

最適生活史モデル：実証研究との協調によって可能となる理論的アプローチ

琉球大学熱帯生物圏研究センター瀬底実験所 入江貴博 (Takahiro Irie)
Tropical Biosphere Research Center (Sesoko Station)
University of the Ryukyus

自然選択と生活史進化

進化生態学とは、生物が示す表現型の多様性を自然選択 (natural selection) や性選択 (sexual selection) といった進化の原理に基づいて説明する学問である。ひとつの分類群には、性成熟を経て一度繁殖を始めるとそれ以後は成長しなくなる種もいれば、成長と繁殖への資源投資を死ぬまで続ける種もいる。同種の中でも、ある個体群は一年しか生存しない個体から構成されるのに対して、別の個体群は多年生を示す。緯度や標高が高い生息地に棲む個体ほど、性成熟時の体サイズが大きくなるという種内変異も広く知られている。このような生活史に関する変異に対して進化生物学や量的遺伝学の視点から説明を与える研究分野は、生活史進化 (life history evolution) と呼ばれている (Stearns 1992, Roff 2002)。

進化生態学で前提とされる、自然選択による表現型の変化と維持の機構は以下のように要約できる。ある個体が次世代（あるいは単位時間の後まで）に残すことができる子孫の相対数は、遺伝子型の内容を反映した表現型によって決まる。より多くの子孫を残す遺伝子型は時間の経過とともに集団中に増加するので、自然選択は個体の適応度 (fitness) をより高くするように作用して、個体群の遺伝子頻度を変化させると言い換えることができる。表現型は遺伝子型の影響を受けて決まるため、結果として自然選択はより高い適応度をもたらす表現型を進化させることになる。自然選択を介した進化に関するより厳密な説明は Roughgarden (1979), Fox et al. (2001), Freeman and Herron (2007) 等の教科書を参照されたい。

生物を特徴づける表現型形質の中でも、とりわけ生活史に関する形質は個体の適応度を考える上で無視することができない。生活史とは生物の出生から死亡までの全過程を意味するが、進化生態学において特に重要とされる生活史形質は死亡率 (mortality, 単位時間後にその個体が生存している確率) と出生率 (fecundity, 単位時間の間にその個体が残す子の数) である。一度にできるだけ多くの子を残し、可能な限り長く生存することで、その個体は遺伝子型を共有する子孫をより多く残すことが可能となる。適応度が遺伝子頻度の変化量として定義されることを考えると、これらの形質の生活史進化における重要性を直感的に理解することができる。

最適生活史モデル

最も高い適応度をもたらす生活史すなわち最適生活史 (optimal life history) の内容は、環境条件によって異なる。この事実に基づいて、野外で観察される生活史の時間的・空間的変異は、それぞれの生息地の環境条件に対する適応 (adaptation) の結果を反映したものであるという仮説を立てることができる。最適な生活史が環境条件に対してどのように依存するのかを理論的に研究するためのひとつの方法として、最適生活史モデル (optimal life-history models) の構築と解析が挙げられる。進化生態学では自然選択が作用することによって変更される表現型形質を戦略 (strategy) と呼び、最適生活史モデル

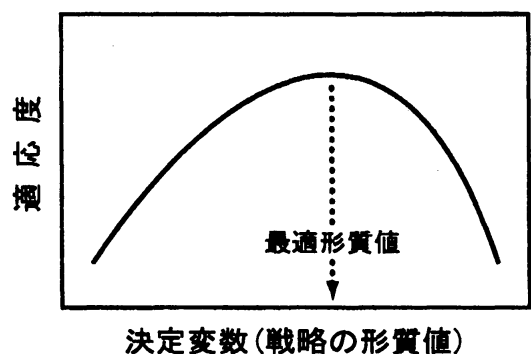


図 1 適応度地形と最適形質値

ではその形質値に対応する変数を決定変数 (decision variable) と呼ぶ。さらに、適応度の決定変数に対する関数を図示した場合に、最大値をもたらすような形質値を最適形質値 (optimal trait value) と呼ぶ (図 1)。

