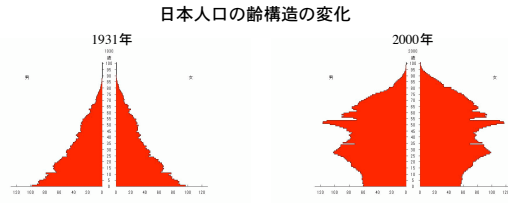


## 年齢構造を考慮したモデル

人間の集団には様々な年齢の個体が存在する。  
 高齢個体が多数を占める集団と、若年齢個体が多数の集団とでは、  
 人口動態も当然異なる

集団の年齢構成（年齢構造）を考慮したモデルが必要。



国立社会保障・人口問題研究所 <http://www.ipss.go.jp/>

## 年齢構造

集団を年齢により分割。各集団をコホート cohort と呼ぶ

1 歳から  $\omega$  歳までのコホート集団



各コホートに属する個体密度  $n_x(t)$  の時間変化をモデルで記述する。

$n_x(t)$ : 時刻  $t$  における  $x$  歳の個体密度。  $x = 0, 1, 2, 3, \dots, \omega$

総個体密度（新生児を除く）:  $\sum_{x=1}^{\omega} n_x(t)$

## コホートに関する原則

各コホートに属する全ての個体に関して次が成り立つ

加齢: 1 年経てば全ての個体の年齢は 1 だけ増える。  $t \rightarrow t + 1$

生存: 全ての個体が翌年まで生き残るわけではない。生存率は年齢に依存

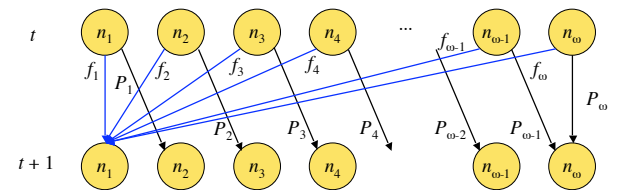
出生: 新しく産まれた個体の年齢は 0 である。出生率は年齢に依存

## 年齢構造モデル

$x$  歳の個体は 1 年後に確率  $P_x$  で  $x + 1$  歳になる

$x$  歳の個体から生まれ、翌年まで生き残る子供の数を  $f_x$  とする  
 (生まれた個体は 0 歳)  $f_x = m_x P_0$  ( $m_x$  は  $x$  歳の個体が産む子供の数)

$P_x$ :  $x$  歳の個体の生存率  $f_x$ :  $x$  歳の個体の出生率



$\omega$  歳以上をひと括りにする場合

## モデル式

個体の生存に関する式

$$n_x(t+1) = P_{x-1}n_{x-1}(t) \quad (x=2, 3, 4, \dots, \omega-1)$$

$$n_\omega(t+1) = P_{\omega-1}n_{\omega-1}(t) + P_\omega n_\omega(t)$$

個体の出生に関する式

$$n_1(t+1) = f_1n_1(t) + f_2n_2(t) + \dots + f_\omega n_\omega(t) = \sum_{x=1}^{\omega} f_x n_x(t)$$

ベクトルと行列の形式で表記すると

$$\begin{bmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \\ \dots \\ n_{\omega-1}(t+1) \\ n_\omega(t+1) \end{bmatrix} = \underbrace{\begin{bmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \dots & f_{\omega-1} & f_\omega \\ P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & \dots & 0 & P_{\omega-2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & P_{\omega-1} & P_\omega \end{bmatrix}}_{\text{レスリー行列 (Leslie)}} \begin{bmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ \dots \\ n_{\omega-1}(t) \\ n_\omega(t) \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)$$

レスリー行列の要素  $f, P$  は、出生率や死亡率（生存率）のデータから推定

## 行列の基礎 1

正方行列

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \quad B = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \end{pmatrix}$$

