

コクヌストモドキの死にまね行動の数理解モデル

梶原 毅 (Tsuyoshi Kajiwara), 中山 慧 (Satoshi Nakayama),
宮竹 貴久 (Takahisa Miyatake), 佐々木 徹 (Toru Sasaki)
岡山大学・環境学研究科
Graduate School of Environmental Science
Okayama University

1 概略

動物の興味ある行動は進化の結果獲得されたものであるとされており、古来より数理解モデルによって詳しく研究されている。特に実験で観察される現象をモデルで説明することは興味深い。以前我々は、米の害虫として知られているオオツノコクヌストモドキの闘争の際の負け記憶について数理解モデルによる研究を行った ([1])。今回の発表では、名前が似ているが別の虫であるコクヌストモドキ (*tribolium castaneum*) の一部の個体が死にまねと呼ばれる擬死行動によって捕食を逃れている現象をとりあつかう。

死にまねを行うと周りの死にまねを行わない個体の犠牲によって捕食の危機を軽減することができる [3] において示された。しかしながら、死にまねを行う個体は運動能力が低く、配偶行動が低下してトレードオフが存在し、さらにこれらは遺伝することが [2] において示されている。死にまねを行う個体と行わない個体が共存しており、さらに死にまね時間にも広がりがあり、かなり長時間死にまねする個体も少数ではあるが観察されている。(Nakayama et al.)

本研究は次のことを目的としている。

1. 死にまね個体と死にまねしない個体の共存をモデル上で実現する。
2. 死にまね時間のばらつきが存在することをモデル上で説明する。
3. 上記の状況が起こっていることを、生物的に説明する。
4. 現在の状態への進化を数理的に説明する。

最初に遺伝情報を考えないレプリケータモデルを作り、両戦略の共存の可能性を議論する。次に複数遺伝子座の2媒体を考えた遺伝モデルを作り、死にまね時間のばらつきが自然に実現できることを示す。現在の状態へ進化が進んできたことを説明するのは、今後の課題である。

2 レプリケータモデル

最初にオスのみに注目し、死にまねをする個体としない個体の頻度の変化をレプリケータモデルで調べる。死にまねをする個体の頻度を x 、しない個体の頻度を y ($x + y = 1$) とする。 f_x, f_y を

それぞれの適応度として、次のレプリケータモデルを考えよう。

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(f_x - (xf_x + yf_y)) \\ \frac{dy}{dt} &= y(f_y - (xf_x + yf_y))\end{aligned}$$

このモデルは次のように x だけの方程式に帰着できる。

$$\frac{dx}{dt} = xy(f_x - f_y)$$

モデル作成のためには、 f_x, f_y を具体的に決める必要がある。

モデル 1

捕食圧は頻度依存であり、配偶成功度は頻度依存でないとして、次の形の適応度関数を考える。

$$f_x = -\frac{kC}{kx+y} - \varepsilon, \quad f_y = -\frac{C}{kx+y}$$

そのとき上のモデルは次の x だけの方程式に帰着できる。

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\varepsilon(1-k)xy}{kx+y} \left(x - \frac{\varepsilon - (1-k)C}{\varepsilon(1-k)} \right)$$

$D = \frac{\varepsilon - (1-k)C}{\varepsilon(1-k)}$ とおく。 $\frac{\varepsilon k}{1-k} < C < \frac{\varepsilon}{1-k}$ のときに内部平衡点が存在しているが、この平衡点は常に不安定であり、初期値によって $x=0$ または $x=1$ のどちらかに収束する。

このモデルでは、死にまね個体と死にまねしない個体が決して共存できず、実験事実に反する。

モデル 2

死にまねをする個体はしない個体に比べて、 k 倍捕食されやすく、 ε 倍配偶成功しやすいとする。すなわち捕食圧について最も簡単な頻度依存性を導尿する。ただし $0 < k < 1, 0 < \varepsilon < 1$ である。

$$f_x = -\frac{kC}{kx+y} + \frac{\varepsilon K}{\varepsilon x+y}, \quad f_y = -\frac{C}{kx+y} + \frac{K}{\varepsilon x+y}$$

