進化をプログラムする — 進化的に安定な戦略

小波秀雄

2008 年 7 月 4 日

1　ESS の概要

1.1　この原稿の目的

John Maynard-Smith が主著『進化とゲーム理論』で提唱した ESS=進化的に安定な戦略 (Evolutionary Stable Strategy) という概念は広く知られていて，生物進化にかぎらずあらゆるところでお目にかかる用語である。これは概念的にはたいへん分かりやすいので，一知半解でも使える便利な言葉であると見える。

しかし，Maynard-Smith の著書の第一章で解説されている ESS の数学的な説明は，簡単そうに見えて実に分かりにくい。短いので適当に読み流せるという意味では「分かりやすい」説明に見える人もいるのであろう。が，数式を正確にフォローしようとしていくと，重要な仮定が省略されていることに気づく。扱っているモデルの正確な定式化が述べられておらず，数式の流れからそれを見出すしかないのである。

また，話の流れが唐突に変わってしまうことも，読んでいて分かりにくい原因のひとつである。もともとこれは ESS を導入するための筋立てであるから，微分方程式の解の安定性の議論がなされるのは当然ではあるのだが，種の変遷を追う流れがいきなり，安定性の議論に行ってしまうのである。このことは，微分方程式の解の安定性の問題について少し学んだことのある人には大して問題のない展開とも思えるが，多くの読者は，ゲームの展開によって集団がどのようになっていくのかをざっと見てから解の安定性の問題を議論しないことには，ついて行きにくいであろう。

以上のようなことを踏まえて，ここでは，Maynard-Smith の著書を読み砕く形で，必要な数学的な説明を補い，かつ思考の流れからみてありうべき議論も追加して，まとまった解説を完成させておきたい。そうしておけば，この本にあるさまざまな数値的な結果も，シミュレーションのプログラムを書ける人であれば，自分で簡単に追試できるようになるはずだからである。

1.2　進化とは何か

生物が進化するという事実を遺伝学的に見ると，次のように考えることができる。

まず，交雑可能な生物集団，つまり種と呼ばれる集団の中には，いくつもの異なる遺伝形質が存在していていて，ある広がりをもった「遺伝子プール」が種によって保持されている。生物は広い意味での「環境」つまり，生態系とそれを取り巻く環境の中で生きていて，同種の他の個体や他の生物と相互に関係しながら生活している。このとき，餌などの資源をめぐる競争や協力が行われる。それによってより多くの資源を獲得した個体は，より多くの子を残すことができるであろう。このような個体は「適応度が高い」といわれる。その結果として，その個体は自分と同じ遺伝形質をもつ個体を次世代に増やすことになる。

つまり，ある生物集団の遺伝子プールの中の遺伝子の分布は，個体ごとの適応度の違いによって，変化していくことになり，適応度の高いものが大きな割合を占めるようになる。このような生物集団の形質の変遷が進化であるという立場をとることにする。

以下では，この立場に立って生物の進化をモデル化していくことを考えよう。

1.3　ハト戦略とタカ戦略

種の中での異なる形質の集団を単純に 2 つに分けて，これらが資源の獲得競争において次のようにハトとタカという名前で呼ばれる行動（戦略）をとる形質をもっているとする。このような単純化したモデルにもとづいて，変化の様子を考えるのが，Maynard-Smith が提唱したゲーム理論の進化への適用である，

1.3.1　資源獲得をめぐる行動のちがい

いま，ある生物種があって，その構成員は異なった行動をとる 2 つの集団に分かれているものとする。さらにこの生物種の個体は，資源の確保をめぐって次のように行動するものとする。

ひとつの集団 D に属する個体は，相手と会ったときに資源を共有しようとする。相手も D に属していれば，資源は共有されるが，もしも相手が自分を威嚇してきたら，資源を取ることをあきらめる。D に属する個体の戦略を「ハト戦略」と呼ぶことにする。

もうひとつの集団 H に属する個体は，相手と資源を独占しようとする。相手が D に属しているときには，威嚇してすべての資源を独占する。しかし，もしも相手も H に属していて資源を独占しようとした場合には，それと闘って資源を取ろうとする。その結果，自分でも損害をこうむることがある。H に属する個体の戦略を「タカ戦略」と呼ぶことにする。

