

学 位 論 文 題 名

性比と分散率の決定要因に関する理論的解析

および個体群構造の推定法

学位論文内容の要旨

生態学とその関連分野—行動学、進化学、集団遺伝学、個体群生態学などの基礎分野、および農学、野生動物管理学、環境保全学などの応用分野においては、小個体群間のつながり、ひいては個体群の全容を推定・把握することがきわめて重要である。しかしながら実証研究において、個体群の構造を定量的に把握することは、多くの場合技術的に大きな困難を伴う。比較的小さな動物については個体にマークすることや再捕獲の困難さ、また比較的大きな動物については、その世代時間が長いことから、生涯にわたる移動や生死を数多くの個体で追跡することは困難である。

本研究の目的は、このような観点から直接に計測することの困難な個体群構造の推定方法を開発することである。そのために、特に個体群構造と密接な結びつきを持つ性比（母親による両性の子どもへの投資比）と小個体群からの個体の分散率をとりあげ、まず様々な構造の個体群に期待される進化的安定状態の理論的解析を行なった。

性比を偏らせる要因について従来多くの論議があったが、あるESS（進化的安定戦略）に含まれる要因すべてを抽出した研究はこれまでなかった。本研究ではパッチ状に構造化した個体群に有り得るすべての生活史を想定して、7つのESSを算出した。この7つは、オスの分散範囲がメスより小さいようなLMC（局所的配偶者競争）モデルと、逆にメスの方の分散範囲が小さいようなLRC（局所的資源競争）モデルを含み、他の5つは本研究で新しく提出するESS解である。これら7つのESS解それぞれを、仮定された生活史のパターンに従って要因の項に分割することにより、各ESSが含むすべての要因に関する理論解を得ることができた。これにより性比を偏らせる要因を、①息子間競争率、②娘間競争率、③近親交配により娘に与えられる遺伝的「ボーナス」、および④異なるメスの体を運び手とした同祖精子集団どうしの競争率の4つであることを明示した。①、②はオス、メスの分散範囲から、③は近親交配率から、また④は息子を配偶者競争に投入する母親数と、娘世代の分散範囲により規定される。親による子への性投資比を偏らせるすべての要因を具体化することにより、任意の個体群構造と生活史パターンについて直接ESSを書き下せるようになり、従来のような微分方程式を解く必要はなくなった。また理論解を構築する際に明らかにしたルールから、個体群構造が同じであっても、生活史のエピソード（交配、両性の分散時期および競争時期）の起こる順序によって、進化的に安定な性投資比が変わるであろうことが示された。

分散率については、ESS性比を求めたのと同様のパッチ状個体群モデルを用いて、母親が息子を小個体群から分散させる場合のESS分散率と子世代のオス自身が

決めるESS分散確率をそれぞれ新しく提出した。このESS解によりパッチからの分散がオスの子ども自身の戦略であるとき、一腹のオス子数（兄弟数）が増えるにつれ、分散率が減少するという結果が予測された。この傾向は、哺乳類や鳥類など一腹子数の比較的少ない種について顕著になるであろうことが判った。また、その理論的背景として、ある1頭のオスからみて遺伝的利益を同じくする集団の割合： $(\text{自分} + \text{兄弟数} \times \text{血縁度}) / (\text{パッチ内オス数})$ が、一腹子数とともに減少することを示した。これは、分散率のみならず、あらゆる個体間相互作用について、一腹子数の増加とともに子の利己性が増すことを意味しており、進化生物学的にきわめて重要と考えられる。さらにLMCによるオスの分散率として求めた上記のESS解が、小個体群内で競争する血縁集団の数が同じであればLRCによるメスの分散率と等しいこと、集合・離散を繰り返すパッチにおいても、片方の性が常にパッチに留まる持続パッチにおいても同じ解となることを確かめ、一般化した。

性比と分散率がともに血縁間の局所競争の回避のために可変であるとき、両戦略が同時に最適化するような場合の両ESSの組み合わせ（同時最適解）を算出し、そのパラメータ反応性を調べた。性比は分散率に依存して変化するが、分散率は性比に依存しない。同時最適解は分散生存率、パッチ創始メス数、個体群内パッチ数、オス子数の4パラメータに対し、それぞれ特徴的なふるまいを示すが、特にパッチ創始メス数に対し非線形的に反応した。これにより分散率がESSをとるような自然個体群においては、従来の理論研究の結論とは逆に、小個体群が大きくなるにつれ性比がさらに偏る場合の有り得ることが判明した。

以上の結果を踏まえて、現実には測定できるパラメータのみから、測定困難な個体群の全容を推定する方法を開発した。観測できるパラメータは、①小個体群の大きさ、②小個体群からの個体の分散率、③一腹子数、および④性比である。通常、測定が困難であって、しかも小個体群間のつながりと個体群全体の規模を表すようなパラメータとして、分散生存率（ a ）と個体群中にある小個体群の数（ M ）を推定の対象とした。

