

密度依存的個体群行列モデル

高田 壮則（北海道大学）

(1) 密度依存的個体群行列

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

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11}(N_t) & \dots & a_{1n}(N_t) \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1}(N_t) & \dots & a_{nn}(N_t) \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{x}_t = \begin{pmatrix} x_{1,t} \\ \vdots \\ x_{n,t} \end{pmatrix}$$

$$a_{ij}(N_t) \geq 0 \text{ for all } i, j, N_t$$

N は密度効果を与える個体数の指標

(1) 全個体が同等に密度効果を与える場合

個体数の単純和 (simple sum)

(2) 生育段階毎に異なる密度効果を与える場合

重み付け個体数の和 (weighted sum)

(3) 一方向的競争の場合 (one-sided competition)

集団内的一部のグループの和

植物集団でよく見られる

(4) 他にもいろんな場合が！

ステージが違うと、違う個体達の影響を受ける

$$N_t = \sum_{i=1}^n x_{i,t}$$

$$N_t = \sum_{i=1}^n w_i x_{i,t}$$

$$N_t = \sum_{BIG} x_{i,t}$$

$$N_t = f(x_{1t}, x_{2t}, \dots)$$

Theoretical studies

Cushing (1988, 1997)

Logofet (1993)

Strogatz (1994)

Takada & Nakajima (1998)

Newbert & Caswell (2000)

Applications

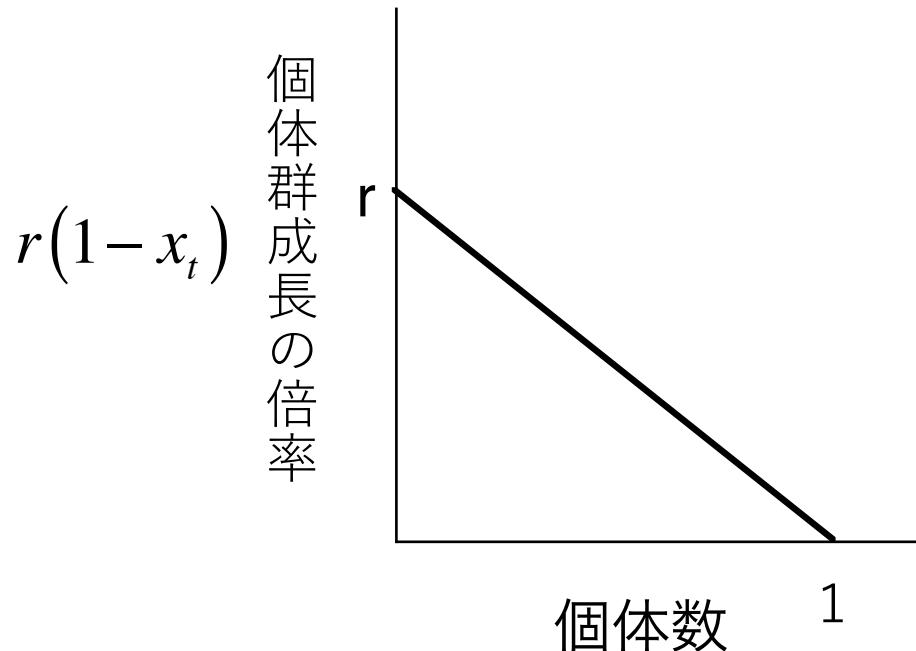
Schellner et al. (1982)

Solbrig et al. (1988)

Takada & Nakashizuka (1996)

(2) 最も簡単な密度依存的行列モデル

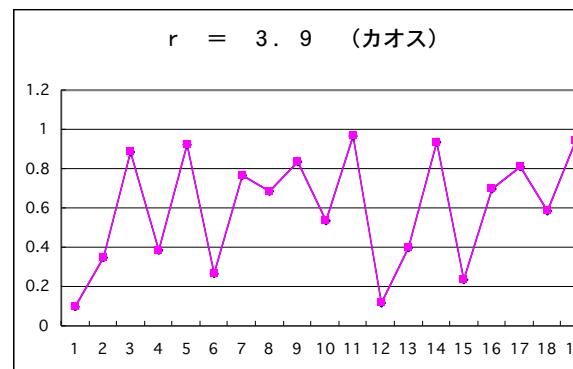
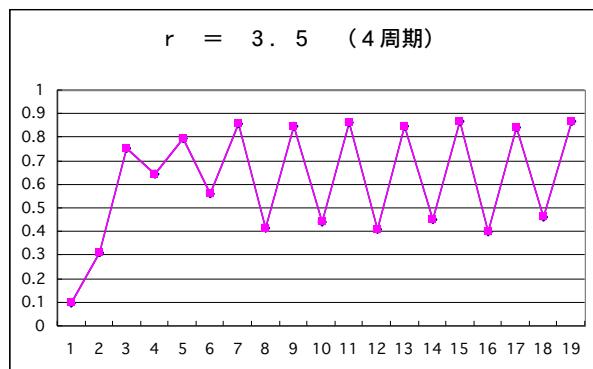
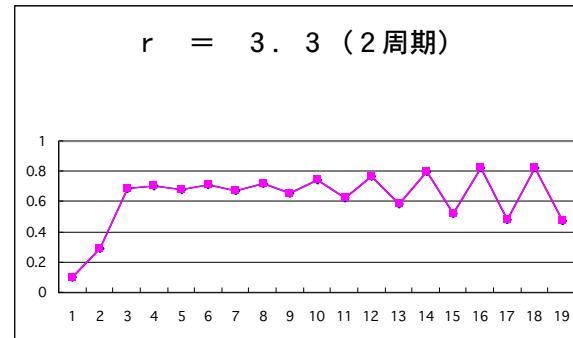
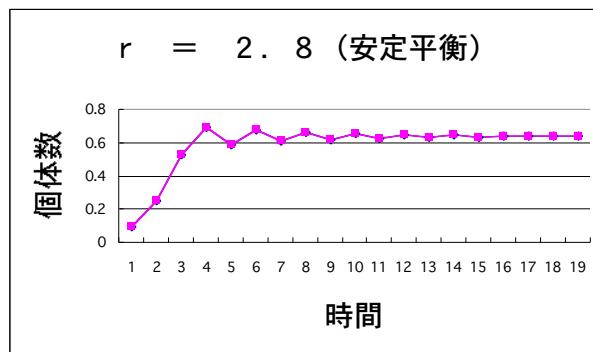
- ロジスティックモデル $x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$ 行列が 1 行 1 列



このような個体群成長率への影響を
密度効果という。
通常、個体群成長率は個体数の減少
関数（負の密度効果）

May (1976) $x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$

昆虫など繁殖率の高い生物の大発生の説明に用いられた

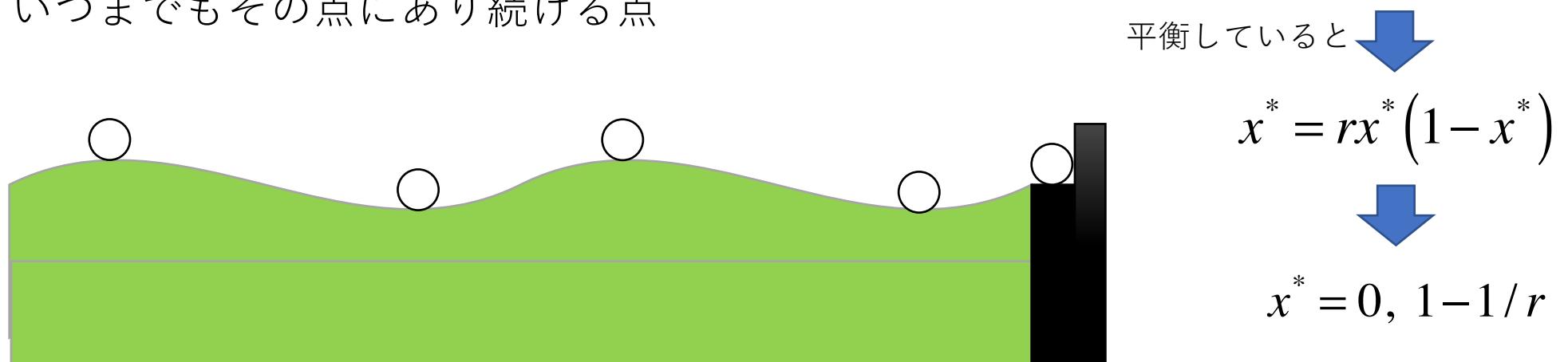


r	周期
3	2
3.449	4
3.544	8
3.564	16
...	...
3.57	無限

なぜ安定したり振動したりするのか？（平衡点の安定性） 1

平衡点{equilibrium}

- ちょうどその点に初期状態を置いた時、状態がいつまでもその点にあり続ける点



平衡点の定義より、 $x_t = x^*$ ならば、 $x_{t+1} = x^*$ ← ベクトル（多変数）で
あっても同様の式

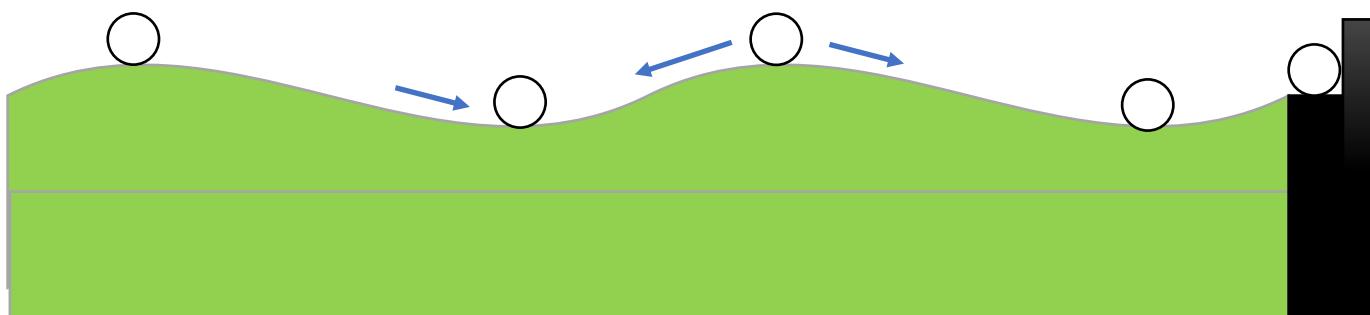
なぜ安定したり振動したりするのか？（平衡点の安定性） 2

局所安定性{local stability}

- ・「微小変位(ϵ)」を与えたとき
 - ・時間の経過とともにその平衡点に戻る (ϵ の絶対値 $\rightarrow 0$ ：局所安定)

or

- ・離れる (ϵ の絶対値が大きくなる：不安定)



