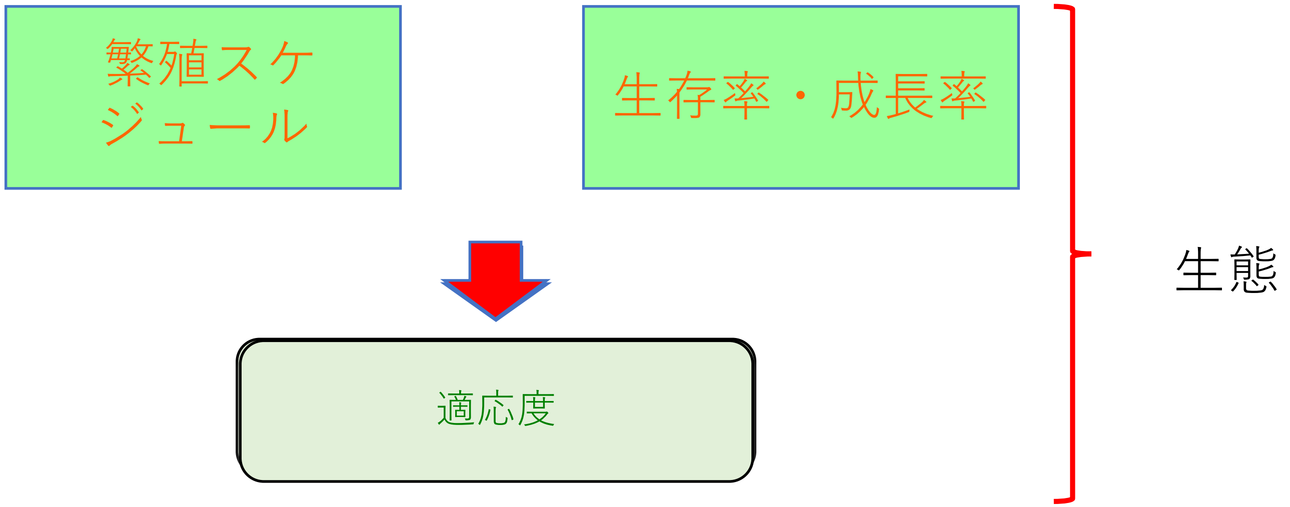
密度依存的個体群行列モデル
Extra 2

高田　壮則（北海道大学）

（６）動態から進化へ

- Silvertown(1987)　　集団動態と進化について言及

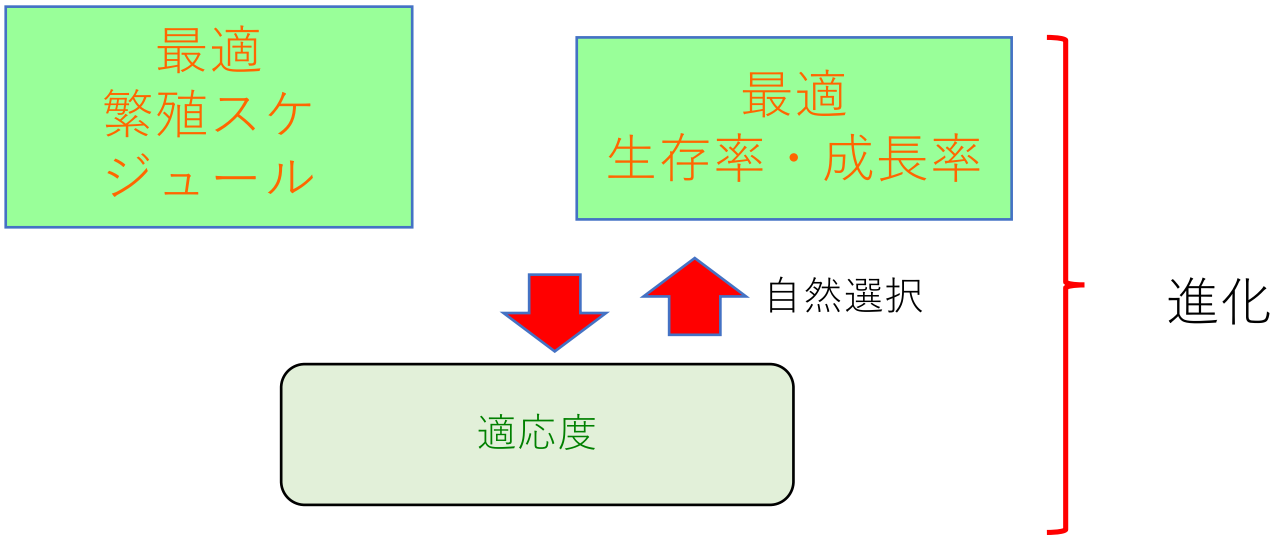
適応度は進化的な有利さを測る相対的尺度であり、それ は異なる表現型をもつ個体たちの生存と繁殖成功から 求められる。従って自然選択とはデモグラフィックな過程である。



（６）動態から進化へ

- Silvertown(1987)　　集団動態と進化について言及

適応度は進化的な有利さを測る相対的尺度であり、それ は異なる表現型をもつ個体たちの生存と繁殖成功から 求められる。従って自然選択とはデモグラフィックな過程である。



進化人口学　evolutionary demography

最適戦略モデルとは？

- 仮定：現存する生物の形質や行動（一般に「戦略」と呼ぶ）が自然選択の結果、最も適応的なものになっている。

- 方法

（1）目的関数を設定する（適応度、光合成速度、訪花昆虫率etc…）

（2）目的関数を着目する戦略や、その他のパラメーター（Ex.資源量、環境条件など)の関数として定式化する

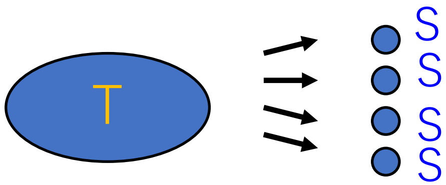
（3）目的関数を最大にする戦略(optimal strategy)を求める。

（4）最適戦略はパラメーターの関数になっているので、どのようなパラメーターの値の時にどのような最適戦略になるのかを議論する

注：適応度　＝　1個体あたりの子の数の平均
×　その子達の繁殖齢までの生存率

最適戦略モデルの考え方
ー　卵サイズモデルを例に　ー

- Smith & Fretwell (1974)　　大卵少産 vs. 小卵多産



T（**総資源量**）＝ *N*（**卵数**）× *S*（**卵サイズ**）
パラメータ　　　　　　　　戦略

適応度　＝　$\underline{N}$　×　$\underline{W(S)}$
目的関数

$\frac{T}{S}$

繁殖齢までの生存率（パラメータ関数）

？？　適応度が最大になる卵サイズ（*S*）は　？？

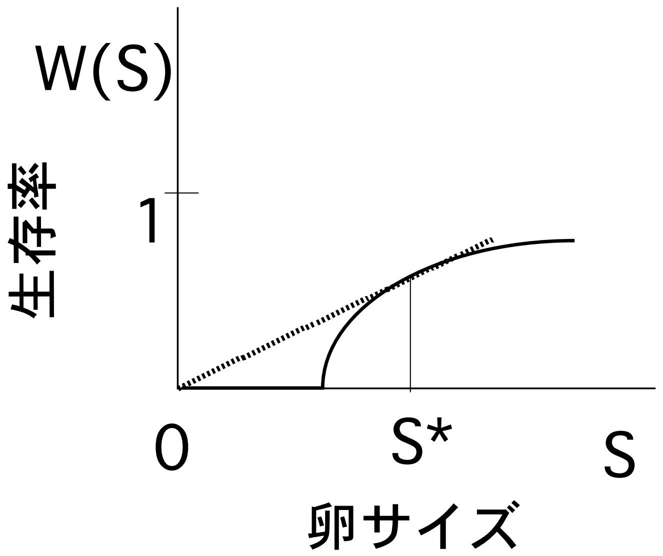
$\frac{d\,\text{適応度}}{dS} = 0$　***より、極大点を求め***

枠組みの整理

- 目的関数　：　適応度　$T \times W(S) / S$　（１行１列のモデルならλに対応）
- 戦略　：　卵サイズ(S)
- 関連パラメーター：　総資源量（T）、生存率関数（$W(S)$）

最適卵サイズ(S*)の条件（微分＝０より）

$$\left.\frac{dW}{dS}\right|_{S=S^*} = \frac{W(S^*)}{S^*}$$



結論（１）原点からの直線が生存率曲線に接する点が最適サイズである

（２）総資源量（T）に無関係に決まる

◆魚類などで大型の個体でも卵サイズが一定で卵数が増加する傾向があることを支持している

◆植物の種子サイズがやはり同様の傾向を示している

行列は使ってない。なぜ？

行列使おう！ヤブレガサ (*Syneilesis palmata*)

Optimal resource allocation to seeds and vegetative propagules in the understorey herb.　　Nishitani et al. (1995)

