

令和 2 年 5 月 11 日現在

機関番号：22604

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K15197

研究課題名(和文) 個体の代替生活史意思決定が個体群に波及する効果の解析：データ駆動型モデリング

研究課題名(英文) Eco-Evolutionary feedback of life-history decisions

研究代表者

立木 佑弥 (Tachiki, Yuuya)

首都大学東京・理学研究科・助教

研究者番号：40741799

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：生物が生活史において複数の選択肢から一つを選択する代替生活史戦略は多くの分類群で知られている。本研究では、数理的アプローチにより、個体がどのように生活史の意思決定を行うのか、またどのような基準を設けて意思決定を行うのか、さらには意思決定が個体間相互作用の階層を超えて個体群にどのように作用し、また環境不確実性や環境変化といった個体群レベルで生じる現象が意思決定にどのようにフィードバックするのか、そして、意思決定が進化する系において進化によって意思決定基準が進化する際に個体群の安定性にどのように起用するのかを解析した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物には人生のスケジュールがあり、これを生活史と呼ぶ。生物によっては複数の人生プランを持つものがあり、各個体が状況に応じてどちらかを選択する。これを代替生活史戦略とよび、サケ科魚類の河川残留と摂餌回遊が有名である。本研究では、個体がどのように意思決定し、それが個体群内の相互作用を介してどのように進化するのかを数理モデルを用いて解析した。この研究は、水産資源として重要な魚類を含む野生生物について、外的環境変化が生活史を通して個体群(資源量)や、形質進化(特徴)にどのように影響するのかや、気候変動など環境変化が生態系に与える不可逆的な影響を与えるか否かを知るためのフレームワークを提供する。

研究成果の概要(英文)：Alternative life-history tactics comprise discontinuous patterns of phenotypic variation, realized by divergent developmental programs. Each individual choose one of the tactics at a particular point in life. We developed a mathematical model that describes how life-history decision and the expression of the tactics affects population dynamics. We simultaneously consider the evolution of alternative tactics, under eco-evolutionary feedback. Changes in the state of population (e.g., population density) affect optimal tactics adopted by each individual, and thus the evolution of tactics could be driven by population dynamics and vice versa. We found the evolutionary bistability of the alternative tactics that the outcome of evolution depended on the initial condition and the stability of population at the evolutionary outcomes differed between outcomes.

研究分野：数理生物学

キーワード：数理モデル 個体群動態 代替生活史戦略

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

多くの動物種において、複数の生活史戦略の中から一つを選択する「代替生活史戦略」が観察される。例えば、なわばりオスとスニーカーの存在はその代表的なものの一つである。無脊椎動物や一部の脊椎動物では、戦略選択はしばしば不可逆的であり、生涯に渡って一つの戦略を採用することになる。戦略の選択はランダムではなく、自身のストレスホルモンや成長ホルモンを介すシグナル経路のアウトプットとして行動や生理状態の改変が起こり、意思決定が実現される(Oliveira 2009 *Integ. Comp. Biol.*)。進化生態学的には、「状態」に個体差が存在し、代替戦略の期待適応度がそれぞれ状態の関数であるとき、期待適応度関数の交点となる状態が意思決定の進化的に安定な閾値となることを予測する。その結果として各状態における最適戦略(いわば best of a bad job)を選択することが可能となる (Status-Dependent Strategy(SDS): Gross 1996 *TREE*)。この理論は、観測された個体差と、各個体が採用する代替戦略の規準となる閾値についての予測を与える。そのため実証においては、状態を説明変数としたロジスティックモデルを用いて解析がなされている(e.g., Sahashi & Morita 2013 *Proc. B*)。

