

三次元仮想物理環境下での捕食被食関係に基づく
形質進化と個体群動態の相互作用

伊 藤 孝

目次

目次	i
図目次	v
表目次	viii
序論	1
第 I 部 一対一の捕食被食関係に基づく共進化ダイナミクス	5
第 1 章 背景と目的	6
1.1 捕食被食関係における生物の戦略進化	6
1.1.1 二重の共進化	7
1.2 三次元仮想物理環境下での仮想生物の進化	8
1.3 研究の目的	9
第 2 章 三次元仮想物理環境における捕食被食モデル	12
2.1 Morphid Academy	12
2.2 シミュレーション環境	13
2.3 エージェント	13
2.4 連続世代モデルによる遺伝的アルゴリズム	17
2.5 適応度関数	20

2.5.1	適応度関数 1	20
2.5.2	適応度関数 2	21
2.6	シミュレーション設定	22
第 3 章	形態-行動共進化に基づいた捕食／防衛戦略の進化	24
3.1	捕食者の戦略の事前進化	24
3.1.1	実験設定	25
3.1.2	実験結果	25
3.2	実験設定	25
3.3	被食者の戦略の進化	26
3.3.1	被食者の防衛戦略の創発	27
3.3.2	逃走戦略	28
3.3.3	防衛戦略	28
3.3.4	ハイブリッド戦略	34
3.3.5	被食者の戦略に対応する捕食者の進化	35
3.4	議論	35
3.4.1	環境が与えた影響	35
3.4.2	自然界の戦略との比較	35
3.4.3	共進化の非対称性と集団の多様性	37
3.5	まとめ	37
第 4 章	捕食-被食，形態-行動の二重の共進化ダイナミクスの分析	39
4.1	実験設定	39
4.2	分析手法	40
4.2.1	形態と行動の定量的な指標	40
4.2.2	進化順序の推定手法	42
4.2.3	戦略の性能測定	42
4.3	実験結果	43
4.3.1	共進化のダイナミクス	43
4.3.2	形質特徴空間上の進化の軌跡の分析	46
4.3.3	共進化ダイナミクスにおける形態，行動の進化順序の分析	48
4.3.4	捕食者被食者の戦略性能の共進化の分析	55
4.4	議論	60

4.4.1	捕食者-被食者間共進化	60
4.4.2	形態-行動間共進化	61
4.4.3	非対称性が共進化に与える影響	61
4.5	まとめ	63
 第II部 多対多の捕食被食関係に基づく形質進化と個体群動態の相互作用ダイナミクス		65
 第5章 背景と目的		66
5.1	Eco-evolutionary feedback	66
5.2	三次元仮想物理環境への導入	67
5.3	研究の目的	69
 第6章 捕食被食モデルの個体群動態を伴う多対多モデルへの拡張		71
6.1	シミュレーション環境とエージェント	71
6.2	集団サイズの変化を伴う遺伝的アルゴリズム	72
6.3	評価値関数	73
6.3.1	評価値関数 1	73
6.3.2	評価値関数 2	74
6.4	シミュレーションの設定	76
 第7章 捕食被食関係に基づく個体群動態と形質進化の相互作用		77
7.1	実験設定	77
7.2	実験結果	78
7.2.1	基本的な集団サイズと評価値の変化	78
7.2.2	個体群動態と形質進化のダイナミクス	80
7.3	議論	85
7.3.1	短期間のダイナミクス	86
7.3.2	長期間のダイナミクス	86
7.3.3	他の研究との比較	88
7.4	まとめ	89
 第8章 形質進化と個体群動態の相互作用に対する遺伝的オペレータの影響		91
8.1	実験設定	91

目次	iv
8.2 実験結果	92
8.2.1 基本的な挙動	93
8.2.2 遺伝的オペレータの進化への影響	94
8.3 議論	96
8.3.1 遺伝的オペレータの特性	96
8.3.2 捕食者と被食者の非対称性	97
8.3.3 捕食者, 被食者の評価値への遺伝的オペレータの影響の推定	98
8.4 まとめ	99
第9章 形質進化の定量的分析に基づく絶滅の予測	100
9.1 実験設定	100
9.1.1 絶滅寸前の状態の定義	100
9.2 実験結果	101
9.2.1 基本的な集団サイズの変化	101
9.2.2 絶滅寸前の状態に到るまでの形質進化	102
9.2.3 進化指標と絶滅寸前の状態に到るまでの期間の関係	103
9.3 議論	104
9.4 まとめ	105
結論	106
謝辞	109
参考文献	110
関連発表論文	117

目次

1.1	捕食者被食者間，形態行動間の二重の共進化の概念図	8
2.1	Morphid Academy のシミュレーション環境	13
2.2	エージェント設計の概念図	16
2.3	遺伝型から表現型への典型的な変換例	16
2.4	連続世代モデルによる遺伝的アルゴリズム	18
2.5	交叉と接合の模式図	19
2.6	捕食者と被食者の初期配置	23
3.1	予備実験の適応度変化	25
3.2	予備実験での捕食者の進化例	26
3.3	捕食者と被食者の適応度の典型的变化	27
3.4	捕食者の感知が可能な逃走戦略を持つ被食者の挙動	29
3.5	逃走戦略の移動の軌跡	29
3.6	典型的な防御戦略の挙動	30
3.7	防御戦略の Turtle 型の形態	31
3.8	捕食者から身を守る Turtle 型	31
3.9	防御戦略の Clam 型の形態	32
3.10	捕食者から身を守る Clam 型	32
3.11	防御戦略の Tower 型の形態	33
3.12	捕食者から身を守る Tower 型	33
3.13	環境に応じた多様な戦略の出現	36
4.1	マスタートーナメントの概念図	43
4.2	マスタートーナメントマトリクスの例	44

4.3	捕食者と被食者の適応度変化と形質特徴空間上の変化	45
4.4	Turtle 型, Clam 型が進化した際の形質特徴空間上の典型的な軌跡 . . .	47
4.5	図 4.4 の際の実際のエージェントの進化	48
4.6	Tower 型が進化した際の形質特徴空間上の典型的な軌跡	49
4.7	図 4.6 の際の実際のエージェントの進化	50
4.8	戦略獲得による各指標の典型的变化	50
4.9	相互相関係数による進化順序の分析	51
4.10	全測定における被食者の形態と行動の進化順序	52
4.11	相関係数の高い形態指標, 行動指標の割合	53
4.12	全測定における捕食者の形態と行動の進化順序	54
4.13	進化の順序の平均世代差	55
4.14	強力な戦略が創発した被食者と, それに対する捕食者の適応度変化 . . .	57
4.15	強力な戦略が創発した被食者と, それに対する捕食者の性能の変化 . . .	57
4.16	戦略が創発した後消滅した被食者と, それに対する捕食者の適応度変化 .	58
4.17	戦略が創発した後消滅した被食者と, それに対する捕食者の性能の変化 .	58
4.18	防御戦略の成功例と失敗例	59
4.19	戦略が創発しなかったときの捕食者と被食者の適応度変化	59
4.20	戦略が創発しなかったときの捕食者と被食者の性能の変化	60
5.1	三次元仮想物理環境下での eco-evolutionary feedback の概念図	68
6.1	集団サイズの変化を伴う遺伝的アルゴリズム	73
6.2	多対多の捕食者と被食者の相互作用	75
7.1	捕食者と被食者の集団サイズ	79
7.2	捕食者と被食者の平均評価値	79
7.3	300 世代から 400 世代における集団サイズと被食者の平均体積	80
7.4	30 世代の区間移動平均をとった集団サイズと被食者の平均体積	81
7.5	被食者の集団サイズと平均体積のスペクトル分析	82
7.6	形質進化と集団サイズの変化	83
7.7	進化と個体群動態の変化	85
7.8	短期間における個体群動態のみのダイナミクス	87
7.9	長期間における個体群動態と形質進化の相互作用のダイナミクス	88

8.1	捕食者と被食者の集団サイズ	93
8.2	800 世代から 900 世代における捕食者と被食者の集団サイズ	94
8.3	30 世代の区間移動平均をとった集団サイズと平均体積	95
8.4	変異率ごとの捕食者と被食者の平均評価値	95
8.5	変異率ごとの捕食者と被食者の分散	96
8.6	それぞれの評価値に与える遺伝的オペレータの影響の大きさの推定図 . . .	98
9.1	捕食者の被食者の集団サイズと平均体積	102
9.2	絶滅寸前の状態に到るまでの期間と, 捕食者, 被食者の平均体積	103
9.3	進化指標の値と絶滅寸前の状態に到るまでの平均残り期間の関係	104

表目次

3.1	パラメータセット 1	27
3.2	各防衛戦略の出現率	28
4.1	パラメータセット 2	40
4.2	形態と行動のどちらが先に進化するか の頻度	51
4.3	捕食者の進化順序の頻度	55
7.1	パラメータセット 3	78
8.1	パラメータセット 4	92

序論

食う・食われるの関係，つまり捕食被食相互作用は生態系にとって最も基本的な相互作用であり，また，生態系内での生物の発展をもたらす重要なメカニズムのひとつである [33]．この相互作用によって生じる選択圧は生態系の多様性と，生物の機能を形作る主要因であると考えられている [2]．捕食被食相互作用が引き起こす生態系のダイナミクスであり，注目すべき要素の一つとして，個体群動態^{*1}が挙げられる．時間経過によって生じる生物の個体数変化のパターンであるこのダイナミクスを解明することは，生態系の理解や保全において重要であると考えられている．また，捕食被食相互作用が引き起こすもう一つの重要な要素として生物の戦略の進化，つまり形質進化が挙げられる．捕食者，被食者が持つ多彩な戦略が，進化の過程においてどのような起源で，またどのようなプロセスによって獲得されたかについての知見を得ることは，生物が持つ機能やその生態を理解するうえで重要な要素である．

従来，この個体群動態，形質進化という二つの異なった生態系のダイナミクスはそれぞれ独立して研究がなされており，両者の相互作用に関してはほとんど考慮されてこなかった．なぜなら，一般には進化による生物の形質変化には長い期間が必要であり，一方で生物の集団サイズの変化は短い期間で生じていると考えられていたことから，両者の相互作用は無視しても問題ないと考えられていたためである．しかし近年の研究報告で，個体群動態に影響しうるような短いタイムスケールで生じる“迅速な進化”の存在が明らかとなり，eco-evolutionary feedback と呼ばれる形質進化と個体群動態の相互作用が，生態系に何らかの影響を与えていることがわかってきた [17]．

形質進化と個体群動態が互いにどのような影響を及ぼし合っているのかを分析し，両者の相互作用の生態系に対する影響を明らかにすることは，生態系全体のダイナミクスの理解を進めるためには不可欠な試みであるといえる．そのため，現在多くの研究者によって

^{*1} 厳密に言えば複数種の場合は群集動態 (community dynamics) が用語としては適切と考えられるが，本論文では，より広く使用されている個体群動態 (population dynamics) を広義の意味で用いる．

様々な研究が進められているが、まだこの相互作用は詳しくは解明されておらず [52]、研究は不十分と言わざるを得ない。

一般的に進化を対象とした研究手法の一つとして、化石標本を分析することで過去に存在していた生物の進化の軌跡を追跡する手法がある。しかし本研究で対象にしようとしている事象は進化のダイナミクスであり、その解明のためには進化の様子を連続的に観察することで、そこで何が起きているのかを分析し理解する必要がある。このため、時系列上で断片的な情報しか得られないこの方法では進化のダイナミクスをはっきりと議論することは難しい。

一方で、実際に自然の中で起こっている進化であれば、連続的な観察、分析が可能である。しかし、このような手法では野外において生物の長期的で広範囲な大量の観測データを取得しなければならず、特に時間的な制約が大きい。また、それによって得られるデータは環境の他の要因から影響を受けてしまうため、観察された現象が現在観察の対象としている個体群動態と形質進化との相互作用によって生じたものなのか、それとも他の生態的要因に影響を受けて生じたものなのかを分離して分析を行わなければならない。このためにこのような手法を用いて、形質進化と個体群動態の相互作用ダイナミクスを実証的に研究した例は少ない [73]。

また実在の生物を用いる手法として、実験室環境下で世代交代のサイクルが非常に短い微生物などを実際に進化させる研究が多く行われている [63, 7, 30, 51, 29]。しかしこの手法では、事前に準備したそれぞれ異なった遺伝子つまり機能を持つ、複数の微生物の集団における各遺伝子の存在頻度の変化を進化として取り扱っているため、たとえ実験中に何らかの新奇な戦略が突然変異などで生じたとしても、その戦略の特徴や創発の過程について直接的に議論することは難しい。

しかし、人工的に構築した抽象的なモデルを用いた手法であれば、環境から受ける他の要素の影響を考慮する必要がなく、個体群動態と形質進化の双方の影響のみを取り出して議論できる。このような人工的なモデルには、古くから数理生物学的手法を用い、個体群動態を微分方程式に基づいた数理モデルで表現した研究が多く存在しており、個体群動態と形質進化の相互作用についても取り扱われてきた。しかしながら、これらの手法でも、やはり生物の形質は抽象的なパラメータで表現され [62]、機能を事前に定義していることが多いため、戦略の進化を直接的に取り扱うためには別のアプローチが求められる。

このような戦略の進化、特に多彩な戦略がどのように生じたのか、その具体的なダイナミクスを明らかにするためには、進化によって実際に戦略が創発するような手法を用いる必要がある。

ゆえに本研究では、三次元仮想物理環境下での仮想生命の進化という、人工生命の手法

を用いた構成論的なアプローチを試みる。構成論的手法は、現象の本質を抽出した計算論的モデルを構築し、計算機上の模擬実験により現象を再現することで、対象とする現象の発生過程やメカニズムを理解する手法である。この手法を用いたオープンエンドな進化が可能なプラットフォーム上の仮想生物を用いれば、個体群動態と形質進化のダイナミクスはもちろん、その中で生じる生物の機能の具体的な進化をも議論することが可能である。

ここで、このアプローチにより、前述したような他の手法での問題点を解決することができると考えられる理由を以下に簡単に示す。まず、この環境下において、仮想生物の形質と行動を共進化させることで出現する戦略は、事前に規定されてない新奇なものであるため、戦略進化をそれぞれ形態や行動の面から具体的に議論することができる。また、この環境における物理法則は現実により近く、創発した戦略をより直観的、直接的に実際の生物が持つ戦略と比較して議論することができる。

本研究の目的は、形質進化と個体群動態の相互作用を、従来の数理理論研究や実証的研究とは異なったアプローチを用いた三次元仮想物理環境下での実験によって解明し、この相互作用の普遍的な知見を獲得することである。

本研究の結果得られた知見は進化計算や人工生命の分野のみならず、数理生物学、動物生態学などの広い分野に適用できる可能性があり、これらの分野に新たな視座を与えることが期待される。本研究は、特に進化に関して、集団遺伝学における「遺伝子頻度の変化＝進化」という個体発生過程を軽視してきたといえる見方に対し、近年盛んになってきた、進化発生学 (evo-devo) における「発生パターンの変化＝進化」への転換と連動しており、さらに、これらを統括する新たな生態進化発生学 (eco-evo-devo) へのアプローチであると位置づけることができる [3]。また、この環境下で生態系を構築する試みはほとんどなされていないため、このプラットフォーム、および仮想生命研究の応用可能性を示す点においても有意義であると考えられる。さらに本研究で得られた知見は、進化ロボティクスの様々な課題に対して応用可能であると考えられ、この研究はそれらのための基礎研究となりうる可能性を持っている。

本論文の次章以下の構成は次のようになっている。第一部では、本研究で用いる仮想生物の捕食被食関係における戦略進化に関する基本的な知見を獲得するために、一対一の捕食被食関係に焦点を合わせた研究を行う。まず形態と行動を同時に進化させることが可能な仮想生物を用いて、三次元仮想物理環境上に被食捕食相互作用のモデルを構築する。これを用いて進化実験を行い、進化によって出現した捕食者被食者それぞれの戦略の特徴やその進化プロセスについて議論する。また、この捕食被食相互作用は捕食者被食者間、形態行動間の二重の共進化のダイナミクスによって生じていると位置付け、これを分析することで、相互作用の特徴やこれを生み出す要因について議論する。

第二部では、これまで得られた知見に基づいて、捕食被食相互作用における形質進化と個体群動態のダイナミクスに焦点を合わせた研究を行う。これまで用いてきた一対一のモデルを多対多の捕食被食関係に拡張したうえで、そこに適応度に基づいた集団サイズの変化を導入することによって、形質進化と個体群動態が同時に生じるモデルを構築する。これを用いた進化実験を行い、仮想生物の形質の変化と集団サイズの変化を分析することで、両者にどのような相互作用が生じているのか、その相互作用を生み出す要因は何なのか、などについての議論を行う。

最後に、結論において本研究を総括する。

第I部

一対一の捕食被食関係に基づく 共進化ダイナミクス

第1章

背景と目的

1.1 捕食被食関係における生物の戦略進化

捕食被食相互作用は、生態系内での生物の発展をもたらす重要なメカニズムのひとつである [33]. これによって生じる食物網内での捕食圧は、生態系の多様性と生物機能を形作る主要因のひとつとされている [2]. 実際に自然界での捕食被食相互作用において、捕食者は被食者を捕らえるための多様な戦略を持っており、一方、被食者も捕食者から逃れるためのさまざまな戦略を持っている. これらの特徴的な戦略は、捕食者と被食者の相互作用によって生まれ、両者の戦略がぶつかり合うことで共進化し [1], 発展してきた [28]. 捕食被食の戦略が進化の過程でどのように獲得されるのか、その起源や、発達プロセスについての知見を得ることは生物を理解するうえで非常に重要な要素となっている.

典型的な戦略の共進化として、例えば捕食者と被食者の脚の構造の違いが知られている [70]. 被食者である有蹄類の脚は、捕食者から走行して逃れるため、高速移動に特化した構造に進化した. 一方で、それらを捕食するネコ科の肉食獣の脚は、移動のため、そして被食者を攻撃する武器とするため、と2つの異なった役割を持つように進化したため、脚のみの走行能力では有蹄類に及ばない. しかし彼らは体幹を屈伸、伸長させて脚の運動を補完する能力を獲得したことで、短時間ではあるが有蹄類に匹敵する走行が可能のように進化した. このような捕食被食相互関係における戦略進化のプロセスは、対抗する2種が相手に対して適応するように交互に進化し機能を高度化させる、進化的軍拡競走 [14] であると考えられている. 進化的軍拡競走は動物同士のみならず、植物-昆虫間 [74], ウイルス [64] など、様々な種において生じていることが知られている.

移動能力以外にも、捕食被食相互作用のための両者の戦略は数多く存在する. 捕食者の戦略は、積極的に獲物を追いかける追跡型と、獲物を待つ待ち伏せ型に大きく二分でき

る。そして、獲物をとらえるための武器である牙や爪などは、追跡型は比較的小さく、待ち伏せ型は巨大になるというような、移動能力とのトレードオフになっていることが多いと言われている [16]。一方で、被食者の防衛戦略は、Edmunds が動物の防衛行動を分類してまとめ、さらにその中で戦略を細分化した [15] ように非常に多彩なものになっている。その分類において、捕食者の有無にかかわらず発動し捕食者に出会う可能性を減らす戦略は一次防衛（間接防衛）とされ、巣穴などに隠れ住む隠遁、体表の色や形状を環境や他の種のものに似せる擬態などがあげられている。一方、捕食者に襲われたとき発動する戦略は二次防衛（直接防衛）とされ、その分類として殻や甲羅で身を守る退却、移動することによって逃れる退却、角や毒針などを用いて攻撃を行う反撃などがあげられている。この他に、高度に組織された社会的な集団において、攻撃に対するはっきりとした防衛行動としての集団防衛があり、ジャコウウシの円陣 [60] などが知られている。

このような多様な戦略を取るためには、生物は自身が持つ戦略に適した体の形態をし、その戦略に則した行動を取らなければならない [15, 37]。例をあげると、各種の擬態を行い捕食者の目を欺く被食者はその形態は周辺環境にある別のものにそっくりになっている。また、退却戦略を取る被食者は固い殻や甲羅を持ち、敵の攻撃にあったときその中に身を隠す。また、反撃を行うものは角や毒針などといった武器を持っている。

ここまで極端な形質差でなくとも、異なる防御戦略を進化で獲得した例として、同じ環境下に住み同じような生活史を持つエゾマイマイとヒメマイマイという2種のカタツムリが挙げられる。天敵であるエゾマイマイカブリやオオルリオサムシに対して、エゾマイマイは大きく進化した殻を振りまわして追い払う戦略を、ヒメマイマイはそれらの天敵の頭が入らない程度まで入口が小さく進化した殻に籠る戦略をそれぞれ持っている [71]。

ここで、捕食被食におけるこのような戦略の成功の可否は環境や表現型に依存している [33] ことを考慮し、生物が持つ遺伝子型から発現する表現型すなわち形質は、その体構造である形態と、その制御である行動の両方から構成されていることを踏まえると、生物の戦略が進化によって適応的になるためには形態と行動の共進化が必要であると考えられる。先に述べた捕食者と被食者の走行能力に関しても、それぞれの脚（及び体幹）の構造とそれをどのように動作させるのかという2つの要素の進化という意味で、形態と行動の共進化であると考えられる。

1.1.1 二重の共進化

これらの事実を踏まえると、捕食被食関係において生物がとる戦略は、捕食者と被食者の間で生じる共進化と、形態と行動の間で生じる共進化という、2つの異なったレベルの

共進化が同時に起こることによって生じたものと位置付けることができる．図 1.1 に示すように，この二重の共進化は異なる種の間で起こっている捕食者被食者間共進化と，種の内部で起こっている形態行動間共進化という，2つの階層が存在している．この複雑な入れ子構造の二重の共進化が生物の多様な戦略を生み出したと考えることができる．

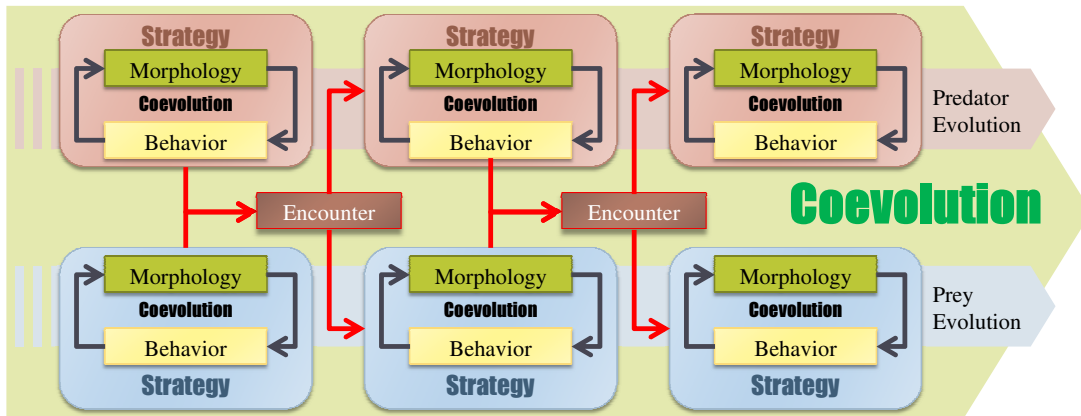


図 1.1 捕食者被食者間，形態行動間の二重の共進化の概念図

前節で述べたように，実際の捕食被食関係に対して捕食者被食者間，形態行動間の共進化に関する様々な研究が行われている．しかし，捕食被食関係における生物の戦略の進化をより明らかにするためには，二つの共進化を統合した，この二重の共進化のダイナミクスを解明する必要がある．

1.2 三次元仮想物理環境下での仮想生物の進化

このような進化のダイナミクスを詳細に，かつそれぞれの要素の影響を分析するためには，序論で述べたように，三次元仮想物理環境下での人工生命の手法を用いた構成論的なアプローチが適している．これらの環境下では，仮想生物はその形態と行動を同時に進化させることが可能であり，Lotka-Volterra モデル [59, 36] をはじめとする数理モデルなどでは抽象的なパラメータとして表現される仮想生物の機能を，実際に形態と行動の進化によって創発させることが可能である．加えてこの環境下で用いられている法則は現実の物理法則に非常に近く，このため進化シミュレーションによって創発した戦略と自然界で実際に用いられている戦略とを直接的，直観的に比較して議論を行うことができる．このため，先に述べた捕食者被食者間および形態行動間の二重構造の共進化を取り扱う環境として，このモデルは非常に適している．

これまでの三次元仮想物理環境での仮想生物進化の研究では，Sims の先駆的な研究 [54]

が最もよく知られている。このモデルにおいて仮想生物は、いくつかの直方体の剛体を関節で接続した形態を持ち、ニューラルネットワークによって関節のトルクを制御され行動する。Sims は従来別々に設計していた仮想生物の形態と行動とを遺伝的アルゴリズムを用いて同時に進化させることで、仮想生物に平面上での歩行、ジャンプ、水中での遊泳などの様々なタスクを行わせることを成功させた。その後現在まで、これと同様の仮想生物によるモデルを用いた研究は数多く行われており、箱をつかむタスク [40]、投擲 [9]、光源追跡 [46]、持続的な採餌行動 [47]、二足歩行 [5] といった、様々なタスクが与えられ、仮想生物がそれらのための機能を獲得可能なことを示してきた。また近年これらの仮想生物モデルは、新しい最適化手法である Novelty Search を用いて進化させたものや [34]、外適応研究のプラットフォームとして使用される [4] など、単純な機能を獲得させる目的以外の研究でも用いられている。

また、Sims のモデルのような直方体で構成された仮想生物以外にも、異なった体構造を持つ仮想生物を用いたいくつかの研究が行われている [57]。Lipson らによる伸縮する棒状のパーツで構成された仮想生物を用いた研究では、実際に進化させた仮想生物を 3D プリンタを用いて実世界で制作し動作させ、現実とシミュレーションにおける動作のギャップを示した [35]。近年では、形態を構成するパーツに剛体を用いないソフトロボットが提案されており、柔らかいパーツを伸縮させることで駆動する仮想生物 [12] などが存在する。

これらのモデルの多くは単体で発現する機能の進化を取り扱っているが、いくつかの研究では主に箱の取り合い [53, 40] や、衝突による対戦 [39, 69] などのタスクを用いた競争的な共進化が取り扱われてきた。しかし、捕食被食相互作用をこのようなフレームワーク内で構築し、この相互作用によって進化する戦略について、またその戦略の共進化のダイナミクスについて取り扱った研究は筆者の知る限りない。

1.3 研究の目的

第一部での研究の目的は、この捕食者被食者間および形態行動間の二重構造の共進化について、そのプロセスやダイナミクスを明らかにすることである。そのために、三次元仮想物理環境下に捕食被食相互作用モデルを構築し、遺伝的アルゴリズムを用いて仮想生物の形態と行動を同時に進化させることで、結果として創発した戦略や、その出現プロセスを分析し、二重の共進化のダイナミクスについて議論する [65, 66, 21, 68, 22, 23]。

本研究では特に以下の点に着目して研究を行う。

1. この環境下の捕食被食相互作用において仮想生物、特に被食者はどのように多様な戦略を獲得するのだろうか？
獲得された戦略は、自然界で実在の生物が持つものと特徴に類似性があるのか、またその創発のプロセスはどのようなものになっているのかについて分析を行う。
2. 捕食者と被食者はどのように戦略を共進化させるのだろうか、またそのとき、形態と行動はどのように共進化するのだろうか？
特に戦略が進化する前後の共進化のダイナミクスを分析し、捕食者被食者間、形態行動間でそれぞれどのような共進化が起こっているのか、その特徴を明らかにするための分析を行う。
3. そして、これらの共進化のダイナミクスはなぜ生じるのだろうか？
このような共進化ダイナミクスを引き起こす要因や、ダイナミクスを特徴づける要因を探り、その影響を議論する。

これらを明らかにすることは、第二部で行う形質進化と個体群動態の相互作用のダイナミクスに焦点を合わせた研究のためには必要不可欠である。またこれらの知見は、本環境下において生態系を構築するうえで基礎的なものとなるのにとどまらず、実際の生態系のダイナミクスと比較することによって、その理解に有用なものとなると期待できる。

第一部の構成は以下のとおりである。本章において、本研究の背景である自然界における捕食被食関係における戦略の共進化について述べ、それが捕食者被食者間、形態行動間の二重共進化であると位置づけた。また、それにアプローチするための手法として三次元仮想物理環境下における仮想生物の進化について述べ、本研究の目的を示した。第2章では、本研究を通して使用する三次元仮想物理環境である *Morphid Academy* 及び、その上で構築される捕食被食関係のモデルに関して述べる。第3章では進化実験によって生じた捕食者の戦略と被食者の戦略の特徴について述べる。進化した戦略をその特徴によって分類を行い、その進化プロセスを検討し、それに基づいて自然との比較を行うとともに戦略の環境との関係などについて議論する。第4章では、二重の共進化のダイナミクスの分析を行う。まず4.3.2節では、形質特徴空間上での軌跡をもとにダイナミクスを解析し、捕食者被食者間、形態行動間でそれぞれどのような共進化の挙動が生じているのかを明らかにする。次に4.3.3節では、形態と行動の定量的な進化指標を定義し、両者の進化の順序を解析する。また4.3.4節では、戦略の性能を絶対的に測定する手法としてマスタートーナメントを使用することで、このダイナミクス下でどのように戦略の性能が変化するかを示す。これらに基づいて、4.4節においてそのダイナミクスについて考察するとともに、このダイナミクスに大きな影響を与えている捕食者被食者間、形態行動間における二

重の非対称性について議論する.

第2章

三次元仮想物理環境における捕食被食モデル

本章では、本研究を通して用いる三次元物理環境の特徴や、仮想生物が行動する環境としてのシミュレーション設定、仮想生物エージェントの体構造や行動の制御、仮想生物の進化手法、構築される捕食被食化モデルについて述べる。

2.1 Morphid Academy

本研究では、三次元仮想物理環境として Pilat らが開発したオープンソースなソフトウェアである Morphid Academy [46, 47] を用いる。Sims による先駆的なモデル [54] ではニューラルネットワークに多くの種類のノードを用いていたため、生物の構造、特に行動を制御するニューラルネットワークが非常に複雑なものとなってしまう、それに伴って計算コストも高くなってしまっていた。Morphid Academy では基本的な構造は Sims のモデルそのままに、使用するノードの種類を大幅に減らしたことで、計算量を抑えることが可能になった。本環境では三次元物理空間における仮想生物の進化シミュレーションが簡単に行えるため、これまでに仮想生物の移動 [46]、光源追跡 [47]、採餌行動 [45] などの実験が行われてきた。このような簡易化、軽量化によって、Morphid Academy の環境下では複数体の仮想生物を同時にシミュレーションすることが可能である。さらに、本研究では、仮想生物の構造（パーツ数の制限など）や適応度関数などを単純化することによって、計算量を抑え、短期間でシミュレーションが行えるように考慮している。このため、第一部で取り扱うような一対一の捕食被食相互作用はもちろん、第二部で取り扱うような捕食者群と被食者群が同時に同環境下で行動するような大規模な相互作用のシミュレーション

を行うために用いる環境として、Morphid Academy は非常に適している。

2.2 シミュレーション環境

シミュレーションを行うフィールドは三次元物理空間上の無限遠の広さを持つフラットな平面であり、重力と摩擦力が存在している。この上を多関節の三次元剛体で表現された仮想生物が行動する。図 2.1 に示されるように、捕食者と被食者それぞれの仮想生物が同一環境下で同時にシミュレートされ、自身の持つ戦略に従って行動する。この環境下で生じる地面やエージェント間の接触（つまり剛体の衝突）で生じる動的な力、その接触判定、重力や摩擦力、空気の粘度などを考慮した物理計算は、オープンソースな物理エンジンである NVIDIA PhysX [76] によって行われている。

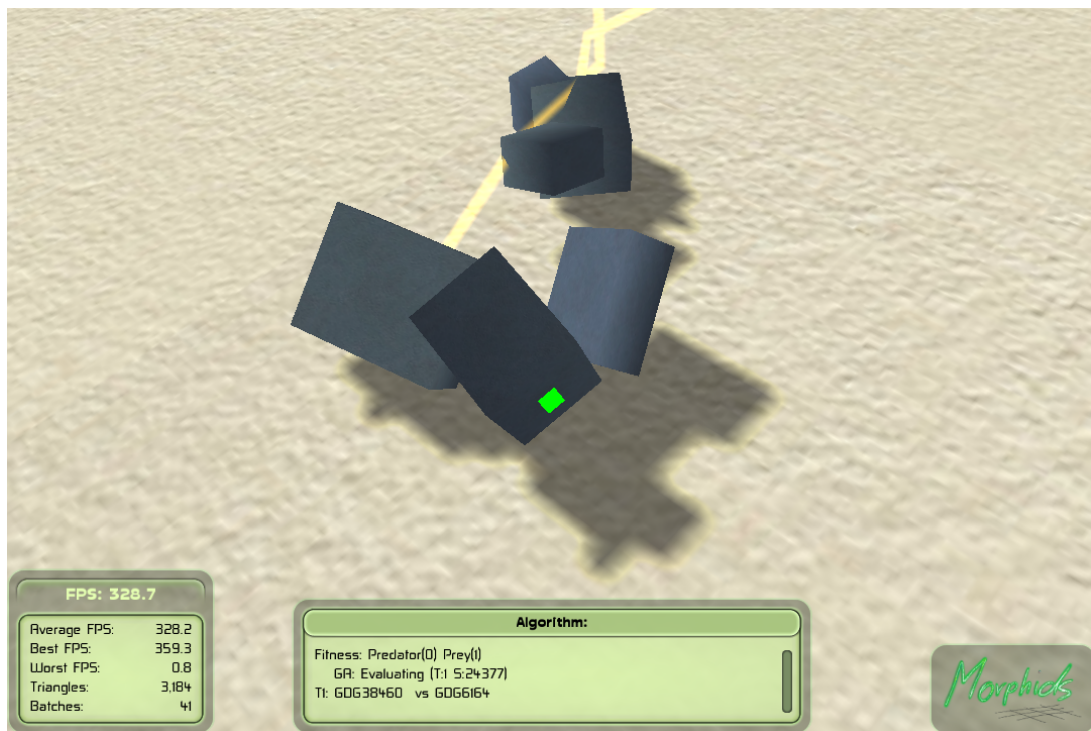


図 2.1 Morphid Academy のシミュレーション環境で行動する捕食者と被食者

2.3 エージェント

仮想生物である捕食者と被食者のエージェントはいくつかの直方体の剛体のパーツで構成され、それらは一方向に曲がるヒンジ状の関節で接続されている。物理計算上の接触判

定は直接接続されているパーツ同士では行われず互いにめり込むことが可能だが、その他の自身のパーツ、他のエージェント、そして地面とは接触判定が行われ、互いにめり込むことはない。

エージェントは各パーツを接続する関節にトルクをかけて駆動させることによって行動するが、そのトルクのかけ方はリカレントニューラルネットワーク (図 2.2d) によって制御されている。全ての関節には、それに対応した出力ニューロンがそれぞれ存在し、それらの出力値の正負によってトルクの向き (関節を動かす向き) が、大小によってトルクの大きさ (関節を動かす力) が決まる。ニューラルネットワークの各ニューロンは接続リンクによってパーツ内のニューロン間、また隣接したパーツ間のニューロン間でリンクによって結合され、エージェント全体として一つのニューラルネットワークを構成している。

このニューラルネットワークでは 2 種類のニューロンを主に用いる。一つは双曲線正接関数 (\tanh) を遷移関数として持つ McCulloch-Pitts 型ニューロン (図 2.2d 内の楕円形 t ノード) であり、これは結合しているニューロンからの入力値に基づいて $[-1, 1]$ の範囲の実数値を出力する。もう一つはサイン関数ニューロン (図 2.2d 内の楕円形 w ノード) であり、これはニューロン内のパラメータに基づく周波数で $[-1, 1]$ の範囲に正規化された連続した正弦波を実数値で出力する。McCulloch-Pitts 型ニューロンは、ニューラルネットワークにおいて基本的な、信号を強調する遷移関数を持つニューロンであり、生物の神経細胞を模したものとなっている。一方でサイン関数ニューロンは、仮想生物の戦略で必須となる繰り返しの動作を行う上で必須となる周期的な信号が出力可能なニューロンであり、実際の脊椎動物が持っているリズム形成神経回路であるセントラルパターンジェネレータ (CPG) に対応している。これら最低限の 2 種類のニューロンのみを用いることで、23 種類ものニューロンを用いていた従来の Sims のモデル [54] と比較してより単純になっている。

またこれら 2 種類以外に入力用のノードと、出力用のノードが存在している。

入力用のノードは環境から感知した他のエージェントの相対位置の情報、各パーツの関節の状態を得る 2 種類のセンサーニューロン (図 2.2d 内のひし形 s ノード) である。他のエージェントの相対位置を入力するセンサーは感知範囲 R 内の生きている他の最も近いエージェントを検知する。検知されたエージェントとの相対角度と相対距離が計算され、 $[-1, 1]$ の範囲の実数としてセンサーニューロンから出力される。値の正負は角度に対応しており、検知されたエージェントが自分の右側にいれば正、左側にいれば負となる。値の絶対値は距離に対応しており、対数スケールを用いて $\log(\text{相対距離} + 1) / \log(\text{感知距離})$ で計算され、実際の距離に反比例した $[0, 1]$ の範囲の実数値となる。ただし他のエージェ

ントを感知していない場合、このセンサーニューロンからは0.0が出力される。なお、第一部のモデルでは一対一の相互作用を取り扱うため、対戦相手が R 以内に存在すれば、常に相手を感じている状態となる。また、各関節の状態は関節の角度を取得し、その関節によって接続されているパーツ内にあるセンサーニューロンから $[-1, 1]$ の範囲で正規化されたものが出力される。

出力用のノードは各パーツが持つエフェクターニューロン（図 2.2d 内の八角形 e ノード）であり、計算された結果は $[-1, 1]$ の範囲に正規化した実数値で出力される。この値が接続された関節の角速度となり、これに従って関節を駆動させることによってエージェントの行動が決定される。これらのニューロンに関するより詳しい記述は [45, 47] に詳しく述べられている。

仮想生物の構造がこのように単純なものであっても、2.1 節で示したように、仮想生物は基本的な運動や採餌行動を行うことが可能である。そのため、これらの行動を組み合わせることによって生じると考えられる、捕食被食相互作用における戦略進化に関しても、このような単純な構造の仮想生物でも十分に扱うことが可能であると期待できる。

エージェントの遺伝型は、パーツに対応したノードと関節に対応したリンクによって構成される再帰的な構造が可能な有向グラフ（図 2.2）によって表現される。これを後述するような枝刈り、ノード複製といった操作を行って、再帰的リンクや多重リンクを展開することによって木構造の表現型のグラフを生成する（図 2.2b）、この表現型グラフに従って実際のシミュレーションで用いられるエージェント（図 2.2c）の構造が決定される。具体的なエージェントの体の形状はグラフ内のノードとリンクに内包されたパラメータによって定義されており、各ノードは対応するパーツの形状と大きさの情報を、各リンクは対応する関節の位置、角度、接続されるパーツの倍率、関節の稼働の方向、再帰回数の情報を持つ。ただし、本研究においては仮想生物をシンプルにするため、遺伝型の最大のノード数を 6、再帰はしないものとし、実際のエージェントが持つ最大のパーツ数を 60 とした。

