

拡散場における社会ジレンマ下で協調は進化できるか？

松澤遼¹, 谷本潤², 萩島理², 池谷直樹²

¹九州大学 工学部 エネルギー科学科

²九州大学大学院 総合理工学研究院 エネルギー環境共生工学部門

概要

自然界において生物の協調的行動は随所で観測される。既往研究により微生物のコロニーにも協調的行動が存在することが報じられている。本研究では、生存資源を生産する種（協調戦略の種）とそうでない種（裏切り戦略の種）が併存し、培地上の拡散を通じて資源の供給と取り入れが行われる状況をモデル化した。モンテカルロシミュレーションにより、夫々の種の1次の固着確率を解析したところ、環境の特性である資源の拡散係数、生存のための資源取り入れ効率、社会ジレンマの強度が両戦略の進化的安定性に大きく影響することがわかった。

Is cooperation in a Public Goods Game as social dilemma with resource diffusible field?

Ryo Matsuzawa¹, Jun Tanimoto¹, Aya Hagishima¹, Naoki Ikegaya¹

¹Interdisciplinary Graduate School of Engineering Sciences, Kyushu University

Abstract

In the nature, cooperative behavior of creature is observed everywhere. It was found that microbe in the colony took a cooperative behavior in past studies. This study models a hypothetical microbe-world placed in a colony where a cooperator, who produces a resource and emits it to her surrounding environment, and a defector who only intakes the resource are competing. The resource spreads through the diffusible field, while all agents must intake it to survive, otherwise they die. We are concerned on fixation probability for each two species; cooperative and defective microbes by means of Monte Carlo simulation, and evaluate evolutionary stability. We found that parameters such as diffusivity of the resource, intake coefficient of the resource and game structure significantly affect on how possible the cooperative species can be evolutionary stable.

1 緒言

自己利得の最大化と系全体利得の最大化が背馳するとき数理ジレンマが生じる。人間社会システムはもとより広く生物システムにおいて社会ジレンマ下で集団的協調（公平な Pareto 最適となる系全体利得最大化を Nash 均衡となる自己利得最大化に優先させる群行動）が多く観察されるが、この他利行動創発の謎を解明する手段として、近年、統計物理学、生物学、情報学などの学際分野で進化ゲーム理論が脚光を浴びている（例えば[1]）。進化ゲームにおいて前記の比喩として頻用されるモデルに Public Goods Game (PGG) がある。PGG は多人数囚人ジレンマ (n -Prisoner's Dilemma, n -PD) のクラスに属するジレンマであり、エージェントは協調 Cooperation (C), 裏切り Defection (D) の binary 戦略を採り、C は *cost* を拠出、ゲーム参加者からの総拠出金を r 倍した *benefit* が戦略に拘わらず全員に等分配される。よって、D は公共財をタダ乗りする（厳

密には1次の) free-rider となり得る。これらの他利行動は微生物のコロニーにも観察されることが判ってきた[2]。例えば、出芽酵母であるパン酵母は、ショ糖を果糖とブドウ糖に加水分解するインベルターゼ酵素を生産する。それにより得られた単糖類である果糖とブドウ糖は拡散により他の酵母菌の生存資源となる[3]。すなわち、パン酵母は公共財である単糖類を生産し、多種の酵母菌は培地（環境）上の拡散により、この公共財に free-ride している PGG 的数理構造が背後にあることが期待される。実際、文献[2], [3]では、この事例には Nowak[1]の報じた Network 互惠と同相の数理構造があることを明らかにしている。また、文献[4]では、拡散を明示的扱わずに、生産資源を自家消費と拡散により他者の消費に供される分に分割する一般的な数理モデルを提示している。本論では、拡散場 PGG の普遍モデルをまず提示し、協調戦略の進化的安定性について検討した結果を報告する。

