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

第一節　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（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 in beetles
  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

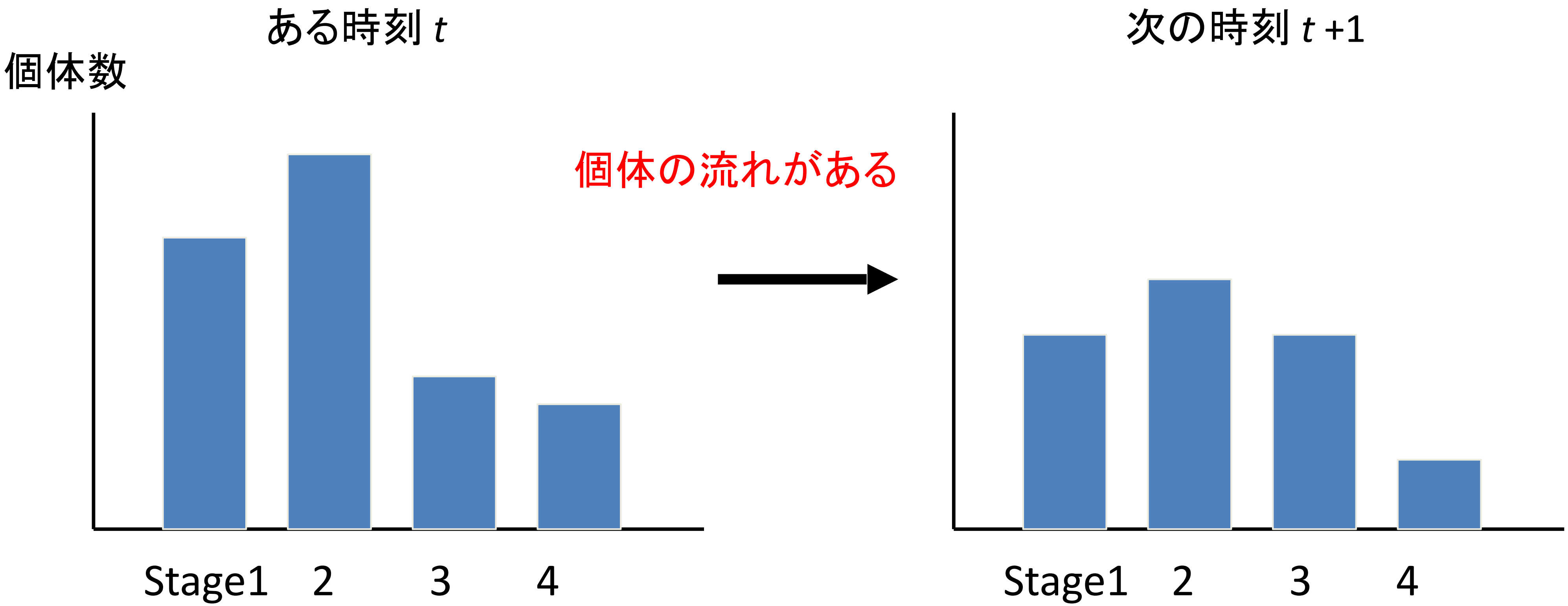
Cf. Hal Caswell (2000) Matrix population models

◆集団の内部構造動態を記述するモデル

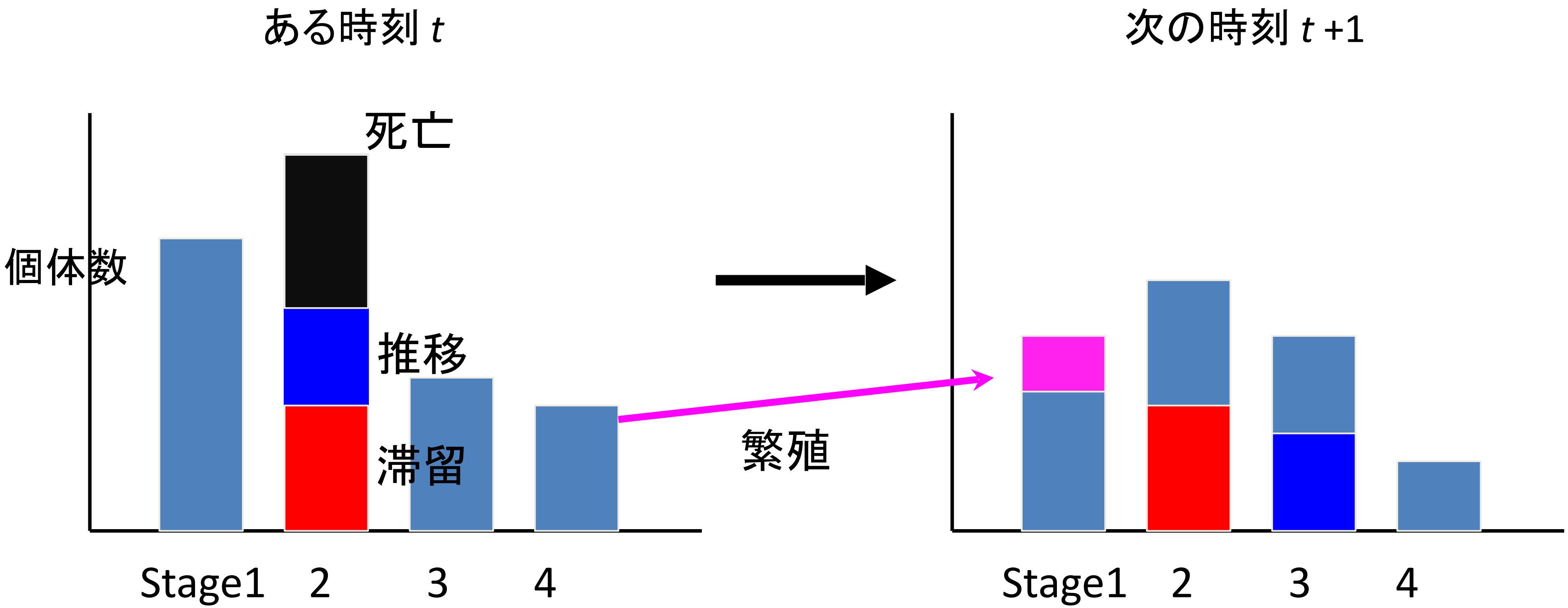
内部構造の種類：齢構造、サイズ構造、生育段階構造、遺伝的構造

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

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

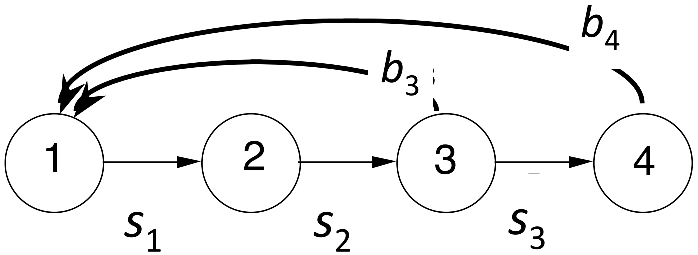


死亡率、推移率、滞留率、繁殖率を求めると、
すべての過程が再現できる。
これらのパラメーター（生活史形質）をまとめた表が行列**A**

生活史行列とも呼ばれる

齢構造モデル（age-structured model）
by Bernardelli (1941),Leslie (1945,…)

＊流れ図



b_i: i 齢の繁殖率
s_i: i齢の生存率

＊行列（レズリー行列と呼ばれる）
＊レズリー行列の固有値方程式

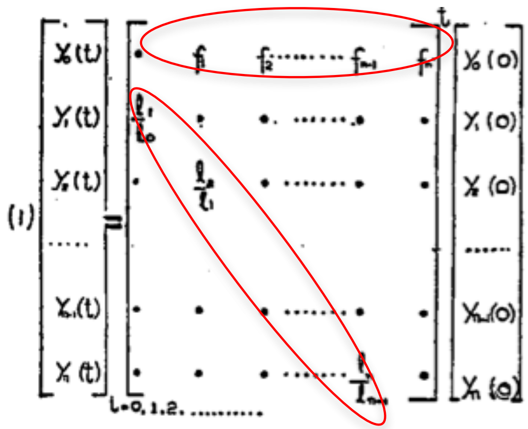
$$\det(\lambda \mathbf{E} - \mathbf{A}) = 0 \Rightarrow 1 = \sum_{i=1}^{n} b_i l_i \lambda^{-i}$$

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

<u>固有値</u>は、s_i、b_iの関数である。

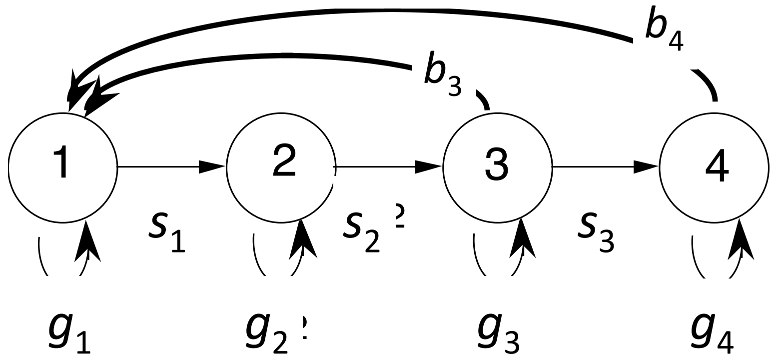
$$l_i = \prod_{j=1}^{i-1} s_j$$

From Bernardelli (1941)



