

Yasui, Y. (2022). Evolutionary bet-hedging reconsidered: What is the mean-variance trade-off of fitness? *Ecological Research*, 37(3), 406–420. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12303>

進化的 bet-hedging 再考：適応度の平均値と分散のトレードオフとは何か。

安井行雄（香川大学農学部昆虫学研究室）

要旨：伝統的な理論では、進化生物学における bet-hedging はある遺伝子型の世代内算術平均適応度（AMF）と複数世代にまたがる AMF の世代間分散（BGV）の間のトレードオフと定義されている。この定義の理論的根拠は、bet-hedger 遺伝子型は世代間幾何平均適応度（GMF：長期的な持続可能性の指標）を増加させるために BGV を抑制するが、そのことは一転、AMF に関してコストになるということである。しかしながらこの定義の厳格すぎる解釈が実証研究者の間に混乱を引き起こしている。例えば想定上の bet-hedger（例えば単独のジェネラリスト表現型あるいは多様な表現型の混合を作る）と非 bet-hedger の対照区（スペシャリスト表現型のみを作る）を比較する実証研究において、査読者はしばしば bet-hedging の必要条件は bet-hedger 候補が対照区よりも複数世代にまたがって AMF の算術平均値が小さいが GMF は大きいことを示すことを要求する。しかしながら bet-hedging のコストは潜在的な遺伝子型レベルで課されているものであり、それゆえ表現型のレベル（特に bet-hedger 個体のコンディションが良好な場合）では平均 AMF の減少は必ずしも観察されない。その上さらに、以前の議論に反して、「粒が細かい」環境は bet-hedging を促進することがありうる。なぜならば単型のスペシャリスト遺伝子型でさえ個体群サイズが十分に大きければ GMF は増加するからである。コンピューターシミュレーションはこれらの視点を支持した。私は bet-hedging の定義をトレードオフ基準のものから GMF 基準のものへとシフトすることを試みる：bet-hedging とは予測不能な環境変動に対してその支配遺伝子型の絶滅を防ぐために世代間 GMF を増加させるような全ての戦略のことを言う。この新しい光の下で、bet-hedging は生物学の普遍の法則となるだろう。

キーワード： 環境粒度、進化、幾何平均適応度、長期的持続可能性、トレードオフ

## 1 | 緒言

### 1.1 | 非確実性の下での適応

生物は予測できない変動環境に暮らしている (Levins, 1968; Stearns, 1992)。一年生草本は翌春の生育環境（例えば温度と降水量）を知らないまま種子を生産しなければならない (Cohen, 1966) し、鳥は獲物を見てからくちばしのサイズを決定することはできない (Iwasa, 1990)。蝶はその食草が牛のような大型草食獣に丸ごと食われるかどうかを知らないで産卵しなければならない (Hopper, 1999; Root & Kareiva, 1984)。動物の雌はその雄の（遺伝的または環境的）品質、それはときには繁殖失敗（まったく子供が生き残らない）につながる、を知ら

ないで交尾しなければならない(Yasui, 2001; Yasui & Garcia-Gonzalez, 2016)。もし同じ遺伝子型（戦略）の全ての母親がこれらの理由で失敗するとその遺伝子型は絶滅する。そのような状況でリスク回避またはリスク分散を行う bet-hedging 戦略は長期的（複数世代）な持続可能性を達成する(Philippi & Seger, 1989; Slatkin, 1974; Starrfelt & Kokko, 2012)。

表1 略号のリスト

| 略号    | 名称                                                  | 定義                                                                  | 数式                                                                                                                                                                                                                               |
|-------|-----------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| IF    | 個体適応度<br>Individual fitness                         | 個体 <i>i</i> が <i>f</i> 回繁殖を繰り返し、その都度成熟に達した子供の数 <i>w</i> を得たときの生涯の合計 | $x_i = \sum_{e=1}^f w_e$                                                                                                                                                                                                         |
| AMF   | (世代内) 算術平均適応度<br>Arithmetic mean fitness            | 同一世代内で同一遺伝子型の <i>n</i> 個体間でIFを算術平均したもの                              | $\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i$                                                                                                                                                                                                   |
| WGV   | 適応度の世代内分散<br>Within-generation variance of fitness  | 同一世代内で同一遺伝子型の <i>n</i> 個体間でのIFの分散（ばらつき）                             | $\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - AMF)^2$                                                                                                                                                                                         |
| AMAMF | 適応度の世代間算術平均<br>Arithmetic mean of AMFs              | 算術平均適応度を <i>g</i> 世代間で算術平均した値（概念上の値）                                | $\frac{1}{g} \sum_{j=1}^g AMF_j$                                                                                                                                                                                                 |
| GMF   | (世代間) 幾何平均適応度<br>Geometric mean fitness             | 算術平均適応度を <i>g</i> 世代間で幾何平均した値                                       | $\sqrt[g]{\prod_{j=1}^g AMF_j} = \exp \left[ \frac{1}{g} \sum_{j=1}^g \ln AMF_j \right]$                                                                                                                                         |
| BGV   | 適応度の世代間分散<br>Between-generation variance of fitness | 算術平均適応度の <i>g</i> 世代間での分散                                           | $\frac{1}{g} \sum_{j=1}^g (AMF_j - AMAMF)^2$                                                                                                                                                                                     |
| NBH   | 両賭けしない戦略Non-bet-hedging                             | 適応度の世代間分散（絶滅リスク）が高まることを承知で世代内平均適応度を上げる戦略                            | Small GMF = $\sqrt[g]{\prod_{j=1}^g AMF v_j}$<br>AMFv: highly-variable AMF                                                                                                                                                       |
| BH    | 両賭け戦略<br>Bet-hedging                                | 適応度の世代間分散を抑えることで世代間幾何平均適応度を高める戦略                                    | 1) BGVを抑制するとAMFは仮説上は減少する<br>2) BGVを抑制するとGMFは常に増加する<br>3) その結果潜在的にAMFとGMFは負に相関する<br><div style="text-align: center;"> <pre> graph TD     A[BGV suppression] --&gt; B[GMF increase]     B --&gt; C[AMF decrease]     </pre> </div> |

| 略号    | 名称                                                           | 定義                                                                                                                                                                                                | 数式                                                                                                                                                                                                         |
|-------|--------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| CBH   | 保守的な両賭け戦略<br>Conservative bet-hedging                        | 各個体が適応度の世代間分散を抑えることで控えめだが一定のAMFを維持することで達成されるBH                                                                                                                                                    | large GMF = $\sqrt[g]{\prod_{j=1}^g AMF c_j}$<br>AMFc: suboptimal but constant AMF                                                                                                                         |
| DBH   | 多様化した両賭け戦略<br>Diversified bet-hedging                        | 1母親が多型の一腹子を生み、その中で環境に適合したものは生き残り、不適合なものは死に、両者の平均化によって控えめだが一定のIFを得る。そのIFを <i>n</i> 匹の母親間で算術平均することで控えめなAMFと小さなBGV、大きなGMFを達成するBH                                                                     | large GMF = $\sqrt[g]{\prod_{j=1}^g \left( \frac{1}{n_j} \sum_{i=1}^{n_j} IF_{c,j,i} \right)}$<br>IFc: suboptimal but constant IF                                                                          |
| MLDBH | 複数家系での多様化した両賭け戦略<br>Multi-lineage diversified bet-hedging    | 各母親は単型の子を産むが母親間で表現型が異なり、母親間でばらつきが大きいIFを <i>n</i> 匹の母親間で算術平均することで控えめなAMFと小さなBGV、大きなGMFを達成するBH                                                                                                      | large GMF = $\sqrt[g]{\prod_{j=1}^g \left( \frac{1}{n_j} \sum_{i=1}^{n_j} IF v_{j,i} \right)}$<br>IFv: highly-variable IF                                                                                  |
| WGDBH | 世代内での多様化した両賭け戦略<br>Within-generation diversified bet-hedging | 個体が複数の繁殖シーズンをまたいで長生きする、あるいは複数の生息地間を移動し <i>f</i> 回繁殖する（すなわち重複世代）。 <i>f</i> 個の繁殖成績を合計することでシーズン間の繁殖成功度の振動を相殺し、個体 <i>i</i> のIFは0でなくなり、 <i>n</i> 個体間のAMFは中間値となり、 <i>g</i> 世代にまたがって小さなBGV、大きなGMFを達成するBH | $GMF = \sqrt[g]{\prod_{j=1}^g \left( \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sum_{e=1}^f w_{j,i,e} \right)}$<br>$w_{j,i,e}$ : fitness score in reproductive event <i>e</i> of individual <i>i</i> in generation <i>j</i> |