このように資源をめぐる出会いとその後の行動を「対戦」ということにして，これらの個体

同士が対戦したときの得失を考える。

対戦の時に獲得される資源の量は V とする。すると，ハト戦略をとる個体同士の対戦においては，双方の個体は $V/2$ の資源を得ることになる。一方，タカ戦略をとる個体同士が対戦したときには，一方の個体が勝つ確率は $1/2$ であるが，同時に戦闘によって傷付くことになるので，その損失は 1 個体あたり，$C/2$ であるということにする。すると，この場合に個体が得る利益の期待値は，$(V-C)/2$ となる。

次に，ハト戦略をとる個体とタカ戦略をとる個体が対戦したときの得失を考える。ハト戦略をとる個体は資源を獲得できない，つまり獲得資源は 0 であり，一方タカ戦略をとる個体が得る資源は V となる。

1.3.2 「資源」の意味

上の議論では，個体同士の対戦による資源の獲得の大きさを考えた。この場合，資源というのは何を意味するのだろうか。それを定式化しよう。

まずこの生物種は有性生殖でなく無性生殖によって繁殖するものとする。つまり，各個体ともに自分の子を残す能力をもっている。進化の議論では，ある個体が残せる子の数は，適応度と呼ばれることに注意しよう。

ここで，ある個体が実際に残せる子どもの数は，自分が保有している資源の量によって決まるものとする。すなわち，上述の**個体同士の対戦による得失は，その個体の適応度を変化させることになる。**

1.3.3 モデルのあらまし

ここまでで一応の理論立てはそろっている。しかしこのモデルの細かい点をよく納得しておく必要がある。なぜかというと，Maynard-Smith の議論では生物学的にありそうもないような不自然な設定がなされているので，ざっと読んだだけでは誤解しやすいのである。

さて，このモデルでは，個体同士が対戦する前には，いずれの個体も同じ適応度を持っている。対戦によって，その適応度は増加したり減少したりし，その後に繁殖が行われて子を残す。子の世代もまた，最初には同じ適応度を持っているが，対戦によって適応度が変化してから繁殖する。

このモデルでは，対戦なしに子を残す個体はないことに注意しよう。必ず他の個体との対戦が行われるのである[*1]。そこで対戦の結果生じる適応度の変化（の期待値）は，どのような相手がどんな割合で存在しているかによって異なることになる。つまり，D と H の構成比と，対戦による得失を表すパラメータによって，残される子の比率が変化するのである。

[*1] このモデルの設定は不自然なものであるが，対戦なしに子を残す個体がある割合で存在するようなモデルも考えることはできる。

1.3.4　世代を超える変化を追跡する

対戦前に各個体が持っている適応度を W_0 としておこう。

また，D に属する個体の比率を p とする。当然，H に属する個体の比率は $1-p$ である。

さて，ここから 1 回の対戦を行ったとして，D, H に属する個体の適応度がどのように変化するのか，またその結果として，次の世代の集団内における D, H 個体の比率がどのようになるかを考える。1.3.1 節の議論をもとにすれば 1 回の対戦後の適応度 W_D, W_H はつぎのようになる。

$$W_D = W_0 + p \times \frac{V}{2} + (1-p) \times 0 \tag{1-a}$$

$$W_H = W_0 + p \times V + (1-p) \times \frac{V-C}{2} \tag{1-b}$$

次に D, H それぞれの占める割合が，この対戦の後に残される子の世代でどうなるかを考えよう。最初の時点では，D, H の占める割合は p, $1-p$ で，それぞれに上の適応度を掛けた値が次世代の出生数に比例するはずである。したがって，次世代での D, H の比率 p', $1-p'$ は次のようになる。

$$p' = \frac{p \times W_D}{p \times W_D + (1-p) \times W_H} \tag{2-a}$$

$$1-p' = \frac{(1-p) \times W_H}{p \times W_D + (1-p) \times W_H} \tag{2-b}$$

これらの式の右辺の分母は次の世代の総数で，分子は D, H に属する個体の数である。

以上の結果をどう使えるか，ここで考えておこう。式 (1-a), (1-b) は，D と H の現在の比率によって，固有の適応度がどう変わったかを表し，式 (2-a), (2-b) は，次の世代の D, H の比率を表している。その次の世代を考えるには，こうやって得られた p' を再び式 (1-a), (1-b) に戻してやって再度計算を繰り返せばよい。このような繰り返しをやっていけば，D と H の戦略をとる集団の消長が分かるはずである。次節ではこれを実際に計算してみることにする。