サイズ or 生育段階構造モデル
(size- or stage-structured model)
by Lefkovitch (1966), 他

＊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

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

$$\xleftarrow{\text{一般化}}$$

Age-structured

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

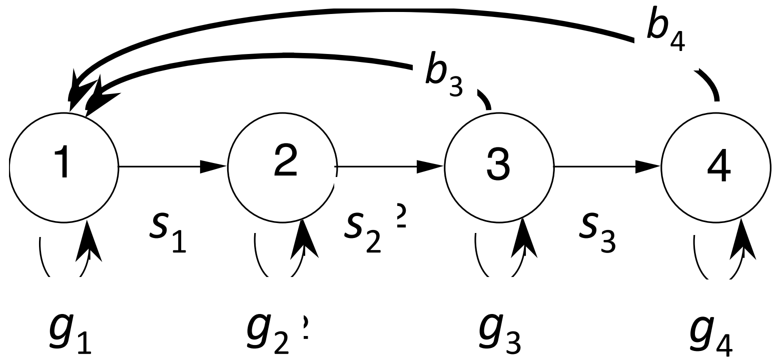
生育段階構成モデルの良い点

１）生物の年齢を知るのは難しい

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

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

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、各時刻の個体数が分かる。

n行n列行列の一般解のまとめ

既出

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

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

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

E：単位行列

非負行列(non-negative matrix)の特徴

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

<u>ペロン・フロベニウスの定理</u>

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

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

t が十分大きいとき、最大固有値以外の項は相対的に小さくなり、

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

厳密には正しくない

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

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

他の固有値の絶対値が λ_1 より小であれば

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

より

t が十分大きいとき、最大固有値以外の項は相対的に小さくなり、

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

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

ペロン・フロベニウス定理をチェック！！

既出

以下の行列の固有値(λ)、(右)固有ベクトル(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)

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

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

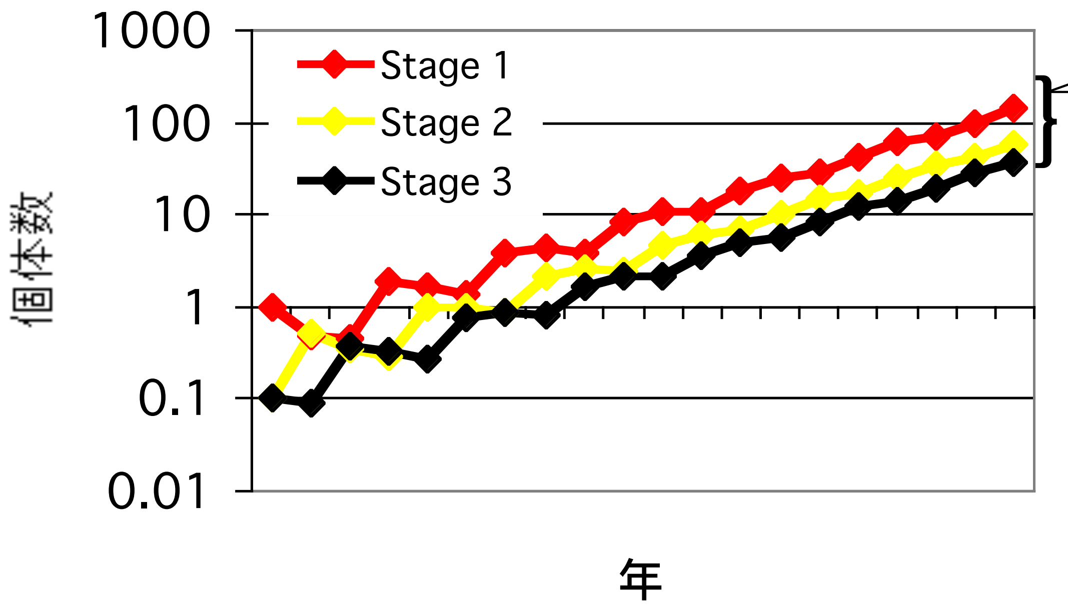
(d)

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

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

(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

各ステージの個体数の時間変化



傾き
行列の最大固有値の対数 $\ln \lambda_1$

右固有ベクトルに比例 $\vec{u}_1$

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

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

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

（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）各時刻の個体数は $\vec{u}_1$ 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

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

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

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
個体群増加率

（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

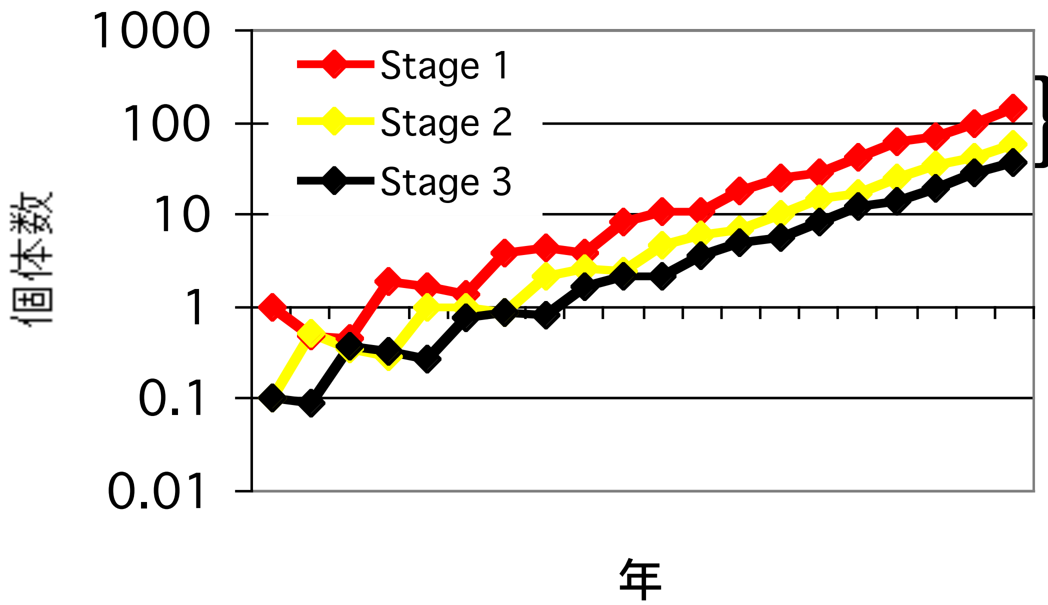
「定数倍の任意性」を思い出してください

```
(* 最大固有値の固有ベクトルから安定生育段階構成　*)
{0.8895508471088555`, 0.3894852807368841`, 0.2387477884656279`} /
 Total[{0.8895508471088555`, 0.3894852807368841`, 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`, 0.2566144725507465`, 0.1573002493305178`} +
   c2 {0.9071066901394358` + 0.` i, -0.1985860083296788` - 0.3078951461899872` i,
      -0.0854455451853625` + 0.1887344371347877` i} +
   c3 {0.9071066901394358` + 0.` i, -0.1985860083296788` + 0.3078951461899872` i,
      -0.0854455451853625` - 0.1887344371347877` 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

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

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

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

最大固有値

右固有ベクトル

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

（2）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）固有ベクトルは変数間の比を意味する（例外がある）。

＊　最大固有値（λ_1）は個体群増加率（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, …,))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

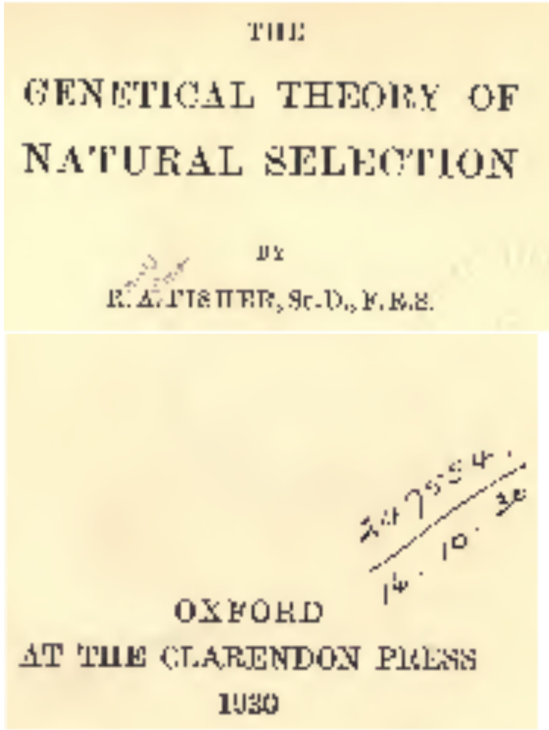
1．集団の年増加率 （既出）
2．安定生育段階構造 （既出）
3．繁殖価
4．平均余命
5．行列要素の変化に伴う年増加率の感度
6．行列要素の変化に伴う年増加率の弾性度
7．生命表反応実験
8．マルコフ行列を用いた統計量

・・・・

＊ 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

Fisherの繁殖価(v_x)

西

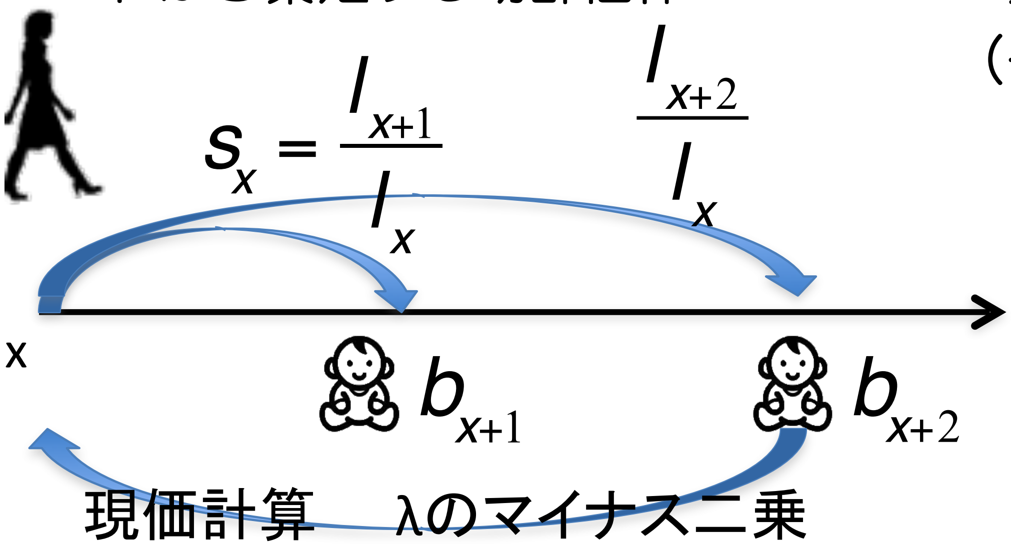
＊　ある齢 x の1個体がその生涯で個体群増加に貢献する度合い（齢に依存）

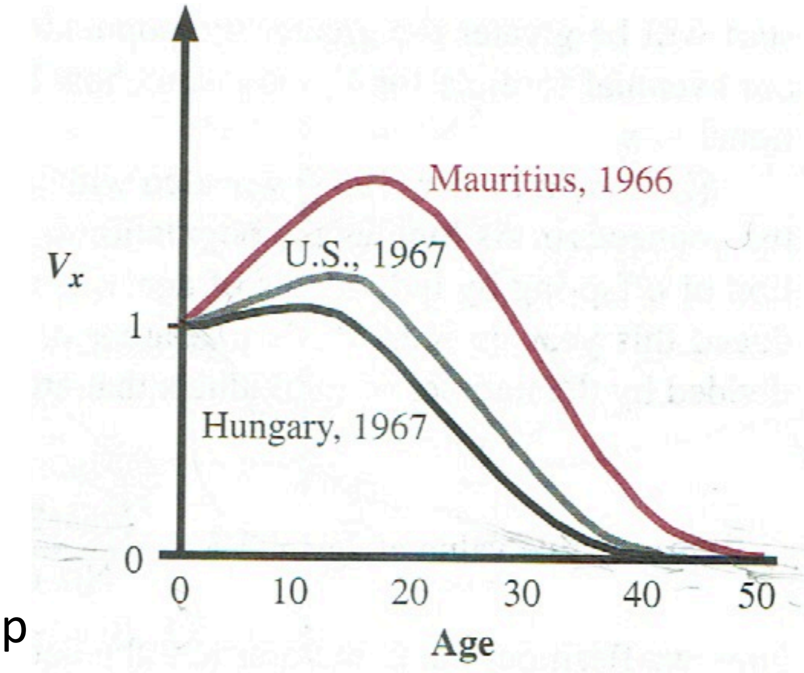
ある年齢の母親たちの将来の子孫の現価（原文からの訳）

繁殖できなくなった老齢個体　－－－＞　繁殖価ゼロ

これから繁殖する幼齢個体　－－－＞　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）





$$\frac{V_x}{V_1} = \frac{\lambda^x}{l_x} \sum_{i=x} b_i l_i \lambda^{-i-1}$$

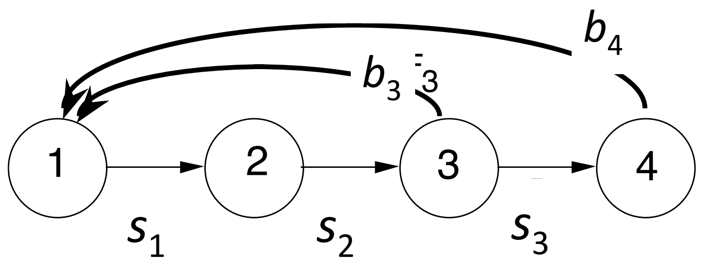
生残率

survivorship

$$l_i = \prod_{j=1}^{i-1} s_j$$

齢構造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

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

生残率 survivorship

Euler-Lotka方程式

（2）右固有ベクトル

$$\frac{u_{1i}}{u_{11}} = l_i \lambda^{-i+1}$$

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

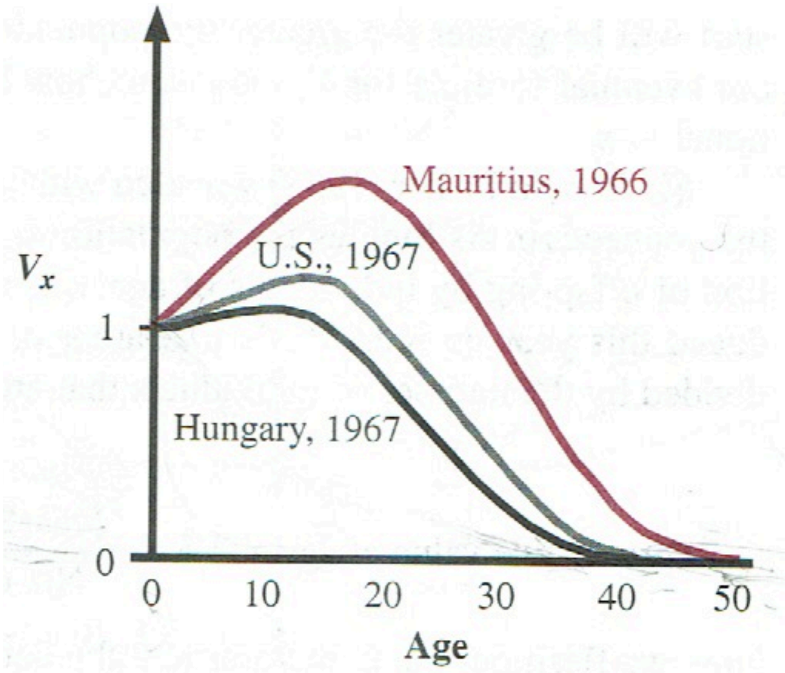
$$\frac{v_j}{v_1} = \frac{\lambda^j}{l_j} \sum_{i=j} b_i l_i \lambda^{-i-1}$$

繁殖価の公式と同じ

Goodman（1968)によって一般化された。

生育段階の繁殖価(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）



AgeがStage に変わる

定理：　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」に等しい

証明はコース４で

$$\lambda {}^T\vec{v} = {}^T\vec{v}\lambda = \left({}^T\vec{v}\right)\mathbf{A}$$ （左固有ベクトルの定義）

Ｔ は転置を意味する

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

つまり、転置行列の右固有ベクトルと同じ

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

