

動的なグループ形成を導入したマルチレベル選択による協調の進化とその解析

— 瀬 元 喜[†] 有 田 隆 也[†]

利他的行為などの個体レベルの選択では説明しきれない現象を包括的に説明しうる説として、SoberとWilsonはマルチレベル選択を提唱している。これは形質に基づいてグループが構成され、個体レベル選択とグループレベル選択が同時に働くとするものである。協調の進化の観点から、マルチレベル選択が継続的に働くためにはグループの定期的な再構成が必要であることが知られている。我々は今回N人版囚人のジレンマゲーム(NPD)を用いて、動的なグループ形成(再構成方法とタイミングからなる)を導入したマルチレベル選択のモデルを構築し進化シミュレーションを行った。その結果、グループサイズが小さい場合には、たとえ再構成方法がランダムでも協調者が得る利得の期待値がコストを上回る可能性が高いためその形質が進化することが分かった。さらに、非ランダムなグループの再構成方法が採用され、協調が減少するたびにグループを再構成する場合に協調は最も進化しやすかった。また、本モデルを「血縁選択」と「プライス方程式に基づく個体レベル選択とグループレベル選択による形質の変化への分離」という2つの観点から解析する。

Simulations and Analyses for the Evolution of Cooperation by Multilevel Selection based on Dynamic Group Restructuring

GENKI ICHINOSE[†] and TAKAYA ARITA[†]

Individual-level selection can't explain the evolution of cooperation. Multilevel selection recently proposed by Sober and Wilson is a new comprehensive theory explaining it. Group-level selection and within-group individual-level selection are supposed to work simultaneously, in which groups are defined on a trait-by-trait basis. This is the main idea of multilevel selection (MS). Some of the previous studies have shown that periodic group-restructuring is necessary to keep MS working. We constructed an agent-based model based on the N-player prisoner's dilemma (NPD) for MS with dynamic group-restructuring and conducted evolutionary experiments. It has been shown that even if adopting random group-restructuring method, cooperation evolves when group sizes are small, because the benefits of cooperators are sometimes higher than the costs in that case. It has also been shown that cooperation quickly evolves in the case that non-random group-restructuring method is adopted and in the case that group-restructuring is conducted every when the fraction of cooperators decreases. Also, we have analyzed our models in terms of kin selection and in terms of variance partition based on Price equation.

1. はじめに

社会は、個体どうしの協調関係によって成立しているといえる。しかし、基本的には個体は利己的に振る舞うことが生存上有利である。したがって、その利己的個体間で協調(利他的行為)はどのようにして進化するかという疑問が生じる。それに対して、理論的側面からはこれまでに血縁選択(Kin selection)¹⁾、互惠的利他主義(Reciprocal altruism)^{2),3)}、群淘汰(Group selection)⁴⁾などが仮説として考えられてい

る。血縁選択は、遺伝子に基づく視点から、遺伝子を共有する血縁者に利他的行為によって与える適応度の上昇が、その行為によるコストを上回る場合に、血縁者を通じて利他的な遺伝子は広まるといえるものである。互惠的利他主義は、自らの利他的行為によって相手からの見返りが期待できるような場合に利他的な形質は進化するというものである。群淘汰は、グループ単位に働く選択によってグループ全体に利益を与える利他的な形質は進化するというものである。これらの仮説は特定の状況における協調の進化を説明するものとして成功を収めてきたが、血縁選択は非血縁者間におけるその進化を基本的には扱えないこと、互惠的利他主義は互惠相手を認識するための学習や記憶などの機構

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

が必要なこと、群淘汰は自然選択の対象は遺伝子や個体であってそれより上の階層には働かないという批判があることなどの問題がある。

これらに対して、Sober⁵⁾ が提唱しているマルチレベル選択 (Multilevel Selection) は利他的行為や協調の進化を説明する新しい理論である。これは基本的には自然選択がグループ単位に働くという群淘汰の発展として考えられるが、それとはグループの定義と選択の単位が大きく異なる。群淘汰におけるグループとは単にともに行動する (半固定的な) 群れを意味しており、また、グループ単位で淘汰絶滅が起こるとしているため、上述した批判がある。一方、マルチレベル選択ではグループを形質単位で相互作用するものと定義し、その場合にはグループレベルの選択が働くとする (ただし、このグループレベルの選択は形質グループの変異に基づくものであるため、それらのグループを構成する個体レベルの選択に帰結できる)。しかしながら、自然選択が生物学的階層における個体レベルだけではなくグループレベルにも働くとするならば、それぞれのレベルにおいてそれがどのように作用するかを考えなければならない。

たとえば、天敵に対する防御行動という (利他的な) 形質の進化を考えてみる。グループレベルにおいては自らの摂食を自制してでも天敵の存在をつねに監視する個体がいるグループに属する個体の適応度が高くなる状況を想定できる (グループレベル選択)。その一方で、個体は捕食されないために自分と天敵の間に他の仲間個体がいるように自分の位置を決定しようとする状況も考えることができる (個体レベル選択)。したがって、自然選択によってこの形質が進化するかは両者の選択のバランスに依存する。

つまり、マルチレベル選択とは、形質単位でグループを定義したうえでグループ間に偏りがある場合には、複数レベルへの選択が同時に働くという主張であり、それによって単に単一レベルでは進化しないような形質 (とりわけ協調) が進化する可能性がある。

特に人間社会においては個体レベルの適応度を上げる行為は社会的規範などによって何らかの罰が与えられることで抑制される。このためグループ内の個体の偏りは減少する傾向にあり、グループ間の偏りが相対的に高くなりやすい。つまりグループレベル選択が (個体レベル選択に比べて相対的に) 働きやすいと考えられており、協調は進化しやすいといえる。

