

修士論文

他者による利益にただ乗りする者の存在比に関する数理モデル研究

A mathematical model
on the ratio of free-riders for the benefit from the workers' task

2023

大槻南央
Nao OTSUKI

C1IM1005

東北大学大学院情報科学研究科情報基礎科学専攻

Department of Computer and Mathematical Sciences

Graduate School of Information Sciences

Tohoku University

Aramaki-Aza-Aoba 6-3-09, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-8579

JAPAN

目次

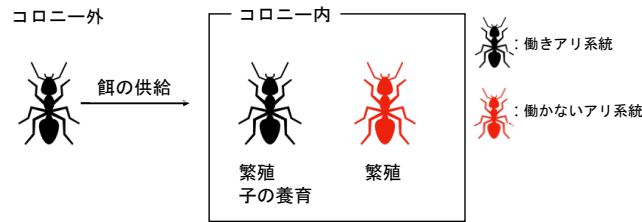


図 1: アミメアリコロニーにおける社会構造

1 序

ヒトやアリなどの生物は集団内で互いに協力し合い社会を形成する。協力的な集団では、集団の構成員がコストを負担することにより、集団にとっての公共財を生産・維持し、構成員はその公共財からの利益を得る社会構造を持つ場合がある。公共財は集団全体で共有され、公共財の生産や維持のコストを賄えるだけの構成員が存在する限り、コストを負担しない構成員であっても公共財からの利益を得ることができる。この場合、公共財についてのコストを負担 (して協力) するよりも、コストを負担しないまま公共財を利用する非協力的な構成員の方が公共財から得られる純利益はより大きくなる。ところが、公共財から得られる純利益をより大きくするために公共財の生産・維持のコストを負担しない (非協力的な) 構成員が多くなれば、公共財の維持が困難となり、その質や量の劣化が生じるだろう。その場合、公共財から得られる利益は小さくなり、結果として、コストを負担して公共財の質や量を維持できた場合に得られる純利益よりも、非協力的な構成員の純利益が小さくなる状況に陥る可能性がある。そのような状況は公共財ジレンマと呼ばれる [?]. 自身は協力せずに他者がもたらす利益にただ乗りする構成員は集団中の free-riders と呼ばれる。社会構造を形成する様々な生物において、協力の維持が確立しているとみなされる集団が観察されており、協力が進化するメカニズムについての研究は進化生物学における重要な課題の一つである [?, ?].

ほとんどのアリの社会構造は、繁殖に専念する女王アリ、と養育、採餌を行う働きアリの分業がその構成要素となっているが、アミメアリの社会構造では女王アリが存在せず、働きアリの分業のみで社会構造が構成されている。若齢の働きアリがコロニー内で繁殖、養育を行い、老齢の働きアリがコロニー外で獲得した餌をコロニー内の若齢の働きアリに供給する [?, ?, ?]. それらの若齢の働きアリと老齢の働きアリは遺伝的に同じ系統である。進化生物学では、この場合、老齢の働きアリは若齢の働きアリの繁殖に協力することにより間接的に自身の遺伝子を残すことができていると考える (cf. 包括適応度)。アミメアリの社会構造においては、若齢の働きアリによる繁殖は集団全体の利益 (公共利益) をもたらす行為であり、老齢の働きアリによる餌の供給は集団全体の利益生産に協力する行為といえる。ところが、アミメアリのコロニーには、繁殖以外の仕事をほとんどしない異系統が併存する [?]. その異系統の個体は主系統の働きアリが供給する餌を摂取し繁殖を行うが、働きアリの系統とは遺伝的に異なる系統であり、進化生物学的にその繁殖は主系統の働き

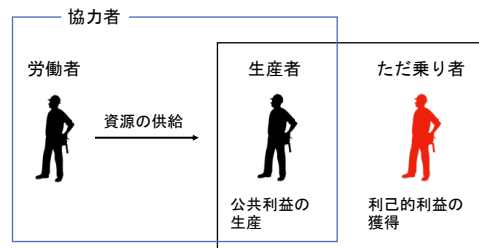


図 2: 協力者により生産される公共利益のただ乗り者が存在する集団

アリの利益とはならない。さらに、その異系統が生んだ子の養育を主系統の働きアリが担う。つまり、異系統の個体は主系統の個体が供給する餌を摂取していながら、主系統の個体が形成する集団の利益生産への寄与がなく、自身の利益のみを得ており、前記の free-rider に当たる (図 1)。アミメアリの free-rider の形質は遺伝的に決まっており、free-rider の系統から生まれた子は親と同じく free-rider となることが分かっている。

Dobata and Tsuji [?] は、アミメアリ集団の社会構造に公共財ジレンマが存在することを実験的に明らかにした。彼らは働きアリ系統の個体と働かないアリ系統の個体を異なる割合で混合した複数のコロニーを人為的に作成し、同一な条件の下で 64 日間飼育した。各コロニー毎に巣内作業と巣外作業の分業個体比率を調べたところ、集団全体に対する巣外作業個体の割合は、コロニー内に併存する働かないアリ系統の割合によらずおよそ 10% であった。ただし、巣外作業をする働かないアリ系統の個体の割合はどのコロニーでもほぼ 0% であり、巣外作業をする働きアリ系統の個体の割合はコロニー中の働かないアリ系統の割合に対して増加した。この結果は、コロニー内に併存する働かないアリ系統の割合に応じて働きアリ系統の分業個体比率が変化することにより、協力が調整・維持されていることを示している。さらに、64 日後まで生存した成虫と幼虫の個体数から、働かないアリ系統の個体は同じコロニーに併存する働きアリ系統の個体よりも常に生存率が高く、個体あたりの産仔数もより大きい結果が得られた。ただし、コロニー中の働かないアリ系統の割合が大きいほど生存率や産仔数は小さくなった。また、働かないアリ系統のみのコロニーでは産仔が不可能であることも確かめられた。これらの結果は、働かないアリ系統が働きアリ系統の生産する利益にただ乗りすることで働きアリ系統よりも大きな利益を得ることができるものの、コロニー内の働かないアリ系統の個体の割合が大きいほど個体あたりの利益が小さくなり、果てはコロニー集団の維持ができなくなる相関を表しており、公共財ジレンマの状態であるとみなすことができる。野外のアミメアリコロニーにおける働きアリ系統と働かないアリ系統の併存は、200–9200 世代もの間継続してきたと推測されており、集団中に free-riders が存在していても、進化的に協力が維持され得る例となっている [?]