```
[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}}
```

定数倍の任意性のため、すべての要素が負になっている

```
[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)

- 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

同属のオオバナノ
エンレイソウがモデル


実生

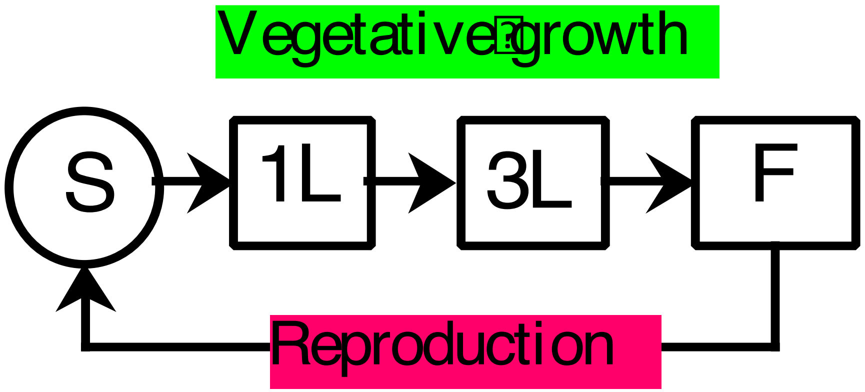

１枚葉


３枚葉

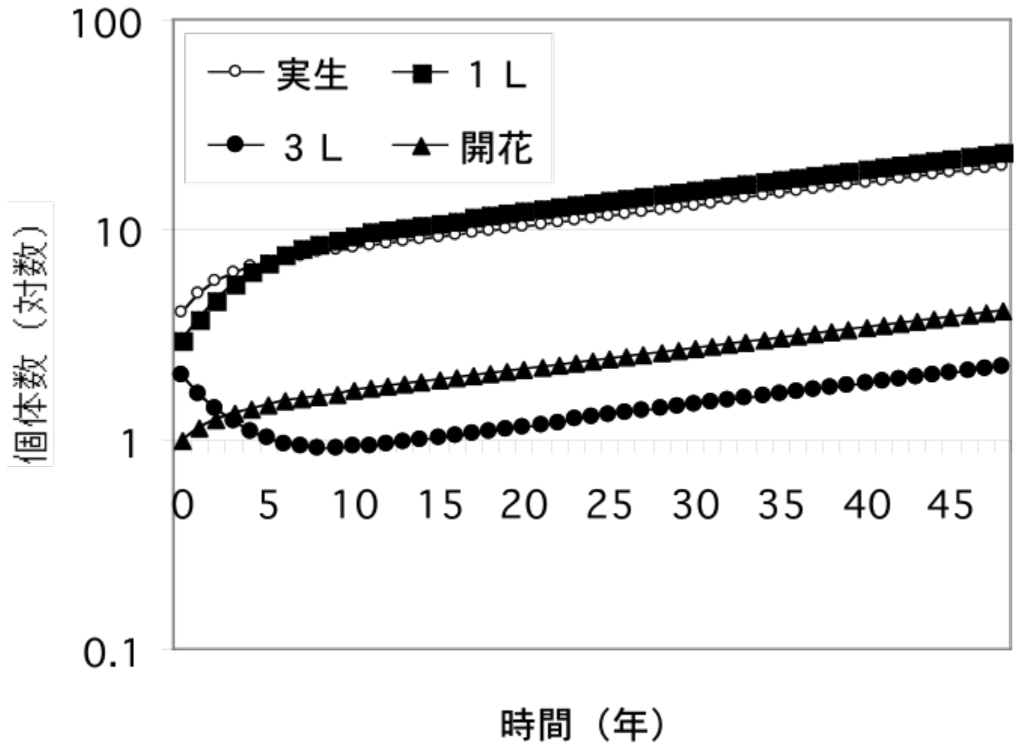

開花個体

生育段階

流れ図と推移行列



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



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
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}}}

