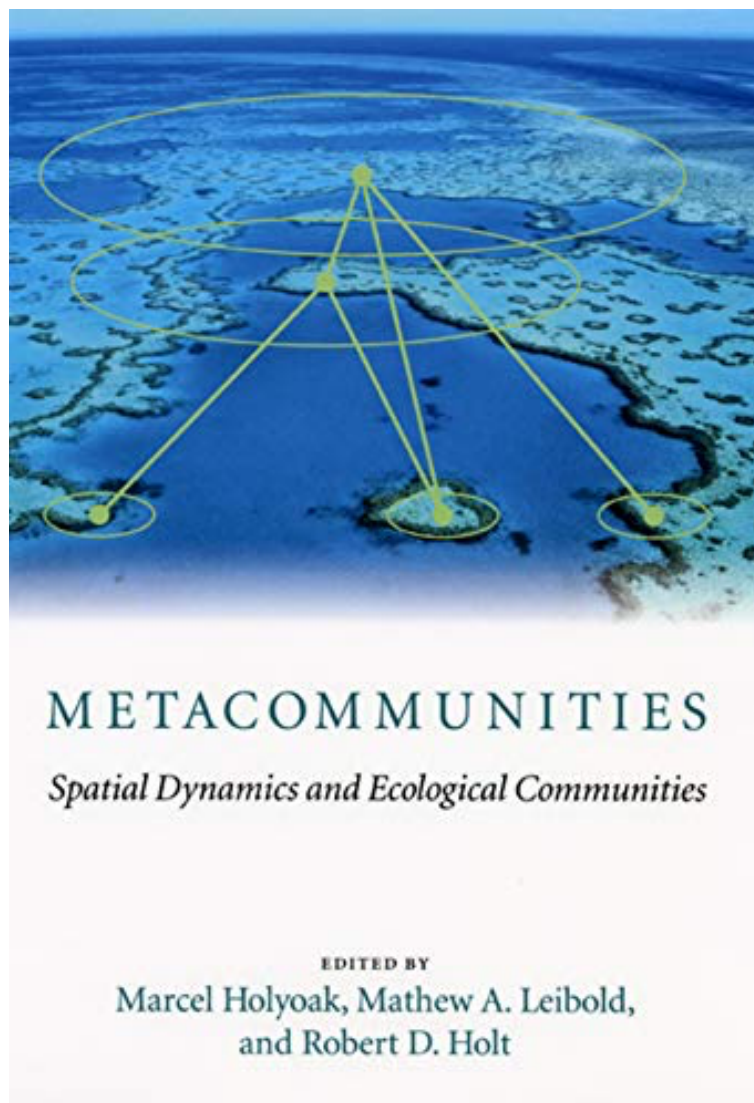


Variance-Explicit Ecology

A Call for Holistic Study of the Consequences
of Variability at Multiple Scales

Marcel Holyoak and William C. Wetzel



環境の時空間的な違い，個体差，種間差（多様性）など，生態学にある色々な違い（variation）の話

- Variability・heterogeneityは生態学と進化学ではどこにでもある
- 異なるレベルにおいて、変動を研究する理由はたくさんある
- しかし生態学者は、関心のある駆動要因の平均値を操作して生態学的な影響をみる
が、駆動要因やプロセスの変動（変異）は無視
 - 例）平均温度が異なる3つの環境下で生物を育てる時、それぞれの温度における
個体の成長の違いは比較するが、温度の時間変化とその影響は見落としている
- 生物的・非生物的要因の時空間変異のパターンは（生態学的な現象の）背後にある
メカニズムを推測するために使われる
- variationは統計学的に検出する時に大きなサンプルサイズを必要とするような煩わ
しいもの、あるいは確率的or理解されていないメカニズムに由来する説明されない
変動、として扱われる
- メカニズムについて重要な問い、変動の種類とスケールの組み合わせ、生物の階層
間の影響について見逃している

- 生態学における主要な未解決の問題は、生態学的プロセスに対する、異なる種類・スケールにおける変動の相対的な重要性を明らかにすること
- 生物は生物的・生態学的に異なるレベルでの変動を経験している
- ある変動はかなり研究がされているが、メカニズムとメカニズム間の交互作用の相対的重要性に関する研究は欠けている
- これらのギャップを研究することは、『異なる変動の組み合わせがどう生態学的問題に影響しているのか？』をどう理解すれば良いのかについてメカニスティックな理解のフレームワークを提供する
- 様々な一般的な問い
 - 「変動性が生態系に与える影響のメカニズムの相対的重要性」「様々なスケールでの変動性の相対的重要性」「変動性はどのスケールで平均化されるか」「どのスケールで変動性は生態学にもっとも影響を与えるのか、どう影響するのか」

