



海洋生態系モデリング-II

生活史モデリングの ための理論的基礎

入江 貴博

Theoretical basis of life history modelling

Takahiro Irie

いりえ たかひろ：東京大学大気海洋研究所

生態系モデリングに従事する研究者が、生物の生活史をモデルに組み込むことを試みる際に有用と思われる情報を提供することが、本稿のねらいである。生活史を対象としたモデリングは、これまで主に個体群生態学や進化生態学の分野で進められてきた。特に生活史理論に関する教科書は、進化生態学の一分野である生活史進化の研究者によって執筆されたものが多い。そういった教科書を読み解くためには、進化生態学における「適応度」という概念の理解が必要不可欠である。従って本稿は、個体群成長率を記述する一連のモデルを紹介した上で、それらを用いて適応度に関する直感的な説明を与える。その上で生態学において生活史を考慮することが重要である理由を例示しつつ、生活史の定式化に関する具体的な方法や関連の文献を挙げる。

1. はじめに

生物学において、個体の持つ形質は、大きく遺伝子型と表現型に大別される。後者を構成する要素として、形態形質、生活史形質、行動形質、生理学的形質などがある。生活史形質とは、個体が生まれてから死ぬまでの一連の過程を特徴づける形質の集合であり、代表的なものとしては卵数、卵サイズ、孵化齢、孵化サイズ、成長率、性成熟齢、性成熟サイズ、死亡率などが挙げられる。これらのうち、個体のサイズに関する形質は、生活史形質であると同時に形態形質でもあり、上の分類は文脈に依存した便宜的なものであることがわかる。

上に挙げた具体例がよく示すように、生活史形質には定量性の高いものが多い。それゆえ、生活史形質は数理モデリングとの相性はよいと言える。実際、生活史を数学的に記述する数理モデルは古くから存在している。数理生態学の分野で個体の生活史が考慮されているモデルは、おおきく次の三種類に分けることができる。個体群生態学で用いられる(1) 齢構成のある個体群モデル、進化生態学における(2) 最適生活史モデル、体内でのエネルギー配分を考慮して個体発生を記述する

(3) 動的エネルギー収支モデルである。それぞれについて、すこし詳しく説明する。

まず(1) 齢構成のある個体群モデルは、単一種からなる閉鎖個体群を仮定した上で、その個体群サイズの変化を記述するためのものである。ここでいう単一種の個体群とは、分類学上の同種で構成される個体群 (single-species population) という意味ではなく、生活史パラメータ (vital rates とも言う^{[1])} が均質である個体の集合としての個体群 (monomorphic population) という意味である。個体群は個体の集合であり、個体群の成長率は各個体からの再生産に大きく左右される。従って、死亡リスクや繁殖への投資が個体発生に伴って示す変化は、個体群成長率を決める下位構造としてモデルに組み込まれる。本稿では、このモデルの前身にあたる齢構成のない個体群モデル (マルサスモデルと呼ばれる) の導出から始めて、齢構成のある個体群モデルの説明に進み、生活史と個体群成長率の間で示される数学的挙動やその解析法について述べる。

次の(2) 最適生活史モデルは、進化生態学的生活史進化 (life history evolution) という分野において、生物的生活史形質に見られるパターンを進化的適応の観点から説明するために用いられている。自然選択は、適応度 (fitness) のより高い表現型 (生活史) をもたらす遺伝子型の集団中での頻度がより大きくなるように作用する。この原理の下で生活史の進化を理論的に取り扱うためには、個体の生活史と適応度を結びつける数理モデルの構築が必要不可欠である。この適応度と生活史の関係は、上述の個体群成長率と生活史の関係と相同の関係にあるため、本稿ではまず個体群成長率を生活史で記述するモデルについて述べ、その説明を利用して適応度を生活史で記述するモデルの話題へと進む。

最後の(3) 動的エネルギー収支モデル (Dynamic Energy Budget model) については、紙面の都合から本稿では詳しく扱うことができない。(1) 齢構成のある個体群モデルや(2) 最適生活史モデルでは、個体群成長率や適応度といった個体群レベルでの

動態を記述するための下位構造として、死亡率や出生率といった生活史パラメータを含む数式が書き下される。それに対して、(3) 動的エネルギー収支モデルは、死亡率や出生率といった個体群レベルでの動態を決めるパラメータを含まない。その代わりに、個体の成長や繁殖といった個体発生に伴う生活史イベントを記述するための下位構造として、体内に取り込まれたエネルギー資源が、個体を構成する様々な器官に配分されるような種類の定量的なトレード・オフが仮定されている。

2. 単一種からなる閉鎖個体群の成長モデル

個体の移出入を考えなくてよい閉鎖個体群においては、個体群サイズの変化は個体の出生と死亡だけで説明できる。出生率 (birth rate: β) を「ある個体が時刻 t から $t + \Delta t$ の間に産む仔の数」、死亡率 (mortality rate: μ) を「ある個体が時刻 t から $t + \Delta t$ の間に死亡する確率」と定義すると、これらの量の差が内的自然増加率 (intrinsic rate of natural increase) と呼ばれる量になる ($r \equiv \beta - \mu$)。

