Workshop 4-1

超発展編
様々な応用（マルコフ行列・分集団モデル・生命表反応解析(LTRE)など）

生命表反応解析(LTRE)

高田　壮則（北海道大学）

第７章　ＬＴＲＥ(Life Table Response Experiment）
生命表反応テスト

＊Fixed design（固定効果を見る）

１）一元配置(one-way design)

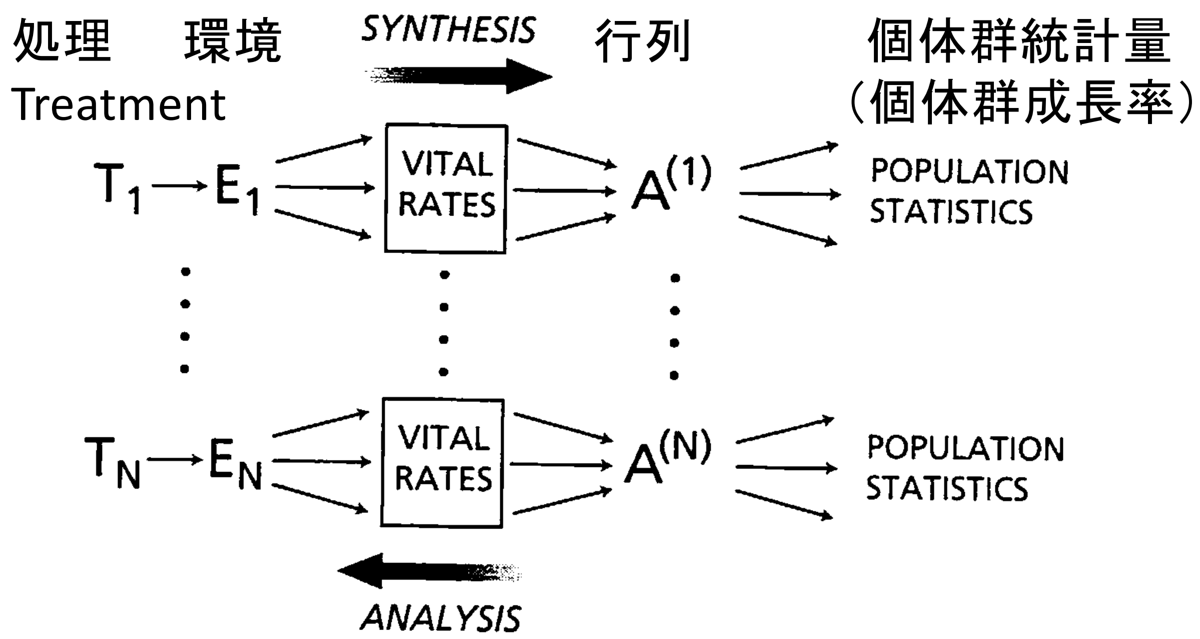
２）二元配置(two-way design)

＊Random design（ランダム効果を見る）

Fixed design

Vital rates: 生存率・繁殖率などの総称

要因がはっきりしている場合に用いられる
（毒物、捕食者、森林伐採などの影響と未処理区との比較）



＊　何と比べるか（何を参照するか）で答が変わる

参照行列(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

λ_m:タイプの異なる集団や操作・処理された集団の個体群成長率
λ_c: 参照する集団(例えば無処理区)の個体群成長率

この二つの差がどの行列要素(どの生活史過程)の違いによって生じるか?

感度

統計量=個体群成長率の場合の近似公式
(一次のテイラー近似)

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

右辺第二項は、複数項の和になっている = 各項に分解できる(decomposition)

大きい項もあれば小さい項もある

「タイプ・操作・処理の影響はどの生活史過程(どの行列要素)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

プランクトン捕食型

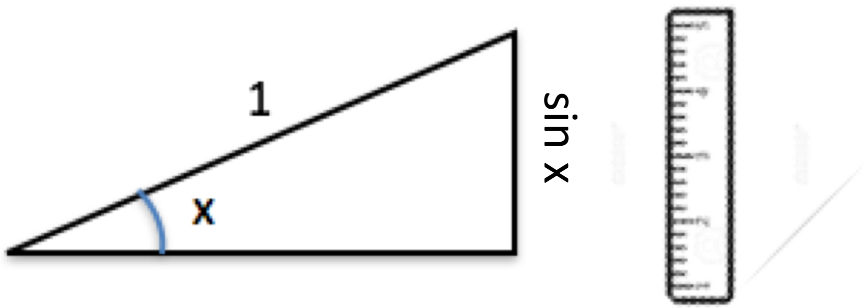
$$A_m = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \cdots & & F_{40} \\ P_1 & & & & \\ & P_1 & & 0 & \\ 0 & & \ddots & & \\ & & & P_{39} & \end{pmatrix}$$

非捕食型

$$A_c = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \cdots & & F_{40} \\ P_1 & & & & \\ & P_1 & & 0 & \\ 0 & & \ddots & & \\ & & & P_{39} & \end{pmatrix}$$

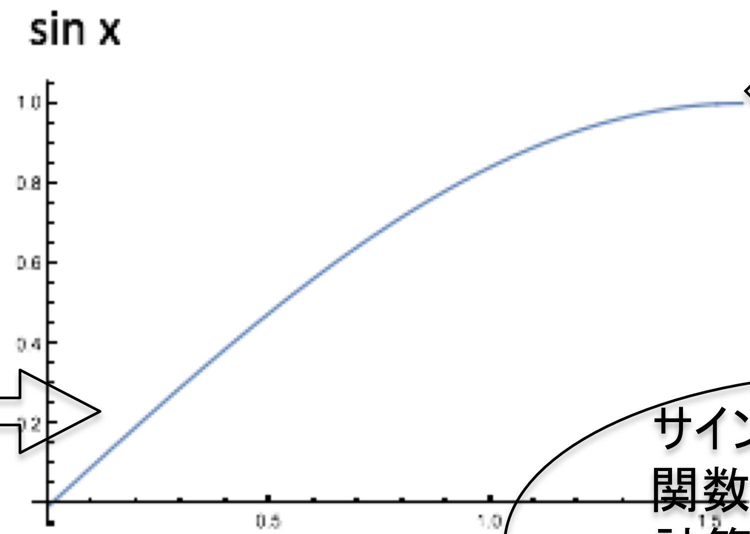
Taylorさんのこうだったんじゃないか劇場（1）

Brook Taylor (1715)



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！

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。。。



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！？

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ゃないか劇場（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。

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、

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

ダッシュ(‘)の数は微分の回数

じゃあ x = 0 じゃないところでは？

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

aだけ並行移動させればできた

Taylorさんのこうだったんじゃないか劇場（3）

かくして公式

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

$$= \sum_{n=0}^{\infty} f^{(n)}(a)\frac{(x-a)^n}{n!}$$

を証明する努力をしたそうな。めでたし、めでたし。

この式を使うと、$x = 0$ の周りのサインの公式は、

$$\sin x \approx \sin(0) + \frac{d}{dx}(\sin x)\Big|_{x=0}(x-0) + \frac{d^2}{dx^2}(\sin x)\Big|_{x=0}\frac{(x-0)^2}{2!} + \frac{d^3}{dx^3}(\sin x)\Big|_{x=0}\frac{(x-0)^3}{3!}$$

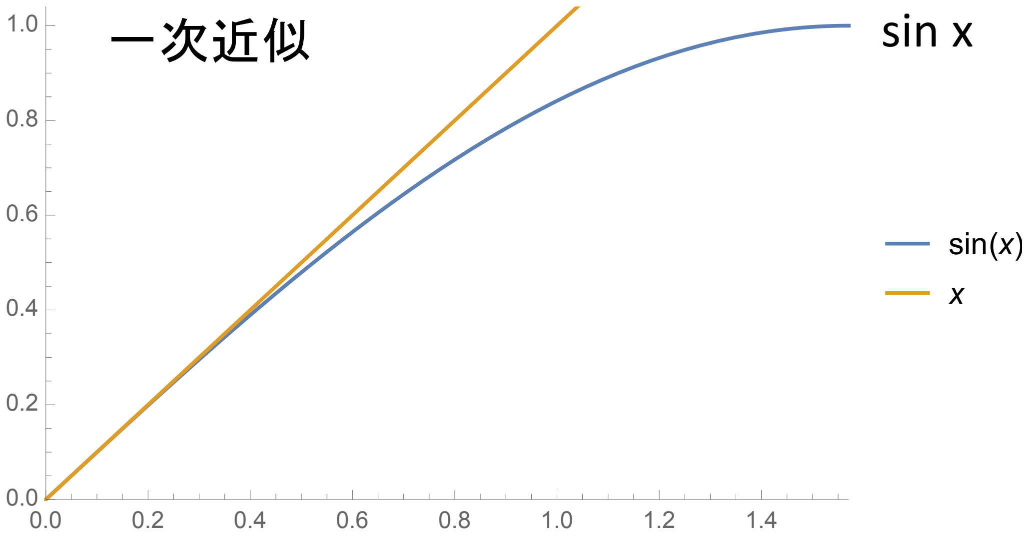
$$+ \frac{d^4}{dx^4}(\sin x)\Big|_{x=0}\frac{(x-0)^4}{4!} + \frac{d^5}{dx^5}(\sin x)\Big|_{x=0}\frac{(x-0)^5}{5!}$$

