

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年4月2日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21370012

研究課題名（和文） 適応進化する生態系ダイナミックスの理論的研究

研究課題名（英文） Theoretical study of ecosystem dynamics that evolve.

研究代表者

巖佐 庸（IWASA YOH）

九州大学・大学院理学研究院・教授

研究者番号：70176535

研究成果の概要（和文）：

生態系は以前は物質循環の側面から理解されてきた。本研究ではそれぞれの種が進化・適応する中で、創発されるパターンや安定性、維持される種の多様性、さまざまな種の生活史の規則性を理解するための新しい理論を展開した。とくにヒトの選択動態を考慮し、それら生態系プロセスと結合した動態を理解する理論的枠組みを組み立てることを目指した。とくに孤立する森林や島状生息地における種数の減少に関する新しい公式を導くことができた。

研究成果の概要（英文）：

Ecosystems have been analyzed focusing on their matter and energy flows. In this study, we explore novel theories explaining how the evolution and adaptation of each species forming regularity in the whole system, producing emergent patterns and stability, the species diversity maintained in the system, and life history tactics of divers organisms. Especially we developed a novel theoretical framework in understanding how ecosystem dynamics and human behavioral choices are coupled and derived a new formula for how the number of species in isolated forest fragment or islands decline over many years.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	5,200,000	1,560,000	6,760,000
2010年度	4,600,000	1,380,000	5,980,000
2011年度	4,600,000	1,380,000	5,980,000
年度			
年度			
総計	14,400,000	4,320,000	18,720,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：数理モデリング、生態系、社会／生態系ダイナミックス

## 1. 研究開始当初の背景

生態系生態学は、物質とエネルギーの循環に着目して自然を研究する分野として発展してきた。これに対して、本研究においては、それぞれの種が適応進化するなかで、創発さ

れる種々のパターン、全体としての安定な構造、維持される種の多様性、さまざまな種の生活史の規則性を理解することを目指して、それぞれに新しい理論を展開した。とくにこれまでは生態系と切り離して考えられてき

たヒトの選択動態を考慮し、それら生態系プロセスと結合した動態を理解する理論的枠組みを組み立てることによって、さまざまな新しい規則性や制御のやり方を考える枠組みをつくった。またとくに孤立する森林や島状生息地における種数の減少に関する新しい公式を導くことができたことは大きい。

## 2. 研究の目的

生態系のはたらきについての基本的理解を確立するための理論的研究を展開する。とくにこれまでの生態系理論に十分ではなかった以下の2点に注目する。

第1に、生態系を構成する個々の生物は、置かれた環境に適応的に挙動を変化させる。これには従来から調べられてきた自然淘汰による進化だけでなく、表現型可塑性、行動選択、遺伝子制御であるエピジェネティクスなどのさまざまな機構がある。他方で、生物の存在が環境を変化させ、しばしば安定化する。

第2に、森林伐採や漁業資源の乱獲、湖沼の水質維持などいずれを考えてみても、ヒトの影響は生態系の動態を考える上に切り離せない。他方でヒトの意思決定には生態系のあり方が影響する。そのため従来のように自然生態系だけを考えるのでは不十分で、ヒトの意思決定と生態系のダイナミクスが分かちがたく結びついたシステムの研究が必要である。

## 3. 研究の方法

全体にわたって、数理モデリングおよびシミュレーションを中心とする理論的研究をすすめた。ときに共同研究者とともにデータの解析をすすめた。

## 4. 研究成果

### ① 樹木の一斉開花・結実の進化

森林の樹木はカエデなどのギャップ依存種を例外として大多数の樹木が広い範囲で同調して繁殖をするマステイングを行う。つまり数年の豊作年には1度に多量の花をつけ結実し、それ以外の年にはほとんど繁殖が低い。申請者らは一連の論文で物質収支にもとづいたモデリングを行い、カオス結合系としてとらえられることを示してきた。資源消費係数  $k$  が1より大きいときにはマステイングが生じ、 $k$  が1に近いと毎年繁殖が行われる。まず、この  $k$  の進化を、有限集団での進化ゲームの新しい解析法 (fPIP) によって調べ、どのような環境で