(* 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}

(* 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}}

(* 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}
```

第４章　　行列モデルを用いたさまざまな統計量

１．集団の年増加率 （既出）
２．安定生育段階構造 （既出）
３．繁殖価（既出）
４．平均余命
５．行列要素の変化に伴う年増加率の感度
６．行列要素の変化に伴う年増加率の弾性度
７．生命表反応実験
８．マルコフ行列を用いた統計量

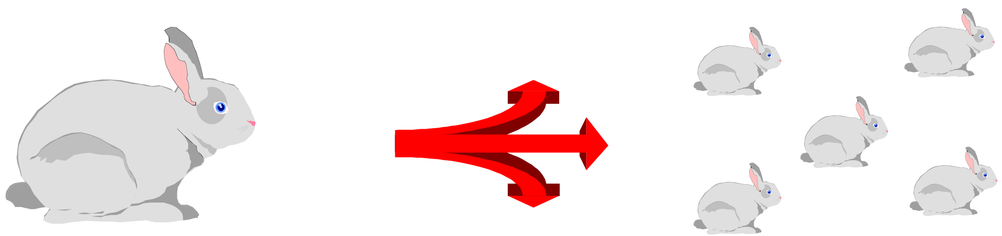
・・・・

＊　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.

推移確率と繁殖率

＊　推移確率：ある状態からの成長と死亡が反映されている

＊　繁殖率　：１個体あたりの生産個体数



$$\begin{pmatrix} G_1 & 0 & F_3 & F_4 \\ P_1 & G_2 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} G_1 & 0 & 0 & 0 \\ P_1 & G_2 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 & F_3 & F_4 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

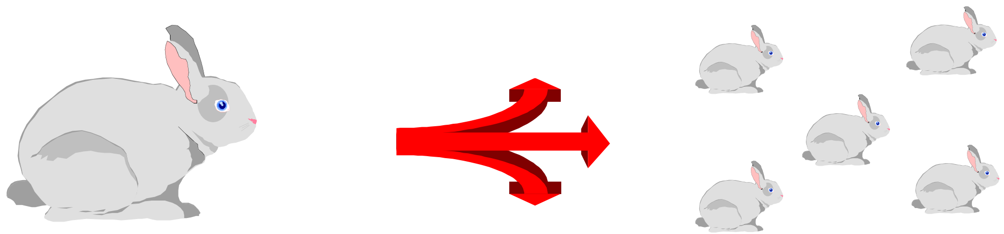
Projection Matrix　　推移行列 **U**　　繁殖行列 **F**

性質の異なる二つの行列に分けることができる

推移確率と繁殖率　実際に求めてみよう！

＊　推移確率：ある状態からの成長と死亡が反映されている

＊　繁殖率　：１個体あたりの生産個体数



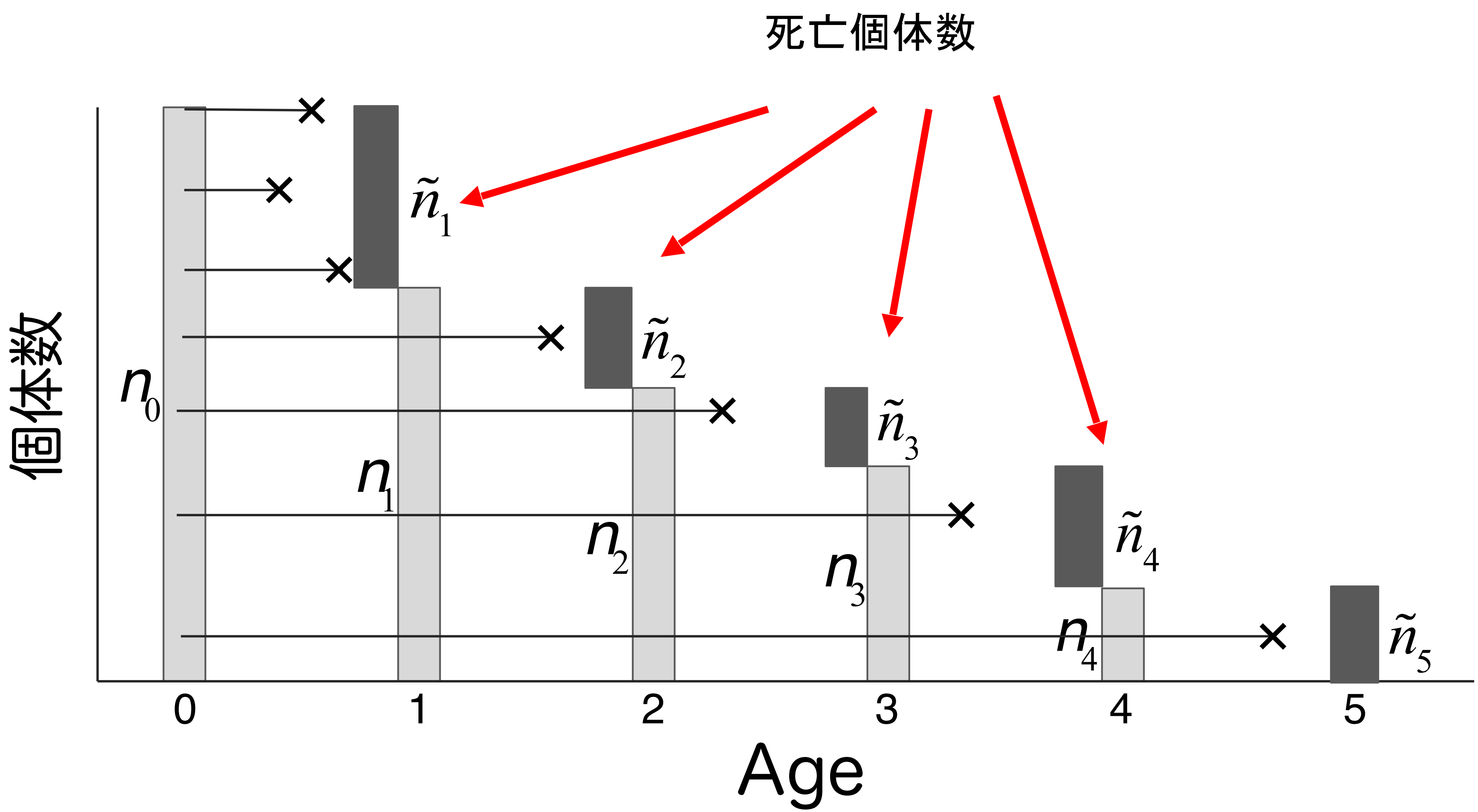