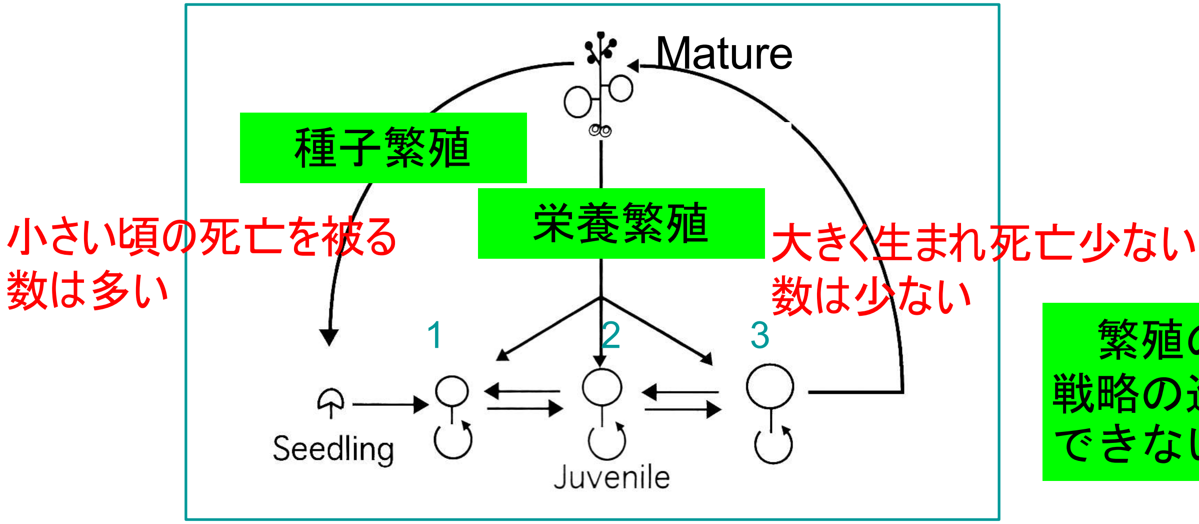
- キク科の林床性多年生草本
- 種子繁殖と栄養繁殖

	種子繁殖	栄養繁殖
繁殖体サイズ	小	大
生存率	小	大
分散距離	大	小

病気に弱い
（クローン）

遺伝的多様性
の減少

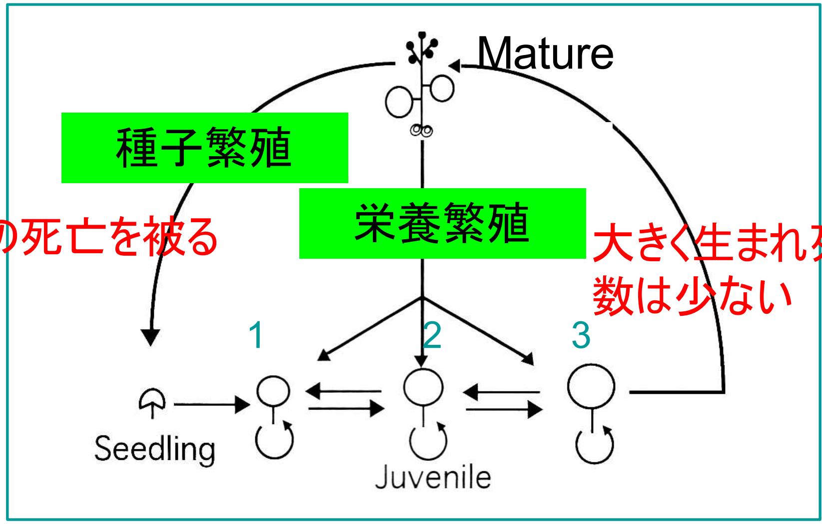
ヤブレガサの生活史



繁殖の比率を生活史戦略の進化として理解できないか？

ヤブレガサの生活史

小さい頃の死亡を被る
数は多い



大きく生まれ死亡少ない
数は少ない

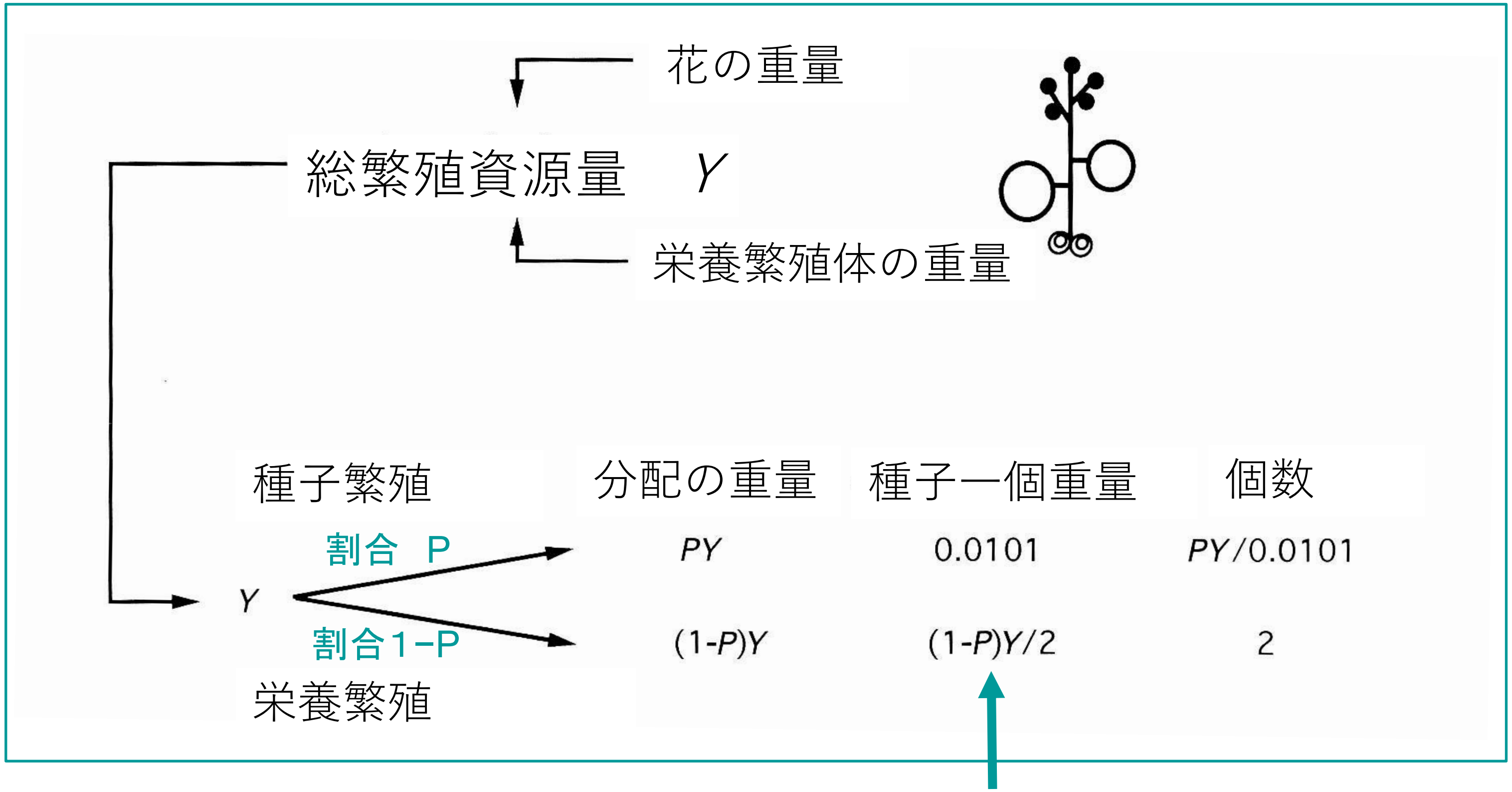
繁殖の比率を生活史
戦略の進化として理解
できないか？

$$
\begin{array}{c|ccccc}
 & \text{Seedling} & \text{Juve1} & \text{Juve2} & \text{Juve3} & \text{Mature} \\
\hline
S & 0 & 0 & 0 & 0 & \text{Seed} \\
J1 & 0.289 & 0.435 & 0.479 & 0.057 & \text{Vegetative} \\
J2 & 0 & 0.041 & 0.201 & 0.153 & \text{Vegetative} \\
J3 & 0 & 0 & 0.23 & 0.420 & \text{Vegetative} \\
M & 0 & 0 & 0 & 0.293 & 0.609
\end{array}
$$

どうやって求める？

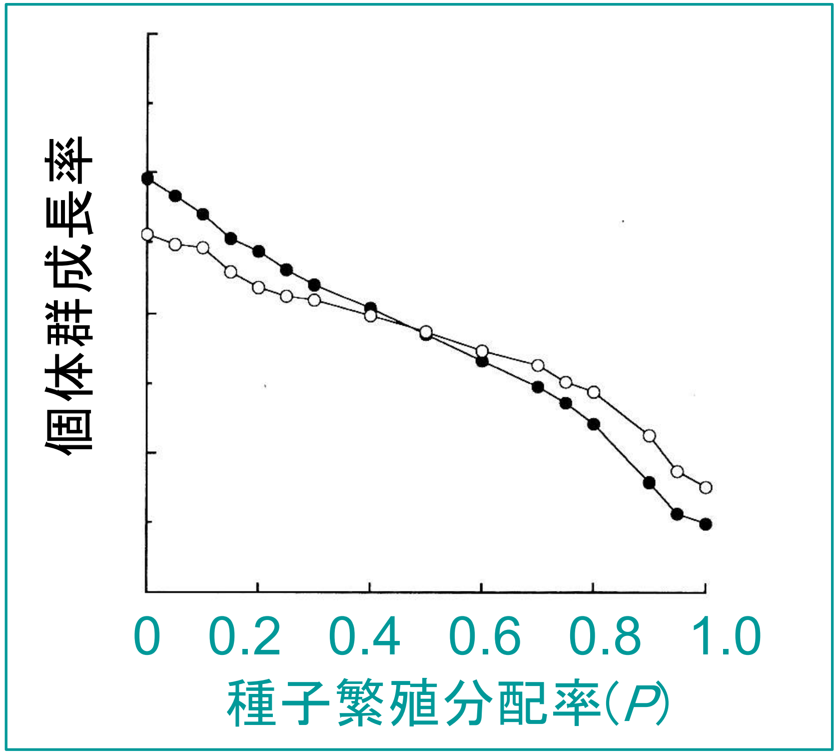
生存率 0.289 0.476 0.703 0.923

種子・栄養繁殖体への資源分配



二つに分かれる。大きさによってJ
1、J2、J3のどれかに移行する

種子繁殖分配率と個体群成長率の関係



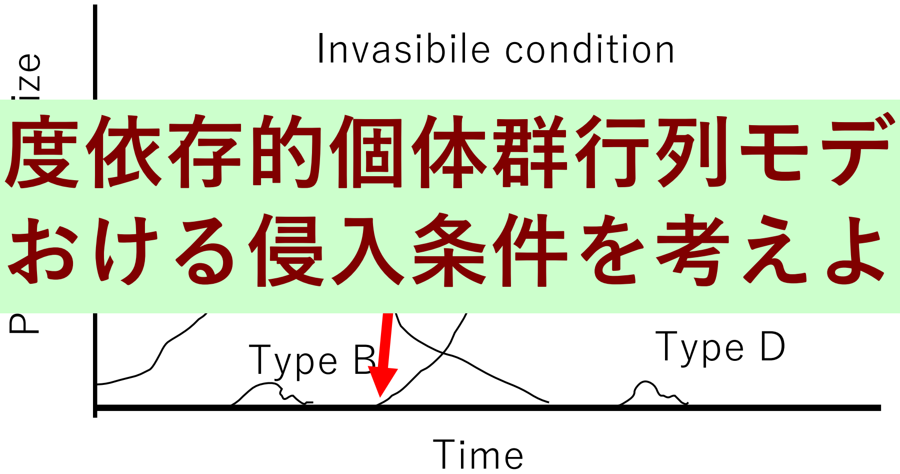
ステージ分けを変えた二通りのシミュレーション

- 種子繁殖ゼロが最適（栄養繁殖の個体数増加における優位性）
- 実際にはヤブレガサは２０数％の種子繁殖を行っている
- 撹乱、空間構造は考えていないため？
- 遺伝的多様性を保持しようとしている？

（６－２）動態から進化へ（密度依存版）

- Silvertown(1987)　　集団動態と進化について言及

適応度は進化的な有利さを測る相対的尺度であり、それ は異なる表現型をもつ個体たちの生存と繁殖成功から 求められる。従って自然選択とはデモグラフィックな過程である。



密度依存的個体群行列モデルにおける侵入条件を考えよう

野生型と突然変異型の戦い

$$
\begin{array}{ccc}
 & \text{野生型} & \text{突然変異型} \\
 & \begin{array}{cc}\text{子供} & \text{成熟個体}\end{array} & \begin{array}{cc}\text{子供} & \text{成熟個体}\end{array} \\
\begin{array}{c}\text{子供}\\ \text{成熟個体}\end{array} & \mathbf{W} = \begin{pmatrix} 0.5 & 5e^{-0.01N} \\ 0.3 & 0.9 \end{pmatrix} & \mathbf{W}' = \begin{pmatrix} 0.4 & 5e^{-0.01N} \\ 0.3 & 0.7 \end{pmatrix}
\end{array}
$$

部分
微妙に違う

戦い方程式

$$
\begin{pmatrix} J_{wild} \\ M_{wild} \\ J_{mut} \\ M_{mut} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0.5 & 5e^{-0.01N} & 0 & 0 \\ 0.3 & 0.9 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4 & 5e^{-0.01N} \\ 0 & 0 & 0.3 & 0.7 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J_{wild} \\ M_{wild} \\ J_{mut} \\ M_{mut} \end{pmatrix}_{t}
$$

総数で密度効果 $N_t = J_{wild,t} + M_{wild,t} + J_{mut,t} + M_{mut,t}$

(1) 密度依存的個体群行列

Again

$$\mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{x}_t \qquad \mathbf{x}_t = \begin{pmatrix} x_{1,t} \\ \vdots \\ x_{n,t} \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11}(N_t) & \cdots & a_{1n}(N_t) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1}(N_t) & \cdots & a_{nn}(N_t) \end{pmatrix} \qquad a_{ij}(N_t) \geq 0 \text{ for all } i, j, N_t$$

思い出してください

N は密度効果を与える個体数の指標

（１）全個体が同等に密度効果を与える場合
個体数の単純和 (simple sum)

$$N_t = \sum_{i=1}^{n} x_{i,t}$$

（２）生育段階毎に異なる密度効果を与える場合
重み付け個体数の和 (weighted sum)

$$N_t = \sum_{i=1}^{n} w_i x_{i,t}$$

（３）一方向的競争の場合 (one-sided competition)
集団内の一部のグループの和
植物集団でよく見られる

$$N_t = \sum_{BIG} x_{i,t}$$

（４）他にもいろんな場合が！
ステージが違うと、違う個体達の影響を受ける

$$N_t = f(x_{1t}, x_{2t}, \cdots)$$

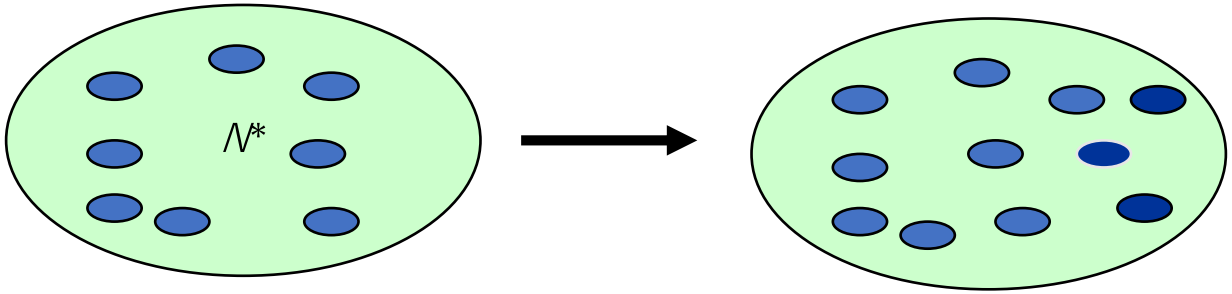
<u>Theoretical studies</u>
Cushing (1988, 1997)
Logofet (1993)
Strogatz (1994)
Takada & Nakajima (1998)
Newbert & Caswell (2000)

