

「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

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/10.14945/00005712

「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—

藤本 征 司*

Computer Simulation of Habitat Segregation
—A Tentative Analysis based on the Lattice Model and the Genetic Algorithm

Seishi FUJIMOTO*

Summary

A computer simulation of habitat segregation was carried out based on the 1D lattice model and the genetic algorithm. The results indicated that habitat segregation could be actualized or accelerated when as follows.

- (1) When the dispersal distance is restricted under lattice like habitat structure with environmental gradient and therefore the competition rises only at the every local site.
- (2) When the sexual dispersal asymmetry is present and therefore the inter-specific competition is structured where the results of competition have been directed.

These results suggest that habitat segregation is substantially an actualization of self-organization mechanism which biotic aggregates possesses as a social structure, although it is the combination of mutation, reproductive isolation and natural selection that directly cause habitat segregation process.

はじめに

類似する生活形や生活様式が類似した種相互間に、いわゆる「すみわけ」現象が広く認められることは、古くから知られた事項であるが、その成立過程や成立要因については、現在のところは、必ずしもまだ充分明確化されていない状況にある。確かに、近年の、個体や個体群の実体性を前提として組み立てられてきた個体群動態理論や、遺伝子の実体性を前提として組み立てられた、突然変異と自然選択、さらには隔離メカニズムなどに基づく進化総合理論に従うことで、「すみわけ」を、競争や隔離、また、自然選択の結果として解釈できるようになることは明らかである。しかしながら、このような「すみわけ」の成立過程の詳細は、まだ充分明らかにはされていないし、また、今西(1980)が指摘してきたような、「すみわけ」構造を自律的に生じさせる、何らかの仕組みが種社会(種個体群)にあらかじめ内在していると見る考え方が、以上のような説明枠組みによ

*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.

って、完全に否定されたわけではないことも明らかである。また、「複雑適応系」(伊庭・福原、1998)や「自己組織化論」(Kauffman、1995；都甲ほか、2009)など、生命体や生物群集、人間社会の総体などを「複雑系」として理解しようとする流れなど、近年の新たな認識枠組みとの絡みで考え直して見ると、今西の「すみわけ理論」(今西、1949；今西、1980；柴谷、1981；今西ほか、1984)が、必ずしも、非科学的論理の展開とはいえ、再考の余地を充分残した論議であったことも了解できるようになると考えられる。

そこで、本稿では、以上のような複雑系科学などの中で考えられてきた、格子モデル(セルラー・オートマトン；佐藤 1995；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)の手法を前提・参考にして、「すみわけ」の成立過程を再現する解析モデル(シミュレーション・モデル)を組み立て、「すみわけ」がどのようなプロセスを経て成立するかや、どのような場合に「すみわけ」が促進されるかなどについて、理論的検討を試みることにした。なお、本研究では、対象を樹木に想定して解析を進めた。

シミュレーションの方法

本研究では、通常、あらかじめ環境が構造化されているものと考え、 1×100 の一次元配列の格子モデル(セルラー・オートマトン)を採用し、ひとつのセル(以下、サイトと呼ぶ)に 16 個(全体で 1600 個)の親個体が位置すると仮定してシミュレーションを行った。また、サイトにより、環境勾配がある場合(自然環境が不均質な場合)と、ない場合があると仮定し、ある場合は、適応遺伝子(後述)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(詳細は後述)。環境勾配がない場合は、どのサイトでも、適応遺伝子が適応的となると考えた。また、特定の個体が示す適応度は、その個体が持つ適応遺伝子の数によって変化するものと見なし、遺伝的アルゴリズムの考え方を参考にして、交叉や突然変異が生じ、適応遺伝子数が世代交代ごとに変化し、その結果、次世代を幾ら残し得るかが確率によって定められると考え、解析モデルを組み立てた。

シミュレーションの手順(アルゴリズム)の概略を図-1 に示した。アルゴリズムの計画、実際の算定に際しては、梅原・小川(2007)を参考にし、エクセルの VBA によってプログラムを記述した。また、シミュレーションに際しては、11 のケースを想定し、ケース毎に 20~50 回程度計算させた。ケース毎の条件の違いを表-1 にまとめた。

シミュレーションのより具体的手順について述べると、まず、最初の手順は初期状態の決定である。初期状態には、①最初の種の数、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が関係する。①については、最初から 2 種ある場合(S0 と S1、S1 が少数からなる新種。すなわち、何らかの生殖的隔離により、すでに、新種が分化し始めていると見なし、あらかじめ、S1 を設定した場合。ケース 1~6、9~11)と 1 種しかない場合(最初は S0 個体のみよりなり、S1 個体は自律的に生じると見なした場合。生じさせ方については後述。ケース 7~8)の 2 通りを設定した。②については、あらかじめ S1 を設定した場合は、S1 が連続する 2 つのサイトにそれぞれ 16 個体、合計 32 個体ある場合、1 つのサイトのみに 16 個体ある場合、1 つのサイトのみにあり、占める個体数が 4 個体に過ぎない場合の 4 通りとした(表-1 参照)。③については、

本解析では、個体毎に 50 箇所(1~50)の遺伝子座を想定し、そのうち 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た。そして、適応遺伝子は、1 かゼロのいずれかの状態を示し、1 なら適応的、ゼロならば不適応的となると考えた。本解析では、その初期状態として、どのケースでも 50 個の遺伝子をすべてゼロに設定した。

