数理解析研究所講究録
第762巻 1991年 219-228

移動.分散する幼生の最適停止戦略
OPTIMAL SETTLING STRATEGY OF LARVAE

京都大学　理学部 生物物理学教室　谷内茂雄
SHIGEO YACHI
Department of Biophysics, Faculty of Science, Kyoto Univ.

abstract. We consider dispersal in which individuals visit successively a number of sites linerly arranged ,and decide to settle in one of those sites(with no element of return to a site previously explored).Using the game theoretic concept of an evolutionarily stable strategy (ESS), we investigated the settling distribution of individuales at an ESS. As the result ,it is shown that the ES settling strategy is the mixed strategy which realizes an ideal free distribution.

1.はじめに

自然界においては、生物のハビタットは季節変化などの物理的.外的要因によって時間とともにすみやすさが変わるのが普通である。一方、生物は生きる上で常に種々のリソースを消費し、増殖する存在であるからそのハビタットは更新されない限り資源が枯渇し劣化していく。このようにさまざまな内的、外的要因が生物に分散を促し、その結果生物は環境に応じて固有の分散戦略を進化させてきた1）。

Baker 2) は生物の分散を、個体の移動、定着に関する自由度（あるいは制約）の観点から次の3つにわけている。

A.自由探索、自由定着；脊椎動物に代表されるように、自由にパッチを移動、探索できどこでも自由に定着できる場合である（リコール可能）。

B.自由定着オンリー；海産無脊椎動物の幼生や、渡りをするある種の鳥類にみられる。パッチ間の移動は他人まかせでコントロールできず一度通

過したパッチへは戻れない。しかし定着の自由は持つ（リコール不可能）。
C.運しだい；植物の種子に代表されるように、パッチを自由に移動する力もなく、定着の自由も持たない場合である。

本稿ではBakerに従い、B.自由定着オンリーの場合、すなわちリコール不可能という制約下での分散行動の進化、及びその結果実現する個体群の空間分布について考察する。たとえば、幼生期をプランクトンとして浮遊生活し、移動、分散した後、着底、変態し成体となる海産動物では、着底のタイミングが幼生の決定すべき戦略である。幼生が単独で分散する場合にはそのタイミング（最適停止戦略）は、動的最適化問題としてdynamic programming などで定式化できる。一方幼生が集団で移動、分散するときには、他の幼生がいつ、どこで定着するのかがハビタットの質とともに重要となってくる。進化生態学ではこのような状況は各個体（幼生）が互いに非協力なプレイヤーであるゲームとしてとらえる。そしてこの場合の着底のタイミングは進化的に安定な（evolutionarily stable）停止戦略、略してES停止戦略となる3）。
以下ではまず、移動、分散に関して制約のないA.自由探索、自由定着の場合に知られている結果について簡単にまとめたのち、B.自由定着オンリーの場合のES停止戦略とその結果実現する分布について解析したことを報告する。

2.理想自由分布（Ideal Free Distribution）

いくつもの不均質なパッチからなる空間で、動物が制約なしに自由に探索、定着する場合に期待される分布が理想自由分布である3) 4)。このとき動物は次の2つの仮定を満たすものとする。

仮定

1.動物は各パッチの質、およびそこにいる個体数について”理想的な”、つまり完全な知識を持つ。

2.動物は何らの制約、およびコストもなく”自由に”どのパッチでも移動できる。

この2つの仮定のもとに、動物たちが各々自己の適応度を最大にするように移動するとき、最終的に動物は各パッチでの適応度がすべて等しくなるように分布する。

今、N個のパッチ1、2、…、Nがあるとしよう。パッチiにx個体いるとき、そのパッチでの一個体あたりの適応度はパッチの質と個体数だけで決まるとして$f_i(x)$とあらわす。動物の移動が理想自由分布におちついたときには、使われているパッチ1'、2'、…、N'に対して、そのパッチの個体数を$x_{1'},x_{2'},\ldots,x_{N'}$とすると次式が成り立つ。

$$f_{1'}(x_{1'})=f_{2'}(x_{2'})=\ldots f_{N'}(x_{N'}) \qquad (2.1)$$

以上が移動、分散に関して制約のない自由探索、自由定着の場合の結論である。

3. リコール不可能の制約下でのES定着戦略

自由探索、自由定着のもとでは、理想自由分布が実現すると考えられるが、自由定着オンリー、すなわち移動に関して"リコール不可能"の制約下ではどんな定着戦略が進化し、どんな分布が期待されるだろうか？ここでは先にふれた海産無脊椎動物の幼生集団の移動、分散のES定着戦略を考える。

