

# 生物学特論A (分類系統学II)

## 第9回

ひっさびさにペアワークを行いますので、面識のない人とペアを組んで座ってください

1

# タカ・ハトゲーム

チキンゲームは、進化ゲーム理論の分野ではタカ・ハトゲームとしても知られている。

種の中での異なる形質の集団は2つに分けることができると考えよう。この2種の個体群が、資源の獲得競争をする事態を考える。もっともシンプルなルールでは、共有資源を分割する方法として2人のプレイヤーが、2種類の戦略から1つを選択するものとする。このとき、ハト(Dove)派とタカ(Hawk)派という名前と呼ばれる行動(戦略)をする遺伝的形質を持っているとする。このような単純化したモデルにもとづいて、個体群の変化の様子を考える。これがゲーム理論の進化生物学への応用に当たる。

2

## タカ・ハトゲーム(2)

ある生物種があって、この生物種の個体は、資源の確保をめぐる、以下のように行動するものと仮定する。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(ハト派 Dove)。相手もDに属していれば、資源は共有されることとなる。もし、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といふ戦略をとる。Dに属する個体の戦略を「ハト派戦略」と呼ぶ。

3

## タカ・ハトゲーム(3)

もうひとつの集団Hに属する個体(タカ派 Hawk)は、相手と競争(闘争)し資源を独占しようとする。タカ派(H)は闘争を好み、ハト派(D)は逃走(ダジャレじゃないよ^^;)を好む。タカ派(H)がハト派(D)に出会ったときには、タカ派は相手を威嚇し、その結果、すべての資源を独占できる。しかし、もしもタカ派(H)の相手もタカ派(H)であったならば、双方が資源を独占しようとするため、お互いに闘って資源を取りあいます。その結果、自分が傷つくことがあり得る。Hに属する個体の戦略を「タカ派戦略」と呼ぶ。

4

## タカ・ハトゲーム(4)

このように、資源をめぐる出会いとその後の行動とを、「対戦」と呼ぶ。これらの個体同士が対戦したときの得失を考えてみよう。

議論を簡潔にするために、タカ派戦略とハト派戦略とは、遺伝的に決定されていると仮定する。

5

## タカ・ハトゲーム(5)

争いに勝って手に入れられる利得を  $b$  (benefit:利得) とする。戦いに負けてこうむる怪我などの被害を  $c$  (cost:費用) とする。タカ派同士がであって争えば、お互いの期待利得は  $(b-c)/2$  になる。争いは拡大され、一方のタカが勝利し、他方は負傷する。両方のタカは同じ強さだと仮定すれば、勝利する確率は  $1/2$  である。タカがハトに出会えば、タカが勝って利得  $b$  を得るが、ハトは撤退するので利得は  $0$  である。ハト同士が出会うと、お互いが負傷することなく（平和的に解決するので）、一方が勝利するでしょう。従って平均利得は  $b/2$  となる。このようにして次の利得行列表を得る。

6

## タカ・ハトゲーム(6)

	タカ	ハト
タカ	$\frac{b-c}{2}$	$b$
ハト	$0$	$\frac{b}{2}$

7

## タカ・ハトゲーム(7)

$b < c$  のとき、すなわち、互いに争って得られる利得が、戦いの代償よりも小さければ、タカ派もハト派も有利な戦略とは言えない。すなわちナッシュ均衡ではない。群れの全員がタカ派であれば、ハト派になるのが得策である。反対に、群れの全員がハト派であれば、タカ派としてプレイする方が得策である。このように考えると、タカ派とハト派は群れの中で共存することになる。進化生物学の言葉で言い換えれば、淘汰ダイナミクスは混合集団に収束する。

8

## タカ・ハトゲーム(8)

もし、集団全ての個体がハトならば、資源は平和的に分配されることになる。しかし、そこにタカ派戦略が入り込んで来た場合、タカ派は非常に高い適応度を得ることができる。従って、タカ派が集団中に広まることとなる。逆に、タカ派ばかりの集団にハト派が進入すれば、ハト派は資源をほとんど得られない。しかし、タカ派のように傷つくことはない。そのような集団の中で、最大の適応度を持つのはハトになる。

