

# ニッチ構築と学習の相互作用に関する個体ベース進化シミュレーション

## An Agent-Based Evolutionary Simulation of Interactions between Niche Construction and Learning

○野場康德 鈴木麗壘 有田隆也  
○Yasunori Noba Reiji Suzuki Takaya Arita

名古屋大学 大学院情報科学研究科  
Graduate School of Information Science, Nagoya University

**Abstract:** Niche construction is the process whereby organisms modify their own and/or each other's environmental conditions, and learning (phenotypic plasticity) is the process whereby organisms adapt their own phenotypes to the environmental conditions. Our purpose is to give a valuable insight into the coevolutionary dynamics of niche construction and learning. We constructed a simple individual-based model in which the individuals can perform both niche construction of the shared environmental factor and learning of the adaptive phenotype through their lifetime. We found the cyclic coevolution of genes for niche construction and learning. This scenario was brought about by the dynamic changes in the benefit and cost of learning, which were due to the changes in the stability of the environmental factors caused by niche constructions. It also turned out that the increase and subsequent decrease in the phenotypic plasticity through this cycle can be interpreted as a scenario of interactions between evolution and learning called the Baldwin effect.

## 1 はじめに

生物集団は、環境条件に応じて生じる自然選択によって、環境に適する方向へ進化してきた。しかし、生物は自然選択を受動的に受けるだけでなく、生涯の間、環境と相互作用することによりその適応性を改変してきた。そのような生物の個体レベルの生涯の活動が、集団レベルの進化に与える影響について議論がなされてきている。その中でも近年、ニッチ構築と学習（表現型可塑性）が進化に与える影響は、注目されているトピックである。

ニッチ構築とは、Odling-Smeeらが提案した概念であり、生物がその生態的な活動を通して環境を改変することにより、自身や他個体に掛る選択圧を変更することを指す（Fig. 1）[1][2]。近年、ニッチ構築が生物における様々なレベル、時間スケールで存在することが様々な事例によって示されたことにより、ニッチ構築の形質の進化に関して注目が集まってきている。ニッチ構築の例としてはミミズの土壌有機物の分解や、植物一般に見られる酸素の生成、アリやクモの巣作りやビーバーのダム作り、さらには人類の文化的行動が挙げられ、自身のニッチ構築による環境の改変が自身の進化を方向づけてきたと考えられる[1][2]。

ニッチ構築に関して重要な点は、ニッチ構築を行う形質が環境を共有する個体すべての選択圧に影響を及ぼす一方で、その形質自体には直接選択圧が働かないような状況が想定できる点である。例えば、ニッチ構築を行う個体自身の適応度を上げるものは正のニッチ構築、逆に下げるものは負のニッチ構築と呼ばれるが、ニッチ構築

による適応度への影響が集団全体に及ぶような場合を想定した場合、それ自身の持つ形質にとって適応的な正のニッチ構築を行う個体が広まりうるかどうかは自明ではない。なぜなら、ニッチ構築による適応度の増加は、その個体がニッチ構築したかどうかに関わらず、同じ形質を持つ個体すべてにもたらされるためである。Lalandらは、環境を共有する生物集団において、ある資源を生産するというニッチ構築に関する遺伝子と、生産された資源の量によって適応度が決定される形質に関する遺伝子の2種類を用いた2遺伝子座モデルを構築し、個体の適応度が資源の量のみによって決められる場合には、ニッチ構築遺伝子に選択圧が生じないことを示した[3]。また、久保らは、Lalandのモデルと類似した状況を想定した個体ベースモデルを構築した。実験の結果、個体の持つ2種類の遺伝子の相関が維持されやすい状況ではニッチ構築遺伝子に間接的な選択圧が生じ、相関の正負によって進化が促進される場合と抑制される場合の2種類の進化のシナリオが生じることが判明した[4]。

一方、学習は生涯の中で環境と相互作用することにより、生得的な形質とは異なる形質を身につけ、環境に適応するプロセスである（Fig. 1）。ここで述べる学習は、細菌から哺乳類までのすべての生物が行うような自身の形質を変化させること（表現型可塑性）による個体レベルの適応プロセスである。水生植物の一種であるウキシバは生息している場所の水位が低く根を張ることができる状況下では、葉が斜め上に向かっていく抽水型の形態になる。ところが水位が高くなると、茎や葉は水面上に浮かぶような浮葉型の形態に形質を変化させて適

