

繁殖干渉、アリー効果、環境変動を考慮した有性生殖種と単為生殖種の種間競争の解析

A mathematical model for interspecific competition between sexual and parthenogenetic species with reproductive interference, Allee effect and environmental fluctuation.

¹岸茂樹・²深澤恵介・³大野理恵

¹京都大学生態学研究センター, ²東京大学大学院数理科学研究科, ³大阪大学理学部数学科

¹Shigeki Kishi, ²Keisuke Fukazawa and ³Rie Ohno

¹Center for Ecological Research, Kyoto University, Otsu city, 520-2113, JAPAN

²Graduate School of Mathematical Sciences, University of Tokyo, Tokyo, 153-8914, JAPAN

³Department of Mathematics, Graduate School of Sciences, Osaka University, Osaka city, 560-0043, JAPAN

Corresponding: kishi@ecology.kyoto-u.ac.jp

Summary: In evolutionary biology, one of the most enigmatic problems is that parthenogenetic species are fairly rarer than sexual species in animal taxa, albeit population growth rate of parthenogenetic species can be twice as higher than sexual species which have to produce males as equal to females in reproductive investment, compared to parthenogenesis that does not need males. Some biologists argued that parthenogenesis should owe “the two-fold cost of sex”, which can cancel the benefit of the double growth rate. However, the cost on parthenogenesis has not been fully explained, although reduction of genetic variation and accumulation of deleterious genes have been suggested as the cost. Reproductive interference is an interspecific sexual interaction that adversely affects fitness of females through sexual indiscrimination between conspecifics and heterospecifics on reproductive process. Some mathematical studies predict that positive frequency dependence of reproductive interference is likely to drive interspecific competition to species exclusion between closely related species, while density dependence of resource competition is likely to bring coexistence. In the competition between sexual and the related parthenogenetic species, reproductive interference occurs in one-way from males of sexual species to females of parthenogenetic species. Based on Lotka-Volterra competition model, we built a simple mathematical competition model incorporating reproductive interference. To make the mathematical model more natural, we also assumed environmental fluctuation and Allee effect, which reduces the population growth rate of sexual species with low density. Intense reproductive interference drove the competition to sexual exclusion of parthenogenetic species. However, even under intense reproductive interference, Allee effect allowed parthenogenetic species to survive when the competition started with the lower densities, contrast to the survival of sexual species when the competition started with the higher densities. Then, when environmental fluctuation was enough large to cause extinctions of two species, parthenogenetic species repeatedly and dominantly occurred. We suggest that parthenogenesis is in a dilemma. Too high growth rate is likely to bring self-destruction together with environmental fluctuation, though too low growth rate is likely to result in sexual exclusion in terms of reproductive interference.

1 Introduction

生物には2つの生殖パターンがある。有性生殖と単為生殖（無性生殖）である。しかし動物種のうち、単為生殖能力をもつ種はごくわずかである。たとえば、全動物種の80%以上を占めるといわれる昆虫の中で、単為生殖能力が確認されているものはわずか2%にすぎない（Bell 1982）。単為生殖種が少ないという事実は進化生物学における大きな謎の一つとなってきた。単為生殖はメスのみを生産する一方、有性生殖はオスとメスを生産し両性に等量の繁殖投資を行う必要があるため、生産できるメスの数は単為生殖の半分となる。つまり謎とは、単為生殖は有性生殖に比べて2倍の増殖率をもつにもかかわらず、単為生殖種は実際にはごくわずかしかいないことである。この問題について Maynard-Smith (1978) は単為生殖が「有性生殖の2倍のコスト (the two-fold cost of sex)」を負うからであるとした。いいかえれば、単為生殖には増殖率2倍の利益を相殺して余りあるほどのコストがかかると考えたのである。そのようなコストとして大きく2つの仮説が提案されている。1つ目は遺伝分散の減少である。単為生殖では個体どうしで遺伝子を混ぜないため、突然変異が起きない限り個体間の遺伝分散は増加しない。世代交代は確率的な選択を引き起こすので、遺伝分散は常に減少する。このことから、単為生殖は環境の変動に弱いことが指摘されている。単為生殖にかかるコストの2つ目は有害遺伝子の蓄積である。有性生殖では自己と他個体の遺伝子を混ぜるので、次世代では遺伝子のさまざまな組み合わせの子が生まれる。そのとき有害遺伝子がホモになった子は適応度が低く、集団中から排除される。このような排除効果によって有性生殖では有害遺伝子の割合は低く保たれる。一方、単為生殖ではそのような効果はないため、突然変異によって生じた有害遺伝子は個体の遺伝子セットの中に蓄積し続ける。したがってある突然変異が起きて有害遺伝子がホモになったとき、その個体が他に選択上有利な遺伝子を持っていたとしても、その遺伝子は集団中に残らない。これら2つのコストを検出する研究はこれまで多くなされてきた (reviewed by Doncaster et al. 2000)。しかし野外の生物においてこれら2つのコストを検出した研究例はほとんどない (Doncaster et al. 2000)。したがって単為生殖種が野外で少ないことの究極要因はいまだに明らかになっていない。他に、系統的制約仮説も提案されている (松浦 2005)。単為生殖が進化的に起こりにくいために少ないという仮説である。しかし単為生殖は全体に占める割合は少ないながら幅広い分類群に見られる (Bell 1982)。昆虫綱でもトンボ目を除くほとんどの目で単為生殖が確認されている (松浦 2005)。最近では、シュモクザメ *Sphyrna tiburo* (Chapman et al. 2007) やコモドドラゴン *Varanus komodoensis* (Watts et al. 2006) でも単為生殖が確認された。したがって系統的制約仮説は単為生殖種が少ない理由にならないか、かなり弱い。

本研究では、単為生殖種が少ない要因として繁殖干渉に着目した。繁殖干渉とは種間の性的相互作用のことである (Bull 1991, Kuno 1992, reviewed by Gröning and Hochkirch 2008)。多くの場合、オスが種を超えて近縁異種メスに求愛することによってそのメスの適応度を減少させる。メスの適応度の減少はすなわち増殖率の低下である。相手種オスの相対頻度が高いほどメスの増殖率は減少するので、繁殖干渉は増殖率に対して正の頻度依存効果をもつ。したがって少数派が不利になるため、繁殖干渉は競争排除を導き

やすい。一方、種間相互作用では資源競争がこれまで多く研究されてきた。資源競争では密度依存効果が働くことが知られている。密度依存効果は密度が高いほど集団の増殖率が減少し、密度が低いほど増殖率が高くなる効果である。したがって少数派有利の効果であり資源競争は原則的に共存を導きやすい (Volkov et al. 2005)。ここで有性生殖種とそれに近縁な単為生殖種の種間競争を仮定しよう。繁殖干渉はオスが異種メスに求愛することによって生じる効果だから、有性生殖種のオスが単為生殖種のメスに求愛しそのメスの増殖率を減少させる一方、単為生殖種にはオスが存在しないので有性生殖種は繁殖干渉のコストを被らない。したがって単為生殖種の増殖率が有性生殖種に比べて高くても、その有利さを相殺するほど繁殖干渉が強いならば、単為生殖種は絶滅すると予測される。しかし単為生殖種の増殖率と繁殖干渉との関係は調べられていない。そこで、本研究では有性生殖種とそれに近縁な単為生殖種の種間競争について、繁殖干渉の視点から、数理モデルを構築した。