アミメアリの社会構造は、公共利益の生産者、その生産に必要な資源供給を担う労働者、公共利益を利己的に獲得するのみのただ乗り者 (free-riders) が併存する集団の状況として捉えることができる (図 2)。本研究では、アミメアリの社会構造を重要な事例の一つとして、そのような状況にある集団における公共利益生産量がどのようにただ乗り者の存在に影響を受け得るのかを理論的に考

察するための数理モデルを構築し、その数理モデルの解析結果に基づいた議論を試みる。

2 公共利益生産の協力者とただ乗り者が併存する集団

労働者、生産者、ただ乗り者から成る集団を考える。労働者は公共利益生産のための資源を集団に供給し、供給された資源によって生産者が公共利益を生産する (図 2)。生産者が獲得できる資源量と公共利益生産量の間には正の相関があることは明らかである。ただ乗り者も供給された資源を消費するが、公共利益の生産には寄与せず利己的利益のみを得る。理論的考察を目的とする本論文では、この集団における公共利益生産を以下の仮定の下で考える：

- 集団に単位時間あたり供給される資源量は労働者数に比例する。
- 供給される資源を消費する目的が異なるため、単位時間におけるただ乗り者あたりの資源消費量は生産者あたりの資源消費量よりも大きい。
- 公共利益を単位量生産する過程に要する時間を考慮して、生産者あたりが単位時間に生産できる公共利益量には上限がある。

3 数理モデリング

集団中の労働者数 n_w 、生産者数 n_r 、ただ乗り者数 n_c の合計を定数 N 、集団全体に対するただ乗り者比率を $q = n_c/N$ ($0 \leq q < 1$)、協力者中の労働者比率を $p = n_w/(n_w + n_r)$ ($0 < p < 1$) とする。集団中の協力者比率 $(n_w + n_r)/N$ は $1 - q$ となり、協力者中の生産者比率 $n_r/(n_w + n_r)$ は $1 - p$ となる。これらの設定に基づいて、以下、集団中の労働者数 n_w 、生産者数 n_r 、ただ乗り者数 n_c をそれぞれ、 $n_w = p(1 - q)N$ 、 $n_r = (1 - p)(1 - q)N$ 、 $n_c = qN$ で与える。

3.1 生産者あたりの獲得資源量 E

労働者 n_w により単位時間あたり集団に供給される資源量が Ω であるとき、それを生産者あたり E 、ただ乗り者あたり E' で消費するならば、 $\Omega = n_r E + n_c E'$ である。2 節で与えた仮定から、生産者あたりの資源消費量 1 に対して、ただ乗り者あたりの資源消費量を $1 + \eta$ (η ：正定数) とすると、 $E' = (1 + \eta)E$ であるから、 $\Omega = \{n_r + (1 + \eta)n_c\}E$ が成り立つ。また、労働者あたり単位時間に供給する資源の期待量を ω とすると、 $\Omega = \omega n_w$ である。以上により、生産者あたり単位時間に獲得できる資源量 E を次式で与えることができる：

$$E = \frac{\Omega}{n_r + (1 + \eta)n_c} = \frac{\omega p(1 - q)N}{(1 - p)(1 - q)N + (1 + \eta)qN} \quad (1)$$

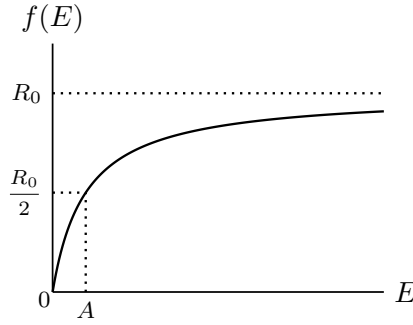


図 3: 式 (2) による生産者あたり単位時間に生産する公共利益量 $f(E)$ 。

3.2 生産者あたりの公共利益生産量 f

仮定により，単位時間あたりに資源量 E を獲得したとき，生産者あたりが生産する公共利益量 $f(E)$ を，本論文では， E に対して単調増加かつ上限値 R_0 を持つ次式で与える (図 3)：

$$f(E) = \frac{R_0 E}{A + E} \quad (2)$$

正定数 A は生産量 f が半上限値 $R_0/2$ となる獲得資源量を表す： $f(A) = R_0/2$ 。より大きな A は半上限値の公共利益を生産するために必要な獲得資源量がより大きいことを意味するので，生産者による公共利益生産の効率がより低いことを示す。

3.3 協力者による総公共利益生産量 ϕ

協力者全体による単位時間あたり総公共利益生産量 $\phi(p, q)$ は，生産者あたりの公共利益生産量と生産者数の積 $n_r f(E)$ で与えられるので，式 (1) と (2) から次の式が得られる：

$$\phi(p, q) = n_r f(E) = (1 - p)(1 - q)N \frac{R_0 C p(1 - q)}{1 + \eta q - (1 - q)(1 - C)p} \quad (3)$$

ここで， $C = \omega/A$ とおいた。 C は協力者による公共利益生産の効率を表しており，より大きな C はより高い生産効率を意味する。 $\phi(p, q)$ は $p \in (0, 1)$ ， $q \in [0, 1)$ に関して $\phi(0, q) = 0$ ， $\phi(1, q) = 0$ を満たす正值連続関数であるから，与えられた q に対して，ある $p \in (0, 1)$ において最大値をとる。

4 数理モデルの解析

4.1 総公共利益生産量を最大化する労働者比率 p^*

単位時間あたりの総公共利益生産量 $\phi(p, q)$ を最大化する協力者中の労働者比率 $p = p^*$ は，与えられた q の値に対して唯一定まり，次式で与えられる (付録 A)：