ここでは出生率と死亡率という生活史パラメータと個体群の成長という現象の関係を確認するために、まず差分方程式をまず書き下し、そこから有名なマルサスモデル (Malthusian model) を導出してみる^[2]。まず、時刻 $t + \Delta t$ での個体数 $n(t + \Delta t)$ は、時刻 t に生存していた個体のうちで Δt の時間を生き延びた個体の数 $(1 - \mu\Delta t)n(t)$ と、生き延びた個体から生まれる個体の数 $\beta\Delta t(1 - \mu\Delta t)n(t)$ の和である：

$$n(t + \Delta t) = (1 - \mu\Delta t)n(t) + \beta\Delta t(1 - \mu\Delta t)n(t) \quad (2.1)$$

これを導関数の定義式に代入して式を整理していくと、次のような微分方程式を得る：

$$\begin{aligned} \frac{dn}{dt} &= \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{n(t + \Delta t) - n(t)}{\Delta t} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} (\beta - \mu - \beta\mu\Delta t)n(t) \\ &= (\beta - \mu)n(t) = rn(t) \end{aligned} \quad (2.2)$$

これは変数分離型の微分方程式であり、 $n(t) = n(0)e^{rt}$ という解がちどころに導出される。この式は単純であるが実は重要で、生物個体

群の示す動態は replicator dynamics であるが故に、その数の変化は基本的には指数スケールで起こる現象であることを端的に示している。

ところで、マルサスモデルは出生率や死亡率が時刻や個体の齢に依存しないで定数を取り続けることを仮定しているが、現実の生物はそうではない。ここでは死亡率が時刻あるいは齢の関数を取る場合を考え、統計学の生存時間解析における定義を紹介する。上で提示した瞬間死亡率 (μ) は、生存時間解析ではハザード関数と呼ばれ、数式では次のように定義される：

$$\mu(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{P[t \leq T < t + \Delta t | T \geq t]}{\Delta t} \quad (2.3)$$

確率変数 T はある個体の 0 歳での余命 (= 寿命) であり、分子は「時刻 t まで生存した個体が次の Δt 時間のうちに死亡する確率」という条件付き確率である。また、「時刻 0 に生まれた個体が時刻 t まで生きている確率」を関数 $l(t)$ で表し、これを生存関数 (survival function) と呼ぶ。生存関数で与えられる「ある個体が時刻 t まで生存している確率 (survivorship)」は、ハザード関数と次のような関係にある：

$$l(t) = \exp\left(-\int_0^t \mu(t') dt'\right) \quad (2.4)$$

式(2.4)の導出は、生存時間解析の教科書を参照されたい [3]。

3. 密度依存性の下での個体群の成長モデル

マルサスモデルでは、長い時間が経過すると個体群サイズは正の無限大に発散するか ($r > 0$)、絶滅が起こる ($r < 0$)。 $r = 0$ が維持されれば個体群サイズは初期値のまま不変であるが、仮にそれが現実だとしても、何らかのフィードバックが働いてのことだと考えるのが妥当であろう。ひとつの可能性は、密度依存性によるフィードバックである。ここでは死亡率 $\mu(t)$ が個体群サイズ $n(t)$ に正比例する場合と、出生率 $\beta(t)$ が個体群サイズ $n(t)$ の指数関数で減少する場合を考える。

まず、死亡率 $\mu(t)$ が個体群サイズ $n(t)$ に正比例することを仮定すると、一般にはロジスティック

方程式という名で知られている Verhulst equation となることを示す。式(2.1)の右辺第一項と第二項にある μ を $n\mu_0$ で置き換え、式(2.2)と同様に導関数に代入して整理すると次式を得る：

$$\begin{aligned} \frac{dn}{dt} &= \lim_{\Delta t \rightarrow 0} (\beta - \mu_0 n - \beta \mu_0 n \Delta t) n \\ &= \beta n \left(1 - \frac{n}{\beta/\mu_0}\right) \end{aligned} \quad (3.1)$$

ここで $r \equiv \beta$ 、 $K \equiv \beta/\mu_0$ と置き換えて、部分分数分解と変数分離法を用いてこの微分方程式を解くと、次式となる：

$$n(t) = \frac{K}{1 + (Kn(0)^{-1} - 1)\exp(-rt)} \quad (3.2)$$

上で定義した r と K はそれぞれ内的自然増加率、環境収容力 (carrying capacity) と呼ばれる。この系では、個体数の初期値 $n(0)$ が正であれば、個体群サイズは最終的に必ず K に収束する。これは、個体密度が低いときは死亡率が小さくなって個体群の成長速度が上がり、反対に個体密度が高いときには死亡率が上がって個体群が縮小するというフィードバックが働く故である。

次に、水産資源解析学で提唱された再生産関係の二種類のモデルを利用して、出生率 $\beta(t)$ が個体群サイズ $n(t)$ の減少関数であることを仮定した場合を考えてみる [4]。まず、指数関数による Ricker 型の密度依存性を仮定する場合には、式(2.1)の第二項にある β を $\beta_0 \exp(-an(t))$ で置き換え、式(2.2)と同様の計算をすると次式を得る：

$$\frac{dn}{dt} = \mu n \left(\frac{\beta_0}{\mu} e^{-an} - 1\right) \quad (3.3)$$

