

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

Evolution of Cooperation by Multilevel Selection based on Dynamic Group Restructuring

名古屋大学大学院情報科学研究科 一ノ瀬 元喜 有田 隆也
Genki ICHINOSE Takaya ARITA
Graduate School of Information Science, Nagoya University

Abstract: Group-level selection and individual-level selection in population are supposed to work simultaneously, when a group is defined as a fraction of individuals with a specific trait. This is the main idea of multilevel selection (MS), which offers a new perspective to the evolution of cooperation. Some of the previous studies have shown that periodic group-restructuring is necessary to keep MS working. We constructed an agent-based model for MS with dynamic group-restructuring and conducted evolutionary experiments. It has been found that cooperation quickly evolves in the case that heterogeneous restructuring is adopted and in the case that restructuring is conducted every when the fraction of cooperators decreases.

1 はじめに

社会は、個体同士の協調関係によって成立しているという考えに基づくと、利己的な個体間で協調（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]、互恵的利他主義（Reciprocal altruism）[2, 3]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、そのコストを上回る場合に、血縁者を通じて利他的な形質は進化するというものである。互恵的利他主義は、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。

一方で、このような複雑な問題を解析的に明らかにすることは限界があるという立場から、エージェントベースや進化ゲーム理論に基づいた手法によってミクロなレベルでの振舞いを重要視する研究も協調の進化を対象としている。この手法で協調の進化を考える場合、個体間相互作用の局所性に注目することが必要である [4, 5, 6]。

Nowak と May[4] は、記憶も複雑な戦略もない一度限りの囚人のジレンマゲームにおいても二次元平面で表現される空間構造を導入して相互作用する相手を限定すれば、その局所性によって協調と裏切りが共存することを示した。Pepper[5] は、人工生態系を用いて捕食エージェントのモデルを構築した。餌を半分しか食べない利他的なエージェントは餌の分布に偏りがあるパッチ環境で進化した。これは空間に局所性がある状況では、グループ間に形質について偏りが生じ、利他が進化しやすいということを示している。Mitteldorf[6] は、捕食・被食モデルを二次元平面上に構築した。それぞれのセルにおいて食欲に制限のない捕食者は、制限のある捕食者よりも増殖率が速いが、それによって被食者の個体数が激減してしまう。したがって、そのセルの高すぎる食欲の捕食者は絶滅する。その間に餌と上手く共存している適度な食欲の捕食者は、高すぎる捕食者がいたセルにも移住によって入り込み生存できる。これはグループ間選択の効果によって、結局は餌の消費が少ない利他的な個体が生き残ったということである。

これらの仮説に対して、Sober と Wilson[7] 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、グ

ループ間に遺伝的な偏りがある場合、グループ間の選択（Group-level Selection）とグループ内の選択（Individual-level Selection）の両者の拮抗の結果として圧力の方向性が決まるというものである。グループ間選択の力がグループ内選択の力を上回る度合いに応じて協調は進化する。なお、グループは群淘汰のように個体の集合体ではなく、相互作用する形質の集合体と考え、また、何レベルにもなりうる。

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み出されるならば、この説明の枠組みに収まる点が重要である。血縁というグループに基づく血縁選択も遺伝的な偏りを生むメカニズムに基づくものであり、マルチレベル選択の概念に含まれることになる。さらに、グループ内での継続する相互作用において、互恵的利他主義は協調の進化において重要な役割を果たしうる。このような意味で、マルチレベル選択は個体間相互作用の局所性という文脈の中で血縁選択や互恵的利他主義をも含む包括的な理論といえる。

マルチレベル選択理論に基づき、Fletcher と Zwick[8] は N 人版囚人のジレンマゲーム（NPD）を題材として N 人を偏りのある 2 つのグループに分割してシミュレーションを行った。ただし、グループが互いに永久的に孤立している場合、自然選択はグループ内での適応度が低い協調を排除する。これに対して、Sober と Wilson はマルチレベル選択が絶えず働くためにはグループの定期的な組換えが必要であることを指摘している。このグループの組換えに関しては、従来の群淘汰（Group Selection）説に基づくものにはあるが Wright[9]、Williams と Williams[10]、Maynard Smith[11] などのモデルがある。これに関連して、金井 [12] 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。金井は囚人のジレンマゲームを用いて群の組換えをモデル化し、協調が進化すること、さらにその進化にとって協調同士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。