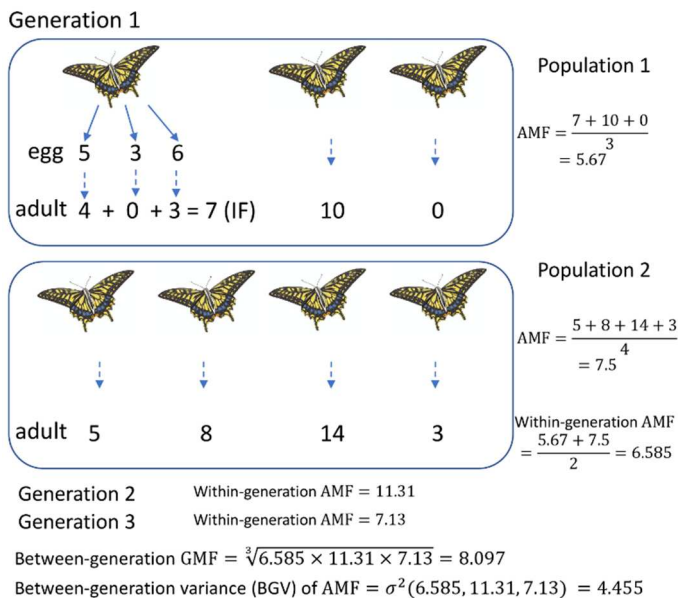


図1 適応度の平均値と分散に関する様々な概念。1匹の母蝶が産んだ複数のクラッチで成熟に達した子供の数が個体適応度(IF)である。算術平均適応度(AMF)は1世代内で複数個体群をまたいで同じ遺伝子型の全ての母親の間で計算される。幾何平均適応度(GMF)は複数世代のAMFにまたがって計算される。AMFの世代間分散(BGV)は必然的に(数学的に)GMFと負に相関するが、BGVとAMFの間の正の相関は単なる仮定に過ぎない。本文を参照せよ。

## 1.2 | 適応度の計算方法

bet-hedging 戦略のパフォーマンスを評価するのに用いられる指標は、その戦略をコントロールする遺伝子型の幾何平均適応度 (GMF: 本研究で用いられる全ての略号、その定義と数式は表1を参照) である (Gillespie, 1974, 1977; Yasui & Yamamoto, 2021; Yoshimura & Clark, 1991; Yoshimura & Jansen, 1996)。通常同じ遺伝子型の個体は複数存在し、個体間で適応度はばらつくので、遺伝子型適応度を表すためには何らかの平均値を計算しなければならない (図1)。ここでは成熟に達するまで生き残った子供の数を適応度として採用する。一匹の母親 (例えば蝶) が3つの寄主植物にそれぞれ5, 3, 6卵を生み、4, 0, 3匹が成虫に達したとき、この母親の個体適応度 (IF) はスコアの合計 (4+0+3=7) である。もし同じ遺伝子型の母親が同じ世代に3匹いて、それぞれのIFが7, 10, 0であれば、遺伝子型の世代内平均適応度は全母親の算術平均適応度 (AMF) である:  $AMF = \frac{7+10+0}{3} = 5.67$ 。複数の個体群が存在 (他の個体群で5, 8, 14, 3) する場合は、研究目的に応じて異なる個体群のIFがプールされたり ( $AMF = \frac{7+10+0+5+8+14+3}{7} = 6.71$ )、個体群構造を維持したまま評価される ( $AMF = \frac{\frac{7+10+0}{3} + \frac{5+8+14+3}{4}}{2} = 6.585$ 、図1)。連続した3世代 (単純化のため重複はないとする) が存在するとき、それぞれのAMFが6.585、11.31、7.13であれば、世代間平均適応度

は世代をまたがる幾何平均適応度 (GMF) である： $GMF = \sqrt[3]{6.585 \times 11.31 \times 7.13} = 8.097$ 。注意すべきは、異なる個体の繁殖イベント（図 1 の例の 7, 10, 0）や同じ母親が異なる場所や環境に分散させた異なるクラッチの繁殖イベント（図 1 の 4, 0, 3）は互いに（少なくとも概念的には）独立事象なので、それらの平均はその加法的性質のゆえに算術平均となる。一方、現世代の個体数は前世代までの繁殖の結果である。これが世代をまたぐ適応度が乗法的性質を持つ理由である。現在は過去に従属しているので、世代間平均は幾何平均であるべきである（例えば過去の世代に 0 の適応度スコアがあれば現世代の適応度スコアは 0 以外ありえない；言い換えれば、世代をまたいで AMF を採ることはナンセンスである）。幾何平均の特徴的性質は、それがデータセットの中の小さな値に強く依存することである (Yasui & Garcia-Gonzalez, 2016)。特に、もしデータセットが 0 を含んでいると幾何平均は必然的に 0 となる。このことは、もしたった 1 世代でも AMF が 0 になることがあれば、その遺伝子型または家系は、たとえ他の世代がどんなに成功であったとしても、絶滅することを意味する（例えば  $GMF = \sqrt[3]{6.585 \times 100 \times 0} = 0$ 。それゆえ生物は絶滅を避けるために  $GMF > 0$  を維持しなければならない。AMF の世代間振動を抑制することで高い GMF を達成する戦略は、一般に bet-hedging 戦略と呼ばれる (Yasui, 1998; Yasui, 2001; Yasui & Garcia-Gonzalez, 2016)。リスク回避特性を持つ単一の表現型（例えば環境が悪化する前に休眠卵を生産すること）を生む保守的な両賭け遺伝子型は、世代をまたいで比較的一定な中間的な適応度値を維持する（例えば  $GMF = \sqrt[3]{5 \times 5 \times 5} = 5$ ）。一方、それぞれ異なる環境に適応した複数の表現型（例えば休眠卵と非休眠卵）を生産する多様化した両賭け遺伝子型は各母親内で良いスコアと悪いスコアを(算術的に)平均する（例えば  $GMF = \sqrt[4]{\frac{8+2}{2} \times \frac{8+2}{2} \times \frac{8+2}{2} \times \frac{8+2}{2}} = 5$ ）。どちらの bet-hedger も非 bet-hedger や非 bet-hedging (NBH)（例えば  $GMF = \sqrt[4]{8 \times 2 \times 8 \times 2} = 4$ ）よりも高い GMF を達成する。bet-hedging 適応は動物と植物に広く行きわたっている。例えば、休眠種子の部分的発芽 (Cohen, 1966)、最大化しない一腹卵数 (Charnov & Krebs, 2008)、複数パッチへの分散産卵 (Root & Kareiva, 1984)、複数回繁殖 (Philippi & Seger, 1989; Stearns, 1992)、雌の多回交尾 (Yasui, 1998; Yasui, 2001; Yasui & Garcia-Gonzalez, 2016; しかし Holman, 2016 も見よ) などである。bet-hedging 適応は事実上、生物進化の基本法則の一つである。

表 2 「算術平均 (AMF) では負けるが幾何平均 (GMF) では勝つ」は難しい

TABLE 2 "Lose in terms of arithmetic mean fitness (AMF) but win in terms of geometric mean fitness (GMF)" is difficult

| Case 1              | Genotype A |   | Genotype B | Case 2              | Genotype A |   | Genotype B |
|---------------------|------------|---|------------|---------------------|------------|---|------------|
| AMF in Generation 1 | 10         | > | 9          | AMF in Generation 1 | 10         | > | 9          |
| AMF in Generation 2 | 15         | > | 9          | AMF in Generation 2 | 15         | > | 9          |
| AMF in Generation 3 | 1          | < | 7          | AMF in Generation 3 | 1          | < | 9          |
| AMAMF               | 8.6667     | > | 8.3333     | AMAMF               | 8.6667     | < | 9          |
| BGV                 | 33.5556    | > | 0.8889     | BGV                 | 33.5556    | > | 0          |
| GMF                 | 5.3133     | < | 8.2768     | GMF                 | 5.3133     | < | 9          |

脚注：ケース 1 において、遺伝子型 B での BGV 削減は AMAMF と GMF の負の相関をもたらしめている。しかし第 3 世代での AMF のわずかな増加(ケース 2)は相関を正に変える。  
略号：AMAMF、算術平均適応度 AMF の算術平均；BGV、世代間分散；GMF、幾何平均適応度

表 3 bet-hedging の定義の歴史

| 文献                          | 定義                                                                                                                                                                                                                                  |
|-----------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Slatkin (1974)              | 産む子の数の <b>平均値は同じ</b> だが分散が小さい対立遺伝子は頻度が増加する                                                                                                                                                                                          |
| Seeger and Brockmann (1987) | 適応度の分散を減らすために個体は実際に適応度の期待値または平均値のロスを被る                                                                                                                                                                                              |
| Philippi and Seeger (1989)  | 適応度の平均値と分散の間のトレードオフで、特定の条件下では平均適応度を下げよう表現型が選択的有利性を持つことがある                                                                                                                                                                           |
| Starrfelt and Kokko (2012)  | <b>たとえ(算術)平均適応度を下げても</b> 適応度の分散を引き下げることによって自身の固定確率を増加させる戦略または対立遺伝子                                                                                                                                                                  |
| Haaland et al. (2019)       | <b>Bet-hedging</b> は、世代間の適応度の変動を減らすことによって、平均適応度をも減らすにもかかわらず、個体群内での自身の固定確率を増加させる戦略として定義されてきた。.....時間を越えた家系の成功は算術平均よりも世代をまたぐ幾何平均適応度により最もよく推定される。..... <b>世代間で適応度のより小さな変動</b> を経験する遺伝子型は、 <b>どこか1つの世代で期待適応度を下げる</b> にもかかわらず、広がることができる。 |
| Present study               | 予測できない環境変動に対してその支配遺伝子型の絶滅を避けるために世代間 GMF を増加させる戦略。それは AMF において潜在的にコストがかかるが、このコストはしばしば観察できない。                                                                                                                                         |

