

**科学研究費助成事業 研究成果報告書**

平成 29 年 6 月 1 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26291088

研究課題名(和文) 種内多様性の具体性に着目した生態-適応フィードバック研究の新展開

研究課題名(英文) Exploring the effects of the details of intra-specific diversity on the eco-evolutionary dynamics of a plankton community

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,300,000円

研究成果の概要(和文)：進化や表現型可塑性による適応現象と個体数変化といった生態現象が密接に関連する「生態-適応フィードバック」の存在が明らかになりつつある。その理解を「種内多様性の具体性」の新しい視点から深化させる研究に取り組んだ。その結果、遺伝的構成のわずかな違いによって、異なる進化と生態のダイナミクスが引き起こされることがわかった。本研究により、遺伝的多様性の質的な違いが生態系に大きな影響を与えることがあると示され、生物多様性の一側面である遺伝的多様性を考慮する重要性が、今まで以上に示された。

研究成果の概要(英文)：The existence of ecology-evolutionary feedback, in which ecological dynamics such as population dynamics and evolutionary dynamics of adaptation are closely related, is increasingly demonstrated in various systems. This research deepened its understanding from a new perspective of details of intra-specific diversity. The results showed that slight differences in genetic diversity can cause very different evolutionary and ecological dynamics. This implies that qualitative differences in genetic diversity can have a major impact on ecosystems and the importance of considering genetic diversity more than previously thought.

研究分野：生態学

キーワード：進化 表現型可塑性 トレードオフ 藻類 適応 数理モデル

### 1. 研究開始当初の背景

生物がもつ形質は一定ではなく、遺伝的多様性にもとづく小進化や、環境変化に対する表現型の可塑性により、ダイナミックに変化しうることが広く知られるようになってきた。近年、このような形質変化による適応プロセスが、生物間相互作用に影響して個体群動態などの生態プロセスを変え、反対に、個体群動態の生態プロセスが変動する選択圧をつくり適応プロセスに影響するという、双方向的な「生態-適応フィードバック (eco-evo interaction, eco-evo dynamics と呼ばれる)」が注目されている。この生態-適応フィードバックは、長周期の振動や隠れた振動など、これまでの生態学では未知であった個体群動態パターンをつくり出す。生態-適応フィードバックの存在は、当初は実験個体群で明らかにされてきたが、最近では野外の生物集団においてもその重要性が指摘されている。生物間相互作用や個体群動態を扱う群集生態学では、このような生物形質のダイナミックな変化の影響は従来ほとんど考慮されておらず、生態-適応フィードバックの視点は群集生態学に新たな展開をもたらすと期待されている。

申請者とその共同研究者は、植物プランクトンと動物プランクトンを用いたマイクロゾム実験により、生態-適応フィードバックの実態を明らかにしてきた。そのうち、防御形質の迅速な進化（個体群動態と同じ時間スケールで起こる小進化）による適応が、捕食者-被食者系の相互作用や個体群動態を大きく改変することを示した研究は、先駆的な研究として評価されている。しかし、生態-適応フィードバックの実態解明には、まだ多くの課題が残っている。特に、生物の適応をもたらす源となる「種内多様性の具体性」については、深く考慮されていない。これまでの研究では、一つの形質に注目した種内多様性、種内多様性の有無や遺伝子型数など、単純な観点から種内多様性の影響が検討されてきた。しかし、種内多様性の具体性はそれらにとどまらない。生物の表現型は多くの形質から構成されるが、そのような複数の形質から見た種内多様性の影響は十分に検討されていない。また、異なる遺伝子型の数だけでなく、それらのもつ形質の具体的な分布の影響も、ほとんど評価されていない。しかし、数理モデルによる理論研究は、これらの種内多様性の具体性が、全く異なる生態-適応フィードバックをつくりだすことを予測している。

また、より総合的な生態-適応フィードバックの理解のためには、適応をもたらす代表的なメカニズムである進化と表現型可塑性の影響を比較する必要がある。一般的に、表現型可塑性は環境変動に対して有利であり、表現型可塑性の方が進化より素早く適応できると考えられている。一方、迅速な適応をもたらす進化（小進化）も多くの生物で報告されている。選択圧の変化をもたらす環境変動には、昼夜変化など短いものから季節変化など

