

## Adaptive Dynamics : 表現型の分岐動態

北海道大学大学院・水産科学研究院 西村欣也 (Kinya Nishimura)

Graduate School of Fisheries Sciences

Hokkaido University

kinya@fish.hokudai.ac.jp

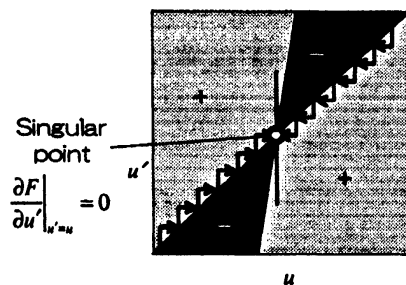
生物集団は単一あるいは複数の形質に対する分断選択を受けることがある。分断選択では中間的な形質を持つ個体よりも、その両側の形質を持つ個体の適応度が高くなる。分断選択は、1) 環境の異質性、2) 種内・種間の頻度依存的相互作用によって生じる。

進化生態学では、ゲーム理論の導入とその応用によって、頻度依存選択のプロセスに関する研究が発展してきた(Maynard Smith, 1982)。そして、頻度依存選択における形質の適応性を理解するために、集団を構成する個体の形質を「野生型」と「突然変異型」に 2 分する簡便化を通じた分析が一般化している。適応的な形質について分析する場合、形質  $u$  の突然変異型個体が形質  $u'$  を持つ野生型個体で構成される集団に生じたときの、突然変異型個体の適応度関数( $W_u(u')$ )と野生型個体の適応度関数( $W_u(u)$ )を定義して、突然変異型個体の相対的適応度を表す関数(例えば、 $F_u(u') = W_u(u') - W_u(u)$ )を  $u$  と  $u'$  に対して評価する分析手法がとられる。

適応性を理解するために、進化的平衡状態の分析が行われる。進化的安定条件  $\left. \frac{\partial F}{\partial u'} \right|_{u'=u} = 0$  と

収束性  $\left. \frac{\partial}{\partial u} \left[ \frac{\partial F}{\partial u'} \right] \right|_{u'=u} < 0$

$\left. \frac{\partial^2 F}{\partial u'^2} \right|_{u'=u} > 0$  を満たす形質  $u$  についての議論がなされる



侵入可能  $\left. \frac{\partial^2 F}{\partial u'^2} \right|_{u'=u} < 0$

る(例えば Charnov, 1982)。こうした関数の微分による議論は、形質の連続性と相対適応度関数の微分可能性、2 形質の実数軸上の隣接性を仮定している。この枠組みによって、形質の進化動的過程に関する分析へ興味を発展させることができる(Eshel, 1983; Taylor, 1989)。図 1 は  $u$  と  $u'$  の関数  $F$  の偏微分  $\partial F / \partial u'$  の符号を  $u - u'$  平面上に示したものである。突然変異型と野生型の置き換わりと、引き続く新たな突然変異型の出現を仮定することによって、この

図 1. 侵入分析図

侵入分析図で形質の進化動態の分析を行うことができる(Geritz et al., 1998)。図 1 の例の”singular point”(名称について Geritz et al., 1998 を参照)は、”singular point”の  $u$  以外の形質の単型

集団から進化的に到達可能な形質の平衡状態を示している。しかしこの"singular point"は進化的に不安定である。このような条件を満たす"singular point"が存在する場合、進化動態は

形質の2分岐を経て発達してゆく(Geritz et al., 1999; Kisdi, 1999)。

侵入分析図を工夫することによって、形質の分岐動態の発展経路を追うことができる(図2)。こうした分岐動態の研究からは多様で込み入った形質進化経路が見出される(Day et al., 2002; Geritz et al., 1999; 1999; Kisdi et al., 2001; Mathias et al., 2001)。”Adaptive Dynamics (AD)”と云うスロ