### 1.3 | 平均値と分散のトレードオフは観察されないことがある

Philippi and Seger (1989)は bet-hedging を「適応度の平均値 (A) と分散の間のトレードオフで、特定の条件下では平均 (B) 適応度を下げるような表現型が選択的有利性を持つことがある」と定義した ((A) と (B) は筆者が加えた)。しかしこの定義は極めてあいまいである。平均 (A) と平均 (B) は同じパラメーターを指すのだろうか、そしてどのような平均 (AMF または GMF) を意味するのか。どのレベル (世代内または世代間) で分散を考えるのか。前述のように、bet-hedging は長期的存続に関する概念であるから、「分散」は世代間であるべきだろう。GMF は bet-hedging 適応の目的関数なのだから、減らされる平均 (B) は GMF ではなく AMF (その世代間算術平均である AMAMF で表される; 表 1 参照) であるべきだろう。平均 (A) は世代間幾何平均 GMF であるべきだ。それゆえこの定義は GMF と AMF の世代間分散 (BGV) との間のトレードオフと解釈される。この定義は bet-hedging 形質 (例えば種子休眠; Cohen, 1966) は世代間の適応度の振動 (BGV) を抑制し GMF を増加させるが、AMF (瞬間増加率) の点ではコストがかかるということである。ここでもう一つのトレードオフ (負の相関) が、AMAMF と BGV 間の正の相関の結果として、GMF と AMAMF の間にも期待される。この GMF と AMAMF 間のトレードオフは bet-hedging のカギとなる特徴だと考えられてきた。しかしながらこのトレードオフの厳格すぎる解釈が問題を引き起こしている。実験的研究はしばしば (査読者から) 想定上の bet-hedger が例えば表 2 のケース 1 のように非 bet-hedger 対照区よりも小さな AMAMF と大きな GMF を示すことを要求されることがある (Childs et al., 2010; Starrfelt & Kokko, 2012)。しかし BGV の抑制は必ずしも AMF を引き下げるとは限らない (表 2 のケース 2)。この「AMF では負けるが GMF では勝つ」ルールを可能にするパラメーター範囲は非常に狭いように思われる。

Bet-hedging の定義の歴史 (表 3) を振り返ると、Slatkin (1974) は GMF と BGV の負の相関 (トレードオフ) を、同じ AMAMF を持つ戦略間の比較の場合に限って期待していた。しかし実証研究において、AMAMF を同じに揃えるのはほとんど実行不可能であり、彼の定義はただ概念的意味を持つにすぎない。のちの著者たち (Philippi & Seger, 1989; Seger & Brockmann, 1987) はこの等しい AMF という条件に触れていない。Starrfelt and Kokko (2012) と Haaland et al. (2019) に至っては、AMF の低下は必要でないことを暗に認めている。

このようなトレードオフ基準の定義の誤用は、遺伝子型レベルの潜在的コストと表現型レベルでの実現適応度の低下を混同していることに起因する。例えば、環境的に良いコンディションの bet-hedger 遺伝子型の個体は、たとえ不可避のコストを負っていても、コンディションの悪い非 bet-hedger 遺伝子型の個体より勝っているかもしれない。雌の多雄交尾 bet-hedging 仮説 (Yasui & Garcia-Gonzalez, 2016) の、フタホシコオロギ *Gryllus bimaculatus* を用いた実証的検証 (Yasui & Yamamoto, 2021) において、多雄交尾処理区 (多様化した両賭

け、DBH と想定) の雌は、いくつかの世代では、一雄交尾処理区 (NBH と想定) の雌よりも高い AMF を示し、結果的に世代間 GMF は高くなった。それゆえ AMF と GMF の負の相関は遺伝子型レベルで起こっているかもしれないが、実現した表現型レベルでは必ずしも観察されないだろう。トレードオフ基準の定義の過度に厳格な解釈は bet-hedging の適用の展望を狭めてしまう。例えば 103 件の研究における bet-hedging に関する証拠の強度を評価した Simons (2011) は、たった 12 件が GMF の評価に基づく強い証拠を提供しているに過ぎないことを見出した(Hopper, 2018)。この制限を撤廃することで、bet-hedging はこれまでに考えられてきたよりもずっと普遍的でありうる。本論文では、私は bet-hedging の定義をトレードオフに基づくものから GMF に基づくものへとシフトすることを試みる (表 3)。

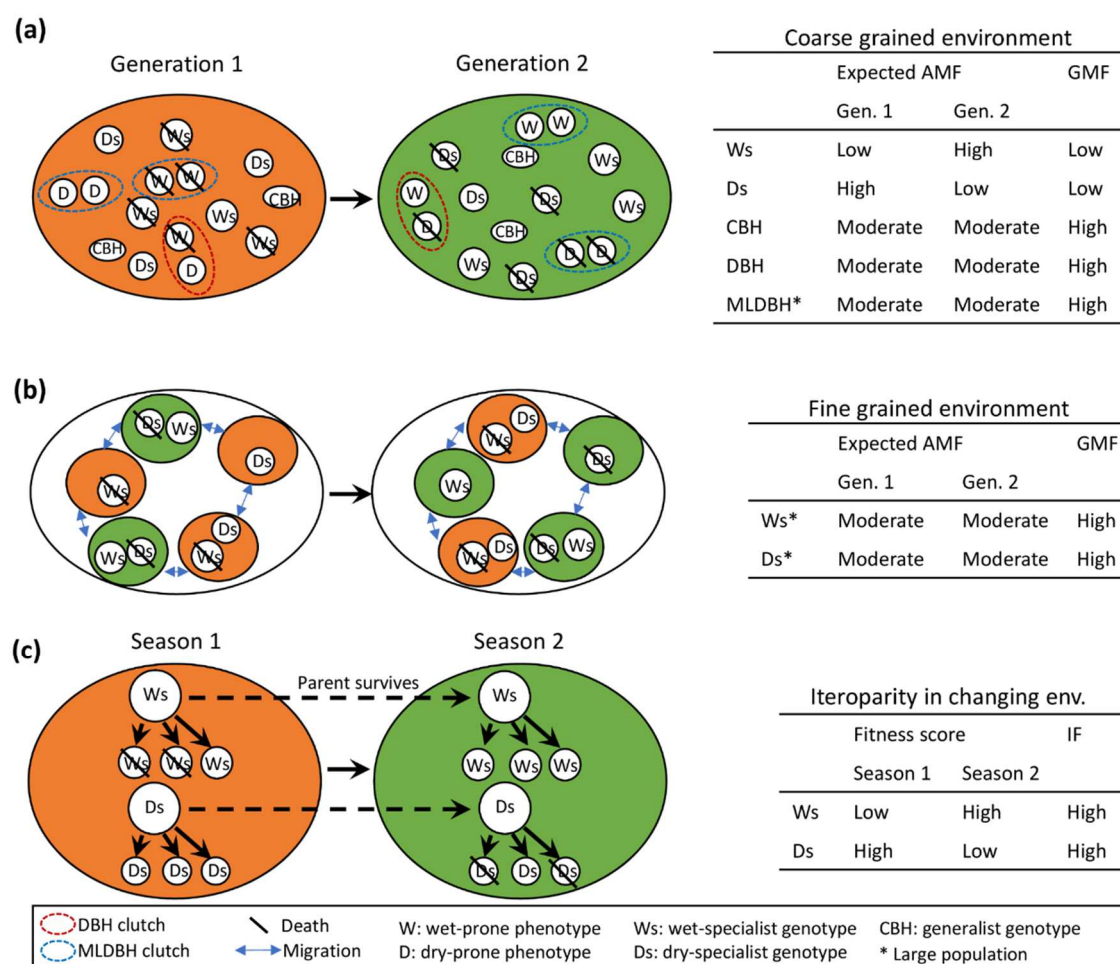


図2 環境粒度概念 (a)粒の粗い環境では、同じ遺伝子型の全ての個体は環境条件から等しく影響を受ける(個体間の適応度相関は高い)。スペシャリスト遺伝子型(湿潤スペシャリスト Ws または乾燥スペシャリスト Ds)はただ 1 つの表現型の子を産む。保守的な bet-hedger(CBH)は単一のジェネラリスト表現型を作る。多様化した bet-hedger (DBH) の親

は1クラッチの子供たちの中に複数の表現型(湿潤を好む表現型Wと乾燥を好む表現型D)を作る。複数家系の多様化した bet-hedger (MLDBH) の親はただ1つの表現型の子を産むが、異なる親個体が異なる表現型を産む。算術平均適応度 (AMF) の世代間変動は Ws と Ds では大きい、CBH、DBH および MLDBH (個体群サイズが十分に大きいときのみ) では小さい。(b)粒の細かい環境では、ある遺伝子型の移動分散範囲内で環境は変化する。個体間の適応度相関は低い。もし個体群サイズが十分に大きければ、スペシャリスト遺伝子型でさえ大きな幾何平均適応度(GMF)を達成する。(c)複数回繁殖の親は複数の繁殖シーズンをまたいで異なる環境を経験する。個体適応度(IF)はシーズンをまたぐ適応度スコアの合計であり、適応度の変動を吸収する。本文参照。Gen.、世代；env.、環境。

表 4 各概念におけるパラメーター間の関係

TABLE 4 The relationships between parameters in each concept

|                                          | IF          | WGV                | AMF            | BGV   | GMF   |
|------------------------------------------|-------------|--------------------|----------------|-------|-------|
| NBH (coarse grained or small population) | High or low | Small <sup>a</sup> | Large or small | Large | Small |
| NBH (fine grained or large population)   | High or low | Large <sup>b</sup> | Moderate       | Small | Large |
| CBH                                      | Moderate    | Small <sup>c</sup> | Moderate       | Small | Large |
| DBH                                      | Moderate    | Small <sup>d</sup> | Moderate       | Small | Large |
| MLDBH (large population)                 | High or low | Large <sup>b</sup> | Moderate       | Small | Large |

