

ニッチ構築を介した種間相互作用に関する共進化モデル

*鈴木 麗壘

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

tel/fax: 052-789-4258

reiji@is.nagoya-u.ac.jp

<http://www2.create.human.nagoya-u.ac.jp/~reiji/>

Abstract: すべての生物は、その生態的活動を通して環境の状態を部分的に改変してきた。生物の持つこの働きはニッチ構築(niche construction)と呼ばれ、生物種自体や環境を共有する他の生物種の進化に大きな影響を与えてきた。にもかかわらず、これまで、進化とニッチ構築が相互に与える影響については単純で限定された状況設定における解析的研究のみであり、理解が不十分であった。そこで、本研究は、同一の環境内に存在する複数の種によるニッチ構築で生じる種間の間接的な相互作用が、生態系全体の挙動に与える影響について明らかにすることを目的とする。そのために、種間の直接的な相互作用を過程した適応度地形モデルである、Kauffman の NKCS 適応度地形を拡張し、環境の状態と種間の相互作用を導入した NKES モデルを構築した。このモデルにおいて、各生物種が、適応度地形の山登りに基づく進化と、ニッチ構築に基づく環境要因の改変を行った場合における生態系全体の挙動について詳細に解析を行った。その結果、各種が登るべき山の凸凹具合と、ニッチ構築の影響の大きさに依存して、ニッチ構築が集団全体の適応度の増加に対して異なる役割を果たすことが判明した。

1. はじめに

すべての生物は、その生態的活動を通して環境の状態(ニッチ)を部分的に改変してきた。生物の持つこの働きはニッチ構築(niche construction)[Odling-Smee 88]と呼ばれ、生物種自体や環境を共有する他の生物種の進化に大きな影響を与えてきた。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の一つとして、巣づくりが挙げられる。アリのアリ塚、ビーバーのダム、クモの巣など、多くの動物は、地表や地中に巣を造る。これら巣は、外敵から自身や子供を守ったり、効率的に捕食したり、食物を保管したり、生活に最適な温度を保持したりするなど様々な機能を備えている。巣づくりは、その住人の環境を作りかえ、その適応性を増加させるという点でニッチ構築の一例である。また、ある種の巣は増築・補修を繰り返しながら子々孫々へ何世代にもわたって受け継がれていく。この過程において、巣の存在なしには進化し得なかった形質が進化するという点でもニッチ構築の例であると言える。たとえば、地中に巣を造り生活するある種の動物は視覚が退化しているが、これは、巣の存在なしには生じ得ない進化の過程である。さらに、この過程は、アリとアリクイの関係など、環境を共有する他の種の進化をもたらしうる。ニッチ構築は、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時代、階層において重要な役割を果たしていることが明らかになっている[Odling-Smee 03]。

これまで、進化とニッチ構築が相互に与える影響については、主に集団遺伝学に基づく解析的な手法を用いた、単純で限定された状況設定において研究がなされてきた。Laland らは、ニッチ構築を行う形質と、ニッチ構築による環境の変化に依存してその適応性が決定される形質との相互の影響について、2 遺伝子座モデルを構築し数理的な解析を行い、多型や慣性を伴った進化が生じることを示した [Laland 96]。一方、近年、進化とニッチ構築に関し、個体ベースモデルを用いた構成論的研究がなされてきている。久保らは、個体の行うニッチ構築が集団を構成する全ての個体の適応度に等しく影響し、ニッチ構築に影響する遺伝子に対して直接選択圧が働かないような状況を想定した個体ベースモデルを構築した[久保 in press]。進化実験の結果、ニッチ構築遺伝子とそれに適応度が影響を受ける遺伝子間の相関に応じて、ニッチ構築遺伝子の進化が促進される場合と抑制される場合の 2 つの異なる進化のシナリオが生じることが判明した。しかし、前述のような、ある環境を複数の種が共有し、各種がニッチ構築を行う場合における生態系の進化については、十分な理解が得られていないと言える。

そこで、本研究は、同一の環境内に存在する複数の種によるニッチ構築によって生じる種間の間接的な相互作用が、生態系全体の挙動に与える影響について明らかにすることを目的とする。そのために、種間の直接的な相互作用を過程した適応度地形モデルである、Kauffman の NKCS 適応度地形[Kauffman 93]を拡張し、環境の状態と種間の相互作用を導入した NKES モデルを構築した[Suzuki 05, in press]。このモデルにおいて、

