

# 動的計画法を用いた動物行動の最適理論 — 親子間闘争の数理モデリング

瀬野 裕美\*

## 1. はじめに

動物行動の数理的・理論的な研究としてはゲーム理論や最適制御理論を応用した数理モデリングによるものがあるが、本稿で紹介するのは、将来期待される利得を加味して現在の行動を最適に決めるという観点から、数理生物学において動物行動を数理的に考察する際のダイナミック・プログラミング（動的計画法）を応用した数理モデリングによる数理的研究例である。とくに、この数理モデリングの具体例として、親の繁殖に関わる行動である親の子離れ、つまり親による子の世話の終了のタイミングに関して行った数理モデル研究 [11] を紹介する。

## 2. 行動選択の連鎖の数理モデリング

動物行動に対するダイナミック・プログラミング（動的計画法）を応用した数理モデリングは、MangelとClarkが1988年に書いた本 [8] によってその応用手法が整備され、その後様々な動物行動の適応性に関する考察においてその数理モデリング、数理モデル解析が応用されてきた。理論・数理生物学においては、動物行動の最適性はしばしばゲーム理論の枠組みで考察される（たとえば [6,9] を参照）が、動的計画法による数理モデリング、数理モデル解析の枠組みはもう一つの有効な方針となっている。もちろんこれら二つのアプローチは完全に異なるものでも独立なものでもなく、近年、これらを結びつけた理論・数理生物学の研究も発展しつつある [5]。

この数理モデリングの特徴の一つは、いく度か繰り返される行動の連鎖を扱うところにある。そして、「今」の行動の最適化を図るうえで、「将来」期待される利得を問題にする。それはたとえば、現在の持ち金からいくらかをギャンブルに投資する場合、その投資の決定について、その後のギャンブルから期待される利得が現在の投資額によってどのように変わるかを考慮することに相当する<sup>1</sup>。

さて、そのような行動の連鎖において「今」の行動の「最適化」を考えるわけであるが、常に問題になるのが「何を最適の基準に用いるか」である。この「何を最適の

基準に用いるか」に関して構成されるのが、いわゆる「評価関数」である。動物行動の問題を含む生物学の問題に関しては、しばしば、それは適応度関数 (fitness function) と呼ばれるものになる。そして、この関数の値によって与えられる適応度 (fitness) (上で述べた「利得」にあたる) が生物学的に何を「意味するか」が数理モデリングにおいて最重要である。適応度としては自然淘汰に対する個体の有利・不利の程度を表す尺度で、ある個体のもつた子のうち、繁殖可能まで成長できた（できると期待される）ものの数が大抵の場合に用いられる。実際は、適応度として生物学的な何を取り上げるかは研究の対象となる動物行動によって異なり得るし、同じ動物行動を対象にして行動の最適性を議論している複数の研究においてすら扱っている適応度が同じ生物学的意味をもつとも限らない。適応度として生物学的な何を取り上げるかは、対象とする生物現象の科学的研究における研究上の観点や立場を表しているといってもよい。

数理モデリングにおいて適応度関数を具体的に構成するためには研究対象とする個々の生物現象に関わるいくつかの仮定を整理することが必要なは言うまでもないが、本稿で問題にする動物行動の連鎖の数理モデリングにおいては、「どのくらいの」長さの連鎖を考えるかが明確にしておくべき最も重要な項目の一つである。数理的研究においては、無限の連鎖を考え、数理モデルの数理的解析を単純化しより明確な数理的結果を導くことによって、本質的な生物学的考察を展開する方針も可能である [1]。ただしそのような場合、当然ながら研究対象の生物個体の年齢や行動期間の長さがどのように最適行動に関わるかについての議論はできない。生物個体の年齢や行動期間の長さを数理モデルに導入することは、たとえば繁殖年齢（繁殖活動のできる初齢と終齢）や繁殖期間（季節）を仮定する数理モデリングによってなされる。数理モデリングにおけるそのような仮定が準備できれば、適応度関数の最大（あるいは最小）化によって最適行動を決定するアルゴリズム（思考過程）を構成す

