

Adaptive dynamics 理論における進化的分岐条件

Part I: 1次元と2次元形質空間

Hiroshi C. Ito (伊藤洋)

Email: hiroshibeetle@gmail.com

November 19, 2019

Contents

1	1次元形質空間	2
1.1	仮定	2
1.2	侵入適応度 (invasion fitness)	2
1.3	定義	2
1.4	形質置換連鎖 (trait substitution sequence)	2
1.5	方向進化 (directional evolution)	3
1.6	進化的特異点	4
1.7	進化的特異性 (evolutionary singularity)	4
1.8	進化的特異点の分類	4
1.8.1	収束安定性 (convergence stability)	4
1.8.2	進化的安定性 (evolutionarily stability)	4
1.8.3	相互侵入可能性 (mutual invasibility)	4
1.9	進化的分岐点 (evolutionary branching point)	4
1.10	適用例: 資源競争モデル	5
1.11	個体数動態モデル	5
1.12	侵入適応度	5
1.13	方向進化	5
2	2次元形質空間	6
2.1	仮定	6
2.2	侵入適応度 (invasion fitness)	6
2.3	定義	6
2.4	形質置換連鎖 (trait substitution sequence)	6
2.5	方向進化 (directional evolution)	6
2.6	進化的特異点	7
2.7	進化的特異性 (evolutionary singularity)	7
2.8	進化的特異点の分類	7
2.8.1	収束安定性 (convergence stability)	7
2.8.2	進化的安定性 (evolutionarily stability)	8
2.8.3	相互侵入可能性 (mutual invasibility)	8
2.9	進化的分岐点 (evolutionary branching point)	8
2.10	適用例: 資源競争モデル	8
2.11	個体数動態モデル	8
2.12	侵入適応度	9
2.13	方向進化	9

3	2次元形質空間における進化的分岐線と分岐領域 (大体書いた)	9
3.1	仮定	9
3.2	進化的分岐線の条件 (単純な場合)	9
3.3	仮定	9
3.4	侵入適応度関数のテイラ-展開	10
3.5	進化的分岐の条件	10
3.6	進化的分岐線の条件 (一般的な場合)	11
3.7	仮定	11
3.8	等方座標系における適応度関数	11
3.9	進化的分岐線の条件 (一般的な場合)	12
3.10	進化的分岐線の条件 (一般的な場合の簡易版)	12
3.11	進化的分岐領域の条件	13
3.12	適用例	14
4	2次元形質空間における1次元制約曲線 (未執筆)	14
5	歪んだ2次元形質空間 (未執筆)	14

1 1次元形質空間

1.1 仮定

- 1次元形質空間 x
- 突然変異は希で小規模 (個体数動態は常にほぼ平衡状態)

1.2 侵入適応度 (invasion fitness)

1.3 定義

侵入適応度は以下のように定義されます (Metz et al., 1996)。

野生型 x に対する変異型野生型 x' の侵入適応度 $f(x', x)$: 単型の野生型 x からなる集団の個体数密度 n が平衡個体数密度 n^* にあるとき、出現した変異型 x' の初期増加率。
すなわち変異型 x' の個体数密度を n' として

$$f(x', x) = \lim_{n' \rightarrow 0} \left[\frac{1}{n'} \frac{dn'}{dt} \right]_{n=n^*} . \quad (1.1)$$

野生型は平衡密度にあるので常に $f(x, x) = 0$ です。

$f(x', x)$ は野生型 x の存在下における、形質空間の任意の位置の変異型 x' の侵入適応度を与えるという意味で、「野生型 x の存在下における適応度地形」とみなすことができます。この適応度地形は x に依存して形が変化します。

1.4 形質置換連鎖 (trait substitution sequence)

出現した変異型の侵入適応度が正であるとき ($f(x', x) > 0$)、その変異型は野生型に侵入可能であり、侵入した変異型は個体数動態を通じて野生型を駆逐し、変異型が次の平衡状態の野生型となることが多いです (Fig.1)。特別な場合には、変異型と野生型が共存したり、共に絶滅したり、野生型だけが残ることもあります。変異型の侵入が繰り返されることによる野生型の遷移を trait substitution sequence と呼びます (Metz et al. 1996)。ここでは「形質置換連鎖」と呼ぶことにします。

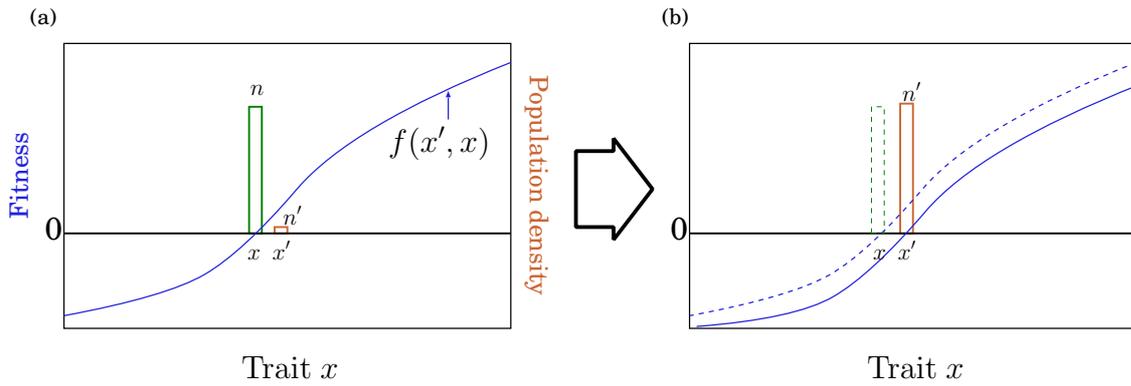


Figure 1: 形質置換連鎖 (trait substitution sequence)

1.5 方向進化 (directional evolution)

形質置換連鎖による集団の方向進化は、野生型の位置の適応度勾配 (fitness gradient)

$$g(x) = \left[\frac{\partial f(x')}{\partial x'} \right]_{x'=x} \quad (1.2)$$

に比例します (Fig.2)。方向進化の期待速度は以下の式により近似的に与えられます (Dieckmann and Law, 1996):

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2} \mu \sigma_\mu^2 n^* g(x). \quad (1.3)$$

ここで μ は突然変異率 (1 出生あたり)、 σ_μ は突然変異の規模 (標準偏差)。進化の方向は量的遺伝学における Lande の式や Price 方程式と同じですが、速さは異なります。