一次元に配列した有限個の不均質なパッチを幼生集団が順に通過していくモデルを考える（逐次定着モデルと呼ぶ；図1）。各パッチでの一個体あたりの適応度はそのパッチの質と定着した個体数だけで決まるとする。幼生集団に対して次の仮定をおく。

<u>仮定</u>

1. 着底するパッチは自由に決定できるが、一度着底するともはや移動できない。
2. 一度通過したパッチはリコール不可能。
3. ターミナルのパッチまで着底しないで通過してきた幼生は、ターミナルで必ず着底する。

4.パッチ間の移動と各パッチでの着底は全幼生が同時に行なう。

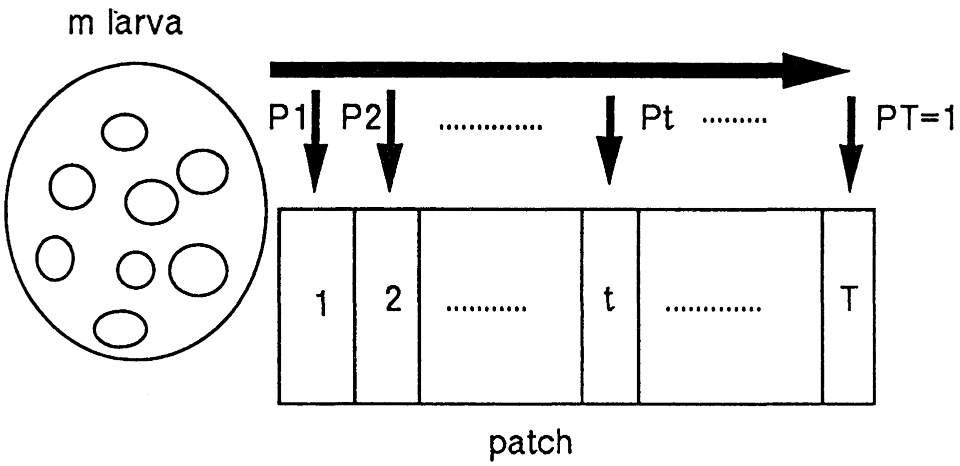


図1　逐次定着モデル

以下では、上の仮定の下に進化的安定性の条件を用いて幼生のES定着戦略を導く。その際、逐次定着モデルは"一斉定着モデル"に還元できることがわかるのでまずこのモデルからはじめよう。

4.一斉定着モデル

有限個の不均質なパッチにおいて、全幼生が同時にどれか一つのパッチに着底するモデルを一斉定着モデルと呼ぶことにする（図2）。逐次定着モデルの場合と同様、着底のチャンスは一度だけでいったん着底するともはや移動できないと仮定する。このモデルでの幼生のES定着戦略を求めよう。

パッチの数が2つの場合を考える。この結果は容易に一般化できる。各幼生が着底に際して自由に決定できるのはパッチ1とパッチ2のどちらを選択するかである。そこでパッチ1への定着確率をp_1、パッチ2へのそれをp_2とすれば（$p_1+p_2=1$）、各幼生の定着戦略はベクトル$\mathbf{p}=(p_1,p_2)$である。進化的安定性の条件を導くために次の戦略構成をもつ幼生集団を考える。

幼生集団の構成：$\tilde{\mathbf{p}}=(1-\varepsilon)\mathbf{p}+\varepsilon\mathbf{p}'$；$\mathbf{p}=(p_1,p_2),\mathbf{p}'=(p_1',p_2')$　(4.1)

