

## 論 説

日和見アンモナイト種 *Yezoites puerculus* (Jimbo) にみられる性的二型現象の適応的意味づけ

洲濱 愛\*・岡本 隆\*\*

\*横浜国立大学大学院環境情報学府・\*\*愛媛大学大学院理工学研究科

Adaptive significance of sexual dimorphism in an opportunistic ammonite species *Yezoites puerculus* (Jimbo)

Ai Suhama\* and Takashi Okamoto\*\*

\*Graduate School of Environment and Information Sciences, Yokohama National University, 79-1 Tokiwadai, Hodogaya-ku, Yokohama, 240-8501, Japan (suhama.ai.1999@gmail.com); \*\*Graduate School of Science and Engineering, Ehime University, Bunkyo-cho, Matsuyama, 790-8577, Japan (okamoto@sci.ehime-u.ac.jp)

**Abstract.** The ecological adaptive significance of sexual dimorphism in an opportunistic ammonite species, *Yezoites puerculus* (Jimbo), was investigated by means of computer simulations of population dynamics under unsteady food supply and low predatory pressure conditions. The results of our simulations showed that: (1) the peak in the adaptive landscape diagram is generally located where adult males are smaller than females. A similar result was obtained through additional simulations of anagenetic evolution based on a simple hereditary model (e.g. phyletic transition, thereafter). (2) The sexual dimorphism in this species is controlled by the difference in size between males and females: a smaller adult size is suitable for males and females to avoid starvation, whereas a larger adult size increases breeding opportunities for females. (3) High starvation risk, resulting from high population density in a domestic environment, particularly facilitates sexual dimorphism in size. Sexual dimorphism was however not observed when the starvation risk was set to be low enough. These results suggest that other ammonite species which commonly co-exist with *Yezoites* but do not show explicit sexual dimorphism, likely have a pelagic mode of life during the latter half of their life.

**Key words:** *Yezoites*, sexual dimorphism, theoretical modeling, population dynamics, adaptive landscape, phyletic transition

## はじめに

化石の集団サンプルを個体群動態論の見地から解析しようという試みは、前世紀半ばに既に提案されていた (Kurtén, 1954; Raup and Stanley, 1978). しかし、化石群の観測データのみを頼り、“帰納的”に絶滅生物の個体群動態を推定するという従来の手法は、化石化過程で少なからず個体が失われていること、標本の集積過程が分からないことなど、方法論に解決しにくい問題があり、現在に至るまで顕著な発展を遂げることはなかった (入月, 2001). これに対してコンピュータシミュレーションを用いた“演繹的”な手法は、先に指摘した問題点を克服する可能性を秘めている。すでに Craig and Oertrl (1966) において先駆的研究がなされているものの、この手法もまた、最近、中村・岡本 (2022) がスカファイテス科アンモナイトの死殻分布を再現するまでほとんど省みられ

ることはなかった。

本稿では、演繹的なアプローチが潜在的にきわめて予測力が高いこと、そしてその応用範囲は単に死殻分布の再現にとどまらず、適応景観や系列推移などをはじめ、個体群動態論に関連する様々な分野にわたる可能性があることを示したいと思う。

白亜紀異常巻アンモナイト, *Yezoites* はきわめて排他的な産状を示し、一つのノジュール中から数百ないし時には千個体を越える集団標本を得ることができる。中村・岡本 (2022) では、本属2種について、海底の“掃寄せ”に食糧を求めて移住する日和見種的な性格をもっていたと仮定し、個体群動態論の見地から死殻が生産されていく過程をコンピュータシミュレーション (“死殻生産モード”と呼ぶことにする) を用いて再現した。その結果、これらのアンモナイトが示す特異な死殻分布は、被食などにより無作為に生じる通常の死殻に加えて、食糧の枯

渦に起因する餓死個体が様々な割合で混合したものであると結論付けた。

*Yezoites* の持つもう一つの特徴として、類似した形態を持つ大小のペアの存在が知られ、これらは性的二型を示すものと考えられている (Tanabe, 1977a, b, 2022)。性的多型現象は動物界の様々な分類群で知られ、数多くの研究例がある (例えば山口, 1986; Yamaguchi *et al.*, 2013; Berns, 2013; Tamate, 2015; 遊佐, 2017; Rohner *et al.*, 2018; Horita *et al.*, 2018)。これらの研究結果は性的多型の進化に関して必ずしも単一の要因では説明できないことを示しているが、多くの場合、性的多型現象の成立には生態的・適応的要因が深く関わっていると指摘されている。アンモナイト類における性的二型現象が多系統で消長することを踏まえれば、現実のスカファイテス科の幾つかの種に認識される顕著な性的二型もまた環境への適応の結果として発達した可能性がある。

中村・岡本 (2022) の個体群動態シミュレーションにはさらに二つの追加的機能, “二種競合モード”; 特性の異なる二つの種を同時に計算することでどちらがより与

えられた環境に適応的であるのかを調べる機能と, “系列推移モード”; 生き残った個体の特性を遺伝情報として子孫に受け継がせることで経時的に集団の特性が変化する様を再現する機能が備わっていて (中村・岡本, 2022 の図7), 与えられた環境下においてどのような種がよりあるいは最も有利かを推定することができる。もし中村・岡本 (2022) がモデル化を行う際に用いた日和見戦略者という設定が妥当なものであるなら, 二種競合モードにおいては二型戦略をとる種が有利であり, 系列推移モードにおいては二型が発達または維持されるような “進化” が再現される可能性がある。

そこで本研究では, *Yezoites puerculus* (Jimbo) を対象にこれら二つの追加プログラムを用いて, 前述二項目の予想がヴァーチャルな世界でも成立するのかどうかを検証することを第一および第二の目的とした。一方で, 現実の “掃寄せの住人” の中には顕著な性的二型を示さない種も存在する。両者の違いは生活史戦略の観点からどのように説明できるのだろうか。二型が現れる要因をより明確にするためには, 二型を持つ種と持たない種をそ

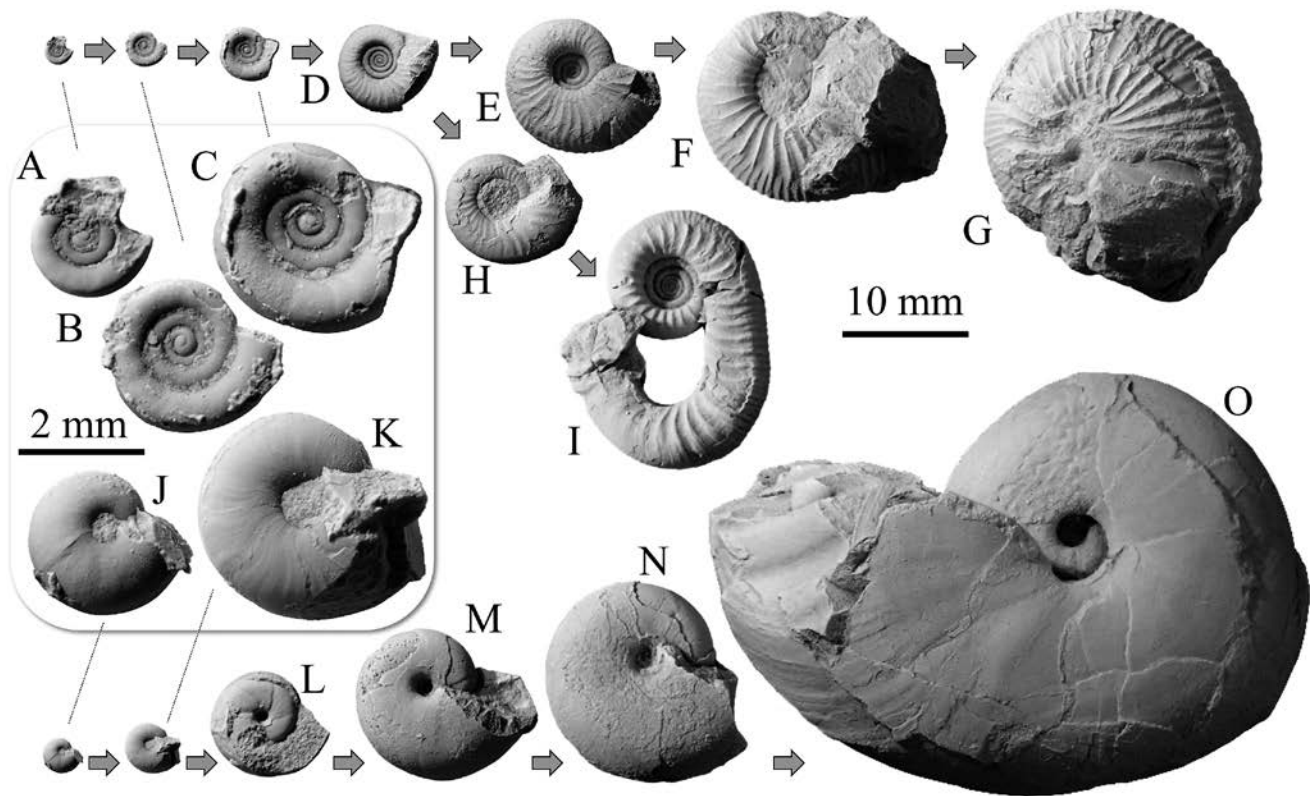


図1. *Yezoites puerculus* (Jimbo) (A-I) および *Tragodesmoceroides subcostatus* Matsumoto (J-O) の個体発生変化を示す図。A-D: 幼年殻。E, F: マクロコック未成年殻。G: マクロコック成年殻。H: ミクロコック未成年殻。I: ミクロコック成年殻。J-N: 未成年殻 (?). O: 成年殻 (?). 全ての標本は北海道留萌郡小平地域の蝦夷層群から産出したもの, Turonian, E, 19TP9422p, I, 93TP9407b, O: 13TP9405p. その他の標本, [TP10] (=UMUT.MM-27541).

Fig. 1. Photograph of *Yezoites puerculus* (Jimbo) (A-I) and *Tragodesmoceroides subcostatus* Matsumoto (J-O) showing ontogenetic change in shell form. A-D, juvenile conchs. E, F, premature macroconchs. G, mature macroconch. H, premature microconch. I, mature microconch. J-N, juvenile and premature conchs. O, mature conch (?). All the specimens were collected from the Turonian of the Yezo Group in Obira area, Rumoi County, Hokkaido. E: 19TP9422p. I: 93TP9407b. O: 13TP9405p. Others: [TP10] (=UMUT.MM-27541).

