

## 11. イエローストーン国立公園の生態系研究とモデリング

マイケル・コヘナー

### 要旨

生態系研究には地下水、腐敗と栄養循環、植物の成長、草食、そして動物間の捕食関係の直接的・間接的相互作用などの調査が含まれている。これらのプロセスは、気候変動、火事、狩猟、草食動物個体群の大きさや空間的分布、捕食者の損失や再導入などの複雑な結果を予測するための生態系モデルに統合することができる。イエローストーンでは大型草食動物、草食への植物や土壌の反応、捕食者-被捕食者の相互作用について多くの調査研究が行われてきた。ここでは、気候、餌供給、冬期の餌の採食状況、狩猟、間引き、捕食などがエルク (*Cervus elaphus*) とバイソン (*Bison bison*) の個体数及び分布に与えた影響を評価するために、どのように生態系モデルが用いられてきたかを述べる。このモデルは、草食と気候に対する植物の反応、エルクとバイソンの個体群動態、バイソンの公園外への移動、公園外での狩猟圧、公園内の気候と捕食の影響などの間接的な相互作用を説明するシミュレーションを提供してきた。そのため、モデルは生態系ダイナミクスを解釈したり、管理方策を選択肢の中から決定するために便利な道具として利用されている。したがって、イエローストーンや知床のような公園や保護地域の管理者は、調査研究結果を活用してより良い意思決定を行い、観察された変化を理解する能力を高めるために、生態系モデルを開発、維持、進化させる絶え間ない努力を支持していくよう提唱する。

### 1. 序論

公園の生態系の保全には生物の生態系レベルにおけるプロセスと相互利用に対する理解が要求される。Tansley (1935) によれば、生態系は生物間の相互関係と生物とそれを取り巻く無機的環境の間の相互関係を含めたシステムと定義されている (Golley, 1993)。自然の保全は広い意味で、人間活動の悪影響から自然界の生態的プロセスを保護することである。そのため効果的な保全には、相互作用への人間活動の直接的・間接的影響を予測する能力が必要とされる。結果を予測できない限り、管理による干渉を含めた人間活動がもたらす直接的・間接的效果を予測できない。予測能力がなければ、管理による介入によって解決するよりもさらに多くの問題を生み出してしまったり、または攪乱に耐え変わりゆく状況に適応する生態系の本質的な能力を危険にさらしてしまうことになりかねない。

コンピューターシミュレーションモデルは理解するための手法として、また予測のための道具として、長く生態系研究の中心であった。シミュレーションモデルは数量的表現によって生態系機能のあり様についての仮説検証に用いられる。モデルは頭の中で考えるには数多くの相互作用があつて予測しにくい複雑なシステムのダイナミクスを理解するために特に役立つ。モデルは調査研究目的あるいは管理における意思決定を導くために利用されるだろう。生態系モデルの主要な利点の一つは、実験や「もしこうなったら」というシナリオを行って、代替の管理方法の試行や、気候変動、土地利用の変化、そして、その他の可能性の結果を予測する能力である。現実の世界ではあり得なかったり、実行不可能な実験も行うことができる。モデルによる予測は生態系の機能における我々の「最良の知識」を表す。モデルの予測能力はモデルそのものよりも、我々自身の理解によってのみ左右される。したがって、モデルは我々の知識を確認するためにも役に立つ。

生態系レベルのプロセスは、イエローストーン国立公園 (Yellowstone National Park: YNP) における多くの天然資源と自然の保全問題、特に大型草食動物にかかわるものが中心となる。過密状態となったエルクとそれによる北部の越冬地での過剰な採食は何十年も前に始まった (マッカロー、本書第2章1節; ゴーガンほか、本書第2章3節)。根絶されたオオカミ (*Canis lupus*) や生息数が抑制されているグリズリー (*Ursus arctos*) などの捕食者によってエルクの個体群は制

御されるものであり、さらには人による土地利用と狩猟によって公園外の標高が低い越冬地へのエルクの分散が妨げられていたという根拠に根づいて、エルクの過密化に関する議論が行われた (Coughenour and Singer, 1996b; Singer et al., 1998)。これは1968年に行われた群の間引きを実施するための根拠であった。しかし、1968年に提出された自然調節政策は、餌制限を通して個体群は自ら調節できるという仮説と、その結果もたらされる個体群密度は生息地の荒廃を導かないとする仮説に基づいていた。オオカミの再導入は最近のエルクの個体数に対する影響について新たな疑問を投げかけた。公園境界外での猟師によるエルクの間引きが結果として影響したかもしれない。これは土壌、植物、草食動物、捕食者、そして人間の相互作用に関わるという点で生態系レベルの問題である。これはまた負のフィードバックというシステムレベルの相互作用にも関係する。

同様に、バイソンの管理も生態系レベルのプロセスに関わる。この20年以上にわたり、バイソンの個体数は相当増加し、その分布域は公園内の中心地域から公園外へと広がり、そしてバイソンはついに公園外へ移動するようになった。近隣の州における畜産業へ脅威をもたらすと多くの人が信じているブルセラ症にバイソンは感染しているので、公園外への移動は問題である (Cheville et al., 1998の報告参照)。しかし、もしバイソンの分散が管理によって抑制されると、バイソンは公園内で不自然な密度にまで増え、植物や生態系への負の影響が次いで起こる。この状況は「なぜバイソンは分布域を広げるのか？」という疑問を生じさせる。彼らは環境収容力を越えて草を食べ過ぎているのだろうか？もしバイソンが公園に閉じ込められていたとしたら植物や土壌への影響はどうなっていたのだろうか？バイソンが捕食者により調節されることは可能だろうか？

この節では、生態系モデルを使って大型草食動物の生態と管理を評価する研究手法 (Coughenour, 2000, 2002, 2005) を説明する。

## 2. 生態系研究法

生態系研究法は地上と地下の物質とエネルギーの転換と循環による生態系の構成要素を統合する (図 2-11-1)。生態系は生物学的構成要素だけではなく、非生物学的 (物質的、化学的) なものも含む。気候は伝統的に「推進変数」とされてきた。しかし最近では、気候は効果的に大気圏を生態系の一部とする地表から気候システムへのフィードバック機能としての重要性が認識されるようになった。生態的プロセスは土壌断面での水とミネラル成分の形質転換と相互作用を含む。土壌の発達と機能は長期間にかけて非生物的に作用するだけではなく、生物学的プロセスを含む生態的プロセスである。土壌微生物から成る分解者グループは、土壌有機物形成だけではなく、栄養再生の重要な仲介者でもある。植物と草食動物の相互作用は、多くの生態系研究の中心である。植物は明らかに草食動物の豊富さに影響を及ぼすが、植物の生長に対する草食による重要なフィードバックもあって植物の増減を引き起こすことがある。草食動物は栄養を再生することにより、土壌と互いに影響し合う。草食動物は捕食者の豊富さに影響を及ぼし、捕食者は反対に草食動物の豊富さに影響を及ぼす。相互作用は草食動物に影響を及ぼす捕食者、そして植物や分解者にさえも影響を及ぼす草食動物を草食動物を伴って「栄養カスケード」を形成するだろう。

生態系の構成要素間での相互作用は有機的組織体の生態系レベルにおいて新たな結果をもたらす。例えば、栄養循環は明らかに生態系レベルにおける現象である。なぜなら、それは循環に関わる微生物と非生物学的構成要素間の相互作用によって出現する結果だからである。フィードバックのループと相互の因果関係は相互作用のシステムの中で新たな結果を生じさせる。微生物は自分たちの環境を生物学的にも物理的にも改造し、その変化はフィードバックによって微生物の行動や状態を左右する。

生態系研究は歴史的に物質とエネルギーの循環と流れに焦点を当ててきたが、これらの流れは生物の生理的、生物学的、個体群的、集団的レベルでの生物学的プロセスにより取り次がれていることは常に明らかであった。物質とエネルギーの循環は統合された構成であるが、生物学的・非生物学的プロセスの一連の多様性はこれらの枠組みの中に一緒に組み込まれている。例えば、生態系研究は光合成、呼吸、発散作用、栄養吸収プロセスを数量的に説明する植物の生態生理学研究、草食動物と捕

食者の採食行動

## 3. イエロースト

YNPは北米 Frank and Mc は主に自然界群と北部のエルクと、北のエルクを広げるにつれ Taper et al., 2002で持続的に支え外での厳しい狩数は減少して増加している。ま

エルクやバイソンの生息地の中長は土壌湿度、のエルク生息地 1994; Coughenour 1994)。これらのモ

対応しておらずはしたが、一方草食に対する冬地で行われて影響を受けてお食が植物の生長その区域内よりの減少を示唆されてい

## 4. 生態系モデル

餌制限は、YNPにおいて調節され Singer, 1996b)。し、かつ捕食者や餌に制限された見えないだろう。う

食者の採食行動、あるいは個体群プロセスやその結果である個体群動態に関係するかもしれない。

### 3. イエローストーン生態系における大型草食動物

YNPは北米では最後に残された空間的に広大な天然の採食生態系の一つである (Houston, 1982; Frank and McNaughton, 1992; Coughenour and Singer, 1996b)。1968年以來、エルクとバイソンは主に自然界のプロセスの結果である個体群曲線にしたがって増加してきた。2つのバイソンの群と北部のエルクの群は1968~1980年代半ばに成長した。餌により制限された環境収容力に達すると、北のエルクの群は成長をやめた (ゴーガンほか, 本書第2章3節)。バイソンの群は分布域を広げるにつれて増加する広い餌場に支えられ、1990年代半ばまで成長し続けた (Meagher, 1989; Taper et al., 2000; Meagher et al., 2003)。これらの個体数増加によって、既に密度は餌場によって持続的に支えることが可能なレベルを越えたかもしれないという懸念となった。厳しい冬、公園外での厳しい狩猟圧力、そしてオオカミの捕食といった要素の組み合わせにより、最近のエルクの数には減少している。バイソンの数は厳冬により減少したが、1998~1999年の最低記録から再び増加している。また、バイソンは現在までオオカミの影響をほとんど受けていない。

エルクやバイソンには季節的な生息地があり、降雪や餌の有無に応じて移住する。これらの季節的な生息地の中で、草食動物は幅広く多様な植生群落や生息地に応じて不均一に分布する。植物生長は土壌湿度、土壌肥沃、そして生育期の長さの違いなどから生息地によって著しく異なる。北部のエルク生息地全体の餌の総生産量を推定しようという試みがいくつか行われたが (Coughenour, 1994; Coughenour and Singer, 1996a)、これらは非常に単純化された餌生産モデルに基づいていた。これらのモデルでは、餌生産は主に降水量によって左右されるとしていた。植物生長は草食に対応しておらず、栄養循環や土壌プロセスは考慮されていなかった。これは研究手法の効用を示しはしたが、一方で多くの検討を要する課題を残した (Coughenour and Singer, 1996a)。