- 変動が作用する特定のメカニズム（e.g., 非線形平均化）やある生態学的階層への影響といった、変動の帰結を検討する必要がある
- 研究は増えているものの、スケールや変動の種類は限られている
- また、単一のメカニズムに着目 or メカニズムを無視して変動の純効果のみに着目する研究がほとんどである
- 植物の多様性とバイオマスとの関係は、変動の役割をよく理解している一例
 - 機能的形質(functional trait)の多様性は総バイオマスと資源利用の増加させる
 - ← サンプリング効果・種の相補性・正の相互作用
- しかし、植物の形質の多様性が高次栄養段階に与える影響は不明（階層・スケールを超えた影響）
 - メタ解析; 植物間の栄養差は植食者のパフォーマンスに負の影響
- 個体差が個体群動態に与える影響は広く研究されているが、プロセスへの影響は不明
- 複数の影響段階間の違い（?）が植食者のパフォーマンスにどう影響するのは不明
 - 例）植食者の形質差—（植食者のパフォーマンスに影響する）植物の形質差

- 変動のスケール・種類の統合に必要な背景と要素, および変動が作用するメカニズムを説明するために,

(1) 生物的・非生物の変動のスケールと種類

(2) 変動が生態学的動態に影響する一般的なメカニズム

(3) 変動のスケールと種類の統合によって得られるもの

(4) 生物が変動のスケールと種類をどう統合するのかに関する概念的フレームワーク

Ways of Classifying Scales and Types of Variation

- 環境の変異性
- 生物的・生態学的階層性
- 様々な変異に適用できる一般的なスキーム

Environmental Variationとは？

- 物理的・化学的・地質学的な要因
- 生物の変動とは別に考えることができるというメリットがある（独自のスケールと構造をもち、微細スケールからグローバルスケールまで連続的に変化するから）
 - 例）気温の時間変動: 分・時間・月・年・decade
- 環境の変動性は確率的な要素と予測可能な要素を持っているかも
 - 例）extream eventsから繰り返し生じる確率的な要素を分離
- 環境の時間的変動は周期的で予測可能（e.g., 気温の日周変化）
- 環境の空間的変動は距離にともない大きくなる
- 距離や時間による環境要因のスケールリングは、スケールリングの研究に関連するプロセスの特定に用いられている
 - Denny et al. (2015): 工学と物理学の法則を使って、物理環境の相互作用とその後の種の相互作用を理解する方法を記述

Environmental Variationと生物

- 生物が環境（と生物）の変動に出くわす範囲は、行動・寿命・生活史のスケールに依存する
- 空間変動と時間変動は潜在的に関連する
 - McPeck & Kalisz (1998): 空間・時間・時空間変動が休眠と分散の進化に与える影響をモデル化. 時間変動は休眠を, 空間と時空間変動は分散を促進する
- 季節的な渡りをするpasserine birdsはextremeな気温に応答
- オーストラリアの蝶はextremeな乾燥条件に応答

Environmental Variationと相互作用

- 生物的要因は非生物的要因と相互作用する可能性がある
- それでも、環境変化の速さに比べて全く異なる時間スケールで作用するプロセス（e.g., 生態系プロセス）を研究しているときには、非生物的環境要因を個別に検討することは有効な単純化
- しかし、長期的な樹木の成長の研究では、生息地の分断化と微細環境の間のフィードバックが関連している可能性がある
 - 例）土壌中にある多年生草本のミネラルはgrazing historyに依存しているかも
- そのようなプロセスでは、生物的・非生物の変動の組み合わせを解析に入れる方法を考えるのがよい

Biotic Variationとは

- 形質の変異はsubindividualや個体間で生じる
- 遺伝子と体細胞の個体間の違いは，亜種（人種や形態），分類学的レベル，生態学階層性などに関連する可能性がある
- 低次元の変異は高次元の変異に含まれるが，高次元のプロセスに影響するかは分からない
 - 例）群集遺伝学・生態系遺伝学: 遺伝子型が群集から生態系へのプロセスに与える影響

Biotic Variation (個体レベル)

