

利他主義の進化 (第 2 報)¹⁾

九州大学 理学部 田町信雄
松田博嗣

1. はじめに

最近、生物の行動様式に対する進化学的アプローチが盛んになり、社会生物学 (Sociobiology) と呼ばれるようになった。この分野において特に注目を集めているのが、利他主義進化の問題である。

利他主義とは、“生物個体が自らの適応度を下げ²⁾てまで他個体の適応度を上げる行為”であると定義され、鳥類等に見られる警戒声 (alarm call) や、社会性昆虫のワーカーの行動が、例としてよく取上げられる。

アラーム・コールとは、捕食者の接近を察知した個体が鋭い声を発して、近くの同種個体に危険を知らせる行為である。この場合、アラーム・コールを発した個体は、その声によって捕食者に自分の位置を知らせることになり、自らを危険にさらす。また、社会性昆虫のワーカーは、自分の子を生む事を

断念して、自分の所属するコロニーの繁栄に奉仕することのみに専念しているように見える。

自然淘汰は利己的行動に有利な自然選択圧を与えると考えられているが、その中でこのような利他的行為を行なわせる利他的本能は、いかにして進化し得たのだろうか。これが、社会生物学の中心的課題の一つである利他主義進化の問題の、問いかけである。

この問題についてはこれまで数多くの理論的研究がなされ、文献の数も多い。しかし、その内容を紹介することは本筋をそれることになるので、それについては青木(1981)²⁾の総説を参照されたい。本稿では、現在われわれが進めている、連続的に分布する生物集団における利他主義進化の可能性、個体の移動能力の重要性、長時間効果、といった問題を中心とした一次元格子モデルを用いた研究について、モデルの紹介とその計算機シミュレーションによって得られたいくつかの結果についての報告を行ないたいと思う。

2. モデル および そのシミュレーションの手順

連続分布集団のモデルとして、一次元トラス格子を考える。そして各格子点はたかだか1個のレプリコンによって占められているものとする。³⁾

レプリコンには2つのタイプがあるものとし、それぞれ、
+、-、と表わして区別する。

すると、各格子点には次の3状態が可能となる。

+ : +レプリコンによって占められた状態

- : -レプリコンによって占められた状態

0 : レプリコンが存在しない^空の状態

次に、生物の一生には出生・死亡という2つのプロセスがあるが、死亡に対応するものとして extinction、出生に対応するものとして invasion という、2つのステップを考える。

Extinction

このステップでは、レプリコンの死亡がおこる。ここで、死亡とは、 $(+ \text{ or } -) \rightarrow 0$ 、なる格子点の状態変化を言う。そのとき、第 i 格子点 ($i=1, 2, \dots, N$) を占めるレプリコンの生存確率 V_i は、次式で与えられるものとする。

$$V_i = S_{\sigma_i} \sqrt{w_{\sigma_{i+1}} \cdot w_{\sigma_{i-1}}} \quad \left(\begin{array}{l} \sigma_i \in \{+, -\} \\ \sigma_{i\pm 1} \in \{+, -, 0\} \end{array} \right)$$

σ_i : i 番目の格子点の状態

S_{σ_i} : 自己の状態に依存する部分

$w_{\sigma_{i\pm 1}}$: 隣接格子点の状態に依存する部分

このように、自らの持つ固有の値と、両隣の状態によってきまる値との積によって、生存確率が決まる。

ここで、+レプリコンが利他主義者に、-レプリコンが利己主義者になるように、この生存確率を構成するパラメータを、次のようにおく。

$$(1) \quad 1 \geq w_+ \geq w_0 \geq w_- \geq 0$$

$$(2) \quad 1 \geq S_- \geq S_+ \geq 0$$

ただし以下では簡単のため常に $w_+ = 1$, $w_0 = \sqrt{w_+ w_-}$ とする。

(1)式の意味 …… +レプリコンに両側をはさまれたとき、そのはさまれたレプリコンの生存確率は、両隣が0状態のときより高く、-レプリコンに両側をはさまれたときは、その逆である。

(2)式の意味 …… 両隣の状態が決まっているとき、+レプリコンは隣を助ける事により損失をこうむり、-レプリコンより死にやすい。

このようにして各格子点のレプリコンの生存確率が決まる。これを基準にして、各レプリコンについて乱数をふり、それが生き残るか死ぬかを判定して行く。

Invasion

以上の extinction によって生じた、あるいはそれ以前から存在していた空^{から}の格子点に両隣からレプリコンの子が侵入する。その侵入は両隣から等しい確率でおこるとする。すなわち、ある0格子点があって、それが+と-にはさまれてい

