数理解析研究所講究録
第 385 巻 1980 年 84-96

性と個体群の安定性

京大 理学部 新田克己
寺本 英

1. はじめに

多くの生物集団は有性生殖を営んでいる。すなわち、一つの繁殖集団はオス個体とメス個体によって構成されている。しかし、これまでの個体群生態学のモデルにおいては、総個体数もしくはメスの個体数のみに注目して dynamics を論じたものが多く、オス・メス間の相互作用を explicit にとり入れた理論はほとんど見られない。

進化におけるオス・メスの'性比'の問題に関しては、古くはダーウィンが「人類の由来」(1871)の中で取り上げている。彼は、性淘汰が起こるための条件の一つとして、性比の1:1からのかたよりを挙げ、いくつかの家畜についてのデータを調べている。それによると、性比が1:1からずれた例もあるが、多くは1:1に近い値を示しており、ダーウィンは、実際の性比のかたよりもむしろ一夫多妻制に伴う事実上の性比のか

たより、あるいは成熟期のずれに性淘汰の要因を求めている。また性比の決定の問題に関しては、集団遺伝学の立場から、R.A.フィッシャー（1932）が‘任意交配の下では、性比を1:1にするような遺伝子が最終的に固定される’ことを示し、“フィッシャーの原理”と呼ばれている。

実際の生物集団について性比を調べてみると、大部分の生物では1:1に近い値をもっているが、10％程度のずれを示すものも少なくない。さらに、ある種の昆虫などでは 1:1 から大きくずれたものが多い。このような性比のアンバランスは、その種がもつ社会構造や繁殖様式の違いによると考えられる。したがって、性比の決定の問題を遺伝学的にのみとらえるのでは不十分で、生態学的な取扱いが必要であると思われる。ここでは簡単なオス･メス集団のモデルを考え、それをもとに、性比と個体群の安定性との関係について考察を加える。

2. モデル

集団内のオスおよびメスの個体数をそれぞれ M, F とする。総個体数は $N = M + F$ である。繁殖様式としては以下のようなものを考える。まず、メスは交尾後一定期間τ経って子供を産むものとする。オスとの出会いがランダムであるとする

と、交尾相手を見つけるまでの平均待ち時間はオス個体数に反比例し、これを $<\tau'> = \alpha/M$ と書く。そうすると、メスの平均出産間隔は $<\tau> = <\tau'> + \tau_0$ となる。1回あたりの平均産仔数を m とすると、メス1匹につき、単位時間あたりの平均出生率は

$$\frac{m}{<\tau>} = \frac{m/\tau_0}{\alpha/\tau_0 + M} M = \frac{b}{a+M} M$$

となり、オス個体数に対する飽和効果をもっている。さらに一次性比を p とすると、生まれる子供のうち $m_1 = pm$ はオスで、$m_2 = (1-p)m$ はメスである。これを用いると M と F の時間変化は次の方程式で記述される。

$$\frac{dM}{dt} = \left[\frac{b_1 F}{a+M} - d_1 - c_1(M + r_1 F)\right] M$$
$$\frac{dF}{dt} = \left[\frac{b_2 M}{a+M} - d_2 - c_2(r_2 M + F)\right] F \qquad (1)$$

ここで、$b_1 = pb$, $b_2 = (1-p)b$、また d_1, d_2 は死亡率、c_1, c_2, r_1, r_2 は競争の強さを表す係数である。$M/a \equiv x$, $F/a \equiv y$ とおくと (1) は

$$\frac{dx}{dt} = d_1\left[\frac{\nu_1 y}{1+x} - \{1 + \mu_1(x + r_1 y)\}\right] x \qquad (2)$$

$$\frac{dy}{dt} = d_2\left[\frac{\nu_2 x}{1+x} - \left\{1+\mu_2(r_2 x + y)\right\}\right] y$$

となる。ここで $\nu_i = b_i/d_i$, $\mu_i = ac_i/d_i$ $(i=1, 2)$ である。また、上と同様に $\nu_1 = p\nu$, $\nu_2 = (1-p)\nu$ とする。次に、この方程式(2)の定常解の性質と安定性の条件を調べよう。