<u>Applications</u>
Schellner et al. (1982)
Solbrig et al. (1988)
Takada & Nakashizuka (1996)

Theorem 1　突然変異型の侵入条件　　Takada & Nakajima (1998)

At an equilibrium　　　　Invasion phase

$\lambda = 1$　　　　$\lambda = 1 + \Delta\lambda$



Wild type : $a_{ij}(N)$　　　　Mutant type : $a_{ij}(N) + \Delta a_{ij}(N)$

突然変異型の少数侵入時での個体群成長率は1+ $\Delta\lambda$だから

$$\Delta\lambda = \frac{{}^{T}\mathbf{v}^{*}\Delta\mathbf{A}(N^{*})\mathbf{u}^{*}}{{}^{T}\mathbf{v}^{*}\mathbf{u}^{*}}$$

侵入条件 ($\Delta\lambda > 0$)

$$\sum_i \sum_j s^{*}_{ij} \Delta a_{ij}(N^{*}) > 0$$

平衡状態での感度行列

$$s^{*}_{ij} = \frac{v^{*}_i u^{*}_j}{\sum_k v^{*}_k u^{*}_k}$$

感度行列は侵入条件を求めるためのパーツにもなる。
では侵入条件の生物学的意味は？

個体群成長率の感度（平衡点における）公式

仮定： 個体群行列の微小な変
平衡状態だから固有値 1

Again

（1） $\begin{cases} \mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^* = \mathbf{u}^* & \text{右固有ベクトルの定義} \\ {}^T\mathbf{v}^*\mathbf{A}(N^*) = {}^T\mathbf{v}^* & \text{左固有ベクトルの定義} \end{cases}$

${}^T\mathbf{v}^*$：縦ベクトル$\mathbf{v}^*$の転置ベクトル

$\mathbf{A}(N^*) \to \mathbf{A}(N^*) + \Delta\mathbf{A}(N^*)$ ➡ 固有値、固有ベクトルも　$1 \to 1 + \Delta\lambda, \mathbf{u}^* \to \mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u}^*$　に変わる

ベクトル方程式

$$(1+\Delta\lambda)(\mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u}) = \left\{\mathbf{A}(N^*) + \Delta\mathbf{A}(N^*)\right\}(\mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u})$$

Eq. (1-1)の変化後版

$$\mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u} + \Delta\lambda\mathbf{u}^* \approx \mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^* + \mathbf{A}(N^*)\Delta\mathbf{u} + \Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^*$$

二次以上の項を無視
Eq. (1-1)を利用

$$\Delta\mathbf{u} + \Delta\lambda\mathbf{u}^* = \mathbf{A}(N^*)\Delta\mathbf{u} + \Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^*$$

スカラー方程式

$${}^T\mathbf{v}^*\Delta\mathbf{u} + \Delta\lambda\,{}^T\mathbf{v}^*\mathbf{u}^* = {}^T\mathbf{v}^*\mathbf{A}(N^*)\Delta\mathbf{u} + {}^T\mathbf{v}^*\Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^*$$

左から ${}^T\mathbf{v}^*$ を乗じ
Eq. (1-2)を利用

$$\Delta\lambda\,{}^T\mathbf{v}^*\mathbf{u}^* = {}^T\mathbf{v}^*\Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^*$$

$$\Delta\lambda = \frac{{}^T\mathbf{v}^*\Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^*}{{}^T\mathbf{v}^*\mathbf{u}^*} \quad ➡ \quad s_{ij} = \frac{v_i^* u_j^*}{\sum_k v_k^* u_k^*}$$

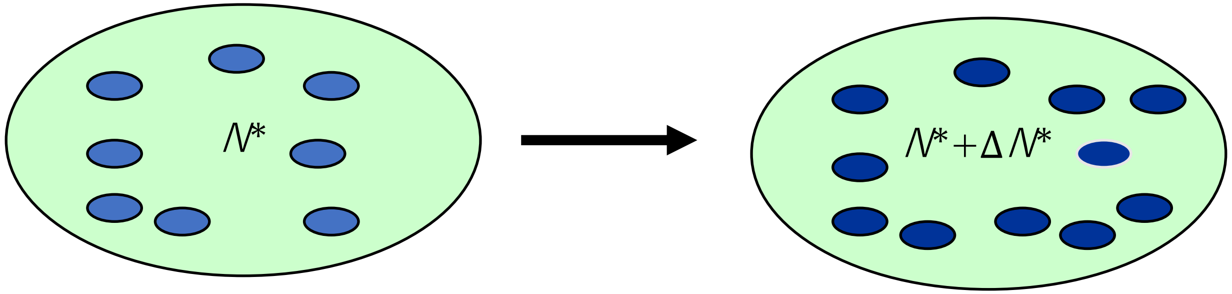
Theorem 2　侵入時のN^*の増加条件

At an equilibrium　　　　At a new equilibrium

$$N^* = f(x_1^*, x_2^*, \cdots)$$

よくあるのは、

$$N^* = \sum w_i x_i^*$$



Wild ONLY　　　　Mutant ONLY

N^*の増加条件 ($\Delta N^* > 0$)

$$\sum_i \sum_j k^*_{ij} \Delta a_{ij}(N^*) > 0$$

N^*の感度

$$k_{ij}^* = \frac{v_i^* u_j^*}{-\sum_i \sum_j v_i^* \left.\frac{da_{ij}(N)}{dN}\right|_* u_j^*}$$

N^*感度公式の導出

仮定： 個体群行列の微小な変化 $\Delta\mathbf{A}(N^*+\Delta N^*)$
新たな平衡状態だから固有値１

（１）$\begin{cases} \mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^* = \mathbf{u}^* & \text{右固有ベクトルの定義} \\ {}^T\mathbf{v}^*\mathbf{A}(N^*) = {}^T\mathbf{v}^* & \text{左固有ベクトルの定義} \end{cases}$

：縦ベクトル$\mathbf{v}^*$の転置ベクトル

新しい平衡状態では、N^*、固有ベクトルも $N^* \to N^* + \Delta N^*, \mathbf{u}^* \to \mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u}^*$ に変わる

新しい平衡状態では固有値１

$$1 \times (\mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u}^*) = \{\mathbf{A}(N^* + \Delta N^*) + \Delta\mathbf{A}(N^* + \Delta N^*)\}(\mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u}^*)$$

一次のテイラー展開

$$\approx \left\{\mathbf{A}(N^*) + \left.\frac{d\mathbf{A}(N)}{dN}\right|_* \Delta N^* + \Delta\mathbf{A}(N^*)\right\}(\mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u}^*)$$

二次以上の項を無視
Eq. (1-1)を利用

$$\Delta\mathbf{u}^* \approx \mathbf{A}(N^*)\Delta\mathbf{u}^* + \Delta N^* \left.\frac{d\mathbf{A}(N)}{dN}\right|_* \mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^*$$

左から${}^T\mathbf{v}^*$を乗じ
Eq. (1-2)を利用

$$0 \approx \Delta N^* \, {}^T\mathbf{v}^* \left.\frac{d\mathbf{A}(N)}{dN}\right|_* \mathbf{u}^* + {}^T\mathbf{v}^*\Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^*$$

$$\Delta N^* = \frac{{}^T\mathbf{v}^*\Delta\mathbf{A}(N^*)\,\boldsymbol{u}^*}{-\,{}^T\mathbf{v}^* \left.\frac{d\mathbf{A}(N)}{dN}\right|_* \boldsymbol{u}^*} \quad \Rightarrow \quad N^*\text{感度}_{ij} = k^*_{ij} = \frac{v^*_i u^*_j}{-\sum_i \sum_j v^*_i \left.\frac{da_{ij}(N)}{dN}\right|_* u^*_j}$$

Theorem 3　個体群成長率の感度と平衡個体数の関係
(Takada & Nakajima, 1998)

個体群成長率の感度（平衡点における）　s^*_{ij}

$$s^*_{ij} = \frac{v^*_i u^*_j}{\sum_k v^*_k u^*_k}$$

平衡個体数の感度　k^*_{ij}

$$k^*_{ij} = \frac{v^*_i u^*_j}{-\sum_i \sum_j v^*_i \left.\frac{da_{ij}(N)}{dN}\right|_* u^*_j}$$

$$k^*_{ij} = \frac{\sum_i v_i^* u_i^*}{-\sum_i \sum_j v_i^* \left.\frac{da_{ij}(N)}{dN}\right|_* u_j^*} s^*_{ij}$$

$$k^*_{ij} = \frac{\sum_k v^*_k u^*_k}{-\sum_i \sum_j v^*_i \left.\frac{da_{ij}(N)}{dN}\right|_* u^*_j} s^*_{ij}$$

i, *j* に依存しない定数

（１）二つの量は比例関係にある。
（２）もし、Ａの密度依存性がすべて負ならば、*vi*, *ui*は全て正であるから（Peron-Frobenius の定理を利用）、右側の円内の項（比例定数）は正である。

侵入条件の意味

（１）負の密度効果の場合、侵入可能条件は N^*の増加条件に一致し、
個体群成長率感度の高い要素は平衡個体数感度も高い。

侵入条件 ($\Delta\lambda > 0$) ⟺ $\sum_i \sum_j s^*_{ij} \Delta a_{ij}(N^*) > 0$ ⟺ $\sum_i \sum_j k^*_{ij} \Delta a_{ij}(N^*) > 0$ ⟺ N^*の増加条件 ($\Delta N^* > 0$)

（２） (a) 全個体が同等に密度効果を与える場合
密度の単純和 (simple sum)

$$N = \sum_{i=1}^{s} x_i$$

平衡個体数が多い突然変異型が侵入可能
ーー＞　平衡個体数最大へと進化（次頁図参照）

(b)一方向的競争の場合 (one-sided competition)
集団内の一部のグループの和

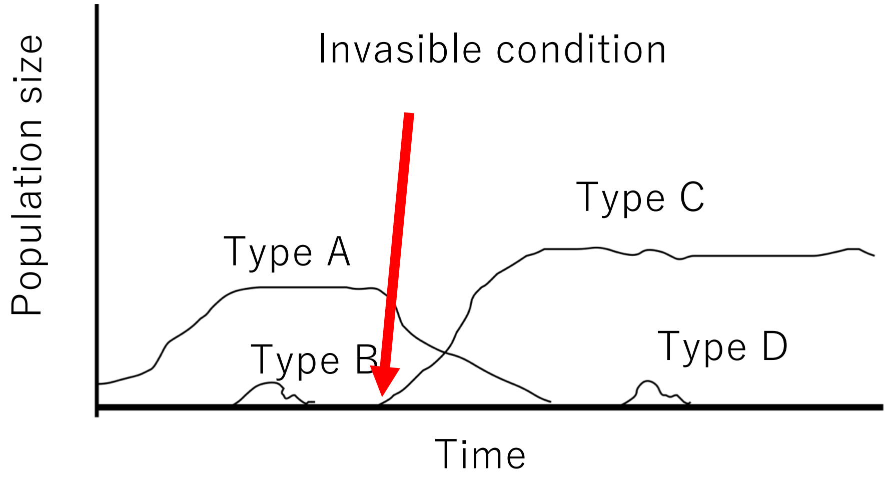
$$N = \sum_{i=BIG} w_i x_i$$

抑圧する個体数が多い突然変異型が侵入可能
ーー＞　抑圧個体数最大へと進化

生存率が高くなる、繁殖率が高くなる、競争係数が低くなる（苛め方がソフト）

負の密度効果の場合のまとめ

集団動態と生活史進化の関係（単純和*N*）



Type Aの集団にはType C　(平衡個体数がAよりも高くなる生活史行列を持つ)が侵入可能である

（１）密度効果の指標が単純和であれば、侵入可能な突然変異型は、平衡個体数が高いタイプのものである。

（２）その結果、平衡個体数が最大になるように、進化する（K淘汰の一般的証明）

（３）密度効果の指標がどのようなタイプであっても、密度指標が最大になるように変化する。

（４）密度効果の指標が2種類以上ある場合は、密度指標最大進化の原則は崩れる。

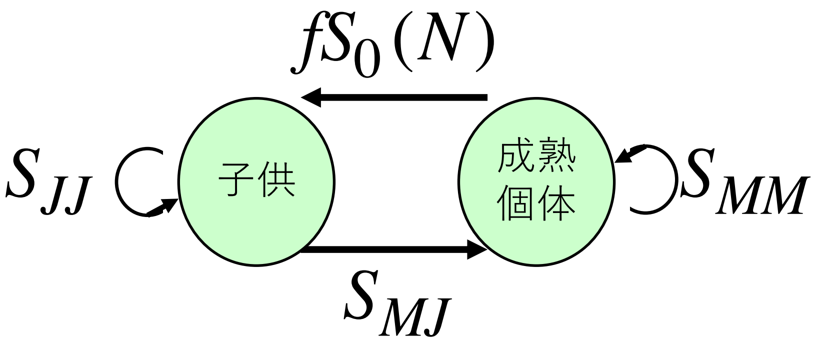
(７)密度依存的行列モデルの応用（生活史進化編）
ーー繁殖回数の進化ーー

◆ 一回繁殖型(semelparity) VS. 多回繁殖型(iteroparity)