応する。これは環境変化に応じた表現型可塑性に基づく学習ととらえられる。

学習が進化に与える影響は、ボールドウィン効果[5]をはじめとして古くから議論されてきたが、特に近年、表現型可塑性進化の理解や進化発生生物学の進展に伴って注目されている。ボールドウィン効果は、ラマルク的な獲得形質が遺伝する仕組みがなくても、最初は学習によって獲得されていた形質が、次第に遺伝的に獲得される過程であり、一般には、次のような二つの段階からなるとされている[6]。

### 第1段階

学習によって生存上のメリットの高い形質を獲得した個体が次世代に多くの子孫を残して広まる。

### 第2段階

十分に多くの個体が生存上有利な形質を学習によって獲得した集団では、学習にかかるコストが選択圧として大きく働く。その結果、生存上有利な形質を生得的に獲得している個体が次世代に多くの子孫を残す(遺伝的同化[7]、遺伝的順応の一種[8])。

Hinton と Nowlan の遺伝的アルゴリズムによる先駆的な計算機実験[9]によってボールドウィン効果の発生が明確化されて以来、様々な観点から進化モデルを用いた議論がなされてきたが、特に環境の改変であるニッチ構築の影響と関係の深いものとして、動的な環境を想定した研究がある。Ancel らは、各個体の持つ形質とその可塑性が実数値の遺伝子で表わされたモデルを構築し、確率的に生じる環境条件(形質の最適値)の変化がボールドウィン効果の二つの段階が生じるきっかけになることを示した[10]。この実験において環境の変化は、外的要因によって生じる環境の変動として、その環境に所属する生物の生態的活動の影響を想定してはなかった。これに対して、鈴木らは環境が動的な要因を集団自体が内包している状況を考え、繰り返し囚人のジレンマゲームの戦略の進化の中で、ボールドウィン効果による可塑性の増加と減少が協調集団の創発を促進することを示している[11]。これらの研究は環境の動的性質が進化と学習の相互作用に与える影響に注目しており、ニッチ構築による環境状態の改変の影響と深い関係があると考えられる。

学習は環境条件に適する方向へ個体の形質が変化する適応プロセスであり、ニッチ構築による適応性の獲得は環境の側を自身の形質に合わせて改変するという、言わば逆の方法に基づくプロセスである。しかし、図 1.1 に示すように環境が部分的に個体のニッチ構築から成り立っており、個々の学習はそれぞれが経験する環境により形成されるという点から、両適応プロセスの間には複雑な相互作用が存在する。そのため学習がニッチ構築の進化を方向付け、逆にニッチ構築が学習の進化を方向づける状況が考えられる。そこで本研究では環境を共有する個体群において、学習とニッチ構築が生存期間内で相互作用することによって、両活動にどのような共進化のプロセスが生じるのか、個体ベース進化シミュレー

ションによる解析を通してその知見を得ることを目的とする。そのために、上記の状況をモデル化した個体ベース進化モデルを構築し、実験とその解析を行った。本稿では、特に実験において生じた学習・ニッチ構築遺伝子の共進化サイクルのメカニズムと、ボールドウィン効果との関連について論ずる。

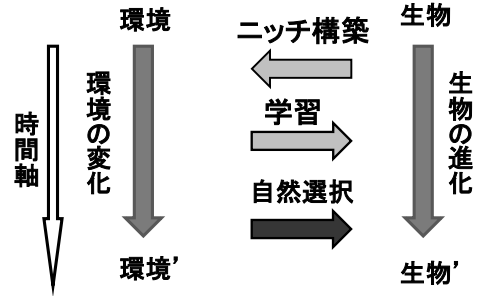


Fig. 1 ニッチ構築と学習と進化の相互作用

## 2 モデル

本モデルでは、1世代中は複数のステップに分けられ、1ステップの中でランダムな順番で各個体が選択され、ニッチ構築か学習いずれかを1回行う。このステップを  $T$  ステップ繰り返したのち、適応度の平均を元に世代交代がおこなわれる。