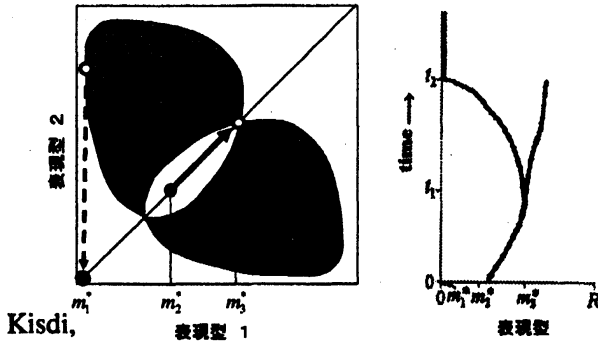


図2. 形質分岐進化発達図 (Geritz et al. 1999)

ーガンのもとに、1990年代以降、こうした枠組みに基づく形質進化の分析が盛んにおこなわれている。集団遺伝学は、形質の進化動態を研究するもう1つの分野であり、モデルの枠組みにADと共通点と相違点を有しており、類似・共通テーマに対するアプローチの違いから、いくつかの論争がある(Waxman and Gavrillets, 2005)。

Kisdiら(2001)が分析した分岐進化動態は、進化軌道の不安定性と変異性を示している(図3)。図3右の形質の進化動態は、個体ベースのシミュレーションによる結果である。右図の進化動態を理解するのに、左

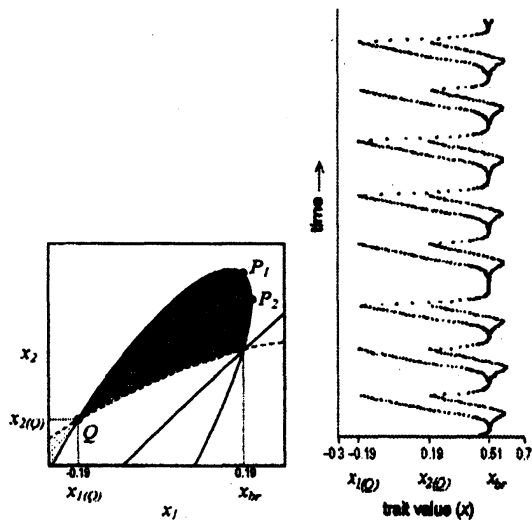


図3. 形質分岐進化発達図 (Kisdi et al. 2001)

図の侵入分析図とADのモデルの仮定は、この進化軌道の変異性を理解するには不十分である。

図4は、ある形質進化システムについて、集団の形質が2型分岐したのちの進化軌道を調べるための侵入分析図である(Nishimura and Isoda, 2004)。2型には○で示された2つの安定平衡状態がある。このシステムに対して個体ベースのシミュレーションを行うと、3種類の進化軌道が存在した。異なる進化軌道は、集団内の各形質の平均値まわりの分散量の違いによって

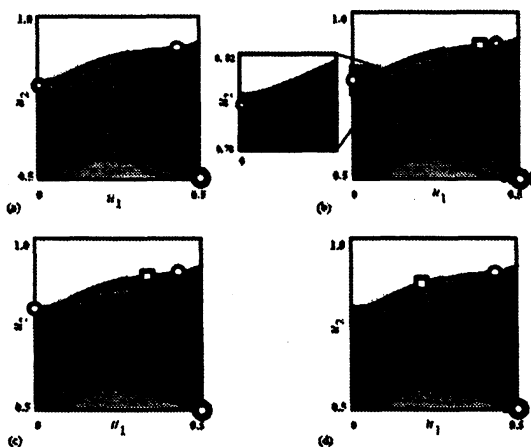


図4. 形質分岐進化発達図 (Nishimura and Isoda 2004)

生じた(図4, tr1-5は集団の2型の各平均値の軌道。詳しくはNishimura and Isoda 2004 参照)。図4(b), (d)の口は2型進化動態において安定平衡点に至らなかった軌道の端点を示す。図4のtr3, tr4の時間展開は図5(b)に、tr5の時間展開は図5(c)に示す。軌道tr3-5のどれが実現するかは平均値まわりの分散を含む形質分布の進化動態に依存する。tr3,4とtr5の進化軌道の混合を示す数値シミュレーション結果を図6に示す。

