

進化的視点から見た「生」と「死」の役割

A role of death and reproduction from an evolutionary point of view

大泉 嶺

Ryo OIZUMI

ooizumi-ryou@ipss.go.jp

生物の生と死は、進化を語る上で重要な要素である事は、多くの生物学者が賛同するところであろう。しかし、生と死を物理学的な現象として定義せよとなると実は多くの曖昧な点が出てくる。人間においては「ES 細胞の研究」に関する倫理問題、20 年ほど前の脳死を死と認めるかどうかの議論などを思い起こすと、これら生と死というものの定義の難しさを見て取ることが出来る。

生物全体ともなるとさらにややこしい事に直面するだろう。一つは大腸菌などの原核生物がそれである。これらの細菌は細胞分裂によって増殖するが、このとき一つの細胞が 2 つに分裂したどちらか一方が親と言うことはあり得ない。つまり、出生に関して世代という概念が存在しないため、分裂を繰り返すうちは、彼らは不老不死ということになってしまう。一方で、抗生物質や殺菌剤などで彼らの細胞を破壊する事が出来ることから、これらを死(正確には事故死)とする事も出来る。

真核生物であり多細胞生物である我々ヒトを含む動物は、出生とともに老化し、やがて死を迎える。この老化と死に関しては「エラーカタストロフィー仮説」、「テロメア仮説」、「活性酸素仮説」など様々な仮説が存在するが、もっとも有力な説というものはまだ無い。いずれの理由においてもこれらの動物にとって寿命という生活史の尺度は、進化的には最適化された世代時間と考えられている。

こうした死と生の問題に関して議論に上る一つに、一回繁殖(semelparity)と多回繁殖(iteroparity)の進化がある。一部の生物では繁殖と同時に死を迎えるものがある。例えば、ミズダコ、タケ、サケ、リュウゼツランなどがそれである。彼らは適切な時期に開花・繁殖し、その直後に死を迎える。これらは周期的なものもあれば生育段階に依るものもある。一回繁殖生物にとって繁殖とは生涯に一度きりのイベントであり、その時期は繁殖の成功度が最大となる時期でなければならない。十分大きなサイズに育ってからの繁殖は、種子や卵の大きさおよび個数をより大きな数にするだろう。一方、こうしたサイズに成長するまでの時間は、天敵による捕食や事故による死亡のリスクを高める反面がある。逆に成長を早く終わらせる場合は、こうしたリスクを逡減させる反面、十分なサイズと個数を持った生殖細胞を生産することを放棄しなければならない。そこには繁殖成功と世代時間のトレードオフが存在する。これらの間の最適な分配を決めるのが自然選択である。

理論研究にとって重要な関心事は、繁殖成功と世代時間を最適化するための自然選択が働く指標を見つけることである。生物が一回繁殖型に進化するか、または多回繁殖型に進化するか、ある

いはクジラやゾウのように少産であるが長寿である動物や、逆にネズミのように多産多死のような動物など生物の多様性を生みつつ全生物共通の指標となるのは“何か”である。遺伝の法則と進化のメカニズムを扱う集団遺伝学では、その指標の事を“適応度”と呼んでいる。適応度はある遺伝子の集団内での遺伝子頻度の増加率を表し、その遺伝子はその環境で適応的である場合、十分大きな時間が経つと集団内の個体が全てその遺伝子を保有することを意味する。一方、動植物の人口動態を扱う個体群生態学では適応度は主に個体群増加率と考えられており、自然選択が遺伝子に直接働くとは考えずそれは個体や表現型に作用するという立場から、適応的な表現型を持つ個体あるいは個体群が最大の増加率を持つと考える。これらは相反する考えではなく、集団遺伝学では個体数を一定と仮定し、その個体数の中で特定の遺伝子を持つ個体の頻度の変化を考えており、個体群生態学ではその環境に適応する個体が個体群を形成し、人口を増やすという仮定の違いを表したに過ぎない。本講演では後者の立場を取るものとする。

適応的な種がその個体数を増やすとき、それはマルサスの増殖とされる。これは、ダーウィンの『種の起源』に始まる古典的なダーウィニズムの考え方である。この考え方が個体群生態学における人口増加率を適応度とした所以である。ちなみにこの考えはダーウィンがマルサスの『人口論』に影響を受けてのものであるとされている。しかし、実際どの生物もマルサスの幾何級数的増殖を維持できるものとは考えられない。多くの生物は長期的に見て安定的な個体数を維持してきたとみることの方が自然であろう。では、安定な人口に達した集団において、人口増加率を適応度とするこの理論はどのように解釈されるべきであろうか。

