

静岡大学博士論文

生物進化と持続可能性社会システムの研究：
集団と個の最適化比較

2010年 1月

大学院自然科学系教育部
環境・エネルギーシステム専攻

新田時也

目次

第 1章 本研究の目的	2
第 2章 観光地の荒廃問題に関する均適化理論からのアプローチ	5
2.1 問題の所在	5
2.2 観光地の持続的利用: 唯一の観光地のとき	7
2.3 観光地の持続的利用: 二つの観光地のとき	10
第 3章 生物進化学の考え方: 性比を例として	26
3.1 生物進化学の考え方	26
3.2 問題点の概要	27
3.3 性比研究における ESSの考え方	27
第 4章 繁殖不能のオスが存在する場合の均適性比	36
4.1 目的	36
4.2 先行研究の問題点 ---ESS---	36
4.3 モデルと方法	37
4.4 平均場近似	40
4.5 シミュレーションの結果	41
4.6 結論と考察	47
第 5章 二形のオスが存在する場合の均適性比	48
5.1 目的	48
5.2 先行研究の問題点 ---BOBJ---	48
5.3 モデルと方法	49
5.4 平均場近似	51
5.5 シミュレーションの結果	56
5.6 結論と考察	78
第 6章 要約と結論	80
6.1 要約	80
6.2 結論	82
謝辞	85
引用・参考文献	86

第1章 本研究の目的

21世紀は、環境の時代と言われている。持続ある社会を構築するために、わたしたちが考えていくべき大切なことは何であろうか。それは、「個人の利益(便益)」の最適化を追いかけていくだけではなく、「社会全体の利益(便益)」を増すように、個人の行動をコントロール、ないしは、規制していくことではなかろうか。本研究では、まず環境経済学の立場から、「集団」と「個」の最適性の違いを議論する。次に生物進化学においても、同様な問題、すなわち、「集団選択」と「個体選択」の最適化の違いを議論する。

昨今、「持続ある社会の構築」が広く求められているようであるが、ここで言う、「持続・持続性(sustainability)」とは、一体、いかなる意味であるのか。似かよった言葉に「継続」があるが、この「継続」と「持続」は、次の点で、まったく異なった概念である。つまり、前者においては、ある状態が「つづくこと」(『広辞苑 第四版』)であり、後者においては、ある状態を「たもちつづけること」(前掲書)である。すなわち、「継続」と「持続」の違いは、時間の経過の中、その質的側面を問題としないで「つづく」のが「継続」であり、それを「たもちつづける」のが「持続」である。この点は、「保護」と「保全」の違いにも似通っている。前者は、たとえば、絶滅危惧種の「保護」というように、「気を付けてまもること」(前掲書)の意で使用されるが、後者は、たとえば、歴史的文化財の「保全」というように、「保護して安全にすること」(前掲書)の意で使用される。

このように、「継続」と「持続」、「保護」と「保全」の概念は明らかに異なっているが、その違いをもたらす要因のひとつが、わたしたち、人間の経済行動である。わたしたちの歴史を振り返ってみると、未開の時代からはじまり、文化・文明の進歩と共に、生活空間を「変化」させてきた。生活空間を「環境」と呼ぶならば、その環境に人為的な働きかけをして、環境を作り変えてきたのが、わたしたちの歴史と言ってもよいであろう。とくに、「農業」は、経済行動の中でも、環境への強い働きかけのひとつである。その結果、生活空間である環境は、わたしたちの生命をおびやかすまでになってきている。

このような現状の問題の中で、環境の持続、保全が叫ばれてきている。いわゆる、環境問題への処方箋として、持続、保全の概念が注目されてきているのである。要するに、生命への危機の無い生活空間としての環境を、いかに創造し、それを経済行動の中で、いかに調和をさせながら、持続し、保全させていくのが問われてきているのである。この点が、冒頭に述べた、「持続ある社会の構築」の目指すところになる。

以上、現状の問題点に対しての思いを取り混ぜえながら、導入を述べてきたが、つまり、本研究

の背景には、「生活の発展と環境を、いかに調和をさせながら、わたしたちの社会を持続、保全させていくべきか」という問題意識がある。その社会は個人の集合体であるため、社会全体の利益を増しながら、持続し、保全するためには、どうしても個人の追及する利益を、どこかの段階でセーブする必要があるように思われる。個人の利益を無限に追及していくと、社会全体としては負の利益になるであろうことは、すでに、今日の社会で、だれもが気づいていることであろう。JACES 編(1999)にも述べられていることであるが、持続ある社会・生活システムの構築を目指すためには、たとえば、ゼロ・エミッション(廃棄物ゼロ)システムの構築のように、社会・経済のこれまでのシステムを、環境に調和をさせるように作り変えていく必要がある。しかしながら、個人の利益の追求のみを考えていると、その実現は危ぶまれる。そのためには、社会としての公正水準を共有し、社会全体の利益のために、地球に生きる市民としての公平を考慮しながら、個人の利益追求を規制していくことが必要になってくるであろうということである。

社会全体の利益を増すために、個人は社会の中で、どのように振舞えばいいのであろうか。社会の持続ある発展のために、社会はいかに進化していくべきなのか。このように問題意識は、わたしたち人間社会のあり方に起源するものであるが、本研究では、この点につき、それを、生物の個体数持続をもたらす性比(メスに対するオスの割合)の戦略の有り様となぞらえることでアプローチを行いたい。

では、なぜ、生物の性比なのかというと、性比は、集団選択(群選択)の美しい成功例であるからである(Tainaka, K. et al., 2006)。集団全体の「群」として、群の個体数を持続させるために、「個」の意味とは異なって取られる戦略と考えられるからである。極端に言えば、個としては、いつまでも永らえて生殖を行い、子孫を残したいという欲望を持ちうるだろうが、しかしながら、このような個の欲望を追求していくと、限られた生活空間のパイの中で、個体数は増えすぎ、新規参入も出来ず、ついには、群としての最期を迎えるであろうことは、容易に想像できる。したがって、群の個体数を持続させ、保全させるためには、個の意味とは異なるところの、群の意味が働き、それが性比となって現われてくると考えられる。ほとんどの生物は性比が二分の一であるが、群を持続させ、保全するには、おそらく、この割合が最適なのであろう。すなわち、本研究の目的は、「生物の群の持続・保全を戦略とする性比の不思議を具体事例として取り上げることで、それになぞらえながら、わたしたちの社会と個人についてのあり方」を考察するところにある。

ただし、本研究で取り扱う生物は実際の生物ではなく、コンピューター上に発生させた、擬似的な「生物」とする。しかしながら、空間移動、死亡、出生、繁殖、などをプログラムしたものであるのも、全く実際の動物とは異なるというものではなく、むしろ、実際の動物の生活を極端の単純化し

たものと考えられるので、シンプルな結論が導きやすいという利点がある。

より具体的に述べれば、空間構造を考慮した、縦と横が同じ数の二次元格子を対象とし、格子同士の「無作為(random)」な死亡・出生過程を、コンピューター上で発生させる。つまり、それぞれの格子を生物個体とする。この二次元格子では、近距離相互作用(local)と遠距離相互作用(global)の場合を考える。そして、それぞれの格子間での相互作用による個体密度の時間変化を観測していくことで、「性比の不思議」を解明して行こうとするものである。このシミュレーションは、第4章で「繁殖不能のオスが存在する場合」、および、第5章で「二形のオスが存在する場合」として展開することにする。

それでは、まずは社会科学の立場から、「持続ある社会の構築」を目指すために、わたしたちの社会を取り扱う経済学としては、どのような議論がなされているのかについて、「公共経済学(public economics)」のひとつである「環境経済学(environmental economics)」の考え方を紹介しながら、「共有地としての観光地の荒廃問題」を考えていく。ここで、環境経済学の考え方とは、たとえば、温暖化問題など、さまざまな環境問題を取り扱う中で展開されているものである。

第2章 観光地の荒廃問題に関する最適化理論からのアプローチ

2.1 問題の所在

テーマ・パークのように、有料で楽しめる観光エリアに対して、観光地の中には、フリーパスで誰でも自由に利用できるエリアがある。たとえば、海浜はその好事例である。また、山や川もそうである。このような場所は、観光における「共有地(コモンズ, commons)」と考えられる。昨今、多くの観光客が自由に集まることの出来る共有地としての観光地では、観光地の荒廃、ゴミ問題や生態系の破壊など、環境に関わる問題が引き起こされている。つまり、「観光地が荒らされる」、という問題が生じているのである。たとえば、屋久島における原生林ツアーでは、「観光客が増加してきたことにより、登山道の荒廃やゴミ・トイレの問題など環境面での問題が増大」(鹿児島県離島振興課編, 2003)しており、その対策として、「里のエコツアープログラム(中略)協定に基づく立ち入り制限区域の設定、自然環境モニタリングへの協力など」(メッツ研究所編, 2003)を観光客に求める考えである。世界に目を転じれば、1997年に世界自然遺産第1号に登録されたガラパゴスであるが、その後、観光客が押し寄せ、逆に危機遺産リストに登録されることになった(藤原, 2007)。このような問題が引き起こされている原因は、フリーパスの観光地が公共財、つまり、コモンズと見なされているからであろう。共有地には、観光客が個人の満足を高めようと、競って快適さを求めるために、多くの観光客が押しかけてくる。そのため、観光地のキャパシティが崩れて、観光地の荒廃問題につながるものと考えられる。すなわち、観光客個人の満足追及のままにしておくと、遠からず、共有地としての観光地は衰退をしてしまい、観光客個人の満足自体も満たされなくなってしまうかも知れないとの危惧が生ずる。

本節では、共有地としての観光地で引き起こされる観光地の荒廃・衰退という現状を、モデルを設定して理論的に取り扱うことで考察を行う。たとえば、だれでも自由に利用できるお花見の場所を考えていただきたい。家族でお花見に出かけたとき、他の家族よりも「良い」場所の席取りをして、花を眺めながら楽しみたいと思うであろう。そのため、場所取り競走が起こると考えられる。しかし、良い場所を求めて家族が集まりすぎると、空間的にも環境的にも「不快」を感じ始めるだろう。そこで、ある一部の家族は、それほど「良い」場所ではなくても別の場所(以下、単に「悪い」と言う)に移動をしていこうと予想できる。次節以降、観光地が唯一のときと、観光地が二か所のときで、それぞれ費用対効果を考える。

次節に進む前に、「環境経済学」とは、字義のとおり、「環境」を取り扱う「経済学」である。それでは、「環境」とは何か、ということであるが、『広辞苑 第四版』によれば、環境とは、「人間または

生物をとりまき、それと相互作用を及ぼし合うものとして見た外界。自然的環境と社会的環境とがある」というものである。たとえば、山、川、海、それに、都市や国家、ということになろう。つまり、これらの「環境」と人間の経済行動が相互作用をするのだが、それを主軸に取り上げるのが、環境経済学と言うことである。

それでは、この環境経済学では、具体的に、どのようなテーマが取り上げられているのであろうか。それこそ、今日的な「環境問題」と呼ばれるさまざまなものが、テーマとして取り上げられている。たとえば、「水質汚染に対して、公的事業の対策のあり方」、「洪水対策の河川改修」、などであり、あるいは、「まちづくりプロジェクトの進め方」も、環境経済学の範疇である。

このように、わたしたちの身近な生活空間で起こる諸問題をテーマに取り上げる環境経済学であるが、その誕生の歴史について、簡単に眺めてみたい。

そもそも、理論経済学は、ケネー(François Quesney, 仏, 1694~1774)の『経済表』から始まると言われている。理論経済学は、主観的なそれとはちがひ、客観的な手法で、客観的に取り扱える経済指標、つまり、数字データに重きをおく経済学として進化をしていく。そのため、社会を構成する個人の幸福度(「厚生(welfare)」)さえも数字で表すことを求める中、「厚生経済学(welfare economics)」が発展をしていく。Feldman, A. M. and Serrano, R. (2006)によれば、この厚生経済学とは、個人の幸福と社会のそれとを客観的にとらえるものであり、結果として、「個人の幸福の集積が、社会全体の幸福とはいえない」、「社会全体の幸福を増すには、個人の幸福(所得)の社会への再分配が必要である」という基本定理が導かれた。その社会と個人を対象として発展をしていくのが、「公共経済学」である。公共経済学は、社会を成り立たせる公共財(たとえば、広場、水道、警察、など)の特徴や管理・運営の仕方を問う経済学であり、「環境経済学」は、この公共経済学のひとつとして誕生したものである。すなわち、これまでの経済学では、人為的に作り上げた「財」を対象として、その経済的効果などを議論してきたが、環境経済学は、それまで議論がなされることが少なかった自然物(たとえば、自然景観、など)を積極的に「財」とみなして、経済学的手法で議論を進めようとするものである。先に例示したが、自然景観にしても、観光行動の中での経済財とみなすことで、経済学的手法での分析を可能とさせるにいたった(柴田弘文・柴田愛子, 1995; Stiglitz, J. E., 2000)。

つまり、環境経済学は、人間をとりまくあらゆる環境を対象として、個人の経済行動と社会のそれとの間に生まれてくる「ひずみ」を経済学的手法で吟味し、それに対しての解決策を与えようとする、極めてあたらしい学問のひとつである。

2.2 観光地の持続的利用:唯一の観光地のとき

本節では、植田ほか(1997)で紹介されているモデルをもとに、数値実験を行うことで論じていく。植田ほか(1997)は、共有地としての漁場の問題において、「唯一の漁場」を考え、そこに漁船が参入してくるにしたがって、漁場で何が起こるのかを論じたものである。

さて、今、ある観光地 X があるとし、そこには観光客が自由に参入できるものとする。観光客がある程度多いとき、参入者が増えるごとに、その観光地での一人あたりの「快適さ」 f は減少をしていくと思われるので、次のように仮定する。

$$f = a - bx \quad (2-1)$$

ここで a と b は、正のパラメータである。得られた快適さの単位あたりの金銭的満足度を p としたとき、一人あたりの「金銭的満足度」 S は、

$$S = pf \quad (2-2)$$

と考えられる。また、この観光地へ参入するのに、 c の費用(コスト)がかかるとする。ただし、この費用 c は、参入している総数 x によらず、一定であると仮定する。このとき、一人あたりの「利得」は、

$$S - c = p(a - bx) - c \quad (2-3)$$

と考えられる。

それでは、ここまでの準備の下で、以下、「個人の利得」と「社会の利得」を考え、両者の最適化を考えることにする。

「個人の利得」の最適化

参入者は、自身の利得がプラスになっているかぎり、参入を続けると考えられる。つまり、他が参入をしていて、自身もプラスの利得が見込まれるときには、参入を取りやめて引き返すと言う意思決定は行わないと考えられる。したがって、個人の利得がゼロとなるまで、参入者であふれることになる。つまり、最終的な総数 x_{\max} (個)は、式(2-3)をゼロとおいて、

$$x_{\max}(\text{個}) = \frac{ap - c}{bp} \quad (2-4)$$

たとえば、 $a = 3.0$ 、 $b = 0.2$ 、 $p = 2.0$ 、 $c = 0.5$ とする。ここで、総数 x の単位を百人にした。図 2-1(a)は、個人の利得を追求した場合の金銭的満足度、費用、および利得を表したものである。この図で、参入する人が増えるにつれて、一人あたりの利得は漸次、減少し、参入者が 1400 人以上になると、利得はマイナスに転じている。つまり、個人の利得を追求する行動を行った場合、この観光地では、1400 人が最大になると考えられる。しかしながら、このときに、利得はすでに上がらず、「共倒れ」の危険を呈している。つまり、お花見で良い場所を取ろうとして、他の家族との競争が激化すると、環境的にも空間的にも、不快が増してくると言うことになる。

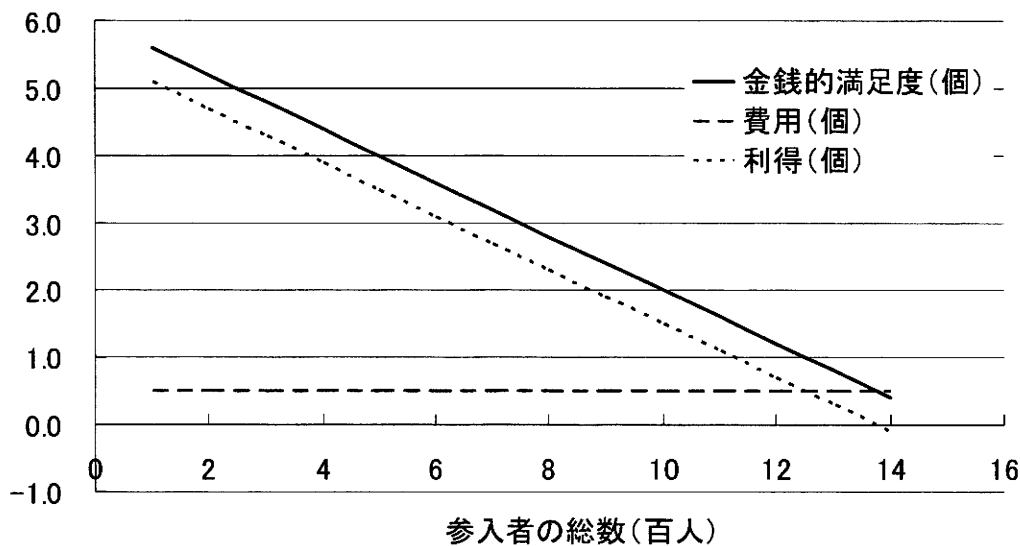


図 2-1(a) 個人の利得を追求した場合の結果。参入者の総数に対して、一人あたりの金銭的満足度、費用、および利得がプロットされている。

「社会の利得」の最適化

次に、全ての参入者の総利得を最大にするケースを考える。全参入者の金銭的満足度は xS であり、また費用の合計は、 cx となる。したがって、この観光地全体での総利得は、

$$(S - c)x = p(a - bx)x - cx \quad (2-5)$$

となる。これを「社会の利得」と定義する。この利得が最大になる総数 x_{\max} (社) は、式(2-5)を x で微分して、それをゼロとおけばよい。すなわち、

$$x_{\max}(\text{社}) = \frac{ap - c}{2bp} \quad (2-6)$$

この式は、最適値 x_{\max} (社) が、ちょうど x_{\max} (個) の半分であることを示している。図 2-1(b) は、前図と同様に、社会の利得を追求した場合の金銭的満足度、費用、および利得である。参加者が増加するにつれて、ある人数までは利得は上昇しているが、その後、減少に転じている。つまり、山型のカーブを示す。社会全体の利得が最大になる時の総数 x_{\max} (社) は、 x_{\max} (個) の場合の半分である 700 人になる。このとき利得が最大となり、この観光地全体での最適な参加数と考えられる。

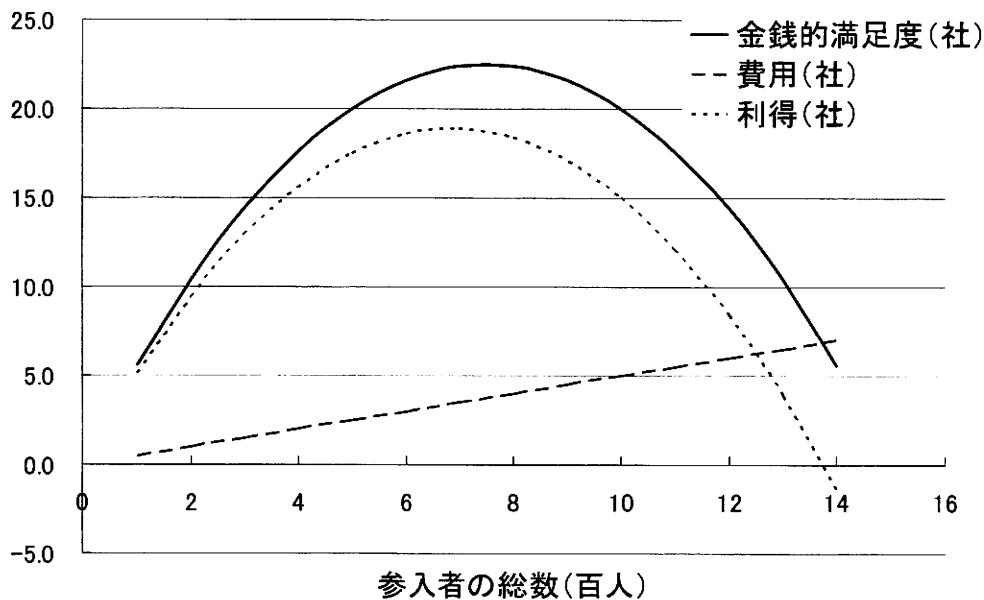


図 2-1(b) 社会の利得を追求した場合の金銭的満足度、費用、および利得。

個人の利得を追求する行動を行った場合には、1400 人まで増加してしまうという結果であった。しかし、社会の利得を最大とするのは 700 人と半分にあたる。あきらかに、ふたつの行動(個人の利得を追求するか、社会全体の利得を守るか)のあいだには、大きな違いがあることがわかる。つまり、個人の利得を追及する行動は、参加者の快適さにとっても、観光地の保全にとっても、不利

になっている。他方、社会全体の利得を最大にする考えで行動をする場合には、個人の利得も社会全体の利得も、どちらとも有利となる。つまり、観光地への入場家族数を制限することが、全体の満足度を高め、過剰参入ともならない一例となっている。

2.3 観光地の持続的利用:二つの観光地するとき

これまでの議論を観光地が二か所ある場合に拡張する。本節での個人的利得は、生態学における理想自由分布(個体選択)の考えを発展的に適用したものである(Fretwell and Lucas, 1970; 巖佐, 1998)。

今、2つの観光地があるとする。観光地Xは、「良い」観光地、つまり、満足度が高い(お花見の例で言えば、桜の木が多いとか満開の時)とし、観光地Yは、「悪い」観光地、つまり、満足度が低いとする。共有地であるので、これら二つの場所には自由に参入できる。つまり、自由に選択ができるものとする。ここで、単位あたりの金銭的満足度 p 、費用 c はモデルを簡略化するために、ふたつの観光地ともに一定としておく。さて、これら二つの観光地に集まる参入者の総数を N 人とし、観光地Xに集まる参入者の数を x 人、観光地Yのそれを y 人とおくと、

$$N = x + y \quad (2-7)$$

を満たす。観光地Xの一人あたりの「快適さ」を f_x 、観光地Yのそれを f_y として、

$$f_x = a_x - b_x x \quad (2-8)$$

$$f_y = a_y - b_y y \quad (2-9)$$

と仮定する。ただし、すべてのパラメータは正であり、かつ、

$$a_x > a_y \quad (2-10)$$

である。この不等式は、観光地Xの方が観光地Yよりも「良い」場所という意味である。観光地Xの一人あたりの「利得」を B_x 、観光地Yのそれを B_y とすると、

$$\begin{aligned}
 B_x &= pf_x - c \\
 &= p(a_x - b_x x) - c
 \end{aligned}
 \tag{2-11}$$

B_y も同様に求めることができ、結果は

$$B_y = p(a_y - b_y y) - c \tag{2-12}$$

となる。

「個人の利得」の最適化

ここまでのモデルの設定から、まずは参入者が、個人の利得を追求する行動をのみ行うと考えて、分析を進める。つまり、個人としての参入者の利得を最大にするように、各々の参入者が観光地を決定すると考える。もし、利得 B_x が B_y よりも大きいときには、参入者は観光地Xに集中することになる。また逆に、Yの方が高利得のときはYに集中する。つまり、均衡(観光地Xに集中するか、あるいは、観光地Yに集中するかの境界)は、

$$a_x - b_x x = a_y - b_y y \tag{2-13}$$

となり、この式(2-13)が、個人の利得を追求する行動を行う場合の均衡条件(ナッシュ均衡:Nash equilibrium)である。ここで、式(2-7)からの

$$y = N - x \tag{2-14}$$

を使う。これを、均衡式(2-13)に代入して x について解くと、

$$a_x - b_x x = a_y - b_y (N - x) \tag{2-15a}$$

つまり、以下のようになる:

$$x = \frac{a_x - a_y + b_y N}{b_x + b_y} \quad (2-15b)$$

式(2-15b)を式(2-14)に代入し、計算することで、

$$\begin{aligned} y &= N - \frac{(a_x - a_y) + b_y N}{b_x + b_y} \\ &= \frac{-(a_x - a_y) + b_y N}{b_x + b_y} \end{aligned} \quad (2-16)$$

となる。以下、モデルの煩雑さを避けるために、便宜的に、 $b_x = b_y = b$ とすると、式(2-15b)、および、式(2-16)から、参加者が個人の利得を追求する行動をのみ行う場合に、観光地X、あるいは、観光地Yのどちらを選ぶかの境界を与える均衡解 (x, y) は、

$$x = \frac{a_x - a_y}{2b} + \frac{1}{2} N \quad (2-17a)$$

$$y = -\frac{a_x - a_y}{2b} + \frac{1}{2} N \quad (2-17b)$$

となる。式(2-17a)から、 $x > 0$ は自明である。これは、たとえ参加者が少なくても、「良い」観光地に参加をすることが分かる。しかしながら、式(2-17b)を見ると、総参加者 N が少ないとき、「悪い」観光地Yには、参加しない(利得が得られないので観光地Xだけに集中する)ことが分かる。観光地Yに参加が起き始めるときの N の境界値は、

$$y = -\frac{a_x - a_y}{2b} + \frac{1}{2} N = 0 \quad (2-18)$$

と置くことによって,

$$x \text{ (個)} = \begin{cases} N; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_x - a_y}{b} \\ \frac{a_x - a_y}{2b} + \frac{1}{2}N; & \text{ただし, } N > \frac{a_x - a_y}{b} \end{cases} \quad (2-19a)$$

$$y \text{ (個)} = \begin{cases} 0; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_x - a_y}{b} \\ -\frac{a_x - a_y}{2b} + \frac{1}{2}N; & \text{ただし, } N > \frac{a_x - a_y}{b} \end{cases} \quad (2-19b)$$

これが、個人の利得を最大に追求するように行動をした場合の、観光地Xと観光地Yに参入する参入者数になる。それでは、得られた結果について、パラメータ a_x , a_y , b , p , および、 c の 5 種類を具体的に設定することにより、数値実験を行う。今、 $a_x = 5.0$, $a_y = 2.0$, $b = 0.3$, $p = 0.2$, および、 $c = 0.5$ とする。このとき、各観光地に集まる参入者の数(個人の利得を追求するように行動する場合)は、図 2-2(a) のようになる。

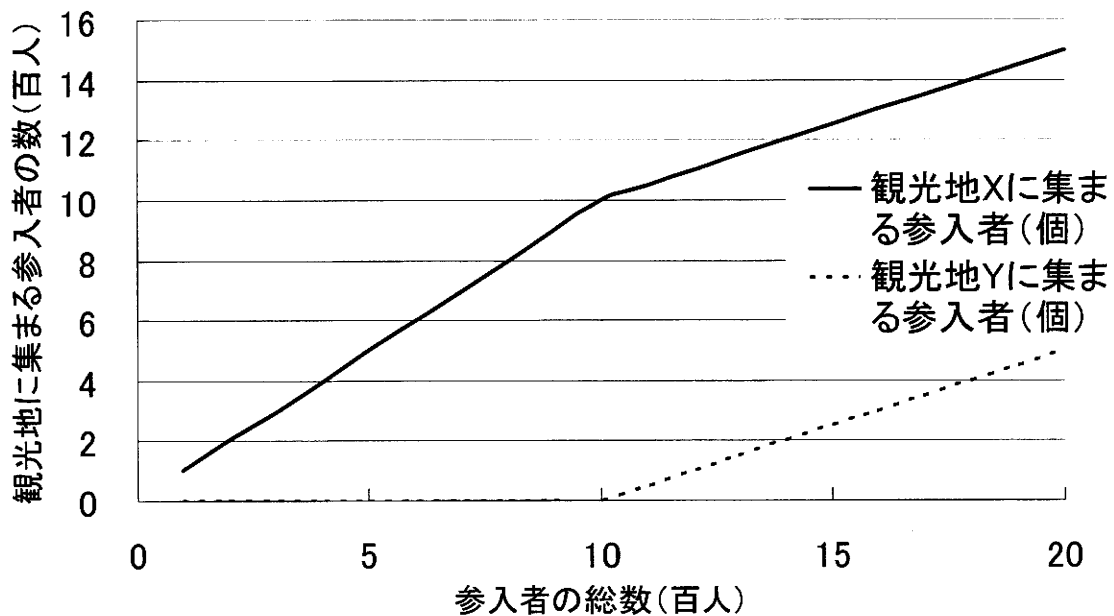


図 2-2(a) 個人の利得を追求するよう行動する場合の結果で、各観光地に集まる参加者の数。

参加者の総数 N がある数以上にならないと、参加者は「悪い」観光地 Y には参加しないことが分かる。つまり、参加者の総数が少ないときは、競走が小さいのですべての参加者が、「良い」観光地 X を求めることになる。参加者数が増えてくると、互いの競走が増してくるので、「悪い」観光地 Y のほうへ参加していく行動が現われてくる。お花見の例で言うと、当初は満開の場所に集まるが、集まりすぎて不快感が増してくると、見ごろにはなっていない場所に移り始めることを意味している。

