

生物における相互協力関係の理論

松田 裕之

1. 相互協力関係と自然淘汰説

自然淘汰説によれば、生物はより多くの子孫を残す適応的な形質が進化する。協力関係とは、自分の繁殖上の利益だけでなく、つき合う相手の利益も計る間柄であり、適応進化の考えと矛盾するように見える。以前は、種全体の繁栄に有効（群淘汰）だとする説があったが、現在はあくまでも、他者より自分の子孫を増やすのに効果的な形質が進化する（個体淘汰）と考えられている。

では、協力関係は生物界に存在しないのか？ そんなことはない[1][18]。なわばり争いでは、一定の規則に則って比較的平和的に勝負が決まる場合も多い。クジラでは、傷ついた相手を溺れぬように助ける行動が同種内のみならず、異種間でもよく見られるという[15]。肉食の大型哺乳類では共同で狩をし、獲物を分配する[12]。ドグエラヒヒはあぶれ雄が連合して他の雄の支配する群れを乗っ取る[1]。小鳥の群れは、交替で首を挙げて天敵を監視しながら餌をとる。働きばちが子を作らないのは、血縁者の子育てを助けているから意味合いが違うが、鳥には他人の子育てを手伝う種も多い([18], 第27章)。

ある個体の行動がその個体自身の適応度を下げて受け手のそれを上げるとき、それを利他行動という。働きばちなど血縁淘汰と呼ばれるものでは、送り手が自分の直系の子孫の数の期待値を減らすのが受け手が血縁個体であるために、血縁者の子孫も含めれば有利になる（本稿で述べる相互協力行動は個体適応度を下げる行為ではない）。その説明の前に、「協力」関係を探る手始めとして非ゼロ和ゲームの1つであるタカハトゲームを紹介する。

2. ゲーム理論となわばり争いの儀式化

非血縁個体間の関係を説明するのに、ゲーム理論は絶大な効果を発揮した。生物の進化は、目前の相手と適応

まつだ ひろゆき 日本医科大学 基礎医学情報処理室
〒113 文京区千駄木1-1-5

度（子孫の数の期待値）を直接比べるのではない。集団全体の平均値より得か損かが重要だと考えられている。ここにすべての鍵がある。他人の儲けた分だけ必ず自分が損する（ゼロ和ゲーム）なら、個体淘汰説では協力関係は絶対に説明できない。しかし、つきあいは両者の振舞いによって、双方とも得したり、損することもありうる。

表1(a)は、なわばり争いを説明するタカハトゲームの利得表である[9]。各個体のとれる手段は、どちらかが傷つくまで争う（タカ派）か、相手がタカ派なら無理せず撤退する（ハト派）かどちらかとする。ハト派同士なら勝率は半々とする。勝つ利益が V 、争って傷つく損害が C である。 C が0でないために非ゼロ和ゲームとなり、双方の得点の合計は一定でなくなる。 $C < V$ ならば、相手がハト派の場合自分はタカ派の方が得で($V > V/2$)、相手がタカ派でもやはりタカ派の方が有利である[($V - C$)/2 > 0]。 $V < C$ ならば、相手がタカ派なら自分はハト派の方がましであり、「弱虫ゲーム」[11]の状況になる。このとき、タカ派とハト派が $V/C : 1 - V/C$ の比率でいる状態で均衡する。それよりタカ派が少ないときはタカ派が、多いときはハト派が有利になる。この均衡状態を、戦略の違う突然変異が生じても適応度が低く、子孫が増えないため、進化的な安定状態 (ESS)という[9]。

表1 3種類の非ゼロ和ゲームの利得表

(a) タカハトゲーム			(b) 囚人のジレンマゲーム		
自分\相手	H	D	自分\相手	D	C
タカ派H	$(V-C)/2$	V	裏切りD	P	T
ハト派D	0	$V/2$	協力C	S	R
			$T > R > P > S$	$2R > T + S$	
(c) 英雄ゲーム					
自分\相手	♂	♀			
放精♂	$-s$	$V-s$			
産卵♀	$V-e$	$-e$			
	$V > e > s > 0$				

