

平成 30 年 6 月 18 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K00335

研究課題名(和文) 表現型可塑性の多様性の進化に対する複雑系アプローチと生態理解・工学応用への展開

研究課題名(英文) Complex systems approaches on the evolution of diversity in phenotypic plasticity and their ecological analyses and applications

研究代表者

鈴木 麗璽 (Suzuki, Reiji)

名古屋大学・情報学研究科・准教授

研究者番号：20362296

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、生物や社会に遍在する、表現型可塑性(環境条件に応じて異なる形質を表現する特徴)の多様性、特に、種内や種間で異なることの進化とその適応的意義を複雑系アプローチで明らかにし、その知見を鳥類の鳴き声を具体的な対象とした生態理解・応用に展開することを目的とした。具体的には、資源共有問題を対象としたニッチ利用重複回避戦略(可塑性)と生得的な選好性の共進化モデルを構築し、種間・種内相互作用の度合いに応じて可塑性多様性が生じることを示した。さらに、鳥類の歌行動における時間的重複回避行動をマイクロホンアレイで観測し、種間・種内における可塑性多様性の存在を示し、知見の応用可能性を検討した。

研究成果の概要(英文)：This study investigated the evolution of diversity in phenotypic plasticity by using an agent-based evolutionary model. In particular, we focused on effects of inter- and intra-specific interactions on the emergence of inter- and intra-specific diversity in overlap avoidance behavior of niche use in resource sharing problems. We found that such diversity is strongly affected by the degree of inter- and intra-specific interactions. We also focused on the temporal overlap avoidance of singing behavior in communities of songbirds, as a typical ecological situation of acoustic niche sharing problems. We developed HARKBird, which is an interface application for observing singing behaviors of birdsongs using the robot audition software HARK and microphone arrays, and revealed that both inter- and intra-specific behavioral diversity exist in communities of several species in Japan. We also discussed roles of diversity in behavioral plasticity in various contexts using evolutionary models.

研究分野：人工生命

キーワード：表現型可塑性 多様性 進化 エージェントベースモデル 複雑系 鳥類の歌行動

### 1. 研究開始当初の背景

環境条件に応じて異なる形質が発現する特性である表現型可塑性やそれに基づく学習は、生態進化発生学の進展により集団の進化を方向づける重要な要因と認識されている。近年、集団内で可塑性が多様であることが様々な種に遍在することが指摘されている。我々人間社会でも、ある人は周囲の環境に影響されにくい一方、ある人は環境に合わせて振る舞いを変えがちというのはごく自然な状況である。しかし、このような、形質や特徴の単純なばらつきとは異なるメタレベルの多様性がなぜ、いかにして保たれているかは難しい問いである。

研究代表者らは、種間（集団間）での資源共有問題における行動の可塑性（共有資源利用の競合回避頻度）の共進化モデルの構築と分析を行い、利用可能資源の多寡に応じて可塑性が様々なパターンで分化して非対称な種間関係が創発し、集団全体の適応性と平等性に貢献していることを明らかにしてきた。しかし、現実では集団間・集団内相互作用は同時に存在する。ところが、そのような複雑な状況が、可塑性の多様性の適応進化にどう影響するかに関する統一的な理解を目指した研究は皆無であった。

一方、このような多様性が実際の生態でどのように存在するかについて、魚類や鳥類など、特に社会的な相互作用のある種において議論されている。種間相互作用に対応する生態的状况として、野鳥の歌行動（縄張りの主張や異性へのアピール）に関する時間的重複回避（歌うタイミングをずらす可塑性）に種間で多様性があることが報告されているが、国内での研究に関しては管見の限り前例がない。そこで、研究代表者らは、鳥類生態学者、ロボット工学者らと共同し国内の森林においてマイクロホンアレイを用いたフィールド観測を行い、複数の野鳥の歌行動の自動抽出や、歌行動間の因果関係の抽出等を試行しており、その有効性が確認されつつあった。

以上のように、モデルと生態両者の取り組みを推し進めることで、生態の理解への直接の貢献に加え、その知見が抽象モデルの議論を相互に補完しより示唆に富んだものにしていくと期待される状況にあった。

### 2. 研究の目的

そこで、本研究は、生物や社会に遍在する、表現型可塑性（環境条件に応じて異なる形質を発現する特徴）の多様性、つまり、集団内の個体間や集団間（種間）で異なることの進化とその適応的意義を複雑系アプローチで明らかにし、その知見を鳥類の鳴き声を具体的な対象とした生態理解・応用に展開することを目的とした（図1）。

