

研究報告書

「生物進化の2大理論の統一的理解」

研究タイプ: 通常型

研究期間: 平成21年10月～平成25年3月

研究者: 若野 友一郎

1. 研究のねらい

生物社会にみられる協利行動など、さまざまな生物行動の進化のモデルとして、包括適度理論 (IFT) と Adaptive Dynamics 理論 (ADT) が用いられています。この2大理論は、それぞれ別々の研究者グループによって研究・活用されていますが、両者の関係についてはまだ完全には解明されていません。両理論の長所を組み合わせた統一進化理論が構築できれば理想的です。本研究では、両理論に含まれる暗黙の前提の部分を数学的に表現し、基礎構造をモデル化することで、生物進化の2大理論の統一的理解を目指しました。

2. 研究成果

(1) 概要

包括適度理論 (IFT) を、系図の実現確率から構成されるマルコフ連鎖における定常分布の性質という形でモデル化しました。その結果、任意の空間構造のもとで、包括適度が進化の方向を正しく近似するための十分条件を明らかにしました。次に、IFT では従来扱えなかった Adaptive Dynamics 理論 (ADT) の進化的分岐現象について、研究しました。特に、有限集団における進化的分岐について新しいモデルを解析することで、集団サイズや突然変異の効果が進化的分岐に与える影響を導出しました。ここまでの結果から、IFT と ADT の両方が必要と考えられる、空間構造を持つ集団における進化的分岐の条件を扱う準備が整いました。

(2) 詳細

研究テーマ A 「包括適度理論 (IFT) の数学的基礎付けと一般化」

IFT は、血縁選択説の数学的表現です。血縁選択説では、相互作用する個体間に何らかの血縁関係がある場合に、遺伝子頻度の変化がどのようになるかを記述します。例えば、子や兄弟に対する利他行動の進化などを扱います。空間構造 (島モデル、格子モデル、ネットワークモデルなど) を持つ進化モデルでは、相互作用や繁殖が局所的に行われます。局所集団の有限性から、空間的に近い (同じ島、隣のノード) 個体は、似た遺伝形質を持つ傾向があります。このような相関も、血縁とみなすことができ、血縁度が計算できます。

従来の IFT の記述では、自然選択が存在しない中立過程をあまり詳細に記述することはせず、適度関数のみから包括適度を計算していました。本研究では、中立過程の詳細な記述も含めた進化モデルの完全な数学的記述を行いました。特に、「次世代を構築するとき、個体 i の親として個体 j が選ばれる確率」に着目し、これを系図の実現確率と呼ぶことにしました (図1)。すると、系図の実現確率はモデルを記述するのに必要な情報をすべて含み、モデルはそこから構成されるマルコフ連鎖として記述できます。包括適度は

$$(\text{包括適応度}) = (\text{血縁度}) \times (\text{適応度関数の微分})$$

の形で記述されますが、旧来の IFT では別個に導出されていた血縁度の計算と、適応度関数の計算が、系図の実現確率というただ一つ(の関数の集合)から統一的に導出できることを示しました (Wakano, Ohtsuki and Kobayashi, in press)。また、血縁度を計算する際には、すべての個体が等しい形質を持つ中立過程における値で計算しますが、そのような近似が Taylor の定理の意味で妥当な近似であることを証明しました。微分可能な任意の系図の実現確率において包括適応度が計算できることから、今回の結果は、任意の空間構造をもつ集団において、IFT が適用できる十分条件を明らかにしたことに対応します。

