

論文内容の要旨

論文題目 Fixation probabilities of social behaviors in finite
populations and the evolution of reciprocity in sizable groups

(有限集団における社会行動の固定確率と大きいグループにおける
互惠性の進化)

氏名 黒川 瞬

General Introduction

社会行動は行為者と被行為者への効果に従って、4つに分類することができる。行為者と被行為者の両方に対して正の効果を伴う社会行動は「共栄」、行為者には正の効果、被行為者には負の効果を伴う社会行動は「利己」、行為者には負の効果、被行為者には正の効果を伴う社会行動は「協力」、行為者と被行為者の両方に対して負の効果を伴う社会行動は「嫌がらせ」という。協力行動と嫌がらせ行動の自然界における存在は、それらは直接的には行為者の適応度に対して負の効果を伴うので、説明を要する。特に、協力行動の進化は、進化生物学において主要な問題であり続けた。協力行動の進化を説明するメカニズムの一つとして、互惠性があげられる。互惠性は、助けてくれた個体に対しては助け、助けてくれなかった個体に対しては将来の協力を差し控える性質であり、このような工夫をほどこした協力的な振る舞いは進化しうることが数理モデルを用いた理論研究から言われてきた。協力行動は2者間での相互作用だけでなく、3個体以上が関わる社会的な相互作用においても観察される。例としては、献血、選挙、地球温暖化対策などがあげられる。互惠性は2者間での協力行動の進化を説明しうる一方で、(協力的な平衡状態に向かう basin of attraction が、グループサイズが大きくなるにつれて急速に縮むので、) 互惠性は大きいグループにおける協力行動の進化を説明できない¹というのがコンセンサスの取れた見解であった。そして、その後、大きなグループにおける協力行動の進化を説明するために、「非協力者に対する罰」「村八分」などのメカニズムが提起されることにつながった。しかしながら、この、「互惠性では大きなグループにおける協力行動の進化を説明できない」という知見は無限集団を仮定していて、遺伝的浮動の効果を考慮しない決定論的な過程を考えるモデルの解

析に基づいている。最近では、Nowak らが、無限集団という仮定を取り除き、遺伝的浮動の効果を考慮した確率論的モデルを 2 人ゲームに対して開発した。A, B を戦略とし、 a_j, b_j をそれぞれ table1 のように定義する。

Table 1. 2 人ゲームの利得行列

| 自分 | 相手 | |
|----|-------|-------|
| | A | B |
| A | a_1 | a_2 |
| B | b_1 | b_2 |

このとき、Nowak らは、代数解析の結果、 $\rho_{A,B}$ を、1 つの突然変異個体 A が戦略 B ばかりからなる集団に侵入したときに固定する確率とすると、

$$\rho_{A,B} \approx \frac{1}{N} \frac{1}{1 - [(a_1 + 2a_2 - b_1 - 2b_2)N - (2a_1 + a_2 + b_1 - 4b_2)]w/6} \dots(A)$$

が成り立つことを発見した。²ここで、 w は選択の強さ、 N は集団サイズである。しかし、この Nowak らの研究では、大きなグループにおける協力的行動の進化などの 3 者間以上での相互作用に関して解析を行うことはできない。本論文の構成は以下である。本稿第 1 章では、有限集団における任意のグループサイズで行われる社会行動の固定確率を求めて、大きなグループにおける協力的行動の進化について論じ、本稿第 2 章では寛容さの進化について論じ、本稿第 3 章では、本稿第 1 章で求めた有限集団における社会行動の固定確率を、社会行動の自分に対する効果と相手に対する効果を用いて書き換え、本稿第 4 章では、情報が不完全の時の、大きいグループにおける互惠性の進化について論じる。

Chapter 1: Emergence of cooperation in public goods game

General Introduction で記述したように Nowak らは、2 者間での相互作用における固定確率を計算したが、 n 者間での相互作用における固定確率を求めることは、大人数での相互作用を解析する上では必要である。この章では、 n 人ゲームの確率論的モデルを解析し、 n 人ゲームで記述される社会行動の固定確率を得る。A, B を戦略とし、 a_j, b_j をそれぞれ、 n 人からなるグループの自分以外の $n-1$ 個体の中に、A が $n-j$ 個体いるときの戦略 A、戦略 B の利得と定義する(table 2)。このとき、table2 は table1 の一般化になっている。

