

確率制御問題の個体群生態学への応用

大泉嶺*, 高田壮則

Ryo Oizumi*, Takenori Takada

北海道大学環境科学院

Graduate School of Environmental Science; Hokkaido University

zumi@ees.hokudai.ac.jp

概要

確率制御問題は工学、数理ファイナンスの分野において幅広く応用されてきている。なぜなら制御理論はエネルギーコスト、個人の効用、リスク制御などの最適化を考える上で有用であるからである。生態学の分野においても、実証研究のレベルで確率制御と思われる現象が確認されている [1]。それは推移行列モデルという解析方法を様々な種に対して行うと、その行列の最大固有値に最も寄与する要素の時系列における分散は一般的に少ないというものである。このとき、その最大固有値は生物集団の増加率を表し、行列の要素は時刻ごとの各ステージ（サイズ、年齢など）の死亡率を含む次ステージへの推移を表す。言い換えるならば生物は増加率に最も影響を与えるステージへの成長に対して自然界のノイズを嫌うということを意味している。このとき生物の成長過程を生活史と呼ぶと、生活史と生物個体群のダイナミクスとの関係を研究する分野を個体群生態学という。生態学の理論研究でも制御理論は最適生活史スケジュール問題とよばれ、一個人の生活史の解析に以前より応用されてきた。しかし、その多くは未だに決定論の範疇を出ず確率を導入した場合でも不確実性を制御するという問題に至っていないのが現状である。つまりこの実証研究の結果に対する理論的な定式化はまだない。不確実性を含む生活史のなかで最適戦略を構成する突破口として、まず重要なことは適切な評価関数を見つけることである。我々が考える適切な評価関数とは生活史の解析が直接個体群の増加率に結びつくものである。そこで本研究ではまず足がかりとして生物集団を構成する個々の成長率がばらつきを持つ場合について定式化を試みた。

まず、 $a \in \mathbb{R}_+$ を年齢、 $X_a \in A \subset \mathbb{R}_+$ をサイズ、制御パラメータを

$$v := (v_1, v_2, \dots, v_d) \in \mathcal{V} \subset \mathbb{R}^d$$

($\mathcal{V}$ はコンパクトな凸集合とする) とすると、個体のサイズの成長曲線は以下の確率微

分方程式で表される

$$\begin{cases} dX_a = g(X_a, v) da + \sigma(X_a, v) dB_a \\ X_0 = x, \end{cases} \quad (1)$$

このとき、サイズ y に依存した死亡率を

$$\mu(y, v) > 0,$$

とおくと、それらを含む個体群の推移を表す時刻 t での状態方程式は

$$\begin{cases} \left[\frac{\partial}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial a} \right] P_t(a, y) = -\mathcal{H}_y^v P_t(a, y) \\ \mathcal{H}_y^v := \frac{\partial}{\partial y} g(y, v) - \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial y^2} \sigma(y, v)^2 + \mu(y, v) \\ P_{t-a}(0, y) = n_{t-a}(x) \delta(x - y), \end{cases} \quad (2)$$

と書く事ができる。このとき $P_t(a, y)$ を人口ベクトル、 $\mathcal{H}_y^v$ を Fokker-Planck Hamiltonian という。 $n_t(x)$ は 時刻 t での新規個体数（子孫の数）を表し、以下の積分方程式で与えられる

$$\begin{cases} n_t(x) = G_t(x) + \int_0^t da \int_A dy F(y) P_t(a, y) \\ G_t(x) := \int_t^\infty da \int_A dy F(y) P_t(a, y) \\ G_0(x) = n_0(x). \end{cases} \quad (3)$$

$F(y)$ はサイズごとの繁殖率を表す。この二つの方程式 (2), (3) は physiological structured models、より限定的に言えば 齢-サイズ構造モデルと呼ばれている [2]。これらのモデルは数理人口学で用いられる 齢-サイズ構造モデルを成長の拡散を含むところまで拡張したものである。生活史の最適戦略理論を展開するためにはまずこれらの方程式の解の性質を調べる必要がある。

