

有限集団における進化ゲーム理論の発展

大槻 久^{1,2}

(受付 2012年1月4日; 改訂 4月9日; 採択 4月9日)

要 旨

従来の進化ゲーム理論では無限集団が想定され、決定論的な動学が用いられることがほとんどだった。Nowak et al. (2004)の研究をきっかけとして、近年有限集団における進化ゲーム理論が急速に発展を遂げつつある。そこでは遺伝的浮動が本質的な役割を果たし、戦略の固定確率が進化的有利度の指標となる。確率性を含んだ動学を用いることで、従来の理論ではできなかった予測を立てることが可能になった。例えば、複数のESS(進化的に安定な戦略)が存在する場合に、有限集団の進化ゲーム理論を用いればどのESSが最も実現しやすいかを理論的に予測することができるようになった。

本稿ではNowak et al. (2004)による基本モデルを紹介し、その様々な拡張について紹介する。

キーワード：進化ゲーム, 有限集団, 固定確率, ESS, 1/3-法則。

1. はじめに

1.1 進化ゲーム理論とは

進化ゲーム理論とは、ゲーム理論に動学を導入してそのゲームの最終的な帰結を探る方法論である。この手法は初めに進化生物学で導入され(Maynard-Smith and Price, 1973)、後に経済学などの諸分野で取り入れられた。

最も簡単な場合、進化ゲーム理論では無限に大きな集団を仮定し、各戦略をとるプレイヤーの頻度の時間的変化を議論する。無限集団を仮定することでモデルの持つ確率性を無視することができるので、そのダイナミクスは決定論的となり、しばしば微分方程式や差分方程式で記述される。最も有名な進化ゲームダイナミクスはレプリケーター方程式(Taylor and Jonker, 1978)であろう。 n 個の純粋戦略からなるゲームにおいて、第 i 戦略が第 j 戦略とゲームをして得られる利得を m_{ij} とおくとき、第 i 戦略の頻度 x_i の時間変化を表すレプリケーター方程式は

$$(1.1) \quad \frac{dx_i}{dt} = x_i \{ (M\mathbf{x})_i - \mathbf{x} \cdot M\mathbf{x} \}$$

である(Hofbauer and Sigmund, 1998)。ただし $M = (m_{ij})$ はゲームの利得行列であり、 \mathbf{x} は各戦略頻度を並べた n 次元列ベクトル、下添字の i は列ベクトルの第 i 成分、記号 \cdot は内積を表す。

無限集団の仮定は計算を簡単にする一方で、特有の困難をも引き起こす。例えば複数の安定平衡点が存在する場合、どの平衡点に到達するかは初期値に強く依存し、一般的な結論を導く妨げとなる。一つの解決方法はモデルに確率性(もしくはエラー)を導入することである。経済学ではこの方法は確率進化と呼ばれKandori et al. (1993)やYoung (1993)により精力的に研究

¹ 総合研究大学院大学 先導科学研究科：〒240-0193 神奈川県三浦郡葉山町(湘南国際村)

² 科学技術振興機構さきがけ：〒332-0012 埼玉県川口市本町 4-1-8

された。これらの紹介は別の文献に譲るとして、本稿では理論生物学分野で確率性を入れた進化ゲーム、特に有限集団における理論が近年どのように発展してきたかを紹介したい。

1.2 有限集団と固定確率

数理集団遺伝学の黎明期である1920–30年代にかけて、Fisher, Haldane, Wrightは集団遺伝学の古典的数理理論を作り上げた。彼らが無限集団のみならず有限集団をも研究の対象としていたことは特筆に値する。これらの理論を発展させるとともに、分子進化においては集団の有限性こそが本質的な役割を果たすことを発見したのは木村資生である。“Survival of the luckiest”は彼の研究内容を象徴する標語である。

有限集団における進化の基本的な量は、ある野生型が占める集団に、それと異なる変異型が1個体侵入した場合に、最終的に集団全体が変異型で占められる確率であり、固定確率と呼ばれる。大きさが N の集団における中立な変異型の固定確率は $1/N$ で与えられるので、固定確率がこの値より大きいか小さいかは、ある戦略が固定において有利か不利かを表す一つの指標となる。

2. Nowak et al. モデル

近年の有限集団進化ゲーム理論の発展の端緒となったのは、Nowak et al. (2004)による研究である。彼らのモデルを紹介しよう。

集団サイズが N (一定)である完全混合集団を考え、2戦略AとBからなる次のゲームを考える。

$$(2.1) \quad M = \begin{matrix} & \begin{matrix} A & B \end{matrix} \\ \begin{matrix} A \\ B \end{matrix} & \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \end{matrix}$$

ここで利得行列の各成分は行プレイヤーの利得を表す。各個人は戦略AとBのいずれかをとるものとし、Aをとる個体の数を i とおく。以降、 i がどのように変化するかを考えよう。