大事なことは、両者の利益の合計が最大になるのは双方ハト派のときなのに、ESSは $V > C$ ならすべてタカ派、 $V < C$ でもタカ派が残る。全体の利益（群淘汰）とESS（個体淘汰）は違う予測をする。また、タカ派とハト派が対すればその場限りではタカ派が得である。（タカ派同士だと大損するために共存状態で均衡している）

このゲームになわばりの主と侵入者の違いを考えた非対称闘争、ハト派同士がひけらかしを行ない、それが長い方が勝つとした消耗戦などが解析されている[9]。また角が長い方がタカ派となり、短い方が遠慮する秩序が一度できると、それを崩しにくいという[2]、第8章）。

タカハトゲームは相互協力関係でも、血縁者間の利他主義でもないが、つき合う相手と損傷を比較すべきでないという、非ゼロ和ゲームの好例である。では、 V が C より大きい場合には、ハト派は絶対に損なのだろうか？

3. 囚人のジレンマと相互協力行動

餌を分け合う状況は多くの哺乳類に見られる。そのさい、餌をとった個体がとれなかった個体に餌を分けることはその場かぎりでは自分の餌を減らす分だけ損であるが、1回限りのつきあいだけでなく、長いつきあいの中で互いに助けあうことで両者とも得になる。（反復ゲーム）

反復囚人のジレンマゲームでは、1回ごとの利得表は表1(b)で表わされる[2]が、反復ゲーム全体の利得表は、表2のようになる。ここで w は同じ相手と再びつきあう確率（または値引率）である。つきあう回数は平均 $1/(1-w)$ となる。1回ごとに使える手は協力と裏切りの2種類だけだが、全体の戦略としては、常に協力し続ける（全面協力）、全面裏切り、でたらめに協力と裏切りを半々に使い分ける（でたらめ）、2つの手を1回ごとに繰り返す（悪玉善玉）、相手に2回続けて裏切られた後だ

表2 反復囚人のジレンマの利得表(期待値)

自分\相手	TFT	全協	堪忍	悪善	全裏	でた
しっぺ返し(TFT)	30*	30	30	24	9	22
全面協調	30	30	30	14	0	15
堪忍袋(TFT)	30	30	30	14	8	18
悪玉善玉	26	41	41	20	5	23
全面裏切り	14	50	18	30	10*	30
でたらめ	24	40	33	22	5	23

ただし $(T, R, P, S) = (5, 3, 1, 0)$, $w = 0.9$ とした。*は進化的に安定な戦略を意味する。「でたらめ」対「堪忍袋」以外は単純なマルコフ過程の期待値計算による。

け仕返しする(堪忍袋)、そして、1回目は協力して2回目以後は前回の相手の手を真似する戦略(しっぺ返し)など、さまざまな戦略がある。自分の手を変えれば相手の以後の方針も変わるので、1回限りのゲームのように相手の手を変えず自分だけ変えた場合を考えるのは意味がない。そこが肝腎だ。相手が裏切れば次回仕返しして相手も損をする。このように、1回限りのつきあいでは損をするが、つきあいを繰り返すことにより淘汰上有利になり、双方とも得になる行動を相互協力行動という。

しっぺ返しと同じようでも、初回裏切った後は相手の真似をするのは、協力関係を実現しづらい[3]。互酬制がすべて相互協力関係(互恵制)を導くわけではない。

これらの戦略のうちどの戦略が最も優秀かが問題だが、その答えは相手の戦略にも左右される。考え方は2通りある[2]。1つは、集団全体が自分と同じ戦略なら、自分だけの戦略を変えても得にならない、ESSを求めるもの。2つめは、戦略を公募してゲームの選手権を開き、そこで優勝した戦略を最も優秀だとする考えである。

