

Evolution of male mating preference

オスの性的選好性の進化

明治大学 中橋 渉 (Wataru Nakahashi)

Meiji University

本原稿は主に下記の既発表論文 Nakahashi(2008)の要約であるが、一部に下記論文では盛り込まなかった内容も含んでいる。

Nakahashi, W. 2008. Quantitative genetic models of sexual selection by male choice. *Theoretical Population Biology* 74: 167-181

序文

Darwin(1871)によって性淘汰が提唱されて以来、性淘汰の理論研究において主に注目されてきたのはメスの好みとオスの形質の(ランナウエイによる)共進化であった (Fisher, 1958; O'Donald, 1980; Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982, 1985; Pomiankowski et al., 1991; Hall et al., 2000)。ところが近年、様々な種でオスがメスの形質に好みを示す例が知られるようになってきた(Cunningham and Birkhead, 1998; Amundsen, 2000; Bonduriansky, 2001)。特に人に関しては、男性の方が女性よりも異性の肉体的形質を配偶者選択において重視するといわれている。例えば、多くの人類集団で、大きな乳房、低いウエストヒップ比、明るい肌、女性顔などといった女性の形質が男性に好まれる傾向にある。また、これらの形質には性的二型があり、男性の形質とより異なる女性的形質が好まれている。

オスの好みはメスの好みより進化しにくいと考えられる、というのは、オスは人気のあるメスにアプローチすると、それだけライバルも多く受け入れてもらえる確率が低く不利になるからである。なぜそれにもかかわらず、様々な種でオスの好みが進化したのだろうか?これまでのところ、この問題を扱った理論研究には Kirkpatrick (1982)型の多遺伝子座モデルを用いたものしかなく(Ihara and Aoki, 1999; Servedio and Lande, 2006; Servedio, 2007)、性淘汰の研究において Kirkpatrick (1982)型と並んでよく使われる Lande (1981) 型の量的遺伝モデルを用いた研究は存在しなかった。そこで私は、オスの選好性による性淘汰の量的遺伝モデルを作り、どの様なときにオスの好みが進化し、またそれに伴ってメスの形質がどの様になるかを解析した。

モデル 1

最初に、先行研究(Lande, 1981; Kirkpatrick, 1985; Pomiankowski et al, 1991)で想定されている一般的な状況において、そのまま単純に性を逆転させ、メスの形質とオスの好みなどの様に進化するのかを考える。すなわち、メスは必ず配偶相手を獲得して子供を産むことができ、一方オスはメスに受け入れてもらった場合にだけ子孫を残すことができるという状況を考える。

メスの形質の表現型分布を $p(z) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp[-\frac{(z-\bar{z})^2}{2\sigma^2}]$ 、オスの好みの表現型分布を $q(y) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\tau} \exp[-\frac{(y-\bar{y})^2}{2\tau^2}]$ とする。メスの形質にはまず

$w^*(z) \propto \exp[-\frac{(z-\theta)^2}{2\omega^2}]$ という形で生存力淘汰がかかり、それによって表現型分布

は $p^*(z) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma^*} \exp[-\frac{(z-\bar{z}^*)^2}{2\sigma^{*2}}]$ となる。次に繁殖期に入り、オスは好み $\psi(z|y)$ に

従って相手を選び、アプローチする。ここで全てのオスは同じ数のメスにアプローチするものとする。すべてのメスは配偶相手を見つけて、各個体の持つ形質の妊性 $f^*(z) \propto \exp[-\frac{(z-\eta)^2}{2\xi^2}]$ に従って子供を産み育てる。ここで妊性とは、各

メスの子供を産む能力と育てる能力を合わせたものをいう。オスの好みは、Lande(1981)にならって、単峰性(絶対選好もしくは相対選好)と一方向性(精神物理選好)の2種類を考える。単峰性の好みは $\psi(z|y) \propto \exp[-\frac{\{z-(1-\varepsilon)\bar{z}^*-y\}^2}{2\nu^2}]$ と