2. 研究の目的

Status-Dependent Strategy に基づいて体サイズなど適応度に相関する「状態」が特定され、ロジスティック回帰の適合度が高かったとしても、その「状態」が意思決定に直接的に利用される情報とは限らない。動物は個体群の中で社会構造を有し、順位性に代表される相対的な状態を認識することが可能である。この「相対評価」によって、生活史意思決定を行うことも可能性の一つであろう。本研究課題では、体サイズなど絶対的な状態による意思決定を「絶対評価」、相対的地位にもとづく意思決定を「相対評価」と呼び、生物の意思決定様式の違いという行動学的特性が個体群動態及び進化動態に与える影響について研究を行うことを目的とした。

また、代替生活史戦略はしばしば生息地の変化を伴い、個体群密度に変化をもたらす。サケ科魚類に見られる残留・降海の生活史意思決定は、母川に残留するのか、それとも海洋への摂餌回遊を行うのかを決定する。その意思決定は河川における個体密度に反映されるだろう。これは、ひいては密度依存的な競争や個体間相互作用の違いをもたらすだろう。そこで、河川における餌資源をめぐる個体間相互作用を考慮した数理モデルを開発した。代替生活史戦略を説明する閾値モデルは、体サイズなどの指標が閾値を超えるか否かによって生活史意思決定を行う。そのため、餌資源をめぐる密度依存的な競争は、ひいては稚魚のサイズに変化を与え、意思決定時にサイズが閾値を超えるか否かに決定的に影響する可能性が考えられる。そこで閾値形質の進化と、河川個体群動態を同時に議論する枠組みを構築する必要があり、これによって、個体群密度と密度依存的な競争、個体のサイズ構造を考慮したうえで、代替生活史戦略および意思決定の閾値の進化を議論した。

3. 研究の方法

数理モデル構築とその解析により研究を行った。サケ科魚類にみられる代替生活史戦略に着目した。代替生活史戦略を示す多くのサケ科魚類は、稚魚期に残留・降海の意思決定を行うが、サイズが大きい個体ほど残留しやすい傾向がある。そこで、サイズ(絶対評価) または、順位尺度(相対評価)に基づく意思決定、個体の状態認識、個体群動態に関する数理モデルを構築し、閾値の進化動態をカップリングさせた数理モデルを構築した。意思決定のための閾値に関しては、その進化を進化ゲーム理論に基づいて議論するために、進化動態モデルを構築した。

生活史意思決定に関しては、個体が絶対評価規準を採用して意思決定を行うことを仮定した場合には古典的な閾値モデル(Gross 1996 *TREE*)を採用し、相対評価規準を採用して意思決定を行うことを仮定した場合には、自身の個体群における相対的地位をベイズ推定し、その上で相対的地位の尺度が閾値を超えるか否かによって代替戦略を決定する数理モデル(Tachik & Koizumi 2016 *Am Nat*)を採用した。個体群動態は、代替生活史戦略の意思決定によって顕著な二型が現れるオスに注目することにし、主にオス個体群の動態を記述した。意思決定モデルと個体群動態モデルの構築後、意思決定に関わる閾値形質の進化動態モデルを構築し、これらカップリングすることによって、進化生態フィードバックの観点から閾値形質の進化と個体群動態への波及効果を議論した。

4. 研究成果

絶対評価と相対評価という2つの評価機構の間には個体群の安定性に波及する効果が大きく異なることを明らかにした。体サイズなどの個体自身の(絶対的)状態と順位などの相対的地位は一般に相関する。そのため、これまでの代替戦略研究においては、この違いは重視されて来なかった。本研究によって、絶対評価と相対評価という二つの数理モデル構築を行ったことではじめてこれら二つの決定的な違いを見出すことができた。図1に結果の概略を示す。絶対評価(図1左)では閾値が固定されるため個体群内のサイズ構造が変化したときに戦略 A:B 比が変動する。しかし、相対評価の場合(図1右)には、サイズ構造が変化しても、各個体は、個体群内の相対的地位(例えば順位のようなもの)にもとづいて代替戦略を選択するため戦略比は変化しない。このとき、見かけ上は絶対的指標に基づく閾値が変化したよ

