

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和元年6月17日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K18618

研究課題名(和文) 種間相互作用を考慮した進化的救助の理論と実証

研究課題名(英文) Evolutionary rescue with interspecific interactions: Theory and experiments

研究代表者

山道 真人 (Yamamichi, Masato)

東京大学・大学院総合文化研究科・講師

研究者番号：70734804

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：集団中の対立遺伝子頻度が短い時間スケールで変化する「迅速な進化」による適応が、環境変動や種間相互作用と複雑に影響し合いながら個体群・群集動態に与える影響について、数理モデルを用いて調べた。まず、被食者の適応が捕食者の絶滅を阻止する「間接進化的救助」の理論を発展させ、捕食者と被食者の共進化によって、捕食者絶滅や「ヒドラ効果」(捕食者死亡率の増加が捕食者個体数を増加させる逆説的な現象)が促進・阻止される条件を明らかにした。また、種子休眠などによる世代重複が中程度の時に進化速度が最大になる条件を調べた。さらに、群集における正の頻度依存性と環境変動の相互作用により、多種共存と絶滅が起こる条件を調べた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

人間活動により地球環境が大きく変化していく中で、多くの種が絶滅し生物多様性が減少しつつある一方で、新しい環境に適応することで絶滅を免れる種もいる。そのため、生物の絶滅過程を理解するためには、迅速な進化と環境変動を理解することが重要とされている。本研究は、それらに加えて種間相互作用を考慮することで、個体数と進化の間に複雑なフィードバックが起こり、結果として直感に反する動態が生じうることを示した。

研究成果の概要(英文)：We examined how population and community dynamics are affected by complex feedbacks between “rapid evolution” (i.e., allele frequency changes in populations in short timescales), environmental changes, and interspecific interactions by using mathematical models. First, we developed the theoretical framework of “indirect evolutionary rescue,” where prey adaptation prevents predator extinction. We revealed conditions where predator-prey coevolution promotes or prevents predator extinction as well as the paradoxical “hydra effects,” where increasing predator mortality results in increased predator abundance. Second, we examined conditions where intermediate generation overlaps (due to e.g., seed dormancy) can maximize the speed of evolution. Finally, we revealed how environmental fluctuations and positive frequency-dependence in community dynamics influence species coexistence and extinction.

研究分野：生態学・進化生物学

キーワード：絶滅 適応 進化的救助 ヒドラ効果 個体群動態 種間相互作用 繁殖干渉 捕食

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

従来の生態学では、進化はゆっくりと起こるため、個体数変動などの生態学的プロセスには影響しないと考えられてきた。しかし近年になって、短い時間スケールで集団中の遺伝子頻度に変化する「迅速な進化」が野外で頻繁に起きており、迅速な進化による適応が個体群・群集動態に影響を及ぼしうることがわかってきた (Hendry 2016)。特に、新しい環境への適応進化が速く起こることによって絶滅を防ぐ「進化的救助」という現象は、基礎科学としての生態学と進化生物学を統合するテーマであるだけでなく、人間活動によって変化しつつある環境で、野生生物の保全・管理を行うという応用的な側面からも重要なテーマとして、理論・実証研究の両面から注目を集めている (Bell 2017)。

これまでの進化的救助研究では、単一の集団が外的な環境変動に適応する過程に焦点を当て、初期の個体数・遺伝的多様性や、環境変化の速度などが絶滅確率に与える影響を調べることが多かった。しかし、実際の生態系では多数の種が捕食・寄生・競争・共生などによって相互に影響し合っている。このような種間相互作用と迅速な進化が複雑なフィードバックを持つことで、直感に反する現象も起こりうる。例えば、捕食者の死亡率が増加した時、被食者が迅速に適応することができれば、捕食者への防御を減らし増殖に特化するために、捕食者にとっては餌の質が向上して、結果として絶滅を回避できる「間接進化的救助」(Yamamichi & Miner 2015) という現象が起こる可能性があることが明らかになってきた。