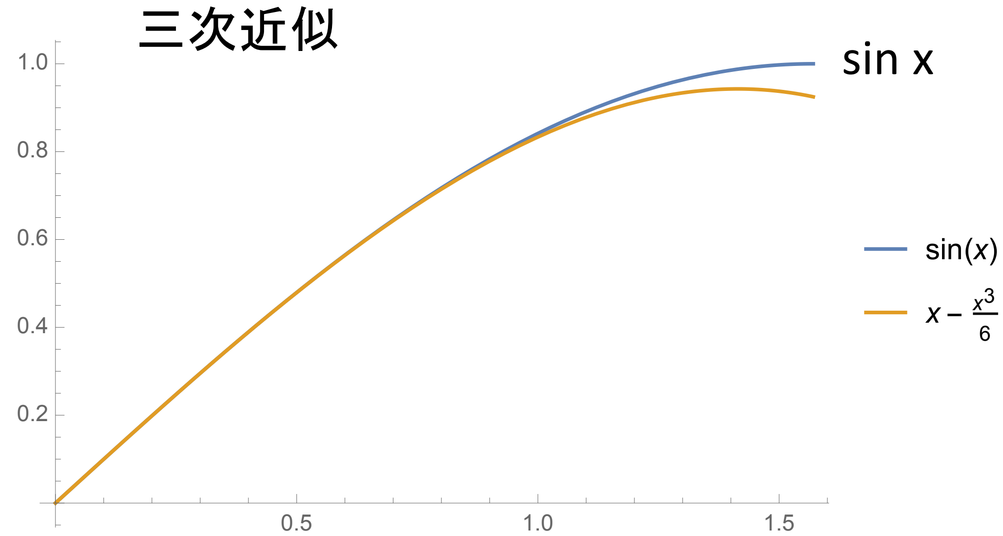
$$= 0 + x + 0 - \frac{x^3}{3!} + 0 + \frac{x^5}{5!}$$

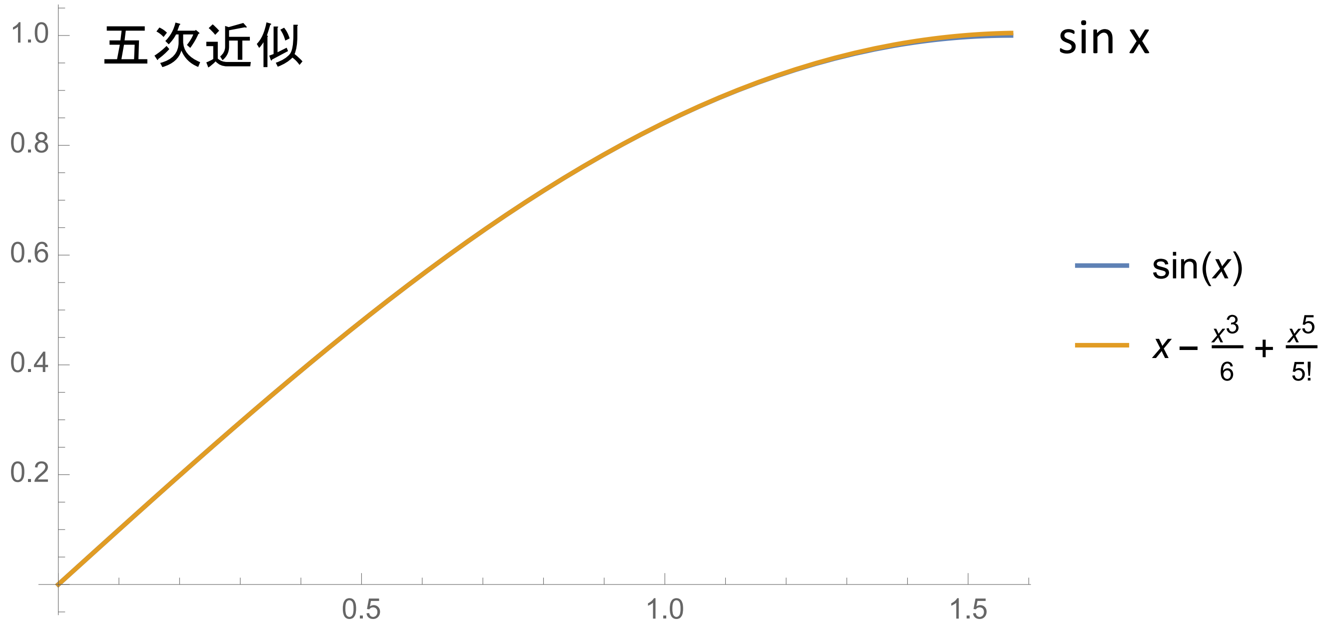
テイラー近似と言います

Taylorさんのこうだったんじゃないか劇場（4）

一項増やすたびに近似の精度が増加







Taylorさんのこうだったんじゃないか劇場（5）

二変数関数では

$$f(x,y) \approx f(a,b) + \frac{\partial f(a,b)}{\partial x}(x-a) + \frac{\partial f(a,b)}{\partial y}(y-b)$$

$$+\frac{1}{2!}\left\{\frac{\partial^2 f(a,b)}{\partial x^2}(x-a)^2 + 2\underbrace{\frac{\partial^2 f(a,b)}{\partial x \partial y}(x-a)(y-b)}_{\text{交差微分の項}} + \frac{\partial^2 f(a,b)}{\partial y^2}(y-b)^2\right\}$$

$+\cdots$ 三次以上の項

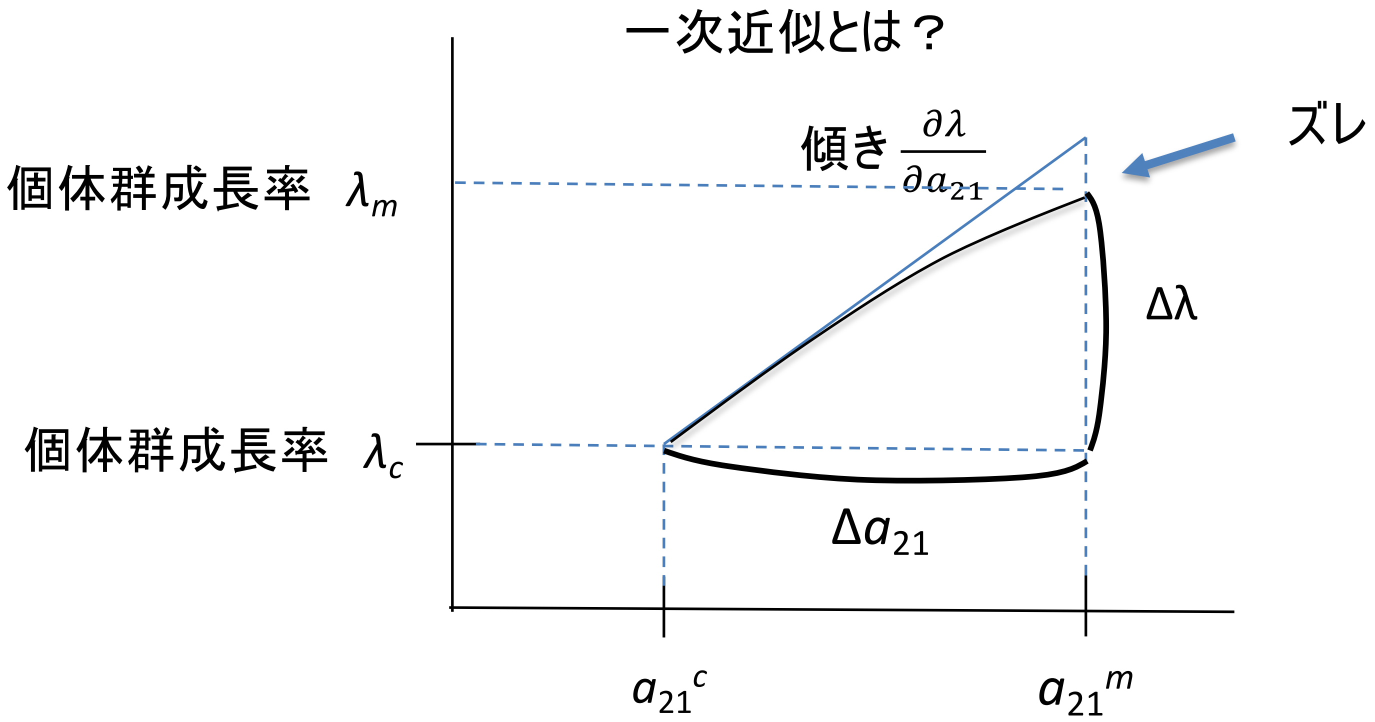
多変数関数ではどうなる？

$$f(x_1,x_2,\cdots) = f(a_1,a_2,\cdots) + \frac{\partial f(a_1,a_2,\cdots)}{\partial x_1}(x_1-a_1) + \frac{\partial f(a_1,a_2,\cdots)}{\partial x_2}(x_2-a_2) + \cdots$$

$$+\frac{1}{2!}\left\{\frac{\partial^2 f(a_1,a_2,\cdots)}{\partial {x_1}^2}(x_1-a_1)^2 + \frac{\partial^2 f(a_1,a_2,\cdots)}{\partial {x_2}^2}(x_2-a_2)^2 + \cdots \right.$$

$$\left. + \underbrace{\frac{\partial^2 f(a_1,a_2,\cdots)}{\partial x_1 \partial x_2}(x_1-a_1)(x_2-a_2)}_{\text{交差微分の項}} + \cdots \right\} + \text{三次以上の項}$$