それぞれ説明できるより一般的なモデルの構築が望まれる。そこで筆者らは、*Yezoites puerculus*に加え、二型を示さない種 *Tragodesmocerooides subcustatus* の幼殻が多量に含まれる混合化石群を理論的に再現することを本論文での最終的な目的とした。

## 材料

本研究では、先に中村・岡本 (2022) が解析した化石群 (TP1-TP9) を参照するとともに、一つの化石群 (TP10; 直径約 20 cm) を加えて主な研究材料とした (図1)。これらは全て上部白亜系蝦夷層群産の石灰質ノジュールから得られたアンモナイト化石群である。TP10の採集場所は北海道留萌郡小平町小平薬川支流の上記念別川下流域 (転石) で、棚部ほか (1977, 第9, 10図) における R2603 にほぼ相当する。採集地域を調査した対馬ほか (1958), および棚部ほか (1977) によればこの地点は “Mm-n 部層” (Turonian 中部の上部) に相当する。またこのノジュール中には保存の良いアンモナイト類, 二枚貝類, 巻貝類に加えて多数の木片や貝殻等が含まれており, 中村・岡本 (2022) のいう “掃寄せ” 的な産状を示している。含まれる化石の全てをできる限り摘出したところ, アンモナイトだけで総計 281 個体を数えた (表1)。これらの標本はすでに中村・岡本 (2022) によってリストされ, 東京大学総合研究博物館に登録 (UMUT. MM-27541) されている。また, 補足的に図示された他の 3 個体 (図1E, I, O) は愛媛大学大学院理工学研究科で登録・保管されている。

化石群 TP10 は *Yezoites puerculus* の幼年殻が非常に多く産出する点で中村・岡本 (2022) が報告している群集 TP1-TP9 に似るが, *Tragodesmocerooides subcustatus* の幼年殻が同数程度共在している点で特徴的である。そこで, *Y. puerculus* および *T. subcustatus* のうち中心部が保存され

ている個体に関して気房部の直径を計測し, サイズ分布をそれぞれ作成した (図2)。

中村・岡本 (2022) が提示した *Yezoites* spp. のいくつかのサンプルではサイズ分布に二峰性が検出されている。本材料の *Y. puerculus* でも類似の分布が認められ, 特に直径 7-8 mm のサイズで小規模なモードを形成しているように見える (図2A)。ただし, シルバーマン検定 (方法は楠橋・岡本, 2015 に掲載) の結果からはこの分布に二峰性を確認することはできなかった (表2)。

*Tragodesmocerooides* には本種の他に *T. matsumotoi* Hirano *et al.* が知られているが, 両者は幼年殻であっても螺環拡大率を計測すれば明確に区別できる (Hirano *et al.* 1990)。リストした標本は, 5 個体の抜き取り調査・計測によって (少なくとも Hirano *et al.*, 1990 のいう) *T. subcustatus* であることを確かめた。*T. subcustatus* の成体は本来, *Y. puerculus* より大きい (Matsumoto, 1942; Hirano *et al.*, 1990)。したがって死殻の集積過程が同じならば前者の方が大きい個体をより多く含むはずなのだが, 実際に観察したサイズ分布では逆に小さな個体が多いように見える。さらに直径 7-8 mm のサイズにおけるモードは視認できず, 右側に長い裾を引きながら減衰していく単峰性の分布を成す。そこで二種間の分布型がどのように異なるかを確かめるために, 累積相対頻度分布を作成して図 2D に示した。この時の差の最大値  $D_r$  (= 15.44%) から Kormogorov-Smirnov 検定 (分布型の差の検定; 方法は例えば石井 (1975) に詳しい) における統計量  $\chi^2$  の計算ができる。*T. subcustatus* のサイズ分布は *Y. puerculus* のそれよりも小さい方に偏っているという対立仮説 (帰無仮説は後者と同等かそれより大きい) の下, 実際に Kormogorov-Smirnov 検定 (片側検定) を行った。その結果, 帰無仮説が棄却され ( $p=0.0436$ ), 両者の分布には統計上有意の差が検出された (表2)。

表1. 材料としたノジュール [TP10] 中に含まれていた化石のリスト。

Table 1. List of material obtained from the calcareous nodule [TP10].

Sample No. / Species	Number of specimens.				
	Total	Pre-adult	Adult	(Macroconch)	(Microconch)
TP10 【UMUT.MM-27541】					
<i>Yezoites puerculus</i> (Jimbo)	128	116	12	(4)	(8)
<i>Tragodesmocerooides subcustatus</i> Matsumoto	135	135	0	—	—
<i>Hypophylloceras ramosum</i> (Meek)	8	8	0	—	—
<i>Mesopuzosia pacifica</i> Matsumoto	3	3	0	(0)	(0)
<i>Gaudryceras denseplicatum</i> (Jimbo)	2	2	0	—	—
<i>Tetragonites glabrus</i> (Jimbo)	1	1	0	—	—
<i>Scalarites scalaris</i> (Yabe)	4	4	0	—	—
<i>Inoceramus hobetsensis</i> Nagao and Matsumoto	3	—	—	—	—
<i>Teredo</i> sp.	2	—	—	—	—
Bivalvia gen. et spp. indet.	2	—	—	—	—
<i>Dentalium</i> sp.	1	—	—	—	—
Gastropoda gen. et sp. indet.	1	—	—	—	—

( ): Internal number

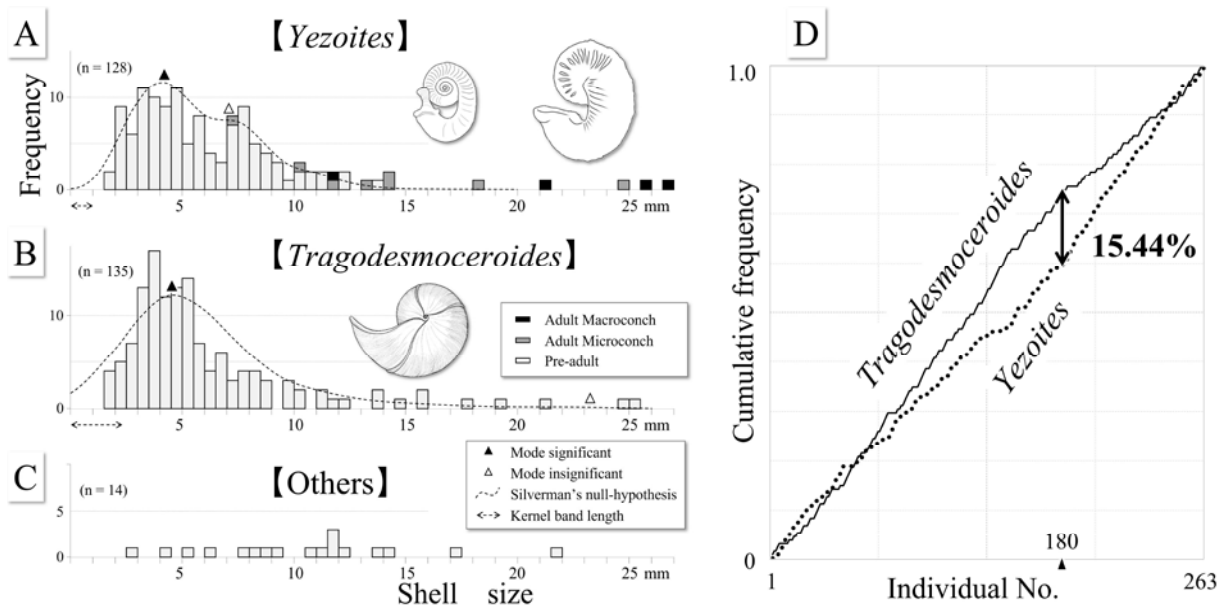


図2. 単一のノジュール [TP10] 中から得られたアンモナイトの頻度分布. A-C, *Yezoites* (A), *Tragodesmocerooides* (B) およびその他アンモナイト (C) に関するサイズ分布のヒストグラム. D, *Yezoites*, *Tragodesmocerooides* における累積相対頻度分布曲線. *T. subcostatus* のサイズ分布は *Y. puerculus* のそれよりも小さい方に偏っている.

Fig. 2. Diagrams showing the frequency distributions of shell size of ammonites recovered from the calcareous nodule [TP10]. A-C, size distribution of *Yezoites* (A), *Tragodesmocerooides* (B) and other ammonites (C). D, cumulative relative frequency distribution curve of *Yezoites* and *Tragodesmocerooides*.

表2. 分布の二峰性の検定 (Silverman 検定) と分布型の差異の検定 (Kolmogorov-Smirnov 検定) の結果.

Table 2. Results of Silverman's test for multimodality of empirical distributions and Kolmogorov-Smirnov test for difference in the distributions.

Silverman's Test (mode=1)		N	Band length	p-value	Result		
<i>Yezoites puerculus</i> (all pre-adults)		115	0.949	33.5%	*N.S.		
<i>Tragodesmocerooides subcostatus</i> (all pre-adults)		135	2.276	44.1%	N.S.		
Kolmogorov-Smirnov Test		N <sub>1</sub>	N <sub>2</sub>	Dr	χ <sup>2</sup>	p-value	Result
<i>Yezoites puerculus</i> . v.s.		128	135	0.154	6.265	4.36%	*S.
<i>Tragodesmocerooides subcostatus</i> (all specimens)							

\* N. S.: null hypothesis not rejected, S.: null hypothesis rejected

## 二種競合モード

現実のスカファイテス科には性的二型が観察される (Randman *et al.* 1988; Cooper, 1994; Tanabe, 2022). この現象がやはりアンモナイトがとった適応戦略の結果としてもたらされたものだとすれば, 中村・岡本 (2022) のシミュレーションの系内においても雌雄で成熟サイズが異なる性的二型をもつ種の方が雌雄同サイズの種よりも有利であるべきである. ここでは二種競合モード (中村・岡本, 2022) を用い異なる成熟殻サイズをもつ数々の種同士を競わせることで, いくつかの仮想的な環境における適応景観 (Raup and Stanley, 1978) の形状を調査する (図3).

### 二種競合モードの方法

二種競合モードは, 中村・岡本 (2021) で提案され, 中村・岡本 (2022) のプログラムで実装されたものであ

る. しかしながら上記論説末尾に簡単に触れられているのみなので以下にやや詳しい説明を補足する. なお使用した主なパラメータを表3に示した.

アンモナイトは頭足類であるから, 大前提として雌雄異体を仮定する. そして雌雄のつがいが交配し一回繁殖 (semelparity) ののち死亡するものとした. シミュレーションの大まかな流れは死殻生産モード (中村・岡本, 2022 の図5および同付録部) と同様である. 個体の活動の場として東西×南北をそれぞれ200升に区切ったフィールドを設定し, そこに食糧とそれを求めて徘徊・成長するアンモナイトを配置する. 食糧とアンモナイト各個体の成長は共に生物量の変化として計算する. 種や個体を問わず孵化したての初期殻の気房サイズ ( $P_{size}$ ) を0.5 mm, 生物量を0.125calと固定し, 以降  $X$  mm の気房サイズを持つアンモナイトの生物量を  $X^3$  cal と換算する. フィールド内に初期設定された「孵化」したての各個体は, その後, 単位時間に一回ずつ, 「生活ルーティン」を巡回

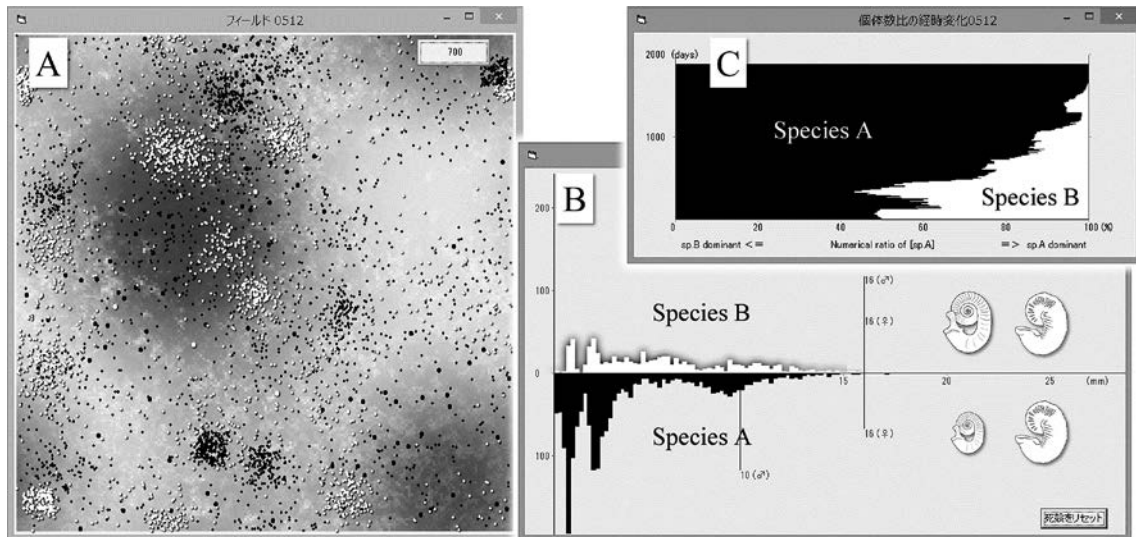


図3. 個体群動態シミュレーション・二種競合モード稼働時のスクリーンショット. A, フィールド. B, ヒストグラム. C, 個体数比の経時変化.