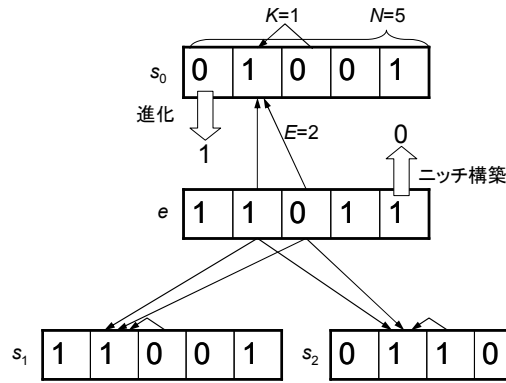


図 1 : NKES モデル ($N=5$, $K=1$, $E=2$, $S=3$)

各生物種が、適応度地形の山登りに基づく進化と、ニッチ構築に基づく環境要因の改変を行った場合における生態系全体の挙動について詳細に解析する。

2. NKES モデル

2. 1 NKES 適応度地形

ある環境におかれた S 種類の生物種から構成される系を考える。図 1 に示すように、現在の環境の状態を構成する要因が、長さ N のビット列 e_i ($i=0, \dots, N-1$) を用いて抽象的にあらわされるものとする。各ビットは、例えば、気温や、食料や巣の有無などを表すものと考えられる。また、各生物種 s_i ($i=0, \dots, S-1$) は N 個の遺伝子を持ち、長さ N のビット列 $g_{i,j}$ ($i=0, \dots, N-1$) で表されるものとする。各遺伝子の適応度は、その種が持つ他の K 個の遺伝子 $g_{i,(j+k) \bmod N}$ ($k=1, \dots, K$) に影響を受けると同時に、 E 個の環境要因 $e_{(j+l) \bmod N}$ ($l=1, \dots, E-1$) にも影響を受けるものとする。具体的には、NKCS モデルと同様に、各遺伝子について、それ自体を含む $K+1$ 個の遺伝子と E 個の環境の状態の可能なすべての組み合わせ (2^{K+E+1} 通り) に対して、区間 $[0, 1]$ の範囲でランダムに値を割り当てるテーブルを事前に用意し、その対応する値を遺伝子の適応度とする。すべての遺伝子の適応度の平均値を生物種の適応度とする。

2. 2 進化とニッチ構築

本モデルでは、各世代において、各生物種が同時に自身の適応度を増加させる方向に、進化もしくはニッチ構築を次のように行うものとする。具体的には、各生物種について、まず、遺伝子列からランダムに 1 ビットを選び、そのみを反転させたときの種の適応度を計算する。次に、環境要因を表すビット列からランダムに 1 ビットを選び、同様にそのみを反転させたときの種の適応度を計算する。前者と後者および現在の場合の適応度を比較し、前者が最も高い場合は遺伝子列中の選んだビットを反転させる進化を採用する。後者が最も高い場合は、環境の状態を表すビット列中の選択したビットを反転させるニッチ構築 (ニッチ構築を行う形質の進化) を採用する。それ以外の場合はビットの反転は行わない。以上のプロセスの決定を、各種が現在の遺伝子と環境の構成について行った後、同時に各プロセスを実行するものとする。

3. 実験結果と考察

3. 1 全体的な傾向

各生物種のもつ遺伝子間の適応度に関する相互作用の強さ (適応度地形の複雑さ) を表すパラメータである K と、各遺伝子が適応度に関して環境要因から受ける影響の強さを表すパラメータである E の条件を変えて実験を行った。図 2a) は、 $N=80$, $S=3$, $K=0 \sim 6$, $E=0 \sim 6$ の条件で 10 万世代の間実験を行った内の最後の 1000 世代での全種の適応度の平均を示したものである。結果は 20 試行の平均である。同図からわかるように、両者の組み合わせによって、適応度の平均は大きく異なり、 K もしくは E のどちらかが比較的小さい場合に適応度が 0.75 を超え、高い値をとることが判明した。特に、 $K=4$, $E=1$ (0.78) の条件、 $K=1$, $E=4$ (0.77) の各条件において、平均適応度にピークが存在することがわかる。

図 2b) は、 K , E の各条件での 20 試行において集団が収束 (どの種も進化およびニッチ構築によって適応度を増加させることができない状態) に到達した割合を示したものである。平均適応度は両者の条件においてほぼ同じであったのに対し、前者の条件での割合は 0.0 と集団は全く収束しない一方で、後者の条件では 0.95 であり、ほとんどの場合において収束することが判明した。

