

Chapter 13: Conservation Implications of Niche Conservatism and Evolution in Heterogeneous Environments

Robert D. Holt and Richard Gomulkiewicz

要約：鈴木牧（東京大学秩父演習林）

2009.09.07

13.1 はじめに

環境変化が起こったとき、生物は「(好適な環境の移動に従い) 移動する」「絶滅する」「進化する(うまく/下手に)」のいずれかの反応をとりうる。どの反応が起こるかを予測することが、進化保全生物学のひとつのゴールである。

生物種の保全の問題は、人為的な環境変化によって、niche の外に押し出され、そこでの適応進化に失敗することによって起こる。

この章では、niche とは「内的自然増加率 $r > 0$ となるような(環境)条件」をさす。

(離散世代の場合は、個体あたりの成長率 $R_0 > 1$ なら niche の中とする)

種が niche の中にある → 存続。種が niche の外にいる → 絶滅。

保全上の問題に際し、niche を変える進化 (niche evolution)



niche conservatism

niche conservatism が起こる理由

個体群動態 → 進化的反応

制約 / 促進

以下では、簡単のために、二つの環境条件の間の(離散的な)状態変化や、往々に注目する。連続的な変化も少しだけ扱う(.....13.4節)。

この章を通して考える問題：

- 適応進化が絶滅リスクを軽減するのはどんな場合か？
- 適応進化の動態や制約に関する知見から、どのような保全のための指針を得られるか？

13.2 環境変化に対する適応

安定環境(niche が安定)に棲息する、外部との異出入のない閉じた個体群(島嶼個体群の虫など)が、急激な環境変化によって niche 外へ出る($R_0 < 1$)場合を考える。

進化が起こらなければ絶滅する (Fig 13.1a)。

個体群に十分な変異が内在しており、かつ変化した環境に耐えていければ、適応度は増加する。その結果 $R_0 > 1$ となれば個体群は増加する (Fig 13.1 b)。

個体群サイズが N_c を下まわると確率変動により絶滅する恐れがある。

初期個体群サイズ $N_0 \gg N_c$ でかつ進化が十分速ければ evolutionary rescue が起こる (Fig 13.1b-1)。 N_0 が小さいか進化が遅いと rescue にならないことがある (Fig13.1b-2)。

個体群動態 \longleftrightarrow 進化速度
バランスで rescue の可能性が変わる

Fig13.2: $N_t < N_c$ となる危険の評価 (Box13.1 のモデル (g) に基づく)

- 初期個体群サイズが小さいと微細な環境変化にも脆弱である
- 大きな個体群でも強い環境変化には弱い
- 変異が大きいと evolutionary rescue が促進される

Box 13.1 の解析的モデルは連続関数、決定論的だが、実際の個体群現象は離散的で確率変動を含む。そこで、個体ベースモデル (IBM) で対立遺伝子や個体の動態を調査する。Box 13.2 の IBM を使うと個体や遺伝子座の動態を追跡可能であり、また反復試行により絶滅確率を直接推定できる。

Fig 13.3: 環境変化によって生じた適応不全の大きさと個体群の絶滅確率との関係。

• 初期密度 (環境収容力 K に達している) が小さい個体群、適応不全が大きい個体群は、急激な環境変化によって絶滅しやすい (Fig 13.3a)。適応不全が顕著なときは、個体群サイズが大きくても絶滅しうる。(.....解析的モデルの結果と同じ)

• polygene が支配する量的形質の場合と比べて、単遺伝子座だけで決ってしまう形質のほうが、絶滅しやすそうに思える。しかし実際には、形質に関与する遺伝子座数の大小は結果にあまり影響しない。(Fig 13.3 b)

• 突然変異のインプットが大きい個体群は環境変動に強い (Fig13.3c)

• 繁殖価が大きい種はより大きな環境変化に耐えられる (Fig13.3d)

(これらの結果も解析的モデルによる分析結果と一致する)

niche に関係する強い選択を経験する個体群は強い絶滅リスクに直面する。そのため、niche evolution の機会が、現在の niche の外側の新しい環境へ入植するときに発生する場合や、種の個体群全体が強い急激な環境悪化に曝される場合には、niche shift によって絶滅をふせぐことはむずかしい。

もともと稀な種や繁殖価の低い種は環境変動に敏感である。

そのような種が生き残るには、好適な環境条件を追って移動していく必要がある

分散力がカギとなる。

13.3 ソース・シンク個体群における適応

現実によくある保全上の危機は、種の分布域の一部で環境悪化が発生するというシナリオ。(e.g. 環境汚染の発生、外来種の侵略。) ハビタット改変には様々な空間パターンがある。汚染源からの拡散は連続的な環境勾配を形成する。また、表層の崩解は不連続なハビタットタイプのモザイクを生じさせる。