<sup>a</sup>全ての IF は高いか低いかである。<sup>b</sup>高い IF と低い IF が共に起こる。<sup>c</sup>全ての IF は中間的な値である。<sup>d</sup>高い適応度スコアと低い適応度スコアが各親の中で相殺される。略号:AMF、算術平均適応度；BGV、適応度の世代間分散；CBH、保守的な bet-hedging；DBH、多様化した bet-hedging；GMF、幾何平均適応度；IF、個体適応度；MLDBH、複数家系の DBH；NBH、非 bet-hedging；WGV、適応度の世代内分散

#### 1.4 | 環境粒度とは何か、そしてそれはなぜ重要なのか

一つの重要なしかししばしば誤解されている概念が「環境粒度」である (Levins, 1968; Starrfelt & Kokko, 2012; Yasui & Garcia-Gonzalez, 2016)。ここでは、私はそれを、焦点となる遺伝子型 (戦略) の時空間的分布に対する、一つの環境タイプの相対的な大きさと定義する (図 2 参照)。粒の粗い環境 (図 2 a) のサイズは各遺伝子型の 1 個体群の移動範囲よりも大きく、それは同世代の全ての個体が、湿潤な夏または乾燥した夏のような、同じ条件を経験することを意味する。その環境は世代間で予測不能に変化する。そのような状況ではスペシャリスト遺伝子型 (図 2 a の Ws と Ds) は世代間で大きな適応度の変動を示す。なぜなら全ての Ws 個体は湿潤な条件の世代では有利だが乾燥した条件の世代では不利になるからである (つまり彼らは大きな BGV ゆえに NBH なのである；表 4)。結果的に、それは小さな GMF (高い絶滅リスク) を引き起こす。保守的な両賭け (CBH) 遺伝子型は両方の環境タイプに対処する一つのジェネラリスト表現型を生産し、中程度だが比較的一定の AMF を世代をまたがって示し、結果的に小さな BGV と大きな GMF を達成する (表 4)。

多様化した両賭け (DBH) 遺伝子型では、1 匹の親は複数のスペシャリスト表現型 (W と D) を適応的な比率、典型的には各環境タイプの生起確率(Iwasa, 1990)に従って生産する。例えば、もし湿潤な夏と乾燥した夏が  $p:1-p$  の比率でやってくるのならば、1 母親は 1 クラッチの中に W と D を  $p:1-p$  の比率で生産する。どちらの条件になっても、クラッチ内の少なくともいくつか ( $p$  または  $1-p$ ) の子供は生き残り、その結果、親の IF と遺伝子型の AMF は中程度で一定の値となり、小さな BGV と大きな GMF が達成される (表 4)。しかしながら、1 匹の親が 1 つのタイプの子供だけを生産し、しかし異なる親は異なるタイプを生産する、例えば比率  $p$  の母親は W を、比率  $1-p$  の母親は D を生産するなら、複数の親をまたいだ算術平均は中程度の AMF、小さな BGV、大きな GMF という結果になる (表 4)。私はこの戦略を「複数家系の多様化した両賭け」(MLDBH) と名付ける。注意すべきは、適応度の分散の補償は CBH (全ての親が安全策をとる) と DBH (全ての親が 1 つのバスケットに全ての卵を入れることを避ける) では個体レベルで起こるのに対して、MLDBH (いくつかの親は成功するが他の親は失敗する) では遺伝子型レベルで起こるということである (表 4)。DBH と同じ GMF を達成するには MLDBH は全ての表現型を  $W:D=p:1-p$  の比率で含むことができるような大きな個体群を必要とする。

粒の細かい環境 (図 2b) では、同じ遺伝子型の個体の移動範囲は単一の環境タイプのサイズよりも大きい。異なる個体は異なる環境を経験する。ある寄主植物 (比率  $p$ ) に産卵された蝶の卵が大型草食獣の摂食によって排除されるが、同じ母親が別の植物 (比率  $1-p$ ) に産卵した卵は無事であるケースを想像してほしい。この分散産卵戦略は「世代内両賭け」(Hopper et al., 2003; Starrfelt & Kokko, 2012) の一種である。しかしながら、もし個体群サイズが十分に大きければ、NBH 戦略 (1 つの寄主に集中して産卵する) でさえ遺伝子型レベルでは適応度の変動を吸収することができる (表 4)。なぜなら比率  $p$  の母親が全ての卵を失う失敗は比率  $1-p$  の母親が捕食を全く受けない成功によって補償されるからである。これが、粒の細かい環境では bet-hedging は効果的に働かない(Hopper et al., 2003)と信じられてきた理由である。

しかしながら、粒の細かい環境で個体数が多ければ世代内両賭け戦略はもはや有効でないと言うよりも、多数の NBH 個体の存在が今や bet-hedging として働くようになると言ったほうが正確である。注意してほしいのは、粒の細かい環境における NBH の論理構造は、適応度の帰結に関しては MLDBH と同じだということである (表 4)。すなわち、適応度の補償は同じ遺伝子型の中で成功した母親と失敗した母親の間で起こっているのだ。適応度の世代内分散 (WGV) はこれらの戦略では大きいけれども、たくさんの母親間での算術平均化は中程度の AMF、小さな BGV そして最終的に大きな GMF という結果になるだろう (表 4)。

同様に、複数繁殖シーズン (典型的には数年; 図 2c) にまたがる複数回繁殖は時間的に粒の細かい環境を作り出す。なぜなら 1 匹の長生きの親は好適な環境と不適な環境の両方で繁殖可能だからである。この場合も、個体の (時間軸に沿った) 移動範囲は単一の環境タ

タイプの持続時間よりも大きい。それゆえ、1つの表現型だけを生産するスペシャリスト遺伝子型でさえ、少なくとも1つの繁殖シーズンが好条件に転じれば、次世代にいくつかの子を残すことができる。複数回繁殖や休眠卵の部分的孵化は典型的な「時間的両賭け」である(Hopper, 1999)。

このような熟考から、私は(空間的または時間的に)粒の細かい環境はスペシャリスト遺伝子型を、もし彼らの個体群サイズが好適および不適な環境タイプをカバーできるほど十分に大きければ、ある種の bet-hedger に変えてしまう(表4)ことに気づいた。

この研究では、コンピューターシミュレーションを用いて、私は(1)「算術平均では負けるが幾何平均では勝つ」は実証研究における bet-hedging の必要条件ではないこと、および(2)スペシャリスト遺伝子型の持続可能性に対する粒の細かい環境の影響、を示す。最後に、私は bet-hedging の再概念化を試み、その進化生物学における普遍性を論じる。

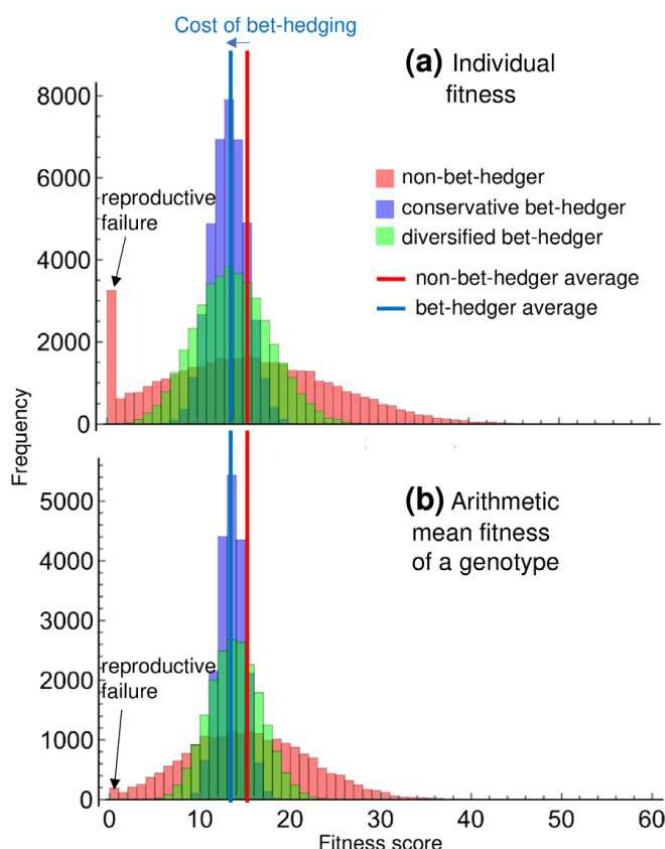


図3 3つの戦略(遺伝子型)について期待される表現型(実現)適応度の頻度分布。Bet-hedgerは非bet-hedgerよりも小さな算術平均適応度( $\mu$ )と小さな標準偏差( $\sigma$ )を持つ。 $\mu$ における差はbet-hedgingの潜在的コストを示す。(a)個体適応度(IF)の分布。合計40000個の適応度値(非bet-hedger(NBH)と保守的なbet-hedger(CBH)については4000匹の母親が1回だけ繁殖し、それを10世代繰り返す；多様化したbet-hedger(DBH)については4000匹の母親が各5回繁殖した平均値を個体適応度(IF)とし、それを10世代繰り返す)を

