

平成 22 年 6 月 3 日現在

研究種目：若手研究 (A)  
 研究期間：2007～2009  
 課題番号：19687002  
 研究課題名（和文）個体群動態の進化生物学：藻類-動物プランクトン系における実験的研究  
 研究課題名（英文）Eco-evolutionary dynamics of predator-prey systems: experimental study using plankton microcosms  
 研究代表者  
 吉田 丈人 (YOSHIDA TAKEHITO)  
 東京大学・大学院総合文化研究科・准教授  
 研究者番号：40447321

研究成果の概要（和文）：短い時間スケールで起こる「迅速な進化」がさまざまな生物で発見されている。本研究では、迅速な進化が個体数の変化や進化ダイナミクスにどのように影響するかに注目した。まず、迅速な進化を引き起こすための遺伝的多様性が、捕食抵抗性と競争能力のトレードオフの形にあることを示した。また、そのようなトレードオフの形に依存して、これまで観測されたことのないような個体数振動のパターンが表れることを見いだした。

研究成果の概要（英文）：Organisms can evolve at a very short-time scale and such rapid evolution has been reported by many studies. This study focused on how rapid evolution influences population and evolutionary dynamics. I found that there was a substantial variation in the shape of a tradeoff between predation resistance and competitive ability in an algal population, which produces the genetic diversity that makes rapid evolution possible to occur. Then, I observed strange population dynamics of a predator-prey system, depending on the shape of the tradeoff.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	14,400,000	4,320,000	18,720,000
2008年度	2,000,000	600,000	2,600,000
2009年度	3,000,000	900,000	3,900,000
年度			
年度			
総計	19,400,000	5,820,000	25,220,000

研究分野：生態学、進化生物学、陸水学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：個体群動態、進化、ケモスタット、プランクトン、クロレラ、ワムシ

## 1. 研究開始当初の背景

従来、進化は長い時間スケールで起こる現象だと考えられてきた。しかし近年、かなり短い時間スケールで起こる「迅速な進化」が数多く報告されている。迅速な進化は、個体群

増殖速度や競争能力などの生活史形質でも見られる。この事実は、ある生物の生活史パラメーターは時間的に変化せず一定であるという、従来の生態学における重要な仮定に変更を迫っている。また、迅速な進化は、個体群動態を始めとする多くの生態学的現象

に大きな影響を与えるだろうと予想されている。

このような背景にあって、私と共同研究者は世界に先駆けて、迅速な進化が個体群動態に与える影響を実証的に明らかにした。すなわち、迅速な進化の原材料である餌藻類の遺伝的多様性を操作すると、餌生物-捕食者系である藻類 (*Chlorella vulgaris*)-ワムシ (*Brachionus calyciflorus*) 系の個体数振動が大きく変化することを発見した。この研究では藻類遺伝型組成の変化 (すなわち迅速な進化) の実態は、数理モデルにより強く示唆されただけであった。その後私達は、藻類遺伝型の組成を迅速に評価する手法 (AsQ-PCR) を新しく開発し、藻類遺伝型組成の変化を直接観察することに成功した。

本研究ではこれまでの研究方向を発展させ、進化と生態の相互関係の理解を深化させることを目的とした。具体的には、AsQ-PCRの手法を最大限に生かすことで、遺伝型間トレードオフの「形」に見られる変異を調べ、その変異が個体群動態と進化ダイナミクスに及ぼす影響について検討した。

## 2. 研究の目的

### (1) 個体群動態・進化ダイナミクスにおけるトレードオフの形の重要性

遺伝型間トレードオフの「形」は、遺伝的多様性の維持・進化ダイナミクス・個体群動態に大きな影響を与えると予想されている。しかし、トレードオフの「形」にどのような変異が存在するのかや、異なる「形」をもつトレードオフの役割を調べた実証研究はほとんどない。そこで本研究では、藻類のクロレラを対象にして、その遺伝子型間にどのようなトレードオフの「形」が存在するのかを調べた。トレードオフの関係をもつ形質として、捕食者のワムシに対する捕食抵抗性と、制限栄養塩をめぐる競争能力に着目した。

