

動物行動学南の学校 2010.11.20
In 日本動物行動学会第29回沖縄大会

行動生態学入門

辻 和希
琉球大学農学部

行動生態学 (社会生物学・進化生態学)
とは

動物行動を適応進化という観点から
解き明かすことを目指した分野

進化 evolutionとは？

生物学上の広義の定義：

生物集団における形質の世代を超えた時間
スケールでの変化

進化がなぜ重要なのか？

答

生物学の個別の分野の成果に根
拠を与えるのは進化だけだから

進化を参照せずして全ての生物学に意味は無し (Dobzhansky 1973)

もし、あなたがある「モデル生物」 を研究しているとして

- なぜ、その材料が「モデル生物」足り得るのか？
- 研究から得られた知識をより広く一般化できるかもしれないと期待する根拠は？

根拠は
進化という考えにたよる以外ない

生物学の根本的質問

地球にはなぜこれほど多様な生物がいるの
だろう？

生物はなぜ
みなよくできているように見えるのか？
なぜああでなくこうなんだろう？

生物学上の根拠

それは **歴史**にある

歴史にもとづいたダーウィンの答え

- 生物は共通祖先から枝分かれした(系統)
- その過程で自然選択を受け変化した(適応)

↑ 進化

ダーウィン?

「一般性」の進化的根拠

- 複数の生物が共通した特徴を持つことに対して、ふつう、2つの進化的説明が可能:

相同性 共通の祖先を持つため

適応による収斂
似たような自然選択圧を受けたため

この考察をさらに発展させると

進化という概念を導入することで初めて、生物学の様々な分野の観_点の違いを整理できる。

行動生態学者のNiko Tinbergen はこれを行った。

ティンバーゲン?

Tinbergen の4つの問い

	至近 個体の1生より短い	究極 個体の1生より長い
プロセス 順序とパターンは?	発達 発生学	進化 系統学
メカニズム 起る仕組みは?	機構 生理学	機能 適応力学

Tinbergen (1963)

鳥はなぜ春にさえずるのか?

発生学	成鳥になるまでに、学習するから	↑ 至近要因
生理学	感覚器官が日長と気温の変化を感じ、神経系が刺激を伝え、内分泌系が変化し...	
系統学	祖先が春さえずるようになったから	↑ 究極要因
行動生態学 (適応力学)	繁殖のため。春に繁殖した方が、それ以外の季節に繁殖するよりも、自然淘汰上有利だったから	

4つの質問はどれも正しい。単に、ものの見方が違うだけ。どの質問が優れているかと問うのはナンセンス

教科書によくみられる間違い

~~至近要因: How?
究極要因: Why?~~

至近メカニズム研究も究極メカニズム研究も問いは How(いかに)である!

重要

要因至近と究極要因は対立仮説でない。視点が違うだけ。

同じ現象に対して、とりあえず4つの視点それぞれで独立に研究を進める事ができる。(Tinbergenの主張)

しかし、知識が豊かになれば、いずれ1つの視点では、満足せず相互の関連を考えだすのが人の思考。4つが関連づけて全て理解されたときが、真の解明である。
(辻のメッセージ)

自動車はなぜ赤信号で止まる?

- 発生学 運転者が自動車学校などでそう学習したから
- 生理学 赤色光が網膜の赤色桿体を刺激し・・・足の力が油圧を通してブレーキに伝わり・・・最後はタイヤと路面の摩擦で車体が止まる
- 系統学 そういうルールが過去に作られ世に広まったから
- 行動生態学(適応力学) あぶないから
...もし無事でも警察が止めるだろう

•4つのうち1つの答えだけでは納得しない人が、先のトリの例よりおそらく多いのでは? それは自動車の方が馴染み深い(良く知っている)からでは?

行動生態学の方法論

力学(dynamics)とは因果関係

因果関係とは:

「Aが起ると続いてBが必ず起る」

(David Hume 1739)

Darwinの力学:

「遺伝する形質に選択がかかると進化が必ずおこる」

(Charles Darwin 1859)

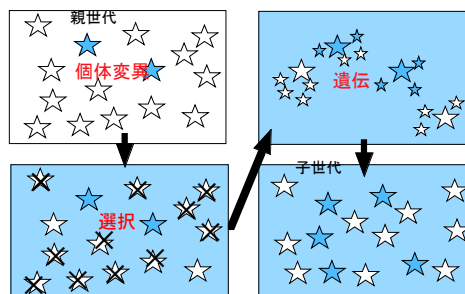
行動生態学の挑戦:これで行動の多様性がどこまで理解できるか?

