ゲーム理論から見た一対一最適性比の安定性

４Ｄ−０２

雨甲斐 広康[1]　河合 孝尚[1]　向坂 幸雄[2]　吉村 仁[1]
[1]静岡大学工学部システム工学科　[2]九州大学大学院理学研究科

１ はじめに

人間には、男と女がある。これは、人間社会にとってもっとも重要な問題であるにもかかわらず、性の問題は学問ではあまり論じられない傾向がある。人間の性と同様に、生物にも性がある。植物の性は、雌雄同花、雌雄異株など非常に複雑である。動物でも様々な性のシステムが知られているが、人間を含む高等動物といわれるグループではほとんどがオスとメスの２つの性からなっている。そして、面白い事に多くの動物では、この２つの性の個体数は往々にして１対１である。これは、出生性比がほぼ１対１であることに起因している。

動物の出生性比は、Fisher がはじめて理論的に１対１になることを説明した。この説明は、進化的安定戦略の概念と同等であることが知られている。種々の生物個体群の観察でもほぼ１対１であることが多い。性比が１対１からずれるのは、半数倍数性や局所的配偶競争などの特別なケースを除くとほとんど知られていない。このように、１対１性比は、非常に安定した進化的安定戦略であることが観察・理論両面から知られている。
Fisher の性比理論は以下のように簡単に説明できる。まず、性比がオスに偏っているとしよう。そうすると、子の個体群はオスが多くなる。そのため、メスを少しでも多く産む親は他の親より沢山の孫を残す事になる。つまり、メスが多くなる方向へ選択圧がかかる。同様に、メスに偏っているとすると、子の個体群ではメスが多くなる。ここでは、複数のメスに交尾できるオスを沢山生むことは利益がないようにみえるが、そうではない。例えば、ほとんどの（メス）親がメスしか生まないとすると、オスを沢山生む親は、息子が多くの娘を占有して、多くの孫ができることになる。つまり、性比が２分の１のとき、どちらも利益がなくなり、逆に不利になる。

この性比の理論はもっとも単純なモデルで実際には様々な問題がある。ここでは、その一つである１対１性比の安定性について論じる。今の例でみてみよう。性比が偏っているとき、では何が最適であろうか？例えば、オスが多いときはどうであろうか？実は、一つの親にとってメスの子の価値はオスの子の価値より高いので、すべてメスを産むほうが最適になる。これとは逆に、もしメスに偏っているときは、全ての子をオスにするのが最適になってしまう。つまり、性比の最適性は、２分の１を境にオスのみ、メスのみの両端へ大きく振れることになる。これでは、１：１性比は安定しているとは到底思えない。

さらに問題がある。今１：１性比に個体群があるとしよう。そうすると、最適性比は２分の１である。その場合、１匹の親がメスのみを産んだときの適応度はどうであろうか？全個体数の中でメスが多くなるのは、当のメスだけであるので、子の個体数が十分に大きければ、オスの子に対するメスの子の価値の相対的な低下は僅かとなる。つまり、最適値は２分の１であるが、メスを生んでもオスを生んでもそれ程適応度では不利では

***A game-theoretic analysis on stability of the optimal 1-to-1 sex ratios**

1 Hiroyasu AMAGAI, Takahisa KAWAI, Jin YOSHIMURA
Department of Systems Engineering, Faculty of Engineering, Shizuoka University, 3-5-1 Johoku, Hamamatsu, Shizuoka 432-8561, Japan
2 Yukio SAKISAKA
Department of Biology, Faculty of Science, Kyushu University, Fukuoka 812-8581, Japan

ない。個体群全体として２分の１性比が達成できていれば、個々の個体の性比は大きく変化しても良いのではないかという疑問がある。

以上のように２分の１性比の安定性には疑問があるが、この事は過去ほとんど論じられていない。本報では、この２分の１性比の安定性の問題について論じていく。まず、Fisher の基本理論から安定性の疑問を検証する。次に１つの試論として、幾何平均適応度の概念を使った安定性の解析をする。本報が性比の安定性問題の研究の端緒となることを望む。

２ 基本モデル

まず、Fisher の性比理論に基づき、次の様な仮想的な生物を考える。 生物個体群中の個体はランダムに交配する。交配した母親が産む個体の総数はどの個体でも一定（m）である。 個体数 n の個体群において、性比 r（オス比）の戦略を持つ（$n-1$）個体の野生型集団と、性比 r^*の戦略を持つ突然変異型個体を考える。個体数 n は十分大きい値をとる。このとき、野生型個体と突然変異型個体の適応度を式（１）（２）により求める。ここで適応度 $w(\cdot)$は、ある遺伝的性質を持った型の個体が、1 親個体あたりが次の世代に残す子の数の期待値と定義する。

