

Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species

Bo Ebenman and Tomas Jonsson

群集内の種は相互に依存しあっているために、ある種が絶滅すると、それが引き金となって2次的な絶滅が次々と起こり、群集の機能や安定性が劇的に変化させてしまう可能性がある。したがって、2次的絶滅がどのくらい起こりやすいかを調べることは大変重要である。群集存続可能性分析はこの目的につかうことのできる新しい技術である。この分析は、群集構造の脆弱性やキーストーン種の特定にも使用可能であり、この分析結果は、保全上の優先度のガイドラインとしても活用することができる。このレビューでは、群集存続可能性分析の原理について説明し、この手法が種の絶滅に対する群集の応答を理解するのに果たす役割についてまとめる。

Glossary

区分化 (Compartmentalization): 群集がサブユニット化されている度合い。サブユニット内では相互作用が強く、サブユニット間では相互作用が弱い

結合度 (Connectance): 群集内で可能な食物鎖のうち実際に存在している食物鎖の割合

内的安定性 (Internal stability): 個体群密度の時間的ばらつき inverse

局所的および包括的な漸近的安定性 (Local and global asymptotic stability): 時間的に小さなもしくは大きな攪乱に対するシステムの復元力。システムに平衡点があることを仮定。

永続性 (Permanence): 持続性の包括的な基準。(システムの) 動態に依存しない基準。

絶滅後群集 (Post-extinction community): 2次絶滅起こった後の種(によって形成される群集)。2次絶滅が終了したかどうかは、残った群集が永続性を持ったかどうかで判断される。

擬似崩壊リスク (Quasi-collapse risk): ある種の絶滅にともなって、種数が何らかの基準を下回る確率。

抵抗性 (Resistance): 持続的な攪乱に対して群集の構造が変化する度合いの指標

二次絶滅 (Secondary extinction): 別の種の絶滅によって引き起こされる絶滅

群集から種が絶滅すると、それまで種の共存を可能にしてきたメカニズムが機能しなくなり、2次絶滅を引き起こす (Fig 1)。最悪の場合は、群集全体が崩壊する。北アメリカの太平洋岸におけるラッコの絶滅がケルブ(の群落の中に形成される)群集の崩壊を招いた例。ラッコがいなくなり、その好物だった種が爆発的に増加し、ジャイアントケルブを食べつくしたことで、ケルブ群落内に生息していた魚類や無脊椎動物の多くの種がいなくなった (Fig 1 a のパターン)。似たようなことが陸上でも起こる(オオカミとグリズリーの絶滅が、ムースの増加と植生の破壊を引き起こした例)。実験によっても、消費者の絶滅(排除)によってその下の栄養段階の種多様性が大幅に減少しうることを示されている。消費者によって、特定の種の優先が抑制されるというメカニズムの崩壊。

次に、群集存続可能性分析の原理についての説明をおこなう。この手法を活用することで、種

の絶滅に対する群集の反応（2 次的絶滅の数）を予測するのに重要な、群集および構成種の特性について理解を深めることができる。

Principles and methods of community viability analysis

群集存続可能性分析の目的は、2 次的絶滅のリスクと規模を評価すること。分析の最初のステップは、現実の生態系における食物網構造を反映したモデルを構築すること。そして、種の絶滅に対する系の応答をそのモデルを用いた数値実験を行うことで調べる。群集存続可能性分析は、種の絶滅が起こった現実の群集を対象に行う場合と、もっと一般化して理論的に、群集の種の絶滅への耐性と食物網構造との関係を調べる場合の 2 通りがある。

Two approaches to community viability analysis

群集存続可能性分析には、静的および動的分析の 2 つのアプローチがある。静的アプローチは、群集の結合構造のみに注目。動的アプローチでは、それぞれの構成種の密度が変化する（Box1）。この方法では個体数の変化を介した間接効果がモデルできる一方、構成種の増加率と相互作用の強さの情報が必要になる。

静的分析で分かる 2 次絶滅は、ある種の絶滅にともなって、資源がなくなった消費者に起こる。個体数の変化に伴う間接効果はモデルできない。動的分析でわかる 2 次絶滅は、直接および間接効果を通じてどの種にも起こりうる。動的群集存続可能性分析は、内的増加率と種間の結合の強さが推定できれば自然界の群集に適用することができる。静的アプローチの長所は、増加率や結合の強さの推定が困難な、複雑な現実の食物網に比較的簡単に適用することができる点。動態に関する仮定も必要ない。しかしながら、この方法では 2 次絶滅のリスクと数は過小評価されてしまう。したがって可能な場合は、動的分析が好ましい。