何らかのメカニズムによってグループ間の (遺伝的な) 偏りが生じるならば、この説明の枠組みに収まる点が重要である。血縁選択は、血縁関係にあるもの同

士のグループに基づくものであるため、ある形質をグループ内で共有する確率が (血縁関係のないグループよりも) 高まるので、マルチレベル選択の特殊な例と考えられる。また、互惠関係は形質に基づくグループの形成につながり、互惠的利他行為を行うグループはグループレベル選択の観点で他グループを上回るので進化するといえる。

しかしながら、マルチレベル選択理論によればグループ間に偏りがあることは、協調が進化する条件として十分ではない。もし、グループがお互いに孤立し続けていた場合、グループ内の遺伝子頻度変化が決定論的プロセスだけで決まるとするならば、グループレベル選択が働くためのグループ間の偏りは消失してしまうため、最終的には各グループでは個体レベル選択しか働かなくなって利他的個体を排除してしまうからである。したがって、協調が進化するためには利他的なグループは何らかの形で利他的個体を他のグループに送出することが必要となる⁵⁾。これは典型的には定期的にグループの構成が変化することで実現される。このグループの再構成に関して Wright⁶⁾、Williams⁷⁾、Maynard Smith⁸⁾ などのモデルがあり、協調が進化する可能性が示唆されているが、これらは基本的には従来の群淘汰に基づくグループをも選択単位としたものであり、マルチレベル選択の考えはなかった。たとえば、Wright のモデルでは移住するとしても、その割合は少ないものとして設計されていると考えられ、また、基本は、グループ単位の淘汰に基づいている。また、Maynard Smith のモデル (Haystack model) では各グループで利他的遺伝子がなくなるまで世代交代を繰り返した後に、グループの再構成が起こるとしており、結局は協調は進化しそうでないと結論づけている。しかし、これはマルチレベル選択の観点からするとグループレベル選択が働くうえで極端に悪い状況であると考えられる⁵⁾。

グループの再構成を上手く行うことで協調が継続的に進化した研究として以下のものがあげられる。Fletcher⁹⁾ は Maynard Smith のモデルの特徴だけを抜き出し、2 世代ごとにグループの再構成を行うことで (利他的行為者に利得が返ってこず、新たなグループがランダムに形成されるという協調にとって特に厳しい状況においても) マルチレベル選択によって協調が進化することを示した。また、金井¹⁰⁾ もマルチレベル選択によって協調が進化するには群の継続的な分裂が必要であることを指摘したうえで、囚人のジレンマゲームを用いて群の再構成をモデル化し、協調が進化すること、さらにその進化にとって協調どうし

が集まったまま分裂する傾向にあることが望ましいという結果を述べた。

これらとは別に、グループの再構成を動的に行うマルチレベル選択は工学的側面からも重要である。中山ら¹¹⁾は、マルチレベル選択と同様のメカニズムである動的隔離型 GA (DS-GA) を提案し、この2つのレベルの選択がジレンマ環境などの個体レベルの最適性と集団全体での最適性が異なるような状況においては (他手法の GA と比べて) 有効に働くことを示した。

我々は、マルチエージェントモデリングを用いて Fletcher ら⁹⁾では対象にしていなかった非ランダムなグループの再構成方法を実現する。また、グループの再構成方法と同様に再構成を行うタイミングも重要であると考え、グループレベル選択にとって良いタイミングであると推察される状況を検討する (Fletcher ら⁹⁾では毎世代と2世代ごとに組み換えを行う場合だけが対象である)。本研究では、これらの方法とタイミングに加えて、従来の典型的な毎世代ランダムに再構成を行う状況も想定してモデルを構築し、進化シミュレーションによってそれぞれの結果を比較することで協調の進化に与える影響に関して検討した。

2. モデル

すべてのモデルで共通となる基本モデルを示す。このアルゴリズムは、Fletcher らのモデル¹²⁾と同様である。母集団 (個体数を N とする) はいくつかのグループに分割され、各グループにおいて N 人版囚人のジレンマゲーム (NPD) を1世代につき1回行う。戦略は協調者 (AllC) と裏切者 (AllD) が存在する。

2.1 NPD

一般的な形の NPD は、協調者の利得 (U_C) と裏切者の利得 (U_D) が傾きと切片によって定まる利得関数によって表される。図1において横軸は協調者の割合 (p)、縦軸は利得を示す。NPDには、ある個体にとって p がどの値をとっても裏切者の利得の方が高いため自分としては裏切った方が良いが、その結果、すべての個体が裏切者になってしまうよりもすべての個体が協調者であるときの方が利得が高いというジレンマがある。これらの条件を式で表すと、 $U_D(p) > U_C(p)$ 、 $U_C(1) > U_D(0)$ となる。 p が0のときの $U_C(0)$ は簡単のため以後0として扱う。

2.2 基本モデル

基本モデルのアルゴリズムを示す。

- (1) NPD を各グループで独立に行う。グループ i における協調者、裏切者の利得は、 $U_{C_i} = mp_i$ 、 $U_{D_i} = mp_i + b_D$ となる。ここで、 p_i はグループ

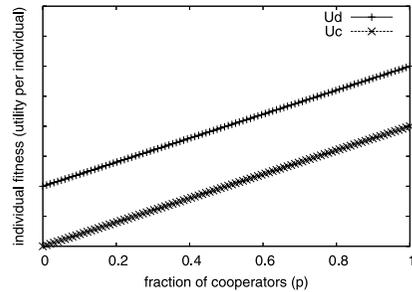


図1 N人版囚人のジレンマゲーム (NPD)
Fig. 1 N-player prisoner's dilemma (NPD).