生活史形質が野外で示すパターンの解明に最適生活史モデルが有効である一例として、生物が性成熟を行う年齢と体サイズに関する空間的・時間的変異の適応的意義を明らかにする試みが挙げられる。これらの生活史変異は、遺伝子型の個体間変異や表現型可塑性 (phenotypic plasticity) に基づいて生じること知られており、それらの近接要因に関する情報は究極要因 (進化的要因) の解明にも役立てられている (reviewed by 入江 2007)。ここでは、緯度や標高の変化に伴って生活史のクラインが観察された場合に、それに沿って勾配を示す複数の環境変数の中から進化的要因 (究極要因) となりうる環境変数を絞り込む目的で最適生活史モデルを解析するような例を一般化して紹介する。まず、適応度に影響を与える一連の表現型形質をベクトル $P = \{p_1, p_2, \dots, p_i\}$ で、クラインに沿って共変化する一連の環境要因を $E = \{e_1, e_2, \dots, e_i\}$ で示す。適応度 ϕ は、環境条件とその内容を反映した表現型形質値から関数 f を介して計算される: $\phi = f(P(E), E)$ 。このとき、適応度 ϕ を最大化するような表現型形質値を $P^*(E)$ で表記する:

$$P^*(E) := \arg \max_P \phi. \quad (1)$$

クライン上の座標 (緯度や標高) を L で記したときに、各々の環境要因 e が野外において示す勾配の正負 $\text{sign}(de/dL)$ は観察から決めることが可能であり、それを前提として各々の最適形質値が示すクラインの正負 $\text{sign}(dp^*/dL)$ は計算によって自ずと決まる。ある環境要因 e_i が勾配を示し、残りの環境要因が勾配を作らない ($de_j/dL = 0 \forall j \neq i$) 場合に、形質 p の最適形質値が示すクラインの正負 $\text{sign}(dp^*/dL)$ が野外で観察されるクラインの正負 $\text{sign}(\text{obs}(dp/dL))$ と等しいならば、環境要因 e_i の勾配はその形質が示すクラインの究極要因の候補であることになる。

最後に最適生活史モデルが持つ形式的な特徴を示すことで、生態学者にとって馴染みの深いその他のモデルとの相違点を確認しよう。

(1) 最適生活史モデルは数理モデル (mathematical model) である。最適生活史モデルの多くは、適応度を従属変数とした関数 (ただし陽関数とは限らない) として表記され、死亡率や出生率といった表現型の形質値を独立変数 (argument) に持つ。適応度と表現型形質値の間に極めて単純な関係性を仮定した場合には必ずしも数式を用いて表現する必要はないため、実証研究においてはしばしば数式を用いない口頭モデル (verbal model) が用いられる (口頭モデルと数理モデルの関係については後述する)。

(2) 最適生活史モデルは機構的モデル (mechanistic model) である。機構的モデルとは、独立変数と従属変数の間の因果関係を生み出す構造 (変数間の関係性) に対する研究者の認識を記述したものである。それに対して、実証研究で多用される統計モデル (一般線型モデルなど) のように、独立変数と従属変数をつなぐ機構の記述を廃してより単純で近似的な関数関係によって置き換えたモデルを現象論的モデル (phenomenological model) として区別する。

(3) 多くの最適生活史モデルは定性的モデル (qualitative model) である。ある変数と別の変数との間に依存性があるかどうか、依存するのであれば正・負どちらの依存性を示すのかといった定性的な解析結果のみが意味を持ち、変数値そのものや単位には意味を持たないようなモデルを定性的モデルという。最適生活史モデルは変数値を実測することが技術的に困難である変数を少なからず含むため、そこから信頼に足る定量的情報を導き出すことが難しいと言える。これに対して、変数値そのものが量的な意味を持つモデルを定量的モデル (quantitative model) と呼ぶ。ある地点の将来の潮位を計算するような式はその一例である。

進化生態学における実証的研究

現代科学が依拠する仮説演繹法 (hypothetico-deductive method) の下では、理論研究と実証研究は車の両輪のような関係にある。科学者は観測された現象を比較的単純な関係性によって説明するために仮説を立てるが、その際には複数の個別的な事例から一般性や規則性を見出す帰納 (induction) による推論を

行う (図 2)。仮説の妥当性は、その仮説から導き出される個別の作業仮説 (working hypothesis) をテストする実験によって (理想的には) 検証可能であるが、この過程は演繹的推論 (deduction) によるものであり、前提 (premise) としての仮説が正しいればその予測は必ず正しいという関係が成立する。実験の結果として一度でも棄却 (反証) された仮説は「誤った仮説」として内容の修正を余儀なくされる。それに対して、実証と反証の間には非対称性 (asymmetry between verification and falsification) があり、一回の実験で実証されたことが仮説の正当性を保証するわけではない点に注意しなければならない。従って、仮説は実行可能なあらゆる手段を通して繰り返し検証される必要があり、それにも関わらず一度も棄却されないことのないような仮説は、より信頼性の高い科学的事実として認められるようになる。このような検証の過程を繰り返すことで、その現象に対する我々の理解を「真実」へと漸近させることはできても、仮説が完全に正しいことを証明することはできないとする立場を可謬主義 (fallibilism) という。