◆ 　一回繁殖型の例　：　サケ、サクラマス、オオウバユリ、タケ

◆ 「一回繁殖型は、繁殖後死亡に見合うだけの小卵多産的な繁殖形質をもち、世代交代を早めている」と解釈されている

◆ 簡単な生活史モデルで考えてみよう



$S_0(N)$ ：子供の初期定着率（密度依存、単調減少関数）

f ：子供の数（産仔数、種子数）

S_{MM} ：成熟個体の生存率

オオウバユリ:
ユリ科最大、背丈は2mぐらいになる。
芽生えてから花が咲くようになるまで、
数年かかる。一回咲くと花茎を
あげている鱗茎は死に、まわりに
つくった娘鱗茎（栄養繁殖）と、
種子（種子繁殖）が次の世代を
担います。種子は林床植物としては
珍しく、風に散って散布される。

北大構内にも6月下旬から7月にかけ
てたくさん見られます。

$$\left(\begin{array}{cc} \text{子供の滞留} & \text{繁殖} \\ \text{大人への成長} & \text{大人の生存} \end{array}\right)$$

多回繁殖型

$$\begin{array}{c|cc} & \text{子供} & \text{成熟個体} \\ \hline \text{子供} & \multicolumn{2}{c}{\multirow{2}{*}{}} \\ \end{array}$$

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} \text{子供} & \text{成熟個体} \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{子供} \\ \text{成熟個体} \end{array} & \begin{pmatrix} S_{JJ} & fS_0(N) \\ S_{MJ} & S_{MM} \end{pmatrix} \end{array}$$

一回繁殖型

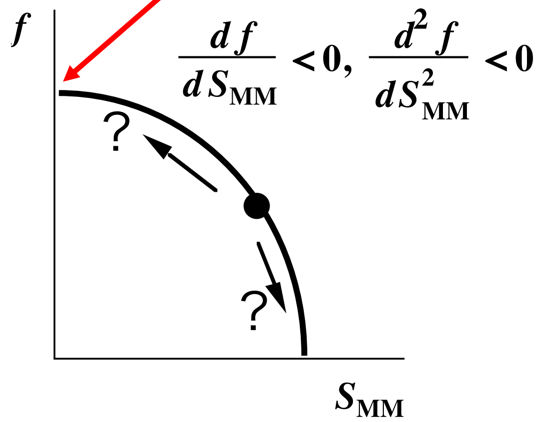
$$\begin{array}{c} \begin{array}{cc} \text{子供} & \text{成熟個体} \end{array} \\ \begin{pmatrix} S_{JJ} & fS_0(N) \\ S_{MJ} & 0 \end{pmatrix} \end{array}$$

成熟したら
すぐ死亡

$S_0(N)$ ：子供の初期定着率（密度依存、単調減少関数）
f ：子供の数（産仔数、種子数）
S_{MM} ：成熟個体の生存率

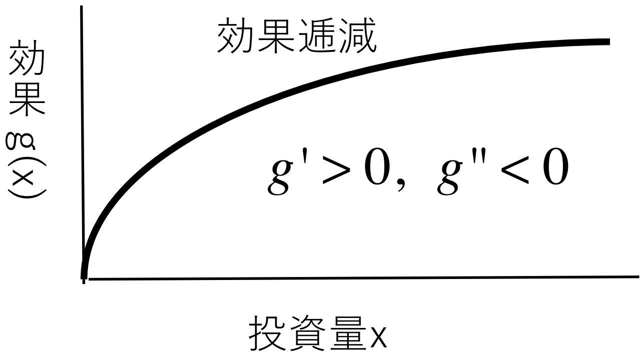
仮定：子供の数と成熟個体の生存率 $f \equiv f(S_{MM})$
の間のトレードオフ
（投資効果逓減の法則より上に凸の曲線）

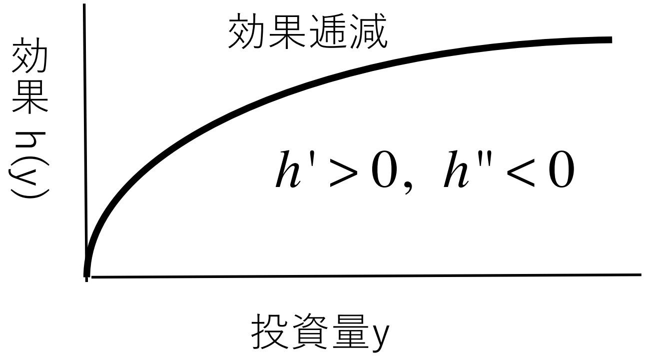
一回繁殖型



投資効果逓減の法則 → トレードオフ曲線が上に凸である根拠

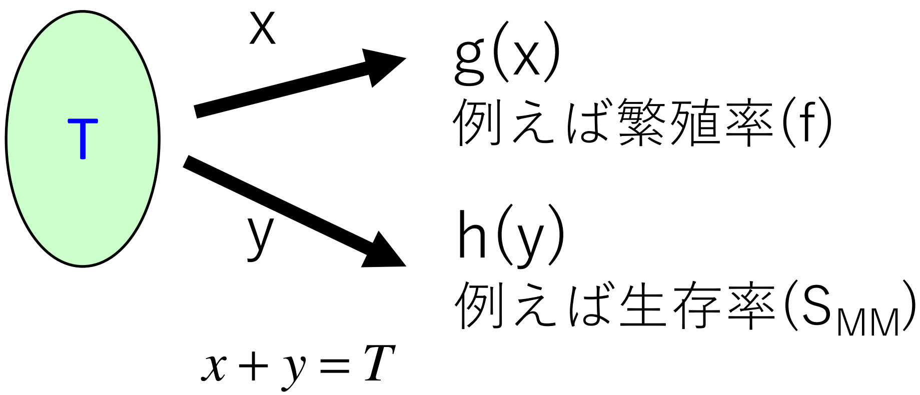
（投資の効果が徐々に弱まる）

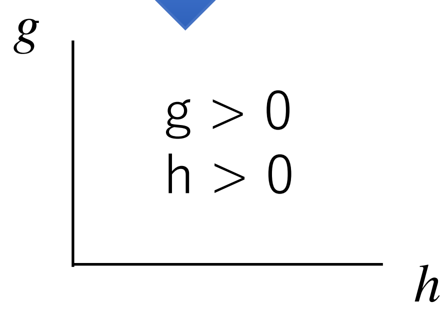




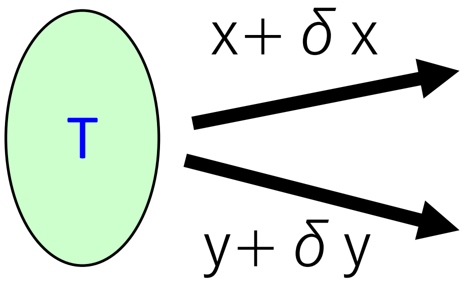
仮定：一定の資源(T)を x と y に分配投資する（トレードオフ）

gとhの関係は
どうなるだろうか？





投資する量x、yを変化させると　$x+y=T \Rightarrow \delta x = -\delta y \Rightarrow \dfrac{\delta x}{\delta y} = -1$



$$\delta g = \frac{dg}{dx}\delta x$$

$$\delta h = \frac{dh}{dy}\delta y$$

＊　gを hの関数と考え、$g(h)$の性質を調べると、

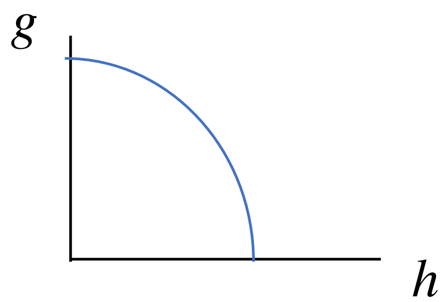
> $g', h' < 0$
> $g'', h'' < 0$　を思い出して

$$\lim_{\delta x -> 0} \frac{\delta g}{\delta h} = \frac{dg}{dh} = \frac{\dfrac{dg}{dx}\delta x}{\dfrac{dh}{dy}\delta y} = \frac{-g'}{h'} < 0$$

減少関数

$$\frac{d^2 g}{dh^2} = \frac{g''h' + g'h''}{(h')^3} < 0$$

上に凸



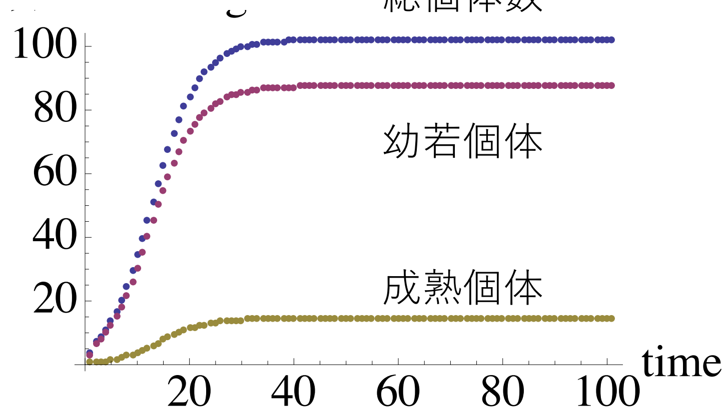
数値計算を行って詳しく調べてみよう（行列モデルの動態編）

計算

野生型の動態

$$\begin{pmatrix} S_{wild} \\ M_{wild} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0.7 & 5\times e^{-0.01N} \\ 0.1 & 0.4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S_{wild} \\ M_{wild} \end{pmatrix}_{t}$$

$$N = S_{wild} + M_{wild}$$



平衡条件より

$$\det[\mathbf{A}(N^*) - \mathbf{E}] = 0 \Rightarrow \det\left[\begin{pmatrix} 0.7 & 5\times e^{-0.01N^*} \\ 0.1 & 0.4 \end{pmatrix} - 1\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}\right] = 0 \Rightarrow N^* = 102.165$$

$$\vec{x}^* = \mathbf{A}(N^*)\vec{x}^* \Rightarrow x^*\begin{pmatrix} 0.7 & 5\times e^{-0.01\times 102.165} \\ 0.1 & 0.4 \end{pmatrix} = x^* \Rightarrow x^* = \begin{pmatrix} 0.857 \\ 0.143 \end{pmatrix} N^*$$

$$\Rightarrow x^* = \begin{pmatrix} 87.6 \\ 14.6 \end{pmatrix}$$

右固有ベクトル

計算

野生型と突然変異型の戦い

野生型

$$\begin{array}{ccc} & 子供 & 成熟個体 \\ 子供 & \multicolumn{2}{c}{\multirow{2}{*}{$\begin{pmatrix} 0.7 & 5\times e^{-0.01N} \\ 0.1 & 0.4 \end{pmatrix}$}} \\ 成熟個体 & & \end{array}$$

