

15. Adaptive Responses to Landscape Disturbances: Empirical Evidence

Bruno Colas, Chris D. Thomas, and Ilkka Hanski

15.1 Introduction

生息地の分断化は局所個体群サイズを下げ、移入個体の数を減らす。こうした即座の結果のほかに、分断化は遺伝的影響として近親交配の確率を高める。しかし、移動の低下は局所適応の可能性を増やす。分断化の影響については保全生物学の範囲において多く議論されてきたが、メタ個体群が分断化に伴いどのように進化するかはあまり着目されてこなかった。本章での目的は、生息地の分断化が与える進化的な影響とそれがメタ個体群の存続性に与える影響についての実証的証拠を示すことである。

15.2 Response of Migration to Landscape Fragmentation

Effect of patch isolation

孤立化が移動率に与える影響 博物館の標本を使ってアゲハチョウ *Papilio machaon* とラージブルー *Maculinea arion* の2種の形態について調べたところ、孤立した個体群では時間が経つにつれ、胸部が細くなっていた。胸部は飛ぶための筋肉が詰まっているので、この2種のチョウは孤立化により飛翔能力を下げた進化をしたのかもしれない。

使われなかった資源は繁殖に分配されるか? イギリス(孤立化の程度が高い)とスペインのアゲハチョウを共通の環境のもとで実験室で育て、胸部と腹部(繁殖に当てられる資源の行き先)のサイズを計測した。その結果、イギリスの個体群のほうが胸部が小さく腹部が大きかった。ただし、この違いは必ずしも孤立化の影響を保証するものではない。

Effect of patch size in relation to other life-history traits

個体群間の比較 *Plebejus argus* というチョウは小さく孤立化した個体群もあれば、より面積の大きい生息地に生息する個体群もいる。これらのチョウを同じ環境で育てたところ、驚くべきことに分断化した小さい生息地の個体のほうが大きく、飛翔能力が高いことが示された。これは、縄張り争いに強い大きいオスが小さいオスを追いやるといった影響が小さい生息地のほうで強く働いたのかもしれない。

個体群内の比較 前述とは異なる *Plebejus argus* のメタ個体群において、パッチの面積とチョウの形態の関係を調べた。その結果、小さいパッチのチョウのほうが大きい胸部と小さい腹部をもつことが分かった。この説明としては以下の2つが考えられた:

- 大きな胸部をもつ個体は縄張りを守るため、小さいパッチに留まることができる
- 小さいパッチは移入してきた個体の割合が大きいため、その個体やその子孫が主に個体群を占めている

Effect of colonization opportunities

キク科植物 プリティッシュ=コロンビアの島に新たに侵入したキク科の個体群は、長い冠毛(風による分散を高める)をもつ瘦果によって広く定着した。しかし一度個体群が広まると、定着から5世代もかからないうちに冠毛を短く進化させた。

Silver-spotted skipper *Hesperia comma* このチョウは、植生の維持に貢献していたウサギが病気の侵入により減少したため、一時期数を大きく減らした。しかし最近では、ウサギの回復と温暖化の影響で分布を広げ、この拡大個体群のチョウは安定している個体群よりも大きい胸部と小さい腹部をもっている。

森林性のチョウ *Pararge aegeria* このチョウも前述のチョウと同様に、温暖化により拡大している北部の個体群のほうが、南部の個体群よりも大きな胸部と小さな腹部ともつ。さらにこの違いはオスよりもメスで顕著である(オスの形態は、交尾場所の戦略や体温調節によって決まるから?)。

まとめ これらの例は、移動率の進化と分散に関わる生活史特性の進化は現代の景観において極めて普通に起こりうることを示している。

15.3 Fragmentation, Migration, and Local Adaptation

Adaptation to local hosts

宿主植物への選好性の進化は定着-絶滅の動態に影響するか? *M. cinxia* は幼虫の宿主植物を2種類もつ。西から東にかけてこの2種の宿主植物にははっきりとした勾配が見られ、植物のグラディエントとメスのチョウの選好性(遺伝的に決まっている)が一致する。ある地域に優占している植物ともう一方の植物で、チョウの定着率を比較したところ、前者のほうが高くなることが明らかとなった。

定着-絶滅の動態は宿主植物への選好性の進化に影響するか? 選好性のばらつきのかかなりの部分は、特定のパッチネットワークの平均の選好性を予測したモデルで説明することができた。つまり、宿主植物への選好性はメタ個体群レベルでの影響も受けていると考えられる。また、この *M. cinxia* の例は、遺伝子流動が局所適応からの影響を受ける可能性を示している。