ここで図 2.3 において、どのように遺伝型のグラフから表現型のグラフへ変換されるのかを、ランダム生成された典型的なエージェントを用いて例示する。この図では、a) 遺伝型の有向グラフ、b) それを展開した表現型の木構造グラフ、c) 遺伝型でのニューラルネットワーク、d) それを展開した表現型のニューラルネットワーク、をそれぞれ表す。

まず、遺伝型のルートノードである Node 0 がメインパーツ (Torso) となり、そこから出ている 2 本のリンクのうち link 0-1 によって接続されている Node 1 が表現型では Limb 1 となる。一方で、link 0-0 は Node 0 に再帰しているが、再帰数の上限を超えているため削除される。

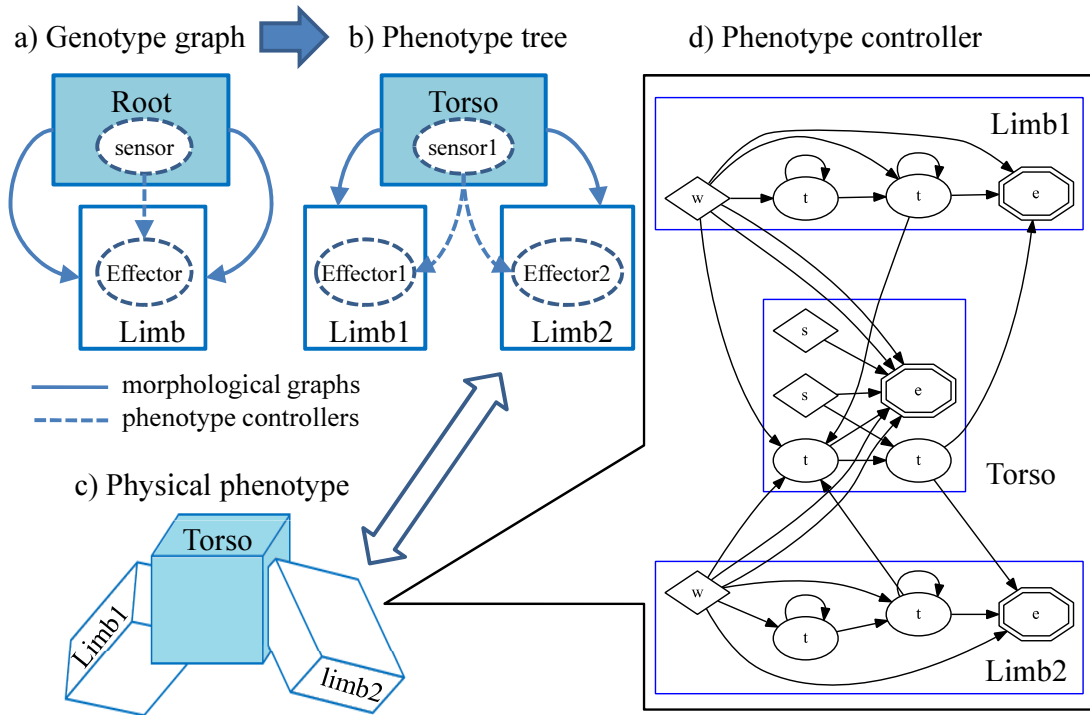


図 2.2 エージェントの遺伝型，表現型での表現の概念図. a) 遺伝型グラフ. b) 再帰数 1 回に対応した表現型グラフ. c) 対応したシミュレーションでの形態. d) 行動を決定するニューラルネットワーク

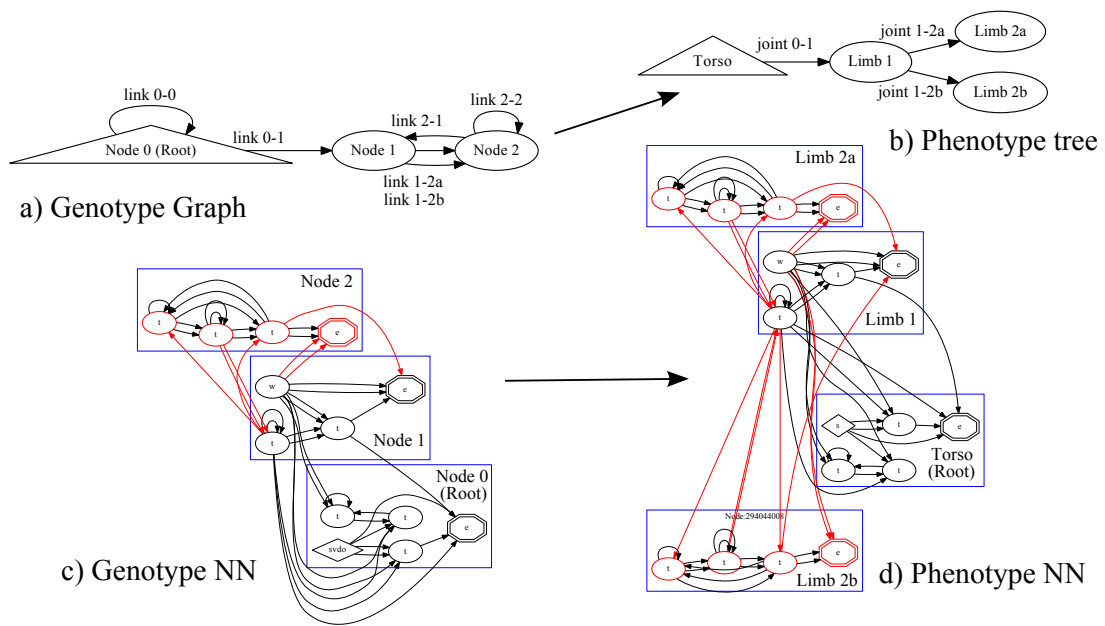


図 2.3 遺伝型から表現型への典型的な変換例

次に、Node 1 から出て共に Node 2 に接続されている 2 本のリンク Link 1-2a, Link 1-2b によって Node 2 は複製され、表現型においては Limb 2a と Limb 2b の 2 つのパーツとなる。ノードの複製の際には、各ノードが保持する情報や内部のニューラルネットワークのニューロンはすべて同時に複製される。また、これらの複製されたニューロンに接続されているニューラルネットワークのリンクもまた同時に複製され、複製された両方のニューロンへ接続される。このため、遺伝型の Node 2 が複製されて表現型の Limb 2a と Limb 2b になる際、内部のニューラルネットワークに関しては、赤色で示したように、Node 2 内のニューロンが同時に複製され、複製されたニューロン間の結合も同様に複製される。また、赤線で示した複製されたニューロンのパーツを跨いだニューロン間の結合に関しても同様に複製され、複製された両方のニューロンと結合する。

最後に、Node 2 から出ている 2 本のリンクであるが、link 2-1 は Node 1 に接続され、また link 2-2 は Node 2 に再帰しており、これらは再帰数の上限を超えているため削除される。

また本モデルにおいて、形態を決定する表現型の有向グラフ上で始点となっているノード (図 2.2 上の root ノード) に対応する表現型のパーツをメインパーツつまり胴 (torso)、それ以外のパーツを脚 (limbs) と定義する。本研究の各章における実験では、捕食者の体のいずれかのパーツが被食者のメインパーツに触れることを捕獲と定義した。これは、生物が持っている形態上の弱点を表現したものであり、この弱点の存在によって防衛戦略に多様性が生じることを期待したものである。捕獲されたエージェントは以後動きを停止するとともに、他のエージェントのセンサーに検知されなくなり、衝突判定も行われず、他のエージェントは常時すり抜けることができるようになる。一方捕食者に関しては、被食者のような弱点を設けない。これはもともと捕食者と被食者は非対称なものであり、抽象モデルとして両者を設計する際に、被食者の特性といえる弱点を捕食者に導入する必要性が薄いため、またモデルを単純にして計算量を抑えるためである。

2.4 連続世代モデルによる遺伝的アルゴリズム

第一部で行う捕食者と被食者を一対一で相互作用させる実験では、以下のような手順で行う連続世代モデルの遺伝的アルゴリズムを用いて捕食者と被食者を進化させる (図 2.4)。

まず、それぞれ個体数 N の捕食者集団、被食者集団を用意する。ここで用意する集団の初期個体はランダムなものであったり、事前進化させたものであったりと、実験の設定に応じて異なる。

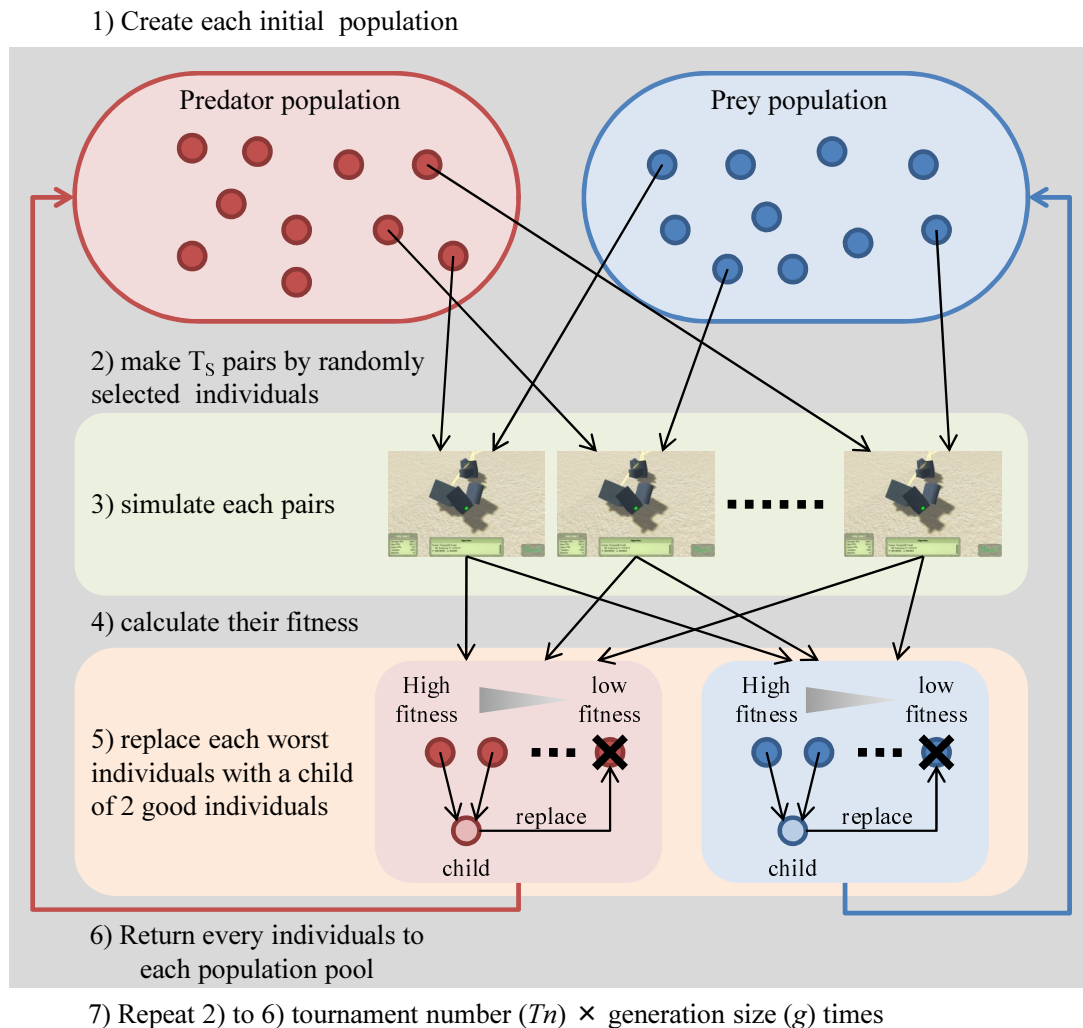


図 2.4 連続世代モデルによる遺伝的アルゴリズム

各世代において行う操作は以下のようになっている。はじめに捕食者集団，被食者集団からそれぞれ 1 体ずつ選択した個体でペアを作り，このペアをトーナメントサイズである T_s 個作成する。このペアを作成する際は，個体はランダムに選択され， T_s 個のペアにおいて複数回選択されることはない。次にすべてのペアでシミュレーションを行い，その結果から適応度関数に基づいて，それぞれの個体の適応度を決定する。その後捕食者被食者それぞれにおいて， T_s 体の中で適応度の上位 2 個体を親個体とする。ただし，上位の複数個体の適応度が同じ場合には，その中からランダムで親個体を選択する。

子個体は，確率 R_c で 2 個体の遺伝子を入れ替える交叉を，確率 R_g で 2 個体の遺伝子を結合する接合を行うことで生成される（図 2.5）。これらの処理を行うために，各エージェントの遺伝型の有向グラフのノードをルートノードからの深さに応じて一列に並べた

リストを準備する．交叉は一点交叉であり以下の手順で行われる．まず片方の親のノードとリンクをリストの先頭から順にコピーしていき，ランダムな交叉点からは，もう片方の親のノードとリンクをコピーする．交叉点を越えるようなリンクに関しては，相対位置が同じノードに接続され，またそれがない場合は図 2.5 の赤いリンクのようにランダムに接続される．一方接合は以下の手順で行われる．まず片方の親のノードとリンクをすべてコピーし，その後，それに続くように別の親のランダムな接合点から先のノードとリンクをコピーする．その後，図 2.5 の青いリンクのように最初の親の最後のノードのリンクをコピーした別の親のノードにランダムに接続し，また接合点を越えるようなリンクに関しては，交叉の場合と同様に処理される．交叉，接合が行われなかった場合（確率 $1 - R_c - R_g$ ）は適応度が最上位の個体の遺伝子をそのままコピーすることによって無性生殖で子個体を生成する．なお交叉や接合に関しては，[54] により詳しい記述がある．

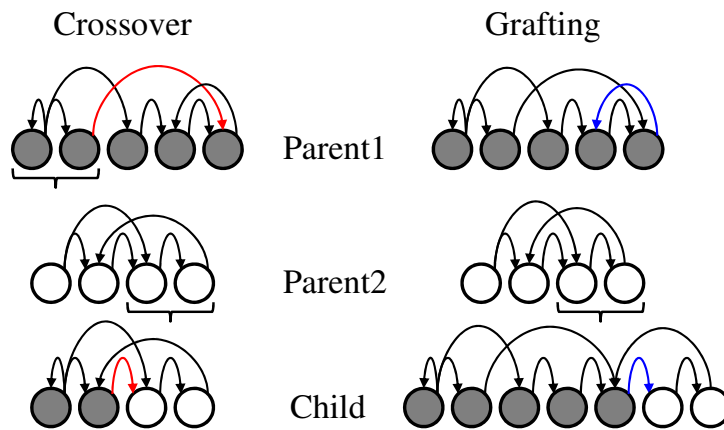


図 2.5 交叉と接合の模式図

その後，生成された子個体は定められた変異確率 R_m に従って以下の順で突然変異の操作をそれぞれについて 5% の確率で受ける．

1. ノードの各内部パラメータ値に対して，正規分布の乱数を加える．
2. ランダムなノードの追加
3. リンクの各内部パラメータ値に対して，正規分布の乱数を加える．
4. ランダムなリンクの追加と削除
5. リンクのないノードの削除

その後，子個体は，選択された T_g 個体のうち適応度が最も低い，親個体として選ばれなかった個体と置き換えられる．以上の操作をトーナメント回数 T_n 回繰り返したものを 1 世代とし，これを g 世代繰り返す．

2.5 適応度関数

各エージェントの適応度は、捕食者と捕食者でそれぞれ異なった適応度関数を用いて算出される。本研究では各実験でそれぞれ別の要素に注目したため、実験毎に異なった適応度関数を用いた。適応度関数1はより多様な戦略の創発を促進するために、比較的弱い淘汰圧がエージェントにかかるように設計されている。一方で適応度関数2は、共進化を促進させるために捕食者はよりすばやく被食者を捕まえるように、被食者はより省力的に捕食者から逃れるように設計されており、適応度関数1と比較してエージェントに強い淘汰圧がかかっていると考えられる。

2.5.1 適応度関数1

この適応度関数は被食者の多様な防衛戦略の創発を促進するように設計されており、第3章の実験で用いた。

捕食者の適応度関数1

捕食者の適応度は式2.1が示すようにシミュレーションステップ内に被食者を捕獲することができたかで決まる。被食者を捕獲できれば適応度として10000が与えられる。捕獲に失敗した場合は、開始ステップ時の被食者との距離 r_0 と終了ステップ時の被食者との距離 r_n から、被食者にどれだけ接近できたかを求め、近づいた距離に比例し、最大5000の適応度が与えられる。ただし、被食者との距離を縮められなかった場合や、逆に距離が開いてしまった場合の適応度は0とする。

$$Fitness_{predator} = \begin{cases} 10000 & (\text{caught}) \\ 10000 \times \frac{r_0 - r_n}{r_0} & (\text{missed, } r_0 \geq r_n) \\ 0 & (\text{missed, } r_0 < r_n) \end{cases} \quad (2.1)$$

被食者の適応度関数1

一方被食者の適応度関数(式2.2)は、捕獲に関する項 F_p (式2.3)と、追加で与えられる適応度 F_a (式2.4)の2つの要素から構成されている。被食-捕食相互作用において捕食されないということは生存する上で非常に重要である。しかし、生物が生存するためには捕食されない以外にも、食事や排泄、生殖、移住などを行わなければならない。これら捕食からの回避以外に必要な様々な適応行動にとって、移動能力は必要不可欠と考えら

れるため、 F_a の項で移動する能力を適応度関数に導入する。

$$Fitness_{prey} = F_p + F_a \quad (2.2)$$

被食者は試行時間 t の間捕食者から逃げ切ることができれば、捕食に関する適応度として最大値である $F_p = 5000$ を得る一方で、捕食者に捕獲されてしまった時には、 $F_p = 0$ である。また F_a は式 2.4 によって定められる。この項では、前述した捕食からの回避以外の適応行動（つまり移動）をシミュレーションの環境においてどの程度行うのがよいかを調節するためのパラメータとして、環境パラメータ l_1 を用いている。開始ステップ時にエージェントが位置した座標と、終了ステップ時に位置していた座標との距離 l_n と環境パラメータ l_1 を比較して、 l_1 以上の距離を移動していれば適応度として 5000 が与えられる。移動距離が l_1 に満たない場合は、移動した距離である l_n の値に比例し適応度として最大 5000 が与えられる。ただし、 l_1 を 0 とした場合は移動距離にかかわらず 5000 が与えられる。

$$F_p = \begin{cases} 5000 & (\text{escaped}) \\ 0 & (\text{missed}) \end{cases} \quad (2.3)$$

$$F_a = \begin{cases} 5000 \times \frac{l_n}{l_1} & (l_1 \neq 0, 0 \leq l_n < l_1) \\ 5000 & (l_1 \neq 0, l_n \geq l_1) \\ 5000 & (l_1 = 0) \end{cases} \quad (2.4)$$

2.5.2 適応度関数 2

この適応度関数は捕食者と被食者の共進化を促進するように設計されており、第 4 章の実験で用いた。

捕食者の適応度関数 2

捕食者は捕獲成功時に適応度として 5000 を得る（式 2.5）。これに加えて試行時間 t と捕獲時間 t_n に基づいた捕獲までの時間に応じ最大 5000 の適応度を得る。また、捕獲に失敗した場合は、初期のエージェント間距離 r_0 と試行終了時のエージェント間距離 r_n に基づいて被食者に接近した距離に応じた最大 5000 の適応度を得る。この適応度により、被食者を捕獲できるような戦略を獲得した後も、よりすばやく捕獲するように進化圧がかか

り続け、捕食者は進化し続けるようになっている。

$$F_{pred} = \begin{cases} 5000 + 5000 \times \frac{t-t_n}{t} & (\text{caught}) \\ 5000 \times \frac{r_0-r_n}{r_0} & (\text{missed, } r_0 \geq r_n) \\ 0 & (\text{missed, } r_0 < r_n) \end{cases} \quad (2.5)$$

被食者の適応度関数 2

被食者の適応度関数は適応度関数 1 と同様に、捕獲に関する項 F_p と、追加で与えられる適応度 F_a の 2 つの要素から構成されている。捕獲に関する項 F_p については適応度関数 1 と同様に式 2.3 を用いる。

この式でも、捕食からの回避以外の適応行動（つまり移動）をシミュレーションの環境においてどの程度行うのがよいかを調節するために環境パラメータ l_2 を F_a で用いている。被食者の移動距離 l_n が環境パラメータ l_2 より小さかった場合、5000 の適応度が F_a で与えられる。反対に、 l_n が l_2 より大きかった場合、移動距離に反比例した最大 5000 の適応度が与えられる。つまりこの適応度関数は、より少ない移動距離で捕食者から逃れることのできる戦略を持った被食者がより適応的であることを示している。被食者が捕獲されてしまった時には、 F_p は 0 であり、 F_a によって被食者が逃走し続けた時間 t_n に比例した値を最大 5000 の適応度として与えられる。

$$F_a = \begin{cases} 5000 & (\text{escaped, } 0 \leq l_n < l_2) \\ 5000 \times \frac{l_2}{l_n} & (\text{escaped, } l_2 \leq l_n) \\ 5000 \times \frac{t-t_n}{t} & (\text{missed}) \end{cases} \quad (2.6)$$

2.6 シミュレーション設定

捕食-被食相互作用を表現するために、捕食者と被食者を一対一で同じ環境下で対戦させる。各エージェントに与えられるタスクは各実験での適応度関数に応じてそれぞれ表現される。つまり、基本的に捕食者に与えられるタスクは、被食者を捕獲することであり、一方被食者に与えられるタスクは捕食者から逃れることである。

各エージェントの初期位置は図 2.6 のように定められる。被食者はフィールドの原点である $(0, 0)$ の上空に配置される。一方捕食者は被食者を中心する半径 r_0 の円周上にランダムで配置される。これは初期配置のパターンが固定されるのを防ぎ、創発する戦略が複雑で多様なものになるようにするためである。

試行は安定化フェーズとシミュレーションフェーズの 2 つのフェーズに分けることができる。安定化フェーズが開始されると、各エージェントが機能を停止した状態で指定さ

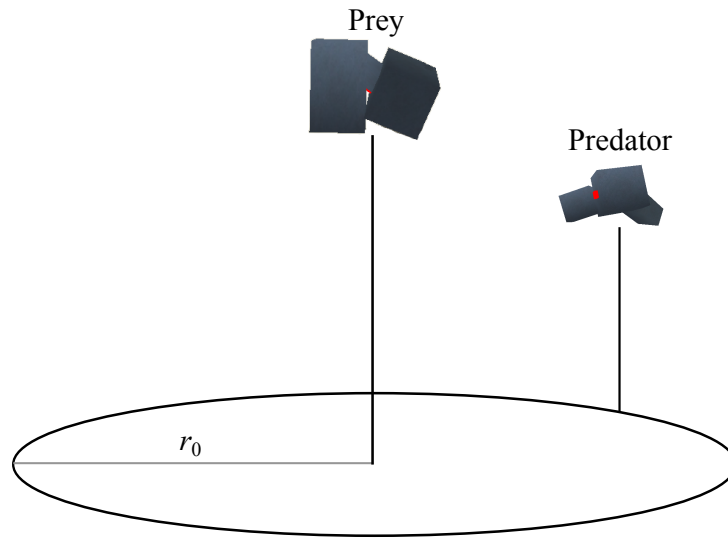


図 2.6 捕食者と被食者の初期配置

れた地点に配置される。なお配置される高度は各試行においてわずかに異なっており、これによっても試行にランダム性を加えている。配置された各エージェントは重力に従って自由落下し、しばらくは地面に落ちた反動で移動しているが、すぐに地面上で静止する。安定化フェーズは一定時間経過したのち終了しシミュレーションフェーズに移行する。シミュレーションフェーズでは t ステップの間、各エージェントが自由にフィールド上を動き回る。最終ステップ終了後に各エージェントはシミュレーションフェーズの結果から、与えられた適応度関数に従って適応度を算出する。

第3章

形態-行動共進化に基づいた捕食／ 防衛戦略の進化

本章では仮想生物がどのような戦略を進化によって獲得するかについて、その戦略創発のダイナミクスや、どのような戦略が創発するかについて論じる。特に本章においては従来あまり扱われてこなかった被食者の防衛戦略について焦点を当て、被食者がどのように進化することで防衛戦略を獲得したのか、また、多様な防衛戦略はどのように創発するかについて実験を行った。実験の結果、得られた被食者の防衛戦略についてその特徴の分析を行い、実際の自然界の生物に対しても用いられている区分に従って分類した。さらにシミュレーション内で創発した防衛戦略を実際の自然界の動物がとる防衛戦略と比較することで、その特徴について共通するものがあるかどうかについて考察した。

3.1 捕食者の戦略の事前進化

本実験で用いたモデルでは捕食者、被食者共に進化するが、捕食者が被食者を捕獲する能力を獲得しなければ、被食者は何もしなくとも生き延びることができるため防衛戦略は創発しない。このため被食者が進化するためには、まず捕食者が被食者を捕獲できる能力を獲得する必要がある。しかし、初期個体がランダムの場合、捕食者がうまく進化せず結果として被食者も進化しない場合がある。また、被食者の進化が起こるまでに長い時間がかかることが予想でき、目的である被食者の防衛戦略の創発を観察するのに長時間の実験が必要となる。この問題を防ぐため、あらかじめ被食者をランダムで固定し捕食者のみを進化させる予備実験を行った。それによって得られた被食者を捕獲できる能力を獲得した捕食者を本実験の捕食者の初期集団に用いた。

3.1.1 実験設定

予備実験では、基本的に本実験と同様のパラメータ（表 3.1）で行うが、いくつかの設定の変更を行っている。捕食者を進化させるため、被食者の適応度を常に一定値として、被食者が中立に進化するような状態にした。また実験時間の短縮のため、試行数は1回のみで、総トーナメント回数 $g \times Tn$ が設定数に達してなくても捕食者が十分に進化したと思われる段階で試行を打ち切った。

3.1.2 実験結果

実験の結果、捕食者の戦略は進化し（図 3.1）被食者に向かって移動した後接触するような戦略を獲得し、被食者を捕獲することが可能になった。この戦略が持つ形態の例を図 3.2 に示す。メインパーツの両脇に2つの脚パーツを持ち、これらをうまく動かすことですばやい移動と正確な方向の修正が可能となっている。予備実験によって進化したこの捕食者の最終世代である4000世代目の集団を本実験の初期集団として用いる。

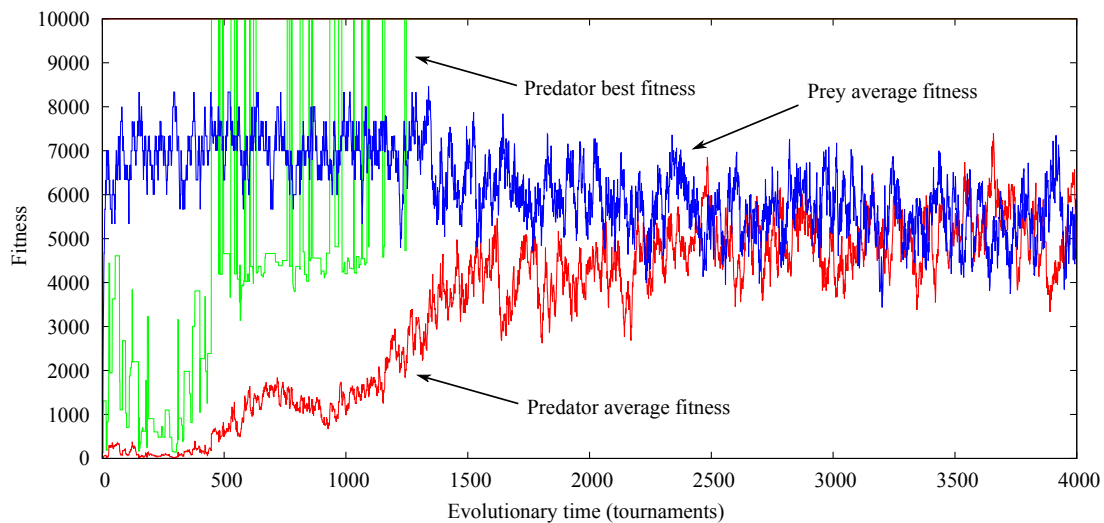


図 3.1 予備実験の適応度変化

3.2 実験設定

この実験では被食者の戦略進化に焦点を合わせるため、容易に被食者が進化する設定を用いる。そのため、各エージェントの適応度は多様な戦略の創発を促進することが期待さ

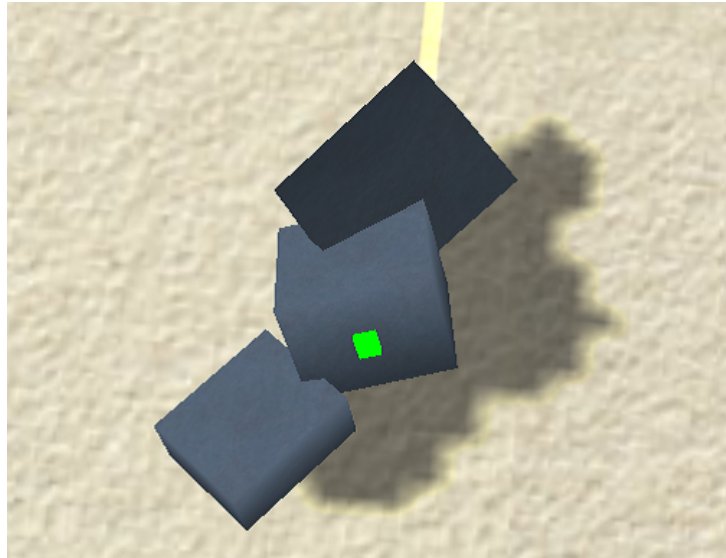


図 3.2 予備実験での捕食者の進化例

れる適応度関数 1 によって決まる。また、捕食者の初期集団は予備実験によって得た進化済みの集団を、被食者の初期集団はランダムな集団をそれぞれ用いた。

本実験では、それぞれ 30 個体の捕食者集団と被食者集団を、計 10000 回のトーナメントを行い進化させた、これは通常の単純遺伝的アルゴリズムでは、約 333 世代分の進化に相当する。それぞれの評価において、各エージェントは相対距離 700 で配置され、100000 ステップの間動作する。捕食者の探知を被食者より簡単にするために捕食者のセンサの探知距離は 5000、被食者の探知距離は 500 とし、初期状態で捕食者は被食者を認識でき、被食者は捕食者を認識できない状態とした。

3.3 被食者の戦略の進化

環境パラメータを $l_1 = 0, 100, 1000$ と試行ごとに変化させ、それぞれ 5 試行ずつ進化実験を行った。実験の結果、捕食者と被食者は図 3.3 のような適応度推移を示した。このような被食者の適応度が上昇し、捕食者の適応度が下がる傾向が多くの試行で見られた。これは、被食者が進化によって何らかの防衛戦略を得て、それによって捕食者から逃れられるようになったことを示している。

表 3.1 パラメータセット 1

試行回数	T	5
個体数	N	30
総トーナメント回数	$g \times Tn$	10000
ステップ数	t	100000
捕食者視界	$R_{predator}$	5000
被食者視界	R_{prey}	500
開始距離	r_0	700
交叉率	R_c	0.3
接合率	R_g	0.3
突然変異率	R_m	0.8
環境パラメータ	l_1	0, 100, 1000

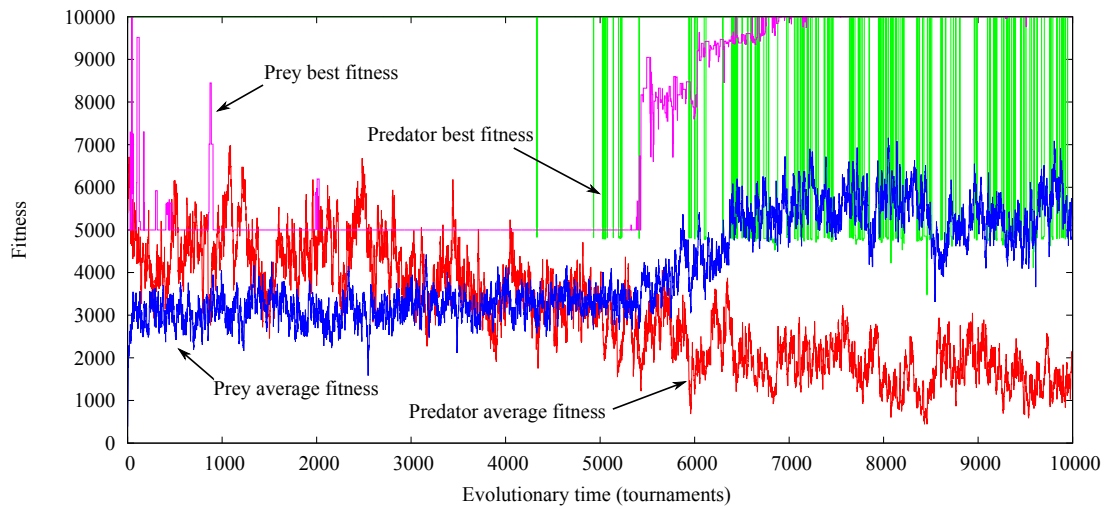


図 3.3 捕食者と被食者の適応度の典型的な変化例

3.3.1 被食者の防衛戦略の創発

被食者の挙動のパターンを調べたところ、その特徴によって、3つの特徴的な防衛戦略に分類することができた。行動に依存した逃走戦略、形態に依存した防御戦略、両者の特徴を併せ持つハイブリッド戦略である。なお、これらの防衛戦略の出現率は表 3.2 のようになっている。これによると環境パラメータである l_1 の値によってどの戦略が創発するか

が異なっていることがわかり、環境に応じて変化する特徴と、環境変化に依存しない特徴が存在していることが示された。一方、創発した戦略を観察するとその形態を構成するパーツの数は、その数にコストがなく最大 60 個まで用いることができるにも関わらず、2 個から 4 個の個体が多かった。この結果はどの戦略を用いていても、求められている機能をコンパクトな構造で十分満たすことができるということを示唆している。

表 3.2 各防衛戦略の出現率

		Strategy			
		Runaway	Guard	Hybrid	Failure
l_1	0	0%	80%	0%	20%
	100	80%	0%	0%	20%
	1000	60%	0%	40%	0%

3.3.2 逃走戦略

逃走戦略は、接近する捕食者から離れるように移動することによって捕獲から逃れる戦略である。高速で直線的な経路をたどって逃げる個体、何度も旋回を繰り返して複雑な軌跡を描きながら逃げる個体、そしてセンサによって捕食者を認識していて、捕食者が遠い位置にいるときには何もしないが、近寄ってくると反対の方向に逃げる個体などが創発した。これらの戦略を持つエージェントは主に 2 個から 3 個のパーツによってシンプルに構成されていた。例をあげると、ある個体ではメインパーツの両脇に 2 つの脚パーツがついた形態をしており、これらの脚パーツを用いて周期的に体を持ち上げて前に移動させるというような効果的な移動能力を保持している。また、ある個体は前後にメインパーツの後ろによく似た大きさの脚パーツを 1 つ持ち、これらをシャクトリムシのように屈伸させることで、非常に高速な移動能力を獲得した。シミュレーションで観察できた典型的な挙動を図 3.4 に、複雑な移動の軌跡を図 3.5 に示す。これらの個体は、移動することで高い適応度を得ることができる環境である $l_1 = 100$ や $l_1 = 1000$ において出現した。

3.3.3 防御戦略

防御戦略は行動による逃走戦略とは対照的に、エージェントが持つ形態によって捕獲から逃れる戦略である。メインパーツを捕食者に触れられることが捕獲の定義であるため、

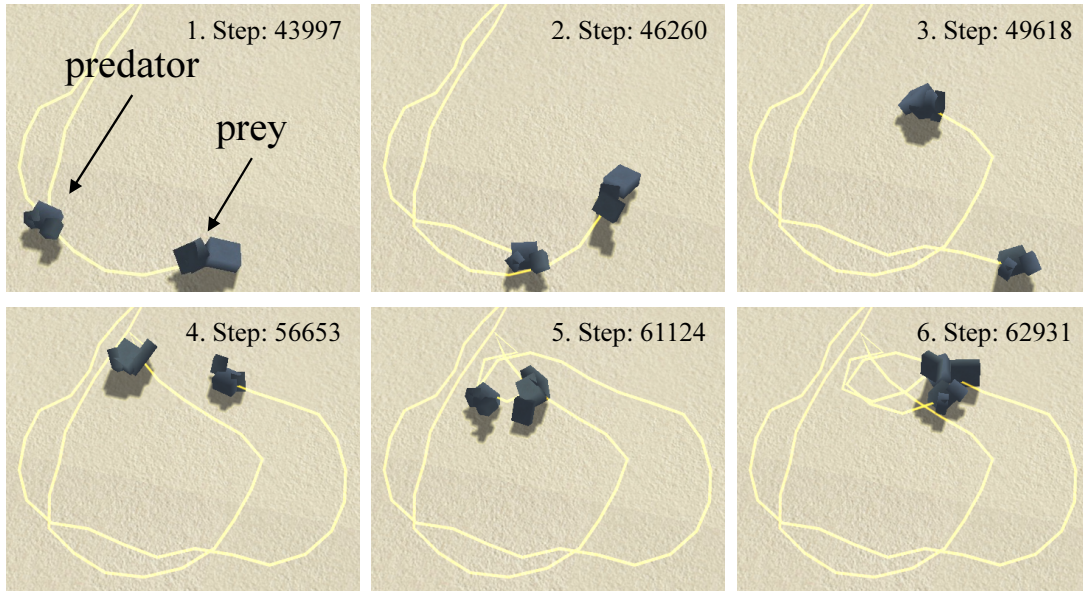


図 3.4 捕食者を感じて逃げる逃走戦略を持つ被食者の挙動の例

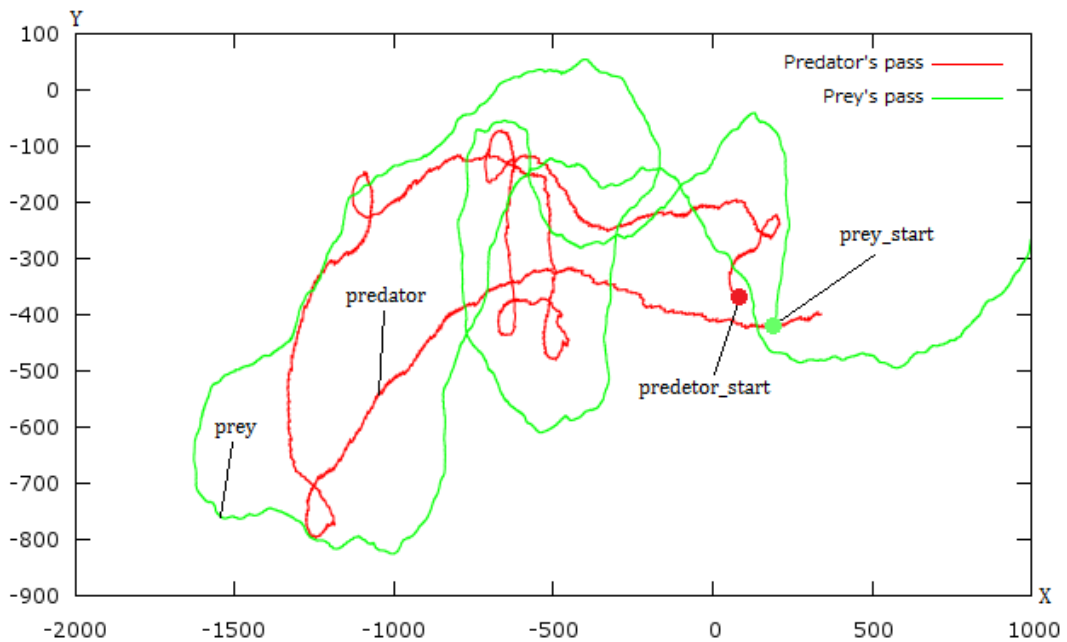


図 3.5 逃走戦略を持つ被食者とそれを追う捕食者の移動の軌跡の例

メインパーツに触れられないような形態を持てば、たとえどれだけ捕食者が近づいても捕獲されることはない (図 3.6). 防御戦略は、メインパーツを脚パーツで守ることにより、移動しなくても捕獲から逃れている。これらの個体は移動しなくても高い適応度が得られる環境である $l_1 = 0$ において出現した。その形態の特徴から Turtle 型, Clam 型, そして Tower 型に分類することができる。

