_j$ : 種 j に好適な景観の割合
$c_j$ : パッチあたり定着率
$e_j$ : 絶滅率

- ・上位種ほど存続は厳しい。
- ・生息地がまばらなとき ( $h_1$  小) はスペシャリストからなる食物連鎖を維持できない。
- ・基底種の最大占有率が低いときは長い食物連鎖を維持できない。

ある栄養段階の種が絶滅すると、その上位の種はすべて絶滅⇒絶滅率はすべて同じか上位ほど高い。

### Alternative Stable States in Food Chain Length at the Landscape Scale

捕食者が餌の定着や絶滅率に影響する(=トップダウン効果)。

3 栄養段階メタ群集ではトップダウン効果は局所安定性を高める効果もある。

**May(1973)**局所動態は最高次捕食者によって安定化することを示した。→代替の安定状態

2 種系の不安定動態では基底種の低密度化・絶滅、さらには中間捕食者の絶滅につながりうる。

⇔最上位捕食者が十分に多いときはパッチ内の絶滅率が低下し、このパッチからの侵入によってメタ群集の食物網全体として安定存続が可能になる。

**Jansen(1995)**消費者の分散は資源の局所絶滅によってのみ生じるとした。餌の減少に対して分散が遅れて生じるため、ランドスケープ全体で資源が減少。回復に時間がかかる。→不安定化

### Shared Predation and Apparent Competition

最上位捕食者が餌を排除することもある。

ジェネラリスト捕食者の場合、代替餌によって捕食者が維持されるため餌種の絶滅に至りやすい。メタ群集において共通の捕食者による餌種の排除は、決して同所的に見られない餌間でも生じうる。

2 パッチメタ群集モデル: 捕食者が 2 種の餌を利用する場合、捕食者の移動性が餌共存に重要だと示した。

仮定: 餌同士の競争はない・捕食者は餌存在時にのみパッチに定着可能・捕食者の影響が強く、捕食者存在パッチの餌は空パッチへ侵入しない=捕食者不在パッチからの分散によってのみ餌の定着が成功種 1(種 2 も同様)と捕食者のパッチ占有率は: (式 3.3,3.4)

モデルの特徴: 2 種の餌が排他的に生息

捕食者が両餌の生息するパッチを移動するため、間接的な負の相互作用が 2 種に及ぶ(=みかけの競争排除)。共存のためには他の餌や捕食者が平衡状態のときは、餌種は少ないときには増加可能である必要がある:

$h_i$ : 餌 i に好適な景観の割合
$p_i$ : 餌 i のみに占有されている景観の割合
$q_i$ : 餌 i と捕食者の両者に占有されている景観の割合
$c_i$ : 餌 i がパッチ i に侵入する係数
$e_i$ : 餌 i の捕食者不在下の絶滅率
$c_{ij}$ : 捕食者のパッチ j からパッチ i への侵入率
$e_{iq}$ : 捕食による餌 i の絶滅率

$$\frac{c_1(h_1 - e_{1q}/c_{11}) - e_1}{c_1 + c_{11}} < \frac{c_2 h_2 - e_2}{c_{21}}, \quad \frac{c_2(h_2 - e_{2q}/c_{22}) - e_2}{c_2 + c_{22}} < \frac{c_1 h_1 - e_1}{c_{12}} \quad \dots(\text{式 3.5,3.6})$$

- ・捕食者による 2 餌種の生息地間の移動ほとんどない…2 餌種は共存。
  - ・捕食者による 2 餌種の生息地間移動が生息地内移動より少ない…2 餌種が共存可能なパラメータの範囲がある。
  - ・餌が捕食者と共存可能な生息地の利用可能性にも、餌同士の共存のための範囲がある。
- 餌がメタ群集で排除されやすい条件: 稀な生息地に特化、低い定着率、高い絶滅率、捕食者に弱いなど

### Community Modules in Spatially Explicit Landscapes

パッチの空間配置を無視せず、局所的な分散を考える。

**Wilson ら(1998)**3 栄養段階の格子モデル(近接セルへの分散、不安定な相互作用)で、格子サイズが食物連鎖の存続に重要だと示した。

- ・小さい格子では局所絶滅を防ぐレスキュー効果が生じるほどの局所個体群が存続できない。
- ・存続のためには3栄養段階の方が2栄養段階より大きい面積の格子を必要とする(分散率の違い)。
- ・格子サイズが大きいほど予想される食物連鎖長は長い(存続の地域メカニズムがはたらきやすい)。

**Bonsall と Hassell(2000)**格子で共通の寄生者をもつ2種の宿主間のみかけの競争を調べた。

- ・単一の閉じたパッチ内では動態は不安定で、宿主の共存はおきない。
- ・均質な系では、理論予測では、寄生率に対して高い内的増加率をもつ宿主が他の宿主を排除する。

このモデルでは・パッチ内で共存のメカニズムはないが、分散が制限されている。

- ・寄生者は両宿主に公平に害を与え、一方の宿主は高い内的増加率を有する。

⇒さまざまな条件でみかけの競争排除が生じると予想されるが：

- ・劣位種が優位種より高い分散率をもつ場合、共存可能(トレードオフ)。
- ・劣位種の分散率が低くても、分散が制限されているメタ群集では空間構造によって共存可能。

