

# 生物個体と集団の数理

<sup>1</sup> 大泉嶺\*

Ryo Oizumi\*

<sup>1</sup> 明治大学研究・知財戦略機構, 東京大学数理科学研究科  
oizumi@ms.u-tokyo.ac.jp

## 1 概要

政治、環境保全、生態学的興味など、多くの動機から我々の社会は人間を含めた生物個体群の動態に関心を寄せてきた。人に限れば、その将来の人口構成を予測する事は国の政策や社会保障、公衆衛生や経済を考える上で有益な情報をもたらす。また、絶滅危惧種の個体群動態が予測出来れば、その種の保全にとって何が有益であるか、多くのヒントを与えてくれるはずである。そんな動機から生まれた分野に数理人口学という分野がある。名前の通り、この分野は人間の集団の数の変動を予測する為に生まれたものだが、現在その手法は人間に限らず様々な生物個体の持つ性質（年齢、サイズや空間的位置など）からその生物集団全体の動態（人口の増減）を議論するより一般的な数理生物学分野の一つになっている。ある意味この分野はミクロな粒子の相互作用からマクロな現象（熱力学など）の説明を試みる統計力学の生物学版と考える事も出来る。本講演では個体の生活史の統計量を与えた場合、その個体群の動態にどう影響するのか、その手法を紹介する。

## 2 推移行列モデルの基本

まず、最も基本的なモデルとして Leslie 行列を紹介しよう。最大齢  $\alpha$  を持ち、各齢  $\mathbf{a} := (0, 1, 2, \dots, a, \dots, \alpha)$  毎に出生率  $f_a$  と次齢への生存率  $p_a$  を持つコホート（同じ齢のカテゴリに属する集団） $P_t(a)$  が次を満たすとする:

$$P_{t+1}(0) = \sum_{a=0}^{\alpha} f_a P_t(a) \quad (1)$$

$$P_{t+1}(a+1) = p_a P_t(a). \quad (2)$$

このとき、これらのコホートで構成された個体群全体

$$\mathbf{P}_t(\mathbf{a}) := {}^t(P_t(0), \dots, P_t(a), \dots, P_t(\alpha))$$

(人口ベクトル) の動態は、推移行列  $\mathbf{L}$  を用いて下記のように表される。

$$\mathbf{P}_{t+1}(\mathbf{a}) = \mathbf{L}\mathbf{P}_t(\mathbf{a}), \quad (3)$$

ここで

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & \cdots & f_a & \cdots & f_\alpha \\ p_0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & p_1 & \cdots & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & 0 & \ddots & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & \cdots & p_{\alpha-1} & 0 \end{bmatrix}, \quad (4)$$

である。これは Leslie 行列と呼ばれる、個体群の年齢構造に焦点を当てた基本的な推移行列モデルである。人間に当てはめる場合、 $f_a$  は  $a$  歳の女性のコホート  $P_t(a)$  の女性の出生率を表し、 $p_a$  は女性のみ生存率である。人口学では簡単のために、しばしば女性のみ動態で人口全体を論ずることがある [1]。推移行列モデルの解析で中心的な役割を演じるのはその行列の最大固有値である。Leslie 行列の場合、全ての固有値  $\lambda$  は以下の方程式を満たす：

$$1 = \sum_{a=0}^{\alpha} \lambda^{-a-1} f_a s_a. \quad (5)$$

ここで、 $s_a := \prod_{l=0}^{a-1} p_l$  は年齢  $a$  まで生き残る確率（生残率という）を表す。式 (5) を満たす最大の固有値を  $\lambda_0$  とおくと、Leslie 行列のような非負行列では Perron–Frobenius の定理によって  $\lambda_0$  は正の実数であることが示せる [2]。式 (5) の右辺は  $\lambda$  に関して単調減少関数であることから、これが唯一である事もわかる。また、この  $\lambda_0$  はその個体群成長率を表している。例えば、 $\lambda_0$  が 1 を上回れば個体群は増加傾向であるし、逆に 1 を下回れば減少傾向にあると考えられる。加えて、式 (5) は個体レベルの統計量（出生率や生残率）から集団全体の動態に変換するという点で、非常に重要な意味を持つ等式であるため、Euler-Lotka 方程式と名付けられている。

