

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 8 日現在

機関番号：14602

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570026

研究課題名(和文) 個体の視点に基づく進化ゲーム理論の新たな展開

研究課題名(英文) Evolutionary games revisited in terms of individual interactions

研究代表者

高須 夫悟 (Takasu, Fugo)

奈良女子大学・自然科学系・教授

研究者番号：70263423

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円、(間接経費) 1,230,000円

研究成果の概要(和文)：利得表に基づく古典的進化ゲーム理論を個体の視点から再構築する研究に取り組んだ。具体的には、タカハトゲーム、囚人のジレンマゲーム、協力の進化ゲームといったモデルを連続空間上の個体ベースモデルとして構成し、個体レベルの機械論的相互作用から集団レベルの振る舞いをシミュレーションする枠組みを完成させ解析した。個体の空間配置を点パターンとして捉え、点の数とペアの数のダイナミクスとして捉えることで、シミュレーション結果を説明する力学系の導出に取り組んだ。従来離散的な格子空間上で議論されてきた空間進化ゲームの振る舞いが連続空間上の空間進化ゲームとは大きく異なることを示し、両者の接点について理解を深めた。

研究成果の概要(英文)：I revisited classical evolutionary games such as Hawk-dove games, Prisoner's dilemma game, evolution of cooperation in terms of individual interactions. Mechanistic interactions among individuals located on a continuous space, not lattice, are algorithmically described and an efficient way to simulate these algorithm of birth, death, and movement, of individuals is implemented by using parallel computing. Population dynamics of each strategy (hawk, dove, defect, cooperate, tit-for-tat, etc.) was analyzed by the singlet density (number of individuals) and the pair density (number of pairs made by two individuals displaced by a certain distance).

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：個体ベースモデル 共進化 ゲーム理論 個体群動態 進化動態

1. 研究開始当初の背景

生物学におけるゲーム理論はメイナード・スミス以来めざましい発展を遂げ、進化ゲーム理論は進化生態学の核として確固たる地位を築くに至っている。近年では、空間構造やネットワーク構造と言ったゲームのプレイヤー（生物個体）が局所的に相互作用する様々な系について、協力の進化と言った人間社会を含めた様々な方面で数多くの数理的な研究が行われている。

これらの進化ゲーム理論は多くの場合、各生物個体が採用する複数の戦略の定義と各戦略間の対戦（ゲーム）の帰結としての利得表を軸に展開している。すなわち、ゲームの帰結として各戦略に適応度としての「利得」をまず最初に定義し、これに基づき、各戦略の頻度動態をレプリケーター・ダイナミクスと言った力学系として数理的に記述して解析する、集団レベルの現象に注目したアプローチである。

しかし、行動生態学を初めとする多くの実証研究が既に示している様に、利得表で定義される利得は極めて抽象的・概念的な値に過ぎず、現実系において個々の生物個体が得る適応度上の利得と直接関係づけることは極めて困難である。利得表で定義される利得は集団レベルにおいてア・プリオリに記述された各戦略の平均適応度に過ぎず、個体レベルの相互作用が各個体の適応度としての利得に如何に反映されるかに関してまで踏み込んだ研究例は皆無である。

特に、餌資源や配偶者を巡って競争する生物一般の進化ゲームでは、思考により無から利益を生み出すことが可能な人間とは異なり、各個体が獲得する利得が何であるのかまで踏み込んで初めて実証的に検証可能な仮説が提示できると申請者は考える。個体レベルの機械論的相互作用に基づく利得の実質化が必要であると考えます。

確かに、進化ゲーム理論の発展は進化一般に関する我々の理解を深めることに貢献した。しかし、個体レベルの個体間相互作用と従来の利得表の利得との関連は曖昧のままであり、実証研究で検証可能な形で利得の実質化が必要であると申請者は考える。