自然選択(自然淘汰 natural selection)による進化(適応進化)

- 個体変異** 同種の生物の個体間には多くの場合形質に多少とも変異がある
- 選択** 形質の変異が原因になり、生存率や子供の数に個体差が生じる
- 遺伝** 形質の変異には遺伝的な違いによるものが(最初から)含まれている

注意: 自然選択は個体レベルで働くが、進化は集団レベルで生じる

自然選択による進化



小世代のヒトデの集団は、親世代に比べ平均すればより環境に適応

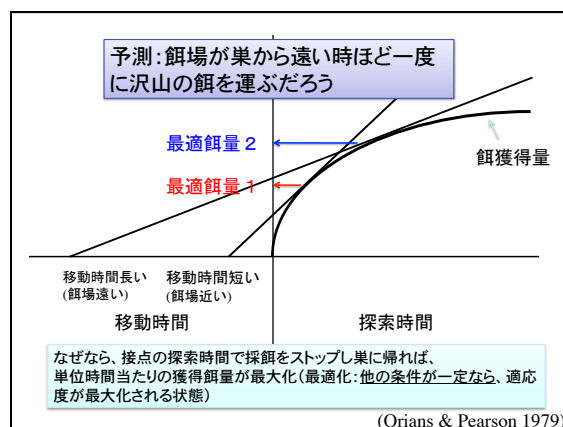
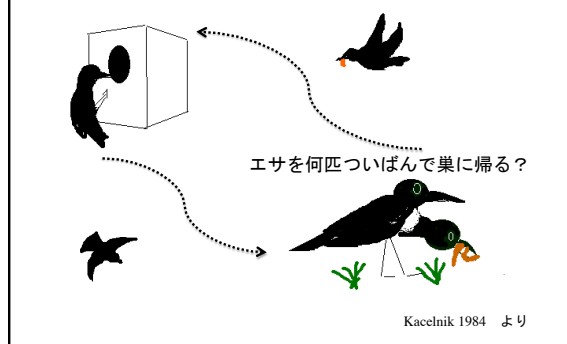
適応進化を検証するための方法論

- 1. 最適戦略 (最適・ゲーム理論モデル) ↑ 間接法
- 2. 比較法 ↕
- 3. 進化の直接観測 (進化の実験) ↓ 直接法

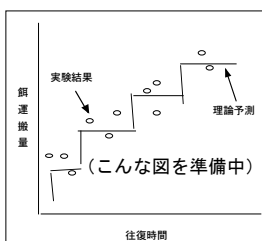
最適戦略(またはESS)モデル

- ひとつの種に注目し、
- 「自然選択の結果、こういう形質(適応度が最大・局大の戦略)が残っているはずである!」と、
- **定量的に予測し、観察値と比較**する。
- 予測と観察が**一致**すれば、過去に自然選択が働いたことが**間接的に**示唆される。

実例: ホシムクドリのお餌採り戦略



検証: 観察結果は予測と定量的に一致



ホシムクドリの採餌パターンが自然選択により形成されたであろうことが間接的に示された

疑問点: 自然選択は果たして個々の形質を最適化するのか?

最適戦略モデルの特徴

- 適用対象生物が広い ↑ トレードオフ
- 仮定が多い(至近要因のブラックボックス化: しかし現代先端研究ではまさにこれを探究: 松島講義)
- 適応に至る過程(進化)を直接みているわけではない。ゆえに、間接的証拠しか与えない。
- 論拠は、現象をよりよく説明する仮説が他にない事。
- 予測との定量的な一致が高ければ高い程、説得力は高くなる。

