

数理生物学入門 第12章

小川 一仁*

2002.8.25

1 一年生植物の開花のタイミング

一年生植物：春に種子から発芽→成長→秋に種子を残す。いつまで栄養器官の成長を続ければいいのか。繁殖活動にエネルギーを割くにはどのようなスケジュールがよいのだろうか？

$$\frac{dx}{dt} = (1 - u(t))g(x) \quad (1)$$

$$\frac{dy}{dt} = u(t)g(x) \quad (2)$$

ここで $g(x)$ は光合成速度。 $y(t)$ は繁殖活動の総量。 $x(0) = x_0$ 、 $y(0) = 0$ である。 $1 \geq u(t) \geq 0$ は分配率。この植物は T 期まで生きる。問題は $y(T)$ を最大にすること。

結果：最適成長スケジュールでは成長期の前半は栄養成長に徹する。ある時点で繁殖成長へとスイッチし、その後は光合成で得た栄養をすべて花や実に戻す（練習問題1参照）。

2 ポントギャーリンの最大原理：限界価値の力学系

動学的最適化問題はハミルトニアンという以下の関数を用いて解く。ここで λ_x と λ_y は各変数に対する補助変数である。

$$H(x, y, \lambda_x, \lambda_y, u) = \lambda_x(1 - u)g(x) + \lambda_y u g(x) \quad (3)$$

これらは

$$\frac{d\lambda_x}{dt} = -\frac{\partial H}{\partial x} = -\frac{dg}{dx}(\lambda_x(1 - u) + \lambda_y) \quad (4)$$

$$\frac{d\lambda_y}{dt} = -\frac{\partial H}{\partial y} = 0 \quad (5)$$

* 京都大学大学院経済学研究科経済システム分析専攻: O-kazu@m3.people.or.jp

に従う。終点条件は $\lambda_x(T) = 0$ 、 $\lambda_y(T) = 1$ である。これらを用いて u^* を計算するとハミルトニアンを各期において最大化したものとなっている。

直観的にはある期に栄養器官サイズがごくわずか増えると、それ以降生育期間の終わりまでの間ずっともとの軌跡よりも高くなる。この増分を表しているのが λ_x である。これは限界価値であり、時間とともに減少する。繁殖活動については常に $\lambda_y(t) = 0$ が成り立つ。

3 地上部と地下部の比率

$$\frac{dx_1}{dt} = u_1(t)g(x_1, x_2) \quad (6)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = u_2(t)g(x_1, x_2) \quad (7)$$

$$\frac{dx_3}{dt} = u_3(t)g(x_1, x_2) \quad (8)$$

栄養器官サイズを地上部 x_1 と地下部 x_2 に分けて考察。繁殖総量 $y(T)$ を最大にするもので、解き方は前節と同じ。均衡成長経路に乗る。練習問題 4 参照。

4 多年生植物の最適成長

多年生の植物は一年生の植物に比べどのような条件で有利になるのか？植物は落葉性で毎年の生育季節が終わると光合成器官が捨てられるとする。 $x_i(t)$ は光合成器官の大きさ。 $y_i(t)$ は貯蔵部のサイズ。添え字は生育年度で、各年度内の日は連続。光合成で得た栄養の分配は 1 節ようになるが、貯蔵部の物質を使った生産部の育成も考慮されねばならない。さらに生育期間の最初には葉がないので $x_i(0) = 0$ である。貯蔵部の初期サイズは貯蔵サイズから繁殖投資を引いたものなので以下のようなになる。

$$y_i(0) = \gamma(y_{i-1}(T) - R_{i-1})$$

さらに光合成器官の展開速度には上限があったり、光合成器官に投資した物質は回収できないなどの制約があるが、最終的に $\max \sum^{infy} p^i R_i$ を行う。 p は一年あたりの生存率。この関数を最大化するような成長スケジュール $u_i(t)$ と年度間の分配 R_i を決定する。

