

迅速な進化と表現型可塑性が個体群動態に及ぼす影響

The effects of rapid evolution and phenotypic plasticity on population dynamics

総合研究大学院大学・生命共生体進化学専攻 山道 真人 (Masato Yamamichi)

Department of Evolutionary Studies of Biosystems,
The Graduate University for Advanced Studies,
Shonan village, Hayama, Kanagawa 240-0193, JAPAN
yamamichi_masato@soken.ac.jp

Abstract

Recently interactions between ecological and evolutionary dynamics are increasingly recognized as one of the important biological processes. We studied the interaction between population oscillations and evolution of phenotypic plasticity in predator-prey chemostat systems. Through theoretical analyses, we showed that (1) plasticity tends to stabilize population dynamics more than rapid evolution due to genetic polymorphism, and (2) plasticity is advantageous under fluctuating environments. We found that these two aspects of population dynamics and phenotypic plasticity result in the dilemma of plasticity and the feedbacks between them cause rapid evolution of phenotypic plasticity (i.e., what we call the ‘eco-evolutionary bursting’). Future experimental studies in plankton chemostat systems will further facilitate our understanding about eco-evolutionary dynamics of phenotypic plasticity.

1 Introduction

生態学が「生物の分布・個体数を決める相互作用の研究」(Krebs 1972)と定義されるように、個体数の変動要因を調べる事は生態学の重要な課題である。最も一般的な生物間相互作用の1つである捕食者・被食者の動態は、古典的なヤマネコ・ウサギの個体数振動の研究以来、長い間調べられてきた。

野外の生物の個体数を把握する事は、労力がかかり不確実性が高い上、それらに影響を与える環境要因も多い。そのため、世代時間が短い微小生物を実験室内で培養し、個体数変動を調べる手法が確立されてきた (Gause 1934)。中でもケモスタット (chemostat) は、培養液を連続的に交換するため長期間にわたる培養が可能で、微分方程式を用いた個体群動態の記述に取り組みやすく、個体群生態学でしばしば用いられている (Smith & Waltman 1995)。

ケモスタット内の捕食者・被食者の個体群動態からカオスを検出できないか、と考えたコーネル大学の陸水生態学者と理論生態学者からなる研究グループは、動物プランクトンであるワムシ (*Brachionus calyciflorus*) とその餌となる植物プランクトンのクロレラ (*Chlorella vulgaris*) を培養する実験を行った。彼らはまず、ケモスタットの条件を変える事で、絶滅・平衡・周期的振動が観察できる事、単純なモデルで動態が予測できる事を発見した (Fussmann et al. 2000)。

しかしその中で、捕食者と被食者の周期のずれが通常と異なっている奇妙な振動が見出された。通常の捕食者・被食者の振動では、周期が $1/4$ ずれているが、ここでは周期が $1/2$ ずれ、逆位相 (片方の最大値ともう一方の最小値が一致する) になっていた。さまざまなメカニズムの数理モデルでこの振動を説明しようと試みたところ、被食者の進化が最もデータに合う事がわかり (Shertzer et al. 2002)、これは後に実験的にも裏付けられ、進化的振動 (evolutionary cycles) と呼ばれる事になった (Yoshida et al. 2003)。従来、進化は長期的な時間スケールで起こり、比較的短期間で起こる生態学的プロセスには影響しないと考えられてきた。しかし近年になって、この一連の研究のような比較的短期間に起こる「迅速な進化」 (rapid evolution) が個体群動態に与える影響の重要性が認識されてきた (Hairston et al. 2005)。

