

学習と活用のトレードオフ： 蓄積的文化進化における最適な学習スケジュール

若野友一郎

(明治大学総合数理学部)

概要

文化の継承は社会学習によって、文化の改良発展は個体学習によって、それぞれ達成される。文化が世代を超えて蓄積的に進化するためには、各個体の生活史において、社会学習と個体学習がこの順に行われる必要がある。しかしながら、そのような学習スケジュールが、個体の適応度を最大化するような自然選択の結果として実現するかは明らかではない。本研究では、生活史の中での時間配分を、学習と活用のどちらかに投資するようなモデルを提案し、そのモデルにおける最適な学習スケジュールを解析した。ここで活用とは、学習で得た知識を活用して食料の収集などを行う行動を意味する。学習と活用はトレードオフの関係にあり、学習を行っている間は活用は行えず、その逆もまた真であると仮定する。この仮定の下では、蓄積的な文化進化によって最終的に高い文化レベルを集団にもたらすような学習スケジュールが存在するにも関わらず、そのような学習スケジュールは進化的に安定ではなく、各個体が適応度の最大化を目指す状況では実現しないことが明らかとなった。進化的に安定な学習スケジュールは、社会学習をまったく行わず、代わりに活用に多くの時間を割くような非文化的な戦略となる。この結果は、蓄積的文化進化を実現するだけの高い個体学習能力と社会学習能力を潜在的に持っていたとしても、その能力を実際に用いて蓄積的文化進化が起きるとは限らないことを示唆している。

1. 緒言

人類の進化において、石器などの道具利用が大きな役割を果たしたことは明らかである。そのような高度な文化は、1個体が他者からまなぶことなくゼロから発明することは不可能である。よって、世代から世代へと知識が継承されていく蓄積的な文化進化が人類において起きたと考えられる。しかし文化の継承だけでは、技術の発展はありえない。前世代から学んだ知識に改良を加え、新しい知識や技術を発明する個体が必要である。個体は生まれてきたときには知識を持たないのだから、個体の一生において、いつ頃どのように文

化の継承（社会学習）と文化の改良（個体学習）を行うかという生活史戦略は、蓄積的文化進化を考えるうえで極めて大きな問題である。

ヒトの寿命が有限である以上、個体が死ぬまでに、学習だけでなく、学習で得た知識を活用して食料収集などを行い、知識を繁殖成功に結び付けなければならない。有限の寿命の中で、前世代に存在した知識を完全に吸収するのは不可能であると考えられる。よってヒトは、社会学習によってある程度の知識を獲得したのち、個体学習によって多少の改良を加え、その結果得られた知識を活用して繁殖する生活史戦略を採用していると考えられる。しかし具体的にどのような生活史戦略を採用するのが、生物学的な繁殖成功（適応度）を最大とするのかは明らかではない。

数理モデルを用いた文化進化の研究は近年活発に行われているが（e.g., Feldman and Cavalli-Sforza 1984, Boyd and Richerson 1985, Rogers 1988, Wakano et al. 2004, Aoki et al. 2005, Rendell et al. 2010）、個体の最適な学習スケジュールの研究は最近始まったばかりである（e.g. Enquist et al. 2007, Aoki 2010, Aoki et al. 2012, Lehmann et al. 2013）。なかでも Aoki et al. (2012) は、2ステージ型の学習スケジュールを考え、各ステージごとに最適な社会学習（SL と略記する）と個体学習（IL と略記する）の割合を研究した。その結果、SL の効率がある程度高い場合には、第1ステージで SL のみを行い、第2ステージで IL のみを行う戦略が進化的に安定な戦略であり、各個体がこの戦略を採用するとき、蓄積的な文化進化が起きることを、数理モデル解析によって示した。

ほとんどの先行研究では、適応度が知識量によって決定するモデルを考察しており、知識を活用することによって繁殖成功を得るという部分を陽に扱ってはいない。そこで本研究では、知識を獲得するための学習時間と、知識を活用するための活用時間との間にトレードオフがあるモデルを提案する。すなわち個体は、人生の各ステージにおいて IL と SL と活用の3種類の戦術が可能であって、最終的な繁殖成功は

$$(\text{知識量}) \times (\text{知識を活用した期間の長さ})$$

で与えられる。先行研究との違いは、繁殖成功を得る手段として、学習時間を増やして知識量を増やすという戦略のほかに、学習時間を減らして活用時間を増やし、低い知識量を活用時間の長さでカバーするという戦略が許されることである。このようなモデルを用いて、どのような学習戦略が進化するかを数理モデルによって解析する。特に、蓄積的文化進化を支えるような学習戦略が進化するための条件を明らかにすることを目的とする。

