

# 進化とニッチ構築の相互作用に関するシミュレーション解析

## Simulation Analysis of Interaction between Evolution and Niche Construction

久保和紀 鈴木麗壘 有田隆也  
Kazunori Kubo Reiji Suzuki Takaya Arita

名古屋大学 大学院情報科学研究科  
Graduate School of Information Science, Nagoya University

Niche construction is the process whereby organisms, through their metabolism, activities, and choices, modify their own and/or each other's niches. Our purpose is to give a valuable insight into the indirect interactions among genes caused by the niche construction. We constructed a simple individual-based model in which one gene affects the niche-constructing process of the individual which modifies the global property of the shared environment such as the temperature, and the fitness of the other gene is affected by that environmental property. Results have shown that the positive / negative correlation among two genes in the individual facilitated / repressed the invasion of the adaptive individual, and the two different and complex evolutionary scenarios of these genes were observed when the size of population was relatively small.

### 1. はじめに

全ての生物はそれ自身の生態的活動を通して環境の状態を変えている。この過程は“ニッチ構築 (niche construction)”と呼ばれ、生物自身や他の生物の新たな生息環境の生成や喪失を引き起こし、環境を共有する生物の進化の過程に大きな影響を与えてきた [Odling-Smee 03]。

ニッチ構築におけるニッチとは、生物の持つ形質に対して生じるすべての選択圧 (もしくはそれらをもたらす環境要因) を指す。ニッチ構築の典型的な例としてミミズが挙げられる。ミミズは、トンネルを掘りながら土を食べて生活している。この過程で、ミミズは有機物を分解して土壌に新たな物質を作り出すと同時に、土壌の構造を変化させている。この結果は世代を通して蓄積され、ミミズ自体の形態や行動規則の進化に影響を及ぼすと同時に、土壌を共有する菌類の繁殖や植物の生育などにも大きな影響を与えている。このような過程は、バクテリアによる有機物の分解や、植物一般に見られる酸素の生成、アリやクモの巣作りやビーバーのダム作り、さらには人類の文化的行動に至るまで、生物界における様々なレベルで数多く存在する。にもかかわらず、ニッチ構築が進化の過程に与える影響は、一部の解析的手法に基づく研究を除いて十分議論されてこなかったと言える。

Laland らは、環境を共有する生物集団において、ある資源を生産するというニッチ構築に関する遺伝子と、生産された資源の量によって適応度が決定される形質に関する遺伝子の二種類を用いた二遺伝子座モデルを構築した [Laland 96]。資源の生成量と適応度の関係や、資源の世代を通じた蓄積と減衰に関する幾つかのパターンを用いた実験を行い、多型の維持や慣性を伴った進化ダイナミクスが生じることを示した。近年、鈴木らは、ニッチ構築を介した種間相互作用について知見を得るため、直接的な種間相互作用の抽象モデルである Kauffman の NKCS モデルに環境の状態とニッチ構築によるその改変を導入した NKES モデルを構築し、進化シミュレーションを行った [Suzuki 05]。その結果、各種の持つ適応度地形の複雑さとニッチ構築の影響の強さの組み合わせに依存して、環境の状態の書き換えを通じた間接的な種間相互作用が種全体の適応度に

