

伝えられるもの／伝えられぬもの

— 生態系レベルの遺伝について —

東京大学広域システム科学 池上高志¹

Abstract

生態系レベルの遺伝現象を、レプリケーター方程式に突然変異のダイナミクスをくっつけたシステムをもとに議論する。ここでは特にアトラクターを複数持つレプリケーター系について特に複数の変数（表現型）が集団を占有してしまうアトラクターが、それが押さえ込んでいる小数の表現型によって安定性の舵をとられてしまうこと示す。これらの舵とり表現型は、他の表現型とのやりとりの中立性で特徴づけられる。この舵とり表現型は、生態系における KeyStone species に対応し、1) 生態系をまるごと複製するための閾値や 2) 組合せ的変異の仕組みを与えることがわかってきた。

1 Introduction

群のレベルの淘汰と進化が近年調べられている [1] が、土壌と水の中の微生物の生態系に関し、システマティックに面白い結果が得られている。Swenson ら [2] は、選択実験を行なうための人工的な淘汰対象となる「ユニット」を土や水の生態系に対してつくり、そのユニットをあたかも個体のようにみ立てて、交配（ユニット同志の掛け合わせ）や変異を行なった上で、あるマクロな基準（pH や表面上の植物のマスなど）をもとに選択する。これを「親」ユニットとして繰り返し行なうことで生態系の複製実験を行なった。

細胞レベル、あるいは個体レベルの複製とは異なり、生態系は自分の形質を伝える遺伝子を持っていないと考えられる。したがって生態系の複製は成立しえないかに思われる。しかし実際には、Swenson らが示したようにある一定期間、ある形質が複製され、遺伝するようにみえる。

遺伝子がないために見られるこの生態系のマクロな形質の「何が伝わり何が伝わらないか」の安定性は、生態系を形作る微生物のネットワークによって決められていると考えられる。実際横山 [3] はこの関係に注目し、微生物ネットワークのトポロジカルな変化が、土壌の形質の変化、特に連作障害なんかと関係があると論じている。

生態系では、そのマクロな形質をたとえその形質が選択されるべきものであっても、伝えることは難しい。しかし、完璧な複製子はまた進化もできないという意味において [4]、複製の不安定性という性質は進化全体にとってむしろ好ましいものともなりうる。複製子がつべき不完全にしか複製できないという形質そのものを複製していく能力のことを進化可能性 (evolvability) と呼ぶとき、生態系の中では、この進化可能性という性質はどのような形で保持されうるものなのか。以下でレプリケータ力学系のモデル実験をもとに、いくつかの表現型の取り除きによるアトラクターのスイッチング現象、を考察し、最後にこの複製と進化可能性の問題を考えてみたい。

¹E-mail: ikeg@sacral.c.u-tokyo.ac.jp

2 レプリケーターダイナミクス

レプリケーター方程式はもともと Maynard Smith [5] らによって提案され、この研究会の焦点となっているモデル方程式である。表現型の相対的な頻度数が時間とともにどのように変化するかを扱う基礎方程式のひとつとなっている。これはゲーム論の進化的理解などに貢献し (see e.g. Hofbauer [6])、その特異な力学系的な面白さも注目されている [7]。ここでの研究は、最近時田と安富によって行なわれたしきい値を設けたレプリケーター系の研究 [8] と関係がある。表現型の相対頻度がある値を下まわると、その表現型をシステムから取り除く。こうすることでシステム内の表現型の数は減っていくが、いろいろな初期値や初期の表現型の数に限らず、最終的に落ち着く表現型の分布はある安定なものを示すことがわかった。そのかわりに、システムのダイナミクスの多様さも失われてしまうのは気になるところである。

我々はかわりに、レプリケーター系に変異のダイナミクスを加えたものを考える。こうすることで系は表現型を失うことなく、自然な頻度数の下限がもたらされることになる [9, 10]。変異は、例えば次のような形で導入される。

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left(\sum_j a_{ij} x_j - \sum_k \sum_j x_k a_{kj} x_j \right) - \mu x_i + \frac{\mu}{N-1} \sum_{j \neq i} x_j. \quad (1)$$

where $\sum x_i = 1$.