ハビタット改変の発生後に、まばらにソースハビタットが残っている場合を考える。

ソースハビタットでは改変前の環境が維持されており、種は進化的平衡状態を維持している ($N_B > N_D$ 、個体群は維持される)。

シンクハビタットの環境では、(適応不全により)種は絶滅してしまう ($N_B < N_D$ 、ソースからの移入がなければ個体群は絶滅する)。このようなハビタットは移入によって個体群が本来のハビタットの外側へ拡大していく時にも生じる: pseudosink と称する

sink habitat における niche conservatism

シンクハビタットの(新しい)環境への適応は、種を救うこともある重要なプロセスである。たとえば、もとのハビタットが細分化されてしまったような場合には特に重要である。

しかし、ソースからの移入があっても、適応進化が起こらない(niche conservatism)場合もある。それはどういうときか?ソース・シンク動態のモデルで考える。

移動と適応の相互作用モデル

遺伝子流動と選択は個体群動態(demography)の中で起こる。

あるハビタット(パッチ)にいる、無性生殖、離散世代の個体群を考える。

この個体群は、世代あたり I 個体の移入を受ける。移入個体の遺伝形質はすべて A_2 である。適応度 $W_2 < 1$ である。

このとき、パッチ内の個体の数は、 $N' = NW_2 + I$ という漸化式に従う。平衡状態では $N' = N (= N^*)$ なので $N^* = \frac{I}{1-W_2}$ 。

ここで、突然変異により新しい対立遺伝形質 A_1 が発生し、その適応度が在来型より高い ($W_1 > W_2$) とする。

選択により、世代ごとに遺伝型 A_1 の頻度は増加するが、同時に、 A_2 をもつ移入集団によって頻度がうすめられていく。このとき A_1 の頻度 p の変化は、

$$p' = (1 - m) \left(\frac{W_1}{\bar{W}} \right) p$$

(m : 遺伝子流動速度 $m = \frac{I}{N'}$); \bar{W} : 個体あたり平均適応度 $\bar{W} = pW_1 + (1 - p)W_2$ という漸化式で書かれる。

新しい突然変異が非常にまれなとき、個体群は殆ど適応度 W_2 の移入個体からなり、個体群サイズはほとんど N^* (移入と死亡がつり合って個体数は平衡状態) である。このとき、上式から、 $p' = W_1 p$ となる。したがって、遺伝型 A_1 が増えるのは、 W_2 の値には関係なく、 $W_1 > 1$ のときである。

black-hole sink: ソース個体群からの移入は受け取るが、移出個体は出さないシンク個体群のこと。black-hole sink における進化動態のもっと詳しいモデルは Box 13.3

Box 13.3 のモデルから分かること

シンクハビタットにおける突然変異遺伝型がどうなるかは、その遺伝型の絶対的な(相対的ではなく)適応度による。

- かなり劣悪なシンク環境では、移入個体の適応度 W_2 は $\ll 1$ となる。この場合、適応度に大きな影響を与える ($W_1 > 1$ となるような) 突然変異だけが維持され、高頻度になる。

- さほど悪くないシンク環境 ($W_2 \doteq 1$) では、ほんのちょっと良い突然変異でも $W_1 > 1$ となり、選択されうる。

適応が突然変異によって一義的に制約されており、かつ、効果の小さい突然変異の方が効果の大きい突然変異よりも発生しやすいとしたら、非常に悪いシンク環境への適応より、さほどひどくない環境への適応の方が生じやすいだろう。

そうすると、niche conservatism は source と sink の環境条件 (ニッチ条件) が極端に異なる場合に生じやすいと考えられる。

移入が適応におよぼす影響

適応度がシンク環境での密度に依存しないとすると、Box13.3 のモデルから I が落ちる。このばあい、適応不全遺伝型の移入フローの大きさは、好適な遺伝型の拡散速度に直接影響しない。

しかし、適応度が密度依存的であれば、移入は適応を妨げる (最適でない対立遺伝子が一定の割合で混ざり続けるので)。

たとえ最初は適応度が密度に依存しなくても、適応した遺伝型の増加につれ、個体群サイズが拡大し、そのうち適応度は密度依存的となる。そのため、個体群の新しい平衡状態においては、移入は適応した遺伝型の頻度を下げる。