2. 研究の目的

本研究では、環境の変動や種間で起こる相互作用、生活史形質が、迅速な進化や個体数変動、そして進化的救助にどのように影響するか、という問いに注目し、数理モデルを用いて、環境変動・適応進化・種間相互作用が複雑に絡み合った動態についての理解を深めることを目的とした。ここで得られた理論的予測にもとづいて、プランクトンを用いた培養実験や野外観測を行い、実際の生物の生態進化動態を検証していくことが期待される。主に以下の3つのテーマについて解析を行った。

- (1) 被食者の進化と間接進化的救助を解析した Yamamichi & Miner (2015) の理論的枠組みを拡張した、捕食者と被食者が共進化するような状況では、どのような個体群動態が起こるだろうか？
- (2) これまでのプランクトンを用いた培養実験では、実際の湖沼でプランクトンによって生産される休眠卵を含めて個体数変動・進化動態を調べることは難しかった。プランクトンの休眠卵や植物の休眠種子などによって世代重複がある場合、迅速な進化はどれほど起こりやすいだろうか？
- (3) 繁殖干渉などによる「正の頻度依存性」がある群集において、環境変動は絶滅や多種共存にどのような影響をもたらすだろうか？

3. 研究の方法

(1)のテーマについては、捕食者と被食者の個体数と、捕食者の攻撃形質と被食者の防御形質という4つの変数の動態を常微分方程式によって表し、ヤコビ行列にもとづく解析と数値計算を行った。個体群動態は、Lotka-Volterra モデルを一般化したものを考えた。攻撃・防御形質については、多数の遺伝子によって決定される連続的な量的形質を仮定し、相加遺伝分散と適応度勾配の積によって進化動態が決まるとした。さらに、先行研究で提案された共進化モデルの数値計算によって、捕食者の死亡率が捕食者の個体群動態に及ぼす影響に一般的な傾向があるかを調べた。

(2)と(3)については、集団中の遺伝子型頻度・各種の個体数の動態を差分方程式によって表現し、解析と数値計算を行った。(2)では遺伝様式として、クローン繁殖する無性生殖と有性生殖によって決まる量的形質を仮定した。それぞれのモデルについて、ランダムに変動する環境のもとでの遺伝的変異の量と、自然選択に対する短期的な反応を調べた。また、ランダムな変動に加えて一方向に平均値が変化し続ける環境を考え、形質の集団平均値と最適な環境との差がどのような平衡状態に至るかを調べた。(3)では、定常環境における多種共存の条件を調べた後、様々な環境変動を加えた際の絶滅確率と侵入増殖速度を調べた。

4. 研究成果

(1) 共進化による進化的救助とヒドラ効果

個体の形質値のみによって適応度が決まる「頻度非依存性選択」と、個体形質値と集団全体の形質平均値の両方によって適応度が決まる「頻度依存性選択」の両方のモデルのそれぞれについて、間接進化的救助 (図 1A, B) とヒドラ効果 (図 1C, D) が起こる条件を明らかにした。その結果として、頻度非依存性選択のもとで進化的救助が起こりやすいこと、共進化による進化的救助が起こる条件よりも、ヒドラ効果が起こる条件の方が限定的であるが、現実的なモデル・パラメータ設定においてもヒドラ効果が起こりうるということが明らかになった。さらに、先行研究で提唱された共進化モデルにおいても、進化的救助やヒドラ効果が起こりうるが、これまでは見過ごされてきたことがわかった。ここで得られた条件をプランクトンの培養実験系において確かめることで、捕食者の死亡率を増加させた時の個体数変化や絶滅を予測することができると考えられる (Cortez & Yamamichi in press)。