草食に対する植物や土壌の反応についての比較的多数の研究がイエローストーンで、特に北部越冬地で行われてきた。現れてきた全体像は、北部生息地における草本の構成要素は草食による負の影響を受けておらず、いくつかの例では草食により植物生長が促進されることが示された。もし採食が植物の生長に負の影響をもたらすのであれば、採食を排除した区域の外の緑葉バイオマスは、その区域内よりも少ないだろう。しかし、囲い区の外は緑葉バイオマスの減少は必ずしも植物生長の減少を示唆するものではない。例えば、Merrill et al. (1994) はオフテイクにより初春に採食されていない区画では多くの緑葉バイオマスがあることを発見した。しかしながら、その季節の終わりには、採食区と非採食区に違いはなかった。同様に、Singer (1995) は、採食区で草本類が少ない理由として早春のオフテイクと早い雪解けが関係する可能性を発見した。年間の植物生長量は Frank and McNaughton (1992, 1993) により測られた。植物生長は中湿性の大草原では草食により大いに刺激され、それよりも乾燥した大草原ではわずかであった (10~30%)。採食は窒素循環率と窒素保持を促進した (Frank and Groffman, 1998; Frank et al., 2000; Frank et al., 1994)。つまり採食は根の生長を刺激することを示した (Frank et al., 2002)。草食は根の生長、おそらく根の発達を促し、土壌微生物個体群と栄養循環率を刺激したといえる (Hamilton and Frank, 2001)。とりわけ、これらの調査研究は第一次生産、栄養循環、そして植物-土壌の水分の関係などの生態的プロセスに関係する。

### 4. 生態系モデルによる生態系における大型草食動物の評価

餌制限は、YNPで有蹄類管理の基礎となる自然調節仮説によると、草食動物個体群が自然界において調節されるという仮定に基づいたメカニズムである (Houston, 1982; Coughenour and Singer, 1996b)。オオカミが過去イエローストーンに不在だったように、もし主要な捕食者が欠如し、かつ捕食者が根絶される以前には捕食によって草食動物が制限されていた事実があるならば、餌に制限された環境収容力はある得るかもしれない。しかしながら、それは「自然」の状態とは言えないだろう。タンザニアのセレンゲティのようないくつかの生態系では、特に草食動物が移動性

だと、大型草食動物は捕食者ではなくむしろ餌によって制限されているようだ (Fryxell et al, 1988)。これは草食動物が移住の間に捕食者のなわばり外へ移動し捕食を避けるからである。反対に、非移動性の草食動物は捕食から逃げられないため、彼らは捕食により制限を受ける場合が多いようである。イエローストーンのエルクは移動性であり、広域に分散する夏の時期には捕食を避けられるかもしれないが、それでもやはり冬期と春の妊娠期間は捕食により影響を受けるであろう。このようにして、もし目標が自然のプロセスに基づいた管理であるならば、攪乱されていない生態系において草食動物個体群が餌または捕食者、はたまた両方により制限されるであろう度合いを予測できなければならない。そのためには土壌-植物-草食動物の相互作用と捕食者-獲物の相互作用を同時に示す総合的なアプローチが要求される。

生態系モデルは、この4つの構成要素のシステムについてのダイナミクスを理解し予測するために効果的に用いることができる。生態系での大型草食動物（例、シカ、エルク、バイソン）の役割は草食動物の土壌、植物、そして捕食者との相互作用を考えることによって評価できる。もし草食動物が餌の供給によって制限されているのであれば、生態系モデル研究法は草食動物の個体数を予測するために使われる。これは一般に生態的環境収容力といわれる (Caughley, 1979)。またその他に、生態系モデルは捕食者が草食動物を制限する可能性、及び、その結果として生じる植物や土壌への影響を評価するために用いることもできる。

### 5. SAVANNA 生態系モデルはどのように機能するか

このモデルの最初バージョンはケニアの牧畜生態系への適用だった (Coughenour, 1992)。続いて、いくつかのバージョンが開発され、モデルはさらに精巧になったのみならずわかりやすく改善された。モデルの詳細な解説は Coughenour (1993) によってなされている。ここではモデルとその働きの概要を述べる。

SAVANNA は牧草地、低木地、サバンナ、森林生態系を空間的に明示した情報処理志向のモデルである。SAVANNA は5~100年周期に地域空間的規模を通してランドスケープでの生態系のシミュレーションをするために通常使われる。モデルは、地域の水のバランス、植物バイオマスの生産量、植物個体群動態、腐葉土分解、そして有蹄類個体群動態、捕食、そして捕食者個体群サブモデルから成る (図2-11-2)。モデルのタイムステップ (一定時間の区切り) は一週間で、毎週新しいセットの状況が計算される。このタイムステップはほとんどの生態系で起こる重要な季節変動を表すのに適している。

SAVANNA は空間的モデルである。それはランドスケープをカバーするグリッドごとのシミュレーションを行う。それぞれのグリッドセルの中で、モデルは3つの植生区画タイプのシミュレーションを行う。これらは草本植物、低木、そして高木の地表面積割合によって定義される。低木と高木の地表面積割合はシミュレートされた変数なので、面の割合は植物の生長と死亡の動的な結果である。植生のパッチタイプの位置はモデルに組み込まれておらず、セルごとにパッチタイプの面積割合が与えられるだけである。それぞれの面の中では、モデルは植生の成長と土壌中の水分量をシミュレートする。

モデルの縦の空間的構造は土壌と植物の樹冠層により定義される。土壌は3層に分けられる。表層の土壌は植物の水吸収だけではなく蒸発が行われる部分である。2層目は通常草本の根に占められている一番厚みのある層である。下層は通常低高木の根だけが占めている。植物の樹冠層は草、低木、そして高木の層で構成されている。これらの一つ一つが葉による被陰と光合成をする葉面積の光強度を算定するために3つの層に分けられる。

SAVANNA は月毎の気象記録により作動する。毎月、降水量地図が気象測候所のデータから作られる。降水量と標高について線形回帰分析が行われる。標高による降水量の増加率はある位置とそれぞれの測候所間の標高差の補正に使われる。標高が補正された測候所のデータは次に距離の逆数による統計上の重みを加えることにより空間的に内挿される。雪のサブモデルは降水量と気温に基づき降雪と雪解けをシミュレートする。降雪の深さの地図はタイムステップ毎に作られる。

調査地での  
よって計算さ  
れる。分解の  
に基づいてい  
純一次生産  
してその結果  
る。光合成は  
に配分される  
のきっかけに  
した植物、ま  
草食のサブ  
か (Wickstro  
摂取率が計算  
組織のタイプ  
重み付けを使  
草食動物の  
またはサブ個  
ランスのモデ  
エネルギー摂取  
草食動物に  
傾斜、そして  
または、動物  
草食動物個  
単純化した図  
により影響を  
条件 (例、餌  
物たちが餌の  
させる。ここ  
力に近づくに  
捕食者サブ  
する。それは  
lard, 1992; B  
捕食と個体群  
示す地図を含

### 6. イエロース

生態系モデ  
2005)。シミュ  
移動範囲を含  
それらが利用  
れた2つの群  
エアホール川  
エアホール地域  
ドーを利用す  
(Meagher, 19  
一つの群とみ

調査地での保水量は降水量、遮断、排水、浸透、深い排水路、露出した土壌からの蒸発や発散によって計算される。朽ちた植物と動物の糞尿の分解、土壌微生物の形成と回転率がシミュレートされる。分解のサブモデルはCENTURYモデル (CENTURY model) (Parton et al., 1987, 1993) に基づいている。

純一次生産量 (net primary production: NPP) サブモデルは植物バイオマスの生産と流れ、そしてその結果である植物バイオマスの動態をシミュレートする。植物の生長は根本的に光合成による。光合成は光、水、温度、窒素、そして葉面積に影響を受ける。光合成産物は葉、莖、そして根に配分される。植物組織の死亡率は水と温度のストレス、開花完了、または温度か日長による休眠のきっかけにより左右される。木本の個体群モデルは低木と高木、新しい個体の補充、そして老化した植物、または、ストレスを受けた植物の枯死など6つの年齢クラスに表される。

草食のサブモデルは餌摂取率、また、それが餌の量と質及び積雪深に応じてどのように変わるのか (Wickstrom et al., 1984; Hudson and Watkins, 1986; Hudson and Frank, 1987) を表す。餌摂取率が計算されれば、それは相対的な利用可能性と選好性にしたがってそれぞれ植物のタイプと組織のタイプに分割される。餌の構成は Ellis et al. (1976) に提示された研究手法に似た選好性の重み付けを使って決められる。

草食動物のエネルギーバランスのサブモデルはエネルギー摂取と消費の差に基づいて、各個体群またはサブ個体群 (subpopulation) の平均個体重をシミュレートする (図 2-11-3)。エネルギーバランスのモデルは部分的に Coppock et al. (1986) と Hobbs (1989) のモデルに基づいている。エネルギー摂取と消費の最終的な結果は動物体内に保存されたエネルギー保有量の変化である。

草食動物における空間的分散のサブモデルは、餌のバイオマス、緑の草本のバイオマス、積雪深、傾斜、そして樹木の生育面積割合の変わりゆく配分に応じてシミュレートされたランドスケープ、または、動物の分布を動的にシミュレートする。

草食動物個体群サブモデルは、それぞれの性別において毎年一つの年齢クラスを表す。モデルを単純化した図を図 2-11-3 に示した。モデルの主な特徴は、加入率と死亡率が動物の状態を示す指標により影響を受けることである。したがって、状態指標の効果として、餌の供給を左右する生態的条件 (例、餌生産量、積雪深)、そして種内・種間競争に対する個体群の反応を表す。競合する動物たちが餌の供給、餌摂取率や体調を低下させることは、結果として対象種の個体群成長率を減少させる。ここには餌採食状況と個体群成長率間のプロセスを重視した関連があり、生態的環境収容力に近づくにつれて低下する個体群成長率の密度依存的制限をも説明することができる。