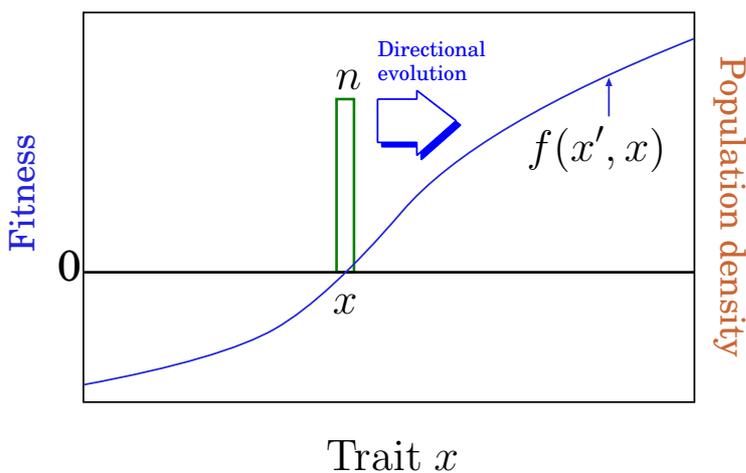


Figure 2: 方向進化

1.6 進化的特異点

1.7 進化的特異性 (evolutionary singularity)

方向性選択が0になる点を進化的特異点 (evolutionarily singular point) と呼びます (Metz et al., 1996)。すなわち、点 x が進化的特異点であるとき、

$$g = g(x) = 0. \quad (1.4)$$

1.8 進化的特異点の分類

1.8.1 収束安定性 (convergence stability)

進化的特異点 \hat{x} が以下の条件を満たす時、 x を収束安定点 (Eshel, 1983) と呼びます。

$$C = \left[\frac{\partial g(x)}{\partial x} \right]_{x=\hat{x}} < 0. \quad (1.5)$$

すなわち、 $x < \hat{x}$ のとき $g(x) > 0$ 、 $x > \hat{x}$ のとき $g(x) < 0$ となるので、集団が単型である限り点 x に向かって方向進化し続けます。また、この C は以下のように変形できます。

$$C = \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x'^2} \right]_{x'=x=\hat{x}} + \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x' \partial x} \right]_{x'=x=\hat{x}}. \quad (1.6)$$

1.8.2 進化的安定性 (evolutionarily stability)

進化的特異点 x が以下の条件を満たす時、 x を進化的安定点 (Maynard Smith and Price, 1973) と呼びます。

$$D = \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x'^2} \right]_{x'=x=\hat{x}} < 0. \quad (1.7)$$

この条件は、集団が x に居るときに、周囲の適応度地形が山形になっていることに対応します。

この D が正の場合は谷型の地形に対応します。

1.8.3 相互侵入可能性 (mutual invasibility)

進化的特異点 x が以下の条件を満たす時、 x を相互侵入可能 (Prout, 1968) であると表現します。

$$M = \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x' \partial x} \right]_{x'=x=\hat{x}} < 0. \quad (1.8)$$

M, D, C は $-M = D - C$ の関係にあります。

1.9 進化的分岐点 (evolutionary branching point)

(Metz et al., 1996; Geritz et al., 1997)

i. 進化的特異性

$$g = g(x) = \left[\frac{\partial f(x', x)}{\partial x'} \right]_{x'=x=\hat{x}} = 0. \quad (1.9)$$

ii. 収束安定性

$$C = \left[\frac{\partial g(x)}{\partial x} \right]_{x=\hat{x}} = \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x'^2} \right]_{x'=x=\hat{x}} + \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x' \partial x} \right]_{x'=x=\hat{x}} < 0. \quad (1.10)$$

iii. 進化的不安定性

$$D = \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x'^2} \right]_{x'=x=\hat{x}} > 0. \quad (1.11)$$

- 進化的分岐点の付近に単型 (あるいは1山形の表現型分布) の集団があると、その集団は方向進化によって進化的分岐点に到達し、分裂しない限りはそこで分断化選択を受け続けます。
- これらの条件の導出には希な突然変異を仮定しますが、突然変異が稀でないために表現型分布が幅を持つ場合にも有効であることが様々な数値計算によって確かめられています。

1.10 適用例：資源競争モデル

1.11 個体数動態モデル

ここではロトカ=ヴォルテラの資源競争モデルを考えます。

$$\frac{dn_i}{dt} = n_i \left[1 - \frac{1}{K(x_i)} \sum_{j=1}^N \alpha(x_j - x_i) n_j \right] \quad (1.12)$$

$$K(x_i) = K_0 \exp\left(-\frac{x_i^2}{2\sigma_K^2}\right) \quad (1.13)$$

$$\alpha(x_j) = \exp\left(-\frac{(x_j - x_i)^2}{2\sigma_\alpha^2}\right) \quad (1.14)$$

このモデルは MacArthur-Levins 資源競争モデルと呼ばれています。

1.12 侵入適応度

単型 x の集団を考えると、その密度 x の動態は式 (1.2) を用いて以下ようになります。

$$\frac{dn}{dt} = n \left[1 - \frac{n}{K(x)} \right] \quad (1.15)$$

従ってその平衡密度は $\hat{n} = K(x)$ です。変異型 x' が出現したとき、その密度の動態は式 (1.2) を用いて以下ようになります。

$$\frac{dn'}{dt} = n' \left[1 - \frac{n' + \alpha(x' - x)n}{K(x')} \right] \quad (1.16)$$

従って侵入適応度は以下ようになります。

$$\begin{aligned} f(x', x) &= \lim_{n' \rightarrow 0} \left[\frac{1}{n'} \frac{dn'}{dt} \right]_{n=\hat{n}} \\ &= \lim_{n' \rightarrow 0} \left[1 - \frac{n' + \alpha(x' - x)K(x)}{K(x')} \right] \\ &= 1 - \frac{\alpha(x' - x)K(x)}{K(x')} \end{aligned} \quad (1.17)$$

