SURE 静岡大学学術リポジトリ
Shizuoka University REpository

「すみわけ」のコンピュータ・シミュレーション：雌雄の分散非対称性(SDA)と自律的種分化

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2011-06-27 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 藤本, 征司 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.14945/00005714

「すみわけ」のコンピュータ・シミュレーション
—雌雄の分散非対称性（SDA）と自律的種分化—

藤　本　征　司*

Computer Simulation of Habitat Segregation
—Sexual Dispersal Asymmetry and Autonomous Species Diversification

Seishi FUJIMOTO*

Summary

A computer simulation of habitat segregation was carried out based on the 1D lattice model and the genetic algorithm, following to the previous article (Fujimoto, 2010a) . In this article, the case in which an only one population diverges into two species after the autonomously reproductive isolation was analyzed. In this case as well, the habitat segregation was considerably accelerated when the sexual dispersal asymmetry (SDA) is present and therefore the competition is districted and directed. The results suggest that habitat segregation is substantially not the result of the competition but the result of a self-organization mechanism which the biotic aggregates possess beforehand as a social structure and more concretely the presence of sexual asymmetry including SDA, although it is the combination of mutation, reproductive isolation and natural selection that directly causes the segregation process.

はじめに

前報（藤本、2010a）では、生物間の「すみわけ」構造の成立機構を明らかにするため、２種の樹木からなる空間を想定した、１次元格子モデルと遺伝的アルゴリズムに基づくコンピュータ・シミュレーションを試み、その結果、①「すみわけ」構造が成立するためには、あらかじめ環境勾配が前提されていなければならず、また、②次世代分散（種子分散）に制限があり、そのため、競争が局所毎にしか生じなくなっている必要があること、また、以上の条件が整っていると、「すみわけ」が成立するが、③雌雄間の分散非対称性（Sexual Dispersal Asymmetry, SDA；雌雄間または雌機能・雄機能間に分散の非対称性があること、具体的には両者間での次世代分散距離に差があること）がない場合は、その成立確率が極めて低くなることが示唆された。そして、以上のことから、④「すみわけ」が、直接的には、突然変異と自然選択および何らかの生殖的隔

＊静岡大学農学部附属地域フィールド科学教育研究センター　静岡市駿河区大谷 836

Center for Education and Research of Field Sciences, Faculty of Agriculture, Shizuoka University.

離を前提にして成立するものであるとしても、実質的には、あらかじめ個体群に構造的に備わっている、自己組織化的メカニズムの作動、より具体的には、「雌機能の側から見た分散の局所性」や「雌雄間での分散の非対称性」など、あらかじめ個体群に認められる「雌雄間の非対称性」の結果である可能性が高いことが示唆された。

しかし、前報（藤本、2010a）の解析が、特定の突然変異率や種子散布率、相対適応度の重み付けに基づく、予報的試みに留まっていたことも明らかである。また、「すみわけ」が、厳密な意味で自律的過程と見なせるためには、生殖的隔離が自律的に生じ、もとひとつであった個体群がふたつに分化していく過程が再現できなければならないが、前報では、雌雄の分散が非対称的である場合には、自律的に生殖的隔離が起こり、100%の確率で「すみわけ」が成立するようになる場合があることが示されたものの、対称的である場合との比較がなされていないことや、やはり突然変異率などのパラメータ値を特定の値に固定した解析に留まるものであり、やはり不十分な解析に終わっていたことも明らかである。

そこで、本報告では、前報で示した格子モデル（セルラー・オートマトン；Takenaka ほか、1997；伊庭・福原、1998 など）と遺伝的アルゴリズム（伊庭・福原、1998 など）を用いて組み立てた解析プログラム（シミュレーション・モデル）を、自律的に生殖的隔離を起こさせるプログラムに書き換え、突然変異率など諸パラメータ値の組み合わせ毎に、「すみわけ」の成立率や成立に要する期間などがどう変化するかを解析し、どのような場合に「すみわけ」が成立・促進されるようになるかなどについて検討することにした。

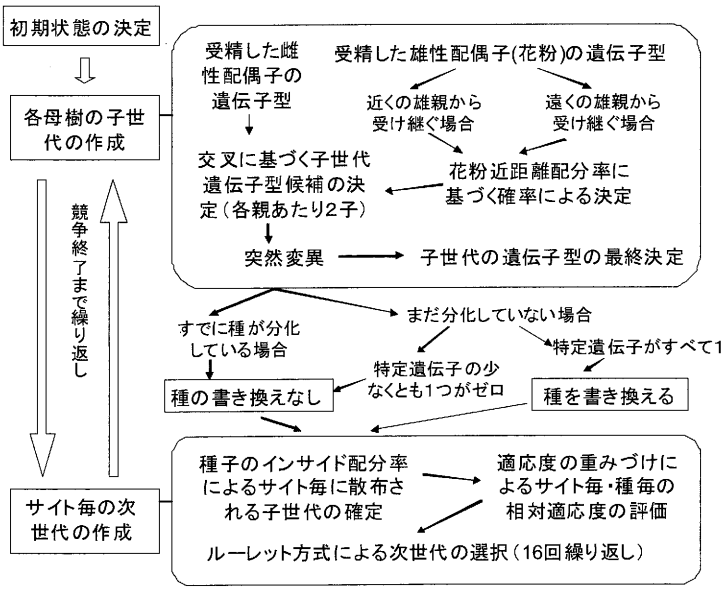
シミュレーションの方法

前報（藤本、2010a）と同様、本稿でも、1 ×100 の一次元配列の格子モデル（セルラー・オートマトン）を用い、ひとつのセル（以下、サイトと呼ぶ）に 16 個（全体で 1600 個）の母樹（雌機能と雄機能を共に持つ雌雄同株個体と想定）が位置する解析モデルを想定した。そして、遺伝的アルゴリズム（伊庭・福原、1998 など）の考え方に従って、これらの母樹が、それぞれ 50 の遺伝子座を持つと想定し、それらに位置する遺伝子の状態によって母樹および母樹が形成した単相世代の卵と花粉の遺伝子型が決まると考えた。また、周辺から分散してきた花粉との受精過程で、遺伝子に交叉、突然変異が引き起こされて次世代候補（種子）の遺伝子型が定まり、また、その結果、遺伝子型に特定の遺伝子配列が生じると生殖的隔離・種分化が引き起こされると考えた。そして、サイト毎に散布された元の種（S0、旧種と呼んでおく）と新種（S1）の次世代候補（種子）相互間に、発芽後「競争」が生じ、サイト毎の旧種と新種の次世代母樹の個体数が定まり、以上の過程の繰り返しで、「すみわけ」の成否が決まるものと見なした。また、サイト間に環境勾配がある（自然環境が不均質）と仮定し、前報と同様に、適応遺伝子が、サイト 1 から 10 では適応的、16 から 100 では不適応的となり、11 から 15 では、適応遺伝子の適応度が指数関数的に変化すると見なした。また、本解析では、遺伝子はすべて 1 かゼロのいずれかの状態を示し、また、50 箇所（1 ～50）の遺伝子座のうち 20 箇所（1～20）に適応的意味をもった遺伝子（適応遺伝子）が位置すると仮定し、適応遺伝子の場合は、1～20 のサイトにおいて、1 なら適応的、ゼロならば不適応的となる（21～50 のサイトならその逆）と仮定した。

そして、以上のような仮定のもとに、シミュレーションのアルゴリズムの詳細を定め(図－１)、このアルゴリズムに従って、梅原・小川（2007）を参考にして、エクセルの VBA を使って、シミュレーションのための解析プログラムを記述した。

シミュレーション（解析プログラム）の計算手順の詳細は以下の通りである。図－１に沿って、順次説明していく。

まず、最初に初期状態が決定される。初期状態には、①ゼロ世代における種の数、②種毎のゼロ世代親の個体数、③種毎のゼロ世代親の遺伝子型、④次世代の遺伝子構成や表現型の適応度の変化に影響を与える諸パラメータ値が関係する。本解析は、①については、最初はただ１種（S0）よりなると見なした。従って、②については、全サイトの S0（旧種）が 16、S1（新種）がゼロとなり、従って、サイトを通した総個体数が、S0 が 1600、S1 がゼロとなる。③については、本解析では、どのケースでも 50 個の遺伝子をすべてゼロに設定した。④については、花粉近距離配分率、交叉率、突然変異率、種子インサイド配分率、適応度の重み付けの合計５つのパラメータ値をあらかじめ定めておく必要があるが、これらについては、後の手順の中で意味を持ってくるので、各パラメータの意味を含めて、以下で適時説明していく。