次に、式(2-8)、式(2-9)および式(2-19)から、各観光地での一人あたりの快適さは、次のように求められる。

$$f_x(\text{個}) = \begin{cases} a_x - bN; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_x - a_y}{b} \\ a_x - b \left(\frac{a_x - a_y}{2b} + \frac{1}{2}N \right); & \text{ただし, } N > \frac{a_x - a_y}{b} \end{cases} \quad (2-20a)$$

$$f_y(\text{個}) = \begin{cases} a_y; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_x - a_y}{b} \\ a_y - b \left(-\frac{a_x - a_y}{2b} + \frac{1}{2}N \right); & \text{ただし, } N > \frac{a_x - a_y}{b} \end{cases} \quad (2-20b)$$

ここで、式(2-20b)において、一人あたりの快適さをゼロとしたのは、「悪い」観光地Yに参入して来ないからである。

同じパラメータ値を設定することにより、各観光地における快適さ(個人の利得を追求するよう行動する場合は、図 2-2(b)のようになる。両方の観光地での快適さが同じになる時が、「悪い」観光地Yにも参入をすることになる均衡解であることを、この図は示している。

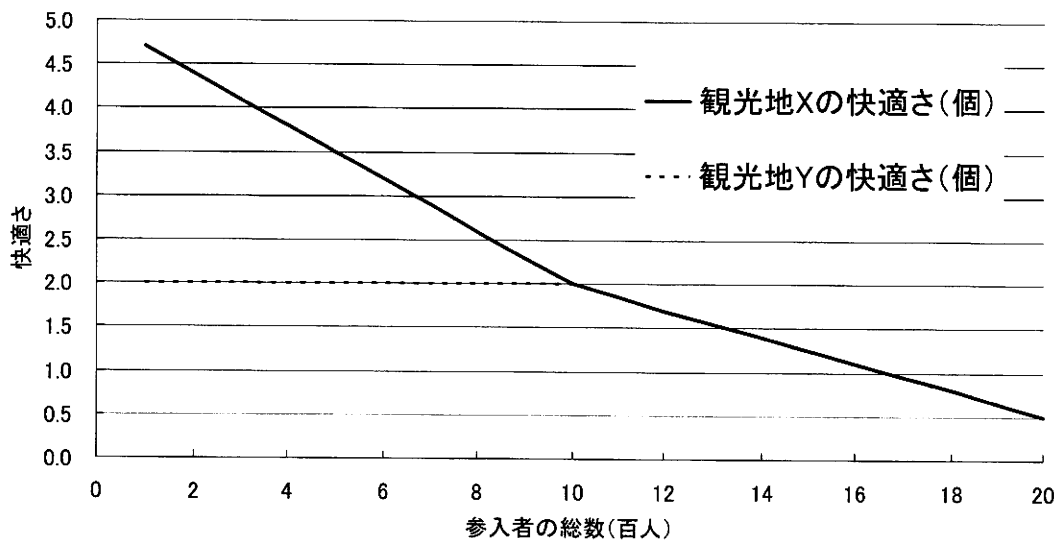


図 2-2(b) 各観光地における快適さ(個人の利得を追求するよう行動する場合)。点線は、参入者が10(百人)を超えると、実線と完全に重なっている(均衡条件)。

また、式(2-11)、式(2-12)および式(2-20)から、各観光地での利得は、次のように求められる。

$$B_x(\text{個}) = \begin{cases} p(a_x - bN) - c; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_x - a_y}{b} \\ p\left[a_y - b\left(\frac{a_x - a_y}{2b} + \frac{1}{2}N\right)\right] - c; & \text{ただし, } N > \frac{a_x - a_y}{b} \end{cases} \quad (2-21a)$$

$$B_y(\text{個}) = \begin{cases} pa_y - c; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_x - a_y}{b} \\ p\left[a_y - b\left(-\frac{a_x - a_y}{2b} + \frac{1}{2}N\right)\right] - c; & \text{ただし, } N > \frac{a_x - a_y}{b} \end{cases} \quad (2-21b)$$

各観光地における利得(個人の利得を追求するように行動する場合は、図 2-2(c) のようになる。この図は、図 2-2(b) と似通った形になるのは、式(2-20)と式(2-21)を比較すると明らかである。

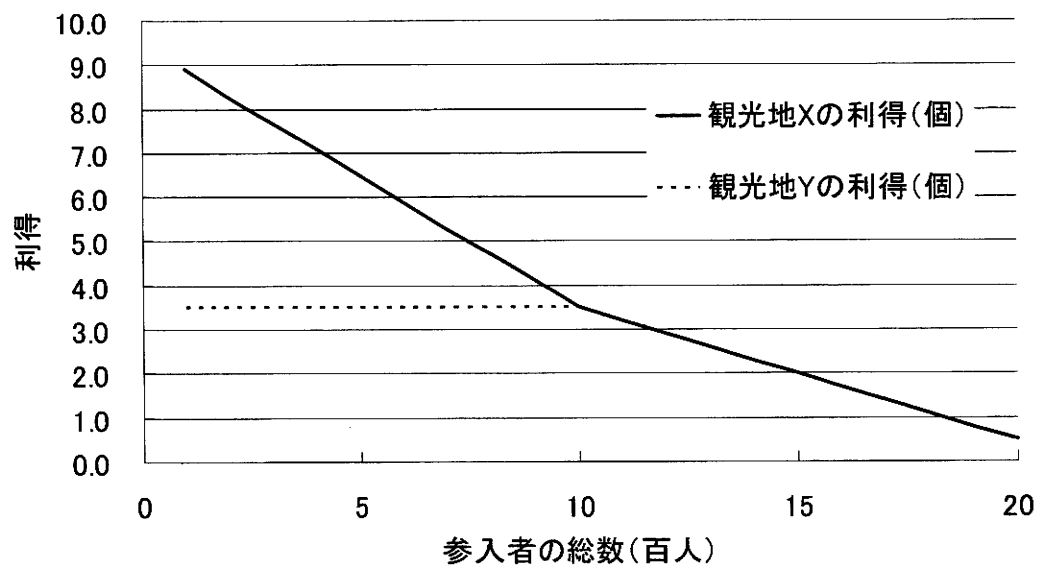


図 2-2(c) 各観光地における利得(個人の利得を追求するように行動する場合は、点線は、参加者が 10(百人)を超えると、実線と完全に重なっている(均衡条件)。

以下の図2-2(d)は、各観光地および全体(両観光地)における快適さを図示したものであり、また図2-2(e)は、各観光地および全体における利得の図示である。これら2つの図から読み取れることは、快適さにしても利得にしても、「悪い」観光地Yに参入を始めてから、減少をしていることである。このことの意味するところは、個人の利得の追求に任せると、「悪い」観光地Yにも進出するようになったころには、「良い」観光地でもある程度、「得るもの」が取り尽されてしまい、そのために、急激な快適さと利得の減少が現われてきている。このままで行くと、社会全体の利得もゼロになる恐れが懸念される。

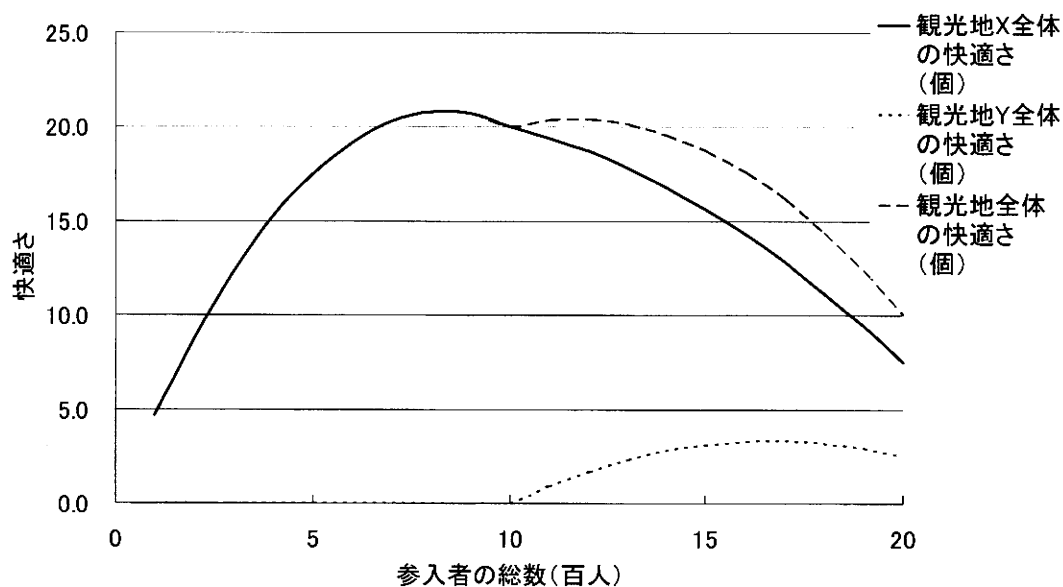


図 2-2(d) 各観光地および全体における快適さ(個人の利得を追求するように行動する場合)。

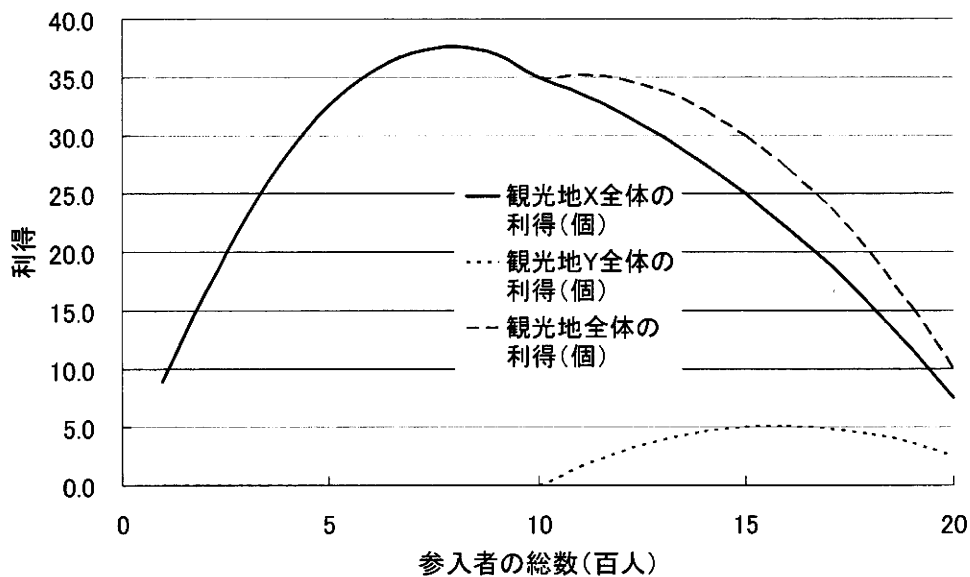


図 2-2(e) 各観光地および全体における利得(個人の利得を追求するよう行動する場合)

「社会の利得」の最適化

次に、二つの観光地全体をひとつの「社会」と考え、両観光地全体での利得を最大にするように参加の行動をすることを考えて、モデルの分析を行う。いわば、共同による利得の最大化をめざすという理想的な社会であり、そこには、観光地に自由に参加し、個人の利得のみを考えて行動をするという概念は、まったく消えていることになる。

さて、社会全体の快適さを、観光地X、および、観光地Yをあわせた、観光地全体での快適さ f_{XY} と見なす。つまり、

$$f_{XY} = x f_X + y f_Y \quad (2-22a)$$

式(2-8)と式(2-9)から、

$$f_{XY} = x(a_X - b_X x) + y(a_Y - b_Y y) \quad (2-22b)$$

このとき、観光地全体での金銭的満足度が pf_{XY} 、また観光地利用に関わる費用が $c(x+y)$ なので、全体の利得 B_{XY} は以下ようになる:

$$\begin{aligned}
B_{XY} &= pf_{XY} - c(x+y) \\
&= x(a_x - b_x x)p + y(a_y - b_y y)p - c(x+y) \\
&= -p(b_x x^2 + b_y y^2) + p(a_x x + a_y y) - c(x+y)
\end{aligned} \tag{2-23a}$$

結局, 式(2-14)を使うと次式を得る:

$$\begin{aligned}
B_{XY} &= -p(b_x x^2 + b_y y^2) + p(a_x x + a_y y) - cN \\
&= -b_x p x^2 - b_y p(N-x)^2 + a_x p x + a_y p(N-x) - cN
\end{aligned} \tag{2-23b}$$

観光地全体の利得 B_{XY} を最大化するように(個人の利得を犠牲にしてまでも), 各観光地に参入する配分を決める. すなわち, B_{XY} を最大とするためには,

$$\begin{aligned}
\frac{dB_{XY}}{dx} &= -p\left\{2b_x x + b_y \frac{d}{dx}(N-x)^2\right\} + p\left\{a_x + a_y \frac{d}{dx}(N-x)\right\} \\
&= -p\{2b_x x - 2b_y(N-x)\} + p(a_x - a_y) \\
&= 0
\end{aligned} \tag{2-24}$$

となり, 観光地全体の利得 B_{XY} を最大化する (x, y) は, 式(2-24)と式(2-14)より,

$$x_{\max}(\text{社}) = \frac{a_x - a_y}{4b} + \frac{1}{2}N \tag{2-25a}$$

$$y_{\max}(\text{社}) = -\frac{a_x - a_y}{4b} + \frac{1}{2}N \tag{2-25b}$$

を得る。式(2-25a)から、 $x_{\max}(\text{社}) > 0$ は自明である。このことは、個人の利得を追求する行動を分析したときと同様に、「良い」観光地Xには、まず、参加者は利得を求めて参加をすることが分かる。そして、 N がある境界値を超えると、「悪い」観光地Yにも参加することになる。そのときの N の境界値は、式(2-25b)から、

$$y_{\max}(\text{社}) = -\frac{a_x - a_y}{4b} + \frac{1}{2}N = 0 \quad (2-26)$$

となる。まとめると、

$$x_{\max}(\text{社}) = \begin{cases} N; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_x - a_y}{2b} \\ \frac{a_x - a_y}{4b} + \frac{1}{2}N; & \text{ただし, } N > \frac{a_x - a_y}{2b} \end{cases} \quad (2-27a)$$

$$y_{\max}(\text{社}) = \begin{cases} 0; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_x - a_y}{2b} \\ -\frac{a_x - a_y}{4b} + \frac{1}{2}N; & \text{ただし, } N > \frac{a_x - a_y}{2b} \end{cases} \quad (2-27b)$$

これが、社会全体の利得を最大に追求するように参加の行動をした場合の結果になる。各観光地に集まる参加者の数(社会の利得を守るように行動する場合)は、図 2-3(a)のようになる。

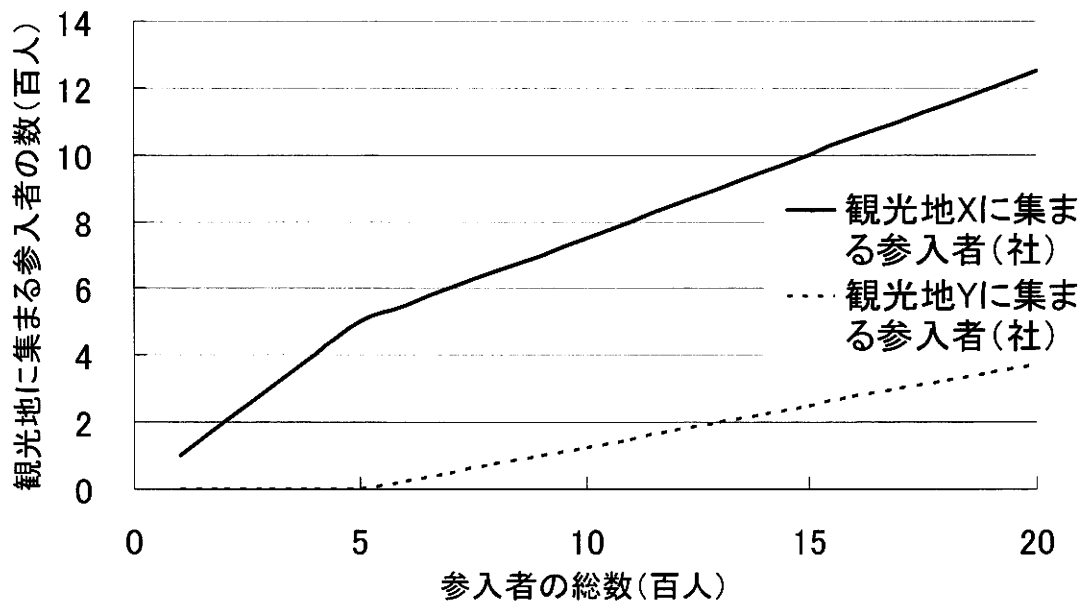


図 2-3(a) 各観光地に集まる参加者の数(社会の利得を守るように行動する場合)

図 2-2(a)と図 2-3(a)比較すると, 社会全体の利得を考えての行動が, 個人の利得のみを考える行動よりも「早い」段階で, 観光地Yへと方向転換をしていることがわかる. つまり, 個人の利得が低まるかもしれないが, 社会全体の利得を高めようとして, いわゆる, 自己犠牲的精神により, 「良い」観光地Xではなく, 「悪い」観光地Yへの参加者が現われてくることを意味している. 社会全体の利得を考えての行動では, 競走よりも, 「協調」を主体においてのものであることを伺うことが出来る.

次に, 式(2-8), 式(2-9)および式(2-27)から, 各観光地でのひとりあたり快適さは, 次のように求められる.

$$f_x(\text{社}) = \begin{cases} a_x - bN; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_x - a_y}{2b} \\ a_x - b \left(\frac{a_x - a_y}{4b} + \frac{1}{2}N \right); & \text{ただし, } N > \frac{a_x - a_y}{2b} \end{cases} \quad (2-28a)$$

$$f_y^{(社)} = \begin{cases} a_y; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_x - a_y}{2b} \\ a_y - b \left(-\frac{a_x - a_y}{4b} + \frac{1}{2}N \right); & \text{ただし, } N > \frac{a_x - a_y}{2b} \end{cases} \quad (2-28b)$$

数値実験を行い、各観光地における快適さ(社会の利得を守るよう行動する場合)は、図 2-3 (b)のようになる。ここで、式(2-28b)において、一人あたりの快適さをゼロとしたのは、「悪い」観光地Yに参入して来ないからである。

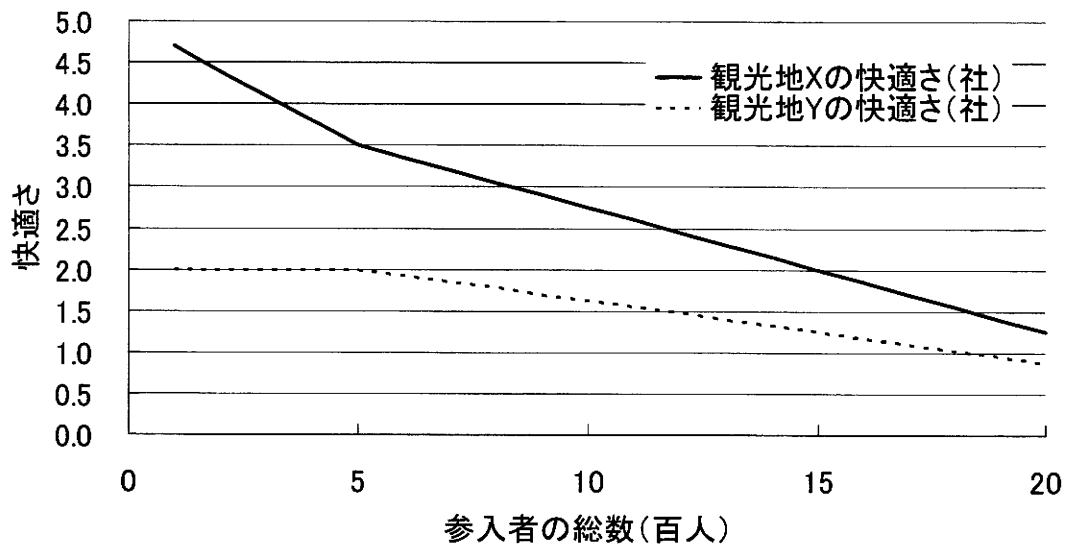


図 2-3(b) 各観光地における快適さ(社会の利得を守るよう行動する場合)

また、式(2-11)、式(2-12)および式(2-28)から、各観光地での利得は、次のように求められる。

$$B_x(\text{社}) = \begin{cases} p(a_X - b_X N) - c; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_X - a_Y}{2b} \text{のとき,} \\ p \left[a_X - b \left(\frac{a_X - a_Y}{4b} + \frac{1}{2} N \right) \right] - c; & \text{ただし, } N > \frac{a_X - a_Y}{2b} \text{のとき.} \end{cases} \quad (2-29a)$$

$$B_Y(\text{社}) = \begin{cases} pa_Y - c; & \text{ただし, } N \leq \frac{a_X - a_Y}{2b} \text{のとき,} \\ p \left[a_Y - b \left(\frac{a_X - a_Y}{4b} + \frac{1}{2} N \right) \right] - c; & \text{ただし, } N > \frac{a_X - a_Y}{2b} \text{のとき.} \end{cases} \quad (2-29b)$$

各観光地における利得(社会の利得を守るように行動する場合)は、図 2-3(c) のようになる。この図は、図 2-3(b) と似通った形になるのは、式(2-28)と式(2-29)を比較すると明らかである。つまり、早い段階から犠牲的に「悪い」観光地Yに参入者が移るので、図 2-2(c) と比較すると、「良い」観光地Xでのひとりあたり利得の減少幅は小さいことがわかる。

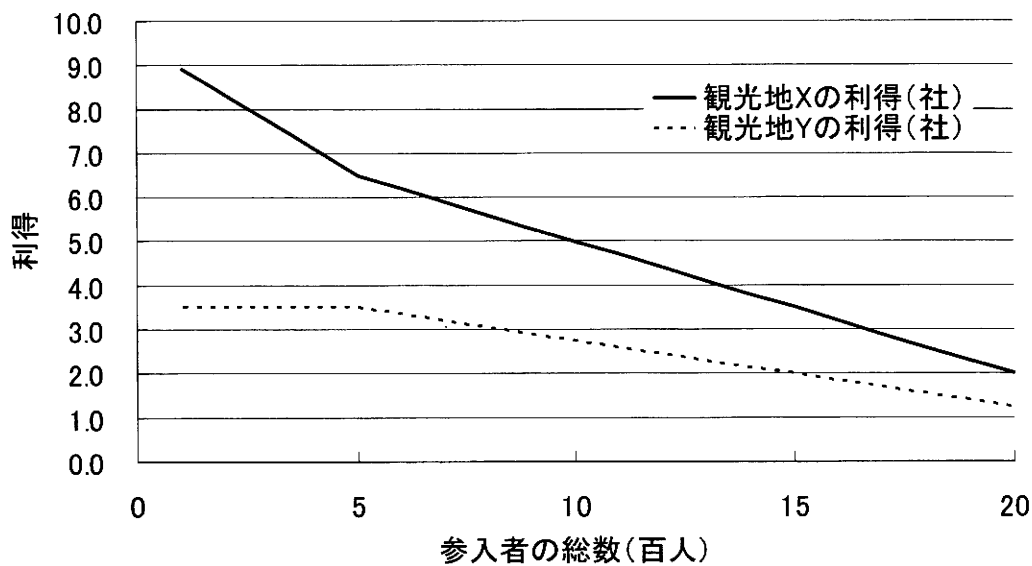


図 2-3(c) 各観光地における利得(社会の利得を守るように行動する場合)

これらを利用すれば、各観光地での快適さの合計は、 xf_X 、 yf_Y として、また、観光地全体での快適さは、 $xf_X + yf_Y$ として求められる(図 2-3(d), および, 図 2-3(e)).

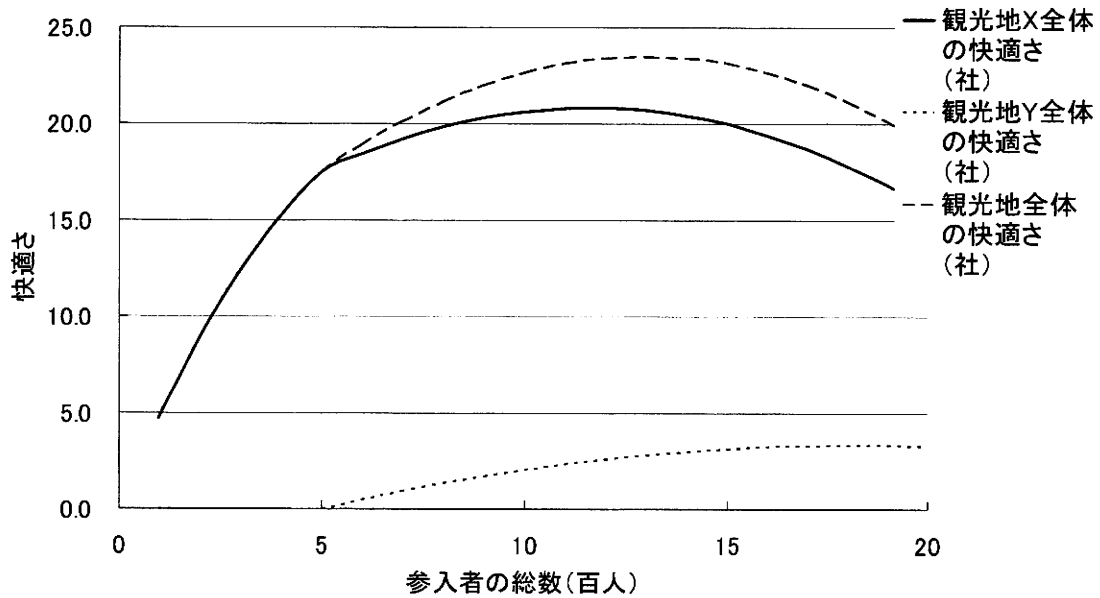


図 2-3(d) 各観光地全体における快適さ(社会の利得を守るように行動する場合)

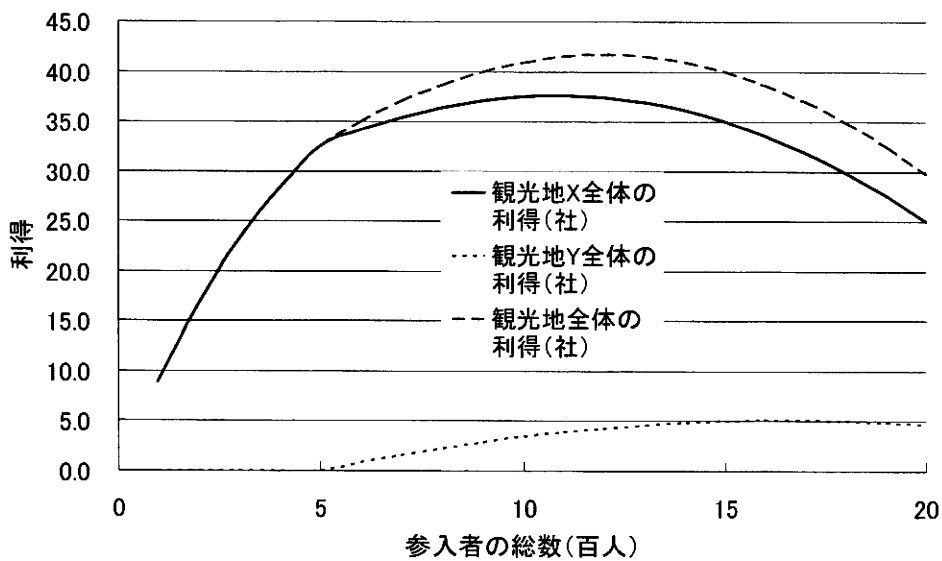


図 2-3(e) 各観光地全体における利得(社会の利得を守るように行動する場合)

これら 2 つの図から読み取れることは、社会全体の利得を守る行動をとると、快適さにしても利得

にしても、高いレベルで持続がなされていると言うことである。図 2-2(d), および、図 2-2(e)と比較すると、このことは、とても意義深いものである。というのも、個人の利得を追求する行動をとる場合には、多くの参入者が、「良い」観光地Xに集中する。このことは、「良い」観光地Xの資源を枯渇させることにもなると考えられ、結局は、「良い」観光地と「悪い」観光地との両方ともに悪化を招く事態につながることになる。個人の利得を求めて、「良い」観光地Xに集中したはずの参入者であるが、快適さにしても、利得にしても、社会全体の利得を考えて行動したものよりも持続性がない。つまり、有効に行動と資源が利用されていないことを示している。それに対して、社会全体の利得を考えての行動は、持続ある資源の有効活用がなされていると考えられる。しかしながら、それを実現するには、社会全体のため、犠牲的に個人の利得の追求を放棄する個人の行動があつてこそのことである。つまり、社会の利得を最大に保つためには、集団の中で、どこかの一部分が、自身の欲望を抑えるような行動を取ることが必要になる。