Fig. 3. Interface of the computer program used in the present study (competition between species). A, field B, histogram. C, chronological changes in the numerical ratio between species A and B.

表3. 個体群動態シミュレーションで用いられている主なパラメータのリスト.

Table 3. List of major parameters used for the present population dynamics simulation.

パラメータ	基準状態での値	説明
$C_{min}$	0.010	最小摂食率. 個体の生物量に対して 1 day に摂取しなければならない食糧の割合. 種ごとに定義される.
$C_{std}$	0.030	標準摂食率. 個体の生物量に対して 1 day 当たり増加が見込まれる生物量の割合.
$D_{max}$	1000 cal	一定期間 (本研究では 100 day に固定) 毎に単位セルに供給される餌量の最大値. 食糧の潤沢さの指標になる.
$F_{adl}$	353 day *	雌個体が孵化してから成熟サイズに達するまでの推定期間. $C_{std}$ と $F_{size}$ から計算される.
$F_{size}$	16 mm *	成熟雌殻の標準サイズ. 生物量はこの3乗で計算される. 系列推移モードでは遺伝子座の消長によって経時的に変化し得る.
$F_{span}$	458 day *	雌個体の平均推定寿命. $F_{adl} \times 1.2$ で計算される.
$G_{effec}$	1.12	成熟サイズを調整する遺伝子の発現効果を表すパラメータ. 1つ持つごとに $G_{effec}$ 倍になる.
$M_{adl}$	353 day *	雄個体が孵化してから成熟サイズに達するまでの推定期間. $C_{std}$ と $M_{size}$ から計算される.
$M_{size}$	16 mm *	成熟雄殻の標準サイズ. 生物量はこの3乗で計算される. 系列推移モードでは遺伝子座の消長によって経時的に変化し得る.
$M_{span}$	458 day *	雄個体の平均推定寿命. $M_{adl} \times 1.2$ で計算される.
$N$	$0 \leq N \leq 20$	個体が可読領域内に持つ成熟遅延遺伝子の数. 個体ごとに変化する.
$P_{size}$	0.5 mm	気房直径で表示された初期殻のサイズ. 生物量はこの3乗で計算される.
$Q_{enc}$	0.006	敵遭遇率. 1 day の間に個体が捕食される確率. 選択圧の指標になる.

\* これらの数値は変異を有する個体群の標準的な値を示す.

する. シミュレーション内での時間経過  $t$  はこのループの通過回数で測り, 1回毎に単位時間 1day を要するものとする. 生活ルーティンの中はさらに「行動」, 「摂餌」, 「成長」に細分される. 個体群の一部はこれらの項目を通過する過程で, 「被食」, 「餓死」, または「寿命」のうちのいずれかの原因で死を迎え, 死殻の生産に寄与することになる. 一方で, ループ部分を巡回中にもし個体が成熟するなどの条件が整えば「生殖」が行われ, フィールドの適地に新たな卵が産み付けられる. 卵は直ちに孵化し個体群に追加される. アンモナイトは, 基本的に, 個体間あるいは種間で progenesis-hypermorphosis 方向の異時性変化を示すものとし, 「成熟に達するタイミングを示す変数」として基準成熟殻サイズ (雌;  $F_{size}$  および雄;  $M_{size}$ ) を設定する. 種として設定される成熟殻サイズの

期待値は雌雄それぞれ1つずつだが, 個体の予定成熟殻サイズにはばらつきがあるために, 余命や寿命は個体ごとに固有の値が設定されることになる. 予定成熟殻サイズを基に, 予定成熟期間, すなわち, 個体が孵化してから成熟サイズに達するまでの期間 (雌;  $f_{adl}$  あるいは雄;  $m_{adl}$ , 単位は day) が, それぞれ,

$$f_{adl} = (\log(f_{size}^3) - \log(P_{size}^3)) / \log(1 + C_{std}) \quad \dots (1)$$

$$m_{adl} = (\log(m_{size}^3) - \log(P_{size}^3)) / \log(1 + C_{std}) \quad \dots (2)$$

で計算される. ここで,  $C_{std}$  は 1day 当たり増加が見込まれる生物量の割合 (標準摂食率, 後述する“夢の旅路モード”以外では一定値  $C_{std} = 0.03$ ) である. 個体が成熟に達した後は  $f_{adl}$  あるいは  $m_{adl}$  に対して一律 20% の余命を与える.

二種競合モードでは同一のフィールド内に相異なるア

ンモナイト種 (A種およびB種) を投入し繁殖させる。したがって、上記の種の特性を表わすパラメータ (例えば  $F_{\text{size}}$  や  $M_{\text{size}}$  など) は両種で別々に設定されることになる。二種競合モードにおける両種は互いに相手を直接攻撃するわけではないが、共通している食糧を奪い合うことになる。したがって、このフィールド内で一方の種が他方を駆逐してしまうなら、その種は与えられた環境においてより適応的であると判断できるだろう。なお、対戦に当たっては開始時における両種の条件を揃え、共に均衡状態 (齢と共に指数関数的に度数が減少していくサイズ分布) でかつ互いに同規模の個体群からシミュレーションを開始するようになっている。環境を表すパラメータ群およびそれぞれの種の属性を表すパラメータ群は初期設定として計算前に入力される。ひとつの適応景観を作成するに当たっての可変パラメータはA種およびB種の雌雄成熟殻サイズだけとなる。

中村・岡本 (2022) の死殻生産モードの計算では余命部分を可変にして雌雄の寿命を揃えるよう調整するという操作を行っているが、本研究では上記のように殻サイズに対する割合で自動的に決まるよう変更した。これは、種間、二型間、個体間において殻サイズ変化の効果を正確に反映させるためにはサイズに対する相似性 (progenesis-hypermorphosis の関係) を完全に維持する必要があると考えたためである。なお、この変更を加えても中村・岡本 (2022) の死殻生産の計算結果に本質的な変化が生じないことを確かめている。それ以外のパラメータの数値は中村・岡本 (2022 の図7 の設定) を踏襲した。

計算結果としては、フィールドに残存する食糧量、生存個体数、総生物量が経時的に記録され、それぞれの種について累積された死殻サイズ分布とともに出力される。個体群の様子は3つの画面「フィールドウィンドウ」、「ヒストグラムウィンドウ」および「経時変化ウィンドウ」によってモニタリングすることができる。フィールドウィンドウ内の両種の分布は色分けして示され、両種消長の履歴と生殻のサイズ分布はそれぞれ別ウィンドウで見ることができる (図3)。

### 1. 種と対戦組合せの選択

いくつかの予備的な対戦結果から、求める適応景観における適応の峰は雌雄殻ともに気房直径4 mm から20 mm の間にあるものと予想した。そこで、この範囲を1 mm 刻みに区切り、雄17通り×雌17通りの計219通りの種を代表候補とした。これらの種について仮に総当たりで対戦を行うとすると  ${}_{219}C_2 = 23871$  回という膨大な対戦数が必要となり、これは求める適応景観図の単純さに比べて過剰な計算量である。そこで、対戦カードを計画的に選抜した。まず上記範囲の種群からAグループ (♂:  $4i$  mm, ♀:  $4j$  mm の25種)、Bグループ (♂:  $2+4i$  mm, ♀:  $4j$  mm の20種)、Cグループ (♂:  $4i$  mm, ♀:  $2+4j$  mm の20種)、およびDグループ (♂:  $2+4i$  mm, ♀:  $2+4j$  mm

の16種)、の4グループを選抜し、それぞれの中で2戦ずつの総当たりの“リーグ戦”を行う (ただし  $i$  および  $j$  は正の整数で、計算されるサイズが定義域から外れる場合は含まない)。さらに選抜されたこれら81種 (♂:  $M_{\text{size}}$  mm, ♀:  $F_{\text{size}}$  mm とする) のそれぞれについて8通りの近傍種 (♂:  $M_{\text{size}}+2$  mm, ♀:  $F_{\text{size}}+2$  mm), (♂:  $M_{\text{size}}+2$  mm, ♀:  $F_{\text{size}}$  mm), (♂:  $M_{\text{size}}+2$  mm, ♀:  $F_{\text{size}}-2$  mm), (♂:  $M_{\text{size}}$  mm, ♀:  $F_{\text{size}}+2$  mm), (♂:  $M_{\text{size}}$  mm, ♀:  $F_{\text{size}}-2$  mm), (♂:  $M_{\text{size}}-2$  mm, ♀:  $F_{\text{size}}+2$  mm), (♂:  $M_{\text{size}}-2$  mm, ♀:  $F_{\text{size}}$  mm), および (♂:  $M_{\text{size}}-2$  mm, ♀:  $F_{\text{size}}-2$  mm) との“対抗戦”を一回ずつ行うことでグループ間のレートの調整を行う (ただし近傍種のサイズが定義域から外れる場合は行わない)。これらの対戦を終えればほぼ適応景観の概形がつかめるようになる。適応の峰付近の形状についてはさらに正確を期すため、その近傍から1 mm 刻みで9~16種程度を選んで各カード2戦ずつの総当たりリーグ戦を行った。そのほかに特に注目すべき領域の詳細を明らかにするため、任意で追加の対戦を行っている。ただし、新規に加えた種 (A-Dグループに属さない種) に関しては対戦数が十分でない恐れがあるのでAグループの種とそれぞれ1戦ずつ計25戦の追加対戦を行うことを必須とした。以上、A-Dのリーグ戦を合計して1600戦、リーグ間の対抗戦が272戦、その他の対戦まで合計すれば一つの適応景観につき2000~3000戦以上の結果を集計していることになる。

各対戦における制限時間を20,000dayとし、相手方を駆逐すれば勝ち、駆逐されれば負けとなる。最終的にフィールド中に両者がそれぞれ1個体でも残っていれば引き分けとする。また、両種ともに1,000day以内に全滅してしまった場合にも両種引き分けと判定した。

### 2. イロ・レーティング

様々な種同士を対戦させた勝敗結果が分かっていたら、Bradley-Terry (1952) Model を利用することで、それぞれの種の“強さ”というやや曖昧な概念を間隔尺度の上に数値化して示すことが可能となる。本研究では同モデルに基づいて具体的にレート ( $R$ ; 強さの数値) を算出するイロ・レーティング法 (Elo, 1986) を利用した。この方法では勝率の推定値 ( $E$ ; 後述) をあらかじめ求め、対戦ごとにレートの推定値を

$$R_{\text{new}} = R_{\text{old}} + K(S - E) \quad \dots\dots (3)$$

にしたがって、 $R_{\text{old}} \rightarrow R_{\text{new}}$  へと漸進的に改良していく。ここで  $S$  は勝ちのときに0.95、負けのときに0.05、引き分けのときには0.5とする。勝ちと負けの場合にそれぞれ1, 0としないのは、後述するように  $R_{\text{new}}$  を収束させる都合による。 $K (>0)$  はレートの調整幅を表すパラメータで、通常は  $K=8$  または  $K=16$  を用いることが多い。そして勝率の推定値 ( $E$ ) は自身および相手のレート ( $R_A$  および  $R_B$ ) から以下の式、

$$E = 1 / (1 + 10^{(R_B - R_A) / 400}) \quad \dots\dots (4)$$

によって算出される。式(4)における400は恣意的に決められた係数であるが、この数値を用いることでレートが200小さい相手に対して勝率が約75%になるように設計されている。また、本研究ではレートの初期値として、現在採用されているレーティングシステムの慣例に従い1500を採用した。イロ・レーティングでは、逐次的に勝者のレートを上げ、敗者のレートを下げることで均衡点を探す。強者に勝てばレートの上げ幅が大きく、弱者に勝っても小さい(負けた場合の下げ幅は逆)。この手法では直近の対戦結果ほど重視されることから(パラメータ $K$ がその程度を表している)、強さが時間と共に変化するような場合には現在の強さをより反映するという特性を持つ。

