

統計的最適性から捉える動物の学習

総合研究大学院大学・先導科学研究科 上原 隆司 (Takashi Uehara)
Department of Evolutionary Studies of Biosystems (Sokendai-Hayama),
The Graduate University for Advanced Studies (Sokendai)

1、はじめに

行動生態学は動物個体が周囲の環境に対していかに適応進化し振る舞うかをダーウィン適応度の最大化から考える学問分野である。学習とは動物がその生涯の中で経験から自身の行動を可塑的に変化させることであり進化とは時間スケールが異なるが、行動の最適化という点では行動生態学の範疇であり、同様の手法を用いて研究することができる。本稿では行動生態学で用いられる最適化の考え方を使って、統計的最適性から動物の学習を考える。

2、動物の学習

先に述べたように動物は自己の経験によって得られた情報を用いて行動を変化させる。そのような行動を変化させる情報は、周囲の環境についてのダイレクトな変数であるかもしれないし、あるいは周囲の環境との相互作用の結果返ってくる効用として間接的に得られるものかもしれない。また自己の経験によって得られるものだけでなく、同種・他種を問わず他個体が意図的に、あるいは非意図的に発した情報も動物は利用できる[1]。このように動物の学習について考える場合には、情報の発生源や種類について区別する必要があるだろう。学習についての数学モデルは多々あり、現象に応じて異なるモデルを用いて考える必要があるが、ここでは次で説明するベイズ学習を用いることにする。

3、ベイズ学習

ベイズ学習は得られたデータからある仮説が真である確率をアップデートして行く手順である。あるデータ (D) が与えられた場合の仮説 (H) の事後確率は、ベイズの定理より下のように表される。

$$P(H|D) = \frac{P(D|H) \cdot P(H)}{P(D)} \quad (1)$$

ただしここでは $P(D|H)$ は尤度、 $P(H)$ は事前確率、 $P(D)$ はそのデータの得られる確率を表し、それらはあらかじめ与えられている必要がある。得られたデータから式(1)を用いて事後確率を求め、その事後確率と新たなデータを用いてさらに事後確率をアップデートしていく手順がベイズ学習である。身近なところでは、以前に受け取ったスパムメールに含まれる単語（データ）から学習し、新たに受け取ったメールがスパムであるかどうか（仮説）を判別するメールフィルタなどでもベイズ学習は使われている。動物の場合においてもこのような方法で学習過程をモデル化することは有効であると考えられる[2]。次からは実際のモデル化の例を紹介する

4、グッピーの配偶者選択と真似

グッピーをはじめいくつかの乱婚型の繁殖形態を持つ魚類において、メスが配偶者としてオスを選ぶ際に他のメスが選んだオスと同じオスを選ぶ真似行動が知られている[3]。メスは特定のオスへの好みを持つが、自分の好まないオスが他のメスと配偶行動を成功させているのを観察すると、元々好まなかったオスでも自分の配偶者として積極的に選ぶようになるというのである。これを先のベイズ学習に当てはめてみると、元々の好み（事前分布）が観察（データ）によって更新された事後分布を使ってオスを選ぶことで、元々の好みとは異なるオスの選択が起こると考えることができる。学習行動のモデル化にはやりとりされる情報やその経路をはっきりさせる必要があると述べたが、後でモデル化する通り、ここでは情報はオスの持っている遺伝的な質とし、経路については自身の直接観察と他のメスからの観察による間接的なものの2つがあるとす。次にこれらについての数学的な説明と解析を行う。

5、モデル

グッピーのメスはオスの体表にあるオレンジスポットの鮮やかさや、体長などによってオスを選び好みしている[4]。メスがオスを選び好む背景には、オスの遺伝的な質に違いがあり、どのオスを配偶者にするかによってメスのダーウィン適応度に違いが生じるということが考えられる。ただしオスの遺伝的な質をメスが正確に知ることはできず、オスの見た目（体色や体長）から推定しているに過ぎないであろう。オスの見た目が実際の質のある程度正しい指標となっていると考え、実際の質と見た目から推定した質の関係を次のようにする。

$$x_{i,j} = q_i + \xi_{i,j} \quad (2)$$

添字の i, j はそれぞれ特定のオスとメスを指し、 $x_{i,j}$ はメス j から見たオス i の質、 q_i はオス i の実際の質、 $\xi_{i,j}$ は平均0の正規分布で与えられる確率変数（ノイズ）とし、その分散はメスによって異なるとする（ $\xi_{i,j} \sim N(0, \sigma_j^2)$ ）。オスの実際の質の分布も正規分布（ $q_i \sim N(0, V)$ ）で与えられるとする。