1.13 方向進化

$$\begin{aligned} g(x) &= \left[\frac{\partial f(x', x)}{\partial x'} \right]_{x'=x} \\ &= -K(x) \left[\frac{\partial \alpha(x' - x)}{\partial x'} \frac{1}{K(x')} - \alpha(x' - x) \frac{1}{K(x')} \frac{\partial \ln K(x')}{\partial x'} \right]_{x'=x} \\ &= \frac{\partial \ln K(x)}{\partial x} \\ &= \frac{\partial}{\partial x} \left[-\frac{1}{2} \sigma_K^{-2} x^2 \right] = -\sigma_K^{-2} x \end{aligned}$$

従って、進化的特異点 $x = 0$ が存在する。 x において、

$$C = \left[\frac{\partial g(x)}{\partial x} \right]_{x=0} = -\sigma_K^{-2} \quad (1.18)$$

であるからこの点は収束安定点。さらに、

$$D = \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x'^2} \right]_{x'=x=0}$$

$$\begin{aligned}
&= -K(x) \left[\frac{\partial}{\partial x'} \left[\frac{\partial \alpha(x' - x)}{\partial x'} \frac{1}{K(x')} - \alpha(x' - x) \frac{1}{K(x')} \frac{\partial \ln K(x')}{\partial x'} \right] \right]_{x'=x=0} \\
&= -K(x) \left[\frac{\partial^2 \alpha(x' - x)}{\partial x'^2} \frac{1}{K(x')} - \alpha(x' - x) \frac{1}{K(x')} \frac{\partial^2 \ln K(x')}{\partial x'^2} \right]_{x'=x=0} \\
&= - \left[\frac{\partial^2 \alpha(x')}{\partial x'^2} \right]_{x'=0} + \left[\frac{\partial^2 \ln K(x')}{\partial x'^2} \right]_{x'=0} \\
&= \sigma_\alpha^{-2} - \sigma_K^{-2} = \frac{(\sigma_K + \sigma_\alpha)(\sigma_K - \sigma_\alpha)}{\sigma_\alpha^2 \sigma_K^2}.
\end{aligned}$$

従って、 $\sigma_K > \sigma_\alpha$ のとき、 $x = 0$ は進化的分岐点である。 $(\sigma_K < \sigma_\alpha$ のときは収束安定な進化的安定点。)

2 2次元形質空間

2.1 仮定

- 2次元形質空間 $\mathbf{s} = (x, y)^T$
- 突然変異は希で小規模（個体数動態は常にほぼ平衡状態）

2.2 侵入適応度 (invasion fitness)

2.3 定義

侵入適応度は1次元の場合と同じで、以下のように定義されます。

野生型 \mathbf{s} に対する変異型野生型 \mathbf{s}' の侵入適応度 $f(\mathbf{s}', \mathbf{s})$: 単型の野生型 \mathbf{s} からなる集団の個体数密度 n が平衡個体数密度 \hat{n} にあるとき、出現した変異型 \mathbf{s}' の初期増加率。
すなわち変異型 \mathbf{s}' の個体数密度を n' として

$$f(\mathbf{s}', \mathbf{s}) = \lim_{n' \rightarrow 0} \left[\frac{1}{n'} \frac{dn'}{dt} \right]_{n=\hat{n}}. \quad (2.1)$$

野生型は平衡密度にあるので全ての \mathbf{s} について $f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) = 0$ です。また、 $f(\mathbf{s}', \mathbf{s})$ を野生型 \mathbf{s} の存在下における適応度地形とみなすことができます。

2.4 形質置換連鎖 (trait substitution sequence)

形質置換連鎖も1次元の場合と同じなので説明を省きます。

2.5 方向進化 (directional evolution)

集団の方向進化は野生型（あるいは平均表現型）の位置の適応度勾配 (fitness gradient) に比例します (Fig.1) :

$$\mathbf{g}(\mathbf{s}) = \begin{pmatrix} g_x(\mathbf{s}) \\ g_y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \nabla_{\mathbf{s}'} f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) = \begin{pmatrix} \left[\frac{\partial f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'} \right]_{x'=x} \\ \left[\frac{\partial f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y'} \right]_{y'=x} \end{pmatrix}. \quad (2.2)$$

方向進化の期待速度は以下の式により近似的に与えられます (Dieckmann and Law, 1996) :

$$\frac{d\mathbf{s}}{dt} = \frac{1}{2} \mu \hat{n} \mathbf{V} \mathbf{g}(\mathbf{s}). \quad (2.3)$$

ここで μ は突然変異率（1出生あたり）、 \mathbf{V} は突然変異の分散共分散行列です:

$$\mathbf{V} = \begin{pmatrix} V_{xx} & V_{xy} \\ V_{xy} & V_{yy} \end{pmatrix}. \quad (2.4)$$

進化の方向は量的遺伝学における Lande の式や Price 方程式と同じですが、速さは異なります。

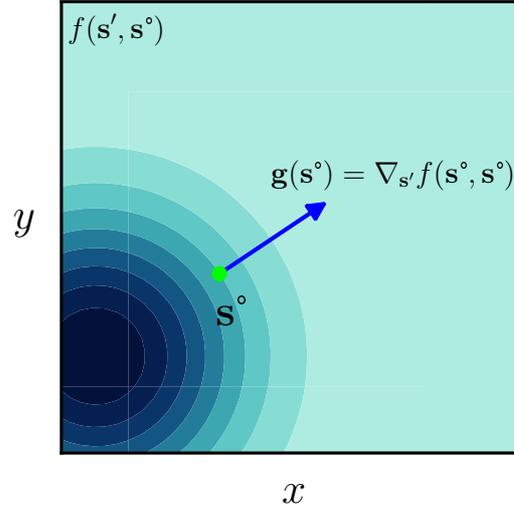


Figure 3: 適応度勾配 $\mathbf{g}(\mathbf{s})$. 黄緑の点が野生型 \mathbf{s} の位置、青色の濃淡が侵入適応度 $f(\mathbf{s}', \mathbf{s})$ 、青い矢印が $\mathbf{g}(\mathbf{s})$ です.

