

生物集団社会に共通してみられる分布

京大・理 寺 本 英

正規分布以外で広い対象について共通してみられる分布関数といえば、ある国における個人所得の分布に関する経済学での Pareto-Lévy の法則、Auerbach のある国での都市の人口の分布、Condon らによって議論されてきた単語の使用頻度分布、属に含まれる生物種の数の分布 (Willis, Yule)、種に属する個体数の分布 (Fisher, 元村ら) などが挙げられるが、これらは対象は全く違うけれども極めて似た性質をもった分布である。

とくに社会現象に関連してみられるこれらの分布パターンについて、Zipf は、「Human Behavior and the Principle of Least Effort」という著書の中で一般的にみられるという事実を、Zipf の法則とよぶ場合がある。

こうした分布の一般性を、正規分布に対する中心極限定理の様に、確率論的基礎を探索しようという試みがいろいろなされているが、ここでは生長する集団のコロニーに対する確率過程を考えて、主として生物社会現象にみられる共通したメカニズムとして、この分布が導かれることを示した。

生物進化の論理

九大・理 松 田 博 嗣

§ 1 まえがき

生物進化の研究においては、地球上で起った進化の現実は何であったかという、考古学的乃至は歴史学的関心が主流をなしている。このことは、研究対象が、物理学、化学や、生物学でも、生理学、遺伝学、発生学などのように、よく制御された条件下で現実再現可能なものだけに局限して研究意義が賦されるというような性格のものではない所からくる当然の帰結であろう。しかし、歴史哲学者 E. H. Carr もいうように、歴史学といえども過去の正確な記述だけではその水準の向上はなく、研究の目的は科学者も歴史家も同一であることを認識すべきで

ある。すなわち、Carr によれば、「科学者、社会科学者、歴史家は、いずれも同じ研究の異なる部門に属しており、どれも人間とその環境との研究である。研究の目的は一つ、自分の環境に対する人間の理解力と支配力とを増すことに他ならない」のである。尤も、研究の目的は、こうした「力」だけでなく、「知的生活の豊かさ」を増す面も含めて考えるべきと思うがそれはとに角、単なる記述を越えて、次第に説明・予測へと指向することは、すべての研究に共通する道筋であろう。

さて、本研究会の主テーマは、非線型波動であるが、戸田先生を中心とする本研究会の前身とも言うべき振動子系の研究会が基研で何回か開かれた。そこでの考え方の1つとして、簡単なモデルの性質を厳密に解明することによって、与えられた前提の下で起り得ること、起り得ないことを明白に認識し、それを説明・予測への着実な拠り所にしようということがあった。

生物進化は複雑な状況下で起る現象であるから、簡単なモデルの性質が、現実に対しどの程度示唆を与え得るか、疑問視される向もあるだろう。しかし、例えば、「注目する形質の進化速度の律速者は突然変異率であるか、環境変化率であるか。形質の遺伝的差異による自然淘汰圧の大小や、自然集団における生物個体数の大小と進化速度はどのように関連し得るか。或は、子孫を残し易いという意味で自己保有に適した行動様式が自然淘汰によって生き残っているとすることと、生物に見られる自己犠牲的、利他的行動の存在とはどのように両立し得るのか。」などは、生物進化上かなり普遍的な問題であって、現在分子進化学や社会生物学で種々論議されている所である。生物進化は突然変異、自然淘汰、乃至は個体の行動様式等、多数の個体個々の振舞の累積的效果として現れるものである。振舞の違いが累積的效果にどのような特徴的差異をもたらすかを論理的に追求することは、物質のマクロの性質をミクロの振舞から論理的に構築しようとする統計物理学の精神と規を一にしている。進化に関連する理論は、集団遺伝学・個体群生態学など、集団生物学の分野においてすでに色々試みられているが、まだ基本概念やモデル構成においても研究の余地が多く残されているようである。