$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Projection Matrix　　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

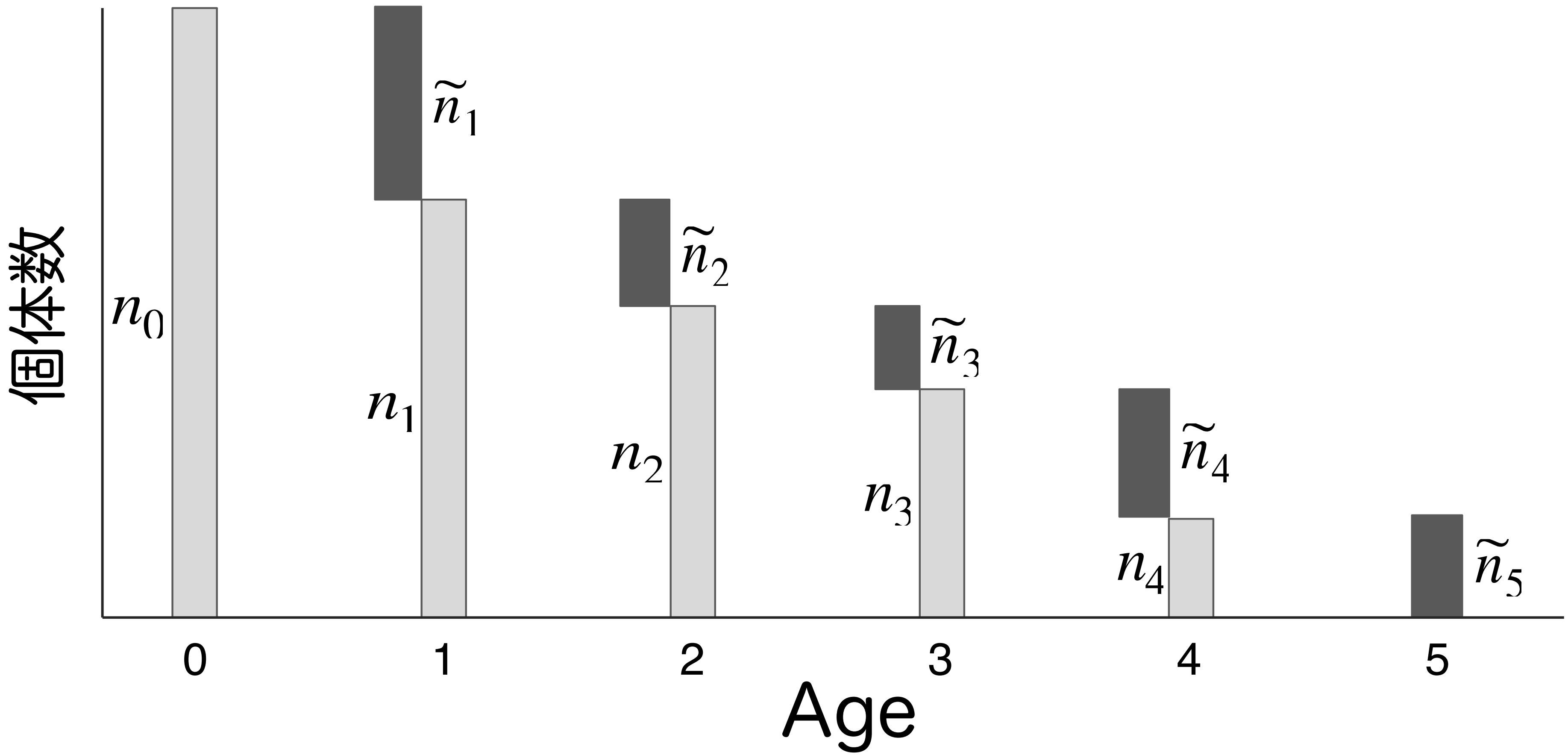
寿命・平均余命の公式の導き方

西



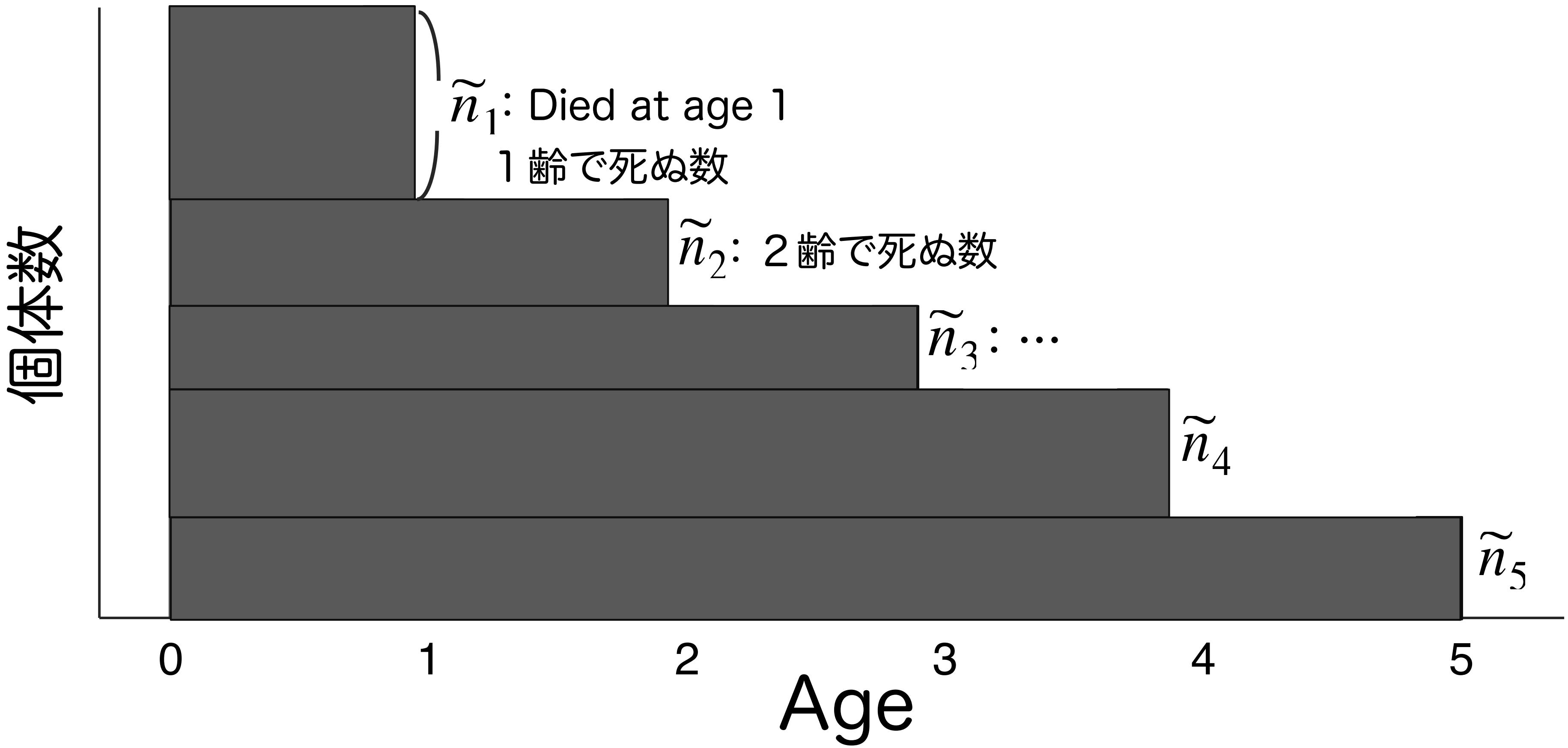
死亡プロセスの整理 Death process

西

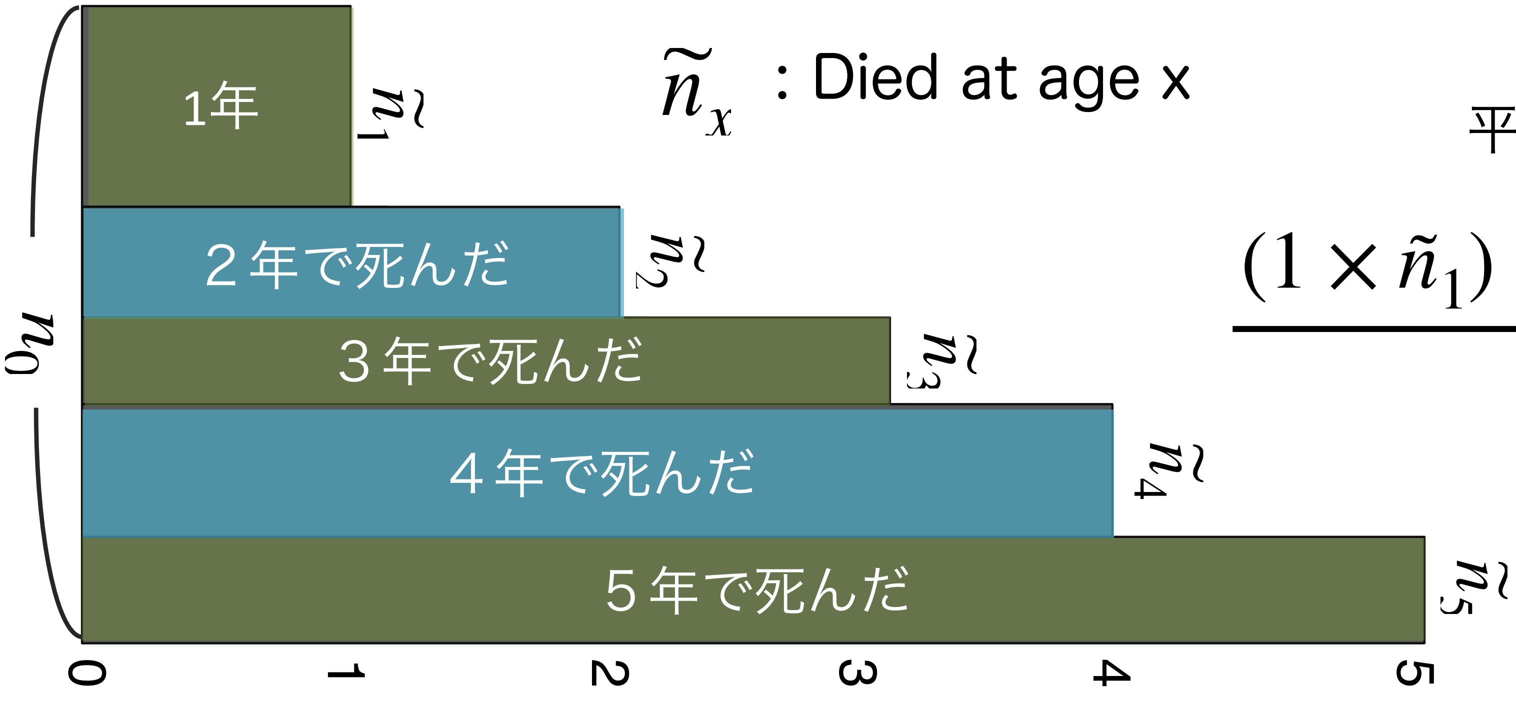


死亡プロセスの整理 Death process

西



西



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

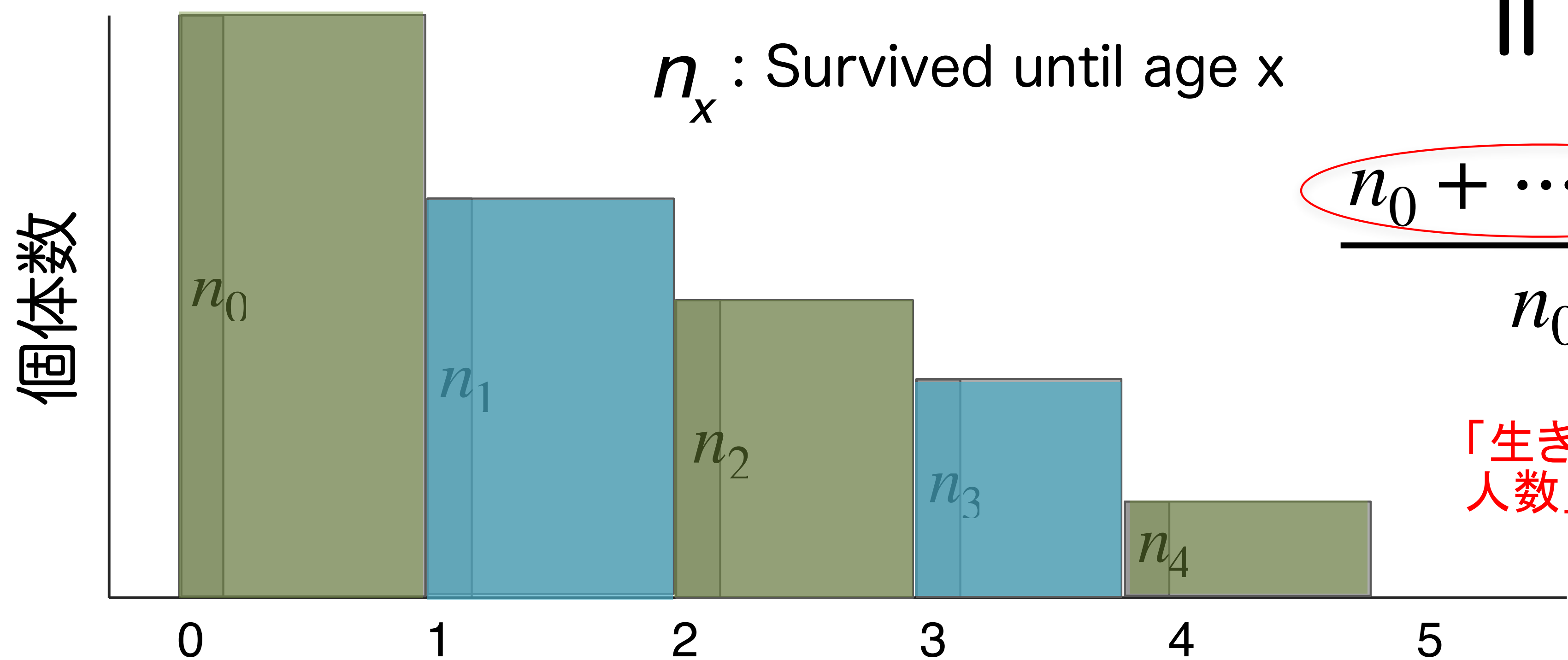
平均寿命

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

$$=$$

n_x : Survived until age x

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

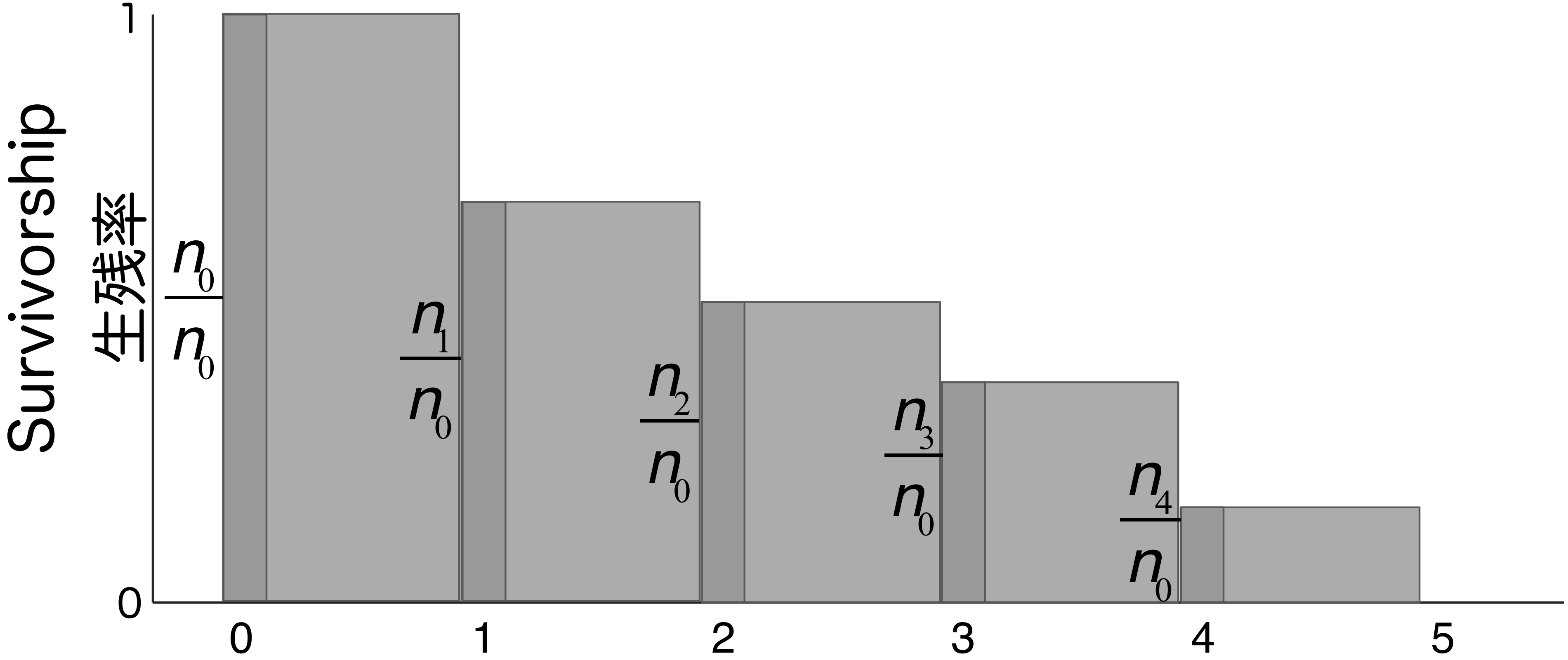


「生き残った人の延べ人数」を求めればよい

西

- 平均寿命　=

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

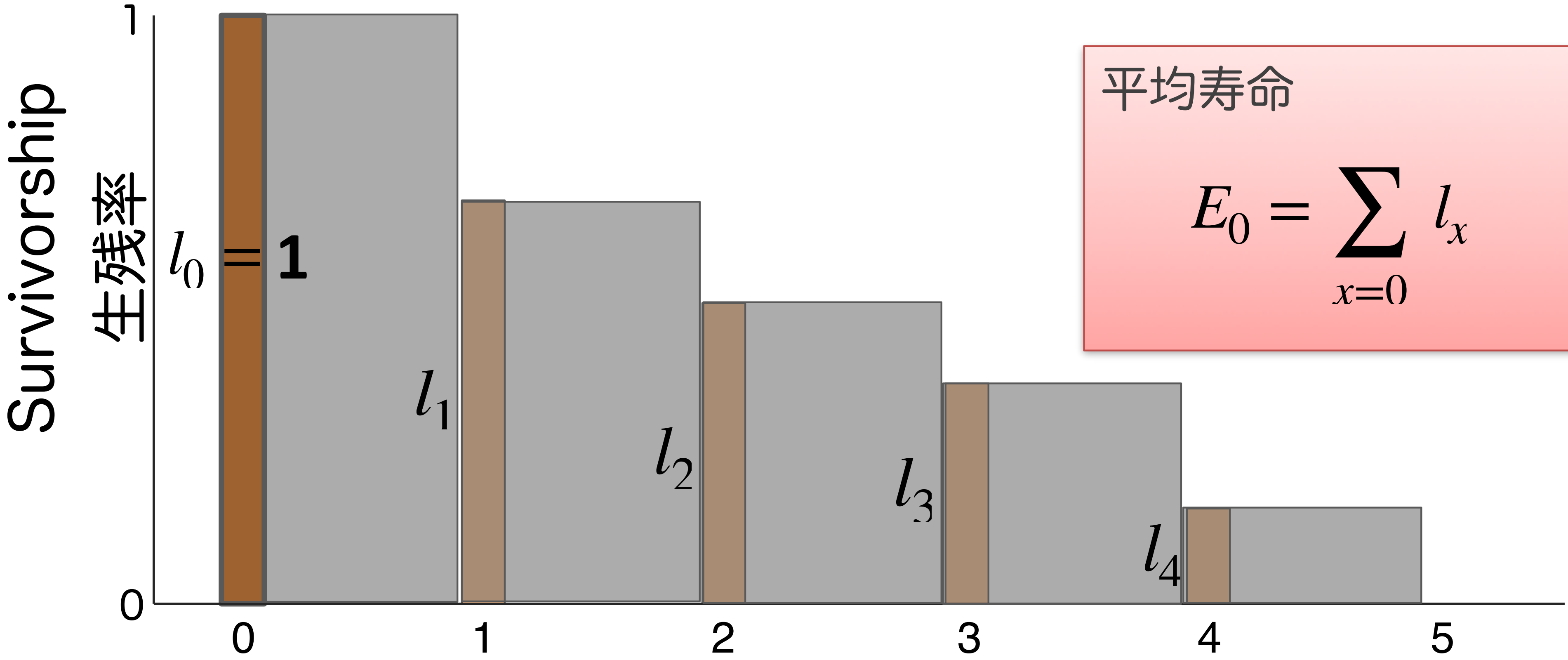


西

- 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 $=l_0+\cdots+l_4$



平均寿命

$$E_0=\sum_{x=0} l_x$$

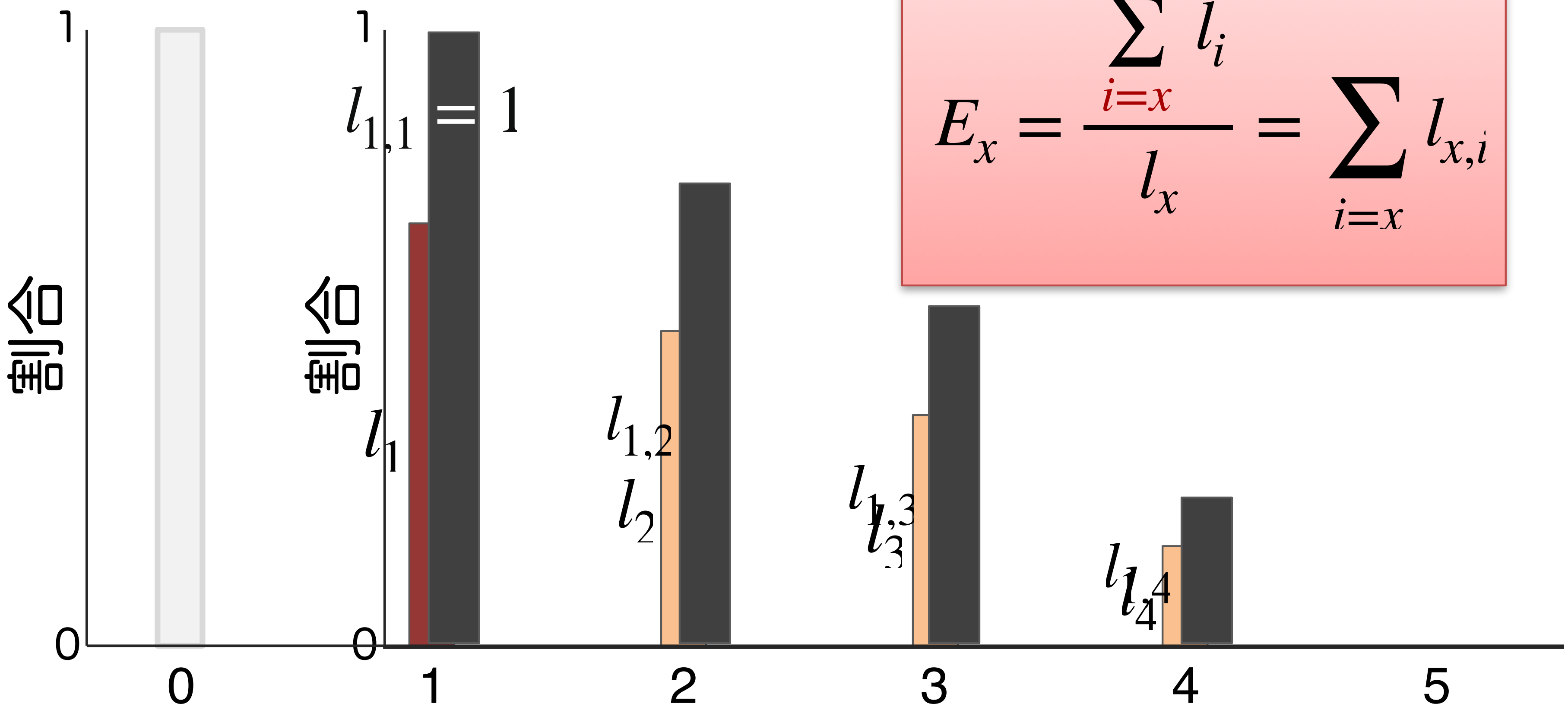
西

- 平均余命

$$\text{at age } 1 \quad = \quad \underbrace{\boxed{\frac{l_1}{l_1}}}_{l_{1,1}=1} + \cdots + \frac{l_4}{l_1} = l_{1,1} + \cdots + l_{1,4}$$

平均余命

