

絶滅か、進化か：間接進化的救助とヒドラ効果

東京大学 大学院総合文化研究科 広域システム科学系 山道 真人

Masato Yamamichi

Department of General Systems Studies, Graduate School of Arts and Sciences

University of Tokyo

現在の地球上では、人間活動が「第六の大量絶滅」を引き起こしつつあると言われる (Barnosky et al. 2011)。これから大量絶滅はどのように進行していくのだろうか。一般に周囲の環境が悪化すると、生物は移住・絶滅・適応の3つのどれかを選ぶことを迫られる。近年になって、生物が環境の変動に応じて素早く適応する「迅速な進化」(rapid evolution) が普遍的であることがわかってきた (Hendry and Kinnison 1999, Messer et al. 2016)。そのため、個体数が減少して絶滅する前に新しい環境に適応し、増殖率を負から正に変えて絶滅を回避する「進化的救助」(evolutionary rescue) が起こる可能性が指摘されてきた (Alexander et al. 2014, Carlson et al. 2014, Bell 2017)。

特に保全生態学を含む生態学・進化生物学では、Gomulkiewicz and Holt (1995) による理論研究を発端として進化的救助の研究が大きく発展し、2013年には *Phil. Trans. R. Soc. B* の特集号 (Gonzalez et al. 2013) が企画され、数理モデル・培養実験を中心とする関連論文が増加してきた (図 1)。一方、医学の分野では薬剤耐性を獲得した細菌・ウイルス・ガンを対象に、適応による根絶の失敗をどのように防ぐことができるか、という逆の視点から研究が進められてきた (Alexander et al. 2014)。また、似た用語として「遺伝的救助」(genetic rescue) があるが、こちらは人為的に局所集団間の移住を促進し、小集団における近交弱勢と絶滅を防ぐことを指す (Whiteley et al. 2015)。

これまでの進化的救助研究では、単一の集団に注目し、個体数や遺伝的変異の量、環境変化の速さや空間構造が救助に与える影響を調べたものが多かった。しかし、野外の生態系では、多数の種が相互作用しつつ個体数が増減している。種間相互作用を考慮した進化的救助研究を行うには、適応と相互作用がもたらす複雑なフィードバックを理解する必要があるため、数理モデルによるアプローチが有効になる。

そこで本稿では、捕食という相互作用に注目し、被食者の迅速な適応進化が捕食者の絶滅に与える影響を調べた理論研究 (Yamamichi and Miner 2015) と、関連するトピックを紹介する。数理モデル解析の結果、被食者が増殖と防御の間にトレードオフを持つ場合、被食者の適応進化によって捕食者が絶滅を免れる「間接進化的救助」(indirect evolutionary rescue) が起こりうるということが明らかになった (図 2A, 2B)。被食者の密度を x 、捕食者の密度を y 、被食者の防御形質を z とすると、それらの動態は、

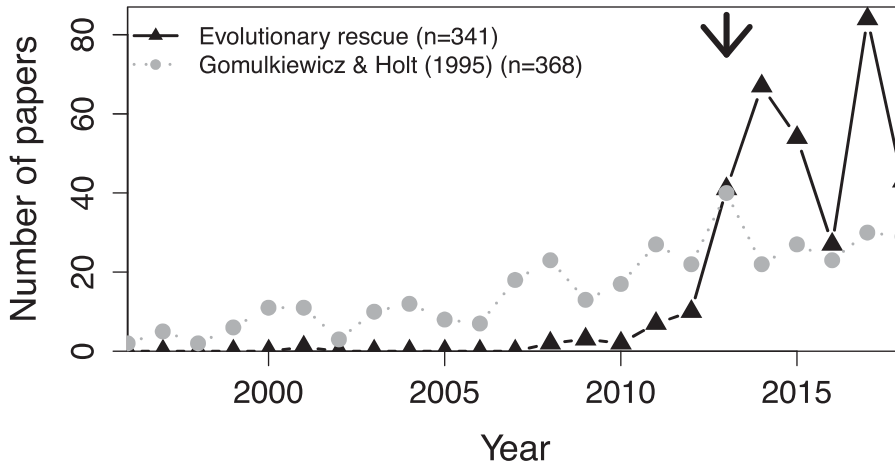


図 1. Web of Science データベースにおける "evolutionary rescue" を含む論文数（黒実線）と、Gomulkiewicz & Holt (1995) を引用した論文数（灰色点線）の変遷（2019 年 1 月の検索結果）。矢印は *Phil. Trans. R. Soc. B* の特集号が出版された 2013 年を示す。

$$\begin{aligned}
 \frac{dx}{dt} &= x \left[F(x, z, \bar{z}) - G(x, y, z, \bar{z}) \right]_{z=\bar{z}}, \\
 \frac{dy}{dt} &= y \left[H(x, y, \bar{z}) - D(y) - \delta \right], \\
 \frac{d\bar{z}}{dt} &= V_x \frac{\partial}{\partial z} \left(\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} \right)_{z=\bar{z}},
 \end{aligned} \tag{1}$$

