

新制

理

327 函

学位申請論文

主論文

生活史の適応と進化

その数理的研究

京都大学大学院理学研究科

生物物理学専攻

巖佐 庸

主論文

# 生活史の適応と進化

その数理的研究

巖佐 庸

1979年11月

# 目次

	ページ
第1章 序論	1
○第2章 最適な餌探し	
: 餌分布・経験情報・探索戦略	10
§ 2.1 Charnov の理論	10
§ 2.2 探索戦略の比較	18
§ 2.3 履歴戦略	25
§ 2.4 寄生蜂の産卵行動について	34
§ 2.5 付録 2A	36
§ 2.6 付録 2B	37
第3章 採餌努力の最適分布	
: 協力最適と非協力平衡	39
§ 3.1 はじめに	39
§ 3.2 採餌者が1個体のとき ・最適化問題	40
§ 3.3 採餌者が2個体のとき : 非協力ゲーム	47

§ 3.4	採餌者が2個体のとき : 協力ゲーム	52
§ 3.5	考察: 進化機構について	56
§ 3.6	付録3A	63
§ 3.7	付録3B	66
第4章	生息場所選択と移動	70
§ 4.1	生息場所選択の適応的意義	70
§ 4.2	移動の適応度 (fitness) について	80
§ 4.3	定常分布に対する拡散係数の 意義	86
第5章	卵数と卵重の進化・資源分配の 一般論	89
§ 5.1	はじめに	89
§ 5.2	資源の最適分配	91
§ 5.3	複数資源モデル: 「親による 子の保護」の影響	107
§ 5.4	天敵の存在は小卵多産をもた すか?	114

§ 5.5	考察：他の資源分配問題への示唆	117
§ 5.6	付録 5A	119
§ 5.7	付録 5B	122
§ 5.8	付録 5C	123
第6章 最適成長戦略		128
§ 6.1	はじめに	128
§ 6.2	繁殖の最適時期	131
§ 6.3	不安定な環境での最適繁殖	136
§ 6.4	栄養器官が生命維持の機能を もつとき	139
§ 6.5	死亡率を下げる機能を果たす 別の器官Pがあるとき	140
§ 6.6	死亡率にかかわる多数の器官 の最適成長. Allometric 成長	142
§ 6.7	考察	144
§ 6.8	付録 6A	146
§ 6.9	付録 6B	153
§ 6.10	付録 6C	155

§ 6.11	付録 6 D	157
§ 6.12	付録 6 E	159
§ 6.13	付録 6 F	162
第 7 章 最適死亡戦略		165
§ 7.1	はじめに	165
§ 7.2	最適死亡戦略のモデル	168
§ 7.3	切り換え年齢が求まる場合	174
§ 7.4	応用	176
§ 7.5	資源消費の総量に限りがある 場合の最適死亡モデル	182
§ 7.6	考察. 適応戦略としての説明 について	186
§ 7.7	付録 7 A	188
§ 7.8	付録 7 B	191
§ 7.9	付録 7 C	194
§ 7.10	付録 7 D	195
§ 7.11	付録 7 E	197
§ 7.12	付録 7 F	201

第8章	生活史の進化規準	密度依存的	
	淘汰に基づいて		203
§ 8.1	はじめに		203
§ 8.2	生活史構造を もたぬ密度依存的淘汰モデル		208
§ 8.3	多段階の生活史の進化		216
§ 8.4	高死亡率と多産, 対、高生存率と少産		224
§ 8.5	連続時間の死亡過程をもつ生活史		228
§ 8.6	考察		235
§ 8.7	付録 8A		238
§ 8.8	付録 8B		240
第9章	終章		243
引用文献			250

## 第一章 序論

生物のかたちやふるまいが適応的にできているとする考え方は極めて基本的な視点であると思われる。それらの現象が自然淘汰による進化の結果できたものであるとする説明はむしろ後からつけ加えられたものであろう。考え方としては古くから認められていたが、このような適応的現象を数理モデルとして定式化し、とくに生活史戦略 (life history strategy) や最適採食 (Optimal foraging) という明確な形で問題にするようになったのは比較的最近のことである。

適応を論ずるにはその尺度が必要でない。適応の評価関数としては問題に則して様々なものが導入される。それは、餌を探すときには時間あたり採食量であり、メスを求めて飛ぶオスにとっては交尾回数、成長する植物にとっては種子の数であろう。これらは



適応度と呼ばれているが遺伝的適応度との関連は明確でないことが多い。最適になるように選ばれるものを「制御変数」と呼ぶが、その選択範囲には制約条件がつくこともある。対象とする系、評価関数、制御変数 それに制約条件がそろうと最適化問題といわれるものになり、経済学や工学での手法を用いて、生物の最適のふるまいが求められるのである。あるパターンが最適であることがわかると、次にそれを現実の生物の挙動と比較して実例となるものを列挙することになる。このようにして生物の適応の姿をより明確な形で理解することができ、ある程度の定量的・定性的な予測が可能になることも多い。餌の選び方や摂餌パターンの決定を含む摂食戦略の理論はことによく発展している。

この論文ではよく進められている分野に限らず生物の生活の全領域について適応戦略としての理解を試みた。以下に各章の内容を要約してみたい。

第2章 パッチ状の生息場所に分布する餌を探索する捕食者が各パッチを立ち去るべき時刻を決定するいくつかの規則を比較する。餌の分布型（集中度）が戦略の評価に大きく影響し、GUTが一定である戦略は常には最適にはならないことを示したい。経験情報を用いて残存する餌の数を推定し、それに基づいて立ち去るか否かを決定する戦略を提案し、上記の事情を説明する。

第3章 各地点へ更新する資源が空間に分布するとき、それに対する摂餌努力を最適に分配することを考える。摂餌個体が複数の中には、協力が許される場合（協力最適）と許されない場合（非協力平衡）とでパターンが大きく異なる。社会構造の意義を示唆し、進化機構との関連を論ずる。

第4章 複数の生息場所を集団が利用するときの適応的意義を論ずる。個々の個体が自ら

の子孫数を最大にするもの (Ideal free distribution) と集団全体として子孫数を最大にするものを得られるパターンが異なることを示したい。移動の適応度を集団の再生産総量増大への寄与として定義し、最適の移動パターンを論ずる。

第5章 卵数 卵重量の進化を、限られた資源を複数個体に分配する問題として論ずる。最適分配パターンでは、資源を分与される個体とまったくされない個体に分かれ、分与される個体には同一量の資源が投入される。このことは、卵巣重量が増すとき卵数は比例して増加するが卵重量は変わらないことを意味する。複数の資源があるときはこの結論はくずれ、それより、親による子の保護や兄弟姉妹間に競争があるときは大卵少産が進化することを導きうる。また、天敵の存在が小卵多産をもたらしするための条件を論ずる。

第6章 成長は、栄養物質などを諸器官に分配投資する過程であるとして、再生産量を最大化する最適成長パターンを求める。栄養成長期と生殖成長期の2つにはっきりと分割されることのみがこれまで主張されてきたが、いずれの器官にも同時に投資が行なわれる特異制御が最適解に存在していることを示す。生育期の長さが予測不可能である不安定な環境では、特異制御がおこりやすい。生命維持の機能をもち器官の存在するときの最適成長や生存率に影響する多数の器官の同時成長での最適パターンを論じて、Allometric 成長と結びつけたい。

第7章 集団全体としての再生産を最大にするような最適な死亡パターンを論ずる。密度が成長の悪化を介して繁殖に強く影響するとき、最適の生存曲線は生活史の初期に高い死亡率をもつものであり、これは広くみられるものである。またその資源量や初期密度の増

減に対する死亡率・成長率の応答をデータと比較する。資源消費の総量に上限があるとき、最適生存曲線も同様に初期高死亡率をもつが、さらにその上に繁殖期の直後にも高死亡率期をもつ。

第8章 前章までの理論は、全て戦略的観点に基づくものであったが、8章では生活上の形質を支配する遺伝子の存在を仮定し、その頻度の変化によって進化がおきるとして力学的進化描像を採用する。密度依存的淘汰理論を拡張して、生存曲線のパターンの進化的変化の満たすべき規準 (evolution criterion) を導く。主要な密度調節の効く生育段階の平衡個体数が高くなるのであり、個体数調整の要因により、進化すべき生存曲線のパターンが異なるのである。

第9章 適応進化を最適戦略としてとらえることの問題点を論じてみた。

この論文は、著者が京都大学大学院理学研究科博士課程に在学中に行なった研究のうち、生活史の適応進化に関する理論の仕事をもとめたものであり、理学博士の学位のために研究科に提出された主論文の一部を成している。これらの仕事の中にはまだ完成されたものとはいえず発展の余地があると思われるものもあるが（ことに3章、5章）、この機会に今までに得た知見を整理し、著者自身の今後の発展の踏み台としたいと考へてまとめた。

全体が共通の視点とテーマで書かれてはいるが、各章は独立にも読めるようになっている。図と付録は各章ごとにつけたが引用文献は最後にまとめた。本文を読みやすくするため、計算の詳細はナキヲタケ付録に回した。

これらの仕事がまとまるまでには多くの人々より援助を受けた。とくに、御指導いただいた京都大学理学部生物物理学教室の寺本英教授に感謝いたします。教授の広い視野とあたたかい励ましがあればここまでのどりつ

けなかったろ。また、重定南奈子・山村則男 中島久男 川崎有吉の諸博士をばいめとする先輩方、東正彦氏の友人達、そして数理生態ゼミナールの皆さんには、ほんとうにたくさんのごきんごも教えてもらって多くの励ましを受けた。これらの人々が醸し出す、自由な活気にあふれ、しかもくつろいだ雰囲気の中でのみ、数理生物学という新しい分野での、この奔放な研究が可能であった。

この外にも多くの方々から助けを受けた。各章の内容について討論してもらったり、大切な助言を受けたり、文献をいたたいたり、セミナーや講義で問題意識を啓発されたり、またうまくいかぬときには元気うけてもらったりした。次の方々の名を順不同で上げる。理学部大津臨湖実験所の三浦泰蔵博士をばいめとする所員の皆さん、とくに西野麻知子氏、動物学教室の川那部浩哉教授をばいめとする動物生態研究室の皆さん。植物生態研究施設の黒岩澄雄教授・田端英雄博士。数学科の疫

辺信三教授 山口昌哉教授。甲南大学の三村  
 昌泰教授。京都大学農学部の後俊一教授 久  
 野英二博士。井上民二氏をはじめとする昆虫  
 学研究室の皆さん。とくに吳瀧盡氏・吉田幸  
 恵氏。大阪府立大学農学部の北村省一氏。京  
 都大学農学部森林生態学研究室の皆さん、と  
 くに山本進一氏。水産生物研究室の西田睦氏。  
 東京大学函館研究所の立川賢一博士。九州大  
 学理学部の松田博嗣教授・石井一成博士をば  
 じめとする教理生物学研究室の皆さん。九州  
 大学農学部水産学科の板沢靖男教授。ニューヨ  
 ーク州立大学の太久保明教授。ワシントン大学  
 の Gordon Orians 教授。リード大学の Stephen  
 Stearns 博士。英国帝国大学 野外実験所の  
 Jeff Waage 博士。カリフォルニア大学の Richard  
 Green 博士。 本当に ありがとごさいます  
 た。



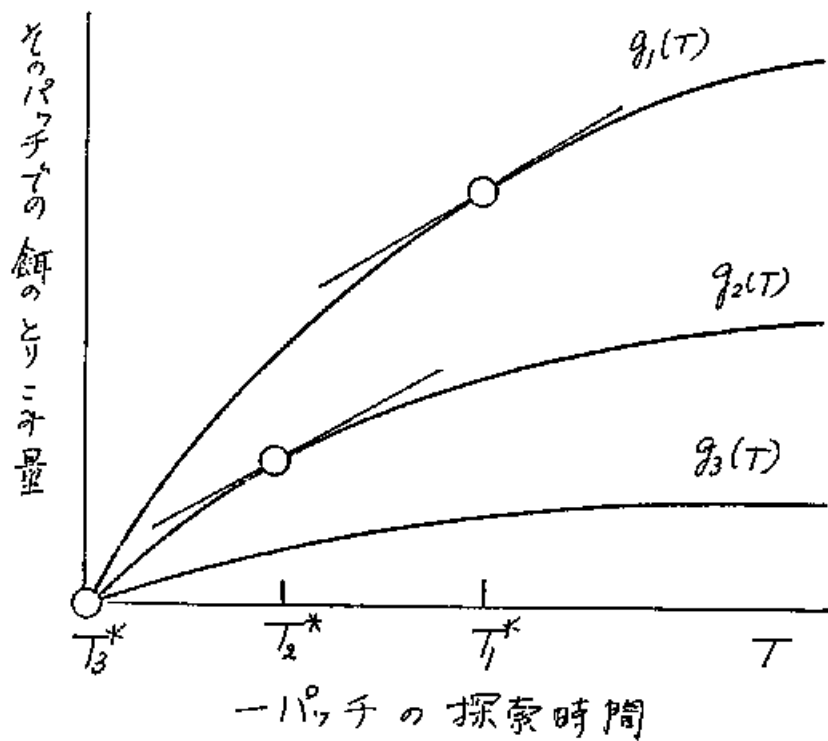
## 第2章 最適な餌探し

### — 餌分布・経験情報 探索戦略

#### § 2. 1 Charnov の理論

一般に、餌は一様な平面上に連続的に分布するのではなく、斑状に点在するのみならず、パッチ (patch) のみに存在することが多い。たとえば、昆虫食の鳥にとっての餌がある種類の木の葉上に棲息するならば、それぞれの木や、おのおのの葉がパッチなのである。鳥はそのパッチを瘦り歩いて餌の探索を続けるであろう。摂食の結果そのパッチにある餌の量が減少すれば、次のパッチへと移動せねばならない。一方パッチ間を移動する間は採餌ができないのであるから、あまりに早くパッチを飛び立つと、移動のために相対的に多くの時間を使うことになり効率が悪い。それゆえ、パッチを捨てて次のパッチへと移動を開始するのに適当な時刻が存在することが予想され

④ 2.1 パッチ利用に関する Chernov の理論



る。

(Charnov (1976) は、一つのパッチでの摂食量がそのパッチでの探索時間の関数として与えられる場合にこの問題を解いた。

あるパッチにおける探索時間を  $T$  とすると、そこでの摂食量は  $T$  の増加関数として  $g(T)$  とおける。Charnov は摂食量より探索に与えらるエネルギー損失を差し引いたものを使っている。食っているうちに餌の量が減少するから  $g(T)$  の増加率  $g'(T)$  が鈍り  $g(T)$  は上に凸の関数となることが予想される (図 2.1)。餌の量や捕獲しやすさにおいて異なる  $N$  種類のパッチがあり、 $i$  番目の種類のパッチが全体に占める割合を  $p_i$  とする。すなわち  $\{p_i\}_{i=1}^N$  がパッチの種類分布である。パッチ間移動に要する平均時間を  $\bar{T}_M$  とし、一パッチ内での探索時間、捕獲数の平均値をそれぞれ  $\bar{T}_E$ ,  $\bar{N}$  とおくと、

$$E = \frac{\bar{N}}{\bar{T}_M + \bar{T}_E} \quad (2.1)$$

が最大化すべき評価関数である。確率論の更新定理によれば (Feller 1966)、この量は単位時間あたり捕獲数の長時間平均に等しい。

さて2番目の種類のバッチを  $T_i$  時間だけ探索して立ち去るとすれば、 $\bar{T}_S = \sum_{i=1}^N p_i T_i$ 、 $\bar{N} = \sum_{i=1}^N p_i g_i(T_i)$  であるから (2.1) は

$$E = \frac{\sum_i p_i g_i(T_i)}{\bar{T}_M + \sum_i p_i T_i} \quad (2.2)$$

となる。ここで、立ち去る時刻  $\{T_i\}_{i=1}^N$  を様々に変えて、最大の  $E$  を実現する去り方  $\{T_i^*\}_{i=1}^N$  を求めてみる。 $\bar{T}_M$  は  $T_j$  を含んでいないことに注意して (2.2) 式を  $T_j$  で微分すると、

$$\frac{\partial E}{\partial T_j} = \frac{p_j}{\bar{T}_M + \sum_i p_i T_i} (g_j'(T_j) - E) \quad (2.3)$$

となる。これより、最適の  $\{T_i^*\}$  については

$$\begin{cases} g_j'(T_j^*) = E^* & (\text{共通}) & T_j^* > 0 \text{ ならば} \\ g_j'(0) \leq E^* & & T_j^* = 0 \text{ ならば} \end{cases} \quad (2.4)$$

が成立することがわかる。この結果を Charnov

は限界値定理と呼んだ。 $g_i'(T)$  は摂食速度を表しているから、最適摂食行動においては、摂食速度がある定数  $E^*$  より大きいときはそのパッチを探索し続けるのである。捕獲の影響を受けて餌密度が低下するため摂食速度  $g_i'(T)$  は減少していき、それがちょうど  $E^*$  に等しくなった時点で捕食者はそのパッチを去り次のパッチへと移動するのである。飛びこんだパッチでの摂食速度がはじめて  $E^*$  より小さいときは、直ちに去ることとなる。これが上の (2.3) 式の意味である。

この理論では、 $g_i(T)$  や少なくとも現時点での  $g_i'(T)$  を捕食者は知り得て、それに基づいて去るか否かの決定をすると仮定されている。また、エネルギー獲得量は連続変数とされているが、実際には個体数という離散量である。1つのパッチでの捕獲数が連続量として取り扱えるほど大きいことが、この理論も適用する際に必要であろう。

(Charnov は自らの理論を支持するものとし

て、Krebs, Ryan & Charnov (1974) の結果を引用している。彼らは、人工的に作った松かさのパッチの中に餌となる昆虫の幼虫を入れ、シジウコカラスの餌探しパターンを研究したのである。その結果、捕食者が各パッチを離れる時点と最後にそのパッチで捕獲した時刻との時間間隔 "Giving up time" (GUT) が餌の多いパッチでも少ないパッチでもほぼ一定であることを見出したのである。さらに、全体の餌密度が低いとき (in poor environment) には GUT も長くなることを発見した。もし GUT が飛び立つ時点での餌捕獲速度に反比例するならば、上の結果は Charnov の理論を支持するものであると考えられる。

ところが彼らのデータを見ると、各パッチあたりの餌の数は、餌密度の低い方では 1~6, 高い方では 3~12 であり各パッチでの一回の捕食数はたかだか 2 である。摂食量を連続量とみなす近似はとうてい許されるものではない。さらに、Pyke, Pulliam & Charnov

(1977) も指摘する ように、限界値が  $GUT$  の逆数に比例することにははっきりした理論的根拠はないのである。この ような連続量によるモデルからのアナロジーに頼らずに、むしろ直接に餌が離散量であるモデルでの最適な立ち去り時刻の決定法則を探す方が望ましい。さらに、餌が離散量である場合には、パッチにいる餌数を経験的情報によって推定することが問題となってくる。離散モデルを扱う一般論を展開したのは Oaten (1977) であった。彼は、各パッチでの摂食速度の期待値が全体での速度の平均値に等しくなった時刻に飛び立つという決定法則は連続モデルでは最適であったがそのまま離散モデルにあてはめたのでは最適解が得られないことを指摘した。Green (1979) は "Bayesian bird" の概念を提出した。それは幾つかの部分単位から成る各パッチを規則的に餌探ししながらそのパッチの質を推定する捕食者である。パッチの質の先験分布とそのパッチに来てからの

探索結果を共に考慮して、次のパッチに移るか同じパッチで次の部分単位を探索するか決めるのである。Krebs, Kacelnik & Taylor (1978) も探索経歴を考慮に入れて餌探索の行動を変える捕食者のモデルを提案している。

この章では、餌の分布、ことに集中的か規則的かによって、捕食の採るべき最適戦略が、単にパラメータのみならず全体のわく組みまで大きく変わることを示したい。離散モデルでは、パッチの質を経験情報を用いて推定することが本質的となり、パッチに来てからの探索履歴もすべて用いての決定規則を最適決定規則の候補者として提案した。餌の分布型によっては、*giving up time* が一定であるような決定規則は最良の解を与えず、むしろパッチあたりの捕獲数を固定したり、探索時間を一定とする戦略が最善のものとなる状況があることを示したい。さらに寄生蜂の産卵行動が、寄主が集中分布しているときの最適探索としての性格をもっていることを示唆した



い。

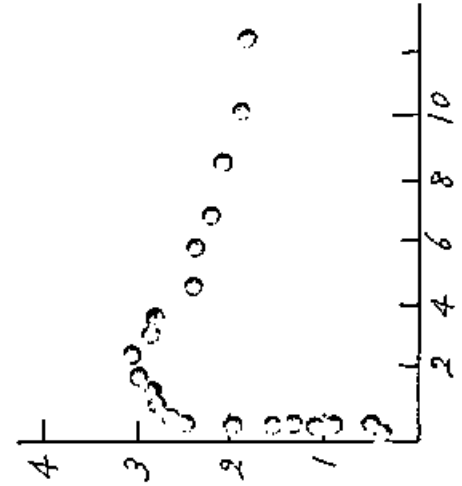
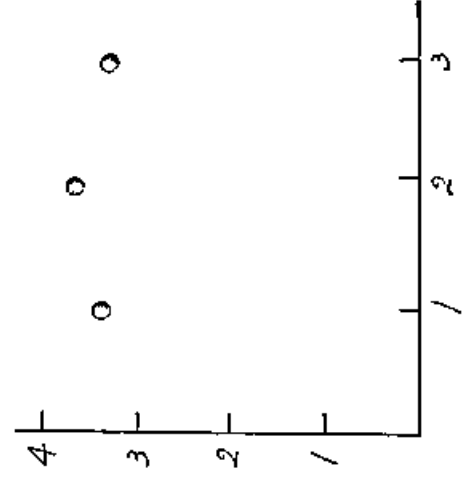
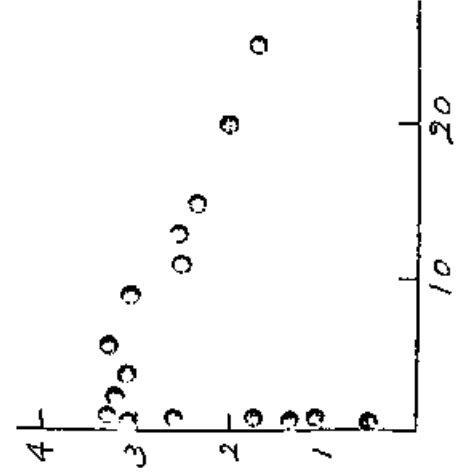
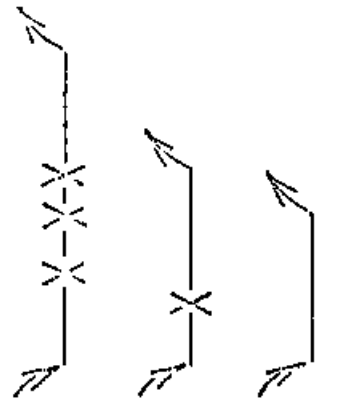
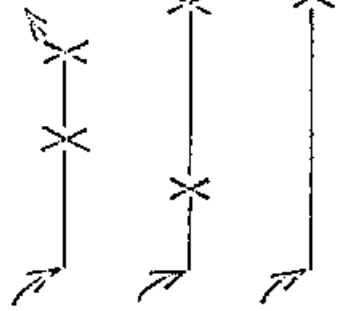
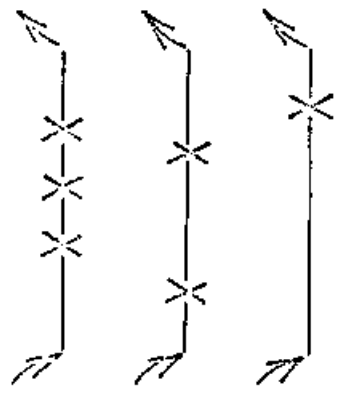
## § 2.2 探索戦略の比較

各パッチはそれぞれ幾つかの餌を含んでいる。各パッチに含まれる餌の量、すなわちパッチの質には差があるにもかかわらず、餌はどれも見かけ上同じ姿をしていて捕食者には見分けがつかないとする。餌を探索し、発見すれば直ちに処理することを繰り返して、適当な時点でそのパッチを離れ次のパッチへと移る。またパッチの全数は十分大きく、捕食者は毎回新しいパッチへ訪れるとする。以下で処理時間は探索時間と比べて小さくて無視できるとする。各パッチを飛び立つ時点をいかに決めると摂食速度の長時間平均(2.1)も大きくできるであろうか。飛び立つ時刻決定の単純な機構を次のようにいくつか想定することができる。

### (a) 時間固定戦略

各パッチでの探索時間を一定の値に決めて

a) 時間固定戰略      b) 捕獲數固定戰略      c) GUT 固定戰略



おき、それだけの時間が立てば多く捕れたかどうかにかかわらずそのパッチを去る。

### (b) 捕食数固定戦略

各パッチでの捕食目標数を決めておき、そのノルマを果たせば次のパッチへと移る。

### (c) GUT (giving up time) 固定戦略

直前の餌を捕獲した時点よりの時間間隔が、あらかじめ決めてあった定数を越えた時にそのパッチを去るものとする戦略である。

上の3つの戦略で固定されている諸量、それぞれ探索時間、捕獲数、GUTは最適に、すなわち摂食速度の長時間平均(2.1)が最大になるように選ばれねばならない。これらは当然、環境の豊かさ、パッチ間移動の平均時間、餌の捕りやすさなどに依存するであろう。捕食者は何回かの試行錯誤の後に、これらのパラメータを環境に適した値に固定できるものと仮定する。

GUTを一定にする戦略には、パッチの質に対する推定の過程が含まれていると考える

れる。良いパッチ、すなわち、餌の数の多いところでは、より頻繁に餌が捕まるため餌捕獲の間隔が短くなる。その結果、長く留まることとなり探索時間を長く掛けることになる。これは (a) の時間固定戦略の場合や (b) の捕獲数固定戦略と比較すればはっきりと異なる。時間固定戦略ではパッチの質にかかわらず同じ探索時間を投入する。捕獲数固定戦略 (b) では、良いパッチではノルマが早く果たせるため悪いパッチに長く滞在するという逆の効果が出てしまう。それゆえ一見すればこれら3つの戦略の中ではGLT固定戦略が最も納得のいくものと考えられる。たしかにそれは柔軟な戦略で、後ほど示すようにどのような環境においてもそれほど悪くはならない。

しかしながら、これは3つの中で常に最上のものとは言えぬことが最も単純な場合を想定してみるとわかるのである。たとえばパッチの質が均一、すなわち探索する前の各パッチ

チに同数の餌がいる場合について、シミュレーションの結果が図 2. 2 に示されている。ここではランダム探索を仮定した。すなわち、探索中のパッチにいる餌の数が  $X_n$  のとき次の餌を見つけるまでの時間間隔  $T$  は指数分布であるとする。

$$P_r(T \in dt) = e^{-AXt} AX dt \quad (2.5)$$

各パッチには初めに 5 匹ずつの餌がいるとしてある。直前の捕食時点から  $S$  の時間間隔が、定められた  $C$  を越えると立ち去る。このときの単位時間あたり平均捕食数 (2.1) が最大の値をとるような  $C$  を  $C^*$  とすると、この最適な  $GLUT C^*$  を用いるのが  $GLUT$  固定戦略のわくの中では、この環境下で最善のものである。

さて同様にして、時間固定戦略においても、平均捕食速度を最大にする最適の探索時間の固定値  $C^*$  がある。(C) の捕獲数固定戦略でも最良の固定捕獲個体数があり、今の場合だと  $C^* = 2$  であることがわかる (図 2. 2 c)。

圖 2.3

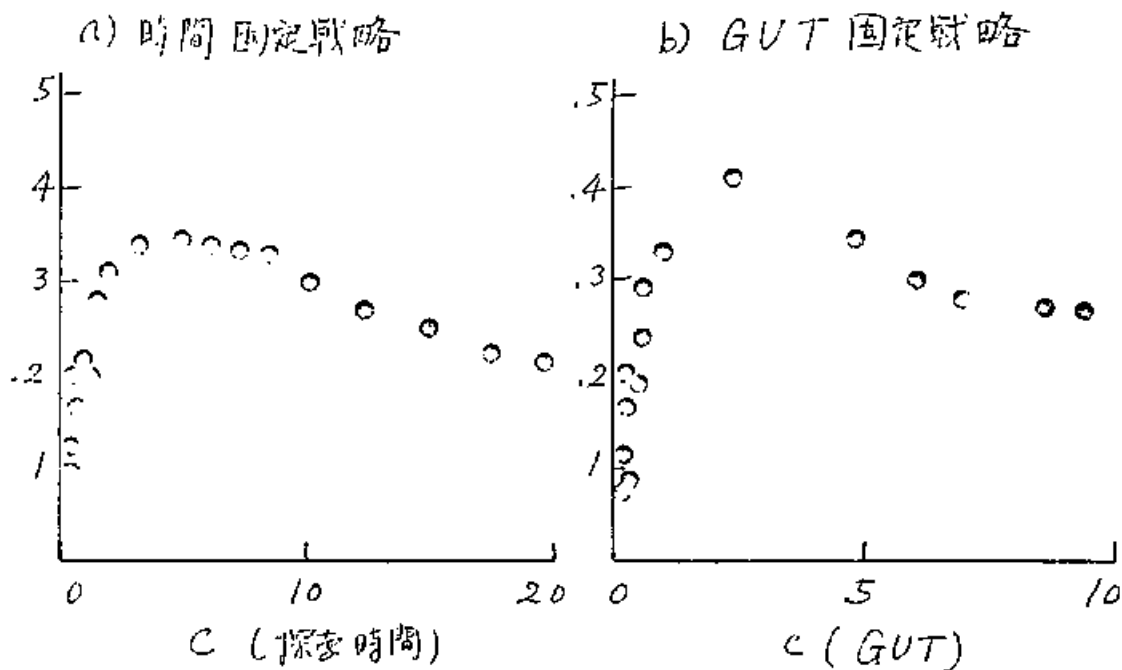
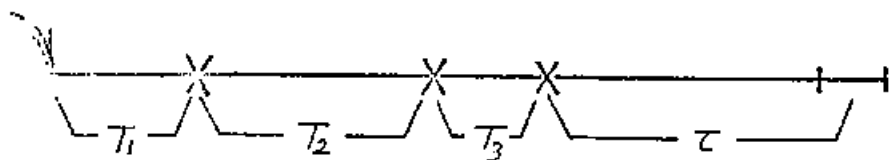


圖 2.4



さて立ち去る時点の3つの決定戦略を比較してみると、意外なことに捕獲数固定戦略が最も高い捕食速度をもたら<sup>し</sup>最も納得がいく（次に時間固定戦略であり、と思われるGUT固定戦略が最低である。というのも、今のシミュレーションでは、各パッチが等質で同一数の餌がいると仮定して、たのであるから良いパッチと悪いパッチを見分ける必要がなく、そのためパッチを見限るまでの判断にGUTなりの時間を費やす分が、完全に無駄になってしまうためである。

パッチの質にバラツキのある場合には、この結果は大きく変わる事が予想される。図2.3は半数のパッチが10匹の餌を含み残りのパッチは空である場合のシミュレーション結果である。適切なパラメータを選んだGUT固定戦略は、探索時間固定戦略より優れていることがわかる。良いパッチに対しても空のパッチに対しても同じように時間をかける探索時間固定戦略よりは、少々の判断コストを費やしてもパッチの質を区別して振る舞う

GLT 固定戦略の方が有利になるのである。  
もっと極端な結果になるのは捕獲数固定戦略で、捕食者が一度空のパッチに飛びこむとそこから出ることができずに長時間の平均捕食速度はゼロになってしまうのである。

このように、環境の構造、ここでは特に餌の分布に応じて戦略の良さが異なってくるこ  
とがわかった。

### § 2.3 履歴戦略

これら 3 つの戦略は思いつく最も単純なものという意味合いがあったが、さらに優れた戦略は考えられないであろうか。ここでもう一つの戦略を提案したい。

#### (d) 履歴戦略

パッチに入ってから履歴をすべて用いて残存個体数を推定し、それがおる値より下がった時に飛び立つ。

たしかに GLT 固定戦略は、他のものに比してパッチの質に対する推定の過程を含むと



考えられた。しかしそこで用いられた情報は、最後に餌を発見してから時間間隔のみであって、それ以前にどのような探索の成果が上があったかにはまったく依らずに、立ち去るか否かを決定する。探索の履歴をすべて使って最良の決定をすればさらに高い摂食速度が実現できるであろう。

図 2.4 にあるように、あるパッチに侵入し探索を始めた時刻を 0 とし、捕食者は  $T_1$  時間の後、最初の餌を発見し、次に  $T_2$  時間後、2 番目の餌を見つけ、というふうに  $n$  番目までの餌を食ひ、それから  $T$  時間経った時点でまだ  $n+1$  番目の餌に出会えずに今このパッチを去るべきかどうか思案しているとす。GLUT 固定戦略では  $T$  のみを考慮に入れそれがあらかじめ定められた定数  $C$  を越えているかどうかで判断する。この判断にずっと以前の情報  $T_1, T_2, \dots, T_n$  を用いることができれば現在探索中のパッチの状態についてより正確な推定が可能となってより優れた戦略が得

られるのではないかと。このような考え方が  
 (d) の履歴戦略ではある時点での探索中のパ  
 ッチに残っている餌の数について、パッチに  
 来てからの探索の成果をすべて用いたの条件  
 付期待値を考えるのである。

まず現時点でパッチに残っている餌の数  
 $X(t)$  が  $k$  である条件つき確率

$$\tilde{p}_k = \Pr(X(t) = k \mid T_1 = t_1, T_2 = t_2, \dots, T_n = t_n, \\ T_{n+1} > \tau) \quad (2.6)$$

を求めてみよう。ここで  $t$  はこのパッチに來  
 てからの時間,  $t = t_1 + t_2 + \dots + t_n + \tau$  と  
 する。探索を開始した時点におけるパッチ内の  
 の餌の数  $X(0)$  の確率分布は、 $m$  個体の餌をも  
 つパッチの割合と等しいと考えると、

$$\Pr(X(0) = m) = p_m \quad (2.7)$$

とする。ラコタム探索の仮定 (2.5) を用いる  
 とベイズの公式により

$$\begin{aligned}
 \tilde{P}_k &= \frac{\Pr(X(t)=k, T_1 \in dt_1, \dots, T_n \in dt_n, T_{n+1} > \tau)}{\Pr(T_1 \in dt_1, \dots, T_n \in dt_n, T_{n+1} > \tau)} \\
 &= P_{n+k} e^{-A(n+k)t_1} A(n+k) dt_1 e^{-A(n+k-1)t_2} A(n+k-1) dt_2 \\
 &\quad \dots e^{-A(k+1)t_n} A(k+1) dt_n e^{-A k \tau} / \sum_{k \geq 0} [\text{分子}] \\
 &= P_{k+n} \frac{(k+n)!}{k!} (e^{-At})^k / \sum_{k \geq 0} [\text{分子}] \quad (2.8)
 \end{aligned}$$

よって残余個体数の推定値は  $n$  と  $t$  のみの関数

$$r(n, t) = \frac{\sum_k k P_{k+n} \binom{n+k}{n} (e^{-At})^k}{\sum_k P_{k+n} \binom{n+k}{n} (e^{-At})^k} \quad (2.9)$$

となる。このように一般には  $t_1, t_2, \dots, t_n, \tau$  や  $n$  の関数となるはずの残存個体数推定値が、ランダム探索の場合には履歴の細部構造によらず単に総捕獲数  $n$  と探索時間の和  $t$  のみの関数となるのである。

統計的決定理論の用語を用いれば、このことは  $(t, n)$  が初期個体数  $m$  に関する充分統

計量となつてゐることからいえる。すなわち、 $m$ の値に関する情報は  $t$ と  $n$ に完全に縮約されてゐて、それ以外の情報を付け加えても推定は改善されないのである。さらに  $(t, n)$  は  $m$  についての最小充分統計量であることも示せる。これらの証明は付録 2Aにある。

$t$ の時間に対する依存性を調べてみると

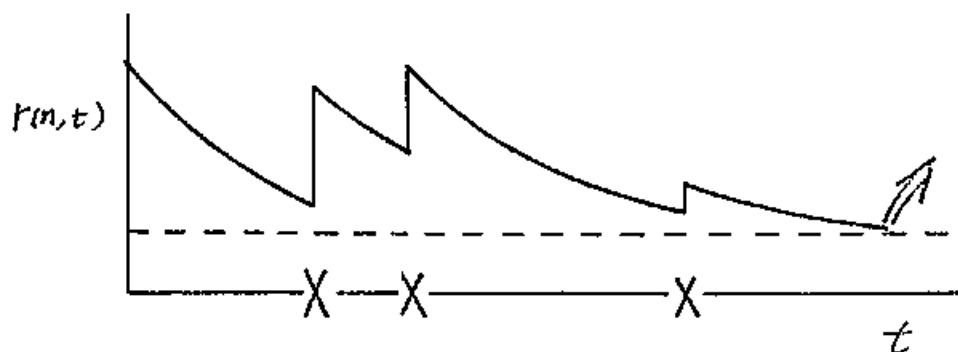
$$\begin{aligned} \frac{\partial L}{\partial t} &= -A \sum_{k'} \left( k - \frac{\sum_{k'} k' g_{k'} / \sum_{k'} g_{k'}}{\sum_{k'} g_{k'}} \right)^2 g_{k'} / \sum_{k'} g_{k'}^2 \\ &\leq 0 \end{aligned} \quad (2.10)$$

ただし  $g_k = P_{k+n} \binom{k+n}{n} (e^{-At})^k$ 、が出る。すなわち時間に対しては  $t$  は単調減少関数なのである。一方捕獲数  $n$  に対してどのような依存性を示すかは、パッチの質の分布  $\{P_k\}_{k \geq 0}$  に依るのである。以下幾つかの例で調べてみよう。

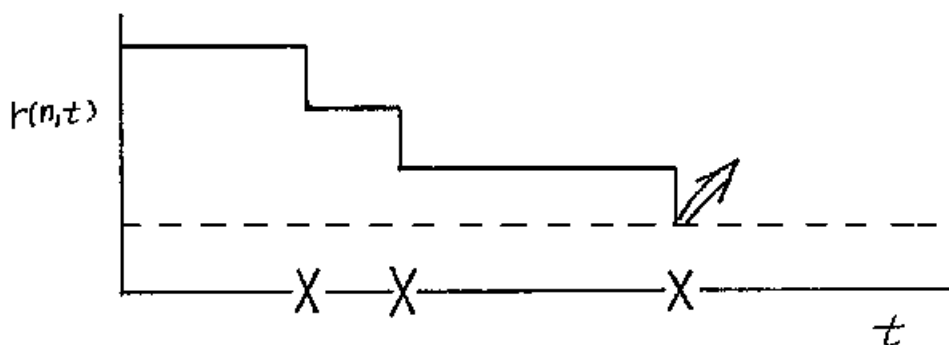
例 (a) 負の二項分布。一パッチ内の餌の数の分布が

図 2.5 残存餌数期待値の時間変化。Xは捕獲時点を表わす。矢印は立ち去る時点を示す。

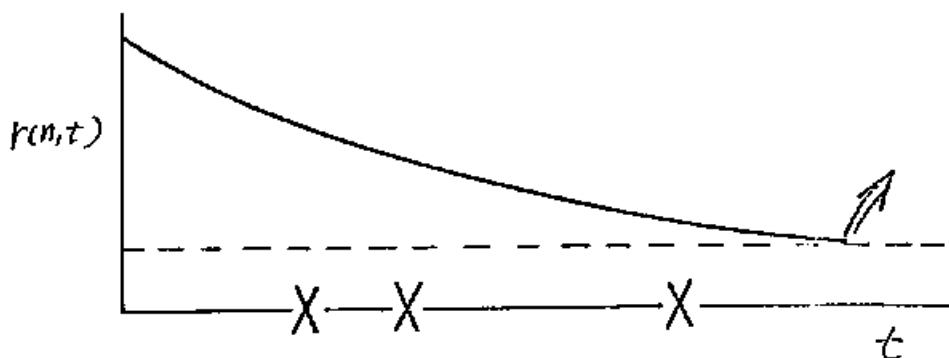
a) 負の二項分布



b) 完全一様分布



c) Poisson 分布



$$p_m = \binom{\lambda + m - 1}{m} \left(\frac{1}{1+\alpha}\right)^\lambda \left(\frac{\alpha}{1+\alpha}\right)^m \quad (2.11)$$

のときを考へる。平均は  $\lambda\alpha$ 、分散は  $\lambda\alpha(1-\alpha)$  である。これは集中分布、すなわち同じ平均値をもつランダム分布に比べて分散が大きく、空のパッチが多数ある一方で空でないパッチには数多く集中している分布を表現する代表的なものであり、生物の分布の多くがこれに適合することが知られている (Pielou 1969)。付録 2B にある計算によって、

$$r(n, t) = \frac{\lambda + n}{e^{At} \frac{1+\alpha}{\alpha} - 1} \quad (2.12)$$

となり、 $n$  の増加関数である。よって時間とともに  $t$  が増して  $r$  は減少していくが、餌を見出した時点での  $n$  の値が増し、 $r$  はジャンプするのである (図 2.5a)。このように餌を見出した時点での残余餌数の推定値が上がるのは餌の分布が集中的である場合の特徴であり、常にそうなるわけではない。たとえば、

各パッチに いる餌が一様分布しており、同数ずついけば、 $r$  は  $n$  の減少関数となる。

例 (b) 完全一様分布で各パッチに  $M$  個体ずついるとき。

$$p_m = \begin{cases} 1 & m = M \\ 0 & m \neq M \end{cases} \quad (2.13)$$

となり、式 (2.9) は

$$r(n, t) = \begin{cases} M - n & n < M \\ 0 & n \geq M \end{cases} \quad (2.14)$$

