

種内托卵の量的遺伝モデル

九州大学理学部生物 山内 淳 (Atsushi Yamauchi)

ABSTRACT

The evolution of intraspecific nest parasitism is affected by egg recognition ability and egg number to be laid. The coevolution of these three traits is analyzed theoretically using a quantitative genetic model. Both many-nest parasite, which lays parasitic eggs in the nest of many host, and one-nest parasite, which oviposits in the nest of a single host, are analyzed.

The model predicts: (1) Brood parasitism evolves when competition among chicks n is larger than the parasitization cost s . (2) The optimal parasitization rate r , the optimal recognition rate p and the optimal egg number E increase with s/n . (3) r , p and E are larger for many-nest parasites than one-nest parasites. (4) The number of eggs laid in female's own nest is the same as the optimal egg number $1/s$ without parasitization. (5) Total number of eggs to be laid by a female and the sum of nest owner's eggs and parasitic eggs are larger than $1/s$.

はじめに

他個体の巣に卵を産みつけ、その相手に抱卵や雛の養育をさせる行動を「托卵」という。この托卵行動は、自分とは異なる種の巣に産みつける「種間托卵」と、同種個体の巣に産みつける「種内托卵」の2つに大きく分けられる。前者の「種間托卵」は鳥類でよく調べられ、近年では魚類でも多くの報告がなされている。一方「種内托卵」はカモなどの水鳥について知られてきたが、燕などの燕雀類でも広く行われていることが知られるようになったのはつい最近のことである。

托卵に関しては、卵を産みつける個体を「寄生者（托卵者）」と呼び卵を預けられる側の個体を「寄主（仮親）」という。種内托卵では寄生者・寄主が同一の種であるために、個体群内のそれぞれの個体が寄生者・寄主の両方として振る舞うはずであり、このことが種内托卵を特徴づけている。托卵を受けることは、他個体の卵や雛の養育に多くのエネルギーをさくことになり、また雛同士の競争によって自分自身の雛の生存率を低下させてしまう。そのため托卵行動の進化に伴って、個体群中には対抗手段として卵認識・卵排除の行動が進化すると考えられる。しかしいくつかの研究では、種内托卵が起っている集団においても卵認識能力は托卵の進化を抑える

ほど発達していないと報告されている。

また一方、Power ら (1989) はホシムクドリの研究において、種内托卵が生じている集団では産卵数が低下するという報告を行っている。彼らは平均卵減少数と平均被托卵数がほぼ同じことから、ホシムクドリが托卵に備えてあらかじめ卵数を減らしておき、托卵を受けることによって最適な卵数になるように調節しているのだという仮説 (Insurance Hypothesis) をとなえた。

以上のように種内托卵は、対抗手段としての卵認識や産卵数と相互作用を持ちながら共進化してきたと考えられる。本研究では托卵率 (p) ・卵認識率 (r) ・産卵数 (E) の3形質について、量的遺伝モデル (Iwasa et al., 1991) を用いて解析した。

モデル

このモデルでは対象となる生物として鳥類を念頭に置くが、簡単のために半数体であると仮定している。半数体の雄と雌がランダムにペアを形成して巣を作り、次世代には雌雄の遺伝子が $1/2$ の確率で各子孫に遺伝すると考える。遺伝子の発現については、托卵率 (p) と産卵数 (E) は雌が決める

ものと考えて雌のみで発現するとし、また卵は巣を防衛している両性が等しく認識するであろうから認識率 (r) は雌雄の両方で発現するとする。なおそれぞれの巣で実現される卵認識率を、雄の形質値と雌の形質値の平均 $(r_{\delta} + r_{\text{♀}}) / 2$ で表す。