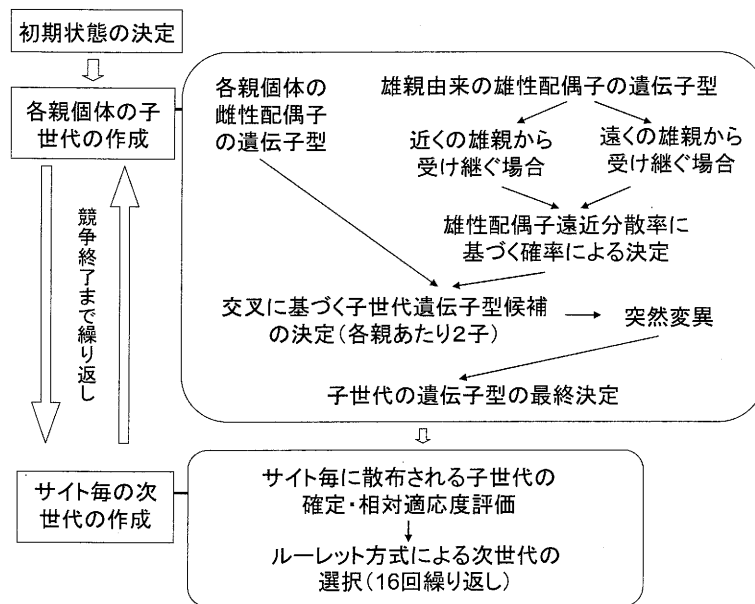


図-1 シミュレーションのアルゴリズム

表-1 シミュレーションのケース毎の条件

ケース	環境勾配	種子散布の制約	花粉散布の制約	雌雄の散布対称性	新種の設定	初期個体数(S1)
1	あり	あり	なし	非対称	あらかじめ	2セルが16
2	あり	あり	なし	非対称	あらかじめ	1セルが16
3	あり	あり	なし	非対称	あらかじめ	1セルが4
4	あり	あり	あり	対称	あらかじめ	2セルが16
5	あり	あり	あり	対称	あらかじめ	1セルが16
6	あり	あり	あり	対称	あらかじめ	1セルが4
7	あり	あり	なし	非対称	セルフ1*	すべてゼロ
8	あり	あり	なし	非対称	セルフ2**	すべてゼロ
9	なし	あり	なし	非対称	あらかじめ	1~2セルが16
10	あり	なし	なし	対称	あらかじめ	1~2セルが16
11	なし	なし	なし	対称	あらかじめ	1~2セルが16

*遺伝子19~22がすべて1となる時自律的に新種となる場合

**遺伝子21と22がともに1となる時自律的に新種となる場合

次に、各親個体(母樹)の子世代(すなわち種子の遺伝子型)を作成させた。子世代の遺伝子型は、各親個体の雌性配偶子(卵)の遺伝子型と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、その親個体の遺伝子型と一致する。一方、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るので、その構成が決まるルールをあらかじめ決めておく必要がある。この解析では、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)があると考え、その比率(雄性配偶子遠近分散率)を、

ケース 7, 8 以外は 1 対 1、ケース 7, 8 は 1 対ゼロとして、雄親由来の遺伝子型を確率的に評価した。そして、これら両者を接合させ、また交叉を起こさせて、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。なお、交叉率(交叉が起こる確率)と突然変異率については、それぞれ 1 世代・1 遺伝子当たりで 50% および 0.625%(1/160) とし、ともに遺伝子座ごとにランダムに生じると仮定して、遺伝子型を決定した。

次に、以上の手順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。ここで、分散の仕方については、親個体の属するサイトとその両隣のサイトにしか分散しない場合(ケース 1~9; 3 つのサイトへの分散比すべて 1/3) と、均等の確率で 100 のサイトのいずれかの 3 箇所に分散する場合(ケース 10~11) の 2 通りを想定した。以上のように設定すると、各サイトに 48 の子世代(種子)が散布されることになるが、その内の 16 が、競争に打ち勝って残ると仮定して、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、場によって適応度が変化するサイトの位置(S_k ; k は 1~100 でサイトの位置)により、下式で算定した。ただし、環境勾配がない場合(ケース 9 と 11) は、すでに触れたように、どのサイトでも、適応遺伝子が適応的となると見なしたので、 F は常に 1.5^N となる。

$$F = 1.5^N \quad k \leq 10 \text{ の時}$$

$$F = 1.5^{N(25-2S_k)/5} \quad 10 < k < 15 \text{ の時}$$

$$F = 1/1.5^N \quad k \geq 15 \text{ の時}$$

そして、以上のような、各親個体の子世代作成から各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(S_1 か S_0 の何れかの個体数がゼロとなるまで)繰り返し計算させ、各ケース、各回の結果を得た。ただし、200 世代が経過しても競争が終了しない場合は、原則として、201 世代以降の計算を打ち切った。

最後に、ケース 7, 8 の、 S_1 を自律的に派生させる方法については、2 通りの試算を行った。すなわち、ケース 7 では、遺伝子座 19~22(19~20 は適応遺伝子、21 から 22 は中立遺伝子の遺伝子座)の遺伝子がすべて 1 になった子世代個体が出現したときから 10 世代の後までは、このような遺伝子構成となった子世代個体が自律的に S_0 から S_1 に変化し、その後は、このような遺伝子構成を持つ子世代が生じて、 S_1 には変化しないが、 S_1 の総個体数がゼロになった場合には、再び、 S_1 が同様のプロセスで生じるようになる」と仮定して、新種が自律的に形成され、「すみわけ」が成立するかどうかどうかを確かめた。ケース 8 では、新種となる基準を遺伝子座 21~22(中立遺伝子の遺伝子座のみ)の遺伝子が共に 1 となった場合と仮定して、ケース 7 と同様の基準に従って試算した。

