数理解析研究所講究録
第2043巻 2017年 51-57

侵入者は乗っ取りに成功するか？
– When does invasion imply substitution? –

京都大学・情報学研究科　大場拓慈
Takuji Oba
Graduate School of Informatics
Kyoto University

京都大学・情報学研究科　木上淳
Jun Kigami
Graduate School of Informatics
Kyoto University

1　概要

進化のプロセスを記述し予測することは現代科学におけるもっとも興味深く野心的な課題の一つである．その一つの解決手法として研究されている数学モデルの一つに adaptive dynamics (AD) がある [3–5]．AD の枠組みでは，ある単一の野生型の形質値を持つ単型の生物集団について，
(MUT) 野生型とわずかに異なる形質値を持つ突然変異型が発生する．
(COM) 次に集団を支配する表現型を二型集団における種内競争を記述する力学系により決定する．
を順番に繰り返すことで，その単型集団が持つ表現型が徐々に進化していく様を記述する．ここで相異なる二つの形質値 x_1, x_2 を持つ二型集団における種内競争方程式（以下，DMS 方程式と書く）は，連続時間の場合に以下のように記述できる．

$$\begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= n_1 f_2(n_1, n_2, N, x_1, x_2) \\ \frac{dn_2}{dt} &= n_2 f_2(n_2, n_1, N, x_2, x_1) \\ \frac{dN}{dt} &= g_2(n_1, n_2, N, x_1, x_2) \end{aligned} \tag{1.1}$$

ここで n_1，n_2 はそれぞれ x_1, x_2 の個体数サイズ，N は外部環境因子を表している．この方程式が種内競争を記述しているために関数 f_2, g_2 が最低限満たすべき条件は後述する．

さて，形質値が連続的な場合の進化ゲームにおいて，野生型形質値 x_1 が支配的な集団に突然変異型形質値 x_2 が侵入したときの侵入適応度を $\theta(x_1, x_2)$ とするとき，その $x_2 = x_1$ における偏微分係数 (selection gradient と呼ばれる)

$$\mathrm{SG}(x_1) = \frac{\partial \theta}{\partial x_2}(x_1, x_2)_{|x_2=x_1}$$

によってその後の進化の方向を決定する手法が一般的である．AD の特徴は，侵入適応度 $\theta(x_1, x_2)$ を野生型が支配的な平衡点 $(\widehat{n}_{x_1}, 0, \widehat{N}_{x_1})$ の局所安定性の指標となる値 $f_2(0, \widehat{n}_{x_1}, \widehat{N}_{x_1}, N, x_2, x_1)$ で与えることで，個体群動態と進化動態を結びつけている点であろう．しかしながら数学的に言えば，これは局所安定性が大域安定性を決定するという主張であり，一般には非自明である．我々はその反例の一つとして，以下の方程式で記述される種内競争方程式を構成した．

$$\begin{aligned}
\frac{dn_1}{dt} &= n_1\bigl(1 - (n_1 + n_2) + (x_2 - x_1)n_2(c - an_1 - bn_2)\bigr) \\
\frac{dn_2}{dt} &= n_2\bigl(1 - (n_1 + n_2) + (x_1 - x_2)n_1(c - an_2 - bn_1)\bigr) \\
\frac{dN}{dt} &= N(1 - N)
\end{aligned} \tag{1.2}$$

もう少し詳細に記述しよう．種内競争の結果は
(S) 野生型が支配的な単型集団となる．
(U) 突然変異型が支配的な単型集団となる．
(C) 野生型と突然変異型が共存する二型集団となる．
の三つが典型的である．数学的には以下の通りである．$x_1, x_2 \in \mathbb{R}$ とする．種内競争方程式 (1.1) の解を $(n_1(t), n_2(t), N(t))_{t\geq 0}$ とするとき，種内競争の結果 (S),(U),(C) とは以下で定義される三通りの現象を指す．
(S) $(n_1(t), n_2(t), N(t))_{t\geq 0}$ は十分長い時間ののちに，野生型が支配的な平衡点 $(\widehat{n}_{x_1}, 0, \widehat{N}_{x_1})$ に収束する．
(U) $(n_1(t), n_2(t), N(t))_{t\geq 0}$ は十分長い時間ののちに，突然変異型が支配的な平衡点 $(0, \widehat{n}_{x_2}, \widehat{N}_{x_2})$ に収束する．
(C) $(n_1(t), n_2(t), N(t))_{t\geq 0}$ は十分長い時間ののちに，野生型と突然変異型が共存している平衡点 $(\widetilde{n}_1, \widetilde{n}_2, \widetilde{N})$ に収束する．