図－１　シミュレーションのアルゴリズム

初期状態を定め、解析プログラムをオンにすると、まず各ゼロ世代親（母樹）の子世代（すなわち種子）の遺伝子型が自動的に定められる。子世代の遺伝子型は、母樹の雌性配偶子（卵）の遺伝子型と、その卵と受精した雄親由来の雄性配偶子の遺伝子型から決定される。前者は母樹の遺伝子型と一致するが、後者は、飛散してきた花粉からのものであり、どこから飛散してきたかで、その遺伝子構成が異なってくる。前報と同様、本解析でも、近く（各親個体が位置するサイトとその両隣のサイト）の雄親（雌雄同株と仮定しているので、ここでは受精した花粉の供給親）から受け継ぐ場合と、遠くの雄親から受け継ぐ場合（本解析では 100 のサイト全体から均等の確率で遺伝子を受け継ぐ場合で近似した）があると見なし、近くの雄親からの配分率（花粉の近距

離分散率）を初期状態として定めておくことで、計算させた。本解析では、0%、50%、100%の３通りの花粉近距離配分率で計算させた。そして、これら両者を接合させ、交叉を起こさせて、子世代の遺伝子型候補を、各雌個体あたり２子作成し、それに突然変異を起こさせ、その内のいずれかひとつを50%の確率で選び出すことで、子世代の遺伝子型を決定した。ここで、交叉と突然変異は、ともに遺伝子座ごとにランダムに生じるものと見なして、結果を定めた。交叉率については、前報と同様に50%に固定した。突然変異率については、0.313%（100/160/2)、0.625%（100/160)、1.25%（100*2/160)、2.5%（100*4/160)、5%（100*8/160)、10%（100*16/160)の６通りとした。

以上のように、母樹の子世代（種子）の遺伝子型を決定した後、その子世代の帰属する種を定めた。すなわち、まだどのサイトでも生殖的隔離が生じておらず、従って種分化が起こっておらず、かつ、種子の所定の遺伝子座に位置する遺伝子のすべてが１となった場合は、生殖的隔離が生じ、別種となると仮定し、子世代の帰属する種を S1 に書き換えることとした。その他のケースでは、帰属する種は変化しないものと見なした。本解析では、遺伝子座 19 と 20 が共に１となった場合に種分化が起こると見なした。

次に、以上の計算を経て作成された次世代候補（種子）を分散させ、サイト毎に競争させて、サイト毎の次世代を決定した。種子分散に関しては、種子は母樹が位置するサイト（インサイド）とその隣接する左右のサイト（アウトサイド）にしか散布されないと仮定して、あらかじめインサイドに配分される種子の割合（種子インサイド配分率）を入力しておいて、サイト毎・種毎に散布される種子量を決定した。本解析では、種子インサイド配分率は、インサイドとアウトサイドの配分率が等しくなる 100/3（約 33.3%）に固定した。以上のように定めると、結果的に、各サイトに、種を通して、遺伝的組成と個数が異なる 48 組の子世代（種子）が散布されることになるが、これら 48 組相互間で 16 回対戦させ、対戦毎に、ただ１組が「競争」に打ち勝って残る（毎回新規に対戦させるので、同じ組のものが何度でも残ることがある）と仮定して、サイト毎に 16 の次世代親を選択させた。選択はルーレット方式で行い、各次世代候補の相対適応度（F）は、それが有する適応遺伝子の数（N）とサイトの位置（S_k ; kは１～100 でサイトの位置）と適応度の重み付け（W）によって定まると考え、下式で算定した。

$F = W^N$　　$k \leqq 10$ の時

$F = W^{N(25-2k)/5}$　　$10 < k < 15$ の時

$F = 1/W^N$　　$k \geqq 15$ の時

本解析では、Wについては、1.5、2、4、8、16、32、64、128、256 の９通りとした。なお、Fはｋが 12 以下で１以上、13 以上で１未満となるので、サイト 12 までで適応遺伝子が適応的となり、13 以上では不適応となることになる。

そして、以上のような、各親個体の子世代作成からサイト毎の次世代作成のプロセスを、種間競争が終了するまで（S1 か S0 の何れかの個体数がゼロとなるか、すみわけが成立するまで。ただし、100 世代が経過しても「競争」が終了しない場合は、101 世代以降の計算は打ち切り)、繰り返し計算させ、同様の計算をケース毎にそれぞれ 20 回繰り返した。すみわけ成立時点については、一度でも S1 がサイト１～10 を占拠すると、最早 S0 の侵入が不可能となるので、サイト１

～10 の新種の個体数が 160 に到達した時点をすみわけ成立時点と見なした（この時、新種が適応遺伝子が適応的となる 12 サイトまでをほぼ占めるようになり、総個体数が、16×12 の約 192 となる）。総計算回数は 162 ケース×20 回で、3240 となった。

計算したケース（パラメータの組み合わせ）の一覧を表－１に示した。本解析では、種子はアウトサイドを超えて散布されることはないと仮定したため、花粉の近距離分配率が 50%でも半数がアウトサイドを越えて全サイトに配分されるので雌雄の分散非対称性は極めて高くなり、0%では、さらに分散非対称性が高くなる。本稿では、ともに雌雄非対称性が極めて高いが、相対的に低い前者を「非対称１」、より高い後者を「非対称２」と呼び区別した。そして、以上の２者に対して、相対的に見て非対称性が低い、花粉の近距離分配率が 100%の場合を「対称的」と見なした。花粉の分散がインサイドのみに限られる場合は、さらに対称性が明瞭となるが、本報告では、このケースについては解析しなかった。また、種子分散と花粉分散の双方に制約がない場合も分散が対称的となるが、この場合は、前報でも解析したように、全く「すみわけ」が成立しなくなると考えられたため、やはり解析しなかった。

表－１　計算したケース（パラメータの組み合わせ）の一覧

ケース	雌雄の分散対称性	種子のインサイド配分率(%)	花粉の近距離配分率(%)	交叉率 %	突然変異率 %	適応度重み付け
1～54	対称的	33.30%	100	50	0.313～10	1.5～258
55～108	非対称1	33.30%	50	50	0.313～10	1.5～258
109～162	非対称2	33.30%	0	50	0.313～10	1.5～258

結　果

ケース毎の結果の一覧を表－２～４に示した。表－５と図－２～３に、そのまとめを示した。

まず、50 世代後までにすみわけが成立した率（%）で比べてみると、雌雄の分散が対称的であってもすみわけが成立するケースも少なくなかったが、成立率が低く、全体で 15.93%に過ぎなかった（表－２）。しかし、非対称を示す場合は、非対称１でも平均 57.22%（対称的である場合の約 3.6 倍；表－３、表－5)、より非対称性が顕著な非対称２では 73.21%と大きな値を示していた（同 4.6 倍；表－４、５)。また、すみわけの成立率は適応度の重み付けによって異なり、重み付けが 1.5 や２の場合は、対称的であれば、平均で５%程度しか成立しなかったが、非対称の場合はその 10 倍程度の比率を示していた（図－２)。突然変異率によっても、すみわけ成立率が大きく異なり、特に大きな突然変異率を示すケースでは、極度にすみわけ成立率が大きくなる傾向が認められ、対称的であっても、突然変異率が 10%の場合は 30%以上の成立率を示したが、非対称である場合も、突然変異率が大きくなるとすみわけ成立率が大きくなるので、両者間の差は殆ど縮まらず、対称的である場合のすみわけ成立率は、非対称であるケースの３分の１程度に過ぎなかった（図－３)。「すみわけ」が成立するか否かは確率的にきまるので、対称・非対称相互間の成立率を同じ条件（突然変異率と適応度の重み付けが等しい場合）のケース相互間で比べると、成立率の差がさらに小さくなっている場合もあったが、対称的である方が非対称である場合より大きな成立率を示したケースは１例も認められず、非対称な場合に対する対称的である場