二倍体のモデルでは、移入者と在来者の交配により、最適でないヘテロ配偶子が生じ、適応度が下がる。

このように、移入は生態学的にも遺伝学的にも、シンクハビタットへの適応を妨げる効果をもつ。

一方で、移入群はシンクハビタットに大きな遺伝的変異を供給する。その効果は、量的にはシンクにおける突然変異よりずっと重要である。

(これらの相反する効果により) シンクにおける適応の可能性は、移入が中程度のとき最大化するという報告もある。

Box 13.2 の IBM を応用して、ソース・シンク個体群における適応進化のシミュレーションを試みる。このシミュレーションでは、突然変異と選択とドリフトがつり合った状態で安定しているソース個体群から、毎世代決まった数の移入個体が入ってくるとする。

Fig 13.4 : 二つの典型的なシミュレーション試行結果。これらの例では、シンク環境は非常に悪いので、移入があっても個体群サイズはしばらく低レベルで維持されている。その後急に平均適応度が上がり、個体群サイズが環境収容力まで跳ね上がる。

punctuational.....シンク個体群は適応不全 or 最適のどちらかの状態をとりやすく、中間的な状態には長くともどまらない (移入量が環境収容力に比べて非常に大きいとき以外は)。

このシミュレーションでは、個体群が適応進化した後で移入がストップすると、個体群は長期的に存続する。

このような (二極化した) 結果が得られるので、以下ではシミュレーション結果を、適応不全 (ソース個体群に近い形質をもつ少数集団) か適応 (環境収容力付近まで増加した集団) かの比率で表現する。

Fig13.6: 1000 世代後にシンク環境へ適応する確率。

初期適応不全度 \hat{z}_1 が高い (ソース環境とシンク環境の差が大きい) ほど、適応は困難になる。移入 I が大きければ適応が促進される。

- Fig13.6 を Fig13.3a(K=32 の線) とくらべてみる。適応不全が 2.5 くらいだと、Fig13.3a では高い確率で個体群が絶滅していたが、ソースからの移入を考慮した Fig13.6 では適応する確率が高かった。移入は個体群を存続させ、それによって進化の機会を作る。

- シンク環境が悪いほど (初期の適応不全が大きいほど)、適応進化は起こりにくくなる。

• 移入 I が大きいほど、個体群が適応する確率は上がる。移入は、新しい環境に適応するプロセスの初期においては、遺伝子流動による選択の妨害より、むしろ適応を促進させる効果をもつ。

進化には変異が必要である。低密度なシンク個体群では、変異を維持できないし、突然変異を生成することもむずかしい。移入率の増大により、ソースから変異が供給され、結果、適応が促進される。

• 適応の結果、個体群サイズが環境収容力に達すると、平均形質は最適形質から「ずれる」。 (Fig13.5: シンクハビタットにおける遺伝型の分布。2000 世代後の平均形質は最適な表現型 \bar{z} からずれている。)

移入により、ソース個体群から最適化していない遺伝子が入ってきて適応した遺伝子とまざる。また、適応個体が移入個体と競合することにより、適応個体の適応度が下がってしまう。これらの影響により、適応した遺伝型の拡散が妨害される。

移入の役割のまとめ:	
新しい環境に曝される+遺伝的変異の供給	適応の促進
遺伝子流動による適応遺伝子の駆逐+競争	適応の妨害

悪い環境に適応する初期段階においては、良い影響のほうが悪い影響よりずっと大きい。

back flow (シンク ソース) を考慮した IBM による研究結果でも、上記と共通する結果が得られている。とくに、環境変化が激しいほど適応しにくいという結果はロバストなようである。

13.4 環境勾配に沿った適応

環境勾配に沿って種が分布するケースを考える。環境因子は個体群動態と適応進化に影響している。(前節までは離散的な空間動態を考えたが、この節では連続空間におけるプロセスを考えているところが違う。この節は殆ど他の研究者による仕事のレビューである)

Pease et al. (1989) のモデル

個体群が一方向的な環境勾配に沿って成長・適応・分散していくモデル。適応に関係している形質は一つとした。分散によって、個体数の動態(平均的な個体が高密度地域から低密度地域に移動するプロセス)や性質の進化(個体は最適な場所から移動する)が影響を受ける。

このモデルでも Fig 13.2 と似た結果が得られている:

