

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)

総合研究大学院大学先導科学研究科

Email: hiroshibeetle@gmail.com

September 23, 2020

Contents

1	1次元形質空間	2
1.1	概要	2
1.2	仮定	2
1.3	侵入適応度 (invasion fitness)	3
1.3.1	定義	3
1.3.2	形質置換連鎖 (trait substitution sequence)	3
1.4	方向進化 (directional evolution)	3
1.5	進化的特異点	4
1.5.1	進化的特異性 (evolutionary singularity)	4
1.5.2	進化的特異点の分類	4
1.5.3	収束安定性 (convergence stability)	4
1.5.4	進化的安定性 ((local) evolutionarily stability)	4
1.5.5	相互侵入可能性 (mutual invasibility)	5
1.6	進化的分岐点 (evolutionary branching point)	5
1.7	適用例: 資源競争モデル	5
1.7.1	個体数動態	5
1.7.2	侵入適応度	5
1.7.3	方向進化と進化的分岐	6
1.8	Appendix 1.A	6
2	2次元形質空間	7
2.1	概要	7
2.2	仮定	7
2.3	侵入適応度 (invasion fitness)	8
2.3.1	定義	8
2.3.2	形質置換連鎖 (trait substitution sequence)	8
2.4	方向進化 (directional evolution)	8
2.5	進化的特異点	9
2.5.1	進化的特異性 (evolutionary singularity)	9
2.5.2	進化的特異点の分類	9
2.5.3	収束安定性 (convergence stability)	9
2.5.4	進化的安定性 (evolutionarily stability)	9
2.6	進化的分岐点の候補 (candidate evolutionary branching point)	9
2.7	適用例: 資源競争モデル	10
2.7.1	個体数動態モデル	10
2.7.2	侵入適応度	10
2.7.3	方向進化と進化的分岐	10

3	2次元形質空間における進化的分岐線と分岐領域	11
3.1	仮定	11
3.2	突然変異の共分散行列が対角行列である場合	11
3.3	変異行列が対角行列ではない場合	12
3.4	進化的分岐領域の条件	12
3.5	適用例	13
3.5.1	変異行列	13
3.5.2	個体数動態	13
3.5.3	侵入適応度	13
3.5.4	方向進化と進化的分岐	14
4	2次元形質空間における1次元制約曲線	14
4.1	仮定	14
4.2	制約曲線に沿う適応度勾配、勾配変化、凹凸度	14
4.3	制約曲線に沿う方向進化 (directional evolution)	15
4.4	制約曲線上の進化的特異点	15
4.4.1	進化的特異性 (evolutionary singularity)	15
4.4.2	進化的特異点の分類	15
4.4.3	収束安定性 (convergence stability)	15
4.4.4	進化的安定性 ((local) evolutionarily stability)	15
4.5	制約曲線上の進化的分岐点 (evolutionary branching point)	16
4.6	適用例：資源競争モデル	16
4.6.1	制約曲線	16
4.6.2	個体数動態	16
4.6.3	侵入適応度	16
4.6.4	方向進化と進化的分岐	16
5	歪んだ2次元形質空間	17
5.1	仮定	18
5.2	測地的な適応度勾配、勾配変化、凹凸度	18
5.3	方向進化 (directional evolution)	19
5.4	進化的特異点	20
5.4.1	進化的特異性 (evolutionary singularity)	20
5.4.2	進化的特異点の分類	20
5.5	進化的分岐線	20
5.6	適用例：資源競争モデル	21
5.6.1	変異行列	21
5.6.2	個体数動態	21
5.6.3	侵入適応度	22
5.6.4	方向進化と進化的分岐	22

1 1次元形質空間

1.1 概要

1次元形質空間における方向進化と進化的分岐についての基本的な理論は1990年代に確立されました。ここでは重要な概念と道具を説明し、進化的分岐条件について解説します。

1.2 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)
- 無性生殖 (有性生殖を仮定する場合もある (Metz and de Kovel, 2013))

1.3 侵入適応度 (invasion fitness)

1.3.1 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 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 \hat{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

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

[補足 1] 野生型は平衡密度にあるので、任意の x について $f(x, x) = 0$ が満たされます。 $f(x', x)$ 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ので、「野生型 x の存在下における適応度地形」を与えます。この適応度地形の形は x に依存して変化することも、変化しないこともあります。

[補足 2] ここでは理解しやすさのために侵入適応度を初期増殖率としていますが、侵入適応度の本来の定義は最大リアプノフ指数です (Metz et al., 1992, 1996)。従って野生型が平衡状態になくとも長時間平均が一定値になっていれば侵入適応度を得ることができます。

1.3.2 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す。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)。この解説では「形質置換連鎖」と呼ぶことにします。

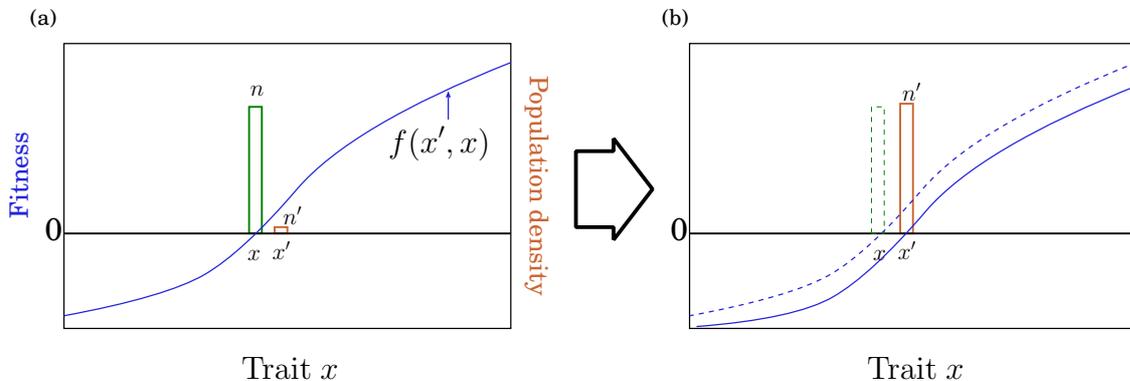


Figure 1: 形質置換連鎖 (trait substitution sequence)

1.4 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)

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

に比例すると期待されます (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) :

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

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。

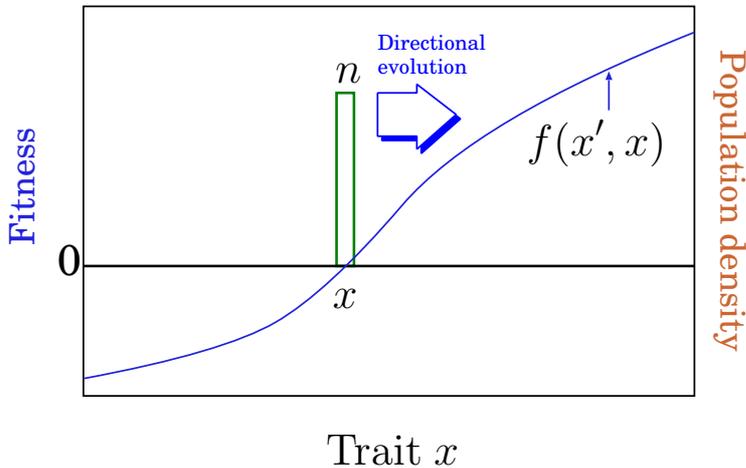


Figure 2: 方向進化

1.5 進化的特異点

1.5.1 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 $x = x^*$ が進化的特異点であるとき、

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

1.5.2 進化的特異点の分類

1.5.3 収束安定性 (convergence stability)

進化的特異点 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。

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

すなわち、 $x < x^*$ のとき $g(x) > 0$ 、 $x > x^*$ 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 $C(x^*)$ は

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

となります（導出は Appendix 1.A）。

1.5.4 進化的安定性 ((local) evolutionarily stability)

進化的特異点 x^* が以下の条件を満たす時、 x^* を (局所的な) 進化的安定点 (Maynard Smith and Price, 1973) と呼びます：

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

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 $D(x^*)$ が正の場合は谷型の地形に対応します。

1.5.5 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：

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

$M(x^*), D(x^*), C(x^*)$ は $-M(x^*) = D(x^*) - C(x^*)$ の関係を満たします。

1.6 進化的分岐点 (evolutionary branching point)

点 x^* が以下の3つの条件を満たすとき、 x^* は**進化的分岐点**と呼ばれます (Metz et al., 1996; Geritz et al., 1997)。

i. 進化的特異点である：

$$g(x^*) = 0 \quad (1.9)$$

ii. 収束安定性である：

$$C(x^*) < 0 \quad (1.10)$$

iii. 進化的に不安定性である：

$$D(x^*) > 0 \quad (1.11)$$

- 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る。

1.7 適用例：資源競争モデル

1.7.1 個体数動態

以下のようなロトカ=ヴォルテラの資源競争モデルを考えます。

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

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

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

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

1.7.2 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 (1.12) を用いて

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

となります。従ってその平衡密度は $\hat{n} = K(x)$ となります。変異型 x' が出現したとき、その密度の動態は式 (1.12) を用いて

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

となります。従って侵入適応度は以下のようになります：

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

1.7.3 方向進化と進化的分岐

野生型 x の位置における適応度勾配は以下のようになります：

$$\begin{aligned}
g(x) &= \left[\frac{\partial f(x', x)}{\partial x'} \right]_{x'=x} \\
&= -K(x) \left[\frac{\partial \alpha(x' - x)}{\partial x'} \frac{1}{K(x')} - \alpha(x' - x) \frac{1}{K(x')^2} \frac{\partial K(x')}{\partial x'} \right]_{x'=x} \\
&= -K(x) \left[\frac{\partial \alpha(x' - x)}{\partial x'} \frac{1}{K(x')} - \alpha(x' - x) \frac{1}{K(x')} \frac{\partial \ln K(x')}{\partial x'} \right]_{x'=x} \\
&= \frac{d \ln K(x)}{dx} \\
&= \frac{d}{dx} \left[-\frac{1}{2\sigma_K^2} x^2 \right] = -\frac{1}{\sigma_K^2} x.
\end{aligned} \tag{1.18}$$

