

報告番号	※甲	第	号
------	----	---	---

主 論 文 の 要 旨

論文題目 マルチレベル選択に基づく協力の進化における
集団構造の問題
氏 名 一ノ瀬 元喜

論 文 内 容 の 要 旨

協力は人間をはじめとして多くの動物に見られる現象であり、社会を形成する上で重要な要素である。それだけでなく、より広い意味では、生命は階層構造をなしており進化によって階層間の主要な移行を遂げてきたとみなすことができる。その中で協力は適応の単位を生物学的に低い階層から新たな高い階層まで移すのに大きな役割を果たしており、最近では競争や捕食などの他の生態学的相互作用と同様に重要なものであると考えられてきている。本研究ではその協力の進化における集団構造 (*population structure*) の影響に関して議論する。ここでの集団構造とはグループ間の多様性のことである。

進化生物学において協力は行為者にコストがかかって他個体に利益を与える行動と定義される。したがって、自然選択はコストを払わず利益だけを受け取る利己的な個体を選択するはずであり、なぜ協力が進化したかという問題は未だ解決されていない生物学の中心的テーマとなっている。また、この問題は政治学、経済学、社会学、心理学、複雑系科学などにも関わる学際的なものでもある。進化生物学者はこの一見不可思議な行動の進化を説明するために互恵的利他主義や血縁選択、そして本研究とも大きく関連する群選択などの理論的基盤を整備してきた。本研究ではその群選択の発展として近年再提唱された、他説も包括的に説明しうるマルチレベル選択理論に注目する。この理論では、個体が複数のグループに分かれて活動するとしたとき、各グループ内では非協力的な個体が常に有利である（グループ内選択）が、グループ間では協力的なグループの協力的個体が非協力的グループの非協力個体よりも有利である（グループ間選択）ことによって、協力者の平均利得が非協力者よりも高くなる場合、協力が進化しうる。ただし、もしグループがお互いに孤立し続けていた場合、グループ間の多様性が常に存在する、言い換えれば集団構造が生成され続けなければ、最終的にはグループ内選択だけが働くことに

なって協力は絶滅してしまう。このようにマルチレベル選択理論では集団構造が如何に継続してできるかが問題であり、これまでは血縁関係、集団粘性 (*population viscosity*)、そして特にヒトでは文化的な影響などがそれを生じさせるメカニズムであるとされてきた。

本研究ではそれらのメカニズムとは異なる個体と環境との相互作用がグループ間の多様性を生み出す可能性を考える。環境とは一般的には個体に入力される外的な要因のことであるが、ここではその要因のうち、個体同士の相互作用に基づくものを特に指している。第3章でグループを動的に再構成することでどのような方法やタイミングが集団構造生成、協力の進化を促進させるかをまず検討する。続く第4章で本研究の主眼である個体同士の相互作用が集団構造を生成するか、さらに進化プロセスが加わった時の影響について検討する。以下では、本研究の中核をなすこの2つの章の具体的内容について記す。

第3章では、その集団構造の問題に対して、まず何らかのメカニズムによってグループが動的に変化し続けて集団構造が生成されるということを仮定し、どのようにグループが再構成されると協力が進化しやすいかについて調べた。以前の研究として複数世代ごとにランダムにグループを再構成するモデルなどがあったが、どのような方法とタイミングで再構成されることが協力進化を促進するかに関しては未解明であった。そこで第3章では、個体が複数のグループに分かれてN人版囚人のジレンマゲームを行いながら利得に依存して戦略が進化する中で、規定のタイミングと方法でグループの再構成が行われるモデルを構築した。ここで再構成の方法とタイミングは各2種類考えた。このような仮定はやや恣意的ではあるが、生活は各グループに分かれて行うが繁殖のタイミングでは一つのグループに集まるという生物学的に妥当な状況も考えることができる。また、このような社会学的な状況も想定できる。進化シミュレーションによって調べた結果、個体数に比べてグループ数の比が高い場合には、いずれの方法とタイミングであっても定期的なグループの再構成によって協力は継続的に進化することが分かった。さらに、再構成方法は非ランダムでタイミングは協力の割合が減少に転じた時点という条件がグループ間の偏りを生み出しやすく協力をもっとも進化させることが分かった。また、これらの結果が血縁選択の理論から導かれる予測と一致することを確認すると同時に、プライス方程式を用いてグループ間とグループ内の2つのレベルの選択を分割するなどの解析を行った。第3章において、グループの動的な再構成によって協力が進化することやその進化にとって有利な条件などが明らかになったので、次に興味あることはこのようなグループ形成行動が他個体との相互作用を通して個体レベルで起こるときの進化への影響である。

そこで第4章では、前章での結果を前提として、集団構造生成がより生物学的に妥当な個体のグループ間移住によって実現されるという可能性を検討した。以前の

研究では、単なる確率的な移住だけならグループ間の多様性を減少させて協力の進化を抑制することが知られていたが、本研究では個体が属する環境の状態に依存して移住が起こる場合に着目した。前述したように、ここでの環境とは個体に入力される外的要因のうち個体同士の関係に基づくものであり、これは利己的個体が多いこと自体を局所的な悪い環境とみなすという関連する研究のシンプルな仮定と同様の扱い方である。このように環境と個体との相互作用による生成を研究した例は僅かにあり、この相互作用がグループ間の多様性を作り出すことは示されていたが、進化プロセスを加えたときの影響や移住条件を変えて環境との相互作用を変更したときの影響については未解明であった。そこで、第4章では前述したモデルを基本とした上で、グループの再構成が個体レベルの移住によって起こるモデルを構築した。しかも、その移住が起こるかどうかが一定の確率ではなく個体同士の相互作用に依存するということを仮定し、比較実験も含めて4種類の典型的な移住方法を検討した。進化シミュレーションの結果、進化メカニズムの導入によってごく少数の協力者からなるグループが生成され集団中に拡がるという創始者効果が相乗的に働くことや、環境悪化に特異的に反応して移住することが協力者のグループと非協力者のグループを効果的に作ることにつながり、協力進化を促進することが明らかになった。さらに、移住が進化よりも頻繁に起こるといような生物学的にも社会学的にもより妥当な状況では、頻繁な移住によって、選択で協力者が排除される前に十分な集団構造が生成されることで、環境悪化に特異的に反応する移住がより効果的に働くことを確認した。パラメータ依存性を検証した実験では、グループ数の相対的な割合とN人版囚人のジレンマゲームの傾きを高くすることが協力進化を促進することが分かった。また、ハミルトン則を用いることで協力進化の理論的予測との比較も行った。このメカニズムによる進化は環境状態の検知という最小の知能しか個体に要求しないので、様々なレベルの生物の協力の進化に適用できる点からも意義がある。

最後の第5章において本研究の成果をまとめると同時に適用可能性についても記した。本研究は、マルチレベル選択で最も重要な集団構造の問題に関して、個体と環境との相互作用というほとんど全ての生物レベルで適用可能なメカニズムを提案することで、この理論の適用範囲を大きく広げ、協力の進化に関して重要な知見を得ることができたものと考えている。