長いものまでさまざまな時間スケールがある。このような異なる時間スケールの環境変動が、進化と表現型可塑性の相対的な重要性にどう影響し、さらにどのような生態-適応フィードバックをつくるかは、ほとんど検討されてこなかった。数理モデルによる理論研究は、環境変動の時間スケールにより、進化と表現型可塑性の重要性が交代する可能性を示唆している。

これらの背景に基づいて、本研究では、プランクトン生物の捕食者-被食者系(ワムシ-藻類系)を研究対象として、下記の研究目的を設定した。

### 2. 研究の目的

進化や表現型可塑性による適応のダイナミクスと、生物間相互作用や個体群動態といった生態のダイナミクスが密接に関連する「生態-適応フィードバック」の存在が明らかになりつつある。その理解を「種内多様性の具体性」の新しい視点から深化させることを目的に、マイクロゾム実験と数理モデル解析を組み合わせる手法で、次の課題に取り組んだ。(1) 種内変異の具体的な分布パターンにより異なる予測される生態-適応フィードバックの実態解明、(2) 複数形質の関係(トレードオフ vs. シナジー) がもたらす生態-適応フィードバックの改変の理解、(3) 環境変動の時間スケールに依存する適応メカニズム(進化 vs. 可塑性)の重要性と生態-適応フィードバックへの影響の理解、の3課題である。

### 3. 研究の方法

(1) 被食者における防衛形質の種内変異の分布パターンとその影響

#### ① 種内変異の分布パターンの作出

防衛形質と競争能力における遺伝子型間のトレードオフ関係について、多数の藻類遺伝子型を用いて、異なるトレードオフ形状をもつ藻類集団を作出した。無性生殖によりクローンをつくり、遺伝的に異なる形質をもつことが知られているクロレラ(緑藻)を用いる。複数のクロレラ株を培養保存機関から取り寄せ、それぞれの株から単離した遺伝子型について、防衛能力(ワムシ捕食者からの捕食圧)と競争能力(異なる栄養条件での増殖速度)を既存の培養実験法により評価した。複数の遺伝子型の特性に基づいて、異なるトレードオフ形状をもつ集団を作出した。

#### ② 生態-適応フィードバックの評価: 異なるトレードオフ形状の比較

①で作出した異なるトレードオフ形状をもつ藻類集団を、ワムシ捕食者と一緒にケモスタットで長期培養し(図1)、藻類遺伝子型の頻度変化(遺伝子変異を用いた qPCR 法により観測)と、藻類とワムシの個体群動態を同時に観測した。また、既存の数理モデルにトレードオフ形状の観測値を取り入れ、観測された生態-適応フィードバックが説明できる

か検証した。

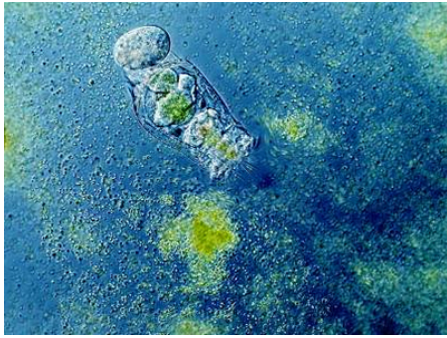


図1. 実験生態系を構成する藻類(クロレラ)と、それを捕食する動物プランクトン(ワムシ)

### (2) 被食者の複数形質による防衛とその影響：2つの防衛形質の関係

藻類がもつ2つの防衛形質の関係を評価する短期培養実験を行った。捕食者の排出する化学物質(カイロモン)に暴露されて、群体(イカダ状コロニー)と集塊(ランダムな細胞集合)を可塑的に形成するイカダモ(緑藻)を用いた。イカダモを、異なる捕食者(小型のワムシ・大型のミジンコ)と異なる栄養条件(高・低)で培養し、群体形成と集塊形成の発現を測定した。これらの実験結果から、2防衛形質がどのような相関関係(トレードオフ vs. シナジー)を持つかを評価した。また、当初は複数形質がもつ生態-適応フィードバックへの影響を評価する長期培養実験を計画していたが、実験に必要な準備が予定通りに進まず実施できなかった。

### (3) 進化と表現型可塑性の相対的重要性と環境変動の時間スケールの関係

当初は、遺伝的変異をもつ被食者藻類と表現型可塑性をもつ被食者藻類を選抜し、マイクロゾム実験により、進化と表現型可塑性による適応の相対的重要性を、環境変動の時間スケールを変えて測定することを計画していた。しかし、材料となる藻類の選択や異なる藻類を判別する方法に問題が残ったので、数理モデルの研究を進めた。