その後の実験的研究によって、クロレラの対捕食者防御には増殖率の低下というコストが伴う事 (Yoshida et al. 2004, Meyer et al. 2006)、逆位相の振動だけでなく、被食者の密度が一定であるにも関わらず捕食者の密度のみが振動する隠蔽振動 (cryptic cycles) が起こりうる事 (Yoshida et al. 2007)、クロレラ以外の藻類 (クラミドモナス: *Chlamydomonas reinhardtii*) でも逆位相の進化的振動が起こりうる事 (Becks et al. 2010) が示された。また、進化的振動に関する理論的研究 (Jones & Ellner 2004, 2007)、より複雑な食物網における迅速な進化の影響を調べた解析 (Ellner & Becks in press)、fast-slow dynamical system の理論を用いた解析 (Cortez & Ellner 2010, Cortez 2011) によって、被食者の防御が迅速に進化する系の理解は格段に進んできた (総説として、Fussmann et al. 2005, 吉田 2007, Jones et al. 2009)。

一方で、個体が環境条件に応じて可塑的に形質を変化させる「表現型可塑性」も個体群動態に影響を与える事が知られている (Miner et al. 2005)。迅速な進化と表現型可塑性は短期間で起こる適応的な変化としては同じであるが、メカニズムは異なる。そこで、両者の個体群動態への影響がどのように異なるのか、またどちらが進化的に安定かという点に着目し、ケモスタット系の数理モデルを解析した (Yamamichi et al. in revision)。以下に、モデル解析の結果と、実際に表現型可塑性を示す緑藻のイカダモ (*Scenedesmus obliquus*) の反応基準を測定する試みを紹介する。

2 Models

まず、栄養塩 N 、被食者 C (*Chlorella* など)、捕食者 B (*Brachionus* など) からなる、もともと基本的なケモスタットモデル (モデル I) を考える。

$$\frac{dN}{dt} = \delta(N_I - N) - \frac{1}{\varepsilon_1} \left(\frac{s_1 NC}{1 + h_1 s_1 N} \right), \quad (1a)$$

$$\frac{dC}{dt} = C \left[\frac{s_1 N}{1 + h_1 s_1 N} - \frac{1}{\varepsilon_2} \left(\frac{s_2 B}{1 + h_2 s_2 C} \right) - \delta \right], \quad (1b)$$

$$\frac{dB}{dt} = B \left[\frac{s_2 C}{1 + h_2 s_2 C} - (m + \delta) \right], \quad (1c)$$

ここで、 δ はケモスタットの希釈率 (dilution rate) で、 N_I はケモスタットに流入する培養液の栄養塩濃度である。また、 s_1 と h_1 は被食者の栄養塩に対する探索効率と処理時間、 s_2 と h_2 は捕食者の被食者に対する探索効率と処理時間、 m は捕食者の死亡率、 ε_1 と ε_2 は被食者と捕食者の同化効率である。

防御に投資すると増殖率が低下するという防御のトレードオフ (Yoshida et al. 2004, Meyer et al. 2006) は、

$$\frac{s_1}{s_{10}} = \left(\frac{s_2}{s_{20}} \right)^\alpha, \quad (2)$$

という式で仮定する。ここで s_{10} と s_{20} は実験的に測定された値で、 α は関数の凹凸を決める正の定数であり、1 であればトレードオフは線形になる。

次に、被食者の中に遺伝的多型が存在し、状況に応じて進化が起こるモデル II を考える (Abrams & Matsuda 1997, Yoshida et al. 2007)。

$$\frac{dN}{dt} = \delta(N_I - N) - \frac{1}{\varepsilon_1} \left(\sum_{i=1}^2 \frac{s_{1i} NC_i}{1 + h_1 s_{1i} N} \right), \quad (3a)$$

$$\frac{dC_i}{dt} = C_i \left[\frac{s_{1i} N}{1 + h_1 s_{1i} N} - \frac{1}{\varepsilon_2} \left(\frac{s_{2i} B}{1 + h_2 \sum_{j=1}^2 s_{2j} C_j} \right) - \delta \right], (i = 1, 2), \quad (3b)$$

$$\frac{dB}{dt} = B \left[\frac{\sum_{i=1}^2 s_{2i} C_i}{1 + h_2 \sum_{i=1}^2 s_{2i} C_i} - (m + \delta) \right], \quad (3c)$$

