

## Applying Scale Transition Theory to Metacommunities in the Field

担当：西嶋（東大・多様性・M1）

### Introduction

- ◇ メタ群集動態は、局所スケールと地域スケールの相互作用により決まり、安定性、競争排除、持続性といった結果を生じると考えられる
- ◇ メタ群集研究 ⇒ 局所群集動態をメタ群集スケールにどのようにして拡張できるか
- ◇ スケール・トランジション理論により、局所群集動態に修正を加えてメタ群集動態を理解することが可能である
- ◇ スケール・トランジション理論では、空間変動と非線形反応(← 生態系で多く存在)の相互作用が重要
- ◇ 前章で示したスケール・トランジション理論をどのようにしたら野外の系へ適応できるか
  - (1) 局所動態をメタ群集スケールに拡張し、非線形性と空間変動の相互作用を特定する
  - (2) 局所スケールにおける非線形性を測定する
  - (3) 空間的な分散と共分散を測定
- ◇ ここでは、スケール・トランジション理論を用いてメタ群集動態を検証した3つの例を示す
  - 最初の2つは1つの種(機能群)に着目 ⇒ 栄養段階の異なる生物との相互作用を含むメタ個体群
  - 3つ目は、競争関係にある2種の一年生植物の例

### Example 1: Benthic Algae and Grazer on Stream Cobbles

- ◇ 藻類と植食性の昆虫の幼虫(トビケラ、カゲロウ→同じ機能群)の被食-植食関係で、藻類に着目
- ◇ 局所スケール：数 cm スケールのパッチ → 広域スケール：42km の流水
- ◇ 局所スケール(場所  $x$ )における藻類の動態 ⇒ 式(13.1)
 
$$\text{藻類の増加率} = \text{藻類の成長率} - \text{被食率} + \text{移入} - \text{移出}$$
  - $A$ ：藻類の密度、 $t$ ：時刻、 $G$ ：植食者の密度、 $g(A)$ ：藻類の成長率を表す関数、 $f(A)G$ ：藻類の植食者からの被食率 ( $f(A)$ ：植食者の藻類に対する機能の反応)
  - 時間は連続とする
- ◇ 局所スケール(場所  $x$ )における植食者の動態 ⇒ 式(13.2)
  - $c$ ：変換効率、 $m$ ：死亡率
  - 短時間スケール：藻類の植食が植食者の密度にほとんど影響しない ⇒  $[ ]=0$  となり、植食者の局所動態は移出入によってのみ決まる
- ◇ 地域スケールへ拡張するために、式(13.1)と式(13.2)から地域平均の動態を導く ⇒ 式(13.3)
  - 移入と移出が相殺され移動を表す項が消える！ ⇒ 移動の効果はモデルに潜在的に含まれる
- ◇ 式変形を繰り返す(Box 12.2 に倣ってテイラー展開) ⇒ 式(13.6)
 
$$\text{地域の平均動態} = \text{局所群集の平均(mean-field model)} + \text{スケール・トランジション(a-c)}$$
  - この式により野外どのデータを取るべきか分かる！
  - 非線形性 ⇒  $g''(A)$ ：藻類の成長率の2階微分、 $f'(A)$ ：機能の反応の2階微分
  - 空間変動 ⇒  $Var(A)$ ：藻類の空間的な分散、 $Cov(A)$ ：藻類と植食者の空間的な共分散

- ◇ 藻類と植食者の非線形性を測定 ⇒ 野外実験により検証
  - 藻類の成長率  $g(A)$ : 植食者の除去を行い検証 ⇒ ロジスティック成長
  - 機能の反応  $f(A)$ : 藻類密度と植食量の関係を検証 ⇒ TypeIIIの機能の反応
- ◇ 空間的な分散と共分散を測定する
  - 階層的にサンプリングを行い、各スケールにおける非線形性の分散・共分散を分散分析により評価 ⇒ 藻類のスケール・植食者が藻類を消費するスケールを共に最小のスケール(2.4cm)と設定
- ◇ モデルとデータを組み合わせて拡張 ⇒ Fig 13.1, 13.2
  - メタ群集スケールに拡張すると、成長率が下がる(Fig 13.1(a); 影の部分=mean-field との差)
  - 植食者の消費率も下がる(Fig 13.1(b))。また、TypeIIIの機能の反応は二次近似だと差が生じる
  - トータルで平衡点の藻類密度が41%減少(Fig 13.1(c))
  - 成長率の非線形性と空間変動の相互作用が大きな影響 ⇒ メタ群集動態を変化させる空間構造
- ◇ スケール・トランジション理論によってメタ個体群動態を変化させる要因が明らかになり、メタ個体群構造が広域での動態に重要な影響を与える

