Workshop 4-2

超発展編
様々な応用（マルコフ行列・分集団モデル・生命表反応解析(LTRE)など）

個体群行列の作り方・問題点

高田　壮則（北海道大学）

一休み　第８章　個体群行列の作り方
および関連課題

- 個体追跡データ
- 生育段階の区分分け
- 推移行列の求め方
- 繁殖行列の求め方
- 可約行列(reducible matrix)に気をつけろ（構造ゼロと標本ゼロ）
- 非原始行列(imprimitive matrix)に気をつけろ

個体追跡データ

Year	2015		2016		2017		2018		2019	
個体番号	サイズ	状態	サイズ	状態	サイズ	状態	サイズ	状態	サイズ	状態
1	0		0		0.8	実生	0		0	
2	0.8	実生	1.5		0		0		0	
3	1.0		2.2		2.6		0		0	
4	0.8	実生	0		0		0		0	
5	158.4	開花	258.6		0		0		0	
6	28.8		20.8		0		0		0	
7	100.8		247.4	開花	241.1	開花	180.6	開花	328.3	開花
8	0.8	実生	0		0		0		0	

０：存在しない
サイズ：葉面積、草丈、胸高直径
「実生」は新たな個体の誕生

死亡を意味する

Year	2015	2016	2017	2018	2019
個体番号	生育段階	生育段階	生育段階	生育段階	生育段階
1	0	0	1	0	0
2	1	2	0	0	0
3	2	2	2	0	0
4	1	0	0	0	0
5	5	5	0	0	0
6	3	3	0	0	0
7	4	5	5	5	5
8	1	0	0	0	0

生育段階１：実生
生育段階２：幼植物 0.8 < サイズ < 16
生育段階３：幼植物 16 < サイズ < 32
生育段階４：幼植物 32 < サイズ
生育段階５：開花個体

◆　推移行列（U）の求め方

推移頻度表	翌年	今年 1	今年 2	今年 3
	1	0	0	0
	2	12	6	0
	3	0	4	9
	死亡	18	10	1
	合計	30	20	10

m_{ij}

遷移行列	翌年	今年 1	今年 2	今年 3
	1	0	0	0
	2	0.4	0.3	0
	3	0	0.2	0.9
	死亡	0.6	0.5	0.1

u_{ij}

$$u_{ij}(\text{推移確率}) = \frac{m_{ij}}{\sum_i m_{ij}} = \frac{j\text{から}i\text{への推移頻度}}{j\text{列の総和}}$$

（最尤推定法で証明されている）

生育段階の段階区分

（１）主要な生育段階に着目
実生、幼植物段階、繁殖段階

（２）サイズによる階級区分
(i) 最適な階級区分　　by Vandermeer-Moloney algorithm(1978)
目的：　分布誤差と標本数誤差の和の最小化

クラス分け数：少

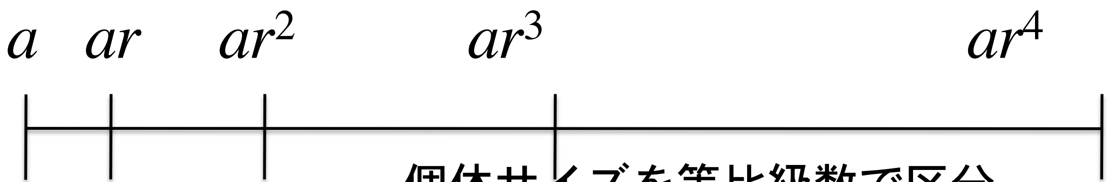
分布誤差：大
標本数誤差：小

クラス内の個体サイズのバラツキ

クラス分け数：多

分布誤差：小
標本数誤差：大

(ii) オクターブ法（幾何級数的成長を仮定）



個体サイズを等比級数で区分

(3)　(1)(2)の併用

◆ 繁殖行列（F）の求め方（一個体あたりに換算する）

（１） 種子繁殖

植物の場合、単純に全実生数を全繁殖個体数で割り算し、平均の子供の数を「繁殖率」とする。

種子繁殖による参入実生	成熟個体の段階			
	段階１	段階２	段階３	段階４
段階１	0	0	152	66
成熟個体数	0	0	40	13

$$F_{種子繁殖}=\begin{pmatrix} 0 & 0 & \frac{152}{40} & \frac{66}{13} \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