さらに、異なるトレードオフの形が、どのような進化ダイナミクスと個体群動態を作り出すかを調べるため、ワムシ-藻類系の長期培養に取り組んだ。

### (2) 振動選択が作り出す個体数振動

遺伝型頻度の振動 (振動選択) によって個体数の振動が産み出されるかどうかを、実験的に検証した。数理モデルは、藻類遺伝子型間トレードオフがより極端であるほど (捕食抵抗性がより大きく、またそのコストがより大きい時に)、個体数が振動しやすいと予測している。逆に、捕食抵抗性のコストが小さいときには、振動選択は起こるが、個体数振動の振幅はとても小さなものになると予測さ

れている。そこで、藻類をワムシと共に飼育し、個体群動態と進化動態を長期に観測して、振動選択がどのような個体数変動をもたらすかを確かめた。

## 3. 研究の方法

### (1) 個体群動態・進化ダイナミクスにおけるトレードオフの形の重要性

#### ①藻類-ワムシの連続培養系 (ケモスタット実験系) の確立

新しく着任した東京大学において、ケモスタット実験系を新規に構築した。培養恒温室とケモスタット実験系のセットアップ・ケモスタットの試運転と調整など、初期には相当量の時間と費用が必要であった。

#### ②AsQ-PCRの修正

AsQ-PCR は、マイクロサテライト遺伝子の PCR 産物を利用して、藻類遺伝型ペアからなる藻類集団内の遺伝型頻度を、定量的にかつ迅速に評価する効率的で斬新な方法である。PCR 増幅速度が対立遺伝子間で異なる場合があるので、同じ速度で増幅される対立遺伝子をもつ遺伝型ペアを最初に選択しなければならない。藻類株保存施設から藻類株を得て、対立遺伝子の決定を行って株の単系統性を確認した後、AsQ-PCR が使用できる遺伝型ペアを選択した。

#### ③トレードオフの「形」の評価

AsQ-PCR が使用できる藻類遺伝型ペアについて、各遺伝型の生活史形質 (ワムシの捕食に対する抵抗性・栄養塩-増殖速度曲線) を短期実験により評価し、どのようなトレードオフの「形」を見せるかを確認した。

### (2) 振動選択が作り出す個体数振動

振動選択がどのような個体数振動をもたらすかを長期実験で確認した。複数の遺伝子型からなる藻類個体群をワムシとともにケモスタットで培養し、長期にわたって個体群動態を観測した。

## 4. 研究成果

### (1) 新規の実験系の確立

#### ①連続培養系の確立

緑藻とワムシからなる実験群集の連続培養系 (ケモスタット実験系) を新規に東京大学にて立ち上げた。当初は藻類個体群へのバクテリアの汚染が問題であったが、藻類を単離して単独培養に成功した。当初は、藻類とワムシの長期培養が困難であったが、最終的には問題を解決し長期培養が可能となった

(図1)。

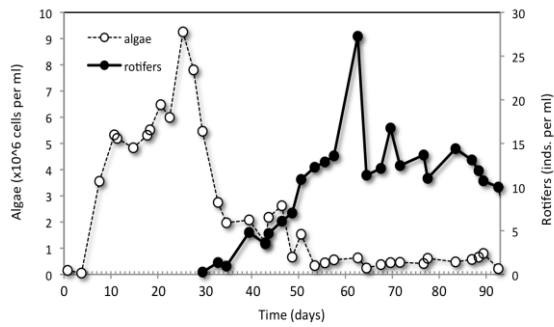


図1. ワムシ-藻類系の個体群動態の長期観察.