selection gradient の符号によってその後の進化の方向を決定できるということは，ゼロでない selection gradient を持つ野生型形質値 x_1 と野生型に十分近い突然変異型形質値 x_2 の間の種内競争の結果は (1) または (2) であり，さらに x_1 と x_2 の大小関係によって (1) となるか (2) となるかが定まるということに他ならない．すなわち数学的には，selection gradient が正である (resp. 負である) とき，x_1 において以下で定義される SU-shift (resp. US-shift) が起こるということに対応する．

定義 1.1. $x_1 \in \mathbb{R}$ とする．x_1 において SU-shift (resp. US-shift) が起こるとは，定数 $\varepsilon > 0$ と $\delta > 0$ が存在して，$\{(n_1(t), n_2(t), N(t))\}_{t\geq 0}$ が方程式 (1.1) の $S_\varepsilon(x_1)$ に

初期値を持つ解であるとき，以下が成立することを言う．
1. $x_2 \in (x_1 - \delta, x_1)$ ならば結果 (S) (resp. 結果 (U)) となる．
2. $x_2 \in (x_1, x_1 + \delta)$ ならば結果 (U) (resp. 結果 (S)) となる．
ここで

$$S_\varepsilon(x) = \left(\bigcup_{(n_1,n_2,\widehat{N}_x,x,x)\in L(x)} B((n_1,n_2,\widehat{N}_x),\varepsilon) \right) \bigcap \left((0,\infty) \times (0,\infty) \times \mathbb{R} \right),$$

$$L(x) = \{(n_1, n_2, \widehat{N}_x, x, x) | n_1 + n_2 = \widehat{n}_x, n_1, n_2 \geq 0\},$$

であり，$B((n_1, n_2, N), \varepsilon)$ は点 $(n_1, n_2, N) \in \mathbb{R}_+^2 \times \mathbb{R}$ のユークリッド距離による ε-開近傍である．

我々が構成した方程式 (1.2) で表される種内競争では，ゼロでない selection gradient を持つ野生型形質値 x_1 に対して突然変異型形質値 x_2 をどんなに近く取ったとしても，パラメータ a, b, c の値を適切に取ると競争結果が (C) となり，SU-shift や US-shift が起こらないことを示している．

ゼロでない selection gradient を持つ x_1 と，x_1 に十分近い x_2 の間の種内競争の結果を侵入適応度の符号によって決定できるという主張は，AD の理論体系の根幹をなす仮定であり広く関心を集めてきた．中でも Dercola and Rinaldi [2] はこの仮定を “invasion implies substitution” principle (以下では IIS principle と略記する) と呼び，例えば二型集団の種内競争に関する G-function (Brown and Vincent [1]) が存在するときには IIS principle が正しいことを証明している (IIS theorem と呼ぶ, 定理 2.2 参照)．上で見た反例が示している通り，IIS principle は非自明な主張であり，それゆえに G-function の存在のような強い制限を必要とする．次の三つの定理は本研究の主結果であり，G-function の存在という強い制限を外した場合に DMS 方程式の解はどのような大域挙動を示すのか，という自然な疑問に一つの解決を与える．

定理 1.2. $x_1 \in \mathbb{R}$ とする．定数 $c > 0$ が存在して，条件 (1.3) *(resp.* 条件 (1.4)*)* が成立するならば，x_1 において *SU-shift (resp. US-shift)* が起こる．

$$\sup_{(n_1,n_2,N,x_1,x_2)\in L(x_1)} \frac{\partial \Theta}{\partial x_2}(n_1, n_2, N, x_1, x_2) < 0, \tag{1.3}$$

$$\inf_{(n_1,n_2,N,x_1,x_2)\in L(x_1)} \frac{\partial \Theta}{\partial x_2}(n_1, n_2, N, x_1, x_2) > 0. \tag{1.4}$$