捕食者サブモデルは有蹄類に対する捕食と結果として生じる捕食者の個体群動態をシミュレートする。それは YNP へのオオカミ再導入を評価するために最初に開発されたモデル (Boyce and Gaillard, 1992; Boyce, 1993) に由来している。モデルは各捕食動物種における一つ以上のグループの捕食と個体群動態をシミュレートする。動物種ごとにモデルはその種のグループの全ての生息地を示す地図を含む。被食個体数はこれらの生息地内における被食者と捕食者の相対密度に依存する。

## 6. イエローストーンにおける生態系モデルの使用

生態系モデルは YNP においてバイソンとエルクを評価するために用いられてきた (Coughenour, 2005)。シミュレーションが行われた地域は、公園内及びそれに隣接するバイソンとエルクの季節移動範囲を含んだ生息地とした (図 2-11-4)。調査がバイソン及びエルクに焦点を当てていたため、それらが利用しない地域をモデルの対象とする必要はなかった。バイソンの個体群は交流が制限された2つの群で構成されている。中央群は公園の中心部、特にヘイデン川、ペリカン川、そしてファイアホール川流域の大草原と低木地に生息する。元来この群はもっと小さな生息地を持ち、ファイアホール地域をほとんど使っていなかった。またそれは公園の西部境界の外のエリアや西部コリドーを利用することはなかった。中央群は元々2つの亜群 (subherds) から構成されていたが (Meagher, 1973)、何十年にもわたりこれら2つの亜群の中に広範囲な交流があり、現在は事実上一つの群とみなされている。北部群は公園の主要なエルクの群と共に北側の越冬地で冬を越す。両

群の越冬地もそれぞれの個体数もこの20年間で拡大していった (Meagher, 1989; Meagher et al., 2003; Taper et al., 2000)。これらの生息地の拡大は徐々に拡大する一連の分布図を適用することによりモデルで示された。

調査地域は標高 1,600 m 以下から 3,000 m 以上の範囲にあり、地形的に多様で複雑なランドスケープを含んでいた (図 2-11-5 A)。調査地域の北から中央部にかけての長い峡谷地域はイエローストーン川とラマー川である。この地域は北のエルク及びバイソンの越冬地になっている。中央のバイソンの生息地は標高がさらに高い所にある。調査地域には様々な植生タイプがある (図 2-11-5 B)。バイソンとエルクは主に草原や灌木草原を利用する。これらの生息地は上記の谷間の広い地域を占め、公園のほぼ全域を覆う広大な森林パッチの間隙にも小規模に分散している。様々な森林タイプが見られるが、ほとんどは火事後の遷移における様々な段階に見られるコントルタマツ (*Pinus contorta*) が優占する。低標高の森ではアメリカトガサワラ (*Pseudotsuga menziesii*) も含む。森林の低木層は、特に夏には、ある程度エルクに利用された。バイソンとエルクの生息地は乾燥した牧草地や低木地で重複していた (Singer and Norland, 1994)。しかしながら、バイソンはエルクよりも頻繁に中湿性のセージ群落や草原を利用した。

植生タイプと餌の質の空間的不均質性は、モデルに読み込まれた植生・土壌図を基にシミュレートされた。各土壌タイプは土壌水分の保持容量や窒素・炭素含有量のような多くの属性を持っている。各植生タイプは主要な機能的植物群の生物量と構成比により特徴づけられた。例えば、水分要求量が違うだけでなく、バイソンやエルクにとって消化エネルギーや窒素量が違うので、高地の禾本類はセージとは区別された。

モデルは 1968 年から 2001 年までの期間をシミュレートするために使用された。これはエルクの群が環境収容量に達し、またバイソンの群が著しく生息地を拡大した自然調節政策の実施に引き続く期間であった。目的は季節的生息地内のシミュレートされた群の餌の質と量、及び有無に基づいてバイソンとエルクの個体群動態を予測することであった。この期間内の観察データから推定された動態とモデルによるそれが満足の行く一致を見せたなら、モデルは将来想定される管理シナリオの生息地における動態を正確に予測できるだろう。多様な生息地の条件に関する植物生長パターン、草食動物の空間分布及び餌要求量、そして広範囲の生息地における一頭当たりの餌利用可能量に対する草食動物個体群の反応など、多くの要素が正しくシミュレートされる必要があった。植物は正確な割合で水を利用して、土壌が乾くとその生長は制限されなければならなかった。窒素は分解者から植物や草食動物そして元の所へと正しく再循環されなければならなかった。もし再循環率が正しくなければ、植物は正確な割合で育たず、その影響は草食動物に及ぶ。

調査地域内における定位置での単一機能的植物群 (禾本類) に関する地上バイオマスの動態シミュレーション結果を図 2-11-6 に示す。緑葉バイオマスは初期の生長時期に増加したが、その後、湿度、低温、そして年齢により老化するにつれて立ち枯れたバイオマスに転換された。茎もまた表示された。立ち枯れたバイオマスは土壌表面のリター層に転換された。これらのダイナミクスは、年間の時期による餌の量及び質を決定するので、草食動物にとって重要な意味合いを持っている。

モデルは植物や土壌の草食に対する反応の状態を示すことができなければならなかった。我々は、食べられた組織を補充するために、植物が「補償生長」を示すことがあることを知った (McNaughton, 1983)。これは水や窒素循環に関わるので、多くの場合は植物レベルの反応と同様に生態系レベルの反応である。なぜならば、例えば採食により植物の水分需要量は減少し、それによって温存された水が補償生長に使われることがある。あるいは、採食は増加した植物生長にも役立つ窒素再循環を促進するかもしれない (Detling, 1988)。植物は光量とともに増加した光合成率や、窒素含有量の高い新葉の生産、地上部:地下部の栄養配分の変化、または分蘖 (ぶんげつ) の増加等、様々な形で反応するだろう。もちろん、補償生長はある程度までしか働かない。過度に強い採食圧では補償機能が圧倒されるので植物生長は小さくなるに違いない。

草食に対する植物生長反応についてモデルが示した例を図 2-11-7 に示した。軽度から中級の採食圧では、植物や生態系レベルの補償生長のメカニズムは効果的であり、植物生長の合計 (NPP) は

わずかに促進され、採食率がゼロまで落ちた場合、NPP が低い状態になる。

バイソンによる採食が雪が融け、春になると減少した。これは採食量を減少させた。

餌摂取率の落ちるにつれて、動物の体調結果として、体重が減少し、動物は体重が増えて体調指数の増加し、密度依存することは特筆するものである。体調

バイソンやエルクの公園外へ移出する数は公園を出た競争のレベルにも公園外へ移出するバイソンを含む多数

モデルは首尾よく 1995 年の体数増加を過小に示したが、それらの期間に見た可能性があり、高かったのかデータが示し同期間の推定値は集中的に実施年初期と 1997 年の 358 頭、図 2-11-6 の観察数は 1996 年の数は約 110 頭の頭であり、その数を推定した。

データが推定 1,316 頭が 2000 年の補正で収拾され、急増は不可能と緩和と草本植生 (カロー、私信)。その可能性は全

わずかに促進された。しかしながら、採食圧の増加に伴ってNPPは減少する。かといってNPPがゼロまで落ちるわけではない。植物バイオマスの低下、つまり有効利用量の低下につれ、採食効率が低下する機能的反応によって採食量が制限されるからである。採食圧が低い状態というよりもNPPが低い状態において、基本的に植物生長と採食量は平衡状態に達した。

バイソンによる餌の摂取は年間を通して一定ではなく、餌の状況により変化した(図2-11-8)。雪が融け、春に緑のバイオマス密度が増えるにつれて摂取量は増加した。反対に冬には餌摂取は減少した。これはバイオマスが枯死と採食により減少するためである。積雪もまた、餌の有効利用量を減少させた。

餌摂取率の季節・年別変化は動物の体調変化の根本的原因である(図2-11-9)。餌摂取が減少するにつれて、動物はエネルギー要求量を満たせなくなる。この不足が体内エネルギーにより補われ、結果として、体重が減り、体調も悪化する。逆に春と夏には、餌摂取がエネルギー消費を越えるため、動物は体重を増やし、体調も良くなる。この図の重要なポイントは、1968年から1983年にかけて体調指数の最低値が減少したことである。これは個体数増加に伴って餌をめぐる種間競争が増加し、密度依存的な個体数制限が生じた結果である。さらに、体調指数の最低値が冬によって異なることは特筆すべき点である。これは主として積雪量に、従として餌バイオマスの年変動によるものである。体調指数が特に低い冬は死亡率が一番高く、翌春の0才子生存率も低下した。

バイソンやエルクの個体群動態は、人間による間引きを考慮せずにはモデル化できない。観察されたバイソンの駆除数(図2-11-10)はモデルに入力され、シミュレーションに反映される。冬に公園外へ移出するバイソンは、家畜へのブルセラ症感染予防のため駆除された。毎年の冬季の駆除数は公園を出たバイソンの頭数に依存していた。これはまた公園内の餌条件及び餌をめぐる種間競争のレベルにも依存した。北部群のバイソンは個体数が3,000頭前後の状態では厳しい冬を迎えると公園外へ移出することがわかった(Cheville et al., 1998)。1996年と1997年の冬は厳しく、バイソンを含む多数の野生動物が駆除された。

モデルは首尾よく1968年と1993年のバイソン中央群の個体数増加を予測した(図2-11-11)。モデルは1995年と1996年のデータが推定した個体数のレベルには達しなかった。これはモデルが個体数増加を過小評価したか、またはデータからの推定値が過大であった可能性がある。モデルはこれらの期間に見られた分布の拡大による新しい生息地への進出から生じる個体数増加を過小評価した可能性があり、一方、データの方はといえば、同期間の真の発見率は適用された補正発見率よりも高かったのかもしれない。

データが示した1996年から1999年の急激な個体数の減少は、モデルでは過小評価されており、同期間の推定値はモデルの方が約500~900頭多い結果になった。1998年から1999年のカウントは集中的に実施され発見率は電波発信器を装着した個体を使って推定された(Hess, 2002)。1996年初期と1997年に駆除されたバイソンの数は正確にわかっていて(1996年に344頭と1997年に358頭、図2-11-10)、その値はシミュレーションに織り込まれている。1997年1月6日のバイソン観察数は1996年10月31日より523頭少なかったが(Taper et al., 2000)、同期間内の間引き頭数は約110頭のみである(Gogan et al., 1998)。1997年から1998年の冬、間引き頭数はわずか11頭であり、その冬は厳しくなかったが、データは1997年初期から1998年8月までに773頭の下落を推定した。

