

進化のダイナミクス

生物が世代を経るにつれて次第に変化し、元の種との差異を増大して多様な種を生じてゆくことを**進化** Evolution という。[広辞苑第五版図版付き]

- 形質が遺伝的に子孫へ継承される(子は親と似ている)
- 集団は様々な形質をもつ個体から成る(遺伝的変異)
- **自然選択**により、より多くの子孫を後世に残す形質が進化

薬物抵抗性の進化

托卵を見破る宿主の行動の進化

クジャク♂の羽の進化

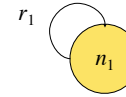
生物多様性の進化

...

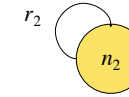
全ての生物は進化のたまもの

モデル

閉鎖系において無性的に指数増加する2つの生物集団を考える。



r_1 : 集団1の増加率



r_2 : 集団2の増加率 ($r_2 > r_1$)

$$n_1(t+1) = r_1 n_1(t)$$

$$n_2(t+1) = r_2 n_2(t)$$

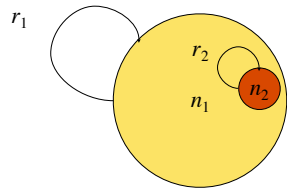
$$n_1(t) = n_1(0)r_1^t$$

$$n_2(t) = n_2(0)r_2^t$$

$$\text{集団2の占める割合} \quad \frac{n_2(t)}{n_1(t) + n_2(t)} = \frac{n_2(0)r_2^t}{n_1(0)r_1^t + n_2(0)r_2^t} \rightarrow 1$$

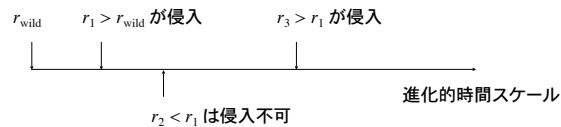
十分時間が経過すると、増加率が高い集団2が多数派を占めるに至る

突然変異集団の侵入条件



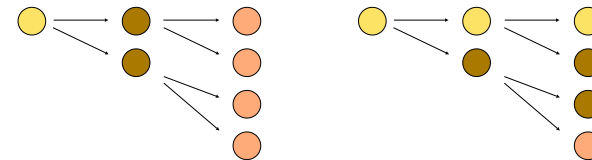
増加率 r_1 の集団中に、より高い増加率 $r_2 > r_1$ をもつ小集団が現れた時、やがては増加率 r_2 の集団が全体を占めるに至る。

既存の集団に**侵入可能**、かつ、最終的に集団を占めるに至る。 r の進化。



繁殖形態の進化

2個体子供を産んで死ぬ生物と、死なずに1個体子供を産み続ける生物



数の増え方は同じ。時刻 t には 2^t 個体に指数増加。

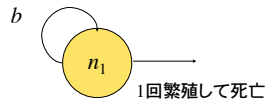
生物には、1回繁殖をして死んでしまうものと、複数年生きて複数回繁殖をするものが存在する。なぜこうした繁殖形態が存在するのか？

Cole のパラドックス

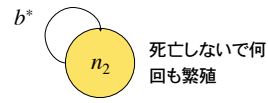
1 回繁殖と多回繁殖の進化に関する考察

1 回だけ繁殖して死亡する生物種 1 と、不死で何回も繁殖する生物種 2 との比較

種 1 の子供の数は b 、種 2 の子供の数を b^* とする



$$n_1(t+1) = bn_1(t)$$



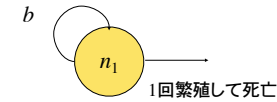
$$n_2(t+1) = (b^* + 1)n_2(t)$$

多回繁殖をする種 2 は、 $b^* + 1 > b$ の時、1 回繁殖の種 1 に対して優位

100 個の種を残して枯れる一年性植物と、99 個の種を残して毎年死なずに繁殖する多年性植物とは増加率は等しい。
なぜ世の中に多年草が多く存在するのか? Cole のパラドックス