まず、ESSの条件を満たす戦略は2つに大別される。1つは全面裏切りである。集団全員が全面裏切りなら、少しでも協力する戦略は必ず損をする。もう1つが相互協力である。これが進化的に安定になるには、こちらが先に裏切ることなく(上品さ)、相手が裏切ればある一定の規則で仕返しして相手だけに際限なく裏切らせてはいけない(報復権)という2つの性質を持つことだ。

ただし、相互協力行動の集団に全面協力などの戦略が出現しても、両者互いに協力し合うだけだから区別がつかない。ゆえに、相互協力の進化的安定性を議論するには、淘汰上中立な突然変異がいても構わないという但し書きがある[2]。実際には、相互協力と全面協力の差は、上品でない第3の戦略が出現したときに露呈する[3]。

報復を等価報復に徹したのがしっぺ返し戦略である。報復は等価以上に厳しくしても、それ以下にとどめてもよいが、あまり緩過ぎると裏切り者が得をする。つきあいが長続きするほど、報復は限定的でもよい。Axelrod[2]が計算機プログラムの形で戦略を募集し、選手権を行なってどんな戦略が有効か調べた結果、相互協力戦略は軒並み好成绩だったが、上品でない戦略は皆成績が悪かった。さらに上品さと報復権に加え、報復を限定する寛容さを備えた戦略が、協力関係を築きやすく好成绩であった。

これをもとにして、 w を固定せず、裏切られたら縁を

切る場合[5]や、つき合う人数が変化する場合[4]を考えた研究もある。いずれも、通常の反復囚人のジレンマに比べ、相互協力関係が維持されやすい。また、松田博嗣博士[7]は、つきあいを近隣個体間に限定した場合、血縁淘汰と同様に真の利他主義も進化しうることを示した。

4. Thompson [14] の相互扶助ゲーム

相互協力関係は、反復囚人のジレンマのように双方が毎回協力し合う場合だけでなく、1回ごとに助け合う状況も考えられる。その例が Thompson [14] の相互扶助ゲームと、後述の反復英雄ゲームである。相互扶助ゲームは、1回ごとに見れば、相手の援助を必要とする側と、相手を助ける余裕がある側の立場の違いがあり、その立場が回を追って入れ替わるゲームである。たとえば、以下に示す吸血フウモリの食料分配がその好例である[16]。

吸血コウモリは、夜、有蹄類の血を吸って食料とする。おとなでは約93%の個体が吸血に成功するが、残りは腹を空かせて巣に戻る。飢えに弱いので、1日の空腹でも飢え死にする危険がある。吸血できた個体は、よく失敗した個体に巣内で血を吐き戻して分け与えるという。これは飢えを凌ぐのに有効である。しかし、血を分け与える個体はその自分分の食料が減るため、その場限りでは損をしている。この負担を C とする。それに対して分けてもらう個体の利益を B と表わす。同じ食料でも満腹と空腹ではありがたみが違うから、 $B > C > 0$ と考えてよい。

血縁者同士なら、餌の分配は利他行動とも考えられるが、巣内のおとな同士の血縁度は平均0.11と低く、 $B/C > 9$ でないと血縁淘汰で説明できない。 B/C はせいぜい4程度だろう([16]の図)。同じ巣内の個体は数年はつきあうため、非血縁個体間の相互協力行動として説明できる。

巣内の2個体間の関係だけを考える。毎回、両者は93%の確率で(独立に)吸血に成功する。双方吸血できれば助けは要らず、とともに失敗すれば助けようがない。問題は一方だけが吸血できた場合である。両者の吸血率に差がなければ、自分が相手に助ける求める確率 q_1 と、相手が自分に求める確率 q_2 は五分五分である。助けを求める側に行動の選択権はなく、助ける側は援助するしないを自由に選べる。裏切り戦略とは、自分は助けを求めるが、相手を決して助けぬ戦略であり、相互協力行動とは、過去に自分が助けを求めたときに相手が助けてくれなかった場合に限り、自分も相手を助けなくなる戦

