

Coevolutionary dynamics and the conservation of mutualisms

Bronstein, J.L., Dieckmann, U., Ferriere, R. (In: *Evolutionary Conservation Biology*)

2009/09/07 宮下 直

1. はじめに

保全生物学は個々の種の保全を扱うことが多かった。しかし、人為による影響の多くは種間の相互作用を通して生じる。

相互作用は、生態的スケールの影響だけでなく、選択圧の変化やそれに対する進化応答をもたらす。こうした視点は、群集を単位とした保全の重要性を示している。

競争や捕食などの敵対関係に比べて、相利関係の研究はまだ初期段階にある。

相利系の分断による生態影響は、送粉系でわずかに知られているが、進化影響はほとんどわかっていない。生物多様性の創出に果たす相利系の重要性から鑑みれば、この分野の研究は急務である。

この章では、絶滅の連鎖、生態的抵抗性、進化応答の3つを、相利系のスペシャリストとジェネラリストの観点から解き明かす。

2. 相利系の存続に影響する要因

正のフィードバック機構をもつ相利系は、「相互扶助の饗宴(狂宴?)」による不安定性を導く。一方、ある種の減少は、アリー効果によるパートナーの絶滅を導く場合もある。

進化的には、裏切り突然変異が、やがて系の消滅を招くという脅威もある。

1) 生態的存続性

ロトカ・ボルテラモデルの拡張

内的増加率、相手に与える利益の速度、利益をめぐる種内競争の強さ、

利益供与にともなうコスト(内的増加率を下げる)

モデルから得られる相利系の存続についての3つの予測

生活史形質: 内的増加率、コスト関数の形

相互作用形質: 利益供与の速度、種内競争の強さ

種の個体数: アリー効果による閾値(閾値以下で系は消滅)

存続性は、利益供与が中程度の場合に実現、閾値以上でも以下でも系は消滅する。

ボックス 16.2 スペシャリストの相利系モデル

$$dN_X/dt = [-r_X(x) - c_X N_X + y N_Y (1 - N_X)] N_X$$

$$dN_Y/dt = [-r_Y(y) - c_Y N_Y + x N_X (1 - N_Y)] N_Y$$

x, y : 個体あたりの利益供与速度、 c_X, c_Y : 供与された利益に対する種内競争の係数
 $-r_X(x), -r_Y(y)$: 絶対相利系なので負の内的増加率、利益供与(x, y)にコストがかかる。

突然変異と選択の過程: $dx/dt = \epsilon_X N_X^* (\partial f_X / \partial x)$; $f_X(x', x, y)$ は突然変異体の適応度。

進化動態: 種内競争が対称 $\partial f_X = -r'_X(x) \partial x$; x はゼロに向かい、絶滅。

" 非対称 $\partial f_X = [-r'_X(x) + y N_X^* N_Y^*] \partial x$; f_X は x の関数。

$\partial f_X / \partial x = 0, \partial f_Y / \partial y = 0$ の交点の存在と、その安定性は数値計算で調べる。

2) 進化的存続性

利益供与が突然変異によって変化することをモデルに組み込む。

利益をめぐる種内競争が対称な場合、長期的には系は消滅する(進化的自殺)。投資を減らす「裏切り者」突然変異の適応度が高いから。

利益をめぐる種内競争が非対称な場合もおなじ。しかし、利益を与えてくれるパートナーを識別して、それと関係を結ぶ場合は、裏切り者の利益は大きく減じる。その結果、

競争の適度に非対称な場合、相利系は安定点に収束する(図 16.1a)。

競争の非対称性が弱い場合、利益供与の利点は減少し、やがて進化的自殺が起こる。

競争の非対称性が強すぎると、利益供与の度合いが高まる方向へのランナウェイが起こり、コストが高まってやはり進化的自殺が起こる。

したがって、生態的安定性は進化的存続を保証するとは限らない。

3. 相利系に対する人為による脅威

生態的、進化的存続性は、パートナーの生活史、行動、個体数に依存する。したがって、これらに影響する人為は、相利系に脅威を与えるかもしれない。

生息地の分断化

森林の分断化で在来のはなバチが消滅し、多くの植物の種子生産は減少。種内競争の様式も変化させるかもしれない。共生とリンクした形質の変化も。

外来種

種の「追加」も同じ問題を引き起こすかもしれない。ハワイに侵入したアルゼンチンアリは、送粉昆虫を激減させ、植物の存続性の脅威となっている。しかし、在来種が絶滅した場合には、ニッチを埋めて正の効果もありうる。

4. スペシャリスト系の脅威に対する応答

想定される3つの帰結。絶滅連鎖でともに絶滅、生態的な柔軟性で脅威を回避、進化的応答で脅威を回避。

1) 絶滅は希?

