

利他主義(altruism)の進化

九大 理学部 松田博嗣

§ 1. 序

生物進化の過程で、自然選択——あるタイプの遺伝子は他のタイプの遺伝子より子孫を残し易いこと——の累積効果が決定的に重要な役割を演じていることは論を俟たない。

こうした自然選択の結果、どのようにして社会的な行動様式をもつ種々の生物種が現れるに到ったか、またその行動様式の発現は遺伝的状态とどのように関連しているのかは、生物学上極めて重要で興味ある問題であり、近年、社会生物学(sociobiology)の名の下で、活発に研究が行なわれるようになってきた。

さて、生物個体の社会的行動の基本と考えられるものに、利己主義(egoism)とこれに対する利他主義(altruism)がある。自然選択の結果として、利己的行動様式の存在が比較的自明と考えられるのに対し、どのようにして利他的行

動様式とする生物種が進化してきたかは、Wilson¹⁾のいうように、社会生物学の中心的理論課題の一つであるといっても過言ではない。

利他主義の進化は、種集団において、その受益者が何等かの意味で授益者の比較的近親であることによると考えられる点では研究者の意見は概ね一致している。Wilson¹⁾によれば、群淘汰 (group selection) は、血統集団 (lineage group) の2個体以上を単位として働く自然選択であると広く定義され、従って自然選択の単位としてはごく近親のものの集団のみを考える近親淘汰 (kin selection) も、単位として親等関係が明らかでないような繁殖個体群を考えるテーム間淘汰 (interdemic selection) もも含んでおり、このような広い定義の下では、利他主義の進化は何等かの群淘汰によるものといえよう。しかし、通常群淘汰はテーム間淘汰の意味に狭く用いられることが多く、利他主義の進化に対してこの狭い意味での群淘汰も重視する研究者と、近親淘汰も重視する研究者間に烈しい論争が行なわれている。²⁾

しかし、現実において淘汰の単位となるべき群は分散・移住等を伴う比較的流動的なものであるため、このように淘汰の単位を問題にするのもさることながら、むしろ受益

者は授益者のどのような意味での近親であるかと深く追求することに重点をおいた方が、生物種の遺伝的状態との関連性において利他主義進化を窺う上に、より有効適切な接近法ではなからうか。授益者と授益者の個体間相互作用がどの程度の範囲でどのように行なわれるかは、生態学的な自然観察によって直接知ることが出来るものである。ここにおいて与えられた社会的相互作用を行なう個体間の遺伝的相関と利他主義進化の可能性も関連づけることが理論家に課せられた問題として浮び上るのである。そのため、筆者は下記のようなタイプのモデルの研究を提唱したい。

§2. 構造依存選択(structure-dependent selection)の簡単なモデル

個体間に見られる利他的又は利己的な行動様式の差の少くも幾分かは、その遺伝的状態の差によるものである。この差を担う遺伝的自己複製の単位をレプリコン(replicon)と呼び、レプリコンの状態 σ は簡単のため+(利他的)状態か、-(利己的)状態か、何れか2種のみとする。自己複製で生じたレプリコンの子の状態は概ね親と同一であるが、時には突然変異によって、他状態の子も生まれることがあるとする。

さて、一般に状態 $\sigma \in \{+, -\}$ のレプリコンは、個体間の社会的相互作用を通じて、他のレプリコン(状態 $\sigma' \in \{+, -\}$) と相互作用をすると考え、このとき前者(状態 σ)の純増殖率(マルサス径数)は $m_{\sigma}^{(\sigma')}$ であるとする。次に状態 σ のレプリコンの中、状態 σ' のレプリコンと相互作用をするものの割合は $P(\sigma'|\sigma)$ 、 $-\sigma'$ と相互作用をするものの割合は、

$$P(-\sigma'|\sigma) = 1 - P(\sigma'|\sigma) \quad (2.1)$$

であるとし、結局、状態 σ の(レプリコン当りの)純増殖率は、

$$m_{\sigma} = \sum_{\sigma' \in \{+, -\}} m_{\sigma}^{(\sigma')} P(\sigma'|\sigma) \quad (2.2)$$

であるとする。

もし、状態 σ のレプリコンは集団中のどのレプリコンとも均等に相互作用をするならば、 $P(\sigma'|\sigma) = x_{\sigma'}$ ($x_{\sigma'}$ は集団中で状態 σ' のレプリコンの頻度) であるが、社会的相互作用は高々個体の移動範囲の程度に限られるので、社会的相互作用をするレプリコン対の状態を調べたとき、先のものが σ 、後のものが $-\sigma$ である確率をパラメタ f (≤ 1) と用いて、

$$P(\sigma, -\sigma) = (1-f)x_{\sigma}x_{-\sigma} \quad (2.3)$$

とかくと、

$$P(\sigma, -\sigma) = P(\sigma|-\sigma)x_{-\sigma} = P(-\sigma|\sigma)x_{\sigma} \quad (2.4)$$