- (2) グループ i における協調者の割合、 m 、 b_D は NPD のパラメータの傾きと切片 ($U_D(0)$) である。各グループでは利得に応じて協調者、裏切者の個体数が増加し、一時的な次世代の各グループの個体数が決定される。

$$N_{C_i}(t+1) = N_{C_i}(t) + N_{C_i}(t)U_{C_i}$$

$$N_{D_i}(t+1) = N_{D_i}(t) + N_{D_i}(t)U_{D_i}$$

ここで、 $N_{C_i}(t)$ 、 $N_{D_i}(t)$ は世代 t におけるグループ i の協調者の個体数、裏切者の個体数である。 p に依存して各グループの増加率が異なる。

- (3) 母集団全体の個体の総数は世代を通じて一定とし、その値を超えないように正規化する。これによって、最終的な次世代の各グループの個体数が決定する。

- (4) (1) から (3) を必要な世代数だけ繰り返す。

2.3 予備シミュレーション

Fletcher ら¹²⁾は母集団 $N = 200$ を2つのグループ (グループ1は $N_{C1} = 10$ 、 $N_{D1} = 90$ でグループ2は $N_{C2} = 90$ 、 $N_{D2} = 10$) に分割して NPD を行うと各グループでは個体レベル選択によって p が減少していく (p_1 、 p_2) 一方で、グループレベル選択により全体の p は一時的に増加する (p_{total}) ことを示した (図2)。このように、母集団を均質な複数のグループではなく、グループごとに異質にした場合、母集団における現象と異なる現象が観察されることがある。これは、統計学ではシンプソンのパラドックスと呼ばれる^{13),14)}。

ここでは予備シミュレーションとして、全体の p が減少するたびにグループを再構成するという操作を基本モデルに追加し、 p の推移について観察することにする。なお、初期設定の0世代でも再構成を行う。

シミュレーション結果を示す図は1世代ごとの推移を示しているが、複数の線を明確に区別するため100世代ごとに記号をつけている。

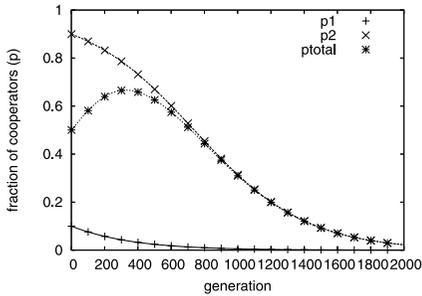


図2 Fletcher と Zwick モデル ($m = 0.01, b_D = 0.003$)
Fig. 2 The model of Fletcher and Zwick
($m = 0.01, b_D = 0.003$).

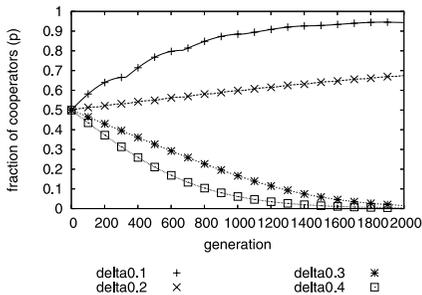


図3 予備シミュレーション ($m = 0.01, b_D = 0.003$)
Fig. 3 The preliminary experiment
($m = 0.01, b_D = 0.003$).

再構成方法については協調者の多数と裏切者の少数，協調者の少数と裏切者の多数がグループを組むような状況を想定する．具体的には，全体の p が減少した時点で以下の式を適用しグループの再構成を行う．

$$\begin{aligned} N_{C1'} &= \sum N_{Ci} \times \delta \\ N_{C2'} &= \sum N_{Ci} \times (1 - \delta) \\ N_{D1'} &= \sum N_{Di} \times (1 - \delta) \\ N_{D2'} &= \sum N_{Di} \times \delta \end{aligned}$$

ここで $i = 1, 2, 0 < \delta < 1$ である．グループ 1 に属する協調者の個体数 N_{C1} は再構成によって $N_{C1'}$ になった後，次世代の NPD が始まる．グループ 2 の協調者，グループ 1, 2 の裏切者についても式に従って同様に再構成する．よって，2 つのグループ間で δ の値に応じて p が偏る．

$\delta = 0.1, 0.2, 0.3, 0.4$ のときの結果を示す (図 3)．横軸は世代，縦軸は p である．図 2 と異なり，グループの再構成を導入した場合，2 つのグループ間で協調者の偏りが出る ($\delta = 0.1, 0.2$) と協調者は減少することなく増加し続けた．しかし，グループ間に偏りが無い再構成の場合には，その効果は出ず協調者は減少

した ($\delta = 0.3, 0.4$)．

2.4 多グループ動的形成モデル

2.4.1 モデルの設計

次に，マルチレベル選択の生み出す現象をより詳細に検討するために，グループ数を増やし，それが動的に組み換わるモデルを考える．グループの再構成に関して，その再構成方法とタイミングが考えられるが，ここではそれぞれ 2 種類ずつの計 4 種類のモデルを構築する¹⁵⁾．これらを，ランダム・逐次グループ再構成モデル，ランダム・減少時グループ再構成モデル，定比確率・逐次グループ再構成モデル，定比確率・減少時グループ再構成モデルと呼ぶことにする．名称中の前半部は再構成方法，後半部は再構成タイミングを表す．基本モデルと同様に母集団の個体数 N ，NPD のパラメータは傾き m ，切片 b_D を用いるが，これにグループ数を表す g を付け加える．アルゴリズムは，基本モデルを基にある条件に合致した場合に随時，規定された方法に従い再構成を行う操作を追加する．なお，0 世代では再構成が行われて各グループの構成が決まる．以下で方法とタイミングについて詳述する．

2.4.2 再構成方法

グループの再構成方法は，まったくランダムなものと偏りがあるものを考え，前者をランダム再構成，後者を定比確率再構成と呼ぶ．Fletcher ら⁹⁾ は協調が進化するのに不利なランダムな組み換え方法しか提示していないが，たとえば環境の影響によってグループが非ランダムに再構成する可能性は十分ありうる．また，グループが血縁者中心に構成されており，前の世代のグループを次世代においてもある程度ひきずると仮定すると，協調者同士，裏切者同士が (血縁者として) 同じグループを組みやすいということも考えられる¹⁶⁾．さらに，環境の状態によって個体がグループを移るといった環境フィードバックのメカニズムがグループ間の偏りを生み出す可能性を Pepper が示している¹⁷⁾．一方，社会学的な文脈においてはたとえば，人間においては相手を識別してつきあう対象を限定する，あるいは過去の相互作用において自分が損をした相手とは今後のつきあいをやめるといったことが考えられる．これらが各戦略どうして集まりやすくなる傾向を生じさせる可能性がある^{10), 18)}．本研究では，その非ランダムな状況の一例として最もシンプルな形式である定比確率再構成を考えた．どちらのモデルも個体単位で各グループに所属するものとする．つまり，