- 個体はしばしば可塑的に環境や生物的環境に応答 (e.g., 行動, 発生, 生活史)
- このような可塑性は, 遭遇する変動と, この変動と高次のプロセスとの関係性の両方を変化させる (?)
- 可塑性の研究はたくさんあるが, プロセスにリンクさせる研究はあまりない
- 個体の歴史は生物に変化をもたらすかもしれない
- 植物の表現型は, 植食者と植食者に対する応答の歴史によって時間的に変化するかもしれない
 - 感染歴は将来の病気への感受性を変えるかも
 - ある生息地から別の生息地へのcarryover効果は空間的な歴史と関連するかも
 - 同じ構造の繰り返しを持つ生物 (植物; 葉・花) は, 繰り返し器官間で高い変異があるかも

Biotic Variation (個体間)

- 個体群内の個体差は（種内の形質の変異）は，表現型可塑性，遺伝的多様性，個体由来で生じる
- 種が異なる個体群動態を示していたり，群集や生態系の中で異なる役割を果たしているのと同様に，同じことが種内の異なる形質を持つ個体にも当てはまる
- 種内変異（個体差）は近年生態学で注目されているが，1970年代まで遡ると，個体群内で個体差がないときには，population regulationが生じないことが示されている（Lomnicki 1978）
- 最近の統合的な解析によると，植物群集における機能的形質の差異の30~50%が個体差で生じており，特に化学的形質で大きく，物理的形質で小さい

Biotic Variation (スケール)

- 個体群は、変動を研究するのに適切なスケールであるとは限らない
- より高次元では、個体群内にセクションやサブ個体群が確認される
 - これらは、表現型頻度、個体群密度、性比などのような変数で記述される
- コホートは時間的構造につながり、この時間的変動は周期的な個体群動態を生じさせることが知られている
- 例) アラスカのベニザケ: 河川と湖で産卵する個体は形態形質を変える

河川と湖がサブ個体群で、それぞれで形質が違っている

-> 個体群よりも小さいスケール（サブ個体群）で変動がある、っていう例？

Biotic Variation (種多様性)

- そのほかの変動は種多様性によって生じ，ギルド，群集，生態系に関連する
- 生態学者は種多様性や種間差がプロセスに与える影響を研究してきた
- 種間差はギルド内の種間相互作用（直接的・間接的），あるいは群集や生態系レベルに影響する可能性がある
- 種の豊富さ，種組成，機能の多様性，系統の多様性，および食物網の相互作用強度の多様性は種間差の要素をとらえている
- そのような変動（種間差？）は，生物・環境要因のはたらきの複雑な結果かもしれないし，この章で説明している変動の総和のような影響かもしれない
- 群集内での変動に応答して，別の種がさらに変動を経験する -> 多様性は多様性の原因
- したがって，群集内で種数の増加とともに種間相互作用が急激に増加する可能性があるのと同様に，種多様性が生物に与える複雑な影響は急激にスケールアップする可能性がある

Pattern and Structure of Variation

- 変動が構造化されていないかどうか，パターンや構造があるかどうかを検討できる
- （空間的にランダムに配置されている・・・unstructured）
- （空間相関がある・・・structured）
- Adler et al. (2001): spatial heterogeneity（空間的不均一性）は空間分散と空間パターン（構造）で構成される
- 空間分散は空間的不均一性に必要不可欠．でも空間変動は空間構造を作るかもしれないし作らないかもしれない

Some Existing Mechanisms by Which Variation Influences Ecological Processes

- 変動がプロセスを変えるメカニズムは、生態学的階層に一般的なものと、特定の階層に固有のものがある
- まずは一般的なメカニズムを記述し、その後、生物学・生態学により関連するメカニズムを記述する

General mechanisms: Mathematical Functions as Filters, and Effects of Nonlinearity of Functions

- 関数 ($y = f(x)$) を考える
 - 生態学的プロセス ← 生物的・非生物の変動
(平均・バラツキ)
- 生態学のスケーリングでよく研究されている
 - Chessonのscale transition-theory
- 変動の異なる形は、相加的、相乗的、拮抗的に作用する
- 非線形関数は変動を増幅させる
- 動態が線形か非線形かは、プロセスにおける入力値の変動性の役割を考える上で必要

General mechanisms: Mathematical Functions as Filters, and Effects of Nonlinearity of Functions

