

令和 6 年 4 月 25 日現在

機関番号：17102

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2023

課題番号：19K16242

研究課題名（和文）新世界ザル色覚多型維持に関する、個体間相互作用に着目した新仮説の検証

研究課題名（英文）Testing a game model on the stable polymorphism of colour vision in callitrichid species

研究代表者

関 元秀（Seki, Motohide）

九州大学・芸術工学研究院・助教

研究者番号：30647409

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,300,000 円

研究成果の概要（和文）：新世界ザル色覚やショウリョウバッタ対捕食者シグナル発信行動では、雌雄差と同性個体差が維持されている。これら多様性がどのような仕組みで維持されているか仮説を立て、数理モデルを用いて仮説の妥当性を検討した。新世界ザルは、もともとは赤と緑を区別できる個体が採餌で有利だが、赤と緑を区別しない個体も状況学習により最終的には同程度の採餌ができるようになるという仮定の下でモデルを分析し、フィールドデータと矛盾しない結果を得た。ショウリョウバッタでは、シグナルが発信者自身の被捕食率だけでなく近隣個体の被捕食率も下げる効果がある場合に、シグナルを発信する個体としない個体が共存しうることを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

新世界ザル色覚多型は従来、超優性によって保たれているという説が支配的であったが、実証研究から赤と緑を区別できる個体と区別しない個体の間に採餌成績の差がないことが示唆された。今回の数理モデル研究では、赤と緑を区別しない個体が後天的学習によって赤と緑を区別できる個体と同程度の採餌ができるようになる場合でも、学習効率が集団の各タイプの頻度に依存する場合は多様性が維持されることがわかった点に学術的意義がある。

研究成果の概要（英文）：Intersexual difference and same-sex individual difference are maintained in New World macaque colour vision and in grasshopper antipredatory signalling behaviour. We examined the validity of our hypotheses on mechanisms maintaining these diversities using mathematical models. In New World monkeys, the model was analysed under the assumption that individuals that can originally distinguish red from green have an advantage in foraging, but that individuals that do not distinguish red from green will eventually be able to forage to the same extent through situational learning, and results were consistent with field data. In the grasshopper, we showed that signalling and non-signalling individuals can coexist if the signal has the effect of reducing the predation rate of not only the sender's own predation rate, but also that of neighbouring individuals.

研究分野：数理生物学

キーワード：数理モデル ゲーム理論 性的二型 同性内多型 性染色体

1. 研究開始当初の背景

哺乳綱(哺乳類)動物の多くの色覚遺伝システムは2色覚システムであり、例外的にヒトを含む狭鼻猿類で3色覚システムが進化した。狭鼻猿類の近縁・広鼻猿類の多くは2色覚個体と3色覚個体が混在するシステムに従う。X染色体上の単一の色覚関連遺伝子座でアレル多型が維持されており、ヘテロ接合型メスが3色覚に、ホモ接合型メスと全オスが2色覚になる(図1; Kawamura, 2016)。

		アレル数が2の種	アレル数が3の種
メス	ヘテロ (3色型)		
	ホモ (2色型)		
オス (2色型)			

図1 2色覚と3色覚が混在する遺伝システム

色覚システムの適応進化メカニズム(究極要因)に関して、以下の仮説がかつて研究者たちの事実上の標準仮説であった。昼行性で果実を主要栄養源とする生物種では緑色(葉)と赤~黄色(熟した果実)を瞬時に識別できる3色覚個体が2色覚個体よりも常に適応的である(図2)。よって、やがて3色覚システムへ進化する。混在システムはその過渡期に一時的に現れ、ヘテロ優性によりアレル多型が保持されるが、最終的には遺伝子重複で3色覚システムへ収斂進化する。



図2 緑の葉と赤い果実

しかし上記仮説は、広鼻猿類の実証データに矛盾することがわかってきた。第一に、果実採食について有意差はみられない(e.g., Hiramatsu et al. 2008)。第二に、無脊椎動物(もうひとつの主要栄養源)採食関連については2色覚個体のほうが好成績である(e.g., Melin et al. 2010)。第三に、ホエザル属を除く系統で現在まで遺伝子重複が起こらず、混在システムのままである。混在システムは必ずしも過渡的なものであるとは限らず、生態・環境条件によっては3色覚システムよりも進化安定的であるのかもしれない。

2. 研究の目的

本研究は「3色覚個体を観察することで2色覚個体の採餌効率が上昇する」という仮説の妥当性を、数理モデルを用いて検証した。また開発したモデルを応用して、広鼻猿類色覚のように性的二型と同性内多型がみられる別の現象についても分析を試みた(4章参照)。