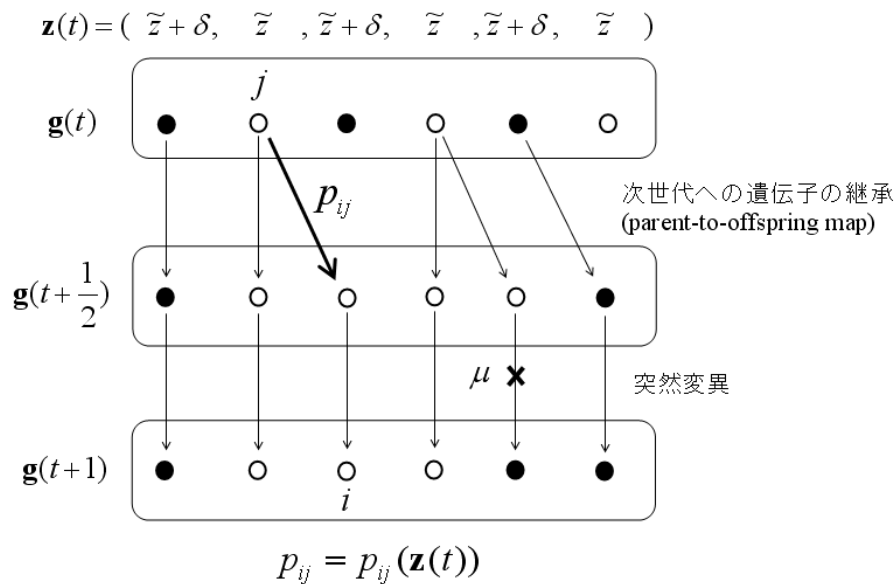


図1 包括適応度理論の数学的基礎付けと一般化のためのフレームワーク

研究テーマ B-1 「有限集団における Adaptive Dynamics: 2形質近似」

Adaptive Dynamics 理論 (ADT) は、自然選択によって遺伝形質の分布が自発的に多様化するという進化的分岐を予測することができます。ADT の通常の説明では、集団中の多数派である resident に、極少量の mutant が侵入した場合を考え、mutant が得る侵入適応度を微分することで選択勾配を考察します。選択勾配の傾きが 0 となる値が進化的特異点で、進化的特異点における選択勾配の 2 次の項の符号 (ES 条件) で、進化的分岐が予測されます。

現実の生物集団は有限サイズですから、ADT をより精緻にするためには、固定確率や、そこから計算される遺伝子頻度の長時間平均を考察する必要があります。集団が resident と mutant の 2 形質だけから構成される resident-mutant 系における固定確率を計算し、とくに進化的特異点における自然選択の 2 次の項に着目して解析を行いました。

本来目指していたのは、有限集団では ES 条件がどのように変化するのかを調べることでしたが、解析の結果、resident-mutant 系の振る舞いは、ある量によってほぼ特徴付けられることが分かりました。その量は従来理論における ES 条件とは無関係で、CS 条件 (に有限集団サイズによる補正がかかったもの) と一致することが分かりました (Wakano and Lehmann 2012)。

突然変異によって遺伝形質はどのような連続値も取りえるものの、各瞬間においては、集団中にはたかだか2種類の遺伝形質しか存在しない、という resident-mutant 系は、集団サイズまたは突然変異率が十分小さい場合は現実に近い状況であり、実際の個体ベースシミュレーションでも再現できます。シミュレーションの結果そのような系では、CS 条件だけがすべてを決めており、ES 条件は無関係で、進化的分岐も起きないことを確認しました。また、各瞬間に共存する遺伝形質の種類数が、厳密に2ではなく、10程度の場合でも、進化的分岐がみられないことをシミュレーションによって発見しました(図2)

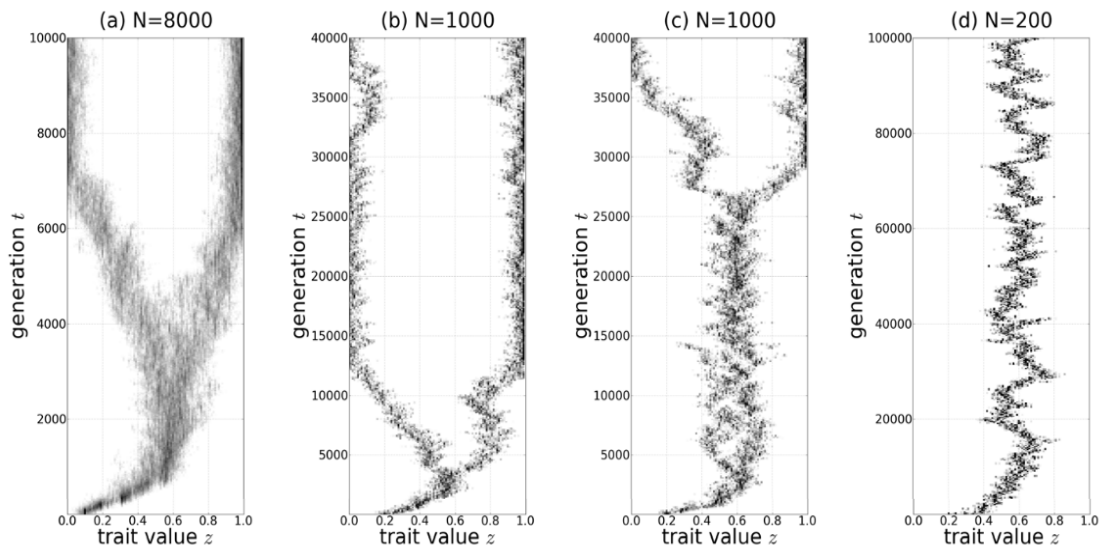


図2 個体ベースシミュレーションの結果。(b)と(c)は乱数列だけが異なる。
指標値(本文参照)はそれぞれ、(a) 25.6 (b,c) 1.6. (d) 0.032