となる。さしにこれは  $t$  に依存せず  $n$  のみの関数である。今の場合はパッチの質が完全に均一であるためにすでに捕獲した餌の数のみで、残余個体数を完全に知りうるから、(2.14) は当然の結果であろう。

餌を発見し処理することは、推定残余個体数にとって 2 つの意味がある。一つは餌が見つかったことによってそのパッチが質の良いパッチであり他の餌も多く存在している可能性が高くなることで、それゆえ推定値は発見

時に上がる傾向をもつことである。もう一つは餌が見つけられ処理されてしまうのだからパッチ内の残余個体数は以前より一匹減ったはずであるということである。この2つの傾向は餌の分布型によって強さが変わり、集中分布のときは前者が強いので発見時に上にジャンプし、一様分布のときは後者のため下へジャンプしたのである。これらはポアソン分布のときすっきり打ち消し合ってトータルに依らなくなる。

例(c) 平均  $\mu$  のポアソン分布、

$$P_m = \frac{\mu^m}{m!} e^{-\mu} \quad (2.15)$$

を考える。負の二項分布で  $\lambda\alpha = \mu$  のまま  $\lambda \rightarrow \infty$ ,  $\alpha \rightarrow 0$  と極限をとるとこの分布になり

$$r(n, t) = \mu e^{-At} \quad (2.16)$$

が得られる。残余餌数の推定値  $r(n, t)$  は探索中の発見捕獲数  $n$  にまったくかわりなく時間とともに指数的に減少するのである。



このように推定値は初期餌数分布によって関数形が異なり、それゆえここに提案した履歴戦略も様々な形をとる。たとえば、例(b)の完全一様分布において  $r(n, t)$  は  $n$  のみの関数であるから、それがある定数より下がる時点でそのパンチを去るといふ履歴戦略は捕獲数固定戦略となるのである。このことは、最初のシミュレーション(図 2.2)において、パンチの質が均一で餌の数が等しいとき捕獲数固定戦略が最良であったことも説明している。またポアソン分布  $\rho$  のとき、推定残余数は総探索時間を  $n$  のみの関数であって  $\rho$  に依存しない。すなわち、履歴戦略は時間固定戦略なのである。

#### § 2.4 寄生蜂の産卵行動について

Waage (1977) は穀物害虫の幼虫に産卵する寄生蜂 Nemeritis canescens が寄生のパンチを去る規準について詳細に調べた。その実験的観察に基づいて、彼は次のような行動を

デルを提案した。「反応性 (responsiveness)」と呼ばれる量が想定され、その量がある閾値より下がったときにパッチを離れると仮定されている。その値は、探索開始時点でパッチにある寄生の発するにおいに応じて設定され、その後時間とともに減少するものとする。寄主が発見され産卵がなされるとその時点で反応性はある量だけ増加し、その結果パッチにいる時間が長くなるのである。

我々の理論は、反応性が産卵されている寄主数の推定値に比例しているとすれば、寄主が集中分布する場合にはこの行動が適応的であることを示唆するものである。それゆえ、上のような寄生蜂の行動は、最適の寄主探索行動としての性質を持っていると考えられ、Waage の実験に用いた寄生蜂の寄主は、野外において集中分布していることが予測される。

## § 2.5 付録 2A

総探索時間  $t$  と捕獲数  $n$  が初期餌数  $m$  に対する充分統計量となることを示す。

餌の数が  $m$  のときの探索結果の確率分布、  
いかえると探索結果のもとでの  $m$  の充度関  
数は

$$\begin{aligned}
 & P_r(T_1 \in dt_1, \dots, T_n \in dt_n, T_{n+1} > \tau | m) \quad (2A1) \\
 &= e^{-Am t_1} A^m dt_1 e^{-A(m-1)t_2} A^{m-1} dt_2 \dots e^{-A(m-n+1)t_n} \\
 & \quad \underbrace{A^{m-n+1} dt_n e^{-A(m-n)\tau}}_{\text{---}} \\
 &= \frac{m!}{(m-n)!} e^{-Am(\sum_{i=1}^n t_i + \tau)} A^n e^{-A(t_2 + 2t_3 + \dots + nt_n)} dt_1 \dots dt_n
 \end{aligned}$$

であるが、これは

$$= f(t, n; m) g(t_1, \dots, t_n, \tau, n)$$

の形をしており Neyman の因数分解規準によ  
って  $t, n$  が  $m$  に関する充分統計量であるこ  
とがわかる。

さらに最小充分統計量であることを示しう

る。次の式度比を考えると

$$\frac{\Pr(t_1, \dots, t_n, \tau | m)}{\Pr(t'_1, \dots, t'_n, \tau | m)} = \frac{f(t, n; m)}{f(t', n'; m)} \cdot \frac{g(t_1, \dots, t_n, n)}{g(t'_1, \dots, t'_n, n')}$$

(2A2)

$$= \frac{(m-n)!}{(m-n')!} \cdot e^{-Am(t-t')} \cdot \frac{g(t_1, \dots, t_n, n)}{g(t'_1, \dots, t'_n, n')}$$

となりこれが  $m$  に依存しないためには、 $n=n'$  かつ  $t=t'$  が必要十分である。よって  $(t, n)$  は  $m$  に関する最小充分統計量である (Dwass, 1970)。

## § 2.6 付録 2B

まず (2.9) の各項を計算してみると、  
(2.11) より

$$P_{k+n} \binom{n+k}{n} (e^{-At})^k = \left[ \text{kを含む因数} \right] \frac{(\lambda+n-1+k)!}{k!}$$

よって式 (2.9) は

$$r(n, t) = \frac{\sum_k \binom{\lambda+n-1+k}{k} \left( \frac{\alpha}{1+\alpha} e^{-At} \right)^k}{\sum_k \binom{\lambda+n-1+k}{k} \left( \frac{\alpha}{1+\alpha} e^{-At} \right)^k} \quad (2B1)$$

(2B2)

$$= \frac{\sum k \binom{\tilde{\lambda} + k - 1}{k} \left(\frac{\tilde{\alpha}}{1 + \tilde{\alpha}}\right)^k \left(\frac{1}{1 + \tilde{\alpha}}\right)^{\tilde{\lambda}}}{\sum \binom{\tilde{\lambda} + k - 1}{k} \left(\frac{\tilde{\alpha}}{1 + \tilde{\alpha}}\right)^k \left(\frac{1}{1 + \tilde{\alpha}}\right)^{\tilde{\lambda}}}$$

ここで  $\tilde{\lambda} = \lambda + n$ ,  $\frac{\tilde{\alpha}}{1 + \tilde{\alpha}} = \frac{\alpha}{1 + \alpha} e^{-At}$  とおいた。

$r(n, t)$  は  $\tilde{\lambda}$  と  $\tilde{\alpha}$  をパラメータとして持つ負の二項分布の平均値であり

$$r(n, t) = \tilde{\lambda} \tilde{\alpha} = \frac{\lambda + n}{e^{At} \frac{1 + \alpha}{\alpha} - 1} \quad (2B3)$$

### 第3章 採餌努力の最適分布 — 協力最適と非協力平衡

§ 3 / はじめに

平面上に広がる採餌域で、採餌努力を効率よく分配投資することは多くの動物にとって重要な問題である。餌である資源自身も生物種で、動物の摂食圧によって減少し自らの増殖によって回復することも多い。そのような更新可能な資源 (Renewable resource) が空間的に分布しているとき、採餌努力のどのような投資パターンが動物にとって最良の政策であろうか？

この章では、動物が利用できる餌資源の総量を最大にするような採餌努力の空間分布について調べてみたい。各地点での資源レベル  $R$  は動物による利用・開発のため減少し、ロジスティック方程式に従って回復するとし、そのパラメータ、増殖係数  $r(x)$  や環境収容力  $K(x)$

は場所ごと異なるものとする。採餌者が複数のときには、多目的最適化問題となり、採餌個体間に協力が許されるか否かによって解が本質的に異なってくるのである。協力最適と非協力平衡を比較して動物の社会的組織と資源利用効率の観点から議論してみたい。

### § 3.2 採餌者が一個体のとき：最適化問題

各地点での資源更新はロジスティック方程式で表されると仮定する。ロジスティック増殖モデルは単純ではあるが、たとえば水産生物学でも Schaeffer モデルの名が広く用いられ成功している (Clark 1976)。動物による捕食で餌生物の失われる量はその地点  $x$  に投資された採餌努力  $\phi(x)$  に比例すると仮定しよう。 $x$  での資源量を時間  $t$  の関数として  $R = R(t, x)$  と記すことにすると、資源の更新は

$$\frac{\partial R}{\partial t} = r(x) R \left[ 1 - \frac{R}{K(x)} \right] - \alpha \phi(x) R \quad (3.1)$$

と表される。ここでは資源としては植物や固着性動物を考え、空間的な移動や拡散がないものとした。生息場所 $\Omega$ に分布している採餌努力の総量には上限があると考えられるので、尺度を変えて、以下では $\phi(x)$ が

$$\int_{\Omega} \phi(x) dx = 1 \quad (3.2a)$$

$$\phi(x) \geq 0 \quad (3.2b)$$

を満たすと仮定する。動物は、単位時間内に利用する資源量

$$F = \theta \alpha \int_{\Omega} \phi(x) R(x) dx \quad (3.3)$$

に関心がある。上で $\theta$ は同化率もしくはその他の変換係数である。

採餌者の寿命と餌生物の寿命を比べたとき、たとえば魚と動物プランクトンのように後者の方がずっと短くて、採餌者の個体数がそれほど変化しないうちに餌が平衡値に収束してしまふとして扱えることが多い。このような定常状態近似を採用すれば、資源レベルは



$$\bar{R}(x) = \begin{cases} k(x) \left\{ 1 - \frac{\alpha}{F} \phi(x) \right\} & 1 > \frac{\alpha}{F} \phi(x) \\ 0 & \text{の地点で、} \\ & \text{それ以外で} \end{cases} \quad (3.4)$$

となる。それゆゑ我々の問題はエネルギー—総取り込み速度

$$\begin{aligned} F &= \theta \alpha \int_{\Omega} \phi(x) \bar{R}(x) dx & (3.5) \\ &= \theta \alpha \int_{\Omega} \phi(x) k(x) \left[ 1 - \frac{\alpha}{F} \phi(x) \right] dx \end{aligned}$$

を束縛条件 (3.2) の下に最大化するよゝな、最適努力分布  $\phi^*(x)$  を探すことである。なお上の最後の表現は、 $\bar{R}(x)$  が零である地点では努力分配が行なわれないことにより出る。

最適化技法の標準的教科書 (たとえば Stone 1975) によれば、最適制御  $\phi^*(x)$  は、Lagrange の乗数  $\lambda$  を用いて "Pointwise Lagrangian",

$$\theta \alpha \phi(x) k(x) \left[ 1 - \frac{\alpha}{F} \phi(x) \right] - \lambda \phi(x) \quad (3.6)$$

を最大化するよゝに選べばよい。それゆゑ、 $\psi = \frac{\lambda}{\theta \alpha}$  とおくと、 $\phi^*(x)$  が

図 3.1 最適摂食努力  $\phi^*(x)$  の  $K(x)$  への依存性

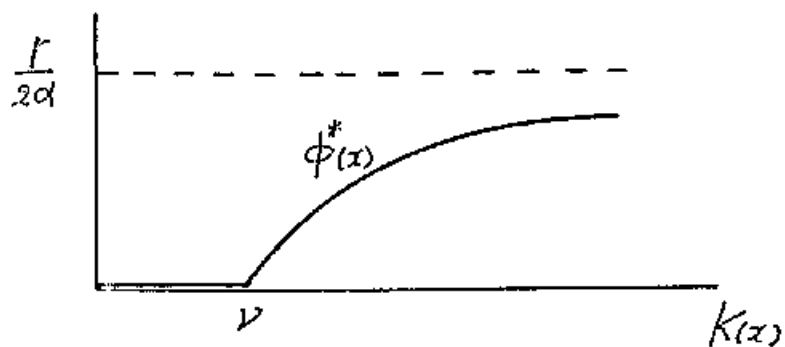
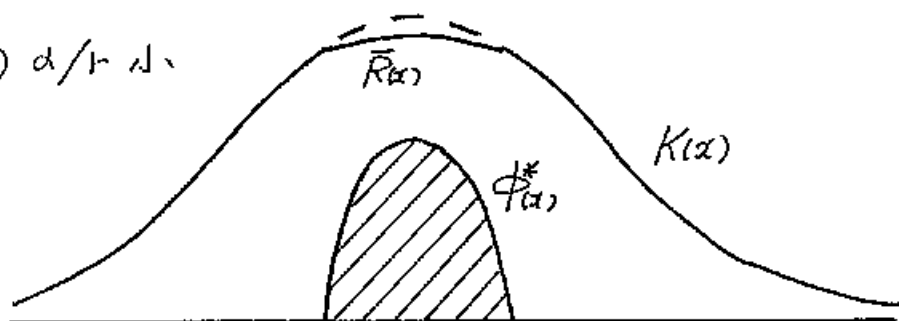
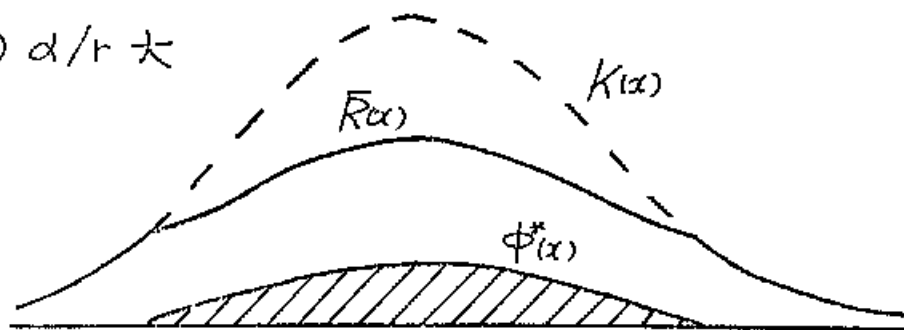


図 3.2 摂食努力分布の広がり  $\alpha/r$  による

a)  $\alpha/r$  小



b)  $\alpha/r$  大



$$\phi^*(x) = \begin{cases} \frac{r}{2\alpha} \left[ 1 - \frac{\nu}{K(x)} \right] & K(x) > \nu \\ 0 & K(x) \leq \nu \end{cases} \quad \begin{array}{l} \text{のときは} \\ (3.7) \\ \text{のときは} \end{array}$$

となる (図 3.1)。ここで Lagrange の係数  $\nu$  は正の定数で、束縛条件 (3.2a) を満たすように決定されるのである。採食努力の最適分配は、資源である種の環境収容力  $K(x)$  がある値  $\nu$  よりも小さいような場所には探索努力が全く投資されないのである。一方、 $K(x)$  が  $\nu$  より大きいところでは  $\phi^*(x)$  は環境収容力  $K(x)$  とともに増大する。しかしついには飽和していき、どんな大きな  $K(x)$  の値に対しても  $\phi(x)$  は上限値  $\frac{r}{2\alpha}$  を越えない。

さて摂食圧を受けることによる資源レベルの変化を調べてみよう。 $K(x)$  は利用されないときに資源が達する平衡水準であったが、動物の摂食圧によって資源水準は下がり

$$\bar{R}(x) = \begin{cases} \frac{K(x) + \nu}{2} & K(x) > \nu \text{ のときは} \\ K(x) & K(x) \leq \nu \text{ のときは} \end{cases} \quad \begin{array}{l} (3.8) \end{array}$$

となる。これは (3.4) 式と (3.7) 式より導かれる。資源水準が捕食による損失のために減少する結果、より大きな環境収容力をもつ点ではより高い水準で定常になるのである。資源の平衡水準への影響は捕食損失速度  $\alpha$  と資源の回復速度  $r$  の比によって決定される。もし  $\alpha$  が  $r$  よりずっと小さいなら、資源利用は平衡資源水準に小さな影響しか与えないので、動物はその摂食努力を質の高い小地域に集中することができ (図 3.2a)。これに対し、もし資源の回復が遅いか資源利用係数  $\alpha$  が大きいと、最適の採餌域  $\phi^*$  は広がるのである。

Lagrange の乗数  $\lambda$  は (3.2a) から決定されるから、 $\alpha$  や  $r$  のみならず  $K(x)$  の形にも依存する。これらの依存性を説明するために、 $K(x)$  が 2次元正規分布、

$$K(x) = \frac{1}{2\pi\sigma^2} e^{-\frac{(x^2+y^2)}{2\sigma^2}} \quad (39)$$

の場合を考察してみよう。最適努力分配は

$$\phi^*(x) = \begin{cases} \frac{r}{2\alpha} \left\{ 1 - \frac{\nu}{k} e^{(x^2+y^2)/2\sigma^2} \right\} & \sqrt{x^2+y^2} \leq \rho_0 \text{ のとき} \\ 0 & \text{それ以外} \end{cases} \quad (3.10)$$

$\therefore$  探査領域の半径  $\rho_0$  は  $\rho_0 = \sqrt{2\sigma^2 \log k / \nu}$  である。条件 (3.2a) は

$$\begin{aligned} 1 &= \int_{x^2+y^2 \leq \rho^2} \frac{r}{2\alpha} \left( 1 - \frac{\nu}{k} e^{(x^2+y^2)/2\sigma^2} \right) dx dy \\ &= \frac{\pi r}{\alpha} \left[ \frac{\rho_0^2}{2} - \frac{\nu \sigma^2}{k} (e^{\rho_0^2/2\sigma^2} - 1) \right] \quad (3.11) \end{aligned}$$

となる。よって

$$\frac{\alpha}{\sigma^2 \pi r} = f\left(\frac{\nu}{k}\right), \quad \text{ただし} \quad f(z) = \log z + \frac{1}{z} - 1 \quad (z \geq 0) \quad (3.12)$$

が得られる。Lagrange の乗数  $\nu$  は

$$\nu = k / f^{-1}(\alpha / \sigma^2 \pi r)$$

と求まり、探査領域の半径  $\rho_0$  は  $\rho_0 = \sqrt{2\sigma^2 \log (f^{-1}(\alpha / \sigma^2 \pi r))}$  である。

$\rho_0$  が環境収容力の絶対値  $k$  にはよさず、 $k(\alpha)$

の幅を表す  $\sigma$  にのみ依存することは注目すべきであろう。  $f(x)$  が  $x \geq 1$  で増加関数であるので、以前に議論したように  $\rho_0$  は  $\alpha/r$  とともに増大する。

### § 3.3 採餌者が2個体のとき ・非協力ゲーム

次に、複数個体の動物がいるときの最適分布を調べてみる。一般的に主体が複数の場合には多目的最適化が問題となり、一個体のときとは本質的に異なる状況が現れてくる。その最も単純な場合として、まず2匹の動物がいるときを扱おう。資源の更新は

$$\frac{\partial R}{\partial t} = rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - \alpha_1 \phi_1(x) R - \alpha_2 \phi_2(x) R \quad (3.13)$$

となる。それぞれの動物は、自身の利用資源量と大きくしよと努力するのである。すなわち  $i$  番目の動物は

$$F_i(\phi_1, \phi_2) = \alpha_i \alpha_j \int_{\Omega} \phi_j(x) \bar{R}(x) dx \quad (3.14) \quad (i=1, 2)$$

を最大化しようとする。ここで  $R(x)$  は資源の平衡水準である。

$$\bar{R}(x) = K(x) \left( 1 - \frac{1}{r} \{ \alpha_1 \phi_1(x) + \alpha_2 \phi_2(x) \} \right) \quad (3.15)$$

ここでまず、2匹の動物が互いに協力して助け合うということではなく、ゲーム理論の意味で「結託」が許されない場合を考察してみよう。この状況は2人非協力ゲームと呼ばれ、お互い相手を環境とみまして i 番目の競技者は自分の利得関数  $F_i(\phi_1, \phi_2)$  を高くするように戦略  $\phi_i(x)$  を選ぶのであるから、その「平衡」 $(\phi_1^*, \phi_2^*)$  は

$$F_1(\phi_1^*, \phi_2^*) = \max_{\phi_1 \in \Omega} F_1(\phi_1, \phi_2^*) \quad (3.16)$$

$$F_2(\phi_1^*, \phi_2^*) = \max_{\phi_2 \in \Omega} F_2(\phi_1^*, \phi_2)$$

によって定義される。ここで  $\Omega$  はすべての許容的戦略の集合とする；

$$\Omega = \left\{ \phi(\cdot) \mid \int_{\Omega} \phi(x) dx = 1, \phi(x) \geq 0 \right\} \quad (3.17)$$

(3.16) の条件はある意味での安定性を表現している。もしこれらの一方でも破れれば、少なくともそ一方の動物は  $(\phi_1^*, \phi_2^*)$  とは異なる戦略を用いることによってより高い利得を上げることをできるであろう。一般には (3.17) に定義した平衡の存在は必ずしも保証されない。またたとえそれが存在したにせよ一意性は疑問である。しかしここで扱っている問題の場合には、付録 3A にあるように平衡を一意的に決定することができる。結果は、もし  $\alpha_1 < \alpha_2$  なら

$$\phi_1^*(x) = \phi_2^*(x) = 0 \quad K(x) \leq V_2 \text{ の } x \in \Omega \quad (3.18)$$

$$\begin{cases} \phi_1^*(x) = 0 \\ \phi_2^*(x) = \frac{r}{2\alpha_2} \left( 1 - \frac{V_2}{K(x)} \right) \end{cases} \quad V_2 < K(x) \leq 2V_1 - V_2 \text{ の } x \in \Omega$$

$$\begin{cases} \phi_1^*(x) = \frac{r}{3\alpha_1} \left( 1 - \frac{2V_1 - V_2}{K(x)} \right) \\ \phi_2^*(x) = \frac{r}{3\alpha_2} \left( 1 + \frac{V_1 - 2V_2}{K(x)} \right) \end{cases} \quad K(x) > 2V_1 - V_2 \text{ の } x \in \Omega$$

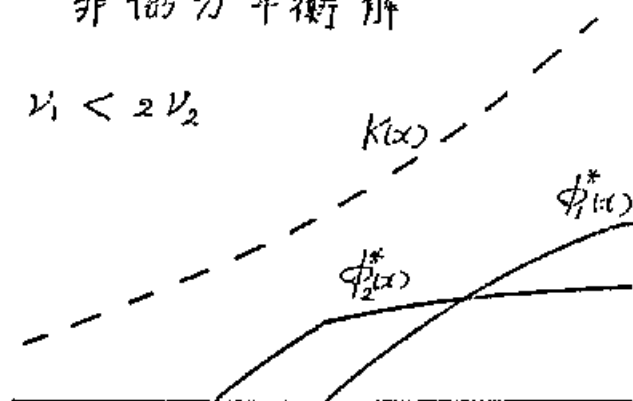
ここで  $V_1$  と  $V_2$  は束縛条件

$$\int_{\Omega} \phi_i^*(x) dx = 1 \quad (i=1, 2) \quad (3.19)$$



圖 3.3 非協力平衡解

a)  $v_1 < 2v_2$



b)  $v_1 > 2v_2$

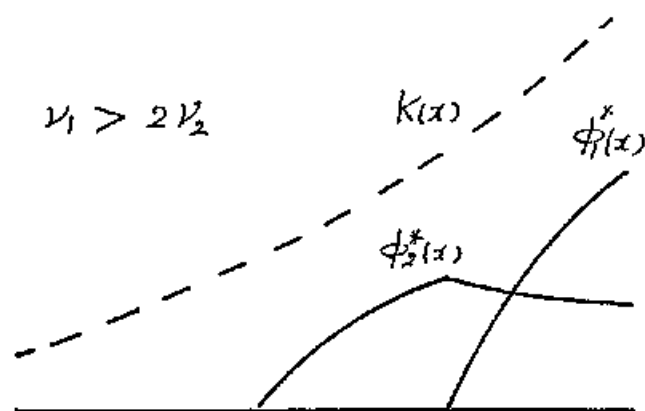
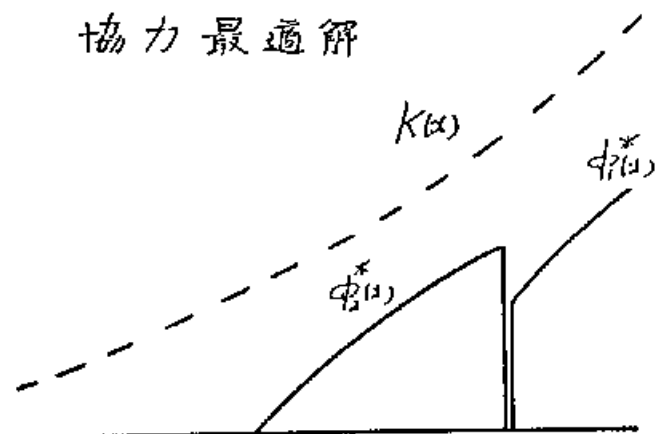


圖 3.4 協力最適解



より決定されるが、一方で  $K_1 > 2K_2$  であることがわかる。

採食域は3つの領域に分かれていて、環境収容力が大きく最も豊かな地域では2個体ともが共存し、逆に最もやせた地域では両個体とも不在である。その中間の  $K_1$  の地域ではただ一匹の動物が利用する。非協力平衡分布  $\phi_1^*(x)$ ,  $\phi_2^*(x)$  が  $K_1$  の連続関数であることは、のちに議論する協力最適解に比べて注目すべきである (図 3.3)。

$K_1$  と  $K_2$  の差が大きくて  $K_1 > 2K_2$  を満たすとき、共存域において  $\phi_2^*(x)$  は  $K_1$  の減少関数となりうる (図 3.3b)。このことは、 $\phi_1^*(x)$  の捕食圧による資源水準低下のために、より豊かな地域が  $\phi_2^*(x)$  にとってむしろ悪い、ということを示している。

小さな  $\alpha_2$  をもち、いわばより無害な動物がより高い  $K_1$  の地域に集中することも興味深い。

§ 3.4 採餌者が2個体のとき：協力ゲーム  
 もし採餌中の動物どうしの間にも協力するこ  
 とが許されるなら、状況は大きく変わる。動  
 物がより高い採餌効率を実現するために分業  
 を行なうことが可能となるからである。この  
 とき、彼らの獲得量の和を評価関数として選  
 ぶべきであろう。

$$F_1 + F_2 \longrightarrow \text{最大}$$

これは、「手付けのある協力ゲーム」といわ  
 れるものに対応していると考えられる。協力  
 最適における結果の戦略と、前節で導いた各  
 動物が自分の取り分  $F_2$  を最大化しようと努め  
 る非協力平衡はどのように異なるであろうか。  
 ここでは制御変数は  $\phi_1(x)$  と  $\phi_2(x)$  であり、目  
 的関数は (3.14) 式と (3.15) 式より

$$\begin{aligned} F_1 + F_2 &= \theta_1 \int_{\Omega} \alpha_1 \phi_1(x) \bar{R}(x) dx + \theta_2 \int_{\Omega} \alpha_2 \phi_2(x) \bar{R}(x) dx \\ &= \int_{\Omega} (\theta_1 \alpha_1 \phi_1 + \theta_2 \alpha_2 \phi_2) K(x) \left(1 - \frac{\alpha_1}{F} \phi_1 - \frac{\alpha_2}{F} \phi_2\right) dx \end{aligned} \quad (3.20)$$

である。

空間的に分布した更新可能な資源が与えられたとき、それをいかに効率よく利用したかという問題も考えてみるとすれば、2匹の動物が全体として利用・開発し得る資源の量、すなわち摂食量の合計をその評価関数として選ぶべきであろう。この意味での最適を利用パターンを求めることは上の定式化に一致するのである。このような「協力」が進化過程でいかにして可能となっているかについては近年非常に研究が進んだが、後の節で議論したい。

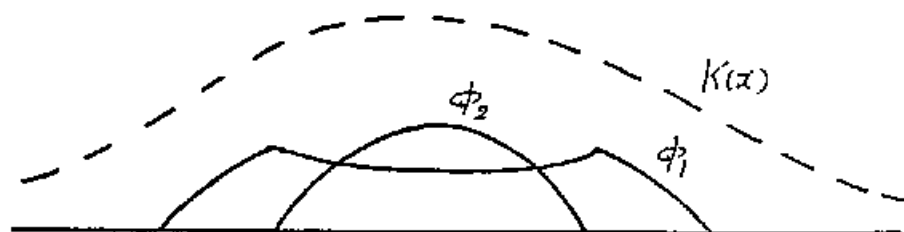
一般性を失うことなく  $\theta_1 > \theta_2$  と仮定しよう。付録3Bにあるように、最適解  $(\phi_1^*(x), \phi_2^*(x))$  は

$$\begin{cases} \phi_1^*(x) = 0 \\ \phi_2^*(x) = 0 \end{cases} \quad K(x) \leq \frac{1}{2} \text{ のとき } \quad (3.21)$$

$$\begin{cases} \phi_1^*(x) = 0 \\ \phi_2^*(x) = \frac{r}{2\alpha_2} \left(1 - \frac{1/2}{K(x)}\right) \end{cases} \quad \frac{1}{2} < K(x) \leq k_c \text{ のとき}$$

圖 3.5

(a) 非協力平衡解



(b) 協力最適解

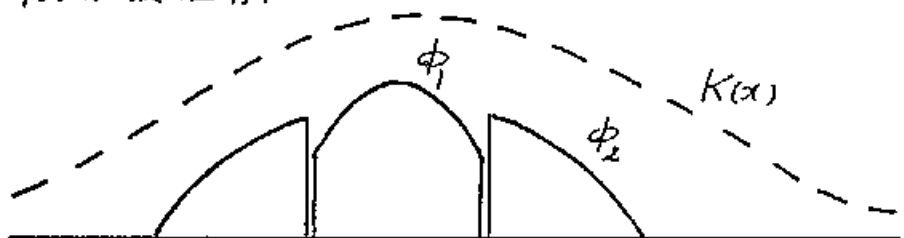
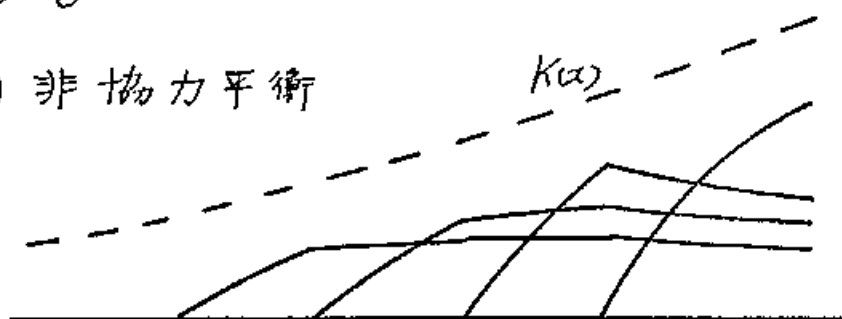
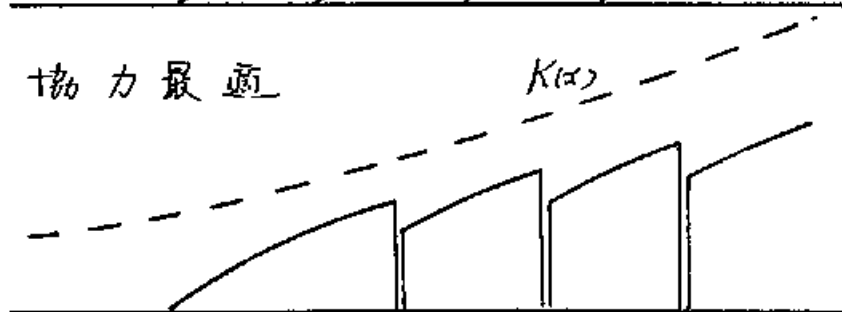


圖 3 6

(a) 非協力平衡



(b) 協力最適



$$\begin{cases} \phi_1^*(x) = \frac{r}{2\alpha_1} \left(1 - \frac{V_1}{K(x)}\right) & K(x) \geq k_c \\ \phi_2^*(x) = 0 & \text{のところで} \end{cases}$$

である。ここで  $k_c = (V_1\sqrt{\theta_1} - V_2\sqrt{\theta_2}) / (\sqrt{\theta_1} - \sqrt{\theta_2})$  とした。

この場合もまた、 $K(x)$  の値によって 3つの異なる領域に分かれる。 $K(x)$  が大変小さいところはいずれの動物も利用しない。そして  $K(x)$  が中間的な値をもつところでは一方の動物のみが採餌している。このことは以前の非協力ゲームの場合と同じである。しかしながら、 $K(x)$  の高い場所ではもう一方の動物のみが存在し、両方が共存する場所はないのである。言いかえると、協力最適解においては 2匹の動物はその探索域を分けるのである。この結果は図 3.4 に示されている。高い  $K(x)$  をもつ最も好適な地域は高い転換効率  $\theta_i$  をもつ動物によって独占されており、他方の個体は低い  $K(x)$  をもつ周辺域を採餌する。その境界において  $\phi_2(x)$  はともに不連続的である。

### § 3.5 考察：進化機構について

採餌個体が複数するとき、協力最適分布と非協力平衡分布は非常に異なる努力分配パターンを与えることがわかった。これは単に努力分配の形だけでなく、利用する場所の順序も違ってくることを示そう。たとえば、

$\alpha_1 > \alpha_2$  であつて  $\theta_1 > \theta_2$  とすると、2つの分布パターンは図3.5にあるようになる。非協力平衡 (a) では  $\phi^*$  は  $K(\alpha)$  の高い中心部に集中していて、 $\phi^*(\alpha)$  はそのまわりを取り巻いている。対照的に、協力最適 (b) では  $\phi^*(\alpha)$  が  $K(\alpha)$  の高い場所を占めている。

個体数が2を越える場合でも非協力平衡解と協力最適解には同様な差異がみられる (図3.6)。非協力平衡解では、採餌係数  $\alpha$  によって広がりには差はあるものの、やはり  $K(\alpha)$  の高いところを皆で利用するのに対し、協力最適解では転換効率  $\theta$  の高いものから順に  $K(\alpha)$  の高い整かな場所を排他的に占有するのであり、隣接する2つの間の境界では努力分布は

不連続である。

もちろん、非協力平衡においての各個体の利得を加え合わせたものは協力最適での和より小さい。すなわち、最も効率的な資源利用は各個体が自らの利得を増やそうとしたときには実現されないのである。全体のシステムの最適を実現するためには各個体の要求を制御せねばならず、それゆえ何らかの社会的組織化が必要であらう。協力最適では採餌場所が各動物に分割されていて、その境界では不連続に変化した。最も効率よく資源を利用できる個体が最適の場所を占め、資源<sub>の</sub>転換効率の順にそのまわりを利用した。ナワバリ行動はこのような空間の分割利用の機構を手えることができるとすると資源の利用効率を向上させる働きをしているのかもしれない。もしこの考えが正しければ、ナワバリ行動をする生物では最良の地域は獲得した餌を効率よく繁殖に転換できる最も経験をつんだ個体が占めることとなる。



全体の摂食量を最大化する協力最適解では、少なくとも1個体は異なる努力分布パターンをとることによって自身の摂食量を増すことができる。言いかえると、協力最適解は、このように各個体に各自の直接的摂食量上昇を控えさせることによって、全体としての資源効率を高めているのである。ところが自然淘汰理論によると、進化過程で実現される状態は真の適応度、すなわち包括適応度について非協力平衡でなければならぬのである（Maynard Smith 1978）。それゆえもし摂食量がそのまま適応度に反映するならば、協力最適は実現し得ないはずである。

全体の利益のために個々の個体が直接的利益を控えることの進化機構がいくつか考えられているが、今のモデルで協力最適の進化へそれらの適用を検討してみよう。

(1) 血縁淘汰。<sup>(kin selection)</sup> 同一の遺伝子をもつ個体を次世代に残すことは直接の子孫によるのみならず遺伝的に近縁な他個体を補助し繁殖成功

を高めることによっても可能である。それゆえ近縁個体どうしの間では協力が成立しやすい。たとえば、社会性昆虫の最適カーブ形成理論において Oster & Wilson (1978) は巣全体の繁殖成功を最大化する議論を進め多くの知見を得た。実際には少しでも遺伝的に異なっている個体間では、協力しながらも反発する側面をもち、闘争がおきるため完全な協力最適解は実現されない (Trivers 1974)。

この状況をより正確に研究したのは Mirmirani & Oster (1978) であった。各個体は自分の包括適応度、すなわち直接の適応度増分は他の近縁個体の直接適応度増分を近縁係数の重みつきで加えたもの、を目的関数として最大化していると考えられるから、彼らはこの包括適応度を用いて非協力平衡解を求めたのである。たとえば、資源を巡って競争する二個体間の近縁係数  $r$  が 0 のときは非協力平衡解が、 $r$  が 1 のときは協力最適解が、一般には中間的解が導かれる。しかしながら  $r$  が 1

にごく近いのは一般的にはないから、この考  
え方のみでは協力平衡は実現しそろうにない。

(2) 互惠的利他主義 (reciprocal altruism)。  
直接の利益をさし控えることで他個体が大き  
な利益を得るとき、後になって立場が変わり  
十分な返礼を受けることができる場合も考え  
る。今のモデルにあてはめて議論すれば、若  
令のときに周辺部に甘んじていた者にとって、  
将来に中心部に進出できることが保証される  
ならば、協力することは包括適応度を高める  
働きをもち、進化しうるのである。ただし、  
この論理が適用できるためには恩恵のみを受  
けて返礼をしない裏切り者 (cheater) に対  
する何らかの処罰制度がなければならぬ  
(Trivers 1971)。

### (3) 社会的慣習 (social convention)

個体間の競争としては資源量の低下を介し  
ての資源開発的競争のみならず、行動的・心  
理的な相互作用による干渉的競争をも考慮せ  
ねばならぬ。それゆえ各個体の包括適応度

は、確保し得た資源量のみで決まるのではなく、さらに個体間干渉による社会的な要因にも依存するため、真の進化的平衡は、開発した資源の量、すなわち摂食量のみより算出した非協力平衡からずれるはずである。このずれの方向が協力最適に近づくものである可能性がある。

Maynard Smith & Parker (1976) は、資源をめぐる競争についての先住効果を「非対称的抗争 (asymmetric contest)」の概念を用いて説明した。ナワバリ行動やその他の資源所有権を認める行動において、体の大きさ、年齢などの両方の個体が知りうる何らかの差異を目印にして資源分配の結果を決めるとする。先住効果の例では、<sup>(先住者と侵入者という)</sup>立場の違いを目印にしているのである。ある決定の仕方が慣習として定まっていれば集団のほとんどの個体がそれに従うとき、他の慣習をもつ個体が少数侵入してきたとする。慣習に従う者どうしはうまく資源を分配利用するのに対し、慣習の違

いからおきる抗争によって侵入者は消耗して増えることができない結果となる。すなわちもとの集団は進化的に安定 (ESS) をのである。この論理は資源分配パターンが何であって適用でき、そのパターンを維持するような社会的慣習と、その規約に逆らう者との処罰的闘争がありさえすれば、その資源分配パターンは必ず進化的安定 (ESS) になりるのである。それゆえ、実現される資源分配が ESS でなければならぬことは必要条件ではあっても、それのみで一意的に解が決まるものではない。とすれば、この論文で行なったような資源分配の集団全体にとって最適なパターンを考える問題は、ESS にするためにどのような社会的慣習が必要であるかは別に考えねばならぬであろう。

遺伝子を競投者とするゲームである進化過程において、ESS は個体合理性 (individual rationality) に対応するものであり全体への適応度最大化は全体合理性 (total rationality)

に対応するものであろう。これら 2つの問題は進化の道で、一方のみでなく共に解決されねばならなかったと、私は考えた。

### § 3.6 付録 3A

関係式

$$F_1(\phi_1^*, \phi_2^*) = \max_{\phi_1 \in \Omega} F_1(\phi_1, \phi_2^*) \quad (3A1)$$

は  $\phi_1^*$  が自らの資源利用量  $F_1$  を最大化していることを示している。  $F_1$  は

$$\begin{aligned} F_1 &= \int_{\Omega} k \theta_1 \alpha_1 \phi_1 \left(1 - \frac{1}{r} (\alpha_1 \phi_1 + \alpha_2 \phi_2)\right) dx \\ &= \int_{\Omega} \bar{K} \theta_1 \alpha_1 \phi_1 \left[1 - \frac{\alpha_1}{r} \phi_1\right] dx \quad (3A2) \end{aligned}$$

と書き換えられる。ただし

$$\bar{K} = K \left(1 - \frac{\alpha_2}{r} \phi_2^*\right), \quad r = r \left(1 - \frac{\alpha_2}{r} \phi_2^*\right) \quad (3A3)$$

とする。(3A2) の形は競技者が一個体の場合の式 (3.5) と同じであるから、解は

$$\phi_1^*(x) = \begin{cases} \frac{\tilde{K}}{2\alpha_1} \left(1 - \frac{\nu_1}{\tilde{K}}\right) & \tilde{K}(x) > \nu_1 \\ & \text{のとき} \\ 0 & \tilde{K}(x) \leq \nu_1 \\ & \text{のとき} \end{cases} \quad (3A4)$$

となる。(3A3)と(3A4)の式より、もし  $\phi_1^*$  が正なら

$$\frac{2\alpha_1}{r} \phi_1^* + \frac{\alpha_2}{r} \phi_2^* = 1 - \frac{\nu_1}{K} \quad (3A5)$$

が成立し、そうでなければ  $\phi_1^* = 0$  となることがわかる。まったく同様にして、もし  $\phi_2^*(x)$  が正なら

$$\frac{\alpha_1}{r} \phi_1^* + \frac{2\alpha_2}{r} \phi_2^* = 1 - \frac{\nu_2}{K} \quad (3A6)$$