### 3. 静的レーティングシステム

本研究で求めようとしている種のレートに関しては、対戦履歴に関係なく結果のみを同時処理して数値を求めたい。そこで最尤法に立脚して対戦結果を反復同時処理する“静的レーティングシステム”を用いることにした。最尤法の原理は、「データを再現する確率が最大になるような変数(レート)の値を最も尤もらしい推定値とする」ことにある。もし最尤解を求めることができれば、そのレートの組合せから開始してもう一度全ての勝敗結果を同時処理した場合、処理後のレートの推定値は処理前と変化しないはずである。

この方法で実際にレートを計算するにあたっては、事前処理として組み合わせ毎の対戦結果を「A対B:何勝何敗」のようにデータリストにまとめる必要がある。全ての種について初期値として $R_{old}=1500$ を仮定し、全勝敗データを一括処理して $R_{new}$ を求める。一度の試行では正確なレートの組合せには程遠いが、算出された組合せから繰り返し計算しレートを更新していけば、最終的に数値は収束する。こうして得られた最尤解 $R_{fin}$ は $K$ に依存しない。本研究では最終的に収束した時の $R_{fin}$ の組合せをもってそれぞれの種のレートと推定した。

ただし、静的レーティングシステムにおいて最尤解 $R_{fin}$ が収束するための条件として「残余の種群に対して全勝または全敗の種群が存在しないこと」が必要である。このような種群が存在すると繰り返し計算の過程でその種群のレートが果てしなく上昇あるいは下降してしまうためである。そこで本研究では勝敗表を作成する段階で式(1)の $S$ について予め調整し、すべての対戦において勝ちの時 $S=0.95$ (つまり0.95勝0.05敗が加算される)、負けの時 $S=0.05$ 、引分けの時は $S=0.5$ を代入することとした。この操作の注意点として、数値が僅かに保守的になる(1500に近くなる)という副作用があるが、適応景観図の作成という用途に支障はないものと考えられる。

### 作成された適応景観

中村・岡本(2022の図10)で用いられた設定で(敵遭

遇率 $Q_{enc}=0.006$ , 餌供給量 $D_{max}=1000$ )を基準とし、敵遭遇率だけを高くした条件( $Q_{enc}=0.010$ ), 餌の供給量だけを少なくした条件( $D_{max}=400$ ), およびそれを無尽蔵にした条件下で推定された適応景観(雌雄の成熟殻サイズ $F_{size}$ および $M_{size}$ に対する $R_{fin}$ の分布)の結果を図4A-Dにそれぞれ示した。

図4Aにおいては, $F_{size}=M_{size}$ の白線よりも下側の領域(成熟雌が成熟雄よりも大きい領域)で概して適応的であり, $F_{size}=12\text{ mm}$ ,  $M_{size}=8\text{ mm}$ の付近に適応の峰が予想される。反対に $F_{size}<M_{size}$ の領域では、レートが急激に低下している。残りの図においても同様の傾向を示している。敵遭遇率が同じ値の時(図4A-CおよびB-D), 餌を豊富に設定した景観図ほど適応的な領域が大型化していることが分かる。また、餌の量が同じ景観図間(図4A-B)では敵遭遇率が高い場合に適応的な領域がより大型種側へと移動している。

### 適応景観が意味すること

中村・岡本(2022)の死殻生産シミュレーションで、現実の死殻分布を最もよく再現した条件は図4Aに示した基準設定(敵が弱く食料が豊富な環境; $Q_{enc}=0.006$ ,  $D_{max}=1000$ )であった。そこで、この条件下で適応景観が予想する最適サイズと現実に見られる観測値を照合する。基準設定で推定された適応の峰(雄8mm, 雌12mm)は、現実の*Yezoites puerculus*における観測値(雄10mm, 雌16mm)より小さいが、サイズの比率はほぼ適合しているといえる。適応の峰の数値だけに注目すれば、より強い捕食圧を仮定した図4Bの方が現実の二型のサイズとよく合うがこの条件では観測に合うような死殻の二山分布が形成されにくい(中村・岡本, 2022)。様々な環境下で推定された全ての適応景観図において, $F_{size}=M_{size}$ の白線よりも下側(雌が雄よりも大きい領域)で概して適応的であるという結果が得られたことを踏まえれば、*Y. puerculus*でも体サイズの大きな方(マクロコンク)が実際に雌で小さな方(マイクロコンク)が雄であったと推定するのが合理的であろう。

同じ敵遭遇率のグラフを比べると(図4C, AおよびB, D), 食料の最大供給量が多いほど適応的な領域がダイヤグラムの右上(大きなサイズ側)へと移動する。これは、中村・岡本(2022)が指摘しているように、餓死リスクの大きさが要因になっている可能性がある。爆発的に個体数を増やす日和見種にとっておそらく最大の脅威は食糧の欠乏による餓死である。食糧問題が深刻なほど、小さい段階で早く成熟し、産める卵数は少なくとも確実に生殖し産卵するという戦略がより合理的になるのだろう。一方で食糧が際限なく供給される系(図4D)では餓死の心配をすることがなく、最適体サイズはグラフからスケールアウトして見積もれないほど大きくなっていく。高レートを示す領域は縦に長く伸び、ここでは小

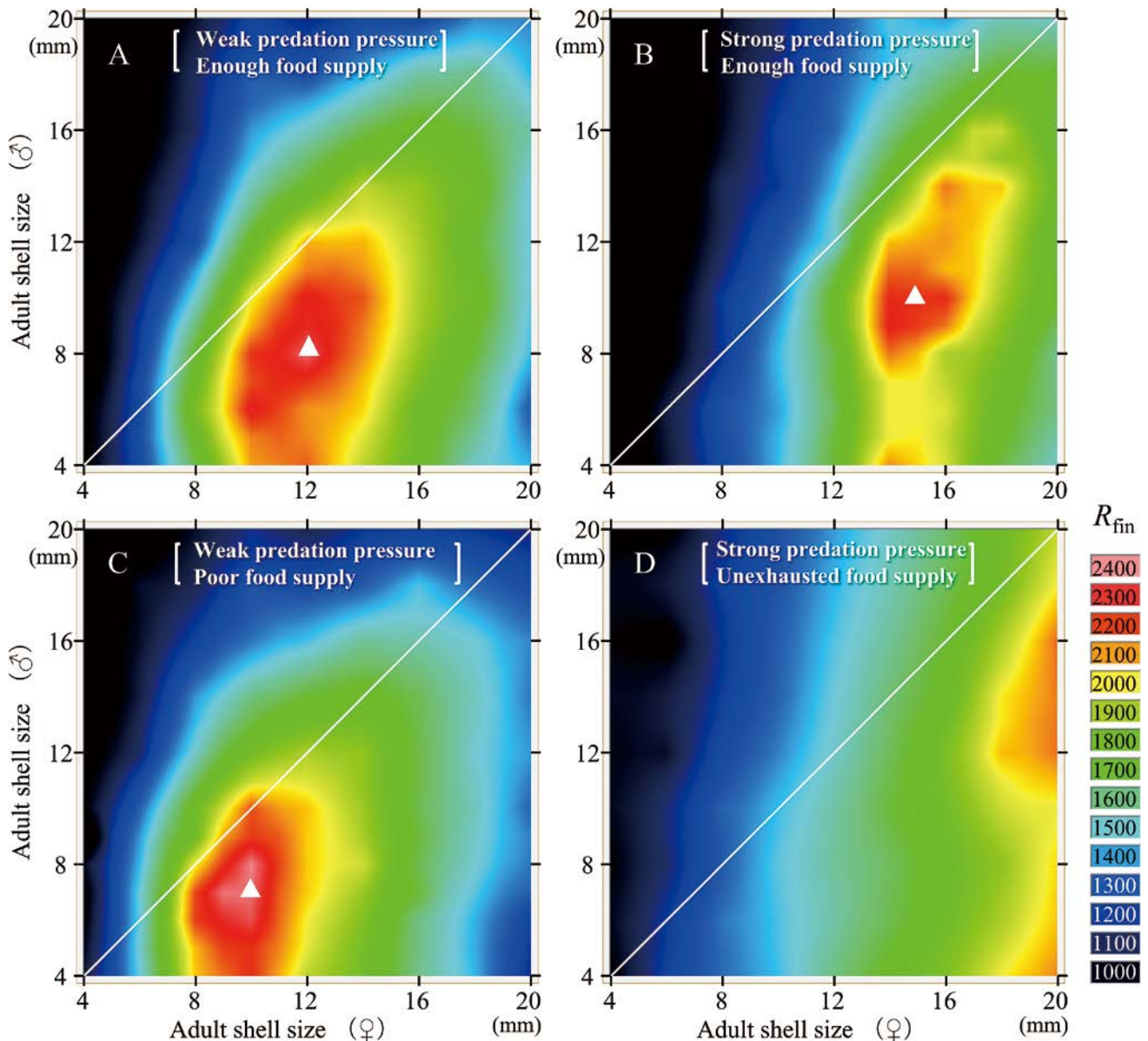


図4. 異なる条件下で作成された適応景観。成熟殻サイズに関する  $R_{fin}$  の値を示している。数値の補完は逆距離荷重法を用いた。△は適応の峰を示す。A, 敵が弱く食料が豊富な環境 (敵遭遇率  $Q_{enc} = 0.006$ , 餌供給量  $D_{max} = 1000$ )。B, 敵が強く食料が豊富な環境 ( $Q_{enc} = 0.010$ ,  $D_{max} = 1000$ )。C, 敵が弱く食料が貧弱な環境 ( $Q_{enc} = 0.006$ ,  $D_{max} = 400$ )。D, 敵が強く食料が無尽蔵な環境 ( $Q_{enc} = 0.006$ )。

Fig. 4. Counter diagrams showing the adaptive landscapes of  $R_{fin}$  (interpolated by IDW) to adult shell size. White triangles show the adaptive peak. A, week predation pressure and enough food ( $Q_{enc} = 0.006$ ,  $D_{max} = 1000$ ). B, strong predation pressure and enough food ( $Q_{enc} = 0.010$ ,  $D_{max} = 1000$ ). C, week predation pressure and poor food supply ( $Q_{enc} = 0.006$ ,  $D_{max} = 400$ ). D, strong predation pressure and unexhausted food ( $Q_{enc} = 0.010$ ).

型の雄を作ることの優位性が弱まっている可能性がある。

餌の供給量を一定にしたときには、敵遭遇率が高いほど最適体サイズが大きくなる (図4A-D)。一般的には捕食圧が強くなると体サイズが小さくなり、繁殖開始年齢が早くなると考えられているから (例えば Moss *et al.* 2016), この結果は一見すると逆説的であるが、これもまた要因として餓死リスクを考えると理解しやすい。敵遭遇率が低いと個体が増え過ぎてしまい、結果として多くの個体が飢餓に瀕することになる。一方で敵遭遇率が高い系では、個体が適度に間引かれるため餓死リスクが

遠退くのである。その結果、成熟までに多少の被食リスクは加算されても、より多くの卵を産める大型の種の方が有利になるのだろう。

### 系列推移モード

中村・岡本 (2022) の個体群動態シミュレーションでは、計算モードに依らず、各個体に成熟に達するタイミングを決める“仮想的な遺伝子”を与えることで、成熟殻サイズにばらつきを持たせている。死殻生産モード



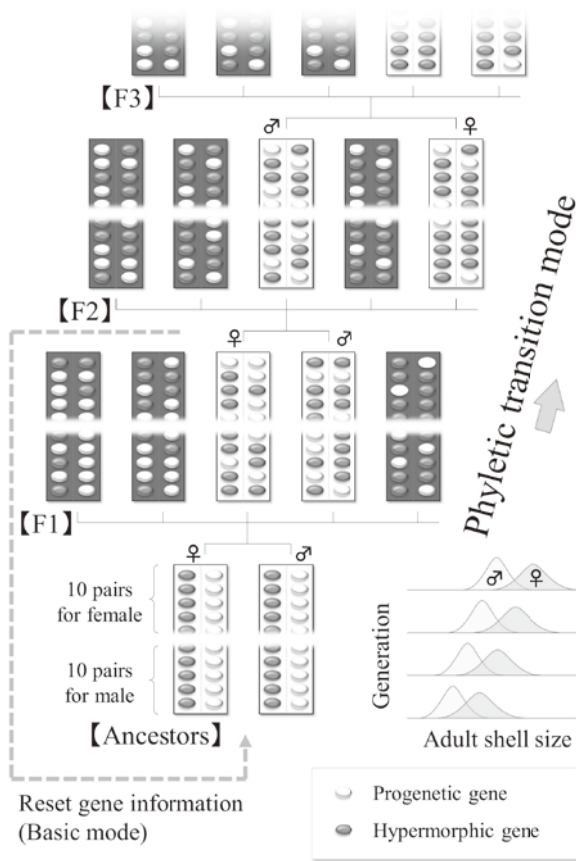


図5. 系列推移モードにおける仮想遺伝子伝達を説明する模式図。[F1], [F2] および [F3] はそれぞれ雑種第1代, 第2代および第3代の遺伝子構成。

Fig. 5. Schematic diagram showing hypothetical gene transmission during the phyletic transition mode. [F1], [F2] and [F3] represent genotypic compositions of filial 1, 2 and 3 hybrids, respectively.

