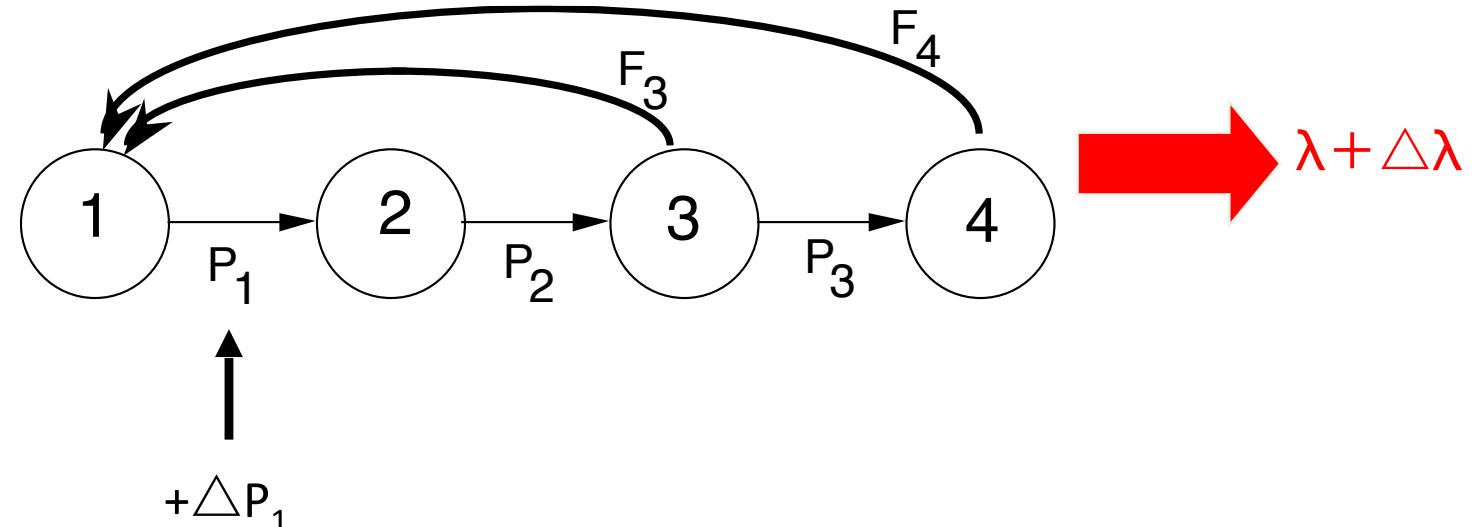
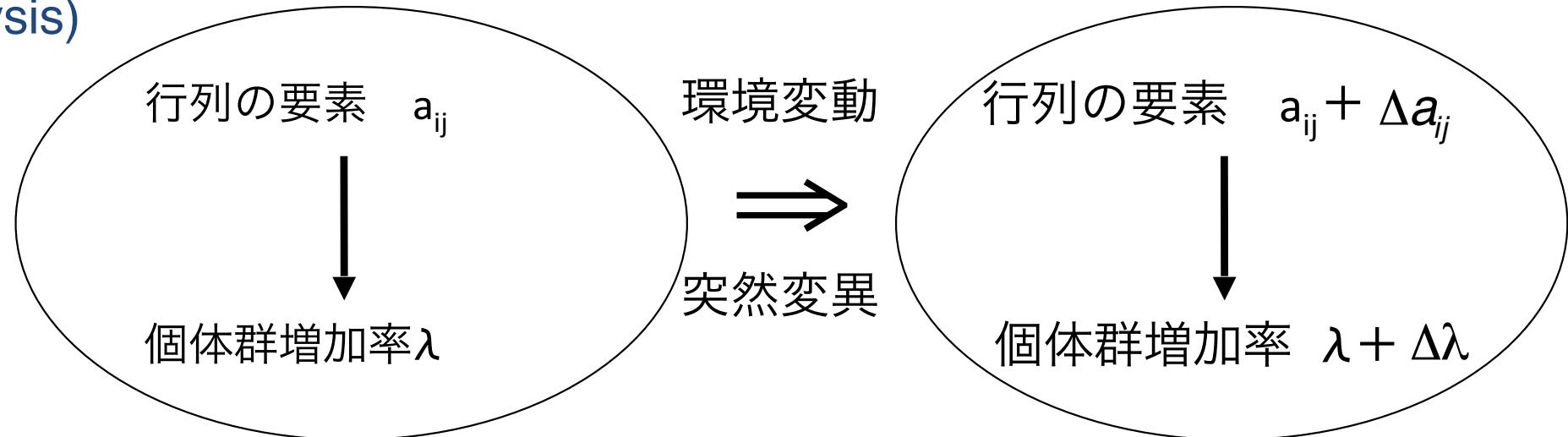


第5章 感度分析

行列を揺らす

感度分析

(sensitivity
analysis)



どの項でも感度が同じとは限らない。では、どれが一番? ²

感度分析 (Sensitivity analysis)

感度行列の定義： 推移行列の*i* 行*j*列目の要素が変化したときの
個体群増加率の変化

目的： その変化の度合いを調べ推移間で比較することによって、
重要な生活史プロセスを判断し、環境変化への反応や生活史戦略
の進化を調べる際に使われる

* 感度行列 (s)

$$s_{ij} = \frac{v_i u_j}{\sum_l v_i u_i}$$

証明可能 (次のスライド)

λ : 最大固有値(λ_1)

\vec{u}, u_i : 最大固有値の固有ベクトルとその*i*番目の要素

\vec{v}, v_i : 最大固有値の左固有ベクトルとその*i*番目の要素

* 感度行列の各要素は、各行列要素による個体群増加率の一回偏微分

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{\Delta \lambda}{\Delta a_{ij}}$$

の極限値

固有ベクトルを求めることで、
偏微分を求めることができる

感度公式の導出

仮定：推移行列の微小な変化 $\Delta\mathbf{A}$

$$\begin{cases} \lambda\mathbf{u} = \mathbf{Au} \\ \lambda^T\mathbf{v} = {}^T\mathbf{v}\mathbf{A} \end{cases} \quad \text{Eq. (1)}$$

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

行列 $\mathbf{A} \rightarrow \mathbf{A} + \Delta\mathbf{A}$ 固有値、固有ベクトルも $\lambda + \Delta\lambda, \mathbf{u} + \Delta\mathbf{u}$

ベクトル方程式

$$\left[\begin{array}{l} (\lambda + \Delta\lambda)(\mathbf{u} + \Delta\mathbf{u}) = (\mathbf{A} + \Delta\mathbf{A})(\mathbf{u} + \Delta\mathbf{u}) \\ \lambda\mathbf{u} + \Delta\lambda\mathbf{u} + \lambda\Delta\mathbf{u} \approx \mathbf{Au} + \Delta\mathbf{Au} + \mathbf{A}\Delta\mathbf{u} \\ \Delta\lambda\mathbf{u} + \lambda\Delta\mathbf{u} \approx \Delta\mathbf{Au} + \mathbf{A}\Delta\mathbf{u} \end{array} \right]$$

二次以上の項を無視
Eq. (1-1)を利用

スカラ一方程式

$$\left[\begin{array}{l} \Delta\lambda {}^T\mathbf{v}\mathbf{u} + \lambda {}^T\mathbf{v}\Delta\mathbf{u} \approx {}^T\mathbf{v}\Delta\mathbf{Au} + {}^T\mathbf{v}\mathbf{A}\Delta\mathbf{u} \\ \Delta\lambda {}^T\mathbf{v}\mathbf{u} \approx {}^T\mathbf{v}\Delta\mathbf{Au} \\ \Delta\lambda \approx \frac{{}^T\mathbf{v}\Delta\mathbf{Au}}{{}^T\mathbf{v}\mathbf{u}} \end{array} \right]$$

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

$$(続き) \Delta\lambda \approx \frac{\mathbf{v}^T \Delta \mathbf{A} \mathbf{u}}{\mathbf{v}^T \mathbf{u}}$$

ある要素だけが変化し、
他は変化しない

もし、 $\Delta \mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & \cdots & \Delta a_{ij} & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \end{pmatrix}$ i 行 なら、 $\Delta\lambda = \frac{v_i u_j}{\sum_k v_k u_k} \Delta a_{ij}$

j 列

 $s_{ij} = \lim_{\Delta a_{ij} \rightarrow 0} \frac{\Delta\lambda}{\Delta a_{ij}} = \frac{v_i u_j}{\sum_k v_k u_k}$

エンレイソウの推移行列と感度行列



推移行列

	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

敏感行列

	実生	1 L	3 L	開花
実生	-	-	-	0.006
1 L	0.072	0.085	-	-
3 L	-	1.550	0.145	-
開花	-	-	0.407	0.738

感度が大きい

—>

良い変化では大きい得、
悪い変化では大きいダメージ

感度が小さい

—>

得もダメージも小さく、動態に小さい影響しか与えない⁶

エンレイソウ集団の年増加率・安定生育段階構成・繁殖価

年増殖率 1.0251 最大固有値にあたる

生育段階	安定生育段階構成 頻度	繁殖価
実生	0.402	1
1 L	0.474	2.273
3 L	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

まとめ

- 個体群成長率は 1.025 と良好
- 約 1 割の成熟個体が集団成長率を支えている
- 幼植物一枚葉から三枚葉への推移、開花個体の生存が重要
(感度分析より)
- 成熟段階に至った個体はほとんど死がない
- 開花個体の平均余命は約 50 年
- 一般的に長寿命植物では成熟個体の生存がキー



