

研究報告書

「生物社会における協力的提携パターンの理論的解明」

研究期間：平成20年10月～平成24年3月

研究者：大槻 久

1. 研究のねらい

霊長類をはじめとする生物社会においては、複数の個体が協力的なグループを形成し共通の利益を目指して行動する現象がある。このような連携を提携(coalition)と呼ぶ。個体毎に強さや地位が異なる場合、(1)得られた資源を提携内でどのように分配するか、および(2)誰と誰が提携するか、という問題が生じるが、その一般的な法則は未解明のままである。本研究ではこれら二つの問題に理論的に取り組むとともに、種々の具体例に対し、協力的提携の維持機構を解明する。

2. 研究成果

(1) 二個体間における進化的に安定な資源配分パターンの導出

対等な二個体間の資源配分パターンを探るため、Nash Demand Game に自然選択と突然変異を組み込んだ進化ゲームモデルを構築し解析した。その結果、戦略に突然変異が少しでも起きる場合には平等解である 1:1 の分配量が進化することを明らかになった(図1左)。

RHP(Resource Holding Potential)が異なる二個体間の資源配分についても同じモデルで解析した。その結果、自己の繁殖・生存がゲームの結果からより大きな影響を受ける側の取り分が小さくなるような配分が安定となることが分かった(図1右)。

次に、安定な資源配分量を調べるため、近年開発された有限集団進化ゲーム理論を非対称な二プレイヤー間のゲームに拡張し、Nash 交渉ゲームを解析した。その結果、進化ダイナミクスが選択する二個体間の資源配分量は、まず両者が自分のみが活動したときに得られる資源を獲得し、余った剰余分、すなわち二個体の協力によって初めて生じた新たな利益、を均等に配分するようなものであることが分かった。これはゲーム理論において均等解(egalitarian solution)として知られているものである。

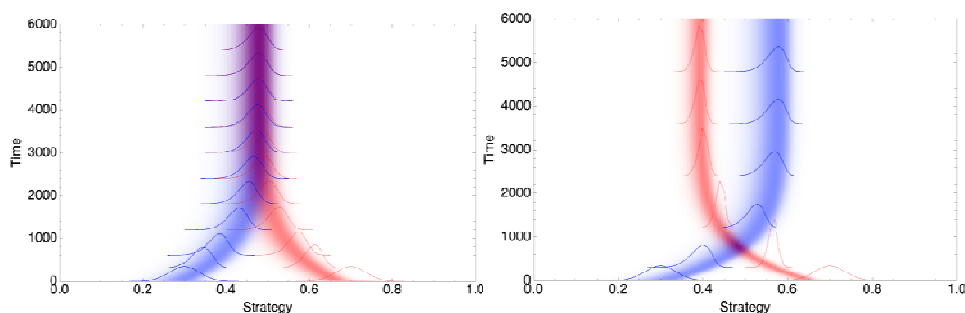


図1 対称な2個体間の資源配分(左)と非対称な2個体間の資源配分(右)

(2) 血縁度が二者間の協調関係におよぼす影響について

血縁関係は一般に協力を促進するが、同時に血縁者同士が繁殖を巡る競争の位置にある場合は、その進化的帰結は自明ではない。このような状況は主に囚人のジレンマゲームを中心

に分析がなされてきたが、より一般の協調関係を分析する手法は存在しなかった。

そこで Wright の島モデルにおける進化ゲームの一般論を構築した。一般の利得行列ゲームに対して、各戦略の頻度の時間変化を記述する式を解析的に導出することに成功した。この一般式は通常血縁度だけでなく、三者間の血縁関係を表す項を含んでおり、これを高次血縁度として世界ではじめて提唱した。

この手法を用いて繰り返し囚人のジレンマゲームを分析した。その結果、協力の効率 b/c と割引率 w が高い時には血縁は協力関係を促進するが、逆にそれらの値が低いと協力は阻害されることが分かった。すなわち血縁と協力性は必ずしも単調な関係にないという新しい予測を生み出すことに成功した。

(3) 三者間の提携形成ダイナミクスの分析

攻撃的提携 (coalitional aggression) におけるパートナー選択を分析するため、二つの異なる三者間闘争モデルを構築した。特に dominance の影響を考慮するため、闘争能力 = RHP (Resource Holding Potential) の異なる三者 α 、 β 、 γ によるゲームを分析した。

第一のモデルでは、ゲームは二つのステージから成る。第一ステージでは各プレイヤーは他の誰かを攻撃し、その被攻撃量に応じて一人が敗退する。第二ステージでは残った二人がお互いを攻撃し合い、最終的な勝者が決定する。解析の結果、第一ステージでは α が β を攻撃し、 β と γ が共に α を攻撃するパターンがそれぞれの最適行動であることが分かった。