## ②AsQ-PCR法の修正

緑藻の異なる遺伝子型(クローン)の相対頻度を定量できるAsQ-PCR法(Allele specific Quantitative PCR)のプロトコルを改訂し、信頼できる推定方法として適用できることを確認した。

## (2)トレードオフの「形」の評価

複数の藻類遺伝子型ペアについてトレードオフの「形」を評価した。トレードオフの形は、ワムシと藻類からなる捕食者-被食者系の個体群動態と進化動態に影響を与える重要な要因であることが理論モデルにより予測されている。本研究で材料としている藻類のクロレラは無性生殖のみにより増殖するため、個体群はクローンの集合である。様々な藻類遺伝子型を単離し、AsQ-PCR法により遺伝子型頻度が評価できる遺伝子型ペアについて、ワムシ捕食者に対する抵抗性と、異なる栄養塩濃度における増殖速度(競争能力の指標)を測定した。その結果、藻類遺伝子型ペアによってトレードオフの形が大きく異なることが明らかとなった(表1)。ある藻類遺伝子型のペアでは、捕食に対する抵抗性と競争能力の間にトレードオフ関係が見いだされたが、トレードオフ関係がなく一方の藻類遺伝子型がいつも適応的となるペアも見つかった。さらに、先行研究ではトレードオフ関係にあるとされた株ペアから単離された遺伝子型ペアが必ずしもトレードオフ関係を持たず、株内に相当の遺伝的多様性が存在することが明らかとなった。しかし、個体群動態と進化動態に対するトレードオフの形の効果を検証するには時間が足らず、今後の課題として残った。

クローン株 組み合わせ	UTEX 396	UTEX 265	396の方が増殖速度は速いが捕食抵抗性は変わらない
増殖速度	速い	遅い	
捕食抵抗性	同程度	同程度	
クローン株 組み合わせ	UTEX 395	UTEX 265	395と265の間には進化的トレードオフはない
増殖速度	遅い	速い	
捕食抵抗性	低い	高い	
クローン株 組み合わせ	UTEX 1809	UTEX 1811	1809と1811の間には弱い進化的トレードオフがある
増殖速度	やや速い	やや遅い	
捕食抵抗性	低い	高い	

表1. 藻類遺伝子型間のさまざまなトレードオフ。ワムシ捕食者に対する抵抗性と制限栄養塩をめぐる競争能力の間にトレードオフ関係が存在すると予想されているが、実際はさまざまな関係がある。

## (3) 振動選択が作り出す奇妙な個体群動態

藻類とワムシの個体群動態において、従来の捕食者-被食者モデルでは説明できない現象を発見した。すなわち、ワムシ捕食者の密度が大きく変動するのに対して、被食者である藻類の密度はほとんど変化せず、あたかもワムシと藻類の間に捕食-被食関係が存在しないかのように見える現象である(図2)。従来の理論では説明できないこの現象が、藻類個体群中に異なる形質(捕食防衛と栄養塩をめぐる競争能力)をもつ藻類遺伝子型(クローン)が存在し、自然選択によりそれらの頻度が互いに補償するように変化することで生じることが、数理モデルによる解析によりわかった(図3)。同様の奇妙な動態は、大腸菌-ファージの系でも観測されており、同様のメカニズム(自然選択による遺伝子型頻度の周期的変化)により説明できることを明らかにした(図2)。これらの結果は、捕食者-被食者系の動態に関する従来の理論に改訂を迫るものであり、個体群動態の新しい理解を提供するものである。

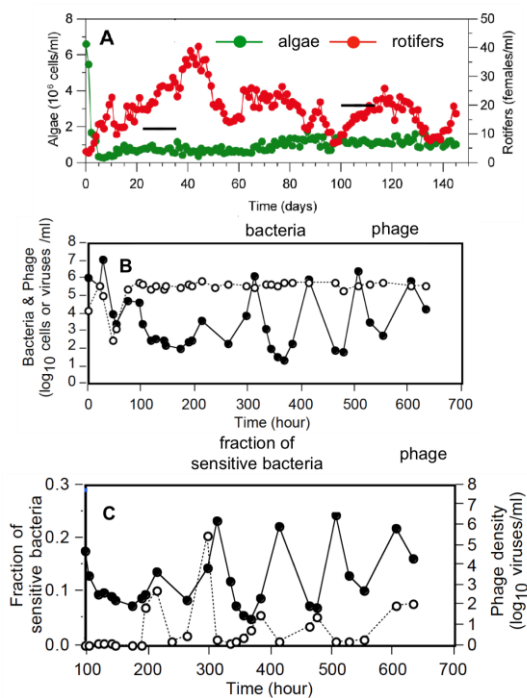


図2. 奇妙な個体群動態. A) ワムシ-藻類系の奇妙な個体群動態. B) ウィルス-細菌系の奇妙な個体群動態. C) Bの個体群動態は、ウィルス個体数と感受性細菌の割合の振動によって説明される.