Adaptation to anthropogenic habitat change

ヒョウモンモドキ *Euphydryas editha* の例1 生息地の変化のひとつは新たな種の導入によって生じる。ヨーロッパの植物である *Po. lanceolata* は北アメリカに導入され、灌漑された草地で分布を拡大させた。これにより元来の宿主植物ではなく、幼虫の生存率が高いこの外来植物を宿主とする *E. editha* の個体群が現れた。この選択は、*Po. lanceolata* が広がった地域ではうまくいったが、経済的な影響を受けて灌漑が終わった地域では *Po. lanceolata* はなくなり、進化した個体群は絶滅してしまった。

ヒョウモンモドキ *Euphydryas editha* の例2 別の *E. editha* のメタ個体群では、伐採地に侵入した元の宿主植物と同じゴマノハグサ科である *Ca. torreyi* を宿主とする個体群が現れだした。しかし夏に降りた霜が *Ca. torreyi* を全部殺してしまったため、伐採に生息する幼虫は餓死し、1年後に *Ca. torreyi* に適応した個体群は絶滅してしまった。

まとめ この2つの例は、「どのように生息地の進化的な選択が人間の活動に対処するのか」と「さらなる土地管理の変化がどのようにして種を危険にさらすのか」ということを示している。

15.4 The Example of *Centaurea* Species

Evolutionary trapping in *Ce. corymbosa*

キク科の *Centaurea corymbosa* は自然に分断化の程度が高い環境に生息する。現存する個体群の近くには適した生息地(がけ)が利用できるにもかかわらず、定着能力が低いため空きパッチのままである。分散力の低さに加えて、自家不和合性や一回繁殖といった特性も定着能力が低い要因である。ボトルネックや創始者効果により、繁殖に関する特性や分散の進化が起こりそうだが、定着がないので進化しにくいのかもしれない。したがって *Ce. corymbosa* は悪いサイクル (Figure 15.1) に陥っていて、いずれ絶滅しそうである。しかし、ここ 100 から 200 年以上の間で絶滅した個体群はないため、この種は分断化した生息地にうまく適応しているのかもしれない。

Fragmentation and *Centaurea* diversification

Ce. maculosa の分化 *Ce. corymbosa* は *Maculosa* の仲間に属する。*Ce. corymbosa* と同族の 2 つの分類群 *Ce. maculosa maculosa* と *Ce. maculosa albida* のアロザイムの多様性の比較を行った。その結果、*Ce. corymbosa* と同様に、*Ce. maculosa* 種の個体群間で高いアロザイムの分化が見られたが、異なる分類群間での分化の量は分類群内のものと変わらなかった。ボトルネックや創始者効果に続いて起きた *Ce. maculosa maculosa* の特殊化が、新たな分類群の定着を引き起こしたことが示唆された。

分断化と多様性 生息地の分断化が *Centaurea* 属の高い多様性を導いたのかもしれない。絶滅と同じくらいの速さで新たな種が定着している可能性が考えられる。このような場合は、自然に絶滅してしまうのかもしれない特定の種に保全努力を傾けるのではなく、種が分化できるような生息地の多様性を守るほうがいいかもしれない。分断化が多様性を創出する役割を果たすことも考慮するべきである。

メタ個体群と時空間スケール *Ce. corymbosa* は 6 つの個体群からなるが、これらの絶滅-定着動態は非常にゆっくりである。しかし個体群内では数世代で絶滅・移動・再定着のプロセスがみられる。したがって数世代の時間スケールでは、6 つの個体群を孤立化したメタ個体群そのものと考えべきかもしれない。また、字空間スケールの広いスケールでの絶滅-定着のプロセスは種分化や種の絶滅といった進化的なプロセスと密接に関わっていると考えられる。

15.5 Concluding Comments

- 分断化の影響に関するこれからの研究の key factor は「分断化が徐々に起こるのか、突然起こるのか」、そして「それが適応進化を可能にするのか」である
- 分断化に対する進化的な応答の理解を深めるためには、近親交配・局所適応・移動の観点から分断化が様々な種に与える影響を予測する必要がある
- 生物多様性のほとんどを保全するための分断化の臨海閾値を決定できると考えるのは、おそらく夢物語であろう：
 1. 分断化が重要になるスケールは種の行動圏に依存する
 2. 局所個体群を維持するための最小パッチ面積と定着可能な最大孤立距離は種特異的である
 3. 景観は必ずしも適したパッチと適さないパッチからなるのではなく、その中間の環境はコリドーとして使えるかもしれないが、その役割は複雑である