従って、進化的特異点 $x^* = 0$ が存在します。 x^* において、

$$C(x^*) = \left[\frac{\partial g(x)}{\partial x} \right]_{x=x^*} = -\frac{1}{\sigma_K^2} \tag{1.19}$$

となるので、この点は収束安定点です。さらに、

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

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

1.8 Appendix 1.A

ここでは、任意の固定点 \hat{x} について以下の関係が成り立つことを導出します：

$$C(\hat{x}) = \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x'^2} \right]_{x'=x=\hat{x}} + \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x' \partial x} \right]_{x'=x=\hat{x}}. \tag{1.20}$$

まず侵入適応度を $x = \hat{x}$ においてテイラー展開します（3次以上の項は無視します）：

$$\begin{aligned}
f(x', x) &= f_m[x' - \hat{x}] + f_r[x - \hat{x}] \\
&\quad + \frac{1}{2} f_{mm}[x' - \hat{x}]^2 + f_{rm}[x' - \hat{x}][x - \hat{x}] + \frac{1}{2} f_{rr}[x - \hat{x}]^2.
\end{aligned} \tag{1.21}$$

ここで

$$\begin{aligned} f_m &= \left[\frac{\partial f(x', x)}{\partial x'} \right]_{x'=x=\hat{x}}, & f_r &= \left[\frac{\partial f(x', x)}{\partial x} \right]_{x'=x=\hat{x}} \\ f_{mm} &= \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x'^2} \right]_{x'=x=\hat{x}}, & f_{rm} &= \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x \partial x'} \right]_{x'=x=\hat{x}}, & f_{rr} &= \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x^2} \right]_{x'=x=\hat{x}}. \end{aligned} \quad (1.22)$$

$f(x, x) = 0$ が常に成り立つので式 (1.7) は任意の x について以下の関係を満たす必要があります：

$$f(x, x) = [f_m + f_r][x - \hat{x}] + \frac{1}{2}[f_{mm} + 2f_{rm} + f_{rr}][x - \hat{x}]^2 = 0. \quad (1.23)$$

従って

$$\begin{aligned} f_m + f_r &= 0, \\ f_{mm} + 2f_{rm} + f_{rr} &= 0 \end{aligned} \quad (1.24)$$

が得られます。これらの式を使って式 (1.21) の各項を以下のように変形します（変形を楽にするために $\delta x = x' - x$ を導入）：

$$\begin{aligned} f_m[x' - \hat{x}] &= f_m[\delta x + x - \hat{x}], \\ f_r[x - \hat{x}] &= -f_m[x - \hat{x}], \\ \frac{1}{2}f_{mm}[x' - \hat{x}]^2 &= \frac{1}{2}f_{mm}[\delta x + x - \hat{x}]^2 = \frac{1}{2}f_{mm}\delta x^2 + f_{mm}[x - \hat{x}]\delta x + \frac{1}{2}f_{mm}[x - \hat{x}]^2, \\ f_{rm}[x' - \hat{x}][x - \hat{x}] &= f_{rm}[x - \hat{x}][\delta x + x - \hat{x}] = f_{rm}[x - \hat{x}]\delta x + f_{rm}[x - \hat{x}]^2, \\ \frac{1}{2}f_{rr}[x - \hat{x}]^2 &= -\frac{1}{2}f_{mm}[x - \hat{x}]^2 - f_{rm}[x - \hat{x}]^2. \end{aligned} \quad (1.25)$$

これらの式を式 (1.21) に代入すると以下の式を得ます：

$$\begin{aligned} f(x', x) &= f_m\delta x + \frac{1}{2}f_{mm}\delta x^2 + f_{mm}[x - \hat{x}]\delta x + f_{rm}[x - \hat{x}]\delta x \\ &= f_m\delta x + [f_{mm} + f_{rm}][x - \hat{x}]\delta x + \frac{1}{2}f_{mm}\delta x^2 \\ &= f_m[x' - x] + [f_{mm} + f_{rm}][x - \hat{x}][x' - x] + \frac{1}{2}f_{mm}[x' - x]^2. \end{aligned} \quad (1.26)$$

従って、 $g(x)$ と $C(\hat{x})$ は以下のように表現できます：

$$\begin{aligned} g(x) &= \left[\frac{\partial f(x')}{\partial x'} \right]_{x'=x} = f_m + [f_{mm} + f_{rm}][x - \hat{x}], \\ C(\hat{x}) &= \left[\frac{\partial g(x)}{\partial x} \right]_{x=\hat{x}} = [f_{mm} + f_{rm}] = \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x'^2} \right]_{x'=x=\hat{x}} + \left[\frac{\partial^2 f(x', x)}{\partial x \partial x'} \right]_{x'=x=\hat{x}}. \end{aligned} \quad (1.27)$$

2 2次元形質空間

2.1 概要

現実の生物進化は相当に高次元の形質空間で進行していると考えられるので、方向進化や進化的分岐の理論を多次元形質空間に拡張することは重要です。方向進化は1次元の場合の自然な拡張が可能で、しかし進化的分岐は1次元の場合よりも質的に複雑になるので、発展途上にある分野です。3次元以上の形質空間における進化動態は、可視化も直感的理解も難しくなるので、今後しばらくの理論の発展と適用においては、ここで解説する2次元形質空間における進化的分岐が中心的な役割を担っていくと想像されます。

2.2 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）

2.3 侵入適応度 (invasion fitness)

2.3.1 定義

侵入適応度は1次元の場合と同様に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。

2.3.2 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。

2.4 方向進化 (directional evolution)

野生型 (あるいは平均表現型) の位置の適応度勾配 (fitness gradient) (Fig.1) を

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

と表します。方向進化の期待速度は canonical equation 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} は突然変異の共分散行列です:

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

ここではこの \mathbf{V} を変異行列と呼ぶことにします。量的遺伝学における Lande の式や Price 方程式に似ていますが、それらの式における \mathbf{V} に対応する行列は集団の相対的遺伝分散共分散を与える行列です。

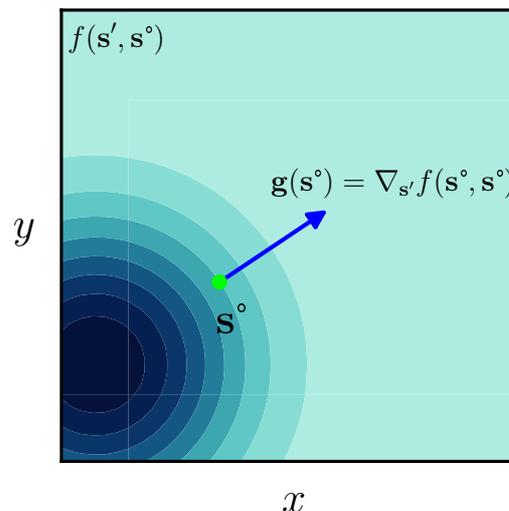


Figure 3: 適応度勾配 $\mathbf{g}(\mathbf{s})$. 黄緑の点が野生型 \mathbf{s} の位置、青色の濃淡が侵入適応度 $f(\mathbf{s}', \mathbf{s})$ 、青い矢印が $\mathbf{g}(\mathbf{s})$ です。

2.5 進化的特異点

2.5.1 進化的特異性 (evolutionary singularity)

野生型がそこに居ると方向性選択が無く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、

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

2.5.2 進化的特異点の分類

2.5.3 収束安定性 (convergence stability)

進化的特異点 \mathbf{s}^* が以下の条件を満たす時、 \mathbf{s}^* を強収束安定点 (strongly convergence stable point) と呼びます (Leimar, 2009) : \mathbf{s}^* における勾配変化行列 $\mathbf{C}(\mathbf{s}^*)$ の対称成分 $\frac{1}{2} [\mathbf{C}(\mathbf{s}^*) + \mathbf{C}(\mathbf{s}^*)^T]$ の固有値が全て負。

勾配変化行列 $\mathbf{C}(\mathbf{s})$ は以下のように定義されます :

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

強収束安定点は、方向進化が式 (2.3) 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。

2.5.4 進化的安定性 (evolutionarily stability)

進化的特異点 \mathbf{s}^* が以下の条件を満たす時、 \mathbf{s}^* を進化的安定点 (Maynard-Smith, 1982) と呼びます : \mathbf{s}^* における対称行列 $\mathbf{D}(\mathbf{s}^*)$ の固有値が全て正。

$\mathbf{D}(\mathbf{s})$ は以下のように定義されます :

$$\mathbf{D}(\mathbf{s}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'^2} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} \\ \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y'^2} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}' = \mathbf{s}}. \quad (2.7)$$

この条件は、集団が \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。この解説では $\mathbf{D}(\mathbf{s})$ を「凹凸行列」と呼ぶことにします。

2.6 進化的分岐点の候補 (candidate 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)、 \mathbf{s}^* を **進化的分岐点の候補** と呼びます (Ito and Dieckmann, 2012, 2014).

