

相利的および敵対的な種間相互作用の進化に関する二重格子モデル

大阪府立大学大学院理学系研究科生物科学専攻 江副 日出夫 (Hideo Ezoe)

Department of Biological Science, Graduate School of Science

Osaka Prefecture University

はじめに

送粉共生系、種子散布共生系、植物と菌根、マメ科植物と根粒菌など、異種の個体同士が共生によって相互に利益を得る相利共生は自然界で普遍的にみられる。異なる遺伝的実体が相互に協力しあうという現象は、一見すると遺伝子の適応度の大小に基づく自然淘汰の理論に矛盾しているように見え、進化生態学における非常に興味深い課題のひとつである。しかし、同種個体間の協力の進化の研究と比較すると、相利共生系の進化に関する研究はまだ限定されている。

これまでの研究から、共生者の垂直伝達（vertical transmission）は相利共生の進化を促進する要因であることが分かっている（例えば Yamamura 1996 など）。すなわち、共生が世代を越えて維持される場合は共生相手の適応度を大きくすることが自分の適応度を大きくすることにつながるため、垂直伝達しない場合に比べて相利共生が進化しやすくなる。

しかし実際には、植物-菌根系や掃除共生系などの垂直伝達によらない相利共生もまた多く存在する。垂直伝達によらず相利共生を進化させる要因のひとつとして、同種個体間の協力の進化の理論と同様に、空間構造が考えられている (Doebeli and Knowlton 1998; Yamamura et al. 2004)。つまり、個体の繁殖や移動、種間相互作用の範囲が空間的に限定されている場合、利他的な共生者は、空間的に同じ場所に偏って分布することで利己的な共生者によって搾取されることなく個体数を増加させることができると予想される。Yamamura et al. (2004) は種間相互作用として囚人のジレンマゲームを用いた単純なモデルを用いてこの予想の妥当性を示した。ただし彼らのモデルでは、個体の戦略は協力か非協力かという離散的な値に限定されている。戦略が連続的な場合は、戦略が離散的な場合とは異なる進化的帰結をもたらす可能性がある (Doebeli and Knowlton 1998)。

そこで本研究では、連続的な戦略をもつように囚人のジレンマゲームを拡張し、二重格子モデルによるコンピュータシミュレーションを行うことで相利共生の進化を解析した。

二重格子モデル

十分大きな2次元正方格子空間を二つ重ねた空間(二重格子空間)を考え、それぞれの格子空間には別々の種 A, B が生息していると仮定する (Doebeli and Knowlton 1998; Yamamura et al. 2004)。各格子点は1個体によって占められているか空かのどちらかの状態をとりうる。異種個体間の共生は二重格子の対応する格子点の間でのみ生じるが、片方の格子点に個体がいいて、対応する格子点に異種個体がない場合も起こりうる(任意共生)と仮定する。

種 A, 種 B の個体の単位時間あたり死亡率は、異種個体と共生しているかどうかに関わらずそれぞれの種で一定(d_A, d_B)であるとする。また、個体は自分のいる格子点の近傍が空いている場合にのみ繁殖可能であるとする。ここで近傍は Neumann 近傍(近傍格子数 4)を用いる。種 A, 種 B の個体の単位時間あたりの最大繁殖率 r_A, r_B は、後で述べるように共生関係にある個体同士の戦略によって決定される。4個全ての近傍格子が空いているときの種 A, 種 B 個体の繁殖率がそれぞれ r_A, r_B に等しくなるよう、近傍の空き格子1個あたり単位時間あたりに繁殖率はそれぞれ $r_A/4, r_B/4$ とする。

線形な利得をもつ囚人のジレンマゲーム

2重格子空間の対応する格子点にいる2個体は共生関係にあるとみなし、相手個体とのゲームによって繁殖率が決定されると仮定する。このゲームは、囚人のジレンマゲームを連続的な戦略に拡張したものである。

共生関係にある種 A, 種 B の個体の利得 r_A, r_B は次の式で表されると仮定する:

$$\begin{pmatrix} r_A \\ r_B \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} R_A \\ R_B \end{pmatrix} + L \begin{pmatrix} -1 \\ \beta_A \end{pmatrix} x_A + M \begin{pmatrix} \beta_B \\ -1 \end{pmatrix} x_B \quad (1)$$

ここで $\beta_A, \beta_B, R_A, R_B, L, M$ は正の定数である。 $x_A, x_B \in [-1, 1]$ はそれぞれ種 A, 種 B 個体のとる戦略である。 x_A, x_B が正のとき個体は利他的、負のとき利己的であることを示す。双方とも正である場合が相利共生である。 R_A, R_B は共生がない場合の種 A, 種 B 個体の繁殖率(基本繁殖率)である。 β_A, β_B は自分の戦略が相手に与える利益/自分が払うコストの比を表す。また、 L, M は点 (r_A, r_B) を第I象限内に制限するための係数で、

$$L = \frac{R_B \beta_B - R_A}{\beta_A \beta_B - 1}, \quad M = \frac{R_A \beta_A - R_B}{\beta_A \beta_B - 1}$$