結果と考察

結果の概略を、表 1~表 3 に示した。

まず、環境勾配がない場合(ケース 9 と 11) や、あっても種子散布に制約がない場合(従って、雌雄の散布が対称性を示す場合; ケース 10) では、「すみわけ」は全く成立しなかった。前者の場合

は、かなり急速に S1 が全滅したが、これは、環境勾配がないため、突然変異を起こし、適応遺伝子を増やした個体が、1～100 のサイト全体で急速に増加するが、例え種子散布に制約があっても、花粉散布に制約がないことが機能して、全サイトに、これらの適応個体の遺伝子が急速に広がるようになり、そのため、2 種間の適応度の差が大きくなり易く、結果的に、少数個体からなる S1 が、急速に全滅に向かう確率が相対的に高くなるからと推察される。後者(ケース 10)の場合は、全滅に至るまでの期間がかなり長く、200 世代以上存続したものが、33 ケース中 8 ケースもあり、それらの 200 世代目の個体数も、平均 294.7 とかなり多かった(表-3)。図-2 は、このようなケース 10 の一例を示したものである。このような結果となるのは、ケース 10 の場合では、環境勾配が存在するため、突然変異が生じ、それが環境によって選択されても、適応遺伝子を増やす方向と減らす方向の 2 方向に選択されるうえに、種子にも、花粉にも、散布の制約がないので、以上の相反する遺伝子流が相殺し合い、結果的に、2 種間の適応度の差がつきにくくなるためと考えられる。しかしながら、すでに触れたように、以上の両者とも、結果的に「すみわけ」構造を成立させなかった点に変わりはなかった。

表-2 シミュレーションの結果概略

ケース	回数	すみわけ 成立回数	成立率 %	成立までの世代数 平均(最短—最長)	絶滅までの世代数 平均(最短—最長)
1	20	16	80.0%	20.8(13-51)	19.0(14-30)
2	30	19	63.3%	19.1(13-29)	15.5(6-23)
3	32	5	15.6%	14.8(14-20)	7.8(2-24)
4	21	6	28.6%	44.5(17-162)	13.8(8-26)
5	51	1	2.0%	28(28-28)	12.8(5-42)
6	32	0	0.0%	—	7.9(2-18)
7	20	20	100.0%	43.5(21-65)	—
8	21	21	100.0%	71.6(21-133)	—
9	30	0	0.0%	—	10.9(7-17)
10	33	0	0.0%	—	45.7(10-178)*
11	33	0	0.0%	—	10.2(8-16)

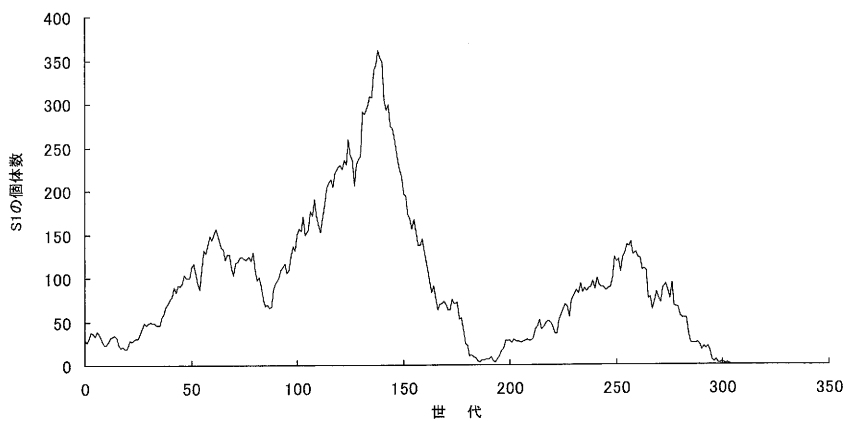
*200世代までに絶滅した場合のみを対象にした平均値

表-3 ケース10の補足結果

計算回数	33
200世代以上存続した回数	8
存続率	24.2%
存続した場合の200世代目の個体数(平均(最短-最長))	294.7(22-710)

それに対して、環境勾配があり、かつ、種子散布に制約がある場合(従って、雌雄の散布が非対称となる)には、ケースによって成立率が異なるが、「すみわけ」が成立するようになった。すなわち、このことは、種子散布に制約があること、言い換えると、競争が局所ごとにしか起こらないものであることが、「すみわけ」が成立するための前提条件とのひとつとなっていることを示唆しているものと考えられる。

また、その成立率は、種子散布には制約があっても、花粉散布には制約がない場合（つまり、雌雄の散布が非対称となっている場合、ケース 1～3）の方が遥かに高く、雌雄の散布が対称性を示す場合には、ケース 6（S1 の初期個体数が 4 個体しかない場合）では成立率がゼロ、ケース 5（同様 16 個体）でも 2% に過ぎなかったが、散布が非対称性を示す場合は、ケース 3（ケース 6 と同様に、S1 の初期個体数が 4 個体しかない場合）でも 14.8% の成立率を示していた。「すみわけ」成立までに要した期間も、半分程度に短縮していた。すなわち、以上の結果は、「すみわけ」が低い確率でしか起こり得ないものであることを考え合わせると、立地に環境勾配があり、種子散布に制約があるだけでなく、さらに散布に雌雄対称性が認められることが、「すみわけ」の現実化に重要な役割を果たしている可能性が高いことを示唆している。



