

機関番号：14602

研究種目：基盤研究 (C)

研究期間：2008 ~ 2010

課題番号：20570021

研究課題名 (和文) 空間構造と進化動態に関する数理的研究

研究課題名 (英文) Research on spatial structure and evolutionary dynamics

研究代表者 高須 夫悟 (Takasu Fugo)
奈良女子大学・理学部・教授

研究者番号：70263423

研究成果の概要 (和文)：空間構造が進化動態に及ぼす影響を数理的に解明することが目的である。空間構造に起因する均一系からのずれが進化動態の行く末に影響する可能性に注目し、格子といった制約を仮定しない連続空間構造における進化動態の数理的解明に取り組んだ。1)空間構造が進化動態に及ぼす影響の定量的・定性的評価ならびに、2)進化動態を考慮したモーメントダイナミクスの開発を通じ、空間構造に注目した進化動態の新しい展開を試みた。

研究成果の概要 (英文)：This research focuses on evolutionary dynamics in continuous space. Many of previous studies of spatial evolutionary dynamics assume "lattice" space, an artificial and not-realistic space. In this research I revisited previous models assuming lattice space and evaluated evolutionary dynamics in continuous space, more realistic spatial structure.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008 年度	1,900,000	570,000	2,470,000
2009 年度	900,000	270,000	1,170,000
2010 年度	900,000	270,000	1,170,000
年度			
年度			
総計	3,700,000	1,110,000	4,810,000

研究分野：数理生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：進化生態、個体ベースモデル、空間構造、数理モデル

1. 研究開始当初の背景

進化動態に関する理論研究は適応度最大化の原則に従って展開されている。すなわち、適応度のより高い突然変異個体が野生型集団に侵入し、野生型に取って代わるという原則である。Maynard Smith による古典的な ESS の議論では、形質(もしくは戦略) s をもつ野生集団中に出現した突然変異集団 s' の相対適応度を $R_s(s')$ と記すとき、1)突然変異の侵入可能性 $R_s(s') > 1$ 、ならびに、2)他の戦略 s'' に侵入されない条件 $R_s(s'') < 1$ 、といった条件で記述される過程である。

過去 10 年余りの間、いわゆる Adaptive dynamics の枠組みを用いた進化動態の理論が急速な発展を遂げ、古典的 ESS に加えて、進化的分岐や進化的自殺といった多様な進化動態が起こりうるということが理論的に示されている (Geritz et al. 1998)。Adaptive dynamics は生態学的過程と進化的過程を連立させることで、1次元ニッチ空間を巡る単純モデルに始まり、多次元ニッチ空間における複数集団の量的形質進化動態モデル(群集構造の進化など)へと発展しつつある。こうした研究は上記の進化過程においてスカラー値である形質(戦略) s をベクト

ル $s = (s_1, s_2, \dots, s_n)$ で置き換え、各形質値 s_i の進化動態を記述して解析するという手法で展開されている。しかし、これらのモデルの多くは、多次元ニッチ空間における複数形質の進化動態の理解に重点を置いているため、個体もしくは集団の空間上の分布といった空間構造は考慮されていない。

近年、共進化に関する地理的モザイクの研究など、空間と進化を結びつけた研究が様々な方面で進展しつつある (Thompson 2005)。大きな空間スケールで見れば、物理的環境の違いと言った外的要因が起因して各局所集団毎に異なる進化動態が走っていると考えられる。しかし、こうした外的要因を抜きにして、同一条件環境下でも個体の空間分布が進化動態を左右する可能性があると思われる。

本研究は、空間構造そのものが進化動態一般に及ぼす影響を数理的に解明することを目的とする。

空間構造を考慮しないモデルでは、対象個体もしくは集団が均一に混ざった一様な系が暗に仮定されている。しかし現実系では、物理的制約や個体の自律的な移動といった要因により、注目する形質に関して集団が空間上に均一に分布することは稀であり、同一環境下であっても程度の差こそあれ個体・集団の空間分布は非均一である。以下に述べるように、空間構造を無視したモデルが示す進化動態は空間構造を陽に考慮したモデルが示す進化動態と必ずしも同一ではないと思われる。本研究は、空間構造に起因する均一系からのずれが進化動態の行く末に影響する可能性に注目する。

2. 研究の目的

本研究の動機は、平成 19 年度まで取り組んだ確率論的進化動態に関する数理的研究(基盤研究(C)課題番号 18570020)において、競争系、捕食系、寄生系に関する空間構造を含む個体ベースモデルを用いて様々な形質値(種内競争係数、種間競争係数、捕食効率、寄生者病毒性、宿主抵抗性、移動率、など)の進化・共進化動態をシミュレーション解析した結果、個体の空間分布パターンが特定の形質の進化動態を大きく左右する結果を得た点にある。有限個体数の個体で形成される個体ベースモデルでは一地点の局所密度は必ず確率的に変動するが、この確率的揺らぎが進化動態に定性的に影響したものと考えられる。本研究ではこの点に注目して前研究をさらに発展させ、進化動態一般における空間構造の本質を数理的に探ることを試みる。空間構造の重要性は生態学においては既に十分認知されている知見であるが、進化動

