

## 自家卵食による最適繁殖戦略に関する数理モデル研究

Mathematical model consideration for the optimal reproductive strategy with filial cannibalism

久保田聡

広島大学大学院理学研究科数理分子生命理学専攻

Satoshi KUBOTA

Department of Mathematical and Life Sciences, Graduate School of Science  
Hiroshima University, Kagamiyama 1-3-1, Higashi-hiroshima 739-8526 JAPAN

Filial cannibalism is observed in many species of paternal care [1]. It causes the reduction of the current reproductive success, while it increases the advantage in the future reproductive success by investing the obtained/saved energy to the body growth or the survivorship. The cardinal fish *Apogon doederleini* copulates in several times during each breeding season, and its male cares the brood in its mouth (mouth brooding) [5]. Its filial cannibalism is categorized into partial and entire egg cannibalism. It is reported that the distribution of the cannibalism timing during the breeding season is different depending on the male's age class. In this study, we theoretically discuss the optimal strategy of the filial cannibalism, making use of the dynamic programming modelling. Our dynamic programming model is to determine the present optimal behavior taking account of the expected future reproductive success. We mathematically analyze the optimal brood cannibalism schedule of when and how much the male eats the eggs under its care. Our mathematical result implies that the partial egg cannibalism would be hard to be observed, because it is rarely optimal in our mathematical model. Further, by the numerical calculations for our dynamic programming model with the parameter values estimated from the observation data [2, 3, 4, 5], we examine the optimal strategy of *Apogon doederleini*. Numerical results indicate that the egg cannibalism is not optimal in the late phase of the breeding season, although the field research observed it especially in the older age class [5]. To understand such brood cannibalism of *Apogon doederleini*, our model should be extended, for instance, to include the body size dependent or age dependent survival probability, or the sex ratio dependent reproductive success.

親が自分の保護している、あるいは、保護すべき(血縁度  $1/2$  の)卵を食べる自家卵食行動(filial cannibalism)は、一般に、オスが卵の世話(保護)をする場合に起こる[1]。卵食された卵から得られる繁殖成功はないが、卵食によって獲得されたエネルギーを成長や生存確率上昇に投資することによって、将来の繁殖成功が有利になる可能性が考えられる。すなわち、卵食に関する現在の繁殖成功と将来の繁殖成功の間にはトレードオフの関係がある。卵食は、生涯繁殖成功度を高めるための適応戦略であると考えられる。

テンジクダイ科オオスジシモチ *Apogon doederleini* の場合は、1 繁殖期に複数回の交尾を行い、メスから受け取った卵塊をオスが口腔内で保育する(口内保育)。オオスジシモチ *Apogon doederleini* の卵食行動として、卵塊全てを食べる全卵食(entire brood cannibalism)と、卵塊の一部を食べる部分卵食(partial brood cannibalism)が観測されており、Takeyama *et al.* (2002) によって、繁殖期において全卵食の観測される時点の頻度分布が、年齢群によって大きく異なる特徴をもつことが報告されている[5]。1 歳個体群においては、繁殖期の初期に卵食を行う傾向が強く、3 歳以上個体群においては、繁殖期の末期に卵食を行う傾向が強い。2 歳個体群においては、はっきりとした傾向がない。

本研究では、卵食を適応戦略ととらえ、数理モデル解析によって、最適戦略としての卵食の特性を理論的に考察した。特に、卵食をすべきか、せざるべきかだけでなく、卵塊に対する卵食割合を戦略とした数理モデルを構築し、解析した。生涯にわたる期待繁殖成功度の最大化を考えて、各繁殖期における複数回の卵塊保持に対する卵食割合の最適「スケジュール」を考察する数理モデル解析を行うために、将来期待される利得を加味して現在の最適行動を決定するダイナミックプログラミング(動的計画法)の手法を応用した数理モデリングを用いた[6]。

オス個体は生産年齢の初齢  $a_f$  から終齢  $a_l$  の各齢における  $T$  日間の繁殖期中にメスから  $N$  回、卵塊を受け取り、 $i$  回目に受け取った卵塊の割合  $\theta_i$  を卵食するものとする(図 1)。 $a$  歳で体サイズ  $L_a$  のオス個体

