

# 研究報告書

## 「生態と適応のフィードバック関係における新たな展開」

研究タイプ: 通常型

研究期間: 平成 21 年 10 月～平成 25 年 3 月

研究者: 吉田 丈人

### 1. 研究のねらい

個体群や群集レベルの現象を扱う「生態学」と、生物の適応現象の解明に取り組んできた「進化学」の統合が、新たな課題として近年認識されている。本研究では、代表的な生態現象である生物の数の変化(個体群動態)と、進化や表現型可塑性といった適応現象の関係の解明に取り組んだ。この課題に取り組むため、生物学的メカニズムに基づいた数理モデルを用いて、現実の生物で観測される現象を再現して理解するという研究アプローチを採用し、理論研究と実証研究を密接に連携させた。

進化と表現型可塑性は、進化学者が長年その理解を進めてきた適応現象である。どのような性質をもつ生物がより多くの繁殖成功をもたらすか(適応度が高いか)は、生態学的な条件により決定され、生態現象が適応に決定的な影響を及ぼすと理解されている。一方、適応現象も生態に影響すると予想されるが、相互に密接な関係を持つ可能性はこれまで十分に検証されてこなかった。具体的には、以下の2つの課題について取り組んだ。

① 進化と表現型可塑性という2つの重要な適応現象が、個体群動態という生態現象との関係において、同じ役割をもつのか、それとも異なる役割を持つのか: これまでの研究では進化と表現型可塑性はそれぞれ別々に研究されてきたが、進化と表現型可塑性という種類の異なる適応が、個体群動態などの生態現象との関係において、同等であるのか異なる役割をもつのかは未知の重要な課題であった。

② 局所集団における適応現象(進化動態)と生態現象(個体群動態)の関係に対して、他の集団からの移動分散や遺伝子流動はどのように影響するか: 局所的な集団の適応進化は、空間的なつながりをもつ他の集団からの移動分散や遺伝子流動の影響を強く受けると考えられている。しかし、先行する理論研究の予測はほとんど検証されたことがないほか、生物群集の構造と局所適応の関係など理論研究に残された課題も多い。

### 2. 研究成果

#### (1) 概要

進化と表現型可塑性という異なる適応現象が個体群動態に及ぼす影響を比較するため、最初に理論研究を実施した。捕食者-被食者系において、被食者による防衛には、遺伝的多様性による進化的なメカニズムもあるし、表現型可塑性によるメカニズムもある。そこで、被食者の防衛形質を、遺伝的多様性で表したモデルと可塑性で表したモデルを構築し、捕食者-被食者系の個体群動態を比較した。その結果、進化による適応の方が、より広いパラメーター領域で不安定な動態(個体数振動)を見せることが明らかとなった。さらに、進化と表現型可塑性の両方を組込んだモデルでは、間欠性のある個体数振動と進化動態という興味深い現象も予測された。これらの理論予測を実証することを検討したが、理想の実験系を構築するこ

とができなかった。そのため、実証研究では、進化と表現型可塑性を別々に扱った。

表現型可塑性と個体群動態の関係については、より多くの生物が関係する生物群集においての可塑性の実態やその影響は、これまで検討が進んでいなかった。そこで、防衛において表現型可塑性のある被食者となし被食者の2種と、捕食者1種からなる、3種系の長期培養実験を実施した。被食者による表現型可塑性は、捕食者との密接な関連が予測通りに見られた。また、3種の個体数が交代で振動する興味深い個体群動態が観察された。

進化と個体群動態の関係については、遺伝的多様性とそれに関するトレードオフが重要だと指摘されているが、実際のトレードオフの形については十分な検討が進んでいなかった。そこで、被食防衛と競争能力のトレードオフ関係が微妙に異なる被食者を用いて、捕食者-被食者系の長期培養実験を実施した。その結果、トレードオフのわずかな違いが、個体群動態や進化動態に大きな影響を与えることがわかった。トレードオフの違いを組み込んだ数理モデルにより、観察された個体群動態と進化動態を、少なくとも定性的には説明することができた。

移動分散と遺伝子流動が個体群動態と進化動態に与える影響を評価するため、最初に、移動分散でつながる群集の個体群動態を数理モデルにより評価した。その結果、群集のどの栄養段階が移動分散するかによって、個体群動態への影響が大きく異なること、移動分散の影響は群集がおかれた環境条件にも依存することが明らかとなった。