る場合、そこに+が侵入するか-が侵入するかは確率 $\frac{1}{2}$ 、それが+と0にはさまれている場合に+が侵入するか0のままであるかは確率 $\frac{1}{2}$ 、-と0にはさまれている場合にも-の侵入か0のままかは確率 $\frac{1}{2}$ でおこるとする。

結局、侵入能力については+と-の間に差がない。各レプリコンの適応度を直接支配するのは生存確率のみである。

まとめると、-レプリコンは隣のレプリコンを死にやすくし、そこに生じた穴に自分の子を産みつける利己主義者。+レプリコンは隣のレプリコンの生存確率を高め、それによって子を産む機会が少なく、また自己犠牲により-レプリコンより死にやすい利他主義者である。

このようなレプリコンが格子点上に並んだ一次元トーラス格子の状態は、extinction, invasion 各ステップが交互にくり返される事によって、変化して行く(図1)。Invasion ステップ終了後の状態の時間発展の例を2つ、図2に示す。便宜上、invasion step 終了後から次の invasion step 終了後までを1世代と呼ぶことにする。この図は2通りの初期状態について、時間発展のありさまを10世代おきに、あらわしたものである。左側は、利他主義者によって占められた集団中に利己主義者か1個出現したという初期状態を設定した sample path の1例、右側は、利己主義者によって占められた

集団に利他主義者が1個出現したという初期状態を設定した sample path の1例である。どちらも利他主義者のみの集団となって終わっているが、常にこのような結果に終わるわけではなくて、利己主義者への固定と利他主義者への固定は、ある確率をもって起こるのである。

この図を見てもわかるように、生存確率を余り小さく仮定しない限り、全ての sample path は利他主義者か利己主義者への固定をもって終る。それは時間発展の途中ではレプリコン自身の+から-へ、あるいは-から+へという状態変化はないと仮定しているからである。そこで、利他主義者の利己主義者に対する有利さを見るために、利他主義者の固定確率 (AFP : altruist fixation probability) を計算する。それは同じ初期状態から出発する多数の sample path をとり、そのうち利他主義者に固定したものの数をカウントする事によって行なった。

$$(AFP) = \frac{\text{利他主義者に固定した sample path 数}}{\text{総 sample path 数}}$$

ここで、もし中立であるならば固定確率は初期頻度と一致するので、利他主義者の初期頻度 (IFA : initial frequency of altruist) と AFP との関係で利他主義者の有利さを示せば、

$(AFP) = (IFA)$	中立
$(AFP) > (IFA)$	利他主義者に有利
$(AFP) < (IFA)$	利己主義者に有利

となる。

このように、利他主義者の固定確率が、シミュレーションの過程において着目した第1の点である。

第2の着目点はESS (Evolutionarily Stable Strategy) である。これは MAYNARD-SMITH によって提唱された概念であるが、“個体群の大部分のメンバーがそれを採用すると、べつ⁴⁾の代替戦略によってとってかわられることのない戦略”と定義されている。これを今の問題にあてはめて考えると次のようになる。

集団のメンバーの大部分が利他主義者であるとき、その中に少数の利己主義者があらわれてもその子孫が生きのびる事ができない場合、利他主義は利己主義に対しESSである。

すなわち、利他主義者の集団中に少数の利己主義者が現われても常に利他主義者の集団にもどってしまうとき、利他主義はESSであり、逆に利己主義者の集団中に少数の利他主義者が現われても常に利己主義者の集団にもどってしまうときには利己主義がESSである。

このように利他主義者の固定確率とESSの2点に注目しながらシミュレーションを行なったわけだが、ESSであるかどうかを見るために、次のような2つの初期状態を設定した。

+++++-----
-----+

上の初期配列において $(AFP) = 1$ ならば利他主義がESSであり、下の初期配列において $(AFP) = 0$ ならば利己主義がESSである。また、利他主義者に対する利己主義者の有利さを知るために次のような、利他主義者の頻度 0.5 という初期状態も設定した。