* 平衡点の近傍でどう変化するかをチェック（安定性解析）

By denoting $x_t = \epsilon_t + x^*$

なぜ安定したり振動したりするのか？（平衡点の安定性） 3

代入

$$\text{By denoting } x_t = \varepsilon_t + x^* \longrightarrow x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$$

$$\varepsilon_{t+1} + x^* = r(\varepsilon_t + x^*)(1 - (\varepsilon_t + x^*))$$

整理して ε の二乗をゼロにする近似（線形化、一次近似）

$$\varepsilon_{t+1} = r(1 - 2x^*)\varepsilon_t$$

↓

倍率正：ずっと同符号
倍率負：正負が交代

この倍率の絶対値の1との比較で ε の増減が決まる。

絶対値 > 1 :	不安定
絶対値 < 1 :	安定

倍率の絶対値を調べることで平衡解の安定性がわかる

(1) $x^* = 0$ の時、倍率は r

$r > 1$ なら不安定

$r < 1$ なら安定。 $x^* = 0$ に収束する。

(2) $x^* = 1 - 1/r$ の時、倍率は $2 - r$

$r < 1$ では正の x^* 存在せず。

$1 < r < 2$ なら単調に安定

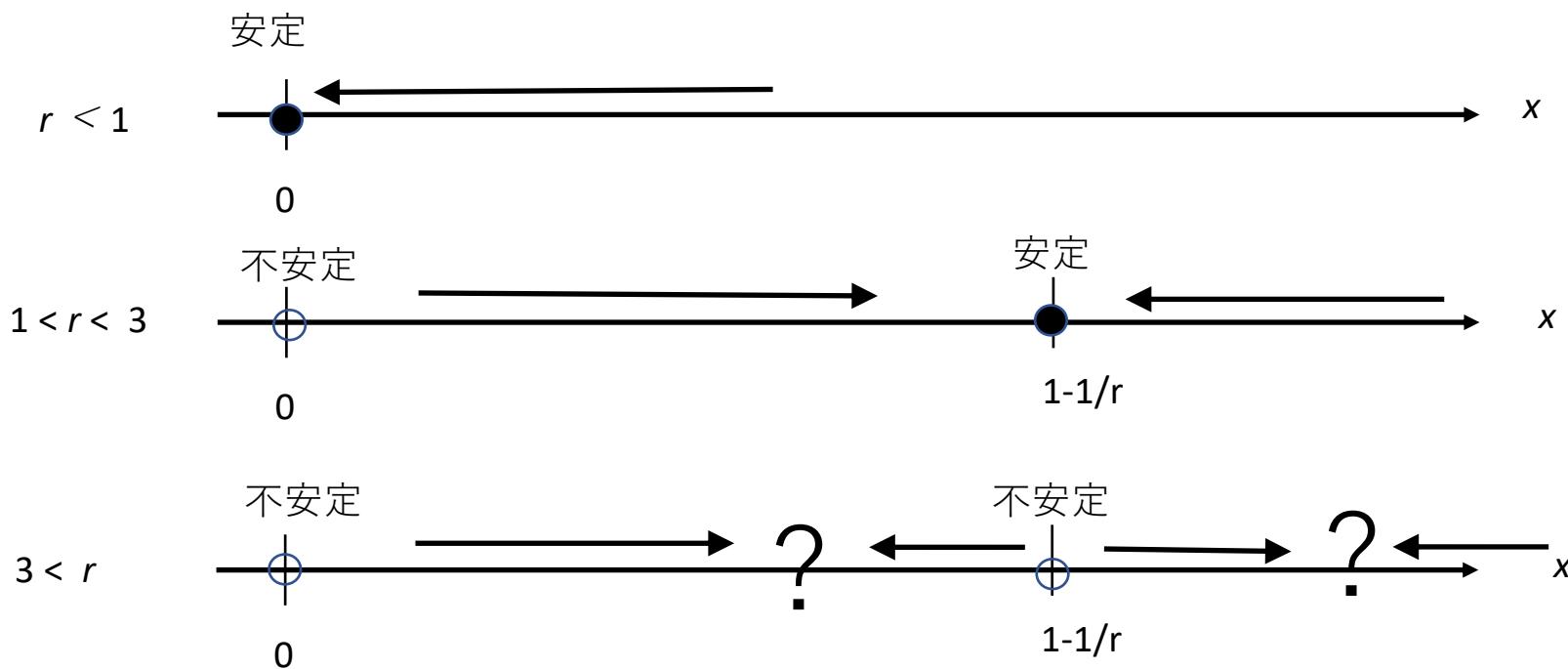
$2 < r < 3$ なら振動しながら安定

$r \geq 3$ なら不安定。平衡点に到達することはない。

	$x^* = 0$	$x^* = 1 - 1/r$
$0 < r < 1$	stable	-----
$1 < r < 3$	unstable	stable
$r \geq 3$	unstable	unstable

	$x^* = 0$	$x^* = 1 - 1/r$
$0 < r < 1$	stable	-----
$1 < r < 3$	unstable	stable
$r \geq 3$	unstable	unstable

表の結果をまとめて図示すると



めでたし、めでたしにはならない。

r が 3 以上だと、二つの平衡点はともに不安定となる。どこか解軌跡の行き場があるのだろうか？⁸

なぜ安定したり振動したりするのか？（平衡点の安定性） 4

Again

By denoting $x_t = \varepsilon_t + x^*$ $\rightarrow x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$

$$\varepsilon_{t+1} + x^* = r(\varepsilon_t + x^*)(1 - (\varepsilon_t + x^*))$$

整理して ε の二乗をゼロにする近似（線形化、一次近似）

$$\varepsilon_{t+1} = r(1 - 2x^*)\varepsilon_t$$

* 一変数線形化の一般公式
(平衡点の周りの小さい領域で有効な非線形システムの線形近似)

一般化

$$\varepsilon_{t+1} \approx \frac{\partial f}{\partial x_t} \Big|_{x^*} \varepsilon_t$$

<導出> $x_{t+1} = f(x_t)$ (変化のルール)

代入

$$x_t = \varepsilon_t + x^* \rightarrow \varepsilon_{t+1} + x^* = f(\varepsilon_t + x^*)$$

関数の意味

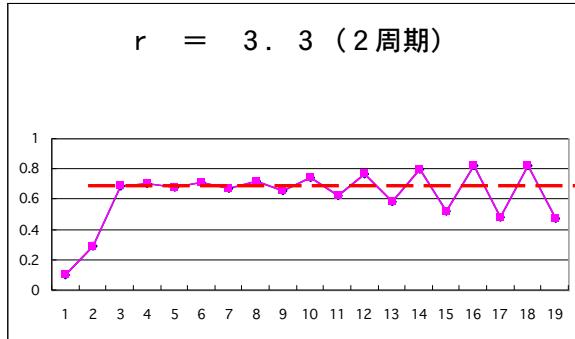
Taylor近似

$$\varepsilon_{t+1} + x^* \approx f(x^*) + \frac{\partial f}{\partial x_t} \Big|_{x^*} \varepsilon_t$$

代入・整理

$$\varepsilon_{t+1} \approx \frac{\partial f}{\partial x_t} \Big|_{x^*} \varepsilon_t$$

なぜ安定したり振動したりするのか？（平衡点の安定性） 5



* 二周期平衡解の解析

(1) ダイナミクス

$$x_{t+1} = rx_t(1-x_t) = f(x_t)$$



$$\begin{aligned} x_{t+2} &= f(x_{t+1}) = f(f(x_t)) \\ &= f(rx_t(1-x_t)) \\ &= r(rx_t(1-x_t))(1-(rx_t(1-x_t))) = g(x_t) \end{aligned}$$

(2) 平衡解

$$x^* = r(rx^*(1-x^*))\left(1 - (rx^*(1-x^*))\right)$$

$$\underline{x^*(rx^* - (r-1))}\left(r^2x^{*2} - r(r+1)x^* + (r+1)\right) = 0$$

一周期の時も

$$x^* = 0, \underline{1 - 1/r}, \frac{r+1 \pm \sqrt{(r+1)(r-3)}}{2r}$$

(3) 線形化 (1変数の場合の公式を思い出して)

$$\mathcal{E}_{t+2} \approx \left. \frac{\partial g}{\partial x_t} \right|_{x^*} \mathcal{E}_t = \underline{r^2(1-2x^*)(1-2rx^*(1-x^*))} \mathcal{E}_t$$

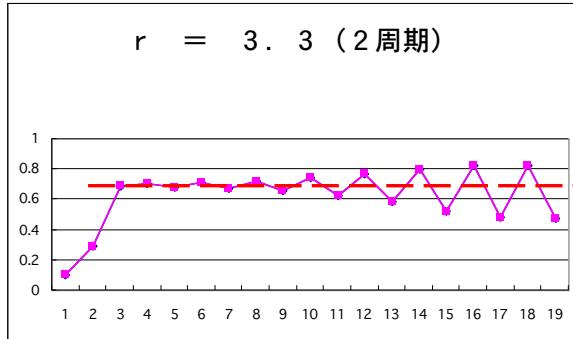
倍率

この倍率の絶対値
の1との比較で ε の
増減が決まる。

絶対値 > 1 : 不安定
絶対値 < 1 : 安定

(次に続く)

なぜ安定したり振動したりするのか？（平衡点の安定性） 5



*二周期平衡解の解析

(1) ダイナミクス

$$x_{t+1} = rx_t(1-x_t) = f(x_t)$$

\downarrow

$$\begin{aligned} x_{t+2} &= f(x_{t+1}) = f(f(x_t)) \\ &= f(rx_t(1-x_t)) \\ &= r(rx_t(1-x_t))(1-(rx_t(1-x_t))) = g(x_t) \end{aligned}$$

(2) 平衡解

$$x^* = r(rx^*(1-x^*))\left(1 - (rx^*(1-x^*))\right)$$

$$\underline{x^*(rx^* - (r-1))}\left(r^2x^{*2} - r(r+1)x^* + (r+1)\right) = 0$$

一周期の時も

$$x^* = 0, \underline{1-1/r}, \frac{r+1 \pm \sqrt{(r+1)(r-3)}}{2r}$$

(3) 線形化 (1変数の場合の公式を思い出して)

$$\mathcal{E}_{t+2} \approx \left. \frac{\partial g}{\partial x_t} \right|_{x^*} \mathcal{E}_t = \underline{r^2(1-2x^*)(1-2rx^*(1-x^*))} \mathcal{E}_t$$