いう数式で表し($\varepsilon=0$ で相対選好、 $\varepsilon=1$ で絶対選好)、一方向性の好みは

$\psi(z|y) \propto \exp[a\frac{yz}{\tau\sigma}]$ という数式で表す。

このとき、ある y オスが z メスにアプローチする確率は

$\psi^*(z|y) = \frac{\psi(z|y)}{\int p^*(z)\psi(z|y)dz}$ となり、 z メスにアプローチするオスの相対数(z メス

の人気)は $U(z) = \int q(y)\psi^*(z|y)dy$ となる。これから、 z メスの適応度は

$W_f(z) = w^*(z)f^*(z)$ 、 y オスの適応度は $W_m(y) = \int \psi^*(z|y)p^*(z)\frac{f^*(z)}{U(z)}dz$ と表せる。

弱い淘汰($\omega^2, \xi^2 \gg \sigma^2, \tau^2$)を仮定すると、メスの形質とオスの好みの平均値の

1 世代あたりの変化量は $\begin{pmatrix} \Delta \bar{z} \\ \Delta \bar{y} \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} G_z & B_{zy} \\ B_{zy} & G_y \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \left. \frac{\partial \ln W_f(z)}{\partial z} \right|_{z=\bar{z}} \\ \left. \frac{\partial \ln W_m(y)}{\partial y} \right|_{y=\bar{y}} \end{pmatrix}$ と書き表せ、ここで G_z

はメスの形質、 G_y はオスの好みの相加遺伝分散で、 B_{zy} はこれら 2 つの相加遺伝

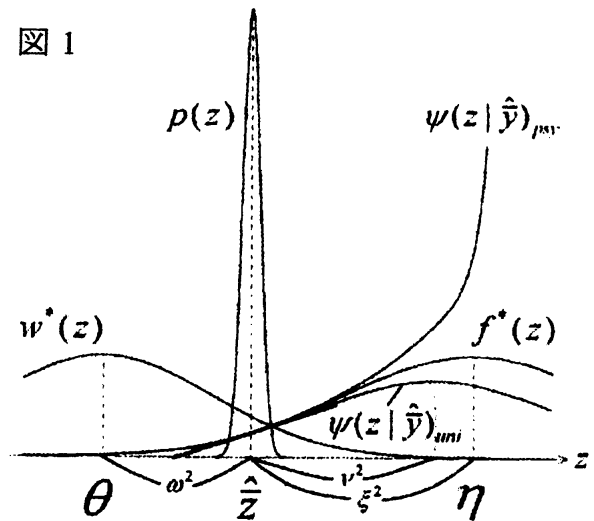
共分散である。平衡点は、単峰性の好みするとき $(\hat{z}, \hat{y}) = \left(\frac{\omega^2 \eta + \xi^2 \theta}{\omega^2 + \xi^2}, \hat{z}^* - \frac{v^2 (\hat{z}^* - \eta)}{\xi^2} \right)$ 、

一方向性の好みするとき $(\hat{z}, \hat{y}) = \left(\frac{\omega^2 \eta + \xi^2 \theta}{\omega^2 + \xi^2}, -\frac{(\hat{z} - \eta) r \sigma}{a \xi^2} \right)$ となり、結局、メスの形質

は生存力と妊性にかかる淘汰がつり合う所に進化し、メスの形質に対するオスの好みはその形質の妊性の強さに比例する様に進化する(図 1)。すなわち、メスの形質平均の所でのオスの好みの基準化した傾きは、好みの数式の形によらず

$$\left. \frac{\psi'(z|\hat{y})}{\psi(z|\hat{y})} \right|_{z=\hat{z}} = \frac{\eta - \theta}{\omega^2 + \xi^2}$$

図 1



同じ所でのメスの妊性の基準化した

$$\text{傾き } \left. \frac{f'(z)}{f^*(z)} \right|_{z=\hat{z}} = \frac{\eta - \theta}{\omega^2 + \xi^2} \text{ と等しい。}$$