$$E_x = \frac{\sum\limits_{i=x} l_i}{l_x} = \sum_{i=x} l_{x,i}$$



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。

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N個体存在したとする

$$\mathbf{x_0} = \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ N \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix} \leftarrow \text{生育段階 j}$$

生育段階 j の個体の平均余命 $= \dfrac{\sum_{i=0}^{\infty} \left| \mathbf{U}^i \mathbf{x_0} \right|}{\left| \mathbf{x_0} \right|}$ (絶対値記号はベクトルの全要素の和を意味する。分子は下図の色付きの部分の面積になっている

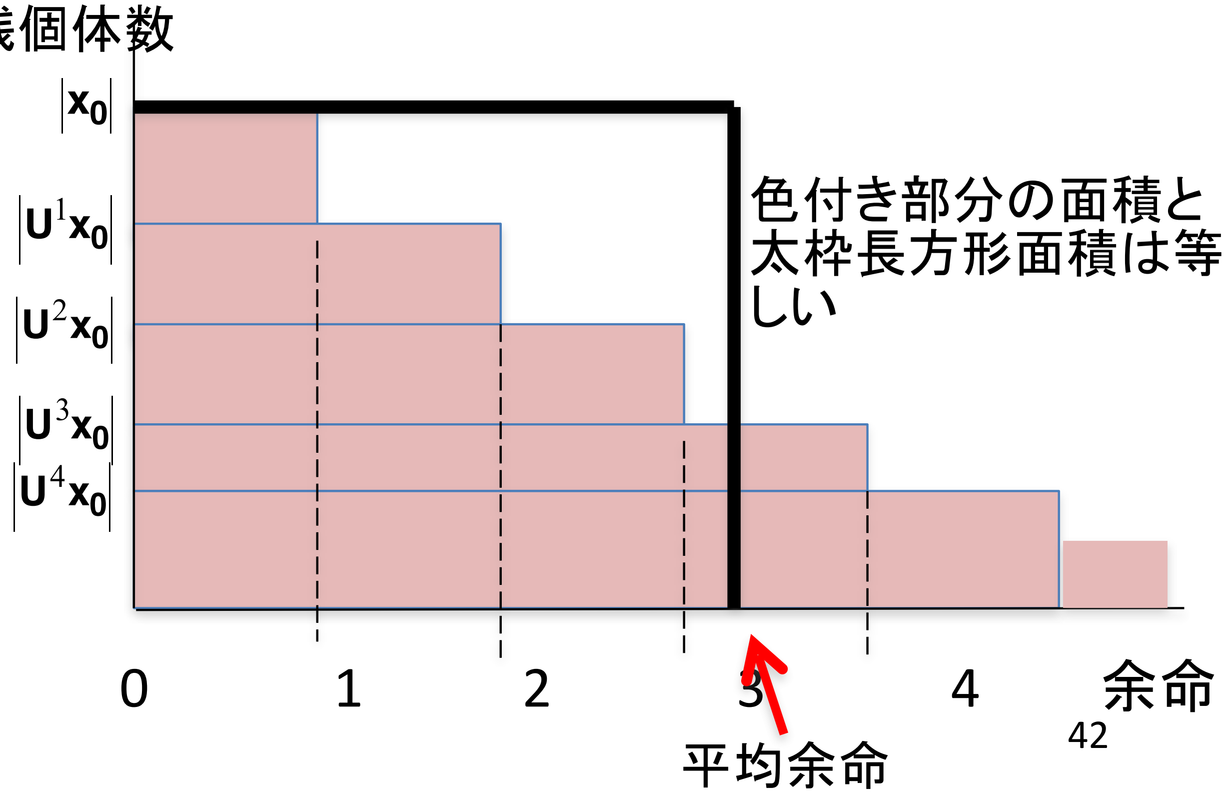
$$\mathbf{x}_1 = \mathbf{U}^1 \mathbf{x_0}$$

$$\mathbf{x}_2 = \mathbf{U}^2 \mathbf{x_0}$$

$$\mathbf{x}_3 = \mathbf{U}^3 \mathbf{x_0}$$

$$\mathbf{x}_4 = \mathbf{U}^4 \mathbf{x_0}$$

個体数を求めるには、ベクトルの全要素の和



多年生植物達の生活史

エンレイソウの
生活史(生活環)




実生
開花個体

１枚葉

３枚葉

生育段階

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

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}];
```

```
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

3.33363

25.0526

51.6316
```