倍率

(a) $x^* = 0$ の時、倍率は r^2 (一周期の二乗)
結論は前と同じ

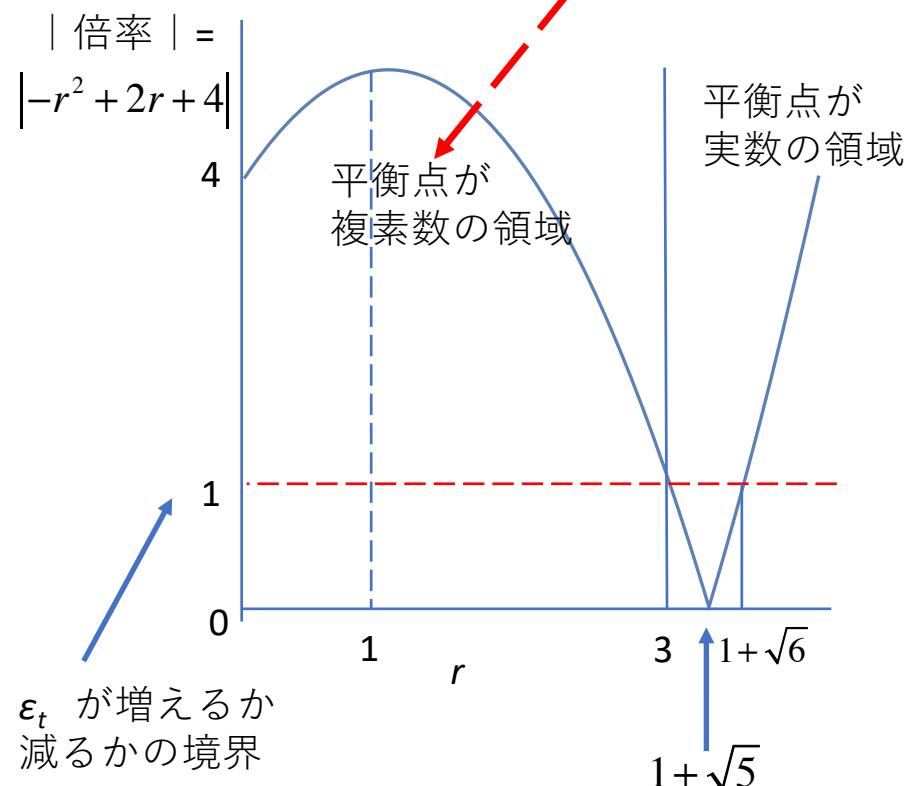
(b) $x^* = 1-1/r$ の時、倍率は $(2-r)^2$
結論は前と同じ

(次に続く)

$$(c) \quad x^* = \frac{r+1 \pm \sqrt{(r+1)(r-3)}}{2r}$$

の時、倍率は（ややこしい計算をすると）

$$\text{倍率} = r^2(1-2x^*)(1-2rx^*(1-x^*)) = -r^2 + 2r + 4$$



$$r < 3$$

では平衡解存在せず（複素数）。

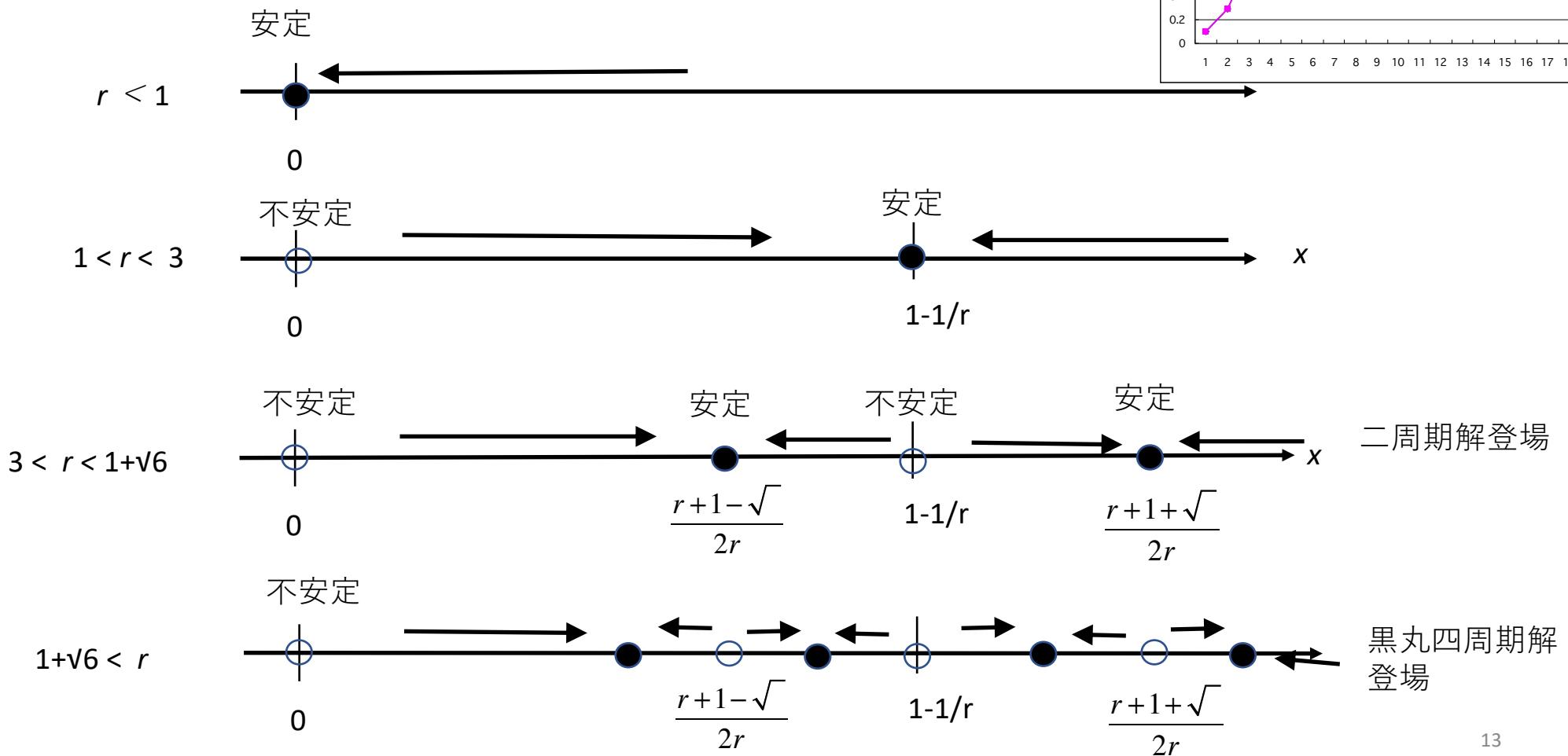
$3 < r < 1 + \sqrt{6}$ なら二周期解は安定。

$r \geq 1 + \sqrt{6}$ なら二周期解は不安定。四周期解が生まれる

想像

r	周期
3	2
$1+\sqrt{6} = 3.449$	4
3.544	8
3.564	16
...	...
3.57	無限

まとめ



(3) 2行2列の密度依存的行列モデルの安定性解析（例題の紹介）

$$\mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{A}(N_t)\mathbf{x}_t$$

$$\mathbf{x}_t = \begin{pmatrix} x_{1,t} \\ x_{2,t} \end{pmatrix} \begin{array}{l} \text{子供} \\ \text{大人} \end{array}$$

$$\mathbf{A}(N_t) = \begin{pmatrix} 0 & \frac{f}{1+x_{2t}} \\ s_1 & s_2 \end{pmatrix} \quad N_t = x_{2t}$$

繁殖に密度効果
(大人の影響だけ)
Beverton-Holt型

固有値方程式

$$\det(\mathbf{A} - \lambda_t \mathbf{E}) = 0 \rightarrow \begin{vmatrix} -\lambda_t & \frac{f}{1+x_{2t}} \\ s_1 & s_2 - \lambda_t \end{vmatrix} = 0 \rightarrow \lambda_t^2 - s_2 \lambda_t - \frac{fs_1}{1+x_{2t}} = 0$$

固有値は時々刻々と
変化する

平衡解

$$\mathbf{x}^* = \begin{pmatrix} x_1^* \\ x_2^* \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{x}^* = \mathbf{A}(N^*)\mathbf{x}^*$$

固有値が1の定義式になっている。
 \mathbf{x}^* は右固有ベクトル

固有値の説明のところでやりました。

(1) ゼロ解

$$\mathbf{x}^* = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

自明解

他の自明ではない解は？

例題の続き

固有値方程式

$$\det(\mathbf{A} - \lambda_t \mathbf{E}) = 0 \rightarrow \begin{vmatrix} -\lambda_t & \frac{f}{1+x_{2t}} \\ s_1 & s_2 - \lambda_t \end{vmatrix} = 0 \rightarrow \lambda_t^2 - s_2 \lambda_t - \frac{fs_1}{1+x_{2t}} = 0$$

(2-1) \mathbf{x}^* は固有値 1 の右固有ベクトル

第一要素と第二要素の関係がわかる

$$\begin{pmatrix} 0 & \frac{f}{1+x_2^*} \\ s_1 & s_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1^* \\ x_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1^* \\ x_2^* \end{pmatrix} \rightarrow s_1 x_1^* + s_2 x_2^* = x_2^* \rightarrow x_1^* = x_2^* \frac{1-s_2}{s_1}$$

(2-2) $\det(\mathbf{A} - 1 \times \mathbf{E}) = 0$ 第二要素がわかる

$$1^2 - s_2 \times 1 - \frac{fs_1}{1+x_2^*} = 0 \rightarrow 1 + x_2^* = \frac{fs_1}{1-s_2} \rightarrow x_2^* = \frac{fs_1}{1-s_2} - 1$$

平衡解正の条件 $\left(x_2^* > 0 \leftrightarrow \frac{fs_1}{1-s_2} - 1 > 0 \right)$

かくして、二番目の平衡解が求められた

$$\begin{cases} x_1^* = x_2^* \frac{1-s_2}{s_1} & \frac{fs_1}{1-s_2} > 1 \text{ が成立しない場合には、ゼロ解} \\ x_2^* = \frac{fs_1}{1-s_2} - 1 & \text{だけであることに注意} \end{cases}$$

さて、安定性は？ 当然二変数の一次近似が必要

一変数の時はこうでした！

Again

By denoting $x_t = \varepsilon_t + x^*$ $\rightarrow x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$

$$\varepsilon_{t+1} + x^* = r(\varepsilon_t + x^*)(1 - (\varepsilon_t + x^*))$$

整理して ε の二乗をゼロにする近似（線形化、一次近似）

$$\varepsilon_{t+1} = r(1 - 2x^*)\varepsilon_t$$

* 一変数線形化の一般公式
(平衡点の周りの小さい領域で有効な非線形システムの線形近似)

一般化

$$\varepsilon_{t+1} \approx \left. \frac{\partial f}{\partial x_t} \right|_{x^*} \varepsilon_t$$

