Workshop 3-3

行列モデルを使った集団生物学:
発展編(生育段階構成モデルとその基本統計量)

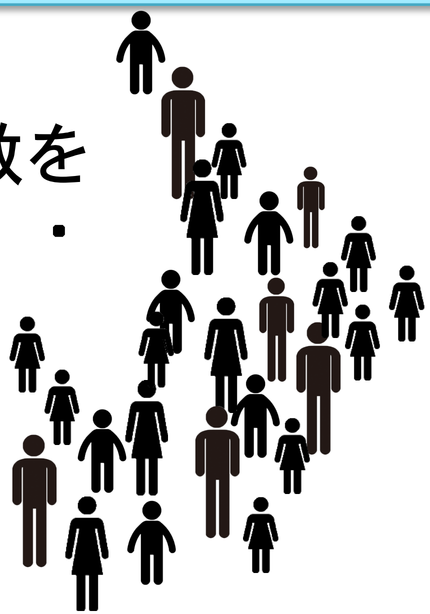
行列モデルの基本統計量

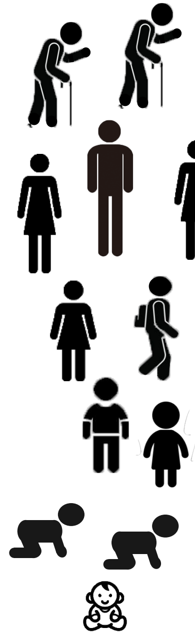
高田　壮則(北海道大学)

第３章　　生物学における行列モデル

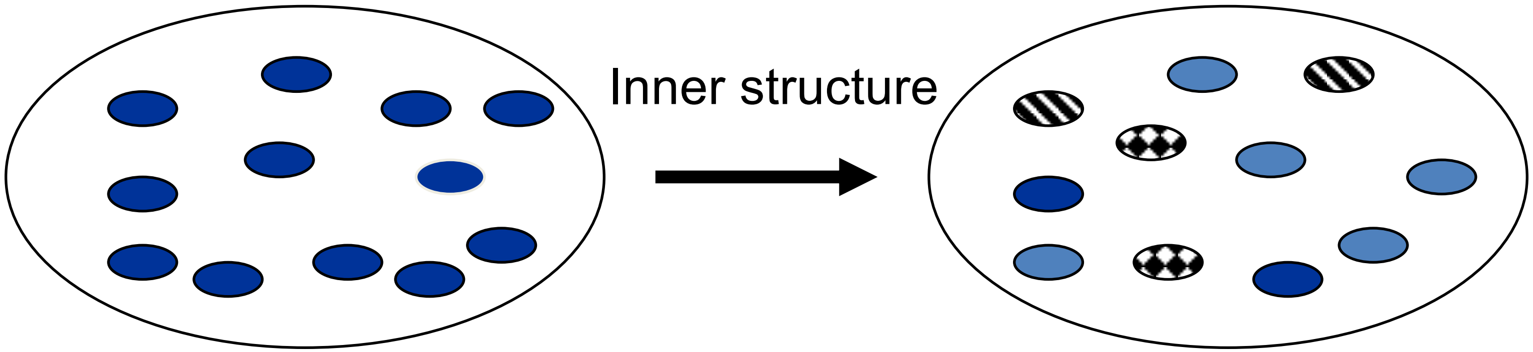
第1節　集団の内部構造

単純に人数を
数えると・・





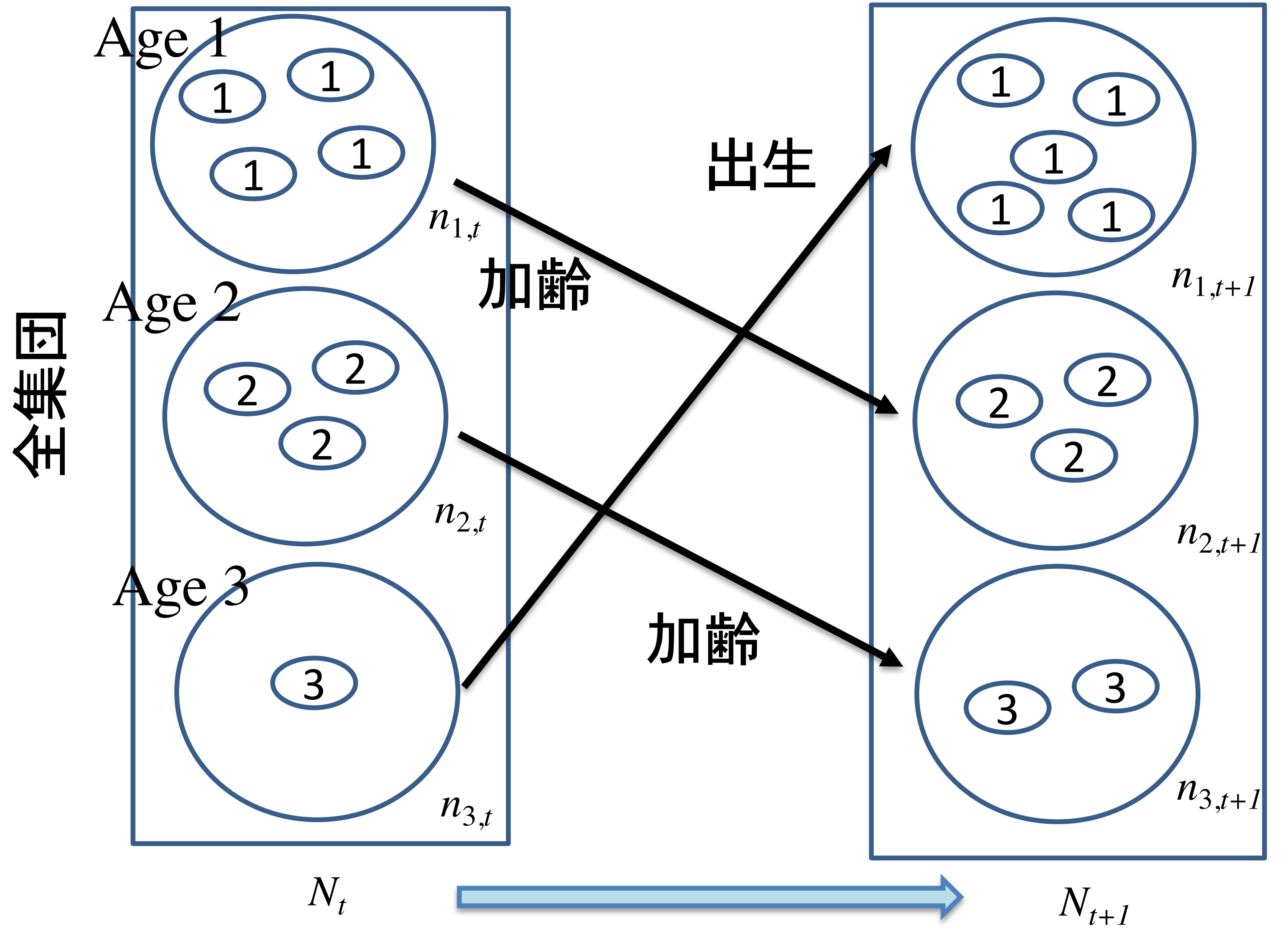
齢を考慮す
ると・・・



内部構造なし
（個体の均質性）

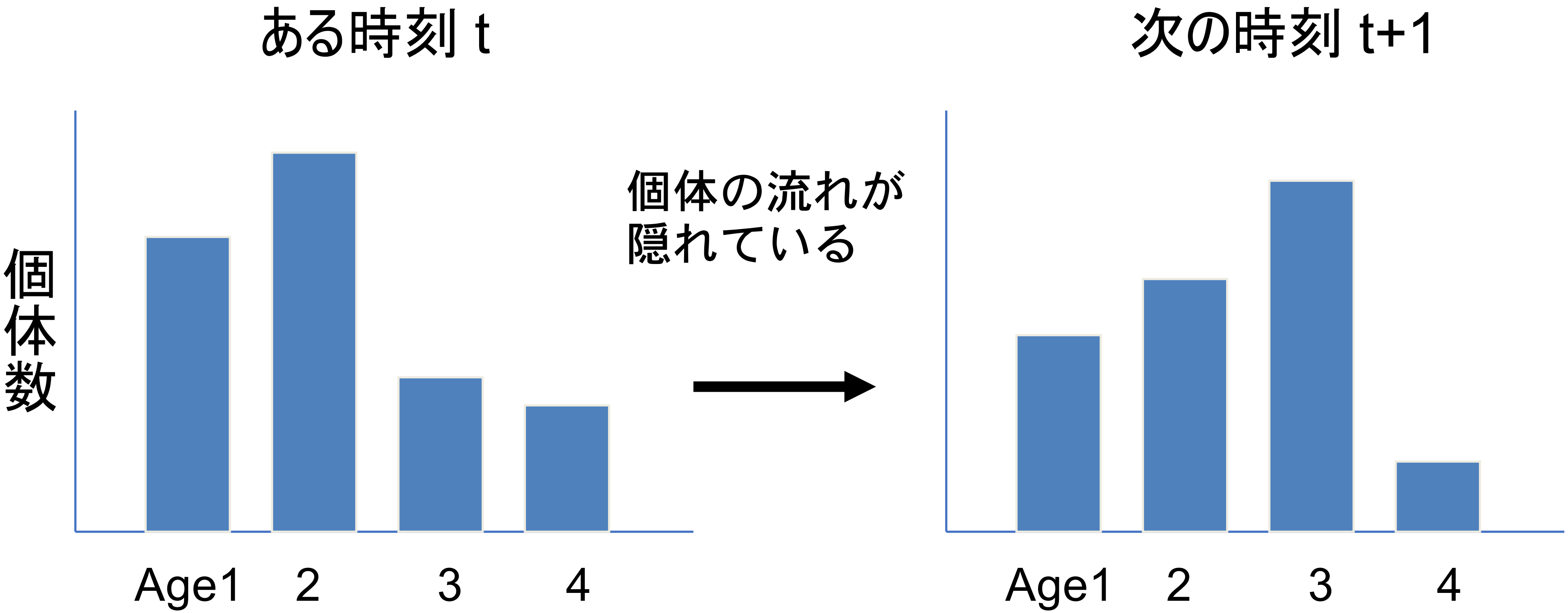
内部構造
・遺伝構造
・齢構成
・サイズ構成など

内部構造(齢)



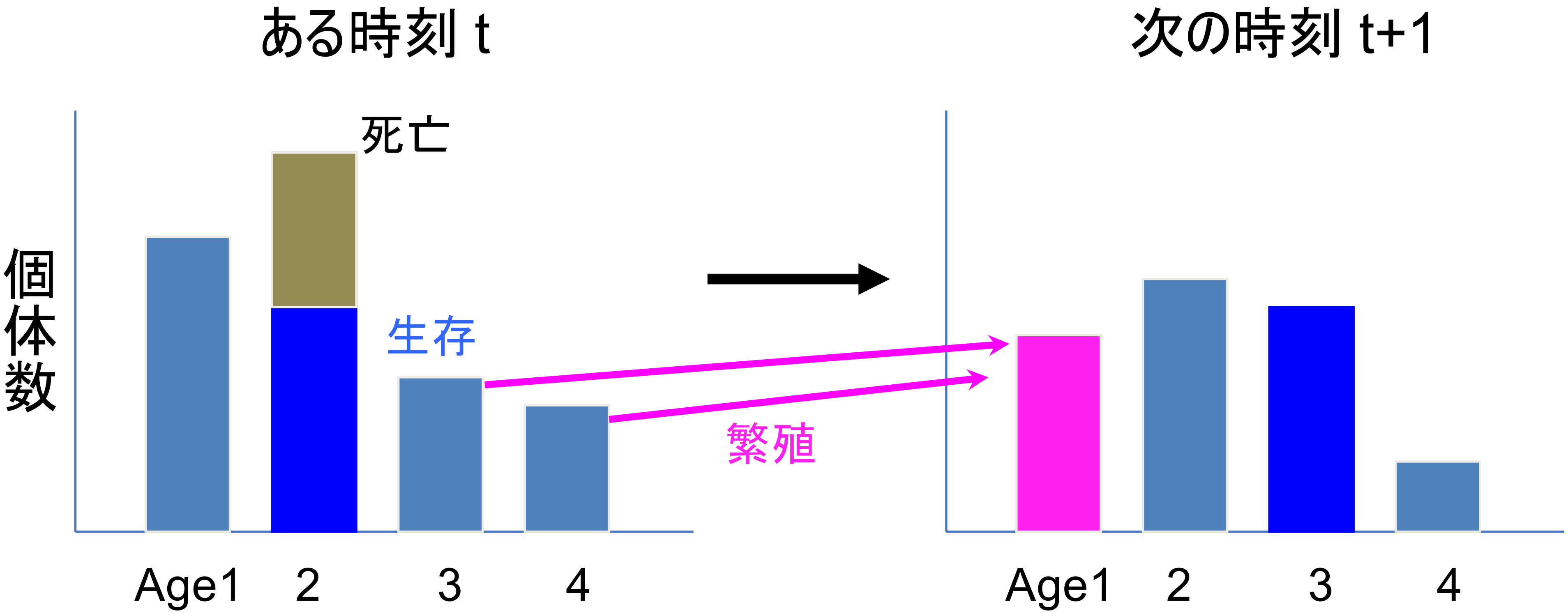
Age 1
1
1
1
1
$n_{1,t}$
Age 2
2
2
2
$n_{2,t}$
Age 3
3
$n_{3,t}$
全集団
加齢
出生
加齢
1
1
1
1
1
$n_{1,t+1}$
2
2
2
$n_{2,t+1}$
3
3
$n_{3,t+1}$
N_t
N_{t+1}

Linear model describing the dynamics with ages



The dynamics of a population with age structure

$$\vec{x}_{t+1} = \boldsymbol{A}\vec{\boldsymbol{x}}_t$$



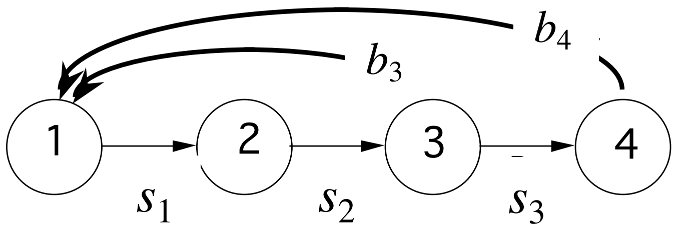
死亡、生存、繁殖がわかるとすべての生活史過程を記述できる
個体群行列Aは、これらのパラメーターをまとめた表に当たる。

齢構成モデル(age-structured model)

History　Bernardelli (1941), Lewis (1942)

Leslie (1945, 1948,1959,1966)