我々は、NPD においてグループの動的な組換えをマルチエージェントモデリングによって実現した。これによって、エージェント単位で組換え方法を表現することで、その影響を詳細に考察できる。グループの組換え方法については従来の Wright などのモデルを参考にし、さらに組換えのタイミングも考慮したモデルを構築して進化実験を行い、それぞれの結果を比較し協調の進化に与える影響に関して検討した。

2 モデル

2.1 基本モデル

全てのモデルで共通となる基本モデルを示す．これは，Fletcher と Zwick のモデル [8] と同様である．母集団はいくつかのグループに分割され，各グループにおいて 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．一般的な形の NPD は，協調者と裏切者の利得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．Fig. 1 において横軸は協調者の割合，縦軸は利得を示す．NPD には，ある個体にとって協調者の割合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，全ての個体が裏切者になってしまうよりも全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．ここで U_C ， U_D はそれぞれ協調者，裏切者の利得で p は協調者の割合である．協調者の割合が 0 の時の協調者の利得 $U_C(0)$ は簡単のため以後 0 として扱う．

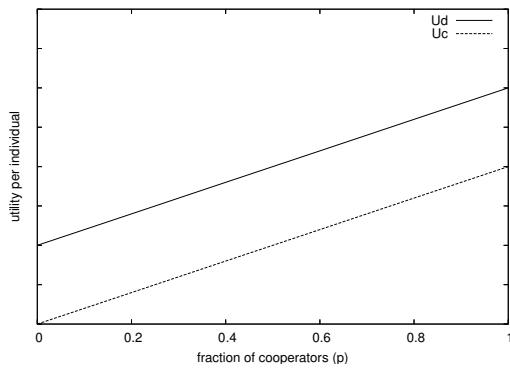


Fig. 1: N 人版囚人のジレンマゲーム (NPD)

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． U_{Ci} ， U_{Di} はグループ i における協調者，裏切者の利得で， $U_{Ci} = mp_i$ ， $U_{Di} = mp_i + b_D$ となる．ここで， p_i はグループ 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．
2. 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，一時的な次世代の個体数が決定される．

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

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

ここで， $N_{Ci}(t)$ ， $N_{Di}(t)$ 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．グループ間では協調者の割合が異なると仮定しているため，各グループにおいて協調者，裏切者の増加率が異なる．

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，最終的な次世代の個体数が決定する．
4. 1 から 3 を世代数だけ繰り返す．

2.2 予備実験

Fletcher と Zwick [8] は母集団を 2 つのグループ (グループ 1 は協調者 10，裏切者 90 でグループ 2 は協調者 90，裏切者 10) に分割して NPD を行うと各グループではグループ内淘汰によって協調者の割合が減少していく (p_1, p_2) 一方で，グループ間選択により全体の協調者の割合は一時的に増加する (p_{total}) ことを示した (Fig. 2)．このように，母集団を均質な複数の部分集団ではなく，部分集団毎に異質にした場合，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，統計学ではシン普森のパラドックスと呼ばれる [13, 14]．

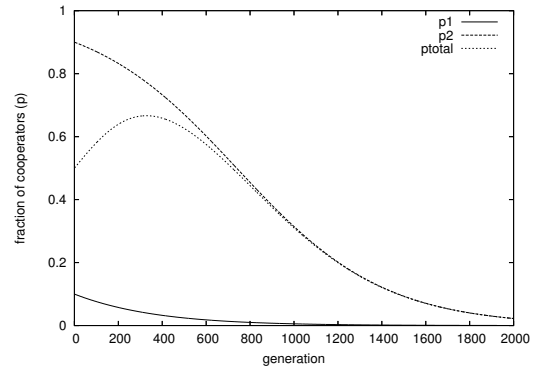


Fig. 2: Fletcher と Zwick モデル ($m = 0.01, b_D = 0.003$)

