

昆虫の山頂集中行動(Hill-topping behavior) における流れ進化プロセス*

2D-03

河合 孝尚 ・ 雨甲斐 広康 ・ 吉村 仁†
静岡大学工学部 §

1. はじめに

自然界に存在する様々な配偶システムを決定する主要因の中で、雌雄の時間的、空間的な分散(dispersion)が現在、非常に重要であると考えられている。雌は少数の大きく栄養分に富んだ配偶子(卵)を作り、雄は小さく運動性に富んだ配偶子(精子)を多数作る。このような配偶子の違いにより、一般に雌は多量に作ることでできない卵に投資を行うことにより、雄はできる限り多くの卵を受精させることにより繁殖成功度を上昇させることができる。よって雌の分散は資源により影響を受けやすく、雄の分散は雌の分散により影響を受けやすい。レックは雌が広く分散した資源を利用するために行動圏が広く、雄が雌の行動圏または雌の利用する資源を経済的に防衛できない場合に形成されると考えられる。

本研究では、この繁殖なわばりの集合体(レック)の中で Hill-topping という現象について幾つかの仮説を立てて、それに基づいてシミュレーション・モデルを構築し、検証してみる。

2. 山頂集中行動とは?

動物には雄が雌を見つけるために集まる種がある。この配偶システムを持つ種(lekking species, 以下レック種)の雄の繁殖なわばりの集合体をレックという。なかでも、蝶やハチなどの昆虫には、雄は山頂に集まり雌を待つものが知られており、Hill-Topping とはこのレックという行動の 1 つ

である。つまり、Hill-Topping とは蝶などの昆虫が高いところに飛ぼうとするため、まるで山頂に蝶達が集まってきているように見える現象のことをいう。

通常の昆虫は、生息地域や採餌分布の違いにより雌雄が出会う確率が高いが、砂漠や何もない平地などに暮らすものがある。この昆虫は雄と雌の出会いの確率が低い。Hill-Topping は、このような地域に生息する昆虫の雌雄が、不利な環境下で交尾するために見られる現象のことである。Hill-Topping は主に樹木や山や丘の頂点にレックを形成することで、蝶の仲間(例えばアゲハの 1 種 *Papilio zelicaon*) やヤブカ類(*Aedes*)などが形成することが知られている。

それではなぜ目印(山頂)に雄が集まるのか? という問いに対し、以下の 2 つの仮説を立てることにした。

仮説(1): 雄は、通過する雌を発見するのにそれらの場所が非常に都合がよい(ホットスポット)のためにそこを好むためである。

仮説(2): 丘の頂上や突出した植生は、資源と関連した場所だからではなく、単に広く分散している交尾相手と出会うためのわかりやすい目印だから、交尾場所として好まれる。そこで、これらの仮説に基づいてモデルを構築し、本当に目印に集合したほうが出会う効率がいいのかを検証してみることにした。

3. 進化ゲームモデルの構成

以下のようなモデルで、特殊な生息域の空間(山頂)での雌雄の出会う確率が、どういった特定の行動の進化を引き起こすのかを検証する。まず、山

* Runaway-evolution process of hill-topping behavior
in insects

§ Faculty of Engineering, Shizuoka University

† Takahisa Kawal, Hiroyasu Amagai, Jin Yosimura

の高さと雄の位置を以下のようにする(図 1)。

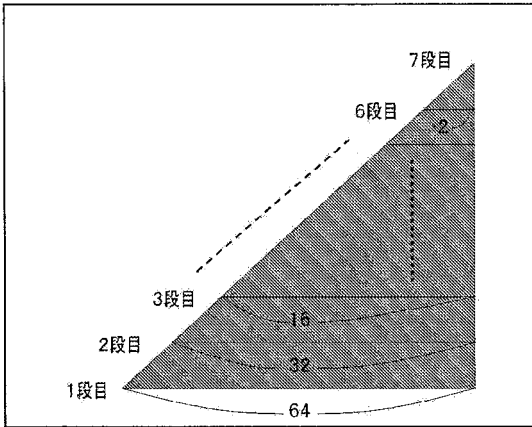


図 1. モデル(山)の高さと出会い場所の関係

1. 7段階までの山(2分岐)を設定(1~64まで分岐)
2. 1段下までを捕獲範囲とする。
3. 雄、雌の移動コストの制限は32とする。
 - ・ 雄について

初期配置は一番下、すなわち平地の位置で固定させ、1,000(匹)ステップで1つ上に登る(突然変異)
 - ・ 雌について

ランダムな位置に配置し、左右どちらかにランダムに動き回る(停止する場合もありうる)。雄が上に登ったら、雌も1,000ステップ遅れて上に登る(遅れてから登るタイミングは任意に設定)。