更新規則を以下のように仮定する。

- (1) 各個体は自分以外の $N-1$ 個体と等しくゲームを行う。その平均利得を個人の利得とする。
- (2) 利得は「(適応度) = $1 + w(\text{利得})$ 」の公式で個人の(相対)適応度に変換される(原論文では定数部分は $(1-w)$ であるが、 w が十分小さいときは1と殆ど変わらないので、以降も定数部分は1とする)。ここで w はゲームの適応度への貢献を表すパラメータで、 $0 < w \ll 1$ とする。
- (3) 集団から適応度に比例した確率で1個体選ばれて、同一の戦略を持つ子を生む。集団サイズを一定に保つ為、親世代の誰か(それは子を生んだ親と一致するかもしれない)がランダムに死亡する。これは集団遺伝学のMoran過程に対応している。

A戦略家の数が i である時のA戦略家、B戦略家の利得はそれぞれ

$$(2.2) \quad F_i = \frac{a(i-1) + b(N-i)}{N-1}, \quad G_i = \frac{ci + d(N-i-1)}{N-1}$$

であるから、彼らの適応度は $f_i = 1 + wF_i$ および $g_i = 1 + wG_i$ である。出生と死亡によって i の値が1だけ増加/減少する確率はそれぞれ

$$(2.3) \quad P_i^+ = \frac{if_i}{if_i + (N-i)g_i} \frac{N-i}{N}, \quad P_i^- = \frac{(N-i)g_i}{if_i + (N-i)g_i} \frac{i}{N},$$

であり、残りの確率 $1 - P_i^+ - P_i^-$ で i の値は変化しない。

ここで注目すべきは、状態 $i=0$ や $i=N$ に一旦到達すると、ずっとその状態に留まるという性質である。これは遺伝に関する仮定の当然の帰結であり、したがって十分長い時間待てば、戦略 A は消失するか固定するかのいずれかの運命を辿る。

状態が高々 ± 1 しか変化しない確率過程は「出生死亡過程」と呼ばれ、状態 $i=0, N$ はその「吸収壁」と言われる。吸収壁を持つ出生死亡過程の一般論から、戦略 B の野生型からなる集団に戦略 A を持つ変異型が k 個体侵入した時の固定確率 ρ_k は次式で与えられる。

$$(2.4) \quad \rho_k = \frac{\sum_{j=0}^{k-1} \prod_{i=1}^j \frac{P_i^-}{P_i^+}}{\sum_{j=0}^{N-1} \prod_{i=1}^j \frac{P_i^-}{P_i^+}}$$

ただし以降で $\prod_{i=1}^0 \cdot = 1$ および $\sum_{i=1}^0 \cdot = 0$ と定義する。

いま式 (2.3) より $P_i^-/P_i^+ = g_i/f_i = (1 + wG_i)/(1 + wF_i)$ であり、さらに $Nw \ll 1$ の条件下で

$$(2.5) \quad \begin{aligned} \sum_{j=0}^{k-1} \prod_{i=1}^j \frac{1 + wG_i}{1 + wF_i} &\approx \sum_{j=0}^{k-1} \prod_{i=1}^j [1 + w(G_i - F_i)] \\ &\approx \sum_{j=0}^{k-1} \left[1 + w \sum_{i=1}^j (G_i - F_i) \right] = k + w \sum_{j=0}^{k-1} \sum_{i=1}^j (G_i - F_i) \end{aligned}$$

であるので、式 (2.4) から

$$(2.6) \quad \rho_k \approx \frac{k + w \sum_{j=0}^{k-1} \sum_{i=1}^j (G_i - F_i)}{N + w \sum_{j=0}^{N-1} \sum_{i=1}^j (G_i - F_i)} \approx \frac{k}{N} \left[1 + w \frac{N - k}{N - 1} \frac{u(N + k) + 3v}{3} \right]$$

を得る。ただし $2u = a - b - c + d, 2v = -a + Nb - (N - 1)d$ とおいた。特に $k=1$ の時は

$$(2.7) \quad \rho_1 \approx \frac{1}{N} \left[1 + \frac{w}{6} (\alpha N - \beta) \right]$$

となる。ただし $\alpha = a + 2b - c - 2d, \beta = 2a + b + c - 4d$ とおいた。

式 (2.7) より N が大きい時に固定確率 ρ_1 が中立時の値 $1/N$ を上回る条件は $\alpha > 0$ 、すなわち

$$(2.8) \quad a + 2b > c + 2d$$

であることが分かる。

式 (2.8) の両辺を 3 で割れば、左辺と右辺はそれぞれ戦略 A が集団の $1/3$ を占める無限集団における A 戦略家および B 戦略家の期待利得に対応するので、「有限集団で戦略 A が固定において有利」であることと「無限集団において頻度 $x_A = 1/3$ の時に戦略 A が有利」であることは同値になる。この興味深い結果は「 $1/3$ -法則」と呼ばれる。

この結果は特にゲームに複数の均衡点が存在する時に威力を発揮する。例えば次の協調ゲーム

$$(2.9) \quad M = \begin{matrix} & \begin{matrix} A & B \end{matrix} \\ \begin{matrix} A \\ B \end{matrix} & \begin{pmatrix} k & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \end{matrix} \quad (k > 1)$$