第二のモデルでは、可能な提携パターンを状態空間とする Markov 連鎖モデルを考えた。各プレイヤーは自己の利得をできるだけ大きくするように提携を形成・解消する。解析の結果、 β と γ による劣位間提携が予測された。

これらの結果は、互いの RHP に関する情報が完全に手に入る場合、biological market の帰結として β が非常に優位な立場に立つことを意味する (図2)。

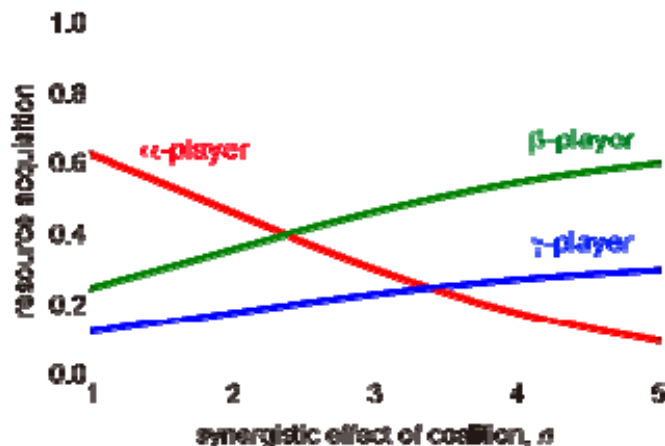


図2 第二のモデルにおける資源獲得確率の予測

(4) マイコドリの協力的求愛ディスプレイの起源の解明

オナガセアオマイコドリ *Chiroxiphia linearis* はレック型配偶システムをとり、雄間には直線的な順位制が存在する。優位雄 α と β はアリーナと呼ばれる場所で調和の取れた求愛ディスプレイを披露し雌を引きつけるが、交尾権は α 雄が独占する。

この奇妙な協力的提携を説明する一つの理論として、アリーナ評判仮説が存在する。この

仮説によれば、 β が求愛ディスプレイに莫大な投資をするのは、自己のアリーナの評判を高め、自分が α 雄になった際にその良い評判を通して繁殖成功をあげる為であると説明される。

この仮説を検証するため、 α 及び β 雄である時の求愛ディスプレイへの投資量をそれぞれ x , y とおき、この二次元形質の進化を進化的安定性および収束安定性解析を用いて分析した。その結果、雌がどのような学習戦略を取ろうとも、 β の投資量は一般に α のそれに比べて小さいという予測を得た(図3)。すなわちアリーナ評判仮説では β 雄による協力は十分に説明できない。実際に近縁種において(i) β は α から求愛ディスプレイの仕方を学んでいること、(ii) β は α になっても自己のアリーナを引き継ぐとは限らないこと、が示唆されており、これらの結果は本モデルの予測を支持するものである。

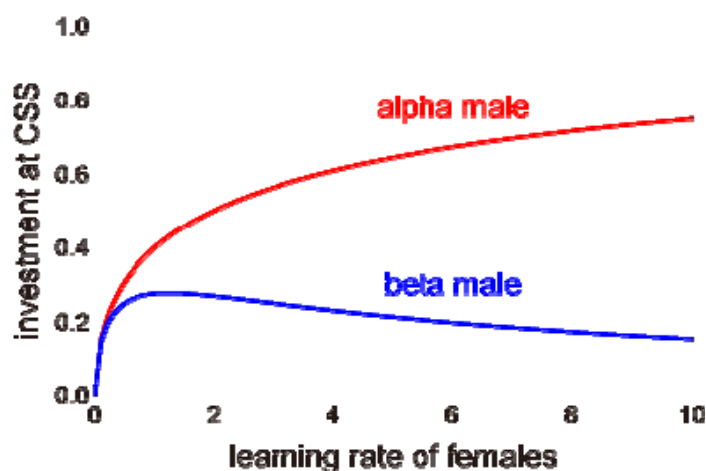


図3 CSSにおける α 雄と β 雄のディスプレイ投資量

(5)直線順位制の成立機構の解明。

自然界で見られる個体間の優劣関係はしばしば推移的であり、多くの動物社会において直線的な順位が存在する。順位が直線的になる至近要因を探った。この点に関して Chase et al. (2002)による実験は示唆に富んでいる。第一の実験では 4,5 匹のカワズメから考えうる全ての 2 個体の組み合わせを考え、それぞれのペアに対して順位行動を独立の水槽で観察した。第二の実験では全ての個体を単一の水槽に入れ、彼らの順位行動を観察した。その結果、直線順位は後者の実験において有意に多く現れることが分かった。

そこで個体学習が直線順位生成の鍵ではないかと考え、ベイジアン学習をする個体間の相互作用をタカ-ハトゲームを用いてモデル化し分析した。その結果、他者間の順位行動を観察する機会が増えれば増えるほど、直線順位は成立し易いことが分かった。さらに、この順位は必ずしも個体の闘争能力を反映しておらず、また個体間に全く闘争能力の差がない場合でも直線順位が高頻度で出現することが分かった。逆に、個体間に存在する闘争能力の差は、直線順位の成立にそれほど関与していないことも判明した。この発見は、順位制の成立機構に関して新しい知見を与えるものである。