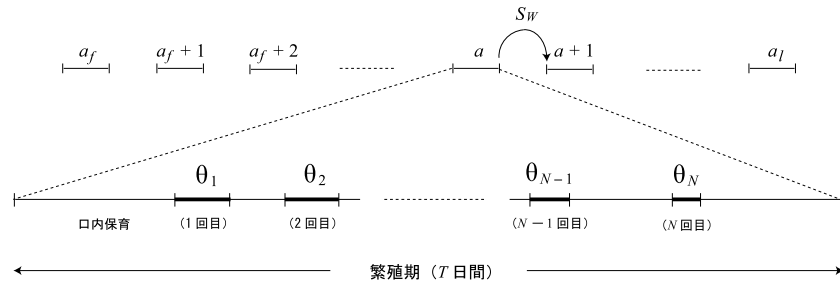


図 1: 繁殖スケジュールの数理モデリングの概図。

の適応度  $J(a, L_a)$  ( $a$  歳以降に孵化させる卵の期待数) を次式で定義する：

$$J(a, L_a) = \sum_{i=1}^N s_i(1 - \theta_i)b(L_a) + S_T S_W [p(\Delta E_Y)J(a+1, L_a + \Delta G) + \{1 - p(\Delta E_Y)\}J(a+1, L_a)].$$

$J(a, L_a)$  は、 $N$  回の卵塊保護によって得られる繁殖成功 (第一項) と、繁殖期の最終日まで生き延びた時点で将来期待される繁殖価 (第二項) の和によって与えられる。 $s_i$  は  $a$  歳の繁殖期における  $i$  回目の卵塊保護を成功させる確率、 $b(L_a)$  は体サイズ  $L_a$  のオスが受け取る卵塊の大きさ、 $S_T$  は繁殖期を通しての生存確率、 $S_W$  は非繁殖期を通しての生存確率である。 $\Delta E_Y$  は繁殖期開始時点から次の繁殖期開始時点までのエネルギー収支の総和である。 $p$  は体サイズ  $L_a$  から  $L_a + \Delta G$  への成長確率であり、一般に、 $\Delta E_Y$  の単調増加関数である。

繁殖終齢  $a_l$  のオス個体の適応度  $J(a_l, L_{a_l})$  を最大にする戦略  $(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_N)$  は、任意の  $i$  について  $\theta_i = 0$  または  $1$  であり、かつ、 $\theta_N = 0$  であることを解析的に示すことができる。さらに、 $a (< a_l)$  歳のオス個体の適応度  $J(a, L_a)$  を最大にする戦略としては、 $(\theta_1^*, \theta_2^*, \dots, \theta_k^*, h, 1, 1, \dots, 1)$  のタイプであることもわかる。ここで、 $1 \leq k \leq N-1$ 、 $0 \leq h \leq 1$  であり、 $\theta_i^*$  は  $0$  または  $1$  である。 $k$  および  $h$  の値は年齢  $a$  と体サイズ  $L_a$  に依存して定まる。一方、オオスジシモチ *Apogon doederleini* の観測データ [2, 3, 4, 5] から得られたパラメータ値を用いた数値実験により、特に、若い個体において、最適戦略として、全卵食が現れる傾向があること、繁殖期の初期に全卵食が現れる傾向があることがわかった。

数理モデル解析の結果から、卵食割合に関する最適戦略として、部分卵食は起こりにくいことが示唆された。また、本研究では、卵食の発生時期に関して、繁殖期の末期における全卵食は適応的ではないことが示唆されるが、オオスジシモチ *Apogon doederleini* に関しては、体サイズが大きい、もしくは、年長いた個体が繁殖期の後期に全卵食をする傾向が強いことが観測されており、観測データ [5] のすべてを説明できる数理モデルではないことがわかる。本研究の数理モデルでは導入されていなかった、オス個体の生存確率の年齢や体サイズへの依存性や繁殖成功度の実効性比依存性が、実際に観測される戦略の年齢依存性を理解するために重要となる因子かも知れない。

## 参考文献

- [1] Blumer, L.S., 1979. Male parental care in the bony fishes. *Quart. Rev. Biol.* **54**: 149-161.
- [2] Kooijman, S.A.L.M., 2000. Dynamic energy and mass budgets in biological systems, Chapter 2 Basic concepts, pp. 19-64, Cambridge University Press, Cambridge.
- [3] Okuda, N. and Yanagisawa, Y., 1996. Filial cannibalism by mouthbrooding males of the cardinal fish, *Apogon doederleini*, in relation to their physical condition. *Environ. Biol. Fishes* **45**: 397-404.
- [4] Okuda, N., Tayasu, I. and Yanagisawa, Y., 1998. Determinate growth in a paternal mouthbrooding fish whose reproductive success is limited by buccal capacity. *Evol. Ecol.* **12**: 681-699.
- [5] Takeyama, T., Okuda, N. and Yanagisawa, Y., 2002. Seasonal pattern of filial cannibalism by *Apogon doederleini* mouthbrooding males. *J. Fish Biol.* **61**: 633-644.
- [6] Tokuda, H. and Seno, H., 1994. Some mathematical considerations on the parent-offspring conflict phenomenon. *J. theor. Biol.* **170**: 145-157.