

捕食圧は被食者の同所的棲息性を生み出すか、破壊するか？ ～協力的移住の進化理論～

入谷亮介*, 富田基史**, 増田亮磨***

Ryosuke IRITANI*, Motoshi TOMITA**, Ryoma MASUDA***

*九州大学大学院 システム生命科学府

**電力中央研究所 環境科学研究所

***静岡大学工学部 システム工学科

**Graduate School of Systems Life Sciences, Kyushu University, Fukuoka, Japan.*

***Environmental Science Research Laboratory,*

Central Research Institute of Electric Power Industry, Chiba, Japan.

****Department of Systems Engineering, Faculty of Engineering, Shizuoka University,
Shizuoka, Japan.*

* Lambtani@gmail.com, ** motoshi727@gmail.com, *** r.masuda920@gmail.com.

1 Introduction

生物間の相互作用は、生態系のネットワークを構築し多様化を促進する基本的な要素であると同時に、相互作用そのものが大きな選択圧下で進化する。生物間相互作用は、様々なレベル (e.g. 個体レベル、集団レベル、種レベル、景観レベル) で、そして様々な枠組みから (e.g. 行動生態学、人間行動科学)、実証的にも理論的にも研究がなされている。その中でも特に利他性: altruism の進化については Hamilton(1964a, b) で血縁選択理論が提唱され、更には Trivers(1971) によって互恵的利他性の重要性が提唱されて以来、急速な発展を遂げた分野である。今後も、社会科学の中でも進化生態学の中でも、利他性の進化とその維持メカニズムは、重要なトピックであり続けるであろう。ところが、生態学の中では互恵的利他行動の進化については実証根拠が希薄であるのも確かである (他個体に血を分け与えるというチスイコウモリが金字塔的な例: Wilkinson, 1984)。発見的研究に期待するとももに、その助けとなるような理論的根拠の重要性は大きく、実際、近年では血縁選択理論が大きく発展し、理論的根拠が多く提供されてきている (e.g. Grafen 1985, Queller 1992a, 1992b)。例えば当初、Hamilton(1964a, b) は個体の利他行動に血縁選択が作用するには、個体間で血縁認識できること、働く選択圧が充分弱いこと、他個体からのベネフィットや利他行動にかかるコストは相加的に加算されること、等が必要条件であると主張した。しかし実際は、これらは Queller の量的遺伝モデルからの拡張によって、否定的に解決されている。即ち、どれも必要条件ではないことが確かめられている。そして、「いずれの利他的性質も利己的である」という結論で、目下のところはコンセンサスを得ている。その顕著な結果の一つが、Hamilton(1971) "Geometry for the selfish herd"、いわゆる「利己的な群れの幾何」である。彼はその論文の中で、希釈効果が天敵からの捕食率を下げるという観点から、群れ形成の進化を論じた。しかしこのモ

デルでは、群れをなす事は少なくとも有利であるという事しか演繹できない。実際は、群れをなす事で捕食者に見つかりやすく捕食圧が大きくなる可能性もある。

そこで今回我々は、そのような背景を踏まえ、共通の捕食効果が生物間の相互作用そのものにどのようなインパクトをもたらすかを予測するモデルを構築し、群れの維持を論ずる。具体的には、一部の個体は相対的に捕食圧の大きい他地域で群れを形成し、それ以外は形成しないとときの、「群れの形成頻度戦略 p 」の局所的な進化動態を論ずる。以下、その「群れ形成頻度」を遺伝的に決定されている戦略ないし表現型と呼ぶ。また、適応度の最適化問題を、Frank(1997)で整理された量的遺伝モデルの拡張的手法を用いて解析する。

2 Model and Analysis

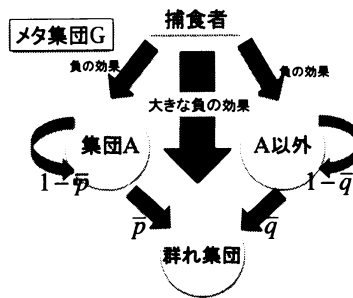


図1

メタ集団 G とその中の局所集団 A を考える。集団 A の注目する表現型を p 、 A 内の表現型平均を \bar{p} と書く。また、 A 以外の集団の表現型平均を \bar{q} と書く。ただし戦略は遺伝的に決まっており、この戦略をコードする遺伝子の平均的効果の和を g とする (育種値)。また、メタ集団には A と A 以外の集団はなく (2-islands モデル)、各集団に属する個体数も充分大きいと仮定する (したがって、 p は rare mutant)。更に、移住して群れを形成すると捕食圧が大きくなると仮定する (図1)。