1969年にこの問題に最初の仮説を与えたのがマッカーサーとウィルソンによるr/K選択理論である。彼らは、攪乱によって新たな生息地に侵入した生物は古典的ダーウィニズムが唱えるように気マルサスの増殖をする。この時、適応的な生物はマルサスパラメータが最大のものであるという。この自然選択をr-選択、そしてそのような生活史を持つ生物の戦略をr-戦略と呼ぶ。一方、人口が増加していった結果、種内競争によって人口の飽和状態に至った個体群ではより多くの子孫を後世に残すため、飽和状態の個体数をより大きくする戦略が進化するだろうとこの理論はいう。この飽和の事を環境収容力という。このr/K選択理論に含まれるrとKの意味は、時刻tにおける個体群の総人口を N_t としたときに表されるロジスティック方程式:

$$\frac{dN_t}{dt} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$$

に由来する。r-戦略を代表する生活史は早熟・多産である。できるだけ世代時間を短くし、多くの卵や種子などを残すことは単位時間当たりのマルサスパラメータr(内的自然増加率という)を上げる戦略として重要である。一方、先述のクジラやゾウなどの晩熟・少産型の動物はこれとは正反対な戦略である。そこで考えられる事として、これらは環境収容力を最大化させる戦略として考えられるK-戦略ではないかという仮説が成り立つ。実際、ピアンカは1970年の論文においてr-戦略との対比という形でK-戦略のタイプを分類した。その中で彼はr-戦略とは早熟・多産である反面、

短命・多死の短所を持つとした。一方、K-戦略は晩熟・少産である代わりに長寿・少死の性質を持つと主張した。この主張は飽和した人口の中では、資源を枯渇させるリスクを含む多くの子孫を残すよりも1個体ごとの子どもの生存率を上げる事の方が確実に子孫を残せるものと解釈された。

しかし、このr/K-選択理論には、未解決の論理的飛躍と多くの例外があることが長年の研究から指摘されてきた。論理的な飛躍の問題として、そもそも“多くの子孫を残すよりも1個体ごとの子どもの生存率を上げる事”がどのようにして環境収容力の増大に繋がるのかという疑問が未解決のままである。加えて、ウミガメの仲間や樹木類などは、一回の産卵数および種子生産数から多産でありながら長寿であるという特徴を兼ね備えている。これはピアンカが提唱したr/K-戦略の分類には当てはまらない。こうした理論的飛躍と反例の多くからこの理論は現在、注目されなくなっている。

飽和した人口における最適な生活史進化、または晩熟・少産・長寿といった生物の進化は生物学にとって未だに輝きを失わない重要なテーマである。現代進化論でこの問題に対し根強く支持されている概念の一つに“進化的安定な戦略(ESS: Evolutionarily Stable Strategy)”がある。ある戦略がESSであるとは、その個体あるいは集団がESSをもつとき、いかなる突然変異や外部からの侵入種もその集団内における適応度が低くなる。つまり、将来に割ったってその侵入した遺伝子は集団内に存在することは出来ないというものである。ここでは、ESSがどのような生活史を進化させるかは気にしない。これは、集団遺伝学からジョン・メイナード＝スミスやジョージ・プライスと共に提唱された概念である。適応度が個体群増加率であるなら、飽和した人口の集団がESSをもつときそこでの適応度は0、そして侵入者の適応度(侵入適応度)は負となり、その集団から消えていくというもので、特に環境収容力を最大にするというものでも無い。

長くなったが、生と死との間の生存時間を決める生活史戦略の進化は今のところこのESSという概念で統一されると見る向きが多い。しかし、で早熟・多産・短命と晩熟・少産・長寿といったそもそもの生活史を比較するためには生活史の制御問題としてESSを生み出す理論が必要である。講演者は、生活史の最適化について確率制御理論を用いた研究を行っている。本講演では、こうした生と死を寿命という世代時間の尺度として、一回繁殖生物などを例に取り、理論的にどのように生物の「生」と「死」が決定されていくか議論したい。