Chpter4. Spatial Dimensions of Population Viability

担当：東邦大学　理論生態学研究室　４年　香川幸太郎

4.1　Introduction

生息地の消失によって多くの種が絶滅の危機に瀕している。また、生息地の減少は同時に生息地の断片化を引き起こす。生息地が断片化された種は断片化された複数の個体群を持つことになり、メタ個体群構造へと近づく。

メタ個体群（metapopulation）

Levins によって最初に考案された。古典的なメタ個体群においては

・　局所個体群は絶滅して一時的に「空き」状態になり得る

・　メタ個体群は絶滅と新たな植民（colonization）のバランスによって存続する

ことを仮定している。個体間の相互作用が空間的に局所化されている事で、任意交配している１つの個体群と比べてダイナミクスが大きく変化する可能性がある。

4.2　Deterministic versus Stochastic Metapopulation Models

メタ個体群の動態を理解するには数理モデルが不可欠。モデルの選択はモデル化される現実の状況（パッチの数，立地，局所個体群のサイズ etc…）に強く依存する。

パッチの数が少ない時

・パッチ内の個体数が少ない

　　　→確率過程を用いてモデル化

・パッチ内の個体数が多い

　　　→決定論的モデル（連立上微分方程式 or 写像のセット）

パッチの数が多い時

無限に多い同質のパッチが存在し、局所個体群内部で均一に混合＆パッチ同士が均一に結合しているという仮定を置く必要がある。この仮定は経験則によれば、全てのパッチが 20 個以上の近傍パッチを持っている時には問題なく使える。

この場合パッチの空間的特性を組み込むことはできない。

4.3　Threshold Phenomena and Basic Reproduction Ratios

メタ個体群の存続性（persistence）は閾値現象とつながっている。これを以下の若干の修正を加えた Levins model を使って示す。

$$\frac{dp}{dt} = cp(h-p) - \mu p \qquad (4.1)$$

$$\begin{bmatrix} p\text{：占有パッチの割合} \\ c\text{：植民の定数} \\ \mu\text{：絶滅率／局所個体群} \\ h\text{：好適なパッチの割合} \end{bmatrix}$$

このモデルでは植民の割合は <u>p：占有パッチの割合</u>と、<u>(h-p)：好適だが空いているパッチ</u>

の割合に比例すると仮定している。

このモデルでは閾値：$R_0 = \frac{c}{\mu} h > 1$となる時に、存続可能である。

R_0は「周りがすべて空きパッチの場所にある 1 つのパッチが生み出す新パッチの数の期待値」という生物学的解釈ができる。

また、定常状態（平衡点）：I は$R_I = \frac{c(h-I)}{\mu} = 1$を満たすという条件によって与えられる。

R_Iは「占有パッチの割合が I で与えられている時の 1 つのパッチがその一生の間に作る新パッチの数の期待値」という生物学的解釈ができる。

persistence と viability
メタ個体群の persistence（存続性）
…メタ個体群の絶滅の平衡点が不安定であること。
メタ個体群の viability（生存能力）
…メタ個体群のダイナミクスが絶滅以外のアトラクターを持つこと。

4.4 Modeling Structured Metapopulations

Structured model…局所個体群間や個体間のふるまいの違いを明示的に記述したモデル。
メタ個体群の structured model によってよく知られている「レスキュー効果」などが説明できる。メタ個体群の structured model を考えるにあたり「環境相互作用変数」，「basic entity」，「基本再生産率」の概念を導入する。

環境相互作用変数 I

…I の値が（具体的に）与えられるとモデルが線形となるような変数。
（Levins model では占有パッチの割合。この先では移入率を I として扱う）

basic entitiy

…メタ個体群を扱う上で単位となる存在。普通の個体群のモデルでの個体に相当するもの。（Levins model では局所個体群。）この先では、「分散者」と「resident clan」（居住している一族）が存在するモデルを考える。この場合（進化を考慮したいので）resident clan を basic entity とする。