まず方程式 (2) の形式的な解をえるために新しい時刻 $h := t - a$ を導入する。このとき、方程式 (2) は

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial h} \tilde{P}_h(y) = -\mathcal{H}_y^v \tilde{P}_h(y) \\ \tilde{P}_0(y) = n_0(x) \delta(x - y). \end{cases} \quad (4)$$

となって、Fokker-Planck 方程式を得る。この方程式の解を経路積分法を使って形式的に解くと

$$P_h(y) = n_0(x) K_h^v(x \rightarrow y). \quad (5)$$

となる。このとき

$$K_h^v(x \rightarrow y) = \int_{X_0=x}^{X_h=y} \mathcal{D}(x) \int_{-\infty}^{\infty} \mathcal{D}(q) \exp \left\{ \int_0^h d\tau \left(-iq_\tau \dot{X}_\tau - \mathcal{H}_{-iq_\tau, X_\tau}^v \right) \right\} \quad (6)$$

$$\mathcal{H}_{-iq_\tau, X_\tau} := -iq_\tau g(X_\tau, v) + q_\tau^2 \sigma(X_\tau, v)^2 + \mu(X_\tau, v),$$

である。時刻をもとの変数 (t, a) に戻すと

$$P_t(a, y) = n_{t-a}(x) K_a^v(x \rightarrow y). \quad (7)$$

になることが計算より得られる (詳しくは [3]). 式 (7) を (3) に代入する事で再生方程式

$$\begin{aligned} n_t(x) &= G_t(x) + \int_0^t da \int_A dy F(y) P_t(a, y) \\ &= G_t(x) + \int_0^t da n_{t-a}(x) \mathbb{E}_x^v [F(X_a) S(a)], \end{aligned}$$

と簡略化される。このとき

$$S(a) := \exp \left\{ - \int_0^a d\tau \mu(X_\tau, v) \right\}. \quad (8)$$

を齢 a までの生残率といい、右辺第二項の期待値は齢 a における期待繁殖成功度と呼ぶ。再生方程式 (8) は Laplace 変換を用いて解くことができる [4]。ここで期待繁殖成功度の Laplace 変換を

$$\psi_\lambda^v(x) := \int_0^\infty da \exp \{-\lambda a\} \mathbb{E}_x^v [F(X_a) S(a)], \quad (9)$$

とおくと、逆変換を用いて新規個体数 $n_t(x)$ は

$$n_t(x) = \lim_{\beta \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi i} \int_{\alpha-i\beta}^{\alpha+i\beta} d\lambda \exp \{\lambda t\} \frac{\hat{G}_\lambda(x)}{1 - \psi_\lambda^v(x)}, \quad (10)$$

と表せ、この積分値は

$$\psi_\lambda^v(x) = 1, \quad (11)$$

が与える支配的な留数を用いて

$$n_t(x) = Q_x \exp \{\lambda^* t\} (1 + O(\exp \{-\eta t\})), \quad (12)$$

と表す事が出来る。 λ^* は内的自然増加率と呼ばれ前述の推移行列モデルにおける最大固有値に相当する。そして、必ず実数値を取る事が知られている。このとき特

性方程式 (11) は決定論の世界では Euler-Lotka 方程式と呼ばれており、式 (12) を Sharp-Lotka-Feller の定理と言う [5]. すなわち、この年齢-サイズ構造モデルを満たす人口ベクトルは式 (12) と (7) より

$$P_t(a, y) = Q_x \exp \{ \lambda^* (t - a) \} (1 + O(\exp \{ -\eta (t - a) \})) K_a^v(x \rightarrow y). \quad (13)$$

である. 内的自然増加率 λ^* は別名ダーウィンの適応度 (Darwinian fitness) と呼ばれ、進化を議論する上でも生態系の保全を考える上でもこの値を最大化する事が目的となる. なぜなら、 $\lambda^* > 0$ であれば、個体数は増加傾向にあり、逆に $\lambda^* < 0$ ならば減少傾向にあるので絶滅の恐れがあるからである. そして $\lambda^* = 0$ の時に限り個体数は安定である. 内的自然増加率の最大化を考える上で次の定理を用いるのが便利である.

