

カオスによる多様性の進化

池上高志 (神戸大 自然)

§ 1 はじめに

多様な種（あるいは個）が複雑に相互作用しながら共存している系は安定であるという、漠然とした印象をもちやすい。例えばニューロン同志がシナプスで複雑に連絡しあう「ニューラルネット」で作られる計算機が優位だと思われることのひとつに、損傷に対するロバストネスがある。系の複雑さは系の安定性の目安となるという話はマッカーサーによって30年程前に著されたものであった〔1〕。

しかし安定性を線形の範囲内で考えるならば結果はむしろ逆で、ひとつの種が多くの種と強く相互作用する系ほど不安定性が増幅されることが、後にメイやウィグナーによって示された〔2〕。このメイの「複雑さと安定性の仮説」は多くの反例を抱え、最近また議論を沸騰させている〔3〕。

ところで自然界を見渡すと、その相互作用の複雑さや種（個）の多様性にかかわらずうまくバランスが保たれているように見えるものが多い。一見強い競合と排他原理が働いていると思われる状況で多くの共生・協調関係が個体や種間に形成されているようである。DNA塩基配列の進化、真核生物の進化、多細胞生物の進化から社会構造の進化はすべてこの共生関係生成による共存の成功例だと言うこともできよう。共生状態へと進化する機構が、マッカーサーの多様性と複雑さによる安定性の理論を復権させることができるのだろうか。

ここでは種の多様性をコントロールすることで、捕食・被捕食の関係の相互作用の中に共生関係を樹立できるかを議論したい。一般に多様性のコントロールは突然変異によってもたらされると考えられるが、ではその「突然変異率」はいかにして決定されているのだろうか。遺伝子コードの複製ミスを防ぐため遺伝子は校正機能（proof-reading）を備えている。自分と同じDNAパターンを増やすことが生物系の第一目的であれば、突然変異率はゼロであることが望ましいだろう。しかし進化は突然変異によってトリガされる。新しい形質が突然変異によって獲得されて大量にコピーされるためには、有効な間違いはむしろ校正されないことが必要である。校正率を能動的に上げ下げする機構が遺伝子にそなわっているとしたら、進化は大幅に加速されるのではないだろうか。実際こういった機構があることはいろいろ示唆されているが（例えば免疫系）、正器などところはまだよくわかっていないのが現状である。すべての遺伝子系が同じ突然変異率をもっていないこと理由は、他の遺伝子系との相互作用（あるいは動的な淘汰環境）のもとではじめて理解されると思われる。

§ 2 モデルの説明

結合写像系によりホストとパラサイトの遺伝子型の時間発展を記述する。それぞれの種は、01ビット鎖のパターンでコードされる。さらに個々の突然変異率によって区別

される。具体的にはビット長は7、変異率は2のべき乗(2^4-13)によって識別するので、例えばホスト(42、10)は、(0101010)の遺伝子型で変異率($2^{-3}=0.125$)をもつ。このホストの個体数を $h(42、10)$ で与える。したがってここではホスト、パラサイトそれぞれ 128×13 種類が可能となる。

考慮すべき進化プロセスは1)突然変異2)突然変異率の変異3)ホストパラサイト間相互作用4)自己複製である。

1)突然変異 変異率 $\mu(j)$ で $(i,j) \rightarrow (i',j)$ へと変異する。ここで i' はパターン i より1ビットだけ異なるパターンである。

2)突然変異率の変異 それ自身の変異率 $\mu(j)$ で $(i,j) \rightarrow (i,j \pm 1)$ へと変異する。これは校正機能の精度が倍になったり、半分になったりする効果である。

3)ホストパラサイト間相互作用

同じパターンを持つホストとパラサイトが相互作用をする。その相互作用の形はハッセルのモデル[4]に従い、

$$\begin{aligned} h'_i &= c_h h_i F(h_i, p_i), \\ p'_i &= c_p h_i (1 - F(h_i, p_i)), \end{aligned}$$