LTRE公式(fixed design)の意味



一回微分の項だけを残して、テイラーの公式を応用すると、

$$\lambda_m(a_{11}{}^{m}, a_{12}{}^{m}, \cdots)$$
$$= \lambda_c(a_{11}{}^{c}, a_{12}{}^{c}, \cdots) + \frac{\partial \lambda(a_{11}{}^{c}, a_{12}{}^{c}, \cdots)}{\partial a_{11}}(a_{11}{}^{m} - a_{11}{}^{c}) + \frac{\partial \lambda(a_{11}{}^{c}, a_{12}{}^{c}, \cdots)}{\partial a_{12}}(a_{12}{}^{m} - a_{12}{}^{c})$$
$$+ \cdots$$

$$\approx \lambda_c(a_{11}{}^{c}, a_{12}{}^{c}, \cdots) + \sum_{i,j} \frac{\partial \lambda(a_{11}{}^{c}, a_{12}{}^{c}, \cdots)}{\partial a_{ij}}(a_{ij}{}^{m} - a_{ij}{}^{c})$$

二次以上の項は無視

最大固有値(個体群成長率)は行列要素(a_{ij})の多変数関数だから、

λ_mは行列A_mの行列要素($a_{ij,\,m}$)の関数である。
それを行列A_cの行列要素($a_{ij,\,c}$)の周りでテイラー展開で一次近似すると、

$$\lambda_m(a_{11,m}, a_{12,m}, \cdots) \approx \lambda_c(a_{11,c}, a_{12,c}, \cdots) + \left.\frac{\partial \lambda}{\partial a_{11}}\right|_{Arefer} (a_{11,m} - a_{11,c}) + \left.\frac{\partial \lambda}{\partial a_{12}}\right|_{Arefer} (a_{12,m} - a_{12,c}) + \cdots$$

$$= \underline{\lambda_c + \sum_{ij} \left.\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}\right|_{Arefer} (a_{ij,m} - a_{ij,c})}$$

一回偏微分までで近似
(一次近似)

多変数関数なので、たくさんの
一回偏微分の項の和

$$\lambda_m - \lambda_c = \sum_{ij} \left.\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}\right|_{Arefer} (a_{ij,m} - a_{ij,c})$$

感度

かくして、二つの集団の個体群成長率の違いを、各項目に分解(decomposition)できるようになる。
二次以降の項は考慮しないで近似を試みている。ゆえに、二回偏微分の項はない。

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

- ２つの遺伝的純系（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
- プランクトン非捕食型の幼虫は、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。

	捕食型		生存率	繁殖率	非捕食型		生存率	繁殖率
Age (wk)	l_x	m_x	P_i	F_i	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

$$\lambda_{\text{捕食型}}(a_{11}{}^{m}, a_{12}{}^{m}, \cdots) = \lambda_{\text{非捕食型}}(a_{11}{}^{c}, a_{12}{}^{c}, \cdots) + \sum_{i,j} \frac{\partial \lambda(a_{11}{}^{c}, a_{12}{}^{c}, \cdots)}{\partial a_{ij}} (a_{ij}{}^{m} - a_{ij}{}^{c})$$

感度

捕食型

λ = 1.205

$$A_m = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \cdots & & F_{40} \\ P_1 & & & & \\ & P_1 & & 0 & \\ 0 & & \ddots & & \\ & & & P_{39} & \end{pmatrix}$$

非捕食型
（参照行列）

λ = 1.319

$$A_c = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \cdots & & F_{40} \\ P_1 & & & & \\ & P_1 & & 0 & \\ 0 & & \ddots & & \\ & & & P_{39} & \end{pmatrix}$$

行列の正の要素は全部で（40＋39）個
繁殖率*Fi*にはゼロの項がいくつかあるので実際にはもう少し少ない

繁殖に関する F_i の項（40項）
生存に関する P_i の項（39項）　で分けて各項の効果を図示するとわかりやすい（次頁）。

$$\underline{\lambda_m - \lambda_c} \approx \sum_{i,j} \left.\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}\right|_{Arefer} \underline{(a_{ij}^m - a_{ij}^c)}$$

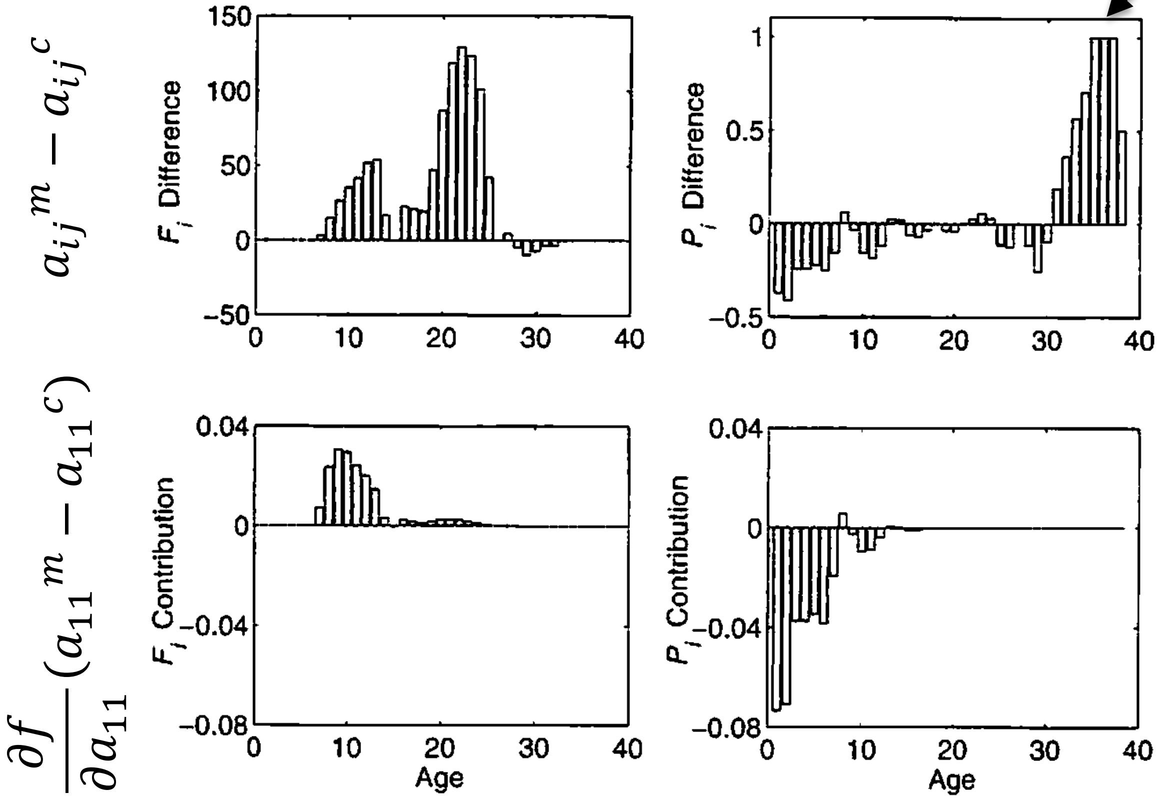
Contribution　　Sensitivity of ref. mat.　　Difference

一つ一つのBar(棒線)は和の中の各項に対応

非捕食型を参照行列として比較すると

捕食型は多産

捕食型は高齢時に高い生存率



λへの寄与は幼虫時の生存が大きい
非捕食型が勝ち

結論：親のお弁当(卵黄)が絶大な威力である

繁殖(Δλ = 0.171)　　生存(Δλ = −0.3315)