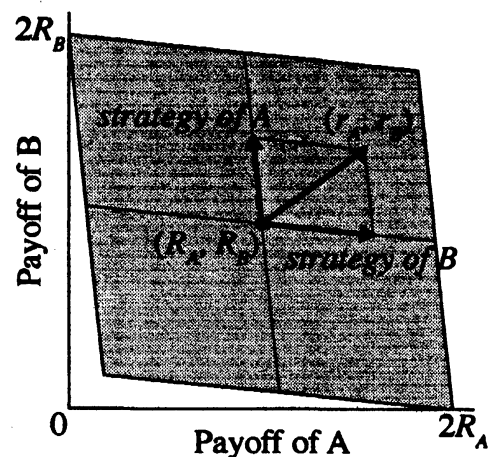


図 1: 線型な利得をもつ囚人のジレンマゲーム。

である。

このゲームにおいて空間構造がなく異種個体同士がランダムに共生する場合、進化的に安定な戦略は $(x_A, x_B) = (-1, -1)$ のみであることが簡単にわかる。すなわち通常の囚人のジレンマゲームと同様、相互に敵対的な状態のみが進化的に安定であり、相利共生状態が進化・持続することは不可能である。

コンピュータシミュレーション

2重格子空間上における戦略の進化動態をみるために、コンピュータによる Monte Carlo シミュレーションを行った。

周期境界条件をもつ 100×100 のサイズの2次元正方格子空間を二つ用意する。初期状態ではそれぞれの格子空間の全ての格子点が種 A、種 B の個体によって占められているとする。種 A、種 B 個体の戦略 x_A, x_B は、 $-1, -49/50, -48/50, \dots, 49/50$ の100個の値のどれかをとるとする。個体の戦略は初期状態ではすべて0(中立)で、個体あたり単位時間あたり 10^{-8} の確率で突然変異を起こして別の戦略へと変化するが、どの戦略に変異するかという確率は一様であるとした。また、格子状態の変更は出生・死亡とも非同期更新を用いた。

初期状態から50000単位時間計算し、種 A、種 B 個体群それぞれの戦略の平均の時間変化をみた。簡単のため種 A、種 B のパラメータが対称である場合に限定し ($R = R_A = R_B, \beta = \beta_A = \beta_B, d = d_A = d_B$)、 R と β に対する依存性を調べた。各パラメータセットについて10回の試行を行った。

結果

最終状態における種 A、種 B の平均戦略 x_A, x_B の基本繁殖率 $R = R_A = R_B$ に対する依存性を図 2a に示す。 R が小さい場合、全ての試行で著しい相利共生 (x_A, x_B の平均値 $\bar{x}_A, \bar{x}_B \approx 1$) が進化した。それに対して R が大きい場合は、相利共生状態以外に空間構造がない場合に進化的に安定な戦略である敵対的な状態 ($\bar{x}_A, \bar{x}_B \approx -1$) も進化する双安定状態となった。また R が大きくなるにしたがって、相利共生の程度 ($\bar{x}_A, \bar{x}_B$ の大きさ) および相利共生が進化する頻度の両方が小さくなった。

このときの $\bar{x}_A, \bar{x}_B$ の時間変化をみると、相利共生が進化する場合でもしばしば最初に双方の種で著しく利己的な戦略が共進化して敵対的な状態が安定しているように見えるが、その後で両方の種で利他的な戦略が急速に共進化して相利共生状態に至っていることがわかる (図 3)。

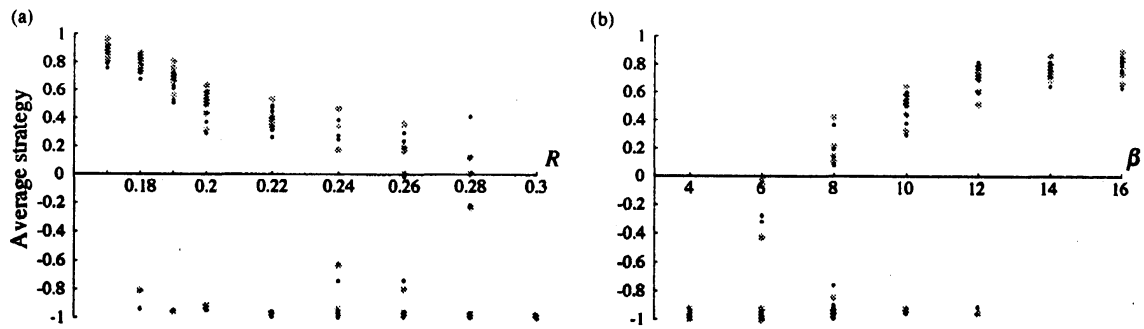


図 2: パラメータに対する最終的な種 A, 種 B の平均戦略の依存性。(a) 基本繁殖率 R を変化させた場合。黒い小さな点および灰色の大きな点はそれぞれ種 A, 種 B の平均戦略 $\bar{x}_A, \bar{x}_B$ を表す。他のパラメータは $\beta = 10, d = 0.1$ 。(b) 利益/コスト比 β を変化させた場合。点の意味は (a) と同じ。他のパラメータは $R = 0.2, d = 0.1$ 。