数理モデルを実際の野外の環境に近づけるために、アリー効果 (Allee effect) と環境変動を導入した。アリー効果とは、密度が低いとき交尾相手が見つからないことによって集団の増殖率が減少する効果である。したがって単為生殖種と有性生殖種が競争するとき、アリー効果は有性生殖種のみ働く。また、有性生殖種の密度が低いとき単為生殖種が被る繁殖干渉も弱まると考えられる。本研究ではさらに環境変動を考慮した。少ないながらも単為生殖種が存在するという事実は、単為生殖種が有利になる環境条件が存在することを示唆する。単為生殖は環境変動が大きいとき有利な生殖パターンであるといわれている (Cuellar 1977, Kearney 2005)。単為生殖は増殖率が高いため、環境変動によって個体群サイズが急激に減少しても回復が早く絶滅しにくいからである。しかし、一方、単為生殖は環境変動が小さいときに有利な生殖パターンであるともいわれている (Kearney 2005)。集団内に有性生殖と単為生殖をする個体が両方存在するとき、高い増殖率をもつ単為生殖のほうに次世代に残す子の数は多いからである。しかし、この2つの仮説は、環境変動が小さくても大きくても増殖率の高い単為生殖が有利であるといっているにすぎない。したがってこの2つの仮説のうち、どちらか一方が正しい、あるいは両方ともおかしい、のいずれかに帰することになる。しかしこれらに結論を下した研究例はほとんどない。以上の理由から、有性生殖種と単為生殖種の種間競争を調べるために、繁殖干渉、環境変動、アリー効果の3つを数理モデルに導入した。結果を比較し、有性生殖種と単為生殖種が有利になる条件を考察した。

2 Model

基本として用いたのはロトカーボルテラの競争モデルである。本研究で想定した有性生殖種1と単為生殖種2の関係を概念図として図1に示す。この概念図に沿って数理モデルを構築する。

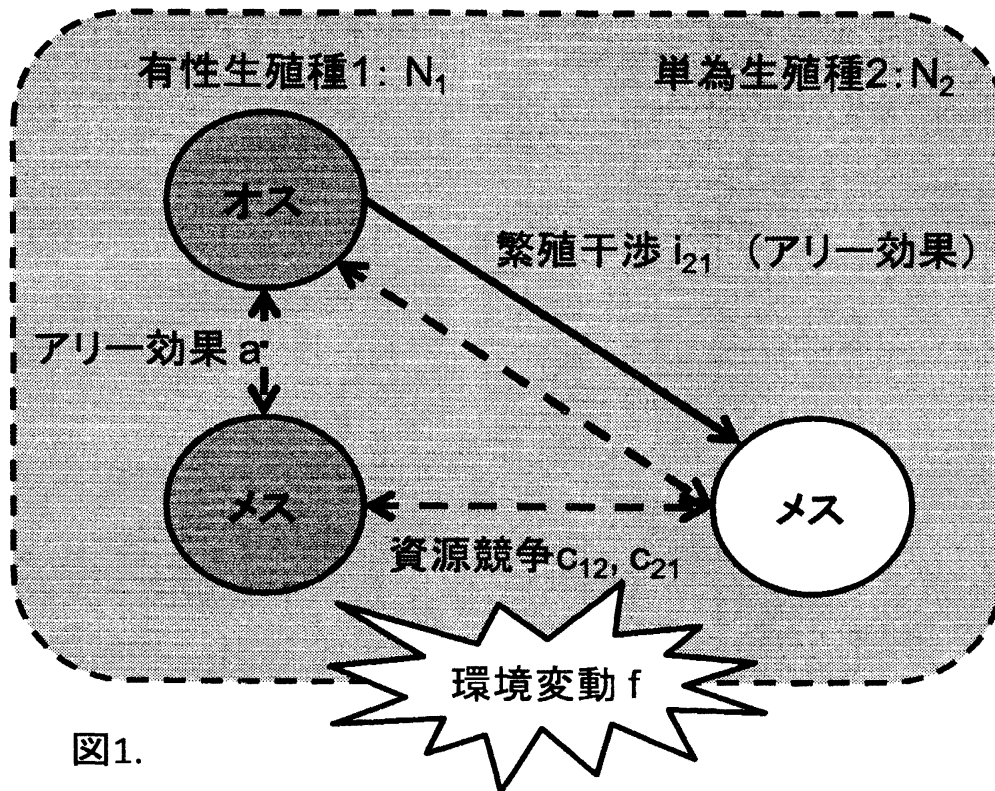


図1.

図1. 有性生殖種1と単為生殖種2の種間競争の概念図. 種1の密度 N_1 にはアリー効果が働き、種2の密度 N_2 には繁殖干渉が働く. 資源競争、環境変動は2種の密度に働く. それぞれの変数の説明は本文を参照.

まず1種のみするとき、種の密度 N 、出生率 b 、死亡率 d ($b > d > 0$)、こみあい効果 h とすると、一般的なロジスティック式は微分方程式を使って以下のように書ける。

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N - hN^2$$

次に、種1と種2の種間競争を想定する。種1を有性生殖種、種2を単為生殖種とする。まず資源競争を導入する。資源競争では相手種の密度がこみあい効果を増加させる。種1が種2に与える資源競争の効果を c_{21} 、種2が種1に与える資源競争の効果を c_{12} とする。したがって、種1、種2の密度をそれぞれ N_1 、 N_2 とすると、

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= (b_1 - d_1)N_1 - h_1 N_1 (N_1 + c_{12} N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} &= (b_2 - d_2)N_2 - h_2 N_2 (N_2 + c_{21} N_1) \end{aligned}$$

つまり、 c_{12} は種2の1個体の影響を種1の同種1個体の影響として換算する係数であ

る。 $c_{12} = 1$ のとき、種 1 は種 2 の個体から同種他個体とまったく同様の影響を受ける。したがってこのとき資源は完全に重複している。次に繁殖干渉を導入する。繁殖干渉では相手種のオスの相対的な頻度に応じてメスの出生率が低下するので、以下のようにかける。

$$\frac{dN_2}{dt} = \left(\left(\frac{N_2}{N_2 + i_{21}N_1} \right) b_2 - d_2 \right) N_2 - h_2 N_2 (N_2 + c_{21}N_1)$$

ここで、 i_{21} は種 1 のオスが種 2 のメスの出生率を減少させる強さを表す係数である。次に、アリー効果を導入する。有性生殖種 1 は密度が低いとき、増殖率がより低下する。同時に、単為生殖種 2 は有性生殖種 1 の密度が低いとき繁殖干渉のコストが低下する。密度に応じたアリー効果は、

$$A(N_1) = \frac{aN_1}{1 + aN_1}$$

として与えられる (図 2)。

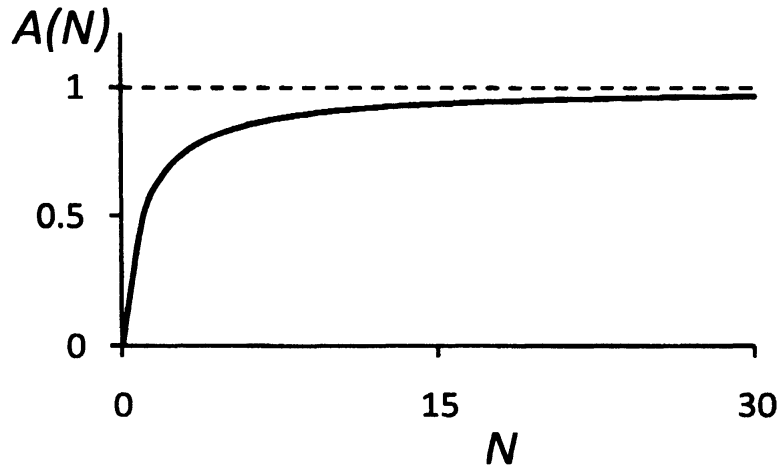


図2.

