

## 要素多様性に基づく生命の階層構造の進化に関する抽象モデル

An Abstract Model for the Hierarchical Evolution in Living Systems based on Component Diversity

小島和晃

Kazuaki KOJIMA

有田隆也

Takaya ARITA

名古屋大学 大学院情報科学研究科

Graduate School of Information Science, Nagoya University

Spontaneous hierarchies in living systems like cells, tissues, organisms, societies and so on are thought to be an essential nature of the living systems. This paper investigates spontaneous formation and evolution of such structures. We define the rules of the structure evolution which is based on the number of the types of the compositional units on each hierarchical level. It is shown that the fitness of an entity increases as the fitness of lower entities constituting the entity decreases. It is because entities in lower levels tend to create a higher level hierarchy.

## 1. はじめに

生命は階層構造をなしている。分子 ( $H_2O, O_2$ ), 生体分子 (DNA, RNA, 蛋白質), 細胞内小器官 (ミトコンドリア), 細胞 (赤血球), 組織 (上皮組織), 器官 (肺, 胃), 個体 (ヒト), 集団 (人類集団), 生態系 (環境) のように生物界を階層的にみることができる。生命はこうした階層を通して進化し, より複雑な生命が生まれてきたと考えられている [Smith 95][Szathmáry 95]。複製子群への化学進化から始まり, 複製媒体である RNA 世界から DNA・蛋白質世界への進化, 細胞内共生による原核生物から真核生物への進化的移行, 多細胞生物への進化, 多細胞生物の多様化, 社会性への進化へと, つまり, ミクロからマクロへと脈々と進化的移行は続いていく。このように進化的移行は多岐にわたるが, 共通の性質を有している。それは別々に機能していたものが, 進化的移行後にはひとつの大きな単位として機能するという性質である。

McShea らはこの性質が様々な階層で起こることを説明するために, 進化的移行が繰り返される仮説を提唱した [McShea 03][McShea 05]。その仮説は“ 下位レベルである生命が凝集し, その機能を落として機能特化し, 中位レベルを形成して上位レベルの生命体の各機能をもたす単位 (機能体) になる ”というものである。この仮説は 2 つに分けられる。ここで, 各階層での対象 (個体, 器官, 組織など) を実体と呼ぶ。最初の仮説は, 図 1 の上段のように構成要素となる実体もつ機能が喪失するという仮説である。集団を構成する実体同士の機能が重複するとき, 喪失することで機能をもつためのコストを節約できる。また, 集団を構成することで, 実体もつ機能を果たせないことがあり, 機能の喪失となる。進化的移行後, 実際の生物では機能の数が減っている。次の仮説は図 1 の下段のように中間レベルの実体が形成されるという仮説である。構成要素となる実体が機能を喪失し, その実体自身がより大きな単位での機能体となる。そして, 集団のサイズが大きい場合, 同じ機能に特化したもの同士でひとつの機能体を形成する。これが中間レベルの実体であり, 多細胞生物では肺などの器官を表す。ひとつの下位実体の影響は全体への十分な影響を与えるには小さすぎるため, 中間レベルの実体としてまとまって機能する。また, 集団のサイズが大きくなると, 新しい機能

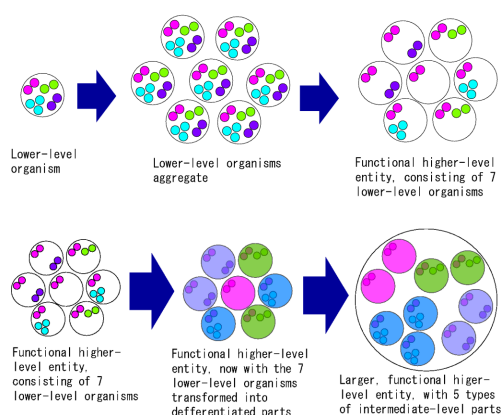


図 1: McShea らの仮説

を求めらる。例えば, 孤立の原生物には必要でなかった気体交換のための特殊な機能体を必要とする。そして, この中間レベルの実体がひとつの大きな単位の機能となる。この 2 つの仮説から, 一つの実体が一回り大きな実体へと進化することが言える。そして, 出来上がった大きな実体を McShea の最初の仮説における下位レベルである生命とすると, 同様に仮説を適用することができる。ゆえに, 次々と新しくできあがる階層にこの仮説を適用していくことで, 階層を高めていくことができる。この仮説はこのように脈々と続く階層構造を通じた進化を表現している。

