

単純な捕食者—被食者系の個体群動態：迅速な進化と個体数振動のフィードバック関係
(吉田 丈人先生)

1. はじめに

私の専攻は生物学の中でも生態学の分野であり、個体以上のレベルを議論する領域である。これまでの研究の中で基礎数学でなく応用数学の方と一緒に進めてきた研究について説明する。

生物の進化には「大進化」と「小進化」という 2 つの現象がある。大進化の方は、新しく種が生まれる様な進化であり、小進化の方は一つの種の集団の中に大きな形のものや小さな形ものが生まれることを指している。昨日からも出ている「ダーウィン進化」というのは数百万年の時間スケールで起こる進化であるが、実はもっと早い進化が存在することがここ 10~20 年来知られてきた。例えば大腸菌の薬剤耐性やハエの殺虫剤に対する耐性獲得といったように、人間活動による淘汰圧によって早い進化が起こる例があるが、これらの他に鳥の嘴の形状の様に高々十世代程度で大きく変わる様な現象が見ついている。これらの知見から、進化とは目に見えない現象ではなく、一部の進化では実際観測可能な現象であることがわかってきた。

今回の話題はネットワークの進化の中でも、迅速に進化する食物網の動態・進化に焦点を当てる。迅速な進化が食物網動態にどう影響を与えるのかについては理論的な研究はあるが、実証が難しい。進化を捉えることのできる生物種の数に限られているので、少数の生物から構成されている食物網を使って、迅速な進化がこれらの食物網にどのような影響を与えているのか、また食物連鎖の中で進化がどのように起きているのかについての解析について説明する。

2. 個体群動態のパターンと安定性

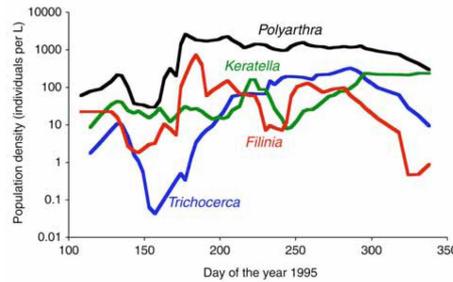
生物の数はどういうパターンで決まっているのだろうか？これは、人間で言えば人口動態の様なものであり、人間活動に関連が深い野外の生物の個体数は、人間の個体数の変動に大きく影響されている。地球には約一千万種が存在しているが、そのうち個体数の動態が調べられているのは高々数百種程度である。

それらの個体群動態のパターンを常微分方程式によって近似し記述すると、様々なアトラクターが現れる。それらを 3 つのケースに分類して実際の個体群動態がどのようになっているかを大雑把に調べる研究の結果、その 2/3 が平衡状態で後の 1/3 がリミット

