

学位論文題名

Spatial variability in community dynamics and interaction web in rocky intertidal sessile assemblages: analyses of transition matrix models

(岩礁潮間帯固着生物の群集動態と相互作用網の空間変異性：
行列モデルを用いた解析)

学位論文内容の要旨

生物群集の構造と動態のパターンとその時空間変異性の解明は、群集生態学の主要な課題である。生物群集は解放系で、その構造と動態は様々な空間スケールで変動する多くの要因の影響を受けている。そのため極めて状況依存性が高く、現状ではその予測可能性は低い。この問題を解消する有効な方法は、観察地点を空間階層的に配置し、そこに見られる群集パターンを異なる空間スケールで解析し比較することである。

岩礁潮間帯の固着生物群集は群集構造と動態のパターンを研究する上で格好の系である。なぜなら、観察が容易で、構成種の生活史が短く群集の時間変化を追跡しやすいからである。また岩礁潮間帯はアクセスが容易で生息場所の空間構造が階層的であるため、空間階層的な調査デザインを設定するのにも適している。岩礁潮間帯をはじめ、さまざまな生息場所にみられる固着生物群集を対象とした研究で、群集の時間変化の解析には推移行列モデルが広く用いられ、遷移動態の指標化や生態学的プロセスの変化が群集構造に与える効果の定量化などが行われている。

本研究では、太平洋岸(北緯31度と43度の間)の岩礁潮間帯に空間階層的に調査地を配置し、推移行列モデルを用いて生物群集の動態と相互作用網構造の時空間変異性を明らかにした。第二章では地理的距離の増大に伴い、群集動態の類似性がどのように低下するかを、加入・攪乱・相互作用の各生態学的プロセスに分けて解明した。第三章では群集構造に見られる変異パターンを相互作用網の特性として解明した。また相互作用網構造は種数によって変化することが多くの研究で明らかとなっているので、相互作用網の特性と局所群集の種数との関係を検証した。

群集構造の類似度が群集間の地理的距離の増大に伴って低下することはマクロ生態学ではよく知られた普遍的な現象である。この現象は環境条件の空間自己相関や分散制限によって生じるものと考えられることから、群集構造の場合と同様に、群集動態においても群集間の地理的距離の増大に伴って類似度の低下することが予想される。しかし、このことが検証された例はない。そこで第二章では、群集の季節動態を加入・攪乱・相互作用の各生態学的プロセスに分けて求め、それらの群集間の類似度が、海岸内(数メートル)・海岸間(数十キロメートル)・地域間(数百キロメートル)の3つの空間スケールでどのように低下するかを明らかにした。まず、推移行列の成分を生態学的プロセスと対応付けることで

群集間での生態学的プロセスの類似度を求めた。次に、各々の生態学的プロセスで求められた類似度と群集間の地理的距離の関係を空間スケールごとに比較した。その結果、いずれの生態学的プロセスにおいても大きな空間変異性が認められた。また、加入プロセスの類似度は海岸内スケールにおいて地理的距離の増大にとともに低下し、大きい空間スケールではその関係が弱かった。攪乱プロセスの類似度は、地理的距離との間に関連がなかった。種間相互作用プロセスの類似度は、大きい空間スケールで地理的距離の増大にとともに緩やかに低下した。最後に、これらの主要な生態学的プロセス以外も含んだ群集行列全体の類似度は、海岸内スケールにおいて地理的距離の増大にとともに低下し、大きい空間スケールではその関係が弱いことが分かった。これらの結果から群集動態プロセスの類似パターンは地理的距離だけでは十分に説明できないことを示唆された。

