

**科学研究費助成事業 研究成果報告書**

平成 29 年 5 月 15 日現在

機関番号：32682

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2016

課題番号：25870800

研究課題名(和文)生物の多様性の進化的起源を探る新しい数理モデル

研究課題名(英文)New mathematical models for evolutionary origin of biodiversity

研究代表者

若野 友一郎(Wakano, Joe Yuichiro)

明治大学・総合数理学部・専任准教授

研究者番号：10376551

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：生物多様性の進化的起源を探るモデルとして、生物集団が島構造を持つ場合に用いる手法として、モーメント展開法とmeta-population fitness法の両者を用いて、進化的分岐が起きる条件を研究した。その結果、2つの手法は完全に同一の結果を生むことが明らかとなった。また、任意の二人ゲームが作る自然淘汰において、島構造は進化的分岐を常に抑制することを示した。これらの結果は、均質な環境が島状に分断されているときは、そうでないときに比べて、生物多様性の出現は分断化自然淘汰によって促進されないことを示している。

研究成果の概要(英文)：We studied moment-expansion method and meta-population fitness method as models to research the evolutionary origin of biodiversity. We found that the two methods yield exactly the same analytic result. We also found that, under natural selection produced by any two-player games, deme structure always inhibit evolutionary branching. These results suggest that, if homogenous environment is divided into deme structures, the emergence of biodiversity is not enhanced by disruptive natural selection, compared to the case of non-divided populations.

研究分野：数理生物学

キーワード：進化的分岐 進化ダイナミクス 集団遺伝学 繁殖力関数

## 1. 研究開始当初の背景

生物の多様性の進化的起源は、地理的隔離などによる生殖隔離や、分断化自然淘汰などによって説明されている。異質な地理的環境におかれた生物集団が、それぞれの生息地に適した方向へ適応放散し、結果として種分化に繋がるメカニズムは比較的明らかである。一方で、たとえ均質な地理的環境であっても、なんらかのメカニズムで生殖隔離が生じれば、遺伝的浮動によって各集団ごとに異なる方向へ中立進化することも知られており、このような現象は主に集団遺伝学を用いて解析される。一方で、個体の適応度が他者の形質に依存するゲーム的狀況においては、生殖隔離がなくとも、自然選択だけによって集団中の形質分布が自発的に一山から二山、あるいはそれ以上、に分裂しうることが Adaptive Dynamics の理論などによって示された。これは、進化的分岐と呼ばれている。進化的分岐が起こる条件は、解析的に予測されており、この予測を確認するために個体ベースシミュレーションがよく用いられる。進化的分岐をシミュレーションによって確認した研究の多くでは、1万個体以上の個体数を扱っていることが多い。これには、次の2つの理由が考えられる。

①従来の Adaptive Dynamics の理論は、無限集団を仮定して構築されている

②進化的分岐が明瞭に実現するためにはかなり大きい集団が必要であることが経験的に知られている。

さまざまな数理生態学の研究において、単純化のために無限集団仮定が使われている。しかしながら、多くの場合では個体数は 100 から 1000 個体程度あれば十分に大きく、無限集団モデルとの違いは無視できるほど小さい。ところが、進化的分岐の研究では、個体数がさらに大きくなければ、無限集団に基づく解析と一致しない。Wakano & Iwasa (2013) が明らかにしたように、集団サイズが 1000 個体では確率的ゆらぎの影響（遺伝的浮動）が無視できず、200 個体では分岐がそもそも起きない。

なぜ、進化的分岐がおきるためには巨大な個体数が必要なのであろうか。直感的には、これは突然変異の小ささと関係している。形質の進化が起きるためには、突然変異が必要であるが、Adaptive Dynamics の枠組みでは、突然変異の確率も、一回の突然変異でおきる形質の変化も、非常に小さいと仮定されている。突然変異によって生まれた新形質は、祖先形質との差が小さいので、必然的に自然淘汰の強さも小さい。実際に Adaptive Dynamics の理論は、数学的には進化的特異点まわりの摂動論であって、摂動が小さい範囲で成り立つ近似理論である。よって、例えばタカ・ハトゲームのような、強い自然淘汰を考慮することができる状況とは、少し異なっ

ている（ただし、弱淘汰を仮定してゲームのモデルを解くモデルも多く考察されている。これらのモデルは、本研究の対象となる）。一方で、現実の生物集団でも、それを模した個体ベースシミュレーションでも、個体数  $N$  は有限であって、遺伝的浮動の影響は常に存在している。遺伝的浮動の強さは、通常は  $1/N$  程度であり、 $N$  が 1000 個体もあれば小さいと言えるが、上述のように自然淘汰の強さもまた小さい場合は、これが無視できなくなる。自然淘汰・突然変異が弱い状況を考えるということは、遺伝的浮動が相対的に強い状況を考えるということと同じと言える。