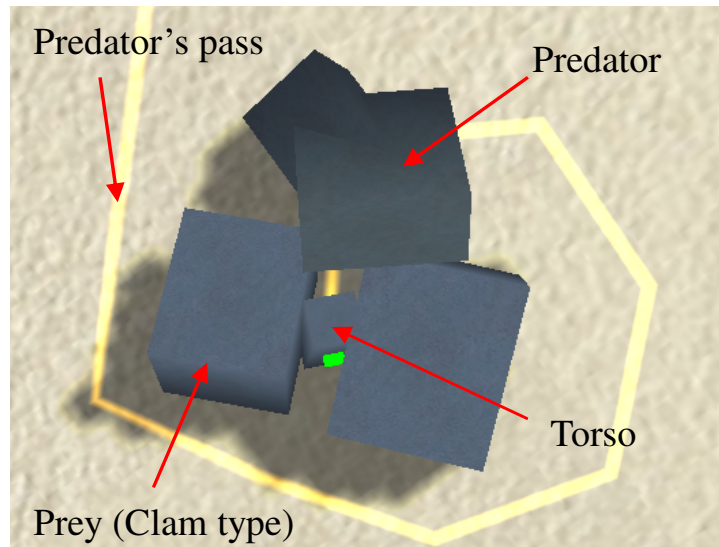


図 3.6 メインパーツを他のパーツで守っている防御戦略を持つ被食者と、メインパーツに到達できない捕食者

Turtle 型

Turtle 型は図 3.7 に示されるように、中心のメインパーツの周囲にいくつかの脚パーツが接続された形態をしており、これらのパーツがメインパーツを捕食者に接触されることを防いでいる。このタイプは非常に高い適応度を持っていることがわかっている。本研究を通して 100 回以上の観察を行ったが、数度しか捕獲されていない。図 3.8 で Turtle 型が捕食者から身を守る様子を示す。

Clam 型

Clam 型は非常に小さなメインパーツの両脇に大きな脚パーツが 2 つ接続された形態を持っている (図 3.9)。メインパーツは脚パーツの内部に埋もれるような形になっており、非常に暴露面積が小さい。これにより、捕食者に偶然隙間に入りこまれて捕獲される、という可能性が非常に低くなっている。このタイプはメインパーツの暴露面積の差か

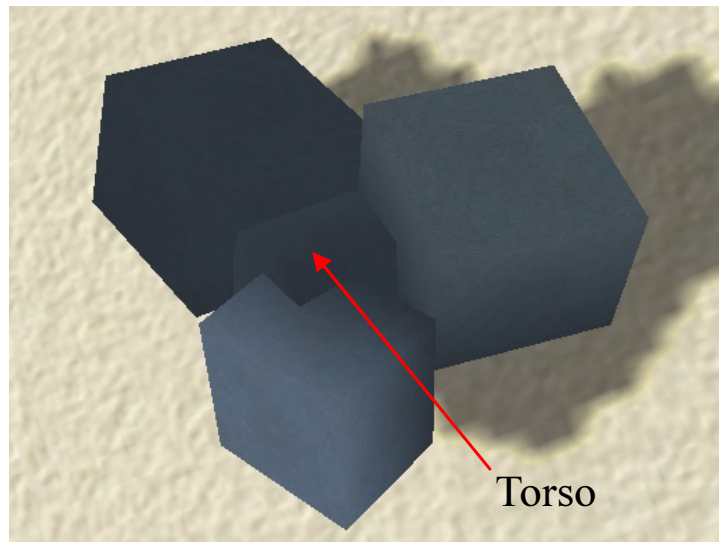


図 3.7 防御戦略の Turtle 型の形態

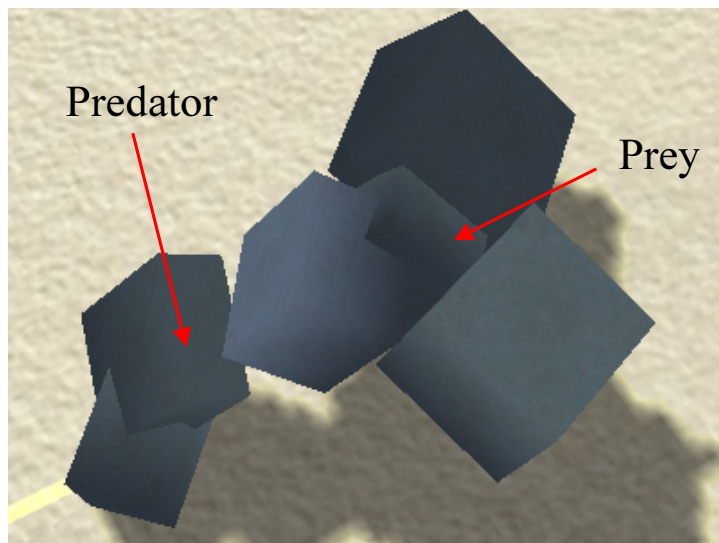


図 3.8 捕食者から身を守る Turtle 型

ら Turtle 型以上に捕獲されにくいことが分かっており，本研究内で一度も捕獲されるところは観察できなかった．また，いくつかの Clam 型の個体では捕食者の接近に応じて，脚パーツを動かし，捕食者に近い側のメインパーツ外部への暴露面積を減らすような挙動も観察された．図 3.10 で Clam 型が捕食者から身を守る様子を示す．

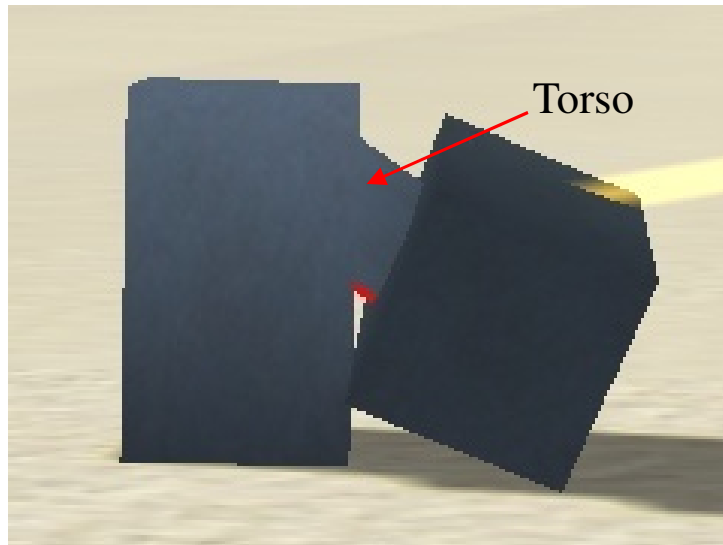


図 3.9 防御戦略の Clam 型の形態

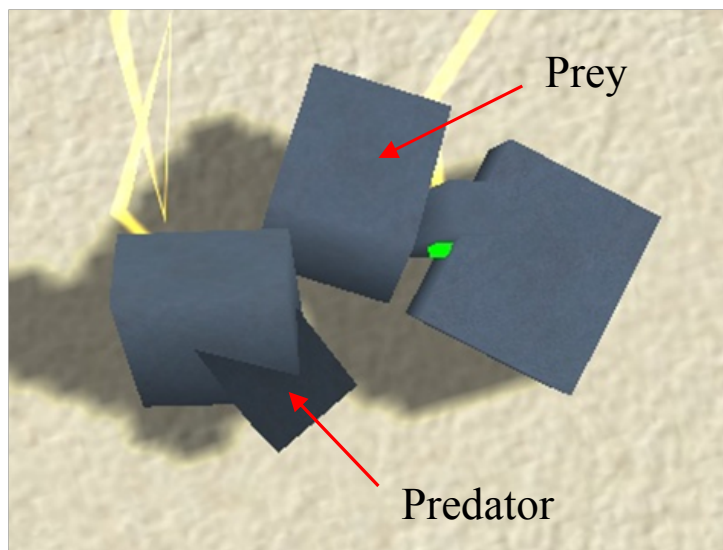


図 3.10 捕食者から身を守る Clam 型

Tower 型

Tower 型はメインパーツを隠していた Turtle 型や Clam 型と異なり，メインパーツは外部に露出している．その形態は，小さなメインパーツは捕食者の手の届かない大きな脚パーツの上に位置しているものとなっている（図 3.11）．また，この脚パーツは非常に安定しており，捕食者の力では Tower 型を倒すことができない．これによって Tower 型は

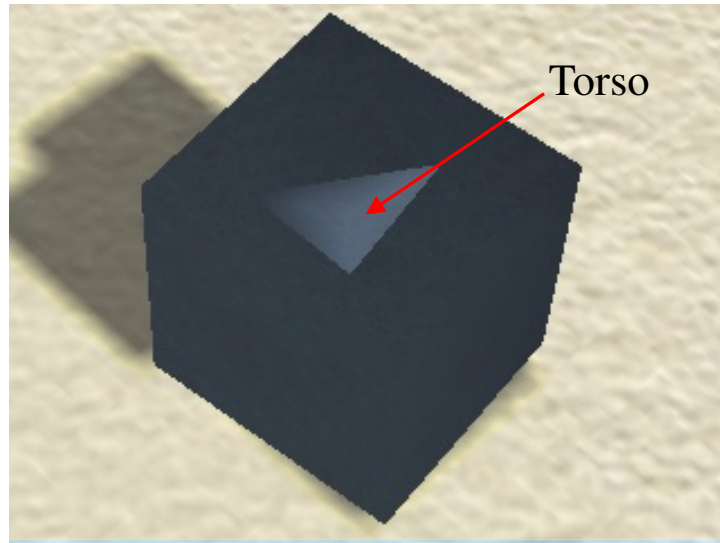


図 3.11 防衛戦略の Tower 型の形態

非常に高い適応度を得ることができる。このタイプは試行開始直後の空中からの自由落下の際、地面にぶつかった後でうまく直立するような形態になっている。そのような形態を持つ代わりに、Tower 型はいっさいの移動能力を持たない。いくつかの実験においては、Tower タイプを獲得したものの、試行開始時に倒れてしまうような個体も観察された。また、逆 Tower 型ともいべき上下が反転した個体も観察されている。図 3.12 で Tower 型が捕食者から身を守る様子を示す。

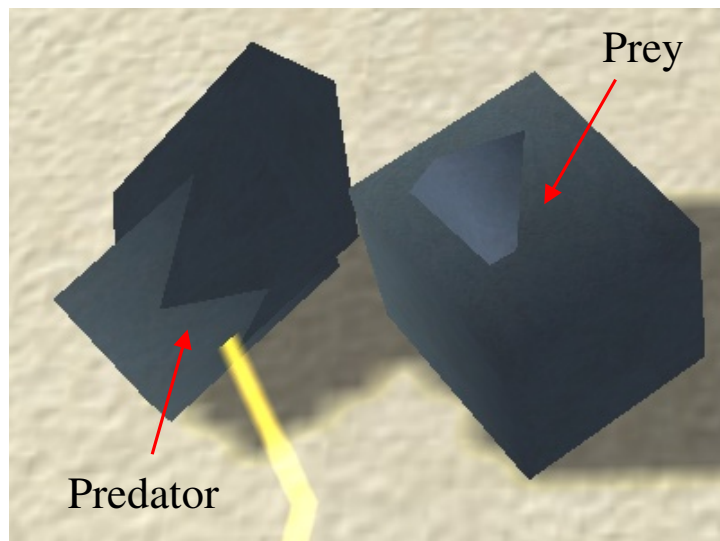


図 3.12 捕食者から身を守る Tower 型

3.3.4 ハイブリッド戦略

ハイブリッド戦略は、移動による逃走戦略と形態による防御戦略の両者の特徴を持っている。この戦略を持つ個体は、小さなメインパーツを2個の大きな脚パーツが挟んでおり、これは Clam 型と同じ形態である。そして、この2つの脚パーツが細かく振動することによって移動を可能としていた。従来の逃走戦略では、捕食者に追い付かれてしまった場合や偶然進行方向正面に捕食者がいた場合などは簡単に捕獲されてしまっていた。しかし、このハイブリッド戦略を持つ形態は防御戦略の Clam 型であるので、どれだけ捕食者と接触してもメインパーツを触れられることはない。このため、非常に高い適応度を持っている。

これらの個体は移動することにより高い適応度が得られる環境である $l_1 = 1000$ において出現した。

ハイブリッド戦略が創発した試行における適応度変化（図 3.3）を観察すると、被食者の最高適応度は 5500 世代まで最大適応度の半分である 5000 を示し、その後大きく増加している。一方捕食者の平均適応度を見ると 2000 世代以降は減少を続け、4000 世代頃には被食者の平均適応度と同じ値になっている。各世代で最も適応度の高い個体を持つ戦略を観察したところ、まず 4000 世代で移動しない防御戦略の Turtle 型を持つ個体となり、5000 世代でその戦略は Clam 型に進化していた。その後 5500 世代において、Clam 型の形態を維持したまま移動するようになり、ハイブリッド戦略を獲得したことが観察できた。この試行の環境パラメータは $l = 1000$ であり、移動しない防御戦略をとっていた間、移動に関する適応度の項である式 2.4 の値は 0 のままであり適応度が 5000 だったことがわかる。

これはハイブリッド戦略を獲得するために、まず捕獲されないように防御戦略を獲得し、その後移動能力を獲得するという戦略の進化の順序を示している。また、初めに獲得された防御戦略はハイブリッド戦略を獲得した後も有用に機能している。この戦略は移動に特化した形態ではなく、捕食者の動きに対応する能力はそれほど高くないため、進行方向に捕食者がいてもそれを避けることはできず衝突してしまう。しかし、防御戦略の形質があるために、そのような場合でも捕獲されず生き残ることが可能となっている。このように、より高度な戦略を得るために段階的に進化を進めていくという進化のダイナミクスを観察することができた。

3.3.5 被食者の戦略に対応する捕食者の進化

本実験では、捕食者は全世代を通して、初期の戦略とほとんど変わらない戦略を維持し続けた。これは、進化した被食者の強力な防衛戦略に対応したより強力な戦略を捕食者が獲得することができなかったことを意味している。そのため、多くの試行において図 3.3 のように進化初期に高い値だった適応度が被食者の戦略の創発に従って徐々に減少していった。

3.4 議論

3.4.1 環境が与えた影響

本実験ではパラメータ l_1 の値に応じて、創発した戦略が異なっていた。 $l_1 = 0$ のときは防御戦略が創発し、 $l_1 = 100, l_1 = 1000$ のときは逃走戦略が創発した。また、 $l_1 = 1000$ では防御戦略がハイブリッド戦略に移り変わっていく様子が確認できた。

l_1 の値が小さいときは、創発した戦略はその場にとどまって動かず、 l_1 の値が大きいときは、創発した戦略は高い移動能力を持っている。これは、この実験において l_1 の値が移動へのモチベーションとなっていることを示している。 l_1 が大きな値のときは移動を伴う戦略を得ることで高い適応度を得ることができ、一方小さな値では、移動しない戦略でも高い適応度が得られる（図 3.13）。このため、移動能力が求められるような環境では、その能力を直接的に使用できる逃走戦略が、移動能力が求められない環境では、移動能力がなくとも獲得可能な防御戦略が創発したと推測することができる。つまり、この結果は生物がおかれた環境の違いが多様な戦略を生み出す原動力の一因となっていることを示している。

3.4.2 自然界の戦略との比較

本実験において創発した被食者の防衛戦略は、自然界の生物においてもよく見られる戦略である。逃走戦略は自然界の多くの被食者が行う二次防衛の戦略であると考えられる。進化によってジグザグした複雑な経路で逃げる被食者やまっすぐに逃げる被食者が生まれたが、これはどちらも自然界の生物においてよく見られる逃走方法である。

また、Turtle 型や Clam 型の防御戦略は二次防衛の退却に相当すると考えられる。自然界で例を挙げると各種の貝やアルマジロといった生物が取る行動である。退却を行う生

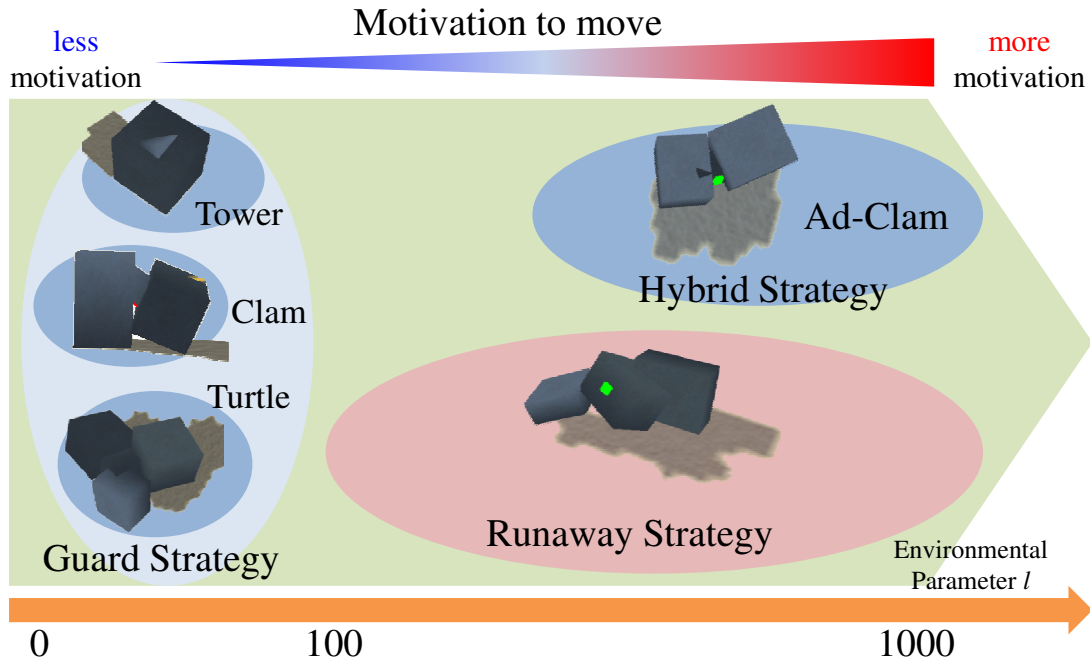


図 3.13 環境に応じた多様な戦略の出現

物は、柔らかく弱い部位を自身の硬い部位で守ることで捕食者に捕獲されないようになっている。本実験におけるシミュレーションで生まれた被食者も、自分の弱いパーツであるメインパーツを守るために他のパーツを殻のように被せ、捕食者がメインパーツに触れるのを妨害して自身を守っている。

本研究で用いたモデルでは、開始位置の関係で捕食者は必ず被食者を発見できるようになっているため、捕食者に発見されない一次防衛は絶対に創発しない。しかし、自然界で一次防衛の隠遁を行う生物の中には巣穴を構築し、その中に籠るものもいる。彼らは捕食者の目に触れず、巣穴の中に捕食者が到達できないため一次防衛となっているが、巣穴があることで、捕食者に存在は示していると考えられる。ところで、本実験において創発した Tower 型戦略は環境（開始ステップ時の高さ）を利用し絶対に捕食者が到達できない場所にメインパーツを置くことで身を守っている。これは一次防衛の隠遁によく似た防衛行動と考えることができる。このように、自然界の生物が用いている戦略のうち、全く異なった、逃走、退却、隠遁という 3 つの戦略がこのモデルを用いたシミュレーションから創発したことで、本モデル上での戦略進化は自然界の捕食被食の戦略進化、特にその多様性についての議論に適用することが可能であると考えられる。

3.4.3 共進化の非対称性と集団の多様性

この実験では、同時に進化が可能な環境下にもかかわらず、捕食者の戦略は被食者の進化した戦略に対応することができなかった。これは、被食者-捕食者間共進化の非対称性にその一因があると推測できる。この実験で捕食者に与えられたタスクは被食者と比較して非常に難しいものだった。捕食者は被食者を検知して、その方向へ接近し、接触して捕獲しなければならない。一方被食者は捕食者を検知せずに移動しても、かなりの確率で逃げ切ることができてしまう。このため捕食者進化には被食者進化より世代数が多く必要になる。なお、これらの非対称性に関しては、第4章において詳しく議論する。

もうひとつ推測できる原因は、捕食者の初期集団の多様性の少なさである。被食者の戦略の創発に注目するため、捕食者の初期集団は進化した集団を用いた。進化後の多様性が低い集団を用いたため、短い世代の進化では探索がうまくいかなかった可能性がある。

3.5 まとめ

本章では、三次元仮想物理環境下における捕食被食関係に基づいた両者の捕食／防衛戦略に関して、本章以降の研究の基礎となる知見を得ることを目的とした研究を行った。

初めに、戦略進化を形態と行動の共進化と位置付け、この共進化のもとでどのような多彩な戦略が創発するのか、その特徴を分析した。その結果、捕食者の戦略は、被食者を追跡して体当たりを行うという単純なもののみが創発した。一方で、被食者の戦略は、行動に依存し移動することで逃れる逃走戦略、形態に依存し胴部分を他の脚部分で守る防御戦略、双方の特徴を併せ持つハイブリッド戦略などの多彩な戦略が創発し、これらの戦略はその特徴によってさらにいくつかのタイプに分類することができた。このような本実験において創発した戦略の特徴は実際の自然界との生物が採る戦略と同様な分類が可能だったことから、自然界の戦略と類似した性質を持っていると考えられる。このため、本章を含めたこれ以降の本研究での戦略に関する議論は、自然界での議論に対しても比較的容易に適用することが可能でないかと期待できる。

次に創発した戦略の進化の特性や、そのプロセスの分析を行った。その結果、適応度関数に基づく移動のモチベーションに応じて、異なった傾向の戦略が創発することが示された。また進化プロセスの分析の結果、ある防御戦略は進化の過程でハイブリッド戦略へと進化する際、まず防御に適した形態を進化させ、そのあとで行動を進化させて移動を可能にするというような、段階的な進化が生じていることがわかった。このような形態の進化

と行動の進化の時間差，つまり両者の進化の特性の違いは，共進化のダイナミクスにおいて大きな影響を有していると推定される．

本研究で取り扱った，形態と行動を共進化させるモデルは進化ロボティクスの分野において体構造と制御を同時に設計するようなロボットへの応用が期待できる．特に，このような高度な機能を獲得するプロセスとして段階的な進化が生じたことは，困難なタスクを解くための知見として有用であると考えられる．

次章では，本章で得た知見に基づき，捕食者被食者間，形態行動間で生じる二重の共進化ダイナミクスを解明のための研究を行う．

第4章

捕食-被食，形態-行動の二重の共進化ダイナミクスの分析

本章では，戦略の進化を捕食-被食間，形態-行動間の二重の共進化によるものと位置づけ，そのダイナミクスの解明を目的とした実験を行う．まず，両者の共進化実験を行い，形態と行動の定量的指標の測定から，捕食者被食者，形態行動間の共進化の軌跡の分析を行う．次に形態と行動の進化順序に着目した分析を行い，戦略進化の際にどのような共進化ダイナミクスが生じているかを議論する．最後に捕食者と被食者が共進化することによって互いの戦略がどのように変化したのかについて，適応度の変化及び戦略の性能変化の分析を行うことで明らかにする．これらの結果を踏まえ，二重の共進化ダイナミクスの特徴，およびそれを形成する原因について議論する．

4.1 実験設定

本実験は前章の実験とほぼ同様に行った．ただし，本実験では捕食者と被食者の共進化ダイナミクスを観察するため，初期状態では両者共にランダムな個体を用いて行った．また，各エージェントの適応度は捕食者と被食者の共進化を促進する適応度関数 2 によって決まる．なお，本実験で用いたパラメータセットを表 4.1 に示す．

前の章で述べたように，被食者の防衛戦略は進化した形態と行動の特徴によって大まかに 2 つのタイプに分類することができる．移動することで捕食者を回避する逃走戦略と，特徴的な形態を持ち移動せずとも捕食者の接触を防ぐことが可能な防御戦略 (Turtle, Clam, Tower 等さらに分類可能) である．そのうち，防御戦略は特徴的な急激な適応度の増加を伴って進化が進む傾向があるため，仮想生物の特徴の定量的な指標を用いてその進

表 4.1 パラメータセット 2

試行回数	T	30
個体数	N	30
総トーナメント回数	$g \times T_s$	10000
ステップ数	t	100000
捕食者視界	$R_{predator}$	5000
被食者視界	R_{prey}	500
開始距離	r_0	700
交叉率	R_c	0.3
接合率	R_g	0.3
突然変異率	R_m	0.9
環境パラメータ	l_2	100

化を検出することが容易である。そのため、本実験ではこの防御戦略の進化の過程に着目して、形態や行動の進化の関係を調べることとする。捕食者の移動を抑制して、防御戦略が進化によって出現することを促進するために、本実験では、式 2.6 の被食者の適応度関数の F_a 項における移動のしやすさを定義する環境パラメータ l_2 を 100 として実験を行った。

4.2 分析手法

4.2.1 形態と行動の定量的な指標

捕食者と被食者の形態と行動の共進化を分析する上で、これらの形質がどのように変化しているのかを定量的に測定しなければならない。このため本実験では、形態、行動共にその特徴をいくつかの定量的な指標で表現することとする。

4.3.2 節で行う仮想生物の進化を追跡するために用いる指標として、形態の指標として MOR (morphology) を、行動の指標として BEH (behavior) をそれぞれ定義した。MOR は仮想生物の胴体の全体積に占める割合を用いる。防御戦略を持つ個体は、大きく、数の多い脚パーツでメインパーツを捕食者の接触から防ぐという特徴があり、この指標はその戦略の出現を容易に検出することが可能である。

一方で行動の指標は生物の動作の結果（たとえば移動距離、移動速度など）からは得る

ことは難しい. これは動作そのものを定量的に評価できないため, 生物の動作はその形態に大きく依存しており, 形態と行動の切り分けが困難であるためである. また, 仮想生物の行動は複雑なため, 何を指標にすれば捕食/被食の行動の特徴をよく反映しうるかの判断が難しい. そのため, 事前にくいつかの指標を候補とした予備実験を行ってそれらの特性を調べ, 行動の指標として良好なものを探索した. その結果, BEH はニューラルネットワークにおける全エフェクターニューロンの出力値の平均を用いることとした. この指標は, 仮想生物が移動するかどうかの傾向を大まかに表現することを意図しており, 仮想生物の形態には直接依存しておらず, 純粋な行動の指標として利用することが可能である.

また, 4.3.3 節で行う形態と行動の進化順序の測定のためには, 一つの指標を用いるのではなく, 様々な角度からの指標を用いて, 総合的に分析を行う必要がある. そこで, 形態の指標は以下の4種類を用いた.

体積 (VOL) エージェントを構成するすべてのパーツの体積の和

重心 (COM) エージェントのすべてのパーツの重心とルートパーツの重心との距離

体幅 (WID) ルートパーツの中心と, それから最も遠いパーツの中心との距離

パーツ数 (NUM) エージェントのパーツの数

一方で, 行動の指標に関しては, 形態から独立しているという条件に留意し, 以下の2種類を用いた.

センサーニューロンからの入力 (SEN) 入力ノードのセンサーニューロンの中で最も大きな出力値

エフェクターニューロンからの出力 (EFF) 出力ノードのエフェクターニューロンの平均出力値

単純な値であるが, SEN は環境に対する敏感さを表している. また EFF は BEH と同じ指標であり, 移動するかどうかの傾向を大まかに示している. これらの指標がとる値は形態から独立しており, 行動そのものに深く関わっている値である.

これらの進化指標は, 進化の結果得られた捕食者, 被食者の各世代における最も適応度が高かった個体を対象に, 1 ステップだけ測定のためシミュレーションを行うことで取得した. この時, エージェントの視界内の固定された位置に対戦相手が存在している状態を設定し, すべての個体が同一条件の元で試行を行っている.

4.2.2 進化順序の推定手法

形態の変化が先か, 行動の変化が先かの進化順序を推定するために相関係数による遅延時間推定 (TDE: Time Delay Estimation) [8] の考え方をを用いる. この手法は 1930 年代から一般的に音源位置の特定に用いられている [10]. 同一音源の信号を 2 つのセンサーで受信し, その 2 つの信号について時間差をとりながら相関を測定することで, 相関係数が最も大きくなる時間差から音源までの距離の差を推定する手法である.

この手法を各エージェントの形態の指標と行動の指標間で適用することで, 相関係数の最大値から形態と行動の変化の時間差を推定することができる. まず各試行において, ある世代の前 50 世代から後 50 世代までの適応度を比較し, その平均の差が最も大きい世代を戦略の変動の中心とする. その前後 500 世代に注目し, 測定区間を 1 世代ずつずらしながら形態と行動の指標の相関係数を連続して計算する. これによって得られた相関係数の中で絶対値が最も大きい値を示した世代のずれが, 形態と行動の変化の時間差を表しており, つまりそれが形態と行動の進化の順番を表している.

4.2.3 戦略の性能測定

現在捕食者と被食者に与えられている適応度関数は互いに相対的である. たとえどれほど優秀な戦略を保持していても, 相手がそれを上回る戦略を持っていれば適応度は低い値となり, 反対に自身の戦略が良いものでなくとも, 相手の戦略が悪ければ高い適応度の値を示す. このため, 適応度の変動を観察するだけではそれぞれの戦略の絶対的な性能を測ることができず, 共進化によって戦略がどのように変化しているのかをはっきりと測定することは難しい. そこで, マスタートーナメントマトリクス [41] を用いて絶対的な戦略の性能を求めた. マスタートーナメントマトリクスは相対的な共進化モデルにおいて, すべての世代の個体を同じ条件で比較することが可能な手法であり, 三次元物理シミュレーション環境における仮想生命の研究においても用いられている [40].

マスタートーナメントの手順は以下のようにになっている (図 4.1). それぞれの集団において, 各世代の中で最も適応度が高い個体を抽出する. 抽出した個体をその世代の代表として, 相手の集団のすべての世代の代表を対戦させる. これを捕食者, 被食者双方の集団の全世代において行い, 勝敗を求める. マスタートーナメントの結果は相手に勝ったか負けたかの 2 値のマトリクスで表すことができる. しかし本実験は勝敗だけでなく性能を求めたいため, 勝敗ではなく対戦の結果エージェントが得た適応度を色の変化によって表

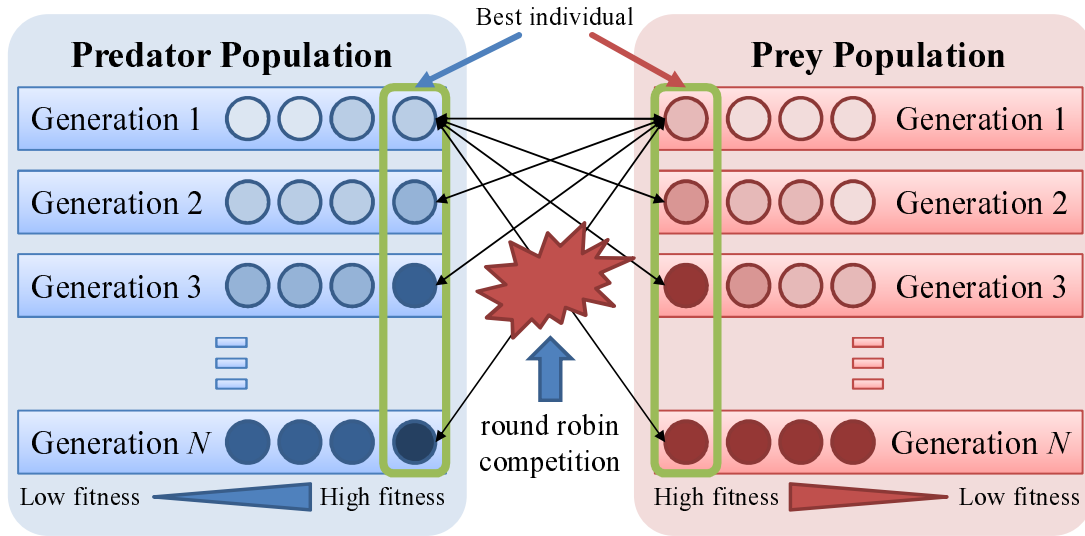


図 4.1 マスタートーナメントの概念図

現し, 図 4.2 のようなマスタートーナメントマトリクスを生成した. 捕食者被食者双方のマトリクスの各ピクセルは該当代の最優秀個体同士の対戦の結果得られた適応度をそれぞれ示している. 色の青い方は適応度が低く, 赤になっていくにしたがって適応度は高くなる. この各世代の最優秀個体のすべての世代との対戦の結果得られた適応度を平均することで, その世代の絶対的な適応度, つまり戦略の性能を求めることができる. 以後, この操作によって求めた絶対的な適応度を絶対性能と定義する.

4.3 実験結果

4.3.1 共進化のダイナミクス

本実験では, 30 回の試行を行い, その中で捕食者に捕獲されることを防ぐいくつかの防御戦略が進化した試行を 17 回観察した. 他の試行では被食者がはっきりとした防衛戦略を進化によって獲得することを観察することができなかった. さらにこの 17 試行の中で, 明らかに, 戦略進化による適応度の増加が認められた 12 試行について, その戦略を観察して分類を行い, 6 つの Tower 戦略, 4 つの Clam 戦略, そして 2 つの Turtle 戦略が進化したとした.

図 4.3 はこのうちの Clam 型の防御戦略が創発した際の典型的な試行を示している. 中央のグラフの赤と青の実線はそれぞれ捕食者と被食者の平均適応度を示している. 図の上

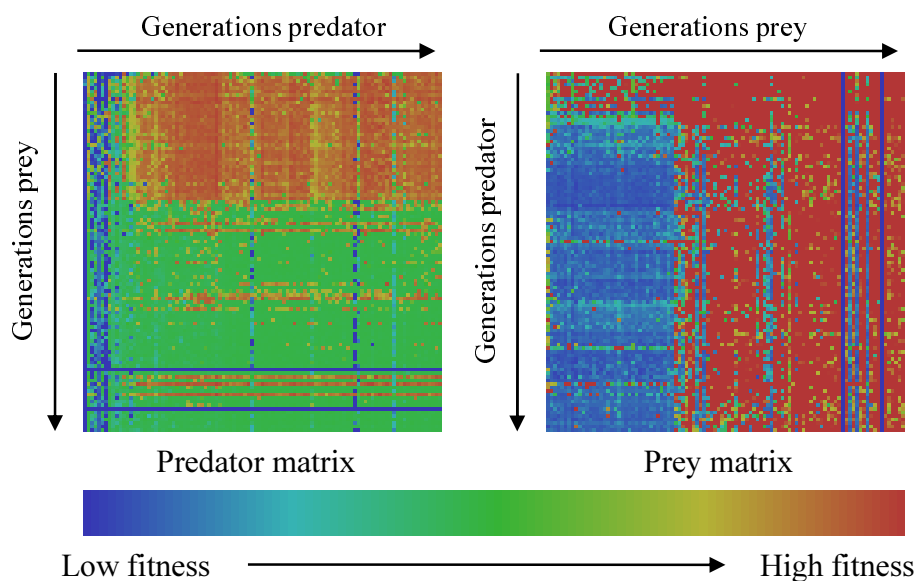


図 4.2 同一試行における捕食者, 被食者双方のマスタートーナメントマトリクスの例

側と下側のグラフは, それぞれ被食者と捕食者の定量的な形態と行動の指標で定義された形質特徴空間を示し, その内での各世代における仮想生物集団の分布を表している. なお, それぞれにおいて, X軸は形態の指標 MOR, Y軸は行動の指標 BEH であり, 正規化した後に対数グラフで表現している. それぞれのグラフ内において一つの円は集団内の一個体を表し, その半径は適応度に比例する. このグラフ内において, 互いの距離が非常に近い個体同士は, 似たような表現型を持っていると推測することができる. 具体的には, 同じ X 座標上にある個体同士は, 似たような形態の特徴をもっており, 同じ Y 軸上にある個体同士は, 似たような行動をとる.

進化の初期世代では, 被食者集団の平均適応度は非常に高く, これに対応するグラフ上の各個体の半径も大きいものとなっている. 対照的に, 捕食者の適応度は低く, グラフ上の各個体の半径は非常に小さい. これは, この世代において, 捕食者が被食者を全く捕獲できていないという状況と対応している. この世代において, 捕食者や被食者の形質の特性空間上の個体の分布は広く, これはランダムに生成された各個体の形態と行動には大きな多様性があることを示している.