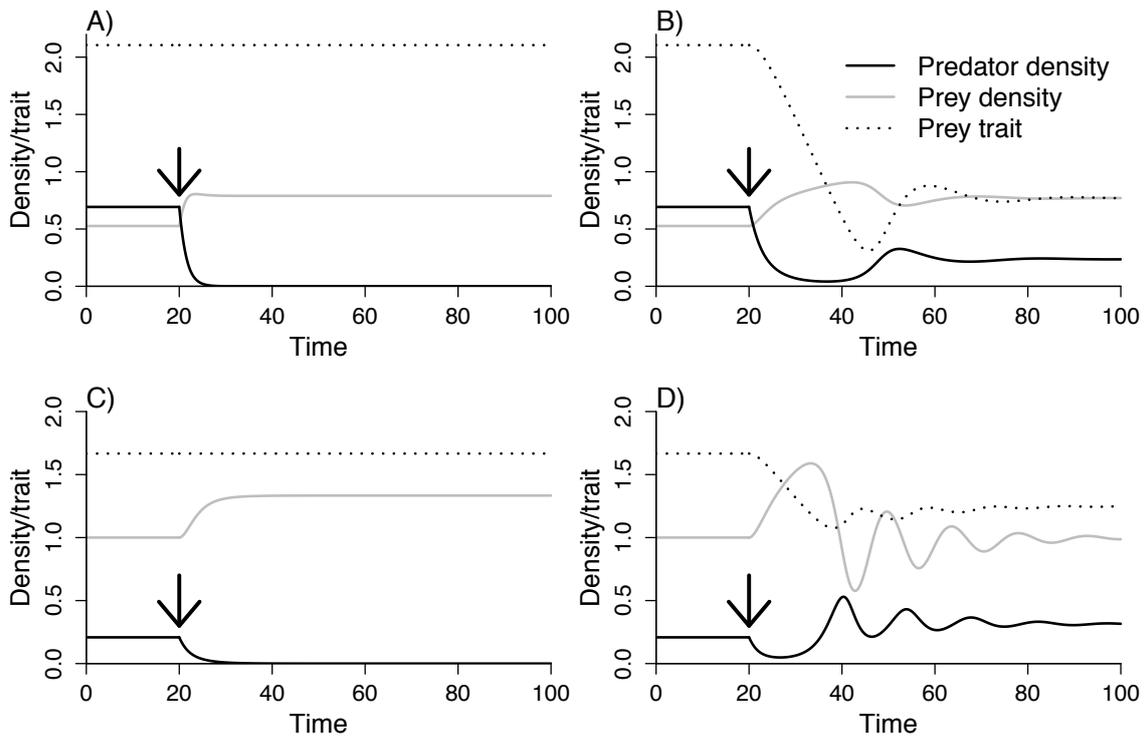


図 1. 間接進化的救助とヒドラ効果。黒実線が捕食者密度を、灰色実線が被食者密度を、黒点線が被食者の防御形質を、矢印は捕食者死亡率が増えたタイミングを示す。被食者が進化しない場合、捕食者は絶滅する (A, C) が、被食者が進化する場合には、防御形質の値が減少し、絶滅を免れる (B, D)。さらに、ヒドラ効果によって捕食者の密度が増加する場合もある (D)。

(2) 中程度の世代重複による進化速度の最大化

ランダムに変動する環境のもとでは、休眠などによって世代重複が大きくなるほど、遺伝的変異が集団中に維持されやすくなる (図 2A)。これは、不利な環境を休眠状態によってやり過ごすことができるため、多様な遺伝子型が存続することによる (ストレージ効果)。遺伝的変異は進化が起こるための必要条件であるため、世代重複が大きくなるほど進化の速度が速くなるようにも思われる。しかし一方で、世代重複が大きくなるほど、集団のほとんどの個体が休眠しており、現在の環境のもとで繁殖する個体の割合は小さくなる。そのため、方向性のある環境変動で形質の集団平均値を見た時には、世代重複が大きいほど進化は遅くなる。この 2 つの

