Evolutionary Conservation Biology 輪読
2009/9/6 東大・多様性 D1 片山直樹

2 章　From Individual Interactions to Population Viability

Wilfried Gabriel and Regis Ferriere

2.1 Introduction

個体群密度によって絶滅リスクは変化し、その関係は複雑である。本章では様々な密度依存的プロセスが絶滅リスクに与える影響を、構造を持たない個体群についてまとめる。

<u>Box 2.1 絶滅の確率的要因</u>

人口学的確率性：有限個体群における個体の繁殖率及び死亡率の確率性によって生じる。小さな個体群で影響が大きい
環境の確率性：小から中程度の環境変動が全個体の繁殖率及び死亡率に影響する
カタストロフィ：稀に起こる大きな環境変動が個体群サイズを縮小させる
相互作用の確率性：ここでは主につがい相手を見つけるかどうかの確率性
移入の確率性：空間構造をもつ個体群における分散の確率性
絶滅－再定着の確率性：大域スケールで生じる。個体ではなくパッチに影響する確率性

2.2 From Individual Interactions to Density Dependence

密度依存性とは、生存率や繁殖率等の個体群動態率が個体群密度に依存することを言う。これらを野外で明確に特定することは容易ではない(Box 2.2)。

<u>Box 2.2 密度依存性の実証研究</u>

個体群内の密度依存性は、密度に影響する様々な個体群パラメータの異質性によって隠されてしまいがちである。Shenk ら(1998)は、密度依存性を発見するためには個体群の密度変化に対する個体の生活史形質の変化を調べる必要があると主張した。こうした研究は少なく、標識－再捕獲による研究では対象種ごとに密度依存性の有無が異なっている。

The simplest density-dependent models

個体群成長の制約は、まず密度非依存の上限モデル(式 2.1)で表せる。そこに密度依存性を加えると、成長率は密度増加に伴って線形に減少する(式 2.2)。このロジスティックモデルは環境一定、密度効果が全個体に平等に働く等の仮定を置いている。

Density-dependent models in discrete time

離散時間の密度依存モデルを $N_{t+1} = \phi(N_t)$ と表す。ここで ϕ は非線形関数である。密度非依存の上限モデルは(式 2.3)、密度依存モデルは(式 2.4a)で表すことができる。ここで競争パラメータ η を変えることで、個体間の相互作用が変化する。まず $\eta = 1$ の時、勝ち残り競争型のロジスティックモデルとなる(Beverton-Holt model)。しかし $\eta \to \infty$ の時、共倒れ競争型のモデルとなる(式 2.4b, Ricker model)。

Allee effects

個体群密度が非常に低いと、しばしばつがい相手を見つけることが困難になる。この時、密度が増加するほど個体群成長率も高くなる。これをアリー効果と呼ぶ。希少種では、アリー効果が確認される場合もされない場合もある。アリー効果を考慮することは個体群管理における重要な問題だが、つがい率と個体群成長を関連付けた数理モデルは少ない。先行研究では、2つのステップを踏んでいる；(1)個体の行動ルールを決め、つがい率を個体群密度の関数とした確率モデルをたてる、(2)つがい率関数を個体群成長モデルに組み込む。

ここでは、ロジスティックモデル(式 2.2)にアリー効果を事後的に組み込む(式 2.5a)。右辺第二項がアリー項を表す。θ はつがい率＝0.5 になる個体群密度を表す定数、δ はスケール定数である。この式では増加率 r としているが、繁殖率 b と死亡率 d に分けることができる。繁殖率のみを密度依存にした場合は(式 2.5b)、死亡率を密度依存にした場合は(式 2.5c)となる。

2.3 Demographic and Interaction Stochasticities

本章では一定環境を仮定し、人口学的確率性の影響を調べる。繁殖率、死亡率及び性比のランダム変動が起こる。

Time to extinction under demographic stochasticity

r を平均 $\bar{r}$ 、分散 V/N のランダム変数とする。V は個体ごとの繁殖率のバラつきを表す。Lande(1993)は、拡散理論による近似を用いて人口学的確率性が個体群動態に与える影響を調べた(Box 2.4)。$|\bar{r}| \ll 1$ の時、人口学的確率性は拡散プロセスとしてモデリングできる。結果、環境収容力の増え方に対する平均絶滅時間の増え方は $\bar{r}$ に依存することが分かった(Box 2.5)。つまり $\bar{r}$ が正なら指数増加、0 なら線形増加、負なら対数増加となった。

本章では、もっと単純に人口学的確率性を取りこむ。つまり N_{t+1} が平均 $\phi(N_t)$のポワソン分布から得られるとする(式 2.6)。モンテカルロシミュレーションによって、絶滅リスクは成長率の密度依存性に大きく依存することが示された(Fig 2.1)。

