

血縁選択と群選択の関係

北大・農・動物生態
修士2年
小林 和也

進化の三つの条件

- 変異 個体間に形質にバラツキがある
- 遺伝 形質の違いが子供に伝わる
- 選択 形質間で生き残りやすさに差がある

Helping(cooperation)の謎

なぜ生物は他個体に利益を与える行動をとるのか？

アリやミツバチのワーカー

親元に残るヘルパー(鳥など)

何故自分で独立して自分で子供を産まないのか？

↓

自分の子供を残さない形質

真社会性に代表される利他行動が

自然選択で進化可能なのか？

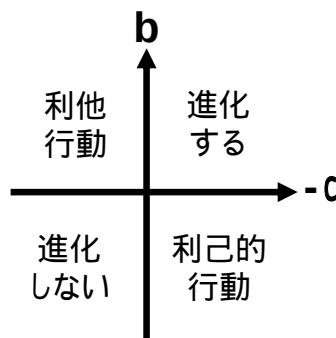
Hamilton則(血縁選択説)

$$W_a - W_s = br - c > 0$$

helpingすることで自分と同じ遺伝子を共有する

他個体がその遺伝子を増やしてくれるなら

利他行動は進化可能



Hamiltonは空間を4つに分割し
 $b > 0$ かつ $-c < 0$ のとき
利他行動と呼んだ

Hamilton 則 (血縁選択説)

$$br - c > 0$$

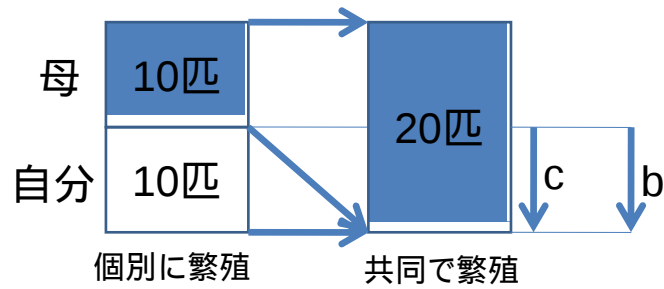
- b 、 c とは？
 - その行動でどのくらい遺伝子コピーが増減するか
 - b = 遺伝子の増分 (受益者が増やした分)
 - c = 遺伝子の減分 (自分が費やした分)
 - その行動をする事でどのくらい変化したか
- $$W_a - W_s = br - c > 0$$

r とは何か？

- Classicな血縁度
 - 兄弟姉妹、従兄弟、親子など
 - 家系図上の血縁関係
 - 兄弟姉妹間で血縁度0.5
 - 親子間で血縁度0.5
- 相手が自分と同じ遺伝子を持っている度合い
 - 相手の形質だけを考え、戦略を想定していない

たとえば

一人で子育てすると10匹の子供が得られます
母親を手伝うと20匹の兄弟姉妹が得られます

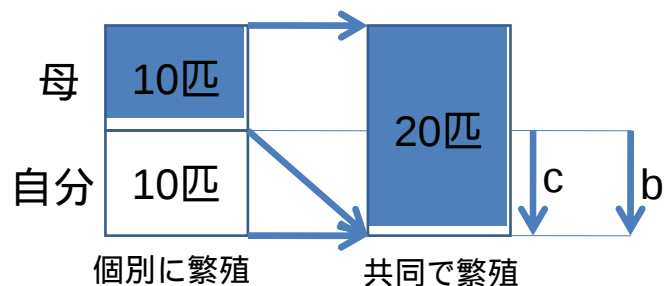


$$br - c = 10 \times \frac{1}{2} - 10 = -5?$$

正しくは

c: 遺伝子の減分

≠ 自分で育てられたはずの子供の数
= 子供の数 × 子供との血縁度



$$br - c = 10 \times \frac{1}{2} - 10 \times \frac{1}{2} = 0 \quad \text{メリットなし}$$