2.6 進化的特異点

2.7 進化的特異性 (evolutionary singularity)

野生型がそこに居ると方向性選択が0になる点を進化的特異点 (evolutionarily singular point) と呼びます. すなわち、点 \mathbf{s} が進化的特異点であるとき、

$$\mathbf{g} = \mathbf{g}(\mathbf{s}) = \mathbf{0}. \quad (2.5)$$

2.8 進化的特異点の分類

2.8.1 収束安定性 (convergence stability)

進化的特異点 $\hat{\mathbf{s}}$ が以下の条件を満たす時、 $\hat{\mathbf{s}}$ を強収束安定点 (strongly convergence stable point) と呼びます (Leimar, 2009) :

$$\mathbf{C} = \begin{pmatrix} C_{xx} & C_{xy} \\ C_{yx} & C_{yy} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial[\mathbf{g}(\mathbf{s})]^T}{\partial x} \\ \frac{\partial[\mathbf{g}(\mathbf{s})]^T}{\partial y} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}=\hat{\mathbf{s}}} = \begin{pmatrix} \frac{\partial g_x(\mathbf{s})}{\partial x} & \frac{\partial g_y(\mathbf{s})}{\partial x} \\ \frac{\partial g_x(\mathbf{s})}{\partial y} & \frac{\partial g_y(\mathbf{s})}{\partial y} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}=\hat{\mathbf{s}}} \quad (2.6)$$

の対称成分 $\frac{1}{2}[\mathbf{C} + \mathbf{C}^T]$ の固有値が全て負. この \mathbf{C} は

$$\nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'^2} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} \\ \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y'^2} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}=\hat{\mathbf{s}}} \quad (2.7)$$

$$\nabla_{\mathbf{s}} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x \partial x'} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x \partial y'} \\ \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y \partial x'} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y \partial y'} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}=\hat{\mathbf{s}}} \quad (2.8)$$

を用いて以下のように変形できます.

$$\mathbf{C} = \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}) + \nabla_{\mathbf{s}} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}). \quad (2.9)$$

強収束安定点は、方向進化が式 (3) で与えられる単型の集団を、 \mathbf{V} が正則行列である限り引き寄せるという強い性質を持ちます.

2.8.2 進化的安定性 (evolutionarily stability)

進化的特異点 $\hat{\mathbf{s}}$ が以下の条件を満たす時、 $\hat{\mathbf{s}}$ を進化的安定点 (Maynard-Smith, 1982) と呼びます。

$$\mathbf{D} = \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}) \quad (2.10)$$

の固有値が全て正。この条件は、集団が $\hat{\mathbf{s}}$ に居るときに、周囲の適応度地形が山形になっていることに対応します。2つとも負の場合は盆地、1つが正で1つが負の場合は鞍点です。

2.8.3 相互侵入可能性 (mutual invasibility)

進化的特異点 $\hat{\mathbf{s}}$ が以下の条件を満たす時、 $\hat{\mathbf{s}}$ を相互侵入可能 (Prout 1968) であると表現します。

$$\mathbf{M} = \nabla_{\mathbf{s}} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}). \quad (2.11)$$

の対称成分が少なくとも1つの負の固有値を持つ。

2.9 進化的分岐点 (evolutionary branching point)

点 \mathbf{s} が進化的に不安定な収束安定点であるとき (すなわち以下の3条件を全て満たすとき)、 $\hat{\mathbf{s}}$ を **進化的分岐点の候補** と呼びます (Ito and Dieckmann, 2012, 2014)。

- 進化的特異性 :

$$\mathbf{g} = \mathbf{g}(\hat{\mathbf{s}}) = \nabla_{\mathbf{s}'} f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}) = \mathbf{0}. \quad (2.12)$$

- 強収束安定性 : $\frac{1}{2} [\mathbf{C} + \mathbf{C}^T]$ の固有値が全て負、

$$\mathbf{C} = \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}) + \nabla_{\mathbf{s}} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}). \quad (2.13)$$

- 進化的不安定性 : \mathbf{D} の1つ以上の固有値が正、

$$\mathbf{D} = \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}) \quad (2.14)$$

- 候補点付近の単型の無性生殖集団は、その点へ方向進化し、 **\mathbf{D} の最大固有値の固有ベクトル方向** に分岐します。
- これらの条件を満たす「進化的分岐点の候補」が付近の単型集団の進化的分岐を保証するかどうかは **形質置換連鎖の枠組みでは証明されていません**。しかし Geritz et al. (2016) は、候補点付近で複数の表現型が共存する場合のそれらの **方向進化を Lande の式で近似的に記述** することにより、進化的分岐が達成されることを証明しました。従っておそらくは、**進化的分岐の候補点は進化的分岐を保証すると予想されず**。少なくとも進化動態の数値計算においては、進化的分岐を促さない候補点は見つかっていません。
- 候補点の条件は3次元以上の場合も同様ですが、全ての候補点が進化的分岐を促すかどうかは、**3次元以上ではまだ証明されていませんので数値計算の併用が必要です**。

2.10 適用例 : 資源競争モデル

2.11 個体数動態モデル

ここでもロトカ=ヴォルテラの資源競争モデルを考えます。

$$\frac{dn_i}{dt} = n_i \left[1 - \frac{1}{K(\mathbf{s}_i)} \sum_{j=1}^N \alpha(\mathbf{s}_j - \mathbf{s}_i) n_j \right] \quad (2.15)$$

$$K(\mathbf{s}_i) = K_0 \exp \left(-\frac{|\mathbf{s}_i|^2}{2\sigma_K^2} \right) \quad (2.16)$$

$$\alpha(\mathbf{s}_j - \mathbf{s}_i) = \exp \left(-\frac{|\mathbf{s}_j - \mathbf{s}_i|^2}{2\sigma_\alpha^2} \right) \quad (2.17)$$

このモデルは MacArthur-Levins 資源競争モデルと呼ばれています。

2.12 侵入適応度

単型 \mathbf{s} の集団を考えると、その密度 n の動態は式 (12) を用いて以下のようになります。

$$\frac{dn}{dt} = n \left[1 - \frac{n}{K(\mathbf{s})} \right] \quad (2.18)$$

従ってその平衡密度は $\hat{n} = K(\mathbf{s})$ です。変異型 \mathbf{s}' が出現したとき、その密度の動態は式 (23) を用いて以下のようになります。

$$\frac{dn'}{dt} = n' \left[1 - \frac{n' + \alpha(\mathbf{s}' - \mathbf{s})K(\mathbf{s})}{K(\mathbf{s}')} \right] \quad (2.19)$$

従って侵入適応度は以下のようになります。

$$f(\mathbf{s}', \mathbf{s}) = \lim_{n' \rightarrow 0} \left[\frac{1}{n'} \frac{dn'}{dt} \right]_{n=\hat{n}} = \lim_{n' \rightarrow 0} \left[1 - \frac{n' + \alpha(\mathbf{s}' - \mathbf{s})K(\mathbf{s})}{K(\mathbf{s}')} \right] = 1 - \frac{\alpha(\mathbf{s}' - \mathbf{s})K(\mathbf{s})}{K(\mathbf{s}')} \quad (2.20)$$