Box 1 群集存続可能性分析の手法

Constructing model communities

食物網構造や、その強さ、種の増殖率などのデータがあれば自然群集のモデルを使うことができる。自然群集を反映した理論モデルを作るには、食物鎖やその強さを部分的にランダムに割り当て、生物学的な意味から制約を加えるモデル、生物学上意味のある法則をもった確率モデル、連続群集モデルを用いる方法がある。

Finding the post-extinction community

静的アプローチでは、2 次絶滅は資源種がいなくなった消費者の種数。動的アプローチでは、持続性分析もしくはシステムの包括的動態をシミュレートすることで 2 次絶滅の終了を見つける。

Quantifying the risk and extent of secondary extinctions

2 次絶滅リスクの指標は、擬似崩壊リスク、2 次絶滅が起こらない確率：抵抗性、2 次絶滅の平均数、絶滅後群集に残っている種の数もしくは割合。

Quantifying the response to species loss: quasi-collapse risk

2 次絶滅の程度を表現する定量的な指標が必要。擬似崩壊リスク(quasi-collapse risk)とよばれる

基準もその一つ。ある種の絶滅にともなって、一定期間内に群集内の種数が規定値を下回る確率と定義される。擬似崩壊リスクは、PVAにおける擬似絶滅リスクに対応するもの。擬似崩壊リスクを用いると、その群集のリスク曲線を描くことができる（Box2 口頭で説明）。

Applying community viability analysis to identify fragile community structures

群集存続可能性分析は、群集構造の脆弱性の程度を評価することにも応用できる。いくつかの構造上の特徴が脆弱性に関与していると考えられるが、ここでは、種数、食物鎖数とその種間における分布（結合度と区分化）、相互作用の強さの分布状態に注目する。

Species richness

種数（多様性）と安定性の関係は、生態学における古くからのテーマ。しかしながら、種数が、種の絶滅に対する群集の反応（2次絶滅）にどのように影響をおよぼすかを扱った実証研究は少ない。

理論的研究では、種の絶滅に対する耐性（2次絶滅が起こらない確率）は種数の増加とともに減少するはずとする研究が複数ある。しかし最近、種数の少ない群集では、群集内の種がより大きな割合で2次絶滅するリスクに曝されると予測する研究もなされている（Fig 2a）。この意味では、種数の少ない群集はより種の絶滅に対して脆弱であるといえる。この研究は、種の結合度を一定にして種数だけ変化させていることから、種辺りの食物鎖数は種数とともに多くなる。マッカーサーは、多数の種に依存する消費者は、少数の種に依存するものより、資源種の量の変動に影響を受けにくいと主張しており、この主張にもとづけば、資源種の絶滅に引き続く消費者の絶滅は、消費者あたりの資源種の数が増加するほど減少するはずである。このことを支持する研究もなされている。さらに、観察からトロフィックカスケードは植食者や捕食者の多様性がたかい陸地生態系や複雑な水中生態系で弱くなることが示唆されている。また、ウニの捕食者が多いことで、ラッコの絶滅にともなうケルプ林群集の崩壊が南カリフォルニアではアラスカよりも遅くなったという指摘もある。

このように、決定論的群集モデルに基づく分析においては、栄養段階内の種数の多さが種の絶滅に対してより多くの種の存続を可能にするといわれているが、同時に、高い種多様性は個々の種の個体群サイズを小さくするという効果をもつ。したがって、個体密度と種多様性の間には不関係があるといえる。小さな個体群は確率論的絶滅に曝されやすくなることから、決定論的には絶滅につよい種多様性の高い群集は、確率論的には絶滅に弱くなるというトレードオフが生じる。このことは保護地が小さすぎると、高い種多様性の決定論的有利さが失われることになるという示唆を与える。

Number of trophic links and their distribution

結合度と安定性に関わる研究は、いくつかの理論研究があるもののほとんどが内的安定性や小さな時間的攪乱に関するものであり、種の絶滅に伴う群集の反応に結合度がどのように影響するかを検討した研究は少ない。

