

ニッチ構築は共進化にいかに関与するか

鈴木 麗瑩, 有田 隆也

名古屋大学 大学院情報科学研究科

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。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解析を行った。その結果、遺伝子間の相互作用の強さと、ニッチ構築が遺伝子の適応度に与える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。

How Niche Construction Can Affect Coevolution

Reiji Suzuki and Takaya Arita

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 clarify the interactions between evolution and niche construction by focusing on non-linear interactions between genetic and environmental factors shared by interacting species. We constructed a new fitness landscape model termed the NKES model by introducing the environmental factors and their interactions with the genetic factors into Kauffman's NKCS model. The evolutionary experiments were conducted using hill-climbing and niche-constructing processes on this landscape. Results have shown that the average fitness among species strongly depends on the ruggedness of the fitness landscape (K) and the degree of the effect of niche construction on genetic factors (E). Especially, we observed two different roles of niche construction: moderate perturbations on hill-climbing processes on the rugged landscapes, and the strong constraint which yields the convergence to a stable state.

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は巣づくりである。アリのアリ塚、ビーバーのダム、クモの巣など、多くの種は巣を作る。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、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、ニッチ構築の影響が、世代を超えて伝わる場合もある。例えば、ミズなどの地中に住む動物達は、穴掘り行動を通して土壌の構造やそこに存在する化学物質の構成を改変する。この影響は長い世代を通して蓄積され、将来の世代の集団に、以前とは異なった選択圧をもたらすことになる。このようなニッチ構築による環境への影響の蓄積は、生態継承(ecological inheritance)と呼ばれ、生物は、遺伝的要因に加えて、このような環境要因の変化も世代間で伝達していると言える。ニッチ構築は、バクテリアによる有機物の分

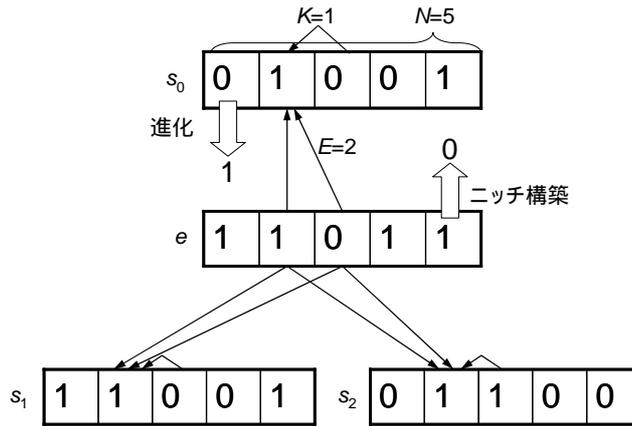


図 1 : NKES モデル ($N=5, K=1, E=2, S=3$)

解や、植物一般に見られる酸素の生成、動物の巣作り、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]。また、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 05]。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。

一方、ニッチ構築は、環境を共有する他の種の進化の過程にも影響をもたらすという点において、共進化の過程にも大きく関係してきたと言える。アリとアリクイの関係など、ある種のニッチ構築が他の種の進化に影響する例は数多く存在する。例えば、ある種の鳥は自分の巣作りにクモの巣の糸を利用する。また、前述のミズの穴掘りなどは、土壌をかき混ぜることによって、微生物や植物の生育にとって異なる環境を創り出す。にもかかわらず、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、一般的な知見を得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 05a, 05b]。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する。

2. モデル

2.1 NKES 適応度地形

環境を共有する S 種類の生物種から構成される系を考える。図 1 は、 $N=5, K=1, E=2, S=3$ の場合を図示したものである。同図が示すように、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 個の遺伝要因を持ち、図 1 のように長さ N のビット列 $g_{i,j}$ ($i=0, \dots, N-1$) で表されるものとする。

各遺伝要因の適応度は、その種が持つ他の K 個の遺伝要因 $g_{i,(j+k) \bmod N}$ ($k=1, \dots, K$) に影響を受けると同時に、 E 個の環境要因 $e_{(l+1) \bmod N}$ ($l=1, \dots, E-1$) にも影響を受けるものとする。具体的には、