研究テーマ B-2 「有限集団における Adaptive Dynamics: 正規分布近似と遺伝的浮動」

研究テーマ B-1 で得られた結果から、数学的に扱いやすい resident-mutant 系では、有限集団における進化的分岐を扱えないことが分かりました。またシミュレーションの結果から、個体数が十分大きい場合には従来の ADT を用いた ES 条件で進化的分岐が予測できるが、個体数が小さい場合には進化的分岐がまったく起きないこと、個体数が中くらいの場合には進化的分岐が起きたり起きなかったりする確率的ゆらぎがあることが分かりました。これらの結果に基づき、次の方針で新しいモデルを構築しました。まず無限集団を仮定した形質分布の発展方程式(突然変異項つきレプリケータ偏微分方程式)から、形質分布のモーメントが従う発展方程式を導出します。とくに、平均値と分散の2つの発展方程式に着目し、分布が正規分布に近いことを仮定して、高次モーメントを閉じます。次に、有限集団サイズの効果として、遺伝的浮動が働き、形質分布の分散が $(N-1)/N$ 倍される項を、分散の発展方程式に付け加えます。進化的特異点周辺に着目すれば、平均値は自然選択と遺伝的浮動のどちらによっても変化しないので、最終的に形質分散の単独発展方程式を得ます。

上のモデルで得た式から、進化的分岐が起きるためには、どのくらい大きな個体数が必要かを予測することができます。その条件は、 w_2, μ, σ, N をそれぞれ、分断化選択圧、突然変

異率、突然変異量の標準偏差、個体数とすると、

$$4w_2\mu\sigma^2N^2 > 1$$

と書けることが分かりました。この式はすべてのファクターの積で表現されることから、分断化選択圧の強さだけでなく、突然変異の効果や個体数などいずれの効果も弱すぎても進化的分岐は起きないことを示唆しています。

シミュレーションによって、上の条件は進化的分岐のよい指標であることを確認しました。一方で、この指標が1に近い場合は、確率的ゆらぎの効果が大きくなります。そこで、形質分散のゆらぎを計算し、分散の発展方程式を確率微分方程式に発展させたモデルを解析することで、進化的分岐が起きるまでの時間の期待値を与える公式を導出しました。シミュレーションの結果、この公式によって、個体数が中くらいの場合においても進化的分岐が起きるダイナミクスを上手くとらえられていることを確認しました(図3) (Wakano and Iwasa 2013)。