- i. 進化的特異性 : 適応度勾配 $\mathbf{g}(\mathbf{s}^*) = \mathbf{0}$
- ii. 強収束安定性 : 勾配変化行列の対称成分 $\frac{1}{2} [\mathbf{C}(\mathbf{s}^*) + \mathbf{C}(\mathbf{s}^*)^T]$ の固有値が全て負
- iii. 進化的不安定性 : 凹凸行列 $\mathbf{D}(\mathbf{s}^*)$ の1つ以上の固有値が正

- 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、 $\mathbf{D}(\mathbf{s}^*)$ の最大固有値の固有ベクトル方向に分岐すると期待されます。
- 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ます**。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**。

2.7 適用例：資源競争モデル

2.7.1 個体数動態モデル

1次元形質空間の適用例で解析したロトカ=ヴォルテラの資源競争モデルを2次元に拡張します：

$$\frac{dn_i}{dt} = n_i \left[1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha(\mathbf{s}_j - \mathbf{s}_i) n_j}{K(\mathbf{s}_i)} \right], \quad (2.8)$$

$$K(\mathbf{s}_i) = K_0 \exp\left(-\frac{|\mathbf{s}_i|^2}{2\sigma_K^2}\right), \quad (2.9)$$

$$\alpha(\mathbf{s}_j - \mathbf{s}_i) = \exp\left(-\frac{|\mathbf{s}_j - \mathbf{s}_i|^2}{2\sigma_\alpha^2}\right). \quad (2.10)$$

2.7.2 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

$$\frac{dn}{dt} = n \left[1 - \frac{n}{K(\mathbf{s})} \right] \quad (2.11)$$

となるので、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

$$\frac{dn'}{dt} = n' \left[1 - \frac{n' + \alpha(\mathbf{s}' - \mathbf{s})K(\mathbf{s})}{K(\mathbf{s}')} \right] \quad (2.12)$$

となります。従って侵入適応度は

$$f(\mathbf{s}', \mathbf{s}) = \lim_{n' \rightarrow 0} \left[\frac{1}{n'} \frac{dn'}{dt} \right]_{n=\hat{n}} = \lim_{n' \rightarrow 0} \left[1 - \frac{n' + \alpha(\mathbf{s}' - \mathbf{s})K(\mathbf{s})}{K(\mathbf{s}')} \right] = 1 - \frac{\alpha(\mathbf{s}' - \mathbf{s})K(\mathbf{s})}{K(\mathbf{s}')} \quad (2.13)$$

となります。

2.7.3 方向進化と進化的分岐

野生型 \mathbf{s} の位置における適応度勾配は以下のようになります：

$$\begin{aligned} \mathbf{g}(\mathbf{s}) &= \nabla_{\mathbf{s}'} f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) = \nabla \ln K(\mathbf{s}) \\ &= \nabla \left[-\frac{|\mathbf{s}|^2}{2\sigma_K^2} \right] (\mathbf{s}) \\ &= -\frac{\mathbf{s}}{\sigma_K^2} \end{aligned} \quad (2.14)$$

従って、進化的特異点 $\mathbf{s}^* = 0$ が存在します。 \mathbf{s}^* において、

$$\mathbf{C}(\mathbf{s}^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial g_x(\mathbf{s})}{\partial x} & \frac{\partial g_y(\mathbf{s})}{\partial x} \\ \frac{\partial g_x(\mathbf{s})}{\partial y} & \frac{\partial g_y(\mathbf{s})}{\partial y} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}=\mathbf{s}^*} = -\frac{1}{\sigma_K^2} \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \quad (2.15)$$

なので、この点は強収束安定点です。さらに、

$$\begin{aligned} \mathbf{D}(\mathbf{s}^*) &= \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'^2} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} \\ \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y'^2} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}=\mathbf{s}^*} \\ &= \left[\frac{1}{\sigma_\alpha^2} - \frac{1}{\sigma_K^2} \right] \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

従って、 $\sigma_K > \sigma_\alpha$ のとき、 $\mathbf{s}^* = 0$ は進化的分岐点の候補です。 $(\sigma_K < \sigma_\alpha$ 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

一般の場合の進化的分岐線と分岐領域の条件は複雑なので、ここでは突然変異の規模が方向によって著しく異なることによって生じる進化的分岐線と分岐領域の条件のみを説明します（一般の場合については Ito and Dieckmann (2014)）。

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）
- 変異行列（突然変異の共分散行列） $\mathbf{V} = \begin{pmatrix} V_{xx} & V_{xy} \\ V_{xy} & V_{yy} \end{pmatrix}$ は形質空間上で一定

3.2 突然変異の共分散行列が対角行列である場合

変異行列が

$$\mathbf{V} = \begin{pmatrix} \sigma_x^2 & 0 \\ 0 & \sigma_y^2 \end{pmatrix} \quad (3.1)$$

($\sigma_x \leq \sigma_y$) のように表せる場合、すなわち、 x 方向と y 方向の突然変異の規模（標準偏差）が σ_x と σ_y で与えられる場合には、形質空間における点 \mathbf{s} が進化的分岐点に含まれる条件は以下のようになります。

進化的分岐線の条件（変異行列が対角行列である場合）

点 \mathbf{s} における変異行列が式 (3.1) で与えられ、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。

- i. 適応度関数が y 方向の変化に著しく鈍感である：

$$\frac{\frac{\sigma_y}{\sigma_x} [|g_y(\mathbf{s})| + |C_{xy}(\mathbf{s})| + |C_{yx}(\mathbf{s})| + |D_{xy}(\mathbf{s})|] + \frac{\sigma_y^2}{\sigma_x^2} [|C_{yy}(\mathbf{s})| + |D_{yy}(\mathbf{s})|]}{|g_x(\mathbf{s})| + |C_{xx}(\mathbf{s})| + |D_{xx}(\mathbf{s})|} = O(\sigma_x) \quad (3.2)$$

- ii. x 方向に進化的特異である：

$$g_x(\mathbf{s}) = 0. \quad (3.3)$$

- iii. x 方向に収束安定である：

$$C_{xx}(\mathbf{s}) < 0. \quad (3.4)$$

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

$$\frac{\sigma_x^2 D_{xx}(\mathbf{s})}{\sigma_y |g_y(\mathbf{s})|} > \sqrt{2} \quad (3.5)$$

[補足 1] $O(\sigma_x)$ は「せいぜい σ_x と同程度の規模」という意味で、 $O(\sigma_x)$ の定義は「 $\lim_{\sigma_x \rightarrow 0} O(\sigma_x)/\sigma_x$ が有限の値となること」です。条件 (i) を数値的に吟味する場合は、私は $O(\sigma_x)$ を $\sqrt{\sigma_x}$ としています。

[補足 2] 突然変異の分布が正規分布で与えられる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 (Ito and Dieckmann, 2014)。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。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（正規分布と異なる突然変異分布についても、典型的なものについては確認済み） (Ito and Dieckmann, 2014)。

3.3 変異行列が対角行列ではない場合

変異行列を以下のように対角化します

$$\mathbf{V} = \mathbf{E} \begin{pmatrix} \sigma_X^2 & 0 \\ 0 & \sigma_Y^2 \end{pmatrix} \mathbf{E}^T, \\ \mathbf{E} = (\mathbf{e}_X \ \mathbf{e}_Y). \quad (3.6)$$

ここで \mathbf{e}_X と \mathbf{e}_Y とはそれぞれ固有値 σ_X^2 と σ_Y^2 に対応する固有ベクトルであり、ここでは一般性を失うこと無く $\sigma_Y \leq \sigma_X$ となるように \mathbf{e}_X と \mathbf{e}_Y を選ぶものとします。それらの固有ベクトル方向の変異の規模が、 σ_X と σ_Y で与えられます。 \mathbf{e}_X と \mathbf{e}_Y 方向に X 軸と Y 軸を導入すると、各々の軸方向の適応度勾配、勾配変化、凹凸度を以下のように表すことができます。

適応度勾配：

$$g_X(\mathbf{s}) = \mathbf{e}_X^T \mathbf{g}(\mathbf{s}), \\ g_Y(\mathbf{s}) = \mathbf{e}_Y^T \mathbf{g}(\mathbf{s}), \quad (3.7)$$

勾配変化：

$$C_{XX}(\mathbf{s}) = \mathbf{e}_X^T \mathbf{C}(\mathbf{s}) \mathbf{e}_X, \\ C_{XY}(\mathbf{s}) = \mathbf{e}_X^T \mathbf{C}(\mathbf{s}) \mathbf{e}_Y, \\ C_{YX}(\mathbf{s}) = \mathbf{e}_Y^T \mathbf{C}(\mathbf{s}) \mathbf{e}_X, \\ C_{YY}(\mathbf{s}) = \mathbf{e}_Y^T \mathbf{C}(\mathbf{s}) \mathbf{e}_Y, \quad (3.8)$$

凹凸度：

$$D_{XX}(\mathbf{s}) = \mathbf{e}_X^T \mathbf{D}(\mathbf{s}) \mathbf{e}_X, \\ D_{XY}(\mathbf{s}) = \mathbf{e}_X^T \mathbf{D}(\mathbf{s}) \mathbf{e}_Y, \\ D_{YY}(\mathbf{s}) = \mathbf{e}_Y^T \mathbf{D}(\mathbf{s}) \mathbf{e}_Y. \quad (3.9)$$

