

生態系のカタストロフ的な変化について

TREE勉強会
2004/02/4 西廣淳

Scheffer, M. & Carpenter, S.R. (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (12): 648-656.

1. イントロダクション：生態系のカタストロフ的な変化

生態系の変化は、徐々に、連続的に進むとは限らない。タストロフの分岐点(*catastrophic bifurcation*)を超えると、ある安定点から別の安定点に急速で不連続な変化をする現象が広く見られる。

たとえば：

・サハラ砂漠は「急に」砂漠になった (Fig. 1; ref. 61)

・カリブ海でのサンゴ礁の衰退

[栄養塩負荷の増大] + [捕獲による植物食性の魚類の減少 植物食性ウニ *Diadema* の卓越
病気による *Diadema* の激減 藻類の増加] [サンゴ礁の激減] (ref. 2)

2. 模式的な説明

シンプルなモデル

・生態系の外部条件(*condition*)と生態系の状態(*ecosystem state*)についての関係(Figure 2)。これらのうちのどれに該当するかは、生態系によって異なる。たとえば、湖における栄養塩負荷(*condition* に相当)と濁度(*ecosystem state* に相当)の関係は、深い湖では(b)、浅い湖では(c)のような関係をとると考えられている (ref. 10)。このレビューでは特に(c)のような関係(*hysteresis*)を取り上げる。

Hysteresis: 履歴現象ともいう。ある量 *A* の変化に伴って他の量 *B* が変化する場合、*A* の変化の経路によって同じ *A* に対する *B* の値が異なる現象。(岩波 理化学辞典より)

Box 1.

次の仮定のもと、Figure IIのようなモデル(Figure 2-(c)の関係)が考えられる。

- i) 植生が存在しないときの降水量は広域的な気象条件に依存する。
- ii) 植生の存在は局所的な降水量に正の影響を及ぼす。
- iii) 閾値よりも降水量が少なくなると植生は消失する。

同様なモデルは、浅い湖の生態系の例にもあてはまる (Fig. 5 of ref.1)。

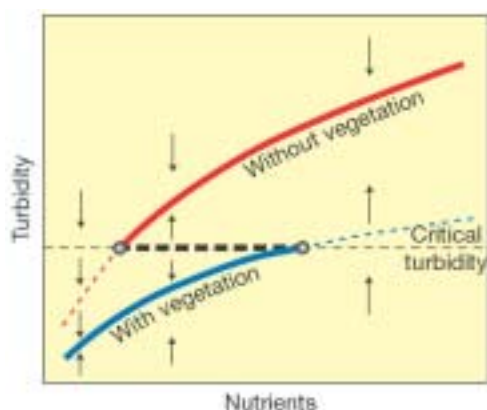


Figure 5 A graphical model⁶⁰ of alternative stable states in shallow lakes on the basis of three assumptions: (1) turbidity of the water increases with the nutrient level; (2) submerged vegetation reduces turbidity; and (3) vegetation disappears when a critical turbidity is exceeded. In view of the first two assumptions, equilibrium turbidity can be drawn as two different functions of the nutrient level: one for a vegetation-dominated situation, and one for an unvegetated situation. Above a critical turbidity, vegetation will be absent, in which case the upper equilibrium line is the relevant one; below this turbidity the lower equilibrium curve applies. As a result, at lower nutrient levels, only the vegetation-dominated equilibrium exists, whereas at the highest nutrient levels, there is only an unvegetated equilibrium. Over a range of intermediate nutrient levels, two alternative equilibria exist: one with vegetation, and a more turbid one without vegetation, separated by a (dashed) unstable equilibrium. (From ref. 1)

Box 2.

Figure I. 地形と球の模式図

- ・ 外部条件 (condition) の変化は、地形の変化に相当する。わずかな地形の変化は、谷底 (平衡点 equilibrium に相当) の位置を変化させ球の位置 (生態系の状態) をわずかに変化させるだけだが、著しい変化では谷が消え (F2 の状態 ; 分岐点 bifurcation に相当) 球は別の谷への移動 (regime shift, catastrophic shift に相当) が生じる。
- ・ 元の谷に戻すためには、このような大規模な変化が生じる前の状態に戻すだけでは不十分で、その谷がなくなるほどの変化 (F1 を越す変化) を与える必要がある。2 つの谷が存在する条件下では、どちらの安定点に落ち着くかということはそれまでの履歴に依存する (path dependency, cf. hysteresis)。
- ・ 谷が完全にならなくても、谷 (basin of attraction) のサイズが小さくなると、摂動 (perturbation) によって別の谷に移動しやすい。谷の大きさは、生態系の回復力 (resilience) に相当する。谷の大きさ (resilience ; 生態系の変化しやすさ/しにくさ) は、外部条件によって変化する。

モデルと現実との違い

- ・ 実際の世界の「安定状態」は真に安定ではない。ゆっくりとしたトレンド (湖の陸化のような長期的な変化) やシステムに内在する要因による変動 (個体群動態) などにより常に動いている。だから、“stable states”や“equilibria”よりも、“regimes”や“attractors”の方が適切であるとする見解がある。
- ・ Regime shifts を引き起こすような摂動 (perturbation) には、たいていの場合、システムの内的な要因による変動ゆるやかな環境変化などの複数の要因が影響しており、安易に目立つイベントにだけ原因を限定してはいけない。
- ・ Regime shift が生じたか否かということは空間スケールに依存する。別の attractor が空