プールした。NBH の本来の分布(表現型値)  $\mu=15$ ,  $\sigma=10$  は  $x<0$  を  $x=0$  にリセットした後で  $\mu=15.3285$ ,  $\sigma=9.45425$  に変化した。NBH の設定は固定だが、CBH と DBH の設定は bet-hedging の進化条件を見つけるために変化させた。この例では、10%のコスト ( $\mu$  の 1.5 の減少) を負う bet-hedger では、実現値は CBH について  $\mu=13.4947$ ,  $\sigma=2.00739$ 、5 回繁殖の DBH について  $\mu=13.8995$ ,  $\sigma=4.13996$  であった。注意すべきは、 $x<0$  を  $x=0$  にリセットしたことで DBH の平均値はわずかに増加したことである (CBH では負の値は生じなかった)。(b)独立して振動する個体グループ 2 つ (すなわち環境粒度の度合い  $evg=2$ ) を平均することで得られた世代内算術平均適応度 (AMF) の分布。本文参照。

## 2 | コンピューターシミュレーション

### 2.1 | 基本設定

プログラムは Mathematica (Wolfram language) for Windows ver. 12.2 (Wolfram Research) で書かれた。3 つの戦略 (遺伝子型) すなわち NBH、CBH そして DBH の適応度スコア (生き残った子供の数) が比較された。単純化のため、彼らは無性生殖した (子供は親と同じ戦略をとる)。NBH と CBH の母親は一回だけ繁殖し、DBH の母親は複数回繁殖した。一回の繁殖イベントのために、適応度スコアは正規分布 (NBH について平均値  $\mu=15$ 、標準偏差  $\sigma=10$ ) に従う乱数を引くことによって得られた。これは以下のように解釈される: 形質値  $\mu=15$  を現すようにコードされた NBH 遺伝子型が発育条件に従って  $\sigma^2=100$  の環境分散を持つ表現型分布 (図 3 a) を示す。0 より小さな乱数値( $x$ )は  $x=0$  (すなわち繁殖失敗) に再設定された。NBH は適応度に関して bet-hedger よりも高い遺伝子型平均と広い表現型範囲を持っていた。NBH の 1 母親は一回しか繁殖しないので (図 3 a) 失敗は頻繁に起こった (この例では 40000 回の繁殖イベントのうち約 6.5%)。このことは NBH 戦略とは「ハイリスク・ハイリターン」戦略であることを意味する。CBH でも母親は一回しか繁殖しないが、NBH と同じ環境下で適応度の分散を抑制していた (図 3 の例では  $\mu=13.5$ 、 $\sigma=2$ 、すなわち遺伝子型形質値  $\mu=13.5$  の周りに  $\sigma^2=4$  の表現型分散を持つ)。DBH の各母親は繰り返し繁殖し、自身の複数回繁殖イベントを平均することで適応度の変動を抑制した (図 3 の例では  $\mu=15$ 、 $\sigma=10$  の分布から取った 5 サンプルを平均して  $\mu=13.9$ 、 $\sigma=4.14$ 、すなわち遺伝子型形質値  $\mu=13.9$  の周りに  $\sigma^2=17.14$  の表現型分散を作り出す)。それゆえ、適応度分散の減少は CBH 戦略では固有のリスク回避習性によって達成されるが、DBH 戦略では大きな母親内分散が相殺されることにより生じる (分散は母親内では大きい母親間では小さくなる)。適応度分散の抑制はコストがかかり bet-hedger の IF を低下させる (図 3 a)。それゆえ CBH と DBH は「ローリスク・ローリターン」戦略を示す。

### 2.2 | 環境粒度

環境粒度は個体間の、周囲環境の同調の程度である。粒の粗い環境は粒の細かい環境よりも同調している (図 2 a と図 2 b を比較せよ)。本研究では、環境粒度の度合いは個体群内の独

立した環境条件の数 ( $evg=1$  から 5) (例えば図 2 のパッチの数) としてシミュレートされた。同じパッチ内では全ての個体は同じ条件によって同調して影響を受けた。例えば、もし  $evg=1$  ならば個体群全体が一つの粒の粗い環境によって等しく影響を受け (図 2 a) 同じ遺伝子型の個体間の適応度相関は高い (Starrfelt & Kokko, 2012)。もし  $evg=5$  ならば、5 つの独立したパッチが 1 個体群中に存在した。各パッチは異なる微環境を経験した (図 2b)。IF は各パッチ内で一致しているがパッチ間では独立なので、私は単純化のために各パッチ内の個体数は無視し、独立したパッチの数 (すなわち環境粒度の度合い  $evg$ ) に焦点を当てた。中程度の  $evg$  (2 から 4) は中程度の粒度の環境あるいは混合した環境をシミュレートしていた (粒の粗い環境、粒の細かい環境というのは連続体の両極端である : Starrfelt & Kokko, 2012)。

## 2.3 | 平均適応度の計算

同じ戦略を採る母親グループ間で AMF を計算した (図 3b)。独立したパッチが多いほど (つまり環境粒度が細くなるほど、 $evg$  が大きくなるほど)、たとえ NBH であっても AMF における BGV は小さくなる (大数の法則) (表 4)。注意すべきは、図 3 a は IF の分布を、図 3b は  $evg=2$  のときの 1 世代における各遺伝子型の AMF の分布を表していることである。CBH と DBH では、適応度分散の削減はすでに単一環境の中で達成されている (図 3 a) のに対して、NBH では 2 つの環境にまたがる平均化によって起こる (図 3b)。たった 2 つの独立パッチの平均化だけでも NBH の繁殖失敗は大きく減少する。

次に、私は NBH と CBH、または NBH と DBH の間でペア比較を行った (図 4)。図 3a の NBH と CBH または DBH の IF 分布から同じ数 ( $evg=1$  から 5、環境粒度の度合い、すなわちパッチの数に相当) の IF 値 ( $x_1, x_2, \dots, x_{evg}$ ) をランダムに選び、各遺伝子型の算術平均を計算した ( $AMF = \frac{x_1 + x_2 + \dots + x_{evg}}{evg}$ ; 図 3b)。この手順を各戦略について  $g$  回 ( $g$  世代に相当)

繰り返した。単純化のため世代は不連続とし、AMF の  $g$  世代にまたがる算術平均 (AMAMF) と幾何平均 (GMF) を計算した。最後に、AMAMF の差 (CBH または DBH から NBH を引いたもの) と GMF の差 (CBH または DBH から NBH を引いたもの) のペアにしたデータセットをプロットした (図 4) ( $g=10$  世代を 2000 回繰り返した)。様々なパラメーター範囲、すなわち個体群中の独立したパッチの数 (環境粒度  $evg=1$  から 5)、CBH の標準偏差 ( $\sigma = 2$  から 10、NBH の  $\sigma=10$  と比べて)、DBH の個体あたりの繁殖イベントの数 (1 から 10 回)、bet-hedging のコスト (NBH に比べて平均遺伝子型適応度の 0 から 20% の減少) が検討された。

## 2.4 | 粒の細かい環境におけるスペシャリスト (リスクを好む戦略)

1.4 節において、私は粒の細かい環境 (図 2b) では各個体が異なる環境を経験するため同じ遺伝子型の個体間の適応度の相関は低くなるので、スペシャリスト (ハイリスク・ハイリタ

ーン) 戦略は MLDBH と同じメカニズムで絶滅を回避できるだろうと仮説づけた。このアイデアをテストするために、NBH の絶滅確率 (GMF=0 の生起確率) を様々な環境粒度 ( $evg=1$  から 10)、適応度分散 ( $\sigma=2$  から 30; リスク回避からリスク選好まで)、しかし IF は一定 ( $\mu=15$ ) の条件下で評価した。

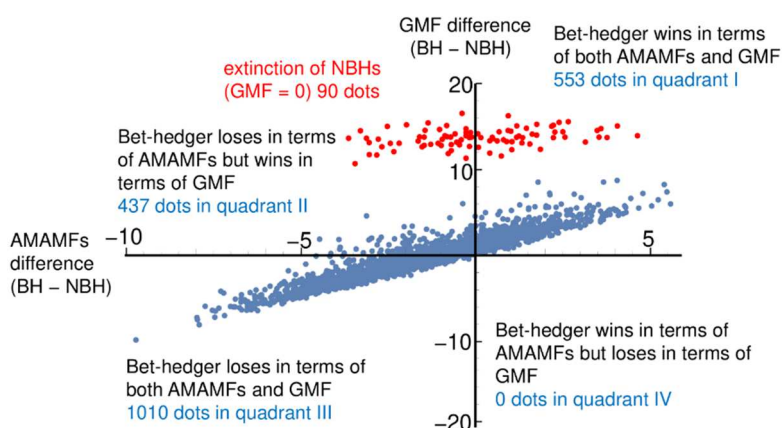


図4 算術平均適応度 (AMF) の世代をまたいだ算術平均 (AMAMF) の差 (この例では多様化した bet-hedging[DBH]から非 bet-hedging[NBH]を引いている) (x 軸) と世代間幾何平均適応度(GMF)の差(y 軸)の関係。正の値は bet-hedger が各ペア比較において NBH に勝ったことを示す。この例での条件: シミュレーションの繰り返し回数(2000); 各世代における同一遺伝子型の独立したグループ(同調して振動する)の数(=環境粒度の度合い)(2); DBH 個体あたりの繁殖イベントの回数 (5); NBH の本来の平均適応度 (図 2 a) (15); bet-hedging のコスト (AMF の 10%の減少)。NBH の絶滅 (赤ドット) は繰り返し 2000 回中 90 回起こった。DBH の絶滅は起こらなかった。