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**= (v_1, v_2, …,)は、繁殖価とに対応する

＊　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

＊推移行列Uから「生存の条件付き推移行列」（マルコフ行列）を求めることができる

（コース４でお話しします）

生存条件付き確率推移確率(1)

推移確率　P_i, G_i　　i 列の和は生育段階 i の生存率になる

$$\mathbf{U} = \begin{pmatrix} G_1 & 0 & 0 & 0 \\ P_1 & G_2 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 \end{pmatrix}$$

列和（生存率）　$G_1 + P_1 \quad G_2 + P_2 \quad G_3 + P_3 \quad G_4$

列和で割ると

$$\mathbf{U}' = \begin{pmatrix} \frac{G_1}{G_1+P_1} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{P_1}{G_1+P_1} & \frac{G_2}{G_2+P_2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{P_2}{G_2+P_2} & \frac{G_3}{G_3+P_3} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{P_3}{G_3+P_3} & \frac{G_4}{G_4} \end{pmatrix}$$

$$1 \quad 1 \quad 1 \quad 1$$

このことは、「必ず次の生育段階に行けるわけじゃない」ことを意味している。

＊ 成長や滞留の確率だけが取り出されているので、生存の効果を除いた行列になっている。列和がすべて1であることが特徴。このような行列をマルコフ行列（あるいは確率行列）とよぶ

生存条件付き確率推移確率(2)

具体的には？

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

列和（生存率）　0.5　0.9　0.2

列和で割ると

$$\mathbf{U}' = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0.2/0.9 & 0 \\ 0 & 0.7/0.9 & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0.2222 & 0 \\ 0 & 0.7777 & 1 \end{pmatrix}$$

1　1　1

＊ 成長や滞留の確率だけが取り出されているので、生存の効果を除いた行列になっている。列和がすべて1であることが特徴。このような行列をマルコフ行列（あるいは確率行列）とよぶ

生存条件付き確率推移確率(3)

齢構成モデルだとどうなる？

列和で割ると

$$\mathbf{U} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 \end{pmatrix} \quad \Rightarrow \quad \mathbf{U}' = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 1 \end{pmatrix}$$

列和（生存率）

$$\begin{pmatrix} P_1 & P_2 & P_3 & G_4 \end{pmatrix}$$

$$1 \quad 1 \quad 1 \quad 1$$

このことは､「人は皆必ず（確率１で）歳をとる」ことを意味している。

＊ 成長や滞留の確率だけが取り出されているので､生存の効果を除いた行列になっている。列和がすべて1であることが特徴。このような行列をマルコフ行列（あるいは確率行列）とよぶ