推定の手順は、以下のようになった。

- 1) 観察対象としている小個体群について、データセットとして上記①、②、③、④を計測する。
- 2) ESS分散率を仮定して得た M と a の関係式に①・②・③（および④）を代入して右下がりの $M-a$ 曲線を得る。
- 3) ESS性比を仮定して得た別の M と a の関係式に①・②・③（および④）を代入して右上がりの $M-a$ 曲線を得る。
- 4) 両曲線の交点として個体群内にある小個体群数、および分散生存率の推定値（ M, a ）を得る。

この方法により、いままで測定することのほとんど不可能であった分散生存率と、個体の分散範囲となる個体群全体の規模を推定できる。また、こうして得た推定値をより確からしいものにする手法として、特定の推定値を得た際に期待される分子レベルのデータとの関係を明らかにした。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 阿 部 永
副 査 教 授 斎 藤 裕
副 査 助 教 授 秋 元 信 一

学 位 論 文 題 名

性比と分散率の決定要因に関する理論的解析

および個体群構造の推定法

本論文は総頁数149頁、図52、表4を含み和文で書かれている。

本研究の目的は、野外の生物個体群の中で、直接に計測することの困難な個体群構造を、計測可能な少数の要素から理論的に推定することである。特に個体群構造と密接な関係を持つ性比と小個体群からの個体の分散率をとりあげ、まず様々な構造の個体群に期待される進化的安定状態の理論的解析を行なった。

性比を偏らせる要因について従来多くの論議があったが、ある進化的安定戦略(E S S)に含まれる要因すべてを抽出した研究はこれまでなかった。本研究ではパッチ状に構造化した個体群にありうるすべての生活史を想定して、新しく提出した5つのE S S解を含む7つのE S Sを算出した。これにより性比を偏らせるものとして自然界に4つの要因があることを明示した。このようにして、親による子への性投資比(性比)を偏らせるすべての要因を具体化することにより、任意の個体群構造と生活史パターンについて直接E S Sを書き下せるようになり、従来のような微分方程式を解く必要はなくなった。また理論解をうる際に明らかにしたルールから、個体群構造が同じでも、生活史エピソードの生起順序によって、進化的に安定な性投資比が変わりうることを示した。

分散率についても、同様のパッチ状個体群モデルを用いて、母親が息子を生息地(パッチ)から分散させる場合のE S S分散率と子世代のオス自身が決めるE S S分散確率をそれぞれ新しく提出した。このE S S解により分散がオスの子ども自身の戦略であるとき、一腹のオス子数が増えるにつれ、分散率が減少するという結果が予測された。また、ある1頭のオスからみて遺伝的利益を同じくする集団の割合が、一腹子数とともに減少することを示した。これは、分散率のみならず、あらゆる個体間相互作用について、一腹子数の増加とともに子の利己性が増すことを意味しており、進化的生物学的視点からもきわめて重要と考えられる。

性比と分散率がともに血縁間の局所的競争の回避のために可変であるとき、両戦略が同時に最適化するような場合の両E S Sの組み合わせ(同時最適解)を算出し、そのパラメーター反応性を調べた。性比は分散率に依存して変化するが、分散率は性比に依存しない。同時最適解は分散生存率、パッチ創始メス数、個体群内パッチ数、オ

ス子数の4パラメーターに対し、それぞれ特徴的なふるまいを示すが、特にパッチ創始メス数に対し非線形的に反応した。これにより分散率がESSをとるような自然個体群においては、従来の理論研究の結論とは逆に、パッチ内小個体群が大きくなるにつれ性比がさらに偏る場合の有り得ることが判明した。

以上の結果を踏まえて、現実には測定できるパラメーター、すなわち①パッチ内小個体群の大きさ、②小個体群からの個体の分散率、③一腹子数、および④性比等の測定から、通常測定が困難で、しかも小個体群間のつながりと個体群全体の規模を表すようなパラメーターとして、分散生存率と個体群中にある小個体群（パッチ）の数を次のように推定することができる。

1) ESS分散率を仮定して得たパッチ数と分散生存率の関係式に上の測定値を代入して両者の関係を示すグラフを得る。

2) ESS性比を仮定して得た別のパッチ数と分散生存率の関係式に同じく測定値を代入し、もう一つの、両者の関係を示すグラフを得る。

3) グラフの両曲線は、一方が増加関数、もう一方は減少関数であるところから、それらの交点として個体群内にあるパッチ数、および分散生存率の推定値を得ることができる。

この方法により、これまで測定することがほとんど不可能であった分散生存率と、個体の分散範囲となる個体群全体の規模を推定できる。また、この推定値は分子レベルの遺伝的多様性を個体群の構造と対比させる上でも有用である。

以上のように、本研究はこれまで実測が困難であった野生動物個体群の全容把握に関して理論的な推定法を開発したもので、生態学、野生動物管理学等の応用分野に資するところきわめて大である。よって審査員一同は最終試験の結果と合わせて、本論文の提出者浦野 知は博士（農学）の学位をうけるのに十分な資格があるものと認定した。