

格子上の集団における協力の進化

中丸 麻由子 (九州大学理学部生物)

松田 裕之 (九州大学理学部生物)

巖佐 庸 (九州大学理学部生物)

(1996年8月7日受理)

要旨：

格子構造をもつ生息地における協力の進化を調べた。各個体は近隣の他個体とだけ相互作用をする。初期集団ではしっぺ返し (Tit-for-Tat (TFT)、協力的な戦略) と全面裏切り (All-Defect (AD)、非協力的な戦略) が格子上にランダムに並んでいる。それぞれの戦略は最も近くの格子点にいる戦略と反復囚人のジレンマゲームをする。そして総得点によって死亡率が決まる。ある個体が死亡すると、格子点は空になるが、その後はすぐに隣からランダムに選んだ個体のコピーが埋める。モデルは1次元と2次元格子で行ない、平均場近似とペア近似という2種類の数理解析とコンピュータシミュレーションによって解析し、完全混合モデルと比較した。

結果は次のようになった。(1) 1次元モデルでは、戦略はクラスターを形成する。反復確率 w が増加すると、しっぺ返しのクラスターが広がりやすくなる。しっぺ返しが増える条件は、平均場近似による予測では大きくずれるが、ペア近似によって正確に予測できる。(2) w が十分に大きければ、しっぺ返しは全面裏切りが圧倒的多数を占める集団に侵入し広げることができる。これは完全混合モデルとは違っている。完全混合モデルはどんな w の値でも全面裏切りが常に進化的に安定であり、たとえ w が十分大きくても協力的な戦略であるしっぺ返しは侵入できない。つまり、格子構造があれば非協力的な社会が協力の社会に変わりやすくなるのだ。またこの結果はランダムウォークによる侵入確率の解析によっても確かめることができる。(3) 2次元モデルは1次元モデルと完全混合モデルの中間の振る舞いをする。(4) 空間構造によって2つの面で協力の進化の仕方がかわる。1つ目は空間構造があるときは協力的な社会が固まりやすくなるので、協力の進化が促進される。が、2つ目は、隣の個体を殺してその後の空き地に自分のコピーを入り込ませようとするような嫌がらせが有利になるために協力が進化しにくくなることである。

はじめに：

人間社会には様々な形の協力形態がみられる。社会福祉のように制度化されたものもあるが、多くの協力形態は公的ではない。人間社会で成功するためには、多くの他人と協力し信頼関係を築く能力が重要である。伝統的な社会では親族間の協力が重要であるが (Alexander, 1979)、現代社会では血縁者以外との協力関係が特に重要である。

人間以外の動物も協力している。動物の場合は血縁個体間での協力は非常に重要である（たとえば社会性昆虫の不妊ワーカー (Hamilton, 1964)）。非血縁関係の個体間での協力は「互恵的利他主義」によって進化することができる (Trivers, 1971)。例えば、チスイコウモリは助け合う機会の多い個体に血を分けることが知られている (Wilkinson, 1984)。血縁個体や非血縁個体の間の協力は一般的に見られ、チンパンジーやボノボ (*Pan troglodytes* and *P. paniscus*) では複雑な協力関係を形成する (de Waal, 1982)。

協力すると利点があるにも関わらず協力を続けることが難しいということはよくあり、囚人のジレンマゲームはこのことを上手く表している。このゲームは2人の間で行われ、プレイヤーは協力 (C) か非協力 (D) のどちらかの「手」を選ぶ。もし両方協力したら両方とも得点 R を得る (R は Reward の頭文字)。もし片方が協力してもう一方が非協力の場合、協力した方は得点 S (Sucker の頭文字) を得、協力しなかった方は得点 T (Temptation for defect の頭文字) を得る。もし両方とも協力しなければお互い得点 P (Punishment の頭文字) を得る。得点の大きさの順序は $S < P < R < T$ とし、 $2R > T + S$ を満たすとする。というのも、もし $2R < T + S$ ならば協力と非協力を交互に出す戦略がしつぺ返し (後ほど説明する) のような両方が協力する戦略よりも得点が高くなってしまいがちである。お互い協力しないより協力した方が得点が高いのにも関わらず ($R > P$)、協力を維持することは難しい。なぜならば、相手がどんな手を出すかに関わらず、協力するより協力しない方が得点が高くなるからである ($T > R, P > S$)。これによって自分だけの利得を増やそうとした結果、協力できずに P という低い得点を得てしまうというジレンマに陥る。

このジレンマを解決する方法の1つには、同じ相手と反復してゲームし、しかもその回数が予測できない場合がある。Axelrod & Hamilton (1981) と Axelrod (1984) は反復囚人のジレンマゲームを用いて協力の進化の研究を行った。Axelrod ははじめに世界中からいろいろな戦略を集め、コンピュータ上で囚人のジレンマゲームをさせた。コンピュータトーナメントで最高得点を上げた戦略はしつぺ返し (Tit-for-Tat, TFT) だった。この戦略は、初めの第一手は協力し、次からは相手が前に出した手の真似をする。突然変異戦略が侵入してこないとすると、集団の最終状態が進化的に安定になるはずである。すると、1度きりの囚人のジレンマゲームでは非協力が唯一の進化的安定状態であるが、反復ゲームの場合では協力は進化す

ることができるということが、Axelrod & Hamilton の結果によって示された。もし同じ相手ともう一度ゲームをする確率 w が大きければ、協力的な戦略である しっぺ返し は進化的に安定な戦略になる。

Axelrod (1984) は空間構造 (Axelrod はこれを territoriality と呼んだ) を考慮に入れると協力の進化のしやすさにどのように影響するかを研究した。もし個体間の相互作用する範囲が集団の全体と比べて非常に小さく、同じ戦略同士が近くに固まる傾向にあるならば、完全に混合された集団中でよりも協力的な戦略が集団中に広がりやすく、絶滅しにくくなりやすくなるだろう。移住範囲が限定され、個体は隣の戦略の真似をする傾向にあれば、隣同士が同じ戦略をとる傾向が自然に出てくる。空間構造の影響を調べるために、Axelrod (1984) は格子モデルを使った。このモデルは、それぞれの格子点上は1つの戦略が占めていて、最近接格子点上にいるプレイヤーとだけゲームをするというモデルである。Axelrod は協力的な戦略のしっぺ返ししか占めていない2次元格子空間で1つの しっぺ返し が全面裏切り (いつでも協力的でない戦略である。) に突然変異したときどのようなになるのかをコンピュータシミュレーションで調べた。それぞれの個体は最も近い格子点にいる個体とだけ反復囚人のジレンマゲームをした。そして、相互作用によって得られた総得点を計算し、最近接の個体と比べ総得点が低かった場合は、それらのなかでもっとも高い個体のコピーに置き換わるとした。

Nowak & May (1992) は、Axelrod と似たような空間構造を持つ格子上で囚人のジレンマゲームの研究をした。協力の進化を研究する際に、反復の効果ではなくて空間構造の影響を調べるために、彼らはゲームを単純化し、同じ相手と一度しかゲームをしないとして得点を決めた ($w = 0$)。利得を、 $R = 1$, $T = b > 1$, $S = P = 0$ と仮定すると、ある b の範囲では AC と全面裏切り は共存し、それらの空間パターンが複雑でいつまでも変化し続けることがわかった。

これらの研究は、囚人のジレンマゲームを直接には用いていない利他行動進化の理論的研究とも関係がある。例えば、松田 (1987) と松田ら (1987) は、社会相互作用の仕方の違う2つのタイプ (利己的なタイプと利他的なタイプ) のいる格子点と空の格子点があり、2つのタイプが互いに競争する時、協力の進化はどのようなになるかを研究をした。あるタイプが繁殖して子供をつくるときは、隣の空の格子点にしか子供が入らないと仮定し、各格子点は3つの状態のどれか1つになるとした。モデルは連続時間のマルコフ連鎖になり、Axelrod (1984) や Nowak & May (1992) とは違って、格子上の変化は同時には起きない。Matsuda (1987) と Matsuda et al. (1987) は空の格子点の頻度によって協力の進化が大きく影響をうけることを示した。(Taylor (1992), Wilson et al. (1992) も参照) 彼らは、population viscosity (移動性が低く、相互作用が局所的であること) は利他行動の進化にはあまり効果的ではない事を見つけた。この理由は、利他行動をとるタイプが他の利他行動をとるタイプによって囲まれて

いるために空の格子点が隣になく、そのために子孫を増やすことができなくなるためである。

最近、格子モデルは陸上植物や海産の底生無脊椎動物のような固着性生物の生態学的な過程を表すのに使われている。ほとんどのモデルは、格子上の確率過程をそのままコンピュータシミュレーションすることで研究されている。コンピュータシミュレーション結果を、空間構造を無視する（つまり集団中の個体が完全にランダムであると仮定する）平均場近似と比較することもある (Caswell & Etter, 1992; Durrett & Levin, 1994a, b)。しかし、確率的格子モデルのコンピュータシミュレーションには時間がかかり、一般的にコンピュータシミュレーションだけではモデルの振る舞いを見抜きにくい。また、空間構造の影響によって空間構造のない集団とは質的に違った挙動を示すこともある（例えば Sato et al., 1994; Harada & Iwasa, 1994）。Matsuda et al. (1992) は格子の微分方程式に用いられるペア近似を応用して、集団の平均密度と隣の格子点との間の相関との閉じたダイナミックスシステムを組み立てる方法を開発した。そのアプローチでは、平均密度と（最近接の格子の状態によって決まる）局所密度の連立常微分方程式を立てる。

本論文では 1 次元と 2 次元格子上でしっぺ返しと全面裏切りのどちらかの戦略の個体が隣の個体と反復囚人のジレンマゲームをする場合の研究をしている。個体の死亡率は個体の総利得によって決まるとする。個体が死亡した場合、空になった格子点には隣の個体のコピーがランダムに入るとする (Matsuda (1987) の最近接侵入モデルに当たる)。このモデルは連続時間のマルコフ連鎖である。本論文では状態変化は、生物個体の「死」とその後「繁殖」が起こるとして解釈できるが、実際には、個体が隣からランダムに選んだ新しい戦略を採用するために戦略を変えるモデル、とも考えられるかもしれない。後者の解釈は、人間社会での意見の形成にあたるものであろう。