を考えてみよう。戦略 A および B はいずれも均衡点であるので、戦略 B で占められる無限集団に戦略 A は侵入できない。しかし全員が戦略 A をとればより高い利得 $k > 1$ を得ることができるという意味で、戦略 A は戦略 B より効率的である。

前述の1/3-法則を用いると、 $\rho_1 > 1/N$ である条件は $k > 2$ と求められる。すなわち戦略Aの効率がある程度高ければ、変異型の侵入を通じて全員Bの状態から全員Aの状態へ $1/N$ より高い確率で遷移することが可能である。

3. 様々な拡張と発展

Nowak et al. モデルは様々な方向に拡張された。本章ではそれらについて概観したい。

3.1 更新規則

Nowak et al. モデルでは各期に1個体が死亡し1個体が出生するMoran過程が考えられた。それに対しImhof and Nowak (2006)はそのWright-Fisher過程版を考察した。この新しいモデルでは、各期に全個体が死亡し新しく N 個体が出生する。彼らは $Nw \ll 1$ のもので、 $\rho_1 > 1/N$ となる条件が

$$(3.1) \quad (a + 2b - c - 2d)(N - 2)^2 + (a + 6b - 4c - 3d)(N - 2) + 4(b - c) > 0$$

であることを発見した。式(3.1)は N が大きい時に式(2.8)に一致するので、やはり1/3-法則が成り立つことを意味する。Lessard and Ladret (2007)はさらに一般の更新規則で1/3-法則が成り立つことを確かめた。

適応度に比例した確率で出生が起こるという仮定は遺伝子進化では妥当かもしれないが、文化進化モデルにおいては非現実的かもしれない。なぜなら文化進化で出生の役割を果たすのは模倣であるが、各個体の利得に応じた確率で戦略を模倣するためには、事前に全個体の利得の値を把握しておかねばならないからだ。

そこで、ランダムに選ばれた1個体が、模倣相手を集団からランダムに1個体(自分自身でもよい)を選び、自己と相手の利得を比較して、その差に応じて実際に戦略を模倣するか否かを決定するモデルが考えられる。これをペア比較(pairwise comparison)過程と呼ぶ。最もよく使われる意思決定の関数は、相手の利得が自己のそれを ΔP だけ上回っていた場合に確率

$$(3.2) \quad \frac{1}{2} + \frac{w}{2} \frac{\Delta P}{(\Delta P)_{\max}} \quad (0 < w < 1)$$

で相手の戦略を模倣するというものである(Traulsen et al., 2005)。ただし $(\Delta P)_{\max}$ は理論上起こり得る利得差の最大値を表す。このモデルでも $Nw \ll 1$ の場合に固定確率の値が解析的に求められており、それは式(2.6)の w を $[2/(\Delta P)_{\max}]w$ で置き換えたものである(Traulsen et al., 2005)。

3.2 強選択

上記のモデルで解析的に固定確率を求められるのは $Nw \ll 1$ の場合のみだった。この困難を解消するために、ペア比較過程の意思決定関数として特に

$$(3.3) \quad \frac{1}{1 + e^{-w\Delta P}} \quad (w > 0)$$

を用いることが提案されている(Traulsen et al., 2006)。式(3.3)は量子力学のFermi分布関数の形をしているので、式(3.3)を採用したモデルはFermi過程と呼ばれる(Traulsen and Hauert, 2009)。Fermi過程では選択の強さ w はしばしば記号 β で書かれ逆温度(inverse temperature)と呼ばれる。

Fermi過程では、

$$(3.4) \quad P_i^+ = \frac{N-i}{N} \frac{i}{N} \frac{1}{1 + e^{-w(F_i - G_i)}}, \quad P_i^- = \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \frac{1}{1 + e^{-w(G_i - F_i)}}$$

であり、それらの比が $P_i^-/P_i^+ = e^{-w(F_i-G_i)}$ と非常に簡単になるため、

$$(3.5) \quad \rho_k = \frac{\sum_{j=0}^{k-1} \prod_{i=1}^j e^{-w(F_i-G_i)}}{\sum_{j=0}^{N-1} \prod_{i=1}^j e^{-w(F_i-G_i)}} = \frac{\sum_{j=0}^{k-1} e^{-\frac{w}{N-1} \{j(j+1)u+2jv\}}}{\sum_{j=0}^{N-1} e^{-\frac{w}{N-1} \{j(j+1)u+2jv\}}}$$

と計算できる。分子や分母の和を積分で近似することで最終的に

$$(3.6) \quad \rho_k \approx \frac{\operatorname{erf}(\xi_k) - \operatorname{erf}(\xi_0)}{\operatorname{erf}(\xi_N) - \operatorname{erf}(\xi_0)}$$

なる表示を得る (Traulsen et al., 2006). ただし $\operatorname{erf}(\cdot)$ は誤差関数 $\operatorname{erf}(x) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^x e^{-y^2} dy$ であり, ξ は $\xi_k = \sqrt{\frac{w}{(N-1)u}}(ku+v)$ で定義される量である. $u < 0$ の時 ξ は虚数であるが, $\operatorname{erf}(ix) = -i \cdot \operatorname{erfi}(x) = -i \cdot \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^x e^{y^2} dy$ を用いればよい. ここで $\operatorname{erfi}(\cdot)$ は虚数誤差関数である. また $u = 0$ の時は

$$(3.7) \quad \rho_k \approx \frac{e^{-2wvk/(N-1)} - 1}{e^{-2wvN/(N-1)} - 1}$$

である.