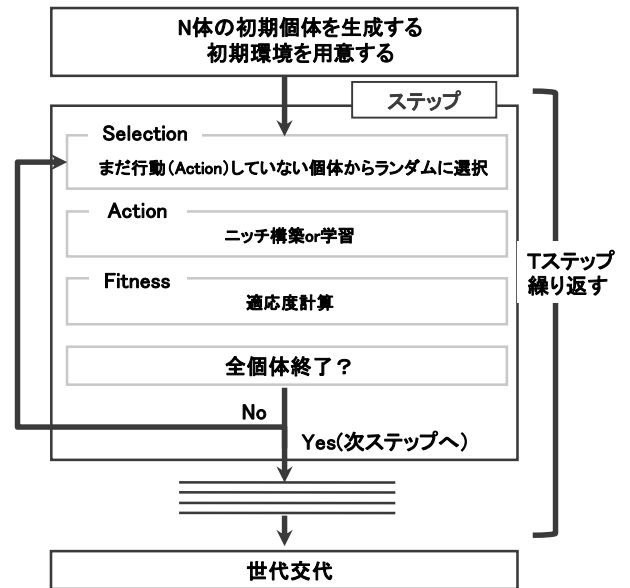


Fig. 2 モデルの流れ

### 2.1 個体の遺伝情報

集団は  $N$  個体によって構成される。集団内の個体は同じ環境状態を共有するものとし、その環境状態を  $e$  ( $0$  から  $1$  の実数値) とする。各個体は環境の状態  $e$  に依存して適応度が決まる形質  $p$  ( $0$  から  $1$  の実数値) を持つ。 $p$  の初期値は個体の持つ遺伝子  $g_p$  ( $0$  から  $1$  の実数値) によって決定される。また各個体はニッチ構築に関する遺伝子  $g_n$  ( $-1$  から  $1$  までの実数値) と学習に関する遺

伝子  $g_l$  (0 から 1 までの実数値) を持ち、これらに基づいて生涯に渡ってニッチ構築と学習を繰り返すことによって共有する環境  $e$  や自身の形質  $p$  の値を変化させる。

## 2.2 学習とニッチ構築

本モデルでは各個体は 1 ステップ内に 1 回選択され、ニッチ構築または学習を行うものとする。これを 1 アクションとし、 $TN$  (ニッチ構築) :  $TL$  (学習) の比で確率的にどちらかを行う。

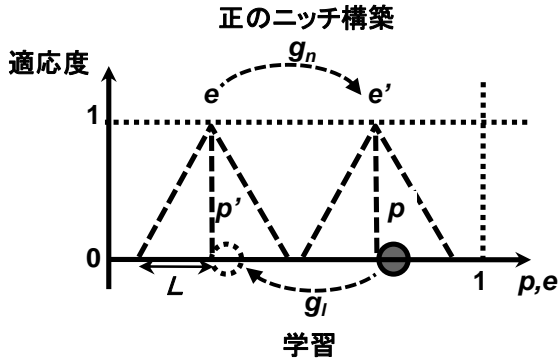


Fig. 3 ニッチ構築と学習

以下に本モデルで個体が行うニッチ構築の定義を示す。現在の環境が  $e$  のとき、 $g_n, p$  を持つ個体がニッチ構築をした結果、環境の値  $e'$  は次のようになる。ただし、ニッチ構築による環境の変化は  $e$  の定義域 (0 から 1) を超えないものとする。

$$e' = e - \text{sgn}(e - p) \times g_n \quad (3.1)$$

$\text{sgn}(x)$  は  $x > 0$  のとき  $+1$ ,  $x < 0$  のとき  $-1$ , を返す符号関数。また、 $\text{sgn}(e - p) = 0$ , かつ、 $g_n < 0$  の場合は  $e' = e \pm g_n$  (ランダムに  $g_n$  だけ加算減算) を行う。符号関数内の  $(e - p)$  は現在の環境と形質の差を表しており、 $g_n$  の値が正ならば、個体は自身の形質と環境との差を小さくするような正のニッチ構築を行い、逆に  $g_n$  の値が負のとき、自身の形質と環境との距離を広げるような負のニッチ構築を行うことを表している (Fig. 3 は正のニッチ構築によって環境値  $e$  が形質  $p$  に  $|g_n|$  だけ近づく例を示している)。またニッチ構築により環境の値が  $p$  を超えた場合 ( $e < p < e'$  または  $e' < p < e$ )  $e' = p$  とし、ニッチ構築後の環境値  $e$  を形質値  $p$  に合わせるものとする。