上述のような仮説検証のプロセスは進化生態学においても実践されているが、進化生態学における実証研究にはひとつの極めて深刻な問題が伴う。それは、人為的に制御された異なる条件下で生物を進化させ、その応答を比較するというアプローチは技術的に不可能であるという意味で、生物の進化に関する仮説は実験によって直接検証することはできないという問題である。ここで私は、「自然選択が進化の原理として有効であること」を検証するための実験が実行不可能であることを問題にしているのではない。個別の事例研究が対象としている特定の表現型に見られるパターンが対応する環境条件への適応の結果として生じているという、個々の仮説を (進化を再現する) 実験によって検証することができないことを指摘しているのである。そのような実験を実施するためには、進化の原因と目される環境要因の水準を人為的に制御した互いに独立な生息地を複数用意し、対象としている生物の進化を長時間にわたって観察しなければならない (事実上、実行不可能である)。

進化生態学では、実験を用いた仮説の検証を実行することが難しいと書いた。それでは、この分野の学術雑誌に掲載されるような進化生態学の実証研究はどのようなアプローチを採っているのだろうか。生活史進化における事情について述べる前に、データの収集が比較的容易な形態形質や行動形質の適応性に関する仮説の検証について見ることにする。Freeman and Herron (2007; Chapter 10) は、ミバエの一種がその形態と行動をハエトリグモに擬態させることによって捕食リスクを軽減させているという仮説を検証するために行われた実験の例を紹介している。この実験では、イエバエの翅に付け替えられたミバエやミバエの翅に付け替えられたイエバエの被食率が対照実験個体のそれよりも大きいことを示すことで、ミバエの翅が示す色彩や運動が擬態としての適応的意義を持つという仮説を実証している。しかしながら、技術的な問題から検証すべきすべての形質に対してこのような実験的操作を施すことが可能なわけではない。Freeman and Herron (2007) は実験による仮説検証が実行不可能な場合の代替的手段として、観察 (observational study) や系統間比較 (comparative method) によるアプローチを紹介している。同様の理由から、仮説としての最適生活史モデルによる主張の妥当性を実験によって直接的に検証することは、一般に困難である。この点について次節で詳しく考えることにする。

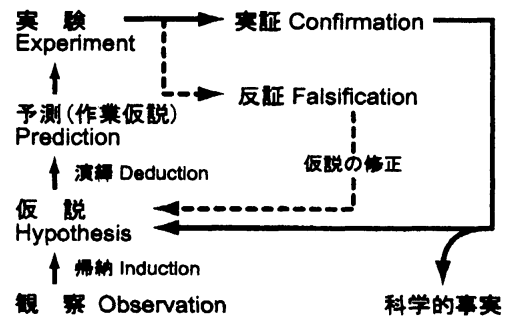


図 2 仮説演繹法

生活史進化における理論研究と実証研究の関係

最適生活史モデルは仮説である。しかしながら、理論研究において提唱される最適生活史モデルが実証研究による検証を必要とするかどうかは、研究の目的によって異なる。ひとつの例として、野外で観察される現象そのものではなく、過去の研究において培われた科学的知見を前提としたモデルを構築・解析することにより、それまで信じられてきた前提とそれに基づく予測の関係を検証するような理論研究が存在する。

両生類の幼生が成体へと変態する年齢やサイズは環境条件に応じて変化する。Wilbur and Collins (1973) は、同種個体密度の増加などによって周囲の条件が悪くなると、幼生は長い成長期間を経て小さなサイズで変態するというパターンを説明する口頭モデルを提唱した。そのモデルでは、変態が次のような規則に従って起こるというものである：(1) 変態サイズが小さすぎると変態後の死亡率が高くなり不利であるため、変態サイズには下限がある。(2) 長すぎる幼生生活にもリスクが伴うので、変態サイズには上限も存在する。(3) 幼生期のある時点で変態が起こる確率は、成長率が高いほど低く、体サイズが大きいほど高くなる。Day and Rowe (2002) は、変態サイズと変態年齢を決める反応規範が個体の生涯繁殖成功を最大化するように進化していることを仮定した上で、この口頭モデルによる予測が現象をうまく説明できる条件を明らかにするために、(1) から (3) の各規則の相対的な重要性和、形質間の依存性を決める関数型に関する条件を数学的に定式化した。この例では、数理モデルを用いることで既存の口頭モデルの持つ曖昧性を廃してより正確な演繹的推論を可能としている点に理論研究の意義を見出すことができる。