うに見える。この効果によって、相対評価は河川における個体数を安定化する作用があることがわかった。ひいては、河川内の密度依存的な競争を一定化することに繋がり、個体群のサイズ構造もまた安定化される (Horita et al. *under review*)。

個体群における資源競争を想定したうえで、密度依存的に個体群動態を考えた際には興味深い結果が現れた。個体群が絶対評価に基づいて意思決定している場合、現実的なパラメータ領域において、個体群が安定化する場合と振動し続ける場合が存在することを見出した。特に、重要であったのは、密度依存的な資源競争が稚魚個体群の成長に与える影響である。密度依存性が強い。つまり、少しの河川内の個体群密度の上昇が、稚魚の成長に大きく負に作用するような場合には、河川個体群密度が小さいときには成長が良く多くの稚魚個体が閾値を超えるため、残留した。このことが、河川の密度を大きくし、次の年には、稚魚の成長が悪くなることで多くの個体が降海を選択し、河川の密度が減少した。この振動が永続的に続くような場合には、河川の個体群密度が周期的に振動することがわかった。また、パラメータに依存して、その周期は変動し、安定な状態から、2周期、4周期と分岐しカオスに至った後に3周期に落ち着くことがわかった(図2黒点: Horita et al 2018 *Journal of Theoretical Biology*)。一方、相対評価によって意思決定する場合には、個体群構造に依存せず、常に一定割合が残留、降海するため河川個体群密度は安定化された(図2灰点)。

閾値の進化を考えた際には、進化の最終状態となる閾値が2つ存在し、それぞれの閾値は、生態学的には大きく異なることがわかった。それぞれの進化の最終状態の閾値において個体群密度は振動する場合と、安定化する場合があったのである。この二つの閾値は数的にはサドルノード分岐しており、中間的なパラメータの範囲では双安定で、初期値に依存してどちらかの進化平衡点に収束することがわかった (Horita et al 2018 *Journal of Theoretical Biology*)。このことはたとえ同じような物理的環境下にあっても閾値が進化的にことなりその結果個体群動態の安定性が異なる可能性があること意味する。

本研究課題で構築したフレームワークが気候変動下における生態系サービスの進化-生態学的予測に適用可能かを検討するために、気候変動など一方向的に環境が変化する状況を考えて。温暖化などの外部環境変動が変温動物に対して生理、生態、進化的にどのように作用するのかについては議論が多いが、ここでは、稚魚個体群の平均サイズが一方向的に変化するという最も単純な場合を考えた。その結果適応進化の速さと環境変化の速さのバランスにより大きく二つのシナリオが存在することがわかった。第一に適応進化が環境変動の速さに対して十分に速い場合には、個体群動態の安定性および、代替戦術の採用割合は気候変動の前後で変化しないように適応進化が環境変動を追従できた(Horita et al. *under review*)。環境変動の過渡期には一時的に最適な閾値からは逸脱するが、変化前と、後を比較した場合には、平均稚魚サイズは変化しているものの、個体群密度や代替戦術については変化しなかった。一方で、環境変動が非常に速く進行した場合には、上述したとおり、進化的な双安定状態にあるパラメータの範囲では、ある進化平衡点から別の進化平衡点への推移が起こりうる。これは、環境変化が進化的に不可逆的な影響を個体群に与える可能性を指摘するものである。

引用文献

- Oliveira, R. F. 2009. Social behavior in context: hormonal modulation of behavioral plasticity and social competence. *Integrative and Comparative Biology*, icp055.
- Gross, M. R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 92-98.
- Sahashi, G., & Morita, K. 2013. Migration costs drive convergence of threshold traits for migratory tactics. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280, 20132539
- Tachiki, Y., & Koizumi, I. 2016. Absolute versus Relative Assessments of Individual Status in Status-Dependent Strategies in Stochastic Environments. *The American Naturalist*, 188, 113-123.
- Horita, J., Iwasa, Y. & Tachiki, Y. 2018. Evolutionary bistability of life history decision in male masu salmon. *Journal of Theoretical Biology* 448, 104-111.

