

空間構造のあるモデルにおける進化的分岐

若野友一郎

joe@meiji.ac.jp

明治大学・総合数理学部現象数理学科

明治大学・先端数理科学インスティテュート

概要

生物の適応度が量的な遺伝形質値で決まるとき、自然選択の結果形質分布は初期の一山分布から自発的に二山以上の分布へと発展することがある。これを進化的分岐と呼び、生物多様性の進化モデルの一つとして研究されてきた。モデルに空間構造があって、同じ島（パッチ、生息地）にいる個体からより強い影響を受ける場合に、一山分布が移動する先は包括適応度理論などから予測することができる。本稿は、空間構造がある場合における進化的分岐についての解析した Wakano & Lehmann (2014, *J. Ther. Biol.*) を紹介し、さらに包括適応度理論との関係についても論じる。

Evolutionary branching in deme-structured populations

Joe Yuichiro Wakano

joe@meiji.ac.jp

School of Interdisciplinary Mathematical Sciences, Meiji University

Meiji Institute for Advanced Study of Mathematical Sciences (MIMS)

Nakano 164-8525 Japan

ABSTRACT

When the fitness is determined by a quantitative genotypic trait value, natural selection sometimes leads to multi-modal trait distribution that spontaneously evolves from an initial uni-modal distribution. This is called evolutionary branching and has been studied as an evolutionary mechanism of biodiversity. When a model has spatial structure so that individuals in the same island (patch, deme) have stronger effect, the dynamics can be predicted by inclusive fitness theory. This paper introduces Wakano & Lehmann (2014, *J. Ther. Biol.*) that have analyzed evolutionary branching in spatial models, and then discusses the relationship with inclusive fitness theory.

INTRODUCTION

生物の量的な形質値（身長、体重、色など）は遺伝要因と環境要因で決まると考えられるが、子孫に伝わるのは遺伝要因のみなので、量的遺伝形質の研究は生物進化において重要である。突然変異は稀であるものの、現実の生物においても、ほとんど連続量とみなしてもよいくらいの遺伝的多様性が観察されている遺伝形質が多く存在する（免疫系における MHC や、赤緑色覚異常遺伝子など）。従来の進化理論は、各瞬間においては Mutant (変異型) と Resident (従来型) の2種類だけが存在することを想定するものも多い。Adaptive Dynamics 理論も包括適応度理論も、標準的にはこの Mutant-Resident 型の枠組みから導出される。一方で、進化的分岐のようなよりダイナミックな進化現象を説明するためには、各瞬間においても遺伝子が連続的な多様性を持ちうる枠組みが必要である。本稿では、量的遺伝形質の分布の発展方程式を用いて進化的分岐を解析した Wakano & Iwasa (2013) の手法を発展させ、モデルに空間構造がある場合に、同様の手法を用いた Wakano & Lehmann (2014) の概要を紹介する。

MODEL AND RESULTS

ある一定サイズの島が多数存在し、各島には生物個体が n 個体生息する離散時間モデルを考える。各個体は形質値を持ち、自分の形質値と、自分と同じ島の他個体が持つ形質値の組み合わせによって自分の利得が決まるゲームをしている。島番号 k 個体番号 i の個体の繁殖力 F_{ki} は、自分の形質値 z_{ki} と同じ島の

他の $n-1$ 個体の形質値の関数である。ここで z_{ki} は1次元の連続量（実数）

である。各個体は繁殖力に応じて子供（種）を作り、その中で割合 m は他の島に分散し、残りは同じ島に留まる。次の世代において各島に生息する n 個体は、各島ごとに存在する子供の数に応じて選ばれる（Wright の島モデル）。すなわち、世代は $1, 2, 3, \dots$ と離散的に進み、各個体は1世代で必ず死ぬ。このとき、島番号 k 個体番号 i の個体の子供が、次の世代の島 k で選ばれる確率は

$$\frac{(1-m)F_{ki}}{(1-m)\sum_{j=1}^n F_{kj} + mn\bar{F}}$$

ただし \bar{F} は全島全個体の繁殖力の平均値

であり、島 k 以外の島で選ばれる確率は

$$\frac{mF_{ki}}{n_d n\bar{F}}$$

ここで n_d は島の総数であり十分大きい

であるから、この個体が次世代に残す子供の数の期待値（適応度）は

$$w_{ki} = \frac{n(1-m)F_{ki}}{(1-m)\sum_{j=1}^n F_{kj} + mn\bar{F}} + \frac{mF_{ki}}{\bar{F}}$$

