

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)

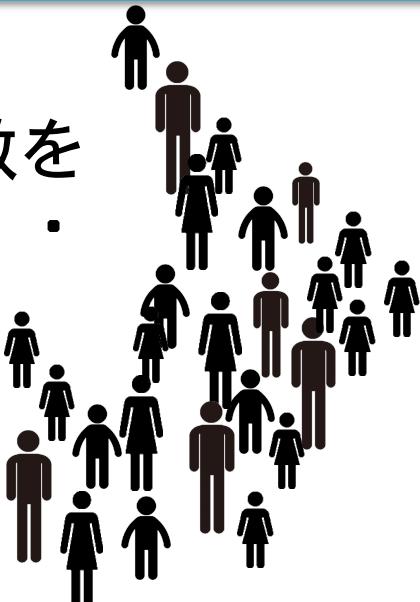
行列モデルの基本統計量

高田 壮則(北海道大学)

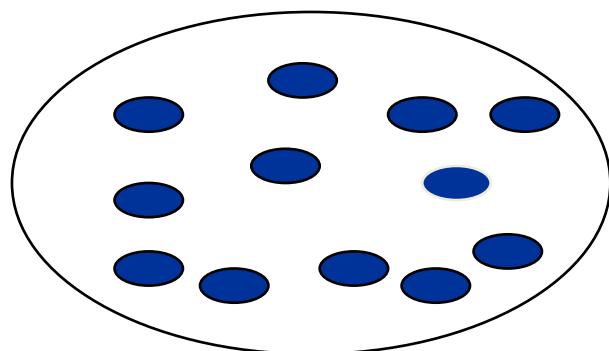
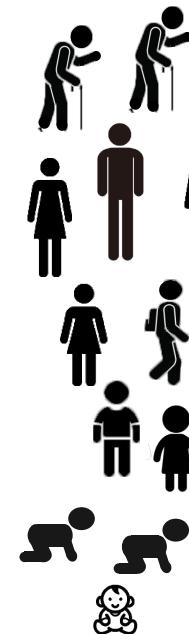
第3章 生物学における行列モデル

第1節 集団の内部構造

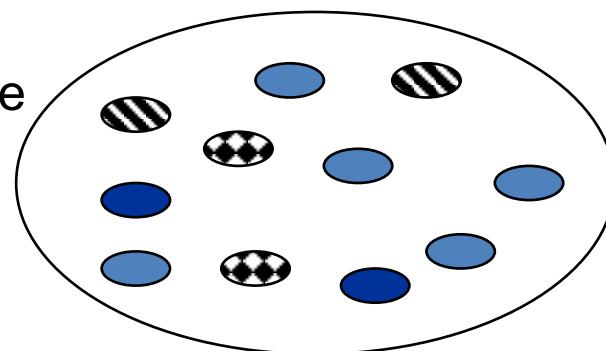
単純に人数を
数えると・・・



齢を考慮す
ると・・・



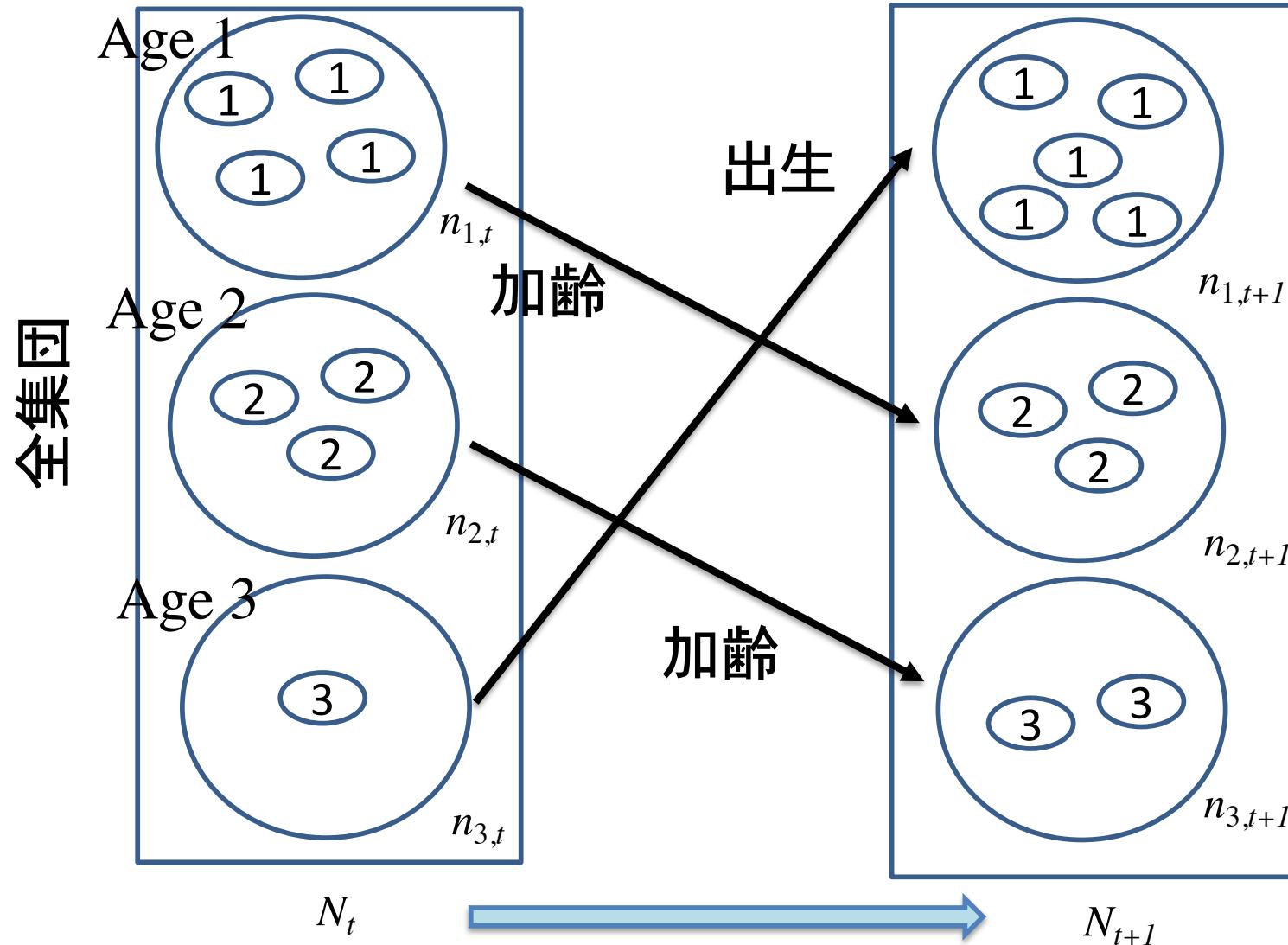
Inner structure



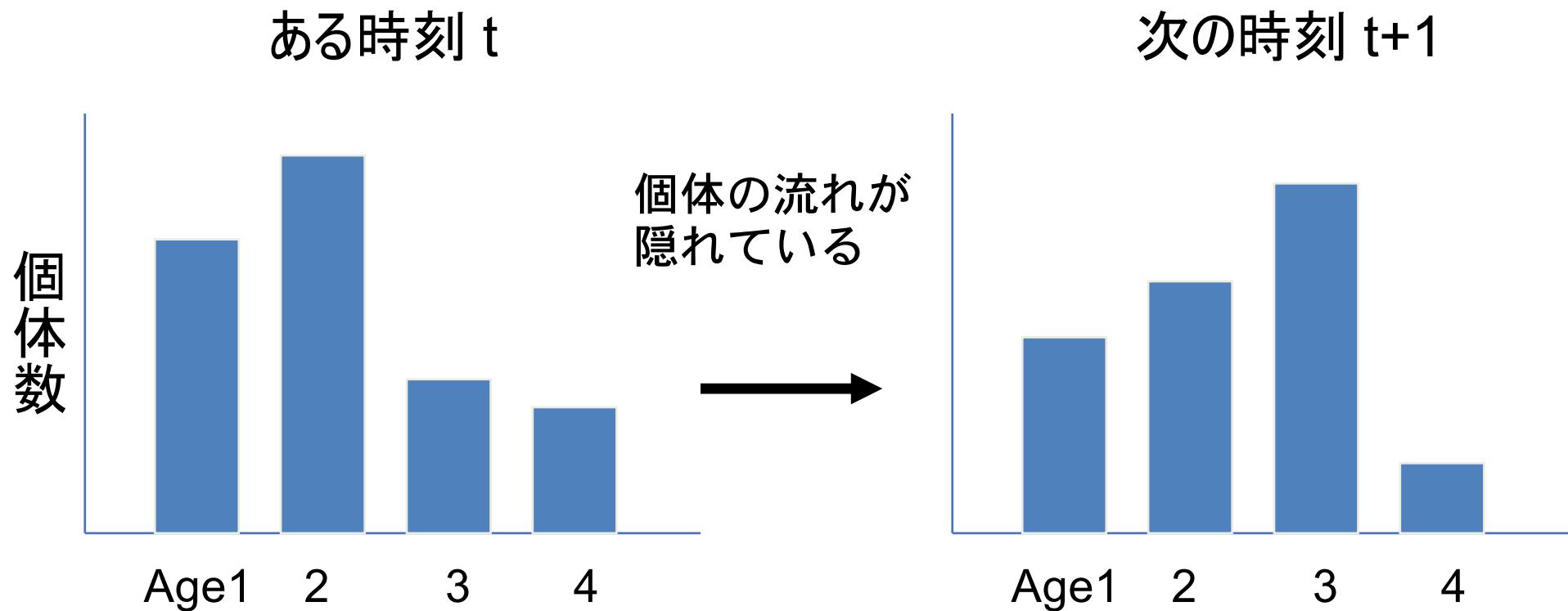
内部構造なし
(個体の均質性)

内部構造
・遺伝構造
・齢構成
・サイズ構成など

内部構造(齢)



Linear model describing the dynamics with ages

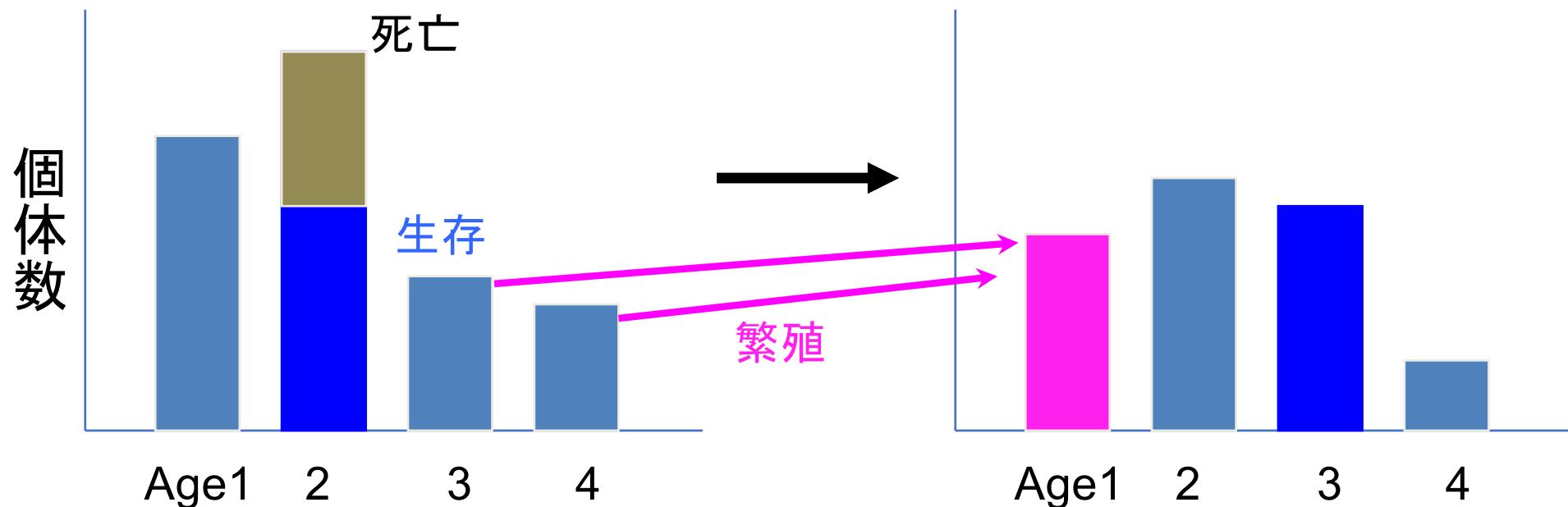


The dynamics of a population with age structure

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

ある時刻 t

次の時刻 $t+1$



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

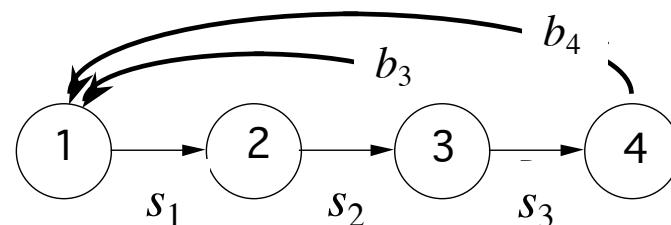
個体群行列Aは、これらのパラメーターをまとめた表に当たる。

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)