前のモデルと同様に x だけの次の方程式になる。

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= xy \left(-\frac{kC}{kx+y} + \frac{\varepsilon K}{\varepsilon x+y} + \frac{C}{kx+y} - \frac{K}{\varepsilon x+y} \right) \\ &= xy \left\{ \frac{C(1-k)(\varepsilon x+y) - K(1-\varepsilon)(kx+y)}{(kx+y)(\varepsilon x+y)} \right\}\end{aligned}$$

$g(x) = C(1-k)(\varepsilon x+y) - K(1-\varepsilon)(kx+y)$ とおく。 $0 < \bar{x} < 1$ となる平衡点 $\bar{x}$ が存在してそれが安定になるためには、 $g(0) > 0, g(1) < 0$ 、すなわち

$$C(1-k) > K(1-\varepsilon), \quad \varepsilon C(1-k) < kK(1-\varepsilon), \quad 1 < \frac{C(1-k)}{K(1-\varepsilon)} < \frac{\varepsilon}{k}$$

が必要十分である。

$\varepsilon > k$ のときに、 C , K をうまく取れば両タイプの共存が可能となることがわかる。すなわち、配偶の格差の方が捕食の格差より大きく、かつ捕食圧と配偶成功の選択圧の強さの比がほどほどであることが必要である。

死にまね時間を複数にした場合のレプリケータモデルを考えることはできるが、適応度を同様に設定すると、一般に共存平衡点が存在しない。

3 遺伝モデル

次に死にまね行動を制御している少数の複数遺伝子座の存在を仮定した遺伝モデルを作り、解析とシミュレーションを行う。

メスについては、捕食圧による選択がかかるが、繁殖成功度の低下は観察されていない。(Nakayama *et al.*) オスメスの違いがあるのでモデルを作る際にはメスも含めて考える必要がある。なお、宮竹研究室の実験データより、死にまね行動を支配している遺伝子座は複数と考えられ、数個ぐらいと考えて実験結果とあまり矛盾しない。

3.1 1 遺伝子座モデル

最初に、数学解析の可能性を考えて、活動性を支配している遺伝子座が1つと簡略化し、以下の方針で遺伝モデルを作る。

1. 遺伝子頻度の変化のみを考え、個体群動態は考えない。
2. 1世代ごとの離散時間モデルとする。
3. 完全優勢、劣勢ではなくヘテロ型が中間的な表現型を持つと仮定する。
4. 交尾までに捕食による選択がかかり、一斉に交尾すると仮定する。
5. 出生時のオスメス比は1対1とする。

1つの主要遺伝子座に対立遺伝子 A , B があり、 A は死にまね遺伝子とする。遺伝子型 AA , AB , BB を持つ個体の出生時点の頻度を x_0 , x_1 , x_2 とする。 $(x_0 + x_1 + x_2 = 1)$ AA 型に比べて、 AB 型、 BB 型は捕食により、配偶時に k_0 倍、 k_1 倍しか残っていないと仮定する。ただし、 $0 < k_0 < k_1 < 1$ である。 BB 型のオスに比べて、 AB 型、 AA 型は、配偶時の有利性が ε_0 倍、 ε_1 倍であると仮定する。ただし $0 < \varepsilon_0 < \varepsilon_1 < 1$ である。メスについては、配偶時の有利不利はないものとする。

配偶時の有利不利で個体数を調節して、配偶時にオスメスの個体数が次の割合になっていると考える。

オス		メス	
AA	$\varepsilon_0 x_0$	AA	x_0
AB	$\varepsilon_1 k_1 x_1$	AB	$k_1 x_1$
BB	$k_2 x_2$	BB	$k_2 x_2$

