包括適応度に基づくタカハトゲーム

奈良女子大学理学部情報科学科
岩花 薫

2001.02.17

1 はじめに

ある戦略 A を採用している個体だけで構成されている集団を想定する。その集団中に A 以外の戦略をとる変異個体が発生したとする。集団は A ばかりで占められているから、変異個体は戦略 A をとる個体と出会う。変異個体がある戦略 X を採用したとき、変異個体の適応度を $W(X|A)$ と表す。ここで一般的に、「戦略 X を採用した個体が戦略 Y の個体と出会った時の戦略 X を採用した個体の適応度」を $W(X|Y)$ という形で表記することにしよう。

もし、変異個体がどんな戦略 X を採用したとしても、

$$W(X|A) < W(A|A) \tag{1}$$

であれば、A 以外の戦略を採用している個体は、適応度がより低いために、A 集団中に侵入することはできないと考える。すなわち、適応度の低い個体は、いずれ集団内から消滅 (死滅、絶滅) すると考える。この時、戦略 A は「進化的に安定な戦略 ($Evolutionarily\ Stable\ Strategy$;$ESS$)」と呼ばれている。

今、V の価値を持つ食物を獲得しようと、2 匹の個体が出会ったとする。集団中には闘争を好む個体 (タカ派) と、好まない個体 (ハト派) がいるとしよう。2 個体が出会った時、次の状態が可能である:

- タカ派 対 タカ派 $\cdots$ 勝った方が V を得、負けた方は傷を負って C だけの損を被る。勝敗はそれぞれ 1/2 の等確率。
- ハト派 対 ハト派 $\cdots$ 闘争せず食物を $V/2$ ずつに分ける。
- タカ派 対 ハト派 $\cdots$ ハト派が逃げ、タカ派が V を得る。

この時の期待利得 (期待適応度) は下の表 6 のようになる。

表 1: タカ・ハトゲームの利得表

自分 \ 相手	タカ派	ハト派
タカ派	$\frac{1}{2}V-\frac{1}{2}C$	V
ハト派	0	$\frac{V}{2}$

$$\begin{aligned} W(\text{タカ}\mid\text{タカ}) &= \frac{V}{2}-\frac{C}{2} \\ W(\text{タカ}\mid\text{ハト}) &= V \\ W(\text{ハト}\mid\text{タカ}) &= 0 \\ W(\text{ハト}\mid\text{ハト}) &= \frac{V}{2} \end{aligned}$$

となる。

ハト派について、(7) に対応する式

$$W(\text{タカ}\mid\text{ハト})\leq W(\text{ハト}\mid\text{ハト})$$

は常に成り立たないので、ハト派が進化的に安定な戦略とはなり得ない。タカ派について、(7) に対応する式

$$W(\text{ハト}\mid\text{タカ})\leq W(\text{タカ}\mid\text{タカ})$$

は、$C\leq V$ の時は常に成立し、この時、タカ派は進化的に安定な戦略といえる。しかし、$C>V$ の時は勝敗が 1/2 の争いで、負けた時に被る損の方が大きいため、進化的に安定な戦略とは言えない。

次に、各個体が確率 p でタカ派行動を、確率 $1-p$ でハト派行動をするという混合戦略を考える。この場合における「戦略」は、確率 p の値の選択である、すなわち、戦略集合は、$p|0\leq p\leq 1$ と表わせることに注意しよう。戦略 p を持つ個体が集団中を占めているとして、確率 q をとる変異個体の存在の割合が十分にわずかな場合、変異個体は確率 p でタカ派行動と出会い、確率 $1-p$ でハト派行動と出会うという近似を考える事が出来よう。その時の利得表は表 7, 表 8、期待利得（適応度）は式 (8) および (9) のようになる。

$$W(p|p) = p\left\{p\left(\frac{V}{2}-\frac{C}{2}\right)+(1-p)V\right\}+(1-p)\left\{0+\frac{V}{2}(1-p)\right\} \quad (2)$$

$$W(q|p) = q\left\{p\left(\frac{V}{2}-\frac{C}{2}\right)+(1-p)V\right\}+(1-q)\left\{0+\frac{V}{2}(1-p)\right\} \quad (3)$$

