



奨励賞(鈴木賞)受賞者総説

パッチ状環境における生物多様性の維持機構

門脇 浩明^{1,2}

¹ 京都大学大学院人間・環境学研究科

² 日本学術振興会特別研究員

The mechanisms of maintenance of biodiversity in patchy environments

Kohmei Kadowaki^{1,2}

¹ Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University,

² JSPS Research Fellow (PD)

要旨：生物群集にみられる多様性はどのように形成され、維持されてきたのか。私たちはその仕組みをより明確に理解することを目指し、今日の生態学を築き上げてきた。その研究史は、空間に対する認識の変遷を軸に捉えることができる。空間を大きく捉えるようになったことで、生態学は、生物群集の様々な複雑性を理解することの必要性に直面した。生物群集はパッチ状環境に成立していること、そして、小さなパッチの集合が構成する、より大きな生息地の内部（パッチ間）において生じる移動分散、その結果としての空間異質性こそが多種共存の鍵を握ることが認識されるようになった。しかし、空間的な視野の拡大は、大きなスケールにおける理論的仮説と小さなスケールの実験を積み重ねてきた実証研究との間に深い溝をもたらした。「自然の縮小模型(natural microcosm)」は、大きな仮説と小さな実験の架け橋として、様々な空間や時間にわたる生物群集の複雑性に関する仮説の検証を可能とする。本稿では、自然の縮小模型を活用した3つの事例研究を中心に、多種共存の仕組みとそれを実証するまでの道筋を明らかにする。それらを踏まえ、多種共存の可能性を支配する様々な要因がスケールに依存する理由を考察する。さらに、そのスケール依存性が私たちの生物群集に関する理解や保全・生態系管理の取り組みに対し及ぼす影響について考察する。このスケール依存性の問題によって、今後、生態学は、これまでとは異なる視点から多種共存の最も基本的な仕組みを追求することを迫られている。その仕組みとは、異なる資源を利用するといった単純なニッチ分割ではなく、空間や時間の異質性やスケールの利用様式という点からみた、より拡張されたニッチ分割である。拡張されたニッチ分割の解明に向け、多種共存の実証研究を前進させるために必要なことは、環境条件とそのスケールや異質性が、生物間相互作用に対しどのように介在し、その結果として多種共存に関与しているのかを問うことである。複数の時空間スケールにわたる検証作業をへて得られるであろう実証的知見は、自然生態系において保全すべき環境異質性やスケールと多種共存理論とを明確に結びつけることを可能とする。その時に生まれる新たな包括的枠組みは、生態系管理や保全、自然再生など広範な分野を力強く導くこととなり、私たちの未来を切り拓いていくだろう。

キーワード：競争能力 - 分散能力トレードオフ、空間異質性、自然の縮小模型、スケール転換理論、スケール依存性

Abstract: Improved understanding of the mechanisms that drive the generation, maintenance, and loss of species diversity is among the primary objectives of ecology. The niche-partitioning concept provided an early explanation for species coexistence and diversity. A growing body of theoretical research has demonstrated that dynamic processes operating across a range of (i) biological levels of organization (individuals, species, and communities) and (ii) spatio-temporal scales create the “niches” that permit species coexistence in structured environments. These theoretical considerations require corroboration through empirical experimentation,

2015 年 7 月 5 日受付、2015 年 10 月 20 日受理

¹e-mail: kinokomushi@gmail.com

but practical logistical difficulties often restrict experiments to limited scales of space and time that are much smaller than those embodied in theoretical simulations. In this review, I argue that natural microcosms can be used to resolve this issue by incorporating spatial heterogeneity, spatio-temporal scaling and dispersal in patchy environments. Using case studies with different types of natural microcosms ([i] carrion flies on rats, [ii] spore-feeding beetles on bracket fungi, and [iii] protozoans in pitcher plant leaves), I identified three key mechanisms driving species diversity: probabilistic spatial aggregation, competition-colonization dynamics, and assembly-history dynamics; I also reviewed associated schematic models to test the putative mechanisms. My analyses demonstrated that natural microcosm experiments were able to reveal the linkages between the maintenance of species diversity, spatio-temporal scaling and environmental heterogeneity in natural systems.

Keywords: competition-colonization trade-offs, natural microcosm, scale-dependency, scale transition theory, spatial heterogeneity

はじめに

いま、私たちの目の前にある生態系の営みは、自然選択に基づく進化の結果である。進化は生物を一つの方向に導く原動力であると同時に、生物間関係の組み合わせを多様化させ、構造化する過程でもあった (Wilson 1992)。今日、人類はかつてないスピードで地球環境を変容させ、その基盤である生物多様性は存続と崩壊の見えざる淵を歩んでいる (Barnosky et al. 2012; Pimm et al. 2014)。失われつつある生物の美しい営みを見守り続けるためには、生物多様性の一端を担っている人類こそ、生物から学ばなくてはならない。不思議なことに、個々の生物は自らのために生きているにもかかわらず、互いに関わり合うなかで、自然生態系全体としてのバランスは維持されている。一方で、これほど安定して見える自然生態系も、何らかの出来事が絶滅の連鎖を引き起こし、突如として崩壊への一途を辿ることもある (Scheffer 2009)。生物間の関係性のなかにこそ、こうした生物多様性の力強さと脆弱さを支配する仕組みが隠されているに違いない。ならば、生物間の関係がどうであれば、これほど多種多様な生物が持続的に共存することができるのだろうか。その問いの向こう側には、人類が地球上で他の生物と共存するための知恵が隠されているはずである。

本稿では、生物群集の多様性が維持される仕組みに関する研究を総括する。はじめに、現在に至るまでの研究史を振り返り、生態学者が思い描いてきた具体的な仮説とその検証の道筋を辿る。その歩みのなかで培われたアイデアは、空間に対する認識の変遷を軸に整理することができる。生態学の視野が空間的に拡大することに伴い、生態学者は自然環境における生物群集の様々な複雑性を理解するための新たな一歩を踏み出した。生物群集はパ

ッチ状環境に成立していること、そして、小さなパッチの集合が構成する、より大きな生息地とその内部 (パッチ間) において生じる生物の移動分散、その結果としての空間異質性こそが多種共存の鍵を握ることが強く認識されるようになった。しかし、空間的な視野の拡大は、大きなスケールにおける検証すべき理論的仮説と小さなスケールの実験を積み重ねてきた実証研究との間に深い溝をもたらした。「自然の縮小模型 (natural microcosm)」アプローチ (Srivastava et al. 2004) は、自然環境に存在するパッチ状環境を活用することで、大きな仮説と小さな実験の架け橋として、様々な空間や時間にわたる生物多様性の仕組みを包括的に説明することを可能とする (本総説では、以下、natural microcosm を「自然の縮小模型」と訳す)。このアプローチを活用した例として、死体における腐肉食者群集、サルノコシカケにおける食菌性甲虫群集、ファイトテルマータにおける原生動物群集に関する研究を紹介する。最後に、これらを踏まえ、生物群集の共存可能性を規定する要因の重要性が空間スケールに依存すること、さらに、多種共存機構をより良く理解するためには、そのスケール依存性をどのように取り扱うべきかという一般的問題について論ずる。そのために必要となる実証の図式を打ち出し、今後の生物多様性維持機構の研究が果たすべき役割を明確にする。

多種共存機構に関する研究史

地球上の生物多様性に魅了された生態学者らは、多種共存の問題を解くためのヒントを自然史観察に求めた。ダーウィンに始まり、エルトンの「動物群集の様式」 (Elton 1966) やジャンセンの「コスタリカの自然史」 (Janzen 1983) はそうした自然史観察の集積であり、その成果に

よって、驚くべき生物群集の種多様性と、幾重にも入り組んだ生物間相互作用の複雑性が明らかとなった。一方で、理論家らは、生物間相互作用に応じた個体数の変化を数式化することで、多様な生物群集の成り立ちを理解するための体系を構築していった。ヴォルテラは、生物個体間の関係を、閉ざされた容器の中の気体分子の衝突にたとえ、出生率や死亡率が密度による影響を受ける過程を個体間の遭遇回数に依存するものと考えた (Volterra 1926)。このアナロジーによって、様々な条件や生物間関係のもとで多種からなる生物群集が共存するための条件を定式化することが可能となった (May 1973; Murdoch et al. 2003)。これらの自然史観察と理論体系の発展と交流が、今日の群集生態学の基礎となった。

多種共存の問題は、プランクトンのパラドクス (Hutchinson 1961) に象徴される。理論的には、共通する資源をめぐる2種が共存することはできない。にもかかわらず、実際に野外では、わずか数ミリリットルの水の中に30種以上ものプランクトンが共存している。なぜ、パラドクスが生じえるのだろうか。その理由を知るためには、競争排除と共存の基本的な仕組みについて理解しなくてはならない。競争関係にある2種の生物をモデルとして説明する。2種はそれぞれ単独で生息する場合、いずれの種も、同じ大きさの餌を採餌している。よって、2種が同じ地域に存在するとしたら、餌をめぐる競争が激化し、競争能力の低い種は強い種によって駆逐され、絶滅に至るはずである (図1左)。ところが、実際に2種が同所的に生息するようになると、大型の餌を食べる種と小型の餌を食べる種にニッチが分かれる (図1右)。資源利用に関わる形質 (例えば、ダーウィンフィンチの嘴のサイズなど; Grant and Grant 2006) が分化することによって、競争排除が回避され、2種は共存することができるのである。これは、多種共存の最も基本的な仕組みである。プランクトンのパラドクスがパラドクスと言われる理由は、多種が共存しているという事実があるにも関わらず、それを実現可能にしているはずのニッチ分割を容易に発見することができないからである。ハッチンソンが投げかけたこのパラドクスは、多種共存機構の解明を生態学の表舞台に押し出し、群集生態学が飛躍的に発展する転機となった。

1960～70年代にかけて、生態学者は、近縁かつ生態的に類似する種間の餌資源利用の違い (ニッチの違い) を測定することに膨大なエネルギーと時間を費やした (Chase and Leibold 2003)。なぜなら、近縁な種ほど類似したニッチを利用するため、種間競争が激しくなると考

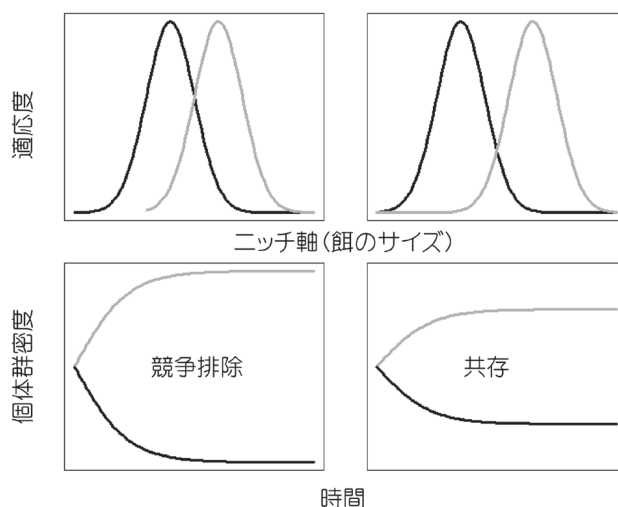


図1. 競争排除と共存の違いの模式図。競争関係にある2種の生物が、同じサイズの餌を食べる (同じニッチを占める) 場合 (左上)、競争排除が生じ、一方の種が他方の種を駆逐する (左下)。一方で、2種が異なるサイズの餌を食べる場合、両種はニッチ分割を通じ、共存することができる。ニッチ曲線の重複の度合いが種間相互作用の強さを反映している。

えられていたからである。しかし、ニッチ分割による多種共存の枠組みは、次々と見つかる例外や定義の曖昧さによって次第に蝕まれ、競争と共存の問題はより混迷の度合いを増すこととなった。そもそも、競争が生物多様性に影響するのかどうか、それをどのように検出すべきなのか、生態学の理論や検証手法はどうあるべきなのか、という議論にまで紛糾していった (Lewin 1983; 嶋田ほか 2005)。生物のニッチの複雑性が認識されるにつれ、ニッチの定義、その測定方法と解釈に関する議論が活発化し、「ニッチ」として複数の定義が混在しながらも定着しつつあることを生態学者は強く認識するようになった (McIntosh 1985; Chase and Leibold 2003)。すなわち、ニッチとは、生物が環境に対して要求する条件や生物が環境において果たす役割など、生物とそれらを取り巻く環境に関する関係概念として定義されるようになった (Peterson et al. 2011)。この状況をして、Godsoe (2010) は “I can’t define the niche, but I know it when I see it” と表現した。そのなかで、競争や捕食 (McPeck 1996; Chase and Leibold 2003) など、生物群集を取り巻く様々な要因が種のニッチを担うこと、そして、自然界にはこれまで考えられていたよりも多様なニッチ分割の様式が存在することを生態学者は少しずつ受け入れるようになっていった。

生態学者は古くから、多種共存を規定する要因として、ニッチだけでなく空間の役割の重要性も認識していた。

自然における空間構造、とくに、パッチ状環境における生態学理論である。Andrewartha and Birch (1954) は、分割された個体群の間を分散が結ぶことを想定し、動物個体群の数に関する一般理論と呼ばれる理論を打ち立てた。彼らの理論によると、資源の枯渇や密度依存性は第一原則ではなく、孤立したパッチ間での分散や移住が地域全体の動態においてより中心的な役割を担うという。それと関連して、1967年に提唱された島嶼生物学理論 (MacArthur and Wilson 1967) は、大陸とその近辺の島々を対象とし、生物の移入と絶滅のプロセスに基づき、生物多様性のパターンを予測することに一定の成功をおさめた。海に囲まれた島では、種の供給源である大陸からの種の移入を繰り返すことで生物群集が形成され、同時にその島における種の絶滅が生じることにより、その島の種数が平衡状態に達する。島の面積や大陸からの距離に応じ、その島に最終的に存続する種数は決定づけられる。つまり、島の面積が小さいほど、種の絶滅確率は高くなり、大陸と島の距離が離れているほど、種の移入率は低くなる。自然環境における空間構造の重要性を認識し、空間を大きく、かつ時間を長く捉えることで、生物の移入と絶滅のダイナミクスが生物多様性のパターンに影響するという考えが広く受け入れられるようになった。

