

5 分布拡大時における個体学習者と社会学習者の共存

若野友一郎

(明治大学大学院先端数理科学研究科)

10 概要

個体学習能力と社会学習能力は、文化進化を支える基礎的能力である。従来の多くの研究では、これらの能力の進化は、集団サイズが一定であることを仮定し、遺伝子頻度のダイナミクスを調べることによって研究されてきた。しかし、そのような静的なモデルは、現世人類における高度な個体学習能力の進化を理解する上で、限定的な役割しか果たせない可能性がある。なぜなら現世人類は、近い過去に急速な人口増大と、素早い分布拡大「出アフリカ」を経験しているからである。本稿では、個体学習者と社会学習者の時空間ダイナミクスを反応拡散方程式によってモデル化し、解析する。本モデルの特徴は、個体密度が低い場合に社会学習者が社会学習する相手を見つけることに失敗する可能性を考慮する点である。この効果により、社会学習者の分布拡大が抑えられ、さまざまな様式の分布拡大が起こりうる。我々の主な発見は以下の2つである。(1) 一様な環境に分布拡大している間は、個体学習者は社会学習者に駆逐されない。(2) 個体学習者が分布拡大の波の先端にいるときには、社会学習者の分布拡大を抑制することがある。これらの結果は、「出アフリカ」が、現世人類における高度な個体学習能力の進化の原動力となった可能性を示唆している。

25

Coexistence of individual and social learners during range-expansion

Joe Yuichiro Wakano

(Meiji University, Graduate School of Advanced Mathematical Science)

30

Abstract

Individual learning and social learning are two primary abilities supporting cultural evolution.

Conditions for their evolution have mostly been studied by investigating gene frequency dynamics, which essentially implies constant population size. Predictions from such "static" models may only
35 be of partial relevance to the evolution of advanced individual learning in modern humans, because modern humans experienced rapid population growth and range expansion during "out-of-Africa." Here we model the spatial population dynamics of individual and social learners by a reaction-diffusion system. One feature of our model is the inclusion of the possibility that social learners may fail to find an exemplar to copy in regions where the population density is low. Due to
40 this attenuation effect, the invasion speed of social learners is diminished, and various kinds of invasion dynamics are observed. Our primary findings are: (1) individual learners can persist indefinitely when invading environmentally homogeneous infinite space; (2) the occurrence of individual learners at the front may inhibit the spread of social learners. These results suggest that "out-of-Africa" may have driven the evolution of advanced individual learning ability in modern
45 humans.

1. 緒言

多くの生物種は、現在あるいは近い過去に分布拡大を経験している (Shigesada
50 and Kawasaki, 1997). 人類進化の研究者にとっては、*Homo sapiens* が起源の地であるアフリカを出て全世界に分布拡大した「出アフリカ」が最も興味深い。これは6万年前ごろに始まり (あるいはもっと早く、例えば Armitage et al., 2011)、オーストラリアには4万5千年前ごろに、西ヨーロッパには3万5千年前ごろ、そしてアメリカには1万2千年前より前に到達した (例えば Mellars, 2006)。

分布拡大中の集団がうける自然選択は、地理的分布が一定の集団がうけるものとは異なる可能性がある。これは例えば、移住によって次々と新しい環境に遭遇したり、分布の先端において個体群密度が低いことにより、社会的相互作用が限定されたりするからである。分布拡大後が終了したあとも、分布拡大時に受けた選択圧の影響がしばらくは残るであろう。また別の例として、突然変異が中立であっても、それが分布拡大の先端で起きた場合
60 は遺伝的浮動によって固定しやすいという現象がある (Edmonds et al., 2004)。これは「波乗り効果 (surfing effect)」と呼ばれており (Klopfstein et al., 2006)、現在盛んに研究されている (例えば Hallatschek and Nelson, 2008; Excoffier and Ray, 2008)。

空間構造が進化に与える影響は、とくに協力行動の進化の文脈ですでに多くの研究があるが (例えば Nowak and May, 1992; Irwin and Taylor, 2001; Wakano et al., 2009)、分布拡大中に