別の場合として、Beverton-Holt 型の密度依存性は、式(2.1)の第二項にある β を $\beta_0/(1 + an(t))$ で置き換えて、次式に至る：

$$\frac{dn}{dt} = \frac{\beta_0}{n^{-1} + \alpha} - \mu n \quad (3.4)$$

これらのモデルに基づく個体群サイズの変化は、ロジスティック方程式の下での挙動と(定性的には)よく似ている。個体数の初期値 $n(0)$ が正であれば必ずその値に収束する個体群サイズを K と置くと、それらはそれぞれ $K \equiv \alpha^{-1} \ln(\beta_0/\mu)$ と

$K \equiv (\beta_0 \mu^{-1} - 1) / \alpha$ となる。

以上は死亡率や出生率の密度依存性が同種個体間の相互作用で生じていることを仮定したモデルであったが、実際には種をまたいで同じ資源を奪い合うことも起こりえる。そのような状況を考える場合は、上のモデルを多種系に拡張する必要がある。最も有名な例は、ロジスティック方程式を多種系に拡張した Lotka-Volterra の競争方程式である [2,5,6]。説明を単純化するために、ここでは二種系の場合を紹介する。種Aと種Bの個体数をそれぞれ n_A , n_B と置くと、それぞれの変化は次の連立微分方程式によって与えられる：

$$\frac{dn_A}{dt} = r_A n_A \left(1 - \frac{n_A + \alpha_{AB} n_B}{K_A} \right) \quad (3.5a)$$

$$\frac{dn_B}{dt} = r_B n_B \left(1 - \frac{n_B + \alpha_{BA} n_A}{K_B} \right) \quad (3.5b)$$

まず式 (3.5a) は、式 (2.1) について n を n_A で、 μ を $\mu_A n_A + \mu_B n_B$ で、 β を β_A で置き換え、式 (3.1) と (3.2) の導出と同様の方法で計算を進めた後に、パラメータを $r_A \equiv \beta_A$, $\alpha_{AB} \equiv \mu_B / \mu_A$, $K_A \equiv \beta_A / \mu_A$ と再定義することで得られる。式 (3.5b) の導出も同様である。瞬間死亡率が両種の個体数の加重和に比例して大きくなるという仮定を置いていることが、このモデルの特徴である。図1では、連立微分方程式 (3.5a), (3.5b) の下で n_A , n_B の動態を示した。パラメータや初期値 $n_A(0)$, $n_B(0)$ の内容によって、最終的に両種が共存する、種Bが絶滅する、種Aが絶滅するという三種類のパターンが存在することがわかる。

上で紹介した Lotka-Volterra 競争方程式は二種の系であったが、三種以上にも拡張可能であり、多数種間での相互作用を相手にする生態系モデリングの研究者にとっては、重要な意味を持つモデルとなるはずだ。ただし、Lotka-Volterra 競争系は三種系でもパラメータ値によってはカオスが出現することが知られている。なお、死亡率の代わりに出生率に密度依存性が働く競争系のモデルも (あまり有名ではないが) 調べられており、Ricker 競争系や Beverton-Holt 競争系などと呼ばれている。

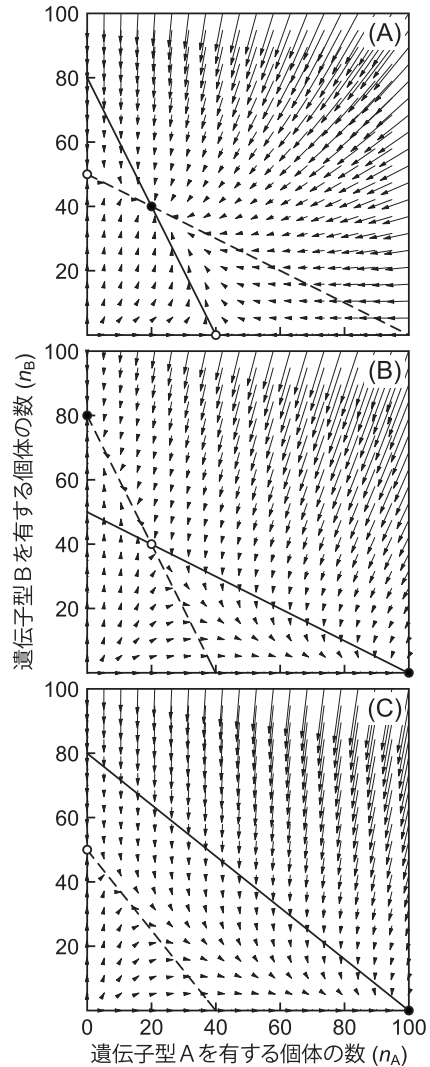


図1 Lotka-Volterra競争系の動態。両遺伝子型の変化率 $\{dn_A/dt, dn_B/dt\}$ をベクトル場として示したもので、両種の個体数は矢印に沿った軌跡を描いて変化する。黒丸と白丸はそれぞれ安定平衡点と不安定平衡点を示す。実線と破線はそれぞれ遺伝子型Aと遺伝子型Bのアイソクライン。その数学的定義より、個体数の軌跡は遺伝子型AのアイソクラインをX軸に対して垂直に、遺伝子型BのアイソクラインをX軸に対して平行に横切る。(A) 初期値 $n_A(0) > 0$, $n_B(0) > 0$ とは無関係に、最終的に遺伝子型Aと遺伝子型Bは共存する。 $\alpha_A = \alpha_B = 0.5$, $K_A = 40$, $K_B = 50$ 。(B) 個体数の初期値に応じて最終的に遺伝子型Aもしくは遺伝子型Bのみが個体群を占領する。 $\alpha_A = \alpha_B = 2.0$, $K_A = 100$, $K_B = 80$ 。(C) 個体数の初期値に関わらず、最終的に遺伝子型Aが個体群を占領する。 $\alpha_A = \alpha_B = 1.25$, $K_A = 100$, $K_B = 50$ 。