が成立する。 $\phi_1^*(x)$  や  $\phi_2^*(x)$  が正か零かによって4種類の領域を得る。

領域1)  $\phi_i^*$  のいずれもが正である。 $\phi_i^*$  は(3A5)と(3A6)を連立させることで計算され

$$\begin{cases} \phi_1^*(x) = \frac{1}{3\alpha_1} \left(1 - \frac{2\nu_1}{K} + \frac{\nu_2}{K}\right) \\ \phi_2^*(x) = \frac{1}{3\alpha_2} \left(1 + \frac{\nu_1}{K} - \frac{2\nu_2}{K}\right) \end{cases} \quad (3A7a)$$

領域 2)  $\phi_1^*(x) > 0$  かつ  $\phi_2^* = 0$  であるとき、

$$\phi_1^*(x) = \frac{r}{2\alpha_1} \left(1 - \frac{y_1}{K}\right) \quad (3A7b)$$

領域 3) 逆に  $\phi_1^*(x) = 0$  かつ  $\phi_2^*(x) > 0$  ならば

$$\phi_2^*(x) = \frac{r}{2\alpha_2} \left(1 - \frac{y_2}{K}\right) \quad (3A7c)$$

領域 4)  $\phi_1^*(x) = 0$  かつ  $\phi_2^*(x) = 0$ 。

ある地点がどの領域に入るかは環境収容力  $K(x)$  の値によって決められる。一般性を失うことなく  $y_1 > y_2$  と仮定すると、 $K(x)$  の値によって 3つの領域があることがわかる。領域 2 は存在しない。  $y_1 > y_2$  より  $\alpha_1 < \alpha_2$  は次のようにして導かれる。もし  $\alpha_1 \geq \alpha_2$  ならば  $\phi_1^*(x) < \phi_2^*(x)$  が領域 1 のすべての点で成立する。ところが一方で、  $0 = \phi_1^*(x) < \phi_2^*(x)$  が領域 3 で成立するから

$$\int_{\Omega} \phi_1^*(x) dx < \int_{\Omega} \phi_2^*(x) dx \quad (3A8)$$

が導かれて、これは規格化の式 (3.19) に反す



る [証明終]。

共存域 (領域 I) では、 $\phi_1^*(x)$  は常に  $K(x)$  の増加関数であるが、 $\lambda_1 > 2\lambda_2$  のときには  $\phi_2^*(x)$  は減少関数となる。このことは、第 2 の動物にとっての環境は、 $\phi_1^*(x)$  の存在のために  $K(x)$  の高い場所でもしる悪くなっていることを示している。

### § 3.7 付録 3B

2 個体の協力最適は、制御変数  $\phi_1, \phi_2$  を

$$\int_{\Omega} \phi_i(x) dx = 1, \quad \text{かつ} \quad \phi_i(x) \geq 0 \quad (x \in \Omega; i=1, 2)$$

のもとで (3.20) 式を最大化するよう選ぶことによつて与えられる。この問題は point-wise Lagrangian,

$$V(\phi_1, \phi_2) = (\theta_1 \alpha_1 \phi_1 + \theta_2 \alpha_2 \phi_2) K(x) \left[ 1 - \frac{\alpha_1}{r} \phi_1 - \frac{\alpha_2}{r} \phi_2 \right] - \lambda_1 \phi_1 - \lambda_2 \phi_2 \quad (3B1)$$

を各点  $x$  において最大化することと同値である。ここで Lagrange の乗数  $\lambda_1, \lambda_2$  は正の

定数である。  $V(\phi_1, \phi_2)$  の  $\phi_i$  に対する依存性は

$$V(\phi_1, \phi_2) = -K \frac{\theta_1 \alpha_1^2}{r} \phi_1^2 - K \frac{(\theta_1 + \theta_2) \alpha_1 \alpha_2}{r} \phi_1 \phi_2 - K \frac{\theta_2 \alpha_2^2}{r} \phi_2^2 + [\text{一次の項}] \quad (3B2)$$

である。3次元  $(\phi_1, \phi_2, V)$  空間において  $V = V(\phi_1, \phi_2)$  は二次曲面を表す。その判別式は

$$D = \frac{K^2 \alpha_1 \alpha_2}{r^2} (\theta_1 - \theta_2)^2 \geq 0 \quad (3B3)$$

であるから、曲面  $V(\phi_1, \phi_2) = \text{一定}$  は双曲的か放物的であり、 $(\phi_1, \phi_2)$ —平面の第一象限の内部には  $V(\phi_1, \phi_2)$  の極限は存在しない。よって  $V$  は2本の座標軸上で最大値を取らねばならない。  $\phi_1$ —軸の正の部分では

$$V(\phi_1, 0) = K \left(1 - \frac{\alpha_1}{r} \phi_1\right) \theta_1 \alpha_1 \phi_1 - \lambda_1 \phi_1 \quad (3B4)$$

となり、その最大値は

$$V_1^* = \begin{cases} \frac{Kr\theta_1}{4} \left(1 - \frac{\alpha_1}{K}\right)^2 & (K > \mu_1 \text{ のとき}) \\ 0 & \phi_1 = \frac{r}{2\alpha_1} \left(1 - \frac{\mu_1}{K}\right) \text{ において} \\ & \phi_1 = 0 \text{ において} \quad (3B5) \\ & (K \leq \mu_1 \text{ のとき}) \end{cases}$$

である。ここで  $\nu_1 = \frac{\lambda_1}{\theta_1 \alpha_1}$  とおいた。まったく同様にして  $\phi_2$ -軸の正の部分における  $V$  の最大値は

$$V_2^* = \max_{\phi_2 \geq 0} V(0, \phi_2) = \begin{cases} \frac{k_r \theta_2}{4} \left(1 - \frac{\nu_2}{k}\right)^2 & \phi_2 = \frac{r}{2\alpha_2} \left(1 - \frac{\nu_2}{k}\right) \text{ において} \\ & (k > \nu_2 \text{ のとき}) \quad (3B6) \\ 0 & \phi_2 = 0 \text{ において} \\ & (k \leq \nu_2 \text{ のとき}) \end{cases}$$

ここで  $\nu_2 = \frac{\lambda_2}{\theta_2 \alpha_2}$  とおいた。

最適の努力分布  $(\phi_1^*(x), \phi_2^*(x))$  は  $V_1^* > V_2^*$  が成立するかその逆の不等式かによって、

$(\frac{r}{2\alpha_1} (1 - \frac{\nu_1}{k\alpha_2}), 0)$  か  $(0, \frac{r}{2\alpha_2} (1 - \frac{\nu_2}{k\alpha_1}))$  となるのである。  $V_1^* > V_2^*$  は

$$k(x) > k_c = \frac{\nu_1 \sqrt{\theta_1} - \nu_2 \sqrt{\theta_2}}{\sqrt{\theta_1} - \sqrt{\theta_2}} \quad (3B7)$$

と書き直せる。

また次のようにして、 $\theta_1 > \theta_2$  より  $\nu_1 > \nu_2$  が結論される。2つの不等式  $\theta_1 > \theta_2$  と  $\nu_1 \leq \nu_2$  が同時に成立しているとせよ。  $\phi_2^*(x) > 0$  であるような点  $x$  を選ぶと、(3B6) のように記した

$V_2^*$  が  $V$  の最大値であることがわかる。(3B6) 中にある  $\phi_2^*(x)$  の表現から、 $K(x) > \frac{1}{2}$  が成立し、それゆえ  $K(x) > \frac{1}{2}$  である。  $\phi_1$  軸上にある点  $(\frac{r}{2\alpha_1}(1 - \frac{V_1}{K(x)}), 0)$  において  $V$  は  $V = V_1^* = \frac{K(x)\theta_1}{4}(1 - \frac{V_1}{K(x)})^2$  をとるが、(3B6) とこれを比較すると  $\theta_1 > \theta_2$  と  $V_1 \leq V_2$  より  $V_1^* > V_2^*$  が出る。この結果の不等式は  $V_2^*$  が  $V$  の最大値である事実と反する。

一方、 $\theta_1 > \theta_2$  と  $V_1 > V_2$  より  $k_c > V_1 > V_2$  が簡単に得られる。こゝして最終的結論は：

$\theta_1 > \theta_2$  ならば  $V_1 > V_2$  であり

$$\phi_1^*(x) = \phi_2^*(x) = 0 \quad K(x) \leq \frac{1}{2} \text{ の点で}$$

$$\phi_1^*(x) = 0, \quad \phi_2^*(x) = \frac{r}{2\alpha_2} \left(1 - \frac{V_2}{K(x)}\right) \quad \frac{1}{2} < K(x) \leq k_c \text{ で}$$

$$\phi_1^*(x) = \frac{r}{2\alpha_1} \left(1 - \frac{V_1}{K(x)}\right), \quad \phi_2^*(x) = 0 \quad K(x) > k_c \text{ で}$$

(3B8)

## 第4章 生息場所選択と移動

### § 4.1 生息場所選択の適応的意義

動物は移動能力をもつので自らの生息場所を選択することが多少とも可能である。環境は時間的にも空間的にも一様でないから、生息に適した場所を求めて移動することが必要であり、このために将来の環境の良さを現在の状況から評価して他の生息場所へ移動するか否かを決定することが重要となる。たとえば増殖の結果、密度が高まることも、そのような移動を促す要因の一つである。密度の低いときはとくに好適な生息場所を集中的に利用するが、高密度になると移動力・分散力が高まり比較的好適でない生息場所をも利用するようになることが古くから知られており、たとえば森下(1952, 1971)の環境密度理論はその一つである。また、密度が高くなるにつれて他への分散力が高まることは多くの昆

虫でも知られており、長翅形の出現による群生相への転移はその顕著な例である。このような密度の上昇にともなう移動を生息場所選択の観点からみて、その適応的意義を論じてみよう。

生息場所選択を論じる際に、大まかに分けて2つの説明の仕方がある。1つは与えられた一群の生息場所を集団全体で効率よく利用して生活し、その結果次世代にいかに多く存続するかである。いわば限られた個体数を複数の生息場所にどのように分配投資して棲まわせると、次世代に集団全体として大きくすることができるかである。

ところが一方、これとは異なる適応的説明がある。それは、各個体が自らの子孫数を増すように生息場所を選ぶとする考えである。これらのどちらの考え方でも先程のような密度に対する依存性を説明できるであろう。しかしこれら2つの説明はまったく別のものであって、同一のもの別の側面を言っている

のではなく、定量的に異なる結論を導くことを求もう。

今2つの生息場所があり、それぞれの現世代の個体数が  $n_1, n_2$  のときに次世代の期待個体数はそれぞれ  $f_1(n_1), f_2(n_2)$  であるとする。

$f_i(n)$  はいわゆる再生産曲線である(図4.1)。図4.1に示すように直線ではなく飽和型であるのは生息場所内の資源競争によるものである。より好適な生息場所1の方が値が大きい。全体としての次世代個体数を最大にすることは

$$f_1(n_1) + f_2(n_2) \longrightarrow \text{最大}$$

を  $n_1 + n_2 = N$  のもとに最大化することである。それゆえ、解は  $n_1 > 0, n_2 > 0$  のとき

$$f_1'(n_1) = f_2'(n_2) \quad (4.1)$$

を満たすことがわかる。  $N$  が小さいときに好適な方を利用し  $n_1 = N, n_2 = 0$  である。

ところが、現世代の各個体が自らの子孫数

を最大にすべく生息場所選択をするときは、集団全体として次世代を最大にする上の解とは異なるのである。生息場所1で現世代一団体あたりの子孫の期待数は  $\frac{f_1(n_1)}{n_1}$  であり、生息場所2における同様の量と比較して高い方を選んで移動するのであるから、平衡状態では

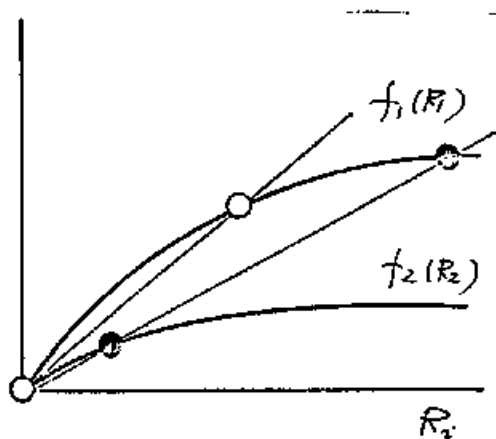
$$\frac{f_1(n_1)}{n_1} = \frac{f_2(n_2)}{n_2} \quad (4.2)$$

が成立するはずであり、これは Fretwell (1972) が "Ideal-free distribution" と名付けたものである。(4.1) と (4.2) は定量的にも異なる。以下では (4.1) と  $n_1 + n_2 = N$  より決まる分布を集団として有利な分布 GAD (Group advantageous distribution)、(4.2) と  $n_1 + n_2 = N$  より定まる分布を個体にとって有利な分布 IAD (Individual advantageous distribution) と呼ぶことにする。GAD では接線の傾きが等しく、IAD では原点から直線の傾きが等しい (図41)。

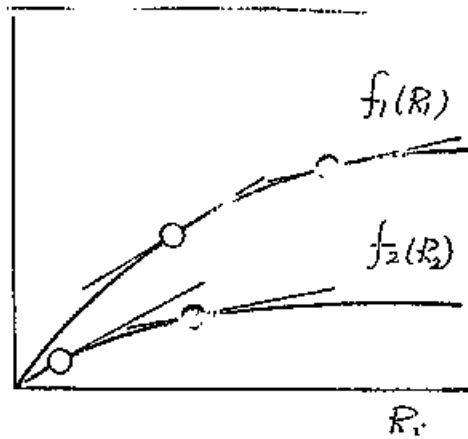


□ 4.1

a) IAD

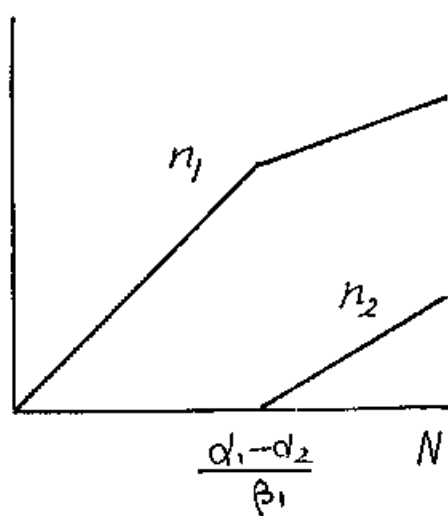


b) GAD

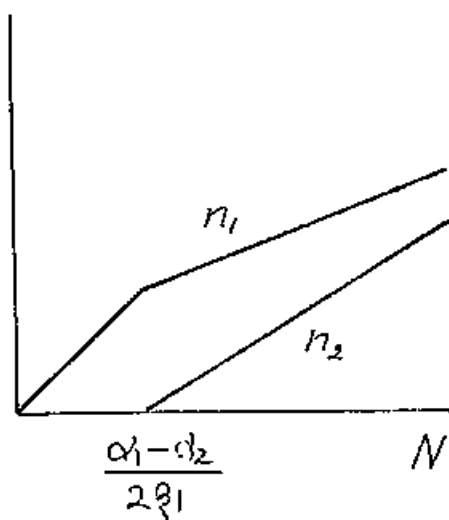


□ 4.2

a) IAD



b) GAD



さらに具体的に差異をみるため  $f_i(n_i)$  が二次関数の場合に  $GAD$ ,  $IAD$  を求めてみる。

$$f_1(n_1) = \alpha_1 n_1 - \beta_1 n_1^2 \quad (4.3)$$

$$f_2(n_2) = \alpha_2 n_2 - \beta_2 n_2^2$$

ただし  $\alpha_1 > \alpha_2$ 、とおくと集団全体としての最適な分布の仕方は、総数  $n_1 + n_2 = N$  の関数として

$$N \leq \frac{\alpha_1 - \alpha_2}{\beta_1} \quad \text{のとき} \quad \begin{cases} n_1 = N \\ n_2 = 0 \end{cases} \quad (4.4a)$$

$$N > \frac{\alpha_1 - \alpha_2}{\beta_1} \quad \text{のとき} \quad \begin{cases} n_1 = \frac{\alpha_1 - \alpha_2 + \beta_2 N}{\beta_1 + \beta_2} \\ n_2 = \frac{-\alpha_1 + \alpha_2 + \beta_1 N}{\beta_1 + \beta_2} \end{cases} \quad (4.4b)$$

と求まるのである(図 4.2a)。これはある閾値より小さい個体数のときは、好適な場所のみ生息し、密度がそれを越えると悪く、生息場所も利用されることを示している。一方、集団全体にとっての最適分布  $GAD$  は

$$N \leq \frac{\alpha_1 - \alpha_2}{2\beta_1} \quad \text{のとき} \quad \begin{cases} n_1 = N \\ n_2 = 0 \end{cases} \quad (4.5a)$$

$$N > \frac{\alpha_1 - \alpha_2}{2\beta_1} \quad \text{のとき} \quad \left\{ \begin{array}{l} n_1 = \frac{\alpha_1 - \alpha_2 + 2\beta_1 N}{2\beta_1 + 2\beta_2} \\ n_2 = \frac{-\alpha_1 + \alpha_2 + 2\beta_1 N}{2\beta_1 + 2\beta_2} \end{array} \right. \quad (4.5b)$$

である (図4 2b)。この解を IAD (4.4b) と比較すれば定性的には同じであるが、 $\beta_1$  の値が2倍になった式であり、GAD の閾値密度は IAD のときのちょうど半分である。すなわちより低い密度のときから好適でない生息場所への移動がおこるのである。これは、集団全体として次世代を大きくしようとするならば、各個体が将来の期待値の大きい方を選んだのは実現されず、もっと早い時期から分散を開始せねばならないことを示す。

なぜ二のような差異があるのかもよりよく知るために次のような場合を考えてみよう。好適な生息場所に  $N$  匹生息していて、他の方には一匹もないとする。最後の1匹が他へ移動するきっかけを考えたとき、IAD の意味では2つの生息場所での将来の見込みを比較するのだから、移動が適応的になるため

の条件は

$$\frac{f_1(N)}{N} < f_2(1) \quad (4.6)$$

である。ところが、GAD を考えるときにはは集団全体としての次世代個体数を比較して

$$f_1(N) < f_1(N-1) + f_2(1) \quad (4.7)$$

となる。これを、前の式(4.6)と比べるために変形すると

$$\frac{f_1(N)}{N} < f_2(1) + (N-1) \left\{ \frac{f_1(N)}{N} - \frac{f_2(N-1)}{N-1} \right\} \quad (4.8)$$

となる。右辺の第2項が新しく付け加わるがこの項は明確な意味を持っている。一個体が生息場所1から2へ移動することは、単にその個体がより高い将来性をもつようになるのみでなく、残りの  $N-1$  個体にとっての資源に余裕ができ生存率や出産率が高まることで次世代の期待数が増える効果がある。移動を考えるときに、この残りの個体への影響を考慮してはならない、移動する個体自身への

影響のみを考へよ、とするのが IAD であり、他個体への適応度変化も移動個体自身の損得と同じ重みで考へるのが GAD の立場であるといえる。この GAD の立場を強調すれば、たとへ  $f_2(1)$  が零であつても移動が適応的となりうるのである。たとえば、ネズミが死の行進をして海に入るとか、バッタの群生相が大群を成して移動するのも一種の自殺的行爲であつて、移動先の子孫を残す見込みはあまり重要ではなく今までいた生息場所の個体数を減少させることにより其倒れを防ぐのであつて論じられたがこれは GAD の意味で考へていふといえよう。

一般に大規模な移動についてはその子孫を残す見込みを測定することは大変困難であるが、森下のアリゴゴクの実験のように、小さなスケールの生息場所選択や移動については適応度の定量的測定や詳しい検証実験が可能である。N を様々に変えたときの  $n_1$  と  $n_2$ 、および繁殖成功率、生存数  $f_1(n_1)$ 、 $f_2(n_2)$  が知

けれども、実現されている分布が IAD の GAD  
かが区別される。

進化のときの単位は基本的には個体であり  
より正確には遺伝子であることも考えれば、  
当然 IAD が実現しようであるが、実際には  
GAD に近い分布が得られる可能性もある。  
このときで *"selfish gene theory"* が成立し  
ないのももちろんなり。たとえば今は各生  
息場所内について無構造的な資源利用を考  
てきたが、順位やナワバリなどの構造によ  
って各一個体に与えられる資源量は均一ではな  
くバラツキをもつであろう。このとき、好適  
な生息場所にいる劣位の個体にとっては、そ  
こに留まることによっては平均的な期待子孫  
数よりも少ないものしか望めず、式(4.2)  
で予想されるよりもずっと早い時期に移動を  
はじめることになるであろう。とすれば、こ  
のような社会構造の存在が、結果として集団  
全体としての効率よい利用の仕方(4.1)に近  
づけるのに役立っていると考えることができ

るのだけならだろうか。

#### § 4.2 移動の適応度について

ある地点から別の地点にいくらかの個体数が移動したとき、その適応度の評価を与えてみよう。以下集団全体としての再生産量に対する寄与を考える立場で議論を進めていく。 $x$ は平面上の地点を表すものとし、個体数密度が  $n(x)$  のとき次世代の密度は  $f(x, n(x))$  と表せるものとする。 $f(x, n(x))$  は  $n(x)$  に対して飽和型の曲線を描くであろう。集団全体としての次世代のサイズは、全適応度

$$V = \int_{\Omega} f(x, n(x)) dx \quad (4.9)$$

である。ここで  $\Omega$  は考えている集団の広がる領域全体とし以下では積分は2次元である。移動によって分布  $n(x, t)$  は

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -\nabla J \quad (4.10)$$

に従って変化する。ここで  $J$  は流れ (flux) を

表すベクトルであり、 $\nabla$  は二次元の微分作用素である。全適応度 (49) がこの移動によって変化する速度は

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \int_{\Omega} \frac{\partial f}{\partial n} \frac{\partial n}{\partial t} dx = - \int_{\Omega} \frac{\partial f}{\partial n} \nabla J dx \\ &= - \frac{\partial f}{\partial n} J \Big|_{\partial \Omega} + \int_{\Omega} \nabla \left( \frac{\partial f}{\partial n} \right) J dx \quad (4.11) \end{aligned}$$

$\Omega$  の外へは移動していかないので第一項は消える。 $\nabla \frac{\partial f}{\partial n}$  は単位流量あたりの適応度増加速度を表す係数ベクトルである。各点での適応度の  $n$  に関する微分  $\frac{\partial f}{\partial n}$ 、すなわち限界適応度とでもいってよきものの勾配方向への移動成分のみが全適応度の増加に寄与するのである。一方、移動には死亡・消耗などの損失がともなうはずである。このような移動の利益と損失がつり合って移動の様式が定まっていると考えられる。より具体的なモデルでこのことを示してみる。

例 (a) 方向性のある移動が可能な場合

移動の速動ベクトル  $v(x)$  を各地点で最適に



選ぶものとする。移動損失としては、移動中の死亡率が速さ  $|v|$  の増加関数にあっていて  $\mu(|v|)$  と書けるとしよう。運動方程式は

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -\nabla(v \cdot n) - \mu(|v|)n \quad (4.12)$$

となる。前述の流れは  $J = v \cdot n$  である。適応度の増加速度は、部分積分により

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \int_{\Omega} \frac{\partial f}{\partial n} [-\nabla(v \cdot n) - \mu(|v|) \cdot n] dx \\ &= \int_{\Omega} \left[ \nabla \frac{\partial f}{\partial n} \cdot v \cdot n - \frac{\partial f}{\partial n} \mu(|v|) \cdot n \right] dx \end{aligned} \quad (4.13)$$

と求まる。被積分関数の第一項は移動による適応度増加を、第二項は死亡の上昇による損失を表す。これを最大に

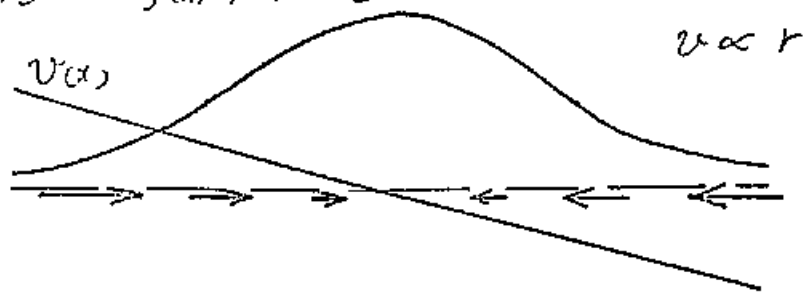
$$\frac{dV}{dt} \longrightarrow \max$$

となるように  $v(x)$  を選ぶものとする。たとえば  $\mu(v) = \gamma v^2$  とおくと  $\delta \left( \frac{dV}{dt} \right) = 0$  より

$$v_{(x)}^{\text{opt}} = \frac{1}{\gamma} \nabla \log \left( \frac{\partial f}{\partial n} \right) \quad (4.14)$$

83

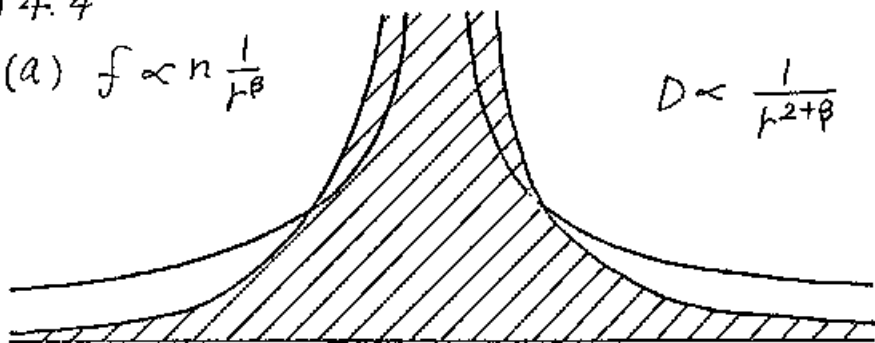
□ 1.3  $f(t, n) \propto n e^{-\alpha t^2}$



□ 4.4

(a)  $f \propto n \frac{1}{r^\beta}$

$D \propto \frac{1}{r^{2+\beta}}$



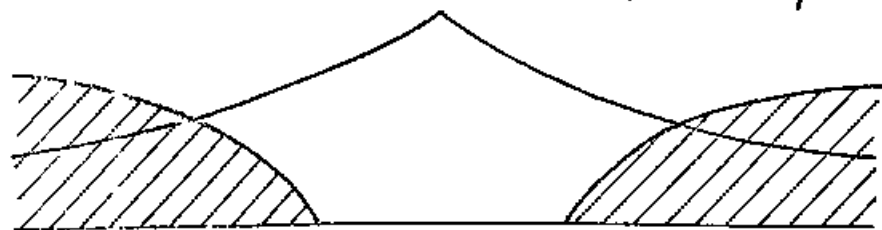
(b)  $f \propto n e^{-r^2/2\sigma^2}$

$D \propto r^2 - 2\sigma^2$



(c)  $f \propto n e^{-\alpha r}$

$D \propto \alpha - \frac{1}{r}$



よって最適の移動速度ベクトルは限界適応度の高い方へと勾配を登っていくものである。たとえば

$$f(x, n(x)) = c e^{-\alpha |x|^2} \quad (4.15)$$

だと  $v_{(x)}^{\text{opt}} = -\frac{2\alpha}{\gamma} x$  (4.16)

であり、遠くの点にいるほど大きくなる速さを移動する (図 4.3)

例 (b) 反発的転移の拡散 (大久保 1975)

無方向的な移動の高まりのみが許される場合を考えると、流れは  $J = -\nabla(D(x) \cdot n)$  となり、

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -\nabla^2(D(x) \cdot n) - \mu(D(x) \cdot n) \quad (4.17)$$

となる。ここでは死亡率は  $D$  の増加関数であるとした。全適応度の増加率は 2 回部分積分をして

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \int_{\Omega} \frac{\partial f}{\partial n} \left[ \nabla^2(D(x) \cdot n) - \mu(D(x) \cdot n) \right] dx \\ &= \int_{\Omega} \left[ \nabla^2 \left( \frac{\partial f}{\partial n} \right) D(x) \cdot n - \frac{\partial f}{\partial n} \mu(D(x) \cdot n) \right] dx \end{aligned} \quad (4.18)$$

となる。これが最大になるように  $D(x) \geq 0$  を選ぶことにする。たとえ  $\mu(D) = \lambda D^2$  とすると

$$D_{(x)}^{\text{opt}} = \begin{cases} \frac{1}{\lambda} \frac{\nabla^2 \left( \frac{\partial f}{\partial n} \right)}{\frac{\partial f}{\partial n}} & \text{正の数} \\ 0 & \text{それ以外} \end{cases} \quad (4.19)$$

(i) 次元  $r$   $f(x, n) \propto \frac{1}{r^\beta} n$  とすると、

$$\begin{aligned} \nabla^2 \left( \frac{1}{r^\beta} \right) &= \left( \frac{\partial^2}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} + \frac{1}{r^2} \frac{\partial^2}{\partial \theta^2} \right) \left( \frac{1}{r^\beta} \right) \\ &= \frac{\beta^2}{r^{\beta+2}} \end{aligned} \quad (4.21)$$

よって

$$D_{(x)}^{\text{opt}} = \frac{\beta^2}{\lambda} \frac{1}{r^2} \quad (4.22)$$

となる (図 4.4 a)

(ii) 2次元正規分布  $a$  とし

$$f(x, n) \propto e^{-\frac{r^2}{2\sigma^2}} n \quad r = |x|^2 \quad (4.23)$$

$$\nabla^2 e^{-\frac{r^2}{2\sigma^2}} = \frac{r^2 - 2\sigma^2}{\sigma^4} e^{-\frac{r^2}{2\sigma^2}} \quad (4.24)$$

$$D_{\text{opt}} = \begin{cases} \frac{1}{\lambda} \frac{r^2 - 2\sigma^2}{\sigma^4} & r > \sqrt{2}\sigma \\ 0 & r \leq \sqrt{2}\sigma \end{cases} \quad (4.25)$$

がある (図 4.4b)。

$$(iii) \quad f(r, n) \propto e^{-\alpha r} n \quad (4.26)$$

$$n \text{ と } \alpha \text{ を} \quad D^{opt} = \frac{\alpha}{\lambda} \left( \alpha - \frac{1}{r} \right) \quad (4.27)$$

となる (図 4.4c)。

### § 4.3 定常分布に対する拡散係数の意義

今までは、適応度の増加速度  $\frac{dV}{dt}$  を最大にするようにと拡散係数を決定した。ところが最終的に到達できる適応度の値  $\lim_{t \rightarrow \infty} V$ 、すなわち定常応答を考えると、これは先の結果では必ずしも最大にならないのである。ここでは定常解を最適にする移動・分散を考えてみる。一定の分散係数  $D$  と限界適応度の勾配に比例した速度  $v = v \frac{\partial f}{\partial n}$  の移動を考えると、運動方程式は

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -\nabla \left( \nabla \left( \frac{\partial f}{\partial n} \right) n \right) + D \nabla^2 n \quad (4.28)$$

となる。この系の定常解は

$$\frac{\partial f}{\partial n} - D \log n = \text{定数} \quad (4.29)$$

を満たすことは、 $\frac{\partial n}{\partial t} = 0$  において積分するとわかる。一方、このとき

$$V - D \int_{\Omega} n \log n \, dx$$

という状態量を考えるとその時間変化は、(4.28)と部分積分により

$$\begin{aligned} & \frac{d}{dt} \left[ V - D \int_{\Omega} n \cdot \log n \, dx \right] \\ &= \int_{\Omega} \left\{ \frac{\partial f}{\partial n} - D(\log n + 1) \right\} \left[ -\nabla \left( \nabla \frac{\partial f}{\partial n} n \right) + D \nabla^2 n \right] dx \\ &= \int_{\Omega} \left\{ \nabla \left[ \frac{\partial f}{\partial n} - D \log n \right] \right\}^2 n \, dx \geq 0 \end{aligned} \quad (4.30)$$

であり、それは時間とともに常に増加していき、最大であることがわかる。またその増加が止まるのは定常解 (4.29) のときのみである。しかもそれは  $\int_{\Omega} n \, dx = 1$  のもとでの全体の関数空間の中の最大値であることが変分法よりわかる。すなわち Lagrange の未定乗数法

より、pointwise Lagrangian

$$\Phi = f(x, n) - D \cdot n \log n - \lambda n$$

を各点で最大にすればよいから (Stone 1975)  $\frac{\partial \Phi}{\partial n} = 0$  より式 (4.29) が得られるのである。よって、先の運動方程式 (4.28) の解は  $V$  自身ではなく  $V - D \int_{\Omega} n \log n dx$  を最大化するものであることがわかった。それゆえ  $D$  を小さくするほど定常応答はよくなるはがであるが、完全に  $D=0$  としてしまると  $\frac{\partial f}{\partial n}$  に複数個のピークがあるときに、各点での密度の動きはそれぞれの点に最も近いピークへと収束してしまい、全体での最適へは向かわない。 $D > 0$  でさえあれば  $t \rightarrow \infty$  での分布は (4.29) を満たす定常解へ収束するが  $D$  の値が小さすぎると山と山の間の谷を通るのに時間がかかるのである。

それゆえ拡散係数  $D$  は、いわば効率を少々犠牲にしても大局的信頼性のために役立っているといえる。

## 第5章 卵数と卵重の進化

### ：資源分配の一般論

#### § 5.1 はじめに

動物には比較的大きな卵を少数産むものと、小卵を非常に多数産むものがあり、それらには数オーダの差異がある。この問題は、様々な生息環境や生活様式に対する生物の適応戦略として議論されてきた。ことに伊藤(1959, 1978)は広範囲より多数の例を引いて、卵数が基本的には「子にとっての餌の得やすさ」によって決まると論じ、社会行動の発達や個体数変動のパターンと関連させた。Smith & Fretwell (1974)はグラフモデルにより、限られた繁殖努力をどのように各卵に分配すべきか、どの雄親のとする戦略としての観点で考察を加えた。彼らは、繁殖努力として単におのおのの卵に分配される物質の量のみならず、抱卵・給餌・防衛などの「親による子の保護



(parental care)」を全て含めて考えている。

ここでは問題をより一般化して、限られた資源を  $N$  個体に分配投資するとき、全体としての適応度 (fitness)、すなわち各個体の繁殖成功 (reproductive success) の和を最大にするパターンを求めてみる。その結果、一部の個体に均等分配して他の個体には全く投資しないことが適応的であることがわかった。卵サイズが共通であり、また母親の卵巣重量が卵数と比例することも説明される。

複数の資源が生存率をいし繁殖成功にかかわるときモデルを、同時に働く場合と逐次的に効果をもつ場合それぞれについて解析する。その結果、複数の資源が働くときにはいずれの資源についてもそれぞれを単独で考慮する場合に比較して最適卵数が下がること示される。この結果は、親による子の保護があるときにはより大卵少産へと進化するとの Lack や伊藤の考え方を支持するものである。彼らはまた、天敵などの死亡要因が付け加わると、

より小卵多産へ向かうことを主張しているが、これが成立するためには、それらの死亡要因の効く生育段階より以後に、卵数を決定する資源の分配が行なわれる必要があることを示したい。

また、卵重量の決定のみならず、他の資源分配問題、たとえば空間や餌物質などを複数個体に分配する機構としての社会構造のその適応的側面や、その結果としての集団中での各個体の成長の仕方、そしてその変異を、最適資源分配の観点から論ずる。

## § 5.2 資源の最適分配

総量が  $\rho$  の資源を  $N$  個体に分割投資するとしよう。  $i$  番目の個体に投入された資源量を  $R_i$ 、その繁殖成功を  $f(R_i)$  とおく。卵重量をいえば  $R_i$  は  $i$  番目の卵の重量である。

繁殖成功は正確にはその個体のその遺伝子が将来において集団中に広がる度合の期待値として定義される。たとえば、性比が  $1:1$

よりずれている集団では、少ない方の性の一個体は多い性の一個体に比べて遺伝子を残す見込みが大きく、それゆえ繁殖成功は高い。以下の議論では、通常の生態学モデルと同様、性構造や社会構造を無視するため、すべての成体は同じ繁殖成功をもつから、卵の繁殖成功  $f(R_i)$  は生存率そのものと考えてよい。

問題は  $R_i \geq 0$  ( $i=1, 2, \dots, N$ ) と総量の制限  $\sum_{i=1}^N R_i \leq \rho$  のもとで

$$\text{全適応度} = \sum_{i=1}^N f(R_i) \longrightarrow \text{最大}$$

を満たす資源分配パターン  $R_1^*, R_2^*, \dots, R_N^*$  を求めることである。対称性により、 $R_1^* \geq \dots \geq R_N^*$  と仮定しても一般性を失わない。 $f(R)$  は  $R$  の増加関数とし ( $f'(R) > 0$ ),  $f(0) = 0$  と仮定する。すなわち資源を多く投資すればするほどその個体の繁殖成功 (もしくは生存率) は大きいのである。 $f(\cdot)$  の形に応じて最適分配パターンは様々に異なる。

まず  $R_1^*, \dots, R_N^*$  の局所的最大条件、すなわ

ち十分小さくてかつ変数の制約条件も破らぬ  
 ような摂動 (許容的摂動 *admissible perturbation*)  
 を加えたときに、全適応度が上がらない条件  
 を求める。今、 $R_i^* > 0$  とすると他の任意の個  
 体 ( $j$ 番目とする) との間で  $\Delta > 0$  だけの資源  
 投資量の移動

$$\begin{array}{l} R_i^* \longrightarrow R_i^* - \Delta \\ R_j^* \longrightarrow R_j^* + \Delta \end{array}$$

が考えられる。  $\Delta$  を十分小さくしておくと、  
 これは許容的摂動である。全適応度がもとと  
 比べて上がらないことは、

$$h(R_i^* - \Delta) + h(R_j^* + \Delta) \leq h(R_i^*) + h(R_j^*) \quad (5.1)$$

と表せるが、これを  $\Delta$  について展開すると

$$-\Delta \{h'(R_i^*) - h'(R_j^*)\} + \frac{\Delta^2}{2} \{h''(R_i^*) + h''(R_j^*)\} + O(\Delta^3) \leq 0 \quad (5.2)$$

となる。  $\Delta$  について一次の項が常に非負であ  
 ることより

$$-h'(R_i^*) + h'(R_j^*) \geq 0$$

が導かれる。よって

$$\text{補題 1. } R_i^* > 0 \text{ なら、 } h'(R_i^*) \geq h'(R_j^*). \quad (5.3)$$

が成立する。さらに、もし  $R_j^* > 0$  も成立する  
ならば逆向きの不等式も成立するので、

$$\text{補題 2 } R_i^* > 0 \text{ かつ } R_j^* > 0 \text{ なら、 } h'(R_i^*) = h'(R_j^*) \quad (5.4)$$

が得られる。このときは (5.2) 式の一次の項  
が消えるため、二次の項より

$$h''(R_i^*) + h''(R_j^*) \leq 0 \quad (5.5)$$

が必要条件として出てくる。またこの不等式  
で等号を外せば十分条件となる。まとめると、

$$\text{定理 1. } R_1^* \geq R_2^* \geq \dots \geq R_n^* > 0 = R_{n+1}^* = \dots = R_N^*$$

$$\text{のとき } h'(R_1^*) = \dots = h'(R_n^*) = \lambda \quad (5.6a)$$

$$\text{および } h'(0) = h'(R_j^*) \leq \lambda \quad (j=1+1, \dots, N)$$

$$\text{が成立する。} \quad (5.6b)$$

この定理より次のことが導かれる。

系1.  $R_i^* = 0$  ならば、つまり投資されない個体が1つでもあれば、 $h(R)$  が  $h'(0)$  より小さいよろな領域、

$$D_S = \{ R > 0 \mid h'(R) < h'(0) \}$$

は  $R_i^*$  を1つも含まない。

一方 (5.5) 式より、

系2.  $h(R)$  の2階微分が正である領域、

$$D_C = \{ R > 0 \mid h''(R) > 0 \}$$

には  $R_i^*$  はたかだか1個しか含まれない。

が出てくる。  $D_C$  に1個の  $R_i^*$  が含まれる場合は、それのみでは局所最大とはいえずさらに条件を満たさねばならない。これを先の結果と併しよにまとめて示すと

定理2 定理1の関係式は満たされていると  
する。

1) すべての  $R_i^* > 0$  で  $f''(R_i^*) < 0$  のとき、  
少なくとも  $D_c$  が  $R_i^*$  を 1 つも含まぬときは、  
 $(R_1^*, \dots, R_N^*)$  は局所最大である。

2) 1 つの  $R_i^*$  が  $D_c$  に含まれているとすれば、  
たとえば  $f''(R_1) > 0$  のときには、他の  $R_j^* > 0$   
( $j \neq i$ ) では  $f''(R_j) < 0$  でなければならず、  
さしに

$$\frac{1}{f''(R_i^*)} \geq \sum_{\substack{j \neq i \\ R_j^* > 0}} \frac{1}{-f''(R_j^*)} \quad (5.7)$$

が成立する。和は  $R_j^* > 0$  を満たす  $j$  以外の全  
ての  $j$  についてとる。このとき、上の等号を  
除いた関係は局所最大の充分条件を与える。  
証明は付録 5A に回した。

これらの定理や系を用いて幾つかの簡単な  
場合を調べてみよう。

例(a)

生存率は投資量の増加関数ではあるが、 $\gamma$

れには上限があることを考慮すると多くの資源を投入すれば飽和するはずである。 $f(R)$  が典型的な飽和曲線を描くとき、すなわち  $f(R)$  が上に凸で  $f''(R) < 0$  のとき、均等分配解  $R_1^* = R_2^* = \dots = R_N^* = \frac{P}{N}$  が最適解である (図 5.1 a)。

