

令和 2 年 5 月 14 日現在

機関番号：32682

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16K05283

研究課題名(和文) 生物進化を表すマルコフ過程モデルの揺らぎの数理解析

研究課題名(英文) Mathematical analysis of Markov-process models of biological evolution

研究代表者

若野 友一郎 (Wakano, Joe Yuichiro)

明治大学・総合数理学部・専任教授

研究者番号：10376551

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：生物進化をあらわすマルコフ過程として、島の大きさや繁殖率などが島ごとに異なる数理モデルを提案した。島サイズが有限であることから、確率的な揺らぎが生まれるが、島の数が十分たくさんあることによって、進化ダイナミクスがある意味で平均化され、最終的に進化がどのような方向に進むのかを数学的に解析できる。非一様な構造を持つ集団においては、低い分散率が進化したり、進化的分岐によって多様性が生まれるなど、一様構造を島モデルとは振る舞いが異なることを明らかとした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

個体数の有限性に起因する確率的な揺らぎは、ときとして進化のダイナミクスに大きな影響を与える。従来研究では、個体ベースシミュレーションによってこれらの影響が研究されてきたが、本研究ではこのようなモデルの振る舞いを数学的に明らかとしたことにより、確率的な揺らぎが進化に与える影響について、より一般的な理解を得た。

研究成果の概要(英文)：As a Markov process representing biological evolution, we proposed mathematical models with islands each having different size and fecundity. Due to the finiteness of island sizes, stochastic fluctuation appears. In the limit of a large number of islands, the fluctuation is averaged in some sense, and we can mathematically analyze the evolutionary dynamics. With heterogeneous island structure, compared to the homogeneous case, evolution favors lower dispersal probability or evolutionary branching leading to increased biodiversity.

研究分野：数理生物学

キーワード：Wright-Fisher process 確率的な揺らぎ 空間非一様 分散率の進化 進化ゲーム理論

1. 研究開始当初の背景

生物進化を表す数学理論は、20世紀初頭に誕生した集団遺伝学、1960年代に誕生した包括適応度理論と進化ゲーム理論、1980年代に誕生した Adaptive Dynamics 理論と数多く存在し、現在も活発に研究されている。いずれの理論も、当初は生物学者の直感に基づく乱暴な導出であったものが、その後、確率論や集合論、微分方程式論などの数学が持ち込まれて精緻化されることで、進化生物学へ大きな貢献をしてきただけでなく、数学的にも興味深い振る舞いをみせるモデル方程式系を提示することで、応用数学に対しても数多くの研究テーマを提供してきた。そしてこれらの数学理論は、進化学と密接に関係する、病気の伝染モデル、人口学・生態学・発生学のモデルなどと合わせ、生物数学と呼ばれる分野を構築するに至っている。

現在の日本の生物数学研究の主流は、時間遅れをもつ常微分方程式系の数理解析や、空間構造をあらわす偏微分方程式系のパターン形成解析など、決定論的な微分方程式論である。生物進化のモデルにおいても、進化ゲーム理論や Adaptive Dynamics 理論などは、Replicator 方程式や Canonical 方程式といった常微分方程式系や、Replicator-Mutator 方程式といった偏微分方程式系で表現され、それらの数理解析は、日本、フランス、オランダ、オーストリアなどの研究グループによって盛んに研究されている。

一方で、生物集団の個体数有限性と突然変異率に起因する揺らぎを扱う確率論的な数理解析は、過去に集団遺伝学において盛んに研究され、木村資生の拡散近似理論に代表される日本の研究は、1960年代には世界をリードしていた。しかし、包括適応度や進化ゲームといった複雑な自然淘汰を扱うモデルへなかなか適用できずにいるのが現状である。すなわち、生物進化を表す数学理論は決定論的な解析が現在の主流であり、揺らぎを扱う確率論的な数理解析は立ち遅れている。これは、生物進化の数学のみならず、生物数学全体についてもそうである。