兄弟姉妹との血縁度 自分の子供との血縁度

つまり Hamiltonの血縁選択

$br - c > 0$ は $br - cr' > 0$ と書くべき

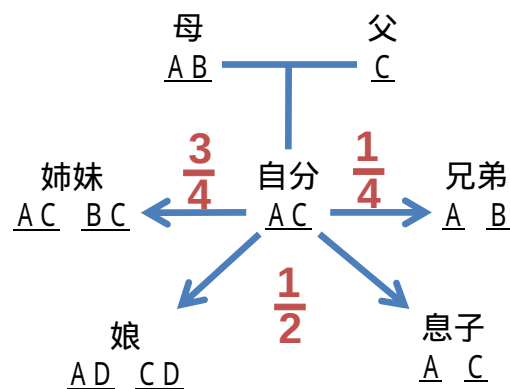
式変形すると

$$\frac{b}{c} > \frac{r'}{r}$$

- 血縁度の比が b と c の比より小さい
- 右辺が小さい or 左辺が大きい

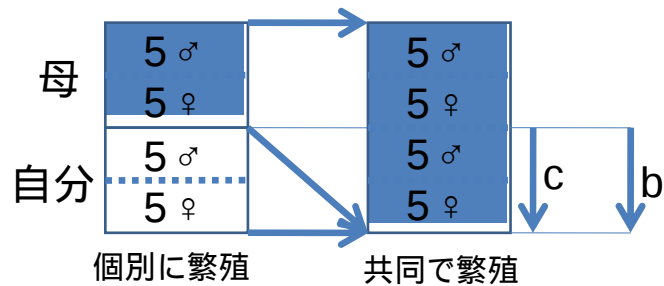
Haplo-diploidの場合

兄弟か姉妹かで r が違う (r' は同じ)



たとえば(性比1:1)

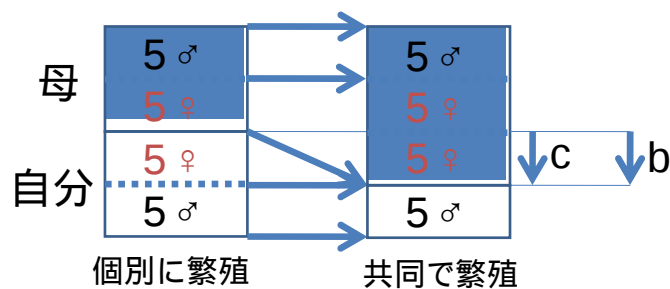
一人で子育てすると10匹の子供が得られます
母親を手伝うと20匹の兄弟姉妹が得られます



$$br - cr' = 5 \times \frac{1}{4} + 5 \times \frac{3}{4} - 5 \times \frac{1}{2} - 5 \times \frac{1}{2} = 0$$

兄弟 姉妹 息子 娘

娘の代わりに妹を増やすと ...



$$br - cr' = 5 \times \frac{3}{4} - 5 \times \frac{1}{2} = \frac{5}{4} > 0$$

姉妹 娘

投資先を娘から妹にするだけで包括適応度上昇

娘の世話より妹の世話が重要！

息子の代わりに弟を増やすと？

$$br - c = 5 \times \underset{\text{弟}}{\frac{1}{4}} - 5 \times \underset{\text{息子}}{\frac{1}{2}} = -\frac{5}{4} < 0$$

♂ 生産に関するコンフリクトの存在

真社会性の謎

何故自分で子供を産まないのか？

= 完全不妊 (♂ も産まない)