間的に隣接して存在することは可能である。

- ・「外部条件」は、時として生態系内の非生物的要素と混同されるが、きちんとシステムから独立した要因を考えるべきである。ただし、外部条件の変化のスピードが生態系の変化のスピードよりも十分遅ければ、それは外的条件とみなして、catastrophic shiftのモデルを当てはめることができる。たとえば湖の中での魚類のバイオマスの変化は、プランクトン群集（この動態は魚類の動態よりもずっと速い）のカタストロフ的な変化をもたらす外的要因ととらえることができる場合もある。

3. 生態系のカタストロフはどのように見出されるか - 1 : フィールドデータからの示唆 時系列データからの発見 (Figure 3a)

- ・時系列的なデータに跳躍的な変化がみられた場合、単に閾値を越えたことによる急速な変化(Figure 2b)である場合と、alternative attractorsへの移行に相当する場合がある。
- ・この識別をするための統計的手法がいくつか提案されている (ref. 42, 43, 44)。

頻度分布の多峰性からの発見 (Figure 3b)

- ・多峰性を検出するための統計学的手法が提案されている (ref. 49)。ただし十分なデータがないと誤った結論を導く場合がある。またFigure 2bのような閾値反応的な場合でも多峰性が現れるので注意が必要である。

外的条件との関係性の違いからの発見 (Figure 3c)

- ・外部条件 (control factors) とシステムの応答の関係を、回帰のmultiplicityの分析 (尤度比を用いた分析、特殊な平方和を用いた分析、情報統計量を用いた分析が提案されている ; ref. 51) で明らかにする方法。これはFigure 2cのようなalternative regimeの存在を示す強力な証拠になる。

4. 生態系のカタストロフはどのように見出されるか - 2 : 実験的な証拠

初期条件によって帰結が大きく異なる例

- ・複数のbasin of attractionをもつ生態系では、初期条件によって時間とともに全く異なる状態に達することがある。
- ・たとえば、沈水植物 (*Elodea* : コカナダモ属) と浮標植物 (*Lemna* : アオウキクサ属) の競争実験。若干沈水植物が多い条件でスタートした処理では沈水植物が卓越し、若干浮葉植物が多い条件でスタートした処理では浮葉植物が卓越した (Figure 4a; ref. 6)。

攪乱による別の安定状態への移行の例

- ・一回のイベントで別のalternative statesに移行しうることを示唆する例はいくつもある。たとえば、オランダのLake Veluweにおける魚の一時的な除去が引き金となった植生の

回復の例が挙げられる (Figure 4b; ref. 63)。

外部条件の変化に対する応答にみられる履歴現象

- ・履歴効果の実例として、酸性化した湖沼の回復の例 (ref. 56) と富栄養化した湖沼の回復の例 (Figure 4c; ref. 10)、攪乱に対するツガ林の応答の例 (ref. 28) があげられる。
- ・以上述べたように、反応が早く規模が小さい実験から、生態系が **alternative attractor** をもつことを支持する証拠が示されている。

5. モデルの役割

ここで述べてきた生態系の挙動を説明するモデルについて簡単に述べる。(このレビューではあまり深入りしない。)

質的な記述

- ・ **Alternative attractors** は、**正のフィードバック** が働くような関係のもとに現れる。また別の **attractor** への変化は、フィードバックを引き起こしている主要な因子が別のものによって引き起こされる。これらの因子と因子間の関係は、定性的に記述できる場合がある。
- ・たとえば、成層湖 (**stratified lake**) では、水が澄んだ状態では底泥からのリンの嫌気的な回帰反応が制限されるため、植物プランクトンの増殖が制限される。逆に、濁った状態では、藻類のバイオマスが多いことによって嫌気的な窒素の回帰反応が促進されるため、さらなる藻類の増加を招く (ref. 10)。
- ・このような定性的な記述モデルは、正のフィードバック、すなわち別の **attractor** に移行する可能性を述べることはできるが、どのような **attractor** に移行するのかということ予測するには不十分である。

単純な数理モデル

- ・生態系のカタストロフに関する数理的なモデルのほとんどは、ある現象を説明するための最小限のメカニズムだけを取り込んだ、いわゆる **minimal model** である。これまでに発表されたモデルには、空間的な不均一性 (ref. 30,31,33) や環境の変動性 (ref. 16, 17,22) などの、生態系の挙動に関する重要な基本的側面についての理解を助けるものがある。

大規模なシミュレーションモデル

- ・多様な因子とその関係をとりにこんだ大規模なシミュレーションモデルは、困難だが重要である。特に、海洋や大気といった大規模なシステムは実験が不可能であり、モデルの役割が重要になる。

6. 今後の展望

- ・フィールドのデータもモデルもそれだけでは十分ではなく、現在において重要なのは、よくデザインされた実験によってalternative attractorsの存在を示すことである。
- ・自然におけるalternative attractorsの存在を示すことには様々な困難があるが、保全や管理においてはalternative attractorsが深甚な影響を引き起こすことを考えると、今後急速な進展が望まれる課題である。

Box 4. 発展的な課題

注目すべき試みとして次のものが挙げられる。

- ・生態学的な時間スケールのフィールドデータからregime shiftのシグナルを見出したり、変動パターンのわずかな変化からシステムの崩壊を予見したりする技術の開発 (ref. 18, 70)。
- ・モデルに空間的不均一性や、季節性、環境の変動性を考慮したより現実的なモデルの開発 (ref. 16, 17, 21, 22, 30, 31, 33)。
- ・現実的な時間的・空間的スケールでの実験が試みられている (ref. 71)。
- ・Alternative attractorsを考慮することにより、従来とは異なる復元手法が提案されている (ref. 72, 73)。

なお次号(最新号)のTREEには生態系のalternative statesモデルの復元生態学における重要性を述べたレビューが掲載されている。Suding, K.N. et al. (2004) Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. TREE 19 (1): 46-53.