65 かかる選択圧についての研究は、我々の知る限り存在しない。

学習能力が環境変動への適応であり、変動が激しいときは個体学習（試行錯誤などによって正しい行動を学習）が、激しくないときは社会学習（模倣など）が重要となることは、多くの研究によって示されている（Boyd and Richerson, 1985, 1988; Rogers, 1988; Feldman et al., 1996; Laland et al, 2000; Richerson and Boyd, 2000; Alvard, 2003; Henrich and McElreath,

70 2003; Aoki et al, 2005; Wakano et al., 2004; Wakano and Aoki, 2006, 2007; Borenstein et al, 2008; Aoki 2010)。また Aoki and Nakahashi (2008) は、環境が時間的には一様でも、場所によって異なっていれば、個体学習が進化するを示している。

本研究では、分布拡大が学習能力の進化に与える影響を研究する。とくに、個体間の社会的相互作用が分布の先端の低密度領域において抑えられるという新たな仮定を導入する。

75 この仮定により個体学習が有利となるが、そのメカニズムは先行研究で考えられてきたものとは異なっている。また本研究では、反応拡散方程式を用いて、個体学習者と社会学習者の空き地への侵入をモデル化する。Aoki and Nakahashi (2008) は、飛び石モデルを用いた解析をしているので、この点でも先行研究と異なっている。反応拡散方程式を用いる一つの利点は、数理的解析が等速進行波解の "linear-conjecture" とよばれる手法を用いることで
80 可能となる点であるが、本報告書ではその数学的詳細については割愛する。

Homo sapiens の出アフリカのルートは現在も議論が続いている。ヒトのミトコンドリア DNA の系統樹解析では、初期のルートは「南ルート」、すなわちインドの南岸から東南アジアへと続くルートであったことが示唆されている(Forster and Matsumura, 2005; Thangaraj et al., 2005; Macaulay et al., 2005; Mellars, 2006; Armitage et al. 2011)。ナイル峡谷からレバントへ
85 抜ける「北ルート」にくらべて、「南ルート」では環境の場所による変化は小さかったと考えられる。ここで提唱するモデルは、「南ルート」のような環境の地理的多様性が比較的小さい場合の分布拡大時に、学習能力にかかる自然選択の効果を研究するものである。

2. モデルと解析結果

90 2.1 モデル

簡単のため、2種類の遺伝的形質を仮定する。すなわち個体学習遺伝子を持つか、社会学習遺伝子を持つか、である。また2種類だけの行動を仮定する。すなわち、環境に適応した行動 (Correct) か、適応していない行動 (Wrong) か、である (Feldman et al., 1996; Aoki et al, 2005; Wakano et al., 2004)。本研究の特徴の一つは、時間的にも空間的に変化しない環境を仮定することである。すなわち、適応的行動はいつでもどこでも適応的である。
95 用語を次のように定義する

- SLC : 社会学習遺伝子をもち、適応的行動を学習した個体
 SLW : 社会学習遺伝子をもち、非適応的行動を学習した個体
 IL : 個体学習遺伝子をもつ個体（常に適応的行動を自力で学習する）

100 それぞれの密度を次のように定義する。

- $X(x,t)$: 場所 x 、時刻 t における SLC の密度
 $Y(x,t)$: 場所 x 、時刻 t における SLW の密度
 $Z(x,t)$: 場所 x 、時刻 t における IL の密度
 $N(x,t)$: 場所 x 、時刻 t における総個体密度 ($N=X+Y+Z$)

105 これらの密度の時空間発展を、反応拡散方程式でモデル化したい。反応拡散方程式は

$$(\text{時間変化量}) = (\text{増殖量}) - (\text{死亡量}) + (\text{拡散量}) \quad (1)$$

という形をしている。我々のモデルは、以下の反応拡散方程式である（空間は1次元で考える）。

$$\frac{\partial X}{\partial t} = r(X+Y) \frac{X+Z}{A+N} - mNX + D \frac{\partial^2 X}{\partial x^2} \quad (2.1)$$

110
$$\frac{\partial Y}{\partial t} = r(X+Y) \frac{A+Y}{A+N} - (s+mN)Y + D \frac{\partial^2 Y}{\partial x^2} \quad (2.2)$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = rZ - (c+mN)Z + D \frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} \quad (2.3)$$