表－１　ケース毎の結果一覧（雌雄の分散が対称的である場合；花粉の近距離配分率＝100%）

ケース番号	突然変異率 %	適応度重み付け	成立率 % 50まで[*1]	成立率 % 100まで[*2]	100世代まで存続率	新種発生世代 平均	最短	最長	すみわけ成立世代 平均	最短	最長	成立までの世代数（新種発生から） 平均	最短	最長	絶滅までの世代数（新種発生から） 平均	最短	最長
1	0.31	1.5	0	0	0	8.70	3	22							7.75	1	23
2	0.31	2	0	5	5	6.75	2	12	55.00	55	55	50.00	50	50	6.63	1	21
3	0.31	4	15	15	15	6.30	3	11	18.00	16	19	12.67	11	14	5.94	1	12
4	0.31	8	10	10	20	6.65	2	14	15.50	14	17	10.00	8	12	4.44	1	17
5	0.31	16	20	20	20	5.85	2	17	19.25	16	23	10.50	5	16	4.69	1	19
6	0.31	32	15	15	20	6.65	2	12	14.67	8	19	10.33	6	16	4.94	1	15
7	0.31	64	0	0	5	6.70	3	13							4.21	1	14
8	0.31	128	25	25	30	6.75	2	13	13.80	10	16	6.60	4	11	3.79	1	8
9	0.31	256	15	15	30	5.90	2	11	13.00	8	16	10.00	6	13	4.36	1	12
10	0.63	1.5	0	0	5	4.90	2	8							8.00	1	22
11	0.63	2	0	0	5	4.75	1	11							6.42	2	12
12	0.63	4	10	10	10	4.60	2	12	22.50	19	26	16.00	8	24	5.61	1	14
13	0.63	8	5	10	15	4.35	3	9	44.50	15	74	41.50	13	70	5.53	1	12
14	0.63	16	15	15	40	5.00	2	11	13.00	10	15	8.33	5	12	5.17	1	18
15	0.63	32	15	15	20	4.35	2	9	15.67	13	18	10.67	5	16	4.75	1	16
16	0.63	64	20	25	30	4.75	2	10	25.80	8	82	22.20	5	81	9.57	1	80
17	0.63	128	15	15	20	5.00	2	10	12.33	8	15	8.00	5	13	3.38	1	7
18	0.63	256	10	10	15	4.05	1	10	11.00	7	15	9.00	4	14	4.06	1	12
19	1.25	1.5	10	10	10	2.75	1	6	19.00	11	27	17.50	10	25	6.06	1	11
20	1.25	2	5	5	5	2.95	1	5	16.00	16	16	15.00	15	15	7.63	1	13
21	1.25	4	5	5	5	3.70	1	8	28.00	28	28	21.00	21	21	6.26	1	15
22	1.25	8	5	5	15	3.40	1	6	9.00	9	9	6.00	6	6	4.00	1	8
23	1.25	16	15	20	30	3.95	2	7	33.00	10	88	29.25	8	85	8.57	1	47
24	1.25	32	10	10	10	3.55	1	7	11.00	9	13	7.00	7	7	6.67	1	29
25	1.25	64	20	25	30	3.35	2	9	19.00	8	54	15.80	5	53	2.57	1	9
26	1.25	128	5	5	20	3.35	1	6	10.00	10	10	10.00	10	10	4.25	1	9
27	1.25	256	10	15	40	4.05	2	8	36.00	10	87	30.67	5	80	3.67	1	7
28	2.50	1.5	0	0	0	1.55	1	2							8.40	1	21
29	2.50	2	0	5	5	2.00	1	4	76.00	76	76	75.00	75	75	8.74	1	17
30	2.50	4	10	10	20	2.20	1	4	13.50	13	14	12.00	12	12	14.13	1	79
31	2.50	8	20	25	35	2.50	1	6	20.80	6	62	19.00	6	57	5.00	1	8
32	2.50	16	10	15	30	2.15	1	5	55.67	41	78	54.00	39	76	6.43	1	38
33	2.50	32	15	25	45	2.60	1	5	46.00	9	83	43.20	7	80	4.45	1	7
34	2.50	64	15	20	40	2.55	1	5	37.50	8	97	36.00	7	97	3.50	1	6
35	2.50	128	10	10	40	2.60	1	6	15.50	9	22	14.50	8	21	8.33	1	44
36	2.50	256	35	45	60	2.85	1	5	30.33	4	78	28.56	4	77	2.50	1	4
37	5.00	1.5	15	25	25	1.15	1	2	48.40	22	73	48.20	22	73	13.33	4	53
38	5.00	2	5	5	15	1.40	1	2	39.00	39	39	38.00	38	38	9.82	4	27
39	5.00	4	15	15	20	1.45	1	2	16.33	5	36	16.00	5	35	16.63	3	77
40	5.00	8	15	25	30	1.65	1	3	45.00	14	87	44.20	13	86	11.64	4	41
41	5.00	16	15	20	40	2.05	1	4	24.00	6	75	22.50	5	74	25.50	4	97
42	5.00	32	25	25	55	2.15	1	5	8.40	4	13	7.80	4	12	5.00	3	7
43	5.00	64	25	40	55	1.90	1	3	36.00	3	89	34.75	3	87	13.00	1	78
44	5.00	128	5	15	50	1.95	1	3	62.67	25	89	61.00	23	87	15.10	1	91
45	5.00	256	35	40	70	1.85	1	4	19.63	4	72	18.63	2	72	10.67	1	43
46	10.00	1.5	10	20	30	1.00	1	1	40.50	14	57	40.50	14	57	24.86	10	52
47	10.00	2	25	30	30	1.05	1	2	34.00	18	70	33.83	17	70	27.71	7	68
48	10.00	4	30	40	45	1.05	1	2	30.25	7	59	30.25	7	59	31.73	5	98
49	10.00	8	50	70	70	1.50	1	2	30.07	5	56	29.50	4	56	18.67	4	46
50	10.00	16	35	50	50	1.25	1	2	37.20	4	92	36.90	4	92	21.90	4	83
51	10.00	32	35	40	40	1.35	1	2	20.38	5	54	19.88	4	54	19.17	1	58
52	10.00	64	40	40	40	1.45	1	3	10.00	3	39	9.50	3	38	15.00	1	71
53	10.00	128	45	45	60	1.20	1	2	12.00	4	42	11.78	4	42	23.75	1	91
54	10.00	256	45	55	70	1.60	1	4	21.27	5	61	20.45	3	60	19.33	1	63
全体	0.31–10	1.5–256	15.93	19.63	28.52	3.35	1	22	26.64	3	97	24.16	2	97	9.87	1	98

表－３　ケース毎の結果一覧（非対称１；花粉の近距離配分率＝50%）

ケース番号	突然変異率 %	適応度重み付け	成立率 % 50まで[*1]	成立率 % 100まで[*2]	100世代まで存続率	新種発生世代 平均	最短	最長	すみわけ成立世代 平均	最短	最長	成立までの世代数（新種発生から） 平均	最短	最長	絶滅までの世代数（新種発生から） 平均	最短	最長
55	0.313	1.5	50	50	50	9.35	2	18	20.60	15	32	12.20	9	18	8.40	2	19
56	0.313	2	15	15	15	7.85	2	25	31.67	24	45	25.00	16	40	10.82	1	39
57	0.313	4	45	45	45	9.50	4	18	21.56	11	42	12.11	6	29	8.09	2	23
58	0.313	8	25	25	25	5.65	2	10	16.60	9	27	11.40	5	23	5.67	1	12
59	0.313	16	45	45	45	7.50	3	16	18.89	13	26	11.56	8	24	9.27	2	22
60	0.313	32	45	45	45	5.45	2	15	12.89	7	22	9.22	4	20	3.73	1	9
61	0.313	64	40	40	40	7.80	3	17	23.25	14	35	12.88	5	20	5.83	1	30
62	0.313	128	30	30	30	6.35	2	16	10.67	8	12	6.00	4	8	4.71	1	14
63	0.313	256	25	25	25	6.75	2	14	13.80	9	20	7.60	6	10	4.13	1	11
64	0.625	1.5	20	25	25	5.00	1	14	33.00	13	73	27.80	9	68	16.80	1	33
65	0.625	2	15	15	15	5.10	1	11	16.00	14	19	12.67	9	16	7.53	1	18
66	0.625	4	45	45	45	5.05	3	10	17.89	12	31	13.33	9	25	6.45	1	13
67	0.625	8	35	35	35	5.20	3	13	19.71	7	37	15.14	5	33	3.62	1	7
68	0.625	16	30	30	30	6.15	2	10	13.33	10	19	6.67	4	13	4.29	1	16
69	0.625	32	25	25	25	5.05	2	10	16.20	7	36	12.40	6	29	6.53	1	13
70	0.625	64	30	30	30	4.75	2	16	13.17	8	22	8.17	5	11	3.29	1	9
71	0.625	128	60	60	60	5.30	1	17	14.67	8	26	8.58	3	14	2.75	1	5
72	0.63	256	60	60	60	4.30	1	11	13.50	6	27	9.58	4	20	5.00	2	9
73	1.25	1.5	40	40	40	3.15	1	8	21.50	10	42	18.38	7	38	7.67	1	19
74	1.25	2	45	45	45	3.25	1	5	19.22	12	35	16.33	9	31	4.18	1	9
75	1.25	4	35	35	35	3.75	2	7	16.00	8	29	12.86	6	24	7.38	1	23
76	1.25	8	45	45	45	3.25	1	8	12.56	9	20	9.89	6	17	4.27	1	10
77	1.25	16	45	45	45	3.90	2	10	17.89	6	45	14.00	4	40	3.55	1	14
78	1.25	32	65	65	65	4.30	1	7	13.23	6	26	9.77	4	25	3.00	1	9
79	1.25	64	50	50	50	3.40	2	10	17.30	9	34	14.50	5	33	4.30	1	10
80	1.25	128	55	55	55	3.55	1	6	11.18	6	22	8.55	4	19	1.78	1	4
81	1.25	256	70	70	70	3.90	1	7	15.64	8	28	13.07	3	25	4.50	1	12
82	2.50	1.5	65	65	65	1.85	1	3	17.69	11	36	16.85	11	35	7.00	4	15
83	2.50	2	45	45	45	2.55	1	5	11.56	7	17	10.00	7	16	7.00	3	16
84	2.50	4	80	80	80	2.35	1	5	13.75	6	27	12.25	5	26	9.00	3	11
85	2.50	8	45	45	45	2.40	1	4	12.56	6	22	10.89	6	21	4.55	1	14
86	2.50	16	45	45	45	2.30	1	4	12.44	5	30	11.11	4	30	3.00	1	6
87	2.50	32	70	70	70	3.05	1	6	13.43	6	24	11.14	3	22	3.83	1	6
88	2.50	64	70	70	70	3.00	1	8	9.93	6	21	7.57	4	20	2.33	1	5
89	2.50	128	70	70	70	2.55	1	5	16.14	6	30	14.36	5	28	3.00	1	7
90	2.50	256	60	60	60	2.90	1	7	10.58	7	26	8.92	5	23	2.88	1	8
91	5.00	1.5	70	70	70	1.35	1	2	15.07	8	26	14.71	8	26	8.00	5	11
92	5.00	2	60	60	60	1.40	1	2	15.00	7	34	14.58	6	33	6.75	1	13
93	5.00	4	55	55	55	1.45	1	2	13.27	6	24	12.55	5	23	7.67	3	22
94	5.00	8	70	70	70	1.75	1	4	12.43	6	26	11.57	4	26	6.00	3	10
95	5.00	16	75	75	75	2.15	1	3	13.20	6	25	11.93	5	24	5.20	1	8
96	5.00	32	70	70	70	2.10	1	4	10.71	4	20	9.29	3	18	5.67	1	13
97	5.00	64	65	65	65	2.10	1	4	13.77	5	23	12.54	4	22	3.71	1	7
98	5.00	128	80	80	80	2.25	1	4	11.94	4	29	10.44	3	27	4.00	1	7
99	5.00	256	70	70	70	2.00	1	4	13.93	7	25	12.79	5	25	2.67	1	5
100	10.00	1.5	100	100	100	1.00	1	1	14.15	8	29	14.15	8	29			
101	10.00	2	95	95	95	1.00	1	1	10.16	5	22	10.16	5	22	6.00	6	6
102	10.00	4	85	85	85	1.05	1	2	10.35	5	28	10.29	5	28	6.00	3	9
103	10.00	8	90	90	90	1.25	1	3	12.94	5	30	12.67	4	30	7.00	4	10
104	10.00	16	100	100	100	1.40	1	2	10.95	4	26	10.55	4	25			
105	10.00	32	95	95	95	1.50	1	3	12.37	5	26	11.84	4	26	3.00	3	3
106	10.00	64	85	85	85	1.30	1	2	8.94	4	16	8.59	4	16	4.00	1	6
107	10.00	128	90	90	90	1.50	1	3	11.56	2	23	11.00	2	23	7.50	4	11
108	10.00	256	95	95	95	1.35	1	2	9.58	3	22	9.21	3	22	2.00	2	2
全体	0.31-10	1.5-256	57.22	57.31	57.31	3.62	1	25	15.01	2	73	12.07	2	68	5.49	1	39