基本再生産率

…Levins model の R_0, R_I を拡張する。
個体のふるまいに関して
・全ての分散者は同じようにふるまう。（分散者は構造化されていない）
・分散者は行き先のパッチをランダムに選ぶ
・居住者のふるまいは局所個体群の状態：X に依存する
を仮定する。さらに
$E_I(X)$…移入率が I の時の状態が X の局所個体群中にある 1 つの clan が作り出す分散者数の期待値
ϕ…分散者が生き残り、新たな clan を作る確率

p_I…安定個体群サイズ分布
とすると basic entity の再生産率は

$$R_I = \phi \int E_I(X) p_I(X) dX \qquad (4.5a)$$

によって求められる。また平衡点における基本再生産率は、
E_I…局所個体群がその一生のうちに作る分散者の数
l_I…局所個体群の期待存続時間　とすると

$$R_I = \phi \frac{E_I}{I l_I} \qquad (4.5b)$$

と計算できる。

4.5　Metapopulation Structured by Local Population Density

この節では局所個体群が「状態」として、N：個体群密度をもつという例を考えよう。
次のような要素を用いてモデルを作る。

$$\begin{bmatrix} h：\text{生息地パッチの割合} \\ r(N)\text{: 密度依存の個体毎の 成長率（出生・死亡）} \\ m(N)\text{: 密度依存の個体毎の 移出率} \\ \phi：\text{分散者が生き残り、新たな} clan \text{（一族）を作る確率} \\ \mu(N)\text{: 密度依存の局所的な 絶滅率（}catastrophe \quad rate\text{）} \end{bmatrix}$$

Metapopulation persistence

他の全てのパッチが空きパッチである場所に新たに設立された resident clan を考える。その clan の局所個体群はサイズ 0 から始まるため、メタ個体群が小さいうちは密度効果を無視することができる。従って、r(N),m(N),μ(N)はそれぞれ r(0),m(0),μ(0)のままで一定だとする。Persistence の必要十分条件は Box4.1 の方法に従って求める事が出来る。

Box4.1　構造化されたメタ個体群モデルにおける persistence の指標を計算する

周囲が空きパッチの場所に新たに設立された resident clan を考える。この clan が時刻 t において存続している確率は exp(−μ(0)t)となる。また、存続している場合、個体群サイズは exp([r(0)−m(0)]t)となる。さらにその clan の全個体は限りなく短い時間幅[t,t+dt]において確率 m(0)dt で移住を行う。以上より、一つの clan によって全時間のうちに生産される移出者の期待値：$E_0(0)$は以下のように計算される。

$$E_0(0) = \int_0^\infty m(0)\exp([r(0) - m(0) - \mu(0)]t)dt = \frac{m(0)}{\mu(0) + m(0) - r(0)} \qquad (a)$$

$E_0(0)$という表記の下付き文字の 0 は移入が 0 であること（周りのパッチはすべて空きパッチであるため）を、括弧の中の 0 はこの clan が密度 0 から始まることを意味している。
等式(a)における等号は r(0)<m(0)+μ(0)のときにしか成り立たない。それ以外の条件では積分は無限大に発散する（m(0)=0 を除いて）。
$R_0=\phi E_0(0)h$ となることは解釈から明らかであるが、式(4.5)において安定個体群サイズ分布 p_I が個体群（の状態）によらず h に集中する場合からこれが正確に導かれる。
以上より
・　r(0)<m(0)+μ(0)ならば、persistance の基準は

$$R_0 = h\phi \frac{m(0)}{m(0) - [r(0) - \mu(0)]} > 1 \qquad (4.6)$$

・ r(0)>m(0)+μ(0)かつ m(0)>0 ならば、h>0 のとき $R_0=\infty$, h=0 のとき $R_0=0$ となる。よって、h>0 ならば $R_0>1$。

式(4.6)で与えられる persistance の条件は Levins model の共存条件とよく似ているが、前者は r(0)や m(0)などの個体を基準とした値で記述されているのに対し、後者は c やμなどの局所個体群レベルの値を用いて記述されている。