（２） 栄養繁殖

栄養繁殖体の段階	成熟個体の段階			
	段階１	段階２	段階３	段階４
段階１	0	0	0	0
段階２	0	0	4	14
段階３	0	0	0	2
段階４	0	0	0	0
成熟個体数	0	0	40	13

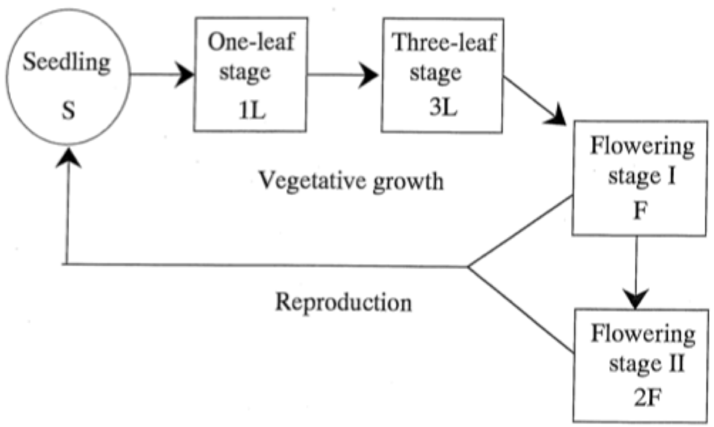
$$F_{栄養繁殖}=\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{4}{40} & \frac{14}{13} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{2}{13} \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

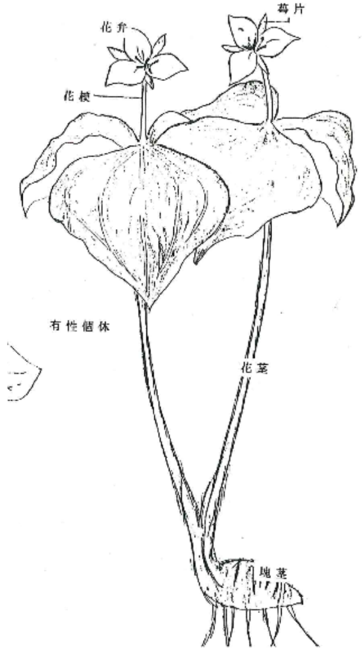
繁殖親の匿名性の問題

植物の場合、産出された実生がどの親の子であるか不明な場合が多い。
そこで、多くの場合、単純に全実生数を全繁殖個体数で割り算し、平均の子供の数を「繁殖率」とする。

でも、

オオバナノエンレイソウ
Trillium camschatcense





$$\text{繁殖率（一輪）} = \frac{\text{全実生数}}{\text{一輪個体数} + 2 \times \text{二輪個体数}} = \frac{\text{全実生数}}{\text{全花数}}$$

$$\text{繁殖率（二輪）} = 2 \times \frac{\text{全実生数}}{\text{全花数}}$$

構造ゼロと標本ゼロの問題

既約の生物学的意味：
どの生育段階から出発しても有限回のタイムステップの間にすべての生育段階を通過できること．
可約はその反対。

（１）構造ゼロ　　成長後期に繁殖を行わない場合

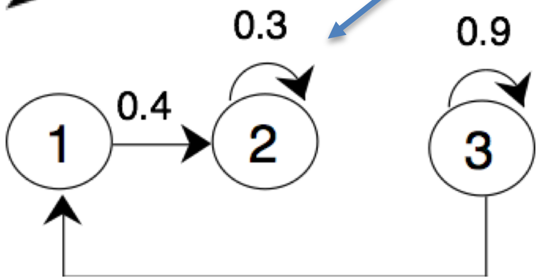
	今年		
翌年	1	2	3
1	0	2.5	0
2	0.4	0.3	0
3	0	0.2	0.9