-----+++++

このとき $(AFP) > 0.5$ ならば利他主義者に有利、 $(AFP) < 0.5$ ならば利己主義者に有利である事がわかる。

3. 結果

以上述べたようなモデルのシミュレーションによって、次のような結果が得られた。

まず図3は、格子のサイズ $N=50$ の場合の、利他主義者の固定確率をプロットしたものである。縦軸に固定確率、横軸には利他主義者の自己犠牲の度合を示す量として s_+/s_- をと

った。そして固定確率は100本のsample pathをとって計算した値である。生存確率を構成するパラメータと、ポイントの各列に対応する初期状態は、グラフの下に示してある。

ここでIとIVに注目すると $S_+/S_- = 1$ の付近では利他主義がESSであり、 $S_+/S_- = 0.9$ の付近では利己主義がESSである事がわかる。また利他主義がESSの領域においてI型の初期状態では $(AFP) \neq 0$ だから、このとき利己主義者の集団中に現われた利他主義者が固定する事はごく低い確率ではあっても起こり得る事であり、一度利他主義者に固定した集はもとの利己主義者の集団にはもどらないという事を意味している。つまり mutation等によって利他主義者の出現がくり返しおこっていれば、十分長い時間が経過した後は集団は利他主義者に固定してしまうというわけである。利己主義がESSの領域においても、利己主義について上と同じ事が言える。

大まかに言って、利他主義者に有利な領域と利己主義者に有利な領域の存在することがわかったが、ここでIII型の初期状態 $[(IFA) = 0.5]$ における固定確率に注目すると、シミュレーションの行なわれた $w_+ = 0.8$, $S_- = 0.95$ の場合、その2つの領域の境界は $S_+/S_- = 0.94$ の付近にあるらしい事がわかる。

図4を見ると、格子のサイズ N が変わっても上に述べた結果

は変わらない事がわかる。この図では $N=70$ で、その他は前の図4と全て同じである。ただし固定確率の計算は、sample path 50本で行なっている。図3の場合と同様に、利他主義者に有利な領域と利己主義者に有利な領域とがあって、2つの領域の境界はやはり $S_+/S_- = 0.94$ の付近である。

以上2つの図より、 $w_2 = 0.8$ のときには、自己犠牲の限界は6%程度であることがわかる。

ここまででは、 $w_2 = 0.8$ という条件下での話だったが、この w_2 の値を変えたときどう結果が変わるかを見よう。ただしその前に、 w_2 の値を変える事の意味についてひとこと触れておきたい。先ほどは、利他主義者の自己犠牲の度合を示す量として S_+/S_- をとった。ここでもそれにならって w_+/w_- なる量を考えてみよう。すると w_+ も w_- もともに隣の格子点へおよぼす効果を表わすパラメータであったから、この w_+/w_- という量は利他主義者が相手に与える利益を反映する指標になっていると考えられる。従って w_2 を変えることは利他主義者の他者に与える利益の度合を変える事と一致するのである。

図5は $w_2 = 0.9$ とした場合の、利他主義者の固定確率をプロットして、 $w_2 = 0.8$ の場合と比較したものである。前の図と同じく、縦軸は固定確率、横軸は S_+/S_- である。初期状態は利他主義者の頻度 0.5 という、図3のⅢ型、図4のⅡ型と同

じものを用いた。

これを見ると、 $w_- = 0.9$ のときは利他主義に有利な領域と利己主義に有利な領域との境界（中立点）は、 $w_- = 0.8$ のときより $S_+/S_- = 1$ に近いところであり、大体 $S_+/S_- = 0.985$ の付近である。約 1.5 % が自己犠牲の限界というわけである。表にまとめると次のようになる。

w_-	0.8	0.9
S_+/S_-	0.94	0.985
w_+/w_-	1.25	1.111

$$w_+ = 1.0 \quad S_- = 0.95$$

S_+/S_- : degree of self sacrifice

w_+/w_- : degree of benefit to neighbours

ここで S_+/S_- は利他主義の中立点の値が示してある。この表から、相手に与える利益の大きさと、自己犠牲の限界値との間には相関が見られる事がわかるだろう。

4. 結論

以上の結果をまとめると次のようになる。

- (1) Island model のような地域分集団の構造を考えなくても、個体の移動距離が集団の分布域に比べてごく小さく限られている場合には、相手を区別せず無差別に助ける

ような利他主義であっても、自己犠牲の割合が十分小さいならば進化しうる。

- (2) その自己犠牲の割合は $w_2=0.8$ のとき 6%、 $w_2=0.9$ のとき 1.5% が進化的許容限度である。そして相手に与える利益と自己犠牲の限界量の間には相関がある。