4. サイズ構成のあるモデル

これまでに紹介した個体群動態のモデルでは、個体群を構成する個体の死亡率や出生率が、その個体の加齢に伴って変化することを明示していなかった。個体群を構成する齢やサイズごとの個体数の動態を記述することのできるモデルは、それぞれ齢構成のある個体群モデル (age-structured population model)、サイズ構成のある個体群モデル (stage-structured population model) と呼ばれている。いずれも連続時間のモデルは偏微分方程式 (partial differential equation) を用いて記述され、離散時間のモデルは行列式を用いて記述される。後者の行列個体群モデル (matrix population model) については、良い教科書が数多く出版されているので^[1,7]、ここでは連続時間のモデルについて簡単に紹介する^[8,9]。

上述の偏微分方程式を用いたモデルには定着した固有名詞がないので、ここでは PDE 個体群モデルと呼ぶことにする。このモデルは、次のような式で表現される：

$$\frac{\partial f(x,t)}{\partial t} = -\frac{\partial g(x)f(x,t)}{\partial x} - \mu(x)f(x,t) \quad (4.1)$$

まず、 t は時刻で、 x は個体の体サイズとする。 $f(x,t)$ は時刻 t にサイズが x である個体の密度である ($f(x,t)$ に Δx をかけると個体数になる)。 $g(x)$ と $\mu(x)$ は、それぞれサイズが x の個体の成長率と死亡率である。式 (4.1) を導出するためには、体サイズ x について非常に狭い区間 $(x - \frac{\Delta x}{2}, x + \frac{\Delta x}{2})$ を考えて、その領域へと流入する個体と流出する個体の数を書き下す必要がある (図 2)。まず、時刻 t から $t + \Delta t$ の間に体サイズが $x - \frac{\Delta x}{2}$ から x へと成長する個体の数は、次のように書ける：

$$g\left(x - \frac{\Delta x}{2}\right)f\left(x - \frac{\Delta x}{2}, t\right)\Delta t \quad (4.2)$$

次に、時刻 t から $t + \Delta t$ の間に体サイズが x から $x + \frac{\Delta x}{2}$ へと成長する個体の数を考える：

$$g\left(x + \frac{\Delta x}{2}\right)f\left(x + \frac{\Delta x}{2}, t\right)\Delta t \quad (4.3)$$

最後に、時刻 t から $t + \Delta t$ の間に体サイズが

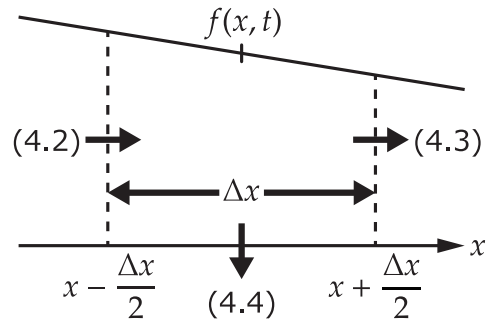


図 2 式 (4.1) が描いている成長と死亡による個体の流入出。横軸は体サイズ x で、縦軸は個体密度 $f(x,t)$ 。時刻 t から $t + \Delta t$ の間に、幅が Δx で高さが $f(x,t)$ の領域へと成長によって流入する個体 (式 (4.2) で与えられる)、成長によって流出する個体 (式 (4.3) で与えられる)、死亡によって損失する個体 (式 (4.4) で与えられる) を考慮することで、 Δt 時間後のサイズ x の個体密度が計算できる。

$x - \frac{\Delta x}{2}$ から $x + \frac{\Delta x}{2}$ の範囲にあり、かつ時刻 t から $t + \Delta t$ の間に死亡する個体の数を書き下す：

$$\mu(x)f(x,t)\Delta x\Delta t \quad (4.4)$$

もし式 (4.2) ~ (4.4) の流入や流出が存在しないならば、時刻 $t + \Delta t$ での個体数は、時刻 t での個体数と等しくなるはずである：

$$f(x,t + \Delta t)\Delta x = f(x,t)\Delta x \quad (4.5)$$

しかしながら、実際には成長や死亡を考慮する必要があるため、この式の右辺に式 (4.2) ~ (4.4) の項を付け加えることになる：

$$\begin{aligned} f(x,t + \Delta t)\Delta x = & f(x,t)\Delta x + g\left(x - \frac{\Delta x}{2}\right)f\left(x - \frac{\Delta x}{2}, t\right)\Delta t \\ & - g\left(x + \frac{\Delta x}{2}\right)f\left(x + \frac{\Delta x}{2}, t\right)\Delta t \\ & - \mu(x)f(x,t)\Delta x\Delta t \end{aligned} \quad (4.6)$$

式 (4.5) の両辺を $\Delta x\Delta t$ で割って、 $\Delta x \rightarrow 0$ と $\Delta t \rightarrow 0$ の極限をとると、偏導関数の定義より式 (4.1) が導出される。