と表現される。ここで、 F は捕食がない時の被食者の個体当たり増殖率、 G は捕食による死亡率、 H は捕食と変換効率からなる捕食者の増殖率、 D は捕食者の（密度依存）死亡率を表す関数で、 δ は密度非依存の死亡率を、 V_x は被食者形質の相加的遺伝分散を表すパラメータである。また、 \bar{z} は被食者形質の集団平均値を表し、適応度勾配に沿って被食者の適応度を増加させる方向に進化する (Cortez & Yamamichi in revision)。環境が悪化したり、狩猟や漁業などによる捕獲圧が及んだりすることで死亡率 δ が増加していくと、ある閾値 δ_{\min} で捕食者が絶滅することになる。ここで、もし被食者の防御形質が適応進化することで閾値 δ_{\min} が増加し、捕食者が存続する死亡率のパラメータ領域が広がる場合、間接進化的救助が起こる可能性がある。トランスクリティカル分岐によって絶滅が起こる場合、 $\delta_{\min} = H(x^*(\bar{z}), 0, \bar{z}) - D(0)$ となり、連鎖率から、

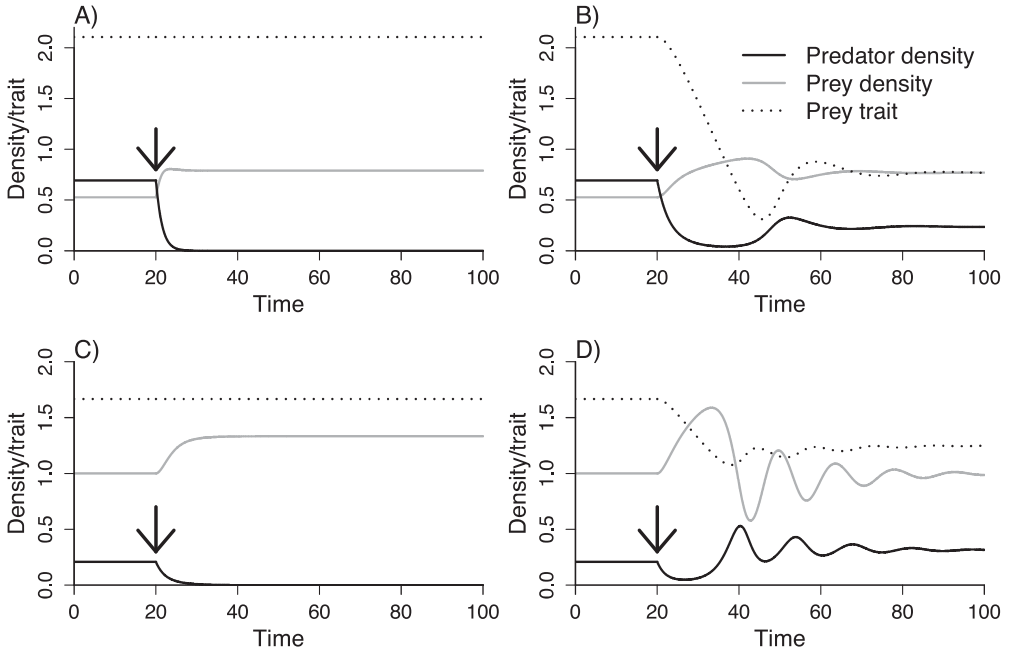


図 2. 間接的進化救助とヒドラ効果の例。黒実線が捕食者密度を、灰色実線が被食者密度を、黒点線が被食者形質を、矢印が捕食者の死亡率が増加したタイミングを示す。被食者が進化しない場合、捕食者は絶滅する (A, C) が、被食者が進化する場合には絶滅を免れ (B, D)、さらにヒドラ効果によって密度が増加する (D) こともある。

$$\frac{d\delta_{\min}}{d\delta} = \left(\frac{\partial H}{\partial x} \frac{\partial x_0^*}{\partial \bar{z}} + \frac{\partial H}{\partial \bar{z}} \right) \bigg|_{p_0^*} \frac{d\bar{z}}{d\delta} \bigg|_{p_0^*} > 0, \quad (2)$$

という条件が成り立てば、被食者の進化によって捕食者が存続するパラメータ領域が増えることになる。ここで、 $p^* = (x^*, y^*, \bar{z}^*)$ は共存平衡点を、 $p_0^* = (x_0^*(\bar{z}^*), 0, \bar{z}^*)$ は形質値 \bar{z}^* を与えた時の被食者のみの平衡点を表す。ここでは、捕食者の死亡率が増えるほど被食者の防御は減っていく ($\partial \bar{z} / \partial \delta < 0$)。また、防御が増えるほど捕食者の増殖率は減少する ($\partial H / \partial \bar{z} < 0$)。さらに、被食者密度が増えるほど捕食者の増殖率は増加する ($\partial H / \partial x > 0$)。もしトレードオフにより、防御への投資が増えるほど被食者の平衡密度が減る ($\partial x_0^* / \partial \bar{z} < 0$) のであれば、(2)式は常に正となる。つまり、死亡率が増えるほど被食者が防御を減らし、質の良い餌となって、捕食者の存続が促進される。

