

Chapter1

# Metacommunities

## *A Framework for Large-Scale Community Ecology*

Marcel Holyoak, Mathew A. Leibold, Nicolas Mouquet,  
Robert D. Holt, and Martha F. Hoops

担当: 高木 俊 (東大・多様性・M2)

生物多様性は、いくつかの階層から構成されており、これらは空間的な構造を持っている。しかしながら、空間的に構造を持った群集の動態の解明には、実証と理論の間に大きな隔りがあるのが現状。この本ではこのギャップを埋めるものとして「メタ群集生態学」を取り扱う。

メタ群集では多様性と群集の空間構造を統合的に扱い、以下のような問題の理解を目指す。

- ・ 空間スケールが変化したとき、多様性はどのように変化するのか？
- ・ 多様性と群集や生態系の特性との関係は？
- ・ 異なるスケールでの多様性と移出入のプロセスや個体群動態との関係性は？

**メタ群集** (定義は後述) は異なる空間スケールからなる**階層構造**を持ち、異なるスケールにおけるプロセス間での**相互作用**がある。

★ **群集に空間的な広がり**と**階層構造**があつて、**場所間・階層間**で相互作用する

### The need for the Metacommunity Concept

#### ○なぜ群集の空間動態を考慮する必要があるのか

- ・ 空間を考慮しないと間違つた解釈をしてしまう例: 中程度攪乱説 (IDH) (Connell 1978)
- ・ 生息地分断化が群集に与える影響の予測に有効。

【具体例】森林の分断化と哺乳類多様性、ライム病リスク

分断化に伴い、哺乳類の多様性が減少、ネズミ増加。ネズミはライム病の保菌率高く、ダニが病原菌を持つリスクも高くなる (Fig. 1.1A)。ネズミとの競争及びダニの選好性から、リスが最もライム病のリスクを低減する効果を持つ (Fig. 1.1B)。メタ群集理論では以下のような問題の解決に有効。

- (1) ホストである脊椎動物の違いと群集構成の違いがライム病リスクに及ぼす影響は？
- (2) 脊椎動物は生息地の変化に直接反応したのか、他種との相互作用によって間接的に反応したのか？
- (3) どのようにライム病の病原菌とダニとホストが相互作用しているのか？

## Defining Metacommunities

### ○【局所群集】

ある特定の生息地を占める種の集まり。理論的には全ての個体が等しく相互作用する空間であり、分布や密度の空間的不均一性は排除される。メタ個体群におけるパッチなどがこれにあたるが、群集の場合は構成種によって移動スケールが異なるため一義的な定義は難しい場合がある。

### ○【メタ群集】

局所群集が、**移動分散**により繋がったもの(Hanski and Gilpin 1991; Wilson 1992)。多くの群集は明瞭な境界を持たず、個体群は複数の時空間スケールによって制御される。さらに、生息地の空間配置は全体の挙動に影響し、種によって分散能力も異なる。

**【メタ群集動態(Metacommunity dynamics)】**複数パッチが繋がった群集における空間的動態もしくは特性。個別の種の動態は種間の相互作用と分散に影響される。

#### ①種間相互作用がメタ群集動態に与える影響

(1)それぞれの種が独立である場合

種ごとに独立なメタ個体群の集合からなる帰無モデル。

(2)種間相互作用が強い場合

群集の挙動は優占種またはそれと相互作用する少数種のメタ個体群動態で表される。

(3)種間相互作用が弱い場合

複雑な挙動を示す。挙動の予測には、メタ個体群モデルと食物網モデルを組み合わせたメタ群集の理論が有効。

#### ②分散がメタ群集動態に与える影響

どの程度の分散があるときメタ群集動態が生じるか? >>詳しくは他の章(2・3・10・18章)

**【空間動態(Spatial dynamics)】**移動分散によって繋がった複数のパッチから生じる地域全体の動態。

競争と定着のトレードオフ: 多種の共存を可能にするメカニズムのひとつ

#### ③メタ群集における空間的・時間的動態をどう表すか

基本的に local と regional スケールの 2 つに着目してきたが、実際には連続的なスケールで動態が生じる。多くのモデルで扱われるのは以下の 3 つのスケール。

