

進化生態学（第6講）

今日の話題：進化的に安定な戦略と軍拡競争

1. 儀式的な闘争

同種動物間の闘争は、普通、儀式的であって、双方ともに相手にひどい怪我を負わせることはない。かつてこれは種の保存のためであると考えられてきたが、これは自然選択の考えに反する。自然選択の理論によると、進化すべき形質（戦略）は種全体の生存を高める戦略ではなく、種内のその個体の生存・繁殖を高める戦略だからだ。では、どうして儀式的な闘争が適応戦略になり得たのだろうか？ John Maynard-Smithはこの問題をゲーム理論を用いて説明することを思いついた。

2. 進化とゲーム理論

これまでに扱ってきた最適戦略の問題では、それぞれの個体が他個体とは無関係に最適戦略を決めている。しかし、餌や交尾相手の取り合いでは同種他個体がどのような行動をとっているかに依存して最適な行動は変わるであろう。例えば、囲碁や将棋、ジャンケンのように相手のあるゲームでは、最適な戦略は相手の戦略に依存する。このような状況をゲームとよぶ。

ゲーム的状况ではある個体の適応度（利得）は、自分の戦略と相手の戦略の両方によって決まる（じゃんけんのように）。自分が戦略 X をとり相手が戦略 Y をとっているときの個体の適応度を $E(X, Y)$ と表すことにしよう。

自分の適応度	相手の戦略	
	a	b
自分の戦略	A	8 6
	B	5 9

上の図の状況では「自分の適応度」が「自分の戦略（A/B）」と「相手の戦略（a/b）」に依存する一つの例が書かれている。相手の戦略が a のときは自分は A の戦略をとった方が有利だが、相手の戦略が b のときは B の戦略をとった方が有利である。このような状況ではどの戦略が進化すると予測されるだろう？

Maynard-Smith は進化の結果、「進化的に安定な戦略 (Evolutionarily Stable Strategy: ESS)」に行き着くはずだと考えた。自然選択による進化とは、これまでとは異なる有利な戦略を持つ個体が突然変異によって生じ、それが集団中に広まることである。ある戦略 A をとっている個体の集まりがあつて、別の戦略 X をとる少数 (割合 p) の個体が現れたとしよう。このとき戦略 A、X をとる個体の適応度の期待値は：

$$[A \text{ の適応度}] = p \times E(A, X) + (1 - p) \times E(A, A) \quad (1a)$$

$$[X \text{ の適応度}] = p \times E(X, X) + (1 - p) \times E(X, A) \quad (1b)$$

ここで p が十分に小さいときに、[A の適応度]が[X の適応度]よりも大きければ A は集団中でその数をのばすことができず、戦略 A は将来にわたって安泰であろう。このような戦略を ESS とよぶのである。したがって、戦略 A が ESS になる条件は以下のいずれかを満たすことである：

$$(\text{条件 1}) \quad E(A, A) > E(X, A) \quad (2a)$$

$$(\text{条件 2}) \quad E(A, A) = E(X, A) \quad \text{かつ} \quad E(A, X) > E(A, A) \quad (2b)$$

p が十分に小さいとき X と出会うことはほとんどない。したがって、適応度のほとんどは多数派である A と出会ったときにどんな利得を得られるかで決まる。それを表したのが条件 1 である。A と出会ったときの利得が同じであるなら、少数派の X とであったときの利得が問題になってくる。それを表したのが条件 2 である。

3. 儀式的な闘争とタカハトゲーム

儀式的な闘争を説明するために Maynard-Smith は次のようなゲームを考えた。ここに餌を巡ってあらかう 2 匹の生き物がいる。相手にどのような態度で臨むべきか？ Maynard-Smith が考えた 2 つの戦略は「タカ戦略」と「ハト戦略」である。タカ戦略は相手がタカだろうとハトだろうとおかまいなしに攻撃する。その結果、相手がハトならば餌をまるごと手に入れることができる。相手がタカならば激しい闘争に発展し、その結果餌を手に入れる確率が $1/2$ 、怪我をして餌も手に入れられない確率が $1/2$ とする。ハト戦略は平和的に振る舞う。相手がハトならば餌を半分ずつで分け合う。相手が