定理

Let $\tilde{v}$ be

$$\tilde{v} \in \mathcal{V}, \quad \text{s.t.} \quad \lambda_{\tilde{v}}^* = \sup_v \lambda_v^*,$$

and $\psi_\lambda^v(x)$ is given by Eq.(9). Define $\tilde{\lambda}$ by

$$\tilde{\lambda} := \lambda_{\tilde{v}}^*.$$

Then, we have

$$\psi_\lambda^v(x) \leq \psi_{\tilde{\lambda}}^{\tilde{v}}(x) \Leftrightarrow \lambda_v^* \leq \lambda_{\tilde{v}}^*.$$

この定理は最適生活史の基本定理とよばれ、もともとは決定論で一般に証明されたものの [6, 7] だが、我々はこれをこのモデルに拡張した. この定理が主張する事は $\psi_\lambda^v(x)$ を最大化する戦略 $\tilde{v}$ は内的増加率を最大化する戦略に等しいということである. 証明は至ってシンプルで、 $\psi_\lambda^v(x)$ が λ について単調減少である事を示せば終わりである. この定理より、確率制御理論で言うところの値関数は

$$\tilde{\psi}_\lambda(x) := \sup_{v \in \mathcal{V}} \mathbb{E}_x^v \left[\int_0^\infty da \exp \{ -\lambda a \} F(X_a) \exp \left\{ - \int_0^a d\tau \mu(X_\tau, v) \right\} \right] \quad (14)$$

である. その値関数が満たす方程式は

$$\begin{cases} - \inf_{v \in \mathcal{V}} \{ \bar{\mathcal{H}}_x^v + \lambda \} \tilde{\psi}_\lambda(x) + F(x) = 0 \\ \bar{\mathcal{H}}_x^v := -g(x, v) \frac{d}{dx} - \frac{1}{2} \sigma(x, v)^2 \frac{d^2}{dx^2} + \mu(y, v). \end{cases} \quad (15)$$

となることが制御理論より得られ、これを Hamilton-Jacobi-Bellman (HJB) 方程式とよぶ [8]. HJB 方程式 (15) の解 (粘性解という) と Euler-Lotka 方程式 (11) より最適戦略をとる個体群の内的増加率は

$$\tilde{\psi}_{\tilde{\lambda}}(x) = 1$$

を満たす $\tilde{\lambda}$ になる. HJB 方程式 (15) を満たす最適制御を v^* とすると、一般に v^* は λ の関数であるから $\tilde{\lambda}$ を代入することで、生活史における最適制御 $\tilde{v}$ は

$$\tilde{v} = v^* \Big|_{\lambda=\tilde{\lambda}}$$

となる. つまり、 $\tilde{\lambda}$ が正であれば、この $\tilde{v}$ を持つ個体が生物集団の中で子孫を多く残すと考えられる. 生態系の保全を考える場合、人工的に $\tilde{v}$ を作る事ができれば種の保全ができるかもしれない.

参考文献

- [1] C. Pfister, Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95 (1) (1998) 213.
- [2] J. Metz, O. Diekmann, *The dynamics of physiologically structured populations*, Vol. 68, Springer, 1986.
- [3] 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.
- [4] W. Feller, On the integral equation of renewal theory, *The Annals of Mathematical Statistics* (1941) 243–267.
- [5] 稲葉寿, 数理人口学, 東京大学出版会, 2002.
- [6] H. Taylor, R. Gourley, C. Lawrence, R. Kaplan, Natural selection of life history attributes: an analytical approach, *Theoretical Population Biology* 5 (1) (1974) 104–122.
- [7] J. Leon, Life histories as adaptive strategies, *Journal of theoretical Biology* 60 (2) (1976) 301–335.
- [8] 長井英生, 確率微分方程式, 共立出版株式会社, 1999.