被食者の多型は、捕食者に食べられやすいが増殖が速い増殖型 C_1 と、増殖は遅いが捕食者に食べられにくい防御型 C_2 を考える。 s_{1i} は増殖型・防御型被食者の栄養塩に対する探索効率で、 s_{2i} は捕食者の増殖型・防御型被食者に対する探索効率である。

表現型可塑性モデル（モデル III）では、被食者 S (*Scenedesmus* など) が捕食者の密度に応じて誘導防御を行う (Vos et al. 2004a, b)。

$$\frac{dN}{dt} = \delta(N_I - N) - \frac{1}{\varepsilon_1} \left(\sum_{i=1}^2 \frac{s_{1i} N S_i}{1 + h_1 s_{1i} N} \right), \quad (4a)$$

$$\frac{dS_i}{dt} = Q_i(B) \left(\sum_{j=1}^2 \frac{s_{1j} N S_j}{1 + h_1 s_{1j} N} \right) - \frac{1}{\varepsilon_2} \left(\frac{s_{2i} S_i B}{1 + h_2 \sum_{j=1}^2 s_{2j} S_j} \right) - \delta S_i, \quad (i=1,2), \quad (4b)$$

$$\frac{dB}{dt} = B \left[\frac{\sum_{i=1}^2 s_{2i} S_i}{1 + h_2 \sum_{i=1}^2 s_{2i} S_i} - (m + \delta) \right]. \quad (4c)$$

モデル II との相違点は、モデル II では防御型と増殖型が独立に増殖するが、モデル III では新しく生まれた被食者の防御型と増殖型の割合を反応基準 (reaction norm) の関数 Q によって振り分ける点で異なっている。

可塑性の反応基準は、捕食者の密度に応じて防御型が増える関数を設定する (Verschoor et al. 2004a)。

$$Q_1(B) = \frac{1}{1 + (B/g)^b}, \quad (5a)$$

$$Q_2(B) = \frac{(B/g)^b}{1 + (B/g)^b}, \quad (5b)$$

g は防御型の割合が 0.5 になる捕食者の閾値であり、 b は感度パラメータである。

最後に、可塑性と非可塑性の競争モデル（モデル IV）を考える。

$$\frac{dN}{dt} = \delta(N_I - N) - \frac{1}{\varepsilon_1} \left\{ \sum_{i=1}^2 \frac{s_{1i} N (S_i + C_i)}{1 + h_1 s_{1i} (S_i + C_i)} \right\}, \quad (6a)$$

$$\frac{dC_i}{dt} = C_i \left[\frac{s_{1i} N}{1 + h_1 s_{1i} N} - \frac{1}{\varepsilon_2} \left[\frac{s_{2i} B}{1 + h_2 \sum_{j=1}^2 s_{2j} (C_j + S_j)} \right] - \delta \right], \quad (i=1,2) \quad (6b)$$

$$\frac{dS_i}{dt} = Q_i(B) \left(\sum_{j=1}^2 \frac{s_{1j} N S_j}{1 + h_1 s_{1j} N} \right) - \frac{1}{\varepsilon_2} \left\{ \frac{s_{2i} S_i B}{1 + h_2 \sum_{j=1}^2 s_{2j} (C_j + S_j)} \right\} - (\gamma + \delta) S_i, (i = 1, 2), \quad (6c)$$

$$\frac{dB}{dt} = B \left[\frac{\sum_{i=1}^2 s_{2i} (C_i + S_i)}{1 + h_2 \sum_{i=1}^2 s_{2i} (C_i + S_i)} - (m + \delta) \right], \quad (6d)$$

ここでは、可塑性のコスト（死亡率） γ を含めて考える。

3 Results and discussion

局所安定性解析とシミュレーションの結果、表現型可塑性（モデル III）の方が遺伝的多型による迅速な進化（モデル II）よりも安定である事が明らかになった（図 1）。希釈率と防御型の形質のパラメータを変化させた相図を比較すると、モデル III の方がより振動領域が狭く、安定平衡領域が広がった。これは、遺伝的多型の方が可塑性よりも環境の変化に反応する速度が遅く、時間遅れの反応になるためと考えられる。