(証明) 仮定により、 $R > 0$  の全領域が  $D_S$  である。もし投資されない個体が一つでもあれば、系 1 により  $D_S$  には  $R_i^*$  が含まれないことが出、矛盾が生ずる。よってすべての個体に投資が行なわれねばならない。仮定より  $f'(R)$  は単調減少関数であり、また一方定理 1 より  $f'(R_i^*)$  は共通の値をもつので、すべての  $R_i^*$  が等しいことが結論される。[証明終]

例 (b)

逆に、投資量とともに効率が加速される場合は、 $f(R)$  が下に凸、すなわち  $f''(R) > 0$  となり、このとき独占解  $R_1^* = P, R_2^* = \dots = R_N^* = 0$  が最適解である (図 5.1 b)

(証明) 仮定より  $R > 0$  全体が  $D_C$  であるか



图 5.1

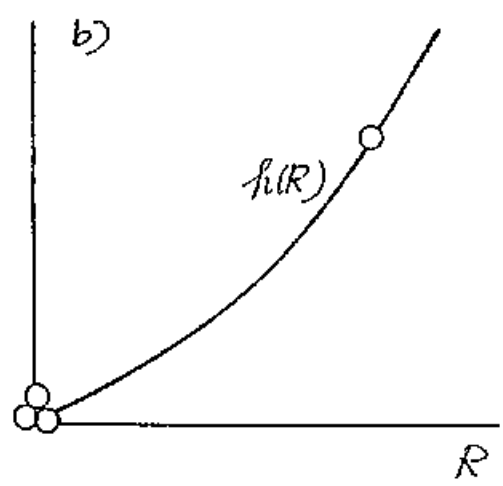
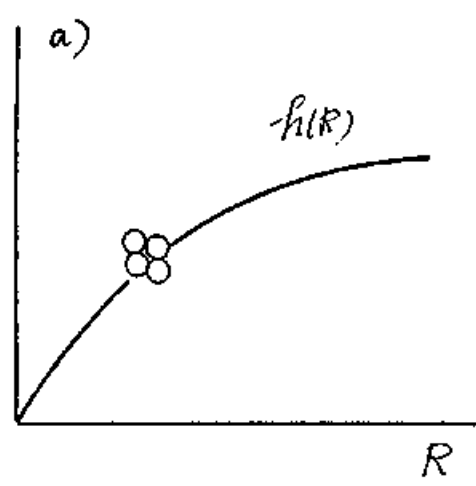
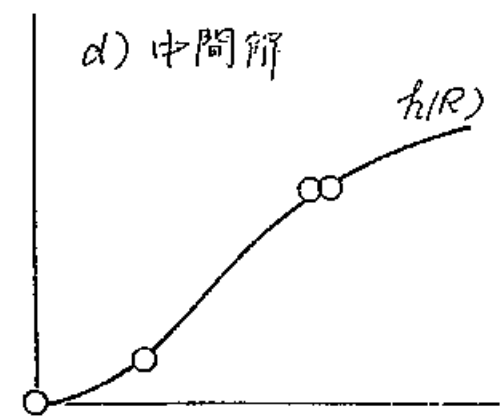
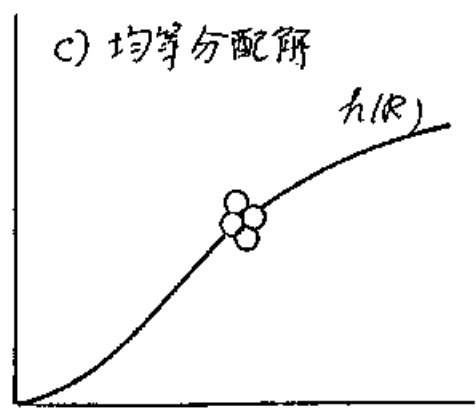
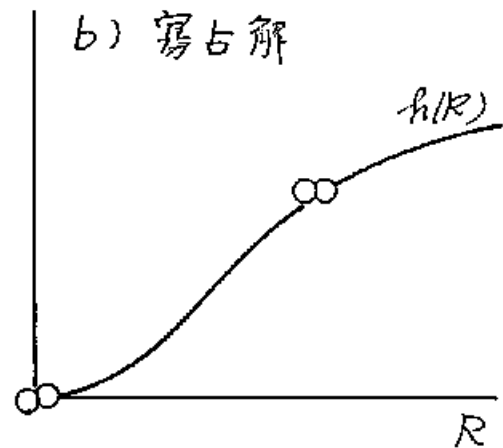
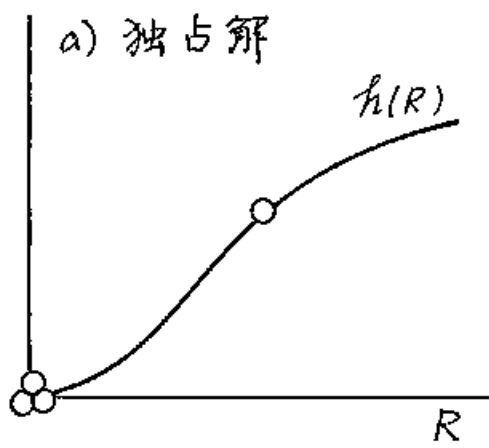


图 5.2



5、系2によって投資されるのはたかたか一個体しかないことがわかる。

これらの場合は局所的最大条件を考察するのみで全体の最適解が求まったが、一般には局所最大解が複数個存在し、それらとろしを比べねばならぬ場合がある。

例(c)

生存率には上限があり大きき  $R$  に対しては飽和すると予想されることと、資源量がある程度より小さいときには資源の効率が悪くなり生存率が零に近いと考えられるから、 $f(R)$  が S 字型曲線を描くとすれば多くの場合に良い近似となるであろう。このとき  $\beta$  の値によって最適分配パターンは様々に変化し複雑な挙動を示す。

$f(R)$  の変曲点のときの  $R$  を  $\alpha$  とし、 $f'(R) = f'(0)$  となる  $R > 0$  の点を  $\beta$  とすると  $D_c = \{0 < R < \alpha\}$ ,  $D_s = \{R > \beta\}$  である。先の定理や系を適用することにより、次のような型の解のみが局所的最大となりうること

がわかる (図 5.2)。

(a) 独占解。一 個体 に 集 中 投 資 す る。

$$0 < R_1^* < \beta, \quad R_1^* = \dots = R_N^* = 0 \quad (5.8)$$

(b) 寡占解。一 部 の 個 体 の 間 で 資 源 を 均 等 分 配 し、残りの個体にはまったく投資しない。

$$R_1^* = \dots = R_n^* = w \quad \alpha < w < \beta \quad (5.9)$$

$$R_{n+1}^* = \dots = R_N^* = 0$$

(c) 均等分配解。全 個 体 に 均 等 に 分 配 す る。

$$R_1^* = \dots = R_N^* = w \quad w > \alpha \quad (5.10)$$

投資されない個体がないため  $w > \beta$  を許される。

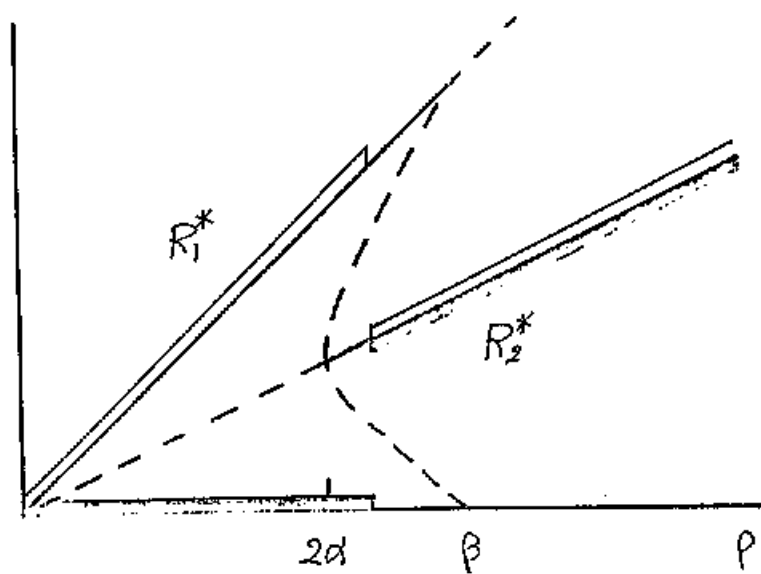
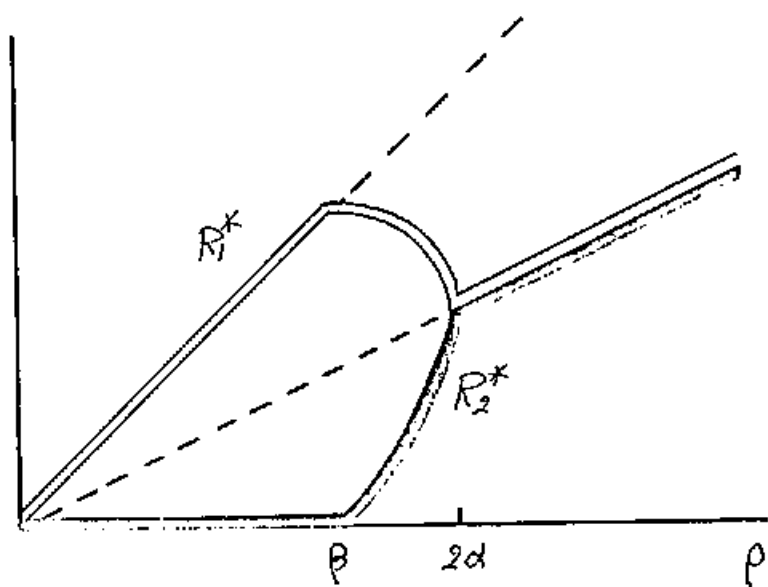
(d) 中間解。寡占解と似ているが、中間の投資量をもつ個体が生ずる。

$$R_1^* = \dots = R_n^* = w \quad \alpha < w < \beta$$

$$0 < R_{n+1}^* < \alpha, \quad R_{n+2}^* = \dots = R_N^* = 0 \quad (5.11)$$

(a) (b) (c) は存在すれば常に局所最大であるが (d) はさらに条件

$$f_1''(R_{n+1}^*) > n(-f_n''(w)) \quad (5.12)$$

圖 5.3 最適資源分配 ( $N=2$ )

を満たす必要がある。

これらの局所的最大解の存在する  $\rho$  の範囲は異なるが互いに重なっており、1つの  $\rho$  の値に対して複数個の局所的最大解が存在しうる。縮退した場合を除いては全体の最大解はそのうちの1つなのである。一定の  $N$  に対して、資源総量  $\rho$  の値を変えてみると、最適解は様々な形をとる。まず  $N=2$  の場合を詳細に調べてみたい。

独占解 (a) が局所的最大となる条件は  $0 < \rho < \beta$  であり、均等分配解の局所的最大条件は  $\rho > 2\alpha$  である。この外に  $0 < R_2^* < \alpha$  か  $\alpha < R_1^* < \beta$  となる不均等分配を許す中間解 (d) が局所的最大でありうる。よって  $\beta$  と  $2\alpha$  の関係により大きく2つの場合が考えられる (図53)。

場合1)  $2\alpha > \beta$  のとき。  $\beta$  と  $2\alpha$  の間の  $\rho$  では独占解も均等分配解も局所最大ではない。それゆえ中間解が最大になっているはずである。

図5.4  $N$ が大きいときの最適解

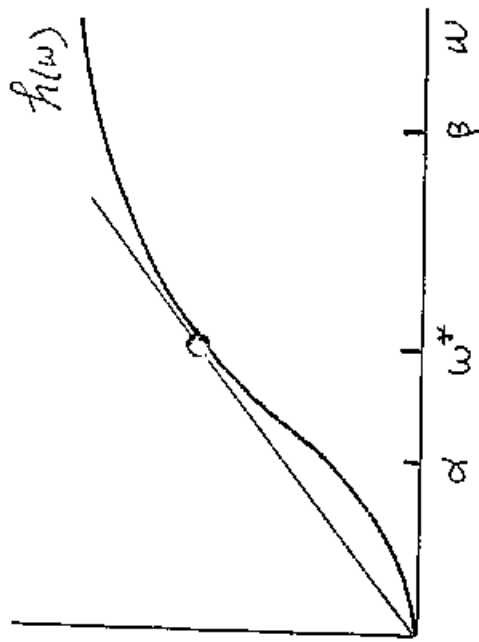
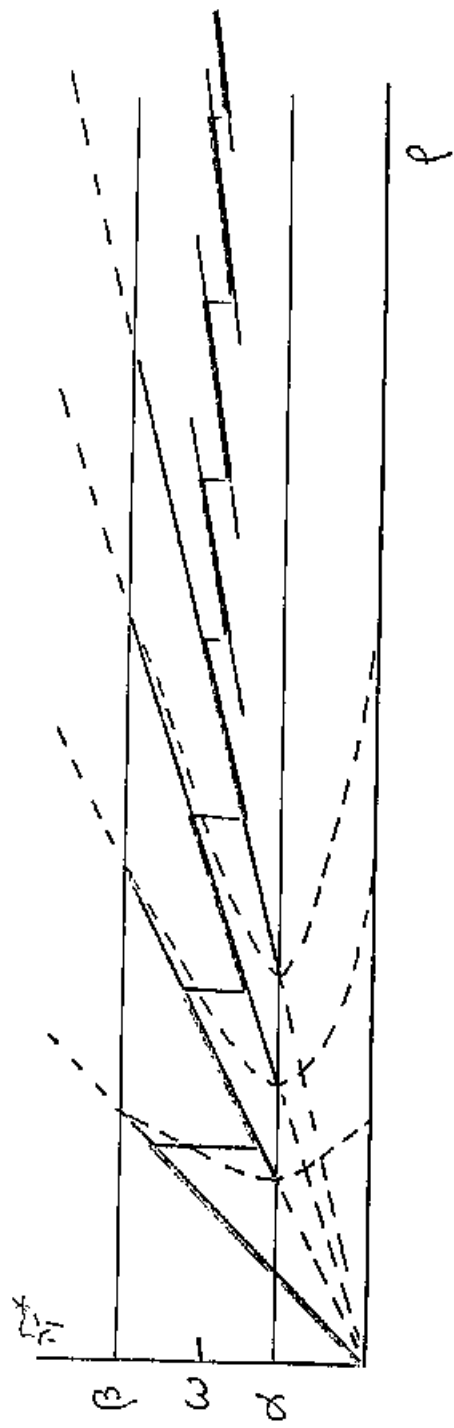


図5.5

場合 2)  $2\alpha < \beta$  のとき。  $2\alpha$  と  $\beta$  の間の  $\rho$  では独占解も均等分配解とともに局所的最大であるので、比較的単純な大( $R$ )の場合には中間解は極小であり大域的最大の  $\rho$  が増加するとともに独占解から均等分配解へと不連続に切り換わるのである。

いずれの場合でも、資源の総量が小さいときには独占解が最適であり、 $\rho$  が十分大きいと均等分配解が最適解となるのである。このことは資源の総量が増すにつれ最適解は資源の不均等分配から均等分配へと変化することを示しており、中間の  $\rho$  の値に対して、中間解を経て連続的に変化する場合と非連続的に移る場合がある。

$N$  が 2 よりも大きいときも同様な解析を行なうと、図 5.4 のような結果になる。中間解が局所的最大となる条件は (5.12) 式よりわかるように  $n$  が大きいほど厳しくなり、ある程度大きな  $\rho$  の値に対しては、 $n$  の果する寡占解のみが最適解の候補として残るのである。

だから、 $N$  や  $\rho$  が大きいときには  $n$  個体に  $w$  ずつ投資し、残りの個体には全く投資を行わない解のみを最適解として考慮すればよい。

このとき、問題は

$$n \cdot w = \rho \quad \text{のもとに} \quad \sum_{i=1}^N h(R_i) = n h(w) \quad \text{最大}$$

を求めることとなる。 $N$  や  $\rho$  が大きくて投資された個体数  $n$  が連続量として扱えるくらい大きくなるとする。 $n$  を消してみると

$$n h(w) = \frac{\rho}{w} h(w) \longrightarrow \text{最大}$$

より最適の  $w$  が定まる。 $h(w)/w$  は  $h(w)$  のグラフ上の点と原点を結んだ直線の傾きを表すから、求める最適値  $w^*$  は原点からグラフに引いた接線の接点の座標である (図 5.5)。

これを最初に論じたのは Smith & Fretwell (1974) であった。式で表すと

$$\frac{d}{dw} \left( \frac{\rho}{w} h(w) \right) = 0$$

$$\text{すなわち} \quad w h'(w) = h(w) \quad (5.13)$$



を満たす  $w$  が最適解である。

このモデルの重要な結論は、投入される資源量  $w$  が資源総量  $P$  に依るか (5.13) 式のみで決まるといふことである。卵重-卵数の例でいえば、卵重は雌の卵巣重量  $P$  に依存せず一定であり、卵数  $n$  の方が  $P$  に比例して増すことになる。図 5.4 をみても分かるように、 $P$  が増すにつれて各一個体に投入される資源量  $w$  は、小さい  $n$  に対しては変動するが、 $n$  が大きいほどその幅は小さくなり、ある程度大きい  $n$  に対しては (5.13) をみたす一定値とみなせる。卵重と卵数の例でいえば、卵重量は雌の卵巣重量  $P$  に依存せず一定であり、卵数  $n$  の方が  $P$  に比例して増すこととなる。卵重量  $w$  の変化は、子にとっての生息環境力 ( $R$ ) が変わらぬかぎり引き起こさない。

このように卵数は母親の体長に大きく相関するが、卵のサイズは環境が一定であるかぎり変わらぬことは魚類で広くみられる。また日本の淡水産スジエビについて谷水域で卵数

と比較した研究によれば(西野 1979)、1つの水域内では卵重は親の体長にほぼ一定で卵数が体長のほぼ3乗に比例して増える。また卵サイズは各水域ごとには大きく異なるのである。一方で、寄生バチの一寄主あたりの産卵数にも用いることができる。数種のヒラタアブ類の蛹に産卵する寄生バチ Pachyneuron albutius は、幼虫期・蛹期を寄主内で過ごし羽化して出てくるが、寄主個体には一匹の雌蜂が複数個の卵を産卵することが確かめられている。羽化した寄生蜂の数は寄主であるヒラタアブのサナギの大きさに非常にきれいな比例関係にある(吳 吉田, 1979)。

### 5.5.3 複数資源モデル

#### ：親による子の保護の影響

しかしながら、上の結果は全ての場合に成立するとはかぎらない。生存率、より一般には繁殖成功が各個体に分配された資源量のみの関数であるとの仮定が必ずしも満たされな

い場合、たとえば兄弟姉妹間での資源をめぐる競争が激しく、生存率が  $n$  に依存してくる状況では、最適卵サイズ  $w$  も総資源量  $\rho$  に依存するようになる。また親による子の保護のあるときも同様である。

生存率を  $w$  と  $n$  の関数として  $h(w, n)$  とおこう。ここでの問題は

$nw = \rho$  のもとで  $nh(w, n) \rightarrow$  最大を解くこととなる。Lagrange の未定乗数法による定数  $\lambda$  を用いて

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial n} [nh(w, n) - \lambda nw] &= 0 \\ \frac{\partial}{\partial w} [nh(w, n) - \lambda nw] &= 0 \quad (5.14) \end{aligned}$$

を解けばよい。これより  $\lambda$  を消去すれば、

$$h + n \frac{\partial h}{\partial n} - w \frac{\partial h}{\partial w} = 0 \quad (5.15)$$

となる。この第2項は競争の仮定により負であるから

$$h > w \frac{\partial h}{\partial w} \quad (5.16)$$

となる。この依存性を考慮せずに最適卵サイズと推定すると  $h = w \frac{\partial R}{\partial w}$  をみたすものがあるから、この解を  $w^+$  とおくと、(5.15) の解  $w^*$  は

$$w^* > w^+$$

であることは付録 B より導出される。すなわちこの依存性があるときには、それを無視したモデルよりの予測値  $w^+$  よりも必ず大きくなるのであり、これは競争の存在が大卵少産をもたらすことを示している。

生存率が  $w$  のみでなく  $n$  の関数となる状況をより具体的に考察してみると、それは考慮している資源の外にも生存率を支配している資源が存在するためであると解釈できる。たとえば、卵重・卵数のモデルにおいて、親による子の保護のあるときはその総量には当然限界があるはずで、あまりに  $n$  が大きいと子一匹あたりへの分配量が減り、同一の体重をもつ子について比較すると生存率が低くなる。すなわちそれは  $n$  の減少関数となるのである。

この場合、親による子の保護もろに投資とされる資源と考へ、それは卵に投資された物質量は別種のもの代あるとして取り扱うことができよう。

一般に  $s$  種類の資源,  $R_1, R_2, \dots, R_s$  がおり生存率はそれら資源量の増加関数になっているとし、資源はそれぞれに総量に限りがあるとする。それらが一つの段階で同時に分配される場合と、次々と逐次的に分配され効果を發揮する場合とが考へられ、異なる結果をもたらす。以下でこれを解析してみる。

### 場合1) 同時的多資源モデル

簡単のためおのおのの資源は独立に効力をもち、生存率はそれぞれの資源量の関数の積で

$$f(R_1, \dots, R_s) = f_1(R_1) f_2(R_2) \dots f_s(R_s) \quad (5.17)$$

と書けるとする。  $n$  個体いると全適応度はこの  $n$  倍となるから次世代の成体数

$$n f_1(R_1) \dots f_s(R_s) \longrightarrow \text{最大}$$

が最大になるような解を求めることになるが、各資源  $R_i$  はそれぞれ総量の上限  $p_i$  を持つから

$$R_i \leq \frac{p_i}{n} \quad (i=1, 2, \dots, 5) \quad (5.18)$$

よって (5.18) のもとで次世代の成体数を最大化する  $n$  を求めることになる。Lagrange の方法より

$$\frac{\partial}{\partial R_k} \left[ n h_1(R) \dots h_5(R) - \sum_{i=1}^5 \lambda_i (n R_i - p_i) \right] = 0$$

( $k=1, 2, \dots, 5$ )      (5.19)

$$\frac{\partial}{\partial n} \left[ n h_1(R) \dots h_5(R) - \sum_{i=1}^5 \lambda_i (n R_i - p_i) \right] = 0$$

これらより  $\lambda_i$  を消去すると

$$1 = \sum_{i=1}^5 R_i^* \frac{h'_i(R_i^*)}{h_i(R_i^*)} \quad (5.20)$$

が得られる。  $h'_i(R_i) > 0$  に注目すると、任意の資源  $R_j$  について

$$1 > R_j^* \frac{h'_j(R_j^*)}{h_j(R_j^*)} \quad (5.21)$$

が成立する。今、もし生存率に影響するのは資源  $R_j$  のみであるとすれば、(5.13)式より

$$1 = R_j^+ \frac{f_j'(R_j^+)}{f_j(R_j^+)} \quad (5.22)$$

が成立するから、付録 5B にある導出によつて、 $R_j^+ > R_j^*$  が出てくる。

よつて複数資源が関与するときの最適分配は、そのいずれの資源についても単独資源モデルを立てて予測した最適投資量より資源量が大きく、したがつて卵数は小さいのである。

### 場合 2) 逐次的多資源モデル

次に各資源の生存率への寄与は同時ではなく、一つが終わった後で次の資源が効く時期に入るといふ場合を考察してみる。s 個の生育段階があり、それに対応して  $R_1, \dots, R_s$  の s 種類の資源があるとす。  $n_1, \dots, n_s$  を各段階での個体数とすると

$$\begin{aligned} n_1 &= n \\ n_{k+1} &= f_k(R_k) n_k \quad (k=1, 2, \dots, s) \end{aligned} \quad (5.23)$$

こゝで最後の生育段階での生残数  $n_{s+1} \leq 1$ 、資源量の制約を表す s 個の不等式条件

$$n_i R_i \leq p_i \quad (i=1, 2, \dots, s) \quad (5.24)$$

のもとで最大化する<sup>のが</sup>ここでの問題である。  
よりに卵数の決定  
 付録5Cにある計算によれば、 $S$ 個の資源のうち、通常1つの資源  $R_i$  で単独資源モデル解

$$h(R_i) = R_i h'(R_i)$$

が成立する。この  $R_i$  を臨界資源と呼ぼう。  
 このときそれ以前の生育段階に影響する資源は総量制限を変えても結果には影響しない。つまりこれらは不足していないのであり、経済学的に言えば資源がはたしているのである。また臨界資源以後の生育時期の資源については単独資源モデルの予想値よりも卵数が小さく投資量が大きいことが一般的に結論される。

これら2つの多資源モデルの示唆することは、親による子の保護のあるときには必ず大卵少産へと進化するであろうということである。注目すべきことは、少産がもたせられるのは子の保護のために卵に投資される物質量の総量  $\rho$  が減少するからではないのであって、たとえ  $\rho$  が同一であってもその最適分配方法



が変化するのである。子の保護のために卵への直接投資が減るため少産になるとする論法は、Cody (1966) や Maynard Smith (1977) と多くの研究者が採用している。この章で示し得たことは卵の物質量とは別途の資源が存在することが大卵少産をもたらすことであり、その資源は親による子の保護に限らず、ヘルパーやオスや他の個体による保護でもさらには野外にある餌量や空間の広さでも、それが実質的に同胞間の競争をもたらすものであれば何でもよいのである。これは、雄による保護のあるときには必ずしも大卵少産をもたらさないのではないかとの岸 (1978) の指摘に答えていると思う。

#### 5.5.4 天敵の存在は小卵多産をもたらすか？

天敵が多い環境では卵数が増すことが指摘されている (Lack 1954, Safriel 1975, 伊藤 1978)。とくに伊藤は、天敵による死亡率が

個体数を低くするため子にとって相対的に餌が得やすくなることが多産進化の原因であると主張している。ところが Cody は資源分配の差の方から、天敵の存在は対応する防衛機構への投資を増加させるために少産になると主張し、伊藤により多数の例をもって批判されている。

ここでは、ある資源の効く時期に前後して別の死亡要因が加わることによって、資源の最適分配量や最適卵数がいかに影響を受けるかを考慮してみたい。

まず、生存率は最適卵数を決定するため臨界資源量  $R$  の関数として  $f(R)$  と書けるとする。この前かまたは後ろに密度独立的な死亡要因が加わったとし、その生存率を  $\alpha$  としよ。当然  $0 < \alpha < 1$  である。もとの時期の後ろにつくときは  $S(R)$  が  $\alpha$  倍になるにすぎず、各個体への最適投資量を求める式は、

$$n S(R) \alpha \longrightarrow \text{最大}$$

ただし  $R = \frac{p}{n}$ 、であるから、最適の卵数は

も卵重  $R^*$  も  $\alpha$  に依らない。ところが新しく死亡要因が考慮している時期の前につくときは話が違ってくる。目的関数は

$$n \propto S(R) \longrightarrow \text{最大}$$

で以前と同じであるが、資源量についての条件式は  $R = \frac{P}{n}$  となり  $n' = n\alpha$  であるから、結局  $n^*$  はもとの  $\frac{1}{\alpha}$  倍に増える。

より正確に言えば2つの死亡要因の効く時期の順序が問題なのではなく、資源を各個体に分配する時期と新たに加わった死亡要因の効く時期の前後関係が重要なのである。例えば、分配がまず行なわれてから死亡要因  $\alpha$  が効くときには資源量は  $R = \frac{P}{n}$  ではなくて  $R = \frac{P}{n}$  を用いねばならず、その結果  $n^*$  も  $R^*$  ももとと同じで  $\alpha$  に依らない。

このことは、天敵などのランダムな死亡要因がつけ加わることで最適卵数が増大するためには、その死亡要因の働いた後に分配が行なわれる資源が卵数・卵重量の決定に重要で

あることが必要なのである。

§5.5 考察. 他の資源分配問題への示唆  
 この章の前半部の結果から、複数個体に資源分配を行なうときに得られるパターンは、そのうち一部の個体の間へ資源を均等に分配し、残りの個体には分与しないというものであることがわかった。このことは卵重量の問題に限らず、餌や空間や交尾相手といった資源を複数個体に分与するパターンが、集団全体としての繁殖成功を最大化するときどうなるかを考えるときにも適用できる。たとえば、多くの動物のナワバリはある一定の大きさももち、所有すべき個体はまったく異なる、中間の広さがないパターンであることが多い。この現象は、ナワバリの所有者にとっての利益と損失のつり合いから、個体の適応として考えても説明されるであろう。しかしながら観点をかえて集団全体としての効率のよい資源分配になっている可能性もこの章の結果

より示唆できよう。空間がなくなったときや全個体数が増加したときにも、各ナワバリのサイズはあまりかわらず、ナワバりを所有できる個体の数が増加することをもまた、この観点からは納得のいくものである。一方、成長の密度依存性を調べる実験において、密度を上げたときに平均の体重は小さくなるが、上位の14匹をとるとそれらの体重は変化しないことが発見されている (Rose 1960)。このことは個体間の心理的・社会的な相互作用の結果によるものであろうが、集団全体としての効率も考察したとき、限られた資源を個体間で適応的に分配した結果であると解釈できるかもしれない。しかしこのような適応的解釈は、複数個体間の協力最適を考えており、第3章でも触れたように、進化機構論上の問題を解決せねばならない。

## § 56 付録 5A

定理 2 の証明

$$R_1^* \geq R_2^* \geq \dots \geq R_n^* > 0 \quad (5A1)$$

$h'(R_i) = \dots = h'(R_n^*) > h'(0)$  とする。

系 2 によって  $D_c$  に入るものはたかたか 1 つであった。もし 1 つの  $R_i$  のみ二階微分が正

$$h''(R_i) > 0 \quad (5A2)$$

とすると、他のすべての  $R_j$  では二階微分が非正で

$$h''(R_j) \leq 0 \quad (j \neq i) \quad (5A3)$$

である。でなければすべての点 (5A3) が成立する。これらは系 1 によって局所的最大の必要条件であった。さて  $\sum_{i=1}^N R_i = \rho$  を満たしながらの擾動を加えてみると

$$\begin{aligned} R_j &\longrightarrow R_j + \Delta_j & (j=1, 2, \dots, i-1, i+1, \dots, n) \\ R_i &\longrightarrow R_i - \sum_j' \Delta_j \end{aligned}$$

となる。ここで和  $\sum_j'$  は  $j$  の  $i$  以外の値についての和を表す。またここでは  $\Delta_j$  は負の値

と許すものとする。最大の条件より

$$\begin{aligned} h(R_i^* - \sum_j' \Delta_j) + \sum_j' h(R_j + \Delta_j) \\ \leq h(R_i) + \sum_j' h(R_j) \end{aligned} \quad (5A4)$$

展開すると

$$\begin{aligned} \left\{ (-\sum_j' \Delta_j) \cdot h'(R_i^*) + \sum_j' \Delta_j h'(R_j^*) \right\} \\ + \frac{1}{2} \left\{ (\sum_j' \Delta_j)^2 h''(R_i^*) + \sum_j' \Delta_j^2 h''(R_j^*) \right\} + O(\delta) \leq 0 \end{aligned} \quad (5A5)$$

(5A1)式の仮定により第一の中かっこは消える。もしすべての  $R_j$  で  $h''(R_j) \leq 0$  であり、さらに少なくとも一つで不等号が成立すれば第2の中かっこは常に正であり局所的最大条件は成立する。 $R_i$ のみが  $D_c$  に入っているときには

$$\alpha = h''(R_i^*) > 0, \quad \beta_j = -h''(R_j^*) > 0 \quad (5A6)$$

とおくと

$$\alpha (\sum_j' \Delta_j)^2 \leq \sum_j' \beta_j \Delta_j^2 \quad (5A7)$$

が最大条件である。

領域  $D_c$  に含まれる  $R_i$  を動かさないような振動に関しては全適応度の値が上がることはないことは先の議論より明らかである。よって  $\sum_j' \Delta_j \neq 0$  とすると

$$\alpha \equiv \sum_j' \beta_j \left( \frac{\Delta_j}{\sum_k' \Delta_k} \right)^2. \quad (5A8)$$

ここで  $p_j = \Delta_j / \sum_k' \Delta_k$  とおくと、問題は  $\sum_j' p_j = 1$  を満たす  $\{p_j\}$  について

$$\alpha \equiv \sum_j' \beta_j p_j^2 \quad (5A9)$$

が常に成立するための  $\alpha$  と  $\beta_j$  の条件を求めることである。(5A9) 式の右辺の最小値を求めれば

$$\frac{\partial}{\partial p_k} \left( \sum_j' \beta_j p_j^2 - \lambda \sum_j' p_j \right) = 0 \quad (5A10)$$

より  $p_j = \lambda / 2\beta_j$ 。規格化条件より

$$p_j = \frac{1/\beta_j}{\sum_k' 1/\beta_k}$$

よって (5A9) の右辺の最小値は

$$\sum_j' \beta_j p_j^2 = \frac{1}{\sum_j' \beta_j}$$



である。求める条件は

$$\alpha \leq \frac{1}{\frac{\Sigma'}{\beta}}$$

証明終

### § 5.7 付録 5B

$h(R)$  は S 字曲線を描く関数とする。 $\frac{h(R)}{R}$  を最大にする  $R$  の値, すなわち単独資源モデルの最適解を  $R^+$  とすると,

$$\left(\frac{h(R)}{R}\right)' = \frac{h(R)}{R^2} \left(\frac{R \cdot h'(R)}{h(R)} - 1\right) \quad (5B1)$$

であるから

$$\begin{aligned} \left(\frac{h(R)}{R}\right)' > 0 & \quad \text{in } 0 < R < R^+ \\ \left(\frac{h(R)}{R}\right)' < 0 & \quad \text{in } R > R^+ \end{aligned} \quad (5B2)$$

である。これより,  $R^*$  が  $R^* h'(R^*) < h(R^*)$  を満たせば

$$R^* > R^+ \quad (5B3)$$

が導かれる。

## § 5.8 付録 5.C

Lagrange の未定乗数法により  $\mu_i \leq 0$  と  $\lambda_i$  ( $i=1, 2, \dots, S$ ) を用いて

$$V = n_{S+1} + \sum_{i=1}^S \lambda_i (n_{i+1} - h_i(R_i) n_i) + \sum_{i=1}^S \mu_i (n_i R_i - \beta_i) \quad (5C1)$$

とおくと、これを最大化する条件は

$$0 = \frac{\partial V}{\partial n_1} = -\lambda_1 h_1(R_1) + \mu_1 R_1$$

$$0 = \frac{\partial V}{\partial n_i} = \lambda_{i-1} - \lambda_i h_i(R_i) + \mu_i R_i \quad (i=2, \dots, S)$$

$$0 = \frac{\partial V}{\partial n_{S+1}} = 1 + \lambda_S$$

$$0 = \frac{\partial V}{\partial R_i} = -\lambda_i n_i h'_i(R_i) + \mu_i n_i \quad (i=1, \dots, S)$$

となる。ただし (5.24) は不等式条件であるため、 $n_i R_i - \beta_i < 0$  の解に対しては  $\mu_i = 0$  である。これより  $\lambda_k, \mu_k$  を求めると

$$\lambda_S = -1$$

$$\lambda_k = - (h_S - h'_S R_S) (h_{k+1} - h'_{k+1} R_{k+1}) \quad (k=1, 2, \dots, S-1) \quad (5C3)$$

$$\mu_k = \lambda_k h'_k \quad (k=1, 2, \dots, S)$$

となる。(5C2) の最初の式より

$$(h_s - h'_s R_s)(h_{s-1} - h'_{s-1} R_s) \quad (h_1 - h'_1 R_1) = 0 \quad (5C4)$$

が出るため、少なくとも一つの因数がゼロた  
かす、ゼロとなる因数の最大の番号を  $k$  とす  
ると

$$h_k - h'_k R_k = 0 \quad (5C5)$$

が導かれる。資源  $R_k$  の量が単独資源モデル  
と同様の式で定まることを示す。  $R_k$  を臨界  
資源と呼ぶ。またこれより

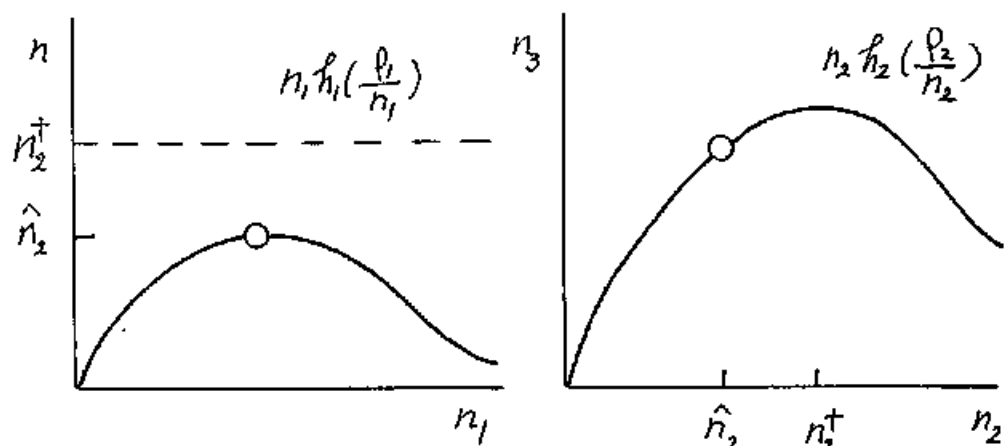
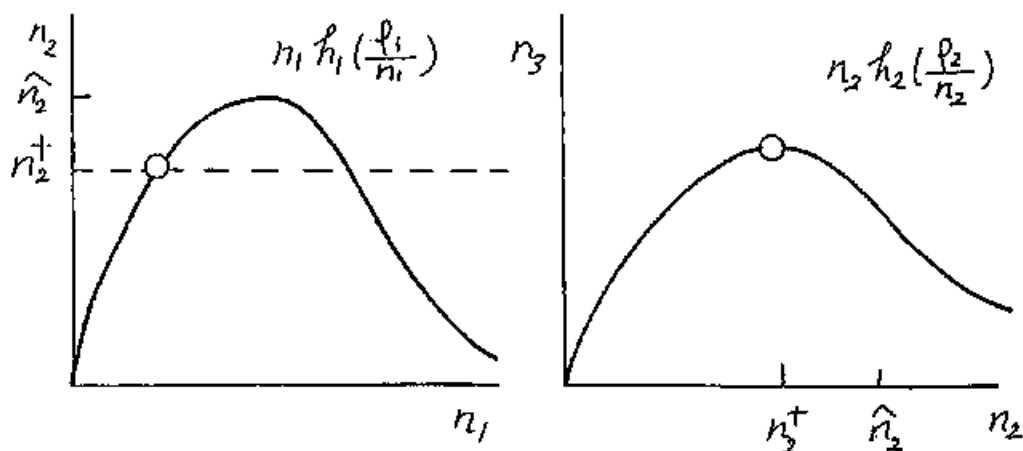
$$\lambda_{k-1} = \lambda_{k-2} = \dots = \lambda_1 = \mu_{k-1} = \dots = \mu_1 = 0 \quad (5C6)$$

が出る。これらの式は資源  $R_1, \dots, R_{k-1}$  が不足  
していないこと、すなわち「資源ではない」  
ことを示している。また (5C3) より  $i = k+1,$   
 $k+2, \dots, s$  について

$$\mu_i = -h'_i(R_i) [h_s - h'_s R_s] \quad [h_{i+1} - h'_{i+1} R_{i+1}]$$

であって、 $k$  の仮定よりゼロにはならず、一  
方  $\mu_i \leq 0$  があるから

$$h_i - h'_i R_i > 0 \quad (i = k+1, \dots, s) \quad (5C7)$$

圖 5.6 逐次的多資源モデル ( $s=2$ )a)  $R_1$  が 臨界資源b)  $R_2$  が 臨界資源

が出る。この式より付録5Bの論法を用いると、単独資源モデルの解  $R_i^+$  より大きい

$$R_i^* > R_i^+$$

ことが示される。

このままでは一般的すぎてわかりにくいいため、2つの時期のおる例を調べてみる。システムは

$$n_2 = f_1(R_1) n_1$$

$$n_3 = f_2(R_2) n_2$$

であり、 $p_1 = R_1 n_1$ 、 $p_2 = R_2 n_2$  のもとに

$$n_3 \longrightarrow \text{最大}$$

を満たす  $n_1$  を求めるのである。

$n_2 f_2\left(\frac{p_2}{n_2}\right)$  を最大にする  $n_2$  を  $n_2^+$  と書くと、これと  $n_1 f_1\left(\frac{p_1}{n_1}\right)$  の最大値  $\hat{n}_2$  との大小で大きく2つの場合がある(図5.6)。

場合1)  $\hat{n}_2 < n_2^+$  のとき

$n_2 = n_1 f_1\left(\frac{p_1}{n_2}\right)$  が  $n_2^+$  に達しないために、 $n_2$  の最大値  $\hat{n}_2$  を実現する  $n_1$  が最適である。

このとき  $R_1$  と  $R_2$  を資源として不足している  
 ものである)  $p_1, p_2$  を増すと  $n_3$  が増加する  
 - 方  $R_1$  に関するのみ単独資源モデル

$$h_1(R_1) - R_1 h_1'(R_1) = 0$$

が成立する。

場合 2)  $\hat{n}_2 > n_2^+$  のとき

$n_3 = n_2 h_2\left(\frac{p_2}{n_2}\right)$  を最大化する値  $n_2^+$  が実現  
 されるため、むしろ  $p_1$  はそれ以上高くても  
 $n_3$  は増加せず  $R_1$  は資源不足はない。この場合、  
 単独資源モデルは  $R_2$  について成立する。

$$h_2(R_2) - R_2 h_2'(R_2) = 0$$

## 第6章 最適成長戦略

### § 6.1 はじめに

生物の生活史を特徴づける様々のパラメータがどう決まるか、とくに繁殖の開始期、その長さ、卵数、産卵は一回か多回数か、などは生活史戦略と題する多くの研究が扱っているものである。しかしながら、そのような繁殖パターンの中には、形態形成をとともなう発生過程や多数の器官の協調的増大と機能しながらの成長の過程がとまなっているものがある。