サイクルになっており、数理モデル等でよく見られるカオスの挙動は野外個体群ではほとんど無いだろうということが言われている。

「生命とは何か？」 → 個体群動態のパターン

平衡：サイクル：カオス = 2 : 1 : ≈ 0



『個体数変化のパターンがどうやって決まるか？』

アプローチ：マイクロコズムを用いた実験研究と
数理モデルを用いた理論研究の連携
数学＝生物を説明するためのツール

4

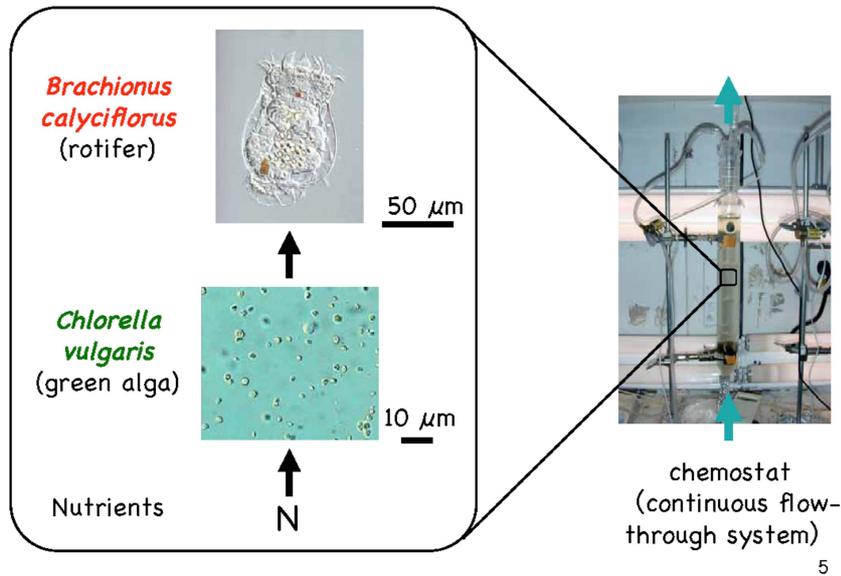
Ellner & Turchin (1995), Kendall et al. (1998), Yoshida et al. (2000)

この図は、ある4種のプランクトンの個体数が約一年間でどのように変化するかを示したグラフである。私の興味はこのような大きな季節的変動がなぜ起こるかではなく、もっと細かい例えば振動で言えば周期や振幅がなぜこのようになるのか、または数年や数十年に一度の大量発生などの現象がなぜ起こるのかといったところに興味があるのだが、この様なことを野外で観察しようとする、環境の季節変動などいろいろな要因が関わってくるため実際には難しい。

そこで私は、生物と生物の間の相互作用を個体数変化によって見るために、マイクロコズムという装置の中で個体数がどのように変化するかを実験と理論を両方併せて解析している。

3. ミクロコズムの概要

プランクトン性の捕食者と餌生物のミクロコズム



5

ミクロコズムは 350ml のガラス製容器の中に、2 種類のプランクトンを加えたものである。1 つは植物プランクトンのクロレラとそれを捕食する動物プランクトンのワムシである。この容器に下から栄養塩を一定速度で流入させ、上から同じ速度で培養液を流出させる。これはいわば容器の中に小さな湖を作ったと考えてもらえば良いだろう。この様な容器の中でこれら 2 種類のプランクトンにどのような数の変化が起こっているかを観測する。

この食物連鎖(直線的な食う-食われる関係)で示される系がどのような挙動を示すのかを、1920 年代に数理モデルである Lotka-Volterra によって提唱された捕食者-被食者モデルによって単純化して記述する。ミクロコズムの場合、これは 4 本の方程式によって表わすことができる。

個体群動態を表す基本モデル

Nutrients [Nitrogen]	$dN/dt = \delta(N_i - N) - F_c(N)C$ <small>流入 - 流出 - 藻類による消費</small>
Algae [<i>Chlorella</i>]	$dC/dt = F_c(N)C - F_B(C)B/\varepsilon - \delta C$ <small>増殖 - ワムシによる消費 - 流出</small>
Rotifers [total <i>Brachionus</i>]	$dB/dt = F_B(C)R - (\delta + m)B$ <small>増殖 - 流出 - 自然死亡</small>
Rotifers [reprod. <i>Brachionus</i>]	$dR/dt = F_B(C)R - (\delta + m + \lambda)R$ <small>増殖 - 流出 - 自然死亡 - 加齢</small>
$F_c(N) = b_c N / (K_c + N)$	$N_i =$ nitrogen input concentration
$F_B(C) = b_B C / (K_B + C)$	$\delta =$ dilution rate
	$\varepsilon =$ assimilation efficiency
	$\lambda =$ decay of fecundity
	$m =$ mortality

6

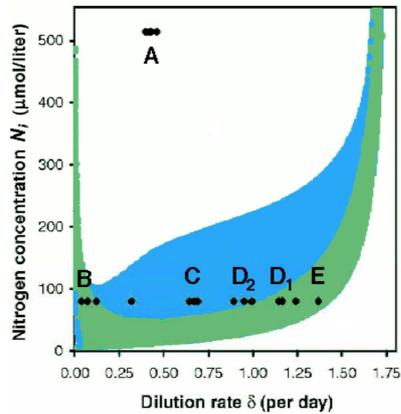
Fussmann et al. (2000, Science)