図 2. アリー効果. 密度 N が低いとき急激に減少する ($a = 1$).

$N_1 \geq 0$ だから、 $0 \leq A(N_1) < 1$ 。 a (≥ 0) はアリー効果の強さを表す係数であり、 a が小さいほどアリー効果が強くなる。

$$\frac{dN_1}{dt} = (A(N_1)b_1 - d_1)N_1 - h_1 N_1 (N_1 + c_{12}N_2)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \left(\left(\frac{N_2}{N_2 + A(N_1)i_{21}N_1} \right) b_2 - d_2 \right) N_2 - h_2 N_2 (N_2 + c_{21}N_1)$$

ここに環境変動を導入する。環境変動は個体群密度を減少させる効果なので、死亡率がランダムに変動すると想定した。その変動は密度に依存しないものとした。密度に依存した環境変動も想定し結果を比較したが、本研究の結果と大きな違いはみられなかった。変動を表すために、乱数 R ($0 \leq R \leq 1$) を用いて死亡率 d を変化させる。

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= (A(N_1)b_1 - d_1(2fR + 1 - f))N_1 - h_1N_1(N_1 + c_{12}N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} &= \left(\left(\frac{N_2}{N_2 + A(N_1)i_{21}N_1} \right) b_2 - d_2(2fR + 1 - f) \right) N_2 - h_2N_2(N_2 + c_{21}N_1) \end{aligned}$$

ここで、 f は環境変動の強さを表す係数 ($0 \leq f \leq 1$) である。 $f=1$ のとき環境変動は最大となり、 $2fR+1-f=2R$ となり、 $0 \leq 2R \leq 2$ である。時間の経過とともに変動を繰り返す様を表現するために、差分式にして計算を行った。

$$\begin{aligned} N_{1,t+s} &= N_{1,t} + s \frac{dN_{1,t}}{dt} \\ N_{2,t+s} &= N_{2,t} + s \frac{dN_{2,t}}{dt} \end{aligned}$$

ここで s は時間 t の離散度を表す ($0 \leq s \leq 1$)。世代が重複しない生物ならば $s=1$ となる。特に断りがないときは $s=1$ とした。毎世代の計算について新規に乱数 R を発生させた。毎回の計算において種 1 と種 2 に使う乱数 R は同じ値を使用した。密度 N_1 、 N_2 は負の値はとりえないので ($N_1 \geq 0$, $N_2 \geq 0$)、 $N_{1,t+s}$ 、 $N_{2,t+s}$ が負になった場合、常に 0.01 を与えた。0 でないのは、大きな環境変動に対してもわずかに生き残る個体や、あるいはそのパッチへの新規移入個体を想定したからである。

モデルシミュレーションに加えて、繁殖干涉、アリー効果を考慮したゼロ成長アイソクライン (zero-growth isocline) を調べた。まずアリー効果があるときとないときでアイソクラインの形がどのように変化するか調べ、競争への影響を考察した。繁殖干涉の強さを変化させたとき、増殖率を変化させたときのアイソクラインの変化についても同様に調べた。

3 Results

単為生殖は増殖率が2倍なので、 $2(b_1 \cdot d_1) = b_2 \cdot d_2$ を満たすように設定した。資源競争によって相手種に与える効果は両種とも等しいと仮定した。 $c' = c_{12} = c_{21}$ 。特に断りがないときは $c' = 0.5$ とした。アリー効果の影響は一定とした $a = 1$ 。

Reproductive interference

まずアリー効果と環境変動のない場合における有性生殖種1と単為生殖種2の種間競争を調べた。優占する種は繁殖干渉の強さによって異なった (図3)。

図3.

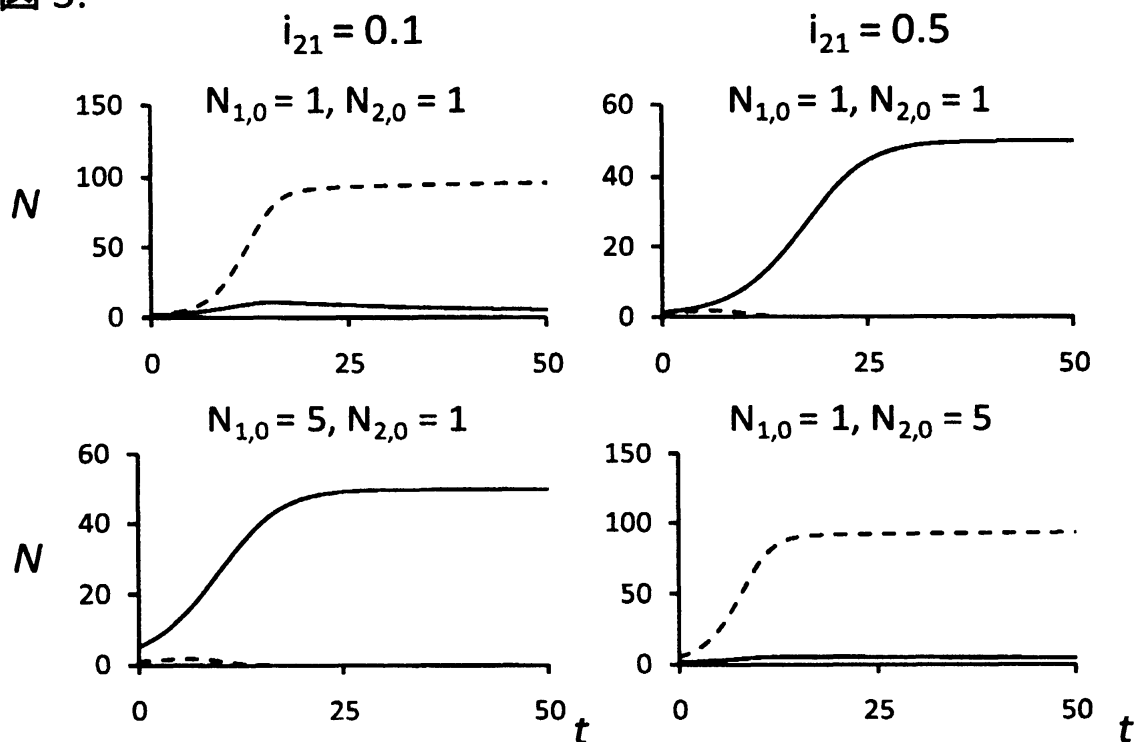


図3. 繁殖干渉を考慮した有性生殖種1 (実線) と単為生殖種2 (破線) の種間競争. 左側の2つは繁殖干渉が弱いとき ($i_{21} = 0.1$)、右側の2つは繁殖干渉が強いとき ($i_{21} = 0.5$)。上段の2つは初期値が等しいとき ($N_{1,0} = N_{2,0} = 1$)、下段の2つは初期値が異なるとき (左下: $N_{1,0} = 5, N_{2,0} = 1$ 、右下: $N_{1,0} = 1, N_{2,0} = 5$)。 ($b_1 = 1.5, b_2 = 2, d_1 = d_2 = 1, h_1 = h_2 = 0.01$)