そこで, McShea らの仮説を基にして, 階層性の進化に関するルールに基づいた抽象的なモデルを構築し, 計算機実験によりその挙動を観察解析する。そのような方法で生命の階層性の進化に関する一般的な知見を得ることによって, 生命の本質の一端を探ることを目的とする。

## 2. モデル

## 2.1 要素多様性

McShea の仮説に基づき, 本研究では実体の適応度をその実体を構成する実体の種類数とする。また, 実体の種類はその実体を構成する実体の種類の組み合わせで定義する。つまり, どんな実体で構成されるかでその実体の種類が決まる。種類数をこのように定義すると, 以下の 2 点が実現される。1 つ目は,

連絡先: 小島和晃, 名古屋大学 大学院情報科学研究科, 〒464-8601 名古屋市中種区不老町, TEL:+81-52-789-4266, email:k-kojima@alife.cs.is.nagoya-u.ac.jp

McShea らの仮説のように階層間で同様の方法で適応度を評価できることである。2 つ目は、下位レベルの実体がうまく機能特化するために、上位レベルの実体から制約を受けるようにモデル化することができる。実際の生命の階層構造上の構成要素の組み合わせ数は制約を受けて階層構造上の構成要素の組み合わせ数より少ない [Changizi 01]。

本モデルで採用する適応度は、緊密な集団内で集団を構成する実体は同一の機能をもつよりも異なる機能をもつほうがよいということを考慮している。それは非競合、多機能化、ロバスト性という利点があるためである。まず、非競合の例を示す。一般的に血縁選択では同種の生物が生き残るが、その関係が強すぎるとき異なる種の生物が生き残る [Frank 97]。これは、種同士が近すぎるとき、そこで限られた資源の中で資源の取り合いである競争が起こるからである。次に、多機能化の例を示す。蜂のコロニーなどでは働き蜂が生殖機能を落としたり、女王蜂が子育てをしなかったりする。これは、蜂の 1 個体としては機能を失って非適応的であるが、集団全体において異なる機能体として振る舞うため、集団としては適応的となる。最後に、ロバスト性の例を示す。異なる環境に適応した種と共存することで、自分にとって生存しにくい環境でもより安定的に生存していけるからである。これは、異なる種との共存によって生存可能な環境が広がることを意味する [Ishikawa 04]。

## 2.2 階層構造形成

McShea らの仮説を検証するために、下位要素の種類数で適応度が、下位要素の種類で自身の種類が決まる進化モデルを構築する。そこで、多段的な階層構造を構築する操作を与え、その操作を行う確率を適応度に依存させることで、要素多様性に基づく階層構造の進化を表現するモデルを構築した。

本モデルでは、最下位レベルの実体から順に、すべての実体に対して 4 つの操作をそれぞれの確率にしたがって適用する。すべての実体に対して操作を適用するまでを 1 世代とする。1 実体に対して適用する 4 つの操作は上位階層の形成、上位実体への入り込み、上位実体からの抜け出し、実体の消滅であり、この順に適用する。各操作を行う確率は以下の通りである。

$$P_* = \frac{A_*}{(K+1)^\phi \times M^\gamma} \quad (1)$$

\* は c, in, out, d であり、それぞれ上位階層の形成、上位実体への入り込み、上位実体からの抜け出し、実体の消滅を表す。A\_\* は [0, 1] の範囲をとり、各操作の確率を調節するパラメータである。