1.4　世代変化を追ってみる

前節に従って，具体的に D と H の比率が変化するようすを計算してみよう。まず必要なパラメータと変数を書き出してみると次のようになる。

W_0　：D,H の固有の適応度

V　：1 回の対戦で争われる資源量

C ：1 回の対戦によるダメージ（コスト）

p_0 ：D の初期比率

p ：D の比率

W_D ：対戦によって得られる D の適応度

W_H ：対戦によって得られる H の適応度

W_0, V, C の 3 つのパラメータはずっと固定されている。p は最初 p_0 に設定された後，W_D, W_H が変化するにつれて式 (1-a), (1-b) に従って変動していく量である。

実際にこれらのパラメータと初期値を次のように設定してみて，どのような変化が現れるのか，簡単に計算してみることにしよう。

$$W_0 = 1.0,\ C = 1.0,\ V = 1.0,\ p_0 = 0.5 \tag{3}$$

式 (1-a) 1-b から W_D, W_H を計算してみると，

$$W_D = 1.0 + 0.5 \times \frac{1.0}{2} = 1.25$$

$$W_H = 1.0 + 0.5 \times 1.0 + (1 - 0.5) \times \frac{1.0 - 1.0}{2} = 1.5$$

となり，H の適応度の方が D のそれを上回ることになる。そこで，これらを式 (2-a)(2-b) に代入して p' と $1 - p'$ を計算してみると次のようになる。

$$p' = \frac{0.5 \times 1.25}{0.5 \times 1.25 + (1 - 0.5) \times 1.5} = 0.4545...$$

$$1 - p' = 0.5454...$$

つまりこの条件では，1 回の対戦で D の比率は減少し，H の比率は高まることが分かった。この計算の過程を繰り返していけば，D と H の比率がどのように推移していくかが分かるはずである。

1.5 コンピュータシミュレーションで追う

以上のような計算は簡単なプログラムで実現することができるのでやってみることにしよう。下のリストは Ruby で書かれたこの計算のプログラムである。プログラミングの都合上，変数名を $C \rightarrow$ `cost`, $V \rightarrow$ `resrc` などと変えてある[*2]が，あとは忠実に上の式を追っている。計算結果の出力は，

[*2] Ruby では大文字で始まる名前は定数として扱われる。また，重要な変数を短い変数名にして使うことは，プログラミングに当たっては避けるべきである.

世代　D の比率　H の比率

という形で次々に標準出力に吐き出されるので，それを適当なファイルにリダイレクトして，グラフを描かせてみればよい[*3]。

```
#! /usr/local/bin/ruby
# ハトとタカのゲームのシミュレーション
W0 =    1.0   # 対戦しないときの適応度
cost =  1.0   # 対戦のコストの大きさ
resrc = 1.0   # 資源の大きさ
p0 =    0.5  # ハトの初期比率
# wD ハトの適応度の変数
# wH タカの適応度の変数
wD = W0
wH = W0
p = p0
printf("%4d %.5f %.5f\n",0,p,1-p)
for i in 1 .. 100
  wD = W0 + p * resrc / 2
  wH = W0 + p * resrc + (1-p)*(resrc - cost)/2
  p = (p * wD)/(p * wD + (1-p) * wH)
  printf("%4d %.5f %.5f\n",i,p,1-p)
end
```

図 1 がこのシミュレーションの結果である。この図を見ると，D の分布は世代を追うごとに急速に小さくなってしまうことが分かる。つまりこの条件では，D の戦略は H の戦略に対してまったく歯が立たないのである。

1.5.1　侵入可能な突然変異

それでは，ほとんど全部が D であるような集団に，わずかな数の H が出現した場合について調べてみよう。これはいわばハト戦略をとる D のみからなる集団内に，タカ戦略をとる個体が出現した状況である。これをシミュレーションで実現するには前節で出てきたパラメータのうち，p_0 だけを変えればよい。$p_0 = 0.95$ として計算した結果を図 2 に示した。