一方で、野外調査や植物などの実証研究を中心とするとき、Leslie 行列のようなフレームワークは有用ではない場合がある。例えば野外におけるある植物個体群を初めて対象とする際、現存する各個体の年齢は明らかでないことがある。そういう場合、年齢ではなくサイズやバイオマス、葉の数などのステージをカテゴリ別に構成した推移行列が役に立つ。そうすると種や個体群ごとに推移行列は多様な形状を持ち、Leslie 行列のような次年齢への生存率以外の成分は全て 0 といった見やすい形や、Euler-Lotka 方程式のように固有方程式の係数が常に生物学的に解釈が出来るとは限らなくなる。そのため、研究者は調査対象の特性に合わせて、推移行列の選択または構築をしなければならない。こういった推移行列の多様性や一般論に興味がおありの方は次の文献を参照されたし [3, 4]。

### 3 齡-サイズ推移行列モデル

これまでの話は、推移行列モデルを扱った本であればどこにでも書いてあるような話である。Leslie 行列と齡以外の行列モデル（例えばサイズ）との間は、常に一長一短の関係がある。前者はコホートのダイナミクスを記述しているため、各個体の生育過程と個体群動態を結びつけてはいるが、生育速度の違いによる出生率の差などの個体差の影響は考慮されない。一方、その他の推移行列は種の特徴を活かせる構造を重視しているので、個体差の推移を表すという点では前者のモデルより優れてはいる。しかし、年齢を考慮していないので、その特徴に属する人口ベクトルの成分が生育過程のどの齡のどの段階からなるものであるかは言及されない。これらの制約は理論的限界というよりも、むしろ先述の調査・実験・データ解析の限界から来るものである。実際の生物はコホートを持ち、種の持つ特性毎にコホート内に個体差が生じるというのが本来のあるべき姿であろう。理論はそういった技術的制約にとらわれる必要はないのでその一長一短を解決するとどうなるか、それを考察しようと思う。

ここで任意の  $M \times M$  非負値正方行列  $\mathbf{K}$  を考える。具体的なイメージを持っていただくためにこの行列はコホート内のサイズ成長の推移を表すとしよう、その成分  $k_{a,m'm}$  は  $m'$  番目のサイズカテゴリに属している個体が次の年に生き残りかつ  $m$  のカテゴリまで成長する確率を表し、次を満たすとする：

$$p_{a,m'} = \sum_{m=1}^M k_{a,m'm} \leq 1. \quad (6)$$

$p_{a,m'}$  は  $a$  歳で  $m'$  のカテゴリにいた個体の生存率を表すとする。また、各サイズカテゴリ  $\mathbf{y} := (y_1, y_2, y_3, \dots, y_m, \dots, y_M)$  に対して出生率  $\mathbf{F} := (f_1, \dots, f_m, \dots, f_M)$  を対応させる ( $\mathbf{F}$  は齡には依らない)。Leslie 行列の構造に倣いこれらを組み合わせて以下の推移行列を得る。

$$\mathbf{H} = \begin{bmatrix} f_1 & \mathbf{F} & \cdots & \mathbf{F} & \cdots & \mathbf{F} \\ \mathbf{K}_0 & O & \cdots & O & \cdots & O \\ 0 & \mathbf{K}_1 & \cdots & O & \cdots & O \\ \vdots & O & \ddots & O & \cdots & O \\ 0 & \cdots & O & \cdots & \mathbf{K}_{\alpha-1} & O \end{bmatrix} \quad (7)$$

$O$  は  $M \times M$  零行列、 $\mathbf{K}_a = (k_{a,m'm})$  は齡毎に成分の値が異なっても構わない事を意味する、見やすくするため今後  $a$  の表記は省略する。また、簡単のため、0歳個体は全て同一のサイズ  $y_1$  で生じる事を仮定する。そのため、 $\mathbf{K}_0 :=$

${}^t(k_{11}, k_{12}, k_{13}, \dots, k_{1m}, \dots, k_{1M})$  とし、1 行 1 列目の成分  $f_1$  はスカラーとする。 $\omega = 1 + \alpha \times M$  とするなら  $\mathbf{H}$  は  $\omega \times \omega$  齢-サイズ推移行列である。加えて、人口ベクトルを  $\mathbf{P}_t(\mathbf{a}, \mathbf{y}) := {}^t(P_t(0, y_1), \dots, P_t(a, y_m), \dots, P_t(\alpha, y_M))$  とおけば

$$\mathbf{P}_{t+1}(\mathbf{a}, \mathbf{y}) = \mathbf{H}\mathbf{P}_t(\mathbf{a}, \mathbf{y}), \quad (8)$$

