

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 6月 9日現在

機関番号：12702

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2011～2012

課題番号：23870009

研究課題名（和文） 高次血縁度から理解する社会性進化理論

研究課題名（英文） Social evolution theory via higher order relatedness

研究代表者

大槻 久 (OHTSUKI HISASHI)

総合研究大学院大学・先導科学研究科・助教

研究者番号：50517802

研究成果の概要（和文）：他の個体に生存・繁殖上の利益を与える利他行動の進化を説明する理論の一つに血縁淘汰理論がある。従来二個体間の血縁に専ら着目していたこの理論を、三個体以上の血縁者間の相互作用も扱えるよう拡張した。その為に、二個体間の遺伝的近さを測る指標である血縁度を、三個体以上の遺伝的近さも扱えるように高次血縁度として一般化した。また応用例としてバクテリア間の化学コミュニケーションであるクオラムセンシングを取り上げ、これが個体間の高い血縁度の元で進化することを明らかにした。

研究成果の概要（英文）：Kin selection is one of the theories that explains the evolution of altruism, which means a behavior that benefits other individuals in terms of survival or reproductive success. I have extended this theory, which originally concentrated on kinship between two individuals, to incorporate interactions of more than two individuals. For that purpose, I have generalized genetic relatedness for two individuals to a higher order one which represents genetic similarity of three individuals or more. As an application, I have studied quorum sensing, a form of microbial communication by chemical signals. I have shown that quorum sensing evolves under the existence of high genetic relatedness between individuals.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2011年度	700,000	210,000	910,000
2012年度	1,100,000	330,000	1,430,000
年度			
年度			
年度			
総計	1,800,000	540,000	2,340,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：協力の進化・血縁度・血縁淘汰・進化ゲーム・クオラムセンシング

## 1. 研究開始当初の背景

(1) Hamiltonによって提唱された血縁淘汰理論は社会生物学に大きな進歩をもたらした。とりわけ、他の血縁個体の適応度を血縁度と呼ばれる数値で重みづけして、あたかも自分の適応度の一部であるかのようにみな

す包括適応度の概念は、一見すると適応的でないように見え利他行動などの社会行動の進化を直観的に説明することを可能にした。しかしながら、近年になってNowakら(2010)が批判するように、その適用限界についての議論が再燃している。特に問題となっている

のは、従来の Hamilton 以来の理論が仮定してこなかった非相加的、非線形的な社会相互作用が含まれる場合であり、こういった状況下では、包括適応度を用いた考え方が有効であるかは不明である。この原因は主に、複雑な状況を無視してきた理論の未整備にある。社会性を示す多くの生物種で、その社会的相互作用は二個体間にとどまるものではなく、三個体以上からなる相互作用を多く含む。しかし既存の理論では、複雑な社会的相互作用を多数の二個体間の相互作用の和として記述できる場合しか解析ができず、より一般的な理論の構築が急務である。そのためには二個体間の血縁度のみならず、より一般の個体間に対しても血縁度に相当する概念を定義し、この高次血縁度を基盤とする新しい社会性進化理論の構築が待たれるところである。

Nowak ら (2010) による血縁淘汰理論の根拠を批判する論文の評価は、必ずしも進化生物学コミュニティで一貫しているとは言えない。その理由の一つに、包括適応度理論の適用限界が今まで明示されてこなかったことが挙げられる。したがって従来の二個体間の血縁度の枠内で理論的に調べられることの範囲、および高次の血縁度を用いて調べられることの範囲の二つを明らかにすることで、この血縁淘汰理論を巡る一連の議論に決着をつけることができると考えられる。

(2) クオラムセンシング (quorum sensing) とは微生物における化学コミュニケーションの一種で、オートインデューサーと呼ばれる拡散性の物質を生産し、また同時に自らの周囲のオートインデューサー濃度を感知することで、周囲の同種個体密度に応じた物質生産をする仕組みである。例としては緑膿菌のバイオフィーム形成が挙げられる。緑膿菌はオートインデューサーとしてアシル化ホモセリンラクトン (AHL) を生産する。この AHL は細胞膜を自由に貫通できる物質であり拡散性を持つので低濃度の際は細胞外に拡散してしまうが、周囲に同種個体数が増えて高濃度になると転写活性化因子との結合が促進され、その複合体が遺伝子のプロモーター領域に結合することでターゲットとなる遺伝子の転写が活性化される。例えば多糖類の生産が活性化され個体同士が密着してできるバイオフィームは、病原体に高い抵抗性をもたらすと同時に、病気の難治化の原因となる。

しかしながらオートインデューサーの生産および微生物にとって有用な物質 (バイオフィームの例で言えば細胞外多糖) の生産はコストを伴うため、クオラムセンシングの進化的起源は自明ではない。第一に、他者にとって有用な物質をコストをかけて生産することは利他行動であるため、有用な物質の生

産をしない cheater が侵入する可能性がある。また第二に、オートインデューサーの生産においても自らはオートインデューサーを生産せずにコストを回避する cheater の出現が予測される。このように二種類の cheater が存在する可能性がある中で、いかにしてクオラムセンシングが進化してきたかを解き明かすことは、進化生物学のみならず、その医学的応用の観点からも重要である。