式中の N は栄養塩、 C はクロレラ、 B はワムシそれぞれの個体数とその動態を表わしている。ワムシは通常的环境下では有性生殖しているが、栄養条件が良い場合には単為生殖によって増えることができる。単為生殖世代の個体は全てメスなのだが、加齢個体は不妊となり、抱卵しなくなるため、これを方程式に組み込む必要がある。また、栄養塩は装置への流入と流出があるが、その収支は流速に比例している。栄養塩のうち、クロレラによって消費される量は Michaelis-Menten 型の関数で表される。クロレラの増殖速度は栄養塩の消費量に比例して増加し、Michaelis-Menten 型の関数によって表わされたワムシによる補食量を差し引く。捕食者であるワムシのモデルには齢構造が導入されており、増殖速度はワムシの全体量から不妊の加齢個体と自然死亡率を差し引いた量に比例しているが、実験により観測可能であるのはワムシの総量である。

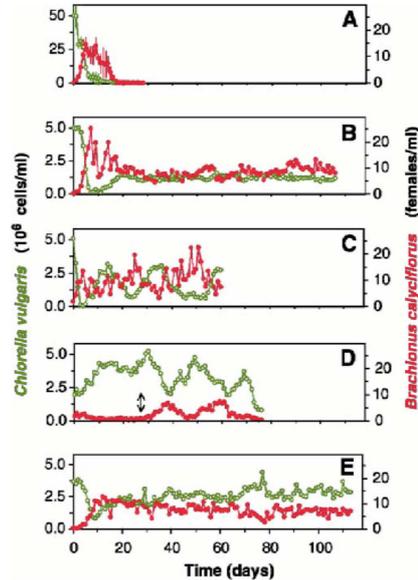
これら全てのパラメータは実験的に決定できるため、これらを決定した上でモデル計算を行ない、流量と栄養塩濃度の 2 つのパラメータによって相図を書くと、次の図の左側の様になる。

この捕食者-被食者系の動的特性

モデル予測



実験による検証



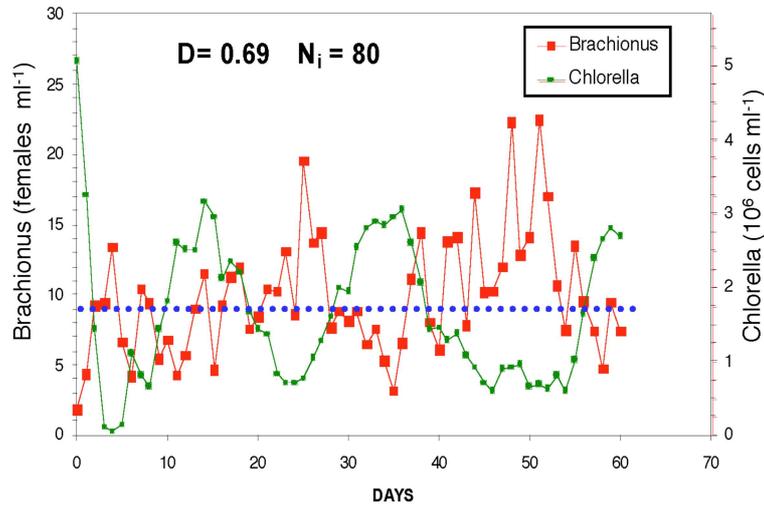
Fussmann et al. (2000)