Two-way design
要因が二種類

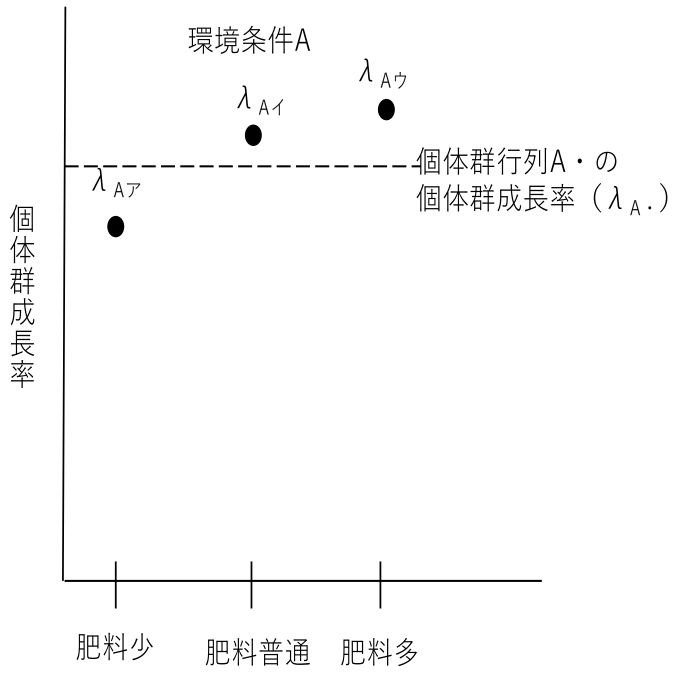
二つの要因（殺虫剤の有無（2水準）と肥料条件（3水準））が異なる6つの集団を設定した実験区

6集団の個体群行列6個と平均行列の6個

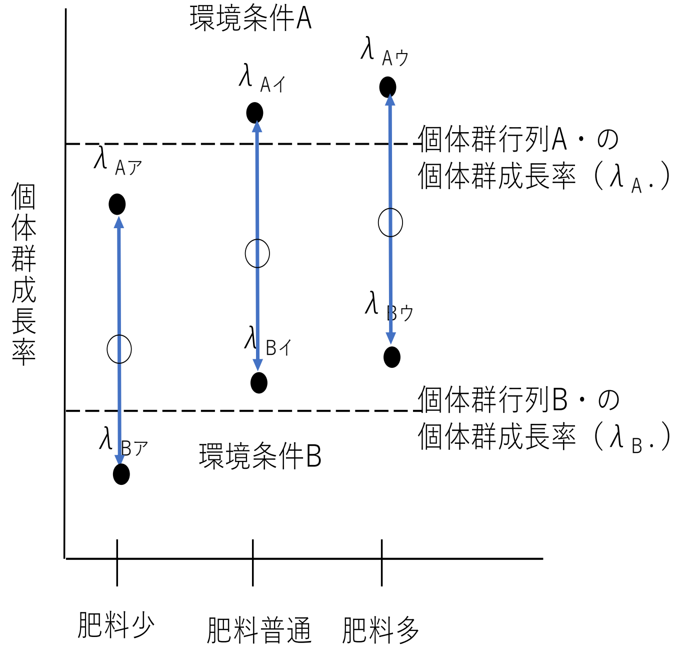
要因2

要因1	環境条件ア 肥料少	環境条件イ 肥料普通	環境条件ウ 肥料多	要因2の平均
環境条件A 殺虫剤無	個体群行列 $\mathbf{T}_{Aア}$ $\lambda_{Aア}$	個体群行列 $\mathbf{T}_{Aイ}$ $\lambda_{Aイ}$	個体群行列 $\mathbf{T}_{Aウ}$ $\lambda_{Aウ}$	個体群行列 $\mathbf{T}_{A\cdot}$ $\lambda_{A\cdot}$
環境条件B 殺虫剤有	個体群行列 $\mathbf{T}_{Bア}$ $\lambda_{Bア}$	個体群行列 $\mathbf{T}_{Bイ}$ $\lambda_{Bイ}$	個体群行列 $\mathbf{T}_{Bウ}$ $\lambda_{Bウ}$	個体群行列 $\mathbf{T}_{B\cdot}$ $\lambda_{B\cdot}$
要因1の平均	個体群行列 $\mathbf{T}_{\cdot ア}$ $\lambda_{\cdot ア}$	個体群行列 $\mathbf{T}_{\cdot イ}$ $\lambda_{\cdot イ}$	個体群行列 $\mathbf{T}_{\cdot ウ}$ $\lambda_{\cdot ウ}$	個体群行列 $\mathbf{T}_{\cdot\cdot}$ $\lambda_{\cdot\cdot}$

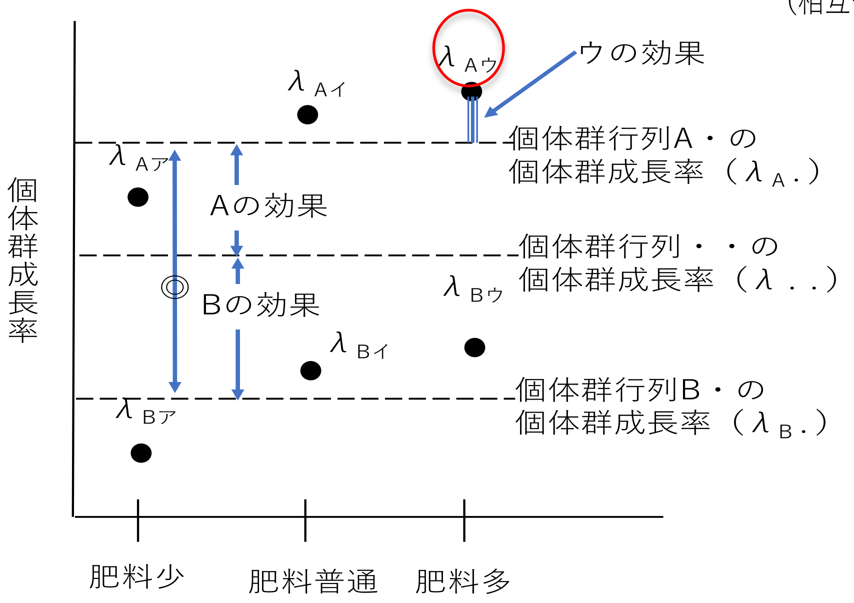
二要因が独立の場合



(a)　環境条件Aの３実験区の個体群成長率



(b)環境条件A, Bの６実験区の個体群成長率
（相互作用がない場合）



(c)環境条件A, Bの６実験区の個体群成長率
（相互作用がない場合： λ . . を軸にして）

二要因が「独立に作用」していて、殺虫剤と肥料量（要因１と要因２）の間には、「相互作用無」の場合は、下の３つの点は上の３つの点が並行移動したものになる

$$\Delta\lambda = \lambda_{Aウ} - \lambda_{\cdot\cdot}$$

$$= 要因1(A)による効果＋要因2(ウ)による効果$$

$$= (\lambda_{A\cdot} - \lambda_{\cdot\cdot}) + (\lambda_{\cdot ウ} - \lambda_{\cdot\cdot})$$

感度公式を使って近似しよう！（次頁）

感度で近似すると

二要因が独立の場合

$$\Delta\lambda = \lambda_{kl} - \lambda_{\cdot\cdot}$$

$$= \text{要因1による効果} + \text{要因2による効果}$$

$$= (\lambda_{k\cdot} - \lambda_{\cdot\cdot}) + (\lambda_{\cdot l} - \lambda_{\cdot\cdot})$$

感度は2行列の平均のもの

(1)要因1による効果

$$\lambda_{k\cdot} - \lambda_{\cdot\cdot} \approx \sum_{i,j} s_{ij} \times \underbrace{\left(t^{(k\cdot)}{}_{ij} - t^{(\cdot\cdot)}{}_{ij} \right)}_{\text{2行列の差}} \qquad s_{ij} = \left.\frac{\partial\lambda}{\partial t_{ij}}\right|_{\frac{\mathbf{T}_{k\cdot} + \mathbf{T}_{\cdot\cdot}}{2}}$$

