

氏 名 山道 真人

学位（専攻分野） 博士（理学）

学位記番号 総研大甲第 1531 号

学位授与の日付 平成 24 年 3 月 23 日

学位授与の要件 先導科学研究科 生命共生体進化学専攻
学位規則第 6 条第 1 項該当

学位論文題目 Eco-evolutionary dynamics in predator-prey systems

論文審査委員 主 査 准教授 印南 秀樹
教授 長谷川 真理子
教授 佐々木 顕
教授 嶋田 正和 東京大学
准教授 吉田 丈人 東京大学

論文内容の要旨

Recent studies have revealed that ecological and evolutionary dynamics have close interactions. Not only ecological dynamics affect adaptive evolution, evolution can occur as rapidly as ecological dynamics (i.e., rapid evolution) and can also affect ecology including population dynamics, community structures, and even ecosystem functions. Ecological settings cause adaptive evolution, and then trait evolution modifies its surrounding environments and thereby changes selection pressure: such feedbacks between ecology and evolution are called as eco-evolutionary dynamics. It would be difficult to predict future biological dynamics ignoring eco-evolutionary feedbacks. Understanding eco-evolutionary dynamics is crucial not only for the consilience of basic ecology and evolutionary biology but also for applied ecology: conservation and management of the wildlife. Here I theoretically investigated eco-evolutionary dynamics in one of the most common interspecific interactions, predator-prey systems. Because predation is tightly related to organisms' fitness, eco-evolutionary dynamics is widespread in predator-prey systems and important to predict future dynamics.

In chapter 2, I focused on eco-evolutionary dynamics of phenotypic plasticity and population dynamics. Understanding causes and consequences of population cycles has been an important research focus as cycles can cause extinction of populations and one third of population dynamics in the wild shows periodic dynamics (cycles). Plankton predator-prey systems in chemostats (continuously flowing microcosms) are ideal experimental systems to investigate the effects of rapid evolution and phenotypic plasticity (induced defense) of prey species on population dynamics in detail. Based on the chemostat models, I confirmed that phenotypic plasticity is better at stabilizing population dynamics whereas a plastic genotype has higher fitness in fluctuating environments than in stable environments. Combining these two characteristics that have been studied separately in population and evolutionary ecology, I found a dilemma of plasticity: the plastic genotype is better in fluctuating environments, but it stabilizes the fluctuation and thereby decreases its fitness by itself. By decreasing the plastic genotype, the system again begins to oscillate. The dilemma results in a novel phenomenon in which phenotypic plasticity evolve rapidly causing intermittent cycles. I proposed to call this as 'eco-evolutionary bursting.'

In chapter 3, I focused on ecological speciation via pleiotropy, in which evolution of the speciation gene contributes not only to reproductive isolation, but also to anti-predatory adaptation. Evolution of sinistral (counter-clockwise coiling) snails promoted by 'right-handed' snakes is an excellent example. Classically it was believed that single-gene speciation is almost impossible, because the first mutant is strongly selected against. However, there are some empirical evidences of single-gene speciation in snails. Hoso et al. (2010) proposed a 'right-handed predator' hypothesis, in which specialized predation of snakes on dextral (clockwise coiling) snails can elevate relative survival rate of sinistral snails and thereby promote fixation of a sinistral mutant allele. I theoretically revealed that pleiotropy and the maternal effect (i.e., delayed inheritance) of the speciation gene can promote single-gene speciation. In small populations, indeed, I found that a recessive mutant has higher fixation probabilities without pleiotropy, whereas a dominant mutant

has higher one with pleiotropy. In large populations, the dominant and recessive mutant alleles have the same fixation probability without pleiotropy. This theoretical prediction would be testable by examining allele dominance of the speciation gene in snails living within or outside the snake range.

As future perspectives of studies on eco-evolutionary dynamics, I propose four important topics: (1) space and time, (2) combining theoretical and empirical approaches, (3) genomics and eco-evolutionary studies, and (4) eco-evolutionary conservation and management. This thesis did not consider macro scale dynamics of space (e.g., metacommunity) or time (e.g., macro evolution), but it would be interesting to consider eco-evolutionary dynamics in these scales. Second, here I focused on theoretical modeling to understand dynamics, but combining theoretical and empirical approaches with a sophisticated statistical framework is crucial to understand real biological systems. Especially, in this post-genomic era, it will be possible to understand eco-evolutionary dynamics from the genomic scale to the ecological scale. Therefore, future researches are needed to directly connect evolution in the genomic level to ecological dynamics. Finally, conservation and management studies should incorporate perspectives from eco-evolutionary dynamics, as evolution can drastically alter ecological dynamics of nearly extinct populations (e.g., evolutionary rescue) or heavily exploited populations (e.g., fisheries-induced evolution). With eco-evolutionary dynamics, it will be possible to conserve and manage wild populations better.