2.13 方向進化

$$\begin{aligned} \mathbf{g}(\mathbf{s}) &= \nabla_{\mathbf{s}'} f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) = \nabla \ln K(\mathbf{s}) \\ &= \nabla \left[-\frac{|\mathbf{s}|^2}{2\sigma_K^2} \right] (\mathbf{s}) \\ &= -\sigma_K^{-2} \mathbf{s} \end{aligned}$$

従って、進化的特異点 $\hat{\mathbf{s}} = \mathbf{0}$ が存在する。 $\hat{\mathbf{s}}$ において、

$$\mathbf{C} = \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}) + \nabla_{\mathbf{s}} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}) = \nabla \nabla^T \ln K(\hat{\mathbf{s}}) = -\sigma_K^{-2} \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \quad (2.21)$$

であるからこの点は強収束安定点。さらに、

$$\begin{aligned} \mathbf{D} &= \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\hat{\mathbf{s}}, \hat{\mathbf{s}}) \\ &= -\nabla \nabla^T \alpha(\mathbf{0}) + \nabla \nabla^T \ln K(\hat{\mathbf{s}}) + \nabla \ln K(\hat{\mathbf{s}}) \nabla^T \ln K(\hat{\mathbf{s}}) \\ &= -\nabla \nabla^T \alpha(\mathbf{0}) + \nabla \nabla^T \ln K(\hat{\mathbf{s}}) \\ &= [\sigma_\alpha^{-2} - \sigma_K^{-2}] \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

従って、 $\sigma_K > \sigma_\alpha$ のとき、 $\hat{\mathbf{s}} = \mathbf{0}$ は進化的分岐点の候補である。 $(\sigma_K < \sigma_\alpha$ のときは収束安定な進化的安定点。)

3 2次元形質空間における進化的分岐線と分岐領域 (大体書いた)

3.1 仮定

- 2次元元形質空間 $\mathbf{s} = (x, y)^T$
- 突然変異は希で小規模 (個体数動態は常にほぼ平衡状態)
- 突然変異の確率分布は2次元正規分布で近似することができ、その分布は形質空間上で一定 (親の表現型に依存して変異の生じ方が変わったりしない)。

3.2 進化的分岐線の条件 (単純な場合)

3.3 仮定

進化的分岐線の原理をシンプルに説明するために以下の仮定を置きます。

- 突然変異の分布は x 方向の標準偏差 σ_x 、 y 方向の標準偏差 σ_y の2次元正規分布に従う。

$$M(\mathbf{s}', \mathbf{s}) = \frac{1}{2\pi\sigma_x\sigma_y} \exp \left(-\frac{1}{2} \left[\frac{(x' - x)^2}{\sigma_x^2} + \frac{(y' - y)^2}{\sigma_y^2} \right] \right) \quad (3.1)$$

- σ_y は σ_x よりも小さい。

3.4 侵入適応度関数のテイラ-展開

侵入適応度関数 $f(\mathbf{s}', \mathbf{s})$ が任意の \mathbf{s} について $f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) = 0$ を満たすことを使うと、 $f(\mathbf{s}', \mathbf{s})$ は $\mathbf{s} = \mathbf{0}$ のまわりで以下のようにテイラ-展開できます：

$$\begin{aligned} f(\mathbf{s}', \mathbf{s}) &= \mathbf{g}^T \delta \mathbf{s} + \mathbf{s}^T \mathbf{C} \delta \mathbf{s} + \frac{1}{2} \delta \mathbf{s}^T \mathbf{D} \delta \mathbf{s} + O(\sigma_x^3) \\ &= g_x \delta x + g_y \delta y + [C_{xx} x \delta x + C_{xy} x \delta y + C_{yx} y \delta x + C_{yy} y \delta y] \\ &\quad + \frac{1}{2} [D_{xx} \delta x^2 + 2D_{xy} \delta x \delta y + D_{yy} \delta y^2] + O(\sigma_x^3) \end{aligned} \quad (3.2)$$

ここで $\delta \mathbf{s} = \mathbf{s}' - \mathbf{s}$ 、また、

$$\begin{aligned} \mathbf{g} &= \begin{pmatrix} g_x \\ g_y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \left[\frac{\partial f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'} \right]_{x'=x} \\ \left[\frac{\partial f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y'} \right]_{x'=x} \end{pmatrix} = \nabla_{\mathbf{s}'} f(\mathbf{0}, \mathbf{0}) \\ \mathbf{D} &= \begin{pmatrix} D_{xx} & D_{xy} \\ D_{xy} & D_{yy} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'^2} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} \\ \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y'^2} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}=\mathbf{s}} = \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\mathbf{0}, \mathbf{0}) \\ \mathbf{C} &= \begin{pmatrix} C_{xx} & C_{xy} \\ C_{yx} & C_{yy} \end{pmatrix} = \mathbf{D} + \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x \partial x'} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x \partial y'} \\ \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y \partial x'} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y \partial y'} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}=\mathbf{s}} = \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) + \nabla_{\mathbf{s}} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\mathbf{0}, \mathbf{0}). \end{aligned} \quad (3.3)$$

$O(\sigma_x^3)$ は「せいぜい σ_x^3 と同程度の規模」という意味で、この場合は3次以上の全ての項を含みます。 $(O(\sigma_x^3))$ の定義は「 $\lim_{\sigma_x \rightarrow 0} O(\sigma_x^3)/\sigma_x^3$ が有限の値となること」です。

次に x 方向と y 方向で突然変異の規模が等しくなるように、形質空間を $\rho = \sigma_y/\sigma_x$ だけ y 方向に引き伸ばします。具体的には、等方座標系

$$\check{\mathbf{s}} = (\check{x}, \check{y})^T = \left(x, \frac{y}{\rho}\right)^T \quad (3.4)$$

