

Chapter 17 New perspectives on local and regional diversity: beyond saturation

Shurin, JB and Srivastava, DS

はじめに

多様性・群集構造の決定要因を考える際の「地域派」と「局所派」。ここでは、地域と局所間での種数の関係に注目する。

地域 vs 局所の種数の関係で飽和があるかないかを検討する手法。飽和が見られた場合は、地域からの移入プロセスよりも局所における相互作用の影響が主要である可能性が疑われる。単純な手法で多くの適用例があるが、この関係を生じさせる実際のプロセスの特定や、適切な地域・局所の定義などの点で色々と問題を含んでいる。

本解説では、地域・局所間の種多様性および両者の関係を理解するための理論的な基礎について述べる。また、地域と局所を定義するさいの適切な手法についても言及する。

理論：一連のプロセス

島の生物地理理論、メタ個体群理論：種数に関して局所に内的な制約がなく、相互作用も種数を制約しなければ、局所の種数は地域の種数の線形関数になる。

競争を考慮したメタ個体群モデル：「局所」には最終的に一種しか入れない場合。競争が preemptive な場合は地域的にも共存不可能(Yu and Wilson 2001)だが、dominance な場合には分散力と競争力順位のトレードオフになる(Levins and Culver 1971)。この場合は、十分に地域の種数もしくは分散率が高いレンジでは、地域・局所間の種数は飽和型になることが予測される (Fig 17.1, Table 17.1)。

分散制限、競争を考慮したメタ個体群モデル (中立説)：種が局所パッチ内で競争し、分散は近隣パッチのみに制限されている場合。この場合は、preemptive な競争であっても非平衡状態で地域レベルで種の共存は可能になる (Hubbell 2001; Yu and Wilson 2001)。「局所」が単一のパッチと定義された場合には飽和関係が生じることが予測される。一方で「局所」を局所的分散のおよぶ範囲と定義した場合には線形関係になることが予測される。

ソースシンクモデル：地域からの移入が局所における種の動態に影響を及ぼす場合。移入率が局所絶滅率よりも高いが、シンク個体群を維持するほど高くない場合には、局所種数の飽和が予測される（この場合でもパッチ動態モデルに比べてパッチ内の相互作用の時間スケールに対して分散率は高い）。分散率が高くなるにつれ、多くの種のシンク個体群が維持されるようになり、局所種数は過飽和状態になる。一方で、シンク個体群が他種への競争に影響する場合、特にハビタット間のコネクティビティーが高い条件下では、種の競争排除がすすむ（Fig 17.1 の high exclusion シナリオ）。

キーストーン捕食モデル：競争優占種の捕食者が存在することで共存が促進される場合（Shurin and Allen 2001）。地域・局所で種数の線形関係が成立する条件の制約がゆるくなる。たとえば、ファシリテーションが強い場合は、局所における強い相互作用の存在下で局所・地域間に正の関係が生じうる。

局所パッチの環境のばらつきを考慮したモデル：現在は該当例なし。しかしながら、空間的な異質性が地域・局所種数関係に影響を及ぼしうるという傍証はある（e.g., Levine and Rees 2002; Shurin et al 2004; Chase and Leibold 2002）。

なぜ空間スケールを連続的に考慮しなければならないか

1. 地域・局所種数のパターンは局所スケールの定義に非常に敏感。局所スケールが局所相互作用のスケールを超える場合は、局所種数の推定値は β 多様性（パッチ間の種の回転率）により強く影響されるようになり、線形関係が生じやすい（Huston 1999; Loreau 2000）。これは実証研究例からもサポートされる（Hillebrand and Blenckner 2002）。

2. 地域・局所種数のパターンは地域スケールの定義にも敏感。地域種数が飽和していない場合、地域のスケールによって種数が変化するので。全球スケールで湖の動物プランクトンの種数を比較した研究では当初、局所種数の飽和反応が見られたものの、地域サイズの影響を種数面積曲線で補正したところ線形の関係であることが判明した例もある（Shurin et al. 2000）。