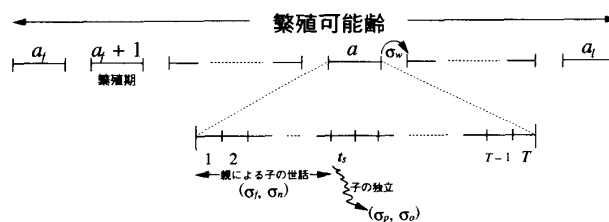
\* 広島大学 大学院 理学研究科

**Key Words:** dynamic programming, mathematical biology, animal behaviour, optimal theory.

<sup>1</sup>したがって、ここで「動物行動」の対象となる動物生態には、たとえば、繁殖に関する時間的スケジュールや（仔数などの）量的スケジュールも含まれている。

る次のステップに進むことができる。

動物行動それぞれがそれぞれの特異性を有しているため、数理モデルの具体的な構成方法に関しては一般的な「マニュアル」のようなものがあるわけではない。しかし上述のアルゴリズムに関してダイナミック・プログラミングを応用した数理モデリングを採用すれば、特徴的に連鎖する最適行動を将来から過去へ向かって（数理的に）決めてゆく後進漸化式 (backward recurrence equation) がしばしば現れる（具体的には後述の研究例を参照）。既述のように将来期待される結果を加味して現在の最適行動を決定しようとするわけであるから当然とも思えるが、この後進漸化式がゆえに数理生物学関連のこのタイプの数理モデルの数理解析はコンピュータによる数値計算が主流かのように考えられている節がある<sup>1</sup>。実際、MangelとClarkの本[8]において解説されているダイナミック・プログラミングによる動物行動に関する数理モデルの数理解析のすべてが数値計算によるものであり、本稿のトピックでもある親による子の世話期間の問題に関するClark & Ydenbergによる研究[2]においても、数値計算によるモデル解析の結果を用いた議論が行われている。数値計算のためには数理モデルに含まれる様々なパラメータに具体的な数値を与えてやる必要がある。しかしそれらの数値を「適切に」決めてやるのが常に可能とは限らない。それは観測データの欠如または低い信頼性による場合が多い。したがって、欠如または低い信頼性を有するパラメータの値について適宜広い範囲の値をあてはめ、そのパラメータ範囲における適切な数値計算によって結果を考察する必要がある。そのような不定なパラメータを含む数理モデルの解析においては、特定のパラメータの値の組合せによる数値計算だけでは十分に信頼性のある科学的な考察は期待できない。一方、パラメータの値を特定しない数学的な「定性的」解析が全く不可能かというところではなく、生物学的議論に足るだけの解析結果を得ることも可能である。本稿で例述する数理モデル解析の結果はすべてそのような定性的解析



第1図 繁殖期における親による子の世話期間の連鎖に関するモデリング

によるものである。

### 3. 親の子離れの最適タイミングと親子間対立

本稿では、親による子の世話期間の長さに関するダイナミック・プログラミングの考え方を応用した適応戦略理論的数理モデリングの具体的な過程を紹介する。

#### 3.1 適応度と繁殖価

年齢が  $a$  歳の親にとっての適応度  $J$  は、その齢における繁殖期および非繁殖期における生存確率  $F_p$ ,  $a+1$  歳以降に期待される繁殖価<sup>2</sup>  $R$ , その齢においてもうけた子の適応度  $F_o$  によって与えられる。ここでは、親にとっての適応度  $J$  として、その親が残す子のうち繁殖できるまで生き残る子の数の期待値で与えられるものを考える。この適応度の定義は、生物個体は自分の遺伝子を残すことを目的として行動するという利己的遺伝子<sup>3</sup>の立場に基づくものである。この概念に基づき、子の適応度  $F_o$  としては生まれ落ちてから繁殖可能になるまでの生存確率を用いる。利己的遺伝子の概念に基づけば子の将来の繁殖価をその子自身の適応度に導入すべきであるように思われるが、ここではある親による子の世話行動に関わる適応度に注目するがゆえにこのような定義を用いることにする。つまり子の適応度については、生まれおちてから繁殖可能になるまでの生存確率にのみ、その個体（子）への親の世話が関わると考えて数理モデリングを行う。子の生存確率において、親の世話行動が関わるのは子が生まれおちて独立（親離れ）するまでの期間である。