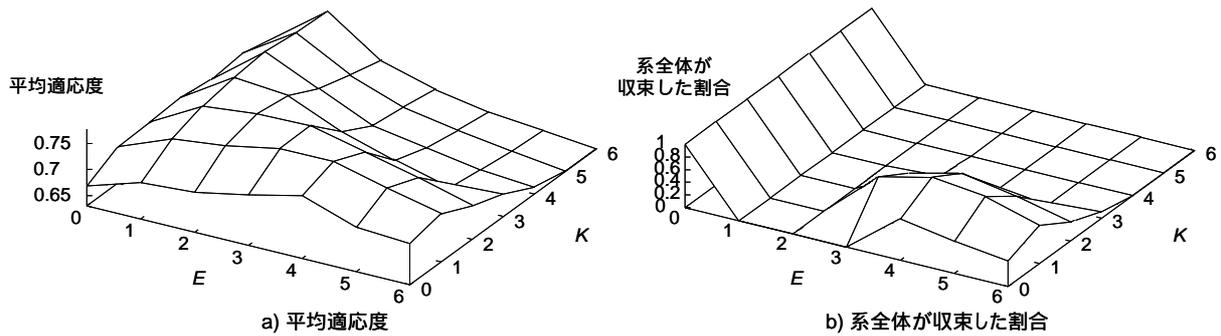


図 2：平均適応度と系の収束に対する K および E の影響

NKCS モデルと同様に、各遺伝要因について、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要因の適応度とする。また、すべての遺伝要因の適応度の平均値を生物種の適応度とする。図 1 の細い矢印は各種の 2 番目の遺伝要因 ($g_{1,j}$) の適応度が、どの他の遺伝子および環境要因から影響を受けるかを表している。

2.2 進化とニッチ構築

本モデルでは、各世代において、各生物種が自身の適応度を増加させる方向に、進化、ニッチ構築、もしくは、何もしない内のいずれかを同時に行うものとする。具体的には、各生物種について独立に、次の手順で行うプロセスを決定する。

まず、遺伝要因の列からランダムに 1 ビットを選び、それのみを反転させたときの種の適応度を計算する。次に、環境要因の列からランダムに 1 ビットを選び、同様にそれのみを反転させたときの種の適応度を計算する。前者は現在の環境に適した遺伝子構成への種の進化、後者は現在の遺伝子構成をより適応的にするニッチ構築を行う形質の進化に相当する。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、各種が現在の遺伝要因と環境要因の構成について行った後、同時に各プロセスを実行する。

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要因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、各遺伝要因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 100,000 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。各値は 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 の各条件において、行った 20 試行のうち、集団が収束した状態 (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。平均適応度は前述の両者の条件においてほぼ同じであったのに対し、前者の条件での収束の割合は 0.0 であり集団は全く収束しないのに対し、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。

3.2 $K=4$, $E=1$ の場合における進化の過程

前節の結果を踏まえ、平均適応度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、図 2a) からわかるとおりニッチ構築のみを無にした条件である、 $K=4$, $E=0$ の場合と比べて平均適