2. 研究の目的

現在の進化学が扱うのは、平均形質値の決定論的な発展方程式がほとんどである。個体数の有限性や突然変異確率を考慮すると、各瞬間においてミクロには必ず揺らぎが存在する。特に、空間構造を持つモデルにおいては、各地点の環境要因(個体数や繁殖率など)は必ずしも一様ではなく、また生物個体間のゲーム的相互作用の結果としてミクロに進化の方向性が単安定的でない場合には、地点ごとに別の方向へ進化が進む可能性がある。このような状況において、長時間経過後に、マクロ的視点で見た進化の方向やダイナミクスを明らかとする。

3. 研究の方法

非一様な空間構造を表すモデルとして、集団遺伝学でよく研究されてきた Wright の島モデルを拡張し、島サイズ n が島ごとに異なるモデルを扱う。個体間の相互作用として、1) ゲーム的相互作用と、2) 分散率の進化を考える。1) のゲーム的相互作用については、個体の利得が、自分の形質 z_1 と、同じ島にいる個体の形質 z_2, z_3, \dots, z_n の関数として $f(z_1, z_2, \dots, z_n)$ という一般的な関数を考察する。島構造がなく、 n が十分大きい状況は、空間一様であり確率的揺らぎが無視できる状況に対応しており、この場合については Adaptive Dynamics 理論によって進化ダイナミクスが解析的に求められることが知られているが、 n が有限の場合は確率的揺らぎが無視できない。2) の分散率の進化については、島サイズのみならず各島がもつ繁殖率も島ごとに異なるモデルを考える。島サイズと繁殖率が一樣な場合は、Hamilton らの古典的研究によって、進化ダイナミクスは一方向的であり、進化的に安定な分散率が解析的に得られている。一方で、島環境が非一様でかつ有限サイズの場合については、シミュレーション研究によってある程度ダイナミクスが研究されているが、数学的な解析はこれまでなされてこなかった。

上の2つのモデルについて、進化ダイナミクスを数学的に記述する。その方法は、突然変異個体が生まれた島が、その島において突然変異個体が絶滅するまでに、平均して何個体の突然変異個体を島外に生産するかを計算する手法である。ある島に発生した1個体の突然変異個体は、永遠にその島にいることはできないため、最終的にその島からは絶滅する。絶滅するまでに、何個体の子孫を残すことができるかを計算することで、 n 個という有限性が生み出す揺らぎが、島の数が無限個あることによって、ある意味で平均化され、最終的にあるタイプの突然変異は長時間経過後に、増えるのか減るのかを計算する手法である。

4. 研究成果

Parvinen, Ohtsuki & Wakano (2017) では、まず島サイズが一定の場合について、上述の手法を数学的に精緻化した。さらに、1) のゲーム的相互作用について具体的な計算を行い、進化的特異点 z^* や、収束安定性、進化的安定性の条件を、ゲームの利得関数 f の偏微分係数を用いて、陽に記述した。これらの結果は非常に煩雑な式となったものの、ほぼ同じモデルをまったく別の

手法（モーメント展開）で解析した先行研究 Wakano & Lehmann (2014) の結果と完全に一致したことから、手法と計算結果の正しさが確認された。この論文の別の主要な成果として、「進化的分岐の条件が解析的に記述できたことから、「分散率が小さくなると進化的分岐が起きにくくなる」ことの十分条件が導けたことが挙げられる。この条件は利得関数の構造に依存しているが、それは通常の生物個体間相互作用においては、ほぼ常に満たされるものであった。このことから、島サイズが一定のゲーム的相互作用モデルでは、生物学的に妥当な条件のもとでは、各島間が隔離されれば隔離されるほど、進化的分岐は起こりにくくなることが明らかとなった。（さらに、生物学的に異常な条件のもとでは、ある中間的な分散率が存在して、その分散率付近においてのみ進化的分岐が起きるような例を具体的に構成できた。）

