

Chapter 19

Adaptive and coadaptive dynamics in metacommunities:

Tracking environmental change at different spatial scales

Mathew Leibold, Robert Holt & Marcel Holyoak

Introduction

本章の目的

- ・ 群集を complex adaptive system と考えることで、群集構造が環境要因とどう関係するかを評価する (complex adaptive system = complex direct & indirect interactions + adaptive evolution)
- ・ メタ群集の動態が、上記 complex adaptive system の振る舞いにどう影響するかを考える

Key concept: Adaptive Capacity

・ あるパッチに生息する生物の性質が、そのパッチの環境条件（非生物／生物）に適応できる程度を表す。適応には、種内の適応進化もあるし、群集組成の変化もある。

High →パッチにいる生物が得意とする環境（ニッチ）とパッチの環境がよく一致

Low →生物のニッチとパッチの環境がずれている（不適応な生物が存在）

閉じた群集における環境への適応をベースラインとして、メタ群集における適応を考える。

Dispersal and adaptive dynamics in neutral metacommunities

中立なメタ群集においては、群集構成が環境要因に対してどう応答（適応）するかについて、分散は一定した影響を持たない（群集構成は、ランダム浮動によって決まるので）。Adaptive dynamics 自体がないと言って良いのでは（吉田コメント）。

Adaptive capacity of metacommunities: a species sorting perspective

異なる環境をもつ各パッチにおいて、異なる遺伝型／種が選択されるので、メタ群集内に高い adaptive capacity が保持される。あるパッチの環境が変化すると、他のパッチからより適応的な遺伝型／種が移住することが可能なので、各パッチにおける環境に適合した群集構造が得られやすい。

Adaptive capacity of metacommunities: the patch dynamics perspective

たいていのパッチダイナミクスの視点では、パッチはすべて同等であると仮定される。局所的な絶滅が起きると、他のパッチから生物が移住する。しかし、分散は多く起こらない。閉じた群集に比べれば、パッチ間移動のある群集では adaptive capacity は高いが、パッチ間移動に時間がかかり環境の変化とそれに応答する群集構造の変化にタイムラグが生じるという点で、species sorting より adaptive capacity は低い。

Adaptive capacity of metacommunities: the mass effect perspective

マス効果は、不均一なパッチと、高いパッチ間移動により起こる。マス効果が adaptive capacity に与える影響はさまざまである。マス効果が小さいときは、species sorting の場合と同じように絶滅した局所群集に新たな生物を移住させるだけでなく、十分な個体数を移住させることでその個体群の増殖を促進することで adaptive capacity を増加させる。一方で、移住してきた個体群が在来の適応的な個体群を排除したり、移住元の個体数を減少させることで、adaptive capacity を低下させる。

マス効果が大きいときは、分散により生物がよく混ざるので、不均一なパッチがあるにも関わらず、各パッチにはそこに適応したスペシャリストを保持しにくくなる。メタ群集は

均一になり大きな一つの群集となるため、adaptive capacity は下がる。

最大 adaptive capacity が得られるのは、中程度のマス効果があるときである。

Effects of heterogeneity of dispersal in food webs in metacommunities

群集を構成する異なる生物が、同じ分散能力を持っているとは考えにくい。同じ群集の異なる種は、異なるメタ群集パターン（上記）を見せるだろう。では、そのような分散能力の不均一性は、メタ群集の adaptive capacity にどう影響するのだろうか？

Dispersal heterogeneity and adaptive capacity in metacommunities

群集内に複数の機能群があり、機能群ごとに分散能力が異なると仮定してみる（機能群内では分散能力は同じ）。分散が群集に与える影響の代表として、捕食者と餌生物の相互作用を考える。閉じた群集においては、生息場所の生産性が増加すると、捕食者は増加するが餌生物は増加せず一定と予測される。しかし、実際に観測してみると、生産性増加に伴い、捕食者も餌生物も増加することがわかる。餌生物に性質の異なる餌があり、分散がある開けた群集を仮定すると、このパターンがうまく説明できる。

餌生物だけでなく捕食者にも adaptive capacity があると仮定するとどうなるだろうか？ Loeuille & Loreau (2004)によると、餌生物が捕食者より高い adaptive capacity を持つときは、餌生物の組成は変化しやすく、生産性増加に伴い餌生物も捕食者も増加する。一方、捕食者が餌生物より高い adaptive capacity を持つときは、捕食者は増加するか餌生物は一定というパターンが予測された。

