

Chapter 10: The World is Patchy and Heterogeneous!

Trade-off and Source-Sink Dynamics in Competitive Metacommunities

黒江 (東大・多様性)

Introduction

「環境はパッチ状で不均一性がある」ということが、基礎、応用いずれの生態学でも広く認識されるようになった。この章では、競争と移入 Competition-colonization、ソースシンク source-sink (Mass effect にあたる) に注目してパッチ環境における共存の理論について扱う。この二つのアプローチを、主要な結果や相違点、類似点に着目しながら変遷をたどり、patch dynamics と Mass effect を同時に扱えるようなジェネラルな構想について触れる。

Table 10.1 と Fig. 10.1 はモデルの変遷の図とモデルの説明。

The precursors: Skellam and Levene 1950 年代

Skellam: 競争と移入のトレードオフ、source-sink dynamics の概念の基礎を提唱し、群集生態学を発展。

- ・ パッチ内共存とパッチ間での共存に対して、拡散理論を用いて分散が及ぼす影響を明らかにした。
- 「好適ではない生息地であっても、好適地からのランダムな分散により、個体群は存続可能となる。これは、好適地からの移入が、不適地の個体数の減少率を低下させることによる」ことを証明。
- ・ 一年生草本を用いたパッチ内共存の可能性の証明 (競争での劣勢種は、生殖能力で優勢になることにより共存は可能)。

Levene: ニッチ理論と共存をはじめてリンクさせた。

Skellam と同様の共存理論を、ヘテロ接合の優位性なしで遺伝的多型が維持されることで証明。「複数ニッチの存在下では、各アレルは互いに異なる部位を選好する。それにより、両アレルが現実的な割合で共存するような平衡状態となる確率を増す」

Competition, Patchiness and Spatial Heterogeneity 1970 年代

The Levins Metapopulation Model 空間非明示のメタ個体群モデル

- 前提 (1) 環境は均一で、パッチ数は無限大
(2) 局所動態は、地域動態よりも早い時間スケールで生じる
(3) 分散は頻繁には行われず、空パッチへの移入のみ

パッチの占有率 式 10.1 $dp/dt = cp(1-p) - ep = cpV - ep$ ($V=1-p$) [c:移入率、e:絶滅率、V:地域内の空パッチの割合]

平衡状態 式 10.2 占有率 e/c によって、個体群の成長率 $r=c/e$ が変わる。

→一般化 式 10.3 V^* は競争がない状態での特定種にとっての空きパッチ率 (競争能力とも定義できる) 種を存続できる最低占有率を上回っていることが必要 → R が大きい種のみ生き残り、他の種は排除。

The Competition-Colonization Trade-off Hypothesis 70~80 年代

Levins and Culver: 共存を可能にするには競争と移入のトレードオフが必須であることを証明。

2 種存在するときの種 1 の絶滅率と移入率 式 10.4,5

→競争が絶滅に影響するとき、式 10.6 だと共存。移入に影響するとき、式 10.7 だと共存。

Hastings: メタ個体群モデルから派生して、2 種によるパッチ占有モデルを作成

前提「多種や他個体が共存するパッチは存在しない」←パッチに 1 個体のような場合を想定

式 10.8 (種間の競争能力が大きく異なり、競争が絶滅とは独立) →平衡状態 式 10.9

種 1 は他種の影響を受けないが、種 2 はもろに種 1 の影響をうける。

2 種が共存するとき ($V1^* < V2^*$)、競争の弱い種は高い定着能力を持つことが条件。

↑競争タイプを、優性型と先制型に分けることができる。→植物群集や、宿主-寄生種の系に有効

Hanski: ロトカーヴォルテラモデルに空間の不均一性を考慮。優勢種の分布に空間的異質性があるとパッチ内では

共存できない種も地域では共存可能。

Shmida and Ellner : 2 種間で競争と定着能力に差を持たせると、共存可能 (Lottery model)

Yu and Willson : 繁殖力と分散との間にはトレードオフが存在することを証明

Holmes and Willson : 優占種にくらべ繁殖力が低くても、分散能力が高いことで共存可能。

Transient Local Coexistence 1980 年代

Levins のモデルでは移入と同時に他種が排除されるという点が非現実的→ 一時的な共存パッチを仮定。

Slatkin : 種は互いの移出率や絶滅率に影響を及ぼしていると指摘。共存できる種数を過大評価してしまう Levins のモデルを解消すべく、パッチの状態に共存タイプを仮定 (空いずれかの種により占有/共存)。

Hanski : Slatkin のモデルにおける例外を発見。絶滅確率はパッチの占有率と負の相関がある (rescue effect)。

Taneyhill : 共存パッチからの分散は安定的で Rescue effect はより狭い分布のものには不安定である。

「占有パッチからの分散が、競争関係にある種同士の共存確率を増加させる」

環境が不均一な方が共存しやすい。ニッチがかぶっている種の方が互いに競争排除しやすい。

環境の不均一性に着目 80 年代後半から

Regional Heterogeneity and Source-Sink Dynamics (種の生活史形態よりも環境の不均一性に着目)

