数理解析研究所講究録
第 1994 巻 2016 年 133-139

有限集団における社会行動の固定確率

京都大学大学院・農学研究科　黒川　瞬

Shun Kurokawa

Graduate School of Agriculture

Kyoto University

東京大学大学院・理学系研究科　井原　泰雄

Yasuo Ihara

Graduate School of Science

The University of Tokyo

1　イントロダクション

利他行動は、自分の適応度を下げて、他者の適応度を上げる行動と定義される。自然選択の観点からすると、利他行動は存在しなくなるはずである。しかし、実際には利他行動はたくさん観察され、謎であるといえる。利他行動の存在を含め、攻撃性の抑制など、生物の社会行動の中には適応進化の産物だと捉えたときに不思議なものがあり、そういった生物の進化の謎を解明するツールとして、進化ゲーム理論が用いられてきた(Maynard Smith, 1982)。進化ゲーム理論で

は、集団サイズが無限である、という仮定がおかれることが多かった(Maynard Smith, 1982)。しかし、実際の集団は有限であり、私たちが知る限り、有限集団で特筆すべき効果として、先行研究では２つの効果が指摘されている。１つ目は、相互作用の相手の適応度を下げる行動が有限集団では自分の包括適応度を上げる効果を生むことで知られる、嫌がらせ効果(Schaffer, 1988; Grafen, 1985)であり、もう一つは、遺伝的浮動の効果(Moran, 1958; Nowak *et al.*., 2004)である。

Nowak *et al.*. (2004)は、2 人ゲームの確率論的モデルを開発し、有限集団において、ある行動の出現が自然選択によって促進されるための条件を明示した。2 種類の戦略 A、B のいずれかをとる個体から構成される大きさ一定の有限集団で、個体の適応度がゲームの利得に依存することを仮定したモランモデル(Moran, 1958)に従って A、B の個体数が変動する状況を考える。このとき、1 個体の A と $N-1$ 個体の B からなる集団における A の固定確率（最終的に A のみの集団に至る確率）が、自然選択が働かない場合に期待される $1/N$ より大きくなるための条件が導かれる(Nowak *et al.*, 2004)。特に、A、B がともに伝統的な意味で進化的に安定(Maynard Smith, 1982)であるとき、大集団、弱選択の仮定の下で、この条件は $p^* < 1/3$ に一致する(1/3 則; Nowak *et al.*, 2004)。ただし、p^*は無限集団の決定論的モデルにおける不安定内部平衡点での A の頻度を表す。本講究録では、Nowak *et al.* (2004)のモデルを拡張して、n 人ゲームの確率論的モデル

を考える(Kurokawa and Ihara, 2009, 2013 参照)。

2 モデル

大きさ N の集団から n 個体を無作為に非復元抽出してグループを形成し、その中でゲームが行われる状況を考えよう。2 つの戦略 A、B があり、各々の個体が得る利得は、それ自身の戦略と、他の $n-1$ 個体の戦略に依存する。ある個体が $n-j$ 個体の A、および $j-1$ 個体の B と同じグループにいるとき、この個体の、自身が A である場合と B である場合の利得を、それぞれ a_j、b_j とする(table 1)。A と B の期待利得は、それぞれ

$$F_i = \sum_{k=1}^{n} \frac{\binom{i-1}{n-k}\binom{N-i}{k-1}}{\binom{N-1}{n-1}} a_k \quad , \qquad (1)$$

$$G_i = \sum_{k=1}^{n} \frac{\binom{i}{n-k}\binom{N-i-1}{k-1}}{\binom{N-1}{n-1}} b_k \quad , \qquad (2)$$

と書き表せる。ここで、i は、集団における A の個体数を表す $(0 \le i \le N)$。$\binom{s}{t}$ は、$s \ge t$ のときは二項係数であり、$s < t$ のときは 0 と定義する。また、A、B の適応度をそれぞれ、$f_i = 1 - w + wF_i$ 、 $g_i = 1 - w + wG_i$ と定義する。ただし、w はゲームの利得の適応度への貢献の強さを示す定数である。集団の力学は、適応度が