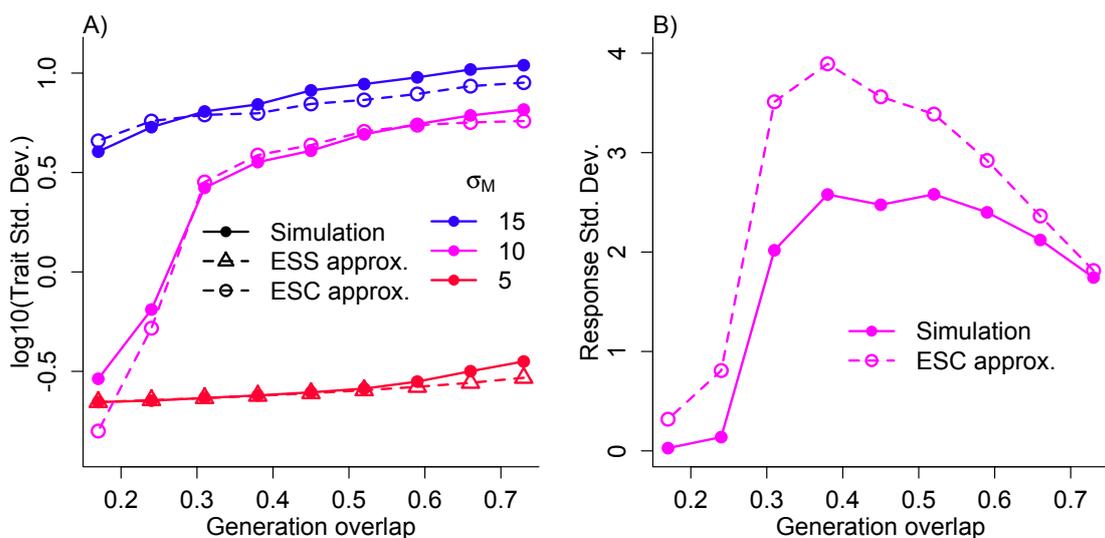


図 2. 世代重複が遺伝的多様性 (A) と進化的な反応 (B) に与える影響。赤線は環境変動が小さい (環境変動の標準偏差 $\sigma_M = 5$) 場合、桃色の線は環境変動が中程度 ($\sigma_M = 10$) の場合、青線は環境変動が大きい ($\sigma_M = 15$) 場合を示す。実線は数値計算の結果を、点線は解析的に得られた近似解を表す。三角点線は形質分布が単峰型の場合の近似を、丸点線は分布が二峰型の近似を示す。世代重複が大きくなるにつれ、集団中の遺伝的多様性は大きくなる (A) が、同時に繁殖を行う個体の割合も減少するため、選択への反応は中程度で最大になる場合がある (B)。

相反する効果の結果として、ランダムにばらつきながらある一定の方向に変化していく環境では、中程度の世代重複が進化速度を最大化し、環境の最適値と集団の平均形質値の差を最小化しうることが明らかになった (図 2A)。これは、選択圧の強さと環境変動のばらつきが中程度であり、方向的な変化が速すぎない場合に起こり、そうでない場合には、世代重複が大きいほど進化が遅くなることがわかった。無性生殖の場合には進化的分岐が起きて形質分布が二峰型になりやすいが、有性生殖との根本的な違いはなかった。以上のことから、野外で迅速な進化や進化的救助の起こりやすさを予測する際には、世代重複の程度と選択圧の性質を調べるのが重要であると考えられる (Yamamichi et al. in press)。