この図に見られるように，最初 5% しかいなかった H の個体は急速に増加していって，集

[*3] ここではグラフの描画に GNUPLOT を使った。

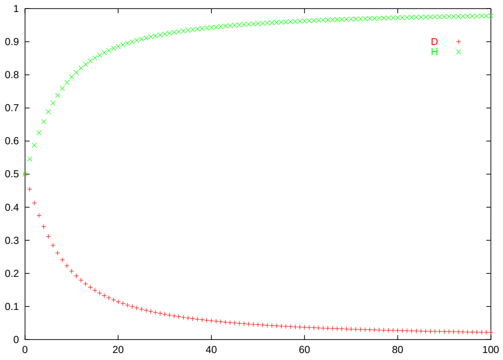

図 1　$V = 1.0$, $C = 1.0$, $p_0 = 0.5$ の時のゲームの推移

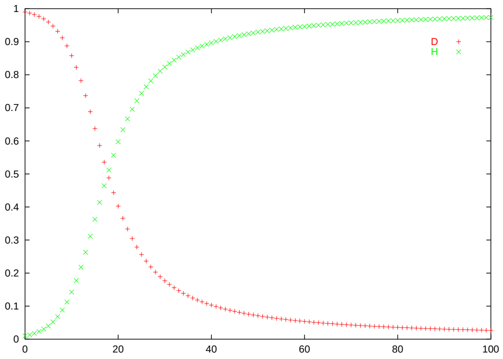

図 2　$V = 1.0$, $C = 1.0$, $p_0 = 0.95$ の時のゲームの推移

団の支配的な地位を占めるに至っている。したがって，D だけの集団に対して, 突然変異で生じた H は侵入可能であると言える。

一方, H だけの集団があったとすると，それに対する D の突然変異が侵入不可能であることは，シミュレーションの結果を待たなくても自明であろう。

1.5.2　コストの掛かる対戦

今度は対戦によって得られる資源とコストの大きさを変化させるとどうなるのかを調べてみよう。前回と同じく $p_0 = 0.95$ にしておき，$V = 1.0$ はそのままで $C = 2.0$ として実験してみよう。

今度も集団に対する H の侵入は起きているが，時間がたっても D は「絶滅」に至らず，ちょうど両者が半々になったところでつり合いが保たれる結果となった。この点について更に調べてみよう。C を変えて得られた 2 つの実験結果を下に示す。

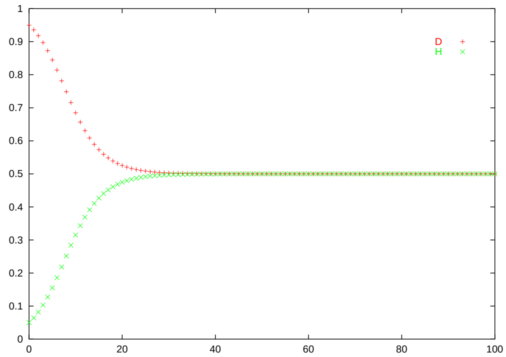

図 3　$V = 1.0,\ C = 2.0,\ p_0 = 0.95$ の時のゲームの推移

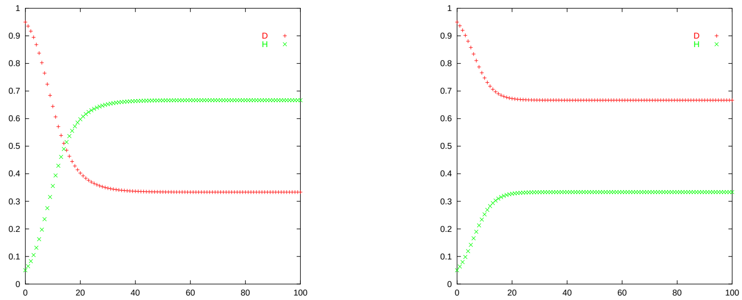

図 4　(a)$V = 1.0,\ C = 1.5$, (b)$V = 1.0,\ C = 3.0$ の時のゲームの推移

これらの結果を見ると，得られる資源に比べて対戦のコストが大きくなると，定常状態に達した時の D の比率が高くなることがわかる。つまり H 同士が対戦した時に大きく傷ついてしまって，適応度が下がってしまう状況では，タカ戦略は不利になるのである。

1.5.3　集団の安定性

コストが高くつくと 戦略 H が安定ではなくなる。その場合，D と H が最終的にある割合で均衡するような状態が達成される。この状態について考察を進めよう。ある世代の適応度 p の増加が D, H ともに等しいという条件は，式 (1-a),(1-b) の右辺の適応度増加が等しいという条件と同じである。すなわち，

$$p \times \frac{V}{2} = pV + (1-p) \times \frac{V-C}{2} \tag{4}$$

が成り立つことである。さらにこれから次の関係が得られる。

$$p = \frac{C-V}{C} \tag{5}$$

1.5.2 節のシミュレーションで出てきた結果はこの条件に合致していることが分かる。

また，このことから，D が一定の割合で生き残れる条件は，

$$C > V \tag{6}$$

であることが直ちに分かる。1.5.2 節のグラフからすぐに見てとれるように，この条件が成立して定常状態に達した後の状態に対しては，D, H いずれの個体を追加したとしても，あるいはどちらかの個体が何らかの外部的な理由で減少したとしても。定常状態に戻っていく。このような集団は**安定な状態にある集団**である。あきらかに，$C < V$ という条件の下では，H のみの集団には D が侵入できないので，この集団も安定な状態にある。