むろん，たとえば地理的状况に基づく制約などによりそもそも複数グループに分かれることができない状況は想定していない．

個体数 $N = 200$ と仮定しているので、0 世代では協調者 100 回、裏切者 100 回の合計 200 回のグループ振り分けが行われることになる¹。

定比率再構成では、ある条件に合致した場合に、すべてのグループを解消し全個体を 1 つのグループに混ぜ合わせた後で、各個体を新たに生成した各グループに対して一定の比率に基づく確率で配置する。グループ数を g とするとグループ $1, 2, \dots, g-1, g$ に対して、協調者は $1:2:\dots:g-1:g$ の比率、裏切者は $g:g-1:\dots:2:1$ の比率に基づく確率で組み入れられる。したがって、協調者が少ないところに裏切者が多く入り、裏切者が少ないところに協調者が多く入ることが期待される。ゆえに、各グループ間で協調者の割合が偏るようなモデルである。

一方、ランダム再構成では、ある条件に合致した場合に、すべてのグループを解消し全個体を 1 つのグループに混ぜ合わせた後で、各個体を新たに生成した各グループに等確率で配置する。したがって、このモデルでは確率の変動によって、グループサイズが小さいほどグループ間の偏りが生成されやすい。

2.4.3 再構成タイミング

グループを再構成するタイミングは、毎世代再構成するものと全体の協調者の割合が減少した世代で再構成するものを用いる。以後、逐次再構成、減少時再構成と呼ぶ。Williams ら⁷⁾ は、1 世代の間だけ同じグループ内で相互作用し、毎世代新しいグループが作られると考えた。これは、本モデルの逐次再構成と等しい²。一方、本研究ではグループレベル選択によって理想的に協調者数が増加する状況を検討するため減少時再構成も採用する。これは、複数世代ごとに機械的にグループを再構成するモデル⁹⁾ やグループの個体数が一定値に達した時点、あるいは一定時間経過した時点で、再構成するモデル¹⁰⁾ の中間的な形態と考えられよう。社会的には、全体としての利得が下がった時点で、構成員の意思、あるいは何らかのメカニズムが働いて組織を再構成するというモデルと考えることができる。

¹ 基本モデルの性質上、個体の区別は協調者と裏切者のみで、1 世代目以降は両者の個体数が小数で出てしまう。その場合の振り分けは両者とも、いったん整数値のみを取り出し 199 回のグループ振り分けを行った後、残りの小数部について両者を振り分ける。これにより、個体数が整数値ではないグループが生じる。

² なお、タイミングが逐次で再構成方法がランダムであるランダム・逐次再構成モデルはこの Williams らのモデルとグループ形成手法に関して同様であるが、マルチレベル選択に基づく本モデルや Fletcher らのモデル⁹⁾ はあくまで個体単位の選択が前提となっており、その点でグループ単位での選択が入っている従来の群淘汰モデルとは異なる。

3. シミュレーション

3.1 設定

パラメータは全体の個体数 $N = 200$ 、協調者、裏切者の個体数 $N_C = N_D = 100$ で、NPD の傾きと切片は、 $m = 0.05$ 、 $b_D = 0.003$ である³。また、グループ数のパラメータを g とし、任意に変化させる。各シミュレーションは 20 試行ずつ行い、その平均を示す。すべての図において横軸は世代、縦軸は協調者の割合 (p) である。

3.2 ランダム・逐次グループ再構成モデル

グループ数は $g = 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16$ である (図 4⁴)。同図より、 $g = 2, 4, 6, 8, 10, 12$ のときはグループ再構成を行っても p は減少した。 $g = 2, 4$ では p は、ほとんど 0 になった。一方で、 $g = 14, 16$ のときはグループ再構成によってそれは増加した。 $g = 14$ で約 0.6、 $g = 16$ で約 0.8 まで達した。協調が進化した原因は大きく分けて 2 つあると考えられる。1 つは、ランダム再構成といってもグループ数が多くなるほどグループ間の p に偏りが出やすいことである。もう 1 つは、グループ数の増加によって 1 グループあたりの平均サイズが小さくなって、協調することによって得られる利得が高くなるためである (グループにおける 1 個体が占める割合が高くなるから)。ここでは、特に後者の影響が強く働いていると考えられるが、詳細は 4 章で述べる。

3.3 ランダム・減少時グループ再構成モデル

グループ数は $g = 2, 4, 6, 8$ である (図 5)。同図

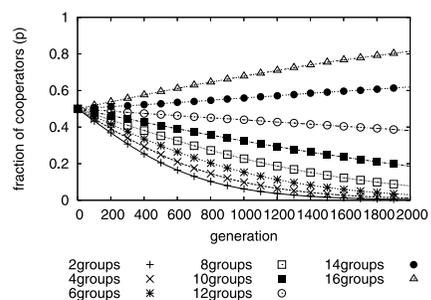


図 4 ランダム・逐次グループ再構成モデル

Fig. 4 The random and every step group-restructuring model.

³ m と b_D は、NPD のジレンマ性を保持する範囲における典型的な値を設定している。その範囲内であれば、グループ数のパラメータ g を変更することで、本論文と同様な結果を得ることは可能である。

⁴ 図 4 から図 7 において、世代交代の回数を十分大きくすれば、どのケースでも p は 0 が 1 に収束すると考えられる。

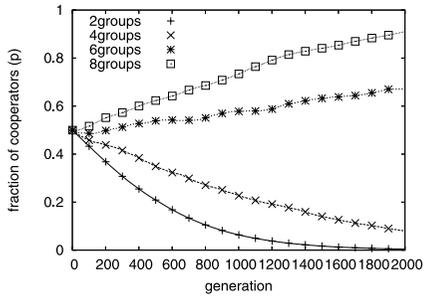


図5 ランダム・減少時グループ再構成モデル

Fig. 5 The random and decrease step group-restructuring model.