実際に、私たちが観測している生物群集は、生物の移動分散によって、様々な空間や時間に渡り、絶滅と移入を繰り返し変化し続けている。この非平衡な個体群および群集の在り方は、のちにメタ個体群 (Hanski 1991)、およびメタ群集 (Leibold et al. 2004; 野田 2008) と呼ばれるようになる。パッチ状環境においては、たとえ種が局所的に絶滅しても、空いた生息場所パッチが残された状態であれば、直ちに戻ってくることが可能となる (Hanski 1991; Gonzales et al. 1998)。利用できるパッチの数が大きく減少した場合、空いたパッチを満たすことのできる地域全体の個体数が減少し、その結果、別のパッチへ移住する前に絶滅が生じ、その系全体が崩壊することもある。一方で、個々のパッチに視点を移すと、生物のパッチ間の移動分散率やパッチの利用様式に応じ、あるパッチにおける群集の共存が決定論的であるか (その場所における種のニッチによって決まるのか)、もしくは、確率論的であるか (他の場所からの移入などによって決まるのか) が変化すると考えられる。個々のパッチにおける相互作用とパッチ間の移動分散が影響しあい、パッチ全体の群集の形成に貢献するといえる。このように、より包括的な視野をもつことで、群集生態学の展望は一気に広がりを見せた。

2000年代に完成したメタ群集理論 (Leibold et al. 2004; 野田 2008) によれば、パッチ状環境における多種共存機構は、いくつかの類型に分けられる。第一に、各種が異なるタイプのパッチを利用することで、棲み分けが生じ、共存している。第二に、競争に不利な種ほどその高い分散能力を生かし、競争に強い種が辿り着いていない新しいパッチ (攪乱地なども含む) を手に入れることを繰り返し、共存している (競争と分散のダイナミクス, competition-colonization dynamics; Hastings 1980; Cadotte 2007)。第三に、ある種にとって有利なパッチ (湧き出し; source) ほど別の種にとって不利なパッチ (吸い込み; sink) となり、それらのパッチ間で各種が相互に湧き出し→吸い込みへ移動分散を生じることで、効果的に種を絶滅から救助し (Brown and Kodric-Brown 1977; Pulliam 1988)、共存を可能としている (湧き出しによる吸い込みの救助, source-sink dynamics; Mouquet and Loreau 2003)。これら3つの類型は、生物の移動分散が多種共存に与える影響について、種の生態的特性やパッチ状環境の特徴と関連付けて整理している (Amarasekare 2003)。この類型化は、個々の事例に当てはめる際には、状況に応じた様々な変更を余儀なくされるが、野外で見られる自然史的パターンを生態学的概念と対応させ、ひとつの枠組みのなかでパッチの解釈を行うことを可能とした。そして今日まで、メタ群集理論を出発点とする実証研究が蓄積され、群集生態学において空間スケールを扱うことの重要性は常識となった (Logue et al. 2011)。

2000年代になり、メタ群集理論に先行する形で、従来の群集生態学に相反する理論が台頭した。ニッチの重要性を否定した統一中立説 (Hubbell 2001) である。この理論によると、一見共存しているかのように見える群集は、永続的に共存しているのではなく、競争排除が非常にゆっくり生じていると捉える見方である。統一中立説によれば、群集の共存は一時的なものであり、個体数の確率的変動に起因する種の絶滅、他の地域からの移入 (種分化による新規加入も含む) の二つの力学が釣り合うこと、加えて、個体の移動分散が制限されることによって維持されるという。森林を構成する樹木群集では、すべての種は必ず滅びるが、種の絶滅までに数百・数千世代以上を要する。しかし、現状では、たかだか数十年分のデータしか存在せず、ニッチ理論の前提である定常状態に達しているのか、あるいは非定常過程の一断面を見ているのかを区別することは難しいというのである。多種共存機構の問いの根底を揺るがしたかに見えた Hubbell (2001) の統一中立説であるが、およそ十年間にわたる議論をへ

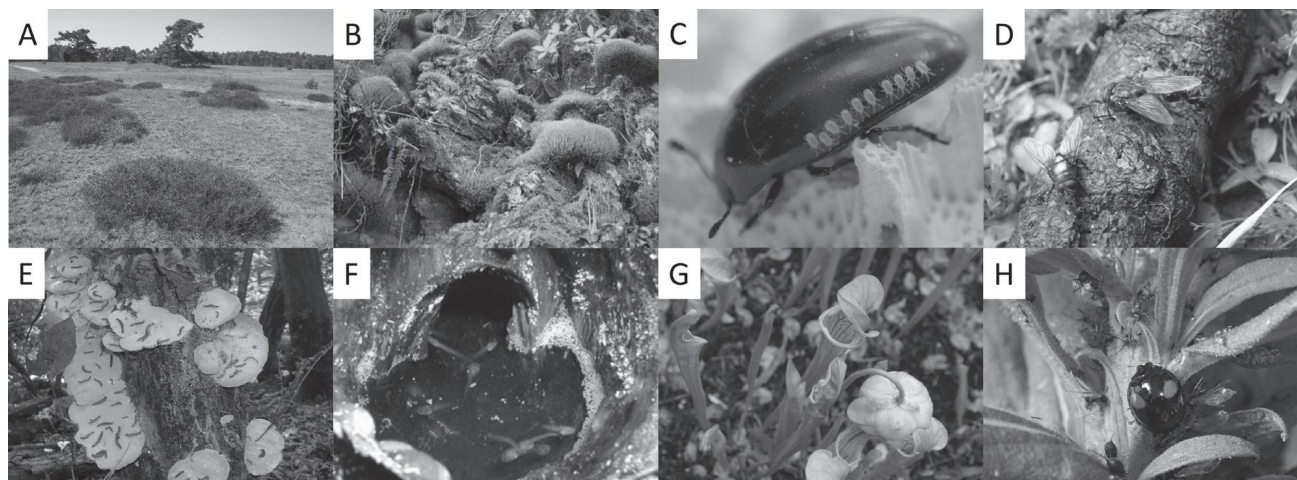


図2. 自然界に存在するパッチ状環境の例。(A) ヒース帯に点在する植生は、そこに生息する節足動物にとってのパッチである。(B) 崖に生育するタマゴケは、ダニやトビムシなどの微小節足動物にとってのパッチ状の住処である。(C) 食菌性のダニ類は同じく食菌性の甲虫の体表に便乗し、新たなキノコのパッチへと移動分散する。(D) 動物の糞はそれを食べる昆虫（ハエや糞虫類）にとってのパッチ状資源であり、昆虫の一世代の間にパッチの生成と消滅を繰り返す。(E) キノコバエ（幼虫）が生息する枯死木とそこに生えるサルノコシカケは、数世代、場合によっては数百世代にわたり維持されるパッチである。(F) 樹洞の水たまりでは、落葉を基点とし、細菌・原生動物・水生昆虫・オタマジャクシなどから構成される固有の食物網が形成される。(G) サラセニアの袋状葉の水たまりには様々な昆虫が捕捉され、特有の腐食連鎖が形成される。(H) 捕食者であるテントウムシにとってアブラムシのコロニーはパッチである。

て、多くのシステムにおいて多角的に検証された結果、議論の表舞台から退くこととなった。しかし、統一中立説は、ニッチ理論と共に「多種共存理論 (species coexistence theory)」の名のもとに統合され、現在でも共存機構の一つとして認知されている (Chesson 2000 ; HilleRisLambers et al. 2012 ; Narwani et al. 2013)。多種共存理論によると、中立説が主張するように、種間適応度を等しくし、結果的に競争排除を遅らせる効果を「均一化機構 (equalizing mechanism)」とし、それに対し、種間のニッチの差を広げ、共存安定性を高める効果を安定化機構 (stabilizing mechanism) として区別することで、いずれの仕組みも共存機構としての重要な候補となりうるという統一的視点を示している (Chesson 2000 ; HilleRisLambers et al. 2012 ; Narwani et al. 2013)。その後、均一化機構と安定化機構に関する検証が進み、中立説に由来する均一化機構を支持する証拠は少ないことが示されつつある (Levine and HilleRisLambers 2009 ; Narwani et al. 2013)。反面、統一中立説による果敢なる挑戦がきっかけとなり、多種共存機構におけるニッチの役割についてより深く考える機会となったことは間違いない。

これまで述べたように、多様性維持機構の研究史は、空間に対する認識の変遷を軸に捉えることができる。生態学の扱う問題が空間的な広がりを拡大するなか、一体、

どのようにすることで群集や動植物全体にわたる実験ができるのだろうか。その答えは、全体を小型化することである。自然界には、幸運にも、自然の縮小模型 (Srivastava et al. 2004) さながらのシステムが豊富に存在する (図2)。図2に挙げるように、コケやキノコはそこに住む微小節足動物にとってのパッチであり、様々な生物群集の住処として、高い多様性によって特徴づけられる。例えば、京都市内にある都市公園である宝ヶ池公園では、孤立した森林であるにもかかわらず、多様な分類群からなる食菌性昆虫が観察される (図3)。キノコにおける昆虫群集は、隠れた生物多様性のホットスポットと見なされている (Komonen 2003)。これらの昆虫群集は、キノコを餌や住処として利用し、幼虫期においてパッチ内で生物間相互作用を繰り返す。成虫期にはパッチ間を移動分散する。このように、自然の縮小模型は、空間的にも時間的にもダイナミックなシステムである。

慣例的にいえば、パッチとは、全ての個体が個々の生涯において他の個体と直接的に相互作用する機会を持ちうる空間領域を示す。その領域の境界は、対象生物の分散能力や世代時間によって規定される (Fahrig 1992)。現実的には、常にその境界を把握できるとは限らず、その境界の在処は生物ごとに異なる。植物生態学では、台風や火事などの攪乱により生じる森林内のギャップを植物

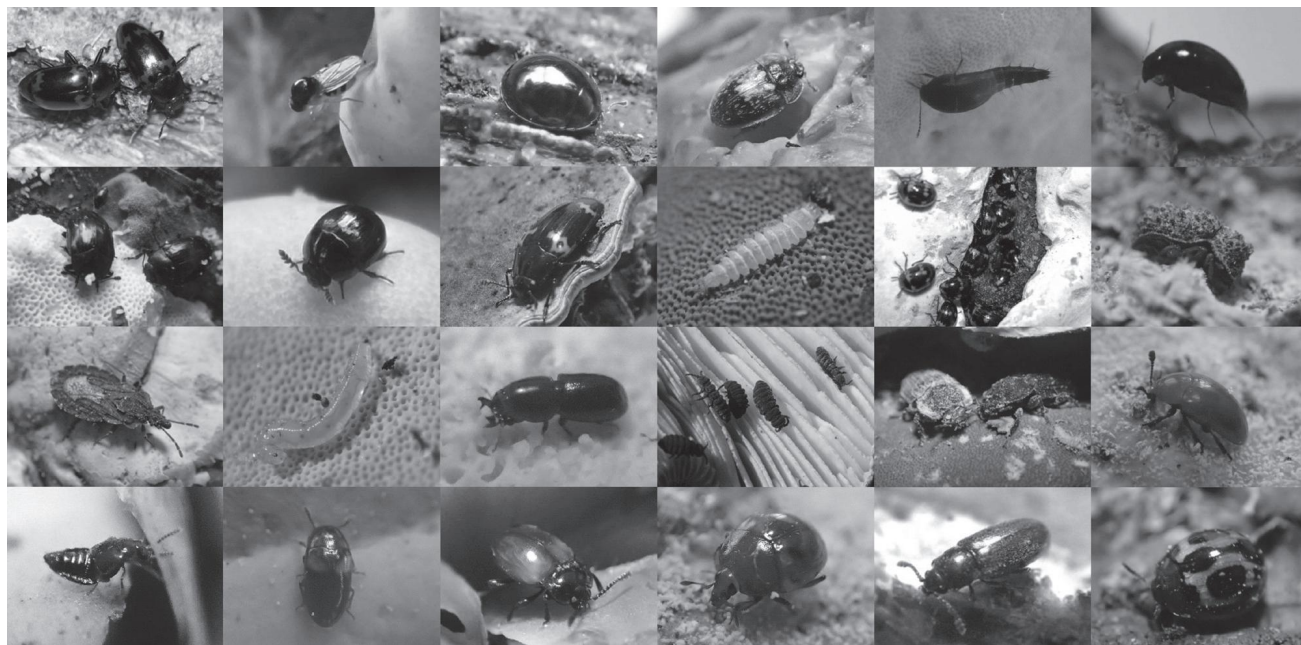


図3. 隠れた生物多様性のホットスポットである、キノコを餌および住処とする多様な動物群集（京都市内宝ヶ池公園）。キノコ類を餌とする昆虫は、主に、オオキノコムシ科、ゴミムシダマシ科、ケシキスイ科、ツツキノコムシ科、ハネカクシ科などの甲虫類と、ショウジョウバエ科、キノコバエ科、ノミバエ科などのハエ類が多く、ほとんどの種は体長わずか数ミリである。

群集にとっての仮想的なパッチと捉えることもある。すでに植物に占められた地表は、他の植物が入る余地はなく、攪乱により死亡することによって新たな個体が進入する。このように、パッチという概念は、便宜的かつ操作的に、空間を定義するための単位概念として生態学者の間に浸透している。