以上が本研究を開始する背景である。

2. 研究の目的

申請者は過去数年、個体の視点に基づく個体群動態ならびに進化動態一般に関する数理的研究を行ってきた。その中で、個体の出生・死亡・移動の確率性（特に突然変異個体

は常に少数として現れる）と空間構造といった個体間の局所相互作用が、個体群動態と進化動態の行方を大きく左右することを見いだしてきた。

本研究は、進化生態学における従来の進化ゲーム理論を個体の視点から再構成し、個体レベルの出生・死亡・移動に関する機械論的個体間局所相互作用から集団レベルの個体群動態・進化動態を構成することを目的とする。個体レベルの現象と集団レベルの現象を利得表を介して結びつけることにより、実証的に検証可能な地に足のついた進化ゲーム理論の新たな展開が可能になると考えられる。

本研究は3年間の研究期間で主に以下の3点に取り組み、個体の視点に基づく進化ゲーム理論の新たな潮流を切り開くことを目指す。

1) 生物学的に自然な個体間相互局所作用に基づく利得表の数理的導出

タカ・ハトゲームや囚人のジレンマゲームといった古典的な進化ゲームは、2個体がランダムにゲームに参加することを想定した利得表を仮定する。このゲームを2次元連続空間上に拡張すると、複数個体間のゲームの対戦ならびにその帰結である利得を、各個体が持つ縄張りの重複と言った生物学的な局所作用の帰結として実質化することができる。この様な実証的に検証可能な仮定の下でのゲームの行方（例えば、タカとハトの個体群動態）は、従来のア・プリオリに与えた利得に基づく格子空間を用いたゲームと大きく異なることが申請者による先行研究により明らかになっている（現在論文執筆中）。このことは、利得表ありきから始まる従来の進化ゲーム理論の主張に大きな問題点が潜んでいることを示している。

本研究では、既存の進化ゲームに対し、生物学的に自然かつ検証可能な個体レベルの局所相互作用から集団レベルで記述される利得表を数理的に導き、生物学的により現実的な個体の視点に立脚した進化ゲーム理論の再構成を行い、利得表ありきの従来のアプローチで見落とされていた問題を浮き彫りにする。

2) 進化ゲームにおける適応形質の進化ならびに過去の記憶といった非マルコフ性を考慮した進化ゲームの振る舞いの解明

上に一例を示した連続空間上の個体ベースの進化ゲームでは、各個体が持つ縄張りの大きさ、他個体への攻撃性（タカ度）、他個体との協調性（ハト度）、移動分散距離といった適応形質の進化を容易に実装・再現することが可能である。また、過去の対戦相手を記憶し、相手に応じて行動を変えると言ったア

ルゴリズム的適応形質である「知性」の進化も再現可能である。こうした非マルコフ的な振る舞いが利得表の利得にどのように影響するかに関しては、しっぺ返し戦略と言った極めて単純な戦略に関してしか明らかにされていない。他者を認識して記憶する能力である知性が協力の進化の根源にあるのではないかと申請者は予想する。本研究では、アルゴリズム的適応を含む適応形質一般の進化が進化ゲームの振る舞いに及ぼす影響を明らかにする。

3) 点過程としての空間進化ゲームの定式化と数理的解析方法の開発

空間進化ゲームの研究では格子空間を想定した研究が数多くなされている（格子モデル）。しかし、格子モデルのほとんどは、各格子に高々1個体しか存在できないといった非現実的な制約が課されており、こうした空間的な制約を無くした連続空間上のモデルの必要性が指摘されている。連続空間上の個体の出生・死亡・移動は数理的には点過程として表現可能であり、古典的なNeyman-Scott過程を初めとする単純な過程については一定の数理的理解が得られている。本研究では、局所密度効果などを含む一般化された点過程において、2個体間の距離分布と言ったモーメントのダイナミクスに注目した数理的解析を行い、1. と2. で実施するシミュレーション結果を数理的に理解するための一般的な解析的手法の開発に取り組む。