またこれから、方向性のあるオスの好みが進化する(オスの好みの傾きが 0 でない)ためには、生存力と妊性で最適になる形質値が異なる必要があることが分かる。

モデル 2

次に、メスの人気はそのメスの適応度に影響する場合を考える。メスの適応度のうちオスに影響される部分を $\zeta(z)$ と表し、これをメスの産生力と呼ぶこととする。このとき、 z メスの適応度は $W_f(z) = w^*(z) f^*(z) \zeta(z)$ 、 y オスの適応度は

$$W_m(y) = \int \psi^*(z|y) p^*(z) \frac{f^*(z) \zeta(z)}{U(z)} dz \text{ と表せ、弱い単峰性の好み } (v^2 \gg \sigma^2, r^2) \text{ のと}$$

き平衡点は $(\hat{z}, \hat{y}) = \left(\frac{\omega^2 \eta + \xi^2 (1-A) \theta}{\omega^2 + \xi^2 (1-A)}, \hat{z}^* - \frac{v^2 (\hat{z}^* - \eta)}{\xi^2 (1-A)} \right)$ と求まる(図 2)。また、この

平衡点は $A(1 - \frac{2v^2 \varepsilon}{G_y}) > \frac{2v^4 (\omega^2 + \xi^2)}{\omega^2 \xi^2 G_y} + \frac{2(1-A)\sigma^2}{G_z}$ のとき不安定になりランナウエ

イが起こる(図3)。ここでAは $A = \frac{\partial \zeta(z) / \partial U(z)}{\zeta(z)} \Big|_{U(z)=1}$ で、メスの産生力にオスカ

らの人気がどれだけ影響するかを表すパラメータである($0 \leq A \leq 1$)。A=0のとき、メスの産生力はオスからの人気に全く影響されず、これはモデル1で考えられている状況と同じである。A=1のときは逆に、メスの産生力がオスからの人気に正比例し、これはオスの形質とメスの好みの一般的モデルと本質的に同じで両性の立場を入れ替えただけの状況である。つまり、Aは両性の立場の逆転度を表すパラメータであるといえる。

図2

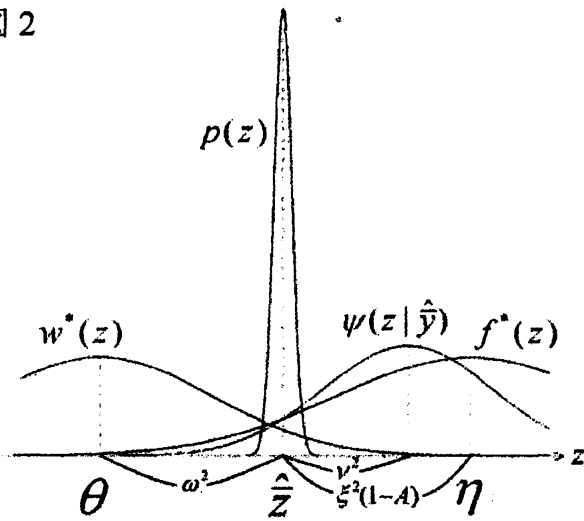
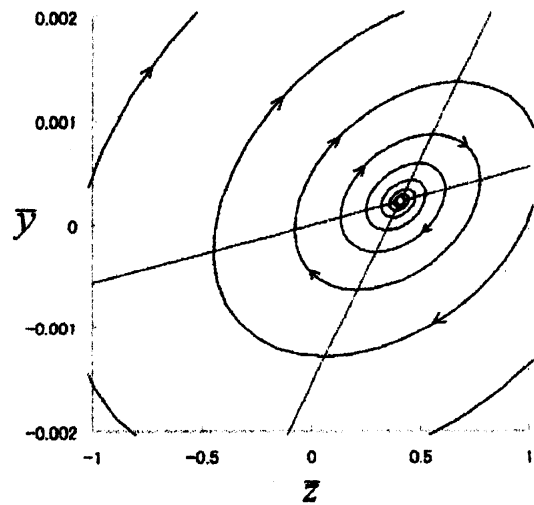


図3



平衡状態において、メスの形質は生存力と妊性にかかる淘汰が釣り合う所よりも妊性のピーク側にずれ、このずれはAが大きくなるほど大きくなる。そして、メスの形質に対するオスの好みはAが大きくなるほど大きくなり、また妊性の差よりも強くなる。すなわち、メスの形質平均の所でのオスの好みの基準

