人口動態と進化における固有関数

Eigenfunctions in population dynamics and evolution

大泉　嶺

Ryo OIZUMI

ooizumi-ryou@ipss.go.jp

線形安定人口モデルは人口理論，人口学推計の基礎であるだけで無く，生態学，疫学，さらには細胞工学といったヒトを含む理論生物全体においても一つの柱となっている.このモデルの最も基本的なものの一つとして，Leslie行列モデルが挙げられる.このモデルは女性コーホートの生存率および出生率を一定とした行列によって将来の年齢・人口構成の変化を表す．Leslie行列モデルの時間発展は線形代数の理論を用いることで，解そのものやその漸近挙動を知ることが出来る.人口の増減はこの行列の固有値に支配され，その年齢構成は固有ベクトルによって決定される.このモデルの特徴は最大な固有値（正確には支配的な固有値）が唯一存在し，それが実単根であるところにある.それは，最大固有値が個体群動態を支配する事を意味しており，十分時間が経過すれば人口増加率はこの値のべきに収束する事はよく知られた事実である.

そのときの年齢構造は最大固有値の固有ベクトルに収束するのでこの固有ベクトルを安定齢分布と呼ばれている.このような性質は同モデルの時間および齢構造を連続化したMacKendrick方程式も持ち，人口動態に関する線型モデルは概ねこのような最大固有値とその固有ベクトルが存在する．数学的にはここでいう固有ベクトルとは(k番目の固有値の)右固有ベクトル$\mathbf{V}_k$と呼ばれるものであり，解を構成するためにはもう一つの固有ベクトルである左固有ベクトル(k番目の固有値の)$\mathbf{U}_k$が必要になる．もし、固有値に重複が無いとすれば下記のように

なる

$$\mathbf{P}_t = \mathbf{L}^t\mathbf{P}_0 = \sum_{k=0}^{\alpha} \lambda_k^t \frac{<\mathbf{U}_k, \mathbf{P}_0>}{<\mathbf{U}_k, \mathbf{V}_k>} \mathbf{V}_k \quad |\lambda_k| \geq |\lambda_{k+1}|$$

人口学的にはLeslie行列の最大固有値に関する左固有ベクトルは繁殖価と呼ばれ，各コーホートの人口動態に関する寄与率と解釈されている．λ_kは行列$\mathbf{L}$のk番目の固有値であり，$<\cdot,\cdot>$はそれらの内積を意味する.

この左右固有ベクトルまたは固有関数（連続モデルの場合）は，実証研究および理論研究において重要な役割を果たす.データ解析においては，これらを用いて最大固有値における各年齢の生存・出生率の感度（微係数）を計算する事ができる.

$$\mathbf{S} = \frac{\mathbf{U}_0 \otimes \mathbf{V}_0}{<\mathbf{U}_0, \mathbf{V}_0>}$$

これを感度行列という（H. Caswell 1978）. 感度の高い出生率や死亡率を持つ年齢は人口増加率への寄与が大きいため，保全生態学では動物保護の観点から保護の対象にされる. 本講演ではでは，この公式を用いて，終戦直後の人口増加と現代の人口減少に最も寄与している出生・死亡

率を持つ世代を分析する.

また，進化生態学においては，個体群動態が一定であると仮定したとき，感度の高い成分の環境変動による分散は絶滅リスクをあげるため(Tuljapurkar 1982)，何らかの絶滅リスクを下げる進化を遂げたのではないかとの仮説がある(Pfister 1998). この根拠となる公式も環境変動下の平均行列を$\mathbf{M}$，時間変動の行列を$\gamma\mathbf{W}_t$とれば，このときγは環境変動の分散に関わる係数とおけば，長期個体群動態はその最大固有値と固有ベクトルを用いて次のように書くことが出来る:

$$\lim_{t\uparrow\infty}\frac{1}{t}\ln\{|\mathbf{P_t}|\} \approx \ln\{\lambda_0\} - \frac{1}{2}\gamma^2\frac{\sigma_{\mathrm{ext}}^2}{\lambda_0^2} + \frac{1}{2}\gamma^2\frac{\theta}{\lambda_0^2}$$

このとき

$$\sigma_{\mathrm{ext}}^2 := \sum_{i,j,i',j'}\frac{\partial\lambda_0}{\partial m_{ij}}\frac{\partial\lambda_0}{\partial m_{i'j'}}\mathrm{Cov}\left[w_{t,ij}, w_{t,i'j'}\right]\Big|_{t=0}$$

$$\theta := \sum_k \frac{(\mathbf{U}_0\otimes\mathbf{U}_k)}{\langle\mathbf{U}_0,\mathbf{V}_0\rangle\langle\mathbf{U}_k,\mathbf{V}_k\rangle}\sum_{t=1}^{\infty}\mathbb{E}\left[\mathbf{W}_t\otimes\mathbf{W}_0\right](\mathbf{V}_k\otimes\mathbf{V}_0)$$

であり，感度の公式を使うと

$$\frac{\partial\lambda_0}{\partial m_{ij}} = \left(u_{0,i}v_{0j}\right)_{1\le i,j\le n}$$

と書くことが出来るため，環境変動の統計的性質に加え，感度が個体群絶滅リスクに重要な役割を果たしている事が分かる.

また理論研究において，講演者は連続モデルにおけるこの左固有関数を与える関数が生活史の進化に重要な役割を果たす事を見いだした. それは，成長，出生，死亡を最適化し，進化的に安定な状態を生み出すライフコース生み出す. 基本的な方程式である. それは制御理論ではHamilton-Jacobi-Bellman方程式とよばれ，進化的になぜ寿命が決定したのかなどの疑問に答えられるかもしれない事を紹介したい.

本講演では，こうした人口学・生物学に現れる数理モデルの固有関数の応用と解析を通し，一つの理論体系の礎となる可能性を議論したい.