データが推定した1997年から2000年までの個体数の増加率はとても高かった。1999年9月の1,316頭が2000年1月の1,778頭へと出産期でもない冬に567頭もの増加があったことは、発見率の補正で取捨されたが、少々理解に苦しむ推定である。モデルの変数設定ではこのレベルの個体数急増は不可能としてある。しかしながら、有蹄類個体群の大量死に引き続いて生じる個体間競争の緩和と草本植生回復により、個体群は非常に高い増加率を達成することが観察されている。(マッカーロー、私信)。他の可能性は、1998年と1999年の発見率が推定よりも低かったことである。これらの可能性は全て、さらなる調査研究の必要性を示している。データによる推定値がこうした矛盾を示す一方、モデルは2000年と2001年のバイソンの正確な数を予測した。

公園の西側境界外で発見されるバイソンの数は大きな年変動を見せると予測された(図2-11-12)。生息地を拡大していくバイソン群がこの地域に進出したのは1980年代後半であり、現在は多数の個体がこの地域を利用している。公園外での個体数が最大に推定されたのは1995/1996年と1996/1997年の冬である。これらの時期は個体群全体の推定数も最大を示しており(図2-11-11)、冬の気候が厳しかった年でもある。バイソンはモデルが正しく示した積雪深分布に対応し、雪が比較的少ない低標高地へ移動した。そしてこれらの冬は、ブルセラ症感染の可能性を排除するために多くのバイソンが駆除された時期でもあった(1996年初頭と1997年初頭、図2-11-10)。

生態的な、または餌によって制限された環境収容力は、様々な確率論的な気候変動を与えた7セットの異なるシミュレーションを通じて駆除を行わないと設定した50年間のモデルを試行することで推定された(図2-11-13)。モデルは平均で、中央群のバイソンは約3,500頭に制限されると予測した。1968年から1997年までの発見率は平均88%で(Taper et al., 2000)、同様の観測手法のもとでは約3,000頭のバイソンがカウントされることを意味した。しかしながら、推定頭数は気候によりかなりのばらつきが生じた。厳しい冬が続く条件では2,500頭にまで下がり、穏やかな冬が続く場合では4,500頭以上にまで推定値は上昇した。

管理駆除が行われず、かつ、餌によって制限された環境収容力では、多くのバイソンが公園外へ移出すると推察された(図2-11-14)。その場合、公園外に200~400頭のバイソンが普通に見られることとなるだろう。穏やかな冬が続くと個体数は増加するので、その直後の厳しい冬にはより多くのバイソンが公園外を利用する。これらの条件下でのモデルは、公園外で600~900頭のバイソンが見られる場合が50年以内に3回起きると予測した。

モデルはバイソンの分布と植生への影響を描写するのに役立った。中央群を4,000頭、北部群を2,000頭に固定した場合における、バイソン平均密度の向こう50年間の変化を図2-11-15 Aに示した。これは餌によって制限された環境収容力におけるバイソンの平均個体数に近かった。高密度となるのはファイアホール川流域の湿性草原、及び、河畔地域と予測された。この地域には温泉湧出とそれに影響された植生が数多く点在する。モデルはこのような地域では積雪深が低いので、バイソンにとって魅力的な生息地であることを推測した。ヘイデン谷とペリカン谷の一部は中程度の密度になると予測された。北部のバイソンはセージ草原のような特定の場所を除き、それほど密度は高くなると推測された。もちろんこれは平均の密度分布であり、実際には雪、餌、個体群サイズに動的に反応して変化することを注意すべきである。

採食の影響分布は大まかにはバイソンの密度分布に従うが、その相関は完全からはほど遠い(図2-11-15 B)。この図は地上部の植物成長が採食される割合であり、採食圧の指標である。とりわけ、それはとても不均質でバイソンがN頭いればXパーセントの採食(オフテイク)になるといった計算はあまりにも単純過ぎて現実とそぐわないということを説明している。実際には、ランドスケープの一部分が他の部分よりはるかに強く利用されることとなるだろう。オフテイクの割合は、空間的にも多様である植物生産量にも影響される。その結果、バイソンが高密度で植物生産量が高い地域での採食圧は比較的強く、バイソンが高密度で植物生産量の低い地域での採食圧は比較的高くなる。公園中央部のヘイデン谷は最も強度に利用される生息地である。この地域の植物生産量は中程度だが年中多数のバイソンが生息している。採食圧は南東のペリカン谷の一部と北部群越冬地の高標高地で高かった。ファイアホール地域の一部もまた強い採食圧を受けていた。

エルク個体数を一定にして、バイソンあり、または、バイソンなしの場合シミュレーションによる植物への影響を地上部と地下部植物体の比率で表した図を2-11-15 C及び2-11-15 Dに示す。これらの図はエルクの影響を除いた状態でのバイソン増加がもたらす影響を表す。4月の地上部バイオマスは前年の夏と直前の冬に見られた採食量を反映している。冬季間、植物は休眠状態にあるので補償生長は見られない。バイソン増加の影響は特にヘイデン谷やペリカン谷、そしてファイアホール地域において著しく、地上部バイオマス減少量はおおよそ40~60%であった。北部地域でのバイソン増加の影響は、地上部バイオマスの減少量でおおよそ10~20%であり、例外はセージ草地での減少量25~30%であった。大部分の地域では、バイソンによる地上部バイオマス減少は5~10%

程度であった。そこに加わる小さいものなどの地域では採食によって刺激され、地中で起こりや生産性を刺激を加速することによって採食しない。実際モソンの個体数

捕食によるバック(群れに基づいて入オオカミによるこの推定頭数ある。同時にしている。実は恐らくオオさらなる効果章3節)や採

現在、イエが揃えば、オ1993)、バイソンのため、捕食さイソンを狩る群の餌制限された(図2-11-捕食効果は卓て、ある地域

## 7. 結論

イエロースな多くの情報;利用可能量と;の相互に作用;スケープその;候は地形の影響;影響する。利用;変わりやすい;クの存在によ;空間的配置は;も、季節間で;

程度であった。植被の基本的な指標である地下部バイオマスは、多年生草原の長期的な傾向を示し、そこに加わる草食獣の影響は実に興味深い。地下部バイオマスへの影響は地上部に対するものより小さいものだった。バイソンは一部の地域で地下部バイオマスを10~15%減少させたが、ほとんどの地域では影響は無視できるほど軽微であった。同様に、北部での地下部バイオマスはエルクの採食によっても減ることはなかった (Coughenour, 2005)。逆に、いくつかの場所では植物生長が刺激され、地下部のバイオマス増加がわずかながら見られた。これは低木層が存在する湿生の生息地で起こりやすい傾向にあった。地上部・地下部バイオマスの減少にもかかわらず、採食は地上の生産性を刺激していた。採食は地下部より地上部に偏った炭素分配を促し、さらに養分の循環過程を加速することとなり、さらなる植物生長を支えることを示唆していた (Coughenour, 2005)。このように採食は草原の外見だけでなくその機能をも変えるが、必ずしも植被の永久的な損失を招かない。実際モデルはバイオマスがより低くなることを予測したが、餌資源量に限界があるためバイソンの個体数は制限され、バイソンと草原の関係は安定した状態に至ると考えられる。

捕食による潜在的な効果も考慮されるべきである。観察されたオオカミ個体群の成長率、及び、バック(群れ)の空間分布、そして捕食率に関して入手可能な情報(スミスほか、本書第2章7節)に基づいて入念に変数化された捕食者モデルは、狩猟による捕獲数を現状のままと仮定した場合、オオカミによりエルク北部群の個体数は10,000~12,000頭に維持されると推定した(図2-11-16)。この推定頭数は餌資源が厳しく制限された場合の推定環境収容力である20,000頭を下回るものである。同時にこの推定は、公園境界外へ季節移動するエルクに対する持続可能な狩猟許容量を示唆している。実際に、2001年よりエルク個体数は減少を始め、狩猟頭数を調整することになったのは恐らくオオカミが原因である。さらに、モデルは捕食者の数量的な影響だけを考慮したもので、さらなる効果が見込まれるオオカミによるエルクの空間的分布への影響(ゴーガンほか、本書第2章3節)や採食率への影響は計算していない。

現在、イエローストーンではバイソンに対するオオカミの捕食は少ないとはいえ存在する。条件が揃えば、オオカミはバイソンを捕殺するようになることは良く知られており (Carbyn et al. 1993)、バイソンへの捕食が今後増加する可能性がある。北部の越冬地ではエルクの個体数が多く、バイソンに対する捕食はあまりないだろう。しかし、中央群はエルクが生息しない地域で越冬するため、捕食されやすくなっている(スミスほか、本書第2章7節)。現在の情報及びオオカミがバイソンを狩ることを学習するという仮定に基づくモデルの場合、約3,500頭とされるバイソン中央群の餌制限状態での推定環境収容力に対し、オオカミはバイソンを約3,000頭に維持すると予測された(図2-11-17)。これらの捕食の影響は植物や土壌に波及効果をもたらすであろう。エルクへの捕食効果は草本バイオマスの消費を減少させるだろうが、草本植生はエルクの採食圧に既に順応しているため、効果が目立つことはないだろう。対照的にヤナギ類の若芽食いが減少することによって、ある地域ではヤナギの植被が著しく増加するであろう。

## 7. 結論

イエローストーンのバイソンの個体群動態と空間的分布の原因と結果を理解するためには、様々な多くの情報が統合されなければならない。明らかに、個体数の増減は何らかの形で生息地や餌の利用可能量と結びついている。しかし、その結びつきは単純ではない。餌の利用可能量はいくつかの相互に作用する要素によって決められる。第一に、生息地や植生群落の多様性によって、ランドスケープそのものが複雑である。生息地の多様性は土壌特性の違いや水の循環に関係している。気候は地形の影響により空間的に変わりやすい。降水、気温、そして降雪の空間的変化は植物生長に影響する。利用可能な餌は、バイソンの採食や空間的分布が積雪に影響されるため、時空間的にも変わりやすい降雪により影響を受ける。バイソンにとって利用可能な餌量は個体数が変化するエルクの存在によって左右された。複雑なランドスケープにおけるバイソン、エルク、餌、そして雪の空間的配置は複雑な形で最終的な餌利用可能量に影響した。餌利用可能量の時間的変化は、年毎でも、季節間でも重要な意味を持つ。餌の利用可能量は、気候の季節的あるいは年間の変化、植物の

生長と老化そして腐葉土への転換、また採食パターンの時間的変化により変動する。さらに、バイソンの採食は、植物生長と物質循環に影響を及ぼし、これらの過程は分析に当たって考慮に入れる必要があった。

