

Chapter18 From Metacommunities to Metaecosystems

担当:北村(東大・多様性・M1)

◆ Introduction

近年、局所よりも広いスケールでの生態的プロセスを考慮する必要性の認識が高まった。

しかし空間を扱う生態学では個体群・群集生態学と生態系生態学の間に隔りがある。

・ 個体群・群集生態学

空間的に分布した個体群の存続と種の共存に着目。単純な数理モデル

・ 景観生態学(生態系生態学から発展)

近接する異質な系のモザイクにおける生態学的なパターンやプロセスを扱う。

非生物的なプロセスを含む系全体の特性に着目

群集生態学と生態系生態学の観点をまとめる必要性

生態学における基本的な課題(生物多様性と生態系機能の関係、食物網構造と栄養塩循環の関連、生態系における種の役割)を理解するため、非生物的条件や生物へのフィードバックの考慮が必要。

metaecosystem

エネルギー、物質、生物が系を越えて流動することでつながっている生態系のセット

小スケールの近接した系の集合から、全球スケール(大気や潮の流れによる大規模な循環や、移動性の高い生物の移動といったプロセス)までのあらゆるスケールを扱える。

生態系が空間的つながりを持つことで生じる重要な特性について

- (1)局所・地域間の種多様性の関係
- (2)種多様性と生産性の関係
- (3)広い空間スケールでの物質の流れと生態系の組織化

◆ Local and Regional Diversity

種多様性についての群集生態学での2つの観点

- ・ ニッチ理論(局所スケール) : 局所での種間競争が種数を制限。共存はニッチや生活史特性の違いによる
- ・ 島嶼生態学(地域スケール) : 局所動態を無視。局所の多様性は地域スケールの移入と絶滅の結果

実際は局所・地域スケールの多様性の動態は独立ではない

⇒2つのスケールにわたって起こる動態を考慮する必要

Mouquet and Loreau's model(2002)

分散ステージをもつ定着性生物を仮定

- ・ 局所スケール : 1 個体で占有できる均質なサイトの集合
 干渉や他の資源競争なし。競争能力は新しいサイトを占有する能力(reproduction parameter)とそれを保持する能力(mortality parameter)で決まる
- ・ 地域スケール : 環境の異質性は、各群集で種のパラメータを変えることで表す

以上の仮定をモデル化

P_{ik} : 群集 k で種 i によって占められるサイトの割合

V_k : 群集 k の空きサイトの割合

S : 競争種の数 N : 群集の数

b_{ik} : 種 i の繁殖-分散パラメータのセット。新しい個体が群集 l で生まれ、群集 k に定着する率

* $k = l$: 局所での繁殖、 $k \neq l$: 群集 l から群集 k への分散

m_{ik} : 種 i の群集 k での死亡率

$$\frac{dP_{ik}}{dt} = V_k \sum_{l=1}^N b_{il} P_{il} - m_{ik} P_{ik} \quad (18.1) \qquad V_k = 1 - \sum_{j=1}^S P_{jk} \quad (18.2)$$

* $S \leq N$ が必要条件

等式が成り立つ場合 $\bar{R}_i = \frac{\sum_{k=1}^N R_{ik} w_{ik}}{\sum_{k=1}^N w_{ik}} = 1 \quad (18.3)$

ここで $R_{ik} = V_k^* r_{ik} \quad (18.4)$ 、 $r_{ik} = \frac{\sum_{l=1}^N b_{il}}{m_{ik}} \quad (18.5)$ 、 $w_{ik} = \sum_{l=1}^N b_{il} P_{il}^* \quad (18.6)$

r_{ik} : 種 i の群集 k での基本的な繁殖能力

R_{ik} : 種 i の群集 k 全体での繁殖能力

w_{ik} : 単位時間あたりに群集 k で種 i により生産される散布体の総量

\bar{R}_i : 種 i の地域平均の繁殖能力

(18.3)より、地域スケールでの繁殖能力は各種で等しい。

局所、地域の共存種数は以下の条件で最も多くなる

- ・ 各種が異なるニッチをもつ(habitat differentiation)
- ・ 地域スケールでは種間の競争力が同程度

この条件の中で多様性は分散の違いにより大きな幅を持つ→分散能力が多様性に与える影響は？

①分散個体の割合を変化

トータルの繁殖能力を同等、どの群集のどの種でも分散個体(a)と非分散個体(1-a)の割合が等しいとする。

このとき(18.1)において

$$b_{ik} = (1-a)c_{il} \quad (k=l \text{ のとき}) \quad (18.7a)$$

$$b_{ik} = \frac{a}{N-1} c_{il} \quad (k \neq l \text{ のとき}) \quad (18.7b)$$

c_{il} : 群集 l における種 i の潜在的な繁殖能力

$$(18.1) \text{ に代入 } \frac{dp_{ik}}{dt} = V_k \left[\frac{a}{N-1} \sum_{l \neq k} c_{il} P_{il} + (1-a)c_{ik} P_{ik} \right] - m_{ik} P_{ik} \quad (18.8)$$

↓ 20 種, 20 群集で平衡状態になるまでシミュレーション

分散能力と α, β, γ 多様性(Fig18.1)

- $0 < a < a_{\max}$: γ は地域の環境の異質性により決まる。分散能力は α, β に関与
- $a > a_{\max}$: 分散によりメタ群集が均質化し、 γ 多様性は低下