### Example 2: Dynamics of an Intertidal Crab

- ◇ 潮間帯に生息するカニとその捕食者の被食-捕食関係で、カニに着目
  - カニは幼生期にプランクトンとして分散し、パッチに定着。成体は集合性をもつ
  - 捕食者はパッチ間の移動が可能
- ◇ 局所スケール: 岩( $\approx 0.1\text{m}^2$ ) → 広域スケール(パッチ間の距離 $\approx 1\text{km}$ )
- ◇ カニの局所動態 ⇒ 式(13.7)
 
$$\text{時刻 } t+1 \text{ のバイオマス} = \text{時刻 } t \text{ のバイオマス} + \text{成長分 } g + \text{供給分 } h$$
  - $N$ : カニのバイオマス、 $P$ : 捕食者のバイオマス、 $L$ : 分散してきた幼生のバイオマス
  - 上の3つで供給分  $h$  が決まる(分散してきた幼生は成体や捕食者の影響を受ける)
- ◇ 前の例と同様のプロセス(多変量のテイラー展開) ⇒ 式(13.9)
 
$$\text{地域の平均動態} = \text{局所群集の平均(mean-field model)} + \text{スケール・トランジション(a-g)}$$
- ◇ これまた同様のプロセスで、非線形性と空間的な分散・共分散を測定する
- ◇ 非線形性と空間変動を組み合わせて拡張 ⇒ スケール・トランジションの各項はどう影響するか: Fig 13.3
  - 空間変動は成長率に負の影響: (a) ← 集合性をもつ
  - 空間変動は供給率にトータルで負の影響: (b-g) ← 成体は幼生と競争(b)、幼生は成体と集合して生息(f)、幼生の分散が捕食圧を増加(g)、他は無視できる(d,e)
- ◇ Example2 のまとめ
  - ① 空間変動は供給率を減少させる ⇒ 局所環境の変化は地域スケールの供給に重要
  - ② 幼生の供給に与える空間変動の影響は比較的小さい
  - ③ 成体の集合性は成長率に負の影響を与えたが、幼生の供給を増加させる

### Example 3: Competition between Two Species of Annual Plants

- ◇ 砂漠で競争関係にある 2 種の一年生植物(*Erodium*: 外来で優先種、*Phacelia*: 在来)が共存
- ◇ 一般的に、競争能力と侵入能力のトレードオフにより共存 ⇒ 検証が難しい
- ◇ 共存のプロセスとして、ストレージ効果を定量化してモデルを構築する
  - ストレージ効果は各種が特定の好適なパッチをもつことで生じうる
- ◇ 種子生産は、環境への反応  $E$  と競争への反応  $C$  で決まる ⇒ 式(13.10)  
$$\text{種子生産量} = \text{環境の好適さ} - \text{競争の強さ}$$
- ◇ これまでと同様に式変形 ⇒ 式(13.14)  
$$\text{地域の平均の生産量} = \text{局所の平均(mean-field model)} + \text{スケール・トランジション(a-c)}$$
  - a 項: 環境への反応の空間変動、b 項: 競争への反応の空間変動、c 項: 環境への反応と競争への反応の空間的な共分散 ⇒ 共存に寄与; ストレージ効果を表す
- ◇ 非線形性の測定 ⇒ 野外実験により検証
  - 目的変数は各種の生産量  $Y$  とし、 $1\text{m}^2$  のコドラート内(=ブロック)に 2 種×2 処理[周りの *Erodium* を除去/control]施す Randomized Block デザイン
  - 環境への反応  $E_j = \ln(Y_{j,\text{removal}})$ 、競争への反応  $C_j = \ln(Y_{j,\text{removal}}/Y_{j,\text{control}})$
- ◇ 空間的な分散と共分散の測定
  - 上記の  $C_j$  は相対的な比であるため、分散や共分散を求められない ⇒  $E_j$  はブロック間で異なるがブロック内で等しいと仮定し、 $E_j$  と  $C_j$  を求め、これらの分散と共分散を算出
- ◇ モデルとデータを組み合わせて拡張 ⇒ Fig 13.4, 13.5
  - *Erodium* は局所スケールでは種内競争の影響は見られなかったが、メタ群集スケールで種内競争>種間競争(Fig 13.4A, 13.5A) ⇒ 成長率を減少させる
  - *Phacelia* は局所スケールで種間競争の影響は強いが、メタ群集スケールでもその影響は変わらない(Fig 13.4B, 13.5B)
- ◇ この研究は 2 種の植物が共存し続けることを示したわけではないが、ストレージ効果により空間変動が共存の可能性を高めることを示した
- ◇ 従来の局所的な実験に対し分散分析を行う手法は、分散や共分散(特に大事!)を考慮していないため、共存可能性についてメタ群集スケールに拡張できない

### Conclusions

- ◇ スケール・トランジションはメタ群集動態を変化させる重要な要因であり、広域スケールでの系の動態においてメタ群集のプロセスは必然的であることを示唆している