

海外特別研究員最終報告書

独立行政法人日本学術振興会 理事長 殿

採用年度 2019 年度

受付番号 201960610

氏名

伊藤 公一

(氏名は必ず自署すること)

海外特別研究員としての派遣期間を終了しましたので、下記のとおり報告いたします。

なお、下記及び別紙記載の内容については相違ありません。

記

1. 用務地 (派遣先国名) 用務地: バンクーバー (国名: カナダ)
2. 研究課題名 (和文) ※研究課題名は申請時のものと変わらないように記載すること。
群れにおける相互作用の理論の統合による社会構造の進化の解明
3. 派遣期間: 令和 元 年 5 月 1 日 ~ 令和 3 年 3 月 31 日
4. 受入機関名及び部局名
受入機関名: University of British Columbia
部局名: Department of Zoology
5. 所期の目的の遂行状況及び成果…書式任意 **書式任意 (A4 判相当 3 ページ以上、英語で記入も可)**
(研究・調査実施状況及びその成果の発表・関係学会への参加状況等)
(注) 「6. 研究発表」以降については様式 10-別紙 1~4 に記入の上、併せて提出すること。

本研究課題の目的の一つとして、群れ内における協力と競争の相互作用がもたらす共進化動態の解明が挙げられる。群れの中では、他個体と協力して利益を獲得したのちに、その利益をめぐって同じ個体と競争が生じるような状態が一般的にみられる。しかし、これまでこうした現象は協力と競争それぞれの側面から別々に研究されてきており、複数の社会的相互作用にまたがる現象が相互に及ぼす影響については、これまで十分に解析されてこなかった。一年目の前半は主要な協力ゲームと競争ゲームである、連続吹き溜まりゲームと綱引きゲームに着目し、二つを組み合わせた新たな理論モデルを構築し、共進化動態の結果生じる一般的な傾向を探るために適応ダイナミクス理論に基づく解析を行った。また、適応ダイナミクスで追いきれない動態、特に進化的分岐が生じた後の進化動態を探るために、形質空間上での個体の頻度動態を反応拡散方程式に基づいて解析する数値計算プログラムを構築し、生態学的・進化的パラメータがどのような影響を与えるかに注目しつつ解析を行った。結果、協力と競争が相互に影響を及ぼしあう状況下では、協力・競争への投資量に 3 系以上の多型が生じうること、多型が生じる場合には、協力レベルと競争レベルの間で正の相関がみられること、群れ内競争の存在が協力を促進する場合があることを示した。さらに、進化的に安定な状況における社会的相互作用の持つ性質を調べたところ、協力や競争のコスト関数によっては「熱心に協力するが利益の大半を奪っていく攻撃的な個体」と「非協力的だが他個体とあまり争わない平和的な個体」の間でそれぞれが関係を持つことを好むような、協力にも競争にも見られない新たな社会的関係が実現されることを示した。以上の結果は第 66 回日本生態学会において発表するとともに、Journal of Theoretical Biology 紙に査読付き論文として掲載された。

一年目の後半から二年目にかけては、上記研究を発展させて二つの方向へと研究を進めた。一つは空間構造の効果である。自ら動けない植物や周辺と化学物質の拡散を通して相互作用を持つバクテリアのように、自然界で見られる社会的相互作用の相手は、しばしば集団全体ではなく周辺の限

られた個体との間でのみ見られることが知られている。このような空間的距離が相互作用の頻度に影響するような状況下では、協力の進化や競争の進化に大きな影響を与えることが先行研究でも指摘されているが、協力と競争の共進化における空間構造の影響は明らかでない。そこで、空間構造における協力と競争への投資量の共進化動態を個体ベースシミュレーションを用いて解析した。結果、多型の進化には協力レベルの進化的分岐によって主導される強い多型化と競争レベルの進化的分岐に主導される弱い多型化が存在すること、強い多型化のみが生じた場合には空間構造がない場合と類似した傾向がみられる一方、弱い多型化のみが生じた場合にはもっぱら二型までであり協力レベルと競争レベルの間には負の相関が生じるようになること、強弱二つの多型化は組み合わせられて起こることがあり、その場合協力レベルと競争レベルの相関は連続的に変化することを発見した。これらのことは、相互作用を持つ個体が限られている場合には、共進化の結果出現する社会構造はさらに多様となり、場合によっては「協力的だが平和的な個体と非協力的かつ攻撃的な個体」のような極端な社会構造が生じうることを明らかにした。さらに、解析の仮定で従来進化的分岐が生じないと考えられていた競争のみの個体間相互作用においても、空間構造下においては進化的分岐が生じうることを明らかにした。以上の成果は、競争のみの場合に注目したものと、協力と競争の共進化に注目したものの、計二本の論文へとまとめ、現在執筆作業を進めて近日中に投稿する予定である。

もう一つの発展研究は、群れサイズの違いによる行動の変化である。一般に公共財をめぐる協力では、群れサイズが大きくなるにつれて協力することでの集団全体での利益の増加が頭打ちになるため、裏切りの振る舞いが増加していくことが理論的に予測されている。しかし本研究が明らかにしたように、協力の利益をめぐる競争が生じる場合には、協力的な個体が攻撃的にふるまうことで自身の協力への投資コストを取り戻すことができるため、こうした傾向が変わる可能性が考えられる。このような群れサイズの違いによる行動の変化を考えるうえで問題となるのが、実現される群れのパターンである。これまでの私の研究では、連続的な形質の進化を対象としてきたが、このような全ての個体ごとに異なる形質値を持ちうる場合、実現される群れの組み合わせは無数に存在するため解析的な確認が極めて困難となる。そこで、モデルを簡略化して離散的な戦略のみを個体に許すことで、取りうる戦略の数を大きく制限することで解析することを考えた。確率的な仮定を簡略化した予備的な解析では、協力の利益をめぐる競争の存在する場合、非常に幅広い群れサイズのもとで協力的関係が持続できること、攻撃的な協力者は常に集団中に存在するが、それ以外の戦略（攻撃的な非協力者、平和的な協力者、平和的な非協力者）は協力の利益とコストに応じて様々な組み合わせで出現することを明らかにした。現在、個体ベースシミュレーションから得られたデータの解析を終え、既存研究との関連性についても分析を勧めながら、論文の執筆を進めている。