各方程式の最後の項は、拡散項と呼ばれ、個体がランダムに移住を繰り返すことにより、結果として密度が高いところから低いところへと流れるダイナミクスを表現している。右辺の残りの項は反応項と呼ばれ、SLC, SLW, IL のそれぞれが、各場所 x においてどのように増殖・死亡するかを表現している。

死亡プロセスにおいて重要な仮定は、2つである。1つ目は、総個体密度 N が大きくなりすぎると、それを抑えるように死亡率が増加する（密度効果）。その結果集団は無限には増殖できない。2つ目は、SLW は s だけ死亡率が高く、IL は c だけ死亡率が高い。 s は、非適応的行動を取るコスト、 c は個体学習の（社会学習と比べた）コストである。

120 増殖プロセスは、やや複雑である。まず当然のこととして、子は親の遺伝子を受け継ぐ。しかし SLC や SLW の子供は社会学習遺伝子をもつが、行動は親からではなく集団から学習する。そのため、SLC や SLW の子供が SLC として大人になる確率を次のように与える。まず、社会学習遺伝子を持つ子供が、実際に社会学習できる確率を $\frac{N}{A+N}$ とする。ここで A を希釈効果(attenuation factor)と呼ぶ。社会学習できなかった場合は、SLW に

125 なったものとみなす。社会学習できたとき、適応的行動を学習できる確率は、集団中で適応的行動をしている個体の頻度（密度ではないことに注意）と等しいとする。すると、社会学習遺伝子を持つ子供が SLC になる確率は $\frac{N}{A+N} \times \frac{X+Z}{N} = \frac{X+Z}{A+N}$ であり、SLW になる確率は $\frac{A}{A+N} + \frac{N}{A+N} \times \frac{Y}{N} = \frac{A+Y}{A+N}$ となる。IL の増殖は、このような社会的相互作用がない。

130 以上の仮定から得られた (2.1)~(2.3) 式が、ここで考える数理モデルである。本稿ではこのモデルで、特に $r > s > c$ かつ $A \ll r/m$ の場合を考える。一つ目の条件は、非適応的行動のコストが個体学習のコストより大きい（そうでなければ IL は常に最悪の戦略となってしまう）という意味であり、2つ目は社会学習に失敗する確率は、集団の総個体密度が平衡状態に達していれば無視できるほど小さいという意味である。すなわち、希釈効果は
135 密度が低い場所においてのみ効果がある。

2.2 モデルの解析結果：拡散がない場合 ($D=0$)

拡散がない場合は、IL は絶滅し、次式で表現される SLC と SLW の共存状態で最終的に安定となる（数学的証明は省略）。

$$140 \quad \hat{X} = \left(\frac{r}{m} - A \right) \left(1 - \frac{m}{s} A \right), \hat{Y} = \left(\frac{r}{m} - A \right) \frac{m}{s} A, \hat{Z} = 0$$

これは直感的には、環境の時間的変動も空間的差異もなければ、すみやかにすべての個体が適応的行動を行うようになり、その結果コストの高い個体学習をする IL 戦略は不利となるからである。この結果は、先行研究で繰り返し指摘されてきたことと一致している (Feldman et al., 1996; Aoki et al., 2005; Wakano et al., 2004)。なお、最終状態で SLW が少し残
145 るのは、SLC から希釈効果によって常に少量の SLW が生み出されるからである。

2.3 モデルの解析結果：拡散がある場合 ($D=1$)

拡散がある場合は、ダイナミクスはかなり複雑になるが、いずれの場合も等速進行波解 (TWS: Traveling Wave Solution) と呼ばれる状態か、あるいは2つの等速進行波解の重ね
150 合わせの状態に収束する。等速進行波解にも複数の種類が存在し、その振る舞いなど数学的に非常に興味深い結果が得られているが、ここではそれらはすべて割愛し、人類進化の観点から、特に重要な結果だけを抜粋して報告する。