や二種競合モードでは、新規参入の際に想定する両親の遺伝子型をその都度リセットするため、個体ごとに決められた成熟個体の殻サイズが次世代に影響を与えることはない。しかし、もし与えられた“遺伝情報”を各個体が成熟するまで維持し生殖の際に利用するならば、生き残った親たちの形質を代々受け継がせることが可能となる(図5)。その過程で生じる成年殻サイズの経時変化をモニタリングするのが系列推移モードである。個体が設定された環境中で生き抜き子孫を残せば、持っていた遺伝子を個体群中に広めることができることから、個体群はより有利な形態へと推移し、開始時の設定によらず図4における“適応の峰”に収束していくことが期待される。

### 系列推移モードの方法

#### 1. 量的形質変異の遺伝的再現法

成熟殻のサイズは個体変異を持った量的形質である。このような形質は、複数の遺伝子の相乗効果によって決まると考える。成熟殻サイズの個体変異を理論的に作り

出すために、本研究では、中村・岡本(2022)と同様、ひとつの形態型に対して成熟に達するタイミングを決める10対の成熟促進(progenetic)/遅延(hypermorphic)遺伝子を導入する。仮想される両親はすべての遺伝子座にヘテロ接合体を持ち、子(フィールドに参入する個体)は両親からランダムに一つずつ遺伝子を受け継ぎ、10の遺伝子対を構成する。その時、成熟遅延遺伝子の数が $N$ 個( $0 \leq N \leq 20$ , 期待値は10)あったとすれば、例えばある雌の予定成熟殻サイズ $f_{size}$ は、開始時雌の基準成熟殻サイズ $F_{size}$ とともに、

$$f_{size} = F_{size} \times G_{effec}^{((N-10)/3)} \quad \dots (5)$$

で与えられる(死殻生産モードや二種競合モードの場合、雄はこれにサイズ比の定数を乗じて決める)。 $G_{effec}$ は遺伝子の効果を表すパラメータで遅延遺伝子一つにつき成熟個体の生物量を $G_{effec}$ 倍にする。式(5)が3乗根をとった形になっているのはサイズに変換しているためである。定義域は $1 < G_{effec}$ で数値が大きいほど個体変異が大きくなる。この式はまた、現実の遺伝様式でいうなら不完全顕性を仮定していることになる。これは、成熟時期の促進・遅延の双方向の変化に対称性を持たせるための措置であり、また、少ない遺伝子座の数で自然選択の効果を最大限にできるという計算上のメリットもある。パラメータ $G_{effec}$ は変異係数との間に一対一対応の関係があるため観測値から見積もりが可能である。中村・岡本(2022)では $G_{effec} = 1.12$ (この時の変位係数は8.46)と見積もっており本研究でもこれを踏襲した。上式(3)で作られるサイズ分布は、 $N$ が自然数であることから離散分布となる。もし、分布をより滑らかに作成したい場合は、 $N$ の代わりに $N' (= N + Rnd - 0.5; Rnd$ は0から1までの一様乱数)を代入する。

#### 2. 系列推移法

シミュレーションにおいては、ヘテロ接合遺伝子を持たせた仮想的な親の交配によって生まれた卵が孵化した状態からモニタリングをスタートさせる。そこで生まれた様々な遺伝子型を持つ第一世代のうち、生き延びた個体だけが次の世代に遺伝子を残すことができる。そうするとその次の世代では少しだけサイズが変化するだろう。これを繰り返していき(図5)、もしある殻サイズに収束すればそれが与えられた環境に最も適したサイズであると推定できる。

本研究では雌雄で互いに独立な系列推移を可能にする必要から、各個体が受け継ぐ遺伝子の個数を倍加させることにした。したがって、子は親から20対の遺伝子を受け継ぎ、性別によって相異なる可読領域における遅延遺伝子の個数 $N$ を数えることになる。すなわち個体が雌ならば前半の10対が可読領域となりこれまで通り式(5)によって成熟サイズが決まる。一方、雄ならば新たに加えた10対が可読領域となり

$$m_{size} = M_{size} \times G_{effec}^{((N-10)/3)} \quad \dots (6)$$

によって成熟サイズが決められる．ここで  $M_{size}$  は雄の基準成熟殻サイズで初期設定時に決めておく．この操作によって，雌雄の体サイズを独立に変化させることができるようになる．

個体群全体を見渡して，もしどこかの遺伝子座がどちらか一方の遺伝子で完全に占められた場合には，雌または雄のうち該当する基準成熟殻サイズをその遺伝子2個の効果分だけ更新するとともにその遺伝子座を破棄する．さらに，対立側の遺伝子で満たされた新たな遺伝子座を設け，そこに直後に産卵する雌親1個体が生む卵にだけ突然変異（ヘテロ）を生じさせる．計算期間は100,000dayに設定した．上記のような操作で常に全ての遺伝子座が稼働している状態を保つようにしてもなお，実際に計算を続けていくとやがて遺伝子頻度がどちらかに偏ることによって個体変異の幅が縮小し，結果として収束を遅延させる原因となる．そこで，以下に述べるような収束を早めるための工夫をした．1) 計算過程を10,000dayごとに区切りその時点での平均成熟殻サイズを計算する，2) すべての個体の遺伝子についてヘテロ接合体を持つ仮想的な両親から受け継いだものに初期化する，3) 基準成熟殻サイズ ( $F_{size}$  と  $M_{size}$ ) に先に求めた平均成熟殻サイズを代入する．これらの操作は実際の遺伝のメカニズムとは必ずしも調和しないので，実際に生じる収束過程の速やかさなどは議論できなくなる．しかし，原理的な遺伝アルゴリズムに従っても長い時間を掛ければ同じ結果が出ると予想されることから，ここでは収束時間短縮のためと割り切って採用することにした．

**系列推移の結果**

系列推移モードで最適サイズを推定した結果を図6A, Bに示した．設定としては，先に示した二種競合モードにおける基準環境（敵遭遇率  $Q_{enc} = 0.006$ ，餌供給量  $D_{max} = 1000$ ）と，それに対して敵遭遇率だけを高くした環境（ $Q_{enc} = 0.010$ ）を選択した．図の背景には対応する適応景観（図4A, B）の結果を等高線として合成して示している．それぞれの環境条件において計算された結果の中から，開始時の雌雄基準成熟殻サイズを異にする3通りずつを選び，これらをまとめて図6に示した．

どちらの環境条件でも開始後30,000dayくらい経過した時点でほぼ収束点付近に到達した．基準環境においては  $F_{size} = 11.0$  mm，  $M_{size} = 8.7$  mm 付近に収束した一方で（図6A），高い敵遭遇率を設定した場合には雌雄ともにやや大きくなり，  $F_{size} = 14.4$  mm，  $M_{size} = 11.3$  mm の付近に収束した（図6B）．

**系列推移が意味すること**

系列推移の実験でも  $F_{size} = M_{size}$  の線よりも下側の領域に成熟殻サイズが収束した．そして餌の供給量が同一ならば捕食圧の強い環境下ほど大きな成熟殻サイズへの変位が見られた．これらは定性的には二種競合モードで作成した適応景観の結果と調和する．しかし結果を注意深くみると，二通りの計算結果が示唆する最適形態には僅かながらずれがあるように見える．作成された適応景観の精度に関してなお確認する必要があるものの，この不一致が実在するならば，それは選択が作用するヒエラルキーの差異に起因している可能性がある．

本研究で作成された適応景観は，種が長い期間形態的

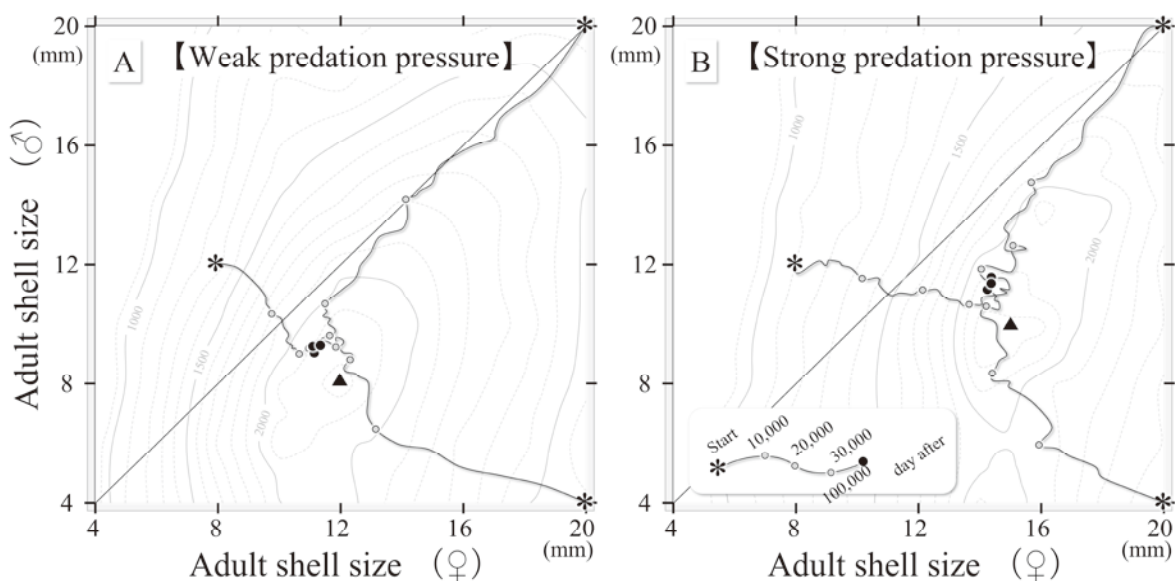


図6. 系列推移の結果を図4の適応景観上に散布し推移の軌跡を表した図．A, 敵が弱く食料が豊富な環境．B, 敵が強く食料が豊富な環境．  
 Fig. 6. Diagrammatic figures showing the results of the phyletic transition plotted on the adaptive landscape in Fig 4. A, weak predation pressure and enough food supply ( $Q_{enc} = 0.006$ ,  $D_{max} = 1000$ ). B, strong predation pressure and enough food supply ( $Q_{enc} = 0.010$ ,  $D_{max} = 1000$ ).