進化的分岐線の条件

点 \mathbf{s} における変異行列が式 (3.6) で与えられ、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。

i. 適応度関数が Y 方向の変化に著しく鈍感である：

$$\frac{\frac{\sigma_Y}{\sigma_X} [|g_Y(\mathbf{s})| + |C_{XY}(\mathbf{s})| + |C_{YX}(\mathbf{s})| + |D_{XY}(\mathbf{s})|] + \frac{\sigma_Y^2}{\sigma_X^2} [|C_{YY}(\mathbf{s})| + |D_{YY}(\mathbf{s})|]}{|g_X(\mathbf{s})| + |C_{XX}(\mathbf{s})| + |D_{XX}(\mathbf{s})|} = O(\sigma_X) \quad (3.10)$$

ii. X 方向に進化的特異である：

$$g_X(\mathbf{s}) = 0. \quad (3.11)$$

iii. X 方向に収束安定である：

$$C_{XX}(\mathbf{s}) < 0. \quad (3.12)$$

iv. X 方向の分断化選択が Y 方向の方向性選択に対して十分に強い：

$$\frac{\sigma_X^2 D_{XX}(\mathbf{s})}{\sigma_Y |g_Y(\mathbf{s})|} > \sqrt{2}. \quad (3.13)$$

3.4 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？を予測するための指標が、進化的分岐領域です。具体的には、上述の進化的分岐線の条件の第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。

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。

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

$$C_{XX} < 0. \quad (3.14)$$

ii. X 方向の分断化選択が方向性選択に対して十分に強い：

$$\frac{\sigma_X^2 D_{XX}}{\sqrt{2\sigma_X^2 g_X^2 + \sigma_Y^2 g_Y^2}} > \eta\sqrt{2} \quad (3.15)$$

[補足] 定数 η の値は用途に応じて使い分けます。 $\eta = 1$ とすると、 $g_Y = 0$ のときに進化的分岐線の第 4 条件と同じになります。ただし、 $\eta = 1$ 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 $\eta = 1/5$ を使っています。

3.5 適用例

3.5.1 変異行列

変異行列を

$$\mathbf{V} = \begin{pmatrix} \sigma_x^2 & 0 \\ 0 & \sigma_y^2 \end{pmatrix} \quad (3.16)$$

($\sigma_x \leq \sigma_y$) とします。対角な変異行列なので、この場合の進化的分岐線の条件は式 (3.2)-(3.5) になります。

3.5.2 個体数動態

以下のようなロトカ=ヴォルテラの資源競争モデルを考えます：

$$\frac{dn_i}{dt} = n_i \left[1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha(x_j - x_i) n_j}{\exp(\beta y_i) K(x_i)} \right], \quad (3.17)$$

$$K(x_i) = K_0 \exp\left(-\frac{x_i^2}{2\sigma_K^2}\right), \quad (3.18)$$

$$\alpha(x_i) = \exp\left(-\frac{(x_j - x_i)^2}{2\sigma_\alpha^2}\right). \quad (3.19)$$

3.5.3 侵入適応度

単型 \mathbf{s} の集団を考えると、その密度 \mathbf{s} の動態は

$$\frac{dn}{dt} = n \left[1 - \frac{n}{\exp(\beta y) K(x)} \right] \quad (3.20)$$

となります。従ってその平衡密度は $\hat{n} = \exp(\beta y) K(x)$ となります。変異型 \mathbf{s}' が出現したとき、その密度の動態は

$$\frac{dn'}{dt} = n' \left[1 - \frac{n' + \alpha(x' - x)n}{\exp(\beta y') K(x')} \right] \quad (3.21)$$

となります。従って侵入適応度は以下のようになります：

$$\begin{aligned} f(\mathbf{s}', \mathbf{s}) &= \lim_{n' \rightarrow 0} \left[\frac{1}{n'} \frac{dn'}{dt} \right]_{n=\hat{n}} \\ &= \lim_{n' \rightarrow 0} \left[1 - \frac{n' + \alpha(x' - x) \exp(\beta y) K(x)}{\exp(\beta y') K(x')} \right] \\ &= 1 - \frac{\alpha(x' - x) \exp(\beta y) K(x)}{\exp(\beta y') K(x')}. \end{aligned} \quad (3.22)$$

3.5.4 方向進化と進化的分岐

野生型 x の位置における適応度勾配は以下のようになります：

$$\begin{aligned}
g_x(\mathbf{s}) &= \left[\frac{\partial f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'} \right]_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}} \\
&= -K(x) \left[\frac{\partial \alpha(x' - x)}{\partial x'} \frac{1}{K(x')} \frac{\exp(\beta y)}{\exp(\beta y')} - \alpha(x' - x) \frac{1}{K(x')} \frac{\partial \ln K(x')}{\partial x'} \frac{\exp(\beta y)}{\exp(\beta y')} \right]_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}} \\
&= \frac{\partial \ln K(x)}{\partial x} \\
&= \frac{\partial}{\partial x} \left[-\frac{1}{2\sigma_K^2} x^2 \right] = -\frac{1}{\sigma_K^2} x, \\
g_y(\mathbf{s}) &= \left[\frac{\partial f(x', x)}{\partial y'} \right]_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}} = \left[\frac{\alpha(x' - x) \exp(\beta y) K(x)}{[\exp(\beta y')]^2 K(x')} \exp(\beta y') \beta \right]_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}} = \beta.
\end{aligned} \tag{3.23}$$

従って、直線 $x = 0$ は x 方向に進化的特異、すなわち $g_x((0, y)^T) = 0$ となり、進化的分岐線の条件 (ii) を満たします。 $\mathbf{s} = (0, y)^T$ における適応度の勾配変化と凹凸度は以下のようになります：

$$\begin{aligned}
C_{xx}(\mathbf{s}) &= -\frac{1}{\sigma_K^2}, C_{xy}(\mathbf{s}) = 0, C_{yx}(\mathbf{s}) = 0, C_{yy}(\mathbf{s}) = 0 \\
D_{xx}(\mathbf{s}) &= \left[\frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'^2} \right]_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}} = \frac{1}{\sigma_\alpha^2} - \frac{1}{\sigma_K^2}, D_{xy}(\mathbf{s}) = 0, D_{yy}(\mathbf{s}) = 0.
\end{aligned} \tag{3.24}$$

従って、条件 (i) の左辺は 0 となるので、 $\mathbf{s} = (0, y)^T$ は条件 (i) を満たします。また、 $C_{xx}(\mathbf{s}) = -\frac{1}{\sigma_K^2} < 0$ となり、条件 (iii) も満たします。条件 (iv) は

$$\frac{\sigma_x^2 D_{xx}(\mathbf{s})}{\sigma_y |g_y(\mathbf{s})|} = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_y \beta} \left[\frac{1}{\sigma_\alpha^2} - \frac{1}{\sigma_K^2} \right] > \sqrt{2}. \tag{3.25}$$

となります。すなわち、この不等式が満たされる場合には、 $x = 0$ が進化的分岐線となります。

4 2次元形質空間における1次元制約曲線

出現可能な変異型が曲線上に制約される場合の進化動態を解析する方法は2つあります。1つ目は、制約曲線をパラメータ表示して、そのパラメータを1次元形質空間とみなして解析する方法。2つ目は、制約曲線を $h(\mathbf{s}) = 0$ と表現して、曲線に沿う適応度成分について解析する方法です (Ito and Sasaki, 2016)。1つ目は、パラメータ表示した後は1次元形質空間における解析と同じなので、ここでは2つ目の方法について解説します。

4.1 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）
- 出現可能な変異型は曲線 $h(\mathbf{s}) = 0$ に制約されている

4.2 制約曲線に沿う適応度勾配、勾配変化、凹凸度

また、これまでの節と同じように、制約を想定しない場合の適応度勾配、勾配変化、凹凸度を以下のように表します：

$$\begin{aligned}
\mathbf{g}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} g_x(\mathbf{s}) \\ g_y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \nabla_{\mathbf{s}'} f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'} \\ \frac{\partial f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y'} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}}. \\
\mathbf{C}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} C_{xx}(\mathbf{s}) & C_{xy}(\mathbf{s}) \\ C_{yx}(\mathbf{s}) & C_{yy}(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial [\mathbf{g}(\mathbf{s})]^T}{\partial x} \\ \frac{\partial [\mathbf{g}(\mathbf{s})]^T}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial g_x(\mathbf{s})}{\partial x} & \frac{\partial g_y(\mathbf{s})}{\partial x} \\ \frac{\partial g_x(\mathbf{s})}{\partial y} & \frac{\partial g_y(\mathbf{s})}{\partial y} \end{pmatrix}, \\
\mathbf{D}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} D_{xx}(\mathbf{s}) & D_{xy}(\mathbf{s}) \\ D_{yx}(\mathbf{s}) & D_{yy}(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'^2} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} \\ \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y'^2} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}}.
\end{aligned} \tag{4.1}$$

さらに、制約曲線の法線 $\mathbf{n}(\mathbf{s})$ と接線 $\mathbf{e}(\mathbf{s})$ を以下のように表します：

$$\begin{aligned}\mathbf{n}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} n_x(\mathbf{s}) \\ n_y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \frac{\nabla h(\mathbf{s})}{|\nabla h(\mathbf{s})|}, \\ \nabla h(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} \frac{\partial h(\mathbf{s})}{\partial x} \\ \frac{\partial h(\mathbf{s})}{\partial y} \end{pmatrix}, \\ \mathbf{e}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} e_x(\mathbf{s}) \\ e_y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_y(\mathbf{s}) \\ -n_x(\mathbf{s}) \end{pmatrix}.\end{aligned}\quad (4.2)$$

以上の表現を使って、制約曲線に沿う適応度勾配、勾配変化、凹凸度を以下のように表すことができます。

- 適応度勾配：

$$g_h(\mathbf{s}) = \mathbf{e}(\mathbf{s})^T \mathbf{g}(\mathbf{s}) \quad (4.3)$$

- 勾配変化：

$$C_h(\mathbf{s}) = \mathbf{e}(\mathbf{s})^T \mathbf{C}(\mathbf{s}) \mathbf{e}(\mathbf{s}) + \mathbf{g}(\mathbf{s})^T \mathbf{q}(\mathbf{s}) \quad (4.4)$$