また、多くの仮説検証型の実証研究では、理論としての一般性を最大限に保った形で提起される仮説から、個別の対象を用いた実験によって検証可能な作業仮説を演繹によって作り出すことが行われるが（図 2）、仮説が複雑になるほど（勘違いや思い込みで）誤った演繹的推論を為す危険性が増す。数理モデルを用いることのひとつの利点として、口頭モデルに基づく演繹的推論で過誤を生じる危険性を軽減できることが挙げられる。

以上の例のように、純粹に理論的な目的の下で最適生活史モデルの構築と解析が行われる場合、そこから演繹的に得られる予測が誤ることは（計算を間違わない限り）原理的にありえない。これに対して、野外で観察される具体的な生活史パターンを対象としてモデリングが行われ、その進化的背景を解明する目的で解析がなされるならば、事情は一変する。最適生活史モデルは事実とは異なる機構を記述し、事実には忠実でない前提を仮定することがありうるという意味で、誤ったモデルである可能性が生じる。従って、このような目的で構築された最適生活史モデルは、その妥当性を評価するために実証的手段を用いて検証される必要がある。研究者の中には、最適生活史モデルによる予測が対象とされた現象の示す挙動と（定性的に）一致することを示すことでモデルの妥当性を確認することができると考える人がいるかもしれない。しかしながら、似たような予測を導出するモデルは複数存在可能であるため、この一致性はモデルが真であるための必要条件ではあるが、十分条件ではない。モデルの妥当性評価には、より客観性の高い方法が必要である。

実は、最適生活史モデルによってなされる予測の妥当性は、(1) モデリングに際した前提の設置と (2) モデルの数学的解析という二段階の工程に依存している。これらのうち後者は演繹的過程そのものであって、導き出された結論は前提に対して一意であるため、（計算を間違わない限り）この工程で過誤が生じる可能性は排除できる。従って、最適生活史モデルによる予測に生じる誤りは必然的に、そのモデルが仮定する前提が事実を正しく反映していないことに起因することになる。その点では、妥当性が自明である公理 (axiom) を前提として様々な定理 (theorem) を演繹する数学とは事情が大きく異なる。従って、理論家がモデルの前提を恣意的に選択するようなことがないと仮定するならば、最適生活史モデルによる予測の妥当性は理論研究ではなく実証研究の質に依ると言える。このことは、野外で観察される生活史パターンの適応的意義を解明するという目的達成のためには、理論研究と実証研究の効率的な協力が必要不可欠であることを意味している。

最適生活史モデルの前提

前節では、事実を正しく反映した前提を置くことが、最適生活史モデルの解析が生活史パターンの適応的意義を解明するという目的達成に貢献するための必要条件であることを述べた。本節ではその各論として、最適生活史モデリングに際して置かれる前提を次の三種類に分類して考えよう。

(1) 適応度の尺度 (fitness measure). 最適生活史を計算するために最大化される適応度の尺度は、モデルが置く前提に基づいて正しく選ばれる必要がある。とりわけ頻度依存性や密度依存性のある個体群に関しては、以下で説明するような侵入基準 (invasion criterion) に基づく適応度の定義が広く用いられている。まず、遺伝子型を共有するすべての個体が同一の表現型 (生活史) を発現するという仮定の下で、遺伝子型 A の個体のみで構成される個体群に遺伝子型 B を持つ少数の個体が侵入するという状況を考えた時に、突然変異型 (遺伝子型 B) の遺伝子頻度が集団中で増加を続けることができるかどうか注目する (侵入解析 invasion analysis)。実現可能なあらゆる遺伝子型の突然変異型個体に対して、在来型個体 A がその侵入を拒むことができたならば、遺伝子型 A は進化的に安定な戦略 (ESS: evolutionarily stable strategy) と呼ばれる。生活史の ESS に対する一致性を上記の定義に従って直接調べるためには反復型のアルゴリズムを計算機上で走らせる必要があり、膨大な時間を要するだけでなく最適生活史の解析解を得ることができない (Metz et al. 1996)。それに対して、比較的単純な仮定の下では、その値を最大化する生活史が ESS に一致するような適応度を従属変数として含む関数を書き下すことで最適生活史モデルを構築することが可能である。そのような適応度測度の代表例としては内的自然増加率 (intrinsic rate of increase) や純繁殖率 (net reproductive rate) を挙げるのが可能だが、個体群動態 (例えば密度依存性) の内容に依存して最大化されるべき量は異なるため (Mylius and Diekmann 1995)、状況に応じてモデルが仮定すべき適応度測度も正しく選択されなければならない。