本章では、環境経済学の手法を用いて、個人の利益を追求する行動と、社会のそれとの間のギャップについて、共有地としての観光地の荒廃問題を通して理論的に考えてきた。結論としては、社会全体の利益を持続させるには、犠牲的な個人の行動が必要であることが言えよう。次章以降、この点について、生物学の観点から、さらに考えていくことにする。

第3章 生物進化学の考え方:性比を例として

3.1 生物進化学の考え方

さて、前章では、社会科学の観点から、「個人と社会の利益」の問題を考えてきた。それによれば、社会の持続ある発展を目指すには、個人の利益のみを追求するという行動は不利であることが、理論的に示された。実は、このことは、生物進化学の分野でも、これまでに問題視されてきたことである。本節では、前章と次節以下との橋渡しとして、生物進化学の分野における、「個人と社会の利益」の問題についての概略に触れることにする。

生物進化の基本原則としては、「個体選択」(個人の利益の最適化)と「集団選択」(社会の利益の最適化)の考えがある。これら両者は、長い間、その思想上で、対立をしてきた。20世紀前半までは、後者の「集団選択」が正しいと思われてきた。たとえば、タビネズミの集団自殺による種の絶滅の回避行動、アリやハチなどの不妊の存在、島嶼における大型動物の小型化、などが、その代表的な証明事例である。つまり、個人の利益を犠牲にしてまでも、集団の持続ある発展を得ようとして、生物は行動をし、進化をしていくという考えである(伊藤嘉昭編, 1992; Mayhew, P. J., 2006; 酒井聡樹ほか, 1999; 嶋田正和ほか, 2005)。しかしながら、20世紀後半になって、逆に、「個体選択」が絶対的に正しいと考えられるようになってきた。それは、「集団選択」でしか進化を説明することができないと言うことはない、という指摘がなされたことによる。その代表的な指摘が、前章で述べた理想自由分布((Fretwell and Lucas, 1970; 巖佐, 1998)や, Smith, J. M. (1982) の「ESS」の考え方である。これについては、次々節において詳しく取り扱うが、それと並んで代表的な指摘が, Trivers, R. (1985)によるものである。彼の指摘の中で、もっとも重要と思われる点は、大量絶滅を回避する個体数の調節は、密度依存による自然選択の結果であると考えられるのに、「集団選択」の考えでは、各個体が集団の中で、過剰繁殖に苦しむだけである。この考えでは、動物は新天地を求めて生存エリアを広げることはないという、いかにも不自然な結果を招くことになる。つまり、動物は、集団の中で苦しむだけであって、なんら、進化的な発展には結びつかない、ということである。彼らの指摘により、20世紀後半は、「個体選択」が進化生物学の主流的な考えとなってきた。だが、21世紀の今日では、再び、「集団選択」の立場からの研究がなされてきている。しかしながら、まだ、その回帰は始まったばかりである。その代表的なものが、性比の研究(Tainaka, K. et al., 2006; 泰中啓一, 2006)や、「素数ゼミ」の研究である(Tanaka Y. et al., 2009b; 吉村 仁, 2005)。性比の問題点については次節で述べる。素数ゼミの研究では、北米で生活周期が素数の「セミ」が存在しているが、それは、素数集団であるがゆえに生き残ってきたものである。この考

えは、集団の利益を守るために、個体が進化をとげたという「集団選択」の考えであり、前章で結論づけたが、社会全体の利益を守るためには、個人としての行動がコントロールされるべきであり、そうしなければ、社会全体が崩壊をしてしまうという主張につながるものである。では、次節において、まずは、生物進化学における個体選択、「適応度」の考え方をベースとした「ESS」の考え方を紹介しながら、その問題点について触れていく。

3.2 問題点の概要

最近の「性比研究」では、「集団選択」の立場での研究がなされてきている。その性比の研究において、先駆的な研究が、Tainaka, K. et al. (2006)の研究である。本研究では、この研究を受けて、性比の立場から、「個人と社会の利益」の問題を考察していくことにする。

実際の生物には二性があり、その割合である「性比(sex ratio)」が、個体群としての集団を維持・保存するために取られる戦略であると考えられる。ほとんどの生物では、その割合が二分の一であるが、これまでに、多くの生物学者が、その不思議を解き明かそうとしての研究を行ってきた。その代表的な手法が、「進化的に安定な戦略(ESS理論, evolutionary stable strategy)」と呼ばれるものであり、それは、ゲーム理論での考え方に基づいている。その代表格が、R. A. フィッシャー(Sir Ronald Aylmer Fisher, 1890-1962, 英, 優生学者)の「性比の理論」である。彼の考え方を簡単に述べれば、Sigmund, K. (1993)によると、性比の進化に当たり、子供を産む場合、メスの割合が全体の50パーセントを越えていれば、その時はオスを産む方が特である。そして、逆に、オスの方の比率が高ければ、その時はメスを産む方が得ということになる。こうした原理がうまく働いて、オスとメスの数が同数ずつに保たれているというものである。しかし、このESSはゲーム理論のひとつであるので、いわゆる、「競い合い」であり、その競い合いに勝てば存続ができるであろうが、しかしながら、敗れると、そこで終結ということになり、本研究で問題としている持続の考えである個体群の持続可能性を考慮していないという問題点が挙げられる。そこで、本研究では、ESSとは異なる持続可能性を考えた方法で研究を行う。以上、問題点の概要を述べてきたが、次節では、より詳しくESSの考え方を紹介し、その上で、本研究で採用する格子モデルが、なぜ、持続可能性を考慮しているのかについてを説明する。

3.3 性比研究におけるESSの考え方

ESSの性比理論は、「進化的に安定であるかどうか」に重きをおくものである。つまり、異なる性比で子孫を残す侵入型の集団を想定したとき、元の型の集団との間の適応度(Fitness)を比較す

ることで考慮する理論である。ここで、「進化的に安定」とは、表現型 I を持つ集団に、「表現型 J が少数導入されても、元の表現型 I の方が新しい J よりも有利である時」の表現型 I を持つ集団のことを意味している。なお、本節での展開は、Hofbauer, J. and Sigmund, K. (1988)の性比理論の考えを発展的に適用したものである。

さて、今、元の型 I に侵入型 J が入り込んだ時を想定する。前者の性比(メスに対するオスの割合)を p 、後者のそれを q としたとき(ただし、 p と q は異なる正の数)、侵入型 J が小さな割合 ε で「少数導入」されたと考えると、娘世代の集団全体の平均性比 m は、

$$m = p(1 - \varepsilon) + q\varepsilon \quad (3-1)$$

と表される。ただし、 ε は、0 から 1 までの小さい数とする。

次に、その娘世代全体の個体総数を N とすると、オス全体の数は mN 、メス全体の数は $(1 - m)N$ となる。すなわち、娘世代のオス 1 個体が、孫の世代の「父親」である確率は $1/mN$ 、同じく、娘世代のメス 1 個体が、孫の世代の「母親」である確率は $1/(1 - m)N$ である。元の型 I は、性比 p で表現されるため、よって、その適応度は、

$$F_{(p,m)} = \frac{p}{m} + \frac{1-p}{1-m} \quad (3-2)$$

と考えられる。このことから、元の型 I が侵入型 J よりも、進化的に安定ということは、常に

$$F_{(q,m)} < F_{(p,m)} \quad (3-3)$$

が満たされる場合である。たとえば、 $\varepsilon = 0.2$ として、それぞれの性比 p (0.0 から 1.0 まで)で、(3-3)をシュミレーションしたものが、次の図 3 である。