3. 今後の展開

資源分配量の予測を与える枠組みとして、partition function form game という分析手法がゲーム理論に存在している。自然界における実際の資源分配パターンがこの枠組みでどの程度

説明されるかを調べたい。

本研究では、攻撃的提携形成において誰と組むかという問題に対し、闘争で得られる利益の最大化という視点から分析を行ったが、これは多くの単純化を含んでいる。実際の提携形成を考えるにあたっては、血縁や順位制という生態学的文脈や、ボンド(絆)の形成や互惠性という社会生物学的な文脈が必要となる。より現実的な提携形成モデルの構築と分析を進めたい。

4. 自己評価

安定な資源分配量の進化ゲーム理論を用いる予測は、定性的には成功をみせたものの、定量的な分析は限定された場合(選択圧が非常に弱い場合の近似モデル)に限られた。

提携パターンの分析は、三个体間の攻撃的提携形成に関し、劣位二个体である β 、 γ の提携が起きやすいという簡潔な結果を得られた。四个体以上への拡張を試みたものの、多くの複雑な提携パターンが予測として現れ、簡潔な結果を得られることはできなかった。今後の課題としたい。

具体的な協力的提携パターンの分析として、マイコドリの協力とレック型配偶システムの進化、およびシクリッドを例とした学習と直線順位形成の二つの課題に取り組んだ。これら具体例の分析は順調に研究が進行し、満足のいく成果を挙げることができた。

5. 研究総括の見解

動物社会における資源をめぐる闘争で、複数の个体が協調して行動する提携において、提携相手の選択、提携者間の資源分配、順位制等が示す様々なパターンとその成立機構を理論的に説明する数理モデルを、協力ゲーム理論と進化ダイナミクスを融合することにより構築したもので、極めて斬新で独創的な研究である。具体例として、オスに直線的な順位制が存在するマイコドリにおいて、 β オスが示す求愛ディスプレイは従来のアリーナ評判仮説では説明できないこと、また、シクリッドに見られる直線順位制は、個体の闘争能力を反映しておらず、むしろ個体間学習がもたらすものである事を示した点は、実証研究としても高く評価できる。協力の進化に関わる研究では、既にNature誌に論文を発表するなど世界的に第一級の成果を上げており、今後の更なる研究進展が期待される。

6. 主な研究成果リスト

(1) 論文(原著論文)発表

1. Ohtsuki, H. "Stochastic evolutionary dynamics of bimatrix games." *Journal of Theoretical Biology* **264**(1), 136–142, (2010)
2. Ohtsuki, H. "Evolutionary games in Wright's island model: kin selection meets evolutionary game theory." *Evolution* **64**(12), 3344–3353, (2010)
3. Ohtsuki, H. "Evolutionary dynamics of the Nash demand game: a diffusion approach." *Dynamic Games and Applications* **1**(3), 449–461, (2011)
4. Ohtsuki, H., Iwasa, Y. & Nowak, M. A. "Indirect reciprocity provides only a narrow margin of efficiency for costly punishment." *Nature* **457**, 79–82, (2009)
5. Ohtsuki, H. & Tsuji, K. "Adaptive reproduction schedule as a cause of worker policing in

social Hymenoptera: a dynamic game analysis." *The American Naturalist* **173(6)**, 747–758, (2009)

(2)特許出願

研究期間累積件数:0件

(3)その他の成果(主要な学会発表、受賞、著作物等)

1. 大槻 久 "Evolution of dual-male courtship dance by manakins: a theoretical study." (マイコドリのペア求愛ダンスの進化:その理論的検討) 日本進化学会第13回大会 京都大学百周年時計台記念館 2011.7.31

2. 大槻 久 "グループ形成と資源獲得モデル"
ゲーム理論ワークショップ2011 名古屋大学文系総合館7階カンファレンスホール 2011.3.5

3. Ohtsuki, H. "Evolutionary games in island model."
BIRS workshop 10w5020: Evolutionary Games, Banff Center, Alberta, Canada 2010.6.15

4. Ohtsuki, H. "Evolutionary games in Wright's island model: kin selection meets evolutionary game theory." (invited) Sixth Pan-Pacific Conference on Game Theory Tokyo Institute of Technology, O-okayama Campus, Tokyo, Japan 2011.3.1

5. 大槻 久 "罰が怖いから協力する?—利他の起源と進化シミュレーション (Threatened to cooperate?: The origin of altruism and evolutionary simulations)" 雑誌「科学」2011年1月号・特集「〈利他〉の心と脳・社会・進化」pp. 76-77 岩波書店