表 2: 混合戦略の利得表

p p	タカ派 (p)	ハト派 $(1-p)$
タカ派 (p)	$\frac{1}{2}V - \frac{1}{2}C$	V
ハト派 $(1-p)$	0	$\frac{V}{2}$

表 3: 混合戦略の利得表：戦略 p 対戦略 q

p q	タカ派 (p)	ハト派 $(1-p)$
タカ派 (q)	$\frac{1}{2}V - \frac{1}{2}C$	V
ハト派 $(1-q)$	0	$\frac{V}{2}$

任意の q について (7) に対応する式 $W(p|p) > W(q|p)$ が成立する時、確率 p でタカ派行動をする個体が進化的に安定な戦略 (ESS) をもつといえる。

$$
\begin{aligned}
W(p|p) - W(q|p) &= \frac{1}{2}\{-p^2C + qpC - qV + pV\} \\
&= \frac{C}{2}(p-\beta)(q-p) \qquad (4)
\end{aligned}
$$

ここで $V/C - \beta$ とおいた。

- $\beta < 1$ の場合
  $p - \beta > 0$ の時 $\cdots q < \beta$ に対して、$q - p$ は負であるから式 (10) を満たす p は存在しない。
  $p - \beta < 0$ の時 $\cdots q > \beta$ に対して、$q - p$ は正であるから式 (10) を満たす p は存在しない。
  $p = \beta$ の時 $\cdots$ 任意の q に対して、式 (10) が満たされる。

- $\beta > 1$ の場合
  任意の p に対して常に $p - \beta < 0$ であり、任意の q に対して、式 (10) を満たす p は、$p = 1$ のみである。

- $\beta = 1$ の場合
  $p = 1$ の時のみ任意の q に対して式 (10) が満たされる。

以上より、混合戦略において $\beta \geq 1$ では $p = 1$ の時、つまり純粋ハト戦略が、$\beta < 1$ では、$p = V/C$ の時、つまり確率 V/C でタカ派行動する個体が ESS となり得る。

表 4: 近縁度を考慮に入れた混合戦略の利得表:戦略 p 対戦略 p

戦略 p ＼ 戦略 p	タカ派 (p)	ハト派 $(1-p)$
タカ派 (p)	$\frac{1}{2}(V-rC)+\frac{1}{2}(-C+rV)$	$V-rC$
ハト派 $(1-p)$	rV	$\frac{1}{2}(V+rV)$

表 5: 近縁度を考慮に入れた混合戦略の利得表:戦略 p 対戦略 q

戦略 q ＼ 戦略 p	タカ派 (p)	ハト派 $(1-p)$
タカ派 (q)	$\frac{1}{2}V-\frac{1}{2}C$	V
ハト派 $(1-q)$	0	$\frac{V}{2}$

2 モデル

混合戦略を考える上で、生物の最終目的である「自分の遺伝子を次世代に残す」という事を考慮に入れ、同じ遺伝子 (ここでは、同じ戦略と同一視する) を持つ個体間では他の個体の適応度が上がれば自分の適応度も上がり、他の個体の適応度が下がれば自分の適応度も下がると考えてみよう。つまり、タカハトゲームで自分が利益を得たとしても、そのことが他個体の適応度を下げるならば、近縁度で重み付けた分だけ自分の適応度は下がる。同様に、自分が損をしても、そのことが他個体の適応度を上げるならば、近縁度で重み付けた分だけ自分の適応度は上がる。ここでは、同種の (同じ戦略を持つ) 個体間の関係の強さを近縁度とし、$r(0\leq r\leq 1)$ で表すことにする。