＊Flow chart



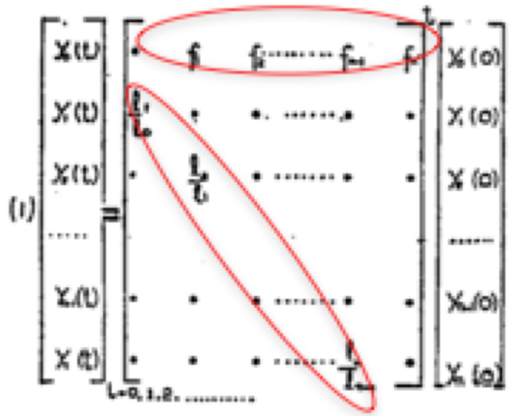
s_i: 各齢での生存率
b_i:　各齢での繁殖率

＊Matrix（レズリー行列）

$$\vec{x}_{t+1} = A\vec{x}_t$$

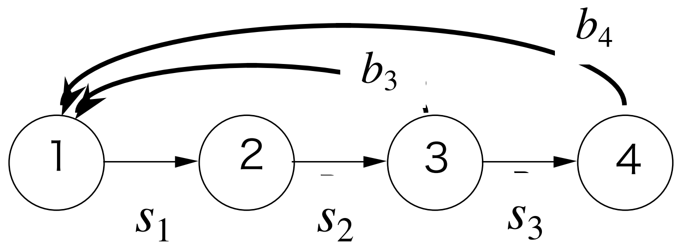
行列の(i, j)要素に、齢jからiへの矢印についたパラメーターを割り当てる。

$$\begin{array}{cc} & \text{This year} \\ \text{Succeeding year} & \begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix} \end{array}$$



From Bernardelli (1941)

差分方程式の生物学的意味



$$\vec{x}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{x}_t$$

$$\begin{pmatrix} \text{\#of age 1} \\ \text{\#of age 2} \\ \text{\#of age 3} \\ \text{\#of age 4} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \text{\#of age 1} \\ \text{\#of age 2} \\ \text{\#of age 3} \\ \text{\#of age 4} \end{pmatrix}_t$$

$$= \begin{pmatrix} \text{\#of age 3} \times b_3 + \text{\#of age 4} \times b_4 \\ \text{\#of age 1} \times s_1 \\ \text{\#of age 2} \times s_2 \\ \text{\#of age 3} \times s_3 \end{pmatrix}_t$$

Blue : Ageing
Red : reproduction

次の時刻の齢構成ベクトルを計算できる。

　ここで使われている行列はとても単純でゼロの要素が多く、10 行 10 列の行列であれば、行列要素の 81 % はゼロであるから、大げさに行列を用いずに、10 変数の連立差分方程式としてモデルを作っても良かったのだと思うが、固有値を求めると個体群成長率がわかることや、線形代数の知見とのつながりを示したかったのだろう。レズリーの論文を読むと、右固有ベクトルが定常状態での齢構成に対応していることにも言及しているので、少なくとも彼にはその意図があったように思える。歴史的に見ると、このレズリー行列の出現がその 20 年後に新たな発展を遂げる一つの要因となったと思う。

高田(2019) 数理生物学会ニュースレター 89

Leslie (1945)

$$\vec{x}_{t+1} = A\vec{x}_t$$

$$\begin{pmatrix} \text{齢1の個体数} \\ \text{齢2の個体数} \\ \text{齢3の個体数} \\ \text{齢4の個体数} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \text{齢1の個体数} \\ \text{齢2の個体数} \\ \text{齢3の個体数} \\ \text{齢4の個体数} \end{pmatrix}_t = \begin{pmatrix} b_3 \times \text{齢3の個体数} + b_4 \times \text{齢4の個体数} \\ s_1 \times \text{齢1の個体数} \\ s_2 \times \text{齢2の個体数} \\ s_3 \times \text{齢3の個体数} \end{pmatrix}$$

青：生存
赤：繁殖

distribution ψ_y. But, in the special case when the relation between the two distributions is such that

$$B\psi_a = \lambda\psi_a,$$

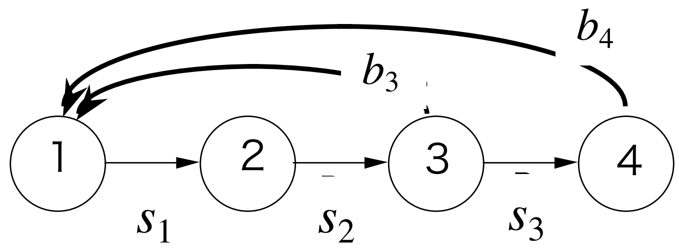
where λ is an algebraic number, then ψ_a may be said to be a stable age distribution appropriate to the matrix B. For the sake of brevity it will be referred to as a stable ψ. Similarly

- 初期値を用いて計算を行うと、未来への動態がわかる。
- 右固有ベクトルから、安定齢構成を導ける。

線形代数と伝統的理論

伝統的理論とLeslie行列モデルの関係

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix}$$



齢別生存率 Age-specific survival

b_i: i 齢の繁殖率

s_i: i 齢の生存率

(1) 行列の固有値方程式

$$\det(\lambda\mathbf{E} - \mathbf{A}) = 0 \Rightarrow 1 = \sum_{i=1}^{n} b_i l_i \lambda^{-i} \qquad l_i = \prod_{j=1}^{i-1} s_j$$

生残率 survivorship

Lotka(–Euler)方程式

(2)行列の左固有ベクトル

$$\frac{v_j}{v_1} = \frac{\lambda^j}{l_j} \sum_{i=j} b_i l_i \lambda^{-i-1}$$

Fisherの繁殖価と同じ (Goodman 1968)

振り返ってみれば。。。

- 年をとるだけの単純な人生に行列を使うのは大げさ。
- １０行１０列だと、正の要素はわずか１９個（１９％）。

- 年齢査定が難しい生き物だとレズリー行列は使えない。
- 複雑な生活史を持つ生き物だと、年齢にのみ依存した人生を歩んでいないので、動態推定を誤る。

- 単純な人生だと敢えて行列を使う必要がなかった。
- 行列を使うことで複雑な人生への一般化が可能に。
- レフコビッチ行列への理論的発展を遂げた。

第二節　生育段階構成モデル
(Stage-structured model)

- transition matrix model　推移行列モデル
  projection matrix model　射影行列モデル
  matrix population model　個体群行列モデル

$$\vec{x}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{x}_t$$

x_t: 時刻 t で各段階にある個体数を示すベクトル

- 歴史　Bernardelli (1941), Lewis (1942)
  Leslie (1945, 1948,1959,1966) Age-structured model
  Lefkovitch(1963, 1965) Stage-structured model：タバコシバンムシ
  １９７０年代から様々な動植物に応用がなされ、理論的研究も進んだ

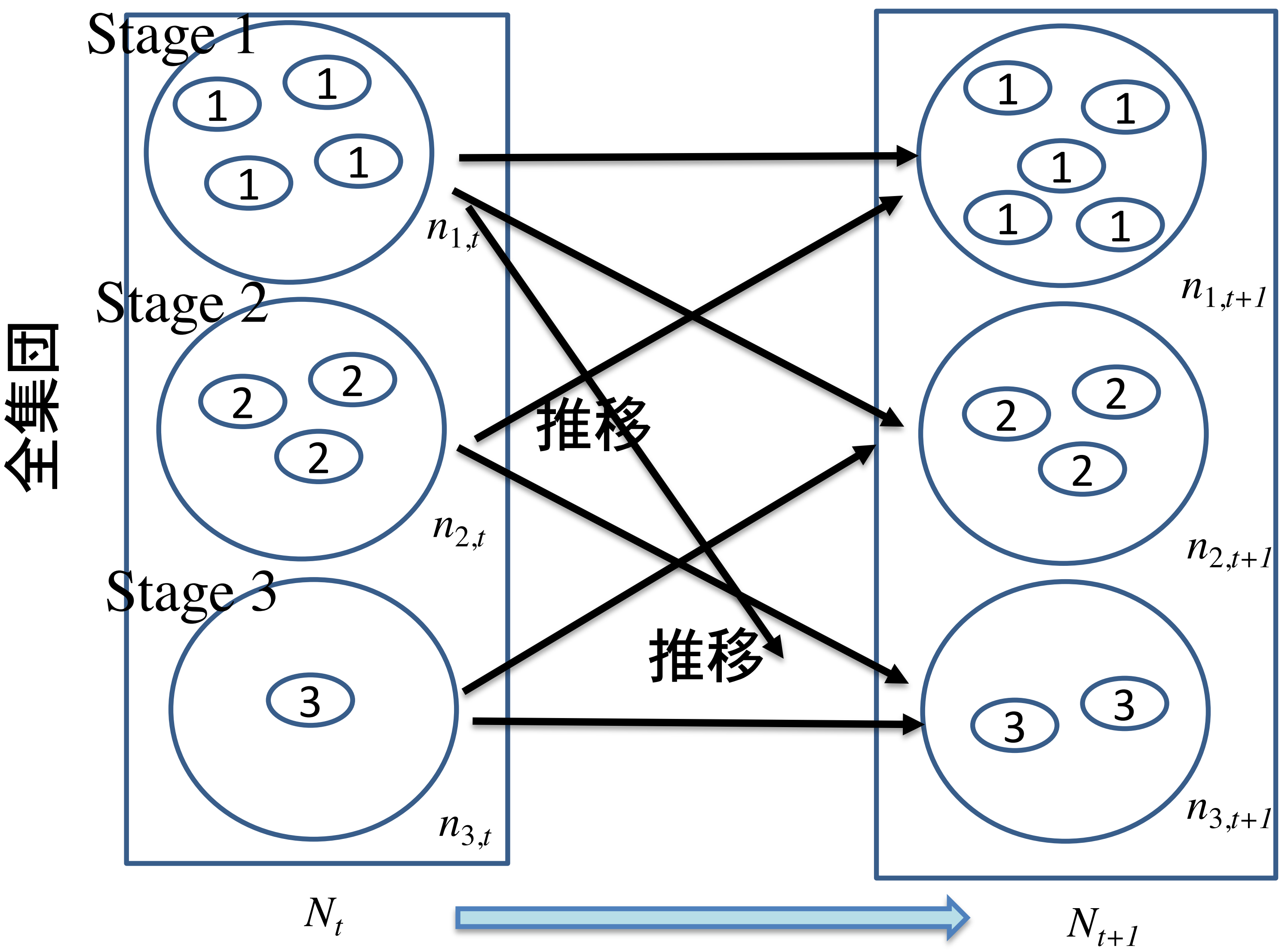
Cf. Hal Caswell (2000) Matrix population models

◆集団の内部構造動態を記述するモデル

内部構造の種類：齢構造、サイズ構造、生育段階構造、遺伝的構造

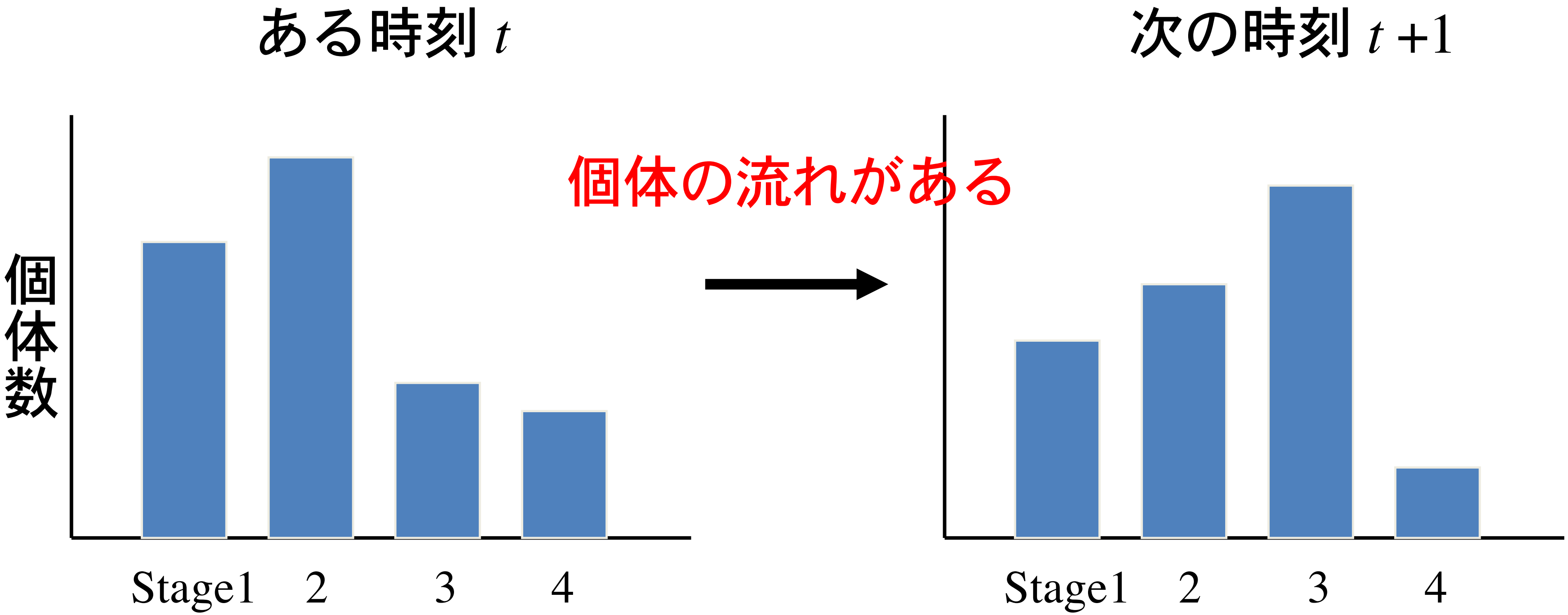
内部構造＝複数の状態（例えば，子供と大人、サイズクラス１、２、３）をもつ生物集団の個体数の動態を記述する線形モデル

内部構造(生育段階)

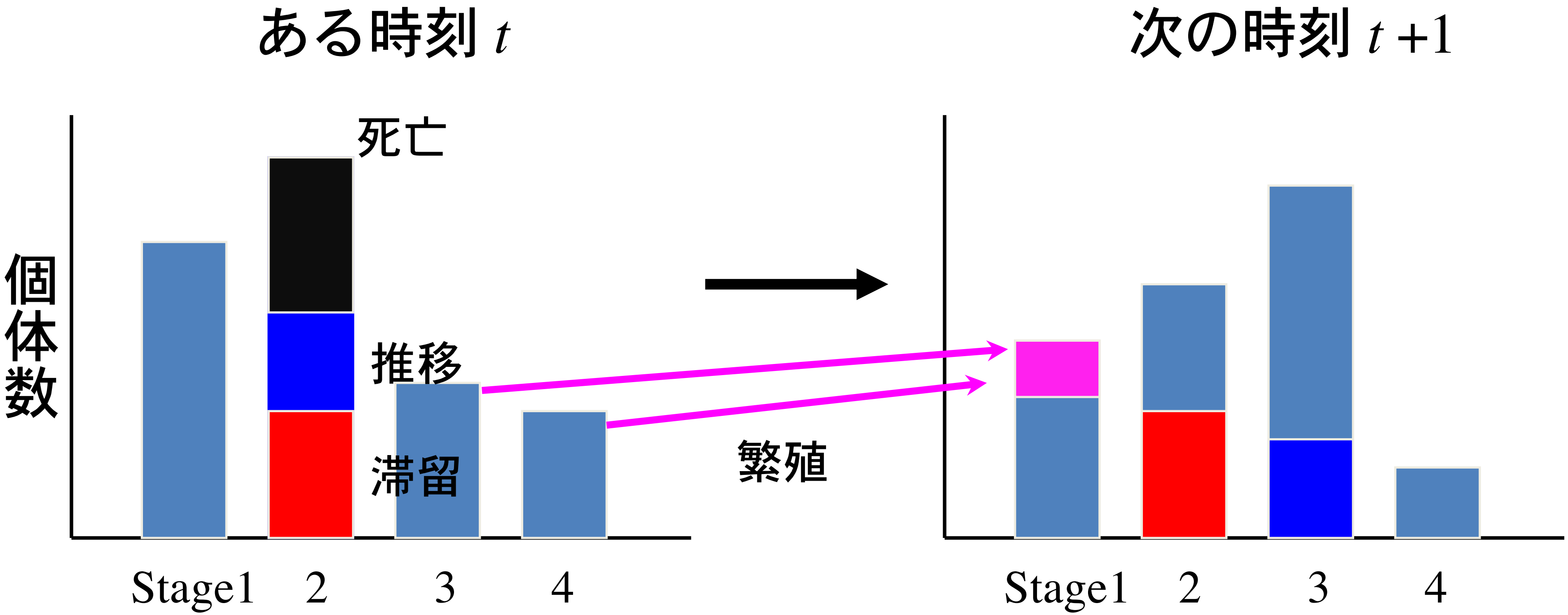


Stage 1
Stage 2
Stage 3
全集団
1
1
1
1
1
2
2
2
3
$n_{1,t}$
$n_{2,t}$
$n_{3,t}$
推移
推移
1
1
1
1
1
2
2
2
3
3
$n_{1,t+1}$
$n_{2,t+1}$
$n_{3,t+1}$
N_t
N_{t+1}