ここで関数 Θ は突然変異型の成長率と野生型の成長率の差

$$\Theta(n_1, n_2, N, x_1, x_2) = f_2(n_2, n_1, N, x_2, x_1) - f_2(n_1, n_2, N, x_1, x_2)$$

である．

定理 1.3. *DMS*方程式 (1.1) が *(TMS)-induced* (定義 *2.3*参照) であると仮定する．このとき任意の $(n_1, n_2, N, x_1, x_2) \in L(x_*)$ に対して

$$\frac{\partial \Theta}{\partial x_2}(n_1, n_2, N, x_1, x_2) = -\frac{\partial \theta}{\partial x_2}(x_1, x_2)$$

が成立する．

定理 1.4. *DMS*方程式に *G-function* (定義 *2.1*参照) が存在することは，その *DMS* 方程式が *(TMS)-induced* であることと同値である．

これらの定理を正確に理解するために，以下では方程式 (1.1) が DMS 方程式であるために関数 f_2, g_2 が満たすべき条件を述べ，我々の枠組みを明確なものとする．さらに G-function の定義を確認したのちに Dercole and Rinaldi [2] による IIS theorem を我々の枠組みで正確に記述する．最後に "(TMS)-induced" な DMS 方程式の定義を述べ，三つの主結果の意義を説明する．

2 Framework と結果の紹介

関数 f_2, g_2 の定義域を

$$\mathcal{U}_2 = \mathbb{R}_+^2 \times \mathbb{R} \times \mathbb{R}^2$$

とおき，f_2, g_2 は十分滑らかであるとする．方程式 (1.1) について，N の成長は (n_1, x_1) と (n_2, x_2) の順序には依存しないべきであるから，関数 g_2 は

$$g_2(n_1, n_2, N, x_1, x_2) = g_2(n_2, n_1, N, x_2, x_1) \tag{2H1}$$

を満たすものとする．また $n_2 = 0$ のときには (1.1) は単型集団の個体群動態

$$\begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= n_1 f_1(n_1, N, x_1) \\ \frac{dN}{dt} &= g_1(n_1, N, x_1) \end{aligned} \tag{2.1}$$

を記述していると考えるのが自然であろう．すなわち

$$\begin{aligned} f_2(n_1, 0, N, x_1, x_2) &= f_1(n_1, N, x_1) \\ g_2(n_1, 0, N, x_1, x_2) &= g_1(n_1, N, x_1) \end{aligned} \tag{2H2}$$

を満たすと仮定する．さらに $x_1 = x_2 = x$ の場合にも (1.1) は対応する単型集団の個体群動態を記述しているべきである．すなわち

$$\begin{aligned} f_2(n_1, n_2, N, x, x) &= f_1(n_1 + n_2, N, x) \\ g_2(n_1, n_2, N, x, x) &= g_1(n_1 + n_2, N, x). \end{aligned} \tag{2H3}$$

を満たすと仮定する．条件 (2H1),(2H2),(2H3) を全て満たすような方程式 (1.1) を我々は二型集団における種内競争方程式 (DMS 方程式) と呼ぶことにする．簡単のため，DMS 方程式から導出された単型集団における個体群動態方程式 (2.1) は，ただ一つの大域的に安定な双曲型平衡点 $(\widehat{n}_{x_1}, \widehat{N}_{x_1})$ を持つと仮定する．

仮定 2.1. 任意の $x_1 \in \mathbb{R}$ に対して，単型集団の個体群動態方程式 (2.1) の平衡点 $(\widehat{n}_{x_1}, \widehat{N}_{x_1})$ がただ一つ存在して，点 $(\widehat{n}_{x_1}, \widehat{N}_{x_1})$ における方程式 (2.1) の線形化行列

$$\begin{pmatrix} \widehat{n}_{x_1}\dfrac{\partial f_1}{\partial n}(\widehat{n}_{x_1}, \widehat{N}_{x_1}, x_1) & \widehat{n}_{x_1}\dfrac{\partial f_1}{\partial N}(\widehat{n}_{x_1}, \widehat{N}_{x_1}, x_1) \\ \\ \dfrac{\partial g}{\partial n}(\widehat{n}_{x_1}, \widehat{N}_{x_1}, x_1) & \dfrac{\partial g}{\partial N}(\widehat{n}_{x_1}, \widehat{N}_{x_1}, x_1) \end{pmatrix} \tag{2.2}$$