ここで、各個体が次世代にのこす子孫の数 (適応度) を考える。子供の生存率を決める要因として、(1)托卵のコスト、(2)卵認識のコスト、(3)巣内の卵数の3つを考える。托卵を行う場合、寄主の巣までの移動のエネルギー、寄主から攻撃されることによる損失、自分の巣を離れることによる巣の防衛の低下などから、托卵数で決まるコスト $g(pE)$ をこうむるとする。また卵認識率が1にならないのは、認識率に生理的なコストが掛かっているからであるとして、これを $f(r)$ と表す。さらに巣内の卵数・雛数が増加すると雛間の競争によって子供の生存率が低下すると考え、これを巣内の卵数 x に対して $S(x)$ と定義する。子供の生存率はこれらの積、すなわち

$$\text{Survival} = f(r)g(pE)S([\text{Number of egg in a nest}])$$

で表される。当然のことながら、巣内の卵の数は托卵によって減少し被托卵によって増加する。そして各個体の適応度 ϕ は、自巣から巣立つ自分の雛と、寄主の巣から巣立つ自分の

雛の数の和で表される。例えば3形質の遺伝子型が $p \cdot r \cdot E$ だけからなる均一な集団では、 ϕ は以下のようなになる。

$$\phi = \frac{f(pE)g(r)S[E-(1-p)E+(1-r)pE](1-p)E}{f(pE)g(r)S[E-(1-p)E+(1-r)pE](1-r)pE}$$

ここで遺伝的に均一でない集団の適応度を考えると、同じ集団でも托卵の仕方によって適応度が異なってくる。托卵の仕方として、 pE 個の托卵をあちこちに分散して産みつける「分散托卵」と、同じ pE 個を一つの寄主の巣に産みつける「集中托卵」を考える。分散托卵の集団では一つの寄主の巣に複数の寄生者が托卵するから、托卵先の卵数は集団の平均托卵数に依存し、特定の個体の托卵数には依存しない。一方、集中托卵の集団では一つ寄主の巣に一匹の寄生者しか托卵しないため、ある個体が托卵した巣の卵数はその個体の托卵数にのみ依存する。よって「集中托卵」と「分散托卵」のそれぞれについて、別個に挙動を調べる必要がある。

進化の挙動を調べるにあたって $r \cdot p \cdot E$ のそれぞれが量的形質であり、集団内の形質値は各々ある分布をなしていると考える。すると各形質値の平均 $\bar{r} \cdot \bar{p} \cdot \bar{E}$ の挙動は、Iwasa ら (1991) により以下のように表すことができる。

$$\begin{bmatrix} \frac{d\bar{r}}{dt} \\ \frac{d\bar{p}}{dt} \\ \frac{d\bar{E}}{dt} \end{bmatrix} = \frac{1}{2} \begin{bmatrix} G_r & C_{rp} & C_{rE} \\ C_{pr} & G_p & C_{pE} \\ C_{Er} & C_{Ep} & G_E \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \frac{\partial}{\partial r} (\log \phi_m + \log \phi_f) \Big|_{v=\bar{v}} \\ \frac{\partial}{\partial p} \log \phi_m \Big|_{v=\bar{v}} \\ \frac{\partial}{\partial E} \log \phi_m \Big|_{v=\bar{v}} \end{bmatrix}$$

ただし v は (r, p, E) のベクトル、 $\bar{v}$ は $(\bar{r}, \bar{p}, \bar{E})$ のベクトルである。この式の右辺の行列は遺伝分散-共分散行列であり、同じく右辺のベクトルは淘汰勾配ベクトルである。右辺の最初の $1/2$ は、形質の平均値の変化が雄の淘汰勾配と雌の淘汰勾配の平均で表されることを示している。ただし、両性で発現する認識率 r の淘汰勾配は雌雄の適応度を足し合わせているが、托卵率 p と卵数 E は雌でのみ発現するため雌の適応度だけで表される。ここで遺伝分散-共分散行列が縮退していなければ、平均値の時間変化のベクトルがゼロ・ベクトルになる条件、すなわち進化的平衡点の条件は、淘汰勾配ベクトルがゼロ・ベクトルになることである。このことを用いて、各形質の平均値の平衡点での値を容易に調べることができる。