図－2 ケース 10 の一例（S1 の個体数動態）

なお、以上のように、散布の雌雄対称性(Sexual Dispersal Asymmetry)のあるなしで、「すみわけ」の成立率に大きな差が生じたのは、以下のようなプロセスが自律的に進行したためと考えられる(図－3、4 参照)。すなわち、双方とも、当初は、左サイト群、右サイト群の双方で、同等の確率で突然変異が生じ、自然選択によって、左サイト群には適応遺伝子の多い個体、右サイト群には適応遺伝子が少ない個体が、同等の確率で増えていく。ところが、対称性を示す場合では、花粉の散布距離が種子の散布と同様に短いため、左サイト群に位置する S0 の親個体が、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っていない新種候補 S1 と同様に、左サイト群に位置する S0 でも、世代交代の進行とともに、ほぼ同等の確率で、適応遺伝子の数を増やせるようになり、結果的に、少数種である S1 が絶滅に至る確率が高くなると推察される。それに対して、散布が非対称となっている場合は、花粉の散布距離が長いため、左サイト群に位置する S0 の親個体が、右サイト群からの適応遺伝子の少ない花粉と交配する頻度が高くなり、右サイト群に個体を持っていない新種候補 S1 とは異なり、左サイト群に位置する S0 では、常に、右サイト群からの、適応遺伝子数の少ない個体からの影響を受け、適応遺伝子の増加が妨げられ続け、結果的に、少数種である S1 の適応遺伝子数の方が左サイト群の S0 のそれよりも、相対的に多くなり、S1 が絶滅を免れ、左サイト群を占拠し、「すみわけ」構造が成立する確率が高くなるものと推察される。

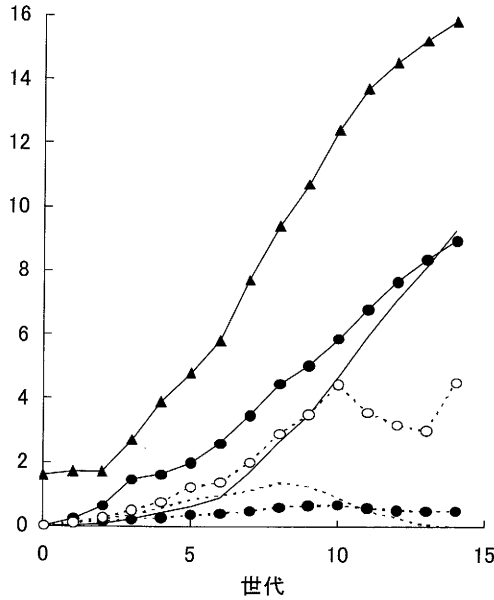


図-3 ケース2の一例

- S1の平均適応遺伝子数(全サイト対象)
- S0の平均適応遺伝子数(全サイト対象)
- 同上(サイト1~10のみ)
- S1の総合適応度(サイト1~10のみ)
- S0の総合適応度(サイト1~10のみ)
- ▲—S1の平均個体数(サイト1~10のみ)

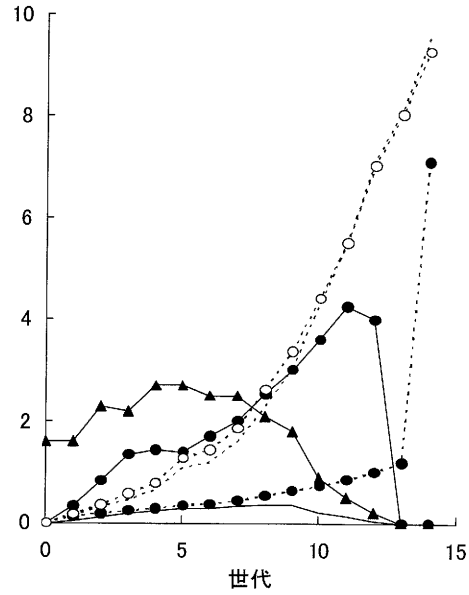


図-4 ケース5の一例

- S1の平均適応遺伝子数(全サイト対象)
- S0の平均適応遺伝子数(全サイト対象)
- 同上(サイト1~10のみ)
- S1の総合適応度(サイト1~10のみ)
- S0の総合適応度(サイト1~10のみ)
- ▲—S1の平均個体数(サイト1~10のみ)