9

## タカ・ハトゲーム(9)

すなわち、いずれの集団でも少数派が有利となり（頻度依存選択）、頻度を増大させて行く。集団が均衡状態に達したとき、この戦略のバランスを**進化的に安定な戦略 ESS (Evolutionary Stable Strategy)**であると言う。進化的に安定な戦略は、個体の成功度を最大化する。しかし、集団全体の総利得が最大化されるとは限らない。

10

## タカ・ハトゲーム(10)

このようなモデルでは、

- 1.相手の手を予測することができない
  - 2.過去に戦った特定の対戦相手の、あるいは統計的な情報を記憶していない
  - 3.争っている資源に対する要求が双方等しい（一方が満腹であったりしない）
  - 4.資源量に対する双方が持つ情報が等しい
- などが仮定されているが、実際の生物の行動に応用される時にはこれらの要素が加味される、ということが仮定される。

11

## タカ・ハトゲーム(11)

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仮定する(オスの立場で考えても、メスの立場で考えても良い)。すなわち、各個体ともに自分の子を残す能力をもっているものとする。進化の議論では、ある個体が残せる子の数のことを、適応度と呼ぶ。ここで、ある個体が実際に残せる子の数は、その個体が保有している資源の量によって定まると考えよう。つまり、上のタカ・ハトゲームにおける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相当する。

12

## タカ・ハトゲーム(12)

このようなモデルでは、個体同士が対戦する前には、どの個体も同じ適応度を持っていると仮定される。そして、対戦によって、その適応度は増加したり減少したりする。その後、繁殖が行われて、子孫を残す。子の世代でも、また、最初には同じ適応度を持っていると仮定される。そして、対戦によって適応度が変化してから繁殖するという同じ過程を繰り返す。

13

## タカ・ハトゲーム(13)

このモデルでは、対戦なしに子を残す個体はないと考える。必ず他の個体との対戦が行われるのです。そこでの対戦の結果、生じる適応度の変化は、どのような相手が、どんな割合で存在しているのかによって異なる。つまり、タカ派(H)とハト派(D)との構成比と、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ことになる。

14

## タカ・ハトゲーム(14)

対戦前に各個体を持っている適応度を  $W_0$  とする。また、ハト派(D)に属する個体の比率を  $p$  とする。そうするとタカ派(H)に属する個体の比率は  $1-p$  で表せる。ここから 1 回の対戦を行った結果、タカ派(H)とハト派(D)とに属する個体の適応度がどのように変化するかを求めてみよう。そして、その結果、次の世代の集団内の H と D との個体比率が、どのように変化するかを考える。上の議論を元に考えれば、1 回の対戦後の適応度  $W_H$ ,  $W_D$  は以下のようなになる。  $b$  は一回の対戦で得られる利益 (benefit),  $c$  は対戦で負傷する痛手(cost)である。

15

## タカ・ハトゲーム(15)

$$W_h = W_{h0} + p_h \times \frac{b-c}{2} + (1-p_h) \times b$$

$$W_d = W_{d0} + p_h \times 0 + (1-p_h) \times \frac{b}{2}$$

次に H と D とのそれぞれの占める割合が、この対戦の後で残すことができる子の世代で、どうなるかを考えよう。最初の時点では、H と D との占める割合は  $p$ ,  $1-p$  であった。それに、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 H と D との個体の比率  $p'$ ,  $1-p'$  は以下のようなになる。