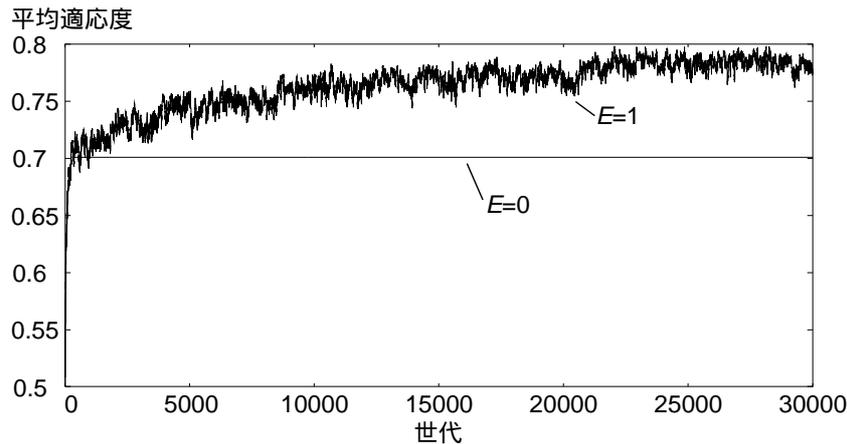


図 3 : $K=4$, $E=1$ の場合の平均適応度の推移

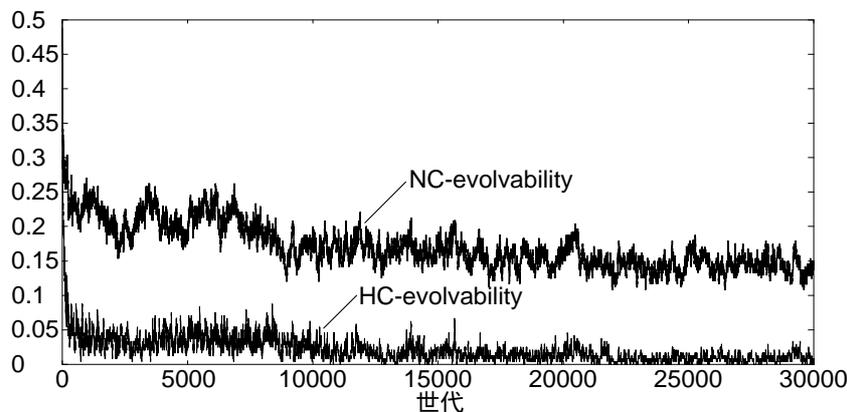


図 4 : $K=4$, $E=1$ の場合の evolvability の推移

応度が高いことである。 $E=0$ の場合、ニッチ構築は全く行われないため、各種は遺伝子の変異のみを用いて適応度地形を常に高い方向に向かって登る。そのため、図 2b) が示すように、各種は局所最適な状態に到達し、系全体が収束してしまう。図 3 は、 $K=4$, $E=0$ または 1 の条件における、ある試行での初期 30,000 世代の平均適応度の推移を示したものであり、 $E=0$ の場合には、実際に極めて早い段階で系全体が収束することがわかる。

一方、 $E=1$ の場合、図 3 から、振動を伴いながら平均適応度が緩やかに増加し、0.78 付近で細かく振動し続けることがわかる。ここで、進化とニッチ構築の両プロセスが集団全体の挙動に与える影響を把握するために、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する。図 4 は、図 3 と同じ試行における両指標の全ての種での平均の推移である。同図から、HC-evolvability は急速に低下していることがわかる。これは、各種は複雑な適

応度地形 ($K=4$) において、局所最適に陥る直前の状況が続いていることを示している。一方、NC-evolvability は比較的高い値を保ち続けている。

$E=1$ の場合、それぞれの種は、ニッチ構築で環境要因を変更することによって適応度を増加させることができると同時に、環境要因の改変が他の種の遺伝子の適応性を変える働きがあり、NC-evolvability の維持は、後者の影響によるものと考えられる。これには、各種が登る適応度地形を少しずつ作りかえる効果があるために、 $K=4$ という複雑な適応度地形において急速に局所最適に収束してしまう状況が回避され、振動を伴いながらもゆっくりと高い適応度に到達することを可能にしていると考えられる。

以上を踏まえると、この条件では、ニッチ構築は複雑な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うことができる。