横軸は流量であり、一日あたりに交換される培養液の体積と容器の容量との比を表わしている。縦軸は、栄養塩の濃度である。右下の空白の領域では、培養液の交換速度があまりにも早すぎるため、植物プランクトンが増殖できずに流失してしまう場合である。それに対し、左上側の空白領域では、栄養塩濃度が高すぎるため、植物プランクトンが爆発的に増殖し、それを捕食する動物プランクトンも爆発的に増殖してしまうため、植物プランクトンの食いつくしが起きて植物プランクトンが絶滅してしまう場合である。緑の部分には平衡状態であり、青の部分には個体数振動が起きている領域である。

そこで、栄養塩濃度を固定し、溶液交換速度を変化させ実際に実験を行うと、図の右側に示す様にモデル予測と合致する結果が得られた。面白いことに、平衡状態である D1 から実験の途中で振動状態である D2 に条件を変化させると、グラフの D の様に、平衡状態から新たに振動が生まれることが分かった。

3. モデルの改善

1 サイクル内での餌の質の変化



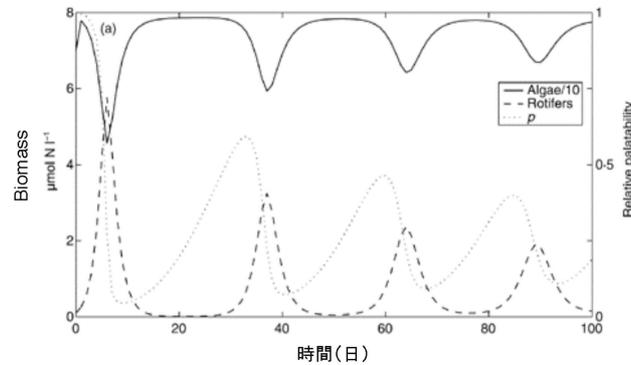
10

これらの実験は被食者、補食者が1種類ずつのシンプルな系であるが、実は生物の振動はこれだけでは説明することができない。モデル計算においては、個体数振動の位相のずれは約25%(約10日)前後だが、この図に示す様に、実際の実験データでは、赤と緑は逆位相になっており、周期は30~60日であり、違った結果が得られた。これらの結果から、先程のモデル計算には何か抜けていることがあるのではないかと推測できる。

そこで何が起きているのかを見るために、振動状態で餌となる植物プランクトンの個体数が一定の所で動物プランクトンの個体数動態の傾向を見ると(青の破線)、同じ餌の量であっても、動物プランクトンが増えるときと現象する場合があることが分かる。我々は、これを量では表わすことができない餌の質が変化するからではないかと考えた。

この説を基に様々な仮説を検討したところ、被食者側に普通型と被食耐性型があり、それらの構成比が振動していることによって周期が長くなる可能性がシミュレーションによって示された。

藻類の進化を組み込んだ個体群動態



$$\begin{aligned}
 \text{max. growth rate} & \quad b_C(z) = b_0 e^{(-1z^{\alpha_8})}, \alpha_8 > 1. \\
 \text{palatability} & \quad p(z) = \frac{2}{1 + e^{\alpha_9 z}}. \\
 \text{evolution of trait } z & \quad \dot{z} = \alpha_{10} \frac{\partial w}{\partial z} = \alpha_{10} \frac{\partial}{\partial z} \left(\frac{1}{C} \frac{dC}{dt} \right).
 \end{aligned}$$

trade-off

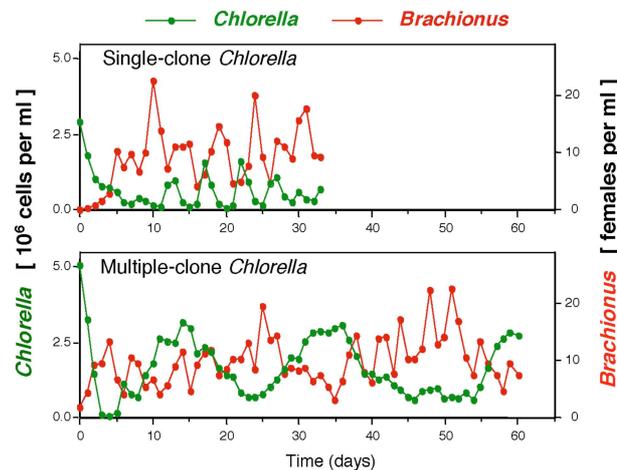
Shertzer et al. (2002, J Amin Ecol)