分析の結果、環境収容力の概念は過度に単純化されたものであることが示唆された。本研究の主な目的の一つは、過去10年間に起こったバイソンの公園外への移出の要因として、公園内の利用可能なバイソンの生息地は飽和した状態にあるのかどうかという命題の検証にあった。言い換えれば、「バイソンは環境収容力に達しているか？」という疑問である。生態的環境収容力は餌生産量と動的な平衡状態にある草食動物の個体数と定義されてきた。この点では、さらなる個体数増加は餌不足により制限されている。モデルはその個体数レベルがどこにあるかを決定するために使用された。結果として、バイソンは分布拡大の時期にも、また公園外への移出が見られる最近も、生態的環境収容力に達していなかったことが示された。それでも分布域は拡大し移出は続いている。「バイソンは生態的環境収容力に達した時に分布域を拡大し、外へ移動する」という概念モデルは観察された動態を説明するには単純すぎる。代わりに、バイソンは餌制限状態にある環境収容力に達する前に分布域を拡大する傾向にあることをモデルは提示した。これは論理的な結果である。餌が不足するようになるにつれ、そして栄養状態が低下するにつれ、バイソンは望ましくない餓死という結果を避けるため行動を起こす。この行動的な反応とは、どこかよそで餌を捜すことである。この探索は環境収容力に達した後ではなく、その前に起こる。この閾値を推定することが重要であり、これは利用可能な餌がどれくらいあるのか、どのくらいの餌が必要なのか、そしてバイソンのエネルギーバランスの点からして最終的な結果は何であるかを計算する必要がある。

モデルによる管理への示唆は同様に複雑である。モデルはバイソンが引き続き公園境界外を利用するに違いないと予測した。その数は、雪の深さとバイソンの個体数に依存する。公園境界外の地域は標高が低い所にあつて雪が少ないので、公園境界を越えての移動に不思議はない。植物はこれらの低標高地では春により早く生長し始める。したがって、公園内の分布域がまだ積雪の下か枯れ草に覆われている晩冬から早春に、公園外には緑の餌がある。もしも全ての管理駆除を止め、バイソンを公園内か公園に隣接した分布域に追い込むことでバイソンの外への移出を止めさせることができるならば、個体数は生態的環境収容力まで増加すると予測される。しかしながら、環境収容力に達する前にバイソンが自発的に移動したことを考えると、これが自然な状態であると議論するのは難しいだろう。その上、もしブルセラ症が根絶される前に駆除が止められたら、生態的環境収容力に達した時点ではもっと多数のブルセラ症に感染したバイソンが公園外で発見されるため、管理問題はさらにエスカレートするだろう。公園境界外での駆除や狩猟は、開拓前に存在したであろう分散シンク (dispersal sink) を代替し、また外へ移動するバイソンの数を管理しうるレベルに保つ役割を果たしていると説明することがより論理的である。

モデルは、現在の個体群密度ではバイソンは生息地の状態を変えうるが、その状態は持続可能であると予測した。採食生態系では草本の地上部バイオマスの減少が予測される。これは総植物生産量の減少を意味するのではなく、生産量がただちに利用されていることを示す。バイソンが集中した地域は他よりももっと強度に、おそらく植物の被度が著しく減少する点まで採食が進むと推測されて然るべきである。中規模な攪乱はさらに多種多様な植物や他の動物種の生息地をもたらす。

国立公園の保全のために、なぜ生態系レベルの評価が必要かについては、多くの理由がある。効果的な自然の保全戦略は生態的過程の保全に基づくべきという認識は今や十分に確立されている。McNaughton (1994) は、例えば非自立的で機能しない生物的標本の集合 (種を対象とした保全) と比較して、自立して機能する生態系を対象とした保全の重要性を強調した。2000年から、生態系を対象とした保全は生物多様性条約 (the Convention on Biodiversity: <http://www.biodiv.org/programmes/cross-cutting/ecosystem/default.html>) のための基本の枠組みとされている。1990年代に台頭した生態系管理の概念は、種を保全するためには生態系を保全しなければならないことを認めた正しい方向への一歩であった。しかしながら実際問題として、生態系は多くの場合、単なる生息地という言葉と同一視されている。生態系の元来の定義は忘れられてはいない一方で、本来

の生態系レ  
公園の生態  
する生態学  
ラインのシ  
か否かにか  
念、生態系  
理想的に  
そして改良  
調査研究の  
力が高める  
たい。生態  
知ることが  
ることに使

図 2-11-8, 2-11

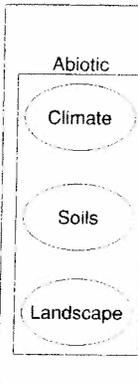


図 2-11-1 一つの  
の作用を表す。  
Figure 2-11-1  
rows represent

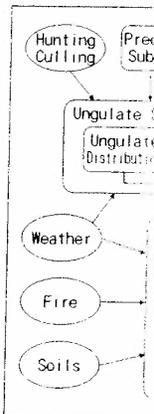


図 2-11-2 SAVA  
Figure 2-11-2 T

の生態系レベルの調査研究や評価の例はあまりない。Boyce (1998) や Sinclair (1998) は、国立公園の生態系は非保護地域の評価に際し、それがどの程度本来の生態系から劣化しているかを対比する生態学的ベースラインとして用いられるべきだと主張した。一歩前へ進むと、これらのベースラインのシステムがどう機能しているかを理解することも必要である。そのような知識は保護地域か否かにかかわらず、生態系の保全と持続的な管理に用いることができる。保全生態学は生態系概念、生態系調査、そして生態系モデルを包含していくべきである。

理想的には、順応的管理の一環として、全ての保護地域に生態系モデルが構築され、維持され、そして改良されていくべきだろう。イエローストーンや知床のような公園や保護地域の管理者は、調査研究の結果をよりよく活用し、意思決定能力を向上させ、そして観察された変化を解釈する能力を高めるために、生態系モデルを開発、維持し、そして進化させる努力を支持することを提案したい。生態系モデルは現在の理解を具体化して正式なものにし、既知のものと未知のもの、そして知ることが大切なものとそうでないものを見分け、そして複数の管理手法の結果を仮説として考えることに使われるだろう。

図 2-11-8、2-11-18 は巻頭カラーグラフに収録 Figures 2-11-8, 2-11-18 on color gravure pages

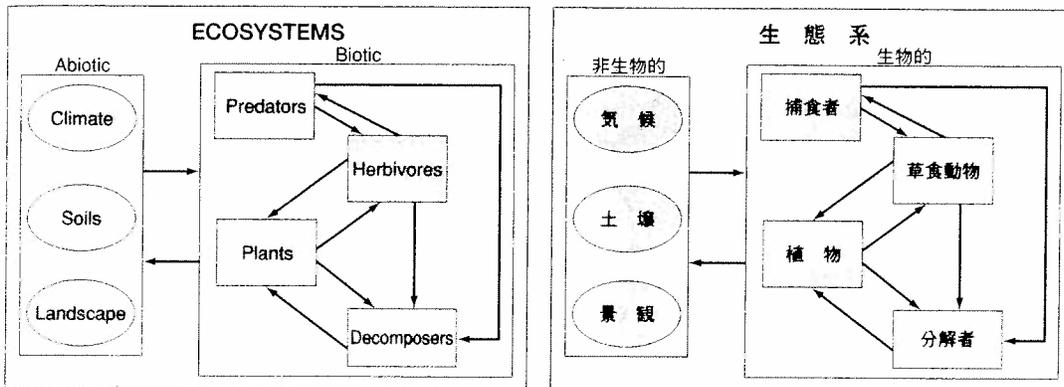


図 2-11-1 一つの生態系の主要要素とそれらの相互作用を表した単純な影響のダイアグラム。矢印は一つの要素から他の要素への作用を表す。

Figure 2-11-1 A simple influence diagram showing the major components of an ecosystem and their interactions. Arrows represent the effects of one component upon another.

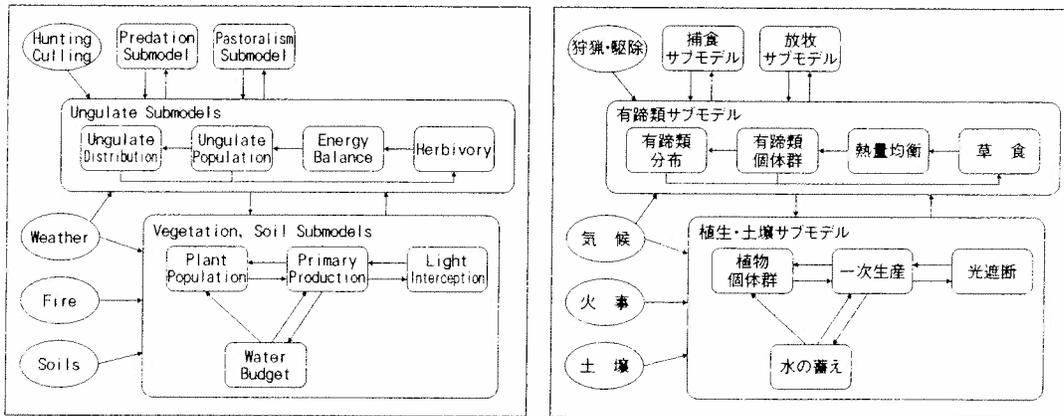


図 2-11-2 SAVANNA 生態系モデルの全体構造

Figure 2-11-2 The overall structure of the SAVANNA ecosystem model.

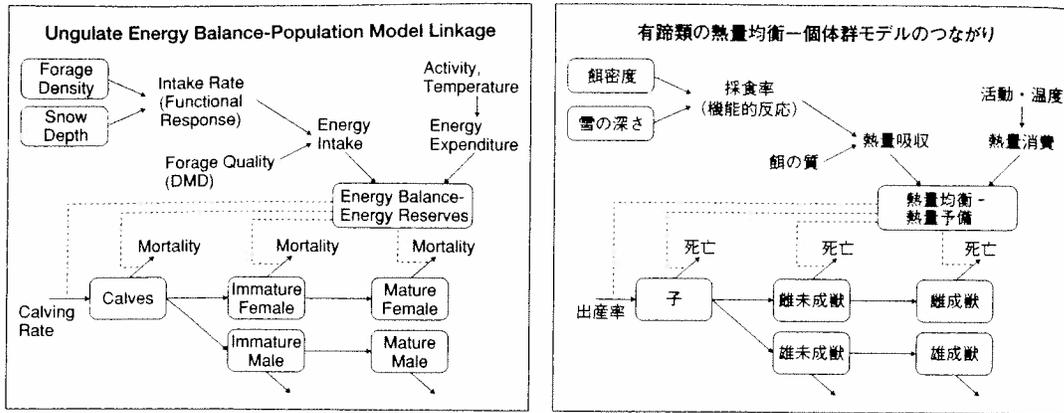


図 2-11-3 有蹄類の熱量均衡、単純化した個体群動態モデル、そして個体群動態間のつながりに影響する主要プロセス  
 Figure 2-11-3 The major processes affecting ungulate energy balance, a simplified representation of the population dynamics model, and the connections between energy balance and population dynamics.