上で考えた混合戦略 p をもつ個体が占める集団に、戦略 q をもつ変異個体が現れた時の利得表は、このような近縁度 r によって重み付けされた適応度の増減分を考慮に入れれば、表 9, 表 5 のようになり、期待利得（包括適応度）は次のようになる。

この時の平均利得 (適応度) は以下のようになる。

$$\begin{aligned} W(p|p) &= p\left[\frac{p}{2}\{(V-rC)+(-C+rV)\}+(1-p)(V-rC)\right] \\ &\quad +(1-p)\left\{prV+\frac{1}{2}(1-p)(V+rV)\right\} \\ &= \frac{C}{2}\{(r-1)-2pr+\beta+r\beta\} \qquad (5) \end{aligned}$$

$$W(q|p) = q\left\{\frac{p(V-C)}{2}+(1-p)V\right\}+\frac{V}{2}(1-q)(1-p)$$

$$= \frac{C}{2}\{q(\beta - p) + \beta(1 - p)\} \qquad (6)$$

ここで、再び $V/C = \beta$ とおいた。r を考慮に入れた時も、q をとる変異個体の存在の割合は十分にわずかと考え、変異個体同士の出会いは無視できるとしている。また、戦略 q をもつ変異個体と戦略 p をもつ野生個体との間の近縁度は 0 とおいてある。これらの $W(p|p), W(q|p)$ は、それぞれ、タカハト混合戦略によるゲーム下の野生個体と変異個体の期待包括適応度を表わす。

3 はじめに

3.1 進化的に安定な戦略

ある戦略 A を採用している個体だけで構成されている集団を想定する。その集団中に A 以外の戦略をとる変異個体が発生したとする。集団は A ばかりで占められているから、変異個体は戦略 A をとる個体と出会う。変異個体がある戦略 X を採用したとき、変異個体の適応度を $W(X|A)$ と表す。ここでは一般的に、「戦略 X を採用した個体が戦略 Y の個を採る個体の集団内で獲得できると期待できる適応度」を $W(X|Y)$ という形で表記することにする。

もし、変異個体が A と異なるどんな戦略 X を採用したとしても、

$$W(X|A) < W(A|A) \qquad (7)$$

であれば、A 以外の戦略を採用している個体は、適応度がより低いために、A 集団中に侵入することはできないと考える。すなわち、そのような適応度の低い個体は、いずれ集団内から消滅 (死滅、絶滅) すると考える。この時、戦略 A は「進化的に安定な戦略 (*Evolutionarily Stable Strategy*; *ESS*)」と呼ばれる。

3.2 純粋タカハト戦略

今、V の価値を持つ食物を獲得しようと、2 個体が出会ったとする。集団中には闘争を好む個体 (タカ派) と、好まない個体 (ハト派) がいるとし、2 個体が出会った時、次の状態が可能であるとする:

- タカ派 対 タカ派 $\cdots$ 勝った方が V を得、負けた方は闘争による C だけの損を被る。勝敗はそれぞれ 1/2 の等確率。
- ハト派 対 ハト派 $\cdots$ 闘争せず食物を $V/2$ ずつに分ける。
- タカ派 対 ハト派 $\cdots$ ハト派が逃げ、タカ派が V を得る。

表 6: タカ・ハトゲームの期待利得表

自分＼相手	タカ派	ハト派
タカ派	$\frac{1}{2}V - \frac{1}{2}C$	V
ハト派	0	$\frac{V}{2}$

この時の期待利得（期待適応度）は表 6(利得表) で表わされる各々の場合についての利得の期待値より、次のように与えられる：

$$\begin{aligned} W(\text{タカ} \mid \text{タカ}) &= \frac{V}{2} - \frac{C}{2} \\ W(\text{タカ} \mid \text{ハト}) &= V \\ W(\text{ハト} \mid \text{タカ}) &= 0 \\ W(\text{ハト} \mid \text{ハト}) &= \frac{V}{2} \end{aligned}$$