### 3 | 結果

#### 3.1 | bet-hedging の進化

図 4 は AMAMF の差と GMF の差 (いずれも BH から NBH の値を引いたもの) の関係を示す。特定のパラメーターセットでは、bet-hedger の GMF は NBH のそれよりも大きかった (図 4 の第 I 象限と第 II 象限のドットが該当)。NBH は 10 世代の間に 0 を引いてしばしば絶滅した。一方、CBH と DBH は極めてまれにしか絶滅しなかった。このことが GMF の差を大きく増加させた (図 4 の例では約 4.5%のドットが  $y=13.5$  付近に集中している)。

後述の理由 (4.1 節を見よ) により私は bet-hedging の進化条件を、CBH または DBH が GMF に関して 0.5 以上の確率で勝つ (すなわち 50%以上のドットが図 4 の第 I 象限と第 II 象限に存在する) ことであると考えた。私はこの条件を可能にするパラメーターセットを探索した (図 5 と 6)。一般に、CBH の適応度分散が小さいとき、または DBH の母親が頻繁に繁殖するとき、そして bet-hedging の潜在コストが小さいとき、bet-hedging は進化可能

である（図 5）。繰り返し繁殖（図 5b）は分散削減（図 5a）よりも GMF を増加させるうえ  
で有効であるように思われる。しかしながら、bet-hedger は粒の粗い環境（小さな  $evg$ ）で  
のみ有利である。これは、1 つか 2 つの独立したパッチまたは同じ遺伝子型の母親グループ  
だけが個体群中に存在するときは、NBH は CBH、DBH よりも頻繁に絶滅する（GMF=0）  
が、 $evg \geq 3$  にもなるとどの戦略ももはや絶滅しなくなる（図 6）。そして BH は決定論的コ  
ストを負っているがゆえに NBH のほうが勝つのである。しかしながら、粒の細かい環境  
（ $evg=5$ ）であっても BH 戦略は小さなコスト範囲（3%以下）なら進化可能である。

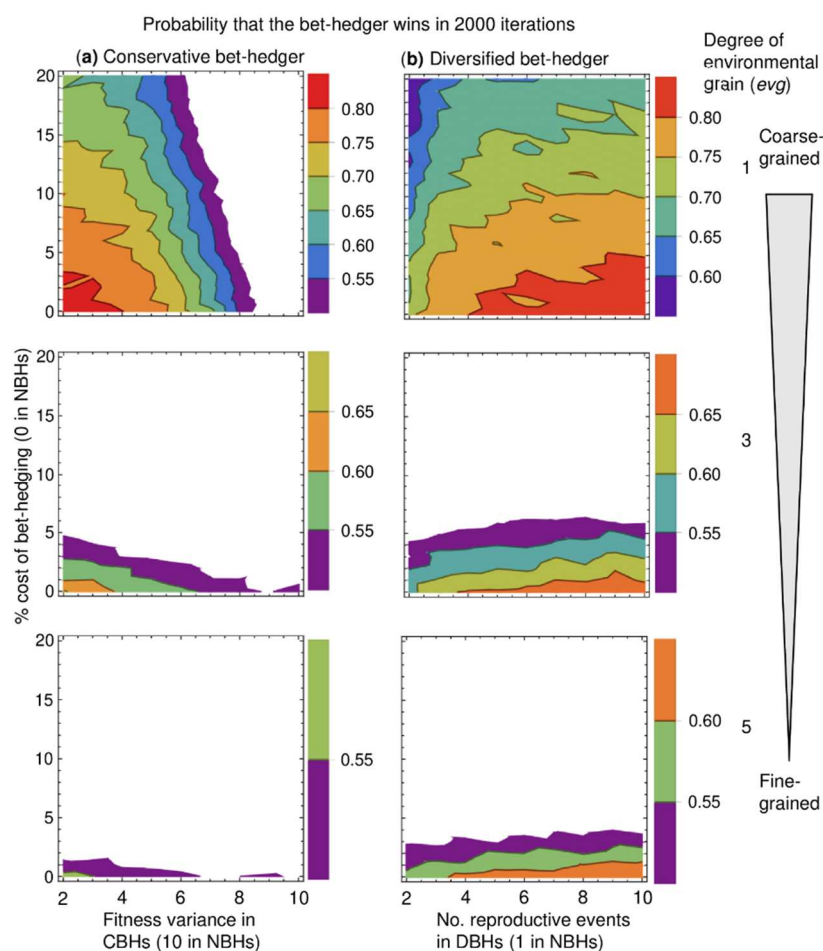


図 5 bet-hedging の進化を可能にするパラメーター範囲 (a、保守的な bet-hedging [CBH];  
b、多様化した bet-hedging [DBH])。色のある等高線エリアは bet-hedger [BH]が非 bet-  
hedger [NBH]に勝って個体群中で増加できることを示す。白い平面は NBH が勝つことを  
示す。条件：シミュレーションの繰り返し回数（2000）；世代数（10）；NBH 遺伝子型の本  
来の平均適応度（図 2 a）（15）。環境粒度（ $evg$ ）は全世代を通じて一定。本文参照。

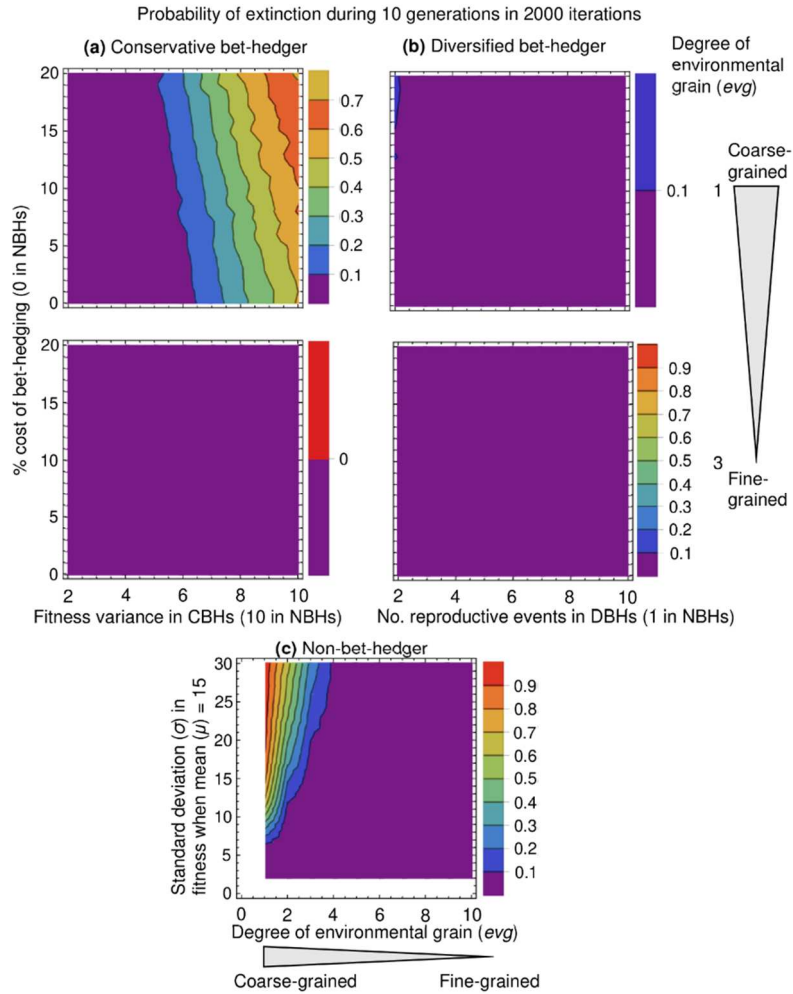


図 6 様々なパラメーターセットでの保守的な bet-hedger (CBH) (a)、多様化した bet-hedger (DBH) (b)、非 bet-hedger (NBH)(c)の絶滅確率。紫色の平面は絶滅が起らなかったことを示す。粒の細かい環境 ( $evg \geq 3$ ) では CBH と DBH は絶滅しなかった。条件：シミュレーションの繰り返し回数 (2000)；世代数 (10)；NBH 遺伝子型の本来の平均適応度 (図 2 a) (15)。本文参照。

### 3.2 | 環境粒度と非 bet-hedging (スペシャリスト)

粒の粗い環境 ( $evg=1$  から 2) では、非 bet-hedging のスペシャリスト遺伝子型は、もしそれが「リスクを好む」戦略 (大きな適応度分散) を採るときは、頻繁に絶滅した (図 6c の左上の領域)。しかし粒の細かい環境 ( $evg > 4$ ) すなわち同じ遺伝子型の独立した母親グループが分散範囲の中に存在するとき、リスクを好む戦略はもはや絶滅しなくなった (BH と同等以上に競争力があつた)。