11

上の式において palatability とは餌の食われやすさを表わしているが、この値に遺伝的分散があり、これが振動するときに周期が長期化することが理論的に分かっていたが、実験的実証はされていなかった。そこでこのモデルについて実験による実証を行なった。

そのためには、まずトレードオフを実験系に組み込むことが必要になる。これは、被食耐性型が払うコストの様なもので、通常タイプに対して被食耐性型が貧栄養条件において増殖が遅いことに対応している。クロレラは無性生殖のみなので、クローン同士は交雑せず、遺伝的に固定した集団になる。この実験系を用いて、突然変異が起きない程度の時間スケールにおいて進化が起きない単一の個体型のみの場合と、複数の個体型を導入し、進化が起きる系で実験を行ったところ、進化が起きる系の方において実際に周期の長期化と位相のずれが起き、再現性もあることが分かった。

実験結果



Yoshida et al. (2003, Nature)

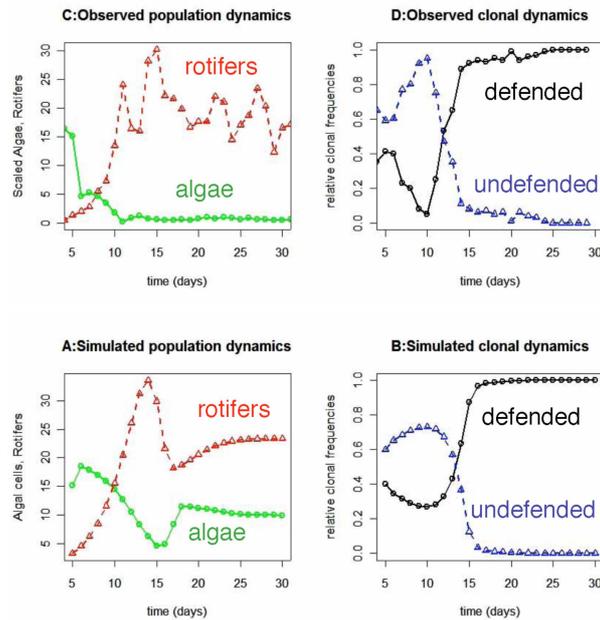
17

()

の複数クローンの中で起こっている変化はこの結果からは知ることができないが、数理の上では説明することができる。捕食者の密度が振動すると、食われにくいタイプが自然選択されるが、このとき、増殖速度も遅いため、増殖の立ち上がりが遅くなってしまふ。逆にワムシが減少フェーズに入り、藻類の増殖フェーズになった際に、残っている増殖速度の遅い株のため曲線の立ち上がりが遅れ、ワムシの増殖も制約されるために長い振動が生まれると考えられる。そこで、実際の進化を可視化するため、PCR の手法を応用し、実際の株毎の個体占有率の変化を調べてみた。

その結果、振動こそ見られなかったが、初期の植物プランクトンが卓越しているときは、増殖速度の早い方が優勢だが、ワムシの個体数が十分に増加して振動フェーズに入ると、被食耐性型が優先型になることが確認できた（なお、この例では、固定が起きている）。また、実験によって得られたパラメータを用いてシミュレーションを行ったところ、ほぼ同じグラフを得ることができた。

実験結果

モデル予測
(with no adjusted
parameters)

Meyer et al. (2006)

23

4. 奇妙な振動現象とその解析

これらの実験を行っていたところ、生物特有の奇妙な現象が見えることが分かった。それは、藻類が増えた後、ワムシが増加するために藻類が減少するが、その後藻類の密度が増加せずにはほぼ一定を保ち、ワムシの個体数のみが振動するという現象である。当初、これは実験のミスかと考えられたが、その後も度々観察されたため、偶然では無いだろうということで、これを「奇妙な振動」と呼ぶことにした。