となるので、理論上はこのようにして二つの推移行列モデルの短所を補う事が可能である。モデル (8) の演算を見やすくするためにコホートごとの発展方程式で書くと

$$P_{t+1}(0, y_1) = \sum_{a=0}^{\alpha} \sum_{m=1}^M f_m P_t(a, y_m) \quad (9)$$

$$P_{t+1}(a+1, y_m) = \sum_{m'=1}^M k_{m'm} P_t(a, y_{m'}) \quad (10)$$

となる。Leslie 行列のそれ (式 (1),(2)) と比べると、このモデルは一つの状態への推移はコホート中の多状態からの推移により構成される。すなわち、コホート内の個体の個性を Leslie 行列内に表現したと解釈できる。実はこの式 (9)、(10) が本稿で主題となる確率解析との関連の入り口となる。

## 4 確率過程として見る生育過程

この節では式 (10) に着目し、生育過程の視点からこれを眺める。そのため、式 (8) の生育過程の統計量として、ある表現を導出する。まず式 (10) を漸化式と思い形式的に解く、

$$P_t(a, y_m) = \sum_{m'=1}^M \sum_{m''=1}^M \cdots \sum_{m^{(a)}=1}^M \overbrace{k_{m'm} k_{m''m'} \cdots k_{1,m^{(a)}}}^{a \text{ 個の積}} P_{t-a}(0, y_1). \quad (11)$$

この等式の右辺は  $k_{m'm}$  の定義より「齢 0 のときサイズカテゴリ  $y_1$  であった個体が齢  $a$  でサイズカテゴリ  $y_m$  までに“死なずに”到達する一つの成長“経路”の実現確率」を表す。そして和算  $\sum$  を含めると右辺は時刻  $t-a$  において新生児であったコホート  $P_{t-a}(0, y_1)$  が「 $y_1$  から齢  $a$  で  $y_m$  に生き残って達する全ての成長“経路”の実現確率の和」をもって  $y_m$  に至る個体数の期待値を表している (図 1 参照)。ここで、あえて  $k_{m'm}$  を純粋な  $y_{m'}$  から  $y_m$  への推移確率  $k'_{m'm}$  とそのカテゴリでの生存率  $p_{a,m'}$  にわけて記述する

$$k_{m'm} = k'_{m'm} p_{a,m'}. \quad (12)$$

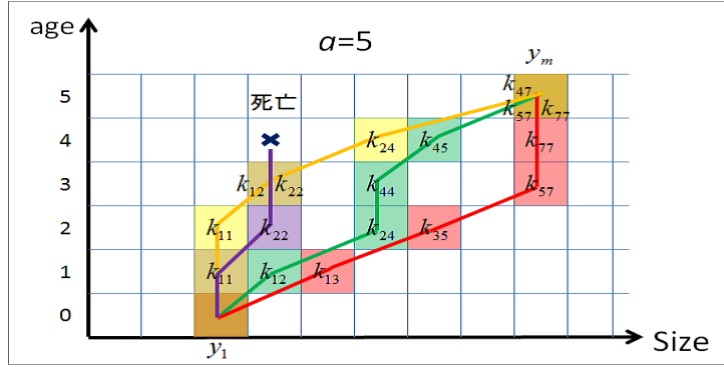


図1 この図は  $a = 5$  とした場合の  $y_1$  から  $y_m$  の成長経路のサンプルが図示されている。それぞれ同色の色は1個体のサイズカテゴリの推移を表している（重なったところは合成色で表される）。この図では実際  $M^4$  本の経路が考えられ各カテゴリが別々の生存率を持つとすれば経路ごとに異なる  $M^4$  通りの生残率が得られる。

図.1 で示したような成長経路は、この推移確率  $k'_{m'm}$  によって生成される。したがって、一個体の生育過程は  $k'_{m'm}$  に従うサイズの確率変数列

$$\{Y_a\}_{a \in [0, \alpha]}, \quad Y_a \in \{y_1, y_2, y_3, \dots, y_m, \dots, y_M\} \quad (13)$$