複数の状態をもつ生物集団の個体数の動態



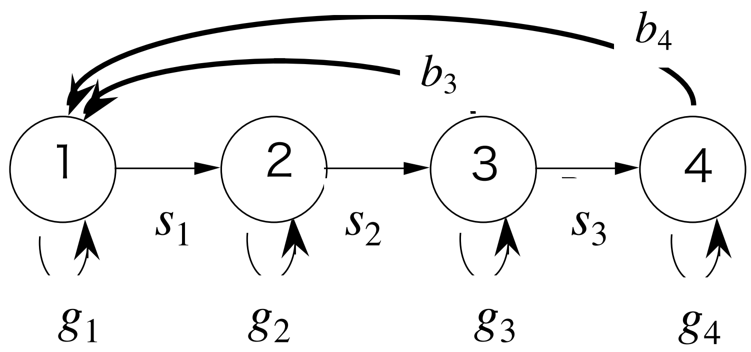
複数の状態をもつ生物集団の個体数の動態



死亡率、推移率、滞留率、繁殖率を求めると、
すべての過程が再現できる。
これらのパラメーター（生活史形質）をまとめた表が行列**A**
生活史行列とも呼ばれる

サイズ or 生育段階構成モデル (size- or stage-structured model) by Lefkovitch (1963)

＊流れ図



s_i: 段階 *i* の推移率
b_i: 段階 *i* の繁殖率
g_i: 段階 *i* の滞留率
$s_i + g_i$:段階 *i* の生存率

＊行列（レフコヴィッチ行列と呼ばれる）

$$
\begin{array}{cc}
 & \text{今年の段階} \\
\text{翌年の段階} & \begin{pmatrix} g_1 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & g_2 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & g_3 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & g_4 \end{pmatrix}
\end{array}
$$

どこが違う？

Age-structured

$$
\begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix}
$$

＊固有値方程式は各生活史パラメーターの関数である。

違うけれど、age は　stage の特殊な場合になっている

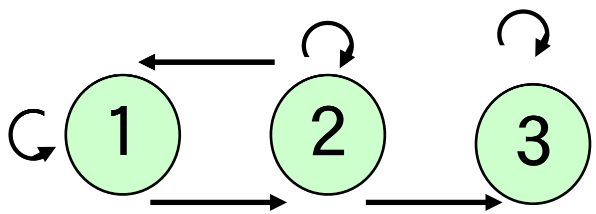
Stage-structured

$$\begin{pmatrix} g_1 & * & b_3 & b_4 \\ s_1 & g_2 & * & * \\ * & s_2 & g_3 & * \\ * & * & s_3 & g_4 \end{pmatrix}$$

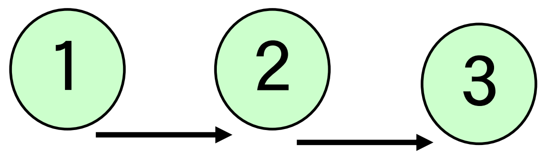
一般化

Age-structured

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix}$$



行きつ戻りつの人生
リアリティ



決まり金時の人生

違うけれど、age は　stage の特殊な場合になっている

Stage-structured

$$\begin{pmatrix} g_1 & * & b_3 & b_4 \\ s_1 & g_2 & * & * \\ * & s_2 & g_3 & * \\ * & * & s_3 & g_4 \end{pmatrix}$$

← 一般化

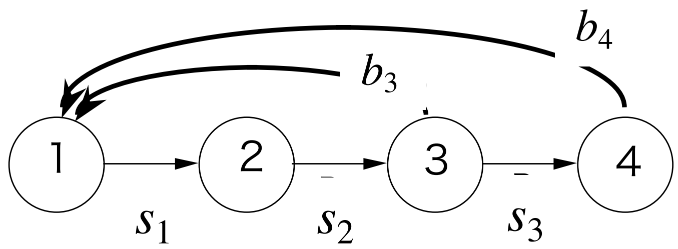
Age-structured

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix}$$

生育段階構成モデルの良い点

１）生物の年齢を知るのは難しい。知らなくても応用可能
２）生存率や繁殖率は年齢よりもサイズ（or 生育段階）に依存していることが多い
３）応用の範囲が広がった

Age



$$\vec{x}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{x}_t$$

$$\begin{pmatrix} \#\text{of age 1} \\ \#\text{of age 2} \\ \#\text{of age 3} \\ \#\text{of age 4} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \#\text{of age 1} \\ \#\text{of age 2} \\ \#\text{of age 3} \\ \#\text{of age 4} \end{pmatrix}_{t}$$

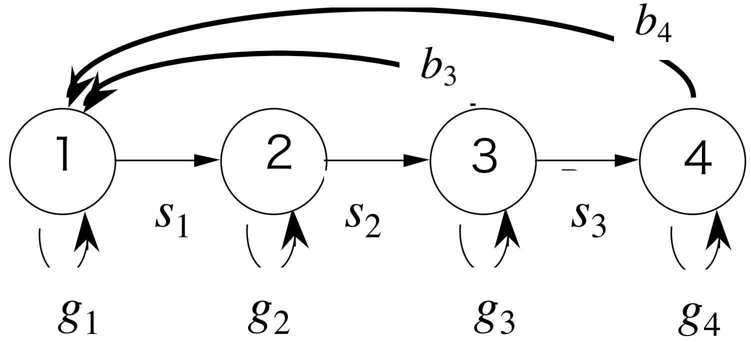
$$= \begin{pmatrix} \#\text{of age } 3 \times b_3 + \#\text{of age } 4 \times b_4 \\ \#\text{of age } 1 \times s_1 \\ \#\text{of age } 2 \times s_2 \\ \#\text{of age } 3 \times s_3 \end{pmatrix}_t$$

Blue : Ageing
Red : reproduction

次の時刻の齢構成ベクトルを計算できる。

Stage

モデルの生物学的意味



$$\vec{x}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{x}_t$$

$$\begin{pmatrix} \text{段階1の個体数} \\ \text{段階2の個体数} \\ \text{段階3の個体数} \\ \text{段階4の個体数} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} g_1 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & g_2 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & g_3 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & g_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \text{段階1の個体数} \\ \text{段階2の個体数} \\ \text{段階3の個体数} \\ \text{段階4の個体数} \end{pmatrix}_{t}$$

$$= \begin{pmatrix} \text{段階 1の個体数} \times g_1 + \text{段階 3の個体数} \times b_3 + \text{段階4の個体数} \times b_4 \\ \text{段階 1の個体数} \times s_1 + \text{段階 2の個体数} \times g_2 \\ \text{段階2の個体数} \times s_2 + \text{段階3の個体数} \times g_3 \\ \text{段階3の個体数} \times s_3 + \text{段階4の個体数} \times g_4 \end{pmatrix}$$

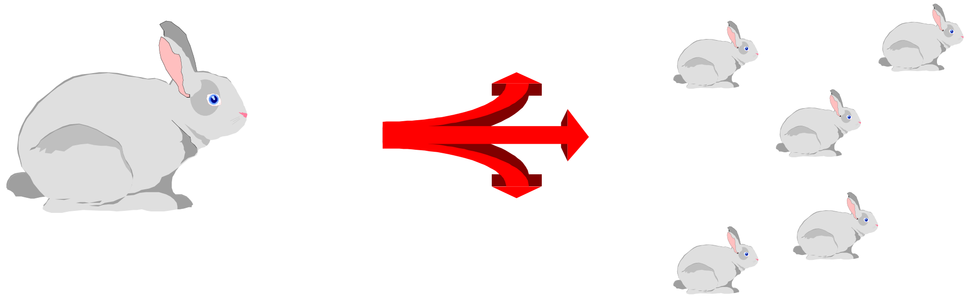
黒：滞留
青：推移
赤：繁殖

次の時刻の各状態の個体数がわかる

◆生存率と繁殖率

- 生存率：ある状態からの推移確率の和

- 繁殖率　：１個体あたりの生産個体数



$$\begin{pmatrix} g_1 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & g_2 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & g_3 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & g_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g_1 & 0 & 0 & 0 \\ s_1 & g_2 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & g_3 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & g_4 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

個体群行列	推移行列	繁殖行列
A	U	F

性質の異なる二つの行列に分けることができる

実際にやってみよう！

$$\vec{x}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{x}_t$$

$$\begin{pmatrix} \text{段階 1の個体数} \\ \text{段階 2の個体数} \\ \text{段階 3の個体数} \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ 0.1 \\ 0.1 \end{pmatrix}_t$$

$$= \begin{pmatrix} 1\times 0 + 0.1\times 0 + {\color{red}0.1\times 5} \\ {\color{blue}1\times 0.5} + 0.1\times 0.2 \\ {\color{blue}0.1\times 0.7} + 0.1\times 0.2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.5 \\ 0.52 \\ 0.09 \end{pmatrix}$$

黒：滞留
青：推移
赤：繁殖

次の時刻の各状態の個体数がわかる
だけではなく、各時刻の全個体数も分かる。

第3節　個体群行列モデルを解く

厳密解:　$$\vec{\boldsymbol{x}}_t = \sum_{i=1}^{n} c_i (\lambda_i)^t \vec{\boldsymbol{u}}_i$$

n行n列行列の一般解のまとめ

西

＊行列Ａの一次独立な右固有ベクトルがn個　$\vec{\mathbf{u}}_1,\ \vec{\mathbf{u}}_2, \cdots$　存在すれば、

解は
（＊）

$$\vec{x}_t = \sum_{i=1}^{n} c_i (\lambda_i)^t \vec{\mathbf{u}}_i$$

式中、c_i は　$\vec{x}_0 = \sum_{i=1}^{n} c_i \vec{\mathbf{u}}_i$　を満たす係数

解法の鍵：固有値と固有ベクトル（何個もある）

λ_i は行列Ａの固有値　$\lambda_i \vec{\mathbf{u}}_i = \mathbf{A}\vec{\mathbf{u}}_i$（固有ベクトルは定数倍の任意性をもつ）

λ_i　は　$\det(\lambda_i \mathbf{E} - \mathbf{A}) = 0$　（固有値方程式）によって求められる

$\mathbf{E}$: 単位行列

非負行列(non-negative matrix)の特徴

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

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

EX.

				正の実数		
固有値(λ)	$1+i$	$1-i$	-2	1	2	3
絶対値	$\sqrt{2}$	$\sqrt{2}$	2	1	2	3
固有ベクトル (u)	・	・	・	$\begin{pmatrix} + \\ - \\ + \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} + \\ - \\ - \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} + \\ + \\ + \end{pmatrix}$

λ_1
最大固有値

正ベクトル

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

ペロン・フロベニウス定理をチェック！！

以下の行列の固有値（λ）、（右）固有ベクトル（$\mathbf{u}$)を求めよ。

(a) $\begin{pmatrix} 2 & 4 \\ 5 & 3 \end{pmatrix}$ (b) $\begin{pmatrix} 0.7 & 1.2 \\ 0.1 & 0.6 \end{pmatrix}$ (c) $\begin{pmatrix} 1 & -2 \\ 4 & -5 \end{pmatrix}$ (d) $\begin{pmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 1 & 4 & 3 \\ 0 & 3 & 1 \end{pmatrix}$

おとぎ話の村の例

解答

(a)

$\lambda = 7, -2$

$\vec{\mathbf{u}} = \begin{pmatrix} 4\alpha \\ 5\alpha \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \beta \\ -\beta \end{pmatrix}$

(b)

$\lambda = 1,\ 0.3$

$\vec{\mathbf{u}} = \begin{pmatrix} 0.97\alpha \\ 0.24\alpha \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} 0.95\beta \\ -0.32\beta \end{pmatrix}$

(c)

$\lambda = -1, -3$

$\vec{\mathbf{u}} = \begin{pmatrix} \alpha \\ \alpha \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \beta \\ 2\beta \end{pmatrix}$

(d)

$\lambda = 6,\ 1,\ -1$

$\vec{\mathbf{u}} = \begin{pmatrix} \alpha \\ 5\alpha \\ 3\alpha \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} -3\beta \\ 0 \\ \beta \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \gamma \\ -2\gamma \\ 3\gamma \end{pmatrix}$

(a), (b), (d)の絶対値最大の固有値は正の実数であり、それに属する固有ベクトルは正ベクトル（全要素が同符号）である

(3) 他の固有値の絶対値は λ 1 以下である

解:

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

もし、最大固有値（ λ 1 ）以外の固有値の絶対値が λ 1 と等しくなければ、

x(t) は $c_1(\lambda_1)^t \vec{\mathbf{u}}_1$ の項によって支配(dominant)される（他は支配しない）

等号成立時には、最大固有値の項が２個以上ある。コース４でこの微妙な話が出てきます

λ 1 ＞1	−−−＞	指数的成長
λ 1 ＜1	−−−＞	指数的減少

EX.