成長をその最適過程として議論したのは Rosen (1967) であった。彼は Allometry 式を満たす成長を、その停留条件から導き出せるように汎函数を構成した。いわば解析力学と相同なもの構成を目指しておりその汎函数は遺伝学的適応度などとの関連はなく、進化論的な意味合いはもっていない。

MacArthur & Wilson (1967) の  $K$ -と淘汰理論は、限られた資源もできるだけ早くかゝる生殖活動に回して急速な増殖を目指すか、種内種間の競争に備えて生殖努力は後回しにするか、という生活史の選択があることも示した。また Cody (1966) は一腹の卵数を決定する要因の説明として、時間やエネルギーなどの資源を、繁殖活動 天敵に対する防衛・種内種間の競争に分配するという考え方も基本にした。

Dan Cohen (1971, 1976), と Paltridge & Denholm (1974) とは、生物の成長過程を繁殖成功を最大化する動的最適化の結果として論じた。以後いろいろ洗練されたが、定式化の基本は同一である。生殖器官と非生殖器官に分けたとき、生長の初期は非生殖器官のみの生長(栄養生長)がおこり、ごく後期になってこゝろは生殖器官のみの生長がおこって栄養器官は逆に退化する(生殖生長)ことが最適生長パターンであると主張された。



また Mirman & Oster (1978) は、競争する複数個体の生長戦略を扱うのにゲームの理論を導入し、協力・非協力平衡の違いを血縁淘汰と関連させた。また Macevics & Oster (1976) は同じ形式の理論を社会性昆虫のコロニー全体に適用して、生殖コストとワーカー(働き蟻など)の出現のパターンを導いた。

これらオヤテの理論において特異制御の存在には触れずに、生殖器官と栄養器官のどちらか一方に資源投資をするパタンに制御解のみを議論しているが、ここでは生産関数が飽和型のとときに両器官に同時に投資がなされる解が最適解として存在することも示し、その意義を論じた(第2節)。予測不可能な環境では特異制御がおきやすい(第3節)。また、今オヤテ2つの器官しか考えていなかったが、生存率を高める機能をする器官が存在するときの成長を論ずる(第4, 5節)。最後に多数の器官が同時に機能しながら成長するパターンも適応の観点から論じ、Rosenの議

論した Allometric growth を最適制御の観点より導きたい。(第6節)。

### § 6 2 繁殖の最適時期

ここでは生殖期がいつであるかをことに問題にする。F を非生殖器官, Q を生殖器官の生体量とする。植物の例については, 実や種子, 花などの重量を Q とし, それ以外の諸器官, 光合成器官である葉や支持器官である茎や根など全て合わせて F としたのである。生長や維持に必要な物質は葉での光合成や根からのとりこみによって生産されるから F の増加関数であるとして  $f(F)$  とおく。新たに生産された物質は一部は生殖器官を作るために用いられるが, 残りは栄養器官 F 自身の生長にまわされる。これを式で表すと,

$$\begin{aligned} \frac{dF}{dt} &= u_F(t) f(F) - v_F F \\ \frac{dQ}{dt} &= u_Q(t) f(F) - v_Q Q \end{aligned} \quad (6.1)$$

となる。ここで  $u_F(t), u_Q(t)$  は生産物質量の分

配分であり、時間の関数であるとする。

$$u_F(t) + u_Q(t) \leq 1, \quad u_F(t) \geq 0, \quad u_Q(t) \geq 0$$

また、維持のための物質の損失量が各器官の生物体量に比例するものとして係数を  $\lambda_F$ ,  $\lambda_Q$  とおいた。

さて生長した結果、次の世代へ残す繁殖成功の度合いによって、いわばその生活史が評価されるのである。適応度は再生産の総量であり繁殖期下は外的条件で定まっているものとする。生育期の終わりの時点での繁殖器官の大きさ

$$Q(t) \longrightarrow \text{最大}$$

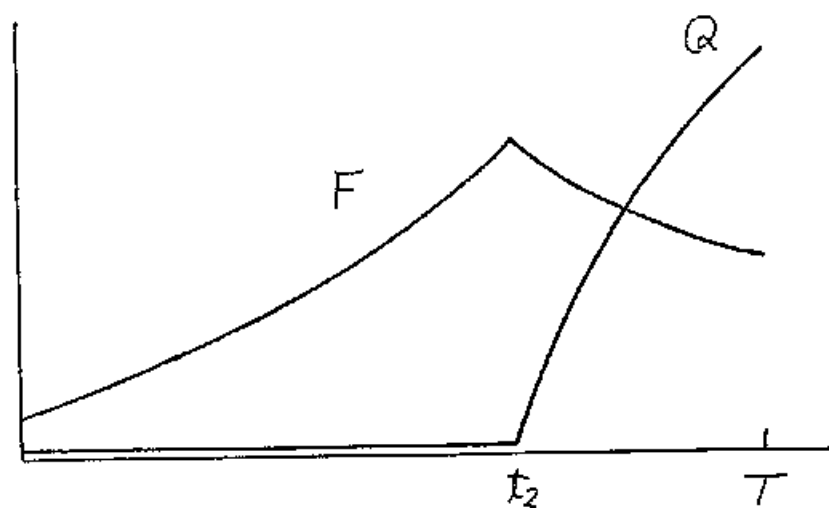
が最大となるような最適の分配比を年齢  $t$  の関数として求めるのが問題である。付録 6A にあるように Pontryagin の最大値原理を用いると解が求まる。  $f(F)$  が一次関数

$$f(F) = \alpha F \quad (6.2)$$

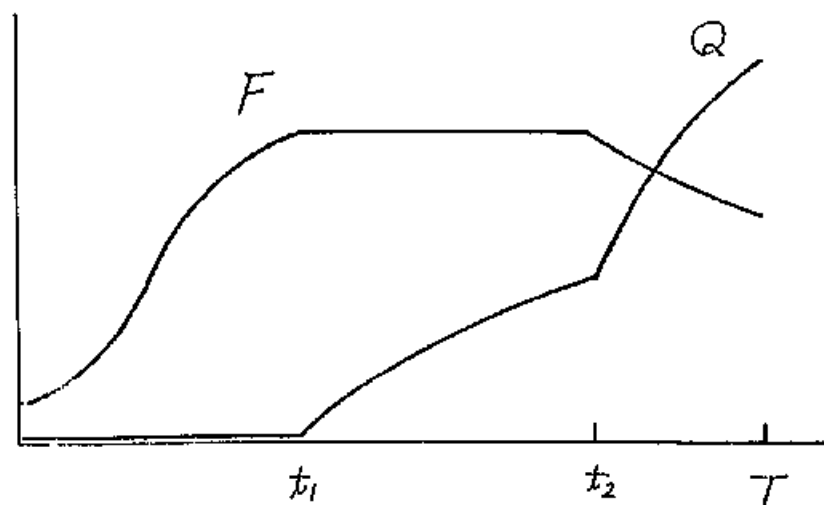
のときには、切り換え時刻  $t_5$  が存在して

図 6. 1

a) 特異制御のない場合



b) 特異制御のある場合



$$\left\{ \begin{array}{ll} u_F(t) = 1, & u_Q(t) = 0 \\ u_F(t) = 0, & u_Q(t) = 1 \end{array} \right. \quad \begin{array}{l} 0 < t < t_s \\ t_s < t < T \end{array} \quad (6.3)$$

となること、すなわちバンバン制御が最適解である (図 6.1a)。このことから生活史は栄養生殖と繁殖生長の2つには、きりと分かれ、 $t_s$ までは生産された物質がすべて栄養器官に回されるが、それ以後は全て繁殖器官に投資されることが主張されてきた (Cohen 1971, 1976; Paltridge & Denholm 1974)。このような生長パターンは多くのシステムで見ることができ、植物 (Yokoi<sup>1976</sup>) のみでなく社会性昆虫の工口一生長 (Macewicz & Oster 1976) にも適用された。

ところが  $f(F)$  をより一般に非線形としたとき、必ずしも上のようなバンバン制御ではなく、栄養器官と生殖器官の両方に投資がなされるといふ特異制御 (Singular control) がおこりうるのである。そのための条件は、

(1)  $\nu_Q < \nu_F$  : 繁殖器官の維持消費速度は

栄養器官より小さい。

(2)  $f'(F) < 0$  ; 経済学の用語でいえば規模に際して収穫逓減 (decreasing return to scale) がある。

(3) 生長期間  $T$  が短すぎない。

などである。このとき生活史は2つではなく3つの時期に分かれ、最初は完全に栄養器官のみに生長がおき、次に栄養器官が維持される一方で繁殖器官にゆくりとした生長がおき、最後に栄養器官での投資が止まって  $F$  は減少していき繁殖器官が急激に生長する (図 6.1b)。

具体的な例として  $f(F) = \alpha F - \beta F^2$  のときの詳細な計算が付録 6A および 6B にある。

ネゲブ砂漠の一年草 Gymnarrhena micrantha 2種類の果実をつくることが知られている。Zeide (1978) は、地下の実は早くから実をつくる戦略を、地上の果実は Cohen の指摘したような生育時期の最後に繁殖器官を太らせる戦略をそれぞれ体现していると考えた。

この地下の果実は特異制御解に対応しているのかも（れない）。この外にも、栄養器官と繁殖器官がともに生長する時期をもつ実例があり得ると思われる。

### § 6.3 不安定な環境での最適繁殖

前節では繁殖期の長さが一定値 $T$ であるとして仮定してきたが、非常に不安定な環境に棲息し小パッチ間で移動・侵入・絶滅を繰り返している種 (*fugitive species*) については生育繁殖の期間はある確率変数でしか与えられぬであろう。この場合に、繁殖の戦略が基本的に変わるものかどうかを見よう。システムは前と同一で (6.1) 式であるとする。繁殖期の終わりの時点での生殖器官の重量の期待値が最大化すべき評価関数と考えられるから繁殖期の長さの確率分布を  $g(s)$  として

$$\int_0^{t_w} (a(s) g(s)) ds \longrightarrow \text{最大}$$

となる。ここで  $t_w$  は生理的寿命でそれ以上

图 6.2

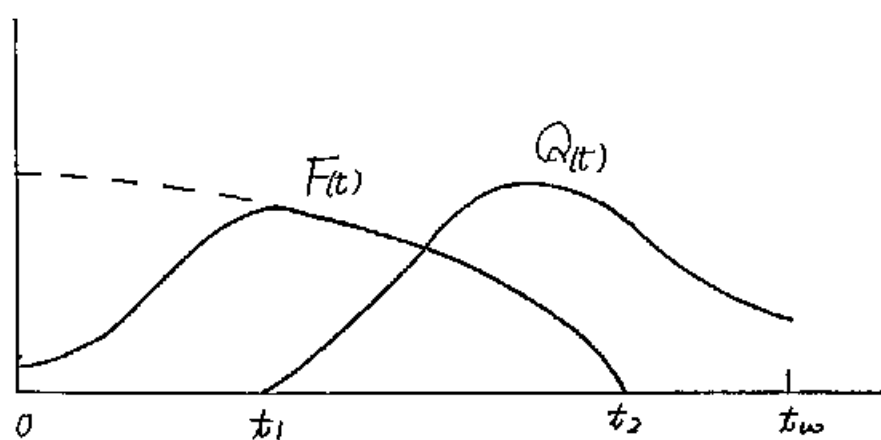
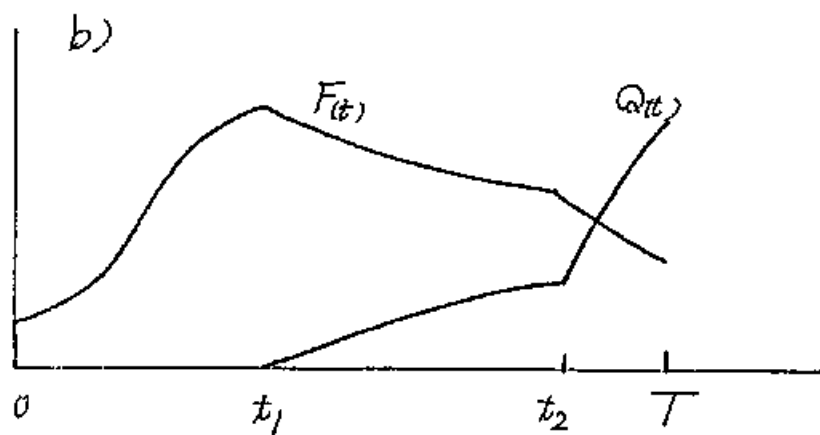
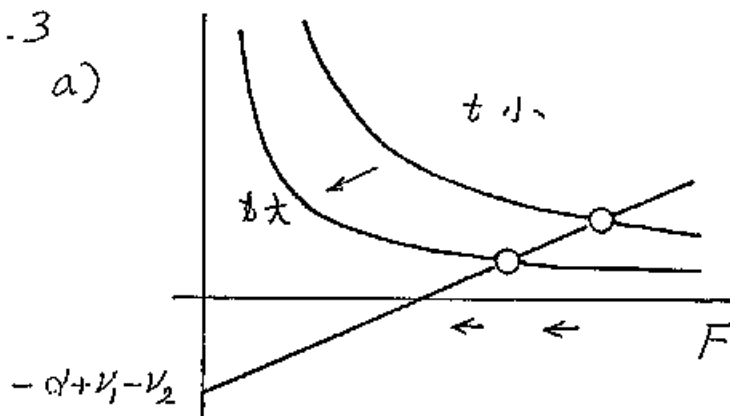


图 6.3





生きる個体はないとする。付録6Cで解析してあるように、前のモデルと比較して特異制御が出やすい(図62)。

生活史は3つの時期に分けられて、

- 1)  $0 < t < t_1$  では、 $F(t)$ のみが生長し、 $Q(t) = 0$ 。
- 2)  $t_1 < t < t_2$  では、特異制御により  $F$  と  $Q$  のいずれにも投資がなされるが、 $F(t)$ は少しずつ減少していき、ついにはゼロになるのに対し、 $Q(t)$ ははじめは増加し山をもちて減少しはじめる。
- 3)  $t_2 < t < t_3$  では、 $F$ はゼロであり続け、 $Q(t)$ はそれ自身の維持損失のために減少していく。

この結果は、将来の見込みの予測が不可能な生息場所に棲む種では、安定した予測可能な生息場所を利用する種に比して、繁殖器官  $Q$  と栄養器官  $F$  の両方に同時に投資が行われることが多くなることを示す。そして、たまたま生育期が特別に長い年には、栄養器官が全くなくなり ( $F(t) = 0$ )、生殖器官のみが残ることがおきるのである。

## § 6.4 栄養器官が生命維持の機能をもつとき

今までは、生長途中の死亡には考慮を払ってこなかったが、実際には資源をあまりに早くから再生産に振向けることは、単に将来の生長が遅れるばかりでなく捕食や病気などによる死亡を引き起し全体が消滅する結果を引き起しやすいためである。ここで瞬間死亡率が栄養器官  $F$  の減少関係とする場合を考察してみる。

システムは 6.2 節と同じであり (6.1) 式であるが、目的関数が

$$Q(T) = e^{-\int_0^T \mu(F) ds} \longrightarrow \text{最大}$$

となる。ここで  $\mu(F) < 0$  としておく。付録 6D における計算より、次のような結果が得られる。

- (1)  $V_F \leq V_Q$  のとき、特異制御はない。
- (2)  $f(F) = \alpha F$  のときも特異制御はない。
- (3)  $f(F) = \alpha F - \beta F^2$  かつ (6.4)

$$\mu(F) = aF^{-b} \quad \text{のとき}$$

特異制御が存在し得て、その  $F_0^*$  は 6-2 節と異なり時間とともに減少する解であり、図 6.3 のような結果となる。

### § 6.5 死亡率を下げる機能を果たす別の器官 $P$ があるとき

死亡率を下げる機能を有する器官  $P$  が、 $F$  とは別に存在するとして最適成長を考えると、システムは

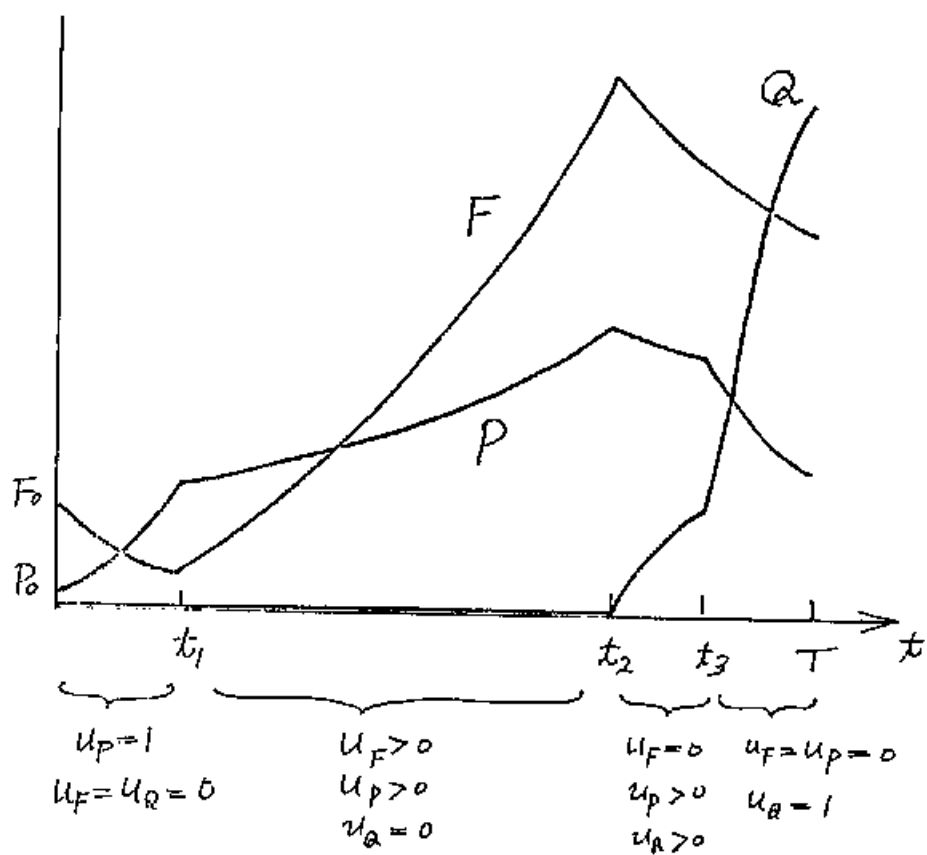
$$\begin{aligned} \frac{dF}{dt} &= u_F(t) f(F) - \nu_F F \\ \frac{dP}{dt} &= u_P(t) f(F) - \nu_P P \\ \frac{dQ}{dt} &= u_Q(t) f(F) - \nu_Q Q \end{aligned} \quad (6.5)$$

で初期条件は

$$F(0) = F_0, \quad P(0) = P_0, \quad Q(0) = 0$$

である。システムの全体の死亡率を  $P$  の減少関数であるとして  $\mu(P)$  とおくと、最大化すべき目的関数は

图 6.4



$$Q(T) e^{-\int_0^T \mu(P) dt} \longrightarrow \text{最大}$$

である。制御変数は  $u_f(t) \geq 0$ ,  $u_p(t) \geq 0$ ,  $u_a(t) \geq 0$  であり  $u_f(t) + u_p(t) + u_a(t) = 1$  をみたすものとしておく。様々な形の特異制御のおこる可能性がある (付録 6E)。たとえば図 6.4 のようになるであろう。一般の場合には解析が困難である。

### § 6.6 死亡率にかかわる多数の器官の最適成長 — Allometric 成長

今、成長に使う物質またはエネルギー量は  $\rho(t)$  と外的条件より与えられているとし、それを複数個の器官にいかにして分配するかという問題を考える。 $n$  個の器官  $R_1, R_2, \dots, R_n$  が生命維持のために機能するものとし、瞬間死亡率がこれらの減少関数であるとする。

$$\mu = \mu(R_1, R_2, \dots, R_n), \quad (6.6)$$

$$\frac{\partial \mu}{\partial R_i} < 0 \quad (i=1, 2, \dots, n)$$

繁殖期  $T$  までの生存率は

$$e^{-\int_0^T \mu(P_1, \dots, P_n) dt} \longrightarrow \text{最大}$$

であり、できるだけ速く各器官の重量を増やすのがよい。各器官の成長式は

$$\frac{dP_i}{dt} = \alpha_i(t) p(t) - \lambda_i P_i \quad (6.7)$$

( $i=1, 2, \dots, n$ )

であるが、これらの器官の成長に投資できる資源には限りがあるため、資源の分配比率関数を

$$\alpha_i(t) \geq 0 \quad (i=1, 2, \dots, n) \quad \sum_{i=1}^n \alpha_i(t) = 1 \quad (6.8)$$

で最適に選ぶことになる。ここではすべての器官が同時に生長していく解が最適になる、すなわち特異制御に興味がある。付録 6F の計算により、損失速度が共通、 $\lambda_1 = \lambda_2 = \dots = \lambda_n$  のときには

$$\frac{\partial M}{\partial P_1} = \dots = \frac{\partial M}{\partial P_n} \quad (6.9)$$

が成立する。

$$\mu = a_1 P_1^{-b_1} + a_2 P_2^{-b_2} + \dots + a_n P_n^{-b_n} \quad (6.10)$$

の形をしていたとすれば (6.9) 式は

$$a_1 b_1 P_1^{-b_1-1} = \dots = a_n b_n P_n^{-b_n-1} \quad (6.11)$$

を示し、あらゆる時刻で Allometric 関係を相互に満たしながら成長していくことがわかる。 $V_n$  が互いに異なる一般の場合には、全体の成長速度  $\frac{dP(t)}{dt}$  によって異なる結果となるが、定常状態では

$$\frac{a_1 b_1}{V_1} P_1^{-b_1-1} = \dots = \frac{a_n b_n}{V_n} P_n^{-b_n-1} \quad (6.12)$$

の Allometry 式が成立する (付録 6F を参照)。

## § 6.7 考察

生物の生長は個体発生の一側面である。発生過程の数理モデルとしてこれまでに多くのものが提出されているが、そのほとんどはパターン形成機構を手えようとするものであり、応的観点を中心に議論するものではなかった。もちろん、初期発生過程のように発生機構論的限定を強く受けていると思われる現象もあるが、適応的成長過程さらには適

応的発生過程という観点をとリ、限られた資源を諸器官に分配投資する様式としての側面から思ふとき、多くの知見が得られると思われ  
る。

体の各部分で成長率を比較するとき、部分によつて成長の速度が異なることは相対成長と呼ばれて多くの研究がなされてきた (Martin 1949, Huxley 1932)。たとえばヒトの頭部は手や足などの他の器官に比して早くから発達し、後にはあまり変化しないが、これに對して生殖諸器官は思春期を過ぎてから急速に成長する (Scammon 1930)。また偶蹄類などでは出産後数時間で歩く必要があるため後脚は胎児の間にすでによく発達している。これらのことより、早くから機能する器官は早くから生長するがその後の成長は遅く、個体発生後半に機能する器官は遅くに成長すること  
が考えられ、効率の良きように成長のスケジュールが定まつているともみえるのである。

この章でとつた定式化に困難が幾つかある



が、その一つはどの一つの機能を純粹に一つの器官で行われるものではなく、しかたお互に重なりあつて<sup>（=とてある）</sup>いる。たとえば目や耳などの感覚器は摂餌に重要な器官であると同時に、捕食者などに対する防衛の器官である。

このよきを困難を乗り越越えることによつて、成長過程さらには発生過程の適応性が理解できるようになるであろう。

## § 6.8 付録 6A

システムは

$$\frac{dF}{dt} = u_F(t) f(F) - v_F F \quad (6A1a)$$

$$\frac{dQ}{dt} = u_Q(t) f(F) - v_Q Q \quad (6A1b)$$

初期条件  $F(0) = F_0, Q(0) = 0 \quad (6A2)$

と繁殖齡  $T$  は与えられてゐるものとする。

問題は、  $u_F + u_Q = 1, u_F \geq 0, u_Q \geq 0, (6A3)$

のもとで  $Q(T) \rightarrow$  最大 を満たすものを求

めることである。ハミルトニアニは

$$\dot{K} = \lambda_F (u_F f'(F) - v_F F) + \lambda_Q (u_Q f'(F) - v_Q Q) \quad (6A4)$$

補助変数の方程式は

$$\frac{d\lambda_F}{dt} = -\frac{\partial K}{\partial F} = -\lambda_F u_F f''(F) + \lambda_F v_F - \lambda_Q u_Q f''(F) \quad (6A5a)$$

$$\frac{d\lambda_Q}{dt} = -\frac{\partial K}{\partial Q} = \lambda_Q v_Q \quad (6A5b)$$

終端条件は  $\lambda_F(T) = 0, \lambda_Q(T) = 1$  (6A6)

である。よって (6A5b) 式と (6A6) より

$$\lambda_Q(t) = e^{v_Q(t-T)} \quad (6A7)$$

と求まる。最大値原理は、各時点において  $F, Q, \lambda_F, \lambda_Q$  が与えられたとき  $K$  を最大化するように  $u_F, u_Q$  を選ぶのである。これは制御変数  $u_F, u_Q$  に対して

$$K = (\lambda_F u_F + \lambda_Q u_Q) f'(F) + [ \dots ] \quad (6A8)$$

と、依存性をとつかう

$$\lambda_F(t) > \lambda_Q(t) \quad \text{のとき} \quad \begin{cases} u_F(t) = 1 \\ u_Q(t) = 0 \end{cases} \quad (6A9a)$$

$$\lambda_F(t) < \lambda_Q(t) \quad \text{のとき} \quad \begin{cases} u_F(t) = 0 \\ u_Q(t) = 1 \end{cases} \quad (6A9b)$$

となる。また  $u_F(t) > 0$  から  $u_Q(t) > 0$  となるためには

$$\lambda_F(t) = \lambda_Q(t) \quad (6A10)$$

が必要である。有限の時間区間で (6A10) が恒等的に成り立つことを特異制御という (Clark 1976)。その必要条件を調べると  $\lambda_Q(t)$  は (6A7) と求まっているから (6A5a) に代入して

$$f'(F) = \nu_F - \nu_Q \quad (6A11)$$

が得られる。仮定より  $f(F)$  は増加関数であるから  $\nu_F \leq \nu_Q$  のときは特異制御は存在しない。これは特異制御が存在するためには繁殖器官の維持消費が小さいことが必要であることを示している。また  $f(F)$  が一次関数のときは (6A12) の解は存在しない。非線形では

$f'(F) > 0$  だと特異解は最大では無い。これは付録 6B により  $f''(F) < 0$  が特異解の最大性の必要条件であることよりわかる。

特異制御において  $F$  の値は (6A11) をみたす定数である。これを  $F^*$  と書くと、対応す

る  $Q^*(t)$  の値は (6A1) と (6A3) より

$$\frac{dQ}{dt} = \{ f(F^*) - \nu_F F^* \} - \nu_Q Q \quad (6A12)$$

から求まる。

終端条件 (6A6) と連続性から  $t \sim T$  では (6A9b) が成立し、繁殖生長  $\nu_F(t)=0$ ,  $\nu_Q(t)=1$  である。特異制御のあるときには生活史は次のように3段階に分かれる (図 6.1b)。

1)  $0 < t < t_1$  では

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dF}{dt} = f(F) - \nu_F F \\ Q(t) = 0 \end{array} \right. \quad \begin{array}{l} F(0) = F_0 \\ (6A13a) \end{array}$$

2)  $t_1 < t < t_2$  では

$$\left\{ \begin{array}{l} F(t) = F^* \\ \frac{dQ}{dt} = f(F^*) - \nu_F F^* - \nu_Q Q \end{array} \right. \quad \begin{array}{l} (6A13b) \\ Q(t_1) = 0 \end{array}$$

3)  $t_2 < t < t_w$  では

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dF}{dt} = -\nu_F F \\ \frac{dQ}{dt} = f(F(t)) - \nu_Q Q \end{array} \right. \quad \begin{array}{l} F(t_2) = F^* \\ (6A13c) \end{array}$$

$Q(t_2) =$  前の時期の  $t = t_2$  での値

切り換え時刻  $t_1$  は 1) と 2) での  $F(t)$  の連続性より定め、 $t_2$  は (6A5a) より  $\lambda_F$  を終端より時間反転して解いて、初めて  $\lambda_Q(t)$  と一致した時点として定義する。この2つの値が  $t_1 < t_2$  となっているときは、上のよるを解になるが、もし  $t_1 \geq t_2$  であれば2番目の特異制御の部分が無くなり

1)  $0 < t < t_2$  で

$$\begin{cases} \frac{dF}{dt} = f(F) - \nu_F F & F(0) = F_0 \\ Q(t) = 0 \end{cases} \quad (6A14a)$$

2)  $t_2 < t < T$  で

$$\begin{cases} \frac{dF}{dt} = -\nu_F F & \\ \frac{dQ}{dt} = f(F_{t_1}) - \nu_Q Q & Q(t_2) = 0 \end{cases} \quad (6A14b)$$

となるのである。

$f(F)$  に具体的な関数形を仮定して、より詳細に調べてみる。生産量  $f(F)$  が2次式

$$f(F) = \alpha F - \beta F^2 \quad (6A15)$$

のときを考へる。特異制御解は (6A11) 式よ

$$F^* = \frac{\alpha - v_F + v_Q}{2\beta} \quad (6A16)$$

また (6A14b) より

$$Q^*(t) = \frac{(\alpha - v_F + v_Q)(\alpha - v_F - v_Q)}{4\beta} \left\{ 1 - e^{-v_Q(t-t_1)} \right\} \quad (6A17)$$

ここで  $F^* > 0$   $Q^*(t) > 0$  より  $\alpha - v_F - v_Q \geq 0$  が必要である。結果は、生活史が3つの領域に分かれ、それぞれの切り換え年齢  $t_1$ ,  $t_2$  と記すと、

1)  $0 < t < t_1$  では  $u_F(t) = 1$ ,  $u_Q(t) = 0$  で、(6A15a) より

$$F(t) = \frac{(\alpha - v_F)/\beta}{1 + e^{-(\alpha - v_F)t/\beta}} \quad \text{また } C = \frac{\alpha - v_F - 1}{\beta F_0} \quad (6A18)$$

$$Q(t) = 0$$

となる。

2)  $t_1 < t < t_2$  では 特異制御  $u_F > 0$ ,  $u_Q > 0$  であり、解は (6A16)(6A17) で与えられる。  $t = t_1$  での  $F(t)$  の連続性より

$$\frac{\alpha - v_F + v_Q}{2\beta} = \frac{(\alpha - v_F)/\beta}{1 + e^{-(\alpha - v_F)t_1/\beta}} \quad (6A19)$$

となり、この式より  $t_1$  が定まる。

3)  $t_2 < t < T$  では  $u_F(t) = 0$ ,  $u_Q(t) = 1$  であり,  
(6A14C) より

$$F(t) = \frac{\alpha - \nu_F + \nu_Q}{2\rho} e^{-\nu_F(t-t_2)} \quad (6A20)$$

より,  $Q(t)$  を容易に求めるが 複雑なため省略する。

次に  $t_2$  を決定する方程式を求めよう。

(6A5a) より  $u_F = 0$ ,  $u_Q = 1$  より

$$\frac{d}{dt} \lambda_F = \nu_F \lambda_F - \lambda_Q(t) f'(F(t)) \quad (6A21)$$

これを  $\lambda_F(T) = 0$  のもとで解いて  $\lambda_Q(t)$  と等しく  
とおくと

$$\lambda_Q(t_2) = \int_{t_2}^T e^{\nu_F(t_2-s)} \lambda_Q(s) f'(F(s)) ds \quad (6A22)$$

となる。式 (6A7) と (6A20) を代入して  $t_2$   
の満たすべき式を得るが, 整理すると,  $\Delta = t_2 - T$   
とすると

$$\frac{\alpha - \nu_F + \nu_Q}{2\nu_F - \nu_Q} e^{2\nu_F \Delta} - \frac{\alpha}{\nu_F - \nu_Q} e^{\nu_F \Delta} + \frac{\nu_F(\alpha - \nu_F + \nu_Q)}{(2\nu_F - \nu_Q)(\nu_F - \nu_Q)} e^{\nu_Q \Delta} = 0 \quad (6A23)$$

これは一般には超越方程式である。これを定

また  $t_2$  と (6A19) による  $t_1$  と比較して、  
 $t_1 < t_2$  のときは先の解であるが、 $t_1 \geq t_2$  のときは (6A15 a, b) に従って特異制御のない2段階の解になるのである。

これをまた与えられてきた研究と比較するため特異解のない場合を調べてみる。たとえば

$f(F) = \alpha F$  のときは 式 (6A24) は変形すると

$$t_2 = T - \log \left[ \left( \frac{1}{1 - \frac{V_F - V_0}{\alpha}} \right)^{V_F - V_0} \right] \quad (6A24)$$

となっており、これは Macevitz & Oster (1976) の結果である。また一般の  $f(F)$  の場合に  $V_F = V_0 = 0$  だと  $t > t_2$  で  $F(t) = \text{一定} = F(t_2)$  となる、(6A22) は

$$t_2 = T - \frac{1}{f'(F(t_2))} \quad (6A25)$$

となる。

## § 6.9 付録 6B

特異制御の局所的最大性に関する必要条件



$$\text{は} \quad \frac{\partial}{\partial u} \left( \frac{d^2}{dt^2} \frac{\partial H}{\partial u} \right) \geq 0 \quad (6B1)$$

である (Kelley, Kopp & Meyer 1967)。 $u_F = u$   
 $u_a = 1 - u$  とおいて計算すると

$$\frac{\partial H}{\partial u} = (\lambda_F - \lambda_a) f(F)$$

$$\frac{d}{dt} \left( \frac{\partial H}{\partial u} \right) = -\lambda_a f'(F) f(F) + (\lambda_F v_F - \lambda_a v_a) f(F) \\ - (\lambda_F - \lambda_a) f'(F) v_F$$

$$\frac{d^2}{dt^2} \left( \frac{\partial H}{\partial u} \right) = \dots \text{繁雑な項を省略する} \dots$$

ゆえに

$$\frac{\partial}{\partial u} \left( \frac{d^2}{dt^2} \left( \frac{\partial H}{\partial u} \right) \right) = -\lambda_a (f''(F) f(F) + f'(F)^2) f(F) \\ + (\lambda_F v_F - \lambda_a v_a) f'(F) f(F) + [\lambda_F - \lambda_a] [\dots]$$

そこで  $\lambda_F = \lambda_a$  とおき、特異制御の条件式

$$f'(F) - v_F + v_a = 0 \text{ を用いると}$$

$$= -\lambda f''(F) f'(F)$$

よって  $f''(F) \leq 0$  が特異解の局所最大の必要条件である。

## § 6 10 付録 6C

ハミルトニアンは

$$H = (Q g(u)) + (\lambda_F u_F + \lambda_Q u_Q) f(F) - \lambda_F \nu_F F - \lambda_Q \nu_Q Q \quad (6C1)$$

であり、補助変数  $\lambda_F, \lambda_Q$  の方程式は

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \lambda_F &= -\frac{\partial H}{\partial F} = -(\lambda_F \nu_F + \lambda_Q \nu_Q) f'(F) + \lambda_F \nu_F \\ \frac{d}{dt} \lambda_Q &= -\frac{\partial H}{\partial Q} = g(u) + \lambda_Q \nu_Q \end{aligned} \quad (6C2)$$

また終端条件は  $\lambda_F(t_0) = \lambda_Q(t_0) = 0$  である。 $\lambda_Q(t)$  はまずに求めて

$$\lambda_Q(t) = \int_t^T e^{-\nu_Q (s-t)} g(u) ds \quad (6C3)$$

特異制御について調べてみると、ある区間で

$$\lambda_F(t) = \lambda_Q(t) \text{ であるから } \frac{d}{dt} \lambda_F(t) = \frac{d}{dt} \lambda_Q(t) \text{ より}$$

(6C2) を用いて

$$f'(F) = \nu_F - \nu_Q + \frac{g(t)}{\lambda_Q(t)} \quad (6C4)$$

が得られる。これをみると、生産関数が一次式  $f(F) = \alpha F$  のときは特異制御が存在しないが、飽和形、たとえば  $f(F) = \alpha F - \beta F^2$  のときは

は、たとえ  $\nu_F \leq \nu_Q$  であってもそ特異制御がおこりうることを示している。より具体的に考えて、生息場所がランダムに消滅する場合、すなわちその寿命が平均  $\frac{1}{\delta}$  の指数分布をしているときを考える。

$$g(t) = \delta e^{-\delta t} \quad (6C5)$$

すると (6C3) より

$$\lambda_a(t) = \delta e^{\nu_a t} \frac{e^{-(\nu_a + \delta)t} - e^{-(\nu_a + \delta)t_w}}{\nu_a + \delta} \quad (6C6)$$

$f(F) = \alpha F - \beta F^2$  とすると特異制御解は (6C4)

$$F^*(t) = \frac{1}{2\beta} \left\{ \alpha - \nu_F + \nu_Q - \frac{\nu_a + \delta}{1 - e^{(\nu_a + \delta)(t - t_w)}} \right\} \quad (6C5)$$

と求まる。一方  $Q(t)$  は

$$\frac{dQ}{dt} = f(F^*(t)) - \nu_F F^*(t) - \nu_Q Q \quad (6C6)$$

より図 (6.2) のように求まる。

## § 6 11 付録 6D

システムは前と同じであるが、目的関数が

$$Q(T) e^{-\int_0^T \mu(F) ds} \longrightarrow \text{最大}$$

となる。ただし  $\mu'(F) < 0$  とする。このかわりに

$$V = \log Q(T) - \int_0^T \mu(F) ds \longrightarrow \text{最大}$$

と考えるとハミルトニアンは

$$H = -\mu(F) + \lambda_F (u_F f(F) - u_F F) + \lambda_Q (u_Q f(F) - u_Q Q) \quad (6D1)$$

となり、補助変数の方程式は

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \lambda_F &= -\frac{\partial H}{\partial F} = \mu'(F) - (\lambda_F u_F + \lambda_Q u_Q) f'(F) + \lambda_F u_F \\ \frac{d}{dt} \lambda_Q &= -\frac{\partial H}{\partial Q} = \lambda_Q u_Q \end{aligned} \quad (6D2)$$

であり、終端条件は

$$\lambda_F(T) = 0 \quad \lambda_Q(T) = \frac{\partial V}{\partial Q(T)} = \frac{1}{Q(T)} \quad (6D3)$$

である。よって  $\lambda_Q(t) = \frac{1}{Q(T)} e^{u_Q(t-T)}$  ( $0 < t < T$ )  
と解ける。  $H$  は各時刻で最大になるから、

すなわち、

$$\lambda_F > \lambda_Q \quad \text{のとき} \quad u_F = 1 \quad u_Q = 0 \quad (6D5)$$

$$\lambda_F < \lambda_Q \quad \text{のとき} \quad u_F = 0 \quad u_Q = 1$$

すなわち、 $t \sim T$  では以前と同様に  $F$  には投資をせず  $Q$  への投資がなされることになる。

特異制御を考へると  $\lambda_F = \lambda_Q$  より

$$V_F - V_Q = f'(F) - Q(t) e^{\nu_2(T-t)} \mu'(F) \quad (6D6)$$

(1)  $V_F \leq V_Q$  のときは特異制御が存在しない。

(2)  $f(F) = dF$  のときは

$$V_F - V_Q - d = -Q(t) e^{\nu_2(T-t)} \mu'(F) \quad (6D7)$$

となるが、通常左辺  $< 0$  だからやはり特異制御はない。

$$(3) \left. \begin{aligned} f(F) &= dF - \beta F^2 \\ \mu(F) &= aF^{-b} \end{aligned} \right\} \text{のとき} \quad (6D8)$$

$$2\beta F - d + \nu_1 - \nu_2 = abQ(t) e^{\nu_2(T-t)} F^{-b-1} \quad (6D9)$$

両辺の値を横軸に  $F$  をとって図示し交点を求めると、 $F$  は時間  $t$  と  $\epsilon$  に減少することになる(図63)。

## § 6.12 付録 6E

目的関数として

$$V = \log Q(T) - \int_0^T \mu(P) dt \longrightarrow \text{最大}$$

を考へればよいか、ハミルトン = ア = イ

$$\begin{aligned} \mathcal{H} = & -\mu(P) + \lambda_F (u_F f(F) - v_F F) + \\ & + \lambda_P (u_P f(F) - v_P P) + \lambda_Q (u_Q f(F) - v_Q Q) \end{aligned} \quad (6E1)$$

補助変数の方程式は

$$\frac{d}{dt} \lambda_F = -\frac{\partial \mathcal{H}}{\partial F} = -(\lambda_F u_F + \lambda_P u_P + \lambda_Q u_Q) f'(F) + \lambda_F v_F$$

$$\frac{d}{dt} \lambda_P = -\frac{\partial \mathcal{H}}{\partial P} = \mu'(P) + \lambda_P v_P \quad (6E2)$$

$$\frac{d}{dt} \lambda_Q = -\frac{\partial \mathcal{H}}{\partial Q} = \lambda_Q v_Q$$

終端条件は  $\lambda_F(T) = \lambda_P(T) = 0$   $\lambda_Q(T) = \frac{\partial V}{\partial Q(T)} = \frac{1}{Q(T)}$   
(6E3)