#### 3.2 数理モデリング

ここで述べる研究で特に問題にするのは、親の子離れつまり親による子の世話の終了のタイミング  $t_s$  である。このタイミングは子の生存率に直接関わり、ひいては親の適応度に反映される。いま、親の行動の連鎖に関する第1図に示されるようなモデリングを考える（変数・パラメータの意味は付録に後掲）。

<sup>1</sup>実際には、前進漸化式によって数理モデルを構成することができる場合もあるだろうが、数理解析が数値計算に流れがちな理由となる解析上の難しさについては、後進漸化式の場合と大差ないであろう。

<sup>2</sup>繁殖価 (reproductive value) は、ある齢の個体の、その後の生涯に産む子が将来の個体群の大きさに寄与する度合いを表す指標である。1930年にR.A. Fisherが提出した概念である。本稿では、ある齢の親の繁殖価は、その齢において「将来期待できる」産仔数、もしくは、より一般的に、「将来期待できる」繁殖成功として定義する。

<sup>3</sup>利己的遺伝子 (selfish gene) というのは、自然淘汰の単位が遺伝子であり、生物の多様な性質は、その性質に影響している遺伝子の生存や増殖にとって有利であるために進化したという見方を示す表現で、R. Dawkinsが1976年に提唱した。

### 3.2.1 親の繁殖価と適応度

まず,  $a$  歳の親の繁殖価  $R$  と  $a+1$  歳における適応度  $J$  の間には次のような関係式が成り立つ:

$$R(a) = \sigma_w J(t_s; R(a+1)) \quad (1)$$

すなわち, 確率  $\sigma_w$  で次の繁殖期まで生存すれば  $a+1$  歳における適応度  $J(t_s; R(a+1))$  を獲得できるという意味である. つぎに,  $a$  歳の親の繁殖価  $R$  と適応度  $J$  の関係については次のように定義できる:

$$J(t_s; R(a)) = F_o(t_s) + F_p(t_s)R(a) \quad (2)$$

この定義は,  $a$  歳の親の適応度はその齢においてもうけた子の適応度からの寄与分  $F_o$  と親がその齢 ( $a$  歳) の繁殖期を (生存確率  $F_p$  で) 生き延びて獲得する将来の繁殖による適応度つまり繁殖価  $R$  との和によって与えられることを示している. なお,  $a$  歳の親の繁殖価  $R(a)$  はこれらの (1), (2) 式からも明白なように,  $a+1$  歳以降のすべての繁殖期における子の世話の終了タイミング  $\{t_s(a+1), t_s(a+2), \dots, t_s(a_l-1), t_s(a_l)\}$  に依存して定まる.

### 3.2.2 繁殖終齢

ここで, 個体の繁殖可能年齢が有限な場合について, 繁殖終齢  $a_l (< +\infty)$  に至った親を考える. 繁殖終齢の意味は, その次の繁殖期以降は繁殖ができないという状態であるから, 将来期待できる繁殖はありえないので繁殖価  $R(a_l) = 0$  である.  $a = a_l$  を (2) 式に代入すると, 繁殖終齢  $a_l$  の親の適応度  $J(t_s; R(a_l))$  は  $F_o(t_s)$  と等しいことがわかる. したがって,  $F_o(t_s)$  を最大にする  $t_s = t_s(a_l)$  を繁殖期における子の世話の終了のタイミングとして選んでやれば繁殖終齢  $a_l$  の親の適応度は最大にでき, 最大適応度  $J(t_s; R(a_l))$  を求めることができる. 求めた最大適応度を (1) 式右辺に代入することにより,  $a_l - 1$  歳の親の (最大つまり最適) 繁殖価  $R(a_l - 1)$  が決まることになる. この繁殖価  $R(a_l - 1)$  は,  $a_l - 1$  歳の親の繁殖期における子の世話の終了のタイミング  $t_s$  には依存しないことに注意する. この最適化繁殖価  $R(a_l - 1)$  を (2) 式の右辺に代入すれば, 結局 (2) 式の右辺は  $F_o(t_s)$  と  $F_p(t_s)$  の線形結合による  $t_s$  の関数であるから,  $t_s$  の関数として最大値を求めればそれが  $a_l - 1$  歳の親について求めるべき最大適応度を与える子の世話の終了のタイミングを導く. この手順を (後進漸化式である (1) 式を用いて) 繰り返すこと<sup>1</sup>によって, 繁殖初齢までの繁殖期ごとに最大適応度を与える子の世話の終了のタイミングを決めてやることができる. この手順において最も問題となるのは  $F_o(t_s)$  と  $F_p(t_s)$  の具体的な関数形である.