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 2 & 4 \\ 5 & 3 \end{pmatrix}$$

$$\lambda = 7, -2$$

$$\vec{\mathbf{u}} = \begin{pmatrix} 4\alpha \\ 5\alpha \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \beta \\ -\beta \end{pmatrix}$$

$$\vec{x}_t = \sum_{i=1}^{2} c_i(\lambda_i)^t \vec{u}_i = c_1(\lambda_1)^t \vec{u}_1 + c_2(\lambda_2)^t \vec{u}_2$$

$$= c_1 7^t \begin{pmatrix} 4 \\ 5 \end{pmatrix} + c_2(-2)^t \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$$

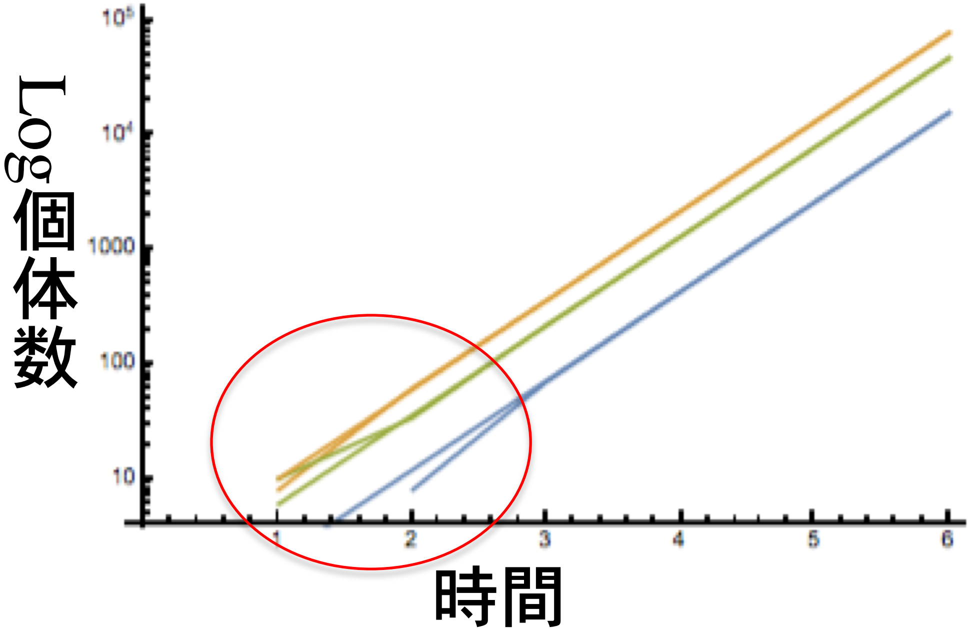
$$\approx c_1 7^t \begin{pmatrix} 4 \\ 5 \end{pmatrix}$$

試しに計算してみると

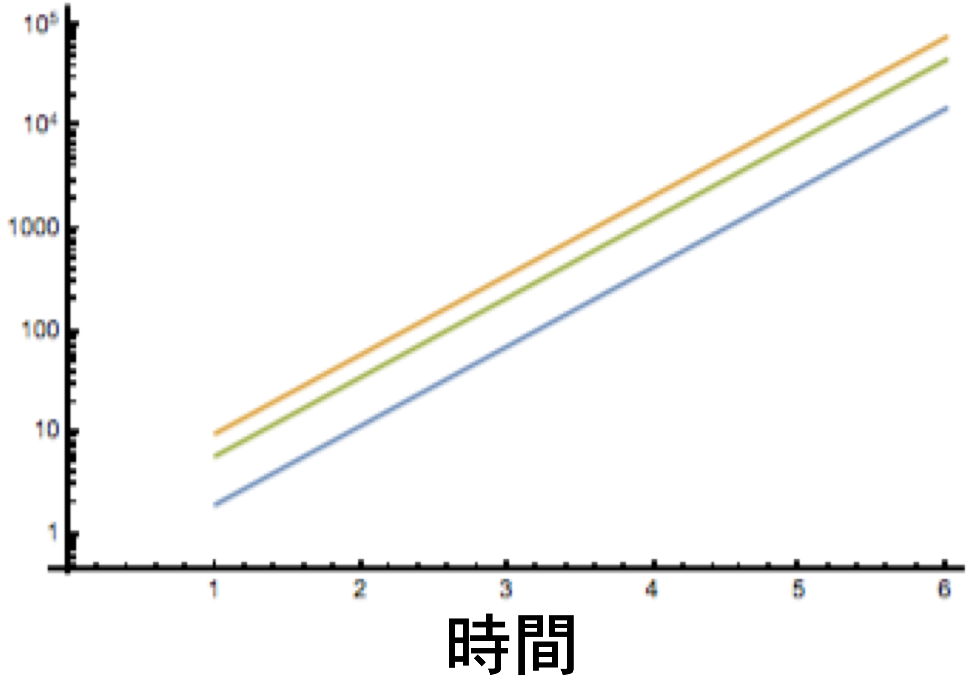
$$\vec{x}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{x}_t \qquad \mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 1 & 4 & 3 \\ 0 & 3 & 1 \end{pmatrix}$$

ファイル
"matrixgraph"を参照

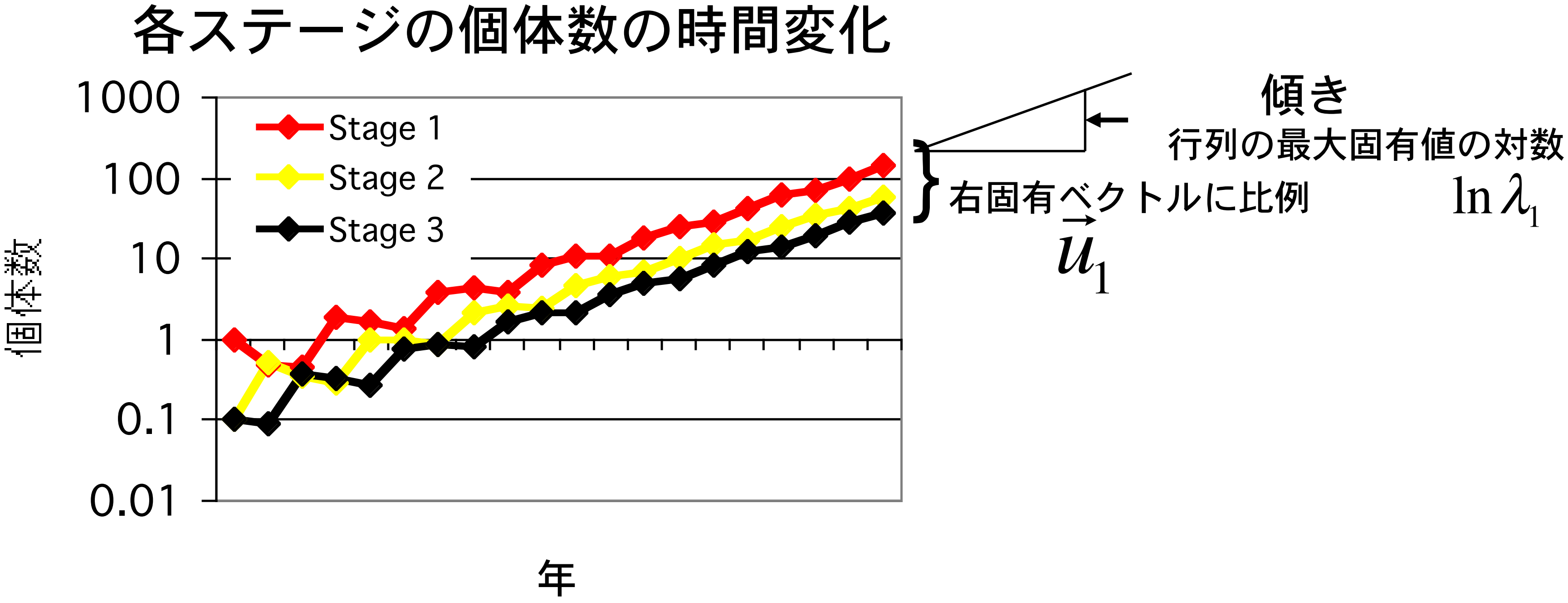
厳密（三つの項の和）



近似（第一項だけ）



具体的な計算例



$$\vec{x}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{x}_t$$

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 \end{pmatrix}$$

初期値 $\vec{x}_0 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0.1 \\ 0.1 \end{pmatrix}$

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

（１）毎時刻 λ_1 倍になる

（２） $\lambda_1 > 1$ ーーー＞ 指数的に増加

$\lambda_1 < 1$ ーーー＞ 指数的に減少

（３）各時刻の $\vec{x}_t$ は $\vec{u}$ に比例する

要素和が１なら「安定生育段階構成」

（1）毎時刻λ$_1$倍になる

$$\begin{pmatrix} x_{1,t} \\ x_{2,t} \\ x_{3,t} \end{pmatrix} \approx c_1 \ (\lambda_1)^t \begin{pmatrix} u_{11} \\ u_{12} \\ u_{13} \end{pmatrix}$$

$$x_{i,t+1} \approx c_1 \ (\lambda_1)^{t+1} u_{1i}$$
$$x_{i,t} \approx c_1 \ (\lambda_1)^t u_{1i}$$

for all i

$$\frac{x_{i,t+1}}{x_{i,t}} \approx \frac{c_1 \ (\lambda_1)^{t+1} u_{1i}}{c_1 \ (\lambda_1)^t u_{1i}} = \lambda_1$$

最大固有値は
個体群成長率

（3）各時刻の $\vec{x}_t$ は $\vec{u}$ に比例する

$$x_{1,t} : x_{2,t} : x_{3,t} = c_1 \ (\lambda_1)^t u_{11} : c_1 \ (\lambda_1)^t u_{12} : c_1 \ (\lambda_1)^t u_{13} = u_{11} : u_{12} : u_{13}$$

右固有ベクトルは生育段階の個体数の構成比を表す。
要素和が１なら割合比、「安定生育段階構成」を意味する。

```
(* 第３章　生物学における行列モデル　のプログラム付録　*)
```

Mathematica Program

```
mat = {{0, 0, 5}, {0.5, 0.2, 0}, {0, 0.7, 0.2}}; MatrixForm[mat]
```

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 \end{pmatrix}$$

初期値 $\vec{x}_0 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0.1 \\ 0.1 \end{pmatrix} = \sum_{i=1}^{n} c_i \vec{\mathbf{u}}_i$

```
(* すべての固有値、固有ベクトル　*)Eigensystem[mat]
```

```
{{1.34196, -0.470978 + 1.04031 i, -0.470978 - 1.04031 i},
 {{0.889551, 0.389485, 0.238748},
  {0.907107 + 0. i, -0.198586 - 0.307895 i, -0.0854455 + 0.188734 i},
  {0.907107 + 0. i, -0.198586 + 0.307895 i, -0.0854455 - 0.188734 i}}}
```

要素和が１とは限らない　「定数倍の任意性」を思い出してください

```
(* 最大固有値の固有ベクトルから安定生育段階構成　*)
{0.889550847108855`, 0.389485280736884`, 0.2387477884656279`} /
 Total[{0.889550847108855`, 0.389485280736884`, 0.2387477884656279`}]
```

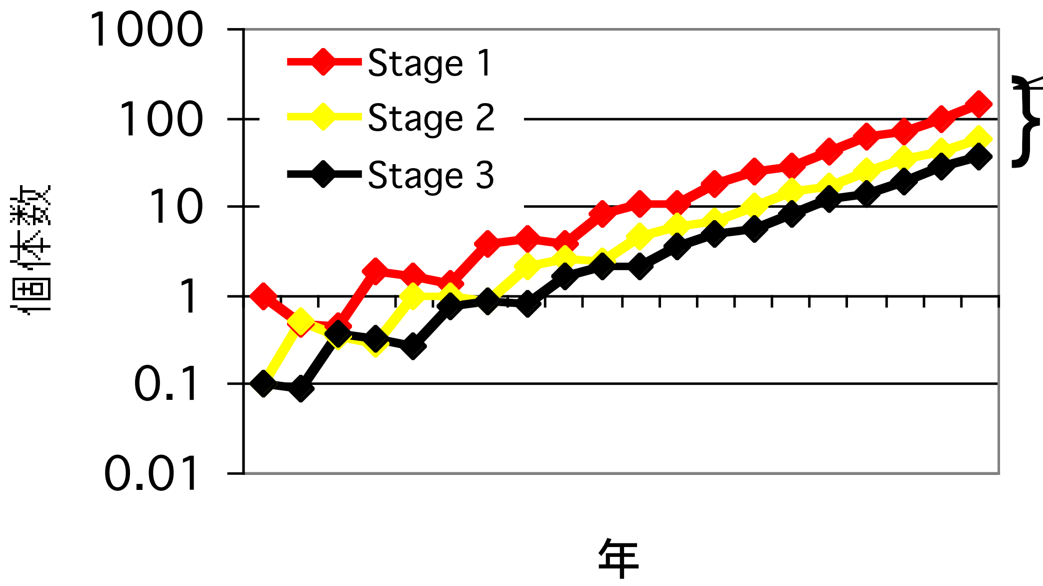
```
{0.586085, 0.256614, 0.1573}
```

要素和が１になるように規格化

```
(* 固有ベクトルとと初期値から係数ciを求める　*)Solve[{1, 0.1, 0.1} ==
  c1 {0.5860853034144075`, 0.2566144472550746`, 0.1573002493305178`} +
   c2 {0.907106690139435`8 + 0.` i, -0.198586008329678`82 - 0.307895146189987`2 i,
     -0.0854455451853625`1 + 0.1887344371347877`7 i} +
   c3 {0.907106690139435`8 + 0.` i, -0.198586008329678`82 + 0.307895146189987`2 i,
     -0.0854455451853625`1 - 0.1887344371347877`7 i}, {c1, c2, c3}]
```

```
{{c1 → 0.868956 + 0. i, c2 → 0.270485 - 0.0252643 i, c3 → 0.270485 + 0.0252643 i}}
```

各ステージの個体数の時間変化



傾き $= \log(1.34196)$
行列の最大固有値の対数

右固有ベクトルに比例

$$\vec{u} = \begin{pmatrix} 0.586085 \\ 0.256614 \\ 0.1573 \end{pmatrix}$$

$$\vec{x}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{x}_t$$

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 \end{pmatrix}$$

右固有ベクトル

最大固有値

t が十分大きいとき、解の挙動は

第一項 $0.868956\,(1.34196)^t \begin{pmatrix} 0.586085 \\ 0.256614 \\ 0.1573 \end{pmatrix}$
に支配される

（１）毎時刻1.34196 倍になる
（３）各時刻の $\vec{x}_t$ は $\vec{u}$ に比例する

まとめ

行列要素・固有値・固有ベクトルの生物学的意味

＊　推移確率　s_i , g_i ： *i* 列の和は生育段階 *i* の生存率になる

＊　生育段階構成モデルは、齢構成モデルの一般化になっている

＊　行列を用いて個体数変動（個体群動態）を計算することができる。非負行列では、最大固有値は「時間が十分に経ったときの倍率」を、（右）固有ベクトルは各生育段階の個体数の比を意味する(例外あり)

＊　最大固有値（λ_1）は個体群成長率（一年あたりの適応度）

＊　要素の和が 1 になるように規格化された右固有ベクトル($\mathbf{u}=(u_1, u_2, \ldots,)$)は、集団内の各生育段階の割合を表す（安定生育段階構成）

第４章
行列モデルを用いたさまざまな統計量

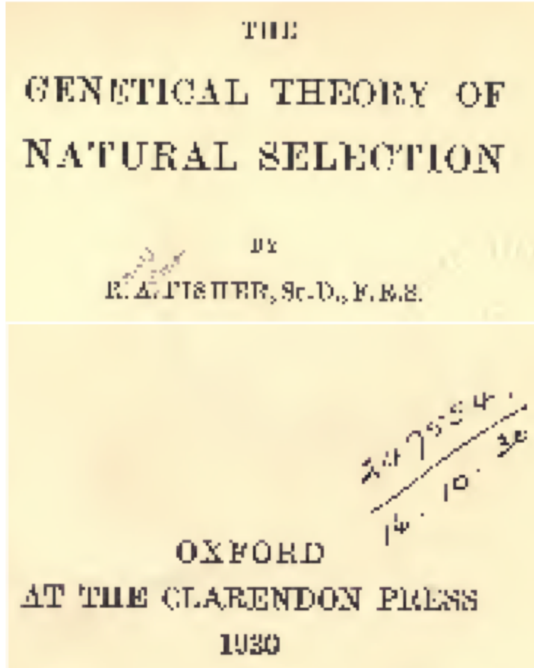
行列モデルを用いたさまざまな統計量

1．集団の年成長率　（既出）
2．安定生育段階構造　（既出）
3．繁殖価
4．平均余命
5．行列要素の変化に伴う年成長率の感度
6．行列要素の変化に伴う年成長率の弾性度
7．生命表反応実験
・・・・

＊　生活史全体を一枚の行列で表現しているため、個体群の存続や絶滅を評価するツールとして使われている.