コンピュータシミュレーションに加えて平均場近似とペア近似によって解析する。そして、これらの結果をもとにして、空間構造によって協力の進化が促進されるかそれとも抑制されるかどうかを示す。

完全混合モデルでの反復囚人のジレンマゲーム：

初めに反復囚人のジレンマゲームについて説明する。2 人のプレイヤーは繰り返して相互作用をし、相手が前に出した手に従って自分の手も変える。本論文での計算では 1 回限りのゲームの得点として次のようなパラメータを使った。 $R = 3$, $T = 5$, $S = 0$, $P = 1$ (表 1 をみよ)。2 つの戦略を考えた。しっぺ返し戦略と全面裏切りである。 w を同じペアがもう一度ゲームをする確率とした。すると、2 人のプレイヤーがゲームをする回数の期待値は $1/(1-w)$ になる。

しっぺ返しと全面裏切りとゲームをすると、しっぺ返しは 1 回目には得点 S を得る。2 回

		プレイヤー B	
		協力	非協力
プレイヤー A	協力	$R=3$	$S=0$
	非協力	$T=5$	$P=1$

表 1 四人のジレンマの利得表

目には再びゲームをする確率 w でしっぺ返しは得点 P を得る。3 回目には少なくとも 3 回ゲームをする確率 w^2 で得点 P を得る。こうして対戦相手が全面裏切りの時のしっぺ返しの得点の期待値は $V(T/D) = S + Pw + Pw^2 + Pw^3 + \dots = S + wP/(1-w)$ となる。 $V(i/j)$ を戦略 i が戦略 j とゲームをしたときの得点の期待値とする ($i, j = T$ or D , T はしっぺ返しを示し、 D は全面裏切りを示す)。表 2 は得点の期待値を示している。

格子上のゲームを説明する前に完全混合モデルについて説明する。完全混合モデルではそれぞれのプレイヤーは集団中のプレイヤーをランダムに選んでゲームをし、繁殖率は得点には依存するが、個体が死亡して空になってしまった隣の格子点の数には依存しないとする。

もし集団の大きさが十分大きければ、しっぺ返しや全面裏切りの適応度 (F_T, F_D) は次のように表せる。

$$F_T = F_0 + \frac{R}{1-w} \rho_T + \left(S + \frac{wP}{1-w} \right) \rho_D, \quad (1a)$$

$$F_D = F_0 + \left(T + \frac{wP}{1-w} \right) \rho_T + \frac{P}{1-w} \rho_D, \quad (1b)$$

上の 2 式の第 1 項は F_0 は社会的相互作用がないときのプレイヤーの適応度である。 ρ_T はしっぺ返しの集団中での密度をしめし、しっぺ返しの平均密度と呼ぶ。 ρ_D は全面裏切りの平均密度である。第 2 項は集団中の 2 つの戦略の割合がウエイトとしてかかっているときの平均利得 (表 2 を見よ) である。もし、 $F_T > F_D$ ならば、しっぺ返しの割合が増える。この不等式は次のように表すことができる。

$$\rho_T > \frac{(1-w)(P-S)}{(S+T-2P)w+R-S-T+P} = \frac{1-w}{3w-1}, \quad (2)$$

図 1 の斜線部分は (2) 式を示している。横軸は w を示している。しっぺ返しが進化的に安定になる範囲は (2) 式に $\rho_T = 1$ を代入すると求まる。書き直すと、 $w > (T-R)/(T-P) =$

		格子 点 B	
		しっぺ返し	全面裏切り
格子点 A	しっぺ返し	$R/(1-w)$	$S + wP/(1-w)$
	全面裏切り	$T + wP/(1-w)$	$P/(1-w)$

表 2 反復囚人のジレンマゲームの利得表

0.5 になる。対照的に、 $\rho_T = 0$ と $w < 1$ の時、(2) 式は成り立たない。このことは、しっぺ返しが少ししかいないときは全面裏切りが占めている集団に侵入することができないことを示している。よって、 $w < 1$ の時、全面裏切りは進化的に安定な状態である (Axelrod & Hamilton, 1981 を見よ)。

Axelrod & Hamilton (1981) は、上と同じ結果を求めている。補足すると、彼らは、「悪玉善玉」戦略が $w \geq (T - R)/(R - S)$ の時にしっぺ返しばかりの集団の中に侵入できないことを証明している。Axelrod (1984, Proposition 2 in Appendix B) は、 w の値が $(T - R)/(T - P)$ と $(T - R)/(R - S)$ の両方より大きいならがしっぺ返しが安定になるとした。(ただし、Boyd & Lorberbaum (1987) や Boyd (1989) をみよ)。

1 次元格子モデル：

まず格子モデルについて説明する。初期集団ではそれぞれの格子点上にはある確率でランダムにしっぺ返しと全面裏切りが並んでいて、空の格子点はないとする。それぞれのプレイヤーは隣のプレイヤーと反復囚人のジレンマゲームをする。 z をそれぞれのプレイヤーがゲームをする隣のプレイヤーの数とする。1 次元格子では $z = 2$ であり、2 次元格子では $z = 8$ とする (Moore 近傍)。プレイヤーの死亡率は総得点、つまり z 人のプレイヤーとゲームをしたときに得る利得の和、によってきまる。あるプレイヤーが死亡すると、空になった格子点には、隣のプレイヤー z からランダムに選んだもののコピーがすぐに入って埋めるとする。このモデルは Matsuda (1987) によって最近接侵入モデルと呼ばれている。このモデルは連続時間のマルコフ連鎖であり、十分に短い時間内ではたかだか 1 つの変化しか起こらない。

プレイヤーの総得点 B はプレイヤーの戦略と隣のしっぺ返しの数 n ($0 \leq n \leq z$) によって決まる。 $B_{T,n}$ と $B_{D,n}$ を、まわりに n 個体のしっぺ返しと $(z-n)$ 個体の全面裏切りがいるときのしっぺ返しと全面裏切りの得点とする。総得点は下のようになる。

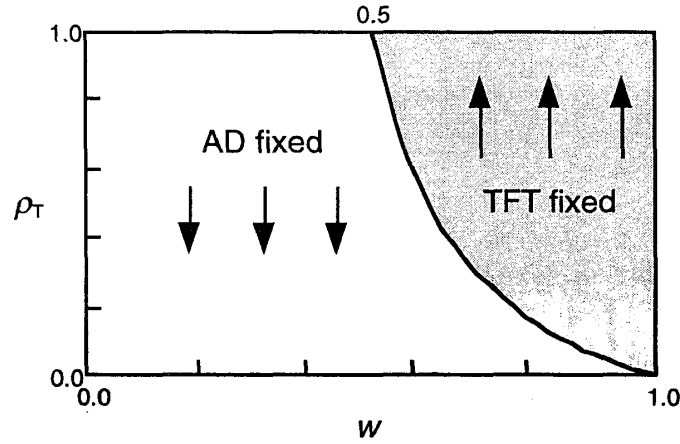


図 1 完全混合モデル

w と ρ_T が斜線の部分から出発した場合は最終的には $\rho_T \rightarrow 1$ に収束し、白の部分から出発すると $\rho_T \rightarrow 0$ に収束する。

$$B_{T,n} = nV(T/T) + (z-n)V(T/D), \quad (3a)$$

$$B_{D,n} = nV(D/T) + (z-n)V(D/D). \quad (3b)$$

プレイヤーの死亡率は総得点の減少指数関数とした。まわりにしっぺ返しが n 個体、全面裏切りが $(z-n)$ 個体いるときのしっぺ返しの死亡率は、

$$M_{T,n} = \exp(-\alpha \times B_{T,n}), \quad (4a)$$

となり、全面裏切りの死亡率は下のようになる。

$$M_{D,n} = \exp(-\alpha \times B_{D,n}). \quad (4b)$$

長さ Δt の短い時間ではプレイヤーは $M_{T,n} \Delta t$, $M_{D,n} \Delta t$ の確率で死亡する。定数 α は、死亡率が様々な条件の下で変化するように選んだ。反復確率 w が 1 に近づくにつれて、反復回数期待値が $1/(1-w)$ に比例するために総得点は非常に大きくなる。そして、(4b) 式でプレイヤーのまわりの戦略の種類によらず死亡率は全て非常に小さくなる。この状況を避けるために、本論文では w の減少関数として $\alpha = 0.2(1-w)$ とした。

1次元モデルのコンピュータシミュレーション：

1次元格子モデル ($z=2$) でコンピュータシミュレーションを行った。格子の端の効果を取り除くために、周期境界条件を用いた。つまり格子の左端が右端とつながっており、格子サイズは 500 とした。初期状態ではしっぺ返しと全面裏切りが格子上にある割合でランダムに並んでいる。しっぺ返しの初期の割合を 0.1, 0.3, 0.5, 0.7, 0.9 としてコンピュータシミュレーションを行った。ある初期密度と w について、どちらかの戦略が集団全体を占めるまでシミュレーションし、同じことを 100 回試行し、平均密度を出した。

シミュレーション結果は図 2 に示すようになった。図 2A から、時間がたつとともにしっぺ返し同士が固まってくることがわかる。図 2B は初期の平均密度 ρ_T とパラメーター w に値を入れたときのシミュレーションの最終結果を示す。 w が 0.6 より値が低いときは、初期平均密度に関わらず全面裏切りが最終的に集団全体を占める。 w が 0.6 より大きい値の時は初期値によらずしっぺ返しが集団を占める。進化的な双安定は見られなかった。