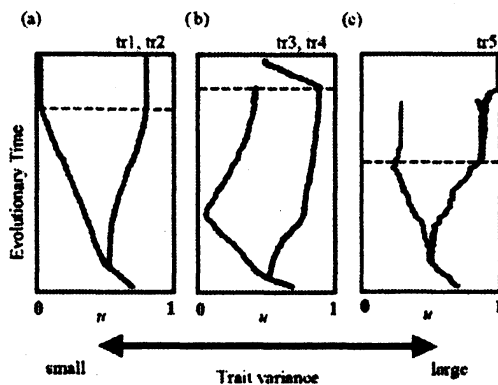


図5. 形質分岐進化の時間発達図  
(Nishimura and Isoda 2004)

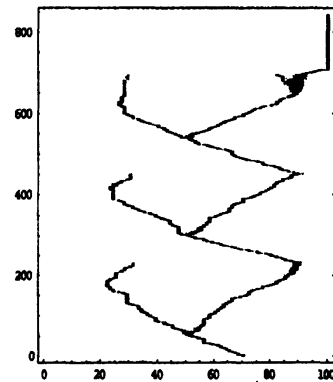


図6. 形質分岐進化の時間発達図  
(Nishimura and Isoda 2004)

ADの枠組みは進化動態分析の有効な手法を提供している。侵入分析図で視覚化できる分岐条件(図1参照)は解析的にも明確であり、種分化、多型、形質の可塑性などにかかわる分断選択圧の生成メカニズムに関する基礎的なアイデアを提供してくれる(Dieckmann et al., 2004; Rueffler et al., 2006)。一方、分析の実効性のために設定された仮定に対する批判もある(Waxman and Gavrilets, 2005)。

生態学者が興味を持つ、より複雑な生活史や種間関係、個体群動態と、形質の進化動態とを連結させたモデルの分析から進化生態学的な洞察を得るためにもADの基本的な分析手法が手助けとなっている(Mougi and Nishimura, 2007; Mougi and Nishimura, in review (a); Mougi and Nishimura, in review (b))。

## 引用文献

- Charnov, E.L., 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton.
- Day, T., Abrams, P.A., and Chase, J.M., 2002. The role of size-specific predation in the evolution and diversification of prey life histories. *Evolution* 56, 877-887.
- Dieckmann, U., Doebeli, M., Metz, J.A.J., and Tautz, D. Eds., 2004. *Adaptive Speciation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Eshel, I., 1983. Evolutionary and continuous stability. *Journal of Theoretical Biology* 103.
- Geritz, S.A.H., van der Meijden, E., and Metz, J.A.J., 1999. Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitive ability. *Theoretical Population Biology* 55, 324-343.
- Geritz, S.A.H., Kisdi, E., Meszina, G., and Metz, J.A.J., 1998. Evolutionarily singular strategies and the

- adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* 12, 35-57.
- Kisdi, E., 1999. Evolutionary branching under asymmetric competition. *Journal of Theoretical Biology* 197, 149-162.
- Kisdi, E., Jacobs, F.J.A., and Geritz, S.A.H., 2001. Red queen evolution by cycles of evolutionary branching and extinction. *Selection* 2, 161-176.
- Mathias, A., Kisdi, E., and Olivieri, I., 2001. Divergent evolution of dispersal in a heterogeneous landscape. *Evolution* 55, 246-259.
- Maynard Smith, J., 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mougi, A., and Nishimura, K., 2007. Evolution of life-history traits collapses competitive coexistence. *Journal of Theoretical Biology* 248, 552-559.
- Mougi, A., and Nishimura, K., in review (a). Eco-evolutionary history determines fate of community.
- Mougi, A., and Nishimura, K., in review (b). The paradox of enrichment in an adaptive world.
- Nishimura, K., and Isoda, Y., 2004. Variant evolutionary trees under phenotypic variance. *Journal of Theoretical Biology* 226, 79-87.
- Rueffler, C., Van Dooren, T.J.M., Leimar, O., and Abrams, P.A., 2006. Disruptive selection and then what? *Trends in Ecology & Evolution* 21, 238-245.
- Taylor, P.D., 1989. Evolutionary stability in one-parameter models under weak selection. *Theoretical Population Biology* 36, 125-143.
- Waxman, D., and Gavrilets, S., 2005. 20 questions on adaptive dynamics. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 1139-1154.