自然搅乱・森林伐採などの非定常的な事象が大きく影響する

弾性度分析 (Elasticity analysis)

* 個体群增加率の弾性度
(感度の相対値)

とても説明しやすい性質
(すべての要素の弾性度の和は 1
のために一時とても流行した)

$$\frac{\Delta \lambda}{\Delta a_{ij}} \approx \frac{a_{ij}}{\lambda} \begin{vmatrix} \partial \lambda \\ \partial a_{ij} \end{vmatrix} = \frac{a_{ij}}{\lambda} s_{ij}$$

λ の変化の相対値
感度
 a_{ij} の変化の相対値

$$\begin{aligned} \sum_i \sum_j \frac{a_{ij}}{\lambda} s_{ij} &= \sum_i \sum_j \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{v_i u_j}{\sum_i v_i u_i} = \frac{1}{\sum_i v_i u_i} \sum_i \sum_j \frac{a_{ij}}{\lambda} v_i u_j \\ &= \frac{1}{\sum_i v_i u_i} \sum_i \frac{v_i}{\lambda} \sum_j a_{ij} u_j = \frac{1}{\sum_i v_i u_j} \sum_i \frac{v_i}{\lambda} \lambda u_i = 1 \end{aligned}$$

エンレイソウの推移行列と弾性度行列



推移行列

	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

弾性度行列

$$E = \{e_{ij}\}$$

$$\begin{pmatrix} \text{実生} & 1 L & 3 L & \text{開花} \\ \hline \text{実生} & 0 & 0 & 0 & 0.032 \\ 1 L & 0.032 & 0.053 & 0 & 0 \\ 3 L & 0 & 0.032 & 0.113 & 0 \\ \text{開花} & 0 & 0 & 0.032 & 0.707 \end{pmatrix}$$

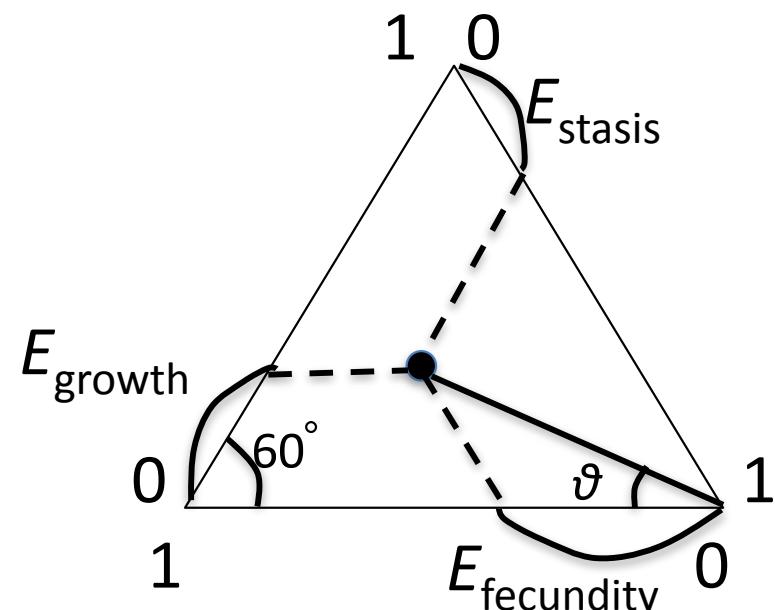
全部の和は 1

Silvertown et al. (1996)の三角座標図

$$E = \{e_{ij}\} = \begin{pmatrix} S & S & S & F \\ G & S & S & S \\ G & G & S & S \\ G & G & G & S \end{pmatrix}$$

F: 繁殖(Fecundity)
 S: 滞留(Stasis)
 G: 成長(Growth)

sum of F弹性度	$E_{fecundity}$
sum of S弹性度	E_{stasis}
sum of G弹性度	E_{growth}
合計	1



二次元単体ともいう

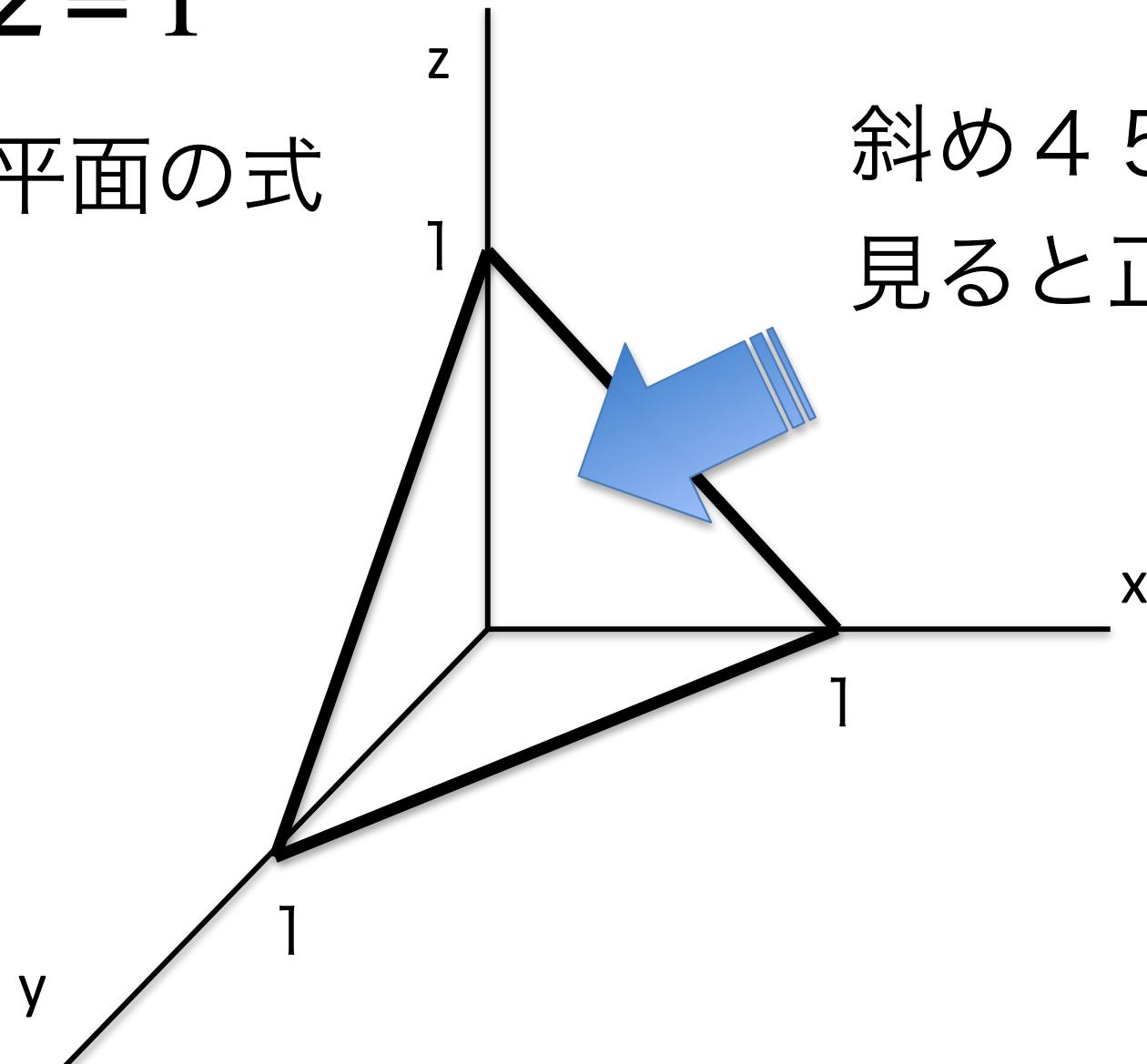
数学ノート

和が1になる三変数は二次元単体
上で座標を決めれる

$$X + Y + Z = 1$$

三次元上の平面の式

斜め45度から
見ると正三角形



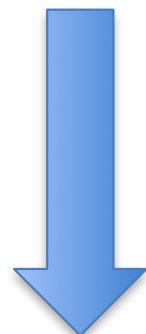
エンレイソウの弾性度行列

$$E = \{e_{ij}\} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0.032 \\ 0.032 & 0.053 & 0 & 0 \\ 0 & 0.032 & 0.113 & 0 \\ 0 & 0 & 0.032 & 0.707 \end{pmatrix}$$