**【microsites】**最小のスケール。1 個体が占める空間。

**【localities】**通常の相互作用モデルで扱う局所群集のスケール。

**【region】**局所群集がリンクしたメタ群集のスケール。

- ・ 空間明示 or 非明示
- ・ パッチそのものの挙動

## Four Perspectives on Metacommunities

メタ群集を記述する4つのモデルを紹介。これら4つのモデルはメタ群集の全て記述できるようなモデルというわけではなく、考えの基本となるもの。

### ○【Patch dynamic】

パッチは占有 or 非占有。局所での多様性は分散の制限と種間関係により決定。局所絶滅と定着のプロセスにより空間動態が生じる。種の共存は競争と移動分散のトレードオフによって実現される。

### ○【Species sorting】

各パッチにおける環境の違いにより成立する局所群集や動態が異なる。個体群は各パッチにおいて平衡状態(点平衡、振動など)。移動分散は比較的頻繁で、局所の群集構成は移動によって制限されていない。

### ○【Mass effects】

局所群集間の移出入により、多種系のソース・シンク動態やレスキュー効果が生じる。移動分散が局所環境と群集組成の関係に大きく影響する。競争能力が局所で異なっても、全体で同程度であれば共存可能。共存には適応度の空間的異質性が重要。

### ○【Neutral model】

種間でニッチや移動分散能力の違いを考慮しないモデル。消失はランダムなドリフトおよび移出によって生じ、加入は種分化と移入によって生じる。

### モデルの前提 (Table 1.2)

実際のメタ群集の動態には上記のプロセスが相互作用しながら関与している。それぞれのシステムがどの程度モデルの前提と一致しているかが、どの程度予測できるかに繋がる。

	Patch dynamics	Species sorting	Mass effects	Neutral model
パッチ環境	同じ	異なる	異なる	同じ
パッチ間移動	少ない	不定(比較的多い)	多い	限定的
種の特性	同じまたは異なる	異なる	異なる	同じ
種構成	局所で時間的変動。 全体で固定的。	局所・地域全体で固 定的。	移動が一定ならば局 所・全体で固定的。	局所・地域全体で時 間的変動。
空間的同調性	比較的非同調	不定	同調	比較的非同調(不定)
局所での平衡 状態	分散制限により平衡 状態に達していない	平衡状態を仮定	閉鎖群集における平 衡状態からずれる	分散制限により平衡 状態に達していない

## A Roadmap for This Book: The Variety of Ways to Think about Metacommunities

**Core concepts:** 古典的な群集、メタ個体群、島の生物地理学といった理論からメタ群集理論へのつながり

2章: 空間構造があるとき2種の関係はどうなるか?【川崎】

3章: 空間構造があるとき食物網構造はどうなるか?【三宅】

**Empirical studies:** 実際の研究例からパッチの境界の扱いや種間での空間スケールの違いをどう扱っていくか

4章: 比較的均質なパッチにおける植物3種 寄生者5種 高次寄生2種の食物網。【高木】

5章: ウツボカズラ上の一時的な水域における群集特性。【熊谷】

6章: コケ上のミクロランドスケープにおける移動分散が多様性のパターンに与える影響。【山北】

7章: パッチの境界が明瞭でない系における徘徊性甲虫群集【角谷】

8章: パッチの質の不均一性と空間配置がプランクトンの群集構造に与える影響【黒江】

9章: 岩礁の水溜りという物理構造がもたらす群集構造とスケールの階層性【片山】

**Theoretical approaches:** 理論から群集動態における空間構造の重要性を評価

10章: 分散率とパッチの異質性が mass effect に及ぼす影響【黒江】

11章: パッチ占有モデルを用いて、局所の時間スケール、全体の時間スケールにおける動態評価【西嶋】

12章: scale transition theory により群集構造における空間・時間・時空間的要素の影響を評価【宮下】

13章: scale transition theory を実際の系に適用【西嶋】

**Emerging areas and perspectives:** 実際の系との関係性や視点の統合など

14章: 4つのモデルから予想される検証可能な仮説を提示【川崎】

15章: 中立モデルにおけるダイナミクスと実例【山道】

16章: 生息地選択という行動レベルの現象がメタ群集の構造に与える影響【吉岡】

17章: 全体と局所における多様性の関係性【角谷】

18章: メタ群集の多様性と機能に基づくメタ生態系という視点【北村】

19章: メタ群集の4つのモデルと進化との関係性と系の適応的な動態【吉田】

20章: 全体のまとめと今後の発展性【吉岡】

## Conclusions

メタ群集においては局所と全体といった階層性を認識が重要であり、具体的に4つのモデルによるアプローチを紹介。これらのモデルによりメタ群集の動態におけるパッチの環境や移動分散の重要性を示した。