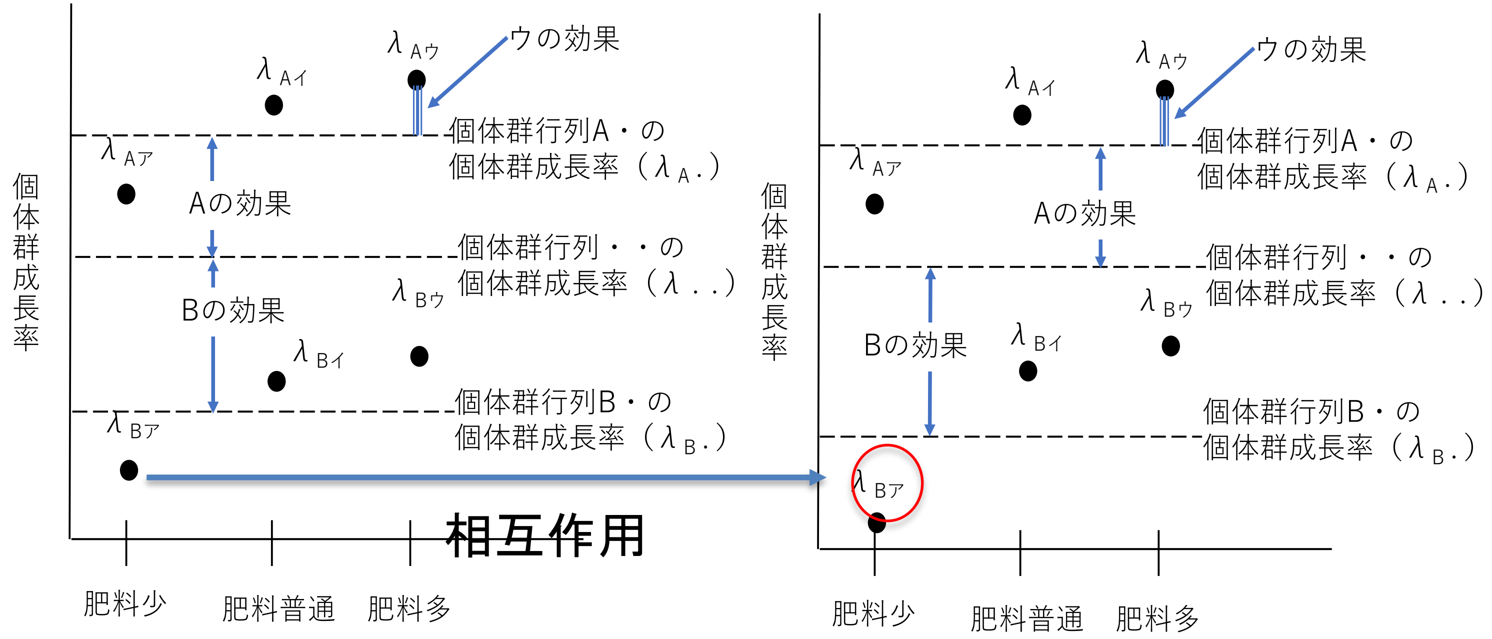
(2)要因2による効果

$$\lambda_{\cdot l} - \lambda_{\cdot\cdot} \approx \sum_{i,j} s'_{ij} \times \left(t^{(\cdot l)}{}_{ij} - t^{(\cdot\cdot)}{}_{ij} \right) \qquad s'_{ij} = \left.\frac{\partial\lambda}{\partial t_{ij}}\right|_{\frac{\mathbf{T}_{\cdot l} + \mathbf{T}_{\cdot\cdot}}{2}}$$

(3)二つの効果の合体

$$\lambda_{kl} - \lambda_{\cdot\cdot} \approx \sum_{i,j} s_{ij} \times \left(t^{(k\cdot)}{}_{ij} - t^{(\cdot\cdot)}{}_{ij} \right) + \sum_{i,j} s'_{ij} \times \left(t^{(\cdot l)}{}_{ij} - t^{(\cdot\cdot)}{}_{ij} \right)$$

二要因が非独立（相互作用あり）の場合



(a) 相互作用がない場合：λ．．を軸にして
（図7.7(c)と同じもの）

(b)相互作用がある場合：λ．．を軸にして

相互作用の意味：環境条件Bの時に肥料少は集団にダメージを与える

二要因間に相互作用があると、

$$\Delta\lambda = \lambda_{kl} - \lambda_{\cdot\cdot}$$

=要因１による効果＋要因２による効果＋相互作用の効果

$$= (\lambda_{k\cdot} - \lambda_{\cdot\cdot}) + (\lambda_{\cdot l} - \lambda_{\cdot\cdot}) + \alpha_{12}$$

二要因が非独立(相互作用あり)の場合

$$\Delta\lambda = \lambda_{kl} - \lambda_{\cdot\cdot}$$

=要因１による効果＋要因２による効果＋相互作用の効果

$$= (\lambda_{k\cdot} - \lambda_{\cdot\cdot}) + (\lambda_{\cdot l} - \lambda_{\cdot\cdot}) + \alpha_{12}$$

公式群

(1)要因1による効果

$$\lambda_{k\cdot} - \lambda_{\cdot\cdot} \approx \sum_{i,j} s_{ij} \times \underbrace{\left(t^{(k\cdot)}{}_{ij} - t^{(\cdot\cdot)}{}_{ij}\right)}_{\text{2行列の差}} \qquad s_{ij} = \left.\frac{\partial\lambda}{\partial t_{ij}}\right|_{\frac{\mathbf{T}_{k\cdot}+\mathbf{T}_{\cdot\cdot}}{2}}$$

(2)要因2による効果

$$\lambda_{\cdot l} - \lambda_{\cdot\cdot} \approx \sum_{i,j} s'_{ij} \times \left(t^{(\cdot l)}{}_{ij} - t^{(\cdot\cdot)}{}_{ij}\right) \qquad s'_{ij} = \left.\frac{\partial\lambda}{\partial t_{ij}}\right|_{\frac{\mathbf{T}_{\cdot l}+\mathbf{T}_{\cdot\cdot}}{2}}$$

(3)相互作用の効果 $\alpha_{12} = (\lambda_{kl} - \lambda_{\cdot\cdot}) - (\lambda_{k\cdot} - \lambda_{\cdot\cdot}) - (\lambda_{\cdot l} - \lambda_{\cdot\cdot})$

$$\lambda_{kl} - \lambda_{\cdot\cdot} \approx \sum_{i,j} s''_{ij} \times \left(t^{(kl)}{}_{ij} - t^{(\cdot\cdot)}{}_{ij}\right) \qquad s''_{ij} = \left.\frac{\partial\lambda}{\partial t_{ij}}\right|_{\frac{\mathbf{T}_{kl}+\mathbf{T}_{\cdot\cdot}}{2}}$$

より、

$$\alpha_{12} \approx \sum_{i,j} s''_{ij} \times \left(t^{(kl)}{}_{ij} - t^{(\cdot\cdot)}{}_{ij}\right) - \sum_{i,j} s_{ij} \times \left(t^{(k\cdot)}{}_{ij} - t^{(\cdot\cdot)}{}_{ij}\right) - \sum_{i,j} s'_{ij} \times \left(t^{(\cdot l)}{}_{ij} - t^{(\cdot\cdot)}{}_{ij}\right)$$

Two-way design
要因が二種類の例題

$$\mathbf{T}=\begin{pmatrix}滞留 & 繁殖\\ 成長 & 生存\end{pmatrix}$$

アイの平均

$$\mathbf{T}_{Aア}=\begin{pmatrix}0.5 & 0.8\\ 0.25 & 0.6\end{pmatrix}\qquad \mathbf{T}_{Aイ}=\begin{pmatrix}0.7 & 1.2\\ 0.25 & 0.6\end{pmatrix}\qquad \mathbf{T}_{A\cdot}=\begin{pmatrix}0.6 & 1\\ 0.25 & 0.6\end{pmatrix}$$

$$\lambda_{Aア}=1\qquad \lambda_{Aイ}=1.2\qquad \lambda_{A\cdot}=1.1$$

$$\mathbf{T}_{Bア}=\begin{pmatrix}0.2 & 0.2\\ 0.25 & 0.6\end{pmatrix}\qquad \mathbf{T}_{Bイ}=\begin{pmatrix}0.6 & 1.0\\ 0.25 & 0.6\end{pmatrix}\qquad \mathbf{T}_{B\cdot}=\begin{pmatrix}0.4 & 0.6\\ 0.25 & 0.6\end{pmatrix}$$

$$\lambda_{Bア}=0.7\qquad \lambda_{Bイ}=1.1\qquad \lambda_{B\cdot}=0.9$$

ABの平均

$$\mathbf{T}_{\cdot ア}=\begin{pmatrix}0.35 & 0.5\\ 0.25 & 0.6\end{pmatrix}\qquad \mathbf{T}_{\cdot イ}=\begin{pmatrix}0.65 & 1.1\\ 0.25 & 0.6\end{pmatrix}\qquad \mathbf{T}_{\cdot\cdot}=\begin{pmatrix}0.5 & 0.8\\ 0.25 & 0.6\end{pmatrix}$$

$$\lambda_{\cdot ア}=0.85\qquad \lambda_{\cdot イ}=1.15\qquad \lambda_{\cdot\cdot}=1$$

要因１ではA, Bの二つの水準が、要因２ではア、イの二つの水準がある。どの行列も生育段階１から２への成長と、段階２での生存率は変わらず、0.25と0.6であるが、第一段階での滞留確率と繁殖率がともに要因1と２の影響を受けて増減しているのが見てとれる。

個体群成長率の差

$$\lambda_{\mathrm{A}\cdot} - \lambda_{\cdot\cdot} = 1.1 - 1 = 0.1 \qquad \lambda_{\mathrm{B}\cdot} - \lambda_{\cdot\cdot} = 0.9 - 1 = -0.1$$

