

配偶システムにおけるオスの選り好みの進化

岡山大学・環境学研究科 中川芳之 (Yoshiyuki Nakagawa)
Graduate School of Environmental Science
Okayama University
岡山大学・環境学研究科 梶原毅 (Tsuyoshi Kajiwara)
Graduate School of Environmental Science
Okayama University

1 序

生物の進化の過程において、配偶者獲得競争によって生じる選択、つまり性選択は通常の自然選択と並んで重要な要因である。性選択のパターンとして、配偶相手を求めての同性間で闘争とともに、一方の性が他方を選り好む現象もよく知られている。

孔雀のオスの長くて立派な尾羽はメスが長い尾羽のオスを好んだことによって進化したと言われている (長谷川 [3])。この現象を含め、メスによる選り好みの進化は、Fisher による Runaway model, Zahavi によるハンディキャップモデルなどで数理的にも研究されており、Iwasa らによる量的遺伝モデルもある。これらについては、粕谷 [1], 巖佐 [2] に詳しく紹介されている。

精子と卵の非対称性によりメスからの選り好みの方が多く見られるが、オスからの選り好みも存在する。また、両性が相互に選り好む生物の存在も知られている。メスの側には常に卵の数の制限があるので、必ずしもオスメスを逆にして考えればよいというものではない。

本稿では、少数遺伝子座を用いた数理モデルにより、オスによる選り好み、またメスに拒否権を持たせることにより両性によるより好みの状況を考察する。これらの選り好みメスによる選り好みに比較して進化しにくいことを示し、さらにどのような条件があればオスからの、進化できるかについても考察する。

2 オスからの選り好み

2.1 鳥のモデル

最初に、ある鳥における単純なオスによる選り好みモデルを考える。派手な羽根と地味な羽根を持つメスがいて、オスに派手な羽根のメスを好む選り好みを考える。羽根の派手さと羽根の派手さについての 2 遺伝子座モデルを考え、この選り好み集団の中で進化するかどうかを考察する。なお、羽根の派手さの遺伝子はメスのみで、選り好みの遺伝子はオスでのみ発現する。

次の仮定を置く。

1. 選り好みオスは、羽根の派手なメスを $A > 1$ 倍好んで交尾し、選り好みしないオスはランダムに交尾する。
2. 一回交尾とし、どのメスも産む子の数は一定とする。
3. 羽根の派手なメスは地味な羽根のメスに比べて狙われやすく、適応度が $S < 1$ 倍に下がる

このモデルではオスの側に直接的利益はないとしている。また、2番目の仮定があるので、良く知られているメスからの選り好みモデルを単純にオスメス逆転したものではない。

このモデルに対してシミュレーションを行うと、選り好みのコストの存在を仮定しなくても、選り好みする遺伝子は集団から淘汰され進化できなかつた。

2.2 タツノオトシゴのモデル

次に、タツノオトシゴを念頭に置いて、直接的利益も取り込んだオスの選り好みモデルを考える。タツノオトシゴは、実際にオスが選り好みを行う種として知られている。メスから卵を受け取ったオスが腹袋で卵を育て、そして「出産」という変わった習性を持っている。

体の大きなメスと小さなメスがいて、オスはメスの体サイズに対して選り好みを行うものとする。ここでも、体サイズを決める遺伝子座と体サイズへの選り好みに関する遺伝子座の2遺伝子座モデルを考える。体サイズはメスにのみ、選り好みはオスにのみ発現するものとする。

次の仮定を置く。

1. 体の大きいメスは体が普通のメスの $r > 1$ 倍の卵を産むことができる。
2. 体の大きいメスはメス間競争において他のメスにメスに狙われやすく、適応度が $u < 1$ に下がる。
3. 一回交尾とし、メスの卵はすべて一斉にオスの腹袋に移され、このときオスによって孵化率に差はなく全ての卵が孵化するものとする。
4. 選り好みオスは、体の大きいメスを $A > 1$ 倍好んで交尾する。
5. 交尾にあぶれた個体は、2度と交尾できないものとする。

最後の仮定があると、選り好みを行うことによってあぶれやすくなり、その結果として選り好みが進化しにくくなることが考えられる。このモデルに対して、遺伝子型の頻度の変化を追うシミュレーションを行う。

最初にオスからの選り好みにコストはないものとしてシミュレーションを行った。この場合、パラメータに対しては当然のことであるが、結果は初期値にも依存する。あるパラメータにおいて、選り好みオスの初期値がある程度多ければ、メスの集団を

大きいメスに占められる。選り好み遺伝子の頻度については、いったん減少したあとで増加するが、0でも1でもない値に収束する。選り好みの助けもあって体を大きくする遺伝子が増加し全体を占めるが、それによって逆に選り好みの意味も無くなってその時点の頻度で止まる。メスの選り好みを扱っていた Kirkpatrick のゼロモデルと同様の結果である。

一般には、メスからの選り好みの場合と同様に、オスから選り好みにコストがかかると考えられる。オスからの選り好みのコストを仮定してシミュレーションを行うと、コストがたとえ小さくても選り好み遺伝子は必ず集団から消えてしまうことがわかる。メスの体サイズについては、初期値に依存して大きくする遺伝子が、小さくする遺伝子のどちらかに固定する。これはオスからの選り好みの方がメスからの選り好みよりも不利であることを考えると当然の結果である。