次に本モデルにおける学習の定義を示す。現在の環境が  $e$  のとき、 $g_l, p$  を持つ個体が学習をした結果、形質の値  $p'$  は次のようになる。ただし、学習による形質の変化は  $p$  の定義域 (0 から 1) を超えないものとする。

$$p' = p - \text{sgn}(p - e) \times g_l \quad (3.2)$$

上式は  $g_l$  が大きいほど学習によって近づけられる量が大きくなることを表している。Fig. 3 は学習によって形質値  $p$  が  $g_l$  だけ近づく例である。また学習により形質値  $p$  が  $e$  を超えた場合 ( $p < e < p'$  または  $p' < e < p$ )

$p' = e$  とし、学習後の形質値  $p'$  を環境値  $e$  に合わせるものとする。

## 2.3 適応度計算

ある生物種が適応できる生存・繁殖可能な環境条件の幅をその種の耐性範囲という。生物は最適環境のもとで最も機能し、その条件に近いほど適応的であるとする。例えば、最適点から外れるほど、個体のストレスが大きくなり、成長はできても繁殖はできなったり成長も起きなくなったりする状況が考えられる。このような耐性範囲を適応度式として簡略化して用いる。環境が  $e$  の場合に形質  $p$  を持つ個体の適応度  $F$  は次のように定義される。

$$F = \frac{1}{L} |p - e| + L \quad (e - L \leq p \leq e + L)$$

$$F = 0 \quad (p \leq e - L, e + L \leq p) \quad (3.3)$$

$|p - e|$  の値が小さいほど、その個体は環境に適応しているとし、Fig. 3 に示されるように、形質値  $p$  の定義域上において、適応度は環境値  $e$  を頂点とした幅  $2 \times L$  の山形で表わされる。

このようにして、各アクションにおいてすべての個体の適応度を定める。世代交代の際に用いる最終的な適応度は、自身が行動したかどうかに関わらず、全てのアクションにおいて各個体が得た適応度の平均を用いるものとする。

## 2.4 世代交代

世代交代は遺伝的アルゴリズムを用いて適応度に比例したルーレット選択により次世代の集団を作り出すことによって、集団を進化させていく。その際、個体の持つ各遺伝子については突然変異が確率  $P_m$  で発生し、その際は遺伝子の定義域内でランダムに値が決まるものとし、交叉は行わない。世代交代直後の  $e$  の値は前世代の最後の  $e$  の値を継承する (生態的継承[2]) もとしている。また、初期集団はランダムな遺伝子を持つ個体で構成し、環境の値は 0.5 に設定する。

## 3 実験結果と考察

### 3.1 予備実験

ニッチ構築と学習の共進化を考える前に、それぞれの進化が系に与える影響を調べるため、各個体が片方のみを常に行う設定で予備実験を行った。各個体がニッチ構築のみを常に行う設定 ( $TN:TL=1:0$ ) の場合、ほとんどの世代で環境値  $e$  が 0 または 1 付近に収束した状態で安定しており、各個体の形質値  $g_p$  もそれに適した値に収束する傾向があった。しかし、この状況ではニッチ構築遺伝子  $g_n$  に選択圧が働かないため、遺伝的浮動による負のニッチ構築遺伝子の増加で環境値が大きく変化する場合が時折生じた。このとき、変化した環境に適した形質  $p$  を持つ個体が存在し、正のニッチ構築遺伝子を持つ場合には環境の安定化とともにそれらが集団中を占

めたが、負のニッチ構築遺伝子を持つ場合は環境を再び不安定化させて値を元に戻すため、集団中を占めるには至らなかった。これら2つのシナリオの発生は久保らの知見[4]とほぼ一致するものである。

一方、各個体が学習のみを常に行う設定 ( $TN:TL=0:1$ ) の場合、集団はニッチ構築を行わないために、環境  $e$  は静的である。そのため、個体は学習によって形質  $p$  を環境の値に容易に一致させることができるので、初期の形質遺伝子  $g_p$  には選択圧は掛からなくなり、定義域全体に分布し多様性が生じた。学習遺伝子  $g_l$  に関しては小さすぎる値でなければ十分適応的であり、わずかに選択圧がかかることが判明した。

### 3.2 共進化サイクルの発生

ニッチ構築と学習の共進化を調べるため各個体がニッチ構築と学習の両方を行う設定で2500世代に渡って実験を行った。各パラメーター設定は  $TN:TL=1:1$ ,  $N=250$ ,  $L=0.1$ ,  $T=100$ ,  $P_n=0.05$  とした。