- 凹凸度：

$$D_h(\mathbf{s}) = \mathbf{e}(\mathbf{s})^T \mathbf{D}(\mathbf{s}) \mathbf{e}(\mathbf{s}) + \mathbf{g}(\mathbf{s})^T \mathbf{q}(\mathbf{s}) \quad (4.5)$$

ベクトル $\mathbf{q}(\mathbf{s})$ は法線 $\mathbf{n}(\mathbf{s})$ に並行であり、その長さが制約曲線の曲率を与えます。具体的には以下の式で与えられます：

$$\mathbf{q}(\mathbf{s}) = -\frac{\mathbf{e}(\mathbf{s})^T \nabla \nabla^T h(\mathbf{s}) \mathbf{e}(\mathbf{s})}{|\nabla h(\mathbf{s})|} \mathbf{n}(\mathbf{s}). \quad (4.6)$$

$\mathbf{q}(\mathbf{s})$ は接円の中心を向いています。制約曲線の曲率が制約曲線上の勾配変化や凹凸度に与える効果は $\mathbf{g}(\mathbf{s})^T \mathbf{q}(\mathbf{s})$ が与えます。

4.3 制約曲線に沿う方向進化 (directional evolution)

制約曲線上の任意の野生型 \mathbf{s} における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)：

$$\frac{d\mathbf{s}}{dt} = \frac{1}{2} \mu \sigma_\mu(\mathbf{s})^2 \hat{n} g_h(\mathbf{s}) \mathbf{e}(\mathbf{s}). \quad (4.7)$$

4.4 制約曲線上の進化的特異点

1次元形質空間における解析と同様になります。

4.4.1 進化的特異性 (evolutionary singularity)

制約曲線上の点 \mathbf{s}^* が

$$g_h(\mathbf{s}^*) = 0 \quad (4.8)$$

を満たすならば、この点を制約曲線上の進化的特異点と呼びます。

4.4.2 進化的特異点の分類

4.4.3 収束安定性 (convergence stability)

制約曲線上の進化的特異点 \mathbf{s}^* が以下の条件を満たす時、 \mathbf{s}^* を制約曲線上の収束安定点と呼びます。

$$C_h(\mathbf{s}^*) < 0. \quad (4.9)$$

4.4.4 進化的安定性 ((local) evolutionarily stability)

制約曲線上の進化的特異点 \mathbf{s}^* が以下の条件を満たす時、 \mathbf{s}^* を制約曲線上の (局所的な) 進化的安定点と呼びます。

$$D_h(\mathbf{s}^*) < 0. \quad (4.10)$$

この条件は、集団が \mathbf{s}^* に居るときに、制約曲線沿いの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 $D_h(\mathbf{s}^*)$ が正の場合は谷型の地形に対応します。

4.5 制約曲線上の進化的分岐点 (evolutionary branching point)

制約曲線上の点 \mathbf{s}^* が以下の3つの条件を満たすとき、 \mathbf{s}^* は制約曲線上の進化的分岐点と呼ばれます。

i. 制約曲線上の進化的特異点である :

$$g_h(\mathbf{s}^*) = 0 \quad (4.11)$$

ii. 制約曲線上の収束安定点である :

$$C_h(\mathbf{s}^*) < 0 \quad (4.12)$$

iii. 制約曲線上の進化的不安定点である :

$$D_h(\mathbf{s}^*) > 0 \quad (4.13)$$

4.6 適用例：資源競争モデル

4.6.1 制約曲線

制約曲線を

$$h(\mathbf{s}) = y - \frac{a}{2}x^2 = 0 \quad (4.14)$$

とします。制約曲線の任意の点 \mathbf{s} における法線 $\mathbf{n}(\mathbf{s})$ と接線 $\mathbf{e}(\mathbf{s})$ は以下のようになります :

$$\begin{aligned} \mathbf{n}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} n_x(\mathbf{s}) \\ n_y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \frac{\nabla h(\mathbf{s})}{|\nabla h(\mathbf{s})|} = \frac{1}{\sqrt{a^2x^2+1}} \begin{pmatrix} -ax \\ 1 \end{pmatrix}, \\ \nabla h(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} -ax \\ 1 \end{pmatrix}, \\ \mathbf{e}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} e_x(\mathbf{s}) \\ e_y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_y(\mathbf{s}) \\ -n_x(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \frac{1}{\sqrt{a^2x^2+1}} \begin{pmatrix} 1 \\ ax \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (4.15)$$

4.6.2 個体数動態

進化的分岐線の適用例と同じモデルを考えます :

$$\frac{dn_i}{dt} = n_i \left[1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha(x_j - x_i)n_j}{\exp(\beta y_i)K(x_i)} \right], \quad (4.16)$$

$$K(x_i) = K_0 \exp\left(-\frac{x_i^2}{2\sigma_K^2}\right), \quad (4.17)$$

$$\alpha(x_i) = \exp\left(-\frac{(x_j - x_i)^2}{2\sigma_\alpha^2}\right). \quad (4.18)$$

4.6.3 侵入適応度

侵入適応度は

$$f(\mathbf{s}', \mathbf{s}) = 1 - \frac{\alpha(x' - x) \exp(\beta y) K(x)}{\exp(\beta y') K(x')} \quad (4.19)$$

となります。

4.6.4 方向進化と進化的分岐

適応度勾配を以下のようにまとめます :

$$\mathbf{g}(\mathbf{s}) = \begin{pmatrix} g_x(\mathbf{s}) \\ g_y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{1}{\sigma_K^2}x \\ \beta \end{pmatrix}. \quad (4.20)$$

制約曲線に沿う適応度勾配は

$$\begin{aligned} g_h(\mathbf{s}) &= \mathbf{e}(\mathbf{s})^T \mathbf{g}(\mathbf{s}) = \frac{1}{\sqrt{a^2 x^2 + 1}} \begin{pmatrix} 1 & ax \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -\frac{1}{\sigma_K^2} x \\ \beta \end{pmatrix} \\ &= \frac{a\beta - \frac{1}{\sigma_K^2}}{\sqrt{a^2 x^2 + 1}} x \end{aligned} \quad (4.21)$$

となります。従って $x = 0$ 、即ち点 $\mathbf{s}^* = (0, 0)^T$ が制約曲線上の進化的特異点です。点 $\mathbf{s}^* = (0, 0)^T$ における適応度の勾配変化と凹凸度は

$$\begin{aligned} \mathbf{C}(\mathbf{s}^*) &= \begin{pmatrix} -\frac{1}{\sigma_K^2} & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \\ \mathbf{D}(\mathbf{s}^*) &= \begin{pmatrix} \frac{1}{\sigma_\alpha^2} - \frac{1}{\sigma_K^2} & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \end{aligned} \quad (4.22)$$

となり、 $\mathbf{e}(\mathbf{s}^*)$ 、 $\mathbf{g}(\mathbf{s}^*)$ 、 $\mathbf{q}(\mathbf{s}^*)$ は以下のようになります：

$$\begin{aligned} \mathbf{e}(\mathbf{s}^*) &= \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}, \\ \mathbf{g}(\mathbf{s}^*) &= \begin{pmatrix} 0 \\ \beta \end{pmatrix}, \\ \mathbf{q}(\mathbf{s}^*) &= -\frac{\mathbf{e}(\mathbf{s})^T \nabla \nabla^T h(\mathbf{s}) \mathbf{e}(\mathbf{s})}{|\nabla h(\mathbf{s})|} \mathbf{n}(\mathbf{s}) \\ &= -\frac{\begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}^T \begin{pmatrix} -a & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}}{\left| \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} \right|} \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ a \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (4.23)$$

従って、制約曲線に沿う勾配変化と凹凸度は以下のようになります：

$$\begin{aligned} C_h(\mathbf{s}^*) &= \mathbf{e}(\mathbf{s}^*)^T \mathbf{C}(\mathbf{s}^*) \mathbf{e}(\mathbf{s}^*) + \mathbf{g}(\mathbf{s}^*)^T \mathbf{q}(\mathbf{s}^*) \\ &= -\frac{1}{\sigma_K^2} + a\beta, \\ D_h(\mathbf{s}^*) &= \mathbf{e}(\mathbf{s}^*)^T \mathbf{D}(\mathbf{s}^*) \mathbf{e}(\mathbf{s}^*) + \mathbf{g}(\mathbf{s}^*)^T \mathbf{q}(\mathbf{s}^*) \\ &= \frac{1}{\sigma_\alpha^2} - \frac{1}{\sigma_K^2} + a\beta. \end{aligned} \quad (4.24)$$

\mathbf{s}^* が $C_h(\mathbf{s}^*) < 0$ かつ $D_h(\mathbf{s}^*) > 0$ を満たすならばこの点は制約曲線上の進化的分岐点です。これらの不等式から

$$\frac{1}{\beta} \left[\frac{1}{\sigma_K^2} - \frac{1}{\sigma_\alpha^2} \right] < a < \frac{1}{\beta \sigma_K^2} \quad (4.25)$$

が得られます（一般性を失うことなく $\beta > 0$ を仮定）。制約曲線の $\mathbf{s}^* = (0, 0)^T$ における曲率がこの不等式をみたすならば、 \mathbf{s}^* は制約曲線上の進化的分岐点となります。通常の1次元形質空間の適用例の結果と異なり、 $\sigma_\alpha > \sigma_K$ の場合にも、曲率を適切に選ぶと進化的分岐点が存在する、という結果になっています。