<sup>1</sup>後進帰納法 (backward induction) と呼ぶことがある.

### 3.2.3 期待生存確率

ここで述べる数理モデリングにおいては, 子と親の期待生存確率を与える関数  $F_o(t_s)$  と  $F_p(t_s)$  をつぎのように構成する:

$$F_o(1) = r\sigma_o^T \phi(Y(T; 1)) \quad (3)$$

$$F_o(t_s) = \sum_{j=1}^{t_s-1} \sigma_f^{j-1} (1 - \sigma_f) \sigma_n^{j-1} \sigma_o^{T-j+1} \cdot \phi(Y(T; j)) \\ + \sigma_f^{t_s-1} \sigma_n^{t_s-1} \sigma_o^{T-t_s+1} \cdot \phi(Y(T; t_s)) \quad (4)$$

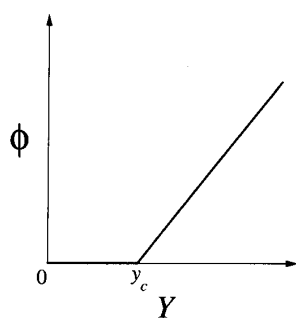
$$F_p(1) = \sigma_p^T \quad (5)$$

$$F_p(t_s) = \sum_{j=1}^{t_s-2} \sigma_n^{j-1} (1 - \sigma_n) \sigma_f \sigma_p^{T-j} \\ + \sigma_n^{t_s-2} \sigma_f^{t_s-1} \sigma_p^{T-t_s+1} \quad (6)$$

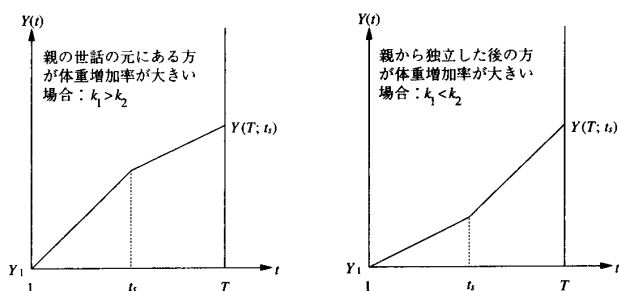
ただし, これらの期待生存確率  $F_o$ ,  $F_p$  は, ともに親の齢  $a$  には依存せずに定まると仮定している. (3) 式は生まれおちてからまったく親に世話をされない子の繁殖可能になるまでの生存確率の期待値である. (4) 式の第 1 項の和の各項は, 子の世話をしている親が繁殖期中の  $j$  日目で何らかの理由によって死亡してしまった場合についての, 第 2 項は親が子の世話を止めるまで生き延びた場合についての繁殖可能になるまでの子の期待生存確率への寄与である. (5) 式は, まったく子の世話をしない親の繁殖期間を通しての生存確率を与え, (6) 式の第 1 項の和の各項は, 親による子の世話期間 (繁殖期間の)  $j$  日目において子が死亡した場合 (親は子の世話をする必要がなくなる!) を考慮にいた親の生存確率への寄与を与える. (6) 式の第 2 項は世話をしている期間を通して, 子が生存していた場合のそれである.

ある繁殖期の終わりににおける体重  $Y$  の子が繁殖期間後繁殖可能個体まで成長できる確率  $\phi(Y)$  は最終適応度関数 (terminal fitness function) と呼ばれ [1], 本稿では第 2 図で与えられるようなものを考える. 繁殖期間の終わりの体重が閾値  $y_c$  を越えられない子は繁殖可能個体までは成長できないと仮定している.