② γ 多様性の最大値を変化←分散の値ごとに環境の異質性の度合いを変化

E_k (0~1) : 群集 k の環境条件

H_i (0~1) : 種 i の環境条件の選好性

E_k と H_i が近いほど c_{ik} が高いとする

$$c_{ik} = (1 - |E_k - H_i|) \times 3 \quad \rightarrow \text{(Fig18.2)}$$

- 分散小 : 局所では優占種により種数が制限→局所・地域の種数は飽和曲線を描く
- 分散大 : 局所と地域の種数が等しくなる

◆ Species Diversity and Ecosystem Productivity

- ・古典的手法：異なる環境特性をもつサイトで、生産性を種多様性で回帰
- ・近代の実験,理論研究：他の要因を一定として、多様性が生産性に与える影響に着目
- *異なる結果→異なるスケールで働く因果関係に起因するのでは？

ソース-シンクモデルのメタ群集ではどのような多様性-生産性の関係がみられるか？

①空間についての競争モデル(18.1 より)

$$\Phi_k = \sum_{i=1}^S c_{ik} P_{ik} \quad (18.10) \quad \Phi_k : \text{群集 } k \text{ の生産性}$$

- ・分散の増加に伴い生産性、占有率は減少(Fig18.3A)
- ↑ mass effect により、群集の中のパッチに最適な種の割合が減少するため
- ・局所スケール：種多様性と生産性に一山型の関係あり(Fig18.3B)
- ・地域スケール：種多様性と生産性の関係はない、または正(Fig18.3C)

多様性が生産性に与える影響は環境変動の下で安定か？

②消費者-資源モデル Loreau(2003)

$$\frac{dN_{ij}(t)}{dt} = [e_{ij}c_{ij}(t)R_j(t) - m_{ij}]N_{ij}(t) + \frac{a}{M-1} \sum_{k \neq j}^M N_{ik}(t) - aN_{ij}(t)$$

$$\frac{dR_j(t)}{dt} = I_j - l_j R_j(t) - R_j(t) \sum_{i=1}^S c_{ij}(t) N_{ij}(t) \quad (18.11)$$

$N_{ij}(t)$: 時刻 t , 群集 j における種 i のバイオマス

$R_j(t)$: 時刻 t , 群集 j における資源量

M : 群集の数 S : 種数

- ・群集 j の種 i について $c_{ij}(t)$: 資源消費率 $e_{ij}(t)$: 資源の変換効率 $m_{ij}(t)$: 死亡率
- ・資源について I_j : 流入量 l_j : 減少率

$$c_{ij}(t) = 1.5 - |H_i - E_j(t)| \quad (18.12) \quad \leftarrow \text{環境条件 } E_j \text{ が時間的に変動}$$

$$E_j(t) = \frac{1}{2} \left[\sin(x_j + \frac{2\pi t}{T}) + 1 \right] \quad (18.13) \quad \leftarrow \text{局所環境は周期 } T \text{ の正弦振動を仮定}$$

単位時間当たりの生産量 $\Phi(t) = \frac{\sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^M e_{ij} c_{ij}(t) R_j(t) N_{ij}(t)}{M} \quad (18.14)$

- ・局所多様性：モデル①(Fig18.1 α)と同じく、分散の増加に伴い一山型(Fig18.4A)
- ・生産性：モデル①(Fig18.3A)と異なり、分散の増加に伴い多様性と同様の一山型(Fig18.4B)
- ・変動係数：多様性や生産性とは逆の一山型(Fig18.4C)
- ↑環境が変動すると、変動後の環境に適した種が侵入(spatial insurance hypothesis)

◆ **Material Flows and Ecosystem Organization**

栄養塩の移動は局所生態系の機能に影響→局所生態系間の相互依存を生むのでは？

2つの局所生態系,2種類の構成要素(植物,無機栄養)からなる metaecosystem(Fig18.5)

P : 植物の栄養塩のストック N : 無機栄養塩のストック

F_{Xj} : 構成要素 Xにおける局所生態系 iから jへの栄養塩の流量

Φ_i : 一次生産量 R_i : 再利用される栄養塩の流量

F_X : $F_{X21} - F_{X12}$ G_i : 正味の植物成長量

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= F_{N21} - F_{N12} - \Phi_1 + R_1 = F_N - G_1 & \frac{dN_2}{dt} &= F_{N12} - F_{N21} - \Phi_2 + R_2 = -F_N - G_2 \\ \frac{dP_1}{dt} &= F_{P21} - F_{P12} + \Phi_1 - R_1 = F_P + G_1 & \frac{dP_2}{dt} &= F_{P12} - F_{P21} + \Phi_2 - R_2 = -F_P + G_2 \end{aligned} \quad (18.15-16)$$

metaecosystem が平衡状態である場合

$$F_N^* = -F_P^* = G_1^* = -G_2^* \quad (18.17)$$

任意の数の局所生態系、構成要素からなる metaecosystem について

- 1.ある局所生態系での正の成長は、別の局所生態系が負の成長を強いる
- 2.系間の流量は全体として打ち消しあう

↓

それぞれの局所生態系は metaecosystem の中で異なる機能を果たす。

例)ある局所生態系は生産者の役割(N1→P1),別の局所生態系は分解者の役割(P2→N2)

◆ **Conclusions**

metaecosystem へのメタ群集理論の拡張は、群集生態学,生態系生態学,景観生態学の観点を統合できる可能性がある。系間のつながりは局所,地域スケールの両方で、生態系の構造,機能,安定性を強く制限する。