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。

This year

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

→

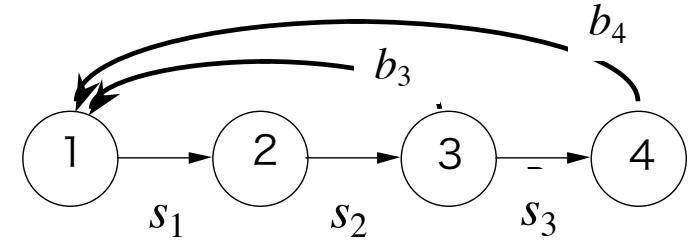
$$\vec{x}_{t+1} = A \vec{x}_t$$

$$\begin{matrix} & & f_1 & f_2 & \dots & f_4 & f_5 & X(t) \\ X(t) & f_1 & f_2 & \dots & f_4 & f_5 & X(t+1) \\ X(t) & f_2 & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & X(t+1) \\ X(t) & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & X(t+1) \\ X(t) & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & X(t+1) \\ X(t) & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & X(t+1) \\ X(t) & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & X(t+1) \end{matrix}$$

From Bernardelli (1941)
7

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つたと思う。

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

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

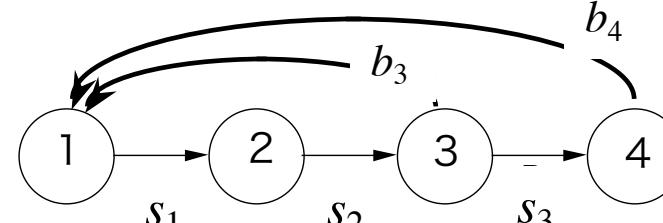
where λ is an algebraic number, then ψ_a may be said to be a stable age distribution appropriate to the matrix B . For the sake of brevity it will be referred to as a stable ψ . Similarly

- 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

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



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

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

Lotka(-Euler)
方程式
生残率
survivorship

(2) 行列の
左固有ベクトル

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

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 $\vec{x}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{x}_t$
projection matrix model 射影行列モデル
matrix population model 個体群行列モデル 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

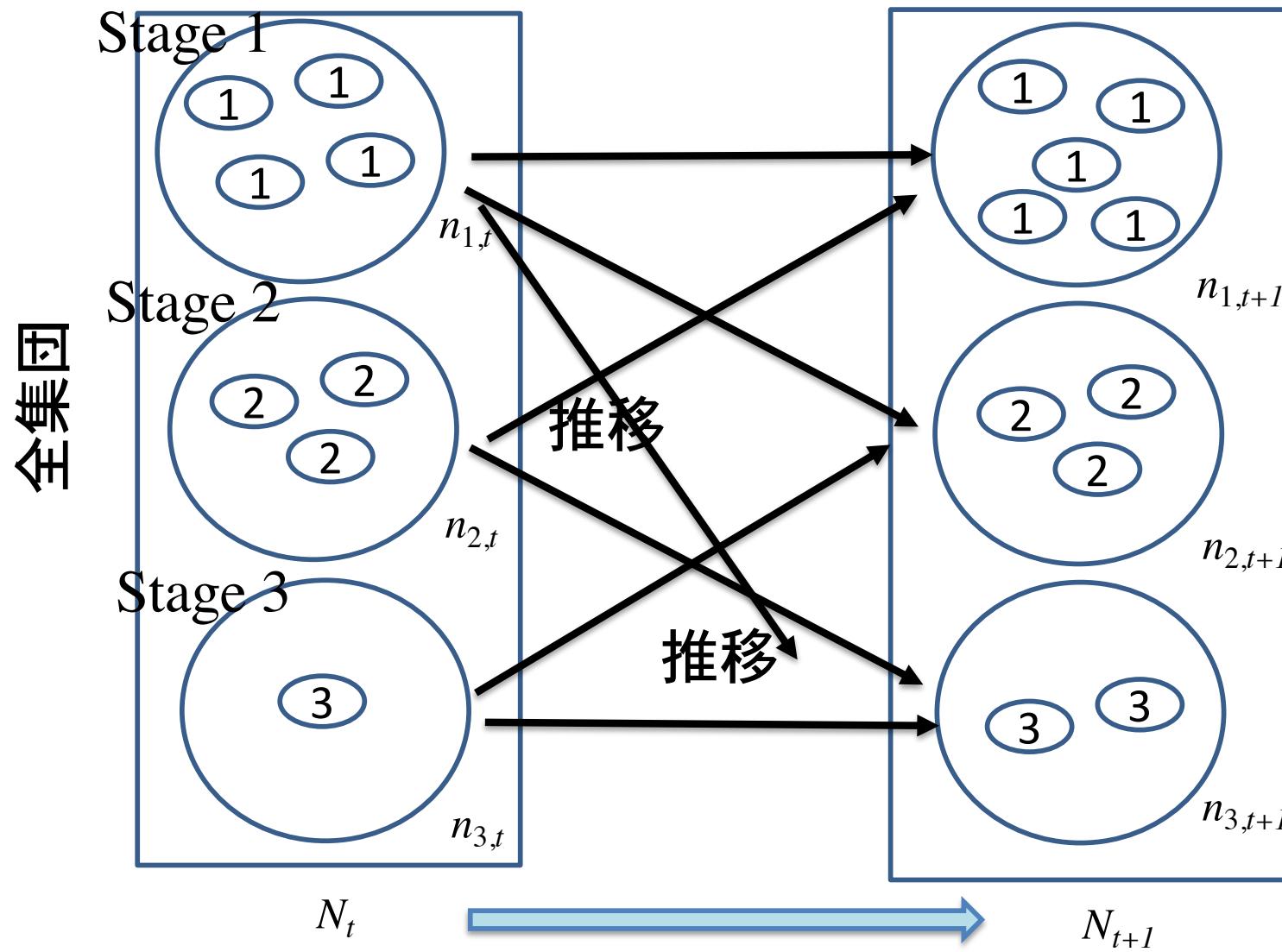
Cf. Hal Caswell (2000) Matrix population models

◆集団の内部構造動態を記述するモデル

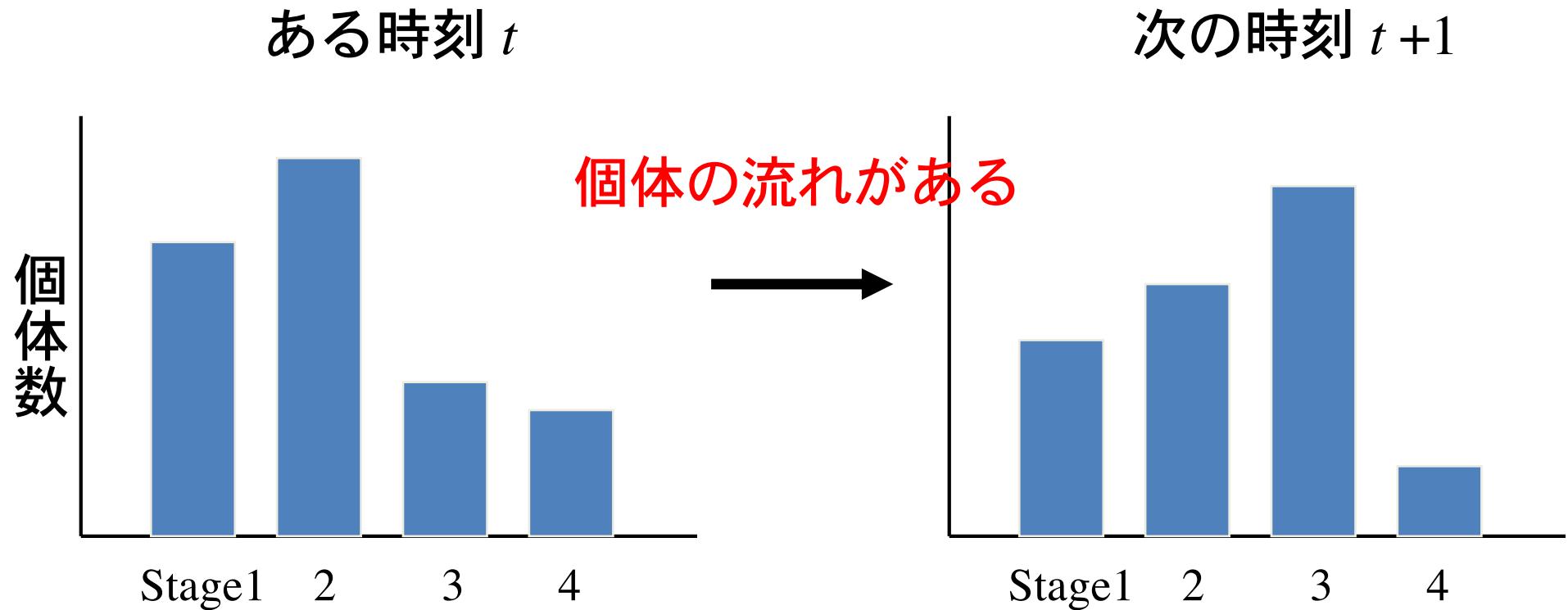
内部構造の種類：齢構成、サイズ構成、生育段階構成、遺伝的構造

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

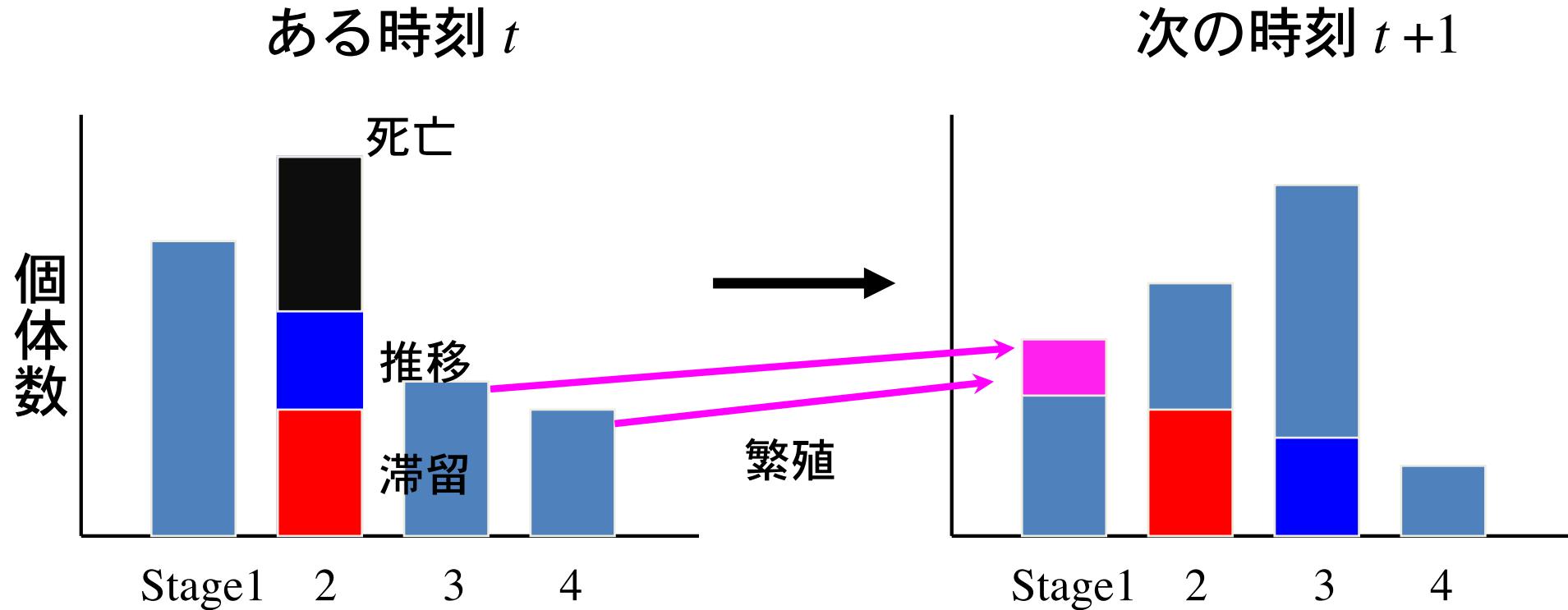
内部構造(生育段階)