これらの結果は完全混合モデルの結果 (図 1) とまったく異なっている。

しっぺ返しの平均密度の微分方程式：

しっぺ返しの平均密度 ρ_T の時間変化の微分方程式は下の式のように与えられる。

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_T}{dt} = & -M_{T,1}[\text{density of DTT}] - M_{T,0}[\text{density of DTD}] \\ & + M_{D,1}[\text{density of DDT}] + M_{D,2}[\text{density of TDT}] \end{aligned} \quad (5)$$

これからはしっぺ返しのいる格子点を「T-site」と呼び、全面裏切りのいる格子点を「D-site」と呼ぶ。(5) 式の右辺の初項は D-site と T-site の間にある T-site が D-site に変化する割合を示している。これは $M_{T,1}$ で表されるしっぺ返しの死亡率と格子上の「DTT」の並びの密度の積である。「DTT」の密度は、このトリプレットがランダムに選ばれる確率である。

「TTD」も「DTT」と同じように考えるので、初項に 2 をかけるが、端の T ではなく、中央の T が D に置き換わる確率である $1/2$ もかけるので、結局 2 はキャンセルされる。これと同じようにして、第 2 項目は「DTD」の T が D に変わることを示している。3 番目と

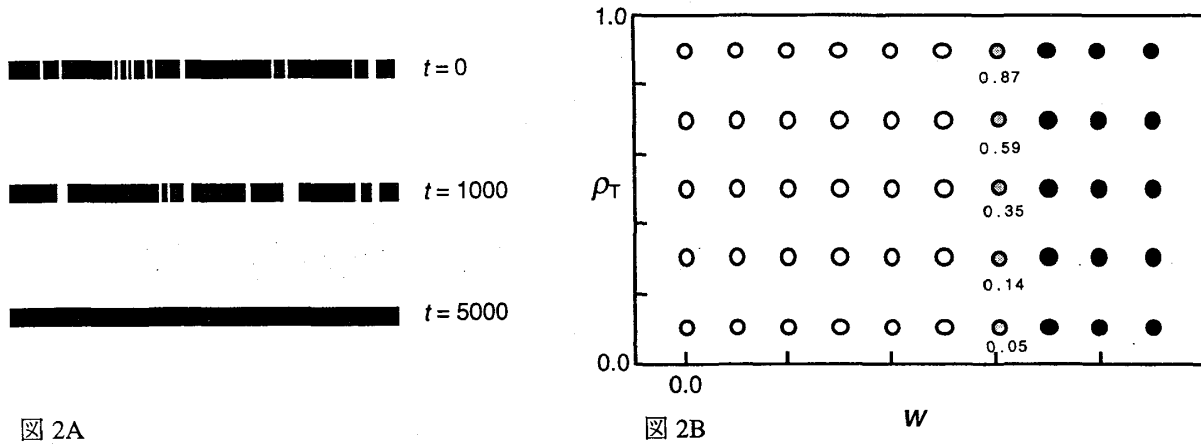


図 2A

図 2B

1次元格子モデルのシミュレーション解析結果

(A) $w = 0.8$ 、しっぺ返しの初期密度が 0.5 の時の格子上的変化。黒線がしっぺ返し 1 個体、白線が全面裏切り 1 個体を示している。時刻 0 ではランダムに配置しているが、時間がたつにつれて同じ戦略同士が固まってクラスターを作ることがわかる。

(B) シミュレーションでの収束状態。このグラフでは、横軸が反復確率 w で縦軸がしっぺ返しの初期密度を示している。それぞれについて 100 回シミュレーションしたが、白丸は 100 回中 100 回とも全面裏切りばかりに収束したことを示し、黒丸は 100 回中 100 回ともしっぺ返しが空間上を占めたことを示している。また、灰色の丸は 100 回中何回かはしっぺ返しばかりになり、残りは全面裏切りばかりに収束したことを示している。下の数字はしっぺ返しばかりに収束した割合を示している。

4 番目の項は「DDT」と「TDT」の中央の D が T になることを示している。

「DDT」の頻度を ρ_T や ρ_D のような平均密度だけを使って表すことはできない。そこで、しっぺ返しの隣にしっぺ返しがある時のような条件付き確率が必要になる。これを $q_{T/T}$ と表し、条件付き密度あるいは局所密度と呼ぶ (Matsuda et al., 1992; Harada & Iwasa, 1994)。同じように考えて、 $q_{a/bc}$ ($a, b, c = T \text{ or } D$) をさらに高次の条件付き密度とする。例えば $q_{T/TD}$ は、隣に全面裏切りのいるしっぺ返しの隣にしっぺ返しのいる確率である。これらの表記を用いると、「DDT」の頻度は $\rho_T q_{T/T} q_{T/TD}$ になる。よって、(5) 式を書き直すと次のようになる。

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_T}{dt} = & -M_{T,1}\rho_T q_{T/TT} q_{D/TT} - M_{T,0}\rho_T q_{D/TT} q_{D/TD} \\ & + M_{D,1}\rho_D q_{T/D} q_{D/DT} + M_{D,2}\rho_D q_{T/D} q_{T/DT}. \end{aligned} \quad (6)$$

しっぺ返しの平均密度の微分方程式を計算するために、 $q_{T/TT}$ や $q_{T/TTT}$ のような条件付き確率

を知る必要がある。なぜならこれらの確率は隣の格子との関係に関する情報を含んでいるからである。

次のセクションでは、平均場近似とペア近似と、これらの密度による閉じた微分方程式を作る2つの方法について説明する。

平均場近似：

平均場近似というのは、空間構造を無視する、いいかえると空間配置がランダムになっていると仮定した近似である。この仮定の下で、プレイヤー2人以上の間の相互作用を表す局所密度や他の確率は全体密度と等しくなる。つまり、 $q_{T/bc} = q_{T/bc} = \rho_T \{a, b, c = T \text{ or } D\}$ となる。よって、「DTT」の密度は $\rho_T \rho_D^2$ のように簡単に表すことができる。「DTT」の密度の近似と $\rho_D = 1 - \rho_T$ を用いることで (6) 式の平均密度の微分方程式は下のようになる。

$$\frac{d\rho_T}{dt} = \rho_T(1-\rho_T) \{ -M_{T,1}\rho_T - M_{T,0}(1-\rho_T) + M_{D,1}(1-\rho_T) + M_{D,2}\rho_T \} \quad (7)$$

この微分方程式は変数が1つしかなく、 $\rho_T = 0$ と $\rho_T = 1$ の2つの自明な解を持つ。そして、 $0 < \rho_T < 1$ の間にも次に示すような解があることがわかる。

$$\begin{aligned} \rho_T &= \frac{M_{T,0} - M_{D,1}}{M_{T,0} - M_{D,1} - M_{T,1} + M_{D,2}} \\ &= \frac{e^{\alpha(T+P-2S)} - 1}{e^{\alpha(T+P-2S)} - 1 - e^{\alpha\left((T-S) - \frac{R-P}{1-w}\right)} + e^{-\alpha(T-P)}} \end{aligned} \quad (8)$$

この解は $w > w_a = (2T - S - R)/(2T - S - P)$ の範囲でしか存在しない解である。表1の得点の値を入れると、 $w_a = 7/9 = 0.778$ である。

(7) 式より、もし $0 \leq w \leq w_a$ であれば $\rho_T = 1$ は不安定であり、 $\rho_T = 0$ は大域安定である。しっぺ返しは必ず絶滅し、全面裏切りが唯一の進化的に安定な戦略になる。もし $w_a < w < 1$ であれば、 $\rho_T = 1$ と $\rho_T = 0$ がともに局所安定になり、(8) 式で与えられた解は不安定である。システムは双安定になり、進化的な最終状態はしっぺ返しの初期密度に依存する。もししっぺ返しの密度が不安定点より高ければ、しっぺ返しは増えて空間全体を占めることになる。そうでなければ、全面裏切りが代わりに集団を占めるようになる。

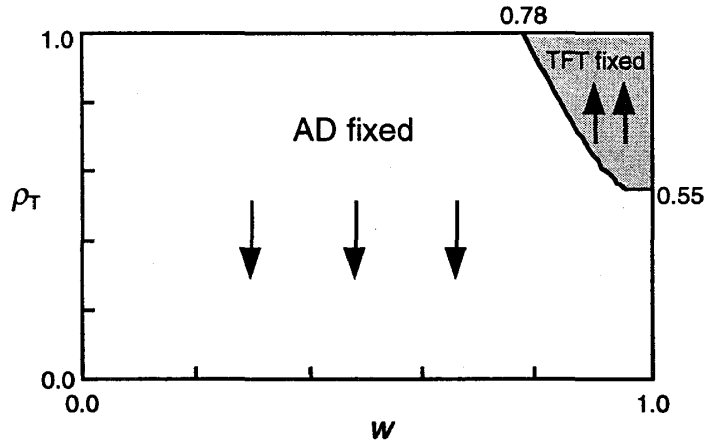


図 3 A 1 次元格子モデルの数理解析

(A) 平均場近似による解析結果。横軸を反復確率 w とし、縦軸をしっぺ返しの密度とした。

よって、反復確率 w が w_a より大きければしっぺ返しは進化的に安定であるが、小さければ全面裏切りが安定である。

図 3A は w の値が異なるときの ρ_T の変化を示している。図は 2 つの領域に分かれ、この結果はコンピュータシミュレーション結果 (図 2B) を説明できない。というのは、まずしっぺ返しが局所安定になる領域の w の境界値はコンピュータシミュレーションの結果によると 0.6 であり、平均場近似による予測 (7/9) より明らかに小さいことがわかる。説明できない 2 つ目の理由として、コンピュータシミュレーションの場合は w の値に関わらずシステムは双安定にならない。つまり、 w の値に従ってしっぺ返しか全面裏切りのどちらかが大域安定になる。しっぺ返しが増加する範囲 (斜線領域) について見てみると、図 1 よりも図 3A の方がずっと小さくなっている。これは平均場近似も完全混合モデルも両方とも空間構造を無視しているのに関わらず、完全混合モデルよりも平均場近似の方が協力が進化しにくくなっていることを示している。この違いの理由については後ほど議論する。