タカなら餌をあきらめて、逃げるので怪我はしない。これら4通りの利得を前の例に習って次のように表そう：

$$\text{タカの利得} : E(\text{タカ}, \text{ハト}), E(\text{タカ}, \text{タカ}) \quad (3a)$$

$$\text{ハトの利得} : E(\text{ハト}, \text{ハト}), E(\text{ハト}, \text{タカ}) \quad (3b)$$

3-1. 餌の価値が闘争のコストよりも高い場合

餌の価値が F 、闘争による怪我のコストが $-I$ で表され、 $F > I$ が成り立つとしよう。それぞれの利得は以下のように表される：

$$E(\text{タカ}, \text{ハト}) = F \quad (4a)$$

$$E(\text{タカ}, \text{タカ}) = (F/2) - (I/2) \quad (4b)$$

$$E(\text{ハト}, \text{ハト}) = F/2 \quad (4c)$$

$$E(\text{ハト}, \text{タカ}) = 0 \quad (4d)$$

ハト戦略は ESS だろうか？ $E(\text{ハト}, \text{ハト}) > E(\text{タカ}, \text{ハト})$ は成り立たないので、ESS ではないことがわかる。では、タカ戦略は ESS か？ $E(\text{タカ}, \text{タカ}) > E(\text{ハト}, \text{タカ})$ が成り立つので、この条件下ではタカ戦略は ESS であることがわかる。つまり一旦この集団中にタカ戦略が広がったらハト戦略はこの集団に侵入することができない。

3-2. 餌の価値が闘争のコストよりも低い場合

餌の価値が F 、闘争による怪我のコストが $-I$ で表され、 $F < I$ が成り立つとしよう。このとき、それぞれの利得は上と同じように(4a)～(4d)によって表される。 $E(\text{タカ}, \text{タカ}) > E(\text{ハト}, \text{タカ})$ は成り立たないので、タカ戦略は ESS ではないことがわかる。では、ハト戦略が ESS なのだろうか？ $E(\text{ハト}, \text{ハト}) > E(\text{タカ}, \text{ハト})$ が成り立たないのでタカ戦略も ESS ではないことがわかる。すなわち、この条件ではタカ戦略もハト戦略も進化的に安定ではないのである。では、いったい何がおこるのだろうか？ Maynard-Smith はこの問題を解決するために混合戦略というものを考えた。

混合戦略とはある確率である一方の戦略をとるような戦略のことである。上の状況では、確率 $[F/I]$ でタカ戦略をとり、確率 $[1 - (F/I)]$ でハト戦略をとる混合戦略が ESS

となっている（レジュメ最後の添付資料を参照）。このことは、餌（あるいは別の資源）の価値が闘争のコストよりも低い場合には、戦いを挑まれたら戦わずに逃げるハト戦略が混合戦略の一環として ESS になりうることを示している。言い換えれば、闘争がオオゴトになるような「強い生物」でこそ儀式的闘争が進化するのである。

4. 軍拡競走

それぞれのプレイヤーが自分の利益を追求するゲームでは、みんなが他のプレイヤーよりも有利にたとうとした結果、結局のところ誰も得をしない状況が発生する。これを軍事増強の競争になぞらえて軍拡競走とよぶ。ツバキシギゾウムシの長い口吻、シカの仲間のもつ極端に大きな角や、クジャクの派手で大きな飾り羽根はこの軍拡競争的進化によって説明できるかもしれない。

4-1. オークションゲーム

ここに100円がある。どうしたらこれを100円以上で売ることができるだろうか？ゲーム理論を利用してアイデアを出してみよう。

あなたのアイデア

4-2. 軍拡競走の意味すること

自然選択は最大の適応度を得ることができるような形質を選抜する（合理的なものが生き残る）プロセスである。しかし、これは自然選択が強く長い間かかることによってその種の平均の「子供の数」や「生存率」が増加することを意味しない。それどころか自然選択の結果平均的な適応度は低下してしまう可能性がある。「合理的な選択の結果、不都合なことが起きる」こともあるのだ。