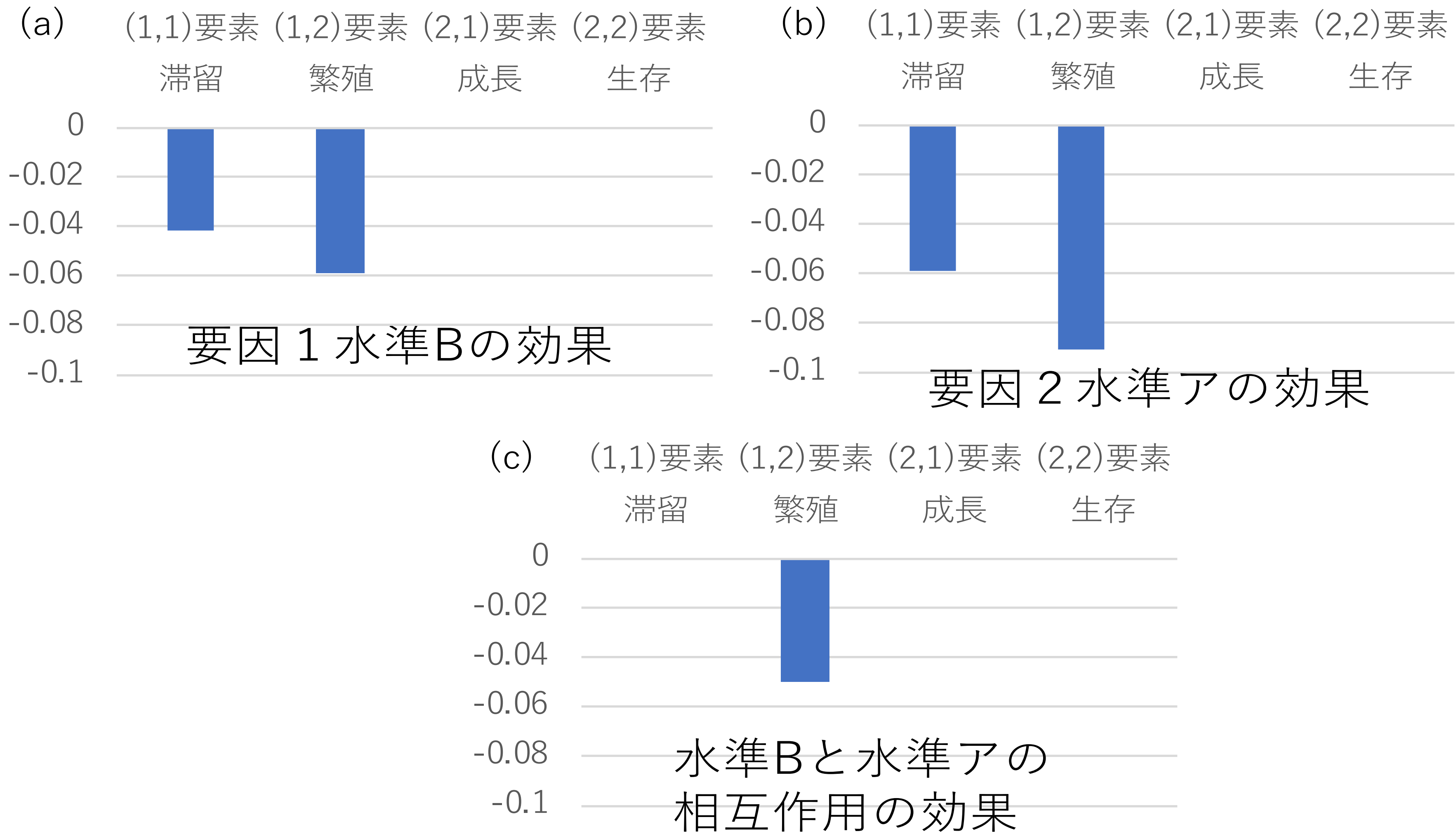
$$\lambda_{\cdot \text{ア}} - \lambda_{\cdot\cdot} = 0.85 - 1 = -0.15 \qquad \lambda_{\cdot \text{イ}} - \lambda_{\cdot\cdot} = 1.15 - 1 = 0.15$$

環境条件Bアに注目してみると、

感度	行列の差
$\mathbf{S} = \left\{ \left. \dfrac{\partial \lambda}{\partial t_{ij}} \right\|_{\frac{\mathbf{T}_{\mathrm{B}\cdot} + \mathbf{T}_{\cdot\cdot}}{2}} \right\} = \begin{pmatrix} 0.412 & 0.294 \\ 0.824 & 0.588 \end{pmatrix}$	$\Delta\mathbf{T} = \left\{ {t^{(\mathrm{B}\cdot)}}_{ij} - {t^{(\cdot\cdot)}}_{ij} \right\} = \begin{pmatrix} -0.1 & -0.2 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$
$\mathbf{S}' = \left\{ \left. \dfrac{\partial \lambda}{\partial t_{ij}} \right\|_{\frac{\mathbf{T}_{\cdot \text{ア}} + \mathbf{T}_{\cdot\cdot}}{2}} \right\} = \begin{pmatrix} 0.394 & 0.303 \\ 0.788 & 0.606 \end{pmatrix}$	$\Delta\mathbf{T}' = \left\{ {t^{(\cdot \text{ア})}}_{ij} - {t^{(\cdot\cdot)}}_{ij} \right\} = \begin{pmatrix} -0.15 & -0.3 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$
$\mathbf{S}'' = \left\{ \left. \dfrac{\partial \lambda}{\partial t_{ij}} \right\|_{\frac{\mathbf{T}_{\mathrm{B}\text{ア}} + \mathbf{T}_{\cdot\cdot}}{2}} \right\} = \begin{pmatrix} 0.333 & 0.333 \\ 0.667 & 0.667 \end{pmatrix}$	$\Delta\mathbf{T}'' = \left\{ {t^{(\mathrm{B}\text{ア})}}_{ij} - {t^{(\cdot\cdot)}}_{ij} \right\} = \begin{pmatrix} -0.3 & -0.6 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$

環境条件Bアに注目して公式群を使って、
個体群成長率への効果を見てみると、

$$\mathbf{T}_{\text{Bア}} = \begin{pmatrix} 0.2 & 0.2 \\ 0.25 & 0.6 \end{pmatrix} \qquad \mathbf{T}_{\cdot\cdot} = \begin{pmatrix} 0.5 & 0.8 \\ 0.25 & 0.6 \end{pmatrix}$$



Fixed designのまとめ

- ✧ Fixed design（固定効果を見る）の方法には一元配置(one-way design)と二元配置(two-way design)がある。
- ✧ 二元配置では、要因間の相互作用についても調べることができる
- ✧ 要因の数が増えた場合にも拡張が可能である（公式は見たことがない）

詳しく知りたければ、Caswell(2001)
オオバナノエンレイソウの2要因解析の例では、Tomimatsu & Ohara(2010)

ＬＴＲＥ(Life Table Response Experiment）生命表反応テスト

＊Fixed design（固定効果を見る）

１）一元配置(one-way design)

２）二元配置(two-way design)

＊Random design（ランダム効果を見る）

Random design

シャチの群れ間比較研究 (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
- メスの4生育段階を設定

（1齢個体、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（A_{ij}）が求められている

＊　18集団の平均の行列（a_{ij}）

	1齢個体	未成熟個体	成熟個体	後成熟個体
1齢個体	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、その原因は？
群れ成長率：０．９９５－１．０５０

Random designの目的：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？

個体群成長率の分散 $V(\lambda) = \sum_{ij} \sum_{kl} \mathrm{Cov}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{kl}) s_{ij}, s_{kl}$

$\varepsilon_{ij} = A_{ij} - a_{ij}$ ：各行列と平均行列との差

s_{ij} ：(i, j)要素の感度

$\mathrm{Cov}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{kl})$ ：(i, j)要素と(k, l)要素間の共分散

この公式を使うと何がお得？

$$V(\lambda) = \sum_{ij}\sum_{kl} \mathrm{Cov}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{kl}) s_{ij}, s_{kl}$$

赤丸：行列要素間の共分散
青丸：各行列要素の感度の積

$$= \sum_{ij}\sum_{kl} (\text{行列要素 } i, j \text{ と} k, l \text{ の間の共分散}) \times (i, j \text{ の感度}) \times (k, l \text{ の感度})$$

$$= \sum_{ij}\sum_{kl} \text{寄与}(\text{行列要素 } i, j \text{ の変化に伴う} k, l \text{の変化による})$$

$=$ 寄与(行列要素 1, 1 の変化に伴う1, 1の変化による) ← 分散の項
＋寄与(行列要素 1, 1 の変化に伴う1, 2の変化による) ← 共分散の項
＋・・・・・・

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(decomposable)。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

なぜ共分散を考えることになるのか？
(Fixed designの式では、個体群成長率の差だけ、分散なし)