ハト派については、(7) に対応する式

$$W(\text{タカ} \mid \text{ハト}) < W(\text{ハト} \mid \text{ハト})$$

は常に成り立たないので、ハト派が進化的に安定な戦略とはなり得ない。一方、タカ派については、(7) に対応する式

$$W(\text{ハト} \mid \text{タカ}) < W(\text{タカ} \mid \text{タカ})$$

は、$C \leq V$ の時なら、常に成立し、この時、タカ派は進化的に安定な戦略といえる。しかし、$C > V$ の時は、勝敗が 1/2 の争いにおいて、負けた時に被る損の方が大きいため、進化的に安定な戦略とはならない。。

3.3 混合タカハト戦略

さて、次に、各個体が確率 p でタカ派行動を、確率 $1-p$ でハト派行動をするというタカハト「混合」戦略を考える。この場合においては、「戦略」とは、確率 p の値の選択である。すなわち、戦略集合は、$\{p|0 \leq p \leq 1\}$ と表わせることになる。ちなみに、上記の (純粋) タカハト戦略の場合には、戦略集合は、p—p=0,1 に対応している。戦略 p を持つ個体が集団中を占めているとして、確率 q をとる変異個体が十分にわずかに現れた場合、変異個体は確率 p でタカ派行動と出会い、確率 $1-p$ でハト派行動と出会うという近似を考える。その時の期待利得表は表 7 で与えられ、$p = q$ とおくと、戦略 p を持つ個体が集団中を全て占めている場合の利得表が得られる。期待適応度は、次の式 (8) および (9) で表わすことができる:

表 7: タカハト混合戦略の利得表：戦略 p 対戦略 q

$q \backslash p$	タカ派 (p)	ハト派 $(1-p)$
タカ派 (q)	$\frac{1}{2}V - \frac{1}{2}C$	V
ハト派 $(1-q)$	0	$\frac{V}{2}$

$$W(p|p) = p\left\{p\left(\frac{V}{2}-\frac{C}{2}\right)+(1-p)V\right\}+(1-p)\left\{0+\frac{V}{2}(1-p)\right\} \tag{8}$$

$$W(q|p) = q\left\{p\left(\frac{V}{2}-\frac{C}{2}\right)+(1-p)V\right\}+(1-q)\left\{0+\frac{V}{2}(1-p)\right\} \tag{9}$$

p と異なる任意の q について式 $W(p|p) > W(q|p)$ が成立する時、すなわち、下記の不等式が成立する時、確率 p でタカ派行動をする個体が進化的に安定な戦略 (ESS) であるといえる。$W(p|p)$ と $W(q|p)$ の差を考えると、

$$\begin{aligned} W(p|p) - W(q|p) &= \frac{1}{2}\{-p^2C + qpC - qV + pV\} \\ &= \frac{C}{2}(p-\beta)(q-p) > 0 \end{aligned} \tag{10}$$

となる。ここで、$V/C \equiv \beta$ とおいている。この式 (10) より、次の結論が容易に得られる：

- $\beta \geq 1$ の場合 $\cdots$ 任意の p は ESS とはなり得ない。
- $\beta > 1$ の場合 $\cdots$ ESS となり得るのは $p = 1$（純粋タカ戦略）のみである。

4 包括適応度によるゲームの再構成

混合戦略を考える上で、生物の最終目的である「自分の遺伝子を次世代に残す」という事を考慮に入れ、同じ遺伝子 (ここでは、同じ戦略と同一視する) を持つ個体間では他の個体の適応度が上がれば自分の適応度も上がり、他の個体の適応度が下がれば自分の適応度も下がると考えてみよう。つまり、タカハトゲームで自分が利益を得たとしても、そのことが他個体の適応度を下げるならば、近縁度で重み付けた分だけ自分の適応度は下がる。同様に、自分が損をしても、そのことが他個体の適応度を上げるならば、近縁度で重み付けた分だけ自分の適応度は上がる。ここでは、同種の (同じ戦略を持つ) 個