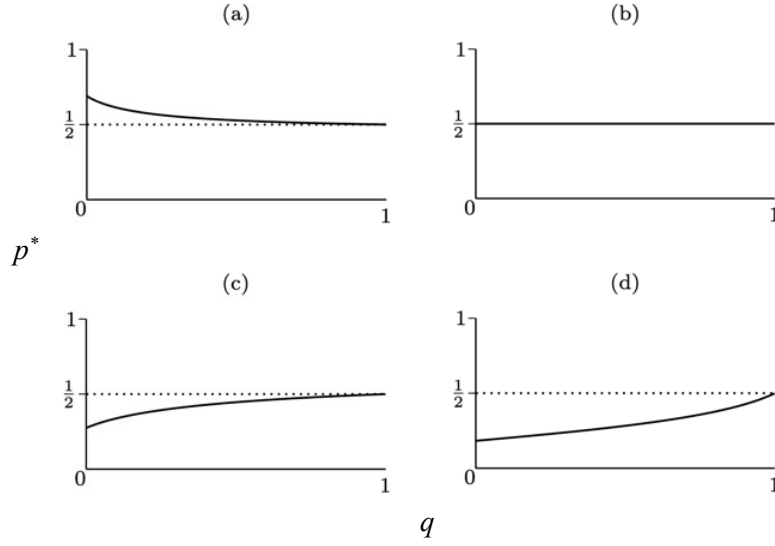


図 4: 労働者比率 p^* のただ乗り者比率 q に対する依存性。(a) 条件 (6) を満たす場合；(b) 条件 (7) を満たす場合；(c) 条件 (8) のうち上に凸の条件を満たす場合；(d) 条件 (8) のうち下に凸の条件をみたす場合。

$$p^* = \begin{cases} \frac{1}{1-C} \left[\frac{1+\eta q}{1-q} - \sqrt{\frac{1+\eta q}{1-q} \left\{ \frac{1+\eta q}{1-q} - (1-C) \right\}} \right] & (C \neq 1) \\ \frac{1}{2} & (C = 1) \end{cases} \quad (4)$$

以降、 $p = p^*$ である集団を最大総公共利益生産集団と呼ぶ。特に、ただ乗り者が不在、 $q = 0$ の場合には、 $p^* = 1/(1 + \sqrt{C})$ となる。また、極限として、集団がただ乗り者のみとなる $q \rightarrow 1$ に対しては $p^* \rightarrow 1/2$ となる。

4.2 ただ乗り者の存在が最大総公共利益生産量に及ぼす影響

式 (3) から、任意の q に対して、

$$\begin{aligned} \frac{d\phi(p^*, q)}{dq} &= \frac{\partial \phi(p, q)}{\partial p} \Big|_{p=p^*} \cdot \frac{dp^*}{dq} + \frac{\partial \phi(p, q)}{\partial q} \Big|_{p=p^*} = \frac{\partial \phi(p, q)}{\partial q} \Big|_{p=p^*} \\ &= -R_0 C N p^* (1 - p^*) \frac{(1 - q) \{ 2 + (1 + q)\eta - (1 - q)(1 - C)p^* \}}{\{ 1 + \eta q - (1 - q)(1 - C)p^* \}^2} < 0 \end{aligned} \quad (5)$$

である。したがって、最大総公共利益生産集団における公共利益生産量 $\phi(p^*, q)$ はただ乗り者比率 q について単調減少である。この結果は、協力者中の労働者比率が公共利益生産量を最大化する値であるとしても、ただ乗り者比率がより大きな集団では、最大総公共利益生産量はより小さくなることを意味する。

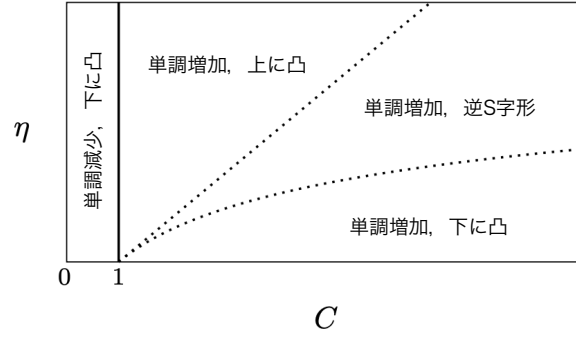


図 5: 労働者比率 p^* のただ乗り者比率 q に対する依存性に関するパラメータ (C, η) の分類。

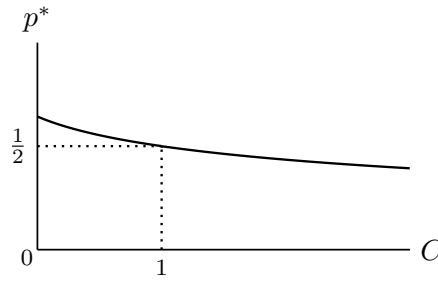


図 6: 労働者比率 p^* の公共利益生産効率 C に対する依存性。

4.3 ただ乗り者の存在が労働者比率 p^* に及ぼす影響

最大総公共利益生産量を与える労働者比率 p^* は、パラメータ C と η によって、ただ乗り者比率 q に対して単調増加、一定値、単調減少のいずれかの性質を示す (付録 B)：

$$\text{単調減少} \quad 0 < C < 1 \quad (6)$$

$$\text{一定値 (=1/2)} \quad C = 1 \quad (7)$$

$$\text{単調増加} \left\{ \begin{array}{ll} 1 < C \leq 1 + 2\eta & (\text{上に凸}) \\ \frac{(\sqrt{C} - 1)(1 + 3\sqrt{C})}{(1 + \sqrt{C})^2} < \eta < \frac{1}{2}(C - 1) & (\text{逆 S 字形}) \\ \eta \leq \frac{(\sqrt{C} - 1)(1 + 3\sqrt{C})}{(1 + \sqrt{C})^2} & (\text{下に凸}) \end{array} \right. \quad (8)$$

すなわち、 $C < 1$ のとき、 $p^* > 1/2$ かつ単調減少、 $C > 1$ のとき、 $p^* < 1/2$ かつ単調増加である (図 4)。特に、 C の値によらず、 $q \rightarrow 1$ に対して $p^* \rightarrow 1/2$ である。図 5 は、これらの結果によって、 p^* の q 依存性をパラメータ (C, η) について分類したものである。

C は公共利益の生産効率を表す (3.3 節参照) ので、生産効率が相対的に低い場合、ただ乗り者比率がより大きな集団では、最大総公共利益生産量を与える労働者比率がより小さいが半分より大き