表－４　ケース毎の結果一覧（非対称２；花粉の近距離配分率＝０％）

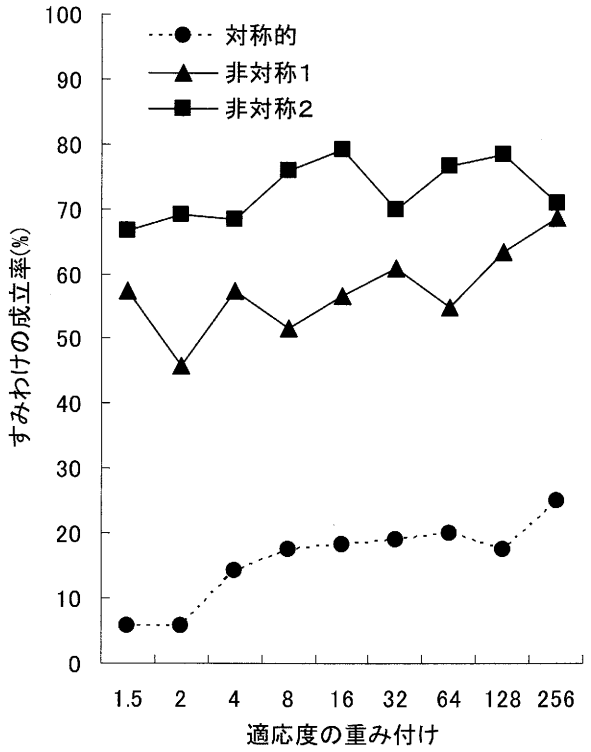
ケース番号	突然変異率 %	適応度重み付け	成立率 % 50まで[*1]	成立率 % 100まで[*2]	100世代まで存続率	新種発生世代 平均	最短	最長	すみわけ成立世代 平均	最短	最長	成立までの世代数（新種発生から） 平均	最短	最長	絶滅までの世代数（新種発生から） 平均	最短	最長
109	0.313	1.5	50	50	50	13.65	1	40	31.70	21	48	14.60	8	24	1.80	1	5
110	0.313	2	40	40	40	10.45	2	24	20.88	15	30	11.63	7	25	4.83	1	31
111	0.313	4	50	50	50	14.15	3	43	20.30	14	31	9.70	6	15	6.80	1	16
112	0.313	8	65	65	65	9.80	1	30	19.00	7	37	8.23	4	14	3.00	1	4
113	0.313	16	90	90	90	8.85	2	26	15.72	6	35	8.11	5	13	9.50	1	18
114	0.313	32	60	60	60	9.75	2	32	16.67	7	38	8.92	5	19	3.63	1	8
115	0.313	64	50	50	50	12.80	2	27	24.90	12	37	8.90	4	18	2.20	1	5
116	0.313	128	65	65	65	12.45	2	33	22.15	9	39	8.92	5	18	3.00	1	8
117	0.313	256	65	65	65	8.05	2	31	14.15	8	38	7.46	3	11	4.71	1	15
118	0.625	1.5	45	45	45	5.80	2	17	19.78	13	30	14.33	12	18	1.82	1	3
119	0.625	2	55	55	55	6.05	1	12	16.27	11	25	11.09	8	14	5.11	1	12
120	0.625	4	55	55	55	5.75	2	11	14.00	9	28	10.18	5	19	3.11	1	8
121	0.625	8	75	75	75	6.75	2	16	15.80	7	25	9.27	4	22	4.80	1	9
122	0.625	16	70	70	70	8.75	2	23	13.07	8	21	7.29	5	11	4.83	1	9
123	0.625	32	45	45	45	6.90	2	21	13.44	6	25	6.89	4	15	2.45	1	6
124	0.625	64	90	90	90	7.80	1	22	15.00	7	29	7.78	2	14	6.00	3	9
125	0.625	128	80	80	80	11.45	3	27	17.81	7	32	7.13	4	13	5.00	3	7
126	0.625	256	55	55	55	6.20	2	20	13.09	6	23	7.36	3	15	2.33	1	5
127	1.25	1.5	55	55	55	3.25	1	6	16.73	12	26	14.64	9	25	3.11	1	8
128	1.25	2	70	70	70	3.25	1	7	14.79	8	30	12.64	7	24	5.17	1	10
129	1.25	4	55	55	55	4.35	2	7	14.45	7	21	10.82	5	17	2.67	1	10
130	1.25	8	70	70	70	4.75	2	12	12.29	7	19	7.79	5	13	4.00	1	8
131	1.25	16	80	80	80	3.90	1	10	11.06	6	23	7.75	4	14	1.50	1	3
132	1.25	32	50	50	50	3.95	1	9	11.40	7	16	7.70	5	16	2.50	1	10
133	1.25	64	35	35	35	4.25	1	9	10.43	5	16	7.43	4	12	3.08	1	14
134	1.25	128	65	65	65	5.55	1	13	11.00	5	22	6.23	3	11	2.71	1	5
135	1.25	256	65	65	65	4.70	1	12	12.31	5	20	7.92	3	11	4.00	1	7
136	2.50	1.5	65	65	65	1.95	1	3	12.15	9	15	11.08	8	15	5.14	1	8
137	2.50	2	60	60	60	2.00	1	4	13.50	8	32	12.17	7	30	4.25	1	7
138	2.50	4	75	75	75	2.55	1	5	8.13	5	11	6.40	3	10	3.80	1	6
139	2.50	8	50	50	50	3.00	1	6	10.70	6	14	8.60	5	11	2.00	1	4
140	2.50	16	65	65	65	2.70	1	5	7.54	5	12	5.77	3	9	1.29	1	2
141	2.50	32	100	100	100	3.15	1	8	9.85	4	18	7.70	3	16			
142	2.50	64	90	90	90	2.65	1	5	10.11	6	17	8.33	4	16	1.50	1	2
143	2.50	128	75	75	75	3.20	1	6	10.00	5	19	7.47	3	15	6.20	1	18
144	2.50	256	70	70	70	3.65	1	9	10.29	7	22	7.43	4	16	1.83	1	5
145	5.00	1.5	90	90	90	1.20	1	2	11.72	8	16	11.50	8	16	9.50	9	10
146	5.00	2	90	90	90	1.30	1	2	9.78	7	24	9.50	6	24	4.50	4	5
147	5.00	4	85	85	85	1.50	1	3	8.88	5	14	8.47	5	14	4.67	3	7
148	5.00	8	95	95	95	1.85	1	4	7.95	4	14	7.05	3	12	2.00	2	2
149	5.00	16	80	80	80	1.85	1	4	9.00	4	32	8.06	3	32	4.00	2	7
150	5.00	32	70	70	70	1.75	1	7	9.79	4	26	8.79	3	24	2.67	1	6
151	5.00	64	95	95	95	2.15	1	4	9.11	5	21	7.95	4	21	1.00	1	1
152	5.00	128	95	95	95	2.45	1	4	9.68	4	21	8.32	4	20	16.00	16	16
153	5.00	256	85	85	85	2.25	1	8	8.18	4	13	6.88	3	13	2.33	1	3
154	10.00	1.5	95	95	95	1.00	1	1	9.37	8	12	9.37	8	12	10.00	10	10
155	10.00	2	100	100	100	1.00	1	1	8.75	5	20	8.75	5	20			
156	10.00	4	90	90	90	1.15	1	2	6.72	4	10	6.61	4	10	4.50	4	5
157	10.00	8	100	100	100	1.25	1	2	6.00	3	9	5.75	3	8			
158	10.00	16	90	90	90	1.20	1	2	6.17	4	16	5.94	4	16	3.00	1	5
159	10.00	32	95	95	95	1.25	1	2	5.84	4	11	5.58	4	11	3.00	3	3
160	10.00	64	100	100	100	1.75	1	3	7.75	4	21	7.00	3	19			
161	10.00	128	90	90	90	1.45	1	3	5.67	3	9	5.17	3	9	1.50	1	2
162	10.00	256	85	85	85	1.25	1	2	5.94	3	9	5.71	3	9	1.67	1	3
全体	0.31-10	1.5-256	73.21	73.21	73.21	4.57	1	43	12.17	3	39	8.44	2	32	4.05	1	31