- 環境が徐々に変化するほうが、急激に変化する場合より種が存続しやすい。
- 個体群は遺伝的変異が大きいほど、また成長速度が大きいほど存続しやすい。

このモデルでは、分散がないと、遺伝的変異が豊富であっても局所個体群は衰退する。個体群が存続するためには、移動することにより好適なハビタットを追跡していく必要がある。しかし、不適な環境へ動いてしまう個体もいるので、移動が大きすぎると絶滅を招く。

こうしたことから、種が耐えられる最大の環境変化幅に対する、最適移動速度が想定される。遺伝的変異が大きければ、適応可能な環境の幅が大きくなるので、最適移動速度は大きくなると考えられる。

Kirkpatrick & Barton (1997)

固定した環境勾配に沿った選択と遺伝子流動の相互作用。(Box 13.4) Pease et al. (1989) に密度依存性を付与したモデル。

環境勾配に沿って最適形質が変化する。それにより、個体群の成長速度が影響を受ける。適応不全であると個体群は低密度化する。中心の個体群から周辺へ遺伝子流動がおき、周辺での適応が阻害される(前節のソース・シンクモデルと同じ)。

このモデルでは、環境勾配の緩急が重要。環境勾配が急であると遺伝子流動によって分布が制限され、種も存続できない。環境勾配がゆるければ遺伝子流動は適応を妨げず、種の分布範囲は全域に広がる。

Kirkpatrick-Barton モデルと離散的モデルの異同

- 似ている点：環境の差が激しいほど適応しにくい(遺伝子流動による阻害、移入個体の適応度が低い)
- 異なる点：Kirkpatrick-Barton モデルでは、移入が増大すると個体群サイズが減少し、絶滅することもある(ソースから末端のシンクへ多数の個体が流入し、そこで適応不全により死滅するため)。離散型ソース・シンクモデルでは、移入は適応を妨げる効果もあるが、新しい遺伝変異を供給しもある(Kirkpatrick-Barton モデルでは考慮されていない効果)。
- 連続環境モデルでは、両方向の均一な分散を考えている(シンクへの流出により、ソース個体群は減少する)。離散モデルでは、シンクからソースへの移出はごく少ないとみなし無視した。移入による進化促進効果を K-B モデルに含めることが今後の課題である。

Case & Taper (2000)

K-B モデルと Lotka-Volterra 種間競争モデルを統合。環境勾配に沿った性質の「ずれ」と分布域制限の相互作用を検討した。

環境勾配の一方の極に競争種が存在すると、環境勾配が急になる。その結果、遺伝子流動が分布域を制限しやすくなる。Source-sink モデルでは、ハビタットがシンクになる一つの理由に、競争者や捕食者の存在があるだろう。群集構造の変化は、さらなる進化的反応の変化を引き起こす可能性がある。

13.5 保全への適用

この章のモデル解析から分かること。

穏やかな環境変化に際してはしばしば evolutionary rescue が起こりうる。しかし、激しい環境の変化に際しては適応がおこりにくく、全体の絶滅や、すでに適応できている環境への封じ込めにつながりやすい。

環境変化が十分急激で、初期状態が短期(数十世代)で低密度になってしまう場合は、自然選択は絶滅を防ぐのに有効ではない。ただし、二つの異なる方法によっては、進化による保全の可能性が期待できる。

- 広い面積にいる個体群は、小さい面積にいる個体群にくらべて、数がへるのに時間がかかる。よって、広い領域を保護すべきである。

保護区の面積が十分広ければ、個体群動態的バッファがあることによって、将来の望ましくない環境変化に際しても evolutionary rescue で対応できる余地をもつだろう。

• 環境変化を止められないとしても、変化の速度を遅く (impact を低く) することができれば、evolutionary rescue のチャンスが増える (わずかな可能性=“window of opportunity”)。

あるハビタットがシンクであるとき、必ずしもそこが保全上価値のない場所と決めつけてはいけない。シンクは、ソースだけでは起こり得ないような進化の場を提供しうる。

選ばなければならないのであれば、まずソースを残すべきである。ソースがなければ短期間で種が衰退してしまう。

可能であれば、現在のソースがシンクハビタットになってしまうことも防ぐべきである。しかし、もしすでにそうなっているとしたら、シンクハビタットを救済し、その状況を改善することにも意義はある。とくに、シンクが穏やかな (以前とさほどかわらない) 環境であり、移入によってそこでもしっかりした個体群が維持できるならば、そこが適応進化の場になり、将来の環境変化に対応しうる。

適応進化においては、各ハビタットにおける個体群動態と、ハビタット間の結合パターンが重要である。たとえば、新しい汚染への適応を促進するために、他のハビタットにおける資源状態を改善したり、捕食者を減らしてやることが考えられる。そうした環境改善により、全体の適応度が上がり、個体群動態が改善されれば、汚染のインパクトを減らすような形質の選択を促進することができる。