## 4 | 考察

#### 4.1 | 古い定義の新しい意味

もし伝統的な定義(Philippi & Seger, 1989; Seger & Brockmann, 1987; Slatkin, 1974)がある戦略を、それが実証研究において「算術平均の点では負けるが幾何平均の点では勝つ」ときだけ bet-hedging として取り扱うのであれば、図 4 の第 II 象限のドットだけがこの要求を満たす。もしこれらのドットが合計 2000 ドットの 50% よりも多ければ（勝率 50% を越えれば）、この「厳密な意味での bet-hedging」は個体群中で増加する（進化する）ことができる。しかし私は限られた世代数（ $g=10$  は実験的研究では現実的な範囲である）の中でそのような条件を見つけることはできなかった。第 II 象限にたくさんのドットが存在するときはいつでも第 I 象限にもそれに匹敵する数のドットが含まれていた（図 4）。それゆえこの厳密な定義の下では bet-hedging は進化することはできない。このシミュレーションは遺伝子型固有の形質値とその分散以外の恣意的な仮定を含んでいないので、この結論は極めて一般的かつ堅牢である。

その代わりに、要求を緩和して bet-hedging を（世代内 AMF に関わらず）世代間 GMF の点で勝つこと（図 4 の第 I+II 象限に 50% 以上のドットが存在すること）と定義することが適当である。このスタンダードの下でのシミュレーション（図 5 と 6）は bet-hedging が進化できることを示している。注意してほしいのは、bet-hedger はすでに遺伝子型レベルで潜在的コスト（図 3 での平均値の違い）を支払っているので、AMAMF と GMF 間のトレードオフという定義は、たとえそれが実現した表現型レベル（図 4）で観察されなくても、満たされていることである。これはクジャクの尾羽のような性選択におけるコンディション依存性ハンディキャップ形質(Johnstone, 1995; Zahavi, 1975)に類似している。そのような目立つ装飾の高いコストは遺伝的なコンディションの高い雄だけが支払うことができ、それゆえ装飾が雄の遺伝的クオリティの信頼できる指標になりうるのである(Andersson 1994)。同様に、bet-hedging のコストはコンディションの良い個体にとっては問題にならず、彼らは AMF と GMF の両方において高いパフォーマンスを発揮するのである（表 2 のケース 2 のように）。それゆえあの古い定義自体は理にかなっているが、間違って解釈され誤用されてきた。そしてそれは生物進化における bet-hedging の役割を過小評価することにつながったのである。

#### 4.2 | なぜ bet-hedger は勝つのか

bet-hedger の選択的有利性は主に粒の粗い環境における NBH の頻繁な絶滅（図 6）からもたらされる。同じ遺伝子型の母親のグループが個体群中に一つだけ存在するとき、彼女らの適応度スコアは完全に同調する（同じ微環境内の個体と同様）ので、NBH は世代を経るうちにどこかの時点で適応度 0 を経験することが避けられず、GMF は 0 になる（絶滅が起こる）。bet-hedger はコストを負っている、すなわち彼らの適応度分布は 0 に向かってシフトしている（図 2）が、彼らは正の GMF を維持することができる。CBH は適応度分散自体を抑制することで絶滅を回避する。これらの bet-hedger はより狭い適応度分布（図 2）を

全てのレベル（世代内および世代間；表 4）で維持しているので、彼らが 0 を引くことは極めてまれである。DBH もまた個体内の複数繁殖イベントおよび世代内の複数個体間にまたがって適応度の変動を（算術）平均化する（リスクを分散する）ことによって絶滅を回避する。DBH の各繁殖イベントにおいて、潜在的な適応度分布は NBH のそれと異ならないが、平均化が DBH について、より狭い実現分布（図 2）を作り直す。それゆえ DBH は NBH と同じ確率で 0 を引くが、彼らはそれを他の正の値で補償することができる（例えば  $\frac{10+0}{2} = 5$ ）。

#### 4.3 | 粒の細かい環境は非 bet-hedger を bet-hedger に変える

1.4 節で予測したように、粒の細かい環境は単一のスペシャリスト表現型を作る NBH を有利にする。そこでは NBH は CBH や DBH と同等の競争力を持つ。 $evg \geq 5$  のとき、5 匹以上の同じ NBH 遺伝子型の個体が、条件の異なる複数パッチをまたいで分布するか、異なる適応度関連イベントを経験する。結果的に、全ての NBH 個体が、たとえリスクを好む戦略（ $\sigma = 30$  のような大きな適応度分散）（図 6）を採ったとしても、運悪く失敗する確率はほとんど 0 になる。最近、複数の著者らが、粒の細かい環境 (Haaland et al., 2019) またはもし絶滅確率が非常に小さくかつ適応度リターンが非常に高いとき (Ito, 2019; Ito et al., 2013) は、リスクを好む戦略が進化しうることを示唆している。本研究はこの視点を支持する。それゆえ、粒の細かい環境は NBH を BH に変換する。言い換えれば、子供を環境変動の範囲よりも時空間的に広い範囲に分布させることにより、環境粒度を粗いから細かいへと変換する適応は、bet-hedging に相当するということなのだ。

#### 4.4 | bet-hedging 再考：避けがたい繁殖失敗にどう対処するか

生物は予測できない環境変化や彼らの繁殖成功に影響するあらゆる種類の不確実性に直面している (Hopper, 1999; Philippi & Seger, 1989; Slatkin, 1974)。bet-hedging は不確実性をコントロールできる。1 つのシンプルな数式が bet-hedging の本質を説明する：

$$\frac{w_1 + w_2 + \dots + w_f}{f} \geq \sqrt[f]{w_1 w_2 \dots w_f} \quad (1)$$

ここで  $w_1 w_2 \dots w_f$  は同じ遺伝子型（戦略）の  $f$  回の繁殖イベントの適応度スコアである。式 (1) は算術平均（左辺）と幾何平均（右辺）の関係、すなわち算術平均は同じサンプルセットの幾何平均以上であることを示している。またそれは、全てのサンプルが同じ値を採るとき（ $w_1 = w_2 = \dots = w_f$ ）幾何平均は算術平均と一致し、同時に最大化されることを示している。

しかしながら、実際のケースでは適応度スコア自体の変動は不可避なので、同じスコアを世代をまたがって維持することは（たとえ控えめな値であっても）不可能である。ゆえに CBH 戦略を通して GMF を最大化することは実際のケースでは難しい。もし一つの繁殖イベント（ $w_1, w_2, \dots, w_f$  のどこかで）で適応度 0 が起きると、式(1)の右辺は 0 になるが左辺は

ならない。それゆえ、平均適応度が幾何平均として計算されるべき状況から平均適応度が算術平均として計算されるべき状況への変換、すなわち適応度の変動を世代をまたぐイベントから世代内のイベントに移動させることが有効な戦略である。この移動は世代内(しかし複数繁殖シーズンにまたがり、または複数の生息地をまたぐ)多様化した両賭け(表1のWGDBH)と呼ぶべきである；各世代は  $f$  回の繁殖イベントを行う  $n$  個体から構成されていて、世代は  $g$  回繰り返される。0を含む適応度スコアは世代内で(算術)平均され、その結果、 $g$  世代をまたぐ GMF はほとんど常に何らかの正の値を採る(全ての  $w_{j,i,e}$  値が同じ世代内で0にならないかぎり；これは可能だがありそうにない、なぜならもしすべての繁殖が失敗するなら、どんな戦略を採ったところでそれには対処できないではないか！)、すなわち長期的存続を意味する。

(a) Semelparity (discrete generations)

|               | Year 1 | Year 2 | Year 3 | Year 4 | Lifetime fitness (IF) |
|---------------|--------|--------|--------|--------|-----------------------|
| Grandmother   | 10     |        |        |        | 10                    |
| Mother        |        | 20     |        |        | 20                    |
| Daughter      |        |        | 0      |        | 0                     |
| Granddaughter |        |        |        | -      | - extinction!         |
|               |        |        |        |        | GMF = 0               |
|               |        |        |        |        | AMAMF = 10            |

(b) Iteroparity (indiscrete generations) and dispersal

|               | Year 1 | Year 2 | Year 3 | Year 4 | Year 5 | Year 6 | Year 7 | Lifetime fitness (IF) |
|---------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-----------------------|
| Grandmother   | 1 0 1  | 3 0    | 4      | 0 0 1  |        |        |        | 10                    |
| Mother        |        | 1      | 3 1 2  | 0      | 1 1    |        |        | 9                     |
| Daughter      |        |        | 1 3    | 0 1 0  | 2      | 1 0 1  |        | 9                     |
| Granddaughter |        |        |        | 1      | 0 1 1  | 5      | 2 0    | 10                    |
|               |        |        |        |        |        |        |        | GMF = 9.4868          |
|               |        |        |        |        |        |        |        | AMAMF = 9.5           |

図7 世代内多様化した bet-hedging。1 家系の 4 世代の繁殖成功を示す。(a)1 回繁殖で移動分散なし。1 回の繁殖失敗(適応度 0)が家系を絶滅に導く(幾何平均適応度[GMF]=0)。(b)繰り返し繁殖で 3 生息地までの移動分散。複数年と複数場所(しかし世代内)へのリスク分散のため 0 値は全体の GMF(持続可能性)にほとんど影響しない。繰り返し繁殖と移動分散は算術平均適応度の算術平均 (AMAMF) の減少の形で bet-hedging のコストを負っている。

