

Chapter 16 : Habitat Selection, Species Interactions, and Process of Community Assembly in Complex Landscapes *A Metacommunity perspective*

複雑なランドスケープにおけるハビタット選択、種の相互作用と群集集合のプロセス - メタ群集の展望

William J. Resetarits, Jr., Christopher A. Binckley, and David R. Chalcraft

群集はどのように集合するか? という単純な問いは未だに群集生態学における課題になっている。多くの研究はローカルな群集における内的なプロセス(種の相互作用や非生物的要因への耐性)に焦点を当ててきたが、より大きなスケールで働くプロセスの重要性が認識されつつある。群集間の生物の移動(分散)もそのようなプロセスの一つである。

筆者等の淡水域におけるハビタット選択の研究では、分散の帰結である「定着」に注目し、局所群集間での個体のハビタット選択がどのように行われるか、定着のプロセスが局所的、地域的な動態に影響してくるか、を検討した。

水域のモザイクランドスケープ・群集間の連結性を理解するためのモデルシステム

複雑なランドスケープにおいて、群集間の連結性は種の存続に重要になってくる。淡水のハビタット(池等)は比較的不連続的な境界を持つため、メタ群集におけるプロセスを例示するのに適している。

水生動物には幼体は水中、成体は陸上で生活するものが含まれ、成虫の定着/産卵行動が個々のパッチ(池)における群集の集合および局所群集間の連結に重要である可能性がある。

生物のタイプと定着のタイプ

生物のタイプ

obligate disperser

ライフサイクルの一部に必ず分散(パッチ間移動)するステージが伴う

facultative disperser

分散するかどうかは現時点のパッチの状態に依存する

前者はより一貫した群集間の連結性を示し、後者はより動的な連結性を示す。

定着のタイプ(Fig. 16.1)

Random Colonization

ランダムな定着のパターンを示す(Fig. 16.1a)。現在のメタ群集モデルで主に使われている。パッチの近接性や物理的な状態によって定着の確率が変わるようにモデリングされる場合もある(Fig. 16.1b)。

Philopatry

自分が生まれた場所に戻って繁殖すること(Fig. 16.1c)。

Interactive Habitat Selection (IHS)

古典的なハビタット選択。生物は最適とみなすハビタットを探索する。"Interactive"とは、パッチが連続的に評価されており、同じものでも変化が起きていれば異なる評価がなされることを示す。

本章では主に *obligate disperser* であるカエル(*treefrog*)と水生甲虫に注目する。それらは主に IHS を行う。(Philopatry なものも存在する。)

メタ群集における、異なる定着の形態によって生じる結果

メタ群集間の連結性は *random colonization* で強く、Philopatry では弱くなる。その中間となる IHS では、いくつかのメタ群集動態に示唆を与えるパターンが生じる。

Compression

IHS を行う種がより少ない数のパッチに制限されること(Fig. 16.2b)。単純なハビタット喪失であり、下 2 つのパターンは必ず Compression が伴う。

Contagion

好適である、あるいは不適であると判断されたパッチの近隣のパッチまでが、そのパッチの実際の質によらず好適、あるいは不適であると判断されること(Fig. 16. 2c)。後者はハビタットの喪失を加速させる。不適なパッチが好適と判断された場合、シンクとなる。

Compromise

好適なハビタットがない、または他種と好適なハビタットが重複し、共存できない場合、残されたハビタットの中で最適なものを選択することになる。結果としてそのようなハビタットはシンクとなる可能性もある。

Covariance

複数種の分布がある特定の要因、もしくはそれと相関のある要因によって共変することもある(Fig. 16.3a,b)