を導入します。式 (4) から得られる $x = \check{x}, y = \rho \check{y}$ を式 (2) に代入すると、等方座標系での適応度関数が得られます：

$$\begin{aligned} f(\check{\mathbf{s}}', \check{\mathbf{s}}) &= f((x', \rho y')^T, (x, \rho y)^T) \\ &= g_x \delta \check{x} + \rho g_y \delta \check{y} + [C_{xx} \check{x} \delta \check{x} + \rho C_{xy} \check{x} \delta \check{y} + \rho C_{yx} \check{y} \delta \check{x} + \rho^2 C_{yy} \check{y} \delta \check{y}] \\ &\quad + \frac{1}{2} [D_{xx} \delta \check{x}^2 + 2\rho D_{xy} \delta \check{x} \delta \check{y} + \rho^2 D_{yy} \delta \check{y}^2] + O(\sigma_x^3) \end{aligned} \quad (3.5)$$

3.5 進化的分岐の条件

ここで y 方向の突然変異の規模が x 方向よりも著しく小さく、 $\rho = \sigma_y/\sigma_x$ の規模が大きくても σ_x 程度であると仮定します。 $\delta \check{x}$ と $\delta \check{y}$ の規模はそれぞれ $\sigma_x, \sigma_y = \rho \sigma_x = \sigma_x^2$ 程度なので、式 (5) における $\rho C_{xy} \check{x} \delta \check{y} + \rho C_{yx} \check{y} \delta \check{x} + \rho^2 C_{yy} \check{y} \delta \check{y}$ と $2\rho D_{xy} \delta \check{x} \delta \check{y} + \rho^2 D_{yy} \delta \check{y}^2$ は皆 $O(\sigma_x^3)$ に含まれてしまい、以下ようになります：

$$f(\check{\mathbf{s}}', \check{\mathbf{s}}) = g_x \delta \check{x} + C_{xx} \check{x} \delta \check{x} + \frac{1}{2} D_{xx} \delta \check{x}^2 + \rho g_y \delta \check{y} + O(\sigma_x^3) \quad (3.6)$$

すなわち、等方座標系における \check{y} 方向の方向性選択圧は ρg_y となり、形質 \check{y} からの寄与はこの項のみとなります。特に $\rho = 0$ のときは、 \check{x} を1次元形質空間とみなしたときの進化的分岐点の条件と等しくなります：

- \check{x} 方向に進化的特異である：

$$g_x = 0. \quad (3.7)$$

- \check{x} 方向に収束安定である：

$$C_{xx} < 0. \quad (3.8)$$

- \check{x} 方向に分断化選択が存在する：

$$D_{xx} > 0 \quad (3.9)$$

一方 $\rho > 0$ のときは、 y 方向の選択勾配が進化的分岐を抑制するので、その抑制力に対して x 方向の分断化選択が十分に強い必要があります (Ito and Dieckmann, 2007)。具体的には、式 (7) と (8) に加えて、以下の条件を満たすならば、**最尤進化経路**における進化的分岐が保証されます (Ito and Dieckmann, 2014) :

- \ddot{x} 方向の分断化選択が \ddot{y} 方向の方向性選択に対して十分に強い :

$$\frac{\sigma_x D_{xx}}{|\rho g_y|} = \frac{\sigma_x^2 D_{xx}}{\sigma_y |g_y|} > \sqrt{2} \quad (3.10)$$

最尤進化経路とは、形質置換連鎖の各置換において最も起こりやすい置換を想定した形質置換連鎖のことです。ある点 $\mathbf{s} = (0, 0)^T$ が式 (7)、(8)、(10) を満たす場合、その付近にもそれらの条件を満たす点が存在し、それら全体として、 y 軸上の線分 $(0, \Delta y)^T$ を構成します。その線分を、進化的分岐線と呼びます。進化的分岐線の付近に位置する単型の集団は、方向進化によってこの線分に引き寄せられ、この線分と垂直な方向に分岐します。式 (9)、(10)、(12) が、単純な状況での進化的分岐線の条件になります。

3.6 進化的分岐線の条件 (一般的な場合)

上の例では、突然変異の規模が x 方向と y 方向で著しく異なる場合を考えました。実は規模が同じ (すなわち $\rho = \sigma_y/\sigma_x = 1$) でも、適応度関数が y 方向の変化に著しく鈍感であるために式 (5) が式 (6) に単純化できる ($g_y, C_{xy}, C_{yx}, C_{yy}, D_{xy}, D_{yy}$ がとても小さい) 場合もあります。その場合の進化的分岐の条件も、式 (7)、(8)、(10) で与えられます。

さらに、突然変異の規模や適応度関数の感度が最大、最小になる方向が x 、 y 方向に揃っていないくても、揃うように座標系を回転することで、式 (7)、(8)、(10) を適用できます。

3.7 仮定

- 2次元元形質空間 $\mathbf{s} = (x, y)^T$
- 突然変異の分布は σ_x^2 、 σ_y^2 をそれぞれ最大、最小固有値に持つ共分散行列 \mathbf{V} の2次元正規分布に従う。

$$M(\mathbf{s}', \mathbf{s}) = \frac{1}{2\pi|\mathbf{V}|} \exp\left(-\frac{1}{2}\delta\mathbf{s}^T \mathbf{V}^{-1} \delta\mathbf{s}\right) \quad (3.11)$$

- 小さい方の固有値を σ_y^2 、大きい方を σ_x^2 とする。

3.8 等方座標系における適応度関数

まず \mathbf{V} を対角化する :

$$\begin{aligned} \mathbf{V} &= \mathbf{R} \begin{pmatrix} \sigma_x^2 & 0 \\ 0 & \sigma_y^2 \end{pmatrix} \mathbf{R}^T = \sigma_x^2 \mathbf{R} \mathbf{W} \mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \\ \mathbf{W} &= \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \sigma_y/\sigma_x \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \rho \end{pmatrix} \\ \mathbf{R} &= (\mathbf{e}_x \quad \mathbf{e}_y) \end{aligned} \quad (3.12)$$

ここで \mathbf{e}_x と \mathbf{e}_y は固有値 σ_x^2 と σ_y^2 の固有ベクトル。 $\check{\mathbf{s}}$ を以下のように定義することで、 $\check{\mathbf{s}}$ は変異の規模 σ_x の等方座標系となる。

$$\mathbf{s} = \mathbf{R} \mathbf{W} \mathbf{E} \check{\mathbf{s}}, \quad (3.13)$$