態においてもその行く末を大きく左右する可能性を本研究において追求する。

空間構造を陽に考慮したモデルの枠組みに格子モデルと反応拡散モデルがある。格子モデル上の進化動態の研究例はシミュレーション及びベア近似という解析手法を用いて既に幾つかの報告がある(Nakamaru and Iwasa 2006)。しかし、個体の位置が格子上に制限されるという制約は果たして空間構造の本質を捉え切れているのだろうか。また、反応拡散モデルのように、非負の整数値としての個体数ではなく実数としての個体密度の空間分布に注目する枠組みでは、本来不可分である「個体」であることの重要性がかき消されてしまう懸念がある (Durrett and Levin 1994)。

本研究は、個体を単位としたまま、格子という制限を取り払ったより自由な空間構造における進化動態に注目するという点で、従来の進化動態理論研究を補強するものであり、進化動態一般をより深く理解するために必要不可欠であると考ええる。

空間構造に陽に考慮し、シミュレーション実験ならびに解析的取り扱いの両視点から課題に取り組むことが本研究の特徴である。空間構造の重要性が既に生態学では確立したように、進化動態においても空間の本質を浮き彫りにし、空間進化動態に関する研究の先駆けとなることを本研究は目指している。

3. 研究の方法

3 年間で取り組む研究方法は以下の通りである。

(1) 寄生系における空間構造を考慮した個体ベースモデルのシミュレーション解析

2次元空間上における寄生者と宿主の個体群動態及び進化動態に関する個体ベースモデルを構築する。具体的には、1) 集団を構成する各個体に様々な適応的形質(戦略)を割り当て、各個体の出生・移動分散過程及び個体間の相互作用をアルゴリズムとして記述する。適応的形質には、寄生者の探索効率や病毒性、宿主の抵抗性・移動分散率などを含む。2) 各形質は無性生殖もしくは有性生殖を模した一定のルールの元で次世代へ受け継がれる(突然変異を含む)。

本個体ベースモデルは、非負の整数値としての個体数のダイナミクスと適応的形質の進化ダイナミクスを同時に記述するものである。個体が空間上に一様分布するというルールの下で、本個体ベースモデルは空間構造を無視した個体群

動態・進化動態モデルに対応する。個体ベースモデルのシミュレーション解析により、個体の空間分布パターンがこれらの形質値の進化動態に及ぼす影響を定量的に評価する。

個体ベースモデルの試行結果は本質的に確率論的である。2次元空間上における確率論的個体群動態・進化動態の中からモデルの振る舞いの本質を抽出するためには、多数の試行を繰り返し、統計的に有意な傾向を把握する必要がある。既に個体ベースモデルを複数のCPUを用いて並列処理する手法を開発済みであり、これを用いて大規模シミュレーション実験を実施する。

(2) 寄生系における寄生者と宿主に関するモーメントダイナミクスの拡張

シミュレーション解析により明らかになった結果解析的に理解するために、進化動態を組み込んだ各個体間の距離のモーメントに注目するモーメントダイナミクスを開発する。

モーメントダイナミクスとは、格子モデルと異なり個体が空間上で自由な位置(座標点が連続量)をとるモデルに対し、個体間の距離の分布の時間発展を追跡する手法である。以下に述べる様々なモーメントに関する微分方程式として記述される (Dieckmann and Law 2000)。ゼロ次モーメントは集団密度 N 、1次モーメントは互いにベクトル x だけ離れた2個体 pair の集団密度 $C(x)$ (格子モデルにおけるペア密度に相当)、2次モーメントは、ある個体からベクトル x, x' だけ離れた2個体(合計3個体 triplet)密度 $T(x, x')$ を意味し、これらのモーメントの時間変化を適当なモーメント打ち切り(格子モデルにおけるペア近似に相当)の下で記述する手法である。ゼロ次モーメント N に関する式で、ペア密度 $C(x)$ を N^2 で置き換えたものが空間構造を無視したモデル(個体が完全にランダムに配置)に相当する。ペア密度が N^2 からどの程度ずれるかを調べることで、空間構造(完全に一様分布から集中分布)が進化動態に及ぼす影響を評価可能である。

モーメントダイナミクスは、生態学的時間スケールにおける個体の空間分布に関する連続時間モデルについて既に開発されているが、初年度中に従来のモーメントダイナミクスを拡張して、形質の進化動態を組み込むことを試みる。具体的には、注目する形質 s を有する集団密度 $N(s)$ 、ペア密度 $C(s, x)$ などに関する微分方程式を導くことになる。