ここでは予備実験として，全体の協調者の割合が減少するたびにグループを組換えるという操作を基本モデルに追加し，協調者の割合の推移について観察することにする．なお，初期設定の 0 世代でも組換えを行う．具体的には，全体の協調者の割合が減少した時点で以下の式を適用しグループの組換えを行う．

$$N_{C1'} = \sum N_{C1} \times \delta, N_{C2'} = \sum N_{C1} \times (1 - \delta)$$

$$N_{D1'} = \sum N_{D1} \times (1 - \delta), N_{D2'} = \sum N_{D1} \times \delta$$

$i = 1, 2, 0 < \delta < 1$ である．グループ 1 に属する協調者の個体数 N_{C1} は組換えによって $N_{C1'}$ 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組換えるが，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になっている．そのため，2 つのグループ間で協調者の割合が偏る．

$\delta = 0.1, 0.2, 0.3, 0.4$ の時の結果を示す (Fig. 3)．横軸は世代，縦軸は協調者の割合である．Fig. 2 と異なり，グループの組換えを導入した場合，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組換えの場合には，その効果は出ず協調者は減少した．

2.3 多グループ進化モデル

2.3.1 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，それが動的に組換わるモデルを考える．グループの組換えに関して，その分割方法と分割タイミングが考えられるが，ここでは分割方法 2 種類，分割タイミング 2 種類の計 4 種類のモデルを構築する．これらを，ランダム・逐次グループ組換えモデル，ラ

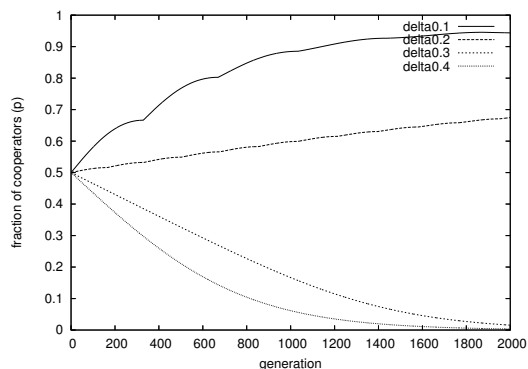


Fig. 3: 予備実験 ($m = 0.01, b_D = 0.003$)

ランダム・減少時グループ組換えモデル, 定比確率・逐次グループ組換えモデル, 定比確率・減少時グループ組換えモデルと呼ぶことにする. 名称中の前半部は分割方法, 後半部は分割タイミングを表す. アルゴリズムは, 基本モデルを基に分割タイミングの条件に一致した場合に分割方法に基づきグループの組換えを行う操作を追加する. なお, 0世代では組換え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.

2.3.2 分割方法

グループの組換え方法は, 全くランダムなものや偏りがあるものと考え, 前者をランダム組換え, 後者を定比確率組換えと呼ぶ. どちらも個体単位で各グループに所属するものとする. つまり, 個体数 ($N = 200$) と仮定しているので, 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. ランダム組換えではある個体は各グループに等確率で組み入れられる. 一方, 定比確率組換えではある個体 (協調者と裏切者の区別のみ) は重み付けされた確率で各グループに組み入れられる. 例えば, グループ数 2 の場合, ある協調者がグループ 2 に組入れられる確率はグループ 1 に対するその 2 倍であり, 一方, ある裏切者がグループ 1 に組み入れられる確率はグループ 2 に対するその 2 倍である. グループ数が増えると, それに合わせてその数の逆数の倍率で重みが増加する. ここで, 両者が各グループに組入れられる確率は, 協調者が少ない確率のところに, 裏切者が多い確率で, 逆に裏切者が少ない確率のところに, 協調者が多い確率で組入れられることに注意されたい. したがって, 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.