WGDBH(表1、図7)において、我々は単一の  $w_{j,i,e}=0$  が全体の GMF に影響することはほとんどないことを見ることができる。そのため、DBH 戦略はその 0 に対する耐性のゆえに一般に CBH 戦略よりもパワフルである。WGDBH は生物学の文脈で bet-hedging の新しい概念化を提供する。具体的には、bet-hedging は繁殖失敗(適応度 0)を回避する戦略ではなく、避けられない失敗をうまく処理する戦略なのである。

生物は WGDBH を彼らの環境を粒の細かい環境にすることで達成している。彼らは時間的に粒の細かい環境を作るために複数シーズンにまたがって繰り返し繁殖し、あるいは空間的に粒の細かい環境をつくるために条件の異なる生息地間を広く移動する(図 7)。これらの理由により、繰り返し繁殖(Hopper, 1999; Stearns, 1992)、分散や移動(メタポピュレーション構造: Hanski, 1999; Levin, 1974; Marsh & Trenham, 2001)が多くの種で進化している。どちらの活動も AMF(瞬間増加率)の点ではコストになるが、高い GMF を達成する。したがって WGDBH は bet-hedging のトレードオフ定義にも合致している(表 1)。大型の動物(哺乳類や鳥類)と多年生の樹木は繰り返し繁殖を採用し、このことは大きなサイズと長い寿命の意義を示唆している。短命の生物、例えば一年生植物や *Daphnia* はそれぞれ休眠種子(Cohen, 1966)や休眠卵(Alekseev & Lampert, 2001)を作る。親は一年生だけれども、子孫は複数繁殖シーズンにまたがって繁殖する(ゆえに状況は時間的に粒が細かい)。ほとんどすべての生物は子供を、異なる環境や異なる運を持つ複数の場所に分散させる。彼らは環境を空間的に粒が細かいものに変化させている。いくつかの子供は良い生息場所(例えば安定した気候)に入るか、幸運(例えば捕食を免れる)に出会う。Hopper (1999)の分類に従うと、前者と後者はそれぞれ「メタ個体群 bet-hedging」と「世代内 bet-hedging」に相当する。どちらの戦略も同じ論理に基づいているが、これらの戦略の比較対象(対照区として)となっている NBH が環境粒度において異なっている: メタ個体群 bet-hedging と比較している NBH は単一の環境タイプの中に閉じ込められているが、世代内 bet-hedging と比較している NBH は環境間を渡り歩く(言い換えると、後者は MLDBH に相当する)。あのようにながらあった bet-hedging の分類が今解きほぐされた。

最も重要なのは、個体群中に同じ戦略をとる複数個体が存在することは、適応度の変動を個体間で相殺するということである。まさに、繁殖とは同じ遺伝子型のスベア個体を作る活動である。スベア個体は異なる状況(粒の細かい環境)に属するので、その遺伝子型は共倒れを防ぐことができる。それゆえ、繁殖そのものが bet-hedging なのである(Yasui & Yamamoto, 2021)。何に対して? 「繁殖しないこと」に対して。それはコストがかかる? 然り。繁殖する個体は繁殖しない個体に比して自身の生存率を下げるが長期的存続性を増加させる。ここにおいて bet-hedging のコストは一般的な繁殖のコスト(Stearns, 1992)に包含される。

## 5 | 結論

本研究は bet-hedging の錯綜した論理と構造を解体した。平均値と分散のトレードオフは単にテストすべき仮定に過ぎない(Yasui & Yamamoto, 2021)。世代内 AMF と世代間 GMF の間の負の相関(トレードオフ)は実証研究において bet-hedging を確認する必要条件ではない。私は bet-hedging の定義を再構築しその意味を拡大した。もし母親が子供たちを起こりうる全ての時空間的環境条件をカバーする範囲にわたって分布させる(粒の細かい環境を作る)ことに成功したならば、複数の場所と複数のシーズンにおける繁殖は一世代内のイベントになる(図 7b)。世代内適応度は算術平均 (AMF) として計算されるので、適応度の変動

(0 の発生) を相殺することができる。生物は繁殖する実体であり、繁殖そのものが bet-hedging である。それゆえ、bet-hedging は生物学の普遍万有の法則である。

#### 謝辞

著者は吉村仁博士および二人の匿名査読者に感謝する。彼らのコメントは私の思考を刺激し、この論文を大きく改善させた。この研究は部分的に安井への日本学術振興会科学研究費補助金（課題番号 26440241、19K06839、21K19116）に支えられた。

#### データの利用可能性

シミュレーションコードは supporting information として提供されている。

#### 引用文献

- Alekseev, V., & Lampert, W. (2001). Maternal control of resting-egg production in *Daphnia*. *Nature*, 414, 899–901. <https://doi.org/10.1038/414899a>
- Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*, Princeton: Princeton Univ. Press.
- Charnov, E. L., & Krebs, J. R. (2008). On clutch-size and fitness. *Ibis*, 116, 217–219. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1974.tb00241.x>
- Childs, D. Z., Metcalf, C. J., & Rees, M. (2010). Evolutionary bethedging in the real world: Empirical evidence and challenges revealed by plants. *Proceedings of the Biological Sciences*, 277, 3055–3064. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0707>
- Cohen, D. (1966). Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 12, 119–129. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90188-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90188-3)
- Gillespie, J. H. (1974). Natural selection for within-generation variance in offspring number. *Genetics*, 76, 601–606. <https://doi.org/10.1093/genetics/76.3.601>
- Gillespie, J. H. (1977). Natural selection for variances in offspring numbers: A new evolutionary principle. *The American Naturalist*, 111, 1010–1014. <https://doi.org/10.1086/283230>
- Haaland, T. R., Wright, J., & Ratikainen, I. I. (2019). Bet-hedging across generations can affect the evolution of variance-sensitive strategies within generations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20192070. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2070>
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.
- Holman, L. (2016). Bet hedging via multiple mating: A meta-analysis. *Evolution*, 70, 62–71. <https://doi.org/10.1111/evo.12822>
- Hopper, K. R. (1999). Risk-spreading and bet-hedging in insect population biology. *Annual Review of Entomology*, 44, 535–560. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.44.1.535>

- Hopper, K. R. (2018). Bet hedging in evolutionary ecology with an emphasis on insects. Reference module in life sciences. Elsevier.
- Hopper, K. R., Rosenheim, J. A., Prout, T., & Oppenheim, S. J. (2003). Within-generation bet hedging: A seductive explanation? *Oikos*, 101, 219–222. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12051.x>
- Ito, H. (2019). Risk sensitivity of a forager with limited energy reserves in stochastic environments. *Ecological Research*, 34, 9–17. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.1058>
- Ito, H., Uehara, T., Morita, S., Tainaka, K.-i., & Yoshimura, J. (2013). Foraging behavior in stochastic environments. *Journal of Ethology*, 31, 23–28. <https://doi.org/10.1007/s10164-012-0344-y>
- Iwasa, Y. (1990). Introduction to mathematical biology: Study of the dynamics of biological societies (in Japanese). HBJ Publ.com.
- Johnstone, R. A. (1995). Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: Reviewing the evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 70, 1–65. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1995.tb01439.x>
- Levin, S. A. (1974). Dispersion and population interactions. *The American Naturalist*, 108, 207–228. <https://doi.org/10.1086/282900>
- Levins, R. (1968). Evolution in changing environments: Some theoretical explorations. Princeton University Press.
- Marsh, D. M., & Trenham, P. C. (2001). Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology*, 15, 40–49. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.00129.x>
- Philippi, T., & Seger, J. (1989). Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends in Ecology & Evolution*, 4, 41–44. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90138-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90138-9)
- Root, R. B., & Kareiva, P. M. (1984). The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): Ecological consequences and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environment. *Ecology*, 65, 147–165. <https://doi.org/10.2307/1939467>
- Seger, J., & Brockmann, H. J. (1987). What is bet-hedging? *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 4, 182–211.
- Simons, A. M. (2011). Modes of response to environmental change and the elusive empirical evidence for bet hedging. *Proceedings of the Biological Sciences*, 278, 1601–1609. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0176>
- Slatkin, M. (1974). Hedging one's evolutionary bets. *Nature*, 250, 704–705. <https://doi.org/10.1038/250704b0>
- Starrfelt, J., & Kokko, H. (2012). Bet-hedging—A triple trade-off between means, variances and correlations. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 87, 742–755. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00225.x>
- Stearns, S. C. (1992). The evolution of life histories. Oxford University Press.
- Yasui, Y. (1998). The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 246–250. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01383-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01383-4)

- Yasui, Y. (2001). Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. *Ecological Research*, 16, 605–616. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00423.x>
- Yasui, Y., & Garcia-Gonzalez, F. (2016). Bet-hedging as a mechanism for the evolution of polyandry, revisited. *Evolution*, 70, 385–397. <https://doi.org/10.1111/evo.12847>
- Yasui, Y., & Yamamoto, Y. (2021). An empirical test of bet-hedging polyandry hypothesis in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Ethology*, 39, 329–342. <https://doi.org/10.1007/s10164-021-00707-0>
- Yoshimura, J., & Clark, C. W. (1991). Individual adaptations in stochastic environments. *Evolutionary Ecology*, 5, 173–192. <https://doi.org/10.1007/bf02270833>
- Yoshimura, J., & Jansen, V. A. A. (1996). Evolution and population dynamics in stochastic environments. *Researches on Population Ecology*, 38, 165–182. <https://doi.org/10.1007/bf02515724>
- Zahavi, A. (1975). Mate selection—A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53, 205–214. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(75\)90111-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(75)90111-3)