

Chapter 5 Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology

担当：照井慧（保全生態学研究室 D1）

5.1 Introduction

メタ群集とは、種の分散によって繋がっている局所群集の集合。メタ群集内の個々の種は、時空間的スケールに応じて異なる反応を示すように（分散能力、繁殖や死亡速度などによって変化）、その重要性が広く認識されつつある。本章では、メタ群集の範囲を定義することよりむしろ、より大きな時空間スケールでの群集生態学の観点を、メタ群集の概念に取り入れることに焦点をあてる。

5.2 The varied theoretical perspectives on metacommunity

メタ群集には4つのパラダイムが存在する。1)Neutral、2)Patch dynamics、3)Species sorting、4)Mass effect。この4つのパラダイムは排他的なものではない。これまでは、どのパラダイムに基づいたモデルがよりよい予測を示すかといった検証がなされてきたが（例えばNeutral vs Niche differenceなど）、一貫した結論は得られていない。このことは、一つのパターンから異なるパラダイムに基づく仮説の妥当性を検証することの限界を示している。

Table 5.1 それぞれのパラダイムにおける、様々な Effects（環境や時空間スケール）でのレスポンスの違いの一覧

5.2.1 Neutral

個々の種は、種間相互作用や環境に対して中立的である、とするもの。Hubbel's(2001)は2点について、MacArthur and Wilson (1967)の古典的な概念を拡大している。

- ① MacArthur and Wilson (1967)ではパッチレベルで定義していた移入定着・局所絶滅のプロセスを、個体レベルで示す（出生-死亡の過程）ことで、相対量(relative abundance)を予測することを可能にした。
- ② Species pool を種分化（確率論的）の結果としている。

5.2.2 Patch dynamics

パッチレベルの確率論的プロセスを支持するもの。種の相対的な移入定着能力と競争能力の間にトレードオフがあると仮定している点でNeutralと異なる。

5.2.3 Species sorting

環境の異質性に対して、個々の種が異なる反応を示すこと（すなわちニッチの違い；決定論的プロセス）に焦点を当てたもの。

5.2.4 Mass effect

Patch dynamics と Species sorting の組み合わせ。すなわち、個々の種は環境に対して異なる反応を示し、異なる移入定着率や局所絶滅率を持つ、とするもの。

5.3 Metacommunity theory resolving MacArthur's paradox

先にあげた4つのパラダイムは、まったく異なるものではなく、共存や多様性を異なる視点からとらえたものと理解すべきである。MacArthurらは、連続的な仮説の端となる2つの仮説(ニッチモデルと中立モデル)を提唱したが、これらは異なるスケールや異なる疑問点において、それぞれ妥当性の高い仮説である。比較的大きなスケールで見れば、中立モデルの当てはまりが良くなるし、逆に細かいスケールで見た場合はニッチが重要になる。

どのパラダイムが最も妥当か、といった議論より、むしろ様々なプロセス (Neutral, niche difference など) が同時に機能している、といった統合的な考え方をすべきだろう。

5.4 As easy as α , β , γ : the importance of scale

β -diversity は決定論的プロセス、確率論的プロセスいずれにおいても生じ得る。もし、環境の異質性が高ければ決定論的プロセス(Species sorting)により生じ、環境にあまり変化がない場合は確率論的プロセス(e.g. local extinction)により生じる。

Scale-dependent diversity relationship は、攪乱や生産力の勾配との間で明瞭に確認されている。

<具体例>

- Mittelbach et al.(2001)のメタ解析によれば、生産力と多様性の関係は、局所レベルでは単峰型になることが多かったのに対し、地域レベルでは単調増加することが多かった。
- Chase and Leibold (2002)が行った無脊椎動物と両生類の研究において、池当たりでは単峰型だったのに対し、流域単位では単調増加を示した(Fig. 5.1a)。
- Chace and Ryberg (2004)の研究では、池同士が近い場合、スケール依存性は確認されなかった(Fig. 5.1b)。これは、池間での分散が頻繁に起こり、確率論的プロセスが結果として減少したために群集間の類似度が増したのだろう。

α -diversity: 局所スケールでの種数

β -diversity: パッチ間での種構成の違い

γ -diversity: 地域スケール(regional scale)での多様性。($\gamma = \alpha + \beta$ [Lande 1996], $\gamma = \alpha \beta$ [Whittaker 1972])