の任意の固有値の実部は負である．

次に DMS 方程式 (1.1) に対する G-function の定義を確認しておこう．Brown and Vincent [1] によれば，G-function の定義は以下の通りである．

定義 2.1 (Generating function). 関数 $G : \mathcal{U}_2 \times \mathbb{R} \to \mathbb{R}$ が DMS 方程式 (1.1) の G-function であるとは，G は十分滑らかであって

$$\begin{aligned} G(n_1, n_2, N, x_1, x_2, x_1) &= f_2(n_1, n_2, N, x_1, x_2) \\ G(n_1, n_2, N, x_1, x_2, x_2) &= f_2(n_2, n_1, N, x_2, x_1) \end{aligned} \tag{2.3}$$

を満たし，さらに次の (G1),(G2) を満たすことをいう．

(G1) 任意の $(n_1, n_2, N, x_1, x_2, y) \in \mathcal{U}_2 \times \mathbb{R}$ に対して以下が成立する．

$$G(n_1, n_2, N, x_1, x_2, y) = G(n_2, n_1, N, x_2, x_1, y) \tag{2.4}$$

(G2) $x_1 = x_2 = x$ のとき，任意の $s > 0$ と $r \in [0, 1]$ に対して以下が成立する．

$$G((1-r)s, rs, N, x, x, y) = G(s, 0, x, x, y) \tag{2.5}$$

Dercole and Rinaldi [2] の IIS theorem を我々の枠組みで厳密に記述すると以下の主張となる．

命題 2.2 (Dercole and Rinaldi's IIS theorem). *仮定 2.1 を満たす DMS 方程式 (1.1) に対して G-function が存在すると仮定する．このとき x_1 における selection gradient が正 (resp. 負) ならば，x_1 において SU-shift (resp. US-shift) が起こる．*

次に我々の主結果のうちの二つ，定理 1.3, 1.4 を理解するために必要な "(TMS)-induced" な DMS 方程式という概念を導入する．まず初めに以下の方程式を考える．

$$\begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= n_1 f_3(n_1, n_2, n_3, N, x_1, x_2, x_3), \\ \frac{dn_2}{dt} &= n_2 f_3(n_2, n_3, , n_1, N, x_2, x_3, x_1), \\ \frac{dn_3}{dt} &= n_3 f_3(n_3, n_1, n_2, N, x_3, x_1, x_2), \\ \frac{dN}{dt} &= g_3(n_1, n_2, n_3, N, x_1, x_2, x_3). \end{aligned} \tag{2.6}$$

ここで関数 f_3, g_3 の定義域は

$$\mathcal{U}_3 = \mathbb{R}_+^3 \times \mathbb{R} \times \mathbb{R}^3$$

であり，f_3, g_3 は十分滑らかであるとする．この方程式が表現型形質値 x_1, x_2, x_3 を持つ三型集団における種内競争を記述しているために関数 f_3, g_3 が満たすべき条件を考えよう．まず $\{i,j,k\} = \{1,2,3\}$ に対して，(n_j, x_j) と (n_k, x_k) の順序は n_i の時間発展に寄与せず，(n_i, x_i)，(n_j, x_j) 及び (n_k, x_k) の順序は外部環境 N の時間発展に寄与しないと考えられるため，

$$\begin{aligned} f_3(n_i, n_j, n_k, N, x_i, x_j, x_k) &= f_3(n_i, n_k, n_j, N, x_i, x_k, x_j) \\ g_3(n_1, n_2, n_3, N, x_1, x_2, x_3) &= g_3(n_i, n_j, n_k, N, x_j, x_j, x_k). \end{aligned} \tag{3H1}$$

が成立する．三型集団の個体群動態を考えるとき，$n_3 = 0$ のとき方程式 (2.6)

$$\begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= n_1 f_3(n_1, n_2, 0, N, x_1, x_2, x_3) \\ \frac{dn_2}{dt} &= n_2 f_3(n_2, n_1, 0, N, x_2, x_1, x_3) \\ \frac{dn_3}{dt} &= 0 \\ \frac{dN}{dt} &= g_3(n_1, n_2, 0, N, x_1, x_2, x_3) \end{aligned}$$

