

14. Adaptive Responses to Landscape Disturbances: Theory

Kalle Parvinen

14.1 Introduction

生息地の分断化や劣化は広く見られる現象である。生息地の改変に対して、絶滅の危機に瀕した個体群は分散の戦略を変える可能性が考えられる。生息地の改変に対する適応が個体群の存続性を決めると考えられる。これまでのメタ個体群は主に生態学的時間スケールに着目していた。しかし、生態学的時間スケールでの存続が進化的時間スケールの存続を保証するわけではない。自然選択による分散戦略の変化が絶滅、つまり evolutionary suicide を引き起こすことがある。

14.2 Selection for Low Dispersal

局所個体群全てが平衡状態で攪乱のないメタ個体群では、分散の利点はない (Box 14.1, Figure 14.1)。これは、分散する個体がよりよいパッチを見つけることができず、さらに分散にかかるコスト (分散中の死) を受けるからである。ここでは分散への正の選択圧を創出する 3 つの条件を紹介する。

Deterministically fluctuating populations

目的：決定論的な局所個体群の振動が分散の進化に与える影響を調べる。

モデル：決定論的な振動を起こしやすい離散時間モデルを用いる (Box 14.2)。

結果：1) 周期が 2 の起動を示し、位相が同じアトラクタ (in-phase attractor) と位相がずれるアトラクタ (out-of-phase attractor) が共存するパラメータ領域が生まれる。2) 位相が同じ場合では、分散のリスクが極端に低いとき ($\rho \approx 0$) に進化的分岐 (evolutionary branching) が起こる (Figure 14.2)。しかし、分散リスクがわずかに上がると分散率を下げる選択が働く。3) 位相がずれる場合では、より分散リスクが高いときで正の分散率が観測される (Figure 14.3)。分散率が十分に高くなると位相のずれたアトラクタが消え、位相の同じアトラクタへと変わり、分散を低くする方向への選択がかかる。

結論：位相の同じメタ個体群は、位相のずれるメタ個体群よりも分散を高める選択を受けにくい。

Environmental disturbances

目的：空きパッチを創出する攪乱が分散の進化に与える影響を調べる。

モデル：パッチ数が無限大で、全てのパッチが同じで、等しく分散でつながっていることを仮定した連続時間型モデルを用いる。攪乱が $\mu(N)$ (おそらくここでは一定) の割合で起こる。

結果：攪乱率が低いときには、局所絶滅の頻度が増えるにつれて分散率は高くなる (Figure 14.4)。しかし、局所絶滅がさらに高い割合で起こるようになると、再び分散率は低くなる。

結論：進化的安定な分散率は攪乱率が中程度で最大になる。

Demographic Stochasticity

目的：局所個体群サイズが小さいときの人口学的確率性が分散の進化に及ぼす影響を調べる。

モデル：個体群成長を連続時間のマルコフ連鎖で表し、局所個体群サイズを小さくしたモデルを用いる。

結果：1) 環境収容力より多い個体群に属する個体（分散が有利に働く）が、環境収容力より小さい個体群に属する個体よりも多いので、進化的安定な分散率は正になる (Figure 14.5)。2) 人口学的確率性は攪乱率 μ の変化に対する応答に対して様々なパターンを導く (Figure 14.6)。

結論：分散戦略の進化を予測する上では人口学的確率性を無視してはいけない。

14.3 Dispersal Evolution and Metapopulation viability

Olivieri and Gouyon (1997) は最適分散戦略をメタ個体群の環境収容力を最大にする分散率と定義した。一般的に、進化的安定戦略は最適戦略とは異なる。その極端な例が evolutionary suicide である。

Effect on population size

目的：分散の進化が平均メタ個体群サイズに与える影響について調べる。

モデル A：前述の離散時間型モデルを使う。

結果 A：1) 位相が同じ場合は分散を下げる選択がかかり、それは平均メタ個体群サイズを最大化する (Figure 14.7a)。2) しかし位相がずれる場合は、分散を上げる選択がかかり、最適戦略とは異なる (Figure 14.7b)。

モデル B：Figure 14.4 か Figure 14.5 のモデルと同じ。

結果 B：1) 局所個体群の数が多いメタ個体群モデルでは進化的安定な分散率は最適戦略のそれより小さくなる (Figure 14.8a)。2) しかし局所個体群が少ないと、進化的安定な分散率のほうが大きくなる (Figure 14.8b)。

