

## 遺伝子効果を取り込んだ生態系

(ハタネズミの生態系の解析をめざして)

### Ecosystem of Including Genetic Effects (Toward Analysis of The Ecosystem of Voles)

日本大学大学院総合基礎科学研究科 中田剛史 (Takefumi Nakada)

Graduate School of Intergrated Basic Sciences, Nihon University

日本大学文理学部 情報システム解析学科 鈴木理 (Osamu Suzuki)

Department of Computer Sciences and System Analysis, Nihon University

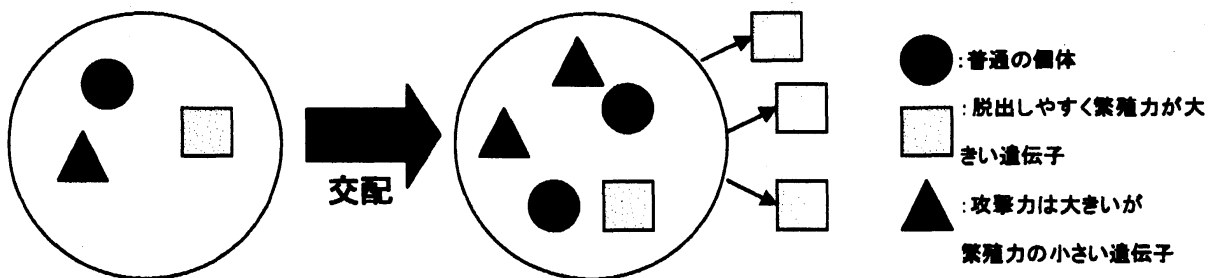
y

#### はじめに

北半球のネズミの数は周期的に変動しており、特にハタネズミは約4年の周期で大きく変動しているという事実がある。一般的に考えられる原因として、流行病による説や捕食や飢餓による説などが立てられたが今日ではどれも否定されている。C.J.Krebs は変動について生存率や繁殖期間・繁殖年齢・成長量・体重などがどのように変わるか調べた結果、4年という短い周期の間にネズミの遺伝子の組み合わせが変わる説(チティ・クレブス説)を提唱した([2])。

#### 1. チティ・クレブス説

ハタネズミが交配を重ねて個体数が増加すると(1)普通の個体の他に(2)脱出しやすく繁殖力が大きい遺伝子をもつ個体と(3)攻撃力は大きいが繁殖力の小さい遺伝子をもつ個体に分離してくる。



本論文においては、チティ・クレブス説をもとに遺伝子効果を取り込んだ生態系の考察をしてハタネズミの個体群動態の解析を目指す。

#### 2. 離散化したロトカ・ボルテラ競争系モデル

ここでは3つの種からなる競争系を考える。各個体数を  $x$ 、 $y$ 、 $z$  とおくとロトカ・ボルテラ競争系のモデルは次のようになる。

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_1 x \left(1 - \frac{x + b_1 y + c_1 z}{K_1}\right) \\ \frac{dy}{dt} = r_2 y \left(1 - \frac{a_2 x + y + c_2 z}{K_2}\right) \\ \frac{dz}{dt} = r_3 z \left(1 - \frac{a_3 x + b_3 y + z}{K_3}\right) \end{cases} \quad (1 \cdot 1)$$

$r_1, r_2, r_3$ : それぞれの繁殖力の大きさ、 $K_1, K_2, K_3$ : それぞれの環境収容力  $a_2, a_3, b_1, b_3, c_1, c_2$ : それぞれの攻撃力の強さを表す。

(1・1) 式を

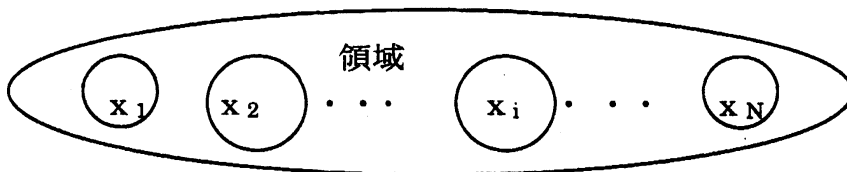
$$\frac{dx}{dt} \Rightarrow x_{n+1} - x_n \quad \frac{dy}{dt} \Rightarrow y_{n+1} - y_n \quad \frac{dz}{dt} \Rightarrow z_{n+1} - z_n$$