マステイングが進化するかを解明する。その結果、更新のときぶ実生集団から更新する場合にはマステイングが進化するが、種子が小さくて実生の寿命が長くないカエデのような樹木では、マステイングが進化できないことを示した。

加えて種子捕食者を考慮したモデルに置いて、ゾウムシのような種特異的な種子捕食者はマステイングを促進するが、それでも実生集団に寄る更新が必要であることを示した (J. Ecol.)。さらにその数理的な詳細な解析を行った (TPB)。これとは違って東南アジア低地林のように種をまたがっての同調が送粉者を共有することで生じることを示した。

### ② 海藻の同形世代交代と異形世代交代の進化

海藻には半数体 ( $n$ ) と2倍体 ( $2n$ ) の世代が同じ大きさをする藻体をもつ同形世代交代のものと、半数体が大きくて2倍体のごく小さいノリのようなもの、逆に2倍体が大きく半数体のごく小さいワカメなどの異形世代交代のものがあり、ごく近縁のものでもこれらが混ざっている。この世代交代の異なるタイプを季節的に変動する環境のもとでの適応としてとらえる数学理論を展開した。最初は密度非依存の場合の最適生活史で、次に競争がある場合について解析した。

### ③ 捕食者と被食者の共進化および表現型組成がダイナミクスにもたらす影響

捕食者の存在によって被食者がたべられにくい膨れた形態に変化する表現型可塑性がオタマジャクシやミジンコなどでよく見られる。他方でサンショウウオには口をのサイズが大きな攻撃タイプが出現する。これらの表現型可塑性と進化的な適応が、捕食者と被食者の個体群動態にどのように栄養するかについて一連の理論的研究を遂行した。その結果、変動の振幅が片方に集中する現象、両種のフェーズの関係、可塑的な防御は頻繁にみられるが可塑的な攻撃はまれにしか報告されていない理由などを理論的に説明することができた。

### ④ 社会的規範のあり方による環境政策の実現可能性の理論的研究

多数のプレイヤーがいて、それぞれに戦略を選ぶゲームを考える。そこで得点が環境に協力的なプレイヤーが近隣に多いほど得点が高いとする。また生態系の劣化の及

ぶ範囲や社会的な制裁（圧力）の範囲の違い（集団全体でおきるか近隣だけでおきるか）の影響、最終的に達成される協力レベル、生態系の健全度、監視や処罰のための管理コストについて一般的な法則を導いた。

加えて韓国の伝統的漁法とエコツーリズムのコンフリクト、保全地域の管理に関して、環境教育や広報に対する最適投資量の数理的研究を行った。生態系のダイナミクスと人の選択動態を組み合わせた結合動態の研究を進めた。

#### ⑤ 島および孤立林、保護区における種数の減少プロセスについての新しい公式

島が大陸から切り離されたり、連続した森林の一部が周りの開発によって孤立したりといった状況において長い時間をかけて種数が減少するプロセスについての全く新しい公式を導いた。種数は時間とともに指数関数ではなく双曲関数で現象し、種数が多いときにはその2乗に比例した速度で喪失することなどを中立説にもとづいて証明した。島状の生息地での鳥類相の種数減少のデータと比較したところ、理論予測は幅広い範囲で成立することが確かめられた。(PNAS)

この公式によると、有る地域が保全地域として手を付けずに残されたとしても、他地域から隔離され侵入が生じないときには、数十年、数百年さらには数千年といった長時間の間には次第に種数が減少する。このプロセスについて、中立説にもとづいた公式を導いて PNAS に今年初めに掲載した (Halley and Iwasa, 2011, PNAS)。それにより種数は MacArthur & Wilson とはことなり、時間とともに指数関数ではなく双曲線関数で減少し、種数が多いときには絶滅率が高くなる。この結果を島および島状に孤立した森林などにおいて鳥類の種数が減少するデータを解析し、どの程度当てはまるのかをみる。前論文での予備的結果によると幅広い範囲で中立説にもとづいた予測はかなり正確である。今年度はこの結果を拡張し、種分化プロセスが加わったときに種数の変動を予測する数式を導く。