2. モデル

本モデルは、2ステージ型の学習スケジュールのモデル（Aoki et al. 2012）を拡張したモ

デルである。個体のもつ知識量を z で現す。出生時には $z=0$ である。世代は離散的であって、SL を行う場合は前世代の個体から学ぶと仮定する。第1ステージでは学習のみを行うと仮定し、IL と SL の時間配分として IL を割合 u_0 で、SL を割合 $1-u_0$ で行うと仮定する。第2ステージでは学習および活用を行うと仮定する。学習を割合 v で、活用を割合 $1-v$ で行うと仮定する。学習に割く時間のうち、IL を割合 u_1 で、SL を割合 $1-u_1$ で行う。その結果、第2ステージにおける IL、SL、活用の割合はそれぞれ u_1v , $(1-u_1)v$, $1-v$ となる。学習戦略は、3つの数字の組 (u_0, u_1, v) で現される (表1)。

表1 モデルの変数とパラメータ

	分類	意味	範囲
z	状態変数	知識量	$0 \leq z$
α	パラメータ	IL の効率	$0 < \alpha < 1$
β	パラメータ	SL の効率	$0 < \beta < 1$
u_0	生活史戦略	第1ステージでの学習時間のうち、IL の割合	$0 \leq u_0 \leq 1$
u_1	生活史戦略	第2ステージでの学習時間のうち、SL の割合	$0 \leq u_1 \leq 1$
v	生活史戦略	第2ステージの中で学習(IL+SL)に割く割合	$0 \leq v \leq 1$

このモデルにおいて、世代 t における知識量のダイナミクスは、すべての個体が同じ戦略 (u_0, u_1, v) を採用するときには、次の漸化式で与えられる。

$$\begin{aligned} z_{t+1}^{INT} &= u_0\alpha + (1-u_0)\beta z_t \\ z_{t+1} &= z_{t+1}^{INT} + v[u_1\alpha + (1-u_1)\beta(z_t - z_{t+1}^{INT})] \end{aligned} \quad (1)$$

ここで α は個体学習の効率であり、IL を u_0 だけ行った場合には、 αu_0 だけ知識量が増加する。また β は SL の効率であり、知識量 $z = A$ を持つ個体が知識量 $z = A + B$ を持つ個体から、 $1-u_0$ だけ SL した場合には、 $\beta(1-u_0)B$ だけ知識量が増加する。漸化式(1)は平衡点 z^* を持つ。すなわち、長い世代に渡って文化の継承と改良を繰り返した場合に、集団のもつ知識量はある一定の値 z^* に近づく。

2. 2 知識量の最大化

2. 2. 1 集団にとっての最適戦略（知識量）

純粋 IL 戦略 $(u_0, u_1) = (1, 1)$ のもとでは

$$z^* = \alpha(1 + v) \quad (2)$$

であり、SL-IL 戦略 $(u_0, u_1) = (0, 1)$ のもとでは

$$z^* = \frac{v\alpha}{1 - \beta}. \quad (3)$$

である。一般に、 $(u_0, u_1) = (0.2, 0.9)$ のような中間的な戦略（混合戦略）も含めて、漸化式(1)の平衡点では

$$z^* = (u_0 + vu_1)\alpha + [(1 - u_0)\beta z^* + (1 - u_1)v\beta\{(z^* - u_0\alpha - (1 - u_0)\beta z^*)\}] \quad (4)$$

が成り立ち、ここから

$$z^*(u_0, u_1, v) = \alpha \frac{vu_1 + u_0(1 - v\beta(1 - u_1))}{(1 - \beta(1 - u_0))(1 - v\beta(1 - u_1))}. \quad (5)$$