実生 1L 3L 開花

全部の和は 1

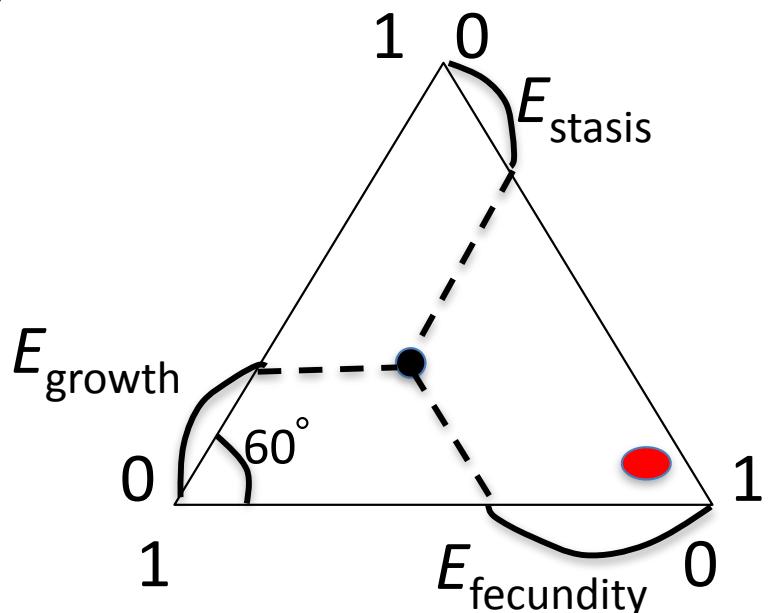
分解すると



繁殖に 0.032

滞留に 0.872

成長に 0.096

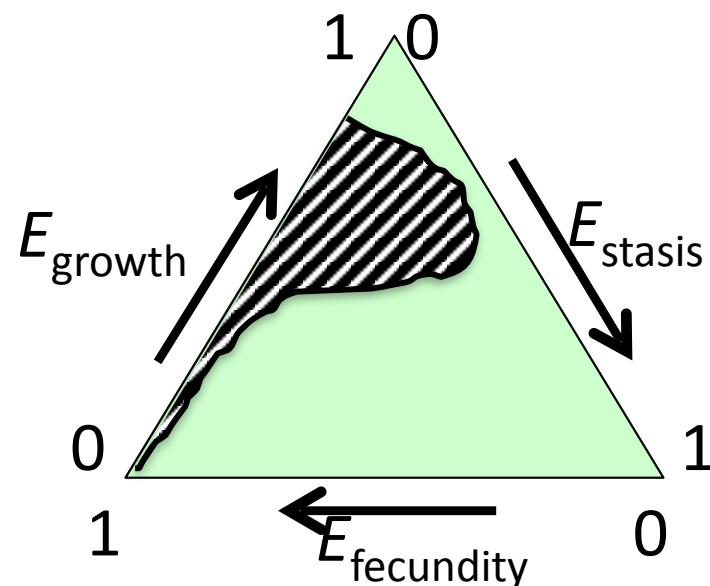


図中赤丸が
エンレイソウ

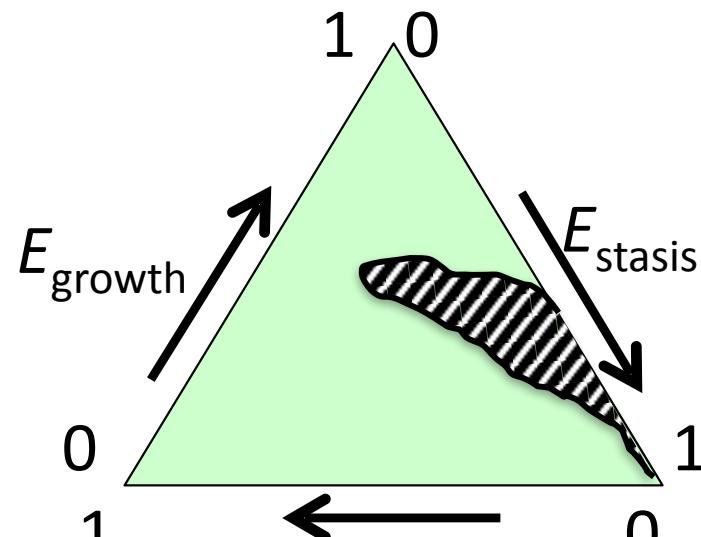
Silvertown group

植物84種の推移行列から

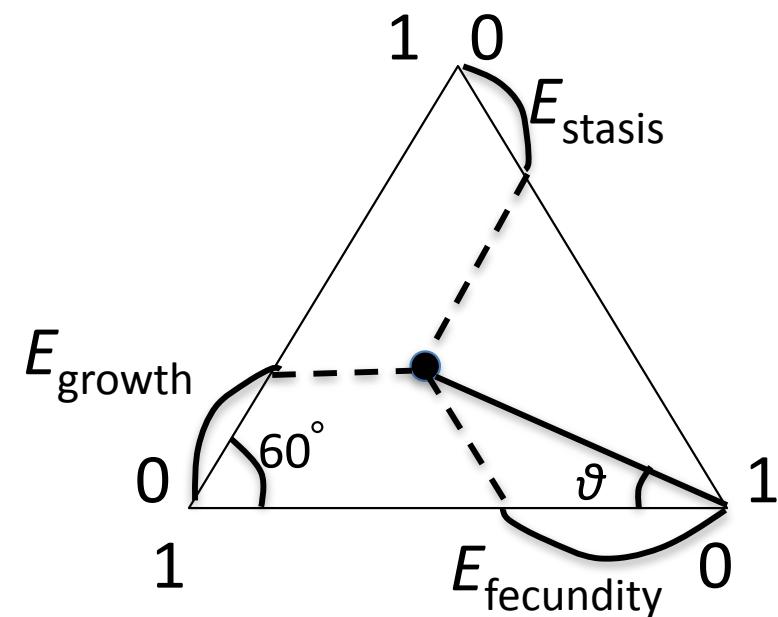
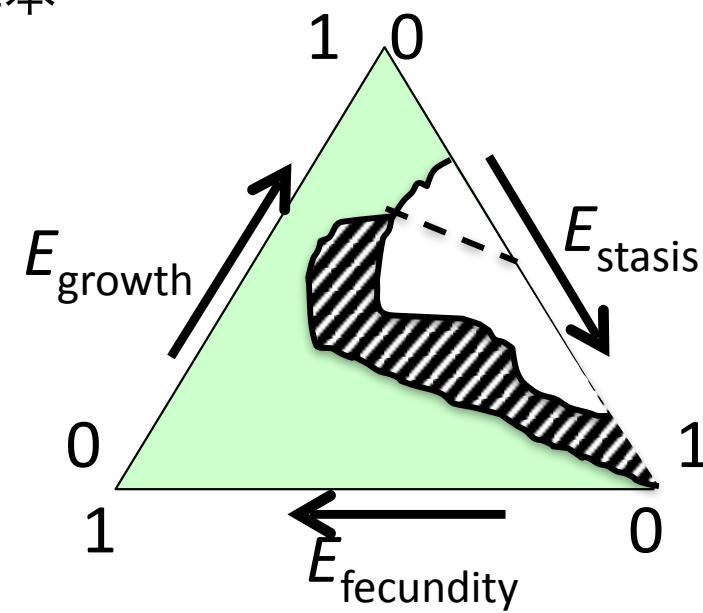
一回繁殖型



木本

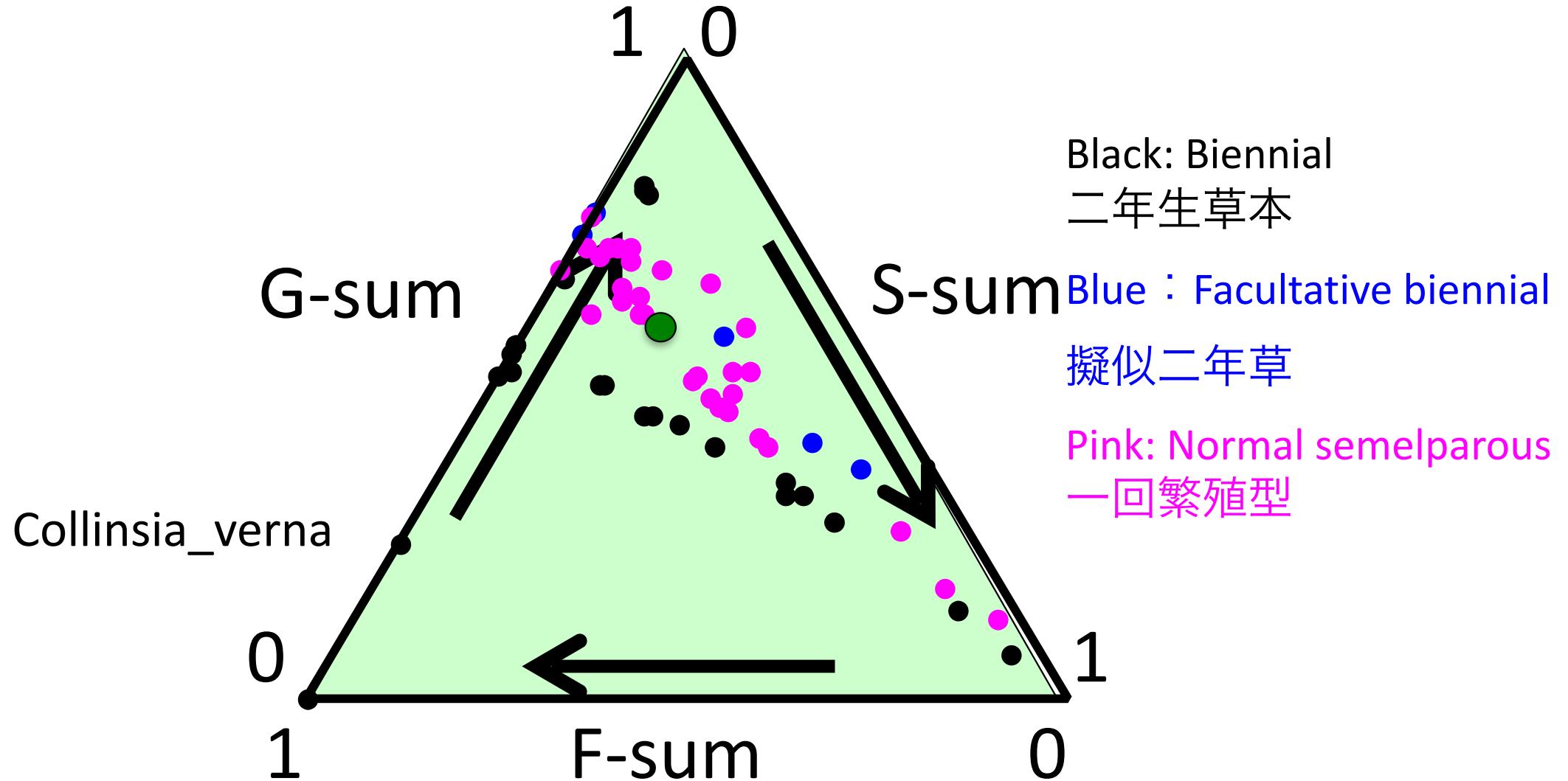


草本



COMPADRE データベース

58 “Mean” 一回繁殖型植物(19種)