異なる時間スケールの環境変動に対する進化と表現型可塑性の適応メカニズムの差異を検討するため、2つの異なる形質にそれぞれ特化したスペシャリストと、両方の形質を可塑的に発現できるジェネラリストの競争を、数理モデルを用いて研究した。

## 4. 研究成果

### (1) 被食者における防衛形質の種内変異の分布パターンとその影響

種内変異として、防衛形質と競争能力における遺伝的なトレードオフに着目し、トレードオフのわずかな形の違いが生態-適応フィードバックに与える影響について、室内実験により実証と数理モデルによる理論の両面から検討した。

増殖速度を大きく損なわなくても捕食者に

対する防御形質を獲得することのできる遺伝的構成をもった藻類集団(防御コストの低い藻類)と、捕食者に対する防御形質を獲得するのに増殖速度を大きく下げなければならない遺伝的構成をもった藻類集団(防御コストの高い藻類)を使って、遺伝的なトレードオフのわずかな違いが生態-適応フィードバックにどのような影響を及ぼすのかを比較した。

藻類は初期の遺伝的構成のわずかな違いによって、異なる進化ダイナミクスを辿り、その進化は、生物個体数の変化と深く関わっていることが明らかになった(図2)。捕食者の個体数の増加は、被食者の防御形質の進化を促した。数世代の時間がたつと、被食者の防御が進化することで捕食者は餌をあまり食べることができなくなり、捕食者個体数が減少した。このとき、防御コストが低い藻類では防御形質がそのまま進化するのに対して防御コストの高い藻類では、防御形質の進化に伴う捕食者の減少によって防御形質よりも増殖力を高めるように進化した。

また、同じ遺伝的構成であっても被食者の防御形質が完全に進化しない場合があり、このときは捕食者の数が非常に少なく抑えられていた。つまり、捕食者の数が少ない場合、被食者は増殖形質よりも防御形質を優先させるように進化しなかった。また、これらの結果は、観測されたパラメータを使った数理モデルによって説明することができた。

これまで「遺伝的多様性の質」はあまり注目されてこなかったが、本研究によって、遺伝的多様性の質的な違いが生態系に大きな影響を与えることがあると示された。つまり、生態系をより深く理解するには、構成する生物種という単位だけでなく、種内に見られる遺伝的多様性を含めて生物を捉える必要があることを意味しており、遺伝的多様性を考慮する重要性が今まで以上に示されたと言える。

またこの研究の過程で、個体数の振動ダイナミクスにおける双安定性の理論的な発見もできた。

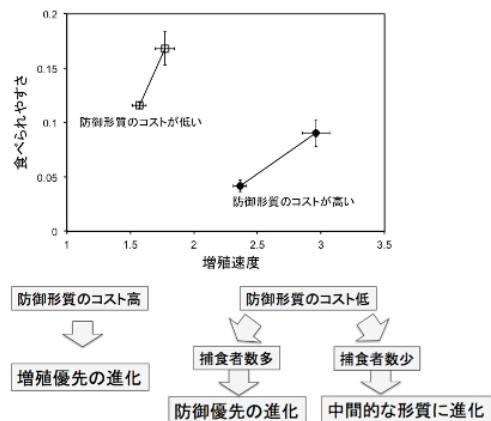


図2. 初期の遺伝的構成が異なると、生物個体数変化と関連して異なる進化が引き起こされた

(2) 被食者の複数形質による防衛とその影響：2つの防衛形質の関係

イカダモ(緑藻)の誘導防衛として、群体形成と集塊形成の2つの防衛形質があることが判明し、防衛能力・増殖速度・沈降速度に見られるトレードオフの存在が明らかとなった。特に、集塊形成は、被食防衛で大きく有利であるものの、沈降速度が大幅に高くなるコストがあることがわかった。複数形質のトレードオフ関係が明らかになったものの、それが生態-適応フィードバックに与える影響については検討できなかった。