## 2. 研究の目的

Adaptive Dynamics の理論は、その発表以来、多くの数理的研究がなされてきた。そして理論的予測の正しさは、ほとんど常に、個体ベースシミュレーションを用いて検証されてきた。しかしながら、多くの理論研究は、無限集団を元にしており、突然変異と自然淘汰だけを仮定している。有限集団の効果（遺伝的浮動）が重要な状況を扱っているにも関わらず、自然淘汰・突然変異・遺伝的浮動の3つの要素間の相互作用を理論的に解明しようとした研究は、単純なモデルならば集団遺伝学において研究されているが、自然淘汰がゲーム的狀況のような複雑な場合には、これまでなされてこなかった。

本研究の目的は、遺伝的浮動をモデルに陽に取り込み、有限集団がもたらす確率的なゆらぎも考慮した進化のダイナミクスの数理モデルを構築し、解析することである。特に、個体ベースシミュレーションだけに頼らず、さまざまな解析手法・近似手法を用いて、シミュレーションで観察される現象を、数理の観点から理解することを目指す。

## 3. 研究の方法

研究遂行のためのシミュレーション環境の構築を行った後に、レプリケーター方程式を用いたモデルの構築と解析を行う。特に、モーメントの発展方程式と呼ばれる数理的手法を主に用いる。解析の主眼は、遺伝的浮動を考慮した進化的分岐の条件を求めることで、生物の多様性の進化的起源を探る新しい数理モデルを提案する。

## 4. 研究成果

まずは、進化的分岐を引き起こす2人ゲームを考え、有限集団効果をシミュレーションで確認した(図1)。また、このゲームから得られるレプリケータミューテータ方程式のモーメント展開を行った。この導出により、形質の平均値の発展方程式(これは Adaptive Dynamics における canonical 方程式に該当する)のほかに、形質の分散の発展方程式を

導出した。

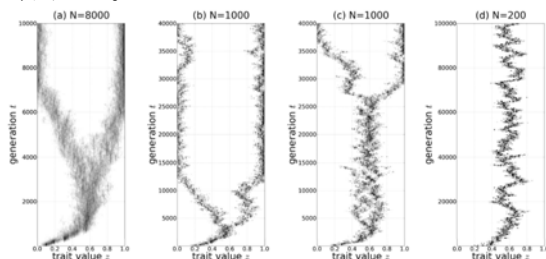


図1：Adaptive Dynamics の枠組みによる個体ベースシミュレーション結果の例  
ここでは、形質値  $z$  が2人公共財ゲームにおける協力の度合いを表す Doebeli et al. (2004; Science 306:859-862) のモデルをシミュレーションしている。縦軸は時間(世代)を、横軸は形質値を表し、 $N$  個体集団における形質値の分布を色の濃さで表現している。まったく同じ相互作用をしても、集団サイズが異なるだけでその振る舞いは大きく異なる。形質分布は、(a) ~ (c) では、最終的には  $z=0$  付近と  $z=1$  付近の2形質からなる二山分布に落ち着く(進化的分岐・多様性の出現)。一方で (d) では、進化的特異点  $z^*$  付近を一山分布のまま揺らいでいる (Wakano & Iwasa 2013)

このようにして得られた形質分散の発展方程式は、自然淘汰による分断化淘汰によって分散を増やす項と、突然変異によって分散を減らす項が含まれている。本研究の主眼は、有限集団効果が作り出す遺伝的浮動によって、分散が減る項の強さを評価することにある。遺伝的浮動によって分散が減るダイナミクスは、統計学において母集団から標本集団を抽出したとき、標本集団の分散が標本サイズに依存して母集団の分散よりも小さくなるメカニズムと完全に同一である。正規分布を仮定する標準的な手法では、標本集団の分散はカイ二乗分布に従い、その平均値を解析的に求めることができる。この手法を用いて、有限集団サイズ  $N$  が進化的分岐にもたらす影響を定量的に評価した結果、無限集団モデル(すなわちこれまでの Adaptive Dynamics の標準モデル)に追加すべき補正項を導出した。また、進化的分岐を分散が一定の閾値を超える現象と捉え、その確率的な振る舞いを記述する確率微分方程式を記述することにより、分岐が起きるまでの期待時間を解析的に評価した。シミュレーションとの比較によって、我々の近似的解析手法は、一定の誤差の範囲でシミュレーション結果をよく再現した。

続いて、集団が均質な部分集団に分かれている場合、すなわち島構造をもつ場合の進化的分岐について同様の解析を試みた。この解析では、偏微分方程式であるレプリケータミューデータ方程式を仮定せず、個体ベースの記述のままに分散の発展方程式を導出した。すなわち、分断化淘汰、突然変異、遺伝的浮動