さらに, 繁殖期における子の体重増加として, 第 3 図に示すような一日あたりの体重の増加分を定数で与える数理モデリングを考える. ただし, 一日当たりの体重増加分の大きさが親の世話の有無によって異なる. 繁殖期の終わりににおける子の体重  $Y(T; t_s)$  は親が子の世話を止める日  $t_s$  に依存して決まる. したがって, 子が繁殖可能個体まで成長できる確率は, 親が子の世話を止めるタイミング  $t_s$  に依存し, 結果的に親自身の適応度  $J$  に反映される.



第2図 子の体重Yに対する最終適応度関数  $\phi(Y)$



第3図 繁殖期t日目の子の体重Y(t)

### 3.3 親の立場からみた、子の世話の最適終了タイミング

3.2に述べた段階で  $F_o(t_s)$  と  $F_p(t_s)$ ,  $J(t_s; R(a))$  の数理モデリングにより数理モデルが完成したことになる。この数理モデルに関しても（とりわけ、子の体重増加と関数  $\phi$  の数理モデリングに依存するのであるが）、親の各齢における繁殖期ごとに親の最大適応度を与える子の世話の終了のタイミングをパラメータの間の関係式として具体的に求めるのは一般的には困難である。しかしながら、差分  $\Delta F_o(n) \equiv F_o(n+1) - F_o(n)$  や  $\Delta J(n) \equiv J(n+1; R(a)) - J(n; R(a))$  の正負に関する性質を調べることにより、各齢の親の繁殖期における最大適応度を与える子の世話の終了のタイミング  $t_p^*$  の候補を絞り込むことが可能である [11]。すなわち、 $\Delta J(1)$  が負の場合に限りその最適タイミング  $t_p^*$  が1となり得、産みおとしただけで子の世話はしない行動が親の適応度を最大にする場合が起こり得る。一方、 $\Delta J(T-1)$  が正の場合に限り最適タイミング  $t_p^*$  がTとなり得、繁殖期の終わりまで子の世話を続ける行動が親の適応度を最大にする場合が起こり得る。 $\Delta J(1)$  が正でかつ  $\Delta J(T-1)$  が負の場合には、繁殖期の初日でも最終日でもない中途の日で子の世

話を止める行動が親の適応度を最大にする。

### 3.4 子の立場からみた、子の世話の最適終了タイミング

子の適応度  $F_o(t_s)$  を最大にする親の世話停止タイミング  $t_o^*$  (=繁殖期間における親の世話期間の長さ) はどのように求められるであろうか。実は、差分  $\Delta F_o(n)$  の解析 [11] によって、親から独立した後より親の世話のもとにあるほうが体重増加率が大きい場合には、子の適応度  $F_o$  は親が繁殖期間中ずっと世話をしてくれる場合に最大になる。また、独立した後の方が体重増加率が大きい場合には、パラメータに依存して、繁殖期間中間での独立が子の適応度  $F_o$  を最大にする<sup>1</sup>。これらの結果から、親の適応度  $J$  を最大にする親の世話停止タイミング  $t_p^*$  と子自身の適応度  $F_o(t_s)$  を最大にする親の世話停止タイミング  $t_o^*$  の間にはずれがあることがわかり、しかもそのずれは  $t_o^* > t_p^*$  というタイプのみであることも明白に示すことができる [11]。

### 3.5 親子間の対立

3.3と3.4で示された  $t_p^*$  と  $t_o^*$  のずれは、親子間の対立 (conflict) の原因となる。子が世話を親にせがむ一方で親は子の世話をしなくなるという観察例は、アヒルなどの鳥類からアカゲザル (ヒトも?) についてまで数多く報告されている。このような対立が起こっている時期においては、対立のない時期すなわち親の世話への子の欲求と親の世話行動が合致している時期に比べて、子も親もその対立関係に対して余分なエネルギーを費やしていると考えられる。子は世話をしたからなくなった親に世話をせがむためにより多くのエネルギーを必要とする (雛鳥の親に向かってのさえずりなど)。親はたとえば、子に世話をせがまれることによる余計なストレスを受ける。これらは親子双方の適応度を下げる (適応度に対するコスト) 効果を持つと考えてよからう。したがって、このコストにも依存して、実際の子の独立 (親の子離れ) が定まると考えられる。3.6では、この親子間対立の結果として生起する子の独立タイミングの決定過程の数理モデリングについて述べる。