分散は種の存続に対して正負の影響を与える。

連続的に変化する環境では、種の存続には分散が必要である。しかし、分散が大きすぎると、適応できない環境に多数の個体が移動し、死亡率が増大してしまう。種の分布域は一定の環境に制限され、急激な環境変化に際しては絶滅に至りもする。

一方、分散には、遺伝的変異を増大させ、変化に対応できるキャパシティを大きくする効果もある。

すべての遺伝的変異は突然変異に由来する。しかし、多くの局所個体群においては、(それ自体の中で生じる) 突然変異によるインプットは、空間的に隔たった他の個体群からの遺伝子の流入に比べれば、重要ではないことが多い。このような影響はまだ解析が始まったばかりであるが、移入が適応進化を促進する方法として重要ではないかと考えられる。

このような、分散が進化と存続におよぼす影響が、ランドスケープのコネクティビティパターンの重要性に関する分析を困難にしている。

13.6 まとめ

保全上の問題が生じるのは、人間が環境を改変することで種が被害を受け、種が自然選択によっては新しい環境に適応できず、そして実際に適応することは個体群に被害を与えるためである。

上述の研究によって、状況によっては個体群の進化動態が種の保存を促進する可能性が示された。しかし、同じ理論上の結果から、進化は、急激な環境変化に際しては、また変化しない場所と大きく変化した場所が混在するようなハビタットにおいては、種の存続を促進するのにさほど有効ではないことも示唆された。

基本的なメッセージ:「変化した環境における conservatism と急速な進化の可能性は、進化の個体群動態的側面に強く影響されている。応用保全生物学においては、それを考慮すべきである。」

特に、空間的に異質な環境では、適応度や個体群サイズが低い局所的環境 (例えばシンクハビタットや種の分布境界付近) に比べると、自然選択による適応進化の効果は低そうである。

ソースとシンクにおける適応度の差が激しいほど、また、環境勾配が急であるほど、空間的異質性に対する進化的反応はおこりにくくなる。反対に、適応進化はゆるやかな環境変化に沿っておこりやすいだろう。

補遺

Box13.1 のモデルの解説

同モデルの元文献 H & G (1997b) から、本文モデルとの対応は式記号で示した。

t_E : 絶滅までの time step

t_R : 個体群が最初に増加を開始する timestep

個体数が絶滅の危機に瀕するときの個体数を N_c とすると

$$N_c = N_0 \hat{W}_{0E}^t$$

これを t_E について解くと

$$\ln N_c = \ln N_0 + t_E \ln W_0$$

$$t_E = (\ln N_c - \ln N_0) / \ln W_0 .$$

進化しないと絶滅する、とする。sink 環境に十分迅速に適応できれば、個体群は存続可能。

(Fisher の fundamental theorem : fitness の遺伝的変異があるとき、平均適応度 \bar{W}_t は自然選択による進化により増大する) 平均適応度は世代ごとに定数 δ で増大する: $\bar{W}_{t+1} = \bar{W}_t + \delta$

個体群が最初に成長する時 t_R は

$$1 = \bar{W}_{t_R} = \bar{W}_0 + t_R \delta$$

から、

$$t_R = (1 - \bar{W}_0) / \delta$$

$t_R > t_E$ なら evolutionary rescue が起こるだろう。

現実には、平均適応度は世代ごとに一定の速度で増加したりしない。もっと現実的に、進化している個体群の平均適応度を正確に扱った量的遺伝モデルを考える。

個体あたりの適応度 W が z という形質に依存すると考える。

z は多遺伝子座の発現による量的遺伝形質である(体サイズなど)。新しい環境における適応度は、 $W(z) = W_{max} \exp[-z^2/2w]$ という形をとると仮定する。 w は選択圧と逆に関係するパラメタ。最適形質においては $z = 0$ 、適応度 $W(z) = W_{max}$ となる。このガウシアン型の関数は様々な生物学的状況を表す: 定向選択とか安定化選択とか。しかも数学的に取り扱いが楽。