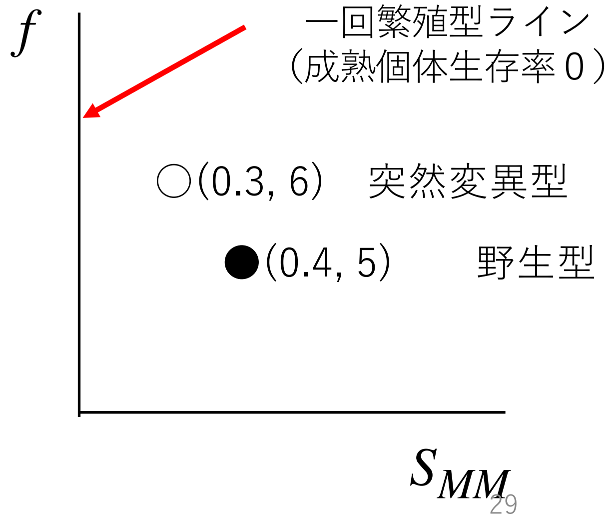
突然変異型

$$\begin{array}{cc} 子供 & 成熟個体 \\ \multicolumn{2}{c}{\begin{pmatrix} 0.7 & 6\times e^{-0.01N} \\ 0.1 & 0.3 \end{pmatrix}} \end{array}$$

部分
微妙に違う

$$\begin{pmatrix} S_{wild} \\ M_{wild} \\ S_{mut} \\ M_{mut} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0.7 & 5\times e^{-0.01N} & 0 & 0 \\ 0.1 & 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.7 & 6\times e^{-0.01N} \\ 0 & 0 & 0.1 & 0.3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S_{wild} \\ M_{wild} \\ S_{mut} \\ M_{mut} \end{pmatrix}_{t}$$

$$N = S_{wild} + S_{mut} + M_{wild} + M_{mut}$$



計算

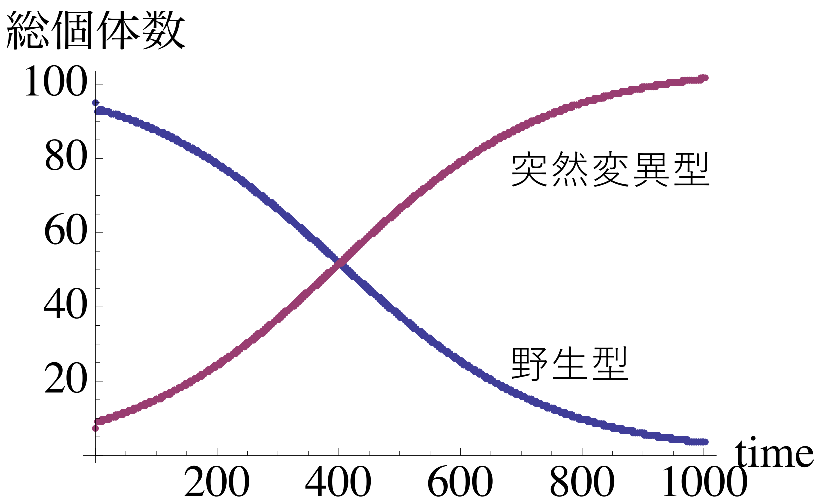
戦いの結果は？

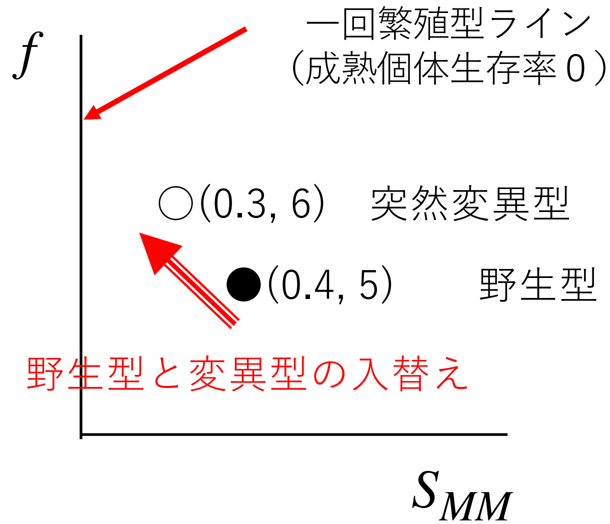
野生型

$$
\begin{array}{ccc}
 & \text{子供} & \text{成熟個体} \\
\text{子供} & \multicolumn{2}{c}{\multirow{2}{*}{$\begin{pmatrix} 0.7 & 5\times e^{-0.01N} \\ 0.1 & 0.4 \end{pmatrix}$}} \\
\text{成熟個体} & &
\end{array}
$$

突然変異型

$$
\begin{array}{c}
\begin{array}{cc} \text{子供} & \text{成熟個体} \end{array} \\
\begin{pmatrix} 0.7 & 6\times e^{-0.01N} \\ 0.1 & 0.3 \end{pmatrix}
\end{array}
$$

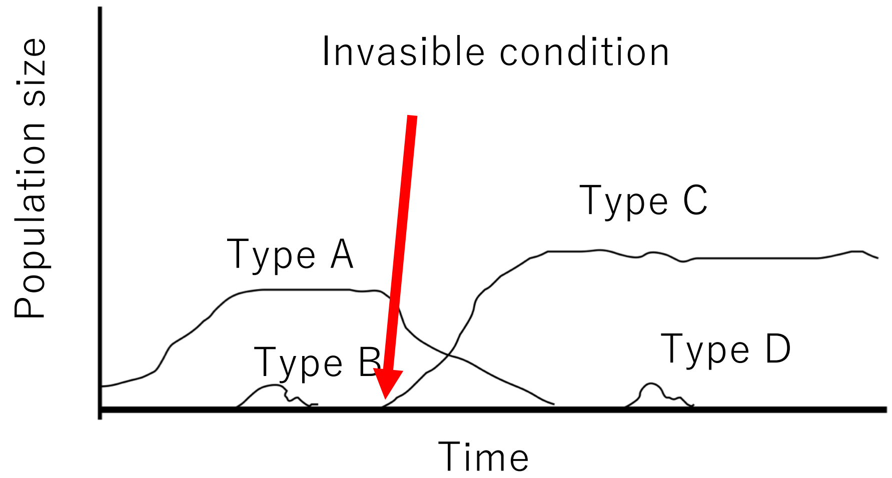




どちらが勝つか、行列を見ただけではわからない
毎回、動態を計算しなければいけないのか？

Again

集団動態と生活史進化の関係（単純和*N*）



定理：平衡個体数が野生型よりも高くなる
生活史行列を持つ変異型が侵入可能である

本当？チェックしてみよう！

計算

数値計算を行って
詳しく調べてみよう
（平衡個体数編）

計算

野生型、突然変異型それぞれの動態

野生型

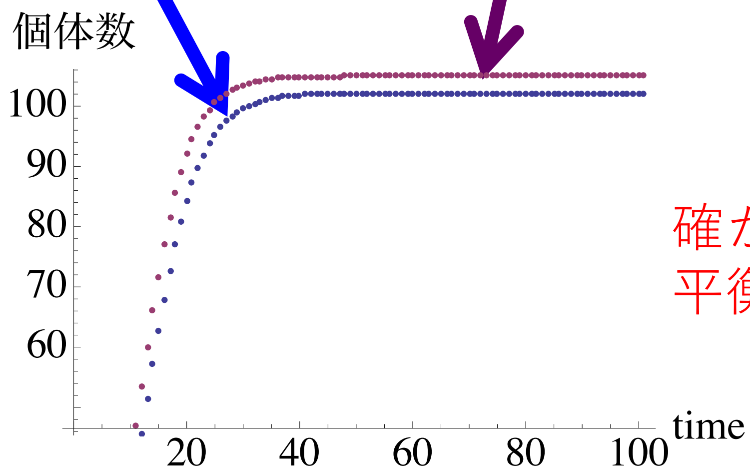
$$\begin{pmatrix} S_{wild} \\ M_{wild} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0.7 & 5\times e^{-0.01N} \\ 0.1 & 0.4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S_{wild} \\ M_{wild} \end{pmatrix}_{t}$$

$$N = S_{wild} + M_{wild}$$

突然変異型

$$\begin{pmatrix} S_{mut} \\ M_{mut} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0.7 & 6\times e^{-0.01N} \\ 0.1 & 0.3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} S_{mut} \\ M_{mut} \end{pmatrix}_{t}$$

$$N = S_{mut} + M_{mut}$$



確かに突然変異型の
平衡個体数は高い

突然変異型の平衡条件より

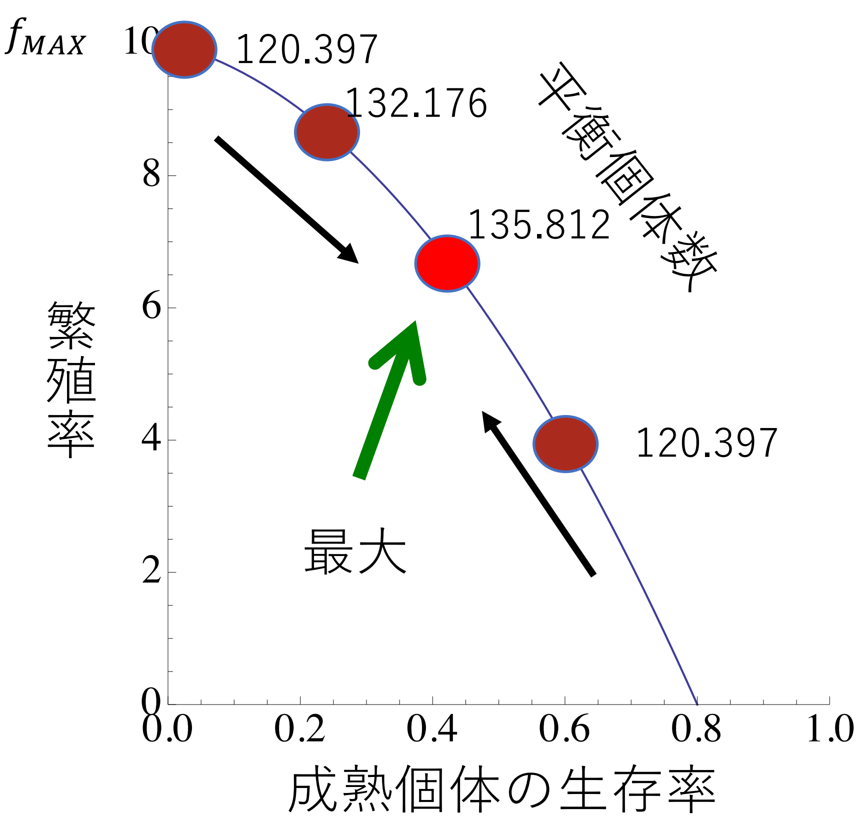
$$\det[\mathbf{A}(N^*) - \mathbf{E}] = 0 \Rightarrow \det\left[\begin{pmatrix} 0.7 & 6\times e^{-0.01N^*} \\ 0.1 & 0.3 \end{pmatrix} - 1\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}\right] = 0 \Rightarrow N^* = 104.982$$