## 2. 研究の目的

(1) 本研究では、従来二個体間の遺伝的相関の程度を表す指標として定義されてきた血縁度 (relatedness)  $R$  を一般の  $n$  個体間の血縁度  $R_n$  へと拡張する。得られた血縁度を用いて、多数の個体が社会的相互作用を行う状況における遺伝子頻度動学を記述する一般方程式を導出する。

また、各対立遺伝子の適応度が様々な異なる遺伝子頻度の組に対して与えられた場合、逆にその適応度データから、注目する社会的相互作用がどの程度の非線形性 (= 相加性からの逸脱) を持っているかを推定する血縁度スペクトル分解の手法を提案する。

(2) クオラムセンシングにおいて、オートインデューサー濃度に対する微生物の反応は濃度に対して閾值的であることが知られている。この閾值的反応の進化的起源を解明する。

## 3. 研究の方法

(1) ある関係にある二個体  $i, j$  間の血縁度  $R_{ij}$  は、回帰係数を用いて

$$R_{ij} = \text{Cov}(g_i, g_j) / \text{Var}(g_i)$$

と書くことが出来る。ここで  $g_i, g_j$  はそれぞれの個体の遺伝子型値である。これを応用し、 $n$  個体  $i_1, \dots, i_n$  の間の  $n$  重血縁度として

$$R_n = E[(g_{i_1} - g) \cdots (g_{i_n} - g)] / E[(g_{i_1} - g)^n]$$

を提案する (ここで  $g$  は遺伝子型値の集団平均を表す)。この定義は  $n=2$  の時に従来の (二個体間の) 血縁度に帰着される。

空間構造としては Wright の島モデルのみならず、(ある対称性を持った) 一般のグラフ構造を考え、その上でプレイされる進化ゲームの遺伝子動学を考察する。まず  $n=3$  の時に、上の定義で与えられた三重血縁度が進化動学の表式にどのような形で現れるかを調べ、それに引き続いて、一般の  $L$  人ゲームに対して進化ゲーム動学を多重血縁度  $R_n$  を用いて表す。

また逆に、個体同士がどのような社会相互作用をする場合に、遺伝子頻度動学に多重血縁度  $R_n$  が現れるかを調べ、社会相互作用の性質と高次の遺伝的相関との関係を明らかにする。

(2) オートインデューサー生産をコードする I 遺伝子座と、転写活性化因子をコードする R 遺伝子座の二つを考え、I 遺伝子座には対立遺伝子としてオートインデューサーを生産する遺伝子 I と、そうでない cheater 型遺伝子  $i$  を想定する。また R 遺伝子座には転写活性化因子を生産する対立遺伝子 R とそうでない cheater 型遺伝子  $r$  を想定する。この 2 遺伝子座-2 対立遺伝子系の集団遺伝学モデルを構築し、遺伝子 I と R が進化する条件を解析する。

次にコンピュータシミュレーションを用いて生産するオートインデューサーの量  $a$  と、オートインデューサー濃度に応じて有用物質を生産する reaction norm  $f(a)$  の進化動学を解析し、閾値的な反応が進化する条件を考察する。

#### 4. 研究成果

##### (1)

① Wright の島モデルを含む、一般の空間構造を持った集団における利他行動の進化条件を三重血縁度  $R_3$  の関数として導出することに成功した。

空間の構造としては有限の大きさ  $N$  を持つ多くのゲームに分かれた分集団を考え、ゲーム間のつながりは各ゲームを頂点とするグラフとして記述できるとする。空間構造の対称性を明示的に表現するために、このグラフは数学で言うところの群 (group) の構造を持っていると仮定する。

以上の条件下において、三重血縁度  $R_3$  を用いて利他行動遺伝子の頻度動学を書き表せることを示し、また、仮に利他行動の利益に非線形性が存在する場合でも、Taylor (1992) の先行研究が示したように、空間構造のある集団においては (世代に重なりがないなどのいくつかの仮定をモデルが満たす場合には) 利他行動は進化し得ないことを一般に示した。

また二個体間の血縁度  $R_2$  のみが必要となる従来の場合とは異なり、 $R_3$  が出現する場合には必ずしも進化動学の表式を包括適応度として解釈することはできないことを示した。これは直観的には、例えば二個体が同時に協力した時のみ利益  $d$  が手に入る利得構造を考えると、この利益が自分の協力によるものなのか相手の協力によるものなのか一意に決定することができず、したがって包括適応度の考え方が仮定する「全ての適応度の増減を、自分の行動に還元させる」ことが不可能であるからである。

② Wright の島モデルにおける二人ゲームの研究を  $L$  人ゲームの場合に拡張し、その進化動学を高次血縁度  $R_n$  の関数として記述する事を試みた。まず、提案した高次血縁度の定