行列の基本演算

$$A + B = \begin{pmatrix} a_{11} + b_{11} & a_{12} + b_{12} \\ a_{21} + b_{21} & a_{22} + b_{22} \end{pmatrix}$$

$$cA = \begin{pmatrix} ca_{11} & ca_{12} \\ ca_{21} & ca_{22} \end{pmatrix}$$

$$AB = \begin{pmatrix} a_{11}b_{11} + a_{12}b_{21} & a_{11}b_{12} + a_{12}b_{22} \\ a_{21}b_{11} + a_{22}b_{21} & a_{21}b_{12} + a_{22}b_{22} \end{pmatrix} \quad c_{ij} = \sum_{k=1}^2 a_{ik}b_{kj}$$

## 行列の基礎 2

行列とベクトルの積

$$A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11}x + a_{12}y \\ a_{21}x + a_{22}y \end{pmatrix}$$

固有値と固有ベクトル

$Ax = \lambda x$  を満たすベクトル  $x \neq 0$  と定数  $\lambda$  を、それぞれ、固有ベクトル、固有値と呼ぶ

$$a_{11}x + a_{12}y = \lambda x$$

$$a_{21}x + a_{22}y = \lambda y$$

## 行列の基礎 3

$n$  次正方行列

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & a_{n2} & \cdots & a_{nn} \end{pmatrix} \quad B = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} & \cdots & b_{1n} \\ b_{21} & b_{22} & \cdots & b_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ b_{n1} & b_{n2} & \cdots & b_{nn} \end{pmatrix}$$

$$C = AB = (c_{ij}) \quad c_{ij} = \sum_{k=1}^n a_{ik}b_{kj}$$

$$Ax = \lambda x \quad \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & a_{n2} & \cdots & a_{nn} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix}$$

## 解析 1

行列  $A$  は定数行列

$$\mathbf{n}(t+1) = A\mathbf{n}(t)$$

$$\mathbf{n}(t) = A\mathbf{n}(t-2) = AA\mathbf{n}(t-3) = \dots \quad \text{より}$$

$$\mathbf{n}(t) = A^t \mathbf{n}(0)$$

$t$  年後の状態は、行列  $A$  の  $t$  乗に初期状態ベクトル  $\mathbf{n}(0)$  を掛けたものである。

また、 $\mathbf{n}(t)$  は行列  $A$  の固有値と固有ベクトルを用いて解ける（線形代数）

## 解析 2

$\omega \times \omega$  の行列は一般に  $\omega$  個の固有値を持つ。

レスリー行列  $A$  は、実数で正の固有値  $\lambda_1$  が必ず存在し、他の固有値  $\lambda_j$  はすべて  $|\lambda_j| \leq \lambda_1$  を満たす。（最大固有値の存在：フロベニウスの定理）

固有ベクトルの一次独立性から、解は

$$\mathbf{n}(t) = A^t \mathbf{n}(0) = c_1 \lambda_1^t \mathbf{e}_1 + c_2 \lambda_2^t \mathbf{e}_2 + c_3 \lambda_3^t \mathbf{e}_3 + \dots + c_\omega \lambda_\omega^t \mathbf{e}_\omega$$

ここで、 $c_i$  は定数、 $\mathbf{e}_i$  は固有値  $\lambda_i$  に対応する固有ベクトル

フロベニウスの定理より、十分時間が経つと上式の右辺第 1 項（最大固有値）が支配する。各年齢集団は毎年  $\lambda_1$  倍、年齢分布は固有ベクトル  $\mathbf{e}_1$  に比例する。

$$\mathbf{n}(t) \sim c_1 \lambda_1^t \mathbf{e}_1$$

## 解析 3

レスリー行列の最大固有値  $\lambda_1$  と、これに対応する固有ベクトル  $\mathbf{e}_1$  が鍵を握る。

$\lambda_1 > 1$  の時、集団サイズは最終的に指数的に増加。年齢分布は  $\mathbf{e}_1$  に比例。

$\lambda_1 < 1$  の時、集団サイズは最終的に指数的に減少してゼロに収束。

最大固有値  $\lambda_1$  が 1 を越えるための必要十分条件は、

$$B = f_1 + f_2 l_1 + f_3 l_2 + \dots + f_\omega l_{\omega-1} > 1 \quad \text{ただし} \quad l_x = P_0 P_1 P_2 \cdots P_{x-1}$$