$\varepsilon_{ij} = A_{ij} - a_{ij}$:各行列と平均行列との偏差

＊共分散とは？　平均からの偏差の積の平均値

$$\mathrm{Cov}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{kl}) = \varepsilon_{ij}\text{と}\varepsilon_{kl}\text{の積の平均} = (A_{ij} - a_{ij})(A_{kl} - a_{kl})\text{の平均}$$

$$= \frac{1}{\text{総数}} \sum (A_{ij} - a_{ij})(A_{kl} - a_{kl})$$

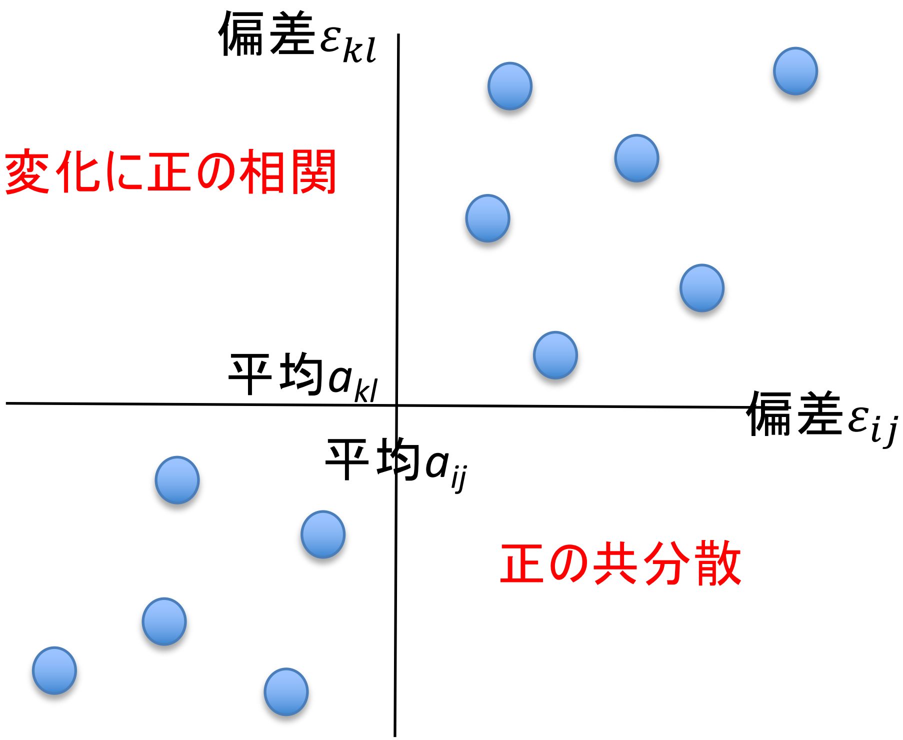
シャチの場合、総数は１８で１８個のデータの平均を求める。
求められる共分散の数は、４行４列の行列だから、(*i*, *j*)の組み合わせは１６個、(*k*, *l*)も１６個なので、全部で16^2個。

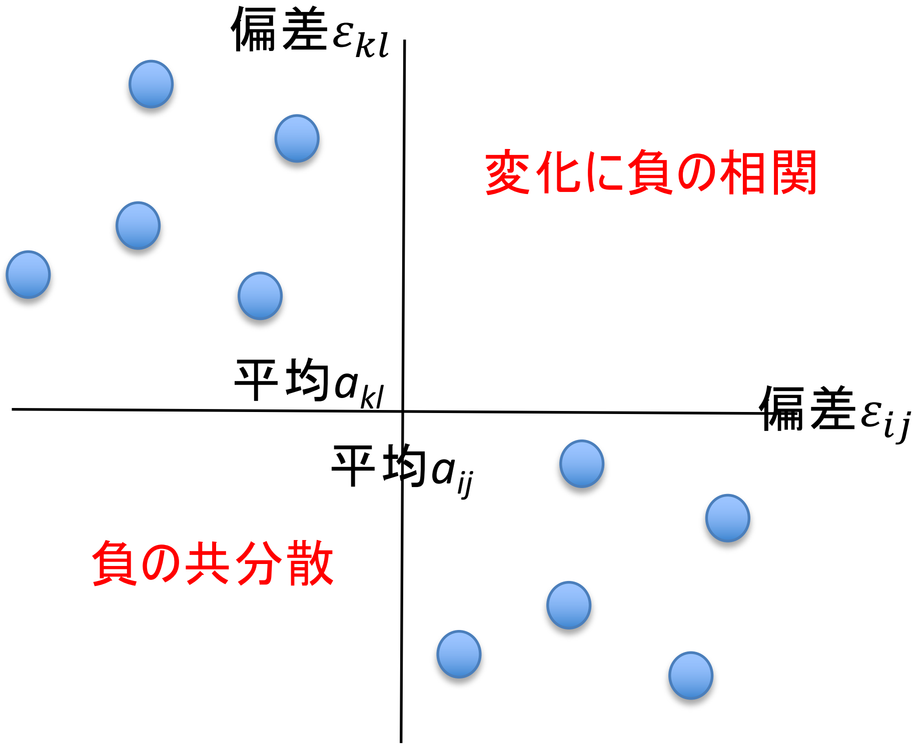
参考　　分散 $= \varepsilon_{ij}$とε_{ij}の積の平均 $= (A_{ij} - a_{ij})^2$の平均

共分散のイメージ

$\varepsilon_{ij} = A_{ij} - a_{ij}$　：各行列と平均行列との偏差

共分散：　平均からの偏差の積の平均値





$$\mathrm{Cov}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{kl}) = \varepsilon_{ij}と\varepsilon_{kl}の積の平均 = (A_{ij} - a_{ij})(A_{kl} - a_{kl})の平均$$

$$= \frac{1}{総数} \sum (A_{ij} - a_{ij})(A_{kl} - a_{kl})$$

共分散は負になることもある

シャチの場合、総数は18で18個のデータの平均を求める。

なぜ共分散を考えることになるのか？
(Fixed designの式では、個体群成長率の差だけ、分散なし)

行列要素の間には共変動があるかも

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 5.2 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.21 \end{pmatrix} \qquad \begin{pmatrix} 0 & 0 & 5.2 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.19 \end{pmatrix}$$

平均行列

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

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 4.8 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.19 \end{pmatrix} \qquad \begin{pmatrix} 0 & 0 & 4.8 \\ 0.5 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.21 \end{pmatrix}$$

赤と青では
正の相関がある
変動(共分散正)

↓

個体群成長率は
大きく変動する

赤と青では
負の相関がある
変動(共分散負)

↓

個体群成長率の
変動は緩和される

Taylorさんのこうだったんじゃないか劇場（5）

$x \rightarrow A_{ij}$: ある行列の(i,j)要素

$a \rightarrow a_{ij}$: 平均行列の(i,j)要素

$y \rightarrow A_{kl}$: ある行列の(k,l)要素

$b \rightarrow a_{ij}$: 平均行列の(k,l)要素

Again

二変数関数では

$$f(x,y) \approx f(a,b) + \frac{\partial f(a,b)}{\partial x}(x-a) + \frac{\partial f(a,b)}{\partial y}(y-b)$$

$$+\frac{1}{2!}\left\{\frac{\partial^2 f(a,b)}{\partial x^2}(x-a)^2 + 2\frac{\partial^2 f(a,b)}{\partial x \partial y}\underline{(x-a)(y-b)} + \frac{\partial^2 f(a,b)}{\partial y^2}\underline{(y-b)^2}\right\}$$

$\varepsilon_{ij}\varepsilon_{kl}$に当たる　　$\varepsilon_{kl}{}^2$に当たる

$+\cdots$　三次以上の項

多変数関数ではどうなる？

$$f(x_1, x_2, \cdots) = f(a_1, a_2, \cdots) + \frac{\partial f(a_1, a_2, \cdots)}{\partial x_1}(x_1 - a_1) + \frac{\partial f(a_1, a_2, \cdots)}{\partial x_2}(x_2 - a_2) + \cdots$$

$$+\frac{1}{2!}\left\{\frac{\partial^2 f(a_1, a_2, \cdots)}{\partial {x_1}^2}(x_1 - a_1)^2 + \frac{\partial^2 f(a_1, a_2, \cdots)}{\partial {x_2}^2}\underline{(x_2 - a_2)^2} + \cdots\right.$$

$\varepsilon_{kl}{}^2$に当たる

$$\left. + \frac{\partial^2 f(a_1, a_2, \cdots)}{\partial x_1 \partial x_2}\underline{(x_1 - a_1)(x_2 - a_2)} + \cdots\right\} + \text{三次以上の項}$$

交差微分の項

$\varepsilon_{ij}\varepsilon_{kl}$に当たる

個体群成長率の分散の公式

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

個体群成長率は行列要素の関数であるから

$$\lambda \equiv \lambda(A_{ij}) \quad \approx \lambda(a_{ij}) + \sum_{ij} \left.\frac{\partial \lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}} \varepsilon_{ij} \qquad \text{Eq. (1)}$$