$$> N^*_{wild} = 102.165$$

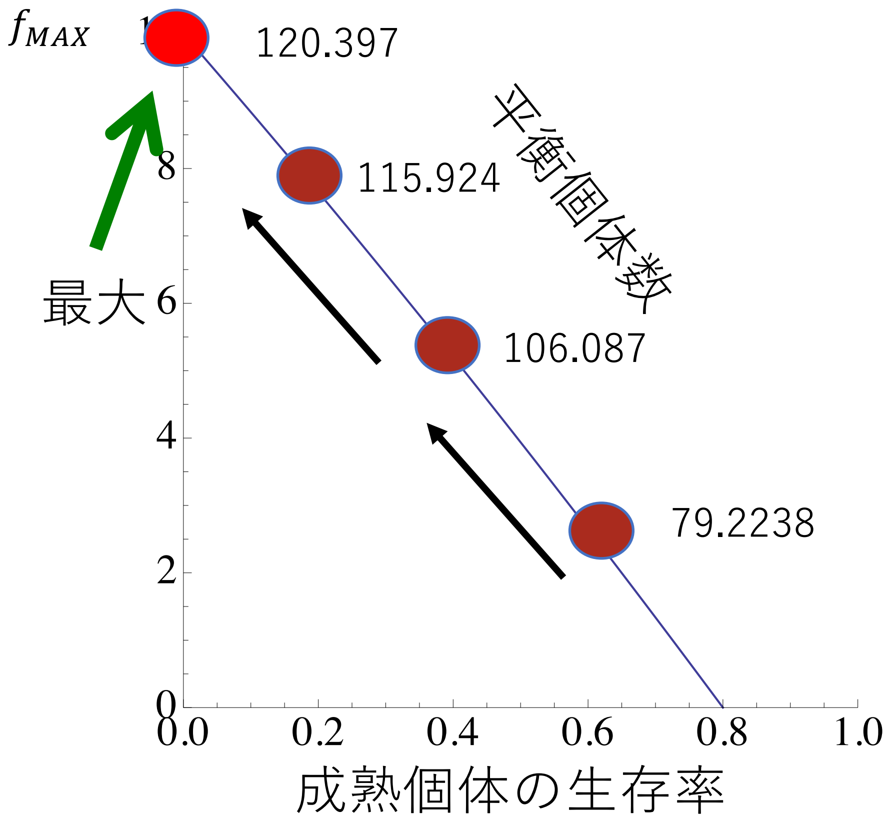
計算

いろいろな平衡個体数を比較してみよう（様々なトレードオフ曲線上で）

＜多回繁殖型の勝利＞凸度合いが大きい



＜一回繁殖型の勝利＞



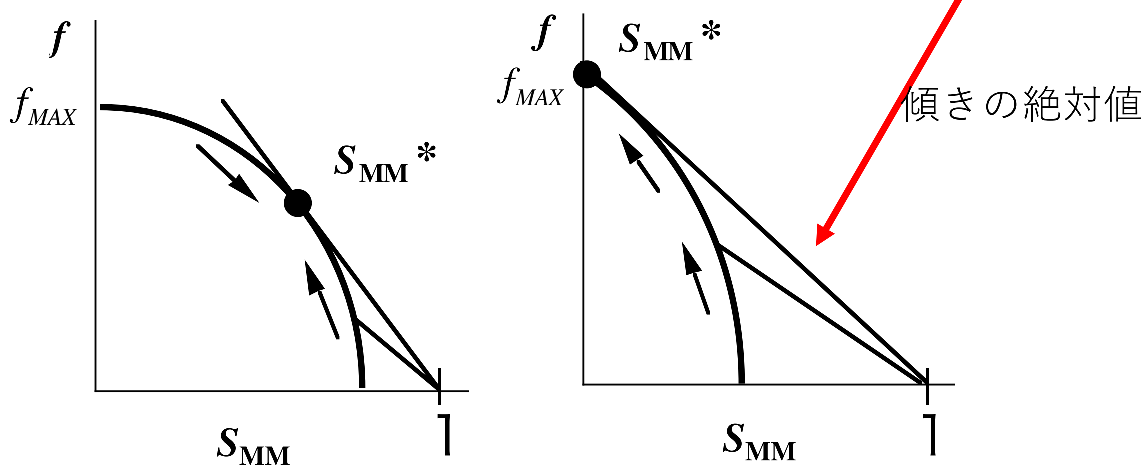
数値計算を行わずに調べてみよう（解析編）

$$\det[\mathbf{E}-\mathbf{A}(N^*)]=0 \quad \Rightarrow \quad \frac{1-S_{JJ}}{S_{MJ}S_0(N^*)}=\frac{f}{1-S_{MM}}$$

侵入条件定理より、N^*が最大になる方向へと進化

N^*　最大なら左辺最大（S_0は減少関数）→　最大にするべき量　$\dfrac{f}{1-S_{MM}}$

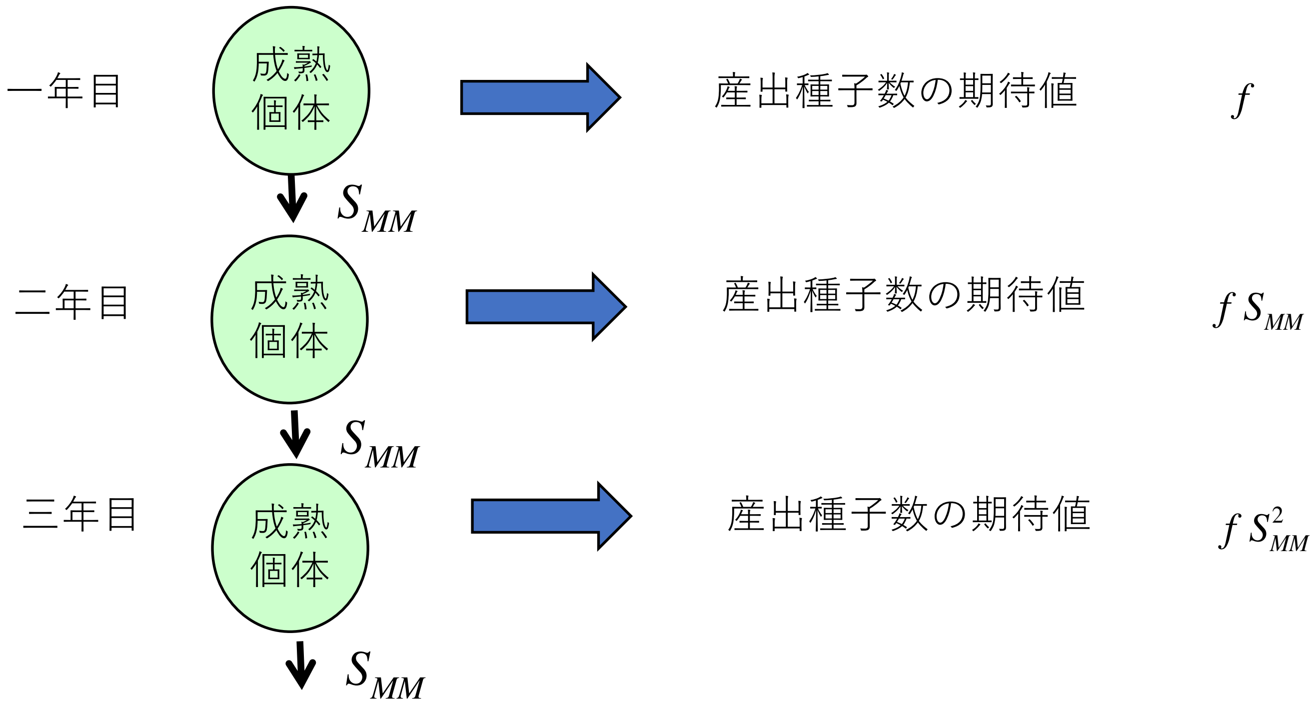
条件　$-f'(0)<f_{MAX}$　　　条件　$-f'(0)>f_{MAX}$



1 > S_{MM}* > 0　　　**S_{MM}* = 0**

多回繁殖型勝利　　　一回繁殖型勝利

$\dfrac{f}{1-S_{MM}}$ の生物学的意味



生涯の産出種子数期待値

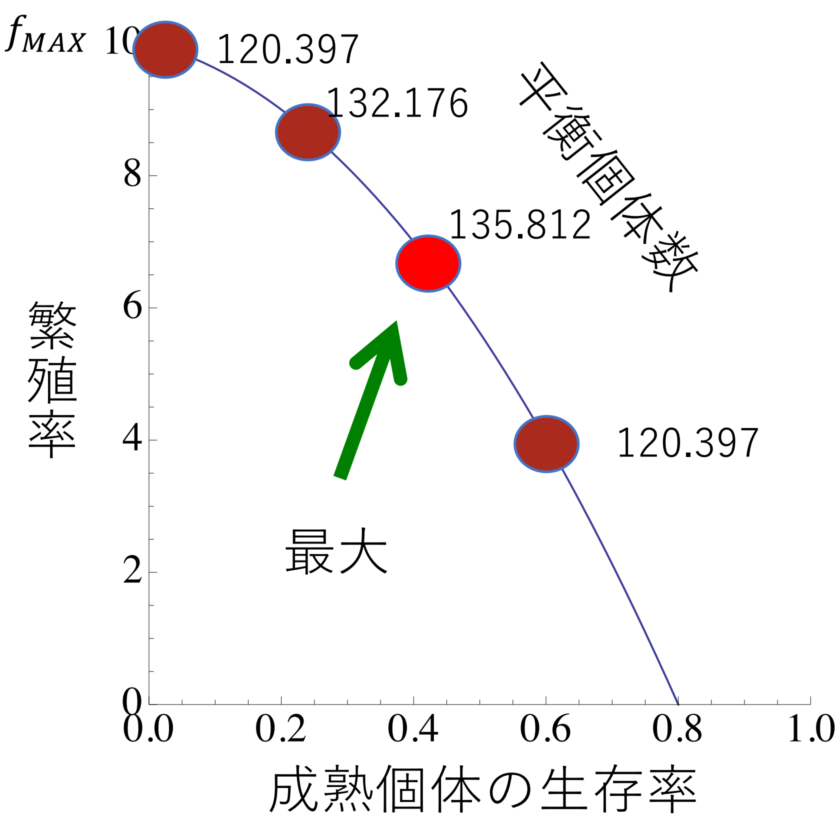
$$f + f\,S_{MM} + f\,S_{MM}^2 + \cdots = \frac{f}{1-S_{MM}}$$