## (2) 詳細

### 研究テーマA「異なる適応過程(表現型可塑性と進化)が個体群動態に及ぼす影響の比較」

進化と表現型可塑性という異なる適応現象が個体群動態に及ぼす影響を比較する理論研究を行った。捕食者-被食者系において、被食者による被食防衛には、遺伝的多様性をもちいた進化的なメカニズムも存在するし、表現型可塑性によるメカニズムもある。そこで、被食者の防衛形質のばらつきを、遺伝的多様性で表したモデルと可塑性で表したモデルを構築して、捕食者-被食者系の個体群動態を検討した。その結果、進化による適応の方が、より広いパラメータ領域で不安定な動態(個体数振動)を見せることが明らかとなった(図1)。さらに、遺伝的多様性と表現型可塑性の両方を組み込んだモデルでは、間欠性のある個体数振動と進化動態という興味深い現象も予測された。成果は、Yamamichi, Yoshida and Sasaki (2011)として公表した。

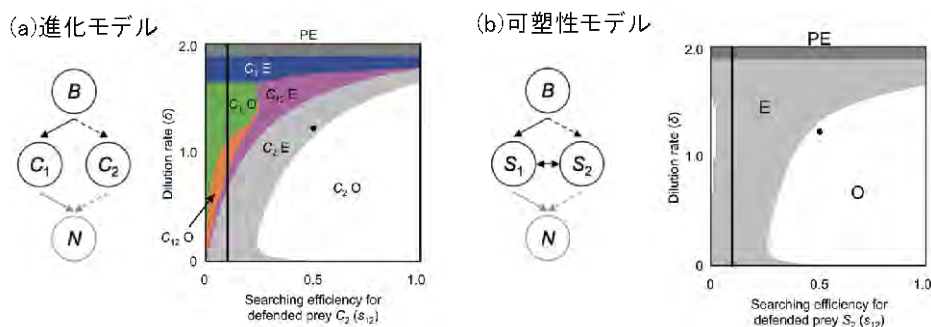


図1. 進化と表現型可塑性は異なる個体群動態をつくる。(a)進化モデルでは、餌種Cに遺伝的多様性( $C_1$ と $C_2$ )が仮定されている。この場合、捕食者-被食者系の希釈率と $C_2$ の防衛形質に対する相図において、より広い領域( $C_1O$ と $C_2O$ )で、個体数振動が予測される。(b)可塑性モデルでは、餌種Sに表現型可塑性( $S_1 \sim S_2$ )が仮定されている。この場合、進化モデルに比べて、個体数振動が予測される相図の領域は狭く、平衡状態が予測される領域が広い。

上記の理論予測を、実際の生物を用いて検証することを検討したが、進化と表現型可塑性の影響のみを比較できるような理想の実験系を構築することができなかった。そのため、実験研究では、進化と表現型可塑性の具体的影響を別々に扱った。

表現型可塑性の個体群動態への影響については、より多くの生物が関係する生物群集においての可塑性の実態やその個体群動態への影響は、これまで検討が進んでいなかった。そこで、表現型可塑性のある被食者とない被食者の2種と捕食者1種からなる3種系の長期培養実験を実施した。被食者による被食防衛の表現型可塑性は、予測通りに捕食者と密接な関連が見られた。また、可塑性をもつ被食者は可塑性をもたない被食者に比べて、栄養塩をめぐる競争に劣っていた。さらに、3種の個体数が交代で振動する興味深い動態が観察された(図2)。3種間の相互作用など生物学的メカニズムを組み込んだ数理モデルにより、観察された適応現象と生態現象を説明しようと試みたが、未知のメカニズムの影響があることがわかり、完全な説明には未だ至っていない。成果の一部は、学会発表 1-4 として公表した。