大きな影響を及ぼすことを示した。

ニッチ構築に関する形質の進化を考える上で重要な点の一つは、ニッチ構築を行う形質が環境を共有する個体すべての選択圧に影響を及ぼす一方で、その形質自体には直接選択圧が働かないような状況が想定できる点である。例えば、ニッチ構築による適応度への影響が集団全体に様に及ぶような状況を想定した場合、自身のニッチ構築によって適応的となる形質を持つ個体が広まりうるかどうかは自明ではない。なぜなら、ニッチ構築による適応度の増加は、その個体がニッチ構築したかどうかに関わらず、同じ形質を持つ個体すべてにもたらされるためである。前述の Laland らの研究では、ニッチ構築遺伝子に直接的な選択圧が働かない場合には、それ自身の頻度は変化しないという結果を報告している。しかし、近年、集団を構成する個体の持つ遺伝子間の間接的な相互作用がもたらす進化のダイナミクスが注目されている [Wolf 98]。例えば、性選択におけるランナウェイ効果では、メスが嗜好に基づいてオスの形質を選択する過程において、個体の持つメスの嗜好とオスの形質に相関が生じた結果、メスの嗜好自体には直接選択圧が働かなくてもメスの嗜好に関する遺伝子に進化が生じる。ニッチ構築に関係する遺伝子間においても、環境の状態への影響を介した間接的な相互作用が生じる可能性があると考えられるが、これまでその理解は不十分であったと言える。

そこで我々は、環境をすべての個体が共有し、ニッチ構築がもたらす適応度への影響が平等にすべての個体に及ぶ状況において、ニッチ構築が進化に与える影響について知見を得ることを目的とする。そのために、環境の状態に影響を及ぼすニッチ構築を行う遺伝子と環境の状態から適応度が決定される遺伝子を想定した最小限の個体ベースモデルを構築し、遺伝的アルゴリズムに基づく進化シミュレーションを行う。集団中の個体数に関していくつかの設定を用いて実験を行い、発生した進化のシナリオを二種類の遺伝子の相関を用いて解析することで、ニッチ構築の進化への影響とその相互作用が生み出される要因を明らかにする。

### 2. モデル

#### 2.1 個体の遺伝子表現

集団における個体数を  $N$  とし、個体  $O_i$  ( $i = 0, \dots, N-1$ ) は、ニッチ構築を行う遺伝子  $g_n$  (1 または 0) と、ニッチ構築

連絡先: 久保和紀, 名古屋大学 大学院情報科学研究科, 〒464-8601 名古屋市千種区不老町, 052-789-4258(tel/fax), k-kubo@create.human.nagoya-u.ac.jp