に均衡を保つという暗黙の了解（形質は経時的に変化しないとの前提）のもとで、形態（雌雄殻サイズ）を様々な異なる種間での“強さ”の違いを視覚化したものである。つまり、この計算モードでは、個体群レベルに作用する選択の結果として“最強の種”が決められる。これは群選択の概念に近い。一方で、系列推移モードでは、個体レベルで選択が行われており、個体が子孫を残すために最も適した形態は何であるのかを示しているから、系列推移で求められる最適形態の方が現実作用した自然選択により即しているだろう。

### 雌雄殻サイズの決定要因

日和見種を取り巻く環境の中では、雌の成熟殻サイズは産卵数増加と餓死リスク増大とのトレードオフで決まるとする、前述の直感的な解釈は本当に妥当なのだろうか。また雌雄の体サイズ差はどのように作り出されるのだろうか。ここでは死因解析の結果をもとに雌雄差を形成する要因の解明を目指す。

### 死因解析

予定成熟殻サイズと、実際の死因との関係を調べた。どのサイズで成熟すべき（または成熟した）個体が、実際にはいつどのような死因で死亡したかを統計的に調べた（図7）。解析は系列推移モードのシミュレーションで雌雄の成熟殻サイズがほぼ収束した時点以降において行い、環境条件は図6で示したものに对应している。予定成熟殻サイズは実際の系では取りようがない、ヴァーチャルな系ならではのデータである。死因としては「被食死」、「餓死」の他に従来成熟後の死に対して一括していた「寿命死」のカテゴリーを二分し、「孤独死」と「大往生」を設けた。「孤独死」は成熟したもののつがいになれず寿命を迎えてしまった場合であり、「大往生（図7ではleave offspringと表記）」は交配に成功し子孫を残すことができた場合をそれぞれ示している。なお、中村・岡本（2022の図6-8）の扱いとは異なり、この解析では成熟した後でも「被食死」または「餓死」を区別した（図7）。

雌が不本意な死を遂げる主たる要因として、「被食死」と「餓死」がある（図7A, B）。雄が雌より小型（つまり早熟）である以上、基本的により多く生産される成熟雄が成熟雌に対して余っている状態になるので、雌の「孤独死」リスクは限りなく低くなる。この場合、雌はなるべく早く成熟に達する方が子孫を残すチャンス（交配成功率）が増えることになる（図7A, Bの白色領域上端に注目）。一方で、「産卵数（卵をどれだけ産めるのか）」も体サイズに依存する重要な要因で、これは大型（晩熟）の個体ほど有利になる。結局、雌にとって最適の成熟殻サイズは、再生産率（交配成功率と自身が産める卵数

の積）が最大となる場所になる（図7C-D中の▲）。このようなサイズは、捕食圧が強い場合と弱い場合グラフからそれぞれ14.4 mmおよび11.2 mmと見積もられ、系列推移シミュレーションの収束点とよく合致していることが分かる。

一方、雄においては雌とは異なり産卵数を維持するという制約がない。このことは、一見、雄の体サイズは小さいほど有利になると感じさせがちだが、実際にはそうでもない。雄には「被食死」、「餓死」に加えて「孤独死」リスクが発生するためである。「孤独死」リスクは、雄の体サイズが小さくなればなるほど増加していくようで、この要因が雄を無制限に小さくするのを妨げている。雄の場合、つがいになる相方の産卵数の期待値は自身の体サイズに依らず一定と設定されているので、交配成功率（1からこれら3つのリスク引いた確率）をトータルで最大化させるような体サイズがすなわち最適の成熟殻サイズである。その結果、見積もられる雄の最適サイズは環境における捕食圧の違いによってそれぞれ11.0 mmおよび8.7 mmとなり（図7E-F中の▲）、これもまた系列推移シミュレーションの収束点と合致している。

捕食圧を強く設定した系において雄の交配成功率を示

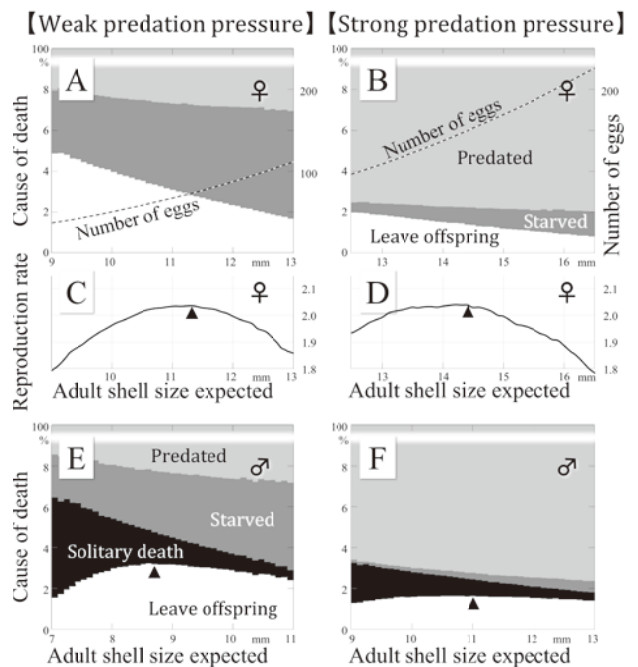


図7. 捕食圧が弱い環境と、捕食圧が強い環境下でそれぞれ行った死因解析の結果。A, B, 雌の死因の割合と期待される卵の数。C, D, 個々の雌について計算された再生産率。E, F, 雄の死因の割合。▲は最も適的な成熟個体サイズを示す。

Fig. 7. Diagrammatic figures showing the results of cause of death analysis under the conditions of weak- (A, C, E;  $Q_{enc} = 0.006$ ,  $D_{max} = 1000$ ) and strong predation pressures (B, D, F;  $Q_{enc} = 0.010$ ,  $D_{max} = 1000$ ). A, B, causes of death in females and expected number of eggs per individual female. C, D, reproduction rate. E, F, causes of death in males. Solid triangles show the optimal adult shell size.

す曲線（図7F中の白黒の境界）は頂がなだらかである。この傾向はまた、適応景観の等高線が縦（雄軸方向）に伸びた楕円形を示すことも調和する（図4）。これらの結果は、捕食圧が強い（飢えが頻繁には起こらない）と、最適サイズから少々外れている雄であっても大きな不利益を被らないことを示唆している。

最後に雄の孤独死リスクがどのようにして極端な小型個体を選択的に不利にし、雄の際限ない小型化を阻んでいるかを考えてみたい。成熟した雌は直ちにかつ無作為に成熟雄とつがいを形成する設定であるため、この点では体サイズの小さい雄は不利にはならない。しかし、モニター画面に映る個体の挙動を更に注意深く観察すると、小さな雄の孤独死には二通りのパターンがあることが分かる。一つは余命の短さである。設定した多くの環境では雄余り状態が生じているので雌は成熟したと同時に雌とつがいになれるとは限らない。その結果、雌を廻る競争に何度も挑戦することになるが、余命の短さはその回数に制限を与えてしまう。先に個体の余命について予定成熟年齢に対して一律20%という恣意的な設定をしたが、上の効果を考えると極端な設定をしない限り適応景観や系列推移の結果に大きな影響を与えないだろう。この数値をいくつに仮定しても体サイズに対しての相対的な関係は維持されるからである。

もう一つは繁殖期の不適合である。食糧不足によって頻繁に引き起こされる環境攪乱を通じて個体群には自然に繁殖期と非繁殖期が形成される。このような場合、小さ過ぎる雄が早々に成熟に達したとしても往々にして配偶相手がまだ成熟していない。その結果、雌の成熟を待たずに捕食されるなどして命を落としてしまうことがある。

### 混合死殻群集の再現

以上に示してきた諸結果は、予想通り、日和見種 *Yezoites* にとって小さな雄を持つ性的二型戦略が合理的であることを示唆している。これらを踏まえて最後にノジュール [TP10] 中の混合死殻群集の再現を試みる。*Tragodesmocerooides* の成熟殻は、本来、*Yezoites* より大きい（おそらく気房サイズで40 mm程度）にも拘らず、ノジュール中の化石群集は *Tragodesmocerooides* が *Yezoites* より小さなサイズ側に集中していた（図2）。また、ここで見られた *Tragodesmocerooides* はどれも未成熟個体であった。これらの観察事項から、*Yezoites* が掃寄せ環境に常駐する日和見戦略者であるのに対して、*Tragodesmocerooides* は掃寄せ環境で孵化した後、何らかのタイミングで外界へと旅立っていくような生活史戦略をとっていたと推定した。前者を“籠り型”，後者を“旅立ち型”と呼ぶこととする。餌不足や個体密度の増加など環境ストレスの増加をきっかけとして生息地から離れて回遊する生物はサ

ケ科などを始め多くの例が知られており、塚本（2005）はこれを脱出理論と呼んでいる。

### 設計

改装プログラム“夢の旅路モード”は、飢餓に瀕したアンモナイトに高い被食リスク覚悟で豊富な餌場を求めて冒険する道を拓かせるモードである。サケ科における陸封型と降海型との関係性（森田・森田, 2007; 佐藤ほか, 2016; Tamate, 2015）を幾分参考にして、2種を同時計算する二種競合モードの特性と仮想遺伝子を次世代に受け渡す系列推移モードの特性を備え、なおかつ死殻のサイズ分布を予想する死殻生産モードの機能を併せ持つ。籠り型および旅立ち型の種に対して図8のようなアルゴリズムを設計した。どちらの属性を持たせるかはインターフェイス画面を介して設定し、2種の同時計算も可能である。どちらの属性のアンモナイトも掃寄せ環境で孵化し、共に幼年期を過ごす。その後、個体が飢えに瀕した時、そのまま掃寄せ環境に留まるのか、外海へと移住するかで分岐を生じさせる。掃寄せ環境に縛られた籠り型の種は飢えに瀕しながらそのまま成長・交配し、掃寄せに産卵する（これは従来設定の通り）。一方、旅立ち型のアンモナイトは飢餓が生じると外海へと移住し、そこで成長を続ける。旅立ち型種の標準摂食率を  $C_{std} = 0.024$  (cf. 籠り種:  $C_{std} = 0.030$ )、最小摂食率を  $C_{min} = 0.012$  (cf. 籠り種:  $C_{min} = 0.010$ ) と設定した。これらパラメータの変更は成長率を低下させるとともに飢えに対する耐性を減じるので、総じて掃寄せにおける日和見種としての特性を弱める方向に働く。

新たに追加した外海部分の計算法に関しては、従来のフィールドの上に同じ構造の二階部分を増築したと考えればイメージし易いと思う。移住の条件を満たした個体はその座標を維持したまま上階に移動し、その後産卵の条件を満たした雌個体だけが同様に下階に帰還する。外海でも各個体は日々動き回って成長していく。外海においては個別に飢餓や被食を考えず、常に一定の確率で死を迎える“無作為死”を導入した。外海で生産された死殻は掃寄せで観測することはできない。交配は外海でも行われるものとするが、抱卵した雌は再び掃寄せに戻って産卵ののち、そこに死殻を遺す。環境条件は基準条件（敵遭遇率  $Q_{enc} = 0.006$ 、餌供給量  $D_{max} = 1000$ ）とし、その他の諸設定は中村・岡本（2022）の図7に準拠した。両種の計算は同時に行い、掃寄せフィールドは籠り型種と旅立ち型種の各個体で共有される。外海フィールドは旅立ち型種で占有される。

また、配偶ルールに関して重要な変更を行った。広い外海で相手に廻り逢うためには体サイズに裏打ちされる“移動力”の効果が無視できないと考えたからである。すなわちフィールド内に成熟雌とともに複数の成熟雄がいる場合、従来設定ではつがいはランダムに選択されると

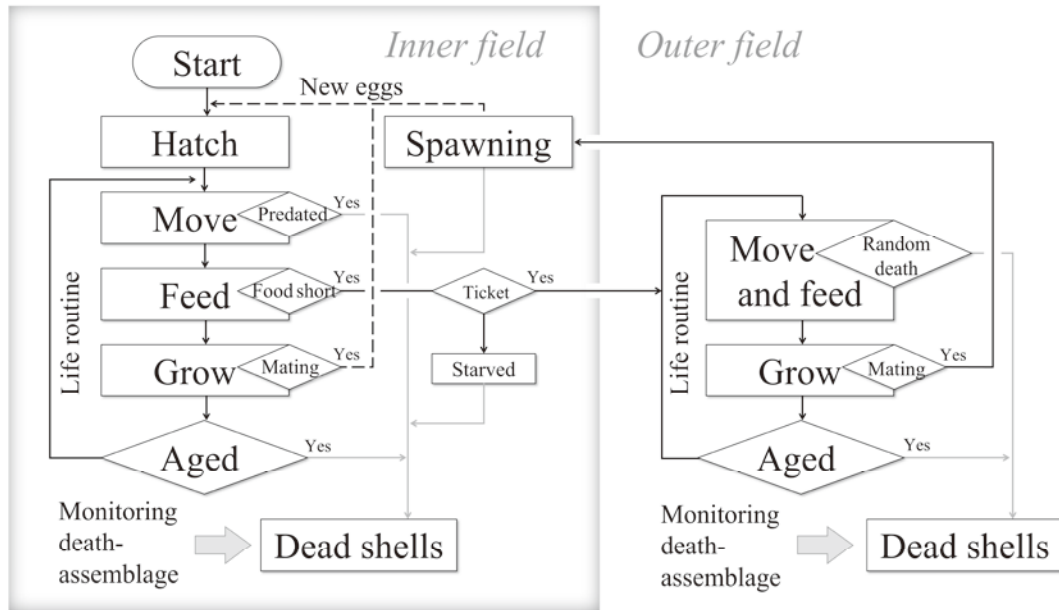


図8. 新規に開発したプログラム「夢の旅路モード」のフローチャート。掃寄せ環境を想定した従来部分に、外海を想定した右部分を加えている。

Fig. 8. Flow chart of computer program (challenging emigrant mode) newly developed in the present study, in which the virtual world is composed of domestic (inner field) and pelagic (outer fields) areas.