である。最大値原理は、ハミルトン = ア = イ

$$\mathcal{H} = (\lambda_F u_F + \lambda_P u_P + \lambda_Q u_Q) f'(F) + [-----] \quad (6E4)$$

の形であるから  $\lambda_F, \lambda_P, \lambda_Q$  の最大の値を求め

そののみには投資がなされることを示す。 $\lambda_Q(t)$  は次の解から

$$\lambda_Q(t) = \frac{1}{Q(T)} e^{-\nu_Q(t-T)} \quad (6E5)$$

$\lambda_F$  の連続性より  $t$  が  $T$  の近くでは

$$\nu_Q(t) = 1, \quad \nu_F(t) = \nu_P(t) = 0$$

である。特異制御をなす場合、4種類が可能であり以下に検討する。

1)  $\lambda_F \equiv \lambda_Q > \lambda_P$

前節と同様に、特異制御は

$$f'(F^*) = \nu_F - \nu_Q \quad (6E6)$$

より得られる。 $F^*$  は定数であり、 $f(F)$  が一次関数のときや  $\nu_F \leq \nu_Q$  のときには存在しない。

2)  $\lambda_P \equiv \lambda_Q > \lambda_F$  の特異解は

$$\nu_P - \nu_Q = -\mu'(P) / \lambda_Q(t) \quad (6E7)$$

を示す。 $\nu_P \leq \nu_Q$  には存在しない。より具体的には  $\mu(P) = aP^{-b}$  のとき

$$P = \left[ \frac{abQ(t)}{\nu_P - \nu_Q} e^{-\nu_Q(t-T)} \right]^{\frac{1}{b+1}} \quad (6E8)$$

となり時間とともに減少する解である。

3)  $\lambda_F \equiv \lambda_P > \lambda_Q$  のとき  $\lambda_F = \lambda_P = \lambda$  のとき

$$\frac{d}{dt} \lambda = \lambda \nu_Q + \mu'(P) \quad (6E9)$$

$$\frac{d}{dt} \lambda = \lambda (-f'(F) + \nu_F)$$

これをとりて  $\lambda(t)$  を消すと

$$\frac{d}{dt} \left( \frac{-\mu'(P)}{f'(F) - \nu_1 + \nu_2} \right) = \frac{-\mu'(P) \cdot (-f'(F) + \nu_1)}{f'(F) - \nu_1 + \nu_2} \quad (6E10)$$

がこの特異解の条件である。解の概形を与えるために  $f(F) = \alpha F$  の場合を考慮すると (6E10)

は

$$\mu'(P) = -c e^{-(\alpha - \nu_F)t} \quad (6E11)$$

となる。  $\mu(P) = aP^{-b}$  のとき、

$$P = \left\{ \frac{c}{ab} e^{-(\alpha - \nu_F)t} \right\}^{-\frac{1}{b+1}} = \left\{ \frac{ab}{c} e^{(\alpha - \nu_F)t} \right\}^{\frac{1}{b+1}} \quad (6E12)$$

このとき  $F$  も  $P$  も時間とともに増加する可能性がある。成長の一般的パターンとしては、このように 2 つ以上の器官に同時に成長がみられるのが普通であるから、生殖器官以外の



諸器官の間には同時の投棄のおこる特異制御が重要であることが予測される。最適解では上のよりに特異制御が交替しておこると考えられる(図6.4)。

### § 6.13 付録 6F

目的関数は

$$-\int_0^T \mu(P_1, \dots, P_n) dt \longrightarrow \text{最大}$$

であるからハミルトニアンは

$$H = -\mu(P_1, \dots, P_n) + \sum_{i=1}^n \lambda_i (u_i(t) p_i(t) - v_i P_i) \quad (6F1)$$

であり、補助変数の方程式は

$$\frac{d}{dt} \lambda_i = -\frac{\partial H}{\partial P_i} = \frac{\partial \mu}{\partial P_i} + \lambda_i v_i \quad (6F2) \\ (i=1, 2, \dots, n)$$

である。ハミルトニアンは

$$H = \sum_{i=1}^n \lambda_i u_i(t) p_i(t) + [ \dots ] \quad (6F3)$$

の形をしていられるから、 $u_i \geq 0$  ( $i=1, \dots, n$ ) と  $\sum_{i=1}^n u_i = 1$  のもとで(6F3)を最大化する  $(u_1(t), \dots, u_n(t))$  は、最大の  $\lambda_i(t)$  をもつ変数に対応する  $u_i(t)$  のみが正である。

全ての器官が同時に成長する解、すなわち  
 $x_i(t) > 0$  ( $i=1, \dots, n$ ) となる時間区間を与える  
 と、 $\lambda_i(t) = \text{共通} = \lambda(t)$  が必要条件となるか  
 (6F2) より

$$\frac{d\lambda}{dt} - \lambda \nu_i = \frac{\partial M}{\partial P_i} \quad (i=1, \dots, n) \quad (6F4)$$

となる。

今、維持損失速度が共通である

$$\nu_i = \nu \quad (\text{共通}) \quad (i=1, \dots, n) \quad (6F5)$$

とすると

$$\frac{\partial M}{\partial P_1} = \frac{\partial M}{\partial P_2} = \dots = \frac{\partial M}{\partial P_n} \quad (6F6)$$

が出る。たとえは、瞬間死亡率の諸器官重量  
 依存性として

$$\mu = a_1 P_1^{-b_1} + a_2 P_2^{-b_2} + \dots + a_n P_n^{-b_n} \quad (6F7)$$

の形を与えると、(6F6) 式は

$$a_1 b_1 P_1^{-b_1-1} = a_2 b_2 P_2^{-b_2-1} = \dots = a_n b_n P_n^{-b_n-1} \quad (6F8)$$

が成立することを示し、諸器官の成長は  
 Allometric 関係を満たすことが  
 わかる。

$\nu_i$  が異なるときは、成長速度によって投資比が異なることとなる。たとえば  $n=2$  のとき、補助変数は普通ながら

$$\begin{aligned} \frac{d\lambda}{dt} - \lambda \nu_1 &= -\frac{\partial M}{\partial P_1} \\ \frac{d\lambda}{dt} - \lambda \nu_2 &= -\frac{\partial M}{\partial P_2} \end{aligned} \quad (6F9)$$

より  $\lambda$  を消去すると

$$\nu_1 \frac{\partial M}{\partial P_2} - \nu_2 \frac{\partial M}{\partial P_1} = \frac{d}{dt} \left[ \frac{\partial M}{\partial P_2} - \frac{\partial M}{\partial P_1} \right] \quad (6F10)$$

となり複雑であるが、 $t \rightarrow \infty$  に定常状態であることを仮定すれば

$$\frac{1}{\nu_2} \frac{\partial M}{\partial P_2} = \frac{1}{\nu_1} \frac{\partial M}{\partial P_1} \quad (6F11)$$

が出る。より一般に  $n$  装置について、定常状態の特異制御では

$$\frac{1}{\nu_1} \frac{\partial M}{\partial P_1} = \frac{1}{\nu_2} \frac{\partial M}{\partial P_2} = \dots = \frac{1}{\nu_n} \frac{\partial M}{\partial P_n} \quad (6F12)$$

が出る。先の例 (6F6) では

$$\frac{a_1 b_1}{\nu_1} P_1^{-(b_1+1)} = \frac{a_2 b_2}{\nu_2} P_2^{-(b_2+1)} = \dots = \frac{a_n b_n}{\nu_n} P_n^{-(b_n+1)} \quad (6F13)$$

これは、また Allometric 関係である。

## 第7章 最適死亡戦略

### § 7.1 はじめに

生物の生活史において、たとえば死亡率、成長係数、卵数、産卵間隔などが、与えられた限界の中で最適に定まっているとの考え方は多くの生物学者に受け入れられている。

T A Wilson (1965) は生活史進化モデルにおいて最適に選ばれるパラメータの一つとして死亡係数を採用した。彼は生活史進化における最小エントロピー生成則を提案したが、これはそのままでは受け入れがたいものである。しかしながら最適死亡率という独創的な考え方は生活史問題の重要な側面を理解するためのかぎとなる概念であると思う。今までも多くの研究者は、通常、死亡率の最適化よりも繁殖率の最適化を好んできた。たしかに、繁殖と比較すると、死亡は環境や他種の影響のよすな外的要因により深く関係して

る。しかし、年齢ごとの死亡率を各年齢に分配された生存努力の表現と見ると解釈すれば、最適死亡率とは最適繁殖の基礎である生存努力の最適配分の考えと同等である。さらに、広い範囲の種において死亡率パターンが死亡の至近要因にかかわる共通の形をもっているという事実 (Caughley 1966) を考慮すると、生物の利益に基づいて決められた死亡率パターンの共通則があると思われ、生活史戦略としての最適死亡率という概念は実り多いものである。

この章においては、密度に依存した成長と体重に依存した繁殖率をもつ個体群の最適死亡戦略が研究される。最大にすべき目的関数として再生産の全量を、最適になるように選ばれる制御変数として年齢ごとの瞬間死亡率を採用する。Wilson は生活史を通じて一定の一個体あたり死亡率を仮定したが、この非現実的を制約は取り払って、瞬間死亡率は年齢の非負関数の任意のものを取り得るとする。

制御工学の技法を用いると齢の関数としての最適な死亡戦略を得ることができると言える。その結果、最適戦略では、切り換え時刻  $t_c$  が存在して  $t_c$  以前では最大の値をとり  $t_c$  以後では最小の値をとる場合があり、なければ切り換え時刻が存在せず死亡率は生活史にわたって最小の値をとることが示される。Hamilton (1966) が指摘するように、幼少期の高死亡率は多くの種の生命表にみられるが、Fisher の繁殖価を用いて説明することは困難である。我々のモデルの結果は生活史の初期における高死亡率が適応的であるとの解釈を与えるものである。

簡単な成長率関数と重量・産卵関係を与えた場合には、切り換え時刻を他のパラメータの関数として陽に計算することができると言える。前繁殖期間全体にわたる平均死亡率と平均成長係数を算出して、その結果を Le Cren の実験データと比較する。

さらに、初期高死亡率を戦略的観点から説

明しうる別のモデルを提出する。それは資源の消費総量に上限があるという条件のもとで再生産量も最大にするような死に方を求めるものである。高い死亡率が生活史の初期と各繁殖期の直後に現われるのである。デクハ合わて論ずる。

## § 7.2 最適死亡戦略のモデル

魚の年級群のように、同数の個体ばかりから成る個体群を考察する。各個体の齢を連続変数とす、個体群の大きさを  $N(t)$ 、一個体の平均重量を  $W(t)$  で表すものとし、各個体の重量の平均値よりのずれは無視することにする。死亡方程式は齢  $t$  での瞬間死亡率が  $\mu(t)$  であるとして

$$\frac{dN}{dt} = -\mu(t) N(t) \quad (7.1)$$

と表される。

一個体の成長を記述するために様々な形の方程式が提案されており、たとえば

$$\frac{dW}{dt} = aW - bW^2 \quad (\text{logistic})$$

$$\frac{dW}{dt} = aW^{\frac{2}{3}} - bW \quad (\text{von Bertalanffy})$$

$$\frac{dW}{dt} = aW \ln(b/W) \quad (\text{Gompertz}) \quad (7.2)$$

などがよく用いられる。さらに上の式中の、

パラメータ  $a$  や  $b$  は 齡  $t$  および 密度  $N(t)$  の関数と考えられるから、成長の方程式は一般的には

$$-\frac{dW}{dt} = f(W(t), N(t), t) \quad (7.3)$$

と書ける。資源の量が過剰にはなくて、制限要因となっている状況を想定すれば、資源をめぐる競争が成長に影響するから個体の成長速度は密度  $N(t)$  の減少関数と仮定できる。

$$\frac{\partial f}{\partial N} < 0 \quad (7.4)$$

この条件は、Allee 効果や摂食の社会的促進が影響をもつような場合を除けば多くの状況でもっともなものである。

議論を簡単にするために、我々のモデル個体群は一回産卵であり繁殖齡は定まった値  $T$  をもっとも仮定する。集団遺伝学の立場では、個体群の全「再生産量」を目的関数に採用するのが最も合理的であろう。E を親一個体あたりの卵や仔の数としよう。E は個体の重量



の関数である。水産生物学では  $E$  は

$$E = aW - b \quad (7.5)$$

や  $E = aW^b$  (多くの場合  $b > 1$ )

の形に回帰させられることが多い。一般的に

$$E = f(W(t)) \quad (7.6)$$

と仮定し、再生産量  $E$  は個体の重量  $W(t)$  の単調増加関数であるとす。

$$f'(W) > 0 \quad (7.7)$$

すると集団全体としての産卵総数は親の個体数との積で  $N(t) \times E$  であるから

$$N(t) f(W(t)) \longrightarrow \text{最大}$$

が「望ましさ」を測る評価関数である。繁殖年齢  $T$ , 個体の初期重量  $w_0 = W(0)$ , それに初期密度  $n_0 = N(0)$  は全て与えられた値であると仮定しておく。瞬間死亡率  $\mu(t)$  を制御変数に選べ、最適戦略  $\mu^*(t)$  を探すことにする。こ

ここで、 $\mu(t)$  には上限  $M$  と下限  $m$  が存在するものと仮定する。すべりの  $t \in (0, T)$  について

$$m \leq \mu(t) \leq M \quad (7.8)$$

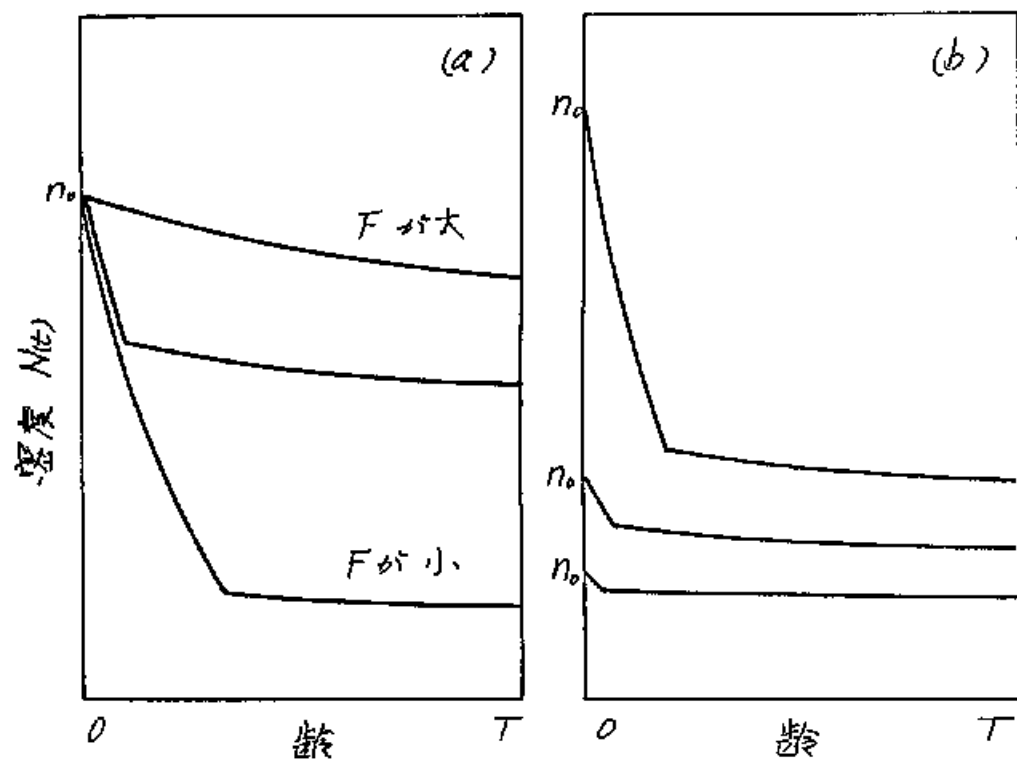
を満たすような瞬間死亡率  $\mu$  その生存曲線は、無限に多くありうるが、それぞれの生存曲線に対して  $N(t)$  と  $W(t)$  を、方程式 (7.1) と (7.3)、そして与えられた初期条件より計算することができ、これらの過程のそれぞれに対して全体の再生産量  $N(T)$  と  $h(W(T))$  を得ることができ、それらのうちどれが最大の  $N(T)$  と  $h(W(T))$  を与えるのであるか？ この問題は制御工学の技法を用いて解くことができる。解析的計算は付録 7A に与えられており、結果は次のようである。

もし

$$\frac{h(W(T))}{N(T)h'(W(T))} = \int_{t_c}^T \left(-\frac{\partial f}{\partial N}(s)\right) \exp\left[\int_s^T (\mu(u) + \frac{\partial f}{\partial W}(u)) du\right] ds \quad (7.9)$$

を満たすような切り換え時刻  $t_c$  が  $0 < t_c < T$  に存在するならば、最適死亡率  $\mu^*(t)$  は

图 7.1



$$\mu^y(t) = \begin{cases} M & t \in (0, t_c) \\ m & t \in (t_c, T) \end{cases} \quad (7.10)$$

である。ここで (7.9) の式中にある  $W(t)$  や  $N(t)$  は最適過程での値であり、方程式 (7.1) と (7.3) を、(7.10) を用いて積分することによって得られる。

つまりすれば

$$\mu^*(t) = m \quad t \in (0, T) \quad (7.11)$$

個体群の再生産量を最大化するためには、死亡率は、資源の豊かな環境ではできるかぎり小さくするよう選ばれるべきであろう。式 (7.11) はこの事実を表現している。しかし、資源の乏しい環境では競争が厳しく、あまりに大きな初期個体数は再生産量が重量に依存していることと成長が密度に依存していることにより各個体の再生産の減少をもたらし、集団全体の再生産量をさへも減少するのである。それゆえに適切な条件下では個体群のいくらか

の部分が初期に死んで資源競争を緩和することが有利となる。もしいくらかが死ぬべきであれば、多くの資源を繁殖に専手せず無駄に利用する以前の死をたけ初期に死ぬ方が資源利用効率がすぐれているであろう。このような状況が(7.10)式に対応しているのである。

### § 7.3 切り換え年齢が求まる場合

切り換え時刻  $t_c$  を陽に計算するのは一般には困難である。しかし、最適なモデル個体群の詳細な行動を知るために単純な成長率関数をもつ例を調べてみよう。

成長率関数が

$$f(W, N, t) = F/N - \alpha W \quad (7.12)$$

と与えられ、成長方程式が

$$\frac{dW}{dt} = F/N - \alpha W$$

となる場合を考察してみよう。Fは資源供給の速度であり集団全体での資源のとりこみ総量に等しい。F/Nは各個体の取り分である。

一方、各個体のエネルギー損失はその重量に比例すると仮定したのであり、再生産の体重依存性については一次関数

$$f_1(W) = \begin{cases} aW - b & W \geq b/a \\ 0 & W < b/a \end{cases} \quad (7.14)$$

を仮定する。  $b/a$  は繁殖が可能な最小体重である。付録 7B にある計算によって次のような結果を得ることが出来る。

$$t_c = \frac{1}{M+r} \log_e \left[ 1 + \frac{n_0}{F} (M+r) \left( \frac{b}{a} e^{rT} - w_0 \right) \right] \quad (7.15)$$

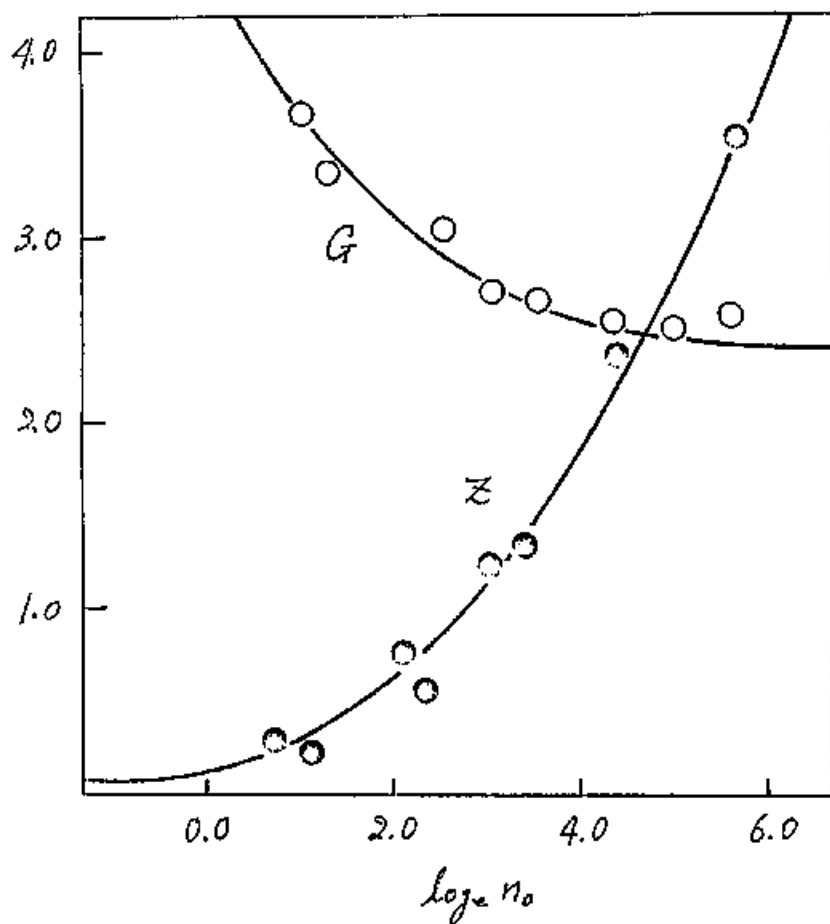
で計算される  $t_c$  が  $(0, T)$  区間にあるならばそれは切り換え時刻であり、最適制御は (7.10) で実現される。これに対して (7.15) で計算される  $t_c$  が負か虚数であれば切り換え時刻は存在せず、最適制御は (7.11) である。また  $t_c > T$  ならば、  $W(t) < b/a$  がすべての許容的制御に対して成立し、死亡の仕方許されているもの全てについて (7.14) より再生産がゼロであるから、この問題には最適制御が存在しないこととなる。

(7.15) 式で示される切り換え年齢  $t_c$  が  $(0, T)$  内に存在するとき、餌の単位量あたりの初期密度  $n_0/F$  の増加関数である。よって高い死亡率をもつ区間の長さは餌資源量  $F$  の増大や初期個体数密度  $n_0$  の減少にとそなって短くなり、ついに (7.11) にあるようにゼロになるのである。死亡率の  $1/q - 2$  が、 $F$  や  $n_0$  の値に対してこのような依存性をもつことは、図 7.1 に示されている。Backiel & Le Cren (1967) は魚の生活史が2つの時期に分けられることを提案し、初期の生育段階の死亡率は初期密度の変化に強く反応するが、後半の生育段階では死亡率の変動はあまり重要でないことも主張した。自然個体群のこのような挙動は、我々のモデル個体群の図 7.1b に対応するものである。

#### 574 応用

Le Cren は自然の川床を稚魚をくぐれないような網でしきり、その中に様々な数のマス

## 図 7 2



生殖期までの平均死亡率  $z$  と平均成長率  $G$  の初期密度  $n_0$  に対する関係。プロットは Le Cren のデータより。



の卵や孵化直後の稚魚を入れた。そして、引き続き 2, 3 か月の間の生存率と成長率を観測したのである。その結果 (Backiel & Le Cren 1967, Le Cren 1965, 1973) :

(a) 密度がある臨界密度より低いときは死亡率は低いが、それより高密度では死亡率は強く密度依存的で、初期個体数の対数にほぼ直線的に依存するのである。

(b) 単位重量あたり成長率  $G$  は個体数密度の対数に逆比例するが、高い密度では比較的一定の成長率をもつ

観測された死亡率や重量あたり成長率は瞬間速度ではなく数か月間の平均速度である。

$$Z = \frac{1}{T} \log_e \frac{N(0)}{N(T)}, \quad (7.16)$$

$$G = \frac{1}{T} \log_e \frac{W(T)}{W(0)}$$

Le Cren はまた死亡の大部分が初期におこることを報告している。

最適死亡戦略に従うモデル集団での  $Z$  や  $G$  を計算してこれらの野外データと比較しよう。

我々のモデル集団のパラメータを適切に選ぶことによつて、 $Z$ が初期個体数  $N_0$  に対し Le Cren の結果と同様な依存性を示すことがわかる (図 7 2)。

付録 7 C にあるよつに計算すれば、 $Z$ は  $\log_e N_0$  に対して次のよつな形で依存していることがわかる。

(7.17)

$$Z \sim \begin{cases} m & \text{小さい } N_0 \text{ に対して} \\ \frac{M-m}{(M+r)T} \log_e N_0 + m + \frac{M-m}{(M+r)T} \log_e \left[ \frac{(M+r)}{F} \left( \frac{b}{a} c^{rT} - w_0 \right) \right] & \\ \text{大きい } N_0 \text{ に対して} \end{cases}$$

この結果によつると、 $Z$ の  $\log_e N_0$  に対する依存性は 2本の直線で近似的に表現できるが、このことは Le Cren の観察の結果 (a) に対応している。  $Z$ が  $N_0$  の単調増加関数であることは初期密度が高いほど死亡率が高いはずだから、最適死亡率の理論によつなくとてあるだけ予想できることである。また単位体重あたり成長率  $G$ が  $N_0$  の減少関数であることと期待される。しかし、それよつ低密度では、

が低い定数で、その上では  $ky_0 N_0$  に直線的に依存するといふ臨界密度の存在は自明なことでけり。

我々の理論と比較するには Le Cren のデータは完全には適切でない。というのは、マスは一回産卵魚ではないうえに、彼の実験の終了時は繁殖期ではなくてそれ以前の中間時点だからである。しかしながら、中間時点の下に対しては、個体の全再生産量がその時点での個体重に依存するであろうから、 $E = f(W(T))$  という量を、この時点下以後の再生産総量をその時点の個体重の関数として与えたものであると解釈すればよいのかもしれない。

生活史の初期における高い死亡率と引き続く時期の低死亡率は様々な動物種に見られるものである。Caughley (1966) は多くの哺乳動物について、さく初期と繁殖期後に高い死亡率をもつという死亡パターンの間の相似性を認めた。Hamilton (1966) は同じデータについて論じて、最適化の機構を提案した。

Bergerud (1971) によって描かれたカリブーの生存曲線もまた高い幼少期死亡率を示している。一般に、多産な魚類は非常に高い幼少死亡率をもつ (Comfort 1964)。立川 (1974) はグッピーを用いて餌の量を変えて飼育室内実験を行なった。初期の高死亡率とひきつうく低死亡率とからなる生存曲線のパターンはことに餌の密度が低い環境では明らかであるが、餌が高密度なときははっきりしない。このことは我々の理論が示唆していることである。彼はまた、単位餌量あたりの密度に臨界値が存在し、それ以下では死亡率が極めて低く、成長は強度に密度依存的であるのに対し、臨界値を越える密度では死亡率は初期密度とともに増加することを示した。これは Le Gren の結果と同じ結論である。Orians & Janzen (1974) は、たいていの動物種の卵は強い捕食圧にさらされるにせよかわらず、毒性のある、もしくは捕食者のきょうよろな卵はあまり報告されていないことを指摘した。我々の観点

では、卵が捕食を受けやすいことは、生物の適応戦略として理解できるのである。

### § 7.5 資源消費の総量に限りがある場合の最適死亡モデル

ここで、ある現象を最適戦略として理解するやり方はただ一つには限らぬことを注意したい。たとえば、この論文で密度依存的成長と体重依存的繁殖のために高い初期死亡率が最適死亡パターンには必要であることを考察した。しかしながら、異なる論理で、同じように高初期死亡率が再生産量の最大化に一致することを導きうる。

今度は昆虫などのように、環境条件による成長の変化が少なく、個体重が齢の関数としてほぼ一定である場合を想定してみよう。システムに含まれる変数は個体数  $N(t)$  のみで、前と同様に

$$\frac{dN}{dt} = -\mu(t) N \quad 0 < t < t_w \quad (7.18)$$

となる。  $t_w$  は生理的寿命で、これ以上生きる個体はないとする。 年齢  $t$  の個体の単位時間あたり産卵数を  $b(t)$  とすると 集団全体の産卵総数は

$$R = \int_0^{t_w} b(t) N(t) dt \quad (7.20)$$

であり、最大にすべき評価関数としてこれを選ぼう。 ここで集団が消費する資源量には限りがあるものとする。 年齢  $t$  の個体の資源消費速度を  $c(t)$  とすると、総消費量に上限  $\rho$  のあることは

$$\int_0^{t_w} c(t) N(t) dt \leq \rho \quad (7.20)$$

と表わせる。 問題は、与えられた初期個体数  $N(0) = n_0$  から出発して (7.18) に従って死んでいくとき、資源についての制約条件 (7.20) のもとで再生量の総量 (7.19) を最大にするように瞬間死亡率  $\mu(t)$  を  $t$  の関数として選ぶこととなる。 前と同じく、死亡率は上限・下限を持つとしよう。

図 7.3 様々の  $\rho$  に対する最適生存曲線  
( $b(t)$  が単峰性するとき)

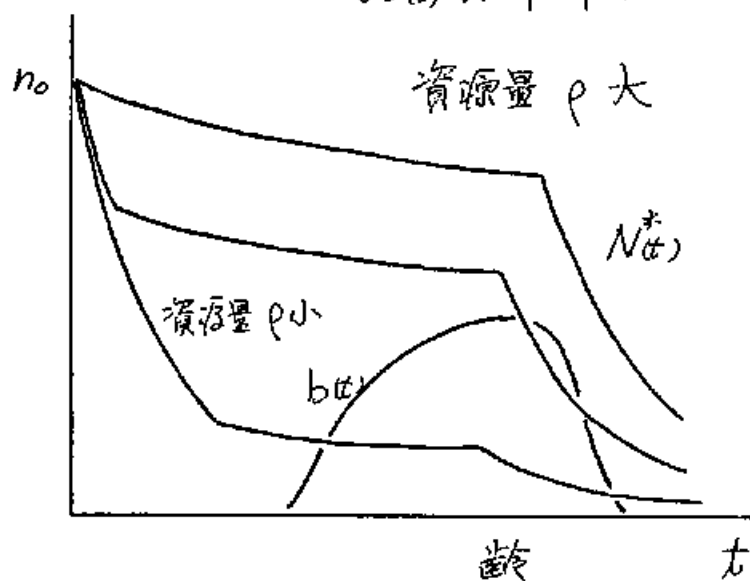
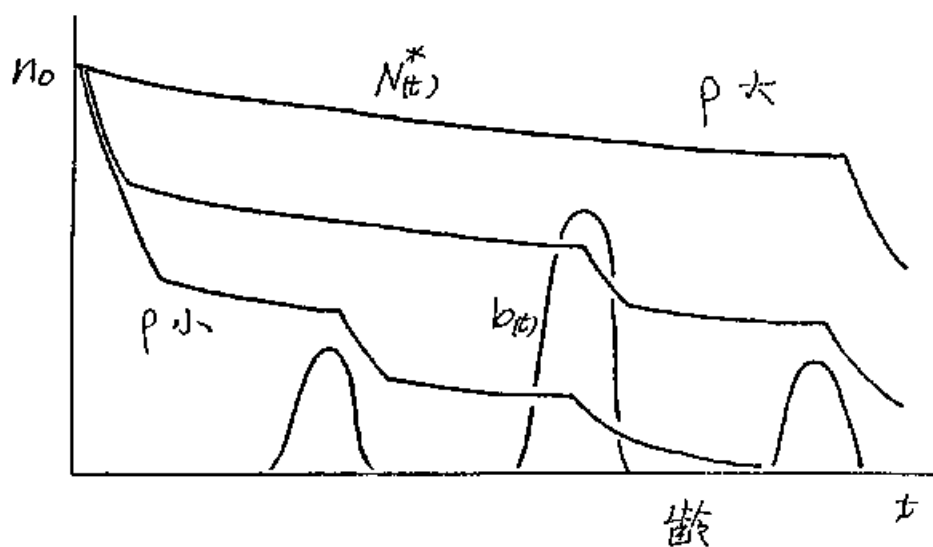


図 7.4 様々の  $\rho$  に対する最適生存曲線  
(繁殖期が複数回あるとき)



$$m \leq \mu(t) \leq M \quad 0 \leq t \leq t_n \quad (7.21)$$

この問題でも、最適死亡率  $\mu(t)$  は各齡で最大値か最小値のどちらかを取り、中間の値は取らない。たとえば、産卵数がひとつすきになつていて  $m(t)$  がひとやまのときは、図 7.3 にあるようになる。初期の高死亡率のあと低死亡率期が成熟期の中頃まで続き、生殖齡の後半から再び高死亡率期が始まる。この後者の高死亡率は老衰の説明を与えてゐるのかもしれない。一年魚などでは産卵を済ませた親個体は高い死亡率をもつ。中には多くつ個体が自家中毒を起して死ぬような生物もある。産卵とこの作業が全生命力を使い果たすほどの重労働であるという意味以上に、資源の浪費を防ぐという適応的の意義が認められるのかもしれない。資源浪費量の上限值  $p$  によつて最適生存曲線の形は当然変化する。  $p$  が高くなるにつれ、初期高死亡率期が短くちりついにけなくなる。これらはすべて付録 7D, 7E, 7F に導かれている。



産卵期が多回数に分かれてある場合 (図7.4) には、各産卵期の直後に高死亡率が起る。もちろんこの場合も死亡パターンは資源消費の総量  $\rho$  に関係し、資源に十分な余裕があるときは、初期高死亡率や各産卵期直後の高死亡率期はなくなる。

このように生活史のごく初期と<sup>繁殖</sup>産卵期直後の高い死亡率は多くの生物で見られる。たとえば Mann (1957) のヒルの生存曲線では、産卵は2回あり、3回行われるが、ごく初期と2回目の産卵期の直後にかなりはっきりした高死亡率期が見られる。

#### §7.6 考察：適応戦略としての説明について

最適制御の考え方は、生物の適応的現象を理解するのに一つの有効なものである。だがそれは、その現象を引き起こす機構から、至近原因によるある意味で要素論的な説明とはかなり異なる。たとえばこの章の例でいえば、最適の死に方を具体的に実現させるもの

が何でおおるかについては、全く言及してない。もしかすると他種による捕食がおおるかもしれないし、病気や生理的異常、個体間の競争、餌の不足による飢えなどいろいろ考えられるが、結果としてさまざまの密度に対応して適切な依存性をもった死に方をもたせしめてくれさえすれば、どの原因があつてもかまわないのである。

ここでの話では、もし最適の死に方をするなす死亡は窮極的には環境の資源量を反映して決まることとなるが、このことは死亡の直接原因が餌不足がおおることの意味くない。たとえば魚類で有名な話がある。魚には稚魚期に高い死亡率をもつものが多いが、この原因のかなり部分は他捕食魚によるものである。成長するにつれて捕食されにくい生息場所へと生活形態を変えよから、以後の死亡率は比較的低くなる。ところが魚では、種内や種間の競争により餌が不足するときに成長がはっきりと遅れ、そのために激しい捕食圧にさら

される期間が長くなり、結局は死亡率が上がるということが知られている。この場合だと死亡の直接原因は餌不足ではなく捕食者のたが、実は餌の量が成長を介して間接的に死亡を支配しているのだ。

### § 7.7 付録 7A

本文に示された戦略的問題は制御理論の最適化問題の標準形に直すことができる。この節では Pontryagin の最大値原理 (Pontryagin, Boltyanskii, Gamkrelidze & Mischenko 1962) を用いて本文の結果 (7.9), (7.10), (7.11) 式を解析的に導いてみる。

システムは

$$\frac{d}{dt}N = -\mu(t)N \quad (7A1)$$

$$\frac{d}{dt}W = f(W, N, t)$$

目的関数は  $V = N(\tau) h(W(\tau))$  (7A2)

ハミルトニアンは、補助変数  $p_N, p_W$  を用いて

$$H = p_N(-\mu N) + p_W f(W, N, t) \quad (7A3)$$

で補助変数の方程式は

$$\frac{d}{dt} p_N = -\frac{\partial H}{\partial N} = \mu p_N - \frac{\partial f}{\partial N} p_W \quad (7A4a)$$

$$\frac{d}{dt} p_W = -\frac{\partial H}{\partial W} = -\frac{\partial f}{\partial W} p_W \quad (7A4b)$$

終端時刻  $T$  は与えられてゐるから終端条件は

$$p_N(T) = \frac{\partial V}{\partial N(T)} = h(W(T)) \quad (7A5a)$$

$$p_W(T) = \frac{\partial V}{\partial W(T)} = N(T) h'(W(T)) \quad (7A5b)$$

である。最大値原理により  $\mu$  は各時点  $t$  で最大にされてゐるのだから

$$\mu^*(t) = \begin{cases} M & p_N(t) < 0 \\ m & p_N(t) > 0 \end{cases} \quad (7A6)$$

である。また (7A4b) と (7A5b) より

$$p_W(t) = N(t) h'(W(t)) e^{\int_t^T \frac{\partial f}{\partial W}(s) ds} \quad (7A7)$$

これを代入して、また (7A4a) と (7A5b) より

$$\begin{aligned} p_N(t) &= h(W(t)) e^{-\int_t^T \mu(s) ds} \\ &\quad - \int_t^T e^{-\int_t^s \mu(u) du} \left( -\frac{\partial f}{\partial N}(s) \right) p_W(s) ds \\ &= e^{-\int_t^T \mu(s) ds} N(t) h'(W(t)) \left\{ \frac{h(W(t))}{N(t) h'(W(t))} - \int_t^T \left( -\frac{\partial f}{\partial N}(s) \right) \exp \left[ \int_s^T \left( \mu + \frac{\partial f}{\partial W} \right) du \right] ds \right\} \end{aligned} \quad (7A8)$$

仮定より  $f'(w)$  や  $f(w)$  は正で  $\frac{\partial f}{\partial N}$  が負であるから、 $\{ \}$  の中は  $t$  の増加関数であり、かつ  $t=T$  では正の値をとる。よって  $\mu(t)$  の符号は区間  $[0, T]$  においてたかだか1回しか変化しない。また、変化するときには負から正へであり、変化しないときは常に正でありつづける。よって (7A6) により

$$\text{もし } \frac{f(w(t))}{N(t) f'(w(t))} > \int_0^T \left(-\frac{\partial f}{\partial N}(s)\right) \exp\left[\int_s^T \left(\mu + \frac{\partial f}{\partial w}\right) du\right] ds \quad (7A9)$$

であれば、すべての  $t$  において

$\mu^*(t) = m$  である。そうであるならば、次の式を満たす時刻  $t_c$  が区間  $(0, T)$  内に存在する。

$$\frac{f(w(t))}{N(t) f'(w(t))} = \int_{t_c}^T \left(-\frac{\partial f}{\partial N}(s)\right) \exp\left[\int_s^T \left(\mu + \frac{\partial f}{\partial w}\right) du\right] ds \quad (7A10)$$

またこのとき

$$\mu^*(t) = \begin{cases} M & t \in [0, t_c] \\ m & t \in [t_c, T] \end{cases} \quad (7A11)$$

である。

これらの式中にはある変数は全て最適過程での値である。(7A10) にはある  $t$  の値を計

算するためには (7A1) 式を条件 (7A11) のもとで積分せねばならず一般には不可能である。

### § 7.8 付録 7B

仮定により

$$\frac{dW}{dt} = F/N(t) - rW(t) \quad (7B1)$$

$$h(W) = \begin{cases} aW - b & W \geq b/a \\ 0 & W < b/a \end{cases} \quad (7B2)$$

餌の量  $F$  や その他のパラメータ:  $a, b, r$  はすべて正の定数である。このシステムは、 $h(W)$  と  $h'(W)$  が  $W \leq b/a$  で正でないという点を除いては付録 7A の条件を全て満たしている。まず最初に、最適解において  $W(t) > b/a$  であり、切り繰り年齢のみ存在する場合を考える。最適死亡率は方程式 (7A11) で与えられる。

$$N(t) = \begin{cases} n_0 e^{-Mt} & t \in [0, t_c] \\ n_0 e^{-Mt_c - m(t-t_c)} & t \in [t_c, T] \end{cases} \quad (7B3)$$

と初期条件  $W(0) = w_0$  より  $t > t_c$  での個体重  $W(t)$

$$W(t) = w_0 e^{-rt} + \int_0^t e^{-r(t-s)} F/N(s) ds \quad (7B4)$$

$$= n_0 e^{-\gamma t} + \frac{F}{n_0} e^{-\gamma t} \left\{ \frac{e^{(M+\gamma)t_c} - 1}{M+\gamma} + \frac{e^{(M-m)t_c + (m-\gamma)t}}{m+\gamma} \right\}$$

(7B2) と (7B4) より (7A10) 式の右辺は

$$\frac{h(W(t))}{N(t)h'(W(t))} = \frac{e^{Mt + m(T-t_c)}}{n_0} \left[ n_0 e^{-\gamma t} - \frac{b}{a} + \frac{F}{n_0} e^{-\gamma t} \left\{ \frac{e^{(M+\gamma)t_c} - 1}{M+\gamma} + \frac{e^{(M-m)t_c + (m-\gamma)T} - e^{(M+\gamma)t_c}}{m+\gamma} \right\} \right] \quad (7B5)$$

となる。一方

$$-\frac{\partial f}{\partial N} = \frac{F}{n_0^2} e^{2Mt_c + 2m(t-t_c)} \quad (7B6)$$

$$\frac{\partial f}{\partial W} = -\gamma$$

$$\mu(t) = m \quad \text{for } t > t_c$$

より (7A10) 式の右辺は

$$\int_{t_c}^T \left( -\frac{\partial f}{\partial N}(s) \right) \exp \left[ \int_s^T \left( \mu + \frac{\partial f}{\partial W} \right) du \right] ds \quad (7B7)$$

$$= \frac{F}{n_0^2} e^{2(M-m)t_c + (m-\gamma)T} \frac{e^{(m+\gamma)T} - e^{(m+\gamma)t_c}}{m+\gamma}$$