今回の解析では、次世代の生存率を決める3つの関数をそれぞれ以下のように定義した。

$$f(x) = 1 - mx^2$$

$$g(x) = \exp[-nx]$$

$$S(x) = \exp[-sx]$$

ここで m は認識率にともなうコストの強さを表し、 $f(x)$ が $0 \leq x \leq 1$ で正の値をとるために $0 \leq m \leq 1$ と定義する。 n は托卵率にともなうコストの強さを表す。また s は卵数の増加にともなう雛の生存率の低下の度合いであり、これは言い換えると卵間・雛間での競争の激しさを表している。これら $m \cdot n \cdot s$ の3つのパラメータで、最適な托卵率・認識率・卵数が決まる。

分散托卵における最適な形質値は、それぞれ以下のようになる。

$$r = 1 - \frac{n}{s}$$

$$p = \frac{2(1-s/n)}{2(1-s/n) - \{(1-s/n)^2 - 1/m\}}$$

$$E = \frac{1}{s} \left\{ 1 - \frac{2(1-n/s)}{(1-n/s)^2 - 1/m} \right\}$$

また集中托卵の形質値は以下のようになる。

$$msr^3 - m(3s+n)r^2 + (2m+1)sr - (s-n) = 0$$

$$p = \frac{(1-n/s)-r}{(1-r)^2 + (1-n/s)-r}$$

$$E = \frac{(1-r)^2 + (1-n/s)-r}{s(1-r)^2}$$

集中托卵の場合の認識率は、分散托卵の時のようにきれいな形ではなく3次方程式の形で与えられ、この3次方程式は $0 \leq r \leq 1$ の範囲で必ず1解を持つことが証明できる。

結 果

まず、得られた最適形質の式から、 n/s という値が最適な形質を決める上で重要であるということが分かる。

さらにこれらの式から分散・集中の両托卵タイプについて、寄生者が自分の巣に残す（托卵にまわさない）卵数 $(1-p)$

E が

$$(1-p)E = 1/s$$

となることが示され、これは m や n に依存しないことが分かる。ここで現れる $1/s$ という数値は、托卵を行わず卵認識能力も持たない集団における最適な産卵数、つまり、

$$\phi = E S(E)$$

を最大にする卵数 E の値と一致する。

以上の関係に基づいて、最適な形質値を n/s に対してプロットすると図1のようになる。この図から、種内托卵は $n < s$ の場合に進化すること、相対的に n が小さくなるにつれ托卵率・認識率・産卵数が増大すること、にもかかわらず自分の巣に残す卵の数は托卵の有無に関係なく一定であることなどが分かる。