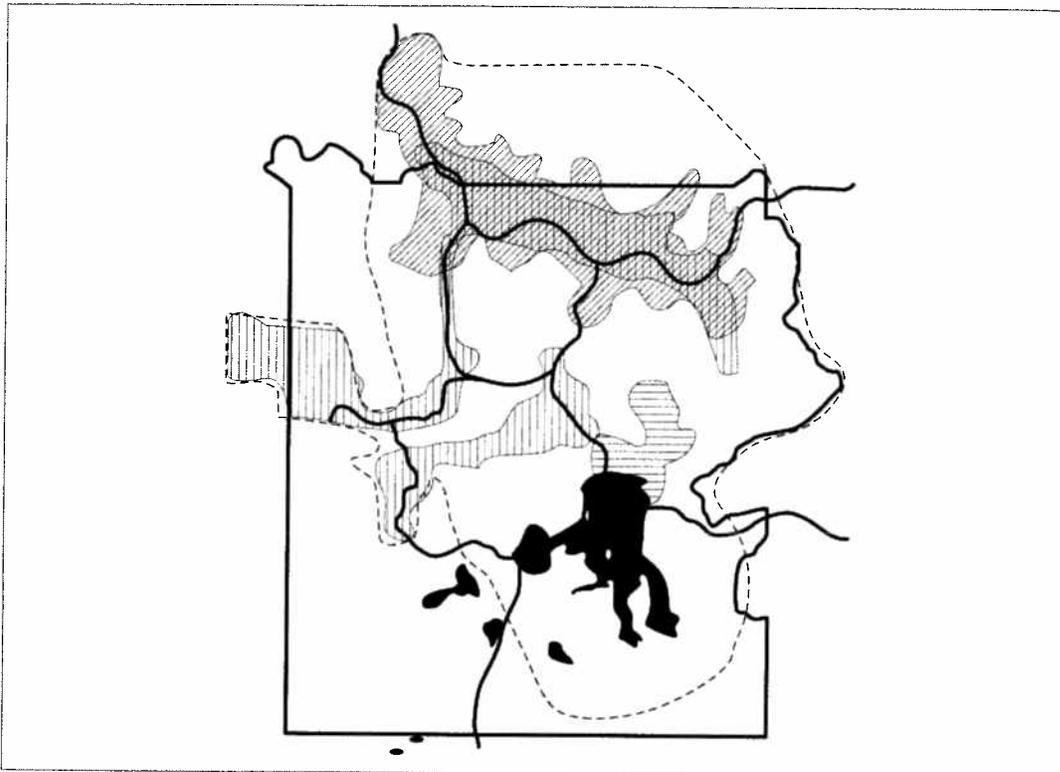


図 2-11-4 調査区域境界 (点線)、公園境界と主要道路 (太実線)、湖 (塗りつぶし)、北のエルク越冬地 (斜線)、北のバイソン越冬地 (北のエルク生息地に重なる縦線部分)、ペリカン谷のバイソン越冬地 (横線部分)、ファイアホール、ヘイデン、及び、西側のバイソン越冬地 (縦線部分)  
 Figure 2-11-4 Study area boundary (dashed line), park boundary and main roads (thick solid lines), lakes (solid fill), northern elk winter range (diagonal hatching), northern bison winter range (vertical bars overlapping northern elk range), Pelican Valley bison winter range (horizontal hatching), Firehole/Hayden/West bison winter ranges (vertical hatching).

5  
4  
4  
3  
3  
2  
2  
1  
1

図 2-11-6 シミックス。G  
 Figure 2-11-6 in the study

1  
1  
1  
NPP, Offtake - g/m<sup>2</sup>/yr

図 2-11-7 草  
 これはバイソン  
 頭に換算した  
 Figure 2-11-7  
 increases. Tl  
 and elk are  
 where an an

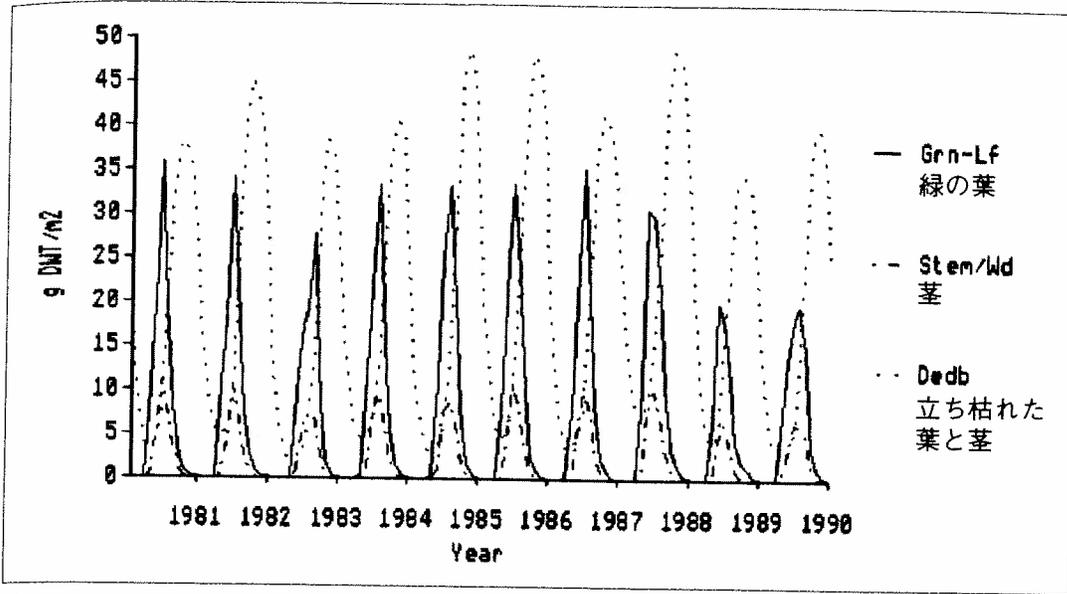


図2-11-6 シミュレーションされた調査地域の一つのグリッドセルの草本区画タイプのグラミノイドの地上バイオマスダイナミックス。Grn-Lfは緑の葉、Stem/Wdは茎、Dedbは立ち枯れた葉と茎である。  
 Figure 2-11-6 Simulated aboveground biomass dynamics for graminoids in the herbaceous patch type of one grid-cell in the study area. Grn-Lf is green leaves, Stem/Wd is stems, Dedb is standing dead leaves and stems.

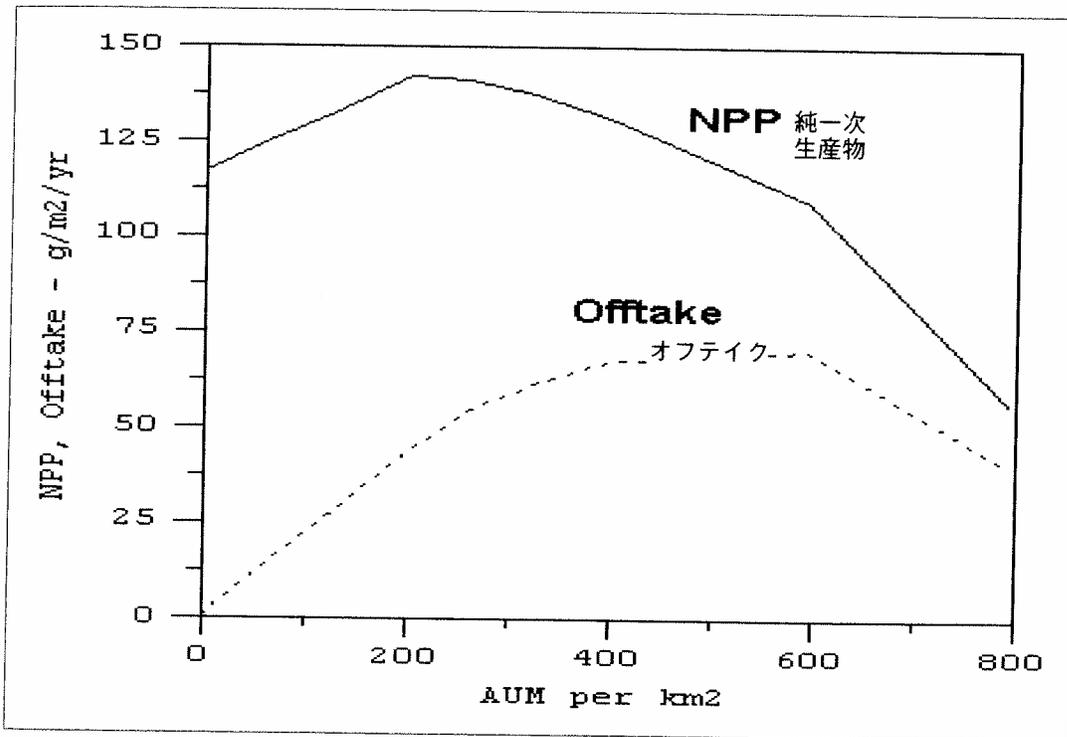


図2-11-7 草食動物密度が増加するにつれて植物生長（純一次生産物 NPP）や草食動物によるオフテイクがどう変化するか。これはバイソンは年中見られエルクは夏だけいるヘイデン谷の一息地タイプで行われた実験である。X軸は成獣雌バイソン1頭に換算した1ヶ月あたりの利用密度を表す。  
 Figure 2-11-7 How plant growth (net primary production, NPP) and offtake by herbivores varies as herbivore density increases. This is an experiment conducted in one habitat type in Hayden Valley where bison are found year around, and elk are only present in summer. AUM means animal-unit-months which is a month of use by one animal unit, where an animal unit is the equivalent of one mature female bison of 450 kg.