これら二つの発展研究の他に、協力の利益をめぐる競争がある場合の共進化に関する研究で得られた知見を一般化することで、より基礎的で広範な事象に適応可能な理論へと広げる研究も一年目の後半から二年目にかけて進めた。そうした研究の一つは、多次元の形質空間上での進化的分岐に関する研究である。空間構造を考慮した協力の利益をめぐる競争の研究では、進化的分岐が強力と競争、それぞれに主導されて起きる場合があることを示した。このような適応度が複数の社会的相互作用に依存しており、それぞれにおいて進化的分岐が生じうるような状態は、生物が一般に様々な社会的相互作用を持っていることから考えても極めて普遍的であると考えられる。このような複数の社会的相互作用があり、かつそれぞれが進化的分岐を見せうるような系では、進化的分岐が生じる順番や分岐の際の淘汰圧の方向によって進化の結果実現される形質の組み合わせが大きく異なりうるということがこれまでも指摘されてきたが、一方でどのように分岐の順序、淘汰圧の方向が決まるのかについては十分に明らかにされていない。私は派遣先の研究室の学生との共同研究で、淘汰圧の生じる方向が主に集団の形質空間上での頻度分布の形状によって決まること、頻度分布の形状は進化的分岐点への接近方向が重要となること、結果として淘汰の仮定での集団中の個体の持つ形質の組み合わせ、というこれまで無視されてきた要素が進化動態とその帰結に大きな影響を与えることを個体ベースシミュレーションと頻度動態シミュレーションを用いて明らかにした。このことは、従来広く社会的相互作用の研究に使われてきた適応ダイナミクスの限界とその解決策を示す重要な発見であり、その成果は PLOS Computational Biology 誌に査読付き論文として掲載された。

もう一つの拡張は、競争の理論モデルの一般化である。私は本課題を進める中で、協力は社会的相互作用としてこれまで広く調べられてきたのに対して、個体間の競争（ないし闘争）を扱う理論モデルが極めて限定的であること、特に闘争能力自体の進化動態に注目したものがほとんどないことに気づいた。そこで、資源をめぐる個体間の闘争のモデルを一般化することで進化動態を適応ダイナミクスに基づいて解析することで、闘争能力の進化とその結果生じる社会的相互作用の定性的な解析を行った。結果、進化的分岐による闘争能力の多型は、(i) コストに闘争能力の維持コストと実際に闘争に至ることによるコストの二つがある、(ii) 闘争に至ることによるコストは、自身と闘争相手の両方の闘争能力に依存する、(iii) 闘争能力の維持コストは上に凸な飽和関数であるのに対して、闘争に至ることによるコストは指数関数のような下に凸の関数である、という三つの条件が満たされた場合に起きることを示した。また、相手の闘争能力をどの程度正しく推定できるかによって、共存可能な闘争能力の数が増加していくことを明らかにした。以上の成果は、闘争能力のばらつきが生じる進化的背景を初めて明らかにしたものであり、研究成果を 2020 年度日本数理生物学会にて発表するとともに、現在論文としてまとめる作業を進めており近日中に投稿する予定である。

これら、競争や協力の社会的相互作用の進化に関する研究の他に、これらの研究から得られたゲーム的な相互作用に関する新たな知見と海外研究者との新たなネットワークを生かして、様々な共同研究も進めている。一つは、動物の行動に一貫した振る舞いを見せるような「個性」の進化である。社会的相互作用の中で異なる環境ごとに最適な振る舞いをするような進化を考えると、個体の相互作用の相手が限られており、かつ環境の認識にエラーが生じる場合には、個体ごとに一貫した振る舞いを見せるような淘汰圧が働き、個性が生じうることを、イギリスの研究者との共同研究で明らかにした。また、アメリカのサメの動物行動学者との共同研究で、サメと獲物である小魚の間に生じる活動時間をめぐる相互作用をゲーム理論の観点から解析し、サメの多様な活動時間（夜行性、昼行性、薄明薄暮性など）がサメの体サイズによる体温変化の違いと小魚の側にとってのサメの脅威の度合いの観点から説明できる可能性を示した。さらに、日本の研究者と、花が訪花者に出すシグナルの進化についても研究や、パッチをめぐる競争が群集の種多様性やその頻度分布に及ぼす影響についても進めた。以上の4つの研究についてはいずれもすでに論文の執筆を終え、その成果の一部は第68回日本生態学会で発表するとともに、4つの研究のうち一つは *Proceedings of the Royal Society B* に、もう一つは *Ecology and Evolution* 誌に、査読付き論文としてそれぞれ掲載された。

以上のように、派遣期間の2年間の間に4本の研究論文を発表し、本研究課題に関わる内容として3本が投稿準備中、派生的な研究内容としてさらに3本の論文を執筆中である。COVID-19に伴う混乱などの諸事情で論文の発表自体が計画より遅れたものの、いずれも近日中の発表を目指しており、本研究課題において当初目標とした以上の十分な成果と発展が得られたと考えている。