繁殖価の元祖：フィッシャー

We may ask, not only about the newly born, but about persons of any chosen age, what is the present value of their future offspring （ある年齢の母親たちの将来の子孫の現価） and if present value is calculated at the rate determined as before, the question has the definite meaning-To what extent will persons of this age, on the average, contribute to the ancestry of future generations? The question is one of some interest, since the direct action of Natural Selection must be proportional to this contribution.


THE

GENETICAL THEORY OF NATURAL SELECTION

BY

R. A. FISHER, Sc.D., F.R.S.

OXFORD

AT THE CLARENDON PRESS

1930

年齢で考えている！！

キーワード：　Present value 現価

Contribution to the ancestry of future generations

将来の世代の子孫への平均の貢献度

（正しくは「次世代の子孫への貢献度の期待値現価」）

(1) 2齢の親の次世代の子孫への貢献度の期待値.

西

生残確率

$s_2\ s_3$

s_2

注意：集団は毎年λ倍になっている。

	Age 2	Age 3	Age 4	
新生児	b_2	b_3	b_4	・・・・・
貢献度の期待値	$b_2 \times 1$	$b_3 \times s_2$	$b_4 \times s_2\ s_3$	・・・・・
生残率を使って(l_x)	$b_2 \times \frac{l_2}{l_2}$	$b_3 \times \frac{l_3}{l_2}$	$b_4 \times \frac{l_4}{l_2}$	

Remember?

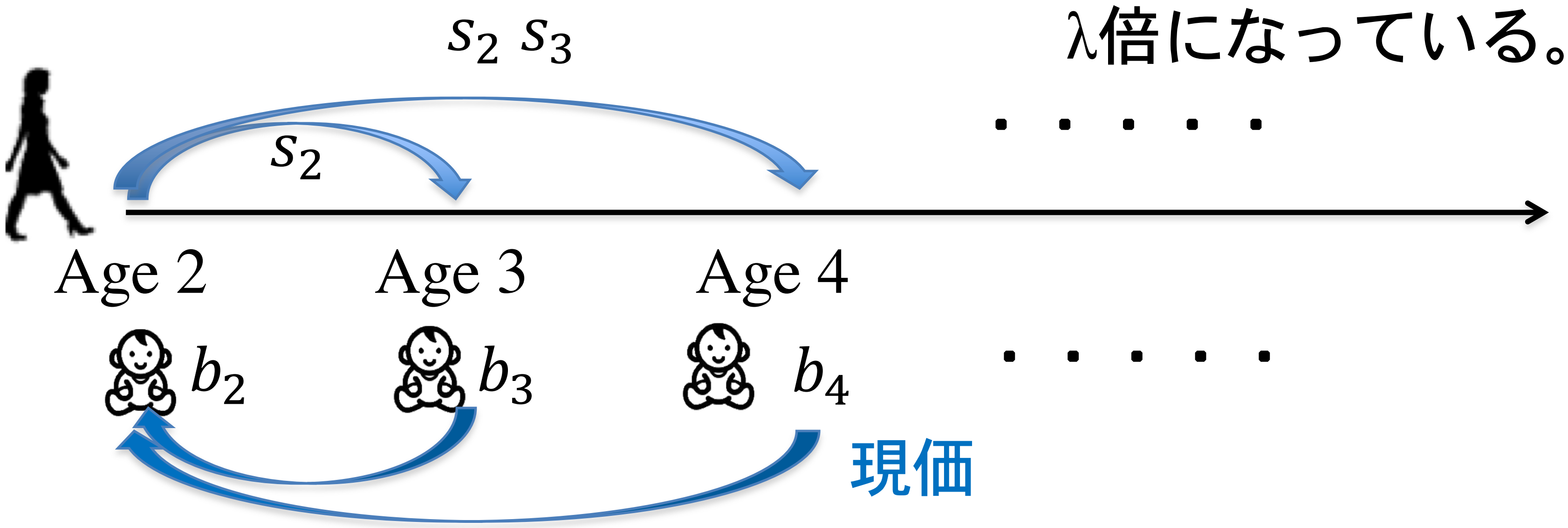
$$l_x = s_1\ s_2 \dots s_{x-1}$$

(2)貢献度の期待値の現価 (present value)

西

注意：集団は毎年λ倍になっている。

生残確率



新生児	b_2	b_3	b_4	・・・・・
貢献度の期待値	$b_2\times 1$	$b_3\times s_2$	$b_4\times s_2\ s_3$	・・・・・
生残率を使って(l_x)	$b_2\times\frac{l_2}{l_2}$	$b_3\times\frac{l_3}{l_2}$	$b_4\times\frac{l_4}{l_2}$	
Present value	$b_2\times\frac{l_2}{l_2}$	$b_3\times\frac{l_3}{l_2}\times\frac{1}{\lambda}$	$b_4\times\frac{l_4}{l_2}\times\frac{1}{\lambda^2}$	

一人の子供の価値は、毎年λ倍で下がる

西

Sum of the present value of reproductive contribution of **one age-2 individual** now and in the future

$$= b_2\lambda^{-0}\frac{l_2}{l_2} + b_3\lambda^{-1}\frac{l_3}{l_2} + b_4\lambda^{-2}\frac{l_4}{l_2} + \cdots$$

$$= \frac{1}{l_2}\left(b_2\lambda^{-0}l_2 + b_3\lambda^{-1}l_3 + b_4\lambda^{-2}l_4 + \cdots\right)$$

$$= \frac{\lambda^2}{l_2}\left(b_2l_2\lambda^{-2} + b_3l_3\lambda^{-3} + b_4l_4\lambda^{-4} + \cdots\right) = \frac{\lambda^2}{l_2}\sum_{i=2} b_il_i\lambda^{-i}$$

Generally, **reproductive value** of **age-*x*** individual is

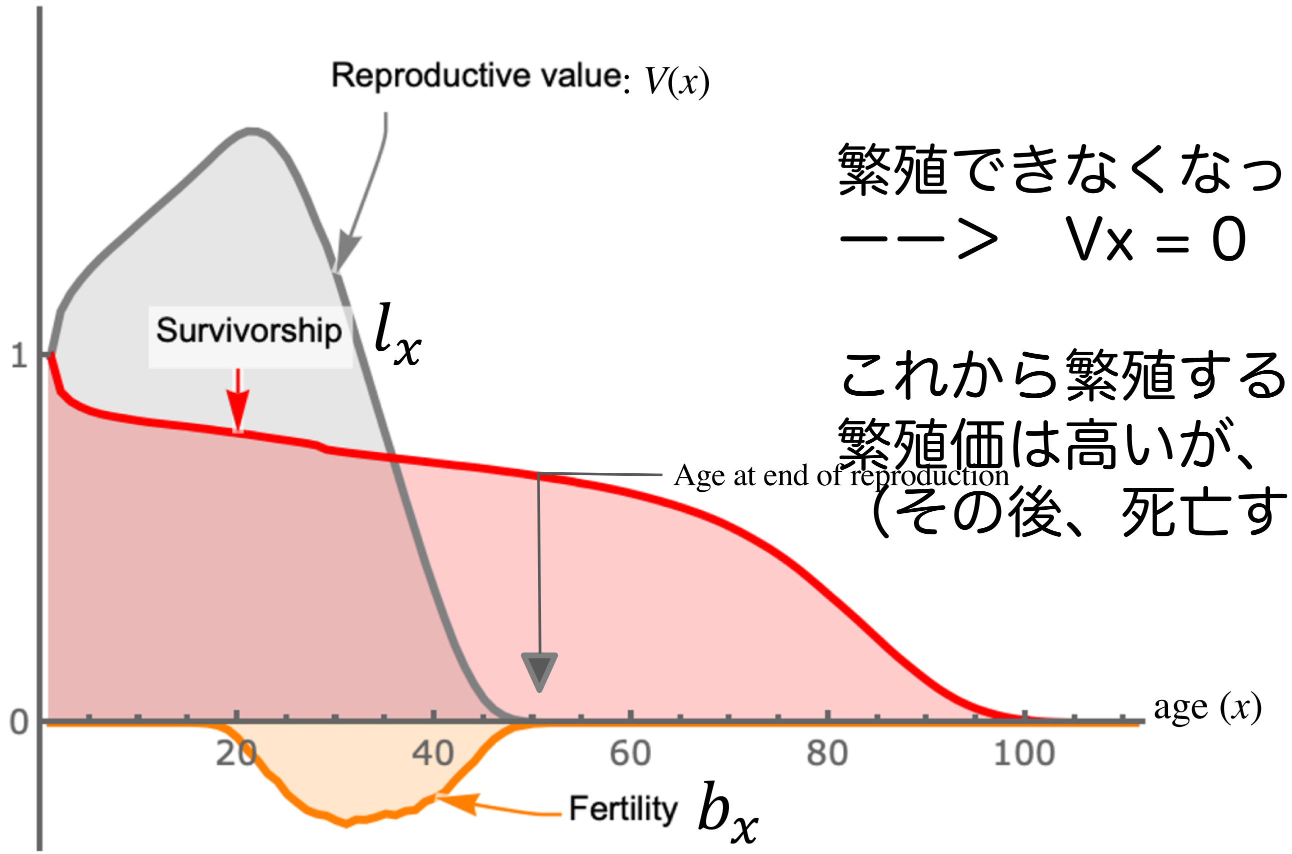
$$V_x = \frac{\lambda^x}{l_x}\sum_{i=x} b_i l_i\,\lambda^{-i}$$

Fisherの繁殖価(v_x)

西

of **age-*x*** individual

$$V_x = \frac{\lambda^x}{l_x} \sum_{i=x} b_i l_i \lambda^{-i}$$

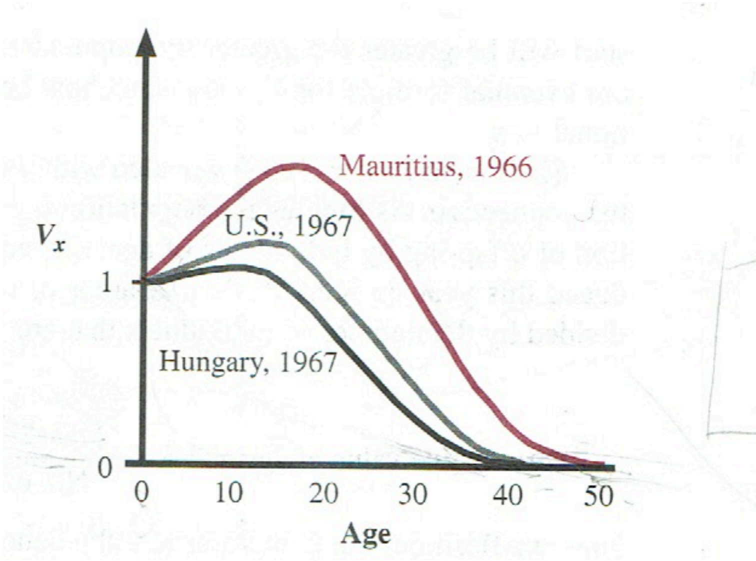


繁殖できなくなった老齢個体
ーー＞　Vx = 0

これから繁殖する幼齢個体　ーーー＞
繁殖価は高いが、最大ではない
（その後、死亡する可能性もあるから）

生育段階モデルでの繁殖価(v_i)

＊　ある生育段階の１個体がその生涯で個体群増加に貢献する度合い
（生育段階に依存）



Stage に変わる

生育段階の繁殖価(v_i)は
「第一要素が１の個体群行列の左
固有$\lambda^T \vec{v}$ベクトル」に比例する

証明はコース４で

左から乗じる

＊左固有ベクトルの定義　$({}^T\vec{v})\lambda=({}^T\vec{v})\mathrm{A}=\lambda({}^T\vec{v})$
（T は転置を意味する）

Matrix method

Left eigenvector in population matrix model

＊左固有ベクトル $\mathbf{v} = \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \vdots \end{pmatrix}$

＊定義 $({}^{T}\vec{v})\lambda = ({}^{T}\vec{v})\mathrm{A}$ 左から乗じる

$$(v_1 \quad v_2 \quad \cdots)\lambda = ({}^{T}\vec{v})\mathbf{A} = (v_1 \quad v_2 \quad \cdots)\begin{pmatrix} & & \\ & \mathbf{A} & \\ & & \end{pmatrix}$$

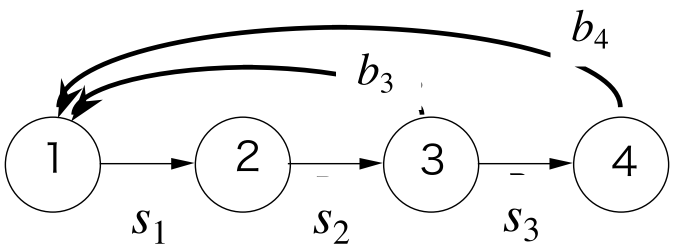
変形すると $\lambda\vec{v} = ({}^{T}A)\,\vec{v}$

つまり、転置行列の右固有ベクトルと同じ

齢構成行列モデルとの意外な関係

Again

$$\mathbf{A}=\begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix}$$



齢別生存率 Age-specific survival

b_i: i 齢の繁殖率
s_i: i 齢の生存率

（１）固有値方程式 $\det(\lambda\mathbf{E}-\mathbf{A})=0$ ⇒ $1=\sum_{i=1}^{n} b_i l_i \lambda^{-i}$ $l_i=\prod_{j=1}^{i-1} s_j$

生残率 survivorship

Lotka(-Euler)方程式

（２）右固有ベクトル

$$\frac{u_i}{u_1}=\sum_{i=1}^{n} l_i \lambda^{-i+1}$$

年齢につれて減る生残率と共に減少
固有値＞１だとより減少

（３）左固有ベクトル

$$\frac{v_j}{v_1}=\frac{\lambda^j}{l_j}\sum_{i=j} b_i l_i \lambda^{-i-1}$$

繁殖価の公式と同じ
Goodman (1968)によって一般化された。

繁殖価(v_i) のプログラム

```
(* 第４章　さまざまな統計量　のプログラム付録　*)
(* 左固有ベクトルを求める*)

mat = {{0, 0, 5}, {0.5, 0.2, 0}, {0, 0.7, 0.2}};
MatrixForm[mat]
```
行列形式

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 \end{pmatrix}$$

転置行列を作る

```
6]:= (* 固有ベクトルを求める*)
rv = Eigenvectors[Transpose[mat]]
```
固有ベクトル　転置