その後 4500 世代ごろまでに, 捕食者の適応度は徐々に増加し, それに伴って被食者の適応度は徐々に減少した. 下のグラフ内では進化した捕食者を示す形質特徴空間上の大きな円は, 縦に細長いクラスターを形成している. これは集団内のそれぞれの個体が同じ形態を共有し, 一方で, その行動は大きく異なっていることを示している. つまりこの段階

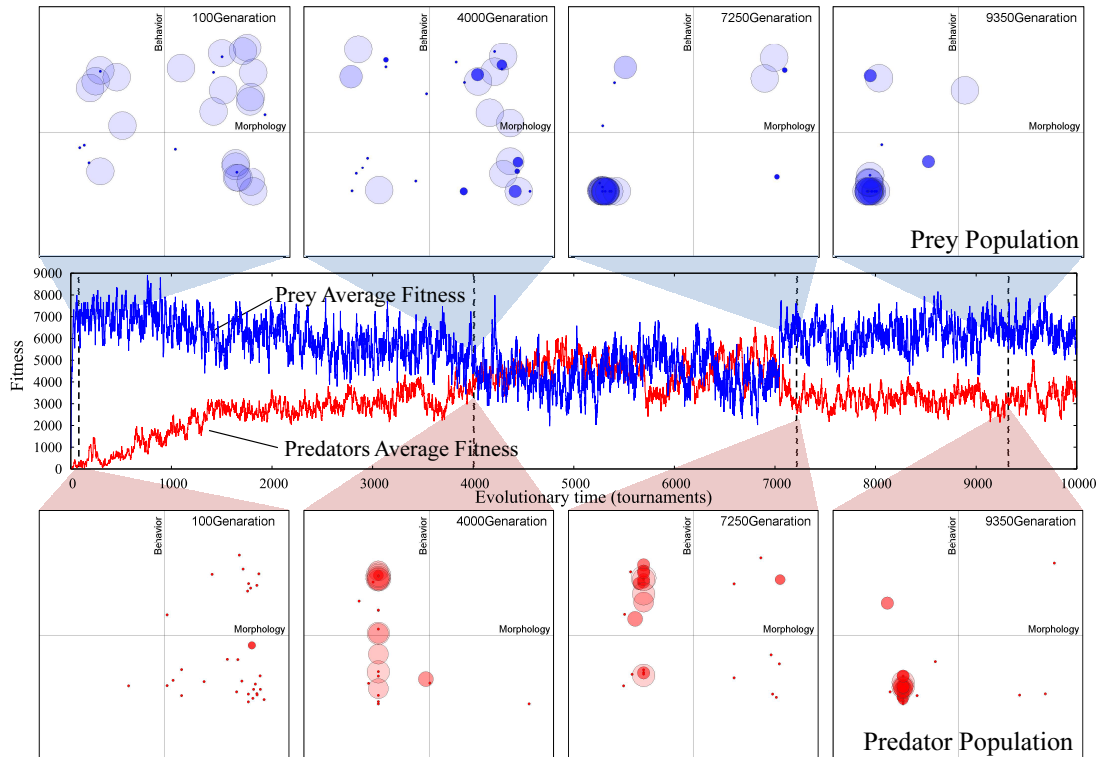


図 4.3 捕食者と被食者の適応度変化と形質特徴空間上の変化

で出現した捕食者の良い戦略は単一の形態と多様な行動を持っていることがわかる。一方で、被食者の形質の特性空間では、捕食者の戦略進化の結果として、高い適応度を持つ個体である大きな円は減少し、低い適応度である小さな円が増加した。その中で、何体かの被食者は非常に高い適応度を維持する傾向にあり、これは偶然対戦した捕食者が良い戦略を持ち合わせていなかったためと推測される。

7000 世代付近のある時点で、捕食者の適応度が急増し、また被食者の適応度が急減した。これは、第 3 章で示したような強力な防御戦略が創発したために生じたものであり、形質の特徴空間上での個体を示す円の分布が非常に狭い範囲に集中していることから、この戦略が集団内で支配的になったことがわかる。また、その適応度の増加が急激であることから、短時間でこの戦略が集団内に広まったものと考えられる。一方捕食者の形質の特徴空間に着目すると、4500 世代の時と 7250 世代の時とで、その分布の位置は大体同じでありながら、各個体の半径、つまり適応度が小さくなっていることがわかる。これは、捕食者の主要な戦略がこの 2 つの世代の間でほとんど変化しなかったことを示しており、また、そのため捕食者は新しく出現した強力な防御戦略を持つ被食者を捕獲することに失敗

したことを示している。

最後に 9350 世代付近において, 形質特徴空間上の捕食者が形成するクラスターは下方へ大きく移動した。これは, 捕食者が被食者の戦略進化に対応して, その行動を進化させたこと, すなわち捕食者が持つ戦略が変更されたことを意味する。しかし, 捕食者の戦略は, 基本的には接近して体当たりするものであるため, この行動の進化によってどのように戦略が変更したか, 具体的に進化前後での変化を観察することはできなかった。このような捕食者の進化にも関わらず被食者の防御戦略は変化せず, また, その適応度は高い状態を保ち続けた。

4.3.2 形質特徴空間上の進化の軌跡の分析

本項では, 形態行動共進化のダイナミクスを分析する手法とそれによる分析結果を示す。防御戦略が創発した前後の期間に着目し, 捕食者, 被食者それぞれの形質特徴空間上の集団の平均位置を世代順にプロットすることによって, 仮想生物の集団全体の進化を追跡した。この平均位置を計算する際には, 個体ごとの適応度を考慮する必要がある。そのため, 各個体の適応度を重みとした全個体の重心点を集団における平均位置と定義した。この平均位置の形質特徴空間上での軌跡と, 集団の平均適応度の変化を分析することで, 全く新しい, もしくは既存のものから改良された形態と行動が出現する順番を議論することができる。

図 4.4, 4.6 は防御戦略が創発した時の, 典型的な 2 パターンの被食者の進化の軌跡を示している。軌跡の水平方向と垂直方向の移動はそれぞれ, 被食者の集団における形態の変化と行動の変化に対応している。

図 4.4 の場合の進化は典型的な Clam 戦略と Turtle 戦略の場合の進化の軌跡である。このとき, 戦略進化の際に形態の進化が行動の進化に先行して起こっていること, すなわち戦略の形態の特徴が行動の特徴よりも早く集団内に広まったということが推定できる。図 4.5 はこの試行における, 防御戦略が創発する以前の世代での最高適応度の個体と, それから進化した各世代における最高適応度の個体を示している。この場合, 7050 世代で, 各パーツの配置が, Clam 戦略と同じ様なものとなり, 最終的な 7200 世代において, 典型的な Clam 型の形態を獲得した。

対照的に, 図 4.6 が示す, Tower 型の創発の際の進化では, 行動の変化が形態の変化に先行していると推測される。図 4.7 はこのときの, 防御戦略が創発する以前の世代での最高適応度の個体と, それから進化した各世代における最高適応度の個体を示している。第 3 章で述べたように, この Tower 型は Clam 型と比較して, 移動せずにその場で直立

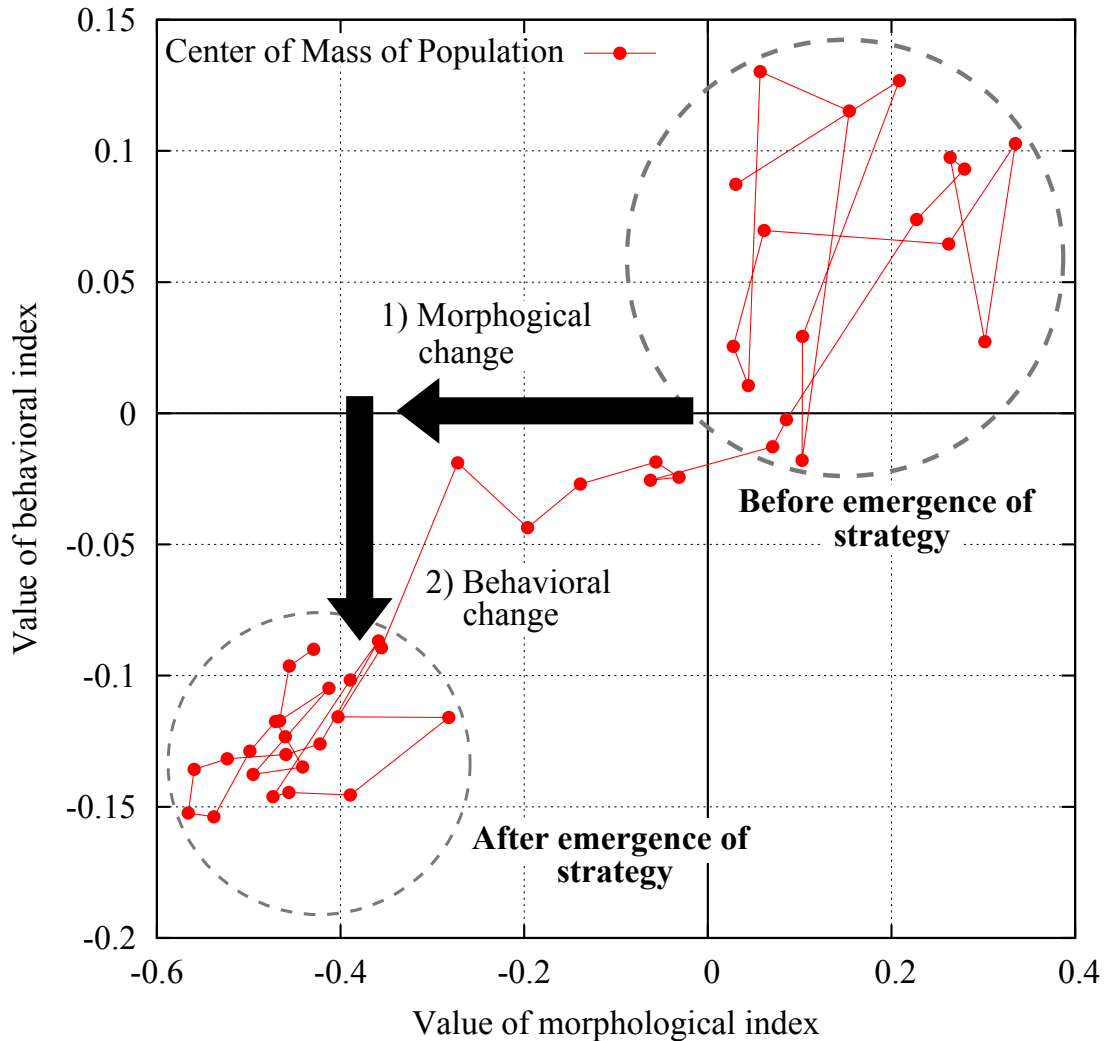


図 4.4 Turtle 型, Clam 型が進化した際の形質特徴空間上の典型的な軌跡

を続けるような特徴がある。

なお適応度は、必ずしも形態か行動どちらかの進化に合わせて同時に増加しなかったことが、本実験において示した形態と行動の段階的な進化の一般的な傾向として観察された。一方で、適応度は形態か行動のどちらか一方が、進化し、それに続いてもう一方が進化した際に、明らかに増加した。このことは、新しい戦略が創発する際の、形態の進化と行動の進化との間の密接な関係を示している。また、新しい戦略の創発の際の形態と行動の進化の順番の違いは、少なくとも進化した戦略の特性に一部依存している。防御戦略は移動することが可能なものと移動が不可能なものに分類できる。移動が不可能なものは、その特性上行動が戦略に悪影響を及ぼす場合があり、そのため一般的に特定の行動を維持

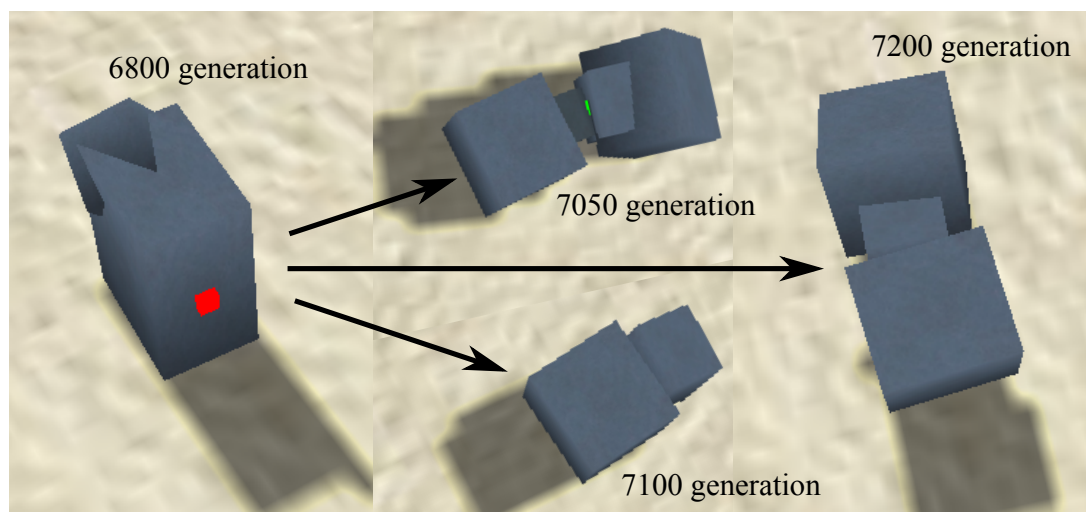


図 4.5 図 4.4 の際の実際のエージェントの進化

しつつ形態を探索する必要があり, これが形質進化における進化の順番の中で, Tower 型が創発する際の特殊性の原因となっている可能性がある.

このように進化順序の傾向は戦略や状況に応じて行っていると考えられる. そのため, 次節においてより詳しく戦略進化の際の形態の行動の進化順序についての分析を行った.

4.3.3 共進化ダイナミクスにおける形態, 行動の進化順序の分析

本項では, 戦略の創発の際に起こる形態-行動共進化に注目し, 新しい戦略を獲得する際に, 形態と行動のどちらが先に進化しているのかについて調べる. このため, 新しい戦略が創発した時, そして相手の新しい戦略に対抗する時の 2 つの場合において分析を行った.

本実験では, 強力な防御戦略を被食者が獲得したときに急激な適応度の増加が観察された. 戦略を獲得した世代がわかりやすく, また防御戦略が形態に依存する戦略であり, 形態や行動の変化が大きいことから, この防御戦略が被食者に創発した試行を対象に分析を行った. 例として, 防御戦略が創発した試行における被食者の適応度と, 形態指標である VOL, そして行動指標である EFF の変化の図 4.8 に示す. この試行では, 4000 世代付近で被食者が強力な戦略を獲得し, それに伴って適応度が大きく増加している. 一方で形態と行動の指標の変化を見ると, 形態指標の VOL は適応度変化に連動して増加しており, 行動指標の EFF は連動して減少していることがわかり, 戦略の獲得による各指標の変化がはっきりと確認できる.

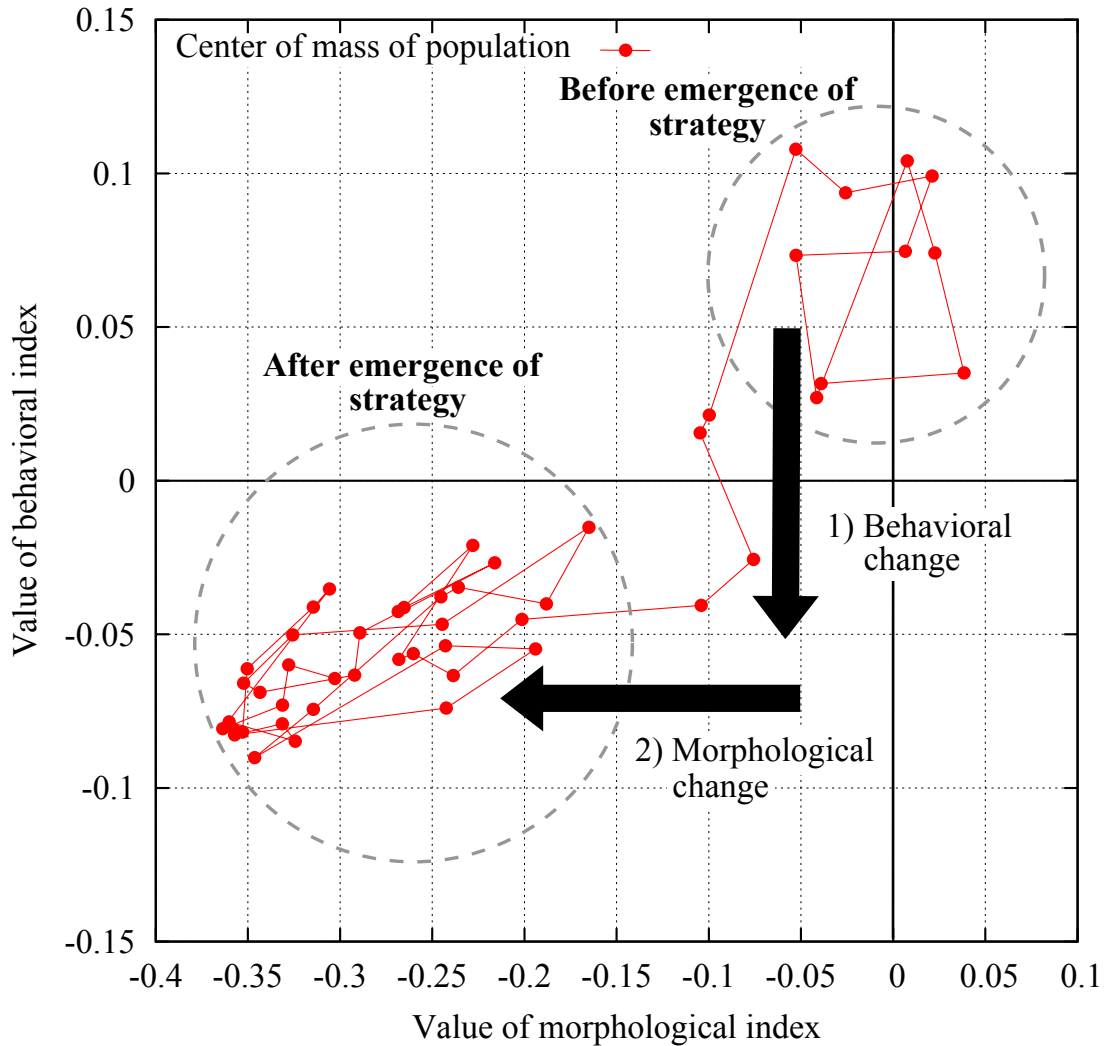


図 4.6 Tower 型が進化した際の形質特徴空間上の典型的な軌跡

30 試行のうち防御戦略が創発したのは 17 試行であったが、このうち適応度変化が急激であった 12 試行を分析に用いた。

新たな戦略を獲得するときの進化順序

まず被食者の形態指標と行動指標間の相関係数を測定した。形態指標が 4 種類、行動指標が 2 種類のため、1 試行あたり 8 つの相関係数の組み合わせがあり、全試行で 96 通りの相関係数が得られた。

図 4.9 に 1 回の試行内での典型的な相関係数の絶対値の変動の結果を示す。ほとんどの例で相関係数の最大値は、一般に相関があるといわれる 0.4 以上であり、また高い相関

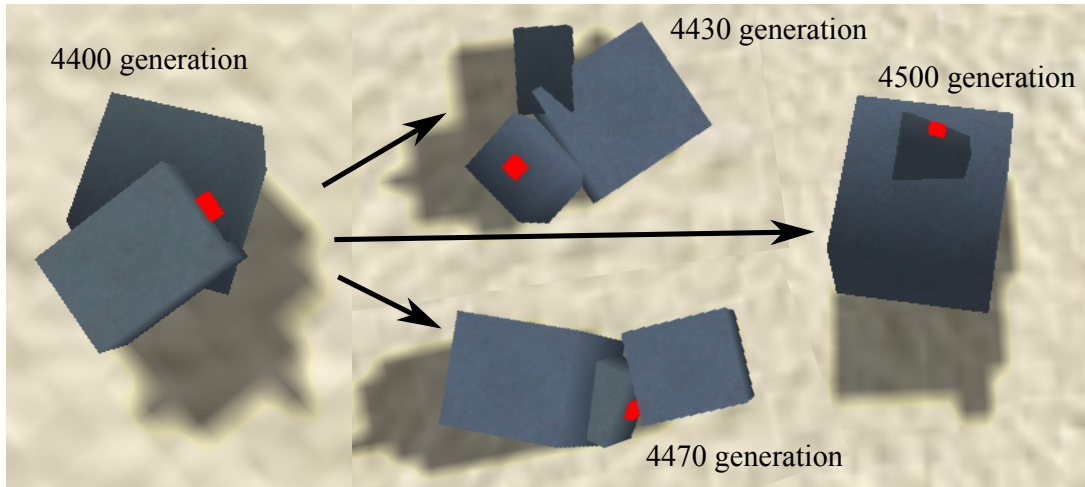


図 4.7 図 4.6 の際の実際のエージェントの進化

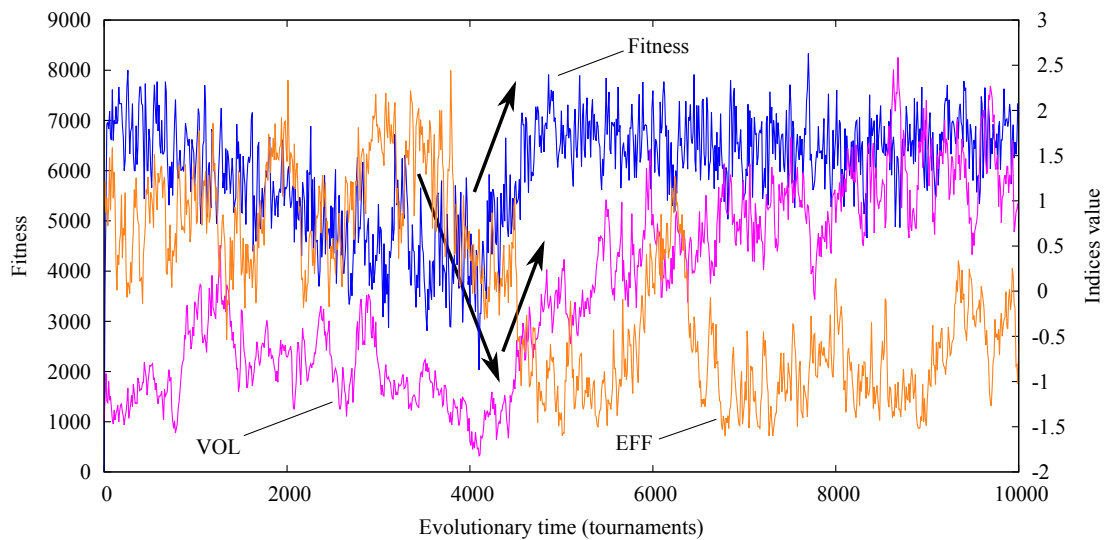


図 4.8 戦略獲得による適応度, 形態指標 VOL, 行動指標 EFF の典型的な変化

があるといわれる 0.7 以上のものも多くあった。これは 2 つの指標の変化に何らかの関連性が明確にあるということを示している。最も相関係数の値が大きい世代のずれが正の値のときは行動の指標が先に変化しており、反対に負の値を示した時は形態の指標が先に変化している。VOL と SEN の間では、形態指標の VOL の変化の 10 世代後に行動指標の SEN が変化していることがわかる。一方 VOL と EFF の間では、形態指標の VOL の変化の 100 世代前に行動指標の EFF が変化していることがわかる。このように 1 回の試行内でもどの指標間の関係を見るかによって形態が先か行動が先かは異なっていた。他の試

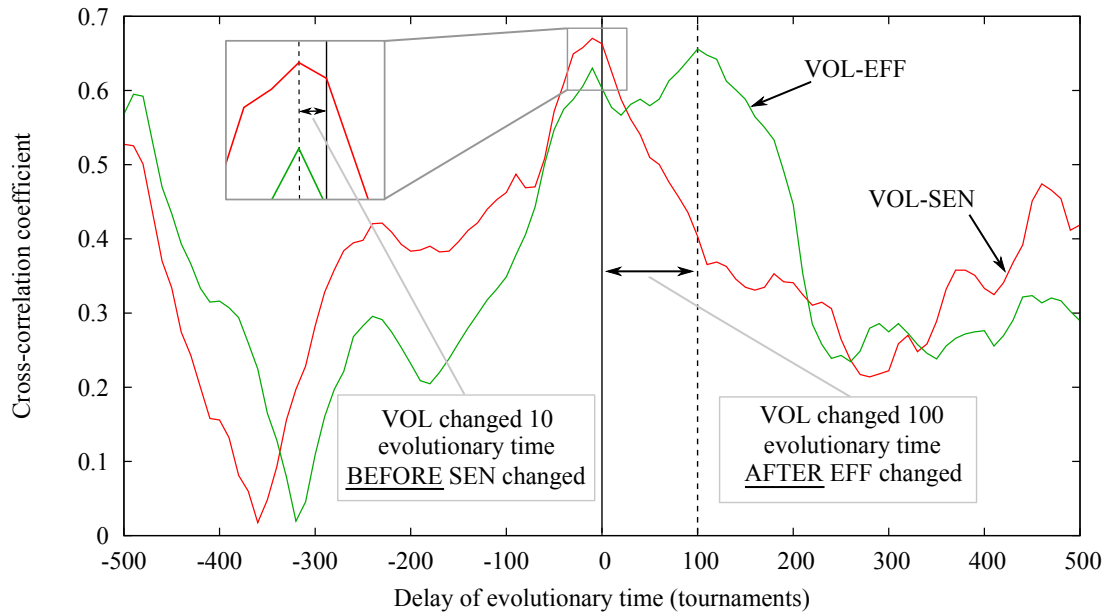


図 4.9 測定世代区間のずれを用いた相互相関係数による進化順序の分析

行においても同様の傾向が見られた。そこで、全 96 通りの測定について (図 4.10), 形態と行動どちらが先に起こるかを割合で示したのが表 4.2 である。その結果 41.6% と形態が先に変化する弱い傾向があることがわかった。また、どれだけ先に変化するかを調べた結果、平均すると 47 世代先に形態が変化していることがわかったが、ばらつきが大きかった。

表 4.2 形態と行動のどちらが先に進化するかの頻度

Morphology first	Simultaneous	Behavior first	Low coefficients
40 cases	17 cases	30 cases	9 cases
41.6%	17.7%	31.3%	9.4%

また、適応度と形態指標間、適応度と行動指標間についても同様の手法で分析を行った。その結果、平均的には適応度の変化より早く、形態指標と行動指標が変化していることがわかった。これは形態と行動が同時に変化していないために引き起こされる。戦略は形態と行動が揃って初めて成り立つため、戦略の獲得によって引き起こされる適応度の変化は形態と行動どちらかの変化のうち、遅いほうの変化と同時に起こる。つまり、形態と行動のうちで早く変化した方は、適応度変化よりも先に変化しており、これがこの結果を

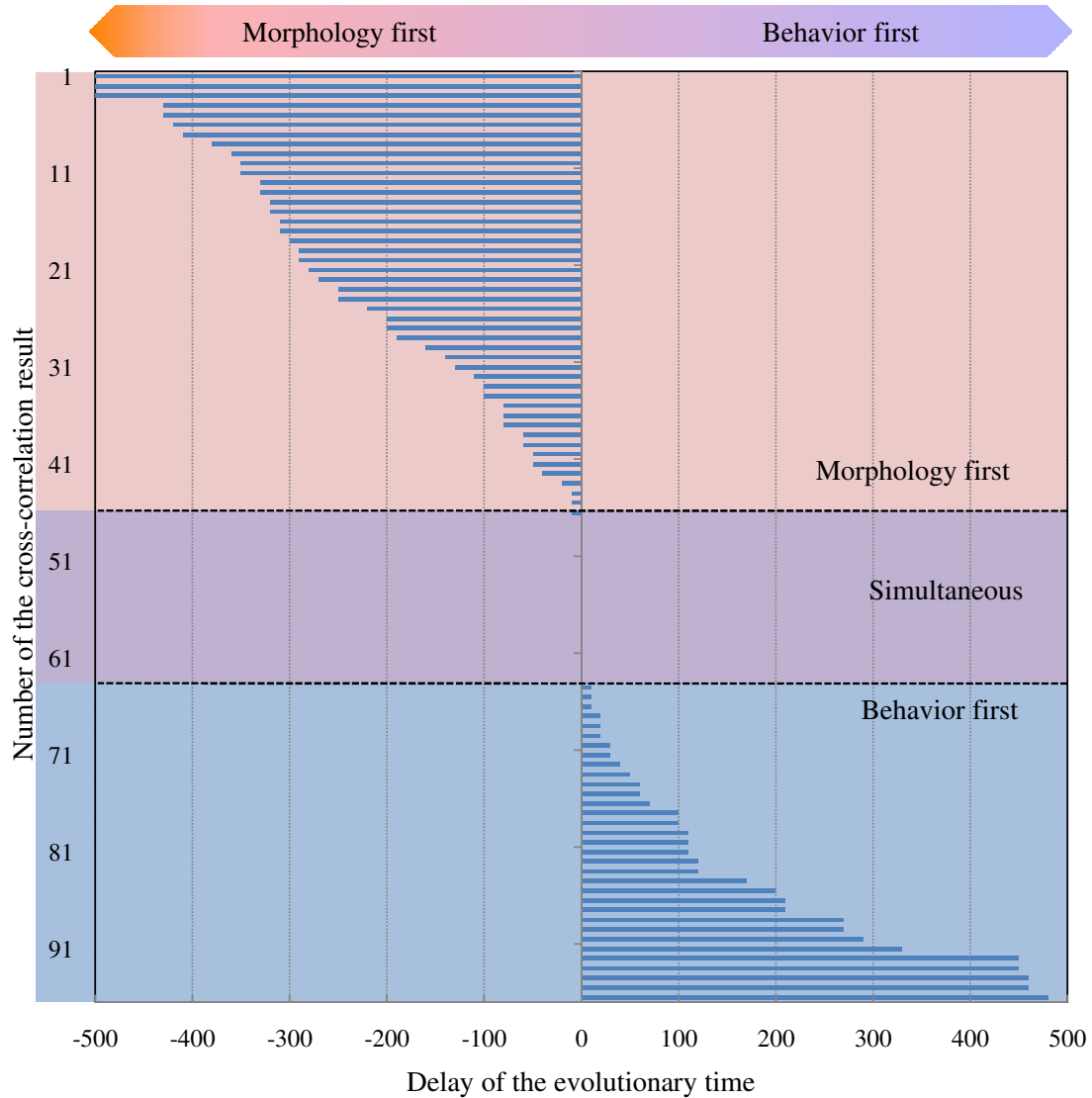


図 4.10 全測定における被食者の形態と行動の進化順序

引き起こす要因となったと考えられる。前の実験では、多くの試行で形態と行動は同時に変化していなかったことから、この推測は合理的であるといえる。

これらの結果から、強力な防衛戦略が創発する際は、まず形態が先に進化し、その後に行動が進化する傾向にあると推測することができる。

相手の戦略に対応するときの進化順序

次に被食者が強力な戦略を獲得した時に捕食者が形態と行動のどちらを先に変化させるのかを同様の手法で分析した。

まず捕食者と被食者の形態行動の同じ指標同士に対して相関係数を測定した。この際の、全試行で相関係数の組み合わせは形態指標で $4 \times 12 = 48$ 通り, 行動指標では $2 \times 12 = 24$ 通りである。捕食者に対して被食者を 10 世代ずつずらしながら計算していき, それぞれに一般に相関があるといわれる相関係数 0.4 以上である組み合わせがどの程度存在するのか, 形態指標と行動指標の両者において測定した。その結果が図 4.11 であり, 横軸に世代のずれを, 縦軸に形態, 行動それぞれの組み合わせの中で相関係数が 0.4 以上であった割合を示す。これを見ると, 行動指標間の相関係数が高い値を示した一方で, 形態指標間の相関係数で相関があるといわれる 0.4 以上を示した試行は少なかった。これは捕食者が被食者の戦略変化に対し, 自身の行動を主に変化させることで対応していることを示している。

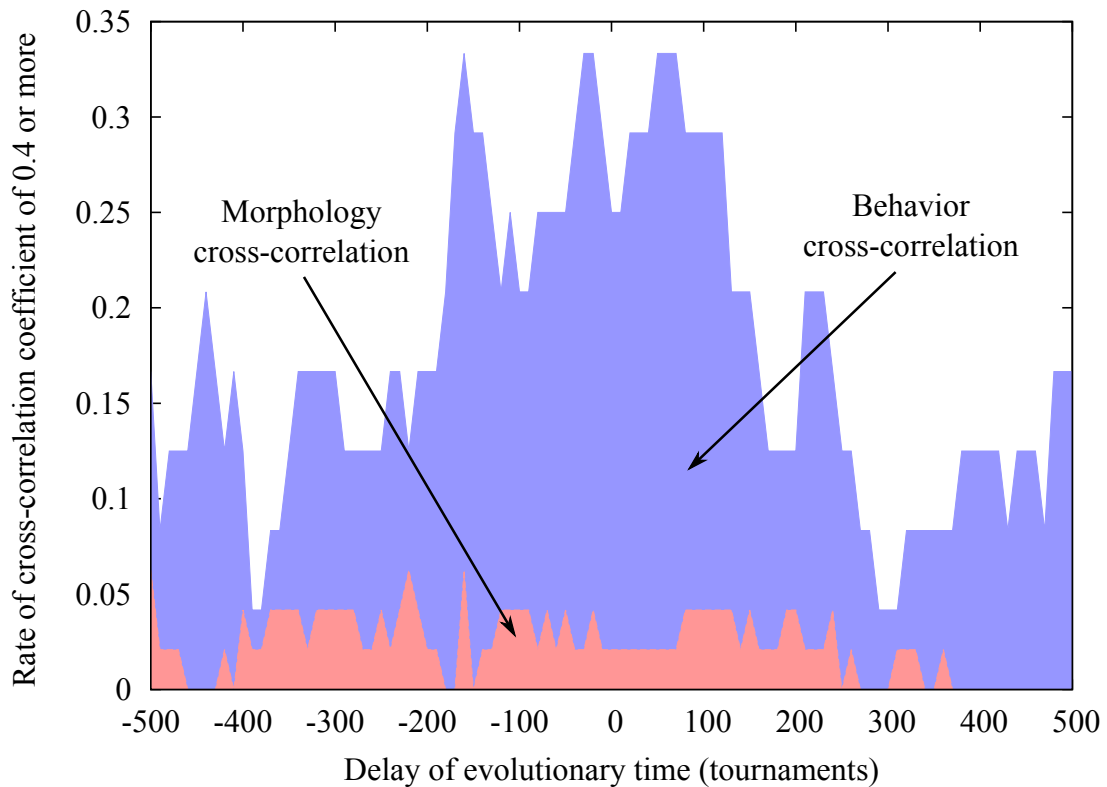


図 4.11 各世代のずれにおいて, 相関係数が 0.4 以上だった形態指標, 行動指標の割合

次に同様の手法を用いて, 捕食者についても形態と行動の進化順序の傾向を測定した(図 4.12)。全 96 通りの測定について, 形態と行動どちらが先に起こるかを確率的に示したのが表 4.3 である。これを見ると, 行動の方が形態より大きな値を示していることがわかる。しかし被食者の結果と比較すると, 試行を通して相関係数が低く 0.4 に満たない

ケースが 76% であったため, この結果のみから進化の順序は判断し難い.

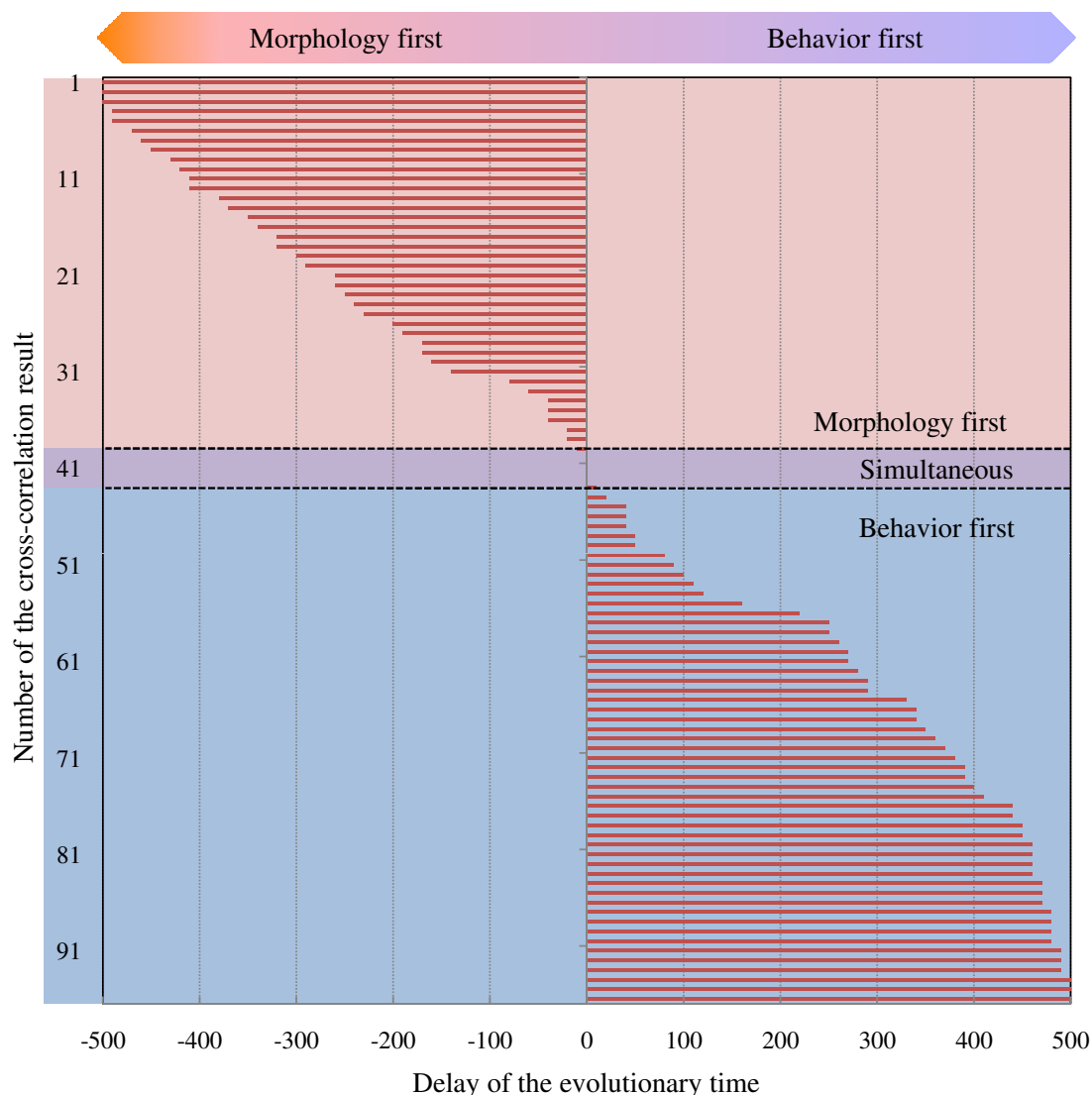


図 4.12 全測定における捕食者の形態と行動の進化順序

この分析の結果の中から相関係数が 0.4 以上の試行の平均をとると, 捕食者の形態は被食者の形態の 58 世代後に, 捕食者の行動は被食者の行動の 68 世代前に変化することがわかった. また前節の分析において, 同様に相関係数が 0.4 以上の試行の平均をとると, 被食者の形態は被食者の行動の 47 世代前に起こっていることがわかっている. これら 3 つの結果 (図 4.13) を用いることで, 捕食者の形態と行動の変化の順番と平均的な変化タイミングが推測できる. その結果, 形態の進化の捕食者と被食者との世代差 + 行動の進化の捕食者と被食者の世代差 - 被食者の形態と行動の世代差 ($58 + 68 - 47$) とすることで,

表 4.3 捕食者の進化順序の頻度

Morphology first	Simultaneous	Behavior first	Low coefficients
8 cases	1 case	14 cases	73 cases
8.3%	1.0%	14.6%	76.0%

捕食者の行動は形態の変化の 79 世代前に起こっていると計算することができた。

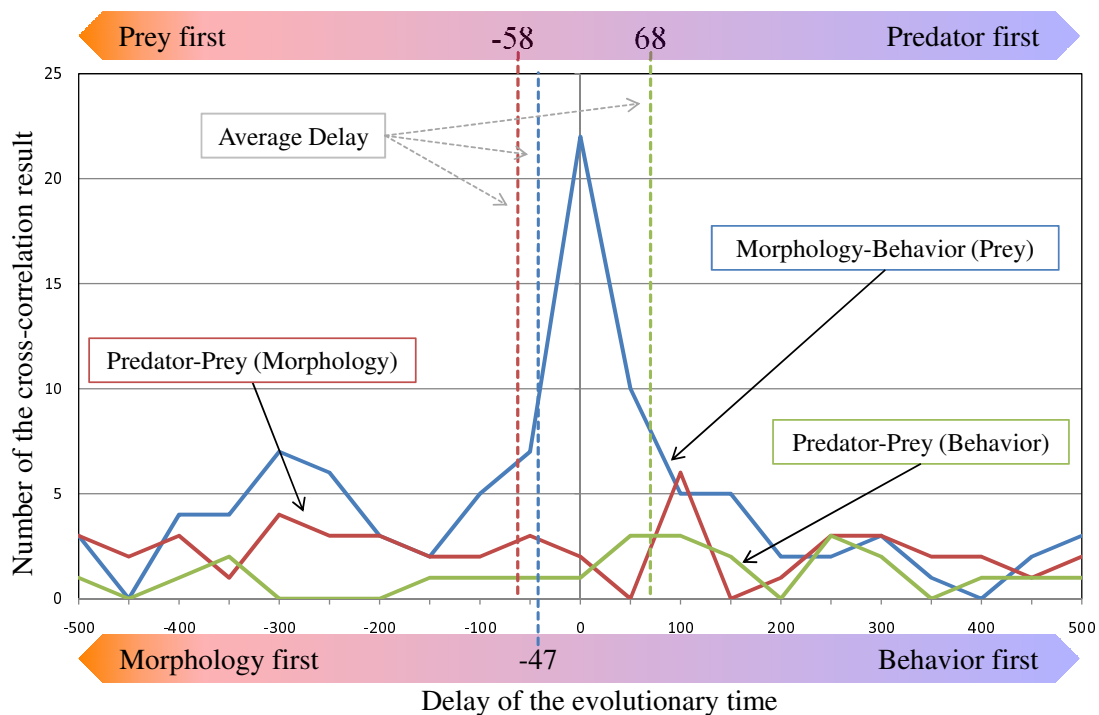


図 4.13 捕食者の形態-被食者の形態間, 捕食者の行動-被食者の行動間, 被食者の形態-被食者の行動間それぞれの進化の順序の平均世代差

これら 2 つの結果は共に, 行動が先に進化するという結果となった. このため, 相手の戦略に対応するときには, まず行動が先に進化し, その後で形態が変化する傾向にあると推測することができる.