拡張したモーメントダイナミクスは、ある意味、アルゴリズム的な記述としての個体ベースモデルを解析的表現として翻訳したものと考えられる。

解析的モデルを数学的に解析することにより、寄生系に関して空間構造が進化動態に及ぼす影響の取りまとめを行う。

(3) 競争系・捕食系といった一般2種系ならびに多種系(群集)への拡張

初年度の成果を一般2種系へ適応し、空間分布パターンと進化動態との関連をシミュレーション解析及び拡張したモーメントダイナミクスを用いた解析的取り扱いの両面から明らかにすることを試みる。さらに、Adaptive dynamics の手法を用いて既に研究が進められている多種系(群集構造)モデルに空間構造を導入して解析する。空間という概念を追加することで、ニッチ分割、形質置換、共進化、群集構造の進化といった従来の進化動態理論が提示してきた概念はさらに複雑な様相を見せるものと思われる。これらの拡張を数理的に整理して分類し、進化動態において空間が持つ本質を浮き彫りにすることを試みる。

(4) モーメントダイナミクスと格子モデルのペア近似との数理的関係

モーメントダイナミクスは、個体の位置が連続量であるモデルに対して個体の空間分布パターンを数理的に把握する手法である。個体の位置を格子上に制限する制約を課した場合、格子モデルのペア近似法と同等の数式が得られると予想される。空間パターンを把握する数理的手法の構造をより深く理解するため、両手法の数理的関係・構造を明らかにすることを試みる。

4. 研究成果

研究成果は以下の通りである。

(1) 寄生系における空間構造を考慮した個体ベースモデルのシミュレーション解析

2次元連続空間上における寄生者と宿主の個体群動態ならびに進化動態に関する個体ベースモデルを構築した。その結果、ある条件下で、セルオートマトンならびに決定論的格子モデルでみられるスパイラル状の空間分布パターンが生じることを見いだした。人口学的確率性が無視できない個体ベースモデルにおいても同様のスパイラルが生じることは非常に興味深い。確率論的空間個体ベースモデルの成果として、樹木の病害虫伝播に関する論文を執筆し学術雑誌に発表した (Takasu 2009, Kobori et al. 2011)。

(2) 連続空間・連続時間における空間ロジスティック増殖におけるモーメントダイナミクスの展開

2 個体間の距離の分布に注目したモーメントダイナミクスを、トラス(有界閉空間)において導いた。従来のモーメントダイナミクスは無限空間を想定したものであった。従来のモーメントダイナミクスで無視されていた微少項目を解析的に導出し、従来指摘されていたシミュレーション結果との不整合を解決する糸口をつかんだ。連続空間上の個体ベースシミュレーションについて、書籍 1 章を記して発表した(高須 2009a)

(3) 連続空間上の個体ベースモデルにおける空間パターン動態の解析

2 次元連続空間上の寄生者と宿主の個体ベース個体群動態モデルは、ある条件下で寄生者と宿主の空間分布パターンが規則的ならせん模様を示す。今年度はこの様な高次の空間パターンの定量化に取り組んだ。具体的には、2 個体間の距離分布のみではなく、3 個体 (Triplet) が示す高次モーメントに注目した空間統計学に取り組んだ。その結果、特定のスケールにおいて Triplet が作る角度分布の双峰性に注目することで、ならせん模様と言った帯状の空間パターンを認識可能であることを明らかにした。現在、自己空間相関と言った集中度を表す指標に加え、Triplet 分布に注目した空間統計学に関する論文を取りまとめ中である。

(4) 連続空間上の一般点過程としての個体の空間分布動態の解析

単純な点過程として Neyman-Scott 過程がある。この過程は、点としての個体の出生・死亡が密度非依存なルールに従う単純な過程であるが、2 個対間の距離分布に関する解析的な取り扱いが可能である。近年、Neyman-Scott 過程に密度依存性を取り入れる試みが幾つかなされており (Shimatani 2009)、これを参考にして、2 種系版の Neyman-Scott 過程の解析に取り組んだ。現在密度依存性の取り組みに向けて解析を継続中である。

(5) 進化動態における表現型多型に関する実証研究ならびに空間構造・時間構造を考慮した研究

進化動態の可能性として、進化的分岐を経た単型から多型への進化の可能性が理論的に示唆されている。鳥類育児寄生に関して卵の色は寄生者と宿主の軍拡競争による選択が強く働く形質である。中国南部における育児寄生者カッコウに関して卵の多型に関する研究成果を学術雑誌に掲載した (Yang et al. 2010)。鳥類育児寄生に関して空間構造を考慮した個体群動態モデルを発表した (Takasu and Moskát 2011)。鳥類育児寄生では宿主の利用時期に関する選択圧が働いていると予想されている。実証デー