定数倍の任意性のため、すべての要素が負になっている

```
[6]= {{-0.19113 + 0. i, -0.512977 + 0. i, -0.836854 + 0. i},
  {-0.114192 + 0.177047 i, -0.260804 - 0.40436 i, 0.850934 + 0. i},
  {-0.114192 - 0.177047 i, -0.260804 + 0.40436 i, 0.850934 + 0. i}}

8]:= (* 最大固有値の左固有ベクトルから繁殖価を求める　*)rv[[1]] / rv[[1, 1]]

[8]= {1. + 0. i, 2.68391 + 0. i, 4.37845 + 0. i}
```

第一要素が１になるように割り算

多年生植物達の生活史

エンレイソウの生活史(生活環)

同属のオオバナノエンレイソウがモデル

- ✦ 冷温帯林床性の多年生草本（ユリ科）
- ✦ 毎年４月～５月に１個の花を付ける
- ✦ 開花まで最低６年を要する
- ✦ 紫の花弁に見えるものは、がくの変形

実生

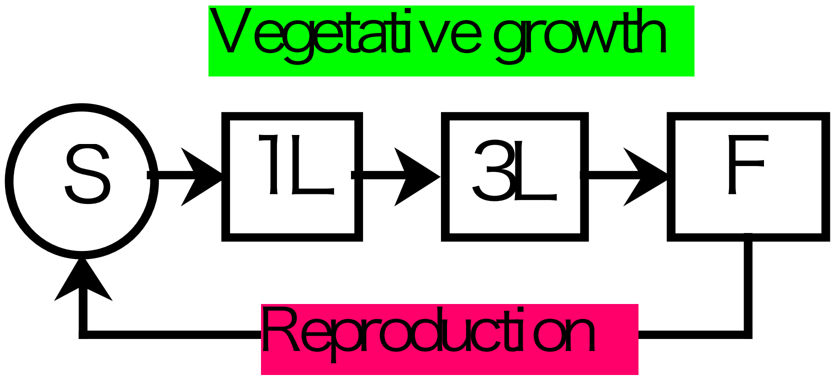
１枚葉

３枚葉

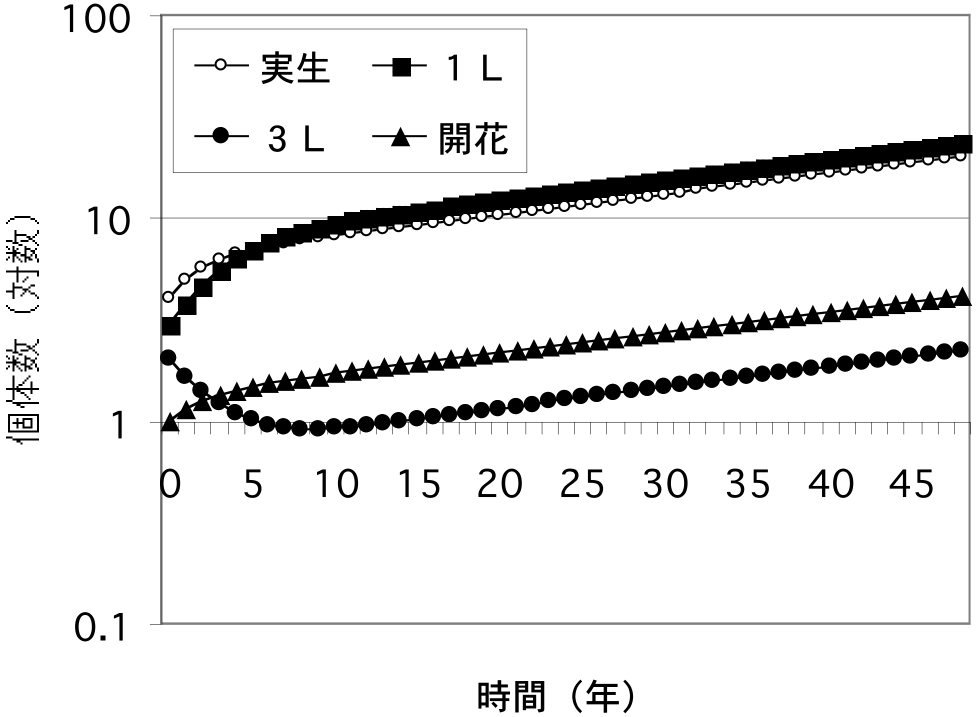
開花個体

生育段階

流れ図と推移行列



$$
\begin{array}{c|cccc|}
 & 実生 & 1\,L & 3\,L & 開花 \\
\hline
実生 & 0 & 0 & 0 & 5.13 \\
1\,L & 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\
3\,L & 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\
開花 & 0 & 0 & 0.08 & 0.981
\end{array}
$$



エンレイソウ集団の年成長率・安定生育段階構成・繁殖価

年成長率　1.0251　最大固有値にあたる

生育段階	頻度	繁殖価
実生	0.402	1
1L	0.474	2.273
3L	0.044	41.355
開花	0.08	116.36

和が１の右固有ベクトル　第一要素が１の左固有ベクトル

エンレイソウ集団の統計量を求めるプログラム

```
(* エンレイソウの生活史行列 *)
enrei =
 {{0, 0, 0, 5.13}, {0.451, 0.643, 0, 0}, {0, 0.021, 0.8, 0}, {0, 0, 0.08, 0.981}}
MatrixForm[enrei]
行列形式
```

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 5.13 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 \end{pmatrix}$$

```
(* エンレイソウのすべての固有値、固有ベクトル *)Eigensystem[enrei]
                                                固有値と固有ベクトルのリス
{{1.02509, 0.703199 + 0.109612 i, 0.703199 - 0.109612 i, -0.00748617},
 {{0.639491, 0.754826, 0.0704228, 0.127785}, {0.127325 + 0.231839 i,
   0.953902 + 0. i, -0.0906752 - 0.102675 i, 0.0124996 + 0.0345 i},
  {0.127325 - 0.231839 i, 0.953902 + 0. i, -0.0906752 + 0.102675 i,
   0.0124996 - 0.0345 i}, {-0.821709, 0.569713, -0.0148163, 0.00119911}}}
```

最大固有値

右固有ベクトル

規格化

```
(* エンレイソウの最大固有値の固有ベクトルから安定生育段階構成 *)
{0.6394910358890189`, 0.754826436106467`, 0.0704227857974164`,
  0.12778457501956333`}/Total[{0.6394910358890189`,
                        合計
   0.754826436106467`, 0.0704227857974164`, 0.12778457501956333`}]
{0.401558, 0.473981, 0.0442208, 0.0802402}
```

安定生育段階構成

```
(* エンレイソウの左固有ベクトルを求める*) Eigenvectors[Transpose[enrei]]
                                         固有ベクトル     転置
{{-0.00809634, -0.0184024, -0.334825, -0.942066}, {-0.0472932 + 0.0186605 i,
  -0.0782748 + 0.0176012 i, -0.316255 - 0.35811 i, 0.873338 + 0. i},
 {-0.0472932 - 0.0186605 i, -0.0782748 - 0.0176012 i, -0.316255 + 0.35811 i,
  0.873338 + 0. i}, {0.188317, -0.00312588, 0.0968258, -0.977319}}
```

左固有ベクトル

規格化

```
(* エンレイソウの最大固有値の左固有ベクトルから繁殖価を求める *)

{-0.008096337835829704`, -0.018402355522266302`,
  -0.33482511220610733`, -0.9420657869071819`}/-0.008096337835829704
{1., 2.27292, 41.3551, 116.357}
```

繁殖価

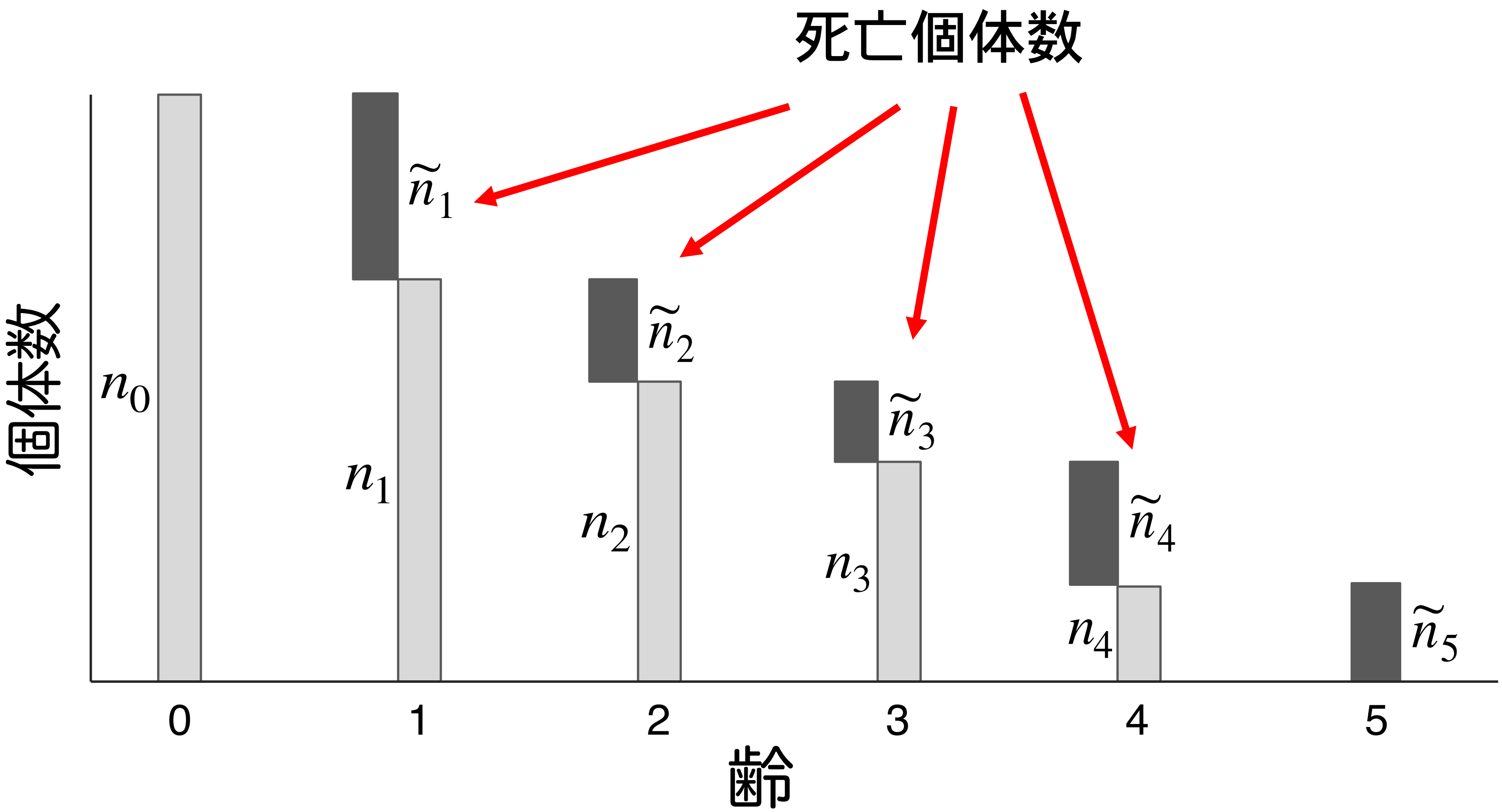
行列モデルを用いたさまざまな統計量

1．集団の年成長率　（既出）
2．安定生育段階構造　（既出）
3．繁殖価
4．平均余命
5．行列要素の変化に伴う年成長率の感度
6．行列要素の変化に伴う年成長率の弾性度
7．生命表反応実験
・・・・

＊　生活史全体を一枚の行列で表現しているため、個体群の存続や絶滅を評価するツールとして使われている.