3. 研究の方法

数理モデルを開発した。離散世代無限集団でX染色体に2つの対立遺伝子GとRが存在する状況をモデル化した。メス個体の採餌効率は先天的にはヘテロ個体(GR)が2種類のホモ個体(GG, RR)よりも高いが、ホモ個体は学習によって採餌効率を高めることができる。学習はヘテロ個体を観察することによって進むため、学習効率はヘテロ個体の頻度に正に依存する。

4. 研究成果

対立遺伝子Rの頻度を p とする。学習が起きない場合、進化的に安定な対立遺伝子頻度の平衡状態はただ1つで、 $p = 1/2$ である(図3上)。この平衡状態上に限らず常に、ヘテロ個体の適応度がホモ個体の適応度よりも高い。

学習が起き、かつ学習効率が十分な場合、上述の平衡状態は不安定となり、新たに2つの進化的に安定な状態が存在するようになる(図3下)。安定平衡状態においては、ヘテロ個体の適応度とホモ個体の適応度が等しくなる。

以上の結果は、前述の実証研究の結果と矛盾しないものであり、仮説の妥当性が確かめられた。学習ありモデルの平衡状態において、遺伝子重複が起きたとしても中立であり、混在システムが不安定になることはない。

なお図3は、GGとRRの適応度は学習前も学習後も等しい場合である。これらが等しくない場合の平衡状態の対立遺伝子頻度も数値計算によって得ることができる。フィールドで適応度を測ることは対立遺伝子頻度を測る事よりも難しいため、本モデルを用いて対立遺伝子頻度から各遺伝子型個体の平均適応度を推定するという応用も期待される。

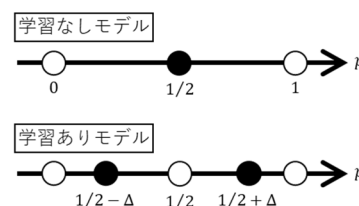


図3 遺伝子頻度平衡状態

< 応用研究 >

ショウリョウバッタのオスは捕食者から逃避する際にキチキチという音(シグナル)を発信することが知られており、一方メスは発信しない。これまで全てのオスが逃避時に発信すると考えられていたが、近年の実証研究で逃避時に発信しないオスが相当数存在することがわかった(Kuga & Kasuya 2021)。発信するオスとししないオスのその他の形質にはいずれも有意差がなく、逃避時

に発信する方が有利なオスと、しないほうが有利なオスが存在するという仮説は妥当性が低い。

本研究では「逃避時にシグナルを発信した個体自身の被捕食率は下がり（個体効果）さらに周りの個体の被捕食率も下がる（集団効果）。ただしシグナル発信できるように体の器官を形成・発達させるためコストがかかる」と仮定し、集団効果によって性的二型や同性内多型が維持されるかどうかを、色覚多型で開発したモデルを改訂したものをを用いて分析した。

モデルは器官形成コストに雌雄差がある場合を記述できるよう構築した。ショウリョウバッタはメスの体サイズがオスより顕著に大きいことを論拠に、以降ではメスのほうが高コストであるとする。

まず集団効果がなく個体効果が相対的に低ければ、両性全個体が発信しない平衡状態が唯一進化的に安定である。個体効果を高くしていくと、進化的に安定な状態は、オス全個体が発信しメス全個体が発信しない状態にシフトし、さらに個体効果が高ければ両性全個体が発信する状態が唯一安定となる。

ここで集団効果もあるとして前記同様の数値実験をすると、両性全個体が発信しない状態から、まずオスの一部が発信する状態へとスイッチすることがわかった。この状態では、発信しないオスは、コストを払って発信するオスがもたらす集団効果にフリーライドしていると解釈される。シグナルの効果をより高くしていくと、オス全個体が発信する状態、オスに加えてメスの一部が発信する状態、オスもメスも発信する状態が、この順に唯一安定となることがわかった（図4左；Kuga, Seki et al. 2021）。