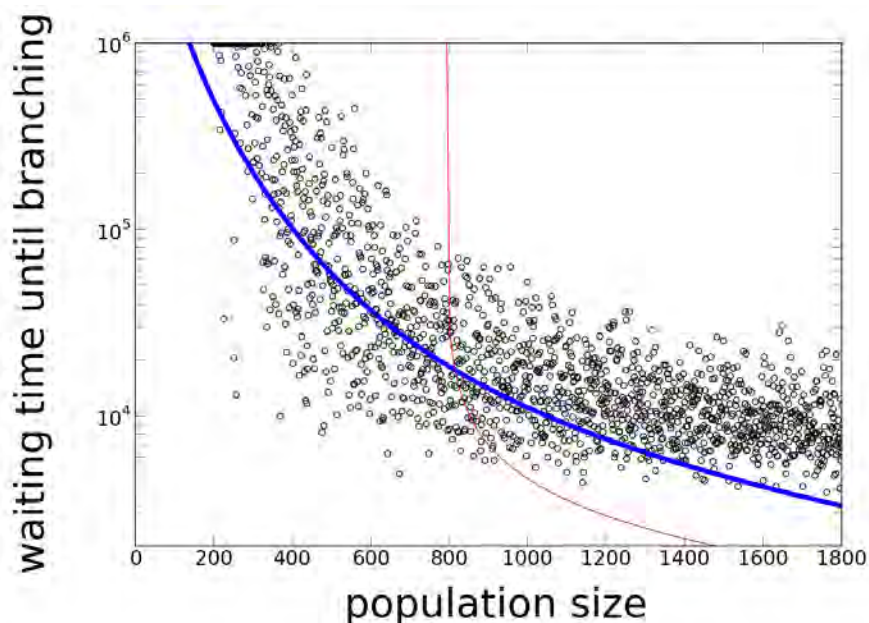


図3 中規模集団における集団サイズと進化的分岐までの待ち時間。
赤線は常微分方程式モデル、青線は確率微分方程式モデルによる予測

研究テーマ B-3 「Adaptive Dynamics: 進化的分岐の数学」

通常の ADT では、シミュレーションを再現することが目標ですが、一方で個体群動態を表す偏微分方程式系そのものを出発点として、その系の振る舞いを知ることも、理論の理解のために重要です。資源＝消費者系の2種偏微分方程式系を例にとり、ある条件のもとでは、一山分布が安定になることがありえない(すなわち分布が二山以上になっていく)ことを、数学者と協同で証明しました (Mirrahimi, Perthame, and Wakano 2012)。

3. 今後の展開

生物進化の2大理論の統一的理解を目指して、IFT と ADT のそれぞれにおいて、新しいモデリングフレームワークを提案しました。有限集団における進化的分岐を記述するモデルを構築できたので、現在は空間構造を持つ集団における進化的分岐を記述するモデルの構築・解析を行っています。より長期的には、IFT と ADT、さらにはその母体ともいえる集団遺伝学のすべてを見通せるような数理モデルを構築することで、生物学・数学・物理学の垣根を取り去ったような進化生物学の統一理論を構築することに、微力ながら貢献していきたいと考えています。

4. 自己評価

今回の狙いの背景として、IFT を巡る学会上の論争(多数の擁護および批判論文が出版されています)がありました。今回のさきがけ研究を通じて、IFT は暗黙の仮定を多く含む理論であるものの、その内容はとても奥深く、さまざまな進化現象を血縁選択の立場から説明しようとするのは、一つのよい視点であると感じました。IFT に対して懐疑的にその詳細を検討することで、研究テーマ A の研究ができたと思います。また ADT に関しても、IFT ほどではないものの、暗黙の仮定を含んでおり、ADT を批判する論文も出版されています。特に、ES 条件がなぜ進化的分岐の条件になるのか、そもそも進化的分岐とは何なのか、について、研究テーマ B でいくつかの成果を挙げられました。生物進化の2大理論の統一的理解のためには、両者がもつ暗黙の仮定を明らかにし、理論として見通しをよくする必要があると思います。今回のさきがけ研究は、すべてそのために行いました。完全な統一的理解ができたとはいえませんが、研究の狙いに向けてある程度の前進を果たしたと考えています。

5. 研究総括の見解

生物行動の進化を表す一般理論として包括適応度理論(IFT)と、Adaptive Dynamics 理論(ADT)の2大理論があるが、それぞれ得意とする対象に差があり、また、両者の数学的関係も十分明らかになっていない。本研究は両理論の数学的枠組みを明確にして、それぞれの長所を組み合わせさせた統一理論の構築を目指すという壮大な課題に取り組んだ。まず、IFT では、空間構造のある集団において、「系図の実現確率」と名付けた量を導入することにより、包括適応度を完全に整備された形で記述する数学的枠組みを構築した。一方 ADT では、従来無限集団を対象としてきたが、有限集団にも適用できる理論を構築した。これにより、集団サイズがある閾値より小さくなると種分化が起きないこと、また、その閾値は突然変異や分断化選択圧に依存することを明らかにした。2大理論の統合にはまだ至っていないがそれに向けた確かな一歩が踏み出されたことは高く評価できる。今後のさらなる展開を期待したい。

6. 主な研究成果リスト

(1) 論文(原著論文)発表

1. Mirrahimi S, Perthame B and Wakano JY. Evolution of species trait through resource competition. *Journal of Mathematical Biology* (2012) 64:1189–1223.
2. Wakano JY and Lehmann L. Evolutionary and convergence stability for continuous phenotypes in finite populations derived from two-allele models. *Journal of Theoretical*

Biology (2012) 310:206–215

3. Wakano JY and Iwasa Y. Evolutionary branching in a finite population: Deterministic branching versus stochastic branching.. Genetics (2013) 193:229–241

4. Wakano JY, Ohstuki H and Kobayasi Y. A mathematical description of the inclusive fitness theory. Theoretical Population Biology (in press) DOI 10.1016/j.tpb.2012.11.007

(2)特許出願

研究期間累積件数:0件

(3)その他の成果(主要な学会発表、受賞、著作物、プレスリリース等)

受賞

明治大学創立 130 周年記念懸賞論文・自然科学分野・最優秀賞(2011年12月)