となる。(7B5) と (7B7) を併用して求める

$$t_c = \frac{1}{M+\gamma} \log_e \left[ 1 + \frac{n_0}{F} (M+\gamma) \left( \frac{b}{a} e^{\gamma T} - n_0 \right) \right] \quad (7B8)$$

を得る。この  $t_c$  が  $0 < t_c < T$  となるのは、

最適解は  $\mu^*(t) = \begin{cases} M & \text{区間 } (0, t_c) \text{ において} \\ m & \text{区間 } (t_c, T) \text{ において} \end{cases}$  (7B9)

切り換え時刻が存在しないとき 2つの異なる状況がある。(7B8)をみると  $t_c$  の存在には  $\frac{b}{a} e^{\delta T} > w_0$  の必要である。もし  $\frac{b}{a} e^{\delta T} < w_0$  なら (7B8) より計算される  $t_c$  は負の虚数である。この場合付録 7A の方程式 (7A9) が成立し、全ての  $t \in [0, T]$  に対して

$$\mu^*(t) = m \quad (7B10)$$

である。

一方 (7B8) より計算される  $t_c$  が  $t_c > T$  である場合には、すべての許容的制御  $\mu(t)$  に対して  $w(t) < \frac{b}{a}$  である。証明は以下のようである。  $m \leq \mu(t) \leq M$  と  $N(0) = n_0$  より

$N(t) \geq n_0 e^{-Mt}$  がすべての  $t \in [0, t]$  について成立する。よって (7B1) 式より

$$\frac{dw}{dt} = F/N(t) - \delta w \leq \frac{F}{n_0} e^{Mt} - \delta w \quad (7B11)$$

よって  $\frac{d}{dt} [w(t)e^{\delta t}] \leq \frac{F}{n_0} e^{(M+\delta)t}$

これを 0 から  $T$  まで積分することにより



$$W(T) \equiv e^{rT} \left\{ w_0 + \frac{F}{n_0} \frac{e^{k_1 T} - 1}{k_1} \right\} \quad (7B12)$$

(7B8) によつて  $t_c > T$  は (7B12) 式の右辺が  $b/a$  より小さいことを意味する。すなわちすべての許容的制御に対して  $W(T) < b/a$  が成立するのがある [証明終]。

$h(w)$  の定義により、すべての許容的制御に対して  $-h(W(T)) = 0$  が成立する。どのような制御に対して再生産量がゼロであるか、最適解は存在しないのである。初期密度  $n_0$  は十分高く、最大の瞬間死亡率をすべての年齢ととも  $\mu(x) = M$  とおき、密度が高すぎて成長が抑えられる  $W(T)$  は再生産量のための最小重量  $b/a$  に達しないのである。

## § 7.9 付録 7C

切り換え時刻  $t_c$  の存在する場合を考察してみよう。(7B3) と (7B8) より

$$Z = \frac{1}{T} \log \frac{N(t_0)}{N(T)} = m + (M-m) \frac{t_c}{T} \quad (7C1)$$

$$= m + \frac{M-m}{(M+\lambda)T} \log_e \left[ 1 + \frac{n_0}{F} (M+\lambda) \left( \frac{b}{a} e^{\lambda T} - \omega_0 \right) \right]$$

こゝで

$$\log_e(1+x) \sim \begin{cases} 0 & x \ll 1 \\ \log_e x & x \gg 1 \end{cases} \quad (7C2)$$

に注目すると

$$Z \sim \begin{cases} m & 1 \gg \frac{n_0}{F} (M+\lambda) \left( \frac{b}{a} e^{\lambda T} - \omega_0 \right) \\ m + \frac{M-m}{(M+\lambda)T} \log_e n_0 + \frac{M-m}{(M+\lambda)T} \log_e \left\{ \frac{M+\lambda}{F} \left( \frac{b}{a} e^{\lambda T} - \omega_0 \right) \right\} & 1 \ll \frac{n_0}{F} (M+\lambda) \left( \frac{b}{a} e^{\lambda T} - \omega_0 \right) \end{cases} \quad (7C3)$$

よつて  $Z$  は  $\log_e n_0$  に対して  $T^0$  のオーダーになると、

2本の漸近線に載ることとなる。これらの2本の漸近線の交わる臨界密度は

$$n_0 = F / \left[ (M+\lambda) \left( \frac{b}{a} e^{\lambda T} - \omega_0 \right) \right] \quad (7C4)$$

である。

### § 7 10 付録 7D

問題は  $\int_0^{\infty} c(t) N(t) dt \leq \rho$  から  $-M \leq \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} \leq -m$  (7D1)

のもとで 
$$\int_0^{\infty} b(t) N(t) dt \longrightarrow \text{最大}$$

を実現する  $N(t)$  を求めることであるが、各  $\lambda$  に対して

$$\int_0^{\infty} (b(t) - \lambda c(t)) N_{\lambda}(t) dt \longrightarrow \text{最大} \quad (7D2)$$

となるように  $N_{\lambda}(t)$  を選んでおいて、そのとき

$$\int_0^{\infty} c(t) N_{\lambda}(t) dt = \rho \quad (7D3)$$

となるように  $\lambda$  を定めればこの  $N_{\lambda}(t)$  がもとの問題の最適解である。なぜなら、もしこのようにして求めた  $N_{\lambda}(t)$  が最適でないとするとき、(7b1) をみたしている  $N^+(t)$  が存在し

$$\int_0^{\infty} b(t) N^+(t) dt > \int_0^{\infty} b(t) N_{\lambda}(t) dt \quad (7D4)$$

となるはずである。

$$\begin{aligned} \int_0^{\infty} (b(t) - \lambda c(t)) N^+(t) dt &= \int_0^{\infty} b(t) N^+(t) dt - \lambda \int_0^{\infty} c(t) N^+(t) dt \\ &> \int_0^{\infty} b(t) N_{\lambda}(t) dt - \lambda \rho \quad (7D5) \\ &= \int_0^{\infty} (b(t) - \lambda c(t)) N_{\lambda}(t) dt \end{aligned}$$

とちるから  $N_\lambda(t)$  の定義 (7D2) に反する。

次の付録 7E と 7F で、最大値原理を用いて解くことにする。

### § 7 11 付録 7E

システムは一次元で

$$\frac{d}{dt} N = -\mu(t) N \quad (7E1)$$

となり、ハミルトニアンは

$$H = (b(t) - \lambda c(t)) N + p(-\mu N) \quad (7E2)$$

で、補助変数の方程式は

$$\frac{d}{dt} p = -\frac{\partial H}{\partial N} = -(b(t) - \lambda c(t)) + \mu(t) p \quad (7E3)$$

である。

初期条件は  $N(0) = n_0$  で終端条件は  $p(t_0) = 0$  である。 $H$  を各時点  $t$  で最大化するから

$$\mu^*(t) = \begin{cases} M & p(t) < 0 \\ m & p(t) > 0 \end{cases} \quad (7E4)$$

特異制御はある区間で  $p(t) = 0$  を要請する  
ため、 $b(t) = \lambda c(t)$  が必要となり通常は存在  
しない。よって最適制御は  $p(t)$  の関係として

$$\mu^*(t) = \tilde{\mu}(p) = \begin{cases} M & (p > 0) \\ m & (p < 0) \end{cases} \quad (7E5)$$

$$p(t) \text{ は } p(t) = \int_t^{t_0} e^{-\int_t^s \tilde{\mu}(p(u)) du} (b(u) - \lambda c(u)) ds \quad (7E6)$$

以下、与えられた  $p$  に対して  $p = \int_0^{t_0} c(u) N(u) dt$  をみたすような解はただ一つ存在することを示そう。 $N$  や  $P$  は  $\lambda$  を決めることは定まるのであるが、添字  $\lambda$  をつけて表わすことにする。

$$p^\lambda(t) \text{ は } p^\lambda(t_0) = 0 \text{ かつ}$$

$$\frac{dp^\lambda}{dt} = \tilde{\mu}(p^\lambda) p^\lambda - (b(t) - \lambda c(t)) \quad (7E7)$$

をみたすのである。ただし  $\tilde{\mu}(p)$  は (7E5) で定義した。  $\{p_i^\lambda(t)\}_{i=0}^\infty$  を

$$\begin{cases} p_0^\lambda(t) = 0 \\ p_{i+1}^\lambda(t) = - \int_t^T [\tilde{\mu}(p_i^\lambda) p_i^\lambda - b(u) + \lambda c(u)] ds \end{cases} \quad (7E8)$$

と逐次的に定義すると上の問題の  $p(t)$  はその極限として  $\lim_{i \rightarrow \infty} p_i^\lambda(t) = p(t)$  と表される。この定義より  $\lambda_1 > \lambda_2$  のとき任意の  $n$  と  $t$  に対して

$$p_n^{\lambda_1}(t) < p_n^{\lambda_2}(t) \quad (7E9)$$

が成立する $\lambda$ とがわかる。これより

$$\mu_{\lambda_1}^*(t) \geq \mu_{\lambda_2}^*(t) \quad (7E10)$$

が得られ、かつ有限の区間に対して不等式が成立する。

$$N(t) = n_0 e^{-\int_0^t \mu(u) du} \quad \text{より} \quad N_n^{\lambda_1}(t) \leq N_n^{\lambda_2}(t) \quad (7E11)$$

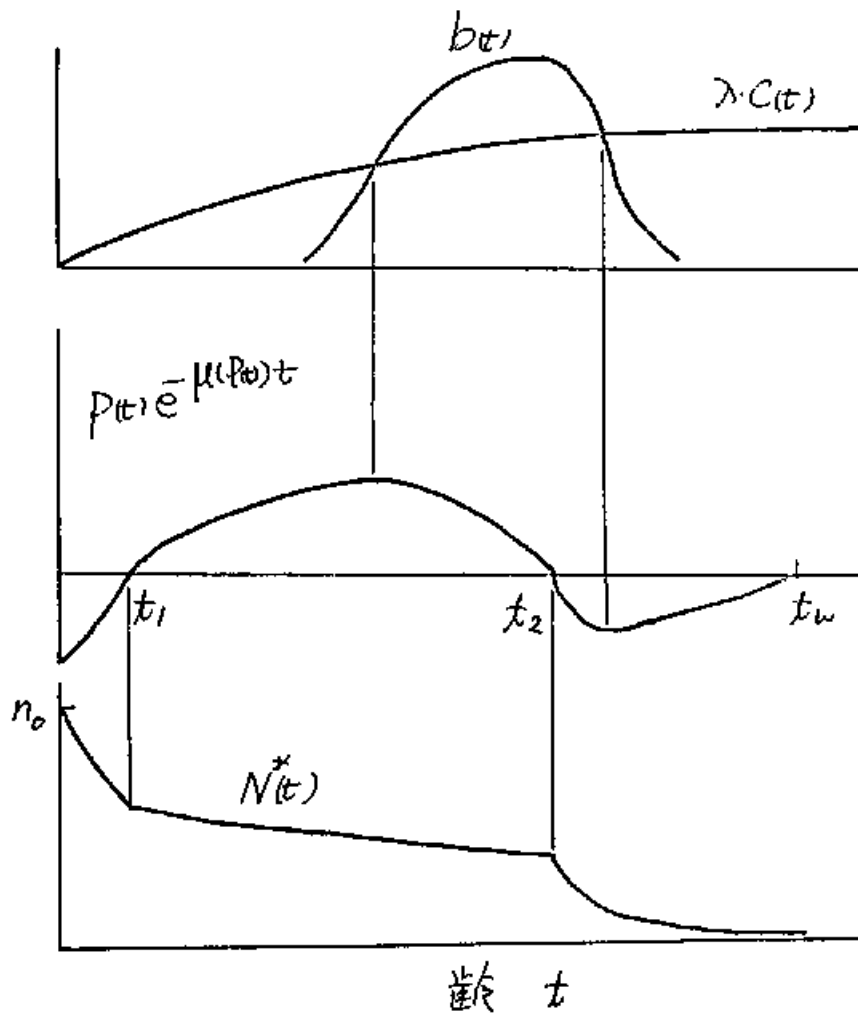
が得られ

$$\int_0^{t_w} c(t) N_n^{\lambda_1}(t) dt < \int_0^{t_w} c(t) N_n^{\lambda_2}(t) dt \quad (7E12)$$

と得られ、よって  $\rho = \int_0^{t_w} c(t) N_n^{\lambda}(t) dt$  とする  $\lambda$  はただ一つ定まる。

さらに上の結果をみれば  $\rho$  が大きいほど  $\lambda$  は小さくなり、それゆえ最適死亡率  $\mu^*(t)$  は最大値  $M$  とする区間が短くなり生存数  $N(t)$  が大きくなることがわかる。 $\rho$  は資源の総量であったから、このことは納得のいく結果である。

图 7.5



## § 7.12 付録 7F

$c(t)$  がゆるやかな増加関数で  $b(t)$  が山を  
しった関数である場合 (図 7.4) について  
具体的に最適解を求めてみる。

先の方程式 (7E3) に従った  $p$  を用いて、  
最適制御は (7E4) のようである。よって  
 $p(t)$  の符号変化にのみ注目すればよい。解  
は図 7.5 のようになっている。切りかえ時  
刻はたかたか 2 つあり  $t_1$  と  $t_2$  とおくと

$t \in (t_2, \infty)$  では  $p(t) < 0$  であり  $\dot{p}(t) = M$  である  
(7E3) は

$$\frac{d}{dt} p = Mp - (b(t) - \lambda c(t)) \quad (7E1)$$

となり

$$\frac{d}{dt} (pe^{-Mt}) = -(b(t) - \lambda c(t))e^{-Mt} \quad (7E2)$$

よって  $p(t)e^{-Mt}$  の増減は  $b(t) - \lambda c(t)$  の符号で  
決まることかわかる。積分して  $p(t_2) = 0$  を  
用いると、  $t > t_2$  には

$$p(t)e^{-Mt} = \int_t^{t_2} (b(s) - \lambda c(s))e^{-Ms} ds$$



死亡時間

逆に  $t_1$  において  $p(t_1) = 0$  となる時点が  $t_2$  となる

$$0 = \int_{t_2}^{t_w} (b(s) - \lambda c(s)) e^{-\mu s} ds \quad (7F3)$$

これより  $t_2$  が定まる。

$t \in (t_1, t_2)$  において  $p(t) > 0$  かつ  $\mu^* = \mu$  であり (7E3) は

$$\frac{d}{dt} p = \mu p - (b(t) - \lambda c(t))$$

$t_1$  から  $t_2$  まで積分して  $p(t_1) = p(t_2) = 0$  を用いると

$$0 = \int_{t_1}^{t_2} (b(s) - \lambda c(s)) e^{-\mu s} ds \quad (7F4)$$

より  $t_1$  が定まる。また

$$\int_0^{t_2} (b(s) - \lambda c(s)) e^{-\mu s} ds > 0 \quad (7F5)$$

よって最初の  $t_0$  の換元時刻  $t_1$  は存在せず初期高死亡率がある。

$p(t) e^{-\mu^* t}$  の増減と  $b(t) - \lambda c(t)$  の符号が対応

して、よから  $t_1$  は  $b(t_1) < \lambda c(t_1)$  を

$t_2$  は  $b(t_2) - \lambda c(t_2) = 0$  を満たすことがわかる。

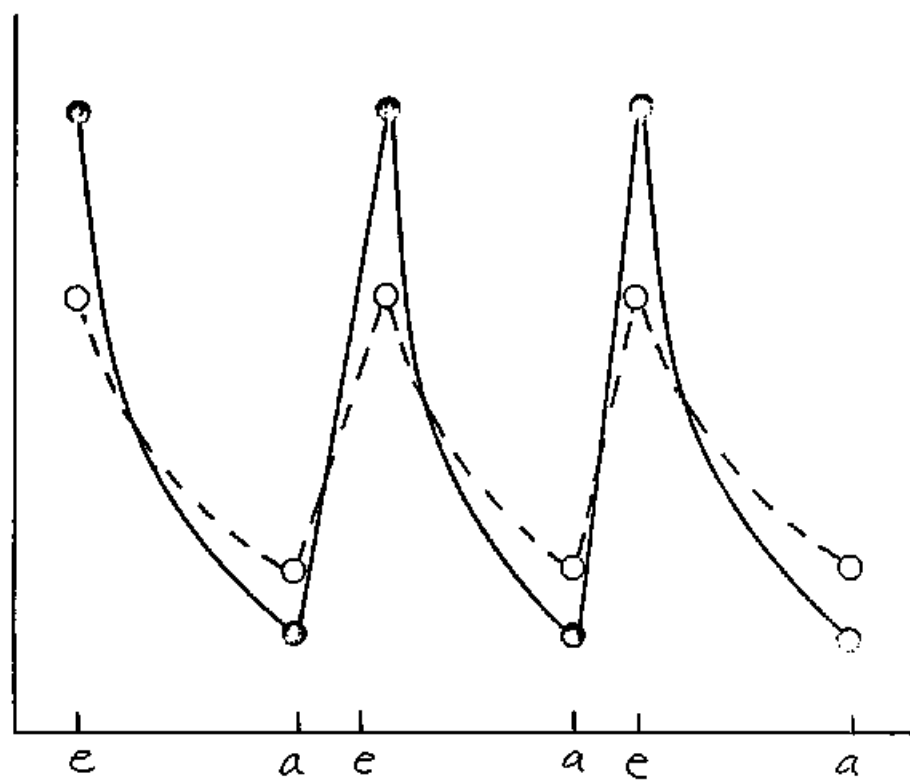
## 第8章 生活史の進化規準：密度依存的淘汰 に基づいて

### § 8.1 はじめに

密度依存的淘汰の数学モデル化は、集団遺伝学と個体群生態学をつなげるものであるが、幾人かの研究者によって発展させられてきた (MacArthur 1962, Anderson 1971, Roughgarden 1971, Ginzberg 1977)。近年 Roughgarden (1976, 1977) と Fenchel & Christiansen (1977) はこのモデルを多種よりなる群集に拡張して其進化現象を研究した。一方 Charlesworth (1973) は密度依存的淘汰の観点から生活史の進化に対して興味深い議論を行なっている。

理論生態学においては、生活史進化は「生活史戦略 (life history strategy)」の問題として扱われてきた。Cole (1954) が提案して以来、多数の論文がこの主題に向けられてきたが、その主要な結果は Stearns の総説 (1976) にまとめられている。最近 Michod (1979) は

图 8.1



Fisher の 年齢別繁殖価関数 (age specific reproductive-value function) を用いて重要な議論を加えている。彼らはたいてい、自然個体群に実現されている様々の形の適応を、マルサス係数の年齢別の生存率や出産率への依存性を調べることによって研究した。それらの理論は、マルサス係数が進化過程で常に増加しつづけるという前提のもとに、それが尤もな適応の尺度を与えていると考えている。しかしながら、この基本的な仮定はたとえばのちに議論するような生活史進化の問題に対しては疑問がある。ここでは、マルサス係数が適応の尺度としてはうまくいかなかったりよくな、単純だが重要な例を示したい。

生活史進化その典型的な問題の一つは、たとえば図 8.1 に示したような高死亡率と高出産率をもつものと、低死亡率、低出産率をもつもののうち、どちらのパターンが自然淘汰過程において選ばれるのかである。簡単のために、ここでは生殖は各世代一回だけおこ

り、またそれは同期して<sup>お</sup>世代の重複は無いと仮定する。図 8.1 に示されているように、それぞれの個体群がすでに定常状態になっておれば、マルサス係数はどっちの集団に対してもともにゼロなのである。さてここで AA 型の生物が 2 つの生活史パターンの中の 1 つによって、aa 型はもう一方のパターンによって特徴づけられ、Aa 型はその中間であるとしよう。この場合、どのような条件のときに、aa 型のみからなる集団に A-遺伝子が侵入できるのであろうか？。さらに、A 型遺伝子の頻度は実際に増加するのか、それとそれとが中間の点で止まるのだろうか？。

生活史戦略の伝統的な理論では、これら 2 つの型の間の進化方向については何らの予言もできない。なぜならマルサス係数は双方ともゼロであるためマルサス係数を基準としてどちらの型がより適応的であるとは言えないからである。それゆえ、この場合には、密度依存的淘汰に基づいた、異なる接近法を必

要とするのである。

この章では Roughgarden の密度依存的淘汰モデルを拡張することによって、卵・幼生・青年期など多数の生育段階をもつ生活史をもつ個体群の数学的モデルを考察する。個体群の時間発展は、時間尺度を遺伝子頻度一定のものとすの個体群の比較的速い変化とゆっくりした遺伝子頻度の変化との2つの段階に分けることによって解析される。多段階の生活史の進化の基準は各生育段階での平衡個体数の進化的変化を重みづき総和が常に正という形をとる。またそのときの重みは各生育段階における生存率や出産率の密度依存性を反映するものである。上に述べた2つの生活史パターンの場合には、この章の理論の1つの例として論ずることができる。また、死亡の過程が微分方程式で表せるよる連続時間モデルに対しても同様の議論がなされるのである。連続時間モデルの結果より (Christiansen & Fenchel (1977) によって提案されている

突然変異の侵入可能条件を導くことができない。  
 一般的に、生活史段階の中で最も強い密度調節をもつものが、進化方向の決定に対し、最重要であることが結論される。

### § 8.2 生活史構造をもたぬ密度依存的淘汰モデル

以下において、倍数体生物の1遺伝子座2対立遺伝子常染色体遺伝子のみを考察する。3つの遺伝子型  $AA, Aa, aa$  をそれぞれ  $i=1, 2, 3$  で示すこととする。Roughgarden (1976) のモデルにあるように、密度に依存した適応度  $W_i = W_i(N)$  を考慮する。それは、通常は個体数  $N$  の減少関数である

$$\frac{dW_i}{dN} < 0 \quad (i=1, 2, 3) \quad (8.1)$$

と考えられる。すると平均適応度は  $N$  と遺伝子頻度  $p$  の両方の関数である。

$$\bar{W}(N, p) = \sum_{i=1}^3 g_i(p) W_i(N) \quad (8.2)$$

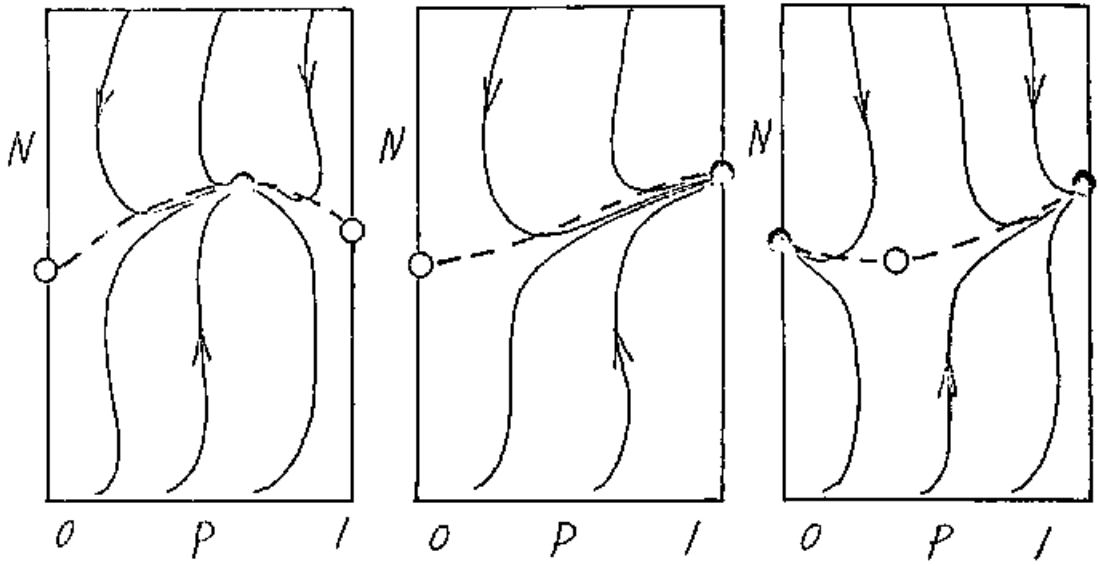
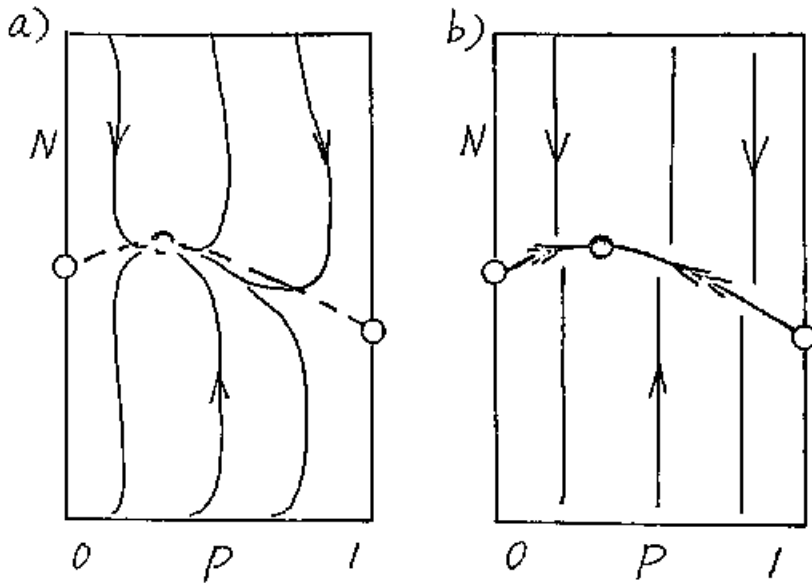


图 8.3





こゝで  $g_1(p) = p^2$ ,  $g_2(p) = 2p(1-p)$ ,  $g_3(p) = (1-p)^2$  と略記した。淘汰のにかかる以前の各遺伝子型の数は  $g_i(p)N$  であり、一世代たつと淘汰因子  $W_2(N)$  がかかるのである。たゞかゝ新しい世代の個体数  $N'$  と遺伝子頻度  $p'$  は

$$N' = \sum_{i=1}^3 g_i(p) W_2(N) N \quad (8.3)$$

$$p' = [g_1(p) W_1(N) N + \frac{1}{2} g_2(p) W_2(N) N] / N'$$

となり、 $N$  と  $p$  の一世代での変化はそれぞれ

$$\Delta N = (\bar{W}(N, p) - 1) N$$

$$\Delta p = \frac{p(1-p)}{2\bar{W}} \frac{\partial \bar{W}}{\partial p}(N, p) \quad (8.4)$$

となる。  $W_2(N)$  の関数形によってシステム (8.4) の位相平面上での様相の可能なパターンがいくつか考えられ、典型的な場合が図 8.2 に示されている。そこでは点線は

$$\bar{W}(N(p), p) - 1 = 0 \quad (8.5)$$

で定義される  $N = \hat{N}(p)$  を表現している。システム (8.4) の平衡点はこの曲線の極値かもしくは

は端の点  $p=0, 1$  に存在して、それらのうち極大点が安定で極小点が不安定であることが容易に見てとれる。

ここで個体数や他の生態学的特性は、速く生態学的平衡状態に到達するのに対して、数世代かたかたか数十世代の間、一個の突然変異遺伝子が固定するまでには平均して約  $10^3 \sim 10^4$  世代かかることが知られている (Kimura & Ohta 1971)。よって  $N$  の変化は  $p$  の変化に比べて十分速くおこるために、与えられた  $p$  に対してすぐに  $\hat{N}(p)$  に達してしまい、 $p$  の遺伝的変化を考慮するときには  $N$  はその準平衡の軌跡  $\hat{N}(p)$  をたどるとする近似を採用するのは許されるであろう。この理想化された状態点の  $(N, p)$  平面上の軌跡は図 8.3(b) に示されている。この近似は、3つの適応度関数  $W_i(N)$  ( $i=1, 2, 3$ ) の差異が、それらの  $N$ -依存性に比べて十分に小さいことを意味している。この弱い淘汰の仮定は、我々の問題をひどく制限するものではない。なぜなら大きな進化的変化は多数の小さな遺

伝的变化の蓄積によってまた与えられるからである。

このようにして、個体数の速い変化を純粋に表すシステムは

$$\Delta N = [\bar{W}(N, p) - 1] N \quad (8.6)$$

$p$  : 一定

と与えられる。よく知られているように、この個体数についての力学系は一般的には、パラメータに依存して収束的、周期的ないしカオス的挙動などの多様な漸近的特徴を示す。

この議論ではシステム (8.6) の個体数  $N$  が一意的な正の平衡点  $\hat{N}(p)$  に素早く収束した後、それに沿っての  $N$  の変化の様子、すなわち進化的変化は

$$N = \hat{N}(p) \quad (8.7)$$

$$\Delta p = \frac{p(1-p)}{2\bar{W}} \frac{\partial \bar{W}}{\partial p}(N, p)$$

によって記述される。

平衡個体数  $\hat{N}(p)$  の遺伝子頻度  $p$  の変化に基づく変化は、純粋な進化的変化と考<sup>え</sup>えられ

$$\Delta_e N = \frac{d\hat{N}(p)}{dp} \Delta p \quad (8.8)$$

で定義される。すると次のような進化規準が得られるのである。

進化規準 I 一段階の生活史では、

$$\Delta_e N \geq 0 \quad (8.9)$$

等号は  $\frac{\partial \bar{W}}{\partial p} = 0$  の点か または 端の点  $p=0, 1$  のみなりたつ。

証明) 方程式 (8.5) より

$$\frac{\partial \bar{W}}{\partial N} \frac{d\hat{N}}{dp} + \frac{\partial \bar{W}}{\partial p} = 0. \quad (8.10)$$

それゆえ (8.7) と (8.8) を用いて

$$\begin{aligned} \Delta_e N &= \frac{d\hat{N}(p)}{dp} \frac{p(1-p)}{2\bar{w}} \frac{\partial \bar{W}}{\partial p} \\ &= \frac{p(1-p)}{2\bar{w}} \left(-\frac{\partial \bar{W}}{\partial N}\right)^{-1} \left(\frac{\partial \bar{W}}{\partial p}\right)^2 \end{aligned} \quad (8.11)$$

$\frac{\partial \bar{W}}{\partial N}$  は (8.1) 式 によって常に負であるから、(8.9) 式が導かれるのである。この進化規準には遺伝子頻度  $p$  が陽には表れてゐず生態学的

量  $N$  の変分で表現されていて、 $\rho$  の進化的変化が平衡個体数をもより大きくすることを提案している。

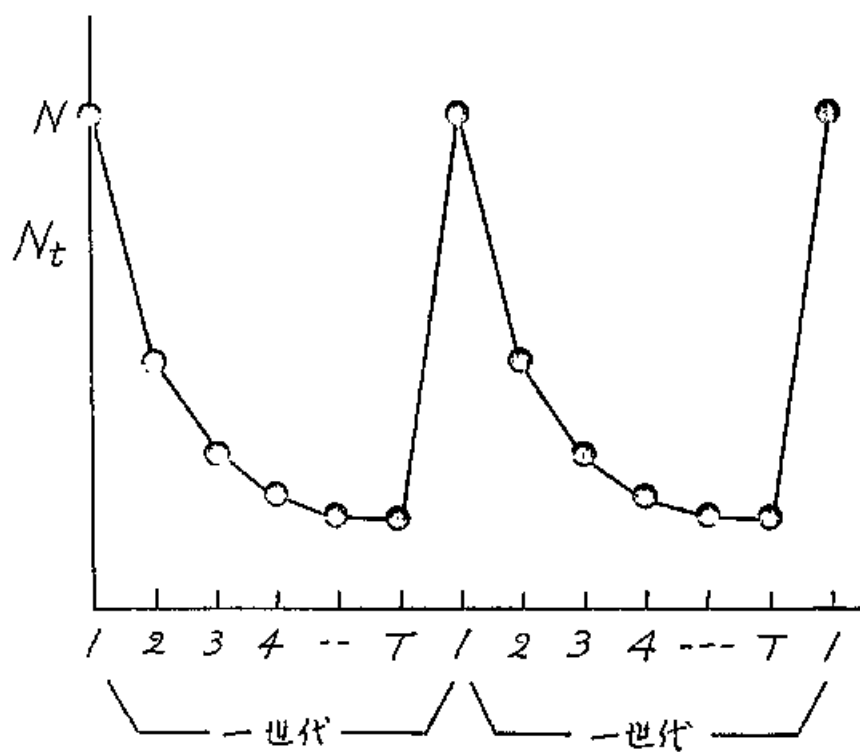
Roughgarden (1976) は「自然淘汰は一種個体群の力学モデルのパラメータをより大きな平均個体数をもたす値に保証する」と述べた。彼はこの命題を密度依存的進化の第一原理と呼んだのである。しかしながら、彼の論文は、中間的平衡点の局所安定条件しか証明してない。ここでは我々は中間にある平衡点のみならず端の点をも扱えるのである。たとえば  $\rho=0$  の安定条件は

$$\frac{d\hat{N}(0)}{d\rho} < 0 \quad (18.12)$$

である。さらに、それはまた  $N$  が  $\rho$  の変化に比して速く収束するとの仮定のもとに力学系の大局的挙動を手えるのである。

生活史パターンの進化を研究するために、上の単純なモデルは不十分であり、多段階の生活史をもつ個体群のモデルを考察せねばな

图 8.4



らないう。

### § 8.3 多段階の生活史の進化

世代の重なりはないうものとし、全体の生活環が図 8.4 に示されるように  $T$  の生育段階に分けられるとする。一番目から  $T-1$  番目までの生育段階では、動物が成長する一方、個体数は死亡によって中々くと減少していき、ついには  $T$  番目の段階で繁殖期に入り次世代を産むのである。

$i$  番目の遺伝子型 ( $AA, Aa$  または  $aa$ ) の  $t$  番目の生育段階での個体数を  $u_t^i$  ( $i=1, 2, 3$ ;  $t=1, 2, \dots, T$ ) とおく。ある世代の最初での接合子の全数を  $N$  とおくと Hardy-Weinberg の比より最初の生育段階での各遺伝子型の数は

$$u_1^i = g_i(p) N \quad (i=1, 2, 3) \quad (8.13)$$

である。ここで  $g_1(p) = p^2$ ,  $g_2(p) = 2p(1-p)$ ,

$g_3(p) = (1-p)^2$ 。各段階での生存率はそのときの全個体数に依存していると仮定していきか

ら

$$u_{t+1}^i = S_t^i(N_t) u_t^i \quad \left( \begin{array}{l} i=1, 2, 3 \\ t=1, 2, \dots, T-1 \end{array} \right) \quad (8.14)$$

ここで  $S_t^i(N)$  は生存率であり、1より小さい。  
 $N_t$  は  $t$  番目の段階での全接合子数であり、

$$N_t = \sum_{i=1}^3 u_t^i \quad (8.15)$$

である。一般の場合、密度依存性は (8.14) の形では完全には表現されず、3つの遺伝子型の比でもまた生存率に影響する。しかし、ここで生存率はすべて3遺伝子型の和のみの関数であり、かつそれは減少関数であることも仮定する。

$$\frac{dS_t^i(N_t)}{dN_t} < 0 \quad (i=1, 2, 3; t=1, 2, \dots, T) \quad (8.16)$$

この条件は、Allee 効果や摂食行動の社会的促進などが影響してこちの通常の場合には合理的である。

生活環の最後の段階は繁殖期である。成体一個体あたりの出産数を  $S_T^i(N_T)$  と書くと通常1より大きい。ランダムな交尾過程によって次世代の初頭における個体数  $N' (= N_{T+1})$



と遺伝子頻度  $p'$  は

$$N' = \sum_{i=1}^n u_{T+1}^i \quad (8.17a)$$

$$p' = (u_{T+1}^1 + \frac{1}{2} u_{T+1}^2) / N' \quad (8.17b)$$

となる。ただし  $u_{T+1}^i = S_T^i(N_T) u_T^i$  としておく。  
ここで  $i$  番目の遺伝子型の適応度関数  $W_i$

が

$$W_i(N_1, \dots, N_T) = \prod_{s=1}^T S_s^i(N_s) \quad (8.18)$$

と表しうること、を以て平均適応度は

$$\bar{W}(N_1, \dots, N_T, p) = \sum_{i=1}^n W_i(N_1, \dots, N_T) g_i(p) \quad (8.19)$$

であることがわかる。  $N_1 = N$  と漸化式

$$N_t = \sum_{s=1}^{t-1} S_s^i(N_s) g_i(p) N \quad (8.20)$$

を用いると、(8.13), (8.14), (8.15) より  $N_t$  は  $N$  と  $p$  の関数として一意的に決められる。さてこれらの関係を用いて  $N$  と  $p$  の一世代間での増分を計算することができると。

$$\begin{aligned} \Delta N &= N' - N \\ &= [\bar{W}(N_1, \dots, N_T, p) - 1] N \end{aligned} \quad (8.21a)$$

$$\begin{aligned} \Delta p &= p' - p \\ &= \frac{p(1-p)}{2\bar{w}} \left( \frac{\partial \bar{w}}{\partial p} \right)_{N_L \rightarrow N_T} \end{aligned} \quad (8.21b)$$

ここで再び時間発展を、定まった  $p$  の値に対して個体数  $N_t$  が平衡値へ急速に収束することを  $p$  の中々くりとした進化的変化の2段階に分ける手続きを用いる。

個体数の速い変化は

$$\Delta N = [\bar{w}(N_L, \dots, N_T, p) - 1] N \quad (8.22)$$

$p$ : 固定

で与えられる。ここで  $N_t$  ( $t=L, \dots, T$ ) は (8.20) 式を繰り返して適用して  $N (= N_L)$  と  $p$  の関数として与えられる。この個体数の力学系が比較的少ない世代数のうちに収束してしまふことを仮定しよう。  $N$  の平衡値を  $\hat{N}(p)$  とし、  $N_L, \dots, N_T$  の平衡個体数は明らかに

$$\bar{w}(\hat{N}_L(p), \dots, \hat{N}_T(p), p) - 1 = 0 \quad (8.23)$$

を満たし、それゆえ

$$\sum_{t=L}^T \frac{\partial \bar{w}}{\partial N_t} \frac{d\hat{N}_t(p)}{dp} + \frac{\partial \bar{w}}{\partial p} = 0 \quad (8.24)$$

が成立する。

次に、ゆっくりとした進化的変化は

$$\begin{aligned} N_t &= \hat{N}_t(p) & (t=1, 2, \dots, T) \\ \Delta p &= \frac{p(1-p)}{2\bar{W}} \frac{\partial \bar{W}}{\partial p} (N_1 \rightarrow N_T, p) \end{aligned} \quad (8.25)$$

で表現され、この進化過程での  $N_t$  の場合は

$$\Delta N_t = \frac{d\hat{N}_t(p)}{dp} \Delta p \quad (8.26)$$

と与えられる。

さて、式(8.18)と(8.19)により

$$\begin{aligned} \frac{\partial \bar{W}}{\partial N_t} &= \sum_{i=1}^3 g_i(p) \frac{dS_t^i(N_t)/dN_t}{S_t^i(N_t)} \prod_{s=1}^T S_s^i(N_s) \\ &= \sum_{i=1}^3 \left[ \frac{d}{dN_t} \log S_t^i(N_t) \right] g_i(p) \prod_{s=1}^T S_s^i(N_s) \\ &= \sum_{i=1}^3 \left[ \frac{d}{dN_t} \log S_t^i(N_t) \right] g_i(p) W_i \end{aligned} \quad (8.27)$$

が得られる。この方程式を状態点  $(\hat{N}_1(p), \dots, \hat{N}_T(p), p)$  で考えたと  $\sum_{i=1}^3 g_i(p) W_i = \bar{W} = 1$  が得られるが、 $\frac{\partial \bar{W}}{\partial N_t}$  は  $\frac{d}{dN_t} \log S_t^i(N_t)$  を各遺伝子形に重み  $g_i(p) W_i$  をつけた平均値であることがわかる。この重みつき平均を  $\langle \cdot \rangle$  で表す

$$\text{と} \quad \frac{\partial \bar{W}}{\partial N_t} = \left\langle \frac{d}{dN_t} \log S_t^i(N_t) \right\rangle = -\tilde{\beta}_t \quad (8.28)$$

となる。(8.16)式より  $\tilde{\beta}_t$  は正の段階  $t$  の密度依存性の尺度である。(8.24)(8.25b), (8.26), (8.28) を組み合わせると

$$\begin{aligned} \sum_{t=1}^T \tilde{\beta}_t \Delta_e N_t &= - \sum_{t=1}^T \frac{\partial \bar{W}}{\partial N_t} \frac{d\hat{N}_t(p)}{dp} \Delta p \\ &= \frac{\partial \bar{W}}{\partial p} \Delta p = \frac{p(1-p)}{2\bar{W}} \left( \frac{\partial \bar{W}}{\partial p} \right)^2 \geq 0 \end{aligned} \quad (8.29)$$

このようにして、結論が得られた。おちおち

## 進化規準 II

$$\sum_{t=1}^T \tilde{\beta}_t \Delta_e N_t \geq 0 \quad (8.30a)$$

$$\text{ただし} \quad \tilde{\beta}_t = - \left\langle \frac{d}{dN_t} \log S_t^i(N_t) \right\rangle \quad (8.30b)$$

(8.30a) の等号は  $\frac{\partial \bar{W}}{\partial p} = 0$  のときか、端点  $p=0$  または  $1$  でのみ成立する。