ペア近似：

ペア近似は全体密度と局所密度の常微分方程式を用いる方法である。(7) 式のような平均場近似に基づく方程式では格子モデルの個体群動態を上手く予測できなくても、ペア近似は場合によって格子モデルの個体群動態を正確に予測する (Sato et al., 1994; Harada et al., 1995)。ペア近似は平均密度と局所密度の間の違いを考慮に入れるが、それ以上の高次の相関については無視する近似である。

ρ_{TT} をしっぺ返しがペアになっている密度とする。すると、しっぺ返しの局所密度は

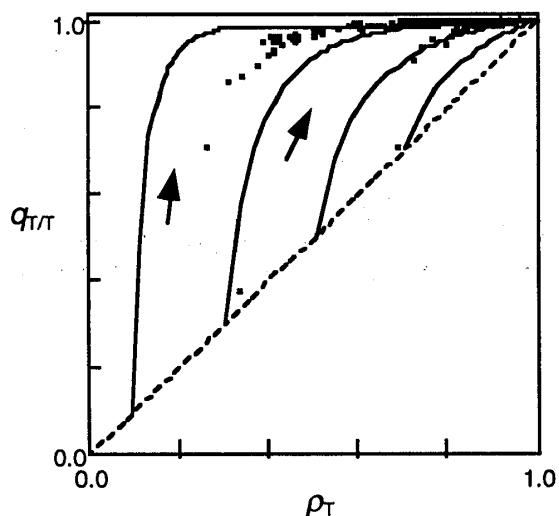


図 3B

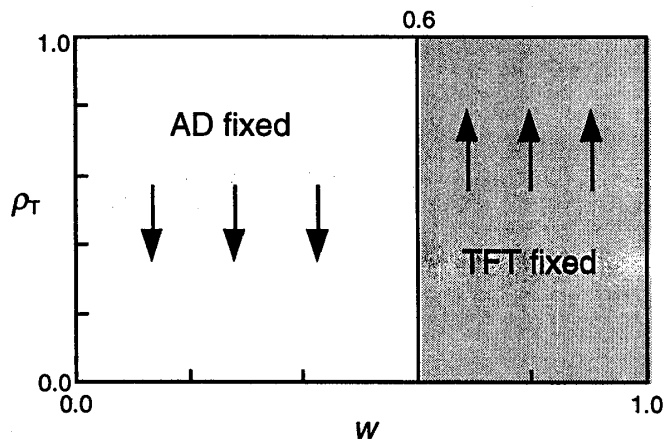


図 3C

1次元格子モデルの数理解析

(B) $w = 0.8$ の時のペア近似とシミュレーションによる軌跡の時間変化を示している。曲線はペア近似で、点はシミュレーションによる値を示している。点線は $\rho_T = q_{T/T}$ を示しており、これは初期配置がランダムであるときの時刻 0 での状態を示している。横軸はしっぺ返しの密度、縦軸はしっぺ返しの局所密度を示している。図中の矢印は軌跡の変化の向きを示している。

(C) ペア近似による解析結果。

$q_{T/T} = \rho_{TT}/\rho_T$ になる。これを時間微分すると下のようになる。

$$\frac{dq_{T/T}}{dt} = \frac{1}{\rho_T} \frac{d\rho_{TT}}{dt} - \frac{\rho_{TT}}{\rho_T^2} \frac{d\rho_T}{dt}$$

この式は、局所密度の時間変化を計算するためにはペア密度が必要であることを意味している。 ρ_{TT} の時間変化は次のように書くことができる。

$$\frac{d\rho_{TT}}{dt} = -M_{T,1}\rho_T q_{T/T} q_{D/TT} + M_{D,1}\rho_D q_{T/D} q_{D/DT} + 2M_{D,2}\rho_D q_{T/D} q_{T/DT} \quad (9)$$

(9) 式の右辺の最初の項は「TTD」が「TDD」に変化する速度を示している。第 2 項は「DDT」が「DTT」に変化する速度を示していて、この結果新しくしっぺ返しのペアができる。最後の項は「TDT」が「TTT」に変化する速度を示していて、この結果新しくしっぺ返しのペアが一度に 2 組できる。最終項の 2 はこのことを表す。

平均密度

ρ_T と局所密度 $q_{T/T}$ の閉じた微分方程式を立てるために最近接以外の隣のプレイヤーとの関係を無視すると、下のような関係になる。

$$q_{albc} = q_{alb} \quad \{a, b, c = T \text{ or } D\}, \quad (10)$$

これをペア近似あるいは doublet decoupling 近似と呼ぶ (Matsuda et al., 1992; Sato et al., 1994)。また、 $\rho_{TD} = \rho_{DT}$ である。条件付き確率の定義からも次のような関係も得られる。

$$\rho_D = 1 - \rho_T, \quad (11a)$$

$$q_{D/T} = 1 - q_{T/T}, \quad (11b)$$

$$q_{D/D} = \frac{1 - 2\rho_T + \rho_T q_{T/T}}{1 - \rho_T}, \quad (11c)$$

$$q_{T/D} = \frac{\rho_T (1 - q_{T/T})}{1 - \rho_T}. \quad (11d)$$

これらから局所密度 $q_{T/T}$ の時間変化を求めることができる。結果は次のようになる。

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_T}{dt} = \rho_T (1 - q_{T/T}) & \left\{ q_{T/T} \left(-M_{T,1} + M_{T,0} + \frac{M_{D,1}\rho_T}{1 - \rho_T} - \frac{M_{D,2}\rho_T}{1 - \rho_T} \right) \right. \\ & \left. - M_{T,0} + M_{D,1} \frac{1 - 2\rho_T}{1 - \rho_T} + \frac{M_{D,2}}{1 - \rho_T} \right\} \end{aligned} \quad (12a)$$

$$\begin{aligned} \frac{dq_{T/T}}{dt} = (1 - q_{T/T})^2 & \left\{ q_{T/T} \left(-M_{T,1} + M_{T,0} + \frac{M_{D,1}\rho_T}{1 - \rho_T} - \frac{M_{D,2}\rho_T}{1 - \rho_T} \right) \right. \\ & \left. + M_{D,1} \frac{1 - 2\rho_T}{1 - \rho_T} + \frac{2M_{D,2}}{1 - \rho_T} \right\} \end{aligned} \quad (12b)$$

$q_{T/T} = 1$ 上のすべての点は平衡状態である。反復確率 w が臨界点 $w_b = (T - S - R + P)/(T - S) = 0.6$ より大きいかどうかでこのシステムはかわってくる。 $w > w_b$ の時は軌跡はすべて $(\rho_T, q_{T/T}) = (0, 1)$ に収束する。また、 $w = w_b$ の時はそれぞれの軌跡は $q_{T/T} = 1$ 上の異なった点に収束し、中立安定になっている。図 3B は $w = 0.8$ の時のペア近似による力学 (12) 式の軌跡を示している。

図 3C は (12) 式のペア近似の力学の相図を示している。 w が w_b (表 1 より w_b は 0.6) より小さいときには全面裏切りが進化的に安定になり、 w_b より大きいときはしっぺ返しが進化的に安定になる。双安定は見られず、コンピュータシミュレーションの結果 (図 2B) と一致する。

侵入成功確率：

協力的なタイプが進化的に安定になるといっても、非協力的なタイプの占めている集団に協力的なタイプが侵入し、広がることができることは別問題である。たとえば、完全混合モデルでは全面裏切りは進化的に安定であり、しっぺ返しが少し侵入してきてもくい止めてしまう。しかし格子モデルでは、コンピュータシミュレーションとペア近似により、反復確率 w が十分大きければ全面裏切りの占める集団にしっぺ返しが侵入し、乗っ取り、非協力的な社会に変わることができることがわかった。

コンピュータシミュレーションより、しっぺ返しと全面裏切りはそれぞれ同じ戦略のものとすぐにクラスターを作り、あとはクラスター間の境界の動きによって最終状態が決まることからわかる (図 2A)。つまりしっぺ返しのクラスターの端のしっぺ返しが全面裏切りになるか、それとも全面裏切りのクラスターの端がしっぺ返しになるかどうかで空間パターンが変化する。2つのクラスターの境界線の動きはランダムウォークに従っている。よって、全面裏切りが占める集団にしっぺ返しのプレイヤーが1個体だけ入ってきた場合の侵入成功確率は出生死亡過程の計算によって求めることができる。

付録 A では、しっぺ返しプレイヤー1個体から始まった時にしっぺ返しが最終的に全体を乗っ取る確率 (侵入成功確率) $Q_T = 1 - Q_I$ を求める ((A8) 式)。 $w > w_b$ の時は Q_T は正になる。($w_b = (T - S - R + P)/(T - S)$ であり、表 1 の値を用いると、 $w_b = 0.6$ となる。) 対照的に、 $w \leq w_b$ の時は $Q_T = 0$ となる。

同じようにして、しっぺ返しばかりの集団中に1つだけ全面裏切りが入ってきたときの条件も出生死亡過程によってもとまる。初期状態では1つの全面裏切りしかないときに全面裏切りの侵入成功確率は $R_D = 1 - R_I$ と表し、 (A11) 式によって求められる。 $w < w_b$ の時は R_D は正の値をとるが、 $w \geq w_b$ では 0 である。

図 4 での2本の線は w の値を変化させたときの侵入成功確率を示している。この図より、 w の値が w_b より大きいときにはしっぺ返しが進化的に安定になるが、小さいときには全面裏切りが進化的に安定になることがわかる。有限格子 (500 格子) 上でのコンピュータシミュレーションの結果は黒点と白点で示している。見ての通り (A8) 式と (A11) 式による曲線の結果と一致していることがわかる。