である。この式は包括適応度理論において頻出する式であって、本研究でも用いるが、小さい島（ n は有限）が無数に存在する（ n_d は無有限大）というタイプの空間構造を仮定していることには留意が必要である。繁殖力 F_{ki} は、各個体がどのような形質値を持つかによって決まる関数であるから、適応度関数もまたそれらの関数となる。ベクトル \mathbf{z} で集団中のすべての個体の形質値を指定することになると、適応度関数は $w_{ki}(\mathbf{z})$ と書くことができる。ベクトル \mathbf{z} の時間発展方程式は、上述の仮定から自然に求まるが、極めて煩雑な式となる。生物学的に興味があるのは、ベクトル \mathbf{z} が時間発展（すなわち進化）した結果、マクロで見てどのようなダイナミクスが現れるかである。マクロ量としては様々な統計量が考えられるが、特に平均値 $\bar{z} := Av[\mathbf{z}]$ と分散 $V := Var[\mathbf{z}]$ は、それぞれ「平均形質値」と「ばらつき」という意味を持つため、この2つの量のダイナミクスを知りたい。Wakano & Lehmann (2014)は、一般の島内対称ゲームに対して（すなわち一般の繁殖力関数 $F_{ki}(\mathbf{z})$ に対して）、上述したような時間と空間構造を持つ進化モデルを考え、平均値と分散が従う発展方程式を近似的に求めた。具体的には、すべての個体と同じ形質値を持つようなベクトルの近傍でのテーラー展開を行った。その結果、平均値の1世代での変化量は近似的に次のようにあらわせる。

$$\Delta\bar{z} = w_S \overline{\delta^2} + w_D \overline{\delta\delta} \quad (1)$$

ここで、

$$w_S := \frac{\partial w_{ki}(\mathbf{z})}{\partial z_{ki}} \quad w_D := (n-1) \frac{\partial w_{ki}(\mathbf{z})}{\partial z_{kj}} \quad (i \neq j)$$

である。偏微分係数は、全個体が等しい形質値 \mathbf{z} をもつ点で評価する。添え字SはSelfの略で、自分が与える影響を表し、DはDeme-mateの略で同じ島の他者が与える影響を表している。モデルの対称性から、これらの量は島番号 k に

よす、S または D で表現される関係性と z にのみ依存する。また $\delta_{ki} := z_{ki} - \bar{z}$ は
 平均値からのずれ (偏差) を表す。 $\overline{\delta^2}$ は偏差の 2 乗の平均値を意味し、これは
 分散そのものである。デルタモーメント $\overline{\delta\delta}$ は特殊な記法で、その定義は

$$\overline{\delta\delta} := \frac{1}{n_d} \sum_{k=1}^{n_d} \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{1}{n-1} \sum_{j=1, j \neq i}^n \delta_{ki} \delta_{kj}$$

である。すなわち、同じ島にいる異なる 2 個体の偏差の積の平均値である。ある島ではどの n 個体も集団平均よりも大きな形質値を持っており、別の島ではどの n 個体も集団平均よりも小さな形質値を持っている、というような状況では $\overline{\delta\delta} > 0$ となる。すなわちこの量は、「同じ島にいる個体はどの程度似ているか」を表す量である。

分散の発展方程式は、偏差が正規分布に従う場合に近似的に、

$$\Delta V = w_D \overline{\delta^2 \delta} + \frac{w_{SS}}{2} \overline{\delta^4} + \frac{w_{SD}}{2} \overline{\delta^3 \delta} + \frac{w_{DD}}{2} \overline{\delta^2 \delta^2} + \frac{w_{DD'}}{2} \overline{\delta^2 \delta \delta} \quad (2)$$