を得る。集団にとって知識量を最大化するような戦略は、 $z^*(u_0, u_1, v)$ を最大化するような学習戦略 (u_0, u_1, v) であって、これは

$$\frac{\partial z^*}{\partial u_1} = \frac{v\alpha(1 - v\beta)}{(1 - \beta(1 - u_0))(1 - v\beta(1 - u_1))^2} > 0 \quad (6)$$

と

$$\frac{\partial z^*}{\partial v} = \frac{\alpha u_1}{(1 - \beta(1 - u_0))(1 - v\beta(1 - u_1))^2} > 0, \quad (7)$$

から、まず $u_1 = 1$ と $v = 1$ が得られる。偏微分係数

$$\frac{\partial z^*}{\partial u_0}(u_0, 1, 1) = \frac{\alpha(1 - 2\beta)}{(1 - \beta(1 - u_0))^2} \quad (8)$$

は $\beta = 1/2$ で符号が反転する。よって、社会学習効率が低いとき ($\beta < 1/2$) には純粋 IL 戦略が最適であり、それ以外の場合には SL-IL 戦略が最適である。

2. 2. 2 個体にとっての最適戦略（知識量）

進化的に安定な戦略（ESS）とは、この戦略をすべての個体（野生型）が採用するとき、他のどのような戦略（変異型）も、その戦略よりも高い利得を得られないような戦略のことである。野生型の知識量が z^R であるとき、変異型戦略 (u_0^M, u_1^M, v^M) の知識量のダイナミクスは

$$\begin{aligned} z_{t+1}^{M \text{ INT}} &= u_0^M \alpha + (1 - u_0^M) \beta z^R \\ z_{t+1}^M &= z_{t+1}^{M \text{ INT}} + v^M [u_1^M \alpha + (1 - u_1^M) \beta (z^R - z_{t+1}^{M \text{ INT}})] \end{aligned} \quad (9)$$

で与えられ、その平衡点は

$$z^M = \{\alpha u_0^M + \beta(1-u_0^M)z^R\} + v^M [\alpha u_1^M + \beta(1-u_1^M)(z^R - \{\alpha u_0^M + \beta(1-u_0^M)z^R\})] \quad (10)$$

である。ESS は個体にとっての最適戦略である。一般に、個体にとっての最適戦略は集団にとっての最適戦略とは異なる。

しかし、本モデルにおいて知識量の最大化を行うと、Aoki et al. (2012) の方法を用いることにより、この2つが一致することが示される。すなわち、目的が知識量の最大化であるならば、個体にとっての最適戦略と、集団にとっての最適戦略は同じであり、SL 効率が高ければ、それは蓄積的文化進化を実現する SL-IL 戦略である。ここまでは、先行研究とほぼ同じ結果である。

2. 3 適応度の最大化

個体の適応度は、

$$(\text{知識量}) \times (\text{知識を活用した期間の長さ})$$

で与えられるという仮定にもとづいて、個体の適応度を

$$w(u_0, u_1, v) = (1-v)z(u_0, u_1, v) \quad (11)$$

と定義する。

2. 3. 1 集団にとっての最適戦略 (適応度)

集団にとっての適応度を最大化するような戦略は、(11)式に(5)式を代入して、それを最大化するような (u_0, u_1, v) である。次の2つが成り立つので

$$\frac{\partial w}{\partial u_1} = (1-v) \frac{\partial z^*}{\partial u_1} > 0, \quad (13)$$

$$\frac{\partial w}{\partial v}(u_0, 1, v) = \frac{\alpha(1-u_0-2v)}{1-\beta(1-u_0)}, \quad (14)$$

適応度の最大化問題は、次の1変数関数の最大化問題に帰着する。

$$w(u_0, 1, \frac{1-u_0}{2}) = \frac{\alpha(1+u_0)^2}{4(1-\beta+\beta u_0)}. \quad (15)$$

初等的な計算から最終的に、最適戦略とそのときの知識量と適応度の値は、次のような場合分けで求まる。

$\beta < \frac{3}{4}$ のとき：純粋 IL 戦略が最適

$$(u_0^{OPT}, u_1^{OPT}, v^{OPT}) = (1, 1, 0) \quad (16)$$

$$z^{OPT} = \alpha, w^{OPT} = \alpha. \quad (17)$$

$\beta > \frac{3}{4}$ のとき：SL-IL 戦略が最適

$$(u_0^{OPT}, u_1^{OPT}, v^{OPT}) = (0, 1, \frac{1}{2}) \quad (18)$$

$$z^{OPT} = \frac{\alpha}{2-2\beta}, w^{OPT} = \frac{\alpha}{4-4\beta}. \quad (19)$$