3. 定常個体群

(2)の右辺を0とおくと、$\dot{x}=0$ および $\dot{y}=0$ の曲線 isocline が得られ、それぞれ

$$\dot{x}=0 : \quad y = \frac{(1+\mu_1 x)(1+x)}{\nu_1 - \mu_1 r_1 (1+x)}$$

$$\dot{y}=0 : \quad y = \frac{\nu_2 x - (1+\mu_2 r_2 x)(1+x)}{\mu_2(1+x)} \qquad (3)$$

となる。これが図1のように2点で交わるとき、点 $P(x^*, y^*)$ と原点が安定平衡点、点 Q が不安定平衡点となる。すなわち、初期個体群が原点の近くにあるときは絶滅が起こるが、ある程度原点から離れた点から出発すれば点 P で表される定常状態

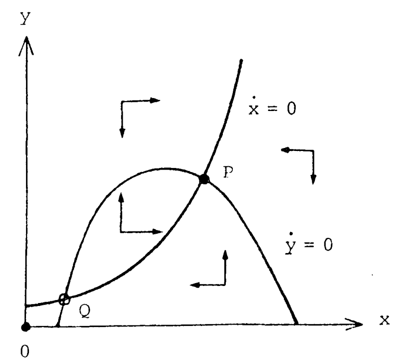


図 1

に落ちつく。次にいくつかの場合について、安定平衡点Pが存在するための条件を調べよう。

(i) $\mu_1=\mu_2=\mu$, $r_1=r_2=1$ (競争に関して、オス・メスに差がない場合)

このときの安定性の条件は

$$\nu > \frac{(\sqrt{p}+\sqrt{\mu})^2}{p(1-p)} \qquad (4)$$

となり(図2)、$p<\frac{1}{2}$ のほうが安定領域が広い。すなわち、一次性比 p が 0.5 より小さいほうが安定になり易いことがわかる。また、最も安定化し易い p の値(グラフの極小点)は、競争が強くなる(μ が増加する)につれて 0.5 に近づく。

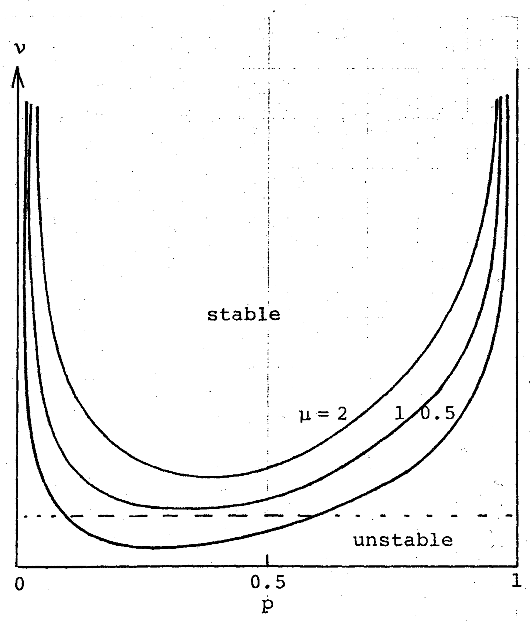


図 2

安定平衡点が存在するとき

$$x^*=\frac{1}{2\mu}\left\{p(1-p)\nu-(p+\mu)+\sqrt{[p(1-p)\nu-(p+\mu)]^2-4p\mu}\right\} \qquad (5)$$

であり、定常個体数は

$$n^* = x^* + y^* = \frac{(p\nu+1)x^*+1}{(p\nu-\mu)-\mu x^*} \qquad (6)$$

となる。さらに、定常状態における性比を

$$p^* = \frac{x^*}{n^*}$$

とし、後に p との関係を調べる。

図3に、安定平衡点が存在する場合の解の様子を示した。これによると、原点を通る直線で表されるアトラクターがあり、まず集団の性比が一定値に近づいた後定常点に漸近することがわかる。