複数の状態をもつ生物集団の個体数の動態



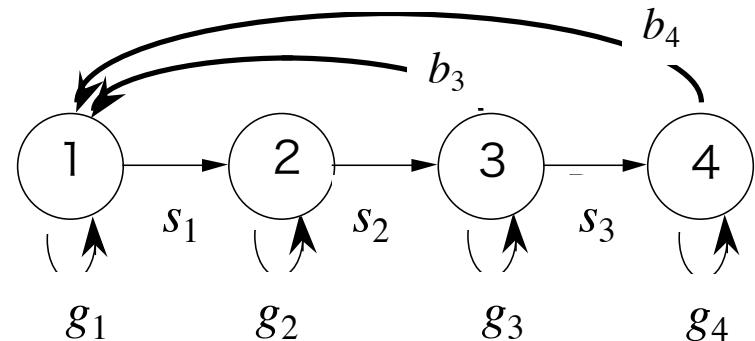
複数の状態をもつ生物集団の個体数の動態



死亡率、推移率、滯留率、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)

$$\begin{matrix} & \text{今年の段階} \\ \text{翌年の段階} & \left(\begin{array}{cccc} g_1 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & g_2 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & g_3 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & g_4 \end{array} \right) \end{matrix}$$

どこが違う？

←

$$\begin{matrix} & \text{Age-structured} \\ & \left(\begin{array}{cccc} 0 & 0 & b_3 & b_4 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 \end{array} \right) \end{matrix}$$

* 固有値方程式は各生活史パラメーターの関数である。

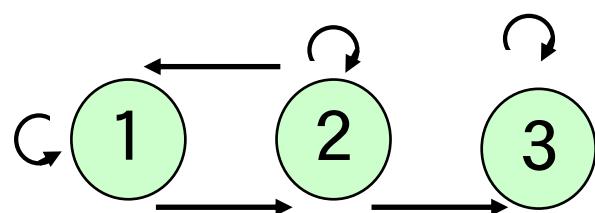
違うけれど、age は stage の特殊な場合になっている

Stage-structured

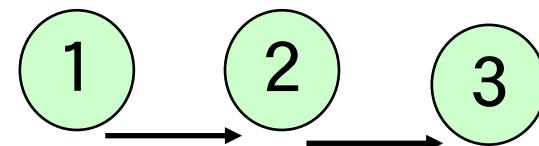
$$\begin{pmatrix} g_1 & * & b_3 & b_4 \\ s_1 & g_2 & * & * \\ * & s_2 & g_3 & * \\ * & * & s_3 & g_4 \end{pmatrix}$$

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

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

Age-structured

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

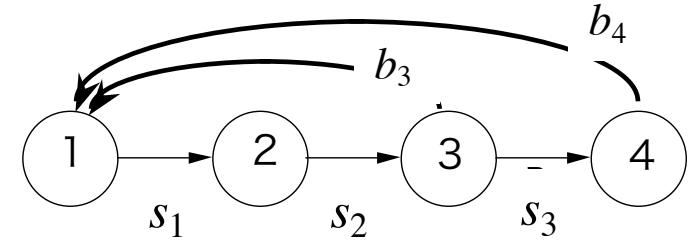


生育段階構成モデルの良い点

- 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

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



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

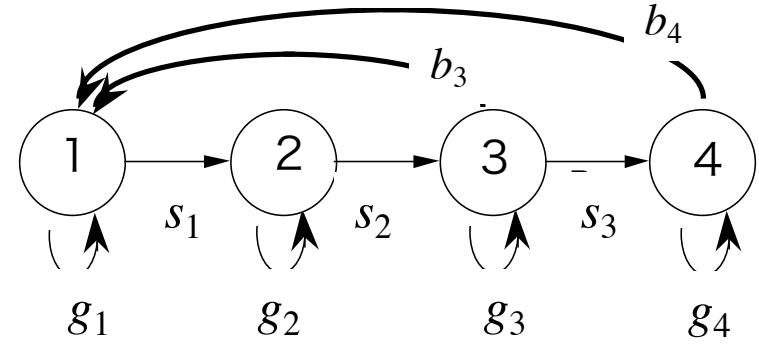
$$= \begin{pmatrix} \text{\#of age 3} \times b_3 + \text{\#of age 4} \times b_4 \\ \text{\#of age 1} \times s_1 \\ \text{\#of age 2} \times s_2 \\ \text{\#of age 3} \times s_3 \end{pmatrix}_t$$

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

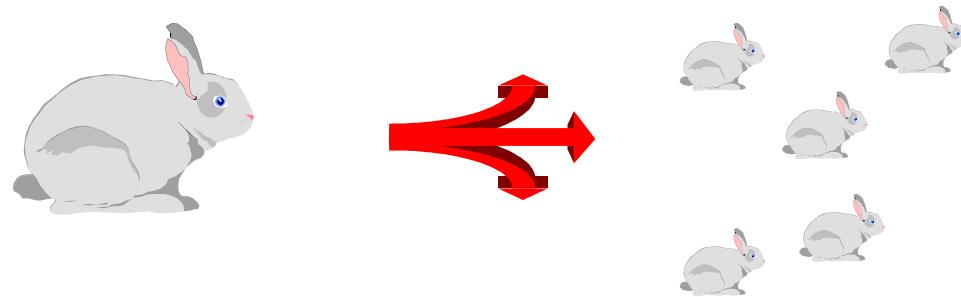
次の時刻の各状態の個体数がわかる

◆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
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

実際にやってみよう！

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

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

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

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

$n \times n$ 行列の一般解のまとめ

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

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

式中、 c_i は $\vec{x}_0 = \sum_{i=1}^n c_i \vec{u}_i$ 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 $\lambda_i \vec{u}_i = A \vec{u}_i$ （固有ベクトルは定数倍の任意性をもつ）

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

E : 単位行列

非負行列(non-negative matrix)の特徴

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

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 \leadsto 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

正の実数						
EX.	固有値(λ)	1+ i	1- i	-2	1	2
	絶対値	$\sqrt{2}$	$\sqrt{2}$	2	1	2

λ_1 最大固有値

固有ベクトル (u)	• • •	$\begin{pmatrix} + \\ - \\ + \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} + \\ - \\ - \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} + \\ + \\ + \end{pmatrix}$	正ベクトル
------------	-------	---	---	---	-------

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 (\vec{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)

$$\lambda = 7, -2$$

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

(b)

$$\lambda = 1, 0.3$$

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

(c)

$$\lambda = -1, -3$$

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

(d)

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

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

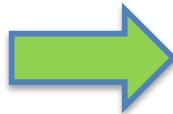
(a), (b), (d)の絶対値最大の固有値は正の実数であり、それに属する固有ベクトルは正ベクトル（全要素が同符号）である

(3) 他の固有値の絶対値は λ_1 以下である

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

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、

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



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



$\lambda_1 > 1$	--->	指数的成長
$\lambda_1 < 1$	--->	指数的減少

EX.

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

$$\lambda = 7, -2$$

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

$$\begin{aligned} \vec{x}_t &= \sum_{i=1}^2 c_i (\lambda_i)^t \vec{u}_i = c_1 (\lambda_1)^t \vec{u}_1 + c_2 (\lambda_2)^t \vec{u}_2 \\ &= c_1 7^t \begin{pmatrix} 4 \\ 5 \end{pmatrix} + c_2 (-2)^t \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

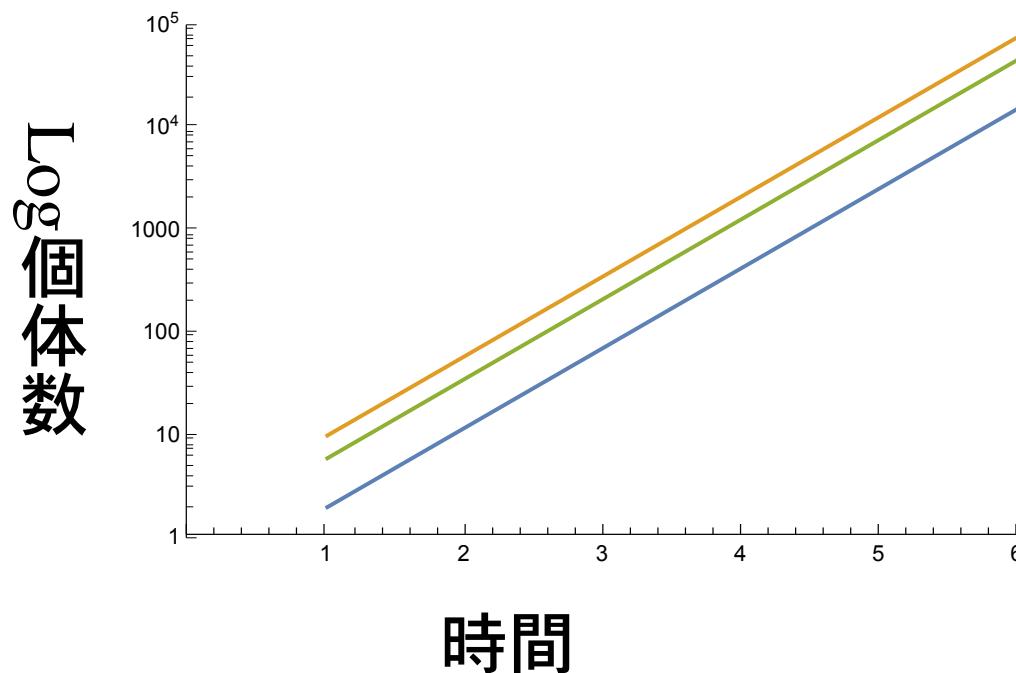
$$\approx c_1 7^t \begin{pmatrix} 4 \\ 5 \end{pmatrix}$$

試しに計算してみると

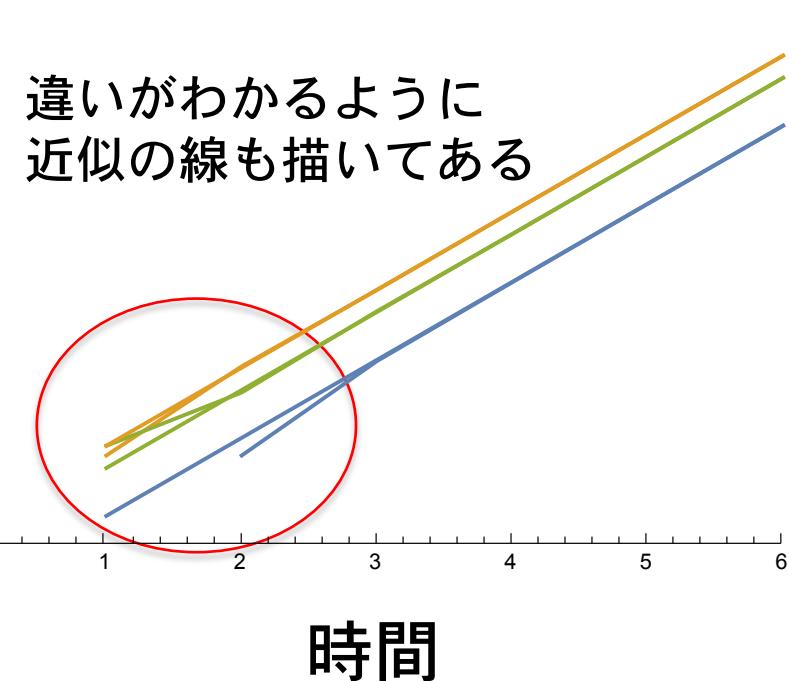
$$\vec{x}_{t+1} = \mathbf{A}\vec{x}_t \quad \mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 1 & 4 & 3 \\ 0 & 3 & 1 \end{pmatrix}$$