と置き換えることにより離散化したロトカ・ボルテラ競争系のモデルを考える。

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n \left\{1 + r_1 \left(1 - \frac{x_n + b_1 y_n + c_1 z_n}{K_1}\right)\right\} \\ y_{n+1} = y_n \left\{1 + r_2 \left(1 - \frac{a_2 x_n + y_n + c_2 z_n}{K_2}\right)\right\} \\ z_{n+1} = z_n \left\{1 + r_3 \left(1 - \frac{a_3 x_n + b_3 y_n + z_n}{K_3}\right)\right\} \end{cases}$$

### 3. 遺伝子効果を考慮した同種生物の生態系

以上の準備のもとで、遺伝子効果を取り込んだ生態系の時間発展の方程式を導く。一定の領域内に  $N$  種類の遺伝子型を有する生態系を考える。それらの遺伝子型を  $1, 2, \dots, N$  と書く。各々の形質をもつ同種生物の個体数を  $x_1, x_2, \dots, x_N$  とする。



方程式を導く際の幾つかの仮定について述べる。

(仮定1)  $n$  世代では時刻  $n$  において同世代の個体とのみランダムに交配する。時刻  $n$  と  $n+1$  との間では交配は行われないと仮定する。

(仮定2) 従って、離散化したロトカ・ボルテラ競争系モデルを用いる。

(注意) 仮定1により連続時間モデルより離散時間モデルのほうが適していると考えられる。

(仮定3)  $i$  種が  $j$  種と交配する個体数は次のように与えられる。:

$$x_i \times \frac{x_j}{M_N} \quad (x_1 + x_2 + \dots + x_N = M_N)$$

遺伝子型が2種の場合のロトカ・ボルテラ競争系モデルを考える。遺伝子型はAaとaaのみとし、遺伝子型AAは死という発現をするものとする。

集団遺伝の法則より次の事柄が従う。:

- (i) 親の遺伝子型がともにAaの場合: Aa:aa=2:1となる。
- (ii) 親の遺伝子型がともにaaの場合: aaのみとなる。
- (iii) 親の遺伝子型がAaとaaの場合: Aa:aa=1:1となる。

これより2種の個体数をx (遺伝子型Aa), y (遺伝子型aa) と表すと

$$x_{n+1} = \frac{2}{4} \times \frac{x_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + by_n}{K} \right) \right\} + \frac{1}{2} \left[ \frac{y_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + by_n}{K} \right) \right\} + \frac{x_n}{M_n} y_n \left\{ 1 + r_2 \left( 1 - \frac{ax_n + y_n}{K} \right) \right\} \right]$$

$$y_{n+1} = \frac{y_n}{M_n} y_n \left\{ 1 + r_2 \left( 1 - \frac{ax_n + y_n}{K} \right) \right\} + \frac{1}{4} \times \frac{x_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + by_n}{K} \right) \right\} + \frac{1}{2} \left[ \frac{y_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + by_n}{K} \right) \right\} + \frac{x_n}{M_n} y_n \left\{ 1 + r_2 \left( 1 - \frac{ax_n + y_n}{K} \right) \right\} \right]$$

( $r_1$ : 遺伝子型Aaの繁殖力の大きさ) ( $r_2$ : 遺伝子型aaの繁殖力の大きさ)  
 ( $M_n = x_n + y_n$ ) ( $K$ : 遺伝子型Aa, aaの環境収容力) ( $a, b$ : それぞれの攻撃性の強さ)

この方程式について注意をする。 $x_{n+1}$ の右辺第1項に着目する。その他も同様である。

- (1)  $\frac{2}{4}$  は遺伝法則に従って  $x_{n+1}$  が全体で占める割合を示す。
- (2)  $x_n \times \frac{x_n}{M_n}$  は仮定(3)の結果である。
- (3)  $\left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + by_n}{K} \right) \right\}$  はyのxに対する攻撃のファクターである。