連鎖的な絶滅の例は実は希。なぜ? 脅威が生じたのがごく最近だから、実際は起こっていても検出が困難だから、相利系は思ったより柔軟だから。

2) 生態的柔軟性をもたらす過去の適応

人間がいなくても自然環境は変動する。柔軟性をもたらす仕組み。

時期を待つ: 生涯で相手とまみえる機会が一度だけという種はいない。また休眠、自殖もある。

移動する: 匂いなどの手がかりで驚くほど移動する。

ジェネラライズする能力: 通常は関係しない相手も利用する。

3) 進化的応答

種内競争の非対称性を変える環境変化は、相利系を消滅されるかもしれない(図 16.1d)。

地球温暖化により、早く咲くようになった植物もいれば、遅くなったものもいる。利益供与の大きい種が同時に咲くようになると、パートナーの好みも変わるはず(種内競争の非対称性も変わる?)

5. ジェネラリスト系の脅威に対する応答

ジェネラリストの相利系は、環境変動の影響を緩和できる。ある種が絶滅しても他の種がいる、むしろ他の種が競争解除で増える、外来種が役割を担う。しかし、それでも人為による影響は大きい。

1) 柔軟な相利的共適応

2つの相利ペアからなる群集を考える(図 16.2)。

一次的関係(primary coupling)と2次的関係(alternative coupling)がある。ロトカ・ボルテラモデルへの組み込みは次のボックス。

ボックス 16.4 ジェネラリスト相利系の共進化モデル

群集行列の要素: 種内競争の係数(a_{11}, \dots)、種間競争の係数(a_{13}, a_{24}, \dots)、

相利の係数($a_{12}, a_{23}, a_{34}, \dots$) これを以下のように表現

$$a_{ij} = c_{ij} m_{ij}; \quad m_{ij} = e_{ij} x_{ij} x_{ji} + (1 - e_{ij}) [1 - (1 - x_{ij})(1 - x_{ji})]$$

m_{ij} : 種 i と j の共適応の程度 (種のマッチングが機能している度合い)

x_{ij} : 種 i の一次パートナーに対する適応形質 (花の形態など) ($0 \leq x_{ij} \leq 1$)

1 x_{ij} : 種 i の二次パートナーに対する適応形質

e_{ij} : 相利関係がどの程度必須であるかの指数

e_{ij} が高い場合、相互作用が強いためには、 x_{ij} と x_{ji} の両方が高い必要あり。

e_{ij} が低い場合、相互作用が強いためには、 x_{ij} と x_{ji} どちらか一方が高ければよい。

(随意共生の場合、一方の形質がパートナーに適応していればマッチングは機能する)

図の白い領域の分布を参照

2) 環境攪乱に対する共進化的応答

最初は一次パートナーとよくマッチしていると考える。次に人為攪乱により、種 1 の環境収容力が $1/10$ に減ったとする。この変化がもたらす3種類の進化的帰結は以下の通り。(図 16.3)

種 2 がパートナーを種 3 へ切り替え、種 1 が絶滅: 元パートナーの魅力がなくなり、別に鞍替え。

種 3 も、元パートナーである種 4 から種 2 へ切り替え: 種 2 が魅力的になったから

その結果、種 4 の絶滅

共進化カスケード: ある種への影響が、進化的応答を介して遠くの種にまで影響。

6. 結論

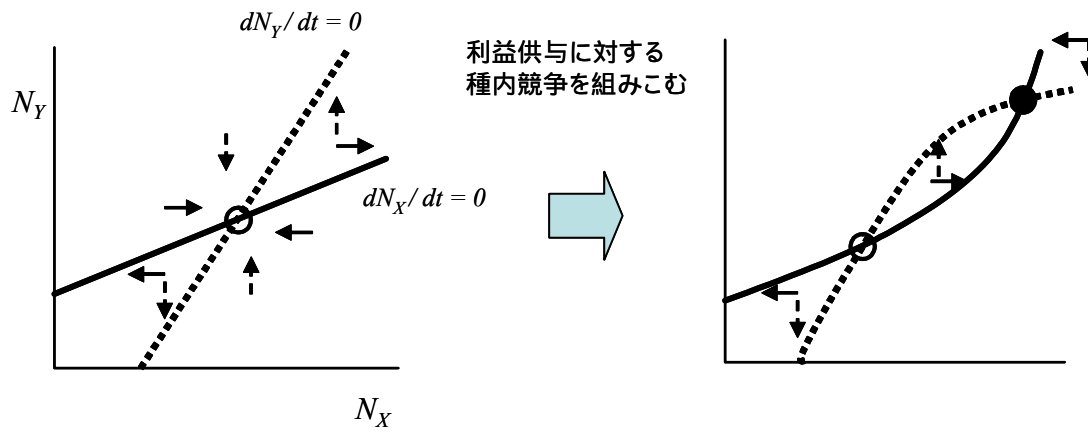
本解析で扱ったような合成変数ではなく、より具体的プロセスを組み込むことで、生息地分断化の長期影響を予測できる。

競争などの相互作用との統合が必要。

いつ、どこで、どのような相利系が人為改変による自然選択を受けているのか、そしてその帰結についてのデータが必要。送粉系以外の相利系に対する注意喚起が重要。

付図

ロトカ・モルテラモデルの絶対相利共生の帰結



相利系における種内競争の非対称性