ファイル
“matrixgraph”を参照

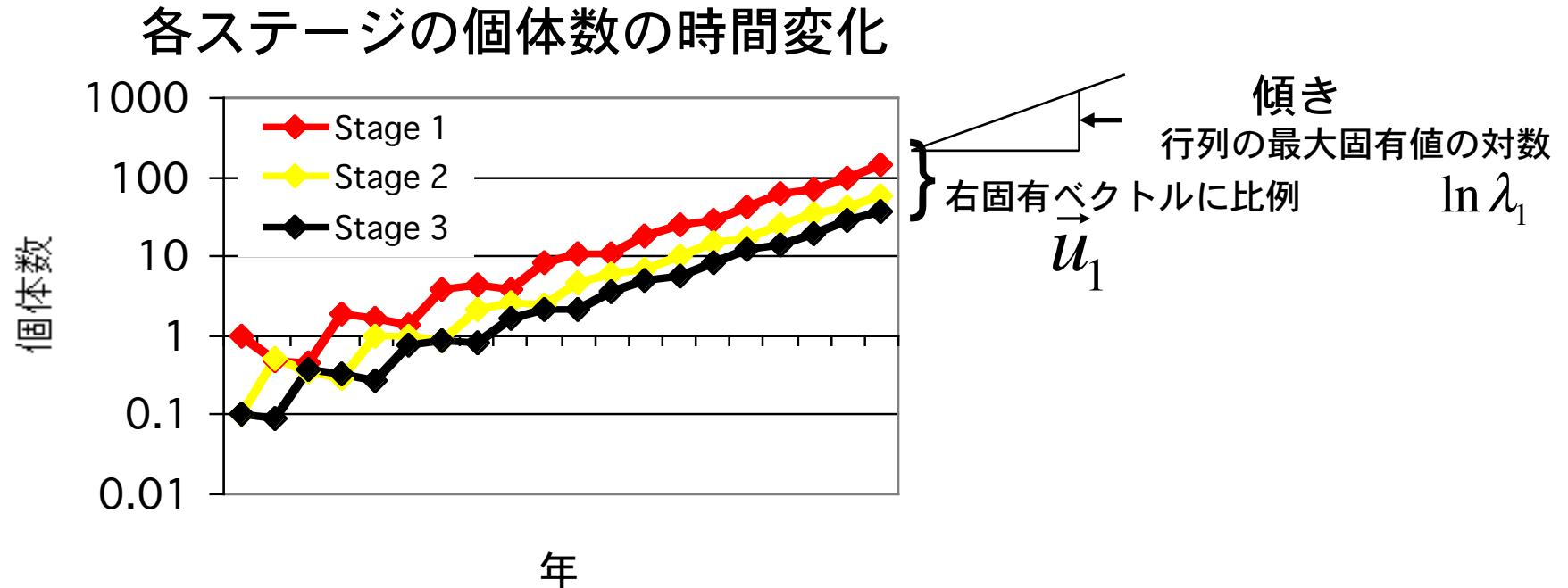
近似（第一項だけ）



厳密（三つの項の和）



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) 每時刻 λ_1 倍になる
- (2) $\lambda_1 > 1 \longrightarrow$ 指数的に増加
 $\lambda_1 < 1 \longrightarrow$ 指数的に減少
- (3) 各時刻の \vec{x}_t は \vec{u}_1 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

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

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

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

最大固有値は
個体群成長率

(3) 各時刻の \vec{x}_t は \vec{u}_1 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。

最大固有値・安定齢構成の求め方

Mathematica Program

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

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

最大固有値

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

```
(* 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],
```

「定数倍の任意性」

```
{[0.889551, 0.389485, 0.238748],
```

要素和が1とは限らない を思い出してください

```
[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]} }
```

(* 最大固有値の固有ベクトルから安定生育段階構成 *)

```
{0.8895508471088555^, 0.3894852807368841^, 0.23874778846562794^} /
```

```
Total[{0.8895508471088555^, 0.3894852807368841^, 0.23874778846562794^}]
```

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

要素和が1になるように規格化

(* 固有ベクトルと初期値から係数ciを求める *) Solve[{1, 0.1, 0.1} ==

```
c1 {0.5860853034144075^, 0.25661444725507465^, 0.15730024933051784^} +
```

```
c2 {0.9071066901394358^ + 0.^ I, -0.19858600832967882^ - 0.3078951461899872^ I,
```

```
-0.08544554518536251^ + 0.18873443713478777^ I} +
```

```
c3 {0.9071066901394358^ + 0.^ I, -0.19858600832967882^ + 0.3078951461899872^ I,
```

```
-0.08544554518536251^ - 0.18873443713478777^ I}, {c1, c2, c3}]
```

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

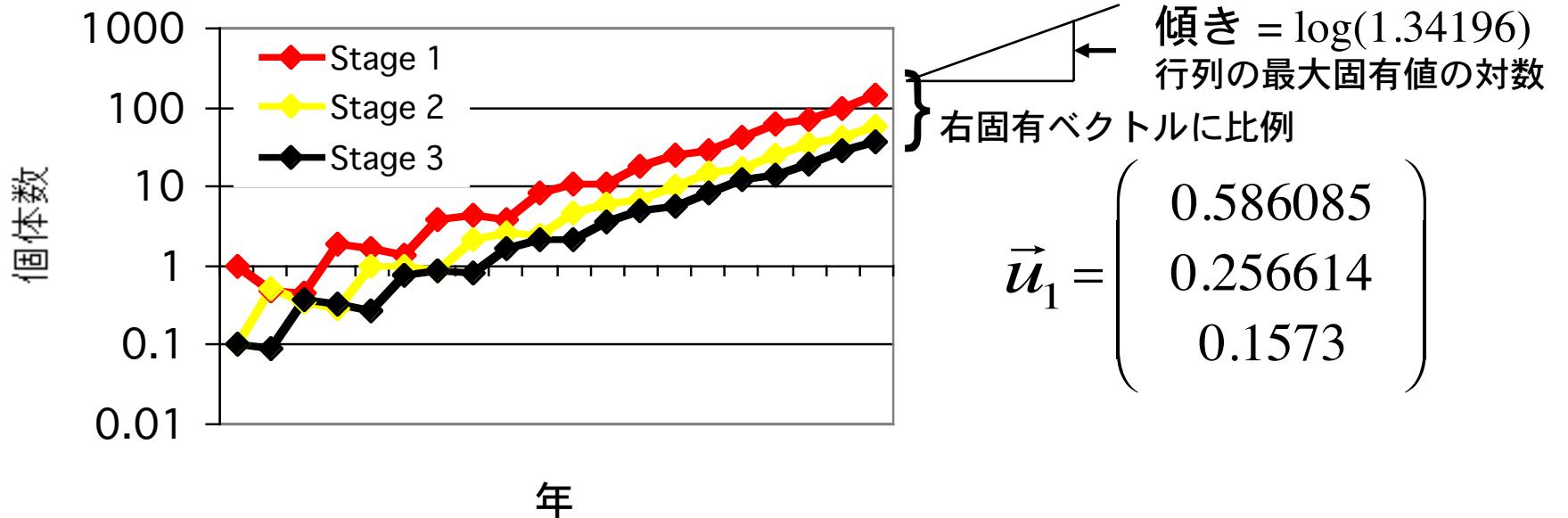
最大固有値・安定齢構成の求め方

R Program

```
> (ta <- rbind(c(0,0,5), c(0.5,0.2,0), c(0,0.7,0.2)))
 [,1] [,2] [,3]
[1,] 0.0 0.0 5.0
[2,] 0.5 0.2 0.0
[3,] 0.0 0.7 0.2
最大固有値
> (koyuti<-eigen(ta)$values)
[1] 1.341957+0.000000i -0.470978+1.04031i -0.470978-1.04031i
> (koyuvektor<-eigen(ta)$vectors)
[,1] [,2] [,3]
[1,] 0.8895508+0i 0.9071067+0.0000000i 0.9071067+0.0000000i
[2,] 0.3894853+0i -0.1985860-0.3078951i -0.1985860+0.3078951i
[3,] 0.2387478+0i -0.0854455+0.1887344i -0.0854455-0.1887344i
> koyuvektor[,1] 要素和が1とは限らない 「定数倍の任意性」
[1] 0.8895508+0i 0.3894853+0i 0.2387478+0i を思い出してください
↓ koyuvektor[,1]/sum(koyuvektor[,1])
[1] 0.5860853+0i 0.2566144+0i 0.1573002+0i
```

要素和が1になるように規格化

各ステージの個体数の時間変化



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

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

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

最大固有値
 t が十分大きいとき、解の挙動は
 第一項 $0.868956 (1.34196)^t$
 に支配される

右固有ベクトル

$$\begin{pmatrix} 0.586085 \\ 0.256614 \\ 0.1573 \end{pmatrix}$$

- (1) 毎時刻 1.34196 倍になる
- (3) 各時刻の \vec{x}_t は \vec{u}_1 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。
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($\mathbf{u}=(u_1, u_2, \dots)$)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

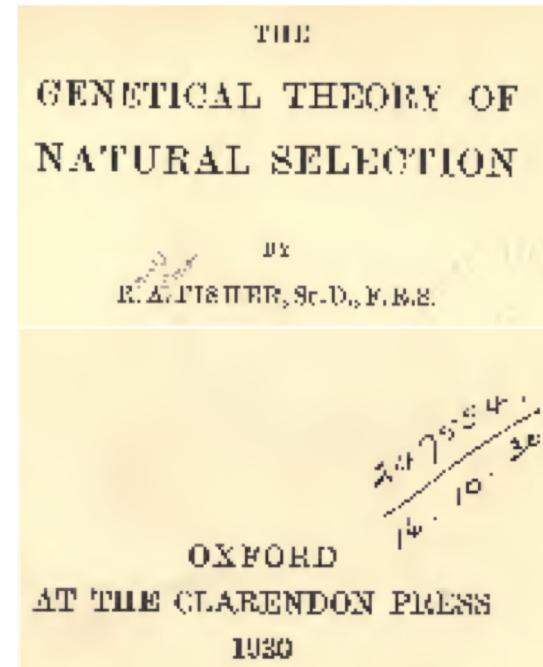
行列モデルを用いたさまざまな統計量

1. 集団の年成長率 (既出)
2. 安定生育段階構成 (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.



年齢で考えている！！

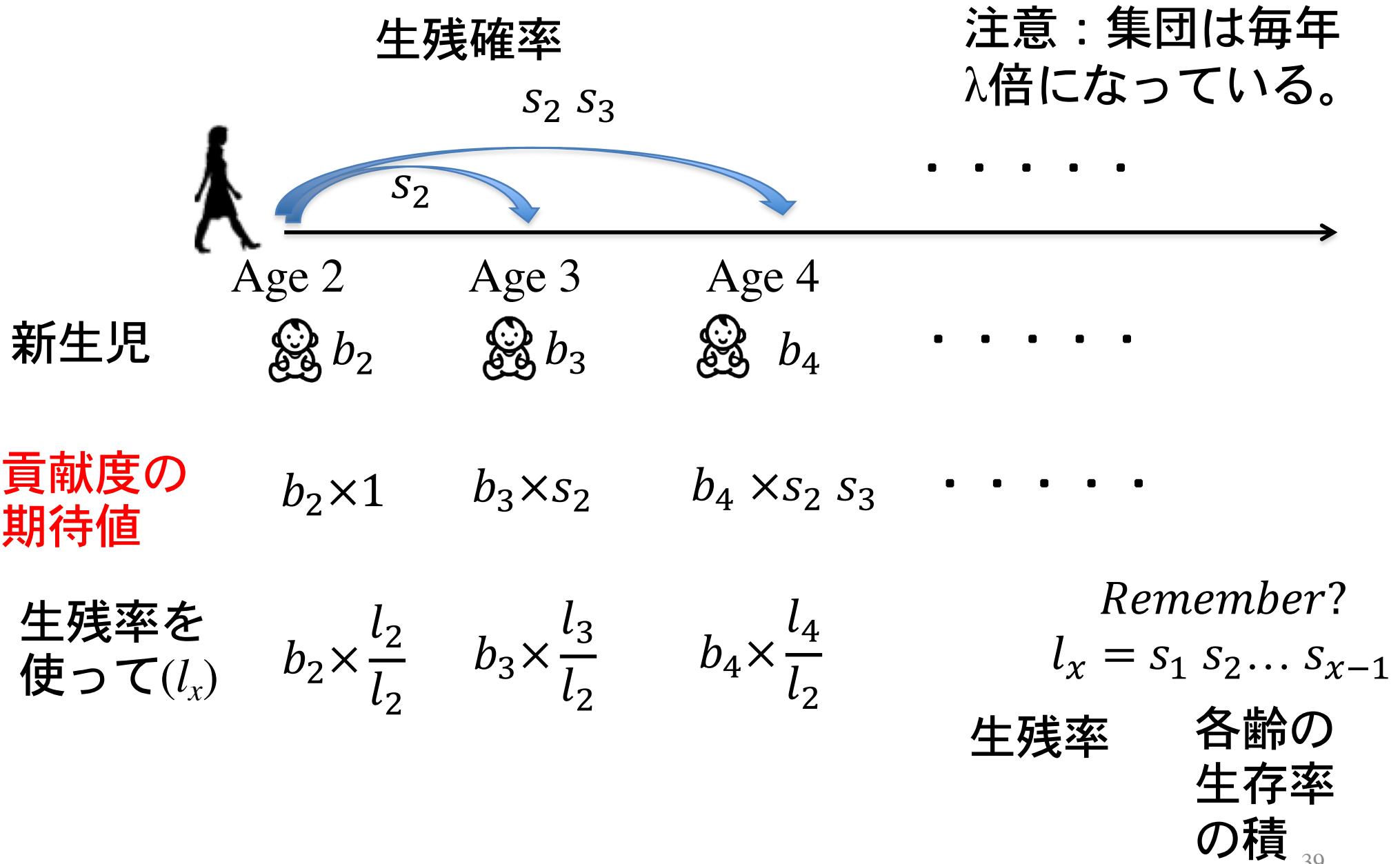
キーワード： Present value 現価

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」)