Parvinen, Ohtsuki & Wakano (2018)では、上の成果を受けて、島サイズが島ごとに異なる場合について、1のゲーム的相互作用モデルを解析した。当初、この場合は計算がかなり煩雑となることが予想されたが、数学的には驚くほど簡単な和の形で、進化ダイナミクスが記述できることが判明した。この論文の主たる成果は、空間非一様性があると、進化的分岐が促進される可能性があることを解析的に明らかとした点である。具体的なゲーム的相互作用として公共財ゲームにこの結果を適用すると、公共財への投資の結果、投資した個体(自分)と周囲の個体(相手)の双方へ利益が生まれるが、自分への利益と相手への利益の間に負の相関がある場合に、進化的分岐が起きやすいことが分かった。

Parvinen, Ohtsuki & Wakano (2020)では、2の分散率の進化モデルを解析した。本プロジェクトで扱うモデルでは、確率的揺らぎは島サイズの有限性に大きく依存する。分散率が進化すると、島間の結合強度が時間的にも変化するため、さらに複雑なダイナミクスとなる。島サイズが一定の一樣空間モデルにおいては、この問題は包括適応度の手法で解決され、進化的に安定な分散率が知られている。しかし包括適応度の手法は、島サイズが島ごとに異なる場合に対する一般化は、知られていない（が、現在 Ohtsuki, Rueffler, Wakano, Parvinen & Lehmann がこの一般化を行った論文を執筆中である）。本研究では、これまでに使ってきた手法を用いて、この問題の解析を試みた。その結果、完全な解析解を得ることに成功した。この論文の成果は、生物学的には、空間非一様性が高いときには分散は進化しにくいことを示した点にある。生物学の教科書では、古典的な分散率の公式が記載されているが、これらは空間一様な場合の解である。現実世界において、例えば種子の分散などを考えると、たどり着いた先によって環境は異なるわけであるから、平均的な環境が一定でも、環境の非一様性が低いときと高いときとで、結果が異なるかどうかは重要な問題である。この問題に対し、環境の非一様性が高い時は、教科書的な公式ほどには分散は進化しないことを明らかとした。一方で数学的には、上述の手法が、包括適応度を用いた従来手法とまったく同じ結果を導くことを確認した点が挙げられる。いずれに手法も、かなり煩雑な計算となるが、本論文においてこのような計算を最後まで進めることが可能なことが判明し、結果が解析的に得られたことは、もう一方の手法の一般化の計算を行う原動力となった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Parvinen Kalle, Ohtsuki Hisashi, Wakano Joe Yuichiro	4. 巻 454
2. 論文標題 Spatial heterogeneity and evolution of fecundity-affecting traits	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Theoretical Biology	6. 最初と最後の頁 190 ~ 204
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jtbi.2018.06.005	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Wakano Joe Yuichiro, Funaki Tadahisa, Yokoyama Satoshi	4. 巻 34
2. 論文標題 Derivation of replicator?mutator equations from a model in population genetics	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Japan Journal of Industrial and Applied Mathematics	6. 最初と最後の頁 473 ~ 488
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s13160-017-0249-9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Parvinen Kalle, Ohtsuki Hisashi, Wakano Joe Yuichiro	4. 巻 117
2. 論文標題 Evolution of dispersal in a spatially heterogeneous population with finite patch sizes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 7290 ~ 7295
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1073/pnas.1915881117	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Parvinen Kalle, Ohtsuki Hisashi, Wakano Joe Yuichiro	4. 巻 416
2. 論文標題 The effect of fecundity derivatives on the condition of evolutionary branching in spatial models	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Journal of Theoretical Biology	6. 最初と最後の頁 129 ~ 143
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2016.12.019	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Wakano JY
2. 発表標題 Derivation of replicator-mutator equation as a limit of individual-based models
3. 学会等名 日本数理生物学会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Wakano JY
2. 発表標題 The effect of stochasticity in adaptive dynamics
3. 学会等名 Stochastic and Deterministic Models for Evolutionary Biology, BIRS-CMO workshop (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Wakano JY
2. 発表標題 The effect of stochasticity in adaptive dynamics
3. 学会等名 International conference for Korean Mathematical Society 70th Anniversary (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------	---------------------------	-----------------------	----