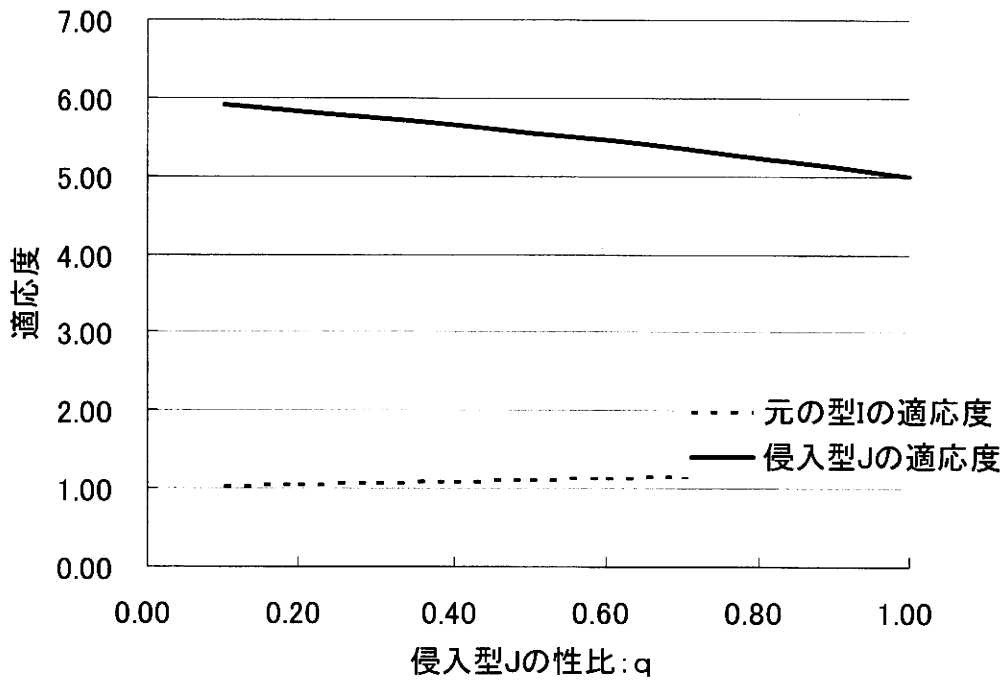


図 3(a) 性比 p が 0.0 の場合

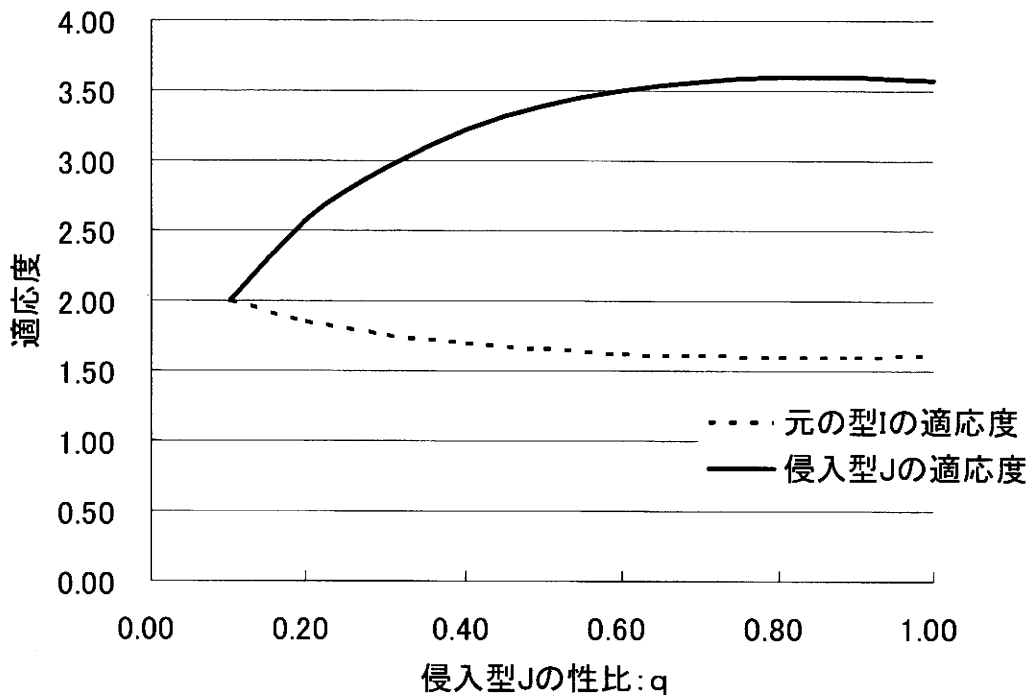


図 3(b) 性比 p が 0.1 の場合

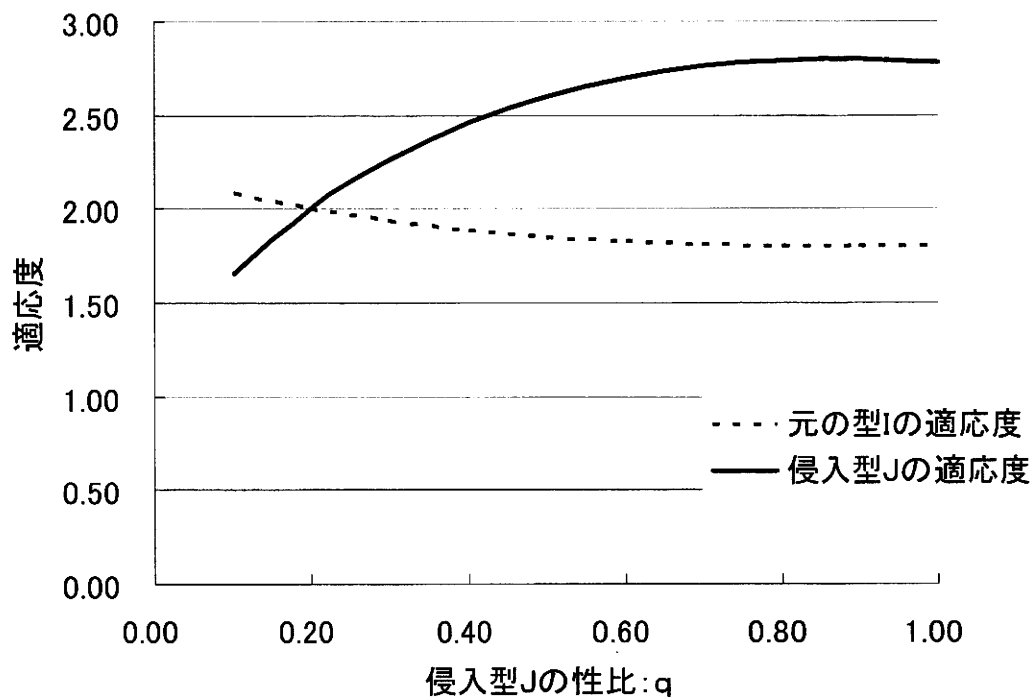


図 3(c) 性比 p が 0.2 の場合

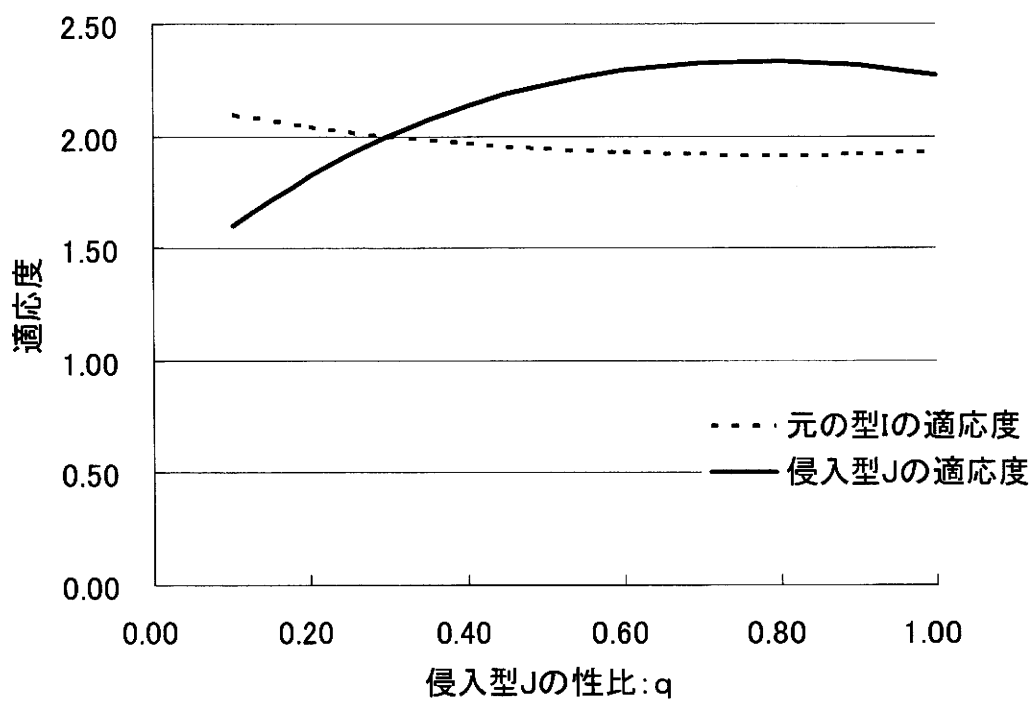


図 3(d) 性比 p が 0.3 の場合

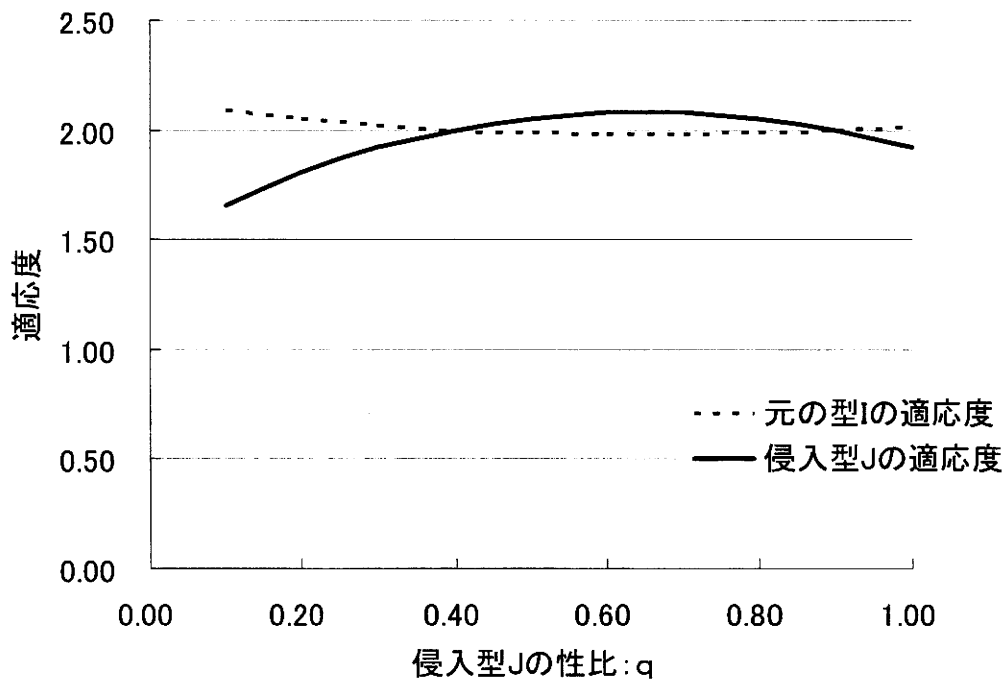


図 3(e) 性比 p が 0.4 の場合

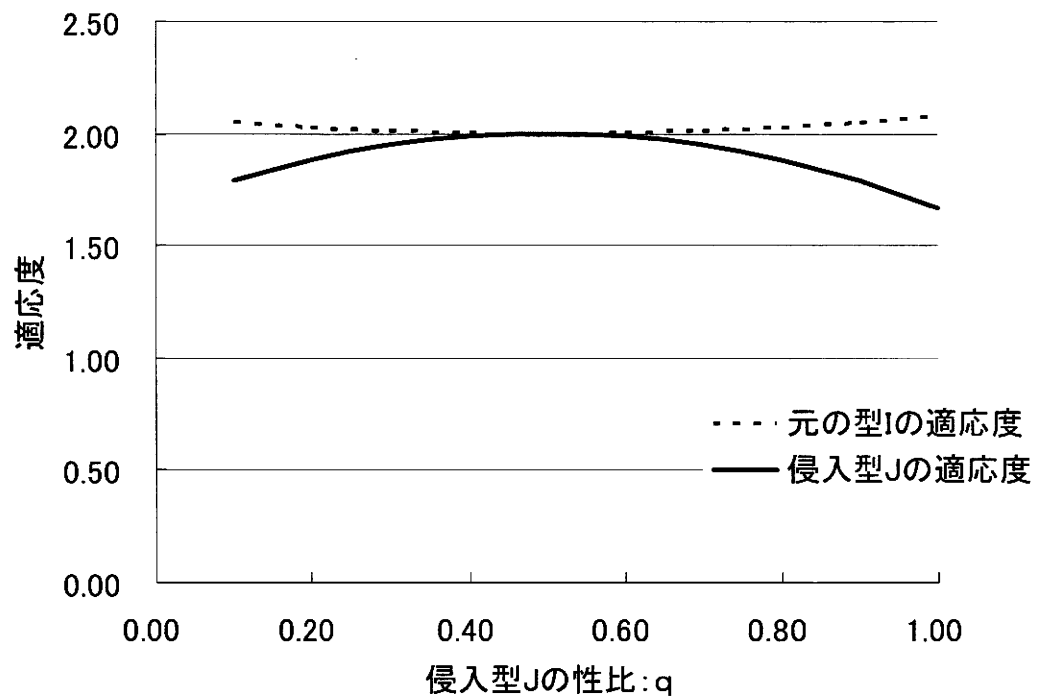


図 3(f) 性比 p が 0.5 の場合

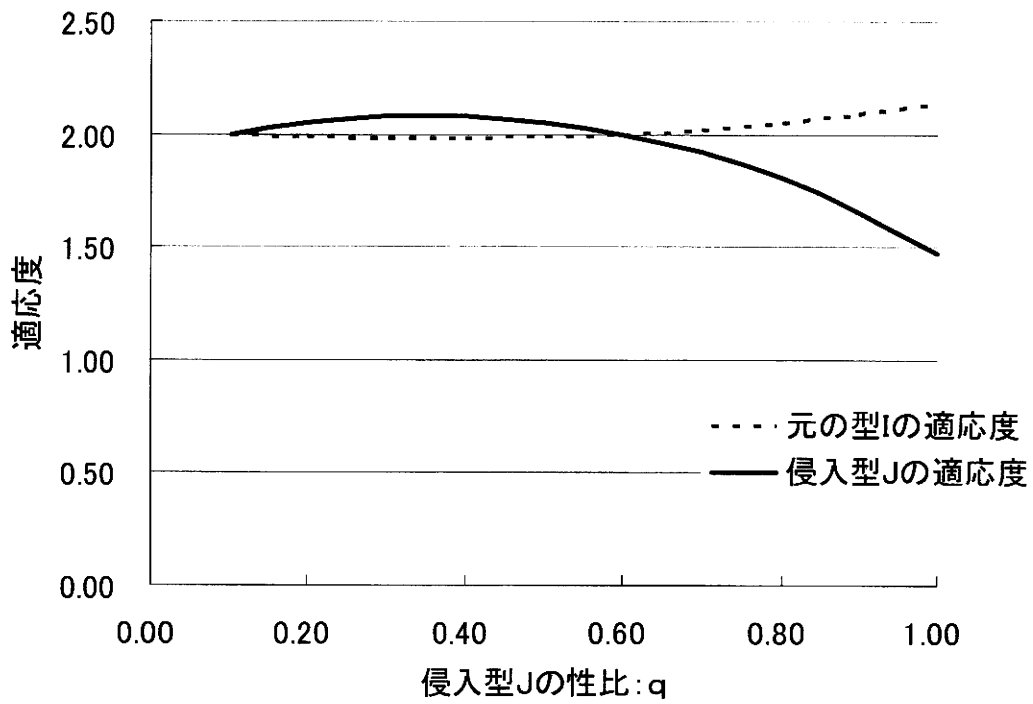


図 3(g) 性比 p が 0.6 の場合

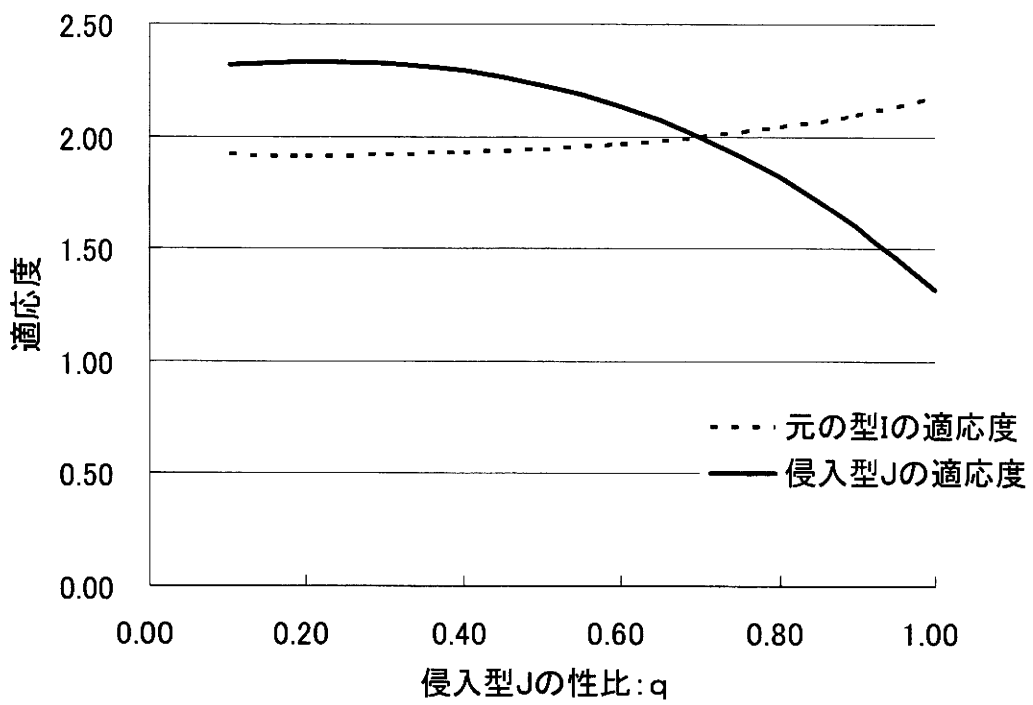


図 3(h) 性比 p が 0.7 の場合

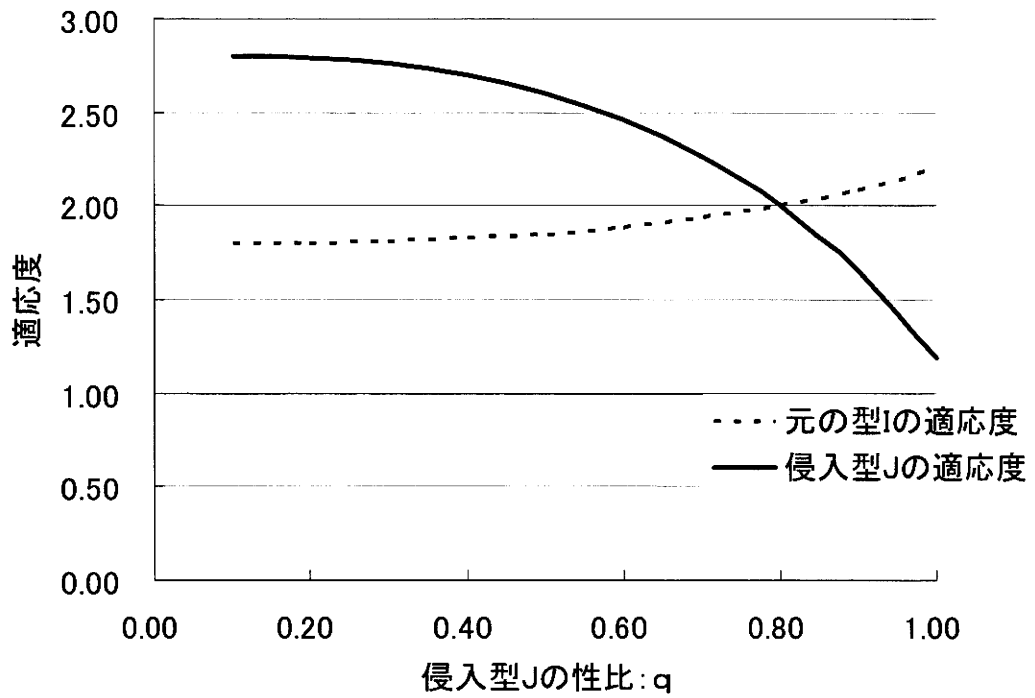


図 3(i) 性比 p が 0.8 の場合

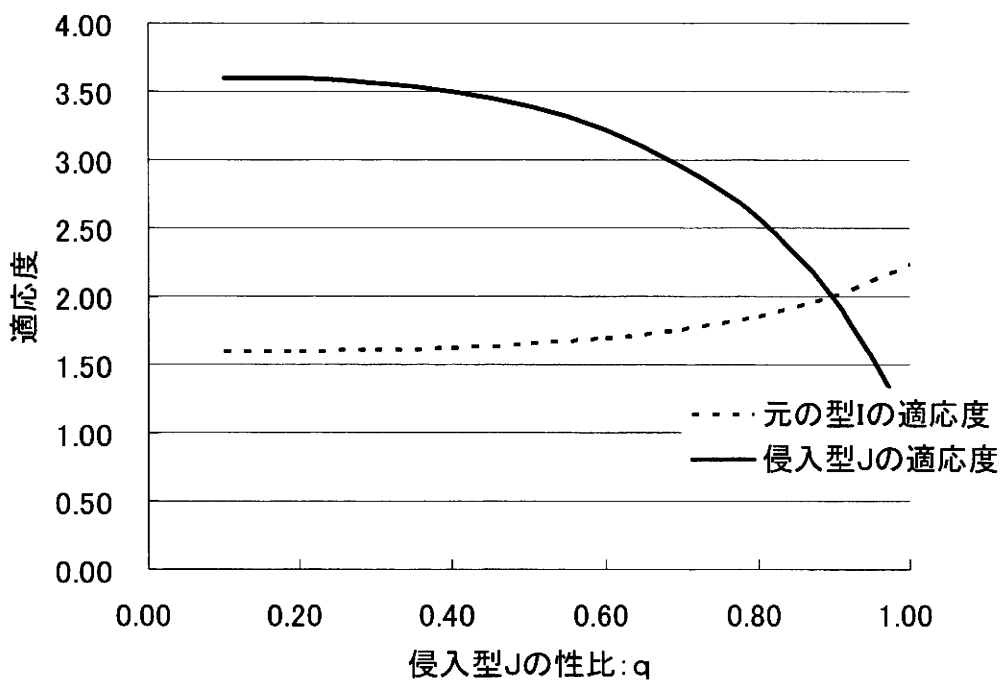


図 3(j) 性比 p が 0.9 の場合

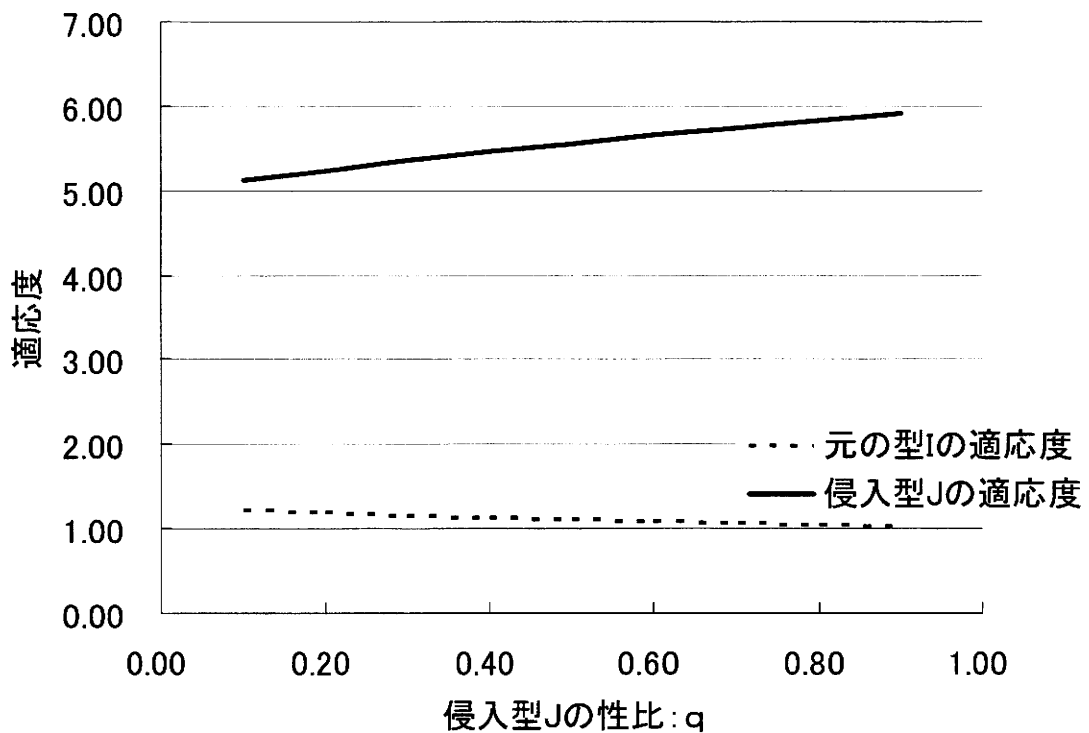


図 3(k) 性比 p が 1.0 の場合

以上の図から分かることは、元の型 I の性比が 0.5 (つまり、オスとメスが半々) のときには、いかなる性比を持つ侵入型 J であろうと、適応度が高いということである (図 3(f) 参照)。つまり、性比が 0.5 の時が、侵入型 J との「競い合い」に勝つことになる。それ以外の性比では、侵入型に負けてしまう場合がある。ESS は、このような「競い合い」を何度となく繰り返すことで、ほとんどの動物の性比が 0.5 を持つことを説く理論であるが、前章でも述べたとおり、この ESS はゲーム理論のひとつであるので、いわゆる、「競い合い」であり、その競い合いに勝てば存続ができるであろうが、しかしながら、敗れると、そこで終結ということになり、本研究で問題としている持続の考えである個体群の持続可能性を考慮していないという問題点が挙げられる。

このような問題点のある ESS であるが、近年、個体群の持続可能性を考慮した手法で性比の問題をとらえ、なぜ、ほとんどの動物で性比が 0.5 を持つのかについてを説明する画期的な手法が紹介された。それは、格子モデルシミュレーションの手法であり、今日では、性比研究のトップ理論としての座を得ている。その手法をはじめて紹介した Tainaka, K. et al. (2006) によれば、最適性比 1/2 を研究したフィッシャーは、ESS の概念を使用した。しかしながら、通常、ESS は持続性を無視しているが、物理学で広く使われているコンタクト・プロセスを変更した格子モデルを利

用することで、最適性比が $1/2$ であることを、シミュレーションによってついで説明したとのことである。本研究では、Tainaka, K. et al. (2006)の研究をさらに発展させる形で、性比の不思議を追究していく。なお、Tainaka, K. et al. (2006)の研究の骨子は、次章以降のシミュレーションにおいて、その都度、解説を加えていくことにする。

第4章 繁殖不能のオスが存在する場合の最適性比

4.1 目的

「進化生態学(evolutionary ecology)」の分野では、「非同調処理(asynchronous processing)」を適用した「格子モデル(lattice model)」が、このところ注目を集め、そのモデルを利用した研究が広く普及してきている(Liggett, T. M., 1999; Marro, J. and Dickman, R., 1999; Nagata, H. et al., 2008; Tainaka, K., 1988). ここで、非同調処理とは、「時間が進むごとに1つずつの格子点の状態が変わっていく」処理のことであり、「ルールを全ての格子点に一斉(同調的)に適用」する「同調処理(synchronized processing)」とは異なっている。つまり、格子ひとつひとつを一個体とみなし、格子全体を個体群と考える格子モデルは、「生態系のような乱れた空間パターン」を表現するのに、まことに好都合のモデルといえよう。本章では、その格子モデルを利用して、「持続性(sustainability)」に焦点をあてた、動物の「最適性比(optimality of sex ratio)」への数理的アプローチを展開する。

特に、個体群の中に「繁殖不能のオス(sterile males)」が存在する場合を取り扱う。ここで、「性比(sex ratio)」とは、すべての個体数あたりのオスの比率のことであり、最適性比とは、個体群の総数を最大とならしめるときの性比のことである。

4.2 先行研究の問題点 —ESS—

さて、多くの場合、出生における最適性比は、「進化的に安定な戦略(evolutionarily stable strategy, ESS)」の議論によって得られてきた(Charnov, E. L., 1982; Fisher, R. A., 1930; Hamilton, W. D., 1967; Hardy, I. C. W., 2002)。しかしながら、このESSの手法は、「個体ひとつひとつの自由意思に基づく行動」にベースをおくものではなく、個体群全体の意思にベースをおき、ゲーム理論を利用することで最適性比を議論するものである。中でも、「フィッシャーの原理」がよく知られている。

たとえば、前章でも述べたが、Sigmund, K. (1993)によると、性比の進化に当たり、子供を産む場合、メスの割合が全体の50パーセントを越えていれば、その時はオスを産む方が特である。そして、逆に、オスの方の比率が高ければ、その時はメスを産む方が得ということになる。こうした原理がうまく働いて、オスとメスの数が同数ずつに保たれている」というものである。しかし、このESSはゲーム理論のひとつであるので、いわゆる、「競い合い」の議論であり、ESSは、個体群の持続性を無視していることになる。

このような中、近年、ESSで最適性比を得るのではなく、持続性に焦点を当てて、最適な性比を得るための「交配個体群の格子モデル (lattice model of mating population)」が提示された (Tainaka, K. et al., 2006). その内容であるが、主にオスとメスの間の「対称性 (symmetrical)」を取り扱うことで、多くの動物の性比が1/2である理由についてを説明した. 本章では、「繁殖不能のオス」が存在する場合を取り扱うので、「非対称性 (asymmetrical)」に対処するため、「対称性」のモデルを拡張し、最適性比に関して、繁殖不能のオスの効果を検証する.

ちなみに、繁殖不能のオスが存在する典型的な例は、「婦人部屋、ハーレム (harem)」を形成するいくつかの動物で観察される. すなわち、ハーレムの中のわずかな強いオスだけが、ほとんどのメスを独占するときに、その他のオスの大部分は「子孫 (offspring)」を再生産することが出来なくなる. このことから、もし、「出生性比 (sex ratio at birth)」が1/2であれば、繁殖システムに携わることができるオス、メスの実際の性比は、繁殖に関わるオスが少ないので、はるかに1/2未満の「メスに偏り、メスバイアス (female biased)」になるはずである. つまり、メスに比して、オスは少なくとも(強いオスだけで)十分であると考えられるが、それにもかかわらず、実際のハーレムでは、通常、そのような非対称的な場合でさえ、1:1の出生性比を有している.

4.3 モデルと方法

それでは、持続性に焦点を当てるため、本章では、「二次元格子の交配個体群 (mating population on a two-dimensional lattice)」を考える. このモデルは、「コンタクトプロセス、接触法 (contact process)」の拡張である.

さて、正方格子の個体群は、通常の(繁殖可能な)オス(X)、繁殖不能のオス(Y)、および、メス(Z)から構成されている. それぞれの格子の「敷地、サイト (site)」には、4つ状態: X, Y, Z, または、空地(O)のどれか1つが置かれている(図4-1).

繁殖不能のオスは、実際の交配に参加できない. その「出生死滅過程 (birth and death processes)」は、格子を「最新化、アップデート (update)」していくことになる.

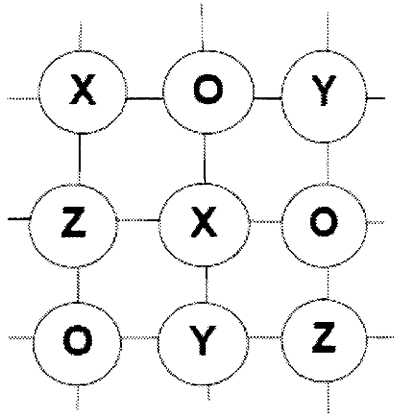


図4-1 X:通常の(繁殖可能な)オス, Y:繁殖不能のオス, Z:メス, および, O:空地.

まず, 「死亡過程 (death process)」は,

$$j \rightarrow O \quad (\text{率} : m_j) \quad (4-1a)$$

によって, 定義される. ここで, $j = X, Y, Z$, および, m_j は, j の「死亡率 (mortality rate)」である. そして, 他方, 「出生過程 (birth process)」は,

$$O \rightarrow X \quad (\text{率} : B\alpha\beta) \quad (4-1b)$$

$$O \rightarrow Y \quad (\text{率} : B\alpha(1-\beta)) \quad (4-1c)$$

$$O \rightarrow Z \quad (\text{率} : B(1-\alpha)) \quad (4-1d)$$

と表現される. ここで, パラメーター B は「出生率 (birth rate)」である. パラメーター α は性比(すべての個体数あたりのオスの比率)を示し, および, β は, 「すべてのオスあたりの繁殖可能なオス

の頻度 (frequency of reproductive males per total males) である。ただし、出生率 B は、シミュレーション法に依存する。つまり、それは、「広域的、グローバル(global)」(図4-2(a)参照)、および、「局所的、ローカル(local)」(図4-2(b)参照)の「相互作用(interaction)」のシミュレーション法の間では、異なる値を取るようになる。前者では、相互作用は隣接しているサイトの間にも起こるが、後者では、それはどんな組の格子サイトの間にも起こることになる。

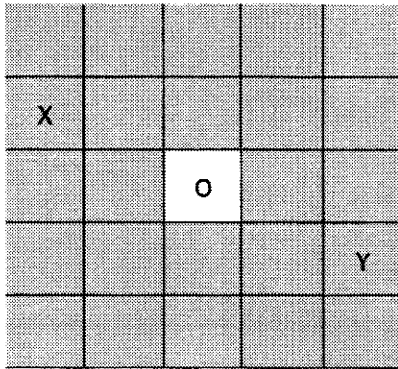


図4-2(a) グローバル相互作用

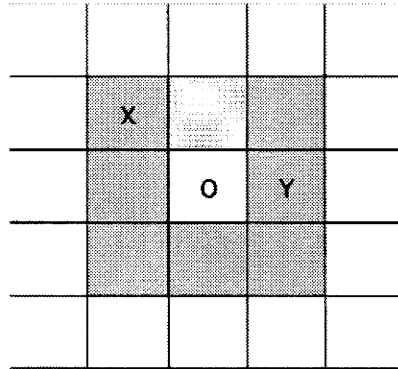


図4-2(b) ローカル相互作用

出生率 B が取る異なる値のことの説明も含めて、以下、シミュレーションの2つの方法；グローバル、および、ローカルの相互作用のシミュレーション法について、説明する。

まず最初に、ローカル相互作用のため、そのシミュレーションの方法を説明する。

- 1) 初めに、 X , Y , および、 Z を分配する。そこでは、それぞれの格子点は、 X , Y , Z , または、 O となる。
- 2) アップデートするため、無作為(ランダム)に目標サイトを選ぶ。
 - i) もし、そのサイトが j ($j = X, Y, Z$) によって占有されるなら、死滅過程 (4-1a) の処理を実行する。すなわち、死亡率 m_j に応じて、サイト j は O になる。
 - ii) サイトが空地(O)であれば、出生過程 (4-1b), (4-1c), または、(4-1d) を実行する。サイト O は、率: $B\alpha\beta$, $B\alpha(1-\beta)$, または、 $B(1-\alpha)$ で、それぞれ X , Y , または、 Z になる。ここで、出生率 B は、 X と Z の局所密度の両方に比例しているが、それは、 Y の密度とは独立している。というのも、繁殖不能のオスは交配に決して参加しないためである。

本章のシミュレーションでは、ステップ2)を L^2 回ほど繰り返す。ここで、 L^2 は、格子サイトの総数である。本章では、 $L = 200$ とした。このステップは、「モンテカルロステップ (Monte Carlo step)」と呼ばれている。システムが安定した状態に達するまで、さらにアップデートを続けていく。

次に、広い範囲で相互作用が許容されるグローバル相互作用について、その方法を説明する。グローバル・シミュレーションはローカル・シミュレーションとすこぶる同様であるが、グローバル・シミュレーションの出生率 B は、 X と Z の総密度の両方に比例している、つまり、 B は rxz に等しい。ここで、 r は、正の定数(「再生産率 (reproduction rate)」)であり、および、 x と z は、それぞれ、 X と Z の総密度である。

4.4 平均場近似

極限のケースとして、平均場理論は、格子サイズが無限のとき、すなわち、グローバル相互作用のときの個体群動学を表すことができる。つまり、

$$\frac{dx}{dt} = -m_x x + rxz(1 - x - y - z)\alpha\beta \quad (4-2a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -m_y y + rxz(1 - x - y - z)\alpha(1 - \beta) \quad (4-2b)$$

$$\frac{dz}{dt} = -m_z z + rxz(1 - x - y - z)(1 - \alpha) \quad (4-2c)$$

ここで、 r_x は、オス X の「増殖率 (reproductive rate)」であり、オス Y の増殖率 r_y はゼロとする。便宜的に、 r_x を r とおく。 x 、 y 、および z は、それぞれ、通常の(繁殖可能な)オス(X)、繁殖不能のオス(Y)、および、メス(Z)の密度であり、要素 $(1 - x - y - z)$ は、空地(O)の密度を意味する。方程式(4-2)について、右辺における最初(2番目)の項は、死亡(出生)の過程を表している。もし、 $\beta = 1$ であれば、方程式(4-2)は、Tainaka, K. et al. (2006)によって、紹介されたシステムになる。方程式(4-2)は、安定するところの最終的な密度を、分析的に得ることができる長所を持っている。この点につき、死亡率が等しいケース、 $m_x = m_y = m_z = m$ 、において、考えることにする。 $D > 0$ のとき、したがって、平均場理論は、3つの密度、安定均衡における最終的な生存密度の

(x, y, z) を、次のように予測することが出来る。

$$x = \frac{1}{2} \alpha \beta (1 + \sqrt{D}) \quad (4-3a)$$

$$y = \frac{1}{2} \alpha (1 - \beta) (1 + \sqrt{D}) \quad (4-3b)$$

$$z = \frac{1}{2} (1 - \alpha) (1 + \sqrt{D}) \quad (4-3c)$$

以下の通り、このようにして、最終的な均衡における総人口サイズ、 $x + y + z$ 、を得ることが出来る。

$$x + y + z = \frac{1}{2} (1 + \sqrt{D}) \quad (4-4a)$$

ここで、

$$D = 1 - \frac{4m}{r\beta} \left(\frac{1}{1-\alpha} + \frac{1}{\alpha} \right) \quad (4-4b)$$

この方程式(4-4)は、 $\max(x + y + z)$ となる α は、 $\alpha = 1/2$ であるので、このことから、最適の性比は $1/2$ であることを予測することが出来る。

4.5 シミュレーションの結果

まず、グローバル・シミュレーションの結果として、図4-3では、性比 α に対して、最終的な均衡密度の (x, y, z) および、総個体群サイズ $x + y + z$ を表示している。このシミュレーションでは、各プロットは2,000回と3,000回間の密度を平均することによって与えられている。それによると、グローバル・シミュレーション(プロット)と平均場近似の理論曲線が、見事に一致している。つまり、図4-3では、数値実験と理論が見事に一致したことから、最適の性比は $\alpha = 1/2$ であることが、こ

の理論によって予測される。 $D > 0$ の時に、生存密度は安定しており、そのうえ、持続可能な範囲の性比は、それほど広くないことが分かる。パラメーターは、 $m = 0.015$, $r = 1$, $\beta = 0.3$ としている。初期密度は、 $(x, y, z) = (0.333, 0.333, 0.334)$ としている。

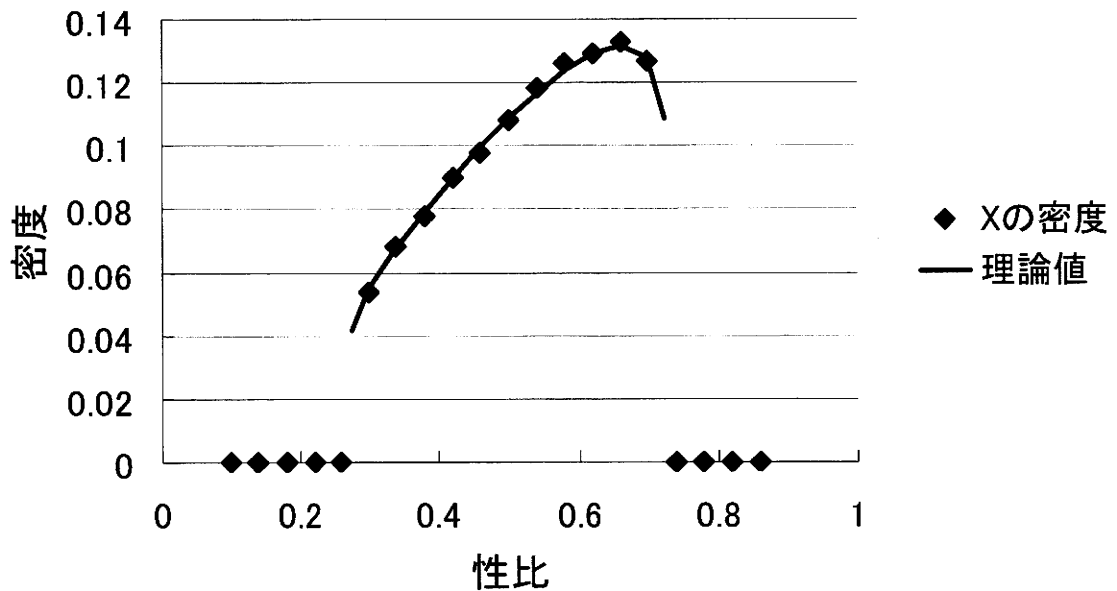


図4-3(a) グローバル・シミュレーションと平均場理論での比較. Xの密度が、性比に対して表されている。各図の円のプロットは、グローバルの相互作用のシミュレーションの結果を表し、曲線が平均場理論の予測である。Nitta, T. et al. (2008)より修正し、転用。

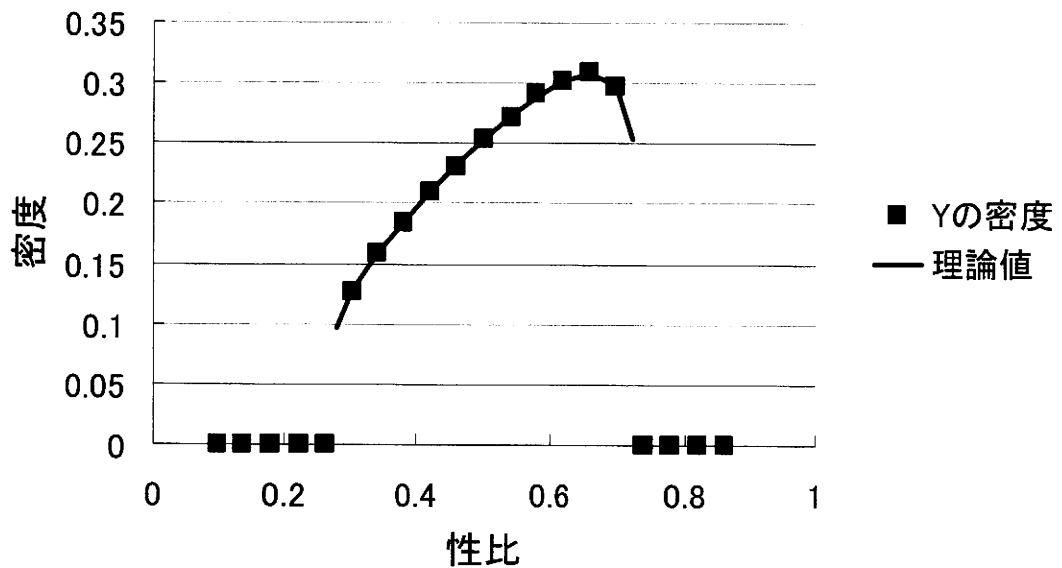


図4-3(b) グローバル・シミュレーションと平均場理論での比較. Yの密度が, 性比に対して表されている. 各図の円のプロットは, グローバルの相互作用のシミュレーションの結果を表し, 曲線が平均場理論の予測である. Nitta, T. et al. (2008)より修正し, 転用.

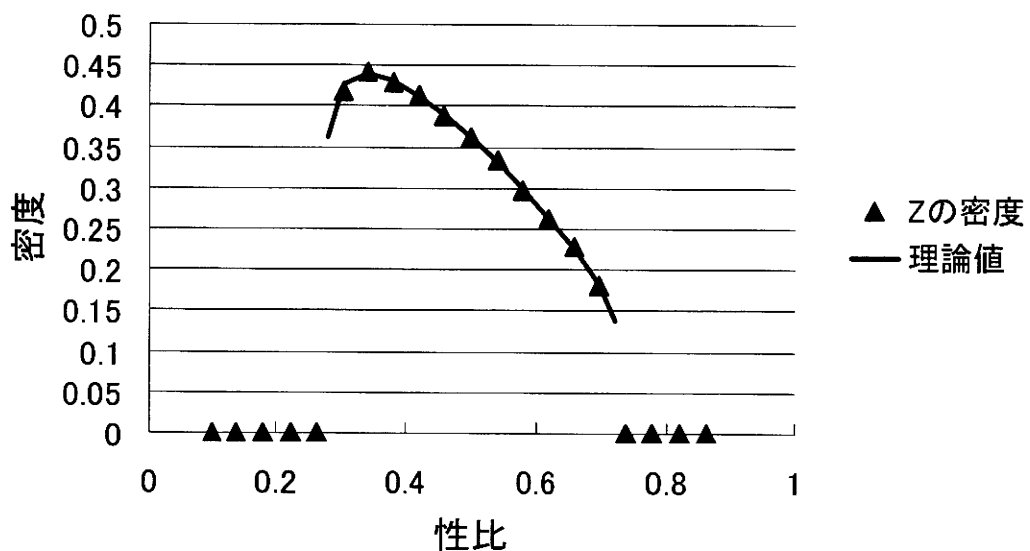


図4-3(c) グローバル・シミュレーションと平均場理論での比較. Zの密度が, 性比に対して表されている. 各図の円のプロットは, グローバルの相互作用のシミュレーションの結果を表し, 曲線が平均場理論の予測である. Nitta, T. et al. (2008)より修正し, 転用.

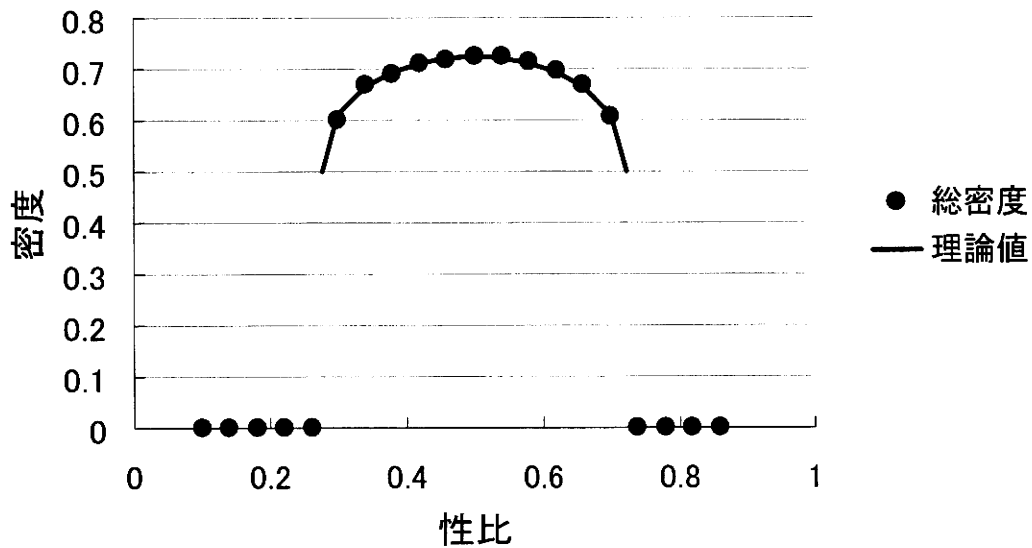


図4-3(d) グローバル・シミュレーションと平均場理論での比較. 総密度が, 性比に対して表されている. 各図の円のプロットは, グローバルの相互作用のシミュレーションの結果を表し, 曲線が平均場理論の予測である. Nitta, T. et al. (2008)より修正し, 転用.