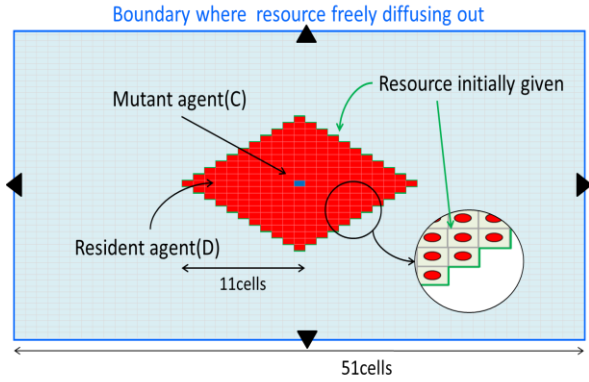


図1 ドメインおよびセルの配置

2 モデル

2次元 von Neumann 近傍セル($N=51 \times 51$ セル)からなるドメインの中央部に微生物が配置されている(エージェント数 221). 微生物は 1 セルを占めるとし, セル位置はドメインと共通の index (例えば i) を付す. 微生物には戦略 s_i があり協調 C ($s_i=1$) なら資源 P をそのセル i に放出するが, 裏切り D ($s_i=-1$) なら資源を生成しない. 微生物は生存のため, 体内資源濃度 Ψ_{body} と場のそれ Ψ_i の勾配に応じた資源を取り入れるが, 取り入れ資源は少なくとも M_{min} 以上確保されねばならない. このとき, 協調 C であれば取り入れた資源から $Cost(=1$ としてモデルを正規化) を上限として一部を生産活動に充て, この分の取り入れ資源は自らの取り分を意味する適応度 π_i には合算されない. しかし, 生産活動の結果 C は場に増幅係数 b を乗じた資源 P を自セルに放出する. セル i の資源濃度が 0 となるとその場にいる微生物は死滅し, セル i から除却される. 体内に取り入れた資源は後述する確率的に生じる生存死滅(微生物の寿命を意味している)に拘わる適応度 π_i となる. また, 資源体内取り入れ効率を μ とする. ドメイン中の資源拡散は総括拡散係数 Λ により表される線形拡散方程式による. このとき空間離散化後のセル i における支配方程式は以下となる.

$$\frac{d\Psi_i}{dt} = \Lambda \left[\sum_{j \in \{N_i\}} \Psi_j - \Psi_i \right] + \text{Abs}[s_i] \cdot \left(\frac{s_i + 1}{2} \cdot P - M_i \right) \quad (1)$$

$$M_i = \text{Max}[\mu(\Psi_i - \Psi_{body}), M_{min}] \quad (2)$$

$$P = b \cdot \text{Min}[Cost, M_i - M_{min}] \quad (3)$$

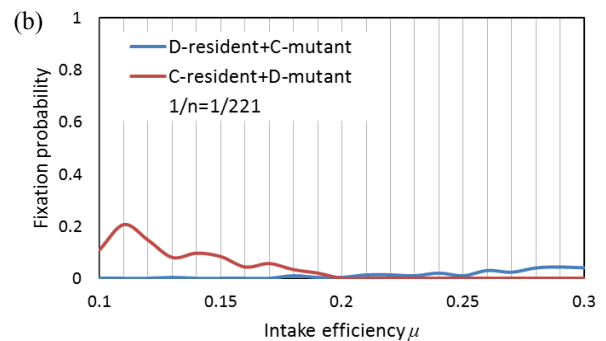
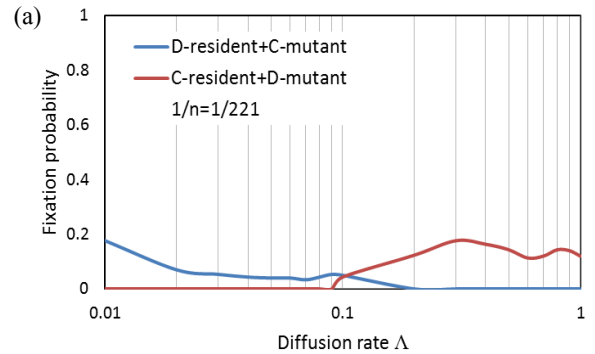
$$\pi_i = M_i - \frac{s_i + 1}{2} \cdot \text{Min}[Cost, M_i - M_{min}] \quad (4)$$