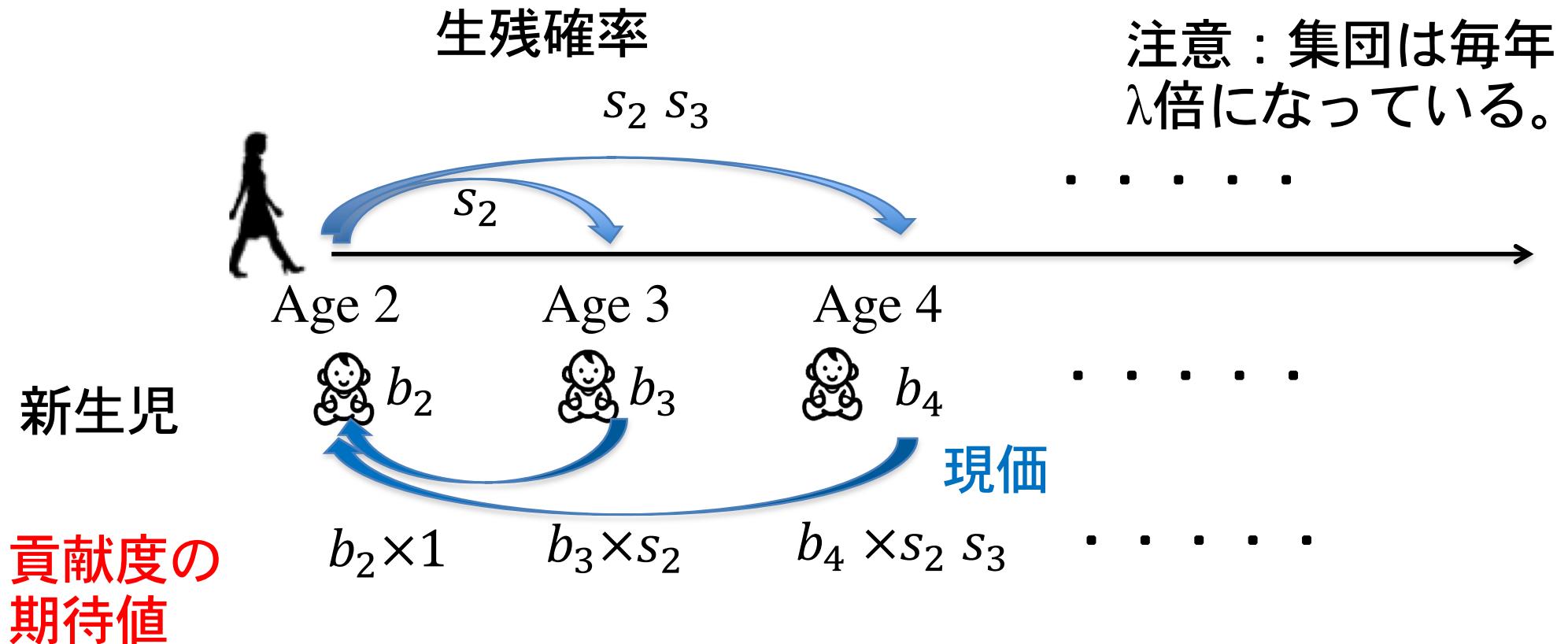
(1) 2歳の親の次世代の子孫への貢献度の期待値.

西



(2)貢献度の期待値の現価 (present value)

西



生残率を
使って(l_x)

$$b_2 \times \frac{l_2}{l_2} \quad b_3 \times \frac{l_3}{l_2} \quad b_4 \times \frac{l_4}{l_2}$$

Present value
(現価)

$$b_2 \times \frac{l_2}{l_2} \quad b_3 \times \frac{l_3}{l_2} \times \frac{1}{\lambda} \quad b_4 \times \frac{l_4}{l_2} \times \frac{1}{\lambda^2}$$

注意：集団は毎年
 λ 倍になっている。

一人の子供の
価値は、毎年
 λ 倍で下がる₄₀

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

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

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

$$= \frac{\lambda^2}{l_2} (b_2 l_2 \lambda^{-2} + b_3 l_3 \lambda^{-3} + b_4 l_4 \lambda^{-4} + \dots) = \frac{\lambda^2}{l_2} \sum_{i=2} b_i l_i \lambda^{-i}$$

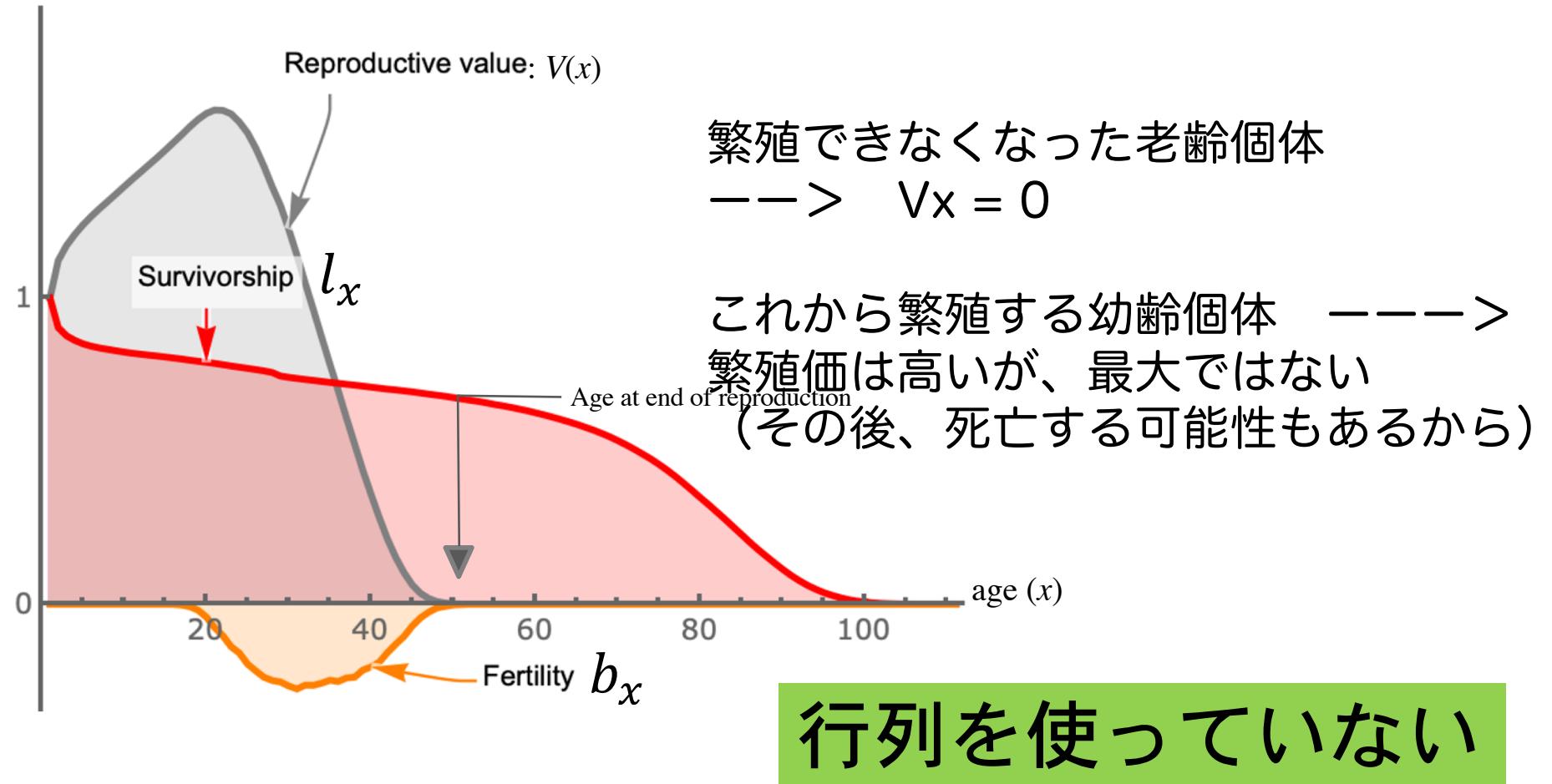
Generally, **reproductive value** of **age- x** individual is

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

Fisherの繁殖価(V_x)

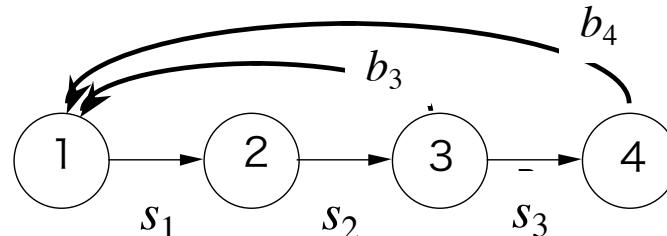
of age- x individual

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



齢構成行列モデルとの意外な関係

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



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) 固有値
方程式

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

Lotka(-Euler)
方程式
生残率
survivorship

(2) 右固有
ベクトル

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

安定齢構成
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

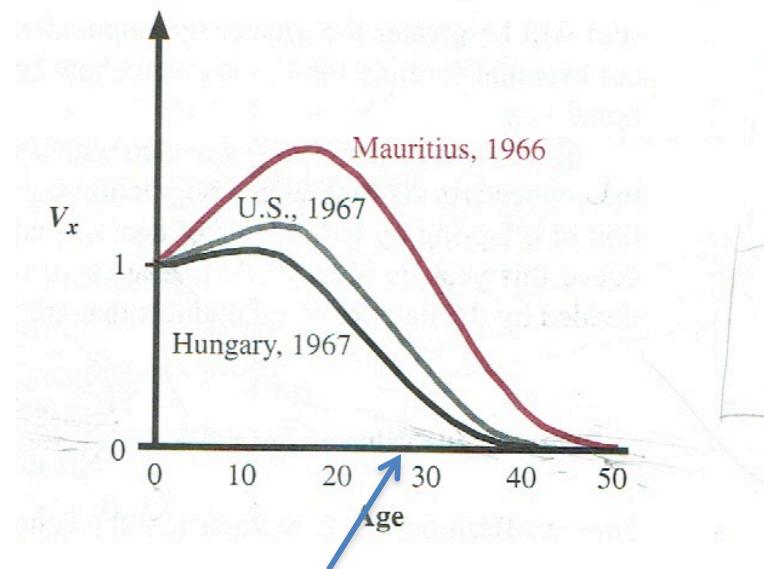
(3) 左固有
ベクトル

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

繁殖価の公式と同じ
Goodman (1968)によって
一般化された。

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成長に貢献する度合い
(生育段階に依存)



生育段階の繁殖価(v_i)は
「第一要素が1の個体群行列の
左固有ベクトル」である。

Stage に変わる

左から乗じる

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

左固有ベクトル

* 左固有ベクトル

$$\mathbf{v} = \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \vdots \end{pmatrix}$$

* 定義

$$(\vec{v}^T) \lambda = (\vec{v}^T) A$$

左から乗じる

T は転置を意味する

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

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

つまり、転置行列の右固有ベクトルと同じ

(* 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

繁殖価(v_i) の求め方

R Program

```
> (ta <- rbind(c(0,0,5), c(0.5,0.2,0), c(0,0.7,0.2)))
```

```
 [,1] [,2] [,3]
```

```
[1,] 0.0 0.0 5.0
```

```
[2,] 0.5 0.2 0.0
```

```
[3,] 0.0 0.7 0.2
```

```
> (transposedta<-t(ta))
```

```
 [,1] [,2] [,3]
```

```
[1,] 0 0.5 0.0
```

```
[2,] 0 0.2 0.7
```

```
[3,] 5 0.0 0.2
```

```
> (koyuvektor<-eigen(ta)$vectors)
```

```
 [,1]
```

```
 [,2]
```

```
 [,3]
```

```
[1,] 0.8895508+0i 0.9071067+0.0000000i 0.9071067+0.0000000i
```

```
[2,] 0.3894853+0i -0.1985860-0.3078951i -0.1985860+0.3078951i
```

```
[3,] 0.2387478+0i -0.0854455+0.1887344i -0.0854455-0.1887344i
```

```
> koyuvektor[,1]/koyuvektor[1,1]
```

第一要素が1になる

```
[1] 1.0000000+0i 0.4378449+0i 0.2683914+0i
```

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)



- ◆ 冷温帯林床性の多年生草本（ユリ科）
- ◆ 每年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