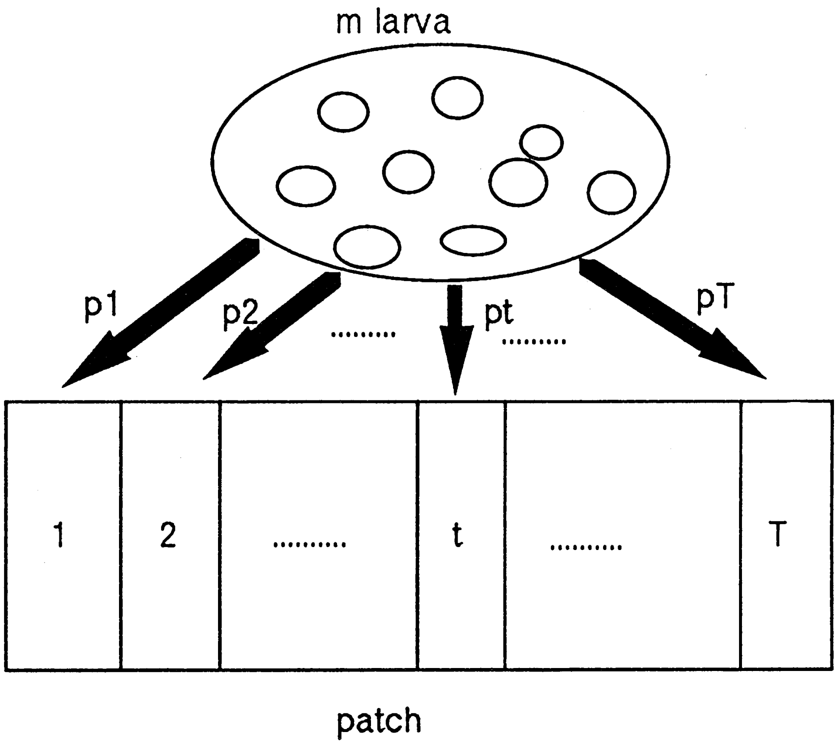


図2　一斉定着モデル

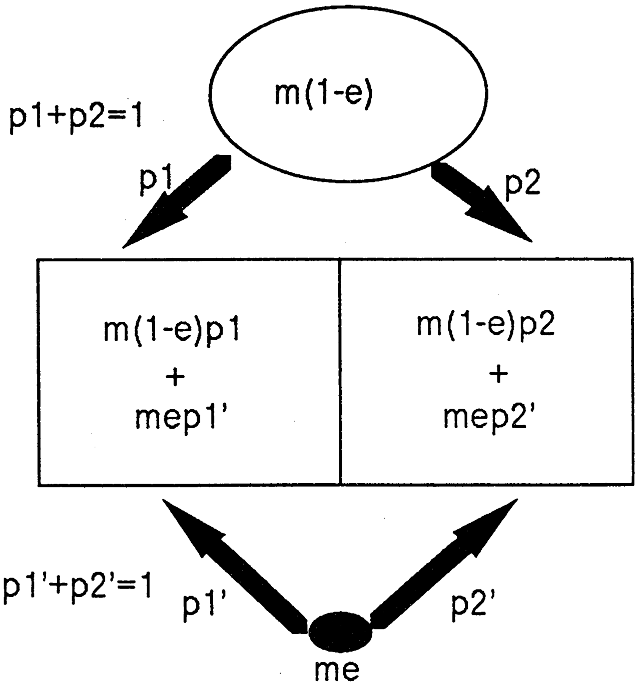


図3　パッチ数が2つの場合の一斉定着モデル　（e=ε　である。）

(4.1) 式は$1-\varepsilon\approx 1$の頻度の野生型（Wild Type）$\mathbf{p}$の幼生集団へ、少数εの頻度で変異型（Mutant）$\mathbf{p}'$の幼生集団が侵入してきた状況をあらわす(図3)。

プラス記号"＋"はベクトル和ではなく、集団構成が2つの戦略型から成ることを表す記号として用いている。このときの野生型、および変異型の適応度Φ_W,Φ_Mは次式となる。

$$\Phi_W=p_1f_1(m(1-\varepsilon)p_1+m\varepsilon p_1')+p_2f_2(m(1-\varepsilon)p_2+m\varepsilon p_2') \qquad (4.2)$$

$$\Phi_M=p_1'f_1(m(1-\varepsilon)p_1+m\varepsilon p_1')+p_2'f_2(m(1-\varepsilon)p_2+m\varepsilon p_2') \qquad (4.3)$$

上式で第一項はパッチ1へ着底する場合の適応度の期待値、第2項はパッチ2へ着底する場合の適応度の期待値である。$\Delta p_i=p_i-p_i'$とおいてεに関して展開し、εの2次のオーダー以上を切り捨てると次式となる。

$$\begin{aligned}\Phi_W&=p_1f_1(mp_1-m\varepsilon\Delta p_1)+p_2f_2(mp_2+m\varepsilon\Delta p_2)\\&\cong p_1f_1(mp_1)-p_1f_1'(mp_1)m\varepsilon\Delta p_1+p_2f_2(mp_2)-p_2f_2'(mp_2)m\varepsilon\Delta p_2\end{aligned} \qquad (4.4)$$

$$\begin{aligned}\Phi_M&=p_1'f_1(mp_1-m\varepsilon\Delta p_1)+p_2'f_2(mp_2+m\varepsilon\Delta p_2)\\&\cong p_1'f_1(mp_1)-p_1'f_1'(mp_1)m\varepsilon\Delta p_1+p_2'f_2(mp_2)-p_2'f_2'(mp_2)m\varepsilon\Delta p_2\end{aligned} \qquad (4.5)$$