第6章 行列モデルのデータへの応用

生物集団の存続・絶滅に関する研究

- Gilpin & Soule(1986)
- Shaffer(1990, 1991)
- Menges(1991)

{

Population Viability Analysis(PVA)の提唱
demographic stochasticity
environmental stochasticity の重要性を強調
catastrophe

- Schaffer & Samson(1985)
- Lande(1988)
- Tuljapurkur(1989)
- 巖佐・箱山(1997)
- Enright et al.(1998)
- Damman & Cain(1998)
- Lindborg & Ehrlen(2000)
- Park et al. (2002)
- Garcia(2003)
- Caswell(2005)

ハイイログマ
フクロウ
確率性を入れた集団動態の解析 ·
確率微分方程式を用いた研究
推移行列モデルによる弾力性解析
カンアオイ
野生トウモロコシ
病原菌
ヤマノイモの仲間
推移行列モデルによる感度分析

“Population Viability Analysis”で検索してみたら

——> 論文 1300本

ウミガメ保護

- 世界の7種類のウミガメはすべて絶滅危惧指定
- 保護対策：産卵場所、卵、ふ化直後の個体

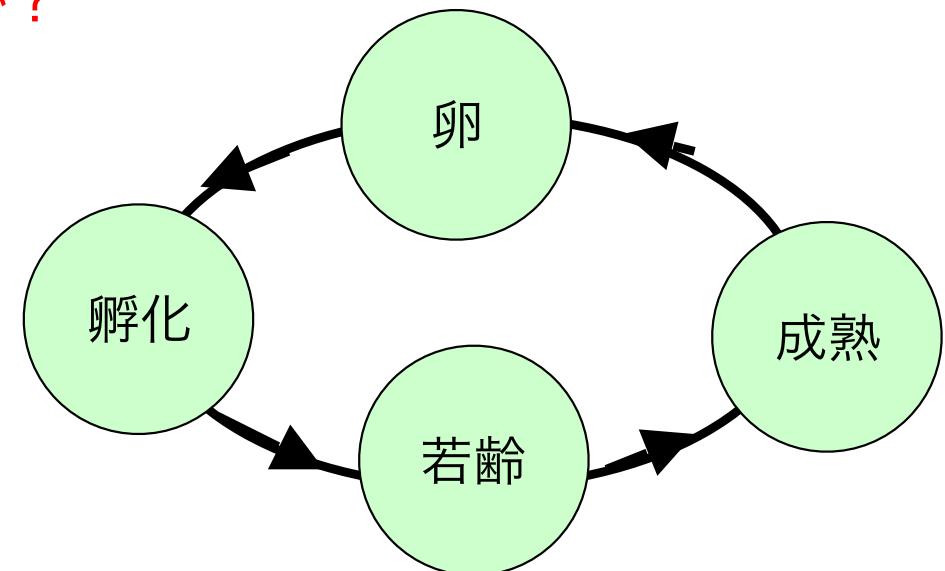
Q1：本当に絶滅しそうなのか？

Q2：絶滅の至近要因は何か？

Q3：その要因は人為的なものなのか？

Q4：従来の保護対策が必要なのか？

Q5：従来の保護対策で十分なのか？



アカウミガメ保護研究

(1987 by Crouse et al.)

- アメリカ・ジョージア州の島
- 20年間のセンサスデータ
- 7つの生育段階を設定
(ふ化直後個体、若齢個体1、若齢個体2、
前成熟個体、成熟個体1、成熟個体2、成熟個体3)

複数の生育段階をもつ生物集団の動態を記述するモデル

疑問に答えるために必要な情報をもたらすモデル

1. 集団の成長率 (Q1の答え)
2. 動態の感度分析 (Q2、Q4の答え)
3. シミュレーション (Q5の答え)



個体群行列モデル

推移行列

	ふ化個体	若齢個体 1	若齢個体 2	前成熟個 体	成熟個体 1	成熟個体 2	成熟個体 3
ふ化個体	0	0	0	0	127	4	80
若齢個体 1	0.675	0.737	0	0	0	0	0
若齢個体 2	0	0.049	0.661	0	0	0	0
前成熟個体	0	0	0.015	0.691	0	0	0
成熟個体 1	0	0	0	0.052	0	0	0
成熟個体 2	0	0	0	0	0.809	0	0
成熟個体 3	0	0	0	0	0	0.809	0.808

個体群成長率 0.945

弹性度行列

	ふ化個体	若齢個体 1	若齢個体 2	前成熟個 体	成熟個体 1	成熟個体 2	成熟個体 3
ふ化個体	—	—	—	—	0.012	0.000	0.039
若齢個体1	0.051	0.180	—	—	—	—	—
若齢個体2	—	0.051	0.119	—	—	—	—
前成熟個体	—	—	0.051	0.139	—	—	—
成熟個体1	—	—	—	0.051	—	—	—
成熟個体2	—	—	—	—	0.039	—	—
成熟個体3	—	—	—	—	—	0.038	0.229

まとめ

- ❖ 個体群成長率は 1 以下
- ❖ 成熟個体、若齢個体の生存が重要
- ❖ 卵の数を 2 倍、ふ化個体の生存率を 100% にして
も、個体群増加率は 1 を超えない
- ❖ 死亡の多くの原因是エビトロール網による偶然死亡



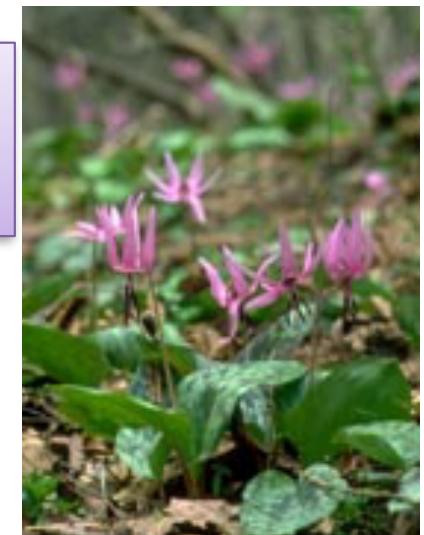
カメ逃避装置を網に設置することを
義務化



旭川・突哨山（男山公園）

カタクリ集団のダイナミクス解析

- ◆ 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
- ◆ 虫媒花、種子はアリ散布
- ◆ 開花まで最低8年を要する