では、自然の縮小模型を活用することで、共存の仕組みに関するどのような仮説を検証することができるのだろうか。自然の縮小模型の最大の利点は、個々のパッチとそれらの集合体としての大きな生息地において、個々のパッチの特徴だけでなく、生物のパッチ間の移動分散率など、空間や時間のスケールに強く依存する共存の仕組みを研究デザインに取り込むことが可能となる点である。この利点によって、実際にどのような空間や時間のスケールと異質性が多種共存に最も貢献しているのかを理解することができると考えられる。以下では、様々な空間や時間スケールにおける生物多様性維持機構を解析した事例研究として、自然の縮小模型を活用した研究を3つ紹介する。短命なパッチ状資源である死体における腐肉食者群集（ハエ類）、長寿なサルノコシカケにおける食菌性昆虫（甲虫類）、ファイトテルマータにおける原生動物群集、の3つの事例研究を材料として、パッチの空

間的異質性、競争能力と分散能力のトレードオフ、移入順序の効果について論じる。これら3つの事例研究と関連する概念や枠組みを整理することで、生態学者が思い描いてきた仮説とその検証に至るまでの道筋を振り返りたい。

パッチ状環境における生物間相互作用と 多種共存の仕組み

死体における腐肉食者群集

アメリカの生態学者 Anthony Ives は、野外実験と個体群動態理論を駆使し、マウスなどの哺乳類の死体を食べるハエ類がどのように共存しているのかについて調べた (Ives 1991)。ニュージャージー州プリンストン郊外、ストニーフォード演習林には、クロバエの2種 *Lucilia coeruleiviridis* と *Phormia regina* が最も多く、その他にも様々なニクバエ類 *Sacrophaga bullata* などが生息している。クロバエやニクバエの雌成虫は、臭覚によって死体を探知する能力を有する。クロバエ雌成虫は、死体を発見すると、その粘膜部分である目頭や口内に卵を産み付ける。24時間後に孵化した幼虫（ウジ）は、約3日間死体を食べて成長し、土の中に潜って蛹となる。こうして一年間

に約 10 世代を繰り返す。Ives の観察によると、クロバエは、卵巣にある全ての卵を同時に成熟させることができ、それらの卵塊（50 ～ 200 個の卵）をクラッチとして死体に産卵することが分かった。一方で、ニクバエは、卵を一齢幼虫になるまで卵巣に保持し、生涯にわたり、およそ 35 ～ 165 個体の幼虫を産仔することが分かった。ニクバエ幼虫は死体を食べ、クロバエとほぼ同様の速度で成長し、クロバエと同じ季節に出現する。

クロバエ *Lucilia coeruleiviridis* とニクバエ *Sacrophaga bullata* の空間分布様式の違いを明らかにするため、Ives はライントランセクトにおいて 30 メートル間隔でトラップを設置し、各トラップ内に一個体ずつマウスの死体を配置した。ハエが上空へ逃げようとする性質を利用した漏斗型トラップを用いて、死体へ飛来するクロバエとニクバエの雌成虫を採集した。ロイドの平均混みあい度指数を用いて種内と種間の集中度指数を算出した。Ives が用いた種内・種間集中度指数は、平均密度の変化とは独立な混み合い度の相対変化を定量化できる統計的性質をもつ不偏推定量である。したがって、雌成虫が他の雌とは独立に振舞い、飛来した雌が一定の確率で産卵（産仔）する限りにおいて、種内・種間集中度指数は、飛来した雌成虫の数のデータを使っても、実際に産卵した雌成虫の数を使っても同じ値を示すことになる。この指数がランダムに分布しているときに取りうる値と有意に異なるかどうかを検定すると、クロバエは種内で集中分布していたが、ニクバエは種内で集中分布していなかった。死体に飛来・産卵したクロバエ雌成虫の個体数は、死体あたり 1 ～ 20 個体であり、その結果、クロバエ幼虫の個体数は、死体あたり 50 ～ 1600 個体であることが分かった。また、クロバエとニクバエの種間での空間的集中は見られなかったが、互いを避けることで棲み分けを行っているという傾向も見られなかった。

空間的集中が生じる原因とは何か。死体ごとにクロバエを誘引する能力が異なるのだろうか、もしくは、死体の置かれている環境ごとにクロバエにとっての発見のしやすさが異なるのだろうか。Ives は、クロバエが侵入できないよう、死体を容器にいれ、網掛けで保護したトラップを 30 m 間隔に配置し、朝と昼に集まっていたクロバエの雌成虫を数えた。続いて、訪れた雌個体数の多かった順に従いトラップの順位付けを行い、トラップ内の死体をそれとは逆順に総入れ替えを行った。つまり、最も個体数の多かったトラップの死体を最も個体数の少なかったトラップに移し、最も個体数の少なかったトラップの死体を最も多かったトラップへ移した。結果、クロバ

エは同じ場所の死体に誘引されるのではなく、同じ死体に最も誘引された。よって、空間的集中を引き起こす原因は、死体ごとの誘引度の違いであると判明した。これらの死体は同じマウスのストック個体群に由来するため、死体を野外に配置した後の分解の過程で誘引効果が変化していったと考えられる。

Ives は、クロバエ雌成虫の産卵場所選択が多種共存に影響することを明らかにするため、死体がすでに他の雌に産卵されているかに応じて、雌が産卵する確率が変化する可能性を検証した。新鮮な死体のうち半数に 100 ～ 200 個体のクロバエ 2 齢幼虫を放し、残りの半数は対照区とした。クロバエ幼虫が定着した死体と定着していない死体を各々 3 個体ずつ、計 6 個体をトレイに並べ、15 分間隔で卵の有無を観察し、産卵されていた死体を除去し、新しい死体に置き換え、新しいトレイ上で 6 個の死体の並び方を入れ替えた。雌成虫が産卵した 80 個の死体のうち約 55% がすでに幼虫が定着している死体であったため、幼虫がすでに死体にいるかどうかに応じて、雌の産卵場所選択が変化しないことが分かった。クロバエはすでに幼虫のいる死体を判断し、そこへの産卵を避けるような進化を起こさなかったのかもしれない。

次に、クロバエとニクバエの各種の死体における幼虫個体数を操作し、幼虫間の腐肉をめぐる消費型競争について室内実験で調べた。クロバエは常に集中分布する一方、ニクバエは集中分布しなかったため、クロバエの空間的集中が種内競争と種間競争に与える効果について調べた。クロバエとニクバエのそれぞれについて、幼虫の生存率と羽化雌成虫のクラッチサイズを掛け合わせた値を、個体あたりの潜在的密度増加率（個体供給量）と定義した。その個体供給量をクロバエ幼虫が空間的に集中する場合と集中しない場合について計算し、それぞれの個体供給量データに対しクロバエ幼虫密度を個別に回帰することで、クロバエの空間的集中が種間競争に与える効果の期待値を計算した。その結果、クロバエ幼虫の空間的集中は、クロバエ個体供給量の期待値を 26% 減少させ、ニクバエの供給量を 74% 増加させることがわかった。このように一世代のうちに、種内空間的集中は種内競争を強化し、種間競争を緩和することが明らかとなった。

死体における腐肉食ハエ群集の例から明らかとなったように、パッチにおける種間相互作用の異質性が地域全体における共存に与える影響は、個々のパッチ内における相互作用を平均したとしても十分に理解できるとは限らない。これを「平均化の過誤」(O'Neill and Rust 1979; Ruel and Ayres 1999) と呼ぶ。共存機構を検証するにあた

り、平均化の過誤に陥らないようにするためには、パッチレベルの現象を地域全体へと適切にスケールアップするための枠組みが求められる。そのような枠組みである「スケール転換理論 (Chesson et al. 2005 ; Melbourne et al. 2005 ; Denny and Benedetti-Cecchi 2012)」を用いて、平均化の過誤が生じる理由とスケールアップの実践例について考えてみたい。

パッチが無数にある状況において、地域全体における種 i の個体群動態は、種 i の個体数を N_i 、内的自然増加率を r_i 、種 i が種 j から受ける相互作用強度 (競争係数) を α_{ij} として、以下の式で表すことができる。

$$\begin{aligned} \frac{d\bar{N}_i}{dt} &= \overline{r_i(1 - \alpha_{ii}N_i - \alpha_{ij}N_j)N_i} \\ &= r_i\{(1 - \alpha_{ii}\bar{N}_i - \alpha_{ij}\bar{N}_j) \cdot \bar{N}_i + \text{Cov}(1 - \alpha_{ii}N_i - \alpha_{ij}N_j, N_i)\} \\ &= r_i\{(1 - \alpha_{ii}\bar{N}_i - \alpha_{ij}\bar{N}_j) \cdot \bar{N}_i - \alpha_{ii}\text{Var}(N_i) - \alpha_{ij}\text{Cov}(N_i, N_j)\} \end{aligned} \quad (1)$$

式 (1) は、全体スケールでの動態を 3 つの和で表現している。3 つの和とは、第一項の平均項、第二・第三項がスケール転換項である。スケール転換項である第二項は、種 i の空間における個体数分布の分散、第三項は種 i と種 j の空間における個体数分布の共分散を含んでいる。3 つの項に分割することで、パッチ状環境における共存の仕組みを実証するために何を計測すべきかが明らかとなる。これらの項は何れも、腐肉食者群集の例で示されている通り、野外において測定可能である。

さらに、種間の空間利用様式の違いが安定共存条件に対しどのような影響を与えるかについて考察する。種ごとに空間利用様式関数 U を導入すると、ある場所 x における種 i の密度を次式で表すことができる。

$$N_{i,x} = U_{i,x}\bar{N}_i \quad (2)$$

(2) を (1) へ代入する。

$$\frac{d\bar{N}_i}{dt} = r_i\bar{N}_i\{1 - \alpha_{ii}(1 + \text{Var}(U_{i,x}))\bar{N}_i - \alpha_{ij}(1 + \text{Cov}(U_{i,x}, U_{j,x}))\bar{N}_j\} \quad (3)$$

種 i と j についてロトカ・ヴォルテラの連立方程式を解くと、以下の安定共存条件が得られる。

$$\frac{\alpha_{jj}}{\alpha_{ij}} > \frac{1 + \text{Cov}(U_{i,x}, U_{j,x})}{1 + \text{Var}(U_{i,x})} \quad (4)$$

一方で、空間異質性が無い場合の共存条件は、(4) の右

辺を 1 にした式となる。

$$\frac{\alpha_{jj}}{\alpha_{ij}} > 1 \quad (5)$$

(4) と (5) を比較することで、空間異質性が共存条件に与える効果を把握できる。すなわち、種間競争と比較して種内競争が強くなるように、ハエの幼虫が集中分布することで、共存が可能になる。このモデルは、「集中分布モデル」として知られる (Atkinson and Shorrocks 1984 ; Hartley and Shorrocks 2002)。空間的集中による多種共存は、短命かつパッチ状に分布する資源に成立する動物群集の共存を説明する一般性の高い結論であり、他の研究においても立証されている (Inouye 1999, 2005 ; Wertheim et al. 2000 ; ただし、パッチの特性を軸としたニッチ分割の重要性も指摘されている。Grimaldi 1985 ; Takahashi et al. 2005 を参照)。

サルノコシカケにおける昆虫群集の競争と分散のダイナミクス

ニュージーランド北島ワイタケレ山脈のカウリの原生林では、木材腐朽性キノコのコフキサルノコシカケ (*Ganoderma* の一種) において 3 種の胞子食甲虫が共存している。*Zearagytodes maculifer* は、タマキノコムシ科に属する甲虫の一種で、*Holopsis* sp.1 と *Holopsis* sp.2 は、いずれもミジンムシ科である。ミジンムシのなかでも *Holopsis* sp.1 の幼虫は、胞子食に高度に適応した長い口吻を有するため、長吻ミジンムシと呼び、一方で別の種 *Holopsis* sp.2 の幼虫は著しく短い口吻を有するため、短吻ミジンムシと呼ぶ。コフキサルノコシカケは、成長とともに層を重ねる多年生のキノコであり、子実層 (キノコ裏面の胞子放出部分) から一日あたり数億個のペースで空中に胞子を解き放つ。胞子食甲虫は、この 10 μm に満たない胞子のみを餌として生活する。彼らの生活環は、サルノコシカケと密接に結びついている。成虫は子実層に卵を産み付け、孵化した幼虫は胞子のみを餌として成長し、およそ 20 日間にわたる幼虫・蛹期間をへて、成虫となる。飛翔できない幼虫期は、上下逆さになって子実層に張り付き、生み落とされたキノコ (パッチ) に留まるが、成虫期になると自らが育ったキノコを離れ、新たな場所を求めて移動分散することが可能となる。サルノコシカケは、極めて長期間存続すると思われがちであるが、それは長期間存続したキノコほど目に留まるからであり、意外にも多くのキノコは数年も経たずして崩壊している。胞子食甲虫は、こうしたパッチの崩壊と常に隣



図4. ワイタケレ山脈のコフキサルノコシカケの子実層（裏面）において繰り広げられる孢子食甲虫群集の競争。3種の幼虫は肉眼で判別可能なため、写真を撮影し画像編集ソフト上にて個体数を数えるだけで群集動態を調べることが可能である。

り合わせの状況下で生活を営んでいる。

まず、甲虫が孢子をめぐって競争関係にあるかどうかを明らかにするため、甲虫の生活史と孢子利用様式を調べた（Kadowaki et al. 2011a）。野外で採集した孢子塊を湿った濾紙に設置し、甲虫幼虫一個体が単位時間あたりに摂取する孢子数を調べたところ、甲虫の幼虫一個体が発育を完了するために必要な孢子数は平均 18 万個と推定された。キノコは一日あたり数億個の孢子を放出するとして、キノコにおける甲虫密度を最大と仮定した場合、実際に食べられる孢子の割合は、総孢子数の 1% にも満たなかった。孢子の 99% は、甲虫に食べられることなく、空气中に流失していた。その場合、孢子食甲虫にとって、餌不足に起因する競争は生じるのだろうかと考えた。そこで、子実層に直径 3 cm の円形アリーナを粘土で固定し、そのアリーナの中においてタマキノコムシ幼虫を野外条件下で飼育した。幼虫は 2 つある尾突を自在に動かし、他個体の接近を敏感に感知する。若齢期にはそれほど激しくない空間を巡る競争は、齢が進むにつれ次第に強まり、最終的に幼虫期を完遂できるのは、10 cm² 当たりおよそ 2 匹であった。孢子食甲虫の幼虫は、餌である孢子を得るため、一定の面積を確保しなければならない。その結果、子実層上の空間をめぐって競争していたのであ