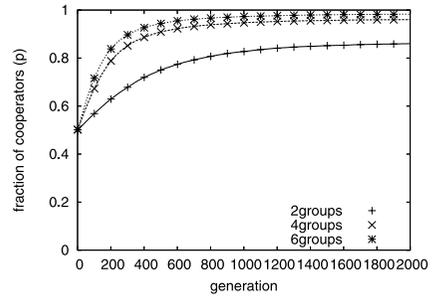


図6 定比確率・逐次グループ再構成モデル

Fig. 6 The non random and every step group-restructuring model.

より, $g = 2, 4$ のときはグループ再構成を行っても p は減少した. $g = 2$ ではほとんど 0, $g = 4$ では 0.1 くらいである. 一方で, $g = 6, 8$ のときはグループ再構成によってそれは増加した. $g = 6$ で約 0.7, $g = 8$ で約 0.9 である. 図 4 と比べると少ないグループ数で p が増加している. これは, p が増加しているうちはグループを分割せず, 減少すれば必ず分割するというモデル設定のため, 再構成によって生じるグループ間の偏りを効率的に維持できるからであると考えられる. その結果, 少ないグループでも協調は進化する. また, $g = 2$ に関しては図 4 も図 5 も同じような軌跡をたどっている. このときは, グループ間の協調者の偏りが最も少ないため, 協調者はほとんど毎世代減少する. したがって, 再構成は毎世代起こることになってランダム逐次グループ再構成モデルとまったく同じ状態になってしまうためであると考えられる. 一方で, $g = 4$ に関しては両モデル間に差がある. このときは, p は増加する可能性があり, 増加しているうちはランダム減少時グループ再構成モデルではグループの再構成は起こらないためである. ランダム逐次グループ再構成モデルではたとえ p が増加したとしてもそれとは無関係に毎世代グループを分割するため, 両者に差がでていいると考えられる. また, 図 5 で線がぶれている理由は, 各試行において再構成するタイミングが一樣ではないためである.

3.4 定比確率・逐次グループ再構成モデル

グループ数は $g = 2, 4, 6$ である (図 6). 以後 2 つのモデルでは協調者と裏切者の間で各グループに組み入れられる確率に違いがある. したがって, 各グループ間で p が異なると考えられる. このことは各グループに等確率で組み入れられるランダム再構成と比べてマルチレベル選択が生じやすい状況であると考えられる. その仮定を支持するように図 6 は図 4, 5 と比べて明らかに少ないグループ再構成数で協調が進化して

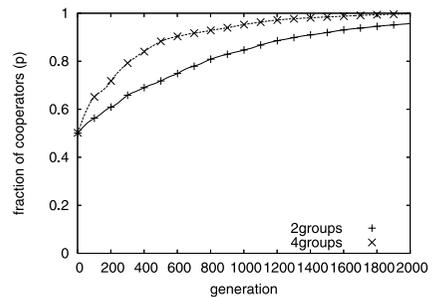


図7 定比確率・減少時グループ再構成モデル

Fig. 7 The non random and decrease step group-restructuring model.

いる ($g = 2$ でも約 0.9, $g = 4, 6$ で 0.95 以上).

3.5 定比確率・減少時グループ再構成モデル

グループ数は $g = 2, 4$ である (図 7). グループ数が最小の $g = 2$ でも約 0.95, $g = 4$ では約 1 となり, ほとんど協調者が占める結果となった. このモデルは図 6 と比べて協調の増加を効率的に利用するため, 最終的には p は図 7 の方が高くなる. しかし, 特に初期世代 (0 から 400 世代くらいまで) における増加率を比べると毎世代再構成を行う図 6 の方が高い. この理由を考える. まず, この 2 つのモデルではグループ間で偏りが出ることが保証されているのでたとえグループ数が最小の 2 でも協調は増加する. 図 7 では協調者の減少を待ってグループの再構成を行うことになる. 一方で, 図 6 では毎世代再構成を行うが, 偏りが明示的に与えられる状況では, その効果は協調者の減少を待って得られる効果よりも大きい. したがって, 図 6 の方が初期の増加率は高くなると考えられる. しかし, 協調者の割合が十分に増加し個体数が多くなると, 偏りの効果は薄まるので再び協調者の減少を待って再構成を行う効果が強くなり, 図 7 の方が最終的には協調は進化する.

3.6 ま と め

これまでの結果より、協調が進化しやすい順は、定比確率・減少時グループ再構成モデル、定比確率・逐次グループ再構成モデル、ランダム・減少時グループ再構成モデル、ランダム・逐次グループ再構成モデルとなる。したがって、基本的には「明示的にグループ間に偏りを与えてマルチレベル選択を生じさせる」、さらに「全体の協調者の割合が減少するたびにグループを再構成する」と協調にとって有利に働くが、本モデルの設定においては、前者の効果は後者のそれよりも大きいことが分かる。しかし後者に関して、偏りが期待される定比確率モデルの場合は、毎世代再構成を行う方が初期世代では協調にとっては有利であるといえる。

4. 血縁選択による解析

ここでは、ランダム・逐次グループ再構成モデルについて血縁選択に基づいた解析を行う。協調者の割合が次世代で増加するかどうかの条件を表すハミルトン則¹⁾は以下の式で表される。

$$rb - c > 0$$

ここで、 r は血縁度、 b は利他的行為を受ける個体の適応度に与える効果、 $-c$ はその行為の主体者の適応度に与える効果である。本研究で用いている NPD モデルでは b は協調者の割合が増加することで同グループのすべての個体の利得が増えることから傾き m で、 c は協調者と裏切者の利得の差、つまり協調することのコストとして $b_D - 0 = b_D$ で表される。血縁度 r は通常、特定の個体間の共通の祖先に由来する遺伝子共有率として用いられるが、これを各グループの遺伝子類似度として適切に定義すればこの式を本モデルに適用することができる。遺伝子共有率ではなく遺伝子類似度に注目して Hamilton¹⁹⁾ は回帰係数に基づく血縁度を定義したが、これを Pepper¹⁶⁾ はグループごとの遺伝子類似度を測れるように拡張した。

