

# 生物進化の渋滞モデルと種個体数分布

時田恵一郎<sup>1</sup>, 佐藤純<sup>2</sup>

<sup>1</sup> 名古屋大学 情報学研究科 複雑系科学専攻

<sup>2</sup> お茶の水女子大学 ソフトマター教育研究センター

## 概要

吸脱着つき非対称単純排他過程 (Asymmetric Simple Exclusion Process with Langmuir Kinetics: ASEP-LK) [1, 2] を 1 次元ニッチ空間上における遺伝子群の進化モデルとみなし、その定常状態における「渋滞の長さ分布」の厳密解を得たので報告する。これは、中立モデル [3, 4, 5]、ランダム群集モデル [6, 7, 8, 9] に次ぐ、現実的な多種進化ダイナミクスにもとづく種個体数分布が解析的に得られた第 3 の例である。

## A Traffic Jam Model of Biological Evolution and Species Abundance Distribution

Kei Tokita<sup>1</sup>, Jun Sato<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Department of Complex Systems Science Graduate School of Informatics, Nagoya University

<sup>2</sup> Center for Soft Matter Education and Research, Ochanomizu University

## Abstract

We studied the asymmetric simple exclusion process with Langmuir kinetics (ASEP-LK) [1, 2] as an evolutionary model for genetic populations on a 1D niche space, and we obtained an exact solution for the "length distribution of traffic jam" in its steady state. This is the third example of the analytically-obtained species abundance distribution based on realistic multi-species evolutionary dynamics, following the neutral model [3, 4, 5] and the random community model [5, 6, 7, 8, 9].

## 1 生態群集の種個体数分布

様々な生態系における各生物種の個体数の分布を調べると、特徴的な種多様性のパターン (種個体数分布: Species abundance distribution: SAD や種数面積関係: Species-area relations: SAR) が普遍的に観測される。特に、SAD を特徴づけるメカニズムの解明は、「前世紀の生態学が遺した未解決問題」のひとつとされ [10]、生物多様性の保全とその持続的な利用に資することが期待されている。

現実の生態系における SAD もしくはそれと等価なランク-アバンドンス関係 (Rank-abundance relations: RAR) が単純な関数にあてはまることを初

めて発見したのは、ウニの発生などで知られる東北帝国大学の元村勲である。元村は同僚の動物生態学者宮地伝三郎が湖などで取得したデータを解析し、等比級数則を発見した [11]。その後、Fisher が対数級数則 [12]、MacArthur が折れ棒モデル (連続極限で指数型 SAD に対応) [13]、Preston が対数正規則 [14] を報告している。それらの統計モデルやそれらと SAR との関係については、May の総説 [15] が詳しい。干潟などで観測されるベキ型 (ロングテール) の SAD と SAR の関係については入江と時田が変換公式を見出し、Zipf の法則 (傾きが  $-1$  の RAR) がある種の相転移点上で実現されることを示した [16]。

一方、現実的な多種個体群進化ダイナミクスにもとづく、SAD や RAR の各種パラメータ依存性が理論的に調べられてきた。Hubbell は集団遺伝学における中立理論をマクロな生態群集に適用・拡張した中立モデルを提案し [3]、集団遺伝学において確立した確率過程（合祖過程 [17]）の理論やマスター方程式などの非平衡統計力学的手法が用いられた結果、「ゼロサム多項分布」と呼ばれる SAD の厳密解が得られている [4, 5]。

中立モデルは同じニッチを奪い合う競争的な群集のみに適用可能だが、時田らはスピングラス理論などのランダム系の統計力学の方法を多種個体群進化ダイナミクスの方程式（レプリケーター方程式）に適用し、競争だけでなく、捕食関係や相利共生関係なども含む複雑な生態ネットワークにおける SAD や RAR の各種パラメータ依存性（系の生産性、種間相互作用の対称性や次数、資源の分布や時間変動など）を解析的に明らかにしてきた [6, 7, 5, 8, 9]。

以下では、佐藤と西成による吸脱着つき非対称単純排他過程（Asymmetric Simple Exclusion Process with Langmuir Kinetics: ASEP-LK）[1, 2] を 1 次元ニッチ空間上における遺伝子群の進化モデルとみなし、その定常状態における「渋滞の長さ（クラスター）」を各種の個体数として、クラスターサイズ分布を SAD と解釈する新しいモデルを提案する。