この自己犠牲量と利益との間の関係については、利他主義の問題をあつかってきた研究者たちによって古くから言われてきた事であり、多くの理論的考察がなされていて、その方面との関連性は最も興味ある問題である。

最後にひとつ気をつけなければならぬ点は、十分長い時間が経過したあとの結果は短期的見通しとはかなり違ったものになりうるという事である。すなわち、同一の環境にあるレプリコンは利己主義である方が子孫を残しやすい。しかしこのモデルのように利己主義者の子孫もまた利己主義者であるときには、環境の劣化による利己主義者の自滅が起り得るため、適当な条件下では利他主義者の方が子孫を残す上に有利となるのである。このように、個体間相互作用があるときには、高々次世代に残される子供の数の期待値だけに着目するという、よく行なわれる取扱いには十分注意が必要であろう。

I	-----++++-----	
E	----.+ .++---.-	
I	-----++++-----	
E	---.++++-----	$w_- = 0.8$
I	-----++++-----	
E	-----++++.-	$w_+ = 1.0$
I	-----++++.-	
E	-----++++.-	$s_- = 0.95$
I	-----++++-----	
E	---.++++-----	$s_+/s_- = 0.98$
I	-----++++-----	
E	---.++++-----.-	
I	-----++++-----	

図1. 格子の状態変化(その1)

E: extinction 終了時

I: invasion 終了時

+: 利他主義者

-: 利己主義者

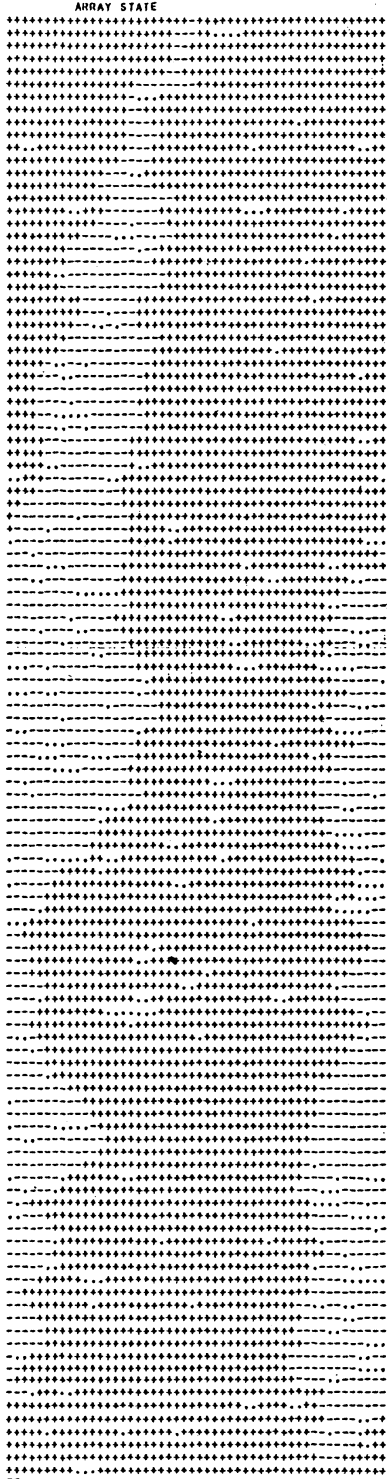
. : 0 格子点

図 2. 格子の状態変化 (その 2)