以後このようなモデルを「遺伝的離散ロトカ・ボルテラ競争系モデル」とよぶ。

#### 4. 遺伝的離散ロトカ・ボルテラ競争系モデルのシミュレーション

下記の表(表1)は遺伝子効果を考慮した生態系モデルのパラメーターを変化させた時のシミュレーション結果を述べたものである(○は生存、×は絶滅をあらわす)。

次に遺伝子効果を取り入れない微分方程式と遺伝子効果を取り入れた離散力学系とでは著しい変化が起こることを述べる。

繁殖力の関係	攻撃性の関係	結果		
		X	Y	Z
$r_1 < r_2 < r_3$	$1 < b_1 < a_2, 1 < c_1 < a_3, 1 < c_2 < b_3$	○	○	○
$r_1 < r_3 < r_2$	$1 < b_1 < a_2, 1 < c_1 < a_3, 1 < c_2 < b_3$	○	○	○
$r_2 < r_1 < r_3$	$1 < b_1 < a_2, 1 < c_1 < a_3, 1 < c_2 < b_3$	○	○	○
$r_2 < r_3 < r_1$	$1 < b_1 < a_2, 1 < c_1 < a_3, 1 < c_2 < b_3$	○	○	○
$r_3 < r_1 < r_2$	$1 < b_1 < a_2, 1 < c_1 < a_3, 1 < c_2 < b_3$	○	○	○
$r_3 < r_1 < r_2$	$1 < b_1 < a_2, 1 < c_1 < a_3, 1 < c_2 < b_3$	⊗	○	⊗
$r_3 < r_2 < r_1$	$1 < b_1 < a_2, 1 < c_1 < a_3, 1 < c_2 < b_3$	○	○	○

表 1

例 (1) 攻撃性: xは大、yは中間、zは小とする( $b_1 < a_2 < 1, c_1 < 1 < a_3, c_2 < 1 < b_3$ )

(2) 繁殖力: x, y, zは等しいとする。(  $r_1 = r_2 = r_3$  )

遺伝の法則を考慮しない微分方程式の場合 (図1) は x, y のみが共存するが、遺伝の法則を考慮した離散力学系の場合 (図2) は x, y, z とともに共存する結果が得られた。

遺伝の法則を考慮しない微分方程式の場合

遺伝の法則を考慮した離散力学系の場合

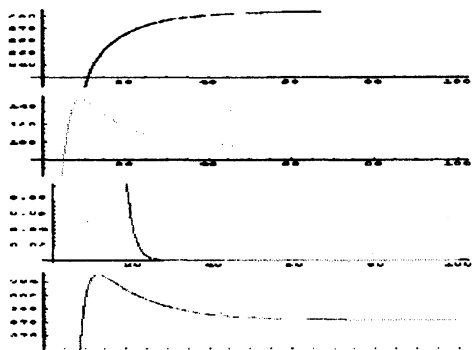


図 1

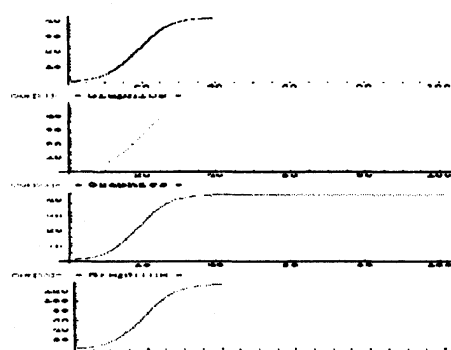


図 2

黒線: xの個体数 緑線: yの個体数 青線: zの個体数 赤線: 全体の個体数

遺伝の法則を考慮しない微分方程式の場合では x と y の攻撃性が z に影響し z が絶滅するが、遺伝の法則を考慮した離散力学系の場合では x と y から z が生まれることで z が絶滅せず 3種が共存すると考えられる。