逆にいうと、生産性増加に伴う捕食者と餌生物の変化パターンを調べれば、捕食者と餌生物の相対的な adaptive capacity がわかるかもしれない。上にもあるように、高い adaptive capacity は中程度の分散により実現されるかもしれない（他にも理由がありえるが）。

ここまでの議論をまとめると、

- 1) 群集内で相互作用している生物は、環境の変化に伴い変化する能力がある（すなわち、complex adaptive system)
- 2) 変化する能力のある complex adaptive system は、群集や生態系レベルで予測可能な特徴を見せ、それは変化する能力のない場合とは異なる。
- 3) 分散能力の異なる生物は、4つの異なるメタ群集パターンを見せる。
- 4) 中程度の分散能力（メタ群集のパッチ間 connectivity に依存）をもつ生物は、分散能力の低い／高い生物より、adaptive capacity が高い。
- 5) 中程度の分散能力をもつ生物は、環境の変化に対応しやすい。
- 6) adaptive capacity の生物間不均一性は系全体の振る舞いを変化させ、個体群構造・群集動態・生態系の特徴などに影響するだろう。

Connectivity and scale in metacommunities and metaecosystems

メタ群集あるいはメタ生態系の動態にとって重要になるのは、パッチ間の connectivity である。なぜなら、connectivity は群集を構成する生物の adaptive capacity に影響し、その結果、それら生物が生態系プロセスに与える効果にも影響するから。

Connectivity はパッチ間距離と関係し、距離が近いほど connectivity は高い。また、パッチ間距離が増加するほどパッチ間の環境の相違が増す。生物の分散能力とパッチ間距離に依存して、以下の4つのメタ群集パターンが予想される。

- 1) well-mixed: パッチ内とパッチ間で、他個体に遭遇する確率はほぼ同じ。
- 2) mass effect: よく混ざっているが、分散が各パッチの adaptive capacity を下げるくらい大きい。

- 3) species sorting: 分散は大きすぎず、適応的な生物をパッチに供給できるくらいの分散がある。Adaptive capacity は高い。
- 4) patch dynamics: 空きパッチにすぐに個体が侵入できないくらい、パッチ間距離が遠い。Adaptive capacity は低い。

図 19.1 では、パッチ間の距離が異なる 4つのランドスケープ (I–IV) が提示されている (図 19.2 は具体的な事例)。分散能力の異なる種 A–J がおり、それぞれの種 (2種のペア) が異なるメタ群集パターンを示す。全ての種を合計した、群集の adaptive capacity は、パッチ間距離と共に変化し、パッチ間距離が短いときメタ群集はよく混ざっていてかつ環境が似ているので、adaptive capacity は低い。また、距離が長いとパッチ間の分散が低いので、adaptive capacity は低い。距離が中間のとき、環境の異なるパッチから分散が確保されるので、adaptive capacity は高い。

メタ群集がどのような進化を見せるかは、不均一なランドスケープに見られるパッチの空間スケールと、パッチ間の分散に影響を受けるだろう。(→当たり前? 吉田コメント)

Conclusions

- ・メタ群集における生物間相互作用は、空間的な環境のばらつきに生物がどう適応的に反応するか、影響をうけるだろう。
- ・個体レベルでの選択と、群集内の構成種を選択は、局所群集内の強い選択圧だけでなく、群集間の connectivity にも影響されるだろう。

吉田コメント

- ・ geographical mosaic theory よりは明示的に分散を扱っている点は評価できる。
- ・ 群集の適応として、種内の適応進化と種構成による適応 (ベターな言葉が必要?) が考えられている点も良い。
- ・ adaptive capacity が高いと環境への生物の適合が見られやすいと議論しているが、理論的な話ばかりで実証が伴っていない。→これからの課題
- ・ 群集内の adaptive capacity の不均一性がどのように決まるのかが議論されていない。例えば、栄養段階や体サイズとの関係など。体サイズが小さく栄養段階が低い生物は、より分散能力が高い (→中程度の体サイズ・栄養段階で adaptive capacity が高いと予想?)。あるいは、特定の生活史形質との関連。分散に長けた生活史段階 (休眠卵など) の存在 (系統的な制約と adaptive capacity?)