Wright[9] は, 独立したグループ間で選択が起こる時, 遺伝的浮動 (Genetic drift) によって協調が進化する可能性を示した. 我々のモデルでは遺伝子レベルで協調をコード化しているわけではないが, ランダム組換えは Wright モデルと同様の状況であると考えられる. 一方, 定比確率組換えは協調者と裏切者が各グループへ組み入れられる確率が異なるので, 両者が空間的, または遺伝的に局所化されていると捉えることができる. Williams と Williams[10] は適応度関数は遺伝子をベースにした Wright モデルを用いながらも Wright とは異なるグループ構造を考えた. そ

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とも一旦, 整数値にしてから 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.

れは, 1 つの大きな母集団がランダムに交配した後で遺伝的な血縁者同士のグループのみで, その寿命の間相互作用するというものである. このようなグループ構造においては Wright のグループ構造のように 1 つのグループ内で多数の協調の遺伝子と裏切りの遺伝子が混合して相互作用するわけではないので, あるグループと他のグループとの間には遺伝的な偏りができる. その点において定比確率組換えは Williams と Williams モデルに該当すると考えられる.

2.3.3 分割タイミング

グループを組換えるタイミングは, 毎世代組換えるものと全体の協調者の割合が減少した世代で組換えるもの考えた. 以後, 逐次組換え, 減少時組換えと呼ぶ. Williams と Williams[10] は, グループは 1 世代の間だけ構成され, 毎世代新しいグループが作られると考えた. これは, 本モデルの逐次組換えと等しい. 一方, Maynard Smith[11] は Williams と Williams モデルの血縁者同士のグループ構造が複数世代続くとした Haystack モデルなどもある. 本モデルでは, 協調者の増加を効率的に利用することができる減少時組換えを考えることにする.

3 実験

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. また, 分割するグループ数のパラメータを g とし, 任意に変化させる. 各実験は 20 試行ずつ行い, その平均を示す. 全ての図において横軸は世代, 縦軸は協調者の割合である.

3.2 ランダム・逐次グループ組換えモデル

分割するグループ数は $g = 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16$ である (Fig. 4). 同図より, $g = 2, 4, 6, 8, 10, 12$ の時はグループ組換えを行っても協調者の割合は減少した. $g = 2, 4$ では協調者の割合は, ほとんど 0 になった. 一方で, $g = 14, 16$ の時はグループ組換え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. この差は各グループにおける協調者の割合の偏りから生じていると考えられる. 母集団に対して相対的に分割するグループ数が多い時には, 協調者の割合が偏りやすい. この結果は遺伝的浮動によって協調者が進化しようという Wright の仮説を支持するものである.

3.3 ランダム・減少時グループ組換えモデル

分割するグループ数は $g = 2, 4, 6, 8$ である (Fig. 5). 同図より, $g = 2, 4$ の時はグループ組換えを行っても協調者の割合は減少した. $g = 2$ ではほとんど 0, $g = 4$ では 0.1 くらいである. 一方で, $g = 6, 8$ の時はグループ組換え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. Fig. 4 と比べると少ないグループ数で協調者の割合が増加している. これは, 協調者の割合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 2 つの効果によるものである. その結果, 偏りが比較的少