頻度依存する場合のモラン過程として定式化される。すなわち、各タイムステップにおいて、適応度に比例した確率で無作為に選ばれた 1 個体が繁殖し、等確率(1/*N*)で選ばれた 1 個体が死亡する(Moran, 1958)。この過程には 2 つの吸収状態、$i = 0$、$i = N$ が存在する。$i = 1$ にある集団が最終的に $i = N$ になる確率、すなわち A の固定確率は

$$\rho_A = 1/(1 + \sum_{k=1}^{N-1} \prod_{i=1}^{k} \frac{g_i}{f_i}) \qquad (3)$$

である(Moran, 1958)。以下では、弱選択($0 < w << 1$)を仮定する。一般的な *n* 人ゲームにおいて、A の固定確率は近似的に、

$$\rho_A \approx \frac{1}{N} \frac{1}{1 - \frac{(PN-Q)w}{n(n+1)}} \qquad (4)$$

と書き表せる。ここで、*P*、 *Q* はそれぞれ、

$$P = \sum_{k=1}^{n} k(a_k - b_k)$$

$$Q = -n^2 b_n + \sum_{k=1}^{n-1} k b_k + \sum_{k=1}^{n} (n + 1 - k) a_k$$

である。

また、(4)は、以下のように書き換えられる(Kurokawa *et al.*, 2010; Deng *et al.*, 2012)。

$$\rho_A \approx \frac{1}{N} \frac{1}{1 - \frac{[(N-n)P + (n+1)R]w}{n(n+1)}} \qquad (5)$$

ここで

$$R = \sum_{k=1}^{n-1} k(a_{k+1} - b_k)$$

である。

また、(4)は、以下のようにも書き換えられる(Kurokawa and Ihara, 2013)。

$$\rho_A \approx \frac{1}{N}\frac{1}{1-\frac{(N-1)Sw}{n(n+1)}} \qquad (6)$$

ここで

$$S = \sum_{k=1}^{n} k\alpha_k$$

$$\alpha_k = (a_k - b_k) - \frac{1}{N-1}[(n-k)(a_k - a_{k+1}) + (k-1)(b_{k-1} - b_k)] \qquad (7)$$

である。

以上で固定確率を 3 通りの方法で書き表したが、$n = 2$ を代入するといずれも、Nowak *et al.* (2004)で得られた固定確率の式に帰着する。また、集団サイズが十分に大きいとき、

$$\sum_{k=1}^{n} ka_k < \sum_{k=1}^{n} kb_k$$

ならば、$\rho_A < 1/N$ が成り立つことが分かる。これが、戦略 B ばかりの集団に戦略 A が 1 個体侵入したときに、取って代わる確率が中立の場合を下回る条件である。このとき、戦略 B は戦略 A の突然変異の出現に対して確率的に進化的に安定であるといえる。

3 結論

本講究録では、n 人ゲームにおける固定確率を記述した。式(5)は、$N = n$ の場合に、a_1(グループが A だけで構成されているときの A の利得)と b_n(グループが B だけで構成されているときの B の利得)が進化の帰結に影響を与えないことを読み取る上では有用であるし、式(6)は、(7)の第 2 項が、負の数$(-1/(N-1))$に、相互作用の相手の適応度に対する効果を乗じたものであることから、嫌がらせ効果を読み取る上では有用であろう。私たちは、n 人ゲームにおける固定確率には更にまた別の有意義な記述方法があり、それを発見することを願っている。

Table 1. The payoff matrix of the general n-player game with two strategies (A and B)

Strategy of the focal individual	Number of A individuals among the $n-1$ opponents					
	$n-1$	$n-2$	$n-3$	...	1	0
A	a_1	a_2	a_3	...	a_{n-1}	a_n
B	b_1	b_2	b_3	...	b_{n-1}	b_n

参考文献

Deng, K., Li, Z., Kurokawa, S., and Chu, T., 2012. Rare but severe concerted punishment that favors cooperation. Theoretical Population Biology 81, 284-291.

Grafen, A. 1985. A geometric view of relatedness. Oxford Survey in Evolutionary Biology 2, 28-89.

Kurokawa, S., and Ihara, Y., 2009. Emergence of cooperation in public goods games. Proceedings of the Royal Society B 276, 1379-1384.

Kurokawa, S., Wakano, J. Y., and Ihara, Y., 2010. Generous cooperators can outperform non-generous cooperators when replacing a population of defectors. Theoretical Population Biology 77, 257-262.

Kurokawa, S., and Ihara, Y., 2013. Evolution of social behavior in finite populations: A payoff transformation in general n-player games and its implications. Theoretical Population Biology 84, 1-8.

Maynard Smith, J. 1982. Evolution and the Theory of Games. Cambridge University Press, Cambridge.

Moran, P. A. P. 1958. Random processes in genetics. Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society 54, 60-71.

Nowak, M. A., Sasaki, A., Taylor, C., and Fudenberg, D. 2004. Emergence of cooperation and evolutionary stability in finite populations. Nature 428, 646-650.

Schaffer, M. E. 1988. Evolutionarily stable strategies for a finite population and a variable contest size. Journal of Theoretical Biology 132, 469-478.