

空間構造がなぜ重要か？：コネクティビティの把握

国立環境研究所 生物圏環境研究領域 角谷 拓

1. はじめに

空間構造が個体群動態に与える影響の重要性は、70年代からパッチベースモデルが用いられるようになることで認識されはじめた。これらのモデルから、パッチ間の分散が個体群動態や存続性に大きな影響をもつことが明らかになってきた。しかしながら、移動分散は単純に分散力だけできまるものではなく、その生物が移動するランドスケープ（景観）構造との相互作用によってきまるものである。このような生物のパッチ間の移動分散を決める“種の性質”と“ランドスケープ構造”の相互作用を強調するために、コネクティビティ(Connectivity)という概念が用いられるようになった(see references in Tischendorf and Fahrig 2000b)。当初、コネクティビティはパッチ間を結ぶコリドーの有無や配置を対象とした研究で用いられることが多かったが、生物が非生息地やマトリクス上を移動することが普遍的であるという認識の進展とともに、ランドスケープ全体を考慮する概念として発展し、現在では、ランドスケープ上での生物の分布や個体群の存続性を考える上で欠くことのできない要因として、頻繁に用いられる概念となっている(see references in Goodwin 2003)。現在広く受け入れられているコネクティビティの定義は、Taylor et al.(1993)によって提案された、“the degree to which the landscape facilitates or impedes movement among resource patches” というものである。

しかし、Taylor et al.(1993)によって提案された定義は広く受け入れられているものの、コネクティビティをきめるプロセスの複雑さから、現実のランドスケープでの測定が難しいこと、測定のためにさまざまな指標が不統一なまま用いられていること、また、適用に際しての操作的な定義が分野間（メタ個体群生態学 v.s. 景観生態学）で異なることなどから、コネクティビティの測定や適用の方法はしばしば議論の対象になってきた(e.g., Tischendorf and Fahrig 2000b, Moilanen and Hanski 2001, Tischendorf and Fahrig 2001)。このような状況から、しばしば誤用もされ、混乱を大きくさせる原因にもなっている。そこで、本稿では、コネクティビティの定義、測定および適用方法をめぐる議論を整理した上で、今後必要となる研究の方向性について述べたい。

2. 用語の整理

Structural connectivity (=Habitat contiguity) : ハビタットの連続性。生物とは独立に、ランドスケープ構造だけで決まる。

Functional connectivity : ある生物にとってのランドスケープの移動しやすさ。ランド

スケープ要素に対する対象生物の反応が明示的に考慮される。

Landscape connectivity : あるランドスケープの生物の移動しやすさ。ランドスケープの属性。Structural な場合も、Functional な場合もある。主に景観生態学でコネクティビティーというときはこちらを指す。

Patch connectivity (=Patch Isolation) : あるパッチへの生物の移入しやすさ。ランドスケープ上の個々のパッチの属性。パッチの孤立性と同義。Structural な場合も、Functional な場合もある。主にメタ個体群生態学でコネクティビティーというときはこちらを指す。

3. コネクティビティーをめぐる景観生態学とメタ個体群生態学間の論争

Tischendorf & Fahrig(2000b)は、1993年–1998年の間に行われたコネクティビティー (Landscape connectivity) を扱った研究をレビューし、コネクティビティーの指標として、モデル研究では分散成功、探索時間、個体群分布の集中度が、実証的な研究では、機能的(Functional)距離、移動分散測定が用いられている例を紹介している。しかし、分散成功や探索時間は、ハビタットの面積が一定の下では、分断化が進むほど成功率が高くなったり、探索時間が短くなったりといった反応を示すことから、コネクティビティーの指標としては適切ではないこと、さらに、実証研究での測定が困難であることなどから、等面積のパッチやグリッドへの個体の移入頻度を、そのランドスケープのコネクティビティーとして用いることを提案している。実際に、シミュレーションから、ランドスケープ内の面積比1%程度のパッチにおいて個体の移入頻度を測定することで、ランドスケープ上に存在する全パッチへの移入頻度 (Landscape connectivity) が推定可能であることを示した研究も行っている(Tischendorf and Fahrig 2000a)。

この研究に対して、Moilanen & Hanski(2001)は、パッチへの移入頻度の測定は、たとえ一部のパッチを対象としたものであったとしても現実的には測定が困難である上に、個々のパッチへの移入頻度の単純な平均によりランドスケープコネクティビティーを算出する理論的根拠が乏しいことなどから、コネクティビティーは、ランドスケープ全体の属性ではなく、より実証的研究に適用しやすいパッチごとの属性として捉えるべきであると主張している (パッチコネクティビティー)。また、ランドスケープコネクティビティーが、必ずしも、そのランドスケープ上での個体群の存続性と相関をもつわけではないことから、ランドスケープ全体の指標として、ランドスケープの存続可能な個体群の保持力を指標するメタ個体群収容力 (Metapopulation capacity) (Hanski and Ovaskainen 2000)を用いるほうが適切であると主張した。これに対して、Tischendorf & Fahrig も再びコメントしているものの(Tischendorf and Fahrig 2001)、景観生態学とメタ個体群生態学の対象が異なること、コネクティビティーが両分野で異なる意味で用いられていることを述べるにとどまり、ランドスケープコネクティビティーの意義そのものへ疑問をなげかけた Moilanen & Hanski の主張に対して十分に反論できていない。