相互作用網の構造、たとえば種間結合度や相互作用型（2種間で他種へ与える効果の符号の組み合わせにより、相利[+, +]、相害[-, -]、害利[-, +]、偏害[-, 0]、そして偏利[+, 0]に区分できる）の割合は、局所群集に共存可能な種数や群集の安定性を決めるなど、群集構造とその形成・維持メカニズムを結びつける重要な特性である。こういった相互作用網構造の特性は、同じ群集でも環境要因や地域の違いにより時空間的に変異すると考えられる。その一方で相互作用網構造の変異性は、相互作用網のサイズ（局所群集における種数）に強く依存し、両者の間には強い相関関係があることも示唆されている。しかし、相互作用網構造および、相互作用網構造と種数の間の相関関係において、時空間変異性とその要因について同一の群集を対象に詳細に検討した研究例はほとんどない。そこで第三章では相互作用網構造の特性として、種間結合度と相互作用型割合を取り上げ、それらの変異と種数との関係に及ぼす地域、潮位、季節の影響を評価した。まず、推移行列の成分を用いて、群集内のすべての種間で相互作用強度（対数応答比）を求め相互作用行列を得た。この相互作用行列から種間結合度と相互作用型（相利[+, +]、相害[-, -]、害利[-, +]、偏害[-, 0]、偏利[+, 0]）の割合を求めた。このようにして求めた種間結合度と相互作用型の割合、およびそれらと種数の関係が、地域、季節、潮位の違いによってどのように変化しているかを解析した。その結果、相互作用網構造は地域、季節、潮位に依存して複雑に変異していることが明らかとなった。これは、岩礁潮間帯では群集構造の状況依存的変異性が大きいという従来の知見と一致する。一方で、相互作用網構造と種数の間には地域、季節、潮位の違いによらず一貫した関係があることが明らかとなった。種間結合度は種数の多い群集ほど低くなる傾向が見られた。相互作用型の割合も種数とともに変化し、[+, +]、[-, -]、[-, +]、[+, 0]の各型の割合は種数が増加するほど減少していた。一方、種数の多い群集では[-, 0]の相互作用の割合が高くなっていった。また、種間結合度と相互作用型割合が相互に関連している可能性が示唆された。

第四章では、二つの章の結果を元に今後の課題とその解決に有効な研究アプローチを提案した。群集間での生態学的プロセスの空間変異性の解明には、生態学的プロセスへの地理的距離・環境・群集構成の影響を統合的に評価することが必要で、そのためには冗長性分析の応用が有効であることを提案した。また、種数と相互作用網構造の関係を理解するためには、種間結合度と相互作用型割合に加え、相互作用強度とトポロジー構造を同時に評価することが重要で、そのためには本研究で開発した推移行列モデルの応用法が有効であることを提案した。

本研究により、推移行列モデルが固着生物群集の構造や動態を定量化し、その維持形成機構を分析するうえで非常に有効な方法であることが示された。これにより、生物群集の構造と動態のパターンとその時空間変異性およびそれらの主要因の理解が一層進むことが期待される。

学位論文審査の要旨

主査	准教授	野田隆史
副査	教授	東正剛
副査	教授	高田壯則
副査	教授	仲岡雅裕

学位論文題名

Spatial variability in community dynamics and interaction web in rocky intertidal sessile assemblages: analyses of transition matrix models

(岩礁潮間帯固着生物の群集動態と相互作用網の空間変異性：
行列モデルを用いた解析)

岩礁潮間帯の固着生物群集は、群集構成種の生態が比較的研究がすすんでいる系ではあるものの、局所群集の構造と動態の時空間変異性は大きく、その変異の特徴やその原因については未だによくわかっていない。申請者は、太平洋岸（北緯31度～43度）の岩礁潮間帯に空間階層的に調査地を配置し、推移行列モデルを用いて固着生物群集の動態と相互作用網構造の時空間変異性を明らかにした。