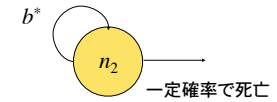
1 回繁殖 vs 多回繁殖

不死身の生物は存在しない。多回繁殖の個体もやがては死ぬ。



$$n_1(t+1) = P_0bn_1(t)$$

P_0 : 産まれたての子供の生存率



$$n_2(t+1) = (P_0b^* + P_1)n_2(t)$$

P_1 : 多回繁殖する個体の生存率

多回繁殖をする種 2 は、 $P_0b^* + P_1 > P_0b$ の時、1 回繁殖の種 1 に対して優位

$$P_1/P_0 > b - b^*$$

一般に $P_1 > P_0$ なので、 P_0 が極めて小さければ多回繁殖がより有利になる。

密度依存効果

Bulmer 1994

指数増加は永遠には続かない。密度効果が働いて成長は止まる。

$$n_1(t+1) = P_0bn_1(t) \quad n_2(t+1) = (P_0b^* + P_1)n_2(t)$$

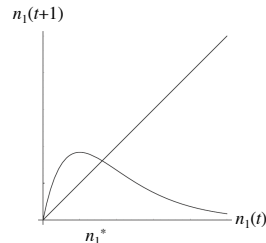
産まれたての子供の生存率 P_0 が、子供の総数に密度依存する場合を考える

$$P_0 = p_0 \exp[-\alpha\{bn_1(t) + b^*n_2(t)\}]$$

1 回繁殖種 n_1 のみ存在する状態

$$n_1(t+1) = p_0 \exp[-\alpha bn_1(t)]bn_1(t)$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} n_1(t) = n_1^* \quad p_0 \exp[-\alpha bn_1^*]b = 1$$



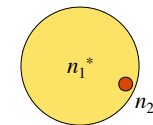
多回繁殖種の侵入条件

1 回繁殖種が平衡状態 n_1^* にある状態へ、極く少数の n_2 が侵入した状況を考える

$$n_2(t+1) = (P_0b^* + P_1)n_2(t) \quad P_0 = p_0 \exp[-\alpha\{bn_1(t) + b^*n_2(t)\}]$$

$$n_1 = n_1^* \quad n_2 \ll 1 \quad \text{の時} \quad P_0 \approx p_0 \exp[-\alpha bn_1^*] = 1/b$$

$$n_2(t+1) = (b^*/b + P_1)n_2(t)$$



$b^*/b + P_1 > 1$ の時、少数の多回繁殖種は 1 回繁殖種の集団中に侵入可能

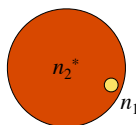
1 回繁殖種の侵入条件

多回繁殖種のみが存在する場合、密度は n_2^* へ収束

$$n_2(t+1) = (p_0 \exp[-\alpha b^* n_2(t)] b^* + P_1) n_2(t)$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} n_2(t) = n_2^* \quad p_0 \exp[-\alpha b^* n_2^*] b^* + P_1 = 1$$

ここへ少数の1回繁殖種 n_1 が侵入した状況を考える



$$n_1(t+1) = P_0 b n_1(t) \quad P_0 = p_0 \exp[-\alpha \{b n_1(t) + b^* n_2(t)\}]$$

$$n_1 \ll 1 \quad n_2 = n_2^* \text{ の時} \quad P_0 \approx p_0 \exp[-\alpha b^* n_2^*] = (1 - P_1) / b^*$$