5 歪んだ2次元形質空間

これまででは、変異行列 \mathbf{V} は野生型 \mathbf{s} によらず一定と仮定してきました。ここでは変異行列が野生型に依存して変化すると仮定し、これを $\mathbf{V}(\mathbf{s})$ と表します。この依存性は方向進化の解析には基本的に影響しませんが、進化的分岐の解析には影響します。そこで、注目する地点 \mathbf{s} の付近において局所的に変異行列が一定となるように非線形座標変換します。変換後の座標系において、変異行列一定を仮定した2次元系質空間における進化的分岐点、分岐線、分岐領域の条件を適用することができます。注目する地点 \mathbf{s} 変異行列が局所的に一定となるような座標系は地点 \mathbf{s} の測地座標系 (geodesic coordinates) と呼ばれます。ここでは「元の形質空間はこの測地座標系を非線形変換によって歪めることにより作られている」と解釈することにより、変異行列が一定でない元の形質空間を「歪んだ形質空間」と表現することにします (Ito and Sasaki, 2020)。

5.1 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）
- 変異行列は野生型に依存: $\mathbf{V}(\mathbf{s}) = \begin{pmatrix} V_{xx}(\mathbf{s}) & V_{xy}(\mathbf{s}) \\ V_{xy}(\mathbf{s}) & V_{yy}(\mathbf{s}) \end{pmatrix}$

5.2 測地的な適応度勾配、勾配変化、凹凸度

これまでの節と同じように、歪みを想定しない場合の適応度勾配、勾配変化、凹凸度を以下のように表します：

$$\begin{aligned} \mathbf{g}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} g_x(\mathbf{s}) \\ g_y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \nabla_{\mathbf{s}'} f(\mathbf{s}, \mathbf{s}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'} \\ \frac{\partial f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y'} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}}, \\ \mathbf{C}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} C_{xx}(\mathbf{s}) & C_{xy}(\mathbf{s}) \\ C_{yx}(\mathbf{s}) & C_{yy}(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial [\mathbf{g}(\mathbf{s})]^T}{\partial x} \\ \frac{\partial [\mathbf{g}(\mathbf{s})]^T}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial g_x(\mathbf{s})}{\partial x} & \frac{\partial g_y(\mathbf{s})}{\partial x} \\ \frac{\partial g_x(\mathbf{s})}{\partial y} & \frac{\partial g_y(\mathbf{s})}{\partial y} \end{pmatrix}, \\ \mathbf{D}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} D_{xx}(\mathbf{s}) & D_{xy}(\mathbf{s}) \\ D_{yx}(\mathbf{s}) & D_{yy}(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x'^2} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} \\ \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial x' \partial y'} & \frac{\partial^2 f(\mathbf{s}', \mathbf{s})}{\partial y'^2} \end{pmatrix}_{\mathbf{s}'=\mathbf{s}}. \end{aligned} \quad (5.1)$$

\mathbf{s} の測地座標系における適応度勾配、勾配変化、凹凸度は以下ようになります：

$$\begin{aligned} \tilde{\mathbf{g}}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} \tilde{g}_x(\mathbf{s}) \\ \tilde{g}_y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \mathbf{g}(\mathbf{s}), \\ \tilde{\mathbf{C}}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} \tilde{C}_{xx}(\mathbf{s}) & \tilde{C}_{xy}(\mathbf{s}) \\ \tilde{C}_{yx}(\mathbf{s}) & \tilde{C}_{yy}(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \mathbf{C}(\mathbf{s}) + \mathbf{\Omega}(\mathbf{s}), \\ \tilde{\mathbf{D}}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} \tilde{D}_{xx}(\mathbf{s}) & \tilde{D}_{xy}(\mathbf{s}) \\ \tilde{D}_{yx}(\mathbf{s}) & \tilde{D}_{yy}(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \mathbf{D}(\mathbf{s}) + \mathbf{\Omega}(\mathbf{s}), \\ \mathbf{\Omega}(\mathbf{s}) &= -g_x(\mathbf{s})\mathbf{Q}_x(\mathbf{s}) - g_y(\mathbf{s})\mathbf{Q}_y(\mathbf{s}). \end{aligned} \quad (5.2)$$

ここで $\mathbf{\Omega}(\mathbf{s})$ は形質空間の歪みの効果を与える対称行列です。 $\mathbf{Q}_x(\mathbf{s})$ と $\mathbf{Q}_y(\mathbf{s})$ も対称行列であり、歪みの情報を持っているので、歪み行列 (distortion matrices) と呼ぶことにします（これらの行列の要素は微分幾何学において第2種のクリストッフェル記号と呼ばれています）。歪み行列は変異行列の \mathbf{s} による1階微分によって構成されています。ここでは式変形をできるだけ単純にするために、 \mathbf{s} における変異行列が

$$\mathbf{V}(\mathbf{s}) = \begin{pmatrix} \sigma_x(\mathbf{s})^2 & 0 \\ 0 & \sigma_y(\mathbf{s})^2 \end{pmatrix} \quad (5.3)$$

となるように座標系を回転させてあると仮定します。すると、歪み行列は以下ようになります。

$$\begin{aligned} \mathbf{Q}_x(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} Q_{xx}^x(\mathbf{s}) & Q_{xy}^x(\mathbf{s}) \\ Q_{xy}^x(\mathbf{s}) & Q_{yy}^x(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \frac{\sigma_x(\mathbf{s})^2}{2} \begin{pmatrix} \Lambda_{xx}^x(\mathbf{s}) & \Lambda_{xx}^y(\mathbf{s}) \\ \Lambda_{xx}^y(\mathbf{s}) & 2\Lambda_{xy}^y(\mathbf{s}) - \Lambda_{yy}^x(\mathbf{s}) \end{pmatrix}, \\ \mathbf{Q}_y(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} Q_{xx}^y(\mathbf{s}) & Q_{xy}^y(\mathbf{s}) \\ Q_{xy}^y(\mathbf{s}) & Q_{yy}^y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \frac{\sigma_y(\mathbf{s})^2}{2} \begin{pmatrix} 2\Lambda_{xy}^x(\mathbf{s}) - \Lambda_{xx}^y(\mathbf{s}) & \Lambda_{yy}^x(\mathbf{s}) \\ \Lambda_{yy}^x(\mathbf{s}) & \Lambda_{yy}^y(\mathbf{s}) \end{pmatrix}, \\ \begin{pmatrix} \Lambda_{xx}^x(\mathbf{s}) & \Lambda_{xy}^x(\mathbf{s}) \\ \Lambda_{xy}^x(\mathbf{s}) & \Lambda_{yy}^x(\mathbf{s}) \end{pmatrix} &= \frac{\partial \mathbf{V}(\mathbf{s})^{-1}}{\partial x}, \\ \begin{pmatrix} \Lambda_{xx}^y(\mathbf{s}) & \Lambda_{xy}^y(\mathbf{s}) \\ \Lambda_{xy}^y(\mathbf{s}) & \Lambda_{yy}^y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} &= \frac{\partial \mathbf{V}(\mathbf{s})^{-1}}{\partial y}. \end{aligned} \quad (5.4)$$

ちょっと煩雑ですが、歪み行列は $\mathbf{V}(\mathbf{s})^{-1}$ の1階微分と $\sigma_x(\mathbf{s}), \sigma_y(\mathbf{s})$ によって構成されています。例えば原点における測地座標系の座標軸を \tilde{x}, \tilde{y} とし、位置ベクトルを $\tilde{\mathbf{s}} = (\tilde{x}, \tilde{y})^T$ とすると、元の座標軸との関係を歪み行

列を使って以下のように表すことができます：

$$\begin{aligned}
 x &= \tilde{x} - \frac{1}{2} \tilde{\mathbf{s}}^T \mathbf{Q}_x(\mathbf{0}) \tilde{\mathbf{s}} \\
 &= \tilde{x} - \frac{1}{2} Q_{xx}^x(\mathbf{0}) \tilde{x}^2 - Q_{xy}^x(\mathbf{0}) \tilde{x} \tilde{y} - \frac{1}{2} Q_{yy}^x(\mathbf{0}) \tilde{y}^2, \\
 y &= \tilde{y} - \frac{1}{2} \tilde{\mathbf{s}}^T \mathbf{Q}_y(\mathbf{0}) \tilde{\mathbf{s}} \\
 &= \tilde{y} - \frac{1}{2} Q_{xx}^y(\mathbf{0}) \tilde{x}^2 - Q_{xy}^y(\mathbf{0}) \tilde{x} \tilde{y} - \frac{1}{2} Q_{yy}^y(\mathbf{0}) \tilde{y}^2.
 \end{aligned} \tag{5.5}$$