式 (4.1) は、成長に伴う体サイズの増大と死亡による個体数の減少とが引き起こす動態は記述しているが、再生産 (つまり境界条件) についての情

報は含まれていない。時刻 $t + \Delta t$ に初期サイズ x_0 で個体群に新規加入する個体の数 $f_0(x_0, t)\Delta x$ は、次のように書ける：

$$f_0(x_0, t + \Delta t)\Delta x = \int_0^{\infty} m(x)f(x, t)dx \quad (4.7)$$

ただし、 $m(x)$ は体サイズが x である個体による出生率である。

以上の偏微分方程式に基づく系が示すふるまいを定量的に知るためには、 $g(x)$ 、 $\mu(x)$ 、 $m(x)$ の関数型をかなり恣意的に選ばない限り、数値計算が必要である。流体力学における移流拡散方程式に代表されるような偏微分方程式の数値計算法としては、有限要素法が有名であるが、上の系には個体発生に伴う体サイズ変異の増大（拡散項に相当する）がないため、常微分方程式の数値解法が利用可能であり、Andre de Roos 博士が開発した EBT algorithm がよく知られている^[9]。ただし、 $g(x)$ 、 $\mu(x)$ 、 $m(x)$ の関数型が一定の条件を満たしていれば、個体群動態の経過をある程度は解析的に把握できる。というも、十分多くの世代が繰り返された後には、初期条件 $f(x, 0)$ の内容に関わらず、個体群の体サイズの構成は安定サイズ分布 (stable size distribution) へと収束するためのである。収束後の安定サイズ分布は、 $g(x)$ 、 $\mu(x)$ 、 $m(x)$ から一意に決まる固有関数 (eigenfunction) に一致する。また、全体の個体数も指数関数に従って増加あるいは減少するが、その変化率 r は $g(x)$ 、 $\mu(x)$ 、 $m(x)$ から計算される固有値となる。

ある個体の齢を y とした時、体サイズ x と齢 y とが互いに全単射の関係にあるならば、 $dx/dy = g(x)$ より、齢 y は体サイズ x と成長率 $g(x)$ から計算することができる。ある個体が齢 y まで生き残る確率を式 (2.4) で定義された $l(y)$ で記し、齢 y の個体による出生率を $m(y)$ で与えると、安定齢分布に収束した個体群では、特性方程式 (characteristic equation) と呼ばれる次の等式が成り立つ^[10,11]：

$$1 = \int_0^{\infty} e^{-ry}l(y)m(y)dy \quad (4.8)$$

この式の導出については、数理生物学の教科書を参照されたい^[5,6]。

5. 適応度としての内的自然増加率

生活史理論の教科書は、進化生態学や量的遺伝学の研究者によって執筆されたものばかりである。従って、それらを理解するためには、Charles Darwin に端を発する進化の理論とは無縁ではられない。ここでは、可能な限り直感的な説明を試みるべく、古典的なネオダーウィニズムが置いている前提事項を次のような箇条書きにした^[12]：

- (1) 個体の表現型 (P) は、遺伝子型 (G) と環境 (E) とそれらの相互作用 (G×E) によって決まる。
- (2) 個体の遺伝子型 (G) は、遺伝という現象を介して次世代に受け継がれる（表現型は部分的に受け継がれる）。
- (3) ある個体が次世代に残す子孫の数は、生活史形質を含めた表現型によって大きく左右される。

これらの (1) ~ (3) を忠実に反映した系（ゲーム理論の分野では replicator dynamics と呼ばれる^[13]）を用意した時、ある遺伝子型の集団中での相対頻度はどのような（世代をまたいだ）経時的变化を示すだろうか。環境条件 (E) の変動を無視できるならば、次世代により多くの子孫を残すような表現型をもたらす遺伝子型がより多くの複製を増やし、集団での相対頻度を増していくことが期待される。この場合、遺伝子頻度の集団中での増加速度を、その遺伝子型を有する個体の適応度とみなすことができる。適応度 (Φ) は、個体の表現型 (P) とその個体にとっての環境 (E) を独立変数に持つ関数として表現できるので、より高い適応度をもたらすような表現型を有する個体は集団で増え続け、やがては数の上で優占するだろう。

ところで、個体群生態学では、内的自然増加率（時間あたりの個体数の増加率）が r である個体群を構成する個体の数 (n) の動態が式 (2.2) で記述されることを示した。実はこの式が、進化生態学においては集団中の遺伝子頻度の時間変化を記述するモデルとして登場する。すなわち、ある条件の

下では、内的自然増加率が個体の適応度として定義される。

いま、集団中に二種類の遺伝子型があり、それぞれの遺伝子型を有する個体の内的自然増加率を r_A と r_B で記す。このとき、式 (2.2) より遺伝子型 A の相対頻度 \tilde{n}_A は次式で与えられる：

$$\tilde{n}_A(t) \equiv \frac{n_A(t)}{n_A(t) + n_B(t)} = \left\{ 1 + \frac{n_B(0)}{n_A(0)} e^{-(r_A - r_B)t} \right\}^{-1} \quad (5.1)$$

時間 t に関する極限をとると、遺伝子型 A の相対頻度は $r_A > r_B$ ならば 1 となり、 $r_A < r_B$ ならば 0 となる：

$$\begin{cases} \lim_{t \rightarrow \infty} \tilde{n}_A(t) = 1 & (r_A > r_B) \\ \lim_{t \rightarrow \infty} \tilde{n}_A(t) = 0 & (r_A < r_B) \end{cases} \quad (5.2)$$