博士論文の審査結果の要旨

学位申請者山道真人は、生命共生体進化学専攻における理論生物学の学位論文研究として、捕食者—被食者系における個体群動態と進化動態の相互作用について理論的な探求を行った。学位論文の第1章では捕食者—被食者系の個体群動態モデルと、被食者の急速な進化が加わった進化—生態動態の理論と実証研究についてのレビューを行っている。第2章では、捕食者に対する防御の程度が異なる複数の遺伝子型の頻度が、捕食者の個体数の増減にともない急速に変化すること（被食者の急速な進化をともなう被食者—捕食者個体群動態）と、被食者の存在を示す化学物質をキューとして防御形質が可塑的に現れる表現型可塑性とを比較し、両者が個体群動態に与える影響の違いを明らかにするとともに、急速な進化と表現型可塑性がそれぞれ有利になるための条件等についての理論研究成果をまとめている。第3章では、捕食者—被食者間の生態学的相互作用が、被食者の生殖隔離による同所的種分化にどのような影響を与えるかを、被食者有限集団における生殖形質（巻き貝の巻きの左右性）突然変異体の固定確率を見ることで明らかにした。

個体群動態が捕食者と被食者の形質の進化に影響を与えるのみならず、形質の急速な進化が個体群動態にも大きな影響を与えるという近年の理論・実証統合型の生態学的研究の知見（第1章のレビュー）から、第2章の研究の位置づけと分野への貢献は以下のようにまとめられる。1) 急速な進化だけではなく、表現型可塑性を研究対象に加え、急速な進化と表現型可塑性それぞれが個体群動態に与える影響を明らかにしたこと、2) 急速な進化による適応と表現型可塑性による適応の優劣について、両者の競争として数理モデル化することにより、それぞれの応答が有利になる条件を見いだしたこと。第2章の主要な研究成果として、i) 表現型可塑性は急速な進化よりも強く個体群動態を安定化すること、ii) 表現型可塑性による捕食者への適応応答は、被食者—捕食者個体群動態が変動する時に、遺伝的多型による急速な進化に対して有利になることが挙げられる。この2つの結果は、「不安定な動態のもとで有利となる表現型可塑性タイプが増えることにより、個体群動態が安定化し、表現型可塑性は不利に転じる」という「表現型可塑性のジレンマ」を表している。申請者は、このジレンマの発見に加えて、このジレンマが表現型可塑性タイプの頻度の長周期の振動をもたらし、個体群動態の安定する時期と、個体群動態が不安定化する時期

が交互に現れるという、「間欠的バースト」として進化動態の上で解決されることも明らかにした。これらの結果は、実証・理論統合型の捕食者—被食者系の研究として群集生態学に大きく貢献すると考えられる。

第3章で、申請者は、捕食者—被食者の生態学的な相互作用や、生殖隔離をもたらす遺伝子の優性劣性・遅滞遺伝を取り入れた種分化モデルを構築した。生殖隔離をもたらす突然変異（巻き貝の巻きの左右性）の固定確率と、有限集団サイズ、生態学的相互作用の強さとの関係を、拡散近似による解析解や、モンテカルロシミュレーションで見ることによってモデルを解析した。巻き貝の巻きの左右性が変わることによる生殖隔離と種分化は、いわゆる「一遺伝子座種分化モデル」と呼ばれ、種分化が極めて難しいことが、これまでの研究で知られていたが、申請者は、巻き貝の左右性における「遅滞遺伝」（母系効果）と、左右性対立遺伝子の優性とが、突然変異の固定確率に強く影響することを見いだした。すなわち、遅滞遺伝は種分化を促進するのに対し、突然変異体対立遺伝子の優性劣性が固定確率に与える影響は、集団サイズと生態学的相互作用の強さに依存することが明らかになった。

公開発表会は学位申請論文の内容に沿って、表現型可塑性と個体群動態の研究に成果を発表した後、生態学的相互作用と種分化の研究成果の発表が行われた。いずれの研究においても生態学的な研究のモチベーションから、数理モデルの構成、数理モデル解析の手順、理論的結果もまとめ、その生物学的意義にいつれについても、適切に発表が行われた。質疑応答では、表現型可塑性の遺伝的変異と進化、可塑性の実現に必要な突然変異、可塑性の維持コストなどについて質問がされたが、いずれも的確に対応した。発表および質疑応答はすべて英語で行われ、提出論文もすべて英語論文であり、申請者の英語能力は高いものであると認められた。口頭試問では、公開発表会での内容および提出された学位論文の内容に基づき、審査委員との間で質疑応答が行われ、適切に答えることができた。

本論文は、生態—進化動態の画期的な理論的研究として、その意義が高く評価されるものとして、審査委員は一致して博士学位に値すると判断した。また、専攻委員会でもその判断が満場一致で支持された。