$$n_1(t+1) = (1 - P_1) b / b^* n_1(t)$$

$(1 - P_1) b / b^* > 1$ の時、少数の1回繁殖種は多回繁殖種の集団中に侵入可能

共存は可能か？

$b^*/b > 1 - P_1$ の時、少数の多回繁殖種は1回繁殖種の集団中に侵入可能

$1 - P_1 > b^*/b$ の時、少数の1回繁殖種は多回繁殖種の集団中に侵入可能

多回繁殖種が侵入可能の時、1回繁殖種は侵入不可能

1回繁殖種が侵入可能の時、多回繁殖種は侵入不可能

$b^*/b > 1 - P_1$ の時、多回繁殖種しか存在できない。

$b^*/b < 1 - P_1$ の時、1回繁殖種しか存在できない。

——— 共存不可

2 種の共存条件

成体の生存率 P_1 も密度依存する場合

$$n_1(t+1) = P_0 b n_1(t) \quad P_0 = p_0 \exp[-\alpha \{b n_1(t) + b^* n_2(t)\}]$$

$$n_2(t+1) = (P_0 b^* + P_1) n_2(t) \quad P_1 = p_1 \exp[-\beta \{n_1(t) + n_2(t)\}]$$

パラメータ値 $p_0, p_1, \alpha, \beta, b, b^*$ に依存して、

- 1) 少数の1回繁殖種が多回繁殖種集団へ侵入可能
- 2) 少数の多回繁殖種が1回繁殖種集団へ侵入可能

2つの条件が同時に成立(互いに相手に侵入可能)

この時、2種は共存する。

低密度集団が侵入可能 ——— 少数派が有利になる時、共存が可能になる。

これを**頻度依存効果**と呼ぶ。

数値計算

$$n_1(t+1) = P_0 b n_1(t) \quad P_0 = p_0 \exp[-\alpha \{b n_1(t) + b^* n_2(t)\}]$$

$$n_2(t+1) = (P_0 b^* + P_1) n_2(t) \quad P_1 = p_1 \exp[-\beta \{n_1(t) + n_2(t)\}]$$

$$p_0 = 0.02, p_1 = 0.5, \alpha = 0.01, \beta = 1, b = 100$$

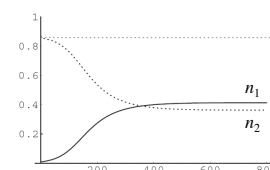
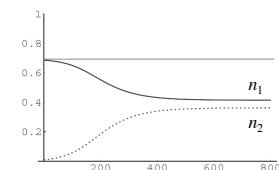
$b^* > 75$ の時、多回繁殖種が1回繁殖種集団へ侵入可能

$b^* > 79$ の時、1回繁殖種は多回繁殖種集団へ侵入不可能

$75 < b^* < 79$ の時、互いに相手集団に侵入可能

$b^* = 77$

実線: 1回繁殖種
点線: 多回繁殖種



一般に、頻度依存関係は共存を易くする。

ロベリアの繁殖形態

Young 1990

Lobelia telekii 1回開花して枯死。乾燥した地に分布。

Lobelia keniensis 約 10 年ごとに複数回開花。
湿潤な地に分布

L. telekii は *L. keniensis* の約 4~5 倍の開花量(乾燥重量)



Image from <http://www.lakedistrictwalks.com/kilimanjaro/gilobelia256.html>

1 回繁殖種が多回繁殖よりも有利になる条件 ($P_1 = P^T$) $\frac{b}{b^*} > \frac{1}{1 - P^T}$

<i>L. keniensis</i> パラメータ	場所 A	場所 B	場所 C	
年生存率 P	0.988	0.984	0.972	場所 A は湿潤
開花間隔(年) T	8	14	16	場所 C は乾燥地
$1/(1 - P^T)$	10.9	4.9	2.7	場所 B は両者の中間

厳しい環境下では 1 回繁殖という繁殖形態が有利

繁殖開始の時期

生物は一般に、ある程度成長して初めて繁殖を開始する。
体サイズが小さくても繁殖しても子孫の数は少ない。体サイズが大きくなるまで繁殖を遅らせると、途中で死んでしまつて繁殖できないかもしれない

繁殖を開始する最適な時期はいつか?