2. 進化の直接観測

実は、現存生物も進化し続けている。進化を直接観察するのは不可能ではない。

Darwin の自然選択の条件: 個体変異、選択、遺伝

の3つすべてを定量できれば、進化の速度が正確に予測できるはず。 ←これが示されれば基本パラダイムとしての自然選択理論の正しさが立証できる。

このアプローチは間接法とは相補的。

進化論の島：ガラパゴス諸島

ガラパゴス島の写真（準備中）

島は進化を考える格好の場所

量的遺伝学を利用した今起こりつつある進化の実証例：ダーウィンフィンチ



Grant 夫妻のグループは、ガラパゴスのダフネ島で、地上食性中形フィンチの脚輪つけと、生死の追跡を徹底的に行った

図は準備中。フィンチの嘴の形態がここ30年のあいだに変化しつづけていることを示した図

ダフネ島における2種のフィンチのくちばしの大きさと形の30年間の変化。自然選択が働いていなければ破線の間に収まると統計学的に予測されるはずだが、実際の変化はそれ以上(Grant & Grant 2002 Science)。

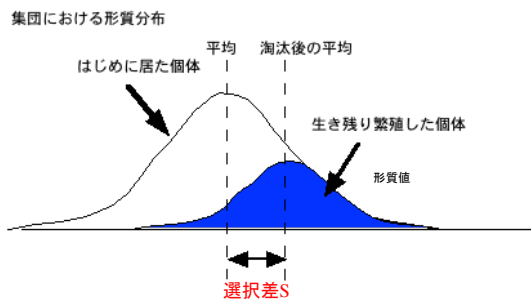
Grantらが使った方法論

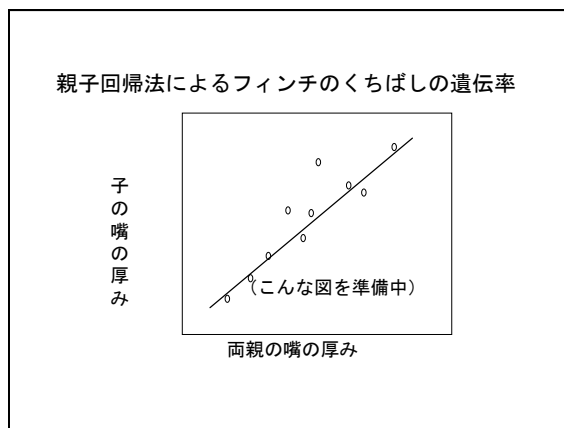
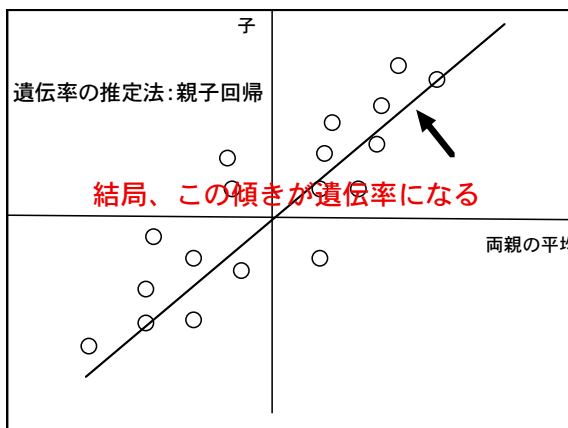
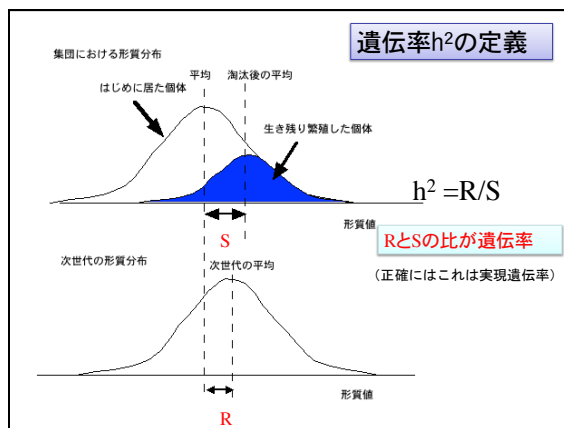
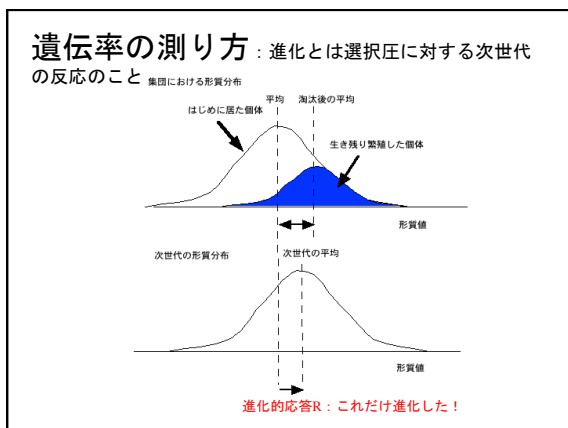
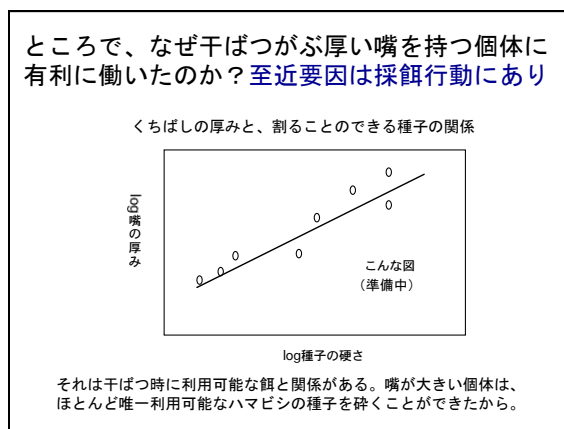
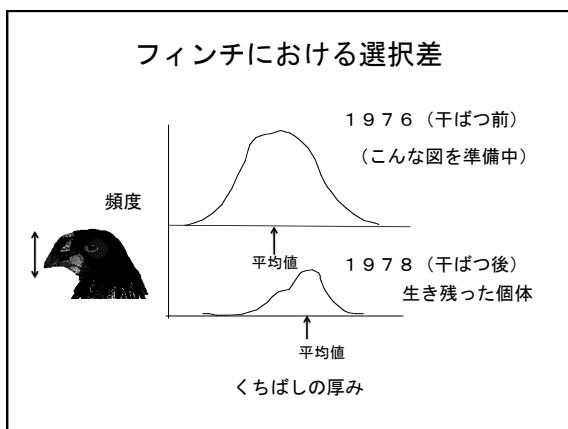
量的遺伝モデル