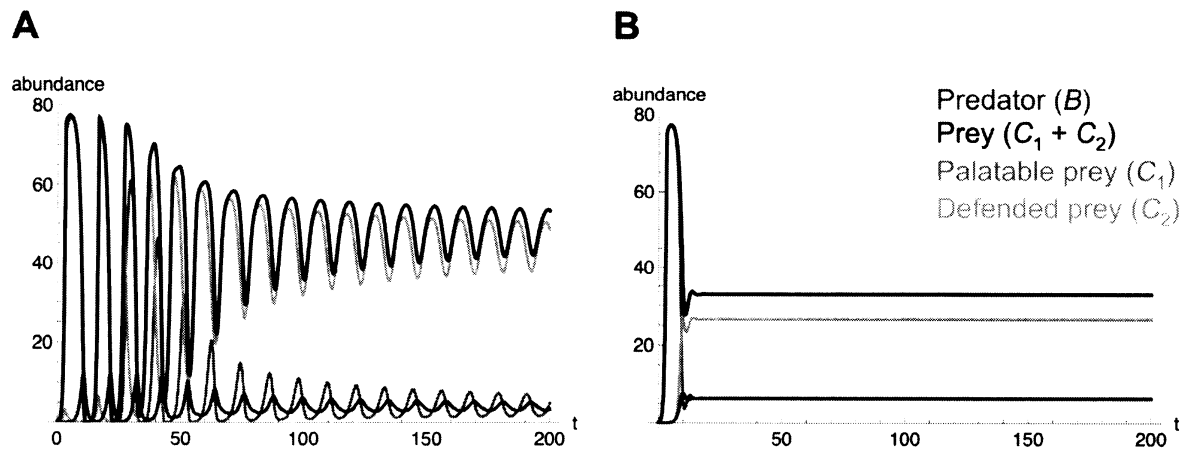


図 1. 遺伝的多型モデル (A) と表現型可塑性モデル (B) の動態の比較例。迅速な進化では、捕食者 (B) と被食者 ($C_1 + C_2$) が逆位相になっている。 $\delta = 1.0$, $s_{12} = 0.14$, $\alpha = 1$, $b = 2$, $g = 5$ 。他のパラメータは Fussmann et al. (2000) による ($N_1 = 80$, $h_1 = 0.303$, $h_2 = 0.444$, $m = 0.055$, $s_{10} = 0.767$, $s_{20} = 0.15$, $\varepsilon_1 = 1.0$, $\varepsilon_2 = 0.25$)。

また、シミュレーションの結果、モデル IV の相図において可塑的な遺伝子型 S が生き残る領域は狭く、生き残った領域でも非可塑的な遺伝子型 (C_1 , C_2) を駆逐する事はなかった。可塑性の反応基準のパラメータ (b , g) を変化させても希釈率と防御型の形質によっては同様の結果が得られた事から、定常環境において表現型可塑性は

進化的に安定でない事が示唆された。表現型可塑性は変動環境で有利になると言われている事から、栄養塩の流入濃度 N_I を正弦関数で振動させると、相図の広い領域で可塑的な遺伝子型が非可塑性を競争排除する事がわかった。