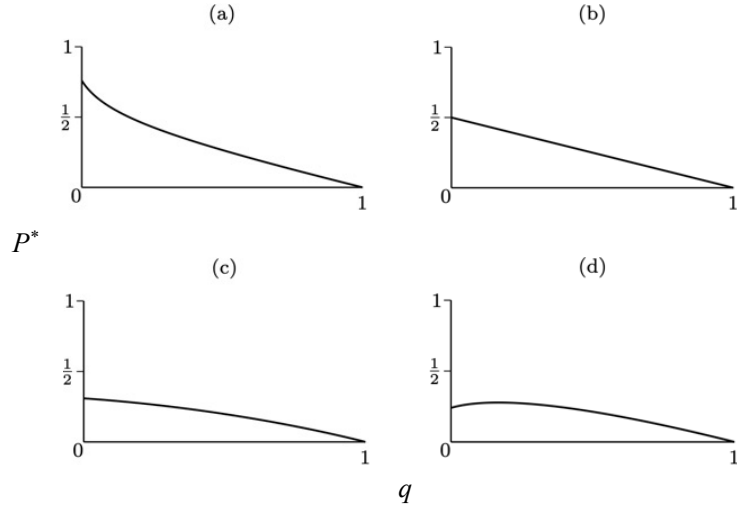


図 7: 労働者比率 P^* のただ乗り者比率 q に対する依存性。(a) 条件 (9) のうち下に凸の条件を満たす場合；(b) 条件 (9) のうち線形の条件を満たす場合；(c) 条件 (9) のうち上に凸の条件を満たす場合；(d) 条件 (10) を満たす場合。

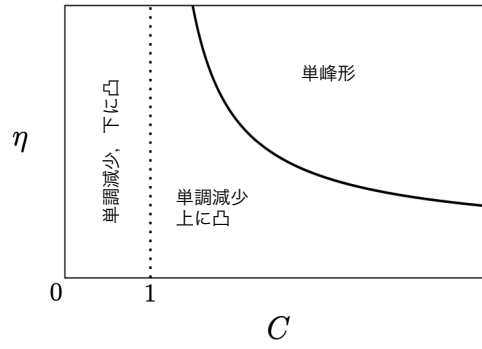


図 8: 労働者比率 P^* のただ乗り者比率 q に対する依存性に関するパラメータ (C, η) の分類。

い。生産効率が相対的に高い場合、ただ乗り者比率がより大きな集団では、最大総公共利益生産量を与える労働者比率がより大きいが半分より小さい。

4.4 労働者比率 p^* と公共利益生産効率 C の関係

図 6 が示す通り、最大総公共利益生産集団における労働者比率 p^* は公共利益生産効率 C に対して単調減少である (付録 C)。特に、 $C \rightarrow \infty$ に対して $p^* \rightarrow 0$ であり、 $C \rightarrow 0$ に対して

$$p^* \rightarrow \frac{1 + \eta q}{1 - q} - \sqrt{\frac{1 + \eta q}{1 - q} \left(\frac{1 + \eta q}{1 - q} - 1 \right)} \quad \left(> \frac{1}{2} \right)$$

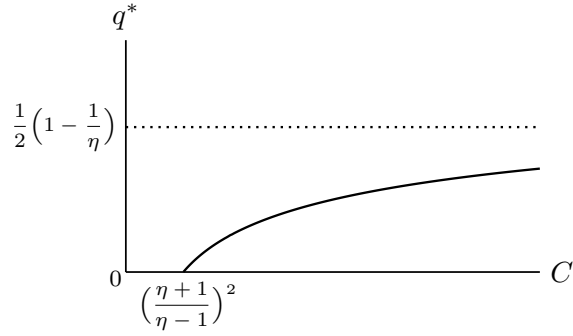


図 9: 労働者比率 P^* を最大化するただ乗り者比率 q^* の公共利益生産効率 C に対する依存性 ($\eta > 1$ の場合。式 (11) 参照)。

である。この結果は、公共利益の生産効率が高いほど、最大総公共利益生産量を与える労働者比率がより小さいことを表しており、公共利益の生産効率が高ければ、公共利益生産への分業率を上げることで総公共利益生産量をより大きくできることを意味している。

4.5 最大総公共利益生産集団全体に対する労働者比率 P^*

最大総公共利益生産集団全体に対する労働者比率 $P^* = n_w^*/N = p^*(1 - q)$ は、図 7 が示すように、ただ乗り者比率 q に対して単調減少あるいは単峰形となる (付録 D)：

$$\text{単調減少} \begin{cases} 0 < C < 1 & (\text{下に凸}) \\ C = 1 & (\text{線形}) \\ C > 1 \text{ かつ } \eta \leq \frac{\sqrt{C} + 1}{\sqrt{C} - 1} & (\text{上に凸}) \end{cases} \quad (9)$$

$$\text{単峰形} \quad C > 1 \text{ かつ } \eta > \frac{\sqrt{C} + 1}{\sqrt{C} - 1} \quad (10)$$

図 8 は、この結果によって、 P^* の q 依存性をパラメータ (C, η) によって分類したものである。図 8 が示すように、十分に大きな C と η に対してのみ P^* は q について単峰となる。単峰形のパラメータ領域の境界を表す曲線については、 $C \rightarrow \infty$ に対して $\eta \rightarrow 1$ 、 $C \rightarrow 1 + 0$ に対して $\eta \rightarrow \infty$ である。すなわち、 P^* が q に対して単峰形の依存性をもつには、 $C > 1$ かつ $\eta > 1$ が必要である。

P^* が最大となる q の値 q^* は次のように定められる (付録 E)：

$$q^* = \begin{cases} 0 & (0 < C \leq 1 \text{ または } \eta \leq \frac{\sqrt{C}+1}{\sqrt{C}-1}) \\ \frac{(C-1)(1-\eta) - 2\eta + (\eta+1)\sqrt{\eta(C-1)}}{2\eta(1-C+\eta)} & (C > 1 \text{ かつ } C \neq 1+\eta \text{ かつ } \eta > \frac{\sqrt{C}+1}{\sqrt{C}-1}) \\ \frac{1}{4} \frac{C-4}{C-1} = \frac{\eta-3}{4\eta} & (C = 1+\eta \text{ かつ } \eta > \frac{\sqrt{C}+1}{\sqrt{C}-1} \text{ [よって, } C > 4]) \end{cases} \quad (11)$$