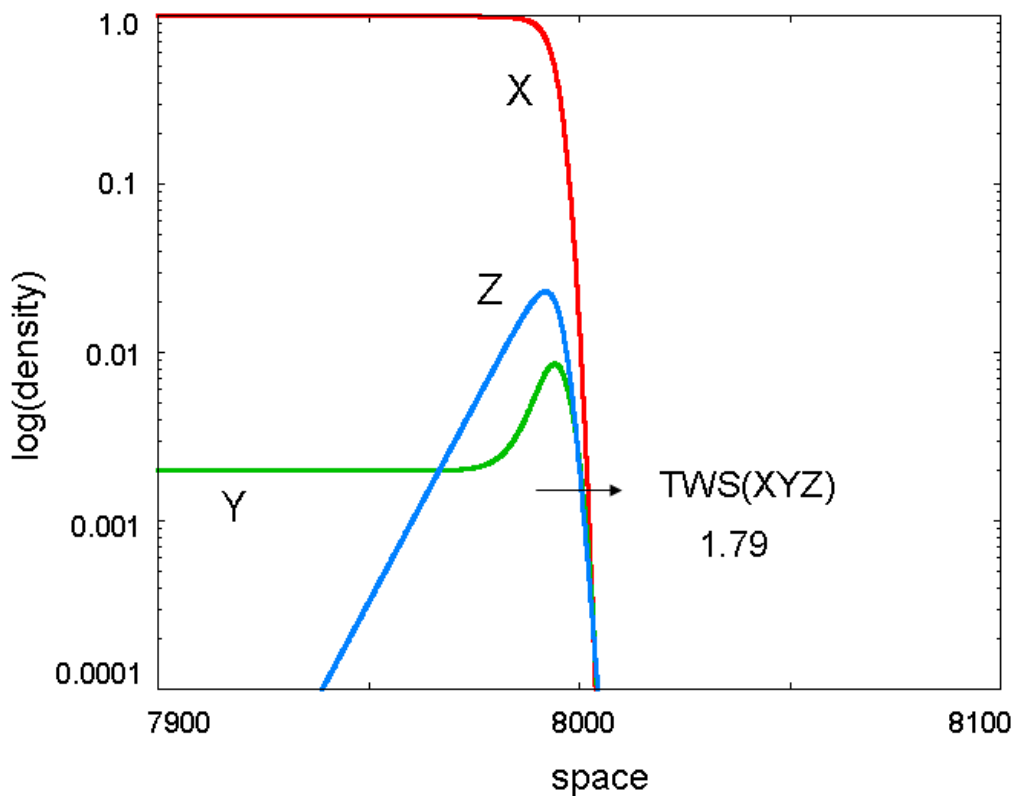
まず、空間の左側に IL, SLC, SLW が存在し、右側には空き地が広がる初期状態を想定

155 する。この状態から我々の反応拡散方程式を数値計算すると、やがて一定の速度で右に進む波が観測された。あるパラメータにおける波の様子を図1に示す。この場合は、IL, SLC, SLW は完全に同期した進行波 TWS(XYZ) によって空き地へと侵入している。IL は集団が十分成長した場所（図の左端）ではほぼ絶滅しているが、分布拡大の進行波の先端が右に動きながら存在しつづけることにより、結果として動きながらも個体学習者と社会学習者の共存状態が維持される。パラメータによっては、このような共存が維持されず、図1

 160 のような状態から IL が絶滅し、進行波 TWS(XY) が最終状態となる場合もある。

図1

165 反応拡散方程式の数値計算結果 ($c=0.2$)。SLC, SLW, IL の密度はそれぞれ X, Y, Z である。ある時刻における各戦略の密度分布（波形）と、進行波の速度を示す。 $D=r=m=1, A=0.001, s=0.5, c=0.2, t=4560$ 。