本研究は、個体レベルの機械論的相互作用から集団レベルの振る舞いを理解する試みの一つである。出生・死亡・移動は各個体が局所的に経験する過程であり、これらの局所的な過程の総体として、個体群・群集・生態系といった高次レベルの現象を我々は観察する。個体レベルの局所的過程が如何にして高次集団レベルの現象として具現化するのかという問題は、これまでに数多くの研究者が取り組んできた問題でもある。従来の進化ゲーム理論で用いられる利得を個体の視点から再構成し、実証研究で検証可能な実質化を行う点が本研究の特徴である。本研究を通じて、集団レベルの記述に基づく従来の進化ゲーム理論をより一段掘り下げ、より普遍的な個体の視点に基づく進化ゲーム理論を構築・展開することを目指す。

3. 研究の方法

以下の方法を用いて研究を遂行する。

1) 個体ベースによる進化ゲームの再構成と個体間の機械論的局所相互作用に基づく利得の導出

古典的なタカ・ハトゲームや囚人のジレンマゲームで用いられる利得は、あくまで非常に単純化された状況において各戦略が得る利得をA・プリアリに与えたものに過ぎない。現実系では、連続空間上の点として表現される生物個体（集団は点パターンとして表現される）は、互いの位置関係に依存した他個体とのゲームを経て、出生・死亡（ならびに移動）を繰り返すと考えられる。このような個体を単位とした出生、死亡、移動を計算機内で効果的に並列処理する枠組みが本申請者により既に開発済みである。この枠組みを用いて、各個体が一定の大きさの縄張りを持ち、縄張りの重なり部分に対してゲームを行うといった、生物学的に検証可能な仮定をシミュレーションモデルとして実装し、従来の格子空間上の進化ゲームの振る舞いと比較を行い、格子という制約が進化動態の帰結に及ぼす影響を評価する。

点パターンの定性的な性質は、集団密度 N （ゼロ次モーメント）、距離 r だけ離れた2個体ペアの集団密度 $C(r)$ （1次モーメントとしてのペア相関関数に相当）を用いて記述可能であり、これらは各個体が得る利得に依存して決まる出生、死亡、移動のルールに依存する。タカとハト、裏切と協力といった戦略についてゼロ次モーメントと1次モーメントを連立させたモーメント・ダイナミクスを導き、これを解析的若しくは数値的に解くことにより、個体レベルの機械論的局所的相互作用（個体ベースの進化ゲーム）が如何にして集団レベルとしての戦略間対戦の利得（集団レベルの記述としての従来の進化ゲーム）に反映されるかを数理的に明らかにする。

2) 進化ゲームにおける適応形質の進化とアルゴリズム的適応形質を持つ非マルコフ性を考慮したモデルのシミュレーション解析

今回用いる個体ベース・シミュレーションの枠組みでは、縄張りの大きさや協力度度と言った適応形質はもちろんのこと、過去の対戦相手を記憶し、対戦相手に応じて行動を変えるという任意のアルゴリズム的適応形質を各個体に割り当てることができる。具体的には、過去に協力してくれた個体に対しては協力、そうでない個体に対しては非協力という行動アルゴリズムや、適応形質としての記憶保持時間の進化をシミュレーションモデルとして実装し、こうした非マルコフ的な行動様式が進化ゲームの行く末に及ぼす影響をシミュレーション解析を中心にして明らかにする（正の記憶保持時間 = 知性、が進化するのか、などに注目する）。

3) 非マルコフ性を持った進化ゲームの数理的取り扱いの確立とシミュレーション結果との比較

過去の記憶（履歴）に依存する行動といった非マルコフ的な行動は、理論的には、履歴に関する状態空間を新たに仮定することでマルコフ的に取り扱うことができる。状態空間が高次元となるため、厳密な数理的取り扱いは極めて困難であると思われるが、集団レベルの記述である各戦略の頻度を用いて単純化のための仮定（定常状態など）を設けることで、過去の履歴依存度（記憶保持時間）が定常状態における各戦略頻度に及ぼす影響を数理的に評価できる可能性がある。こうした数理的な解析と前年度で行った非マルコフ性進化ゲームのシミュレーション結果を比較し、シミュレーション結果をよりよく理解するための数理的手法の開発に取り組む。