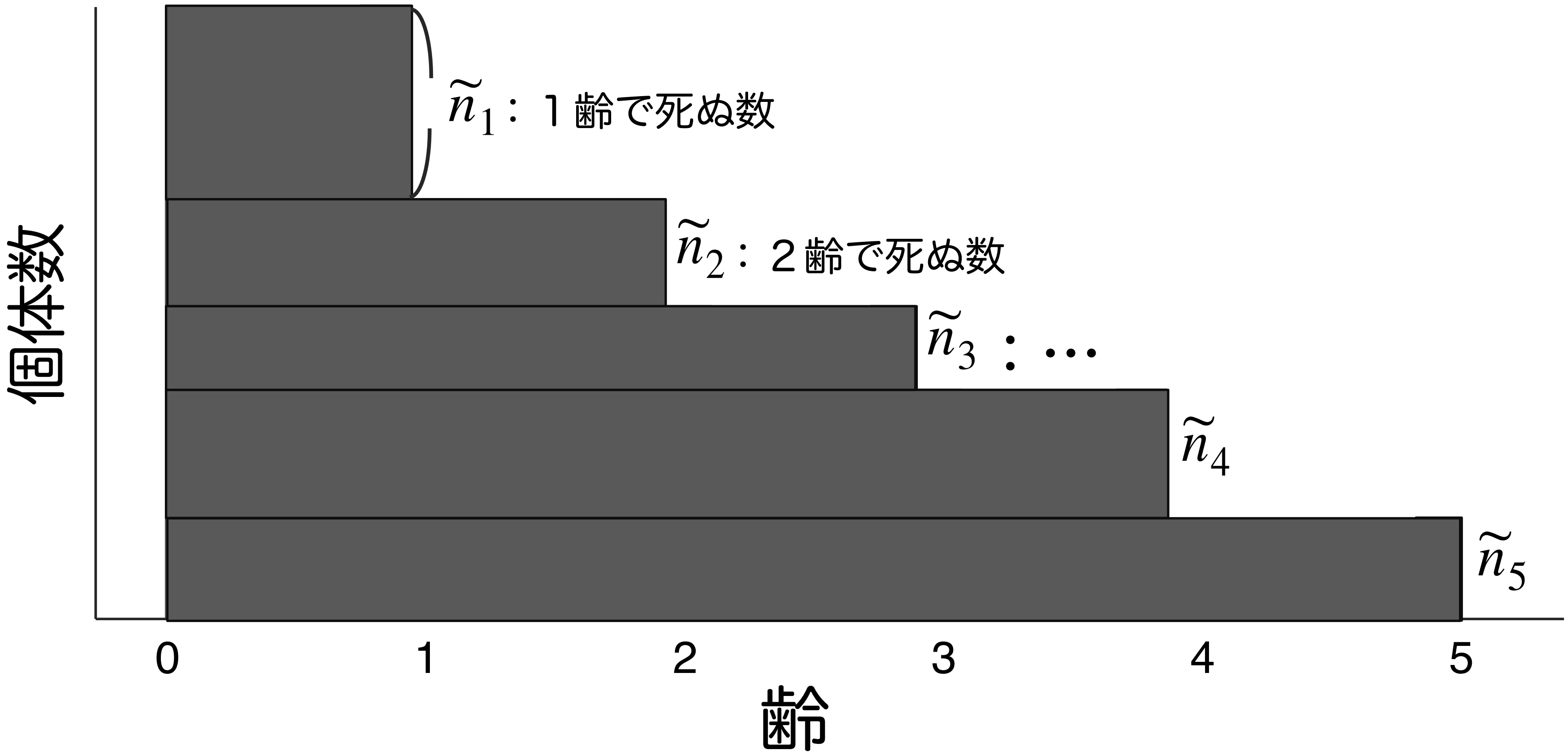
齢構造モデルにおける死亡プロセス

西

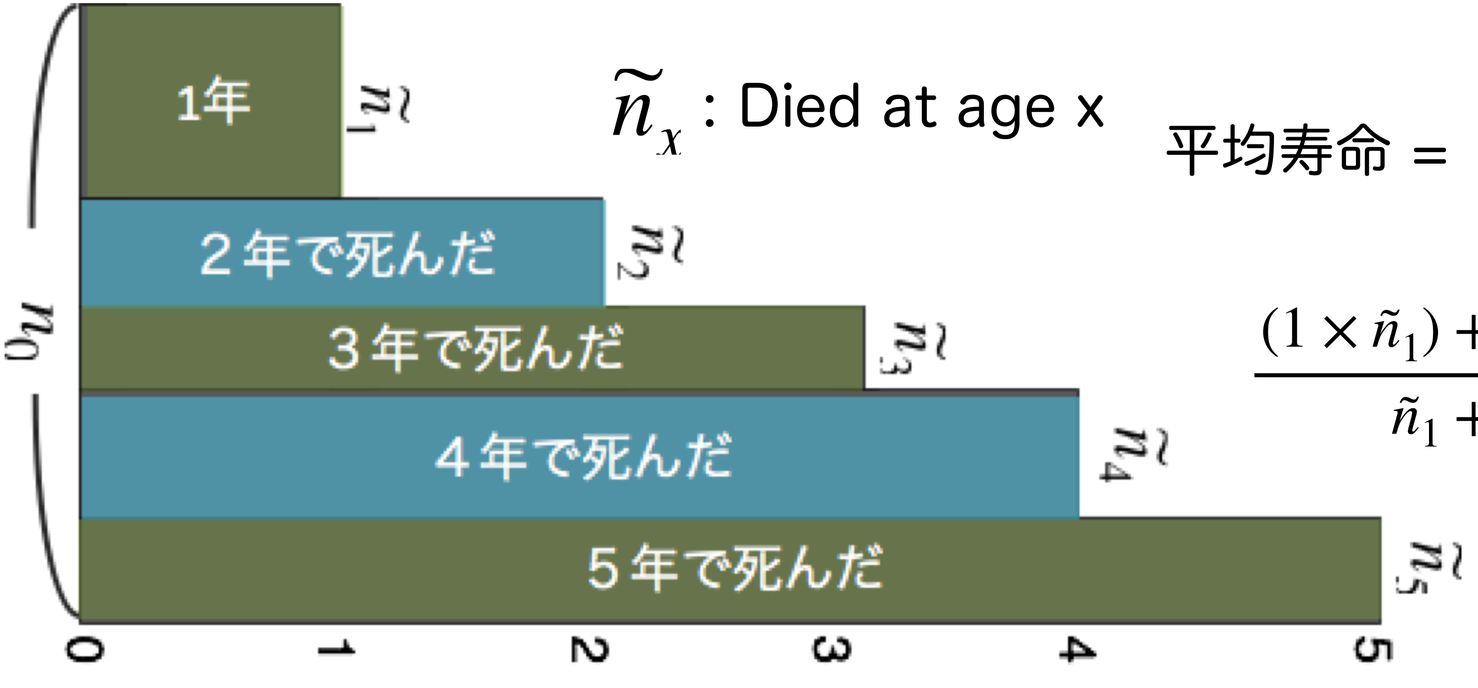


齢構造モデルにおける死亡プロセス

西



西

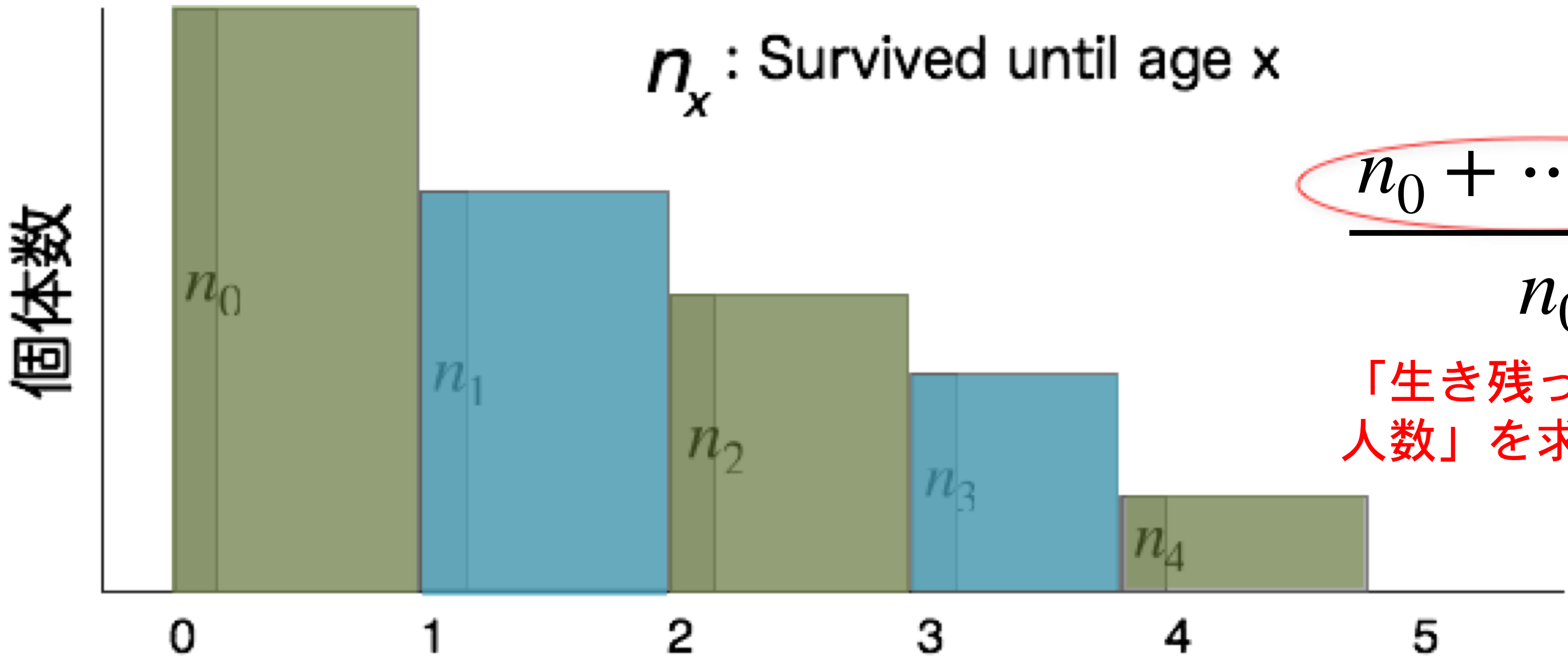


$\tilde{n}_x$: Died at age x

平均寿命 =

$$\frac{(1 \times \tilde{n}_1) + \cdots + (5 \times \tilde{n}_5)}{\tilde{n}_1 + \cdots + \tilde{n}_5}$$

$$=$$



n_x : Survived until age x

$$\frac{n_0 + \cdots + n_4}{n_0}$$

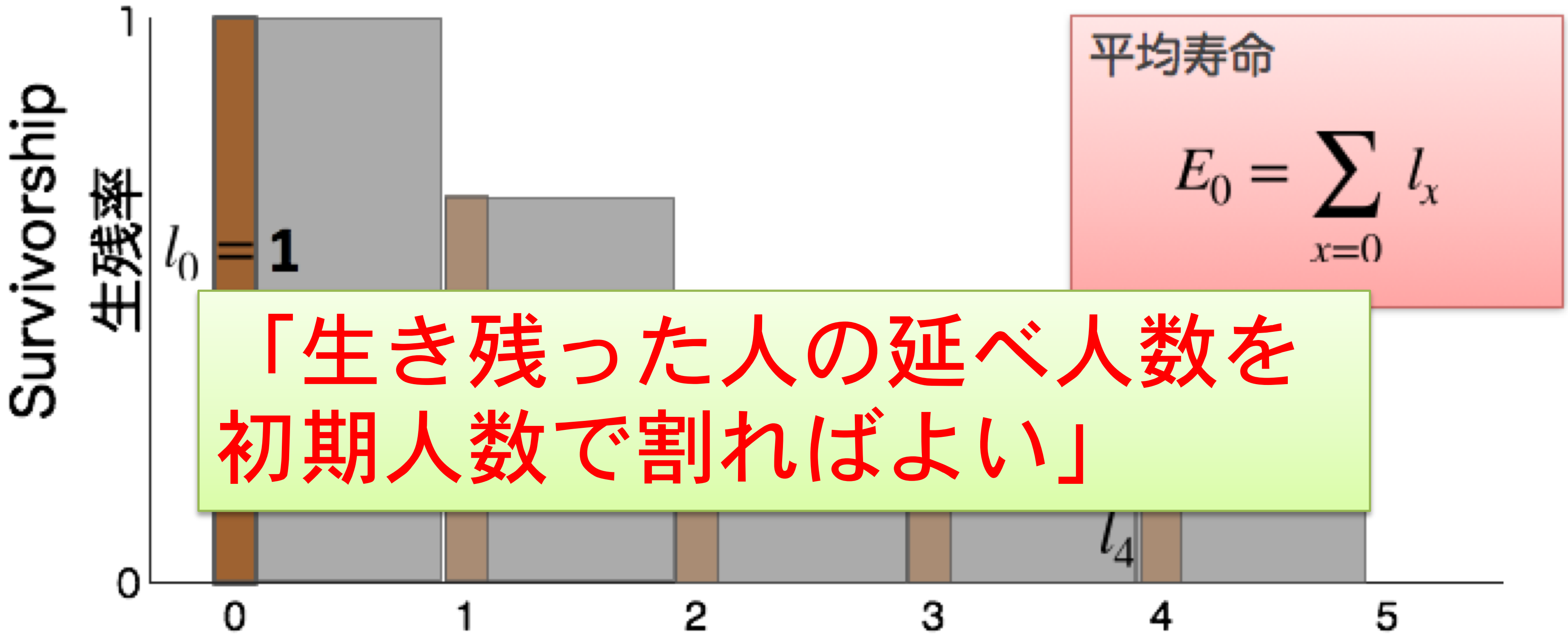
「生き残った人の延べ人数」を求めればよい

西

平均寿命=

$$\frac{(1\times\tilde{n}_1)+\cdots+(5\times\tilde{n}_5)}{n_0}=\frac{n_0+\cdots+n_4}{n_0}=\frac{n_0}{n_0}+\cdots+\frac{n_4}{n_0}$$

生残率の和 $=l_0+\cdots+l_4$



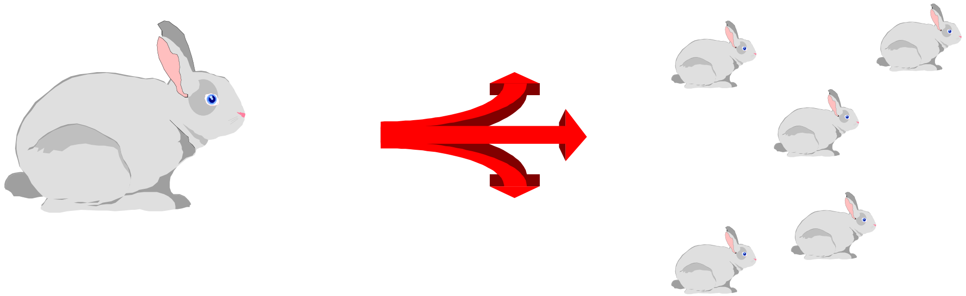
「生き残った人の延べ人数を初期人数で割ればよい」

推移確率と繁殖率

Again

- 生存率：ある状態からの推移確率の和

- 繁殖率　：１個体あたりの生産個体数



$$
\begin{pmatrix} g_1 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & g_2 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & g_3 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & g_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g_1 & 0 & 0 & 0 \\ s_1 & g_2 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & g_3 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & g_4 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}
$$

個体群行列 A　　推移行列 U　　繁殖行列 F

性質の異なる二つの行列に分けることができる

生育段階構造モデルにおける平均余命

- 同じ発想で生育段階構造モデルでの平均余命の公式を作ることができる。
- 推移行列　U　を用いる（繁殖はもちろん考えない）
- U　を繰り返し乗じると個体数が減少していくのは、「齢構造モデルにおける死亡プロセス」と同じ
- 生残個体の延べ人数を求めればよい。

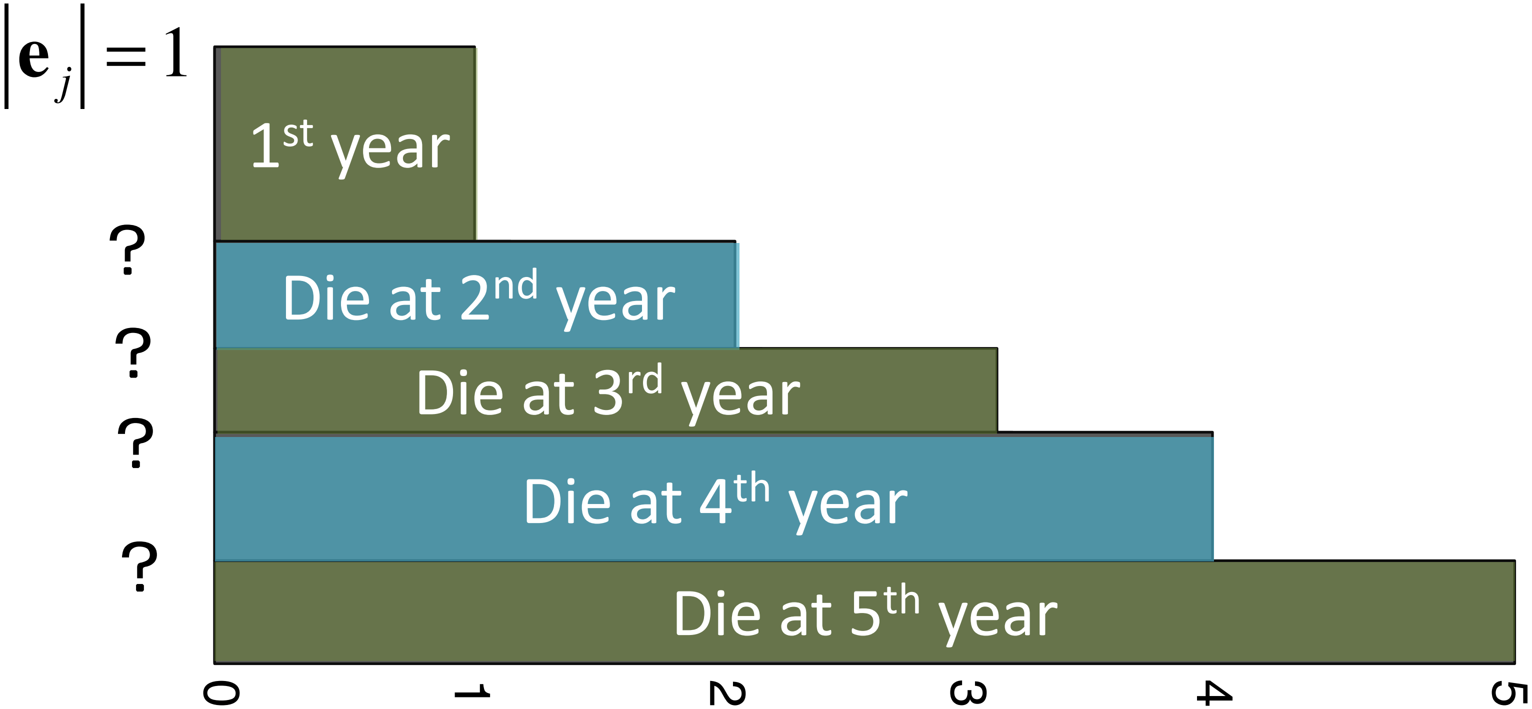
Matrix 方法

平均余命

- ある年に集団に生育段階 *j* の個体だけが 1 個体存在したとする

$$\mathbf{e}_j = \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \begin{array}{l} \\ \\ \leftarrow \text{Stage } j \\ \\ \\ \end{array}$$