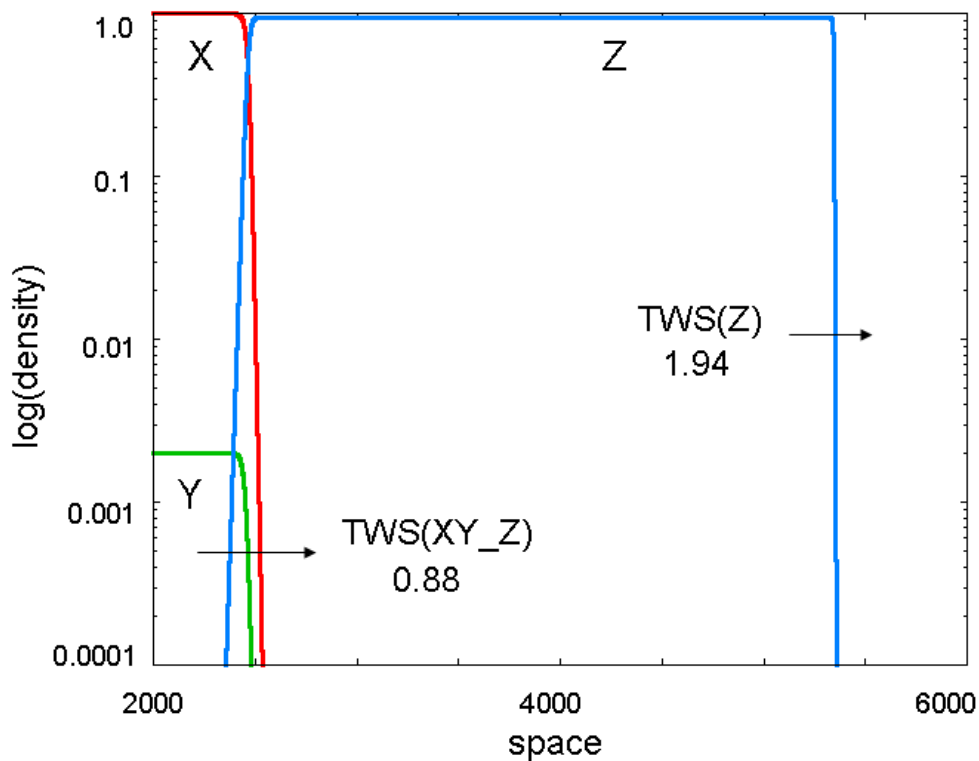
170 別のパラメータにおける波の様子を図2に示す。この場合は、IL が空き地に侵入する進行波 TWS(Z) と、SLC と SLW が IL を置き換える進行波 TWS(XY_Z) の、2つの異なる進行波が見られる。興味深いことに、この2つの進行波の速度は異なっている。TWS(Z) のほうが、TWS(XY_Z) より速いのである。この例では、個体学習者と社会学習者はほぼ独

立に（しかし $TWS(XY_Z)$ の先端では社会的相互作用はある）分布拡大をしており、かなり広い空間が個体学習者のみによって占められることとなる。

175

図 2

反応拡散方程式の数値計算結果 ($c=0.06$)。SLC, SLW, IL の密度はそれぞれ X, Y, Z である。ある時刻における各戦略の密度分布（波形）と、進行波の速度を示す。 $D=r=m=1, A=0.001, s=0.5, c=0.06, t=2800$ 。