同属のオオバナノ
エンレイソウがモデル



実生

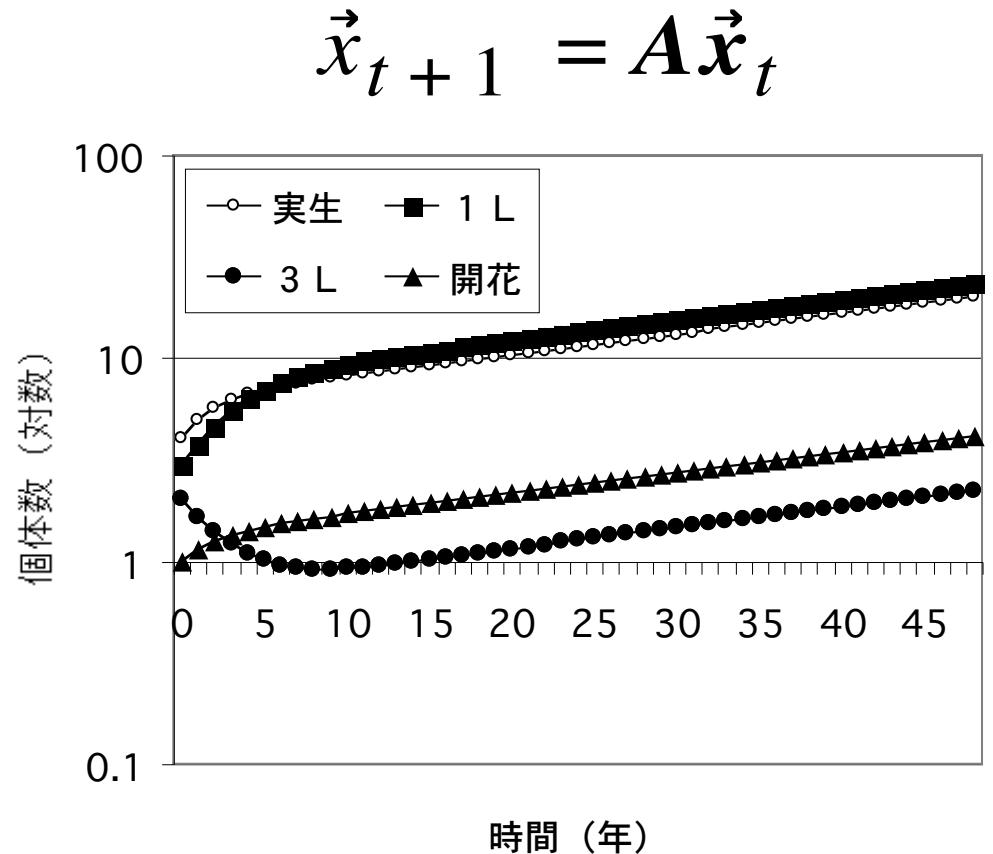
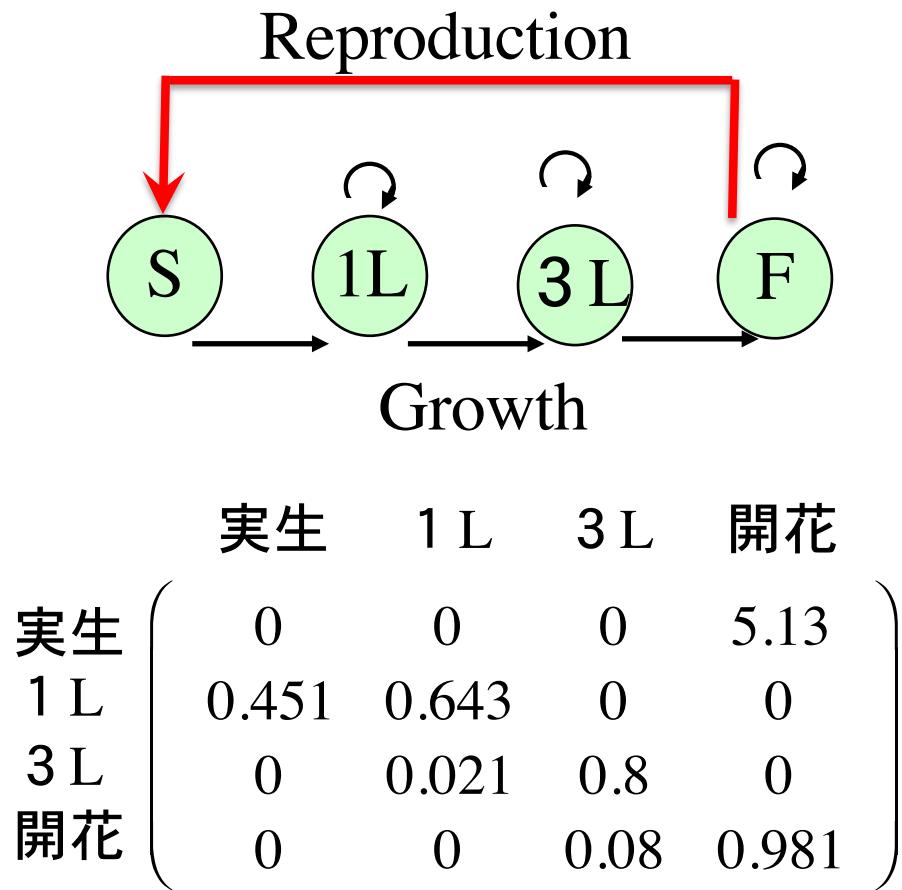
1枚葉

3枚葉

生育段階

開花個体

流れ図と個体群行列



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 第一要素が 1 の
右固有ベクトル 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]

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

```

(* 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ト

最大固有値

```
{{{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}}}}
```

右固有ベクトル

(* 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}
```