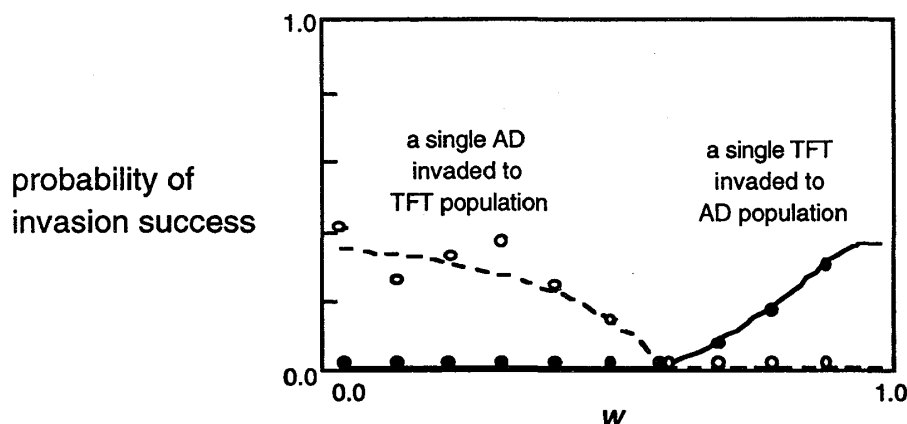


図 4 侵入成功確率

横軸を反復確率 w とし、縦軸を侵入成功確率とした。実線と点線は、全面裏切りばかりの集団にしゃべ返しが唯 1 つだけで始まった時の侵入確率と、逆にしゃべ返し集団に全面裏切りが 1 つだけから始める時の侵入確率について出生死亡過程による解析を示している。また、黒点と白点はコンピュータシミュレーションの結果を示している。

進化では、突然変異が侵入することは 1 回限りではなく、繰り返しておきと考えられ、侵入成功確率がたとえ小さくても正であれば、最終的には乗っ取りが成功することができる。図 4 は $w > w_b$ の時はしゃべ返しが全面裏切りに勝ち、 $w < w_b$ では全面裏切りが勝つことを示す。これはペア近似の結果（図 3C）と一致する。

2 次元モデル：

2 次元モデルについて調べる。それぞれのプレイヤーが相互作用する隣のプレイヤーの数を $z = 8$ とする。

1 次元のモデルの (6) 式のように、平均密度の時間変化は下のように表すことができる。

$$\frac{d\rho_T}{dt} = - \sum_{n=0}^{z-1} \binom{z}{n} M_{T,n} [\text{density of } \{T,n\}] \frac{z-n}{z} + \sum_{n=1}^z \binom{z}{n} M_{D,n} [\text{density of } \{D,n\}] \frac{n}{z}, \quad (13a)$$

$\{T,n\}$ は T-site のまわりに n 個 T-site あり、 $(z-n)$ 個 D-sites がある場合を示している。ペア近似ではこれは次のように表すことができる。

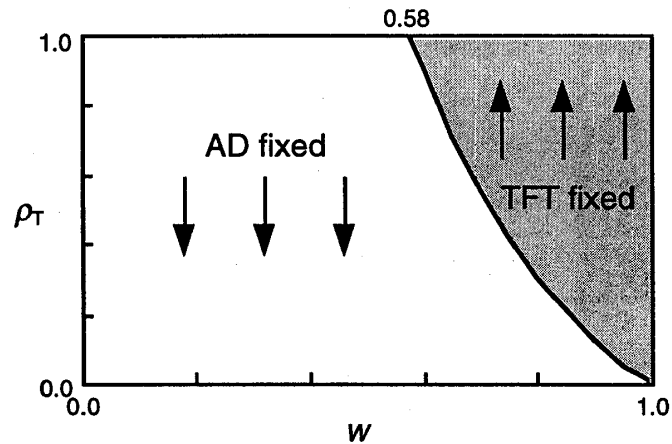


図 5A 2次元格子モデルの平均場近似の解析結果。

横軸を反復確率 w とし、縦軸をしっぺ返しの密度とした。

$$[\text{density of } \{T, n\}] \approx \rho_T (q_{T/T})^n (q_{D/T})^{z-n} \quad (13b)$$

(13a) 式の第1項はまわりにしっぺ返しが n 個体いて全面裏切りが $(z - n)$ 個体いるしっぺ返しが全面裏切りになることを示している。第2項はまわりにしっぺ返しが n 個体いて全面裏切りが $(z - n)$ いる時に全面裏切りがしっぺ返しになることを示している。

平均場近似：

平均場近似を使うと、(13) 式は付録 B の (B2) 式のように書くことができる。この方程式には $\rho_T = 1$ と $\rho_T = 0$ の2つの自明な解がある。それらに加えて $w > w_d = (40 - S - 7T)/(32 - S + P)$ (表 1 の値を代入すると、 $w_d = 19/33 = 0.576$) の時は $0 < \rho_T < 1$ の間に解がある。

図 5 は w と ρ_T の間の関係を示している。この結果によって全面裏切りが $w < 1$ の時進化的に安定な状態を示していることがわかる。 $w > w_d$ の時はしっぺ返しも進化的に安定になり、システムは双安定になる。

ペア近似：

ペア近似によって、付録 B の (B4) 式のように ρ_T と $q_{T/T}$ の閉じた時間変化のシステムを作ることができる。(B4) 式のような式は非線形方程式の標準的な解析法によって解析するこ

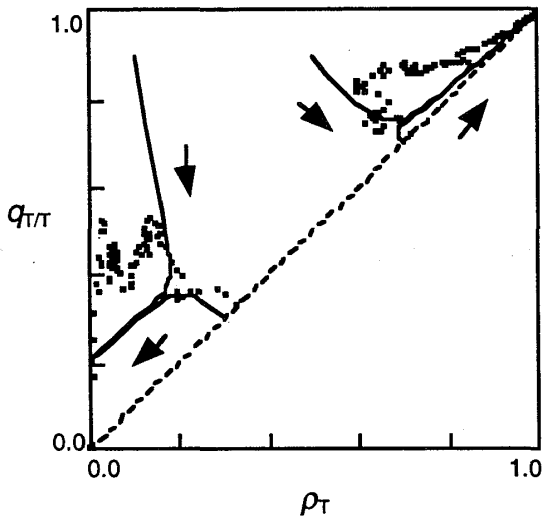


図 5B

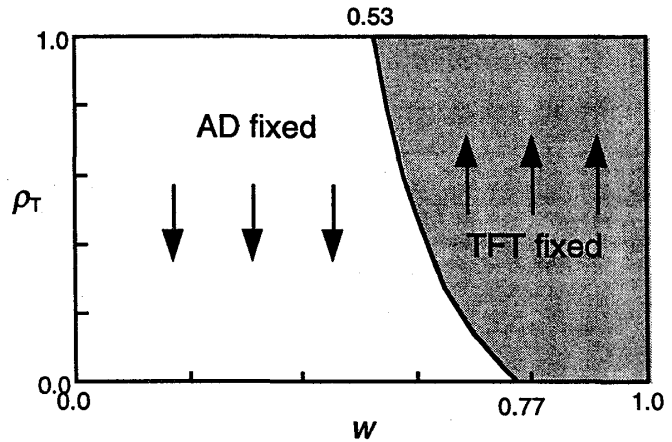


図 5C

図 5 2次元格子モデルの数理解析結果

(B) $w = 0.6$ の時のペア近似とシミュレーションによる軌跡の時間変化を示している。曲線はペア近似で、点はシミュレーションによる値を示している。

(C) ペア近似による解析結果。

とができる。 $q_{T/T} = 1$ 上の全ての点は平衡状態を示す。最終状態は w の値に依存する。

数値解析によると、 $0 \leq w \leq 0.49$ の時全ての軌跡は $\rho_T = 0$ に収束し、 $w \geq 0.77$ の時全ての軌跡は $(\rho_T, q_{T/T}) = (1, 1)$ に収束する。 w が 0.77 と 0.49 の間にあるときは、しっぺ返しの初期密度によって $\rho_T = 0$ か $(\rho_T, q_{T/T}) = (1, 1)$ のどちらかに収束する。システムは双安定になっている。例えば図 5B では、 $w = 0.6$ の時の初期密度の違う場合の 2 本の軌跡を示している。図 5C は w が変化したときの ρ_T の変化を示している。これは w が 0.77 より小さい時は全面裏切りが進化的に安定であり、 w が 0.49 より大きいときにはしっぺ返しが進化的に安定であることを示す。

コンピュータシミュレーション：

2次元モデルでのコンピュータシミュレーションの方法は1次元と同じ方法で行った。周期的境界条件を仮定し、格子はトーラス（最右列は最左列とつながっていて、最上行は最下行とつながっている格子）とした。格子の大きさは 20×20 とした（ 100×100 の時に行ったが、結果は同じ出会った）。シミュレーションはどちらかの戦略が集団全体を占めるまで行った。初期密度では格子上的戦略はランダムに並んでいるとし、しっぺ返しの初期密度をそれぞれ $0.1, 0.3, 0.5, 0.7, 0.9$ とした。