表－５　結果のまとめ（突然変異率毎、適応度の重み付け毎、雌雄の分散対称性毎の集計）

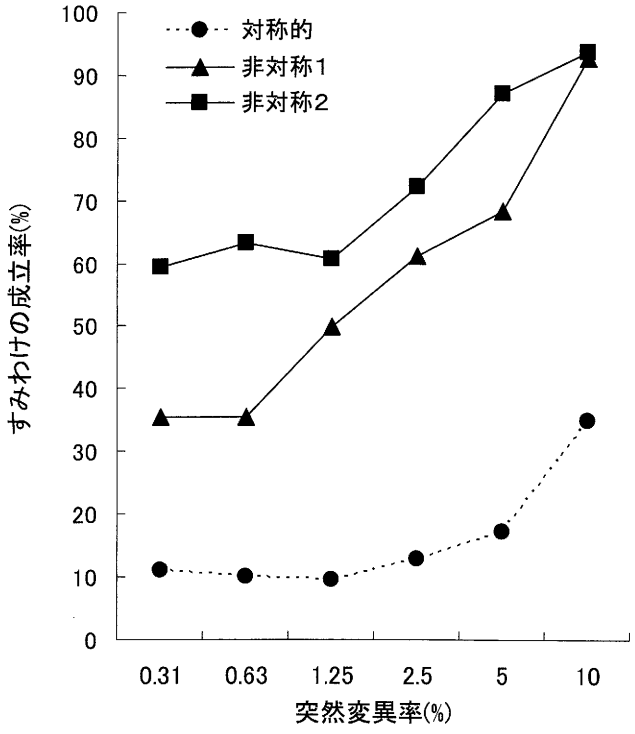
雌雄の分散対称性	突然変異率 %	適応度重み付け	成立率 % 50まで[*1]	成立率 % 100まで[*2]	100世代まで存続率	新種発生世代 平均	最短	最長	すみわけ成立世代 平均	最短	最長	成立までの世代数（新種発生から） 平均	最短	最長	絶滅までの世代数（新種発生から） 平均	最短	最長
対称的	0.313	1.5～256	11.11	11.67	16.11	6.69	2	22	21.32	8	55	15.73	4	50	5.19	1	23
対称的	0.625	1.5～256	10.00	11.11	17.78	4.64	1	12	20.69	7	82	16.53	4	81	5.83	1	80
対称的	1.25	1.5～256	9.44	11.11	18.33	3.45	1	9	20.11	8	88	16.91	5	85	5.52	1	47
対称的	2.5	1.5～256	12.78	17.22	30.56	2.33	1	6	36.91	4	97	35.28	4	97	6.83	1	79
対称的	5	1.5～256	17.22	23.33	40.00	1.73	1	5	33.27	3	89	32.34	2	87	13.41	1	97
対称的	10	1.5～256	35.00	43.33	48.33	1.27	1	4	26.19	3	92	25.84	3	92	22.46	1	98
非対称1	0.313	1.5～256	35.56	35.56	35.56	7.36	2	25	18.88	7	45	12.00	4	40	6.74	1	39
非対称1	0.625	1.5～256	35.56	36.11	36.11	5.10	1	17	17.50	6	73	12.70	3	68	6.25	1	33
非対称1	1.25	1.5～256	50.00	50.00	50.00	3.61	1	10	16.06	6	45	13.04	3	40	4.51	1	23
非対称1	2.5	1.5～256	61.11	61.11	61.11	2.55	1	8	13.12	5	36	11.45	3	35	4.73	1	16
非対称1	5	1.5～256	68.33	68.33	68.33	1.84	1	4	13.26	4	34	12.27	3	33	5.52	1	22
非対称1	10	1.5～256	92.78	92.78	92.78	1.26	1	3	11.22	2	30	10.94	2	30	5.07	1	11
非対称2	0.313	1.5～256	59.44	59.44	59.44	11.11	1	43	20.61	6	48	9.61	3	25	4.39	1	31
非対称2	0.625	1.5～256	63.33	63.33	63.33	7.27	1	27	15.36	6	32	9.03	2	22	3.94	1	12
非対称2	1.25	1.5～256	60.56	60.56	60.56	4.22	1	13	12.72	5	30	9.21	3	25	3.19	1	14
非対称2	2.5	1.5～256	72.22	72.22	72.22	2.76	1	9	10.25	4	32	8.33	3	30	3.25	1	18
非対称2	5	1.5～256	87.22	87.22	87.22	1.81	1	8	9.34	4	32	8.50	3	32	5.19	1	16
非対称2	10	1.5～256	93.89	93.89	93.89	1.26	1	3	6.91	3	21	6.65	3	20	3.94	1	10
対称的	0.313-10	1.5	5.83	9.17	11.67	3.34	1	22	35.97	11	73	35.40	10	73	11.40	1	53
対称的	0.313-10	2	5.83	8.33	10.83	3.15	1	12	44.00	16	76	42.37	15	75	11.16	1	68
対称的	0.313-10	4	14.17	15.83	19.17	3.22	1	12	21.43	5	59	17.99	5	59	13.38	1	98
対称的	0.313-10	8	17.50	24.17	30.83	3.34	1	14	27.48	5	87	25.03	4	86	8.21	1	46
対称的	0.313-10	16	18.33	23.33	35.00	3.38	1	17	30.35	4	92	26.91	4	92	12.04	1	97
対称的	0.313-10	32	19.17	21.67	31.67	3.44	1	12	19.35	4	83	16.48	4	80	7.50	1	58
対称的	0.313-10	64	20.00	25.00	33.33	3.45	1	13	25.66	3	97	23.65	3	97	7.98	1	80
対称的	0.313-10	128	17.50	19.17	36.67	3.48	1	13	21.05	4	89	18.65	4	87	9.77	1	91
対称的	0.313-10	256	25.00	30.00	47.50	3.38	1	11	21.87	4	87	19.55	2	80	7.43	1	63
非対称1	0.313-10	1.5	57.50	58.33	58.33	3.62	1	18	20.34	8	73	17.35	7	68	9.57	1	33
非対称1	0.313-10	2	45.83	45.83	45.83	3.53	1	25	17.27	5	45	14.79	5	40	7.05	1	39
非対称1	0.313-10	4	57.50	57.50	57.50	3.86	1	18	15.47	5	42	12.23	5	29	7.43	1	23
非対称1	0.313-10	8	51.67	51.67	51.67	3.25	1	13	14.47	5	37	11.93	4	33	5.18	1	14
非対称1	0.313-10	16	56.67	56.67	56.67	4.43	1	16	14.53	4	45	10.65	4	40	5.21	1	22
非対称1	0.313-10	32	60.83	60.83	60.83	3.97	1	17	14.87	4	36	11.22	3	29	4.64	1	30
非対称1	0.313-10	64	55.00	55.00	55.00	3.48	1	16	12.30	4	34	9.56	4	33	3.72	1	14
非対称1	0.313-10	128	63.33	63.33	63.33	3.65	1	17	13.21	2	30	10.09	2	28	3.86	1	11
非対称1	0.313-10	256	68.74	68.76	68.76	3.02	1	25	13.05	2	73	10.94	2	68	3.76	1	39
非対称2	0.313-10	1.5	66.67	66.67	66.67	4.48	1	40	16.91	8	48	12.59	8	25	5.23	1	10
非対称2	0.313-10	2	69.17	69.17	69.17	4.01	1	24	13.99	5	32	10.96	5	30	4.77	1	31
非対称2	0.313-10	4	68.33	68.33	68.33	4.91	1	43	12.08	4	31	8.70	3	19	4.26	1	16
非対称2	0.313-10	8	75.83	75.83	75.83	4.57	1	30	11.96	3	37	7.78	3	22	3.16	1	9
非対称2	0.313-10	16	79.17	79.17	79.17	4.54	1	26	10.43	4	35	7.15	3	32	4.02	1	18
非対称2	0.313-10	32	70.00	70.00	70.00	4.46	1	32	11.16	4	38	7.60	3	24	2.85	1	10
非対称2	0.313-10	64	76.67	76.67	76.67	5.23	1	27	12.88	4	37	7.90	2	21	2.76	1	14
非対称2	0.313-10	128	78.33	78.33	78.33	6.09	1	33	12.72	3	39	7.20	3	20	5.74	1	18
非対称2	0.313-10	256	70.83	70.83	70.83	4.35	1	31	10.66	3	38	7.13	3	16	2.81	1	15
対称的	0.313-10	1.5～256	15.93	19.63	28.52	3.35	1	22	27.46	3	97	25.11	2	97	9.87	1	98
非対称1	0.313-10	1.5～256	57.45	57.55	57.55	3.64	1	13	15.05	2	30	12.08	2	28	5.60	1	11
非対称2	0.313-10	1.5～256	72.78	72.78	72.78	4.74	1	43	12.53	8	48	8.56	8	32	3.95	1	31