4.3.4 捕食者被食者の戦略性能の共進化の分析

本実験で得られた適応度の変化には図 4.14, 4.16, 4.19 に示すように, いくつかの特徴的なパターンが生じている. これらをそのグラフ形状からいくつかのパターンに分類し,

適応度の変化と絶対性能の変化を比較することで、それぞれのパターンについて戦略進化のダイナミクスの特徴について分析を行った。

絶対性能の変化の測定のために、各試行に対して捕食者と被食者それぞれのマスタートーナメントを作成した。その結果、図 4.2 の例のようなマスタートーナメントマトリクスを得ることができ、図 4.15, 4.17, 4.20 のような戦略の絶対性能の変化が測定できた。

どの試行においても共通したことは、進化初期に捕食者の適応度が大きく増加していることである。捕食者は初期状態がランダムなため、被食者をうまく捕獲できない。そのため適応度は低く非常に強い進化圧がかかる。これにより捕食者の進化が起これ、被食者をうまく捕獲する戦略が生まれ適応度が増加し、それに従って被食者の適応度の減少が起こったと考えられる。その後いくつかの試行において、被食者の適応度が増加し、それに伴って捕食者の適応度が減少した。これは、進化した捕食者からうまく逃れる戦略を被食者が獲得したことによるものと考えられる。

強力な戦略が創発した時

図 4.14 で示すような適応度の推移は 11 試行で確認できた。4000 世代から 5000 世代にかけて、被食者の適応度が大きく増加し、それに伴って捕食者の適応度は大きく減少した。一方、図 4.15 で示されるマスタートーナメントから得られる絶対性能の変化を見ると被食者は適応度変化に同期しているが、捕食者は適応度の減少時も絶対性能は減少していない。これらの試行では、被食者が強力な戦略を獲得し、その戦略が試行終了まで維持されていた。この結果は相手が強力な戦略を獲得し、自身の適応度が減少している状態でも戦略の性能自体は悪くならず性能を維持していることを示している。

戦略が創発した後、消滅したとき

図 4.16 で示すような適応度の推移は 2 試行で確認できた。初期に捕食者の適応度がまず上昇し、その後、7000 世代付近で被食者の適応度が増加したことに伴って、その適応度は減少した。しかし、その後 8000 世代を過ぎると被食者の適応度は減少し、再び捕食者の適応度が増加していることがわかる。図 4.17 で示されるマスタートーナメントから得られる絶対性能の変化を見ると被食者は適応度の変化と同期し、一度絶対性能が大きく増加し、その後減少している。一方捕食者の絶対性能は、適応度の変化に同期しておらず、被食者の絶対性能が大きく増加したときも大きな減少が起こることはなかった。

この結果は、被食者に一時的に強力な戦略が創発しその後何らかの原因でその戦略が失われたことを示している。一方捕食者は、被食者の戦略変化に対し、適応度上は適応度が下がっているが、実際はその戦略の性能は維持された状態であることを示している。シ

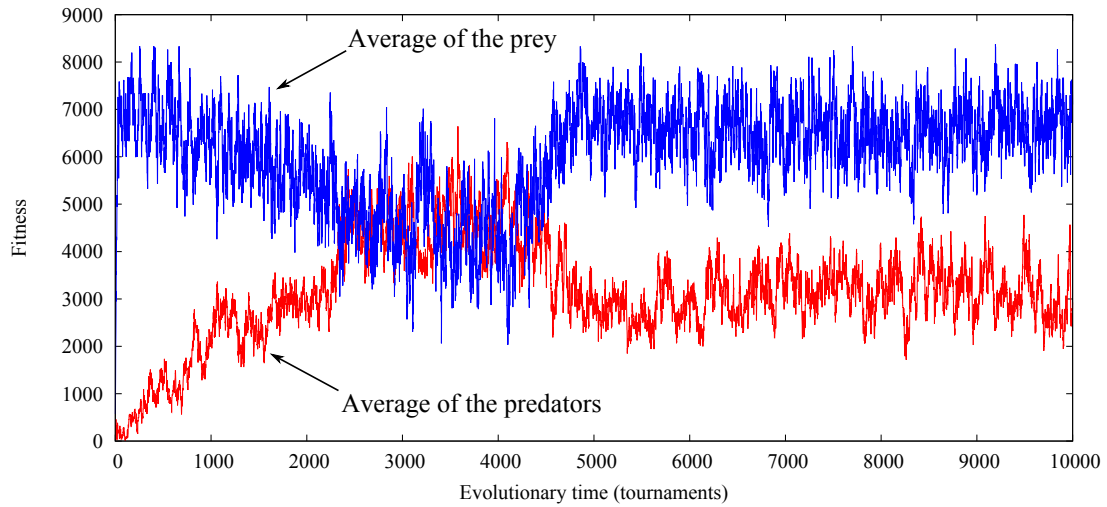


図 4.14 強力な戦略が創発した被食者と, それに対する捕食者の適応度変化

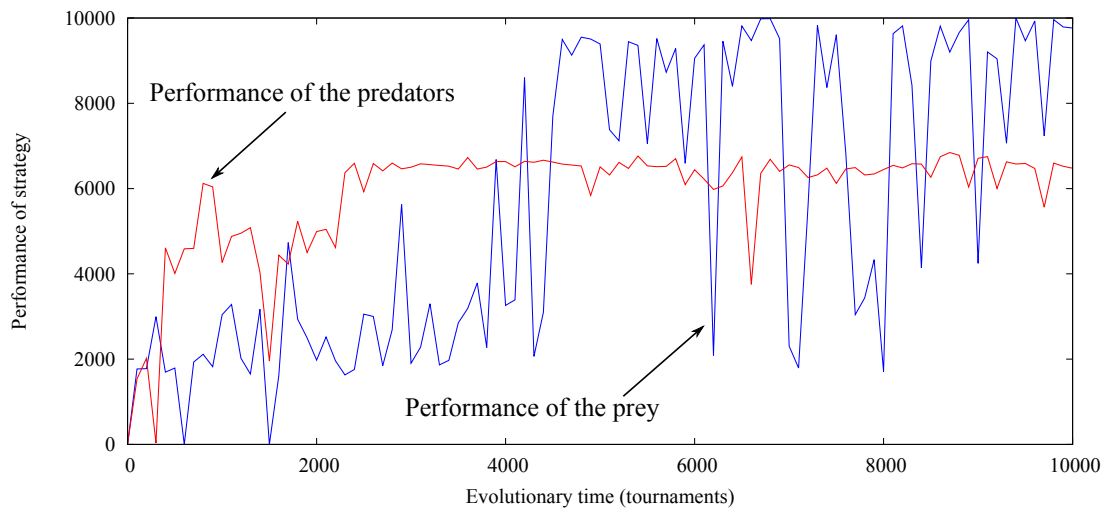


図 4.15 強力な戦略が創発した被食者と, それに対する捕食者の性能の変化

ミュレーションを実際に観察してみると被食者は 7000 世代あたりで Tower 戦略を獲得していたことがわかった。しかし, この Tower 戦略の形態は非常に不安定なものであり, 8000 世代では試行開始時点で頻繁に倒れてしまい捕食者に捕獲されてしまっていた (図 4.18)。これは, この試行で相手の戦略進化に関わらない戦略の創発とその後の戦略の消滅が起こったことを示している。

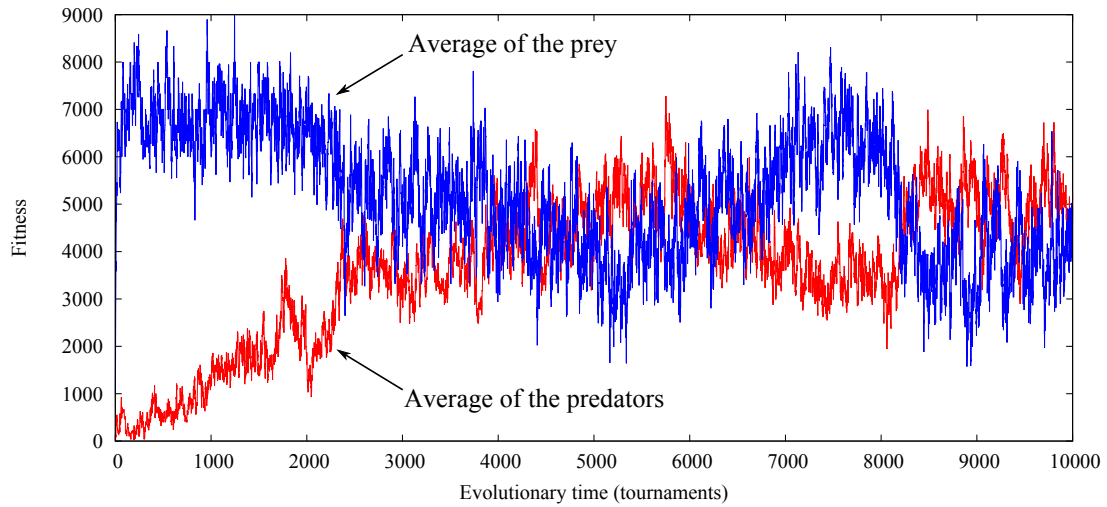


図 4.16 戦略が創発した後消滅した被食者と, それに対する捕食者の適応度変化

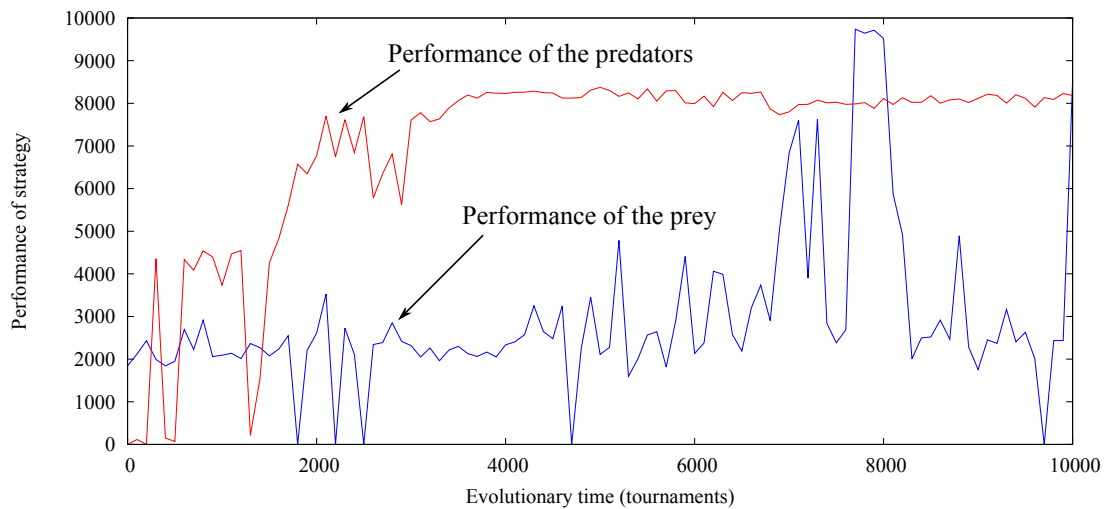


図 4.17 戦略が創発した後消滅した被食者と, それに対する捕食者の性能の変化

戦略が創発しなかったとき

全 30 試行中 17 試行において, 図 4.19 のような適応度の推移を得た. 進化初期に捕食者に大きな変動があった後は適応度には大きな変化は見られなかった. また, 図 4.20 が示すスタートーナメントから得られた絶対性能の変化を見ると, 被食者捕食者双方とも有力な戦略を得ることができていないことがわかる. しかし図 4.20 を見ると, 3000 世代から 6000 世代にかけては捕食者の, 7000 世代から 9000 世代にかけては被食者の戦略の

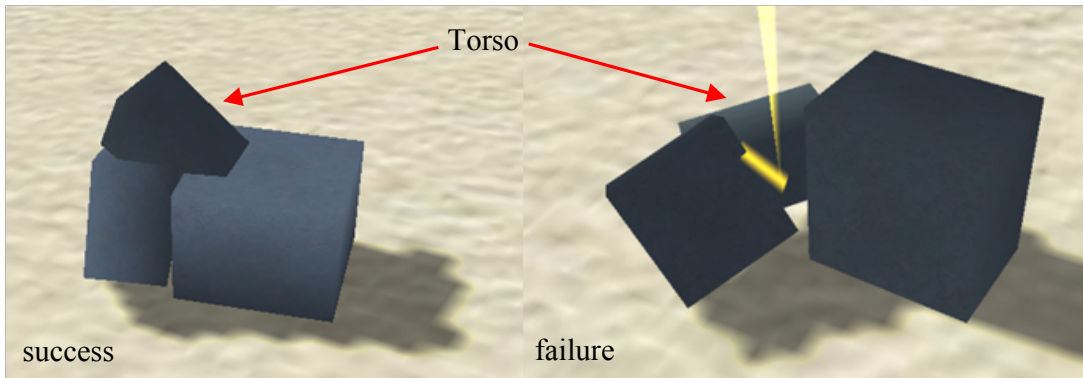


図 4.18 7000 世代ごろの落下した後直立し成功した Tower 戦略（左）と、8000 世代ごろの落下した後転倒し失敗した Tower 戦略

絶対性能がわずかながら向上しているのが確認できる。

これは捕食者被食者ともに有力な戦略を得ることができず、互いの戦略が拮抗したまま探索を続けている状態であるとみなすことができる。適応度からはその変化を観察できないが、性能を互いに少しずつ向上させていると考えられる。

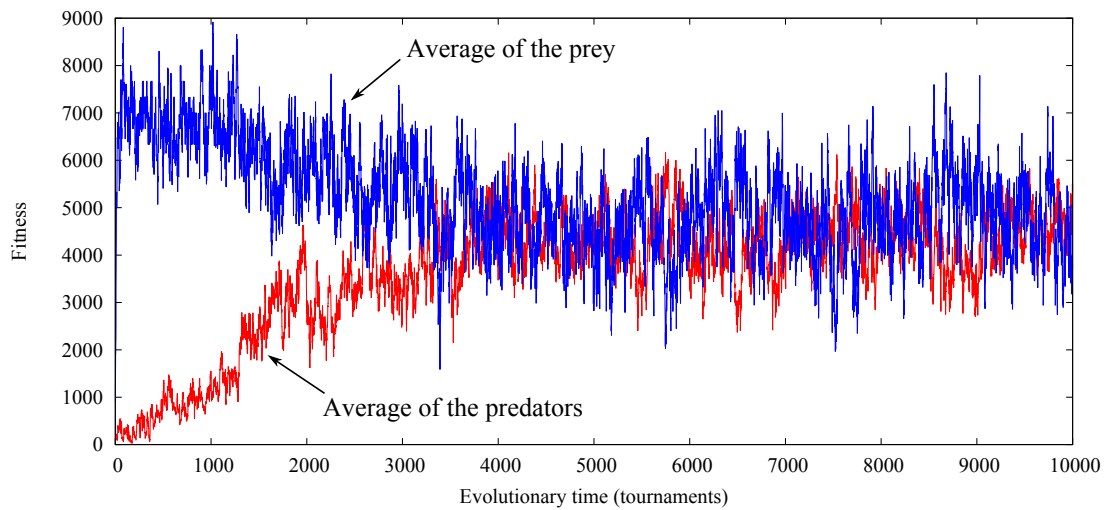


図 4.19 戦略が創発しなかったときの捕食者と被食者の適応度変化

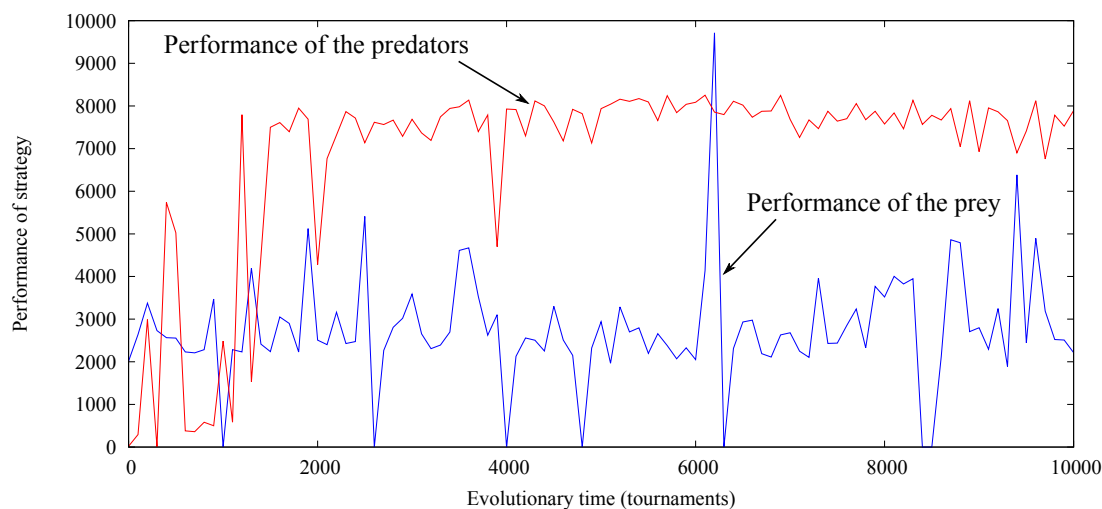


図 4.20 戦略が創発しなかったときの捕食者と被食者の性能の変化

4.4 議論

4.4.1 捕食者-被食者間共進化

本実験の進化序盤において観察された、捕食者進化の後にそれに応じて被食者が進化するという挙動は、典型的な共進化パターンであり、捕食者-被食者間共進化が起きていると考えられる。また戦略の拮抗、創発、維持、消滅といった戦略変化のメカニズムを観察することができた。これらの結果は相対的な適応度変化からは観察できず、戦略の性能変化を測定することによって可能となった。このような変化が捕食者-被食者共進化の枠組みの中で起こったということは、実際の自然界での生物の戦略変化の一因が捕食-被食相互作用内の共進化にあることを示唆している。

本実験の結果で注目すべきは、他種の戦略の進化に対応して、自身の戦略が進化するという現象が頻繁に観察されたことである。この際、適応度は相対的指標のために相手の戦略に応じて増減するが、戦略自体はその性能は低下せずに維持できていた。これは本実験において、2つの進化する集団が、お互いに複雑度を増加させていながら進化が交互に進行していく、典型的な共進化ダイナミクスである「軍拡競争」が生じていたことを示唆している。自然界の捕食-被食相互作用内でもこのような共進化メカニズムを繰り返しながら常に捕食者、被食者の戦略が発展し続けていると推測できる。

4.4.2 形態-行動間共進化

新たな戦略が生まれる時はまず形態が変化し, 次に行動が変化する弱い傾向があった。これは本実験において分析で用いた防御戦略の特徴に原因があると考えられる。防御戦略はその形態によって捕獲されないように進化した戦略である。形態が戦略に与える影響は大きく, 防御戦略を持つ個体は戦略に適した形態を突然変異によって獲得することで生まれると推測できる。一方で行動が戦略に与える影響は小さい。そのため行動は集団内で防御戦略の形態が広まった後で, それに適した行動を後から獲得したと考えられる。

また, 相手の新しい戦略に対応する際にまず行動を変化させて対応する傾向があった。これは形態と行動の変化の大きさの差に起因すると考えられる。形態の変化は非常に大きいものであり, わずかな変化でも戦略に大きな影響が生じる。例えばエージェントの移動に関わる重要なパーツが1つなくなる, 接続している角度が変化するなどの変化で, そのエージェントは移動する能力を失ってしまうことが多い。一方で行動の変化は小さな変化であり, わずかな変化では, 戦略に大きな影響が生じることは少ない。そのため, 行動の変化は今までの戦略を維持したまま, 戦略の微妙な調整が可能であると考えられる。

4.4.3 非対称性が共進化に与える影響

本項では, このような捕食者被食者間のレベル, 形態行動間のレベルで同士に起こる共進化のダイナミクスの複雑さの一部が捕食被食間, 形態行動間の非対称な特性によって発生しうるであろうことを議論する。このような非対称性は, 本研究のモデルに特異なものではなく, 実際の自然界の関係についても普遍的にいえる [1] ものである。

集団レベル (捕食者-被食者間) の非対称性による影響

捕食者は本実験において被食者を捕獲するために, 獲物を検知し, その方向に回転し, 接近し, 被食者の胴体部分に接触する, といったような手順を実行しなければならない。これらの行動を成功させるためには, 捕食者と被食者の形質は全く同じ法則に基づいて構成されていることを踏まえると, 被食者と比較してより高速な移動と素早い方向転換を実現する必要がある。対照的に, 被食者は一方向に移動するような単純な戦略でさえ, それを獲得した場合捕食者に対して非常に優位に立つ。このため, 一般的に捕食者集団にかかる選択圧は被食者集団にかかるものよりも強くなるといえる。

本研究で観察された「軍拡競争」において, 必要な戦略の難しさの非対称性によって,

捕食者が被食者より先に進化するという現象が生じることが示された。これは、両方の集団がランダムに選択された進化の初期段階は、捕食者の方により強く選択圧が作用することに起因すると推測される。被食者は、捕食者の効率的な戦略が進化によって生じて初めて、自身の戦略をそれに対応するように進化させた。初期段階から続く典型的な進化のシナリオは、他の集団の直前の戦略の向上に対応するために現在の戦略を改善するという繰り返しで構成されるステップバイステップの進化であると考えられる。また、本実験では、捕食者が良い戦略を見つけたり、戦略を改善したりするためにかかった時間が、被食者のそれよりも長くなる傾向にあることが実験によって示されている。これもまた、捕食者と被食者のタスクの難易度の差という非対称性に起因していると推定される。

個体レベル（形質-行動間）の非対称性による影響

これまでの共進化実験での結果や観察による経験に基づいた知見として、形態と行動の進化による変化を比較すると、形態の変化（たとえば、脚パーツの喪失や増加）が戦略の急激な変化をもたらす傾向が強いということが分かっている。これが正しいとすれば、最適化問題という文脈において、進化における形態の進化という因子は、グローバルな探索に対応しており、行動の進化という因子はローカルな探索に対応していると考えられる。つまり形態の進化は、膠着状態から脱却するための原動力となる可能性を持っており、対照的に行動の進化は現在の戦略のパフォーマンスを調整する役割を担っている。

この仮説は実験の結果とよく一致している。被食者の戦略の進化においては、その形態によって特徴づけられるような効果的な防御戦略の出現は、通常急激な適応度の増加を伴って観察された。一方で、捕食者戦略は新奇な形態が、行動の多様性が緩やかに増加した後で出現し、それは穏やかな適応度の増加を伴っていたことが観察された。しかし、新奇な被食者の戦略の出現に対応するときに関しては、行動の進化は形態の進化と比較して、大きな役割を果たしていた。

これらの結果はさらに形態と行動の共進化のための仮説として一般化することができる。他の種の戦略進化とは関係ない独立な戦略の進化において、形態の進化は行動の進化より先に起こり、反対に他の種の新奇な戦略の進化に応答するような進化の場合には、行動の進化が形態の進化に先に生じるというものである。そして、前述した進化順序に着目した分析の結果は、この仮説を補強するものとなっている。

4.5 まとめ

本章では, 三次元仮想物理環境下における捕食被食関係に基づいた戦略の共進化に焦点を合わせ, それを捕食-被食間, 形態-行動間の二重の共進化によるものと位置づけ, ダイナミクスの解明を目的とした研究を行った. 初めに, 前章で用いたモデルを用いて捕食者と被食者の共進化実験を行い, 形態と行動それぞれの進化指標を定義し, 形質特徴空間上での進化の軌跡を追跡した. その結果, 捕食者の進化, 被食者の進化, それに応答するような捕食者の進化, といった順序で生じる共進化ダイナミクスが観察され, また, 適応度変化では観察できなかった, 被食者の強力な戦略に応答するような捕食者の進化が観察できた. これらの順序の違いは複雑な戦略を求められる捕食者と単純な戦略でも強力な被食者, という種間同士の非対称性に基づくものだと考えられる. 加えて, 形質特徴空間上において戦略によって形態が先に進化する場合, 行動が先に進化する場合といった戦略進化の際の形態行動間の順番の違いが観察された.

次にこの形態と行動の進化順序の違いが何に起因するものか, 形態, 行動の定量的な進化指標間での相互相関係数に基づく遅延時間推定の考え方をを用いた分析を行った. その結果, 他種に依存して起こらない独立的な戦略進化は形態が先行し, 他種の戦略に応答するための進化では行動が先行して進化する傾向が示された. これらは形態と行動の非対称性に基づく結果であり, 形態はその戦略に占める影響の大きさからグローバルな探索を, 行動はローカルな探索による微調整を担っていると考えられる.

また, マスタートーナメントマトリクスを用いた戦略の性能分析を行い, たとえ他種の良い戦略進化によって適応度が減少したとしても, 戦略の性能そのものは変化していないこと, 拮抗している状態でも性能は向上する傾向にあることが示された. これは捕食者と被食者の戦略の共進化がお互いに複雑度を増加させていながら進化が交互に進行していく, 典型的な共進化ダイナミクスである「軍拡競争」によって発展していることを示唆している.

本章で明らかとなった共進化のこれらのダイナミクスは, 仮想生物のみならず実際の自然界での捕食者と被食者の戦略進化においても適用可能であることが考えられる. また本章の分析から得られた知見は, 第二部で扱う集団サイズが同時に変化する形質進化と個体群動態のダイナミクスを取り扱うようなモデルにおいても共通であり, その議論の際に有効に利用できると思われる.

第II部

多対多の捕食被食関係に基づく 形質進化と個体群動態の 相互作用ダイナミクス

第5章

背景と目的

5.1 Eco-evolutionary feedback

生物の形質進化と生態系の動態（特に個体群動態）のメカニズムは生態系を構成する上で重要な要素であるが、これまで、形質進化のダイナミクスと個体群動態のダイナミクスが互いに与えあう影響は非対称的であると考えられてきた。形質進化は個体群動態などの環境からの影響を受けることで生じるが、一方でその時間スケールは短期的な個体群動態に影響を与えるには長すぎると推定されていた [52]。このため従来の生態学におけるほとんどのモデルでは、時間スケールの異なる両者は分離され、個体群動態における同種及び異種の進化的な変化の影響は無視されてきた [20]。

しかし近年の研究で、太平洋タラやグッピーなどの成熟の速度と捕食圧力の関係 [50, 42] などにおいて、個体群動態に近いタイムスケールで生じる進化の例がいくつか報告されている。そこで、従来の仮定を覆すような、自然系における典型的な個体群動態のタイムスケールに匹敵する“迅速な進化”が生じているのではないかと近年の研究で考えられるようになった。ただし、形質が“急速であると考えられる進化”によって個体群動態に影響を与えるだけでは迅速な進化としては十分でないと考えられており、現在進行中の個体群動態の方向性を変化させるような表現型の進化が十分急速に生じたときのみが、この文脈における“迅速な進化”であるといわれている [19]。このような迅速な進化の例として、Yoshida らは実験室環境下において、捕食者（ワムシ）の密度の振動に応じた被食者（クロレラ）の進化が捕食者と被食者の振動のサイクルの期間と位相関係に影響を与えることを示した [63]。これらの研究によって、これまで研究者によって定義されていた進化の時間の概念 [55] は急速に変化している [49, 13]。この中でも Hairston が最も極端な定義をしており、迅速な進化は同時に生態系の変化に対しても測定可能な影響を持っているとして

いる [19]. この定義によると, 降雨量の変動に応じて進化するダーウィンフィンチの例では, その進化的な変化は生態系の変化よりも 2.2 倍迅速であったと推定されている [18].

研究の進展に伴い, 多くの研究者が迅速な進化が個体群動態の過程内で発生した場合, これまでの生態学的な予測を大幅に変更することが可能であると考えられるようになった [17]. 個体群動態が進化に及ぼす影響に加えて, 進化が個体群動態に及ぼす影響を考慮すると, 個体群動態の相互作用が生物の形質進化による変化を促進しその形質進化が個体群動態の相互作用に作用する, とした形質進化と個体群動態の相互作用によるフィードバックのサイクルが生じることが考えられる. このフィードバックのサイクルは eco-evolutionary feedback (loop) [32, 48] や ecogenetic feedback [58, 31] と呼ばれている. Bull らはリソースとなるバクテリアが継続的に流入するような培養装置の環境において, 増殖の速度が速いウイルスと, 増殖速度は遅いが高い競争的能力を持つバクテリアの間がリソースの密度によってどちらが優位になるかの切り替わりが存在し, それがりソースの密度に大きな影響を与えるというフィードバックが存在することを示した [7]. また, Kerr らはバクテリア-ファージ間の捕食-被食メタ個体群において, 被食者であるバクテリアの移住に基づく個体密度と, 捕食者であるファージのバクテリアを死滅させる形質とそうでない形質との間でフィードバックが存在することを示した [30]. 近年では, Kasada らが実験室環境及び数理モデル上の捕食者と被食者 (ワムシとクロレラ) について, クロレラのワムシからの捕食に対する防御能力と競争的な増殖のための能力という異なった形質のトレードオフによって, このようなフィードバックを生み出すことを示した [29].

しかし, これらのフィードバックを解明することは容易ではなく, 依然多くの疑問が残っており, 最も基本的なフィードバックの役割の重要性もはっきりと解明されているわけではない. フィードバックの役割を解明するためには, 長期の野外調査および実験的アプローチを含む広範囲な研究が必要なことから, 非常に困難な課題だといわれており [52], そのための研究は始まったばかりである.

5.2 三次元仮想物理環境への導入

しかし, 三次元仮想物理環境下での人工生命的なアプローチを用いることで, このような個体群動態と形質進化の相互作用を解明することができる可能性がある. 近年の計算機の性能の大幅な向上により, 三次元仮想物理環境下で多数の仮想生物を同時にシミュレーションできるようになりつつある. このため, この環境下で多数の仮想生物をシミュレートし, 生態系を構築する試みがいくつかなされており [38, 75, 44], この環境下でも個体

群動態と形質進化を同時に取り扱うことが可能になってきた。

このような個体群動態と形質進化の相互作用は，第一部で用いた三次元仮想物理環境下での捕食被食相互作用モデルに直接導入することが可能である。このモデルを含め，これまでに述べてきた従来の仮想生物研究の多くは固定された集団サイズを用い，仮想生物の適応度を次世代生成の際に選択される確率として表現してきた。仮想生物の適応度を次世代に残すことができる子個体の個体数として扱い，各個体の適応度に応じて集団サイズを世代ごとに変化させれば，このようなモデル上でも個体群動態を容易に表現することができる。

また，これまでに述べたように，この環境下では仮想生物は他の個体との相互作用の結果として，戦略（つまり形態や行動）の特性を予想外のものに進化させることができる。これは，数理モデルに基づいたこれまでの研究 [62] のように遺伝子やパラメータで事前に明示的に定義された機能を持っているのとは異なっており，進化によって自然に機能的な形質が創発する。このため，より自然な進化が生じることとなり，eco-evolutionary feedback のダイナミクスそのものはもちろんのこと，このフィードバックで出現した戦略の具体的な機能をも同時に議論することが可能となる（図 5.1）。

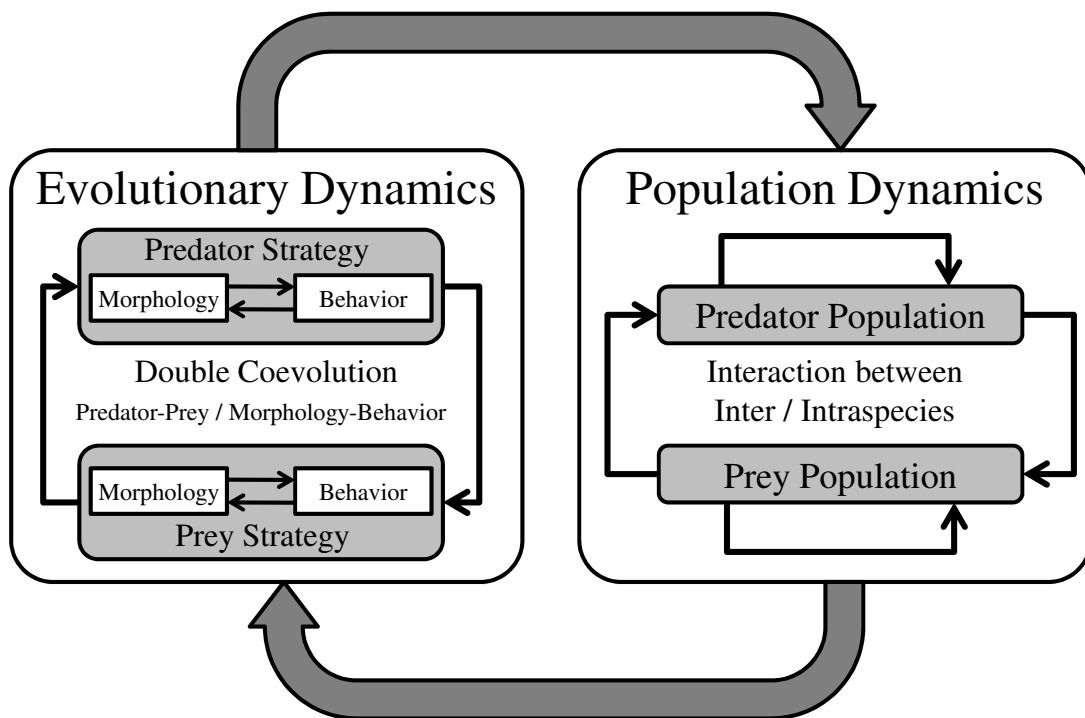


図 5.1 三次元仮想物理環境下での eco-evolutionary feedback の概念図

5.3 研究の目的

第二部での研究の目的は、構成論的なアプローチから形質進化と個体群動態の相互作用ダイナミクスの解明することである。そのために、第一部で用いたモデルを拡張して進化と個体数変化が同時に起こるモデルを構築し、捕食者と被食者の集団を相互作用させることで、仮想生物の生態系においても eco-evolutionary feedback が生じるのかどうか、そしてそれが生じる要因は何なのかについて実験し分析する [67, 24, 27, 25, 26].

本研究では特に以下の点に着目して研究を行う。

1. そもそも、この三次元仮想物理環境下での仮想生物の生態系において両者の相互作用は起こりうるのだろうか？

そのために、被食者のみが進化する単純なモデルを構築して実験を行い、個体群動態と形質進化の挙動をそれぞれ分析し、両者の関係性を議論する。

2. 遺伝的オペレータは、直接的に進化速度に影響を及ぼすことが可能である。では、実際に遺伝的オペレータはこのフィードバックにどのような影響を与えるのだろうか？

捕食者、被食者の両者が同時に進化するようなモデルを用いて遺伝的オペレータを変化させた実験を行うことで、交叉、接合、突然変異の各遺伝的オペレータが捕食者被食者それぞれの戦略進化に与える影響を分析する。

3. 形質の進化が個体群動態に影響を及ぼすならば、形質の進化を測定することで生態系の変化を予測することが可能なのではないだろうか？

そこで、生態系において重要なイベントである絶滅に焦点を合わせ、本モデルにおいて絶滅に相当する状態である絶滅寸前の状態に到るまでの時間を、形質進化の定量的な指標の変化から予測することを試みる。

第二部の構成は以下の通りである。本章において、近年注目を集めている形質進化と個体群動態の相互作用について、またそれを解明するアプローチとして三次元仮想物理環境下における仮想生物の進化モデルが有力であることを述べ、本研究の目的を示した。第6章では、第一部で用いた一対一のモデルを拡張し、個体群動態を導入する手法について述べる。第7章では進化実験によって生じたダイナミクスを、様々な手法で解析し、形質進化と個体群動態の相互作用が生じていることを示し、その要因について議論する。第8章では、遺伝的オペレータを変化させた実験を行い、ダイナミクスに与える影響を分析する。第9章では、形質進化の指標を定義し、個体群動態との関係性を示し、形質進化に

よって個体群動態の変化が予測可能かどうかを議論する.