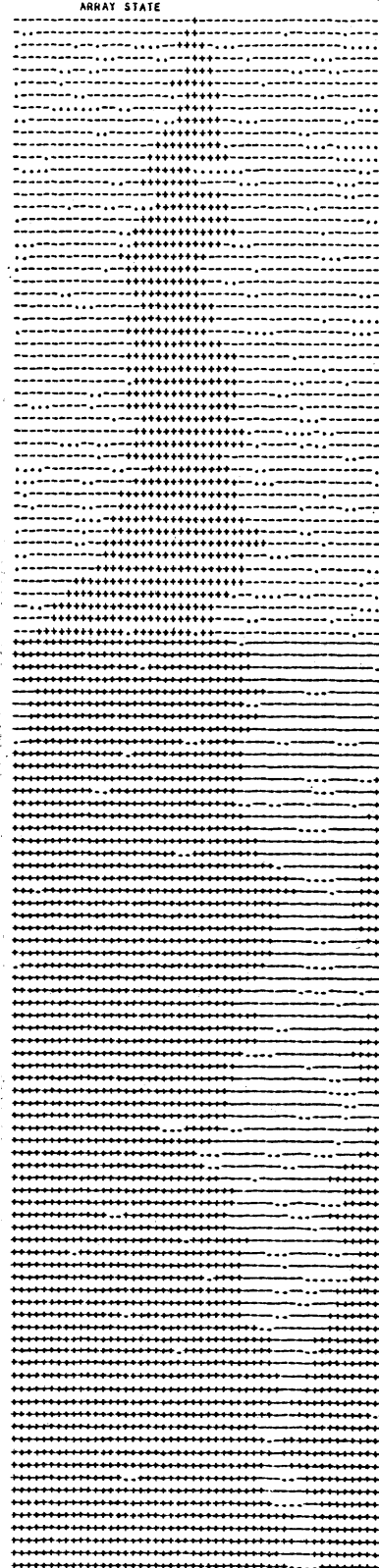
$$\begin{aligned}
 S_+ &= 0.895 \\
 S_- &= 0.95 \\
 w_- &= 0.8 \\
 w_+ &= 1.0
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 S_+ &= 0.93 \\
 S_- &= 0.95 \\
 w_- &= 0.8 \\
 w_+ &= 1.0
 \end{aligned}$$