ここで \mathbf{E} は回転行列で、等方座標系の軸の向きを調整するために後で使います。等方座標系における適応度関数の1階微分、2階微分は以下のように計算できる。

$$\begin{aligned} \check{\mathbf{g}} &= \begin{pmatrix} \check{g}_x \\ \check{g}_y \end{pmatrix} = \nabla_{\check{\mathbf{s}}}' f(\check{\mathbf{s}}, \check{\mathbf{s}}) = \mathbf{E}^T \mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \mathbf{g} = \mathbf{E}^T \mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \nabla_{\mathbf{s}}' f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) \\ \check{\mathbf{D}} &= \begin{pmatrix} \check{D}_{xx} & \check{D}_{xy} \\ \check{D}_{xy} & \check{D}_{yy} \end{pmatrix} = \nabla_{\check{\mathbf{s}}}' \nabla_{\check{\mathbf{s}}}'^T f(\check{\mathbf{s}}, \check{\mathbf{s}}) = \mathbf{E}^T \mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \mathbf{D} \mathbf{R} \mathbf{W} = \mathbf{E}^T \mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \nabla_{\mathbf{s}}' \nabla_{\mathbf{s}}'^T f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) \mathbf{R} \mathbf{W} \mathbf{E} \\ \check{\mathbf{C}} &= \begin{pmatrix} \check{C}_{xx} & \check{C}_{xy} \\ \check{C}_{xy} & \check{C}_{yy} \end{pmatrix} = \nabla_{\check{\mathbf{s}}}' \nabla_{\check{\mathbf{s}}}'^T f(\check{\mathbf{s}}, \check{\mathbf{s}}) + \nabla_{\check{\mathbf{s}}} \nabla_{\check{\mathbf{s}}}'^T f(\check{\mathbf{s}}, \check{\mathbf{s}}) = \mathbf{E}^T \mathbf{W}^T \mathbf{R}^T [\nabla_{\mathbf{s}}' \nabla_{\mathbf{s}}'^T f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) + \nabla_{\mathbf{s}} \nabla_{\mathbf{s}}'^T f(\mathbf{s}, \mathbf{s})] \mathbf{R} \mathbf{W} \mathbf{E} \end{aligned}$$

3.9 進化的分岐線の条件（一般的な場合）

一般的な進化的分岐線の条件は式（14）の $\check{\mathbf{g}}, \check{\mathbf{D}}, \check{\mathbf{C}}$ と σ_x, σ_y を用いて以下のように記述されます。

進化的分岐線の条件

式（14）における回転行列 \mathbf{E} を適切に選ぶことで点 \mathbf{s} が以下の4条件を全て満たすならば、 \mathbf{s} を通る**進化的分岐線**が存在する。

1. 適応度関数が \check{y} 方向の変化に著しく鈍感である：

$$\frac{|\check{g}_y| + |\check{C}_{xy}| + |\check{C}_{yx}| + |\check{C}_{yy}| + |\check{D}_{xy}| + |\check{D}_{yy}|}{|\check{g}_x| + |\check{C}_{xx}| + |\check{D}_{xx}|} = O(\sigma_x) \quad (3.15)$$

2. \check{x} 方向に進化的特異である：

$$\check{g}_x = 0. \quad (3.16)$$

3. \check{x} 方向に収束安定である：

$$\check{C}_{xx} < 0. \quad (3.17)$$

4. \check{x} 方向の分断化選択が \check{y} 方向の方向性選択に対して十分に強い：

$$\frac{\sigma_x \check{D}_{xx}}{|\check{g}_y|} > \sqrt{2} \quad (3.18)$$

- 形質空間に進化的分岐線が存在し、その近傍に単型の無性生殖集団が位置する場合、「その集団は**最尤進化経路において単調に進化的分岐線に向かって方向進化し、進化的分岐を生じること**」が保証されます。最尤進化経路ではない通常の形質置換連鎖においても、95%以上の確率で直ちに進化的分岐を生じることが数値的に確かめられています (Ito and Dieckmann, 2014)。

3.10 進化的分岐線の条件（一般的な場合の簡易版）

上述の式（1518）をできるだけ満たすように回転行列 \mathbf{E} を適切に選ぶのはけっこう面倒だと思います。そこで、等方座標系において分断化選択が最大になる方向に \check{x} 軸が平衡になるように \mathbf{E} を選ぶというのが省エネなやり方です。これは（ $\check{\mathbf{D}}$ は対称行列なので） $\check{\mathbf{D}}$ が対角行列になるように \mathbf{E} を選ぶことに対応します。

また、また、数値計算のときは1番目の条件の $O(\sigma_x)$ の吟味をどうすればいいか困るので、私は $= O(\sigma_x)$ の代わりに $< \sqrt{\sigma_x}$ を使っています。これらを反映させた進化的分岐線の条件は以下ようになります。

突然変異の共分散行列 \mathbf{V} の固有値を大きい方から σ_x^2, σ_y^2 とし、それらの固有ベクトルを $\mathbf{e}_x, \mathbf{e}_y$ として

$$\mathbf{W} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \end{pmatrix}, \quad \mathbf{R} = (\mathbf{e}_x \quad \mathbf{e}_y). \quad (3.19)$$

さらに、 $\mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) \mathbf{R} \mathbf{W}$ の固有値を大きい方から D_{max}, D_{min} とし、それらの固有ベクトル $\mathbf{v}_{max}, \mathbf{v}_{min}$ を用いて $\mathbf{E} = (\mathbf{v}_{max}, \mathbf{v}_{min})$ とする。このとき

$$\begin{aligned} \check{\mathbf{g}} &= \begin{pmatrix} \check{g}_x \\ \check{g}_y \end{pmatrix} = \mathbf{E}^T \mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \nabla_{\mathbf{s}'} f(\mathbf{s}, \mathbf{s}), \\ \check{\mathbf{D}} &= \begin{pmatrix} \check{D}_{xx} & \check{D}_{xy} \\ \check{D}_{xy} & \check{D}_{yy} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} D_{max} & 0 \\ 0 & D_{min} \end{pmatrix}, \\ \check{\mathbf{C}} &= \begin{pmatrix} \check{C}_{xx} & \check{C}_{xy} \\ \check{C}_{yx} & \check{C}_{yy} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} D_{max} & 0 \\ 0 & D_{min} \end{pmatrix} + \mathbf{E}^T \mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) \mathbf{R} \mathbf{W} \mathbf{E}. \end{aligned} \quad (3.20)$$