つまり、長い時間が経過した後に、集団には遺伝子型 A を有する個体だけがいるようになるか、反対にその集団では遺伝子型 A を持つ個体が全滅する。そのどちらになるかは、内的自然増加率の大小関係だけで決まるということである。ここでは単純化のために遺伝子型が二種類だけ存在する一倍体生物の系を考えたが、三種類以上の遺伝子型が存在したり、二倍体の生物を考える場合でも本質的には同じことである。

以上のことから、ある条件の下では、内的自然増加率が適応度の代替量となり、自然選択は内的自然増加率を最大にするような表現型を好むという議論が可能となる [10, 11, 14]。さらに、世代時間の変異も無視できるならば、ある個体が生涯に産む仔数 (卵数) として定義される純繁殖率 (net reproductive ratio; R_0) が適応度として利用できる [1, 10, 11]。つまり、内的自然増加率を最大にする表現型が、純繁殖率を最大にする表現型に一致する。野外では、純繁殖率は内的自然増加率の定量化よりも容易であるため、進化生態学の実証研究においては、純繁殖率を適応度とみなして議論が進められることも稀ではない。

6. 進化的に安定な戦略と侵入適応度

内的自然増加率が適応度の代替量として常に利

用可能であれば、表現型の進化や適応を理論的に取り扱うことが非常に容易となるのだが、現実にはそうはいかない。内的自然増加率が利用できない状況とは、(1) ある種の密度依存淘汰が無視できない場合と (2) 頻度依存淘汰が働いている場合である。これらの仮定が前節で想定した状況と決定的に異なるのは、ある表現型を持つ個体の適応度を関数として書き下したときに、別の表現型を持つ個体の数 (密度) が独立変数として考慮される点である。そのような条件の下での進化動態を理論的に調べるには、様々な遺伝子型を持つ個体によって構成された個体群において、自然選択の下でそれぞれの遺伝子型頻度がどのように変化するかを見ればよい。つまり、上で紹介した複数種間での競争系を複数遺伝子型間での競争系に置き換えたようなモデルを考える。結果として、最終的にある遺伝子型の頻度が 1 になる、複数の遺伝子型が一定の相対頻度を保って共存する、複数の遺伝子型間で周期的な増減が繰り返されるといったパターンが想定される。しかしながら、理論生態学の分野では、各遺伝子型頻度の初期値が任意であったり、三種以上の遺伝子型から構成される個体群での進化動態が積極的に解析されることはあまりない。次に述べる、極めて限定された条件の下での動態ばかりが詳しく調べてられている。

進化動態の理論研究は、次に示す進化的侵入解析 (evolutionary invasion analysis) の手順に従って進められることが多い。(1) 個体群を構成するすべての個体が、同じ遺伝子型 (X とする) を持っている (在来遺伝子型 resident genotype と呼ぶ)。(2) 突然変異か移入によって、その個体群に別の遺伝子型 (Y とする) を持つ個体が 1 個体だけ侵入する (突然変異遺伝子型 mutant genotype と呼ぶ)。(3) 遺伝子型 Y が、個体群の中でその遺伝子型頻度を増やすことができるか、あるいは排除されて 0 になるかを解析的に調べる。このような条件の下で、もし遺伝子型 X が (遺伝子型 Y も含めて) あらゆる遺伝子型の侵入も許さないならば、遺伝子型 X のもたらす表現型は、進化的に安定な戦略 (evolutionarily stable strategy; ESS) と呼ばれる。

進化的に安定な戦略という語は、生活史進化の教科書でも頻出する、進化生態学における最も重要な概念のひとつである。その意味は、「(ある条件の下で) 自然選択に基づく進化動態の結果として最終的に選ばれる表現型」という理解でよいと思う。その際に、自然選択によって最大化される量は、侵入適応度 (invasion fitness) と呼ばれる。

上述の Lotka-Volterra 競争系を例に、突然変異型の侵入可能性を計算してみよう。無性生殖をする生物に関して、遺伝子型 A を持つ個体ばかりがいる個体群に遺伝子型 B を持つ個体が侵入する状況を考える。式 (3.5b) より、遺伝子型 B による侵入が成功するためには、 $n_A \gg n_B \geq 0$ という条件の下で、次の不等式が成り立つ必要がある：

$$\begin{aligned} \frac{dn_B}{dt} &= r_B n_B \left(1 - \frac{n_B + \alpha_{BA} n_A}{K_B} \right) \\ &= \beta_B n_B \left(1 - \frac{\mu_B n_B + \mu_A n_A}{\beta_B} \right) > 0 \end{aligned} \quad (6.1)$$

この式から $\beta_B / \mu_B > (\mu_A / \mu_B) n_A + n_B$ という不等式が得られるが、 n_B はほぼ 0 なので、侵入が成功するためには、在来型個体の存在によって突然変異型の死亡率が上がる密度効果の大きさ $\mu_A n_A$ に対して、突然変異型の出生率 β_B が相対的に大きいことが必要であることがわかる。もし在来型の個体数が環境収容力 K_A に達している状況で遺伝子型 B が侵入を試みるならば、 $n_A = K_A = \beta_A / \mu_A$ より、侵入成功のための条件は $\beta_B > \beta_A + \mu_B n_B$ となる。従って、取り得る最大の出生率 β を発現する遺伝子型が ESS となり、この場合の侵入適応度は β であることがわかる。