■ 添付資料：ESS となる混合戦略の導出

ある混合戦略 (p) が ESS になる条件は、他の混合戦略 (q) が侵入できないこと。すなわち：

(条件 1)

$$E(\text{混合 } p, \text{ 混合 } p) > E(\text{混合 } q, \text{ 混合 } p) \quad (5a)$$

(条件 2)

$$E(\text{混合 } p, \text{ 混合 } p) = E(\text{混合 } q, \text{ 混合 } p) \quad \text{かつ} \quad E(\text{混合 } p, \text{ 混合 } q) > E(\text{混合 } q, \text{ 混合 } q) \quad (5b)$$

のいずれかが成り立つことである。ここで、 $E(\text{混合 } p, \text{ 混合 } p)$ 、 $E(\text{混合 } q, \text{ 混合 } p)$ は以下のように書ける：

$$E(\text{混合 } p, \text{ 混合 } p) = p^2 E(\text{タカ}, \text{タカ}) + [p(1-p)/2] E(\text{ハト}, \text{タカ}) + [p(1-p)/2] E(\text{タカ}, \text{ハト}) + (1-p)(1-p) E(\text{ハト}, \text{ハト}) \quad (6a)$$

$$E(\text{混合 } q, \text{ 混合 } p) = pq E(\text{タカ}, \text{タカ}) + [p(1-q)/2] E(\text{ハト}, \text{タカ}) + [q(1-p)/2] E(\text{タカ}, \text{ハト}) + (1-p)(1-q) E(\text{ハト}, \text{ハト}) \quad (6b)$$

式 5a、5b から求められる、混合戦略 p が ESS となる必要条件 ($E(\text{混合 } p, \text{ 混合 } p) \geq E(\text{混合 } q, \text{ 混合 } p)$) から：

$$\begin{aligned} & E(\text{混合 } p, \text{ 混合 } p) - E(\text{混合 } q, \text{ 混合 } p) \\ &= p(p-q) E(\text{タカ}, \text{タカ}) - p(p-q) E(\text{ハト}, \text{タカ}) + (1-p)(p-q) E(\text{タカ}, \text{ハト}) - (1-p)(p-q) E(\text{ハト}, \text{ハト}) \\ &= (p-q) \{ [p E(\text{タカ}, \text{タカ}) + (1-p) E(\text{タカ}, \text{ハト})] - [p E(\text{ハト}, \text{タカ}) + (1-p) E(\text{ハト}, \text{ハト})] \} \\ &= (p-q) [(混合戦略 p 集団における純粋タカ戦略の利得) - (混合戦略 p 集団における純粋ハト戦略の利得)] \\ &\geq 0 \end{aligned} \quad (7)$$

すなわち、混合戦略 p が ESS であるためには q が p よりも大きくても小さくてもこれが成り立っている必要がある。このことから混合戦略 p が ESS のときには、純粋ハト戦略と純粋タカ戦略の利得が同じになっていないといけない(必要条件)ことがわかる。したがって、

$$p E(\text{タカ}, \text{タカ}) + (1-p) E(\text{タカ}, \text{ハト}) = p E(\text{ハト}, \text{タカ}) + (1-p) E(\text{ハト}, \text{ハト})$$

$$\rightarrow p \{(F/2) - (I/2)\} + (1-p) F = (1-p) (F/2) \quad (8)$$

から、ESS 候補の混合戦略は $p = F/I$ となる。このとき

$$E(\text{混合 } p, \text{ 混合 } p) - E(\text{混合 } q, \text{ 混合 } p) = 0 \quad (9)$$

が成り立っている。また、

$$E(\text{混合 } p, \text{ 混合 } q) - E(\text{混合 } q, \text{ 混合 } q)$$

$$= (q-p) [(混合戦略 q 集団における純粋タカ戦略の利得) - (混合戦略 q 集団における純粋ハト戦略の利得)] \quad (10)$$

だが、(1) $q < p$ の場合には(混合戦略 q 集団における純粋タカ戦略の利得) が (混合戦略 q 集団における純粋ハト戦略の利得)よりも小さくなり、(2) $q > p$ の場合には(混合戦略 q 集団における純粋タカ戦略の利得) が (混合戦略 q 集団における純粋ハト戦略の利得)よりも大きくなることより、

$$E(\text{混合 } p, \text{ 混合 } q) > E(\text{混合 } q, \text{ 混合 } q) \quad (11)$$

がなりたつ。式 9 と式 11 から条件 2 がなりたち、混合戦略 $p = F/I$ は確かに ESS であるといえる。

以上