## 2 進化の ASEP-LK モデル

ここでは、生態学的ニッチ（セル）が 1 次元状に連なっていて、個体群を構成する遺伝子群がそのセルを占有しながら変異を通じてニッチ空間を拡散していく状況を考える。一般には、生態学的ニッチは高次元の形質空間中で定義されるが、集団遺伝学において主に 1 次元モデル（飛び石モデル [18, 19]）が研究されてきたことや、最近でもインフルエンザウィルスの系統樹が 1 次元的であること [20, 21] が報告されていることなどから、ここでは 1 次元の場合を考える。さらに、山の高度や、海や湖の水深に応じて異なる種が分布している（垂直分布）、各セルをそのような各高度や水深度ごとのニッチとみなせる可能性がある。

非対称単純排他過程（Asymmetric Simple Exclusion Process = ASEP）とは、一次元の格子点を排除体積効果を持った粒子が左右非対称なレートで拡散していくという確率過程モデルである。時間発展は連続時間とし、微小時間  $dt$  の間に確率  $dt$  で右に、

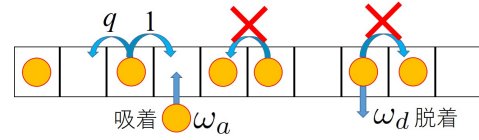


図 1: 進化の ASEP-LK モデル

確率  $qdt$  ( $0 \leq q \leq 1$ ) で左にホップするとする。ただし、排除体積効果があって、右（左）に既に粒子がある場合には右（左）へのホッピングは起こらない。系左端での流入率を  $\alpha$ 、右端での流出率を  $\beta$  とし、 $q \leq 1$  より全体として左から右への流れを想定している。このモデルは行列積表示 [22]、直交多項式 [23]、ベータ仮設 [24] 等を用いた厳密な解析が可能であり、かつ境界における粒子の流出入レートによる渋滞相と自由相の相分離や衝撃波のダイナミクスなど、興味深い非平衡物理現象を記述する。一方、閉じた境界条件の場合には、系は  $U_q(\mathfrak{sl}_2)$  の対称性を獲得し、それを用いて定常状態の構成、粒子密度分布、相関関数が厳密に議論できる [25]。

今回我々は、ASEP に吸脱着の効果 [26] を取り入れたモデルを取り扱う。系は  $U_q(\mathfrak{sl}_2)$  の対称性を失い、粒子の出入りによって粒子数も保存しなくなる。この場合にも、定常状態の厳密な取り扱いが可能である [1, 2]。特にサイト数  $N$  の周期境界の場合には、定常状態は

$$|S\rangle = \frac{1}{(1+\gamma)^N} \sum_{n=0}^N \binom{N}{n} \gamma^n |S_n\rangle \quad (1)$$

と書ける。ここで、 $|S_n\rangle$  は粒子数が  $n$  の吸脱着がない場合の定常状態であり、 $n$  粒子のあらゆる配置が等確率  $\binom{N}{n}^{-1}$  で現れる確率的状態である。また、吸着と脱着の比を  $\gamma := \omega_a/\omega_d$  とした。

ここでは、上記の吸脱着つき ASEP の粒子を、セル（生態学的ニッチ）を占める生物の遺伝子群とみなす。この場合、系左端での流入率  $\alpha$  は原初的な遺伝子群の移入率に相当し、右端での流出率  $\beta$  はその系統末端の絶滅率とみなす。あるセルを占める遺伝子群は、右（左）隣のセルが空いていない限り、そこに変異（移動）することはできない。連続したセルを占める遺伝子群（クラスター）をひとつの種とみなし、クラスターサイズをその種の個体数（に比例する量）とみなす。ここでの ASEP の時間スケールは、各セルの間を生物が物理的に移動する時間ス

ケールではなく、遺伝子群が変異によって形質空間中を拡散する時間スケールである。

図1における、吸着率  $\omega_a$  は系の外からの遺伝子群の移入率、脱着率  $\omega_d$  はその遺伝子群の絶滅率に相当する。脱着によるクラスター内部のセルを占める遺伝子群の絶滅は、そのクラスターが2つの種に分かれること、すなわち分断化淘汰とみなす。逆に、吸着による異なる2つのクラスターの融合は、種の交雑を通じた遺伝子群の交流チャンネルの発生と考える。分断化淘汰も交雑も現実の生態系で日常的に起こっている。このような進化モデルをここでは「進化の ASEP-LK モデル」と呼ぶことにする。