群集構造の類似度が群集間の地理的距離の増大に伴って低下することはマクロ生態学ではよく知られた現象である。この現象は環境条件の空間自己相関や分散制限によって生じるものと考えられることから、群集構造の場合と同様に群集動態においても群集間の地理的距離の増大に伴って類似度の低下することが予想される。しかし、このことが検証された例は過去にはない。そこで第二章では、群集の季節動態を加入・攪乱・相互作用の各生態学的プロセスに分けて求め、それらの群集間の類似度が、海岸内（数メートル）・海岸間（数十キロメートル）・地域間（数百キロメートル）の3つの空間スケールでどのように低下するかを明らかにした。まず、推移行列の成分を生態学的プロセスと対応付けることで群集間での生態学的プロセスの類似度を求めた。次に、各々の生態学的プロセスで求められた類似度と群集間の地理的距離の関係を空間スケールごとに比較した。その結果、1) 加入プロセスの類似度は海岸内スケールにおいて地理的距離の増大にとともに低下するが、より大きい空間スケールでは地理的距離との関係は弱い、2) 攪乱プロセスの類似度は地理的距離との間に関連がない、3) 種間相互作用プロセスの類似度は地理的距離の増大にとともに緩やかに低下する、3) 群集行列全体の類似度と地理的距離との関係は、加入プロセスの場合に類似する、ことが分かった。

相互作用網の構造、たとえばリンク密度、正負の相互作用の比、および相互作用型（2種間で他種へ与える効果の符号の組み合わせにより、 $[+, +]$ 、 $[-, -]$ 、 $[-, +]$ 、 $[-, 0]$ 、 $[+, 0]$ に区分される）の割合は、局所群集における共存種数や群集の安定性を決めるなど、群集構造とその維持機構を結びつける重要な群集の性質である。こういった相互作用網構造の特性は、同じ生物群からなる群集でも環境要因や地域の違いにより変異すると考えられる。また相互作用網構造は、局所群集の種数に強く依存することも示唆されている。しかし、相互作用網構造および、それらと種数の関係において、時空間変異性について同一の群集を対象に詳細に検討された例は皆無に近い。そこで第三章ではリンク密度、正負の相互作用の比、および相互作用型の割合を取り上げ、これらの変異および種数との関係に及ぼす地域・潮位・季節の影響を評価した。まず、推移行列の成分から求めた全種間の相互作用強度（対数応答比）からこれらの相互作用網の特性を得、それらと種数の関係が、地域・季節・潮位の違いによってどのように変化しているかを解析した。その結果、岩礁潮間帯固着生物群集の相互作用網の特徴として、1) 希少種は普通種に比べると他種から偏害作用 $[-, 0]$ を蒙る頻度が高い、2) 個体群相互作用強度の分布の歪度は局所群集の種数によって変化しないが、種数の増加に伴い、双利 $[+, +]$ の割合が正負の相互作用の比率からの期待値から逸脱して増加する、3) リンク密度と相互作用型の割合は潮位と地域に依存して複雑に変化する、ことが明らかになった。これらのうち、最後の発見は、岩礁潮間帯生物群集とその維持機構が地域と潮位の違いに強く依存するというこれまでの研究を支持する結果であるが、最初と二番目の発見は、これまでに知られている相互作用網（特に食物網）の一般的な特徴や帰無モデルの予測とは異なることを意味するため、生態学上興味深い発見である。

第四章では、第二章と第三章の結果を元に今後の課題とその解決に有効な研究アプローチを提案した。群集間での生態学的プロセスの空間変異性の解明には、生態学的プロセスへの地理的距離・環境・群集構成の影響を統合的に評価することが必要で、そのためには冗長性分析の応用が有効であることを提案した。また、種数と相互作用網構造の関係を理解するためには、種間結合度と相互作用型割合に加え、相互作用強度とトポロジー構造を同時に評価することが重要で、そのためには本研究で開発した推移行列モデルの応用法が有効であることを提案した。

本研究により、推移行列モデルが固着生物群集の維持形成機構を分析するうえで非常に有効な方法であることが示された。また、本研究から見出された岩礁潮間帯固着生物群集の相互作用網の特異性は、群集生態学上非常に興味深い発見であり、今後、その原因や多種共存機構との関係の解明が期待される。

審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。