第6章

捕食被食モデルの個体群動態を伴う 多対多モデルへの拡張

第二部における実験では，個体群動態と形質進化の相互作用を取り扱う．そこで本章では，第一部で用いた一対一のモデルを拡張し，同じ環境下における捕食者の集団と被食者の集団とでの多対多の捕食被食相互作用を構築する．また，遺伝的アルゴリズムを変更することで，シミュレーションの結果による適応度に基づいて，集団サイズの変化と形質進化が同時に起こるモデルを構築する．

6.1 シミュレーション環境とエージェント

第二部で用いるシミュレーション環境とエージェントは，第一部で用いたモデルにほぼ準じる．変更点としては，捕食者と被食者の仮想生命体が同一環境下で一体ずつ同時にシミュレートされるのではなく，捕食者と被食者の集団間での相互作用を表現するために，同時に多数のエージェントを捕食者群，被食者群として，同じ環境下で同時にシミュレーションし評価する，という点があげられる．このとき，計算されるものは適応度ではなく評価値であり，適応度はこの評価値に基づいて算出される．また，エージェントのセンサは第一部のものと同じである．これは，エージェントは同じ種の個体は一切認識せず，他の種の個体の中で，自分に最も近いエージェントのみを認識できることを意味する．ただし，集団サイズの変化による密度変化の影響を大きく反映させるために，センサの検知距離 R は第一部の実験よりも短い距離になっている．

6.2 集団サイズの変化を伴う遺伝的アルゴリズム

本実験では、捕食者被食者両方の集団がシミュレーションでの評価値に基づいて、進化と同時に集団サイズが変化する以下のような遺伝的アルゴリズム (図 6.1) を用いる。

まず、それぞれ集団サイズ N の捕食者集団、被食者集団を用意する。ただし、初期個体は連続世代モデルと同様に、実験設定によって異なる。集団サイズの変化の影響を適応度に反映するために、両集団の全個体を同時に同じ環境下でシミュレーションさせ、その結果から捕食者、被食者それぞれの評価値関数に基づいて、各個体の評価値を決定する。

各世代において、それぞれの集団の各個体 $Pa1$ は、ランダムに選択された他の個体 $Pa2$ と交配することによって、何体かの子個体を生成する機会を持っている。この際、生成される子個体の数の期待値 n は式 6.1 を用いて計算される両方の親個体の評価値 $Pa1_{fit}, Pa2_{fit}$ の和による適応度に基づいて計算される。

$$Fitness = \frac{Pa1_{fit} + Pa2_{fit}}{D}. \quad (6.1)$$

この式において、 D は子個体生成の困難さを示す係数である。 D が大きければ子個体の数の期待値は小さく、 D が大きければ期待値は大きくなる。その後、 n 体の子個体を連続世代モデルによる遺伝的アルゴリズムと同様に生成する。この操作を集団内のすべて個体に行い、その後、これによって生成された子個体すべてを次世代集団とし、現世代の集団を置き換える。これによって、シミュレーションの適応度に応じて集団が進化し、同時に適応度に応じて集団サイズが変化する。

多数の個体を扱うことが可能な本モデルであるが、それでも計算量を抑えてシミュレーションの時間を短縮する必要がある。このため、本モデルで同時にシミュレーションできるエージェントの集団サイズは、安定した個体群動態を取り扱うにはかなり少ないものとなっている。そこで本モデルにおいては、エージェントの集団サイズに上限と下限を設けることで、人口爆発を抑えるとともに、シミュレーションにおける個体の絶対数が不足していることで生じる生態系の不安定性に起因する絶滅を防ぐようにした。具体的には、次世代の生成において子個体の数が集団サイズの上限を超えた場合、子供はそれ以上生成されず、また集団サイズの下限を下回った場合、適応度に関係なく子個体がランダムに下限まで生成される。

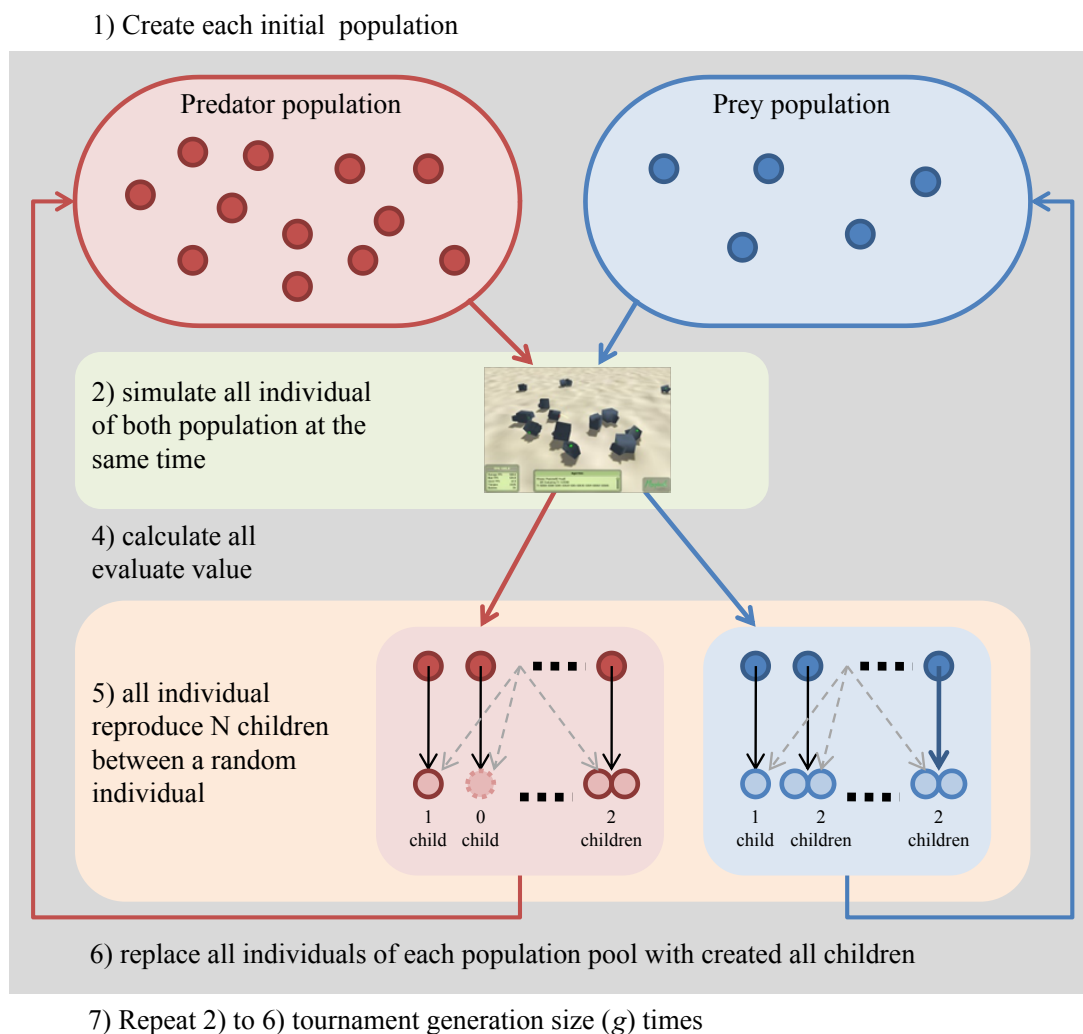


図 6.1 集団サイズの変化を伴う遺伝的アルゴリズム

6.3 評価値関数

6.3.1 評価値関数 1

第 7 章のモデルで進化と集団サイズの変化の際に用いられる捕食者と被食者の評価値を、以下のように定義する。

各捕食者の評価値は式 6.2, 6.3 によって定義される。

$$EV_{predator} = \alpha_1 \times (S_p + s_d) \tag{6.2}$$

この式において、 α_1 は、捕食者の評価値の大きさを調整する係数であり、捕食者と被食者の子個体の数を調整して系を安定させるために用いている。 S_p は現在計算している捕食者がシミュレーションの間に成功させた捕獲の回数である。また、 s_d はこの捕食者の最後の（成功しなかった）捕獲の成功率を表しており、これは式 6.3 で計算される。

$$s_d = \begin{cases} 1 - \frac{d_n}{d_0} & \left(\frac{d_n}{d_0} < 1\right) \\ 0 & \left(\frac{d_n}{d_0} \geq 1\right), \end{cases} \quad (6.3)$$

この式において、 d_n は捕食者が最後のステップで検知している被食者との距離を、 d_0 は捕食者がその被食者をシミュレーションにおいて初めて検知した際の距離を示している。つまり、捕食者は、被食者により接近できていれば、高い評価値を得ることができる。なお、1 体も捕獲できず、捕食者に接近することも出来なかった捕食者の評価値は 0 である。

つまり捕食者の評価値関数は、より多くの被食者の捕食に成功した被食者や、被食者に接近する傾向のある捕食者はより多くの評価値を得ることができるという定義になっている。

各被食者の評価値は式 6.4 によって定義される。

$$EV_{prey} = \begin{cases} \alpha_2 \times \left(1 - \frac{v}{\beta}\right) & (v < \beta \text{ and escaped}) \\ 0 & (\beta \leq v \text{ or was caught}), \end{cases} \quad (6.4)$$

この式において、 α_2 は式 6.2 における α_1 と同様、被食者の評価値の大きさを調整する係数である。また、 v はエージェントの全パーツの合計体積を示し、 β は体積を維持するために必要なコストの基準値を示している。もし、捕食者に捕獲された場合、もしくは体積の大きさが基準値を超えていた場合、評価値は 0 になる。つまり被食者の評価値関数は、捕食者からシミュレーションの終わりまで無事に逃れることの出来た被食者が、体の維持に必要なコストに基づいた評価値を得ることができるという定義になっている。

6.3.2 評価値関数 2

第 8 章と第 9 章のモデルで用いられる捕食者と被食者の評価値を、以下のように定義する。

各捕食者の評価値は式 6.5, 6.6 によって定義される。この評価関数では、捕食者も被食者も同時に進化させるため、両者を同じ条件にする必要がある。そのため、評価値関数

1 では被食者の関数のみで取り扱っていたエージェントの体積に関するコストを捕食者の評価値関数にも導入する．その他の部分は評価値関数 1 と同様である．この式では，より多くの被食者の捕食に成功した捕食者や，被食者に接近する傾向のある捕食者が体の維持に必要なコストに基づいた評価値を得ることを意味している．

$$EV_{predator} = \begin{cases} \alpha_1 \times (S_p + s_d) \times (1 - \frac{v}{\beta_1}) & (v < \beta_1) \\ 0 & (\beta \leq v), \end{cases} \quad (6.5)$$

$$s_d = \begin{cases} 1 - \frac{d_n}{d_0} & (\frac{d_n}{d_0} < 1) \\ 0 & (\frac{d_n}{d_0} \geq 1), \end{cases} \quad (6.6)$$

各被食者の評価値は式 6.7 によって定義される．この式は，評価値関数 1 で用いられたものと同一である．

$$EV_{prey} = \begin{cases} \alpha_2 \times (1 - \frac{v}{\beta_2}) & (v < \beta_2 \text{ and escaped}) \\ 0 & (\beta_2 \leq v \text{ or was caught}), \end{cases} \quad (6.7)$$

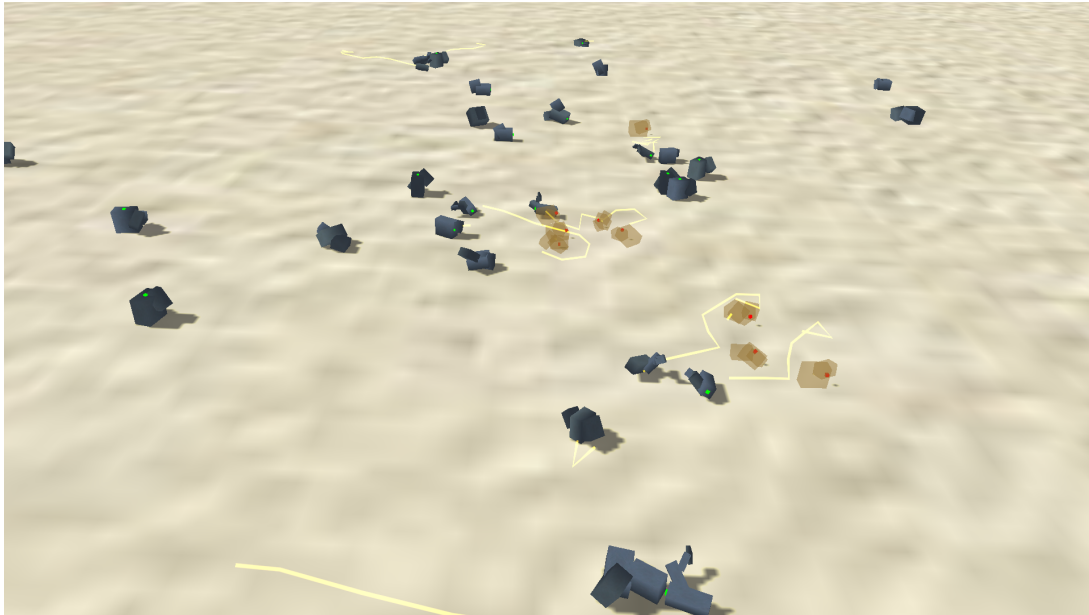


図 6.2 多対多の捕食者と被食者の相互作用

6.4 シミュレーションの設定

本章で用いる試行は第一部のものと同様に，安定化フェーズとシミュレーションフェーズの2つのフェーズに分けることができる．各世代のシミュレーションにおいて，捕食者と被食者の各集団内の全個体は，シミュレーション空間の原点から距離 C 以内の範囲にランダムに配置される．全エージェントは平面上の空中に配置されており，シミュレーションが開始された直後からの安定化フェーズにおいて，重量を受け平面へ自由落下する．彼らの挙動が安定する程度の時間が経過した後，評価のためのシミュレーションフェーズが定義された S シミュレーションステップまで継続され，その間各エージェントは平面上を自由に動き回る（図 6.2）．最終ステップ終了後に各エージェントはシミュレーションフェーズの結果から，与えられた適応度関数に従って適応度を算出する．

第7章

捕食被食関係に基づく個体群動態と形質進化の相互作用

本章では形質進化と個体群動態の相互作用を解明する実験の第一段階として、進化による基本的なダイナミクスを理解するために、被食者のみを進化させる実験を行う。まず、形質進化と個体群動態の関係性を明らかにするために、形質進化の定量的な指標を定義する。形質進化の指標の変化と集団サイズの変化についてスペクトル解析や形質特徴空間での軌跡の分析などを行い、短期間と長期間で形質進化と個体群動態の関係が異なっていることを示す。次に、形質進化と個体群動態が相互作用していると考えられる長期間でのダイナミクスについて、選択圧と集団サイズの間を形質の分散から測定することで、集団サイズの変化が選択圧を変化させていることを示す。これらの結果を踏まえ、短期間と長期間でそれぞれどのようなダイナミクスが生じているのかを推定し、どのような要因でこれらのダイナミクスが生じているのかについて議論する。

7.1 実験設定

本実験では、被食者のみを進化させて捕食者を進化させない。そのために、まず事前に予備実験として第一部の予備実験と同様に、進化しないランダムな被食者の集団と進化する捕食者の集団を対戦させることで、捕獲に成功する捕食者の集団を作成した。この良い戦略を持った捕食者集団とランダムな被食者集団をそれぞれ初期個体として、進化実験を行った。なお、本実験において各パラメータの値は表 7.1 のものを用いた。

表 7.1 パラメータセット 3

交叉率 (捕食者/被食者)	R_c	0.0 / 0.1
接合率 (捕食者/被食者)	R_g	0.0 / 0.1
突然変異率 (捕食者/被食者)	R_m	0.0 / 0.1
世代数	g	1000
シミュレーションステップ数	t	100000
センサ検知距離	R	300
初期配置半径	C	1500
捕食者の集団サイズの上限	$P1_{max}$	50
捕食者の集団サイズの下限	$P1_{min}$	5
被食者の集団サイズの上限	$P2_{max}$	50
被食者の集団サイズの下限	$P2_{min}$	5
捕食者の初期集団サイズ	$P1_0$	25
被食者の初期集団サイズ	$P2_0$	25
捕食者の評価値調整係数	α_1	10000
被食者の評価値調整係数	α_2	10000
体積の基準値	β	50
子個体生成の係数 D (捕食者/被食者)	D	6000 / 6000
生成する子個体数の上限	M	3

7.2 実験結果

以上の設定を用いて、10回の進化実験を行った。その結果すべての試行において、似たような集団サイズの変動が観察された。

7.2.1 基本的な集団サイズと評価値の変化

図 7.1, 7.2 はそれぞれ、捕食者と被食者の典型的な集団サイズの変化と、集団の平均評価値の変動を示したグラフである。赤線と青線は、それぞれ捕食者と被食者に対応している。

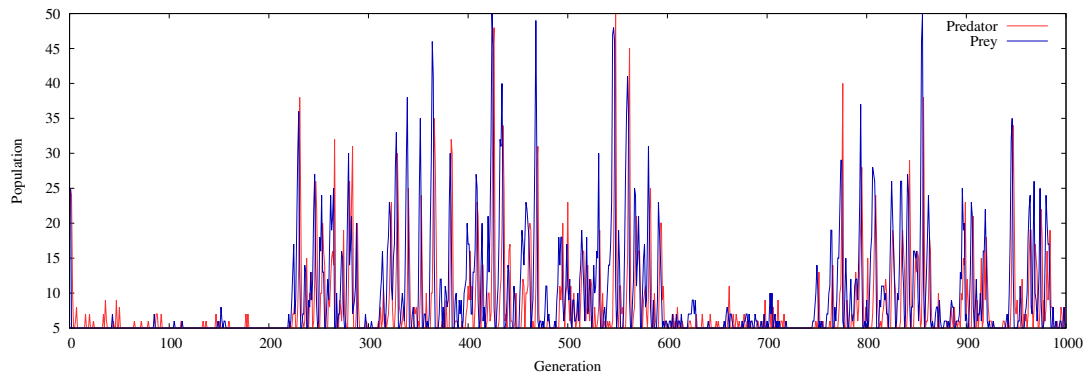


図 7.1 捕食者と被食者の集団サイズ

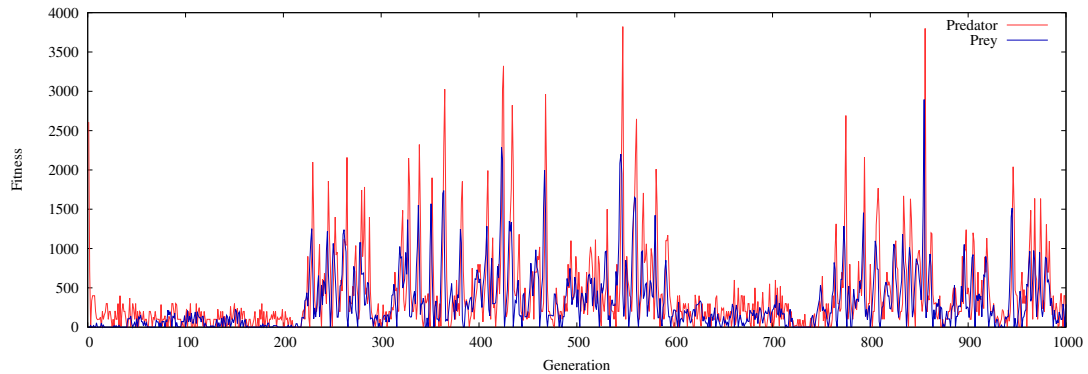


図 7.2 捕食者と被食者の平均評価値

進化の初期段階において、捕食者、被食者両方の集団サイズは非常に小さい状態だった。その後、250 世代目に近い世代において両者の集団サイズが突然増加し、大きく変動を始めた。このとき、被食者の集団サイズの変化のほうが、捕食者の集団サイズの変化よりも大きかった。その後、600 世代前後において、両者の集団サイズは非常に小さくなり、進化の初期段階とよく似た状態になった。最終的に、750 世代付近において、両者の集団サイズは再び増加し、大きく変動した。これが示すように、個体群動態の2つの異なるパターンが交互に発生していることがわかる。また、平均評価値の推移についても、集団サイズの変化とほぼ同じように変化しており、両者が同期していることがわかる。なお平均評価値の変化は捕食者の方が被食者の変化よりも大きかった。

7.2.2 個体群動態と形質進化のダイナミクス

個体群動態と形質進化のダイナミクスを分析するにあたって、形質進化の推移を定量的に表す指標が必要である。本実験では、定量的指標として、ある仮想生命の全パーツの合計体積をその個体の進化指標と定義し集団の平均体積を分析することで、集団全体の進化を追跡した。

短期間におけるダイナミクス

まず、短時間で起こっている集団サイズ変化と形質進化のダイナミクスを分析するために、300世代から400世代の間の集団サイズと被食者の平均体積の変動に焦点を合わせる。図7.3では、赤の実線は捕食者の集団サイズを、青の実線は被食者の集団サイズを、青の点線は被食者の平均体積をそれぞれ示している。このグラフにおいて、捕食者の集団サイズと被食者の集団サイズは明らかに周期的に増減を繰り返していることがわかる。また、被食者の集団サイズの変化は捕食者の集団サイズの変動に先行して生じており、時間遅延推定法 (TDE) による分析によって、被食者の約2世代後に捕食者が変化していることがわかった。一方で、被食者の平均体積には、集団サイズとの明確な連動は観察できなかった。

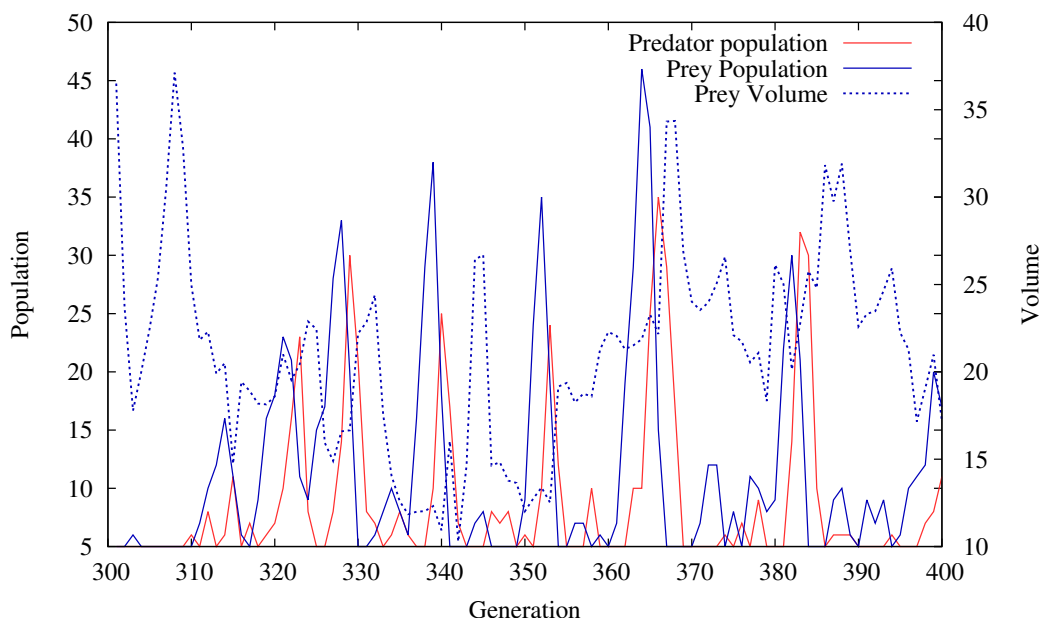


図7.3 300世代から400世代における集団サイズと被食者の平均体積

長期間におけるダイナミクス

次に長期間におけるダイナミクスに焦点を合わせる．前述した短期間での変動の影響を考慮し，これを減衰させるために，30世代の区間移動平均を用いて分析を行った．図7.4が示すように，短期間のダイナミクスとは異なり，捕食者と被食者の集団サイズの変化がほぼ同時に起こっていた．両者の集団サイズは0世代から200世代，600世代から750世代の間では非常に小さく，それ以外の世代，200世代から600世代，750世代から1000世代では大きくなっていた．一方で，被食者の集団サイズが増加したときには，被食者の平均体積は同時に減少し，集団サイズが減少したときには，平均体積は同時に増加した．

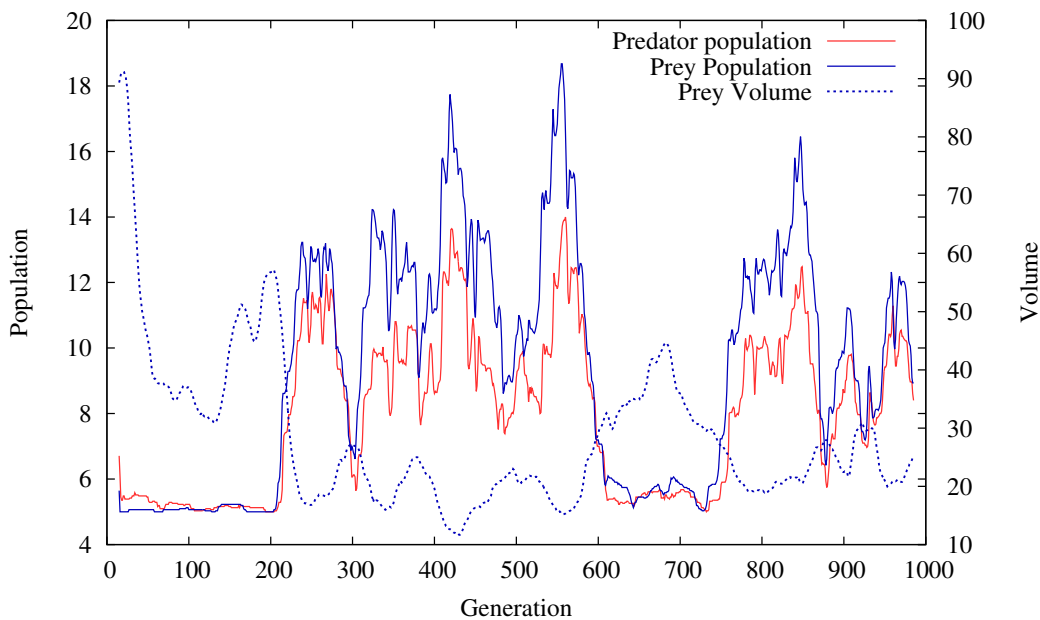


図7.4 30世代の区間移動平均をとった集団サイズと被食者の平均体積

スペクトル分析

被食者の集団サイズと平均体積のスペクトル分析を用いることで，個体群動態と形質進化を前述のような短期間のダイナミクスと長期間のダイナミクスに分離することが可能である．図7.5において，緑線は被食者の平均体積を，赤線は被食者の集団サイズの周波数スペクトルを表している．これを見ると，周波数スペクトルは周波数が1世代から25世代の時と，25世代から1000世代のときの2つの部分でそれぞれ挙動が異なっていることがわかる．低周波数の領域（1世代から25世代）では，集団サイズと平均体積の両方の

振幅が大きく、同じような挙動を示している。これは、長期的なダイナミクスにおいて集団サイズの変化と形質進化の間に何らかの相互作用が存在していることを示唆している。対照的に、高周波数の領域（25 世代から 1000）では集団サイズの振幅のみが大きく、平均体積の振幅は小さい。これは短期的なダイナミクスにおいて、集団サイズの変化と形質進化の間で相互作用がほとんど起こっていないことを示唆している。つまり、本モデルにおいて一般的には、短期的なダイナミクスでは、個体群動態と形質進化の間で相互作用は存在しておらず、長期的なダイナミクスにおいて両者の相互作用が存在していると考えられる。

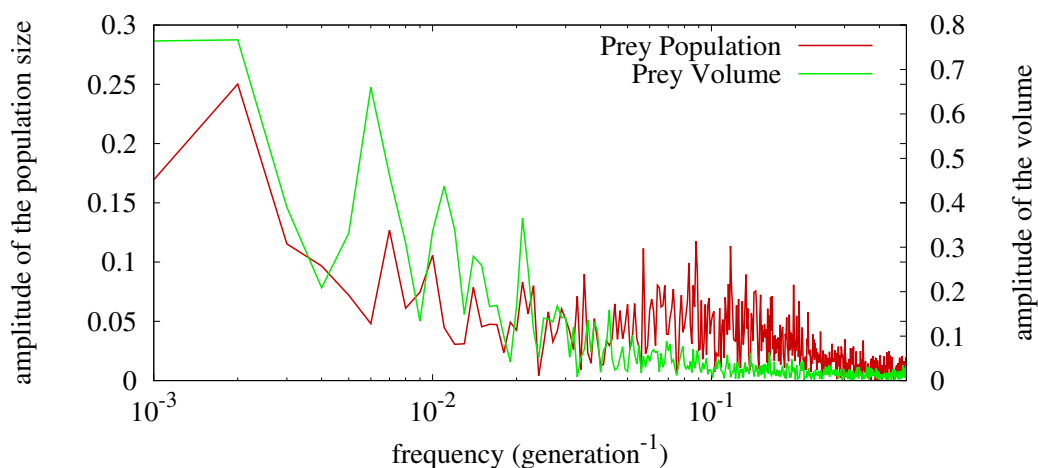


図 7.5 被食者の集団サイズと平均体積のスペクトル分析

進化と個体群動態の軌跡の分析

図 7.6 は、図 7.3, 7.4 での結果を捕食者と被食者の集団サイズ、及び、被食者の集団サイズと平均体積をそれぞれ縦軸、横軸にとってプロットしたものである。

この図における典型的な形質進化と個体群動態の軌跡に着目することで、短期間のダイナミクスと長期間のダイナミクスの違いをより明確に分離することができる。グラフ A、つまり捕食者と被食者の短期的な集団サイズの変化のグラフでは、両者の集団サイズが Lotka-Volterra のダイナミクスで観察されるものと同様な典型的なサイクリックな挙動を示している。このとき、被食者の集団サイズと平均体積に明確な特徴的傾向はグラフ B が示すように観察できず、集団サイズと平均体積の相関係数は -0.30 であった。これは、被食者の形質進化と集団サイズの変化には相互作用が存在していなかったことを意味して

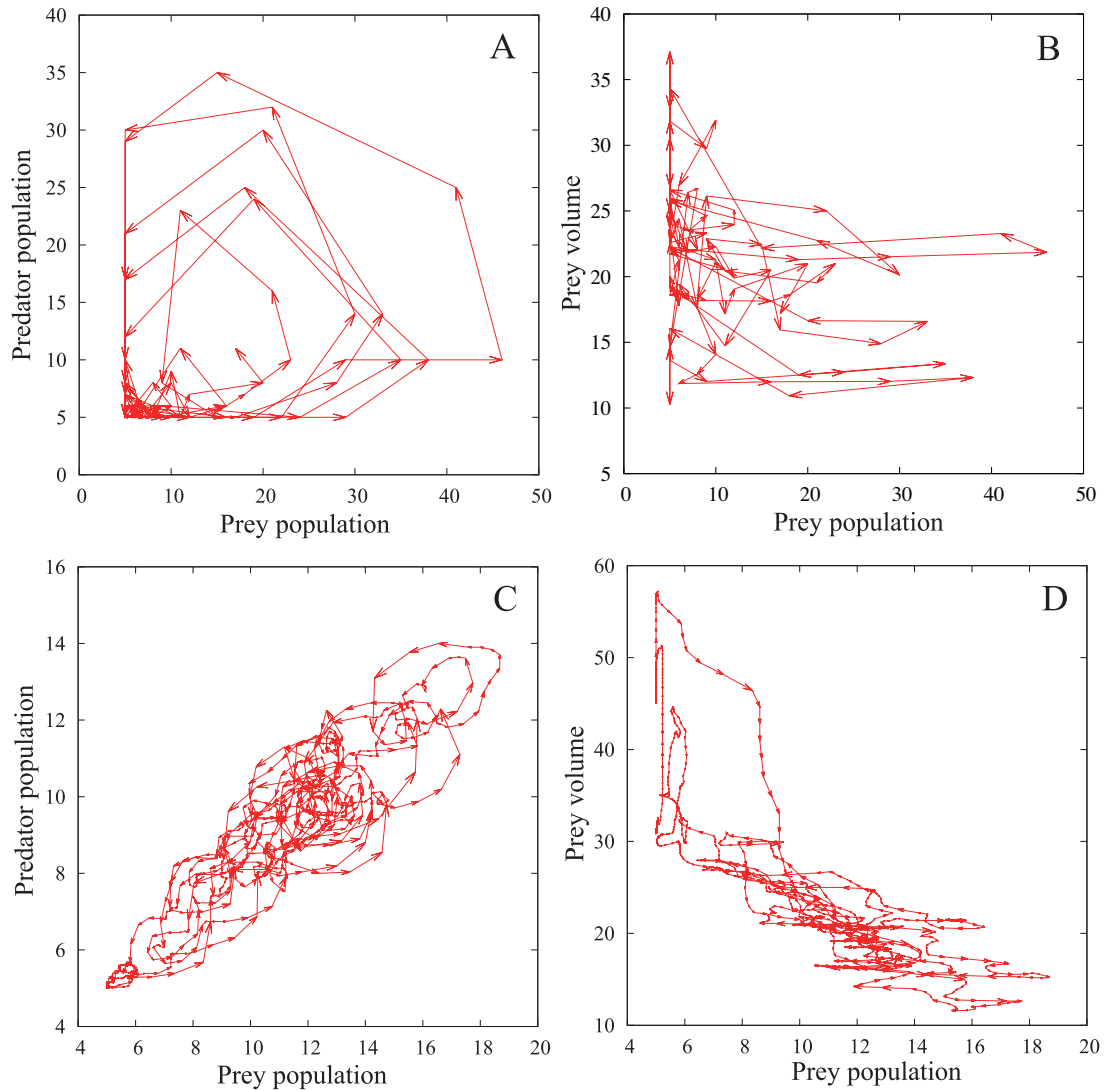


図 7.6 形質進化と集団サイズの変化. A) 短期間における捕食者と被食者の集団サイズの変化. B) 短期間における被食者の集団サイズと平均体積の変化. C) 長期間における捕食者と被食者の集団サイズの変化. D) 長期間における被食者の集団サイズと平均体積の変化.