計算

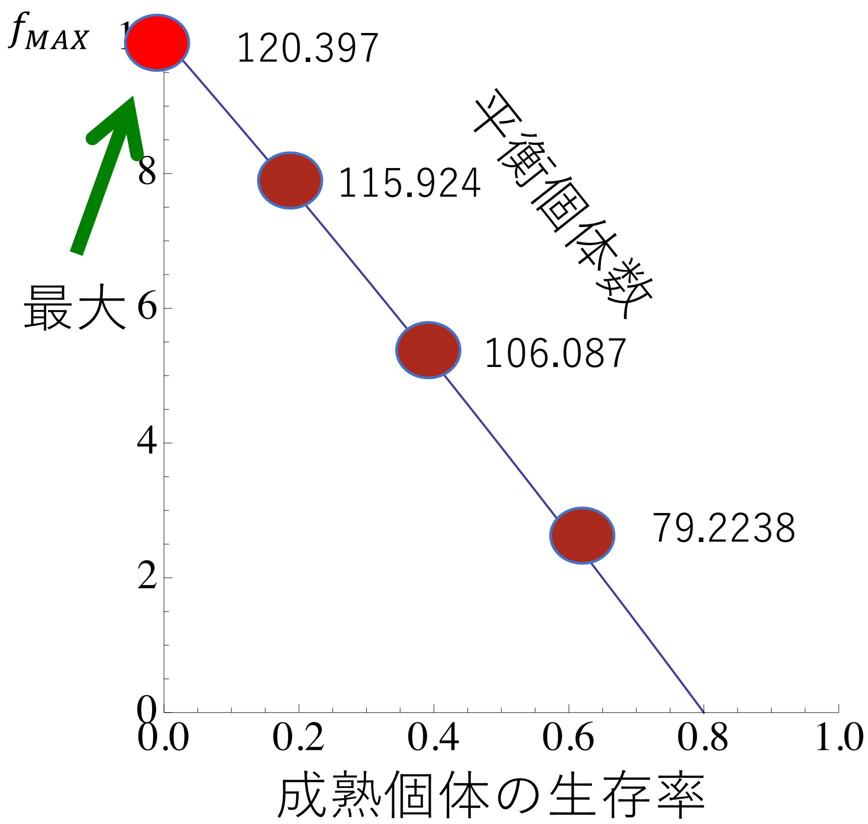
いろいろな平衡個体数を比較してみよう（様々なトレードオフ曲線上で）

Again

条件 $-f'(0) < f_{MAX}$



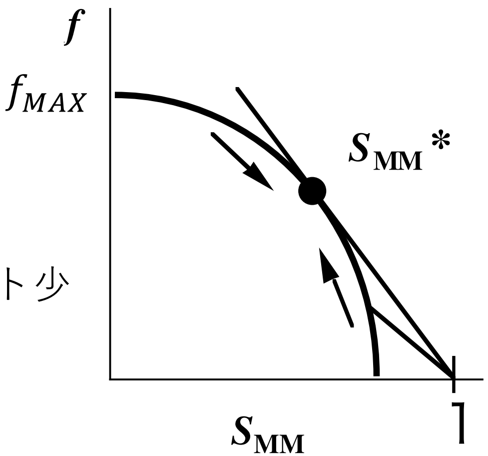
条件 $-f'(0) > f_{MAX}$

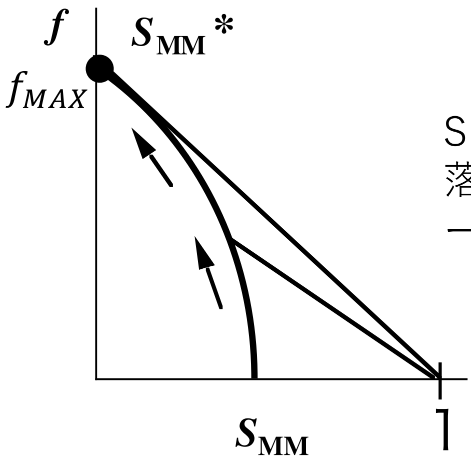


条件 $\boxed{-f'(0) < f_{MAX}}$ 条件 $\boxed{-f'(0) > f_{MAX}}$

Again

S_{MM}=0での緩やかな落ち込み
ーー＞生存のコスト少





S_{MM}=0での急な落ち込み
ーー＞生存のコスト大

$1 > S_{MM}^* > 0$

多回繁殖型勝利

$S_{MM}^* = 0$

一回繁殖型勝利

仮説
「一回繁殖型は、生存率を増やすと産仔数を大きく減少させる場合に進化的に選択される（生存のコスト大）」

or

「一回繁殖型は、生存率を減らすと産仔数を大きく増やすことができる場合に進化的に選択される」

ま　と　め

（１）「密度指標最大進化」の法則の応用として、一回繁殖型の進化モデルを作れる。

（２）投資効果逓減の法則が成立すれば、一定の資源を分配される二つの効用間には上に凸のトレードオフが成立する。

（３）一回繁殖型の進化モデルでは、生涯の産出数の期待値が最大になることが示された。

（４）一回繁殖型は、生存率を減らすと産仔数を大きく増やすことができる場合に進化的に選択される。

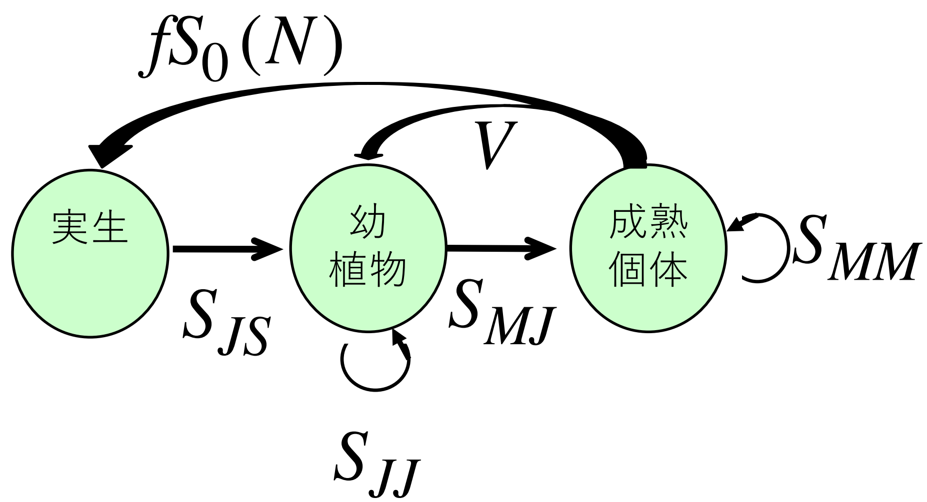
(８)密度依存的行列モデルの応用（生活史進化編）
ーー栄養繁殖の進化（解析編）ーー

- ◆ 繁殖様式の進化
  種子繁殖 VS. 栄養繁殖

	種子繁殖	栄養繁殖
繁殖体サイズ	小	大
生存率	小	大

- ◆ 栄養繁殖の例　：　ヤブレガサ、オオウバユリ、タケ

- ◆ 簡単な生活史モデルで考えてみよう



オオウバユリ:
ユリ科最大、背丈は2mぐらいになる。
芽生えてから花が咲くようになるまで、
数年かかる。一回咲くと花茎を
あげている鱗茎は死に、まわりに
つくった娘鱗茎（栄養繁殖）と、
種子（種子繁殖）が次の世代を
担います。種子は林床植物としては
珍しく、風に散って散布される。

栄養繁殖：胚・種子を経由せずに根・茎・葉
などの栄養器官から、次の世代の
植物が繁殖する無性生殖

	種子繁殖	栄養繁殖
長所	多数、分散距離長、遺伝的多様性	生存率高
短所	死亡率高	少数、分散距離短、クローン繁殖

$$
\begin{array}{cc}
 & \begin{array}{ccc} \text{実生} & \text{幼植物} & \text{成熟個体} \end{array} \\
\begin{array}{c} \text{実生} \\ \text{幼植物} \\ \text{成熟個体} \end{array} & \begin{pmatrix} 0 & 0 & fS_0(N) \\ S_{JS} & S_{JJ} & V \\ 0 & S_{MJ} & S_{MM} \end{pmatrix}
\end{array}
$$

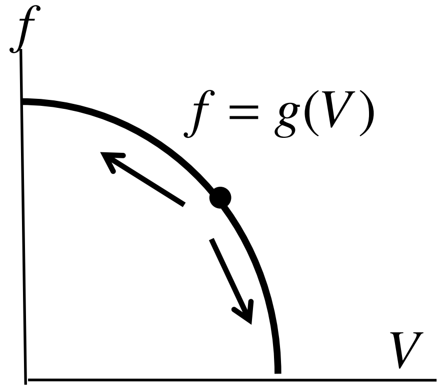
$S_0(N)$ ：子供の初期定着率（密度依存、単調減少関数）

f ：子供の数（産仔数、種子数）

V ：栄養繁殖による繁殖率

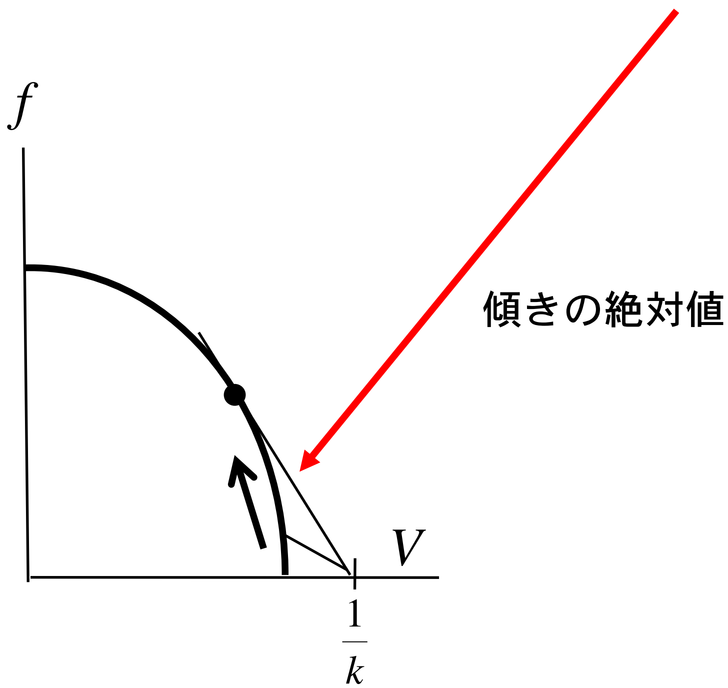
仮定：種子数と栄養繁殖体数の間のトレードオフ

（投資効果逓減の法則より上に凸の曲線）

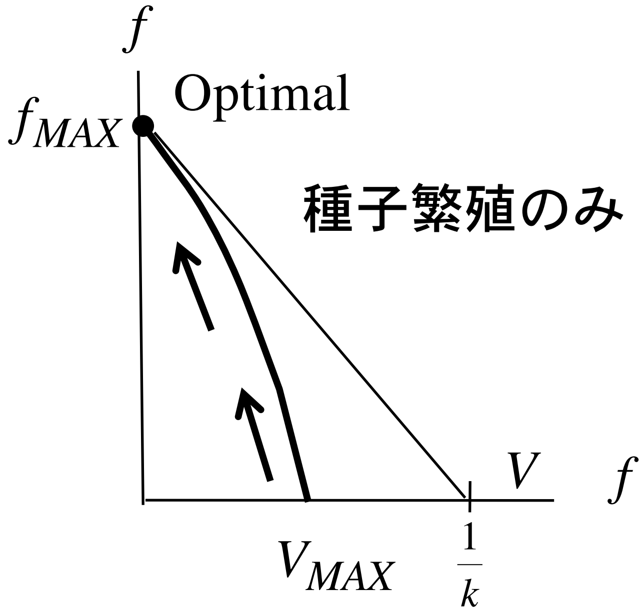


$$\det[\mathbf{E}-\mathbf{A}(N^*)]=0 \qquad \Rightarrow \qquad \frac{1}{S_{JS}S_0(N^*)}=\frac{f}{\dfrac{(1-S_{MM})(1-S_{JJ})}{S_{MJ}}-V}$$

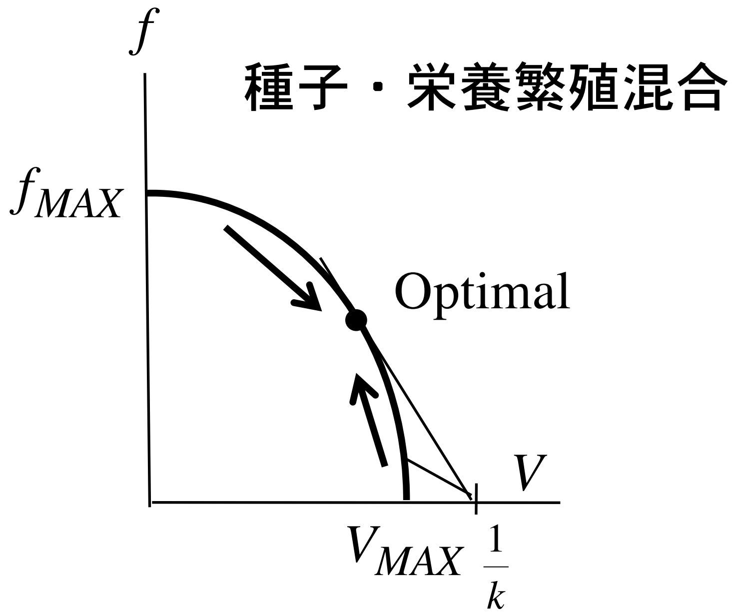
侵入条件定理より、N^*が最大になる方向へと進化
N^*最大なら左辺最大（S_0は減少関数）→　最大にするべき量　$\dfrac{f}{\frac{1}{k}-V}$　　$k=\dfrac{S_{MJ}}{(1-S_{MM})(1-S_{JJ})}$



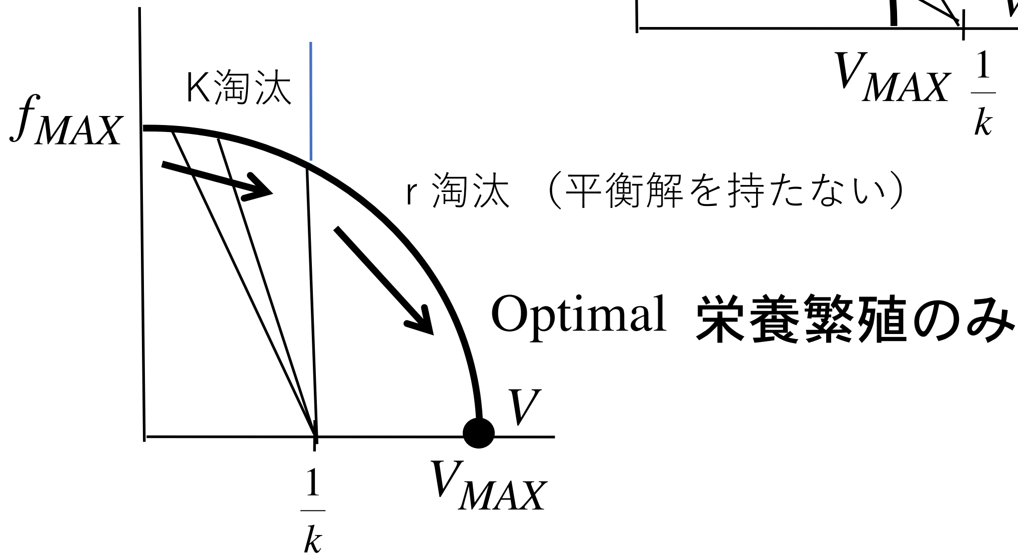
Case(1) $1 > kV_{MAX}, \; kf_{MAX} < -f'(0)$