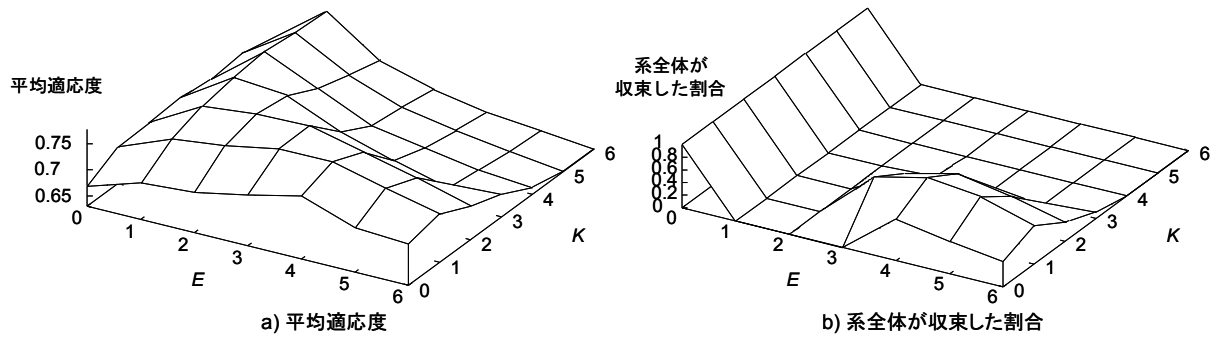


図 2：平均適応度と系の収束に対する K および E の影響

3. 2 $K=4, E=1$ における進化の過程

前節の結果を踏まえ、適応度平均のピークをもたらした、2つの異なる条件における進化とニッチ構築の相互作用に関して詳細に論ずる。はじめに、 $K=4, E=1$ における進化の過程に注目する。この条件においてまず注目すべき点は、ニッチ構築のみを無しにした条件である、 $K=4, E=0$ の場合と比べて平均適応度が高いことである。 $E=0$ の場合、各種は遺伝子のみを用いて適応度地形を高い方向に向かって登るため、平均適応度の低い早い段階で局所最適な状態に到達し、系全体は収束してしまう。一方、 $E=1$ の場合には、それぞれの種は、ニッチ構築によって適応度地形そのものをつくり変えることができる。図 3 はこの条件におけるある試行での平均適応度の推移を示したものである。平均適応度は緩やかに増加し 0.78 付近で振動するが収束はしないことがわかる。このような差が生じる理由は次の通りである。本モデルでは、ニッチ構築はそれを行う種の適応度を高めるだけでなく、他の種の適応度地形も作りかえる働きがある。ここで、HC-evolvability を、各種が反転させることで適応度を増加させることができる遺伝子の割合、NC-evolvability を、各種が反転させることで適応度を増加させることができる環境要因の割合と定義し、図 3 と同じ試行における両指標の推移(図 4)に注目する。同図から、HC-evolvability は急速に低下する一方で、NC-evolvability はある程度の高い値を保ち続けていることがわかる。これは、各種はほとんど適応度地形の局所最適に陥りそうな状況である一方で、他種からのニッチ構築が適応度地形を少しずつ作りかえるために、完全に局所最適に収束してしまう状況が防がれ、高い適応度に到達することを可能にしていることを示している。従って、この条件においては、ニッチ構築は適応度地形の山登りにおける適度な外乱として働いていると言える。

3. 3 $K=1, E=4$ における進化の過程

$K=1, E=4$ の場合、前節での挙動との大きな違いは、ほとんどすべての場合において、系全体が収束したことである。図 5, 6 は、この条件でのある試行の各指標の推移を示したものである。同図から、平均適応度は、初期集団から増減を繰り返した後、約 22,000 世代において 0.78 に収束したこと、また、HC-evolvability と NC-evolvability の推移はほぼ同様であることがわかる。これらは次のような理由によって生じたと考えられる。この条件においては、高い適応度は系全体の収束によってもたらされていると考えられる。この状態が生じるには、HC-evolvability と NC-evolvability が共に 0 になる必要がある。 $K=1$ のとき、NC-evolvability は E の増加に伴って 2 つの異なる影響を受ける。一つは、 E が大きくなるにつれ、自種がニッチ構築によって適応度を増加させにくくなるために、NC-evolvability が低下する傾向をもたらす点である。もう一つは、 E が大きくなるにつれ、他種が行うニッチ構築が自種の適応度地形を大きく改変してしまうために、自種が適応度地形のふもとに引き戻され、NC-evolvability が増加するという点である。 $E=4$ の場合は、両者の影響がちょうどバランスがとれた状況であり、適応度が高い状況で系全体が収束したと考えられる。従って、この条件では、ニッチ構築は平均適応度が高い状態での収束をもたらすような制約として働いていると言える。

4. おわりに

本稿では、ニッチ構築を介した間接的な種間相互作用に関する抽象モデルとして、NKES 適応度地形を提案し、種の地形上の山登りとニッチ構築を用いて、種間相互作用のダイナミクスについて論じた。その結果、系全体の適応性は、各種が登る適応度地形の凸凹の大きさ(K)と各遺伝子の適応性がニッチ構築によって生じる環境の状態から受ける影響の大きさ(E)に大きく依存することが判明した。特に、 K が大きく E が小さい場合