次に、式（１）（２）により求めた野生型と突然変異型の適応度から、相対適応度 R（$r^*;r$）式（３）により定義する。

$$w(r)=\frac{m}{(n-1)}\cdot\left\{(n-1)(1-r)+\frac{(n-1)(1-r)+(1-r^*)}{(n-1)r+r^*}(n-1)\cdot r\right\} \quad \cdots (1)$$

$$w(r^*)=m\cdot\left\{(1-r^*)+\frac{(n-1)(1-r)+(1-r^*)}{(n-1)r+r^*}r^*\right\} \quad \cdots (2)$$

$$R(r^*;r)=w(r^*)/w(r)=\frac{\left\{(1-r)+\frac{(n-1)(1-r)+(1-r^*)}{(n-1)r+r^*}r\right\}}{\left\{(1-r^*)+\frac{(n-1)(1-r)+(1-r^*)}{(n-1)r+r^*}r^*\right\}} \quad \cdots (3)$$

ここで性比（$1-r$），（$1-r^*$）で産まれてくるメスは全て交配が出来るので、各メス比にそれぞれの個体数（$n-1$），１と１個体あたりの子の数 m を掛ける。オスは、個体群内での全メスの数／全オスの数の確率でメスと交配できる。よって、性比 r，r^*に個体数と一個体あたりの子の数と交配の確率を掛ける。

相対適応度に関しては、R（$r^*;r$）＞１は、野生型に比べ突然変異型の適応度が高い事を示す。つまり、突然変異型が野生型に取って代る事を示す。R（$r^*;r$）＜１はその逆であり、R（$r^*;r$）＝１は変化が無い事を示す。図 1-3 に基本モデルの状態を示す。

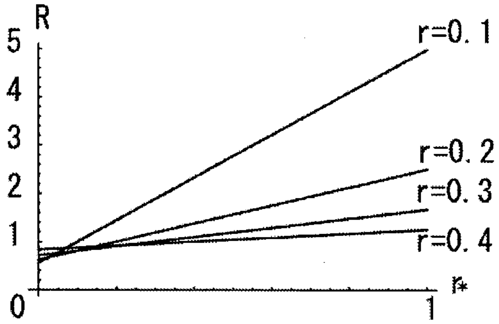

図1．０＜r＜1/2のときのR（$r^*;r$）

各図のグラフは、野生型の戦略が r のときに、r^*の戦略をとった場合の相対適応度を示す。図１のように野生型の性比がメスに偏っていると、オスだけ産む事が大変有利になり、図３のようにオスに偏るとメスを産む事が有利になる。そして、野生型の性比が１/２のときでは、r^*がどこでもほとんど大差が無い（図 2）。つまり、十分個体数が多いとき、突然変異個体は、メスだけでも、オ

スだけでも、それほど不利では無い。以上の結果から1/2性比の安定性は非常危うい、安定性の低い平衡点である事が検証できた。次にこの安定性の低さを幾何平均適応度で調べる。

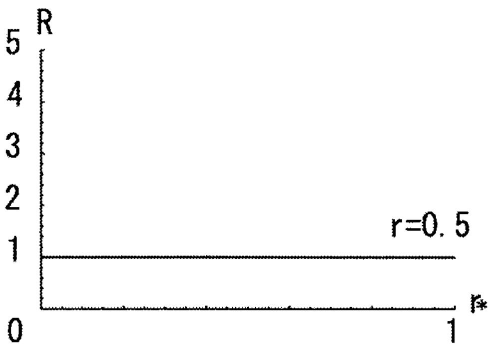

図2．$r=1/2$のときのR（$r^*;r$）
注；$r^*=0.5$が両端に比して僅かに高い放物線である。

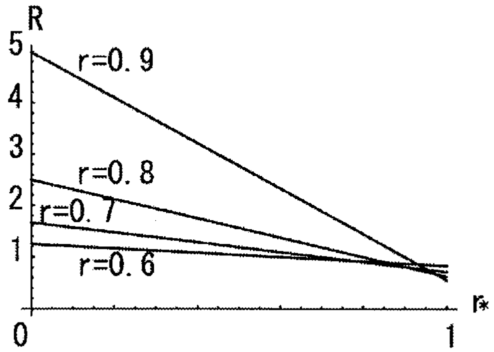

図3．$1/2<r<1$のときのR（$r^*;r$）

3 幾何平均適応度によるモデル

多くの自然個体群は気象・天候などの長期的な世代間におよぶ環境変動を経験する。世代間におよぶ環境変動は個体群増殖に影響するため、適応度の概念は平均適応度ではなく積算増殖率の幾何平均つまり幾何平均適応度が使われる[3]。この幾何平均適応度を、性比の問題に適用する。

まず、幾何平均適応度は次のように計算される。たとえば1匹の雌が一世代毎に平均して2匹の雌（と同数の雄）を産むとする。安定した環境では三世代後に 2×2×2=8 匹となるが、変動環境のもとでは 2×1×3=6 匹となるかも知れない。平均適応度はともに2匹である。しかし、幾何平均適応度は安定環境では $(2\times2\times2)^{1/3}=2$ 匹だが、変動環境では $(2\times1\times3)^{1/3}=1.82$ 匹となる。3世代で6匹になるのだから、一世代平均1.82匹の増殖率のほうが正しいわけである。