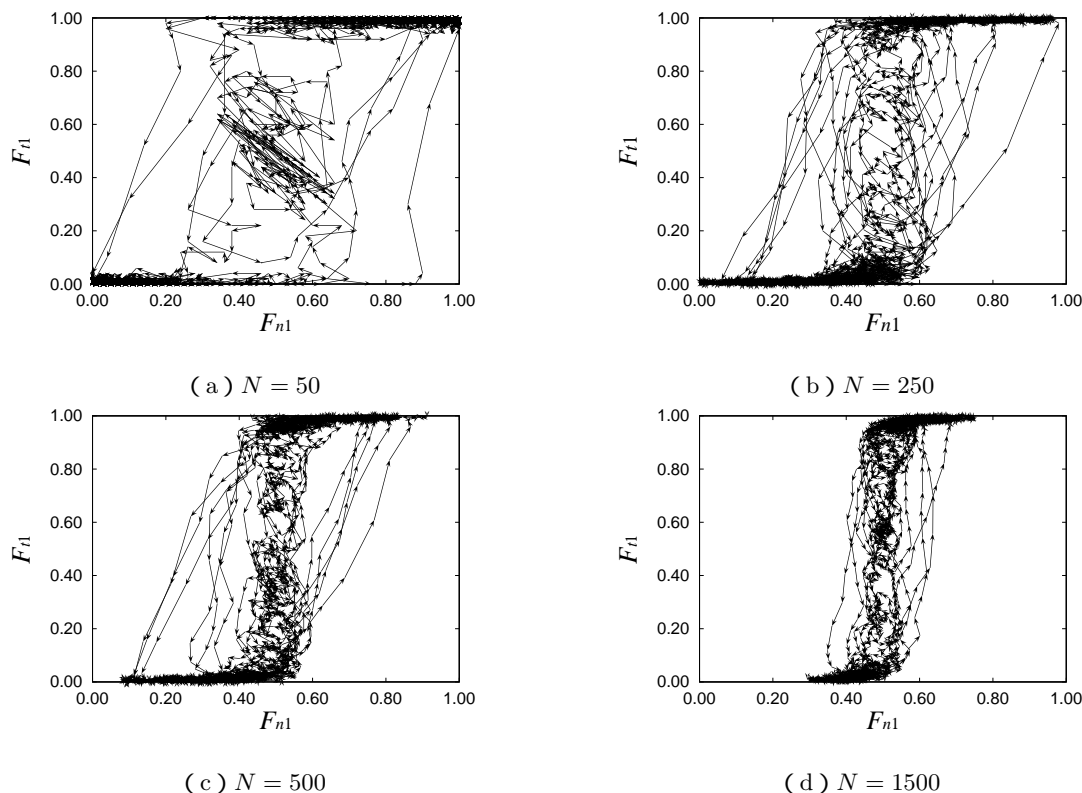


図 1:  $F_{n1}$ ,  $F_{t1}$  の推移

築によって改変される環境の状態に適應度が影響を受ける遺伝子  $g_t$  (1 または 0) の二つの遺伝子を持つとする。つまり、個体  $O_i$  の遺伝子構成は、

$$O_i = (g_n, g_t) \quad (1)$$

と表現される。

## 2.2 ニッチ構築

今回のモデルでのニッチ構築とは以下のようなものとした。全ての個体は同じ環境の状態を共有し、一つの個体のニッチ構築の影響は平等に全ての個体に及ぶものとする。個体は自身が保有する遺伝子  $g_n$  に基づき二種類のうちいずれかのニッチ構築を行う。環境の状態は全個体の内で  $g_n$  が 1 である個体の頻度  $E_1$  ( $0.00 \leq E_1 \leq 1.00$ ) によって表されるものとする。従って、二種類のニッチ構築とは、例えば、 $g_n$  が 1 (または 0) ならば  $g_t$  の適應度に影響を及ぼす資源をある量だけ生産する (しない)、もしくは、水温を一定の温度だけ上昇 (下降) させるような場合に相当する。

## 2.3 適應度計算

本モデルでは、適應度の定義として、遺伝子  $g_n$  が 1 (または 0) を持つ個体が多いほど遺伝子  $g_t$  が 1 (または 0) を持つ個体にとって適應的となるものとした。具体的には、選択圧を受ける遺伝子  $g_t$  が 1 (または 0) を持つ個体の世代毎の適應度 *fitness* は  $E_1$  に基づき決定される。その計算式を以下に示す。

$$fitness = \begin{cases} E_1 & (g_t = 1) \\ 1 - E_1 & (g_t = 0) \end{cases} \quad (2)$$

つまり、ある個体が行うニッチ構築は、環境の状態の変化を通して全ての個体に等しく作用すると同時に、ニッチ構築を行う

遺伝子  $g_n$  には直接的な選択圧はかからないという状況設定である。

## 2.4 世代交代

以上のような集団について、適應度に比例したルーレット選択により遺伝的アルゴリズムに基づいて次世代の集団を作り出す操作を繰り返すことで、集団の進化を行う。その際、各遺伝子について突然変異が等確率で発生し、その際はビットが反転するものとする。また、交叉は行わない。初期集団はランダムな遺伝子を持つ個体で構成する。

## 3. 実験結果と考察

### 3.1 個体数 $N$ の影響

ニッチ構築が進化に与える影響の個体数  $N$  による変化を把握するため、実験世代数 3000、突然変異確率 0.005 とし、個体数  $N = 50, 250, 500, 1500$  それぞれを用いて実験を行った。

図 1 は、全個体中の遺伝子  $g_n$  が 1 である個体の頻度 ( $F_{n1}$ ) と遺伝子  $g_t$  が 1 である個体の頻度 ( $F_{t1}$ ) の推移を示したものである。図中、x 軸が  $F_{n1}$ 、y 軸が  $F_{t1}$  である。