で与えられる。

ここで $F(h, p)$ はホストがパラサイトの攻撃から逃れる割合で、ニコルソン・ベリーに従って $\exp(-\beta p)$ で与えられる。

4)自己複製 各個体 (i, j) は次世代に同じ子孫 (i, j) を残す。しかしその割合はホストに関しては遺伝子型 i の関数だとする。すなわち3)の相互作用とは別に環境への適応度が仮定される。ここではスピングラスのような山谷構造を与えるもっとも簡単なモデルとして、デリダのランダムエネルギーモデル(E_i)を使用する。 E_i は0のまわりで近似的にガウス分布をしたものである。これを用いて $c_h = c_h \exp(\gamma E_i)$ で与えられる。パラサイトは自分が補食できるホストの量に比例したものとなる。

これらを合せて以下の様なダイナミクスをシミュレートする。

$$h_{n+1}(i, j) = (1 - \mu_j) F_{i,j}^n(h, p) + \sum_{j'} \mu_{j'} F_{i,j'}^n / 4 + \mu_j \sum_{i'} F_{i',j}^n / 2k$$

$$p_{n+1}(i, j) = (1 - \mu_j) G_{i,j}^n(h, p) + \sum_{j'} \mu_{j'} G_{i,j'}^n / 4 + \mu_j \sum_{i'} G_{i',j}^n / 2k$$

ここで、

$$F_{i,j}^n = c_h \exp(\gamma E_i) h_n(i, j) \exp(-\beta \sum_{j'} p_n(i, j'))$$

$$G_{i,j}^n = c_p \sum_{j'} h_n(i, j') (1 - \exp(-\beta \sum_{j'} p_n(i, j'))) p_n(i, j) / \sum_{j''} p_n(i, j'').$$

§ 3 結果

3.1 平均の突然変異率の落ち着き先

まず初めに奇主—奇生の相互作用がない場合のホストの突然変異率の変化を考察しよう。これは表現型 $E(k)$ を、最適問題の評価関数とみた場合の自動化された「なまし法」として捉えることができる。最適化問題の難しさは、その評価関数が無数の準安定状態を複雑に持っていることに起因される。そのため初期に与えた状態／解が、最適なものから掛け離れたものであれば初めに粗くサーチして次第に的を絞っていく、といったことをしなくてはならない。なまし法では、粗くサーチするとは高い温度に設定してサーチすることであり、次第に的を絞っていくとは、温度を段々に下げていくことに対応する。温度を突然変異率に置き換えればホストの進化の問題は次のように考えられる。より環境に適した種ほど子孫を多く残せるのだから、はじめは突然変異率の (e.g. 温度の) 高い種が多く生き残り、十分よく適応した種が得られた後、突然変異率は (e.g. 温度は) 最終的には下がってしまう。

パラサイトとの相互作用を考慮すると、初期に低く設定した平均の突然変異率（以下すべて平均の値について論じる）は時間とともに高い突然変異率へと推移する（図1を参照）。そして高い値に推移した突然変異率は、その時の相互作用の強さに応じた高さ

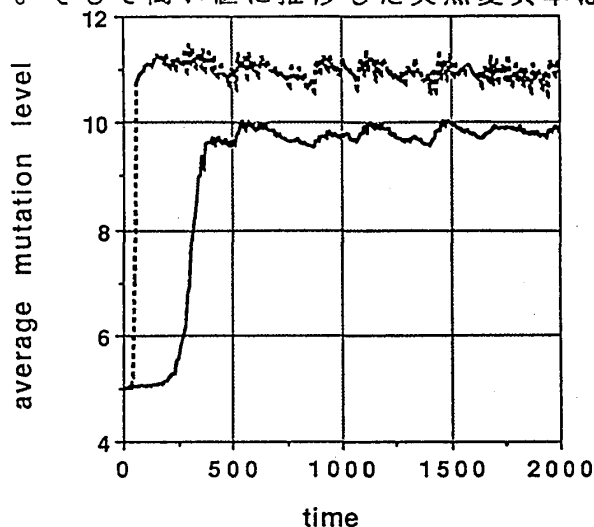


図1 突然変異率の時間変化。パラメータは、 $C_h=1.23$, $C_p=3.0$, $\beta=1.0$, $\gamma=0.05$.