解き方は 2 ステップからなる。一つ目は $u_i(t)$ 最適化問題。これは $y(T)$ 最大化問題と同じ→最大化原理で解を導出。結果は光合成器官をひたすら

大きくする時期と、その育成を止めて生産物をすべて貯蔵もしくは繁殖に用いることになる時期の二つに分かれる。

二つ目のステップはダイナミックプログラミングを用いて繁殖投資量 R_i を最適にする。その年の繁殖と次年度以降の繁殖のトレードオフを考えて決めることができる。すなわち

$$V[y_i(T)] = \max(R_i + pR_{i+1} + \dots) = \max[R_i + p \max[R_{i+1} + pR_{i+2} + \dots]] = \max[R_i + pV[y_{i+1}(T)]]$$

ここに $y_{i+1}(0) = \gamma(y_i(T) - R_i)$ を代入すると、 $V[y_i(T)] = \max[R_i + pV[\psi\gamma(y_i(T) - R_i)]]$ となる。最適成長スケジュールは $y_i(T) \leq y^*$ のとき $R_i = 0$ 、 $y_i(T) > y^*$ のとき $R_i = y_i(T) - y^*$ になる。

5 展葉のフェノロジー

一斉展葉か順次展葉か？

未成熟個体は以下ようになる。

- 光や水分などの資源が豊かで高い光合成速度が許されるときには順次展葉型になる。
- 非生産的な環境で光合成速度が小さいと早い時期に展葉を打ち切る一斉展葉型になる。

成熟個体の展葉タイミングは生産性とはあまり関係せず、貯蔵効率 γ と年間生存率 p で決まる。貯蔵効率高いとたくさんの物質を残そうとして一斉展葉になる。次年度の繁殖が不確実な場合には貯蔵したものを前年に用いてしまい十分には残さないで、年度の初めに葉をつけた後も追加していく順次展葉タイプが有利になる（図 12.1）。

前節モデルではいったん繁殖が始まると毎年同じように繰り返される。しかしただ一階の繁殖で親が死んでしまうケースもある（竹など）。これは繁殖活動をするならばある程度まとまった投資をしないと十分な効率が得られないからである。このときは $\max \sum p^i m(R_i)$ を目指す。

6 生活史戦略：現在と将来のトレードオフ

より一般的な生活史戦略に関する DP を考察。

$$V_i(z_0, \dots, z_{i-1}) = \max_{x \geq i} [\sum p_i p_{i+1} \dots p_{x-1} m_x = \max_{z_i} (m_i(z_i) + p_i(z_i) V_{i+1}(z_i))]$$

$\max$ の中の第一項は i 期での繁殖、第二項はそれ以降の繁殖である。最適戦略 z_i は現在の繁殖と将来の繁殖のトレードオフになっている。ただ、将来の繁殖をあらかじめ知っておく必要がある。これについては最高齢 (n 歳) において $V_{n+1} = 0$ となっていることを用いて逆算していく。すると最適会を満たし、 ϕ を最大にする分配スケジュールが決められる。

検証可能な予測を導くには m_x や p_x が z_i にどのように左右されるかを明記する必要がある … 過去の行動の選択 z_x が後の結果に影響することは生物のサイズや体内のエネルギー備蓄量などの内部状態の変化を通じてモデル化可能。そして、現在の状態から過去の履歴の違いをうまく表現できる場合には「最適化においては以前の状態や戦略がどうであれ、残りの期間における戦略が現在の状態からスタートしたときの最適解になっている」という最適性原理が成立する。このような内部状態モデルは数式として決定することは困難で、主に計算機による数値計算が用いられる。

7 病気のスケジュール

病原体の多様な行動パターン：HIV ウィルスは感染直後に活動し、その後潜伏。インフルエンザは感染後ひたすら増殖。

このような多様なパターンは病原体にとっての適応的なスケジュールではないだろうか。

病原体は寄主の体内に侵入してから $dx/dt = r(t)x$ で増殖するとしよう。 $0 \leq r(t) \leq r_m$ は増殖率。感染速度 $f(x)$ も寄主の死亡率 $u + bx$ も病原体の個体数とともに増殖。一人の寄主が死ぬまでの間に他の個体に観戦する期待値は T を寄主の最大寿命として、

$$\phi = \int_0^T f(x(t)) \exp\left[-\int_t^0 (u + bx(s))ds\right] dt$$

ϕ は病原菌の適応度と考えられる。これを最大にする増殖率を最大値原理や DP で計算する。スケジュールは $f(x)$ の形によって大きく異なる。たとえば性的接触で感染する病原菌では $f(x)$ は飽和する。空気感染するものは比例以上に増加する。