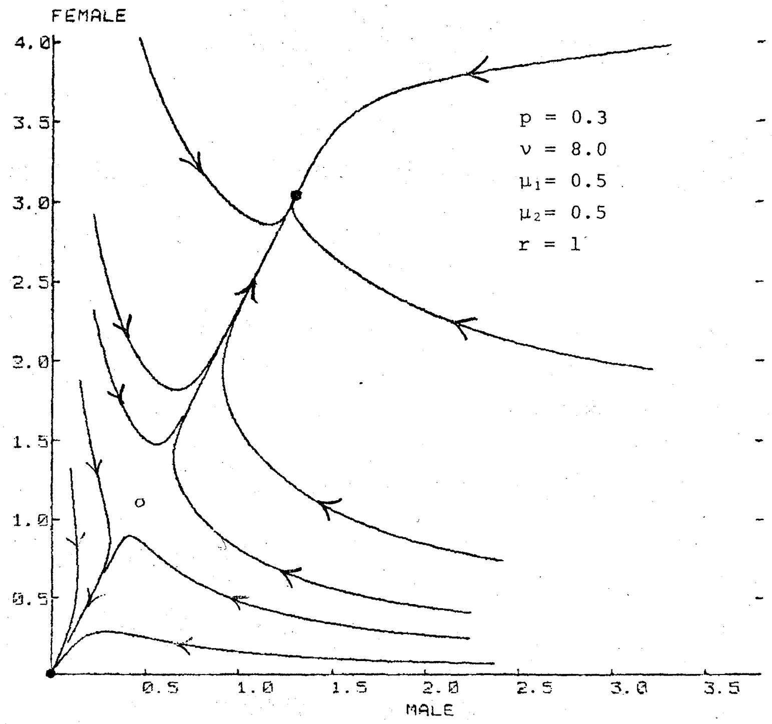


図　3

(ii)　$r_1 = r_2 = 0$　（オス·メス間には競争がない場合）

このときは、安定平衡点が存在するための ν の範囲は (i)

の場合よりも広くなり、また定常状態での個体数 n^* は大きくなる。

(iii) $\mu_1=0,\ \mu_2=\mu,\ r_1=r_2=0$ (メス同士のみ競争をする場合)

このときの安定条件は

$$\nu > \frac{p+\sqrt{p(1-p)\mu}}{p(1-p)} \qquad (7)$$

となり、(4) と比較すると、(i) より安定になり易い。

(iv) $\mu_1=\mu,\ \mu_2=0,\ r_1=r_2=0$ (オス同士のみ競争をする場合)

このときの isocline は図4のようになり、原点以外に安定平衡点は存在しない。すなわち初期状態によって、個体群は絶滅するかまたは爆発してしまうかのどちらかである。

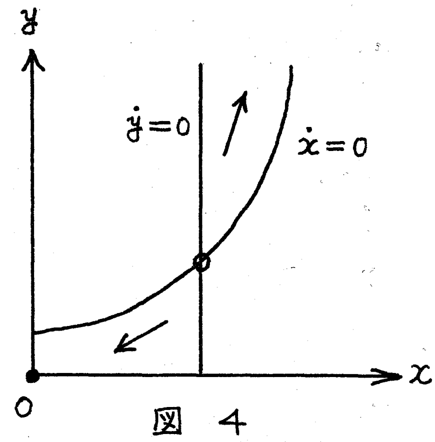


図 4

以上より、個体数を一定の定常レベルに抑えるための制御機構としては、メス同士の競争が存在することが必要で、オ

ス同士の競争では制御が不充分であることがわかる。また、オス・メス間の競争は定常個体数を減少させる役割を果している。

3. 個体群の定常状態と一次性比

パラメーター μ, ν の値を固定し、一次性比 p の値のみを変えて isocline を書いてみると図5のようになる。このように、定常状態での個体数 n^* および その時の集団の性比 $p^* = x^*/n^*$ は、一次性比 p に大きく依存している。次にその依存性を調べてみよう。図6は、μ, ν の値を固定し、その時の定常個体数 n^* および x^*、そして定常状態での性比 p^* を、一次