とあらわされる。ここで添え字 DD は同じ島にいる個体に関する 2 階微分

$$w_{DD} := (n-1) \frac{\partial^2 w_{ki}(\mathbf{z})}{\partial z_{kj}^2} \quad (i \neq j)$$

であり、添え字 DD' は同じ島にいる異なる個体に関する微分

$$w_{DD'} := (n-1)(n-2) \frac{\partial^2 w_{ki}(\mathbf{z})}{\partial z_{kj} \partial z_{kh}} \quad (i, j, h \text{ は互いに異なる})$$

である。同様に、 $\overline{\delta^2 \delta}$, $\overline{\delta^3 \delta}$, $\overline{\delta^2 \delta^2}$ は同じ島にいる異なる 2 個体について、

$\overline{\delta^2 \delta \delta}$ は同じ島にいる異なる 3 個体についてのデルタモーメントである。これらの 3 次および 4 次のモーメントは、ある 2 個体または 3 個体が「同じ島にいる個体である」という理由により、すべての島からランダムに取ってきた 2 個体または 3 個体である場合にくらべて、その形質値にどのような類似性を持つかを表している。

これらの近似はすべて、偏差 δ_{ki} が 0 近傍である場合のテーラー展開に由来する。(2)式は一見すると、リーディングターム $\overline{\delta^2\delta} = O(\delta^3)$ が支配的に見えるが、実は $\overline{\delta^2\delta} = O(\delta^4)$ となる。これは直感的には、 $(\delta_{ki})^2\delta_{kj}$ の符号は δ_{kj} のみに依存するが、 δ_{kj} はおおざっぱに言って正にも負にもなりえるためである。(1,2)式を用いて具体的な結果を出すためには、これらのデルタモーメント達を評価する必要がある。この部分が、包括適応度理論との類似点となる(後述)。

進化的分岐は、平均値のダイナミクス(1)式の安定平衡点において、分散のダイナミクス(2)式が安定平衡にならないときに起きると考えられる。Wakano & Lehmann (2014)は具体的なモデルについてシミュレーションと理論解析結果を比較し、上の近似式の妥当性を確認している。

DISCUSSION

平均値についても分散についても、その結果は

$$\begin{aligned} & \text{(1世代での変化量)} = \\ & \quad \text{(島内ペアまたはトリプレットが適応度に与える影響)} \times \\ & \quad \text{(島内ペアまたはトリプレットについてのデルタモーメント)} \end{aligned}$$

という式であると解釈できる。すでに述べたようにデルタモーメントは、 $\overline{\delta^2}$ は分散を、 $\overline{\delta^4}$ は4次の中心化モーメントを、ペアやトリプレットについてのデルタモーメントは「同じ島にいる」という理由によって形質値にどのような統計的關係があるかを表現している。4次のデルタモーメント $\overline{\delta^3\delta}$, $\overline{\delta^2\delta^2}$, $\overline{\delta^2\delta\delta}$ は自然選択が存在しない中立過程(すなわち繁殖力 $F_{ki} = \text{const.}$ であり適応度 $w_{ki}(\mathbf{z}) = 1$ である状況)においても、0にはならず、空間構造を表すパラメータ(島サイズ n と分散率 m)で決まる量を持つ。リーディングオーダーで評価するには、この値を用いることで十分である。 $\overline{\delta^2\delta}$ は、中立過程において0なので、自然選択の影響を受け、 $O(\delta^4)$ の項まで評価すると、煩雑な式となる。平