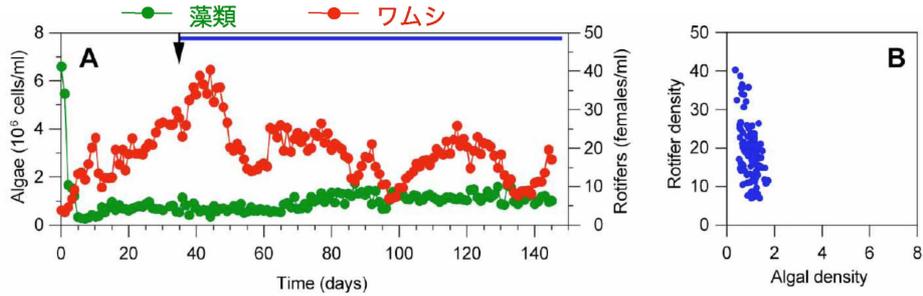
同様の現象はバクテリアとファージ間での個体数振動において既に報告されていたが、これは、ファージに耐性のある型のバクテリアを加えることでファージの個体数に「奇妙な振動」が起こるといったものであった。

この実験系では、バクテリアの型の割合を求めることができ、それを調べたところ、ファージの振動は感受性バクテリアの割合と相補的であった。我々のシステムでは、型の割合を調べることができなかつたが、この結果を基に考えるとこのように説明することができることから、我々のシステムにおいて振動していたのは藻類の食べられやすさであろうと考えることができる。

これまでの例に出てきたダイナミクスのなかで、周期の短いサイクル(Consumer-Resource Cycle, CRC)に比べて周期の長いサイクル(Evolutionally Cycle, EC)、そして捕食者だけが振動する「奇妙なサイクル」(Cryptic Cycle, CC)のそれぞれがどのような状況において発生するかを理論的に解析した。

藻類の遺伝的多様性と奇妙な個体数振動

ワムシ（捕食者）の密度は振動するが、
藻類（餌生物）の密度はほぼ一定

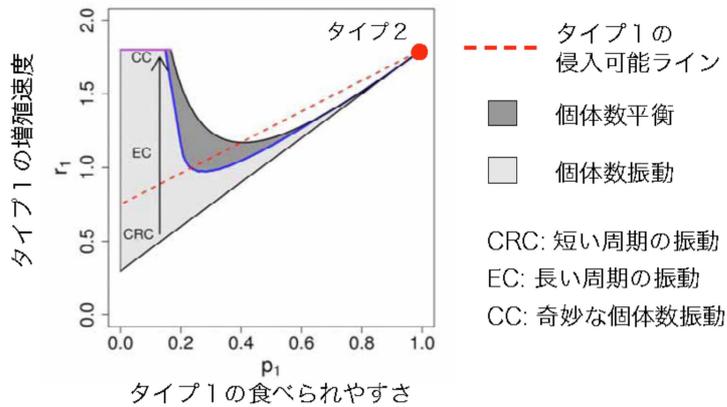


Yoshida et al. (2007, PLoS Biology)

24

奇妙な個体数振動はいつ起こるか？
数理モデルによる予測

2つの遺伝型（タイプ1と2）の関係



Yoshida et al. (2007)

28

この図は2つの遺伝型のうち、通常型を TypeII、耐性型を TypeI とおき、TypeII の性質を固定したときに、TypeI の性質を変動させるとどのようなことが起きるかを示したものである。TypeII の食べられやすさを 1.0、増殖速度を 1.8 に固定したとき、薄い灰色で示した部分において振動が起きることが分かる。赤で示したラインは、TypeII が存在している条件において TypeI が系に侵入できるかを示したものである。この赤線の下部分では被食耐性にかかる増殖速度のコストが高すぎるために、系から TypeI が排除されてしまい、TypeII のみによる周期の短い振動のみが起きる状況であり、この TypeI の増殖コストを赤線の上まで緩めることによって、初めて2つのタイプが共存し得ることを示している。また更に増殖コストを緩めてゆくと、中程度まで緩めたときに長い周期のサイクルが、また増殖コストがほとんどない様な条件では奇妙なサイクルが発生することが分かる。