規格化

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

(* 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}
```

規格化

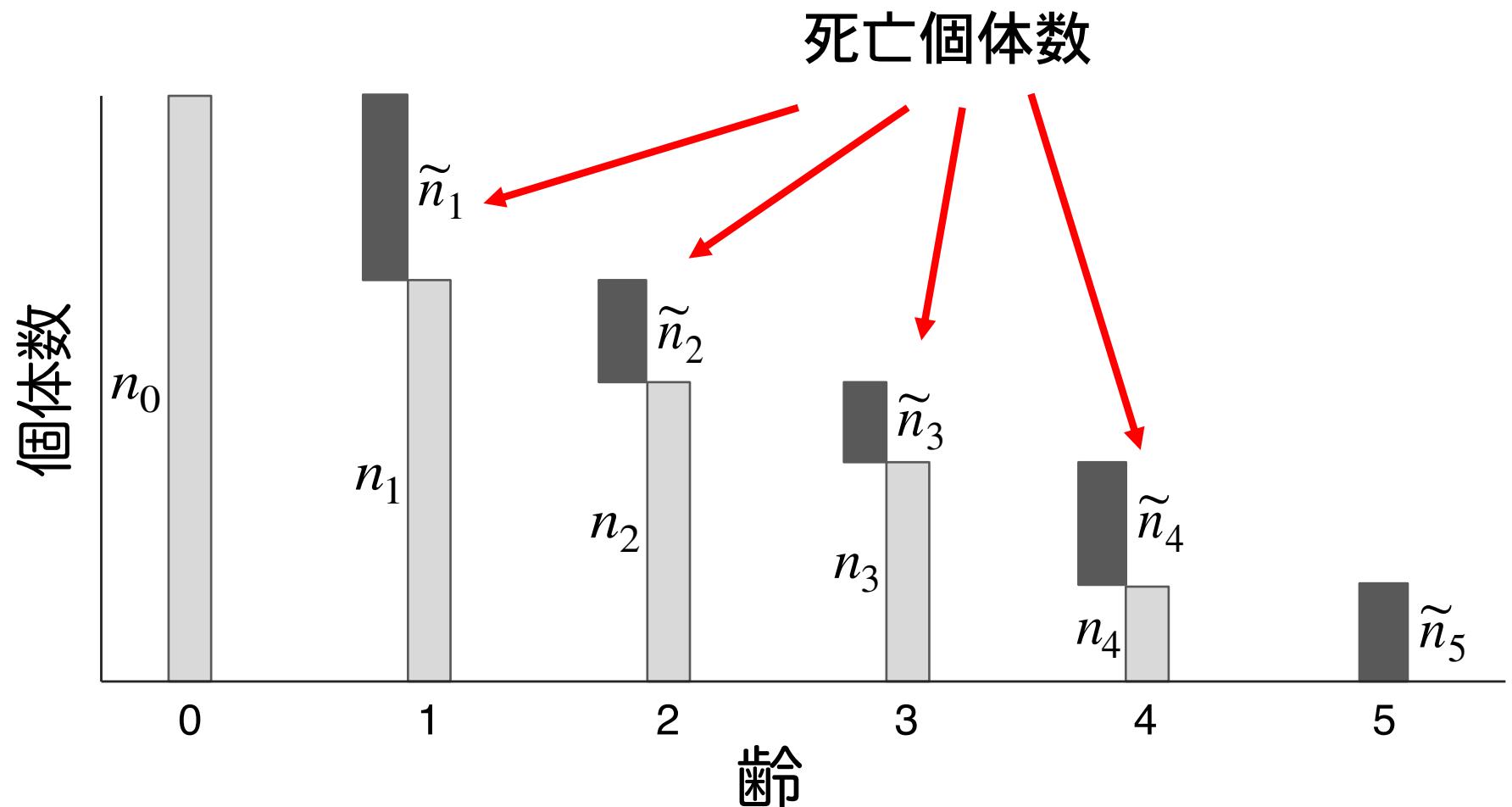
繁殖価

行列モデルを用いたさまざまな統計量

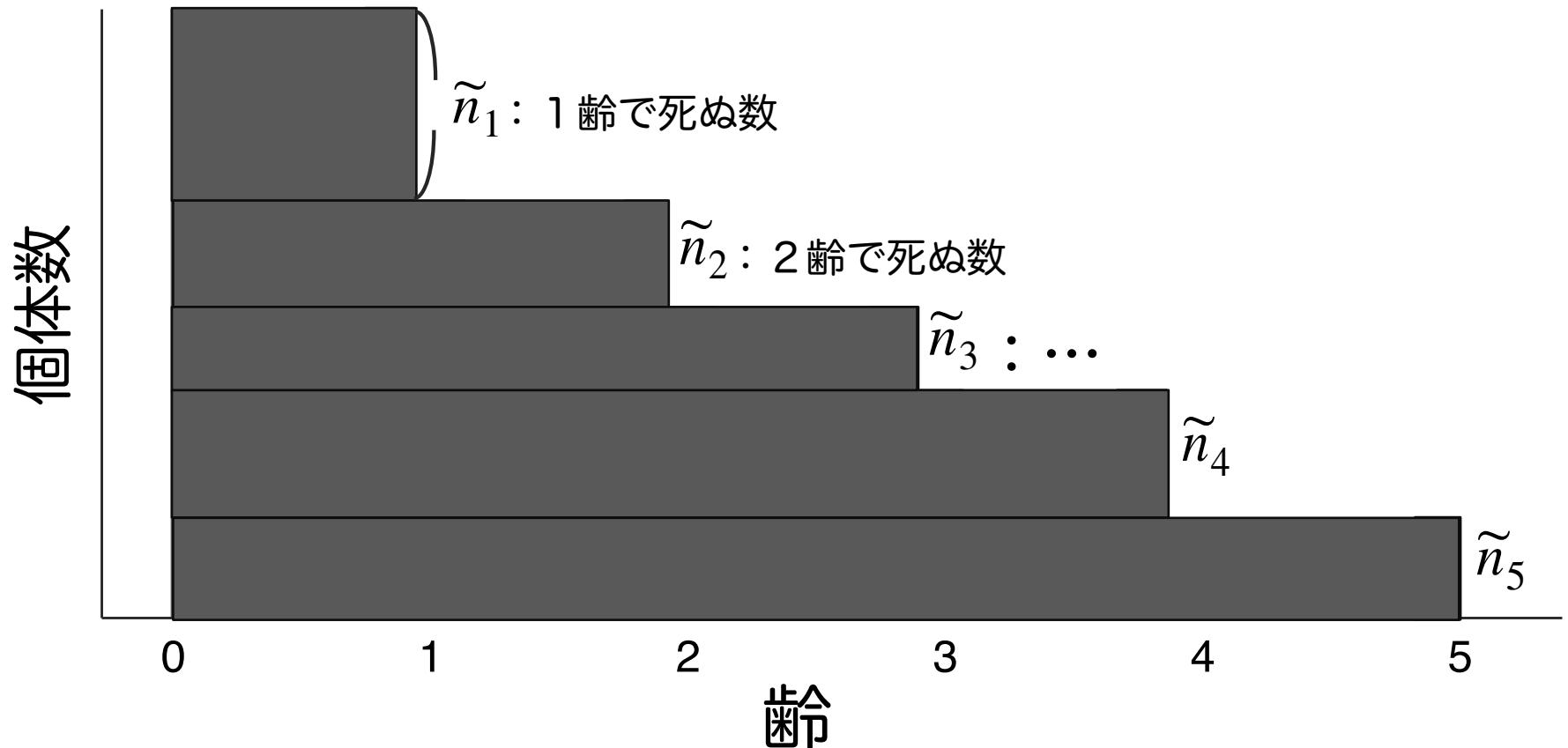
1. 集団の年成長率 (既出)
2. 安定生育段階構成 (既出)
3. 繁殖価
4. 平均余命
5. 行列要素の変化に伴う年成長率の感度
6. 行列要素の変化に伴う年成長率の弾性度
7. 生命表反応実験
- ．．．

* 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。

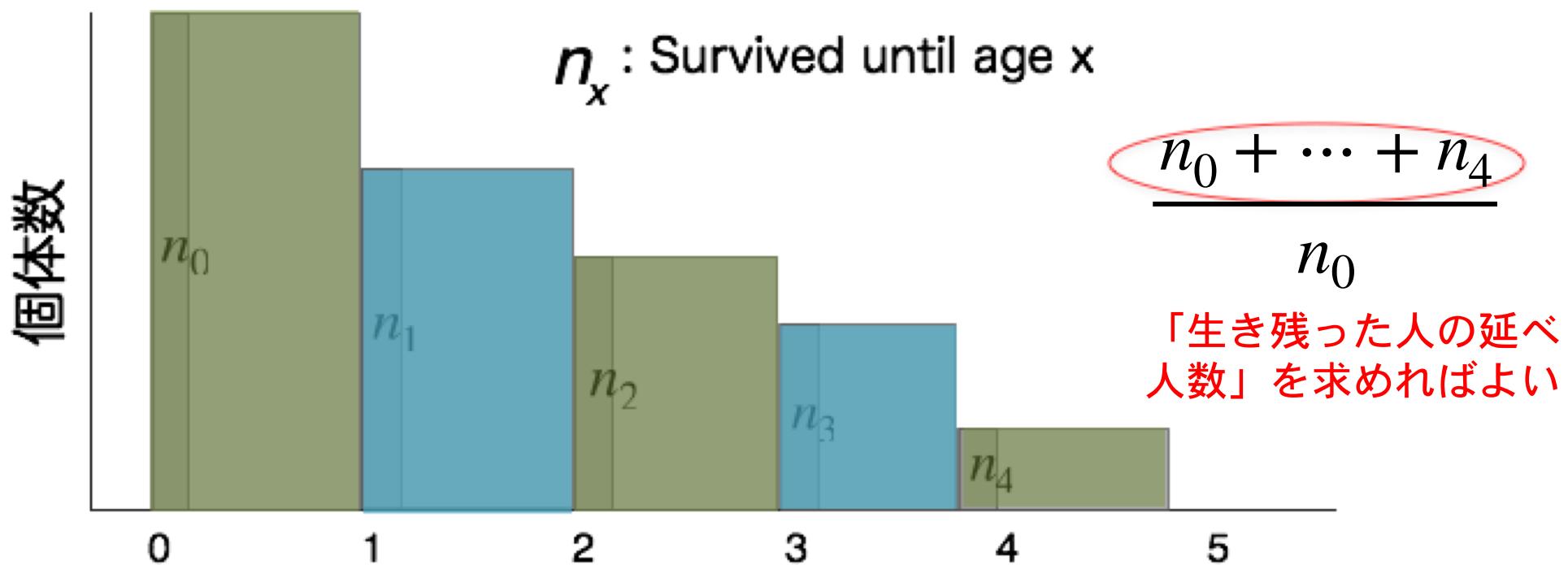
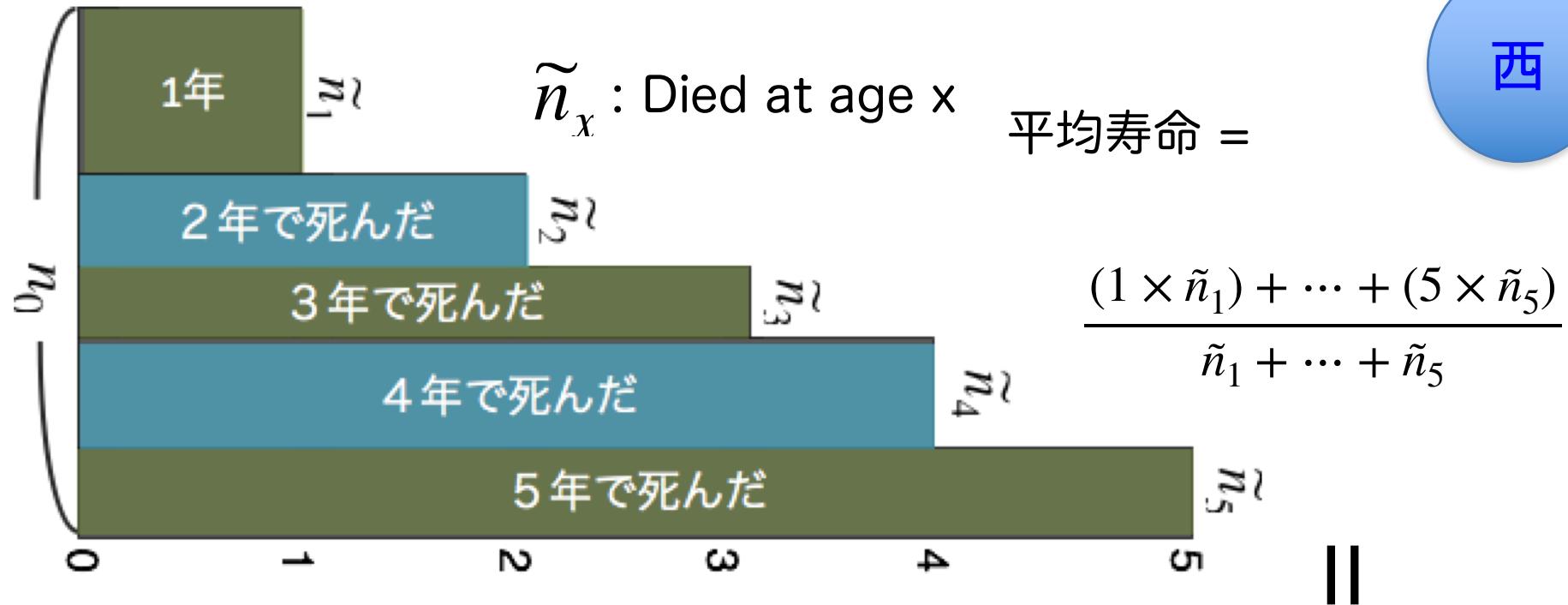
齢構成モデルにおける死亡プロセス



齢構成モデルにおける死亡プロセス



西

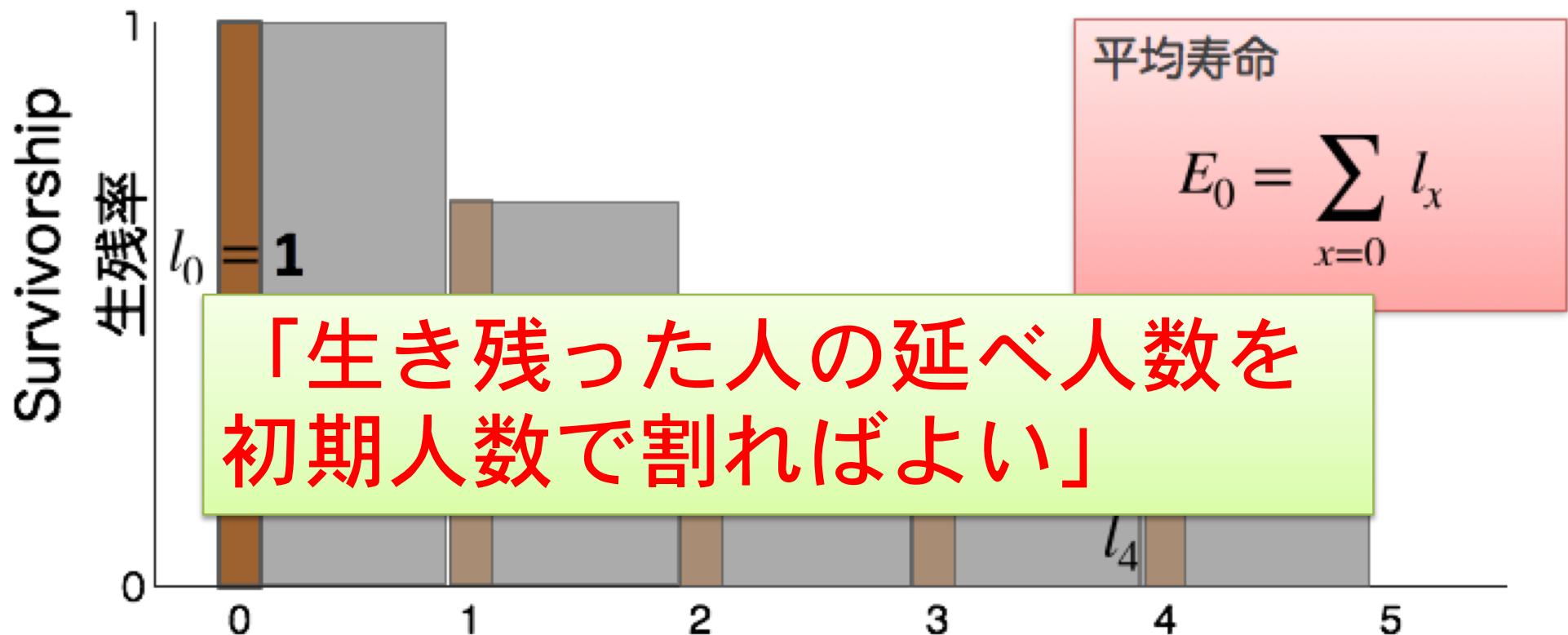


平均寿命=

行列を使っていない

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

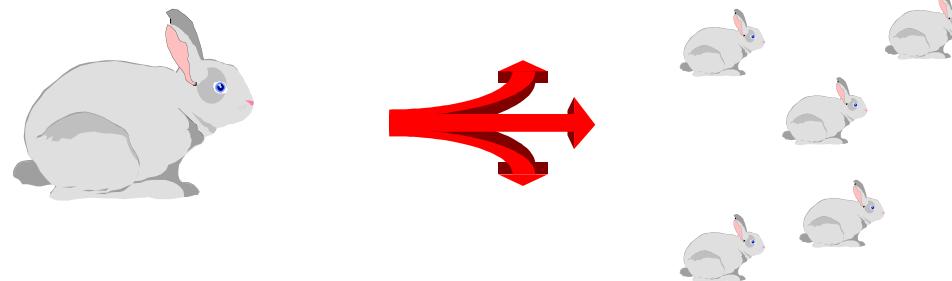
生残率の和 = $l_0 + \cdots + l_4$



- 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

生育段階構成モデルにおける平均余命

- 同じ発想で生育段階構成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、「齢構成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

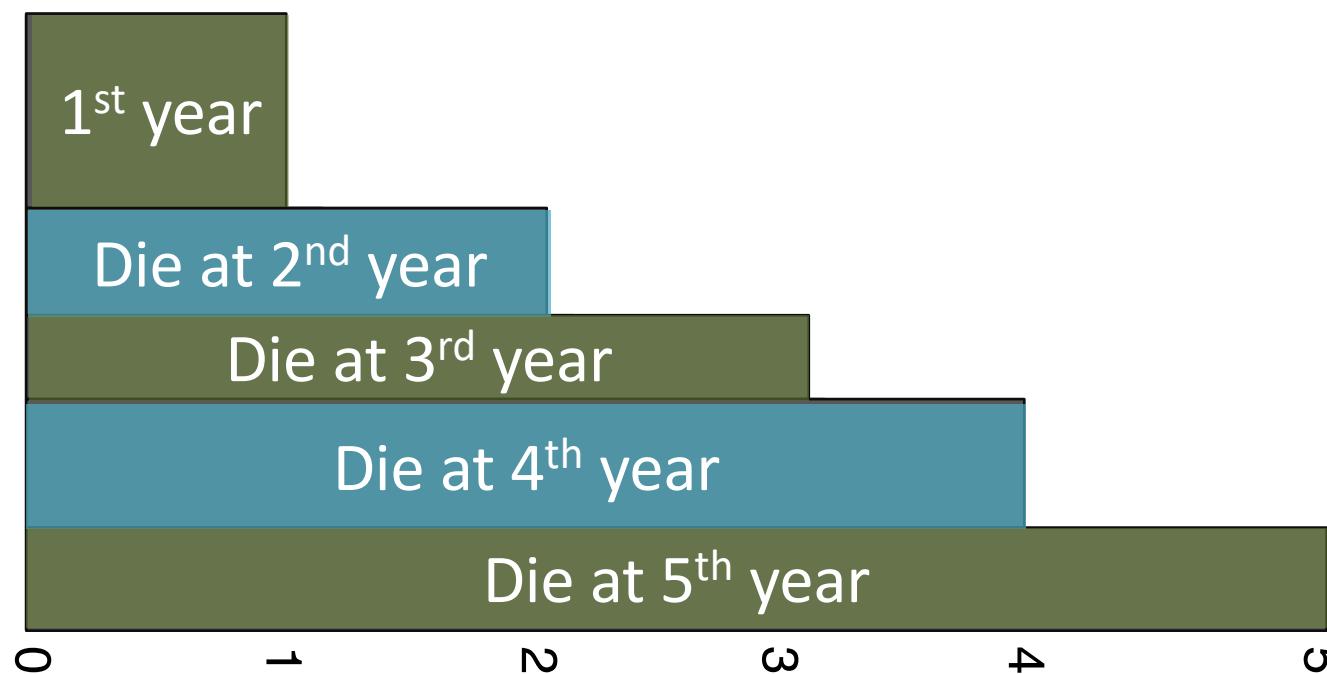
平均余命

- 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

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

ベクトルの要素の総和を $|\mathbf{e}_j|$ で定義すると

$$|\mathbf{e}_j| = 1$$



Matrix 方法

Using Transition matrix (U)

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

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

1年後の
生残者の
数は 0.8.

$$|\mathbf{U}\mathbf{e}_j| = 0.8$$

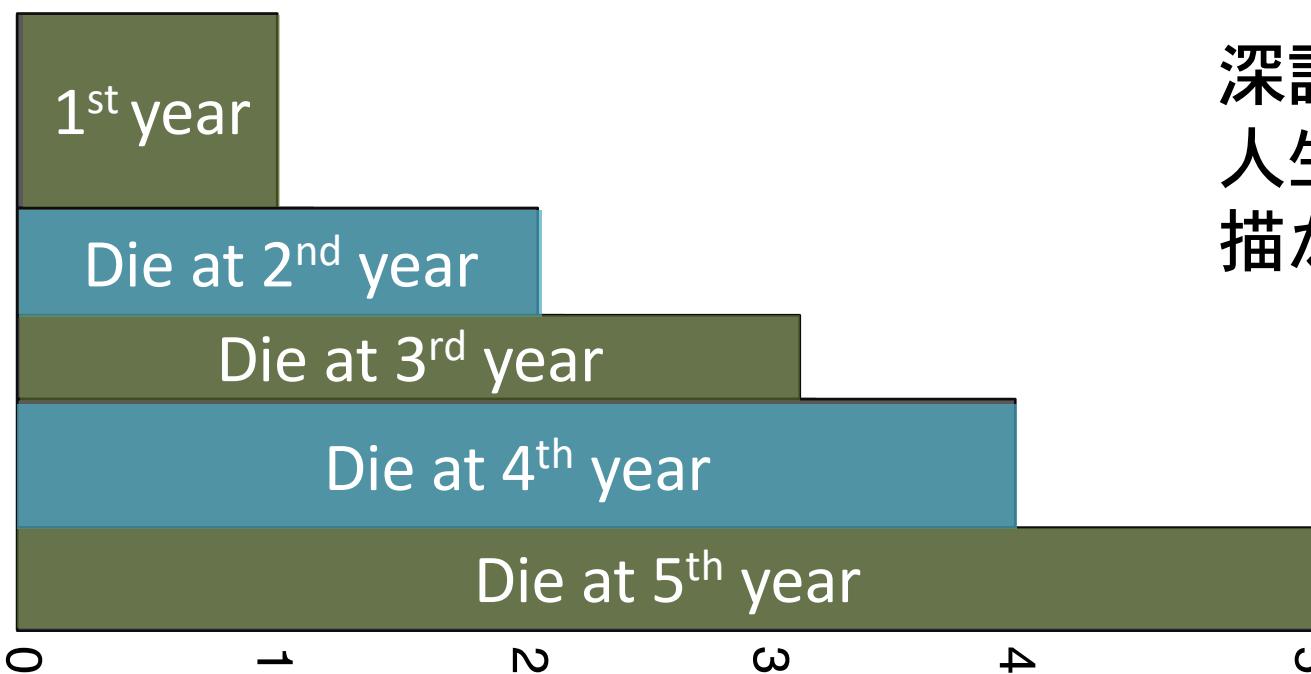