と (2.1) より,

$$P(\sigma'|\sigma) = f \delta_{\sigma, \sigma'} + (1-f)x_{\sigma'} \quad (2.5)$$

と書かれる。この f を遺伝的相関 (genetic correlation) と呼ぶことにする。 f は近似的には、集団遺伝学の近縁係数 (coefficient of kinship) に一致する。

次に、 $m_{\sigma}^{(\sigma')}$ は一般に、 m, a, b, c を実定数として、

$$m_{\sigma}^{(\sigma')} = m + a\sigma + b\sigma' + c\sigma\sigma' \quad (2.6)$$

$$(\sigma, \sigma' \in \{+1, -1\} \equiv \{+, -\})$$

と表わされるが、状態 $\sigma = +$ が利他的であるとは、状態 $+$ のレプリコンの利他行動の生ずる

$$(\text{cost}) \equiv m_{-}^{(\sigma')} - m_{+}^{(\sigma')} = -2(a + c\sigma') \quad (2.7)$$

$$(\text{benefit}) \equiv m_{\sigma}^{(+)} - m_{\sigma}^{(-)} = 2(b + c\sigma) \quad (2.8)$$

が、 σ, σ' によらず常に正であることであると定義する。従って、 $-a \pm c, b \pm c$ はすべて正でなければならぬ。

さて、突然変異を無視したとき、集団中に導入された少数の利他的レプリコンがその頻度を増し得るための条件は何か? (2.2), (2.5), (2.6) より直ちに、

$$m_{+} - m_{-} = 2\{a + bf + c(1-f)(2x-1)\} \quad (2.9)$$

$$(x \equiv x_{+})$$

が得られる。 $x \rightarrow 0$ において, $m_+ > m_-$ より

$$f > \frac{-a+c}{b+c} > 0 \quad (2.10)$$

となり, これがその必要十分条件となる。 言いかえれば, 利他主義が進化し得るための必要十分条件は, 社会的相互作用を行なうレアリコン対の遺伝的相関 f が, $c \geq 0$ のときは, $(\text{max. cost})/(\text{max. benefit})$, $c \leq 0$ のときは, $(\text{min. cost})/(\text{min. benefit})$ より大であることが判った。

従って, 広い意味の群淘汰において, 利他主義の進化に有効な単位となる個体群は, (2.10) を満たす遺伝的相関 f の領域内にある個体群と見做すことが出来, 遺伝的相関の概念が利他主義の進化を一般的に記述する上での適切な概念であることを示唆している。

§3. 遺伝的相関と論ずるための簡単なモデル — 絶滅と侵入の格子モデル (extinction-invasion lattice model)

遺伝的相関 f は主として個体の移動域と突然変異率に依存する, レアリコン対間距離の関数として捉えられよう。 利他的状態の突然変異率は, 利他的行動と遺伝的状态との関

連において重要な量である。こうした遺伝的相関を含め、一般に集団の遺伝的構成の地理的構造も因果論的に追求するためのモデルとして、全集団がいくつかの個体数一定の分集団(テ-4)よりなる島モデル(island model)、飛石モデル(stepping-stone model)や、連続空間でのMalecôtのモデルや拡散モデルなど、すでに多くの研究がある³⁾が、自然選択が働く場合も含め、種々の状況下で包括的にその特質を簡単に論じ得るようなモデルは見当らない。このため、筆者は下記のようなモデルを導入し、その性質を調べてある。

M 個の格子点よりなる空間を考え、その番目($i=1, 2, \dots, M$)の格子点の状態は $\sigma_i \in \{+, -, 0\} \equiv S$ で表わされるとする。状態 $+$, $-$, 0 はそれぞれ格子点に対応する場所が $+$, $-$ 状態のレプリコンで占められている場合と、レプリコンを含まない空孔状態(hole)に対応するとする。かくて、各時点での全空間状態は $\sigma \equiv (\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_M) \in S^M$ で与えられるが、その時間発展は、絶滅過程における状態 σ より σ' への推移確率

$$P^{(E)}(\sigma' | \sigma) = \prod_{i=1}^M [\varepsilon_i(\sigma_i | \sigma) \delta_{\sigma'_i, 0} + \{1 - \varepsilon_i(\sigma_i | \sigma)\} \delta_{\sigma'_i, \sigma_i}] \quad (3.1)$$