K はその対象である実体もつ下位階層の種類数、つまり、適応度である。パラメータ  $\phi$  は適応度 K の影響を調節するものであり、 $\phi \geq 0$  とする。 $\phi = 0$  のとき、適応度は考慮されない。このように定めることで、適応度が高いほど操作を適用する確率は小さくなる。これは、実体はその環境に満足しているので、環境を変更する必要が少なくなることを表現している。M はその対象である実体もつ最下位階層の実体の数であり、これを実体の大きさとする。パラメータ  $\gamma$  は最下位階層の実体数 M の影響を調節するものであり、 $\gamma \geq 0$  とする。一般に、生物は比較的大きな生物の方が長命であり [Lindstedt 81]、世代交代が比較的あまり行われなため、進化の速さが遅い。それを表すために、実体の大きさが大きいほど、操作を適用する確率は小さくなるように定めた。また、分母で  $(K+1)^\phi$  となっているのは  $K^\phi$  では K が 0 (最下位階層の実体の適応度) のとき確率が  $\infty$  になってしまうためである。M $^\gamma$  は M の最小値は 1 (例えば、最下位階層の実体に関する M) なので、確率は  $\infty$  とならないので、そのまま指数関数をとる。

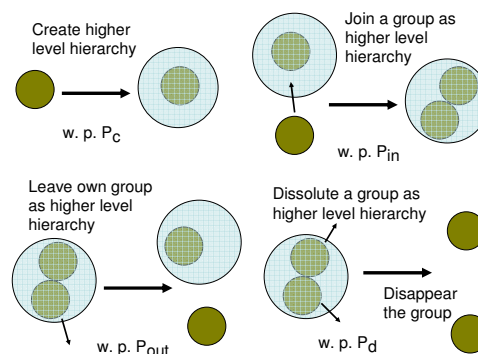


図 2: 階層構造の形成・崩壊のための 4 操作

初期状態は階層を全くもたない実体のみが存在する状態である。つまり、階層レベルが 0 の実体であり最下位階層の実体となる実体しかない状態から始める。そこから、各実体が各操作を適用することによって、階層構造を形成する。そして、以下に階層構造を形成・崩壊する 4 つの操作を示す。

上位階層の形成とは図 2 の左上図のように上位階層を形成することである。これは集団形成を意味している。つまり、ひとつの集団を形成し、共生していることを表す。この操作により 1 実体が 1 つの上位階層 (集団) を形成し、実体の入り込みの操作がこの操作の後に行われれば集団ができあがるため、この操作は集団形成の準備である。

上位実体への入り込みとは図 2 の右上図のように上位実体の中に入り込むことである。これは集団内の実体との共生を意味している。制約条件として、自分より階層レベルの低い実体の中や自分より最下位階層の実体数が少ない実体の中に入らないとする。単細胞生物の中にサイズの大きい多細胞生物が入り込んで共生するなどの非現実的な状況を避けるためである。最下位階層の実体以外は同レベルでの入り込みはできるように設定した。さらに、入り込む先は上位実体が共通である実体の中とする。

上位実体からの抜け出しとは図 2 の左下図のように上位実体の中から抜け出すことである。つまり、これは集団内の実体との共生をやめることを意味する。

実体の消滅とは図 2 の右下図のように上位実体が消滅することである。この操作が行われると、集団内の実体すべてが共生をやめることを意味する。しかしながら、操作の対象はその上位実体としている。したがって、上位実体の死によってそのシステムが分解されたと解釈すべきである。また、“実体の消滅”は最下位階層の実体には適用されない。実体の消滅は実体同士の繋がりの消滅を表しているからである。

## 3. 実験結果と考察

### 3.1 各操作の頻度を調節するパラメータ A\_\* の影響

モデルの性質を調べるために、各操作の頻度を調節するパラメータ A\_\* の影響を調べた。そのために、 $\gamma = 0.0$   $\phi = 0.0$  とし、各操作に関して A\_\* = 0.5 とし、調査対象となる操作に関してのみ A\_\* を変化させて進化実験を行った。また、初期状態は 2 種類のレベル 0 (階層を持たない) 実体が 1 種類あたり 50 実体存在する状態とした。実験結果は 30 試行の平均を示す。

A\_c の値が高ければ高いほど、階層のレベルを上昇させる。A\_c = 1.0 は各レベルにおいて、適応度は 1.0 となる。図 3 をみると、Level 70 から 1.0 ではなくなるが、これは 30 試行の