今回の一連の実験によって明らかになった CRC,EC,CC の3つのサイクルは、単に種間の相互作用を見ただけでは説明することができず、個体群内の群集構造の早い進化を考慮することによって初めて説明できるものである。このことは、生物の個体群動態を見るときには種間相互作用だけでなく、個体群内の多様性性質にも注意する必要があることを示している。

5. 総括

我々の研究グループは理論と実証が最も密に関連している分野であるといえるのではないだろうか。使用している数学は純粋数学ではないが、学会等において数理グループと実証グループ間で密に議論することによって、今まで分からなかったことが分かるようになるモデルともいえるだろう。

私が現在興味を持っているのは多様性が個体群動態に与える影響である。シンプルなネットワークと大きなネットワークではダイナミクスがどう違うのだろうか。今回示した例のようにネットワークとは呼べないシンプルな二体関係であっても、一つのノードが何種類もあるか一つかで大きな影響を受ける。一方で、多数のノードとつながっているノードのダイナミクスは他のノードの影響をあまり受けず、自身のノードの性質によって決定されることが知られている。例えば生態学的には、ある1種類の生物がいたとして、それが多数の餌を食べている場合は餌でなく年齢構造や年齢構造の時間遅れによってダイナミクスが決まってしまう。逆に、連結度が低い場合は餌の状況によって決まってしまう。多様性があると短いサイクルが、無いと長いサイクルがでるようになるが、どちらが本当なのか興味深いところである。また、ノード自身の迅速な進化によってネットワークがどのようなダイナミクスを描くか、またカオスを安定化するかについて興味

がある。

遺伝子型と表現型と適応度の関係については実はほとんど分かっていない。遺伝子型と表現型の関係も表現型と適応度との関係も詳しく分かっていないのである。なぜならそれは個体群が置かれた環境で変化するものであり、環境が常に変動していることを考えれば難しい問題がからんでいることは明らかである。

このような状況において数理サイドへ求めるものの一つは、検証可能な予測をして欲しいということである。メタファーでは不十分であり、もっと具体的な予測が望まれる。検証は難しいがモデルセレクションの手法を用いることで、理論からの示唆ができるかもしれない。

二つ目は複雑な系を全体的に捉えるためにはどのようにしたら良いか、ということである。生物の種間相互作用は少なくとも数百のオーダーなのでそれらの相互作用の動態を表わすのは難しい。よりシンプルな論理で説明できないだろうか。例えば、進化やトレードオフといった概念を導入することによる単純化の試みがある。

三つ目は、統計と数理の融合で、生物の現象は数理だけでは説明が困難であり、どうしても統計に頼らざるをえないため、両者の融合が期待される。

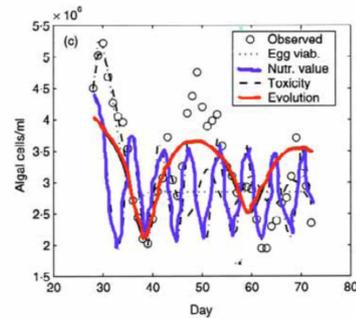
四つ目は、仮説として構築した数理モデルにおいて、数式の構造やパラメータを変化させると様々なダイナミクスが出てくるが、それらが本当に尤もらしいのかということを知りたい。

生物学研究における私が感じる数学の必要性は、言葉による説明が間違っていることがあるからである。私自身の経験として、先程の EC 発生の仮説の一つに、「貧栄養で生育した餌ではワムシの増殖が遅れる」というモデルがあり、実際の実験結果でも増殖速度に大きな差があることが分かった。これまでの生態学では、これらのデータは仮説の傍証となるが、実は、この仮説をモデルに組み込んでも、EC は現れなかった。