動的アプローチを用いた研究では、結合度の高いモデル系では、平均的に結合度の低いものより耐性が低くなると結論されている。これは、主に上位捕食者が取り除かれたときの結合度と耐性の強い不の関係による。静的モデルを用いた場合は、逆に結合度が高いほうが頑強性（2次絶滅で種数を50%まで減らすのに必要な最初に取り除かれる種の割合）が高くなるという研究もある。これは、結合度が高くなることで消費者あたりの餌種が増加し、確率的に（静的モデルの定義上では）2次絶滅が起こりにくくなったことによるものと考えら得る。

Distribution of interactions strength

相互作用の強さとは、ここではある種の個体が他の種の増加率におよぼす直接効果のこと。理論研究では、相互作用の強さのパターンが群集の安定性にとって重要だと指摘されている。例えば、栄養段階が一つだけ（一次生産者のみ）のモデル系を用いた研究では、相互作用の強さの平均値とばらつきが減じると局所安定性が増加することが報告されている。

自然界の群集では、相互作用の強さの分布は弱い相互作用に向かってゆがんでいる。もし、多くの種の相互作用が弱いものであれば、ある種の絶滅は群集全体の相互作用の強さの平均値を高くする傾向があることから、それによって不安定性や群集の2次崩壊のリスクを増加させるという議論がなされている。強い相互作用を多く含む群集においては、種の密度の時間的変化が大きくなり、弱い相互作用が多い群集に比べて確率論的絶滅に対して脆弱になる。

弱い相互作用と強い相互作用の配置は食物網の区分化にも影響をおよぼす。食物網の強い区分化は、相互の結合性は低いが内的に高い結合性をもったモジュールの形をとる。単純なモデル食物網で区分化を強くしていくと、個体群動態の変動が減少し、上位捕食者の最小密度が増加した。したがって、モジュール構造は食物網の持続性を高める場合がある。この内的安定性が種の絶滅に対する耐性に完全に読みかえら得るかどうかは不明。

Applying community viability analysis to identify keystone species

キーストーン種はここでは、その種の絶滅が多くの種の2次絶滅の引き金となる種と定義する。キーストーン種「度」に影響する種の形質には、栄養段階、結合度、他の種との相互作用の強さなどがある。種のキーストーン種度は物理環境と同様、群集構造にも依存する。

Trophic position

動的アプローチを用いて群集持続性分析を行った複数の研究の結果からは、一次生産者の方が平均的に、上位捕食者が絶滅するよりも、劇的な結果をもたらすことが報告されている（Fig 2b）。これらの研究では、さらに、キーストーン種度は状況依存的であることも示されている。一次生産者に属する種の絶滅の影響は種数と結合度が増加するにしたがって小さくなる一方、上位捕食者の絶滅の影響は、結合度が増加するにつれ大きくなった。このことは、複雑な群集においては、上位捕食者がキーストーン種として潜在的に重要な役割を果たしていることを示唆するものである。さらに重要なことに、上捕食者は2次的に絶滅しやすいということも示されている。したがって一次絶滅は、上位捕食者に影響を与え、それが一次絶滅後の群集の機能や安定性に重大な悪

影響を及ぼす可能性がある。

Number and strength of links to other species

静的アプローチによる分析では、種の喪失に対する群集の感受性は種間の結合の頻度分布に関連しているといわれている。他種と多数の結合をもった種を取り除くと平均的により多くの2次絶滅を引き起こす。このことは、結合性の高い種の潜在的なキーストーン種としての重要性を示唆している。しかしながら、重要な例外もある。スペシャライズした消費者が依存している種の絶滅は2次絶滅を引き起こす。

結合の数だけでなく、結合の強さもその種の絶滅による結末に影響を与える可能性が高い。強い結合をもった種の絶滅はより群集に強い影響を与えるということが指摘する研究があるが、最近の動的な理論群集モデルを使った研究で、弱い相互作用を持つ種でもキーストーン種になりうるという結果を示したものもある。個体群密度の低いキーストーン種は確率的絶滅に弱いことから、これらの種には保全努力が向けられる必要がある（もちろん個体数の多いキーストーン種も採りすぎると群集に大きな変化をもたらす可能性があるということも考慮しながら）。

Conclusions and future directions

群集存続可能性分析はまだまだ出たてで不十分。やるべきことはたくさん（Box3 口頭で説明）。おそらく最も重要なものは、種の絶滅に対する群集の反応に、環境変動と空間不均一性がどのように影響を及ぼすかという点。