Pepper は利他的行為による利得が行為者に返ってくる場合 (Whole-group traits) と返ってこない場合 (Other-only traits) に分けることが重要であると主張した。なぜなら前者の場合には行為者を血縁度の対象に入れなければならない、それによって両者において血縁度が異なるためである。ゆえに、両者では選択圧や進化の結果が変わってくる。本研究の NPD モデルは自分が協調者であった場合には、その分だけ協調者の割合が増加して (図 1 の横軸の値が右にずれて) 利得が増えるので Whole-group traits の分類にあてはまる。さらに、この分類において母集団からランダムにグループが形成される場合の各グループの平均血縁

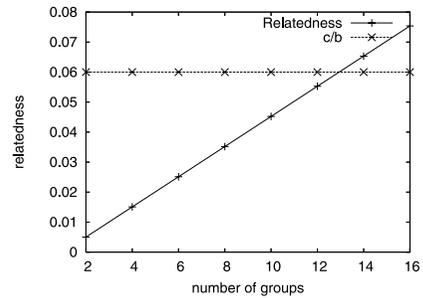


図 8 グループサイズに依存した血縁度とコスト/利得の関係
Fig. 8 Relationship between benefits and costs depending on group size.

度の期待値は以下の式で表される¹⁶⁾。

$$r_s^w = \frac{N - \bar{n}}{\bar{n}(N - 1)} = \frac{g - 1}{N - 1}$$

ここで、 N は全体の総個体数、 \bar{n} は 1 グループあたりの平均サイズ (つまり、 N_i をグループ i の個体数とすると $\bar{n} = \bar{N}_i$)、 g はグループ数である。この式が、 $r_s^w > cost/benefit$ を満たしていれば、全体の協調者の割合は増加する。両者の関係は図 8 のようになり、本モデルのパラメータでは $g = 14, 16$ の場合にハミルトン則を満たすことが分かる。これはつまり、グループサイズの平均が小さくなるとそのグループにおける自分の占める割合が増えて協調が進化しやすくなるということを示している。

ただし、まれに $g = 14$ 以上でも協調の割合が減少し、逆に $g = 12$ 以下のときにそれが増加することがある。その理由は、本モデルではランダムに分布したときの各グループの血縁度が期待値よりも多少ずれるからである。これは統計的確率と数学的確率の誤差によって生じる。ランダム・減少時グループ再構成モデルではランダムな期待値からずれた効果を上手く利用する (少ないグループ数で期待値よりもグループ間の偏りが出て協調者の割合が増加した場合、グループを再構成しないので、その偏りが減少しつつも保たれて再びそれが増加する) ことで逐次グループ再構成よりも少ないグループ数で協調が進化しやすい。

5. マルチレベル選択の定量化

5.1 プライス方程式の適用

プライス方程式²⁰⁾は、共分散のみの縮小した式では形質と適応度との相関から選択前後の形質の変化を示すものである。さらに期待値を含めた完全な式では、選択の対象を遺伝子や個体やグループといった複数の要素に分割することによって、各要素における選択前後の注目する形質の変化を記述することができ

る^{20),21)}。その複数要素をグループレベル選択と個体レベル選択とすると、この式をマルチレベル選択に適用することができる^{5),22)~24)}。

マルチレベル選択による協調者の割合の変化は以下のように表される²³⁾。

$$\begin{aligned}\Delta p &= Cov(s_i, p_i)/E(s_i) + E(s_i \Delta p_i)/E(s_i) \\ &= \Delta p_b + \Delta p_w\end{aligned}$$

ここで、 p_i はグループ i における協調者の割合、グループ i の増加率を $s_i = N'_i/N_i$ とする。右辺の第1項は、グループレベル選択による p の変化を表し、第2項は、個体レベル選択による p の変化を表す。なぜならば、 $E(s_i \Delta p_i)$ は再帰的に共分散を用いてグループ内での個体と適応度の相関を表すことができるからである。協調はグループ間ではグループ拡大に貢献するので Δp_b を増加させる (+) 方向に、グループ内では裏切者より適応度が低いので Δp_w を減少させる (-) 方向に働く。最終的にこれらの和が 0 より大きいと協調は進化する。つまり、この式によって両者の選択がどのように拮抗して進化の方向性が決定するか分かる。

5.2 グループレベル選択と個体レベル選択の強さ

多グループ進化モデル 4 種類に関して、グループ数が 4 ($g = 4$) のシミュレーションにプライス方程式を適用し、それぞれで働いている力を検証する。以後の図において横軸は世代、縦軸はプライス方程式によって決まるグループ間選択、グループ内選択およびそれらの和 (2 つの選択が働いた結果) についての協調者の割合の微小な変化である。シミュレーションにおいてその変化は、確率的要素がなく決定論的プロセスで決まるため、和に関して累積的なデータをとるとそれぞれ図 4 から図 7 までの p の推移と完全に一致する。つまり、図 4 から図 7 における 1 世代ごとの協調者の割合の変化が図 9 から図 12 に示される Δp の推移に対応しており、この値が正ならば次世代で協調者の割合が増加し、負ならば減少する。

図 9 はランダム・逐次グループ再構成モデルに適用した場合である。図 4 において $g = 4$ の場合、 p は減少している。図 9 より、初期世代では、 Δp_w は約 -0.0007 、 Δp_b は約 0.0002 であり、前者の絶対値の方が後者のそれより大きく、個体レベル選択が相対的に強く働くことによって協調は進まないことが分かる。

図 10 はランダム・減少時グループ再構成モデルに適用した場合である。この場合も Δp_w の絶対値の方が Δp_b のそれより大きく、個体レベル選択が相対的に強く働くので協調は進まないことが分かる。しかし、図 9 と比べてグループ間選択が上昇することがあ

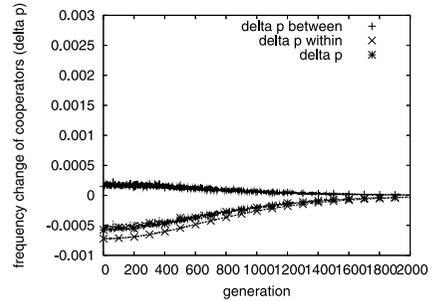


図 9 ランダム・逐次グループ再構成モデルの解析
Fig. 9 The analysis of the random and every step group-restructuring model.