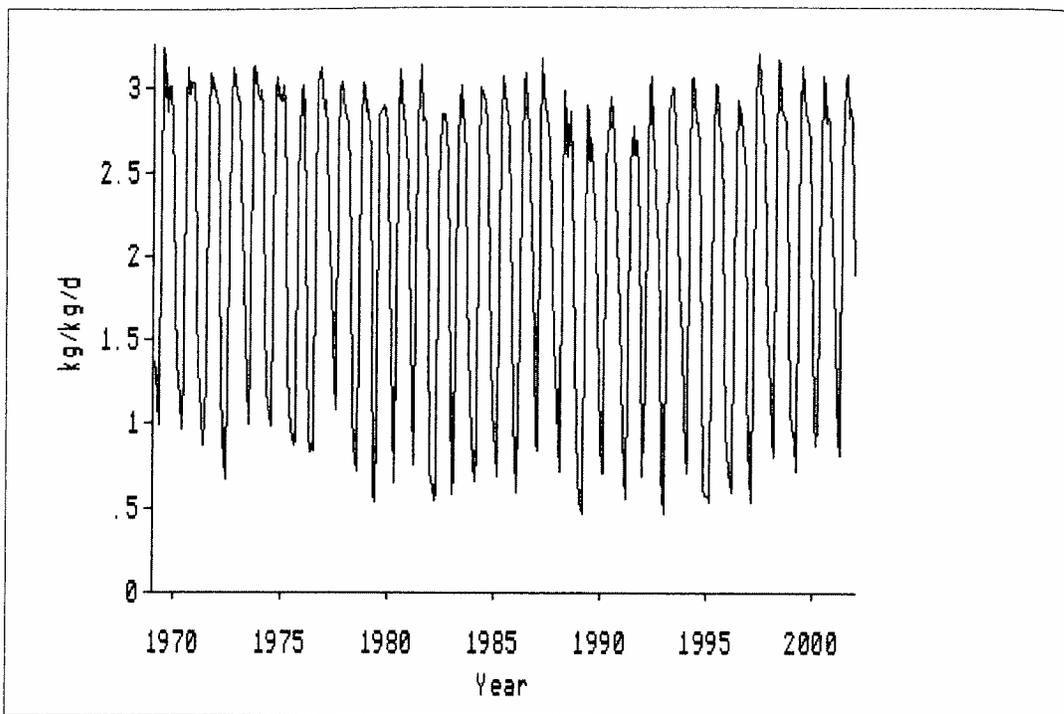


図 2-11-8 長期間のバイソンの餌摂取率の季節変動  
 Figure 2-11-8 Bison forage intake rate over time showing seasonal fluctuations.

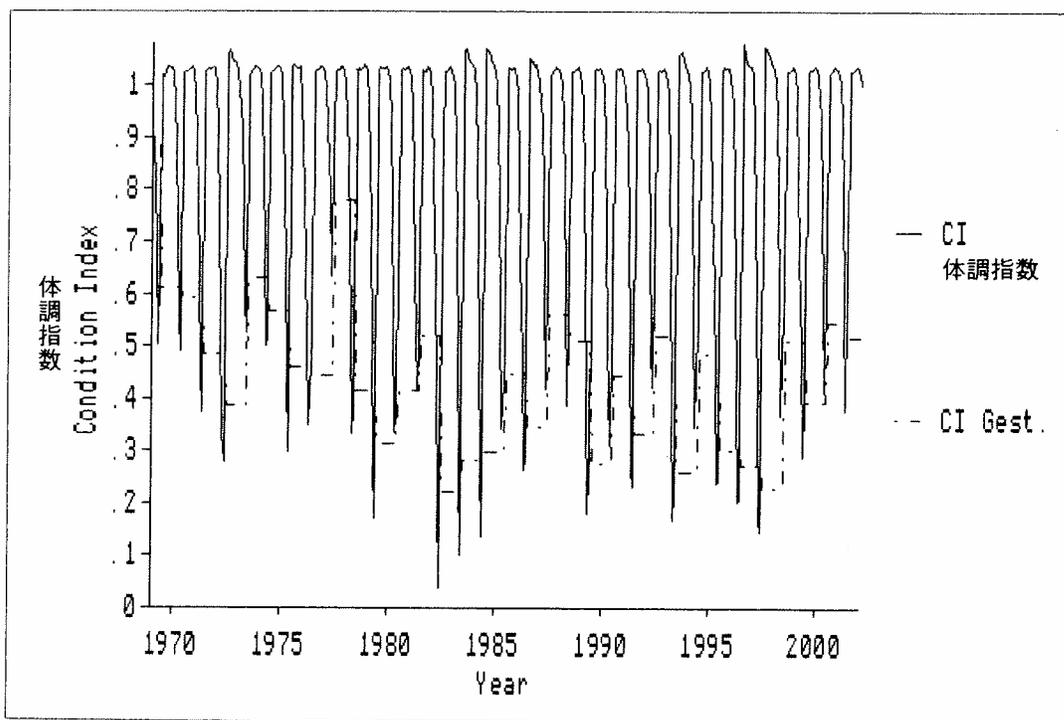


図 2-11-9 長期間のバイソンの体調指数 (実線)、そして、妊娠休止期間中の体調 (点線)  
 Figure 2-11-9 Bison condition index over time (solid line). Also, the condition during the gestation interval (dashed line).

駆除数  
 Number Removed  
 350  
 300  
 250  
 200  
 150  
 100  
 50  
 0

数  
 Number

動物数(頭数)  
 Animal Numbers  
 450  
 400  
 350  
 300  
 250  
 200  
 150  
 100  
 50  
 0

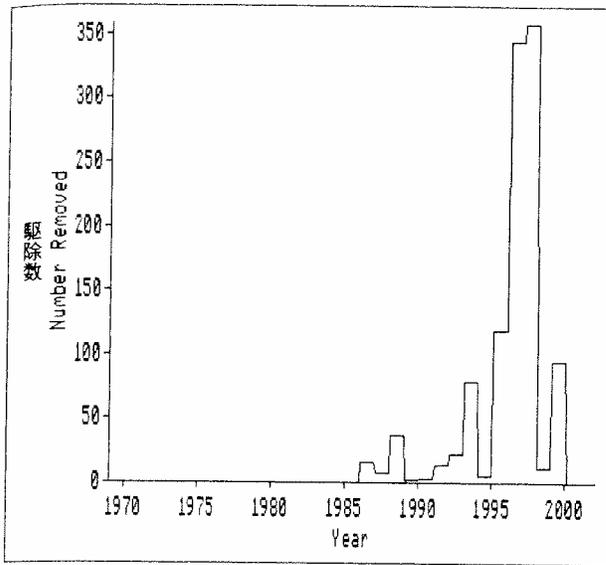


図 2-11-10 中央群から駆除されたバイソンの数  
Figure 2-11-10 Number of bison removed from the central herd.

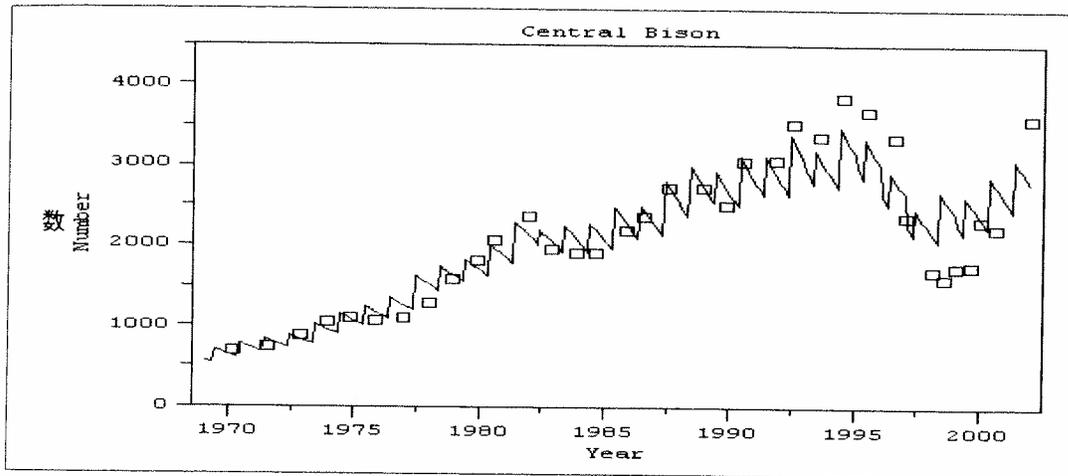


図 2-11-11 中央群のバイソンの観察数(四角)と予測(線)の個体群動態  
Figure 2-11-11 Observed (squares) and predicted (line) population dynamics of the central bison herd.

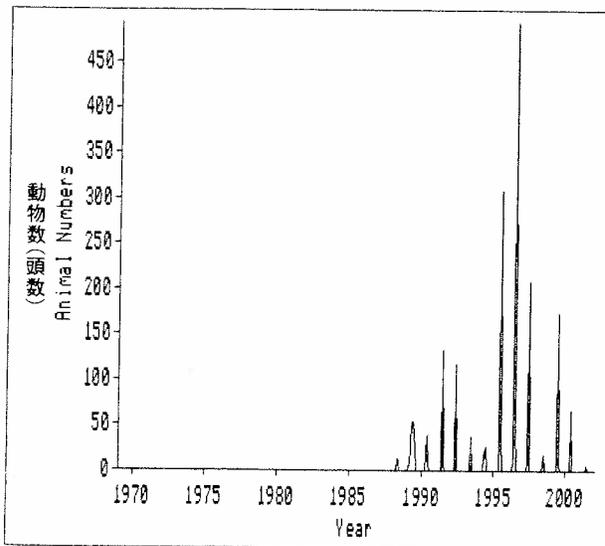


図 2-11-12 1969~2001年に公園の西側境界外で予測されたバイソンの数  
Figure 2-11-12 Predicted number of bison outside the western park boundary 1969-2001.