どの条件においても観察される傾向として、 $F_{n1}$  が 0.50 より大きい場合 (図中右半分) では、 $F_{t1}$  は増加し、 $F_{n1}$  が 0.50 より小さい場合 (図中左半分) では、 $F_{t1}$  は減少することが挙げられる。これは、式 (2) から  $F_{n1}$  が 0.50 より大きい場合は遺伝子  $g_t$  が 1 である個体にとって適應的な状態であり、逆に  $F_{n1}$  が 0.50 より小さい場合は遺伝子  $g_t$  が 0 である個体にとって適應的な状態であるためである。この過程を経て  $F_{t1}$  がほぼ 0.00 または 1.00 になると、各個体の適應度は  $F_{n1}$  に依存するものの  $g_t$  が同一となり個体間の適應度差が生じない

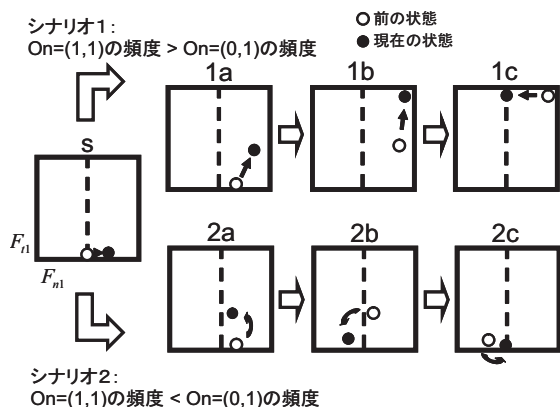


図 2: 異なる二つの進化のシナリオ

め、遺伝的浮動の力を受けしばらくの間、 $F_{n1}$  に関して振動を続ける。そのうち、偶然にも  $F_{n1}$  が 0.50 の境界をまたぐと、適応的な  $g_t$  が入れ替わるために  $F_{t1}$  が再び増加または減少を開始する。

集団は基本的にこのプロセスを繰り返すが、 $F_{t1}$  の増加および減少の過程において、個体数  $N$  の違いによって、ニッチ構築遺伝子  $g_n$  は異なる進化のダイナミクスを示すことが判明した。まず、 $N = 250$  の場合（図 1 の (b)）に注目する。この場合、図 2 に模式化されるように、進化の過程において二つの異なるシナリオが存在することが確認できた。一つは、 $F_{t1}$  が急速に増加（または減少）して 1.00（または 0.00）に収束すると同時に、 $F_{n1}$  も急速に増加（または減少）していく過程（図中、下部中心から右上もしくは上部中心から左下への推移、図 2 での 1a~3a、以後シナリオ 1 と呼ぶ）である。もう一つは、 $F_{t1}$  が一旦増加（または減少）を開始するものの、 $F_{n1}$  が振動とともに 0.50 に近づき、0.50 をまたいだ時点で  $F_{t1}$  の推移が逆転し、最初の状態に戻るという過程（図中、下部中心もしくは上部中心から半時計回りで円を描くような推移、図 2 での 1b~3b、以後シナリオ 2 と呼ぶ）である。

この二つのシナリオにおける  $F_{n1}$  の推移の違いは、個体数  $N$  が大きくなるほど小さくなる傾向がある。図 1 (c) (d) はそれぞれ  $N = 500, 1500$  の場合の結果である。 $N$  が大きくなるに従って、シナリオ 1 においては  $F_{n1}$  が 0.00 または 1.00 に向かう傾向が弱まる。また、シナリオ 2 においては、 $F_{n1}$  が 0.50 に近づく傾向が弱まり、0.50 をまたがないまま、 $F_{t1}$  が 0.00 または 1.00 に推移する傾向が強まる。どちらのシナリオでも、 $F_{t1}$  の軸方向に平行に推移する傾向が強くなっていき、図 1 (d) の  $N = 1500$  の場合からわかるように、両者のシナリオの推移は類似してくる。 $N$  を大きくするとさらにこの傾向は強まり、Laland らの二遺伝子座モデルに基づく解析 [Laland 96] と類似した結果を示すようになった。また、 $N = 50$  の場合、図 1 (a) に示されるような、 $F_{t1}$  と  $F_{n1}$  ともに 0.50 の周辺で、シナリオ 2 の前半を繰り返し、 $F_{t1}$  と  $F_{n1}$  が一時的に増減を繰り返す過程が、3 試行中 1 回程度の頻度で確認された。