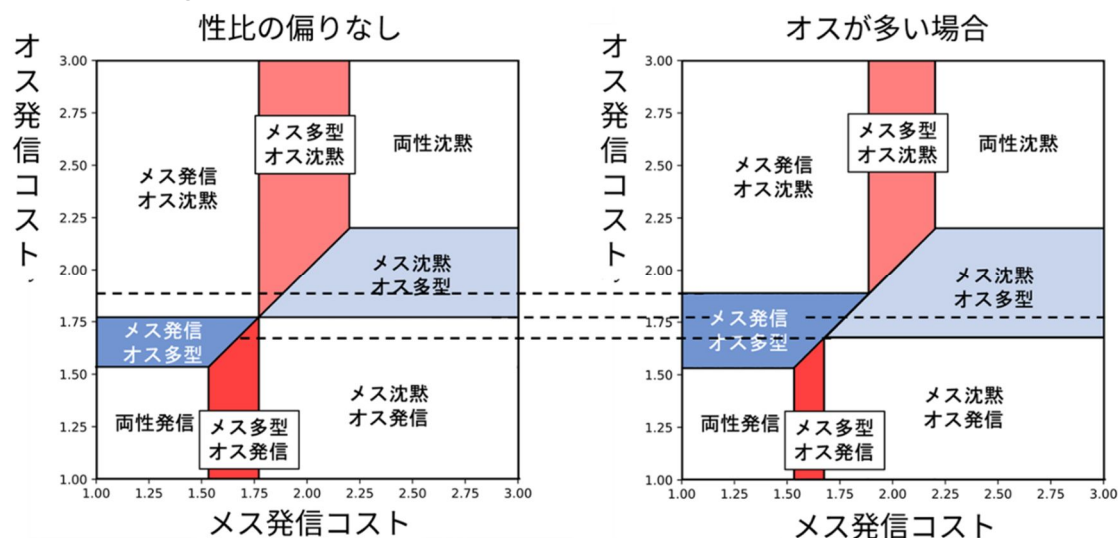


図4 メス発信コストとオス発信コストの値によって決まる進化安定な平衡状態

また前述の体サイズの雌雄差と出生性比理論から、ショウリョウバッタはオスのほうが個体数が多いと予測される。性比の偏りがシグナル発信行動の進化に与える影響を調べたところ、個体数が多いほうの性で多型が維持されやすくなり、少ない方の性で多型が維持されにくくなることが分かった（図4右）。

まとめると、ショウリョウバッタでオスの一部のみが逃避シグナルを発信するのは、シグナルに個体効果に加えて集団効果があり、発信のための器官形成コストがメスのほうが大きく、さらに性比がオスに偏っているからであると考えられる。本課題研究で開発されたモデルは、性的二型と同性内多型がみられる諸現象に応用可能である。

<引用文献>

- Hiramatsu, C., Melin, A. D., Aureli, F., Schaffner, C. M., Vorobyev, M., Matsumoto, Y., & Kawamura, S. (2008). Importance of achromatic contrast in short-range fruit foraging of primates. *PLoS One*, 3(10), e3356.
- Kawamura, S. (2016). Color vision diversity and significance in primates inferred from genetic and field studies. *Genes & genomics*, 38(9), 779–791.
- Kuga, T., & Kasuya, E. (2021). Mechanism of sound production by the Chinese grasshopper *Acrida cinerea* (Orthoptera: Acrididae) during flight. *Entomological Science*, 24(4), 410–420.
- Kuga, T., Seki, M., Kasuya, E., & Satake, A. (2021). An evolutionary game model of sex-dependent antipredator signaling. *The American Naturalist*, 198(4), 489–505.
- Melin, A. D., Fedigan, L. M., Young, H. C., & Kawamura, S. (2010). Can color vision variation explain sex differences in invertebrate foraging by capuchin monkeys? *Current Zoology*, 56(3), 300–312.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件／うち国際共著 0件／うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Kuga Tatsuru, Seki Motohide, Kasuya Eiiti, Satake Akiko	4. 巻 198
2. 論文標題 An Evolutionary Game Model of Sex-Dependent Antipredator Signaling	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The American Naturalist	6. 最初と最後の頁 489 ~ 505
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1086/715745	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 0件／うち国際学会 0件）

1. 発表者名 石田 巽之, 関 元秀
2. 発表標題 対捕食者信号のオス内多型はオスがメスより多い種で進化しやすい
3. 学会等名 第39回個体群生態学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 石田 巽之, 関 元秀
2. 発表標題 性的二型や同性内多型がみられる対捕食者信号の進化に性比の偏りがもたらす効果
3. 学会等名 第32回日本数理生物学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 関 元秀
2. 発表標題 対捕食者シグナルの進化ゲームモデル
3. 学会等名 ゲーム理論ワークショップ2021
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 久我立，粕谷英一，関元秀，佐竹暁子
2. 発表標題 対捕食者信号の進化に性差をもたらす要因：ショウリョウバッタに注目した進化ゲームモデル
3. 学会等名 2020年度日本数理生物学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 関 元秀
2. 発表標題 Game theoretical approach to explain polymorphism in the colour vision of New World Monkeys
3. 学会等名 個体群生態学会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------