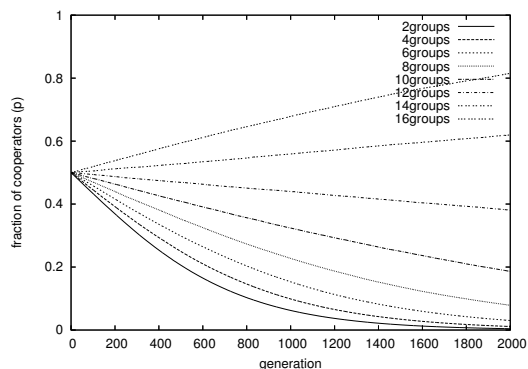


Fig. 4: ランダム・逐次グループ組換えモデル

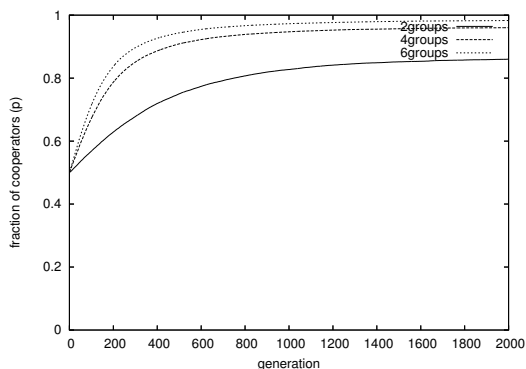


Fig. 6: 定比確率・逐次グループ組換えモデル

ないグループでも協調は進化する。また、 $g = 2$ に関しては Fig. 4 も Fig. 5 も同じような軌跡をたどっている。この時は、グループ間の協調者の偏りが最も少ないため、協調者は常に減少する。したがって、組換えは毎世代起こることになってランダム逐次グループ組換えモデルと全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。この時は、協調者の割合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組換えモデルではグループの組換えは起こらないためである。ランダム逐次グループ組換えモデルではたとえ協調者の割合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、両者に差がでていられる。また、Fig. 5 で線がぶれている理由は、各試行において分割するタイミングが一樣ではないためである。

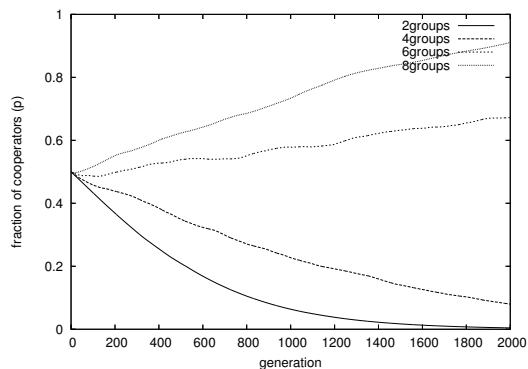


Fig. 5: ランダム・減少時グループ組換えモデル

3.4 定比確率・逐次グループ組換えモデル

分割するグループ数は $g = 2, 4, 6$ である (Fig. 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、各グループ間で協調者の割合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組換え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 Fig. 6 は Fig. 4, 5 と比べて明らかに少ないグループ分割数で協調が進化している ($g = 2$ でも約 0.9, $g = 4, 6$ で 0.95 以上)。

3.5 定比確率・減少時グループ組換えモデル

分割するグループ数は $g = 2, 4$ である (Fig. 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 Fig. 6 と比べて協調の増加を効率的に利用するため、最終的には協調者の割合は Fig. 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組換えを行う Fig. 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分割グループ数が最小の 2 でも協調は増加する。Fig. 7 では協調者の減少を待ってグループの組換えを行うことになる。一方で、Fig. 6 では毎世代組換えを行うが、偏りが明示的に与えられる状況では、その効果は増加を待って得られる効果よりも大きい。したがって、Fig. 6 の方が初期の増加率は高くなると思われる。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増加を待って組換えを行う効果が強くなり、Fig. 7 の方が最終的には協調者は進化する。

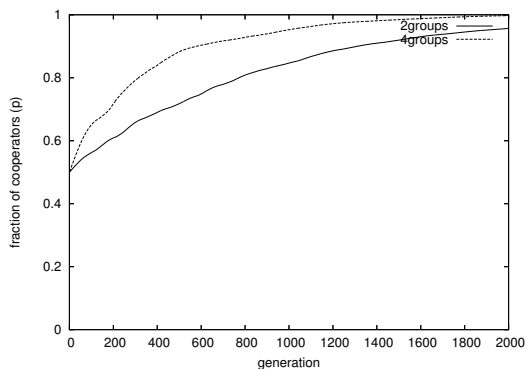


Fig. 7: 定比確率・減少時グループ組換えモデル

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・減少時グループ組換えモデル、定比確率・逐次グループ組換えモデル、ランダム・減少時グループ組換えモデル、ランダム・逐次グループ組換えモデルとなる。従って、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増加するのを待ってグループを組換える」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わかる。しかし、後者に関して定比確率モデルの場合は、増加を待って組み換えるよりも毎世代組換えを行う方が初期世代では協調にとって有利であるといえる。