1.5.4　ESS—進化的に安定な戦略

ある戦略 I をもつ個体だけからなる集団があったとする。この集団に，他のどんな戦略をもつ個体[*4]が侵入しても，侵入に成功しないときに，I を進化的に安定な戦略 ESS(Evolutionary Stable Strategy) という。

たとえば，戦略として H をとる個体しかいない集団があったとする。もし $C < V$ であれば，ここに戦略 D をもつ個体が出現しても個体数は減少するだけであるから， H は ESS である。

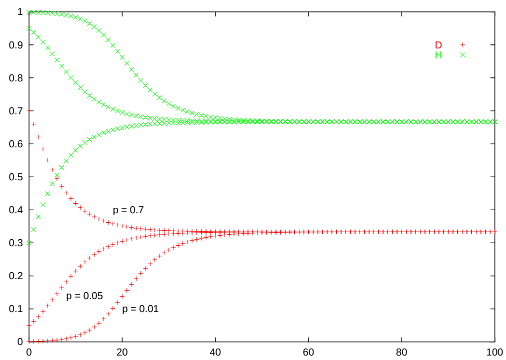

図 5　$V < C$ の条件で p_0 をいろいろにとった時のゲームの推移

一方，$C > V$ であれば H の集団の中の D の個体は式 (eq:p=fracC-VC) で与えられる比率に達するように変化していく。このようすを図 5 に示す。このとき H は ESS ではない。

さて，ここまでの議論では，$C > V$ のときには，D また H のみからなる集団は安定ではなく，D と H の個体の比率がある割合になったときに，集団の構成比は安定することを述べた。

---

*4　「他のどんな戦略」といっても，その系で想定することが可能な他の戦略なのであって，たとえば超絶的なパワーを持つ宇宙からの侵略者みたいなものを想定していいというわけではない。

つまりこのとき，D も H も ESS ではない。では，このときには ESS であるような戦略は存在しないのだろうか？そこで登場するのが混合戦略のアイディアである。

ここまで取り扱ってきたような D, H のような戦略は，個体が対戦にあたって常にとる行動がハト的，あるいはタカ的であるということを暗黙に想定してきた。このような戦略を**純粋戦略**ということにしよう。

それに対して，ある個体が確率的に複数の戦略を採用して対戦するとき，その個体の戦略を**混合戦略**という。つまり，ある個体が確率 a で戦略 D を，確率 $1-a$ で戦略 H をとるようなケースである。もしこの時に進化的に安定な状態になるのであれば，この戦略は**混合 ESS**と呼ばれる。

それでは，$C>V$ である時にある混合戦略が進化的に安定であるとしたら，それはどういうものだろうか。この問いへの答えは，定常状態における D と H の比率の議論から直観的に思いつくものである。なぜなら，D と H の混合した集団では，式 (5) より，D と H の比率が $p:1-p=C-V:V$ であるときに集団の構成比が安定することを既に見てきたが，このことはつまり，すべての構成員が $C-V:V$ の確率で戦略 D と戦略 H をランダムに採用するということであっても同じであることは明らかだからである。つまり，個々の対戦に際しては，相手が D と H の混合した集団のメンバーであって，その中からランダムに対戦相手が決まるというのと，相手が混合戦略 I を採用していて，対戦のたびに確率的に戦略を決めるというのと，区別のしようがないはずである。

しかし上の二つのケースは生物学的には大きく異なっている。異なる形質をもった個体が混ざっている (遺伝的多形) のか，同じ形質の個体がそのつど異なった戦略をとる (混合戦略)) のか，ということは全く異なった生物学的状況だからである。

2 モデルの一般化

2.1 ベクトルと行列を使った表現

数学的な取り扱いを簡単にするために，ベクトルと行列を使ってこれまでの議論を書き換えておこう。戦略の数は 2 通りとし，1, 2 と番号付けしておく。また，記述を簡略にするために,「戦略 1 をとる個体」を個体 1,「戦略 2 をとる個体」を個体 2 のように表すことにする。