3.3 $K=1$, $E=4$ の場合における進化の過程

次に、集団全体に高い適応度をもたらしたもう一つの条件である、 $K=1$, $E=4$ の場合の挙動について解析する。

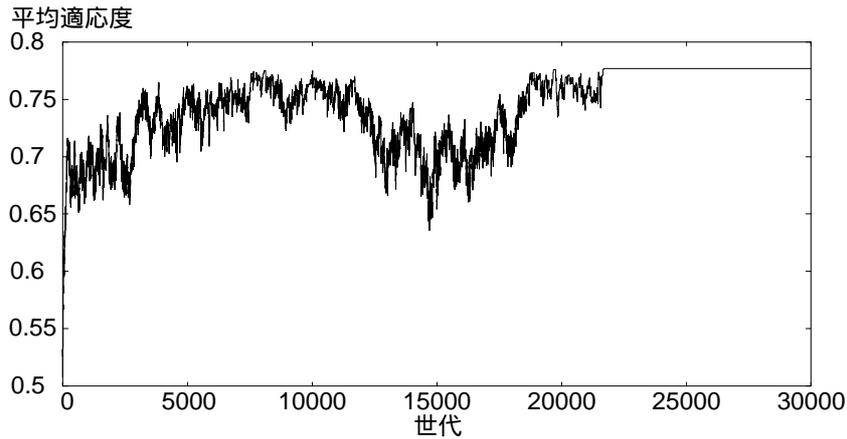


図 5 : $K=1$, $E=4$ の場合の平均適応度の推移

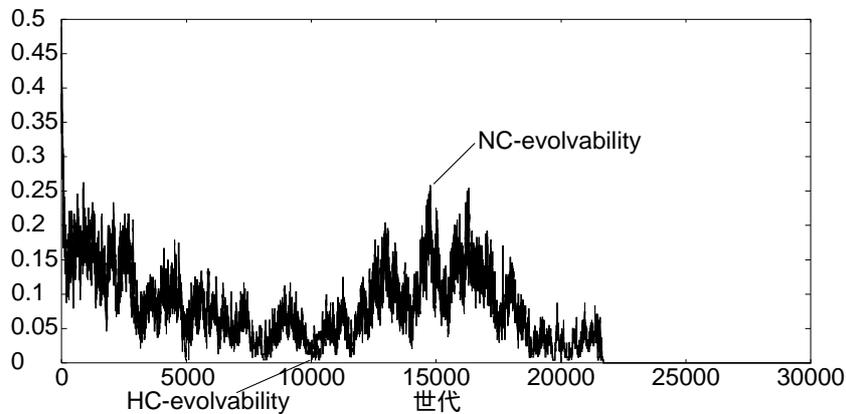


図 6 : $K=1$, $E=4$ の場合の evolvability の推移

この条件での挙動と前節の条件での挙動との大きな違いは、ほとんどすべての試行において系全体が収束したことである。図 5, 6 は、この条件である試行における初期 30,000 世代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、もしくは、HC-evolvability が若干小さい状況であることがわかる。

これらの挙動は次の理由によって生じたと考えられる。この条件では、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。図 7 は $K=1$, $E=1, 2, 6$ の各条件における NC-evolvability の推移の例を示したものである。同図から、NC-evolvability は、 $E=2$ の場合の方が $E=1$ の場合に比べて小さい値で推移することがわかる。これは、一般的な NK 適応度地形において K が大きいほど局所最適に陥り易いのと同

様に、 E が大きいほど環境要因と遺伝要因の相互作用が大きくなるために、ニッチ構築によって適応度を増加させにくくなるためである。

しかし、 $E=6$ の場合が示すように、 E がさらに大きい場合は NC-evolvability は高い値で振動する傾向がある。これは、 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あまりに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るからである。 $E=4$ の場合は、これらの影響がちょうどバランスがとれた状況であり、適応度が高い状態で系全体が収束したと考えられる。

以上から、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制約として働いていると言える。

4. おわりに

本論文では、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進化実験を行った。その結果、

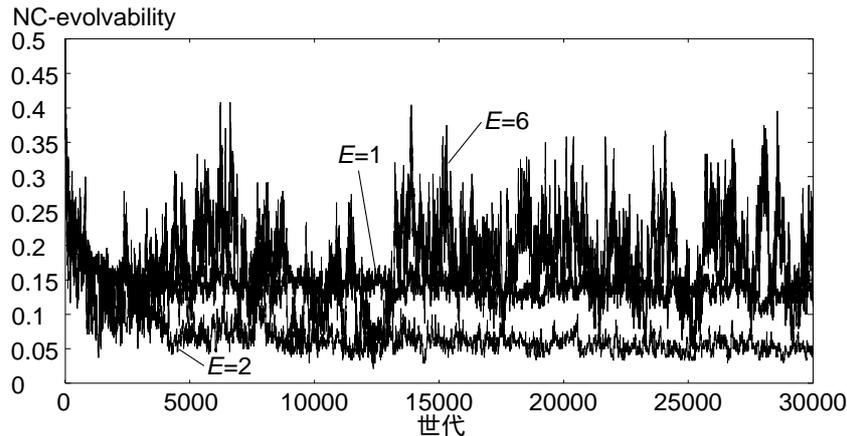


図 7: $K=1$, $E=1, 2, 6$ の場合における NC-evolvability の推移

系全体の適応性は、遺伝要因間の相互作用の強さ(K)と各遺伝要因の適応性がニッチ構築によって生じる環境の状態の変化から受ける適応度への影響の大きさ(E)の組み合わせに大きく依存することが判明した。特に、系全体に高い適応度をもたらす 2 つの条件において、ニッチ構築が果たす役割が大きく異なることは注目すべき点と言える。具体的には、 K が大きく E が小さい場合には、ある種のニッチ構築が他種の進化過程における適度な外乱として働いて局所最適に陥るのを防ぎ、また、 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強い制約として働くことが明らかになった。

自然界には、ニッチ構築に基づく様々な共生的・協調的關係が存在している。例えば、ある種のアリはアカシアの木と共生的な環境を持っている。アリは苗木や害虫を駆除する代わりに、アカシアの木から蜜や住居の提供を受ける。また、昆虫が花の蜜を集める際に受粉を促進するのはよく知られることである。このような共生的關係では、生物種同士はニッチ構築を介して強く結びついていると言える。この意味において、前述の 2 つの条件における後者の過程は、このような共生的關係の創発に示唆を与えるものと言える。

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もできる。例えば、進化的計算や学習などの適応システムの工学的応用を想定した場合、実世界において複数のシステムが環境を共有し、環境との相互作用を介して相互に影響を与えることが考えられる。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、種と環境間の關係自体の進化などを予定している。

参考文献

- [久保 05] 久保和紀, 鈴木麗壘, 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, 2F2-03, pp. 1-4 (2005).
- [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 05a] 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 05b] 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).