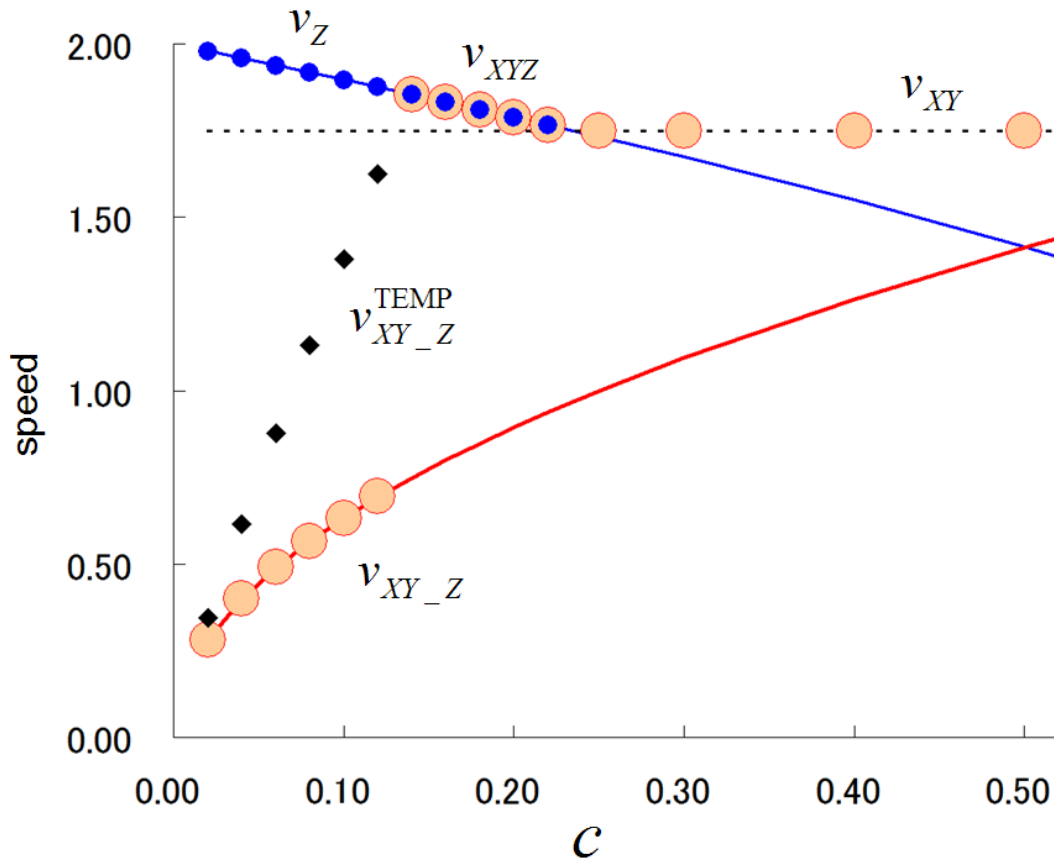


180

図 2 のような、個体学習者が先に分布拡大をする状況は、どのようなときに起こるのであろうか？その結果をまとめたのが、図 3 である。この図から、個体学習のコストが小さいときに、個体学習者が先行して分布拡大することがわかる。コストが中程度の場合には、個体学習者と社会学習者は同時に空き地に侵入する（図 1 の状況）。コストが大きすぎる場合には個体学習者は絶滅する（図 1 から IL を除いたような状況）。個体学習者の先行分布拡大が起きるとき、社会学習者の分布拡大速度は、非常に遅くなることも図 3 からわかる。これは、個体学習者が「空き地」に素早く侵入できるのに対し、社会学習者は「すでに他者（個体学習者）が居住し、十分に成長した集団」に侵入するために、SLC は IL よりも有利であるにも関わらず、素早くは侵入できないからである。

185

進行波の速度を c を変えてプロットしたグラフ。大きい円と小さい円は、それぞれ SLC (X) と IL (Z) の先端の時刻と場所から計算した速度を示す。菱形は、十分な時間が経過する前の SLC (X) の速度である。上下の曲線はそれぞれ、"linear conjecture" 法を用いて計算した TWS(Z) と TWS(XY_Z) の速度である。TWS(XY) の速度は、 c には依存せず、数値計算により $v_{XY} = 1.75$ を得た(破線)。 c を 0 から増やすにつれて、TWS(XY_Z) と TWS(Z) の2つの波の速度は近づき、 $c \approx 0.14$ 付近で合体して一つの進行波 TWS(XYZ) となる。 c の値が v_{XYZ} と v_{XY} の値が交差するほどに大きくなると、IL は全滅して TWS(XY) が最終状態となる。 $D=r=m=1, A=0.001, s=0.5$ 。



また、個体学習のコストが中程度の場合 (図1の状況) における侵入速度に着目すると、これは個体学習者が存在しない場合の侵入速度より、わずかに速い ($v_{XYZ} > v_{XY}$) が、個体学習者が単独で空き地に侵入する場合の速度とほとんど同じである ($v_{XYZ} \approx v_Z$)。この結果は、より低コストで適応的行動を獲得しうる社会学習者が存在しても、集団の効率 (侵入速度) は個体学習者だけの集団の効率を超えないという意味で、空き地への侵入速度に関する Rogers のパラドックスの再現となっている。

3. 考察

3.1 まとめ

210 環境が空間的にも時間的にも一様な場合の学習戦略の進化を考察した。モデルとなる
反応拡散方程式において拡散項が存在しない場合は、個体学習者は絶滅する。一方で、拡
散が存在し、空き地に分布拡大を行っている状況では、適応的行動は変化しないにも関わ
らず、個体学習者が存続できることが明らかとなった。その理由は、分布拡大の先端では
215 個体密度は必ず低密度であり、その結果社会学習の機会が減って、社会学習者が分布の先
端域において不利となるからである。この効果（希釈効果）は、極めて小さい（数値計算
では $A=0.001$ ）にも関わらず、最終的な結果には大きな影響をもたらす。ただし、常に個
体学習者が存続できるわけではなく、また存続するとしても、その様式は図 1，図 2 に示
したように複数の様態が存在する。