表 8: 近縁度を考慮に入れた混合戦略の期待利得表：戦略 p 対戦略 p

戦略 p ＼ 戦略 p	タカ派 (p)	ハト派 $(1-p)$
タカ派 (p)	$\frac{1}{2}(V-rC)+\frac{1}{2}(-C+rV)$	$V-rC$
ハト派 $(1-p)$	rV	$\frac{1}{2}(V+rV)$

表 9: 近縁度を考慮に入れた混合戦略の期待利得表：戦略 p 対戦略 q

戦略 q ＼ 戦略 p	タカ派 (p)	ハト派 $(1-p)$
タカ派 (q)	$\frac{1}{2}V-\frac{1}{2}C$	V
ハト派 $(1-q)$	0	$\frac{V}{2}$

体間の関係の強さを近縁度とし、$r(0\leq r\leq 1)$ で表すことにする。ただし、異種 (異なる戦略を持つ) 個体間の近縁度はない (ゼロ) とする。

タカハト混合戦略 p をもつ個体が占める集団に、戦略 q をもつ変異個体が現れた時の利得表は、上記のような近縁度 r によって重み付けされた期待利得の増減分を考慮に入れれば、表 8 と表 9 のように再構成できる。よって、この時の期待利得（包括適応度）は以下のように与えられる：

$$
\begin{aligned}
W(p|p) &= p\left[\frac{p}{2}\{(V-rC)+(-C+rV)\}+(1-p)(V-rC)\right] \\
&\quad +(1-p)\left\{prV+\frac{1}{2}(1-p)(V+rV)\right\} \\
&= \frac{C}{2}\{(r-1)-2pr+\beta+r\beta\} \qquad (11) \\
W(q|p) &= q\left\{\frac{p(V-C)}{2}+(1-p)V\right\}+\frac{V}{2}(1-q)(1-p) \\
&= \frac{C}{2}\{q(\beta-p)+\beta(1-p)\} \qquad (12)
\end{aligned}
$$

これらの $W(p|p)$ と $W(q|p)$ が、それぞれ、タカハト混合戦略によるゲーム下の野生個体と変異個体の期待包括適応度を表わす。ここで、再び $V/C=\beta$ とおいた。この場合も、q をとる変異個体の存在割合は十分に小さいと考え、変異個体同士の出会いは無視できるとしている。また、戦略 q をもつ変異個体と戦略 p をもつ野生個体との間の近縁度は 0 とおいてある。

5　解析

異なる戦略を持つ変異個体が出現し得る場合、包括適応度基づくならば、どのような条件で ESS が存在して、存在できる ESS はどのような生物学的状況に対応するものかについて考察するために、変異個体のもつ $0 \le q \le 1$ なる任意の戦略 q について $W(p|p) - W(q|p) \ge 0$ を満たす p の範囲を求める。ただし、等号が成立する場合は $p = q$ に限らなければならない。我々はここで、ESS となり得る p に対して、p と異なる任意の q はより低い適応度しか実現できない場合を考えていることを思い出そう。

式 (11) と (12) より、不等式 $W(p|p) - W(q|p) \ge 0$ は、次の不等式と同値であることが容易に導かれる：

$$q(p-\beta) + p^2(r-1) + p(\beta - 2r) + r\beta \ge 0 \tag{13}$$

$\beta > 1$ の場合

常に $p - \beta < 0$ が成り立つから $q = 1$ に対して、(13) が成り立つ p の範囲を考えれば必要十分である。このとき、$0 \le r \le 1$ に対して、(13) は次のように書き換えることができる。

$$(p-1)\left(p - \frac{\beta - r}{1-r}\right) \le \frac{r(\beta-1)}{1-r} \tag{14}$$