この2つを合わせて考えると、可塑性には (1) 個体数振動を安定化させる側面と、(2) 個体数振動があると適応度が高くなる側面があり、これらの間に葛藤が生じうる事が予想される。実際、可塑性の葛藤のために間欠的な振動が起こる現象が、流入栄養塩 N_I が振動しないモデル IV の3遺伝子型が共存する領域で見られた (図2)。個体数が振動しない平衡状態では、可塑性のコスト γ のために可塑的な遺伝子型は徐々に減少していく。その結果として系が不安定化し、振動が始まる。個体数振動の幅が大きくなると可塑性が有利になるため、可塑的な遺伝子型が増加する。しかし、可塑性は振動を安定化する働きがあるため、自ら有利な状況 (振動) を変化 (安定化) させてしまう。その結果として振動がおさまリ、可塑的な遺伝子型が再び減少していく事になる。我々は、このような可塑性の迅速な進化を 'eco-evolutionary bursting' と呼ぶ事を提唱した (Yamamichi et al. in revision)。これまで、(1)の側面は個体群生態学が、(2)の側面は進化生態学が異なる文脈の中で調べてきたが、これらを同じ枠組みの中で取り扱う事で、可塑性の進化的現象と生態学的現象の相互作用 (eco-evolutionary feedbacks) について新たな視点を提供する事ができると考えられる。

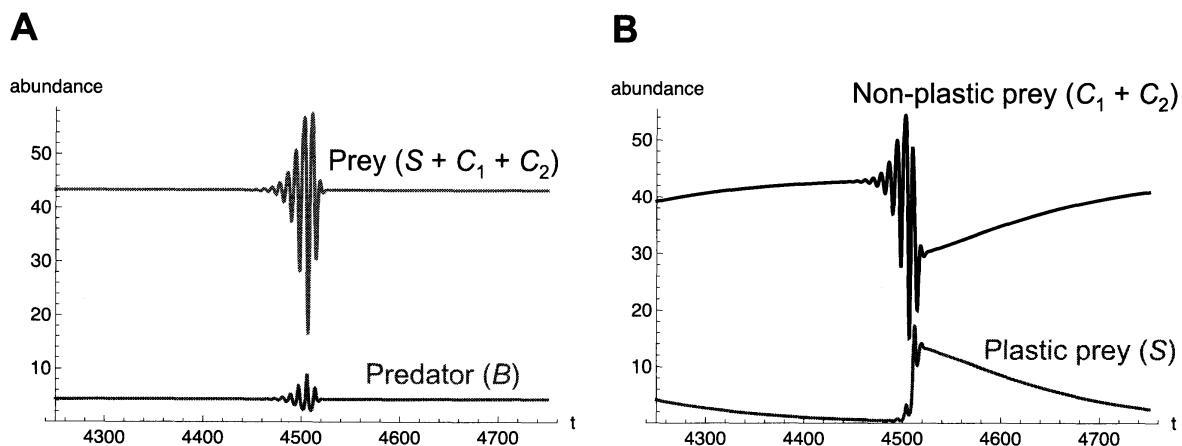


図2. 表現型可塑性の迅速な進化 ($\delta = 1.0$, $s_{12} = 0.1$, $\gamma = 0.01$, 他のパラメータの値は図1と同じ)。A. 捕食者と被食者の間欠的な振動。B. 振動が起こる前には非可塑的な被食者が、振動が始まった後は可塑的な被食者が増加する。

以上のような理論的な研究の一方で、共同研究者である東大の吉田丈人准教授によって、イカダモの培養実験から反応基準を測定し、表現型可塑性が個体群動態に与え

る影響を調べる研究も進められている (Verschoor et al. 2004a, b)。今後、ケモスタットでイカダモと捕食者の長期に渡る共培養実験を行う事で、被食者の表現型可塑性と個体群動態の関係についてより多くの知見が得られる事が期待される。

Acknowledgements

本研究は総研大の佐々木顕教授、東大の吉田丈人准教授と共同で行った。企画セッション「生物の実データに基づく数理・統計モデル解析」のオーガナイザである合原一究さん・永野惇さんにお礼を申し上げたい。