このとき、1番目のメス（メス1）が二匹のオス（オス1とオス2）に出会い、それぞれを見定めて $x_{1,1}$, $x_{2,1}$ という情報を得たとし、オス2の方が良いオスに見えたとしよう（ $x_{1,1} < x_{2,1}$ ）。実際にどちらのオスがより質の高いオスであるかはここでは誰にも分からない。しかし別のメス（メス2）が現れて、やはり2匹のオスを見比べた末、オス1を選んだとすると、このメス1は「メス2にとってはオス1がよく見えた（ $x_{1,2} > x_{2,2}$ ）」という情報を得たことになる。ここで注意したいのは、メス1は自ら直接オスを観察して得た情報（ $x_{1,1}$, $x_{2,1}$ ）については正確な値を持っているが、メス2の行動から得た情報については大小関係しか得られていない（ $x_{1,2} > x_{2,2}$ ）という点である。

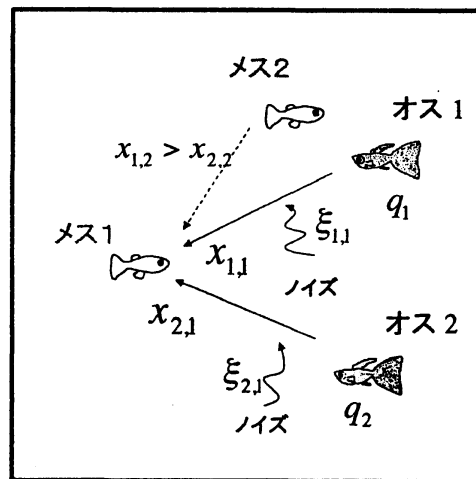


図1. メス1が持つ情報とその経路

これらの情報が与えられた時にベイズ学習を使って次の問題を考える。メスにとって大事なのは2匹のオスのうちのどちらを選ぶことでより質の高いオスが得られるかということであるので、2匹のオスの質の差の条件付き期待値 $E[q_1 - q_2 | x_{1,1}, x_{2,1}, x_{1,2} > x_{2,2}]$ の符号によって選ぶオスを変えると良いということになる。与えられている事前分布はオスの質が正規分布に従うというものであるので、オス1の質がオス2の質を上回るという仮説の事後確率がベイズの定理より計算でき、二匹のオスの実際の質の差を $z = q_1 - q_2$ とおいてやると

$$P(z | x_{1,1}, x_{2,1}, x_{1,2} > x_{2,2}) \propto \exp \left[-\frac{(z - k(x_{1,1} - x_{2,1}))^2}{4u} \right] \cdot \int_{-\infty}^z \frac{1}{2\sigma_2\sqrt{\pi}} e^{-\frac{t^2}{4\sigma_2^2}} dt \quad (3)$$

となる。ただし k と u はそれぞれ $k = V/(V + \sigma_1^2)$, $u = V\sigma_1^2/(V + \sigma_1^2)$ というオスの質の正規分布の分散 V とメス1の推定に絡む、こちらも正規分布に従うノイズの分散 σ_1^2 の2つのパラメータの関数である（計算の詳細は[5]を参照）。式(3)は確率を表すので右边を z で積分して出てくる定数で割って規格化する必要があるが、右边は平均が $k(x_{1,1} - x_{2,1})$ で分散が $2u$ の正規分布の密度関数と平均0で分散 $2\sigma_2^2$ の正規分布を積分した誤差関数の積に比例する形になっていることが分かる。しかしながらこの積分部分は数値的にしか解くことができない。

6、最頻値を使った近似とその結果

式(3)で与えられる分布は図2で確認できるように一山型であり、正規分布の左右相称性はそれほど壊れていないようである。少し乱暴だがこの分布を左右対称であると見なしてやれば、この分布の最頻値が平均値と等しいということになるので、式(3)の最頻値を求めることで近似的な平均値を得ることが可能となる。

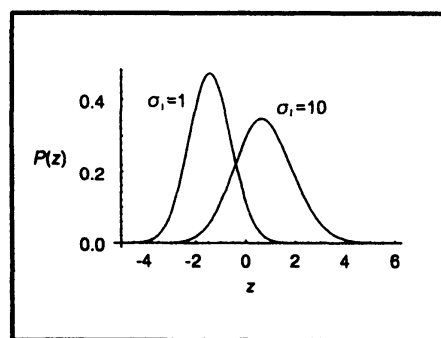


図2. σ_1 の値をそれぞれ1と10としたときの式(3)の分布の例。ここでは $V=1$ 、 $\sigma_2=1$ 、 $x_{1,1} - x_{2,1} = -5$ ([5]より改編)。