抜けれなくなる

可約行列

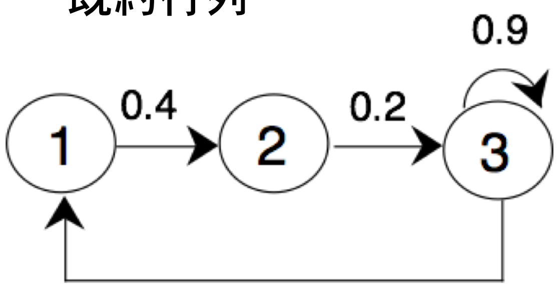
（２）標本ゼロ

	今年		
翌年	1	2	3
1	0	0	2.5
2	0.4	0.3	0
3	0	0	0.9



	今年		
翌年	1	2	3
1	0	0	2.5
2	0.4	0	0
3	0	0.2	0.9

既約行列



非負行列(non-negative matrix)の特徴

Again

$$\mathbf{A} = \{a_{ij}\} \qquad a_{ij} \geq 0 \text{ for all } i, j$$

ペロン・フロベニウスの定理

既約(irreducible)である非負行列は次の性質を持つ

（1）固有方程式は正の実固有値をもつ　　　～～～＞　一つとは限らない

（2）そのうち、絶対値最大のものをλ$_1$とすれば（最大固有値と呼ぶ）、

λ$_1$に属する固有ベクトルは正ベクトルである（すべての要素が同符号であるベクトル）

（3）他の固有値の絶対値はλ$_1$以下である

他の固有値の絶対値がλ$_1$より小であればより

解 $$\vec{x}_t = \sum_{i=1}^{n} c_i(\lambda_i)^t \vec{\mathbf{u}}_i = c_1(\lambda_1)^t \vec{\mathbf{u}}_1 + \sum_{i=2}^{n} c_i(\lambda_i)^t \vec{\mathbf{u}}_i$$

t　が十分大きいとき、最大固有値以外の項は相対的に小さくなり、

解の挙動は、　最大固有値の項 $c_1(\lambda_1)^t \vec{\mathbf{u}}_1$ に支配される

Cf. Gantmacher (1959) Applications of the theory of matrices. 3章

可約行列 (reducible matrix)
既約(irreducible)ではないもの

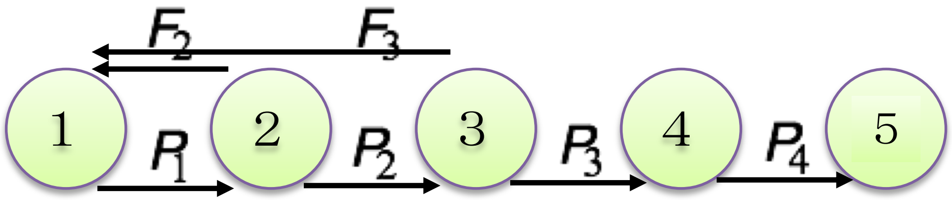
＊可約とは、生育段階の並び替えによって、行列が次の形にできること

$$\begin{pmatrix} \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{C} & \mathbf{B} \end{pmatrix} \qquad \mathbf{0} = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$$

Ａ、Ｂは正方行列

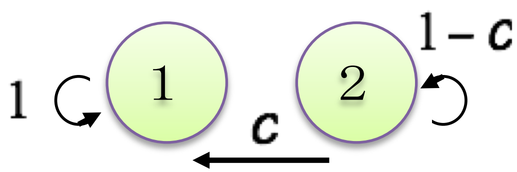
この二段階から
他に行けない

例１：成長後期に繁殖を行わない場合



$$ex.\ 1 \quad \left(\begin{array}{ccc|cc} 0 & F_2 & F_3 & 0 & 0 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & P_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_4 & 0 \end{array}\right)$$

例２：二つの生息地間での移出入が一方向的な場合



$$ex.\ 2 \quad \begin{pmatrix} 1 & c \\ 0 & 1-c \end{pmatrix}$$

既約(irreducible)の生物学的意味：
どの生育段階から出発しても有限回のタイム
ステップの間にすべての生育段階を通過できること。

$$\begin{pmatrix} \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{C} & \mathbf{B} \end{pmatrix}$$

行列Ｏの意味：
行列Bに属する段階から
行列Aに属する段階への
推移はない

$$\begin{array}{c} \text{段階} \quad 1 \quad 2 \quad 3 \quad 4 \quad 5 \\ \left(\begin{array}{ccc|cc} 0 & F_2 & F_3 & 0 & 0 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & P_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_4 & 0 \end{array}\right) \end{array}$$

段階4, 5から
段階1, 2, 3へ
の推移はない

段階4, 5は
「吸収状態」

段階　1　2

$$ex.\ 2 \quad \begin{pmatrix} 1 & c \\ 0 & 1-c \end{pmatrix}$$

を並び替えると、

段階　2　1

$$\begin{pmatrix} 1-c & 0 \\ c & 1 \end{pmatrix}$$

段階１が吸収状態

段階　1　2　3

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 2.5 \\ 0.4 & 0.3 & 0 \\ 0 & 0 & 0.9 \end{pmatrix}$$