は DMS 方程式 (1.1) に対応しているはずである．すなわち x_3 の値によらず

$$\begin{aligned} f_3(n_1, n_2, 0, N, x_1, x_2, x_3) &= f_2(n_1, n_2, N, x_1, x_2) \\ g_3(n_1, n_2, 0, N, x_1, x_2, x_3) &= g_2(n_1, n_2, 0, N, x_1, x_2) \end{aligned} \tag{3H2}$$

を満たすと仮定する．また $x_1 = x_2 = x$ や $x_2 = x_3 = x$ の場合にも (2.6) はそれぞれ対応する DMS 方程式を記述していると考えるのが自然であろう．すなわち

$$\begin{aligned} f_3(n_1, n_2, n_3, N, x_1, x_1, x_3) &= f_2(n_1 + n_2, n_3, N, x_1, x_3) \\ f_3(n_1, n_2, n_3, N, x_1, x_2, x_2) &= f_2(n_1, n_2 + n_3, N, x_1, x_2) \\ g_3(n_1, n_2, n_3, N, x_1, x_1, x_2) &= g_2(n_1 + n_2, n_3, N, x_1, x_3) \end{aligned} \tag{3H3}$$

を満たすと仮定する．以上の条件 (3H1), (3H2), (3H3) を全て満たす方程式 (2.6) を我々は三型集団の種内競争方程式 (trimorphic system, TMS) と呼ぶことにする．それでは (TMS)-induced な DMS 方程式を定義しよう．

定義 2.3. DMS 方程式 (1.1) が (TSM)-induced であるとは，十分滑らかな関数 f_3, $g_3 : \mathcal{U}_3 \to \mathbb{R}$ が存在して，任意の $(n_1, n_2, n_3, N, x_1, x_2, x_3) \in \mathcal{U}_3$ に対して条件 (3H1), (3H2), (3H3) が成立することを言う．

我々の主結果の一つである定理1.2は，DMS方程式の諸条件を満たす一般の方程式(1.1)に対して成立するものであり，G-functionの存在は仮定していない．この定理の仮定(1.3)や仮定(1.4)は解の大域的な挙動に関する条件であるが．これらの条件はDercole and Rinaldi [2]によるIIS theorem (定理2.2)の仮定よりも弱い条件なのであろうか．

自然に生じるこの疑問を解決するのが定理1.3と定理1.4である．すなわち定理1.4によりDMS方程式に対してG-functionが存在するならば(TMS)-inducedであり，このとき定理1.3により，定理1.2の仮定である大域的な挙動に関する条件が，野生型が支配的な平衡点の局所安定性の指標であるselection gradientで評価できることを主張している．ここから定理1.2の仮定(1.3)や仮定(1.4)は従来のIIS theorem (定理2.2)の条件よりも弱い仮定であり，定理1.2はより広い範囲のDMS方程式に対して適用できることがわかる．

本研究では，初めに一般のDMS方程式に対してはIIS principleが成立しないことを示す反例を構成した．次にIIS principleの従来の成立条件を緩め，より広い範囲のDMS方程式の競争結果を侵入適応度によって調べることが可能となった．またDercole and Rinaldi [2]のIIS theorem (定理2.2)を定理1.2, 1.3, 1.4の三つに分解したことで，彼らのIIS theoremに課された条件をより明確に理解することが可能となった．

参考文献

[1] Joel S. Brown and Thomas L. Vincent. A theory for the evolutionary game. *Theoretical Population Biology*, 31(1):140 – 166, 1987.

[2] Fabio Dercole and Sergio Rinaldi. *Analysis of evolutionary processes.* Princeton Series in Theoretical and Computational Biology.

[3] Ulf Dieckmann and Richard Law. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.*, 34(5-6):579–612, 1996.

[4] S.A.H. Geritz, É. Kisdi, G. Meszéna, and J.A.J. Metz. Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology*, 12(1):35–57, 1998.

[5] J. A. J. Metz, S. A. H. Geritz, G. Meszéna, F. J. A. Jacobs, and J. S. van Heerwaarden. Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In *Stochastic and spatial structures of dynamical systems (Amsterdam, 1995)*, Konink. Nederl. Akad. Wetensch. Verh. Afd. Natuurk. Eerste Reeks, 45, pages 183–231. North-Holland, Amsterdam, 1996.