#### ⑥ そのほかの生物系の数理的モデリング

免疫系において自己抗原に対する反応を抑えるメカニズムとして、胸腺における負の選択反応に加えて、末梢における制御性 T 細胞や T 細胞アナジーが知られている。これらがどのような条件のときに適応度で寄与するかを初めて数理的に解析した。

発生におけるパターン形成の数理もモデリングを様々な系について進めた。

また植物の開花時期が、epigenetics によって制御されている場合のモデリングを行った (JTB, 2012)

#### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 37 件) (すべて査読あり)

- (1) Satake, A. and Y. Iwasa. 2012. A stochastic model of chromatin modification: cell population coding of winter memory in plants. *Journal of Theoretical Biology* 302:6-17.
- (2) Tachiki, Y. and Y. Iwasa, 2012. Evolutionary jumping and breakthrough in the trees' masting evolution. *Theoretical Population Biology* 81:20-31.
- (3) Hironaka, K., Y. Iwasa, and Y. Morishita. 2012. Multiple feedback loops achieve robust localization of *wingless* expression in *Drosophila notum* development. *Journal of Theoretical Biology* 292:18-29.
- (4) Uchinomiya, K and Y. Iwasa. 2011. Burrowing in the bark or in the sapwood: a dynamic game between a mother and her offspring. *Evolutionary Ecology Research* 13: 607-623.
- (5) Morishita, Y. and Y. Iwasa. 2011. Coding design of positional information for robust morphogenesis. *Biophysical Journal* 101:2324-2335.
- (6) Lee, Joung-Hun and Y. Iwasa. 2011. Tourists and traditional divers in a common fishing ground. *Ecological Economics* 70:2350-2360.
- (7) Muko, S., and Y. Iwasa. 2011. Long-term effect of coral transplantation: Restoration-goals and the choice of species. *Journal of Theoretical Biology* 280:127-138.
- (8) Mougi, A., and Y. Iwasa. 2011. Green world maintained by adaptation. *Theoretical Ecology* 4: 201-210.
- (9) Mougi, A., O. Kishida, and Y. Iwasa. 2011. Coevolution of phenotypic plasticity in predator and prey: why inducible offense is rarer than inducible defense? *Evolution* 65: 1079-1081.
- (10) Iwasa, Y., and F. Michor. 2011. Evolutionary dynamics of tumor diversity. *PLoS ONE* 6: e17866.
- (11) Mougi, A. and Y. Iwasa. 2011. Unique coevolutionary dynamics in a predator-prey system. *Journal of Theoretical Biology* 277:83-89.
- (12) Saeki, K. and Y. Iwasa. 2011. T cell energy