と、侵入素過程による状態 σ より σ' への推移確率

$$P^{(I)}(\sigma' | \sigma) = \prod_{i=1}^M \{ \varepsilon_i(\sigma'_i | \sigma) \delta_{\sigma'_i, 0} + \delta_{\sigma'_i, \sigma'_i} (\delta_{\sigma'_i, +} + \delta_{\sigma'_i, -}) \} \quad (3.2)$$

で規定され、絶滅侵入の各素過程は交互にくり返し起るものとする。ここに、 $\varepsilon_i(\sigma'_i | \sigma)$ は状態 $\sigma = (\sigma_1, \dots, \sigma_i, \dots, \sigma_M)$ における格子点 i の絶滅確率で、

$$\varepsilon_i(0 | \sigma) = 0 \quad (3.3)$$

であり、 $\varepsilon_i(\sigma'_i | \sigma)$ は状態 $\sigma' = (\sigma'_1, \sigma'_2, \dots, \sigma'_i, \dots, \sigma'_M)$ における格子点 i の状態 $\sigma'_i \in S$ による被侵入確率で、

$$\sum_{\sigma'_i \in S} \varepsilon_i(\sigma'_i | \sigma) = 1 \quad (3.4)$$

である。

このモデルは、現実の生態系の空間が、個体に対して有限の収容能力 (carrying capacity) をもつことと、先住者のある棲息地には移住者は侵入し難い効果も含む点で現実的であるのみならず、確率過程論における近接過程 (proximity process)⁴⁾ と統計力学における動的イジングモデル (kinetic Ising model)⁵⁾ と類似性ももち、特に絶滅確率が十分小さいとして、空孔状態の存在を無視し、突然変異の効果も含めた次のような連続時間版の場合、 σ の定常分布に対する厳密な結果が得られるので、注目し得るモデルと考えられる。

$$P(\sigma) = P(\sigma, t) \quad \text{時刻 } t \text{ で、全空間状態が } \sigma =$$

$(\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_M)$, $(\sigma_i \in \{+, -\}; i = 1, 2, \dots, M)$ である確率とし、その時間発展は、

$$\frac{dP(\sigma)}{dt} = \sum_{i=1}^M \{ w(\sigma | \sigma^{(i)}) P(\sigma^{(i)}) - w(\sigma^{(i)} | \sigma) P(\sigma) \} \quad (3.5)$$

で与えられるとする。ただし、

$$(\sigma)^{(i)} \equiv (\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_{i-1}, -\sigma_i, \sigma_{i+1}, \dots, \sigma_M), \quad (3.6)$$

$$w(\sigma | \sigma^{(i)}) \equiv \varepsilon(-\sigma_i) \varrho(\sigma_i | \lambda_i) + \mu_{-\sigma_i}, \quad (3.7)$$

$$\lambda_i \equiv (\sigma_{i-1} + \sigma_{i+1}) / 2 \in \{\pm 1, 0\} \quad (3.8)$$

$$(i = 1, 2, \dots, M; \sigma_0 \equiv \sigma_M, \sigma_{M+1} \equiv \sigma_1)$$

であって、 $\varepsilon(\sigma_i)$ は格子点 i における単位時間当りの絶滅確率で、その値は i を占めるレプリコン状態 σ_i のみによる構造非依存型であると仮定した。 $\varrho(\sigma_i | \lambda_i)$ は 1 次元格子空間において、格子点 i のレプリコンが絶滅したとき、直ちに両隣りの格子点より侵入を受けるとして、状態 σ_i のレプリコンが侵入する確率で、自然に、

$$\varrho(\sigma_i | \sigma_i) = 1, \quad \varrho(-\sigma_i | \sigma_i) = 0, \quad (3.9)$$

$$\varrho(\sigma_i | 0) = 1/2$$

ととることにする。 $\mu_{-\sigma_i}$ は状態 $-\sigma_i$ より σ_i への単位時間当りの突然変異率である。

4 コのパラメタ $\varepsilon(+)$, $\varepsilon(-)$, μ_+ , μ_- の任意の値の組に対して、(3.5) の定常解を求めることには成功してはいるが、

$\tilde{\mu}$ を任意の正定数として,

$$\mu_{\sigma} = \varepsilon(\sigma) \tilde{\mu} \quad (\sigma \in \{+, -\}) \quad (3.10)$$