ニッチ構築の影響が集団全体に影響を及ぼすという仮定からすると、個体数が比較的小さいというのは妥当な条件の一つであると考えられる。この条件において、前述の二つのシナリオが生じたのは興味深いと言える。

### 3.2 二つの進化のシナリオと遺伝子間の相関

前節では、特に個体数が比較的小さい場合において、選択圧が直接働かないニッチ構築遺伝子に間接的な影響が及ぶことで

二種類の進化のシナリオが生じることを確認した。本節では、これらのシナリオを生む要因を明らかにするために、各個体における二つの遺伝子  $g_n$  と  $g_t$  の相関の推移に注目する。そこで新たに以下のような指標  $R$  を定義した。

$$cor(O_i) = \begin{cases} 1 & (g_n = g_t) \\ 0 & (g_n \neq g_t) \end{cases} \quad (3)$$

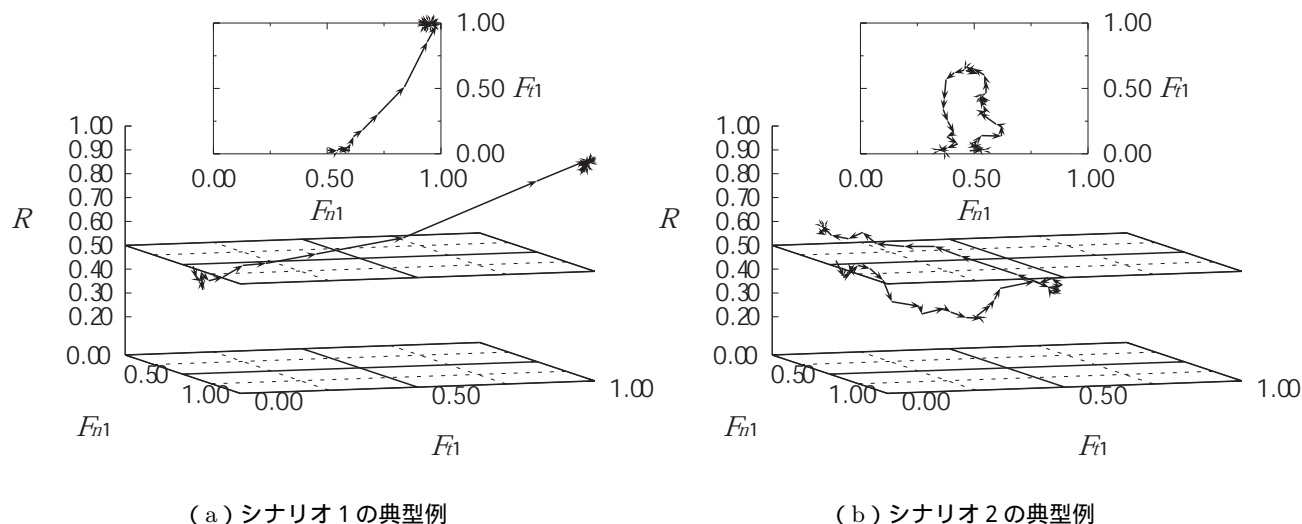
$$R = \frac{\sum_{i=1}^N cor(O_i)}{N} \quad (4)$$

