

進化とニッチ構築の相互作用における空間的局所性の影響

*鈴木 麗瑩

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ことが明らかになっている。本研究は、ニッチ構築が及ぶ範囲に関する空間的な局所性、および、ニッチ構築が及ぼすそれを行う個体への影響の仕方(正または負)が、系全体の挙動にどのような自明でない進化のシナリオをもたらすかを明らかにすることを目的とする。そのため、Nowak らの空間版囚人のジレンマゲームにおける戦略の進化モデルに、ニッチ構築形質の進化を導入した抽象モデルを構築し、実験を行った。その結果、次のことが明らかになった。1) 協調者が正のニッチ構築、負のニッチ構築を行う場合どちらにおいても、局所性が高いほど協調行動の創発が促進された。2) 正のニッチ構築の場合には、局所性が高いほどニッチ構築を行う形質の集団への侵入が容易となり、局所性が全くない場合には選択が生じなかった。3) 一方、負のニッチ構築を行う場合には、逆に局所性が低いほど、ニッチ構築を行う形質が集団中を占める割合が高くなり、特に、局所性が全くない場合でも選択される傾向があった。また、この現象は、負のニッチ構築遺伝子の頻度と集団全体の挙動との相関によって生じることも判明した。

1. はじめに

あらゆる生物は環境から受ける選択圧によって進化するだけでなく、その生態的活動を通して環境条件に影響を与えることで、選択圧そのものを改変しつつ生きてきた。近年、この過程は“ニッチ構築(niche construction)”^{4, 5)}と呼ばれており、太古の地球における大気組成の変化や、微生物による土壌の化学組成の改変、動物による巣作り、人間による文化的活動など、生物進化のあらゆる時代とレベルにおいて重要な役割を果たしてきたことが明らかになっている。従来、このような生物と環境との相互の関係は生態学において論じられてきたが、一部の単純な状況設定における解析的研究²⁾をのぞいて、ニッチ構築形質の進化に主眼をおいた研究はわずかであった。

あるニッチ構築を引き起こす形質の進化の過程を考える上で、そのニッチ構築がもたらす効果に関して注目すべき重要な要素が2つある。一つは、その影響がどれくらいの範囲まで及ぶかという局所性である。例えば、クモの巣は、多くの場合それを張ったクモの適応性に影響を与える一方で、植物による二酸化炭素の吸収と酸素の放出は、地球全体の大気組成を決める極めて大規模なニッチ構築であると言える。もう一つは、ニッチ構築を行う個体自身の適応性を増加させる正のニッチ構築であるか、逆に減少させる負のニッチ構築であるかである。多くの場合、進化的に得られたニッチ構築は正であるが、中には植物による自家中毒⁶⁾(同種が土壌に放出する化学物質によって発芽や成長が抑制される現象)など、負のニッチ構築と呼べるものも存在する。

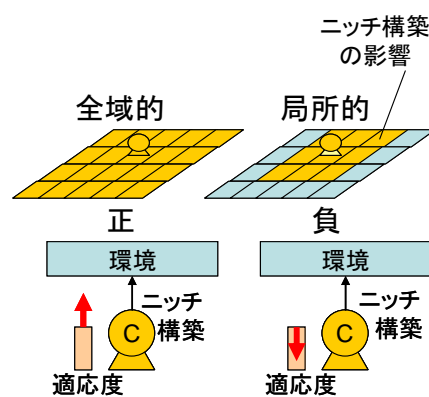


図1: ニッチ構築の持つ特性

これら2つの要素に注目すると、ニッチ構築形質の進化について、いくつかの自明でない問いが浮かんでくる。例えば、ニッチ構築を行う個体自身の適応性を増加させる正のニッチ構築を行う形質は、その影響が自身の近傍にのみ及ぶ場合には、その侵入を容易に想定することができる。しかし、その(適応度

を上げる)影響が全域的で他個体にも等しく及ぶ場合には、ニッチ構築を行った個体とそうでない個体の間で適応度増加に関して差が生じず、結局ニッチ構築形質に選択圧が生じない場合がありうるのではないか。また、そもそも、自身にとって不利に見える負のニッチ構築を行う形質が進化の過程で安定に存在しうるのはどのような状況であろうか。