ここで最初の 2 項が、集団内部の平均適応度との差に比例した頻度の時間当たりの増加速度を表し、残りが他の表現型へと変異する速度と変異してくる速度である。変異はすべての異なる表現型間で起こり、その係数は μ である。この μ と、相互作用行列の強さ $\{a_{ij}\}$ がこの方程式のパラメーターである。これらと初期値の選び方が到達可能なアトラクターの種類を決定する。

3 優勢、劣勢および中立的な表現型

どのアトラクターにおいても固定点を除き、ほとんどの表現型の相対頻度は、いっばんにゆるされる下限から $O(1)$ まで変化することが多い。したがってレプリケーター系では、特殊な場合を除いて 1 型だけが集団を独占することはなく、他の型によってその地位を奪われてしまう。しかし、相互作用と変異の係数をうまく選ぶと次のような構造を持つレプリケーター系をつくることが可能である。

(1) 異なる種類のアトラクター (固定点、準周期、カオス) の共存。(2) そのアトラクターでは複数の型が集団を占有する。(例えば Fig. 1 の左側の図)。

これらのアトラクターの安定性は、かならずしも相対頻度の大きな表現型によって決められるわけではない。実際、相対頻度の大きなものだけを残し、ある値以下のものをシステムから除去すると、アトラクターが不安定化する場合があることが分かる。一般に、定常的な独占する表現型をもたない準周期のアトラクターは、安定に複製できる下限を実効的にもたない。しかしカオスアトラクターの場合には下限があるようだ。しかしその場合でも安定に複製できる下限は独占しているものの頻度よりもずいぶん下になる。

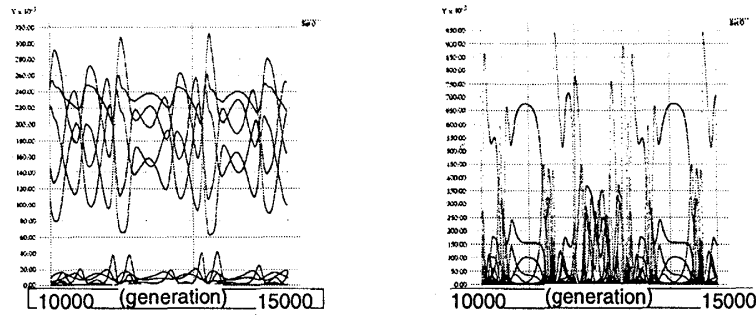


Figure 1: 表現型の相対頻度の時間発展、左がカオスで右が準周期。異なる初期条件により出現する。変異率は $\mu = 0.0125$ で a_{ij} は $(-2.5, 2.5)$ からランダムにアサインする。このパラメータ値（相互作用と変異の大きさ）を以下の議論では採用。

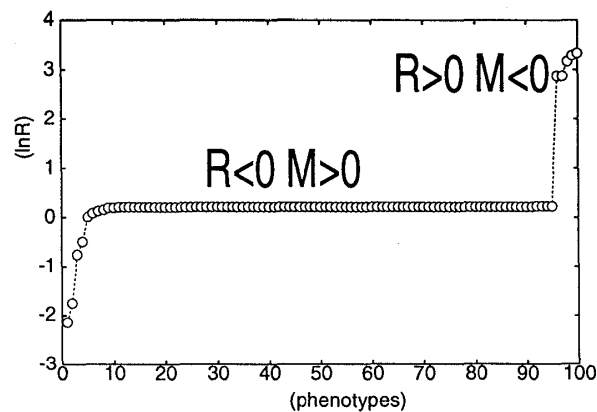


Figure 2: 相互作用による増殖率への寄与 (R) の絶対値を $\log$ スケールで大きい順に 10000 世代で平均して表す。これは Fig. 1 のカオス状態に相当するものである。

そこで、各表現型の系全体の安定性への貢献度を特徴付ける。そのひとつの方法が、各表現型の増殖率への他の表現型からの寄与 (R) と、突然変異を介した寄与 (M)、の時間平均である。相対頻度の増殖率だから発散してしまうことはない。このため増殖率は時間平均してゼロになっていなくてはならない ($R + M = 0$)。しかし各項が独立にゼロになる必要はない。実際、独占的な表現型は ($R > 0, M < 0$) で特徴づけられ、劣勢な表現型は ($R < 0, M > 0$) で特徴づけられる。これは R と M の定義からほぼ納得のいくものである。一方中立的な型は R, M ともにその絶対値の小さなものとして特徴付けられる。実際時間平均の中身をみると、中立的な型は、各時点で M も R もともに符号を何度も変えていることが分かる。図2で左端に現れてくるのが中立的な表現型のグループである。この中立的なグループは集団において独占的となることはないし、その相対頻度は独占している型の数パーセントにもなる。しかしこれらの中立的な型が、あたかもこのシステムのパラメータであるかのように系の安定性をコントロールする。この中立的なグループも一緒に複製することで、アトラクターも安全に複製できる。という意味でこの中立的なグループは、生態系の中において遺伝子的であるということが出来る。