4. 研究成果

研究成果は以下の通りである。

1) 協力の進化に関する個体ベース進化ゲームモデルの解析

タカ・ハトゲームや囚人のジレンマゲームなどの古典的進化ゲームを連続空間上の点過程としてシミュレートする枠組みを完成させた。各個体かがそれぞれの戦略に従ってゲームを繰り返し、最終利得に比例した数の子孫を残し、新規個体は一定のルールで親から分散する過程である。親からの分散がランダムである場合の各戦略個体のダイナミクスを近似的に導いた。シミュレーション結果を定量的に予測する解析表現が得られたことは、今後適応パラメータの進化を議論する際の強力な武器となり得る成果である。

2) 記憶を持つ個体ベース進化ゲームの実装

しっぺ返し戦略のように、過去に対戦した相手を記憶し、記憶に応じて手を変える過程を実装するアルゴリズムを完成させた。様々な条件下(完全・不完全な記憶)で、協力、裏切り、しっぺ返し戦略を採用する個体数ダイナミクスを再現することができた。3つの戦略が空間的に分離して共存しうることを確認した。

3) 点パターン解析の高次元構造に関する解析

2点から構成されるペアに注目した従来の集中度の定量化をより発展させ、3次以上の構造の定量化に取り組んだ。3つの点から構成される三角形に注目することで、点パターンの高次構造の特徴を抽出する方法を確立した。

4) 記憶を持つ個体ベース進化ゲームモデルの実装と解析

古典的しっぺ返し戦略を拡張し、過去に対戦した相手と相手が繰り返し出した行動を記憶す

る完全記憶しっぺ返し戦略の個体群・進化動態を連続空間上の個体ベースモデルとして実装する枠組みを開発した。シミュレーション解析により、裏切り戦略、協力戦略、完全記憶しっぺ返し戦略の3戦略の空間個体群動態を解析した。また、しっぺ返し戦略個体が持つ記憶力（過去の対戦相手をどれだけ記憶するか）の進化動態を解析した。各個体の空間配置に強く依存するが、概ね、より長い記憶力を持つことが適応的であるという結果を得た。各個体の位置として与えられる点パターンが3つの戦略の動態に大きく影響することを明らかにした。

5) 本研究課題で開発した連続空間上の点パターン動態としての進化ゲームモデルを、古典的タカ・ハトゲーム、囚人のジレンマゲームの枠組みに適応し、各個体が与えられた戦略に従って出生・死亡を繰り返す包括的なアプローチに取り組んだ。進化ゲームの一つである寄生者と宿主の共進化に関して理論モデルを解析し、学術論文(7, 9)として発表した。

6) 空間パターンの定量化と進化動態

点パターンを点の数(1次構造)、ある距離だけ離れた2個体からなるペアの数(2次構造)、さらに、3個体からなるトリプレット(3次構造)で記述する理論的枠組みに取り組み、これを各戦略の進化動態に取り組んだ力学系を導出した。本研究課題で取り組む枠組みは本質的には連続空間上の点過程と同一であり、空間幾何学と密接な関連を持つことを明らかにした。特に点パターンの定量化について、高次構造の定義と意味づけに関する成果を論文としてとりまとめ学術雑誌に投稿した。また点パターン解析の応用として、クラッチ内の卵の配置と宿主の托卵拒否に関する実証研究について学術論文(2)として発表した。

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. Ayaka Suzuki, Atsushi Kobayashi, Hiroshi Nakamura, and Fugo Takasu (2013) Population viability analysis of the rock ptarmigan *Lagopus muta japonica* in Japan. *Wildlife Biology* 19:339-346. 査読有り

2. Lenka Polačiková, Fugo Takasu, Bård G. Stokke, Arne Moksnes, Eivind Røskoft, Phillip Cassey, Mark E. Hauber, Tomáš Grim (2013) Egg arrangement in avian clutches covaries with the rejection of foreign eggs. *Animal Cognition* 16:819-828. DOI 10.1007/s10071-013-0615-1. 査読有り