従来、全域的^{2, 7, 8)}、もしくは、局所的¹⁰⁾なニッチ構築のみを扱った研究は存在したが、異なる局所性の大きさを用いた進化の過程の比較は十分なされていなかった。そこで、本研究は、ニッチ構築が及ぶ範囲に関する空間的な局所性、および、ニッチ構築による影響の仕方(正または負)が、系全体の挙動にどのような自明でない進化のシナリオをもたらすかを明らかにすることを目的とする⁹⁾。そのために、Nowakらの繰り返し空間版囚人のジレンマゲームにおける戦略の進化モデル³⁾に、ニッチ構築形質の進化を導入した抽象モデルを構築した。

2. モデル

具体的には、次のモデルを構築した。 $W \times W$ の2次元トラス状セル平面(図1)を考える。各セルには個体が1体ずつ配置される。各個体 i は、1回きりの囚人のジレンマゲームにおける戦略 gs_i (協調=1、もしくは、裏切り=0)を遺伝子として持つと同時に、ニッチ構築に関する遺伝子 gn_i (ニッチ構築を行う=1、もしくは、行わない=0)を持つ。ただし、本研究では、正および負のニッチ構築の影響を明確にして議論するために、協調者のみにおいてニッチ構築に関する形質が発現するものとする。

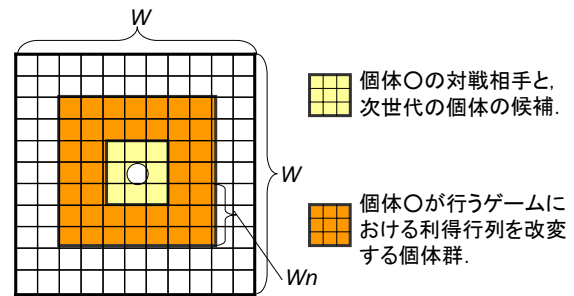


図2：環境と個体の近傍

各セル i には環境の状態をあらわす値 R_i があり、その値は式(1)で決められるものとする。これは、 R_i が W_n で決められる近傍の範囲におけるニッチ構築を行った個体の割合であることを示している。

各個体 i は、表1で決められる利得行列を用いて、自身のセルの周囲8近傍に存在する個体とゲームを行い、その平均得点を適応度とする。協調者同士が対戦した際に得られる利得にある項からわかるとおり、係数 α が正の場合には R_i が大きいほど協調者にとって有利であるため、協調者によるニッチ構築は正となる。逆に、 α が負の場合には、 R_i が大きいほど協調者にとって不利となり負のニッチ構築となる。各個体の適応度を算出した後、次の進化操作を行う。各セルの個体について、周囲8近傍の個体の内、自身の適応度より高い適応度を持つ個体が存在する場合、次世代において注目するセルを占める個体を、近傍内で最も適応度が高い個体で置き換えるものとする。その後、すべての個体すべての遺伝子について、確率 p_m で突然変異(ビットの反転)が生じるものとする。

表1：利得行列

	C	D
C	$R + \alpha R_i$	S
D	T	P

$$R_i = \frac{1}{(2W_n + 1)^2} \times \sum_{i \in \text{neighbors}(i)} gn_i \times gs_i \quad (1)$$

$\text{neighbors}(i)$: 近傍の $(2W_n + 1)^2$ 個体

3. 実験結果の概要と考察

ニッチ構築が正か負かを定める係数 α が正の場合(0.3)、負の場合(-0.3)それぞれについて、 W_n を1~25まで変えながら、実験を5000世代×20試行ずつ行ったときの、協調遺伝子の割合の平均と、ニッチ構築遺伝子の割合の平均を示したのが、図3である。なお、協調戦略を持つ個体中におけるニッチ構築遺伝子を持つ個体の割合は、集団全体におけるニッチ構築遺伝子を持つ個体の割合とほぼ同様であった。その他のパラメータには、 $W=51, R=1, P=S=0, p_m=0.0015, T=1.62$ を用いた。