生物は、生涯に産む子孫の数(生涯繁殖成功度)を最大化するように進化してきていると考えられる

生涯繁殖成功度 $R = \sum_{x=t}^{\infty} l_x m_x$ l_x : x 歳までの生存率
Lifetime Reproductive Success m_x : x 歳で産む子供の数
 t : 繁殖開始年齢

密度依存による定常状態では、集団増加率の最大化 = LRS の最大化

魚の成長と繁殖開始年齢

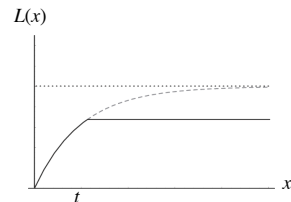
Roff(1984, 1992)

x 歳の体サイズ $L(x)$ は次式に従って変化

$$L(x) = L_{\infty}(1 - e^{-kx}) \quad x \leq t$$

$$L(x) = L_{\infty}(1 - e^{-kt}) \quad x > t$$

t は繁殖開始年齢



LRS を最大化する t^* はいつか?

子供(卵)の数は体重(体サイズの 3 乗)に比例するので

$$m_x = cL(x)^3$$

x 歳までの生存率を

$$l_x = p \exp[-Mx]$$

とすると、生涯繁殖成功度は

$$R = c \sum_{x=t}^{\infty} e^{-Mx} (1 - e^{-kt})^3 = \frac{c(1 - e^{-kt})^3 e^{-Mt}}{1 - e^{-M}}$$

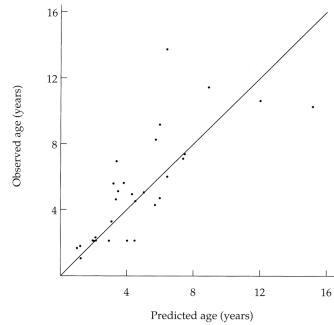
R を最大化する t は

$$\frac{dR}{dt} = 0 \rightarrow t = \frac{1}{k} \log \left(\frac{3k}{M} + 1 \right)$$

比較

最適繁殖開始年齢は、成長率 k と死亡率 M で決まる

$$t = \frac{1}{k} \log \left(\frac{3k}{M} + 1 \right)$$



30 種の魚の繁殖開始年齢・予測値と実測値

Bulmer 1994

蜂のコロニー形成

Bulmer 1994

蜂の多くの種では、1)女王バチが巣を開始、2)働きバチ♀が増えて巣が成長、3)ある程度コロニーが成長した後に繁殖を行う♂蜂が出現

コロニーの繁殖(♂蜂の生産)を開始する最適な時期はいつか?

$W(t)$: 働きバチの生体量 biomass $Q(t)$: 女王バチの生体量

$$\frac{dW}{dt} = Ru(t)W - \mu W \quad u(t) = 1 \text{ なら全努力を働きバチ生産に費やす。}$$

$$\frac{dQ}{dt} = R(1 - u(t))W - \nu Q \quad u(t) = 0 \text{ なら全努力を繁殖個体生産に費やす。}$$

$$u(t): \text{働きバチの生産に割り当てる努力量 } 0 \leq u(t) \leq 1 \quad W(0) = 1, Q(0) = 0$$

季節の終わり $t = T$ において次世代の女王バチ生体量 $Q(T)$ を最大にしたい。

$u(t)$ はどのような関数になるのか? **最適スケジューリング**

解析

時刻 t^* で働きバチと女王バチ生産が切り替わるとすると

$$n(t) = 1 \quad t < t^*$$

$$n(t) = 0 \quad t \geq t^*$$

中途半端な投資はしない **Bang-bang 解**

$t < t^*$ では、働きバチの生体量は

$$\frac{dW}{dt} = (R - \mu)W \rightarrow W(t) = \exp[(R - \mu)t]$$

$t^* < t$ では

$$\frac{dW}{dt} = -\mu W \rightarrow W(t) = Re^{Rt^*} e^{-\mu t}$$

$$\frac{dQ}{dt} = Re^{Rt^*} e^{-\mu t} - \nu Q \quad \rightarrow \quad Q(t) = Re^{Rt^*} \left[e^{-\nu(t-t^*)} - e^{-\mu t} \right] / (\mu - \nu)$$