定性的には、知識量について最適化した場合と似た結果が得られた。SL の効率がほとんど 100% のときには

$$\lim_{\beta \uparrow 1} z^{OPT} = \infty, \lim_{\beta \uparrow 1} w^{OPT} = \infty \quad (20)$$

であるので、これは集団の知識量がほぼ永遠に増加し続けることを意味している。すなわち、世代間での知識の損失が小さければ、世代間の蓄積的文化進化によって、集団の知識量は極めて高いレベルに到達することができる。

2. 3. 2 個体にとっての最適戦略（適応度）

ESS を求めるため、(10)式を(11)式に代入すると、変異型の適応度は

$$w^M(u_0, u_1, v) = (1-v) \left[\frac{\{\alpha u_0 + \beta(1-u_0)z^R\}}{+v[\alpha u_1 + \beta(1-u_1)(z^R - \{\alpha u_0 + \beta(1-u_0)z^R\})]} \right] \quad (21)$$

である。まずは $\beta > 3/4$ のときの集団にとっての最適戦略(0,1,1/2)が、ESS であるかどうかを確認しよう。(19)式を用いると

$$\frac{\partial w^M}{\partial v}(0, 1, \frac{1}{2}) = -\frac{\alpha\beta}{2(1-\beta)} < 0 \quad (22)$$

なので、変異型は学習への時間配分 v を野生型より減らすことによって、より高い適応度を得ることができる。すなわち適応度の最大化を考えると、集団にとっての最適戦略は、個体にとっての最適戦略とは異なる。

ではどのような戦略が個体にとっての最適戦略なのであろうか。結果を先に記述すると、以下ようになる。

「個体にとっての最適戦略 (ESS) は、 $(1, u_1^{ESS}, 0)$ だけである。

この戦略は常に ESS である。

ただしモデルの性質上、 u_1^{ESS} は任意の値である。」

この結果のより厳密な導出は、Wakano & Miura (2013)に譲り、ここではその概略を説明する。まず、ESS における平衡知識量を $z^R = z^{ESS}$ とする。このとき、変異型の適応度の偏微分係数 (選択圧) は

$$\frac{\partial w^M}{\partial u_0}(u_0, u_1, v) = (1-v)(\alpha - \beta z^{ESS})(1-v\beta(1-u_1)). \quad (23)$$

である。すなわち、 $z^R = z^{ESS}$ であるような野生型に対する最適な変異型戦略の u_0 の値は、 $\alpha - \beta z^{ESS}$ の符号に依存する。よって場合わけを行う。

$z^{ESS} > \alpha / \beta$ の場合 :

このときは、 $u_0 = 0$ が変異型の適応度を最大化する。これを用いて

$$\frac{\partial w^M}{\partial u_1}(0, u_1, v) = v(1-v)(\alpha - \beta(1-\beta)z^{ESS}). \quad (24)$$

もし $z^{ESS} > \alpha / \beta(1-\beta)$ であれば、 $u_0 = u_1 = 0$ が変異型の適応度を最大化することになるが、 $(0,0,v)$ は純粋 SL 戦略であって、そのような戦略が野生型になった場合には、平衡知識量は $z^*=0$ である。よって、 $z^{ESS} > \alpha / \beta(1-\beta)$ は、ESS においては成り立ち得ないことが示された。次に、 $z^{ESS} < \alpha / \beta(1-\beta)$ であるならば、 $u_1 = 1$ が変異型の適応度を最大化する。このとき

$$\frac{\partial w^M}{\partial v}(0,1,v) = \alpha - \beta z^{ESS} - 2\alpha v < 0 \quad (25)$$

であり、学習割合 v は小さいほど変異型の適応度を増加させる。しかしながら、戦略 $(u_0, u_1, v) = (0,1,0)$ は実質的に SL しか行わない戦略であって、この戦略が野生型となるとき $z^*=0$ である。以上のことから、 $z^{ESS} > \alpha / \beta$ は不可能であることが示された。