もう一つの仮説: 群選択

群選択説

Groupを作ることの効果が重要

Ex. 群れで餌をとる動物

何故群れるのか？

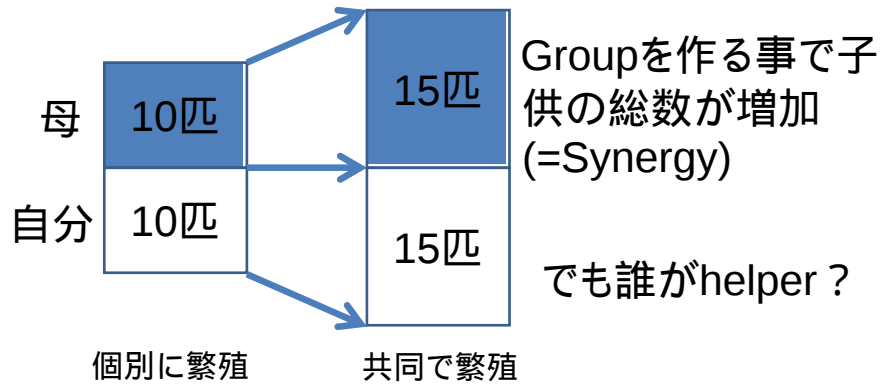
→ 餌の発見効率の向上

外敵に対する見張りの分担 etc.

Group と helping

Groupの効果で子供の総数が増えるのでは？

図にするとこんな感じ

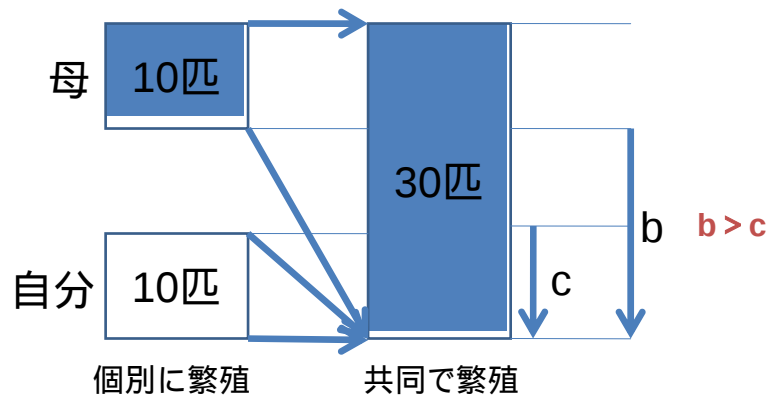


Fletcher & Doebeli (2006)によれば

Carriers that are, on average, at a local disadvantage can still have higher fitness than the population average

つまり「Group内では損をしてるけど個別にやるよりは良い」

つまり



$$br - cr' = 20 \times \frac{1}{2} - 10 \times \frac{1}{2} = 5 > 0$$

血縁選択と群選択

$$\frac{b}{c} > \frac{r'}{r}$$

- 血縁度の比が b と c の比より小さい
- 右辺が小さい or 左辺が大きい
- 群選択は左辺に注目
- 血縁選択は右辺に注目

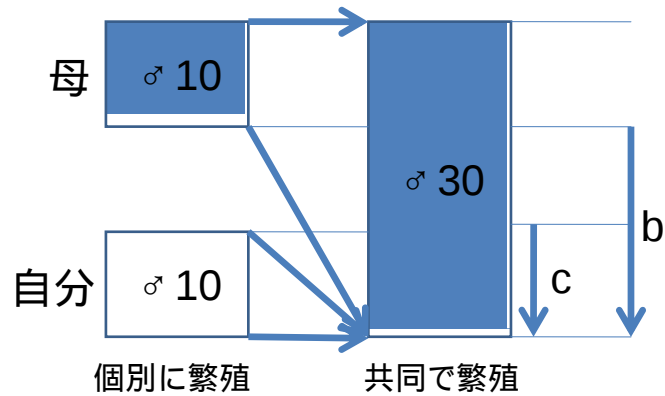
両者は背反ではなく
同じものを違う切り口で見ている

血縁選択と群選択

kin, Synergy, assortment

- Kin : 相手が自分と同じ遺伝子を持っている度合い
血縁度: r を左右する尺度
Interactionする相手が血縁者であるだけで
自分の持つ遺伝子のコピー数が増減する
- 群選択ではgroup内の他個体の形質が重要
 - 相手が自分に利益を与える振る舞いをするか？
→ b や c を決定している要素の一つ
 - 誰と Interaction すべきか
 - Assortment : 組み合わせ
 - Synergy : 相乗効果 (groupが生み出す効果)
他個体に対して投資をしても
自分の直接適応度が上がる事もありうる