私は、生物進化の論理の追求を、粒子系の拡張として、レプリコン系の統計物理学建設という意識の下で行ない、集団生物学全般を包括的観点から見直したいと考えている。ここにいうレプリコンは自己複製の単位要素に対する抽象概念である。このような研究の一環として、下記のような生物進化モデルと格子集団 (lattice population) モデルが導入され、石井一成・荻田直史・田町信雄らとの共同研究の下にその性質が調べられている。

§ 2 生物進化モデル

生物集団の進化速度 $v(t)$ は、時点 t に存在するレプリコンを、 $t=0$ に存在した始祖レプ

リコンからの由来途上で被った突然変異の総数（ステップ数） n で類別し、 $N_n(t)$ を n ステップレプリコンの個数とすれば、

$$v(t) \equiv d\bar{n}(t)/dt$$

$$(\bar{n}(t) \equiv \sum_{n=0}^{\infty} n x_n(t), \quad x_n(t) \equiv N_n(t) / \sum_{n=0}^{\infty} N_n(t))$$

と定義される。 $N_n(t)$ の時間変化は、

$$dN_n/dt = m_n(t)N_n + \mu(N_{n-1} - N_n), \quad (n=0, 1, 2, \dots), \quad N_{-1} \equiv 0 \quad (1)$$

によって記述される。ここで、 $m_n(t)$ は時点 t における n ステップレプリコンの平均マルサス径数であり、正定数 μ は全突然変異率である。

この生物進化モデルでは、

$$\partial m_n(t)/\partial \mu = C(t) \quad (2)$$

が n に依らない定数である限り、集団の平均マルサス径数

$$\bar{m}(t) \equiv \sum_{n=0}^{\infty} m_n(t) x_n(t)$$

と進化速度 $v(t)$ との間には、

$$\partial \bar{m}(t)/\partial \mu = v(t)/\mu - 1 + C(t) \quad (3)$$

の関係が全く一般的に成立する。次に、(I) $m_n(t)$ が t に依らぬときは、 $\{m_n\}$ の変化巾 s のオーダー以下の臨界突然変異率 μ_c が存在して、長時間平均進化速度 v_∞ は $\mu > \mu_c$ ならば正であるが、 $\mu < \mu_c$ ならば零となる。 $m_n(t)$ が変動巾 s 、継続時間 τ で時間変化するときの平均速度 v_∞ は、(II) 周期的適応度モデル ($m_n(t) = (-1)^{n+[t/\tau]} s$)、(III) 周期的揺動適応度モデル ($m_n(t) = (-1)^n \sigma(t) s$, $\sigma(t)$ は値 ± 1 を取るマルコフ過程)の場合に厳密に求められる。いずれの場合も (i) $\mu\tau \geq 1$ ならば、 $v_\infty \leq \mu$ であって、 v_∞ は s, τ について単調減少であり、(ii) $\mu\tau \leq 1$ ならば $v_\infty \geq \mu$ であって、 v_∞ は s について単調増大、 τ について極大値が存在する。

s は自然選択圧の強さ、 τ はその定方向性の持続時間と見做せるが、現実の分子進化では、 $v_\infty \leq \mu$ が通常で (i) の場合が実現していると考えられる。この説明として、複製エラーを少くするには代価を要する故 (2) において $C(t) > 0$ と考え、 μ は適応的に定まっているとして

(3) において $\partial \bar{m}(\infty)/\partial \mu = 0$ とおくと, $v_\infty < \mu$, 従って (i) が成立つことが導びかれる。

個体数有限の効果を見るために, (1) がレプリコンプールの頻度を与えると考え, プールより毎世代 N コのレプリコンが任意抽出されて次世代を構成するとして計算機シミュレーションを行なうと, $\mu > s$ ならば N に依らず $v_\infty \simeq \mu$, 一般には $N\mu > 1$ でありさえすれば v_∞ はほとんど N に依存しないことが判った。