$N \gg 1$ および $Nw \ll 1$ の極限においては, 式 (3.6) および式 (3.7) は式 (2.6) に完全に一致する. これは w が小さい時に $P_i^-/P_i^+ = e^{-w(F_i-G_i)} \approx 1 + w(G_i - F_i)$ が成り立つからである.

3.3 固定時間

吸収壁が $i=0, N$ に存在するため, 戦略 A は固定 ($i=N$) か消失 ($i=0$) かのいずれかの運命を辿る. ここでは固定や消失までの待ち時間について考えてみよう.

戦略 A の個体数が k である時の, 固定もしくは消失までの待ち時間の期待値 t_k は次の式を満たす.

$$(3.8) \quad \begin{cases} t_k = 1 + P_k^+ t_{k+1} + (1 - P_k^+ - P_k^-) t_k + P_k^- t_{k-1} & (k=1, \dots, N-1) \\ t_k = 0 & (k=0, N) \end{cases}$$

また戦略 A が固定するという条件下での待ち時間の期待値 t'_k は次の式を満たす (Antal and Scheuring, 2006).

$$(3.9) \quad \begin{cases} \rho_k t'_k = \rho_{k+1} P_k^+ (t'_{k+1} + 1) + \rho_k (1 - P_k^+ - P_k^-) (t'_k + 1) + \rho_{k-1} P_k^- (t'_{k-1} + 1) \\ t'_N = 0 \end{cases} \quad (k=1, \dots, N-1)$$

ただしここで ρ は固定確率である. Traulsen et al. (2007) は Fermi 過程に関してこれらの解を解析的に導いた.

Antal and Scheuring (2006) は Nowak et al. モデルにおいて利得の値そのものが適応度になる場合, すなわち $f_i = F_i, g_i = G_i$ である強選択モデルを考えた. 適応度は負になれないので, 以下では利得行列 (2.1) の各成分は常に正であると仮定する. 彼らは戦略 A をとる変異型 1 個体が侵入した場合の, 条件付き固定時間 t'_1 について, 次のような結果を得た.

- (1) A と B が完全に中立な時 ($a - c = b - d = 0$), $t'_1 = N(N-1) \sim N^2$ である.
- (2) $a - c$ と $b - d$ のいずれか一方のみが 0 の時, $t'_1 \sim N^{3/2}$ である.
- (3) 符号が $(a - c, b - d) = (+, +), (+, -), (-, -)$ の時, $t'_1 \sim N \ln N$ である.
- (4) 符号が $(a - c, b - d) = (-, +)$ の時, $t'_1 \sim e^{\gamma N} (\gamma > 0)$ である.

(4)はレプリケーター方程式 (1.1)において内部に安定平衡点 $(x_A^*, x_B^*) = (\frac{b-d}{(c-a)+(b-d)}, \frac{c-a}{(c-a)+(b-d)})$ が存在する場合に対応する. この時, 固定までにかかる時間は N とともに指数的に増大する.

3.4 ESS_N

有限集団での戦略の進化的安定性はどのように定義したら良いだろうか? 例えば2戦略ゲーム(2.1)において, 戦略Bの安定性を考えてみよう.

Nowak et al. (2004)は, 変異型Aが1個体侵入してきた時の固定確率に関する条件

$$\text{「戦略Aの固定確率 } \rho_1 < 1/N \text{」}$$

と適応度に関する条件

$$\text{「戦略Aの利得} < \text{戦略Bの利得: } F_1 < G_1 \text{」}$$

が安定性の基本的な要件であると考え, このような安定性を ESS_N と名付けた. すなわち戦略Bが行列ゲーム(2.1)において ESS_N であるとは,

$$(3.10) \quad \begin{cases} (N-2)a + (2N-1)b < (N+1)c + (2N-4)d & \text{(式(2.7)より)} \\ (N-1)b < c + (N-2)d \end{cases}$$

が同時に成り立つことを言う.

3.5 混合戦略

Nowak et al. モデルでは純粋戦略AとBの競争が議論されたが, 競争する2戦略は元のゲーム M の異なる混合戦略 $p = (p, 1-p)'$ と $q = (q, 1-q)'$ かもしれない. ただしベクトルの各成分はそれぞれ戦略AとBを用いる確率を表す. また記号'は行列の転置を表す.