<導出> $x_{t+1} = f(x_t)$ (変化のルール)

代入

$$x_t = \varepsilon_t + x^* \rightarrow \varepsilon_{t+1} + x^* = f(\varepsilon_t + x^*)$$

関数の意味

Taylor近似

$$\varepsilon_{t+1} + x^* \approx f(x^*) + \left. \frac{\partial f}{\partial x_t} \right|_{x^*} \varepsilon_t$$

代入・整理

$$\varepsilon_{t+1} \approx \left. \frac{\partial f}{\partial x_t} \right|_{x^*} \varepsilon_t$$

なぜ安定したり振動したりするのか？（平衡点の安定性）4のスライドと同様に

* 多変数線形化の一般公式 (n 行 n 列の密度依存的行列モデルを使う)

$$\vec{\varepsilon}_{t+1} \approx \left(\mathbf{A}(\mathbf{x}^*) + \underbrace{\left(\frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_1} \Big|_{\mathbf{x}^*}, \frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_2} \Big|_{\mathbf{x}^*}, \dots \right)}_{\text{行列}} \right) \vec{\varepsilon}_t = \mathbf{B}(\mathbf{x}^*) \vec{\varepsilon}_t$$

$$\vec{\varepsilon}_t = \begin{pmatrix} \varepsilon_{1t} \\ \varepsilon_{2t} \\ \vdots \\ \vdots \end{pmatrix}$$

<導出> $\mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{A}(\mathbf{x}_t) \mathbf{x}_t$ (変化のルール)

$$\mathbf{x}_t = \vec{\varepsilon}_t + \mathbf{x}^* \text{ 代入} \rightarrow \vec{\varepsilon}_{t+1} + \mathbf{x}^* = \mathbf{A}(\vec{\varepsilon}_t + \mathbf{x}^*) \times (\vec{\varepsilon}_t + \mathbf{x}^*)$$

$$\text{Taylor展開} \rightarrow \vec{\varepsilon}_{t+1} + \mathbf{x}^* \approx \left(\mathbf{A}(\mathbf{x}^*) + \frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_1} \Big|_{\mathbf{x}^*} \varepsilon_{1t} + \frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_2} \Big|_{\mathbf{x}^*} \varepsilon_{2t} + \dots \right) (\vec{\varepsilon}_t + \mathbf{x}^*) \quad \text{大きな括弧の中は行列}$$

$$\text{近似} \rightarrow \approx \mathbf{A}(\mathbf{x}^*) \vec{\varepsilon}_t + \mathbf{A}(\mathbf{x}^*) \mathbf{x}^* + \sum_i \frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_i} \Big|_{\mathbf{x}^*} \mathbf{x}^* \varepsilon_{it}$$

$$\mathbf{x}^* = \mathbf{A}(\mathbf{x}^*) \mathbf{x}^* \text{ 代入・整理} \rightarrow \vec{\varepsilon}_{t+1} \approx \mathbf{A}(\mathbf{x}^*) \vec{\varepsilon}_t + \left(\frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_1} \Big|_{\mathbf{x}^*} \mathbf{x}^*, \frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_2} \Big|_{\mathbf{x}^*} \mathbf{x}^*, \dots \right) \vec{\varepsilon}_t$$

縦ベクトルが並んだ行列

注) 行列とベクトルを意識して理解して

例題の線形化（2行2列の例に前ページの公式を使うと・・）

行列Bを求めるために、

$$\left. \frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_1} \right|_{\mathbf{x}^*} \mathbf{x}^* = \begin{pmatrix} \frac{\partial}{\partial x_1} 0 & \frac{\partial}{\partial x_1} \frac{f}{1+x_2} \\ \frac{\partial}{\partial x_1} s_1 & \frac{\partial}{\partial x_1} s_2 \end{pmatrix}_* \begin{pmatrix} x_1^* \\ x_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1^* \\ x_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

$$\left. \frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_2} \right|_{\mathbf{x}^*} \mathbf{x}^* = \begin{pmatrix} \frac{\partial}{\partial x_2} 0 & \frac{\partial}{\partial x_2} \frac{f}{1+x_2} \\ \frac{\partial}{\partial x_2} s_1 & \frac{\partial}{\partial x_2} s_2 \end{pmatrix}_* \begin{pmatrix} x_1^* \\ x_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{-f}{(1+x_2^*)^2} \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1^* \\ x_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{-fx_2^*}{(1+x_2^*)^2} \\ 0 \end{pmatrix}$$

行列Bは、

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{f}{1+x_2^*} \\ s_1 & s_2 \end{pmatrix} + \left(\left. \frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_1} \right|_{\mathbf{x}^*}, \left. \frac{\partial \mathbf{A}}{\partial x_2} \right|_{\mathbf{x}^*} \right) = \begin{pmatrix} 0 & \frac{f}{1+x_2^*} \\ s_1 & s_2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & \frac{-fx_2^*}{(1+x_2^*)^2} \\ 0 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{f}{(1+x_2^*)^2} \\ s_1 & s_2 \end{pmatrix}$$

縦ベクトルが並んだ行列

行列Bの倍率を調べることで平衡解の安定性がわかる



行列における倍率は固有値のことだった。
すべての固有値の絶対値<1なら安定

安定性解析の定理 Jury condition (1974)

(1) 行列**B**が 2 行 2 列の場合

Bの固有値方程式は $h(\lambda) = \lambda^2 + a_1\lambda + a_0 = 0$

定理 行列**B**のすべての固有値の絶対値 < 1 の必要十分条件は、

$$h(1) > 0, (-1)^2 h(-1) > 0, 1 > |a_0|$$

(2) 行列**B**が 3 行 3 列の場合

Bの固有値方程式は $h(\lambda) = \lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_1\lambda + a_0 = 0$

定理 行列**B**のすべての固有値の絶対値 < 1 の必要十分条件は、

$$h(1) > 0, (-1)^3 h(-1) > 0, 1 > |a_0|$$

$$1 - a_0^2 > |a_0 a_2 - a_1|$$

(3) 行列**B**が 4 行 4 列以上でも定理がある。

Jury (1974)を参照

例題の安定性解析（2行2列の例に前ページのJury定理を使うと・・）

* 行列Bの固有値方程式

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{f}{(1+x_2^*)^2} \\ s_1 & s_2 \end{pmatrix}$$

↓

* 2行2列のJury条件は、

$$h(1) > 0 \quad \rightarrow \quad 1 - s_2 - \frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} > 0$$

$$(-1)^2 h(-1) > 0 \quad \rightarrow \quad 1 + s_2 - \frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} > 0$$

$$h(\lambda) = \lambda^2 - s_2\lambda - \frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} = 0$$

$$1 > |a_0| \quad \rightarrow \quad 1 > \left| -\frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} \right| = \frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2}$$

(各平衡点の安定性は次頁)

(1) $\mathbf{x}^* = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$ の時のJury条件

$$1 - s_2 - \frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} > 0 \quad \rightarrow \quad 1 - s_2 - fs_1 > 0$$

$$1 + s_2 - \frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} > 0 \quad \rightarrow \quad 1 + s_2 - fs_1 > 0$$

$$1 > \left| -\frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} \right| = \frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} \quad \rightarrow \quad 1 > fs_1$$

3つ合わせると、 $1 - fs_1 > s_2 > 0 > -s_2$

$\rightarrow 1 - fs_1 > s_2$ の時、原点が安定

$1 - fs_1 < s_2$ の時、原点が不安定

(2) $\mathbf{x}^* = \begin{pmatrix} \frac{1-s_2}{s_1}x_2^* \\ x_2^* \end{pmatrix}$ の時のJury条件 $x_2^* = \frac{fs_1}{1-s_2} - 1$

$$1 - s_2 - \frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} > 0 \quad \rightarrow \quad 1 - s_2 - \frac{(1-s_2)^2}{fs_1} > 0$$

$$1 + s_2 - \frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} > 0 \quad \rightarrow \quad 1 + s_2 - \frac{(1-s_2)^2}{fs_1} > 0$$

$$1 > \left| -\frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} \right| = \frac{fs_1}{(1+x_2^*)^2} \quad \rightarrow \quad 1 > \frac{(1-s_2)^2}{fs_1}$$