(3) 正の頻度依存性・環境変動と多種共存

2 種からなる群集動態において、繁殖干渉などによる正の頻度依存性が働く場合、少数派が絶滅し多数派が存続することになる。これと資源競争などによる負の頻度依存性が同時に働く場合、中程度の頻度で共存が起こるが、どちらかの頻度がある閾値よりも小さくなると、絶滅が起こる。結果として、環境変動が 2 種に同じように影響する場合には絶滅が起こりにくい、環境変動がある種にとっては有利で別の種にとっては不利なように働く場合、絶滅が起こりやすくなる。従来の群集生態学では、後者のように環境変動の相関が負となる状況でストレージ効果が働きやすく、侵入増殖速度が正になって多種共存しやすいと考えられてきた。しかし、正の頻度依存性がある場合、環境変動の相関がむしろ正である方が共存を維持することを示すことができた (Schreiber, Yamamichi, & Strauss in press)。

<引用文献>

- Bell G (2017) Evolutionary rescue. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 605-627.
Cortez MH, Yamamichi M (in press) How (co)evolution alters predator responses to increased mortality: extinction thresholds and hydra effects. *Ecology*.
Hendry AP (2016) *Eco-evolutionary Dynamics*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
Schreiber SJ, Yamamichi M, Strauss SY (in press) When rarity has costs: coexistence under positive frequency-dependence and environmental stochasticity. *Ecology*.
Yamamichi M, Hairston NG Jr, Rees M, Ellner SP (in press) Rapid evolution with generation overlap: the double-edged effect of dormancy. *Theoretical Ecology*.
Yamamichi M, Miner BE (2015) Indirect evolutionary rescue: prey adapts, predator avoids extinction. *Evolutionary Applications* 8: 787-795.

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 11 件)

- (1) Cortez MH, Yamamichi M (印刷中) How (co)evolution alters predator responses to increased mortality: extinction thresholds and hydra effects. *Ecology*、査読有
- (2) Yamamichi M, Hairston NG Jr, Rees M, Ellner SP (印刷中) Rapid evolution with generation overlap: the double-edged effect of dormancy. *Theoretical Ecology*、査読有
DOI: 10.1007/s12080-019-0414-7
- (3) Schreiber SJ, Yamamichi M, Strauss SY (印刷中) When rarity has costs: coexistence under positive frequency-dependence and environmental stochasticity. *Ecology*、査読有
DOI: 10.1002/ecy.2664
- (4) 山道真人 (印刷中) 進化か、絶滅か: 間接進化的救助とヒドラ効果. 数理解析研究所講究録、査読無
- (5) Yamamichi M, Klauschies T, Miner BE, van Velzen E (2019) Modelling inducible defences in predator-prey interactions: assumptions and dynamical consequences of three distinct approaches. *Ecology Letters* 22: 390-404、査読有
DOI: 10.1111/ele.13183
- (6) Yamamichi M, Kazama T, Tokita K, Katano I, Doi H, Yoshida T, Hairston Jr. NG, Urabe J (2018) A shady phytoplankton paradox: when phytoplankton increases under low light. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20181067、査読有
DOI: 10.1098/rspb.2018.1067
- (7) Toju H, Peay KG, Yamamichi M, Narisawa K, Hiruma K, Naito K, Fukuda S, Ushio M, Nakaoka S, Onoda Y, Yoshida K, Schlaeppli K, Bai Y, Sugiura R, Ichihashi Y, Minamisawa K, Kiers ET (2018) Core microbiomes for sustainable agroecosystems. *Nature Plants* 4: 247-257、査読有
DOI: 10.1038/s41477-018-0139-4
- (8) 山道真人 (2018) カタツムリから考える種分化・多型の維持・共進化. 日本数理生物学会ニュースレター 85: 2-6、査読無
<http://www.jsmb.jp/newsletter/backnumbers/NL-85.pdf>
- (9) Yamamichi M, Hosono M (2017) Roles of maternal effects in maintaining genetic variation: Maternal storage effect. *Evolution* 71: 449-457、査読有
DOI: 10.1111/evo13118