16

# タカ・ハトゲーム(16)

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

上式の右辺の分母は、次の世代個体総数であり、分子は H と D とに属する個体の数である。

17

# タカ・ハトゲーム(17)

このような結果がどのような結末を迎えるのを考える。W<sub>H</sub> と W<sub>D</sub> との式により、現在の比率によって、それぞれの固有の適応度がどのように変化するかを表していると考えられる。p', 1-p' の式は、次の世代の H と D との比率を表している。さらに、その次（孫）の世代を考えるには、こうして作られた p' を、再帰的に (4)式と(5)式に戻してやって、再計算すれば良い。この操作を繰り返し行えば H と D という 2 つの戦略をとる集団の消長が分かる。

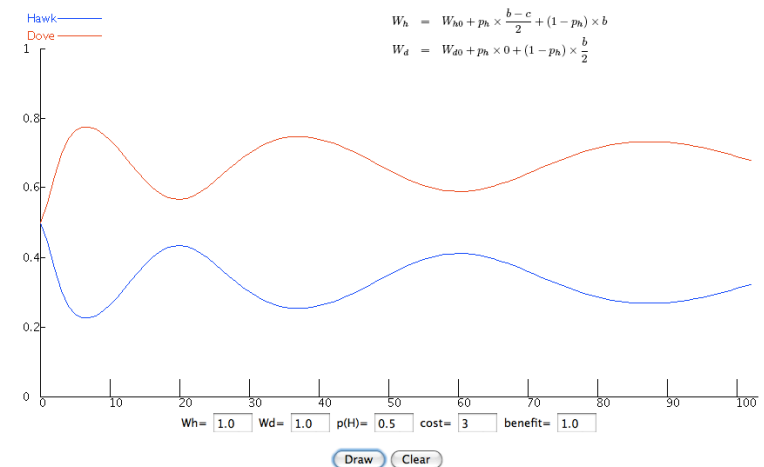
18

# 実習

配布された教材の中に、DoveHawk.class というファイルがある。このファイルをダブルクリックすることで、タカ・ハトゲームのシミュレータが起動する。パラメータを変化させて、集団内での個体比率どのように変化するかを確かめよ。

19

# パラメータを調節するとハトもタカも共存できる関係になる



20

# ペアワーク

- 自分はタカ派，それともハト派か考えよ
- 実生活における，それぞれの派閥の長所，短所を挙げよ
- どちらが最適だと考えられるか

21

## タカ・ハトゲームの安定性の解析

このような結果がどのような結末を迎えるのを考える。  $W_H$  と  $W_D$  との式により，現在の比率によって，それぞれの固有の適応度がどのように変化するかを表していると考えられる。  $p'$ ,  $1-p'$  の式は，次の世代の H と D との比率を表している。さらに，その次（孫）の世代を考えるには，こうして作られた  $p'$  を，再帰的に  $W_H$  と  $W_D$  の式に戻してやって，再計算すれば良い。この操作を繰り返し行えば H と D という 2 つの戦略をとる集団の消長が分かる。

22

## タカ・ハトゲームの安定性の解析(2)

先のシミュレーションでは，コストが高くとくとタカ派戦略は安定ではなくなる。その場合，タカ派の比率とハト派の比率が均衡するようになる。この状態を求めてみると，  $W_H$  の式の右辺の増加分と  $W_D$  の式の右辺の増加分とが等しいとにおいて，

$$p \frac{b-c}{2} + (1-p)b = (1-p) \frac{b}{2}$$

これを  $p$  について解けば，

23

## タカ・ハトゲームの安定性の解析(3)

$$p = \frac{b}{c}$$
$$(1-p) = \frac{c-b}{c}$$

を得る。上の式がタカ派の存在確率，下の式がハト派の存在確率である。このことから  $c > b$  であることがハト派の存在には不可欠であることが分かる。すなわち，ハト派が生き残るためには，闘争のコストが利得を上回っている必要があり，そのときのみ，安定解が存在することが分かる。

24

## タカ・ハトゲームの安定性の解析(3)

ある戦略 S を持つ個体だけからなる集団があったとき、この集団にどんな戦略を持つ個体が侵入しても、侵入に成功しないとき、この戦略 S を**進化的に安定な戦略**と呼んだ。例えば H だけしかいない集団で、 $c < b$  であれば、ここに突然変異で D が起こっても生き残れないことになる。従って、戦略 H は ESS である。逆に  $c > b$  であれば、H の集団の中に D が入り込む余地が出てくる。

