

機関番号：32682

研究種目：若手研究 (B)

研究期間：2008～2010

課題番号：20770019

研究課題名 (和文) ESS 選択において有限集団効果と空間構造効果のどちらが支配的か

研究課題名 (英文) Which of the finite population effect and the spatial structure effect is dominant in ESS selection?

研究代表者

若野 友一郎 (WAKANO YUICHIRO)

明治大学・研究・知財戦略機構・准教授

研究者番号：10376551

研究成果の概要 (和文)：協力者と非協力者からなる種々のゲームモデルについて、有限集団効果および空間構造効果を研究した。とくに、多人数プレイヤーからなる公共財ゲームを考え、「寛容なしっぺ返し戦略」の進化や、「同調伝達による協力行動の安定化」などのモデルを構築した。これらのモデルでは、ESS が複数存在することが明らかとなり、ESS 選択の結果どの戦略が選ばれるかを数理モデルで解析し、結果を学術誌にて発表した。

研究成果の概要 (英文) : The effects of finite population and the effect of spatial structure on ESS selection are studied in various mathematical models of biology and the results were published by academic journals.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,700,000	510,000	2,210,000
2009年度	800,000	240,000	1,040,000
2010年度	800,000	240,000	1,040,000
年度			
年度			
総計	3,300,000	990,000	4,290,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・環境生態(5702)

キーワード：(F)進化生態、(G)行動生態、(B)生物社会、ESS 選択、有限集団効果、空間構造効果

1. 研究開始当初の背景

ゲーム理論は、生物学や経済学を始めとした諸分野で多くの研究がなされてきた。利得が自分の行動のみならず他者の行動に依存するというゲーム理論の仮定は、非常に多くの状況にとって現実的であり、ゲーム理論はヒトから微生物に至るまで、社会を構成するすべてのものにとっての最もシンプルなモデルと言ってよいかもしれない。初期のゲーム理論において中心的役割を果たしたのが、均衡戦略の概念である。さらに進化ゲーム理論では、進化的に安定な戦略 (ESS) を探すのが基本となっている。ESS とは数学的には、

進化ダイナミクスが力学系の形で書けるととき、その局所安定な平衡点である。ひとたび ESS が実現すると、集団はその状態から抜け出さない。70年代に Maynard Smith らによって導入された ESS 解析によって、生物の社会進化の研究は大きく進んだ。申請者も、ESS 解析を用いて社会学習、協力行動、共食い多形、多数回交尾などさまざまな生物現象の研究をしてきた。しかしながら ESS 解析の限界は、多くの興味深い問題に対して、ESS が複数存在することがある点である。ESS が複数存在するとき、進化ダイナミクスは多重安定系となっており、その挙動は初期値依存性を

示す。このように複数の ESS が存在するとき、どの ESS が選択されるかは、進化ゲーム理論研究の重要なテーマとなっている。

2. 研究の目的

現実の生物集団や社会集団は、単純なゲームモデルでは表現しきれないような様々な要因を持っており、これらが ESS 選択に影響を与えると考えられる。しかし現象の本質的理解のためには、支配的な要素を抽出し、影響の小さい要素を排除することが必要であり、これこそが生物学における数理研究の意義であると考えられる。本研究では特に、個体数の有限性と、空間構造の 2 点に着目し、ESS 選択において支配的要素はどちらなのか、その理由はなぜか、を明らかとすることで、ESS 選択の問題の本質的理解を目指すのが目的である。

3. 研究の方法

説明のため、ここでは ESS が 2 つだけ存在する双安定系の状況を考え、それぞれを A および B とする。どちらも進化的に安定であるため、ESS 解析だけからでは、(進化の初期状態を仮定しない限り) どちらが進化するのかを決定することはできない。このような状況において有力な指導原理は 2 つある。