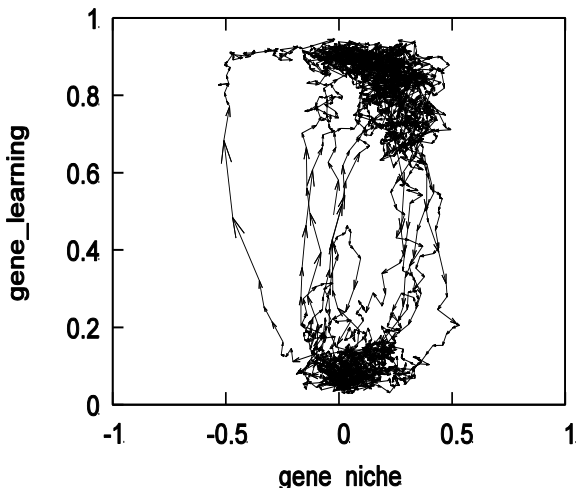


Fig. 4 ニッチ構築と学習の相関

ニッチ構築と学習の相互作用が、両活動の進化に与える影響をニッチ構築遺伝子と学習遺伝子の相関の推移から説明する。Fig. 4は  $g_n$  の平均値と  $g_l$  の平均値の世代毎の相関を矢印で示したものであり、図中の横軸が  $g_n$ 、縦軸が  $g_l$  を示している。同図から、両値は収束せずに順番に増加と減少を繰り返す、時計回りのサイクル状の推移を示すことがわかる。この過程では、負のニッチ構築の増加が学習能力の増加をもたらす、これが続く正のニッチ構築の増加をもたらす、さらにこれが学習能力の減少をもたらすという、ニッチ構築と学習の適応性について複雑な変移が生じている。

また、図中右上の両者の値がともに増加した状況では、前節のニッチ構築・学習のどちらか片方のみを行って進化する場合の結果と比べてどちらも高い値になっており、一時的に両者の進化が相乗的に働いていることもわかる。これらは、ニッチ構築による環境の安定化と不安定化が学習のメリットとコストに影響したのと同時に、学習による形質の多様性の変化がニッチ構築の適応性