この結果を要約すると次のようになる。

r(0)>m(0)+μ(0)かつ m(0)≠0 のときは h>0 ならば $R_0>1$ となる。これは局所的な成長率が早い場合、好適なハビタットの総量がどんな値でも存続できる（ハビタットの消失を成長が相殺できる）ことを示している。局所的なダイナミクスを無視していた Levins model ではこのようなことは起きなかった。

r(0)<m(0)+μ(0)のときは次の二つの場合に分けられる。

・ r(0)≦μ(0)の場合…どんな移出率 m でもメタ個体群は絶滅

・ μ(0)≦r(0)＜m(0)+μ(0)の場合…移出率が閾値：m_1 よりも大きいときに存続する

※ m1 は式(4.6)より $m_1 = \dfrac{r(0) - \mu(0)}{1 - h\phi}$ と計算できる。

Metapopulation viability

Box4.2 構造化されたメタ個体群モデルにおける viability の指標を計算する

4.5 節で扱っているメタ個体群の構造化モデルの viability を解析する。最終目標は(4.5a)式を使って R_I を計算することだ。まず固体の振る舞いに関する仮定から、個体群成長は次の式で表される。

$$\frac{dN}{dt} = r(N)N - m(N)N + I \qquad (a)$$

また、局所個体群の破壊と再植民は同時に起きるとする。これらより、密度が 0 から N になるまで局所個体群が存続する確率は

$\exp\left(-\int_0^N \frac{\mu(x)}{r(x)x - m(x)x + I} dx\right)$ となる。そして、密度 N での密度の幅[N,N+dN]において生み出される分散者数の期待値は $\frac{m(N)N}{r(N)N - m(N)N + I} dN$ となる。

よって、局所個体群がその一生のうちに作る分散者の期待値は

$$E_I = \int \frac{m(N)N}{r(N)N - m(N)N + I} \exp\left(-\int_0^N \frac{\mu(x)}{r(x)x - m(x)x + I} dx\right) dN \qquad (b)$$

となる。同様に局所個体群の存続時間の期待値は

$$l_I = \int \frac{1}{r(N)N - m(N)N + I} \exp\left(-\int_0^N \frac{\mu(x)}{r(x)x - m(x)x + I} dx\right) dN \qquad (c)$$

と計算できる。これらの値を(4.5)式に代入すれば RI の値が求められる。

メタ個体群の定常状態においては $R_I=1$ が保たれる。図 4.4 は平衡状態での移入率 I を色々な移出率の値に対してプロットしたものである。

図 4.4(a),(b)ではμ(0)<r(0)が満たされているため、$0<m<m_1$ の範囲でメタ個体群は

persistent になる。破壊（catastrophe）の率が一定(図 4.4(a))ならば、persistence と viability の条件は一致する。一方、破壊の率が局所群集の密度依存で減少する(図 4.4(b),(c))ならば、移出率が $m_1<m<m_2$ の範囲にあるとき viable だが persistence にはならず、メタ個体群ダイナミクスには選択可能な局所的に安定な複数の平衡点が存在する。特に、図(c)では $r(0) \leqq \mu(0)$ であり常に persistent にならないが、メタ個体群が viable になるような m(0)の範囲で存続する可能性がある。メタ個体群のサイズは大きな摂動によって、１つの安定平衡点の領域から別の安定平衡点の領域へと移動し得る。そして、分岐点においては存続する平衡点から絶滅へと決定論的な「ジャンプ」を起こすことが予測される。このことから、小さな環境的摂動の結果として大きく永久的なメタ個体群サイズの変化が引き起こされる可能性があることが分かる。
移住と局所ダイナミクス間のフィードバックと、メタ個体群全体のダイナミクスはその種の豊富さと分布の不連続な変化を引き起こし得る。

4.6 Persistence of Finite Metapopulations: Stochastic Models

パッチの数が無限（構造化モデルでは個体数が無限）のメタ個体群モデルを考えてきた。その様にしてきたのは数学的解析のし易さのためであり、「無限」を「十分に大きい」と置き換えればよい近似が得られる。
しかし、現実の個体群は無限にある訳ではない。この節では確率モデルを用いて個体の形質とメタ個体群の viability の関係を予測する。

有限数のパッチからなるメタ個体群の確率モデルを考える。ここでは、パッチの空間的配置を明示的にモデルに組み込む。離散時間の方が基本概念と結果を記述しやすいため、ここからは離散時間モデルを用いる。