栄養塩制限下で育った藻類は
ワムシの餌として質が低い
⇒長い周期の振動の原因？

Algal C:N ratio
14 20
Rotifer growth rate (day⁻¹)
1.6 0.9
Yoshida unpublished

藻類の進化 >> 藻類の栄養価



Shertzer et al. 2002, Yoshida et al. 2003

34

この様に、数学では、生物ではできない仮説の品質管理ができることが期待できる。また、「統計的に有意である」ことは、それがメカニズム的に存在することを示しているが、「生物学的に重要である」こととは異なるという観点からも、仮説の品質管理ができるのではないかと期待している。

Q&A

Q1. 適応度の式を変更することでダイナミクスが変わるか？

A. これは量的モデルと呼ばれるモデルであり、有性生殖でも無性生殖でも適用が可能である。この例では増殖曲線の関数の形はあまり重要ではなく、トレードオフがどうなっているかが重要になってくる。これは z に対して最大増殖速度と **palatability** がどう変化するかではなく、最大増殖速度と **palatability** がどのようなトレードオフの曲線を描くかが重要であるということで、様々な関数を試した結果、適応度の式自体を多少変えてもあまり変化しなかった。逆にこの数式の構造を変えたら、どのような数式だと予測が代わるかについて統一的なルールがあるかを知りたい。

Q2. ワムシの老化個体の割合は分かるのか？

A. 図には示していないが、増殖フェーズでは若い個体の割合が増えるが、個体数を年齢構造毎に分けてカウントすることはできないが、各個体は何個卵を持っているかを調べることによって間接的に知ることはできる。実はこの年齢構造を入れないと、相図の左側

の **bifurcation** が出てこない。これは実験を先にやってからモデルに組み入れた概念である。

Q3. クロレラ-ワムシの系の実験では被食者側に進化機構を取り入れていたが、逆に捕食者側を進化させたときにはどのようなようになるのか？

A. 餌の方を一定にして捕食者を進化させても **EC** が発生する。その場合に考えられるトレードオフは、例えば餌の質によって老化が早まるといったような何でもかまわないが、ただ両方に入れた場合については挙動が複雑になるためまだ解析を行っていない。

Q4. クロレラ-ワムシの系の実験結果における非常に早い振動の原因は？

A. サンプルングのエラーで、藻類の方はかなり正確にカウントできるのに対し、ワムシの方は精度が低く、またサンプルング時間の差が数時間あるためにおきていることが考えられるが、統計的には有意でない差である。概日リズムの影響は、この場合集団サイズが十分大きく、周期の同調をもたらす条件も無いため統計的にみて均一化していると考えてよいだろう。

ただし、これとは違ったシステムで、ミジンコを使った系では、若い個体と老化個体で餌を食べる速度や成長速度が異なるために早い振動がおきるということが最近報告されている。これは世代の中での時間的遅れ、再生産するときの餌の状況ではなく、子供の頃からの餌を取った量によって再生産が決まるもので、非常に早い振動になる。ただし実験では **CRC** か **EC** のどちらかしかみられず、二つの周期は混在しない。材料も違うため、この実験系ではそのようなことは起きていないと考えられる。

Q5. 実験には乗らないが進化の本質を考える時に考えなければいけない様な長期的な課題とは？

A. それはなかなか難しい。例えば、今日話した内容は非常に早い進化であるが、地球の進化の歴史の中で生まれた系統樹がなぜそのようになったかはある程度生態学的に説明できる。例えば捕食者-被食者の関係がどのように生じてきたかといった問題は数理生物学の中に既にモデルがあるので、新規に数学を創造する必要は無く、既存の数学を適用するといった方が近いのではないだろうか。言い換えれば既に数理生物学において検討すべき数理的課題は既に与えられているが、実証の方が追いついておらず、提示されたモデルのどれが正しいかを実証することが今の数理生物学の課題であるといった方が正しい感じがする。