3. 高須夫悟, 大迫義人 (2012) 日本における

コウノトリの再導入個体群の存続可能性分析. 野生復帰 2:1-6 (in Japanese). 査読有り

4. Csaba Moskát, Fugo Takasu, A. Roman Muñoz, Hiroshi Nakamura, Miklós Bán, Zoltán Barta (2012) Cuckoo parasitism on two closely-related *Acrocephalus* warblers in distant areas: a case of parallel coevolution?. *Chinese Birds* 3(4):320-329. doi 10.5122/cbirds.2012.0038. 査読有り

5. Takako Kaneko-Kawano, Fugo Takasu, Honda Naoki, Yuichi Sakumura, Shin Ishii, Takahiro Ueba, Akinori Eiyama, Aiko Okada, Yoji Kawano, Kenji Suzuki (2012) Dynamic Regulation of Myosin Light Chain Phosphorylation by Rho-kinase. *PLoS ONE* 7(6): e39269. doi:10.1371/journal.pone.0039269. 査読有り

6. Youichi Kobori, Fugo Takasu & Yasuo Ohto (2012) Development of an individual-based simulation model for the spread of citrus greening disease by the vector insect *Diaphorina citri*, *Zoology*, Chapter 5 (pp. 87-102), Dr. María-Dolores García (Ed.), ISBN: 978-953-51-0360-8, InTech, Available from: <http://www.intechopen.com/books/zoology/development-of-an-individual-based-simulation-model-for-the-spread-of-citrus-greening-disease-by-the>. 査読有り

7. Liang W., C. Yang, B.G. Stokke, A. Antonov, F. Fossoy, J.R. Vikan, A. Moksnes, E. Røskft, J.A. Shykoff, A.P. Møller, and F. Takasu (2012) Modeling the maintenance of egg polymorphism in avian brood parasites and their hosts. *J. Evol. Biol.* 25:916-929. doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02484.x. 査読有り

8. Liang W., C. Yang, A. Antonov, F. Fossoy, B.G. Stokke, A. Moksnes, E. Røskft, J.A. Shykoff, A.P. Møller, and F. Takasu (2012) Sex roles in egg recognition and egg polymorphism in avian brood parasitism. *Behavioral Ecology* 23:397-402. doi: 10.1093/beheco/arr203. 査読有り

9. 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. Zool.* 284:77-83. 査読有り

10. Kobori Y., 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. 査読有り

11. Møller A.P., A. Antonov, B. G. Stokke, F. Fossoy, A. Moksnes, E. Røskft, F. Takasu (2011) Isolation by time and habitat and coexistence of distinct host races of the common cuckoo. *J. Evol. Biol.* 24:676-684. 査読有り

12. 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. 査読有り

〔学会発表〕(計 5 件)

1. 高須夫悟, 連続空間上の個体ベース個体群動態, 日本生態学会第 60 回全国大会 企画集会 T05 「個体の視点から構成する空間個体群動態」, 2013/03/06

2. Fugo Takasu, Invited talk: "Modeling maintenance of egg polymorphism over a geographical scale", International Symposium on Avian Brood Parasitism in Honour of Significant Brood Parasitism Scientists, Haikou, China, 2012/11/17

3. Fugo Takasu, "An individual-based stochastic population dynamics of the Rock Ptarmigan in Japan", The 12th International Grouse Symposium, Matsumoto, Japan, 2012/7/21.

4. Fugo Takasu, "Individual-based models of spatial population/evolutionary dynamics", China-Japan-Korea International Conference of Mathematical Biology, Busan, Korea, 2012/05/24

5. 高須夫悟, 個体の視点から組み立てる個体群動態モデル, 個体群生態学会 第 27 回大会(岡山大学 10 月 14-16 日) 企画シンポジウム「個体ベースで考える集団の争い」, 2011/10/16

〔図書〕(計 1 件)

1. シリーズ現代の生態学・行動生態学・第 5 章「表現型進化の理論 アダプティブダイナミクス」98-119 ページ執筆(高須夫悟) 日本生態学会編・担当編集委員: 沓掛展之、古賀庸憲、共立出版 ISBN 978-4-320-05738-8 3,400 円 2012 年 6 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・自然科学系・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：