



# Punctuated Equilibrium under the Artificial Selection

高地, 康宏

---

(Degree)

博士 (理学)

(Date of Degree)

2002-03-31

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

甲2612

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1002612>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



【273】

氏 名・(本 籍) 高地 康宏 (広島県)

博士の専攻分野の名称 博 士 (理学)

学 位 記 番 号 博い第190号

学位授与の 要 件 学位規則第4条第1項該当

学位授与の 日 付 平成14年3月31日

【学位論文題目】

**Punctuated Equilibrium under the Artificial Selection**

(人為淘汰下における断続平衡進化)

審 査 委 員

主査 教授 郡司 幸夫

教授 角田 讓

教授 宮田 隆夫

(氏名：高地 康宏 NO. 1 )

エルドリッジやグールドらが、生物種の進化は必ずしも漸進的なものではなく、急激な適応放散期・絶滅と静穏期の繰り返しによるものであると主張して以降、シミュレーションの分野では、自己組織化という観点から前記のような特徴をもつ断続平衡進化を説明するモデルが量産されてきた。

その代表といえるのが、バクとスネッペンによるもの（BSモデル）である。

しかし、このBSモデルにおいて問題なのが、寿命、絶滅サイズ、子数、すべてに対してそれぞれ頻度分布をとると得られるべき分布、これは断続平衡進化を説明する上で、度々引きあいに出されるものだが、このべき分布における傾きの指数において、バクらが主張する値と、化石のデータから得られるものとの間に溝があるということである。つまり、BSモデルは実際の現象を完全に説明しているわけではないのだ。

我々は、こうした溝を埋めるモデルを考えると同時に、化石のデータの信頼性をサラブレッドのデータを使用して補うことにした。

サラブレッドの進化は、人為淘汰と言えるべき特殊な形態をとっている。当初、サラブレッドのように繁殖を人間の管理下に置き、別種との交雑を絶った状況では、大量絶滅というような断続平衡的な振る舞いは示さないのではないか、あるいは仮に、そうした絶滅がいったん起こってしまったとき、外部との接触なしに種を保つ方法があるのか？といった不安が予想された。しかし、実際のサラブレッドの進化は、大発生と大量絶滅という断続平衡のパターンそのものを示すとともに、大量絶滅するのだが、種全体が完全に絶滅してしまうことなく、細々と系統をつなげ、また後の大発生へと展開していくという点で我々の危惧を回避していたのである。さらには、寿命、絶滅サイズ、子数、すべてにおいてべき分布が得られ、その傾きの指数も化石のデータと一致した。

これにより、残った問題は、BSモデルの代わりに化石やサラブレッドの進化を説明できるモデルを構築すること1点に絞られた。

そこで、まずBSモデルの基本コンセプトについてよくよく調べてみると、不自然な仮定を行っているということに気付いた。それは、本来、相対的であるはずの種ごとの適応値に大域的な極小値の選択を基礎としている点である。つまり、大発生や大量絶滅といった大域的な現象を説明するしかけが、モデルの中にすでに組み込まれているのである。

このようないわば、マスタークロックの存在を否定するのはきわめて合理的である。我々は、マスタークロックのない系を多数の砂時計が非同期的に同調し合う系としてとらえた。

生物種は砂時計に擬され、その降砂速度は周囲の砂時計の降砂速度に同調しながら決定される。このとき、時計合わせという操作が帰結するデジタルとアナログのインターフェースを自己相似的なリターンマップを用いてモデル化した。このリターンマップは「状態」と「遷移規則」という区別に対する不定さを含んでおり、それゆえ砂時計は、完全に同期的ではなく、非同期な同調という振る舞いをみせる。

砂時計が砂を落とし続けた結果、自身の持っている砂の量を超えてしまった場合、それ以降その時計は活動を停止する。つまり、砂時計の死を定義し、一方で残りの砂の量がある小さな幅

(氏名：高地 康宏 NO. 2 )

以内となると、砂時計は反転かつ分裂し再び砂を落とし始めるといった、時計の分裂と死を含んだ時間発展をしらべることができる。

このシミュレーションの結果は、化石やサラブレッドのデータと驚くほど一致した。

BSモデルでは説明できなかった、べき分布における傾き指数もこの砂時計のモデルで説明できたことで、モデルの核である非同期性というものが断続平衡進化を説明するうえで非常に重要であるという結論に達したのである。