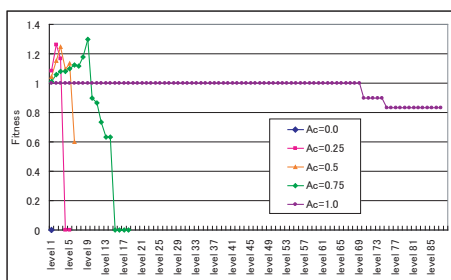


図 3: 係数  $A_c$  におけるレベル毎の 40 世代後の適応度の平均

平均だからである．試行によっては Level 69 までしか成長しなかったということを示している．適応度が 1.0 となるのは、ひとつ下位の階層の実体がひとつしか存在しないからである．それは  $A_{in}$  の操作は行われないためである． $\gamma = 0.0, \phi = 0.0$  で  $A_c = 1.0$  とすると、 $P_c = 1.0$  となる．操作の適用順序により、常に“上位階層への入り込み”が行われるときには、同一の上位階層をもつ実体はいないからである． $A_c = 0.0$  の場合、一度も上位階層の形成を行わないため、初期状態のままである．それに対して、 $A_c = 0.75, 0.5, 0.25$  では“上位階層への入り込み”は“上位階層の形成”を行わなかった場合のみ実行されるので、 $A_{in}$  の基本設定が 0.5 より“上位階層への入り込み”が行われる確率はそれぞれ 0.125, 0.25, 0.375 となる．このシステムでは“上位階層への入り込み”が種類数の増加の鍵となっているが、その確率は  $(1 - P_c) \times P_{in}$  であり、 $A_{in}$  の値を  $A_c$  に比べて大きくとらないと“上位階層への入り込み”の操作が起こりにくい．

図 4 に係数  $A_{in}$  におけるレベル毎の 40 世代後の適応度の平均を示す． $A_{in}$  が高ければ高いほど、上位階層の奥まで入ることができる．そのため、 $A_{in}$  が高いほど、Level が低いところで、適応度が高くなりやすい．

図 5 に係数  $A_{out}$  におけるレベル毎の 40 世代後の適応度の平均を示す． $A_c$  とは逆に  $A_{out}$  が低いほど、階層のレベルは高くなる． $A_{out} = 0.0$  のときをみると、階層のレベルが比較的高いときに他の実体から入れやすい．なぜなら“上位階層への入り込み”の操作は自分より階層のレベルが高い場合のみ行われるためである．そのため、 $A_{out} = 0.0$  において、階層レベルが高いところで、実体の侵入が起こり適応度がばらつく．

図 6 に係数  $A_d$  における各レベルの 40 世代後の適応度を示す． $A_{out}$  と同様に、 $A_d$  が低ければ低いほど、階層のレベルは高くなる．階層のレベルが高ければ高いほど、“上位階層への入り込み”の操作で、他実体に侵入されやすい．同様に、そのため階層の高いレベルでは適応度がばらつく．また、 $A_{out} = 0.0$  との適応度の違いは、高レベルで適応度が低いことである．これは  $A_{out} = 0.0$  と比べて、実体の抜け出しが起こるので、それによって高いレベルでの適応度が低くなる．

### 3.2 大きさ、種類数の影響

大きさ、種類数の影響をみるためにそれぞれの指数  $\gamma, \phi$  を調節して実験した．この実験では  $A_c = 0.1, A_{in} = 1.0, A_{out} = 0.1, A_d = 0.9$  とし、それ以外の設定は前節の実験と同じにした．

$\phi$  が大きい場合には、進化が進むにつれて、より上位のレベルで適応度が上がり、それに伴って下位のレベルで適応度が下がっていく．この現象は多様性に関してよく現れる．図 7 に  $\phi = 10, \gamma = 0$  としたときの各レベルの多様性の遷移を示す．多様性とはシステム全体において同一レベルの実体の種類数で