微生物には確率的適応プロセスが生じる. 本論では, Death-Birth Process[1]で模擬する. すなわち, 離散時間 1 ステップ毎にランダムに 1 個体を選択, これを死滅させ, 隣接セルに居る微生物エージェント(最大で 4 個体)の適応度に応じて子個体を生成, 除却後のセルに配置する. これは, 微生物の適応度

(体内取り入れ資源の多寡)に応じて, 死滅再生成が生じることで, 系内の戦略分布がダイナミクスを持つことを意味する. ドメイン外縁は流出境界とし, ダイナミクス初期に微生物の居るセル(図1のドメイン中心部の菱形領域)にだけ初期資源 Ψ_{int} を配置する. 従って, C 戦略エージェントがいなければ, 初期資源は時間とともにドメイン外縁から散逸するので, 微生物は総て死滅することになる. 拡散方程式の数値解法には時間陽解を適用, 設定パラメータは $\Psi_{body}=0$, $\Psi_{int}=10.0$, $M_{min}=0.1$, $Cost=1$ とした.

以下では 1 次の固着確率を解析することでこの系の社会ダイナミクス特性を論じる. すなわち, 図1の菱形領域の全エージェントを D 戦略とし, その中心のエージェントが突然変異により C 戦略エージェントになった場合に, 時間発展の後この C 戦略エージェントの子個体が全エージェント集団を占める事が出来る頻度をモンテカルロシミュレーションする. 実際には, 独立に 300 試行行ったアンサンブル平均を取って固着確率 ρ_C を統計的に評価する. このエピソードを以下 D-resident+C-mutant とする. また, 攻守を代えた C-resident+D-mutant も併せて解析する(ρ_D を得る). 両固着確率の大小関係, および夫々の固着確率がランダム浮動による固着可能性 $1/n$ (初期配置エージェント)(以下この確率を $1/n$ と表す)より大きいかを評価することで C, D 戦略の進化的安定性を議論する. なお, $1-\rho_C$ ($1-\rho_D$) は突然変異種 C (D) がレジデント種 D (C) に侵入できない確率を意味する.

3 結果および考察



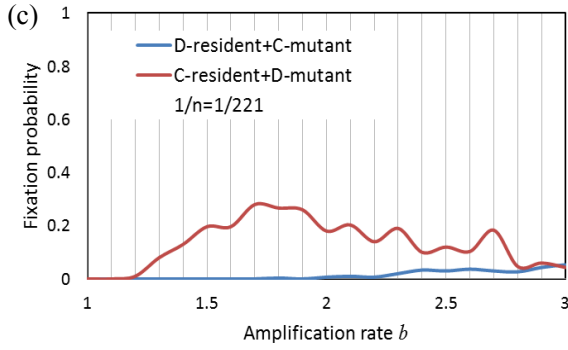


図 2, (a)総括拡散係数 Λ に対する両固着確率 ($\mu=0.1, b=3$), (b)資源取り入れ効率 μ に対する両固着確率 ($\Lambda=0.2, b=3$), (c)資源増幅率 b に対する両固着確率 ($\Lambda=0.1, \mu=0.1$).

図 2 にパラメータである総括拡散率, 資源取り入れ効率, C の資源増幅率に対する両固着確率の感度を示す.