世代 t における形質値 z の分布 $p_t(z) \tilde{Norm}(d_t, P)$ とする。平均形質 d_t は局所最適値 $z = 0$ からの距離を表す。

$$p_t(z) = (2\pi P)^{-1/2} \exp[-(z - d_t)^2/2P]$$

$$f(x) = (2\pi V)^{-1/2} \exp[-(x - \mu)^2/2V] \text{ に対応}$$

量的形質はしばしば正規分布に従う。exp 中の二乗項を complete して簡単にすると、 t 世代におけ

る平均適応度は

$$\bar{W}_t = \int W(z)p_t(z)dz \quad (\text{個体あたりの適応度を全個体分積分したもの})$$

$$= \hat{W} \exp[-d_t^2 2(P+w)]$$

この $\hat{W} = W_{max} \sqrt{(w/(P+w))}$ は、平均形質が局所最適値をとるときの個体群の成長速度 ($d=0$) である。

平均形質 d_t の量的形質 z が世代によって変化(進化)する速度は

$$\Delta d_t = d_{t+1} - d_t = h^2 s \dots (d)$$

h^2 は z の遺伝率(環境の影響がないときに親子の形質がどれくらい同一かを表す指標)で、 s は淘汰による異化の度合いである。 s は選択を受けつつ親になった個体の平均形質と、選択以前の個体の平均形質との差。

$$s = \int z[W(z)\bar{W}_t]p_{t(z)}dz - d$$

(初項は $[z * (z \text{ もつ個体の適応度} / \text{平均適応度}) * z \text{ もつ個体の頻度}]$ を全個体ぶん積分したもの = 親世代の平均形質)

= $-d_t P / (P+w) \dots (e)$ という定義から、代入すると

$$\Delta d_t = h^2 s = -h^2 * d_t P / (P+w)$$

$$d_{t+1} = d_t + \Delta d_t = d_t * (1 - h^2 * P / (P+w)) = w + (1 - h^2) P * d_t / (P+w)$$

$$= k d_t \quad (\text{とおく}) \dots (f)$$

k は「進化的不活性」の平均値 ($0 \leq k \leq 1$)。 $k=1$ で $h^2=0$ 、選択強い ($w \gg P$)。

P と h^2 が一定であれば

$$d_t = k^t d_0$$

となる(前段の、世代を通して適応度が不変であるとした式に等しい)

W は時間とともに変化するので $N_t = N_0 \prod_{i=0}^{t-1} \bar{W}_i$ である。

我々のゴールは t_R と t_E を調べることであった。そこで、まず

$N_t = N_0 \prod_{i=0}^{t-1} \bar{W}_i$ を t の関数として書いてみる。

$$\bar{W}_t = \hat{W} \exp[-d_t^2 2(P+w)] \quad , d_t = k^t d_0 \quad \text{から}$$

$$\bar{W}_t = \hat{W} \exp[(k^t * d_0)^2 2(P+w)]$$

$$N_t = N_0 \prod_{i=0}^{t-1} \bar{W}_i$$

$$= N_0 \hat{W}^t \exp[-d_0^2 / 2(P+w) * \sum_{i=0}^{t-1} k^{2i}]$$

となつて、ここで等比級数の公式から

$$\sum_{i=0}^{t-1} k^{2i} = \frac{1-k^{2t}}{1-k^2} \quad \text{なので}$$

$$N_t = N_0 \hat{W}^t \exp[-d_0^2 (1-k^{2t}) / 2(P+w)(1-k^2)] \dots (g)$$

となります。

(とりあえずここまで.....)

Box13.2 のモデルの解説

条件：閉鎖個体群，急激な環境変化，空間的に不連続，安定したソースからシンクへの移入。

Burger and Lynch (1995) の仮定に基づく。ある一つの量遺伝形質が，連続的に変化する環境に適応していく場合を考える。

- 遺伝的仮定：

- (a) 遺伝子座の相加的効果，優性もエピスタシスもない．個々の対立遺伝子は量的形質に対して決まった量だけ貢献する．ある個体の形質はすべての遺伝子座の量の合計にランダムタームを足したもの．
- (b) 突然変異によるインプットが変異を保つ，対立遺伝子連続体モデルに従う（すなわち突然変異の効果は正規分布に従う）
- (c) 組み換えは自由
- (d) 空間モデルでは，ソース個体群は突然変異 選択 ドリフトがバランスした状態にある．

- 生活史の仮定：

- (a) 離散世代．(b) 雌雄異株，雌雄同体，一夫一妻，ランダム交配．
(c b はそのなかでどれかを選ぶってことか？なぜ雌雄異株で雌雄同体??)