3. 「地域」「局所」以外のスケールで作用するプロセスを考慮する必要性。少なくとも局所スケールよりも小さい（個体、パッチスケール）もしくは大きい（メタ群集スケール）2つのスケールにおけるプロセスの影響を考慮する必要がある。当然、パッチ、メタ群集ともスケールの定義には主観ははいるので、スケールは連続的に扱うのが望ましいといえる。

4. 種の飽和を生じさせるプロセス自体がスケール依存である可能性が高い。たとえば侵

入成功の例。潜在的な侵入種が対象となる系と同じ生物地理的地域出身か否かで、出身の場合は系統的に近い種が多く競争排除が起きやすいので侵入が置きにくくなる（つまり近いところほど定着しにくい）といったスケール依存性が生じる可能性が考えられる。実証例はあまりない。動物プランクトンは10km以内程度の種の侵入には頑強だが（Shurin 2002）、外来種の侵入は頻繁に生じることから全球スケールでは飽和していないのかもしれない（Ricciardi and MacIssac 2002）。

多様性と侵入可能性との関係もスケール依存的。小さなスケールでの実験で両者の負の関係を示した研究は多く存在する。広域スケールでの観察では、在来種数が多いほど外来種数も多いとする結果が多くある。この結果の違いは、実験で操作するのは局所の種数であり、観察研究では地域の種数がことなる場合を見ているということに起因するのかもしれない。地域レベルでの種数と侵入可能性との関係は、今後の研究課題。

どのように空間を連続的に扱うか

「局所」のスケールによって種数の地域・局所関係が変わる。局所スケールが大きくなるにしたがって飽和・非飽和群集に対応する種数面積曲線からのリサンプリングを行なうのが一つの方法。ここでの目的変数は power law でのべき乗パラメーター b が 1 になるかそれ以下か（線形か飽和型か）（Fig 17.2）。ここでの重要な点は、 b は、飽和群集においては地域に対する局所の面積比のログ関数になっているが、非飽和群集ではこの非には依存しないという点（Fig 17.2e）。Hillebrand and Bleckner (2002)が行なったメタ分析では、 b は局所・地域面積比に依存していた（Fig 7.3）。このことは、これまでのレビュー結果（Cornell and Lawton 1992; Srivastava 1999）に反して、飽和型の関係が多いことを示唆しているのかもしれない。

詳しくは紹介しないが、地域一局所カーブの傾きのスケール依存性を検出する方法もある（e.g., Gering and Crist 2002; Kunin 1998; Harte et al 1999; Condit et al 2002）。

実証例：局所・地域プロセスの相互作用

陸上植物は種子制限が強い（Trunbull 2000）。さらに種子が供給されても定着する種は少ない（Tilman 1997）。局所群集に攪乱を加えると侵入を促進する（Burke and Grime 1996）。

中立説に関する実証研究（14章参照）

岩礁潮間帯では競争と幼生の移入率の間に相互作用がある。たくさん幼生が移入するほど競争も強くなる（Connolly and Roughgarden 1998; 1999）。

局所－地域関係のメカニズムを扱った移動性生物の実証例は少ない。動物プランクトンの多様性および種組成への捕食者の影響は、地域種プールへのコネクティブティーによって変化する（Shurin 2001）。孤立した池に捕食者を導入すると大型の在来種が絶滅する。一方で、地域から様々なグループを含む動物プランクトンを導入してやると、捕食者の存在下

では小型の種が定着する。これらの種は捕食者がいないと定着できない。ピッチャープラント葉上の群集では、原生動物種の侵入は、捕食者であるカクスの存在に影響をうけたり受けなかったりする (Miller et al. 2002)。原生動物種の移入には分散制限および局所における相互作用 (資源と捕食) が影響する (5 章)。原生動物種、クルマムシの存続はデトリタス資源量 (局所プロセス) とカクスの移入 (地域プロセス) の相互作用に影響を受ける。