25

## 2人ゲームの一般化

今、二つの戦略 A と B とがあって、2 人が対戦するものとする。このときの利得行列は、以下のようになる。

	戦略A	戦略B
戦略A	a	b
戦略B	c	d

26

## 2人ゲームの一般化(2)

- A と A との対戦では両者の利得は a
  - B と B との対戦では両者の利得は d
  - A と B との対戦で A の利得は b, B の利得は c
- 進化ゲームの考え方は、プレイヤー A とプレイヤー B とで構成された、ある集団を考え、利得と適応度を同一視することである。 $x_A$  を A の頻度、 $x_B$  を B の頻度とすると、A と B とに対する期待利得はそれぞれ、

$$f_A = a x_A + b x_B$$

$$f_B = c x_A + d x_B$$

27

## 2人ゲームの一般化(3)

この式では、各プレイヤーがプレイヤー A と対戦する確率は  $x_A$ 、プレイヤー B と対戦する確率は  $x_B$  で与えられると仮定する。2 つの戦略 A と B との間における頻度依存淘汰を以下のように定義する。A の頻度を  $x_A$ 、B の頻度を  $x_B$  とするとベクトル

$$\mathbf{X} = (x_A, x_B)$$

は集団の構成を表している。 $f_A(\mathbf{x})$  を A の適応度、 $f_B(\mathbf{x})$  を B の適応度とする。すると淘汰のダイナミクスは

28

## 2人ゲームの一般化(3)

$$\frac{dx_A}{dt} = x_A [f_A(\mathbf{x}) - \phi]$$

$$\frac{dx_B}{dt} = x_B [f_B(\mathbf{x}) - \phi]$$

と書くことができる。この式はレプリケーター方程式と呼ばれ、ロトカ・ヴォルテラ方程式の一般化になっている。  
ここで、

29

## 2人ゲームの一般化(4)

$$\phi = x_A f_A(\mathbf{x}) + x_B f_B(\mathbf{x})$$

は平均適合度を表している。

$$x_A + x_B = 1$$

が成り立つので、 $x_A = x$ ,  $x_B = 1 - x$  という変数  $x$  を定義して、

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x [f_A(\mathbf{x}) - x_A f_A(\mathbf{x}) - (1-x) f_B(\mathbf{x})] \\ &= x [(1-x) f_A(\mathbf{x}) - (1-x) f_B(\mathbf{x})] \\ &= x(1-x) [f_A(\mathbf{x}) - f_B(\mathbf{x})] \end{aligned}$$

30

## 2人ゲームの一般化(5)

この式から、平衡点は  $x=0$ ,  $x=1$ ,  $f_A(\mathbf{x})=f_B(\mathbf{x})$  であることが分かる。

31

## 囚人のジレンマ

囚人のジレンマ (Prisoners' Dilemma) とは、ゲーム理論や経済学において、個々の最適な選択が全体として最適な選択とはならない状況の例としてよく挙げられる問題である。非ゼロ和ゲームの代表例でもある。この問題自体はモデル的だが、実社会でもこれと似たような状況（値下げ競争、環境保護など）は頻繁に出現すると考えられる。

32



## 囚人のジレンマ(2)

囚人のジレンマとは、以下のような状況を指す。  
共同で犯罪を行った（と思われる）2人が捕まった。  
警官はこの2人の囚人に自白させる為に、彼らの牢屋を順に訪れ、自白した場合などの司法取引について次のような条件を提示する。

33

## 囚人のジレンマ(3)

- 1.もし、おまえらが2人とも黙秘したら、2人とも懲役2年だ。
- 2.だが、共犯者が黙秘していても、おまえだけが自白したら、おまえだけは刑を1年に減刑してやろう。ただし、共犯者の方は懲役15年だ。
- 3.逆に共犯者だけが自白し、おまえが黙秘したら共犯者は刑が1年になる。ただし、おまえの方は懲役15年だ。
- 4.おまえらが2人とも自白したら、2人とも懲役10年だ。