を用いて進化的分岐線の条件を以下のように吟味します。

進化的分岐線の条件（簡易版）

点 \mathbf{s} が以下の 4 条件を全て満たすならば、 \mathbf{s} を通る**進化的分岐線**が存在する。

1. 適応度関数が \check{y} 方向の変化に著しく鈍感である：

$$\frac{|\check{g}_y| + |\check{C}_{xy}| + |\check{C}_{yx}| + |\check{C}_{yy}| + |\check{D}_{xy}| + |\check{D}_{yy}|}{|\check{g}_x| + |\check{C}_{xx}| + |\check{D}_{xx}|} < \sqrt{\sigma_x} \quad (3.21)$$

2. \check{x} 方向に進化的特異である：

$$\check{g}_x = 0. \quad (3.22)$$

3. \check{x} 方向に収束安定である：

$$\check{C}_{xx} < 0. \quad (3.23)$$

4. \check{x} 方向の分断化選択が \check{y} 方向の方向性選択に対して十分に強い：

$$\frac{\sigma_x \check{D}_{xx}}{|\check{g}_y|} > \sqrt{2} \quad (3.24)$$

- 1 番目の条件の必要性については議論の余地があります。方向進化しながらの進化的分岐を解析的に扱うためには適応度関数の単純化が必要であり、その単純化のためにこの条件を課したという経緯があります。Ito and Dieckmann (2012) ではこの第 1 条件を除いて適用しており、進化的分岐の予測は概ねうまくいっていますが、現時点では私は第 1 条件はあった方がよいと考えています。

3.11 進化的分岐領域の条件

進化的分岐線が存在する形質空間において進化動態を数値計算すると、集団が進化的分岐線に到達する前に分岐が起こる場合があります。実は進化的分岐点についても、集団がその点に到達する前に分岐が起こる場合があります。ではどこまで近づくと分岐がおきるのか？を予測するために、「進化的分岐領域の条件」を作りました。具体的には、上述の進化的分岐条件の簡易版の第 1、第 2 条件を除き、第 4 条件を少し変えたものになります。

突然変異の共分散行列 \mathbf{V} の固有値を大きい方から σ_x^2, σ_y^2 とし、それらの固有ベクトルを $\mathbf{e}_x, \mathbf{e}_y$ として

$$\mathbf{W} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \end{pmatrix}, \quad \mathbf{R} = (\mathbf{e}_x \quad \mathbf{e}_y). \quad (3.25)$$

さらに、 $\mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \nabla_{\mathbf{s}'} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) \mathbf{R} \mathbf{W}$ の固有値を大きい方から D_{max}, D_{min} とし、それらの固有ベクトル $\mathbf{v}_{max}, \mathbf{v}_{min}$ を用いて $\mathbf{E} = (\mathbf{v}_{max}, \mathbf{v}_{min})$ とする。このとき

$$\begin{aligned} \check{\mathbf{g}} &= \begin{pmatrix} \check{g}_x \\ \check{g}_y \end{pmatrix} = \mathbf{E}^T \mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \nabla_{\mathbf{s}'} f(\mathbf{s}, \mathbf{s}), \\ \check{\mathbf{D}} &= \begin{pmatrix} \check{D}_{xx} & \check{D}_{xy} \\ \check{D}_{xy} & \check{D}_{yy} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} D_{max} & 0 \\ 0 & D_{min} \end{pmatrix}, \\ \check{\mathbf{C}} &= \begin{pmatrix} \check{C}_{xx} & \check{C}_{xy} \\ \check{C}_{yx} & \check{C}_{yy} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} D_{max} & 0 \\ 0 & D_{min} \end{pmatrix} + \mathbf{E}^T \mathbf{W}^T \mathbf{R}^T \nabla_{\mathbf{s}} \nabla_{\mathbf{s}'}^T f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) \mathbf{R} \mathbf{W} \mathbf{E}. \end{aligned} \quad (3.26)$$

を用いて進化的分岐領域の条件は以下のように記述されます。

進化的分岐領域の条件

点 \mathbf{s} が以下の 2 条件を全て満たすならば、 \mathbf{s} を含む**進化的分岐領域**が存在する。

1. \check{g}_x が小さい場合は \mathbf{s} の近くに \check{x} 方向に収束安定な点が存在する：

$$\check{C}_{xx} < 0. \quad (3.27)$$

2. \check{x} 方向の分断化選択が方向性選択に対して十分に強い :

$$\frac{\sigma_x \check{D}_{xx}}{\sqrt{2\check{g}_x^2 + \check{g}_y^2}} > \beta\sqrt{2} \quad (3.28)$$

- β の値は用途に応じて使い分けます。
- 式 (2.8) において $\beta = 1$ とすると、 $\check{g}_y = 0$ のときに進化的分岐線の第4条件 (式 (2.4)) と同じになります。
- ただし、 $\beta = 1$ だと数値計算における進化的分岐の予測としては保守的過ぎる傾向があるので、Ito and Dieckmann (2012) では $\beta = 1/5$ を使っています。

3.12 適用例

これから書きます。

4 2次元形質空間における1次元制約曲線 (未執筆)

5 歪んだ2次元形質空間 (未執筆)

References

- Dieckmann U, Law R (1996) The dynamical theory of coevolution: A derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology* 34: 579–612
- Eshel I (1983) Evolutionary and continuous stability. *Journal of Theoretical Biology* 103: 99–111
- Geritz SAH, Metz JAJ, Kisdi E, Meszner G (1997) Dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Physical Review Letters* 78: 2024–2027
- Ito HC, Dieckmann U (2007) A new mechanism for recurrent adaptive radiations. *The American Naturalist* 170: E96–E111
- Ito HC, Dieckmann U (2012) Evolutionary-branching lines and areas in bivariate trait spaces. *Evolutionary Ecology Research* 14: 555–582
- Ito HC, Dieckmann U (2014) Evolutionary branching under slow directional evolution. *Journal of Theoretical Biology* 360: 290–314
- Leimar O (2009) Multidimensional convergence stability. *Evolutionary Ecology Research* 11: 191–208
- Maynard-Smith J (1982) *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press
- Metz JAJ, Geritz SAH, Meszner G, Jacobs FJA, vanHeerwaarden JS (1996) Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In: vanStrien SJ, Verduyn-Lunel SM (eds) *Stochastic and spatial structures of dynamical systems*. North Holland, Amsterdam, The Netherlands, pp 83–231