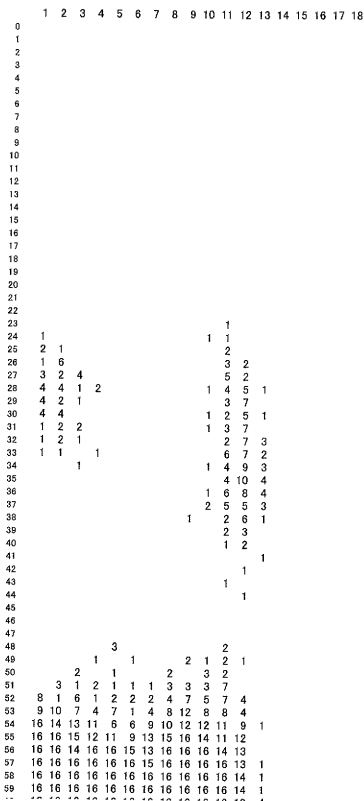


図-5 ケース7の一例。縦軸は世代、横軸はサイト、数値はサイト毎のS1の個体数

最後に、新種S1の自律的発生のシミュレーション(ケース7, 8)については、両ケースとも、すべての計算で、新種が発生・定着して、結果的に「すみわけ構造」が成立した。ケース7では、すべてのシミュレーションで、図-5のように、S1が1~10のサイト(左サイト群)を占めるようになった。適応遺伝子の一部が種分化を引き起こす遺伝子としても働くと仮定した算定であるため、当然の結果といえる。それに対して、ケース8の場合は、21例中17例では、図-6のように、右サイト群を占めるようになり、図-7のように左サイト群を占めたのは、21例中4例に過ぎなかった。ケース8の場合は、新種の発生が、適応遺伝子の量とは無関係に、中立遺伝子のみ支配されるものと見なしているため、新種が形成され始める確率は、サイトの数に依存して決まり、サイト数が多いほど新種形成の確率が高くなる。従って、サイトの数が多い右サイト群(サイトの総数85)より、サイトの総数が少ない左サイト群(サイトの総数10)の方が、新種が発生する頻度が低くなるのも当然の結果といえる。このように、新種の萌芽が、全サイトで同等の頻度で生じることは、図-6, 7で示した事例においても読み取れるものと推察される。

以上のように、ケースによって、「すみわけ」の成立の方向が異なってくるが、いずれの場合でも、新種が自律的に形成され、「すみわけ」が成立した。今後のより詳細で、厳密な解析を必要とするものの、以上の結果もまた、「すみわけ」が、条件さえ整えば、自律的に進行する事象であることを示唆するものといえる。