- 非線形関数は、inputの変動がoutput（プロセス）の平均値への影響においても重要
- Jensenの不等式: 下に凸の関数に対するinputの変動は、線形関数と比較して平均値を減少させる（逆も）
 - Sibly et al. (2005): 個体数と単位時間あたりの個体群の成長率の間の関係性（密度効果）は、非線形で下に凸の関数。個体群密度の変動は平均個体群サイズを平衡状態よりも下げる
- 非線形性のメカニズムはtolerance law; 生態学的要因が高過ぎても低過ぎてもパフォーマンスが下がる
- どんな関数を使えば良いのか？ -> nonmechanistic statistical equations; Jensenの効果の大きさなどがみれる
-

Mechanisms Involving Biology and Ecology: Physiological Responses and Consequences

- 個体が生涯の中で避けられないような生物的・非生物の変動に遭遇したとき、それは重要な生理学的帰結もたらす可能性がある
- 変動は生理学的に重要（変動が大きいとextremeな値が含まれているので、状況に対処しないと有害）
- Shelfordの法則で示されるように、環境変数と生物のパフォーマンスとの関係は上に凸となる傾向（背後にあるメカニズムは、Jensenの不等式）

Mechanisms Involving Biology and Ecology: Physiological Responses and Consequences

- 餌種の多様性に対する消費者の生理学的反応は良く研究がされている
- 餌種が多様であるとバランスのとれた栄養摂取ができ、毒性防御の影響を弱めると考えられてきた
- しかし近年のメタ解析では、ミックスされた餌種 << ベストな餌種1種であることが示され、より多様な餌種に遭遇する消費者は生理学的なパフォーマンスの低下を経験している可能性がある
- 餌の不均一性（多様性）をどうみるのかはクリアでないことも
 - 例）ミジンコの成長率には、種のアイデンティティや多様性よりも藻類の化学組成の方が重要
- colimitation理論を使って、生理学的・生物学的要因を単一の統合された概念フレームワーク（非線形性とかも考慮）にいれることが前進させる一般的な方法

Mechanisms Involving Biology and Ecology: Physiological Responses and Consequences

- 生物は変動を対処する生理学的適応を持っている
- 生理学的可塑性として、生理機能を変化させてパフォーマンスを最大にする、あるいは変動環境で対応できるように表現型を固定する
 - 例) 植食性昆虫: 植物に対応して消化酵素(?)を変化させる
 - 例) 遭遇する餌の2-3倍の消化管サイズを持つ魚. 稀なパルス进行处理できる

Mechanisms Involving Biology and Ecology: Behavior Responses and Consequences

- 行動，活動パターン，資源選択は生物が様々な量や種類の生物的・非生物の変動を調整する主要な方法
- 最適理論は生物がコストを減らす方法を示す（餌の質の低下によるパッチの放棄）
- ゲーム理論は，もしある生物が資源の摂取を最大化した時に，その決定が他の生物にどう左右されるのかを示す
- 同様に，生息地選択は生物が経験する環境の変動を変える
- 行動生態学におけるこういった考えは，遭遇する変動とフィットネスに関連するアウトプットを変える
- もちろん，生物が変動を抑える行動には限界がある
 - 例）Sih & Christensen (2003): 捕食者の最適採餌を妨げる餌種の移動の条件を特定 -> 餌の変動と摂餌の変動との関係性をつなぐ可能性

Mechanisms Involving Biology and Ecology: Behavior Responses and Consequences

- 極端な変動は興味深い行動と結びつくかもしれない
- nomadismは資源や環境条件の時空間変動の極端な場合に応答して生じると考えられる
 - 例) サバクトビバッタ: 時空間的に変動する雨と, その後の植物の発芽と成長をトラックしてアウトブレイクする
- 生物にとって新しい環境の変動 (e.g., 人為的環境の変化) は, 日常的に遭遇するものとは異なる影響を生じるかも

Mechanisms Involving Biology and Ecology: Population and Community Responses and Consequences

- 変動に対する個体群と群集の応答は様々
- Bolnick et al. (2011)が形質の多様性への帰結と応答のメカニズムをレビュー
- 個体群生態学者は個体群存続解析を通して変動と絶滅リスクを関連させ、メカニズムを人口学的な確率変動と環境の確率変動（あるいはカタストロフィックな変動）に分けている
- 複数種では、形質や密度媒介型の間接相互作用、間接効果、および正・負の種間相互作用などの研究が多い
- これらは種間差がプロセスをどう変えるのかに関する潜在的なメカニズムを与えるが、メカニズムの相対的な重要性について、定量的に評価した実証研究はない