この指標は、集団中に、 $g_n$  によって自身が行うニッチ構築が、自身の適応度を決定する遺伝子  $g_t$  にとって適応的な個体がどれだけ存在するかを示すものである。図 1 における  $N = 250$  の条件において、二つのシナリオがはっきり現れた典型的な期間での  $F_{n1}$  と  $F_{t0}$ 、および  $R$  の推移を図 3 に示す。 $x$  軸は  $F_{n1}$ 、 $y$  軸は  $F_{t1}$ 、 $z$  軸は指標  $R$  である (a) は 1000 から 1040 世代で発生したシナリオ 1 の典型的な例であり (b) は 2950 から 2990 世代で発生したシナリオ 2 の典型的な例である。

まずシナリオ 1 における相関の推移に注目する。図 3 (a) の  $F_{n1} = 0.50$ 、 $F_{t1} = 0.03$ 、 $R = 0.49$  付近から  $F_{n1} = 0.99$ 、 $F_{t1} = 0.96$ 、 $R = 0.96$  付近へ向かう推移（図中左前面から右上方）である。 $F_{t1}$  が約 0.00 の状態で生じる遺伝的浮動によって  $F_{n1}$  が 0.50 を超えると、 $F_{t1}$  が急速に増加すると同時に  $F_{n1}$  も急速に増加していき、 $F_{t1}$ 、 $F_{n1}$  共に約 1.00 に達した。このときの指標  $R$  の推移に注目すると、 $R$  は初めは微増減するものの、その後増加して、ほぼ 1.00 に到達している。これは、遺伝的浮動による遺伝子が (1, 0) である個体の増加が  $g_t$  が 1 である個体にとって適応的な状態をうみだし、突然変異によって生じた自身の適応度にとって有利なニッチ構築を行う個体、つまり、この例では遺伝子が (1, 1) である個体が集団中を急激に占めたことを表している。また、特に序盤において相関が加速的に増加する傾向があることもわかる。これは、自分自身が増えるほど次世代の自身の適応度がますます増え、次世代でのさらなる頻度の増加が生じるという正のフィードバックによるものと言える。

次に、シナリオ 2 における相関の推移（図 3 (b)）に注目する。振動を伴いながら、 $F_{n1} = 0.48$ 、 $F_{t1} = 0.02$ 、 $R = 0.45$  付近から  $F_{n1} = 0.52$ 、 $F_{t1} = 0.42$ 、 $R = 0.26$  付近を経由して  $F_{n1} = 0.46$ 、 $F_{t1} = 0.67$ 、 $R = 0.37$  付近へ至ったあと、再び  $F_{n1} = 0.37$ 、 $F_{t1} = 0.03$ 、 $R = 0.60$  付近へと逆戻りするという推移である。遺伝的浮動によって  $F_{n1}$  が 0.50 を超えると、 $F_{t1}$  はシナリオ 1 の場合と比較して緩やかに増加を開始し、 $F_{n1}$  は序盤はやや振動するものの減少していった。 $R$  も振動を伴いながら減少傾向を示し、 $F_{t1}$  が 0.50 付近に達するまで 0.50 より小さな値をとり続けた。これは、自身の適応度にとって不利なニッチ構築を行う個体、つまり、この例では遺伝子が (0, 1) である個体が集団中に広まる傾向があったことを示している。しかし、この遺伝子を持つ個体の増加は、自分自身が増えることで自身の適応度を下げってしまうため、選択圧を弱めるという、シナリオ 1 とは逆のフィードバックが生じ、その結果、集団の進化はシナリオ 1 と比べて次第に遅くなり、最終的には、 $F_{n1}$  が 0.50 より小さくなる。その後、 $g_t$  が 0 である個体が適応的となり、多くの場合、シナリオ 1 と同様に  $R$  が若干高まりながら  $F_{t1}$ 、 $F_{n1}$  が減少し、集団は初期の状態に戻った。