3つ合わせると、 $1 - fs_1 < s_2 \quad i.e. x_2^* > 0$

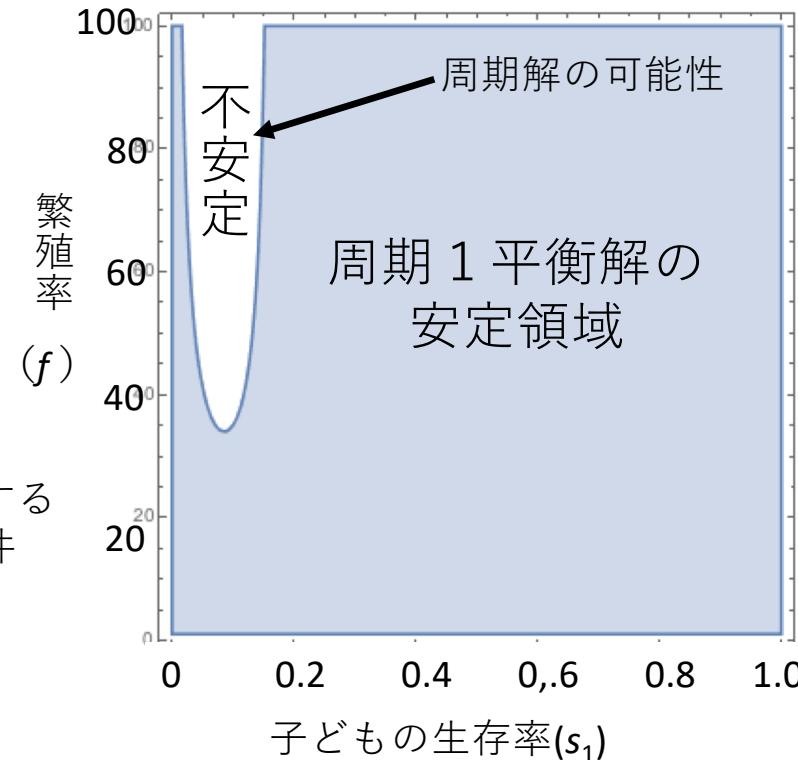
正の平衡解が存在すれば必ず安定

周期解は多分ない。お好きであれば、確かめてみてください。

1行1列でなくても、周期解はあるのか？

$$\mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{A}(N_t)\mathbf{x}_t$$

* 2行2列の例
大人の生存率
= 0.5の時



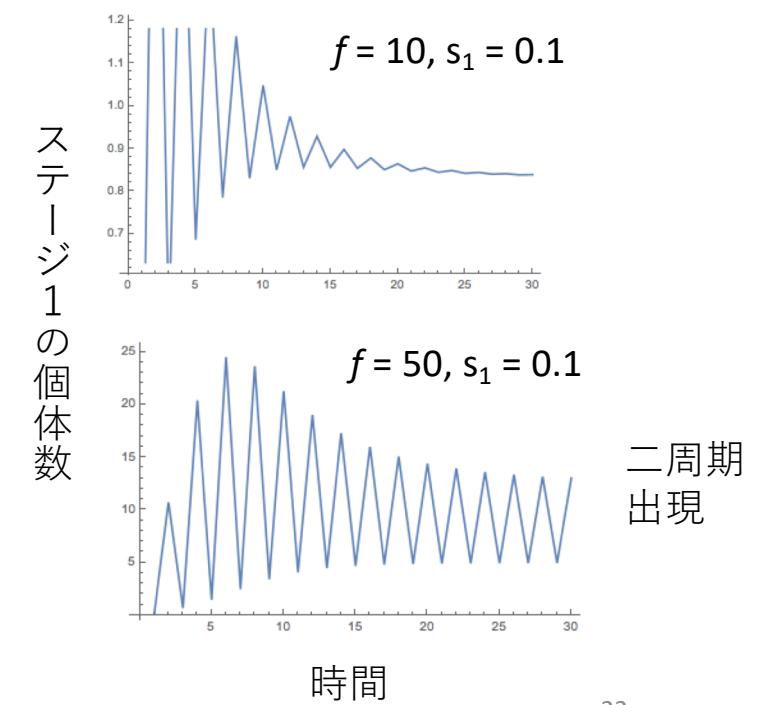
次の練習問題を解析すると平衡解が安定な条件がわかる

$$\mathbf{A}(N_t) = \begin{pmatrix} 0 & \frac{f}{1+N_t} \\ s_1 & 0.5 \end{pmatrix}$$

$$N_t = \sum_{i=1}^n x_{i,t}$$

繁殖に密度効果
(総数の影響)

$$\mathbf{x}_t = \begin{pmatrix} x_{1t} \\ x_{2t} \end{pmatrix}$$



$$\det(\mathbf{A} - \mathbf{E}) = 0 \quad \leftrightarrow \quad 1 + N^* = \frac{fs_1}{1 - s_2}$$

$$\begin{pmatrix} 0 & \frac{f}{1+N^*} \\ s_1 & s_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1^* \\ x_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1^* \\ x_2^* \end{pmatrix} \quad \leftrightarrow \quad x_1^* = \frac{1-s_2}{1-s_2+s_1} N^*, \quad x_2^* = \frac{s_1}{1-s_2+s_1} N^*$$

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{f}{1+N^*} \\ s_1 & s_2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} -fx_2^* & -fx_2^* \\ \frac{-fx_2^*}{(1+N^*)^2} & \frac{-fx_2^*}{(1+N^*)^2} \\ 0 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -fx_2^* & \frac{f(1+N^*-x_2^*)}{(1+N^*)^2} \\ \frac{-fx_2^*}{(1+N^*)^2} & \frac{f(1+N^*-x_2^*)}{(1+N^*)^2} \\ s_1 & s_2 \end{pmatrix}$$

$$h(1) = 1 + \left(\frac{fx_2^*}{(1+N^*)^2} - s_2 \right) - \left(\frac{s_2fx_2^*}{(1+N^*)^2} + \frac{fs_1(1+N^*-x_2^*)}{(1+N^*)^2} \right) > 0 \quad |N^* \text{ 正で常に成立}|$$

$$(-1)^2 h(-1) = 1 - \left(\frac{fx_2^*}{(1+N^*)^2} - s_2 \right) - \left(\frac{s_2fx_2^*}{(1+N^*)^2} + \frac{fs_1(1+N^*-x_2^*)}{(1+N^*)^2} \right) > 0 \quad | \text{をあれこれと整理すると、}|$$

$$1 > |a_0| \Leftrightarrow 1 > \frac{s_2fx_2^*}{(1+N^*)^2} + \frac{fs_1(1+N^*-x_2^*)}{(1+N^*)^2}$$

$$fs_1 \left(-1 + \frac{s_1(1+s_2)}{(1-s_2)^2} \right) + 1 - s_2 + s_1 > 0$$

安定・不安定の境目の曲線

練習問題

* 密度依存的行列が以下の時に、平衡解の安定性を調べよ。

$$(1) \quad \mathbf{A}(N_t) = \begin{pmatrix} 0 & \frac{f}{1+N_t} \\ s_1 & s_2 \end{pmatrix} \quad N_t = x_{1t} + x_{2t} \quad (2) \quad \mathbf{A}(N_t) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \frac{f}{1+cx_{2t}} \\ s_1 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & s_3 \end{pmatrix}$$

ヒント1 : $\frac{\partial a_{ij}}{\partial x_{it}} = \frac{\partial a_{ij}}{\partial N_t} \frac{\partial N_t}{\partial x_{it}}$, $\frac{\partial N_t}{\partial x_{1t}} = \frac{\partial N_t}{\partial x_{2t}} = 1$

ヒント2 : 二周期解を求めるには、 $\mathbf{x}_{t+2} = \mathbf{A}(N_{t+1})\mathbf{A}(N_t)\mathbf{x}_t$ から、 $\mathbf{A}(N_{t+1})\mathbf{A}(N_t)$ が変化のルールと考えて、平衡解やその安定性を調べる。

ま　と　め

- (1) 密度依存的行列モデルの場合には、単純に最大固有値を求めても意味はない。最大固有値は密度に依存して時々刻々変化する。密度非依存行列の場合とは異なり、最大固有値は個体群成長率を意味しない。
- (2) 負の密度効果があっても十分な繁殖率があれば、正の平衡解がある。平衡状態の時には最大固有値は 1 である。その固有値に属する右固有ベクトルは、平衡状態における生育段階構成に比例している。
- (3) Jury 条件を用いて平衡状態が局所安定であるかどうかを判定することができる。安定であれば、その平衡解に到達可能である。でも周期平衡解が存在する可能性があるので、周期解の安定性も調べる必要がある。
- (4) 3 行 3 列以上になると、平衡解の解や安定条件が解析的に解けることは稀である。しかし、解や安定条件を満たす数式は求められるので、数値計算を行い数値解や安定条件を求めたり図示したりできる。

(4) 平衡状態に着目した密度依存的行列モデルの解析 様々な統計量

1. 平衡状態での N^* (N が単純和のとき、環境収容力 K 、重み付けのとき、 $N^* = \sum w_i x_i$)

平衡状態の時、 $\vec{x}^* = \mathbf{A}(N^*)\vec{x}^*$

固有値 1 の固有値方程式 $\det[\mathbf{E} - \mathbf{A}(N^*)] = 0$

を用いて N^* が求められる。

2. 平衡状態での安定生育段階構成 固有値 1 の右固有ベクトル

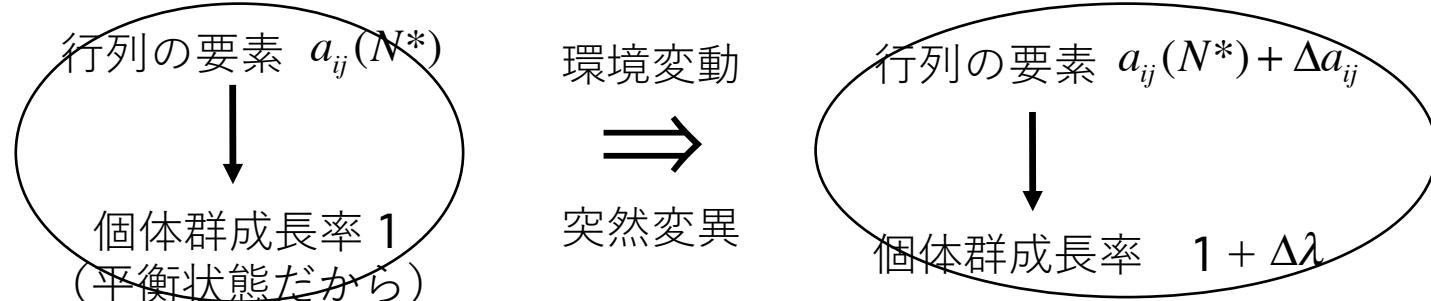
右固有ベクトル \mathbf{u}^* の定数倍の任意性を利用して、 $\vec{x}^* = \alpha \mathbf{u}^*$ が求められる。

3. 個体群成長ポテンシャル **A(0)の最大固有値**

($N = 0$ の時の個体群成長率。マルサス係数（内的自然増加率）を使うと e^r)

4. 平衡状態での感度行列 s_{ij}^*

感度分析 (sensitivity analysis) 密度依存版



* 個体群成長率の感度行列
(平衡状態での)

$$s_{ij} = \frac{v_i^* u_j^*}{\sum_k v_k^* u_k^*}$$

(感度行列の各要素は、平衡状態での各行列要素による個体群成長率の一回偏微分)

u_j^* : $\mathbf{A}(N^*)$ の右固有ベクトル第 j 成分

v_i^* : $\mathbf{A}(N^*)$ の左固有ベクトル第 i 成分

密度依存版感度分析はどのような生物学的意味をもつのか？
行列成分が変化した時に新たな平衡解へと動き出す時の個体群成長率の増分

個体群成長率の感度（平衡点における）公式

仮定：個体群行列の微小な変化 $\Delta\mathbf{A}(N^*)$
平衡状態だから固有値 1

$$(1) \quad \begin{cases} \mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^* = \mathbf{u}^* & \text{右固有ベクトルの定義} \\ {}^T\mathbf{v}^*\mathbf{A}(N^*) = {}^T\mathbf{v}^* & \text{左固有ベクトルの定義} \end{cases}$$

${}^T\mathbf{v}^*$: 縦ベクトル \mathbf{v}^* の転置ベクトル

$$\mathbf{A}(N^*) \rightarrow \mathbf{A}(N^*) + \Delta\mathbf{A}(N^*) \quad \rightarrow \quad \text{固有値、固有ベクトルも } 1 \rightarrow 1 + \Delta\lambda, \mathbf{u}^* \rightarrow \mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u}^* \quad \text{に変わる}$$

新しい行列
では固有値 $1 + \Delta\lambda$ だから

$$(1 + \Delta\lambda)(\mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u}) = \{\mathbf{A}(N^*) + \Delta\mathbf{A}(N^*)\}(\mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u}) \quad \text{Eq. (1-1)の変化後版}$$