修正された個体数 (頻度) に基づいて, ランダムな交配を行って, 次世代の出生時点の遺伝子型の頻度 y_0, y_1, y_2 を計算する。

$D = (\varepsilon_0 x_0 + \varepsilon_1 k_1 x_1 + k_2 x_2)(x_0 + k_1 x_1 + k_2 x_2)$ と置く。 y_0, y_1, y_2 は次のように計算される。

$$y_0 = \left\{ \varepsilon_0 x_0^2 + \frac{1}{2}(k_1 \varepsilon_1 + \varepsilon_0) x_0 x_1 + \frac{1}{4} \varepsilon_1 k_1^2 x_1^2 \right\} / D$$

$$y_1 = \left\{ \frac{1}{2} k_1 (\varepsilon_1 + \varepsilon_0) x_0 x_1 + k_2 (\varepsilon_0 + 1) x_0 x_2 + \frac{1}{2} \varepsilon_1 k_1^2 x_1^2 + \frac{1}{2} k_1 k_2 (\varepsilon_1 + 1) x_1 x_2 \right\} / D$$

$$y_2 = \left\{ \frac{1}{4} \varepsilon_1 k_1^2 x_1^2 + \frac{1}{2} k_1 k_2 (\varepsilon_1 + 1) x_1 x_2 + k_2^2 x_2^2 \right\} / D$$

これは, 実質的には2変数の漸化式であることに注意しよう。

$x_0 = 1, x_1 = x_2 = 0$ では, ヤコビ行列の固有値は,

$$\frac{k_1(\varepsilon_1 + \varepsilon_0)}{2\varepsilon_0}, \quad 0$$

となる。 $x_2 = 1, x_0 = x_1 = 0$ の近傍では, ヤコビ行列の固有値は,

$$\frac{k_1(\varepsilon_1 + 1)}{2k_2}, \quad 0$$

となる。

まとめると次の数学的な結論を得る。

1. もし, $\frac{1}{2} k_1 \left(1 + \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_0}\right) > 1$, $\frac{k_1}{2k_2} (\varepsilon_1 + 1) > 1$ の両方がみたされているならば, 全体が AA または BB となっている集団に, 他の遺伝子を持つ個体が侵入できる。すなわち共存が実現する。
2. しかし, 例えば $k_1 = k_2, \varepsilon_1 = 1$ などでは, 共存が成立しない。
3. 例えば, $k_2 < k_1$ で ε_1 が 1 に近く, ε_0 が十分小さければ, 上の条件はみたされる。

一遺伝子座モデルのシミュレーションを行う。例えば, $k_1 = 0.7, k_2 = 0.5, \varepsilon_1 = 0.5, \varepsilon_0 = 0.25$ とすれば, $(1, 0, 0)$ および $(0, 0, 1)$ における固有値はともに 1.05 である。図 1 から見てとれるように, 初期値を変えても共存が実現している。

$k_1 = 0.51, k_2 = 0.5, \varepsilon_1 = 0.85, \varepsilon_0 = 0.25$ のときは, $(0, 0, 1)$ における固有値が 0.943500 であり, BB が全体を占めているときに他の遺伝子型を持つ個体は侵入できないが, 対立遺伝子 A の割合がある程度あれば, 共存できる (図 2)。多重安定性が出現していることを意味する。