図 2(a)で総括拡散係数が小さい範囲では $\rho_C > 1/n$, $\rho_D < 1/n$ かつ $\rho_C > \rho_D$ となっており, D 戦略の初期集団に 1 個体の C 戦略が侵入できる可能性は C 戦略の初期集団に 1 個体の D 戦略が侵入できるそれよりも有意に (確率的浮動因に比して) 大きい. すなわち, 進化的には C 戦略が優勢である. しかし, 拡散の程度が大きくなると, 逆に D 戦略が優勢になる. このことから, C 戦略が創発するには培地の拡散が小さいことが要請されることがわかる. 拡散が大きいと, 他者依存の free-rider が蔓延ることを阻止できないからである.

図 2 (b) で取り入れ効率が小さい範囲では $\rho_C < 1/n$, $\rho_D > 1/n$ かつ $\rho_D > \rho_C$ であるが, 取り入れ効率 μ が大なるほどに $\rho_C > \rho_D$ となっている. これは生存に供する体内取り入れ資源が大きくなると, 自己生産できない D 戦略が徐々に不利になることによる.

図 2(c)で D 戦略の侵入できる可能性をしてみる. $1 < b < 3$ のパラメータ設定域では $\rho_D > 1/n$, $\rho_D > \rho_C$ であり, D が優勢である. また, $b=1.7$ にピークを持つ. これは, C の資源生産力が小さいと D 戦略は free-ride できない一方, 大きい場合には C 戦略の適応度が上昇し D 戦略の適応度が相対的に低下するため (程度は拡散に依存するが) である. PGG におけるコストと協調の果実の関係から, 本モデルにおける b は大略, 社会ジレンマの弱さを表意すると思われる. このことは, C 戦略の侵入できる可能性が b に対して緩やかな増加傾向であることに整合的である.

図 3, 4 に各パラメータを広域で取り, 3 パラメータ空間における両固着確率の特性を示した (図 3 は $b-\mu$ 平面, 図 4 は $\Lambda-\mu$ 平面を取り出した). 但し, ここでは固着意味を緩和し, C 若しくは D だけになって他戦略を支配する場合 (キャプションにある C (D) -dominant) と併存平衡 (キャプションにある

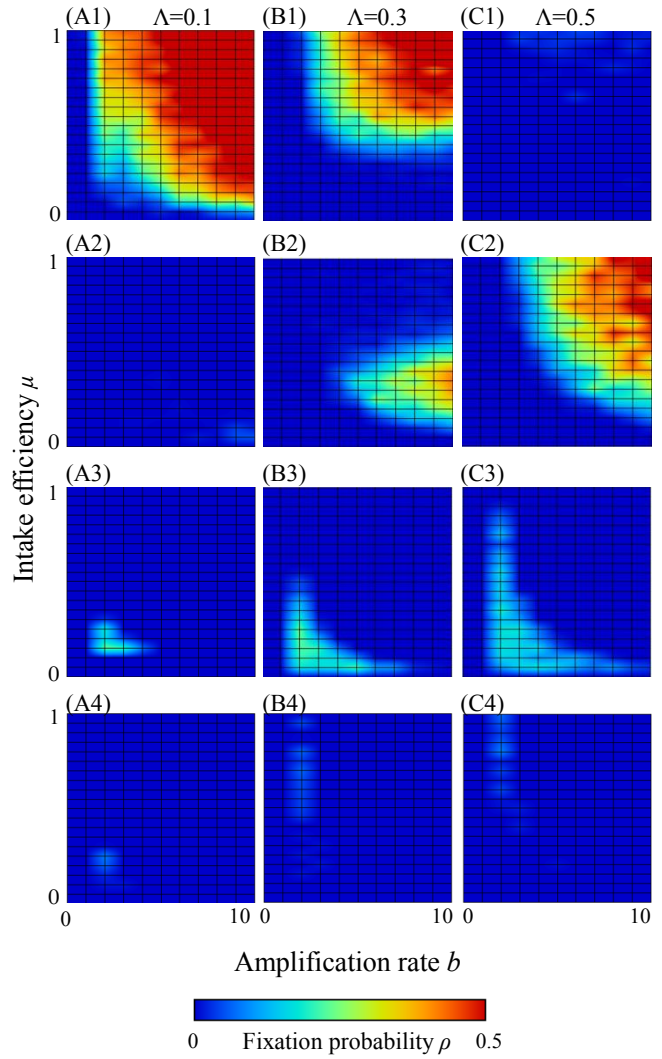


図 3: 総括拡散係数 Λ 別の資源増幅率 b および取り入れ効率 μ に対する固着確率 ρ .

(A1, B1, C1): D-resident+C-mutant (C-dominant),
(A2, B2, C2): D-resident+C-mutant (Coexist),
(A3, B3, C3): C-resident+D-mutant (D-dominant),
(A4, B4, C4): C-resident+D-mutant (Coexist).

Coexist) に分けて表示している. また, ここでの併存平衡は, 20 万ステップシミュレーションを行い, 両戦略が共存している場合を云う.

図 3 (A1~4) を見ると, 過半のパラメータ領域で C 戦略が集団を支配する確率が大きい事が分かる. これは拡散が小さいことが D の生存を許さない方向に利くからである. D 戦略は取り入れ資源が小さく, C 戦略の資源生産が小さい時にのみ固着できる可能性がある.

(B1~4) をみると, μ 中程度 b 大なる一部の領域で C 戦略が D 戦略の集団を支配できず, 併存平衡相になっている. 拡散がやや大きくなると, 資源の生産が大きい場合には, D 戦略セルの濃度が上昇し死滅しにくくなる. 同時に D 戦略の適応度も高くなり, C 戦略は集団を支配できない. そして (C1, 2) では拡散が十分大きくなると C 戦略は自セルに自らが生産した資源を貯め込むことができず, 適応度は低

下し D 戦略の集団を支配できなくなり、ほとんどの場合に併存平衡相となる。一方で D 戦略は適応度を上げ、支配できる可能性のあるパラメータ領域が拡大している (C3, 4)。(A3, B3, C3) を比較すると、拡散の増大により D 戦略が固着可能なパラメータ領域は拡大しているが固着確率自体は殆ど上昇していない。これは、総括拡散係数 Λ が C 戦略セルと D 戦略セル間の資源の濃度差を小さくすることに働き、D 戦略セルの資源の濃度を一方的に上げるものではない、との自明の物理から理解出来る。

また、(A4, B4, C4) を比較すると C 戦略の生産量が低いにもかかわらず、併存平衡相が顕れている。これは資源不足に起因した死滅が頻発することで、D 戦略の大量死滅が起きる一方で C 戦略近くの D 戦略は拡散する資源に free-ride して生存するため、他戦略を支配できないためである。

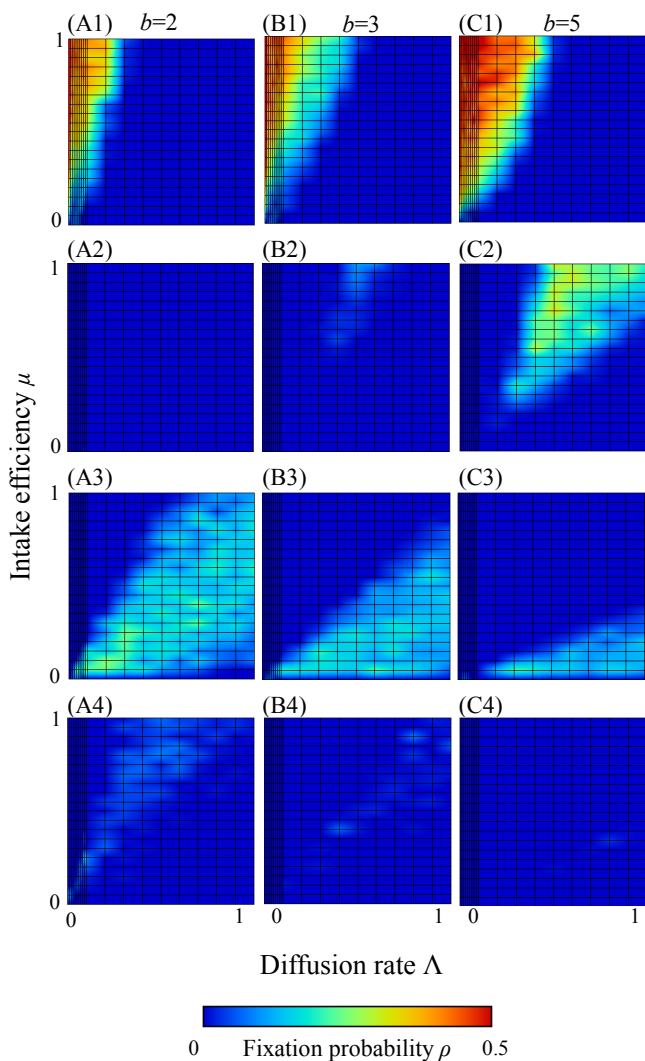


図 4: 資源増幅率 b 別の総括拡散係数 Λ および取り入れ効率 μ に対する固着確率 ρ .

(A1, B1, C1) : D-resident+C-mutant (C-dominant),
 (A2, B2, C2) : D-resident+C-mutant (Coexist),
 (A3, B3, C3) : C-resident+D-mutant (D-dominant),
 (A4, B4, C4) : C-resident+D-mutant (Coexist).

図 4 (A1~4) を見ると、資源生産が小さい場合には、C 戦略は拡散が小さい領域でしか集団を支配できない。取り入れ資源が大きくと無為徒食の D 戦略が死滅しやすく適応度が下がるため、 μ が大きい領域で C 戦略の支配確率が上昇する。D 戦略は拡散が十分に大きく、資源の取り入れが少ない程、固着しやすい傾向にある。C 戦略の資源生産が大きくなると、C 戦略が徐々に有利になり、 $b=5$ (C1~4) を見ると C 戦略の固着確率が極めて大きくなる。(C2) を見ると、拡散の大きい領域でも C 戦略は淘汰されることなく併存平衡に至り得ている。つまり、資源の生産が大きく拡散が小さいほど、C 戦略が進化的に優位であるといえる。

4 結語

資源物質を生産する、それにタダ乗りする微生物種間の角逐が資源の拡散が起きる環境下で如何なる様相となるかを解明するため数理モデルを理論構成した。モデルに基づくエージェントシミュレーションにより、両戦略の固着確率に及ぼすパラメータ感度を解析した。その結果、資源の拡散が大きい場では C 戦略が有利であり、十分に資源が拡散する環境は D 戦略に有利に働く。微生物の資源取り入れが大きくと、場の資源が早く蕩尽されるので、結果的に自家生産できない D 戦略が死滅しやすく、C 戦略が優勢となる。また、C 戦略の資源生産効率が大きくなると、このパラメータが大凡ジレンマ弱さを表意しているように、C 戦略に有利に働くことがわかった。

今後の課題としては、隣接空サイトがあれば適応度の高いエージェントが子個体を生成するダイナミクスを考慮することが上げられる。

謝辞 本研究の一部は科研費萌芽研究 (#25560165)、ファイザーヘルス研究財団による。記して謝意を表す。

参考文献

- [1] Nowak, M.A.; "Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of life", Harvard University Press, (2006)
- [2] Allen, B., Gore, J., Nowak, M.A.; Spatial dilemmas of diffusible public goods, *eLIFE* e01169, (2013)
- [3] Gore, J., Youk, H., Van Oudenaarden, A.; Snowdrift game dynamics and facultative cheating in yeast. *Nature* 459; 253-256, (2009)
- [4] Olejarz, J.W., Nowak, M.A.; Evolution of staying together in the context of diffusible public goods, *Journal of Theoretical Biology* 360, 1-12, (2014).