

氏名(本籍)	おお つか やす のり 大塚康徳(千葉県)		
学位の種類	博士(理学)		
学位記番号	博甲第4981号		
学位授与年月日	平成21年3月25日		
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当		
審査研究科	生命環境科学研究科		
学位論文題目	<b>A Theoretical and Experimental Study of Pioneer-Follower Dilemma Game</b> (先駆者と追従者の間のジレンマの理論的・実験的研究)		
主査	筑波大学准教授	理学博士	徳永幸彦
副査	筑波大学教授	農学博士	渡辺守
副査	東京工業大学講師	理学博士	中丸麻由子
副査	筑波大学講師	理学博士	大橋一晴

### 論文の内容の要旨

生物にとって新たな資源を獲得したり、作り出したりする事は、生死や繁殖に関わる重要な問題である。しかし、コストをかけてある個体が獲得したり作り出した資源が、他個体にとっても利用可能な共有資源となる場合がある。他個体が獲得した資源や有益な情報にただ乗りできる場合には、どの個体もただ乗りしようとするかもしれない。しかし、全ての個体が他個体にただ乗りしようとする、どの個体も新たな資源を自ら獲得しないため、どの個体も資源を獲得することができなくなってしまう。本研究では、自らコストをかけて資源を獲得しようとする戦略を Pioneer (先駆者)、Pioneer が獲得した資源や情報にただ乗りしようとする戦略を Follower (追従者) と定義し、この2つの戦略の間のジレンマ (Pioneer-Follower (PF) ジレンマ) について、どのような場合にジレンマが生じ、2つの戦略が共存するのかということゲーム理論の枠組みを用いて理論的に、そしてインゲンゾウムシという昆虫を用いて実験的に調べた。

1章では、インゲンゾウムシの幼虫が豆に侵入する際に起こる Pioneer と Follower の間のジレンマを用いて、PF ジレンマにおける利得の大小関係を規定し、PF ジレンマを定義した。豆の表皮は固く毒が含まれているため、インゲンゾウムシの幼虫が Pioneer として豆に侵入を試みると、侵入を試みた個体の約半数が表皮を突き破る際に死んでしまう。一方で、Follower として Pioneer が表皮に開けた穴から豆に侵入を試みると、ほとんどの個体が失敗することなく豆に侵入できる。複数の個体が同時に豆に侵入しようとするとき、個体の多くは Follower として豆に侵入しており、豆に侵入した Pioneer の割合は同時に豆に侵入しようとしている個体の数が増加すると減少した。また、10頭ほどの個体が同時に豆に侵入しようとしているのにも関わらず、全ての個体が豆に侵入できずに全滅してしまった場合が何度もあり、インゲンゾウムシの幼虫がまさに生きるか死ぬかの PF ジレンマの状況におかれていることがわかった。

2章では、PF ジレンマにおいて集団中で安定となる Pioneer の割合を求めるために、Pioneer として得られる利得と Follower として得られる利得が等しくなる ESS ゲームモデルと、集団全体の利得が最大となるような集団中の Pioneer の割合を求める Maximized モデルを考えた。インゲンゾウムシの例では、雌が卵を産む際に、卵を複数個固めて産むことが知られており、PF ジレンマの状況におかれる個体がお互いに兄弟姉

妹同士になる可能性が高い。ある個体が Pioneer として豆に侵入できれば、他の兄弟姉妹は Follower として豆に侵入できることになり、それらの個体が Follower として侵入すればするほど、Pioneer として豆に侵入した個体の包括適応度があがることになる。このことから、Follower という戦略の進化には Group selection が関わっていた可能性があり、Maximized モデルでもその可能性が示唆された。1 章で得られたインゲンゾウムシの実験データを用いて、モデルの予測を検証したところ、ESS モデルの予測が実験データの中央値と重なり、インゲンゾウムシの個体群中の Pioneer の割合を予測できているようにみえた。ただ、豆に侵入しようとしている幼虫の数が増加すると Pioneer の割合のばらつきが大きくなり、今回作成したモデルではそれらのばらつきを説明できなかった。

3 章では、餌の情報寄生をモデル化した既存の採餌モデルである Producer-Scrounger (PS) ゲームモデルを、Horn (1968) が提案したグラフィカルなモデルを元に改良し、どのような場合に Group foraging が起こるのかを調べた。PS ゲームの中で、Producer は自ら餌を探索し、Scrounger は Producer が発見した餌にただ乗りすると仮定されており、集団中で安定となる Producer の割合は集団サイズと Producer のアドバンテージには依存するが、採餌域の餌の分布には依存しないものだった。Horn はモデルと同様、改良された PS ゲームモデルでも、餌が集中していて餌発見速度が低いと Group foraging が起こり、餌が均一で餌発見速度が高いと単独採餌が起きていた。また、オリジナルの PS ゲームモデルでは、集団サイズが増加すると、集団中で安定となる Producer の割合は減少する一方だったが、改良されたモデルでは増加する場合もあった。集団中の Producer の割合が増加すれば、集団全体の餌獲得量があがることになり、この効果によって動物の群れ形成が促進されることが示唆された。

以上のことから、獲得や生産にコストがかかる必要不可欠な資源があり、その資源が複数の個体の共有資源となると、PF ジレンマが発生する。Pioneer が獲得する資源は Pioneer と Follower の両方にとって必要不可欠であるため、たとえジレンマが生じていても Pioneer と Follower は容易に共存する。これまで、ある個体がコストをかけて獲得・生産した資源を他個体も利用するとき、コストをかけて資源を獲得・生産する行動を利他行動と捉えて考える場合が多かった。しかし、その獲得・生産される資源が全ての個体に必要不可欠だった場合、その行動は利他行動ではなく、そこに生じるジレンマは PF ジレンマの枠組みで考えられるべきである。

## 審査の結果の要旨

近年盛んに議論されている利他行動や協調的行動の進化について、本研究は「協力しないとゲームが終わってしまう」という要素を考慮し、新たな視点を導入したものと言える。理論モデルの提出だけでなく、それを検証するためのインゲンゾウムシを使った実験系を提案している点も、大変ユニークである。本論文の内容は、第 1 章はすでに著名学術雑誌に掲載されており、国内外ともに高い評価を得ている。また、第 2, 3 章についても、現在投稿中である。

よって、著者は博士（理学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認める。