式(3)の示す分布は一山型であるので最頻値は $dP/dz=0$ を解くことにより求められ、メス1の取るべき行動は $E[z|x_{1,1}, x_{2,1}, x_{1,2} > x_{2,2}]$ の符号によって決まるので

$$(x_{1,1} - x_{2,1}) \frac{\sqrt{\pi}}{2\sigma_1^2} + \frac{1}{\sigma_2} = 0 \quad (4)$$

を境に、自分を信じてオス2を選んだ方が良いか、あるいはメス2を信じてオス1を選んだ方が良いかが分かれる。図3では式(4)の近似解を実線で、式(3)を使って数値的に期待値を計算した場合の境界を点線で表しているが、近似によるズレはほとんど生じていないことが見てとれる。

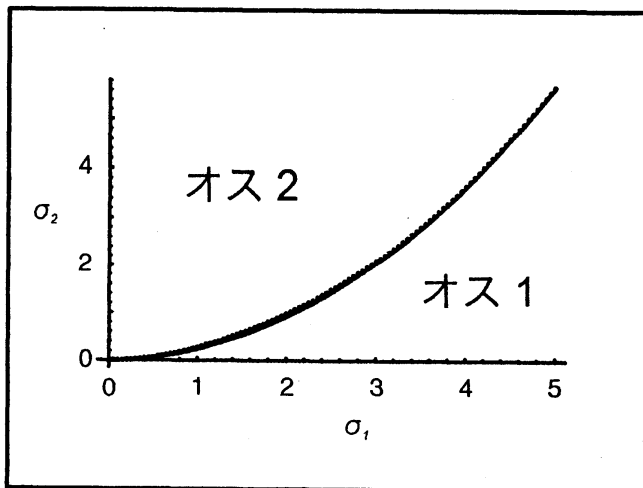


図3. メス1が選ぶべきオス。ここでは $x_{1,1} - x_{2,1} = -5$ として、オス2の方がメス1には良いオスに見えているとしている ([5]より改編)。

式(4)は自分で見比べた2匹のオスの差とそれぞれのメスの推定の正確さに影響するノイズの分散(標準偏差)からなり、オスの質の分布には影響されない。結果からは自分の推定のノイズの分散(σ_1^2)が大きいほど、メス2の推定のノイズの分散(σ_2^2)が小さいほど、そしてメス1が自分で推定した二匹のオスの質の差($x_{2,1} - x_{1,1}$)が小さいほど、メス2を真似してオス1を選んだ方が良いことが分かる。これらは若いメスほど真似をしやすく年をとったメスほど真似をされやすいという実験の結果[6]や、実験に使った2匹のオスが似ていないときには真似が起きなかったという実験の結果[7]と一致すると考えられる。

7. 意見の異なる二者のどちらを真似するべきか?

以上のことからモデルが有効であると考え、次の状況を考える。メス2がオス1を選ぶ様子を、メス1と共に別のメス3も見ていたとする。だがこのメス3はメス2の真似をせずにオス2を選んだ。メス1には2匹のオスが同等に見えているとすれば、どちらのメスに追従すべきであろうか？

ここで注意すべきはまたも情報の違いである。メス1は自身で2匹のオスを推定して、推定値の差を得ている ($x_{11} - x_{21}$)。メス2からは「メス2にとってはオス1がよく見えた」という情報 ($x_{12} > x_{22}$) を受け取った。ここでメス2の選択は独立に行われたものと考えることができるが、メス3はメス2の選択を見た上で行動したのでこれは独立ではなく、メス3の行動はメス2の影響を受けている。メス1がメス3から受け取る情報は前の解析で真似が成立しなかった場合の条件と等しい。従ってここでメス1が解くべき問題は

$$E[z|x_{11}, x_{21}, x_{12} > x_{22}], E[z|x_{13}, x_{23}, x_{12} > x_{22}] < 0 \quad (5)$$

の符号が正負のどちらになるかである。正であればメス2を信じてオス1を、負であればメス3を信じてオス2を選ぶことで高い質のオスが期待できるであろう。先ほどと同様の方法で近似すると以下を境にどちらかに分かれることがわかる。

$$(x_{11} - x_{21}) \cdot \frac{\sqrt{\pi}}{2\sigma_1^2} + \frac{1}{\sigma_2} - \frac{1}{\sigma_3} \cdot K = 0 \quad (6a)$$