### 3.6 親子間対立の解消

3.5で述べた親子間対立と適応的行動との間の関係について数理的・理論的研究をさらに展開することができる (たとえば参考文献 [2])。この対立の結果としていずれかの妥協が起こると考える。親の妥協とは子の世話をを行うことであり、子の妥協とは親からの独立を意味する。この妥協による親子間の対立の解消 (resolution) については次のような考え方 (モデリング) ができる。

対立が継続している状況では、双方の (累積) コストは刻々と増加していく。いま、親子間の対立が起こってい

<sup>1</sup>3.2.3で述べた数理モデリングでも明示したように、ここで述べている数理モデリングにおいて、 $F_o$  は、親の齢  $a$  には依存しないので、子の立場からみた、子の世話の最適終了タイミング  $t_o^*$  も親の齢  $a$  には依存せずに定まる。

る繁殖期  $t$  日目において、いずれかの妥協が起こった時点までにかかった子のコストを  $c$  とおき、親のコストを  $\alpha c$  とおく。パラメータ  $\alpha$  は親と子の立場の違いによるコストの大きさの差を表す。本稿で述べてきた数理モデルでは、対立初期に起こる妥協は親の側であると考えられる。親の妥協が起こるといことは、対立の継続を選択するよりも子の世話をすることによってそれ以上のコストを避ける方を親が選ぶということであり、親の妥協が起こる時点までは子是对立を継続して親の世話をせがむ行動を選択している、ということである。このことについては次のような数理モデリングが可能である [3,11].

今考えている  $t$  日目における妥協が起こった時点で、親が妥協しなかった（子の世話の拒否をする）とした場合に親が得ると期待できる適応度分  $D_p(t;a)$  は次のように与えられる：

$$D_p(t;a) = J(t;R(a)) - J(t+1;R(a)) - \alpha c \quad (7)$$

第1項は  $t$  日目に子の世話を止めてしまう場合に期待される親の適応度であり、第2項は  $t$  日目は子の世話をし、次の日に子の世話を止めてしまった場合の期待適応度である。対立にかかったコスト分  $\alpha c$  を差し引く。

一方、 $t$  日目における妥協が起こった時点で、子が妥協して親から独立した場合と比べて、子が妥協しなかった（親の世話を要求する）場合に子が得ると期待できる適応度分  $D_o(t;a)$  は同様な考え方で次のように与えられる：

$$D_o(t;a) = F_o(t+1;a) - F_o(t;a) - c \quad (8)$$

親の妥協が起こる時点では、 $D_o(t;a) > 0$  である状況下で  $D_p(t;a) = 0$  が起こっているということになる。 $D_p(t;a)$  と  $D_o(t;a)$  の解析から次のような時点  $t^*$  の一意的な存在性を示すことができる [11]:  $t_p^* \leq t^*$  かつ  $t^* < t_o^*$  であり、 $t < t^*$  なる  $t$  に対しては  $D_o(t;a) > 0$  かつ  $D_p(t;a) = 0$ 、さらに、 $D_o(t^*;a) = 0$  かつ  $D_p(t^*;a) \geq 0$ 。この  $t^*$  が実際の子の親離れの日である。このとき、差  $t^* - t_p^*$  は親子間対立の期間の長さを表す。このように、親子間の対立に関するコストを導入することによって実際に子が親から独立する日が一意的に定まること、その独立までの親子間の対立期間では親が妥協することによって親による子の世話が実現することが、体系的に理解できる。

### 3.7 親の齢への依存性

さて、親の繁殖可能齢が有限であり繁殖終齢が存在する場合、3.6までの議論はどのように親の齢に依存するであろうか。この問題の考察においては、親の繁殖価  $R(a)$  が親の齢  $a$  の減少関数であることが重要なキーとなる。このことは、親の齢の増加に伴って、将来、繁殖活動できる繁殖期の回数が減少してゆくことから自然な要素