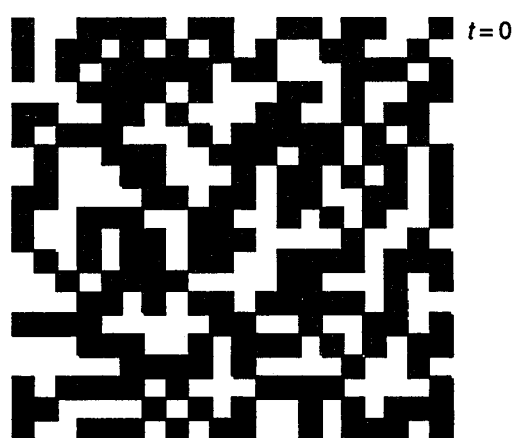


图 6A

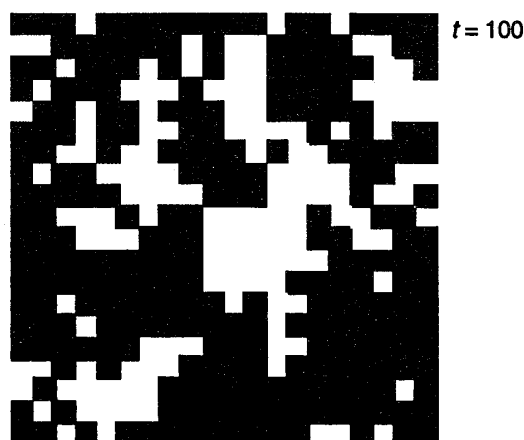


图 6B

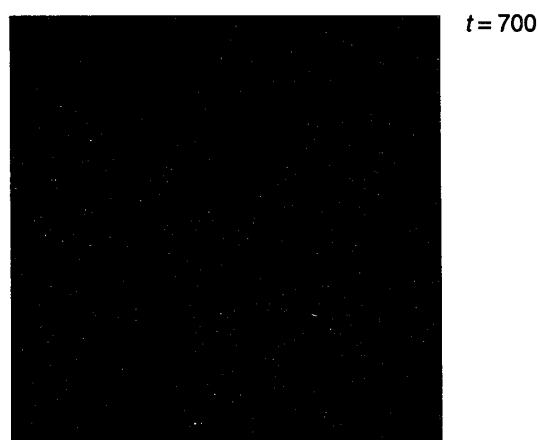


Figure 6C is a line graph showing the effect of the concentration of the inhibitor on the rate of polymerization. The x-axis is labeled "Concentration of Inhibitor (M)" and ranges from 0 to 0.001. The y-axis is labeled "Rate of Polymerization (M/min)" and ranges from 0 to 0.001. The curve starts at (0, 0.001) and decreases as the concentration of the inhibitor increases, following a hyperbolic-like decay.

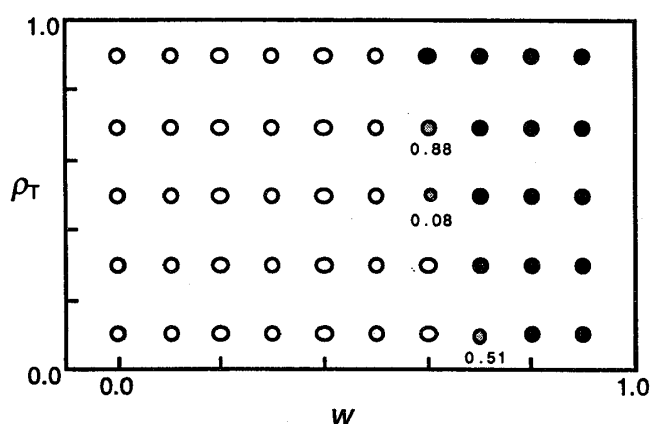


图 6D

図 6 2次元格子モデルのコンピュータシミュレーション解析結果。

(A) - (C) $w = 0.8$ 、しっぺ返しの初期密度が 0.5 の時の格子上の変化を示している。黒四角はしっぺ返しの個体を、白四角は全面裏切りの個体を示している。(A) は時刻 0、(B) は時刻 100、(C) は時刻 700 のときの状態を示している。

(D) シミュレーション結果。記号は図 2B と同じである。

図 6 には空間パターンの変化を示している。0.5 と 0.6 の間にある臨界値よりも w の値が大きければしっぺ返しは進化的に安定になる。また、0.6 と 0.8 の間にある境界線よりも w が小さければ全面裏切りは進化的に安定になる。2つの臨界点の間に w がある時はシステムは双安定になり、進化的な状態はしっぺ返しの初期平均密度に依存する。

コンピュータシミュレーションの結果は平均場近似の結果ではなくペア近似の結果(図 5A)と一致する。平均場近似の結果により全面裏切りは頻度の小さいのしっぺ返しによる侵入をくい止めることを予測できる。しかしコンピュータシミュレーションによると w の値が 0.7

より大きければしっぺ返しが少しでも全面裏切りばかりの集団に侵入することができる。この結果はペア近似による予測と似ている。

この論文のシミュレーションでは格子の大きさは有限である。2次元格子の結果ではパラメーター w が同じでも初期値によってどちらかが勝つか違ってくる。ところが、Durrett (1980) の研究によると、無限に大きな格子上では初期値によって後の振る舞いが変わることはなく、双安定にはならないという（つまり図 3C のようになる）。この理由を直観的に説明すると、無限大の格子上では同じ種類の個体が偶然に固まってある程度の大きさのクラスターが必ずどこかにできてしまう。すると、クラスターの境界の動きによってクラスターが大きくなるかどうかが決まることとなる。しかし、実際の生物や人間社会を表すには無限に大きな格子上でのモデルよりも有限格子の方が現実的かもしれない。

考察：

空間構造の効果を調べるためには、生物学的な相互作用と適応度が同じ格子モデルと個体がランダムに並んでいるモデルを比較することが必要である。(4) 式の死亡率から格子モデルと同じ適応度は例えば次のような総得点の指数関数によって書き表すことができる。

$$(\text{fitness}) = 1 - K \exp[-\alpha(\text{total score})] \quad (14)$$

K と α は正の定数である。総得点は隣のプレイヤー z とゲームをして求める。空間配列がランダムであるモデルの適応度（(14) 式）を用いた進化ゲームは、本論文では他のモデルと比較可能なものであり、これからは「完全混合モデル」と呼ぶ。付録 B では、 α の値が小さいときに限って (14) 式の完全混合モデルが (1) 式の線形の適応度によって表される完全混合モデルと同じであることが示されている。

1次元モデルの平均場近似（図 3A）は、特に双安定が見られないという点でコンピュータシミュレーション（図 2B）を説明できていない。しかし、ペア近似の時間変化（図 3C）はシミュレーション結果とまったく一致していて、侵入成功確率の計算の結果とも一致している。2次元の場合も1次元と同じような結論になっている（図 5C は図 6D と近い）。これらのことにより格子モデルにとってペア近似は有効であることがわかる（Sato et al., 1992; Harada and Iwasa, 1994; Harada et al., 1995）。

非協力的な戦略が占めている集団に協力的な集団が侵入して固定するのは難しいが、格子空間があればこの問題を解決することができる。1次元と2次元モデルの両方で、反復回数が十分に高ければ、初めはしっぺ返しの数が少なくても増えることができ、全面裏切りと置き換わ

ってしまう（図 3C と図 5C）。格子集団では 協力は非協力的な集団からでも進化できるのだ。

1 次元モデルでは w の値が 0.6 より大きければしっぺ返しは進化的に安定になるが、完全混合モデルでは w が 0.5 より大きければ進化的に安定になる。完全混合モデルの w - ρ_T のグラフ（図 1）と 1 次元のモデルの グラフ（図 3C）のしっぺ返しが広がっていく領域を比べると、お互い領域がずれている部分がある。よって、格子構造によって協力が進化しやすくなるのか、それともしにくくなるのかは一概に結論づけることはできない。

平均場近似によって示された協力の進化の条件はシミュレーションやベア近による結果と違っている。特に 1 次元モデルでは違いが顕著であり、図 3A のグラフのしっぺ返しが集団中を占める領域は完全混合モデル（図 1）と比べると非常に小さい。これには悩ませられる。なぜなら、平均場近似と完全混合モデルは両方とも空間上の個体がランダムになっている状態だから、等しい結果がでると一見思われる。この違いは 2 つのモデルの違いを考えることで説明が付く。

まず初めに、しっぺ返しと全面裏切りがランダムに並んでいる状態を考える。プレイヤーは隣とのみ相互作用し、死亡率は得点の関数で決まる。プレイヤーが死んでその空になった格子点を他のプレイヤーのコピーがうめる前に、しっぺ返しと全面裏切りの密度を計算し、その計算結果を用いて新しい世代の空間配置をランダムに並べ直す。このような確率過程は、完全混合モデルと同じモデルである。

次に、プレイヤーが死んだ後にできる空の格子点にはすぐに隣のプレイヤーのコピーがランダムにはいり、そのあとで格子上の配置がランダムに並び替えられるモデルを考えてみる。このモデルは平均場近似に一致する。このモデルでは、隣のプレイヤーの得点を低くできると死亡率も高くでき、その結果その隣のプレイヤーが死んで空になった格子点に自分のコピーを増殖しやすくなる。完全混合モデルと平均場近似の主な違いは「嫌がらせ」をする個体の有利さにかかっている。「嫌がらせ」が有利になることによって、完全混合モデル（図 1）よりも平均場近似（図 3A）の方でしっぺ返しが広がりにくくなる理由が説明できる。

次に、平均場近似（図 3A）と最近接侵入の格子モデルを上手く表しているベア近似（1 次元モデルは図 3C、2 次元モデルは図 5C）を比べる。両方とも嫌がらせの有利さが考慮されている。しかし、平均場近似では隣のプレイヤーは独立して選ばれるが、格子モデルでも同じである。最近接個体は同じ戦略を持つ傾向がある。後者の方の違いによって、グラフの灰色の部分が平均場近似より格子モデルの方が大きいのか説明できる。

格子モデル（図 3C と図 5C）は 2 つの点で完全混合モデル（図 1）と違っている。嫌がらせの有利さによって協力が進化しにくくなる点と、隣人間の状態の相関によって協力が進化しやすくなるという点である。格子モデル上での隣接個体の競合が性利他行動の進化を抑制する

ことについてはコンピュータシミュレーションによって以前から指摘されていた (Matsuda, 1987, Matsuda et al., 1987; Wilson et al., 1992; Taylor, 1992)。

嫌がらせの生物での例はバクテリアによって作られる毒がある。大腸菌 *E. coli* のある株はコリシンと呼ばれる毒を作るが、自分自身はその毒に耐性がある。これに対しコリシン生産性の株はコリシン感受性の株よりも成長速度が遅い。完全混合集団ではコリシン感受性と生産性の共存は見られなかったので、格子上では共存できるかどうかを Durrett と Levin (MS in review) は研究している。モデルは Matsuda (1987) による利他行動の進化の最近接侵入モデルとよく似ている。