Avoidance (Habitat loss) and Attraction (Habitat gain) Cascades

上記のプロセスの組み合わせから、カスケード効果が起きる。

Maladaptive Habitat selection

ハビタット選択が必ずしも適応的ではないこともある

例:林縁の農地の水溜り(オタマジャクシが成長する前に消滅する)に産卵するカエル。

個体群、群集、そしてメタ群集

ハビタット選択を個体群モデルに組み込むと、個体が積極的にシンクを避けるため、個体群サイズや成長率、存続性に大きく影響する。

同様にハビタット選択は群集、メタ群集レベルでも重要になってくる。IHS によって、共存する種だけでなく、相補的に存在する種間の関係も考慮することができる。例えばある種のカエルは魚がいない池を好む(Binckley and Resetarits 2002)が、これは典型的な面と向かっての相互作用(競争や捕食)ではなく、行動によって生じるパターンである。このような phantom interaction(過去の相互作用に基づく、直接的な、しかし隠蔽された効果)(Connell 1980)は群集生態学では見過ごされてきたものであり、メタ群集動態に密接な関係がある。

種がハビタット選択を行っている場合、種の分布と群集の構造の決定に、地域的なプロセス(分散と定着)と局所的なプロセス(捕食、競争)の相互作用が働いていると言える。

ハビタット選択の軸:実践的な展望

ハビタット選択が種の分布を決定している証拠としてカエル群集と水生甲虫群集の例を紹介

生物的要因

筆者らは、操作実験から、カエルの一種 *Hyla chrysoscelis* が産卵場所として、魚 (*Enneacanthus chaetodon*)、サンショウウオ (*Ambystoma maculatum*)、及び同属の密度が高い池を避けることを明らかにした(Fig. 16.4a)。競争や捕食から期待されるような効果

を行動がもたらすことが示され、phantom interaction の証拠が示された。

さらに 6 科にまたがる魚の種でも実験したが、(一種を除いて)いずれの場合も *H. chrysoscelis* は産卵を避けた(Fig. 16.4b)。

さらに魚が 0.53g/100L 存在するだけでカエルの反応が生じることも示された(Fig. 16.4c)。

複数種の甲虫の成虫も同様の反応を示した。特に *Tropisternus lateralis* では成虫の定着だけでなく、産卵行動も検討したが、やはり魚がいる池を避けており、それが産卵場所にも直接反映されていた(Fig 16.5a)。

甲虫のデータでは、実験のデータと野外調査のデータが似通っており、(魚は致命的な効果を及ぼさない)ので)ハビタット選択が甲虫の群集集合に大きな影響を与えていることが示された(Fig 16.6)。

非生物的要因と生物的 - 非生物的要因の相互作用

多くのカエルと甲虫は閉じた樹冠にある池よりも開いた樹冠にある池を好む(Fig. 16.5b)。この選好性と、魚に対する反応は共に強すぎるため(Fig. 16.7)、他の要因との意味のある生物学的な相互作用を検出することはできなかった(e.g. Fig. 16.5b)

ハビタット選択の空間的次元

より広いランドスケープ、および複数の空間スケールで、ハビタット選択はどのように群集間の連結性に影響しているのだろうか。

カエルは数百メートルのスケールで意思決定をしているようである。水生甲虫の行動圏は、飛行能力にもよるが、少なくともカエルを上回り、数キロメートルの範囲をカバーする種もいると考えられる。

これらの分散力は局所からグローバルにわたる連結性のポテンシャルに影響する。

H.femoralis はまず魚がいる池が少ない地域を選び、さらにその中で魚がいない池を選ぶ(Fig. 16.8)。

2 段階の空間スケールで選択がなされているのである。

結論 - 複雑なランドスケープにおけるハビタット選択の動態

メタ個体群及びメタ群集の理論はランドスケープレベルのプロセスをモデリングするために、主にランダムな分散を仮定してきた。今後、複数種の個体群の複雑な関係を扱うのに IHS は大きなポテンシャルを持っていると考えられる。

今後は、ハビタット選択の空間的動態、ハビタットの質と量のトレードオフ、ハビタッ

ト選好性と次世代のパフォーマンスの関係、複数のリスクと決定の規則(死亡率/成長率を最小化する等)の関係、ハビタットの变化や移入種の効果等に注目していきたい。