34

## 囚人のジレンマ(4)

なお、2人は双方に同じ条件が提示されている事を知っているものとする。また、囚人2人は別室に隔離されていて、2人の間で強制力のある合意を形成できないものとする。  
このとき、囚人は共犯者と協調して黙秘すべきか、それとも共犯者を裏切って自白すべきか、というのが問題で囚人のジレンマという問題である。  
2人の囚人のうちAの懲役を表にまとめると以下のようになる。

35

## 囚人のジレンマ(5)

	B協調 (黙秘)	B裏切り (自白)
A協調 (黙秘)	-2	-15
A裏切り (自白)	-1	-10

36

## 囚人のジレンマ(6)

囚人 2 人にとって、互いに裏切りあって 10 年の刑を受けるよりは、互いに協調しあって 2 年の刑を受ける方が得である。しかし囚人達が自分の利益のみを追求している限り、互いに裏切りあうという結末を迎えます。なぜなら囚人 A は以下のように考えるだろう。

37

## 囚人のジレンマ(7)

- 囚人 B が「協調」を選んだとする。このとき、もし自分 (=A) が B と協調すれば自分は懲役 2 年であるが、逆に、自分が B を裏切れば懲役は 1 年ですむ。だから B を裏切ったほうが得だ。
- 囚人 B が「裏切り」を選んだとする。このとき、もし自分が B と協調すれば自分は懲役 15 年だが、逆に自分が B を裏切れば懲役は 10 年ですむ。だから B をやはり裏切ったほうが得だ。

38

## 囚人のジレンマ(8)

以上の議論により、B が自分との協調を選んだかどうかによらず B を裏切るのが最適な戦略（支配戦略）であるから、A は B を裏切る。一方、囚人 B も同様の考えにより、囚人 A を裏切ることになる。よって A、B は互いに協調しあったほうが得であるにもかかわらず、互いに裏切りあって 10 年の刑を受けることになる。合理的な各個人が自分にとって「最適な選択」（裏切り）をすることと、全体として「最適な選択」をすることが同時に達成できないことから、ジレンマと言われる。

39

## 囚人のジレンマ(9)

なお、この場合のパレート効率的な組合せは、(2,2)、(15,1)、(1,15) の 3 点であり、(10,10) はナッシュ均衡ではあってもパレート効率的ではない。

40

## 繰り返し囚人のジレンマ

2人プレイヤーの囚人のジレンマのゲームを1回しかしない場合は、両者が「裏切り」を選択する。では、囚人のジレンマのゲームを繰り返し行った場合はどうなるだろうか。これは、囚人達がゲームの繰り返し回数を知っているかどうかによって変わってくる。

41

## 繰り返し囚人のジレンマ(2)

ゲームの繰り返し回数を囚人達が双方とも知っていた場合は、全ての回で囚人がともに「裏切り」を選択する事が分かっている。これは状況を最終回から順に帰納法的に考えてみれば分かる（後退帰納法）。

42

## 繰り返し囚人のジレンマ(3)

- 最終回のゲームの後にもうゲームをやらないので、最終回のゲームの戦略が他のゲームの戦略に影響する事はない。よって、最終回のゲームの戦略は、ゲームを一回しかやらない場合の戦略と同様であり、囚人たちはともに「裏切り」を選択する。
- 最終回のゲームでは双方とも必ず「裏切り」を選択するのだから、最終回の一回前のゲームで自分が「協調」を選択しようが「裏切り」を選択しようが、最終回のゲームには影響しない。よって、最終回の一回前のゲームにも、やはり駆け引き的要素は存在しない。このゲームでも囚人達はともに「裏切り」を選択する。
- 以下同様に考える事で、全てのゲームで囚人がともに「裏切り」を選択する事が分かる。