- as a strategy to reduce the risk of autoimmunity. *Journal of Theoretical Biology* 277:74-82.
- (13) Halley, J. M., and Y. Iwasa. 2011. Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions following habitat loss. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 108:2316-2321.
- (14) Muko, S., and Y. Iwasa. 2011. Optimal choice of species and size classes for transplantation of coral community. *Journal of Theoretical Biology* 273:130-137.
- (15) Seto, M., and Y. Iwasa. 2011. Regime shift and robustness of organism-created environment: a model for microbial ecosystem. *Journal of Theoretical Biology* 269:297-306.
- (16) Bessho, K. and Y. Iwasa. 2010. Optimal seasonal schedule of heteromorphic and isomorphic life-cycles in macroalgae, and their relative dominance. *Journal of Theoretical Biology* 267:201-212.
- (17) Tachiki, Y., Y. Iwasa, and A. Satake. 2010. Pollinator coupling can induce synchronized flowering among different plant species. *Journal of Theoretical Biology* 267:153-163.
- (18) Tachiki, Y. and Y. Iwasa. 2010. Both seedling banks and specific seed predators promote the evolution of synchronized and intermittent reproduction (masting) in trees. *Journal of Ecology* 98:1398-1408.
- (19) Brooks, M., and Y. Iwasa. 2010. Size-dependent sex change is the ESS without size-advantage of reproduction. *Theoretical Population Biology* 78:183-191.
- (20) Mougi, A. and Y. Iwasa. 2010. Evolution towards oscillation or stability in a predator-prey system. *Proceeding of Royal Society London ser. B* 277: 3163-3171.
- (21) Uriu, K., Y. Morishita, and Y. Iwasa. 2010. Synchronized oscillation of the segmentation clock gene in vertebrate development. *Journal of Mathematical Biology* 61:217-229.
- (22) Uriu, K., Y. Morishita, and Y. Iwasa. 2010. Synchronization of segmentation clock is promoted by random cell movement. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 107:4979-4984.
- (23) Tazzyman, S. J., and Y. Iwasa. 2010. Sexual selection can increase the effect of random genetic drift -- A quantitative genetic model of polymorphism in *O. Pumilio*, the Strawberry poison-dart frog. *Evolution* 64:1719-1728.
- (24) Iwasa, Y., Y. Suzuki-Ohno, and H. Yokomizo. 2010. Paradox of nutrient removal in coupled socio-economic and ecological dynamics for lake water pollution. *Theoretical Ecology* 3:113-122.
- (25) Saeki, K. and Y. Iwasa. 2010. Optimal number of regulatory T cells. *Journal of Theoretical Biology* 263:210-218.
- (26) Uehara, T. and Y. Iwasa. 2010. Global mutations and local mutations have very different effects on evolution, illustrated by mixed strategies of asymmetric binary games. *Journal of Theoretical Biology* 262: 223-231.
- (27) Hirashima, T., Y. Iwasa, and Y. Morishita. 2009. Mechanisms for split localization of *Fgf10* observed in early lung development. *Developmental Dynamics* 238:2813-2822.
- (28) Saeki, K., and Y. Iwasa. 2009. Advantage of having regulatory T cells requires localized suppression of immune reactions. *Journal of Theoretical Biology* 260: 392-401.
- (29) Bessho, K., and Y. Iwasa. 2009. Heteromorphic and isomorphic alternations of generations in macroalgae, as adaptations to a seasonal environment. *Evolutionary Ecology Research* 111: 691-771.
- (30) Morishita, Y. and Y. Iwasa, 2009. Accuracy of positional information provided by multiple chemical gradients with correlated noises. *Physical Review E* 79: art. no. 061905.
- (31) Gokhale, C., Y. Iwasa, M.A. Nowak, and A. Traulsen. 2009. The pace of evolution across fitness valleys. *Journal of Theoretical Biology* 259: 613-620.
- (32) Hirashima, T., Y. Iwasa, and Y. Morishita. 2009. Dynamic modeling of ureteric tube branching in the early kidney development. *Journal of Theoretical Biology* 259: 58-66.
- (33) Suzuki, Y., and Y. Iwasa. 2009. The coupled dynamics of human socio-economic choice and lake water system: the interaction of two sources of nonlinearity. *Ecological Research* 24: 479-489.
- (34) Uriu, K., Y. Morishita and Y. Iwasa. 2009. Traveling wave formation in vertebrate segmentation. *Journal of Theoretical Biology* 257: 385-396.
- (35) Suzuki, Y., and Y. Iwasa, 2009. Conflict between groups of players in coupled socio-economic and ecological dynamics. *Ecological Economics* 68: 1006-1115
- (36) Morishita, Y. and Y. Iwasa, 2009. Estimating the spatio-temporal pattern

of volumetric growth rate from fate maps in chick limb development.

*Developmental Dynamics* **238**: 415-422.

- (37) Ohtsuki, H., Y. Iwasa, and M. A. Nowak. 2009. Indirect reciprocity provides only a narrow margin of efficiency for the costly punishment. *Nature* **457**:179-182.