二次以上の項を無視
Eq. (1-1)を利用

$$\begin{aligned} \mathbf{u}^* + \Delta\mathbf{u} + \Delta\lambda\mathbf{u}^* &\approx \mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^* + \mathbf{A}(N^*)\Delta\mathbf{u} + \Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^* \\ \Delta\mathbf{u} + \Delta\lambda\mathbf{u}^* &= \mathbf{A}(N^*)\Delta\mathbf{u} + \Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^* \end{aligned}$$

左から ${}^T\mathbf{v}^*$ を乗じ
Eq. (1-2)を利用

$$\begin{aligned} {}^T\mathbf{v}^* \Delta\mathbf{u} + \Delta\lambda {}^T\mathbf{v}^* \mathbf{u}^* &= {}^T\mathbf{v}^* \mathbf{A}(N^*)\Delta\mathbf{u} + {}^T\mathbf{v}^* \Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^* \\ \Delta\lambda {}^T\mathbf{v}^* \mathbf{u}^* &= {}^T\mathbf{v}^* \Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^* \end{aligned}$$

$$\Delta\lambda = \frac{{}^T\mathbf{v}^* \Delta\mathbf{A}(N^*)\mathbf{u}^*}{{}^T\mathbf{v}^* \mathbf{u}^*} \quad \rightarrow \quad s_{ij} = \frac{v_i^* u_j^*}{\sum_k v_k^* u_k^*}$$

落葉広葉樹林の動態の解析

Takada & Nakashizuka (1996)

- 調査地：茨城県小川学習参考林（6 ha）
- 調査対象：樹木全種、胸高直径 4 cm 以上の個体の全数調査
- 4年ごと 3 回の個体追跡調査を行ったセンサス

オクターブ法によるサイズクラス分け、5 サイズクラス（胸高直径 D をもとに）
クラス 4 以上が繁殖個体

D : 胸高直径（4年ごとのセンサス）

標本ゼロの可能性を回避

	$4 \leq D < 8$	$8 \leq D < 16$	$16 \leq D < 32$	$32 \leq D < 64$	$64 \leq D$	密度依存効果の検出	
A =	0.879	0.007	0	繁殖率	繁殖率	NS	NS
	0.078	0.919	0.006	0	0	NS	NS
	0	0.028	0.908	0.002	0	NS	NS
	0	0	0.04	0.967	0	NS	NS
	0	0	0	0.013	0.963	NS	NS

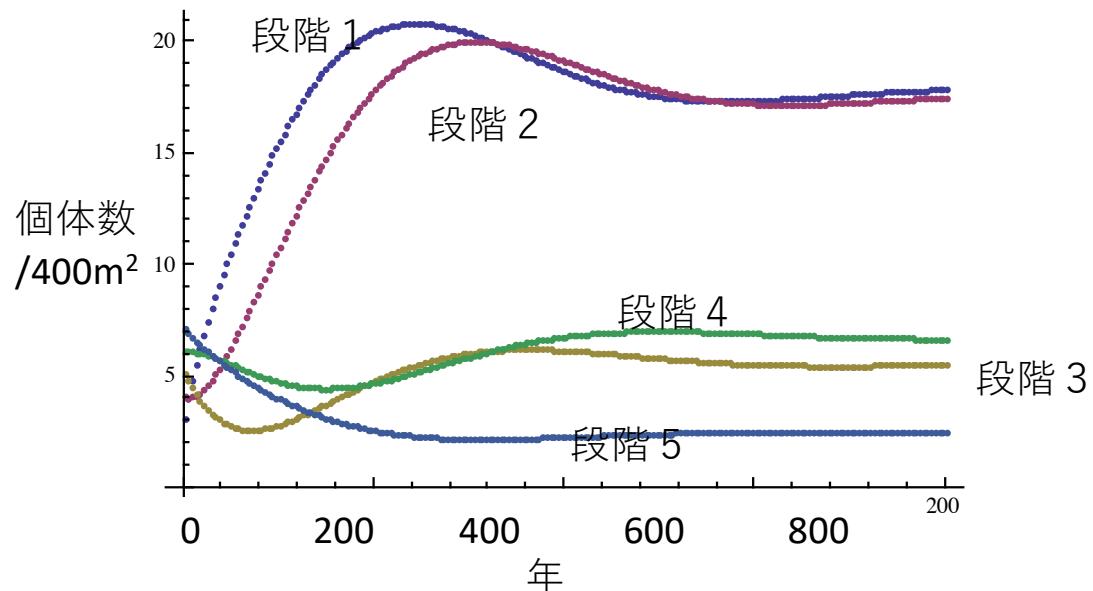
繁殖率 = $\exp(0.463 - 0.218(x_4 + x_5))$ クラス 4, 5 (母樹) の個体数に依存

落葉広葉樹林の動態 (密度効果が効いている)

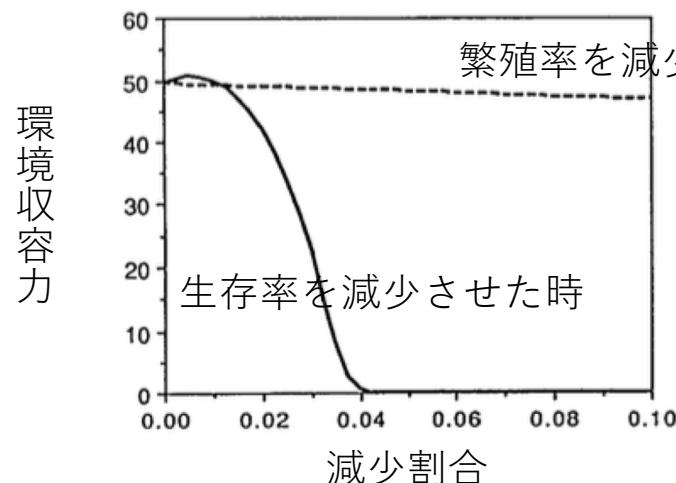
個体群成長ポテンシャル

$$A(0) = 1.037$$

$$\text{環境収容力} = 49.6/400\text{m}^2$$



* シミュレーションで個体数を計算できるのも嬉しい



他にも、ある特定のステージの個体の伐木の効果を見るなど、知恵と工夫次第でシミュレーションが可能

様々な統計量

Again

1. 平衡状態での N^* (この行列では、繁殖個体の総数 $x_4^* + x_5^*$)

平衡状態の時、 $\mathbf{x}^* = \mathbf{A}(N^*)\mathbf{x}^* \rightarrow \mathbf{x}^* = \mathbf{A}(x_4^* + x_5^*)\mathbf{x}^*$

$$\det[\mathbf{E} - \mathbf{A}(x_4^* + x_5^*)] = 0 \quad \longrightarrow \quad x_4^* + x_5^* = 8.94$$

繁殖個体の総数の関数

2. 平衡状態での安定生育段階構成

$$\mathbf{x}^* \propto \mathbf{u} =^T (u_1, u_2, u_3, u_4, u_5)$$

右固有ベクトル \mathbf{u}^* の定数倍の任意性を利用する。

$$= \{35.7\%, 35.2\%, 11.0\%, 13.3\%, 4.8\%\}^T$$

$(13.3+4.8)\%$ が8.94だから、環境収容力 = 49.6



$$\mathbf{x}^* = \{17.72, 17.47, 5.46, 6.62, 2.33\}^T$$

3. 個体群成長ポテンシャル $\mathbf{A}(0) = 1.037$

($N = 0$ の時の個体群成長率。マルサス係数 (内的自然増加率) を使うと e^r)

4. 平衡状態での感度行列 (以下で)

落葉広葉樹林の感度解析

$$\text{繁殖率} = \exp(0.463 - 0.218(x_4 + x_5))$$

$$x_4^* + x_5^* = 8.94$$

平衡状態での
行列

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0.879 & 0.007 & 0 & \exp(0.463 - 0.218 * 8.94) & \exp(0.463 - 0.218 * 8.94) \\ 0.078 & 0.919 & 0.006 & 0 & 0 \\ 0 & 0.028 & 0.908 & 0.002 & 0 \\ 0 & 0 & 0.04 & 0.967 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.013 & 0.963 \end{pmatrix}$$

平衡状態の感度行列

$$\mathbf{S} = \begin{pmatrix} 0.122 & 0.120 & -- & 0.046 & 0.016 \\ 0.189 & 0.187 & 0.058 & -- & -- \\ -- & 0.510 & 0.159 & 0.193 & -- \\ -- & -- & 0.358 & 0.434 & -- \\ -- & -- & -- & 0.279 & 0.098 \end{pmatrix}$$



伐採するならこのステージ？

もし、密度依存性を検出できなかつたらどうなるのか？

密度依存行列

$$A = \begin{pmatrix} 0.879 & 0.007 & 0 & \text{繁殖率} & \text{繁殖率} \\ 0.078 & 0.919 & 0.006 & 0 & 0 \\ 0 & 0.028 & 0.908 & 0.002 & 0 \\ 0 & 0 & 0.04 & 0.967 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.013 & 0.963 \end{pmatrix}$$

$$\text{繁殖率} = \exp(0.463 - 0.218(x_4 + x_5))$$

$$x_4^* + x_5^* = 8.94$$

(1) 個体群成長率

密度非依存 : 1.014

密度依存 : 1.037 (ポテンシャル; $x_4 + x_5 = 0$)

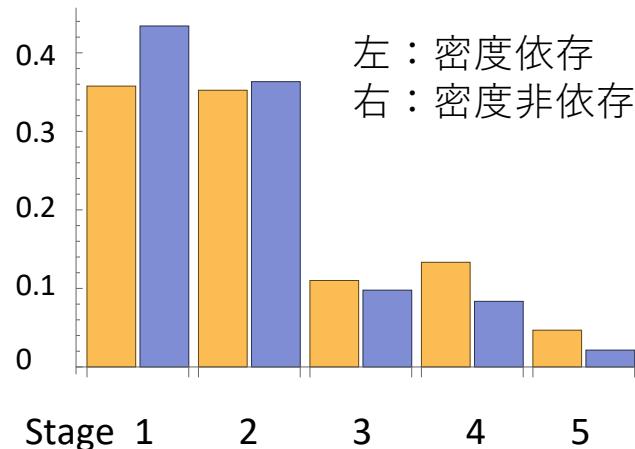
$A(0)$ の最大固有値

1 (平衡状態; $x_4^* + x_5^* = 8.94$)

密度非依存行列

$$A_{D,I} = \begin{pmatrix} 0.879 & 0.007 & 0 & 0.534 & 0.534 \\ 0.078 & 0.919 & 0.006 & 0 & 0 \\ 0 & 0.028 & 0.908 & 0.002 & 0 \\ 0 & 0 & 0.04 & 0.967 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.013 & 0.963 \end{pmatrix}$$