合のすみわけ成立比が最も大きかった場合でも 0.83 で（突然変異率が 0.313%、適応度の重み付けが 128 の場合の対称的と非対称１相互間、ケース番号８と 62）、0.5 以上の組み合わせも、0.83 を示したケースを含め、54 の組み合わせのうち、６例しか認められなかった（表－２～４参照。0.83 以外の５例は、非対称１と比較した場合の 0.625%と 64、2.5%と 256、10%と８の３例と、非対称２と比較した場合の、1.25%と 64、10%と 256 の２例。それぞれ、ケース番号で 16 と

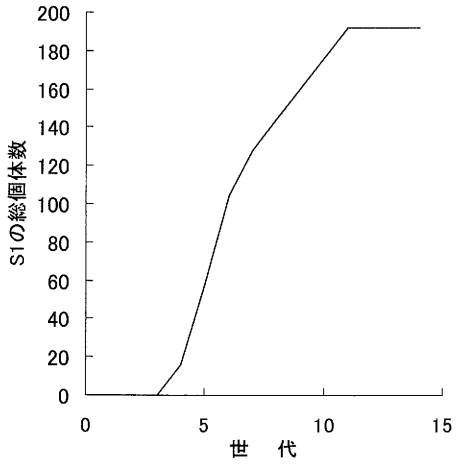
70、36 と 90、49 と 103、25 と 133、54 と 162)。100 世代後までの成立率については、非対称の場合は、非対称１でも非対称２でも、50 世代経過後に「すみわけ」が成立するケースは全くなかったが、「対称的」である場合は、50 世代経過後に「すみわけ」が成立するケースが認められた。そのため、「対称的」である場合の 100 世代後までの「すみわけ」成立率は、平均 19.63%と、わずかに増加していた（表－５）。しかし、非対称の場合より、大幅に低い値であったことに変り



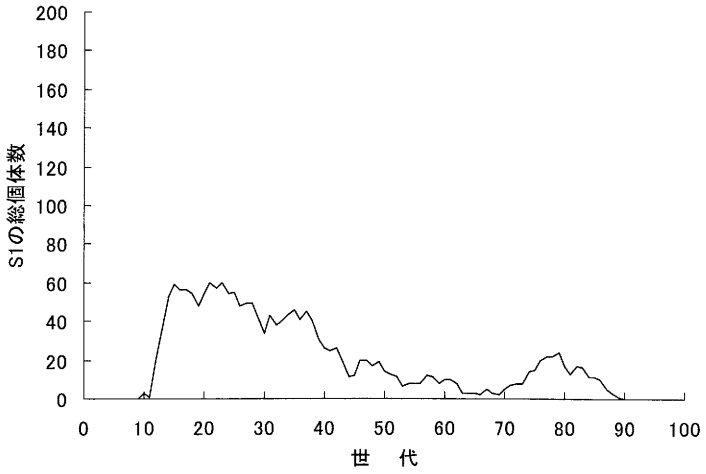
図－２ 適応度の重み付けと50世代後までのすみわけ成立率の関係



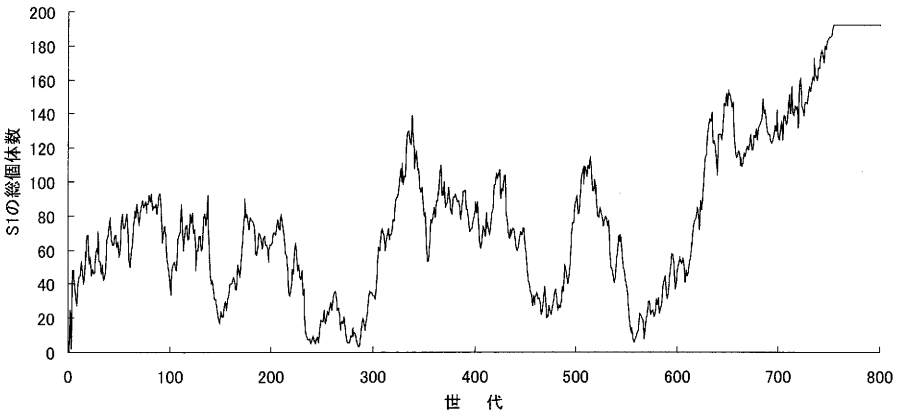
図－３ 突然変異率と50世代後までのすみわけ成立率の関係



図－４ 非対称1のS1の個体数の変動の一例(適応度の重み付け、64;突然変異率、0.625%)



図－５「対称的」である場合のS1の個体数の変動の一例（適応度の重み付け、64;突然変異率、0.625%）



図－6「対称的」である場合のS1の個体数の変動の一例
（適応度の重み付け、64;突然変異率、2.5%）

はなかった。100 世代後までの存続率についても同様の傾向が認められ、「非対称」の場合はこのようなケースは１例も認められなかったが（表－３～５）、「対称的」である場合は、「すみわけ」は成立しないが、100 世代後まで存続するケースがある程度まで認められ、平均で 28.52%とかなり高い存続率を示していた（表－５）。しかし、それでもその値は非対称１の半分程度に過ぎなかった。生殖的隔離による新種発生については、すべてのケースで新種が形成されたが、「対称的」である場合の方が、非対称的である場合より、わずかに早く新種の発生が発生した（新種発生世代は、前者では平均 3.35、後者では 3.64 と 4.74。表２～５）。しかし、「対称的」である場合の方が、すみわけまでの世代数（「すみわけ」成立までに要する世代数）が大幅に長かったため、すみわけ成立世代の平均は、非対称１が平均 15.05、非対称２が平均 12.53 であったのに対して、「対称的」である場合は平均 27.46 と、すみわけ成立が大幅に遅れ、２倍もしく２倍以上の大きな値を示していた（表５）。

図－４～６に、雌雄の分散が非対称である場合と対称的である場合の代表的なシミュレーション結果の事例を示した。非対称である図－４の事例では、速やかに「すみわけ」が成立していたが、「対称的」である図－５の事例では、「すみわけ」がなかなか成立せず、90 世代目で新種（S1）が全滅した。同様に「対称的」である図－６の事例では、100 世代後になっても「すみわけ」が成立せず、その後も「元の種（旧種）」と「競争」し続け、754 世代目になって、ようやく「すみわけ」を成立させるに至った。