マルコフ行列（非負行列の特殊な例）
数学では確率行列

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

$$\sum_i a_{ij} = 1 \ \ \textit{for all } j$$

各列の和が1

<u>マルコフ行列の性質</u>

増えも減りもしない

（1）固有値1をもつ
（2）その固有値は最大固有値である（倍率＝1）
（3）それに属する左固有ベクトルは

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

例3、例4がこれにあたる

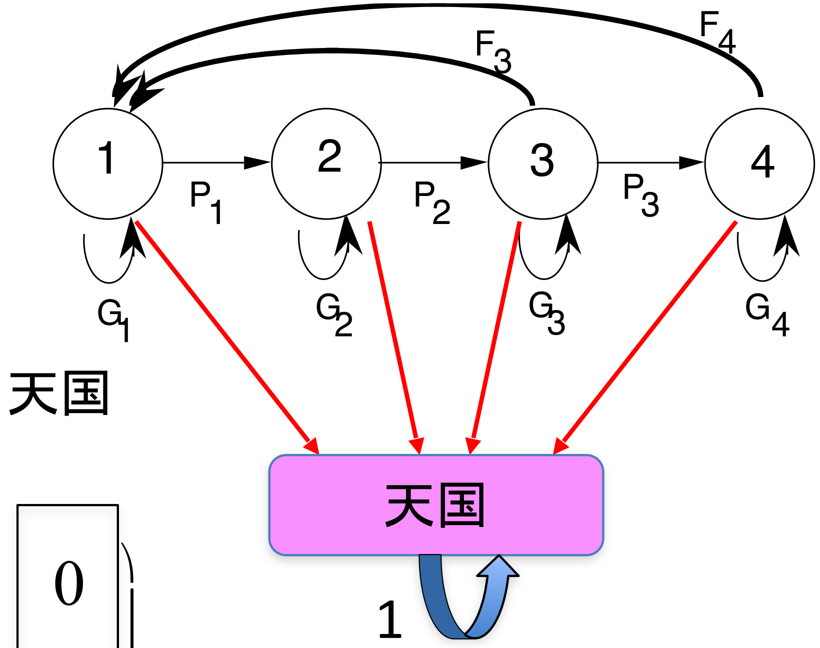
例3

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

例4

$$\begin{pmatrix} 1-c_2 & c_1 \\ c_2 & 1-c_1 \end{pmatrix}$$

もう一つのマルコフ行列 （天国も考えた推移行列）

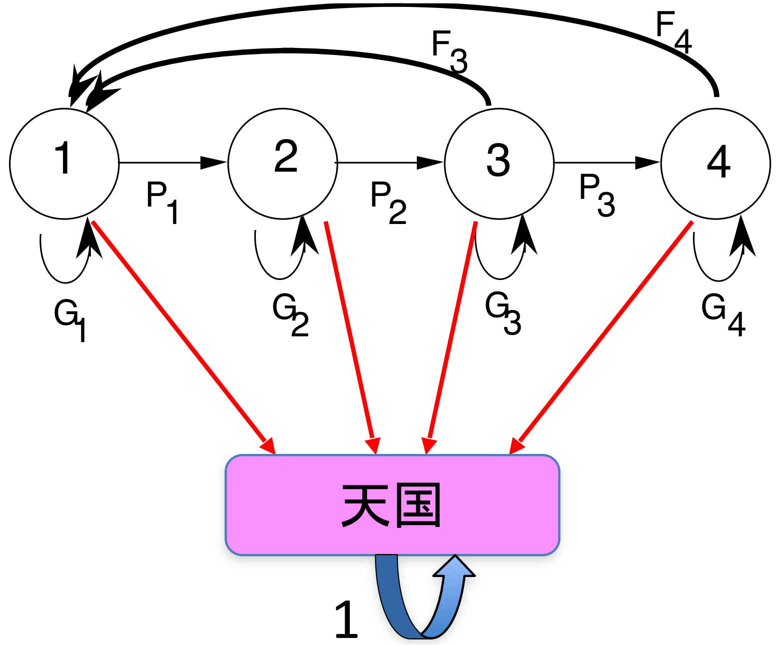


$$
\begin{array}{cc}
 & \\
\mathbf{P} = & \left(\begin{array}{ccccc} G_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ P_1 & G_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 & 0 \\ 1-P_1-G_1 & 1-P_2-G_2 & 1-P_3-G_3 & 1-G_4 & 1 \end{array} \right) \\
\end{array}
\begin{array}{l} \\ \\ \\ \\ \text{天国} \end{array}
$$

列和 = 1

繁殖の項（赤字）がゼロになっていることに注意.
また、最大固有値は1、左固有ベクトルは(1,1,1,1..)

もう一つのマルコフ行列
数値例



天国

$$
\mathbf{P} = \begin{array}{c} \\ \\ \\ \text{天国} \end{array} \begin{pmatrix} 0 & 0 & {\color{red}0} & \boxed{0} \\ 0.5 & 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 & 0 \\ 1-0.5 & 1-0.2-0.7 & 1-0.2 & 1 \end{pmatrix}
$$

列和 = 1

繁殖の項（赤字）がゼロになっていることに注意.
また、最大固有値は1、左固有ベクトルは(1,1,1,1..)

エンレイソウ
（天国も考えた推移行列）

$$
\mathbf{P} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 & 0 \\ 0.549 & 0.336 & 0.12 & 0.019 & 1 \end{pmatrix}
$$

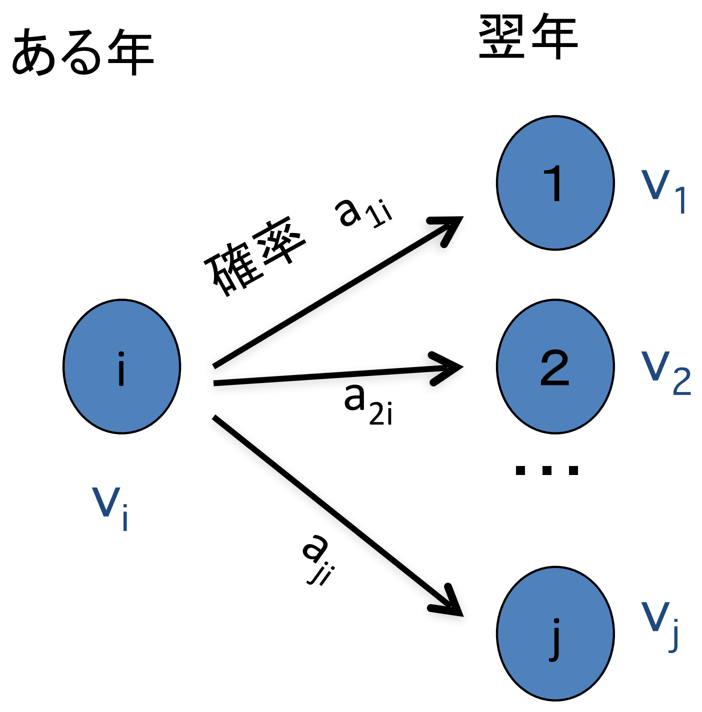
列和 = 1

繁殖の項がゼロになっていることに注意.
また、最大固有値は1、左固有ベクトルは(1,1,1,1..)

ageの例

繁殖価(v_i)

＊　v_i ： ある生育段階 i の１個体がその生涯で個体群増加に貢献する度合い



1.　段階 i の1個体が翌年は確率　a_{ji}で段階 j に貢献する（移る）。

2.　個体群はλで増加しているので、貢献度は　$a_{ji}\lambda^{-1}$

3.　移った後の各個体が将来に個体群増加に貢献する度合いは、v_j である。

4. すべての経路を通る貢献度の和は、元の i 段階の個体の貢献度に等しいはず。

$$\sum_j a_{ji}\lambda^{-1}v_j$$: すべての経路を通る貢献度の和

$$v_i$$: 元の i 段階の個体の貢献度

繁殖価(v_i)続き

＊　v_i ： ある生育段階 i の１個体がその生涯で個体群増加に貢献する度合い

すべての経路を通る貢献度の和は、元の i 段階の個体の貢献度に等しいはず。

$$\sum_j a_{ji}\lambda^{-1} v_j = v_i \quad \rightarrow \quad \lambda v_i = \sum_j a_{ji} v_j$$

$$\lambda v_i = \begin{pmatrix} a_{1i} & a_{2i} & \cdots & \cdots \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \vdots \\ \vdots \end{pmatrix}$$

i =1 から順に縦に並べると

$$\lambda \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \vdots \\ \vdots \end{pmatrix} = \underbrace{\begin{pmatrix} a_{11} & a_{21} & a_{31} & \vdots \\ a_{12} & a_{22} & a_{32} & \vdots \\ a_{13} & a_{23} & a_{33} & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \end{pmatrix}}_{\text{行列Aの転置行列}} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \vdots \\ \vdots \end{pmatrix}$$

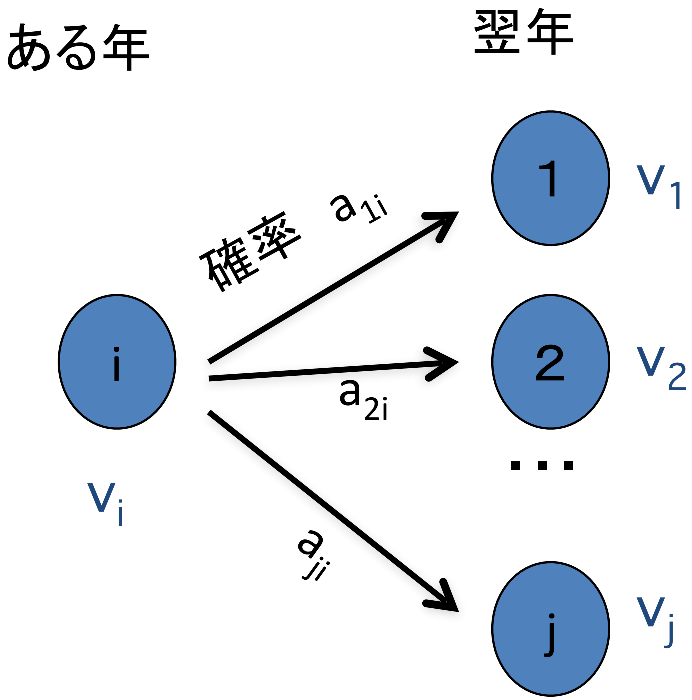
$$\lambda \vec{v} = {}^{T}\mathbf{A}\vec{v}$$ （左固有ベクトルの定義）

T は転置を意味する

＊　左固有ベクトルは、元の行列の転置行列の右固有ベクトルに等しい

繁殖価(v_i) 求めてみよう。

わたって個体群の増加に貢献する度合い



$$\sum_j a_{ji}\lambda^{-1} v_j = v_i \quad \rightarrow \quad \lambda v_i = \sum_j a_{ji} v_j$$

＊左固有ベクトルの定義: $\lambda \vec{v} = {}^{T}\mathbf{A}\vec{v}$

T は転置を意味する

$$1.34196\ \vec{v} = {}^{T}\begin{pmatrix} 0 & 0 & 5 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.2 \end{pmatrix} \vec{v}$$

$$1.34196\ \vec{v} = \begin{pmatrix} 0 & 0.5 & 0 \\ 0 & 0.2 & 0.7 \\ 5 & 0 & 0.2 \end{pmatrix} \vec{v}$$

$$\vec{v} = \begin{pmatrix} 1 \\ 2.68391 \\ 4.37845 \end{pmatrix}$$