図9が示す通り、ただ乗り者比率 q^* は公共利益生産効率 C に対して単調増加である。特に、 $\eta > 1$ のとき、 $C \rightarrow \infty$ に対して $q^* \rightarrow (\eta - 1)/2\eta (< 1/2)$ である。生産効率が十分に低い場合、あるいは、生産効率は十分に高いが、生産者とただ乗り者の資源消費量の差が十分に小さい場合、ただ乗り者比率のより大きな集団では、最大総公共利益生産量を与える集団全体における労働者比率はより小さい。生産効率が十分に高く、生産者とただ乗り者の資源消費量の差が大きい場合には、ただ乗り者比率がある中庸な値の集団で、最大総公共利益生産量を与える集団全体における労働者比率が最大となる。

5 考察

最大総公共利益生産量を与える労働者比率についての本論文の数値モデル解析の結果、公共利益の生産効率が十分に高い場合、ただ乗り者比率のより大きな集団では、最大総公共利益生産量を与える労働者比率がより大きくなることが示された。この理論的結果は、Dobata and Tsuji [?] の実験による、コロニーにおける働きアリ全体に対する巣外で働く個体の割合が、コロニーにおける働かないアリの比率に対して増加するという結果と対応していると考えられる。よって、彼らの実験におけるアミメアリのコロニーでは、働きアリによる産仔効率が十分高い状況にあったと考え得る理論的示唆が得られた。一方で、餌獲得のし易さや気候による生理的な影響により産仔効率が低い場合には、働きアリの餌供給への分業比率が大きくなり、コロニーに併存するただ乗り者比率に対して単調減少を示す可能性も示唆された。

また、働かないアリは働きアリと比較してコロニー間の移動率が高い [?]。働かないアリの比率のより大きいコロニーでは、働かないアリあたりの餌獲得量がより少なくなり生存率や産仔数が減少するため、別のコロニーに移動することで絶滅を回避している [?]。解析の結果、公共利益の生産効率がより高い集団では、労働者比率を最大化するただ乗り者比率がより大きくなることが示された。生産効率の定義より、より高い生産効率はより高い資源供給効率を意味する (3.3 節参照)。したがって、働きアリによる産仔効率がより高いコロニーでは、単位時間あたりにより多くの餌が供給され働かないアリあたりの餌獲得量も多くなるため、働かないアリの比率が高まる可能性が示唆された。

本論文中では集団中の総公共利益生産量を最大化する労働者比率および、労働者比率のただ乗り者比率に対する依存性について議論したが、生産者あたりの公共利益生産量を最大化する労働者比率について議論することも有意義と考えられる。

謝辞

本論文を執筆するにあたり、厳しくも優しくご指導いただいた瀬野裕美教授に深く感謝申し上げます。私は大学院に進学する際に専攻を変えたため全くの未経験からのスタートでしたが、基礎から丁寧に指導いただいたおかげで研究を進めることができました。修士1年の6月は、慣れない環境に加えて講義の課題や専門の勉強などに追われ、自分のキャパシティを超えかけたこともあり

ましたが、優先すべきことについての的確なアドバイスをいただいたお陰で乗り切ることができました。研究テーマについても、私の興味を最大限尊重していただきました。研究は大変でしたがを挫折せずに最後まで完遂できたのは、興味のあることに取り組ませていただいたお陰です。

研究室の同僚の Ishfaq Ahmad さん, Elza Firdiani Sofia さん, Victor Schneider さん, Xie Ying さん, Fu Zhiqiong さん, ThankGod Ikpe さんにもお世話になりました。文化の違いや日本に来て驚いたことなど、興味深いことをたくさん話していただきました。私は英語が苦手です。上手く話せた自信はありませんが、楽しいひとときを過ごすことができました。同期の磯崎さん, Jiting さん, 田代さん, 田中さんとは、残念なことに COVID-19 の影響でほとんど会うことができませんでしたが、研究室こそ違えど共に研究に励む仲間存在はとても心強かったです。秘書の奈良坂さんと狩野さんには、事務手続きなど生活のサポートをしていただきました。また、学生相談所の池田さんにも大変お世話になりました。上述した修士1年の辛かった時期に、一番最初に相談したのが池田さんでした。その後も現在まで定期的にお話しの機会を設けていただき、家にこもって一人で研究をしていた自分にとってとても良い気分転換になりました。最後に、私の生活を支えてくれた両親には深く感謝しております。一人暮らしの私が研究に集中することができたのは、ひとえに両親のお陰です。

修士の2年間はどちらかといえば大変な時期の方が多かったですが、充実した日々を過ごすことができたため進学したことは全く後悔していません。そのような環境を与えてくださった瀬野裕美教授、同僚、同期の皆様、そして、両親に感謝の意を表します。

参考文献

- [1] R. Axelrod and W.D. Hamilton, 1981. The evolution of cooperation. *Science*, **211**: 1390–1396.
- [2] R.M. Dawes, 1980. Social dilemmas. *Annu. Rev. Psychol.*, **31**: 169–193.
- [3] S. Dobata, T. Sasaki, H. Mori, E. Hasegawa, M. Shimada and K. Tsuji, 2009. Cheater genotypes in the parthenogenetic ant *Pristomyrmex punctatus*. *Proc. R. Soc. B*, **276**: 567–574.
- [4] S. Dobata, T. Sasaki, H. Mori, E. Hasegawa, M. Shimada and K. Tsuji, 2011. Persistence of the single lineage of transmissible ‘social cancer’ in asexual ant. *Mol. Ecol.*, **20**: 441–455.
- [5] S. Dobata and K. Tsuji, 2009. A cheater lineage in social insect: Implications for the evolution of cooperation in the wild. *Commun. Integr. Biol.*, **2**: 67–70.
- [6] S. Dobata and K. Tsuji, 2013. Public goods dilemma in asexual ant societies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **110**: 16056–16060.
- [7] R.M. Isaac, J.M. Walker, 1988. Group size effects in public goods provision: The voluntary contributions mechanism. *The quarterly journal of economics*, **103**: 179–199
- [8] 伊藤富夫, 1994. アミメアリの例外的カースト. 静岡大学教育学部研究報告, **44**: 9–20.