ベクトルの要素の総和を | **e***j* | で定義すると



Matrix 方法

Using Transition matrix (U)

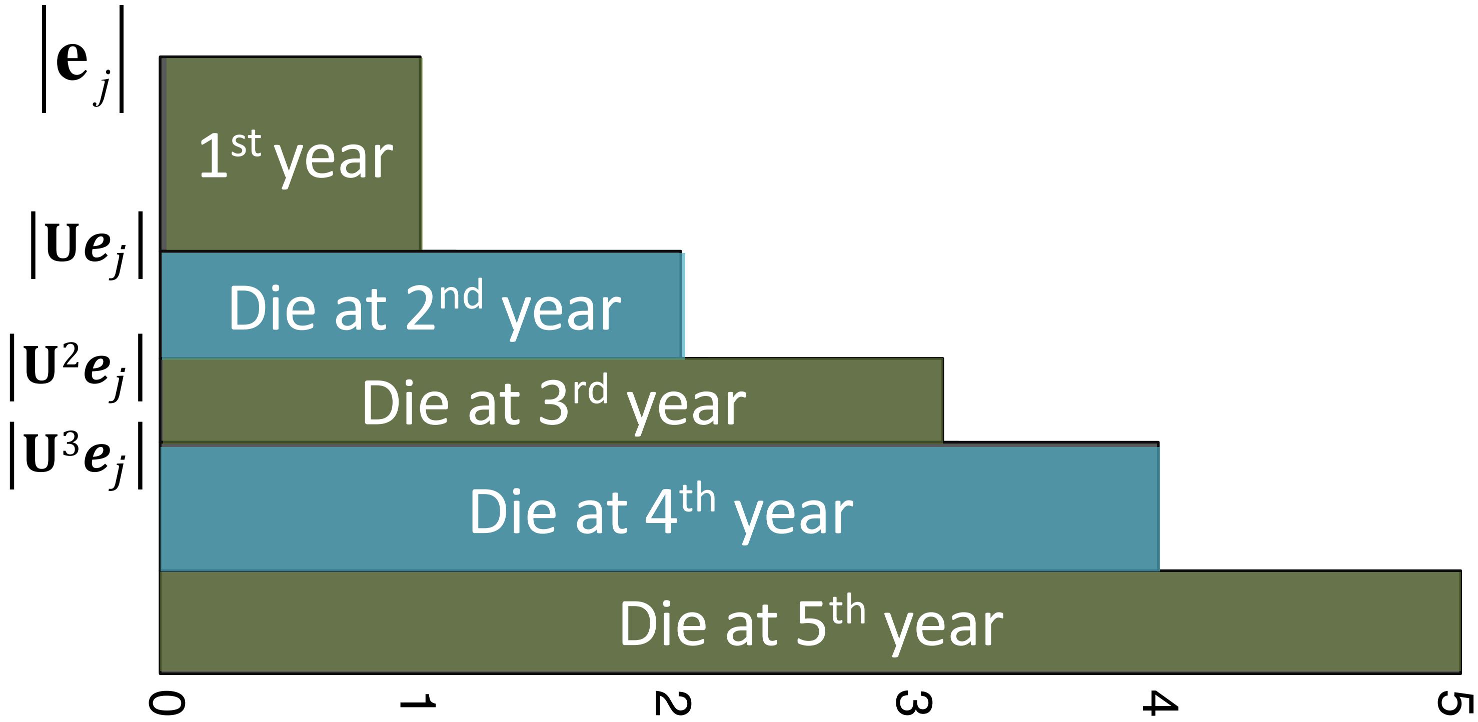
$$\mathbf{e}_j = \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \leftarrow \text{Stage } j$$

$$\mathbf{U}\boldsymbol{e}_j = \begin{pmatrix} * & * & 0 & * \\ * & * & 0.1 & * \\ * & * & 0.5 & * \\ * & * & 0.2 & * \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0.1 \\ 0.5 \\ 0.2 \end{pmatrix}$$

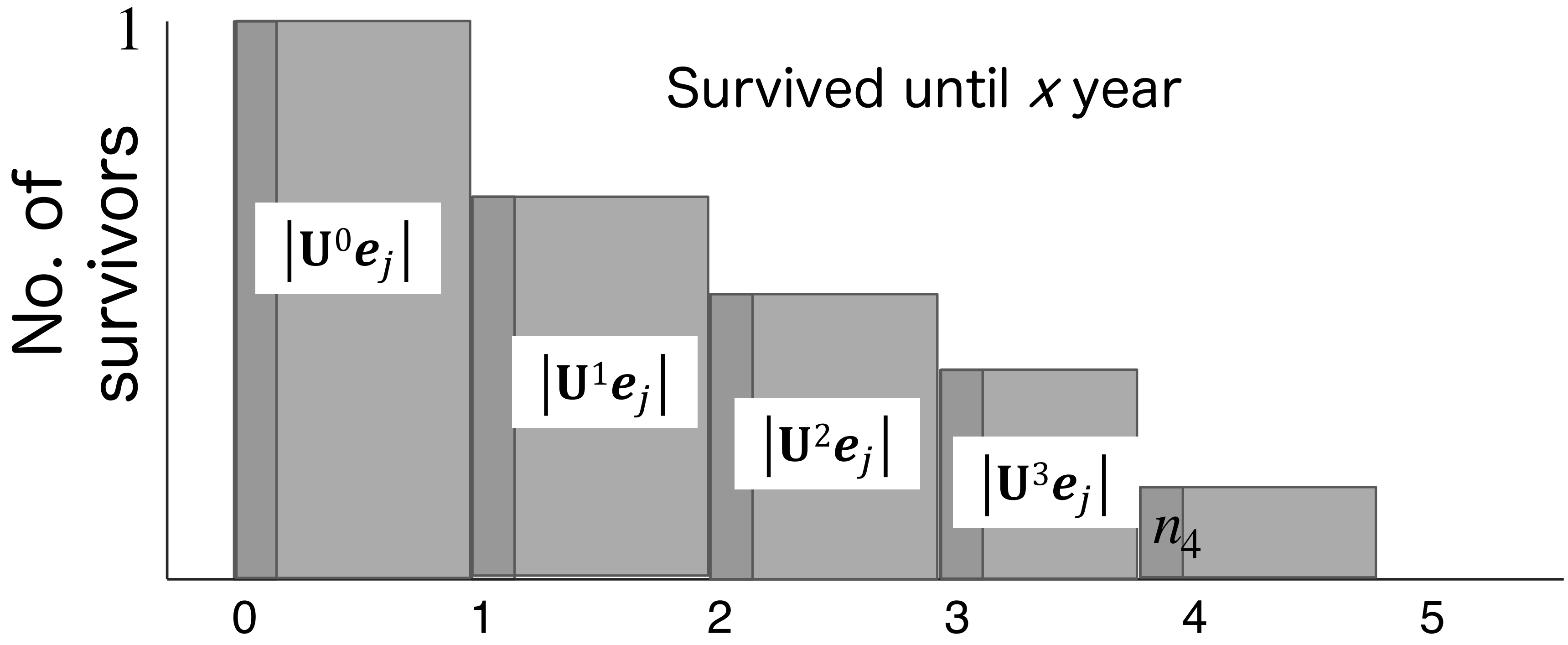
1年後の生残者の数は0.8.

$$\left|\mathbf{U}\boldsymbol{e}_j\right| = 0.8$$

Uを n 回乗ずると n 年後の生残者数が求められる。



Matrix 方法



生育段階 j の個体の平均余命: $|\mathbf{U}^0\boldsymbol{e}_j| + |\mathbf{U}^1\boldsymbol{e}_j| + |\mathbf{U}^2\boldsymbol{e}_j| + \cdots$

$$= \sum_{i=0}^{\infty} |\mathbf{U}^i\boldsymbol{e}_j|$$

$|\mathbf{e}_j|$:ベクトルの要素の総和

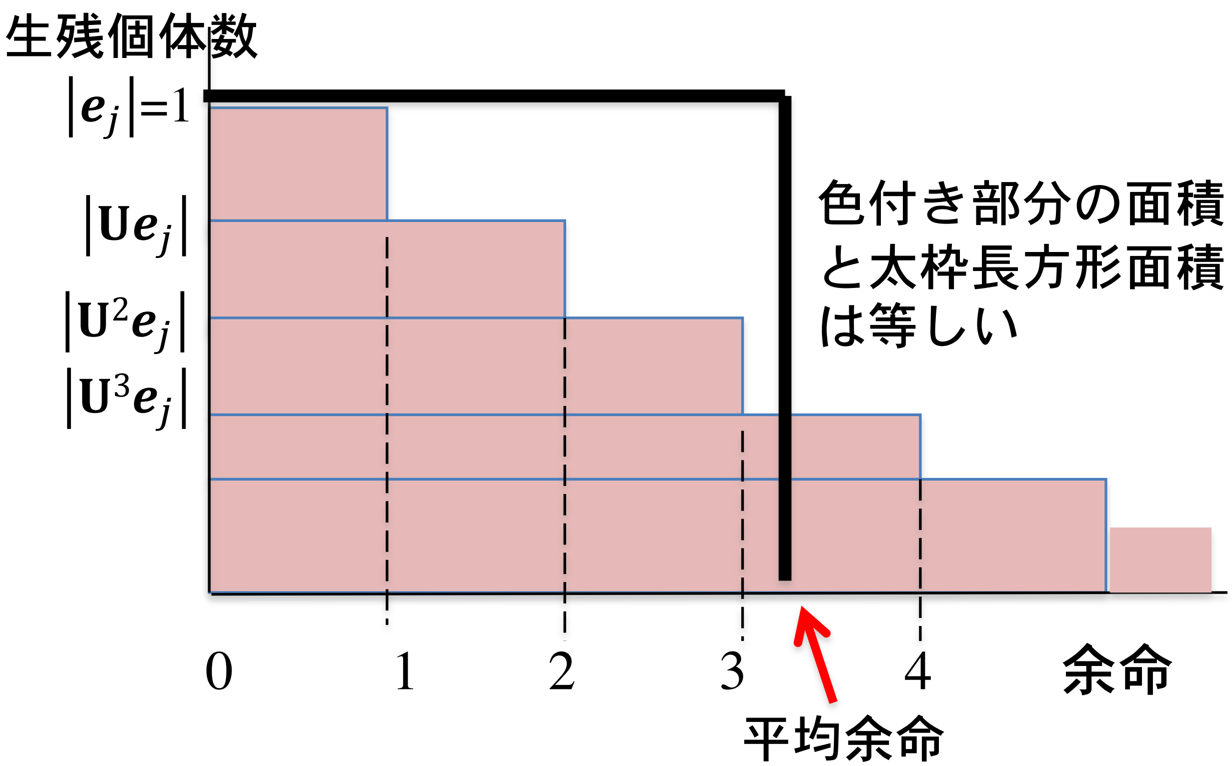
U：推移行列

平均余命の公式

- ある年に集団に生育段階 j の個体だけが1個体存在したとする

$$\mathbf{e}_j = \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \leftarrow \text{生育段階 } j$$

生育段階 j の個体の平均余命 $= \displaystyle\sum_{i=0}^{\infty} \left| \mathbf{U}^i \boldsymbol{e}_j \right|$ （下図の色付きの部分の面積になっている）



練習問題

個体群行列

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 \end{pmatrix}$$

それぞれの生育段階の個体の平均余命を求めよ。

$$\left\lfloor \mathbf{U}^0 \boldsymbol{e}_j \right\rfloor + \left\lfloor \mathbf{U}^1 \boldsymbol{e}_j \right\rfloor + \left\lfloor \mathbf{U}^2 \boldsymbol{e}_j \right\rfloor + \cdots$$
$$= \sum_{i=0}^{\infty} \left\lfloor \mathbf{U}^i \boldsymbol{e}_j \right\rfloor$$

ヒント: まずはUを求めてください。

多年生植物達の生活史

Again

エンレイソウの生活史(生活環)

実生　　1枚葉　　3枚葉　　開花個体

生育段階

$$
\begin{array}{c c}
 & \begin{array}{cccc} \text{実生} & \text{1L} & \text{3L} & \text{開花} \end{array} \\
\begin{array}{c} \text{実生} \\ \text{1L} \\ \text{3L} \\ \text{開花} \end{array} &
\begin{pmatrix}
0 & 0 & 0 & 5.13 \\
0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\
0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\
0 & 0 & 0.08 & 0.981
\end{pmatrix}
\end{array}
$$

エンレイソウの平均余命

生育段階		平均余命（年）
実生	SD	2.0
幼植物一枚葉	1 L	3.3
幼植物三枚葉	3 L	25.1
開花	F	51.6

エンレイソウ集団の統計量を求めるプログラム

```
(* エンレイソウの平均余命を求める *)
enreiu = {{0, 0, 0, 0}, {0.451, 0.643, 0, 0}, {0, 0.021, 0.8, 0}, {0, 0, 0.08, 0.981}};
MatrixForm[enreiu]
行列形式
```

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 \end{pmatrix}$$

```
x01 = {1, 0, 0, 0};
x02 = {0, 1, 0, 0};
x03 = {0, 0, 1, 0};
x04 = {0, 0, 0, 1};
L1 = {}; L2 = {}; L3 = {}; L4 = {};

Do[KITAI1 = Total[MatrixPower[enreiu, i].x01];
反復指定      合計    行列の累乗
AppendTo[L1, KITAI1], {i, 1, 1000}];
追加割当て

Do[KITAI2 = Total[MatrixPower[enreiu, i].x02];
反復指定      合計    行列の累乗
AppendTo[L2, KITAI2], {i, 1, 1000}];
追加割当て

Do[KITAI3 = Total[MatrixPower[enreiu, i].x03];
反復指定      合計    行列の累乗
AppendTo[L3, KITAI3], {i, 1, 1000}];
追加割当て

Do[KITAI4 = Total[MatrixPower[enreiu, i].x04];
反復指定      合計    行列の累乗
AppendTo[L4, KITAI4], {i, 1, 1000}];
追加割当て
```

```
Total[L1] / Total[x01]
合計        合計
Total[L2] / Total[x02]
            合計
Total[L3] / Total[x03]
            合計
Total[L4] / Total[x04]
            合計
```

1.95447 実生の平均余命

3.33363 1 枚葉の平均余命

25.0526 3 枚葉の平均余命

51.6316 開花個体の平均余命

まとめ

＊ 第１要素を１になるように規格化された左固有ベクトル

$$\mathbf{v}=\begin{pmatrix} 1 \\ v_2 \\ \vdots \\ \\ \end{pmatrix}$$

は、繁殖価に対応する。

＊ 推移行列Uから平均余命を求めることができる

＊ 多年生草本の平均寿命は意外と長い