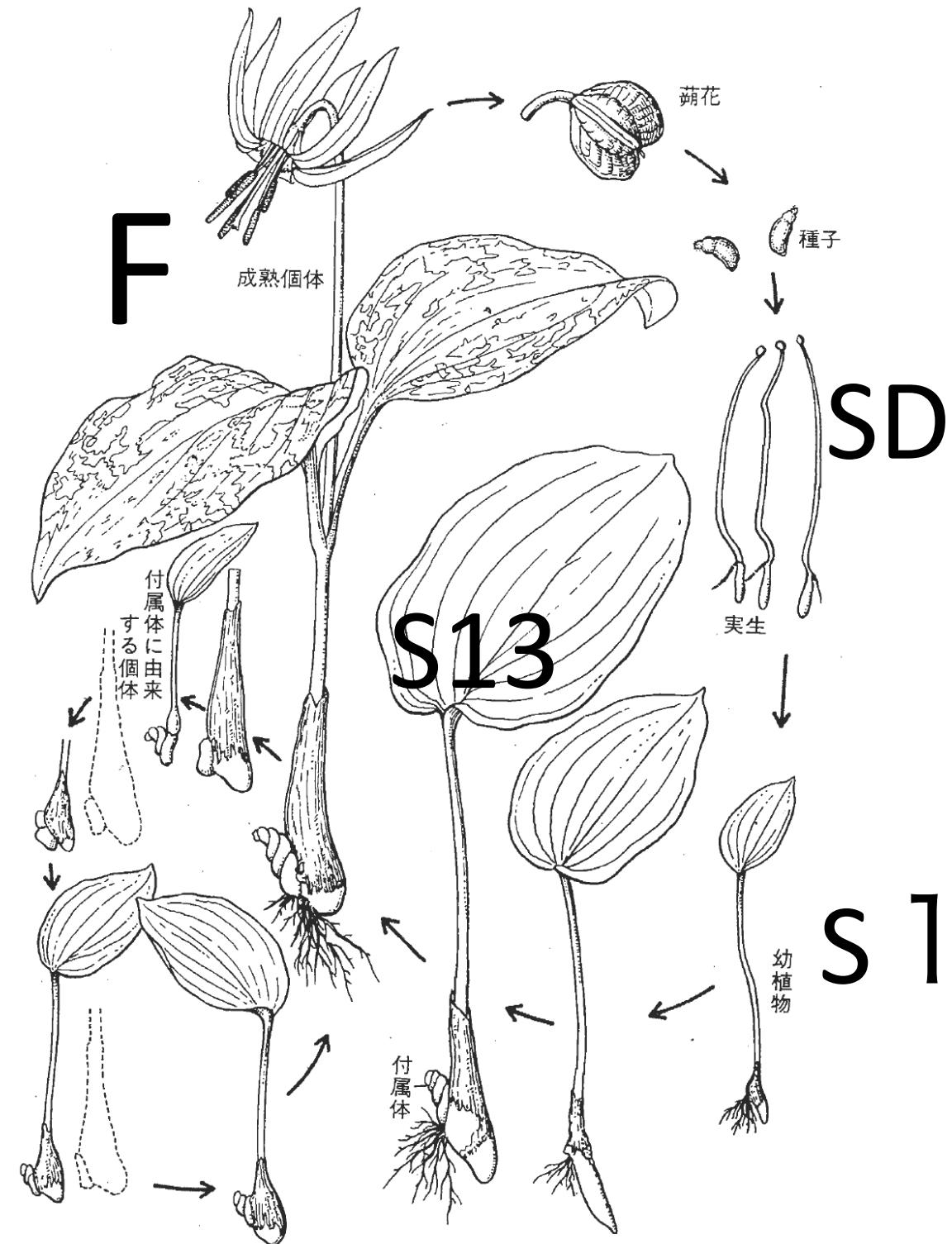


Erythronium
japonicum

- ◇ 調査地：富山県八尾町（富山市南部海拔150 m）
- ◇ 落葉樹林内林床の1 m×1 m の永久方形区12区画
- ◇ 20年間の全個体追跡調査（故河野教授による）
- ◇ 各個体の座標、葉面積、開花の有無を測定・記録



カタクリの 一生



実生	カタクリの推移行列										プレ繁殖個体	繁殖個体	
	SD	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8-10	S11-13	F8-10	F11-13	F14-16
SD	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.70	2.42	2.27
S1	0.17	0.29	0.11	0.03	0.01	---	---	---	---	---	---	---	---
S2	0.27	0.17	0.27	0.07	0.02	0.01	---	---	---	---	---	---	---
S3	0.13	0.06	0.38	0.46	0.09	0.01	0.01	---	---	---	---	---	---
S4	0.03	0.03	0.03	0.25	0.31	0.06	0.01	0.01	---	0.01	---	---	---
S5	---	0.01	0.02	0.05	0.46	0.51	0.05	0.03	0.01	0.01	0.02	---	---
S6	---	0.01	0.01	0.01	0.01	0.29	0.38	0.12	0.02	0.01	0.02	---	---
S7	---	---	---	---	0.01	0.03	0.32	0.14	0.02	---	0.04	---	---
S8-10	---	---	---	---	---	0.02	0.15	0.59	0.54	0.11	0.63	0.20	---
S11-13	---	---	---	繁殖できるよう		---	0.01	---	0.12	0.20	0.11	0.31	0.13
F8-10	---	---	---	になった		---	0.06	0.01	0.03	0.16	0.10	0.11	0.08
F11-13	---	---	---	---	---	---	0.01	0.02	0.10	0.52	0.07	0.37	0.47
F14-16	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.02	---	0.01	0.40
生存率	0.60	0.57	0.82	0.87	0.91	0.99	0.95	0.94	0.97	0.98	1.00	0.97	1.00
ほとんど死ない										連続繁殖			

カタクリ集団の年増加率と定常生育段階構成

年増加率 : 1.0545 (最大固有値に当たる)

生育段階構成	頻度	
Seedling	20.6%	
S1	6.6%	
S2	9.9%	
S3	12.7%	
S4	6.6%	和が 1 の右固有ベクトル に対応している
S5	8.3%	
S6	5.1%	
S7	2.6%	
S8-S10	12.8%	
S11-S13	4.6%	
F8-F10	3.8%	
F11-	6.3%	

カタクリの感度行列

プレ繁殖
個体

	SD	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8-10	S11-13	F8-10	F11-13	F14-16
SD	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.01	0.01	0.00
S1	0.04	0.01	0.02	0.02	0.01	---	---	---	---	---	---	---	---
S2	0.08	0.02	0.04	0.05	0.02	0.03	---	---	---	---	---	---	---
S3	0.11	0.04	0.05	0.07	0.04	0.04	0.03	---	---	---	---	---	---
S4	0.18	0.06	0.09	0.11	0.06	0.07	0.04	0.02	---	---	0.05	---	---
S5	---	0.08	0.12	0.15	0.08	0.10	0.06	0.03	0.15	---	0.05	---	---
S6	---	0.09	0.13	0.17	0.09	0.11	0.07	0.03	0.17	0.06	0.05	---	---
S7	---	---	---	---	0.10	0.13	0.08	0.04	0.19	0.07	0.06	---	---
S8-10	---	---	---	---	---	0.15	0.09	0.05	0.23	0.08	0.07	0.01	0.00
S11-13	---	---	---	---	---	---	0.11	---	0.28	0.10	0.08	0.01	---
F8-10	---	---	---	---	---	0.18	0.11	0.06	0.28	0.10	0.08	0.02	0.00
F11-13	---	---	---	---	---	---	0.13	0.07	0.33	0.12	0.10	0.03	0.00
F14-16	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.14	---	0.05	0.00

感度が高い

生育段階

0.05

0.06

0.07

0.08

0.09

0.10

0.11

0.12

0.13

0.14

カタクリの弹性度行列

プレ繁殖

個体

	SD	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8-10	S11-13	F8-10	F11-13	F14-16
SD	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.013	0.030	0.001
S1	0.006	0.003	0.002	0.001	0.000	---	---	---	---	---	---	---	---
S2	0.019	0.004	0.009	0.003	0.000	0.000	---	---	---	---	---	---	---
S3	0.014	0.002	0.019	0.030	0.003	0.000	0.000	---	---	---	---	---	繁殖率は--
S4	0.005	0.002	0.002	0.026	0.017	0.004	0.000	0.000	---	0.000	---	---	弹性度低い
S5	---	0.001	0.002	0.007	0.035	0.048	0.003	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
S6	---	0.001	0.001	0.002	0.001	0.030	0.025	0.004	0.003	0.001	0.001	---	---
S7	---	---	---	---	0.001	0.004	0.024	0.005	0.004	---	0.002	---	---
S8-10	---	---	---	---	---	0.003	0.013	0.026	0.118	0.009	0.041	0.021	---
S11-13	---	---	---	---	---	---	0.001	---	0.031	0.019	0.009	0.038	0.001
F8-10	---	---	---	---	---	0.010	0.001	0.002	0.042	0.009	0.009	0.010	---
F11-13	---	---	---	---	---	---	0.001	0.001	0.031	0.058	0.007	0.054	0.003
F14-16	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.003	---	0.002	0.003

生存率に対する弹性度

0.044 0.013 0.037 0.069 0.057 0.100 0.068 0.039 0.231 0.099 0.069 0.125 0.006

すべての要素の弹性度の和は 1

弹性度が高い
生育段階

カタクリの平均余命

生育段階		平均余命（年）
実生	SD	10.9
幼 植 物 段 階	S1	9.5
	S2	16.9
	S3	22.0
	S4	29.3
	S5	35.1
	S6	34.3
	S7	35.2
無性個体	S8-10	37.2
	S11-13	37.7
有性個体	F8-10	38.2
	F11-13	37.4
	F14-16	39.1

} プレ繁殖個体

} 繁殖個体

まとめ

個体群成長率は 1.05 と良好
約 1 割の成熟個体が集団成長率を支えている
前成熟段階、成熟段階の個体の生存が重要
(弹性度分析より)

成熟段階に至った個体はほとんど死なない
平均余命は約 40 年
一般的に長寿命植物では成熟個体の生存がキー



自然搅乱・森林伐採などの非定常的な事象が大きく影響する

感度と弾性度のどちらを使うのがよいのだろう？

$$\mathbf{S} = \{s_{ij}\} = \begin{pmatrix} \text{実生} & 1\text{L} & 3\text{L} & \text{開花} \\ - & - & - & \textcolor{red}{0.006} \\ 0.072 & 0.085 & - & - \\ - & \textcolor{red}{1.550} & 0.145 & - \\ - & - & 0.407 & \textcolor{red}{0.738} \end{pmatrix}$$

感度行列

微妙に結果が違う

$$\mathbf{E} = \{e_{ij}\} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0.032 \\ 0.032 & 0.053 & 0 & 0 \\ 0 & 0.032 & 0.113 & 0 \\ 0 & 0 & 0.032 & 0.707 \end{pmatrix}$$

弾性度行列

感度が基本的な情報・素材を与えてるので、目的によって使い方を工夫する。LTRE解析が良い例

弾性度の意味について未だに整理がついていない。

第7章 L T R E (Life Table Response Experiment) 生命表反応テスト

シャチの群間比較研究 (1993 by Brault et al.)