一つ目は、集団遺伝学に基づいた解析である。通常 ESS 解析では、集団における個体数は無限大を仮定するが、現実の集団サイズは有限である。また、適応度が高い個体が必ずしも繁殖に成功するとは限らず、統計的なゆらぎが常に存在している。そのため、ESS 状態に永遠に留まることはできない。2 つの ESS 間の遷移は、まず統計的ゆらぎによって引き起こされ、いったん系の状態が ESS 近傍から離れれば、あとは平衡点から離れた地点での進化ダイナミクスによって支配される。集団遺伝学では、個体数 N からなる集団が状態 A に固定している (すなわち全個体が状態 A である) ときに、一個体だけ状態 B に突然変異する場合を考える。個体数が有限なので、集団は最終的には A か B かのいずれかに固定する。もし A と B が進化的に中立ならば、突然変異個体 B が侵入して固定する確率は $1/N$ である。が計算できれば、これを $1/N$ と比較することで、自然選択によって B の侵入が促進されるか否かを決定できる。Nowak らは、2 戦略ゲームにおける固定確率を計算し、解析的な結果を得ることに成功した。さらに、個体数が非常に大きいときでも、個体数無限大の場合とは異なる振る舞いをすることを示した [1, 2]。有限集団効果は利得行列が確率的な場合などについても研究されており [3]、進化ゲーム理論研究の最先端分野の一つである。

二つ目の方法は、集団に構造を導入する手

法である。個体数無限の仮定は維持しつつも、なんらかの集団構造を入れることによって、個体の特徴づけることができる。構造の例としては、年齢構造、サイズ構造などがあるが、本提案では空間構造を考える。具体的には、状態 A にある集団と B にある集団が、空間的に別の場所に存在するとき、両者を (拡散や移動、分散などで) つないだ結果、どちらの集団が最終的に成功するかを考える。この場合も、統計的ゆらぎを考えた場合とまったく同様に、平衡点から離れた地点での進化ダイナミクスが重要な役割を果たす。モデルとしては、反応拡散方程式を用いる。このモデル方程式では、A と B のどちらの集団が成功するかは、A と B をつなぐ等速進行波がどちらに進むかを調べればよい。実はこの向きは、ある程度解析的に解くことができることが数学によって分かっている (反応項の積分) ので、その方法を用いる。

4. 研究成果

有限集団効果を考察するため、囚人のジレンマゲームで有名なしつぺ返し戦略 (TFT) を一般化した「寛容な TFT 戦略」の進化についての研究を行った。「寛容な TFT 戦略」を定義するため、まずゲームの枠組みを囚人のジレンマのような 2 人ゲームから、多人数ゲームへと拡張した。すなわち、公共財ゲームを考えた。この多人数ゲームにおける TFT を、メンバーの中の誰か一人でも裏切れば、次回は自分も裏切る戦略と定義した。さらに、「寛容な TFT 戦略」は、TFTa のように表現され、前回のゲームにおいてメンバーの中の a 人以上が協力したときは、協力し続ける戦略と定義した。 n 人ゲームの場合、通常の TFT は TFT n と表現される。また通常のように、常に裏切る戦略を ALLD、常に協力する戦略を ALLC と呼ぶ。具体的なゲームの進行例を以下に示す。

a	1	2	3	4	5	...	b	1	2	3	4	5	...
TFT	C	D	D	D	D	...	ALLC	C	C	C	C	C	...
ALLD	D	D	D	D	D	...	ALLD	D	D	D	D	D	...
c	1	2	3	4	5	...	d	1	2	3	4	5	...
TFT ₄	C	D	D	D	D	...	TFT ₂	C	C	C	C	C	...
TFT ₄	C	D	D	D	D	...	TFT ₂	C	C	C	C	C	...
TFT ₄	C	D	D	D	D	...	TFT ₂	C	C	C	C	C	...
ALLD	D	D	D	D	D	...	ALLD	D	D	D	D	D	...
ALLD	D	D	D	D	D	...	ALLD	D	D	D	D	D	...
ALLD	D	D	D	D	D	...	ALLD	D	D	D	D	D	...

上段は $n=2$ の場合。下段は $n=6$ の場合で、左は TFT₄ と ALLD の競争。右は TFT₂ と ALLD の競争。集団に協力者が 3 人以上いるため、TFT₂ は ALLD の裏切りを許す。この意味で、TFT₂ は TFT₄ よりも寛容である。この寛容さ

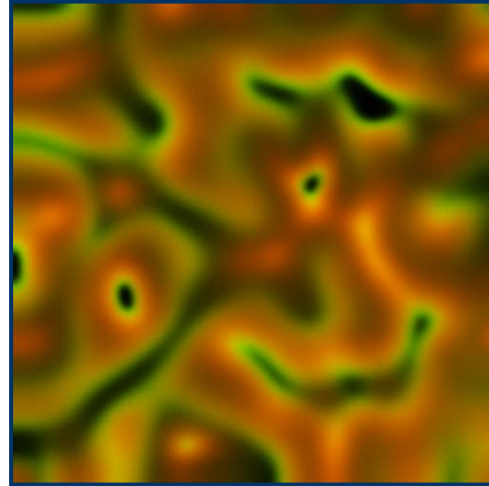
の結果として、相互協力が失われにくくなる。しかし、このような寛容な戦略が果たして進化できるかが、問題となる。