なお, $D < 0$ の場合が絶滅なので,

$$D = 1 - \frac{4m}{r\beta} \left(\frac{1}{1-\alpha} + \frac{1}{\alpha} \right) < 0 \quad (4-5)$$

不等式(4-5)から, $m = 0.015$, $r = 1$, および, $\beta = 0.3$ として解くと, 絶滅の場合の理論値の境界が,

$$\alpha < \frac{1}{2} \left(1 - \sqrt{1 - \frac{16m}{r\beta}} \right) \doteq 0.276 \quad (4-6a)$$

および,

$$\alpha > \frac{1}{2} \left(1 + \sqrt{1 - \frac{16m}{r\beta}} \right) \doteq 0.724 \quad (4-6b)$$

となる。

次に、ローカル・シミュレーションの結果であるが、結果はグローバルなケースと完全に異なっている。図4-4では、性比 α に対して、最終的な均衡密度の (x, y, z) と総個体群サイズ $(x+y+z)$ を表示している($m_x = m_y = m_z = m = 0.015$)。各プロットは、100,000回と98,000回間の密度を平均することによって与えられている。というのも、ローカル相互作用の変動は、グローバル相互作用のものよりも遅いためである。よって、図4-4から、最適の性比 α は、1/2以上であること、グローバル相互作用(図4-3)と比べて、持続可能な範囲の性比は非常に狭いことが分かる。なお、 $m = 0.015$ 、 $r = 1$ とした場合、死亡率が高いか、あるいは、増殖率が小さいために、シミュレーションでは絶滅をした。よって、図4-4のシミュレーションでは、 $m = 0.0015$ 、 $r = 5$ としてシミュレーションを行った。 $\beta = 0.3$ は同じである。初期密度は、 $(x, y, z) = (0.333, 0.333, 0.334)$ としている。

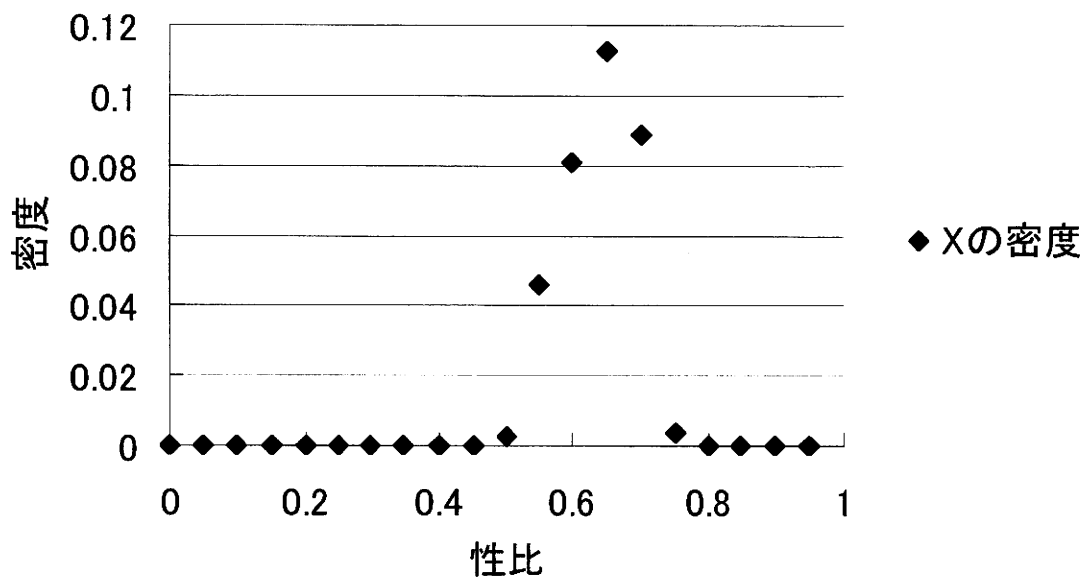


図4-4(a) ローカル相互作用のシミュレーションの結果である。Xの密度が性比に対してプロットされている。Nitta, T. et al. (2008)より修正し、転用。

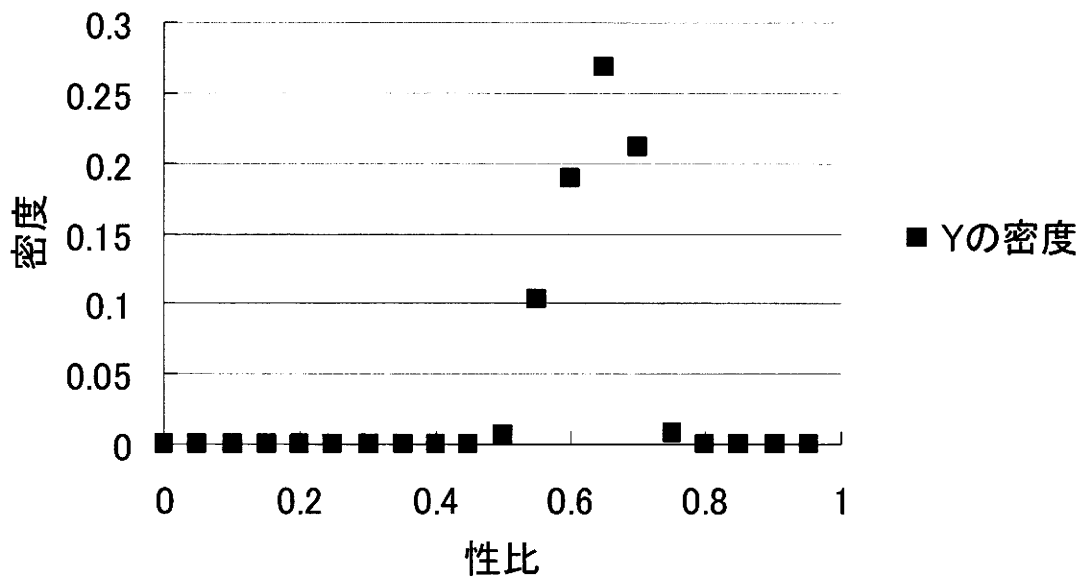


図4-4(b) ローカル相互作用のシミュレーションの結果である。Yの密度が性比に対してプロットされている。Nitta, T. et al. (2008)より修正し，転用。

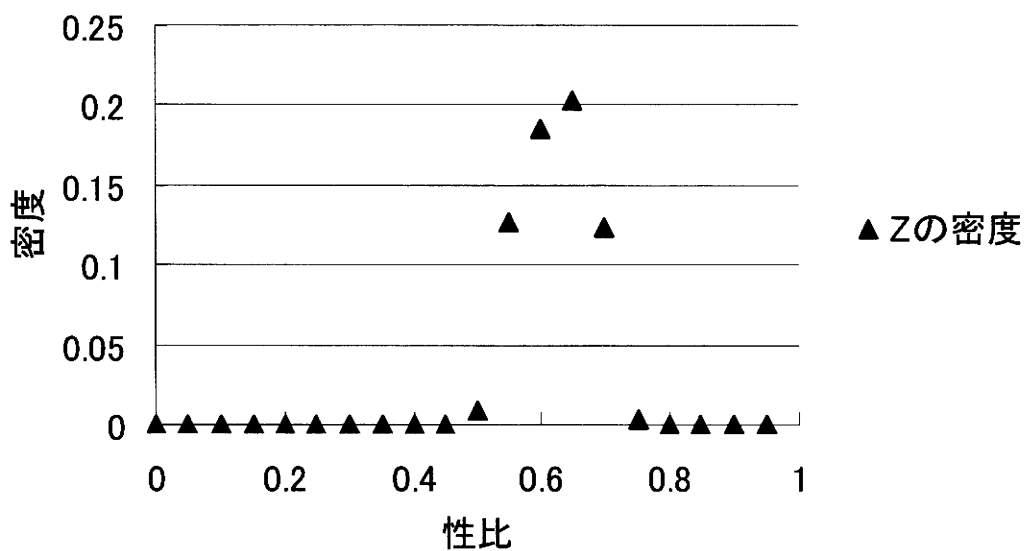


図4-4(c) ローカル相互作用のシミュレーションの結果である。Zの密度が性比に対してプロットされている。Nitta, T. et al. (2008)より修正し，転用。

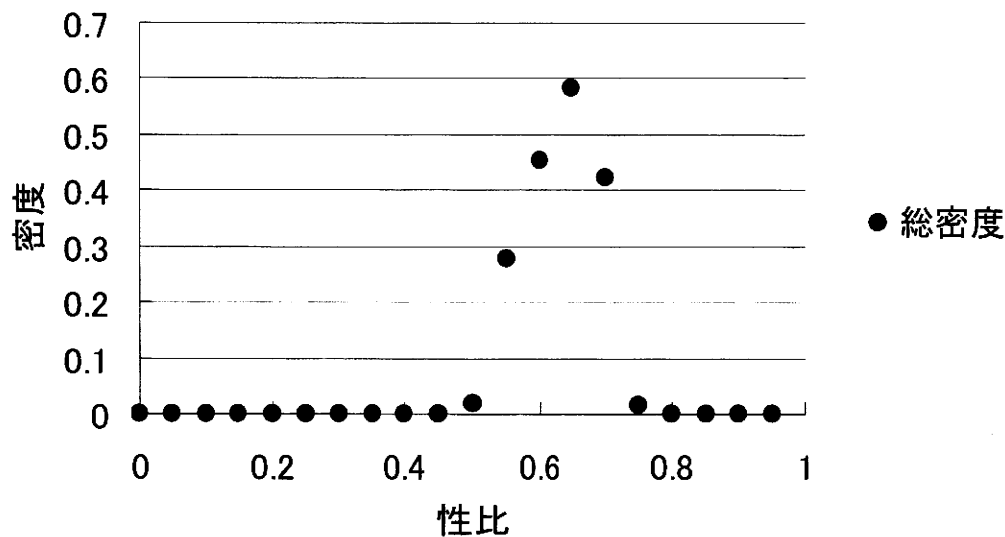


図4-4(d) ローカル相互作用のシミュレーションの結果である。総密度が性比に対してプロットされている。Nitta, T. et al. (2008)より修正し、転用。

4.6 結論と考察

本章では、モンテカルロシミュレーションが、繁殖不能のオス(Y)を含む交配様式で行われ、その結果、グローバル・シミュレーションの場合では、最適性比は 1/2 となる(図 4-3 参照)ことが分かった。この結果は、ハーレムをつくる動物にとっての実際の性比の事実を、上手く説明している。

対照的に、ローカル・シミュレーションでは、最適性比がオスバイアス(α が 1/2 以上)であることを示している。このことは、現実のデータに矛盾しているように思える。しかしながら、不妊のメスの存在で、その矛盾は解決できるようである。というのも、実際の動物では、メスもまた、繁殖不能の特性を持っている。つまり、事実、妊娠していて未熟なメスは、不妊のメスと同じ状態を示している。そのうえ、メスは長い妊娠期間を過ごす。つまり、メスはオスより長い間、成熟する期間を必要とする。とういのも、卵子は精液よりも、精力的に損失が大きいためである。つまり、オスとメスの両方には、繁殖不能の特性が多少あることになる。おそらく、これらの特性が埋め合わせをされるので、ほとんどすべての動物で、1/2 の性比となるのであろうと考えられる。

第5章 二形のオスが存在する場合の最適性比

5.1 目的

いくつかの種には、2つのタイプのオス(「同種二形(dimorphism)」)が存在している。ひとつは「優れたオス(dominant male)」と呼ばれ、そして、もう片方は、「劣った(subordinate),あるいは、「従者のオス(satellite male)」と呼ばれている。好例は、サケとオランウータンである。サケのオスの表現型は2つの異なった形態、つまり、大きい「かぎ鼻(hooknose)」, および、小さい「邪魔者, ジャック(jack)」がある(Tanaka, Y. et al., 2009a)。メスは大きい「かぎ鼻」(優れたオス)をより好み、メスは優れたオスの周りで交配をする。ジャックは、優れたオスとメスの交配のまわりをうろろうろするために、交配の場所の近くを安全地帯として占領する。また、オランウータン(*Pongo pygmaeus*)にも、2つの形態のオスがいる。つまり、「熟している成人のオス(matured adult male, MA)」は、優れたオスと呼ばれる。MAの平均重量は、成人メスのものの2倍以上である。対照的に、「拘束された成人オス(arrested adult male, AA)」は、サイズで成人メスに匹敵しているままである。AAは「スニーカー(sneaker)」であり、強制的にメスと性交する。

本章では、進化生態学の立場から、「スニーカーの進化(evolution of sneakers)」を説明し、持続的な個体群の維持のため、最適性比におけるスニーカーの効果について考えることを目的とする。次々節では、そのためのモデルを説明する。そのモデルには、二つの重要なパラメタ α と β を含んでいる。ここで、パラメタ α は、「性比(sex ratio)」(すべての個体数あたりのオスの比率)を示し、および、 β は、「すべてのオスあたりの繁殖可能なオスの頻度(frequency of reproductive males per total males)」である。これらのパラメタの値は、「遺伝(genetic)」, あるいは、「非遺伝(non-genetic)」因子によって決定される。シュミレーションは、「モンテカルロシミュレーション(Monte Carlo simulations)」であり、そのシュミレーションは、2つの方法、「グローバル(global)」, および、「ローカル(local)」の相互作用によって行われる。そして、グローバル、および、ローカルの相互作用の両方のシミュレーション結果を報告し、最終節では、持続性とスニーカーの発展についての議論を行う。

5.2 先行研究の問題点 —BOBJ—

多くの研究者が、スニーカーの発展について説明するために、オスの同種二形を研究してきた。主な理論の1つは、ESS(Gross, M. R., 1985; Imhof, L. A. et al., 2005; Iqbal, A. and Toor, A. H., 2001; Nowak, M. A. and Sigmund, K., 2004; Ohtsuki, H. and Nowak, M. A., 2008)である。最

近, サケとオランウータンのオスの同種二形についての説明で, Tanaka, Y. et al. (2009a)は, サケに対して, ESSを応用した. そして, Tainaka, K. et al. (2007)は, それをオランウータンに応用した. ESSについての説明とその問題点は, すでに前章で指摘をしているが, 本節では, スニーカーについて説明する別の理論として, 「悪い仕事の最善(best of bad job, BOBJ)についての説明と, その問題点を指摘したい. 例えば, Lee, P. L. M. and Hays, G. C. (2004)によれば, 生殖戦略におけるメスの意思決定は, 動物学でさかんに討論されているテーマのひとつであり, メスが, オスのハラメント(harassment)を利用して, その悪い仕事(bad job)を大いに利用するのを試みることを, 彼らは, この点に関して, ウミガメ(marine turtles)」を対象にして調査・研究を行った. つまり, ウミガメのメスがオスのスニーカー行動(「悪い仕事」)を上手く利用することで, 確実に子孫を残すことに成功しているということである. すなわち, アセンション島(Ascension Island)では, ウミガメの密度が, 1平方キロメートルあたり1,000匹にもなるので, メスは, おそらく, 最もすぐれたオスを選ぶ手段として, オス同士の競争, あるいは, 攻撃性を利用して, 最も良いオス(“best” male)」と対(つい)となることを期待するが, 他方, メスは, 複数のオスのハラメントに直面して交配し, これらのオスと対になるという不本意なことも, すぐれた繁殖戦略として受け入れるということである. これが, スニーカー行動(「悪い仕事」)を上手く利用しているということである. しかしながら, BOBJも, ESSと同様に, 個体群の持続性を決して考慮に入れていない議論である. このような中, エコロジーの分野では, 格子モデルが, その関心を増してきている(Nitta, T. et al., 2008; Tainaka, K. et al., 2006). 最近, ESSで戦略(例えば, 性比)の最適についてを説明するのではなく, 持続性で説明するために, 交配個体群の格子モデルを提示されている(Tainaka, K. et al., 2006). 本章では, そのような配偶者選択システムに対処するために, 格子モデルの拡張を試みる.

5.3 モデルと方法

前章のモデルと同様に, 「二次元格子の交配個体群(mating population on a two-dimensional lattice)」(図 5-1). このモデルは, Tainaka, K. et al. (2006)によって導入された交配個体群の拡張である. さて, 正方格子の個体群は, 優れたオス(X), 劣ったオス(Y), および, メス(Z)から構成されている. それぞれの格子の「敷地, サイト(site)」には, 4 つ状態: X, Y, Z, または, 空地(O)のどれか 1 つが置かれている. メスはYに比較して, Xのほうをを好む. その「出生死滅過程(birth and death processes)」は, 格子を「最新化, アップデート(update)」していくことになる.

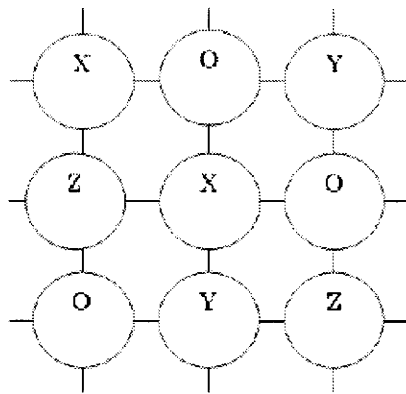


図5-1 二次元格子の上の推計的なセルラーオートマトン。それぞれの格子のサイトは3つの状態のひとつとなる。つまり、：優れたオス(X), 劣ったオス(Y), および、メス(Z)。サイトOは空地を意味する。Nitta, T. et al. (2009)より転用。

まず、「死亡過程(death process)」は、

$$j \rightarrow O \quad (\text{率} : m_j) \quad (5-1a)$$

によって、定義される。ここで、 $j = X, Y, Z$ 、および、 m_j は、 j の「死亡率(mortality rate)」である。そして、他方、「出生過程(birth process)」は、

$$O \rightarrow X \quad (\text{率} : B\alpha\beta) \quad (5-1b)$$

$$O \rightarrow Y \quad (\text{率} : B\alpha(1-\beta)) \quad (5-1c)$$

$$O \rightarrow Z \quad (\text{率} : B(1-\alpha)) \quad (5-1d)$$

と表現される。ここで、パラメーター B は「出生率 (birth rate)」である。グローバル相互作用の場合、出生率 B は、 $B = r_x xz + r_y yz$ によって定義される。ここで、 r_j は、オス $j (= X, Y)$ の「増殖率 (reproductive rate)」であり、そして、 x 、 y 、および、 z は、それぞれ X 、 Y 、および、 Z の「総密度 (overall densities)」である。しかしながら、ローカル相互作用の出生率の場合には、総密度を「局所密度 (local densities)」に取り替えるべきである。

シミュレーションは、2 つの方法；グローバル、および、ローカル相互作用のシミュレーション法によって行われる。前者では、相互作用は、隣接しているサイトの間で起こるが、他方、後者では、どんな組の格子サイトの間にも相互作用が起こる。両方の方法では、単に、出生率 B が異なる程度である。以下の通り。格子はアップデートされる。なお、グローバル、および、ローカル相互作用については、前章の図 4-2 を参照のこと。

- 1) 初めに、 X 、 Y 、および、 Z を分配する。そこでは、それぞれの格子点は、 X 、 Y 、 Z 、または、 O となる。
- 2) アップデートするため、無作為 (ランダム) に目標サイトを選ぶ。
 - i) もし、そのサイトが $j (= X, Y, Z)$ によって占有されるなら、死滅過程 (4-1a) の処理を実行する。すなわち、死亡率 m_j に応じて、サイト j は O に変わる。
 - ii) サイトが空地 (O) であれば、出生過程を実行する。サイト O は、率： $B\alpha\beta$ 、 $B\alpha(1-\beta)$ 、または、 $B(1-\alpha)$ で、それぞれ X 、 Y 、または、 Z に変わる。

シミュレーションでは、ステップ 2) を L^2 回ほど繰り返す。ここで、 L^2 は、格子サイトの総数である。本章のシミュレーションでは、 $L = 100$ とした。このステップは、「モンテカルロステップ (Monte Carlo step)」と呼ばれている。システムが安定した状態に達するまで、さらにアップデートを続けていく。

5.4 平均場近似

格子サイズが無限であるときに、平均場理論は、グローバル相互作用のための人口動学を表すことができる。つまり、

$$\frac{dx}{dt} = -m_x x + (r_x xz + r_y yz)(1 - x - y - z)\alpha\beta \quad (5-2a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -m_y y + (r_x xz + r_y yz)(1-x-y-z)\alpha(1-\beta) \quad (5-2b)$$

$$\frac{dz}{dt} = -m_z z + (r_x xz + r_y yz)(1-x-y-z)(1-\alpha) \quad (5-2c)$$

ここで、方程式(5-2)について、右辺における最初(2番目)の項は、死亡(出生)の過程を表している。出生の要素 $(1-x-y-z)$ は、要素空地(O)の密度を意味する。もし、 $y=0$ (あるいは、 $\beta=1$)であれば、方程式(5-2)は、単独オスのシステムを表している(Boukal, D. S. and Berec, L., 2002; Tainaka, K. et al., 2007)。本章では、この点につき、死亡率が等しいケース、 $m_x = m_y = m_z = m$ 、において、考えることにする。

以下の通り、安定均衡における最終的な密度を得ることができるが、優位なオスの比率から、次の均衡条件がある。

$$\frac{x}{y} = \frac{\beta}{1-\beta} \quad (5-3a)$$

つまり、

$$x(1-\beta) - y\beta = 0 \quad (5-3b)$$

(5-3a)より、

$$y = \frac{1-\beta}{\beta} x \quad (5-3c)$$

同様に、性比の定義から、絶滅しない場合に、均衡の密度は、次の状態を満たさなければならない。

$$\frac{x+y}{z} = \frac{\alpha}{1-\alpha} \quad (5-4a)$$

つまり,

$$x(1-\alpha) + y(1-\alpha) - z\alpha = 0 \quad (5-4b)$$

(5-3c)を, (5-4b)に代入して,

$$x(1-\alpha) + x\left(\frac{1-\beta}{\beta}\right)(1-\alpha) - z\alpha = 0 \quad (5-4c)$$

zについて解くと,

$$z = \frac{1-\alpha}{\alpha\beta}x \quad (5-4d)$$

となる.

簡便のため, 方程式(5-3), および, 方程式(5-4)を, 方程式(5-2)に応用して, $r_y = 0$ の特別なケースを考えることにする.

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= -mx + rx \left(\frac{1-\alpha}{\alpha\beta} x \right) \left(1 - x - \frac{1-\beta}{\beta} x - \frac{1-\alpha}{\alpha\beta} x \right) \alpha\beta \\
&= -m x + rx \frac{1-\alpha}{\alpha\beta} x \left(1 - \frac{1}{\alpha\beta} x \right) \alpha\beta \\
&= x \left(-m + rx \frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \right) \left(1 - \frac{1}{\alpha\beta} x \right) \alpha\beta \\
&= x \left\{ -m + \left(\frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \right) r x \right\} \left(1 - \frac{1}{\alpha\beta} x \right) \alpha\beta \\
&= x \left(\frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \right) r \left(\frac{1}{\alpha\beta} \right) \alpha\beta \left\{ -x^2 + x\alpha\beta - \frac{m\alpha\beta}{1-\alpha} \cdot \frac{\beta}{r\beta} \right\} \\
&= R(x-a)(b-x)
\end{aligned} \tag{5-5}$$

ここで,

$$R = r \frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \tag{5-6a}$$

$$a = \frac{1}{2} \alpha\beta (1 - \sqrt{D}), \quad b = \frac{1}{2} \alpha\beta (1 + \sqrt{D}) \tag{5-6b}$$

$$D = 1 - \frac{4m}{r\beta} \left(\frac{1}{1-\alpha} + \frac{1}{\alpha} \right) \tag{5-6c}$$

方程式(5-5)の人口動学は、 D のとり符号によることが分かる。 D がゼロ以下のとき、 a 、および、 b の両方は、虚数になる。この場合、方程式(5-5)には、ただ一つの均衡($x=0$)が存在する。そして、絶滅は、いつでも起こる($t \rightarrow \infty$ のとき、 $x \rightarrow 0$)。対照的に、 D が正であるときには、方程式

(5-5)は、3 均衡解、 $x=0$ 、および、 $x=b$ の両方が「安定 (stable)」、 $x=a$ は「不安定 (unstable)」である。初期条件によって、システムは、結局、2つの安定均衡の、どちらかひとつに1つに達する。オスとメスの両方が初期状態に高密度を十分持っているとき、システムは、生存均衡 ($x=b$)に達する。さもなければ、システムは絶滅 ($x=0$)に動いていく。「生存/絶滅 (survival/extinction, SE)」の SE 局面における人口力学は、生存と絶滅の間の数居値を意味する、「アーリー効果 (Allee effect)」(Allee, W. C., 1931; Murray, J. D., 1993)をあらわしていることになる。つまり、 D がゼロ以下のときには、「無条件の絶滅 (unconditional extinction, UE)」の UE 局面、そして、 D が正のときには、SE 局面ということである。

このことから、 $D > 0$ のときは、 $x=0$ 、 a 、 b の3つの均衡点が存在するが、 $x=0$ と $x=b$ のときのみ安定となり、 $x=a$ のときは、不安定となることがわかる。つまり、 $D > 0$ のときは、 $x=0$ に向かう「絶滅」か、あるいは、 $x=b$ に向かう「生存」かという、アーリー効果が認められる。

ここで、アーリー効果とは、生態学において、個体群密度の増加によって個体群に属する個体の適応度が増加する現象のことであり、アメリカの生態学者であるウォーダー・クライド・アリー (Warder Clyde Allee)によって提唱された。個体群密度が上昇することによって繁殖相手の探索が容易になり、結果として適応度が増加するが、逆に、個体群密度が低下してアーリー効果が消失すると、個体群の成長率が減少し、極端な場合は個体群が絶滅の場合もある。図 5-2 は、アーリー効果を示したものである。

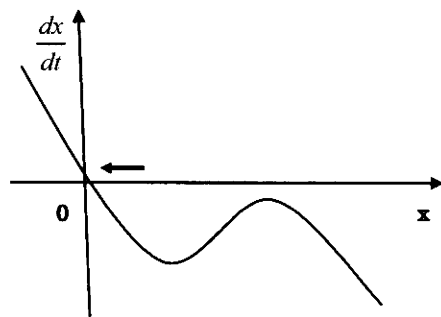


図 5-2(a) $D < 0$ の場合、無条件の絶滅

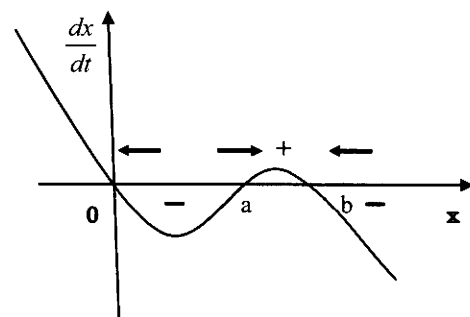


図 5-2(b) $D > 0$ の場合、生存/絶滅

人口の持続性について調査するために、SE 局面 ($D > 0$)における定常状態密度を得るため、方程式(5-5)から、オスの密度が最終的に $x=b$ に達するのは、明白である。方程式(5-6)を利用すると、以下の通り明らかに、安定的な密度を表すことができる。

$$x = \frac{1}{2} \alpha \beta (1 + \sqrt{D}) = b \quad (5-7a)$$

$$y = \frac{1}{2} \alpha (1 - \beta) (1 + \sqrt{D}) = \frac{1 - \beta}{\beta} b \quad (5-7b)$$

$$z = \frac{1}{2} (1 - \alpha) (1 + \sqrt{D}) = \frac{1 - \alpha}{\alpha} b \quad (5-7c)$$

そして、均衡生存における総人口サイズ $x + y + z$ は、

$$x + y + z = \frac{1}{2} (1 + \sqrt{D}) = \left(\frac{1}{\alpha} + \frac{1}{\beta} - 1 \right) b \quad (5-8)$$

となる。

5.5 シミュレーションの結果

まず最初に、グローバル相互作用のシミュレーションの結果であるが、コンピュータ・シミュレーションで得られた結果は、格子サイズが十分に大きい限り、平均場理論の予測に完全に一致した。その「個体群動学 (population dynamics)」は、2つの局面；「無条件の絶滅 (unconditional extinction, UE)」, および、「生存/絶滅 (survival/extinction, SE)」に分類されることが出来た。UE局面では、種はいつでも絶滅する。他方、SE局面では、「Allee効果 (Allee effect)」が観測される。図5-3は、SE局面の個体群動学を例証している。ここでは、Y (劣ったオス) の増殖率 r_Y がゼロであるという特別なケースは考えている。図5-3では、20個の初期条件が無作為に選ばれている。この図から、グローバル相互作用の場合では、シミュレーションの結果は平均場理論の予測に完全に一致していることが読み取れる。

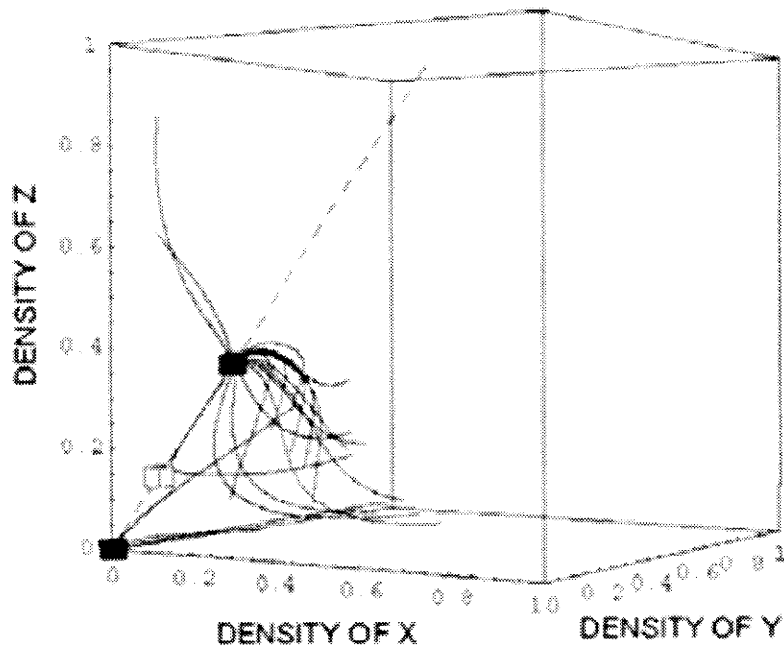


図5-3(a) グローバル相互作用(平均場理論)のSE局面における典型的な個体群動学. 3次元における (x, y, z) の軌道. 白黒の箱は, それぞれ, 「安定(stable)」, および, 「不安定(unstable)」均衡解を示している. 破線は, 均衡条件: $x(1-\alpha) + y(1-\alpha) - z\alpha = 0$, かつ, $x(1-\beta) - y\beta = 0$ を示している. 軌道は, 無作為に選ばれた20の初期条件から始まっている. そして, それらは, 最終的に, 安定均衡のひとつに達する. モデルパラメータは, $\alpha = 0.5$, $(r_x, r_y, m, \beta) = (1, 0, 0.015, 0.3)$ として設定されている. Nitta, T. et al. (2009)より転用.