略である。援助する側の負担を C 、される側の利得を B とすると、相互協力戦略同士の利得は $(q_1B - q_2C)/(1-w)$ 、裏切り戦略が相互協力戦略を相手にして得られる利得は、 $q_1B/(1-q_1w)$ と表わされる(必ずしも交互に助けを求めない点に注意)。相互協力行動が有利(ESS)となる条件は、 $B/C > (2-w)/(3w-2)$ で、 w が1なら $B/C > 1$ となる[8]。

若者のコウモリの場合は、33%吸血に失敗する。おとなとの関係では、上の基準に照らすと、 w が1でも $B/C > 6$ となり、相互協力行動による若者からの直接の見返りだけでは、おとなの方が若者を助けても割りに合わない[8]。また、裏切り戦略に対し報復に出た観察例はない。

5. 反復英雄ゲーム

相互扶助ゲームでは、毎回両者の立場の違いがはっきりしていた。しかし同じ立場の個体同士でも、交互に相手を助け合う状況がありうる。ここに示す雌雄同体魚ハムレットに見られる、卵の取引がその好例である[6]。

ハムレットは、日没前に番いを作る。卵を小出しにして、交互に産卵(雌役)と放精(雄役)を繰り返す。日に10回ほど同じ番いで産卵する。たまに一方が続けて放精することもある。彼のデータによれば、それは平均して一番い当り1回強生じ、雌雄役を交替する場合に比べ、2度続けて放精した後に離婚する割合が有意に高い。

一般に産卵の負担(e)の方が放精のそれ(s)よりも大きいと考えられ、他方、子を作る成果(V)は同じである。そこで、利得表は表1(c)のように書ける。これは英雄ゲームと呼ばれるもので、つきあいが一度きり($w=0$)で、両者の間に情報交換ができないなら、雄役を $(V+e-s)/2V$ (残りが雌役)で使い分ける状態で均衡する。ただしこれだと、双方とも産卵し、受精できずに無駄になる場合が生じてしまう。一般に魚類では、卵を無駄にしないため放精のときに雄が雌に合図を送る行動が観察される。情報交換があれば、一方が放精すれば他方が産卵するため無駄はないが、雄役の方が高い利得を得る、どちらが雌役をするか根比べになる。合図は早過ぎても損な役を引き受けてしまったり、遅過ぎても時間の浪費になる。

これを次のように単純に考える。番いは単位時間あたり一定の確率 m で離婚し、新しい相手を探しにゆくとする(平均探索時間 T_s)。番いを作ると、いずれか一方が雌役をやるという合図をしてから産卵・放精を始める(自分が雄役になるのは得だから、相手の提案を拒否するこ

とはない)。産卵時間を T_h とし、同じ番いで続けて産卵する確率を w とする。日没も産卵数の限界も考えず、産卵と伴侶探しをずっと続けると仮定する。つきあいが1回きり、つまり w が0のとき、利得の長時間平均を最大にする、進化的に安定な、雌役をやる合図を送る頻度 u は、 $(1+mT_s)(V-e)/(T_h+T_s)(e-s)$ となる[8]。つきあいを続けるとき、自分が雄役の後と雌役の後で離婚頻度、および雌役をやる合図を送る頻度を変えると予測されるが、簡単のため、相互協力戦略の個体は雄役の後すぐに雌役を宣言し、雌役の後相手が雄役を宣言しなければ速やかに離婚すると考える(ハムレットでは、2回目以降も合図を送るのに間があく、これは産卵数が有限で互いの産卵能力を確かめながら番いを維持しているためだ)。こう仮定すると、 u の ESS は $[V-e+w(V-s)](1+mT_s)/(e-s)[T_h+T_s(1-w)]$ となる。 u や適応度は w が高いほど高く、つきあいが長いほど率先して損な雌役をやるはずだ。