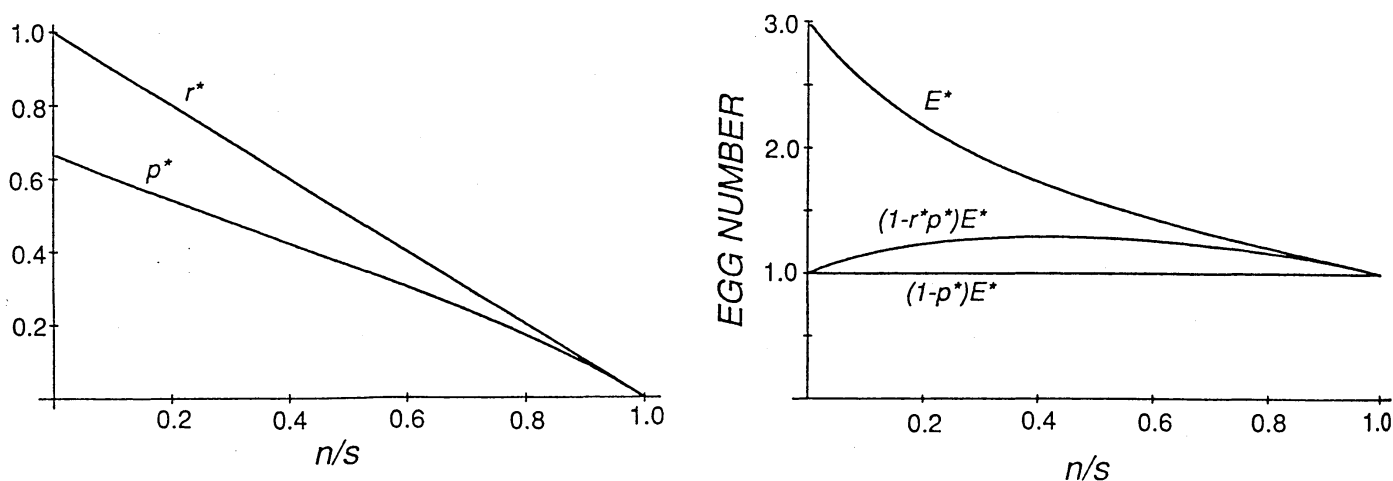


図1 $s=1, m=0.5$ の場合の分散托卵の最適形質値

また分散・集中それぞれの托卵タイプの最適形質を与える式からは、托卵率・認識率・産卵数すべてに関して分散托卵の方が集中托卵よりも大きくなることが証明できる。

考 察

種内托卵が観察される鳥類の数はかなり多いといっても、鳥類全体に対する割合でいえばやはり低い。その種内托卵の有無は、このモデルによれば托卵によるコスト（ n ）と雛間の競争の度合い（ s ）の比率によって決まる。この結果から、種内托卵がコロニー性の種や個体群でよく見られることを説明できる。つまりコロニーでは巣どうしが接近し多くの個体が密集するため、他個体の巣への移動・侵入が容易であろう。このため托卵のコストが小さくなって、種内托卵が進化しやすいと考えられる。また、晩成性（雛が自分で餌をとれるようになるまで親が給餌をする必要がある）の種では、托卵を受けることが大きな負担になるから托卵を排除する能力がより進化するはずだといわれている。晩成性の種を雛間の競争が激しい種であるとする、このモデルでも認識率は相対的に高くなることが示される。しかし、その認識率は種内托卵を消滅させる程のものではなく、むしろ托卵率も高くなることが予想される。

さらにこのモデルでは、托卵が進化しても寄生者自身の巣には托卵がない場合と同数の卵が残されることが予想され、そこに他個体からの托卵が加わって、最終的な巣内の卵の数

は托卵がない場合より多くなるはずである。ところがこれは先に述べたPowerらの観察結果と矛盾している。この矛盾は今回のモデルが産卵数に関する制約やコストを考慮していないためであると考え、雌の産卵数に上限を与えてシミュレーションを行ってみた。その結果、Powerらの報告に類似する結果が得られたが、このことはPowerらの観察結果は、鳥が托卵に備えて卵数を減らす"Insurance"ではなく、卵数に上限があることの表れであることを示唆している。

またこのモデルから、分散托卵の方が集中托卵よりも認識率・托卵率・産卵数すべてが大きくなるという結果が得られた。これは集中托卵では、兄弟同士が一つの宿種の巣に集中することからsib competition(兄弟間競争)が起こってしまい、相対的に托卵が利益になりにくいことを意味している。

以上のように、このモデルによって実際の種内托卵をうまく説明し、観察では得られにくい事柄について示唆を与えることができた。現在このモデルを発展させ、種内托卵と種間托卵の関係を明らかにすることにも取り組んでいる。鳥類学では、種内托卵は種間托卵の進化の過程の一段階であるといわれているが、それでは種内托卵はどのような条件で種間托卵に進化し、どのような場合に種内托卵のまま留まるのだろうか。これもまた興味深い問題である。

- Iwasa, Y., A. Pomiankowski and S. Nee. 1991.
The evolution of costly mate preferences. II.
The "handicap" principle. *Evolution* 45,
1431-1442.
- Power, H. W., E. D. Kennedy, L. C. Romagnano, M. P.
Lombardo, A. S. Hoffenberg, P. C. Stouffer and
T. R. McGuire. 1989. The parasitism insurance
hypothesis: Why starlings leave space for
parasitic eggs. *Condor*, 91, 753-765.