図 5.1 は歪み行列の各要素がどのような座標系の変形に対応するのかを示しています。

(a) Original coordinates $\mathbf{s} = (x, y)^T$

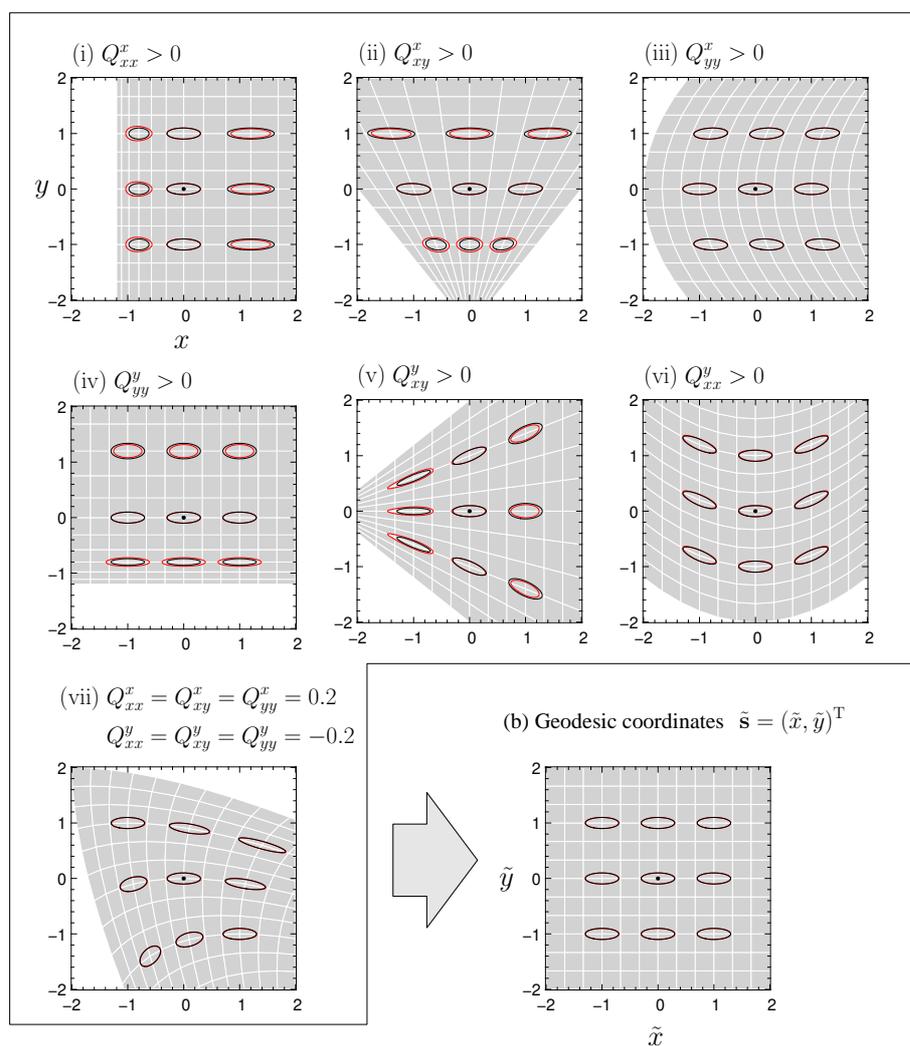


Figure 4: 測地座標系変換における、歪み行列の各要素の作用

5.3 方向進化 (directional evolution)

式 (5.2) が示すように、測地的な適応度勾配 $\tilde{\mathbf{g}}(\mathbf{s})$ は元の適応度勾配 $\mathbf{g}(\mathbf{s})$ と同一です。従って方向進化を記述する式は、歪んでいない形質空間と同じものになります：

$$\frac{d\mathbf{s}}{dt} = \frac{1}{2} \mu \hat{n} \mathbf{V}(\mathbf{s}) \mathbf{g}(\mathbf{s}). \tag{5.6}$$

5.4 進化的特異点

5.4.1 進化的特異性 (evolutionary singularity)

制約曲線上の点 \mathbf{s}^* が

$$\tilde{\mathbf{g}}(\mathbf{s}^*) = \mathbf{g}(\mathbf{s}^*) = \mathbf{0}. \quad (5.7)$$

を満たすならば、この点を制約曲線上の進化的特異点と呼びます。進化的特異点は歪みの影響を受けません。

5.4.2 進化的特異点の分類

$\mathbf{g}(\mathbf{s}^*) = \mathbf{0}$ ならば、式 (5.2) における $\Omega(\mathbf{s}) = -g_x(\mathbf{s})Q_{xx}(\mathbf{s}) - g_y(\mathbf{s})Q_{yy}(\mathbf{s}) = \mathbf{0}$ となるので、

$$\begin{aligned} \tilde{\mathbf{C}}(\mathbf{s}) &= \mathbf{C}(\mathbf{s}), \\ \tilde{\mathbf{D}}(\mathbf{s}) &= \mathbf{D}(\mathbf{s}) \end{aligned} \quad (5.8)$$

となります。すなわち、進化的特異点の収束安定性や進化的安定性は形質空間の歪みの影響を受けません。このことは Leimar (2009) でも示されています。従って、進化的特異点の条件と、その収束安定性および進化的安定性の条件、さらに進化的分岐点の候補の条件は全て、歪みのない形質空間におけるそれらの条件と同一です。しかし、以下で説明するように、進化的分岐線の条件は形質空間の歪みの影響を受けます。

5.5 進化的分岐線

進化的分岐線の条件

点 \mathbf{s} における変異行列が式 (5.3) で与えられ、点 \mathbf{s} 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。

i. 適応度関数が y 方向の変化に著しく鈍感である：

$$\frac{\frac{\sigma_y(\mathbf{s})}{\sigma_x(\mathbf{s})} [|\tilde{g}_y(\mathbf{s})| + |\tilde{C}_{xy}(\mathbf{s})| + |\tilde{C}_{yx}(\mathbf{s})| + |\tilde{D}_{xy}(\mathbf{s})|] + \frac{\sigma_y(\mathbf{s})^2}{\sigma_x(\mathbf{s})^2} [|\tilde{C}_{yy}(\mathbf{s})| + |\tilde{D}_{yy}(\mathbf{s})|]}{|\tilde{g}_x(\mathbf{s})| + |\tilde{C}_{xx}(\mathbf{s})| + |\tilde{D}_{xx}(\mathbf{s})|} = O(\sigma_x) \quad (5.9)$$

ii. x 方向に進化的特異である：

$$\tilde{g}_x(\mathbf{s}) = g_x(\mathbf{s}) = 0. \quad (5.10)$$

iii. x 方向に収束安定である：

$$\tilde{C}_{xx}(\mathbf{s}) = C_{xx}(\mathbf{s}) + \Omega_{xx}(\mathbf{s}) < 0. \quad (5.11)$$

iv. x 方向の分断化選択が y 方向の方向性選択に対して十分に強い：

$$\frac{\sigma_x(\mathbf{s})^2 \tilde{D}_{xx}(\mathbf{s})}{\sigma_y(\mathbf{s}) |\tilde{g}_y(\mathbf{s})|} = \frac{\sigma_x(\mathbf{s})^2 [D_{xx}(\mathbf{s}) + \Omega_{xx}(\mathbf{s})]}{\sigma_y(\mathbf{s}) |g_y(\mathbf{s})|} > \sqrt{2} \quad (5.12)$$

ここで $\Omega_{xx}(\mathbf{s}) = -g_x(\mathbf{s})Q_{xx}^x(\mathbf{s}) - g_y(\mathbf{s})Q_{xx}^y(\mathbf{s})$.

形質空間の歪みの効果は $\Omega_{xx}(\mathbf{s}) = -g_x(\mathbf{s})Q_{xx}^x(\mathbf{s}) - g_y(\mathbf{s})Q_{xx}^y(\mathbf{s})$ が与えていますが、条件 (ii) が満たされている場合には、 $\Omega_{xx}(\mathbf{s}) = -g_y(\mathbf{s})Q_{xx}^y(\mathbf{s})$ となり、**実質的に歪み行列の要素の中で $Q_{xx}^y(\mathbf{s})$ のみが進化的分岐線の条件に影響します。**

$\sigma_y(\mathbf{s}) = 0$ のとき、出現可能な変異型は曲線

$$y' = -\frac{Q_{xx}^y(\mathbf{s})}{2} [x' - x]^2 + y + h.o.t. \quad (5.13)$$

に制約されます。このとき条件 (i) は常に満たされ、他の条件は以下のようになります。

$$\begin{aligned} g_x(\mathbf{s}) &= 0, \\ C_{xx}(\mathbf{s}) - g_y(\mathbf{s})Q_{xx}^y(\mathbf{s}) &< 0, \\ C_{xx}(\mathbf{s}) - g_y(\mathbf{s})Q_{xx}^y(\mathbf{s}) &> 0. \end{aligned} \quad (5.14)$$

この3つの条件は、制約曲線 $h(\mathbf{s}') = [y' - y] - \frac{Q_{xx}^y(\mathbf{s})}{2}[x' - x]^2 + h.o.t. = 0$ 上における進化的分岐点の3条件と同一です。すなわち、**歪んだ形質空間における進化的分岐線の条件は、制約曲線上の進化的分岐点の条件を、制約曲線からの逸脱が生じ得る場合に拡張したものになっています。**

5.6 適用例：資源競争モデル

5.6.1 変異行列

以下のような変異行列を想定します：

$$\mathbf{V}(\mathbf{s}) = \begin{pmatrix} \sigma_x^2 & [\sigma_x^2 - \sigma_y^2]ax \\ [\sigma_x^2 - \sigma_y^2]ax & \sigma_y^2 \end{pmatrix}. \quad (5.15)$$

ここでは原点 $\mathbf{s} = \mathbf{0}$ に進化的分岐線の条件を適用します。まず明らかに、原点では $\mathbf{V}(\mathbf{0}) = \begin{pmatrix} \sigma_x^2 & 0 \\ 0 & \sigma_y^2 \end{pmatrix}$ です。

$\mathbf{V}(\mathbf{s})$ の逆行列は

$$\mathbf{V}(\mathbf{s})^{-1} = \frac{1}{\sigma_x^2 \sigma_y^2 - [\sigma_x^2 - \sigma_y^2]^2 a^2 x^2} \begin{pmatrix} \sigma_y^2 & -[\sigma_x^2 - \sigma_y^2]ax \\ -[\sigma_x^2 - \sigma_y^2]ax & \sigma_x^2 \end{pmatrix} \quad (5.16)$$