Case(2) $1 > kV_{MAX}, \; kf_{MAX} > -f'(0)$



Case(3) $\frac{1}{k} < V_{MAX}$



演習問題

種子繁殖・栄養繁殖モデルに関する次の問いに答えよ。

１）平衡解が満たす条件から進化のプロセスで最大にすべき量を示せ。

２）最適解はパラメーターに依存して三つの場合に分かれていた。その三つの場合に分類できる条件を証明せよ。

３）Case(3)において、「栄養繁殖のみの解が最適解である」ことを証明せよ。

4) パラメーター　k　の生物学的意味について論ぜよ。

ま　と　め

（１）「密度指標最大進化」の法則の応用として、種子・栄養繁殖の進化モデル

（２）種子・栄養繁殖の進化モデルでは、

$$\frac{f}{\frac{1}{k}-V} \qquad\qquad k=\frac{S_{MJ}}{(1-S_{MM})(1-S_{JJ})}$$

が最大になることが示された。

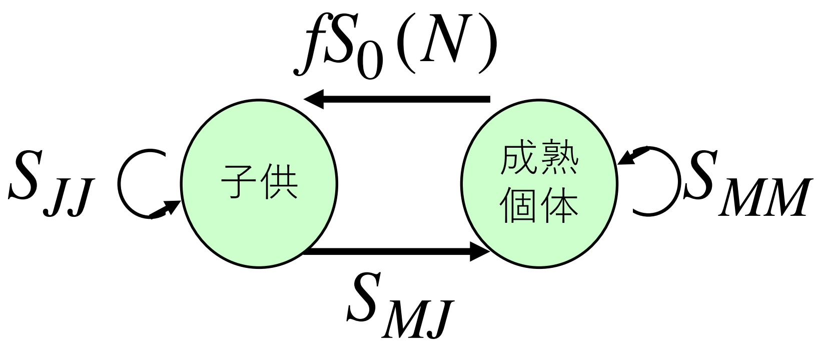
（３）「種子繁殖のみ」、「種子・栄養繁殖混合」、「栄養繁殖のみ」の生活史が選択されるための条件が求められている。

（４）「栄養繁殖のみ」の生活史が進化するのは、平衡解を持たないパラメーター条件の時である。

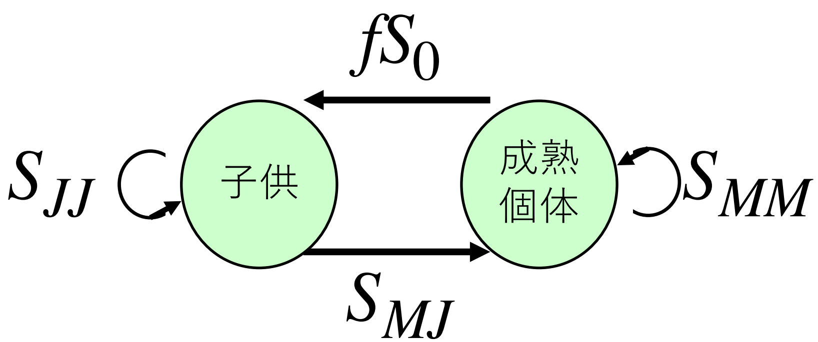

(麦)閻魔 グラス ¥530
ボトル ¥2,500
(芋)鉄幹 グラス ¥500
ボトル ¥2,300
(芋)黒霧島 グラス ¥480
Asahi
Thank you for your attention

おまけ（密度非依存的行列モデルとの比較）

密度依存的



密度非依存的



密度非依存モデル

多回繁殖型

$$\begin{array}{cc} & \text{子供} \quad \text{成熟個体} \\ \begin{array}{c}\text{子供} \\ \text{成熟個体}\end{array} & \begin{pmatrix} S_{JJ} & fS_0 \\ S_{MJ} & S_{MM} \end{pmatrix} \end{array}$$

一回繁殖型

$$\begin{array}{c} \text{子供} \quad \text{成熟個体} \\ \begin{pmatrix} S_{JJ} & fS_0 \\ S_{MJ} & 0 \end{pmatrix} \end{array}$$

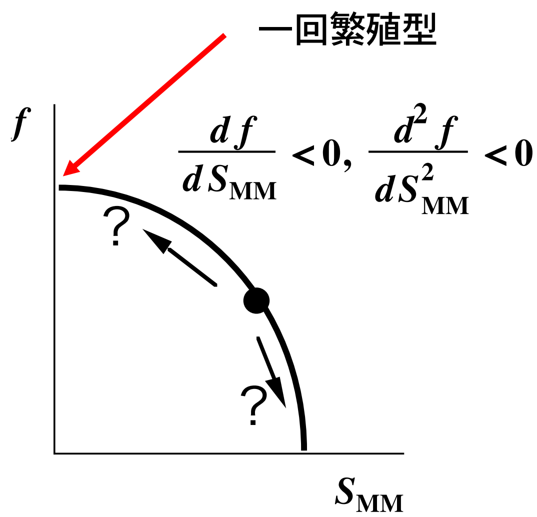
成熟したら
すぐ死亡

S_0 ：子供の初期定着率

f ：子供の数（産仔数、種子数）

S_{MM} ：成熟個体の生存率

仮定：子供の数と成熟個体の生存率
　　　の間のトレードオフ　$f \equiv f(S_{MM})$
（投資効果逓減の法則より上に凸の曲線）



密度非依存モデルの解析

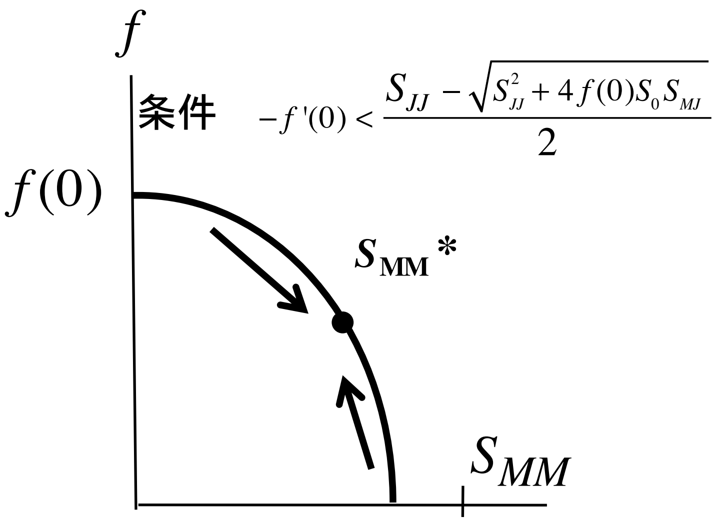
最適戦略論の考え方に従えば、適応度が最大になる方向へと進化
年あたりの適応度（個体群成長率）が最大にするべき量

$$\det[\lambda \mathbf{E} - \mathbf{A}] = 0 \quad \Rightarrow \quad \lambda = \frac{S_{MM} + S_{JJ} + \sqrt{(S_{MM} - S_{JJ})^2 + 4fS_0S_{MJ}}}{2}$$

$$\frac{\partial \lambda}{\partial S_{MM}} = 0,\ \frac{\partial^2 \lambda}{\partial S_{MM}^2} < 0$$

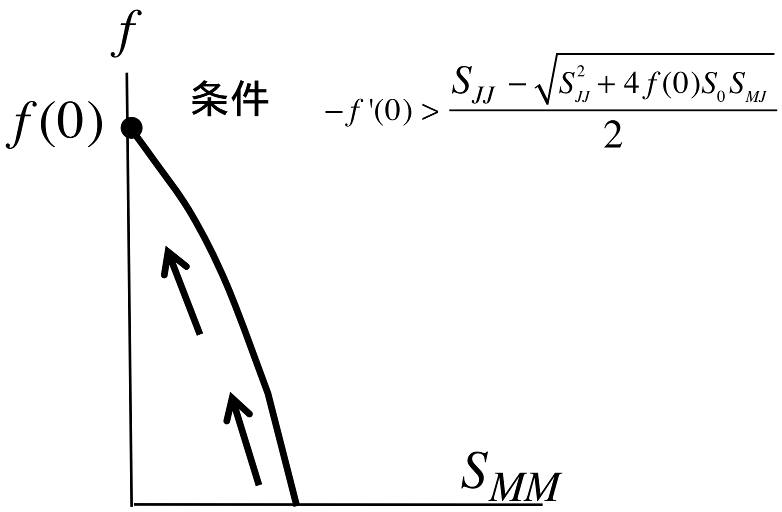
より、SMM*の最適解が満たすべき条件がわかる。

$$f'(S_{MM}*) = \frac{S_{JJ} - S_{MM}* - \sqrt{(S_{MM}* - S_{JJ})^2 + 4f(S_{MM}*)S_0S_{MJ}}}{2S_0S_{MJ}}$$



$1 > S_{MM}* > 0$

多回繁殖型勝利



$S_{MM}* = 0$

一回繁殖型勝利

密度依存モデルの解析

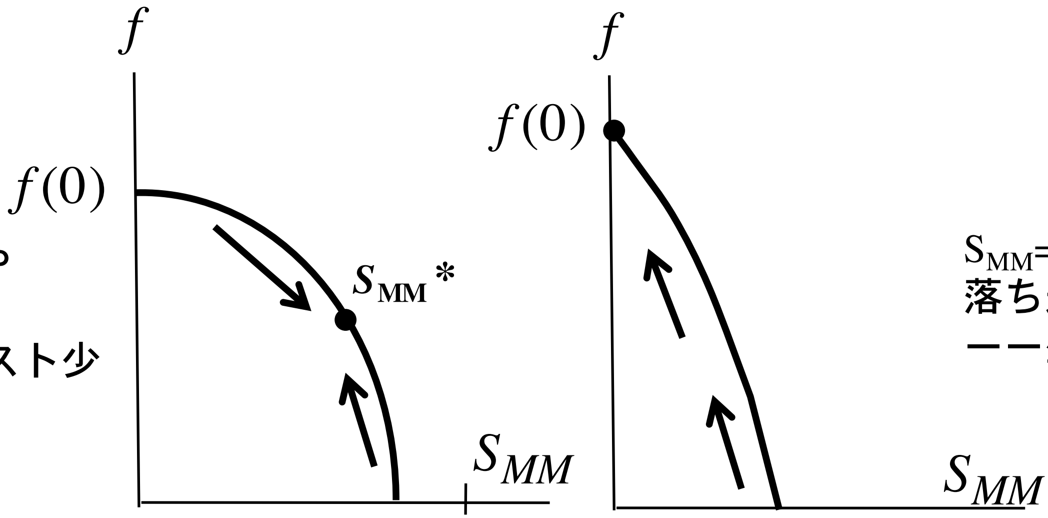
平衡個体数最大進化の原理に従えば、
<u>生涯の産出数の期待値</u>が最大にするべき量

Again

条件　$-f'(0) < f_{MAX}$

条件　$-f'(0) > f_{MAX}$

S_{MM}=0での緩やかな落ち込み
ーー生存のコスト少



S_{MM}=0での急な落ち込み
ーー生存のコスト大

多回繁殖型

$1 > S_{MM}* > 0$

一回繁殖型

$S_{MM}* = 0$

ま　と　め

＊密度依存的モデルと密度非依存モデルの対比

１）トレードオフ曲線の形状に依存する解が得られる点は同じ
２）依存しているパラメーターが異なる

密度非依存の場合

S_0, S_{JJ}, S_{MJ}に依存して
解が決まる

密度依存の場合

S_0, S_{JJ}, S_{MJ}に
無関係に解が決まる