確率は区間 $[0, 1]$ の実数を取り得るので, 連続的な進化で最終的にどの混合戦略 p^* に行き着くかに興味がある. 以降は簡単のため内点の戦略のみを考えよう. Wild and Taylor (2004)は「 p^* の近傍の他のどんな混合戦略 q がどんな初期頻度で侵入してきても, q の固定確率が中立時のそれを真に下回る」時に p^* は固定確率の意味で良い安定性を持つと考えた.

k 個体の変異型 q が, 野生型 p^* の集団に侵入した初期状態を考える. q の固定確率は式(2.4)から計算できる. ただし, 変異型 q が i 個体存在する時の q と p^* の利得はそれぞれ

$$(3.11) \quad F_i = \frac{[q \cdot Mq](i-1) + [q \cdot Mp^*](N-i)}{N-1}, \quad G_i = \frac{[p^* \cdot Mq]i + [p^* \cdot Mp^*](N-i-1)}{N-1}$$

で与えられることに注意する.

上の Wild and Taylor (2004)の定義によれば, p^* が固定確率(FP; Fixation Probability)の意味で安定であるとは, 条件

$$\text{「} p^* \text{の近傍の全ての } q \neq p^* \text{ に対し, } \rho_k < k/N \text{」}$$

が全ての $k=1, \dots, N-1$ について成り立つことを指す. 解析の結果, p^* の候補は

$$(3.12) \quad p^* = \frac{d-b-\frac{b-c}{N-2}}{a-b-c+d}$$

が唯一であり, $0 < p^* < 1$ かつ $a-b-c+d < 0$ ならば Wild and Taylor (2004)の安定条件を満たす内点解であることが分かる. この p^* は条件

$$\text{「} p^* \text{の近傍の全ての } q \neq p^* \text{ に対し, } F_k < G_k \text{」}$$

も全ての $k=1, \dots, N-1$ に対して満たしているので, 通常の適応度(RF; Reproductive Fitness)の意味でも安定である.

3.6 突然変異

ここまでは、変異型の侵入を初期状態とし、変異型の固定もしくは消失を最終状態とする確率過程を考えてきた。ここからはもう少し長い時間スケールで考え、突然変異が度々起こるような状況を考えてみよう。この場合、遺伝的浮動と自然選択に加えて第三の力である突然変異が進化ダイナミクスに明示的に現れ、この三者のバランスが進化的帰結を決定する。

そのために Nowak et al. モデルを少し改変する。子の出生に際して、確率 $1 - \mu$ で親と同じ戦略を持つ子が生まれるが、確率 $\mu (> 0)$ で親と異なる戦略を持つ子が生まれるものとする。

この新しいモデルでは全個体が同じ戦略をとっていても、突然変異によって新たな戦略が生まれ出されるので、状態 $i=0, N$ はもはやこの確率過程の吸収壁ではなくなる。代わって、長時間平均でどちらの戦略が集団中により多く存在するかに興味を持たれる。

戦略 A を取る個体の数 i は $0, \dots, N$ のいずれかの値を取り得るが、突然変異確率が非常に小さい場合は、ほとんどの時間で i は 0 か N のどちらかである。これは短い時間スケールで A, B いずれかの戦略の固定が起こり、その固定の状態をしばらく経て初めて、長い時間スケールで突然変異が起こるとみなせるからである。自然選択がなく $w=0$ (中立) であるとき、変異型 1 個体が固定するまでの条件付き平均待ち時間は $t'_1 = N(N-1) \approx N^2$ (3.3 節参照) であり、一方で突然変異が起こる時間スケールは μ^{-1} であるので、以降では $N^2 \ll \mu^{-1}$ 、すなわち $\mu \ll N^{-2}$ なる突然変異率を考える。Sigmund et al. (2011) はこの極限を断熱極限 (adiabatic limit) と呼んだ。

断熱極限では固定状態間の遷移のみを考えれば十分である。戦略 B が固定している状態 (これを「状態 B」と呼ぶことにする) から戦略 A が固定している状態 (これを「状態 A」と呼ぶ) へ遷移するには、

- (1) 状態 B に突然変異で戦略 A を取る変異型が 1 個体現れる。
- (2) 戦略 A が固定する。

の二つが起これば良い。前者の確率を $\mu_{B \rightarrow A}$ と書き、後者の確率を $\rho_{B \rightarrow A}$ と書くと、この遷移のレートはその積 $\mu_{B \rightarrow A} \rho_{B \rightarrow A}$ である。同様に、反対方向のレートは $\mu_{A \rightarrow B} \rho_{A \rightarrow B}$ である。したがって、長時間平均で見た時に状態 A もしくは状態 B に滞在している頻度 (定常分布) π_A, π_B は次の釣り合いの式を満たす。

$$(3.13) \quad \pi_B \cdot \mu_{B \rightarrow A} \rho_{B \rightarrow A} = \pi_A \cdot \mu_{A \rightarrow B} \rho_{A \rightarrow B}$$

単純化のため $\mu_{B \rightarrow A} = \mu_{A \rightarrow B}$ の場合を考えると、 $\pi_A / \pi_B = \rho_{B \rightarrow A} / \rho_{A \rightarrow B}$ を得る。

前述の Nowak et al. モデルでは $\rho_{B \rightarrow A}$ は式 (2.7) で表され、また $\rho_{A \rightarrow B}$ は式 (2.7) 中の (a, b, c, d) を (d, c, b, a) で置き換えたものとして得られるから、 $Nw \ll 1$ の場合において最終的に

$$(3.14) \quad \frac{\pi_A}{\pi_B} \approx 1 + \frac{w}{2} [(N-2)a + Nb - Nc - (N-2)d]$$