である場合は, (3.5) の定常解 $P^{(0)}(\sigma)$ は適当な温度, 外磁場, 最近接スピン相互作用下の強磁性的イジングモデルのカノニカル分布で与えられることが証明され, 実際,

$$P^{(0)}(\sigma) \propto \exp \left\{ J \sum_{i=1}^M \sigma_i \sigma_{i+1} + H \sum_{i=1}^M \sigma_i \right\}, \quad (3.11)$$

$$\text{ただし,} \quad H \equiv \frac{1}{2} \log \left\{ \varepsilon(-) / \varepsilon(+)\right\} \quad (3.12)$$

$$J \equiv \frac{1}{4} \log \left\{ (1 + \tilde{\mu}) / \tilde{\mu} \right\} \quad (3.13)$$

となる。

(2.5) に対応して,

$$\langle \sigma_i \sigma_{i+l} \rangle = f(l) + \{1 - f(l)\} \langle \sigma_i \rangle \langle \sigma_{i+l} \rangle \quad (3.14)$$

によって, 遺传的相関 $f(l)$ を定義すると, ($\langle \cdot \rangle$ は $P^{(0)}(\sigma)$ による \cdot の平均値), $0 < \tilde{\mu} \ll 1$, $|\varepsilon(-)/\varepsilon(+)| \ll 1$,

$1 \ll l \ll M$ に対して,

$$f(l) \sim e^{-l/l_c} \quad (3.15)$$

ただし,

$$l_c = \frac{1}{2\sqrt{H^2 + \tilde{\mu}}} \quad (3.16)$$

が得られる。

遺传的相関距離 l_c がほぼどのように定まっているかを理解するため, 突然変異を無視して状態 $\sigma \in \{+, -\}$ の

レプリコンが1コ当り単位時間後に残る子孫レプリコンの平均数(適応度)を $w(\sigma)$ とすると, $|\varepsilon(\sigma_i)| \ll 1$ のとき,

$$w(\sigma_i) \approx 1 - \varepsilon(\sigma_i) + f \varepsilon(\sigma_i) + (1-f) \sum_{\sigma \in (+)} \varepsilon(\sigma) \chi_{\sigma}, \quad (3.17)$$

ただし $f \equiv f(+)$, であるので, +状態の淘汰有利度は

$$s = \log \left\{ \frac{w(+)}{w(-)} \right\} \approx (1-f) \{ \varepsilon(-) - \varepsilon(+), \quad (3.18)$$

である. かくて, (3.12), (3.18) より,

$$2H \approx \frac{s}{\varepsilon(1-f)} \quad \left(\varepsilon \equiv \frac{\varepsilon_+ + \varepsilon_-}{2}, \quad \left| \frac{\varepsilon_+ - \varepsilon_-}{\varepsilon} \right| \ll 1 \right) \quad (3.19)$$

が得られ, (3.15) を $l=1$ に外挿して,

$$1-f \approx 1/l_c \quad (3.20)$$

と評価すると, $s > 0$ として, (3.16), (3.19), (3.20) より,

$$l_c \approx \begin{cases} \frac{1}{2} \sqrt{\frac{\varepsilon}{\mu}} & (4\mu \gg s) \\ \sqrt{\frac{\varepsilon}{s}} & (4\mu \ll s) \end{cases} \quad (3.21)$$

なる結果が得られる. 1つのレプリコンの子孫が単位時間当り隣の格子点に移る確率は ε のオーダーであるので, (3.21) より, l_c は絶滅確率が大きい方のレプリコン(-状態)の子孫が次々と格子点上をランダム4-ウォークするとしたとき, それが絶滅するが, 突然変異によって-状態である記憶を失うまでに動く距離のうち短い方のオー

であることも示している。

このような定性的結果は、構造非依存型絶滅確率の場合、しかも1次元格子の特別な場合に得られたものであるが、恐らくもっと一般的に成立つてある。

今後は、このような簡単なモデルで得られた結果を足掛かりにして、より現実的なモデルの性質を計算機シミュレーション等により解明し、それと生態学的乃至は遺伝学的知見との対応を検討することによって、利他主義等生物個体間相互作用を通じて現れる行動様式の進化の解明に迫りたいと考えている。

文 献

- 1) Wilson, E.O. = Sociobiology. Cambridge and London: The Belknap Press of Harvard University Press, 1975.
- 2) Dawkins, R. = The Selfish Gene. Oxford: Oxford University Press, 1976.
- 3) Roughgarden, J. = Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology = An Introduction. Chpt. 12. New York: Mac-

millan Pub. Co. , 1979.

- 4) Holley, R.A. and Liggett: Ergodic theorems for weakly interacting infinite systems and the voter model. *Ann. Probability*, (1975) 3, 643-663.
- 5) Kawasaki, K. = Kinetics of Ising Models In: *Phase Transitions and Critical Phenomena* (C. Domb and M.S. Green, eds.), Vol. 2, Chapt. 11, London and New York: Academic Press, 1972.