[学会発表] (計 67 件)

以下には国際会議などにおける招待講演、基調講演のみを選んで書きます。

- (1) Iwasa, Y. 2012 Workshop "Cooperation in multi-partner settings: biological markets and social dilemmas" organized by R. Noe, Lorentz Center, Leiden University, The Netherlands. from Monday 16 till Friday 20 January.
- (2) Iwasa, Y. 2011 Mathematical Models of Biological Phenomena and their Analysis "Mathematical Models of Biological Phenomena and their Analysis" November 21 - 24, "Evolution of synchronized and intermittent reproduction of trees" Sendai. November 24.
- (3) Iwasa, Y. 2011 Symposium for the 100 years Anniversary of Kyushu University, "Asian Conservation Ecology." "Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss." Ito Inamori Hall, November 19.
- (4) Iwasa, Y. 2011 Seminar, Institute of Science and Technology, Austria. "Evolution of masting: synchronized and intermittent reproduction of trees." September 14. Klosterneuburg, Austria.
- (5) Iwasa, Y. 2011 Keynote Speaker, European Conference on Complex Systems 2011 (ECCS' 11 Vienna) "Evolution of masting: synchronized and intermittent reproduction of trees." Sept 13. Vienna, Austria.
- (6) Iwasa, Y. 2011 Special seminar, In the joint seminar between Dept of Mathematical and Biology, Pusan National University. "Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss." August 27. Korea.
- (7) Iwasa, Y. 2011 6th Asian Conservation Ecology International seminar. "Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss." August 12, Kyushu University
- (8) Iwasa, Y. 2011 Invited Speaker, Seventh International Congress on Industrial and Applied Mathematics (ICIAM 2011). "Evolution of masting: synchronized and intermittent reproduction of trees." Vancouver, Canada July 20.
- (9) Iwasa, Y. 2011 Invited Speaker -- AMP 2011, Mathematical Biology Workshop and Pacific Institute of Mathematical Sciences International Graduate Training Centre (PIMS IGTC) summit at the University of Victoria. "Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss". July 14-16, Victoria, Canada.
- (10) Iwasa, Y. 2011 Plenary Talk. Fifth International Congress on Mathematical Biology. Chinese Society for Mathematical Biology. "Evolution of masting: synchronized and intermittent reproduction of trees." Nanjing, China. June 3-5.
- (11) Iwasa, Y. 2011 Plenary Talk. 6th Pan-Pacific Conference on Game Theory. "The Leading Eight: Social Norms that can Maintain Cooperation by Indirect Reciprocity" (org. Muto et al.) Tokyo Institute of Technology, Feb. 30-March 2.
- (12) Iwasa, Y. 2010 Keynote Address. The 2010 Annual Conference of Japanese Society for Bioinformatics. "Mathematical models for development" Centennial Hall, Kyushu University December 13.
- (13) Iwasa, Y. 2010 Invited Talk. Biomathematics Day. "Evolution of masting: synchronized and intermittent reproduction of trees." Centre of Excellence in Analysis and Dynamic Research, University of Helsinki, Finland. November 24.
- (14) Iwasa, Y. 2010 Special seminar, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. "Evolution of masting: synchronized and intermittent reproduction of trees." October 19, Beijing, China.
- (15) Iwasa, Y. 2010 The third China-Japan colloquium for mathematical biology. "Evolution of masting: synchronized and intermittent reproduction of trees." Plenary talk. October 18, Beijing, China.
- (16) Iwasa, Y. 2010 National Science Foundation Tokyo Regional Office, 50th anniversary Symposium "Young Researcher Exchange Program: NSF-JSPS collaboration." October 6. Tokyo
- (17) Iwasa, Y. 2010 数理科学長期滞在型研究会 (Riken mathematical sciences workshop) "How to bridge between two worlds." 上 諏訪 9月27日
- (18) Iwasa, Y. 2010 Symposium "Theoretical models in ecology, evolution, and behavior: Recent advances and