る（図4）。図4では、タマキノコムシと長吻ミジンムシの2種が子実層をめぐり競争している。このように、パッチ内の空間占有競争こそが、孢子食甲虫群集の制限要因となる。

ワイタケレ山脈では、個々のパッチ（キノコ）の上で3種の甲虫の絶滅と移入が繰り返すダイナミックな変化が見られる。そこで、甲虫3種が共存する仕組みを解き明かすため、森林内の30個のパッチにおいて孢子食甲虫3種の絶滅と移入、個体群密度、餌となる孢子の24時間あたり放出量の測定を一年間継続した（Kadowaki et al. 2011b）。この調査における最大の特長は、子実層の写真を撮影し画像解析ソフトを用いて解析することを通じ、甲虫3種の相対個体数を非破壊的に計数できることである。ワイタケレ山脈における調査の結果、3種の甲虫のうち、タマキノコムシは約80%のパッチに分布し、ミジンムシ2種は20～30%程度のパッチに分布していた。一方で、地域全体での個体数が最も多かった種は、長吻ミジンムシ、続いて、タマキノコムシ、最も少なかった種は短吻ミジンムシであった。

各パッチにおいて個体群動態を調べた結果、3種の競争関係には、序列が存在することが明らかとなった。ロトカ・ヴォルテラ式などのモデル一式（Ayala et al. 1973）

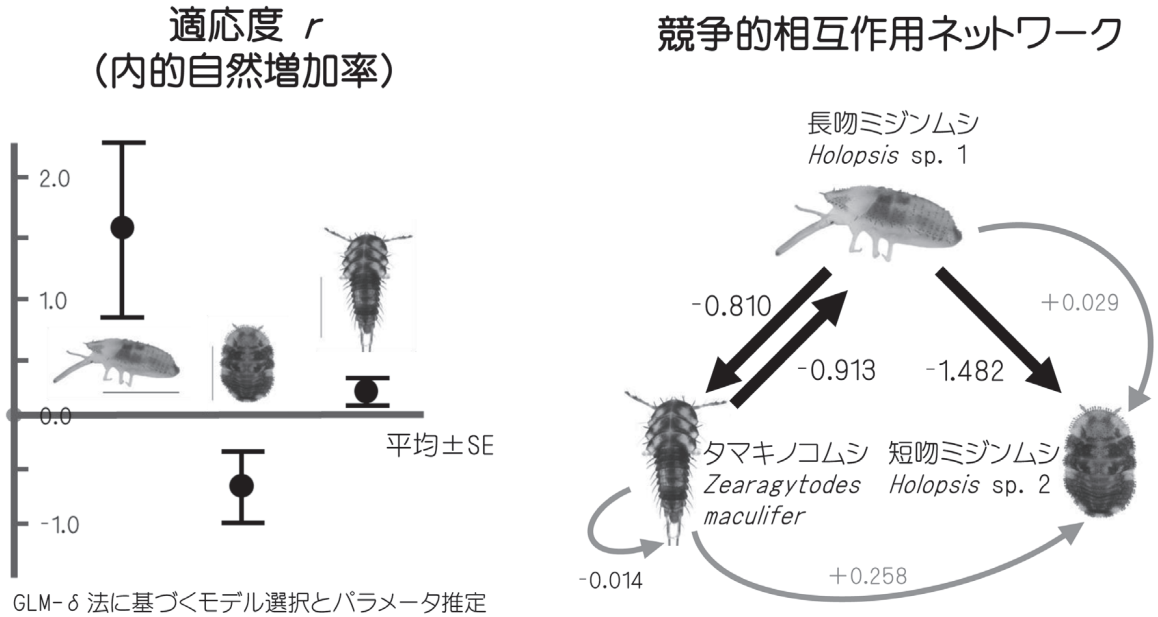


図 5. コフキサルノコシカケに成立する胞子食甲虫各種の適応度（内的自然増加率）の推定値と種間の競争的相互作用ネットワーク。パッチごとに観測された甲虫群集の幼虫個体数の時間変化のデータをもとに推定された値を示している。左図は、推定された内的自然増加率（適応度 r ）を 3 種間で比較した図である。右図は、3 種間の競争的相互作用のネットワークであり、直線は直接効果、曲線は高次の効果（干渉型競争や間接効果など）を示す（Kadowaki et al. 2011b をもとに改変）。矢印に付記されている数字は、個体あたりの相互作用強度（競争係数）を示す。

を一般線形モデルに変形し、AIC によるモデル選択を用いて個体群動態を最もよく予測するモデルを決定した。そのモデルをもとに、各種の内的自然増加率（適応度）と競争係数などのパラメータについてデルタ法を用いて推定した。このように、観測された個体群動態に競争関係を記述するモデルを当てはめることで、各種の内的自然増加率、ならびに種間の競争的相互作用（競争係数）の方向性と強度を推定することができる。推定された内的自然増加率を 3 種の間で比較すると、長吻ミジンムシが最も高く、タマキノコムシが中程度、短吻ミジンムシが最も低かった（図 5）。このように、同属近縁な 2 種のミジンムシの間で増加率に大きな差がみられた。短吻ミジンムシの増殖率が負の値である理由は、幼虫個体数のみをモデリングに使用したからであり、成虫の加入によってその増加率は正に変化すると推測される。続いて、推定された競争係数をもとに種間相互作用ネットワークを構築すると、長吻ミジンムシとタマキノコムシの競争関係はほぼ互角であり、短吻ミジンムシは長吻種から一方的に負の効果を受けていたことが分かった（図 5）。また、タマキノコムシにおいてのみ、種内の干渉型競争が検出された（図 5）。長吻ミジンムシとタマキノコムシの競争関係をより明らかにするため、長吻ミジンムシの存在下

におけるタマキノコムシの存在確率、および個体群存続期間を計算したところ、いずれも長吻ミジンムシの存在下において著しく減少した。つまり、長吻ミジンムシは、その高い増殖率を生かし、タマキノコムシとの空間をめぐる競争を有利に進め、数か月間をへて駆逐することができると推察された。長吻ミジンムシは、効率よく胞子を食べるための特殊なストロー状の構造の口吻をもつため（Lawrence 1989）、ゆっくりと数ヶ月の時間をかけてパッチから他の 2 種を競争的に排除できるのかもしれない。

競争的に劣位となるタマキノコムシと短吻ミジンムシは、どのようにして共存しているのだろうか。その仮説として、競争的劣位な種ほど高い分散能力をもち、競争に強い長吻ミジンムシが未だ辿り着いていない空きパッチをいち早く手に入れることを繰り返すことで個体群を維持しているのではないかと推測した。その仮説を検証すべく、甲虫 3 種の成虫の分散能力の測定を試みた。キノコを誘引餌とする風洞実験を行ったところ、タマキノコムシは最も頻繁に分散行動が観察され、弱風条件 3 ~ 5 cm/s に限り、キノコのある方向に定位することができた。長吻ミジンムシと短吻ミジンムシについては、飛翔行動を観察できなかった。続いて、風洞実験に用いた個体を解剖し、飛翔筋の有無と後翅長を比較したところ、

94%のタマキノコムシは発達した飛翔筋を有していたが、ミジンムシ類については発達した飛翔筋を確認することはできなかった。加えて、タマキノコムシは、ミジンムシ類と比べ、より長く発達した後翅を有し、分散能力に優れている可能性が示唆された。しかし、野外における胞子食甲虫の分散行動は十分に解明されておらず、長吻ミジンムシと比べ短吻ミジンムシがより高い分散能力を有することは明らかではない。そこで、ミジンムシの分散能力についてさらに考察するため、パッチのサイズとミジンムシ2種の平均個体群密度の関係を調べると、興味深い事実が明らかとなった。長吻ミジンムシは、大きいパッチほど高密度で存在していた一方で、短吻ミジンムシは、小さいパッチほど高密度で存在していた。小さいパッチは発生して間もない新しいキノコであり、大きいパッチは十分に成長を遂げた古いキノコである。よって、短吻ミジンムシは新しいパッチを求めて分散することで、競争に強い種が未だ辿り着いていない空きパッチをいち早く手に入れることを繰り返し、絶滅を回避している可能性が考えられる。短吻ミジンムシは、小さなサイズの新しいパッチに辿り着くと、一気に増殖する。しかし、キノコの成長とともに競争に強い長吻ミジンムシが侵入定着してくる頃には、個体群を持続させるため、新たな目的地を求めて、常に移動し続けなければならないのかもしれない。この可能性は、実際に短吻ミジンムシの分散行動を観察できたわけではないため推測の域でないが、Jonsell et al. (2003) らによると、食菌性甲虫成虫は数キロ程度分散する能力をもつが、この長距離移動は夏の数週間に限られていると言われている。短吻ミジンムシがワイタケ山脈の20%程度のパッチにしか見られない理由として、飛翔距離が短いのではなく、分散行動が比較的稀にしか生じない可能性が考えられる。

胞子食甲虫の競争能力と分散能力について様々な側面から総合すると、競争的に劣位の2種、短吻ミジンムシとタマキノコムシはそれぞれ異なる方法で長吻ミジンムシとの競争を回避していると考えられる。タマキノコムシは頻繁に分散することで長吻ミジンムシとの競争から逃れ、短吻ミジンムシはいち早く新しいパッチを手に入れることで、競争から逃れていると推測された。この胞子食甲虫群集において示唆された「競争能力と分散能力のトレードオフ」は、パッチ内における競争とパッチ間の移動分散という異なる空間スケールを跨ぐニッチ分割のひとつであると考えられる (Kneitel and Chase 2004; Kadowaki et al. 2011b)。腐肉食者群集の例でも述べた通り、種間競争よりも種内競争のほうが強いことは、多種共存

の最も基本的な仕組みである。ニュージーランドの胞子食甲虫群集の例では、「競争に強く他種を駆逐できる能力」と「新しいパッチを発見する能力」を2つの空間的なニッチと捉えることができ、このトレードオフも共存の基本的な仕組みとして解釈することができる。

サルノコシカケの胞子食甲虫群集は、パッチ内においては、先に優占する種(タマキノコムシや短吻ミジンムシ)と後で優占する種(長吻ミジンムシ)が異なる、いわば「遷移」の様相を呈しているが、地域全体としては多種共存を実現していた。先に優占する種は、資源が豊富にある空きパッチにおいてのみ競争に強く、資源の消費とともに競争に負け、駆逐される種であるかもしれない。もしくは、高い分散能力によって新しいパッチをいち早く得ることを繰り返す種かもしれない。いずれの遷移の仕組みが生物群集の多様性を維持しているかによって、その群集を保全するために講ずるべき対策は全く異なる。よって、生物群集の保全を実践するうえでは、いずれの仕組みが働いているかを判断することが求められる。Pacala and Rees (1998) は、いずれの仕組みが働いているのかを判定するモデルを提案した。そのモデルとは、2つの指数、Levin-Culver 指数 (L 指数) とニッチ指数 (N 指数) に基づき共存機構を特定する手法である。単純化するため、2種間で競争する場合を考え、パッチ内では種1→種2へと遷移が進むという条件を仮定する。加えて、パッチは無数にあり、その質は全て等しいと仮定する。パッチは5つに類型化できる。種1が侵入して間もなく種2が侵入可能なパッチの割合をS、種1のみが存在し資源量は低いため種2が侵入できないパッチの割合をR、種2のみが存在するパッチをE、両種が一時的に共存するパッチをMとし、残りの空きパッチをFとする。種1と種2の移入率をそれぞれ c と ac 、SならびにMからRへの置換率を γ とし、各パッチは確率 D で攪乱を受けるとする。これらの定義を踏まえ、競争と分散を考慮したパッチ動態は、以下の式群で記述される。

$$\frac{dS}{dt} = c(S + R + M)F - ac(M + E)S - \gamma S - DS$$

$$\frac{dR}{dt} = \gamma(S + M) - DR$$

$$\frac{dM}{dt} = ac(M + E)S + c(S + R + M)E - (\gamma + D)M$$

$$\frac{dE}{dt} = ac(M + E)F - c(S + R + M)E - DE$$

$$F = 1 - S - R - M - E$$

単位攪乱発生時間あたりにスケールを整え、新たなパラメータ、Levin-Culver 指数 $L=\gamma/(\gamma+D)$ とニッチ指数 $N=1-D/c$ を定義する。L 指数は、0 から 1 の値をとり、1 に近づくほど攪乱頻度が置換率よりも著しく長くなり ($\gamma \gg D$)、競争能力と分散能力のトレードオフの働きが強化される。すなわち、競争に弱い種ほど高い分散能力によって新しいパッチをいち早く得ることを繰り返すことで、多種共存が可能となる。一方で、N 指数は 0 から 1 の間の値をとり、1 に近づくほど攪乱頻度が移入率よりも著しく小さくなり ($c \gg D$)、ニッチ分割の働きが強化される。すなわち、先に優占する種ほど資源が豊富に存在する空きパッチにおいてのみ競争に強く、資源の枯渇が進むことで競争に強い他種に置き代わり、遷移というニッチ分割を通じ、多種共存がもたらされる。上式を L 指数と N 指数を用いて書き換えると、以下のように変形できる。

$$\frac{1}{D} \frac{dS}{dt} = \frac{(S+R+M)F - \alpha(M+E)S}{1-N} - \frac{S}{1-L}$$

$$\frac{1}{D} \frac{dR}{dt} = \frac{L}{1-L} (S+M) - R$$

$$\frac{1}{D} \frac{dM}{dt} = \frac{\alpha(M+E)S + (S+R+M)E}{1-N} - \frac{M}{1-L}$$

$$\frac{1}{D} \frac{dE}{dt} = \frac{\alpha(M+E)F - (S+R+M)E}{1-N} - E$$

これらの連立方程式から、2 種の共存を可能とする条件を求め、その条件を L 指数に対する N 指数の関数としてプロットすることで、いずれの共存機構がより有効であるのかを判定することができる。これらの指数は、操作実験によって測定可能であり、とくに植物や固着性動物では比較的容易に測定することができる。2 種の種子を撒き、種の移入率 c を攪乱率 D よりも極めて高頻度にする（この場合、 $N=1$ ）、 $S=E=0$ となり、メタ群集はニッチ分割のみを原動力とするモデルに従う。一方で、両種を含むパッチから種 2 のみを除去し、置換率 γ を攪乱率 D よりも高くすると（この場合、 $L=1$ ）、メタ群集は競争と分散のトレードオフのみを原動力とするモデルに従う。L 指数と N 指数の共存に対する貢献度は、2 種の分散率の比 α によっても変化する。このように 2 種類の野外操作実験を組み合わせることで、共存機構を特定することが可能となる。