考　察

前報（藤本、2010a）では、あらかじめ新種個体が１定数（4～32 個体）存在し、適応度の重み付けが 1.5 で突然変異率が 0.625%（1/160）であるケースについて、コンピュータ・シミュレーションを試み、環境勾配がない場合や、あっても種子分散と花粉分散に制約がない場合では、「すみわけ」は全く成立しないが、環境勾配があり、かつ、種子分散に制約がある場合には、「すみわけ」が成立するようになり、また、その場合は、花粉分散にも制約があるため、雌雄の分散が対称的である場合では、すみわけ成立率が低いが、花粉分散には制約がない雌雄の分散が非対称である場合は、すみわけ成立率が遥かに高くなり、また、「すみわけ」成立までに要した期間も半分程

度に短縮することが確かめられた。従って、以上の結果より、立地に環境勾配があることや、種子分散に制約があり、そのため、「競争」が局所的にしか展開されないことが、「すみわけ」成立の前提条件となっていること、また、雌雄間の分散に非対称性が認められることが、「すみわけ」成立に大きな役割を果たしている可能性が高いことなどを結論付けた。

前報に続いて、本報告では、特定の遺伝子の組み合わせによって生殖的隔離を自発的に生じさせる解析プログラムを組み立て、その解析プログラムによって、適応度の重み付けと突然変異率の162組の組み合わせ毎に、環境勾配が存在する条件化でのコンピュータ・シミュレーションを試みた。結果、前回の結果と同様に、分散が対称的である場合より、「非対称」である場合の方が、すみわけ成立率が遥かに高くなり（3倍以上、組み合わせによっては10倍以上）、また、すみわけまでに要する期間が2分の1程度かそれ以下に短縮していた。従って、今回の結果は、前報で指摘した、分散の雌雄非対称性が「すみわけ」の成立に大きな役割を果たしているとする仮説をさらに裏付ける結果であったといえる。

今回の結果でも示されているように、雌雄の分散が対称的（ともに大きな制約を受ける場合）であっても、一定の確率で「すみわけ」が成立するようになる。このことは、雌雄の分散の非対称性が「すみわけ」成立の必要条件とはいえないことを意味している。しかし、対称的である場合の「すみわけ」成立率が遥かに低いことの意味は極めて大きい。新たに生まれた種個体群は、その母体となった旧種個体群からの競合圧のみならず、それ以外の種との種間競争（競合圧）にも晒されている。被食圧や物理的環境圧など、新種個体群を全滅に向かわせる環境因子は少なくない。これら様々な生物・非生物的環境圧をのり越えることなくしては、新種の安定的確立が不可能となる。以上のことを考慮に入れると、高い確率で速やかに「すみわけ」を完了させる機能は、「すみわけ」を成立させる上で大きな意味を持っていると推察される。図－6に示したように、無限に近い期間に渡って「競争」を繰り返し、いつまで経っても「すみわけ」が成立しないようでは、上述のような他の環境圧の存在を考慮に入れると、現実的には、結局、「すみわけ」には至らないものと考えられる。また、すみわけ成立率とすみわけに要する期間は相乗的に働くと考えられるが、非対称性を示す場合は、対称的であるよりも、成立率が3倍以上となり、すみわけまでに要する期間が2倍かそれ以上であったので、単純計算で、非対称性を示す場合は、対称的である場合の平均で6倍以上の効果が期待できることになり、そのことの持つ意味は極めて大きいと判断できる。

また、今回は、花粉の近距離配分率が100%、すなわち、花粉がインサイドとアウトサイドにしか配分されない場合を雌雄の分散が「対称的」となっていると見なして解析を進めたが、「シミュレーションの方法」のところで触れたように、このケースは、非対称性が明瞭な「非対称1」や「非対称2」と比べて、相対的に対称性が高いというだけで、明確な対称性を示す事例とはいえない。雌（雌機能）の分散距離は、卵が樹体から飛散せず、単相世代が複相世代に寄生するので、種子の分散距離のみによって決まるのに対して、雄（雄機能）の分散距離は、単相世代である花粉の分散と複相世代である種子の分散の相互作用によって決まる。従って、厳密に雌雄の分散対称が保たれるのは、種子分散と花粉分散の双方に制約がない場合と、花粉の分散がインサイドのみに限られる場合（格子モデルのような離散系で考えると、計算上は、このケースも分散対称性が厳

密に保たれている場合となる）に限られることになり、このような厳密に対称性が保たれている場合は、前報での、あらかじめ新種が形成されている場合での事例解析からも明らかなように、今回の「対称的」である場合よりも、さらに「すみわけ」の成立が困難になると予想される。すなわち、このように考えると、雌雄の分散対称性の持つ意味はさらに大きなものと見なせるようになる。なお、前回および今回の解析を通して、種子の分散に制約がなく、花粉の分散に制約がある場合は取り上げていないが、それは、花粉の分散距離よりも種子の分散距離の方が常に小さいとする仮定に基づくためである。しかし、もちろん、逆のケースもあり得る。種子・花粉ともに、風によって分散する場合は、花粉の分散距離の方が大きいと考えられるが、ある種の昆虫によって狭い範囲にしか花粉が散布されず、種子が動物によって長距離散布される場合には、関係が逆転する場合も少なくないと考えられる。しかし、その場合は、上述した花粉の分散がインサイドのみに限られる場合などの雌雄機能を入れ替えただけのケースとなり、計算上は同じのケースと見なせることになるので、別途解析が必要となるわけではない。しかしながら、いずれにせよ、今回までの解析では、厳密な意味での「対称性」が保たれている場合との比較が不十分、もしくは殆ど取り上げられていないといえるため、今後の充分な検討が必要であることに相違はない。

「すみわけ」の成立プロセスについて見ていくと、まず、前報でも触れたように、環境勾配がある場合は、適応遺伝子が適応的となる左サイト群では適応遺伝子が増加していくのに対して、右サイト群では増加していかないが、左サイト群で新種が形成された時以降の、新旧両種個体群の「競争」の場となる左サイト群での適応遺伝子のプールのされ方が、非対称性を示す場合と対称的である場合で異なってくる。すなわち、対称的である場合は、花粉の分散距離が短いため、左サイト群に位置する旧種個体群は、右サイト群からの適応遺伝子の少ない花粉と交配する可能性が殆どないため、右サイト群に個体を持たない新種個体群とほぼ同等の速度で適応遺伝子がプールされていく。それに対して、分散が非対称で、花粉の分散距離が長くなっている場合は、左サイト群に位置する新種個体群は、右サイト群に個体を持たないので、花粉の分散距離が長くなっていても、分散が対称的である場合と同様の、効率的な適応遺伝子の増加が期待されるが、左サイト群に位置する旧種個体群の場合は、花粉の分散距離が長くなると、右サイト群からの適応遺伝子の少ない遺伝子を受け取る確率が高くなるため、結果的に適応遺伝子が効率的にプールされていかなくなると考えられる。すなわち、以上のことの持つ意味は大きく、結局、分散が対称的である場合は、「競争」が起こる場である左サイト群での新種と旧種の適応遺伝子の増加速度が共に高くなり、両者間での「競争」が激化するが、結果的に少数個体からなる新種が絶滅する確率が高くなり、また、「すみわけ」が成立する場合でも、その成立までに要する期間が大幅に長くなってしまうのに対して、分散が非対称性を示す場合は、新種個体群が左サイト群の旧種個体群よりも、適応遺伝子をより効率的に増加させていけるため、もともと「競争」が緩和され易く、結果的に、遥かに効率よく「すみわけ」が成立するようになるものと推察される。

これまで、「すみわけ」は、今西の「すみわけ理論」（今西、1949、1980；今西ほか、1984など）などの例外を除けば、主に「競争」の結果として了解されてきた。すなわち、環境勾配に応じて、それぞれの場で最適な種個体群が選択された結果、「すみわけ」構造が成立すると見る考え方が一般的であった。しかし、前報（2010a）および本報告での結果からも明らかなように、そ

の成立機構から考える限り、「すみわけ」に果たす「競争」の役割はそれほど大きいとはいえず、前報でも指摘したように、「すみわけ」は、「競争」の結果というよりも、条件さえ整えば、自律的に進行する、元ひとつの種であったものの自律的分化過程を示す事象として把握できるようになると考えられる。