昆虫のような離散世代である一つの遺伝子型の個体群動態を考える。

$$N_{t+1}=l_tN_t \quad (t=0,1,2,\ldots) \qquad \cdots (4)$$

ただし，N_tはt世代における個体群サイズでl_iはその世代の（積算）個体群増殖率とし、後者は同じ分布をもつ独立なランダム変数とする。式（4）よりt世代の個体群サイズは、

$$N_t=\left(\prod_{i=0}^{t-1}l_i\right)\cdot N_0 \qquad \cdots (5)$$

で与えられる。この式より、最終的な個体数は増殖率の積に依存する。一世代当たりの増殖率としてある遺伝子型の幾何平均適応度G（l）が定義される。

$$G(l)=\prod_j l_j^{P_j} \qquad \cdots (6)$$

ただし、lは離散的ランダム変数で，P_jはl_jの起こる確率を表す。自然淘汰はいろいろな遺伝子型の中で最も幾何平均適応度の高い（max G（l））遺伝子型を選び出す最適過程と考えられる。なお、ここで、個体群増殖率l_iとしてR（$r^*;r$）を代入する。

具体的な計算としては、個体群の野生型性比が変動していると仮定して、その時の相対適応度R（$r^*;r$）を計算する。つまり、世代によってrがいろいろ変化すると考えるのである。変異が大きいときは、$r=0.1, 0.2, \cdots, 0.9$が同じ確率（$P=1/9$）で起こるとする。変異が少し少ないときは、$r=0.2, 0.3, \cdots, 0.8$が同じ確率（$P=1/7$）、そして、同様に少なくして$r=0.5$（$P=1$）まで減少させる（図4）。

図４からわかるように、環境変動の少ない場合は、幾何平均適応度はほとんど平らになり、r^*がどのような値をとってもほとんどかわらないが、rの変動幅が増すにつれて、１/２性比の優位性が大きく増加して、r^*の安定化傾向がつよくなる。以上のことから、環境変動により性比は安定化することが明らかである。つまり、変動環境は、１/２性比の安定化を促進することがわかった。

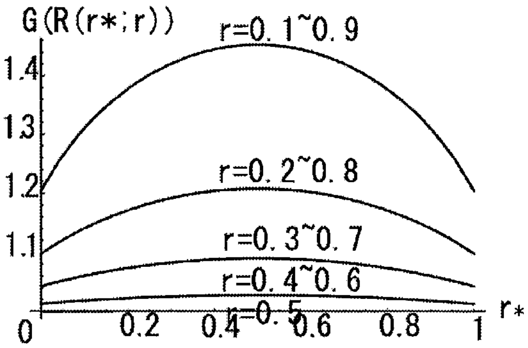

図４．変動環境におけるr^*の幾何平均適応度 $G(R(r^*;r))$

４ 考察

Verner[4]は、個体群の性比が平均で１/２でも各個体の最適性比は１/２に収束することを論じた。しかし、その収束傾向は、１/２近傍で非常になだらかで、摂動の影響を受けやすい。変動環境における結果（図 4）はこの状況をあらわしていると云える。

では、どのようなときに変動環境となるのであろうか？変動環境では、個体群の実際の平均性比が各世代で大きく振れる。このとき最適戦略としての１/２性比が非常に安定する。ここで問題になるのは、ランダム交配する有効個体群サイズである。有効個体群サイズが小さいと実現性比は 2 項分布にしたがって大きく振れる事になる。これは、変動環境の大きな理由と考える事ができる。人間や多くの哺乳動物のように子の数が少ない場合や、親になるまでの死亡率が高く交尾を共有する個体群が小さい場合は、有効個体群サイズが小さくなり、１/２性比は安定化する。有効個体群サイズは一般に小さく、20－30 を大きく超える事は無いことがわかっているので，実現性比の環境変動が１/２性比の安定化に大きく貢献している可能性は大きいと思われる。

５ まとめ

人を含む多くの動物は、ほとんど常に１：１の性比を保つ。１：１の性比は、フィッシャーによって最初に示された。もし、ある個体群において、オスが多く存在するなら、メスを繁殖時に沢山産む戦略が有利となる。メスが多く存在するなら、オスを沢山産む戦略が有利となる。両方の性が等しく存在するとき、偏った性比で繁殖する事は、あまり有利とはならない。しかしながら、最適な性比は、１：１性比から僅かにずれるだけで、オスのみ、メスのみとなり、１：１性比の安定性は疑わしい。私たちは、幾何平均適応度を使いフィッシャーの理論を拡張する事で、１：１性比が比較的に安定している事を示した。

参考文献

[1] FISHER, R.A.(1930) *The Genetical Theory of Natural Selection.* Dover, New York.

[2] SHAW, R.F. and J.D. Mohler.(1958) The selective advantage of the sex ratio. *Am.Nat.* 87:337-342.

[3] YOSHIMURA, J. and C. W. CLARK (1991) Individual adaptations in stochastic environments. *Evolutionary Ecology* 5: 173-192, 430 (Corrigenda).

[4] Verner, J. (1965) Selection for sex ratio. *Am. Nat.* 99:419-421.