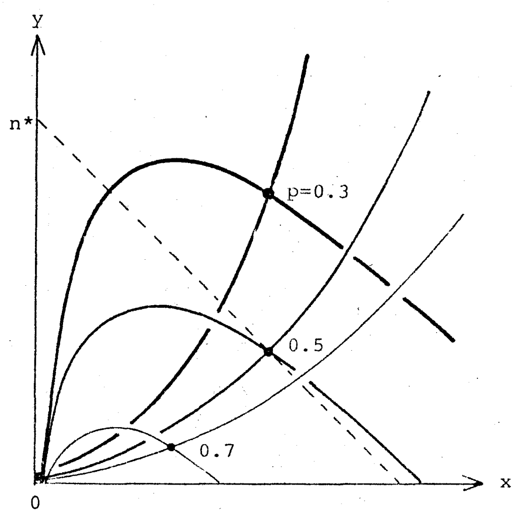


図 5

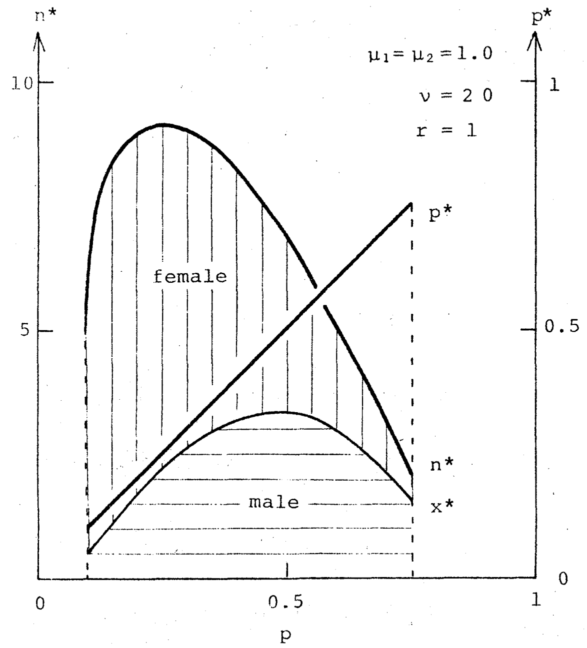


図 6

性比 p に対して描いたものである。これによると、定常個体数 n^* が最大になるのは $p \approx 0.25$ の時で、p がこの値からずれると n^* は大きく減少することがわかる。図6では、$\mu_1 = \mu_2$，$r_1 = r_2 = 1$ であることにより $p^* = p$ となっている。次に $\mu_1 \neq \mu_2$ の場合を調べてみると図7のようになる。

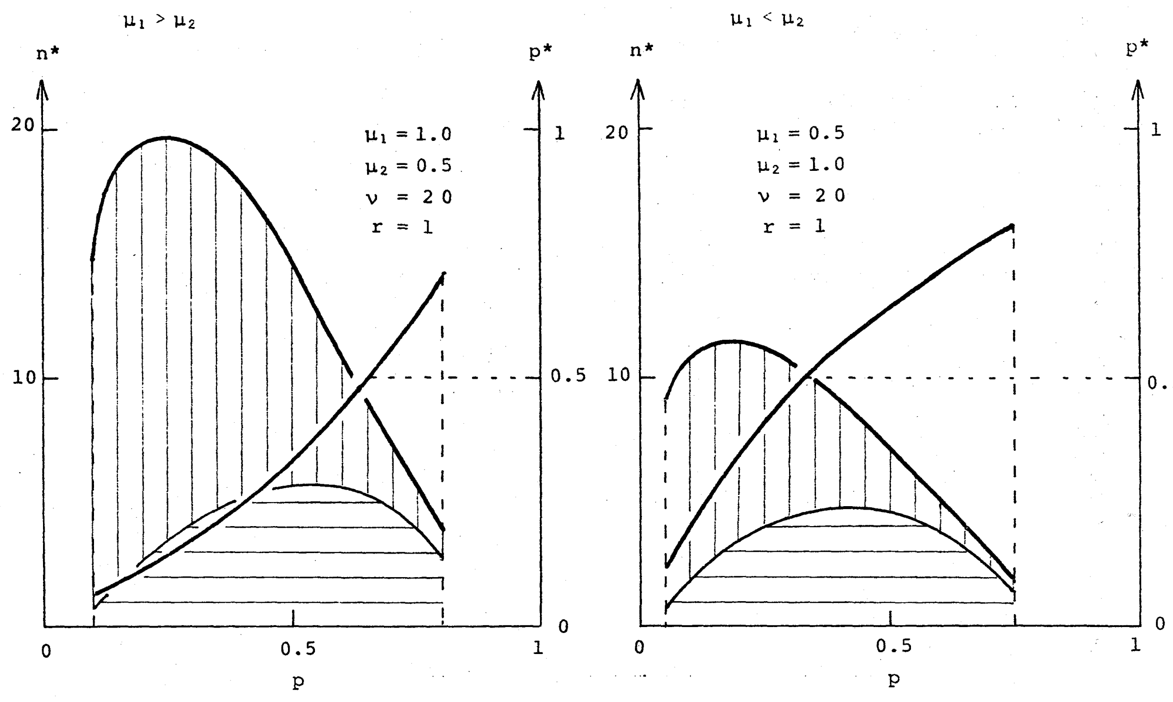


図 7　(a)　　　　　(b)