である。本稿でここまで述べてきた数理モデリングによる数理モデルの解析 [11] の結果、親の齢に依存した、親の立場からみた子の世話の最適終了タイミング  $t_p^*(a)$  が、親の齢  $a$  について単調非減少であることを示すことができる。

とりわけ繁殖終齢  $a_l$  の親の立場からの最適な子の世話の終了タイミング  $t_p^*(a_l)$  は、子の立場からの最適な世話の終了タイミング  $t_o^*$  と常に一致し、繁殖終齢にある親は、子にとって最適な期間だけ世話をするのが親にとっても最適である。なぜならば、3.2.2で述べたように、繁殖終齢の親については  $J(t_s;R(a_l)) = F_o(t_s)$  であるから、 $J$  を最大にする  $t_s$  と  $F_o$  を最大にするそれが一致するのである。繁殖終齢の親とその子の間には子の世話の期間の長さに関する対立は生じ得ない。

要するに、親の立場からみた子の世話の最適終了タイミング  $t_p^*(a)$  は親の齢  $a$  の増加に従って、子の立場からみた世話の最適終了タイミング  $t_o^*$  に向かって増加してゆく。解析 [11] の結果、親の齢  $a$  についてある閾値（いきち） $a_c (\leq a_l)$  が存在し、齢  $a$  が  $a < a_c$  なる若い親については子の世話期間の長さに関して子との対立を引き起こすが、 $a \geq a_c$  なる齢  $a$  を持つ年をとった親については子にとって最適な長さだけ子の世話をすることが親にとっても最適になり、親子間対立は起こらないことが示される。また、3.6で述べた、対立の解消の結果として定まる世話の終了タイミング  $t^* = t^*(a)$  についても  $t_p^*(a)$  と同様の傾向をもつ。このことは、親の齢が高ければ高いほど親子間の（子の世話に関する）対立の期間の長さがより短くなることを意味する。また、親の齢が高くなるにつれて子の独立が遅くなることも意味している。

## 4. おわりに

ダイナミック・プログラミングによる動物行動の数理モデリングは決して難しくない。また複雑でもない。解析は困難が伴うことも多いが、動物行動の数理的研究の方針のひとつとして疑うべくもなく有用である。その数理モデルの解析によって導かれる最適行動選択の連鎖はあまりにも理想的すぎて現実を「説明できる」ものではない、と考える向きは、ちょっと浅薄な数理的研究に対する考え方である。数理モデル解析は必ずしも現実を「説明できるか」ということで評価されるべきではなく、得られた結果を現実と対比させることによって生物学的な議論をより深めるための材料を提供できるところに大きな意義や面白さがある。

Mangel と Clark の本 [8] では、体力と相談しながらの餌場選択行動（‘patch selection’）、ライオンによる狩り行動、昆虫の繁殖行動、プランクトンの垂直分布の季節変動、鳥類における親の世話と仔数、クモや猛禽類にお

ける移動行動などの具体的な例が取り上げられている。Kelly & Kennedy の論文 [7] ではタカにおける子育て放棄行動について Houston らの論文 [4] では小鳥によるさえずり行動についての考察が展開されている。本稿の筆者も鳥類における種内托卵行動に関する動的計画法を応用した数理モデリングを考察した [10]。

このように、動的計画法を応用した数理モデリング、数理モデル解析は、さらに多様な生物の動態に関して有効に使えると期待できる。

(1999年12月3日受付)