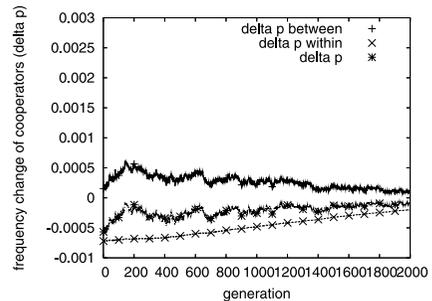


図 10 ランダム・減少時グループ再構成モデルの解析
Fig. 10 The analysis of the random and decrease step group-restructuring model.

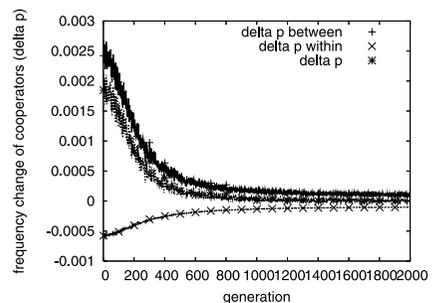


図 11 定比確率・逐次グループモデルの解析
Fig. 11 The analysis of the non random and every step group-restructuring model.

る。これは、 $g = 4$ の設定では全体の p が増加することがあるので、その場合には再構成を行わず、グループ間選択の力は減少していくが、全体の p が減少に転じたときにグループの再構成を行うことで、各グループ間に再び偏りができ、グループレベル選択の力が増すためであると考えられる。この傾向は、定比確率・減少時グループ再構成モデルにおいても観察される。

図 11 は定比確率・逐次グループ再構成モデル、図 12 は定比確率・減少時グループ再構成モデルに適用した場合である。これらを見ると Δp_w の値は図 9 とさ

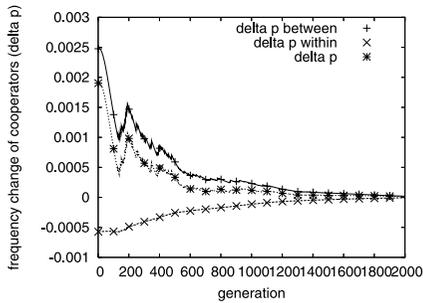


図 12 定比確率・減少時モデルの解析

Fig. 12 The analysis of the non random and decrease step group-restructuring model.

ほど変わらない(世代0で約 -0.0006)が Δp_b の値はそれより非常に高く(世代0で 0.0025 付近), グループレベル選択が相対的に強く働くことによって協調は進化する事が分かる。しかし, グループレベル選択は世代が進むにつれて弱まる。これは, 協調が進化し個体数が増加することによって各グループ間の協調者の割合の差が減少し, グループの拡大率も類似してくるためであると考えられる。ここで, 両者を比較すると, 初期世代におけるグループ間選択は図 11 が若干高い。この理由は前述したように定比確率・逐次グループ再構成モデルでは偏りが頻繁にできることによってグループレベル選択が強く働くためである。そのことがプライス方程式によって明らかになっている。

また, 図 12 より, 100 世代あたりからグループレベル選択がいったん上昇し, 局所的なピークをむかえた後, 再び減少に転ずることが分かる。これは, 100 世代以前はグループ間の偏りが減少し続けても協調者の割合はまだ増加しているため再構成は起こらないが, この近辺で Δp の値が 0 に近づいて最初のグループ再構成が起こるので, これにより偏りが再度増加するためであると考えられる。

6. おわりに

本研究では, 利己的な集団における協調の進化を包括的に説明しうると考えられるマルチレベル選択に関して, N 人版囚人のジレンマゲームという抽象モデルを基に, 動的なグループ構造を導入したモデルを構築し, シミュレーションにより協調の進化に与える影響を検証した。その結果, 従来の群淘汰モデルなどで指摘されていたように定期的なグループの再構成によって協調は継続的に進化する事が分かった。ランダム・

逐次グループ再構成モデルにおいては, グループサイズが小さい場合には協調が得る利得の期待値がコストを上回る可能性が高いためにその形質が進化することを血縁選択に基づいて解析した。また, グループの再構成方法はグループ間で非ランダムであること, 再構成タイミングについては基本的には全体の協調者の割合が減少した時点で行うことが協調の進化にとって有利に働いた。しかし, 再構成方法が非ランダムなモデルにおけるタイミングの影響を見てみると特に初期の段階においては毎世代再構成を行う方が協調の進化が速かった。これは, 環境などの局所性の影響によりグループ間選択が強く働くような種で協調の進化を考えた場合には, 特に進化の初期においては世代交代などによる激しいグループの再構成がそれにとって有利であることを示唆していると考えられる。また, 定比確率再構成では混成の比率を固定しているが, これをパラメータ化し検証することで, 協調の進化にとってどの程度の偏りが必要かということも明らかになるだろう。

ところで, 外的な制約ではなく, 生物の形質に基づいて能動的にグループが形成される場合, グループ形成行動自体にも自然選択がかかると考えられる。この見地から, 減少時組み換えグループ形成行動が進化する可能性を検討することも興味深いことであろう。