義

$$R_n = E[(g_{i1}-g)\cdots(g_{in}-g)]/E[(g_{i1}-g)^n]$$

を用いることを試みたが、これは失敗に終わった。なぜならば例えば  $n=4$  の時、4 個体 X, Y, Z, W の遺伝的相関として上の定義を用いると、X, Y, Z, W の 4 個体が唯一の共通祖先を持つ場合に加えて、X と Y、および Z と W のペアがそれぞれ異なる共通祖先を持つ場合の遺伝的相関も上式は拾う事になり、結果として高次の遺伝的相関の役割を明示的に表した式を得ることができないからである。

そこで  $n$  次血縁度  $R_n$  の新たな定義として、注目した  $n$  個体が単独の共通祖先を持つ確率  $F_n$  を使って

$$R_n = F_n$$

とする場合を試した。その結果、この血縁度を用いると  $L+1$  次までの高次血縁度を用いて  $L$  人ゲームの進化動学を記述できることを発見した。

③次に血縁度スペクトル分解の手法を開発するため、個体間がどのような性質の社会的相互作用をしている際に高次血縁度で表される高階の遺伝的相関が重要となるかを進化ゲーム理論を元に調べた。例えば自分 1 を含めた  $n$  個体  $1, 2, \dots, n$  が何らかの社会相互作用をし、その結果自分には利得 (繁殖力)  $F(a_1, a_2, \dots, a_n)$  がもたらされたとする。ここで  $a_i$  は個体  $i$  の形質を表すとする。そして次の結果を得た。 $F$  が二個体の相互作用の結果の和として

$$F = G(a_1, a_2) + \cdots + G(a_1, a_n)$$

と表される場合、この動学を記述するのに必要な血縁度の最高次数は 2 である。同様に、 $F$  が三個体の相互作用の結果の和として

$$F = G(a_1, a_2, a_3) + \cdots + G(a_1, a_{n-1}, a_n)$$

と表される場合最高次数は 3 である。以下同様に、 $F$  がどのような相互作用の和として記述できるかで必要な血縁度の最高次数が決定されることを見いだした。

(2) 高次血縁度に関する理論的基礎研究を踏まえ、上述の 2 遺伝子座-2 対立遺伝子モデルを解析した。その結果、I 遺伝子座と R 遺伝子座の間に強い連鎖が存在する場合には、個体間の遺伝的相関が高い場合 (= 低次および高次の血縁度がいずれとも高い場合) に、オートインデューサーに対する閾値的反応は血縁選択を通して進化し得る事が分かった。この場合、有用物質生産を開始するためのオートインデューサー濃度の閾値  $m$  は、より高い値に進化していくことが分かった。コンピュータシミュレーションでも同様の結果が得られた。

閾値的反応が進化する条件を探るため、reaction norm  $f(a)$  の進化をコンピュータシミュレーションで調べたが、閾値的反応が進

化する特定の条件を見いだす事は出来なかった。オートインデューサーAHLには自己の合成を活性化するような正のフィードバックループの存在が知られており、閾値的反応はむしろ至近的要因から説明されるべきであることが示唆された。

#### 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2件)

- ①. Wakano, J. Y., Ohtsuki, H. & Kobayashi, Y.  
“A mathematical description of the inclusive fitness theory.” (査読有)  
Theoretical Population Biology (2013) 84, 46-55  
doi:10.1016/j.tpb.2012.11.007
- ②. Ohtsuki, H.  
“Does synergy rescue the evolution of cooperation? - An analysis for homogeneous populations with non-overlapping generations.” (査読有)  
Journal of Theoretical Biology (2012) 307, 20-28  
doi:10.1016/j.jtbi.2012.04.030

[学会発表] (計6件)

- ①. 大槻 久  
”Wright の島モデルにおける進化ゲーム”、ゲーム理論ワークショップ 2013、2013年3月15日、一橋大学マーキュリータワー
- ②. 大槻 久  
”多重公共財ゲーム”、第22回日本数理生物学会大会、2012年9月12日、岡山大学津島キャンパス自然科学研究科棟
- ③. Ohtsuki, H.  
“Game theory and kin selection.” , Conference on “Inclusive fitness: theory and practice” , 2012.7.18, Kavli Royal Society International Centre, UK.
- ④. 大槻 久  
”空間構造と協力の進化”、京都大学学術情報メディアセミナー「生物に学んだ頑健なシステムを目指して」、2012年6月1日、京都大学吉田キャンパス
- ⑤. Ohtsuki, H.  
“ Evolutionary game theory under

spatial structure.” , 第22回 ACP ワークショップ・社会システムに関する数理研究の現状と展望、2011年12月16日、東京大学工学部6号館

[その他]

サイエンスカフェ

“生き物の社会 ヒトの社会”

2012年2月3日、神奈川県三浦郡葉山町レストランタ風亭

ホームページ

<http://bio-math10.biology.kyushu-u.ac.jp/~ohtsuki/>

#### 6. 研究組織

##### (1) 研究代表者

大槻 久 (OHTSUKI HISASHI)

総合研究大学院大学・先導科学研究科・助教

研究者番号 : 50517802

##### (2) 研究分担者

なし

##### (3) 連携研究者

なし