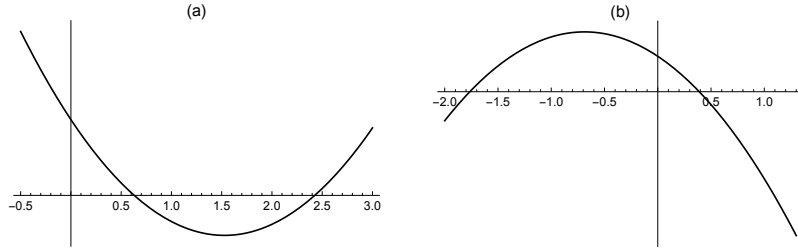


図 10: $f(p)$ のグラフ。(a) $q = 0.2, C = 0.1, \eta = 0.5$; (b) $q = 0.2, C = 3, \eta = 0.5$ 。

- [9] K. Tsuji, 1988. Obligate parthenogenesis and reproductive division of labour in the Japanese queenless ant *Pristomyrmex pungens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **23**: 247–255.
- [10] K. Tsuji, 1990. Reproductive division of labour related to age in the Japanese queenless ant, *Pristomyrmex pungens*. *Anim. Behav.*, **39**: 843–849.

付録 A p^* の導出

与えられた q に対して $\phi(p, q)$ を最大化する $p = p^*$ は, p についての方程式 $\partial\phi/\partial p = 0$, すなわち, 次の方程式の解である

$$f(p) := (1 - C)p^2 + \frac{1 + \eta q}{1 - q}(1 - 2p) = 0 \quad (12)$$

p についての方程式 (12) の根 $p = p^*$ は高々 2 つ存在するが, p の定義により生物学的に意味を持つのは $0 < p^* < 1$ を満たす根でなければならない。

$0 < C < 1$ の場合

$f(p)$ が下に凸, $f(0) > 0, f(1) < 0$ であることにより, 2 つの根はいずれも正であり, 小さい方の根が 1 より小さく, 大きい方の根は 1 より大きい。よって, $p = p^*$ は方程式 (12) の小さい方の根であり, 式 (4) で与えられる (図 10 (a))。

$C > 1$ の場合

$f(p)$ が上に凸, $f(0) > 0, f(1) < 0$ であることにより, 2 つの根は正と負であり, 正の根は 1 より小さい。よって, p^* は方程式 (12) の大きい方の根であり, 式 (4) で与えられる (図 10 (b))。

$C = 1$ の場合

式 (3) は

$$\phi(p, q) = R_0 N \frac{1 - q}{1 + \eta q} p(1 - p)$$

となり, p についての方程式 $\partial\phi/\partial p = 0$ の解は $p = p^* = 1/2$ である。

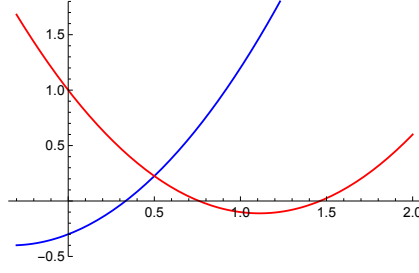


図 11: $p^2(1-C) - \eta(1-2p)$ のグラフ (青) と, $p^2(1-C) + 1 - 2p$ のグラフ (赤)。 $C = 0.1$, $\eta = 1$ 。

付録 B p^* の q 依存性

付録 A の p についての方程式 (12) から次式が得られる：

$$q = g(p) := \frac{p^2(1-C) + 1 - 2p}{p^2(1-C) - \eta(1-2p)} \quad (13)$$

$0 < C < 1$ の場合

$p^2(1-C) - \eta(1-2p)$ は下に凸であり, $p = 0$ のときは正值を, $p = 1$ のときは負値をとる。よって, $p^2(1-C) - \eta(1-2p) = 0$ の 2 つの根の符号は正と負であり, 正の根は 1 より小さい。したがって, $g(p)$ の正の漸近線が大きい方の根で定められ, その漸近値 ℓ は,

$$\ell = \frac{1}{1 + \sqrt{1 + (1-C)/\eta}} \quad (14)$$

である。 $0 < C < 1$ であるからこの漸近線 ℓ は $1/2$ より小さい。また, 同様の議論により, $g(p)$ のゼロ点 (p 軸との交点) は $p^2(1-C) + 1 - 2p = 0$ の小さい方の根であり, $p = 1/(1 + \sqrt{C})$ となる。 $0 < C < 1$ であるからゼロ点は $1/2$ より大きい。ここで, $p^2(1-C) - \eta(1-2p)$ と $p^2(1-C) + 1 - 2p$ の交点は $p = 1/2$ で与えられ, 第一象限に存在することがわかる (図 11)。

式 (13) により, 次式が得られる：

$$\frac{dg}{dp} = -\frac{2p(1-p)(1+\eta)(1-C)}{\{p^2(1-C) - \eta(1-2p)\}^2} < 0$$

なので, $g(p)$ は単調減少である。すると, $g(0) = -1/\eta < 0$ から, $g(p)$ は $p \in (0, \ell)$ において常に負であり, $g(1/2) = 1$ から, $p \in [1/2, 1/(1 + \sqrt{C})]$ において $0 < g(p) \leq 1$ である。したがって, $q = g(p) \in (0, 1)$ でなければ生物学的に意味を持たないため, $q = g(p)$ を定義する p の範囲は $(1/2, 1/(1 + \sqrt{C}))$ である。

さらに, 式 (13) により, 次式が得られる：

$$\frac{d^2g}{dp^2} = -\frac{2\{p^2(2p-3)(1-C) - \eta\}(1+\eta)(1-C)}{\{p^2(1-C) - \eta(1-2p)\}^3} \quad (15)$$

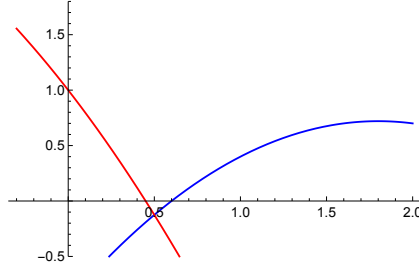


図 12: $p^2(1-C) - \eta(1-2p)$ のグラフ (青) と, $p^2(1-C) + 1 - 2p$ のグラフ (赤)。 $C = 1.5$, $\eta = 0.9$ 。