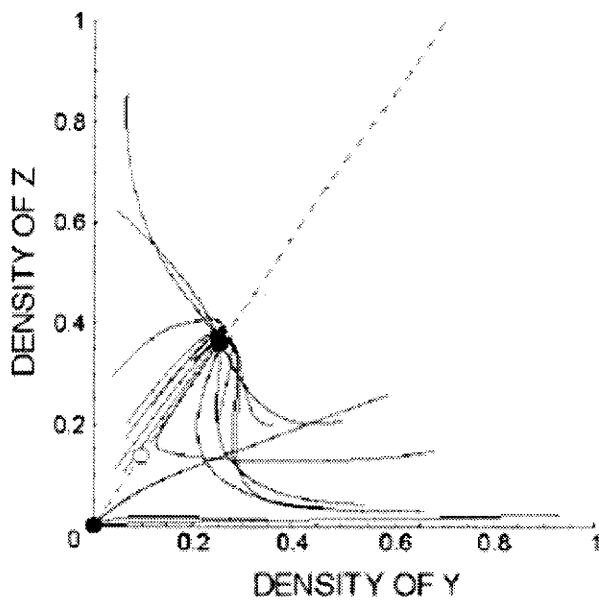


図5-3(b) グローバル相互作用(平均場理論)のSE局面における典型的な個体群動学. 2次元空間への射影. 白黒の箱は, それぞれ, 「安定(stable)」, および, 「不安定(unstable)」な均衡解を示している. 破線は, 均衡条件: $x(1-\alpha) + y(1-\alpha) - z\alpha = 0$, かつ, $x(1-\beta) - y\beta = 0$ を示している. 軌道は, 無作為に選ばれた20の初期条件から始まっている. そして, それらは, 最終的に, 安定均衡のひとつに達する. モデルパラメータは, $\alpha = 0.5$, $(r_x, r_y, m, \beta) = (1, 0, 0.015, 0.3)$ として設定されている. Nitta, T. et al. (2009)より転用.

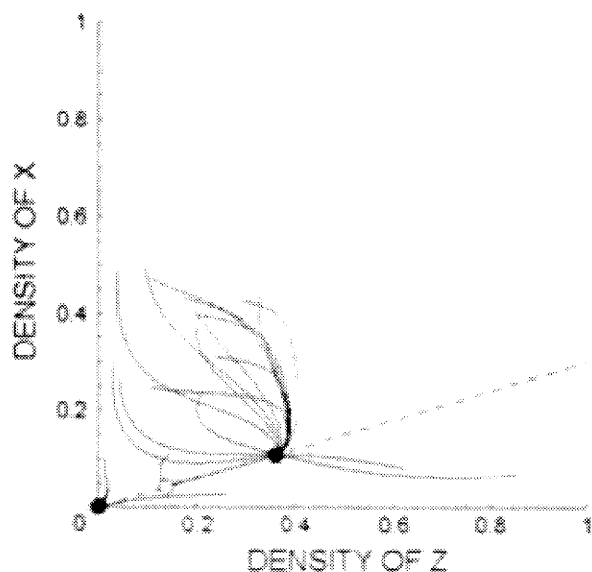


図5-3(c) グローバル相互作用(平均場理論)のSE局面における典型的な個体群動学. 2次元空間への射影. 白黒の箱は, それぞれ, 「安定(stable)」, および, 「不安定(unstable)」な均衡解を示している. 破線は, 均衡条件: $x(1-\alpha)+y(1-\alpha)-z\alpha=0$, かつ, $x(1-\beta)-y\beta=0$ を示している. 軌道は, 無作為に選ばれた20の初期条件から始まっている. そして, それらは, 最終的に, 安定均衡のひとつに達する. モデルパラメータは, $\alpha=0.5$, $(r_x, r_y, m, \beta)=(1, 0, 0.015, 0.3)$ として設定されている. Nitta, T. et al. (2009)より転用.

SE 局面には, 3 つの均衡解; 2 つは安定(絶滅と生存), 他方, 1 つは不安定, を持っている. 個体群持続性について調査するために, SE 局面での最終的な生存密度を得ることとする.

図 5-4 では, 均衡密度は性比 α に対してプロットされている. パラメータは, $m=0.015$, $r=1$, $\beta=0.3$ としている. 初期密度は, $(x, y, z)=(0.3, 0.2, 0.5)$ としている. なお, $D < 0$ の場合が絶滅なので, 絶滅の場合の理論値の境界は, (4-6a)と(4-6b)に同じである.

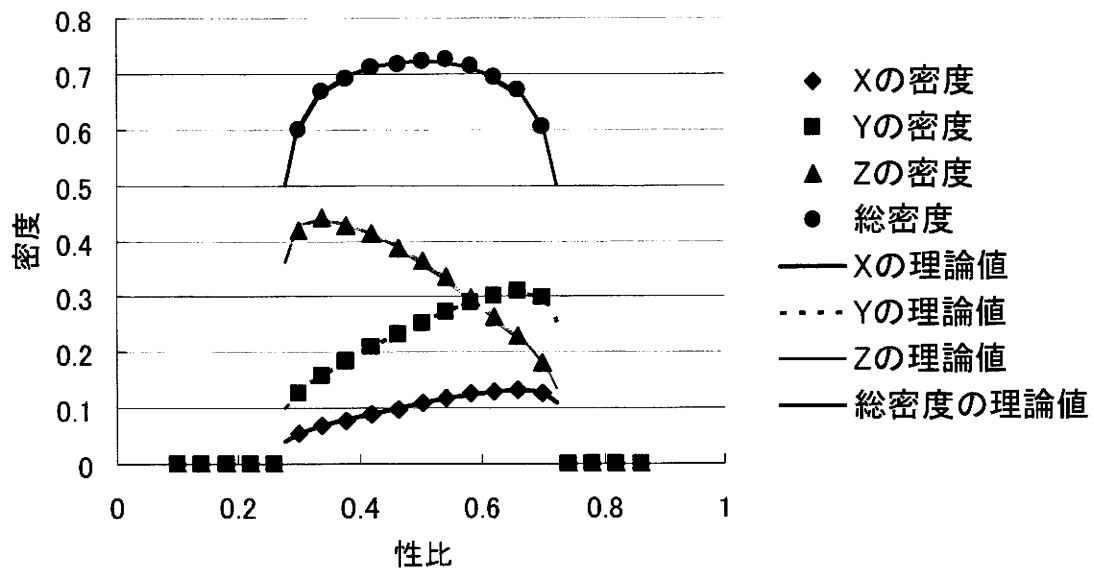


図 5-4(a) グローバル・シミュレーションでの均衡密度の全体が、性比 α に対してプロットされている。モデルパラメータは、図 5-3 で使用されるものと同じである。Nitta, T. et al. (2009) より修正し、転用。

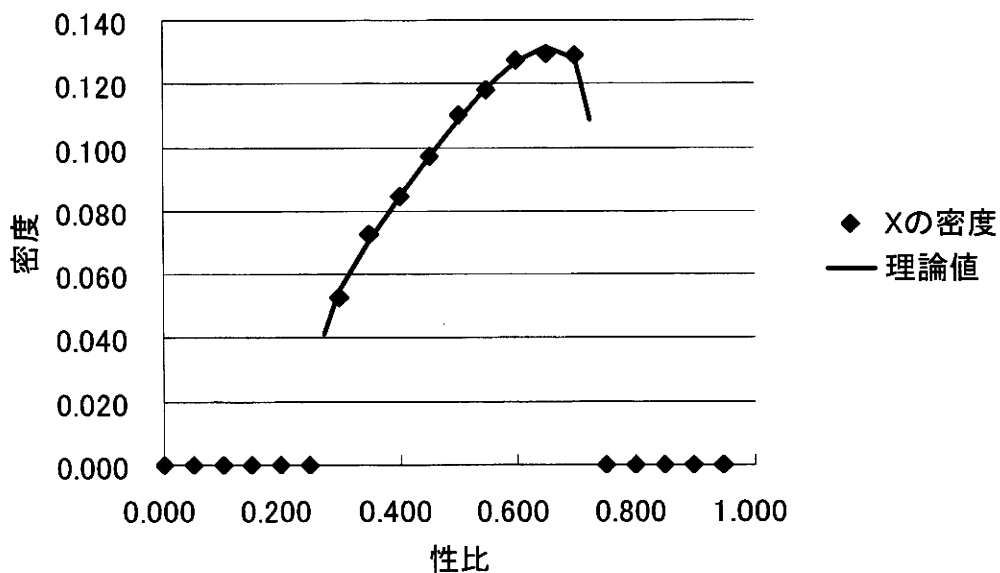


図 5-4(b) グローバル・シミュレーションでの X の均衡密度が、性比 α に対してプロットされている。モデルパラメータは、図 5-3 で使用されるものと同じである。

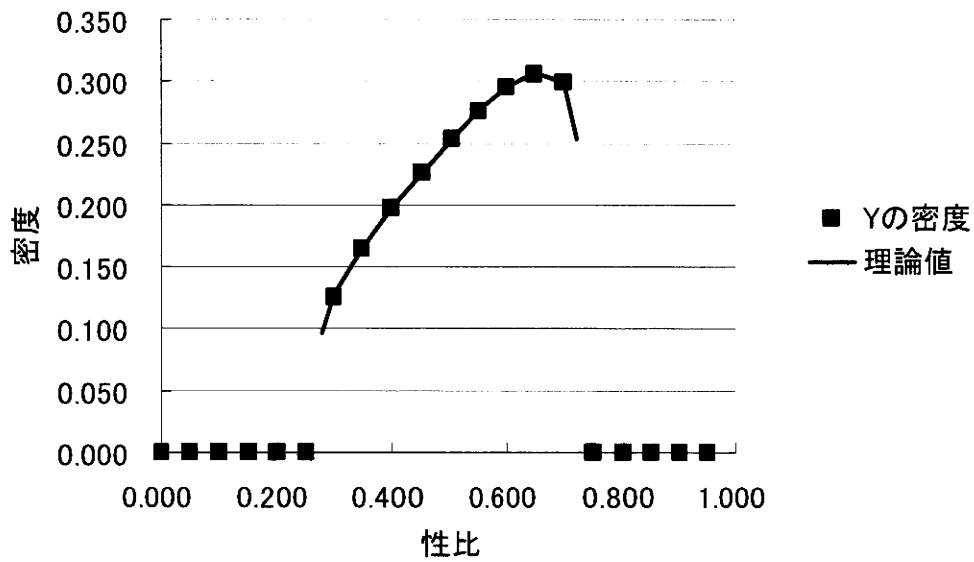


図 5-4(c) グローバル・シミュレーションでの Y の均衡密度が、性比 α に対してプロットされている。
モデルパラメータは、図 5-3 で使用されるものと同じである。

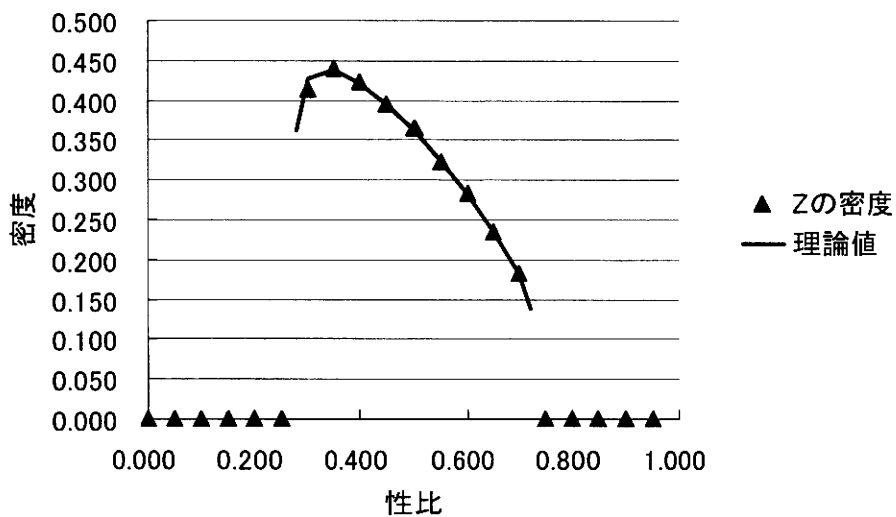


図 5-4(d) グローバル・シミュレーションでの Z の均衡密度が、性比 α に対してプロットされている。
モデルパラメータは、図 5-3 で使用されるものと同じである。

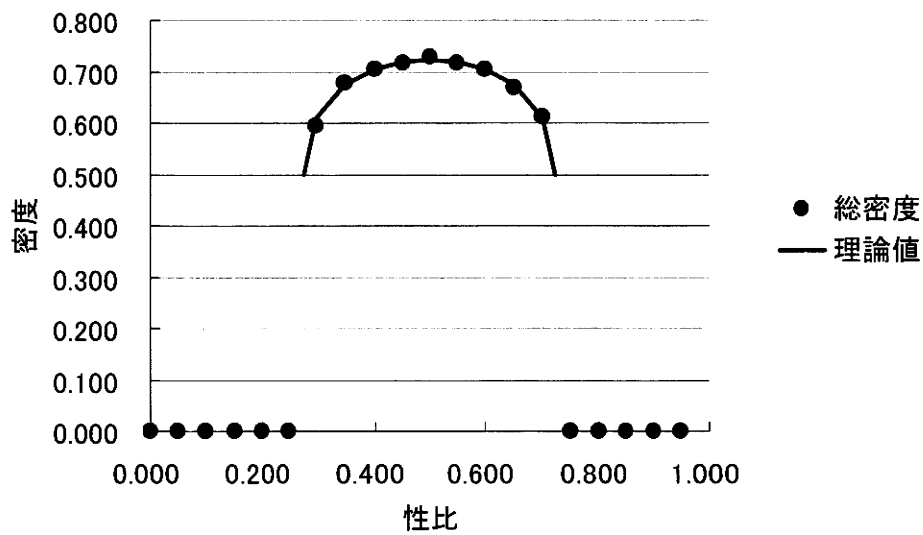


図 5-4(e) グローバル・シミュレーションでの全体の均衡密度 $x + y + z$ が, 性比 α に対してプロットされている. モデルパラメータは, 図 5-3 で使用されるものと同じである.

図 5-5 は, Y(劣ったオス)の増殖率 r_y の異なった値に対して, 各々の密度を示している. パラメータは, $m = 0.015$, $r = 1$, $\beta = 0.3$ としている. 今, Yの増殖率 r_y を含んだ定常密度の理論式を前節と同様の方法で求めてみると, 次のようになる.

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= -mx + \left\{ r_x x \left(\frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \right) + r_y \left(\frac{1-\beta}{\beta} \right) x \left(\frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \right) \right\} \left(1 - x - \frac{1-\beta}{\beta} x - \frac{1-\alpha}{\alpha\beta} x \right) \alpha\beta \\
&= -mx + x \left\{ r_x \frac{1-\alpha}{\alpha\beta} + r_y \left(\frac{1-\beta}{\beta} \right) \left(\frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \right) \right\} \left(1 - \frac{1}{\alpha\beta} x \right) \alpha\beta \\
&= x \left\{ -m + r_x \frac{1-\alpha}{\alpha\beta} + r_y \left(\frac{1-\beta}{\beta} \right) \left(\frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \right) \right\} \left(1 - \frac{1}{\alpha\beta} x \right) \alpha\beta \\
&= x \left\{ -m + \left(\frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \right) \left(r_x + r_y \frac{1-\beta}{\beta} \right) \right\} \left(1 - \frac{1}{\alpha\beta} x \right) \alpha\beta \\
&= x \left(\frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \right) \left(r_x + r_y \frac{1-\beta}{\beta} \right) \left(\frac{1}{\alpha\beta} \right) \alpha\beta \left\{ -x^2 + x\alpha\beta - \frac{m\alpha\beta}{1-\alpha} \cdot \frac{\beta}{r_x\beta + r_y(1-\beta)} \right\} \\
&= R^*(x - a^*)(b^* - x)
\end{aligned} \tag{5-9}$$

ここで,

$$R^* = \left\{ \frac{r_x\beta + r_y(1-\beta)}{\beta} \right\} \frac{1-\alpha}{\alpha\beta} \tag{5-10a}$$

$$a^* = \frac{1}{2}\alpha\beta(1 - \sqrt{D^*}), \quad b^* = \frac{1}{2}\alpha\beta(1 + \sqrt{D^*}) \tag{5-10b}$$

$$D^* = 1 - \frac{4m}{r_x\beta + r_y(1-\beta)} \left(\frac{1}{1-\alpha} + \frac{1}{\alpha} \right) \tag{5-10c}$$

このとき,

$$x = b^* = \frac{1}{2}\alpha\beta(1 + \sqrt{D^*}) \tag{5-11a}$$

$$y = \frac{1}{2} \alpha (1 - \beta) (1 + \sqrt{D^*}) = \frac{1 - \beta}{\beta} b^* \quad (5-11b)$$

$$z = \frac{1}{2} (1 - \alpha) (1 + \sqrt{D^*}) = \frac{1 - \alpha}{\alpha} b^* \quad (5-11c)$$

そして、均衡生存における総人口サイズ $x + y + z$ は、

$$x + y + z = \frac{1}{2} (1 + \sqrt{D^*}) = \left(\frac{1}{\alpha} + \frac{1}{\beta} - 1 \right) b^* \quad (5-12)$$

となることが導き出せる。この結果を利用して、 $r_y = 1$ のときの理論値と比較したものが、図 5-5 である。なお、 $D^* < 0$ の場合が絶滅なので、

$$D^* = 1 - \frac{4m}{r_x \beta + r_y (1 - \beta)} \left(\frac{1}{1 - \alpha} + \frac{1}{\alpha} \right) < 0 \quad (5-13)$$

不等式 (5-13) から、 $m = 0.015$ 、 $r_x = 1$ 、 $r_y = 1$ 、および、 $\beta = 0.3$ として解くと、絶滅の場合の理論値の境界が、

$$\alpha < \frac{1}{2} \left(1 - \sqrt{1 - \frac{16m}{r_x \beta + r_y (1 - \beta)}} \right) \doteq 0.064 \quad (5-14a)$$

および、

$$\alpha > \frac{1}{2} \left(1 + \sqrt{1 - \frac{16m}{r_x \beta + r_y (1 - \beta)}} \right) \doteq 0.936 \quad (5-14b)$$

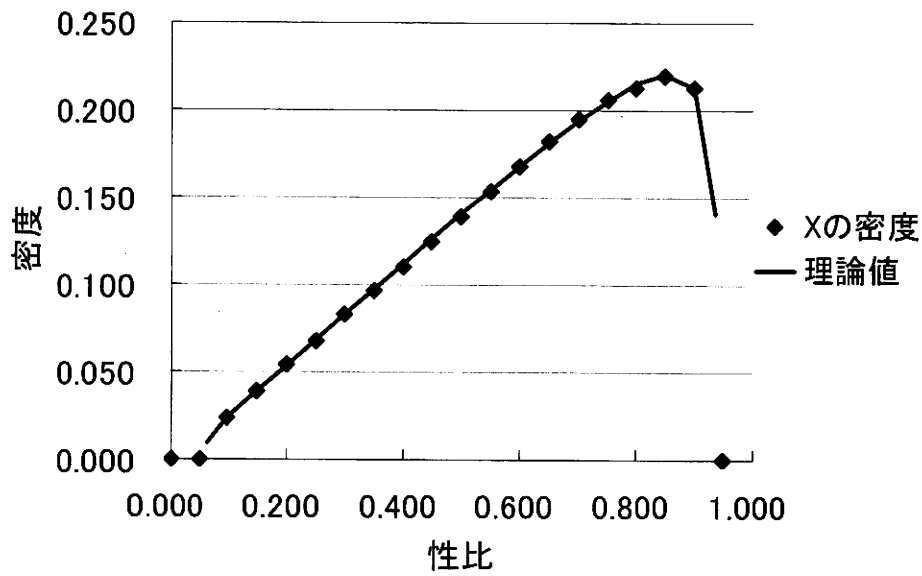


図5-5(a) $r_y = 1$ の時のグローバル・シミュレーションと平均場理論での比較. X の密度が, 性比 α に対して表されている. 各図のプロットは, グローバルの相互作用のシミュレーションの結果を表し, 曲線が平均場理論の予測である.

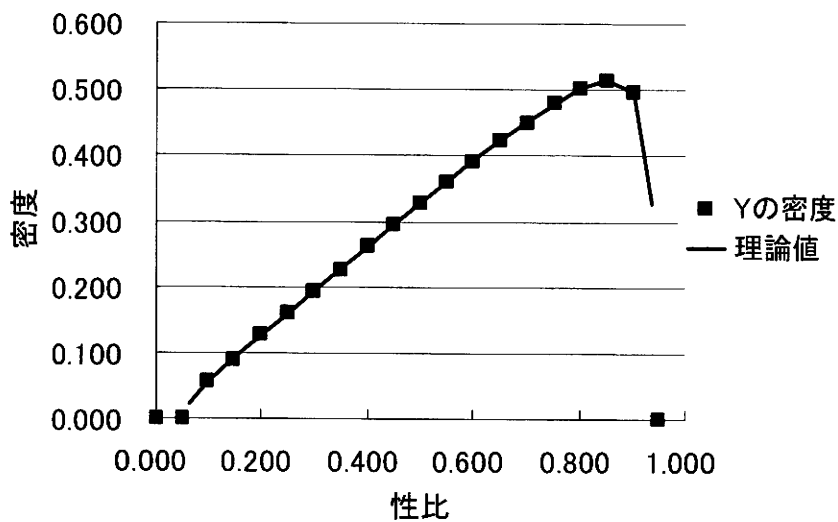


図5-5(b) $r_y = 1$ の時のグローバル・シミュレーションと平均場理論での比較. Y の密度が, 性比 α に対して表されている. 各図のプロットは, グローバルの相互作用のシミュレーションの結果を表し, 曲線が平均場理論の予測である.

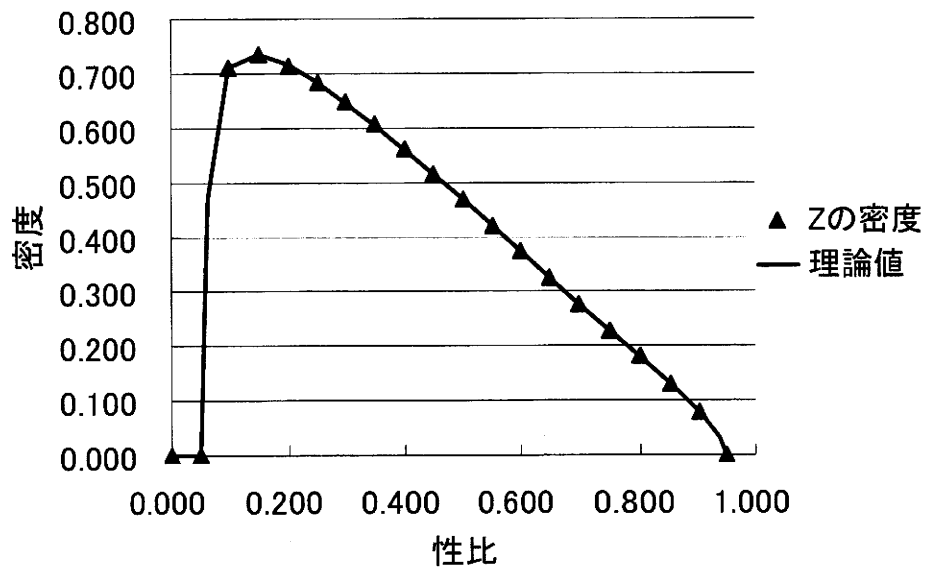


図5-5(c) $r_y = 1$ の時のグローバル・シミュレーションと平均場理論での比較. Zの密度が, 性比 α に対して表されている. 各図のプロットは, グローバルの相互作用のシミュレーションの結果を表し, 曲線が平均場理論の予測である.

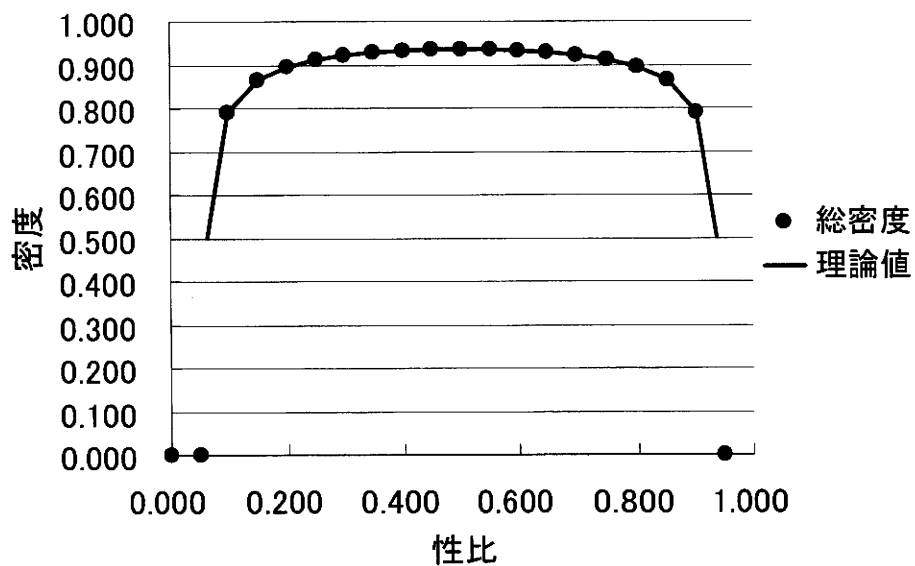


図5-5(d) $r_y = 1$ の時のグローバル・シミュレーションと平均場理論での比較. 総密度が, 性比 α に対して表されている. 各図のプロットは, グローバルの相互作用のシミュレーションの結果を表し, 曲線が平均場理論の予測である.

図 5-6 は、 $r_Y = 0$ と $r_Y = 1$ の時の総密度を比較したものである。 r_Y が増加する時、総密度はわずかに増えていることが分かるが、 $r_Y \neq 0$ でさえあるときにでも、個体群動学の総合的な外形(profile)は、決して変化しないようである。

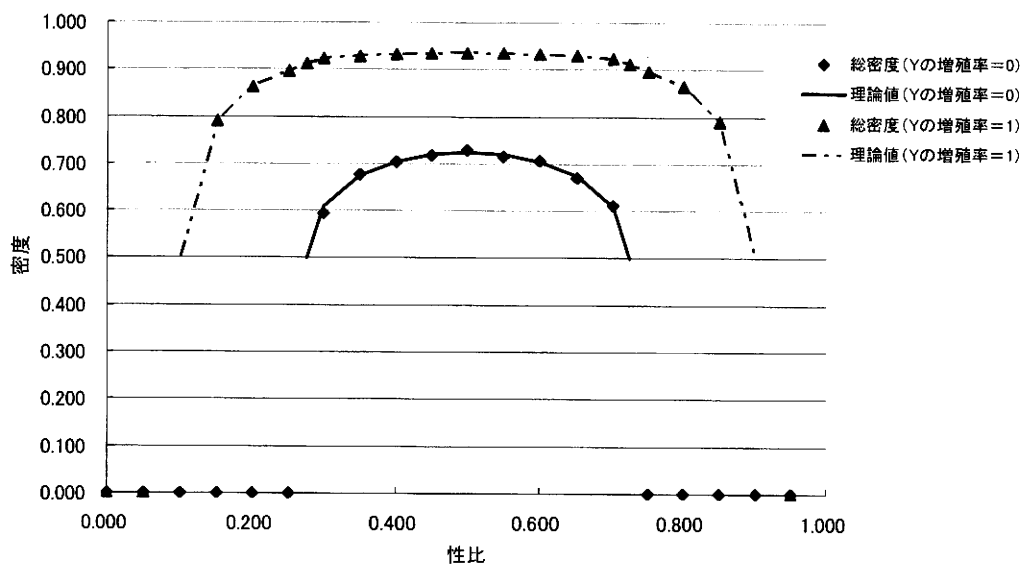


図 5-6 $r_Y = 0$ と $r_Y = 1$ の時のグローバル・シミュレーションと平均場理論での比較. 総密度が、性比に対して表されている. 各図のプロットは、グローバルの相互作用のシミュレーションの結果を表し、曲線が平均場理論の予測である. スニーカー(Y)の増殖率の増加は、均衡密度にわずかな変化を与えていることが分かる.