4. この議論の背景

コネクティビティーをめぐるこのような見解の相違は、メタ個体群生態学と景観生態学が対象とする系の違いに起因するところが大きい。Moilanen & Hanski(2001)も認めているように、メタ個体群生態学は、ハビタットが非常に分断化されたランドスケープを対象とする枠組みであるのに対して、景観生態学は、よりハビタットが連続的に存在するランドスケープを対象とすることが多い(図1)。つまり、メタ個体群生態学が対象とするランドスケープにおいては、生物は非常に離れたハビタット間を移動しなければならない。このような系においては、分散制限が大きく、生物の分散力と、ハビタット間の距離およびパッチの面積といった比較的単純な指標でパッチコネクティビティーを測定することができる(e.g., Hanski 1994, Moilanen and Nieminen 2002)。一方、景観生態学が主に対象とするような、ハビタットが連続的に存在し生物が比較的自由に移動することができるランドスケープ上では、分散制限が比較的小さく、生物の分散には、個体の意思決定など、複雑なプロセスの影響がより大きくなる可能性がある。また、そもそも、パッチを定義するのが容易でない場合も多い。このため、メタ個体群生態学で用いられているような単純なパッチコネクティビティー指標は使用できない場合が多いと考えられる。さらに、対象とする系の複雑さから、景観生態学では、メタ個体群生態学のような、コネクティビティーと個体群の存続性との関係を結ぶ明確な理論的根拠を構築できずにいる(Moilanen and Hanski 2001, Belisle 2005)ことも、ランドスケープコネクティビティーに対する議論が起こる要因の一つとなっていると考えられる。

このようなメタ個体群生態学と景観生態学におけるコネクティビティーに対する理解の相違は、Hanski(1994)に始まる、空間明示的なメタ個体群モデルの発展から大きくなったものと考えられる。メタ個体群を対象にしても、空間明示的でないモデル中では、コネクティビティーは、パッチベースではなく、あるランドスケープ上での平均化された値として扱われてきた。たとえば、個体群が存続化可能なハビタットの比率

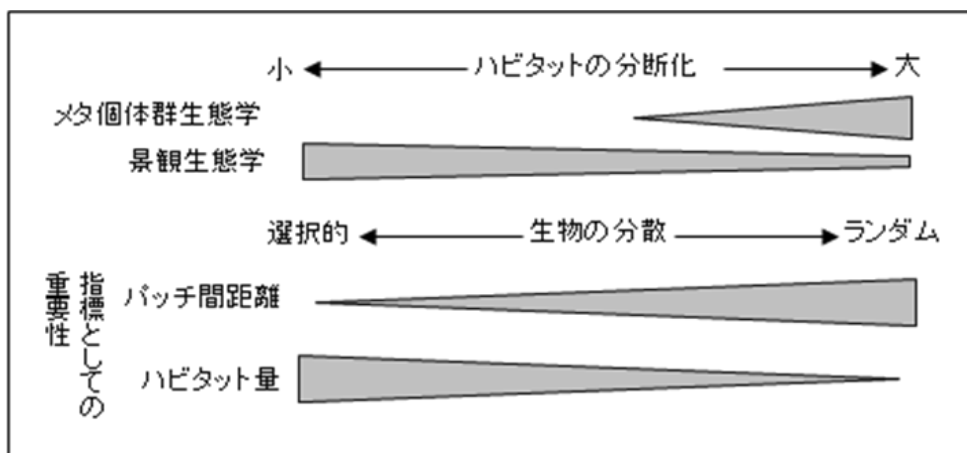


図1. ハビタットの分断化とコネクティビティー決定要因の相対的な重要性との関係の概念

に閾値が存在することを示した Lande(1987)のモデルでは、ランドスケープ上での分散成功の平均が用いられているし、コネクティビティの増大が必ずしも個体群の存続性の増大につながらない場合があることを示した Hess(1996)のモデルにおいても、コネクティビティはランドスケープ上の単一の値として用いられている。