式 (15) の右辺の分母は常に正であることは容易にわかる。式 (15) の右辺の分子の符号を決める $h(p) := p^2(2p-3)(1-C) - \eta$ については, $h'(p) = 6p(p-1)(1-C) < 0$ だから, $h(p)$ は単調減少である。そして, $h(\frac{1}{2}) = -(1-C)/2 - \eta < 0$ から, $p \in (1/2, 1/(1+\sqrt{C}))$ に対して常に $h(p) < 0$ であることがわかる。よって, 式 (15) の右辺が常に正となることが示されたため, $g(p)$ は $(1/2, 1/(1+\sqrt{C}))$ において下に凸である。以上の結果により, p^* は q について単調減少かつ下に凸であることがわかった。

$1 < C \leq 1 + \eta$ の場合

$p^2(1-C) - \eta(1-2p)$ が上に凸であり, $p = 0$ で負値を, $p = 1$ で非負値をとることから, 方程式 $p^2(1-C) - \eta(1-2p) = 0$ の実根はいずれも正であり, 一つは 1 以下, 他方は 1 以上である。したがって, $g(p)$ の漸近値 ℓ は大きくない方の根 (14) で与えられ, $\ell > 1/2$ である。同様の議論により, $g(p)$ のゼロ点は方程式 $p^2(1-C) + 1 - 2p = 0$ の大きい方の根 $1/(1+\sqrt{C})$ で与えられ, $1/2$ より小さい。また, $p^2(1-C) - \eta(1-2p)$ と $p^2(1-C) + 1 - 2p$ の交点は, 第四象限に存在する (図 12)。

$g(p)$ が p について単調増加であり, $g(1) = -C/(1-C+\eta) < 0$ であることから, $g(p)$ は $p \in (\ell, 1)$ において常に負であり, $g(\frac{1}{2}) = 1$ であることから, $p \in (1/(1+\sqrt{C}), 1/2]$ において $0 < g(p) \leq 1$ である。したがって, $q = g(p) \in (0, 1)$ でなければ生物学的に意味を持たないため, $q = g(p)$ を定義する p の範囲は $(1/(1+\sqrt{C}), 1/2)$ である。

式 (15) の右辺の分母は常に負であることは容易にわかる。式 (15) の右辺の分子の符号を決める $h(p)$ については, $h'(p) > 0$ だから単調増加である。そして, $h(\frac{1}{2}) = -(1-C)/2 - \eta < 0$ から, $p \in (1/(1+\sqrt{C}), 1/2)$ に対して常に $h(p) < 0$ であることがわかる。よって, 式 (15) の右辺が常に負となることが示されたため, $g(p)$ は $(1/(1+\sqrt{C}), 1/2)$ において上に凸である。以上の結果により, p^* は q に対して単調増加かつ上に凸であることがわかった。

$C > 1 + \eta$ の場合

p についての方程式 $p^2(1-C) - \eta(1-2p) = 0$ は実根を持たないので, $g(p)$ は漸近線をもたない。また, これまでと同様の議論により, $g(p)$ のゼロ点は $p = 1/(1+\sqrt{C})$ である。 $g(p)$ は p について単調増加であり, $g(\frac{1}{2}) = 1$ から, $g(p)$ は $p \in (1/(1+\sqrt{C}), 1/2]$ において $0 < g(p) \leq 1$ で

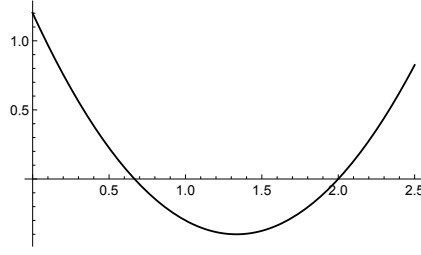


図 13: $(1-q)p^2 + (1+\eta q)(1-2p)$ のグラフ。 $q = 0.1, \eta = 1$ 。

ある。したがって、 $q = g(p) \in (0, 1)$ でなければ生物学的に意味を持たないため、 $q = g(p)$ を定義する p の範囲は $(1/(1+\sqrt{C}), 1/2)$ である。

式 (15) の右辺の分母が常に負であることは容易にわかる。式 (15) の右辺の分子の符号を決める $h(p)$ については、 $h'(p) > 0$ だから単調増加である。そして、

$$h\left(\frac{1}{2}\right) = -\frac{1}{2}(1-C) - \eta;$$

$$h\left(\frac{1}{1+\sqrt{C}}\right) = \frac{(\sqrt{C}-1)(1+3\sqrt{C})}{(1+\sqrt{C})^2} - \eta$$

の符号について、以下の通り、条件が得られる：

$$h\left(\frac{1}{2}\right) < 0 \Leftrightarrow \eta > \frac{1}{2}(C-1) \quad (16)$$

$$h\left(\frac{1}{1+\sqrt{C}}\right) > 0 \Leftrightarrow \eta < \frac{(\sqrt{C}-1)(1+3\sqrt{C})}{(1+\sqrt{C})^2} \quad (17)$$

$$h\left(\frac{1}{1+\sqrt{C}}\right) < 0 \text{ かつ } h\left(\frac{1}{2}\right) > 0 \Leftrightarrow \frac{(\sqrt{C}-1)(1+3\sqrt{C})}{(1+\sqrt{C})^2} < \eta < \frac{1}{2}(C-1) \quad (18)$$

条件 (16) を満たすとき、 $g(p)$ は $(1/(1+\sqrt{C}), 1/2)$ において下に凸、条件 (17) を満たすとき、 $g(p)$ は $(1/(1+\sqrt{C}), 1/2)$ において上に凸、条件 (18) を満たすとき、 $g(p)$ は変曲点を持つことが示された。以上の結果により、条件 (16) を満たすとき、 p^* は q に対して単調増加かつ下に凸、条件 (17) を満たすとき、 p^* は q に対して単調増加かつ上に凸、条件 (18) を満たすとき、 p^* は q に対して単調増加かつ逆 S 字形となることがわかった。