§ 3 格子集団モデル

相互作用をもつ粒子系の取扱いに格子気体モデルが有用であったことに鑑み, 地理的構造をもつレプリコン系の特徴をダイナミカルに追求するために, 次のような格子集団モデルを考える。すなわち, 各レプリコンの存在し得る場所は M コの格子点のいずれかであるとし, 1つの格子点は高々 1 コのレプリコンしか含み得ないとする。各レプリコンの状態は+, 一何れかであるとすると, 第 i ($i = 1, 2, \dots, M$) 格子点の状態は変数

$$\sigma_i \in S \equiv \{+, -, 0\}$$

の値で自然に表わされ, 全系の状態は

$$\sigma \equiv (\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_M)$$

によって指定される。 σ の時間発展は, σ より

$$\sigma' \equiv (\sigma'_1, \sigma'_2, \dots, \sigma'_M)$$

への推移確率が時点 t において単位時間当り

$$p(\sigma' | \sigma, t) = \prod_{i=1}^M p_i(\sigma'_i | \sigma, t) \quad (4)$$

と表され得るマルコフ連鎖であるとする。ここに $p_i(\sigma'_i | \sigma, t)$ は第 i 格子点での絶滅, 被侵入, および突然変異の確率より定められる。絶滅は

$$\sigma_i \in \tilde{S} \equiv \{+, -\}$$

より $\sigma'_i = 0$ への推移; 被侵入は $\sigma_i = 0$ のとき,

$$\sigma'_i = \sigma_j \in \tilde{S} \quad (j \neq i)$$

への推移; 突然変異は $\sigma_i \in \tilde{S}$ のとき, $\sigma'_i = -\sigma_i$ への推移である。

以下、格子空間は1次元トラスであるとする。第 i 格子点での絶滅確率が σ_i のみで定まり、しかも突然変異率が絶滅確率との関連において特別な値をとる場合には全状態 σ の定常分布は簡単なカノニカル分布で表わされ得るが、一般の場合については、まだ厳密な解析的結果は得られていない。

いま、第 i 格子点での単位時間当りの絶滅確率が、

$$p(\sigma_i | \sigma_{i+1}, \sigma_{i-1}) = \varepsilon_{\sigma_i} \sqrt{\omega_{\sigma_{i+1}} \omega_{\sigma_{i-1}}} \quad (5)$$

と表わされるとしよう。ここにパラメタ $\varepsilon_\sigma (\sigma \in \tilde{S})$, $\omega_\sigma (\sigma \in S)$ は1以下の正数である。 $+$ 状態が利他的、 $-$ 状態が利己的行動様式に対応するためには、 $\omega_- > \omega_0 > \omega_+$ と仮定すればよい。利他的行動には自己犠牲を伴うから、 $\varepsilon_+ > \varepsilon_-$ であるとする、格子点の両隣が同一状態であるときには利他主義者の方が絶滅しやすい。それにも拘らず、利他主義者が集団中に存在し得る条件は何か、パラメタの変化によって集団の定常状態に相転移のようなことが起るかというのが当面の問題であって、計算機シミュレーションによりこれを検討中である。

現在までの所、他のパラメタを固定して $\varepsilon_-/\varepsilon_+$ の値を変えると、実際に相変化的振舞が見られること、利他主義者が存続し得るのは、行動様式がレプリコンの子孫の環境に影響を及ぼすためとして理解し得ることなど、予備的結果が得られている。

なお、以上のようなわれわれの一連の研究に関連しては、下記の文献を参照されたい。

文 献

- 1) 松田博嗣・石井一成：「生物集団と進化の数理」,(応用数学叢書)岩波書店(1980).
- 2) 福島正俊・石井一成：「自然現象と確率過程」(入門Ⅰ現代の数学10),日本評論社(1980).
- 3) K. Ishii, H. Matsuda and N. Ogita: *A Mathematical Model of Biological Evolution*, J. Math. Biol. (1982) in press.
- 4) 松田博嗣：生物進化速度の一般論, 物性研究 35, No. 4 (1981), D 106.
- 5) 松田博嗣：利他主義 (altruism) の進化, 数理解析研講究録 420 (*Mathematical Topics in Biology* — '80 (December) (1981), p. 123.
- 6) H. Matsuda: *The Ising Model for Population Biology*, Prog. Theor. Phys. 66 (1981), 1078.
- 7) 田町信雄・松田博嗣：利他主義の進化(第2報)数理解析研講究録(1982) 発刊予定.