## Beyond Modules

種が増えるとモジュールの配置は一気に多くなる→機能群にまとめる

ただし食物網でノードの異質性を無視することには注意が必要。

**Persson ら(2001)**実験的に栄養塩を添加し、系の詳細な構造が栄養塩添加の影響の理解に重要だと示した。

**Abrams(1993)**雑食の有無などのモジュールの構成が異なるとき、生産性に対してモジュール間で反応が異なることを示した。

↓注意も必要だが、食物網の多様性の変化を考えると単純な効果も見える。

**Caswell と Cohen(1993)**攪乱体制を競争種のパッチ動態モデルに重ねて、種多様性は攪乱が中規模のときに最大になることを発見した。

**Wootton(1998)**資源-消費者の等式に密度依存的死亡率と系外からの移入を組み合わせ、攪乱が群集の種多様性に与える影響を調べたところ、移入によって攪乱の多様性に対する影響が変化することがわかった。

## Trophic Island Biogeography :A Step toward Generality

各栄養段階での種多様性が面積によってどのように変わるかを予測する。

2栄養段階間での「最小」島嶼生物地理学モデルを作成。

仮定：各栄養段階の種数はソースからの定着と絶滅によって定まる・ドナーコントロールのみが働く

$$dS/dt = C - E = (c - sS) - eS \quad (\text{式 3.7})$$

平衡状態では  $S^* = c/(s+e)$

島間の種多様性の違いを表すのに  $S = qA^z$  (z:種-面積関係の強度、q:分類群特有のパラメータ)。S\*の自然対数をとって、面積の自然対数について微分すると：

$$z = \partial \log S^* / \partial \log A = (1/c) \partial c / \partial \log A - (1/(s+e)) (\partial s / \partial \log A + \partial e / \partial \log A) \quad (\text{式 3.8})$$

島の面積が大きいと c は大、s・e は小→右辺カッコ内は負→z は正

P:面積 A の島に生息する捕食者数  
S:餌数

C:トータル餌の定着率  
E:トータル餌の絶滅率  
c:餌の定着率  
s:島の種数の増加による定着率の減少  
e:絶滅率

同様に捕食者に関して： $dP/dt = C' - E' = (c' - s'P) - e'P$  (式 3.9)

平衡状態での捕食者多様性  $P^* = c'/(s' + e')$ 。

【 $c'$ に関して】捕食者の定着は餌多様性が高いほど多い ( $\partial c'/\partial \log S > 0$ )。

【 $s', e'$ に関して】種数が多いほど競争が緩和されるに足る餌があり、変動に対するリスク回避効果が期待できるため、餌数が多いと捕食者数は多く ( $\partial s'/\partial \log S < 0$ )、捕食者絶滅率は低い ( $\partial e'/\partial \log S < 0$ )。

⇒捕食者多様性に対して、面積は餌種の多様性を介して間接的に影響する

面積との関係は： $z' = \partial \log P^* / \partial \log A = \dots = zQ$  (式 3.10、3.11)

Qは捕食者群集における種-面積関係の強度を表す。

ジェネラリスト捕食者の  $Q <$  スペシャリスト捕食者の  $Q$  ⇒  $z$  も同様

- ・ジェネラリスト消費者は少ない餌群集でも侵入が容易で、初期侵入は必ずしも餌群集の多様性に依存しない ( $\partial c'/\partial \log S$  が低い)。
- ・ジェネラリスト捕食者の絶滅率の餌種多様性への依存度は低い。 ( $\partial e'/\partial \log S$  が低い)
- ・ジェネラリスト捕食者では餌種の増加による増加は小さい(資源の重複、競争、ギルド内捕食など)。  
( $\partial s'/\partial \log S$  が低い)

[注意]・捕食者動態は餌多様性のみ依存すると仮定。実際は面積が直接捕食者の絶滅や侵入にきくはず。

- ・関係の強度が視点に含まれない。
- ・トップダウン効果を無視している。
- ・示唆されたような関係が存在したとしても、他の要因(環境要因など)も含まれている可能性。

## Linking Food Web Theory to Empirical Studies of Metacommunities

メタ群集動態の4つのモードの相対的な強さで食物網パターンが異なる。

**Cottenie と De Meester** 池の動物プランクトン群集の解析では環境勾配に沿った species sorting が mass effect と比較して強く影響していた。=種間相互作用が強いことを示唆

密度  $N$ 、排除される率  $f$ 、プールからの移入率  $I$  のとき、平衡状態では  $N^* = I/f$  ⇒ 排除率低いと現存量大

**Van Nouhuys と Hanski** チョウのメタ群集研究はモジュールアプローチとよく一致。特定の植物を利用し、寄生者も宿主特異的だから。

**Miller と Kneitel** ウツボカズラ内の群集について捕食や分散などの局所相互作用を明らかにした。

**Resetarits** 生息地選択研究のレビューから、局所相互作用が強く分散率に影響することを確認した。

## Conclusions

群集生態学のほかの古典的なモジュール(ギルド内捕食など)についても、侵入-絶滅動態や mass effect を考慮していくことで、共存や排除に関して新たな知見が開けるだろう。

これらのモジュール解析を食物網全体に反映させていくことが重要である。