いる。一方でグラフ C, つまり長期的な捕食者と被食者の集団サイズの変化のグラフでは, 捕食者と被食者との集団サイズに正の相関がみられる。このグラフにおいて, 小さなサイクリックな挙動を観察することができるが, これは A で見られるものとは異なっている。このとき, グラフ D には被食者の集団サイズと平均体積の間に強い負の相関が観察でき, その相関係数は -0.75 であった。これは, 長期的なダイナミクスにおける被食者の形質進化と個体群動態の間に明確な相互作用が存在することを意味している。また, 長

期的なダイナミクスにおいて、これらの指標の振動が負の相関を保った状態で繰り返し生じていることに注目すると、長期的なダイナミクスのみにおいてこのような相互作用が周期的に繰り返し観察されたということが推測できる。

この結果は本モデルにおいて、形質進化と集団サイズ変化の相互作用が、短期間と長期間のダイナミクスの間で全く異なっているということを示唆している。特に、進化のダイナミクスは短期的な個体群動態にはほとんど影響を及ぼさず、長期的な個体群動態には大きな影響を及ぼしているであろうということが予想される。

進化ダイナミクスにおける個体群動態の影響

本項では、集団サイズの変化が被食者の進化のダイナミクスにどのように影響を与えるのかについての分析を行う。式 6.4 で定義されているように、被食者が受ける選択圧は、コストを削減することと捕食から逃れることという、2つの要素から成り立っている。第4章で示したように、被食者が捕食からうまく逃れることができる防衛戦略を獲得するためには、比較的大きな体積が必要である。本実験の、評価値関数に基づく、大きな体積を持つことは大きなコストとなるため、この2つの選択圧の要素の間にはトレードオフが存在していると考えることができる。理論的に、形質の平均値の変化は、その形質と適応度との共分散や、それと同等に、形質の分散をかけた形質に対する適応度の回帰係数に依存している [56]。これは、分散が大きくなる、つまり種内の多様性が増えるとそれに対する選択圧が大きくなり分散が小さくなる、すなわち種内の多様性が減少すると選択圧が小さくなることに基づいている。本稿では簡略化のために形質の分散のみを取り扱う。式 7.1 によって定義されるコストの相対的な分散 RV_c の変動を分析することで、被食者に対してコストの削減、捕食からの回避のどちらの選択圧がより強く影響しているかを推定することができる。この式において、 V_c はコスト（体積）の分散であり、 V_p は捕食から回避できたかどうかの分散である。

$$RV_c = \frac{V_c}{V_c + V_p}, \quad (7.1)$$

図 7.7 は、赤線で捕食者の集団サイズを、黒線でコストの RV_c の値をそれぞれ示している。捕食者の集団サイズが減少したときに、コストの相対的な分散が増加し、捕食者の集団サイズが増加したときに、コストの相対的な分散は減少した。このことは、捕食の圧力は捕食者の集団サイズが大きいときに被食者の選択圧を支配し、一方で、捕食者の集団サイズが小さいときは、コストの圧力が被食者の選択圧を支配する傾向にあることを示し

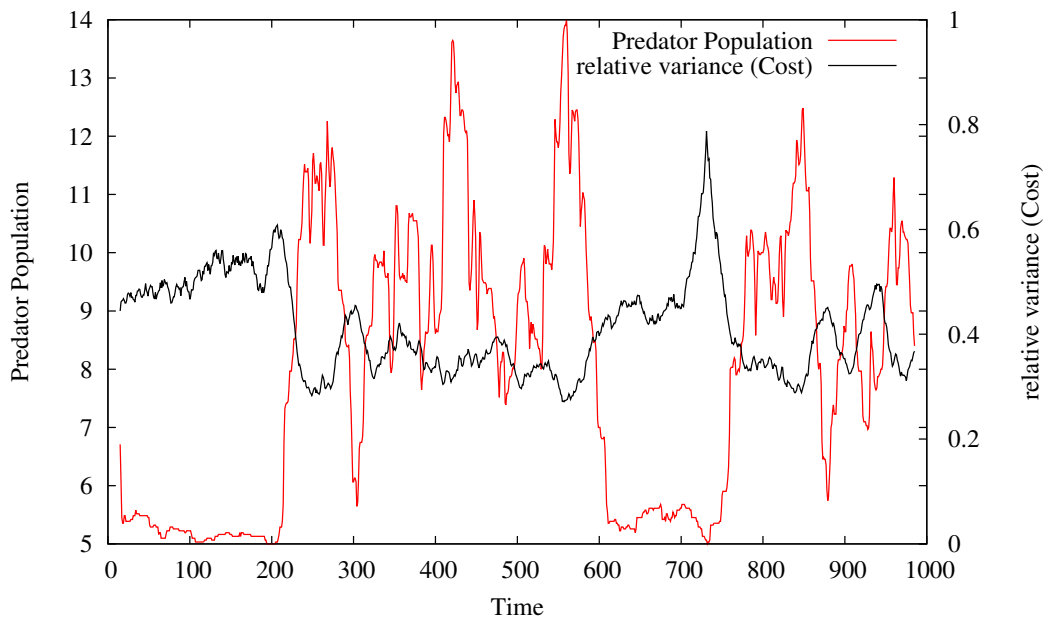


図 7.7 進化と個体群動態の変化

ている。捕食者の集団サイズが小さい環境においては、コストを削減することが被食者にとって適応的であると考えられる。この環境下では捕食者の密度が小さいために、有効な防御戦略の有無に関わらず、被食者は捕食される確率が少ない。このため有効な戦略を持たない被食者はコストの面で、戦略を持つ被食者と比較して、高い評価値を獲得することが期待できる。対照的に、捕食者の集団サイズが大きい環境においては、コストを増加させて有効な防衛戦略を持つことが被食者にとって適応的であると考えられる。この環境下では、捕食者の密度が高く、捕獲される確率が高い。このため高いコストを払って捕食を回避する戦略を持った方が、低コストの個体よりも結果的に高い適応を獲得することが期待できる。

7.3 議論

本節では短期間、長期間の時間スケールで異なる個体群動態と形質進化の相互作用ダイナミクスを推定し、図 7.8, 7.9 にそれぞれそのダイナミクスを図式化した。両方の図における円状の矢印で表現される 3 つの環は、外側のものが集団レベルでのダイナミクス（すなわち集団サイズの変化）を、内側のものが個体レベルでのダイナミクス（すなわち形質の進化）を、中央のものが選択圧の対象の変化をそれぞれ表現している。

7.3.1 短期間のダイナミクス

図 7.8 は短期間における以下のようなダイナミクスを示したものである。

1. 捕食者の集団サイズが小さいとき、捕食確率は低く、被食者の集団サイズは増加する。
2. 被食者の密度の増加は、捕獲の成功率を増加させ、捕食者の集団サイズの増加を引き起こす。
3. 捕食者の集団サイズが大きくなったことによる捕食確率の増加によって、被食者の集団サイズが減少する。
4. 捕食者の集団サイズが被食者の減少によって小さくなり、ステップ 1 に戻る。

このサイクリックなダイナミクスは個体密度の変化のみによって生じ、Lotka-Volterra 系で観察されるダイナミクスに相当している。短期間でのダイナミクスには、被食者の形質について明確な選択圧は存在していない。この実験の結果のみで短期間での形質進化が個体群動態に影響を及ぼさないと結論することはできないが、このような結果となったのは、両種の個体群動態が被食者にとって進化によって適応するには速すぎたためだと推測される。

7.3.2 長期間のダイナミクス

図 7.9 は長期間における以下のようなダイナミクスを示したものである。

1. 捕食者と被食者の両方の集団サイズが小さいとき、捕食の確率が低くなるため、防御のコストを減らすことが選択の対象になる。
2. コスト減少のため、被食者の体積が小さくなる。
3. 低コストの体を持つ被食者は、高い評価値を得て多くの子個体を生成するため、被食者の集団サイズが増加する。同時に、被食者密度の増加により、捕食者の集団サイズも増加する。
4. 捕食者と被食者の両方の集団サイズが大きいつき、捕食の確率が高くなるため、捕食に対抗するための防衛戦略を持っているかが選択の対象となる。
5. 被食者の集団内において、コストは高いが防御に有効な戦略を持った個体が支配的になる。
6. 彼らは、高い捕食圧の環境下に適応しており、生き延びて子個体を生成するが、適

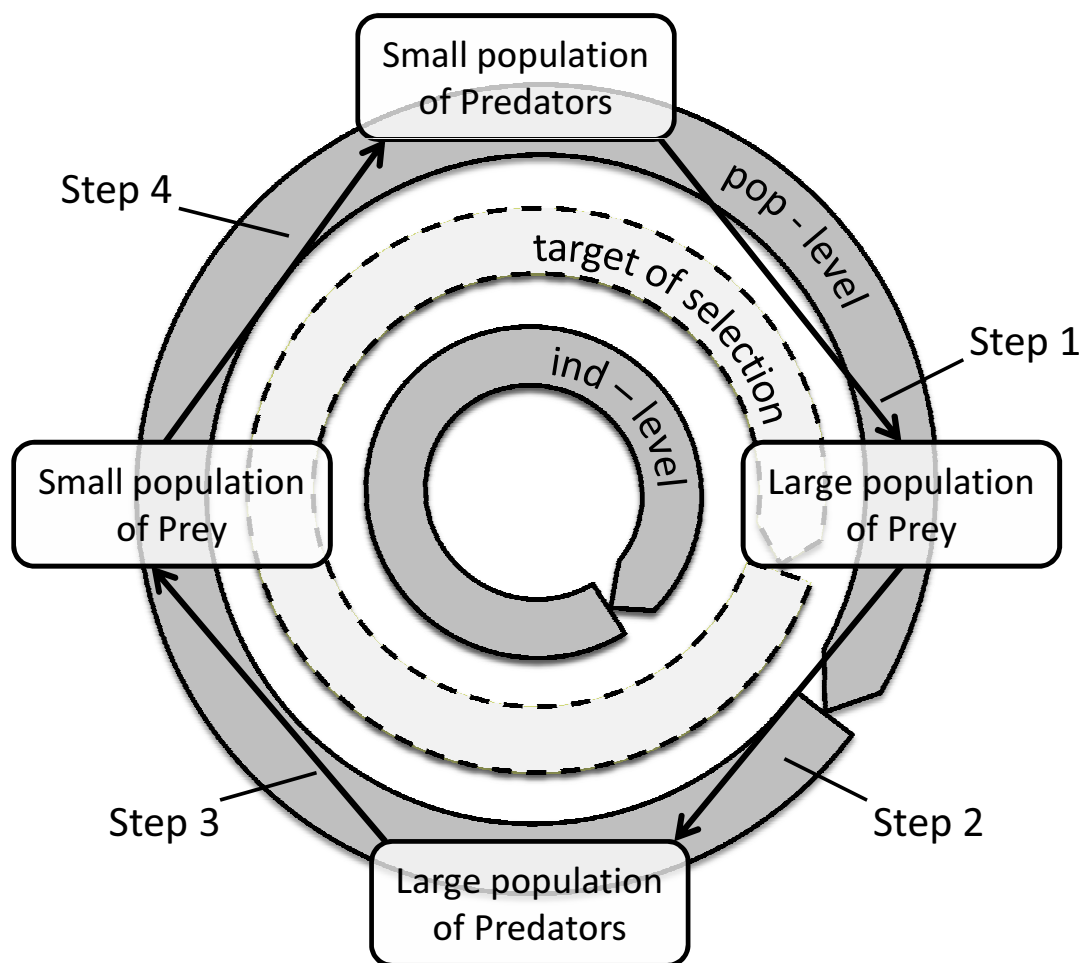


図 7.8 短期間における個体群動態のみのダイナミクス

応度そのものはコストのために低い。そのため、被食者の集団サイズは減少し、それに伴って捕食者の集団サイズも減少する。そして、両者の集団サイズはステップ 1 の状態に戻る。

長期的なダイナミクスにおいては、捕食者の集団サイズの変化が比較的遅いため、被食者の進化プロセスはその環境に適応するのに十分な時間がある。このように被食者の形質進化は、集団サイズの変化に応じて生じ、さらに進化によって集団サイズを変化させている。これは、個体群動態と形質進化の両者が相互作用することができる適切な時間スケールが存在していることを意味している。

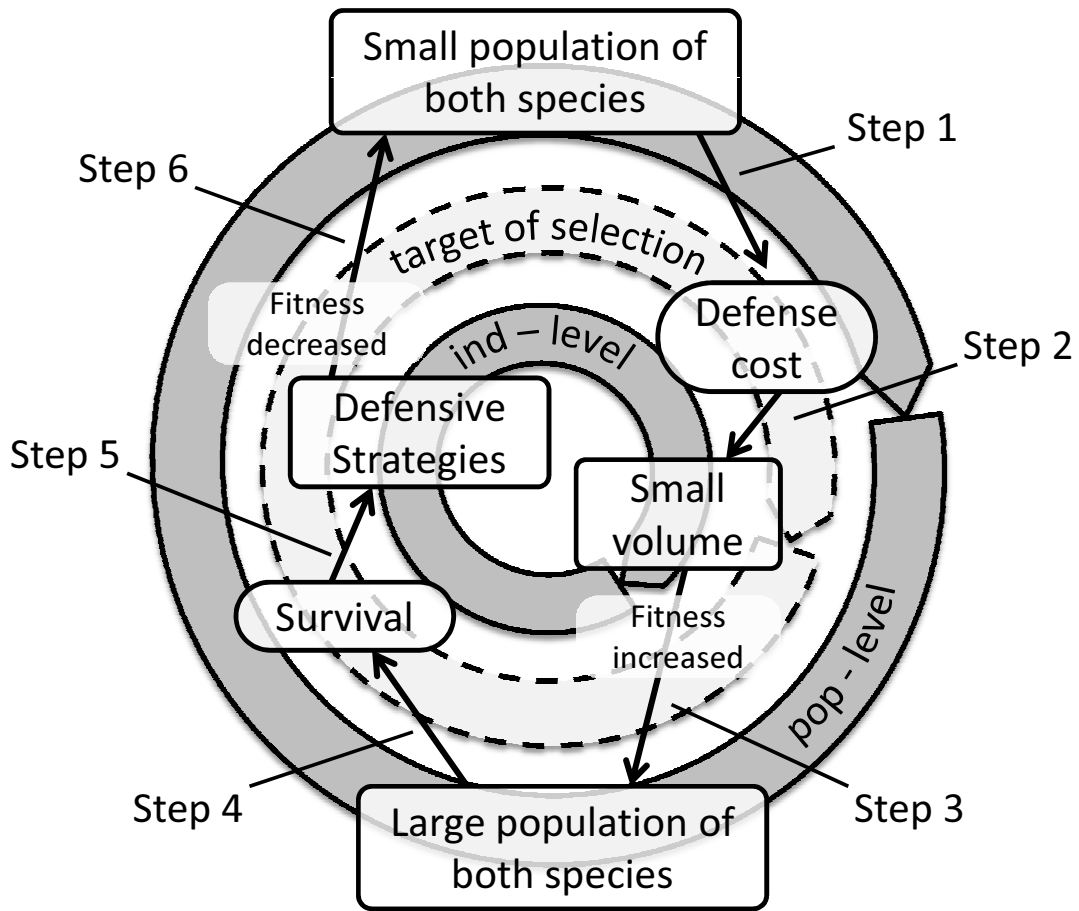


図 7.9 長期間における個体群動態と形質進化の相互作用のダイナミクス

7.3.3 他の研究との比較

近年、この個体群動態と形質進化の間の相互作用についていくつかの報告がなされている。捕食被食関係下でのこの相互作用については、吉田らが、実験室的環境下でのワムシとクロレラにおいて、競争的な能力（つまり生殖能力）と捕食に対する防御能力の間にトレードオフが存在することを示した [61]。彼らはまた、同環境での実験及び数理モデルを用いて被食者や寄生主の集団サイズが一定の状態でありながら、捕食者や病原菌の集団サイズが大きな振幅を伴って周期的に変化するような個体群動態があることを観察した。このとき捕食者の集団サイズの変化と同時に、防御的な被食者と競争的な被食者の遺伝子頻度の急速な進化によって両者の集団内の頻度が同期して変化しており、このような個体群

動態は、種間の相互作用のサイクルが急速な進化の影響を受けることで生じることを示した。 [62].

本研究でも同様に、仮想生物の適応度に対するコスト（つまり生殖能力）と捕食に対する防衛戦略の間にトレードオフが存在し、それによって形質進化と個体群動態との間での相互作用のサイクルが生じることが観察された。

また Sanchez と Gore は、酵母が持つ社会微生物遺伝子である SUC2 遺伝子によって媒介される、酵母の集団の協力的な成長において、酵母の個体群動態と SUC2 遺伝子の頻度の変動（進化）のダイナミクスとの間に強力なフィードバックループが存在することを、実験室環境下において実証した。彼らは、個体密度／遺伝子頻度空間において、個体群動態と形質進化の螺旋状のスパイラルな軌跡が存在することを示した [51].

本研究でも同様に、集団サイズの変化によって戦略への選択圧が変化し仮想生物の形質が進化し、それが原因となって、集団サイズがさらに変更され、それが形質進化の要因となる、といったフィードバックループを観察しており、よく類似している。

7.4 まとめ

本章では、これまでの一対一のモデルを多対多に拡張し、捕食被食相互作用下における形質進化と個体群動態の相互作用ダイナミクスに焦点を合わせた研究を行った。このダイナミクスを扱うために、仮想生物の適応度に応じて形質である形態と行動が進化すると同時に集団サイズが変化する遺伝的アルゴリズムを用い、被食者のみを進化させて様々な分析を行った。

その結果、短期間と長期間の異なるタイムスケールにおいて形質進化と個体群動態の間で異なった相互作用が生じていることが示された。短期間では、Lotka-Volterra のモデルと同様な捕食者と被食者の集団サイズがサイクリックに変動する、個体群動態のみに基づいた単純なダイナミクスが生じていることがわかった。これは、個体群動態が被食者にとって進化によって適応するには早すぎたためであると考えられる。対照的に長期間では、捕食者と被食者の集団サイズの変化と被食者の形質進化との間に複雑な相互作用が観察された。具体的には、捕食者被食者双方の集団サイズと被食者の平均体積が逆相関の関係にあり、周期的に振動することで、防御的な形質をもつ戦略と、コストが小さい戦略が交互に出現していた。このダイナミクスは、捕食者の集団サイズに応じて被食者の進化における選択の対象が防衛のための戦略の機能とそのコストとの間で切り替わったことに起因している。つまり、集団サイズの変化が形質進化を引き起こし、進化した形質が、集団サイズの変化を引き起こすような典型的な eco-evolutionary feedback が生じていること

がわかった。本実験において観察された長期間でのこのようなダイナミクスは、三次元仮想物理環境下での人工生命の進化モデルにおいて、個体群動態と形質進化の相互作用の存在、および両者の間で生じるフィードバックループの存在を示すことに成功した初めての例であると考えられる。

人工生命という手法を活用したこのモデルによって今後は、数理的なアプローチや実験室的な実証実験では困難な、個体群動態と形質進化ダイナミクスのより具体的、詳細な分析が行われることが期待されている。シンプルな拡張の一つは、次章で行うような捕食者も同時に進化させることであり、これによってより自然に近いような捕食被食関係における個体群動態と形質進化の相互作用のダイナミクスを議論することができる。もう一つの拡張としては、相互作用の範囲を広げることや、より複雑な個体間の相互作用を導入することが考えられる。本章で行った実験では、各エージェントは他種の最も近いエージェントしか認知できなかった。しかし、複数の個体や同種間でも認知ができるようになれば、様々な相互作用が起きることが期待され、例えば複数の捕食者が協力して捕獲するような戦略や、被食者の群れの行動などを導入することができ、それらも含めたダイナミクスを議論が可能となる。

第 8 章

形質進化と個体群動態の相互作用に対する遺伝的オペレータの影響

第 7 章では、形質進化の速度と個体群動態の速度が両者の相互作用において重要ではないかという推測に至った。そこで、本章では、変異の大きさによって進化速度に直接影響を与えることが可能な遺伝的オペレータに注目した実験を行い、それらがこのダイナミクスにおいてどのように働くのかを解明する。本章では、第 7 章の実験を拡張し、捕食者、被食者双方の形質進化と個体群動態の相互作用を取り扱う。交叉、接合、突然変異の各遺伝的オペレータを変化させながら実験を行い、評価値や形質の分散の変化を分析する。その結果に基づいて、遺伝的オペレータの特性や、それが相互作用に与える影響、捕食者と被食者における違いなどについて議論する。

8.1 実験設定

本実験では、第 7 章の実験を拡張し、捕食者、被食者双方の形質進化と個体群動態の相互作用を取り扱う。そのため、各集団の初期個体にランダムな個体を用い、捕食者と被食者を同時に進化させた。遺伝的オペレータの特性を分析するために、捕食者、被食者双方の交叉、接合、突然変異の変異率 (R_c , R_g , R_m) を 0.0 から 0.9 (R_c , R_g), 1.0 (R_m) まで、0.1 刻みで変化させて、両者の評価値や戦略がどのように変化するかその影響を分析した。なお、この実験では、第 7 章の実験でも用いた変異率である、 $R_c = 0.1$, $R_g = 0.1$, $R_m = 0.1$ を遺伝的オペレータの標準セットとして用いることとした。なお、各パラメータの値は表 8.1 のものを用いた。

表 8.1 パラメータセット 4

交叉率	R_c	0.0 から 0.9
接合率	R_g	0.0 から 0.9
突然変異率	R_m	0.0 から 1.0
世代数	g	1000
シミュレーションステップ数	r	100000
センサ検知距離	s	300
初期配置半径	C	1500
捕食者の集団サイズの上限	$P1_{max}$	50
捕食者の集団サイズの下限	$P1_{min}$	5
被食者の集団サイズの上限	$P2_{max}$	50
被食者の集団サイズの下限	$P2_{min}$	5
捕食者の初期集団サイズ	$P1_0$	25
被食者の初期集団サイズ	$P2_0$	25
捕食者の評価値調整係数	α_1	1
被食者の評価値調整係数	α_2	1
捕食者の体積の基準値	β_1	100
被食者の体積の基準値	β_2	50
子個体生成の係数 D (捕食者/被食者)	D	0.6 / 0.4
生成する子個体数の上限	M	3

8.2 実験結果

各変異率を 0.1 刻みで変化させながら、一つの遺伝的オペレータのセットごとに 5 回ずつの進化実験を行った。また、本実験においても第 7 章と同様、定量的な形質進化の指標として全エージェントの平均体積の世代ごとの変化を用い、その進化を追跡した。

8.2.1 基本的な挙動

図 8.1 は遺伝的オペレータの標準セットを用いた際の，捕食者と被食者の典型的な集団サイズの変化を示しており，赤線は捕食者の，青線は被食者の集団サイズを表している。

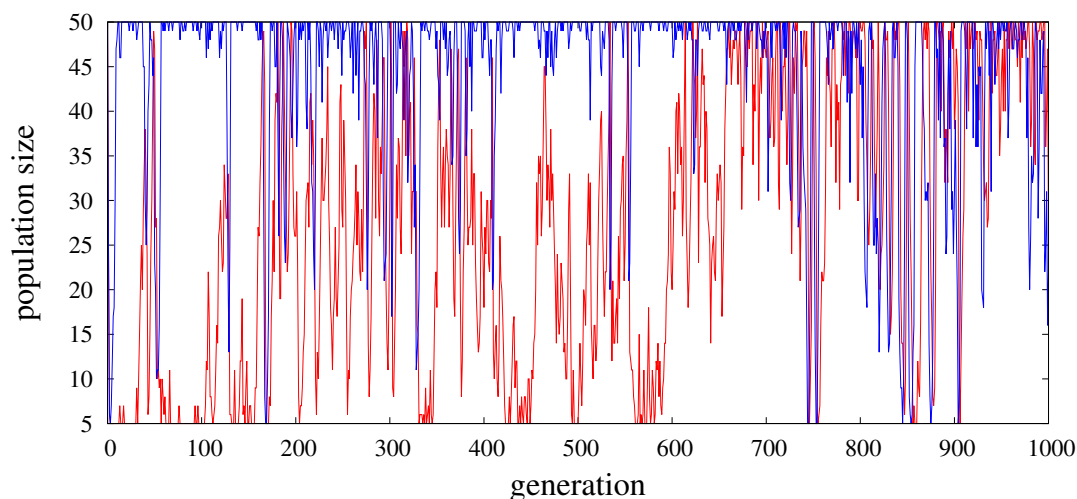


図 8.1 捕食者と被食者の集団サイズ

初めに，図 8.2 に示すような 800 世代から 900 世代の区間に見られるような典型的な短期間における集団サイズの変化に注目する．本実験では捕食者被食者双方の周期的な集団サイズの増減が観察された．この集団サイズの変化は被食者の変化が捕食者の変化に先行して起こっていることがわかり，これは Lotka-Volterra 方程式による集団サイズの変化と同様のものであり，第 7 章の被食者のみの進化実験によって観察された挙動とも同様である．

図 8.3 は長期間における集団サイズの変化と形質進化を示し，赤線は捕食者を，青線は被食者を表し，実線は集団サイズの変化を，点線は形質進化を表している．短期間で生じる細かな変動を排除するため，両者ともに 30 区間移動平均を用いている．このときの捕食者，被食者の集団サイズの変化をみると，第 7 章での実験とは異なり，実験開始時すぐは捕食者の集団サイズは小さく，一方で被食者の集団サイズは即座に増加している．これは，第一部で示した事前進化した捕食者とランダムな捕食者を用いた場合の適応度推移の挙動とよく似ており，捕食者の事前進化の有無によって生じたものであると考えられる．

その他の特徴的な違いとして，両者の集団サイズの挙動が 700 世代前後で大きく変化していることがわかる．700 世代の前では，被食者の集団サイズは捕食者より大きく，捕食

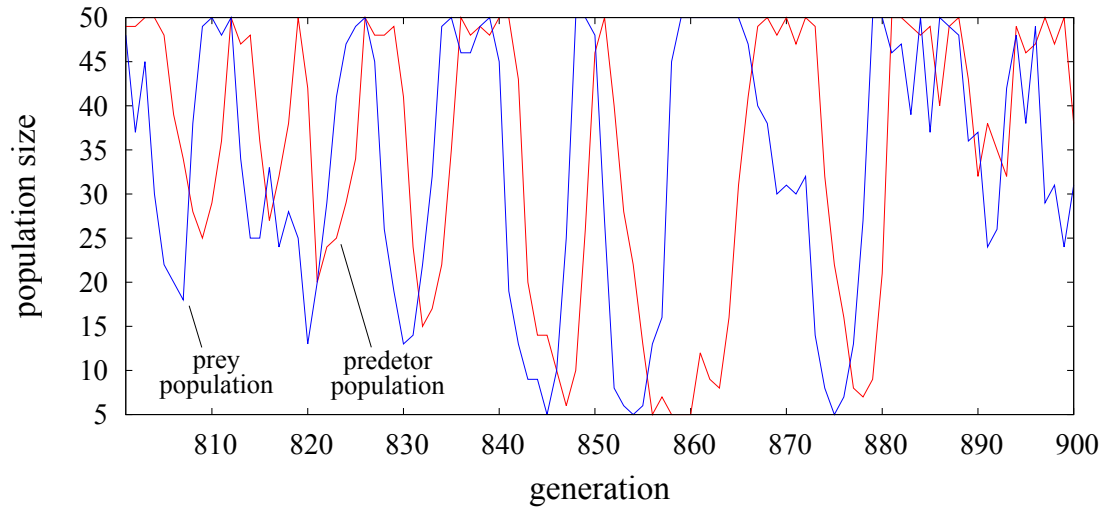


図 8.2 800 世代から 900 世代における捕食者と被食者の集団サイズ

者が増加（減少）すると，被食者が減少（増加）するというような逆相関の関係となっている．また，捕食者の集団サイズが増加（減少）すると，それと同時に捕食者，被食者の平均体積は減少（増加）することがわかる．この集団サイズの変化と形質進化が同調する振舞いは，第 7 章の被食者のみの実験でも観察されている．しかし，捕食者の形質進化については，第 7 章では捕食者は進化しないため，当然観察されていない．700 世代の後から試行の終了までは両方の種の集団サイズはほぼ等しく，その振動は同調していることがわかる．一方で平均体積はほとんど変化していない．この挙動は第 7 章では見られなかった挙動である．

8.2.2 遺伝的オペレータの進化への影響

図 8.4 は各遺伝的オペレータの評価値への影響の違いを示している．左，中央，右の各グラフは縦軸が評価値の平均，横軸が変異率であり，それぞれ交叉，接合，突然変異の変異率を変化させた際の評価値の全個体，全世代の平均を示している．なお，各グラフにおいて，赤線が捕食者，青線が被食者を表している．

変異率に応じた平均評価値の値は，変異の種類の違いによって明らかに異なっていることがわかる．交叉の変異率が低い場合も高い場合も，平均評価値の値はほとんど変化しておらず同じ値であり，エージェントの性能への影響はほとんどない．一方で，接合は変異率が増加すると，捕食者，被食者の平均評価値はそれぞれ $R_g = 0.2, 0.5$ のときから減少を始め，接合率 1.0 では，両者の平均評価値は非常に低い．また，突然変異率が増加する

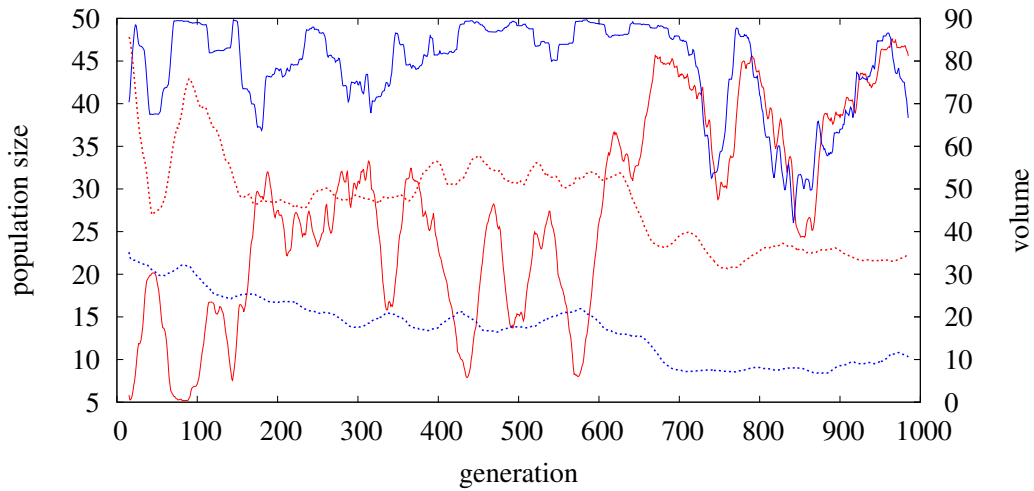


図 8.3 30 世代の区間移動平均をとった集団サイズと平均体積

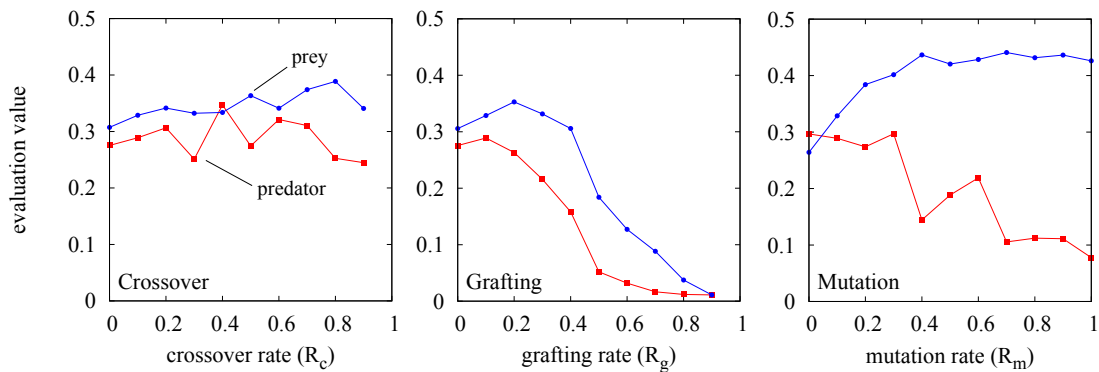


図 8.4 変異率ごとの捕食者と被食者の平均評価値

と、捕食者の平均評価率は増加する傾向にあるが、被食者の平均評価率は減少する傾向にある。

次に、各集団の多様性を調べることで、捕食者被食者それぞれが、いくつかの良い戦略に収束しているかどうかを推定する。図 8.5 は交叉、接合、突然変異のいずれかの変異率を変化させた場合の、それぞれのエージェントの体積の分散を示している。図 8.4 の時と同様に、縦軸が分散の平均、横軸が変異率を、赤線が捕食者、青線が被食者をそれぞれ表す。

交叉率を変化させた場合、捕食者被食者の両方の分散の値は小さく、両者の戦略が変異率に関係なく、良い戦略に収束していることがわかる。対照的に、接合率が増加した場合

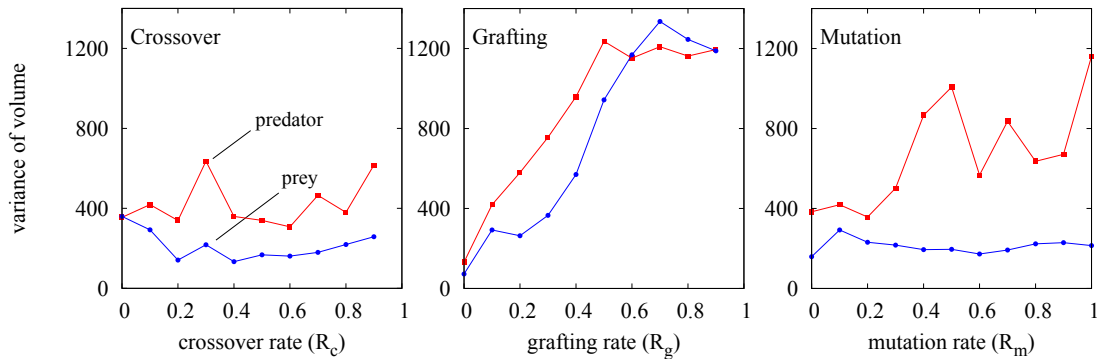


図 8.5 変異率ごとの捕食者と被食者の分散

は、両者の分散の値は増加しており、集団の多様性が増加していること、つまり戦略の収束が起こっていないことがわかる。また、突然変異率が増加した場合、捕食者の分散の値は増加したが、被食者の分散の値は低いまま維持されており、捕食者の戦略は収束せず、被食者の戦略は収束していることがわかる。

これらの結果は、交叉は変異率に関わらず戦略に影響を与えず、接合は変異率が高い場合、捕食者被食者双方の戦略に悪影響を与え、突然変異は変異率が高い場合、捕食者の戦略のみに悪影響を与えることを示唆している。

8.3 議論

本節では、遺伝的オペレータの特性や、捕食者と被食者の非対称性の両面から、図 8.4, 8.5 ではっきりと示されているような、遺伝的オペレータの影響の違いについて議論する。

8.3.1 遺伝的オペレータの特性

交叉の変異率が上昇した時も、形態の進化はほとんど影響を受けなかった理由は、集団の多様性が少ない場合の変異の影響によって説明することができる。交叉の変異は、エージェントの遺伝型の構造を変更することができる。しかし、ほとんど同一の形質を持つ親同士からの交叉によって生まれた子の形質は、親と同じ形質を持つ。これは、ある特定の戦略が支配的になっている状態では、その戦略は交叉の変異率が高かったとしても、戦略が失われる可能性が非常に低いことを示している。

対照的に、接合の遺伝オペレータは、常に生物の体のパーツの数を増やす働きがあり、これによって生物の遺伝型の構造は大きく変化するため、生物が持つ戦略に大きな影響を

もたらず。特に、体のパーツの数の増加は、評価値に体積に関する定義が含まれているため、直接的に評価値の減少を引き起こす。また、小さい体積を持つ良い戦略はすぐに体積が大きくなるように進化してしまう。これは、接合が持つ戦略に対する影響によって、接合の変異率が高い環境下では、良い戦略であろうとすぐに失われてしまうことを示している。

一方で突然変異は、形態の有向グラフや行動のニューラルネットワークのノード、リンクを追加、削除することでその構造を変化させる、またそれらのパラメータの値を変化させることができる。これは、交叉と接合の中間程度の影響であると推定されるが、高い突然変異率は捕食者の集団では、良い戦略が大きく失われる傾向があり、一方で被食者の集団ではその傾向が見られない。このことから、突然変異率の増加によって観察された捕食者と被食者への影響の違いは、変異の特性ではなく、捕食者と被食者の種の特性の違いなのではないかと考えられる。そのため次の議論ではこの種間の非対称性に着目する。

8.3.2 捕食者と被食者の非対称性

第 4 章で議論したように、本モデル上での非対称性も含め、一般的には自然の生態系において普遍的に捕食者と被食者の間には大きな非対称性が存在している。捕食を成功させるためには、捕食者は被食者が持つ任意の戦略に対して、有効な戦略を持たなければならない一方で、被食者は、捕食者が良い戦略を持っていない場合、それに対する特別な戦略を持つ必要はない。従って、捕食者と被食者双方が良い戦略を持っていない状態では、まず捕食者が被食者より良い戦略を持つように進化する。この非対称性は、図 8.1 の進化の初期段階で、捕食者の集団サイズが増加して両者の集団サイズが振動を始めるまでに時間がかかっていること、その時の被食者の集団サイズが大きいことから観察できる。

また、一般的に、捕食者が捕獲に必要とする戦略は被食者が捕獲からの回避に必要とする戦略より複雑となる。同じく第 4 章で述べたように、捕食者はこの実験における捕獲のために、獲物を感知し、接近し、その胴体に接触して捕獲するという一連の行動を実行する必要がある。特に、被食者に接近するためには、移動方向の制御と判断に基づいた高い速度での移動を、適切な形態と行動の組み合わせによって実現しなければならない。一方で被食者の戦略は、コストを抑えるために体積の小さな体を持つ、ランダムに移動するといった、単純なものでも有効に働くということがわかっている。そして、捕食者の戦略が優れている場合、被食者に初めて捕食の選択圧が強く働き、被食者は特定の一方向に前進するといったような、いくつかの良い戦略を獲得する。

これらの捕食者と被食者の間に存在する非対称性は、図 8.4 に示すような高い変異率に

対するロバスト性の違いとして観察されると考えられる。

8.3.3 捕食者、被食者の評価値への遺伝的オペレータの影響の推定

これらの議論の結論として、図 8.6 に捕食者と被食者の戦略進化上での 3 つの遺伝的操作の効果の違いを表した概念図を示す。このグラフの水平軸は変異率の大きさを、垂直軸は変異が及ぼす影響の大きさを表している。グラフ上の曲線はそれぞれ、交叉、接合、突然変異の 3 つの変異を表している。また、2 本の水平な線は、捕食者被食者それぞれを表し、この水平線を曲線が超えた場合、遺伝的操作が戦略に有害な影響を与える傾向を持つという概念を表現している。

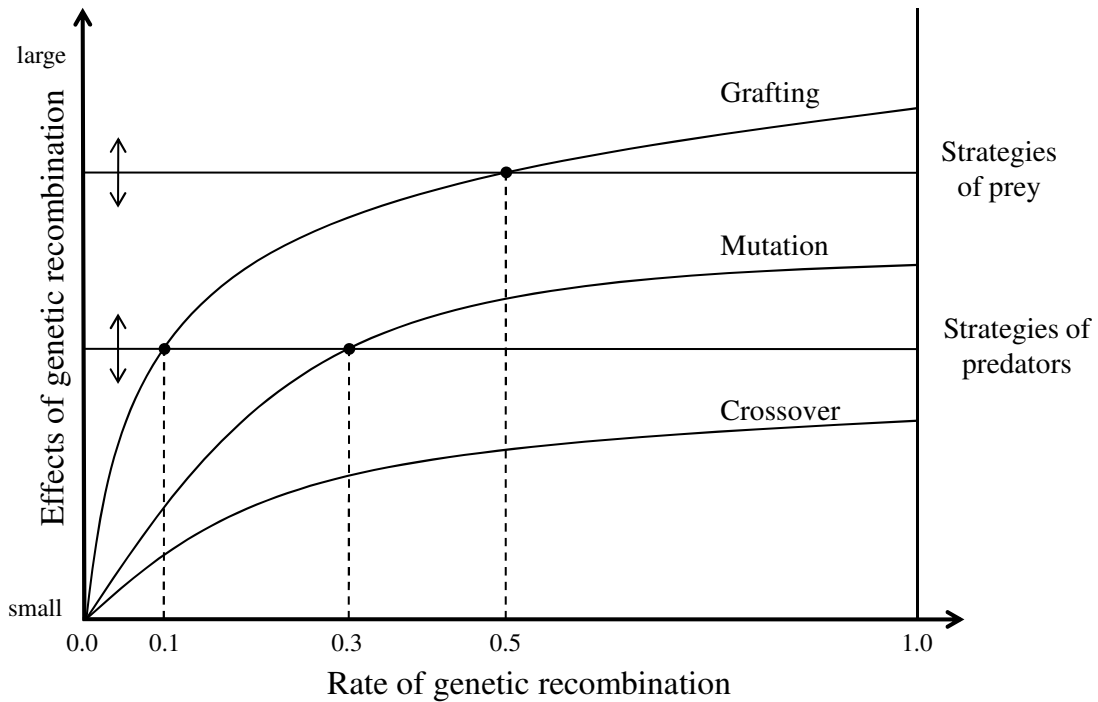


図 8.6 それぞれの評価値に与える遺伝的オペレータの影響の大きさの推定図

この概念図において、水平線の高さの差は、捕食者と被食者の非対称性によって起因する戦略のロバスト性の違いに対応している。交叉の曲線は捕食者の戦略を示す水平線、被食者の戦略を示す水平線を共に超えており、また接合の曲線は両者を共に超えていないため、この場合捕食者被食者の進化の挙動はそれぞれ同じであることがわかる。一方で、突然変異率が高い場合、突然変異を示す曲線は、捕食者のみを超えており、これによって捕食者と被食者の進化の違いが生じたということがわかる。

8.4 まとめ

本章では、捕食者と被食者が共進化するモデルを用いて、形質進化と個体群動態の相互作用のダイナミクスの特性的分析を行った。特に形質進化において、直接的にその進化の速度や大きさに影響を与えることができる遺伝的オペレータに着目し、遺伝的オペレータの特性や発生確率がどのように形質進化と個体群動態の相互作用に影響を与えているのかについての分析を行った。交叉、接合、突然変異の各オペレータの発生確率を変化させて実験を行い、捕食者被食者それぞれの評価値の変化と、戦略の収束度合を表す体積の分散を分析した。交叉率を増加させたときには両者の良い戦略は維持されたのに対して、接合率を増加させたときには両者の戦略が、突然変異率を増加させたときには捕食者のみの戦略が失われる結果となった。この違いは、交叉は戦略に対する悪影響が小さいが、接合は大きく、突然変異はその中間程度という各オペレータの特性の違いと、捕食者の戦略のロバスト性は低い、被食者の戦略のそれは高いという非対称の2つの要因に基づいていることがわかった。

一方実際の自然においては、分子進化の速度はそれぞれの種における体の大きさ、人口動態、生活史や場所ともに常時変化しているということが報告されている [6]。このような実証的な知見をより詳しく解明するため、本モデルで遺伝的オペレータの変異率も同時に進化させるような実験、分析を行うことなどが今後の有用な拡張の方向の一つであると期待される。

第9章

形質進化の定量的分析に基づく絶滅の予測

本研究ではここまで三次元仮想物理環境下での捕食被食モデルを用い、仮想生物の生態系においても形質進化と個体群動態の相互作用が生じるのか、またそれはどのようなダイナミクスなのか、などの基本的な研究を行ってきた。次に、この相互作用に対してこのプラットフォームを用いてどのようなアプローチが可能なのか、その応用可能性、発展可能性を探ることが必要である。そこで本章では形質進化の定量的分析に基づく個体群動態の予測を試みる。具体的には、生態系において最も大きく重要なイベントである絶滅に焦点を合わせ、その予兆や発生時期を予測可能な形質進化の定量的な指標が存在するかどうかについて分析を行う。また、これらの指標によって予測された絶滅に到るような形質進化が、どのようなダイナミクスで生じているのかについて議論する。

9.1 実験設定

本章における実験では、第8章で用いた設定をそのまま使用する。ただし、遺伝的パラメータについては第7章の実験でも用いた変異率である、 $Rc = 0.1$, $Rg = 0.1$, $Rm = 0.1$ の遺伝的オペレータの標準セットを用いた。