まず，個体 1, 2 の適応度をそれぞれ w_1, w_2 とし，これらをまとめて縦ベクトル $\mathbf{w}$ としておく。

$$\mathbf{w}=(w_1,w_2)^T \equiv \begin{pmatrix} w_1 \\ w_2 \end{pmatrix}$$

また，対戦前の適応度は $\mathbf{w}_0$ としておく。これは個体 1, 2 で等しいことにしてあるので，ど

の成分も等しい。

同様に，個体 1, 2 の分布を p_1, p_2 とし，縦ベクトル $\mathbf{p}$ で表す。分布の性質から $p_1 + p_2 = 1$ である。

次に，ある個体が別の個体と対戦する時に獲得する資源量を，次のように行列 E で表すことにする。この行列を利得行列ということにしよう。

$$\mathrm{E} = \begin{bmatrix} e_{11} & e_{12} \\ e_{21} & e_{22} \end{bmatrix}$$

ここで e_{ij} は個体 i が個体 j と対戦した後に獲得する資源量を表す。この行列を**利得行列**と呼ぶことにする。

これらを使うと，式 (1-a)(1-b) は単に次のように表される。

$$\mathbf{w} = \mathbf{w}_0 + \mathrm{E}\mathbf{p} \tag{7}$$

従って，次の世代の個体 1, 2 の比率を表すベクトルを $\mathbf{p}'$ とすると，式 (2-a)(2-b) は

$$\mathbf{p}' = \left(\frac{p_1 w_1}{\mathbf{p} \cdot \mathbf{w}}, \frac{p_2 w_2}{\mathbf{p} \cdot \mathbf{w}} \right)^T \tag{8}$$

となる。これらは直ちに多変数の場合に拡張できる。

2.2 混合戦略の表現

$\mathrm{S}_1, \mathrm{S}_2, \mathrm{S}_3$ の 3 通りの純粋戦略がある。$\mathrm{S}_1, \mathrm{S}_2, \mathrm{S}_3$ 同士の対戦の利得行列 E は次のように表されているものとする。

$$\mathrm{E} = \begin{bmatrix} e_{11} & e_{12} & e_{13} \\ e_{21} & e_{22} & e_{23} \\ e_{31} & e_{32} & e_{33} \end{bmatrix} \tag{9}$$

ここで $e_{ij}(i = 1, 2, 3)$ は S_i をとる個体が S_j をとる個体と対戦した時の利得である。

これらの純粋戦略をある確率でランダムに採用する混合戦略 q, r があったとしよう。ここでやりたいのは，純粋戦略の利得行列から q, r の個体同士の対戦における利得行列を導くことである。

まず，q, r のベクトル表現を次のように決める。

$$\mathbf{q} = (q_1, q_2, q_3)^T \tag{10-a}$$
$$\mathbf{r} = (r_1, r_2, r_3)^T \tag{10-b}$$

さて，戦略 q をもつ個体が戦略 r をもつ個体と対戦した時の利得はどうなるだろうか。

個体 q は純粋戦略 S_1 を p_1 の確率で取る。それに対して個体 r は S_1,S_2,S_3 の戦略をそれぞれ r_1，r_2，r_3 の確率で取る。ここで A という個体 S_i の戦略をとったときに他の B という個体が S_j の戦略をとると，A の利得は e_{ij} であることから，個体 q が純粋戦略 S_1 を取った時の利得は,

$$p_1 q_1 e_{11} + p_1 q_2 e_{12} + p_1 q_3 e_{13}$$

である。同様にして，q が 戦略 S_2, S_3 を取った時の利得も足していけば，結局次の和になる。

$$\begin{aligned} & p_1 q_1 e_{11} + p_1 q_2 e_{12} + p_1 q_3 e_{13} \\ + \quad & p_2 q_1 e_{21} + p_2 q_2 e_{22} + p_2 q_3 e_{23} \\ + \quad & p_3 q_1 e_{31} + p_3 q_2 e_{32} + p_3 q_3 e_{33} \end{aligned}$$

これは次の積の形で表現できる。

$$(q_1, q_2, q_3) \begin{bmatrix} e_{11} & e_{12} & e_{13} \\ e_{21} & e_{22} & e_{23} \\ e_{31} & e_{32} & e_{33} \end{bmatrix} \begin{pmatrix} r_1 \\ r_2 \\ r_3 \end{pmatrix} = \mathbf{q}\mathrm{E}\mathbf{r} \tag{11}$$