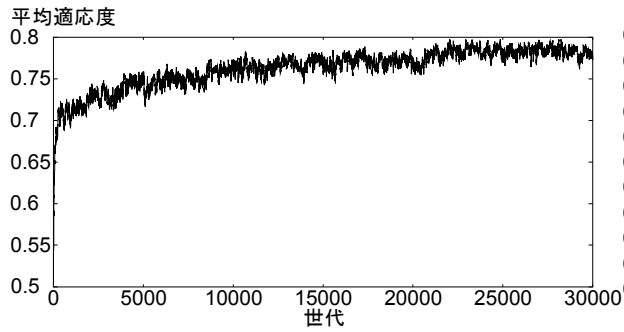


図 3 : $K=4$, $E=1$ の場合の平均適応度の推移

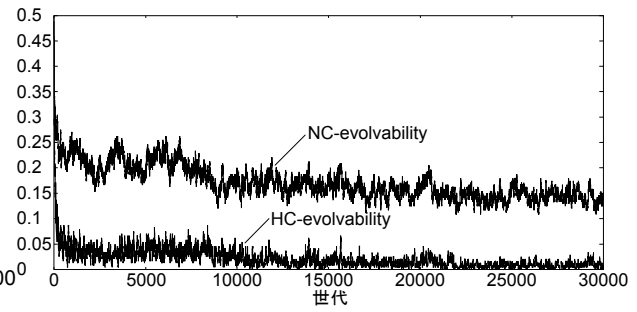


図 4 : $K=4$, $E=1$ の場合の evolvability の推移

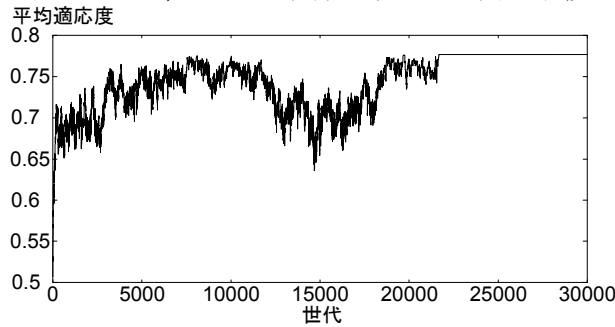


図 5 : $K=1$, $E=4$ の場合の平均適応度の推移

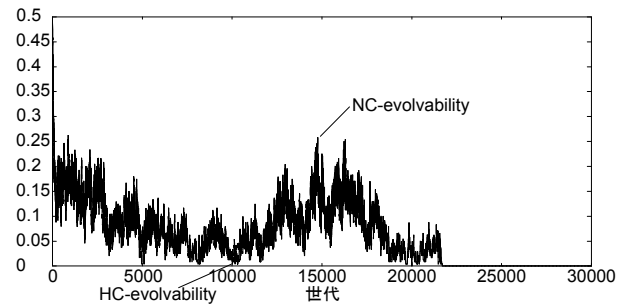


図 6 : $K=1$, $E=4$ の場合の evolvability の推移

には、ある種のニッチ構築が他種の進化過程(適応度地形上の山登り)に対する適度な外乱として働くこと、 K が小さく、 E が大きい場合には、ニッチ構築の影響が、平均適応度が高い状態での系の収束をもたらす制約として働くことが明らかになった。

本モデルは、生物種の進化プロセスを想定したものであるが、適応システム一般における間接的な相互作用に関する抽象モデルと見なすことができる。進化的計算や学習などの適応システムの工学的応用を狙った場合、実世界において複数のシステムが同じ環境に存在し、相互に影響を与える状況が想定できる。このとき、本研究は、各システムが解決すべき問題の難しさと、その問題の環境への依存度に応じて、システム群全体の適応性が大きく影響を受けることを示唆するものである。今後の展開として、各パラメータの影響のより詳細な解析や、種と環境間の関係自体の進化などを予定している。

参考文献

- [久保 in press] 久保和紀, 鈴木麗璽, 有田隆也: 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, 2005 年度 人工知能学会全国大会 (第 19 回) 予稿集 (in press).
- [Kauffman 93] Kauffman, S.: *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, Oxford University Press (1993).
- [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*, 9: pp293-316 (1996).
- [Odling-Smee 88] Odling-Smee, F. J.: Niche Constructing Phenotypes, Plotkin, H. C. (ed), *The Role of Behavior in Evolution*, pp. 73-132, MIT Press (1988).
- [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).
- [Suzuki 05] Suzuki, R. and Arita, T.: Evolution and Niche Construction in NKES Fitness Landscape, *Proceedings of the 10th International Symposium on Artificial Life and Robotics*, pp493-496 (2005).
- [Suzuki in press] Suzuki, R. and Arita, T.: How Niche Construction Can Guide Coevolution, *Proceedings of the Eighth European Conference on Artificial Life (ECAL2005)* (in press).