220 3.2 人類進化への考察

適応的行動が変化せず、それが社会学習者によってすでに確立されている（図 1 およ
び図 2 の左端）にも関わらず、個体学習者が存続できるという結果は、従来の共通認識（例
えば Rogers 1988）を覆すものである。このようなことが起きるのは、分布拡大中という状
況だからである。

225 *Homo sapiens* の祖先集団は約 20 万年前ごろに現れ、出アフリカを始めたのが約 6 万
年前、そして全世界への移住が完了したのはわずか約 1 万年前である。すなわち、現世人
類の進化の歴史のかなりの部分は、分布拡大の歴史である。このような状況と合わせて考
察すれば、従来のような一定サイズの集団の中で、異なるタイプの学習遺伝子が頻度を巡
って競争しているという「静的」なモデルだけでなく、本研究のような分布拡大時の自然
230 選択を直接扱う「動的」なモデルを解析することは、現世人類の進化を理解する上で重要
であると考えられる。

別の観点からも、分布拡大時に働いた自然選択は重要である。それは緒言でも述べた
「波乗り効果」（Klopfstein et al., 2006; Hallatschek and Nelson, 2008; Excoffier and Ray, 2008）
である。有限集団では、個体群が急速に増殖するときに有利であった遺伝子は、その後個
235 体群が平衡状態に達したときに、すでに集団に固定している可能性が高い。この立場に立
つと、本モデル研究が提唱する作業仮説は、「現世人類の優れた個体学習能力は、近過去に
起きた急速な分布拡大時に受けた自然選択の名残りである」となる。

3.3 ネアンデルタールからサピエンスへの交替劇

240 ヨーロッパにおけるネアンデルタールからサピエンスへの交替劇において、サピエンスの分布拡大は空き地への侵入とは異なっている。よって、本モデルをそのまま適用するにはやや無理がある。競争者がすでに移住先にいる場合に、移住のダイナミクスがかなり異なるものとなるのは、図2を例にとっても明らかである。しかし、ある仮定が成り立てば、本稿の議論の本質的な部分は、ネアンデルタールからサピエンスへの交替劇にも適用
245 できるかもしれない。その仮定とは、社会学習は同種内に限られるというものである。現在のところ、ネアンデルタールからサピエンスへの文化伝達があったという証拠はない。Châtelperronian や Uluzzian の例は、その逆方向の文化伝達の可能性を示唆している。もしこの仮定が成り立つならば、サピエンスのネアンデルタール居住地への移住は、密度効果を受けたであろうものの、その効果はサピエンス内の個体学習者と社会学習者に同様に働
250 いたはずであり、本稿で示したような個体学習と社会学習の共存メカニズムが、同様に働く可能性がある。

遺伝子=文化共進化の研究、空間構造が進化に与える影響の研究、空間上の分布侵入拡大の研究、種間相互作用の研究などは、どれもそれぞれ確立した学問分野である。ネアンデルタールからサピエンスへの交替劇を、学習仮説に基づいて理論的に研究するために
255 は、これら複数の分野にまたがる研究を遂行する必要がある。本稿で記述したモデルは、交替劇のモデルとしては不完全ではあるものの、これらの分野をつなぐ視点から成された数少ない研究の一つであり、今後の発展の基礎となるものと期待している。

参考

260 本研究の詳細は、数学的詳細を含めて、現在投稿中の以下の論文にまとめられている。

"Coexistence of individual and social learners during range-expansion"

Joe Y. Wakano, Kohkichi Kawasaki, Nanako Shigesada, and Kenichi Aoki

本稿はこの論文を元に、筆者の独自の見解を加えつつ、なるべく数学的仔細に立ち入らずに日本語で記述した。誤りなどがあれば、それはすべて筆者の責任である。

265

引用文献

Alvard, M.S., 2003. The adaptive nature of culture. *Evol. Anthropol.* 12, 136-149.

Aoki, K., Wakano, J.Y., Feldman, M.W., 2005. The emergence of social learning in a temporally changing environment: a theoretical model. *Curr. Anthropol.* 46, 334-340.