Table 1.1 メタ群集における用語とその定義

**生物の生態的スケール**

【Population】生息地パッチ内の、ある特定の種の全ての個体。

【Metapopulation】分散により連結した、ある特定の種の局所個体群の集まり。

【Community】単一のパッチもしくは生息地の局所範囲における、潜在的に相互作用する全ての種の個体。

【Metacommunity】多くの潜在的に相互作用する種の分散により連結した、局所群集の集まり。

**空間の記述**

【Patch】生物の生息地において、ある区別される範囲。パッチは microsite や locality などさまざまに定義される。

【Microsite】生物 1 個体を占有することができる場所。Locality の中にネストされる。

【Locality】いくつもの microsite を包括した生息地の範囲で、局所個体群が成立しうる。

【Region】いくつもの Locality を含んだ広い範囲の生息地で、メタ個体群が成立しうる。メソスケール。

**動態のタイプ**

【Spatial dynamics】個体もしくは種の分布、密度の空間的な変化。

【Mass effect】異なる個体群サイズの異なるパッチからの個体の流れによる空間動態のメカニズム。

【Rescue effect】移入によって局所絶滅からの回避による空間動態のメカニズム。

【Source-sink effect】移出により低減されている個体群（ソース）から、移入により高められている個体群（シンク）への個体の分散による空間動態のメカニズム。

【Storage effect】好適環境と不適環境における競争に対する反応の非相加性。比較的不適な時期を貯蔵した資源で耐え、好適な時期を待つ。

【Relative nonlinearity】競争に対する個体群成長率の反応が種間で異なり非線形。1 種が競争の増加に対し線形反応を示すが、もう 1 種が非線形に反応する場合、強い競争により負の影響

【Colonization】それまでいなかった場所に新たな個体群が成立する、空間動態のメカニズム

【dispersal】ある場所から (emigration 移出) 他の場所への (immigration 移入) 個体の移動

【Stochastic extinction (確率論的絶滅)】他種の存在や決定論的なパッチの質の変化とは独立な、局所個体群の絶滅。

【Deterministic extinction】他種との相互作用やパッチの質の変化による決定論的な局所個体群の絶滅。

【Metacommunity dynamics】メタ群集内における動態。空間動態、群集動態 (多種相互作用、群集構成種による創発効果)、空間動態と群集動態の相互作用。

**個体群、群集構造のモデル**

【Classic (Levins) metapopulation】同一の局所個体群が同じ確率で絶滅と再定着。

【Source-sink system】他のパッチよりも増加率の高いソース個体群から、増加率が低く絶滅しつつあるシンク個体群への個体の移動が起こるような生息地特異的な人口学的システム。

【Mainland-island system】局所個体群サイズが絶滅率に影響するシステム。絶滅に拮抗する大陸個体群と絶滅傾向にある島の個体群。

【Open community】移出入を経験している群集。

【Closed community】孤立し、移出入のない群集。

【Patch occupancy model】パッチには個体群サイズに関係なく、1 種もしくはそれ以上の種の個体または個体群が占有するモデル。

【Spatially explicit model】パッチの配置やパッチ間距離が移動や相互作用に影響するモデル。

【Spatially implicit model】パッチや個体の配置が系の

動態に影響しないモデル。全パッチで同程度に移動。

【Spatial dependence】応答変数が空間構造を持つ説明変数に従属して空間構造を示すこと。species sorting モデルでは密度と生息地の質との間の空間依存性が見られ、neutral モデルでは想定されない。

【Spatial autocorrelation】場所  $j$  における応答変数  $y$  の値が変数  $y$  そのものの動態プロセスによって生じること。空間自己相関は野外データにおける誤差の独立性を損なわせる。

#### メタ群集の視点

【Patch dynamic】それぞれのパッチは個体群を含みうる。パッチは占有 or 非占有。局所での多様性は分散の制限と種間関係により決定。局所絶滅と定着のプロセスにより空間動態が生じる。

【Species sorting】各パッチにおける環境傾度やパッチタイプの違いにより成立する局所群集や動態が異なる。この視点は空間動態における spatial niche separation を強調する。分散は局所環境の変化に対し群集の変化が追従する上で重要。

【Mass effect】局所個体群動態における移出入の影響を重要視。競争優位な群集からの移入により、局所的な競争による絶滅からレスキューされる。空間動態は局所個体群密度に影響。

【Neutral perspective】すべての種は、競争能力、移動分散、適応度が等しい。多様性の動態は種の喪失（絶滅、移出）および加入（移入、種分化）によって生じる。群集組成は時間と共に変化し、“ecological drift” と呼ばれる。