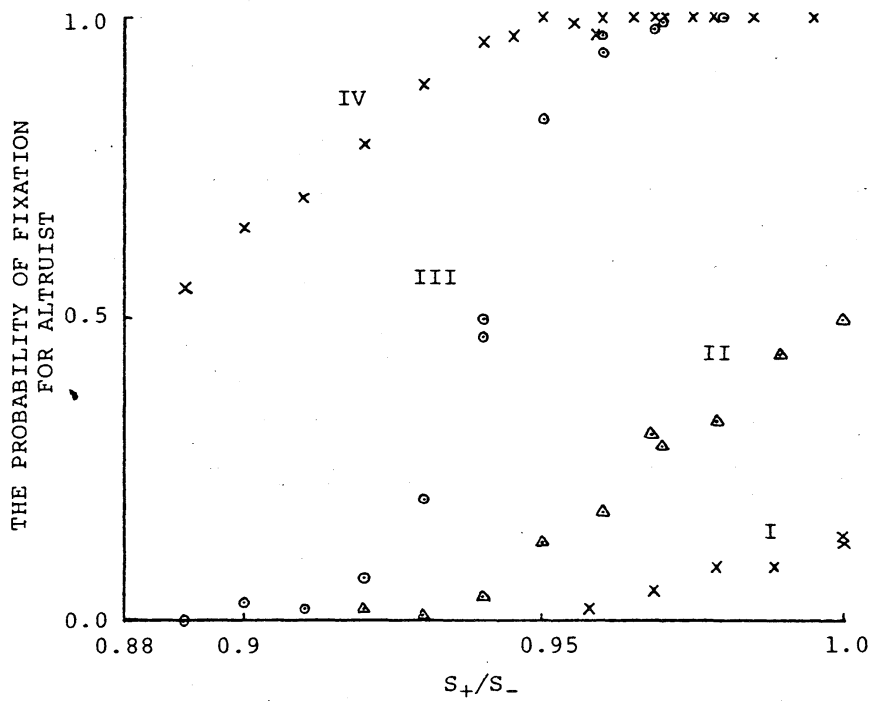
+ : 利他主義者
 - : 利己主義者
 . : 0 格子点



1475

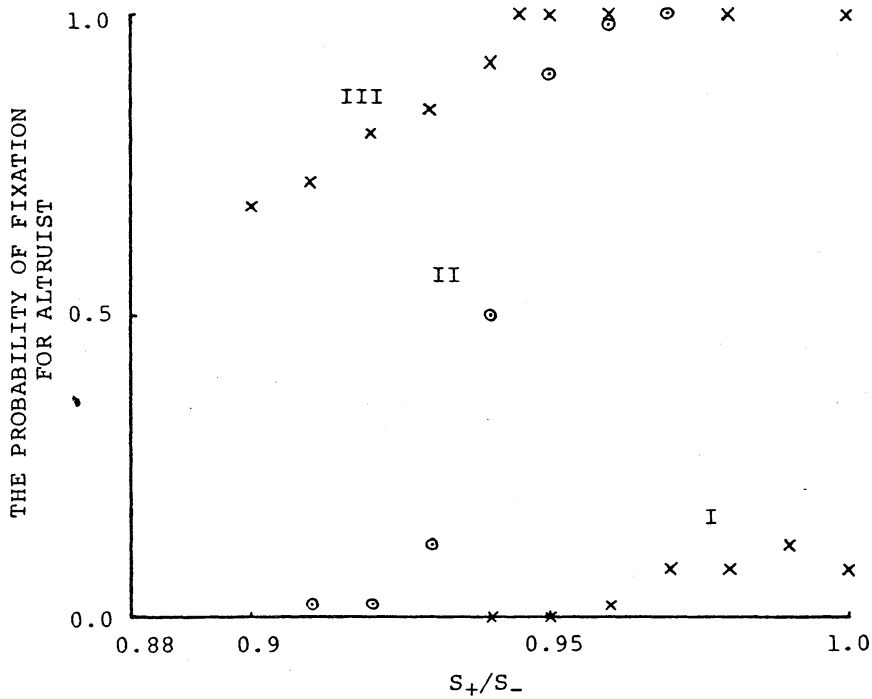


555



Lattice size	w_+	w_-	S_-
50	1.0	0.8	0.95
I.	-----		
II.	-----		
III.	-----		
IV.	-----		

Fig 3.



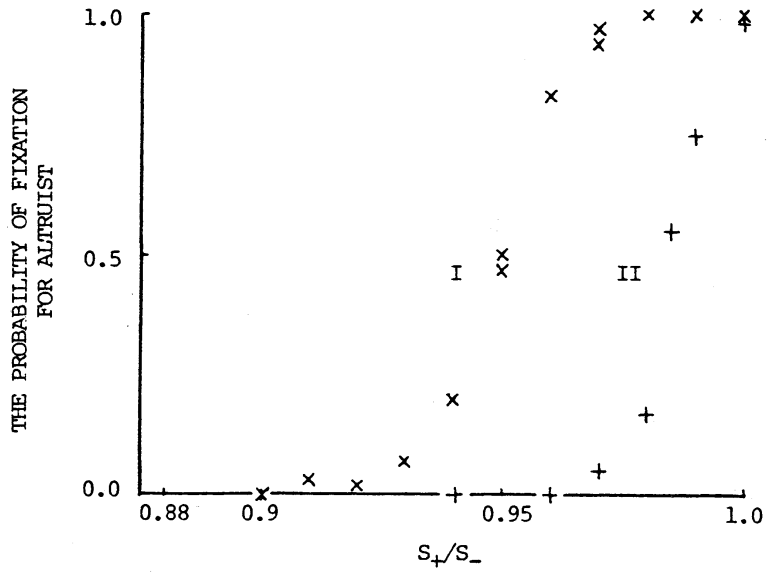
Lattice size	w_+	w_-	S_-
70	1.0	0.8	0.95

I. -----+

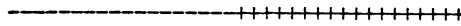
II. -----+++++

III. +++++-----+++++

图 4



Lattice size	w_+	S_-
50	1.0	0.95



I. $w_- = 0.8$

II. $w_- = 0.9$

图. 5

注

1) 本研究の第1報は

松田博嗣：“利他主義 (altruism) の進化”、数研講究録

420 ‘Mathematical Topics in Biology’ (1981) P.P. 123-135

にある。

2) 青木健一：“集団遺伝学から見た利他行為の進化”

遺伝学雑誌、56 (4) P.P. 425-438 (1981)

3) “各格子点はたかだか1個のレプリコンによって占められている。”

これがここで紹介するモデルの特徴である。例えば従来の stepping stone モデルでは格子点に1個の “Sub population” を考えるが、このモデルでは1個のレプリコンが生息する habitat だと考える。

レプリコンとは、状態と自己複製能をもつ集団の構成単位をあらわす一般的概念であるが、ここでは haploid の生物個体と考えてよい。

このような格子モデルと統計物理学のイジング・モデルとの対応については

H. MATSUDA : " The Ising Model for Population Biology. "

Prog. Theor. Phys. 66 (1981), 1078

を参照されたい。

- 4) DAWKINS, R. (1976) " The Selfish Gene " . Oxford University Press.

邦訳は " 生物 = 生存機械論 - 利己主義と利他主義の生物学 " (日高敏隆、岸由二、羽田節子訳) が、紀伊國屋書店から出ている。