また、生存する種は初期値に依存して異なった (図3)。2種の初期密度が等しく、繁殖干渉が弱いとき種2が生き残り種1は緩やかに減少した (図3左上)。一方、繁殖干渉が強いとき種1が生き残り種2は急速に減少し絶滅した (図3右上)。優占種は初期密度に依存して変化した。繁殖干渉が弱く種1の初期密度が種2よりも高いとき、種1が生き残り種2は絶滅した (図3左下)。繁殖干渉が強く種2の初期密度が種1よりも高

いとき、種2が生き残り種1が絶滅した（図3右下）。絶滅するまでの時間は種1と種2で異なっていた。単為生殖種2の絶滅は迅速に起きる（図3右上、左下）一方、有性生殖種1は非常にゆっくりと減少し絶滅するまでに長い時間がかかった（図3左上、右下）。

Reproductive interference + Allee effect

繁殖干渉とアリー効果が働いたときの有性生殖種1と単為生殖種2の種間競争の結果を記述する。アリー効果があるとき、2種の初期密度が等しくても、生き残る種は初期密度に応じて異なった（図4a, c）。

図4.

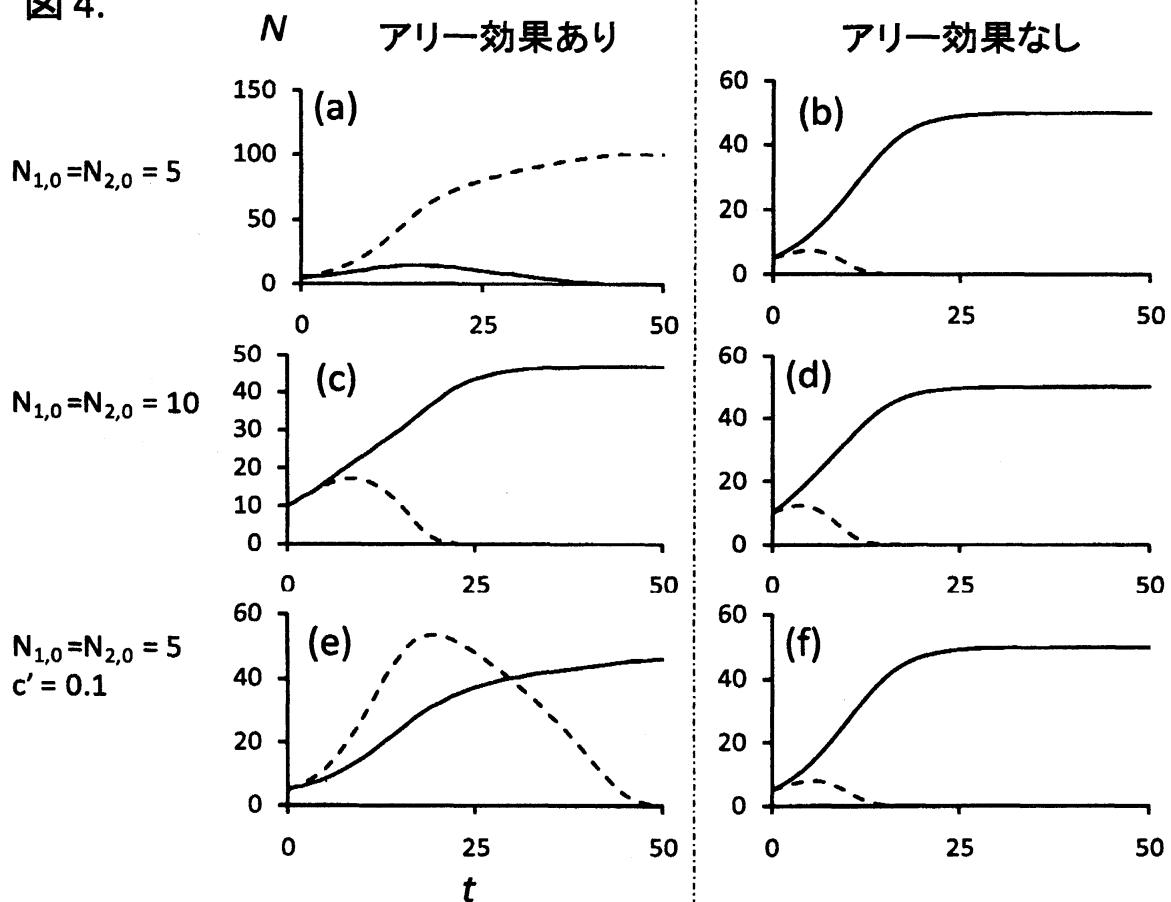


図4. 繁殖干渉とアリー効果を考慮した有性生殖種1（実線）と単為生殖種2（破線）の種間競争。左右のグラフはアリー効果があるとき（左側のa, c, e）とないとき（右側のb, d, f）に対応している。上段は繁殖干渉が弱いとき ($i_{21} = 0.1$; a, b)、中段は繁殖干渉が強いとき ($i_{21} = 0.5$; c, d)、下段は繁殖干渉が強く資源競争が弱いとき ($i_{21} = 0.5, c' = 0.1$; e, f)。a, b, e, f は $N_{1,0} = N_{2,0} = 5$ 、c, d は $N_{1,0} = N_{2,0} = 10$ 。他の値は共通 ($b_1 = 1.5, b_2 = 2, d_1 = d_2 = 1, h_1 = h_2 = 0.01$)

2種の初期密度が低いとき単為生殖種2が生き残り（図4a）、初期密度が高いとき有性

生殖種 1 が生き残った (図 4c)。アリー効果の影響は初期密度が低いときに顕著に表れた。2 種の初期密度が低いとき、アリー効果があるときは単為生殖種 2 が生き残り (図 4a)、アリー効果がないとき有性生殖種 1 が生き残った (図 4b)。2 種の初期密度が高いとき、アリー効果の有無によって生き残る種は変わらなかった (図 4c, d)。資源競争が弱いとき、アリー効果によらず有性生殖種 1 が生き残った (図 4e, f)。