この u の値をとる相互協力的行動は、裏切り戦略、つまり2回続けて雌役をやらうとする個体に対して進化的に安定である。裏切り者は必ず得な雄役を演じるが、すぐに離婚されるため高い利得を挙げることができないのだ。

もう1つ強調したいことは、負担の重い雌が合図を送ることだ。もし雄役が合図するならESSの u は無限大になる。今度は相手の提案に合意するとは限らないので、その受諾率を考えると、受諾率に上に示した雌役が合図を送る頻度に一致する。ともあれ、雄役をしたいことは言わなくてもわかっているから、雌役をかって出る方が目立つ合図を送るはずだ。実際、魚類では雄が合図を送るものも多いが、ハムレットでは雌が合図を送る。他の雌雄同体魚でも雌が合図すれば、この理論は支持される。雌役をサボる個体が離婚率が高いという、相互主義の報復まで確認された数少ない例である。他にもイトヨを用いた実験で、2尾(実は鏡の中の自分)で天敵を偵察するさいに相棒が及び腰だと前進しないという例がある[10]。

6. その他のゲーム

相互協力関係が生じうるのは、上に挙げたゲームの例だけではない。前に述べた定義に合うものは、つきあいを繰り返す反復ゲームであれば、他のゲームでも生じうる。たとえば、タカハトゲーム(弱虫ゲーム)でもよい。1回きりのタカハトゲームでは、タカ派は完全にはなくならなかった。しかし繰り返し同じ個体同士が争う場合

がもしあれば、相手が前回タカ派の方針をとらない限りハト派であり続けるという相互協力戦略は、 w が1に近づけば進化的に安定である。このとき、つきあい1回あたりでみてより高い利得を得ることができる。囚人のジレンマの状況だけを相互協力関係と考える必要はないし、相互協力をすべて囚人のジレンマに当てはめる必要もない。こうした関係は生物界には広く見られる現象と考えられ、こうした解析は、今まで個体淘汰説で説明されなかった多くの現象を説明する手段として有効だと期待される。

最後に、非血縁個体間のつきあいで無用な争いを避けるための心構えとして、非ゼロ和ゲームで高い利得を挙げるときの指針をいくつか挙げる。まず、相手と比較しないことだ。実は、表2を見ればわかるように、しつべ返しはつき合う相手より高得点になることは有り得ないのだ。次に、いたずらに相手が自分を苦しめると心配せずに、相手も相手自身の利益を高めようとしていると期待することだ。第3に、報復する余地を残すために、つきあいの終わりははっきりさせないことだ。第4に、誰かに裏切られた場合、報復する相手を間違えないことだ。第5に、自分が相互協力主義者であることを相手に表明することだ。ゼロ和ゲームと違って、相手に自分の戦略を教えることは必ずしも損ではない。そして最後に、報復は控えめに行なうことだ。相手が再び協力してきたら、長く根に持たず協力し直すことだ。でないと、些細な誤解やでき心から裏切りが生じたとき、報復が報復を呼び、貴重な協力関係がだいなしになるだろう[13]。

こうしたことは、処世術として、ある程度誰もが考えていることと思う。しかし私たちの本能や常識は、よくこれらと逆のことを囁きかけ、非ゼロ和ゲームの状況に適用していない。私たちは、己の本能を疑い、こうした鉄則を心すべきである。ただ、ゲーム理論はまだ単純である。理論が未発達であることも忘れないでほしい。

参考文献

- [1] 青木健一：『利他行動の生物学』、海鳴社、1983。
- [2] Axelrod, R.: *The Evolution of Cooperation*, Basic Books New York. 1984 (松田裕之訳、『つきあい方の科学』、HBJ出版局)。
- [3] Boyd, R. and Lorberbaum, J. P.: No Pure Strategy Is Evolutionarily Stable in the Repeated Prisoner's Dilemma Game, *Nature*

Vol. 327 (1987) 58-59.