Mechanisms Involving Biology and Ecology:

Metapopulation and Metacommunity Responses and Consequences

- ソース・シンク動態とハビタット固有の動態は、ハビタットは個体群動態に対して不均一な影響を持っていることを意味する
- 同様に、メタ群集理論における種選別と集団効果のアイディアは、群集全体に対して同じようなはたらきがある
- レスキュー効果と集団効果は、種が質の低いハビタットの利用能力を変える
- ソース・シンクの逆転や時間自己相関のある環境条件に関するアイディアのように、生息地の環境が時間変化しているともみることができる
- 局所適応は個体群がソースなのかシンクなのかを左右し、ソース・シンク動態とメタ個体群動態を変化させる

The Motivation for Integrating Different Forms of Variation and Processes of Interest

- あるプロセスの変動の影響はよく研究されているけど、まだ研究されていない3つの問題がある
 - (1) 複数の形態の変動（変異）の検討
 - (2) 複数スケールでの変動（変異）の検討
 - (3) 変動性が生態学に影響するメカニズム間での相対的重要性
- 単一の植物を食べ、スペシャリストに食われる植食者を考える
- この場合の変動は、物理的環境・相互作用する種・栄養レベル
- 『どんな形態の環境変動がそれぞれの種に影響しているのか？』『可塑性は環境の変動とそれぞれの種のプロセスの関係性をどれくらい軽減するのか？』『ある環境の変動はプロセスの変動を増加させるか？』『個体差はプロセスの異なる帰結をもたらすか？プロセスの変動を増加・抑制する純効果はあるか？』
- →生物学的・生態学的メカニズムは何か？どんな数式を使うか？

The Motivation for Integrating Different Forms of Variation and Processes of Interest

- 個体は生物的・非生物的条件の変動を，個体群は個体間の変動を，メタ個体群内の（サブ）個体群は景観レベルの変動を同時に経験する
- あるスケールでの変動が隣接するスケールにとって重要であることはよく知られているが，変動性が距離の離れたスケールにとっても重要なのかは分かっていない
 - 例）あるスケールでの環境の変動が個体の生理機構に重要な時，それは個体群やメタ個体群にはどう影響しているのか？ -> Levins(1992): “スケール間で追うほうがどう伝達されているのかを理解するのに重要なことは，スケール間でどの情報が保存・消失されるのかを明らかにすること”
- 四半世紀経った今も実証研究はほとんどない

The Motivation for Integrating Different Forms of Variation and Processes of Interest

- 種がどんな変動に遭遇しどう応答するのは、種の移動、活動時間（期間）、資源選択に依存するだろう
- 索餌についてはよく研究がされているが、索餌行動が資源（餌）の質と量にどう影響するのかを理解するために、変動という視点から研究することは滅多にない
- 他の問い：資源の質に合わせて索餌移動を調整するか？資源選択行動の純効果は何か？選択（や他の可塑性）は個体の成長や捕食者の生存率の変動性を減少させるか？
- 資源の質や量が以前の種間相互作用に影響されるというフィードバックがあるかもしれない
- 捕食者はトップダウン・ボトムアップ効果を通して捕食者と相互作用しているが、植物の質と物理的環境の変動を捕食者から検出可能なシグナルはあるか？
- もしトップダウンプロセスがはたらいっているならば、捕食者はどのようにして時空間変動をプロセスに統合するのか？

The Motivation for Integrating Different Forms of Variation and Processes of Interest

- よりジェネラルな問いもある
 - 例) 3栄養段階の相互作用を考える. 関心のある応答変数の変動が生じるメカニズムの相対的重要性は? プロセスに特徴的な非線形構造はあるか? 種の移動の規模は環境内の資源の質の変化とどのように関連しているか?

Conclusion

- 未解決な問題は、種類とスケールが異なる変動の相対的重要性、変動が生態学的動態に影響するメカニズムの相対的重要性
- 種多様性や形質の多様性を除き、変動が生態学的動態に与える影響に関する研究はほとんどない
 - 種内と種間の両スケールでの形質の多様性
- これらの問題に取り組むには、様々な分野やアプローチの研究者（生理学者～生態系生態学者，理論屋と実証屋）と協力する必要がある