Reproductive interference + Allee effect + Environmental Fluctuation

繁殖干渉、アリー効果が存在し、さらに環境変動が加わったときの有性生殖種 1 と単為生殖種 2 の種間競争を記述する。

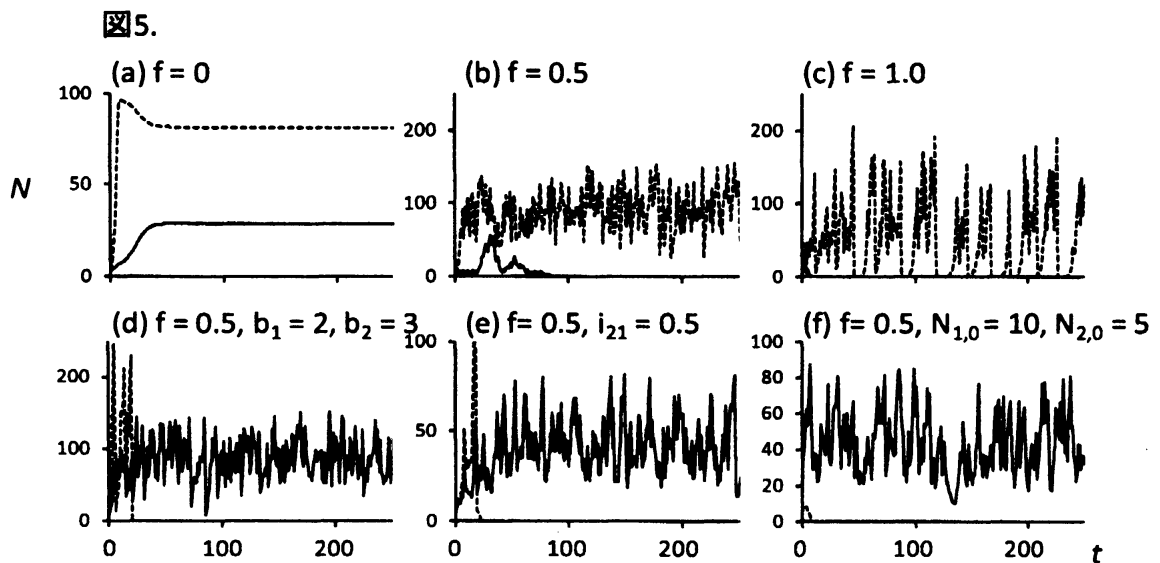


図 5. 環境変動があるときの有性生殖種 1 (実線) と単為生殖種 2 (破線) の種間競争. 資源競争と繁殖干渉は弱く ($c' = 0.2, i_{21} = 0.2$) 環境変動がないとき (図 5a)、環境変動があるとき (図 5b)、最大するとき (図 5c) の競争を示す. 出生率が高いとき (図 5d)、繁殖干渉が強いとき (図 5e)、初期値において種 1 が多いとき (図 5f) の競争の結果を示す. 断りがない場合、他の変数値は $b_1 = 1.5, b_2 = 2, d_1 = d_2 = 1, h_1 = h_2 = 0.01, N_{1,0} = N_{2,0} = 5$. 環境変動の強さはグラフアルファベット小文字の右側に表示.

繁殖干渉も資源競争も弱いとき ($c' = 0.2, i_{21} = 0.2$)、環境変動がなければ ($f = 0$) 2 種は共存する (図 5a)。しかしそこに環境変動が加わると、有性生殖種 1 が絶滅し単為生殖種 2 が生き残った (図 5b)。環境変動が最大するとき、2 種とも絶滅が起きるが、その後単為生殖種 2 が発生を繰り返し、有性生殖種 1 は増加しなかった (図 5c)。環境変動があり、出生率が高いとき単為生殖種 2 は絶滅する一方、有性生殖種 1 は生き残った (図 5d)。環境変動があり、繁殖干渉が強いとき有性生殖種 1 が生き残った (図 5e)。生き残る種は初期値に依存しており、初期に種 1 が多いとき、単為生殖種 2 は急速に絶滅した (図 5f)。

次にアリー効果の有無と環境変動との関係について記述する。ここでは強い繁殖干渉を仮定した ($i_{21} = 0.5$)。環境変動が弱いとき、アリー効果の有無によらず有性生殖種 1 が生き残った (図 6a, b)。

図 6.

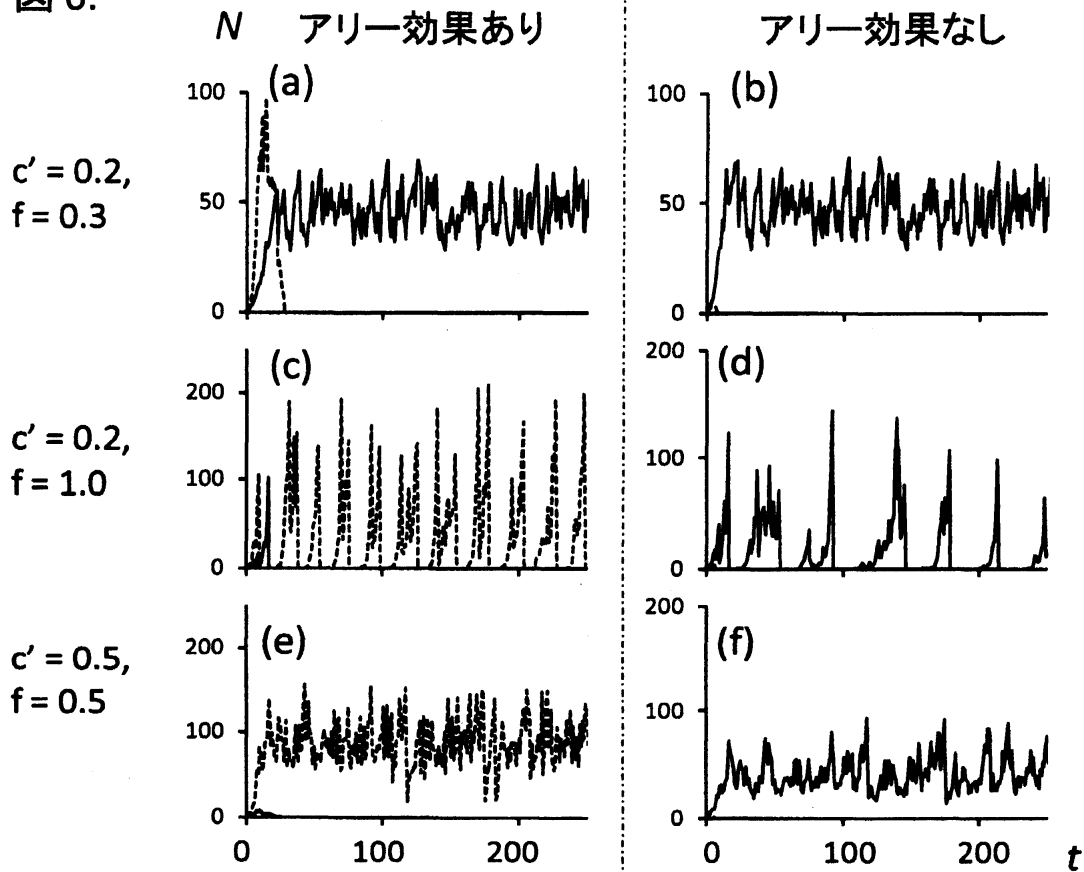


図 6. 環境変動があるときの有性生殖種 1 (実線) と単為生殖種 2 (破線) の種間競争。アリー効果があるとき (図 6a, c, e) とないとき (図 6b, d, f) の比較。繁殖干渉はすべての場合に共通 ($i_{21} = 0.5$)。それぞれ資源競争が弱く環境変動が弱いとき (図 6a, b)、資源競争が弱く環境変動が強いとき (図 6c, d)、資源競争が強く環境変動がやや強いとき (図 6e, f)。断りがない場合、他の変数値は $b_1 = 1.5$, $b_2 = 2$, $d_1 = d_2 = 1$, $h_1 = h_2 = 0.01$, $N_{1,0} = N_{2,0} = 5$ 。

このとき、競争のプロセスには違いがみられた。アリー効果があるとき単為生殖種 2 が急激に増加し、その後絶滅した (図 6a)。一方、アリー効果がないとき単為生殖種 2 は増加することなく急速に絶滅した (図 6b)。環境変動が強いとき、2 種の絶滅が起きた (図 6c, d)。しかし絶滅が起きても常に密度 0.01 を与えるので、集団は連続的に発生を繰り返す (図 6c, d)。このときアリー効果の有無によって発生する種が異なった。アリー効果があるとき、単為生殖種 2 が連続的に発生を繰り返した (図 6c)。アリー効果がないとき、有性生殖種 1 が連続的に発生した (図 6d)。アリー効果があるとき、資源競争の強さによって生き残る種が変化した (図 6a, e)。資源競争が弱いとき有性生殖種 1

が生き残ったが (図 6a)、資源競争が強いとき単為生殖種 2 が生き残った (図 6e)。弱い環境変動によって絶滅が起こらなくても、資源競争が強いときアリー効果の有無によって生き残る種は異なった (図 6e, f)。資源競争が強く、アリー効果があるとき、単為生殖種 2 が生き残り (図 6e)、アリー効果がないとき有性生殖種 1 が生き残った (図 6f)。

密度の下限値を高くして (下限値 2) シミュレーションを行った (図 7)。

図 7.

