

Host-Parasite Coevolution: Parasite is a ‘Driver’ of Host’s Dispersal

入谷亮介

九州大学大学院 システム生命科学府

**Graduate School of Systems Life Sciences, Kyushu University, 812-8581, JPN.*

Iritani@bio-math10.biology.kyushu-u.ac.jp

1 Introduction

生物の移動分散は、様々な選択圧に晒される進化系質であると同時に、その現象自身が個体群内外の遺伝的構造を大きく変化させる、進化生態学の中でも最も重要な現象の一つである [1]。まず簡単にレビューをしておこう。

今では生態学の中に浸透している“個体淘汰”のコンセプトも、移動分散の理解にあつては、群淘汰の理論からスタートされた [2]。Wynne-Edwards は同書の中で、生物の移動分散は生息地の絶滅リスクを低減させるように進化してきたと述べている。その言及自体は明確に誤りであると述べることはできるが、生物の移動分散を社会行動と結びつけて、自然淘汰の観点から論じようとしたその姿勢には大きな敬意が払われて然るべきであろう。その後も、メタ個体群ダイナミクスのフレームワークから論じた研究は数多く蓄積されている ([1] がよいレビューになっている) が、進化生態学の観点、つまりダーウィニズムの観点からこの“利他的分散の誤謬”にはっきりと答えたのは、Hamilton and May (1977) [3] である。[3] はその論文において、移動分散戦略の進化的安定性 ([4]) を解析した。具体的には、移動中の死亡率(コスト) c に対して、進化的に安定な分散戦略 x^* は $x^* = \frac{1}{1+c}$ である事を示した (厳密には、 $c \neq 1$ が要請される)。このモデルのココロは、血縁個体同士の競争は無益であるので、分散することで血縁個体との競争を緩和し、非血縁個体の多い生息地の乗っ取りに賭けるという、血縁淘汰のロジックである ([5] を見よ)。この血縁競争回避のロジック以外にも、近親交配を回避する意義や、環境の不安定さが引き起こすランダム分散など、選択圧が提唱され、その検証に多くの研究者が携わっており、今後の発展も期待される。

ところが逆に、これまでの代表的な選択圧「以外」の要素は、一般的に軽視されている。つまり、理論が予測した選択圧を検証する事に大きな労力が充てがわれている一方で、他のどういった選択圧が考えられるか、という事に注目した研究は少ない。特に、他種との相互作用が分散戦略にどのような影響をもたらすか、という研究はほとんど無く、逆に、分散が他種との相互作用にどのような影響を与えるか、という研究が発展している一方で、他種、特に体外寄生者による負の効果が移動分散に与える影響に関する研究は、殆ど存在しない (e.g. [6] and [7])。そこで今回我々は、それを定式化する最もシンプルなモデルを構築し、解析する。具体的には、Hamilton and May (1977) [3] を host-parasite 動態に拡張し、進化的に安定な分散戦略を解析する。

2 Model and Analysis

まず、充分多くのサイト (N 個のサイトとしよう) からなる個体群を考える。各サイトは成熟個体一匹から成っており、その中で単為生殖が起こり、繁殖と同時に親は死んでしまうとする。次に、各サイト内で子孫は確率 R_I で体外寄生者に感染し、感染個体は確率 x_I 、健康個体は確率 x_S でサイトから出ていき、他のサイトにそれぞれ確率 Π_S 、 Π_I で生存定着できるとする。したがって移動分散イベント後、各サイトは、(留まった個体)+(入ってきた個体)で構成される事になる。そして最後に、各サイト内で一匹の勝ち残り戦を経験する。その勝ち残り戦は、次のように定式化する。注目しているサイト内での遺伝子型 G_1 と G_2 のその各々の頻度 p_1 と p_2 とに対して、 G_1 の勝率を一様分布

$$(G_1 \text{ の勝率}) := \frac{p_1}{p_1 + p_2}$$

で基本的には定める ([3])。ただしここでは、寄生者のネガティブなインパクトを入れるので、各 $k \in \{1, 2\}$ に対して、 G_k のうち健康型の頻度 s_k と感染型の頻度 i_k (ただし $s_k + i_k = p_k$) 及び、寄生者の負の効果 δ とに対して、 G_1 の勝率を

$$\frac{s_1 + i_1(1 - \delta)}{s_1 + i_1(1 - \delta) + s_2 + i_2(1 - \delta)}$$

と定義する。これを各サイトで定義し、その総和を、子孫個体の適応度と定義する。つまり、注目する個体の戦略 $\mathbf{x} := (x_S, x_I) \in [0, 1]^2$ と集団での平均戦略 $\mathbf{y} := (y_S, y_I)$ とに対して、 $\mathbf{x}$ の適応度 $w(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ は

$$w(\mathbf{x}, \mathbf{y}) := \frac{R_S(1 - x_S) + (1 - \delta)R_I(1 - x_I)}{R_S(1 - x_S + \Pi_S y_S) + (1 - \delta)R_I(1 - x_I + \Pi_I y_I)} + \frac{R_S \Pi_S x_S + (1 - \delta)R_I \Pi_I x_I}{R_S(1 - y_S + \Pi_S y_S) + (1 - \delta)R_I(1 - y_I + \Pi_I y_I)}$$