していたところを、雌雄間の距離をそれぞれの雄の体サイズで除した数値が最も小さくなる雄（すなわち雌のところに最初に到達した個体）を選ぶものと変更した。なおこの配偶ルールは外海だけでなく掃寄せ内でも同様に適用することにした。（このルール変更は大きな雄を多少有利にするだろう。しかし中村・岡本（2022）における死殻生産シミュレーションを新ルールで再計算してもほとんど結果に影響を与えない。）

夢の旅路モードでは計算結果として任意の指定期間中に掃寄せおよび外海で累積した死殻のサイズ分布を記録することができる。さらにフィールドに残存する食糧量、生存個体数、総生物量、そしてA種およびB種の雌雄それぞれについて推定された成熟殻サイズとその変異の大きさが経時的に記録される。フィールドウィンドウでは基本的に掃寄せ内にいるA種およびB種の分布が色分けして示されるが外海での分布に変更することも可能である。また両種について生殻のサイズ分布はヒストグラムウィンドウで、推定された雌雄成熟殻サイズとその変異の大きさは経時変化ウィンドウでそれぞれ見ることができる。

#### 再現された混合死殻群集

夢の旅路モードを用い、籠り型種・旅立ち型種ともに予定成熟殻サイズ（初期設定）を雄16 mm、雌16 mmから開始したときの計算結果を一例として図9Dに示した。系列推移の結果、籠り型種が雄7 mm、雌11 mmに収束し、顕著な二型を示しているのに対し、旅立ち型種では

大型化の過程で、一時的に二型を現わすものの、最終的に雄22 mm、雌23 mmと雌雄成熟殻のサイズ差はほぼ消滅した。また、シミュレーションの最終段階、27,000～30,000dayの間に生産された死殻のサイズ分布を図9A-Cに示した。

#### 現実との比較

シミュレーションの結果を踏まえ、*Yezoites*と*Tragodesmocerooides*について筆者らが最終的に推定した生活史戦略、適正サイズ、死殻生産の様態をまとめたものを（図10）に示した。以下の記述に併せて参照されたい。夢の旅路モードでシミュレーションを行った結果（図9）、籠り種は小型化して性的二型を現わし、旅立ち種は大型化し最終的に二型を消失させた。これを現実の化石集団「TP10」における観測結果（図2）と比較してみると、籠り型・旅立ち型の両種とも現実の観測値よりも小さな成熟殻サイズに収束したものの、個々の特徴に関しては概して現実の*Yezoites*と*Tragodesmocerooides*との関係をよく再現しているといえよう。これらのことは、生活史の後半で生じる餓死リスクの増大が、*Yezoites*の性的二型を発現・維持する要因になっていることを強く示唆している。

籠り型種成熟個体の死殻分布において殻直径7 mm付近に認められるモードは雄によって形成されたものである。さらに、殻直径11-12 mm付近で認められるモードが雌に対応している（図9A上段）。籠り型種未成熟殻のサイズ分布には10 mm付近で弱いながらも高まりが再現さ

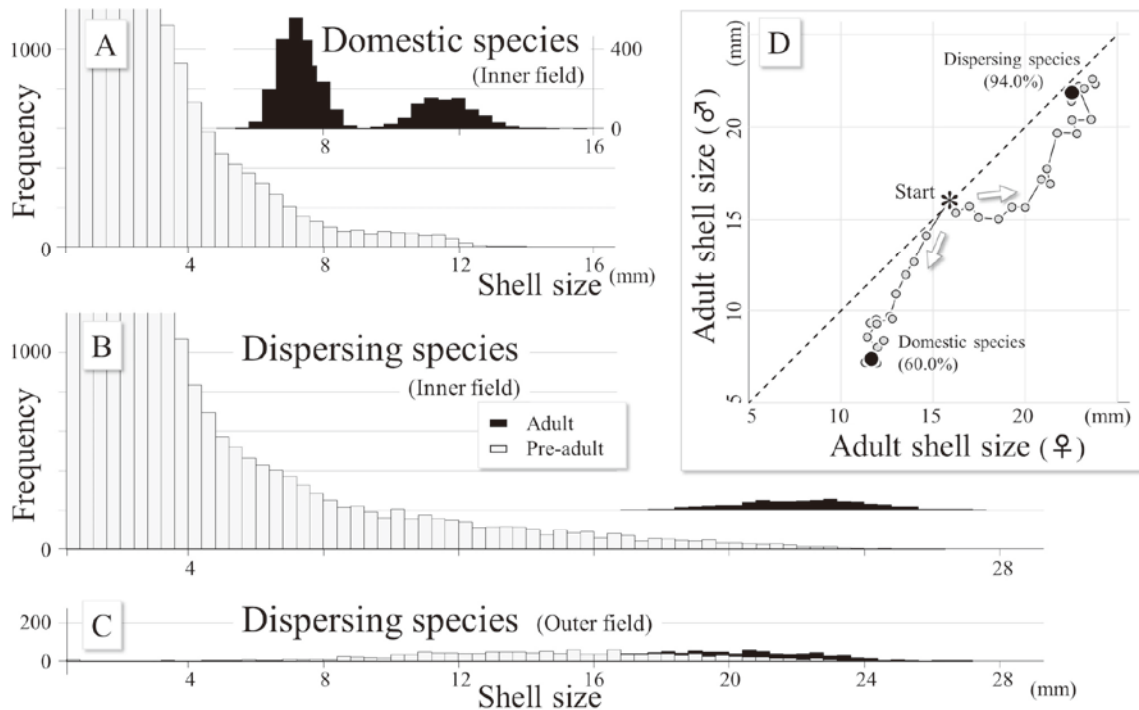


図9. 「夢の旅路モード」でのシミュレーションにより得られた死殻分布 (A-C) と体サイズの系列推移の結果 (D). A, 籠り型 (掃寄せ環境). B, 旅立ち型 (掃寄せ環境). C, 旅立ち型 (外海).  
 Fig. 9. Results of computer simulation (challenging emigrant mode). Histograms of dead shells (A-C) and phyletic size transition as to the dimorphs (D). A, domestic species in the inner field. B, dispersing species in the inner field. C, dispersing species in the outer field.

れている (図9A下段). これは餓死殻の存在を示唆するもので, 単独種で行った死殻生産モードの計算結果 (中村・岡本, 2022の図10) と本質的に変わらない.

一方, 掃寄せで生産される旅立ち型種のサイズ分布においては, 本来餓死してそこに加わるべき個体が生きて外海へと流出する. そのため, この種では頻出する餓死個体によって形成される10 mm付近の高まりが認められず, 死殻の分布はサイズとともに単調な指数関数的減少を示す (図9B). 現実に観測された *Tragodesmocerooides* の死殻分布は殻直径4 mm付近にモードを持ち右側に長く裾を引くようなかたちを示す. *Yezoites*とは異なり, 右側裾部分に餓死殻が集積したと思しき高まりは認められない (図2B). 現実には幼年期の殻が化石化作用の様々な過程で失われがちであることを考慮すると (Maeda, 1991), 旅立ち種に関する未成熟殻の死殻分布は現実に観測された化石群の特徴をよく再現しているといえるだろう. 理論的な分布では産卵のために再び掃寄せに戻ってきた雌個体が22-25 mm付近に微弱なモードを形成している. これに対応する個体は本研究で扱ったサンプル中には見いだせなかったが, 掃寄せノジュール中に稀に存在する *Tragodesmocerooides* の大型個体は帰還した雌個体に対応している可能性がある (図10).

このシミュレーション結果は掃寄せの外に集積する死殻群集もまた予測している. 仮にそのような場所で死殻を集計できたとすれば, そこではかなり成長した様々な

サイズの個体からなる低くて幅広い分布が観察されるだろう (図9C). 残念ながら, 現実の *Tragodesmocerooides* に関してそのような観察データは知られていないが, Maeda (1991) は祖先属と目される *Desmoceras* に関して興味深い産状を報告している. 彼は蝦夷層群のセノマニアン階から産する *Desmoceras* について3通りの保存様式, Type 1 preservation: 泥岩中に直接埋まっているもの, Type 2 preservation: 石灰質団塊中にあるもの, sheltered preservation: 大型アンモナイト遺殻の住房中ないし下側に保護されているものを認識した. 彼のいう “sheltered preservation” における *Desmoceras* 死殻のサイズ分布 (Maeda, 1991; Fig. 7) は本研究の *Tragodesmocerooides* のそれに酷似している. さらに, “Type 1 preservation” ではかなり成長した *Desmoceras* が泥岩の母岩中から単体で産出し, そこから想定されている死殻のサイズ分布 (Maeda, 1991; Fig. 10) は, 本研究で予測した外海での *Tragodesmocerooides* のそれに幾分近いように思われる. 残念ながら, これらの保存様式が空間的あるいは時間的にどのように配置されているのかについての報告はないが, 本研究での予想との整合性を想起させるデータである. *Tragodesmocerooides* はその祖先種の段階から類似の生活史戦略をとっていたのかもしれない.