次に、ローカル相互作用のシミュレーション結果であるが、平均場理論によって予測されるように、個体群動学は、無条件の絶滅(UE),あるいは、生存/絶滅(SE)に分類されと思われる. 後者の局面では、システムは絶滅するか、あるいは、生存の均衡に達することになる. SE局面における最終的な均衡は、敏感に初期の空間的なパターンに依存すると考えられるが、初期条件における「境界(セパトリックス, seperatrix)」は、グローバル総合作用の場合とは異なり、理論的には不明瞭のままである. そこで、生存均衡における定常状態密度を得るために、空地のないサイトで初期条件を設定してシミュレーションを行うことにする. たとえば、図5-7は、そのような初期条件の下に、個体群動学を表示したものである. 図5-7では、図5-3, および、5-4で使用した値($r = 1$, $m = 0.015$)よりも、再生産率のより高い値($r = 5$), および、死亡率のより低い値($m = 0.0015$)を

使用する. というのも, 図5-3, および, 5-4で使用した値で試した場合, すぐに絶滅をした. このことは, ローカル相互作用の下のシステムが, 容易に絶滅するようになることを意味しており, それを防ぐための処置である. 図5-8では, ローカル・シミュレーションの総均衡密度が, 性比 α に対してプロットされている. ここでは, 各プロットが, 48,000回と50,000回の密度を平均することによって, 得られている.

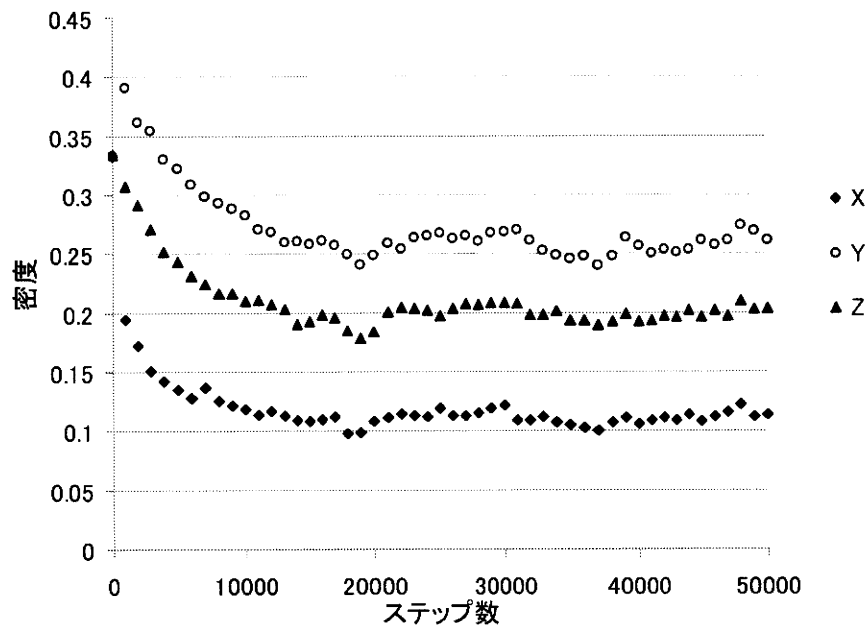


図5-7 ローカル・シミュレーション(性比 α を0.65に設定した時)の個体群動学である.

$(r_X, r_Y, m, \beta) = (5, 0, 0.0015, 0.3)$ として設定されている. Nitta, T. et al. (2009)より, 修正し, 転用.

図5-8($r_Y = 0$ に関するケース), 図5-9($r_Y = 1$ に関するケース), および, 図5-10(両者の比較)から, r_Y の増加に従って, 総密度が大幅に増えるのがわかる. ローカル・シミュレーションの多くの場合, 図5-8($r_Y = 0$ に関するケースを参照)にみられるように, 生き残っている領域は非常に狭い.

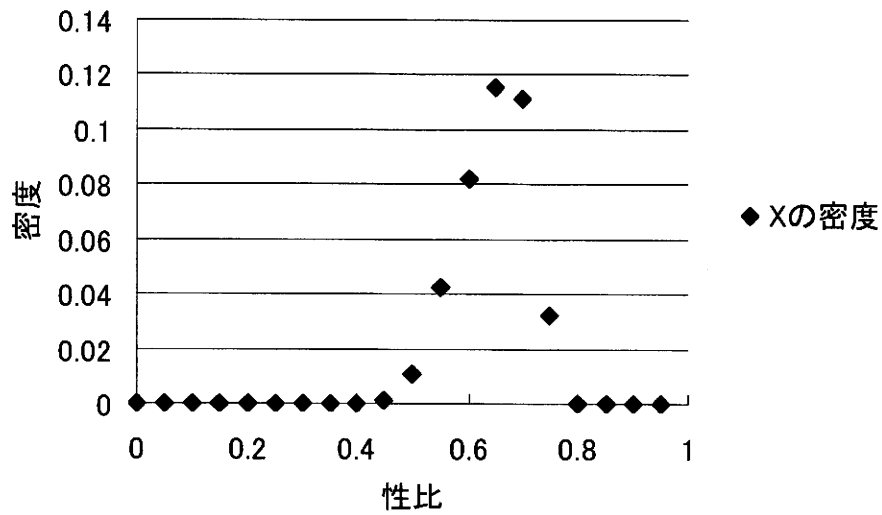


図 5-8(a) $r_Y = 0$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図 5-7 で使用されるものと同じ. X の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 48,000 回と 50,000 回の密度を平均することによって, 得られている.

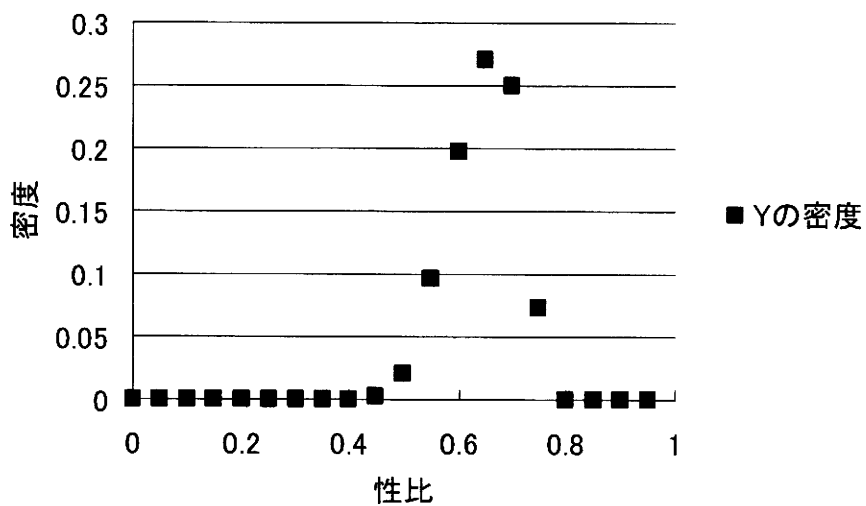


図 5-8(b) $r_Y = 0$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図 5-7 で使用されるものと同じ. Y の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 48,000 回と 50,000 回の密度を平均することによって, 得られている.

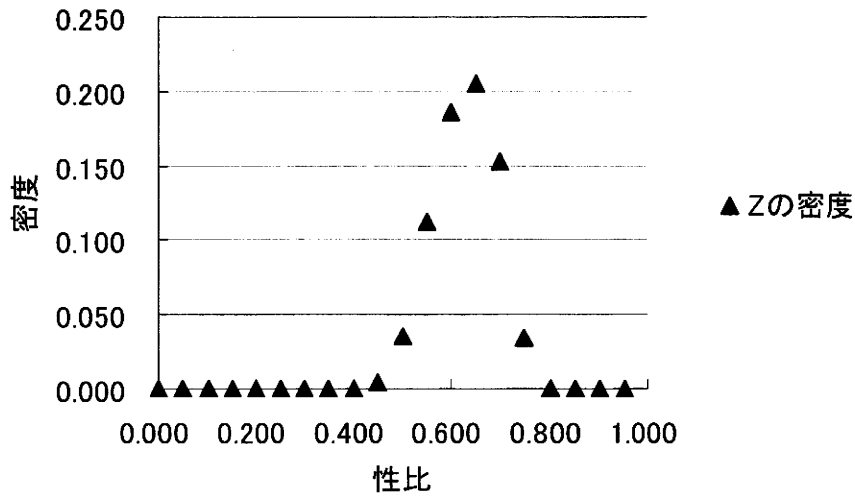


図 5-8(c) $r_Y = 0$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図 5-7 で使用されるものと同じ. Z の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 48,000 回と 50,000 回の密度を平均することによって, 得られている.

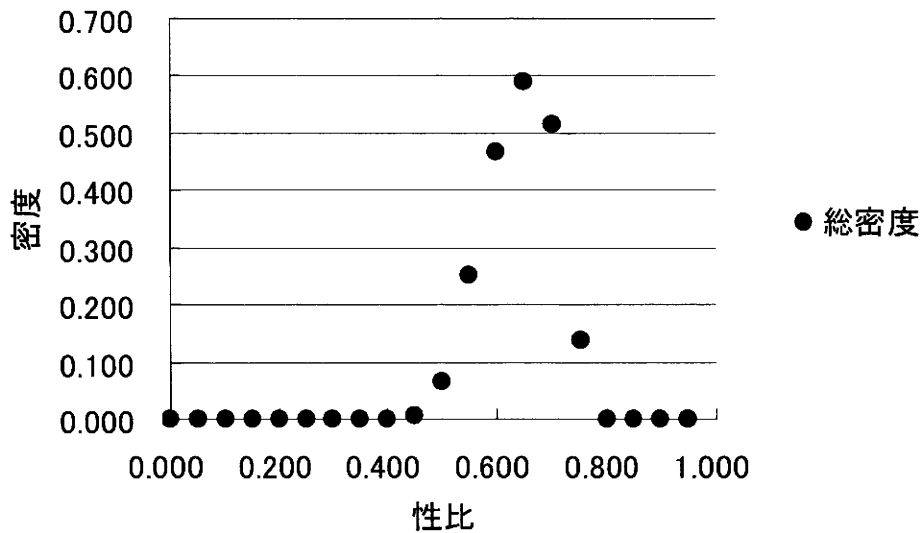


図 5-8(d) $r_Y = 0$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図 5-7 で使用されるものと同じ. 総密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 48,000 回と 50,000 回の密度を平均することによって, 得られている.

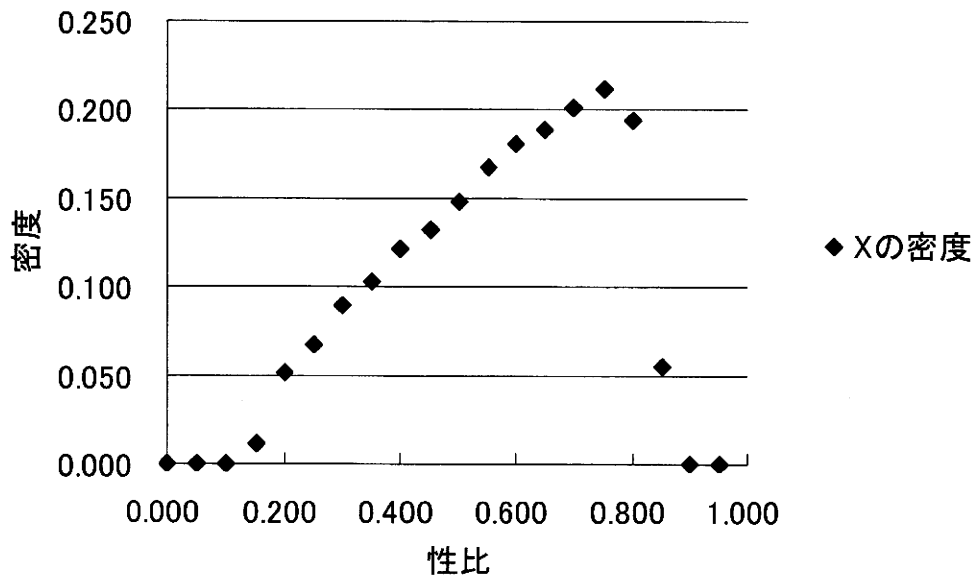


図 5-9(a) $r_y = 1$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図 5-7 で使用されるものと同じ. X の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 48,000 回と 50,000 回の密度を平均することによって, 得られている.

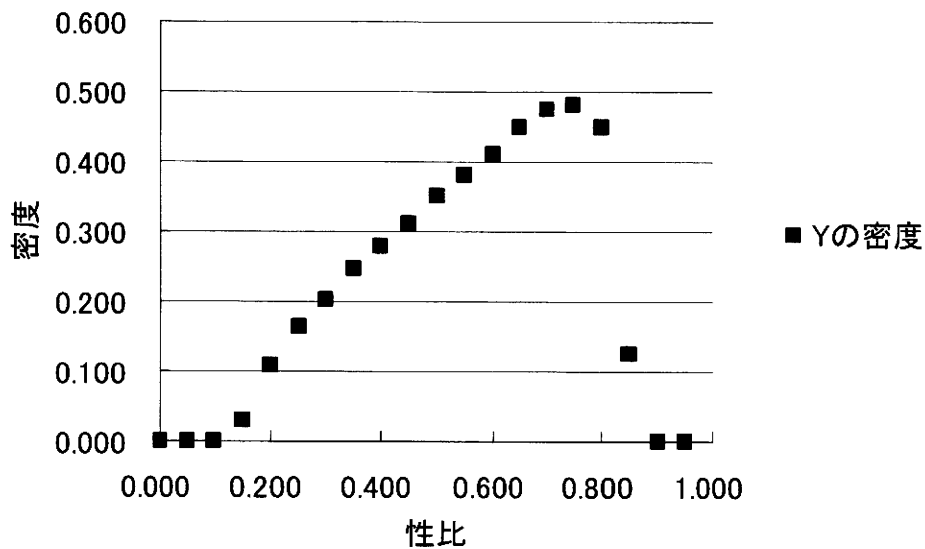


図 5-9(b) $r_y = 1$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図 5-7 で使用されるものと同じ. Y の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 48,000 回と 50,000 回の密度を平均することによって, 得られている.

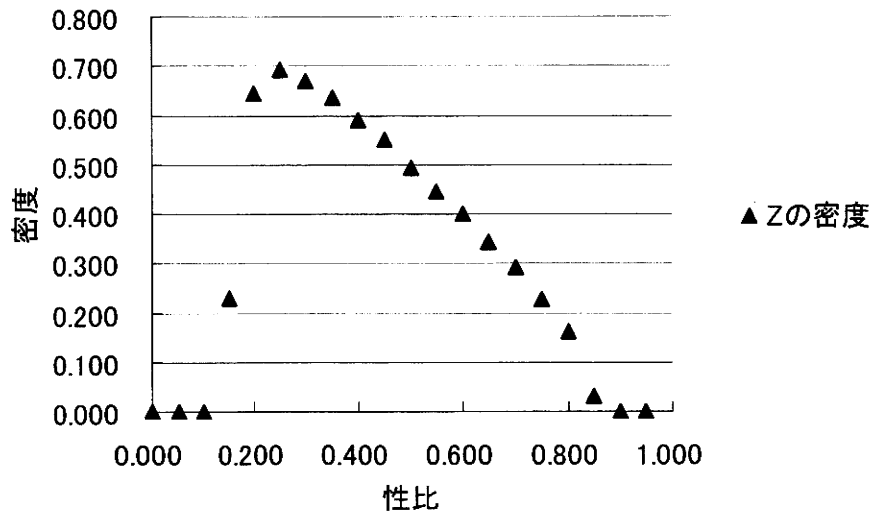


図 5-9(c) $r_y = 1$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図 5-7 で使用されるものと同じ. Z の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 48,000 回と 50,000 回の密度を平均することによって, 得られている.

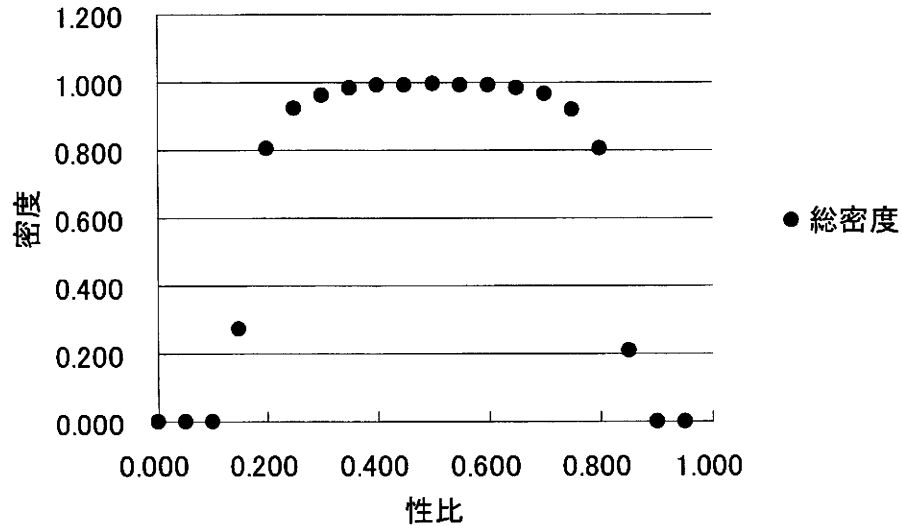


図 5-9(d) $r_y = 1$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図 5-7 で使用されるものと同じ. 総密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 48,000 回と 50,000 回の密度を平均することによって, 得られている.

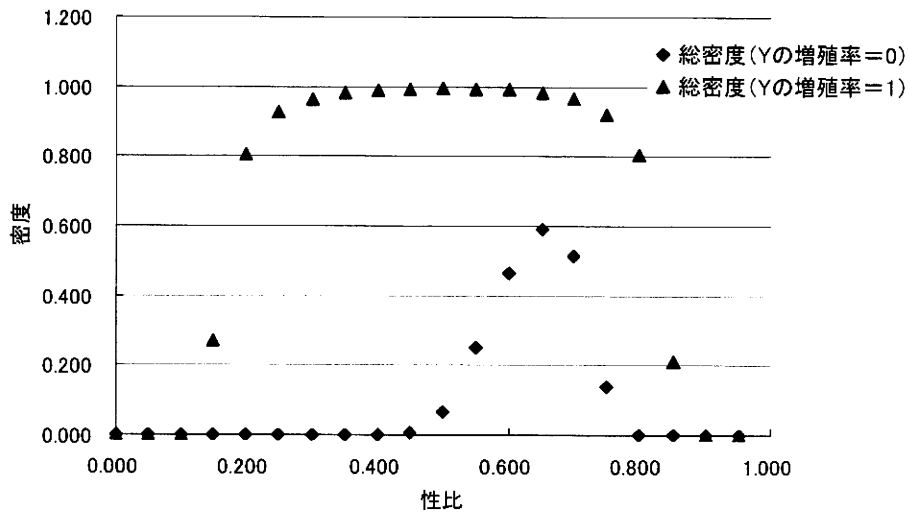


図5-10 $r_Y = 0$ と $r_Y = 1$ の時のローカル相互作用の比較. モデルパラメータは, 図5-7で使用されるものと同じ. 総密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 48,000回と50,000回の密度を平均することによって, 得られている. r_Y の増加に従って, 総密度が大幅に増えるのがわかる. ローカル・シミュレーションの多くの場合 ($r_Y = 0$ に関するケースを参照), 生き残っている領域は非常に狭い.

以下の図 5-11, 図 5-12, および, 5-13 は, 図 5-8, 図 5-9, および, 図 5-10 の頑健性を試すために, 各プロットが, 98,000 回と100,000 回の密度を平均することによって得られてたものとの比較である. 結果, 頑健性は確認された.

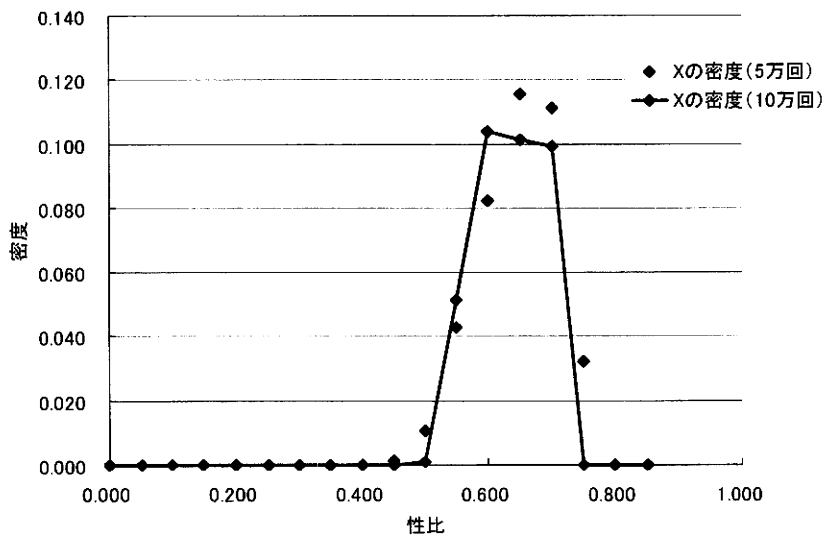


図5-11(a) $r_y = 0$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図5-8で使用されるものと同じ. X の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 98,000回と100,000回の密度を平均することによって, 得られている. 結果, 頑健性は確認された.

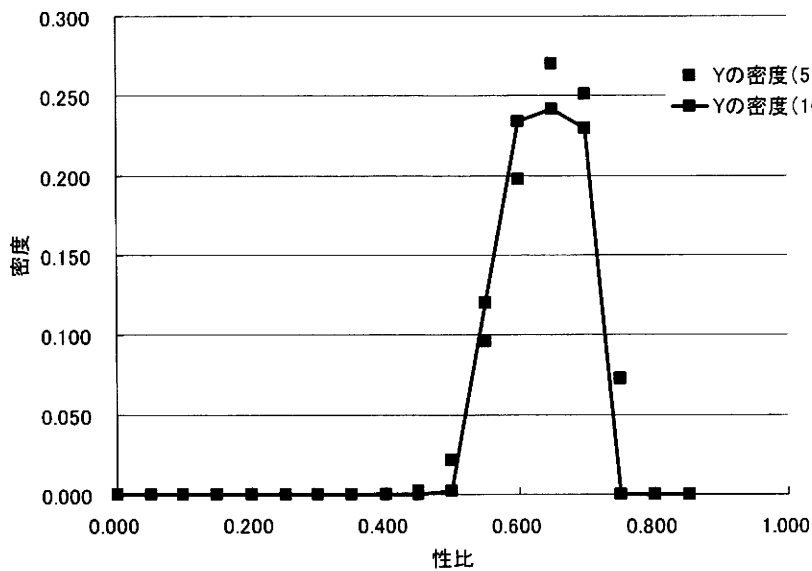


図5-11(b) $r_y = 0$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図5-8で使用されるものと同じ. Y の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 98,000回と100,000回の密度を平均することによって, 得られている. 結果, 頑健性は確認された.

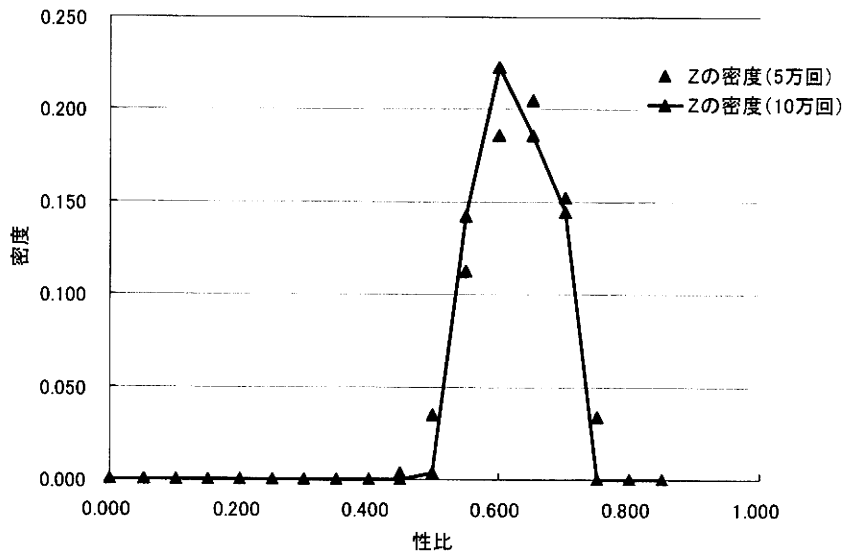


図5-11(c) $r_y = 0$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図5-8で使用されるものと同じ. Z の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 98,000回と100,000回の密度を平均することによって, 得られている. 結果, 頑健性は確認された.

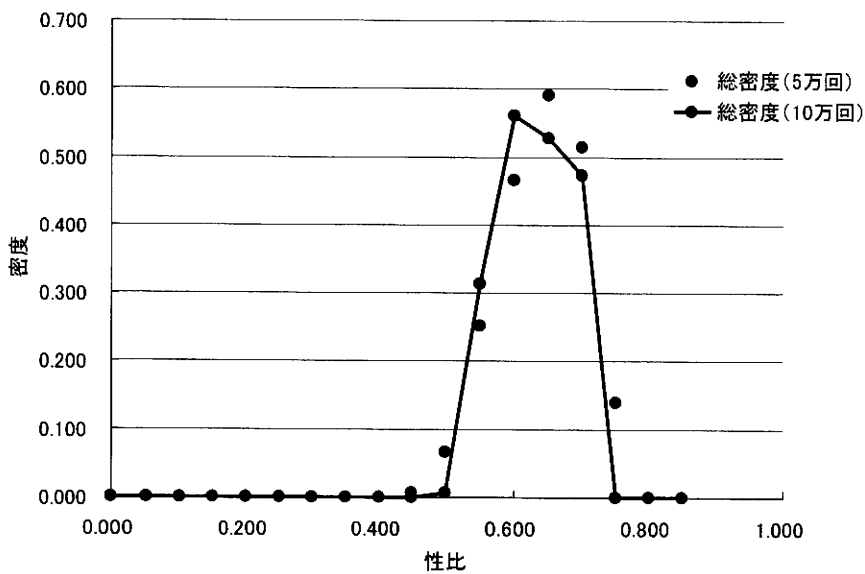


図5-11(d) $r_y = 0$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図5-8で使用されるものと同じ. 総密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 98,000回と100,000回の密度を平均することによって, 得られている. 結果, 頑健性は確認された.

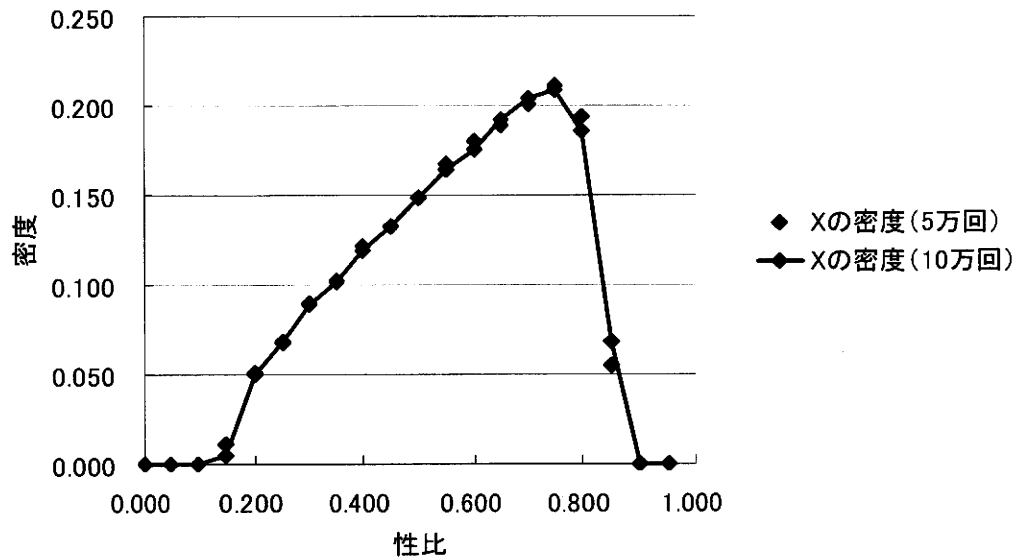


図5-12(a) $r_y = 1$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図5-9で使用されるものと同じ. X の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 98,000回と100,000回の密度を平均することによって, 得られている. 結果, 頑健性は確認された.