に影響した結果であると考えられる。本稿では、このダイナミクスがニッチ構築と学習の相互作用の本質的な側面を反映しているのとらえ、その仕組みを詳しく解析する。

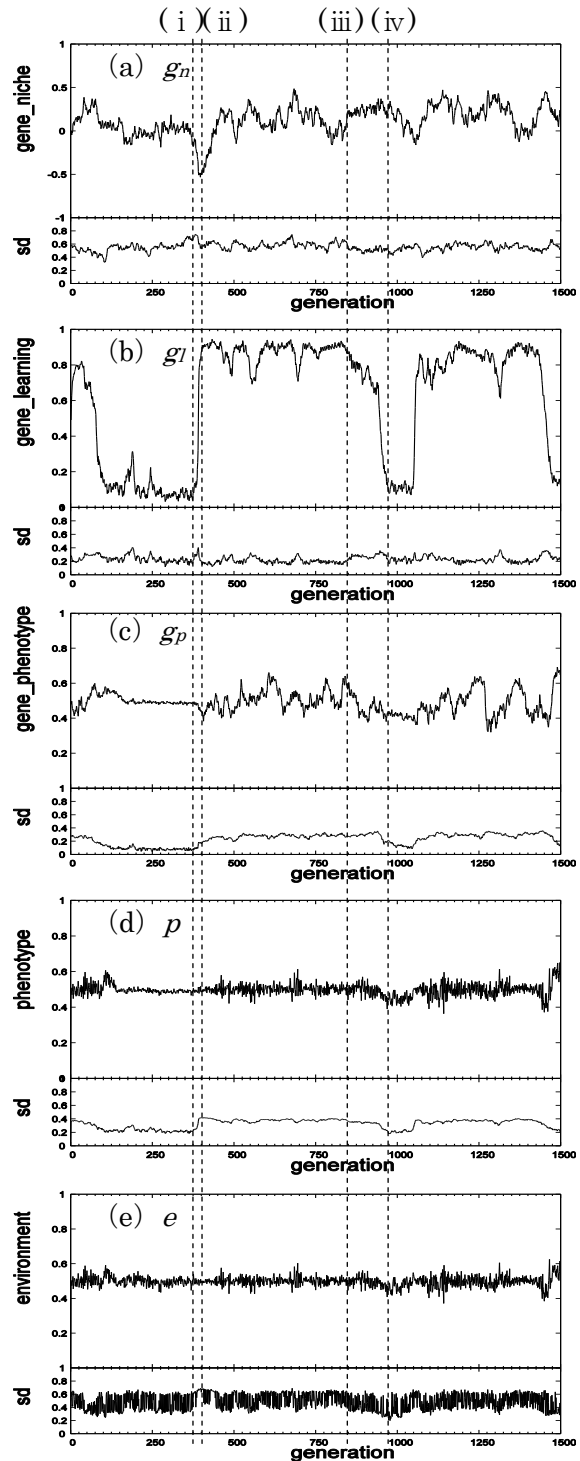


Fig. 5  $g_n$ ,  $g_l$ ,  $g_p$ ,  $p$ ,  $e$  の平均 (上段) と標準偏差 (下段)

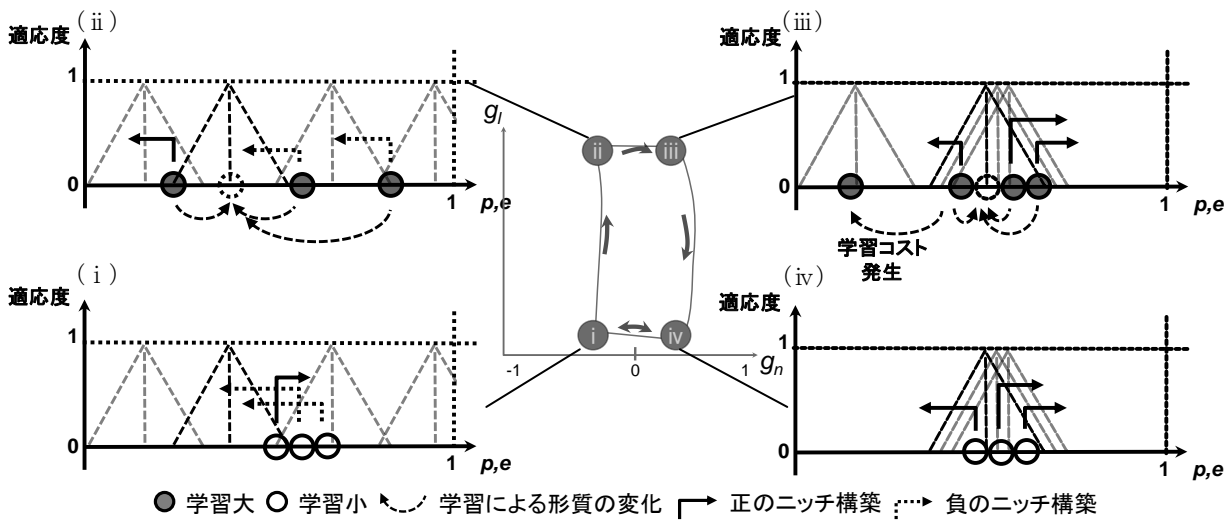


Fig. 6 共進化の過程の模式図

まず、環境条件の安定性に注目し、Fig. 4における集団の遷移を概観する。  $g_l$ の値が0.1付近の状態では、  $g_n$ の値が-0.1から0.2付近範囲で振動した。環境は比較的安定しており、集団は学習を行わず、ニッチ構築遺伝子に選択圧が生じていない状況である。このとき、  $g_n$ の値が-0.1付近を超えると、  $g_l$ の値が0.1付近から0.9付近に増加し不安定な環境で学習を行う集団になった。その後  $g_l$ の値を維持したまま、  $g_n$ の値は振動を伴いながら増加し、学習と正のニッチ構築を行う集団に進化した。しかし、  $g_n$ の値が0.4付近に至ると環境が安定化すると同時に、  $g_l$ の値が0.1付近まで減少し、学習に依存しない集団に戻った。

Fig. 5は、集団における遺伝子  $g_n$ ,  $g_l$ ,  $g_p$ 、環境値  $e$ 、形質値  $p$ の各値の平均値・標準偏差の初期1500世代の推移を示したものである。また、Fig. 6は、この過程における典型的な4つの状態を模式的に表したものである。次節以降、これらを用いて各状態間の遷移の過程を詳しく説明する。