Effect of interaction stochasticity

これまで、性比は常に一定としてきた。しかし小さな個体群では、性比の確率的な偏りがアリー効果を創出して絶滅リスクに影響する可能性がある。例えば、絶滅したハマヒメドリの最後の 6 羽は全てオスだった。

そこで、性比が純粋に確率的に決まると仮定する(環境や密度依存性の影響を受けず、性別依存の死亡率もない)。この時、新しく生まれた個体群がオスまたはメスのみとなる確率は $2(1/2)^N$ である。この時、予測絶滅時間は $2^{N-1}+1$ となる。そして、人口学的確率性と性比確率性を組み合わせた影響を調べた。その結果、r が低い時は人口学的確率性が、r が中程度以上になると性比の確率性が絶滅リスクに大きな影響を与えることが示された(Fig 2.2)。

Branching processes and quasi-stationarity

さらに分岐プロセスと呼ばれる確率モデルを考える。ここでの分岐とは家系図にあるような分岐を意味している。具体的には、まず同一個体群 N_t を考える。各個体は、ランダム変数 p_i の確率分布に従った数の子どもを産む。λ を子どもの数の平均値とすると、$\mathrm{E}(N_t) = \mathrm{E}(N_0)\lambda^t$ となる。$\lambda \leqq 1$ の時は最終的には絶滅するが、疑似定常分布(QSD)に収束する(式 2.7)。

分岐プロセスには性比の確率性も組み込むことができる。つがいペア数を M、オスの数 N_m、

メスの数 N_fとする。この時、一夫一妻なら $M(N_m, N_f)$ = min(N_m, N_f)、乱婚なら $M(N_m, N_f) = N_f$ min(1, N_m)、メスで決まるなら $M(N_m, N_f) = N_f$となる。これらの違いは、絶滅リスクに大きな影響を与えることが明らかにされている(Fig 2.3)。

2.4 Environmental Stochasticity

本章では環境の確率性が絶滅リスクに与える影響を考える。まず密度非依存モデル(式 2.1)を考える。個体群の平均成長率は $\bar{r}$ 、環境変数は V_eで時間的自己相関を持たない。ここでも、環境収容力の増え方に対する平均絶滅時間の増え方は $\bar{r}$ の大きさに依存する(式は Box 2.5)。

Accounting for individual interactions and environmental stochasticity

r が小さければ拡散近似が有効となるが、大きい時は？もし Kが小さければ、環境の確率性は人口学的及び性比の確率性よりも絶滅時間に与える影響が小さい。これは r が大きくなるほど顕著である。しかし Kが大きくなるにつれ、環境の確率性が与える影響は大きくなっていく(人口学的確率性では指数増加だが、環境確率性では漸近増加のため)。

しかしこのモデルは、(1)環境の確率性が r にしか影響を与えていない(かく乱が生息地改変を通じて Kに影響する可能性もある)、(2)３つの確率性を独立に扱っている、(3)環境の確率性が“ホワイトノイズ(不規則な振動)”として扱われている(環境変動が自己相関することもある)。

The effect of environmental autocorrelation

人口学的確率性のモデル(式 2.6)をもとにして、環境の確率性を組み込んだモデルをたてる(式 2.8)。ここで γは種内競争パラメータ、環境ノイズは $K_t = K_0 + \phi_t$ として組み込まれる。ここで ϕ は $1/f^{\beta}$のノイズ関数から得られ、βは“ノイズの色”を表す。

シミュレーションの結果、βが大きくなる(自己相関が強くなる)ほど平均絶滅時間が増加した(Fig 2.4)。一方、絶滅時間の変動係数は β= 1 程度で最大になり、予測しづらくなると分かった。これらの結果に基づけば、環境ノイズの色によって保全対象になっている生態系を区別できるのかもしれない。

2.5 Density Dependence and the Measure of Extinction Risk

本章では、平均絶滅時間を絶滅リスクの指標とした。しかし、それが適切と言えるのは個体数 N_tが初期個体数 N_0に依存しなくなるだけの時間が経過した場合である。人口学的確率性モデルにおける個体群 N_tの絶滅確率 e^{-N_t} は、N_tが充分に小さい時 $1/\bar{T}(K)$ よりも大きくなる。この影響は、増加率 r が小さいほど大きくなる(初期個体数を引きずるため)。

2.6 Concluding Remarks

- 上限モデルでは人口学的確率性か環境の確率性かによって、平均絶滅時間と環境収容力の関係性が異なる
- 性比の確率性がアリー効果を生じさせ、平均絶滅時間を小さくするかもしれない
- 密度依存性モデルでは、平均絶滅時間と環境収容力の関係は個体間相互作用に依存する
- 平均絶滅時間が絶滅リスクを表しているかどうかは、密度依存性の程度による
- 環境変動の自己相関は平均絶滅時間に大きな影響を与える
- Belovsky ら(1999)は、アルテミア属を用いた実験によって絶滅リスクには環境の確率性よりも共倒れ型の相互作用が影響していたことを示した