- Washington州（米）、British Columbia州（加）の沿岸域
- 18群（安定した社会集団）のセンサスデータ
- 4つのメスの生育段階を設定、7個のパラメーター
(1歳個体、未成熟個体、成熟個体、後成熟個体：子供を産まない老齢個体)
- 18集団から18個の個体群行列が求められている

* 18集団の平均の行列

	1歳個体	未成熟個体	成熟個体	後成熟個体
1歳個体	0	0	0.113	0
未成熟個体	0.978	0.911	0	0
成熟個体	0	0.074	0.953	0
後成熟個体	0	0	0.045	0.980

- ◆ 18の群れ間で違いが、その原因是?
群れ成長率：0.995—1.050

生命表反応テスト(LTRE) by Caswell(2001)

どの生活史過程が
群れ成長率のバラツキをもたらすのか？

個体群増加率の分散 $V(\lambda) \approx \sum_{ij} \sum_{kl} C(ij, kl) s_{ij} s_{kl}$

$C(ij, kl)$: 行列要素間の共分散

s_{ij} : (i,j)要素の感度

この公式を使うと何がお得？

$$\begin{aligned}
V[\lambda] \approx & \sum_{ij} \sum_{kl} s_{ij} s_{kl} \text{Cov}(e_{ij}, e_{kl}) \\
= & \sum_{ij} \sum_{kl} s_{ij} s_{kl} \text{Cov}(e_{ij}, e_{kl}) \\
= & \sum_{ij} \sum_{kl} \text{寄与(行列要素 } i, j \text{ の変化およびそれに伴う } k, l \text{ の変化による)} \\
= & \text{寄与(行列要素 } 1, 1 \text{ の変化およびそれに伴う } 1, 1 \text{ の変化による)} \\
& + \text{寄与(行列要素 } 1, 1 \text{ の変化およびそれに伴う } 1, 2 \text{ の変化による)} \\
& + \dots
\end{aligned}$$

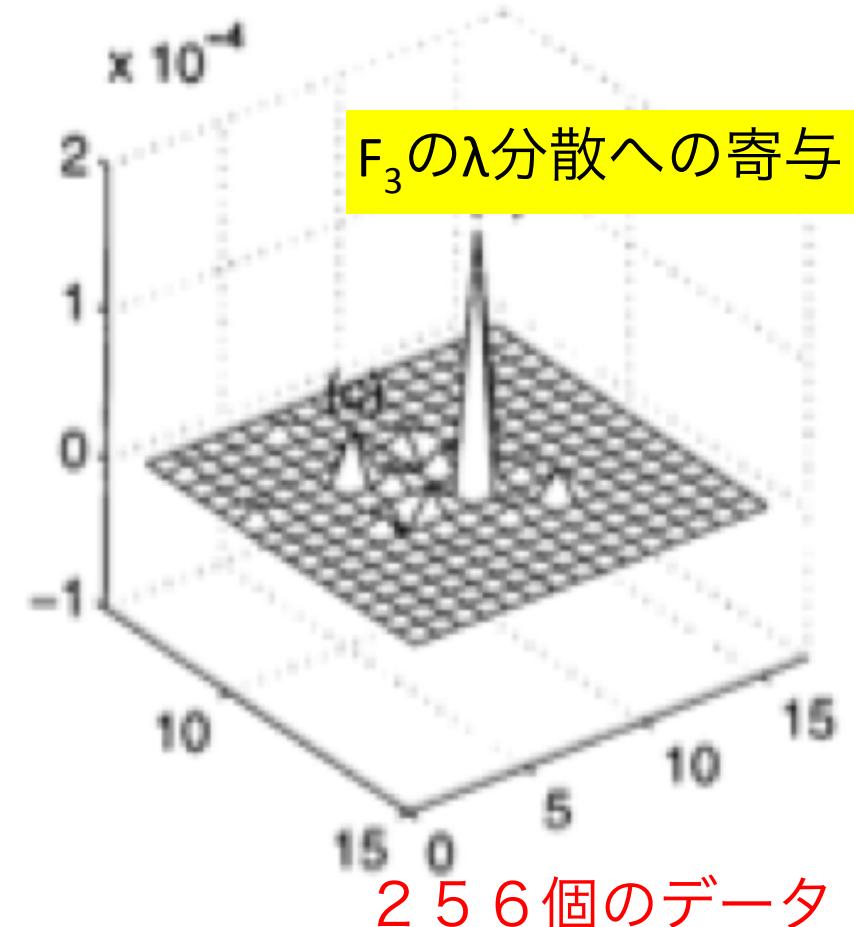
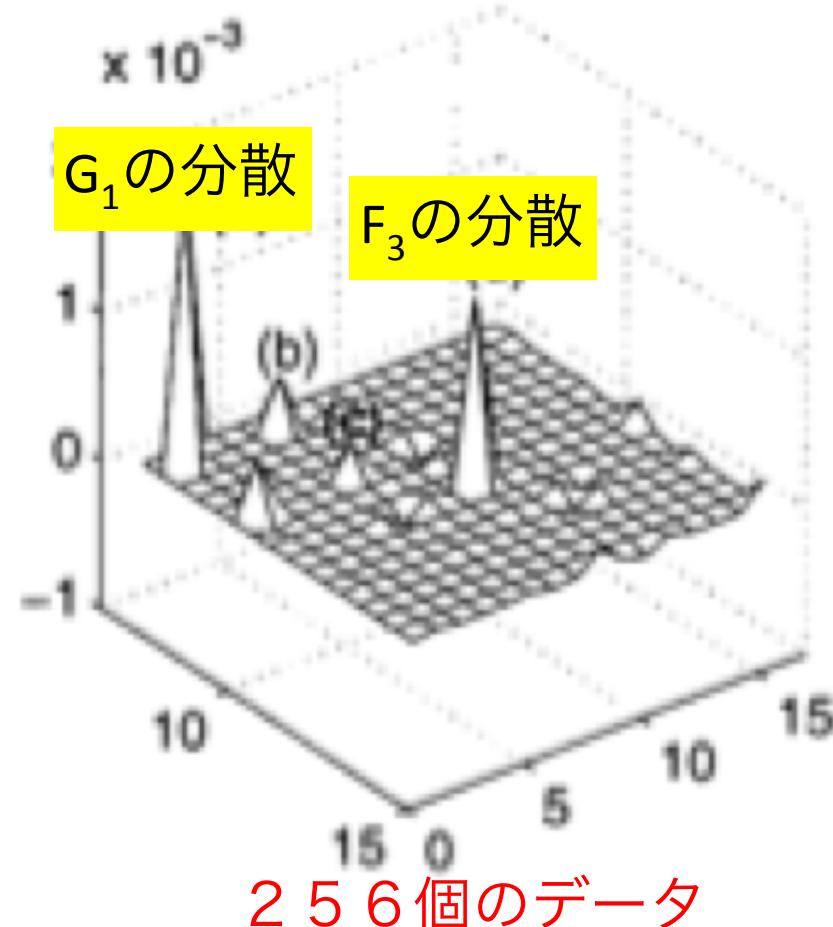
群れ成長率のバラツキを各行列要素のバラツキに起因する項に分解できる。どの生活史過程が群れ成長率のバラツキをもたらすのか？に答える。

もし、4行4列の行列だと、16個の要素間の共分散を使うので、256個の項の和に分解することになる

シャチ個体群の
平均推移行列

$$\begin{pmatrix} - & - & F_3 & - \\ G_1 & P_2 & - & - \\ - & G_2 & P_3 & - \\ - & - & G_3 & P_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} - & - & 0.113 & - \\ 0.978 & 0.911 & - & - \\ - & 0.074 & 0.953 & - \\ - & - & 0.045 & 0.980 \end{pmatrix}$$

Covariances → Contributions to $V(\lambda)$



個体群増加率の分散公式の導出

$$A_{ij} = a_{ij} + e_{ij}, \quad E[e_{ij}] = 0$$

$\lambda \equiv \lambda(A_{ij})$ 個体群増加率は行列要素の関数であるから a_{ij} の周りで Taylor 展開

$$\approx \lambda(a_{ij}) + \sum_{ij} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial A_{ij}} \right|_{a_{ij}} e_{ij} + \frac{1}{2} \sum_{ij} \sum_{kl} \left. \frac{\partial^2 \lambda}{\partial A_{ij} \partial A_{kl}} \right|_{a_{ij}} e_{ij} e_{kl} \quad \text{Eq. (1)}$$

Eq. (1)の平均をとると、

$$\begin{aligned} E[\lambda] &\approx E[\lambda(a_{ij})] + \sum_{ij} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial A_{ij}} \right|_{a_{ij}} E[e_{ij}] + \frac{1}{2} \sum_{ij} \sum_{kl} \left. \frac{\partial^2 \lambda}{\partial A_{ij} \partial A_{kl}} \right|_{a_{ij}} E[e_{ij} e_{kl}] \\ &= \lambda(a_{ij}) + \frac{1}{2} \sum_{ij} \sum_{kl} \left. \frac{\partial^2 \lambda}{\partial A_{ij} \partial A_{kl}} \right|_{a_{ij}} \text{Cov}(e_{ij}, e_{kl}) \\ &= \lambda(a_{ij}) + \frac{1}{2} \sum_{ij} \left. \frac{\partial^2 \lambda}{\partial A_{ij}^2} \right|_{a_{ij}} \text{Var}(e_{ij}) + \frac{1}{2} \sum_{ij \neq kl} \left. \frac{\partial^2 \lambda}{\partial A_{ij} \partial A_{kl}} \right|_{a_{ij}} \text{Cov}(e_{ij}, e_{kl}) \end{aligned}$$