を得る。したがって状態 A のほうが状態 B より滞在時間が長い条件は $(N-2)a + Nb > Nc + (N-2)d$ である。Fermi 過程においてはこの結果が非常に小さい μ のみならず、任意の大きさの突然変異率 μ に対して成り立つことが知られている (Antal et al., 2009a)。大きい突然変異率を考えることは遺伝子進化では不自然ではあるが、文化進化の文脈では探索 (exploration) に相当するので重要である (Traulsen et al., 2009)。

3.7 n 戦略ゲーム

2 戦略ゲームの n 戦略ゲームへの拡張を考える。具体的には、次の一般的な n 戦略ゲームを

考える.

$$(3.15) \quad M = k \begin{matrix} & 1 & \cdots & \ell & \cdots & n \\ \begin{matrix} 1 \\ \vdots \\ k \\ \vdots \\ n \end{matrix} & \begin{pmatrix} a_{11} & \cdots & a_{1\ell} & \cdots & a_{1n} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{k1} & \cdots & a_{k\ell} & \cdots & a_{kn} \\ \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & \cdots & a_{n\ell} & \cdots & a_{nn} \end{pmatrix} \end{matrix}$$

突然変異率についても次のように拡張をする. すなわち戦略 i を取る個体が戦略 j の子を生む確率を $\mu_{i \rightarrow j}$ とおく. ここで規格化条件はすべての i に対して $\sum_{j=1}^n \mu_{i \rightarrow j} = 1$ である.

最も簡単なモデルでは単独の突然変異パラメータ μ を考え, 確率 $1 - \mu$ で子は親の戦略を引き継ぎ, 確率 μ で子は n 戦略のうちからランダムに選んだ 1 戦略を採用すると仮定する. すなわち

$$(3.16) \quad \mu_{i \rightarrow j} = \begin{cases} 1 - \mu + \frac{\mu}{n} & \text{if } i = j \\ \frac{\mu}{n} & \text{if } i \neq j \end{cases}$$

である. 以降ではこのような突然変異を考えよう.

まず $\mu \ll N^{-2}$ なる断熱極限を考える. 状態空間は n 種類の戦略のいずれかが固定している状態, すなわち状態 1 から状態 n の n 通りとして良い. 状態 i から状態 j への遷移のレートは $\mu_{i \rightarrow j} \rho_{i \rightarrow j}$ で与えられるから, 単位時間あたりに状態 i に入ってくる確率流と状態 i から出て行く確率流の釣り合いの式から

$$(3.17) \quad \sum_{j=1}^n \pi_j \mu_{j \rightarrow i} \rho_{j \rightarrow i} = \sum_{j=1}^n \pi_i \mu_{i \rightarrow j} \rho_{i \rightarrow j}$$

を得る. したがって, 全ての固定確率 $\rho_{i \rightarrow j}$ を求めることで, 長時間平均頻度 π_i を求めることができる.

次に, 小さいとは限らない一般の突然変異率 μ について考察する. この場合, 複数の戦略が共存する状態も無視できない頻度で起こり得る. N 人の完全混合集団が n 戦略ゲームをプレイする時, それぞれの戦略を何人が採用しているかを規定すれば集団の状態は定まる. すなわち考察する確率過程の状態空間は整数 N の n 分割の全体, $S = \{s = (N_1, \dots, N_n) \mid \sum_{i=1}^n N_i = N, N_i \geq 0 (\forall i)\}$ であり, その総状態数は $\binom{N+n-1}{n-1}$ で与えられる.

長時間平均で見たとき, S の各状態がどの頻度で起こるかを知ることができれば最善であるが, 実際に計算することは難しい. 代わって, 戦略 i の長時間平均頻度, すなわち各状態 s で戦略 i の頻度 $x_i = N_i/N$ を計算し, それに状態 s が現れる頻度 $P(s)$ で重みをつけて平均をとった量

$$(3.18) \quad \langle x_i \rangle \equiv \sum_{s \in S} (x_i \text{ at state } s) \cdot P(s)$$

を考えることにする.

Antal et al. (2009b) は $N \gg 1$ および $Nw \ll 1$ の下で, 摂動法を用いて次の結果を得た.