- (10) Toju H, Yamamichi M, Guimarães PR Jr., Olesen JM, Mougi A, Yoshida T, Thompson JN (2017) Species-rich networks and eco-evolutionary synthesis at the metacommunity level. *Nature Ecology & Evolution* 1: 0024、査読有
DOI: 10.1038/s41559-016-0024
- (11) 山道真人 (2017) 変動環境のもとで多様性を維持するストレージ効果. 日本数理生物学会 ニュースレター 81: 18-19、査読無
<http://www.jsmb.jp/newsletter/backnumbers/NL-81.pdf>

〔学会発表〕 (計 15 件)

- (1) Yamamichi M, Hairston Jr. NG, Rees M, Ellner SP. "Rapid evolution with generation overlap: the double-edged effect of dormancy". 日本生態学会第 66 回大会. 2019 年 3 月 16 日.
- (2) 山道真人 「種内の多様性が駆動する群集動態」 ゲーム理論ワークショップ 2019. 2019 年 3 月 3 日.
- (3) 山道真人 「適応進化と個体群動態のフィードバック理論に関する新展開」 生態研研究集会「異なるマクロ生物学分野のインタープレイ」 2018 年 10 月 28 日.
- (4) 山道真人 「個体群動態と形質進化のフィードバック」 第 15 回生物数学の理論とその応用. 2018 年 9 月 11 日.
- (5) 山道真人 「表現型可塑性の数理モデリング：適応と個体群動態の理解に向けて」 日本進化学会第 20 回大会. 2018 年 8 月 24 日.
- (6) Yamamichi M, Ellner SP, Hairston Jr. NG. "Double-edged effect of dormancy on rapid evolution: Contemporary evolution meets storage effect". 103rd Ecological Society of America Annual Meeting. 2018 年 8 月 7 日.
- (7) 山道真人 「生態学と遺伝学の融合に向けた生態と進化のフィードバック研究」 遺伝研研究会「マクロ生態学と遺伝学の融合」. 2018 年 4 月 14 日.
- (8) 山道真人 「絶滅か、進化か：進化的救助と遺伝的救助」 日本生態学会第 65 回大会. 2018 年 3 月 15 日.
- (9) Yamamichi M. "Toward an integration of population genetics and eco-evolutionary dynamics". DynaTrait Meeting 2017. 2017 年 10 月 9 日.
- (10) Yamamichi M, Lyberger K, Patel S. "Relationships between models of antagonistic coevolution: Genetic architecture and interaction types". 日本進化学会第 19 回大会. 2017 年 8 月 24 日.
- (11) Yamamichi M, Hairston Jr. NG, Ellner SP. "Rapid evolution affects how populations respond to environmental fluctuations". 102nd Ecological Society of America Annual Meeting. 2017 年 8 月 10 日.
- (12) Yamamichi M, Hosono M. "Roles of maternal effects in maintaining genetic variation: Maternal storage effect". 日本生態学会第 64 回大会. 2017 年 3 月 16 日.
- (13) Yamamichi M. "How does rapid evolution alter the theory of population ecology?". 第 32 回個体群生態学会大会. 2016 年 11 月 4 日.
- (14) 山道真人 「群集の理解における進化の役割」 日本微生物生態学会第 31 回大会. 2016 年 10 月 24 日.
- (15) Yamamichi M, Kazama T, Tokita K, Katano I, Doi H, Yoshida T, Hairston Jr. NG, Urabe J. "A shady phytoplankton paradox: Why phytoplankton increases under low light". 101st Ecological Society of America Annual Meeting. 2016 年 8 月 9 日.

〔図書〕 (計 1 件)

- (1) 山道真人 (2019) 第 12 章「生態化学量論から読み解く進化と生態のフィードバック」. 遺伝子・多様性・循環の科学：生態学の領域融合へ（門脇浩明・立木佑弥編）：289-306, 京都大学学術出版会 ISBN: 978-4814001903. 招待執筆・査読有.

6. 研究組織

- (1) 研究分担者 なし
(2) 研究協力者 なし

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。