- conceptual issues” , honoring the 80th birthday of Dan Cohen, Department of Ecology, Hebrew University of Jerusalem. “Evolution of masting, synchronized and intermittent reproduction of trees: the role of gap dynamics”. Israel July 21.
- (19) Iwasa, Y. 2010 International Workshop on Mathematics for Biology. “Modeling morphogenesis in development.” POSTECH, Pohang, Korea July 12-13.
- (20) Iwasa, Y. 2010 43rd Annual Meeting for the Japanese Society of Developmental Biology. “Modeling of morphogenesis in development.” Kyoto Int. Conf Cent. June 23.
- (21) Iwasa, Y. 2010 Plenary Speaker (Opening keynote speech). The Third conference on “Computational and mathematical population dynamics (CMPD3)”, “Evolution of masting, synchronized and intermittent reproduction of trees: the role of gap dynamics.” University of Bordeaux 2, France. May 31.
- (22) Iwasa, Y. 2010 BK21 International Symposium Cutting-edge Biomedical Research, Invited Lecture. Pusan National University, School of Medicine. “Cancer as a mini-evolutionary process”. YangSang, Korea. February 3.
- (23) Iwasa, Y. 2010 Fifth geometry conference for friendship of Japan and China. “Modeling morphogenesis in development.” OIST, Okinawa, January 29.
- (24) Iwasa, Y. 2010 The 2010 conference in differential equation. “Paradox of nutrient removal in coupled socio-economic and ecological dynamics for lake water pollution.” National Taiwan University, Taipei, Taiwan. January 8.
- (25) Iwasa, Y. 2010 Lectures on evolutionary biology, “Evolution of synchronized intermittent reproduction of trees”, and “Cancer as a mini-evolutionary process”. Department of Mathematics, National Tsing Hua University, Taiwan. January 6
- (26) Iwasa, Y. 2009 Forum Math-for-Industry “Casimir force, Casimir operators and the Riemann hypothesis”. (org. Wakayama et al.) “Mathematical modeling of pattern formation and development.” Nishijin Plaza, Fukuoka November 13
- (27) Iwasa, Y. 2009 Kyoto Prize Workshop “Evolution and speciation: long-term ecological study”. organiser and moderator. November 12, Kyoto International Hall.
- (28) Iwasa, Y. 2009 Workshop “What is evolution? -- bicentennial of Charles Darwin’s birth.” (orgs. M. Murase et al.) “Cancer as a mini-evolutionary process.” Coop in Kyoto. October 16.
- (29) Iwasa, Y. 2009 Symposium “Evolution of cooperation -- models and theories.” (org. U. Dieckmann and K. Sigmund). “Paradox of nutrient removal in coupled socio-economic and ecological dynamics for lake water pollution.” IIASA, Austria. September 15-18.
- (30) Iwasa, Y. 2009 Special Lecture. Medical School of PNC. “Cancer as a mini-evolutionary process”. 18 August. YangSang, Busan, Korea.
- (31) Iwasa, Y. 2009 Plenary lecture. Congratulatory remarks on the inauguration of Center for Mathematical and Computational Biology, Pusan National University. 17 August. Busan, Korea.
- (32) Iwasa, Y. 2009 International Conference on Mathematical Biology: Multiply Structured Populations (org. B. Adams) “Evolution of synchronized reproduction of trees: the role of gap dynamics.” University of Bath, U.K. July 1-3.
- (33) Iwasa, Y. 2009 Department of Biological Applications and Technology, University of Ioannina, Greece. “Cancer as a mini-evolutionary process.” April 28.

〔図書〕 (計 19 件)

- (1) 巖佐 庸 2009. 『第2版 数理科学事典』 (広中平祐ら編) 企画委員. 丸善「第5章 生命の数理」の編集を担当。「生命の数理: 概要」「発癌の数理」「遺伝子・タンパクダイナミクス」「概日リズム」などを執筆(編著)

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

〔その他〕 ホームページ等

<http://bio-math10.biology.kyushu-u.ac.jp/~iwasa/>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

巖佐 庸 (IWASA YOHO)

九州大学・大学院理学研究院・教授

研究者番号 : 70176535

(2) 研究分担者 なし

(3) 連携研究者 なし