定理 1. (Antal et al. (2009b))

$$\begin{aligned} \langle x_i \rangle &> \frac{1}{n} \iff L_i + NuH_i > 0 \\ \langle x_i \rangle &> \langle x_j \rangle \iff L_i + NuH_i > L_j + NuH_j \end{aligned}$$

ただし、 L_i や H_i は次で定義される量である。

$$(3.19) \quad \begin{aligned} L_i &= \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n (a_{ii} + a_{ik} - a_{ki} - a_{kk}) \\ H_i &= \frac{1}{n^2} \sum_{k=1}^n \sum_{\ell=1}^n (a_{i\ell} - a_{k\ell}) \end{aligned}$$

定理 1 は以下のようにまとめられる。まず、突然変異率が小さいとき ($Nu \ll 1$) には L_i の大きさが戦略の有利度を決定する。

$$(3.20) \quad L_i \propto \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \left(\frac{a_{ii} + a_{ik}}{2} - \frac{a_{ki} + a_{kk}}{2} \right)$$

の括弧の中は「戦略 i と戦略 k が 1:1 の頻度で共存している際の、戦略 i と戦略 k の利得差」であるので、このような 1:1 共存状態で強い戦略が、長時間平均で高い頻度で現れる。

反対に突然変異率が大きいとき ($Nu \gg 1$) には H_i の大きさが戦略の有利度を決定する。

$$(3.21) \quad H_i = \frac{1}{n} \sum_{\ell=1}^n a_{i\ell} - \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \left(\frac{1}{n} \sum_{\ell=1}^n a_{k\ell} \right)$$

の右辺第一項は全戦略が頻度 $1/n$ で共存している時の戦略 i の利得、右辺第二項はその時の集団の平均利得であるから、全戦略が $1/n$ で共存する状態で強い戦略が、長時間平均で高い頻度で現れる。

3.8 n 人ゲーム

先ほどとは逆に、戦略の数は 2 だが一つのゲームをプレイする人数が n 人であるようなゲームを考えよう。例えば協力、非協力の 2 戦略からなる n 人公共財ゲームなどはその例にあたる。

自分以外の $n-1$ 人のうち $n-i$ 人が戦略 A を、 $i-1$ 人が戦略 B をとっている時の、戦略 A および戦略 B の利得を a_i, b_i とおく。利得は表 1 にまとめられる。

Kurokawa and Ihara (2009) は $Nw \ll 1$ のもとで、1 個体の変異型 A の固定確率 ρ_1 が

$$(3.22) \quad \rho_1 \approx \frac{1}{N} \left[1 + \frac{w}{n(n+1)} (\alpha N - \beta) \right]$$

であることを導いた。ただし $\alpha = \sum_{k=1}^n k(a_k - b_k)$, $\beta = \sum_{k=1}^n (n+1-k)a_k + \sum_{k=1}^{n-1} kb_k - n^2 b_n$ である。2 人ゲームで $(a_1, a_2, b_1, b_2) = (a, b, c, d)$ とおけばこれは式 (2.7) の一般化となっている。

3.9 倍数体

戦略の遺伝様式が複雑になった場合、1/3-法則はどのような変更を受けるだろうか。Hashimoto and Aihara (2009) は倍数体遺伝を考えた。

2 戦略ゲームの戦略を決定する遺伝子座を考え、その対立遺伝子を A, B とする。ホモ接合 AA である個体は純粋戦略 A を、BB である個体は純粋戦略 B をとるが、ヘテロ接合 AB であ

表 1. n 人ゲームの利得表.

	自分以外の A 戦略の人数				
	$n-1$	$n-2$	\dots	1	0
戦略 A の利得	a_1	a_2	\dots	a_{n-1}	a_n
戦略 B の利得	b_1	b_2	\dots	b_{n-1}	b_n

る個体は戦略 A と B を $(p, 1-p)$ の確率でとる混合戦略を採用するものとする。ゲームの利得に応じた確率で 2 個体の親が選ばれ(両親は同一個体になることもあり得る), メンデル遺伝に従い子の遺伝子型が決定する。子の出生に伴いランダムに選ばれた 1 個体が死亡する。固定確率としては, 全員が BB の集団に, 突然変異で遺伝子型 AB を持つ個体が侵入した時に, 最終的に集団が遺伝子型 AA に固定する確率 ρ_1 を考える。

$a > c$ かつ $b < d$ なる 2 人ゲーム (2.1) を考え, レプリケーター方程式の不安定内部平衡点の位置を $(x_A^*, x_B^*) = \left(\frac{d-b}{(a-c)+(d-b)}, \frac{a-c}{(a-c)+(d-b)} \right)$ とおく。 $N \gg 1$ および $Nw \ll 1$ の仮定のもとで, 固定確率 ρ_1 が中立時の値 $1/2N$ を上回る条件は次のようにまとめられる。

- (1) $p=0$, すなわち A が劣性の時, $\rho_1 > \frac{1}{2N} \iff x_A^* < \frac{3}{10}$ である。したがって『3/10-法則』が成り立つ。
- (2) $p=1$, すなわち A が優性の時, $\rho_1 > \frac{1}{2N} \iff x_A^* < \frac{2}{5}$ である。したがって『2/5-法則』が成り立つ。
- (3) $p=1/2$, すなわち A の効果が加法的な時, $\rho_1 > \frac{1}{2N} \iff x_A^* < \frac{1}{3}$ である。したがって『1/3-法則』が成り立つ。

4. おわりに

本稿では Nowak et al. (2004) モデルを中心に, 有限集団の進化ゲーム理論について解説した。紙面の都合上, 具体的なゲームに関する応用を述べることはできなかった。例えば協力行動の進化モデルについては Imhof et al. (2005) や Hauert et al. (2007), Traulsen and Hauert (2009), Sigmund et al. (2010) などを参照して頂きたい。