Haplo-diploidの♂生産に関して



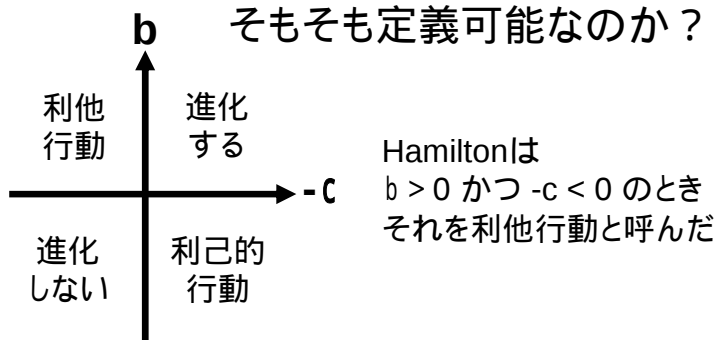
$$br - cr' = 20 \times \frac{1}{4} - 10 \times \frac{1}{2} = 0$$

Diplo-diploidよりも進化しにくい！

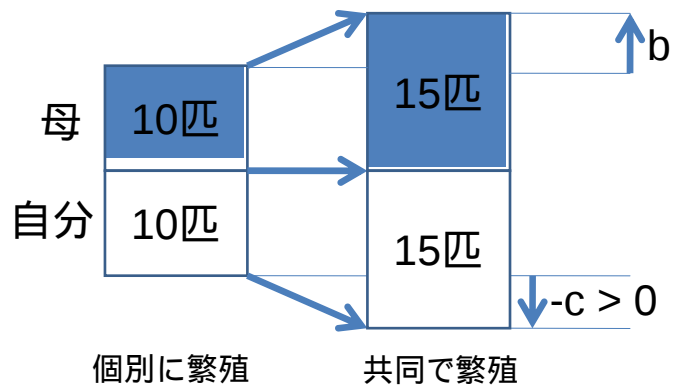
Helping (cooperation)とは何なのか？

行為者がコストを払って
他個体にbenefitを与える行動

きわめてsemanticな問題
そもそも定義可能なのか？



典型的なよくわからない例



自分の直接適応度が上昇する
これって利他行動なのか？

相利共生はhelpingなのか？

- クマノミとイソギンチャク
- イチジクとイチジクコバチ
- アリとアブラムシ
- 大豆と根粒菌

これらはやはり利他行動？

語感的にCooperationではありそう

Helping??

その時のコストって一体なに？

血縁選択説の拡張

- 元々 $-C > 0$ となる領域に対しても扱える
- 間違った捉え方をしにくいよう r' を表記
- 群選択との関係を明示 (b や c の由来)
- コストを再定義
 - $br - cr' > 0$ において $-c > 0$ の時
 - “コスト = 自分の利益” という矛盾を解消
 - 私たちが認識しているコストとは何か？

新しい包括適応度の記述法

$$W_a = Sy_{\leftarrow A}(c)r + Sy'_{\leftarrow A}(c)r'$$

コストは投資したエネルギー
適応度は投資量と Assortment から
Synergy (関数) によって生まれる
自分の子供との血縁度を明示

$$W_a - W_s = Sy_{\leftarrow A}(c)r + Sy'_{\leftarrow A}(c)r' > 0$$

次なる課題

- 新社会性の進化に重要なのは群か血縁か？
 - 背反ではない
 - 不妊の進化には同時に影響することが重要
- 血縁選択によって説明可能な現象は？
 - Haplo-diploidの有用性 (血縁度不均衡)
 - 個体間相互作用すべて
- 群選択は実測可能か？
 - 群れでいる時といない時の比較
 - 行動は変化するだろうか？
 - 利得関数まで実際の生き物で計測できるか？