のまま安定に保たれることが確かめられる。図2にみられる様に、最終的に落ち着いた突然変異率の値は、ホストの増殖率（式（5）の C_h ）の大きさに対して階段的に変化する。ここで最終的な突然変異率の値が、初期の値に比べて上がっている場合は、段々にさがって行く場合と比べて力学系の状態として違いがある。このことをつぎの章でみていくことにしよう。

3.2 ホメオ・カオスと共生ネットワークの形成

以前扱った系では安定した固定点が存在した[5]。固定点が安定な領域では最終的な突然変異率がゼロに漸近し、固定点を不安定化することで高い変異率を保つことができる。したがって高い突然変異率を保った状態のホストとパラサイトの個体数はカオティックな時間変動をしている。カオスの振るまいと高い突然変異率への転移とはどういう関係にあるのだろうか。

ここで扱った系では安定な固定点が存在しない。 C_h をゴントロール・パラメーターとして系の安定性をリアプノフ指数により調べることにしよう。

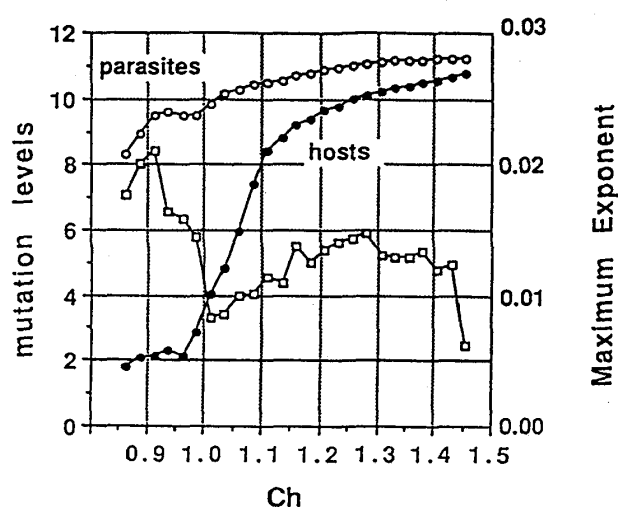


図2 C_h に対する最終突然変異率と最大リアプノフ数。 $\square$ が最大リアプノフ指数。

C_h を小さくすると自律的に増殖できるホスト種は減少する。これとともにパラサイト種の数も減少する。この状態では系のホストの平均の変異率は3以下の低い値に低下し、系の最大リアプノフ数はかえって大きな値をとる。一方 C_h を大きくすることで多くのホスト種が振動発散する領域に置かれるが、これにともないパラサイトもその種数をふやす。この状態ではホストの平均変異率は9以上の高い値に保たれ、このとき最大リアプノフ指数はかえって減少する。

次に値が大きいほうから40個とったリアプノフ指数のヒストグラムをとってみよう。 C_h が小さいところでは多くの樹数はゼロより小さい値に分布しているのに対し、 C_h を大きくし変異率が高い値に保たれるようになるにつれ、リアプノフ指数はゼロのまわりに集積するようすがみられる。

