

2. 2種間相互作用における空間プロセスの影響

この章では、個体群と群集の動態における空間プロセスの役割について議論する。特に、種の共存と多様性の維持における空間プロセスの役割に着目する。そのような多種の持続性や共存を理解するには、平衡状態だけでなく、動態についても考慮する必要がある。

モデルの羅列的な章だが、Table 2.1 に全てまとめてある。

2種系のモデルでは感染症の空間モデルなども発展しているが、この章では扱わない。

1種の場合

局所動態を考慮しないモデル

Levinsのpatch-occupancyメタ個体群モデル

- ・ 分散距離：無制限、パッチの状態：空き（0）か占有（1）
 - ・ $dp/dt = cp(1-p) - mp$ [式 2.1]
- ・ p : パッチ占有率、 c : 移入率、 m : (局所) 絶滅率
- ・ 占有パッチへの移入はそのパッチの動態に影響しない。

空間を考慮しないモデルとの比較

「分散が無制限」=空間非明示である。

1個体によってパッチが占有されるようなロジスティックモデルと同様に考えることができる。（人口学的確率性、低密度での存続性低下などの影響を受ける）

存続性に影響する要因

メタ個体群が局所個体群よりも長く存続するには、各パッチの動態は独立でないとならない。パッチ間の同時性は、環境の空間的相関の程度と分散の距離から影響を受ける。

生起関数（incidence function）を用いたモデル：局所絶滅率と移入率に、パッチのサイズ（質）と孤立度が影響する。

局所動態を考慮するモデル

空間非明示

空間非明示で生息地が均一と仮定されていても、局所個体群のサイズの違いによって、レスキュー効果や分散のコストが発生する。

空間非明示であっても、生息地の異質性が仮定されていると、ソース-シンク動態があらわれる。ソース-シンクモデルは保全の面で関心を呼ぶこともある。しかし、時間的に生息地の質が変わらない系において、シンク生息地が個体群の存続性などに正の影響を与えるのは、個体が理想自由分布していない場合のみである。

空間明示

- ・ 空間明示個体群モデル（SEPMs）：空間や移動に関する実データを用いた詳細なモデル。予測性高い。
- ・ Reaction-diffusionモデル：個体群成長（reaction）と移動（diffusion）を考慮したやや単純なモデル。

空間非明示モデルと違い、移動についての制限が可能である。生起関数モデルに局所動態を加えたものとも考えることもできる。局所動態を考慮した空間明示モデルでは、パターンが形成され、生息地の空間的異質性があらわれることが多い。

空間を考慮した競争モデル

競争のモデルにおいて、しばしば注目されるのは、平衡状態、非平衡状態における多様性の維持機構である。競争モデルにおいて空間を考慮することにより、競争における優劣の関係が変化する。その機構として一般に、1) 生息地の異質性、2) 競争力と分散力のトレードオフ、があげられる。

異質性のある生息地と、競争における強者の交替

空間または時間を変えたときに、異なる質の生息地が存在し、それらへの2種の反応が異なれば、共存が可能になる。

storage effect : 生息地の質の時間的変化によって2種の棲み分け、共存が可能になる。

均一な生息地と、競争と移入のトレードオフ

空きパッチへの分散によって、競争弱者が生き延びることができる。これは、メタ個体群アプローチ(式2.1)に類似した、パッチ占有モデルによって表現できる(式2.2)。

このモデルに従えば、競争力の強さによる序列から、各種の分散力を伺うことができる。また、生息地が破壊されたり改変されたりした場合、分散力のない競争強者の方が分散力のある競争弱者よりも被害を受けやすい。

空間明示モデル

Neuhauserによるcellular automataモデル：局所的な相互作用により、地域、局所の両レベルにおける競争の優劣は変化する。

LawとDiekmannによるmoment closureを用いたモデル：分散力の強い競争弱者が競争強者を地域レベルで排除できることを発見した。

BolkerとPacala—↑と同様のモデル：空間を巡る競争における3つの仕組みを確認。1) 耐性、2) 分散、3) 消費。空間明示モデルの導入により2と3の機構を区別することができた。また、彼らは、短い分散と1または3を組み合わせることで、共存が可能となることを発見した。

競争と移入のトレードオフと、異質性によってひきおこされる強者の交替とのあいだの関係

生息地の異質性と、競争と移入のトレードオフとの、両方の効果を含めたモデルによると、種が共存できる分散の程度には閾値がある。

分散が多すぎ：2種はニッチを分割できず共存できない。

分散が少なすぎ：競争弱者が生き延びられないので2種は共存できない。

空間を考慮した消費者—資源モデル

空間を考慮しない消費者—資源モデルは、不安定になりがち。モデルを安定させる要因として、環境収容力や密度依存性、年齢構成があげられる。これらは空間を考慮したモデルでもほぼ同じ。

モデルを安定させる空間プロセスを3つのカテゴリーに分けて紹介する。

(1) 統計的安定性、均一な空間

局所レベルで個体群が変動している場合でも、地域レベルでは比較的に一定であることがある。

このプロセスは必ずしも均一な生息地に限定されないが、異質性のある生息地では後の2つの仕組みによってかき消されてしまう可能性がある。

局所個体群の変動を維持するには、一般に低～中程度の分散が必要である。

(2) 分散によっておこる密度依存性：空間的な、または初期状態における異質性

局所個体群の動態に密度依存性をもたらす要因はいくつかある。

・ refugeやpoolからの一定数の分散：パッチのサイズに関係なく移入がおき、受け入れ側パッチに密度依存の変動をもたらす。

- ・ 分散の時差：時間的なpoolとしてはたらしき、分散を局所動態から切り離す。
- ・ 異質なパッチにおける一定率の移入、移出
- ・ 被食者密度の高いところに集中した捕食

(3) 異質性に対する反応の非線形性、非加法性

密度に空間的なばらつきがあり、被食者が、低密度エリアでの損を超える利益を、高密度エリアであげていることにより、捕食者によって食い尽くされない場合。

3つの安定機構について

これらの3つの仕組みは安定を保証するものではないが、促進するもの。安定な系や存続している系はこれらのうちの少なくとも1つに当てはまるのではないか。

空間を考慮した相利共生モデル

競争や捕食に比べると、相利共生に関するモデルの数は少ない。「絶対的」な (obligate: 相手がいないと生存できない) 共生と「任意的」な (facultative: 相手がいると助かる) 共生は異なる動態を示す。

空間を考慮しない相利共生モデル

最も単純な絶対的共生のモデルは、Lotka-Volterra の競争式の負の項を正の項に変えたもの。さらに、相互作用項の係数を非線形にすることで曲線のアイソクラインを描くことができる (Fig. 2.3)。

任意的共生のモデルは絶対的共生よりも安定しやすく、またモデルに組み込む方法も複数ある。

「絶対的」な共生のモデルで空間を考慮すると

局所密度に場所によるばらつきがある場合、局所個体群での密度低下は必ずしも絶対的共生者を絶滅させない (Fig 2.4) 。よって、空間を考慮することによって絶対的共生のモデルは安定する。

「任意的」な共生のモデルで空間を考慮すると

任意的共生者が空間的にばらついて分布している場合、もう一方の種にとっての生息地の空間的異質性を作ることから、mass effectsにつながる。このような共生者による安定化作用は、時空間的に変動するため、一般的であっても検出されにくい可能性がある。

結論

ほぼ全てのモデルにおいて、空間を考慮することによって、動態を安定させ、種の存続性を高め、多様性の維持機構について考察することができた。