以上をまとめると、一般に、二種類の内のどちらのシナリオが生じるかは、遺伝的浮動によって適応的な遺伝子  $g_t$  が入れ替わった時に、適応的な遺伝子  $g_t$ （図 2 の例では 1）を持つ

図 3:  $F_{n1}$ ,  $F_{t1}$  および指標  $R$  の推移

個体群において、自身に適応的なニッチ構築を行う個体の頻度 (前述の例では  $(1, 1)$ ) と適応的でないニッチ構築を行う個体 (前述の例では  $(0, 1)$ ) の頻度のどちらが高いかに依存すると言える。前者の頻度が高い場合には、適応的な個体の増加がそれらの適応度の増加をもたらす正のフィードバックによってシナリオ 1 が生じ、後者の頻度が高い場合には、適応的な個体の増加がそれらの適応度を減少させる負のフィードバックによってシナリオ 2 が生じる。また、個体数  $N$  の大小によって、二つのシナリオの差 (図 2 の例では  $F_{t1}$  の増減における  $F_{n1}$  の増加の度合い (シナリオ 1) と  $F_{n1}$  の減少の度合い (シナリオ 2)) が異なるのは、遺伝的浮動の結果生じる前者と後者の遺伝子の頻度の差が、 $N$  が小さい場合には大きくなる傾向があり、逆に、 $N$  が大きい場合には差が小さくなる傾向があるためであると言える。同時に、個体数  $N$  が小さいほど、突然変異体が生じた際に、適応度の影響が集団全体の構成の進化に影響しやすい点も影響があると考えられる。

#### 4. おわりに

本研究では、個体が行うニッチ構築が、それを行った個体のみ影響があるのではなく、集団内の全個体の適応度に等しく影響を与える状況を想定し、ニッチ構築を行う遺伝子と、ニッチ構築によって決まる環境の状態によって適応度が決定されるニッチ構築に関する遺伝子間の間接的な相互作用に関する最小モデル構築し、進化シミュレーションを行った。その結果、個体数が比較的少ない場合、個体に含まれる二つの遺伝子間の相関により、選択圧が直接的に働かないニッチ構築遺伝子に、間接的に進化の方向性が生じ、二種類の興味深い進化のシナリオが発生した。その理由は、適応的な遺伝子が集団中に広まる際に、適応的な遺伝子を持つ個体とその遺伝子の適応度増加に貢献するニッチ構築遺伝子を持っている場合には、自身の頻度の増加がさらに適応度増加をもたらすという正のフィードバックが生じ、集団中を占めることができるが、そうでない場合には、自身の頻度の増加が適応度の減少をもたらす、集団中に広まるのが抑制されるためであることが判明した。

直接的に選択圧が働かないニッチ構築遺伝子について、ニッチ構築に関する遺伝子間の相関の違いによって異なるシナリオ

が発生したことは興味深いと言える。現在、このモデルを二次元に拡張し、ニッチ構築に空間的の局所性を導入した実験を行っている。

#### 参考文献

- [Odling-Smee 03] Odling-Smee, F. J., Laland, K. N. and Feldman, M. W.: *Niche Construction - The Neglected Process in Evolution-*, Princeton University Press (2003).
- [Laland 96] Laland, K. N., Odling-Smee, F. J. and Feldman, M. W.: Evolutionary Consequences of Niche Construction: A Theoretical Investigation Using Two-locus Theory, *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 9: pp. 293-316 (1996).
- [Suzuki 05] Suzuki, R. and ARITA, T.: Evolution and Niche Construction in NKES Fitness Landscape, *Proceedings of 10th International Symposium on Artificial Life and Robotics*, pp. 493-496 (2005).
- [Wolf 98] Wolf, J. B., Brodie III, E. D., Cheverud, A. J., Moore, A. J. and Wade, M. J.: Evolutionary Consequences of Indirect Genetic Effects, *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 13: pp. 64-69 (1998).