$$R = Sh^2$$

(進化的反応=選択差×遺伝率)

選択差の測り方：自然選択の前後で形質平均値の差をとる（自然選択の強さの目安となる）





進化的反応Rの予測と実際				
	予測値 平均±SE	観察値 平均±SE	SDで標準化した R予測値	SDで標準化した Rの実際値
体重	17.39±0.22	17.53±0.25	+0.82	+0.91
翼長	69.98±0.39	69.65±0.35	+0.85	+0.72
趾(ふしよ)骨長	↑ とてもよく合っており、小進化は自然 選択でかなりの部分説明できる!			32
嘴長	↑			58
嘴厚み	9.83±0.12	9.94±0.09	+0.76	+0.90
嘴横幅	8.96±0.08	8.97±0.08	+0.65	+0.62

↑
 $R = Sh^2$ で予測

Grant & Grant (1995) *Evolution*

直接法の特徴	
・因果関係を時系列を追って検証できる (強い証拠)	↑
	トレードオフ
・定量的にやるためには材料と現象を選ぶ	↓
・生涯繁殖成功率	
・遺伝率	
の測定が必要 (ただし定量的にやらないのなら適用範囲は広がる: 例: ガの工業的暗化)	
・至近メカニズムはやはりブラックボックスだが近年技術革新で自然選択のターゲットとなる遺伝子やその発現過程も調べられるようになってきた (例: Abzhanov et al. 2006 Nature、岡ノ谷講義)	

まとめ	
行動学(生物学)には大きく分けると、個体発生、系統、生理、適応の4つの異なる観点がある。それぞれの観点で独立に研究を進めることができるが、知識が深まることで自然に観点は融合するだろう(実際そうなりつつある)。	
行動生態学は動物行動を適応という観点から解き明かすことを目指した分野である。	
主な研究アプローチには、	
最適戦略	
比較法	
進化の直接観測	
がある。	