$z^{ESS} < \alpha / \beta$ の場合 :

このときは、 $u_0 = 1$ が変異型の適応度を最大化する。これを用いて

$$\frac{\partial w^M}{\partial u_1}(1, u_1, v) = v(1-v)(\alpha + \alpha\beta - \beta z^{ESS}) \quad (26)$$

これは正なので、 $(u_0, u_1) = (1, 1)$ を得る。

$$\frac{\partial w^M}{\partial v}(1, 1, v) = -2v\alpha \quad (27)$$

が負であるので、学習割合 v は小さいほど変異型の適応度を増加させる。戦略 $(u_0, u_1, v) = (1, 1, 0)$ が野生型であるとき、平衡知識量は $z^* = \alpha$ である。これは $z^{ESS} < \alpha / \beta$ と矛盾しない。よって、 $(u_0, u_1, v) = (1, 1, 0)$ は ESS である。

適応度を最大化する場合の、個体にとっての最適戦略は、純粋 IL 戦略であり、かつ第 2 ステージにおいては学習をまったく行わない戦略であることが分かった。すべての個体がこの戦略を採用するとき

$$z^{ESS} = \alpha, w^{ESS} = \alpha. \quad (29)$$

である。SL がまったく行われなことから明らかなように、知識は世代間で継承されない。さらにこの結果は、SL の効率がほとんど 100% であっても普遍である。世代間での知識の損失が小さいとき、もしすべての個体が協力して学習への投資を増やせば、集団全体としては蓄積的文化進化によって極めて高い知識量を達成できる（文化爆発）のに、各個体が自己の適応度の最大化を目指すと、このような文化爆発は達成できなくなるのである。

3. 考察

本研究の目的は、学習（IL および SL）と活用間にトレードオフが存在するとき、蓄積的文化進化を支えるような学習戦略が進化するための条件を明らかにすることであった。知識量の最大化を目的とした最適化を行うと、その条件は SL の効率が閾値以上であることが分かった。しかしながら、適応度の最大化を考えると、個体にとっての最適戦略は SL をまったく行わないような戦略であることが分かった。SL の効率がどれほど高くても、最終的には、第 1 ステージで IL だけを行い、第 2 ステージで活用のみを行う戦略だけが進化的に安定な戦略となる。すなわち、今回考察したモデルでは、蓄積的文化進化は、メカニズムとして許されているものの、個体にとっての適応度最大化の結果としては、実現しない。

もし生活史戦略（学習スケジュール）が遺伝的に決まっており、自然選択が個体単位で働くならば、今回の結果は、蓄積的文化進化を実現するような戦略は、遺伝子の進化によっては実現しないことを示唆している。人類においては、世代間の知識の継承が存在し、蓄積的文化進化が起きていることはほとんど確実である以上、この論文で提唱したモデル

に含まれる多くの仮定の何かが、現実の人類進化と異なっていると考えるのが自然である。ヒトの生活史戦略がある程度遺伝的に決まっていることは、言語の習得などが特定の年齢から観察されること、第二次性徴が現れ繁殖可能となる年齢がある程度決まっていることなどから支持される。本モデルでは、学習と活用が完全に排他的関係にあり、知識の活用に割く時間は、知識の獲得（すなわち学習）には一切貢献しないと仮定した。これはモデルの単純化のためであって、現実的ではないかもしれない。しかし、何らかの形で学習に重点を置くか活用に重点を置くかの選択肢が存在する場合には、本質的には本モデルと似たような振る舞いになることが予想される。これは今後、知識の活用の際にもある程度の個体学習が自動的に行われるようなモデルを開発して、研究してみたい。

本モデルでは、集団レベルと個体レベルの2つの最適化を解析した。遺伝子進化の立場にたてば、集団レベルの最適化は集団内の個体がすべて遺伝的なクローンである場合に、個体レベルの最適化は集団内の個体間に血縁関係がまったくない場合に、それぞれ対応する。現実のヒト集団は、その中間的な状態にあったと考えられる。集団内の個体間に中程度の血縁関係がある場合には、包括適応度理論を用いた解析が有効であると考えられるが、遺伝子文化共進化のモデルにおける包括適応度理論は、現在のところまだ完成していない。