2.3 選り好みを進化させる条件

オスからの選り好みが進化しやすくなるような条件を考える。メスからの選り好みのモデルの時にも現れたことであるが、集団において体サイズについての遺伝子の片方で占められると選り好みは意味が無くなり、それ以上増加できなくなってしまう。しかし、集団中に体サイズを小さくするような突然変異がくり返し起こるとすれば選り好みは意味を失わなくなり、選り好み遺伝子が全体を占めることが可能となるのではないかと考えられる。実際重複突然変異を取り込んでシミュレーションを行うと、初期頻度に依存するが、選り好み遺伝子が全体を占めることも可能となった。

また、これまでのモデルでは1回交尾であぶれたオスは2度と交尾できないと仮定していた。交尾にあぶれたオスが「再チャレンジ」できると仮定してシミュレーションを行うと、選り好みにコストが無いときは選り好み遺伝子は集団中によりひろがりやすくなり、コストがある時も淘汰されるスピードがゆっくりとなった。ただし、再チャレンジを取り入れたとしても、メスが1回しか交尾できないという制約は強く、直接的利益なしでは選り好みは進化できないようである。

3 拒否権を持った選り好み

最後に、この研究集会での発表の際にいただいたコメントをもとに考えた、両性選り好みについてのモデルとそのシミュレーション結果について簡単に説明する。両性がともに選り好みを行うことは人間においても観察されることであり、そのような生物も存在すると言われている。しかし、両性選り好みをモデル化しようとして対等な選り好みを考えると実現が難しい。そこで、オスは普通に選り好みを行い、メスはオスに対して拒否権を持つことにして、非対称ながらモデル化可能な両性選り好みを実現することができる。

このモデルでは、体サイズ、オスからの選り好み、メスからの選り好みに関する3遺伝子座モデルを考える。各遺伝子座上の対立遺伝子は2つずつとする。体サイズの遺伝子は、オスメス双方に作用して、大きい個体、小さい個体にするものとする。選

り好みの遺伝子については、オスからの選り好み、メスからの選り好みを別々の遺伝子座で考え、他方の性では発現しないものとする。もちろん、この部分の仮定を変えることも可能である。

次の仮定を置く。

1. 大きいメスは卵を $r > 1$ 倍多く産む。
2. オスが選り好み遺伝子を持っている場合、体の大きなメスを $A > 1$ 倍好んで求愛する。
3. メスが選り好み遺伝子を持っている場合、体の大きなオスに求愛されれば受け入れるが、体の小さいオスに求愛された場合には、確率 $p < 1$ で拒否する。
4. 大きな個体は狙われやすく、生存率が $1 - u < 1$ 倍になる。

その他の仮定は、タツノオトシゴを念頭に考えたオスからの選り好みモデルと同じであり、今回は再チャレンジは考えない。

それぞれの性の選り好みにコストの有る無しを考えてシミュレーションを行った。今回のシミュレーションにおいては、 $u = 0.1$, $p = 0.2$, $A = 3.0$, $r = 1.5$ とした。

両性の選り好みにコストがない場合は、初期値により、体サイズが大きくなり、メスの選り好みが進化してオスの選り好みは途中で止まってしまう場合と、体サイズは大きくなるが、オスの選り好みは淘汰されてしまう場合の2通りがあった。

オスのみ選り好みにコストがある場合には、初期値により体サイズは大きくなるがオスの選り好みは完全に淘汰される。メスの選り好みについては、完全に進化する場合と途中で止まる場合の2通りがあった。

メスのみ選り好みにコストがある場合には、初期値により体サイズが大きくなり、コストがあるにもかかわらずメスの選り好みが進化しオスの選り好みも集団中に残る場合と、オスの選り好みは先に淘汰され、追いかけるようにメスの選り好みも淘汰される場合とがあった。

最後に両性の選り好みにコストがある場合には、体サイズが大きくなり、どちらの選り好み遺伝子も集団から淘汰されるという結果を得た。

今回のシミュレーションにおいては、選り好みの遺伝子座をオスメス別々にしているにもかかわらず、メスの選り好みにコストが無い場合、どちらかの進化が止まればもう一方の進化も止まることがわかった。このモデルにおいては、オスの選り好みはコストがあっても無くても淘汰されやすいことがわかる。一方では、メスの選り好みは、特にコストが無い場合には進化しやすいこともわかった。

4 まとめ

古典的なメスの選り好みモデル (巖佐 [2] 参照) においては、オスが多数回交尾できることになっているので、遺伝相関が働き、メスの選り好みはコストの問題はあるが、何らかのからくりにより進化しやすいことが知られている。

それに対してオスからの選り好み, 子育てに対する投資によりオスメスの状況は逆転に近くなることもあり得るとは言え, メスの卵の数に制限があるため, オスからの選り好みが進化しにくいようである. しかしながらそれでも直接的利益があれば, オスからの選り好みは淘汰されずに残る場合もあった.

さらに拒否権を考えた両性選り好みモデルにおいては, オスからの選り好みに比べてメスからの選り好みの方が集団の中で進化しやすいことがわかった. メスは拒否権を発動しているだけでメリットが無さそうに見えるので, 少し意外な結果であった.

References

- [1] 粕谷 英一 行動生態学入門, 東海大学出版 1990
- [2] 巖佐 庸 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 1990
- [3] 長谷川 真理子, 孔雀の雄はなぜ美しい, 紀伊之國屋書店 2005