競争能力と分散能力のトレードオフによる共存は、二つの理論的な仮説と明確な関連性をもつ。第一に、中規模攪乱説 (Kondoh 2001; Cadotte 2007) によると、中程度の攪乱の頻度において共存種数が最大化されるという。

その理由は、競争と分散のトレードオフのもとでは、競争に最も弱い種から最も強い種に至るまでの遷移ステージの数が最大化されるからである。すなわち、攪乱が小さい場合ほど競争に強い種のパッチが増え、攪乱が大きい場合ほど競争に弱い種のパッチが増える。中規模攪乱説は、競争能力と分散能力のトレードオフの成立条件としては不十分であるが、この仮説が提示するように、攪乱の頻度とその変異に着目することは、パッチ状環境における多種共存の仕組みを絞り込むうえで有効といえる。第二に、競争能力と分散能力のトレードオフは、生息地破壊がもたらす「絶滅の負債 (extinction debt)」仮説とも関連している (Tilman et al. 1994; Livingston et al. 2012)。「絶滅の負債」とは、生息地が破壊された場合、ただちに生物種の絶滅が生じるのではなく、一定の時間差を伴って種の絶滅が生じる現象であり、この現象は、競争能力と分散能力のトレードオフによって共存を実現している群集において生じる傾向が特に強いと考えられている。なぜなら、生息地の破壊がランダムに生じる場合、競争に強く個体数の多い種ほど分散能力が低く、生息地破壊による個体数減少の影響を新しいパッチへの分散と個体数増加によって十分に補償することができず、結果として絶滅しやすいと予測されるからである。ワイタケレ山脈において、マオリ族やヨーロッパからの植民によって大規模な森林伐採が進んだ結果、カウリの原生林が残されている区域はわずか 2 か所しかない。そこから離れると広大な牧場や農地が広がり、原生林から様々な距離において森林公園が断片的に残されている。これらの断片化された森林公園において、原生林では最も個体数が多かった長吻ミジンムシだけが存在せず、かつ、競争から解放された短吻ミジンムシやタマキノコムシが高密度で生息するという傾向が発見されれば、絶滅の負債仮説が支持されたといえる。このように、競争能力と分散能力のトレードオフによる多種共存は、攪乱や絶滅に関する保全生態学的理論と密接な関係を有するといえる。

食虫植物サラセニアにおけるファイトテルマータ群集

サラセニアの一種 *Sarracenia purpurea* はカナダ南部から米国フロリダ州までの湿原に生息する食虫植物である (図 6)。このサラセニアは、夏から秋にかけて新しい袋状葉を形成し、その葉の中におよそ 50 ml の雨水をためることができる。袋状葉の縁では蜜が分泌され、アリ・ハエ・クモ類が誘引される。その一部は、不幸にも足を滑らせ、水たまりに落下する。その死体は、葉が分泌する消化液や細菌などの働きによって分解される。細菌の



図6. 食虫植物サラセニアの袋状葉に生息する生物群集。(左)フロリダ州アパラチコラ国立公園内の草原における調査風景。(中上)草原に生息するサラセニア *Sarracenia purpurea* の袋状葉。(中下)袋状葉にたまる水を採取する様子。(右上段5枚)袋状葉に生息する動物群集 (Thomas E Miller 氏提供)。(右下) サラセニアにおける食物網構造。

増殖が活発となる頃には、風や水により運ばれてきた原生動物がその細菌を餌として増殖し、原生動物の間の競争が次第に強化される。さらに時間が経過すると、原生動物を食べるボウフラが定着し、競争と比べて捕食被食関係が卓越するようになる (図6)。このファイトテルマータ群集は一連の遷移を歩み、平均180日の葉の寿命を終える (Kneitel and Miller 2003; Miller and Kneitel 2005)。しかし、決定的な群集遷移の方向性があるにもかかわらず、原生動物群集の構造は、野外において同じ時間や地点、同じ葉の成長段階においてさえも、大きな変異性 (β 多様性; Whittaker 1960) が観察される。この変異性を生み出す原動力とは何であろうか。その原因の一つとして、群集が成立するまでの経緯が考えられる。理論によると、どの種の組み合わせが共存可能であるのかは、最初の植民者がどの種であるのか、あるいは群集が形成される途上で生じる出来事によって大きく異なることが知られている。最初に移入する種は後から移入する種と比べ、優占しやすい傾向があることを「先住効果 (priority effects)」と呼ぶ (Drake 1991; Young et al. 2001; Fukami et al. 2005)。では、サラセニアの原生動物群集において、どのような具体的仕組みをもって先住効果が発揮され、パッチごとに異なる種の組み合わせが共存することで、原生動物群集の変異性 (β 多様性) が高まるのだろうか。

種が順次加わり、群集が形成される過程を考えてみた

い。どの種が最初に移入したのかに応じ、後に移入する種にとっての競争環境が変化することで、最終的な群集構造に変異性が生じる場合があるだろう (Connell and Slatyer 1977)。また、移入時の個体群密度の差が十分に大きく、競争関係が不安定な平衡のため代替安定状態を生じることも考えられるだろう (Lotka 1925)。移入順序と移入時の密度差の効果は、群集の変異性 (β 多様性) を生み出す全く異なる仕組みであり、どちらの仕組みが働いているのかに応じ、生態系管理や自然再生における判断に大きく影響すると考えられる。移入順序と移入時の密度差の効果のうち、いずれの効果がより重要なのだろうか。これら2つの要因を独立に操作し評価するため、Kadowaki et al. (2012) は、「密度」を「時間」で置き換えるアプローチを採用した。ある種にとって24時間後に環境収容力に達するには初期個体数は何個体であるべきか、その答えはロジスティック曲線をもとに算出できる。従って、移入期間の終了時に特定の密度水準に達するよう、各種の接種密度を操作することが可能である。この点に着目し、競争関係にある3種を順序立てて移入させ、同時に高密度培養液を様々な濃度に希釈し、接種密度を操作することで、移入順序と移入時の密度差の効果の影響を独立に操作し、群集構造の変異性を生み出す過程を調べた (図7)。

原生動物3種が12時間ごとに順々に移入する期間 (最

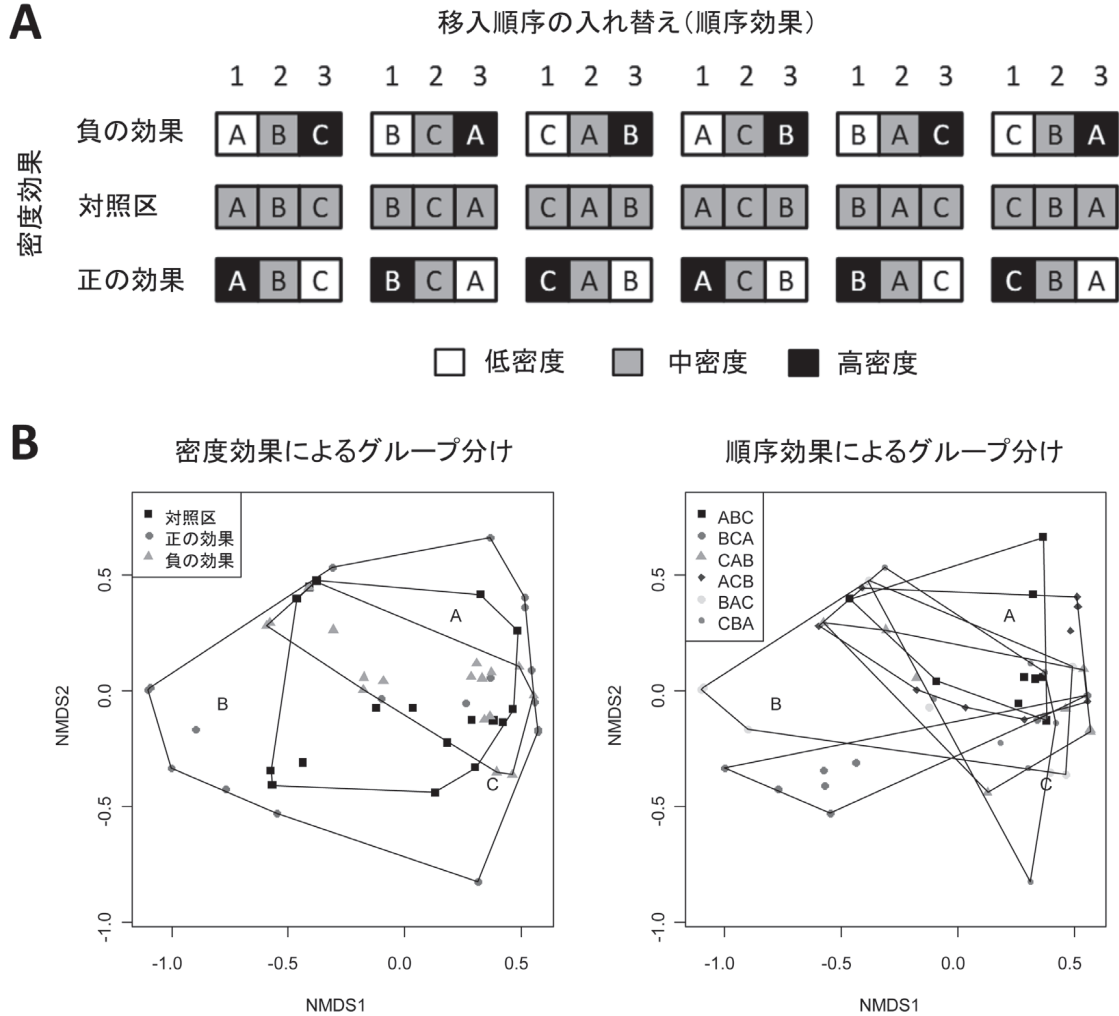


図 7. サラセニアにおける 3 種の原生動物群集の組み立て実験の設計と結果。3 種の原生動物のうち、*Poterooichromonas malhamensis* を種 A、*Colpoda steinii* を種 B、*Eimeriidae* gen. sp. を種 C とする。(A) 移入順序の効果と移入密度の効果とを独立に操作する直交要因実験。列ごとに種の移入順序を操作し、三連結セルのうち、第一番目(左)のセルは最初に移入する種、中央のセルは 12 時間後、第三番目のセル(右)は最後(第一番目の種の移入から 24 時間後)に移入する種を示す。行ごとに固有の密度操作を施し、「負の効果」の処理区では早く移入する種ほど密度が小さい処理区、「正の効果」の処理区は早く移入する種ほど密度が高い処理区である。(B) Bray-Curtis 指数に基づく多次元尺度構成法による系列化の結果を、密度効果処理区と順序効果処理区ごとに枠で囲み示した図。

初の 24 時間)を「移入期間」、その後、相互作用が強化され競争の結末が見られる 72 時間(およそ 9 世代に相当する期間)を「相互作用期間」と定義した。移入期間中の種の移入順序に対し、相互作用期間開始時の個体群密度を交差させる処理を施し(図 7)、可能な限り連続的に一定量の餌を与え 10 ml の培地内で 72 時間競争させた。3 種の個体群密度を定量化するため、6 時間ごとに十分に攪拌した培地を 0.10 ml ずつ部分採取し、各種の個体数について位相差顕微鏡を用いて数えた。検鏡すると、原生動物はスライドの中をランダムに泳ぎ、3 種は形態や遊

泳行動が異なるため、各種を識別したうえでそれぞれの個体数を計測することができる。72 時間後、処理区間で群集構造に大きな変異性が生じた。例として、 $C \rightarrow A \rightarrow B$ もしくは $A \rightarrow C \rightarrow B$ の順に移入し、かつ、最初に移入する種ほど高密度である条件下(正の密度効果)において、B が競争的に抑制もしくは排除された。また、B を最初に移入させた場合、他種を抑制した。これは、B の移入順序が代替安定状態を引き起こすことを示している。

順序効果と密度効果が 72 時間後の群集構造に与える影

響について、解析を試みた。例えば、最初に移入する種が A の場合と B の場合の違いを検定するため、A もしくは B が最初に移入した順序効果の処理区（図 7A の 1, 2, 4, 5 列目）のデータのみを用いた。Anderson (2001) によって開発された PERMANOVA は、多変量の測定値（例えば、各種の個体数や出現頻度などの群集構造）の各水準の平均値とその変動を分析する手法である。言い換えれば、PERMANOVA は、 β 多様性を統計的に扱う枠組みである。PERMANOVA について単純化して説明するため、 a 個の処理区グループがあり、それぞれ n 回の反復を含む、合計 $N=an$ 個のサンプルからなる一要因実験を例とする。処理区グループごとに平均的な群集構造とその変動を明らかにするため、まず、全体の平方和 SS_T と処理区グループ内の平方和 SS_W を計算する。 ε_{ij} は、サンプル i と j が同じグループに属する場合のみ 1 をとり、それ以外の場合は 0 をとる。

$$SS_T = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N-1} \sum_{j=i+1}^N d_{ij}^2$$

$$SS_W = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{N-1} \sum_{j=i+1}^N d_{ij}^2 \varepsilon_{ij}$$