### 3.2.1 (i) から (ii) への状態の遷移

状態 (i) に相当する380世代付近では、学習遺伝子  $g_l$ の平均値が小さく0.1程度である一方で、ニッチ構築遺伝子  $g_n$ の値が-0.2程度と負の値をとっている。同時に、初期形質  $g_p$ の標準偏差が0.1程度と小さく、負のニッチ構築を行う割合が高くなっているため、環境は不安定化し、標準偏差は0.6程度の高い値になっている。負のニッチ構築を行う遺伝子が多く存在する理由は、各個体の初期形質値がほぼ同様に、学習も行わず変化しないため、環境値がどのようであっても個体間に適応度差が生じずニッチ構築遺伝子に選択圧がほとんど生じないためである。

このような環境が不安定な状況下では、個体は学習を行って形質値を振動する環境値に近づけることが適応的である。そのため、  $g_l$ の値が増加し集団は不安定な環境において学習によって適応する状態 (ii) に遷移する。

このとき集団の初期形質の平均値が振動し、標準偏差が増加する。これは学習のみの実験で得られた結果と同様に、各個体が学習によって環境値に形質値を即座に合わせることで高い適応度を得るために、初期形質に選択圧が掛らなくなるからである。

また、学習のみの実験では、  $g_l$ にはわずかにしか選択圧が生じなかったが、(ii)の状態では約0.9まで増加している。これは、ニッチ構築による環境の不安定化が学習のメリットをもたらしたという点で興味深いと言える。

### 3.2.2 (ii) から (iii) への状態の遷移

400世代付近に相当する状態 (ii) では、環境値の変化に対して学習で形質値を追従させているため、形質の初期値に加え、各ステップでの集団の形質の平均値も大きく振動している。このような状況では、正のニッチ構築を行う個体は、自分の形質に環境を近づけることができる分だけ、他個体よりも相対的に適応度が高くなる。その結果、正のニッチ構築に選択圧が掛り、  $g_n$ は遺伝的浮動の影響を受けながらも緩やかに増加し状態 (ii) から (iii) に移る。

また、  $g_n$ に関しては、0.2付近の値を振動しており、ニッチ構築のみの実験と比べて、  $g_n$ の平均値が大きい値をとった。これは、学習によって生じた形質の多様性が、正のニッチ構築に対する選択圧をもたらしたという点で興味深いと言える。

### 3.2.3 (iii) から (iv) への状態の遷移

850世代付近の状態 (iii) では、正のニッチ構築を行う個体の割合が多くなり、各世代内での  $e$ の分散の値が減少し、環境の値は0.5付近をとるようになる。これは、形質値がばらついた状態において各個体が正のニッチ構築を行うと、環境値は定義域の中心付近に収束しやすいためであると考えられる。それによって安定した環境の値と同一の形質の初期値を持つことが適応的とな

るため、表現型初期値の標準偏差が減少し、環境値と同じ0.5付近の値をとる。

この状況において、 $g_I$ の値は減少し状態(iii)から(iv)に遷移する。なぜなら、Fig. 6 (iii)に示すように、環境が安定化した状況下においても、環境はノイズ程度に時折振動しており、そのような環境の変化に合わせて学習を行った場合、個体は一時的に環境に適応するが、すぐに他の個体の正のニッチ構築によって環境は元の安定した状態に戻るため、学習をせずに、集団の形質の平均値を維持した方が適応的となるからである。

### 3.2.4 (iv) から (i) への状態の遷移

970世代付近の(iv)の状態では個体は学習を行うことで適応度を得ることができず、既に集団の初期の形質の多様性は失われている。したがって、個体間で形質値が常にほぼ同一になり、適応度差が生じなくなる。このため、ニッチ構築に選択圧が掛らず、(iv)と(i)の状態を遺伝的浮動によって振動する。その結果、集団全体が稀に負のニッチ構築を行う傾向が高くなる状況が生じ、状態(i)に至る。