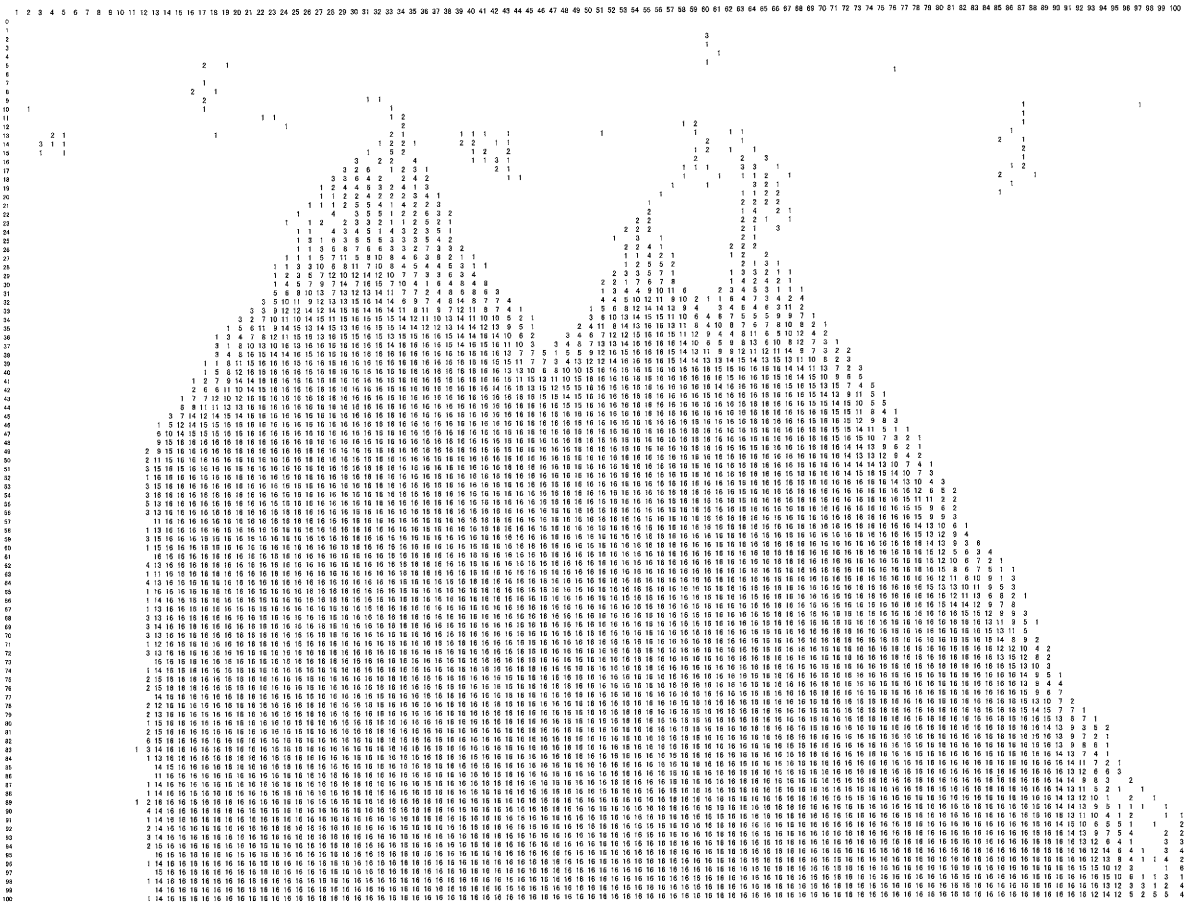


図-6 ケース8の一例(S1 が右サイト群を占めるようになった場合)。縦軸は世代、横軸はサイト、数値はS1のサイト毎の個体数

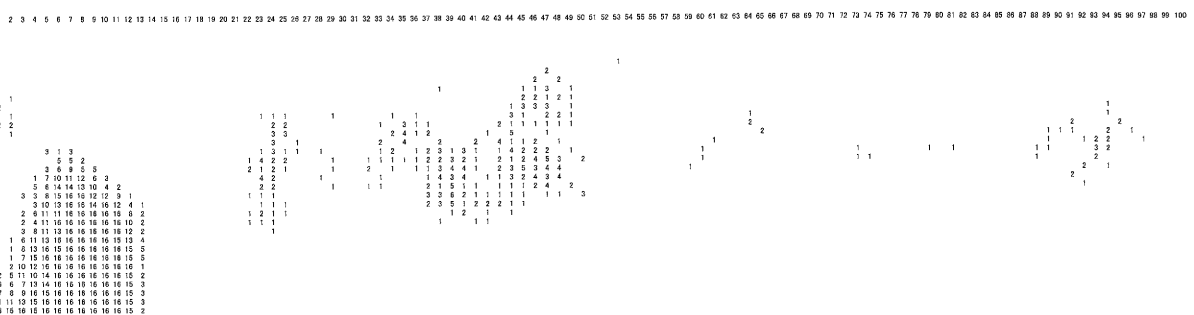


図-7 ケース8の一例(S1 が左サイト群を占めるようになった場合)。縦軸は世代、横軸はサイト、数値はS1のサイト毎の個体数

総合考察

今回のシミュレーションの結果は、「すみわけ」が、直接的には、突然変異、何らかの生殖的隔離、そして自然選択プロセスを経て成立するものであるとしても、それが、実質的には、あらかじめ個体群に社会的構造として備わっている、自律的な自己組織化メカニズムの作動の結果でもある可能性が高いことを示唆している。

確かに、本研究からも明らかなように、「すみわけ」は、直接的には、何らかの生殖的隔離が進行する一方で、突然変異が偶然に次々と生じることで、個々の個体の遺伝子型や、さらには、個体の表現型や適応度が変化し、それに自然選択が働いて、結果的に、個体の選別が行われ、次世代に置き換わっていくというプロセスの繰り返しによって、説明可能であるといえる。その意味で、今西が指摘したような、平和共存的な仕組みは、何ら必要とすることなく、「すみわけ」は成立する。このことは、例えば、今西の論議にかなり好意的であった柴谷(1981)によっても、すでに指摘されてきた事項であり、何ら修正の余地はないものと推察される。さらに言い換えて、「すみわけ」は、直接的には「競争原理」のみによって説明できると判断することも不可能ではない。

しかしながら、そのことは何も、「すみわけ」を、何らかの別の説明原理に従って(もしくは別の説明原理も導入して)説明することが一切不可能であることを意味するわけではない。不可能でないばかりか、そのような別の説明原理を必要とする余地も充分残されている。すなわち、突然変異、生殖的隔離および自然選択の枠組みのみによって、「すみわけ」や、さらには進化プロセス一般を説明することの困難性は、古くから指摘され続けてきた。そして、それは、いわゆる「ネオダーウィニズム」批判に繋がっており、今西ほか(1984)にも、そんな、ネオダーウィニズムに対する様々な批判が要約・紹介されている。しかし、現時点において、その問題点について振り返ると、ネオダーウィニズム的枠組み(現時点では、突然変異と自然淘汰だけでなく、地理的隔離や生殖的隔離なども含めた枠組みと考えてよいだろう)の最大の問題点は、結局、この枠組みで考える限り、種分化や進化は、偶然の繰り返しによってしか生じ得ず、非常に長期間を要しても、非常にまれな頻度でしか生じ得ない事象と考えざるを得なくなる点に帰着するものと考えられる。そして、このような疑問は、以上のようなネオダーウィニズム的枠組みで、種分化機構などの説明を試みようとしている研究者達自身が抱えている疑問でもあり、非常に根深いものがあると推察される。

もちろん、残念ながら、以上のような疑問への明確な解答は、今のところ存在しない。しかし、それに対する「解答」らしきものが、これまでも、提案され続けてきたこともまた明らかである。すなわち、近年における、そんな提案の極めて重要なもののひとつとして、Kauffman(1995)などによる「自己組織化」論があげられる。Kauffmanの論議は、複雑系、複雑適応系の考え方を前提として、進化を、突然変異と自然淘汰のみによって説明するのではなく、自己組織化も含めた枠組みで説明しようとするものである。そうすることで、生物進化を説明することの確率的困難性が克服され、進化によって生じてきた我々生命体を、稀な確率で生じてきた、単なる偶然の産物なのではなく、“We the expected”(予期されてある私たち; 米沢訳(2008)では「生じるべくして生じたもの」と考えられるようになることを示す論議といえる。そして、以上の、今西の言い回しである「変わるべくして変わる」(今西、1980)を、たぶん意識した上での訳と思われる米沢訳(Kauffman; 1995)を見ても察知できるように、今西理論とKauffmanの理論の親和性は高く、

今西理論もまた、進化を、突然変異と自然選択の積み重ねによって起こる「偶然性・他律性の高い事象」というよりも、むしろ、起こって当然のことが当たり前のこととして起こる「必然性・自律性の高い事象」と見なす考え方であったといえる。すなわち、そんな今西の説が、Kauffman のそれよりも、かなり以前に構成された説であることに留意すると、今西の説が、ネオダーウィニズムが抱えてきた疑問に、まともに答えようとした最初の理論のひとつであったと考えることも不可能ではなくなる。