進化の ASEP-LK モデルは、連続する遺伝子群のクラスターにより種を定義する1次元中立モデルとみなすこともできる。つまり、隣り合う種の間だけ競争があり、さらに種内では排他過程のためより強い競争が生じる。このことはダーウィンを始めとする生態学者の知見、すなわち最も強い競争は種内競争であるということとも整合する。

今回我々は、吸脱着（つき／なし）ASEP の厳密な定常状態を用いて、クラスターサイズ分布の（移入率／絶滅率） $\gamma = \omega_a/\omega_d$  やセルを占める遺伝子群の総数（ASEP-LK における総粒子数） $n$  の依存性を厳密に計算した。これは、サイト数  $N$ 、粒子数  $n$  の ASEP に対するサイズ  $k$  のクラスターサイズ分布の結果 [27]

$$P_n(k) = \frac{\binom{N-k-2}{n-k}}{\binom{N-2}{n-1}} \quad (2)$$

を ASEP-LK に拡張したものであり、

$$P_{LK}(k) = \frac{1}{(1+\gamma)^N} \sum_{n=k}^N \binom{N}{n} \gamma^n P_n(k) \quad (3)$$

で与えられる。これが進化の ASEP-LK モデルにおける SAD を与える公式である。

### 3 結果

結果の一部を図2に示す。図2の上図は、セル数  $N = 100$  の場合の、吸脱着つき ASEP(ASEP-LK) におけるクラスターサイズ分布 (SAD) の（移入率／絶滅率） $\gamma$  依存性である。パラメータ  $\gamma$  によらず直線となり、指数型の SAD になっていることがわかる。このことから、進化の ASEP-LK モデルは、クラスターの伸び縮み（個体数の増減）を含む、ダイナミックな折れ棒モデル（指数分布を予測）になっ

ていると考えることができる。この場合、（移入率／絶滅率）が高いほど長いテールをもつ SAD となり、熱帯雨林やサンゴ礁などの種の入替りの激しい生態系で観測されるものに近い。

図2の下図は、同じくセル数  $N = 100$  の場合の、吸脱着なし ASEP におけるクラスターサイズ分布 (SAD) の  $n$  依存性を示す。吸脱着なし、すなわち個体群の移入や絶滅がないと SAD のテールはより短くなり（長い「渋滞」がなくなる）、ガウス分布に近づく。これは生産性が低く、種の入替りの少ない、高山や極地、北方樹林などにみられる SAD に近い。

## 4 まとめ

吸脱着つき ASEP(ASEP-LK) を、遺伝子群の変異や絶滅、分断淘汰、交雑を含む1次元ニッチ空間上の進化ダイナミクスとみなし、SAD の厳密解を計算することに成功した。得られた SAD のパラメータ依存性は、現実の生態系で観察される SAD のパラメータ依存性と矛盾しないようにみえる。特に、進化の ASEP-LK モデルは、古典的な MacArthur の折れ棒モデルと同様に指数分布を予測し、現実的な多種進化ダイナミクスにもとづく、ダイナミックな折れ棒モデルと考えることができる。進化の ASEP-LK モデルは、巨大クラスター（個体数大の種、長い渋滞）が出現しやすいことから、インフルエンザウイルス擬種生態系などの1次元的なニッチ空間をもつ生態系における「進化的渋滞」の発生を予測する。

## 謝辞

本研究のきっかけとなった Pulkkinen と Merikoski の論文の情報をご教示くださった東京大学・西成活裕氏に感謝申し上げます。

## 参考文献

- [1] Sato, J., Nishinari, K., Phys. Rev. E **93** 042113 (2016).
- [2] Sato, J., Nishinari, K., Phys. Rev. E **97** 032135 (2018).
- [3] Hubbell, S. P., Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography, Princeton University Press, Princeton, USA (2001) (「群集生態学：生物多様性学と生物地理学の統一中立理論」)