ALLD と TFT は、共に多数派だった場合に自分から手を変える動機を持たず、ESS である。しかし、ALLD 集団は全員裏切り状態、TFT 集団は全員協力状態で安定となっている。そのため、相互協力の実現においては、ALLD の状態にある集団が、いかに協力的 ESS へと移行できるかが重要となる。そこで、TFT が ALLD 集団に侵入して固定できる確率と、「寛容な TFT 戦略」が ALLD 集団に侵入して固定できる確率を比較した。その結果、ある程度の寛容さを持つ戦略のほうが、純粋な TFT 戦略よりも、ALLD 集団に侵入し、結果として相互協力を進化させる可能性が高いことを、数理的に明らかとした。この研究は、2010 年に *Theoretical Population Biology* 誌に発表した。

空間構造効果としては、同じく協力の問題を例に考察した。特に、進化ゲームにおける戦略の頻度増加を、文化伝達によるものと考え、この文化伝達に同調伝達が存在する場合を考察した。利得をそのまま適応度（残す子供の数）と考えると、いわゆるレプリケータ方程式が得られるが、文化適応度（残す文化的な意味の子供の数）は、同調の強さによっても変化するため、より複雑となる。まず、本モデルにおけるレプリケータ方程式を導いた。これは、通常のレプリケータ方程式を特殊例として含む。この方程式から、同調伝達が強い場合は、ゲームの利得行列上は ESS とならない戦略が、安定に存在しえることを示した。すなわち、ALLD も ALLC（常に協力する戦略）も、ある意味で ESS となる。このような状況で、反応拡散方程式の等速進行波の向きを解析したところ、ALLC が ALLD に侵入する等速進行波解は存在しないことを示した。一方で、興味深い例として、ALLC の代わりにスパイト戦略（コストを払って自己と他者の両者の利得を減少させる戦略：協力はコストを払って他者の利得を増加させるが、スパイト戦略はこの増加量を負の数にしたものである）を考慮すると、スパイト戦略が ALLD に侵入する等速進行波解が存在することを明らかとした。この研究は、同調伝達という文化伝達様式が、ただ単に ESS の数を増やすだけでなく、空間構造効果を通じて、ESS 選択に複雑な影響を示していることを示している。この研究は、2010 年に *Communications on Pure and Applied Analysis* 誌に受理され、現在印刷待ちである。

加えて、空間構造効果が進化におよぶ効果

の研究として、同じく協力の問題ではあるが、連続空間における公共財ゲームの研究も行った。この研究の基礎となったのは、Wakano JY, Nowak MA & Hauert C (Spatial dynamics of ecological public goods. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:7910-7914 (2009)) である。このモデルでは、次のような複雑な時空間パターンを示しながら、ALLC と ALLD が共存する。



2次元空間における、ALLC と ALLD の共存状態のスナップショット。赤は ALLD の密度、緑は ALLC の密度、黒は空き地であることを示す。極めて複雑なパターンを作りながら、時間発展する。

このように、複雑な時空ダイナミクスであるが、これがカオスであるかどうかは、数理解析が必要である。そのため、この系のリアプノフ指数の計算、フーリエモード、その他さまざまな数値計算援用数理解析を行うことにより、この時空ダイナミクスがカオスであること、さらにそのカオスは、Turing-Hopf bifurcation point から生じている可能性が高いことを示した。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計4件)

① Wakano JY & Hauert C 2011

Pattern formation and chaos in spatial ecological public goods games

Journal of Theoretical Biology 268:30-38.

査読有

② Kurokawa S, Wakano JY & Ihara Y 2010

Generous cooperators can outperform non-generous cooperators when replacing a population of defectors
Theoretical Population Biology 77:257-262.
査読有

〔学会発表〕(計4件)

①Wakano, JY

Spatial dynamics of costly spite/cooperation by conformist transmission

第5回生物数学の理論とその応用(京都大学, 2009/1/13-16)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

若野 友一郎 (WAKANO YUICHIRO)

明治大学・研究・知財戦略機構・准教授

研究者番号: 10376551