Matsuda (1987) や Matsuda et al. (1987) は絶滅侵入モデルの研究をした。血縁関係のないときには、移住率が小さく空間上に空格子が多い状態では隣との協力は進化しやすくする。しかし、空格子が少なくなるとこの効果は弱くなる。理由は協力的な個体からなるクラスターの真ん中にいる個体は隣の格子が空にならない限り再生産の成功には寄与しないからである。同じように、我々のモデルでもしつぺ返しはクラスターを作るが、全面裏切りのクラスター内の空の格子点はたとえ全面裏切りの得点が低くても必ず全面裏切りによって占められる。しつぺ返しのクラスターと全面裏切りのクラスターの間の境界線の動きだけがどちらの戦略が広がるかを決める。しかし、本論文で扱ったモデルでは松田によるモデルより単純である。なぜなら空格子の可能性を無視して 2 状態であると仮定したからである。

Wilson et al. (1992) や Taylor (1992) は 2 状態のモデルについて研究したが、繁殖の方法が本論文のモデルとは違っている。彼らは、個体の死亡はランダムにおこり、空になった格子に隣接格子点にある戦略のうち適応度の高いもののコピーが入ってくるとしている。空間構造がある場合、利他行動は、自分の周りにいる他タイプの個体と置き換わることで、空間上を広がっていく。しかしそのようにして利他行動個体が局所的に増えると、もはやその中では増やすスペースがなくなり、むしろ利他行動が進化しにくくなってしまう。よって空間構造が入ることによって利他行動の進化が促進されるとは限らない、と結論された。

本研究ではプレイヤーの生存確率は得点に依存しているが、繁殖では得点と独立していると仮定した。これとは対照的に、他のモデルでは (e.g. Axelrod, 1984; Nowak & May, 1992; Wilson et al., 1992) 得点は生存率ではなくコピーの入りやすさ (繁殖率) に影響する。仮定の上のこの違いはモデルの結果の違いを起こすかもしれない。例えば、Nowak & May (1992) の研究ではある特定のパラメータでは協力的なプレイヤーと非協力的なプレイヤーが共存していて、空間パターンを絶えず変え続けている結果が得られた (Axelrod, 1984)。本研究では 2 つの戦略は共存せず、双安定状態になった。よって、この違いが Nowak & May の研究のように得点依存の出生率と本研究のような得点依存の死亡率から来ているのか、それとも同時的状态変化かあるいは非同時的状態変化との違いから生じているのかどうか調べるこ

は将来の研究の興味深いテーマになるであろう。Wilson et al. (1992) の研究では、2 つのタイプの個体が共存したかどうかは、コンピュータシミュレーションの図からははっきりはわからない。

格子上のゲームを拡張することができる。例えば 2 人以上のプレーヤが囚人のジレンマゲームをする「N 人の囚人のジレンマゲーム」は社会心理学でよく研究されている

(Hamburger, 1973; Dawes, 1980)。格子上での N 人の囚人のジレンマゲームは興味深い研究である。

また、最近の反復囚人のジレンマゲームの研究では、プレイヤーが小さな確率で間違って手を出してしまうときに協力的な戦略が多い集団ではパブロフや GTFT といった戦略の方がしつぺ返しよりも得点が高くなるというものがある（パブロフ：お互いに同じ手を出したとき次は協力し、違う手であれば非協力をだすという戦略、GTFT：基本的にはしつぺ返しと似ているが、相手に裏切られたときにも次回は協力する確率が 0 ではなく 0.9 と結構高い。）

(Nowak & Sigmund, 1993, Nowak & Sigmund, 1992) これらのシミュレーション結果は解析的な研究によっても確認されている (Stephens et al. 1995)。間違いの効果や多様な戦略があることの効果の研究はこれまで完全混合モデル上でなされてきたので、格子上で調べてみることも面白い研究であると思う。

謝辞：

名古屋大学人間情報学研究科の佐藤健一教授にはこの研究を始める前から様々なアドバイスをしていただき深く感謝している。また、九州大学の佐々木顕、久保拓也、原口佳大の諸氏にはコメントを頂いた。

参考文献

- Alexander, R. D. (1979). *Darwinism and Human Affairs*. Seattle: University of Washington Press.
- Axelrod, R. (1984). *The Evolution of cooperation*. New York: Basic Books.
- Axelrod, R. & Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. *Science* 211, 1390-1396.
- Boyd, R. & Lorberbaum, J. P. (1987). No pure strategy is evolutionarily stable in the repeated prisoner's dilemma game. *Nature* 327, 58-59.
- Boyd, R. (1989). Mistakes allow evolutionarily in the repeated prisoner's dilemma

game. *J. theor. Biol.* 136, 47-56.

Caswell, H. & Etter, R. J. (1992). Ecological interactions in patchy environments: from patch-occupancy models to cellular automata. In: *Patch Dynamics: Lecture Notes in Biomathematics* (Levin, S. A., Powell, T. M. & Steele, J. H., eds) Vol. 96, pp. 93-109. New York: Springer-Verlag.

Dawes, R. M. (1980). Social Dilemmas. *Ann. Rev. Psychol.* 31, 169-193.

de Waal, F. B. M. (1982). *Chimpanzee politics: power and sex among apes*. New York: Harper and Row.

Durrett, R. (1980). On the growth of one dimensional contact processes. *Ann. Prob.* 8, 890-907.

Durrett, R. & Levin, S. A. (1994a). Importance of being discrete (and spatial). *Theoret. Popul. Biol.* 46, 363-394.

Durrett, R. & Levin, S. A. (1994b) Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 343, 329-350.

Hamburger, H. (1973). N-person prisoner's dilemma. *J. Math. Sociol.* 3, 27-48.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behavior. *J. theor. Biol.* 7, 1-52.

Harada, Y., Ezoe, H., Iwasa, Y., Matsuda, H. & Sato, K. (1995). Population persistence and spatially limited social Interaction. *Theoret. Popul. Biol.* 48, 65-91.

Harada, Y. & Iwasa, Y. (1994). Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation. *Res. Popul. Ecol.* 36, 237-249.

Nowak, M. A. & May, R. M. (1992). Evolutionary games and spatial chaos, *Nature* 359, 826-829.

Nowak, M. A. & Sigmund, K. (1992). Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature* 355, 250-253.

Nowak, M. A. & Sigmund, K. (1993). A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the Prisoner's Dilemma game. *Nature* 364, 56-58.

Matsuda, H. (1987). Condition for the evolution of altruism. In: *Animal societies: theories and facts* (Ito, Y., Brown, J.L., & Kikkawa, J., eds) pp. 67-80. Tokyo: Japan Sci. Soc. Press.

Matsuda, H., Tamachi, N., Ogita, N. & A. Sasaki. (1987). A lattice model for population biology. In: *Mathematical Topics in biology: Lecture Notes in Biomathematics* (Teramoto, E. & Yamaguti, M., eds) Vol. 71, pp. 154-161. New York:

Springer-Verlag.

Matsuda, H., Ogita, N., Sasaki, A. & Sato, K. (1992). Statistical mechanics of population -the lattice Lotka-Volterra model. Prog.Theor. Phys. 88, 1035-1049.

Sato, K., Matsuda, H. & Sasaki, A. (1994). Pathogen invasion and host extinction in lattice structured populations. J. Math. Biol. 32, 251-268.

Stephens, D. W., Nishimura, K. & Toyer, K. B. (1995). Error and discounting in the iterated prisoner's dilemma. J. theor. Biol. 176, 457-469.

Taylor, P. D. (1992). Altruism in viscous populations -an inclusive fitness model. Evol. Ecol. 6, 352-356.

Trivers, R. (1971). The evolution of reciprocal altruism. Q. Rev. Biol. 46, 35-57.

Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. Nature 308, 181-184.

Wilson, D.S., Pollock, G.B. & Dugatkin, L.A. (1992). Can altruism evolve in purely viscous populations? Evol. Ecol. 6, 331-341.

付録 A

しっぺ返し n 個体からなるクラスターが最終的に絶滅する確率を Q_n とする。 $\lambda_n \Delta t$ を十分に短い時間 Δt にしっぺ返し n 個体からなるクラスターが $n+1$ 個体が増える確率とする。また、 $\mu_n \Delta t$ をしっぺ返し n 個体からなるクラスターが $n-1$ 個体に減る確率とする。すると次の漸化式が成り立つ。

$$Q_n = Q_n(1 - \lambda_n \Delta t - \mu_n \Delta t) + Q_{n+1} \lambda_n \Delta t + Q_{n-1} \mu_n \Delta t. \quad (\text{A1})$$

まずは k を有限な数とし、クラスターサイズが $(k+1)$ より十分に大きくなればクラスターは消滅することはないと仮定して計算し、後になってから k を無限大に発散させる。すると境界条件は、

$$Q_n = 0 \quad (n \geq k+1), \quad (\text{A2a})$$

$$Q_0 = 1, \quad (\text{A2b})$$

となる。モデルの定義より、クラスターの端の個体が死亡して他の戦略に置き換わってクラス

ター間の境界線が動いた時に変化が起きたとする。その遷移確率 λ_n 、 μ_n は次のように書き換えることができる。

$$\lambda_n = \begin{cases} 0 & n=0 \\ M_{D,1} & n=1, 2, 3, \dots, \end{cases} \quad (\text{A3a})$$

$n=0$ は吸収壁である。

$$\mu_n = \begin{cases} M_{T,0} & n=1 \\ M_{T,1} & n=2, 3, 4, \dots \end{cases} \quad (\text{A3b})$$