確かに、生物個体を、他から切り離された固定性・実体性の高いもの見なすと、生物における諸関係は、個体をベースとした競争・共存・被捕食等の社会的関係と見なされるようになり、「すみわけ」のような異所的・異時的共存関係は、それぞれの場の収容力に限界がある以上、同所・同時的競争の結果として了解せざるを得なくなる。しかしながら、個体はそれほど明瞭な実体性（恒存的で自己同一的な性質）を示しているとはいえず、世代交代を通して変容していくものであり、また、「競争」とされる事象が、局所毎にしか生じない事象であることも重要である。また、前報および本報告で示したように、「競争」が、いわゆる「自由競争」的なものではなく、雌雄の分散非対称性（SDA）によって、あらかじめ、結果が大幅に方向付けられているという事実も見逃せない。すなわち、以上のような点に留意すると、「すみわけ」は、競争の結果というよりも、個体発生過程における組織・器官の分化過程にも類する、元ひとつのものであった種個体群の自己組織化(Kauffman、1995；都甲ほか、2009）的分化過程と考えた方が理解し易くなってくる。これまでの個体の実体性に否定的な論議は、個体が属する社会を実体的なものと見なす全体論（holism）に行き着きがちであったといえ、今西理論にもその傾向が認められる。しかし、個体の実体性の否定は、常に社会実体論（社会有機体説）に繋がるとはいえず、むしろ、関係の第一次性（廣松、1975）への着目の第一歩であり、結果的に、個にも全体にも実体性を認めず、関係の結節点（廣松、1975）として個や全体の挙動を考えていく思考パターンに帰着するものと考えられ、このような方向性を持った方法に着目する必要がある。すなわち、複雑系理論や複雑適応系理論（井庭・福原、1998 など）、自己組織化論(Kauffman、1995；都甲ほか、2009 など）の対象認識の方法も同様の方向性を示すもので、このような方法に従うことで始めて、「すみわけ」のような現象も理解可能となってくるものと考えられる。

地球科学では、「地球進化」が分化の観点から捉えられ、もとひとつのものであった火の玉地球から、水惑星を経て、海と陸地が分化した陸・水惑星、さらには物質圏と生命圏が分化した生命の惑星へと向かう、地球の分化的進化の解明が進んでいる（松井、1995；松井、2008)。生物進化も、このような地球の分化的進化の延長線上に生じた、もとひとつのものであった生命圏(今西が言う生物全体社会)の自律的細分化(すみわけの細分化)と見なす必要がある（藤本、2010b)。言い換えれば、このように進化を分化の観点から見ることではじめて、非生命圏と生命圏相互間や生物相互間の連続性や関係性が見えてくるようになる。

さらに、地球の分化的進化の前提に宇宙進化の問題があるが、宇宙進化もまた、ただひとつのものの分化過程と見なせる。従って、この点に留意すれば、生物進化の問題は、それを分化の観点から見ていくことで、宇宙進化の延長線上にも位置づけられるようになるだろう。また、その場合、宇宙進化においては、「対称性」と「対称性のやぶれ」が重要視され、また、その延長線上に生物界の「非対称性」が論議されていることは極めて興味深い（坂東、1996；Close、2000 など)。すなわち、生命と宇宙を繋ぐ「分化的進化」は、関係概念である「対称性」や「非対称性」と

密接に関連した事象といえ、「自律的すみわけ」も、このような「非対称性」や「対称性」問題全般の中に位置づけ、理解し直すことで、その持つ意味がより明確に了解できるようになるものと推察される。

本解析では、前報に引き続き、一次元格子モデルと遺伝的アルゴリズムを用いて、「自律的すみわけ」のコンピュータ・シミュレーションを試みた。そしてその結果、「すみわけ」が、固定的・実体的なもの同士の競争の結果というよりも、元ひとつのものの自律的・自己組織化的分化プロセスとして理解できるようになる可能性が高いことや、このような「自律的すみわけ」を生じさせる上で、「雌雄の分散非対称性」が大きな意味を持っているらしいことが、より一層裏付けられたものと考えられる。しかしながら、課題の大きさから考えて、本解析もまた、試み的解析に終わっていることも明らかである。本解析では、生殖的隔離が自律的に生じ、もとひとつだった個体群がふたつに分化していく過程の再現を試みたが、生殖的隔離が生じる条件を、２つの遺伝子座の遺伝子（しかも、適応的意味をもった適応遺伝子）がともに１の状態を示すようになった場合に求めた解析に過ぎず、もっと様々な条件を想定して、自律的な生殖的隔離の可能性を検証する必要がある。１Ｄモデルでの解析に過ぎないことも問題で、今後は２Ｄモデルでの検討が必要となるだろう。本解析は、雌雄同株の樹木を想定したもので、また、個体の雌機能と雄機能の役割を同等と見なした場合の解析に過ぎず、今後は、雌雄異株の場合や雌雄の機能が同等でない場合、さらには、動物である場合を想定した解析なども進めていく必要がある。また、以上のような解析を通した、「雌雄の分散非対称性」や「自律的すみわけ機構」のより一層の理論化も、残された大きな課題となる。「雌雄の分散対称性」と「雌雄の非対称性」全般や、さらには、上述した宇宙進化から生物進化までに見られる「対称性」や「非対称性」全般との関わり、「自律的すみわけ機構」や「雌雄の非対称性」と筆者が提案してきた「非競合・非定着的戦略」(藤本、1993；藤本、1998；藤本 2009；Fujimoto & Miyakawa、1991 など）の関係、今西進化論を始めとする進化理論全般との関連のより詳細な分析など、残された課題は少なくない。

最後に、前報（藤本、2010a）には、遺憾ながら筆者の不注意による誤記・誤植が目立つ。続報である本報告で、末尾に付録として正誤表を付し、訂正しておく。前報参照のおりは、参考にして頂きたい。

引用文献

坂東昌子(1996)：物理と対称性―クォークから進化まで．紀伊国屋書店．

Close, F.(2000)：Lucifer's Legacy: The Meaning of Asymmetry. Oxford Univ. Press. フランク・クローズ著・はやしまさる訳(2002)：自然界の非対称性―生命から宇宙まで．紀伊国屋書店．

藤本征司(1993)：北海道の高木類の生育・更新様式に関する比較形態・生態学的研究．静大演報、17、1-64.

藤本征司(1998)：高木類の生育更新・樹形特性から見た森林景観の基本構造の把握．平成７～9年度科学研究費補助金(基盤研究 C)研究成果報告書．

藤本征司(2009)：非競合・非定着的戦略理論の再構成―脱近代的風景の協働的開示を可能にする戦略図式への組み換え．―静大演報、33、45-73.

藤本征司(2010a)：「すみわけ」のコンピュータ・シミュレーション―格子モデルと遺伝的アルゴリズムに基づく解析の試み―．静大演報、34、103-115.
藤本征司(2010b)：生態学から見た風景モザイクと造景―ひとつのヒューマン・エコロジー．ヒューマン・エコロジーをつくる：人と環境の未来を考える（野上啓一郎編）、49-68、共立出版.
Fujimoto,S. & M. Miyakawa(1991) : Growth characteristics of *Betula ermanii* in particular reference to response patterns at timber lines. J. Agr. Hokkaido Univ., 65, 219-228.
廣松　渉（1975）：事的世界観への前哨．勁草書房．（同(2007)．ちくま学芸文庫）.
伊庭斉志(2005)：Excel で学ぶ遺伝的アルゴリズム．オーム社.
井庭崇・福原義久(1998)：複雑系入門．NTT 出版.
今西錦司（1949）：生物社会の論理．毎日新聞社．（復刻版(1979)．思索社）.
今西錦司(1980)：主体性の進化論．中公新書.
今西錦司・柴谷篤弘・米本昌平(1984)：進化論も進化する―今西進化論と分子生物学．リブロポート.
Kauffman, S.(1995) : At Home in the Universe: The Search for the Laws of Self-organization and Complexity. Oxford Univ. Press.（カウフマン(2008；米沢富美子訳)：自己組織化と進化の論理．ちくま学芸文庫）.
松井孝典(1995)：地球倫理へ．岩波書店.
松井孝典(2008)：新版 地球進化論．岩波現代文庫.
佐藤一憲(1995)：生態学における格子モデル―ペア近似の有効性―．日本生態学会誌、45、247-258.
Takenaka,Y., H. Matsuda and Y. Iwasa(1997) :Competition and evolutionary stability of plants in a spatially structured habitat. Res. Popul.Ecol., 39(1) ,67-75.
都甲潔・江崎秀・林健司・上田哲男・西澤松彦(2009)：自己組織化とは何か・第２版．講談社.
梅原嘉介・小川敬治(2007)：進化ゲーム理論と遺伝的アルゴリズム．工学舎.

付　録

藤本征司（2010）:「すみわけ」のコンピュータ・シミュレーション—格子モデルと遺伝的アルゴリズムに基づく解析の試み—. 静大演報、34、103-115. の正誤表

＜正誤表＞

	誤	正
106 頁 1 行目	ケース 7，8	ケース 4 ～ 6
106 頁 17 行目	$F=1.5^{N(25-2S_k)/5}$	$F=1.5^{N(25-2k)/5}$
106 頁 36 行目	種子散布	花粉散布
108 頁 8 行目	雌雄対称性	雌雄非対称性
108 頁 10 行目	Asymmetry	Symmetry
112 頁 22 行目	呼ぶことにする)の」	呼ぶことにする)」
112 頁 25 行目	至ことと、	至らないことと、
113 頁 34 行目	自然選択よる	自然選択による