(3) 進化と表現型可塑性の相対的重要性と環境変動の時間スケールの関係

異なる時間スケールの環境変動に対する適応メカニズムの差異が、どのような生態-適応フィードバックをつくるかについて、数理モデルにより研究した。環境変動の時間スケールに応じて、進化と表現型可塑性の有利さが変化することがわかった。時間スケールが短い長いと進化が有利であったが、中程度のときは表現型可塑性が有利となった。この結果は、変動環境下において必ずしも表現型可塑性が有利とはならないことを示しており、従来の考えに変更を迫るものである。

## 5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計4件)

- ① Kenta Suzuki, Yuji Yamauchi & Takehito Yoshida (2017) Interplay between microbial trait dynamics and population dynamics revealed by the combination of laboratory experiment and computational approaches. *Journal of Theoretical Biology* 419:201-210. 査読有  
doi: 10.1016/j.jtbi.2017.02.014
- ② Hirokazu Toju, Masato Yamamichi, Paulo R. Guimarães Jr, Jens M. Olesen, Akihiko Mougi, Takehito Yoshida & John N. Thompson (2017) Species-rich networks and eco-evolutionary synthesis at the metacommunity level. *Nature Ecology and Evolution* 1: 0024. 査読有  
doi:10.1038/s41559-016-0024
- ③ Kenta Suzuki & Takehito Yoshida (2015) Ecological resilience of population cycles: a dynamic perspective of regime shifts. *Journal of Theoretical Biology* 370: 103-115. 査読有  
doi:10.1016/j.jtbi.2015.01.026
- ④ Minoru Kasada, Masato Yamamichi & Takehito Yoshida (2014) Form of an evolutionary tradeoff affects eco-evolutionary dynamics in a predator-prey system. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 111:

16035-16040. 査読有

doi: 10.1073/pnas.1406357111

[学会発表] (計9件)

- ① Minoru Kasada, Masato Yamamichi, Takehito Yoshida “The form of an evolutionary tradeoff affects eco-evolutionary dynamics in a predator-prey system” 個体群生態学会、2014年10月11-12日、筑波大学(茨城県つくば市)
- ② 笠田実、山道真人、吉田丈人「適応トレードオフの違いが生態と進化のフィードバックに与える影響: ミクロコズムによる実証と理論」、日本生態学会、2015年3月18-22日、鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市)
- ③ 櫻澤孝佑、吉田丈人「イカダモにみられる二種類の可塑的防衛とその被食者-捕食者系における発現動態」、2015年3月18-22日、鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市)
- ④ Takehito Yoshida “Theoretical predictions and empirical tests of eco-evolutionary dynamics in microcosm” DynaTrait symposium, 2015年9月15日、ハノーファー(ドイツ)
- ⑤ 吉田丈人「生物多様性の進化と生態: 適応と階層と創発の相互作用」、ワークショップ「進化と生態の階層間相互作用ダイナミクス: 生態学のリストラ2」、2015年12月5日、京都大学生態学研究センター(滋賀県大津市)
- ⑥ Takehito Yoshida “Introduction: Dynamic traits and ecological dynamics in populations and communities”, 日本生態学会、2016年3月21日、仙台国際センター(宮城県仙台市)
- ⑦ Minoru Kasada “Timescale of environmental fluctuation determines the competitive advantage between phenotypic plasticity and rapid evolution” 日本生態学会、2016年3月21日、仙台国際センター(宮城県仙台市)
- ⑧ 櫻澤孝佑、吉田丈人「イカダモにみられる二段階の可塑的防衛とその生態学的意義」、日本生態学会、2016年3月22日、仙台国際センター(宮城県仙台市)
- ⑨ 笠田実「原生生物の不思議」、日本原生生物学会若手の会シンポジウム、2016年10月8日、岡山大学(岡山県岡山市)

[その他]

大学広報によるプレスリリース

「遺伝的多様性の新しい影響を発見」

[http://www.c.u-](http://www.c.u-tokyo.ac.jp/info/news/topics/20141024153005.html)

[tokyo.ac.jp/info/news/topics/20141024153005.html](http://www.c.u-tokyo.ac.jp/info/news/topics/20141024153005.html)

## 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

(2) 連携研究者

舞木 昭彦 (MOUGI, Akihiko)  
島根大学・生物資源科学部・准教授  
研究者番号：00626343

(3) 研究協力者

山道 真人 (YAMAMICHI, Masato)  
鈴木 健大 (SUZUKI, Kenta)  
笠田 実 (KASADA, Minoru)