次からは $\lambda = M_{D,1}$, $\mu = M_{T,1}$, $\mu' = M_{T,0}$ とする。

(A2a)-(A3b) 式を用いると、(A1) 式は次のように書き直すことができる。

$$Q_n = Q_n(1 - \lambda\Delta t - \mu\Delta t) + Q_{n+1}\lambda\Delta t + Q_{n-1}\mu\Delta t \quad 2 \leq n \leq k, \quad (\text{A4a})$$

$$Q_1 = Q_1(1 - \lambda\Delta t - \mu'\Delta t) + Q_2\lambda\Delta t + Q_0\mu\Delta t \quad n=1, \quad (\text{A4b})$$

(A2a) と (A4a) から、

$$Q_{n+1} = Q_1 + \sum_{k=1}^n (\mu/\lambda)^{k-1} (Q_2 - Q_1) \quad (\text{A5})$$

になる。(A2b) と (A4b) から、

$$Q_2 = -\frac{\mu'}{\lambda} + \frac{\lambda + \mu'}{\lambda} Q_1 \quad (\text{A6})$$

(A2a) と (A5)、(A6) から Q_1 は下のようになる。

$$Q_1 = \frac{\mu'(1 - (\mu/\lambda)^k)}{\lambda - \mu + \mu'(1 - (\mu/\lambda)^k)} \quad \text{if } \lambda \neq \mu, \quad (\text{A7a})$$

$$Q_1 = \frac{\mu'k}{\lambda + \mu'k} \quad \text{if } \lambda = \mu. \quad (\text{A7b})$$

$w = w_b = (T - S - R + P)/(T - S)$ の時、 $\lambda = \mu$ となる。

$k \rightarrow \infty$ の時、(A7a) と (A7b) から、 Q_1 は次のような値に収束する。

$$Q_1 \xrightarrow{k \rightarrow \infty} \frac{\mu'}{\mu' + \lambda - \mu} = \frac{1}{1 + e^{-\alpha(P+T-2S)} - e^{-\alpha\left(P-S+\frac{R-P}{1-w}\right)}} \quad \text{if } \mu < \lambda \left(w > w_b\right), \quad (A8a)$$

$$Q_1 \xrightarrow{k \rightarrow \infty} 1 \quad \text{if } \mu \geq \lambda \left(w \leq w_b\right) \quad (A8b)$$

上の式は利得に従って λ や μ , μ' を書き直したのもである。(A8) 式はクラスターサイズ n の増加率が減少率より大きければ ($\lambda > \mu$)、しっぺ返し絶滅しない確率が正になることを示している。しっぺ返し 1 個体から始まって格子上に生き残る確率は $Q_T = 1 - Q_1$ であり、図 4 はそのグラフである。

同じようにして、全面裏切り n 個体からなるクラスターが絶滅する確率 R_n は次のように書くことができる。

$$\lambda_n = \begin{cases} 0 & n=0 \\ M_{T,1} & n=1, 2, 3, \dots \end{cases} \quad (A9a)$$

$$\mu_n = \begin{cases} M_{D,2} & n=1 \\ M_{D,1} & n=2, 3, 4, \dots \end{cases} \quad (A9b)$$

ここで、 $\lambda = M_{T,1}$, $\mu = M_{D,1}$, $\mu' = M_{D,2}$ である。すると、方程式は 下 のようになる。

$$R_n = R_n(1 - \lambda\Delta t - \mu\Delta t) + R_{n+1}\lambda\Delta t + R_{n-1}\mu\Delta t \quad 2 \leq n \leq k, \quad (A10a)$$

$$R_1 = R_1(1 - \lambda\Delta t - \mu'\Delta t) + R_2\lambda\Delta t + R_0\mu\Delta t \quad n=1. \quad (A10b)$$

よって、

$$R_1 \xrightarrow{k \rightarrow \infty} \frac{1}{1 - e^{\alpha(T-P)} + e^{\alpha\left((2R-P-S)-\frac{R-P}{1-w}\right)}} \quad \text{if } \mu < \lambda \left(w > w_b\right), \quad (A11a)$$

$$R_1 \xrightarrow{k \rightarrow \infty} 1 \quad \text{if } \mu \geq \lambda \left(w \leq w_b\right). \quad (A11b)$$

全面裏切りが1個体から格子上に生き残る確率は $R_D = 1 - R_I$ になり、これは図4に示した。

付録 B

(1) 2次元格子モデル

あ(13)式は次のように書き直すことができる。

$$\frac{d\rho_T}{dt} = -\rho_T \sum_{n=0}^{z-1} \binom{z}{n} (q_{T/T})^n (q_{D/T})^{z-n} M_{T,n} \frac{(z-n)}{z} + \rho_D \sum_{n=1}^z \binom{z}{n} (q_{T/D})^n (q_{D/D})^{z-n} M_{D,n} \frac{n}{z} \quad (\text{B1})$$

平均場近似をすると (B1) 式は次のように書き直すことができる。

$$\frac{d\rho_T}{dt} = -\rho_T \sum_{n=0}^{z-1} \binom{z}{n} (q_{T/T})^n (q_{D/T})^{z-n} M_{T,n} \frac{(z-n)}{z} + \rho_D \sum_{n=1}^z \binom{z}{n} (q_{T/D})^n (q_{D/D})^{z-n} M_{D,n} \frac{n}{z} \quad (\text{B2})$$

ペア近似の微分方程式に必要な局所密度と全体密度の式を導く前に、しっぺ返しのペア密度の時間微分の式を立てると、

$$\begin{aligned} \frac{d\rho_{TT}}{dt} = \frac{2}{z} \left\{ -\rho_T \sum_{n=1}^{z-1} n \binom{z}{n} (q_{T/T})^n (q_{D/T})^{z-n} M_{T,n} \frac{(z-n)}{z} \right. \\ \left. + \rho_D \sum_{n=1}^z n \binom{z}{n} (q_{T/D})^n (q_{D/D})^{z-n} M_{D,n} \frac{n}{z} \right\} \quad (\text{B3}) \end{aligned}$$

のようになり、右辺の初項はしっぺ返し n 個体と全面裏切り $(z-n)$ 個体と相互作用しているしっぺ返しが確率 $(z-n)/z$ で全面裏切りに置き換わることを示し、その結果しっぺ返しのペアは n 個から $(n-1)$ に減る。また、第2項はしっぺ返し n 個体と全面裏切り $(z-n)$ 個体と相互作用している全面裏切りが確率 n/z でしっぺ返しに変化し、その結果しっぺ返しのペアは n 個から $(n+1)$ が増えることを示している。(B3) 式の $2/z$ によって ρ_{TT} は 0 から 1 の間におさまっている。

ペア近似を用いることで、次のような ρ_T と $q_{T/T}$ の閉じた時間変化の式をたてることができる。

$$\frac{d\rho_T}{dt} = \frac{1}{8}\rho_T(1-q_{T/T}) \times \left\{ -\sum_{n=0}^7 \binom{8}{n} q_{T/T}^n (1-q_{T/T})^{7-n} M_{T,n}(8-n) \right. \\ \left. + (1-\rho_T)^{-7} \sum_{n=1}^8 \binom{8}{n} (\rho_T(1-q_{T/T}))^{n-1} (1-2\rho_T + \rho_T q_{T/T})^{8-n} M_{D,n} n \right\}, \quad (B4a)$$

$$\frac{dq_{T/T}}{dt} = \frac{1}{8}(1-q_{T/T}) \times \left\{ -\frac{1}{4} \sum_{n=0}^7 \binom{8}{n} q_{T/T}^n (1-q_{T/T})^{7-n} M_{T,n} n(8-n) \right. \\ + \frac{1}{4} (1-\rho_T)^{-7} \sum_{n=1}^8 \binom{8}{n} (\rho_T(1-q_{T/T}))^{n-1} (1-2\rho_T + \rho_T q_{T/T})^{8-n} M_{D,n} n^2 \\ + q_{T/T} \sum_{n=0}^7 \binom{8}{n} q_{T/T}^n (1-q_{T/T})^{7-n} M_{T,n}(8-n) \\ \left. - q_{T/T} (1-\rho_T)^{-7} \sum_{n=1}^8 \binom{8}{n} (\rho_T(1-q_{T/T}))^{n-1} (1-2\rho_T + \rho_T q_{T/T})^{8-n} M_{D,n} n \right\}, \quad (B4b)$$

(2) (14) 式の適応度を用いた完全混合モデル

じっぺ返しと全面裏切りの適応度は次のように書ける。

$$W_T = 1 - K \exp[-\alpha B_{T,n}], \quad (B5a)$$

$$W_D = 1 - K \exp[-\alpha B_{D,n}], \quad (B5b)$$

(1) 式と表 2 の得点表から下のようになる。

$$W_T = \sum_{n=0}^z \binom{z}{n} (1 - K \exp[-\alpha(nV(T/T) + (z-n)V(T/D))]) \rho_T^n \rho_D^{z-n} \\ = 1 - K (e^{-\alpha V(T/T)} \rho_T + e^{-\alpha V(T/D)} \rho_D)^z, \quad (B6a)$$

同じようにして、

$$W_D = 1 - K (e^{-\alpha V(D/T)} \rho_T + e^{-\alpha V(D/D)} \rho_D)^z, \quad (B6b)$$

w - ρ_T のグラフを書くとこのシステムは双安定になり、2つの領域は $W_T = W_D$ の線を境目にして分かれている。境目は次のように書き直せる。

$$\rho_T = \frac{e^{-\alpha V(D/D)} - e^{-\alpha V(T/D)}}{e^{-\alpha V(T/T)} - e^{-\alpha V(T/D)} + e^{-\alpha V(D/D)} - e^{-\alpha V(T/D)}}$$

$$= \frac{e^{-\alpha S} - e^{-\alpha P}}{e^{-\alpha S} - e^{-\alpha P} + e^{-\alpha T} - e^{-\alpha(T-wP)}(1-w)}. \quad (\text{B7})$$

この境界線は各格子点の隣接個体の数 z の値や次元に依存していないことがわかる。 α が非常に小さい極限において、(B7) 式は完全混合モデルである (2) 式に収束する。