43

## 繰り返し囚人のジレンマ(4)

次にゲームの繰り返し回数をいずれの囚人も知らない場合を考える。1980年にロバート・アクセルロッドは、繰り返し型の囚人のジレンマで利得の多くなる戦略を調べるために、様々な分野の研究者から戦略を集めて実験を行った。実験には14種類の戦略が集まり、アクセルロッドはこれらを総当りで対戦させた。その結果、全対戦の利得の合計が最も高かったのは、「しっぺ返し戦略 (titfor tat) 」であった。「しっぺ返し戦略」とは、最初は「協調」し、以降は、前回相手の出した手をそのまま出すという戦略である。

44

## 繰り返し囚人のジレンマ(5)

アクセルロッドは、続いて 2 回目の実験を行った。この実験には、62 種類の戦略が集まった。前回の勝者が「しっぺ返し戦略」であることは伝えられていたため、集まった戦略はこれよりも高い利得を得ようと工夫されたものだった。それにもかかわらず、最大の利得を得たのは、またしても「しっぺ返し戦略」だった。

45

## 繰り返し囚人のジレンマ(6)

なお、実験の結果は、実験の具体的方法や他の戦略の種類、数にも影響されるため、「しっぺ返し戦略」が常に最強とは限らない。しかし、ある条件下では「しっぺ返し」戦略が「常に裏切り」戦略よりも有効であることを、次のように示すことができる。

46

## 繰り返し囚人のジレンマ(7)

例えば、2 人のプレイヤー  $P_a$  と  $P_b$  が「協調」か「裏切り」かの戦略を選べるとき、それぞれの利得を下表は示す。並んだ数字の左側は  $P_a$  の利得であり、右側は  $P_b$  の利得である。

	$P_B$ 協調 (黙秘)	$P_B$ 裏切り (自白)
$P_A$ 協調 (黙秘)	2, 2	0, 3
$P_A$ 裏切り (自白)	3, 0	1, 1

47

## 繰り返し囚人のジレンマ(8)

ゲームが1回きりの場合は、ナッシュ均衡は（裏切り、裏切り）のみである。しかし、ゲームを複数回行う場合は、ゲームが次回も続く確率を  $p$  とすると、利得は以下ようになる。

	しっぺ返し	常に裏切り
しっぺ返し	$\frac{2}{1-p}, \frac{2}{1-p}$	$-1 + \frac{1}{1-p}, 2 + \frac{1}{1-p}$
常に裏切り	$2 + \frac{1}{1-p}, -1 + \frac{1}{1-p}$	$\frac{1}{1-p}, \frac{1}{1-p}$

48

## 繰り返し囚人のジレンマ(9)

この場合、 $p > 0.5$ において $2 + 1/(1-p) < 2/(1-p)$ となる。すなわち、相手が「しっぺ返し」戦略をとっている時に自分が「常に裏切り」戦略を取る利得がなくなり、(しっぺ返し,しっぺ返し)がナッシュ均衡となる。

## 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、以下のよう考えることができる。

まず、交配(交尾)可能な生物集団、種と呼ばれる個体群の集団の中には、いくつもの異なる遺伝形質が存在している。ある広がりをもった「遺伝子プール」がその種によって保持されていると考える。生物は、広義の「環境」、すなわち種をとりまく生態系、つまり環境の中で生きている。同種の他の個体や、他の生物との間には、相互に複雑に関係しながら暮らしている。ここで、餌などの資源をめぐる競争や協力が行われる。

## 進化とは何か(2)

そして、それによって、より多くの資源を獲得した個体が、もっとも多くの子孫を残すことに成功するであろうと予想できる。このような個体を「適応度が高い」と言う。そして、適応度が高いことの直接の結果として、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。すなわち、ある生物集団内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、変化する。そして、この結果として、より適応度が高い個体が大きな割合を占めるようになると予想できる。このような生物集団の形質の変遷が、進化生物学者が進化と呼んでいるものである。