続いて、2 つの平方和を踏まえ、処理の効果を統計的に検定するための F 統計量を求める。 F 統計量は、グループ間の平方和を自由度 $a-1$ で割った値と、グループ内の平方和を残差の自由度 $N-a$ で割った値の比である。

$$F = \left(\frac{SS_T - SS_W}{a-1} \right) / \left(\frac{SS_W}{N-a} \right)$$

このように、PERMANOVA は、分散分析 (ANOVA) と非常に類似した数理的構造を備えているが、大きく異なる点は、PERMANOVA が F 統計量の有意性検定を行う際に、並べ替え検定を採用する点である (Anderson 2001; 土居・岡村 2011)。もし、処理区 (グループ) の効果がないと仮定すると、サンプル番号はグループ間で交換可能であるはずである (帰無仮説)。無作為にサンプル固有の番号を並べ替え、 F 値を計算し、それを繰り返すことで得られる F 値の分布と実際に観測された F 値を比較することで、グループの効果の統計的有意性を検定できる。

Kadowaki et al. (2012) は、原生動物群集の直交要因実験から得られた 72 時間後の群集構造とその変異性 (β 多様性) に与える処理区の効果について検討した。サンプル i と j の距離行列 d_{ij} として、非類似度指数 Bray-Curtis 指数、 $\beta_{BC}=1-2C_{ij}/(s_i+s_j)$ を計算した。 C_{ij} はサンプル間で共

通する種数、 s_i と s_j はそれぞれサンプル i, j における種数を示す。Bray-Curtis 指数に基づく PERMANOVA を原生動物群集に適用すると、順序と密度の効果は有意であり、かつ互いに影響しあい、群集構造を決定していることが明らかとなった。ここで、処理区の効果解釈する上で注意すべき点は、群集構造の平均と分散の関係である。PERMANOVA によって有意な処理区の効果を検出された場合、3 つのシナリオを示唆する。第一に、平均的な群集構造に処理区間で差がある場合、第二に、群集構造の変異量 (β 多様性) に処理区間で差がある場合、第三に、平均と変異量のいずれも処理区間で異なる場合である (Anderson 2001)。変異性のパターンをより深く理解するためには、処理区グループ間で等分散性が満たされている可能性を調べる必要がある。PERMDISP は、処理区グループ間で等分散性 (β 多様性が等しいこと) を比較検定することができる手法であり、多変量分散分析 (MANOVA) の等分散検定のアナロジーとして捉えることができる。処理区間で β 多様性が異なるのかどうかをより明確に示すため、PERMDISP に加え、多次元尺度構成法 (MDS) を用い、72 時間後の群集の最終状態 (平衡点) の視覚化を行った (図 7B)。多次元尺度構成法は、非類似度行列をもとに群集組成の非類似度が高いサンプルほど遠くに、低いサンプルほど近くなるように 2 次元空間に配置する視覚的解析手法である (土居・岡村 2011)。その結果、密度効果が強くなるほど、群集構造のばらつき (β 多様性) が増大したが、群集構造の重心 (平衡点、もしくはアトラクター) はほとんど変化しなかった (図 7B 左)。一方で、順序効果が働く場合、いくつかの処理区の組み合わせにおいて、群集構造の重心が変化したため、群集の平衡点に変化したと推察された (図 7B 右)。原生動物では具体的にどのような仕組みで順序効果が生じるのかは推測の域をでないが、餌を粉碎し細菌の増殖率を変化させることや他種との化学的相互作用など、複数の要因が考えられる。この実験では、最初に移入する種ほど必然的に相互作用期間開始時の個体群密度が高くなるため、順序と密度の効果を完全に分離してはいない。それでもなお、各効果を独立に操作することで、密度効果と順序効果が群集構造に与える影響を評価することができた。PERMANOVA・PERMDISP・NMDS は、多様性の高い群集 (よって高次元データ) の場合にも有効かつ応用可能な手法である。

サラセニアの原生動物群集の変異性は、どの種がどのタイミングで、また、どれだけの密度で侵入したのかという群集形成の歴史 (時間スケール) によって説明可能

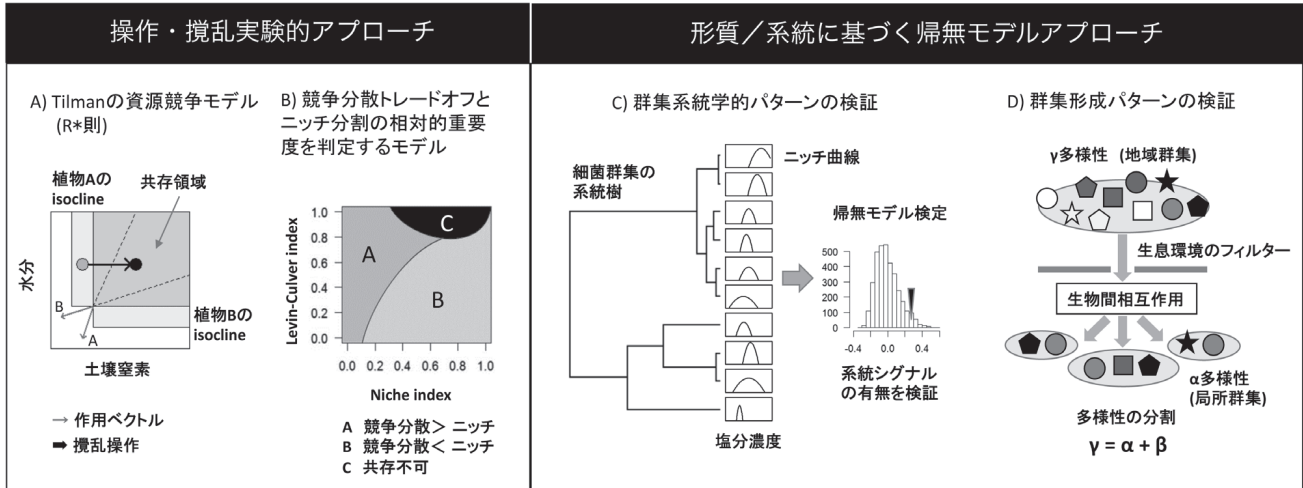


図 8. 生物多様性維持機構に関する実証の図式。(左)生物群集を形作る原動力やその一旦を担う要因に対し、操作や攪乱を加え、ある共存機構が働いている場合に予測される群集変化と実際の変化の合致を確認する方法である。(右)生物群集の分布様式のパターンから何らかの秩序を見出し、分析的にその背後に潜む仕組みを推測する方法である。進化の歴史の結果として形成される種プールに含まれる種群のなかで、非生物環境や生物間相互作用のフィルターを通じ、それぞれの場所でのような群集が形成されるのかを予測し、その予測をもとに実際のデータが得られる確率を検証する方法である。

となった。密度効果と順序効果を独立かつ相互に影響しあう仕組みと捉えることで、これまで「先住効果」と一括りにされてきた現象のさらなる仕組みの解明に一步近づくことが可能となった。密度効果は、不安定平衡が生じる条件下（アリー効果や代替安定状態）であれば、どのようなシステムでも生じうると考えられる。順序効果は、システムに応じその重要性は異なるだろう。特に、非生物的環境に直接働きかける生態系エンジニア（Hastings et al. 2007）が異なるタイミングで移入する場合、順序効果が発揮される可能性が高まるだろう。この視点は、自然再生・生物防除・生態系管理の現場におけるガイドラインを明確化することにつながる。なぜなら、自然再生事業や生態系管理では、どの生物を「いつ」（順序）そして「どれだけ」（密度）導入するのかという課題に直面しているからである（Temperton et al. 2004）。順序効果を発揮する生態系エンジニアや、他の生物の移入を促進する作用を持つ生物などを効果的に利用することは、将来的に、自然再生の現場における事業戦略の構築に応用可能な手法となるだろう。

生物多様性維持機構の実証の図式と スケール依存性

本稿では、パッチ状環境における多種共存機構研究の歴史を振り返り、様々な縮小モデルを活用した事例研究を

紹介した。ここで挙げた事例研究はいずれも、パッチ状環境の特徴を最大限活用しており、多種共存の可能性を規定する要因の重要性がスケールに依存することに留意しながら、自然史のパターンを生態学的な枠組みに落とし込む共通点を備えている。これらの事例研究は、生物多様性を維持する仕組みが生物群集のパターンのスケール依存性を生み出す原因となりうることを示唆している。以上に挙げた3つの事例研究では、空間や時間のスケールに応じて生物多様性の維持を司る要因の重要性が変化する場合における多種共存機構に関する実証の図式として、スケール転換理論（Chesson et al. 2005）、Pacala and Rees（1998）のモデル、 β 多様性の解析（Anderson et al. 2011）について説明してきた。

では、一般に、どのような道筋で多種共存の仕組みの解明に迫ることができるのだろうか。Siepielski and McPeck（2010）によれば、多種共存の証拠を掴むためには、群集を構成する個々の種について、「一旦、個体群密度が極端に低下したとしても、再び増加に転じ、個体群を維持することができる」という条件（侵入可能条件；invasibility）が満たされていることを実験的に確かめる必要があると提案されている。しかし、彼らが提案する多種共存研究の図式に従うことは、確かに理論的には厳密であるけれども、観察や実験を行ううえで扱いが難しい生物を扱う研究者にとっては、あまりにも高いハードルであるといえる。したがって、ここではより柔軟な発想

のもと多種共存の仕組みの解明に近づくアプローチについて考えてみたい。図8は、さまざまな具体的な実証の図式を整理し、どのような道筋と方法で多種共存の仕組みを解明に迫ることができるのかを総括している。多種共存の仕組みの解明に近づくためには、大きく分けて2つのアプローチが有効であると考えられる。第一のアプローチは、生物群集を形作る原動力やその一旦を担う要因に対し操作や攪乱を加え、ある共存機構が働いている場合に予測される群集変化と実際の変化の合致を確認する方法である。ここで操作や攪乱が意味する内容とは、植物群集に窒素肥料を添加する、細菌の培養温度を上げる、分散による新しい種の移入を制限する、などの処理を示している。例として、2種の植物AとBが土壌水分と窒素をめぐって競争する場合を想定する（図8A：Tilman 1982）。AとBのアイソクライン（平衡線）によって、それぞれの個体群が存続可能な領域を塗り分けている。作用ベクトルは、個体あたりその資源をどの程度制限するのかを意味し、種ごとに色分けして示している。この場合、窒素を添加する操作を加えることで、植物Aのみが存続可能な条件から2種が共存可能な領域に変化することが予想される。よって、施肥実験を行うことで、2種の共存を可能とする条件を推察することが可能となる（Tilman 1982；ただし、Miller et al. 2005 も参照）。また、サルノコシカケにおける孢子食甲虫群集の事例でも述べた Pacala and Rees（1998）のモデル（図8B）では、播種処理と個体除去実験を組み合わせることで、パッチにおける群集遷移の原動力を明らかにし、競争能力と分散能力のトレードオフ、もしくは資源量を軸とするニッチ分割のいずれが共存の仕組みとして有効に働いているのかを特定することができる。

第二のアプローチは、生物群集の分布様式のパターンから何らかの秩序を見出し、分析的にその背後に潜む仕組みを推測する方法である。進化の歴史の結果として形成される種プールに含まれる種のなかで、非生物環境や生物間相互作用のフィルターを通じ、それぞれの場所でのどのような群集が形成されるのかを予測し、その予測結果をもとに実際のデータが得られる確率を計算することで、仕組みの検証を行う方法である（Webb et al. 2002；Cavender-Bares et al. 2009；Pigot and Etienne 2015）。もし、種の系統（phylogeny）および機能的形質（functional traits）に従って生物群集の分布様式が構造化されるならば、生物群集の分布様式には何らかのパターンが見られるはずである（図8C）。例えば、同じ生息地（パッチ）に存在しやすい種の組み合わせほど、異なる形質を持つ

種であるという傾向が、偶然では説明できないほど頻繁に生じる可能性がある。その場合、形質の組み合わせが共存可能性と密接に関連すると予測される。ただし、どのような形質に着目するのかに応じて、予測されるパターンとその解釈は変化する。形質の違いがニッチの違いを反映する場合、表現型が類似するほど競争排除の可能性が高まるが、逆に、形質の違いが適応度の違いを反映する場合、表現型が類似するほど競争排除の可能性が低減される（HilleRisLambers et al. 2012）。

分析的アプローチを用いて群集の仕組みに迫るためには、スケール依存性を慎重に扱わなければならない。 α 、 β 、 γ 多様性（図8D）のように、群集生態学が用いる指標の多くは、スケールに依存する。例として、 β 多様性指数である Jaccard 指数は α 多様性（サンプルあたりの種数）に影響されるため、 α 多様性の影響を補正した β 多様性指数を用いることで、種数の違いを補正した種組成の違いを検証することができる。サンプルごとの α 多様性を固定した状態で二値データを無作為に並べ替え、その無作為データに基づく β 多様性の計算を反復して得られた帰無分布と従来の β 多様性指数の測定値を比較することで、 α 多様性の変異を考慮した場合でも、偶然に予想される場合よりも有意に β 多様性が高いかどうかを検定することが可能となる（Chase et al. 2011）。また、近年、サンプリングのスケールに依存しない多様性指数とその統計理論が整備され、群集生態学における利用が活発になりつつある（Chao and Jost 2012；Chao et al. 2014）。