分散と共に分散の項に分ける

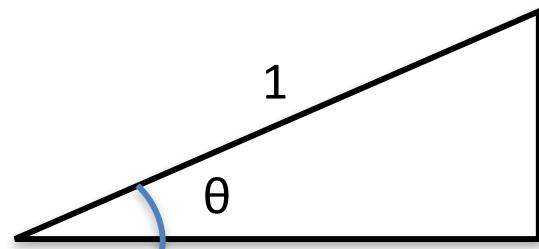
$$\begin{aligned} \left\{\lambda(A_{ij}) - E[\lambda]\right\}^2 &= \left\{ \sum_{ij} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial A_{ij}} \right|_{a_{ij}} e_{ij} + \frac{1}{2} \sum_{ij} \sum_{kl} \left. \frac{\partial^2 \lambda}{\partial A_{ij} \partial A_{kl}} \right|_{a_{ij}} e_{ij} e_{kl} \right\}^2 \\ &\approx \left\{ \sum_{ij} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial A_{ij}} \right|_{a_{ij}} e_{ij} \right\}^2 \quad \text{三次以上の項を無視すると} \quad \text{Eq. (2)} \end{aligned}$$

$$V[\lambda] \approx E[\left\{\lambda(A_{ij}) - E[\lambda]\right\}^2] \quad \text{Eq.(2)を代入すると}$$

$$\begin{aligned} &= E\left[\sum_{ij} \sum_{kl} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial A_{ij}} \right|_{a_{ij}} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial A_{kl}} \right|_{kl} e_{ij} e_{kl} \right] = \sum_{ij} \sum_{kl} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial A_{ij}} \right|_{a_{ij}} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial A_{kl}} \right|_{kl} E[e_{ij} e_{kl}] \\ &= \sum_{ij} \sum_{kl} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial A_{ij}} \right|_{a_{ij}} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial A_{kl}} \right|_{kl} \text{Cov}(e_{ij}, e_{kl}) \\ &= \sum_{ij} \sum_{kl} s_{ij} s_{kl} \text{Cov}(e_{ij}, e_{kl}) \quad \text{Goal} \end{aligned}$$

Taylorさんのこうだったんじやないか劇場（1）

Brook Taylor (1715)

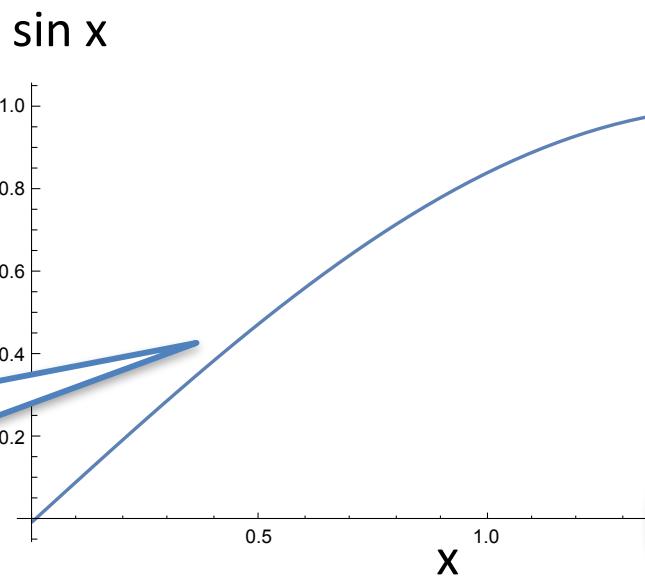


そも
そも定規じゃ二桁くらい
しか値が信頼できない。あ
あどうしたら。。。。

サイ
ンの表ができれば便利
だからガンバってきたけど、
定規で測るのには疲れ果
てた！

イヤイヤ、それじゃ
あ右側で下がってずれ
てくる。

大雑把にプロットす
ると、 $y = x$ の線に似ている
じゃないか！？



そもそもサインじゃ
なくて簡単な関数で近似
できれば、計算で値が出る。
それだと、すごい便利



Taylorさんのこうだったんじやないか劇場（2）

今までの測定結果
だと $x=0$ に近いところ
では、
 $\sin x \approx x - \frac{x^3}{6}$
この式に近そうだ。

じゃあ $x=0$ じゃない
ところでは？

$$f(x) \approx f(a) + f'(a)(x-a)$$

これって

$$\sin x \approx \sin(0) + \cos(0)x - \sin(0)\frac{x^2}{2!} - \cos(0)\frac{x^3}{3!}$$

のことじゃあないの？

ひょっとして、

$$f(x) \approx f(0) + f'(0)x + f''(0)\frac{x^2}{2!} + f'''(0)\frac{x^3}{3!} ? ? ?$$

$$f(x) \approx f(a) + f'(a)(x-a) + f''(a)\frac{(x-a)^2}{2!} + f'''(a)\frac{(x-a)^3}{3!} \dots$$

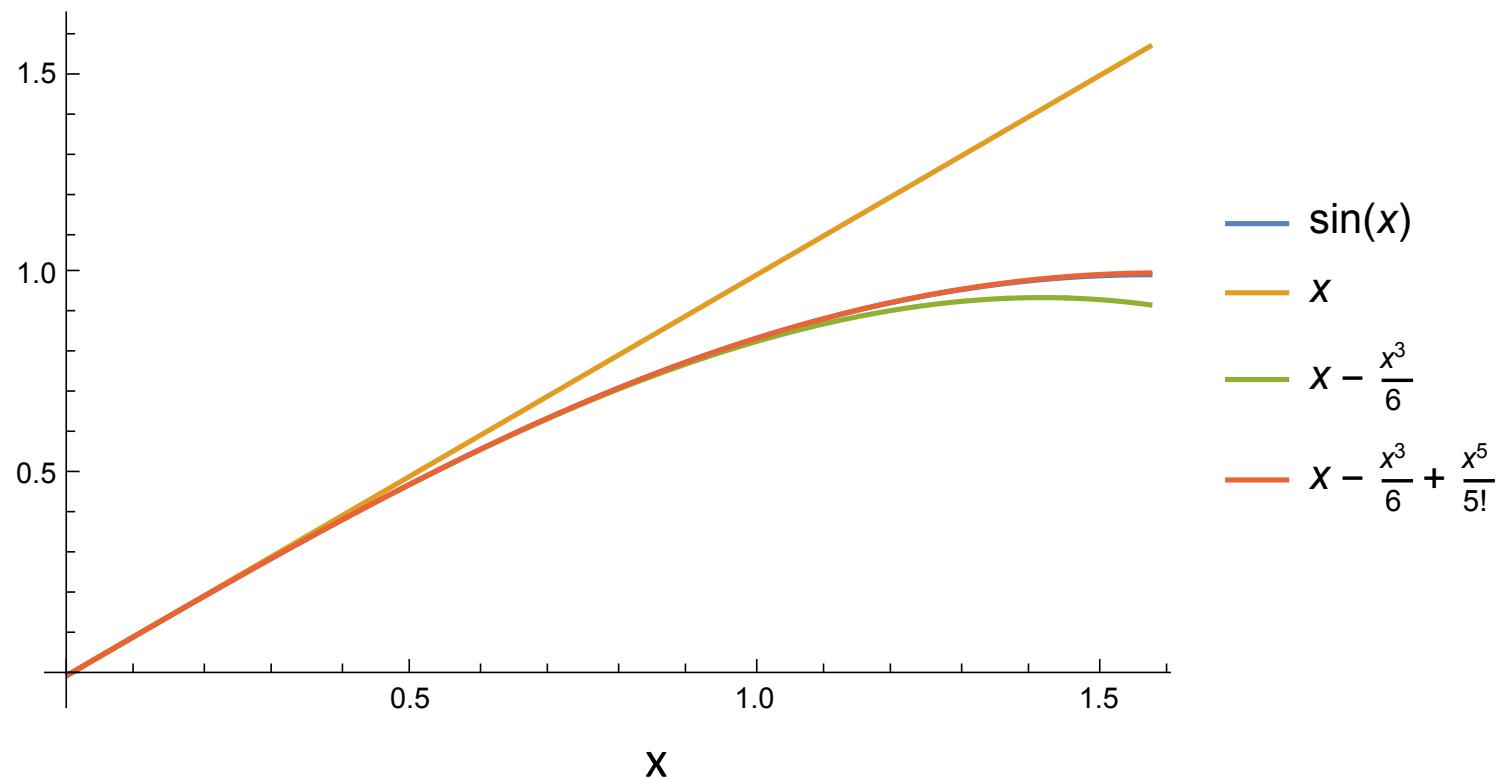
aだけ並行移動させ
ば？

Taylorさんのこうだったんじやないか劇場（3）

かくして公式

$$f(x) \approx f(a) + f'(a)(x-a) + f''(a)\frac{(x-a)^2}{2!} + f'''(a)\frac{(x-a)^3}{3!} \dots$$
$$= \sum_{n=0}^{\infty} f^{(n)}(a) \frac{(x-a)^n}{n!}$$

を証明する努力をしたそうな。めでたし、めでたし。



Taylorさんのこうだったんじやないか劇場（4）

二変数関数では

$$\begin{aligned} f(x,y) &\approx f(a,b) + \frac{\partial f(a,b)}{\partial x}(x-a) + \frac{\partial f(a,b)}{\partial y}(y-b) \\ &+ \frac{1}{2!} \left\{ \frac{\partial^2 f(a,b)}{\partial x^2}(x-a)^2 + 2 \frac{\partial^2 f(a,b)}{\partial x \partial y}(x-a)(y-b) + \frac{\partial^2 f(a,b)}{\partial y^2}(y-b)^2 \right\} \\ &+ \dots \end{aligned}$$