### 参考文献

- [1] C. W. Clark and R. C. Ydenberg: The risks of parent-hood. I. General theory and applications; *Evol. Ecol.*, Vol. 4, pp. 21-34 (1990)
- [2] C. W. Clark and R. C. Ydenberg: The risks of parent-hood. II. Parent-offspring conflict; *Evol. Ecol.*, Vol. 4, pp. 312-325 (1990)
- [3] M. Higashi and N. Yamamura: What determines animal group size: Insider-outsider conflict and its resolution; *Am. Nat.*, Vol. 142, pp. 553-563 (1993)
- [4] A. Houston, C. Clark, J. McNamara and M. Mangel: Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology; *Nature*, Vol. 332, pp. 29-34 (1988)
- [5] A. I. Houston and J. M. McNamara: *Models of Adaptive Behaviour: An Approach Based on State*, Cambridge University Press (1999)
- [6] 巖佐: 数理生物学入門 — 生物社会のダイナミクスを探る, 共立出版 (1998) [初版は, 1990年, HBJ 出版局より]
- [7] E. J. Kelly and P. L. Kennedy: A dynamic state variable model of mate desertion in Cooper's Hawks; *Ecology*, Vol. 74, pp. 351-366 (1993)
- [8] M. Mangel and C. W. Clark: *Dynamic Modeling in Behavioural Ecology*, Princeton University Press (1988)
- [9] 酒井, 高田, 近: 進化生態学最前線: 生物の不思議を解く 生き物の進化ゲーム, 共立出版 (1999)
- [10] 瀬野: 子育てにおける闘争 — 親子対立と托卵; シリーズ・ニューバイオフィジックス 10 数理生態学 (日本生物物理学会シリーズ・ニューバイオフィジックス刊行委員会編), 共立出版 (1997)
- [11] H. Tokuda and H. Seno: Some mathematical considerations on the parent-offspring conflict phenomenon; *J. theor. Biol.*, Vol. 170, pp. 145-157 (1994)

### 付 録

数理モデリングの変数とパラメータ一覧:

#### (1) おもに親に関わるもの

$a$ : 親の齢 (単位: 繁殖期)

$a_f$ : 初めて繁殖可能になる齢

$a_l$ : 繁殖可能である最終齢

$T$ : 繁殖期の長さ (単位: 日)

$t$ : 繁殖期が始まってからの日数 (= 子の齢)

$t_s$ : 親による世話が終了する時の子の齢 (単位: 日)

$\sigma_f$ : 子の世話をする親の繁殖期 1 日あたりの生存確率

$\sigma_p$ : 子の世話を終了した親の繁殖期 1 日あたりの生存確率

$\sigma_w$ : 繁殖可能個体 (親) の繁殖期後, 次回繁殖期までの生存確率

$R(a)$ :  $a$  歳の親の繁殖期の終わりにおける将来の期待繁殖価

$F_p(t_s)$ : 繁殖期  $t_s$  日目で子の世話をやめる親の繁殖期間中の生存確率

$J(t_s; R(a))$ : 繁殖期  $t_s$  日目で子の世話をやめる  $a$  歳の親の適応度

#### (2) おもに子に関わるもの

$Y(t)$ : 生まれおちてから  $t$  日目の初めにおける子の体重

$Y(T; t_s)$ : 繁殖期  $t_s$  日目で独立した子の独立直前の体重

$\phi(Y)$ : 独立時に体重  $Y$  の子が繁殖可能個体まで成長する確率

$y_c$ : 子が繁殖可能まで成長するのに最低限必要な繁殖期終了時の体重

$Y_1$ : 生まれおちた時点での子の体重

$k_1$ : 親の世話の下にある子の体重の 1 日あたりの増分

$k_2$ : 独立後の子の繁殖期における体重の 1 日あたりの増分

$\sigma_n$ : 親の世話の下にある子の 1 日あたりの生存確率

$\sigma_o$ : 独立後の子の繁殖期における 1 日あたりの生存確率

$F_o(t_s)$ : 繁殖期  $t_s$  日目で独立した子の誕生後繁殖可能までの生存確率

### 著者略歴

瀬野 裕美



1960年7月18日生。1989年9月京都大学大学院理学研究科博士後期課程研究指導認定同日退学。1987-1989年イタリアナポリ大学留学後, 1989年日本医科大学基礎医学情報処理室助手, 1992年広島大学理学部 (数学科) 講師, 1994年奈良女子大学理学部 (情報科学科) 助教授を経て, 1998年奈良女子大学大学院 (人間文化研究科) 助教授に配置換, 2000年4月より広島大学大学院理学研究科数理分子生命理学専攻助教授となり, 現在に至る。生物数理, 数理生物学における生命現象の数理モデリング, 数理モデル解析の研究に従事。理学博士。SIAM, SMB, ESMTBなどの会員。