を同時に記述するモデルである。島構造を持つ集団の平均形質値の発展方程式は、血縁選択の分野でよく知られる Price 方程式となる。実際に我々の解析によって、Price 方程式や Hamilton 則に該当する項が、1次の自然選択の項として現れた。分散の発展方程式を得るには、2次の自然選択の項を考える必要がある。島構造をもつとき、2次の項は、自然選択が適応度に直接影響する2次の項のほかに、適応度への1次の影響と、血縁度(すなわち島内の個体間の統計的な近さ)への1次の影響の積の項を考える必要があることが明らかとなった。すべての影響を考慮して分散の発展方程式を導出し、そこから進化的分岐が起きる条件式を導出することに成功した。その結果は、個体ベースシミュレーションを良く説明した (Wakano & Lehmann 2014)。

続いて、集団が島構造を持つとき、進化的分岐は起きやすくなるのか、起きにくくなるのかを明らかとする研究を行った。また同時に、正規分布によるモーメントクロージャの方法とは別の方法である、meta-population fitness 法を用いた解析を行うことで、同じモデルを解析する2つの手法が、完全に同一の理論式を生み出すのか、あるいは二つの手法は近似的にしか一致しないのかを調べた。meta-population fitness 法では、狭い意味での適応度ではなく、繁殖力関数で結果を記述するのが自然である。そこで、繁殖力関数の微分係数を用いて、進化的分岐が起きる条件式を導出した。モーメント展開法と meta-population fitness 法は、全く同一のモデルに対して極めて複雑な(数式で書くと1ページ近い)条件式を最終的に作り出すが、その2つは完全に一致することを確認した。2つの方法が暗に仮定する内容は異なっているため、その2つが完全に同じ結果を生むことは、どちらの方法も正しいか、同じように間違えていることを意味している。特定のゲームを仮定したシミュレーション結果と理論式はよく一致することから、どちらの方法も正しいことが示唆された。また、この研究では、任意の2人ゲームが作り出す分断化淘汰について、集団が島構造を持つとき、進化的分岐は起きにくくなることを証明することに成功した。同時に、3人以上のゲームが作り出す分断化淘汰については反例を作ることができ、集団が島構造を持つとき、進化的分岐は起きにくくなると一般には結論できないことも明らかとした (Parvinen, Ohtsuki, Wakano 2017)。

## 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4件)

- ① Wakano JY & Iwasa Y (2013)  
Evolutionary branching in a finite population: Deterministic branching versus stochastic branching.  
Genetics 193:229-241.  
査読有
- ② Wakano JY & Lehmann L (2014)  
Evolutionary branching in deme-structured populations  
Journal of Theoretical Biology 351:83-95  
査読有
- ③ Mirrahimi S, Perthame B, & Wakano JY (2014)  
Direct competition results from strong competition for limited resource.  
Journal of Mathematical Biology 68:931-949  
査読有
- ④ Parvinen K, Ohtsuki H, & Wakano JY (2017)  
The effect of fecundity derivatives on the condition of evolutionary branching in spatial models  
Journal of Theoretical Biology 416:129-143  
査読有

[学会発表] (計8件)

- ① Wakano JY & Iwasa Y  
Evolutionary branching in a finite population: deterministic branching vs. stochastic branching.  
ReaDiLab meeting, Carry-le-Rouet, France, 2013 June
- ② Wakano JY  
Adaptive dynamics and its application to structured populations  
Workshop "Inclusive fitness and game theory", Arolla, Switzerland, 2013 June
- ③ Wakano JY  
Evolutionary branching in structured populations.  
ReaDiLab meeting, CIRM Luminy, France, 2014 June
- ④ Wakano JY  
Evolutionary branching in structured populations  
日米合同数理生物学国際大会(口頭発表), 大阪, 2014年7月
- ⑤ 若野友一郎  
生物進化のダイナミクスとその数理解析  
日本数学会・応用数学分科会・特別講演(招待講演), 東京, 2015年3月
- ⑥ 若野友一郎  
空間構造のあるモデルにおける進化的分岐  
第12回生物数学の理論とその応用(遷移

過程に現れるパターンの解明に向けて)  
特別講演(招待講演)。京都, 2015年11月

- ⑦ Wakano JY  
The effect of stochasticity in adaptive dynamics  
Stochastic and Deterministic Models for Evolutionary Biology, BIRS-CMO workshop, Oaxaca, Mexico, 2016 Aug
- ⑧ Wakano JY  
The effect of stochasticity in adaptive dynamics  
International conference for Korean Mathematical Society 70th Anniversary, Seoul National Univ, Korea, 2016 Oct

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

若野 友一郎 (WAKANO Joe Yuichiro)  
明治大学総合数理学部・准教授  
研究者番号: 10376551