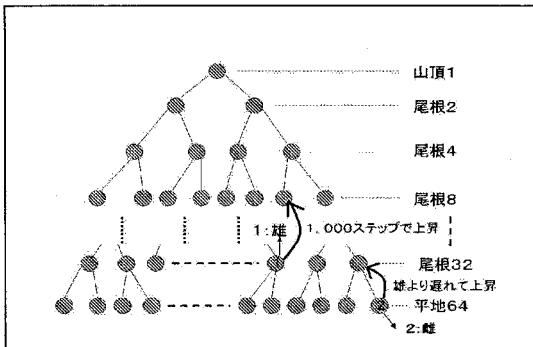


図 2. 山のぼり進化経路の TREE 図

次に、出会い場所(Rendezvous site)の山登りの経路を TREE 図(図 2)で表す。1,2,4,8,16…のように2分岐していく格子(全部で7段階)を山と想定する。そして、一番上(1)を山頂、一番下(64)を平地とする。この TREE 上の平地(64の格子)にランダムな位置に雄と雌を配置して、雄は固定し、雌は左右どちらかにランダムに動き回るように設定する。ただし、移動コストを設定して1つ横に動くと1消費し、32消費すると死亡するように設定する。

まず進化の初めとして、あるタイミングで突然変異雄を1つ上に上昇させる。すなわち、1つ上に登ると下が見下ろせることができるので、雌を発見しやすくなるということである。そして雌も上に行けば雄と会える確率が高くなり交尾することができるので、雄より遅れて上昇するように設定する。

このとき、雌の見つけやすさの向上は下数段に限定する。これは、昆虫の視覚というものは弱くできているからである。昆虫の目は一般に一つひとつの個眼(こがん)が集まる複眼(ふくがん)というものを作っている。アゲハチョウでは、雄で約18,000個、雌で15,000個の個眼が集まっていて、一般的に雄は雌を視覚で探すため個眼の数が雌より多くなっている。一方雌は、雄を探す必要がない代わりに、幼虫のエサとなる食草や、食樹を探す必要があるため、嗅覚に関する器官の方が発達している。それでも雄の視力は低く、60~90センチメートルぐらいの範囲しかはっきりとは見えないが、複眼はそれぞれが独立して光を感じているので、動いているものは次々とその個眼に像を結ぶので、物の動きはよく見える。よって、このモデルの雄についても視界範囲(Visual range)を設定し、雄のいる位置から1つ下の段までは視界範囲にあるものを捕らえることができるが、それ以降は視界範囲に入っても何%かの確

率でしか捕らえられないように設定した。それぞれの段に設定した確率は図 3 に示す。

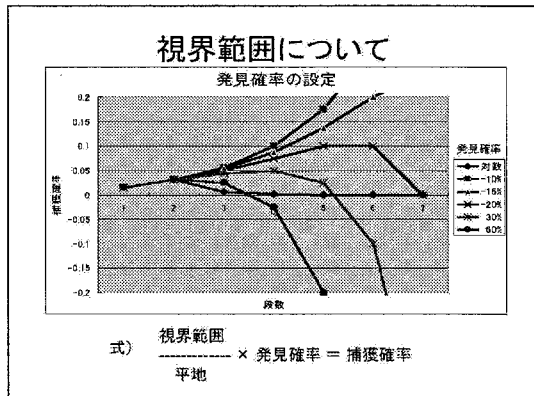


図 3. 視界範囲の設定

視界範囲については、図 3 に示した近似式を使って捕獲確率を計算し、それぞれの段の発見確率を求めた。その結果、発見確率は対数を用いることによって、雄のいる位置から一段下までの捕獲確率までが高く、雌と離れていくにしたがって捕獲確率はだんだんと低くなっていくことがわかったのを採用した。すなわち、雄と雌が同じ段、もしくは一段離れていて雄の視界範囲に雌が入ってきた場合 100%の確率で捕獲できるが、雄と雌が二段離れてしまっている場合は、雄の視界範囲に雌が入ってきて捕獲できる確率は 10%である。以降、三段離れていると 1%、四段離れていると 0.1%…と徐々に雌を捕獲できる確率は下がっていくように設定した。

以上の設定を用いて昆虫の雄と雌が、特殊な地域に生息する中でどうやって Hill-topping という現象を起こしたのかを進化ゲームを用いてシミュレーションしてみた。

4. 結果

シミュレーションの結果、雄と雌を交互に一段ずつ上昇する突然変異を起こしていった場合、図 4・図 5 のようになって出会い場所は山頂へと進化した。回数は各段ごとに 1,000 回シミュレーション