5.5 Species-area relationships and metacommunity structure

パッチ状にハビタットが存在していることは多いが、パッチを明確に定義しにくい系もある(海、大きい湖など)。この場合、species-area relationships (SARs)を用いることが有効である。

SARの計算式: $S = CA^z \rightarrow \log S = \log C + z \log A$ (S:種数、A:面積、C:切片、z:傾き)となるがここではzに注目する。zは傾きを示すが、この変動は β -diversityの変動と関係がある。例えば、SARは多くの場合“入れ子構造”になっている(対象範囲に、いくつかの小さいパッチ状の調査区が存在)。この時、小さいパッチ間での種構成の違いが大きければ(β -diversityが高い)、zの値は大きくなる。

<他にも様々な要因がzの変動を生み出す>

- 体サイズや栄養段階
- メタ群集の構造(例えば、島間[分散が少ない]では大陸[分散が頻繁]よりもzが高くなりやすい。)
- 緯度(Fig. 5.2.)。気候帯によって metacommunity assembly のプロセスが異なる?
- 上位捕食者の存在など、局所絶滅の確率を上げる要因となるもの

5.6 Effects of dispersal rates on local communities

分散はメタ群集の構造を決める主要な要因である(e.g. MacArthur and Wilson 1967)。分散は局所的多様性と正の関係にあり、しばしば漸近的・単峰型の関係になる(e.g. Cadotte 2006)。

しかし、常に正の関係にあるとは限らない。Hoyle and Gilbert (2004)の蘚類とその微細節足動物を扱った研究において、好適な気候条件の年では、種数に対してコリドーのポジティブな効果は認められなかった(この説明としては、乾燥した年において、コリドーを介したレスキュー効果がより重要であることが考えられる)。

局所の種多様性(α -diversity)に対する分散の効果はよく研究がなされているが、 β -diversity に対する効果は十分に検証されていない。しかしながら、理論および経験的データから、regional scale で解析した場合、高い分散率は β -diversity を低下させる(すなわち z が低い)ことが知られている(Harrison 1997, 1999; etc...). 分散が β -diversity ・ 多様性のスケール依存パターンに与える影響は、局所的・地域的に種が共存するメカニズムに依存する。木にあいた穴にすむ原生生物の研究では、好適な環境下において高い分散率によって群集が均質化した。しかし、攪乱がかかる環境下では、局所絶滅した箇所により高い確率で新しい種が定着するため、 β -diversity は上昇する。

5.7 Local-regional richness relationship

一般に α - diversity と γ - diversity はポジティブな関係にある(local-regional relationship; LRR)。この関係をみることで、群集が飽和状態あるかどうか、識別することができる。しかし、最近では飽和した群集でも線形の場合が存在することや、飽和していないのに頭打ちになることもあることが分かってきた。

<具体例>

- LRR を用いた例 Hugueny (2007)

5.8 A synthesis of metacommunity

いくつかのメタ群集では、確率論的プロセスと決定論的プロセスが同時に扱われてきた。例えば、低生産性の場所や攪乱頻度が高い場所では、ニッチの違いが相対的に重要になる(Booth and Larson 1999; Chase 2003, 2007)。

<具体例>

- Chase (2007)によれば、攪乱頻度(干ばつ)を操作した実験池において、攪乱のない状態では β -diversity はほぼ完全に中立論に基づいた予測と合致し、攪乱を適度に加えた場合はニッチの違いを考慮したモデルのほうがよりよい予測を導いた。

5.9 Adding food web interactions into the equation

これまで触れてきたものは、すべて一つの栄養段階に焦点を当ててきた。しかし、捕食-被食関係は群集構造に影響する。捕食者はたいてい大きなパッチに存在するため、種数面積関係に大きな影響を及ぼす。

<具体例>

- 広いパッチでは捕食者が存在するため、広いパッチのほうが被食者の種数が少ない(Terborgh et al. 2001; Gotelli and Ellison 2006; Ostman 2007)
- 昆虫食トカゲの例(Ostman 2007; Fig. 5.3) 捕食者の在・不在で z の値が変化する
- ソースとなる池の近くでは捕食者が多く、被食者の種数が少ない(Shulman and Chase 2007)

5.10 Cross-ecosystem boundaries

系外からの影響（資源や捕食者の系外からの移入）に関する知見が充実しつつある。生態系をまたがる移動は頻繁であり、重要な要素である。今後、一般的な理論の発展が望まれる。

<具体例>

- ・ 肉食魚のトンボを介した陸上生態系への影響の例(Knight et al. 2005; Fig.5.4)