図1 絶対評価と相対評価の違い

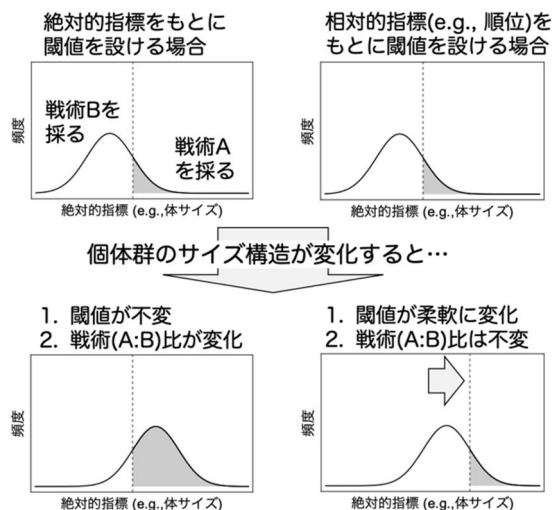
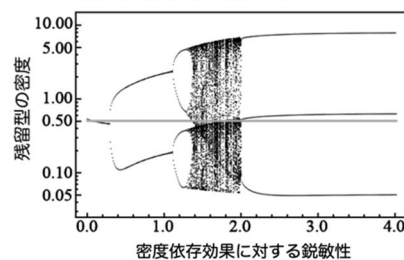


図2 河川個体群(残留型)密度の分岐図



5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Horita Junnosuke, Iwasa Yoh, Tachiki Yuuya	4. 巻 448
2. 論文標題 Evolutionary bistability of life history decision in male masu salmon	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Theoretical Biology	6. 最初と最後の頁 104 ~ 111
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.jtbi.2018.04.008	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nakano Yusuke, Misawa Naoko, Juarez-Fernandez Guillermo, Moriwaki Miyu, Nakaoka Shinji, Funo Takaaki, Yamada Eri, Soper Andrew, Yoshikawa Rokusuke, Ebrahimi Diako, Tachiki Yuuya, Iwami Shingo, Harris Reuben S., Koyanagi Yoshio, Sato Kei	4. 巻 13
2. 論文標題 HIV-1 competition experiments in humanized mice show that APOBEC3H imposes selective pressure and promotes virus adaptation	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 PLOS Pathogens	6. 最初と最後の頁 e1006348
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1371/journal.ppat.1006348	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 1件/うち国際学会 3件）

1. 発表者名 立木 佑弥
2. 発表標題 樹木豊凶と種子捕食者の休眠延長戦略の共進化動態.
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 立木 佑弥
2. 発表標題 数理的表現でみる生き物の生態
3. 学会等名 日本生態学会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yuuya Tachiki
2. 発表標題 The evolution of a geographic cline in flowering time in bamboos.
3. 学会等名 2018 Annual Meeting of the Society for Mathematical Biology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Yuuya Tachiki
2. 発表標題 The evolution of rhizome system in bamboos under spatial heterogeneities.
3. 学会等名 11th European Conference on Mathematical and Theoretical Biology (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 立木 佑弥
2. 発表標題 集団免疫が駆動するウイルス進化動態
3. 学会等名 日本数理生物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Yuuya Tachiki
2. 発表標題 A spatially explicit model for the evolution of rhizome system in bamboos
3. 学会等名 Ecology Across Borders (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 門脇 浩明、立木 佑弥	4. 発行年 2019年
2. 出版社 京都大学学術出版会	5. 総ページ数 446
3. 書名 遺伝子・多様性・循環の科学	

〔産業財産権〕

〔その他〕

Researchmap https://researchmap.jp/yuuya_tachiki/
--

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----