(2) 安定生育段階構成



(5) 他の密度依存的モデルの応用例

(i) 性を考慮したモデル

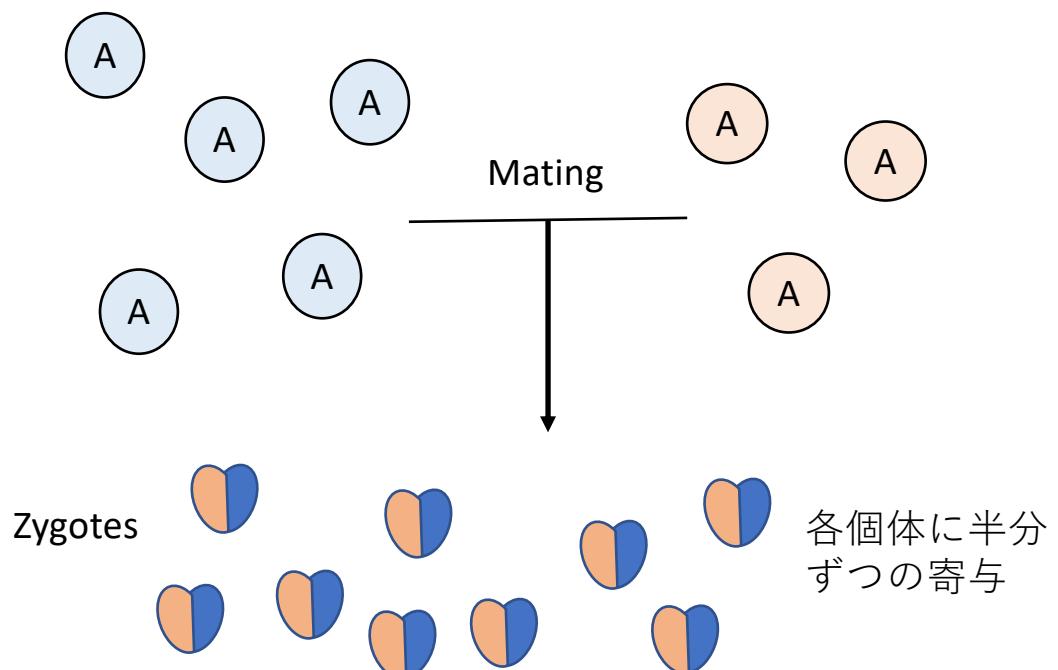
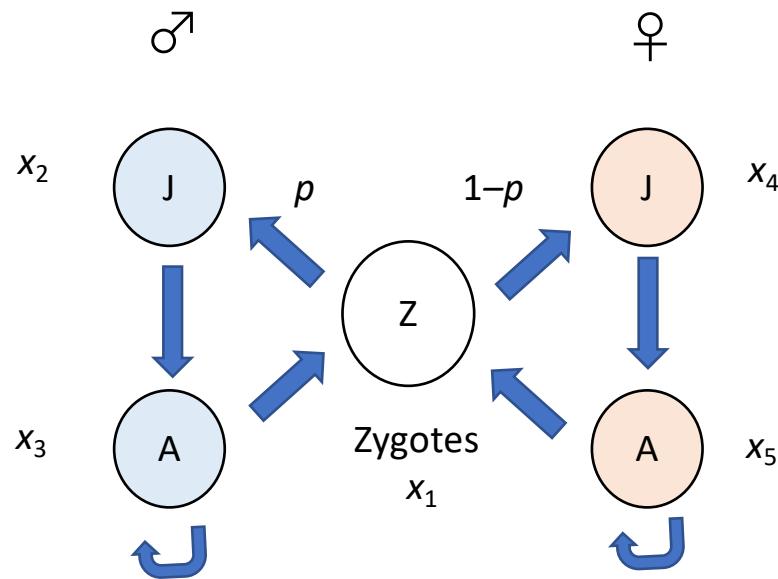
(ii) サケのモデル

(i) Two-sex model (Caswell 2001)

- * 初期性比 (p) が偏っている場合
- * 生存率に性差がある場合

Mating: 本質的に密度依存（頻度依存？）となる機構

♀

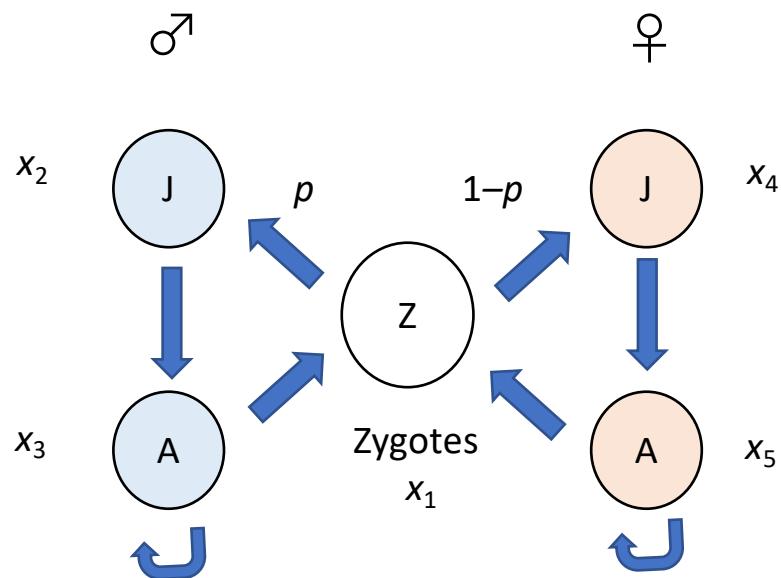


$$\text{「♂数}(x_3)\times \text{♂の繁殖率} = \text{♀数}(x_5)\times \text{♀の繁殖率}」$$

「♂数(x_3) × ♂の繁殖率 = ♀数(x_5) × ♀の繁殖率」
の条件が必要

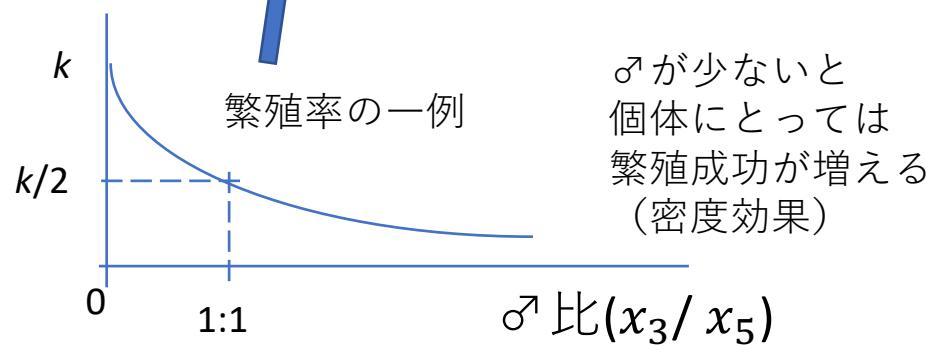
$$\frac{\text{♂の繁殖率}}{\text{♀の繁殖率}} = \frac{\text{♀数}(x_5)}{\text{♂数}(x_3)}$$

逆比



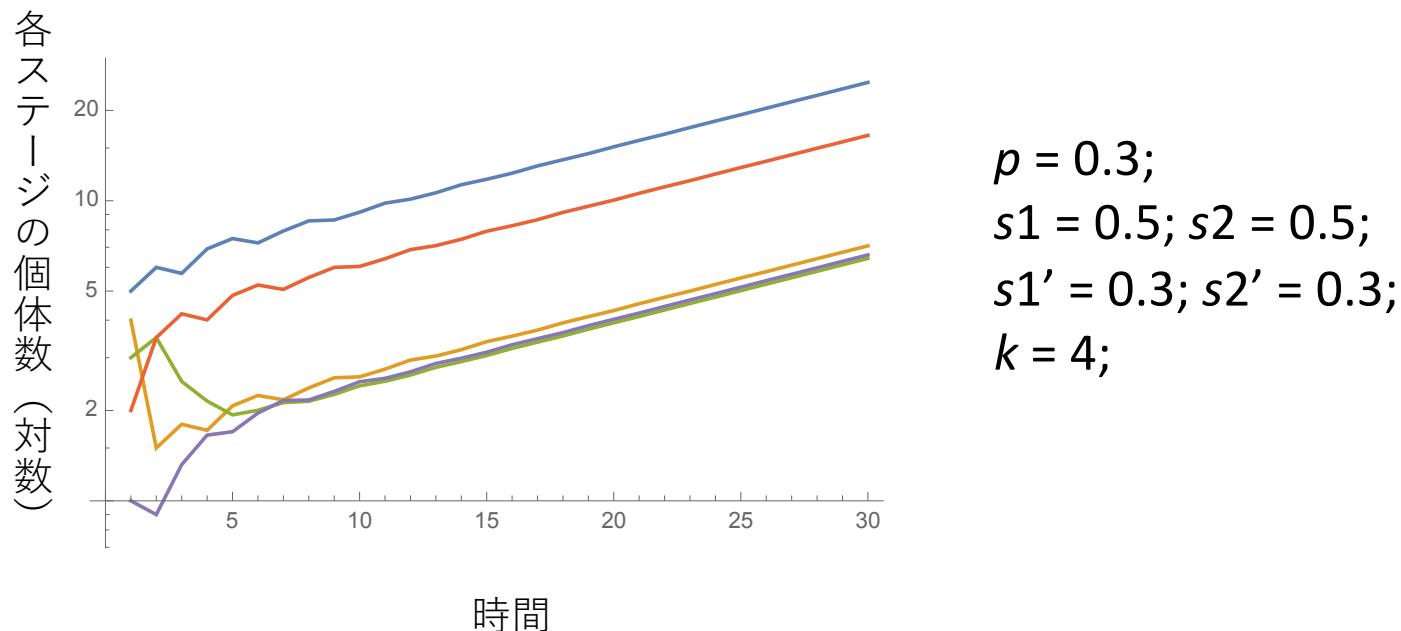
$$A = \left(\begin{array}{cc|cc} \text{Zygote} & J & \overset{\text{♂}}{A} & \overset{\text{♀}}{A} \\ \hline 0 & 0 & \frac{kx_5}{x_3 + x_5} & 0 & \frac{kx_3}{x_3 + x_5} \\ p & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & s_2 & 0 & 0 \\ \hline 1-p & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_1' & s_2' \end{array} \right)$$

性比が極端に偏ると繁殖率がゼロ



モデルの特徴

平衡状態がない $\det(\mathbf{A} - \mathbf{E}) = 0$ が一般には成立しない。



最近の論文例（興味のある方はどうぞ）

Shyu, E., Caswell, H. Mating, births, and transitions: a flexible two-sex matrix model for evolutionary demography. *Popul Ecol* **60**, 21–36 (2018)