ただし K は以下で与えられる。

$$K = \exp\left[-\frac{n^2}{2}\right] / \left(1 - \operatorname{erf}\left(\frac{n}{\sqrt{2}}\right)\right) \quad (6b)$$

$$n = \sqrt{\frac{2}{\pi}} \cdot \frac{\sigma_3}{\sigma_2} \quad (6c)$$

$\operatorname{erf}(a)$ は次のように定義される誤差関数である。

$$\operatorname{erf}(a) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^a \exp[-b^2] db \quad (6d)$$

式(6a)はメス2とメス3が同様に信じられるならば、 K が1より小さければメス2を、大きければメス3を信じるべきだということを教えてくれる。実際に調べてみると K は常に1より大きくなり、このような2匹の意見が対立した状況に限らず、複数メスの選択を観察した際にはより直近のメスの選択を真似することがより良いオスを得ることに繋がりやすい[5]。

8、統計的最適性から捉える動物の学習

「動物の学習」という言葉からはヒトを含む霊長類の高度な学習行動が思い浮かぶが、ここでは魚類の学習を紹介した。グッピーのメスが得られた情報を用いてベイズ学習によって行動決定しているというモデルを考え、統計的最適性から高い適応度をもたらす行動をとった結果として「真似」という現象が起こると考えた。事実、動物は周囲にあふれる様々な情報をうまく利用し生きているだろう[1]。この「真似」と同様の「盗み聞き」や「傍観者効果」と呼ばれる他者からの学習は、哺乳類に限らず様々な分類群で見つかってきており、配偶者選択に限らず闘争行動[8]や摂餌行動[9]などいろいろな状況で行われていることが分かっている。

本稿では「自分以外の2匹の意見が異なる時にどうすべきか？」という思考実験も行った。まだ知られていないだけで、魚類にしても昆虫にしても、動物たちはもっともっと複雑な学習行動をとっているであろうし、これからもどんどん発見されるであろう。状況が複雑になったときにどこまで統計的最適性から考えていけるかは分からないが、それはきっと理解しようとする人間にとっても、そして実際に振る舞う動物にとっても有効な方法であるだろう。

9、謝辞

本稿は研究集会「第6回 生物数学の理論とその応用」の中で行われたミニシンポジウム「統計的最適性から捉える生命現象 細胞から脳・生態まで」で行

われた講演をまとめたものです。ミニシンポジウム企画者である東京大学の小林徹也博士、声を掛けて下さった九州大学の森下喜弘博士に感謝致します。モデルと結果に関する部分は国立環境研究所の横溝裕行博士および九州大学の巖佐庸博士と行った研究成果[5]をもとに書かれています。両博士には手厚いご指導を頂きました。また総合研究大学院大学の八島健太博士には、出版前の原稿に目を通して頂いて至らない点を指摘して頂きました。

10、参考文献

- [1] Dall, S. R. X., Giraldeau, L-A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephens, D. W. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 187-193.
- [2] McNamara, J. M., Green, R. F. & Olsson, O. 2006. Bayes' theorem and its applications in animal behaviour. *OIKOS* 112: 243-251.
- [3] Dugatkin, L. A. & Godin, J-G. J. 1992. Reversal of female mate choice by copying. *Proceedings of the Royal Society of London B* 249: 179-184.
- [4] Karino, K. & Urano, Y. 2008. The relative importance of orange spot coloration and total length of males in female guppy mate preference. *Environmental Biology of Fishes* 83: 397-405.
- [5] Uehara, T., Yokomizo, H. & Iwasa, Y. 2005. Mate-choice copying as Bayesian decision making. *American Naturalist* 165: 403-410.
- [6] Dugatkin, L. A. & Godin, J-G. J. 1993. Sexual selection and female copying: age dependent effects. *Behavioral Ecology* 4: 289-292.
- [7] Brooks, R. 1996. Copying and the repeatability of mate choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 323-329.
- [8] Earley, R. L. & Dugatkin, L. A. 2002. Eavesdropping on visual cues in green swordtail (*Xiphophorus helleri*) fights: a case for networking. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 943-952.
- [9] Kawaguchi, L. G., Ohashi, K. & Toquenaga, Y. 2007. Contrasting responses of bumble bees to feeding conspecifics on their familiar and unfamiliar flowers. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 2661-2667.