- [4] Boyd, R. and Richerson, P. J.: The Evolution of Reciprocity in Sizable Groups. *J. theor. Biol.* Vol. 132 (1988) 337-356.
- [5] Feldman, M. W. and Thomas, E. A. C.: Behavior Dependent Contexts for Repeated Plays of the Prisoner's Dilemma II: Dynamic Aspects of the Evolution of Cooperation. *J. theor. Biol.* Vol. 128 (1987) 297-315.
- [6] Fischer, E. A.: The Relationship between Mating System and Simultaneous Hermaphroditism in the Coral Reef Fish, *Hypoplectrus Nigricans* (Serranidae) *Anim. Behav.* Vol. 28 (1980) 620-633.
- [7] Matsuda, H.: Conditions for the Evolution of Altruism, *Animal Societies: Theories and Facts* (ed. Y. Ito, J.L. Brown and J. Kikkawa. Japan Sci. Soc. Press, Tokyo (1987) 67-80. (松田博嗣)
- [8] Matsuda, H.: The Evolution of Reciprocal Cooperation in the Iterated Hero Game *J. Ethol.* 投稿中.
- [9] Maynard Smith, J.: *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge Univ. Press. Cambridge. 1982. (寺本英・梯正之訳『進化とゲーム理論』産業図書)
- [10] Milinski, M.: Tit for Tat in Sticklebacks and the Evolution of Cooperation. *Nature*, Vol. 325 (1987) 433-435.
- [11] 西山賢一: 『勝つためのゲーム理論』(講談社), 1986.
- [12] Packer, C. and Ruttan, L.: The Evolution of Cooperative Hunting. *Am. Nat.* Vol. 132 (1988) 159-198.
- [13] Selten, R. and Hammerstein, P.: Gaps in Harley's Argument on Evolutionarily Stable Learning Rules and in the Logic of TFT. *Behav. Brain Sci.* Vol. 7 (1984) 115-116.
- [14] Thompson, P.R.: 'And Who is my Neighbour?' An Answer from Evolutionary Genetics. *Social Science Information*, Vol. 18(1980) 41-50.
- [15] Trivers, R.: *Social Evolution*, Benjamin/Cummings, California, 462 pp. 1985 (邦訳中)
- [16] Wilkinson, G.S.: Reciprocal Food Sharing in the Vampire Bat. *Nature*, Vol. 308 (1984) 181-184.
- [17] Wilkinson, G.S.: Reciprocal Altruism in bats and other mammals. *Ethol. Sociobiol.* Vol. 9 (1988) 85-100.
- [18] Wilson, E.O.: *Sociobiology*, Harvard Univ. Press 1975. (伊藤嘉昭監修, 『社会生物学』思索社)

新しいコラム “OR メモランダム” へぜひご投稿を

——みなさん、こんな話、アイディア、経験は、ありませんか？

平成2年1月号から、上記の新しいコラムを設けます。このコラムは、ORにかかわる概念、原理、知識(手法、定理)、それらの図解、よい教材や問題、実学ORの実施経験、そこから得られた知恵やアドバイス、失敗談と教訓、新しい問題提起、新しい観点、視座、フレームワーク、未だ解けていない問題、面白研究テーマなどを、“新鮮に”、しかも、“コンパクト”に表現し、提示していただくものです。

だれでも、自分だけにしまっておくにはもったいな

いユニークなアイディアや概念、フレッシュな見方、発想、他の会員(読者)に伝えて、意見をたたかわせたい問題提起などがあるのではないのでしょうか。どうアプローチしたらよいか分からない研究テーマなどもあるに違いありません。ふるってご投稿ください。

(原稿は、刷り上がり半ページから3ページに納まるようにお書きください。なるべく、コンパクトに！加筆訂正をお願いする場合があります。)