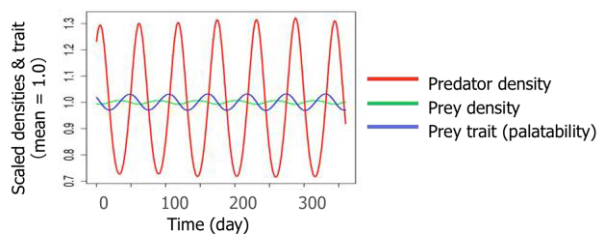


図3. 奇妙な個体群動態を説明する数理モデル. 捕食者の密度は大きく変動するが、餌生物の密度の変動は小さく抑えられ、餌生物の形質（ここでは食べられやすさ）が捕食者の大きな変動をもたらす.

#### (4) 新しい研究方向性の提案

今後の研究方向性として重要な進化生物学と群集生態学の密接な連携を議論するため、新しい教科書を編集・執筆した。従来の群集生態学においては、迅速な進化や表現型可塑性といった生物の適応反応が、個体数の変化や種組成にとって重要な決定要因となる可能性はほとんど議論されてこなかった。本研究が扱うワムシと藻類の実験系での成果や、その他の生物での研究例を用いて、適応反応と生物群集の関係を詳しく論じた。その中で、同じ適応反応であっても、迅速な進化と表現型可塑性は生物群集への影響に大きな違いを持つことを予測し、今後の研究が目指すべき目標を提示した。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計2件)

① Jones LE, Becks L, Ellner SP, Hairston NG Jr, Yoshida T, Fussmann GF. Rapid contemporary evolution and clonal food web dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 査読有 364, 1579-1591 (2009)

② Yoshida T, Ellner SP, Jones LE, Bohannan BJM, Lenski RE, Hairston NG Jr. Cryptic population dynamics: rapid evolution masks trophic interactions. *PLoS Biology* 査読有 5, 1868-1879 (2007)

[学会発表] (計7件)

① 吉田丈人、被食者の適応が捕食者-被食者の個体群動態に影響する、日本数理生物学会、2009年9月9日、東京大学

② T. Yoshida, Eco-evolutionary dynamics of predator-prey systems: theory and empirical tests, International Symposium on Quantitative Ecology, 2009年10月10日、台湾大学(台北)

③ 吉田丈人、現実の捕食者-被食者系の動態はどこまで理解できるか?、RIMS 研究集会第6回生物数学の理論とその応用、2009年11月11日、龍谷大学セミナーハウス(京都市)

④ T. Yoshida, Evolutionary and ecological dynamics of predator-prey systems in microcosms, 第10回日本進化学会、2008年8月22日、東京大学

⑤ 吉田丈人、進化生物学からせまる、第56回日本生態学会、2009年3月18日、盛岡市

⑥ 吉田丈人、迅速な適応が生み出す相互作用の変化とその影響: プランクトン性藻類の事例、第56回日本生態学会、2009年3月21日、盛岡市

⑦ 吉田丈人ほか、迅速な進化が捕食者-被食者間の相互作用を隠す、日本陸水学会、2007年9月13日、茨城大学

[図書] (計1件)

① 大串隆之、近藤倫生・吉田丈人 (編)、京都大学学術出版会、シリーズ群集生態学第2巻「進化生物学からせまる」、2009, 327

#### 6. 研究組織

(1) 研究代表者

吉田 丈人 (YOSHIDA TAKEHITO)  
東京大学・大学院総合文化研究科・准教授  
研究者番号: 40447321