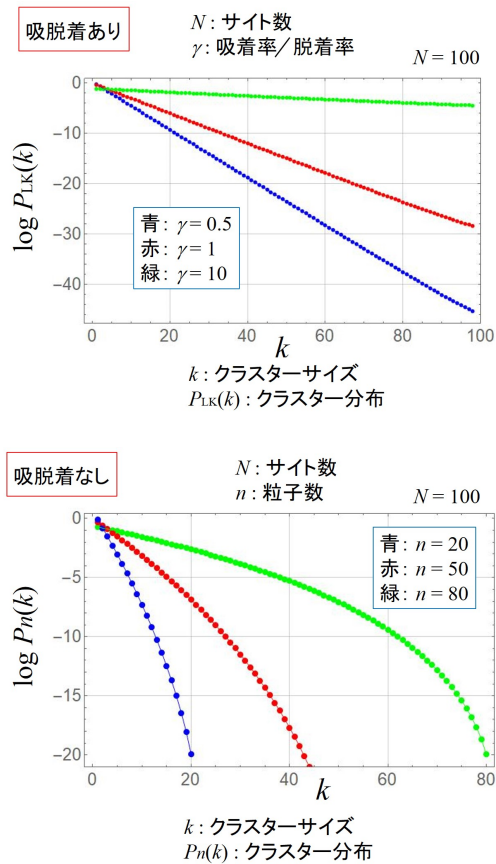


図 2: SAD (クラスターサイズ分布)

(平尾聡秀・島谷健一郎・村上正志 訳 2003 年) 文一総合出版、東京)。

- [4] Etienne, R.S., Alonso D., J. Stat. Phys. **128**, 485-510 (2007).
- [5] 時田恵一郎、「第 6 章 中立モデルとランダム群集モデル」於「生物間ネットワークを紐とく」(大串隆之・近藤倫生・難波利幸 編 2009 年)、京都大学学術出版会、京都)
- [6] Tokita, K., Phys. Rev. Lett. **93** 178102 (2004).
- [7] Yoshino, Y., Galla, T., Tokita, K., Phys. Rev. E **78** 031924 (2008).
- [8] Obuchi, T., Kabashima, Y., Tokita, K., Phys. Rev. E **94** 022312 (2016).
- [9] Obuchi, T., Kabashima, Y., Tokita, K., J. Stat. Mech. 113502 (2016).
- [10] May, R.M., Philos. Trans. R. Soc. London B **264**, 1951-1959 (1999).
- [11] Motomura, I., Zool. Mag. (Tokyo) **44**, 379-383 (1932).
- [12] Corbet, A.S., Fisher, R. A., Williams, C.B., J. Anim. Ecol. **12** (1943).
- [13] MacArthur, R.H., Am. Nat. **94** 25-36 (1960).
- [14] Preston, F.W., Ecology **43** 410-432 (1962).
- [15] May, R.M., "Patterns of species abundance and diversity" 81-120, in *Ecology and Evolution of Communities*, Ed. Cody, M.L. Diamond, J.M., Belknap, Cambridge (1975).
- [16] Irie, H., Tokita, K., Int. J. Biomath. **5** 1260114 (2012).
- [17] Kingman, J. F. C., Genetics **156** 1461-1463 (2000).
- [18] Kimura, M., Weiss, G. H., Genetics **49** 561-576 (1964).
- [19] Sasaki, A., J. theor. Biol. **168** 291-308 (1994).
- [20] Andreason, V., Sasaki, A., Theor. Popul. Biol. **70**, 164-173 (2006).
- [21] 佐々木顕, 日本数理生物学会ニュースレター, **70** 10-13 (2013).
- [22] Blythe, R.A., Evans, M.R., J. Phys. A: Math. Theor. **40** R333-R441 (2007).
- [23] Sasamoto T., J. Phys. A: Math. Gen. **32** 7109-7131 (1999).
- [24] Golinelli O., Mallick, K., J. Phys. A: Math. Gen. **39** 12679-12705 (2006).
- [25] Sandow S., Schütz G., Europhys. Lett. **26** 7-12 (1994).
- [26] Parmegianni A., Franosh T., E. Frey, Phys. Rev. Lett. **90** 086601 (2003).
- [27] Pulkkinen, O., Merikoski J., Phys. Rev. E **64**, 056114 (2001).