これらの実証の図式では、スケール依存性の原因であると同時に共存の仕組みを支える要因を直接的に仮説検証に組み込むことが重要なポイントである。例えば、自然の縮小モデルを活用することで、実験的にパッチを階層的に配置することや、パッチの特性（生産性や質、分散による連結度）を操作することで、空間や時間のスケールに強く依存する様々な要因を研究デザインに取り入れることができると考えられる。様々な空間や時間にわたる特徴を研究デザインに取り入れることは、パッチという単位をスタートラインとし、小さなパッチにおける生態現象の理解を適切に積み重ね、それをより大きな生態系全体の理解へと結びつけるための有望なアプローチであるといえる。あらゆるスケールにおいて何らかの閉鎖性をもった空間単位を定義できる柔軟性（Leibold et al. 2004）こそが、スケール依存性を適切に取り扱うことを可能とする。このように、自然の縮小モデルの特徴を生かすことで、様々なスケールにおける多種共存の仕組みに迫ることができるといえる。

スケール依存性の原因

スケール依存性の観点から、2つの問いについて整理したい。第一に、多種共存の可能性を規定する要因の重要性は、なぜ、空間や時間のスケールに依存するのか。第二に、それらの要因の働きがスケールに依存することによって、私たちの生物多様性の仕組みに関する理解はどのような影響を受けるのだろうか。空間や時間のスケールの取り扱いを生態学における構造的問題として捉え、その原因と結末について考察したい。

空間や時間のスケール依存性の原因は、主に3つの側面から捉えることができると考えられる。第一の側面は、空間（面積）や観察する期間（時間）を大きく捉えたと、そこに含まれる種プールのサイズが増加するという点である（Adler and Laurenroth 2003；Chase and Knight 2013）。種プールに含まれる種数が増加するほど、そこで働く相互作用も多様化し、結果として、その面積において共存可能となる種数や種の組み合わせも多様化すると考えられる。この点をさらに複雑にしているのは、私たちの観測するスケールや調査努力によっても、生物多様性の推定値が大きく左右されることである。その結果、異なる調査研究の間で生物多様性を比較することが困難となり（Chase and Knight 2013；Chao et al. 2014）、共存の仕組みに関する一般性の高い結論を導出するうえでの障害となっている。

第二の側面として、空間や時間を大きく捉えるほど、その内部に含まれる空間的・時間的な異質性が高まり、様々な多種共存の仕組みが効力を発揮することが挙げられる。空間異質性がない場合、競争に勝ち残るのは、資源量が最も低いレベルにおいて増殖できる種のみである（Tilman 1982）。それに対し、空間異質性がある場合、種の資源利用能力や繁殖に対する投資効率、捕食回避能力の優劣が異なることで、それぞれの種ごとに有利なパッチと不利なパッチが異なるため、多種共存が可能となる。メタ群集理論によれば、パッチ間で移動分散が適度に生じる場合、競争関係の優劣があった場合にも、種間で個体群動態が空間的に同調しないことで共存が可能となる（Loreau et al. 2003）。空間異質性は、環境傾度のように外的な原因のもとで生じる場合もあれば、腐肉食者群集のように、成虫の産卵行動などの内的原因のもとで生じる場合もありうる。また、時間をより長く捉えたと、競争排除までに必要な時間や生物の移動分散の頻度に応じて異なる共存機構が効力を発揮する。Collinge and Ray (2009) は、湿地の植物群集を長期間調べた結果、平衡に至るま

での群集形成の過渡期は十年以上を要し、共存可能となった種の組み合わせが、調査をいつ終えるかに応じて変化することを示した。平衡状態に達するまでの期間に有効となる群集安定化の仕組みも考えられる。攪乱が頻繁に生じるような農地などでは、平衡状態が生じることなく、そこに至るまでの非定常状態に終始することもある。また、非定常状態であっても、一時的に群集動態を安定化する仕組みも報告されている（Kidd and Amarasekare 2012；Turnbull et al. 2013）。このような時間スケールに関する理解は、メタ個体群やメタ群集においても、遷移を基盤とする共存機構（Pacala and Rees 1998）や群集が形成されるまでの経緯に依存する多様性維持機構（Kadowaki et al. 2012）を明らかにするうえで重要となる。

第三の側面として、空間や時間を大きく捉える場合、非線形性が共存に関与する可能性が生じることが挙げられる。腐肉食者群集の例のように、ハエの空間的集中が共存可能性に非線形性をもたらし、小さなスケールの現象を平均化しても、大きなスケールの現象を正確に把握できなくなることがある。その他にも、ストレージ効果（Chesson 2000）も非線形性を生み出す原因となりうる。ストレージ効果とは、種ごとに増殖率を最大化（最小化）する条件が異なり、ある種にとって好適な条件下（温度や資源量、天敵の有無など）において競争が強くなり、不適な条件下において競争が弱くなることで、競争排除の効果がタイミングよく緩和され、多種共存が可能となるという仮説である（Chesson and Warner 1981；Chesson 2000）。環境変動は希少種を絶滅の危機にさらすが、ストレージ効果を通じ、共存可能性を高める可能性もある（Levene and Rees 2004）。スケール転換理論を用いることで、小さなスケールにおける非線形な動態を大きなスケールに外挿することが可能となる。では、この理論的枠組みは、どれほど有効なツールとなりえるだろうか。自然に目を向けると、非線形性を生み出す原因は無数に存在する。例えば、森林の土壌には様々な菌根菌が生息しており、菌根菌が隣接する植物個体を地下の菌糸で結びつけ（Grime et al. 1987；Smith and Read 2008）、相互作用系のループに取り込むことで、森林の動態に対し非線形性を与える。また、食植性昆虫による食草個体の食べられやすさ（非捕食率）は、周囲の食草個体の食べられやすさや被食防御形質に応じて変化する（連合防衛効果；Underwood et al. 2014）。この隣接する植物個体の間で生じる連合防衛効果は、植物とその食植性昆虫の個体群動態に対し、非線形な動態を生み出す原因となりうる。幅広い現象にスケール転換理論を適用することで、平均化の

過誤を生じる原因、例えば、パッチの空間配置、密度依存的分散や近隣個体からの影響など (Heard and Remer 1997; Hart and Marshall 2009; Kadowaki and Inouye 2015) についての理解を深めることができる。このように、相互作用のスケール依存性のパターンを明らかにすることで、生物多様性の維持機構に関するより一般性の高い知見が得られる可能性がある。以上で述べてきたように、多種共存の可能性を規定する要因の重要性がスケールに強く依存する原因には、種プールのサイズ、異質性、非線形性の効果という、相互に深く関連する3つの側面があると考えられる。

最後に、生態学者が具体的に扱ってこなかった、もう一つのスケールの問題について触れる。実証研究者らは、生物群集全体を単純で取り扱いやすい“部品” (資源利用モジュールやキーストーン捕食モジュールなど) に切り取ることで、それぞれの部品の成り立ちを理解し、それらを踏まえた上で、上位階層である群集全体を理解することに希望を託してきた。すなわち、自然群集は動的に独立な種群の集合体であり、第一次的な近似では、その周囲の競争者などはその種をとりまく環境要因の一部と捉えることができる (Murdoch et al. 2003)。しかし、常に、全体の振る舞いを部分の働きに還元できるとは限らない (O'Neill et al. 1986)。では、どのような条件下において周囲の環境とほぼ独立なモジュールを形成するのか。一般に、多様性が高まるほど、生物群集の相互作用の複雑性 (ネットワークの複雑性) も増し、結果として、間接効果の働きにより相互作用がグローバルになる可能性が考えられる。したがって、相互作用ネットワークのどの一点に投じた作用がどの程度「遠く」まで届くのか、どの程度分類学的・系統的に縁遠い生物まで届くのか (東 1992)、を理解することが必要である。種多様性 (もしくは、相互作用ネットワークの複雑性) のスケールに応じ、群集の仕組みはどう変化するのか、さらに踏み込んで、多様性が低く単純な群集と多様性が高く複雑な群集を比較することで、いずれの群集のほうがより正確にその構造や組成を予測できるのかを検討する必要がある。多様性のスケール依存性を理解することは、複雑な自然生態系を扱う上で不可避な課題である。

スケール依存性の結末

多種共存に影響する要因の重要性がスケールに依存する原因について論じてきたが、続いて、そのスケール依存性が私たちの生物多様性の理解にもたらす影響につい

て考えてみたい。スケール依存性は、私たちの生物群集に関する理解や保全に対する取り組みにどのような影響をもたらすのだろうか。

空間のスケール依存性の結末について説明するため、外来生物の侵入可能性の問題を取り上げる。エルトンの理論 (Elton 1958) によれば、在来生物の多様性が高い群集ほど、外来種による侵入を受けにくいと予測される。しかし、在来生物群集と外来生物の多様性の関係を調べると、正の相関が観察されることが多い (Davies et al. 2005)。理論と実際の矛盾は、スケール依存性によって説明できる。つまり、空間を小さく捉えたと、確かに、在来種の多様性が高いほど外来種の種数は少ない。しかし、空間を大きく捉えたと、場所ごとに環境が固有であるため、在来生物の群集組成の変異性が大きいほど、外来生物の群集組成の変異性も大きくなる。その結果、空間スケールの拡大に伴い、負の相関から正の相関へと変化する。さらに、生産性が低い場合、在来生物の多様性と外来生物の多様性は正に相関するが、生産性が高い場合、負の相関になる。よって、生産性が競争と共存の仕組みに影響する場合、生産性に応じてスケール依存性が見られたり、見られなかったりする (Davies et al. 2007)。このように、スケール依存性の背後には、空間異質性が共存に与える影響の条件依存性が垣間見える。

スケールの取り扱いの問題は、観察研究と実験研究の間に緊張関係を生み出してきた。実験生態学者は「メカニズムを明らかにしなければならない」と繰り返し主張してきた。しかし、現時点においてメカニズムの探求を目指してきた実験研究が観察と相関に基づく研究よりも有効であったと断言することは難しい。1960年代の小スケールの実験研究では、炭素栄養が制限されることで藍藻ブルームが発生すると言われてきた。しかし、後に、大きなスケールでは、炭素の制限によってブルームが生じるわけではないことが分かった (Peters 1991)。観察と実験の間の緊張は、害虫防除の分野でも見られる。捕食者の餌密度に応じた捕食効率を記述する「機能の反応 (functional response)」 (Holling 1966; Fernández-arhex and Corley 2003) の分野では、捕食者と被食者をシャーレに入れ、捕食効率の被食者密度依存性を測定する実験が行われてきた。しかし、室内実験研究において観察された捕食被食関係に関するデータは、実際の害虫防除にほとんど役立つことはなかった (Lester and Harmsen 2002)。小さなシャーレ内での実験は必然的に行動観察が短くなり、より長い時間スケールで観測しなければ検出できない要因 (例えば、干渉型競争など; Arditi and Ginzburg

2012) が考慮されていない。加えて、様々な空間的複雑性 (Vadstain et al. 2012) も考慮されていないからである。このように、生態学者は、実践的制約から小さなスケールにおける実験を積み重ねてきた。しかし、社会が解決を要請してきたのは、大きなスケールの問題であった。スケール依存性の結果に関する考察は、大きな仮説を小さな実験で明らかにしようとしてきた群集生態学の限界を明らかにしている。

まとめ

生物多様性の仕組みに関する実証研究が遅れていることを指摘するのは容易である。重要なのは、それが単純に「調べればよい」と言うだけでは解決することができない問題を孕んでいる点である。スケール依存性は、その根本的問題の最たる例である。本稿において詳述した自然の縮小モデルは、スケール依存性の問題に一步踏み込み、どのような道筋で小さな実験を積み重ね大きな仮説を検証することができるのか、その問いに対する実証の図式を提案している。空間や時間のスケールに強く依存する様々な要因を研究デザインに取り入れることは、スケールを軸に生物多様性の維持機構に関する理解を深めることにつながると考えられる。

地球上の生物多様性を支えてきた共存の仕組みは、人類活動によって蝕まれつつある。人類活動は生物の移動分散を一方で阻害し、一方で促進している。その結果、これまでとは異なる方法で地域ごとに固有の種プールを混ぜあわせている (Helmus et al. 2014)。森林の伐採と農地への転換は、かつて異質であった生息空間を均一化することとなり (Gaston et al. 2003)、様々なスケールにおける異質性に依存した多種共存機構や生態系の機能を奪いつつある。次世代の生態学者は、これまでとは異なる視点から、生物多様性の最も基本的な仕組みを追求することを迫られている。その仕組みとは、異なる資源を利用するといった単純なニッチ分割ではなく、空間や時間のスケールの利用様式 (競争と分散のトレードオフなど; Pacala and Rees 1998)、さらに空間や時間の変異性に対応する能力 (ストレージ効果など; Chesson 2000) など、より異質性とスケールに即した「拡張されたニッチ分割」である。拡張されたニッチ分割は、一つの空間や時間の断面だけでは判定することができない。多種共存の実証研究を一步前へ進めるため、ある環境条件とその異質性やスケールが、生物間相互作用に対し、どのように介在し、その結果として多種共存に関与しているのかを問うこと

が必要である。複数の時間や空間スケールにわたる検証作業をへることで得られるであろう実証的知見は、私たちが自然環境において保全すべき環境異質性とそのスケールを多種共存理論と明確に結びつけることを可能とする。そのときに生まれる新たな枠組みは、生態系管理や保全、自然再生など広範な分野を力強く導くこととなり、私たちの未来を切り拓いていくだろう。

謝 辞

本総説は、これまで生態学について考えてきたことをまとめたものである。この考えに至る過程において多くの指導者の方々や友人に出会い、また、家族に支えられ、励ましの御言葉や御支援をいただいた。また、加藤真氏、舞木昭彦氏、ならびに担当編集委員と2名の査読者には原稿に対する大変貴重なコメントを頂いた。ここに感謝の意を表す。本論文を執筆中、日本学術振興会特別研究員奨励費 (13J02732) と若手 B (26840147) の支援を受けた。