Evolutionary suicide in dispersal evolution

目的：適応の結果、メタ個体群が絶滅してしまう (evolutionary suicide を引き起こす) 状況を明らかにする。

モデル：パッチ数は無限とし、局所個体群も大きいと仮定する。ただし攪乱率 $\mu(N)$ が局所個体群サイズ N に対して減少する (捕食などの攪乱を想定)。

結果：1) 分散リスクが小さいときには、進化的安定かつ収束安定な (convergence-stable) 分散率が存在する (Figure 14.9a)。2) 分散リスクが高くなると他の進化的安定戦略が現れ、収束安定ではなくなる (Figure 14.9b)。3) さらに分散リスクが高くなると、2つの戦略は衝突し (Figure 14.9c)、最終的にはなくなる (Figure 14.9d)。Figure 14.9d の状況では、分散率を下げる方向への選択が常にかかるため、メタ個体群は絶滅へと向かう。

結論：分散リスクが高くなると、分散率が常に低くなるように選択がかかり、evolutionary suicide が生じる。

14.4 Metapopulation Viability in Changing Environments

生息地の劣化と分断化の速度はますます増加している。もしメタ個体群が環境の変化に適応できなければ、絶滅してしまうかもしれない。一方で十分にすばやく適応できれば、メタ個体群は存続し続けるかもしれない。

Landscape heterogeneity

目的：景観の異質性がメタ個体群の進化に与える影響を調べる。

モデル A：質の違う2つの景観要素からなるメタ個体群モデルを考える。低い分散のもとでは景観2では生

存できるが、景観 1 は生存できない。

結果 A : 1) Figure 14.10a の状況では、景観 1 の割合が増えると分散率が低いままでは絶滅してしまうが、適応できれば生存できる (evolutionary rescue)。2) Figure 14.10b では、景観 1 の割合が増えると大きな突然変異がない限りは絶滅してしまう (evolutionary trapping)。

モデル B : パッチ数が無限で局所個体群が大きく、景観要素が 2 つからなるモデルを用いる。

結果 B : 1) Figure 14.11 は、2 つの景観要素で生存できる分散率が広く重なっているため、任意の景観 1 の割合においてメタ個体群が存続できるときの例である。2) 進化的分岐を生じさせる景観 1 の割合が存在する (Figure 14.11a)。3) たとえば $p_1 = 0.6$ では、 $m \approx 0.17$ を分岐点として (Figure 14.11b)、2 形が現れる (Figure 14.11c)。この収束安定な 2 形は進化的安定であるため、進化のプロセスの最終的な結果である。

結論 B : 空間の異質性は進化的分岐によって、分散の多形を生じさせる。

Increased fragmentation

目的 : 分断化が進行したときのメタ個体群の進化動態を調べる。

モデル : 前節の攪乱率が $\mu(N)$ が局所個体群サイズ N に対して減少するモデルを扱う。分断化の進行は分散リスク ρ が大きくなることで表される。

結果 : 分散リスクが大きくなると、進化的安定戦略から evolutionary suicide への進化的分岐が起き、メタ個体群はやがて絶滅する。

Catastrophe rate and temporal uniformization

目的 : 攪乱率の変化が、メタ個体群の進化動態に与える影響を明らかにする。

モデル : 局所個体群成長にアリー効果を含めたモデルを考える。攪乱率は局所個体群サイズによらない。

結果 : 1) 攪乱率の増加は、evolutionary suicide を引き起こす (Figure 14.13a)。2) また、攪乱率の減少も個体群を絶滅させうる (Figure 14.13b)。これは、分散をしなくなった個体が分散のコストを避けられるので分散を低くする選択が働くが、分散個体が少なくなると空きパッチに侵入したときにアリー効果で絶滅してしまうためである。

14.5 Concluding Comments

メタ個体群動態は多くの生活史のパラメータに影響される。ここでは 2 つの将来の研究の方向性について強調しておこう。

- 分散率の進化は他の生活史特性の変化を必要とするので、分散するためにはさらなるコストとベネフィットを導く。
- 分散の戦略は他の生活史特性と一緒に進化するかもしれない。