化した傾きは $\frac{\psi'(z|\hat{y})}{\psi(z|\hat{y})} \Big|_{z=\hat{z}} = \frac{\eta - \theta}{\omega^2 + \xi^2(1-A)}$ で、これは同じ所でのメスの妊性の基

準化した傾き $\frac{f'(z)}{f(z)} \Big|_{z=\hat{z}} = \frac{(\eta - \theta)(1-A)}{\omega^2 + \xi^2(1-A)}$ より絶対値が大きく、Aが大きいほど大

きくなる。更には、Aが大きいほどランナウェイが起こりやすい。

また、詳細はNakahashi(2008)に譲るが、モデルを立てて解析した結果、大人の性比(♂/♀)が低い場合、一夫多妻の程度が小さい場合、オスの質のばらつきが大きい場合、オスの投資がメスの産生力に与える影響が大きい場合、および質の良いオスが適度な割合いる場合にAが大きくなる傾向にあると分かった。

モデル3

最後に、性的二型について考慮するため、オスの形質もモデルに組み込む。

オスの形質の表現型分布を $t(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\kappa}} \exp[-\frac{(x-\bar{x})^2}{2\kappa^2}]$ とし、簡単のため、両性に

同様の生存力淘汰がかかるとする。両性の形質は $b(u) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\gamma}} \exp[-\frac{(u-\bar{u})^2}{2\gamma^2}]$ とい

う表現型分布をもつ両性に共通の基礎形質をもとにして作られ、また両性とも表現型がこの共通基礎形質の表現型から大きくずれるほど発達段階におけるコストが強くなり、オス (x,u) とメス (z,u) の発達段階における生存力がそれぞれ $s_m(x,u) \propto \exp[-\frac{(x-u)^2}{2\phi^2}]$ 、 $s_f(z,u) \propto \exp[-\frac{(z-u)^2}{2\phi^2}]$ になるとする。このとき、メ

スの適応度は $W_f(z,u) = w^*(z)s_f(z,u)f^*(z)\zeta(z)$ 、オスの適応度は

$W_m(y,z,u) = w^*(x)s_m(x,u) \int \psi^*(z|y)p^*(z) \frac{f^*(z)\zeta(z)}{U(z)} dz$ となり、メスの形質とオスの

好みの平均値の
1世代あたりの
変化量は

$$\begin{pmatrix} \Delta \bar{z} \\ \Delta \bar{y} \\ \Delta \bar{x} \\ \Delta \bar{u} \end{pmatrix} = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} G_x & B_{xy} & B_{xz} & B_{xu} \\ B_{xy} & G_y & B_{yx} & B_{yu} \\ B_{xz} & B_{yx} & G_z & B_{zu} \\ B_{xu} & B_{yu} & B_{zu} & G_u \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{\partial \ln W_f(z,u)}{\partial z} \Big|_{(x,y,x,u)=(\bar{x},\bar{y},\bar{x},\bar{u})} \\ \frac{\partial \ln W_m(y,x,u)}{\partial y} \Big|_{(x,y,x,u)=(\bar{x},\bar{y},\bar{x},\bar{u})} \\ \frac{\partial \ln W_m(y,x,u)}{\partial x} \Big|_{(x,y,x,u)=(\bar{x},\bar{y},\bar{x},\bar{u})} \\ \frac{\partial \{\ln W_f(z,u) + \ln W_m(y,x,u)\}}{\partial u} \Big|_{(x,y,x,u)=(\bar{x},\bar{y},\bar{x},\bar{u})} \end{pmatrix}$$