すなわち、本解析は、以上のような問題意識に従って試みられた解析といえ、以下に触れる通り、本解析より、最も重要な進化現象のひとつといえる「すみわけ」現象が、実質的には、自律的に生じる、自己組織化的現象の一種として理解できるようになると推察される。

まず、すでに触れたように、本解析からも、「すみわけ」は、直接的には、突然変異、生殖的隔離、自然選択の組み合わせによって、そのすべてが説明可能と考えられる。しかしながら、このようなプロセスの進行の後に「すみわけ」が成立するようになるためには、いくつかの前提条件が必要となる。まず、本解析でも示されたように、あらかじめ、立地に環境勾配がある必要がある。環境勾配が前提されていないならば、「すみわけ(種分化)」は成立しない。言い換えると、「すみわけ」と環境勾配の存在は、表裏一体の関係にあり、環境勾配があるから、「すみわけ」が成立する。しかし、もちろん、環境勾配があるからといって、常に「すみわけ」が成立するわけではない。「すみわけ」が成立するためには、さらに、本解析で示されたように、競争が、局所ごとにしか起こらないという条件が必要となる。樹木で考えると、種子散布に制約があることが必要となると考えられる。さらに、環境勾配があり、種子散布に制約がありさえすれば、必ず、「すみわけ」が成立するわけでもない。本解析より、この場合は、低い頻度であれば、「すみわけ」が成立するようになるものの、高い頻度で生じるようになるためには、「雌雄の分散の非対称性(Sexual Dispersal Asymmetry ; SDA と呼ぶことにする)の」が前提されていないことが示唆された。従って、結局、「すみわけ」の要因を考える場合は、①例え「すみわけ」の直接の原因が、突然変異・生殖的隔離・自然選択の3点セットに求められるものであるとしても、これら3点セットだけでは、なかなか「すみわけ」構造の成立には至ること、②以上のような、環境勾配や、種子散布に制約があること(つまり、競争が局所ごとに起こるものであること)、さらには、SDA の存在が、あらかじめ広く生物世界に認められる事項であること、そして、③これらの存在によって、「すみわけ」の成立が容易なものとなっているらしいことなどを考え合わせると、「すみわけ」を成立させているのは、3点セットであるというよりも、このような3点セットを有効に機能させるようにしている、環境や生物の側にあらかじめ備わっている諸構造の方であると考えるのが、より自然な解釈となってくるものと考えられる。3点セットの働きは、環境勾配の存在や種子散布の制約、また、SDA の存在によって方向付けられており、競争との絡みで考えると、前2者によって、種間競争が、あらかじめ緩和される方向に方向付けられ、また SDA の存在によって、競争の結果が、あらかじめ少数個体からなる新種が有利になるように方向付けられ、結果的に種間競争がすみやかに終了するよう方向付けられているといえる。すなわち、以上のような3点セットの働きを方向付けている諸構造の存在が、「すみわけ」を成立させる実質的な要因であり、このような諸構造の自律的・自己組織化的展開の結果のひとつが、「すみわけ」構造の成立ではないかと考えら

れる。

もし、以上のように考えられるのだとすると、いわゆる今西の「すみわけ理論」の評価も、おのずから変わってくる。通常考えられてきた、「すみわけ」を競争の結果と見なす考え方よりも、それを種社会の自律的分化と見なす今西の議論の方が、およそ当たっていたということになる。個体群のロジスチック的增加や、その複数種への拡張である、ロトカ・ボルテラの競争方程式、さらに古くはガウゼの競争排除則など、個体群動態学や群集動態学の発展の中で、「すみわけ」は、通常、競争の結果として了解されるようになったが、これらの理論や研究領域は、すでに種分化(生殖的隔離)が完成した段階での2種の競合・共存関係を論じるものであり、そのことは、これらの理論の基礎となっているロジスチック方程式が、決してゼロの値をとらない関係式であることから明らかである。しかしながら、種分化過程(すみわけ過程)は、もと同種だったものが2種に分化する過程であり、その理論は、ゼロからの出発を説明するものでなければならない。従って、もともと、ロジスチック式を基本として構成された個体群動態理論などによっては、「すみわけ」の後期過程は説明し得ても、その初期過程の説明は不可能であり、その意味で、これらの理論によって、ゼロからの出発である「すみわけ」を問題にしていた今西の「すみわけ理論」の是非を論じることは、もともと出来なかつたはずなのである。

近年、種分化や、その前提となる生殖的隔離が、性的対立(Sexual conflict)によって引き起こされたり、促進されたりする機構が論じられ始めている(伊藤, 2009; 安元, 2009 など)。確かに、性が分化していることを前提にして、進化や種分化を考える限り、次の問題として、性淘汰や性的対立が問題となってくることは、充分理解できる。しかしながら、本来、性の分化が、生物の長い進化史の中で成立した事象であることを考えると、両性間でのコンフリクトを考える前に、あらかじめ、性が分化していることの持つ、進化や種分化上の意味や役割を十二分に押さえておく必要がある。すなわち、本解析の結果の示唆するところに従うと、種の分化(「すみわけ」)は、性的対立(すなわち、両性間での競争)によって引き起こされる事象というよりは、それ以前の事象であり、あらかじめ、性が分化していて、そのため、両性の役割も、あらかじめ、それぞれ別の方向へと方向付けられていること、すなわち、問題にしている分類群自体に「雌雄間での非対称性(Sexual asymmetry; そのひとつが SDA である)」があらかじめ認められることが原因となって、自律的に生じてくる事象だということになる。