4 マルチレベル選択の定量化

4.1 プライス方程式の適用

プライス方程式 [15, 16] は、基本的に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。ここで、仮にグループを適応的な一つの生物と考えると、グループとして持つ形質と適応度の相関からあるグループがどのように進化するかを考えることができる。また、通常のようにそのグループ内の個体を一つの生物と考えると、その個体が持つ形質と適応度の相関からその形質がどのように進化するかを考えることができる。したがって、マルチレベル選択にプライス方程式を適用することができる。協調者の変化を対象にすると以下のように表される。

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

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 $s_i = \frac{N'_i}{N_i}$ とする。右辺の第 1 項は、グループ間選択による協調者の割合の変化を表し、第 2 項は、グループ内選択による協調者の割合の変化を表す。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。

4.2 解析

多グループ進化モデル 4 種類に関して、グループ数が 4 ($g = 4$) の実験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。和に関して累積的なデータをとるとそれぞれ Fig. 4 から Fig. 7 までの協調者の割合の推移と完全に一致する。

Fig. 8 はランダム・逐次グループ組換えモデルに適用した場合である。Fig. 4 において $g = 4$ の場合、協調者の割合は減少している。Fig. 8 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、グループ内選択が相対的に強く働くことによって協調は進化しないことがわかる。

Fig. 9 はランダム・減少時グループ組換え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

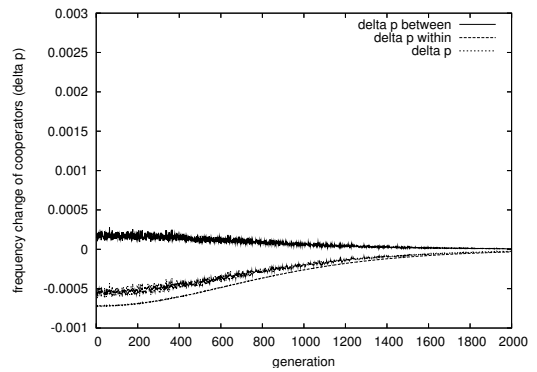


Fig. 8: ランダム・逐次グループ組換えモデルの解析

それより大きく、グループ内選択が相対的に強く働くので協調は進化しないことがわかる。しかし、Fig. 8 と比べてグループ間選択が上昇することがある。これは、 $g = 4$ の設定では全体の協調者の割合が増加するので、その場合には組換えを行わず、グループ間選択の力は減少していくが、全体の協調者の割合が減少に転じた時にグループの組換えを行うことで、各グループ間に再び偏りができ、グループ間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・減少時グループ組換えモデルにおいても観察される。

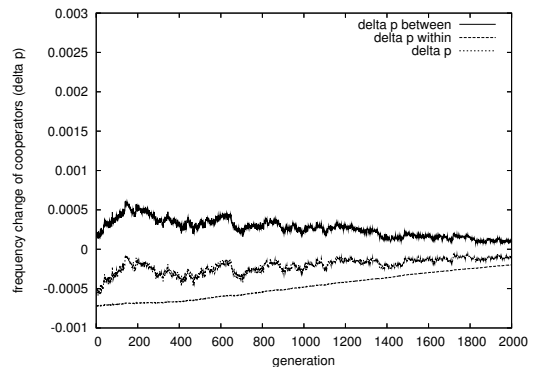


Fig. 9: ランダム・減少時グループ組換えモデルの解析

Fig. 10 は定比確率・逐次グループ組換えモデル、Fig. 11 は定比確率・減少時グループ組換え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 Fig. 8 とさほど変わらない (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)、グループ間選択が相対的に強く働くことによって協調は進化することがわかる。しかし、グループ間選択は世代が進むにつれて弱まる。これは、協調が進み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 Fig. 10 が若干高い。この理由は前述したように定比確率・逐次グループ組換えモデルでは偏りが頻繁にできることによってグループ間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。