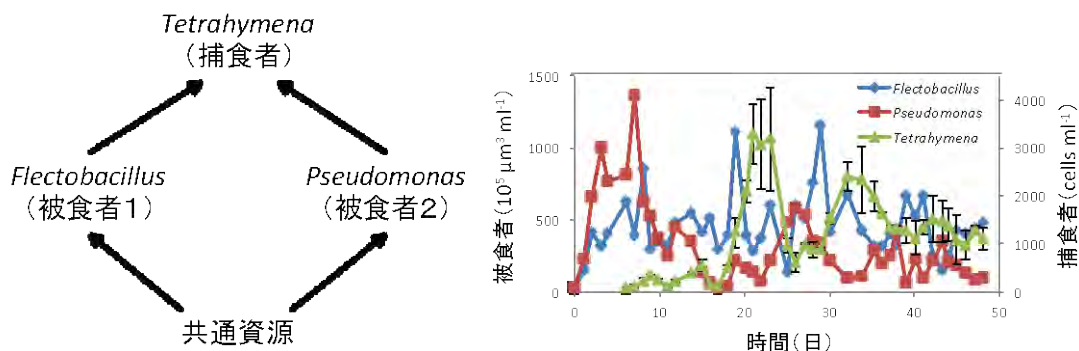


図2. 表現型可塑性が群集の動態に及ぼす影響. *Flectobacillus* は *Tetrahymena* の存在下で細胞を伸長し防衛形態を可塑的にもつが、*Pseudomonas* はそのような可塑性をもたない。3種系では、*Pseudomonas*→*Flectobacillus*→*Tetrahymena* の順番で交代振動が観測された。

進化の個体群動態への影響については、遺伝的多様性とそれに関するトレードオフが重要だと指摘されている。しかし、実際のトレードオフの「形」については、理論的に重要性が指摘されているものの、現実の生物での検証は進んでいなかった。そこで、被食防衛と競争能力のトレードオフ関係が微妙に異なる被食者の遺伝的組合せを用いて、捕食者-被食者系の長期培養実験を実施した(図3)。その結果、トレードオフの形の違いが、個体群動態や進化動態に大きな影響を与えることが明らかとなった。トレードオフの違いを組み込んだ数理モデルにより、観察された個体群動態と進化動態を、少なくとも定性的には説明することができた。成果は、学会発表 1-4 として公表し、投稿論文を執筆中である。

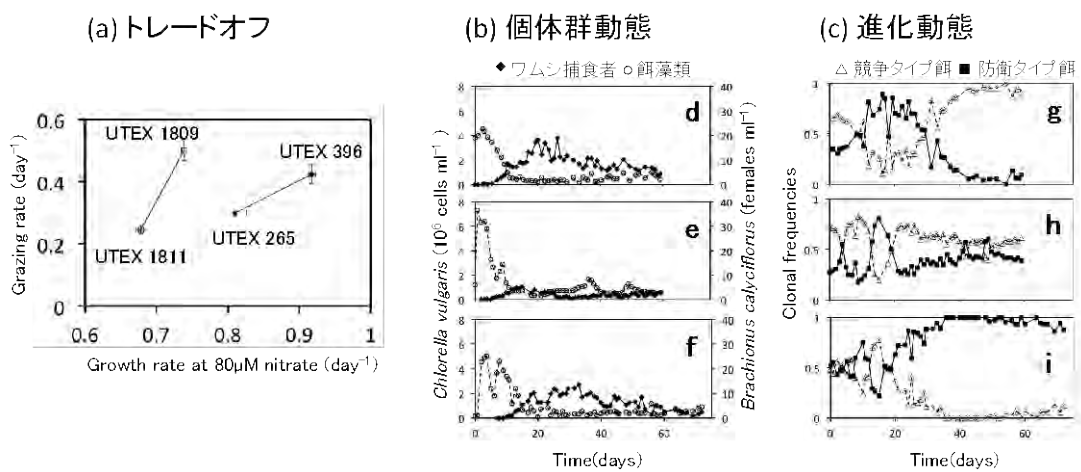


図3. 異なる遺伝的トレードオフによる進化が個体群動態と進化動態に及ぼす影響. (a)捕食者に対する抵抗性と栄養塩をめぐる競争能力の間にトレードオフがあるが、餌藻類のペアによってその「形」が異なる。(b, c)トレードオフの違いは、捕食者-被食者(ワムシー藻類)系の個体群動態や、藻類個体群の進化動態に違いをもたらす。d, g は、UTEX1809とUTEX1811の場合であり、e, g, h, i は、UTEX396とUTEX265の場合である。

研究テーマB「移動分散と遺伝子流動が個体群動態と進化動態に与える影響の評価」

移動分散が個体群動態に与える影響について、移動分散によりつながる2つの群集の個体群動態を数理モデルにより評価した。その結果、群集のどの栄養段階が移動分散するかによって、個体群動態への影響が大きくことなること、移動分散の影響は群集がおかれた環境条件にも依存することが明らかとなった(図4)。成果は、Suzuki and Yoshida (2012)として公表した。また、この研究で見つかった多重安定な個体群動態について研究を進め、一般のレジームシフト理論に貢献するような成果も得られた。