4 中立的な表現型による制御

中立的なグループの影響をより詳しく調べるために、中立的なグループのメンバーを選択的に取り除いた場合、システムがどう振る舞うかをみてみたい。この場合も図1のカオスアトラクターに対して考察する。中立的なグループは除かれても、突然変異の項によってすぐにシステム内に復帰する。これは時田・安富モデル [8] との大きな違いである。しかし、先程書いたようにアトラクターそのものは一定の遷移時間を経たあと別のものに遷移してしまうことがある（図3を参照）。各中立的な表現型がアトラクターのスイッチングに及ぼす影響はその中立性の強さ（つまり絶対値の小ささ）と関係している。

中立的なグループを同時にいくつか取り除いた時には、さらに「組合せ的な」効果が見られることが分かった（図4）。例えば、表現型 19 は単独でもっとも影響を与えることができるが、表現型 76 は単独の効果は小さい。ところが、76 と 19 を同時に取り除くと大きな効果（この場合は 100 パーセントスイッチさせることができる）をあげることができる。つまり同じアトラクターにあっても、同時に 76 と 19 を取り除かないと不安定化できない場合がある。またその逆の場合も存在している。

このような取り除きの組合せ的な効果があるということは、中立的な表現型同志がつくる「ネットワーク」が存在することを示唆している。同じ相互作用行列でも、いろいろなアトラクターが存在するので行列要素から簡単には議論できないが、このカオスアトラクターの中立的な表現型は、独占的になっている表現型を搾取しているようにみえる。しかし独占的な型はお互いにはほぼ協調的に相互作用しているので、中立的な表現型が集団を占有することはない。微妙な動的なバランスで中立なグループと独占するグループは保たれているので、ここにみたような組合せ的転移を引き起こすことが可能なのだろう。

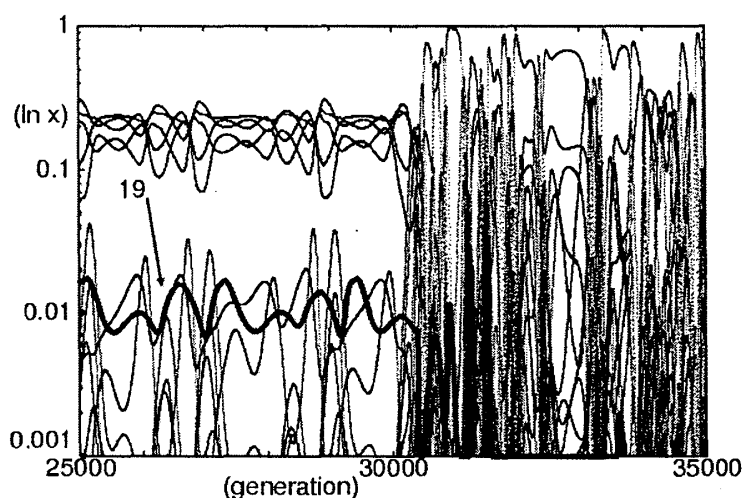


Figure 3: 頻度の時間発展を横軸時間にして、すべての表現型を重ね合わせてプロットしたもの。頻度は $\log$ スケールで書いてある。ここでは表現型 19（太い線で表示）を 30000 世代で取り除いた後の全体の発展が示してある。しばらくして、カオス的なものから準周期的なものへと転移していることがわかる。