解析 2

季節の終わりの女王バチ生体量 $Q(T) = Re^{Rt^*} \left[e^{-\nu(T-t^*)} - e^{-\mu T} \right] / (\mu - \nu)$

$$\frac{dQ(T)}{dt^*} = 0 \rightarrow t^* = T - \frac{1}{\mu - \nu} \log \left[\frac{R}{R - \mu + \nu} \right]$$

Alexander 1982 のデータ

4ヶ月(約120日)で働きバチが 10 匹から250匹に指数増加

$$250/10 = \exp[(R - \mu) 120] \quad \rightarrow \quad R - \mu = 0.027$$

働きバチは30日で半分に減る

$$1/2 = \exp[-30 \mu] \quad \rightarrow \quad \mu = 0.023, R = 0.05$$

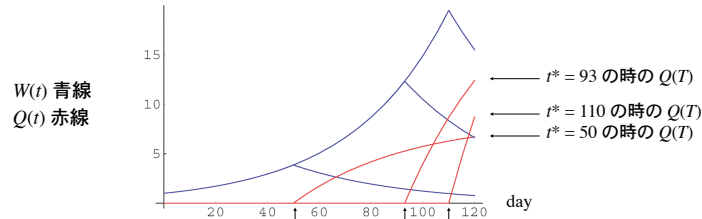
女王バチの死亡率を無視 ($\nu = 0$) すると

$$\frac{1}{\mu - \nu} \log \left[\frac{R}{R - \mu + \nu} \right] \sim 27 \text{ days} \quad \text{季節の終わりの 27 日前から女王バチを生産すべき}$$

数値計算例

時刻 $t = t^*$ で、働きバチ生産から女王バチ生産へ bang-bang で切り替える場合

$T = 120, \mu = 0.023, R = 0.05, \nu = 0$ 最適切り替え時期 $t^* = T - 27$



切り替え時期が早すぎると、働きバチの数が少ないので女王バチを多く育てられない。

切り替え時期が遅すぎても、季節が終わってしまって女王バチの数は少なく終わる。

繁殖開始の最適時期

季節の終わり T が固定されている場合、最適解 $u(t)$ は Bang-bang 解となる。

ポントリヤギン Pontryagin の最大原理

季節の終わり T が確率的に変動する場合、

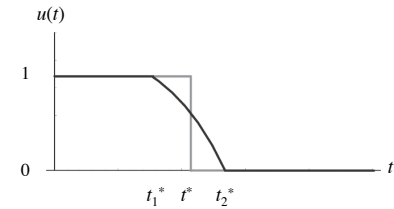
$t < t_1^*$ までは $u(t) = 1$

$t_1^* < t < t_2^*$ までは $0 < u(t) < 1$ の範囲で連続的に $u(t)$ を変化

$t_2^* < t$ では $u(t) = 0$

Bet-hedging 解

不確実性を見込んで働きバチ・女王バチの両方を生産する期間がある。



資源配分問題

植物は光合成で得たエネルギーを、1) 支持器官の成長と、2) 繁殖(開花)のどちらにどのように割り振るべきか? 目的は、最終的な子孫の数の最大化

手持ちのエネルギーを全て子孫に費やして自分は死ぬ(1回繁殖)のか、それとも、自分自身にも投資して複数回繁殖するのか(多回繁殖)?

目的は、最終的な子孫の数の最大化

経済活動において資本を、1) 工場(設備)及び、2) 商品生産のどちらにどのように投資するのか良いのか? 目的は、最終的な利益の最大化

生物の進化は、こうした最適問題に帰着される

より多くの子孫を残す形質を持つ個体は最終的に集団の多数を占めるに至る。そうでない個体は集団から取り除かれる

生物の進化=増加率もしくは生涯繁殖成功度の最適化問題

モデル解析による進化の議論が可能