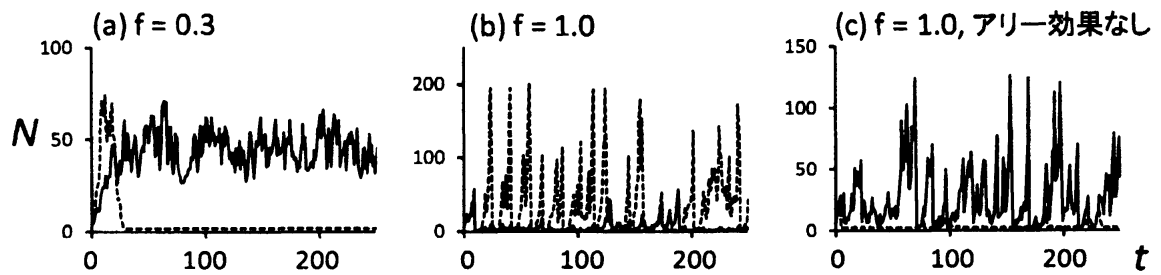


図 7. 密度の下限を 2 にしたときの種間競争の結果. 実線が有性生殖種 1 を、破線が単為生殖種 2 の動態を示す. 図はそれぞれ環境変動が弱いとき (a) と強いとき (b)、環境変動が強くアリー効果がないとき (c) を示す. シミュレーションに用いた値は、 $b_1 = 1.5$, $b_2 = 2$, $d_1 = d_2 = 1$, $h_1 = h_2 = 0.01$, $c' = 0.2$, $i_{21} = 0.5$, $N_{1,0} = N_{2,0} = 5$.

繁殖干渉が強く、環境変動が弱いとき、有性生殖種が生き残った (図 7a)。環境変動が強いとき、繁殖干渉が強くても単為生殖種が優占し有性生殖種はわずかに発生した (図 7b)。同様の条件でアリー効果がないとき、有性生殖種のみが発生した (図 7c)。

Isocline analysis

繁殖干渉、アリー効果があるときのアイソクラインを調べた結果を示す (図 8)。

図 8.

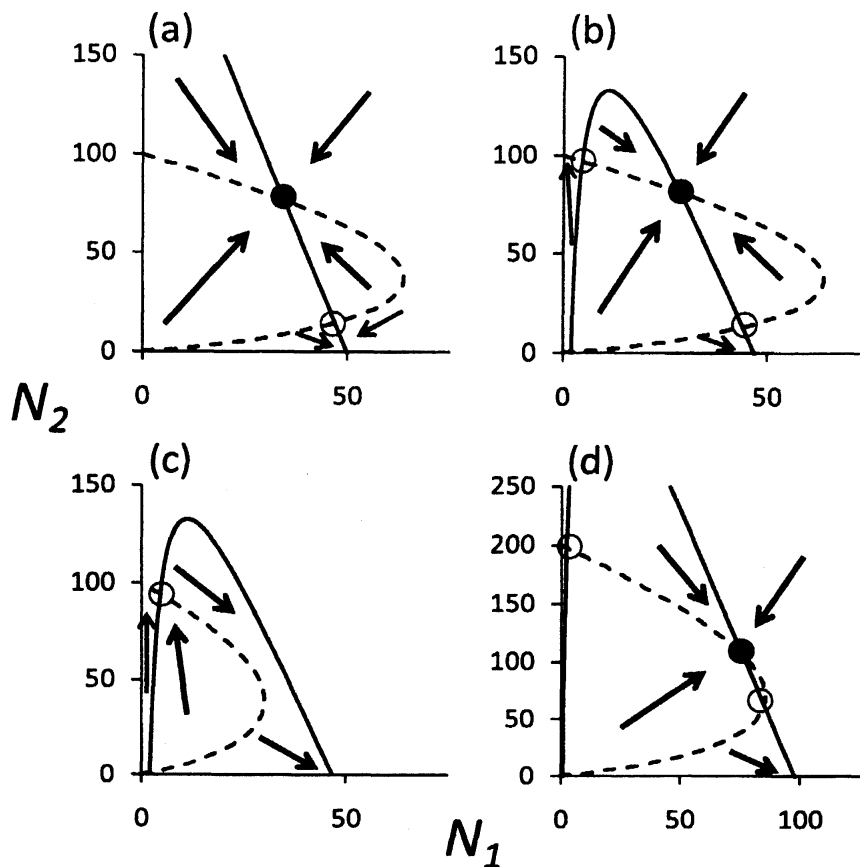


図 8. 繁殖干渉、アリー効果があるときの有性生殖種 1 (実線) と単為生殖種 2 (破線) のアイソクライン. 黒丸は安定平衡点、白丸は不安定平衡点を示す. 図中の矢印は $dN_1/dt = 0$, $dN_2/dt = 0$ のとき、種 1 と種 2 の密度 (N_1, N_2) が収束する方向を示す. 図はそれぞれ、(a) 繁殖干渉のみのとき ($a = 0$ その他は $a = 1$)、(b) アリー効果があるとき、(c) 繁殖干渉が強いとき ($i_{21} = 0.5$)、(d) 繁殖干渉が強く 2 種の出生率が高いとき ($b_1 = 2, b_2 = 3, i_{21} = 0.5$) を示す. 断りがないかぎり変数値は、 $b_1 = 1.5, b_2 = 2, d_1 = d_2 = 1, h_1 = h_2 = 0.01, c' = 0.2, i_{21} = 0.2$.