謝 辞

本稿を執筆するにあたり, 数式の詳細まで目を通して誤記を指摘し有益なコメントを下さった査読者の方に心から感謝申し上げます。

参 考 文 献

- Antal, T. and Scheuring, I. (2006). Fixation of strategies for an evolutionary game in finite populations, *Bulletin of Mathematical Biology*, **68**, 1923–1944.
- Antal, T., Nowak, M. A. and Traulsen, A. (2009a). Strategy abundance in 2×2 games for arbitrary mutation rates, *Journal of Theoretical Biology*, **257**, 340–344.
- Antal, T., Traulsen, A., Ohtsuki, H., Tarnita, C. E. and Nowak, M. A. (2009b). Mutation-selection equilibrium in games with multiple strategies, *Journal of Theoretical Biology*, **258**, 614–622.
- Hashimoto, K. and Aihara, K. (2009). Fixation probabilities in evolutionary game dynamics with a two-strategy game in finite diploid populations, *Journal of Theoretical Biology*, **258**, 637–645.
- Hauert, C., Traulsen, A., Brandt, H., Nowak, M. A. and Sigmund, K. (2007). Via freedom to coercion: The emergence of costly punishment, *Science*, **316**, 1905–1907.
- Hofbauer, J. and Sigmund, K. (1998). *Evolutionary Games and Population Dynamics*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Imhof, L. A. and Nowak, M. A. (2006). Evolutionary game dynamics in a Wright-Fisher process, *Journal of Mathematical Biology*, **52**, 667–681.
- Imhof, L. A., Fudenberg, D. and Nowak, M. A. (2005). Evolutionary cycles of cooperation and defec-

- tion, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 10797–10800.
- Kandori, M., Mailath, G. and Rob, R. (1993). Learning, mutation, and long run equilibria in games, *Econometrica*, **61**, 29–56.
- Kurokawa, S. and Ihara, Y. (2009). Emergence of cooperation in public goods games, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 1379–1384.
- Lessard, S. and Ladret, V. (2007). The probability of fixation of a single mutant in an exchangeable selection model, *Journal of Mathematical Biology*, **54**, 721–744.
- Maynard-Smith, J. and Price, G. R. (1973). The logic of animal conflict, *Nature*, **246**, 15–18.
- Nowak, M. A., Sasaki, A., Taylor, C. and Fudenberg, D. (2004). Emergence of cooperation and evolutionary stability in finite populations, *Nature*, **428**, 646–650.
- Sigmund, K., De Silva, H., Traulsen, A. and Hauert, C. (2010). Social learning promotes institutions for governing the commons, *Nature*, **466**, 861–863.
- Sigmund, K., Hauert, C., Traulsen, A. and De Silva, H. (2011). Social control and the social contract: The emergence of sanctioning systems for collective action, *Dynamic Games and Applications*, **1**, 149–171.
- Taylor, P. D. and Jonker, L. (1978). Evolutionary stable strategies and game dynamics, *Mathematical Biosciences*, **40**, 145–156.
- Traulsen, A. and Hauert, C. (2009). Stochastic evolutionary game dynamics, *Reviews of nonlinear dynamics and complexity Vol. II* (eds. H. G. Schuster), 25–62, Wiley-VCH, Weinheim.
- Traulsen, A., Claussen, J. C. and Hauert, C. (2005). Coevolutionary dynamics: From finite to infinite populations, *Physical Review Letters*, **95**, 238701.
- Traulsen, A., Nowak, M. A. and Pacheco, J. M. (2006). Stochastic dynamics of invasion and fixation, *Physical Review E*, **74**, 011909.
- Traulsen, A., Pacheco, J. M. and Nowak, M. A. (2007). Pairwise comparison and selection temperature in evolutionary game dynamics, *Journal of Theoretical Biology*, **246**, 522–529.
- Traulsen, A., Hauert, C., De Silva, H., Nowak, M. A. and Sigmund, K. (2009). Exploration dynamics in evolutionary games, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 709–712.
- Wild, G. and Taylor, P. D. (2004). Fitness and evolutionary stability in game theoretic models of finite populations, *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **271**, 2345–2349.
- Young, P. (1993). The evolution of conventions, *Econometrica*, **61**, 57–84.

Recent Developments of Evolutionary Game Theory in Finite Populations

Hisashi Ohtsuki

Department of Evolutionary Studies of Biosystems, School of Advanced Sciences,
The Graduate University for Advanced Studies;
PRESTO, Japan Science and Technology Agency

Traditional evolutionary game theory assumes infinitely large populations to derive deterministic game dynamics. Following a pioneering work by Nowak et al. (2004), evolutionary game theory in a finite population has been developed. Genetic drift plays a major role in this new theory, and the advantage of strategies is measured by fixation probabilities. Stochastic game dynamics yield new predictions. For example, when there are multiple ESS (evolutionarily stable strategies) in the game, stochastic game dynamics predict the one that is most likely to occur.

This paper reviews the basic model by Nowak et al. (2004) and discusses its various theoretical extensions.