で表す事が出来る。このとき生残率  $p_{a,m}$  は  $y_m$  の関数として考えれば、適当な2変数関数  $\mu(a, y_m) \geq 0$  を用いて

$$p(a, Y_a) = \exp\{-\mu(a, Y_a)\} \quad (14)$$

と書き換えられ、同様に出産率も  $f(Y_a)$  と表せられる。式(12)に話を戻すと、この表記で書き換えた式(11)を(9)に代入して整理し以下の表現を得る。

$$\begin{aligned} & P_{t+1}(0, y_1) \\ &= \sum_{a=0}^{\alpha} \sum_{m=1}^M \sum_{m'=1}^M \cdots \sum_{m^{(a)}=1}^M f_m S_a \overbrace{k'_{m'm} \cdots k'_{1,m^{(a)}}}^{\text{経路の確率}} P_{t-a}(0, y_1) \\ &= \sum_{a=0}^{\alpha} \mathbb{E}_{y_1} [f(Y_a) S_a] P_{t-a}(0, y_1) \quad (15) \\ & \underbrace{S_a := \exp\left\{-\sum_{l=0}^{a-1} \mu(l, Y_l)\right\}}_{\text{経路ごとの生残率}} = p_{a-1,m'} \cdots p_{0,m^{(a)}} \end{aligned}$$

生存率がサイズカテゴリ毎に異なる事から、生残率も成長経路に依存する。つまり、新規個体の再生産過程である式 (9) は成長経路全体が持つ確率 (確率測度) を用いて、 $y_1$  を初期値とする齢  $a$  における出生率と生残率の積の期待値で書き下せる事を示している—これは動物で言えば、 $y_1$  で生まれた雌個体が齢  $a$  で産む娘の数の期待値を表す。

## 5 Euler–Lotka 方程式の一般化

では、元の推移行列モデル (8) のダイナミクスは式 (15) で得られた統計量とどういった関係を持つであろうか。まず、式 (8) の固有値・固有ベクトルをそれぞれ  $\lambda$ 、 $\mathbf{P}^*(\mathbf{a}, \mathbf{y}) = {}^t(P^*(0, y_1), \dots, P^*(a, y_m), \dots, P^*(\alpha, y_M))$  とおくと

$$\mathbf{H}^t \mathbf{P}^*(\mathbf{a}, \mathbf{y}) = \lambda^t \mathbf{P}^*(\mathbf{a}, \mathbf{y}) \quad (16)$$

を満たすのは良く知られた事実である。これより式 (15) は

$$\lambda^{t+1} P^*(0, y_1) = \sum_{a=0}^{\alpha} \mathbb{E}_{y_1} [f(Y_a) S_a] \lambda^{t-a} P^*(0, y_1) \quad (17)$$

となり、両辺を整理して式 (8) の固有方程式

$$1 = \sum_{a=0}^{\alpha} \mathbb{E}_{y_1} [f(Y_a) S_a] \lambda^{-a-1} \quad (18)$$

を得る [5]。式 (5) と見比べれば、これは Euler–Lotka 方程式の一般化に他ならない。なぜなら  $f(\cdot)$  も  $\mu(\cdot)$  も齢  $a$  にしか依存しないのであれば、全ての経路の確率の和は 1 であるので式 (18) は式 (5) と同じになるからである。ちなみに初期サイズを全て  $y_1$  とおいたのは、この形を導出するためである。加えて  $\mathbf{K}$  が任意の非負値正方行列で成り立つことから、 $\mathbf{K}_{\{\dots\}}$  を様々な推移行列に対応させる事が出来る。例えば

$$\mathbf{K} = \mathbf{K}_{\{\text{サイズ}\}} \otimes \mathbf{K}_{\{\text{繁殖器官サイズ}\}} \otimes \mathbf{K}_{\{\text{空間的位置}\}} \otimes \dots \quad (19)$$

といった多変量の特徴を与えた行列においても同様に固有値を計算する事ができる。式 (18) を眺めると、この個体群動態は出生率  $f(\cdot)$ 、死亡率の関数形  $\mu(\cdot)$ 、そして個体の生育過程  $Y_a$  の統計的性質によって支配されていることに気づく。ならば逆に、この三つを先に与えたとして、個体群動態はどのようにこれら個体の持つ統計量の影響を受けるのか？ また、実際の動植物のサイズ成長などは大抵連続な量と考える方が自然である。そうすると有限サイズの推移行列では足りず  $\infty \times \infty$  の行列と、離散確率過程  $Y_a$  から拡散過程  $X_a$  (連続確率過程) へ、それに伴い齢  $a$  や時刻  $t$  も連続量とし

