

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 5 月 28 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07219

研究課題名(和文)空間構造の下での利他行動と資源競争の進化に関する理論的研究

研究課題名(英文)Theoretical study of joint evolution of altruism and resource exploitation in spatially structured population

研究代表者

山内 淳(Yamauchi, Atsushi)

京都大学・生態学研究センター・教授

研究者番号：40270904

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：同種の個体間の利他行動がどのように進化してきたのかという問題は、進化生態学の大きな問題の一つである。その進化には、空間上での個体の分布の仕方が大きく関わっていると考えられている。本研究では、2次元空間上で利他行動のレベルとともに資源をめぐる収奪能力のレベルが同時に進化する場合を想定し、それらの進化動態をコンピュータシミュレーションにより解析した。その結果、資源収奪のレベルが高まる方向へと進化が起きることで、個体がまとまって分布するクラスター構造を作って規則的に分布する特徴的な空間パターンが現れ、それを通じて利他行動の進化がより強化されることが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：Evolution of intraspecific altruism has been one of central questions of evolutionary ecology. It has been pointed out that a spatial distribution of individuals can be a key factor of the evolution. In the present study, a joint evolution of altruism and resource exploitation among individuals is investigated on 2-dimensional space by using computer simulation. According to the analysis, an increment of exploitation level results in a formation of regularly arranged clusters of spatial distribution of individuals. It was revealed that such a structure of population can promote evolution of altruism.

研究分野：数理生態学

キーワード：利他行動の進化 資源競争 空間構造 個体群動態 シミュレーション

1. 研究開始当初の背景

コストをはらって他個体に利益を提供する利他的な行動は、さまざまな形で広範な生物で見られる現象である。利他行動の受け手はその利益によって次世代を増やすことができる一方で、行為者はそのコストによって次世代の生産が減少する。そのため、コストを伴う利他行動の進化は単純には説明できない。そうした進化を促す要因として、ゲーム理論や血縁淘汰理論に基づく理論モデルが研究されてきた。

中でも血縁淘汰の作用は、生物集団の空間構造とも密接に関連している。例えば、個体の移動分散の距離に制約がある場合には、血縁関係のある個体同士が近接して分布する傾向が生じ、それらの間での相互作用が卓越することで血縁淘汰の作用が強められる可能性が考えられる。しかしながら理論研究によって、そのような状況では血縁個体間での空間をめぐる競争も強まるため、血縁淘汰の高まりは必ずしも自明ではないことが明らかにされている。

また、空間をめぐる競争と合わせて、個体間には資源をめぐる競争も存在しており、それもまた空間上での協力の進化に影響するはずである。特に、資源の奪い合いは個体の空間分布に影響を与えると考えられ、それによって血縁個体の分布が変化することで、血縁淘汰の作用にも影響する可能性がある。しかしながら、そうした個体間の資源収奪が利他行動進化におよぼす効果の検討は十分になされておらず、中でも、利他行動と資源収奪の進化を同時に考慮した研究はこれまでにない。

2. 研究の目的

2次元空間における利他行動と資源収奪の進化過程をモデル化し、それらの形質が個体の空間分布と動的な相互作用を持つ中で利他行動がどのように進化しうるのか、またその進化過程がどのような要因の影響を受けるのかを理論的に解析する。

この研究では、資源競争を伴う資源収奪レベルの進化的な増大が個体の空間分布を変化させ、そのことが近接個体間の血縁関係を大きく歪ませて、その結果として利他行動の進化に影響を与える可能性を理論的に検討する。この研究の斬新な点は、(1) 他個体に対するポジティブな効果である利他行動と、ネガティブな効果である資源収奪の進化を同時に考慮していること、(2) それらの進化が個体の空間分布の変化を介してそれ自身の進化にさらなる影響を与える過程、すなわち生態-進化フィードバックに着目していること、(3) その一連のプロセスがコストを伴う利他行動の進化に与える影響についての総合的な評価を目指すこと、の3点である。

そのプロセスの中では、様々な要因が進化過程を左右すると考えられる。本システムの進化動態をパラメータを様々に変化させて

詳細に調べることで、利他行動の進化を促進する条件を解明する。

3. 研究の方法

本研究課題は、2次元格子空間上での個体ベースモデルに基づくコンピュータシミュレーションによって解析を進める。各個体が格子空間上に分布している状況を想定し、各個体の出産率に利他行動と資源収奪が影響すると考える。個体の利他行動と資源収奪の効果には、その作用のおよぶ空間的な距離があるとし、それをそれぞれ利他行動カーネルと資源収奪カーネルと呼ぶことにする。

それぞれの個体は、コストを払いながら利他行動カーネル内の領域に利他的影響をおよぼす一方で、周辺個体からの利他行動によって利益を受ける。また同時に、資源収奪カーネル内の領域から資源を収奪する一方で、周辺個体からは収奪を受けるとする。こうした設定の下で、利他行動レベルと資源収奪レベルの進化をシミュレートし、それを通じて個体の空間分布のダイナミクスが駆動する生態-進化フィードバックの下での利他行動の進化条件を理論的に調べる。