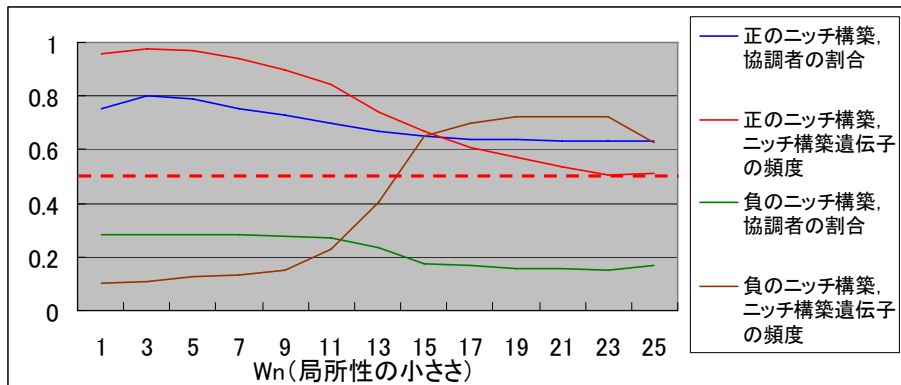


図 3：ニッチ構築の正負とその局所性の大きさが及ぼす協調，ニッチ構築遺伝子の割合への影響

同図から次のことがわかる。まず，協調者が正のニッチ構築を行う場合，負のニッチ構築を行う場合どちらにおいても，局所性が高い (W_n が小さい) ほど協調行動の創発が促進されることがわかる。

次に，正のニッチ構築の場合には，局所性が高いほどニッチ構築を行う遺伝子が集団中に広まる傾向があった。これは，本モデルでは，局所性が高いほどニッチ構築が自分自身に与える影響が強く，協調し合った場合の利得が高くなることで協調者の強固なクラスタをつくる結果，集団中に広まったためである (図 4, $W_n = 1$)。 W_n が大きくなるに従い，正のニッチ構築の影響が他の個体にも及ぶため，ニッチ構築遺伝子の頻度は低下し，完全に局所性がない場合にはニッチ構築遺伝子の頻度はほぼ 0.5 になった。これはニッチ構築遺伝子に対して選択圧が全く生じなかったことを示している (図 4, $W_n = 25$) (ただし，我々は，ニッチ構築の影響は全域的だが異なる設定において，ニッチ構築遺伝子とニッチ構築によって適応度が決まる遺伝子との相関が高まることで一時的にニッチ構築遺伝子が広まる現象が生じることを確認している¹⁾)。

一方，負のニッチ構築の場合， W_n が小さい場合には，ニッチ構築を行う個体自体に対する負の影響が強すぎるため，ニッチ構築遺伝子は集団中に広まりにくい傾向があることがわかる (図 5, $W_n = 1$)。 W_n が増加するに従い，ニッチ構築遺伝子の頻度は少しずつ増加し， $W_n = 7$ 付近では負のニッチ構築によって他の協調者のクラスタとの干渉を避けて安定して存在し続ける負のニッチ構築を行う協調者のクラスタが出現した (図 5, $W_n = 7$)。

最も注目すべき点は， W_n が 15 以上の場合，ニッチ構築遺伝子の頻度が 0.5 を超えた点である。これは，適応度を下げる効果を持つ負のニッチ構築遺伝子を持つ個体がより選択される傾向があることを示している (図 5, $W_n = 25$)。解析の結果，この現象は，負のニッチ構築を行う個体の頻度の増減と系全体の特性の変化との関係によって生じている事が判明した。負のニッチ構築を行う個体が増えると，協調し合った場合の利得が下がるために，集団中に占める協調者の割合が減少する。この意味で負のニッチ構築はそれを行う個体の増加を制限する。しかし，逆に，負のニッチ構築を行う個体が減少した場合，協調者の得る利得が増えることで，協調者全体の割合が増加する傾向がある。これは，負のニッチ構築を行う個体が絶滅せず，あまりに少なくなりすぎないように調節する働きがあると言える。一方，ニッチ構築を行わない協調者にとっては，このような仕組みは存在しない。さらに，一端負のニッチ構築を行わない個体が絶滅した場合には，協調者の得る利得の減少によって突然変異で生じた協調個体が侵入しにくくなるため，そのような状態が長く続く傾向がある (図 5, $W_n = 25$)。以上の結果，負のニッチ構築を行う個体の頻度が高い状況が長い間続くと同時に，一端減少しても少なくなりすぎず，頻度の高い状態に戻る事が繰り返されたと考えられる。