こゝで例としていくつかの特殊な場合を調べてみる。

例(a) 密度依存的な段階は一つしかなく、他の段階は密度独立的であるとす。

$$\frac{d}{dt_c} S_{t_c}^i(N_{t_c}) < 0 \quad (8.31)$$

$$\frac{d}{dt} S_t^i(N_t) = 0 \quad (t_c \text{以外のすべての } t \text{ について})$$

よって (8.28) 式より

$$\tilde{\beta}_{t_c} > 0, \quad \tilde{\beta}_t = 0 \quad (すべての } t \neq t_c) \quad (8.32)$$

よって進化規準 II は

$$\Delta_c N_{t_c} \geq 0 \quad (8.33)$$

となる。この場合、進化規準は密度依存的な生育段階  $t_c$  での個体数を進化規準 I の  $N$  の替わりを用いたものとなる。この結果は、「密度依存的進化において最大化される生育段階は最も強い密度依存性をもつものである」と

いふ Charlesworth の提言と一致するものである (Charlesworth 1972)。彼はその生育段階を "critical age" と呼んだ。

例 (b) 別の例として、生存率と出産率が

$$S_t^i(N_t) = a_{t,i} e^{-\beta_t N_t} \quad (8.34)$$

の形の密度依存性をもつ場合を考察してみる。

ここで  $\alpha_{t,i}$  と  $\beta_t$  は定数である。この形の密度依存性は Smith (1973) によって提案されているものである。密度依存性を示す特徴的パラメータ  $\beta_t$  は 3 つの遺伝子型すべてに共通であるとされている。この場合、進化規準 II は

$$\text{II は } \sum_{t=1}^T \beta_t \Delta_e N_t \cong 0 \quad (8.35)$$

となる。  $\beta_t$  ( $t=1, 2, \dots, T$ ) は定数であるか

$$\text{S } \Delta_e \left[ \sum_{t=1}^T \beta_t N_t \right] \cong 0 \quad (8.36)$$

と書き換えられる。このように Roughgarden の原理で「 $N$  が進化過程で最大化される」とあるのは「 $\sum_{t=1}^T \beta_t N_t$  が最大化される」と読み換えねばならない。

例 (C) 生存率, 出産率の関数形

$$s_t^i = a_t^i N^{-b_t} \quad (8.37)$$

は応用昆虫学で広く用いられている (Morris 1963)。この場合、進化規準は

$$\Delta_e \left[ \sum_{t=1}^T N_t^{b_t} \right] \cong 0, \quad (8.38)$$

となる。すなわち  $\hat{N}_t(p)$  の値みつき乗積が最大化されるのである。

#### § 5.4 高死亡率と多産、対、高生存率と少産

すなわち第一節で述べた問題にもどることにする。すなわち高い死亡率と高い出産率をもつ生活史パターンと低い死亡率と低い出産率をもつもののどちらが選択されるであろうか、の問題である。1つの単純なモデルとして、成長期と繁殖期の2つの生育段階をもつ生活史を取り扱ってみよう。この場合、進化規準IIは

$$\tilde{\beta}_{\text{egg}} \Delta e N_{\text{egg}} + \tilde{\beta}_{\text{adult}} \Delta e N_{\text{adult}} \geq 0 \quad (5.39)$$

と書ける。  $\tilde{\beta}_{\text{egg}}$  は卵から成体までの時期における生存率の卵個体数への依存性を表し、  $\tilde{\beta}_{\text{adult}}$  は出産率の成体個体数密度への依存性の強さを示す。

この進化規準に従えば、双方の生育段階への平衡個体数も同時に増加させるような遺伝

的变化は常に許されるのである。

図 8.1 に示されている興味深い場合、すなわち、突然変異体の侵入やその頻度増加などの遺伝的变化が、平衡卵個体数は増大させるが成体の平衡個体数は減少させる、ないしその逆である場合を考察してみる。どのような状況でその遺伝的变化が許されるのか？ 個体数が主に生育段階における死亡率によって調節されているという極端な状況を考えれば、すなわち  $\beta_{egg} \gg \beta_{adult}$ 。この場合には

$$\Delta_e N_{egg} > 0 \quad (8.40)$$

が成り立つと仮定すればたとえ  $\Delta_e N_{adult} < 0$  であっても進化規準が満たされるのである。よって自然淘汰は卵個体数がより大きい方のパターン（図 8.1 の実線）を好む。言い換えると、自然淘汰は多産で高死亡率を伴った生活史パターンを創り出すのである。

日本のアユは成長期におけるナワバリ行動で有名である。琵琶湖のアユは日本の他の水域にいるもの比べて特に強い摂餌ナワバリ



をもつ (Kawanabe 1976) が、一方より多くの卵を産む。成長期におよぶナワバリ行動は個体数調節の機構として働くものであろうから、琵琶湖のアユの大きな再生産量は我々の見地と一致するものであろう。

Kuno & Hokyō (1970) は箱に置く寄虫であるウンカ、ヨコバイの2種の個体数動態を比較する研究を行った。いずれの種でも個体数の調節は主に何らかの種内の機構の効果によるものであることが見い出された。ツマグロヨコバイ *Nephotettix cincticeps* にとっての主要な調節機構は相互の干渉による成体の出産率の減少であるのに対し、トビイロウンカ *Nilaparvata lugens* にとっては、それは羽化するメスの長翅形の増加と若虫か成虫の生存率減少の組み合わせであった。ところが一方、トビイロウンカの1メスあたり産卵数はツマグロヨコバイの数倍高いのである。環境の季節的変動のためにいずれの個体群も定常状態に達してはいないけれども、こ

これらの事実、死亡率を調節された種は多産で高死亡率をもつが、産卵数を調節されている種は少産で高い生存率をもつ ようにちよと  
 (1) ことである、我々の規準を支持するものであろう。

Jones (1973) はタラの個体数データを解析して密度依存的調節は後期の底生生活期よりも生活史初期の卵・稚魚 幼魚期に生ずることを示唆した。我々の観点からすれば、これらの魚種の高産卵数はそのような個体数調整の結果かてしれちい。

同様にして、繁殖期が個体数調節の本質的役割を果たしている状況が知られている。たとえば、ある大洋鳥の個体数はたいてい繁殖期の巣場所の数によって決められており (Wynne-Edwards 1962)、繁殖期の成体の数がどんなに大きくとも、子孫の個体数はほぼ一定の水準に調整されるため餌不足による死亡は通常の状況ではおこらない。この場合は、  
 個体数調節が主に繁殖期におこり  $\tilde{\beta}_{adult} \gg \tilde{\beta}_{egg}$

であるため我々の規準は

$$\Delta_c N_{adult} \geq 0 \quad (8.41)$$

となる。そして図 8.1 に示されている問題においてダーウィン流の淘汰は低死亡率と少産の破線のパターンを好むのである。このように我々の進化規準は、海鳥の低死亡率と小クラッチサイズ（一腹卵数）のパターンへの傾向を予言するものであり、これは野外で広くみられる。

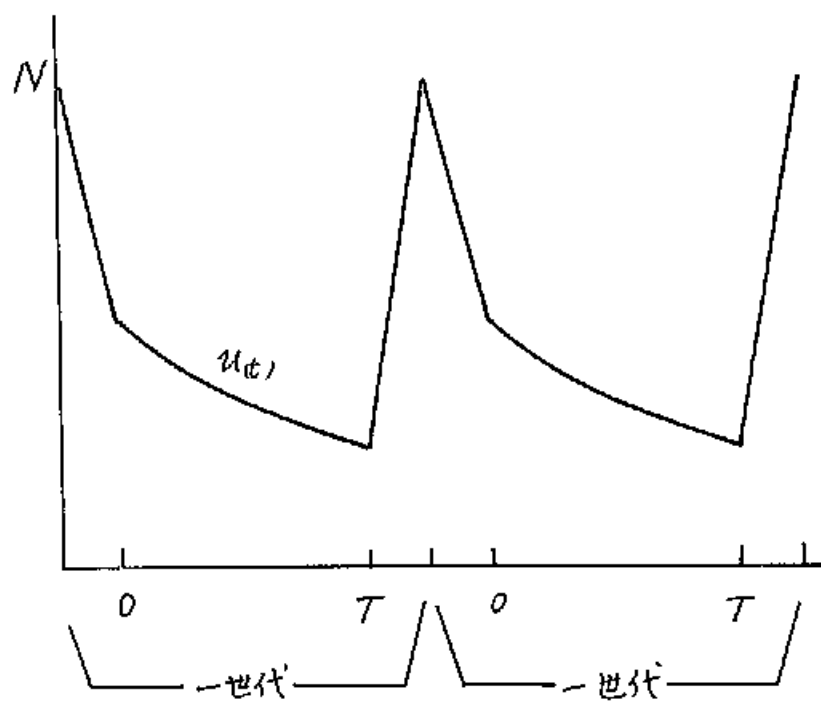
### § 8.5 連続時間の死亡過程をもつ生活史

多数の生育段階よりなる生活史の極限として、連続時間の死亡過程をもつ生活史を考へることが出来る。時間連続の密度依存的死亡過程は、通常は個体数  $u(t)$  の従う微分方程式で記述される。

$$\frac{du}{dt} = -\mu(u, t)u \quad (0 \leq t \leq T) \quad (8.42)$$

ここで、瞬間死亡率  $\mu(u, t)$  は  $u$  の増加関数である。(8.42) 式の最も単純な形は水産生物

## 例 8.5



学でよく用いられる Beverton-Holt モデルであり、 $\mu$  では死亡率  $\mu(u, t)$  が個体数  $u$  の一次関数である (Gulland 1971)。

Christiansen & Fenchel は微分方程式で表現される死亡過程を考慮した遺伝学的モデルを研究した。彼らは死亡率が  $u$  の一次関数である場合に突然変異の集団への侵入可能条件について論じた。同一問題を、前の節で展開した研究方法を用いることで論じ、彼らの結果と比較した。

$i$  番目の遺伝子型の年齢  $t$  のときの数を  $u_i(t)$  と記すことにする。ある世代の最初において接合体の全数を  $N$  とすると、 $i$  番目の遺伝子型をもつ接合体の総数は  $g_i(p)N$  である。さらに、 $i$  番目の型の接合体の生存率を  $P_i$  とすると産卵されたばかりの卵で  $i$  番目の遺伝子型のその数の  $u_i(0)$  は

$$u_i(0) = P_i g_i(p) N \quad (i=1, 2, 3) \quad (8.43)$$

が与えられる。世代の重なりがないモデルを

扱、 $i$  であるか  $5-i$  番目の遺伝子型の個体数変化は

$$\frac{d\alpha_i}{dt} = -\mu_i(u(t), t) \alpha_i \quad (0 \leq t \leq T) \quad (8.44)$$

と与えられる。瞬間死亡率  $\mu_i(u(t), t)$  は  $u(t)$  の増加関数と考えることが合理的である。

ただし  $u(t) = \sum_{i=1}^3 \alpha_i(t)$  の (8.44) 式で与えられた淘汰を用いて次世代の最初における個体数  $N'$  と遺伝子頻度  $p'$  は  $B_i$  を  $i$  番目の遺伝子型の出産率として

$$N' = \sum_{i=1}^3 B_i \alpha_i(T) \quad (8.45)$$

$$p' = [B_1 \alpha_1(T) + \frac{1}{2} B_2 \alpha_2(T)] / N'$$

と与えられる。

ここで再び、 $p$  を与えられた値に固定し、個体数が準定常状態に急速に収束することを仮定しよう。前の節における平衡個体数  $\hat{N}_k(p)$

に対応して、初期条件 (8.43) に基づく

(8.44) の解である  $\alpha_i(t)$  を用いて (8.45) の第

一式によって  $N$  のみが毎世代 (8.43) の  $N$  に

置き換わるといふものを得ることができる。

$p$  のゆっくりとした変化による一世代間の

$\hat{u}(t, p)$  の進化的変化は

$$\delta_e u(t) = \frac{\partial \hat{u}(t, p)}{\partial p} \Delta p \quad 0 \leq t \leq T \quad (8.46)$$

と表現される。これは  $\Delta = N_k$  の対称物である。以前に論じた多段階モデルの極限的例として我々はこの連続時間モデルについての進化規準を導くことができる (付録 8A)。

### 進化規準 III

$$\int_0^T \gamma_t \delta_e u(t) dt \cong 0 \quad (8.47a)$$

ただし  $\gamma_t = \langle \frac{\partial M_i}{\partial u} \rangle$  である。 (8.47b)

以前と同様に、 $\langle \cdot \rangle$  の記号は  $g_i(p) W_i$  を重みとする平均操作を表している。

例 (a) 死亡率  $\mu_i(u(t), t)$  が  $u(t)$  の一次関数である場合

$$\mu_i(u(t), t) = d_i(t) + l(t) u(t) \quad (8.48)$$

を考慮してみる。ここで  $u(t)$  の係数は 3 つの遺伝子型すべてに共通であると仮定した。この

場合, (8.47)式は

$$\int_0^T l(t) \delta_c u(t) dt \geq 0 \quad (8.49)$$

となり

$$\Delta_c \left[ \int_0^T l(t) u(t) dt \right] \geq 0 \quad (8.50)$$

と書き換えられる。いいかえると, 密度依存性の係数  $l(t)$  の重みをつけて個体数を積分した値の増分が, 遺伝子頻度  $p$  のいかなる進化的変化に対しても正なのである。

例 (b) Christiansen & Fenchel (1977) と Poulson (1975) は

$$\mu_i(u(t), t) = d_i + l_i u(t) \quad (8.51)$$

の場合を研究した。係数  $l_i$  は遺伝子型が異なるが年齢  $t$  には依らないのである。この場合, 密度依存性の特徴パラメータ  $\gamma_t$  は

$$\gamma_t = \langle l_i \rangle \quad (8.52)$$

であり  $t$  によらなくある。よって我々の規準 (8.47) は

$$\Delta_c \left[ \int_0^T u(t) dt \right] \geq 0 \quad (8.53)$$

となり, 進化過程では, 個体数の積分量



$U = \int_0^T u_{\text{net}} dt$  が常に増加するのである。

$$d_e U \geq 0 \quad (8.54)$$

より高い  $U$  の値をもつ遺伝的状態は常に好まれ、 $p$  は  $U$  が増加するように進むのである。よって  $p$  は  $\frac{dU}{dp}$  が正であるときのみ増大しうる。

A-型の遺伝子が aa-型ばかりより成るモデル集団 ( $p=0$ ) に侵入したと考えると、A-型の遺伝子は  $dU(0)/dp > 0$  のときのみ増加する事がわかる。付録 8D にあるようにこの条件は

$$(P_2 B_2 e^{-d_2 T})^{1/2} > (P_3 B_3 e^{-d_3 T})^{1/2} \quad (8.55)$$

と書き換えられる。(Christiansen & Fenchel (1977) はこの条件を、平衡値  $p=0$  の近くで  $p$  の値の一世代間変化を直接に計算することから求めたのである。

我々の進化規準 (8.54) は、端の平衡点の安定条件のみならず  $p$  の中間の平衡値にも適

用がきるのである。(8.54)式より

$$\begin{aligned}\frac{dU}{dp}(p^*) &= 0 \\ \frac{d^2U}{dp^2}(p^*) &< 0\end{aligned}\quad (8.56)$$

が、 $p = p^*$  が進化過程において局所安定であるための十分条件であることがわかる。

Christianesen & Fenchel はあるパラメータ値に対しては、個体数  $N$  は進化過程で減少しようとするとしている。このことは、増加せねばならぬ量は世代の初頭の個体数  $N$  ではなくて、個体数の一世代の時間積分量  $V$  であることを考えればまさによく理解できることである。

## § 8.6 考察

生活史パートの進化は通常、「生活史戦略」の観点から研究され、マルサス係数がしばしば究極的評価関数に用いられる。

密度独立的過程にとっては、集団遺伝学が「マルサス係数の最大化」に対する納得のい

く基礎を与えてくれる。マルサス係数は適応度の対数であるから、それは Fisher の基本定理として知られているものに等しい。

Kimura (1958) は各遺伝子型のマルサス係数という概念を導入して、世代の重なるモデルを論じた。Chalkerworth (1970, 1972, 1973, 1974) は一連の論文において Kimura の結果を拡張し、突然変異や新しい遺伝子が集団の外から侵入できるかどうかはその突然変異遺伝子を作る遺伝子型のもつマルサス係数の値によること、そしてその値が大きいほど遺伝子は侵入しやすいことを示した。

しかしながら、生活史パターンの進化的変化を論ずるためには、これらの密度独立的モデルの結果は不十分である。密度独立的モデルとは、人為的に個体数一定とせぬかぎり個体数は究極的には指数関数的増大または減少する。これらのモデルは、十分な資源供給のある空いたニッチェに侵入した直後の個体群においてのみよい近似となり、少なくとも個

体数が環境収容力の近くにあるときには非現実的である。マルサス係数や適応度が野外において個体数密度に大いに依存することは生態学的事実である。

適応度の密度依存性は最初に MacArthur (1962) によって研究された。Anderson (1971) と Roughgarden (1971) はより具体的な定式化へとこの問題を発展させ、遺伝子頻度がそれをもとめて計算した平衡個体数を増すように変化することを示した。Charlesworth (1971, 1972) はまた、「各遺伝子型の平衡個体数」を定義することによって密度依存的モデルで解析し、これらの平衡個体数がその集団への突然変異の侵入可能性を決定することを示した。

この論文では、生活史パターンへの進化を密度依存的モデルに基づいて生活史の多段階の構造を考慮して論じ、生活史パターンへの進化的変化に対する一般的規準を得た。

我々の進化的規準が遺伝子頻度に陽には関係してはならず、生活史の各生育段階における個

体数や生存率、出産率の密度依存性の詳細的パラメータの用語で表されていることは注意すべきである。それゆえ、その生態学的示唆はすぐに理解できるものとなり、個体群の生態学的または行動学的特質についての情報によってのみ振らう。

我々の結果は、世代の重なりがないモデルを解析することを得られたが、数学的複雑さを乗り越えられれば、より一般に世代が重なるときに多少の修正もともなって本質的に同様な結論が得られるであろう。

### § 8.7 付録 8A

時間区間  $[0, T]$  を  $G$  個の長さ  $\Delta t = T/G$  の部分区間に等分割する。途中の時点を  $t_k = (k-2)\Delta t$  ( $k=2, 3, \dots, G+1$ ) と名付けることにする。生活史の最初の段階 ( $k=1$ ) は受精直後の接合子の集団を考えている。一方で  $k=G+2$  は最後で受精期である。時間連続の過程 (8.44) を考慮に入れて、生存率と出産率

を上の離散的モデルの各段階に割りあてること  
 とができる。

$$S_k^1(N_k) = \begin{cases} P_i & k=1 \quad (8A1) \\ \exp[-\mu_i(u(t_k), t_k) \Delta t + o(\Delta t)] & k=2, 3, \dots, G+1 \\ B_i & k=G+2 \end{cases}$$

ここで  $P_i$  と  $B_i$  は  $u$  に独立であるとする。  
 すると 9.3 節で展開した計算によって  $k$  番目  
 の生育段階での  $p$  を固定しての準平衡個体数  
 を

$$\hat{N}_k(p) = \hat{u}(t_k, p) \quad k=2, 3, \dots, G+1 \quad (8A2)$$

と書くことができる。  $p$  のゆっくりした変化に  
 よるこれらの個体数の一世代間での増分は

$$\delta e u(t_k) = \frac{\partial \hat{u}(t_k, p)}{\partial p} \Delta p = \frac{d \hat{N}_k(p)}{dp} \Delta p = \Delta e N_k \quad (k=2, 3, \dots, G+1) \quad (8A3)$$

によって与えられる。進化規準 II にある密度  
 依存性の特性パラメータ  $\tilde{\beta}_k$  については  
 (8.28) 式に定義されたと同様の記号を用い

$$\tilde{\beta}_k = \left\langle -\frac{d}{dN_k} \log S_k^1(N_k) \right\rangle$$

$$\begin{aligned}
&= \left\langle -\frac{d}{du(t_k)} \left[ -\mu_2(u(t_k), t_k) \Delta t + o(\Delta t) \right] \right\rangle \\
&= \left\langle \frac{\partial \mu_2}{\partial u} \right\rangle \Delta t + o(\Delta t) \quad (8A4) \\
&= \gamma_x \Delta t + o(\Delta t) \quad k=2, 3, \dots, G+1 \\
\tilde{\beta}_k &= 0 \quad k=1, G+2
\end{aligned}$$

したがって  $\gamma_x = \left\langle \frac{\partial \mu_2}{\partial u} \right\rangle$  である。 (8A5)

よって進化規準 II は

$$\sum_k \gamma_{t_k} \Delta t \delta_c u(t_k) + o(\Delta t) \geq 0 \quad (8A6)$$

と書き換えられる。これを連続の極限で

$$\int_0^T \gamma_t \delta_c u(t) dt \geq 0 \quad (8A7)$$

が得られるのである。

### § 8.8 付録 8B

$$\frac{du_i}{dt} = -(d_i + l_i u) u_i \quad (8B1)$$

を 0 から T まで積分すると

$$u_i(T) = u_i(0) e^{-d_i T} e^{-l_i \int_0^T u(t) dt} \quad (8B2)$$

$$= u_2(0) e^{-d_2 T} e^{-k_2 U}$$

を得る。これができる。ここで  $U$  は  $u_1$  を積分したものである。

$$W_i(U) = R_i B_i e^{-d_i T} e^{-k_i U} \quad (8B3)$$

とおくと

$$N' = \sum_{i=1}^3 W_i(U) g_i(p) N \quad (8B4)$$

が得られる。  $p$  を固定したときの  $U$  の準平衡値を  $\hat{U}(p)$  と表すと、個体数の力学系の平衡状態では  $N' = N$  であるから

$$1 = \sum_{i=1}^3 W_i(\hat{U}(p)) g_i(p) \quad (8B5)$$

が導ける。(8B5) を  $p$  で微分すると

$$0 = \sum_{i=1}^3 \frac{dW_i}{dU} \frac{d\hat{U}}{dp} g_i(p) + \sum_{i=1}^3 W_i g_i'(p) \quad (8B6)$$

となる。  $g_1(0) = g_2(0) = 0$ ,  $g_3(0) = 1$ ,  $g_1'(0) = 0$   
 $g_2'(0) = 2$  かつ  $g_3'(0) = -2$  により

$$0 = \frac{dW_2}{dU} \frac{d\hat{U}}{dp}(0) + 2 [W_2(\hat{U}(0)) - W_3(\hat{U}(0))] \quad (8B7)$$

が得られる。



よって

$$\frac{dU}{dp}(0) = \frac{z(W_2 - W_1)}{-\frac{dW_3}{dU}} \quad (8B8)$$

$$= \left[ P_2 B_2 e^{-d_2 T} e^{-l_2 \hat{U}(0)} - P_3 B_3 e^{-d_3 T} e^{-l_3 \hat{U}(0)} \right] / \left( -\frac{dW_3}{dU} \right)$$

一方方程式(8B5)において  $p=0$  とおくとと  $W_3(\hat{U}(0)) = 1$  があるから

$$P_3 B_3 e^{-d_3 T} e^{-l_3 \hat{U}(0)} = 1 \quad (8B9)$$

(8B8) と (8B9) 式、および  $dW_3/dU < 0$  より

$$\frac{dU}{dp}(0) > 0 \quad \text{は} \quad (8B10)$$

$$P_2 B_2 e^{-d_2 T} [P_3 B_3 e^{-d_3 T}]^{-l_2/l_3} - 1 > 0$$

のときのみ成立

とわかる。よって A-型の遺伝子の侵入条件

は

$$(P_2 B_2 e^{-d_2 T})^{1/l_2} > (P_3 B_3 e^{-d_3 T})^{1/l_3}$$

である。

$$(8B11)$$

## 第9章 終章

生物の適応現象も最適戦略の形で理解することはそう古いことではない。ふりかえってみれば、70年代のことはアメリカ生態学界における「戦略的観点」の流行は、一つにはR. H. MacArthurの一連の仕事の影響が大きかったと思われる。彼は一貫して群集の生態学をめざし、種の多様度の問題も研究してきたが、種数個体数関係を扱う一方で、資源のスパクトルをめぐってどれだけの種が共存できるかを考え、さらに、島状に点状する生息場所で種は侵入と絶滅をくりかえしているという描像を描いてみせた。そして、島の生態学をとり扱ううちに、空いた生息場所への侵入・定着と急激な増殖に適応した種と、安定した環境で種内・種間の競争に打ち勝つことに適応した種があることより r-K淘汰理論を提出し、これが生活史戦略の発展へとつながった。

た (MacArthur & Wilson 1967)。集団遺伝学と生態学の結びつきを考えた密度依存的選択が、r-K淘汰を基礎づけるものとしてはとめられた (MacArthur 1962)。一方で、島にいる種の niche 幅の拓がり方より最適擬食理論に手をつけたのであった (MacArthur & Pianka 1966)。彼はグラフモデルや数式モデルを自在に用いてその理論を展開していった。適応的理解は古くかすのものがあつたにそわかかわさず、このようにさかんに存るためには生態学的特性を自然淘汰にもとづかせよとする考え方とともに数学的定式化によって仮定や条件を明確にすることがぜひとも必要であつた。

この論文で扱つたものは多少とも生態学的挙動に関連のある適応現象に限られてゐる。欧米では性比の進化の問題が近年さかんにとり上げられてゐるが、有性生殖法の進化、雌雄同体、異型配偶子の進化など遺伝機構自体の進化は今後の課題であらう (Maynard Smith

1978)。将来は生命の起源まで扱えるかもしれない。また6章に触れたように、発生過程について戦略的観点により重要な知見が得られるのではなかろうか。

このように現存の生物のふるまいが適応的に定まっっているとし、適応の尺度を最大化するよう制御しているとする見方を戦略的進化描像とすと呼ぶことにしよう。これに対する批判は数々あろうが、その中で理論的に重要なものは次の2つであると思う。

1つは、進化は本来ゲーム論的なものとする考え方である。進化の究極の単位は遺伝子であるから、種が適応しているように見えるのはその付随的副産物にすぎないとするいわゆる "Selfish gene theory" (Dawkins 1970) によれば、集団全体として存続することや全体として資源の利用を効率よく行なうことなどを適応現象とする考え方は否定され、同種内の個体間の闘争的側面が強調される。この考え方は、これまで協力的関係のみを見

た個体間関係，たとえば母と子の間には、本質的闘争関係を見出すという新しい視角を提供したのであった (Trivers 1974)。数学的には、適応の主体が複数となるときは単なる最適化問題と本質的に異なり、ゲーム理論となるのである。

本論文ではこれに関して第3章の前半と第4章において個体の適応と集団の適応の差異として論じた。私は、集団の存続に有利になっていることや集団としての効率的資源利用の観点から、遺伝子が究極の進化単位であることに本質的に矛盾するわけではないと考えている。たとえば人間の社会で考えてみても、ゲームの究極の競争者は個人であって、チームや社会、国家などの集団を単位として考えるモデルがときに有効に働くのである。血縁淘汰説や互恵的利他主義、進化的平衡理論などによる説明は、基本的に *selfish gene theory* を認めながら協力的最適が実現されるための機構として考え出されたものであった。

適応戦略的説明を採用的かきり、自然淘汰単位についての議論は一度はくぐらねばならぬ最重要問題であろうが、ここでは一応おいておきたい。

もう一つの批判的立場は力学的進化描像とすもいふべきものである。進化の過程は形質をになう遺伝子の増減によるのであるから、遺伝子頻度の時間的変化を記述することが究極の理解であるとし、ゲーム論的存そのも含めて適応戦略としての説明はいわば方便にすぎないとする考え方である。

生物の戦略をいふとき、たいていは進化過程がもたらしたものであると暗黙のうちには仮定されているから、当然、進化機構論としての集団遺伝学に裏打ちされたものでなければならぬと考えられる。しかしながら、実際の使われ方をみると、最適化問題の目的関数は遺伝的適応度との対応が、一見そうみえるほど明確ではない。Stearns (1976) は *Life history tactics* に関する総説論文の中で、

適応度 ( fitness ) とは Something everyone understands

but no one can define precisely である と述べている。

本論文の第8章は戦略的観点から、集団遺伝学に基づいて、進化の結果、生活史がどのように変化していくかを追跡した。個体数と遺伝子頻度の力学系より生態学的諸量に関する進化規準を導いたのである。生態学的形質が遺伝子に支配されていることは確かだがとしても、その遺伝子頻度を測定することは大変に困難である。この論文で導いた進化規準は、平衡個体数や密度依存性といった生態学的量のみで表現され、遺伝子頻度は陽にあらわれぬ形になっている。

生物システムのふるまいを適応的挙動として理解することは人間にとって当然で本質的な認識パターンであろう。それは進化論よりそとく基本的なものであるに違いない。将来、遺伝子頻度の力学系による詳細な基礎づけが完成したにせよ、戦略的進化描像は不要になるものではないと思う。たとえ進化機構論と

は直結しなくとも、「適応的」と考えられる現象一つ一つについて、どのような意味での適応なのかを明確にしていく努力が、結局は進化過程の理解に大きく貢献するであろうと、私は信じている。



## 引用文献

## 第2章

- Charnov, E. L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.* 9 129-136.
- Dwass, M. (1970) "Probability and statistics: an undergraduate course" W.A.Benjamin, Inc. : New York.
- Feller, W. (1966) "An introduction to probability theory and its applications vol II" John Wiley & Sons.
- Green, R.F. (1979) Bayesian birds: a simple example of Oaten's stochastic model of optimal foraging. Technical Report No. 50 Depart. Statistics Univ. California, Riverside.
- Hassel, M.P. & Southwood, T.R.E. (1978) Foraging strategies of insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9 75-98.
- Kendall, M.G. & Stuart, A. (1961) "The advanced theory of statistics vol. 2" Griffin.
- Krebs, J.R., Ryan, J.C. & Charnov, E.L. (1974) Hunting by expectation or optimal foraging? : A study of patch use by chickadees. *Anim. Behav.* 22 953-964.
- Krebs, J.R., Kacelnik, A. & Taylor, P. (1978) Test of optimal sampling by foraging great tits. *Nature* 275 27-31.
- Pielou, E.C. (1969) "An introduction to mathematical ecology" New York, London, Sydney, Toronto: Wiley-Interscience.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R. & Charnov, E.L. (1977) Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *Quart. Rev Biol.* 52 137-154.

- Oaten, Allan. (1977) Optimal foraging in patches: a case for stochasticity. *Theor. Pop. Biol.* 12 263-285.
- Waage, J.K. (1977) Behavioural aspects of foraging in the parasitoid, *Nemeritis canescens* (Grav.) PhD thesis Univ, London (cited in Hassel & Southwood 1978)

### 第 3 章

- Clark, C.W. (1976) "Mathematical bioeconomics: the optimal management of renewable resource" A Wiley-Interscience Publication: New York
- Mirmirani, M. & Oster, G. (1978) Competition, kin selection and evolutionary stable strategies. *Theor. Pop. Biol.* 13 304-339.
- Maynard Smith, J. (1978) Optimization theory in evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9 31-56.
- Maynard Smith, J. & Parker, G.A. (1976) The logic of asymmetric contests. *Anim. Behav.* 24 156-175.
- Oster, G.F. & Wilson, E.O. (1978) "Caste and ecology in the social insects" Princeton Univ. Press: Princeton, New Jersey.
- Stone, L.D. (1975) "Theory of optimal search", *Mathematics in science and engineering* vol.18 Academic Press : New York.
- Trivers, R.L. (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.* 46 35-57.
- Trivers, R.L. (1974) Parent-offspring conflict. *Amer Zool.* 14 249-264.

### 第 4 章

- Fretwell, S.D. (1972) "Populations in a seasonal environment". Princeton

New York: Princeton Univ. Press.

- 大久保 明 (1975) "生態学と拡散" 築地書館  
 森下 正明 (1952) 棲息場所選択と環境の評価  
 アリシゴクの棲息密度についての実験的研究(Ⅰ)  
 生理生態 5 1-16

Motisita, M. (1971). Measuring of habitat value by the "environmental density" method. In "Statistical ecology I. spatial pattern and statistical distributions" (ed. Patil, G.P. et al.) 379-401

## 第5章

- Cody, M.L. (1966) A general theory of clutch size. *Evolution* 20  
 174-184.
- Feller, W. (1966) "An introduction to probability theory and its applications" vol.2. John Wiley & Sons.
- 吳 滌盡 吉田幸恵 (1979) ヒラタアブ類の蛹寄生蜂  
*Pachyneuron albutius* の寄主利用(Ⅰ) 寄主の大き  
 さと産卵. 日本昆虫学会第39回大会 第23回日本応用動物  
 昆虫学会大会合同大会(福岡) 講演要旨
- 伊藤 嘉昭 (1959) "比較生態学"(第2版 1978)  
 岩波書店
- 岸 由二 (1978) 卵の大きさは いかにか決まるか。

## 生物科学 30 48-56

Lack, D. (1954) The evolution of reproductive rates. In "Evolution as a process" (Huxley, J. Hardy, A.C. & Ford, E.B. eds.) 143-156.

Maynard Smith, J. (1977) Parental investment: a prospective analysis. Anim. Behav. 25 1-9.

西野 麻知子 (1979) 陸水産ノエビニみされる卵サイズとクラッチサイズの地理的変異。日本生態学会第26回大会(横浜)講演要旨集。

Rose, M. (1960) A feedback mechanism of growth control in tadpoles. Ecology 41 188-199.

Safriel, U.N. (1975) On the significance of clutch size in nidifugous birds. Ecology 56 703-708.

Smith, C. & Fretwell, S.D. (1974) The optimal balance between size and number of offsprings. Am. Nat. 108 499-506.

## 第6章

Clark, C.W. (1976) "Mathematical bioeconomics: the optimal management of renewable resources". New York: Wiley-Interscience 352pp

Cody, M.L. (1966) A general theory of clutch size. Evolution 20 174-184.

Cohen, D. (1971) Maximizing final yield when growth is limited by time or by resources. J. theor. Biol. 33 299-307

Cohen, D. (1976) The optimal timing of reproduction. Am. Nat. 110 801-807.

Huxley, J.S. (1932). "Problems of relative growth." Mathuen & Co. London.

- Kelley, H.J., Kopp, R.E. & Moyer, H.G. (1967) Singular extremals. In "Topics in optimization" (Leitmann, N.ed.) 63-101. Academic Press : New York and London.
- Macevicz, S. & Oster, G.F. (1976) Modeling social insect populations II : optimal reproductive strategies in animal eusocial insect colonies. Behavioral Ecology and Sociobiology 1 265-282.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) "The theory of island biogeography" Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press
- Martin, W.R. (1949) The mechanics of environmental control of body form in fishes. Univ. Toronto studies, Biol. Ser. 58 5-72.
- Mirmirani, M. & Oster, G. (1978) Competition, kin selection, and evolutionary stable strategies. Theor. Pop. Biol. 13 304-309.
- Paltridge, G.W. & Denholm, J.V. (1974) Plant yield and the switch from vegetative to reproductive growth. J. theor. Biol. 44 23-34.
- Rosen, R. (1967) "Optimality principles in biology" London Butterworths.
- Scammon, R.E. (1930) "The measurement of the body in childhood"  
 [ 山岸 宏 「成長の生物学」 講談社 1977 による ]
- Yokoi, Y. (1976). Growth and reproduction in higher plants I & II Bot. Mag. Tokyo 89 1-14, 15-31.
- Zeide, B. (1978). Reproductive behavior of plants in time. Am. Nat. 112 636-639

## 第 7 章

- Backiel, T. & Le Cren, E.D. (1967) Some density relationships for fish population parameters. In "Biological basis of freshwater fish production" (Gerking, S.D. ed.) 261-283 Oxford: Blackwell

- Bergerud, A.T. (1971) The population dynamics of Newfoundland caribou. *Wildlife Monographs* 25 1-57
- Caughley, G. (1966) Mortality patterns in mammals. *Ecology* 47 906-918.
- Comfort, A. (1964) "Aging: The biology of senescence". London: Routledge & Kegan Paul.
- Hamilton, W.D. (1966) The moulding of senescence. *J. theor. Biol.* 12 12-45.
- Le Cren, E.D. (1965). Some factors regulating the size of populations of freshwater fish. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.* 13 88-105.
- Le Cren, E.D. (1973) Some examples of the mechanisms that control the population dynamics of Salmonid fish. In "The mathematical theory of the dynamics of biological populations" (Bartlett, M.S., Horns, R.W. eds.) Chap.7 London, New York: Academic Press
- Mann, K.H. (1957) A study of a population of the leech, *Glossiphonia complanata* (L.) *J. Anim. Ecol.* 26 99-111.
- Orians, G.H. & Janzen, D.H. (1974) Why are embryos so tasty? *Am. Nat.* 108 581-592.
- Pontryagin, L.S., Boltyanskii, V., Gamkrelidze, R. & Mischenko, E. (1962) "The mathematical theory of optimal processes" New York: Interscience Publ.
- 立川 賢一 (1974). 水産資源解析における実験的研究の立場. *海洋科学* 6 34-39
- Wilson, T.A. (1965). Natural mortality and reproduction for a food supply at minimum metabolism. *Am. Nat.* 99 373-376.

## 第8章

- Anderson, W.W. (1971) Genetic equilibrium and population growth under density-regulated selection. *Am. Nat.* 105 489-498.
- 東 幹夫 (1973) びわ湖における陸封型アユの変異性に関する研究Ⅲ 各集団における成熟過程 産卵習性および形態的特徴について。 *日生態会誌* 23 147-159
- Charlesworth, B. (1970) Selection in populations with overlapping generations. I. The use of Malthusian parameters in population genetics. *Theor. Pop. Biol.* 1 352-370.
- (1972) —————. III Conditions for genetic equilibrium. *Theor. Pop. Biol.* 3 377-395.
- (1973). —————. V Natural selection and life histories. *Am. Nat.* 107 303-311.
- (1974) —————. VI Rates of change of gene frequency and population growth rate. *Theor. Pop. Biol.* 6 108-133.
- (1971) Selection in density-regulated populations. *Ecology* 52 469-474.
- Christiansen, F.B. & Fenchel, T.M. (1977) "Theories of populations in biological communities" Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag
- Cole, L.C. (1954) The population consequence of life history phenomena. *Q. Rev. Biol.* 29 103-137.
- Fenchel, T.M. & Christiansen, F.B. Selection and interspecific competition. In "Measuring selection in natural population" (ed. F.B. Christiansen & T.M. Fenchel) 477-498 Berlin, Heidelberg-New York Springer-Verlag.

- Fisher, R.A. (1958) "The genetical theory of natural selection"  
2nd revised edition New York: Dover Publ.
- Ginzburg, L.R. (1977) The equilibrium and stability for  $n$  alleles  
under the density-dependent selection. *J. theor. Biol.* 68 545-550.
- Gulland, J.A. (1971) Ecological aspects of fishery research. *Adv.  
Ecol. Res.* 7 115-176.
- Jones, R. (1973) Density dependent regulation of the numbers of cod  
and haddock. In "Fish stocks and recruitment" *Rapports et  
Procès-Verbaux des Réunions*. Vol. 164 et B.B.Parrish. 156-173
- 川那部浩哉 (1976) びわ湖アユのなわばりについで  
氷期遺存習性説による一考察, *生理生態* 17 395-  
399
- Kimura, M. (1958) On the change of population mean fitness by natural  
selection. *Heredity* 12 145-167.
- Kimura, M. & Ohta, T. (1971) "Theoretical aspects of population genetics"  
Princeton Univ. Press: Princeton, New Jersey
- Kuno, E. & Hokyō, N. (1970) Comparative analysis of the population  
dynamics of rice leafhoppers, *Nephotettix cincticeps* Uhler and  
*Nilaparvata lugens* Stal, with special reference to natural  
regulation of their numbers. *Res Popul. Ecol.* 12 154-184
- MacArthur, R.H. (1962) Some generalized theorems of natural selection.  
*Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 48 1893-1897
- Michod, R.E. (1979) Evolution of life histories in response to age-  
specific mortality factors. *Am. Nat.* 113 531-550.
- Morris, R.F. ed. (1963) The dynamics of epidemic spruce budworm popul-  
ations. *Mém. ent. Soc. Canada.* 31 1-332.
- Poulsen, E.T. (1975) "A mathematical model for population regulation I."



- Preprint series 1974/1975 No.19 Matematisk Institut, Aarhus  
Universitet (from Christiansen & Fenchel 1977)
- Roughgarden, J. (1971) Density dependent natural selection. *Ecology* 52  
453-468.
- Roughgarden, J. (1976) Resource partitioning among competing species  
- a coevolutionary approach. *Theor. Popul. Biol.* 9 388-424.
- Roughgarden, J. (1977) Coevolution in ecological systems: results  
from "loop analysis" for purely density- dependent coevolution.  
In "Measuring selection in natural populations" (ed. F.B.Christiansen  
& T.M.Fenchel) 499-517 Springer
- Smith, R.H. (1973) The analysis of intra-generation change in animal  
populations *J.Anim.Ecol.* 42 611-622.
- Stearns, S.C. (1976) Life history tactics: a review of the ideas  
*Q. Rev. Biol.* 51 3-47
- Wynne-Edwards, V.C. (1962) "Animal dispersion in relation to social  
behavior" Oliver and Boyd, Edinburgh

## 第 9 章

- Dawkins, R. (1976). "The selfish gene" Oxford Press.
- MacArthur, R.H. (1962) Some generalized theorems of natural selection.  
*Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 48 1893-1897.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966) On the optimal use of a patchy  
environment. *Amer. Natur.* 100 603-609.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) "The theory of island biogeography"  
Princeton Univ. Press.
- Maynard Smith, J. (1978) "Evolution of sex" Cambridge: Cambridge Univ.  
Press

Stearns, S.C. (1976) Life history tactics: a review of the ideas

Q. Rev. Biol. 51 3-471.

Trivers, R.L. (1974) Parent offspring conflict. Amer Zool. 14<sup>1</sup> 249-

264.