コンピュータシミュレーションは、メインの計算ルーチンをC++言語で作成し、その実行ファイルを数式解析ソフトのMathematicaから呼び出すことで行う。Mathematicaからはパラメータを変えながら複数の実行ファイルを並列的に呼び出し、それらの計算結果を一元的に集約することで、計算資源の効率的な使用と計算時間の短縮を図る。

4. 研究成果

モデル解析においては、利他行動のみが単独で進化する場合、資源収奪のみが単独で進化する場合、利他行動と資源収奪がともに進化する場合、の3つの状況に分けてシミュレーションを行った。

資源収奪のレベルを固定した上で利他行動のみを進化させる場合、与えた資源収奪レベルが低いと利他行動が進化できなかったのに対し、資源収奪レベルがある程度高いと利他行動のレベルが高まることになった。さらに、資源収奪レベルがあまりに高い場合には、個体群が絶滅してしまうことも示された。他方、利他行動不在のまま資源収奪を進化させた場合、資源収奪単独でもそれなりのレベルの資源収奪能力が進化することが分かった。

利他行動と資源収奪がともに進化する状況では、条件によって利他行動も資源収奪も共に高いレベルへと進化することが示された。そうした状況は、利他行動カーネルが資源収奪カーネルより小さい場合に見られ、特に環境中の基本資源量が多く、また個体間の競争が熾烈であるほど、その2つの形質は相関を持ちながら高いレベルまで進化した。シミュレーションによって得られた、 100×100 の2次元格子空間上での個体の分布の1例

を図1に示す。色のついた点に個体が存在しており、各個体の利他行動レベルが色で示されている（赤色が高いレベルの利他行動を示す）。この図に示されるように、利他行動が高まる際には集団に特徴的なクラスター構造が現れた。またその場合、クラスター間では利他行動レベルのばらつきが大きい、それぞれのクラスター内では利他行動レベルのばらつきは小さいことがこの図からも見て取れる。

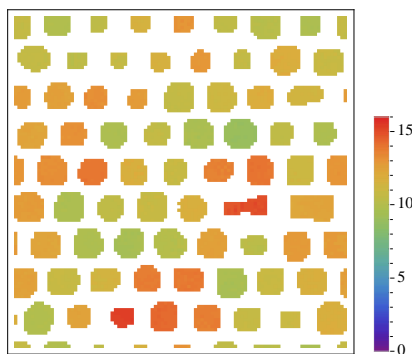


図1 個体の空間分布と利他行動レベル

一連の解析における注目すべき結果として、以下の点が挙げられる。(1)資源収奪レベルは利他行動がなくてもある程度高まりうる、(2)利他行動レベルのみが進化する場合、与えられた資源収奪レベルが高い時に利他行動レベルが高まる、(3)利他行動と資源収奪が共に進化する場合には両形質の間に正の相関が見られる。これらのことから、利他行動の進化は、主として資源収奪が高まることによって駆動されていると考えることができる。そのメカニズムは、利他行動が高いレベルまで進化している時の個体の空間分布からも類推される(図1)。それはすなわち次のようなプロセスである。(1)資源収奪レベルが進化的に高まる、(2)個体間の資源競争の激化により個体の分布がクラスター構造になる、(3)クラスター内では個体間の血縁度が高まる、(4)クラスター内における淘汰ではコストを払う利他行動は不利になるが、クラスター間の淘汰では利他行動レベルの高いクラスターが生き残る。この最後の力学は、階層性のある淘汰と呼ばれ、それは本質的に血縁選択と相同なメカニズムである。

この力学に基づくと、利他行動の進化は、主として資源収奪から利他行動への一方向的な作用により駆動されているということになる。しかしプロセスをより詳細に見ると、利他行動と資源収奪が同時に進化することで資源収奪はより高いレベル達し、またその場合に個体分布に見られるクラスター構造の規則性が強化されていた。これは2つの形質が同時に進化することで、血縁淘汰がより強められることを示唆する。また、資源収奪と利他行動が同時に進化する状況において

のみ、個体群の「進化的自殺」が生じる場合があった(図2)。これは資源収奪から利他行動への一方向的な影響のみでは説明できない。そこでは、2つの形質の間にそれぞれの進化を促進し合う共同効果が働いた結果、資源収奪レベルが高まりすぎて集団の絶滅がもたらされたものと考えられる。

これらの結果は、利己的な性質である資源収奪とそれと逆の性質である利他行動の間での進化的相互作用、さらにそれによってもたらされる個体の空間分布の変化との間の生態-進化ダイナミクスが、コストを伴う利他行動の進化において重要な役割を果たす可能性を明らかにした。

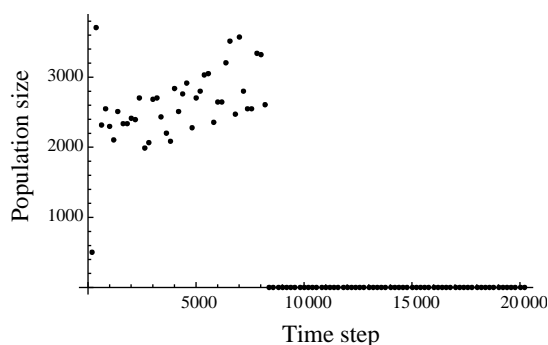


図2 進化的自殺の例

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 8件)

