

Chapter 9

Assembly of Unequal World of a Rock Pool Metacommunity

はじめに

本章は岩礁潮間帯のメタ群集を対象に、階層性システムでは空間スケールが変わると生態学的プロセスも変わるという問題を考える。さらに、実際の分布パターンと理論モデルとの関連付けも行う。

概念：メタ群集における階層モデル

HBMの3つの仮定

(1) 種の特性

- 種ごとに生態的ニースが異なる
 - Specialist・・・ハビタットが狭い空間に制限
 - Generalist・・・広い空間をハビタットとする
- どのハビタットにも全ての階層の種が存在可能

(2) ハビタットの特性

- 多次元の階層構造
- パッチは階層的モザイク構造
- 各レベル、各パッチは独特の性質をもつ

(3) 種とハビタットの関係

- 特殊化(=specialist化)するほど狭いユニット
- 種の密度：ユニットサイズが正に影響
ユニットの分断化が負に影響(※)

(※)specialistのコスト

実際には、Fig 9.1cのように連続的なユニットとは限らない。高次レベルでの分断化(Fig 9.1a)が進むほど、低次にいるspecialistの様々なコストが増加し、密度が減少する。(計算は後述)

(Fig 9.1) 二次元の階層的ハビタット構造

- Generalist1種とSpecialist2種の場合(b)
- 21種(1+4+16種)の場合(c)
- さらにハビタットの分断化程度も変えられる(a)

HBMの予測(Fig 9.2) HBMによる分断化の影響予測

(a) Fig 9.1bの場合

(b) 3階層・7種(1+2+4)の場合

- 分断化レベルを変える(1.0→0.5→0.2)(Fig 9.1a)
- (Fig 9.2a,b)ともレベル2のみを分断化
この時(b)ではレベル3の密度も減少(※)

(※)specialistの密度計算(Kolasa 1989)

N_Y = 種 Y の密度、 A_Y = 資源量、 D_Y = 分断化効果とすると、

$$N_Y = f(A_Y D_Y)$$

また R_Y = spe 種 Y の空間量、 R_X = gene 種 X の空間量とすると、

$A_Y = R_Y / R_X$ 、 $D_Y = R_Y / R_X$ となる。これを代入して、

$$N_Y = f(R_Y^2 / R_X^2) \rightarrow \text{つまり分断化が2乗で効く?}$$

HBMから得られる結果

- (a) 種数が多いときGene種数は少なくSpe種数は多い
- (b) Spe種は局所密度が低く、Specialistになるほど分断化の影響が大きくなる
- (c) 同じ階層レベル&局所密度が似ている種同士でも群集構造は非連続
- (d) 局所および地域密度はGene種が優占
- (他) 空間スケール大きくとると局所群集がメタ群集に
→2つ以上の離散したパッチが生成されるから

階層モデルの汎用性

- HBMは様々なプロセス(例えば競争や捕食)を個々に考えるのではなく、その結果を出力する
- 複数の空間スケールを区別するだけでなく、それによる特殊化程度や密度パターンも予測可能

HBMと他のメタ群集モデルとの違い

→要するに岩礁メタ群集にはHBMが優れているという話

・species sorting

ハビタットの質とそれに対する種の反応は考慮されているが、その空間スケールによる違いは考慮されていない

・mass effect

レスキュー効果によって不適なハビタットでも生息するので、本当の特殊化(好適ハビタットへの選好)が見られない

・neutral&patch dynamics

ハビタットの質を考慮していないので、種と環境との対応が見られない

岩礁潮間帯のメタ群集について

調査地

- ・ジャマイカ北岸の小湾にある岩礁潮間帯
- ・49の岩礁帯(Fig 9.3a)。そのうち7は干満あり
- ・ほとんどのプールは雨としぶきで維持

生物の組成

- ・調査は1989-90冬から始めて最低年1回
- ・合計70種、30万個体以上を記録
 - 主に底生動物、一部カニや昆虫など
- ・ハビタットは5つ(以上)の空間スケール
 - (Fig 9.3a) 地域・・・調査範囲全体
 - (b) 距離グループ(複数の台地)・・・降水や風のパターン
 - (c) 1台地のプール集団・・・雨水のしぶき、カニの生物輸送
 - (d) 1流域のプール集団・・・雨水が下流プールに生物を輸送
 - (e) 個々のプール

背景となる解析&結果レビュー

背景：特殊化イコール占有の少なさ？

占有・・・ある種が存在したプール数

特殊化(specialist)・・・“ecological range”(※)

(※) “ecological range”

・ある種が生息可能な

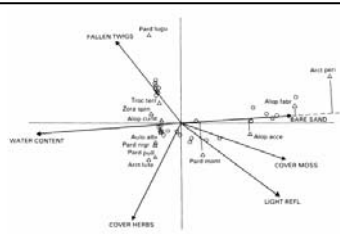
物理環境の範囲

・CCA(正準対応分析)

特殊化を計算(図はイメージ)

・偶然に起こる不適な環境への出現を除いて計算

(各プールの環境変数を、その種のプール密度で重み付け)