Table 2. 一般の n 人ゲームの利得行列

| 自分 | $n-1$ 個体の相手の中の A の数 | | | | | |
|----|---------------------|-------|-------|-----|-----------|-------|
| | $n-1$ | $n-2$ | $n-3$ | ... | 1 | 0 |
| A | a_1 | a_2 | a_3 | ... | a_{n-1} | a_n |
| B | b_1 | b_2 | b_3 | ... | b_{n-1} | b_n |

このとき、私は、代数解析の結果、1 つの突然変異個体 A が戦略 B ばかりからなる集団に侵入したときに固定する確率 $\rho_{A,B}$ を計算し、

$$\rho_{A,B} \approx \frac{1}{N} \frac{1}{1 - \left[\sum_{k=1}^n k(a_k - b_k) \right] N - \left\{ \sum_{k=1}^n (n+1-k) a_k + \sum_{k=1}^{n-1} k b_k - n^2 b_n \right\} w / [n(n+1)]} \dots(B)$$

が成り立つことを発見した。ここで、 w は選択の強さ、 N は集団サイズである。式(B)に、 $n = 2$ を代入すると、もちろん式(A)と一致する。また、式(B)は以下のようにも書き換えられる。

$$\rho_{A,B} \approx \frac{1}{N} \frac{1}{1 - [(N-n) \sum_{k=1}^n k(a_k - b_k) + (n+1) \sum_{k=1}^{n-1} k(a_{k+1} - b_k)]w / [n(n+1)]} \dots(C)$$

この式を用いて、互恵的協力者が n 人繰り返し囚人のジレンマにおいて非協力者の集団に取って代わることを自然選択が好みうる（固定確率が、中立の場合の固定確率である $1/N$ を超えうる）ことを示した。加えて、先行研究に反して、グループサイズが大きくなるほど公共財ゲームにおける協利行動の進化が促進されることがモデルから示唆された。³

Chapter 2: Generous cooperators can outperform non-generous cooperators when replacing a population of defectors

もし協力者が、将来の協力を差し控えることによって非協力者を罰するという性質（互恵性）を持っているならば、2者間での繰り返し相互作用において協利は進化すると述べられてきた。しかしながら、3者間以上の個体が関わる社会的な相互作用では、将来の協力を差し控えることが非協力者だけでなく、他の協力者も罰することをもたらしかもしれない。従って、そのような社会的な相互作用では、協力者がどんな数の非協力者にも寛容でないときに協利が最も進化しやすいかどうかは明らかではない。ここで、第1章で得た式(B)(式(C)とも)を用いて、 n 人囚人のジレンマの確率論的なモデルを解析する。そして、協力者がいくらかの非協力を容認するときの方が、そのような寛容さを持たないときよりも非協力者からなる集団に取って代わることはもっと起こりうることを示した。また、協利行動の進化をもっとも促進する寛容さの最適なレベルも求めた。⁴

Chapter 3: Evolution of social behavior in finite populations: a payoff transformation in general n -player games and its implications

この章では、有限集団における社会行動の進化について一般的な n 人ゲームを用いて研究する。 $n-j$ 個体のAと $j-1$ 個体のBの、計 $n-1$ 個体と共にゲームをする個体を考える。この個体が、BからAに戦略を変えた時の行為者と被行為者の利得への効果をそれぞれ、 C_j, B_j と定義すると $C_j = a_j - b_j, B_j = (n-j)(a_j - a_{j+1}) + (j-1)(b_{j-1} - b_j)$ と書き表すことができる。第1章で、一般の n 人ゲームの社会行動の固定確率が、式(B)(式(C)とも)で記述できることを示したが、今、定義した C_j, B_j を用いて、固定確率は、

$$\rho_{A,B} \approx \frac{1}{N} \frac{1}{1 - (N-1) \sum_{k=1}^n k(C_k - \frac{1}{N-1} B_k)w / [n(n+1)]} \dots(D)$$