5. 単純な Patch Connectivity の限界

しかし、メタ個体群生態学でよく用いられてきた、シンプルなパッチコネクティビティ指標の有効性に対する疑問も最近提出されている(Bender and Fahrig 2005, Winfree et al. 2005)。パッチコネクティビティの指標としては最近接パッチ距離、バッファ指標(対象パッチを中心とした、ある半径内にあるハビタット面積の合計)や、IFM 指標(すべてのソースパッチまでの距離と面積の積の合計)がよく用いられてきた(Moilanen and Nieminen 2002)。ヒョウモンチョウのデータを用いたこれらの指標間の比較では、もっとも単純な指標である隣接距離は、他の指標に比べて説明力が低かったのに対して、バッファ指標と IFM 指標が、移入の有無をよく説明でき、さらに IFM 指標のほうが種の分散力(α)の推定バイアスに頑強であることが示された(Moilanen and Nieminen 2002)。しかし、Winfree et al.(2005)が、移入頻度や、移入率がすでによくわかっている、チョウ、ネズミ、単独性ハナバチを対象に、単純なパッチコネクティビティ指標がこれらの種の分散をうまく説明できるか検証したところ、いずれの指標も非常に低い説明力しか持たないことが示された。この結果をもとに、Winfree et al. は、これらの指標が動物の移動やパッチコネクティビティを指標していると考えるのはやめて、単にランドスケープ構造の指標として用いるべきであると主張している。Hanski らのグループがよく用いている IFM 指標は、ごく限られた対象・場合のみにしか有効に機能しないのかもしれない(Bender and Fahrig 2005, Winfree et al. 2005)。

6. 今後の発展

先に述べたように、景観生態学には、ランドスケープコネクティビティと個体群の存続性を結びつける強固な理論的枠組みが存在していない(Moilanen and Hanski 2001)。しかし、メタ個体群生態学の非常に分断化されたパッチ構造をもつランドスケープを対象とするモデルが適用できない場合にはパッチコネクティビティ→ランドスケープコネクティビティ→個体群存続性の関係を説明し、根拠付ける、“よりハビタットが連続的なランドスケープの場合”に合わせた理論的な枠組みが必要となる(Moilanen and Hanski 2001)。この点で、Belisle(2005)の主張は、非常に示唆的である。Belisle(2005)は、ランドスケープコネクティビティを決める、個体の分散は、適応的な行動の結果であり、パッチの資源としての質や、個体の分散に対するモチベーションを考慮する必要性を主張している。また、個体の分散の異方性や個体差(コネクティビティの分散)も考慮する必要があるとしている。このような要因を考慮する理論

的枠組みとして、Belisle(2005)は、ランドスケープコネクティビティーを行動生態学におけるトラベルコスト (Travel cost) と同義に扱うことを提案している。このことによって、ランドスケープコネクティビティーがそのランドスケープ上の個体群に与える影響を、個体の適応度という観点から評価することが可能になる。さらに、行動生態学分野で発展してきた“グループサイズモデル”や“理想自由分布モデル”といった最適採餌モデルや、トラベルコストを推定するために開発された実験手法を応用することで、実際のランドスケープにおいて、ランドスケープコネクティビティーを推定することが可能になるとしている。

パッチコネクティビティーに影響を与える要因は、対象としているランドスケープの複雑さ(分断化の程度やハビタットタイプの数など)に応じて相対的な重要性が変化すると考えられる(図1)。したがって有効なパッチコネクティビティーの指標も、対象とする生物とランドスケープ構造によって変化すると考えられる。このため、どのような場合に、どのような指標が有効となるかについての知見の蓄積が非常に重要になると考えられる。そのためには、Winfree et al.(2005)が行ったような、すでにパッチへの移入率(頻度)がよくわかっている生物とランドスケープを対象に、複数の指標の有効性を比較検討する作業が必要不可欠である。加えて、実証的な研究の場では、Molien & Nieminen(2002)が検討したような非常に単純な指標から、Belisle(2005)が主張しているような指向性や個体差を考慮した複雑な指標までを、AICなどを基準としたモデル選択の枠組みにのせるスキームをつくることが有効であると考えられる(Kadoya 2009)。

引用文献

- Belisle, M. 2005. Measuring landscape connectivity: The challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* **86**:1988-1995.
- Bender, D. J., and L. Fahrig. 2005. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* **86**:1023-1033.
- Goodwin, B. J. 2003. Is landscape connectivity a dependent or independent variable? *Landscape Ecology* **18**:687-699.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63**:151-162.
- Hanski, I., and O. Ovaskainen. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* **404**:755-758.
- Hess, G. R. 1996. Linking extinction to connectivity and habitat destruction in metapopulation models. *American Naturalist* **148**:226-236.
- Kadoya, T. 2009. Assessing functional connectivity using empirical data. *Population Ecology* **51**:5-15.
- Lande, R. 1987. Extinction Thresholds In Demographic-Models Of Territorial Populations. *American Naturalist* **130**:624-635.

- Moilanen, A., and I. Hanski. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos* **95**:147-151.
- Moilanen, A., and M. Nieminen. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* **83**:1131-1145.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein, and G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68**:571-573.
- Tischendorf, L., and L. Fahrig. 2000a. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* **15**:633-641.
- Tischendorf, L., and L. Fahrig. 2000b. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* **90**:7-19.
- Tischendorf, L., and L. Fahrig. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. A reply. *Oikos* **95**:152-155.
- Winfrey, R., J. Dushoff, E. E. Crone, C. B. Schultz, R. V. Budny, N. M. Williams, and C. Kremen. 2005. Testing simple indices of habitat proximity. *American Naturalist* **165**:707-717.