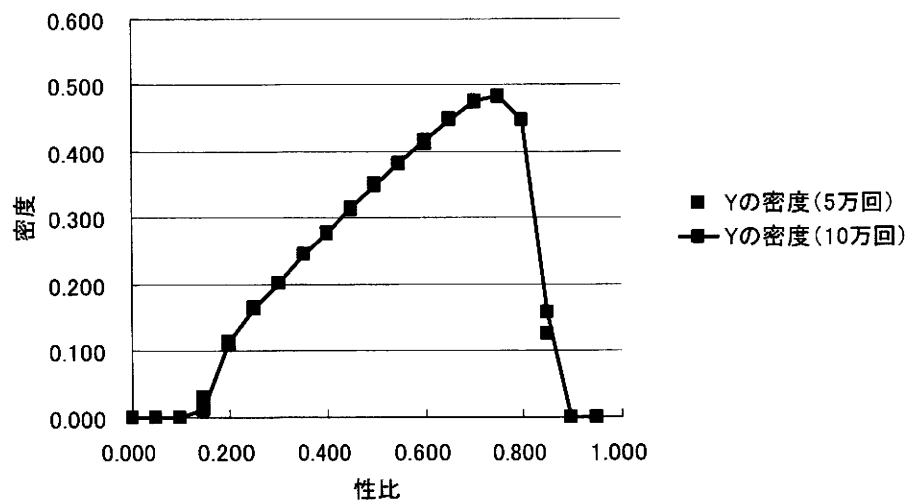


図5-12(b) $r_y = 1$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図5-9で使用されるものと同じ. Y の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 98,000回と100,000回の密度を平均することによって, 得られている. 結果, 頑健性は確認された.

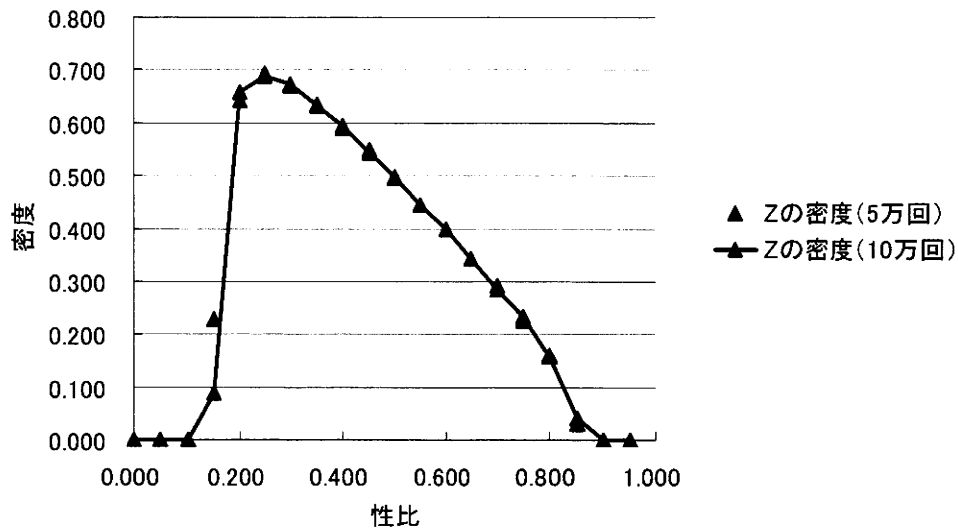


図5-12(c) $r_y = 1$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図5-9で使用されるものと同じ. Z の密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 98,000回と100,000回の密度を平均することによって, 得られている. 結果, 頑健性は確認された.

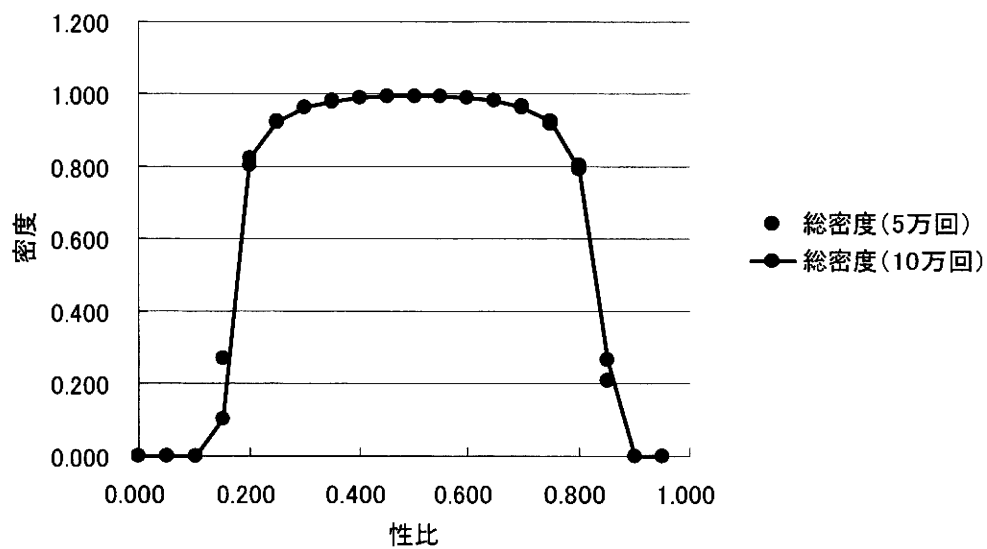


図5-12(d) $r_y = 1$ に関するケース. ローカル相互作用の場合である. モデルパラメータは, 図5-9で使用されるものと同じ. 総密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 98,000回と100,000回の密度を平均することによって, 得られている. 結果, 頑健性は確認された.

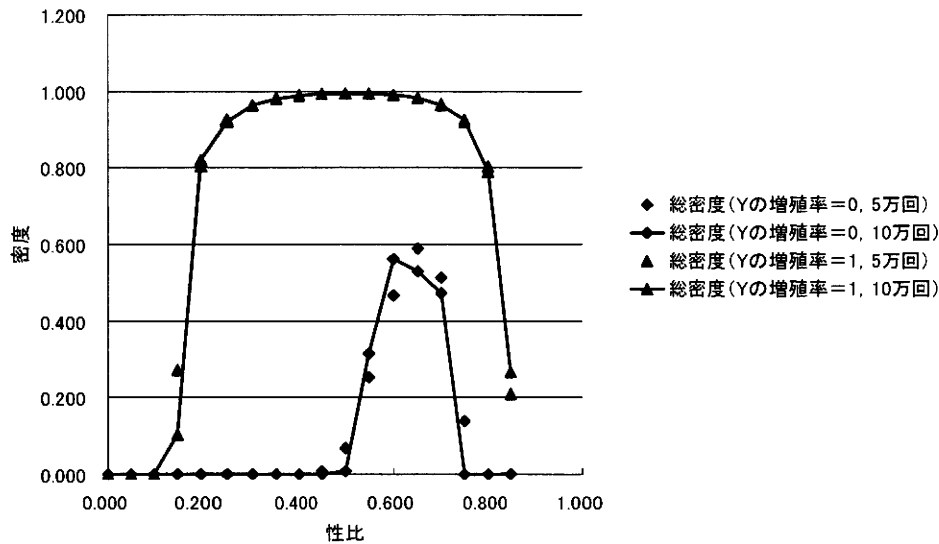


図5-13 $r_Y = 0$ と $r_Y = 1$ の時のローカル相互作用の比較. モデルパラメータは, 図5-10で使用されるものと同じ. 総密度が, 性比に対して表されている. 各プロットが, 98,000回と100,000回の密度を平均することによって, 得られている. 結果, 頑健性は確認された. r_Y の増加に従って, 総密度が大幅に増えるのがわかる. ローカル・シミュレーションの多くの場合 ($r_Y = 0$ に関するケースを参照), 生き残っている領域は非常に狭い.

5.6 結論と考察

本章では, 配偶者選択システムの格子モデルを開発し, 個体群動学を得ることができた. そこに, Allee 効果を認めることが出来た. つまり, X , Y , および, Z の初期の個体数が, ある数居値より低いときに, すなわち, 個体群は絶滅するようになる. それとは対照的に, それらが数居値より高いときに, 個体群は, 安定均衡に達しながら, 生き残ることができる(図 5-3 を参照). また, コンピュータ・シミュレーションを 2 つの方法; グローバル, および, ローカル相互作用, で行ったが, グローバル・シミュレーションの場合では, 平均場理論が個体群動学を完全に表すことができることを確認した.

そして, 個体群持続性について調査するために, 安定均衡での X , Y , および, Z の密度を得ると, グローバル相互作用では, 図 5-6 で例証されるように, 広範囲のパラメーター・スペース(性比)で, 個体群が生き残っているのが認められる. 対照的に, ローカル・シミュレーション(図 5-13)の場合で, 生存可能な性比は狭い. ローカル・シミュレーションでは, 通常, その密度のピークは, 鋭く際立っている.

次に, 持続性(Tanaka, Y. et al., 2009b)に基づくスニーカーの発展について議論すると, 劣っ

たオスの増殖率 r_y が増加するか、または、優れたオスの比率 β が増加する時に、総密度が増えていることがわかる。ローカル・シミュレーションでは、総個体群の平均密度はゼロに近づいている(図 5-13)。つまり、劣ったオス(Y)の増殖率が增加するときには、それは個体群の絶滅を回避する機能になる。よって、このことは、すべての個体の持続性に、スニーカーが適応型であることを含意していると思われる。

最終的に、性比 α の最適についてを議論すると、ローカル・シミュレーションの場合では、 β が小さい値に対して、最適の性比は1/2より大きくなる。この結果は、実際の動物に関するケース($\alpha \approx 1/2$)と異なるように見える。その原因として、本章で使用したモデルには、いくつかの簡略化のし過ぎがあると考えられる。特に、メスの不妊期間を無視している。例えば、メスは長い妊娠期間を過ごす。そのうえ、実際の動物では、メスの卵子は精液よりも、精力的に損失が大きい (Sakisaka, et al., 2000; Togashi, T. et al., 2004; Togashi, T. et al., 2006)。つまり、メスはオスより長い間、成熟する期間を必要とする。もし、そのようなメスの不妊の特性を考慮に入れるようにモデルを変更するなら、最適の性比は約1/2になるかもしれない。

第6章 要約と結論

6.1 要約

本論文の目的は、生物進化と持続可能性社会システムの研究である。集団と個、それぞれの最適化を比較し、社会システムとしては、観光地の荒廃問題を扱った。また、性比の問題を扱った。

第1章では、本研究の目的について述べた。それは、生活の発展と環境を、いかに調和をさせながら、わたしたちの社会を持続、保全させていくべきかという問題意識のもとで、社会全体の利益を増すために、個人は社会の中で、どのように振舞えばいいのであろうかということ、生物の個体数持続をもたらす性比(メスに対するオスの割合)の戦略の有り様となぞらえることでアプローチを行いたいというものである。

第2章では、社会科学の立場から、「持続ある社会の構築」を目指すために、わたしたちの社会を取り扱う経済学としては、どのような議論がなされているのかについて、「公共経済学(public economics)」のひとつである「環境経済学(environmental economics)」の考え方を紹介しながら、「共有地としての観光地の荒廃問題」を、モデルを利用して理論的に考察した。その結果として得られたことは、ゴミ問題や生態系の破壊などは、個人としての観光客が満足追求のため、他との競走で生じるマイナスの産物である。観光客全体の満足を高めるためには、どうしても、個人としての観光客の行動を、どこかで規制・コントロールをする必要があるというものである。そのひとつの解決策が、「フリーパスでだれでもが自由に利用できるエリア」ではないようにする、つまり、「公共財としての共有地」を放棄するという考えであろう。

第3章では、前章における社会科学的アプローチの考察を受けて、生物進化学の分野でも同様の議論が巻き起こされている「個体選択」と「集団選択」の問題について、その概要に触れた。生物進化の基本原則としては、「個体選択」(個人の利益の最適化)と「集団選択」(社会の利益の最適化)の考えがある。これら両者は、長い間、その思想上で、対立をしてきた。20世紀前半までは、後者の「集団選択」が正しいと思われてきた。しかしながら、20世紀後半になって、逆に、「個体選択」が絶対的に正しいと考えられるようになってきた。それは、「集団選択」でしか進化を説明することができないと言ったことはない、という指摘がなされたことによる。その代表的な指摘が、Smith, J. M. (1982)の「ESS」の考え方である。彼らの指摘により、20世紀後半は、「個体選択」が進化生物学の主流的な考えとなってきた。だが、21世紀の今日では、再び、「集団選択」の立場からの研究がなされてきている。本章では、生物進化学における個体選択、「適応度」の考え方を

ベースとした「ESS」の考え方を見直すことで、その問題点を指摘した。そして、回帰が始まったばかりの集団選択の代表的な研究事例である性比の研究(Tainaka, K. et al., 2006; 泰中啓一, 2006)や「素数ゼミ」の研究(Tanaka Y. et al., 2009b; 吉村 仁, 2005)を紹介し、次章以降、集団選択での考え方で、性比の不思議について取り扱うことを明示した。

第4章では、動物の性比 α の最適に焦点を合わせた。多くの場合、今日まで、ESSによって、最適性比の研究が行われ、成果が得られてきたが、ここでは、ESSで説明するのではなく、持続性によって、最適についての説明をするために、交配集団の格子モデルを提示した。持続性によって、オス・メスの対称のケースを主に研究してきたが、ここでは、非対称的なケースに対処した。つまり、繁殖不能のオスが存在する場合において、得られた結果は、動物の性比の発展についてを、比較的よく説明することができた。

そして、第5章では、いくつかの種では、オスに同種二形が存在している。2つのタイプのオスは、外観で区別可能である。優位なオスと呼ばれるものは、通常、大きい。そして、下位のオスと呼ばれるもののもう片方は、小さい。後者のオスは、通常、それほど目立たないほどのスニーカーとして、しばしば繁殖戦略をとるため、優位なオスの縁の周りに集まっている。それらは、優位なオスの後ろで、隠れて繁殖を行うように潜入している。多くの場合、メスは、スニーカーよりも、優位なオスを好む。具体的な実例は、オランウータンである。これまで、多くの研究者が、オスの同種二形を研究しているが、通常、ESS理論を適用して、代替のオスの戦術(特にスニーカーの発展)について、説明している。スニーカーについて説明する別の理論は、「悪い仕事の最善」(BOBJ)がある。ESSとBOBJの両方は、代替のオスの戦術の起源を説明しているが、これらの理論は、個の持続性を決して考慮に入れていない。そこで、ここでは、持続性に焦点を合わせて、正方格子の上で配偶者選択システムを考えた。つまり、それぞれの格子サイトが4つのサイトを取る：大きい、あるいは、優位なオス(X)、小さい、あるいは、下位のオス(Y)、メス(Z)、および、空地(O)。結果として、パラメータの値により、個体群動学は、2つの局面に分類できた：無条件の絶滅(UE)、および、生存/絶滅(SE)。UE局面では、いつでも、種は絶滅をする。個体群はどんな初期条件のときでも、生き残ることができない。他方、SE局面では、Allee効果を観測できた。個体群持続性について調査するために、安定状態における均衡密度を得ることが出来た。ローカル・シミュレーションのための結果が、本質的にはグローバルなシミュレーションのためのそれらと異なっているのがわかった。すなわち、持続可能な領域は、パラメーター・スペースで、グローバル相互作用(平均場理論)と比べたとき、非常にローカル相互作用の場合では、狭い。ローカル相互作用における生存均衡は、ほぼ、いつも絶滅の感がある。すなわち、近場で交配パートナーを見つけるのは、それほど簡単ではない。

ようである。

ここでわかったことは、個体選択(ESS)が万能な説明ではないことである。個体のある性質がどんなに他者を上まわっていても(ESSであっても)、集団として絶滅するならば、その性質は進化できない。すなわち、個体数の持続をはかるためには、最適な性比が必要になるのである。

6.2 結論

持続性ある方法を利用して、性比の進化についてのアプローチを行ったが、格子モデルにより、Allee 効果の成立が見とめられたこと、そして、Allee 効果の解析的な結果とグローバル・シミュレーションの結果が一致したことは、ひとつの大きな成果である。また、実際の動物の性比が、ほぼ1/2であること、スニーカーの役割のこと、とくにスニーカーは、ローカルでしか生存できない得ないこと、言い換えれば、強いオスの周りに集まることで、メスとの繁殖の機会を探り、強いオスとはぐれると、スニーカーは単独では生存が困難である(グローバルでは)ということ、つまり、二形のオスが存在する場合には、生存可能な性比の範囲が狭いということ、このようなことが、個の自由意思に重きをおく格子モデルの方法で、これまでに研究されてきた性比の進化についての結果以上の結論を得ることが出来た。

生物の性比を研究していく中でわかったことは、個体選択(ESS)が万能ではないことである。個体のある性質がどんなに他者を上まわっていても(ESSであっても)、集団として絶滅するならば、その性質は進化できない。個体数の持続をはかるために、最適な性比が必要になる。これも第1章で述べたことであるが、個体の最適性を追求するならば、集団としての存在が危ぶまれてしまう。第2章第3節の「観光地の持続的利用: 二つの観光地のとき」を参考にさせていただきたいが、社会の利益を最大に保つためには、集団の中で、どこかの一部分が、自身の欲望を抑えるような行動を取ることが必要になる。逆に言えば、そのような協力ができないと、集団全体が崩壊してしまう可能性がある。

人間の社会に話を転ずると、経済学的にいえば、個人の欲望の追及を制約するのは所得(予算)であるが、その所得を増やし、利益を追求しようと行動していくと、先にも述べたことだが、社会の不利益になりかねない。そこで、人間の社会で行われていることは、政府による「規制」であったり、追加的に「税」をかけることで、個人の行動をコントロールするというやり方である。興味深い例として、Hanley, S. B. and Yamamura, K. (1977)によれば、墮胎と間引きの形態をとった徳川時代日本に広く行われていた出生制限、間引き、墮胎は今日避妊器具が利用されているのと同じ方法、同じ目的でもって不必要な子供を防ぐために利用されてきた。したがって、間引きは、産

後の出生制限として考えることができるということである。かつての日本で行われていた農村の人口調整としての「墮胎」や「間引き」と呼ばれる人口調整である。このような人口調整は、「共倒れ」になることを防ぐためということだが、現在においては、あつてはならないことである。これは、集団を守るための、個人が自発的に行ってきた規制、コントロールの一例と言えよう。このような不幸がわたしたちの社会を覆わないためにも、現在の生活のパイを持続し、共生して幸福に暮らすため、行き過ぎてしまう個人の行動を政府がコントロールする必要がある。個人の行動に任せておけば、資源が有効に使われ、そして、社会全体が幸福になるという考えは、もはや、古いものとなっている。教訓的に考えられることは、次のようなことである。個人の利得の最適性を追求するならば、社会としての存在が危ぶまれてしまう。それを防ぐため、社会の利得を最大に保つため、集団の中で、どこかの一部分が、自身の欲望を抑えるような行動を取ることが必要になる。逆に言えば、そのような協力ができないと、集団全体が崩壊してしまう可能性がある。個人の欲望だけの追及は、先にも述べたことだが、社会の不利益になりかねない。そこで、人間の社会で行われていることは、政府や公共団体による「規制」とか、追加的に「税」をかけることで、個人の行動をコントロールするというやり方である。第2章で示したことは、個人的欲望の規制が、全体の利得を増加させるという例である。すなわち、共有地としての観光地の荒廃を防ぐためには、観光地の保全を担う管理部署が置かれるべきであるという主張である。観光客の増加で原生林の破壊が進み、生物多様性が失われつつあるアルゼンチンのイグアスの滝を取り囲む森林地帯「イグアス国立公園」(1984年にユネスコ世界自然遺産に登録)では、政府により監視員がパトロールし、観光客など許可された者以外は立ち入れない保護区としている(JICA, 2007)。「共有地の悲劇(The tragedy of the commons)」を論じた Hardin, G. (1968)も、“The tragedy of the commons develops in this way. . . . It is to be expected that each herdsman will try to keep as many cattle as possible on the commons.”(共有地の悲劇. . .それは、可能な限り多くの牛を放牧したいというそれぞれの羊飼いの希望から生まれる)との例示のもと、“Professing to believe in the “inexhaustible resources of the oceans,” they bring species after species of fish and whales closer to extinction.”(海の無尽蔵の資源を信じること。それは、魚やクジラの種の絶滅をもたらす)と警告し、資源の確保のためには、“The most important aspect of necessity that we must now recognize, is the necessity of abandoning the commons in breeding.”(コモンズを捨てよう)と、論じている。管理部署が置かれることは、一見、自由に利用が出来ないように感じ、観光客の満足が低まるように思われる。しかしながら、それは「共倒れ」を防ぐためであつて、逆に観光客全体の満足を高めることにつながると考えられるのである。

このような人間の社会でのコントロールを握る政府のような役割を持つ組織が、実際の生物の世界にあるかどうかであるが、おそらく、存在していないであろう。それでは、どういうプロセスで集団の持続のために性比がコントロールされているのか、最適な性比を集団が採用しているのかということであるが、この点については、絶滅の試練を経験、あるいは、それに近いような状況を経験することで、掴み取られた集団としての生き残りのための「知恵」ではないだろうか。つまり、生物の進化について、個の幸福を求めるために、個が独自に進化した(たとえば、キリンが餌を求めるために、首が長くなった)ということではなく、生物の進化は、集団をいかに持続させ、集団としての満足度を高めていくために、集団の絶対意思が働いて、個の行動をコントロールする中で、実現してきたものであろうと考える。今日、問題となっている環境の保全にしても、経済の健全な発展にしても(ヘッジハンドの例を取り出すまでもなく)、社会による個人の行動のコントロールが必要である(Gore, A., 2007; Mohan, M., 2009)。このコントロールであるが、第2章の終わりにも述べたことだが、決して個人の自由を束縛するものではなく、むしろ、社会と個人の発展を支えるために重要なことなのである。社会の大きな立場からの視点がないと、社会も個人も共に崩壊してしまう危険性を持っているのである。そのためには、人間の社会が、社会の存続のために、絶滅を経験して知識を磨いていくと言うことではナンセンスであるので、政府(多数決で選ばれた代表)が、その舵取りをすることになるが、実際の生物では、幾多の試練を乗り越えることで、集団としての進化を遂げてきたのであろう。個に重きをおいての進化学説から、集団の存続という命題の実現のために生物が進化を遂げることになったと考えることは、ひとつの生物学におけるパラダイム転換であると思われる。

謝辞

本研究を遂行するにあたりまして、静岡大学創造科学技術大学院の泰中啓一教授をはじめ、同じく、吉村仁教授、長谷 隆教授、そして、石原 進准教授には、つねに多大なる御親身なご指導を賜りました。ここに、こころより、厚く御礼申し上げます。

引用・参考文献

Allee, W. C. (1931): *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. University of Chicago Press, Chicago.

Boukal, D. S., L. Berec (2002): Single-species models of the Allee effect: Extinction boundaries, sex ratios and mate encounters. *J. Theor. Biol.*, 218375-218394.

Charnov, E.L. (1982): *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton.

Feldman, A. M., R. Serrano (2006): *Welfare economics and social choice theory -- 2nd ed. --*. Springer-Verlag, New York.

Fisher, R.A. (1930): *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.

Fretwell, S. D. and Lucas, H. L. (1970): On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19, 16-36.

藤原幸一(2007): 沈みゆく方舟ガラパゴス. 講談社, 東京.

Gore, A. (2007): *An inconvenient truth: the crisis of global warming*. Viking, New York.

Gross, M. R. (1985): Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature*, 313, 47-48.

Hamilton, W.D. (1967): Extraordinary sex ratios. *Science*, 156, 477-488.

Hanley, S. B., K. Yamamura (1977): *Economic and demographic change in preindustrial Japan, 1600-1868*. Princeton University, Princeton.

Hardin, G. (1968): The Tragedy of the Commons. *Science*, 162, 1243-1248.

Hardy, I.C.W. (2002): *Sex Ratios: Concepts and Research Methods*. Cambridge University Press, Cambridge.

Hofbauer, J., K. Sigmund (1988): *The theory of evolution and dynamical systems: mathematical aspects of selection*. Cambridge University Press, Cambridge.

Imhof, L.A., D. Fudenberg, M. A. Nowak (2005): Evolutionary cycles of cooperation and defection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 10797-10800.

Iqbal, A., A. H. Toor (2001): Evolutionarily stable strategies in quantum games. *Physics Letters*, A, 280, 249-256.

伊藤嘉昭編 (1992): 動物社会における共同と攻撃. 東海大学出版会, 東京.

巖佐庸 (1998): 数理生物学入門: 生物社会のダイナミクスを探る. 共立出版, 東京.

JICA(2007): JICA REPORT. http://www.jica.go.jp/about/report/2007/pdf/ann2007_085.pdf.

鹿児島県離島振興課編(2003): 屋久島地域離島振興計画. 鹿児島県離島振興課, 鹿児島.

環境・持続社会研究センター(JACSES)編 (1999): 永続可能な地球市民社会の実現へ向けて「環境容量」の研究/試算: 食料・非再生資源・エネルギー. 環境・持続社会研究センター, 東京.

Lee, P. L. M., G. C. Hays (2004): Polyandry in a marine turtle: Females make the best of a bad job. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 6530-6535.

Liggett, T. M. (1999): *Stochastic Interacting Systems: Contact, Voter, and Exclusion Processes*. Springer-Verlag, New York.

Marro, J., R. Dickman (1999): *Nonequilibrium Phase Transition in Lattice Models*. Cambridge University Press, Cambridge.

Mayhew, P. J. (2006): *Discovering evolutionary ecology: bringing together ecology and evolution*. Oxford University Press, Oxford.

メッツ研究所編(2003): 霧島屋久国立公園(屋久島地域)エコツアーリズム推進事業 報告書. メッツ研究所, 東京.

Mohan, M. (2009): *Sustainable development in practice : sustainomics methodology and applications*. Cambridge University Press, Cambridge.

Murray, J. D. (1993): *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, New York.

Nagata, H., S. Morita, J. Yoshimura, T. Nitta, K. Tainaka (2008): Perturbation experiments and fluctuation enhancement in finite size of lattice ecosystems. *Ecological Informatics*, 3, 2, 191–201.

Nitta, T., K. Tainaka, Y. Sakisaka, B. Saito, T. Togashi, J. Yoshimura (2008): Lattice population and optimality of sex ratio: Effect of sterile male. *Lecture Notes in Computer Science*, 5191, 368–373.

Nitta, T., Y. Sakisaka, T. Hashimoto, B. Saito, J. Yoshimura, K. Tainaka (2009): Spatial and temporal dynamics in mate-choice systems. In Anderssen, R.S., R.D. Braddock and L.T.H. Newham (eds) 18th World IMACS Congress and MODSIM09 International Congress on Modelling and Simulation, *Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand and International Association for Mathematics and Computers in Simulation*, 2272–2278. ISBN: 978-0-9758400-7-8.

Nowak, M. A., K. Sigmund (2004): Evolutionary dynamics of biological games. *Science*, 303, 793-799.

Ohtsuki, H., M. A. Nowak (2008): Evolutionary stability on graphs. *J. Theor. Biol.*, 698-707.

酒井聡樹, 高田壯則, 近雅博 (1999): 生き物の進化ゲーム. 共立出版, 東京.

Sakisaka, Y., T. Yahara, I. Miura, E. Kasuya (2000): Maternal control of sex ratio in *Rana rugosa*: evidence from DNA sexing. *Molecular Ecology*, 9, 1711-1715.

柴田弘文, 柴田愛子 (1995): 公共経済学. 東洋経済新報社, 東京.

嶋田正和, 山村則男, 粕谷英一, 伊藤嘉昭 (2005): 動物生態学. 海游舎, 東京.

Sigmund, K. (1993): *Games of life*. Oxford University Press, Oxford.

Smith, J. M. (1982): *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.

Stiglitz, J. E. (2000): *Economics of the public sector -- 3rd ed. --*. W.W. Norton, New York.

Tainaka, K. (1988): Lattice model for the Lotka-Volterra system. *J. Phys. Soc.*, 57, 2588-2590.

Tainaka, K., T. Hayashi, J. Yoshimura (2006): Sustainable sex ratio in lattice populations. *Europhysics Letters*, 74, 554-559.

泰中啓一 (2006): 「負けるが勝ち」の生き残り戦略. ベストセラーズ, 東京.

Tainaka, K., J. Yoshimura, M.L. Rosenzweig (2007): Do male orangutans play a hawk-dove game? *Evolutionary Ecology Research*, 9, 1043-1049.

Tanaka, Y., J. Yoshimura, T. Hayashi, D. G. III Miller, K. Tainaka (2009a): Breeding games and dimorphism in male salmon. *Animal Behaviour*, 77, 6.

Tanaka, Y., J. Yoshimura, C. Simon, J. R. Cooley, K. Tainaka (2009b): Allee effect in the selection for prime-numbered cycles in periodical cicadas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, in press (doi:10.1073/pnas.0900215106).

Togashi, T., J.L. Bartelt, P.A. Cox (2004): Simulation of gamete behaviors and the evolution of anisogamy: reproductive strategies of marine green algae. *Ecological Research*, 19, 563-569.

Togashi, T., M. Nagisa, T. Miyazaki, J. Yoshimura, J.L. Bartelt, P.A. Cox (2006): Gamete behaviors and the evolution of "marked anisogamy": reproductive strategies and sexual dimorphism in Bryopsidales marine green algae. *Evolutionary Ecology Research*, 8, 617-628.

Trivers, R. (1985): *Social evolution*. Benjamin/Cummings, Calif.

植田和弘, 落合仁司, 北島佳房, 寺西俊一 (1997): 環境経済学. 有斐閣, 東京.

吉村仁 (2005): 素数ゼミの謎. 文藝春秋, 東京.