References

- Abrams PA, Matsuda H (1997) Prey adaptation as a cause of predator-prey cycles. *Evolution* **51**: 1742-1750
- Becks L, Ellner SP, Jones LE, Hairston Jr. NG (2010) Reduction of adaptive genetic diversity radically alters eco-evolutionary community dynamics. *Ecology Letters* **13**: 989-997
- Cortez MH, Ellner SP (2010) Understanding rapid evolution in predator-prey interactions using the theory of fast-slow dynamical systems. *American Naturalist* **176**: E109-E127
- Cortez MH (2011) Comparing the qualitatively different effects rapidly evolving and rapidly induced defences have on predator-prey interactions. *Ecology Letters* **14**: 202-209
- Ellner SP, Becks L (in press) Rapid prey evolution and the dynamics of two-predator food webs. *Theoretical Ecology*
- Fussmann GF, Ellner SP, Shertzer KW, Hairston Jr. NG (2000) Crossing the Hopf bifurcation in a live predator-prey system. *Science* **290**: 1358-1360
- Fussmann GF, Ellner SP, Hairston Jr. NG, Jones LE, Shertzer KW, Yoshida T (2005) Ecological and evolutionary dynamics of experimental plankton communities. *Advances in Ecological Research* **37**: 221-243
- Gause GF (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Hairston Jr. NG, Ellner SP, Geber MA, Yoshida T, Fox JA (2005) Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecology Letters* **8**: 1114-1127
- Jones LE, Ellner SP (2004) Evolutionary tradeoff and equilibrium in an aquatic predator-prey system. *Bulletin of Mathematical Biology* **66**: 1547-1573
- Jones LE, Ellner SP (2007) Effects of rapid prey evolution on predator-prey cycles. *Journal of Mathematical Biology* **55**: 541-573
- Jones LE, Becks L, Ellner SP, Hairston Jr. NG, Yoshida T, Fussmann GF (2009) Rapid contemporary

- evolution and clonal food web dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **364**: 1579-1591
- Krebs CJ (1972) Ecology. Harper & Row, New York.
- Meyer JR, Ellner SP, Hairston Jr. NG, Jones LE, Yoshida T (2006) Prey evolution on the time scale of predator-prey dynamics revealed by allele-specific quantitative PCR. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **103**: 10690-10695
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 685-692
- Shertzer KW, Ellner SP, Fussmann GF, Hairston Jr. NG (2002) Predator-prey cycles in an aquatic microcosm: testing hypotheses of mechanism. *Journal of Animal Ecology* **71**: 802-815
- Smith HL, Waltman P (1995) The Theory of the Chemostat: Dynamics of Microbial Competition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Verschoor AM, van der Stap I, Helmsing NR, Luring M, van Donk E (2004a) Inducible colony formation within the Scenedesmaceae: Adaptive responses to infochemicals from two different herbivore taxa. *Journal of Phycology* **40**: 808-814
- Verschoor AM, Vos M, van der Stap I (2004b) Inducible defences prevent strong population fluctuations in bi- and tritrophic food chains. *Ecology Letters* **7**: 1143-1148
- Vos M, Kooi BW, DeAngelis DL, Mooij WM (2004a) Inducible defences and the paradox of enrichment. *Oikos* **105**: 471-480
- Vos M, Verschoor AM, Kooi BW, Wackers FL, DeAngelis DL, Mooij WM (2004b) Inducible defenses and trophic structure. *Ecology* **85**: 2783-2794
- Yamamichi M, Yoshida T, Sasaki A (in revision) Comparing the effects of rapid evolution and phenotypic plasticity on predator-prey dynamics.
- Yoshida T, Ellner SP, Hairston Jr. NG (2003) Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature* **424**: 303-306
- Yoshida T, Hairston Jr. NG, Ellner SP (2004) Evolutionary trade-off between defence against grazing and competitive ability in a simple unicellular alga, *Chlorella vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society B* **271**: 1947-1953
- Yoshida T, Ellner SP, Jones LE, Bohannan BJM, Lenski RE, Hairston Jr. NG (2007) Cryptic population dynamics: rapid evolution masks trophic interactions. *PLoS Biology* **5**: e235
- 吉田丈人 (2007) 実証と理論の応酬：ワムシ - 藻類（捕食者 - 被食者）系の個体群動態. *日本生態学会誌* **57**: 208-216