繁殖干渉が弱く、アリー効果がないとき、有性生殖種 1 と単為生殖種 2 のアイソクラインは 2 つの交点を持ち、一方が安定平衡点であり、もう一方が不安定平衡点だった (図 8a)。繁殖干渉とアリー効果があるとき、2 種のアイソクラインは 3 つの交点を持ち、中央の 1 点が安定平衡点、両側の 2 点が不安定平衡点となった (図 8b)。繁殖干渉を強くすると、不安定平衡点の 1 点のみで交差した (図 8c)。このとき種間競争は常に競争排除となる。どちらの種が生き残るかは初期値に依存して決まるが、単為生殖種 2 が圧倒的に多い場合を除いて、有性生殖種 1 が生き残り、単為生殖種 2 を排除する (図 8c)。繁殖干渉が強くても 2 種の増殖率が高いとき、交点は 3 点になり再び安定平衡点が出現した (図 8d)。

4 Discussion

モデルシミュレーションの結果、繁殖干渉とアリー効果、そして環境変動の3条件の強さをそれぞれ変えると、有性生殖種、単為生殖種の生存・絶滅が変化することがわかった。以下にその結果をまとめる。まず繁殖干渉が弱いとき、単為生殖種は高い増殖率を持つため多くの場合優占する。それでも単為生殖種の絶滅が起きる条件は2つある。初期値において有性生殖種が多い場合と、2種とも増殖率が高いときである。前者は繁殖干渉の効果が頻度依存であるために起きる。たとえば有性生殖種が先住している生息地に近縁な単為生殖種が侵入することは難しいと予測される。後者の絶滅は種間相互作用に関係なく起きる。ある環境変動が加わったとき、増殖率が高いほど集団サイズの振動は大きくなるためである。そのため環境変動を強くしていくと、増殖率のより大きな単為生殖種が有性生殖種よりも先に自滅する。つまり、高い増殖率は環境変動に対して常に有利とは言えない。次に、繁殖干渉が強いとき、繁殖干渉が単為生殖種の高い増殖率を相殺するため、多くの場合有性生殖種が生き残り単為生殖種は絶滅する。初期値において単為生殖種が多いときのみ単為生殖種が生き残ることができるが、そのとき有性生殖種は繁殖干渉の影響を受けないので、共存するか、非常にゆっくりと減少し絶滅する。つまり、有性生殖種は単為生殖種を急速に絶滅させるけれども、単為生殖種は有性生殖種をあまり絶滅させない。アリー効果は、有性生殖種の増殖率が密度の高低に応じて変化する効果だから、2種の初期密度に応じて競争の結末を変化させる。有性生殖種は密度が極端に低いと自滅する。しかし自滅しない密度に達していても、単為生殖種との資源競争は有性生殖種の増殖率をより押し下げ、有性生殖種の増殖を制限する。したがって資源競争が十分弱いとき単為生殖種は有性生殖種の増殖を抑えないので、有性生殖種は自滅しない限りにおいて単為生殖種を排除し、生き残る。アリー効果が与えるこのような影響は強い環境変動を考慮することによってより鮮明になる。大きな環境変動は2種の集団の絶滅を導く。しかし本研究ではわずかな生き残りやその生息地への一定頻度の新規移入個体を想定したため、集団は再び回復する。これはごく低密度からの種間競争が繰り返されることに等しい。このようなときアリー効果は有性生殖種の増殖を妨げるため、たとえ繁殖干渉が強くても単為生殖種が発生を繰り返す。単為生殖種がいったん増えたあとでは、資源競争が有性生殖種の増殖を制限するため、有性生殖種が自滅しないほど頻繁に移入してきたとしても、環境変動が強いとき単為生殖種が優占する。

以上の結果に基づいて有性生殖種と単為生殖種の種間競争を考えると、単為生殖種が有利になる状況は2つある。1つは環境変動も繁殖干渉も弱いとき、もう一つは絶滅が頻繁に起きるほど環境変動が強いときである（表 1）。特に後者では繁殖干渉の強さに関係なく単為生殖種が優占する。

	環境変動		
	弱	中	強
繁殖干渉	弱い	単為 単為or有性	単為
	強い	有性 有性	単為

表 1. 環境変動と繁殖干渉の強さに対する有性生殖種と単為生殖種の有利さ

繁殖干渉が弱く、環境変動が中程度のとき、どちらの種が生き残るかは増殖率に依存して決まる（表 1）。増殖率が高すぎると、単為生殖種が環境変動によって自滅するからである。しかし絶滅が頻繁に起きるほど環境変動が大きいときは再び単為生殖種が有利になる。したがって単為生殖種は環境変動がほとんどないか、反対に非常に過酷な環境変動があるときに有利になり、一方有性生殖種は中程度の環境変動のもとで有利になる。たとえば、メタ個体群的な移動分散を繰り返し、それぞれの個体群の絶滅率が高いとき、単為生殖種が有利になると予測される。ヤモリの一種 *Hemidactylus garnotti* は単為生殖であることが知られており、主な分布域は島嶼である（Case et al. 1994）。一方、近縁種であるイエヤモリ *H. frenatus* は世界的に分布する有性生殖種である（Case et al. 1994）。アメリカ西海岸には単為生殖の *H. garnotti* が先住していたが、近年有性生殖の *H. frenatus* が侵入し *H. garnotti* を駆逐しつつある（Dame & Petren 2006）。日本産爬虫類でもブラーミニメクラヘビ *Ramphotyphlops braminus* やオガサワラヤモリ *Lepidodactylus lugubris*、キノボリヤモリ *Hemiphyllodactylus typus typus* に単為生殖が知られており、これらはいずれも島嶼に分布する（太田 2000）。島嶼はメタ個体群的な生息地と考えられるので、単為生殖種が有利な条件と一致する。コイ科 Cyprinidae の魚ギンブナ *Carassius auratus langsdorffii* は日本全国に分布する単為生殖の淡水魚である（Hakoyama and Iguchi 2002）。ギンブナは近縁のキンブナ *C. auratus* やゲンゴロウブナ *C. cuvieri* と同所的に生息するが、キンブナとゲンゴロウブナは共存しない。ギンブナは特殊な生殖メカニズムをもち、他種の精子が刺激になり卵の発生が始まる（Hakoyama and Iguchi 2002）。したがってギンブナが受ける繁殖干渉は弱いと推測される。繁殖干渉が弱いとき単為生殖種と有性生殖種が共存するのは今回の結果に矛盾しない。1976 年に侵入が記録されたイネミズゾウムシ *Lissorhoptrus oryzophilus* はイネ *Oryza sativa* の害虫として知られる単為生殖種である（Saito et al. 2005）。本種は水田で散発的な増殖が見られる（Saito et al. 2005）。水田は雨や日光など気象条件の変化が大きく温度変化も激しいので、環境変動が大きい人為的環境といえる。さらに薬剤散布もするため個体群の絶滅確率が高い。アブラムシ類 Aphidoidea やハダニ類 Tetranychidae も農業害虫として有名であり、これらのほぼすべてに単為生殖がみられる（Simon et al. 2003）。実際、農業害虫には単為生殖をするものが多いことが指摘されている（Hoffmann et al. 2008）。ヒト *Homo sapiens* に感染するマラリア原虫 *Plasmodium* は 4 種知られており、3 日熱マラリア *P. vivax*、4 日熱マラリア *P. malariae*、熱帯熱マラリア *P. falciparum* などがある。いずれもハマダラカ属 *Anopheles*

によって媒介されヒトに感染する。マラリアは分布域が重なっているため、ハマダラカ中でも、ヒト体内でも種間競争が生じる。マラリアはハマダラカ中では有性生殖を行い、ヒト体内では無性生殖を行う (Paul et al. 2003)。マラリアはヒトに対し病原性をもつためヒト体内では免疫系が働く。その結果マラリアはしばしば休眠する。このことから、ヒトの体内では絶滅に近い減少が起きるといえる。一方ハマダラカにとってマラリアは無害なため免疫は働かず、急激な減少は起きない。集団サイズの急激な振動の有無によってマラリアは生殖パターンを変化させていると考えられる。すなわち急激な集団サイズの増減が起きるヒト体内では単為生殖を行い、比較的集団が安定しているハマダラカ中では有性生殖を行うのが適応的な生殖パターンと考えられる。