また、利益/コストの比 $\beta = \beta_A = \beta_B$ に対する依存性を図 2b に示す。 β が小さい場合は相利共生は進化せず、敵対的状态のみが安定だが、 β が大きい場合は敵対的状态以外に相利共生が進化する場合があった。また、 β が大きくなるに従って相利共生の程度と相利共生が進化する頻度がともに大きくなることがわかった。

考察

今回のモデルでは線形の利得をもつ囚人のジレンマゲームを考えたが、このゲームでは通常の囚人のジレンマゲームと同様に、個体同士が相互に裏切るのが唯一の進化的に安定な戦略である。にもかかわらず、空間構造がある場合は相利共生状態が進化・維持される場合があることが今回の解析によって示された。シミュレーションではしばしば最初に相互に裏切りあう状態 ($x_A, x_B \approx -1$) が共進化し、その状態が安定に見えるが、いったん利他的個体が増加を始めると利他主義が急速に共進化し、ほぼ安定な相利共生状態が成立する (図 3)。この理由は、以下のように考えられる。片方の種で利己的な突然変異が生じると、もう片方の種を搾取して集団中で増加する。それに対抗するようにもう片方の種でも利己的な相手に搾取されない利己的突然変異個体が増加し、種間で利己的戦略が共進化する。それに対して、片方の種でのみ利他的な突然変異が生じた場合は、利他個体は周辺の利己個体よりも不利であるために集団中で増えることができない。しかし、十分長い時間が経てば、利他個体と対になっている異種個体にたまたま利他的な突然変異が生じ、それによって利他個体の組 (相利共生) が生じることがある。すると、それぞれの種の利他個体は周辺の利己個体よりも増殖率が大きくなるので、急速に増加することができる。

このように敵対的状态と相利共生状態が双安定になるという今回の結果は、同じ起源をもつ共生

関係を近縁種または局所個体群同士で比較したとき、ある集団では極端な敵対的關係がみられ、一方他の集団では高度な相利共生關係がみられるというパターンが見いだされる可能性を示唆している。

また、基本繁殖率 R が小さいときに相利共生が進化しやすい (図 2a) という結果は、Yamamura et al. (2004) の結果と一致している。この理由は、 R が小さいときには個体群の平衡密度が小さいため、異種の利他個体の組が生じた場合に周辺の利己個体に搾取されることなく増加することができるからであると考えられる。このことから、厳しい生息環境下あるいは生息地で稀な種ほど、他種との相利共生を進化させやすいという可能性が考えられるだろう。

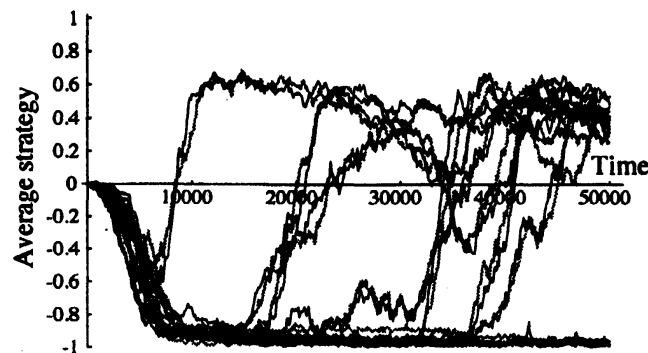


図 3: 種 A、種 B の平均戦略 $\bar{x}_A$, $\bar{x}_B$ の時間変化の例。細い黒線は $\bar{x}_A$, 灰色の太線は $\bar{x}_B$ を表す。10 回分の試行結果を重ねて描いているが、1 回の試行における $\bar{x}_A$ と $\bar{x}_B$ の時間変化はほぼ一致している。パラメータは $R = 0.22$, $\beta = 10$, $d = 0.1$ 。

参考文献

- Doebeli, M. and Knowlton, N. (1998) The evolution of interspecific mutualisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 8676–8680.
- Yamamura, N. (1996) Evolution of mutualistic symbiosis: a differential equation model. *Res. Popul. Biol.* 38, 211–218.
- Yamamura, N., Higashi, M., Behera, N., and Wakano, J. Y. (2004) Evolution of mutualism through spatial effects. *J. Theor. Biol.* 226, 421–428.