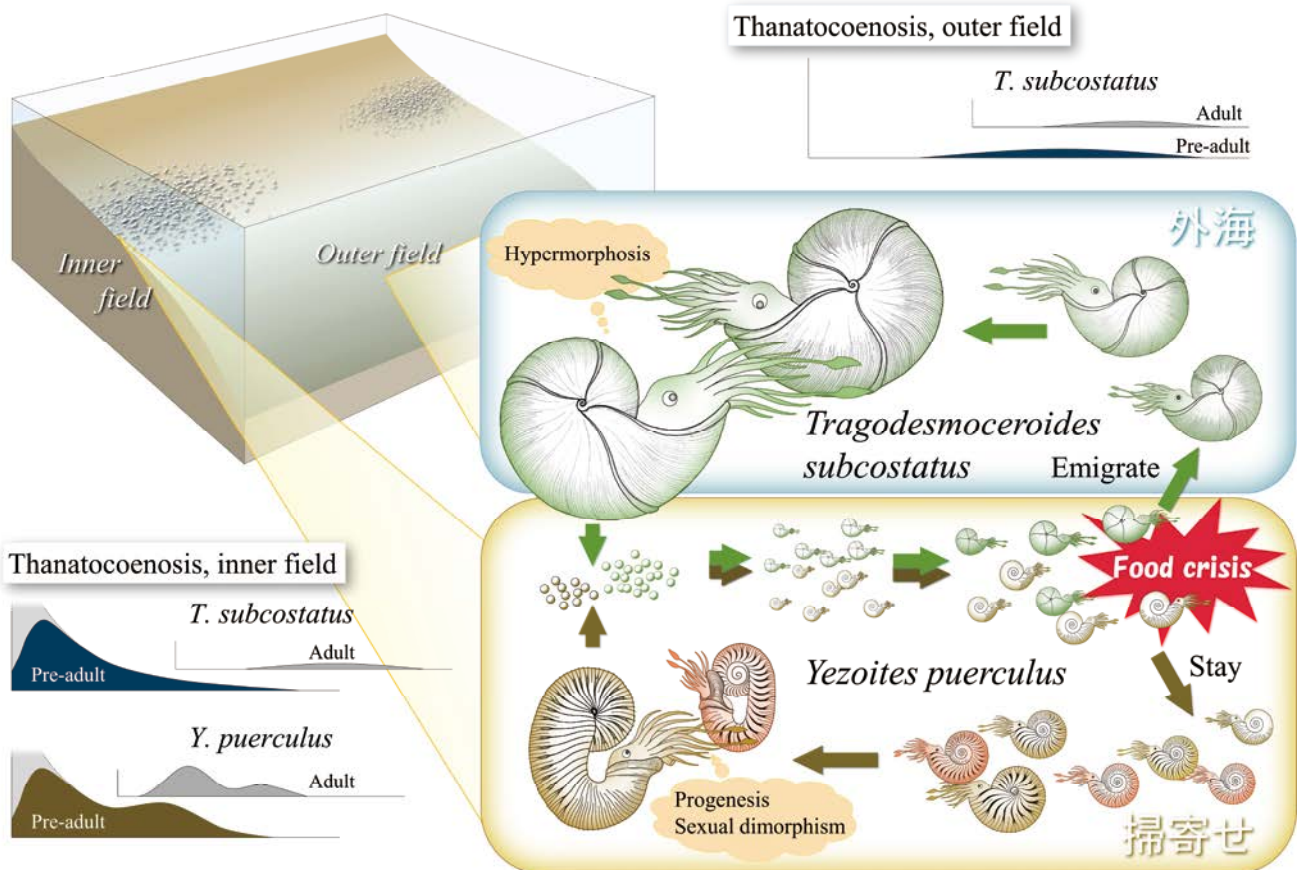


図10. *Yezoites* および *Tragodesmoceroidea* で推定された二通りの生活史戦略。両種の死殻は相異なる分布型を示す。

Fig. 10. Conceptual drawing showing alternative life-history tactics adopted by *Yezoites* and *Tragodesmoceroidea*. Thanatocoenosis of the two species show different distribution each other.

### おわりに

食糧供給が不安定な場で生きる日和見種と想定されるアンモナイト *Yezoites puerculus* を対象に、この種が示す性的二型戦略の合理性について、いくつかのコンピュータシミュレーションとその結果の解析を通して検証を行った。その結果、以下のことが明らかになった。

- (1) 二種競合計算モードを用いて作成された適応景観と、系列推移計算モードで予測された最適形態は、いずれも想定された環境下では性的二型を発達させることが有利であることを示している。
- (2) 死因解析の結果は、大きな餓死リスクが雌雄成熟殻の最適サイズを小型化する方向に働いていること、そして産卵数を維持する必要から雌の場合にだけその効果が差別的に減殺されていることを予測する。
- (3) 生活史の後半で外海（餓死リスクが緩和される環境）への移住を仮定すると、成熟殻サイズが大型化するとともに二型性が消失する。

以上のことから、*Yezoites* spp. に見られる性的二型が、日和見的で餓死リスクに瀕しながら掃寄せ内で一生を終えるような特殊な生活史戦略の帰結として発現したことは

かなり確からしいように思う。

しかしながら、筆者らはアンモナイトが二型を発達させる環境条件の一つを探り当てたに過ぎず、この説明は性的二型を示すとされる他のアンモナイト（例えば *Yokoyamaoceras*, *Mesopuzosia*, *Hauericeras*, *Menuites* など）には適用できない可能性が高い。*Yezoites* とは大きく異なる雌雄間のサイズ比や個体数比（例えば *Yokoyamaoceras*; Maeda, 1993）は現行モデルでは全く再現できないし、これらの種が有する巨大なマクロコンクを掃寄せの住人であると想定することにそもそも無理があるからである。

本稿で示してきた一連の演繹的アプローチは、死殻のサイズ分布、空間分布を再現するだけでなく、同時に適正な雌雄サイズまで予測してしまう。この高い再現力は、観測事実を十分に説明できる仮想環境を特定するに当たってのハードルを引き上げることになるけれども、逆に言えばそれができた時の確からしさはそれだけ高いはずである。アンモナイト化石は十分に豊富な情報を含んでいる。今後、照合すべき観測データ（サイズ分布・時空間分布・成熟殻サイズ・性比など）の精度を上げる必要があることは言うまでもないが、他の多くのアンモナイトについても彼らが遺した死殻から、生活史戦略を合

理的に推定できる日が来るかもしれない。

## 謝辞

本研究が形作られていく過程で、愛媛大学理工学研究科の中村千佳子修士、楠橋 直博士、今田弓女博士、鏑本武久博士、堀 利栄博士ならび愛媛大学地球深部ダイナミックスセンターのSteeve Greaux博士には数々の建設的かつ貴重なご意見を頂いた。本稿を掲載するにあたり、「化石」編集長である齋藤めぐみ博士、査読者である生形貴男博士ならびに吉田勝彦博士には適切な助言を頂き原稿が大きく改善された。また、愛媛大学附属高等学校の根岸 漂教諭、松本祐門氏、中矢竜生氏には授業科目「課題研究」の一環として化石標本の摘出や数値解析の一部を手伝ってもらった。末筆ながら上記の方々に深く感謝の意を表す。

## 文献

- Berns, C. M., 2013. The evolution of sexual dimorphism: Understanding mechanisms of sexual shape differences. *In* Moriyama, H., ed., *Sexual Dimorphism*, 1–16. Intech: Rijeka, Croatia.
- Bradley, R. A. and Terry, M. E., 1952. Rank analysis of incomplete block designs: the method of paired comparisons. *Biometrika*, **39**, 324–345.
- Cooper, M. R., 1994. Towards a phylogenetic classification of the Cretaceous ammonites. III. Scaphitaceae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **193**, 165–193.
- Craig, G. Y. and G. Oertel (1966). Models of living and fossil populations of animals generated by a computer. *Nature*, **210**, 438–439.
- Elo, A. E., 1986. The Rating of Chess Players, Past & Present, Second Edition, 261p., Alco Publishing Inc., New York.
- Hirano, H., Okamoto, T. and Hattori, K., 1990. Evolution of some Late Cretaceous desmoceratin ammonoids. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (157), 382–411.
- Horita, J., Iwasa, Y. and Tachiki, Y., 2018. Evolutionary bistability of life history decision in male masu salmon. *Journal of Theoretical Biology*, **448**, 104–111
- 石井 進, 1975. 生物統計学入門, 289p., 培風館, 東京.
- 入月俊明, 2001. 化石における個体群の認識と個体群動態. 池谷仙之・棚部一成 (編), 古生物の科学3 古生物の生活史, 227–239, 朝倉書店, 東京.
- Kurtén, B., 1954. Population dynamics—a new method in paleontology. *Journal of Paleontology*, **28**, 286–292.
- 楠橋 直・岡本 隆, 2015. ノンパラメトリックな多峰性検定—Silvermanの検定—とその古生物学への導入. *化石*, (97), 23–27.
- Maeda, H., 1991. Sheltered preservation: a peculiar mode of ammonite occurrence in the Cretaceous Yezo Group, Hokkaido, north Japan. *Lethaia*, **24**, 69–82.
- Maeda, H., 1993. Dimorphism of Late Cretaceous false-puzosin ammonites, *Yokoyamaoceras* Wright and Matsumoto, 1954 and *Neopuzosia* Matsumoto, 1954. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (169), 97–128.
- Matsumoto, T., 1942. A note on the Japanese Cretaceous ammonites belonging to the subfamily Desmoceratinae. *Proceedings of the Imperial Academy*, Tokyo, **18**, 24–29.

- 森田健太郎・森田昌子, 2007. イワナ (サケ科魚類) の生活史二型と個体群過程. *日本生態学会誌*, **57**, 13–24.
- Moss, D. K., Ivany, L. C., Judd, E. J., Cummings, P. W., Bearden, C. E., Kim, W. J., Artruc, E. G. and Driscoll, J. R., 2017. Lifespan, growth rate, and body size across latitude in marine Bivalvia, with implications for Phanerozoic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **283**, 20161364.
- 中村千佳子・岡本 隆, 2021. 後期白亜紀アンモナイト *Scaphites* の死殻集積シミュレーション. *日本古生物学会第170回例会講演予稿集*, p. 27.
- 中村千佳子・岡本 隆, 2022. 後期白亜紀異常巻きアンモナイト, スカファイテス科死殻群集の理論的再現. *化石*, (111), 17–32.
- Randman, N. H., 1988. Heterochrony in ammonites. *In* McKinney, M. L., ed., *Heterochrony in Evolution, A Multidisciplinary Approach. Topics in Geobiology*, **7**, 159–182. Plenum Press, New York and London.
- Raup, D. M. and Stanley, S. M., 1978. *Principles of Paleontology, Second Edition*, 481p. Freeman and Company, San Francisco.
- Rohner, P. T., Teder, T., Espark, T., Lüpold, S. and Blanckenhorn, W. U., 2018. The evolution of male-biased sexual size dimorphism is associated with increased body size plasticity in males. *Functional Ecology*, **31**, 581–591.
- 佐藤正人・菊池賢一・坪井潤一, 2016. サクラマス雄の生活史型と産卵環境および発眼率の関係. *日本水産学会誌*, **82**, 581–586.
- Tamate, T. 2015. Interpopulation comparison of sex-biased mortality and sexual size dimorphism in sea-run masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Zoological Science*, **32**, 364–371.
- Tanabe, K., 1977a. Functional evolution of *Otoscaphtes puerculus* (Jimbo) and *Scaphites planus* (Yabe), Upper Cretaceous ammonites. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series D, Geology*, **23**, 367–407, pls. 62–64.
- Tanabe, K., 1977b. Mid-Cretaceous scaphitid ammonites from Hokkaido. *Palaeontological Society of Japan, Special Papers*, (21), 11–23, pl. 1.
- Tanabe, K., 2022. Late Cretaceous dimorphic scaphitid ammonoid genus *Yezoites* from the circum-North Pacific regions. *Paleontological Research*, **26**, 223–269.
- 棚部一成・平野弘道・松本達郎・宮田雄一郎, 1977. 北海道小平地域の上部白亜系層序. 九州大学理学部研究報告 (地質学), **12**, 181–202.
- 塚本勝巳, 2005. 動物はなぜ「旅」をするか—「脱出理論」. *月間海洋*, **37**, 422–477.
- 対馬坤六・田中啓策・松野久也・山口昇一, 1958. 5万分の1地質図幅説明書「達布」. 74p., 1 map, 地質調査所.
- 山口寿之, 1986. 蔓脚類に見られる性的多型現象. *地学雑誌*, **95**, 56–72.
- Yamaguchi, S., Yusa, Y., Sawada, K. and Takahashi S., 2013. Sexual systems and dwarf males in barnacles: integrating life history and sex allocation theories. *Journal of Theoretical Biology*, **320**, 1–9
- 遊佐陽一, 2017. フジツボ類に見られる性表現とその多様性. *Sessile Organisms*, **34**, 13–18.

本論説は洲濱 愛の卒業研究 (愛媛大学) の主要部分をまとめたものである。指導教員であった岡本が初段階で研究の方向性に関する素朴なアイディアを提供し、洲濱がそれを具現した。研究手法の具体的な立案、標本の摘出、形態解析、数値実験、そして原稿を執筆した洲濱は本論文の内容全体にわたる責任を負う。洲濱とともに理論モデルを立案し、プログラムを作成した岡本は主としてコンピュータシミュレーションに関して限定的な責任を負う。

(2022年10月12日受付, 2023年4月21日受理)