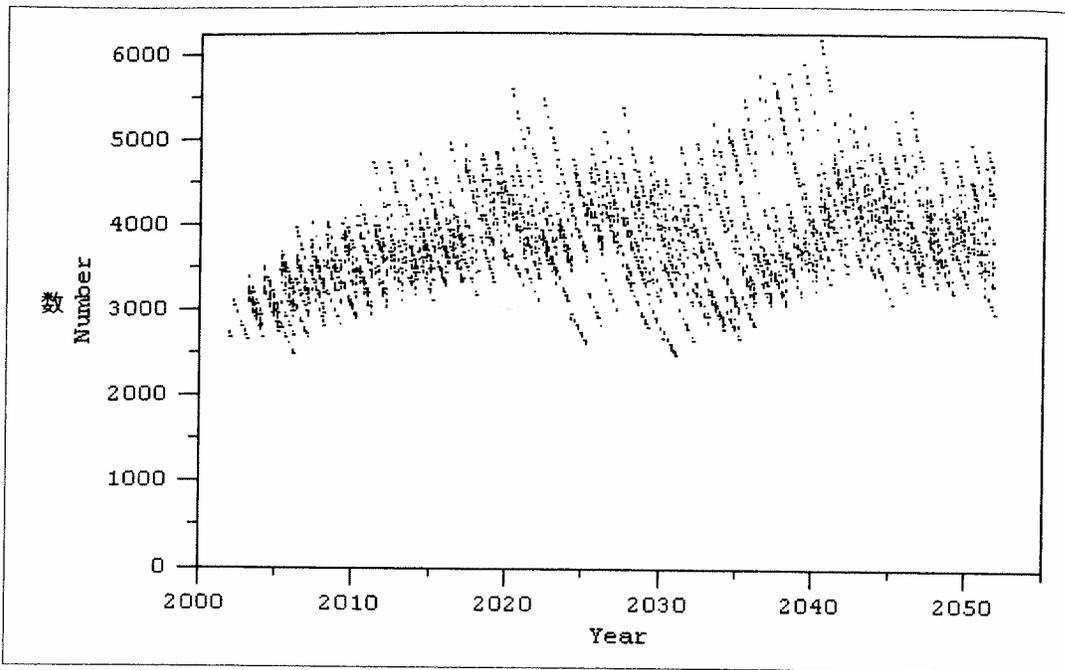


図 2-11-13 様々な気候パターン、そしてバイソンを駆除しないと仮定して 50 年に 8 回シミュレーションしたバイソンの数  
 Figure 2-11-13 Simulated numbers of bison in eight runs of 50 years with different weather patterns, and with no removals of bison.

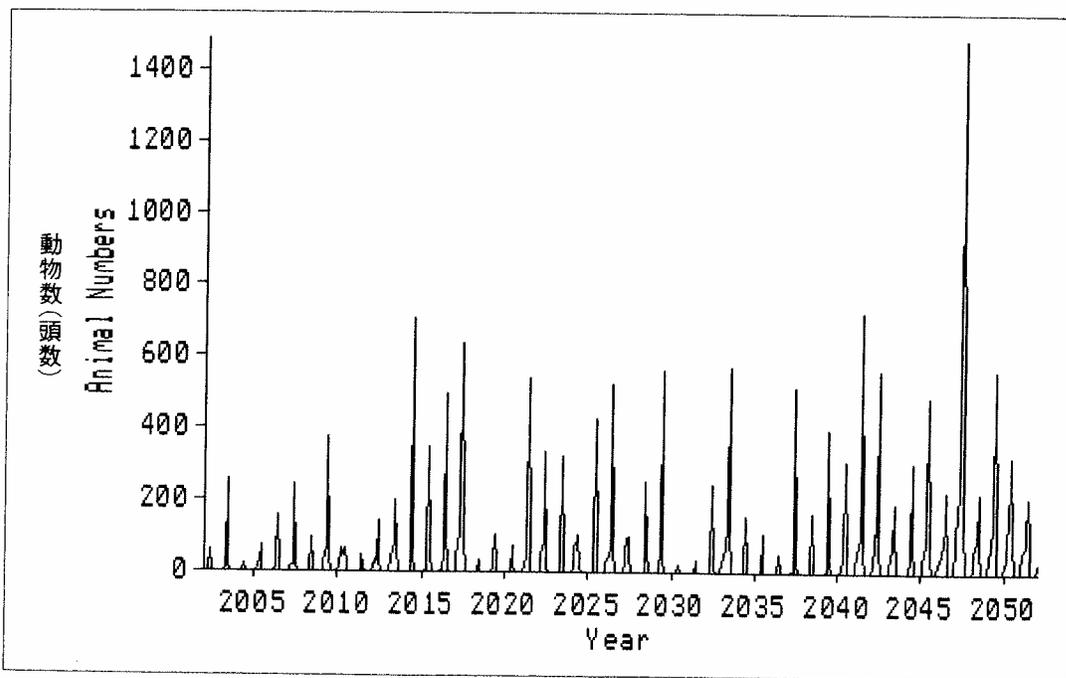


図 2-11-14 図 2-11-13 に示されたシミュレーションの一つで公園の西側境界外で予測されたバイソンの数  
 Figure 2-11-14 Predicted numbers of bison outside the western park boundary in one of the simulations shown in Figure 2-11-13.

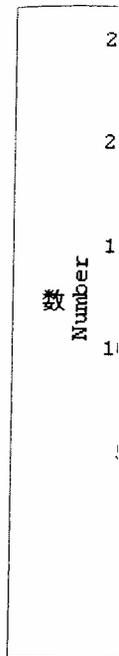


図 2-11-16 木の数の数  
 Figure 2-11-16 different we;

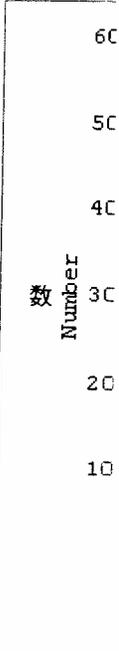


図 2-11-17 様イソンの駆除  
 Figure 2-11-1 the park bou

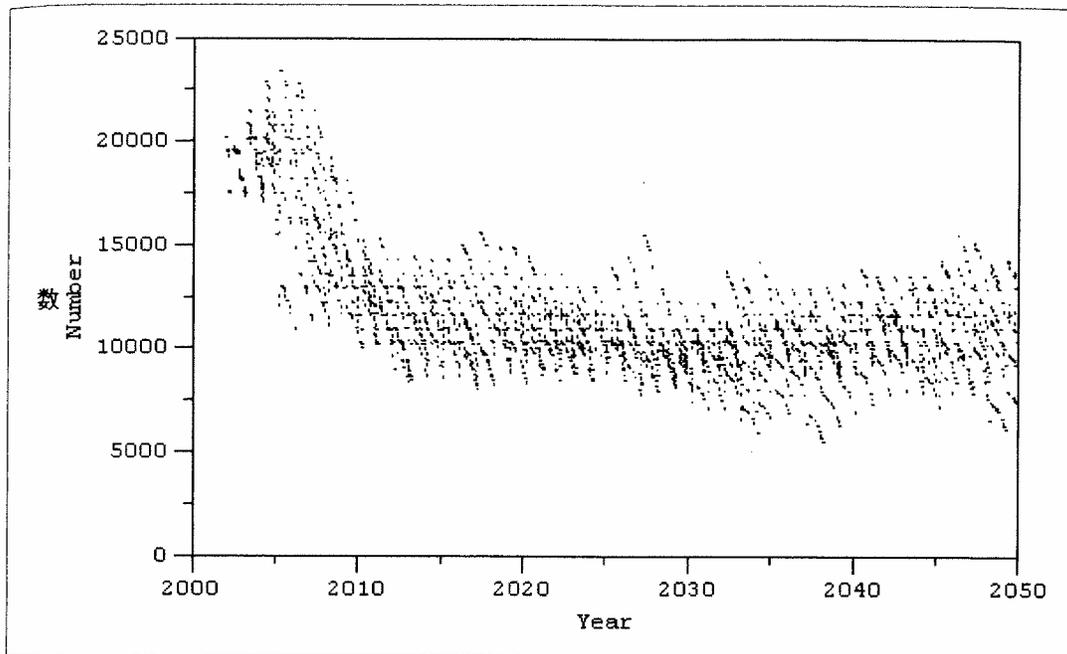


図 2-11-16 様々な気候パターンにおける8つのシミュレーションでのオオカミによる捕食と公園外での狩猟の継続によるエルクの数  
 Figure 2-11-16 Elk numbers with wolf predation, and continued hunting outside of the park in eight simulations with different weather patterns.

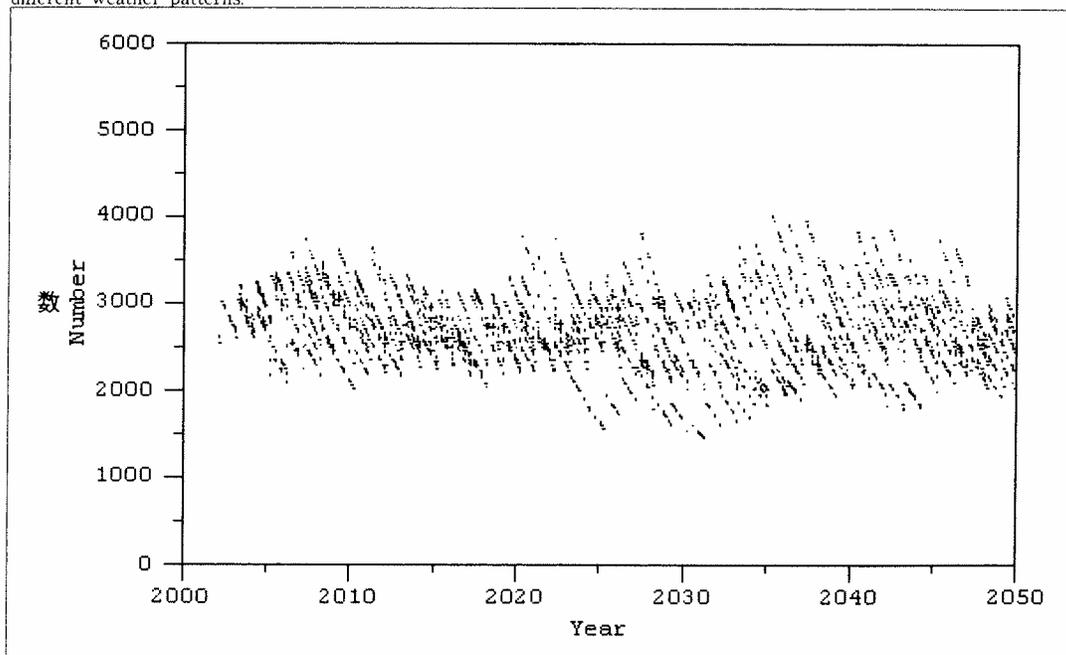


図 2-11-17 様々な気候パターンの8つのシミュレーションにおいて、もしオオカミがエルクを狩ることを学び、公園外でのバイソンの駆除を継続した場合の中央群のバイソンの数  
 Figure 2-11-17 Central bison numbers if wolves learn to hunt bison and with continued removals of bison outside of the park boundary in eight simulations with different weather patterns.