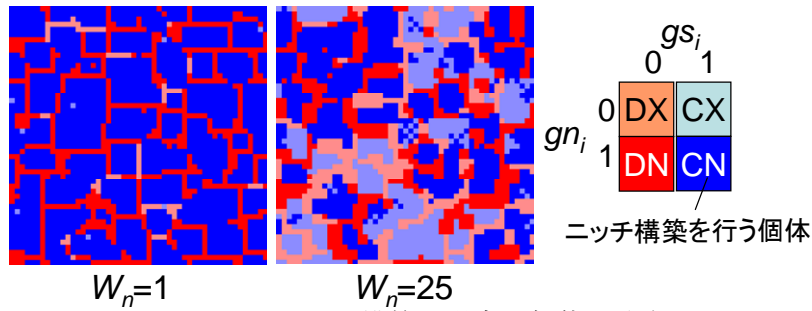


図 4：正のニッチ構築の場合の個体の分布

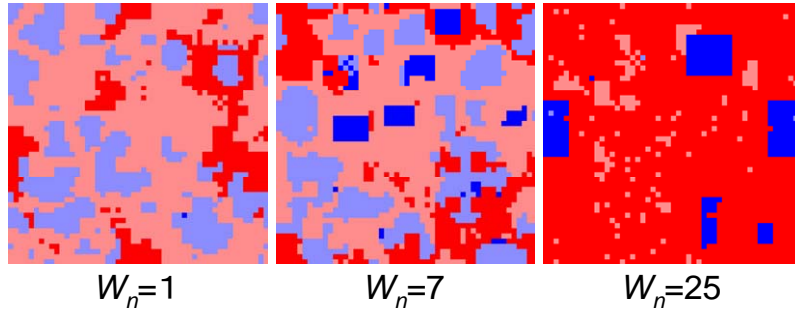


図 5：負のニッチ構築の場合の個体の分布

4. おわりに

ニッチ構築の持つ局所性とその効果の正負に注目して、ニッチ構築の自明でない進化ダイナミクスについて論じた。特に、局所性が高い負のニッチ構築を想定した場合、個体そのものの適応性を下げるともかわらず、集団中を多く占める傾向を示したのは興味深いと言える。

本研究から得られた知見は生物学的だけでなく工学的にも重要な知見であると考えている。例えば、進化ロボティクスなどにおいて協調的なタスクを行う集団を設計する場合、環境と相互作用することで生じる環境の改変が多かれ少なかれ適応の過程に影響する場合があります。上記のシナリオは、もし協調的に振る舞う一方で、環境を全域的に改変しタスクの効率を悪くしてしまうような個体が存在した場合、環境に悪影響を及ぼさない協調的な個体が存在したとしても、前者が集団中を占めてしまう場合があることを示唆している。今後の展開として、より具体的な問題設定における進化とニッチ構築の相互作用について議論したいと考えている。

参考文献

- 1) 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, 人工知能学会全国大会 (第 19 回) 論文集, 2F2-03, pp. 1-4 (2005).
- 2) 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: 293-316 (1996).
- 3) Nowak, M. A. and May, R. M.: Evolutionary Games and Spatial Chaos. *Nature*, 359: 826-829 (1992).
- 4) Odling-Smee, F. J.: Niche Constructing Phenotypes, Plotkin, H. C. (ed), *The Role of Behavior in Evolution*, pp. 73-132 (1988).
- 5) Odling-Smee, F. J., Laland, K. N. and Feldman, M. W.: *Niche Construction -The Neglected Process in Evolution-*, Princeton University Press (2003).
- 6) Singh, H. P., Batish, D. R., and Kohli, R. K.: Autotoxicity: Concept, Organisms, and Ecological Significance, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18:757-772 (1999).
- 7) Suzuki, R. and Arita, T.: Evolution and Niche Construction in NKES Fitness Landscape, *Proceedings of Tenth International Symposium on Artificial Life and Robotics*, pp. 493-496 (2005).
- 8) Suzuki, R. and Arita, T.: How Niche Construction Can Guide Coevolution, *Proceedings of the Eighth European Conference on Artificial Life (ECAL2005)*, pp. 373-382 (2005).
- 9) Suzuki, R. and Arita, T: How Spatial Locality Affects the Evolution of Niche Construction, *Proceedings of Artificial Life X* (in press).
- 10) Taylor, T.: Niche Construction and the Evolution of Complexity, *Proceedings of Artificial Life IX*, pp. 375-380 (2004).