

3. Age Structure, Mating System, and Population Viability

年齢構造、交配様式、そして個体群存続性

Stéphane Legendre

3.1 Introduction

個体群の運命は種の生活史形質と、それらの適応的変化の可能性に依存する。ライフサイクルに基づく構造を持つ個体群モデルは特定の生活史形質(生存率、繁殖率、世代時間、成熟する年齢)が個体群動態に与える影響を調べることができる。

保全生物学の関心事となる個体群サイズが小さい場合では、個々の生活史形質と、個体と遺伝系の相互作用の構造が存続性に影響を与えることが予想される。本章では個体群の年齢及び性の構造と存続性の関係について学習する。

3.2 Extinction Risk in Age-Structured Populations

Essentials about structured deterministic models

個体群のライフサイクルを行列の形(式 3.1b)で表すことで、長期成長率 λ のような人口学的数値を計算することができるようになる。行列 A の要素 a_{ij} は年齢階級 i の年齢階級 j への次のタイムステップにおける寄与である。個体群動態の軌跡は以下の再起方程式(式 3.1a)を繰り返すことで得ることができる。

式 3.1b において、 ϕ_0 は幼体の生存率、 $\phi_1, \dots, \phi_{n-1}$ は亜成体の生存率、 ϕ_n は成体の生存率、 b_1, \dots, b_n は各年齢階級の繁殖率を示す。 σ は♀個体が出生する割合で、通常は 0.5。 ϕ が 0 の時、 A はいわゆるレズリ-行列の形となる。

タイムステップを繰り返すと、個体群動態は変動した後、 λ の比率で指数的に変化する平衡状態に入る。この λ の値は行列 A の最大固有値に相当する。

平衡状態では、一部の例を除いて各年齢の増加率も一定(安定年齢分布)となる。安定年齢分布における各年齢の比からなるベクトルは λ に対応する右固有ベクトルである。一方 λ に対応する左固有ベクトルは平衡状態において各年齢の個体群サイズへの寄与(繁殖価)を示す。

平衡時の個体群の平均世代時間 \bar{T} は、各年齢の出生児への寄与の重み付け平均で得られる。

Factors of population regulation and extinction

密度依存性や確率性は個体群の内的増加率や個体群サイズに変動を与えるが、それらは絶滅のリスクに関係する。それらの影響はパラメータ x の値を変化させた時の λ の感受性 ($\partial \lambda / \partial x$) や弾力性 ($(x/\lambda) * \partial \lambda / \partial x$) から判断することができる。感受性や弾力性は個体群成長率に寄与の大きいパラメータも教えてくれる。Houllier and Lebreton (1986) は A の一行目における共通のパラメータ c (例えば σ や ϕ) に対する λ の弾力性は \bar{T} に反比例すること、すなわち

世代時間が短い種ほどパラメータの変動に敏感であることを示している。

密度依存性は様々な資源の不足のために生じえるため、そのライフサイクルへの影響も様々である。負の密度依存性はカオスをもたらすこともある。

人口学的確率性の下では、 $\lambda \leq 1$ の場合、個体群は確実に絶滅する。 $\lambda > 1$ の場合、絶滅確率は 0 より大きく 1 より小さい。絶滅確率は初期個体群サイズとその構造に依存し、初期個体群サイズに対応して指数的に小さくなる。

環境的確率性の下では人口学的なパラメータが変動する。成長率は変動しない場合より小さくなり、安定状態は保証されない。最終的な絶滅確率は初期状態に依存しないが、絶滅までの平均時間は初期個体群サイズとともに増加する。

3.3 Effect of Sexual Structure on Population Viability

通常的人口学的モデルでは、♀個体群の動態のみが記述されるが、小集団ではつがいの形成の可否が存続性に影響するため、♂の動態もモデル化するべきである。

Deterministic two-sex models

Two-sex 齢構造モデルでは、生殖に関するパラメータは形成可能なつがい数に依存する。つがい数は交配様式(**Box 3.1**)によって構造の異なる mating 関数 $M(N_m, N_f)$ によって与えられる(N_m は繁殖可能な♂個体数、 N_f は繁殖可能な♀個体数)。

σ と極限関数 $\mu M(\sigma)$ (≡性比が σ の時の個体群サイズあたりのつがい数?) の関係(**Fig. 3.1**) は各交配様式の特徴をよく示している。各交配様式の関数は以下ようになる。

- 一夫一妻: ♂♀は 1:1 でつがいをつくり、つがいをつくらぬ個体は繁殖しない。

$$M(N_m, N_f) = \min(N_m, N_f), \mu M(\sigma) = \min(1 - \sigma, \sigma) \text{ で } \sigma = 0.5 \text{ で最大}$$

- 一夫多妻: ハーレムサイズ θ の交配様式において、♂一体は平均 θ の♀とつがいを形成。

$$M(N_m, N_f) = \min(\theta N_m, N_f), \mu M(\sigma) = \min(\theta(1 - \sigma), \sigma) \text{ で } \sigma = \theta / (\theta + 1) \text{ で最大}$$

- ハーレムサイズに制限のない一夫多妻: ♂一体は望む限りの♀と交配可能

つがい数は $\sigma = 1$ の場合以外♀の数に等しい。 $\mu M(\sigma)$ は σ が 1 に近いほど大きい

- 調和平均交配: 一夫一妻とハーレムサイズ 2 の一夫多妻の中間。

$$M(N_m, N_f) = \min(2 N_m N_f / (N_m + N_f), N_f)$$

Two-sex モデルでは性比も平衡状態に達するが、性比への収束は安定齢分布への収束を阻害するため、one-sex モデルに比べて平衡に至る過程の動態はより複雑になる。密度依存性やつがい間の競争を考慮すると動態はさらに複雑なものになる。