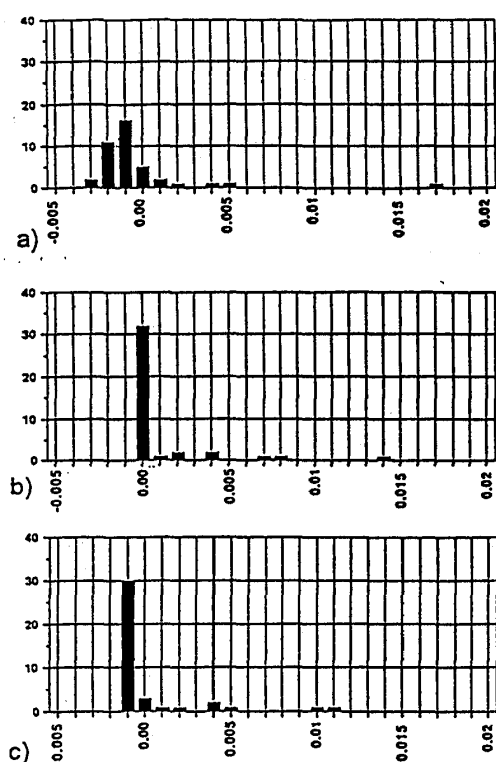


図3 リアプノフ数のヒストグラム。a) $C_h=0.863$ b) $C_h=0.986$ c) $C_h=1.11$ 他のパラメータは $C_p=3.0$, $\beta=1.0$, $\gamma=0.05$.

このことは C_h の増加とともに個々のホストが持つ力学的不安定性は増大するが、変異率を上げることでホスト同志が強く相関を持ち、その不安定性を「分かちあう」ようになる。これが最大リアプノフ指数の大きさの減少に反映されているといえる。指数がゼロのまわりに集積することは系の自由度が増大していることを示す。さらに C_h の値を上げると集積点はかえってゼロより下側にシフトする。最後には最大リアプノフ支数もゼロを割り込むが、このような状態は非常に不安定でホスト種が一度に絶滅してしまう確率が急速に増加する。

突然変異率の増加は一般には(遺伝子型を特徴づける)ビット空間内の拡散過程と考えられる。このため変異率転移前の振幅の大きい振動は変異率の増加とともに抑えられる。しかし拡散効果だけならばカオスを抑制する効果でしかない。変異率の増加はこれと同時にカオスの自由度の増加を促進しているのである。さらにリアプノフ支数がゼロのまわりに集積し、 C_h の増加とともにゼロより下側にシフトすることは、突然変異によりお互いにやり合える種が動的なクラスターを構成していることを示唆している。つまりホストは多数の種が共存し、それらが互いに突全変異によってやりあうことでパラサイトによって絶滅させられるのを防ぐネットワークを形成する。このネットワークはカオスによってモジられてはいるが、非常にコヒーレントな振動をしているのである。この大振動を抑えた多自由度のカオスを、多種共存を安定に保つという意味でホメオ・カオスと呼ぶことにしたい。

§ 議論

突然変異率の上昇による共生関係の樹立は、進化の論理を「個々の遺伝子の生き残り」から「全体としての生き残り」へと自律的に移行させた点で注目される。つまりホストは全体としてひとつの「メタな種」を形成するに至ったとみなすことができる。

このモデルの応用として免疫系における抗体のつくるネットワークが考えられる。免疫系は抗体同志がホストとパラサイトの役目を同時に演じるシステムである。抗原にすばやく対応するためにB細胞が校正機構を能動的に破壊することで変異率を上昇するという機構が知られている。与えられた抗原に対して免疫寛容となるかどうかは、共生の論理である。自己として認識された抗原基をもつ抗体は抑制的にネットワークに組込まれ、非自己として認識された抗原基をもつ抗体は活性化しやすい形でネットワークに組込まれるのだろう。個々の抗原・抗体の反応が一方に対して抑制的で、一方が活性的という性質は変わらないが、ネットワーク全体としての自己・非自己というメタレベルの認識がそこに生成されるのである。ホメオ・カオスが免疫系でも同様に機能していると我々は期待している。

References

- [1] R.H.MacArthur, "Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability", *Ecology* 36(1955) 533.
- [2] R. May, *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton Univ. Press (1973) H.M.Hastings, *J.Theor.Biol.* 97(1982)155.
- [3] P.Erdi and J.Toth, *J.Theor. Biol.* 145(1990)137. bitemMay91
M.P.Hassell, H.N.Comins and R.M.May, *Nature* 353(1991)255.
- [4] M.P.Hassell, H.N.Comins and R.M.May, *Nature* 353(1991)255.
- [5] K.Kaneko and T.Ikegami, "Homeochaos: Dynamical stability of Symbiotic Network with Population Dynamics and Evolving Mutation Rates" *Physica D* 56 (1992)406.