ところで、植物には単為生殖が多くみられる。たとえば西日本によくみられるシロバナタンポポ *Taraxacum albidum* は3倍体の単為生殖種である (Morita et al. 1990)。本種は荒地や道端などに多くみられる。このような場所もまた環境変動が大きい生息地といえよう。近年セイヨウタンポポ *T. officinale* との競争が指摘されている (Collier and Rogstad 2004)。日本で見られるセイヨウタンポポはそのほとんどが単為生殖によって増えたものである (Takakura et al. 2008)。高倉ら (2008) はカンサイタンポポ *T. japonicum* とセイヨウタンポポの野外分布および2種間の繁殖干渉を調べた。セイヨウタンポポは単為生殖によって増えるにも関わらず花粉を飛ばすので近傍のカンサイタンポポの結実率を減少させる (Takakura et al. 2008)。実際のところ、近縁異種の花粉が付着することで結実率が低下する現象は多く知られている (Takakura et al. 2008)。植物における単為生殖は繁殖干渉を回避する有効な手段と考えることもできる。同種他個体の花粉を必要とすることは同時に、近縁異種の花粉が付着する危険も併せ持つ。植物は個体がほとんど移動しないため、単為生殖になり他個体の花粉を必要としなくなれば、繁殖干渉から被るコストが劇的に低下する効果が期待できる。それに対して、動物は個体が移動するため、単為生殖になっても繁殖干渉から逃れられない可能性が高い。このような違いが、植物と動物の単為生殖種の多寡に影響していると考えられる。

以上のように繁殖干渉、アリー効果、環境変動の3つが存在するときの有性生殖種と単為生殖種の種間競争について述べてきた。以下に補足を加え要約する。単為生殖種が少ない理由は一般に繁殖干渉で説明できると考えられる。本文中では「強い繁殖干渉」という表現を用いたが、実際には増殖率が2倍でも繁殖干渉は $i_{21} = 0.5$ で単為生殖種が絶滅する。 $i_{21} = 0.5$ のとき、有性生殖種と単為生殖種の密度が1:1ならば、単為生殖種の増殖率の減少は1/3にすぎない。単為生殖種の絶滅は、繁殖干渉が単為生殖種の高い増殖率を相殺するときに起きるから、増殖率が低いとき単為生殖種は繁殖干渉が弱くても絶滅する。最近、交雑に至らない行動的な繁殖干渉のみで種の絶滅が引き起こされることがわかってきた (Kishi et al. in press)。このような繁殖干渉は普遍的に存在すると考えられるから、単為生殖種が少ない要因として繁殖干渉は一般的な要因となりうる。本研究ではまた、単為生殖種が有利になる条件についても明らかにした。すなわち繁殖干渉が強くても、集団の絶滅が頻繁に起きるほど環境変動が強いとき単為生殖種が優占した。これは野外の単為生殖種の分布と矛盾しない。本研究の副次的な結果として、増殖率が高くても環境変動に対して有利とは言えないことがわかった。これまで単為生殖種は増殖率が高いために環境変動に強いと思われてきた。しかし本研究から、高すぎる増殖率は中程度の環境変動に対して絶滅を起こしやすいことが予測される。つまり、単

為生殖種には2つの絶滅が待ちうけていると推測される。増殖率が高ければ自滅を招くし、増殖率が低ければ繁殖干渉によって絶滅する。これは今後検証すべき仮説である。繁殖干渉を考慮した単為生殖種と有性生殖種の種間競争は理論的にも実証的にも未解明の部分が多い。今後の研究を期待する。

Acknowledgements

本研究は京都大学数理解析研究所で開催された研究集会「生物現象に対するモデリングの数理 2008」において発案、解析されたものである。主催者である瀬野裕美博士、斎藤保久博士に深く感謝する。高須夫吾博士、高田壮則博士、巖佐庸博士、中島久男博士、佐藤一憲博士、難波利幸博士、稲葉寿博士（順不同）からは研究集会で多くの助言、議論をいただいた。研究集会のその他すべての参加者に感謝する。

References

- Bell, G. 1982. The masterpiece of nature: the evolution and genetics of sexuality. University of California Press, Berkeley, USA.
- Bull, C. M. 1991. Ecology of parapatric distributions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:19–36.
- Case, T. J., Bolger, D. T. and Petren, K. 1994. Invasions and competitive displacement among house geckos in the tropical Pacific. *Ecology* 75:464–477.
- Chapman, D. D., Shivji, M. S., Louis, Ed., Sommer, J., Fletcher, H. and Prodöhl, P. A. 2007. Virgin birth in a hammerhead shark. *Biology Letters* 4:425–427.
- Collier, M. H. and Rogstad, S. H. 2004. Clonal variation in floral stage timing in the common dandelion *Taraxacum officinale* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 91:1828–1833.
- Dame, E. A. and Petren, K. 2006. Behavioral mechanism of invasion and displacement in Pacific island geckos (*Hemidactylus*). *Animal Behaviour* 71:1165–1173.
- Doncaster, C. P., Pound, G. E. and Cox, J. C. 2000. The ecological cost of sex. *Nature* 404:281–285.
- Gröning, J. and Hochkirch, A. 2008. Reproductive interference between animal species. *Quarterly Review of Biology* 83:257–282.
- Hakoyama, H. and Iguchi, K. 2002. Male mate choice in the gynogenetic-sexual complex of crucian carp, *Carassius auratus*. *Acta Ethologica* 4:85–90.

- Hoffmann, A. A., Reynolds, K. T., Nash, M. A. and Weeks, A. R. 2008. A high incidence of parthenogenesis in agricultural pests. *Proceedings of the Royal Society B* 275:2473–2481.
- Kuno, E. 1992. Competitive exclusion through reproductive interference. *Researches on Population Ecology* 34:275–284.
- Maynard-Smith, J. 1978. *The evolution of sex*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 松浦健二 2005. ヤマトシロアリの配偶システムと条件的単為生殖. 岡山大学農学部学術報告 94:73–79.
- Morita, T., Sterk, A. and den Nus, J. C. M. 1990. The significance of agamospermous triploid pollen donors in the sexual relationships between diploids and triploids in *Taraxacum* (Compositae). *Plant Sciences Biology* 5:167–176.
- 太田英利 2000. 東アジア・西部オセアニアの熱帯・亜熱帯島嶼における爬虫類の多様性と生物地理. *生物科学ニュース* No. 345, pp22–25.
- Paul, R. E. L., Arie, F. and Robert, V. 2003. The evolutionary ecology of *Plasmodium*. *Ecology Letters* 6:866–880.
- Saito, T., Hirai, K. and Way, M. O. 2005. The rice water weevil, *Lissorhoptrus oryzophilus* Kuschel (Coleoptera: Curculionidae). *Applied Entomology and Zoology* 40:31–39.
- Simon, J. C., Delmotte, F., Rispe, C. and Crease, T. 2003. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:151–163.
- Volkov, I., Banavar, J.R., He, F., Hubbel, S.P. and Maritan, A. 2005. Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature* 438:658–661.
- Takakura, K. I., Nishida, T., Matsumoto, T. and Nishida, S. 2008. Alien dandelion reduces the seed set of a native congener through frequency dependent and one sided effects. *Biological Invasions* (online first).
- Watts, P. C., Buley, K. R., Sanderson, S., Boardman, W., Ciofi, C. and Gibson, R. 2006. Parthenogenesis in komodo dragons. *Nature* 444:1021–1022.