を並び替えると、

段階　3　1　2

$$\left(\begin{array}{c|cc} 0.9 & 0 & 0 \\ \hline 2.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0.3 \end{array}\right)$$

段階１,2が吸収状態

複雑な生活史の行列だと入れ替えが大変。
流れ図を作ってもすぐにはわからない。
どうやって判断する？

定理　$(\mathbf{E}+\mathbf{A})^{n-1}$ が正行列ならその非負行列は既約行列。
がゼロの要素を持てば、可約行列
n：行列サイズ（行列次元）

段階 1 2

$$\begin{pmatrix} 1 & c \\ 0 & 1-c \end{pmatrix}$$ 可約

段階 1 2 3

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 2.5 \\ 0.4 & 0.3 & 0 \\ 0 & 0 & 0.9 \end{pmatrix}$$

可約
生き物としては変？

段階 1 2 3

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 2.5 \\ 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3 & 0.9 \end{pmatrix}$$ 既約

$(\mathbf{E}+\mathbf{A})^{n-1}$ を計算すると、

$$\begin{pmatrix} 2 & c \\ 0 & 2-c \end{pmatrix}$$ 非負行列

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 7.25 \\ 0.92 & 1.69 & 1 \\ 0 & 0 & 3.61 \end{pmatrix}$$ 非負行列

$$\begin{pmatrix} 1 & 0.75 & 7.25 \\ 0.8 & 1 & 1 \\ 0.12 & 0.87 & 3.61 \end{pmatrix}$$ 正行列

元の行列の 最大固有値：1
固有ベクトル：(1, 0)

最大固有値：0.9
固有ベクトル：
(0.49, 0.33, 0.18)

最大固有値：1.13
固有ベクトル：
(0.55, 0.20, 0.25)

固有ベクトルにゼロを含むことがある
ペロン・フロベニウスの定理（２）不成立

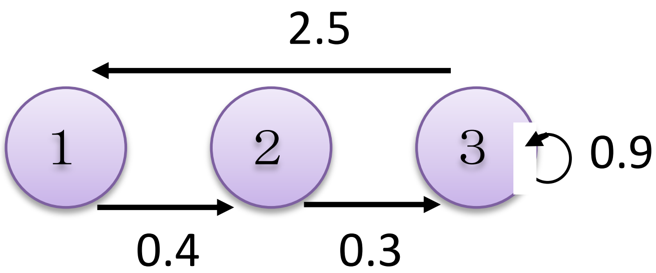
既約だと必ず正ベクトル

生物学的には、必ずしも間違っているわけではなく、
意味があるはずだが、慎重に考えよう。

原始行列（primitive matrix）と非原始行列（imprimitive　matrix）

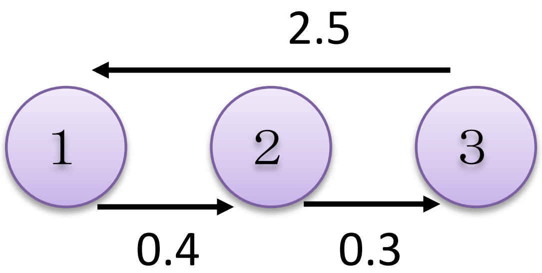
＊原始行列は、既約行列を何回かべき乗した時に正行列になる。

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 2.5 \\ 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3 & 0.9 \end{pmatrix}$$ 原始的



３回まではゼロを含む行列だが、
４回乗ずると正行列になる

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 2.5 \\ 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3 & 0 \end{pmatrix}$$ 非原始的



何回かけても正行列にならない
一回繁殖型のレズリー行列は非原始的

ペロン・フロベニウスの定理　(３)他の固有値の
絶対値は λ_1 <u>より小さい</u>

ペロン・フロベニウスの定理　(３)他の固有値の
絶対値は λ_1 と等しいものがある

~~t が十分大きいとき、解の挙動は~~ $c_1\lambda_1^t\vec{u}_1$
~~第一項に支配される~~

＊実際に試してみると

一回 $\begin{pmatrix} 0. & 0. & 20. \\ 0.5 & 0. & 0. \\ 0. & 0.8 & 0. \end{pmatrix}$

二回 $\begin{pmatrix} 0. & 16. & 0. \\ 0. & 0. & 10. \\ 0.4 & 0. & 0. \end{pmatrix}$