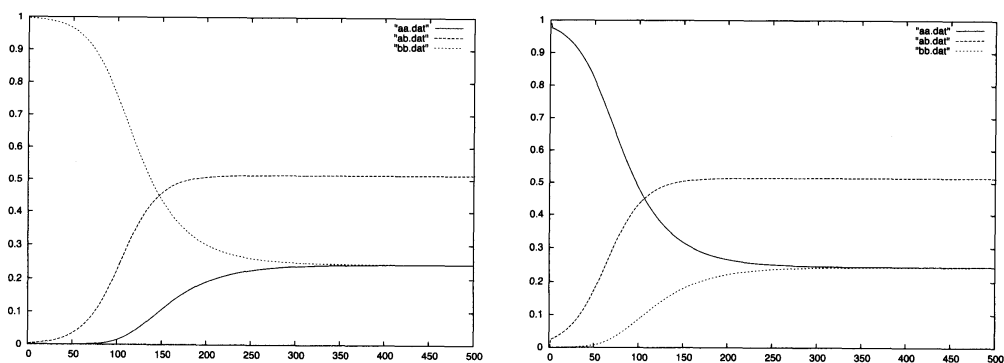


図 1: 左は AA の初期値が 0.001, AB の初期値が 0.001 の場合, 右は AA の初期値が 0.99, AB の初期値が 0.001 の場合

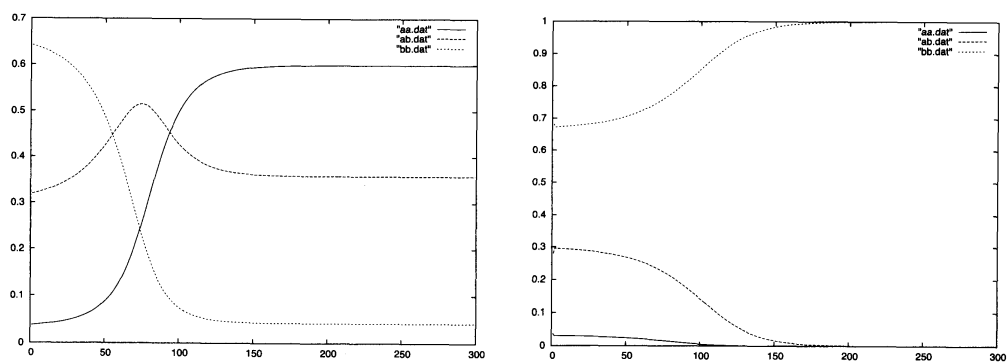


図 2: 左は AA の初期値が 0.034, AB の初期値が 0.34 の場合, 右は AA の初期値が 0.034, AB の初期値が 0.28 の場合

3.2 3 遺伝子座モデル

3つの遺伝子座に、それぞれ対立遺伝子 A_i, B_i ($i = 1, 2, 3$) のどちらが存在していると仮定する。一般化も考慮して AA 型を (0), AB 型を (1), BB 型を (2) と書く。出生時における (i, j, k) 型の頻度を $x_{i,j,k}$ と書き、頻度の変化を調べる。1 遺伝子座モデルで列挙したやり方で遺伝モデルを作る。

ε_i^j ($i = 0, 1, 2$) を j 番目遺伝子座が A_i であるときの配偶成功度とする。 $\varepsilon_0^j < \varepsilon_1^j < 1 = \varepsilon_2^j$ である。 k_i^j ($i = 0, 1, 2$) を j 番目遺伝子座が A_i であるときの捕食されにくさとする。 $m_0^j = 1 > m_1^j > m_2^j$ 。 $a_{i,j,k} = \varepsilon_i^1 \varepsilon_j^2 \varepsilon_k^3 m_i^1 m_j^2 m_k^3 x_{i,j,k}$, $b_{i,j,k} = m_i^1 m_j^2 m_k^3 x_{i,j,k}$ とおく。 $(i) \times (j) = \sum_{k=0}^2 A_{i,j,k}(k)$ によって非負の数 $A_{i,j,k}$ を決める。次世代の出生時の遺伝子頻度は、ランダム交配で計算する。以上より、次世代の出生時における (l, m, n) 型 $l, m, n = 0, 1, 2$ の頻度を $y_{l,m,n}$ として

$$y_{l,m,n} = \frac{\sum_{i,j,k} \sum_{r,s,t} a_{i,j,k} b_{r,s,t} A_{i,r,l} A_{j,s,m} A_{k,t,n}}{\left(\sum_{i,j,k} a_{i,j,k} \right) \left(\sum_{r,s,t} b_{r,s,t} \right)}$$