Two-sex モデルの成長率を λ_M とすると、

1. ♂と♀の生存率が等しい
2. つがいが形成される確率は繁殖可能な年齢級間で等しい
3. μM は M と関連する

が満たされる場合、 λ_M が最大となる性比は μ_M が最大となる $\sigma(=0.5)$ と同じ値をとり、 σ と最適な性比は一致する。

しかし、1 や 2 は一夫多妻では満たされにくい。一夫多妻の場合 λ_M を最大化する性比は $\theta/(\theta + 1)$ となる。 σ が 0.5 の場合、個体群の性比は以下のようにして最適な値に近づく。

- ♂(成体)の生存率が低い
- ♂繁殖期が遅い
- 成熟した♂で繁殖に関われるのはごく一部

いずれの場合も一夫多妻の種に見られる。

Influence of sexual reproduction on the extinction risk

性及び年齢構造を持つモデルへの人口学的確率性を組み込むことは式 3.11, 式 3.12a, 式 3.12b のように、人口学的パラメータの値をパラメータとした二項分布(生存率の場合)あるいはポアソン分布(繁殖率の場合)から採集した値を再起方程式に反映させることで行われる。

Two-sex モデルの場合は式 3.13a-e のようになる。

人口学的確率性を組み込んだ Two-sex モデルでは、過渡期の動態を複雑なものにするため、成長率が同じ場合でも one-sex の場合より絶滅確率が大きくなる場合がある。

人口学的確率性の下、絶滅確率と絶滅までの時間の確率分布は交配様式に大きく影響を受ける(Fig 3.3a)。さらに、ハーレムサイズに制限のない一夫多妻性の場合のように、 λ_M を最大化する σ と絶滅確率を最大化する σ が異なることもある(Fig 3.3b)

Sexual selection and extinction

性選択を扱ったモデルは集団遺伝学やゲーム理論の分野におけるものが主で、個体群の人口学的構造への影響に関する理論はほとんどない。性選択は顕著な性的二型をもたらし、性比を大きくゆがめる(オオツノヒツジの場合♀が約 8 割)。本章では性構造は存続性に大きな影響をもたらすことを示唆してきた。配偶様式は絶滅リスクを減少させる方向に進化することができたのだろうか？

3.4 Interfacing Demography and Genetics

小集団では遺伝的浮動が有害突然変異の固定をもたらす。本章は最後に人口学と遺伝学を統合したオオツノヒツジの個体群動態モデル(Table 3.1)を紹介する。このモデルでは有害突然変異がもたらす突然変異荷重は人口学的なパラメータ、ひいては個体群構造に影響する。それは個体群の遺伝子の組成にも反映される i.e. 有害突然変異への選択が働くことを考慮している(Box 3.2)。

ロッキー山脈に分布するオオツノヒツジ *Ovis canadensis* は一夫多妻性であり顕著な性的二型を示す。♀は 2~3 才で繁殖を開始する。♂の成熟には平均 3.5 年かかるが、♂間競争

が激しいためさらに年をとらないと実際には繁殖に参加できない。成体♂の生存率は♀より低い。老化は7~8年で始まり、♂ではより顕著だが、20才まで生きることできる。

モデルでは人口学的パラメータは文献を元に **Table 3.1** のように与えられた。 λ_M は 1.03、繁殖可能な♀の割合は 0.81、ハーレムサイズ 4 の時の最適な $\rho=0.80$ に近い。実際にハーレムサイズは成長率に大きな影響を与えていた。有効集団サイズ $N_e=4N_mN_f/(N_f+N_m)$ は個体群サイズの 36%であり、Wyoming 個体群の 36%(Fitzsimmons et al. 1997)と近かった。

モデルには人口学的確率性も与えた。初期個体群構造は簡単のため、最高の年齢階級のみからなり、♀が 80%とした。近交弱勢は Box3.2 の方法で取り入れたが、これは絶滅確率を顕著に増加させた(Fig. 3.4)。環境的確率性はさらに絶滅確率を増加させた(Fig. 3.4)。現実のデータとよく対応したのは人口学的確率性、近交弱勢、環境的確率性のいずれをも考慮したモデルだった(Fig. 3.5)。

3.5 Concluding Comments

本章では生物のライフサイクルの重要な特性 - 年齢構造と交配様式の双方が個体群存続性に劇的な影響を与えていることを紹介してきた。

感受性分析によって感受性が高いことが判明した生活史形質は強い選択圧の下にあると言える。環境的確率性の影響を受けやすい個体群では、結果としての生活史形質の適応的な変化が成長率を増やすことや、変動を小さくすることで絶滅確率を低下させてきたことが期待される。しかしライフサイクルと絶滅確率の関係を説明するのに密度依存的なメカニズムを取り込んだ理論及びモデルはまだ十分に発展していない。そのようなモデルが少ない理由の一つは、進化は最適化(成長率を最大化し、絶滅確率を最大化する)をもたらすプロセスであるとみなされてきたことにあるかもしれない。パート C の章では生活史の進化が個体群動態に与える影響を異なる視点から考えている。

また、表現型可塑性と個体群動態の関係もほとんどわかっていない。C ウィルスに感染したショウジョウバエ個体群の年齢構造モデルは発育期間の短縮が成長率の増加だけでなく絶滅確率の増加ももたらしたことを示している(Thomas-Orillard and Legendre 1996)。この例は環境への生活史の可塑性は個体群の動態と存続性に相反する、複雑な影響を与える可能性を示唆している。表現型可塑性自体も適応的である可能性があるため、変化する環境の下で可塑性とその進化が個体群動態に与える影響の研究は、進化生態学の理論研究者にとってさらなる課題になるだろう。