12. Scale transition theory for understanding mechanisms in metacommunities

Chesson, P., Donahue,M.J., Melbourne,B.A., and Sears, A.N.W.　(担当 :宮下　直)

【序】

●小スケールでの現象を大スケールには容易に外挿(スケールアップ)できない。

→　個体群動態の安定性、種の共存など

●スケール・トランジッション理論は、局所スケールのルールにどのような修正を加えたら大スケールの現象に適用可能かを明らかにする。

→　特に時空間変動性(環境の異質性)と局所レベルでの非線形動態(種間関係など)の相互作用が重要

大域動態 (regional dynamics)＝平均場 (mean field) ＋ スケール・トランジッション

●古典的なメタ個体群理論と違う点は、局所レベルでの動態の詳細を扱っていること。

●宿主捕食寄生者→ロジスティックモデル→ロトカ・ボルテラモデル→１年生植物の共存

【時間の不連続な ST モデル】

●空間異質性と非線形性の効果

宿主捕食寄生者系：$\lambda_x = f(P_x)$ (λ_x：場所 x での宿主の適応度、P_x：寄生者密度)

→　図１：　空間構造がないと激しく変動、あると安定する。

２パッチの平均適応度と寄生者密度の関係（点線）＞　局所だけから想定した関係(実線)

→　$\overline{f(P_x)}$　＞　$f(\overline{P}_x)$

●密度と適応度の共分散の効果

地域レベルの密度($\overline{\mathrm{N}}$)は、全個体数の平均適応度(λ)で表される。→　式(12.2)

また個体の平均適応度は、各パッチの相対密度と適応度の積の平均である　→　式(12.3)

(積の平均)＝(平均の積)＋(共分散)だから、λと適応度の積の空間平均は　→　式(12.4)

●一般化したモデル

W を適応度を決める要因とすると、$\lambda_x = f(W_x)$　で表される。

１．平均適応度（λ or $\overline{f(W)}$）と要因平均値から求めた適応度（$f(\overline{W})$）の関係は、→　式(12.6)

$1/2\, f''(\overline{W})$ は、局所スケールでの適応度と要因の関係の非線形性の強さを意味する。

下に凸の場合、２次微分値は正なので、$\overline{f(W)} > f(\overline{W})$ となる(Jensen’n Inequality)。

２．密度と適応度の共分散を W で表現すると　→式(12.7)　（直線近時による）

３．全個体の平均適応度は、式(12.4)(12.6)(12.7)を合わせて以下のようになる　→ 式(12.8)

$\lambda = \underline{f(\overline{W})} + \underline{1/2\, f''(\overline{W})\mathrm{Var}(W) + f'(\overline{W})\mathrm{Cov}(W,\nu)}$

↑平均場　　↑ST（非線形性＋適応度・密度の共分散）

W は位置 x の環境要因だけでなく、x 周辺の環境や密度の総体として捉えることが可能。

注意事項：W の空間変異が小さい場合にのみ有効。初期傾向(方向性)と考えるべき。

☆宿主寄生者の例題　→ p 284 のボックス：$\lambda = f(P_x) = Re^{-aPx}$ を基にした例。

式(12.8)から式(12.B1.9)が導かれる。

【パッチモデル】

●密度のパッチ平均($\overline{N}_{t+1}$)は、世代当たり増加率の関数 $F(\overline{N}_t)$を用いて表せる。→式(12.10)

図２：$F(N_t)$ がロジスティックの場合は、式(12.11)

●個体当たりの平均増加率λで表すと、式(12.12)だが、この場合は$f''(N)=0, f'(N)= -r/K$ なので、結局式(12.11)と同じになる。

【空間の異質性と分散】

●移動分散の効果は空間的分散・共分散や、λ（移動時の死亡）を変えることで表現可能。また、多くの個体が分散し、分散距離が大きい場合には、位置 x への分散に影響する環境要因 U_x を導入することで表現できる。　→　式(12.13),　当然 $\mathrm{Var}(N)= \mathrm{Var}(U)\bar{N}^2$

これを式(12.11)に代入すると、$N_{t+1} = N_t[1+r\{1- (1+\mathrm{Var}(U))\ N_t/K\ \}]$ となり、密度依存性を強め、環境収容力を低下させる効果を持つ。

【時間の連続モデル】

●微分型でも基本はほとんど同じ　→　式(12.15)

●ロトカボルテラの競争モデル：　W は個体当たりの種内・種間競争の強さ　→式(12.16)

適応度関数は一次関数なので、式(12.15)の右辺第２項はない。　→　式(12.18)

パッチ間の移動分散が大きく、環境要因 U_x で移動先が決まるとき、$\mathrm{Var}(N_i)= \sigma_{ii}\bar{N}_i^2$ 、$\mathrm{Cov}(N_i,N_j)= \sigma_{ij}\bar{N}_i\bar{N}_j$ となるので、式(12.18)は式(12.19)となる。

●２種の共存は、地域レベルの種内競争が種間競争より強ければ可能。σ_{ii} は正なので、種内競争(分子)は局所より地域レベルで必ず高まるが、種間競争(分母)は共分散が正負可能なためそうとは限らない。２種のパッチ利用が全く同じでない限り、共分散は分散よりも小さいので、地域レベルでの共存は局所レベルよりも容易になる。

これは集中モデルや空間ニッチモデル、storage 効果モデルと同じ理屈である。

【空間変動下での共存機構】

●種子休眠のできる１年生草本の共存モデル：適応度要素を生活環で分割　→表 1 (12.T1.1)

１）G (種子の発芽割合)と V(種子の生存率)が空間的に異なることで共存できると考える。

２）あるパラメータのみが、空間／時間空間変動する、種子の全て／一部が全域分散、の４通り。

３）適応度関数：$f(E,C)$,　E：環境への反応、C：競争への反応

４）適応度関数の変形：　一方の反応を固定した時の関数

e：適応度と正の関係、c：適応度と負の関係

５）２種類の要因が適応度に与える一般式　→　式(12.21)　$\gamma <0$

６）この式を、「適応度の空間平均」と「適応度・密度共分散」の項に分割し、さらに前者を「平均場」と「要因の積による非線形」の項に分割すると、式(12.23)

７）侵入可能性で共存可能性を調べる。→　$\lambda_i > 1$,　invader vs resident

●結果(表２)：先住者の環境と競争の正の相関が重要。

侵入者の適応度と密度の正の相関が「一部残る分散」条件で重要。

●侵入者と先住者の適応度の（式(12.23)）の差は式(12.24)。ΔE は平均場、あと２つは ST。表２の通り、ΔI とΔκは、しばしば正になりうる（つまり侵入可能）。

【結論】

●局所レベルでの非線形動態と空間的異質性の相互作用を明示的にモデル化している点が特徴。例えば宿主寄生者系における非線形相互作用と宿主密度の変異の相互作用。

従来の種の在・不在モデルでは相互作用を取り入れることはできない。

近似が困難な場合はシミュレーションに頼らざるを得ないが、本解析から得られた非線形動態の仕組みの相対的重要性を意識する必要がある。