となるので、

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} \Lambda_{xx}^x(\mathbf{0}) & \Lambda_{xy}^x(\mathbf{0}) \\ \Lambda_{xy}^x(\mathbf{0}) & \Lambda_{yy}^x(\mathbf{0}) \end{pmatrix} &= \left[\frac{\partial \mathbf{V}(\mathbf{s})^{-1}}{\partial x} \right]_{\mathbf{s}=\mathbf{0}} \\ &= \frac{1}{\sigma_x^2 \sigma_y^2} \begin{pmatrix} 0 & -[\sigma_x^2 - \sigma_y^2]a \\ -[\sigma_x^2 - \sigma_y^2]a & 0 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} 0 & [\sigma_x^{-2} - \sigma_y^{-2}]a \\ [\sigma_x^{-2} - \sigma_y^{-2}]a & 0 \end{pmatrix}, \\ \begin{pmatrix} \Lambda_{xx}^y(\mathbf{0}) & \Lambda_{xy}^y(\mathbf{0}) \\ \Lambda_{xy}^y(\mathbf{0}) & \Lambda_{yy}^y(\mathbf{0}) \end{pmatrix} &= \frac{\partial \mathbf{V}(\mathbf{s})^{-1}}{\partial y} = \mathbf{0} \end{aligned} \quad (5.17)$$

を得ます。従って歪み行列は以下のようになります：

$$\begin{aligned} \mathbf{Q}_x(\mathbf{0}) &= \begin{pmatrix} Q_{xx}^x(\mathbf{0}) & Q_{xy}^x(\mathbf{0}) \\ Q_{xy}^x(\mathbf{0}) & Q_{yy}^x(\mathbf{0}) \end{pmatrix} = \frac{\sigma_x^2}{2} \begin{pmatrix} \Lambda_{xx}^x(\mathbf{s}) & \Lambda_{xx}^y(\mathbf{s}) \\ \Lambda_{xx}^y(\mathbf{s}) & 2\Lambda_{xy}^y(\mathbf{s}) - \Lambda_{yy}^x(\mathbf{s}) \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \\ \mathbf{Q}_y(\mathbf{0}) &= \begin{pmatrix} Q_{xx}^y(\mathbf{0}) & Q_{xy}^y(\mathbf{0}) \\ Q_{xy}^y(\mathbf{0}) & Q_{yy}^y(\mathbf{0}) \end{pmatrix} = \frac{\sigma_y^2}{2} \begin{pmatrix} 2\Lambda_{xy}^x(\mathbf{s}) - \Lambda_{xx}^y(\mathbf{s}) & \Lambda_{yy}^x(\mathbf{s}) \\ \Lambda_{xx}^y(\mathbf{s}) & \Lambda_{yy}^y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} \\ &= \frac{\sigma_y^2}{2} \begin{pmatrix} 2[\sigma_x^{-2} - \sigma_y^{-2}]a & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} [\sigma_y^2 \sigma_x^{-2} - 1]a & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (5.18)$$

すなわち、 $\sigma_y = 0$ のとき、野生型 $\mathbf{s} = \mathbf{0}$ から出現可能な変異型は曲線

$$y = -\frac{Q_{xx}^y(\mathbf{0})}{2}x^2 = \frac{a}{2}x^2 \quad (5.19)$$

に制約されます。 $0 < \sigma_y \ll \sigma_x \ll 1$ の場合には、制約曲線から僅かに逸脱するような変異型が出現します。以下ではそのような状況下における進化的分岐の可能性を、進化的分岐線の条件を使って解析します。

5.6.2 個体数動態

歪んでいない形質空間における進化的分岐線の適用例と同じモデルを考えます：

$$\frac{dn_i}{dt} = n_i \left[1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha(x_j - x_i)n_j}{\exp(\beta y_i)K(x_i)} \right], \quad (5.20)$$

$$K(x_i) = K_0 \exp\left(-\frac{x_i^2}{2\sigma_K^2}\right), \quad (5.21)$$

$$\alpha(x_i) = \exp\left(-\frac{(x_j - x_i)^2}{2\sigma_\alpha^2}\right). \quad (5.22)$$

5.6.3 侵入適応度

侵入適応度は

$$f(\mathbf{s}', \mathbf{s}) = 1 - \frac{\alpha(x' - x) \exp(\beta y) K(x)}{\exp(\beta y') K(x')} \quad (5.23)$$

となります。

5.6.4 方向進化と進化的分岐

原点における適応度勾配、勾配変化、凹凸度は以下ようになります：

$$\mathbf{g}(\mathbf{0}) = \begin{pmatrix} g_x(\mathbf{0}) \\ g_y(\mathbf{0}) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ \beta \end{pmatrix}, \quad (5.24)$$

$$\mathbf{C}(\mathbf{0}) = \begin{pmatrix} -\frac{1}{\sigma_K^2} & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

$$\mathbf{D}(\mathbf{0}) = \begin{pmatrix} \frac{1}{\sigma_\alpha^2} - \frac{1}{\sigma_K^2} & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (5.25)$$

従って、歪みの効果は $\mathbf{\Omega}(\mathbf{0}) = -g_x(\mathbf{0})\mathbf{Q}_x(\mathbf{0}) - g_y(\mathbf{0})\mathbf{Q}_y(\mathbf{0}) = \begin{pmatrix} [1 - \sigma_y^2 \sigma_x^{-2}]a\beta & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$ となり、原点の測地座標における適応度勾配、勾配変化、凹凸度は以下ようになります：

$$\begin{aligned} \tilde{\mathbf{g}}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} \tilde{g}_x(\mathbf{s}) \\ \tilde{g}_y(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \mathbf{g}(\mathbf{s}) = \begin{pmatrix} 0 \\ \beta \end{pmatrix} \\ \tilde{\mathbf{C}}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} \tilde{C}_{xx}(\mathbf{s}) & \tilde{C}_{xy}(\mathbf{s}) \\ \tilde{C}_{yx}(\mathbf{s}) & \tilde{C}_{yy}(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \mathbf{C}(\mathbf{s}) + \mathbf{\Omega}(\mathbf{s}) = \begin{pmatrix} -\frac{1}{\sigma_K^2} + [1 - \sigma_y^2 \sigma_x^{-2}]a\beta & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \\ \tilde{\mathbf{D}}(\mathbf{s}) &= \begin{pmatrix} \tilde{D}_{xx}(\mathbf{s}) & \tilde{D}_{xy}(\mathbf{s}) \\ \tilde{D}_{yx}(\mathbf{s}) & \tilde{D}_{yy}(\mathbf{s}) \end{pmatrix} = \mathbf{D}(\mathbf{s}) + \mathbf{\Omega}(\mathbf{s}) = \begin{pmatrix} \frac{1}{\sigma_\alpha^2} - \frac{1}{\sigma_K^2} + [1 - \sigma_y^2 \sigma_x^{-2}]a\beta & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \end{aligned} \quad (5.26)$$

従って、進化的分岐線の条件 (i),(ii) は満たされています。条件 (iii) は

$$C_{xx}(\mathbf{0}) + \Omega_{xx}(\mathbf{0}) = -\frac{1}{\sigma_K^2} + [1 - \sigma_y^2 \sigma_x^{-2}]a\beta < 0, \quad (5.27)$$

条件 (iv) は

$$\frac{\sigma_x^2 \tilde{D}_{xx}(\mathbf{0})}{\sigma_y |\tilde{g}_y(\mathbf{0})|} = \frac{\sigma_x^2 \left(\frac{1}{\sigma_\alpha^2} - \frac{1}{\sigma_K^2} + [1 - \sigma_y^2 \sigma_x^{-2}]a\beta \right)}{\sigma_y \beta} > \sqrt{2} \quad (5.28)$$

となるので、これらの不等式を合わせると

$$\frac{1}{[1 - \sigma_y^2 \sigma_x^{-2}]\beta} \left[\sqrt{2} \sigma_y \sigma_x^{-2} \beta + \frac{1}{\sigma_K^2} - \frac{1}{\sigma_\alpha^2} \right] < a < \frac{1}{[1 - \sigma_y^2 \sigma_x^{-2}]\beta \sigma_K^2} \quad (5.29)$$

となります。ここで $\sigma_y = 0$ とすると

$$\frac{1}{\beta} \left[\frac{1}{\sigma_K^2} - \frac{1}{\sigma_\alpha^2} \right] < a < \frac{1}{\beta \sigma_K^2} \quad (5.30)$$

となり、制約曲線上の進化的分岐点の適用例の結果の式(4.25)と同じになります。すなわち式(5.29)は変異型が制約曲線から僅に逸脱し得ることを想定した場合の進化的分岐の条件を与える式になっています。 $0 < \sigma_y \ll \sigma_x \ll 1$ を想定しているので、 σ_y を0から少しずつ大きくしていくと $\sigma_y \sigma_x^{-2}$ の効果が大きくなり、分岐条件は厳しくなります(その一方で $\sigma_y^2 \sigma_x^{-2}$ は1を超えません)。

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, Meszina G (1997) Dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Physical Review Letters* 78: 2024–2027
- 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
- Ito HC, Sasaki A (2016) Evolutionary branching under multidimensional evolutionary constraints. *Journal of Theoretical Biology* 407: 409–428
- Ito HC, Sasaki A (2020) Evolutionary branching in distorted trait spaces. *Journal of Theoretical Biology* 489: 110152
- 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 J, Nisbet R, Geritz S (1992) How should we define ‘fitness’ for general ecological scenarios? *Trends in Ecology and Evolution* 7: 198–202
- Metz JAJ, deKovel CGF (2013) The canonical equation of adaptive dynamics for mendelian diploids and haplo-diploids. *Interface Focus* 3: 20130025
- Metz JAJ, Geritz SAH, Meszina 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