従って (4.1) 式の集団構成における野生型$\mathbf{p}$、および変異型$\mathbf{p}'$の適応度は、近似的にそれぞれ (4.6), (4.7) としてよい。

$$W(\mathbf{p},\mathbf{p})=p_1f_1(mp_1)+p_2f_2(mp_2) \qquad (4.6)$$

$$W(\mathbf{p}',\mathbf{p})=p_1'f_1(mp_1)+p_2'f_2(mp_2) \qquad (4.7)$$

進化的に安定な定着戦略、すなわちES定着戦略$\mathbf{p}^*$とは任意の変異型$\mathbf{p}$に対して$\Phi_W>\Phi_M$が成り立つ戦略である。そこでまず極値条件 (4.8) により、(4.9) 式を必要条件として$\mathbf{p}^*$が満たすべきことがわかる。

$$\left[\frac{\partial W(\mathbf{p}',\mathbf{p}^*)}{\partial \mathbf{p}'}:\mathbf{p}'=\mathbf{p}^*\right]=0 \qquad (4.8)$$

$$f_1(mp_1^*)=f_2(mp_2^*)\quad ,\mathbf{W}(\mathbf{p}^*,\mathbf{p}^*)=\mathbf{W}(\mathbf{p}',\mathbf{p}^*)\ \text{for any}\ \mathbf{p}' \qquad (4.9)$$

この$\mathbf{p}^*$の十分性（安定性）は（4.4），（4.5）式に戻って、$\Delta W=\Phi_W-\Phi_M$とおくと（4.10）式のように正値が保証されることから満足される。

$$\begin{aligned}\Delta W&=\Phi_W-\Phi_M\\&=-m\varepsilon\left\{f_1'(mp_1^*)(\Delta p_1)^2+f_2'(mp_2^*)(\Delta p_2)^2\right\}>0\end{aligned} \qquad (4.10)$$

以上から一斉定着の状況下ではES定着戦略は結果として理想自由分布を実現する混合戦略であることがわかった。

5. 逐次定着モデル

3節の仮定の下に、一次元に配列した有限個の不均質なパッチを幼生が順次通過するとしよう。パッチｔまで着底せずに通過してきた場合の幼生の戦略は、次にこのパッチｔで着底するかどうかの決定であり、それは条件付定着確率Pt である。従って一回の分散、定着のプロセスでの幼生のトータルな戦略は条件付確率の組(P1,P2,...,PT)となる（PT=1）。ところが、p1=P1、pt=(1-P1)(1-P2)...(1-Pt-1)Pt　とおくと、pt はパッチｔへの定着確率であるから3節と同様に定着確率ベクトル$\mathbf{p}$=(p1,p2,...,pT) を幼生の戦略と考えてよい。

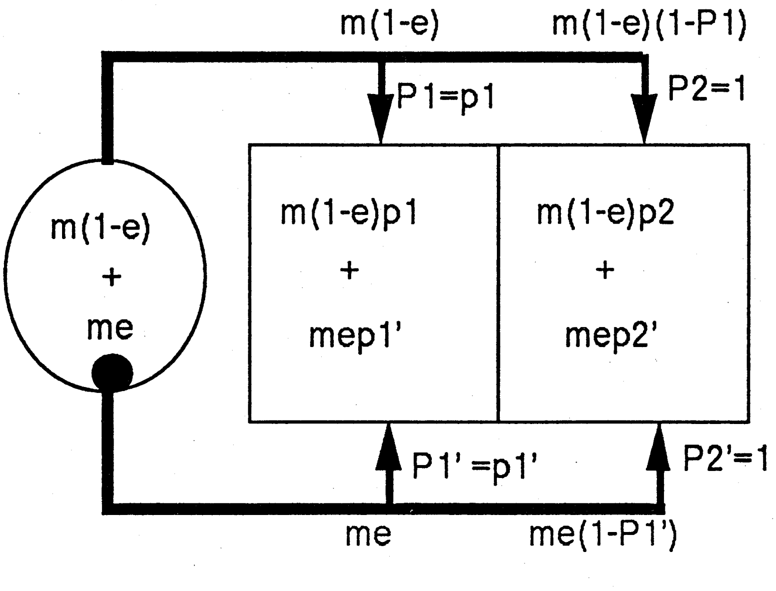
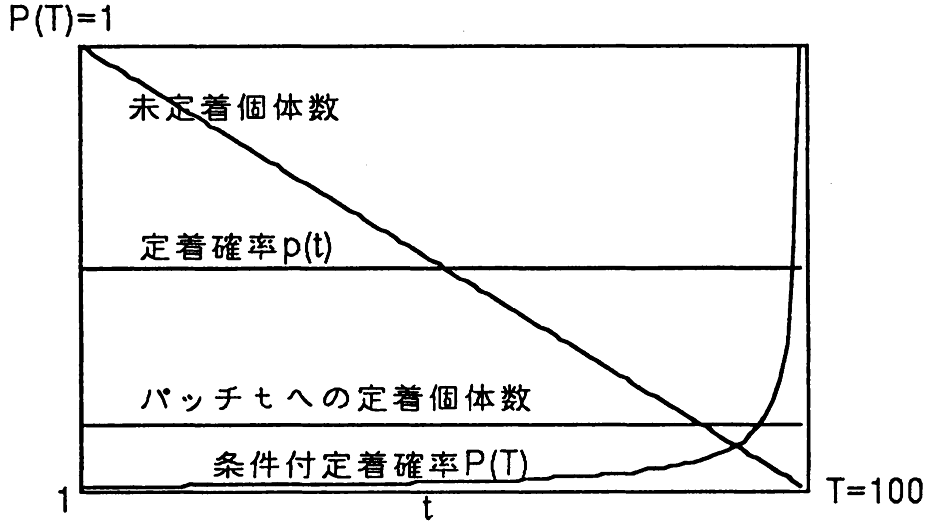