最後に、ネアンデルタールからサピエンスへの交替劇に対して、本モデル研究が何を示唆するかを考察する。今回のモデルが明らかにした最大の要素は、「蓄積的文化進化を実現するだけの個体学習能力と社会学習能力を潜在的に持っていたとしても、その能力を実際に用いて蓄積的文化進化が起きるとは限らない」ということである。その理由は、通常の進化理論に基づけば、各個体にとって最も重要なのは自己の繁殖であり、何百世代も後にどれほどの知識が蓄積できるかは、重要ではないからである。生存繁殖競争は同世代内で起こるのであって、未来の競争に勝つために現在の競争を犠牲にすることは、余裕があるときにしか許されない贅沢である。寒冷化などによって厳しい自然環境にさらされていたネアンデルタールは、潜在的に高い学習能力を持っていたにもかかわらず、目前に迫る生存競争を生き残るために、世代を超えた知識の蓄積という戦略を取れなかった可能性がある。サピエンスの学習能力は、ネアンデルタールと同程度の質であったが、環境の好転など何らかの原因により、文化の蓄積がサピエンス集団だけで起こったという可能性もある。すなわち今回の研究結果は、ネアンデルタールからサピエンスへの交替劇は、「創造性」のような学習能力の質の進化ではなく、知識をどれほど蓄積できたかという量の進化であった可能性を示唆している。

引用文献

- Aoki, K., 2010. Evolution of the social-learner-explorer strategy in an environmentally heterogeneous two-island model. *Evolution* 64, 2575-2586.
- 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.
- Aoki, K., Wakano, J.Y., Lehmann, L., 2012. Evolutionarily stable learning schedules and cumulative culture in discrete generation models. *Theor. Popul. Biol.* 81, 300-309.
- Boyd, R., Richerson, P.J., 1985. *Culture and the Evolutionary Process*. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.
- Enquist, M., Eriksson, K., Ghirlanda, S., 2007. Critical social learning: a solution to Roger's paradox of nonadaptive culture. *Am. Anthropol.* 109, 727-734.
- Feldman, M.W., Cavalli-Sforza, L.L., 1984. Cultural and biological evolutionary processes: gene-culture disequilibrium. *Proc.Natl. Acad. Sci. USA* 81, 1604-1607.
- Lehmann, L., Wakano, J.Y., Aoki, K., 2013. On optimal learning schedules and the marginal value of cumulative cultural evolution. *Evolution* 67:1435-1445.
- Rendell, L., Boyd, R., Cownden, D., Enquist, M., Eriksson, K., Feldman, M.W., Fogarty, L., Ghirlanda, S., Lillicrap, T., Laland, K.N., 2010. Why Copy Others? Insights from the Social Learning Strategies Tournament. *Science* 328, 208-213.
- Rogers, A.R., 1988. Does biology constrain culture? *Am. Anthropol.* 90, 819-831.
- Wakano, J.Y., Aoki, K., Feldman, M.W., 2004. Evolution of social learning: a mathematical analysis. *Theor. Popul. Biol.* 66, 249–258.
- Wakano, J.Y., Miura, C., (in press) Trade-off between learning and exploitation: the Pareto-optimal versus evolutionarily stable learning schedule in cumulative cultural evolution. *Theor. Popul. Biol.* DOI 10.1016/j.tpb.2013.09.004

Trade-off between learning and exploit: optimal learning schedule in cumulative cultural evolution

Joe Yuichiro Wakano

(Meiji University, School of Interdisciplinary Mathematical Sciences)

Abstract

Inheritance of culture is achieved by social learning and improvement is achieved by individual learning. To realize cumulative cultural evolution, social and individual learning should be performed in this order in one's life. However, it is not clear whether such a learning schedule can evolve by the maximization of individual fitness. Here we study optimal allocation of life time to learning and exploitation in a two-stage life history model under constant environment. We show that the learning schedule by which high cultural level is achieved through cumulative cultural evolution is unlikely to evolve as a result of the maximization of individual fitness, if there exists a trade-off between the time spent in learning and the time spent in exploiting the knowledge that has been learned in earlier stages of one's life. The present study suggests that cumulative cultural evolution does not necessarily take place when individuals are given the potential abilities of individual and social learning that could support cumulative cultural evolution.