<https://doi.org/10.1007/s10144-018-0615-8>

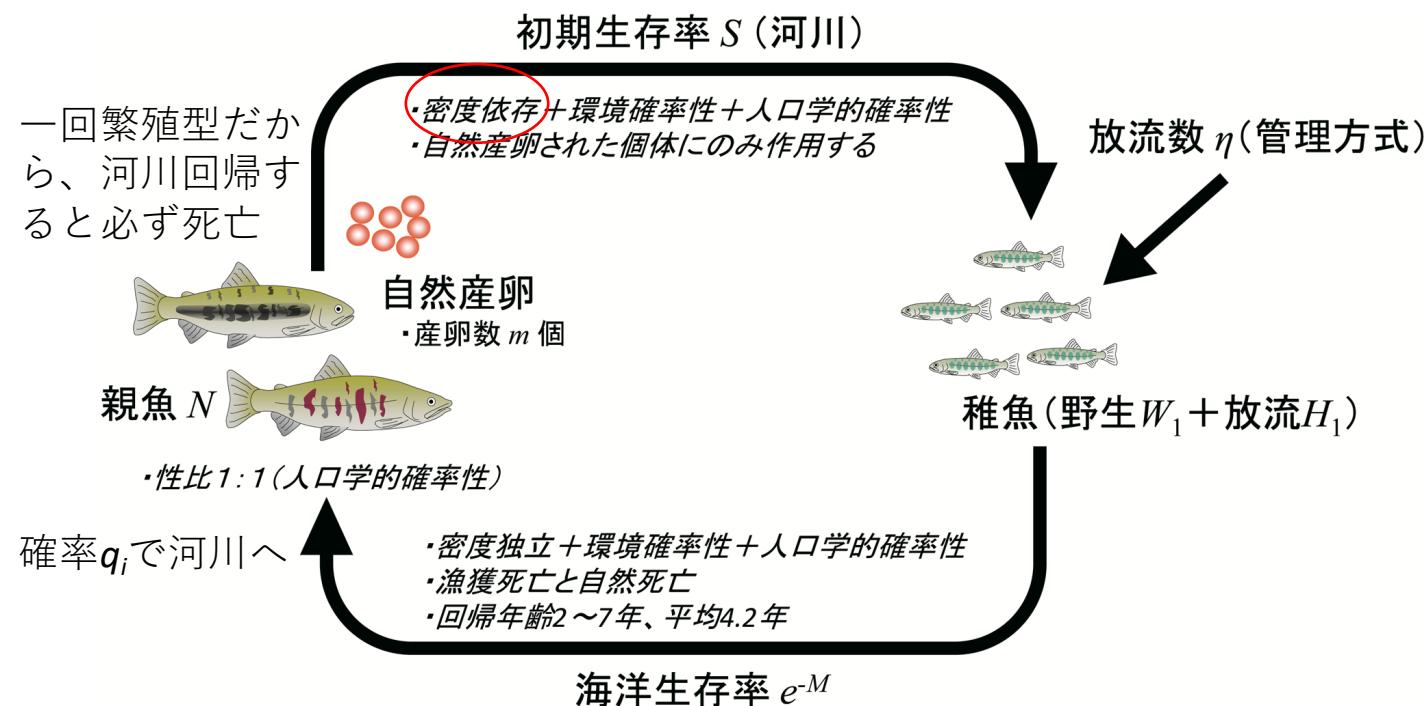
あまり良い簡単な例が見つかりませんでした。

(ii) サケ放流数決定の管理モデル（森田 & 有賀2017）

北海道区水産研究所

- (1) 放流せずにサケをなるべく野生化させたい。遺伝的固定の悪影響を懸念。
- (2) 放流をやめて個体数が減っては困る。

(1) (2) を両立させる最適管理を目指す。



Ricker型密度効果関数

$$S_t : \text{卵の生存率 (密度効果)} \\ = \alpha \exp(-\beta m_i N_t / 2)$$

q_i : 河川回帰確率
 m_i : 産卵数
 M : 海での減耗率
 N_t : 成熟個体の総数

$$\sum q_i (W_i + H_i)$$

野生魚と放流魚の個体群動態

放流魚の動態

$$\begin{aligned} & \text{生まれた子供は皆野生になる} \\ \bullet \quad & \begin{pmatrix} H_{1,t+1} \\ H_{2,t+1} \\ H_{3,t+1} \\ H_{4,t+1} \\ H_{5,t+1} \\ H_{6,t+1} \\ H_{7,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ e^{-M} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 - q_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 - q_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 - q_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 - q_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 - q_6 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} H_{1,t} \\ H_{2,t} \\ H_{3,t} \\ H_{4,t} \\ H_{5,t} \\ H_{6,t} \\ H_{7,t} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \eta_t \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \text{放流数} \end{aligned}$$

密度効果が卵の生存率に入っている。

q_i : 河川回帰確率

m_i : 産卵数

M : 海での減耗率

S_t : 卵の生存率

$= \alpha \exp(-\beta m_i N_t / 2)$

N_t : 成熟個体の総数

$$\sum q_i (W_i + H_i)$$

野生魚の動態

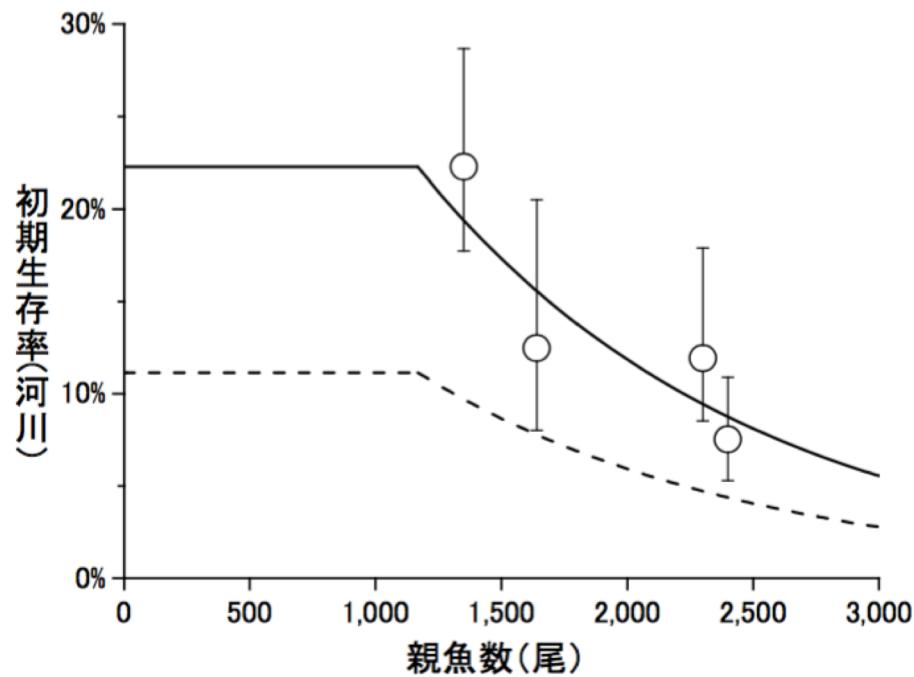
$$\begin{aligned} & \text{放流魚による子供の野生化} \\ \bullet \quad & \begin{pmatrix} W_{1,t+1} \\ W_{2,t+1} \\ W_{3,t+1} \\ W_{4,t+1} \\ W_{5,t+1} \\ W_{6,t+1} \\ W_{7,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{2} q_2 m_2 S_t & \frac{1}{2} q_3 m_3 S_t & \frac{1}{2} q_4 m_4 S_t & \frac{1}{2} q_5 m_5 S_t & \frac{1}{2} q_6 m_6 S_t & \frac{1}{2} q_7 m_7 S_t \\ e^{-M} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 - q_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 - q_3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 - q_4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 - q_5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 - q_6 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W_{1,t} \\ W_{2,t} \\ W_{3,t} \\ W_{4,t} \\ W_{5,t} \\ W_{6,t} \\ W_{7,t} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \frac{1}{2} S_t \sum_{i=2}^7 q_i m_i H_{i,t} \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

7歳で皆死亡

シミュレーションでの仮定 (札幌市豊平川でのデータをもとに)

(1) 親魚数による密度依存性

$$\ln(\text{初期生存率}) = -0.0007587 \times \text{親魚数} - 0.6158$$



(2) 人口学的確率性 (demographic stochasticity)

初期生残(S_t)・海での減耗(M)による生残個体数の計算では、生残確率の二項分布を用いて確率的なゆらぎ

(3) 環境確率性 (environmental stochasticity)

S_t, M の平均・標準偏差をもとに。

様々なシナリオを考慮したシミュレーション

a) デフォルトパラメータ値

管理方式	回帰親魚数	絶滅確率	放流魚割合 (pHOS)
20万尾定量放流	2,130 (441-6,471)	0% (0%)	40.9% (28.0-66.3%)
12万尾定量放流	1,850 (374-6,066)	0% (0%)	28.9% (18.7-50.4%)
8万尾定量放流	1,686 (326-5,947)	0% (0%)	21.5% (13.2-40.9%)
3万尾定量放流	1,439 (261-5,750)	0% (0%)	9.9% (5.4-22.9%)
放流中止	1,239 (198-5,742)	0% (0%)	0.0% (0.0-0.0%)
フィードバック管理	1,721 (333-5,962)	0% (0%)	23.4% (13.4-49.7%)
フィードバック管理+メタルール	1,747 (335-6,012)	0% (0%)	24.5% (13.5-53.4%)

フィードバック管理：回帰親魚
1000 尾以上 → 8万尾放流
1000 尾未満 → 20万尾放流

b) 初期生存率 50%低下 (大きい環境変動やパラメーター誤差を考慮)

管理方式	回帰親魚数	絶滅確率	放流魚割合 (pHOS)
20万尾定量放流	1,512 (333-4,246)	0% (0%)	56.5% (43.0-74.8%)
12万尾定量放流	1,143 (238-3,695)	0% (0%)	46.5% (31.6-70.0%)
8万尾定量放流	911 (177-3,524)	0% (0%)	40.9% (24.3-67.7%)
3万尾定量放流	506 (78-3,371)	0% (0%)	34.2% (13.2-64.8%)
放流中止	177 (0-3,356)	99.3% (26.5%)	0% (0-0%)
フィードバック管理	1,168 (227-3,847)	0% (0%)	46.2% (24.4-78.4%)
フィードバック管理+メタルール	1,187 (235-3,810)	0% (0%)	46.8% (24.7-78.5%)

メタルール：回帰3年魚
尾未満→20万尾

2016年春から放流数が8万5千尾に削減され(例年の43%)、フィードバック管理を実践

Cushingの研究もありました。