これによると、$\mu_1 > \mu_2$（図7a）であれば $p^* < p$ となり、$\mu_1 < \mu_2$（図7b）のときは $p^* > p$ となる。いずれの場合も n^* を最大にする p の値は $0.2 \sim 0.3$ である。また n^* の値そのものは μ_2 に強く影響され、μ_1 の影響は小さい。すなわち、オスにおける競争よりもメスにおける競争の強さ

が定常個体数を決定する重要な要因であることになる。さらに、定常状態でのオス個体数 x^* が最大になるのは p^* が 0.5 に近いときであることもわかる。

4. 一夫一婦制

これまでのモデルは、オスの交尾に関しては制約がなく、一匹のオスは複数のメスと自由に交尾ができるというものであった。次に、多くの動物で見られるような一夫一婦制の交配様式をとる場合を考えてみよう。その場合の個体群の dynamics は次の式で表される。

$$\frac{dx}{dt} = d_1\left[\nu_1\tilde{x} - \left\{1+\mu_1(x+r_1y)\right\}x\right]$$

$$\frac{dy}{dt} = d_2\left[\nu_2\tilde{x} - \left\{1+\mu_2(r_2x+y)\right\}y\right] \qquad (8)$$

ここで $\tilde{x} = \min(x, y)$ で、個体数が過剰な性のアブレ効果がはいっている。また、前と同様 $\nu_1 = p\nu$, $\nu_2 = (1-p)\nu$ である。

この場合の isocline は、二つの領域によって異なり、

I. $y \geqq x$ のとき

$$\dot{x} = 0 : \quad y = -\frac{1}{r_1}x + \frac{\nu_1 - 1}{\mu_1 r_1}$$

$$\dot{y}=0 \quad : \quad x=\frac{(\mu_2 y+1)\,y}{\nu_2-\mu_2 r_2 y}$$

Ⅱ. $y<x$ のとき

$$\dot{x}=0 \quad : \quad y=\frac{(\mu_1 x+1)\,x}{\nu_1-\mu_1 r_1 x}$$

$$\dot{y}=0 \quad : \quad y=-r_2 x+\frac{\nu_2-1}{\mu_2}$$

となる（図 8）。安定平衡点が存在するための条件は

$$\min(\nu_1,\nu_2)>1$$

であるが、これは、それぞれの性について（出生率）＞（死亡率）であることを意味しており、当然成立していなければならない。

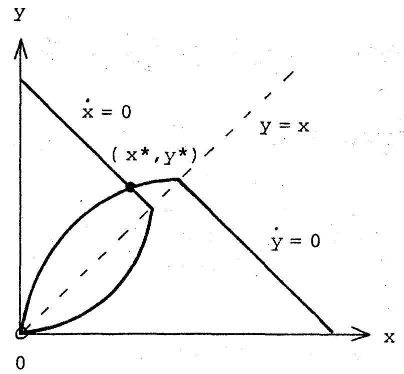


図 8

定常個体群については、$r_1=r_2=1$ の場合を考えると、

$$p_c \equiv \frac{\mu_1\nu-(\mu_1-\mu_2)}{(\mu_1+\mu_2)\nu} \tag{9}$$

として、

(i) $p \leqq p_c$ ならば、 $p^* \leqq 0.5$ かつ $n^*=\dfrac{p\nu-1}{\mu_1}$

(ii) $p > p_c$ ならば、 $p^* > 0.5$ かつ $n^* = \dfrac{(1-p)\nu - 1}{\mu_2}$

となる。

前と同様に、n^*, p^* と p の関係を図示すると図9および図10(a),(b)のようになる。これによると、いずれの場合も $p^* = 0.5$ となるときに n^* が最大になる。すな