この時、戦略 p の適応度を次式で定める：

$$w(p, \bar{p}, \bar{q}) := (\text{A で同所的に棲息することで得られる適応度}) + (\text{移住して異所的に棲息することで得られる適応度}) \\ = \frac{1-p}{1-\bar{p}} + \frac{(1-k)}{\bar{q}+\bar{p}} p.$$

第1項において、分母は集団 A にとどまった総個体数で、分子は集団 A にとどまっている戦略 p のコピー集団の総個体数である。ただしここでは暗黙のうちに、競争効果を無視している。第2項において、分母は2つの集団から移住してきた総個体数で、分子は捕食圧 $(1-k)$ を経験している個体の総数である。ここでは暗黙のうちに、捕食圧 k が個体レベルでかかっている事を仮定している。ここで、育種値 g と次世代の育種値 g' に対して、 $g = g'$ と仮定すると、 p の頻度が次世代で増える条件は

$$\left. \frac{dw}{dg} \right|_{p=\bar{p}} > 0 \quad (1)$$

である (Frank, 1997)。但し、 $p = g + \epsilon$ で、 ϵ は環境的效果。 $\frac{dp}{dg} = 1$ および回帰血縁度 $r = \frac{d\bar{p}}{dg}$ を代入する

と、連鎖律より (1) 式は

$$\frac{dw}{dg}\Big|_{p=\bar{p}} = \frac{\partial w}{\partial p}\Big|_{p=\bar{p}} + r \frac{\partial w}{\partial \bar{p}}\Big|_{p=\bar{p}} > 0$$

と書き換えられる。したがって、 $w = w(p, \bar{p}, \bar{q})$ に適用すると、増加条件は

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dg} &= \frac{\partial w}{\partial p} + r \frac{\partial w}{\partial \bar{p}} \\ &= \frac{-1}{1-\bar{p}} + \frac{(1-k)}{\bar{q}+\bar{p}} + r \left\{ \frac{(1-k)p}{(\bar{q}+\bar{p})^2} + \frac{1-p}{(1-\bar{p})^2} \right\} > 0 \end{aligned}$$

であるから、平衡条件 $\frac{dw}{dg}\Big|_{p=\bar{p}=p^*} = 0$ は

$$\frac{-1}{1-\bar{p}} + \frac{(1-k)}{\bar{q}+\bar{p}} + r \left\{ \frac{(1-k)p}{(\bar{q}+\bar{p})^2} + \frac{1-p}{(1-\bar{p})^2} \right\} = 0$$

これから \bar{p} と \bar{q} についての関係を求めてもよいが、メタ集団内での表現型平均は等しい、i.e. $\bar{p} = \bar{q}$ と仮定すると、平衡点 (進化的安定戦略, ESS; Maynard Smith, 1982) p^* は

$$p^* = \frac{(2-r)(1-k)}{(2-r)(1-k) + 4(1-r)}$$

で定まる (図 2)。

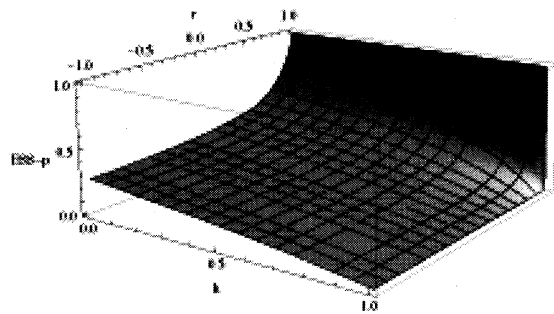


図 2 k , r に対する p^* の依存性。ここでは $r \in [-1, 1]$ と仮定している。

3 Discussion

p^* の k および r に対する依存性を、図 2 に示した。この結果は、集団 A の“平均血縁度”^{*1} r が大きいほど個体が外に出ていって別の群れを成す頻度 p^* は高くなるということ、そして、協力時の相対捕食圧 $k \in (0, 1)$ が大きくなるほど p^* は低下する、という事を示している。それは p^* の表式