均値のダイナミクス(1)式は、

$$\Delta \bar{z} = V(w_S + w_D R_2)$$

と書き換えることができ、この式は包括適応度理論における Hamilton 則と完全に同じ形をしている。ここで、 $R_2 := \overline{\delta\delta}/V$ は島内の異なる 2 個体間の血縁度であり、島の数が無限大の Wright の島モデルの場合は、漸化式

$$R_2' = (1-m)^2 \left(\frac{1}{n} + \frac{n-1}{n} R_2 \right)$$

の平衡値として求まる同祖確率(Probability of Identity by Descent)と一致する。

包括適応度理論と比較しても、 $\overline{\delta\delta}$ は島内の異なる 2 個体間の共分散であるので、(血縁度) = (共分散) / (分散) となり、従来の理論と一致する。Hamilton 則は通常は、量的形質ではなく、Mutant と Resident の 2 種類の遺伝子の競争から Price 方程式を経て導出されるが、本研究によって、量的形質の平均値の進化ダイナミクスについても、まったく同様の形をもつ平均形質値の進化方程式を導くことができた。

従来の包括適応度理論は、進化の方向を予測する理論であって、平衡点に達したあとどのようなダイナミクスを見せるかを求めたものはない。本研究では、空間構造がある場合でも、空間構造がない場合に Adaptive Dynamics を用いてよく研究されてきたモデルと同様に、進化的分岐が置きうることを示し、その条件式を近似的ではあるが解析的に求めている。空間構造がない場合の標準的な Adaptive Dynamics モデルとの対応関係としては、(2)式の w_{SS} は「自分の適

応度を自分の形質値で 2 回微分した係数」であって、 $w_{SS} < 0$ が進化的安定性条件 (ESS) となる。進化的特異点 z^* が(1)式における安定平衡点である (収束安定、CSS) と同時に、ESS ではない場合、進化的分岐が起きるというのが Adaptive Dynamics でよく知られた結果である。その意味では、(2)式の右辺は、空間構造が存在する場合の ESS 条件を、形質分散が増えるか減るかという観点から定義しなおしたものと捉えることができる。

非常に残念ながら、これらの解析結果は煩雑な式となり、特に具体的なモデルのパラメータ (具体的な繁殖力関数 $F_{ki}(\mathbf{z})$ や島サイズ n 分散率 m) を代入すると、進化的分岐が起きる条件を陽に書き下すことはできるものの、1 ページ

を埋め尽くすような数式となる。そのため、各項の意味を理解するという目的は達成されない。一方で、**meta-population fitness** と呼ばれるまったく別の方法から、同様に進化的分岐が起きる条件を求めた研究(Ajar 2003)が存在するが、この2つの方法は、具体的なモデルのパラメータを代入すれば、どちらも陽に条件式を導出できる。そしてこの2つの方法は、少なくとも Wright の島モデル構造という枠組みにおいては、完全に同一の数式を最終的に作り出す。そこへ至る導出はかなり異なるにも関わらず、完全に一致する結果となることは、双方ともにやや乱暴な近似理論であるにも関わらず、本質を抽出した正しい導出であることを強く示唆している。

平均形質値の進化方程式としては、Trait Substitution Sequence (TSS)の観点から Ulf Dieckmann らが、Adaptive Dynamicsにおける Canonical equation として知られる方程式を提案している。TSS は、突然変異が自然選択の時間スケールに比べて遥かに遅く、各瞬間において集団は Mutant と Resident の2種類からなるという極限を想定している。一方で本研究では、むしろ集団の連続的な多様性は長時間維持され、近似的には正規分布に近いことを仮定した上で、その平均と分散の発展方程式を考えている。これらは、ある確率過程において適当なスケールングリミットを取った結果近似的に導出される統計量の発展方程式であると解釈することができるが、現段階では多くの数理生物学の理論研究論文においても導出はやや直感的であり、今後の厳密な数理解析が待たれるところである。

REFERENCES

- Ajar E (2003) Analysis of disruptive selection in subdivided populations. *BMC Evolutionary Biology* 3: 22
- Wakano JY & Iwasa Y (2013) Evolutionary branching in a finite population: Deterministic branching versus stochastic branching. *Genetics* 193:229-241.
- Wakano JY & Lehmann L (2014) Evolutionary branching in deme-structured populations. *Journal of Theoretical Biology* 351:83-95.