本稿では紙面が限られているので、上のような簡略化された計算を行ったが、本来の進化的侵入解析では、式 (3.5) に相当する連立微分方程式から平衡点を計算した上で、その近傍でテイラー展開に基づく線形化を行い、ヤコビ行列を書き下した後に最大実固有値の正負を見ることで突然変異型の侵入可能性を判定する。この方法については、Otto and Day (2007) [2] が豊富な実例とともに、わかりやすい解説をしている。また、在来遺伝子

型と非常によく似ている (値として近傍である) 表現型の突然変異型の侵入と、両型の置換が繰り返し起こることを仮定した際に見られる進化動態は Adaptive Dynamics と呼ばれている。この系のふるまいとその解析方法については、佐々木 (2009) [15] がわかりやすい。

7. 最適生活史モデル

自然選択によって最大化される量 (適応度) は、式 (5.1) では内的自然増加率 $r (= \beta - \mu)$ であり、式 (6.1) では単に出生率 β であった。本稿では取り上げていないが、別の状況においては β / μ となることもあるし、出生率や死亡率にかかる密度依存性の内容が個体発生に伴って変化するような場合には、侵入適応度は相応にややこしい式となる [16]。いずれにしても、死亡率は低いほど、出生率が高いほど、適応度は大きくなる傾向がある。歴史的には、無限に多くの子を産みだし、無限に生き続けるような (適応度が無限大である) 仮想生物はダーウィンの悪魔 (Darwinian Demon) と呼ばれてきた。しかしながら、実際の生物が産む仔の数は有限であり、また生の長さにも限りがある。

より大きな適応度をもたらす自然選択に常時さらされているにも関わらず、実際の生物がそういった有限性の枷の下に留まり続けている理由を説明する概念としては、拘束 (constraint) とトレード・オフ (trade-off) がある。拘束についての説明は量的遺伝学 [17,18] や進化発生学 [19] の教科書に譲ることとして、ここでは後者に焦点を絞って話を進める。

実際の生物において、適応度が無限に大きくなる理由のひとつは、エネルギーや時間といった有限の資源を成長・生存・繁殖といった生活史要素間でやりくりしなければならないためである。より多くの餌資源を得るために索餌時間を長くした結果、死亡率が高くなる。成長に長い時間を割くことで、繁殖が可能な時間が短くなる。成長により多くのエネルギーを回した結果、繁殖への投資量が少なくなる。これらはすべてトレード・オフの例である。

自然選択によって最大化される適応度 Φ が決まり、生活史形質間で何らかのトレード・オフが仮定され、適応度が生活史形質を独立変数とした関数 $\Phi(\mathbf{Z})$ としてひとたび書き下されたならば、適応度を最大にするような最適な形質値 \mathbf{Z}^* が計算できるようになる：

$$\mathbf{Z}^* = \operatorname{argmax}_{\mathbf{Z}} \Phi(\mathbf{Z}(\mathbf{E})) \quad (7.1)$$

生活史形質の最適値 \mathbf{Z}^* は、適応度 Φ を形質 Z_i に関する一階偏導関数が 0 に等しいことがすべての形質 i について成立しているという連立方程式を解くことで求められる ($\partial\Phi/\partial Z_i = 0$ for all i)。生活史形質の値は、一般に環境パラメータ \mathbf{E} に依存して変化するので、各形質の最適値の環境パラメータに関する一階偏導関数の正負 ($\operatorname{sgn}(\mathbf{J}_{\mathbf{E}}(\mathbf{Z}^*))$) を見ることで、環境条件が変化した際に、自然選択によって好まれる生活史がどのように変化するのかを理論的に知ることができる (図 3)。

以上のようなアプローチは、最適生活史モデル (optimal life history model) などと呼ばれている。最適生活史モデルのみを解説している教科書はほとんど存在しないが [20,21]、原著論文は数多く出版されている。その一例として、Irie *et al.* (2010) は、成長と防御への資源配分を仮定した際に、円石藻の最適生活史が海洋酸性化の進行につれてどのように変化するかを調べた理論研究である [22]。また、入江 (2010) は、外温動物の体サイズが温度に対して示す可塑的応答を最適生活史の観点から説明する既存の仮説について、網羅的にまとめている [23]。

8. おわりに

誌面の都合で取り上げることができなかったが、生活史のモデルについて述べる上で省くことができないいくつかのアプローチについて簡単に紹介する。まず、本稿では連続時間のモデルのみを紹介したが、そのそれぞれに対となる離散時間のモデルが存在する。離散時間のモデルについては、参考文献に挙げた数理生物学の教科書には詳しく書かれているので、必要に応じて参

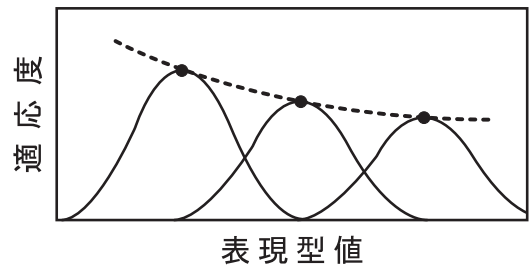


図 3 最適生活史モデルが予測する適応度と最適生活史の関係。自然選択の結果として、表現型 (生活史) の内容は、最も高い適応度を与える状態で維持される (黒丸)。適応度関数 (釣鐘型の実線) は環境条件によって変化するため、最適生活史の環境に対する依存性は、黒丸をつないだ破線のような関数を描く。