### 3. 研究の方法

(1)進化モデル研究と(2)鳥類生態調査を並行して進め、さらに、その進展やより一般的文

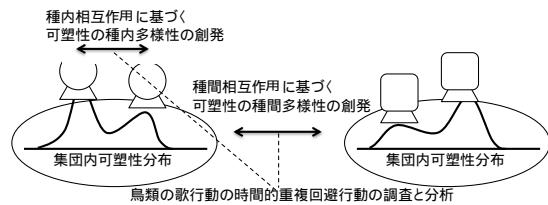


図1: 種間・種内における可塑性多様性の創発

脈へで理解と応用(3)を検討した。

(1)種内・種間相互作用の度合いを柔軟に調整可能なように、相互作用を行うグループ内の種構成に関するエントロピーを明示的に設定可能にした。その上で、グループ内において、複数の個体がニッチを選択しあい、ニッチを独占した個体のみが適応度を得て共進化するモデルを構築した。この時、重複があれば次ステップで異なるニッチを選択する確率である可塑性遺伝子に加えて、それ以外の確率で一意に選択するニッチを決める選好性遺伝子の進化を想定した。

(2)に関しては、連携研究者である奥乃教授のグループで開発・公開中のロボット聴覚フリーソフトウェア HARK を元にした、市販のマイクロホンアレイを用いた鳥類の鳴き声定位ソフト HARKBird の構築を進めた。いくつかの調査地において、種間・種内相互作用の影響に注目した観測調査を行った。特に、野鳥の歌行動の時間的重複回避に注目し、野鳥集団を可塑的に相互作用する複雑系とみなして分析、普遍的知見の検討を行った。

### 4. 研究成果

上記に関して主に以下の成果を挙げた。

#### (1) 可塑性多様性進化に関する進化モデル

まず、同種間における相互作用に限定した予備的分析を行った。その結果、代表者らの従来モデルのように可塑性（重複時回避確率）のみの進化を想定した場合には、ニッチの混雑度が中程度の場合において可塑性の分化が一時的に生じるのに加え、選好性（重複にかかわらず選択する特定のニッチの種類）の進化を導入した場合には、より明確に選好性と可塑性の多様化が生じることが判明した。

次に、異種間・同種間相互作用の頻度の設定を網羅的に変更しつつ進化実験を行なった結果、同種間・異種間の相互作用頻度の度合いに応じて、種内での可塑性多様性（各種での可塑性の分散）と種間での可塑性多様性（種内可塑性平均の種間分散）が連続的に変化することが判明した。

さらに、その両極端の条件における典型的な可塑性と選好性の多様化傾向に焦点を合わせて詳細に比較分析した。それぞれ異なる仕組みで多様化する傾向があることを明らかにした。特に種間相互作用のみを想定した状況では、選好性の多様性は基本的なニッチの棲み分けに、可塑性多様性は突然変異体の侵入時への効率的なニッチ分割利用に適応的であり、相補的な関係があることが判明し

た。

## (2) 鳥類における行動可塑性多様性観測

同種間における可塑的な個体間相互作用の具体例として、揖斐川河口付近に生息する複数のオオヨシキリの歌行動を、連携研究者の奥乃教授らを中心とするグループで開発中の16チャンネルマイクアレイ等を用い、いであ株式会社の観測協力も得て録音調査した。複数台のマイクを用いた録音からHARKBirdを用いて2次元音源定位を行い、2個体間の相互作用を移動エントロピーで分析した結果、一方が特に重複を回避しがちであることが判明し、同種間での行動可塑性多様性の存在が示された。

また、名古屋大学稲武フィールドにおいて夏鳥（オオルリ、キビタキなど）間の歌行動における時間的重複回避行動を、HARKに基づく鳥類の歌に関する音源定位ソフトHARKBirdで観測した。その結果、オオルリは他個体の影響を受けずに歌いがちであるのに対し、キビタキはオオルリ、ヒガラの影響を受け、重複を避けがちであるなど、種間相互作用における行動可塑性の多様性が観測された。

以上は、種間・種内相互作用それぞれの度合いが強い条件であると解釈でき、(1)のモデル研究で示されたような可塑性多様化の傾向が、自然界においても相互作用の構造に応じて存在しうることを支持していると考えられる。

加えて、本手法の個体間相互作用や行動可塑性分析への応用可能性の検討のため、名古屋大学稲武フィールドにおいて、ウグイスに対して同種の歌などを再生し行動（方位の変化）を観測する実験を行った。プレイバックの有無・種類に応じて対象個体の移動傾向や、歌う歌の種類が異なることを、HARKから得られる情報から定量的に示すことができた。その発展としてカリフォルニアの鳥類の鳴き声の位置を複数のマイクアレイを用いて2次元音源定位し、プレイバックの有無による行動可塑性の抽出を試行した<sup>7)</sup>。また、定位した音源をオートエンコーダーで自動分類する方法の提案、観測結果を3次元の仮想森林で体験可能なアプリケーション Bird song explorerの製作も行った<sup>8)</sup>。また、本手法に関する自由集会を日本鳥学会大会で主催した。