とも記述できる。Nowakらは、「(i)Bばかりの集団にAが1個体侵入したときにAが固定する確率が中立の場合を下回り、」かつ、「(ii)Bばかりの集団にAが1個体侵入したときに、侵入した個体Aの利得が、Bのそのときの平均利得よりも下回る」とき、Bが ESS_N であると呼ぶことにした。この定義に従えば、Bが ESS_N であるための条件は、

$$\sum_{k=1}^n k(C_k - \frac{1}{N-1} B_k) < 0 \dots(E) \quad ((D)より(E)は導かれる。)$$

かつ、

$$C_n - \frac{1}{N-1} B_n < 0$$

である。これは、行為者の利得への効果に、被行為者の利得への効果に完全に混合した集団の2個体間の平均血縁度を掛けたものを足したものが、戦略が ESS_N であるか否かにおいて重要な役割を担うことを意味する。⁵ここまでは、完全に混合した集団における社会行動の解析であるが、マルチレベルセレクションがあるときにおいても、社会行動の固定確率

を得た。⁶

Chapter 4: The evolution of reciprocity in sizable groups when information is imperfect

第 1 章、第 2 章で互惠性の進化について解析したが、これらは協力しているか否かという情報が他者に伝わることを仮定していた。しかしながら、現実の世界では情報はしばしば不完全である。協力しているか否かの情報が不完全であることは、互惠的協力者の協力が他者に伝わらず、その結果、互惠的協力者は他者の協力を引き出せず、互惠的協力者の協力が割に合わない、という事態を引き起こしうる。本章では、2つの情報構造を考え、式(B)(式(C)、式(D)とも)を用いて n 人囚人のジレンマの確率論的なモデルを解析した。そして、グループサイズが 2 の時の互惠性の進化の条件と、グループサイズが十分に大きいときの互惠性の進化の条件を比較することで、大きいグループでの協力行動の進化の条件は情報が不完全であっても説明できることを示した。⁷

General Discussion

本稿第 1 章では、有限集団における社会行動の固定確率を求めて大きなグループにおける協力行動の出現を説明し、本稿第 2 章では寛容さの進化について論じ、本稿第 3 章では、本稿第 1 章で求めた有限集団における社会行動の固定確率を、社会行動の自分に対する効果と相手に対する効果を用いて書き換え、本稿第 4 章では、情報が不完全の時の、大きいグループにおける互惠性の進化を論じた。本論文は、「一般的社会行動の固定確率」という一般的な話と、それを用いた応用（本論文では、大きいグループにおける互惠性の進化）に分けられる。まず前者に関して。本論文で求めた固定確率は、社会行動に関しては一般的な場合に関して扱えるが、集団の構造に関しては十分に混合した集団と第 3 章で扱ったマルチレベルセレクションが働く集団という 2 つの場合に限定されている。今後の研究としては、任意の集団構造の場合の固定確率を求めるということが考えられるであろう。次に後者に関して。本論文では、大きいグループにおける互惠性の進化に関して議論したが、「協力しようとしたが、実際にはできなかった」といった行動のミスに関しては考慮していない。このような行動のミスに関して考慮すれば興味深い知見が得られるかもしれない。また、嫌がらせも協力と同様に自らの適応度を下げる行動であり、現在存在することは説明を要するが、これに対するアプローチとしても、本論文で得た固定確率は有用であろう。また、応用としての位置づけにあたる、罰の進化に関する論文⁸もあるが、さらなる研究が期待される。

[1]Boyd, R., and Richerson, P. J. 1988. *Journal of Theoretical Biology*

[2]Nowak, M. A., Sasaki, A., Taylor, C. and Fudenberg, D. 2004. *Nature*

[3]Kurokawa, S., and Ihara, Y. 2009. *Proceedings of the Royal Society B*

[4]Kurokawa, S., Wakano, J. Y., and Ihara, Y. 2010. *Theoretical Population Biology*

[5]Hamilton, W. D. 1964. *Journal of Theoretical biology*

[6]Kurokawa, S., and Ihara, Y. 2013. *Theoretical Population Biology*

[7]Kurokawa, S., and Ihara, Y. 投稿準備中

[8]Deng, K., Li, Z., Kurokawa, S., and Chu, T. 2012. *Theoretical Population Biology*