Eq. (1)の平均をとると、

感度を1回かける項は平均の周りの変動の＋－で相殺されて消えてしまう。

$$\mathrm{E}[\lambda(A_{ij})] \approx \mathrm{E}[\lambda(a_{ij})] + \sum_{ij} \left.\frac{\partial \lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}} \underbrace{\mathrm{E}[\varepsilon_{ij}]}_{\text{ゼロ}} = \lambda(a_{ij}) \qquad \text{Eq. (2)}$$

参考：

二次の項の平均をみると分散と共分散部分に分離可能

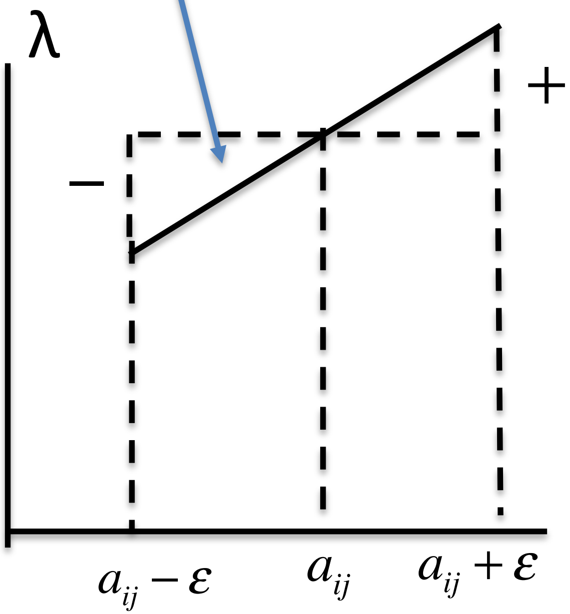
$$\frac{1}{2}\sum_{ij} \left.\frac{\partial^2 \lambda}{\partial {A_{ij}}^2}\right|_{a_{ij}} \mathrm{Var}[\varepsilon_{ij}] + \underbrace{\frac{1}{2}\sum_{ij \neq kl} \left.\frac{\partial^2 \lambda}{\partial A_{ij}\partial A_{kl}}\right|_{a_{ij}} \mathrm{Cov}[\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{kl}]}_{\text{交差微分の項}}$$

（次頁へ続く）

$$\lambda(A_{ij}) \approx \lambda(a_{ij}) + \sum_{ij} \left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}} \varepsilon_{ij}$$

λの一次近似関数

下図直線の傾き



感度を1回かける項は平均の周りの変動の＋－で相殺されて消えてしまう

$$\mathrm{E}[\lambda(A_{ij})] \approx \mathrm{E}[\lambda(a_{ij})] = \lambda(a_{ij})$$

平均との偏差の二乗は？

$$\{\lambda(A_{ij}) - \mathrm{E}[\lambda(A_{ij})]\}^2 \approx \{Eq.(1) - Eq.(2)\}^2$$

$$= \left\{\sum_{ij} \left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}} \varepsilon_{ij}\right\}^2 \qquad \text{Eq. (3)}$$

その平均をとると分散に

Eq. (3)を代入

$$V(\lambda) \approx E\left[\{\lambda(A_{ij}) - \mathrm{E}[\lambda(A_{ij})]\}^2\right] = \mathrm{E}\left[\sum_{ij}\sum_{kl} \left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}} \left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{kl}}\right|_{a_{kl}} \varepsilon_{ij}\varepsilon_{kl}\right]$$

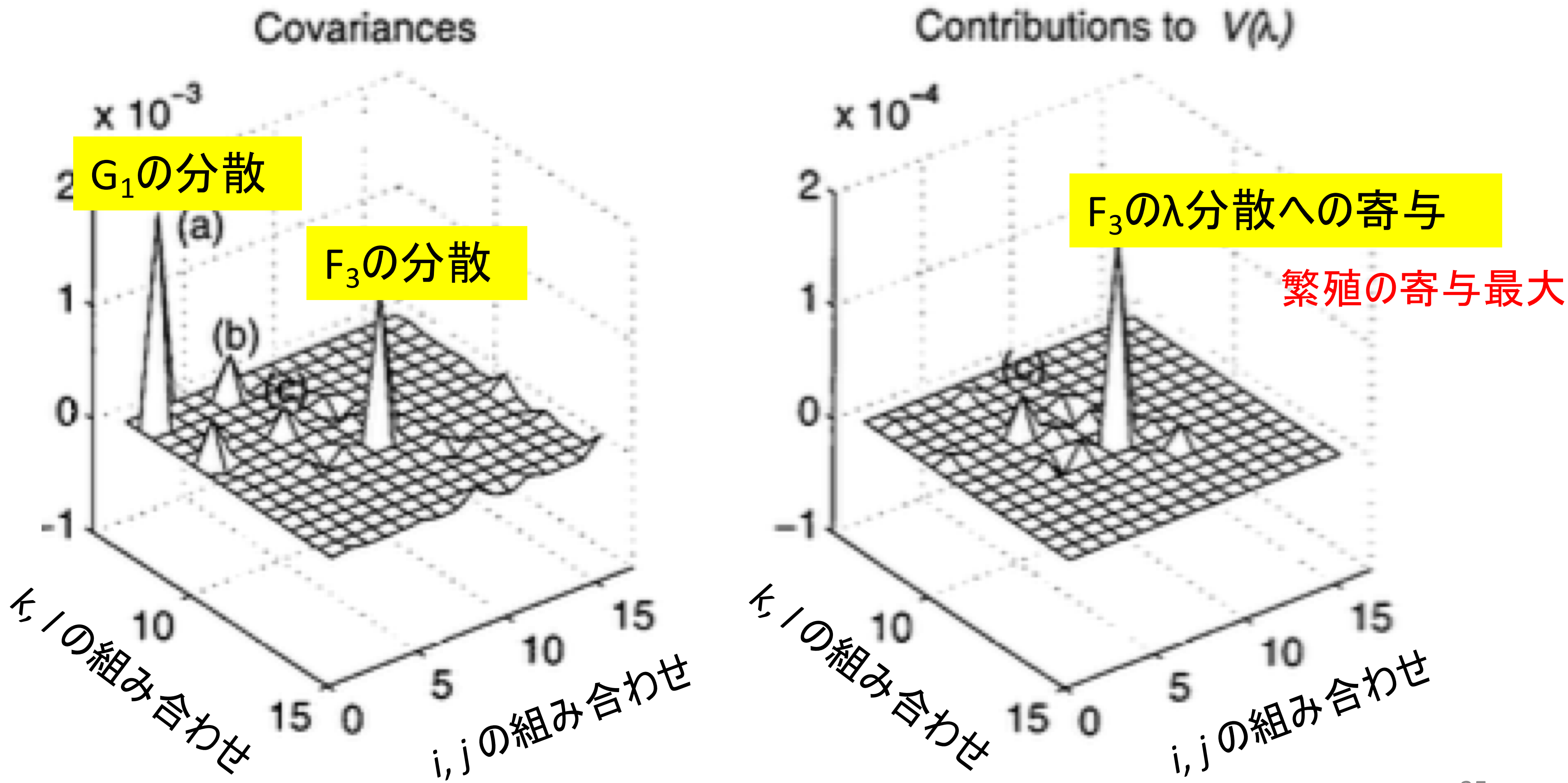
$$= \sum_{ij}\sum_{kl} \left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}} \left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{kl}}\right|_{a_{kl}} \mathrm{E}[\varepsilon_{ij}\varepsilon_{kl}] = \sum_{ij}\sum_{kl} s_{ij}s_{kl}\mathrm{E}[\varepsilon_{ij}\varepsilon_{kl}]$$

Goal！ $$= \sum_{ij}\sum_{kl} s_{ij}s_{kl}\mathrm{Cov}(\varepsilon_{ij}, \varepsilon_{kl})$$

＋の項もあれば、－の項もある。

シャチ個体群の
平均個体群行列

$$
\begin{array}{c}
\text{番号} \\
\begin{array}{c} 0 \\ 1 \\ 2 \\ 3 \end{array}
\begin{pmatrix}
- & - & F_3 & - \\
G_1 & P_2 & - & - \\
- & G_2 & P_3 & - \\
- & - & G_3 & P_4
\end{pmatrix}
\begin{array}{c} 12 \\ 13 \\ 14 \\ 15 \end{array}
\end{array}
=
\begin{pmatrix}
- & - & 0.113 & - \\
0.978 & 0.911 & - & - \\
- & 0.074 & 0.953 & - \\
- & - & 0.045 & 0.980
\end{pmatrix}
$$



シャチ研究のまとめ

- ✧　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。
- ✧　LTREのRandom designでは、「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。
- ✧ 和で構成されるものはdecomposeできる。

- Fixed design オオハ゛ナノエンレイソウのtwo-way design