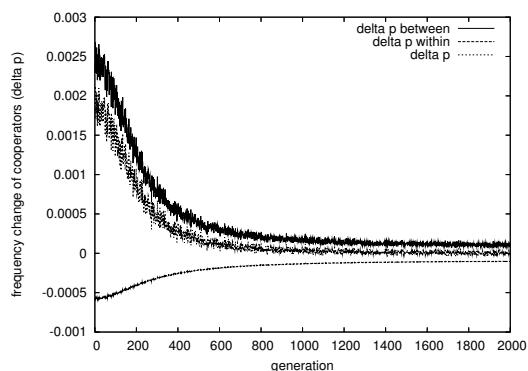


Fig. 10: 定比確率・逐次グループモデルの解析

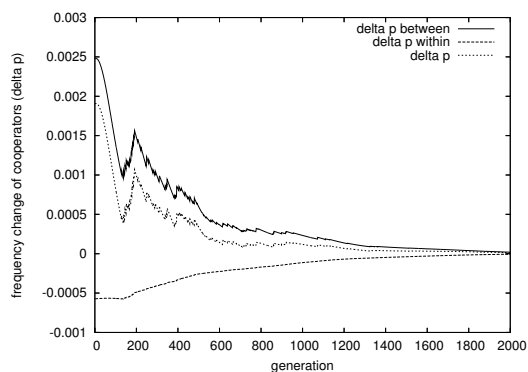


Fig. 11: 定比確率・減少時モデルの解析

5 おわりに

本研究では、利己的な集団における協調の進化に対する新たな説明候補となってい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、実験によりそ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組換えによって協調は継続的に進化することが分かった。グループの組換え方法はグループ間で協調者の偏りがあること、また、組換えタイミングについては基本的には協調の増加を待った上で行うことが協調の進化にとって有利に働いた。しかし、組換え方法に偏りがある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組換えを行う方が協調の進化が速かった。これは、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組換えがそれにとって有利であることを示唆しているかもしれない。

本研究の定比確率グループ組換えは、個体毎に各グループに組み入れられる確率が異なっている。これは、空間的に局所性があると考えられることもできる。その点において、Nowak と May, Pepper, Mitteldorf と同じく空間的な局所性は協調の進化にとって有利に働くことが本モデルでも示された。

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).
- [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] Nowak, M. and May, R.: Evolutionary games and Spatial Chaos, *Nature*, Vol. 359, pp. 826–829 (1992).
- [5] Pepper, J.: An agent-based model of group selection, in *Group Selection Workshop, ALIFE VII Workshops Proceedings* (2000).
- [6] Mitteldorf, J., Croll, D. and Ravela, S.: Multilevel selection and the evolution of predatory restraint., in *Proceedings of the eighth international conference on artificial life*. (2002).
- [7] Sober, E. and Wilson, D. S.: *Unto Others, The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press (1998).
- [8] Fletcher, J. and Zwick, M.: N-Player Prisoner's Dilemma in Multiple Groups: A Model of Multilevel Selection, in *Artificial Life VII Workshops Proceedings*, pp. 86–89 (2000).
- [9] Wright, S.: Tempo and Mode in Evolution: A Critical Review, *Ecology*, Vol. 26, pp. 415–419 (1945).
- [10] Williams, G. and D.C., W.: Natural Selection of Individually Harmful Social Adaptations among Sibs with Special Reference to Social Insects, *Evolution*, Vol. 11, pp. 32–39 (1957).
- [11] Maynard Smith, J.: Group Selection and Kin Selection, *Nature*, Vol. 201, pp. 1145–1146 (1964).
- [12] 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).
- [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, in *Proceedings of The World Congress of the Systems Sciences and ISSS* (2000).
- [15] Price, G.: Selection and Covariance, *Nature*, Vol. 277, pp. 520–521 (1970).
- [16] Frank, S.: George Price's Contributions to Evolutionary Genetics, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 175, pp. 373–388 (1995).