SS モデルの前提

- (1) パッチ環境にはばらつきがある
- (2) 局所と地域のダイナミクスは同じ時間スケールで生じる
- (3) 移入は頻繁で、パッチ内の種間競争を緩和する

Lotka-Volterra Models (早いもの勝ち、かつ強いもの勝ち)

分散は競争を緩和して多種共存にプラスに働くけれど local な種の多様性を低下させる。つまり local なレベルと群集レベルにもたらす効果が異なる。

Lottery SS Models (早いもの勝ち)

Chesson : regional な不均一性を盛り込んだ決定論的モデルを作成

Mouquet and Loreau : lottery 競争のメタ群集モデルを作成 種 i が占有するパッチの割合 式 10.10

等式が成り立つとき、各種の平均的な繁殖率 式 10.11

群集 k における種 I の繁殖力 式 10.12

このモデルでは、競争力に対して繁殖力がダイレクトに関係。

Synthesis on source-sink dynamics

数式は異なるが、LV と lottery モデルからは似たような結果が算出される。

- 1) 局所共存は、競争の強さの空間的不均性による結果である。
- 2) 共存は中間的な分散率になる傾向がある。共存をもたらす分散率には閾値がある。
- 3) 地域内で相違点や競争の非対称性 (群集における分散の機能にあたる) に制限あり。

空間的異質性は共存の本質的要素である。

空間的異質性 : 生物的な要素と非生物的な要素により生じる (競争の強さの違いの不均一性など)。

↑ 2 タイプの局所動態 (方向性と閾値) が関係。

- ・ 閾值的動態…はじめの個体数により競争の結果が変わるようなシステムで生じる (空間的異質性が種のアバンダンスにより生じ共存可能になる)。
- ・ 方向性のある動態…振動に鈍く、高い分散率で高い多様性を維持する傾向にある。両システムとも、かなり高い分散率だと空間的異質性が均一化し、種の多様性を減らす。

閾値システムでは、環境がパッチ状かつ個体数にばらつきがある場合のみ共存可能であった。このようなメタ群集では regional でのニッチの相違は共存に必要なではない。←SS モデルでの共存は適応度の空間的異質性の維持によるところが大きいためである。

Toward a General Framework

Convergence

共存では種間競争<種内競争←ニッチ理論により批判

ニッチの違いが生じる要因：CC モデル→強い種が弱い種を排除し、弱い種が占有されていないパッチで生存することで生じる。SS モデル→環境の異質性により生じる。

共存をもたらす要因…環境の異質性、生活史形態のトレードオフに影響している不均一性(SS により共存が可能。

Ex.捕食者がいると、競争排除よりも捕食者の発見にエネルギーを注ぐというトレードオフがあるので局所的共存が実現)。

・トレードオフと SS を同時に操作することで共存の機会が増加する。

これまで扱ったモデルは、競争タイプの違いを重視した。[Dominance 優性/preemptive 先制]

占有パッチでの競争は、強い種の移入能力と個体数のどちらに大きな違いをもたらすため。

「優性競争のもとでは、共存は均一環境下での CC のトレードオフ、あるいは不均一環境下での SS ダイナミクスにより生じうる。競争が先制タイプるとき、不均一環境下で資源に対する競争にトレードオフが存在しても共存は生じない。」

Hybrid Models

どちらの要素も関係している場合は、同時に考慮でき、かつ相対的な重要性のわかるような構想を必要とする。

Pacala and Rees：競争的移入と連続的ニッチを組み合わせたモデルを作成。段階の異なる連続的な共存は、競争的移入あるいは連続的ニッチ分割によるものであることを示した。

Yu and Wilson：Source-sink を先制競争にリンクさせた。

Levine and Rees：SS を CC モデルにリンク（優性競争）。この二つの組み合わせは種多様性を高めうる。

Amarasekare：競争タイプや分散力が異なる状況での CC と SS を一つのモデルに統合。

二つのメカニズムには交互作用が存在する。例えば、生活史の表現形における空間 variation は共存を促進するというよりむしろ強制する。

汎用性の高い構想は、階層的空間構造や空間的異質性をパッチ占有モデルに組み込むという方法で、より簡単に得られる可能性がある。パッチ占有モデルは、たくさんのパッチを分析時に扱いやすいが、非現実的な前提条件が微妙（シンプルなメタ個体群モデルの発展は可能だが、「自然のシステムを local と regional という二つの時間スケールに分ける根拠はない」 by Hanski。局所動態を明らかにするには、局所個体数とパッチ内競争を明らかにしなくてはならない。このタイプの統合モデルでは、CC と SS の相対的な効果を変えることができる。これは、競争のタイプを dominance か preemptive として考えられるため。

今後も検討が必要

- 1) 古典的 SS は地域スケールでの局所動態が方向的か閾値的に影響する
- 2) 古典的 CC は、両スケールでトレードオフが存在。
- 3) CC と SS の組み合わせについては上記で論じた。競争と移入が SS ダイナミクスを通じて共存の機会を増加させるときに広がる。
- 4) 生活史戦略が大きく異なるグループ間での Regional な競争と移入、同じグループ内での source-sink。この観点はニッチと中立理論を統合する可能性大
- 5) Regional な source-sink（大きく異なる資源を利用）、同じような資源を用いる種の競争と移入