て考える必要が出てくる。例えば、生物の齢  $a$  における状態  $X_a \in A \subseteq \mathbb{R}^d$  (サイズ、ある遺伝子の発現量など) の発展方程式を Ito 型確率微分方程式

$$dX_a^j = g_j(X_a) da + \sum_{k=1}^N \sigma_{jk}(X_a) dB_a^k \quad (20)$$

$$X_0^j = x^j$$

( $1 \leq j \leq d$ ) で与えたとする。つまり、個体差とはこの方程式の生み出すサンプルパスの違いということである。また各個体の状態に依存した繁殖率を  $F: A \rightarrow [0, \infty)$ 、死亡率を  $\mu: A \rightarrow (0, \infty]$  とすることによってこれら三つの要素を生物の生活史と呼ぶことにする。式 (15) に対応する新規個体の密度  $n_t(x)$  の動態は

$$n_t(x) = G_t(x) + \int_0^t da n_{t-a}(x) \mathbb{E}_x \left[ F(X_a) \exp \left\{ - \int_0^a d\tau \mu(X_\tau) \right\} \right] \quad (21)$$

$G_t(x)$  を ( $t < a$ ) からの情報: で与えられる [6]. 式 (9) の右辺の被積分関数に式 (15) と同じ期待値が出現しているがこれの正当性は Feynman–Kac の公式 [7] よりいえる。この関数を  $u_a(x) := \mathbb{E}_x [F(X_a) \exp \{- \int_0^a d\tau \mu(X_\tau)\}]$  とすると、この公式より

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial a} u_a(x) = -H_x^* u_a(x) \\ H_x^* := - \sum_{j=1}^d g_j(x) \frac{\partial}{\partial x^j} - \frac{1}{2} \sum_{j,j'=1}^d c_{j,j'}(x) \frac{\partial^2}{\partial x^j \partial x^{j'}} + \mu(x) \\ c_{j,j'}(x) := \sum_{k=1}^N \sigma_{jk}(\xi) \sigma_{j'k}(\xi) \\ u_0(x) = F(x). \end{cases} \quad (22)$$

を満たす事が知られている。Laplace 変換を

$$\hat{f}_r = \int_0^\infty dt \exp\{-rt\} f(t)$$

とすれば式 (21) は

$$\hat{n}_r(x) = \hat{G}_r(x) + \hat{n}_r(x) \hat{u}_r(x) \quad (23)$$

となり、整理して逆変換をすると

$$n_t(x) = \lim_{\beta \downarrow \infty} \int_{\gamma-\beta}^{\gamma+\beta} dr \int_0^\infty dt \exp\{rt\} f(t) \frac{\hat{G}_r}{1 - \hat{u}_r(x)} \quad (24)$$

であるから、内的増加率  $r^*$  は

$$1 = \int_0^\alpha da \exp\{-r^*a\} \mathbb{E}_x \left[ F(X_a) \exp \left\{ - \int_0^a d\tau \mu(X_\tau) \right\} \right] \quad (25)$$

を満たす。このとき  $r^*$  は実数で単根、さらに正数  $Q, \eta$  を用いて以下を満たす (Sharp–Lotka–Feller の定理 [1]) :

$$n_t(x) = Q \exp\{r^*t\} (1 + O(\exp\{-\eta t\})) \quad (26)$$

このように我々は、式 (22)、(25) を用いることで、確率微分方程式によるモデルで組み立てた生活史によって個体差を考慮した個体群動態を解析する事が可能になる。

## 参考文献

- [1] 稲葉寿, 数理人口学, 東京大学出版会, 2002.
- [2] 巖佐庸, 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.
- [3] 瀬野裕美, 数理生物学会, 「数」の数理生物学, 共立出版, 2008.
- [4] H. Caswell, Matrix population models, Wiley Online Library, 2006.
- [5] R. Oizumi, Unification theory of optimal life histories and linear demographic models in internal stochasticity, PLOS ONE 9 (6) (2014) e98746.
- [6] R. Oizumi, T. Takada, Optimal life schedule with stochastic growth in age-size structured models: theory and an application, Journal of Theoretical Biology 323 (2013) 76–89.
- [7] B. Øksendal, Stochastic differential equations: an introduction with applications, Springer Verlag, 2003.