270 Aoki, K., Nakahashi, N., 2008. Evolution of learning in subdivided populations that occupy

environmentally heterogeneous sites. *Theor. Popul. Biol.* 74:356-368.

Aoki, K., 2010. Evolution of the social-learner-explorer strategy in an environmentally heterogeneous two-island model. *Evolution* 64, 2575-2586.

275 Armitage, S.J., Jasim, S.A., Marks, A.E., Parker, A.G., Usik, V.I., and Uerpmann, H-P. 2011. The southern route "out of Africa": evidence for an early expansion of modern humans into Arabia. *Science* 331, 453-456.

Borenstein, E., Feldman, M.W., Aoki, K., 2008. Evolution of learning in fluctuating environments: when selection favors both social and exploratory individual learning. *Evolution* 62, 586-602.

280 Boyd, R., Richerson, P.J., 1985. *Culture and the Evolutionary Process*. Univ. of Chicago Press, Chicago.

Boyd, R., Richerson, P.J., 1988. An evolutionary model of social learning: the effect of spatial and temporal variation. In: Zentall, T., Galef, Jr., B.G. (Eds.), *Social Learning*. Erlbaum, Hillsdale, NJ, pp. 29-48.

285 Edmonds, C.A., Lillie, A. S., Cavalli-Sforza, L.L., 2004. Mutations arising in the wave front of an expanding population. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 975-979.

Excoffier, L., Ray, N., 2008. Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 347-351.

Feldman, M.W., Aoki, K., Kumm, J., 1996. Individual versus social learning: evolutionary analysis in a fluctuating environment. *Anthropol. Sci.* 104, 209-232.

290 Forster, P., Matsumura, S., 2005. Did early humans go north or south? *Science* 308, 965-966.

Hallatschek, O., Nelson, D.R., 2008. Gene surfing in expanding populations. *Theor. Popul. Biol.* 73, 158-170.

Henrich, J., McElreath, R., 2003. The evolution of cultural evolution. *Evol. Anthropol.* 12, 123-135.

295 Irwin, A.J., Taylor, P.D., 2001, Evolution of altruism in stepping-stone populations with overlapping generations. *Theor. Popul. Biol.* 60:315-325

Klopfstein, S., Currat, M., Excoffier, L., 2006. The fate of mutations surfing on the wave of an expanding population. *Mol. Biol. Evol.* 23, 482-490.

300 Laland, K.N., Odling-Smee, J., Feldman, M.W., 2000. Niche construction, biological evolution, and cultural change. *Behav. Brain Sci.* 23, 131-175.

Macaulay, V., Hill, C., Achilli, A., et al., 2005. Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes. *Science* 308, 1034-1036.

- Mellars, P., 2006. Why did modern human populations disperse from Africa *ca.* 60,000 years ago? A new model. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103, 9381-9386.
- 305 Nowak, M.A., May, R.M., 1992, Evolutionary games and spatial chaos. *Nature* 359:826-829
- Richerson, P.J., Boyd, R., 2000. Built for speed: Pleistocene climate variation and the origin of human culture. *Perspect. Ethol.* 13, 1-45.
- Rogers, A.R., 1988. Does biology constrain culture? *American Anthropologist.* 90: 819-831
- Shigesada, N., Kawasaki, K., 1997. *Biological Invasions: Theory and Practice.* Oxford Univ. Press,
- 310 Oxford.
- Thangaraj, K., Chaubey, G., Kivisild, T., et al., 2005. Reconstructing the origin of the Andaman Islanders. *Science* 308, 996.
- Wakano, J.Y., Aoki, K., Feldman, M.W., 2004. Evolution of social learning: a mathematical analysis. *Theor. Popul. Biol.* 66, 249-258.
- 315 Wakano, J.Y., Aoki, K., 2006. A mixed strategy model for the emergence and intensification of social learning in a periodically changing natural environment. *Theor. Popul. Biol.* 70, 486-497.
- Wakano, J.Y., Aoki, K., 2007. Do social learning and conformist bias coevolve? Henrich and Boyd revisited. *Theor. Popul. Biol.* 72, 504-512.
- Wakano, J.Y., Nowak, M.A., Hauert, C., 2009. Spatial dynamics of ecological public goods. *Proc.*
- 320 *Nat. Acad. Sci. USA* 106:7910-7914.