付録 C p^* の C 依存性

方程式 (12) から次式が得られる：

$$C = \varphi(p) := 1 + \frac{1+\eta q}{1-q} \cdot \frac{1-2p}{p^2} \quad (19)$$

$\varphi(p)$ は漸近線 $p = 0$ を持ち、ゼロ点は $(1-q)p^2 + (1+\eta q)(1-2p) = 0$ の根である。 $(1-q)p^2 + (1+\eta q)(1-2p)$ は下に凸であり、 $p = 0$ のときは正值、 $p = 1$ のときは負値をとる。したがって、

$\varphi(p)$ のゼロ点は $(1-q)p^2 + (1+\eta q)(1-2p) = 0$ の小さい方の根である (図 13)。また、 $p \in (0, 1)$ に対して、

$$\frac{d\varphi}{dp} = -\frac{4(1+\eta q)}{1-q} \cdot \frac{1-p}{p^3} < 0; \quad \frac{d^2\varphi}{dp^2} = \frac{4(1+\eta q)}{1-q} \cdot \frac{3-2p}{p^4} > 0$$

であるから、 φ は単調減少かつ下に凸である。このことから、 p^* が C に対して単調減少かつ下に凸であることがわかった。

付録 D P^* の q 依存性

$P^* = p^*(1-q)$ について、

$$\frac{\partial P^*}{\partial q} = \frac{\partial p^*}{\partial q}(1-q) - p^*; \quad \frac{\partial^2 P^*}{\partial q^2} = \frac{\partial^2 p^*}{\partial q^2}(1-q) - 2\frac{\partial p^*}{\partial q}$$

である。4.3 節で示した結果により、 $1 < C < 1 + 2\eta$ の場合、 $\partial p^*/\partial q > 0$ 、 $\partial^2 p^*/\partial q^2 < 0$ が成り立つため、 $\partial^2 P^*/\partial q^2 < 0$ である。そして、付録 A の方程式 (12) と付録 B における計算から、

$$\left. \frac{\partial P^*}{\partial q} \right|_{q=0} = -\frac{\sqrt{C} + 1 + \eta(1 - \sqrt{C})}{2\sqrt{C}(1 + \sqrt{C})}; \quad \left. \frac{\partial P^*}{\partial q} \right|_{q=1} = -\frac{1}{2} < 0$$

であるため、 $q = 0$ での微分係数が正ならば $\partial P^*/\partial q = 0$ を満たす q が $(0, 1)$ の範囲に一つ存在し、 P^* は q について単峰となる。一方、非正ならば $q \in (0, 1)$ に対して $\partial P^*/\partial q \leq 0$ のため、 P^* は q について単調減少である。以上の解析結果により、条件 (9) と (10) で与えられる P^* の q 依存性の分類を導くことができる。

付録 E P^* を最大化する $q = q^*$ の導出

条件 (9) の下、 P^* が q について単調減少である場合には、当然、 $q^* = 0$ である。一方、条件 (10) の下、 P^* が q について単峰形である場合については、 $q = q^*$ は方程式 $\partial P^*/\partial q = 0$ の根、すなわち

$$\frac{\partial p^*}{\partial q}(1-q) - p^* = 0 \tag{20}$$

の根として定まる。付録 A の方程式 (12) より得られる等式

$$\frac{\partial p^*}{\partial q} = \frac{(1+\eta)(1-2p^*)}{2(1-q)\{(1+\eta q) - (1-C)(1-q)p^*\}}$$

を式 (20) に代入することにより、次の式が得られる：

$$p^* = \frac{\eta(1-2q) - 1}{2\eta(1-q)} \tag{21}$$

この式 (21) を方程式 (12) に代入すれば、 $q = q^*$ を定める次の q についての方程式が導かれる：

$$\psi(q) := (1-C)\{\eta(1-2q) - 1\}^2 + 4\eta(1+\eta q)^2 = 0 \tag{22}$$

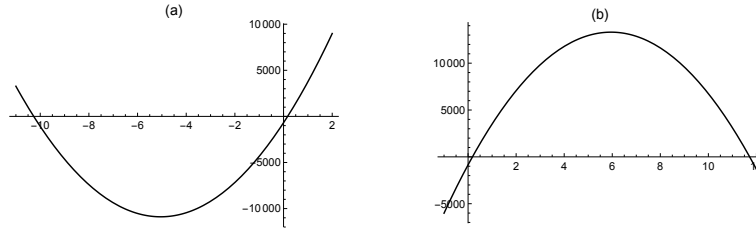


図 14: $(1-C)\{\eta(1-2q)-1\}^2 + 4\eta(1+\eta q)^2$ のグラフ。(a) $C = 10, \eta = 10$; (b) $C = 12, \eta = 10$ 。

$C = 1 + \eta$ の場合

方程式 (22) は q についての一次方程式となり, $q = q^* = (C-4)/4(C-1)$ が得られる。また, この場合については, 条件 (10) から不等式 $C - \sqrt{C} - 2 > 0$ が得られるので, $C > 4$ である。

$1 < C < 1 + \eta$ の場合

$\psi(q)$ は下に凸の放物線を表し, 軸は負, $\psi(0) = (1-C)(\eta-1)^2 + 4\eta < 0$, $\psi(1) = (\eta+1)^2(1-C+4\eta) > 0$ である (図 14 (a))。よって, 方程式 (22) は負と 1 より小さな正の根を持ち, 正の根が $q = q^*$ であるため, 式 (11) の結果が得られる。

$C > 1 + \eta$ の場合

$\psi(q)$ は上に凸の放物線を表し, 軸は正, $\psi(0) = (1-C)(\eta-1)^2 + 4\eta < 0$ である (図 14 (b))。 $\psi(1) > 0$ ならば, 方程式 (22) の根は全て正であり, 一つは 1 より小, もう一つは 1 より大である。よって, $q = q^*$ は方程式 (22) の小さい方の根で定まり, 式 (11) で与えられる。一方, $\psi(1) \leq 0$ ならば, 方程式 (22) の根は二つとも 1 以下の正値となる。ここで, 式 (21) から, $p^* > 0$ であることにより $q = q^*$ は条件 $q^* < (\eta-1)/2\eta$ を満たす必要があり, $\psi((\eta-1)/2\eta) > 0$, $\psi'((\eta-1)/2\eta) > 0$ であることがわかるので, $q = q^*$ は方程式 (22) の小さい方の根で定まり, 式 (11) で与えられる。