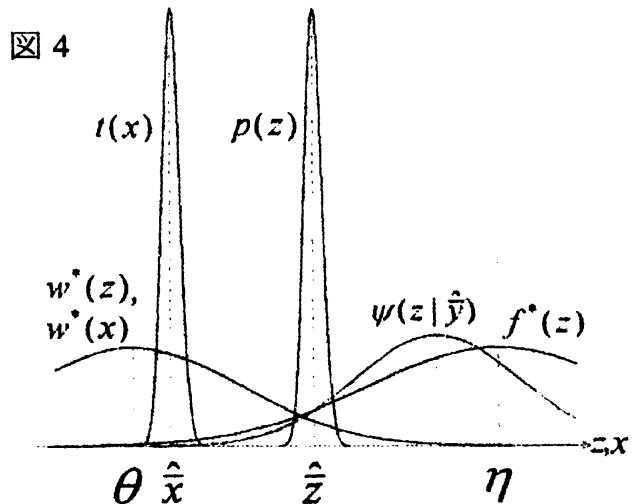
と書き表せられるので、弱い単峰性の好みのときの平衡点は

$$(\hat{z}, \hat{y}, \hat{x}, \hat{u}) = \left(\frac{\omega^2(\omega^2 + 2\phi^2)\eta + 2\xi^2(\omega^2 + \phi^2)(1-A)\theta}{\omega^2(\omega^2 + 2\phi^2) + 2\xi^2(\omega^2 + \phi^2)(1-A)}, \frac{\nu^2(\hat{z}^* - \eta)}{\xi^2(1-A)}, \frac{\omega^4\eta + 2\{\phi^2\omega^2 + \xi^2(\omega^2 + \phi^2)(1-A)\}\theta}{\omega^2(\omega^2 + 2\phi^2) + 2\xi^2(\omega^2 + \phi^2)(1-A)}, \frac{\hat{z} + \hat{x}}{2} \right)$$

である。よって、性的二型の大きさは

$$d = |\hat{z} - \hat{x}| = \frac{2\phi^2\omega^2|\eta - \theta|}{\omega^2(\omega^2 + 2\phi^2) + 2\xi^2(\omega^2 + \phi^2)(1-A)}$$

となり、A が大きくなるほど大きくなる。また、メスの形質はオスの形質に比べて妊性のピーク側に近い方に進化し、オスはより妊性の高い、妊性のピーク側に近い形質をもつメスを好む様に進化するため、オスがオスの形質とより異なるメス的形質を好んでいる様に見える状況となる(図4)。



結論

オスの方向性のある好みが進化するには、メスの生存力が最適になる形質値と妊性が最適になる形質値が異なる必要がある。オスの強い好みが進化するのはメスの適応度にオスが強く寄与するときで、このときメスの形質は生存力と妊性のつり合う所よりも妊性の高い側にずれる。さらには、オスの形質にメスと同様の生存力淘汰がかかっているとすると、オスはオスの形質とより異なるメス的形質を好む様に進化する。またこのとき、性的二型の大きさはメスの適応度へのオスの寄与が大きいほど大きくなる。

参考文献

- Amundsen, T. 2000. Why are female birds ornamented? *Trends Ecol. Evol.* 15, 149-155.
- Bonduriansky, R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biol. Rev.* 76, 305-339.
- Cunningham, E.J.A. and Birkhead, T.R. 1998. Sex roles and sexual selection. *Anim. Behav.* 56, 1311-1321.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex.* Murray, London.
- Fisher, R.A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection.* Dover, New York.
- Hall, D.W., Kirkpatrick, M., and West, B. 2000. Runaway sexual selection when female preferences are directly selected. *Evolution* 54, 1862-1869.
- Ihara, Y., and Aoki, K. 1999. Sexual selection by male choice in monogamous and polygynous human populations. *Theor. Popul. Biol.* 55, 77-93.
- Kirkpatrick, M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36, 1-12.
- Kirkpatrick, M. 1985. Evolution of female choice and male parental investment in polygynous species: the demise of the "sexy son." *Am. Nat.* 125, 788-810.
- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78, 3721-3725.
- O'Donald, P. 1980. Genetic models of sexual and natural selection in monogamous organisms. *Heredit.* 44, 391-415.
- Pomiankowski, A., Iwasa, Y., and Nee, S. 1991. The evolution of costly mate preferences. I. Fisher and biased mutation. *Evolution* 45, 1422-1430.
- Servedio, M.R. 2007. Male versus female mate choice: Sexual selection and the evolution of species recognition via reinforcement. *Evolution* 61, 2772-2789.
- Servedio, M.R., and Lande, R., 2006. Population genetic models of male and mutual mate choice. *Evolution* 60, 674-685.