## (3) 多様で複雑な種間・個体間相互作用環境における生物の柔軟さの進化の一般的理解と応用可能性の検討

以上のような理解やその方法論の進展を踏まえ、より一般的な理解と応用を目指して次の研究も行った。

実際の人間の社会行動における行動多様性について知見を得るため、Webインターフェイスを用いて、複数の実験参加者が仮想二次元空間上で個体間関係を調整しながら囚人のジレンマゲームを行う実験環境を構築し、ゲーム戦略改変行動や関係改変行動の分布や

協力行動との関係について分析した。また、複数のネットワーク上での協力行動の創発と、レイヤ選択における多様性の影響についてエージェントベースモデルで論じた。

言語と言語能力の共進化に関するシンプルなモデル進化実験フレームワークを提案し、言語獲得・使用に関する可塑性の多様な変化が、共進化過程を促進する重要な要因であることや、共進化過程における社会学習と個体学習の役割の重要性を示した。

上記のモデル研究における行動多様性や可塑性が新奇に創発しうるモデル実験環境として、仮想生物の進化に注目し、二次元仮想空間において、形態に関する可塑性である変態の進化や、ブロックを設置するニッチ構築戦略の進化とその多様化について論じた。特に、複雑なニッチ構築行動戦略の定量的分析手法の重要性や、生態継承が多様化に与える影響を示した。その他、様々な具体的状況設定における行動可塑性進化に関してモデル実験等を通して知見を得た。

以上を総合し、資源共有問題を含む社会的文脈に応じて種内・種間レベルで行動可塑性に多様性が創発しうることをモデル研究で示し、さらに、その生態的事例として鳥類の音声コミュニケーションを題材にして観測調査し、可塑性多様性の存在に関して理解を深めることができた。

## 5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕(計12件)

- (1) Reiji Suzuki, Shinji Sumitani, Shiho Matsubayashi, Takaya Arita, Kazuhiro Nakadai, Hiroshi G. Okuno: Field observations of ecoacoustic dynamics of a Japanese bush warbler using an open-source software for robot audition HARK. *Journal of Ecoacoustics* (in press).
- (2) Reiji Suzuki, Momoka Ito, Shunnya Kodera, Keita Nishimoto, Takaya Arita: An online experimental framework for cooperative social relationships with a real-time decision-making and rewarding environment. *Frontiers in Ecology and Evolution* (in press).
- (3) 鈴木麗壘, 中臺一博, 奥乃博: ロボット聴覚技術を活用した鳥類の行動観測, 日本鳥学会誌, フォーラム, 67巻1号, 155-157 (2018/05). (依頼を受け寄稿の報告記事)
- (4) Tsubasa. Azumagakito, Reiji Suzuki, Takaya Arita: An integrated model of gene-culture coevolution of language mediated by phenotypic plasticity, *Scientific Reports*, 8, 8025 (11 pages) (2018/05). doi:10.1038/s41598-018-26233-7
- (5) Reiji Suzuki, Shiho Matsubayashi, Fumiyuki Saito, Tatsuyoshi Murate, Tomohisa Masuda,