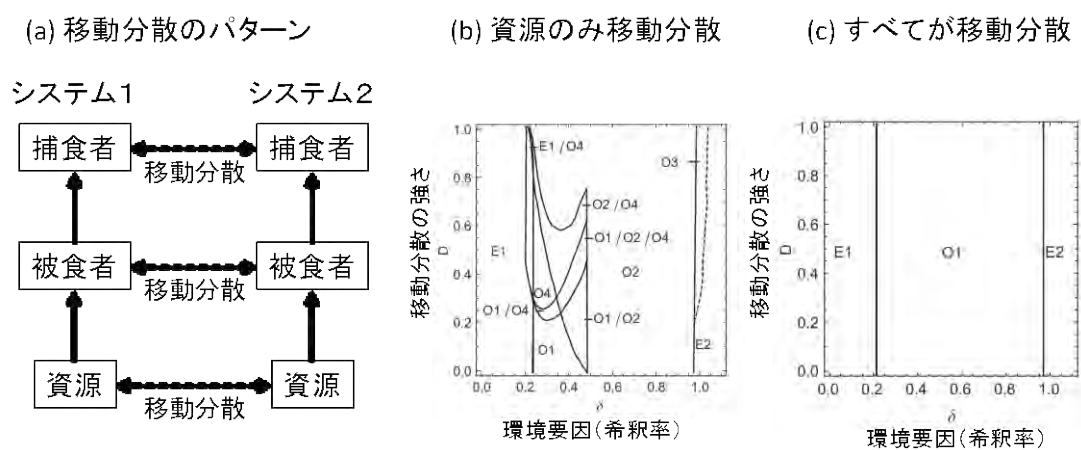


図4. 移動分散が個体群動態に及ぼす影響. (a)2つの群集が、それぞれの栄養段階の移動分散によりつながるが、(b)最も下位の栄養段階(資源)のみが移動分散し、他の栄養段階は移動分散しない場合は、移動分散の強さや環境要因に応じてさまざまな個体群動態が複雑に現れる。一方、(c)すべての栄養段階が移動分散する場合や、被食者と資源が移動分散する場合は、個体群動態は環境要因には影響を受けるものの、移動分散には影響を受けない。E1,E2:平衡状態, O1:空間同調した振動, O2:システム1と2で逆位相の非同調振動, O3:間欠性カオスによる非同調, O4: カオス的な非同調。



### 3. 今後の展開

数理モデルにより興味深い適応現象と生態現象の関連が新しく予測され、一方で、長期培養実験により過去の理論では説明できない適応現象や生態現象も見つかった。理論予測の実証や観測された現象の理論的な説明が残る研究課題もあり、今後も継続して取り組む。理論と実証のすりあわせにより最終的に理解できた適応現象と生態現象の関係について、順次、論文として成果を公表していく。

適応と生態のフィードバック関係は、ゲノム～表現型～個体群～群集という生物学的階層をまたぐ中で見えてくる現象である。近年の分子生物学は、表現型に大きな影響を及ぼす遺伝子とその働きを特定しつつ、膨大な数の遺伝子の動態を観測できるまでに発展した。一方、近年の生態学は、生物間相互作用に関わる重要な生物形質を特定し、その遺伝的背景を観測できるまでに発展した。しかし、ミクロな視点とマクロな視点が統合された生物の全体的な理解には至っておらず、新しい時代の生理生態学(エコフィジオロジー)が求められる。自然環境での生態現象を支える生理メカニズムの理解や、表現型をつくる生理現象の自然環境における実態など、今回のさきがけ研究により、今後目指すべき研究課題が明確になった(図5)。