それでは、静穏期から激変期にかけて、具体的にどういったことが起こっているのかという疑問が生じてくる。この問題に取り組むため、概念束という数学的手法を取り入れた。

まず、対象集合Gと属性集合Mとの間に、関係Iがあるとき  $gIm (g \in G, m \in M)$  とかく。 $A \subseteq G, B \subseteq M$  に対して、 $A' = \{m \in M \mid gIm, \forall g \in A\}$   $B' = \{g \in G \mid gIm, \forall m \in B\}$  と定義したとき、 $A' = B$  かつ  $B' = A$  をみたす (A, B) を概念と呼ぶ。この概念は、例えばAの要素の数について半順序関係が定義でき、 $(G, M, I, \leq)$  を概念束といい、 $L(G, M, I)$  で表す。

こうして構成された概念束間の関係を表すものの1つにCompatibilityという概念がある。 $[L(G, M, I) \text{ と } L(A, B, I \cap A \times B)] \text{ が } \text{Compatible} \equiv \Pi H, N : L(G, M, I) \rightarrow L(A, B, I \cap A \times B) \text{ が完備全射同相写像}$  で定義されるものであるが、要はもとの対象集合や属性集合に新たな要素を付加したとき、いかに概念間の関係を崩さず拡張したかを示す指標である。

今、ある馬aに対してA：aから系統に従い辿ったとき出現する馬、B：それらの馬の資質、 $G : A$  の要素 + a、 $M : B$  の要素 + (馬を生産する上での人間の思惑) とし、先程のCompatibilityというもののさしに照らし合わせてやることで生産者がaを生産する上で、どれだけそれ以前の系統の「流れ」を踏まえたか、「伝統」に則ったかということが見えてくるのである。

我々は、このいわゆる「Compatible度合い」を数値化する一方で、個々の馬の子孫に対する影響、つまり自身の潜在的な繁殖能力をデータから抽出し、両者の関係を調べた。

ある1つの系統では、「Compatible度合い」が高くなるほど、繁殖能力に良い影響を及ぼすという結果が得られた。つまり、大量絶滅を起こすときには「Compatible度合い」が極端に低くなり、大発生のときはその逆の現象が起こっているということがわかったのである。

以上のことは、サラブレッドの進化に対する研究として、非常に有意義なものであり、そのモデルの提案としても強力なものであると言える。

氏名	高地康宏		
論文 題目	Punctuated Equilibrium under the Artificial Selection		
審査委員	区 分	職 名	氏 名
	主 査	教 授	郡司 幸夫
	副 査	教 授	角田 譲
	副 査	教 授	宮田 隆夫
	副 査		
	副 査		
印			
要 旨			
<p>エルドリッジらは化石記録に基づき、生物の進化が、急激な適応放散・絶滅と静穏期によって進行すると唱えた。この主張は近年、バクらによって自己組織臨界現象（SOC）の文脈でモデル化され（BS モデル）、SOC のミニマルモデルとして流行している。申請者は、（1）断続平衡進化の妥当性を人為淘汰（サブレッドの系統）でさえ確認できることを示し、各系統の存続時間分布などがいずれも指数 2 のべき分布に従い、化石種寿命頻度のべき分布などとも、指数に関して一致することを示した。（2）さらに、時間面を前提とする BS モデルの問題点を乗り越えるべく、時間ずれを伴って進行する種間相互作用を、デジタル（状態）とアナログ（写像）のインターフェースとしてモデル化した。（3）系統パターンの断続平衡的振る舞いを、観察者から見て不定な、育種家（人為淘汰の駆動力）の知識に求め、変化を駆動する主要な力自体に潜在する不定性の評価方法を、形式的概念束を用いて解析する方法を考案した。これによって、人為淘汰パターンに進化駆動力の不定性、開放性が効いていることを見出した。以下に各論を与える。</p> <p>（1）人為淘汰では系統の育種家に完全に制御されるため、系統の同時的絶滅は起こり得ないと予想され、漸進的変化が期待された。しかしサブレッドの系統を、各系統の存続時間分布、種馬が生産する子数分布、同時に系統が絶たれるイベントサイズ分布に関して調べると、いずれも指数 2 のべき分布に従っていた。この指数は化石データのそれとも一致し、高い一般性を有していると考えられる。</p> <p>（2）相転移臨界現象を説明する BS (Bak &amp; Sneppen) モデルは、断続平衡進化を概してうまく説明するが、第一に寿命と絶滅サイズ頻度分布でべき指数が合わないなどの問題点を有する。申請者は、系全体を見渡す仕組みの存在しない系を、多数の時計が非同期で同調し合う系としてモデル化した。生物種は砂時計に擬され、降砂速度は周囲の砂時計の降砂速度に同調しながら決まっていく。時計合わせという操作が帰結するデジタルとアナログのインターフェースは、降砂量と降砂量規則のインターフェースと捉え直され、これを降砂量リターンマップの自己相似性としてモデル化した。各砂時計は、周囲 <math>M</math> 個の時計の降砂量データ <math>\{(a_k(t+2), a_k(t+1))\}</math> から縮小写像によって降砂規則を構成し、自らに適用して砂を落とす。時計の下層の砂量を <math>d(t)</math>、降砂量を <math>a(t)</math> とすると、</p>			