- Koichi Yamamoto, Ryosuke Kojima, Kazuhiro Nakadai, Hiroshi G. Okuno: A Spatiotemporal Analysis of Acoustic Interactions between Great Reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) Using Microphone Arrays and Robot Audition Software HARK, *Ecology and Evolution*, 8(1): 812-825 (2018/01). doi: 10.1002/ece3.3645
- (6) Keisuke Daimon, Solvi Arnold, Reiji Suzuki and Takaya Arita: The emergence of executive functions by the evolution of second-order learning. *Artificial Life and Robotics*, 22(4): 483-489 (2017/09). doi:10.1007/s10015-017-0389-7
- (7) Reiji Suzuki, Shiho Matsubayashi, R. Hedley, Kazuhiro Nakadai, Hiroshi G. Okuno: HARKBird: Exploring acoustic interactions in bird communities using a microphone array. *Journal of Robotics and Mechatronics*, 27 (1): 213-223 (2017/02). doi:10.20965/jrm.2017.p0213
- (8) Shiho Matsubayashi, Reiji Suzuki, Fumiyuki Saito, Tatsuyoshi Murate, Tomohisa Masuda, Koichi Yamamoto, Ryosuke Kojima, Kazuhiro Nakadai, Hiroshi G. Okuno: Acoustic monitoring of the great reed warbler using multiple microphone arrays and robot audition, *Journal of Robotics and Mechatronics*, 27 (1): 213-223 (2017/02). doi:10.20965/jrm.2017.p0224
- (9) Ryosuke Kojima, Osamu Sugiyama, Kotaro Hoshiba, Kazuhiro Nakadai, Reiji Suzuki, Charles E. Taylor: Bird Song Scene Analysis Using a Spatial-Cue-Based Probabilistic Model, *Journal of Robotics and Mechatronics*, 27 (1): 236-246 (2017/02). doi:10.20965/jrm.2017.p0236
- (10) Katsuki Hayashi, Reiji Suzuki and Takaya Arita: Coevolution of cooperation and layer selection strategy in multiplex networks, *Games (Special Issue on Evolutionary Games and Statistical Physics of Social Networks)*, 7(4), 34 (2016/11). doi.org/10.3390/g7040034
- (11) Michal Joachimczak, Reiji Suzuki and Takaya Arita: Artificial metamorphosis: evolutionary design of transforming, soft-bodied robots, *Artificial Life*, 22(3): 271-298 (2016/05). doi: 10.1162/ARTL\_a\_00207
- (12) Naoki Nishikawa, Reiji Suzuki and Takaya Arita: Coordination control design of heterogeneous swarm robots by means of task-oriented optimization, *Artificial Life and Robotics*, 21(1), 57-68 (2016/01). https://doi.org/10.1007/s10015-015-0255-4
- Arita, An evolutionary model for emergence of inter- and intra-specific diversity in behavioral plasticity and personality, *Proceedings of the 23rd International Symposium on Artificial Life and Robotics (AROB 2018)*, pp. 110-115 (2018/01/20).
- (2) 鈴木麗壘, 炭谷晋司, 中臺一博, 奥乃博: ロボット聴覚技術を用いた鳥類の歌行動分析の試み, 第18回計測自動制御学会システムインテグレーション部門講演会 (SI2017)資料, pp. 1124-1126 (2017/12/20) [優秀講演賞受賞].
- (3) Masanori Tsuchiya, Reiji Suzuki and Takaya Arita: An agent-based evolutionary model for diversification of phenotypic plasticity and personality in resource partitioning, *JSMB2016 Abstract Booklet*, p. 224 (2016/09/07).
- (4) Naoaki Chiba, Reiji Suzuki and Takaya Arita: Evolution of a complex anti-predator niche construction in a physical 2D predator-prey simulation and a feature analysis of defensive structures using a deep auto-encoder, *Proceedings of the 14th European Conference on Artificial Life (ECAL2017)*, pp. 96-97 (2017/09/06). doi: 10.7551/ecal\_a\_019
- (5) Masahiko Higashi, Reiji Suzuki and Takaya Arita: How Social Learning affects the Evolution on a Rugged Fitness Landscape, *The Second International Workshop of Social Learning and Cultural Evolution* (oral presentation) (2017/09/04).
- (6) 娜仁, 鈴木麗壘, 有田隆也, 中臺一博, 奥乃博: Bird song explorer: 野鳥の歌行動体験のための立体音響に基づく仮想森林アプリケーション, 情報処理学会第79回全国大会予稿集, Vol. 4, pp. 239-240 (2017/03/17).
- (7) Naoaki Chiba, Reiji Suzuki and Takaya Arita: How ecological inheritance can affect the evolution of complex niche construction in a 2D physical simulation, *Proceedings of the Artificial Life Conference 2016*, pp. 426-433 (2016/07/05).
- (8) 土屋礼徳, 鈴木麗壘, 有田隆也: 資源共有問題における表現型可塑性と個性の多様化に関する進化モデル, 情報処理学会第78回全国大会予稿集, Vol. 1, pp. 293-294 (2016/03/12).
- (9) 松林志保, 鈴木麗壘, 小島諒介, 中臺一博: 複数のマイクロホンアレイとロボット聴覚ソフトウェアHARKを用いた野鳥の観測精度の検討, 人工知能学会AIチャレンジ研究会資料, SIG-Challenge-043-11, pp. 54-59 (2015/11/12). [人工知能学会研究会優秀賞受賞]

〔学会発表〕(計37件)

- (1) Masanori Tsuchiya, Reiji Suzuki and Takaya

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.alife.cs.i.nagoya-u.ac.jp/~reiji/>

6 . 研究組織

(1)研究代表者

鈴木麗璽 (SUZUKI, Reiji)

名古屋大学・大学院情報科学研究科・准教授

研究者番号: 20362296

(2)連携研究者

有田隆也 (ARITA, Takaya)

名古屋大学・大学院情報科学研究科・教授

研究者番号: 40202759

奥乃 博 (OKUNO, Hiroshi)

早稲田大学・理工学術院・教授

研究者番号: 60318201

(3)研究協力者

Prof. Charles E. Taylor and Prof.  
emeritus Martin L. Cody, Department of  
Ecology and Evolutionary Biology ·  
University of California, Los Angeles