引用文献

- Adler PB, Laurenroth WK (2003) The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, 6:749-756
- Amarasekare P (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 6:1109-1122
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26:32-46
- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davies KF, Harrison SP, Kraft NJ, Stegen JC, Swenson NG (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap and compass for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14:19-28
- Andrewartha HG, Birch LC (1954) The distribution and abundance of animals. University of Chicago
- Atkinson WD, Shorrocks B (1984) Aggregation of larval diptera on discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *American Naturalist*, 124:336-351
- Arditi R, Ginzburg LR (2012) How species interact: altering the standard view of trophic ecology. Oxford University Press
- Ayala FJ, Gilpin ME, Ehrenfeld JG (1973) Competition between species: theoretical models and experimental tests. *Theoretical Population Biology*, 4:331-356
- Barnosky AD, Hadly EA, Bascompte J, Berlow EL, Brown JH, Fortelius M, Getz WM, Harte J, Hastings A, Marquet PA, Martinez ND, Mooers A, Roopnarine P, Vermeij G, Williams JW, Gillespie R, Kitzes J, Marshall C, Matzke N, Mindell

- DP, Revilla E, Smith AB (2012) Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature*, 486:52-58
- Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58:445-449
- Cadotte MW (2007) Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology*, 88:823-829
- Cavender-Bares J, Kozak K, Fine P, Kembel S (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12:693-715
- Chao A, Jost L (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93:2253-2547
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84:45-67
- Chase JM, Leibold MA (2003) Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Chicago and London
- Chase JM, Kraft NJB, Smith KG, Vellend M, Inouye BD (2011) Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere*, 2: art24
- Chase JM, Knight TM (2013) Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity: why standardised sampling is not enough. *Ecology Letters*, 16:17-26
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31:343-366
- Chesson P, Warner R (1981) Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist*, 117:923-943
- Chesson P, Donahue MJ, Melbourne B, Sears AL (2005) Scale transition theory for understanding mechanisms in metacommunities. In: Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (ed), *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*, 279-306. University of Chicago Press, Chicago, IL
- Collinge SK, Ray C (2009) Transient patterns in the assembly of vernal pool plant communities. *Ecology*, 90:3313-3323
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111:1119-1144
- Davies KF, Chesson P, Harrison S, Inouye BD, Melbourne BA, Rice KJ (2005) Spatial heterogeneity explains scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology*, 86:1602-1610
- Davies KF, Harrison S, Safford HD, Vriens JH (2007) Productivity alters the scale dependence of the diversity-invasibility relationship. *Ecology*, 88:1940-1947
- 土居 秀幸, 岡村 寛 (2011) 生物群集解析のための類似度とその応用: Rを使った類似度の算出, グラフ化, 検定. *日本生態学会誌*, 61:3-20
- Denny M, Benedetti-Cecchi L (2012) Scaling up in ecology: mechanistic approaches. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 43:1-22
- Drake JA (1991) Community assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *American Naturalist*, 137:1-26
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasions*. Methuen, London. (川那辺 浩哉, 大沢 秀行, 安部 琢哉 訳. 侵入の生態学. 思索社, 東京)
- Elton CS (1966) *The pattern of animal communities*. Mathuen & Co. Ltd, London (川那部 浩哉, 遠藤 彰, 江崎 保男訳. 動物群集の様式. 思索社, 東京)
- Fahrig L (1992) Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. *Theoretical Population Biology*, 41:300-314
- Fernández-arhex V, Corley JC (2003) The functional response of parasitoids and its implications for biological control. *Biocontrol Science and Technology*, 13:403-413
- Fukami T, Bezemer TM, Mortimer SR, van der Putten WH (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, 8:1283-1290
- Gaston KJ, Blackburn TM, Goldewijk KK (2003) Habitat conversion and global avian biodiversity loss. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270:1293-1300
- Godsoe W (2010) I can't define the niche but I know it when I see it: a formal link between statistical theory and the ecological niche. *Oikos*, 119:53-60
- Gonzalez A, Lawton JH, Gilbert TM, Blackburn TM, Evans-Freke I (1998) Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science*, 281:2045-2047
- Grant RP, Grant GR (2006) Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science*, 313:224-226
- Grimaldi D (1985) Niche separation and competitive coexistence in mycophagous *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 87:498-511
- Grime JP, Mackey JML, Hillier SH, Read DJ (1987) Floristic diversity in a model system using experimental microcosm. *Nature*, 328:420-422
- Hanski I (1991) Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:17-38
- Hart SP, Marshall DJ (2009) Spatial arrangement affects population dynamics and competition independent of community composition. *Ecology*, 90:1485-1491
- Hartley S, Shorrocks B (2002) A general framework for the aggregation model of coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 71:651-662
- Hastings A (1980) Disturbance, coexistence, history and competition for space. *Theoretical Population Biology*, 18:363-373
- Hastings A, Byers JE, Crooks JA, Cuddington K, Jones CG, Lambrinos JG, Talley TS, Wilson WG (2007) Ecosystem

- engineering in space and time. *Ecology Letters*, 10:153-164
- Heard SB, Remer LC (1997) Clutch-size behavior and coexistence in ephemeral patch competition models. *American Naturalist*, 150:744-770
- Helmus MR, Mahler DL, Losos JB (2014) Island biogeography of the Anthropocene. *Nature*, 513:543-546
- 東 正彦 (1992) 間接効果：種間関係の複雑さ・柔軟さを生み出す隠れた作用。(川那部 浩哉監修, 東 正彦, 安倍 琢哉編) 地球共生系とは何か, 218-237. 平凡社, 東京
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine J, Mayfield M (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 43:227-248.
- Holling CS (1966) The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 98:5-86
- Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Hutchinson GE (1961) The paradox of the plankton. *American Naturalist*, 95:137-145
- Inouye BD (1999) Estimating competition coefficients: strong competition among three species of frugivorous flies. *Oecologia*, 120:588-594
- Inouye BD (2005) Scaling up from local competition to regional coexistence across two scales of spatial heterogeneity: insect larvae in the fruits of *Apeiba membranacea*. *Oecologia*, 145:187-195
- Ives AR (1991) Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecological Monographs*, 61:75-94
- Janzen DH (ed) (1983) Costa Rican Natural History. University of Chicago Press, Chicago
- Jonsell M, Schroeder M, Larsson T (2003) The saproxylic beetle *Bolitophagus reticulatus*: its frequency in managed forests, attraction to volatiles and flight period. *Ecography*, 26:421-428
- Kadowaki K, Leschen RAB, Beggs JR (2011a) Spore consumption and life history of *Zearagytodes maculifer* (Broun) (Coleoptera: Leiodidae) on *Ganoderma* its fungal host. *New Zealand Journal of Ecology*, 35:61-68
- Kadowaki K, Leschen RAB, Beggs JR (2011b) Competition-colonization dynamics of spore-feeding beetles on the long-lived bracket fungi *Ganoderma* in New Zealand native forest. *Oikos*, 120:776-786
- Kadowaki K, Inouye BD, Miller TE (2012) Assembly-history dynamics of a pitcher-plant protozoan community in experimental microcosms. *PLoS ONE* 7: e42651
- Kadowaki K, Inouye BD (2015) Habitat configuration affects spatial pattern of β diversity of insect communities breeding in oyster mushrooms. *Ecosphere*, 6:art72
- Kidd D, Amarasekare P (2012) The role of transient dynamics in biological pest control: insights from a host-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 81:47-57
- Kneitel JM, Miller TE (2003) Dispersal rates affect species composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquilines. *American Naturalist*, 162:165-171
- Kneitel JM, Chase JM (2004) Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7:69-80
- Komonen A (2003) Hotspots of insect diversity in boreal forests. *Conservation Biology*, 17:976-981
- Kondoh M (2001) Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268:269-271
- Lawrence JF (1989) Mycophagy in the Coleoptera: Feeding strategies and morphological adaptations. In: Wilding N, Collins NM, Hammond PM, Webber JF (ed), *Insect-fungus interactions*, 2-20. Academic Press, London
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7:601-613
- Lester PJ, Harmsen R (2002) Functional and numerical responses do not always indicate the most effective predator for biological control: an analysis of two predators in a two-prey system. *Journal of Applied Ecology*, 39:455-468
- Levene JM, Rees M (2004) Effects of temporal variability on rare plant persistence in annual systems. *American Naturalist*, 164:350-363
- Levine JM, HilleRisLambers J (2009) The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461:254-257
- Lewin R (1983) Santa Rosalia was a goat. *Science*, 221:636-639
- Livingston G, Matias M, Calcagno V, Barbera C, Combe M, Leibold MA, Mouquet N (2012) Competition-colonization dynamics in experimental bacterial metacommunities. *Nature Communications*, 3:1234
- Logue JB, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H, The Metacommunity Working Group (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 26:482-491
- Loreau M, Mouquet N, Gonzalez A (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 100:12765-12770
- Lotka AJ (1925) *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins, Baltimore
- MacArthur R, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA
- May RM (1973) *Stability and complexity in model ecosystems*. Monographs in population biology, Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- McIntosh RP (1985) *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge University Press (大串 隆之, 井上 弘, 曾田 貞滋訳. 生態学：概念と理論の歴史. 思索社, 東京)
- McPeck MA (1996) Trade-offs, food web structure and the coexistence of habitat specialist and generalists. *American*

- Naturalist, 159:S124-S138
- Melbourne B, Sears AL, Donahue MJ, Chesson P (2005) Applying scale transition theory to metacommunities in the field. In: Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (ed), *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*, pp 307-330. University of Chicago Press, Chicago, IL
- Miller TE, Kneitel JM (2005) Inquiline communities in pitcher plants as a prototypical metacommunity. In: Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (ed), *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*, 122-145. Chicago University Press
- Miller TE, Burns JH, Munguia P, Walters EL, Kneitel JM, Richards PM, Mouquet N, Buckley HL (2005) A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory. *American Naturalist*, 165:439-448
- Mouquet N, Loreau M (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist*, 162:544-557
- Murdoch WM, Briggs CJ, Nisbet RM (2003) *Consumer-resource dynamics*. Princeton University Press. Princeton. New Jersey, USA
- Narwani A, Alexandrou MA, Oakley TH, Carroll IT, Cardinale BD (2013) Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological mechanisms of coexistence in freshwater green algae. *Ecology Letters*, 16:1373-1381
- 野田 隆史 (2008) メタ群集の共存メカニズム. (大串 隆之, 近藤 倫生, 野田 隆史 編) *メタ群集と空間スケール*, 113-148. 京都大学学術出版, 京都
- O'Neill RV, Rust B (1979) Aggregation error in ecological models. *Ecological Modelling*, 7:91-105
- O'Neill RV, DeAngelis DL, Waide JB, Allen TFH (1986) *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press. Princeton. New Jersey, USA
- Pacala SW, Rees M (1998) Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *American Naturalist*, 152:729-737
- Peters RH (1991) *A critique for ecology*. Cambridge University Press
- Peterson AT, Soberon J, Pearson RG, Anderson RP, Martinez-Meyer E, et al. (2011) *Ecological niches and geographic distributions*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press. Princeton. New Jersey, USA
- Pigot AL, Etienne RS (2015) A new dynamic null model for phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, 18:153-163
- Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, et al. (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344:1246-1252
- Pulliam RH (1988) Sources, sinks, and the population regulation. *American Naturalist*, 132:652-661
- Ruel JJ, Ayres MP (1999) Jensen's inequality predicts effects of environmental variation. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:361-366
- Scheffer M (2009) *Critical transitions in nature and society*. Princeton University Press. Princeton. New Jersey, USA
- 嶋田 正和, 粕谷 英一, 山村 則男, 伊藤 嘉昭 (2005) *動物生態学*. 海游舎
- Siepielski AM, McPeck MA (2010) On the evidence for species coexistence: a critique of the coexistence program. *Ecology*, 91:3153-3164
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd Edition. Academic Press
- Srivastava DS, Kolasa J, Bengtsson J, Gonzalez A, Lawler SP, Miller TE, Munguia P, Romanuk T, Schneider DC, Trzcinski MK (2004) Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution*, 19:379-384
- Takahashi KH, Tuno N, Kagaya T (2005) The relative importance of spatial aggregation and resource partitioning on the coexistence of mycophagous insects. *Oikos*, 109:125-134
- Temperton VM, Hobbs RJ, Nuttle T, Halle S (2004) *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the gap between theory and practice*. Island Press
- Tilman D (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey, USA
- Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak MA (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371:65
- Turnbull LA, Levine JM, Loreau M, Hector A (2013) Coexistence, niches and biodiversity effects on ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 16:116-127
- Underwood N, Inouye BD, Hambäck PA (2014) A conceptual framework for associational effects: when do neighbors matter and how would we know? *Quarterly Review of Biology*, 89:1-19
- Vadstein O, Olsen LM, Andersen T (2012) Prey-predator dynamics in rotifers: density-dependent consequences of spatial heterogeneity due to surface attachment. *Ecology*, 93:1795-1801
- Volterra V (1926) Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118:558-560
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 33:475-505
- Wertheim B, Sevenster JG, Eijs IEM, van Alphen JJM (2000) Species diversity in a mycophagous insect community: the case of spatial aggregation vs. resource partitioning. *Journal of Animal Ecology*, 69:335-351
- Whittaker RH (1960) *Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California*. Ecological Monographs, 30:297-338
- Wilson EO (1992) *The diversity of life*. New York. Belknap Press (大貫 昌子, 牧野 俊一 訳, 生命の多様性. 岩波書店)
- Young TP, Chase JM, Huddleston RT (2001) Community succession and assembly comparing, contrasting and combining paradigms in the context of restoration. *Ecological Restoration*, 19:5-18