このことは、SDA が、「すみわけ」の成立に関与するプロセスを追ってみることで、より明確に理解できるようになる。まず、ある生物種における SDA の存在は、その種の分布の広がりによって、違った機能を発揮する。すなわち、分布範囲が広いと、雄個体(雌雄同株の樹木の場合は雄機能)にとって有利に働き、分布域が狭い場合は、雌個体(雌機能)にとって有利に働く。そして、おそらく、中間的な分布の広がりにおいて、個体群を集中させる雌機能と、分散させる雄機能のバランスが保たれ、結果的に、種が維持されていくものと考えられるが、ここで、以上のような雌雄間での利得の変動が、突然変異や自然選択よることなく、分布幅の変動によって、自動的に生じることは重要である。すなわち、まだ新たな種が分化しておらず、ただ1種が広範囲に分布している状態においては、SDA の存在は、雌雄間(雌雄機能間)に利害の対立をもたらし、雌個体(雌機能)にとっては、広い範囲からの花粉(雄性配偶体)を受け入れてしまうため、適応度が中々増

加しないというデメリットを生じさせるが、そうであるからといって、そんなデメリットを解消する方向性を持った変異個体が突然変異によって偶然生じ、そしてそれに自然選択が働いて、新種が形成されると考える必要はない。何故ならば、上述したように、分布の範囲の制限は、即、デメリットの解消に繋がるので、何らかの原因で、一部の個体に生殖的隔離が生じるようになりさえすれば、デメリットは自動的に解消される。そして、本解析で示したように、元の種個体群には、SDA の存在によって、生殖的隔離を起こした個体の近くに位置する個体に、不適応的な遺伝子が、遠くから常時流れてくるため、結果的に、それが少数個体群にとって有利に働き、新種(「すみわけ」)の成立を容易にするに至る。また、以上のように、生殖的隔離を起こしさえすれば、新種形成に繋がるため、以上のような生殖的隔離が性的対立によって促されるようになるといった隔離の成立プロセスを、わざわざ考える必要もないことになる。必要がないばかりか、それ以前の問題として、このような性的対立に基づく生殖的隔離は、雌個体(雌機能)にとって有利な形質が選択された結果であるため、極少数個体群となった時点では有利であっても、それが個体数を増加させていく過程においては、逆に不利に働き、結果的に新種の成立の妨げとなることが充分考えられるからである。すなわち、以上のように考えていくと、種分化や「すみわけ」に、性の分化が何らかのかたちで関与しているのだとすると、それは、性的対立といった、性の分化がすでに認められている生物の雌雄相互間でのコンフリクト(すなわち競争)なのではなく、性の分化が進んだ生物があらかじめ持っている、SDA などを派生させる「雌雄間での非対称性」自体であることが、容易に理解できるようになると考えられる。そして、このような内在的性質や、「生物」と「環境の総体」にあらかじめ内在する、環境勾配の存在などが前提となって、条件が整いしだい、自律的・自己組織化的に生じてくる事象のひとつが、「すみわけ」であり、種分化であると解釈できるようになると考えられる。

最後に、今回の解析は、特定の突然変異率や交叉率、種子散布率、相対適応度の評価法などに基づくものに過ぎず、その意味で、試算の域を出ない試みであったといえる。また、「すみわけ」が確率的に生じる事象であることを充分考慮に入れると、今回の各々のケースの計算回数が充分なものであったとは到底いえないことも明らかである。また、今回は、世代交代の過程で、適応遺伝子数や相対適応度がどのように変化するかなど、個体数の変動を引き起こすプロセスについては殆ど検討しなかった。「すみわけ」が、厳密な意味で自律的過程と見なせるようになるためには、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が再現できなければならないが、本報告でも、このような過程のシミュレーションを試み、自律的に生殖的隔離を起こさせることができたとはいえ、生殖的隔離が起こる条件の設定に多少無理があるようで、極めて不十分な試みに終わってしまったことも明らかである。従って、今後の、以上のような問題点を考慮に入れた、より詳細で厳密な検討が不可欠となる。また、本研究で取り上げた、「すみわけ」が自律的に成立するものであるか否かは、筆者が提案してきた「非競合・非定着的戦略理論」(藤本、1993；藤本、1998；藤本 2009b；Fujimoto & Miyakawa、1991 など)の数理理論化や、針葉樹と広葉樹の競合・共存モデルの構築・再構成、さらには、以上のような理論を前提とした「原始の森」の復元に関する研究(藤本、2009a)のより一層の推進の要のひとつを構成する問題でもある。すなわち、これらの課題との関わりで、自律的すみわけ機構を、より詳細に検討し

ていくことも、今後の重要な課題となるものと考えられる。

引用文献

- 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(2009a)：里山域の森林景観の生態学的基本構造とその整備に関する研究(Ⅲ)―「原始の森」の復元について―。静大演報、33、1-16.
- 藤本征司(2009b)：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.
- 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.
- 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。リプロポート。
- 伊藤洋(2009)：生態的環境への適応と配偶者選択がもたらす種分化。日生態会誌、59、278-280.
- 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)。
- 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.
- 柴谷篤弘(1981)：今西進化論批判試論。朝日出版社。
- 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。
- 安元暁子(2009)：植物での生殖隔離の進化における性選択と性的対立の役割。日生態会誌、59、301-311.