8 練習問題

1. 切り替え齢以前 $t_s \geq t \geq 0$ は $u^* = 0$ と $g(x) = fx$ より

$$\frac{dx}{dt} = fx \quad (9)$$

$$\frac{dy}{dt} = 0 \quad (10)$$

これを解くのは容易で、答えは $x(t) = x(0)e^{ft}$ 。さらに $y(0) = 0$ と $\frac{dy}{dt} = 0$ から $y(t) = 0$ 。次に切り替え齢以後 $T \geq t \geq t_s$ は

$$\frac{dx}{dt} = 0 \quad (11)$$

$$\frac{dy}{dt} = fx(ts) \quad (12)$$

すなわち y は $fx(ts)$ の速度で比例的に成長する。よって、 $y(t) = fx(0)e^{ft_s}(t - t_s)$ である。繁殖活動の総量は $y(T)$ だったので $y(T) = fx(0)e^{ft_s}(T - t_s)$ である。これを t_s について最大化すると $t_s = T - 1/f$

2. $t - \Delta t$ の間に Δx が増えると、限界価値は $\lambda_x(t - \Delta t)\Delta x$ だけ増える。これは t 期において $\lambda_x(t)\Delta x + dg/dx(\lambda_x(1 - u) + \lambda_y)\Delta x\Delta t$ に等しい。 $(\lambda_x(1 - u) + \lambda_y)$ は分配要素。
3. ハミルトニアン の微分より、時間を通じて λ_y は変化しない。また、 $\lambda_y(T) = 1$ であることから、 $\lambda_y(t) = 1$ である。
4. $-\partial H/\partial x_1 = (\lambda_y u_y + \lambda_{x_1} u_{x_1} + \lambda_{x_2} u_{x_2})\partial g/\partial x_1$ と、 $-\partial H/\partial x_2 = (\lambda_y u_y + \lambda_{x_1} u_{x_1} + \lambda_{x_2} u_{x_2})\partial g/\partial x_2$ を考慮し、 $\lambda_{x_1} = \lambda_{x_2}$ である期間 は変化率も等しいので、 $\partial g/\partial x_1 = \partial g/\partial x_2$ となる。このとき

$$x_2 = \frac{(cdL)^{1/(d+1)} x_1^{(b+1)/(d+1)}}{(abW)^{1/(d+1)}}$$

となり、11 章の結果と等しくなる。

5. ラグランジュアンを $L = ax + \frac{by}{1+cy} - \lambda(K - x - y)$ とする。 x と y に関する一階条件から $a = \frac{b}{1+cy} - \frac{cby}{(1+cy)^2}$ 。これを解くと $y^* = (\sqrt{b/a} - 1)/c$ が得られる。 y^* と K の関係は明示されていないので 大小関係を考慮する必要がある。もし $y^* \leq K$ ならば制約条件を満たすので $x^* = K - y^*$ となる。一方 $y^* > K$ ならば制約条件を満たさないで $y^* = K$ となる。

6. $z = y_i(T) - R_i$ から $V(y_i(T)) = \max(y_i(T) - z + pV(\psi(\gamma z)))$ と書き換えられる。仮定より $z < y^*$ なら $y_i(T) - z + pV(\psi(\gamma z))$ は増加。これが最大となるのは $z < y^*$ の時。

前問との類推で $K = z = y_i(T) - R_i$ とすると、

- (a) $y_i(T) - R_i \leq y^*$ では V は増加する。葉の大きさが最大になるまではすべての栄養素を葉に回す。よって $R_i = 0$
 - (b) $y_i(T) - R_i > y^*$ ではもう V は増加しない。このとき、葉に回しても余る栄養素を R_i に回す。すなわち $R_i = y_i(T) - y^*$ となる。
7. $W_E = (1 - u\Delta t)[(1 - \lambda\Delta t)W_E + \lambda\Delta t \max(\cdot)]$ から右辺を計算し、 Δt^2 が微少なので無視する。その後 W_E についてとくと答えが得られる。
8. うーん