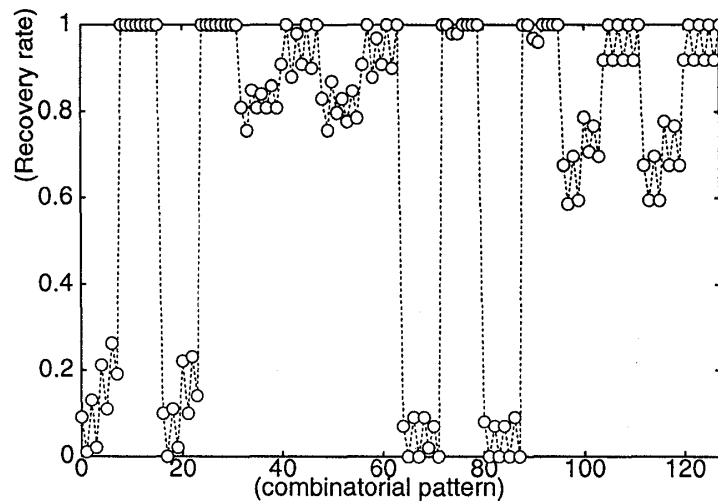


Figure 4: ここでは、Rに関し最小7つの中立的な表現型を組み合わせで取り除いた時の影響を調べている。7つなので127の取り除き方がある。横軸はその127を2進表示したものである。具体的には各表現型(13,15,16,19,64,76,87)を横に並べ、それを取り除く(0) 除かない(1) で除き方イベントを表現する。たとえば、(1,1,1,0,0,1,0) = 114 は、19と76を取り除くことに対応する。このラベル114をアトラクターに施した時に、このカオスアトラクターに留まる割合を縦軸にとってある。割合は同一アトラクター内の異なる100時点からサンプルする。

5 議論

ここでの議論が実際の生態系においてもある程度成り立つのであれば、「生態系の複製」＝「その生態系がとっているアトラクターの複製」という見方が成り立ち、ここにみたようないくつかの面白い性質が予測される。ひとつには、独占的なものではなく相対頻度は小さいけれど中立的な表現型の存在であり、またその中立的な型のもつ組合せ的な性質である。

この中立的なグループは、生態系において「キーストーン種」として知られているものである(例えば [11])。このキーストーン種はしばしば議論されてきたが、具体的にどのような生態系ニッチにあり、その機能はどのようなものか、については理論的に議論されることはあまりなかった。キーストーン種は、その個体数をたくさん持つことは重要ではない。むしろこの研究に従えばその中立度が問題とされるべきである。キーストーン種は、生態系内の遺伝子やパラメータとして働くと期待される。中立であるがゆえにその数を増やし得ない種が、しかし系全体の安定性を制御するのである。こうした見方は異なるシステムにおいても報告されている(例えば [12],[13] 特に [12])。

例えば細胞の自殺(アポトーシス)のような現象においても、わずかなしあし確な摂動でシステムを破壊できるということは重要であろう(そうでないとかなり大がかりに破壊する必要があり、時間もかかる)。進化可能性ということを経点にすれば、こうした中立的な要素をもつネットワークが、細胞やもっと上のレベルにおいて進化してくるということは可能なように思われる。これらの詳しい研究は、現在投稿準備中である。

謝辞：本研究は橋本康氏との共同研究です。また金子邦彦、および P.Hogeweg 両者との議論は研究をまとめるにあたって参考となりました。本件は科研費（11837003）および、COE プロジェクト（複雑系生命システムプロジェクト）からの援助で行なっています。ここでの解説は、j.Biol.Phys. に投稿中 [14]。

References

- [1] C.J.Goodnight, PNAS vol 97 no 17 (2000) pp.9365–9366.
- [2] W.Swenson, D.S. Wilson, and R.Elias, PNAS vol 97 no 16 (2000) pp.9110-9114.
- [3] K.Yokoyama, presented at the Mathematical Biology Meeting (Hamamatsu, Oct, 2000).
- [4] . T.Ikegami, J. Artificial Life and Robotics vol. 3 No. 4 (1999) pp.242–245.
- [5] J.M. Smith, *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press, (1982)
- [6] J. Hofbauer, *Nonlinear Analysis* 5 (1981) 1003.
- [7] T.Chawanya, Prog. Theor. Phys. 94 (1995) 163. 95 (1996) 679.
- [8] K. Tokita, A. Yasutomi, *Physical Review E* 60 (1999) 682.
- [9] T. Ikegami, E. Yoshikawa, in *Towards the Harnessing of Chaos*, M. Yamaguchi, ed., Springer-Verlag Tokyo, (1995) 63.
- [10] . K.Hashimoto and T.Ikegami, *J. Phys. Soc. Japan* 70 (2001) 349.
- [11] J. H. Brown et al., Science 2001 July 27; 293(5530): p. 643-650
- [12] K.Kaneko, presented at the 4th Int'l conf. on Biological Physics (Kyoto 2001).
- [13] P. Hogeweg, in *Artificial Life VI* (e.s C. Adami et al. MIT press, 1998) pp 285-294.
- [14] T.Ikegami and K.Hashimoto, Dynamical Systems Approach to Higher-level Heritability (preprint,2001).