氏名 高地康宏

$a(t+1) = f(d(t) + a(t)r)$  で表され、 $f(x)$  はある値を越えると時計が分裂して砂量をリセットし、負になると時計を殺す。 $r$  はパラメータである。

数値計算の主な結果は以下の通りである。死を調整する  $r$  の依存性は低く、寿命分布に関してほぼ広範な  $r$  に対して指数 2 のべき分布が得られた。また、単系統が絶滅するまでの子孫数頻度分布、および同時絶滅のサイズ頻度分布も指数 2 のべき分布が得られ、化石やサブレッドのデータに合うことが確認された。

（3）サブレッド系統にみられるパターンの不連続性と予想外の挙動は、育種家という観点からどのように整理されるか。この問題を考えるために、申請者は、意味論の変化に関してデータ解析する方法を考案した。ここで意味論とは世界全体と、育種家に流通したサブレッドモデルとのインターフェースだ。育種家にとって、優良馬を生産するための意味（指標）が予め決定され、彼らはそれのみを参照して交配を決定すればよいのではない。その都度育種家の判断で、世界から何らかの判断材料が選択され、モデルに加えられる。したがって意味論は、そのときその場において、局所的に構築され、時々刻々変化するだろう。申請者は局所の意味論を以下に従って計算した。まず、育種家が主に優良馬とする属性の集合  $M$  を定義し、生産された馬の  $n$  世代前までの祖先馬集合  $G$  を定義した。各馬の属性は記録に残っているから、両集合の間に二項関係が定義できる。この二項関係に基づき、意味論を概念束の形で定義できる。すなわち、或る  $G$  の部分集合と関係のある全ての  $M$  要素を集め、これら部分集合の対を形式的概念と定義し、対第 1 成分の包含関係で順序を定義するのである。

これに対して、サブレッドのデータを解析する場合、属性の集合に未知な属性の一つ加える。このとき加える以前の概念束  $LN$  と加えて二項関係の大きくなる概念束  $LB$  とが、或る条件のもとでできるだけ束同型となるよう、未知な属性と  $G$  との間に関係を定義する。実際には、可能な関係を全てシミュレートし、compatibility を最大とする関係を選択する。これは、育種家が系統に対して一般的に言われる属性の意味論を考慮しながら、独自の情報を加えて種馬生産を決定するとの仮定を表す。未知の属性に関して、データを参照しながら二項関係を決定することで、意味論の局所性が推定されるわけだ。この結果、各馬の誕生ごとに、育種家の判断が考慮された局所の意味論  $LB$  と  $LN$  とが計算される。

申請者は最終的に得られた  $LB$  と  $LN$  との compatibility の程度を定量化し、これと種馬としての成功度（自分の子が種馬となった確率）とを比較し、その分布の上限において正の相関を得た。この結果、断続平衡の大発生も、育種家が絶えずおこなっている、現実世界と一般的経験則との調整がうまくいった場合として説明可能であると判明した。これは（2）における砂時計の調整を現実と育種家がおこなっていることの証拠と考えられる。

本研究は、開放複雑系について、その無限定世界と閉じた経験則（モデル世界）との間の絶えざる調整をもたらす安定性・創発性を研究したものであり、複雑系科学について重要な知見を得たものとして価値ある集積であると認める。

よって学位申請者の高地康宏は、博士（理学）の学位を得る資格があると認める。