・結果・・・占有と特殊化に高い相関

岩礁潮間帯メタ群集では特殊化 = 占有の少なさ！

結果：岩礁メタ群集の階層性

- ・環境特性の空間スケール
 - 標高と塩度は台地スケールで集中し、水温とpHはより小さいスケールで集中。→空間的階層システムにおいて、各要因の影響は複数のスケールにまたがるものの、どのスケールでも影響するわけではない。
- ・種が認識する空間スケール
 - 種によって異なるはず。しかし、それが連続的とは限らない(Fig 9.4 ↓)

(Fig 9.4) 貝虫類 21 種の密度-占有関係

- ・3つの離散的なスケールが重要
 - (gene 4 種、inter 4 種、spe 13 種)

ハビタットの特殊化

・本章のテーマ

- ① ハビタットを階層性パッチとして捉える(上述)
- ② 種のハビタット分断化に対する反応の違い
 - ←分散能力、ハビタット適性による

Specialist と Generalist の違い

(Fig 9.5) 種のランク(密度)-占有関係

- (a) 密度が低いほど占有プール数少ない→特殊化
- (b) 密度が低いほど占有プール数変動しやすい

局所群集の動態に果たす役割

Generalist・・・局所群集の動態を支配する

Gene 種変化→Spe 種変化→群集変化

Specialist・・・不明。Generalist とは異なるだろう

Q&A. HBMの仮定を満たしているか？

(1) 低い局所平均密度 = 低い地域密度

種の密度パターンはハビタット構造と種特性の相互作用の結果であるため。岩礁メタ群集ではこの仮定を満たす(Fig 9.6)

(2) 局所群集組成は比較的不変

環境特性が不変なら、局所群集はその組成も密度も変えない(species sorting と同様)。これも多くの解析によって支持された。

スケールによるその他の影響

環境変動が岩礁帯メタ群集の種数や密度に与える影響

は、明らかにスケールによって変わる(Fig 9.7 ↓)

→異なる空間スケールでは異なるプロセスが作用

(Fig 9.7) 環境変動による影響のスケール依存性

- ・地域スケール(プール全体の時間変動)
 - 変動が大きいほど種数が減り(a)、密度が上がる(b)
 - (a) 好適ハビタットの断続的減少のため(夏の乾燥等)
 - (b) 解釈なし。なんで？Generalist が増える？
- ・局所スケール(各プールの空間的異質性)
 - 異質性が高いほど種数が増え(c)、密度が上がる(d)
 - (c) (d) 多様なハビタットが共存を促すため

岩礁潮間帯システムにおける4つのメタ群集

モデルの適用性 (P20, Table 1.2 参照)

1. Species Sorting ← 観察データと最も一致

結果の裏づけ

- ・ 除去 & 再定着実験
殆どの種が数日～数週間でどのプールにも行ける
(→パッチ間移動の多さと平衡状態を支持)
- ・ ほとんどの種は物理環境特性に制限
(→パッチ環境の質の差を支持)

Species sorting process の重要性

- ・ 生物間相互作用の非対称性

ハビタットの階層性によって生じる。つまり Gene 種は Spe 種より多くの種と反応し、個体数も多い。このためスケールによって異なる個体群動態が生じる。

2. Neutral Model

- ・ 予測は概ね良好だが、Specialist 種を過少推定

これは高密度の捕食者によって Spe 種の生存率が増加したため。この結果は、異なる階層の相互作用 & 生物的要素の重要性を示す。

- ・ モデルの前提を満たしていない

予測とずれるのはハビタットの質 & 種特性が異なるため？

3. Mass Effect Model

- ・ watershed スケールでのみ有効
降雨によって下流に流れる = レスキュー効果
- ・ より大きいスケールでは不適
波や高潮が terrace を覆う = 組成を均質化

4. Patch Dynamics Model

- ・ モデルの前提を満たさない
岩礁帯はハビタットの質 & 種特性が異なるため

全てのモデルについて

- ・ 種数が増加すると密度の予測精度が下がる

つまり群集組成の決定性が低下する。どういうモデルがこの効果を表現できるか分からないが、Holt (2002) の手法ではこの結果が現れている。

今後モデルに必要なもの

- ・ 分散率について

分散率 = f (生物の散布力 * 環境特性の制限)

つまり本当はアクセス可能なパッチ数で決まる。しかし平均分散率はこれを考慮できていない。対策として階層レベルを分散距離 or 成功で重み付けするのが有効かも。

- ・ 種とハビタットの関係の概念化

スケールの非連続性によって、種の占有や密度等に非連

続性が現れる。スケールの非連続性をモデルに組み込めるのか？まだよく分からない。

まとめ

本章ではハビタットの階層的視点を用いることで、岩礁潮間帯メタ群集の理解を深めるだけでなく、階層モデルの有効性も示した。

岩礁メタ群集を理解するために重要なことは、

- (1) ハビタットは離散したパッチが階層的に配置
- (2) 分断化が与える影響は、種の分散能力や環境の選好性によって異なる
- (3) 階層構造をもつハビタットと種特性の相互作用が、種の応答の非連続性を生む