Box4.3 空間明示的な確率モデル

離散時間 t=0,1,2…において「占有」または「空き」のどちらかの状態を取る n 個のパッチがあるとする。
局所ダイナミクスは相互作用を割り当てる行列 $Q=[q_{ij}]$ によってモデル化する。

- q_{ii} (i=1,2,…,n)は移住が無いときの占有パッチ i が１タイムステップで絶滅する確立を表す。
- q_{ji} (i,j=1,2,…,n , $i \neq j$)はパッチ i が j 由来の分散者によって植民されない確率。

普通 q_{ji} は i と j の距離や、j の立地に依存する。
時刻 t におけるパッチ i の状態を確率変数 $\eta_i(t)$ で表す。メタ個体群の状態は離散時間のベクトル確率過程 $\eta(t)=(\eta_1(t), \eta_2(t), \cdots \eta_n(t))$ で表され、$\eta(t)$ の状態空間は $\Xi=\{\xi=(x_1,x_2,\cdots,x_n): x \in \{0,1\}\}$ である。これは 2^n 通りの状態を取り得る。0=(0,0,…,0)の状態が絶滅に相当する。
局所絶滅と他の個体群からの植民は全て独立に起きるとする。これにより、時刻 t においてメタ個体群の状態が $\xi=(x_1,x_2,\cdots,x_n)$ であるときにパッチ i が時刻 t+1 で空き状態になる確率 $q_i(\xi)$ は

$$q_i(\xi)=\prod_{j=1}^{n} q_{ji}^{\,x_j} \quad , \qquad i=1,2,\ldots,n \qquad\qquad (a)$$

となる。
次は $\eta(t)$ の時間発展につて考えよう。これは同次マルコフ過程であり、状態空間は Ξ, 推移確率は

$$\prod_{i=1}^{n} q_i(\xi)^{1-y_i}[1-q_i(\xi)]^{y_i} \quad , \qquad \xi,\zeta \in \Xi \qquad (b)$$

過程η(t)は相互作用行列Qによって完全に決定される。Qは次の条件を満たすとする。

- $q_{ij}>0, i \neq j$
- $0<q_{ii}<1 (i \in \{1,2,\cdots,n\})$
- どのパッチのペア(i,j)に対しても $\prod_{k=1}^{l}(1-q_{i_{k-1}i_k})>0$ となるような整数 l と、パッチの連鎖 $j=i_0, i_1, i_2, \cdots, i_l=i$ が存在する。

この過程は見かけ上の安定分布(quasi-stationary distribution)の観点から記述することが出来る。見かけ上の安定分布はΞ/0に限った推移行列の最大固有値に対する固有ベクトルとして与えられる。最大固有値は見かけ上の安定分布にあるメタ個体群が１タイムステップで絶滅しない確率を表している。

このモデルには「レスキュー効果」（占有パッチの割合の増加→絶滅率の減少となる効果）の概念が含まれている。占有局所個体群 i の（植民も考慮した）正味の絶滅率は、近くに多くの大きな占有パッチが存在することによって「内的」絶滅率 q_{ii} よりもかなり小さくなり得る。

パッチが有限数であるため、遅かれ早かれメタ個体群は確率１で絶滅する。このような確実に絶滅するケースでは安定分布は絶滅に相当するものを除いて存在しないが、「見かけ上の安定分布」と呼ばれるものは定義できる。それはメタ個体群が絶滅しないという条件下で安定となる分布である。（いつかはものすごい悪運の年が来て必ず絶滅するが、それまでの間安定にとどまる分布）

もし考えているメタ個体群がかなりの時間存続してきたのなら、見かけ上の安定分布における絶滅までの期待時間を、その個体群が絶滅するまでの時間とみなしてよい。（メタ個体群が再導入されたばかりなのか、今の状態のままでずっと存続してきたのかを識別する必要がある。）

メタ個体群のダイナミクスを次の２状態を持つマルコフ連鎖とみなしてみよう。

①メタ個体群が絶滅した状態

②quasi-stationaly 分布の状態

q…quasi-stationaly 分布の状態のメタ個体群が１タイムステップで絶滅する確率

とすると、絶滅までにかかる期待時間は 1/q となる。Q は $2^{n-1} \times 2^{n-1}$ の行列の固有値として求まる。