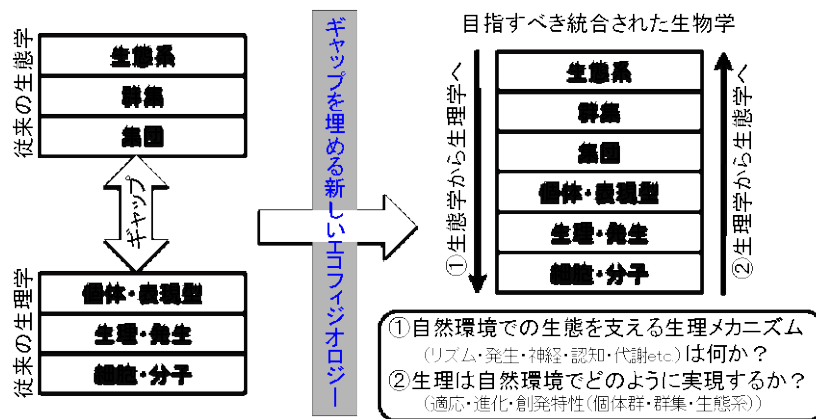


図5. 従来の生態学と生理学のギャップを埋める新しい時代の生理生態学. 生物学的階層をまたいだ課題の解決により、生物の全体的な理解が進むと期待される。

### 4. 自己評価

研究テーマ A・B とともに、当初予定していた計画通りに進めることはできなかったが、研究方向の修正を経て、上述のような新しい成果を得ることができた。また、現在進行中の研究を継続することにより、研究期間中に得られた成果を投稿論文としてまとめ、近いうちに公表することを予定している。研究テーマ A では、当初は進化と表現型可塑性の影響を直接比較できるような実験系の構築をねらっていたが、対象に予定していた生物の特性を評価した結果、理想とする実験系を構築することが困難であることが判明した。そのため、進化と表現型可塑性の影響を別々に評価し、上述のような成果を得ることができた。研究テーマ B では、当初の計画通りに移動分散の効果を理論予測することができたが、実験による理論予測の検証は実験操作手法の開発が思うように進展せず、研究期間中には実施できなかった。一方、理論研究の結果から派生して、生態学的に重要な多重安定性に関する新しい研究を進めることができた。当初の予定通りに研究が進められなかったものの、今後さらに発展させる研究の芽を複数つくれたことに満足している。

また、さきがけ研究により、独立した研究室のスタートアップを完了できたことにも感謝したい。大講座に所属する小さな独立研究室であるものの、そのスタートアップには所属機関から十分な支援がなく、外部資金により新しい研究室の構築を進めざるを得ない。研究室構築のための十分な経済的支援とともに、領域会議などでの交流を通してバーチャル研究所(領域)で得られた研究刺激は、今後の研究の大切な糧となった。

## 5. 研究総括の見解

近年、個体群や群集を扱う「生態学」と生物の適応を扱う「進化学」の統合が新たな重要課題として認識されつつある中で、進化と表現型可塑性という適応現象が個体群動態に及ぼす影響と、他の集団からの移動分散や遺伝子流動が個体群動態と進化動態に与える影響を、理論と実証を連携させて解明するという挑戦的な課題に取り組んだ。まず捕食者-被食者系において被食者の防衛形質の違いが遺伝的多様性により生じるモデルと可塑性で生じるモデルを構築して、それぞれの個体群動態の特徴や、両方のモデルを組み込んだときの動態の変化について理論予測を行いさらにそれを実証する実験を進めた。実証実験は難航したが、3者の個体数が交代で振動する動態の知見や、多重安定な個体群動態の発見など興味深い結果を得たことは評価できる。

## 6. 主な研究成果リスト

### (1) 論文(原著論文)発表

1. Yamamichi M, Yoshida T, Sasaki A. Comparing the effects of rapid evolution and phenotypic plasticity on predator-prey dynamics. *The American Naturalist*. 2011, 178, 287-304.
2. Suzuki K, Yoshida T. Non-random spatial coupling induces desynchronization, chaos and multistability in a predator-prey-resource system. *Journal of Theoretical Biology*. 2012, 300, 81-90.

### (2) 特許出願

研究期間累積件数:0件

### (2) その他の成果(主要な学会発表、受賞、著作物、プレスリリース等)

#### <主要な学会発表・招待講演>

1. Takehito Yoshida "Rapid adaptation and its effect on predator-prey interaction." International Society for Microbial Ecology 13th meeting, シアトル、2010年8月24日、招待講演
2. 吉田丈人「捕食者-被食者系における迅速な適応とその影響」第26回微生物生態学会大会、筑波大学、2010年11月26日、招待講演
3. 山内悠司・鈴木健大・吉田丈人「生物群集の生態-適応フィードバック:表現型可塑性と群集動態の関係」日本陸水学会第76回大会、島根大学、2011年9月23日
4. Takehito Yoshida "Feedback between ecological and adaptive dynamics: experimental study using plankton" 日本生態学会第59回大会、龍谷大学、2012年3月18日

#### <著作物>

1. 吉田丈人・鏡味麻衣子・加藤元海(編著) シリーズ現代の生態学9「淡水生態学のフロンティア」、共立出版、2012年