\mathbf{U} を n 回乗ると n 年後の
生残者数が求められる。

$$1 = |\mathbf{e}_j|$$

$$0.8 = |\mathbf{U}\mathbf{e}_j|$$

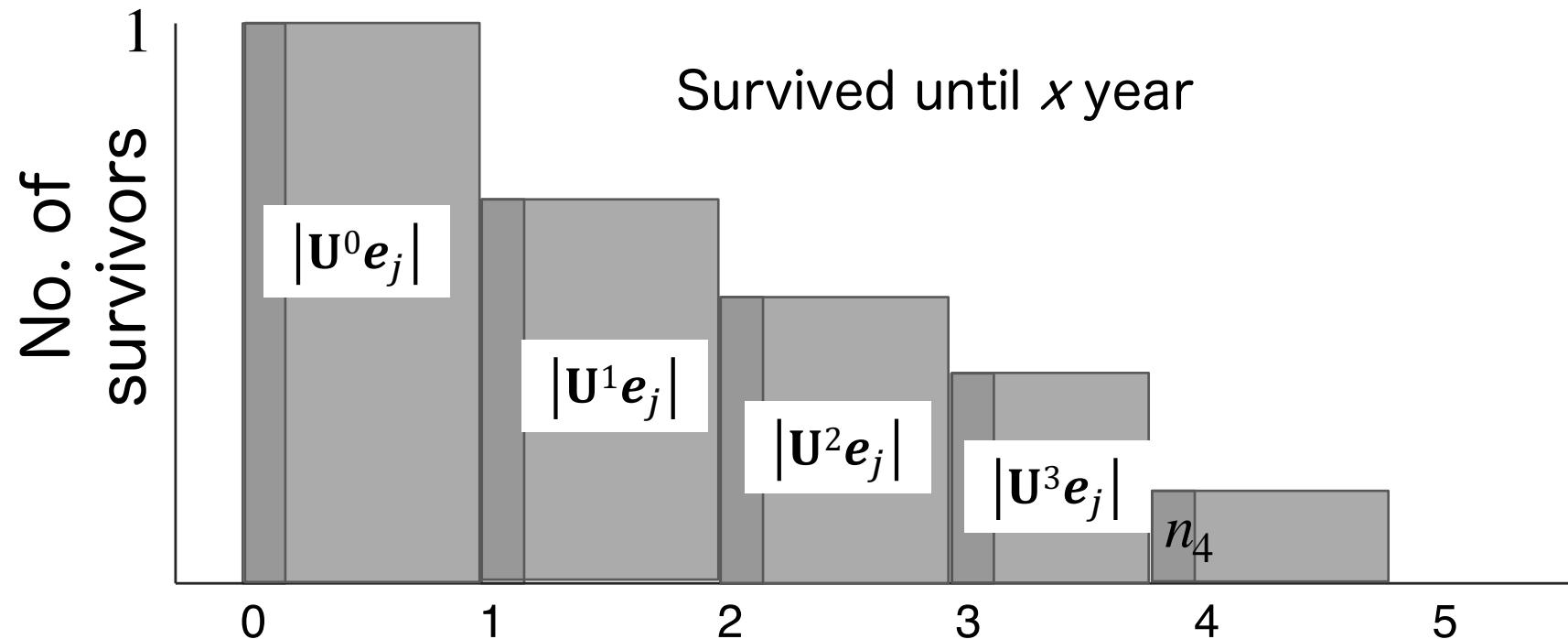
$$|\mathbf{U}^2\mathbf{e}_j|$$

$$|\mathbf{U}^3\mathbf{e}_j|$$



深読みすると、
人生の岐路が
描かれている

Matrix 方法



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

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

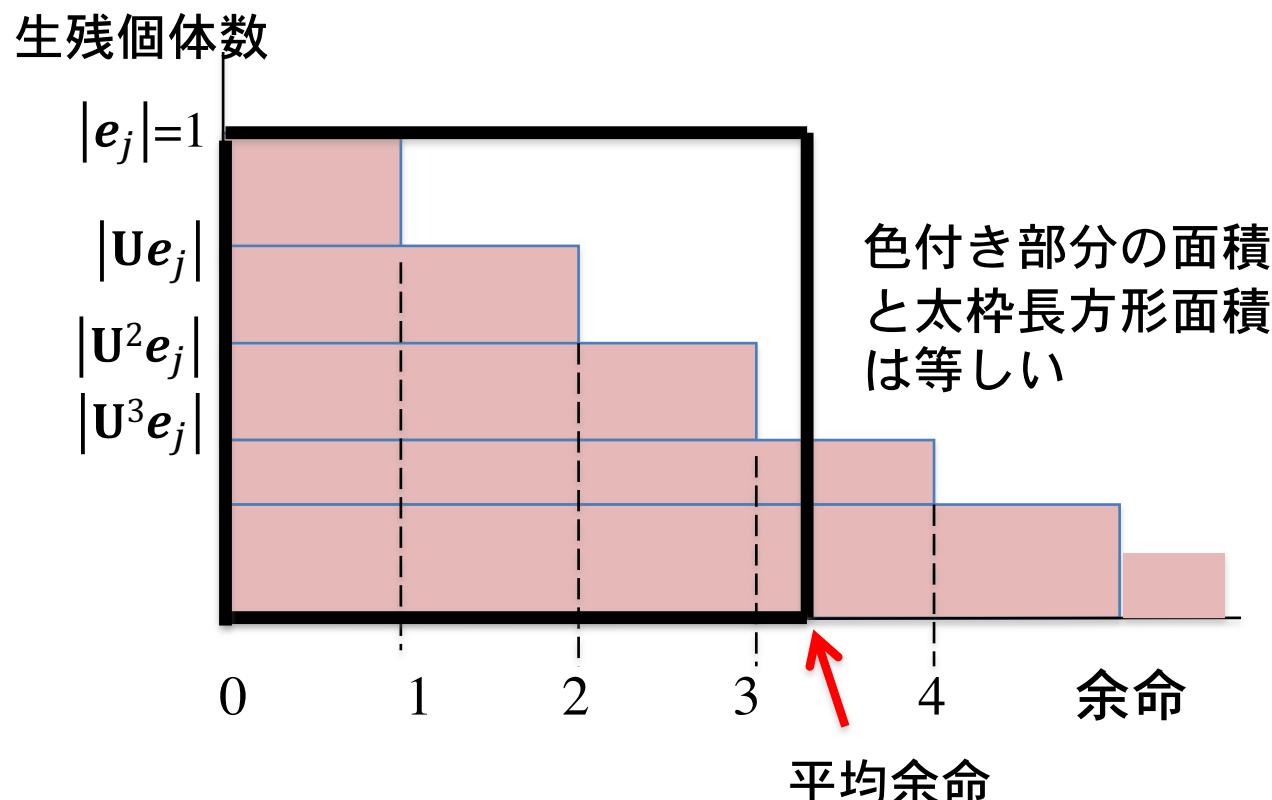
$|\mathbf{e}_j|$: ベクトルの要素の総和
 \mathbf{U} : 推移行列

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

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

それぞれの生育段階の個体の平均余命を求めよ。

$$\begin{aligned} & [U^0 e_j] + [U^1 e_j] + [U^2 e_j] + \dots \\ &= \sum_{i=0}^{\infty} [U^i e_j] \end{aligned}$$

ヒント: まずはUを求めてください。その後、
 e_1, e_2, e_3 を用いて、余命を3つ求めます。

平均余命の公式補足

仮定

$$\text{生育段階 } j \text{ の個体の平均余命} = \sum_{i=0}^{\infty} |\mathbf{U}^i e_j|$$

最初の個体が一年間生きている

$$\text{生育段階 } j \text{ の個体の平均余命} = \sum_{i=1}^{\infty} |\mathbf{U}^i e_j| \quad (\text{第0項がない})$$

最初の個体が1年目の初期に死んでいる

$$\text{生育段階 } j \text{ の個体の平均余命} = 0.5 + \sum_{i=1}^{\infty} |\mathbf{U}^i e_j|$$

最初の個体が1年目の中間で死んでいる

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
生育段階

開花個体

実生 1 L 3 L 開花

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

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

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

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