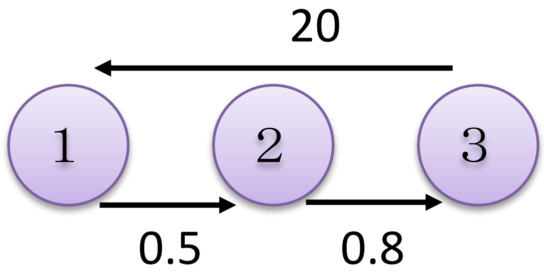
三回 $\begin{pmatrix} 8. & 0. & 0. \\ 0. & 8. & 0. \\ 0. & 0. & 8. \end{pmatrix}$

四回 $\begin{pmatrix} 0. & 0. & 160. \\ 4. & 0. & 0. \\ 0. & 6.4 & 0. \end{pmatrix}$

五回 $\begin{pmatrix} 0. & 128. & 0. \\ 0. & 0. & 80. \\ 3.2 & 0. & 0. \end{pmatrix}$

六回 $\begin{pmatrix} 64. & 0. & 0. \\ 0. & 64. & 0. \\ 0. & 0. & 64. \end{pmatrix}$

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 20 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.8 & 0 \end{pmatrix}$$ 非原始的



＊固有値は？

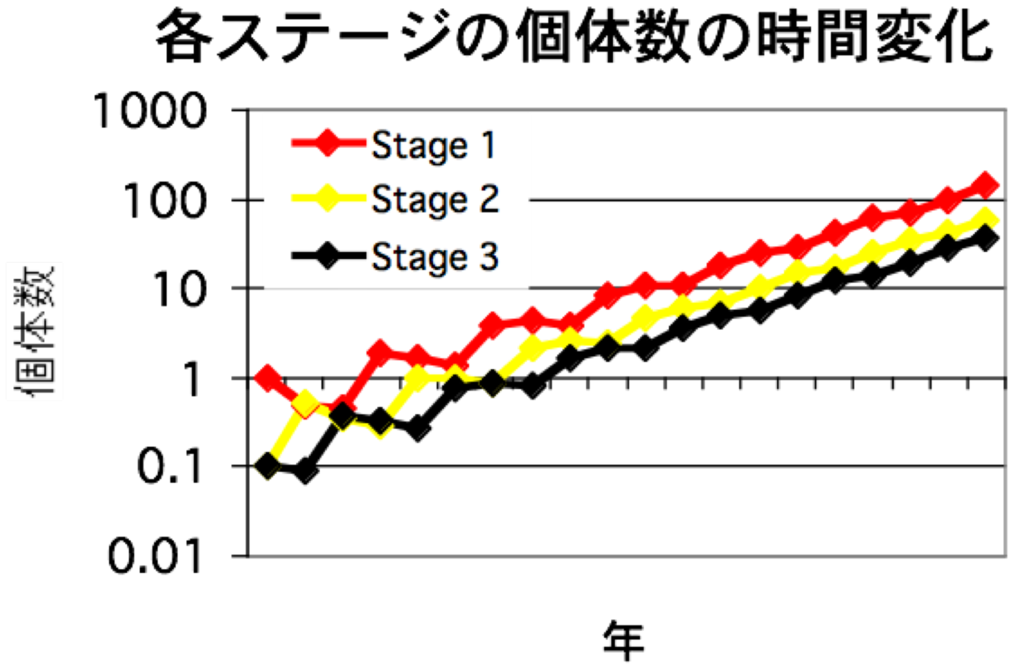
(2., -1. + 1.73 i, -1. - 1.73 i)