と計算できる。

作成した 3 遺伝子座モデルの数理解析は困難なのでシミュレーションのみを行った。 $\varepsilon_1^j = 0.5$, $\varepsilon_0^j = 0.5^2$, $m_1^j = 0.7$, $m_2^j = 0.7^2$ とする。 (i, j, k) 型の運動能力が 2^{i+j+k} であるとし、死にまね時間はこの逆数に比例するものとする。

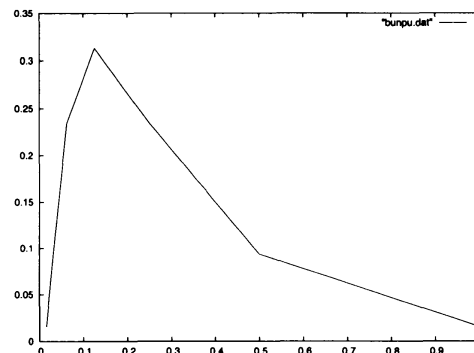


図 3: 死にまね時間の分布

実験で観察された状況がある程度再現されている。

4 まとめと今後の課題

オスのみに注目したレプリケータモデルでは、捕食選択を頻度依存に、配偶選択を頻度非依存とすると、決して共存が実現できなかった。適応度を適切に定義しないと、共存は再現できないことがわかった。同じくレプリケータモデルで、捕食選択を頻度依存に、配偶選択も頻度依存とすると、

共存を実現できた。ただし、パラメータの条件は厳しいかもしれない。同じレプリケータモデルで複数の状態をモデル化しようとする、内部平衡点を実現できなかった。

1 遺伝子座の遺伝モデルでは、ある程度自然な条件で、異なる行動パターンの共存が実現した。片方の対立遺伝子が完全優勢、劣勢であることを仮定すると、共存は実現できない。ヘテロ型が中間的な適応度を持つことが必要である。 AB 型が、 BB 型よりも捕食に関して少しでも有利であれば、配偶行動ではかなり不利でもよい。多くの場合には侵入条件で共存を判定できそうであるが、パラメータによっては、侵入不可能の状況でも共存可能になり、多重安定性が実現していることがわかった。

3 遺伝子座の遺伝モデルでも、複数の行動パターンの共存が実現する。この場合には多くの行動パターンの共存が実現し、シミュレーション結果は現実には観察される分布をある程度実現している。おそらく、多様な擬死時間の共存は、配偶・捕食の選択が頻度依存的であり、ヘテロ接合体が中間的な適応度を持ち、また死にまね行動に複数遺伝子座が関係していることによるものではないかと思われる。

今後は以下のような観点でさらに研究を進める。モデルの生物的な意味を考え、可能ならより現実的にしていきたい。空間的な構造を取り込むためには、個体ベースモデルで調べることも必要である。現在の遺伝モデルでは進化は考慮されていないが、進化ダイナミクスの観点から現在の状態にどのようにして進化してきたかについても考察したい。数学的な観点からは、一遺伝子座モデルの内部平衡点の性質、多重安定性が出現する事情なども興味を持たれる。

参考文献

- [1] T. Sasaki, K. Okada, T. Kajiwara and T. Miyatake, On the optimal duration of memory of losing a conflict -a mathematical model approach-, J. Biological Dynamics, 4(2010), 271-281
- [2] Nakayama S. and Miyatake T. (2010) Genetic trade-off between abilities to avoid attack and to mate: a cost of tonic immobility. Biology Letters 6: 18-20.
- [3] T. Miyatake, S. Nakayama, Y. Nishi, and S. Nakajima, Tonicallly immobilized selfish prey can survive by sacrificing others. Proc. Roy. Soc. Ser. B., 276(2009), 2762-2767