- (1) A. Yamauchi, M. van Baalen, M. W. Sabelis. Spatial patterns generated by simultaneous cooperation and exploitation favour the evolution of altruism. *Journal of Theoretical Biology*, 441:58-67, 2018.
- (2) A. Yamauchi. Joint evolution of interspecific mutualism and regulation of variation of interaction under directional selection in trait space. *Theoretical Ecology*, 10:477-491, 2017.
- (3) Ito, K., J. M. McNamara, A. Yamauchi, A. D. Higginson. The evolution of cooperation by negotiation in a noisy world. *Journal of Evolutionary Biology*, 30:603-615, 2017.
- (4) Kuo, T.-C., S. Mandal, A. Yamauchi, C.-H. Hsieh. Life history traits and exploitation affect the spatial mean-variance relationship in fish abundance. *Ecology*, 97:1251-1259, 2016.
- (5) Ferretti, L., B. Schmiegel, D. Weinreich, A. Yamauchi, Y. Kobayashi, F. Tajima, G. Achaz. Measuring epistasis in fitness landscapes: The correlation of fitness effects of mutations. *Journal of Theoretical Biology*, 396:132-134, 2016.
- (6) A. Yamauchi, M. van Baalen, Y. Kobayashi, J. Takabayashi, K. Shiojiri, M.

W. Sabelis. Cry-wolf signals emerging from coevolutionary feedbacks in a tritrophic system. *Proceedings of the Royal Society series B*, 282:20152169, 2015.

(7) A. Yamauchi, D. Takahashi. Environmental variation does not always promote plasticity: Evolutionarily realized reaction norm for costly plasticity. *Evolutionary Ecology Research*, 16:631-647, 2015.

(8) K. Ito, H. Ohtsuki, A. Yamauchi. Relationship between aggregation of rewards and the possibility of polymorphism in continuous snowdrift games. *Journal of Theoretical Biology*, 372:47-53, 2015.

〔学会発表〕(計 12件)

(1) 山内淳. 植物における細胞質雄性不稔、雄性回復、自殖の共進化. 第 65 回日本生態学会, 2018 年 3 月 15 日~18 日, 札幌.

(2) 永田隼平, 山内淳. 捕食者と被食者の空間分布様式と相互作用スケールの違いが 2 種の個体群動態に与える影響. 第 27 回日本数理生物学会年会, 2017 年 10 月 6 日~8 日, 札幌.

(3) K. Ito, J. M. McNamara, A. D. Higginson, A. Yamauchi. The influence of the error types on the cooperation with negotiation. The International Society for Ecological Modelling Global Conference 2017, 2017 年 9 月 17 日~21 日, 濟州島 (韓国).

(4) 永田隼平, 山内淳. 分布を考慮した捕食者-被食者系個体群動態への連合防衛の影響, 日本生態学会第 64 回全国大会, 2017 年 03 月 14 日~18 日, 東京.

(5) 山岸栄大, Ross Booton, 山内淳. 雌性両全性異株と自家受粉の共進化に関する理論モデル, 日本生態学会第 64 回全国大会, 2017 年 03 月 14 日~18 日, 東京.

(6) 山内淳. 形質マッチングに基づく互惠関係と発生的安定性の Joint Evolution. 日本生態学会第 64 回全国大会, 2017 年 03 月 14 日~18 日, 東京.

(7) 山内淳. Joint evolution of interspecific mutualism and developmental stability under directional selection in trait space. 日本数理生物学会大会, 2016 年 09 月 07 日~09 日, 福岡.

(8) 山岸栄大, Ross Booton, 山内淳. Joint evolution of cytoplasmic male sterility and selfing rate in plant. 日本数理生物学会大会, 2016 年 09 月 07 日~09 日, 福岡.

(9) A. Yamauchi. Evolution of interspecific trait-matching mutualism under directional selection in trait space. 10th European Conference on Mathematical & Theoretical Biology and SMB Annual Meeting, 2016 年 07 月 11 日~15 日, ノッチンガム (イギリス).

(10) A. Yamauchi. Spatial patterns generated by simultaneous cooperation and exploitation favor the evolution of altruism. International Workshop on Advanced Future Studies, 2016 年 03 月 14 日~16 日, 京都.

(11) T. Yamagishi, R. Booton, A. Yamauchi. The joint evolution of gynodioecy and selfing. 2015 Joint Meeting of JSMB and CJK Colloquium on Mathematical Biology, 2015 年 08 月 26 日~29 日, 京都.

(12) A. Yamauchi, M. van Baalen, W. Sabelis. Spatial patterns generated by simultaneous cooperation and exploitation favour the evolution of altruism. 2015 Joint Meeting of JSMB and CJK Colloquium on Mathematical Biology, 2015 年 08 月 26 日~29 日, 京都.

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

取得状況(計 0件)

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山内 淳 (YAMAUCHI, Atsushi)

京都大学・生態学研究センター・教授

研究者番号: 40270904