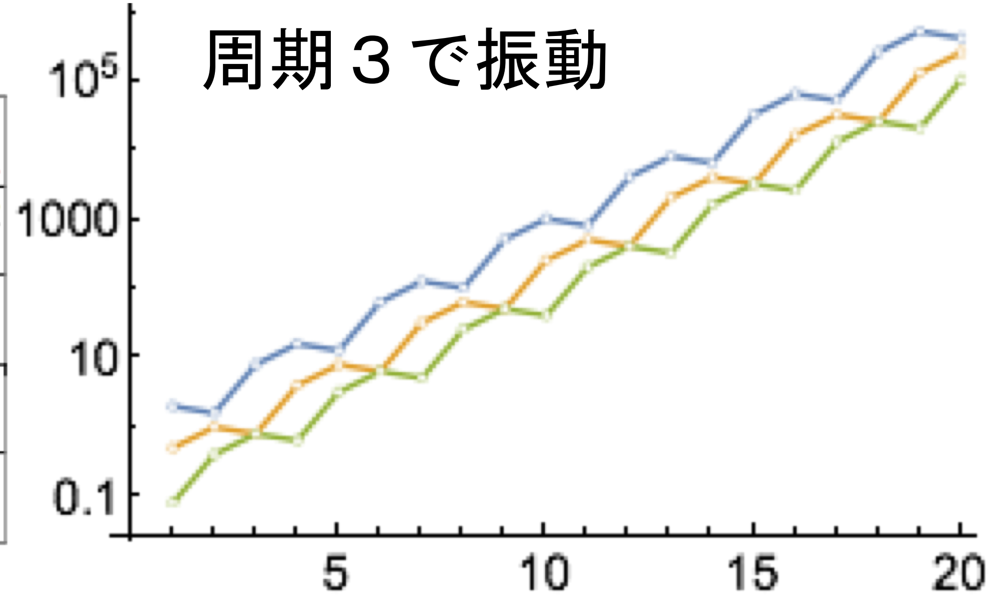
どれも絶対値は２

どうして大問題？

t が十分大きいときでも、解の挙動は第一項以外にも支配される。

原始的なら　　　　　　　　　　非原始的だと





ｔ が十分大きいときでも、解の挙動は第一項だけに支配されない。絶対値の等しい第二項、第三項の影響を受ける。

個体群成長率：周期３で８倍になるが、各時刻で２倍にならない
定常生育段階構成：振動するので右固有ベクトルを使えない。
感度：右固有ベクトルを使えないから、使えない。
弾性度：：感度が使えないから、使えない。

定理　$\mathbf{A}^{n^2-2n+2}$ が正行列ならその既約行列は原始行列。
そうでなければ、非原始行列

n：行列サイズ（行列次元）

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 2.5 \\ 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3 & 0.9 \end{pmatrix}$$

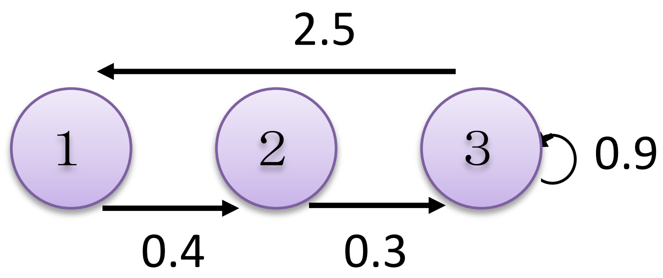
$$n^2 - 2n + 2 = 5$$

二回 $\begin{pmatrix} 0. & 0.75 & 2.25 \\ 0. & 0. & 1. \\ 0.12 & 0.27 & 0.81 \end{pmatrix}$

徐々にゼロ要素が減る

三回 $\begin{pmatrix} 0.3 & 0.675 & 2.025 \\ 0. & 0.3 & 0.9 \\ 0.108 & 0.243 & 1.029 \end{pmatrix}$

四回 $\begin{pmatrix} 0.27 & 0.6075 & 2.5725 \\ 0.12 & 0.27 & 0.81 \\ 0.0972 & 0.3087 & 1.1961 \end{pmatrix}$ 正行列



五回 $\begin{pmatrix} 0.243 & 0.77175 & 2.99025 \\ 0.108 & 0.243 & 1.029 \\ 0.12348 & 0.35883 & 1.31949 \end{pmatrix}$ 正行列

流れ図で考えると
意味がわかる

まとめ

$\boldsymbol{u} > 0$
すべての要素が正
$\boldsymbol{u} \geq 0$
ゼロの要素を含む

非負行列

可約行列

$\lambda_1 \geq 0$ 最大固有値

$\lambda_1 \geq |\lambda_j|$

$\boldsymbol{u} \geq 0$ 右固有ベクトル

定常生育段階構成、感度、弾性度の意味をよく考えよう

既約行列

非原始行列

$\lambda_1 > 0$

$\lambda_1 = |\lambda_j|, \lambda_1 > |\lambda_k|$

$\boldsymbol{u} > 0$

定常生育段階構成、感度、弾性度は使えない。

原始行列

$\lambda_1 > 0$

$\lambda_1 > |\lambda_j|$

$\boldsymbol{u} > 0$