- 生態学的仮定

- (a) 空間モデルでは，世代ごとに一定数の移入個体がある．
- (b) 密度依存性がある．環境収容力未満では密度非依存的，環境収容力に達すると成長が急激にとまる．
- (c) つがいあたりの繁殖力は一定．
- (d) 子孫の生存率は表現型の正規関数に従う．

まず，世代 t における個体群サイズ N_t を決めるために親個体群を調べる．
空間モデルでは，ランダム交配後に世代あたり I の速さで移入が起こる．

密度依存過程: K 個体以上の親個体がいたら，プールを置き換えることなく K 個体を抽出して，交配ペアにランダムに割り当てる．

組み換え: 配偶子上で， n 遺伝子座の間で自由な組み換えが起こる．

突然変異: ゲノムあたり $n\mu$ の確率で突然変異が起こる．

選択: 各交配ペアは b 個体の子をつくる．それらは確率 $p_{i(z)} = \exp(-1/2(z - \hat{z}_i)^2/w^2)$ で成熟まで生き残る (z はその個体の実現された表現型， \hat{z}_i はハビタット i における最適形質 ($i = 1$ はシンク， $i = 2$ はソース)， w^2 は安定化選択圧に反比例する．)

w^2 は生存率に対する適応の効果を相対化するためのスケールパラメタ．安定化選択圧が弱い $p_i(z)$ に対する適応の影響が小さくなる安定化選択圧が強い $p_i(z)$ に対する適応の影響が大きくなる

成熟個体まで生き残る過程で選択がおこる．実現形質（表現型）が最適値からあまりにもかけはなれていると，平均適応度は 1 を下回り，個体群は減少する．

初期の死亡を生き残った個体は成熟し，次のセンサス N_{t+1} に加入する．個体群は最初環境収容力 K にあり，最初の環境で選択 淘汰 ドリフト平衡にあると仮定する．

この IBM では，不確実性がいくつかのステージに含まれる．

- 突然変異は確率的．
- 配偶子の組み合わせと加入個体（空間モデルのみ）は多遺伝子座対立遺伝子の組み合わせをもつが，それはランダムサンプリングにより異なる．
- 生残は確率的である．したがって遺伝的浮動と個体群サイズの機会的浮動がおこる．

サマリ統計量（ある世代数が経過した後の絶滅確率，または適応，）を調べるため，決められた初期状態からのシミュレーションを何度も実行して，様々な結果の相対頻度を調べる．

IBM の良い点のひとつは，環境や生物学上のさまざまな仮定のインパクトを比較できることである．これは解析的なモデルではむずかしい．たとえば，遺伝子座間の連環は局所適応を促進するのかそれとも妨げるのか？とか，世代が重複していたらニッチ進化にどんな影響があるか？などの問題を調べられる．

Box13.3 の解説

(black-hole sink における二倍体，一遺伝子座の適応モデル)

一遺伝子座，二倍体，対立遺伝子 2 つ (A_1, A_2) のモデル．

sink では対立遺伝子 A_1 が好まれるが，移入個体はすべて A_2 をもつ．個体群サイズは N ， A_1 の頻度は p ．

sink には世代ごとに I の成熟個体が移入する．移入後，ランダム交配が起こる．

遺伝型 $A_i A_j$ の個体の生存力は $\nu_{i,j}$ とする．繁殖力は b で，全個体共通．従って，遺伝型 $A_i A_j$ の個体の適応度は $W_{i,j} = b\nu_{i,j}$ ．

移入個体は遺伝型 $A_2 A_2$ ，適応度 $W_{22} < 1$ である． $W_{12} > W_{22}$ であるとする．

交配可能な成熟個体の数 N_b は

$$N_b = \nu_{11} N p^2 + \nu_{12} N 2p(1-p) + \nu_{22} N (1-p)^2 + I$$

最初三項は遺伝型のハーディ・ワインベルグ分布を死亡率の違いで補正したもの（もといた個体群でいきのこるやつ）である．

繁殖後に生まれる個体の密度 N' は

$$N' = bN_b = N\bar{W} + bI$$

\bar{W} は平均適応度： $\bar{W} = W_{11}p^2 + W_{12}2p(1-p) + W_{22}(1-p)^2$ A_1 の頻度 p' は交配親集団の A_1 頻度に等しいので

$$p' = [\text{親集団中における } A_1 \text{ allele のかつ}] N_b$$

$$= [\nu_{11} N p^2 + \nu_{12} N 2p(1-p)] 2N_b$$

(上下に b をかけて整理すると)

$$= N/N' \bar{W}_1 p$$

ただし $\bar{W}_1 = pW_{11} + W_{12}(1-p)$ (allele A_1 をもつ個体の平均適応度)