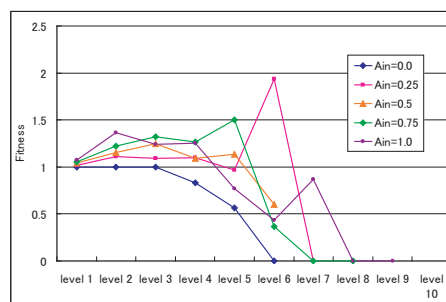


図 4: 係数  $A_{in}$  におけるレベル毎の 40 世代後の適応度の平均

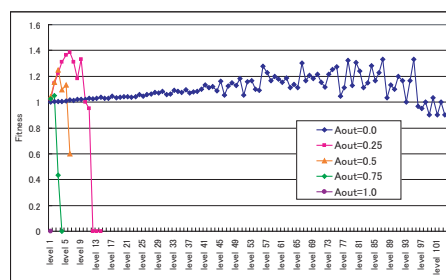


図 5: 係数  $A_{out}$  におけるレベル毎の 40 世代後の適応度の平均

ある．適応度と同様に、より上位レベルの多様性が上昇するとともに、下位レベルの多様性が減少している．

これは下位レベルの実体が上位階層の形成を強く行っていることによるものである．図 8 は  $\phi = 10, \gamma = 0$  としたときの各レベルの各適応度ごとの実体数を示している．この図において、適応度 1 の実体は急激に増加し、それ以外の適応度では減少もしくは収束している．これは操作の確率のファクターに  $(K + 1)^{-\phi}$  が含まれているためである． $\phi$  が大きいときには適応度の大きさに強く依存し、適応度の低い実体の実行頻度が他の実体と比べ、かなり高い．特に、最下位階層の実体は下位階層の実体が存在しないため、適応度は 0 としているので、 $\phi$  が大きい場合には実行頻度が他の実体より格段に高い．ゆえに、 $\phi$  が大きい場合 ( $\phi \geq 5$  ぐらい) には、最下位階層で“上位実体の形成”が頻繁に行われていると考えられる．逆に、 $\phi$  を小さくすると実行頻度の差がつきにくいので、適応度、多様性が各レベルである一定の値で収束する．

$\gamma$  に関しても  $\phi$  と同様のことが言えるが、 $\gamma$  を変更しても、適応度や多様性の遷移はあまり変わらず、各階層での適応度や多様性は一定の値で収束する．これは最下位階層の大きさは 1 であり、 $\phi$  に比べて実行頻度の差がつきにくいからである．

### 3.3 システムの挙動

システムの挙動は以下の 4 種類に分けられる．

まず、入れ子人形のように殻が何重にもなり、その構成要素の数は 1 である構造が形成される場合． $A_c = 1.0$  とすると、そのような階層構造が形成される．このときの挙動はその殻の数（階層数）がひたすら増えるだけである．また、最下位階層の種類数は 2 であり、そのまま上位階層が形成しつづけるので、あるレベルまで多様性は 2 のままである．その上位のレベルでは試行によって多様性が 1 や 0 になっている．このタイプの適応度の遷移において多様性は 0, 1, 2 のどれかである．多様性が 0, 1, 2 とばらつくのは各操作における頻度の