タに基づき、宿主利用に関する時間分割が起こっていることを示した成果を発表した (Møller et al. 2011)。また書籍 1 章を執筆し、育児寄生における空間構造について一般への普及活動を行った (高須 2009b)。また、行原型の進化に関する英文書籍を翻訳し、一般への普及活動を行った (高須 2009c)。

(6) 生物個体の機械論的出生死亡移動に基づく個体群動態モデルの導出

中らの個体群動態の数理モデルの多くは、解析的に取り扱いがしやすい仮定に基づく記述モデルとしての力学系モデルである。本研究では、個体の出生死亡移動の機械論的な局所ルールに立脚した個体群動態モデルの導出を試みた。個体間の空間上局所相互作用の機械論的記述に基づくモデルを導出することで、より地に足のついた数理モデル研究が可能になる。個体数とペア相関関数との連立力学系モデルを考える事で、実証研究と直接対比可能な数理研究の礎を築いた。現在、より一般的な機械論的記述への拡張に取り組んでいる。

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 7 件)

1. Bán M., Z. Barta, A. R. Muñoz, F. Takasu, H. Nakamura & C. Moskát (2011) The analysis of common cuckoo's egg shape in relation to its hosts' in two geographically distant areas. *J. Zoology* in press. 査読有.

2. Kobori K., T. Nakata, Y. Ohto, F. Takasu (2011) Dispersal of adult Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* Kuwayama (Homoptera: Psyllidae), the vector of citrus greening disease, in artificial release experiments. *Applied Entomology and Zoology* 46:27-30. 査読有.

3. Møller A.P., A. Antonov, B. G. Stokke, F. Fossøy, A. Moksnes, E. Røskaft, F. Takasu (2011) Isolation by time and habitat and coexistence of distinct host races of the common cuckoo. *Journal of Evolutionary Biology* 24:676-684. 査読有.

4. Takasu F., C. Moskát (2011) Modeling the consequence of increased host tolerance toward avian brood parasitism. *Population Ecology* 53:187-193. DOI 10.1007/s10144-010-0221-x. 査読有.

5. Yang C., W. Liang, Y. Cai, S. Shi, F. Takasu, A.P. Møller, A. Antonov, F. Fossøy, A. Moksnes, E. Røskaft, B.G. Stokke (2010) Coevolution in Action: Disruptive Selection on Egg Colour in an Avian Brood Parasite and Its Host. PLoS ONE 5(5): e10816.doi:10.1371/journal.pone.0010816. 査読有.

6. Takasu F., C. Moskat, A. R. Muñoz, S. Imanishi and H. Nakamura (2009) Adaptations in the common cuckoo (*Cuculus canorus*) to host eggs in a multiple-hosts system of brood parasitism. Biological Journal of the Linnean Society 98:291-300. 査読有.

7. Takasu F. (2009) Individual-based modeling of the spread of pine wilt disease: vector beetle dispersal and the Allee effect. Population Ecology 51:399-409. 査読有.

[学会発表] (計 2 件)

1. 高須夫悟, Individual-based modeling of the spread of pine wilt disease, 日本個体群動態学会, 2010年9月23日、横浜国立大学

2. 高須夫悟, Modeling the consequence of increased host tolerance toward avian brood parasitism, 日本数理生物学会, 2010年9月17日、北海道大学

[図書] (計 3 件)

1. 高須 夫悟 (2009b) オナガの分布域拡大にともなうカッコウとの新たな関係「鳥の自然史 空間分布をめぐる」第 5 章 73-88 樋口広芳・黒沢令子編著 北海道大学出版会 ISBN978-4-8329-8191-1 (in Japanese).

2. 高須 夫悟 (2009a) 個性を保ったダイナミクスモデル。「空間の数理生物学」第 6 章 93-112. 日本数理生物学会編集・瀬野裕美責任編集. 共立出版 ISBN978-4-320-05684-8 (in Japanese).

3. 高須 夫悟 (2009c) 表現型の進化. 「進化 - 分子・個体・生態系 -」第 20 章 599-632 ページ 翻訳. Evolution by NH Barton, DEG Briggs, JA Eisen, DB Goldstein, NH Patel, Cold Spring Harbor Laboratory Press 2007, 宮田隆・星山大介監訳 メディカル・サイエンス・インターナショナル. 2009年12月出版.

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

○取得状況 (計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:
国内外の別:

[その他]

ホームページ等

<http://gi.ics.nara-wu.ac.jp/~takasu>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高須 夫悟 (Takasu Fugo)
奈良女子大学・理学部・教授
研究者番号: 70263423

(2) 研究分担者

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

()

研究者番号: