

テーマ：生物学および進化ゲームにおける微分方程式

・マルサスの人口増加モデル

人口の増加を理由に労働者の賃金が常に生存できるギリギリまで減退するという主張をしたのがマルサスである。彼の考えていた人口増加モデルは文章で書かれていたが、いまではこれをわかりやすく微分方程式で表せる。彼の考えの骨子は、人口が多ければ新たに生み出される人間も比例的に多くなるということであった。それを微分方程式にすると、

$$\dot{x} = ax$$

という簡単な微分方程式に至る。ただし  $a > 0$  である。

この方程式の解は

$$x(t) = x(0)e^{at}$$

という形で簡単に解ける。指数関数  $e^{at}$  は  $t$  の増大に伴って爆発的に伸びるので、人口は簡単に飽和してしまう。したがって労働者は増えすぎ、賃金の水準は生きていけるぎりぎりまで下がるのである。

マルサスが生きていた頃のイギリスは産業革命まただ中で、人口の爆発的増大下にあった。だから彼にとってはこれでよかったのだろうが、しかし上の人口方程式が正しければ人口は歯止めが利かないスピードで伸び続けることになる。これは不自然だし、マルサスの思想とも反する：なぜなら、彼は生存できるギリギリまで賃金が下がった結果人口増加がそこで止まることを示唆しているからである。そこで、人口が増えて行くにしたがって、賃金が下がって子供を育てにくくなるケース\*1、たとえば

$$\dot{x} = ax(1 - bx)$$

を考えてみよう。もちろん  $a > 0, b > 0$  である。この解は、

$$x(t) = \frac{\frac{x(0)}{b} e^{at}}{\frac{1}{b} + x(0)(e^{at} - 1)}$$

であることが知られている（解法は Hofbauer and Sigmund (1998) の第1章を参照）。これを見ると、 $t \rightarrow \infty$  に従って、 $x(t) \rightarrow 1/b$  であることが容易にわかる。また、

---

\*1 生物学的には、餌が減って人口増加に歯止めがかかるというケースである。

$0 < x(0) < 1/b$  ならばこの関数は増加的であり、また  $x(0) > 1/b$  ならば減少的である。 $K = 1/b$  は環境包容力と呼ばれている。

・ロトカ=ヴォルテラ方程式

もう少しだけ生物の話に突っ込んで議論しよう。第一次世界大戦で一時的に漁業が中断し、その後に再開されたとき、不思議な現象が起こっていたことがわかっている。強い魚の漁獲高は大きく増大したのだが、弱い魚の漁獲高は逆に減っていたのである。通常、漁をしなければ魚は増えるという考えが当然だろうが、この減少した漁獲高を考えるために、ロトカとヴォルテラの二人が考えたのが次のモデル

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - by), \\ \dot{y} &= y(-c + dx)\end{aligned}$$

である。ただし  $a, b, c, d > 0$  である。 $x$  は弱い魚の数であり、 $y$  は強い魚の数である。強い魚が増えると、それに食べられて弱い魚が減る。これが  $-by$  の説明である。一方で弱い魚が増えると、餌が増えるので強い魚が増える。これが  $+dy$  の理由である。強い魚は弱い魚を餌にしているので、弱い魚が減りすぎると自身も減ってしまう。これが  $-c$  の理由である。一方で弱い魚は強い魚がいなくても海藻などを食べて増えられるので、 $a$  のところはそのままである。

この微分方程式の正の定常状態は

$$(\bar{x}, \bar{y}) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$$

ただひとつである。これ以外から出発するとどうなるか？上の第一行に  $(c - dx)/x$  を掛け、第二行に  $(a - by)/y$  を掛けて足し合わせると、

$$\left(\frac{c}{x} - d\right)\dot{x} + \left(\frac{a}{y} - b\right)\dot{y} = 0$$

を得る。これを積分して、

$$c \log x - dx + a \log y - by = c_0$$

という関係を得る。ただし  $c_0$  はなにかの定数である。そこで

$$V(x, y) = d(\bar{x} \log x - x) + b(\bar{y} \log y - y)$$

と定義すると、 $V$  は定数関数になる。この  $V$  の等高線は定常状態を囲む円形の領域になるため、解  $(x(t), y(t))$  は円形に動くことがわかる。

もうわかるだろう。円形に動く以上、初期点から出発してしばらくすれば、捕食者が増えて被食者が減る状況が起こりうるのである。これがロトカ=ヴォルテラ方程式の帰結である。

なお、これに上の環境包容力を加えたモデルも考案されており、その帰結は定常状態への円を描いての収束であることが知られている。つまり、ロトカとヴォルテラの結果が正しいのは、一時的な漁業の中断によってパラメータ  $a, b, c, d$  が大幅に変化した直後だったために起きたごく一時的な現象だったのである。

・タカハトゲームとレプリケータ方程式

次のような簡単なゲームを考えよう。

	H	D
H	(-1, -1)	(2, 0)
D	(0, 2)	(1, 1)

このゲームをタカハトゲームと言う。状況は、二羽の鳥が餌を同時に発見した場合を想定している。ハトは温和なので、餌をゆずり合う。タカとハトが出会った場合、タカはハトを攻撃して追い払い、餌を独占する。タカ同士が出会ってしまうと戦いになってお互いが傷つく。これを表現したのが上の表である。

このゲームのナッシュ均衡は、(H,D) と (D,H) の純戦略ナッシュ均衡と、H である確率がお互いに 1/2 であるような対称な混合戦略ナッシュ均衡の 3 つが存在する。ところがこの混合戦略ナッシュ均衡が生物学的には独特な解釈を持っているのである。これを示すために、上のゲームをもうちょっと一般に

	H	D
H	(a, a)	(c, b)
D	(b, c)	(d, d)

と直し、これについての次の微分方程式

$$\frac{\dot{p}}{p} = pa + (1-p)c - [p(pa + (1-p)c) + (1-p)(pb + (1-p)d)] = (1-p)(p(a-b) + (1-p)(c-d))$$

を考える。この方程式の  $p$  は H である確率を表している。そして右辺はなにを表しているかというと、H と D の割合が  $p : 1 - p$  であった場合に、H である個体が他

の鳥と遭遇したときに得られる期待利得が  $pa + (1 - p)c$  であり、それに対して H であるかどうかわからない平均的な個体が他の鳥と遭遇したときに得られる期待利得が  $p(pa + (1 - p)c) + (1 - p)(pb + (1 - p)d)$  である。進化論の基本的なアイデアは、より環境に適応した種が増えるということなので、前者と後者の差が H の割合の増加率  $\frac{\dot{p}}{p}$  と一致する、ということになる。

この方程式をレプリケーター方程式と呼ぶ。すぐわかることだが、ナッシュ均衡はこの方程式の定常状態である。いまは  $a = -1, b = 0, c = 2, d = 1$  なので代入すると、上の式は

$$\dot{p} = p(1 - p)(1 - 2p) \quad (1)$$

なので、 $p = 1/2$  が確かに定常状態になっていることがわかる。そこで問題は安定性なのだが、右辺の関数

$$f(p) = p(1 - p)(1 - 2p)$$

を  $p = 1/2$  で微分すると、

$$f'(1/2) = -1/2 < 0$$

となるので、固有値は  $-1/2 < 0$  である。したがって定常状態  $1/2$  は安定的である。

つまり、対称なナッシュ均衡  $(1/2, 1/2)$  はレプリケーター方程式の安定な定常状態である！ この意味で、割合  $1/2$  でタカが、 $1/2$  でハトがいる状態は進化的に安定だと捉えることができる。タカかハトかというのは遺伝子が決定することなので、それが合理的意思決定の概念であるナッシュ均衡と一致するという事実は各所に衝撃を与えた。社会科学的には、レプリケーター方程式は合理的でない個人の学習過程と見なすことができるので、この場合にはナッシュ均衡が個人の学習の帰結として現れるということになる。