9.1.1 絶滅寸前の状態の定義

本モデルでは計算量の関係から捕食者と被食者それぞれの集団の個体数の上限が50体と少ないため、集団が絶滅せずに進化し続けるよう、最小個体数を設けている。そのため

本モデルにおいて、捕食者と被食者ともに絶滅は起こり得ない。従って、本章では、「30世代の区間平均をとったときに、過去100世代において初めて集団サイズが最小個体数+1を下回った場合」を「絶滅寸前の状態」と定義する。この定義は、生態系が安定した状態から集団サイズが減少し、短期間のうちに集団サイズが再度増加することがないような状態を検知可能なように定められており、最小個体数を設定してなければ、その後確実に絶滅する状態を表現している。この定義を用いることで、短期間だけ集団サイズが減少して元に戻るような事象や、短期間で集団サイズが最小個体数から爆発的に増えて即座に最小個体数に戻るような事象を排除し、実際に絶滅に近い状態のみを抜き出して議論することができる。

9.2 実験結果

実験を50回行ってその結果を分析した結果、捕食者が絶滅寸前の状態に陥るような状況を合計48回観察した。ただし、1回の試行内で一度も絶滅寸前の状態に陥らない場合や、図9.1のように1回の試行の中で複数回絶滅寸前の状態に陥る試行が存在した。一方被食者は絶滅寸前の状態に陥ることが全試行を通して一度もなかった。

9.2.1 基本的な集団サイズの変化

図9.1は典型的な絶滅寸前の状態に陥った状態が含まれている試行の捕食者、被食者の集団サイズと平均体積の変化を示したグラフであり、横軸は世代数、縦軸は集団サイズと平均体積を示している。また、赤線は捕食者を、青線は被食者を表し、実線は集団サイズを、点線は平均体積の変化を表している。この試行では、270世代と880世代のあたりにおいて捕食者が絶滅寸前の状態に陥っている。

進化の初期段階では、捕食者の集団サイズはしばらく小さいままであり、一方で被食者の集団サイズは開始直後に即座に急激に増加し、その後は最大個体数に近くなった。150世代を過ぎたあたりで捕食者の集団サイズが増加をはじめ、捕食者と被食者の集団サイズの周期的な振動が観察された。これは第7章の図8.2で示した集団サイズの変動のダイナミクスと同じであり、Lotka-Volterraの方程式で見られる挙動とよく似ている。しばらく振動が続いた後270世代付近で、捕食者の集団サイズが急激に減少し、捕食者が絶滅寸前の状態に陥った。その後は、初期段階と同様に捕食者の集団サイズは小さく、被食者の集団サイズは大きい状態が続き、750世代過ぎで再度捕食者の集団サイズが増加し、880世代付近で捕食者が絶滅寸前の状態に陥るといふ、270世代のときと同様の挙動が生じた。

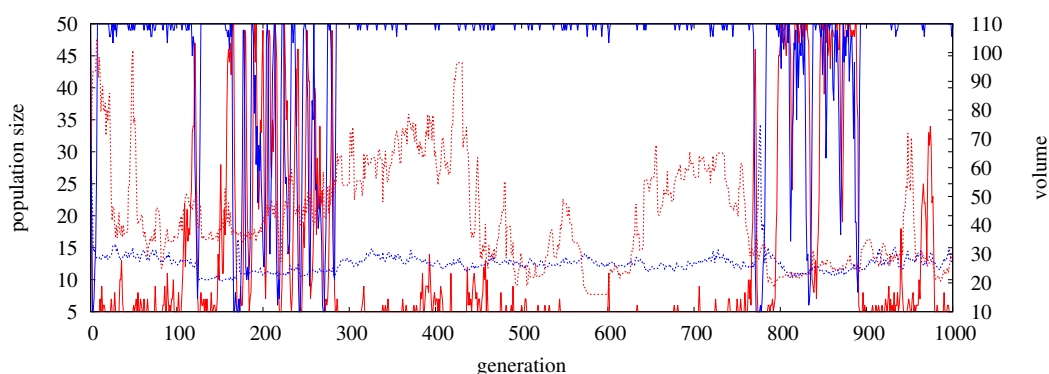


図 9.1 捕食者の被食者の集団サイズと平均体積

9.2.2 絶滅寸前の状態に到るまでの形質進化

このような絶滅寸前の状態に陥ることを予測できないか，直前の集団サイズの変動を観察したが，そのパターンは多様であり，個体群動態のみからはこのような状態に至る傾向は観察できなかった．そこで，進化による形質の変化を観察することで，このような絶滅寸前の状態に陥るかどうかの予測を試みる．全 48 回の絶滅寸前の状態に到るまでの形質進化を，定量的な進化指標を用いて分析した．本章では，形質進化の指標として，前の章と同様に，エージェントの平均体積を使用する．図 9.2 は，全 48 回の絶滅寸前の状態に到るまでの時間（世代数）と，絶滅の 100 世代前までの各世代の捕食者（赤線），被食者（青線）の全個体の平均体積を示したグラフである．これを見ると，絶滅寸前の状態に到る 20 世代前あたりから，捕食者，被食者の平均体積が増加する傾向があることがわかる．

そこで，シンプルな進化の指標として，式 9.1 で示されるような，体積の増加率 M_t を定義する．これは，捕食者と被食者の体積が δt 世代前からどの程度増減したかを示す指標である．この指標によって系全体の体積がどの程度増加傾向にあるのかを表すことができる．

$$M_t = \frac{(\text{predatorVol}_t - \text{predatorVol}_{\delta t}) + (\text{preyVol}_t - \text{preyVol}_{\delta t})}{2\delta t}, \quad (9.1)$$

この式において， predatorVol と preyVol はそれぞれ全捕食者，被食者の平均体積である．

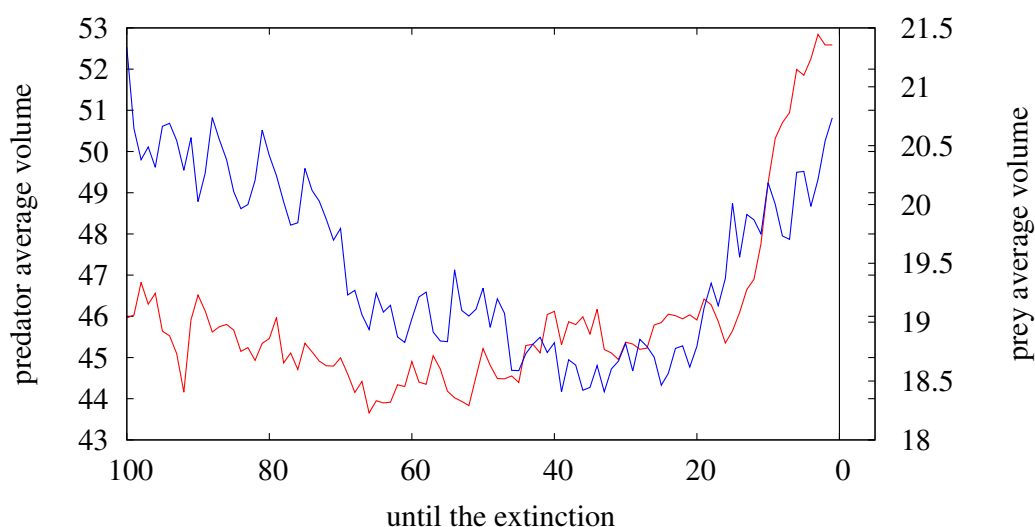


図 9.2 絶滅寸前の状態に到るまでの期間と，捕食者，被食者の平均体積

9.2.3 進化指標と絶滅寸前の状態に到るまでの期間の関係

次にこの指標を用いることで，絶滅寸前の状態に到るまでの時間がどの程度なのかを予測することが可能かどうか検討する．全 48 回の絶滅寸前の状態における，この状態に到る 100 世代前までの世代における指標 M_t を計算し，その値の傾向を分析した．図 9.3 は， $\delta t = 50$ のときの，指標を 0.05 ごとに分割し，各区間における絶滅寸前の状態に到るまでの世代数の平均値と 95 パーセント信頼区間を示したものである．指標 M_t が -0.65 から -0.60 と小さいとき，つまり体積が減少傾向にあるときには，絶滅寸前の状態に到るまでの世代数の平均が 452.7 ± 12.3 世代と非常に長く，指標が小さくなるに従って，この世代数は減少していく．そして，指標の値が $+0.15$ から $+0.20$ と大きいとき，つまり体積が増加傾向にあるときは絶滅寸前の状態に到るまでの世代数は， 151.7 ± 13.8 世代と短くなっており，長いときと比べて結果として 3 倍近い差があった．ゆえに，本モデルにおいては，この指標を測定することによって捕食者が絶滅寸前の状態にいたるまでの大体の世代数が推測可能である，ということが示されたと考えられる．

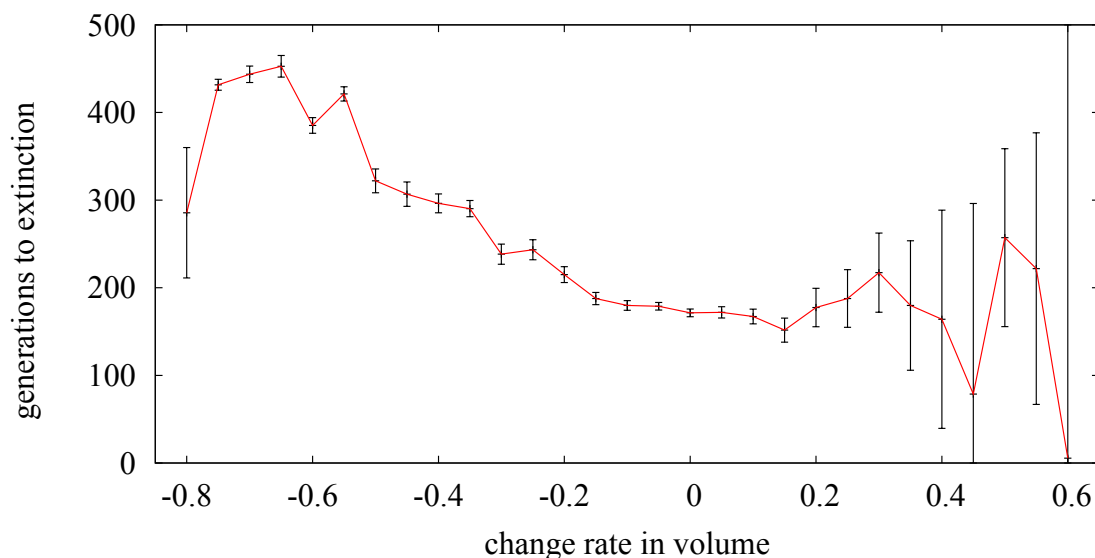


図 9.3 進化指標の値と絶滅寸前の状態に到るまでの平均残り期間の関係

9.3 議論

本研究で定義した進化の指標と絶滅寸前の状態との相関が生じた理由として以下のことが考えられる。

これまでの実験から、仮想生物の体積が大きくなることは、同等の挙動を行った場合の移動速度が速くなり、また、メインパーツを大きな他のパーツで守ることが可能になるため、仮想生物の良い捕食/回避戦略に貢献する一方で、評価値の定義から直接的に適応度に影響するコストが増大する、ということがわかっている。つまり、本実験で、捕食者が絶滅寸前の状態に到るまでに捕食者、被食者の体積が増加傾向にあったことは、両者が高いコストを払って、より良い捕食/回避戦略を獲得するための軍拡競争に陥っているということを示している。

Lotka-Volterra 方程式の振動において、捕食者は人口密度が高いとき、つまり良い戦略が有効に働く環境下では、多くの被食者を捕えることでコストを相殺することができるが、人口密度が低いときは、捕獲できる被食者の数が根本的に少ないためコストを相殺できない。一方で、被食者のほうは人口密度が高いときには、捕食者からの高い捕食圧を受けるが、人口密度が低いときには捕食者からの捕食圧は小さい。これは人口密度が小さいときには、捕食者の戦略が強い淘汰圧を受け、大きなきには被食者が強い淘汰圧を受けることを意味している。そのため、低密度の場合、捕食者の戦略が失われるリスクが大き

くなるが、被食者の戦略は失われるリスクは小さくなる。これに加えて、前の章でも議論したように捕食者と被食者の非対称性により、捕食者の戦略は被食者のものより複雑で、ロバスト性が低い。結果として、このような軍拡競争が生じると、低密度下で捕食者の絶滅リスクが増加していき、最終的に捕食者が絶滅寸前の状態に到ることが考えられる。

これは evo-evolutionary feedback の中の捕食被食関係において、形質進化が絶滅のリスクに影響を与えうることを示唆している。

9.4 まとめ

本章では、形質進化と個体群動態の相互作用のダイナミクスに基づき、形質進化から個体群動態を予測することを試みた。生態系における重要な現象である絶滅に焦点を合わせ、本モデルの特性を考慮した絶滅寸前の状態を定義し、そこに到る期間と定量的な形質進化の指標との関係を調べた。その結果、絶滅寸前の状態に到る前に捕食者と被食者の捕食/回避能力の間で軍拡競争が生じていることがわかり、それに伴って捕食者の絶滅のリスクが上昇していることが示唆された。

実際の自然においては、形質進化と個体群動態のダイナミクスが直接的に絶滅の要因となることは少なく、気候変動などの他のより影響の大きな要因によって絶滅が生じることが多いと考えられる。しかし、このような軍拡競争が絶滅リスクを増加させるという現象は、自然界でも生じるものであり、それを定量的な形質進化の指標の観察によって予測可能であるという本研究の結論は、実際の生態系保全に対して一定の有用な知見となりうると考えられる。

結論

本研究では、生物学の分野で近年着目されている個体群動態と形質進化の相互作用について、従来の数理理論研究や実証的研究とは異なるアプローチである三次元仮想物理環境下における仮想生物の進化シミュレーションによって、そのダイナミクスを解明しようと様々な分析、議論を行ってきた。

第一部では、この環境下で捕食被食相互作用をモデル化し、基本的な捕食者と被食者の創発した戦略の特性や、その共進化ダイナミクスについて知見を得ることを目的とした研究を行った。そのため、戦略の進化を捕食者と被食者間、形態と行動間の二重の共進化と位置づけ、連続世代モデルの遺伝的アルゴリズムによる進化実験を行い、双方にどのような戦略が創発するのかについて分析を行った。進化した被食者の戦略は、行動に依存し捕食者から移動することで捕獲から逃れる逃走戦略、形態に依存し捕獲されないようにメンプーツを触れられないような形態を持つ防御戦略、この2つの特徴を併せ持つハイブリッド戦略と多様であり、実際の自然においても観察できるものであった。また、これらの戦略がどのような共進化ダイナミクスで生じたかの分析を行い、戦略の創発、消滅、維持といった捕食-被食共進化によるダイナミクスを観察できたとともに、共進化による戦略の向上が確認できた。次に、このダイナミクスを形作る大きな要素である捕食者被食者間、形態行動間の二つの非対称性に着目し、これがダイナミクスにどのような影響を及ぼすのかについての分析を行った。結果として、一般的に簡単な被食者のタスクと難しい捕食者のタスクという種間レベルの非対称性と、より劇的な形態の進化とより穏やかな行動の進化という種内レベルの非対称性によってダイナミクスが形成されていることが示された。また、戦略が進化した際の形態と行動の変化を測定し、形態と行動どちらが先に進化するのかについての分析を行った。その結果、新たな戦略が生まれる際には形態が大きな戦略変化を伴って進化した一方、相手の戦略変化に対応し、自らの戦略を変化させる際には、従来の戦略を大きく変えない細かい変化が可能な行動が先に変化することが示された。これらの明らかとなった本モデルにおける捕食被食相互作用において創発する戦略の

特徴や、その共進化ダイナミクスに関する知見は第二部の研究において大いに活用されたため、第一部の目的は十分に達成されたと考えられる。

第二部では、多対多の捕食被食関係に基づく形質進化と個体群動態の相互作用のダイナミクスについての分析を行った。そのため、仮想生物の形質進化と集団サイズの変化が同時に生じる遺伝的アルゴリズムを用い、初めは単純化のために被食者のみを進化させる実験を行った。その結果、短期間と長期間でそれぞれ異なったダイナミクスが観察された。短期間でのダイナミクスでは Lotka-Volterra 方程式のような捕食者と被食者の集団サイズの周期的な変動を示し、解析により、進化の影響はほとんど受けず集団の密度変化の影響によって生じている、個体群動態のみのダイナミクスであることがわかった。一方で長期間では、個体数の増減によって、被食者に対する防御形質とコストの選択圧が切り替わり、進化により変化した形質によって、個体数が再度増減するといった、形質進化と個体群動態間でのフィードバックループであることが明らかとなった。次に両者の共進化を可能とする拡張を行い、両者の共進化の様々な面へのアプローチを行った。まず、遺伝オペレータがこの相互作用に及ぼす影響を分析した結果、遺伝オペレータの種類と捕食-被食間の非対称性によって、変異の大きさとそれに対応するロバスト性が異なっており、ダイナミクスに異なる影響を与えることが示された。また、生態系に大きな影響を与える絶滅について進化が与える影響のダイナミクスの分析と予測を行い、その結果、捕食/防衛戦略進化の軍拡競争が系を不安定にさせ、捕食者の絶滅リスクを高めることが示唆された。

以上の第二部における実験や分析、議論で得られた結果から、本研究では三次元仮想物理環境下での捕食被食関係において eco-evolutionary feedback のダイナミクスがどのように生じているのかをはっきりと示すことができた。また自然界の法則に非常に近い環境を用いている本研究において、実際の自然界で起こっている現象とよく類似した仮想生物の戦略や各種のダイナミクスが実験を通して複数認められた。本研究のダイナミクスと実際の自然界でのダイナミクスは本質的には同じであると考えられるため、本研究で得られた知見は、生物学、生態学の分野にも適用可能な普遍的なものであると思われる。ゆえに序論で示した「個体群動態と形質進化の相互作用を、従来の数理理論研究や実証的研究とは異なったアプローチを用いた三次元仮想物理環境下での実験によって解明し、人工生命分野のみならず生物学、生態学の分野にも適用可能な普遍的な知見を獲得する」という本研究の目的は達成されたといえる。

本研究で用いた三次元仮想物理環境下における捕食被食モデルには、第9章でその一例として取り扱ったように様々な方向への応用可能性がある。中でももっとも大きく、かつ興味深いものは、個体間同士の相互作用によって生じる集団としての構造、つまり群れに関する問題を取り扱うための拡張である。捕食者が協調して行う集団としての狩り

や, Edmunds が述べたような集団防衛行動 [15] など, 捕食被食相互作用において起こる群れの挙動は興味深いものばかりである. 特に集団防衛行動の例では, ジャコウウシが自身の武器である角を外側に向けて円陣を組む例が知られており [60], これは, 群れの構造と生物の形質との共進化によって生じたものと位置づけることができる. 仮想生物モデルなどを用いてこのような捕食被食における群れの挙動を取り扱った例はいくつか知られている [72, 43, 11] が, 形質進化と群れの構造の共進化に関してはほとんど取り扱われていないため, 本モデルを用いることでこそこれらに初めてアプローチが可能であると期待される.

謝辞

本研究を進めるにあたり，名古屋大学大学院情報科学研究科教授の有田隆也先生，准教授の鈴木麗璽先生，そして助教の笹原和俊先生にはご多忙の中貴重な御時間を割いて頂き，粘り強く熱心な御指導を頂きました．心より感謝申し上げます．また，博士論文の審査をしていただいた教授の大岡昌博先生に心より感謝申し上げます．

本研究で用いた Morphid Academy の開発者であり，共に研究をさせて頂きました特別研究員の Marcin L. Pilat 博士には，開発，実験，分析，執筆にいたるまであらゆる面で貴重な御助言を頂きました．この研究をこうして行うことができたのはひとえに Marcin L. Pilat 博士の御助力の賜物であります．心より感謝申し上げます．

また，有田研究室並びに鈴木研究室の皆様には，日夜多くの方に相談に乗っていただき，さまざまな助言を頂きました．特に研究室の先輩である大谷隆弘博士，東垣外翼氏の両名には，研究のことから研究室生活のことまで様々なことでお世話になりました．このような素晴らしい研究環境を提供して頂いたこと，皆様には深く感謝いたします．

また，本研究を円滑に進めるにあたり，研究費，研究奨励金という形で資金援助を頂きました日本学術支援機構，伊藤忠兵衛基金に深く感謝いたします．

最後に，博士課程に進学するという希望を応援して頂いた父と母に心より感謝申し上げます．

参考文献

- [1] P. A. Abrams. The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematic*, Vol. 31, pp. 79–105, 2000.
- [2] A. A. Agrawal. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, Vol. 294, No. 5541, p. 321, 2001.
- [3] T. Arita, M. Joachimczak, T. Ito, A. Asakura, and R. Suzuki. Alife approach to eco-evo-devo using evolution of virtual creatures. In *Proceedings of the 21th international Symposium on Artificial Life and Robotics*, in press, 2016.
- [4] A. Asakura, R. Suzuki, and T. Arita. Evolving 3D virtual creatures through exaptation triggered by environmental change. *Artificial Life and Robotics*, Vol. 20, No. 3, pp. 244–250, 2015.
- [5] A. Azarbadegan, F. Broz, and C. L. Nehaniv. Evolving Sims’s creatures for bipedal gait. In *Proceedings of 2011 IEEE Symposium on Artificial Life (IEEE ALIFE 2011)*, pp. 218–224, 2011.
- [6] L. Bromham. Why do species vary in their rate of molecular evolution? *Biology Letters*, Vol. 5, No. 3, pp. 401–404, 2009.
- [7] J. J. Bull, J. Millstein, J. Orcutt, and H. A. Wichman. Evolutionary feedback mediated through population density, illustrated with viruses in chemostats. *The American Naturalist*, Vol. 167, No. 2, pp. E39–E51, 2006.
- [8] G. C. Carter. Coherence and time delay estimation. *Proceedings of the IEEE*, Vol. 75, No. 2, pp. 236–255, 1987.
- [9] N. Chaumont, R. Egli, and C. Adami. Evolving virtual creatures and catapults. *Artificial Life*, Vol. 13, pp. 139–157, 2007.
- [10] J. Chen, J. Benesty, and Y. Huang. Time delay estimation using spatial correlation techniques. In *Proceedings of the 8th International Workshop Acoustic Echo*

- and Noise Control (IWAENC03)*, pp. 207–210, 2003.
- [11] Y. Chen and T. Kolokolnikov. A minimal model of predator-swarm interactions. *Journal of The Royal Society Interface*, Vol. 11, No. 94, 2014.
- [12] N. Cheney, R. MacCurdy, J. Clune, and H. Lipson. Unshackling evolution: Evolving soft robots with multiple materials and a powerful generative encoding. In *Proceedings of the 15th annual conference on Genetic and evolutionary computation (GECCO'13)*, pp. 167–174, 2013.
- [13] C. T. Darimont, S. M. Carlson, M. T. Kinnison, P. C. Paquet, T. E. Reimchen, and C. C. Wilmers. Human predators outpace other agents of trait change in the wild. In *Proceedings of the National Academy of Sciences*, pp. 952–954, 2009.
- [14] R. Dawkins and J. R. Krebs. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, Vol. 205, pp. 489–511, 1979.
- [15] M. Edmunds. *Defence in Animals: A survey of anti-predator defences*. Longman Group Limited, 1974.
- [16] D. J Emlen. *Animal Weapons: The Evolution of Battle*. Henry Holt and Co, 2014.
- [17] G. F. Fussmann, M. Loreau, and P. A. Abrams. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology*, Vol. 21, No. 3, pp. 465–477, 2007.
- [18] P. R. Grant and B. R. Grant. Unpredictable evolution in a 30-year study of darwin's finches. *Science*, Vol. 296, No. 5568, pp. 707–711., 2002.
- [19] N. G. Hairston Jr., S. P. Ellner, M. A. Geber, T. Yoshida, and J. A. Fox. Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecology Letters*, Vol. 8, No. 10, pp. 1114–1127, 2005.
- [20] A. Hastings. *Population Biology: Concepts and Models*. Springer, 1997.
- [21] T. Ito, M. L. Pilat, R. Suzuki, and T. Arita. Emergence of defensive strategies based on predator-prey coevolution in 3D physical simulation. In *Proceedings of the 6th International Conference on Soft Computing and Intelligent Systems, and the 13th International Symposium on Advanced Intelligent Systems 2012 (SCIS-ISIS2012)*, pp. 890–895, 2012.
- [22] T. Ito, M. L. Pilat, R. Suzuki, and T. Arita. Alife approach for body-behavior predator-prey coevolution: Body first or behavior first? *Artificial Life and Robotics*, Vol. 18, No. 1-2, pp. 36–40, 2013.

- [23] T. Ito, M. L. Pilat, R. Suzuki, and T. Arita. Coevolutionary dynamics caused by asymmetries in predator-prey and morphology-behavior relationship. In *Proceedings of the 12th European Conference on Artificial Life*, pp. 439–445, 2013.
- [24] T. Ito, M. L. Pilat, R. Suzuki, and T. Arita. Population and evolutionary dynamics based on predator-prey relationship in 3D physical simulation. In *Proceedings of the 14th International Conference on the Simulation and Synthesis of Living Systems (ALIFE14)*, pp. 105–112, 2014.
- [25] T. Ito, M. L. Pilat, R. Suzuki, and T. Arita. The effects of genetic operators on eco-evolutionary feedback based on a 3d virtual predator-prey system. In *Proceedings of the 20th International Symposium on Artificial Life and Robotics*, pp. 78–83, 2015.
- [26] T. Ito, M. L. Pilat, R. Suzuki, and T. Arita. Evolutionary change precedes extinction in eco-evolutionary dynamics based on a 3D virtual predator-prey system. In *Proceedings of the 13th European Conference on Artificial Life*, p. 639, 2015.
- [27] T. Ito, M. L. Pilat, R. Suzuki, and T. Arita. Population and evolutionary dynamics based on predator-prey relationship in 3D physical simulation. *Artificial Life*, Vol. 22, No. 2, in press.
- [28] D. H. Janzen. When is it coevolution. *Evolution*, Vol. 34, No. 3, pp. 611–612, 1980.
- [29] M. Kasada, M. Yamamichi, and T. Yoshida. Form of an evolutionary trade-off affects eco-evolutionary dynamics in a predator-prey system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, doi: 10.1073/pnas.1406357111, 2014.
- [30] B. Kerr, C. Neuhauser, B. J. Bohannan, and A. M. Dean. Local migration promotes competitive restraint in a host-pathogen ‘tragedy of the commons’. *Nature*, Vol. 442, No. 7098, pp. 75–78, 2006.
- [31] H. Kokko and A. Lopez-Sepulcre. The ecogenetic link between demography and evolution: Can we bridge the gap between theory and data? *Ecology Letters*, Vol. 10, No. 9, pp. 773–782, 2007.
- [32] J. F. Le Galliard, R. Ferriere, and U. Dieckmann. Adaptive evolution of social traits: Origin, trajectories, and correlations of altruism and mobility. *The American Naturalist*, Vol. 165, No. 2, pp. 206–224, 2005.

- [33] P. Legreneur, M. Laurin, and V. Bels. Predator-prey interactions paradigm: A new tool for artificial intelligence. *Adaptive Behavior*, Vol. 20, No. 1, pp. 3–9, 2012.
- [34] J. Lehman. Evolving a diversity of virtual creatures through novelty search and local competition. In *Proceedings of the 13th annual conference on Genetic and evolutionary computation*, pp. 211–218, 2011.
- [35] H. Lipson and J. B. Pollack. Automatic design and manufacture of robotic lifeforms. *Nature*, Vol. 406, pp. 974–978, 2000.
- [36] A. J. Lotka. The growth of mixed populations: Two species competing for common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, Vol. 22, pp. 461–469, 1932.
- [37] A. Manning. *An Introduction to Animal Behaviour*. Cambridge University Press, 1972.
- [38] T. Miconi. Evosphere: Evolutionary dynamics in a population of fighting virtual creatures. In *Proceedings of the IEEE Congress on Evolutionary Computation (CEC 2008)*, pp. 3066–3073, 2008.
- [39] T. Miconi. In silicon no one can hear you scream: Evolving fighting creatures. In *Proceedings of the 11th European conference on Genetic programming (EuroGP'08)*, pp. 25–36, 2008.
- [40] T. Miconi and A. Channon. Analysing co-evolution among artificial 3D creatures. *Artificial Evolution*, Vol. 3871, pp. 167–178, 2006.
- [41] S. Nolfi and D. Floreano. Coevolving predator and prey robots: Do “arms races” arise in artificial evolution? *Artificial Life*, Vol. 4, No. 4, pp. 311–335, 1998.
- [42] E. M. Olsen, M. Heino, G. R. Lilly, M. J. Morgan, J. Bratney, B. Ernande, and U. Dieckmann. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, Vol. 428, pp. 932–935, 2004.
- [43] R. S. Olson, A. Hintze, F. C. Dyer, D. D. Knoester, and C. Adami. Predator confusion is sufficient to evolve swarming behaviour. *Journal of The Royal Society Interface*, Vol. 10, No. 85, 2013.
- [44] N. Ouannes, N. Djedi, Y. Duthen, and H. Luga. A predator-prey scenario in a virtual ecosystem. In *Proceedings of the 13th European Conference on Artificial Life*, p. 463, 2015.

- [45] M. L. Pilat, T. Ito, R. Suzuki, and T. Arita. Evolution of virtual creature foraging in a physical environment. In *Proceedings of the 13th International Conference on the Simulation and Synthesis of Living Systems (ALIFE13)*, pp. 423–430, 2012.
- [46] M. L. Pilat and C. Jacob. Creature academy: A system for virtual creature evolution. In *Proceedings of the IEEE Congress on Evolutionary Computation*, pp. 3289–3297, 2008.
- [47] M. L. Pilat and C. Jacob. Evolution of vision capabilities in embodied virtual creatures. In *Proceedings of the 12th annual Conference on Genetic and Evolutionary Computation Conference (GECCO 2010)*, pp. 95–102, 2010.
- [48] D. M. Post and E. P. Palkovacs. Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: Interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, Vol. 364, No. 1523, pp. 1629–1640, 2009.
- [49] D. N. Reznick and C. K. Ghalambor. The population ecology of contemporary adaptations: What empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, Vol. 112, No. 1, pp. 183–198, 2001.
- [50] D. Reznick, H. Rodd, and L. Nunney. *Evolutionary Conservation Biology*, chapter 6. Springer-Verlag, 2004.
- [51] A. Sanchez and J. Gore. Feedback between population and evolutionary dynamics determines the fate of social microbial populations. *PLoS Biology*, Vol. 11, No. 4, 2013.
- [52] T. W. Schoener. The newest synthesis: Understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science*, Vol. 331, No. 6016, pp. 426–429, 2011.
- [53] K. Sims. Evolving 3D morphology and behavior by competition. In *Proceedings of the 4th International Works on Synthesis and Simulation of Living Systems (ALIFE IV)*, pp. 28–39, 1994.
- [54] K. Sims. Evolving virtual creatures. In *21st Annual Conference on Computer Graphics and Interactive Techniques (SIGGRAPH 94)*, pp. 15–22, 1994.
- [55] L. B. Slobodkin. *Growth and regulation of animal populations*. Dover Publications, 2nd edition, 1980.
- [56] A. F. Steven. *Foundations of Social Evolution*. Princeton University Press, 1998.
- [57] T. Taylor and C. Massey. Recent developments in the evolution of morphologies and controllers for physically simulated creatures. *Artificial Life*, Vol. 7, No. 1,

- pp. 77–87, 2000.
- [58] M. van Baalen and M. W. Sabelis. The milker-killer dilemma in spatially structured predator-prey interactions. *Oikos*, Vol. 74, No. 3, pp. 391–400, 1995.
- [59] V. Volterra. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, Vol. 118, pp. 558–560, 1926.
- [60] E. O. Wilson. *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press, 1975.
- [61] T. Yoshida, S. P. Ellner, and N. G. Hairston Jr. Evolutionary tradeoff between defense against grazing and competitive ability in a simple unicellular alga, *Chlorella vulgaris*. In *Proceeding of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, Vol. 271, pp. 1947–1953, 2004.
- [62] T. Yoshida, S. P. Ellner, L. E. Jones, B. J. M. Bohannan, R. E. Lenski, and N. G. Hairston Jr. Cryptic population dynamics: Rapid evolution masks trophic interactions. *PLoS Biology*, Vol. 5, pp. 1868–1879, 2007.
- [63] T. Yoshida, L. E. Jones, S. P. Ellner, G. F. Fussmann, and N. G. Hairston Jr. Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature*, Vol. 424, pp. 303–306, 2003.
- [64] R. Yoshikawa, T. Izumi, E. Yamada, Y. Nakano, N. Misawa, F. Ren, M. A. Carpenter, T. Ikeda, C. M. Aijnk, R. S. Harris, T. Miyazawa, Y. Koyanagi, and K. Sato. A naturally occurring domestic cat APOBEC3 variant confers resistance to FIV infection. *Journal of Virology*, doi: 10.1128/JVI.02612-15, 2015.
- [65] 伊藤孝, M. L. Pilat, 鈴木麗璽, 有田隆也. 三次元物理シミュレーションでの被食者と捕食者の共進化に基づく防衛戦略の創発. 第 26 回人工知能学会全国大会論文集, 4L1-R-8-5, 2012.
- [66] 伊藤孝, M. L. Pilat, 鈴木麗璽, 有田隆也. 三次元物理シミュレーションでの被食者と捕食者の戦略の共進化. 第 18 回創発システムシンポジウム「創発夏の学校」資料, p. 6, 2012.
- [67] 伊藤孝, M. L. Pilat, 鈴木麗璽, 有田隆也. 三次元仮想物理環境における捕食被食関係に基づく個体群動態と形質進化. 情報処理学会第 76 回全国大会予稿集, 4C-4, 2014.
- [68] 伊藤孝, 鈴木麗璽, 有田隆也. 三次元物理シミュレーションでの被食者と捕食者の戦略の共進化. 第 13 回 AI 若手の集い (MYCOM 2012) オンライン資料, p. 11, 2012.
- [69] 伊藤洋, 池上高志. 闘争の 3D シミュレーションによる角型と決まり手の進化的変化. 日本動物行動学会, 第 26 回大会, 2007.
- [70] 遠藤秀紀. 哺乳類の進化. 東京大学出版, 2002.

- [71] 森井悠太. 捕食者が駆動する被食者の行動の多様化：北海道に産する陸産貝類種群の例. 日本生態学会大会, 第 62 回, 2015.
- [72] 西村信一郎, 池上高志. 捕食関係によって誘引される空間パターン戦略の解析. 物性研究, Vol. 65, No. 5, pp. 738–750, 1996.
- [73] 大串隆之, 近藤倫生, 吉田丈人編. シリーズ群集生態学 2 進化生物学からせまる. 京都大学学術出版会, 2009.
- [74] 東樹宏和, 曾田貞滋. ツバキとゾウムシの軍拡競走：自然選択の地理的勾配と適応的分化. 日本生態学会誌, Vol. 56, pp. 46–52, 2006.
- [75] 保久村哲朗, 池上高志. Karl Sims の仮想生物を用いた生態系. 人工知能学会全国大会, 第 27 回, 4H1–2, 2013.
- [76] nVIDIA GAMEWORKS. *GameWorks PhysX Overview*. <https://developer.nvidia.com/gameworks-physx-overview>, January 3, 2016.

関連発表論文

査読付き学術雑誌論文

- [1] Takashi Ito, Marcin L. Pilat, Reiji Suzuki and Takaya Arita, Population and evolutionary dynamics based on predator-prey relationship in 3D physical simulation. *Artificial Life*, 22(2), MIT Press (in press).
- [2] Takashi Ito, Marcin L. Pilat, Reiji Suzuki and Takaya Arita, ALife approach for body-behavior predator-prey coevolution: Body first or behavior first? *Artificial Life and Robotics*, 18(1-2), Springer, pp. 36–40, 2013.

国際会議論文

- [1] Takashi Ito, Marcin L. Pilat, Reiji Suzuki and Takaya Arita, Evolutionary change precedes extinction in eco-evolutionary dynamics based on a 3D virtual predator-prey system. In *Proceedings of the 13th European Conference on Artificial Life*, pp. 639, 2015.
- [2] Takashi Ito, Marcin L. Pilat, Reiji Suzuki and Takaya Arita, The effects of genetic operators on eco-evolutionary feedback based on a 3D virtual predator-prey system. In *Proceedings of the International Symposium on Artificial Life and Robotics (AROB 20th)*, pp. 78–83, 2015.
- [3] Takashi Ito, Marcin L. Pilat, Reiji Suzuki and Takaya Arita, Population and evolutionary dynamics based on predator-prey relationship in 3D physical simulation. In *Proceedings of the Fourteenth International Conference on the Synthesis and Simulation of Living Systems (ALIFE 14)*, pp. 105–112, 2014.
- [4] Takashi Ito, Marcin L. Pilat, Reiji Suzuki and Takaya Arita, Coevolutionary dy-

- namics caused by asymmetries in predator-prey and morphology-behavior relationship. In *Proceedings of the 12th European Conference on Artificial Life*, The MIT Press, pp. 439–445, 2013.
- [5] Takashi Ito, Marcin L. Pilat, Reiji Suzuki and Takaya Arita, Alife approach for body-behavior predator-prey coevolution: Body first or behavior first? In *Proceedings of the 18th International Symposium on Artificial Life and Robotics (AROB 18th)*, pp. 551–554, 2013.
- [6] Takashi Ito, Marcin L. Pilat, Reiji Suzuki and Takaya Arita, Emergence of defensive strategies based on predator-prey coevolution in 3D physical simulation. In *Proceedings of the 6th International Conference on Soft Computing and Intelligent Systems, and the 13th International Symposium on Advanced Intelligent Systems 2012 (SCIS-ISIS2012)*, pp. 890–895, 2012.
- [7] Takaya Arita, Michał Joachimczak, Takashi Ito, Atsushi Asakura and Reiji Suizuki, ALife approach to eco-evo-devo using evolution of virtual creatures. In *Proceedings of the 21th international Symposium on Artificial Life and Robotics*, in press, 2016.
- [8] Marcin L. Pilat, Takashi Ito, Reiji Suzuki and Takaya Arita, Evolution of virtual creature foraging in a physical environment. *Proceedings of the Thirteenth International Conference on the Simulation and Synthesis of Living Systems (ALIFE 13)*, pp. 19–22, 2012.

学会での口頭発表

- [1] 伊藤孝, Marcin L. Pilat, 鈴木麗璽, 有田隆也. 三次元仮想物理環境における捕食被食関係に基づく個体群動態と形質進化. 情報処理学会第 76 回全国大会予稿集, 4C-4, 2014.
- [2] 伊藤孝, 鈴木麗璽, 有田隆也. 三次元物理シミュレーションでの被食者と捕食者の戦略の共進化. 第 13 回 AI 若手の集い (MYCOM 2012) . オンライン資料 11, 2012.
- [3] 伊藤孝, Marcin L. Pilat, 鈴木麗璽, 有田隆也. 三次元物理シミュレーションでの被食者と捕食者の戦略の共進化. 第 18 回創発システムシンポジウム「創発夏の学校」資料, P6, 2012.
- [4] 伊藤孝, Pilat Marcin, 鈴木麗璽, 有田隆也. 三次元物理シミュレーションでの被食者

と捕食者の共進化に基づく防衛戦略の創発. 第 26 回人工知能学会全国大会論文集,
4L1-R-8-5, 2012.