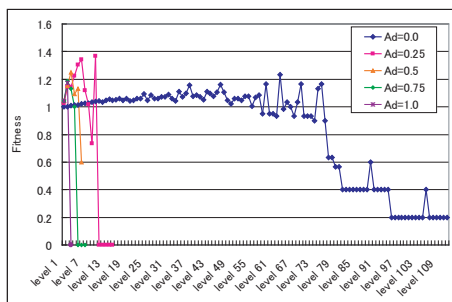


図 6: 係数  $A_d$  におけるレベル毎の 40 世代後の適応度の平均

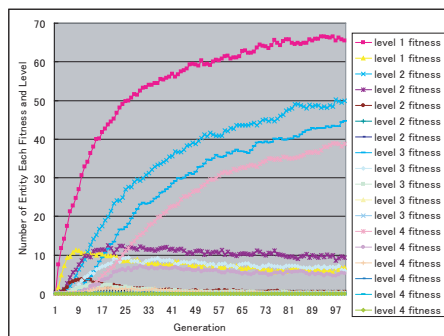


図 8:  $\phi = 10, \gamma = 0$  における各レベルに対する適応度ごとの実体数の遷移

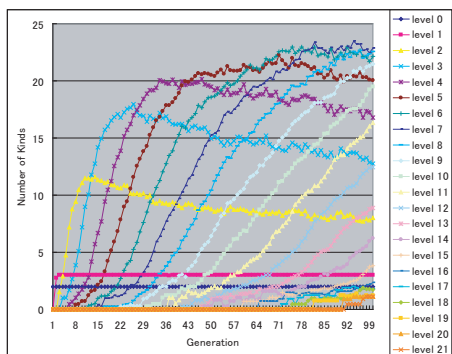


図 7:  $\phi = 10, \gamma = 0$  における各レベルの多様性の遷移

違いによって階層の高さに差が生じるためである。

次に、初期状態のままである場合、 $A_c = 0.0$  または  $A_{out} = 1.0$  のときに階層が全く形成されないの、そのようになる。

そして、階層数が増える場合、 $A_c$  が大きい場合、 $A_{out}, A_d$  が小さい場合、 $\phi, \gamma$  などが大きい場合などで階層数が増えやすい。図 7 に示されるように、適応度や多様性において、より上位のレベルで値が増え、それに伴って下位のレベルで値が減少する。前述のように、図 8 にあるように、適応度 0 の最下位階層の実体の階層構造形成によって、適応度 1 の実体数が増加し、階層構造が上位レベルへ押し上げられたためである。

さらに、階層数が一定となる場合、“階層の形成”と“階層の崩壊”が釣り合いが取れた状態で、レベルの上昇は止まり、ほとんどのパラメータで最終的に階層数が一定となる。この場合、各レベルにおける適応度や多様性の分布も収束する。

#### 4. おわりに

本研究では、McShea らの仮説を基にして、要素多様性に基づく階層構造の進化モデルを構築し、計算機実験によって、階層構造の進化に関する一般的な性質について調べた。そこで、適応度や多様性などに関して各パラメータの影響を調べた。

その結果、適応度や多様性の遷移に関して、4 種類に分けられた。各レベルでの適応度が 1 となるような実体が階層レベルを上げ続けるという挙動、初期状態のままという挙動、各レベルで適応度や多様性が増加し減少する挙動、そして、各レベルで適応度や多様性が収束する挙動である。

各レベルで適応度や多様性が増加し減少する挙動では、階層レベルが増え、このとき適応度の低い実体数が増加するため、そのような挙動となることがわかった。このような挙動が階層構造の進化のシナリオに相当する。このとき、

$A_{in} \neq 0$  が必要条件である。そして、 $A_c$  が大きい場合、 $A_{out}, A_d$  が小さい場合、 $\phi, \gamma$  などが大きい場合などで階層数が増えやすく、このような挙動が見られる。ゆえに、階層構造の進化のためには、他の実体と共生することが必要であり、階層数を高め続けることが必要である。特に、より下位の階層が階層数を高め続けることが条件となる。

#### 謝辞

本研究の一部は、文部科学省 21 世紀 COE 「計算科学フロンティア」の援助による。

#### 参考文献

- [Smith 95] J. M. Smith and E. Szathmáry. The Major Transitions in Evolution. Oxford, 1995.
- [Szathmáry 95] E. Szathmáry and J. M. Smith. The Major Evolutionary Transition. Nature, Vol. 374, No. 16, pp. 227-232, 1995.
- [McShea 03] D. W. McShea and M. A. Changizi. Three Puzzles in Hierarchical Evolution. Integrative and Comparative Biology, Vol. 43, pp. 74-81, 2003.
- [McShea 05] D. W. McShea and C. Anderson. The Remodularization of the Organism. Modularity: Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems, pp. 185-205. MIT Press, 2005.
- [Changizi 01] M. A. Changizi. Universal Scaling Laws for Hierarchical Complexity in Languages, Organisms, Behaviors and Other Combinatorial Systems. Journal of Theoretical Biology, Vol. 211, pp. 277-295, 2001.
- [Frank 97] S. A. Frank. Model of Symbiosis. The American Naturalist, Vol. 150, pp. S80-S90, 1997.
- [Ishikawa 04] 石川統, 山岸明彦, 河野重行, 渡辺雄一郎, 大島泰郎. 化学進化・細胞進化. 進化学 3, 岩波書店, 2004.
- [Lindstedt 81] S. L. Lindstedt and W. A. Calder III. Body Size, Physiological Time, and Longevity of Homeothermic Animals. The Quarterly Review of Biology, Vol. 56, No. 1, pp. 1-16, 1981.