図9

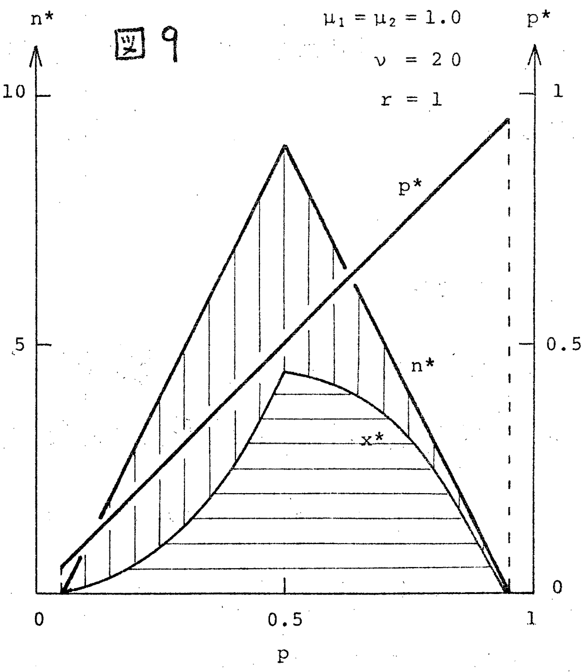
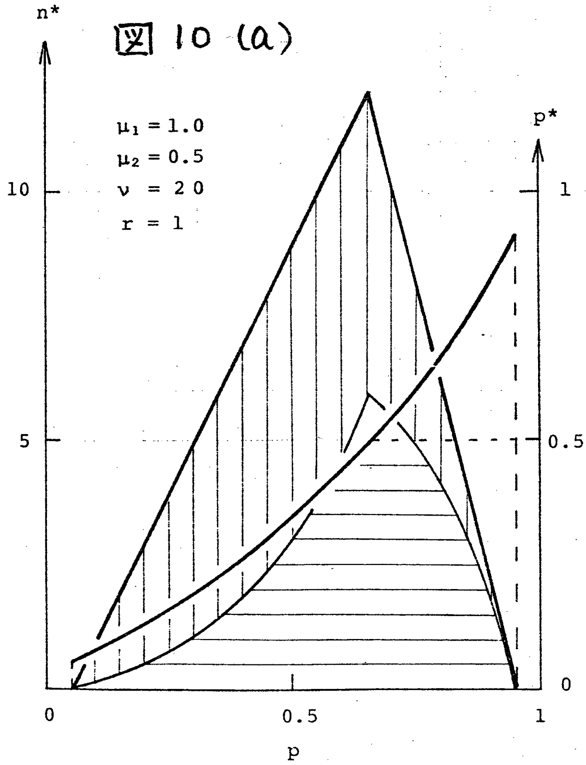
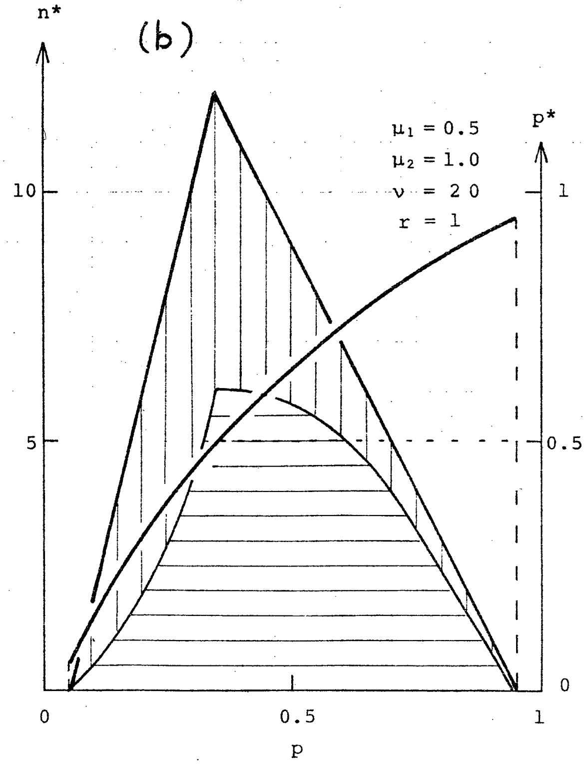


図10 (a)



(b)



わち、一夫一婦制の場合、定常状態での集団の性比が 1:1 になるように子供を産むときに総個体数を最も大きくすることができ、そのときの一次性比は p_c (9) で与えられることになる。

5. おわりに

ここでは、二つの交配様式をもつモデルについて、一次性比と個体群の定常状態との関係について論じたが、この他にも多くの交配様式や種内の相互作用が考えられる。さらに、遺伝的な効果を考慮したモデル、特にフィッシャーの原理との関係等の問題も残されている。これらのモデルを解析することによって、最近注目を集めている進化における'性'の意味について、多くの情報が得られることが期待できよう。