照されたい [2, 5-7]。

生活史進化のモデルについて、本稿では最適生活史モデルのみを取り上げた。最適生活史モデルは、適応度・表現型・環境条件の三者をつなぐ平衡論である。これに対して、自然選択に伴う表現型と遺伝子型の変化を記述することができる速度論として、量的遺伝学のモデルがある。参考文献のリストには、量的遺伝学について書かれた教科書も含まれている [10, 11, 17, 18]。

生活史モデルのひとつとして冒頭で紹介した動的エネルギー収支モデル (DEB model) に関しては、その提唱者である Bas Kooijman が教科書を出している [24]。体内でのエネルギーの配分を仮定したモデルは、進化生態学の分野でも古くから存在した [20]。しかしながら、動的エネルギー収支モデルは、直接に測定することが難しいパラメータを含むにも関わらず、定量的な予測を可能とする。DEB モデルは、この点で応用的な需要を満たす可能性が期待できるだろう。

最後に、代謝生態学の分野で研究が進められているスケーリング則に基づく生活史理論についても、少しだけ触れる。生物学におけるスケーリング則は、個体の体サイズと呼吸量から計算した代謝速度の関係がべき関数によって記述され、後者が前者の 3/4 乗に比例するという、種をまたいだ経験則がその基本になっている。代謝速度を様々

な生活史形質で置き換えた場合にも、両者の間にはべき乗則が成立するという知見も含めて、一連のパターンを説明するための理論的枠組みが構築されている^[25-27]。生活史形質間で見られるべき乗則に関する理論は、本稿で取り上げた最適生活史モデルや DEB モデルとは独立して組み上げられたもので、いまのところ両者が融合することで新たな理論の体系が提唱されるという兆しは見られていない。生活史パラメータの中には直接に測定することが難しいものも少なくないため、今後はそういった情報の欠損を、経験則によって補うようなアプローチの整備が進められるかもしれない。

参考文献

- [1] Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- [2] Otto SP, Day T (2007) A biologist's guide to mathematical modeling in ecology and evolution. Princeton University Press, NJ.
- [3] Klein JP, Moeschberger ML (2003) Survival analysis: Techniques for censored and truncated data (2nd ed.) . Springer-Verlag, Berlin.
- [4] ホルスト・R.ティーム (2006) 生物集団の数学〈上〉人口学, 生態学, 疫学へのアプローチ. 日本評論社.
- [5] Roughgarden J (1995) Theory of population genetics and evolutionary ecology: An introduction. Macmillan, NY.
- [6] 巖佐庸 (1998) 数理生物学入門ー生物社会のダイナミックスを探る. 共立出版.
- [7] Caswell H (2001) Matrix population models: construction, analysis, and interpretation (2nd ed.) Sinauer Associates, MA.
- [8] Metz JAJ, Diekmann O (1986) The dynamics of physiologically structured populations (Lecture notes in biomathematics 68) Springer-Verlag, Berlin.
- [9] de Roos AM, Persson L (2013) Population and community ecology of ontogenetic development (Monographs in Population Biology) . Princeton University Press, NJ.
- [10] Roff DA (1992) The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman & Hall, NY.
- [11] Roff DA (2002) Life history evolution. Sinauer Associates, MA.
- [12] Freeman S, Herron JC (2013) Evolutionary analysis (5th ed) . Prentice Hall, NJ.
- [13] Gintis H (2009) Game theory evolving: a problem-centered introduction to modeling strategic interaction (2nd ed.) . Princeton University Press, NJ.
- [14] Charlesworth B (1994) Evolution in age-structured populations (2nd ed). Cambridge University Press, Cambridge.
- [15] 佐々木顕 (2009) 群集生体モデルと進化動態ー資源分割理論を例に. 大串隆之・近藤倫生・吉田丈人編「シリーズ群集生態学 2 : 進化生物学からせまる」京都大学学術出版会.
- [16] Mylius SD, Diekmann O (1995) On evolutionarily stable life histories, optimization and the need to be specific about density dependence. *Oikos* 74: 218-224.
- [17] Roff DA (1997) Evolutionary quantitative genetics. Chapman & Hall, NY.
- [18] Lynch M, Walsh B (1998) Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates, MA.
- [19] プライアン・K・ホール (2001) 進化発生学ーボディプランと動物の起源. 工作舎.
- [20] Sibly RM, P Calow (1986) Physiological ecology of animals: an evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- [21] de Jong T, Klinkhamer P (2005) Evolutionary ecology of plant reproductive strategies. Cambridge University Press, Cambridge.
- [22] Irie T, Bessho K, Findlay HS, Calosi P (2010) Increasing costs due to ocean acidification drives phytoplankton to be more heavily calcified: Optimal growth strategy of coccolithophores. *PLoS One*, 5 (10) : e13436.
- [23] 入江貴博 (2010) 温度ーサイズ則の適応的意義. *日本生態学会誌* 60: 169-181.
- [24] Kooijman SALM (2000) Dynamic energy and mass budgets in biological systems (2nd ed). Cambridge University Press, Cambridge.
- [25] Peters RH (1983) Ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge.
- [26] Calder WA (1984) Size, function, and life history. Harvard University Press, MA.
- [27] Charnov EL (1993) Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Oxford University Press, Oxford.