### 5. ハタネズミの生態系遺伝的離散ロトカ・ボルテラ競争系モデル

チティ・クレブス説を以下の仮定の下で実現することを考える。

(仮定1) 攻撃性と繁殖力の2つの遺伝子を扱い、二遺伝子の場合とする。

(仮定2) 攻撃性を表す遺伝子を A、a 繁殖力を表す遺伝子を B、b とおき A と a、B と b はそれぞれ対立形質する。

(仮定3) [AA--], [--BB], [aabb]の遺伝子型になった場合、死という形質を発現し発現する遺伝子型は AaBb, aaBb, Aabb とする。

- (仮定 4) 遺伝子型[AaBb]という二遺伝子雑種を普通のネズミとし  
 遺伝子型[Aabb]を攻撃力が大きく繁殖力が小さいネズミ  
 遺伝子型[aaBb]を攻撃力が小さく繁殖力が大きいネズミとする

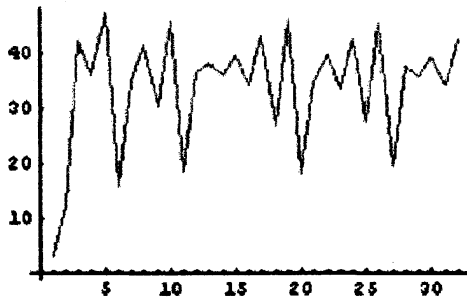
### 集団遺伝の法則

- (i) とともに遺伝子型 AaBb が交配した場合 : AaBb:Aabb:aaBb=4:2:2 となる。  
 (ii) 遺伝子型 Aabb と AaBb が交配した場合 : AaBb:Aabb:aaBb=2:2:1 となる。  
 (iii) とともに遺伝子型 Aabb で交配した場合 : Aabb のみとなる。  
 (iv) 遺伝子型 aaBb と AaBb が交配した場合 : AaBb:Aabb:aaBb=2:1:2 となる。  
 (v) とともに遺伝子型 aaBb で交配した場合 : aaBb のみとなる。  
 (vi) 遺伝子型 aaBb と Aabb が交配した場合 : AaBb:aaBb:Aabb=1:1:1 となる。

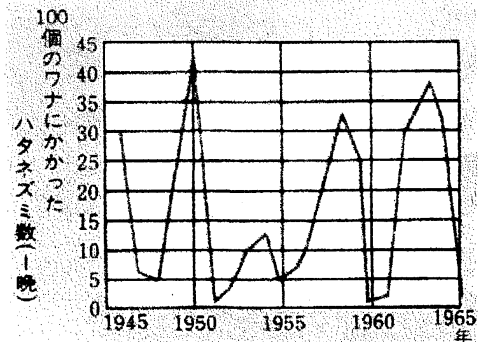
それぞれの個体数を  $x$ (遺伝子型 AaBb) ,  $y$ (遺伝子型 Aabb) 、  $z$ (遺伝子型 aaBb) とすると