図4　パッチ数が2の場合

そこで3節と同様、$1-\varepsilon\approx1$の頻度の野生型（Wild Type）$\mathbf{p}$の幼生集団へ、少数εの頻度で変異型（Mutant）$\mathbf{p}'$の幼生集団が侵入してきた状況を考えると（図4；$e=\varepsilon$）、全く同じ過程を経て次の結論が導かれる。すなわち、逐次定着の状況下でもES定着戦略は理想自由分布を実現する混合戦略である。特に、全てのパッチが均質な場合は理想自由分布は一様分布となる（図5）。



全てのパッチが均質な場合

図5

6. 変動環境下での逐次定着

この節では5節の結果が一般化できることを示そう。今までパッチの質はパッチによって異なるが、時間的な変化はないと仮定した。しかしここではパッチの質が確率的に変動する場合を考える。各パッチでの一個体あたりの適応度は定着した個体数mと確率変数xで表されるそのパッチの質だけできまるとする。ここに確率変数xは各パッチごとに独立でそれぞれ密度関数$\rho_i(x)$に従うものとする。

パッチ数が2つの逐次定着過程の場合、野生型、変異型の適応度は（6.1），（6.2）式となる。

$$\Phi_W=p_1\int_{-\infty}^{+\infty} f_1(m(1-\varepsilon)p_1+m\varepsilon p_1',x)\rho_1(x)dx$$

$$+p_2\int_{-\infty}^{+\infty} f_2(m(1-\varepsilon)p_2+m\varepsilon p_2',y)\rho_2(y)dy \qquad (6.1)$$

$$\Phi_M=p_1'\int_{-\infty}^{+\infty} f_1(m(1-\varepsilon)p_1+m\varepsilon p_1',x)\rho_1(x)dx$$

$$+p_2'\int_{-\infty}^{+\infty} f_2(m(1-\varepsilon)p_2+m\varepsilon p_2',y)\rho_2(y)dy \qquad (6.2)$$

ここで、（6.3）とおくと、（6.4）式を満たす混合戦略がES定着戦略となることが容易にわかる。

$$\int_{-\infty}^{+\infty} f_i(m,x)\rho_i(x)dx\equiv E_x[f_i(m,x)] \qquad (6.3)$$

$$E_x[f_1(mp_1^*,x)]=E_y[f_2(mp_2^*,y)] \qquad (6.4)$$

（6.4）式は、各パッチの質が確率的に変動するときでも各パッチでの”平均的な”適応度がすべて等しくなるような定着確率の配分が進化的に安定になることを示している。従って平均的な意味で理想自由分布が実現するわけである。

7. 結論

理想自由分布という概念は本来、自由探索、自由定着という移動、分散に制約のない状況を想定して提唱されたものである。しかしそれは、一度通過したパッチへのリコール不可能という制約下の移動、分散でも実現する、より適用範囲の広い概念であることがわかった。

参考文献

(1) Begon, Harper, Townsend: Ecology. Blackwell, 1986

(2) R.R. Baker: The Evolutionary Ecology of Animal Migration. Hodder and Stoughton, London, 1978

(3) J.Maynard Smith, 寺本.梯訳:進化とゲーム理論,産業図書,1985

(4) S.D.Fretwell: Populations in a Seasonal Environment. Princeton, 1972