捕食者の死亡率が増えること、被食者の適応度を増加させるために防御形質を進化

させることは、個別の現象として見れば被食者の利益になるように思える。しかし、両者が同時に起こることで、放っておけば絶滅したはずの捕食者を被食者が救助することになり、被食者が不利益を被り続けることになるというのは、直感に反するように思われる。しかし、死亡率の増加と被食者の適応進化によって起こる直感に反した現象はこれだけではない。Abrams and Matsuda (2005) は、被食者の適応を含めた数理モデルにおいて、捕食者の死亡率が増えることで密度が増加するという現象を発見し、「ヒドラ効果」(hydra effect) と名付けた。これは、ヒドラという怪物の首を切ると、傷口から新しい 2 本の首が生えてくる、というギリシャ神話の逸話にちなんでいる。その後、ヒドラ効果は多様な数理モデルで起こりうること、実証研究からもヒドラ効果の存在を示唆する結果が得られていることがわかってきた (Abrams 2009, Schröder et al. 2014)。漁獲圧や農薬散布によって魚類や害虫の死亡率を増加させることで、逆に個体数が増加するという現象は、漁獲や農薬が個体群動態に及ぼす効果への誤解を呼び、資源・農地管理において誤った意思決定を招きかねない。

これまで別々に調べられてきたテーマを統合するため、Cortez and Yamamichi (in revision) は(1)式に捕食者の攻撃形質 β の進化を加えた共進化モデルにおいて、捕食者の死亡率が増加した時に、捕食者の攻撃形質の進化による (直接) 進化的救助、被食者の防御形質の進化による間接進化的救助、ヒドラ効果が起こる条件を調べた。安定平衡点においてヒドラ効果が起こる条件は、死亡率が増加するにつれて捕食者の平衡密度が増加する、すなわち $\partial y^*/\partial \delta > 0$ と表現され、Cortez and Abrams (2016) から

$$\left. \frac{\partial y^*}{\partial \delta} \right|_p = \frac{y^* |M|}{|J|} \Big|_p > 0, \quad (3)$$

と表される (Yodzis 1988)。ここで J はヤコビ行列を、 M は捕食者の密度動態の行と列を除いたヤコビ行列の部分行列を、絶対値記号は行列式を表す。ここから得られる結果はかなり複雑だが、間接進化的救助は起こりやすい一方で、ヒドラ効果の起こる条件 (図 2C, 2D) は限られていることがわかった。今後は、理論から得られた予測をプランクトンやバクテリアの培養実験系において実証するとともに、野外の生態系で被食者の進化を観測し、結果として捕食者の個体群動態に影響して間接進化的救助やヒドラ効果が起こりうるか、調べていくことが重要であると考えられる。

引用文献

Abrams, P. A. 2009. When does greater mortality increase population size? The long history and diverse mechanisms underlying the hydra effect. *Ecology Letters* **12**:462-474.

- Abrams, P. A., and H. Matsuda. 2005. The effect of adaptive change in the prey on the dynamics of an exploited predator population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**:758-766.
- Alexander, H. K., G. Martin, O. Y. Martin, and S. Bonhoeffer. 2014. Evolutionary rescue: linking theory for conservation and medicine. *Evolutionary Applications* **7**:1161-1179.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, and K. C. Maguire. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* **471**:51-57.
- Bell, G. 2017. Evolutionary rescue. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **48**:605-627.
- Carlson, S. M., C. J. Cunningham, and P. A. H. Westley. 2014. Evolutionary rescue in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution* **29**:521-530.
- Cortez, M. H., and P. A. Abrams. 2016. Hydra effects in stable communities and their implications for system dynamics. *Ecology* **97**:1135-1145.
- Cortez, M. H., and M. Yamamichi. in revision. How (co)evolution alters predator responses to increased mortality: evolutionary rescue and hydra effects. *Ecology*.
- Gomulkiewicz, R., and R. D. Holt. 1995. When does evolution by natural selection prevent extinction? *Evolution* **49**:201-207.
- Gonzalez, A., O. Ronce, R. Ferriere, and M. E. Hochberg. 2013. Evolutionary rescue: an emerging focus at the intersection between ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **368**:20120404.
- Hendry, A. P., and M. T. Kinnison. 1999. The pace of modern life: Measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution* **53**:1637-1653.
- Messer, P. W., S. P. Ellner, and N. G. Hairston, Jr. 2016. Can population genetics adapt to rapid evolution? *Trends in Genetics* **32**:408-418.
- Schröder, A., A. van Leeuwen, and T. C. Cameron. 2014. When less is more: positive population-level effects of mortality. *Trends in Ecology & Evolution* **29**:614-624.
- Whiteley, A. R., S. W. Fitzpatrick, W. C. Funk, and D. A. Tallmon. 2015. Genetic rescue to the rescue. *Trends in Ecology & Evolution* **30**:42-49.
- Yamamichi, M., and B. E. Miner. 2015. Indirect evolutionary rescue: prey adapts, predator avoids extinction. *Evolutionary Applications* **8**:787-795.
- Yodzis, P. 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments. *Ecology* **69**:508-515.