ここで，移入タイプが個体群統計学的平衡にあり，より適応した allele がまれなとき，適応した allele がどうなるか考える．

N は N' ， p は W_{12} に近似されるので p' は pW_{12} に近くなる．

なので，allele A_1 は $W_{12} > 1$ であれば増大する．

つまり，局所的に好まれる allele の初期の拡散速度はその絶対適応度（相対ではない）に依存する．まれであっても決定論的に増大する allele は，移入がなくても局所集団を存続させうる．

Box 13.4 の解説

(なだらかな環境勾配に沿った適応モデルたちの紹介)

Pease et al. (1989) のモデル

3つの部分からなる。

場所 x における個体群サイズ N を反応-拡散方程式で表す：

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{1}{2}\sigma^2 \frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + Nr$$

最初の項は、個体が短い距離をランダムに動くことを仮定している (σ は時間あたりの平均二乗移動距離)。

第二項は個体群の個体あたり成長速度 r が N と平均表現形 \bar{z} に依存する

進化はただ一つの量定形質 (平均 \bar{z}) について起こる。形質 z は、多数の小さい影響をもつ遺伝子座によって影響を受ける。 \bar{z} の局所進化動態は遺伝子流動と選択によって

$$\frac{\partial \bar{z}}{\partial t} = \frac{1}{2}\sigma^2 \frac{\partial^2 \bar{z}}{\partial x^2} + \sigma^2 \frac{\partial \ln N}{\partial x} \frac{\partial \bar{z}}{\partial x} + V_G \frac{\partial r}{\partial \bar{z}}$$

最初の二項は移動によって勾配に沿って平均形質値が変化する様子を表す。第三項は進化に対する個体群の反応を表す。これは遺伝的変異 V_G と形質と適応度の関係の強さによって影響される。

最後は、上記二つの式をむすびつける適応度のモデルである。地球規模の絶滅と維持を考えているので、密度非依存的成長 (空間位置と平均形質の二変量の関数で記述される) を仮定した。

$$r = r_0 - \frac{(x - vt)^2}{2W_{11}(1 - \rho^2)} + \frac{\rho \bar{z}(x - vt)}{(1 - \rho^2)\sqrt{W_{11}W_{22}}} - \frac{\bar{z}^2}{2W_{22}(1 - \rho^2)}$$

この関数は適応度が空間位置にどのように依存するかと、局所最適値からの平均形質のずれを表している。

パラメータは二次元 (表現形次元と空間次元) 上における適応度関数の幅を表す。

個体あたり個体群成長速度の最大値は空間位置 v_t の場所では達成されない。位置 v_t における平均形質はゼロ、 v は勾配の移動の加速度である。

表現型の空間的変異の大きさの最適値は ρ (位置と最適表現型値の相関) で表される。

第二項は、現在の最適な場所から隔たるとつれ適応度がどう減衰していくかを表す。

最後の項は、形質が局所最適からどのくらい隔たっているかを適応度の減少によって表現している。

選択が弱いと仮定すれば、種が耐えられる環境変化の最大速度は

$$v_{max} \approx \sigma \sqrt{2r_0 + \frac{V_G \rho^2}{W_{22}(1 - \rho^2)}} - \sqrt{\frac{\sigma^2}{W_{11}(1 - \rho^2)}}$$

この方程式を調べることで、文中の結論が得られる。

Kirkpatrick and Barton (1997) のモデル

同じく動的方程式であるが、局所における成長は密度依存的で、

$$r = r_0(1 - NK) - \frac{1}{2w} [\hat{z}(x) - \bar{z}]^2 - \frac{I_s}{2}$$

という式で表される。

初項は個体群のロジスティック成長、第二項は局所平均形質 \bar{P} が局所最適値 \hat{z} から隔たったとき個体群の成長がどのように減衰するかを表している。 w は安定化選択強度の逆指標である。

第三項は選択強度を表現型の変異 V_p の単位で表したもので、 $I_s = V_p w$ である。

最適値は空間的に線形に変化する ($\hat{z}(x) = gx$ 、 g は環境勾配の急さを表す)

K & B(1997) は彼等のモデルの限定された条件を多く考えている。分散が大きく、個体群が環境収容力を大きく下まわるとき、個体群が存続可能な勾配の最大値は $g_0 = \sqrt{V_p} [4r_0 - (2-h^2)I_s] / (2\sigma\sqrt{I_s})$ で与えられる。これは、存続が次の要因によって促進されることを暗示している：

- 環境勾配がゆるやかである
- 分散は小さい
- 最大成長速度が高い
- 選択が弱い
- 遺伝的遺伝率が高い