$$p^* = \frac{1-k}{(1-k) + \frac{4(1-r)}{1+(1-r)}}$$

*1 この表現は実は不正確であるが、よく用いられる表現であるのでこうした。

より、 $(1-k)$ についての増加関数でありかつ $(1-r)$ についての減少関数であることから、明らかである。また、結果も直感的にも頷けるものであり、様々な集団クラスからの協力行動を考えるのに役立つ。例えば $r=1$ の場合は、集団 A 内が遺伝的に均一な状態である状態を示しているが、この場合は $p^*|_{r=1} = 1$ であるから、捕食リスクがどれだけ高かろうとも (ただし k は真に 1 より小さい)、「全員が出て行って群れる」という戦略が選択される事を示している。一方、 $r=0$ の場合、つまり集団 A には戦略の統計的相関性がない場合は $p^*|_{r=0} = \frac{1-k}{3-k}$ より、群れをなす頻度は真に 0 より大きく、群れをなす事が程度はあれ絶対的に有利であることも判り、これは Hamilton(1971) に矛盾しない。特にこのモデルからは、「生まれた地域の個体との棲み分けは有利である」ということがわかり (Hamilton and May, 1977)、これまでの理論研究を別の観点からサポートしている。従ってこのモデルからは、表現型の統計的な相関性 (血縁係数 r) が、移住して群れを形成するためのキーパラメータであることが示唆された。更に \bar{q} との相関性を考慮しても、同様に解析の結果が得られるが、ここでは割愛した。

なお、このモデルは、Fisher 性比のモデルと形式が類似している。異なる競争環境を経験する性配分 (Sex Allocation) は一般的によく研究されている問題であり (Frank(1998) に壮大な理論的レビューがある)、このモデルを 3-islands モデルに拡張して適応度最適化問題を進化的安定性 (Maynard Smith, 1982) から解析すると、中立安定な戦略が解として得られる可能性はある。

最後に将来展望もこめて、批判的分析を踏んでおこう。このモデルにおいては、捕食の相対的効果を定数 k に代表させているが、実際にはこのパラメータは \bar{p} や \bar{q} に依存して変化する可能性がある上に、デモグラフィックな要因に大きく依存している可能性もあるため、局時的な動態のみをこの結果は反映している。また、群れをなす事で新たに集団が創設される場合には、群れの形成が集団の遺伝子構造 (gene structure) に直接的に寄与を与える可能性がある。したがって同様に、 r という相関性が所与の場合の局時的ダイナミクスを記述しているに過ぎないことも考慮すべきである (このような問題は、Taylor(1988) および Frank(1998) で丁寧に理論展開されている)。さらに、「協力する」という効果がモデルの中では「統計的に似通った個体との競争を間接的に緩和する」という形で表現されており、別の場所で群れをなして協力行動をとる、というロジックを素直に表現できていない。よって将来的には「群れをなして協力する」という行動とそれに対する捕食圧とを陽に表現することが、「協力行動の進化」を論ずるにおいては適切であると考えられる。

謝辞

この講究録を作成するにあたって、多くの方々にお世話になった。特に研究集会をオーガナイズして下さった瀬野裕美氏、佐藤一憲氏、齊藤保久氏には多くの有益なコメントを頂き、モデルを大幅に改善する契機を得た。それ以外の方々にも多くの面で支えられ、この講究録を執筆することができた。心から感謝申し上げる。今回のモデリングコンテストの経験をきっかけに、今後の理論研究への大きな弾みとしたい。

Reference

- [1] Hamilton, W. D. (1964a) The Genetical Evolution of Social Behaviour. I *Journal of Theoretical Biology* 7, 1-16.
- [2] Hamilton, W. D. (1964b) The Genetical Evolution of Social Behaviour. II *Journal of Theoretical Biology* 7, 17-52.
- [3] Trivers, R. L. (1971) The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology* 46, 35-57.

- [4] Wilkinson, G.S. (1984) Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature* **308**, 184-187.
- [5] Grafen, A. (1985) Hamilton's rule OK. *Nature* **318**, 310-311.
- [6] Queller, D. C. (1992a) A general model for kin selection. *Evolution* **46**, 376-380.
- [7] Queller, D. C. (1992b) Quantitative genetics, inclusive fitness, and group selection. *American Naturalist* **139**, 540-558.
- [8] Hamilton, W. D. (1971) Geometry for the Selfish Herd. *Journal of Theoretical Biology* **31**, 295-311.
- [9] Frank, S. A. (1997) The Price Equation, Fisher's fundamental theorem, kin selection, and causal analysis. *Evolution* **51**, 1712-1729.
- [10] Hamilton, W. D. and May, R. M. (1977) Dispersal in stable habitats. *Nature* **269**, 578-581.
- [11] Maynard Smith, J. (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press.
- [12] Frank, S. A. (1998) *Foundations of Social Evolution*. Princeton University Press.
- [13] Taylor P. D. (1988) An inclusive fitness model of dispersal of offspring, *Journal of Theoretical Biology* **130**, 363-378.