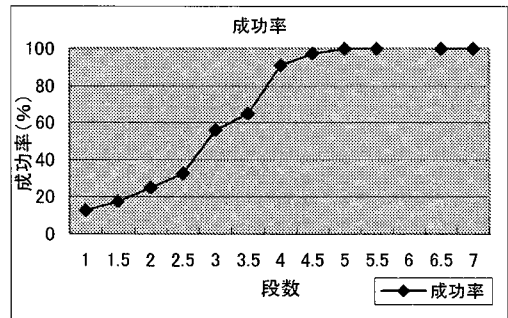


図 4. 雄と雌が一段ずつ上昇したときの成功率

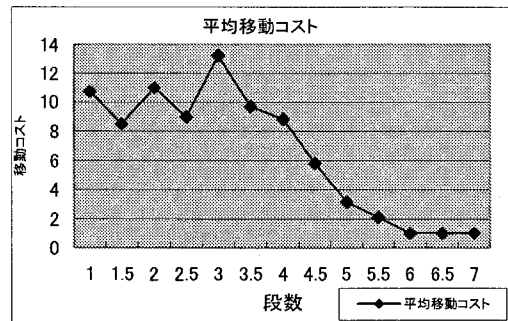


図 5. 成功したときの平均コスト

ョンしている。

図 4 は雄と雌が交尾に成功した(一致した)ときの確率を示しており、雄と雌が上に行くにつれて出会う確率が上がっていくのがわかる。これは一段ずつ交互に上昇することによって視界範囲を常に 100%に維持することができるので、上昇するにつれ雄は雌を探す範囲は狭くなり、そのため出会う確率は高くなるのである。

図 5 は雄が雌と出会うことができた時の平均の移動コストを示している。前に述べたように、上の段に上昇するにつれて雄は雌を探す範囲は狭くなるので移動コストも少なくすんでいる。ただ、雄雌ともに低い段にいる場合は、1つ上の段に雄がいる場合の方が移動コストは少なくなっている。これは探す範囲が広い場合、1つ上にい

たほうが同じ段にいるよりも視界範囲が広いためであると考えられる。

以上のように、出会い場所は雄が雌より一段上に行く方が適しているので進化し、そうすると雌は一段下より雄と同じ段にいたほうが適しているので進化するという追いかっこを繰り返して、最終的に両方とも山頂に集まってしまうのである。

5. 結論

以上の結果から、雌雄の出会い場所の流れ進化の可能性が数値的に実証できた。雄の最初の進化のきっかけは、視界の良い高い場所からのメスの探索であろう。そして、雌は雄を求めて追っかけ進化をして、さらにそれが、雄のより高いところへの進化を起こすというようにして最終的にこれ以上登れない山頂に到達したのである。このHill-toppingを行なう昆虫の雄と雌は特殊な地域において、少しでもお互いの交尾するチャンス(出会う確率)を高めるために出会い場所を進化させたので、山頂に集まったのだと考えられる。そして雄と雌が単独で山頂に登ったのではなく、雄と雌が交互に山に登っていくような進化が起こった結果、山頂に集まったのではないかと考えられる。しかし、実際は山頂に登る移動コストもかかるし、外敵からも目立ってしまうので生存していくためには逆に不利になってしまう。

このようにHill-toppingのケースは雌雄の進化ゲームとなっている。これは、ESS(evolutionarily stable strategy:進化的な安定な戦略)が個体群全体の適応性を大きく低下させる顕著な例である。つまり、雌雄両方の利益のために、山頂という生存するには不利な場所に登って行くことになってしまったのである。これは雄と雌が出会いを求めていく過程で成功率が上昇するはずが、逆に生存するには不利な環境条件になってしまったと考えられる。

配偶者選択や交尾競争による性選択のESS理論では、動物の種個体群としての適応性が著しく低下することが指摘されている。これは「配偶者探索」という性選択におけるその一例といえる(Yoshimura, J. 1992)。

参考文献

- [1] Alcock, J., and J. E. Schaefer. 1983. Hilltop territoriality in a Sonoran Desert bot fly (Diptera: Cuterebridae). *Anim. Behav.* 31:518-525
- [2] Yoshimura, J. 1992. By-product runaway evolution by adaptive mate choice: a behavioural aspect of sexual selection
- [3] Clark, C., and J. Yoshimura. 1993. Behavioral responses to variations in population size: a stochastic evolutionary game
- [4] Maynard Smith, J. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U. K.
- [5] Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U. K.
- [6] J. R. クレブス. 進化から見た行動生態学