なお, グループ再構成の方法やタイミングに関して, 生物学的社会的により妥当なモデル化が可能と考えられる部分もあり, 今後, 検討していきたい。特に, 人間社会のグループ形成を念頭に置いたモデルなどを検討中である。

また, マルチレベル選択のメカニズムにより, DSGA¹¹⁾ のように, マルチエージェントシステムにおいて集団全体にとって利益となる行動を自律的に獲得させることは可能であると考えられる。あるいは, 単一口ットでは不可能なタスクを複数の要素ロボットどうしによる協調的作業で実行する群ロボットシステムが有望とされているが, 本研究の成果がそのような協調性の創発手法の開発につながる可能性がある。このような工学的応用の可能性の検討は今後の課題である。

謝辞 本研究は文部科学賞 21 世紀 COE 「計算科学フロンティア」の援助による。

参 考 文 献

- 1) Hamilton, W.: The Genetical Evolution of Social Behavior I and II, *Journal of Theoretical Biology*, Vol.7, pp.1-52 (1964).

ここでは, 工学的応用としての, 自律的に行動する多数のソフトウェア・エージェントからなるシステムとの意味で用いている。

- 2) Trivers, R.: The Evolution of Reciprocal Altruism, *Quarterly Review of Biology*, Vol.46, pp.35–37 (1971).
- 3) Axelrod, R.: *The Evolution of Cooperation*, Basic Books (1984).
- 4) Wynne-Edwards, V.C.: *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*, Oliver and Boyd (1962).
- 5) Sober, E. and Wilson, D.S.: *Unto Others, The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press (1998).
- 6) Wright, S.: Tempo and Mode in Evolution: A Critical Review, *Ecology*, Vol.26, pp.415–419 (1945).
- 7) Williams, G. and Williams, D.C.: Natural Selection of Individually Harmful Social Adaptations among Sibs with Special Reference to Social Insects, *Evolution*, Vol.11, pp.32–39 (1957).
- 8) Maynard Smith, J.: Group Selection and Kin Selection, *Nature*, Vol.201, pp.1145–1147 (1964).
- 9) Fletcher, J. and Zwick, M.: Strong Altruism Can Evolve in Randomly Formed Groups, *Journal of Theoretical Biology*, Vol.228, pp.303–313 (2004).
- 10) 金井雅之: 多水準淘汰による協力の進化, 東京大学博士学位論文 (2000).
- 11) 中山功一, 松井博和, 野村由司彦: 動的離隔型 GA (DS-GA) の提案, 情報処理学会論文誌: 数理モデル化と応用, Vol.43, pp.95–109 (2002).
- 12) Fletcher, J. and Zwick, M.: N-Player Prisoner's Dilemma in Multiple Groups: A Model of Multilevel Selection, *Proc. Artificial Life VII Workshops*, pp.86–89 (2000).
- 13) Simpson, E.H.: The Interpretation of Interaction in Contingency Tables, *Journal of the Royal Statistical Society B*, Vol.13, pp.238–241 (1951).
- 14) Fletcher, J. and Zwick, M.: Simpson's Paradox can Emerge from the N-Player Prisoner's Dilemma: Implications for the Evolution of Altruistic Behavior, *Proc. World Congress of the Systems Sciences and ISSS* (2000).
- 15) 一ノ瀬元喜, 有田隆也: 動的なグループ形成を導入したマルチレベル選択による協調の進化, 第32回知能システムシンポジウム資料, pp.323–328 (2005).
- 16) Pepper, J.: Relatedness in Trait Group Models of Social Evolution, *Journal of Theoretical Biology*, Vol.206, pp.355–368 (2000).
- 17) Pepper, J. and Smuts, B.: A Mechanism for the Evolution of Altruism among Nonkin: Positive Assortment through Environmental Feedback, *American Naturalist*, Vol.160, pp.205–212 (2002).
- 18) Stanley, E.A., Ashlock, D. and Tesfatsion, L.: Iterated Prisoner's Dilemma with Choice and Refusal of Partners, *Artificial Life*, Vol.III, pp.131–175 (1994).
- 19) Hamilton, W.: Altruism and Related Phenomena, Mainly in Social Insects, *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol.3, pp.193–232 (1972).
- 20) Price, G.: Selection and Covariance, *Nature*, Vol.227, pp.520–521 (1970).
- 21) Frank, S.: George Price's Contributions to Evolutionary Genetics, *Journal of Theoretical Biology*, Vol.175, pp.373–388 (1995).
- 22) Pepper, J. and Smuts, B.: Agent-Based Modeling of Multilevel Selection: The Evolution of Feeding Restraint as a Case Study, *Proc. 4th Annual Swarm User Group Conference*, pp.57–68 (2001).
- 23) Fletcher, J. and Zwick, M.: Altruism, the Prisoner's Dilemma, and the Components of Selection, *Proc. 2001 IEEE Systems* (2001).
- 24) 辻 和希: 「超個体」の項目, 複雑系の事典—適応複雑系のキーワード 150, 「複雑系の事典」編集委員会 (編), pp.231–235, 朝倉書店 (2001).

(平成 17 年 7 月 4 日受付)

(平成 18 年 7 月 4 日採録)



一ノ瀬元喜

1981 年生。2003 年静岡大学教育学部総合科学教育課程総合科学専攻卒業。2005 年名古屋大学大学院情報科学研究科修士課程修了。現在, 名古屋大学大学院情報科学研究科博士課程在学中。協調行動の進化に興味を持つ。日本進化学会, 日本数理生物学会各会員。



有田 隆也 (正会員)

1960 年生。1983 年東京大学工学部計数工学科卒業。1988 年東京大学大学院工学系研究科博士課程修了。工学博士。名古屋工業大学講師, カリフォルニア大学ロサンゼルス校客員研究員を経て, 現在, 名古屋大学大学院情報科学研究科教授。人工生命や情報科学の研究に従事。複雑適応系, 言語の進化, 進化的計算論等に興味を持つ。人工知能学会, 電子情報通信学会, 日本認知科学会, 日本数理生物学会各会員。