で定まる。ただし、 $R_S := 1 - R_I$ (=各サイト内での健康個体の割合) である。第1項は、個体の生まれたサイトでの勝率、第2項は移動後のサイトでの勝率の総和である。簡単のため、 $\Pi_S = \Pi_I =: \Pi$ の時、このダイナミクスの進化的安定性は

$$\left. \frac{\partial w}{\partial x_S} \right|_{\mathbf{x}=\mathbf{y}} = \left. \frac{\partial w}{\partial x_I} \right|_{\mathbf{x}=\mathbf{y}} = 0$$

を解くとよい。すると、次の集合

$$L := \{(x_S, x_I) \in [0, 1]^2; \frac{R_S x_S + (1 - \delta)R_I x_I}{R_S + (1 - \delta)R_I} = \frac{1}{2 - \Pi}\}$$

が進化的に (中立) 安定であると判る。つまり、「進化的に安定な状態」を達成する戦略であるが「進化的安定戦略ではない」戦略 (の集合) である (図1)。

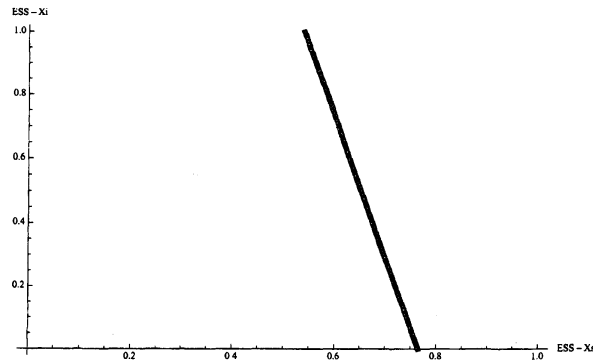


図1 進化的に安定な状態を達成する集合。横軸 x_S , 縦軸 x_I のプロット。 $\Pi = 0.4$, $R_I = 0.2$, $\delta = 0.1$.

3 Discussion

このシステムは中立的な侵入を赦すので、進化的に安定な戦略は存在しないが、 L 上の点は全て進化的に安定であるため、進化的に安定な状態は達成され得る。つまり、分散に関する多型が達成され得、他の (ただし特定の) 表現型の侵入を常に許す状態である。そこで、集合 L のパラメータ依存性を見てみよう。そのためには、 L の定義より、 $k := \frac{R_S}{(1-\delta)R_I}$ に対して

$$\begin{aligned} (x_S, x_I) \in L &\iff x_I = \frac{R_S + (1-\delta)R_I}{(2-\Pi)(1-\delta)R_I} - \frac{R_S}{(1-\delta)R_I} x_S \\ &= \frac{1+k}{2-\Pi} - kx_S \\ &= -k\left(x_S - \frac{1}{2-\Pi}\right) + \frac{1}{2-\Pi} \end{aligned}$$

より、集合 L は2つのパラメータ (k, Π) で決定される。しかも、 Π は L の傾きには寄与しない量である (尚、 k を変化させる時、点 $(y_S, y_I) := (\frac{1}{2-\Pi}, \frac{1}{2-\Pi})$ は k によらず L が常に通る点であり、[3] の結果に矛盾しない)。そこで、 k の生物学的意味合いを考えてみよう。 k は毒性 δ の増加関数であり、感染率 R_I の減少関数である。従って、 Π という天性の要因を固定した場合、寄生者の毒性 δ が高いほど、そして感染率 R_I が低いほど、 L の傾きは急になり、 x_S が大きくなるほうにバイアスがかかる。このことは、寄生者の毒性が進化するか、あるいは寄生者の感染率が進化するかで、進化的に安定な状態が決まる事を示唆している。つまり、寄生者の進化動態が宿主の進化動態を間接的に決定することが判る。

将来的には、より生物学的に意味のある仮定をもう少し加え、共進化動態を論じたい。

4 Acknowledgement

まず、この研究集会のオーガナイザーである守田智氏には研究集会を通じて、たいへんお世話になった。そして、研究集会中に瀬野裕美氏は意義深いアドバイスを頂いた。厚く御礼を申し上げる。

References cited

- [1] Ronce, O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**, 231-253.
- [2] Wynne-Edwards (1962) Animal dispersion in relation to social behaviour. *Hafner*, New York.
- [3] Hamilton, W. D. and May, R. M. (1977) Dispersal in stable habitats. *Nature (London)* **269**, 578-581.
- [4] Maynard Smith, J. (1982). Evolution and the theory of games. Cambridge University Press.
- [5] Frank, S. A. (1998) Foundations of social evolution. Princeton University Press.
- [6] Sorci, G., Massot, M. and Clobert, J. (1994) Maternal parasite load increases sprint speed and philopatry in female offspring of the common lizard. *The American Naturalist* **144**, 153-164.
- [7] Bull, C. M. and Burzacott, D. (1993) The impact of tick load on the fitness of their lizard hosts. *Oecologia* **96**, 415-419.