$0 \le r \le 1$ のとき、等号を満たす 1 より小さい正根は唯一存在して、それを $\alpha(0 < \alpha < 1)$ と表わせば、任意の q について不等式 (14) を満たす p の範囲は、

$$\alpha \le p \le 1 \tag{15}$$

であることが容易に導かれる。ただし、

$$\alpha = \frac{\beta + 1 - 2r + \sqrt{(\beta-1)\{(\beta-1)+4r(1-r)\}}}{2(1-r)} \tag{16}$$

である。p の範囲 (15) は図 1 のように表わされる。図 1 において、Ω_+ が ESS となり得る p の範囲、Ω_- は ESS になり得ない p の範囲を示す。

特に $r = 0$ のとき、条件式 (14) より、$p = 1$、つまり常にタカ派行動をする個体が ESS であり、ESS になり得るのは、$p = 1$ の場合に限ることがわかる。これは、上で述べた従来のタカハトゲームの場合に対応している。ただし、図 1 に示されるように、純粋タカ戦略 ($p = 1$) は、$0 \le r < 1$ なる任意の近縁度 r について ESS となり得る。

一方、$r = 1$ の場合、条件 (13) より、$p \ge 0$ なら ESS となり得ることがわかる。すなわち、近縁度が 1 の時はどんな戦略も ESS になり得る。

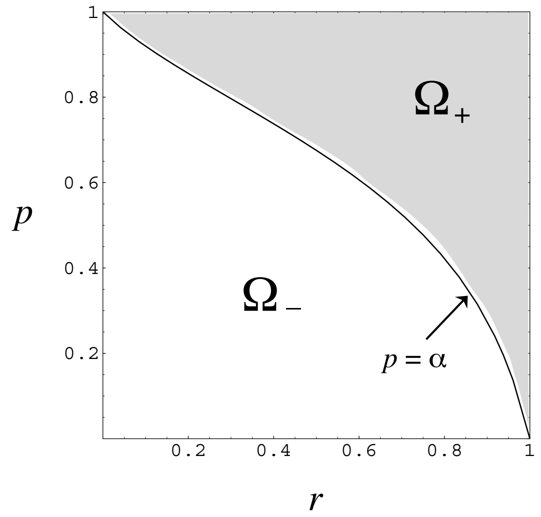

図 1: Ω_+ : *ESS* になり得る範囲, Ω_- ； ESS になり得ない範囲。 Ω_+ の境界は *ESS* とはなり得ない。$\beta = 1.3$ の時。

ところで、

$$\left.\frac{d\alpha}{dr}\right|_{r=0} = -\left.\frac{(1-\alpha)^2 + (\beta - 1)}{2(1-r)(1-\alpha) + (\beta - 1)}\right|_{r=0} < -1 \tag{17}$$

である。このことより、純粋タカ派行動 ($p = 1$) をする個体が *ESS* となり得る状況においても、ほんのわずかでも血縁度が存在し ($0 < r \ll 1$)、それをもとにした包括適応度によるゲームを考えた場合には、$p \neq 1$ であっても、$p \sim 1 - r$ の程度までの範囲の混合戦略が *ESS* となり得る。すなわち、血縁度を考慮した包括適応度によるタカハト混合戦略ゲームにおいては、*ESS* になり得る戦略 p の範囲が有意に広がると言える。

図 1 における Ω_- 領域の内部の各点の表わす戦略は、*ESS* とはなり得ないので、もしも、連続的に p もしくは r が変化して、考えている集団の状況がより適応度の高い状況に遷移するとするならば、結果として、集団は、曲線 $p = \alpha$ 上（$\Omega_\pm$ の境界上）の点の表わす状況に到達するだろう。つまり、このような遷移を考えると、Ω_+ の内包の点は、いずれも到達できる点ではなく、Ω_- の内包の点からは、曲線 $p = \alpha$ 上のいずれかの点に到達する遷移しかありえない。

$\beta \leq 1$ の場合

前者の場合と同様にして、条件 (13) を解析すれば、この場合には *ESS* となり得る p は存在しないことがわかる。つまり、変異個体がいかなる戦略を取ったとしても侵入に成功できる。