$$\begin{aligned}
 x_{n+1} &= \frac{1}{4} \times \frac{x_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + b_1 y_n + c_1 z_n}{K} \right) \right\} \\
 &\quad + \frac{1}{4} \left[ \frac{y_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + b_1 y_n + c_1 z_n}{K} \right) \right\} + \frac{x_n}{M_n} y_n \left\{ 1 + r_2 \left( 1 - \frac{a_2 x_n + y_n + c_2 z_n}{K} \right) \right\} \right] \\
 &\quad + \frac{1}{4} \left[ \frac{z_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + b_1 y_n + c_1 z_n}{K} \right) \right\} + \frac{x_n}{M_n} z_n \left\{ 1 + r_3 \left( 1 - \frac{a_3 x_n + b_3 y_n + z_n}{K} \right) \right\} \right] \\
 &\quad + \frac{1}{4} \left[ \frac{z_n}{M_n} y_n \left\{ 1 + r_2 \left( 1 - \frac{a_2 x_n + y_n + c_2 z_n}{K} \right) \right\} + \frac{y_n}{M_n} z_n \left\{ 1 + r_3 \left( 1 - \frac{a_3 x_n + b_3 y_n + z_n}{K} \right) \right\} \right] \\
 y_{n+1} &= \frac{1}{2} \times \frac{y_n}{M_n} y_n \left\{ 1 + r_2 \left( 1 - \frac{a_2 x_n + y_n + c_2 z_n}{K} \right) \right\} + \frac{x_n}{8M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + b_1 y_n + c_1 z_n}{K} \right) \right\} \\
 &\quad + \frac{1}{8} \left[ \frac{z_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + b_1 y_n + c_1 z_n}{K} \right) \right\} + \frac{x_n}{M_n} z_n \left\{ 1 + r_3 \left( 1 - \frac{a_3 x_n + b_3 y_n + z_n}{K} \right) \right\} \right] \\
 &\quad + \frac{1}{4} \left[ \frac{y_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + b_1 y_n + c_1 z_n}{K} \right) \right\} + \frac{x_n}{M_n} y_n \left\{ 1 + r_2 \left( 1 - \frac{a_2 x_n + y_n + c_2 z_n}{K} \right) \right\} \right] \\
 &\quad + \frac{1}{4} \left[ \frac{z_n}{M_n} y_n \left\{ 1 + r_2 \left( 1 - \frac{a_2 x_n + y_n + c_2 z_n}{K} \right) \right\} + \frac{y_n}{M_n} z_n \left\{ 1 + r_3 \left( 1 - \frac{a_3 x_n + b_3 y_n + z_n}{K} \right) \right\} \right] \\
 z_{n+1} &= \frac{1}{2} \times \frac{z_n}{M_n} z_n \left\{ 1 + r_3 \left( 1 - \frac{a_3 x_n + b_3 y_n + z_n}{K} \right) \right\} + \frac{1}{8} \times \frac{x_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + b_1 y_n + c_1 z_n}{K} \right) \right\} \\
 &\quad + \frac{1}{8} \left[ \frac{y_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + b_1 y_n + c_1 z_n}{K} \right) \right\} + \frac{x_n}{M_n} y_n \left\{ 1 + r_2 \left( 1 - \frac{a_2 x_n + y_n + c_2 z_n}{K} \right) \right\} \right] \\
 &\quad + \frac{1}{4} \left[ \frac{z_n}{M_n} x_n \left\{ 1 + r_1 \left( 1 - \frac{x_n + b_1 y_n + c_1 z_n}{K} \right) \right\} + \frac{x_n}{M_n} z_n \left\{ 1 + r_3 \left( 1 - \frac{a_3 x_n + b_3 y_n + z_n}{K} \right) \right\} \right] \\
 &\quad + \frac{1}{4} \left[ \frac{y_n}{M_n} z_n \left\{ 1 + r_3 \left( 1 - \frac{a_3 x_n + b_3 y_n + z_n}{K} \right) \right\} + \frac{z_n}{M_n} y_n \left\{ 1 + r_2 \left( 1 - \frac{a_2 x_n + y_n + c_2 z_n}{K} \right) \right\} \right]
 \end{aligned}$$

遺伝的離散ロトカ・ボルテラ競争系モデル  
のシミュレーション



ロシアにおける実際のデータ



$r_1=4.8, r_2=2.8, r_3=9.8, b_1=1.5, c_1=0.8, a_2=0.8, c_2=0.7,$   
 $a_3=1.2, b_3=1.5$  初期値  $x_0=1, y_0=1, z_0=1$

## 6.まとめ

遺伝的な効果を考慮に入れた離散ロトカ・ボルテラ競争系モデルが提案された。ハタネズミの生態系に応用され、繁殖力  $r_1, r_2, r_3$  を大きくして離散力学系を用いて考えるとロシアで得られたデータは再現できるのではないかと期待されることが分かった。

## 参考文献

- [1] 「森のねずみの生態学（個体数変動の謎を探る）」 京都大学学術出版会, (2002)
- [2] 新生物 I B・II 数研出版
- [3] 数理生物学入門（生物社会のダイナミクスを探る） 共立出版
- [4] 現代生命科学の基礎—遺伝子・細胞から進化・生態まで—
- [5] C.J.Krebs Population cycle revised. journal of Mammalogy 77(1):8-24.(1996)
- [6] 遺伝子効果を取り込んだ生態系（ハタネズミの生態系の解析をめざして）生物数理の理論とその応用（京都大学数理解析研究所, 2006.12.4~7）