## 3.3 ボールドウィン効果の発生

以上の過程は、冒頭で紹介した進化と学習の相互作用であるボールドウィン効果の2段階のシナリオに当てはめることができる。

第1段階は(i)から(ii)への遷移である。負のニッチ構築の増加による環境の不安定化が起こり、学習して環境変化に追従することにメリットが生じ、学習を行う個体が広まる過程である。第2段階は、(ii)から(iii)を経て(iv)に至る遷移である。正のニッチ構築の増加によって環境の安定化が起こることをきっかけにして、個体の形質の初期値が環境の値と同じ値をとる(遺伝的同化)のに加え、環境のノイズ的な振動で生じる学習のコストによって可塑性が減少する過程である。

Ancelは、外的要因で生じる環境条件の断続的な変化によって、ボールドウィン効果が繰り返し生じることを示した[10]。今回の実験結果は、集団内でのニッチ構築という内的要因に起因する環境の変化であっても、ボールドウィン効果の第1段階の発生をもたらすことを示したと言える。また、Suzukiらは、繰り返し囚人のジレンマゲームの戦略と学習可能性の進化において、ボールドウィン効果の第2段階が生じる要因として、ゲームの際に生じる手の出し間違いによる明示的でない学習のコストの発生を挙げている[11]。今回の結果においても、環境のノイズ的な変化が第2段階発生の要因であると言える。

以上から、ニッチ構築によって生じる環境条件とその安定性の変化は学習のメリットとコストのバランスに大きく影響し、ボールドウィン効果の発生をもたらす重要な要因となりうるということが示されたと言える。

## 4 おわりに

本研究ではニッチ構築と学習の共進化のプロセスに焦点を当て、個体ベースモデルを構築し、ニッチ構築遺伝子と学習遺伝子の共進化の過程について解析した。その結果、ニッチ構築の正負と学習可能性に関する遺伝子の値が順番に増減するサイクリックな共進化ダイナミクスが生じることが明らかになった。その過程では、負のニッチ構築による環境の不安定化が学習の適応性をもたらし、学習によって生じる形質の多様性が正のニッチ構築の適応性をもたらすことが判明した。これにより、ニッチ構築・学習のどちらか片方のみを行う予備実験の結果と比べて強い選択圧が掛かる状況が生じること、一時的に両者の進化が相乗的に働かうこともわかった。また、学習に明示的なコストを導入していない状況においても、ニッチ構築による環境の安定化・不安定化が学習のメリットとコストのバランスを変化させ、ボールドウィン効果が生じることが明らかになった。

今後の課題として、ニッチ構築の影響が世代を通して及ぶこと(生態的継承)の度合いや、ニッチ構築および学習それぞれの影響の大きさや時間スケールの違いが進化に及ぼす影響を明らかにすることが考えられる。また、モデルに空間的局所性や社会的学習を導入した場合の進化について調べることも考えられる。

## 参考文献

- [1] Odling-Smee, F. J.: Niche constructing phenotypes. Plotkin, H., editor, *The Role of Behavior in Evolution*, 73-132, 1988.
- [2] Odling-Smee, F. J., Laland, K. N. and Feldman, M. W.: *Niche Construction - The Neglected Process in Evolution*; Princeton University Press, 2003.
- [3] Laland, K. N., Odling-Smee, F. J., and Feldman, M. W.: Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 10242-10247, 1999.
- [4] 久保和紀, 鈴木麗穂, 有田隆也: 進化とニッチ構築の相互作用に関するシミュレーション解析, 人工知能学会全国大会(第19回)論文集, 2F2-03, pp. 1-4, 2005.
- [5] Baldwin, J. M.: A new factor in evolution, *American Naturalist*, 30: 441-451, 1896.
- [6] Turney, P., Whitley, D. and Anderson, R. W.: Evolution, learning, and instinct: 100 years of the Baldwin effect, *Evolutionary Computation*, 4: 4-8, 1996.
- [7] Waddington, C. H.: Genetic assimilation of an acquired character, *Evolution*, 7: 118-126, 1953.
- [8] West-Eberhard, M. J.: *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford University Press, 2003.
- [9] Hinton, G. E. and Nowlan, S. J.: How learning can guide evolution, *Complex Systems*, 1: 495-502, 1987.
- [10] Ancel, L. W.: A quantitative model of the Simpson-Baldwin effect, *Theoretical Biology*, 2: 197-209, 1997.
- [11] Suzuki, R. and Arita, T.: Interactions between learning and evolution: the outstanding strategy generated by the Baldwin effect, *Biosystems*, 77: 57-71, 2004.