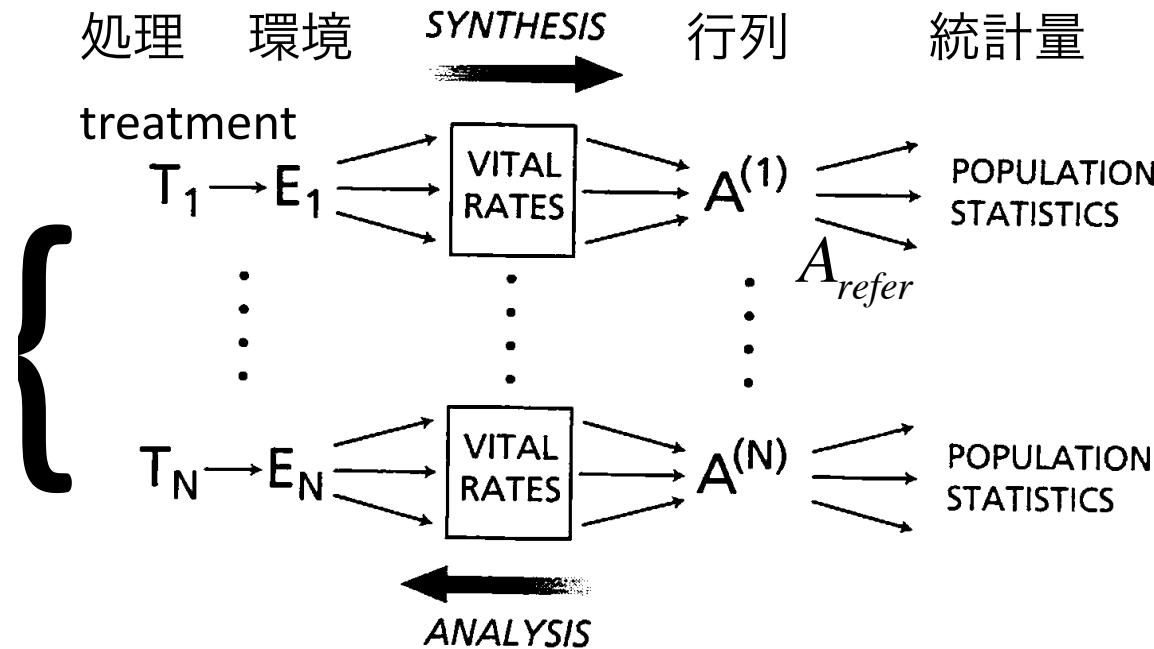
まとめ

- ◊ 個体群成長率は 1 以下のものから 1 以上のものまで大きくバラツイている。
- ◊ このバラツキの要因は、繁殖率の集団間の変化である。
- ◊ 生命表反応テスト(LTRE)は、「どの生活史過程が個体群成長率のバラツキをもたらすのか？」について解答を与える。

Fixed design

要因がはっきりしている場合

(毒物、捕食者、森林伐採など未処理区との比較)



何と比べるかで答が変わる

参考行列(reference matrix)

例えば、平均の行列、
未処理区の行列

one-way design
要因が一種類

Two-way design も公式があります

統計量 = 個体群増加率
の場合の公式

$$\lambda_m \approx \lambda_c + \sum_{i,j} \left. \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right|_{A_{refer}} (a_{ij}^m - a_{ij}^c) \quad m = 1, \dots, N$$

一次のテイラー近似

多項目の和になっている = 各項目に分解できる(decomposition)



- ◊ 「着目する要因の影響はどの生活史過程を通じて個体群成長率に影響を与えるのか？」を明らかにする。

例えば

$$A_m = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \cdots & F_{40} \\ P_1 & & & \\ & P_1 & & 0 \\ 0 & & \ddots & \\ & & & P_{39} \end{pmatrix} \quad \text{非捕食型} \quad A_c = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \cdots & F_{40} \\ P_1 & & & \\ & P_1 & & 0 \\ 0 & & \ddots & \\ & & & P_{39} \end{pmatrix}$$

Streblospio benedicti (ゴカイの仲間) の 遺伝型間比較研究 (1987 by Levin et al.)

- 2つの遺伝型(幼虫段階でプランクトン捕食する型としない型)の実験室内データ
- 非捕食型の幼虫は、大きい卵黄を持って生まれるため生存率が高いが、多産ではない。
- 40週までの生命表(繁殖スケジュールを含む)からレズリー行列を作った。

Age (wk)	捕食型				非捕食型			
	l_x	m_x	P_i (生存率)	F_i (繁殖率)	l_x	m_x	P_i	F_i
0	1.000	...	0.412	0.000	1.00	...	0.784	0.000
1	0.4123	0	0.482	0.000	0.707	0	0.894	0.000
2	0.1700	0	0.650	0.000	0.632	0	0.894	0.000
3	0.1105	0	0.650	0.000	0.565	0	0.894	0.000
4	0.0718	0	0.650	0.000	0.505	0	0.873	0.000
5	0.0467	0	0.649	0.000	0.452	0	0.901	0.000
6	0.0303	0	0.788	6.383	0.383	0	0.945	3.434
7	0.0197	25.23	0.985	18.413	0.369	8.64	0.924	3.632
8	0.0197	32.62	0.925	26.538	0.342	0	0.959	0.375
9	0.0191	54.08	0.844	36.428	0.315	0.93	1.000	1.080
10	0.0168	70.36	0.795	45.418	0.315	1.64	0.978	4.036
11	0.0135	89.40	0.859	58.291	0.315	8.14	0.977	6.475
12	0.0106	107.30	0.976	65.096	0.301	7.43	0.953	11.141
13	0.0101	97.82	0.970	31.405	0.301	20.00	0.951	14.715
14	0.0101	0.00	0.913	10.157	0.273	15.77	0.976	10.118
15	0.0095	34.64	0.905	31.623	0.273	8.50	0.976	9.008
16	0.0084	70.56	0.963	29.078	0.260	13.25	1.000	8.627
...

40週まで

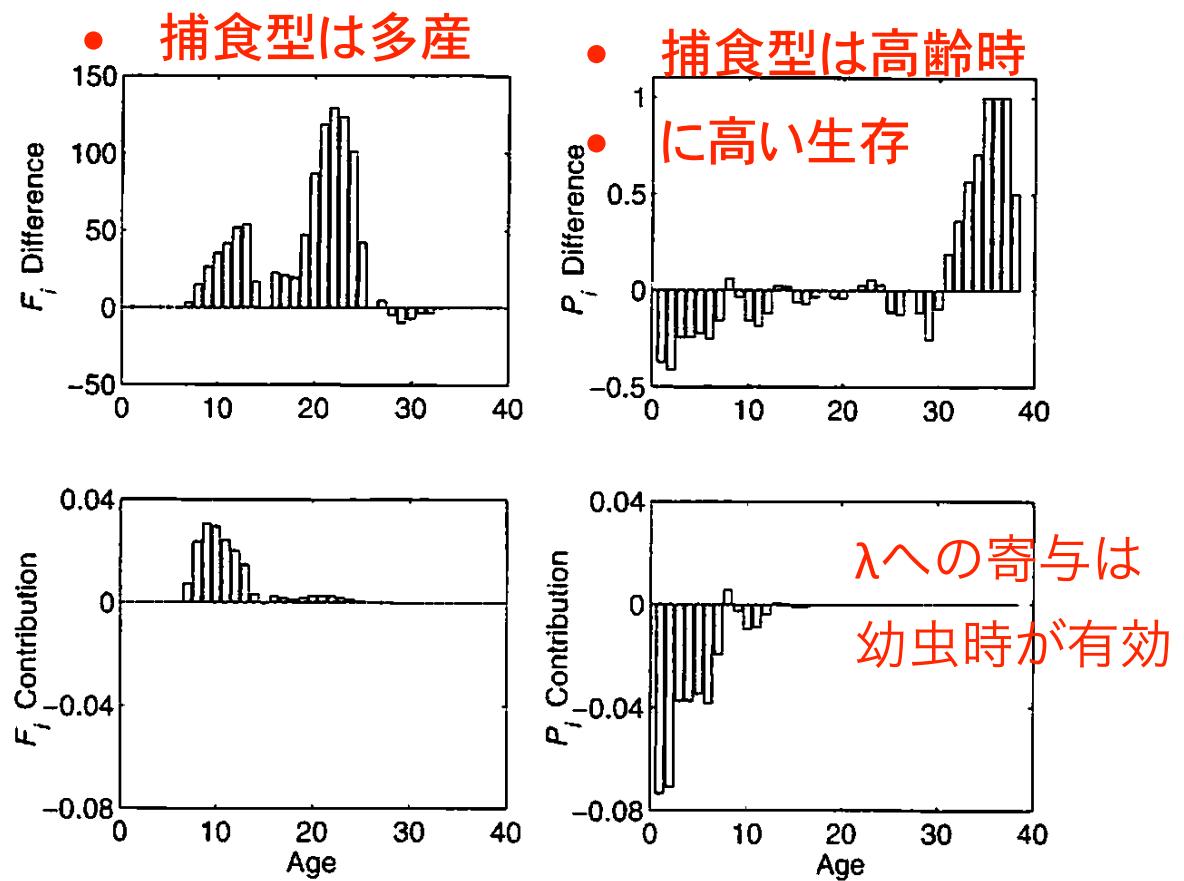
$$\lambda_m - \lambda_c \approx \sum_{i,j} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \Big|_{A_{refer}} (a_{ij}^m - a_{ij}^c)$$

- 非捕食型を参照行列として比較すると

$$Difference = (a_{ij}^m - a_{ij}^c)$$

$$Contribution = \lambda_m - \lambda_c$$

$$\approx \sum_{i,j} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \Big|_{A_{refer}} (a_{ij}^m - a_{ij}^c)$$



Fixed design

Two-way design
要因が二種類

統計量 = 個体群増加率
の場合の公式

一次のテイラー近似

- ◇ 「着目する要因の影響はどの生活史過程を通じて個体群成長率に影響を与えるのか？」を明らかにする。