(2) 形質間の依存性と独立性. モデリングに際しては、死亡率・出生率・成長率といった表現型形質値が、時刻、個体の齢や体サイズ、各種の環境要因に対して依存するのかどうかを決め、依存するのであればその関数型を指定する必要がある。これらの判断に必要な情報が存在しないようであれば、実証研究者に対して情報の必要性を知らせることも理論家の責務であろう。実証研究においては、変数間の依存性に関しては (依存性がないことを帰無仮説とした) 仮説検定による意志決定が、関数型の特定には情報理論におけるモデル選択の手法が利用できる。生活史形質が時間に対して不変であることが判明すれば、結果としてモデルの単純化に大きく貢献することになる。

(3) 生活史要素間のトレード・オフ. 進化がある形質の値に対して適応度が高くなるような変更を加えた時に、別の形質の値も同時に変化することで適応度に負の影響が生じるような拘束をトレード・オフ (tradeoff) という。適応度が決定変数に対して上に凸の関数 (図 1) を描くためには、最適生活史モデルは少なくともひとつのトレード・オフを含んでいる必要がある。Angilletta et al. (2003) はトレード・オフを allocation tradeoff, acquisition tradeoff, specialist-generalist tradeoff の三種類に分類することを提案しており、特に前二者は最適生活史モデルで頻繁に仮定されるものである。具体的には、有限の資源 (時間・空間・餌など) をある要素に多く投資すると別の要素への投資量が減るような拘束を allocation tradeoff と呼び、より多くの資源を獲得するための表現型 (餌探索時間の延長など) を示すことがより高い死亡率をもたらすような二律背反を acquisition tradeoff という。しかしながら、トレード・オフの存在を実証的に検出することは技術的にしばしば困難である (e.g., de Jong and Klinkhamer 2007 Chapters 3 and 6)。従って、多くの最適生活史モデルは第一原理 (first principle) に基づく (すなわち前提なしに必然的に生じる) トレード・オフを仮定している。

最後に、生態学全般に関してモデリングの際に留意すべき事柄を二点ほど指摘しておく。第一に、モデルの厳密化と単純化は二律背反の関係にある。一般に生態学が対象とする現象は極めて複雑で、無数の要因が関

与している。そういったすべての要素を盛り込んだモデルは厳密である一方で複雑であるが故に数学的な解析を容易に受け付けず、モデルの挙動を把握するだけで大変な労力を要する。また、計算から得られた定性的な結論自体が無数の条件分岐を伴っていて、利用価値のある情報を引き出すことができないことも少なくない。従って、理論家は複雑な現象を可能な限り単純なモデルで置き換える努力を怠るべきではない。第二に、モデルで仮定されるすべての前提について、その妥当性が実証研究によって保証される必要は必ずしも無い。実際のパターンが（技術的困難などの理由から）不可知 (unknowable) であるような前提に対しては、仮定が異なる複数のモデルが示す結果を比較することで打開策を得られることがある。どのような仮定を置いても同様の定性的な結果が得られるとするならば（このような性質をモデルの仮定に対する頑健性 robustness という）、以後の解析に際して理論家は最も単純なモデルを選択することができるだろう。

謝 辞

第5回「生物数学の理論とその応用」を企画された細野雄三・若野友一郎の両氏とシンポジウム「生活史戦略の数理モデル」で講演された秋田鉄也、江副日出夫、酒井聡樹、山口幸（五十音順）、本論文の原稿に対して貴重なご意見をいただいた酒井一彦、森本直子の各氏に心から感謝する。

引用文献

- Angilletta MJ, Wilson RS, Navas CA, James RS (2003) Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. *Trends Ecol Evol* 18:234-240
- Day T, Rowe L (2002) Developmental thresholds and the evolution of reaction norms for age and size at life-history transitions. *Am Nat* 159:338-350
- De Jong T, Klinkhamer P (2007) *Evolutionary ecology of plant reproductive strategies*. Cambridge University Press, Cambridge
- Freeman S, Herron JC (2007) *Evolutionary analysis* (4th edition). Prentice Hall, New Jersey
- 入江貴博 2007 地理的変異の近接的機構としての表現型可塑性-外温動物の体サイズ・クライニ-. *日本生態学会誌* 57:55-63
- Metz JAJ, Mylius SD, Diekmann O (1996) When does evolution optimise? On the relation between types of density dependence and evolutionarily stable life history parameters. *International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA) Working Paper WP-96-004*
- Mylius SD, Diekmann O (1995) On evolutionarily stable life histories, optimization and the need to be specific about density dependence. *Oikos* 74:218-224
- Roff DA (1992) *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman & Hall, New York
- Roughgarden J (1979) *Theory of population genetics and evolutionary ecology. An introduction*. Macmillan, New York
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford
- Wilbur HM, Collins JP (1973) Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182:1305-1314