$l_x$  は新生児が  $x$  歳まで生き残る確率

$B$  を総出産係数と呼ぶ。 $B$  は個体が生涯に産む子供の総数に相当。  
 $\lambda_1 > 1$  であるためには  $B > 1$ 、つまり自分が死ぬまでに 1 個体以上の子供を残さなくてはならない。

総出産係数は、様々な統計データ（生存率）から推定可能。

## ハイイロリス

Grey squirrels in North Carolina のデータ (Charlesworth 1994)



Image from  
<http://www.city.edogawa.tokyo.jp/shiatsu/recreation/zoo/animating/risu/risu.html>

Age	$P_x$	$f_x$
1	0.46	0.32
2	0.77	0.57
3	0.65	0.57
4	0.67	0.57
5	0.64	0.57
6	0.88	0.57
7		0.57

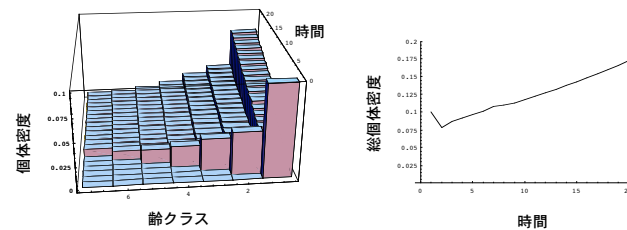
レスリー行列 A は

$$A = \begin{bmatrix} 0.32 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 \\ 0.46 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.65 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.67 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.64 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.88 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.88 \end{bmatrix}$$

生物一般の傾向として、幼齢個体の生存率と出生率は低い。

## 数値計算例 1

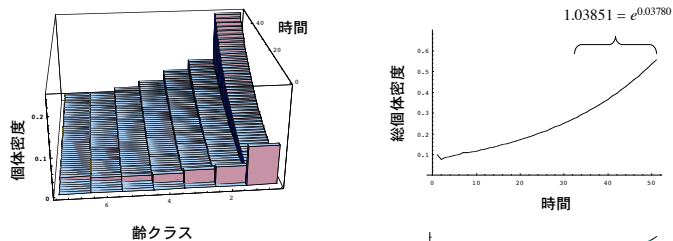
初期年齢分布を  $n(0) = \{0.1, 0, 0, 0, 0, 0, 0\}$  とした場合  
(若干歳の第 1 歳のみ集団から出発する場合)



$$\text{総出産係数は } B = f_1 + f_2 P_1 + f_3 P_1 P_2 + \dots + f_7 P_1 P_2 P_3 P_4 P_5 P_6 = 1.109 > 1$$

つまり、最大固有値  $\lambda$  は 1 を越えるので最終的に指数増加すると予想される。

## 数値計算例 2



十分時間が経った後、年齢分布は相似を保ちながら年 3.851% で指数増加。

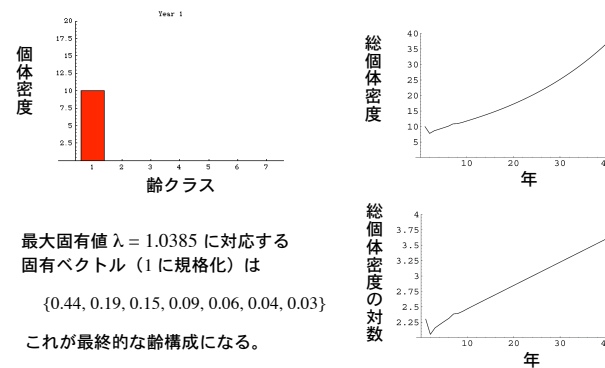
レスリー行列 A の最大固有値は

$$\lambda_1 = 1.0385 \quad \text{固有ベクトルは}$$

$$e_1 = \{0.442, 0.196, 0.145, 0.091, 0.059, 0.036, 0.031\}$$

## 数値計算例 3

初期状態 1: 最若年齢個体のみ集団



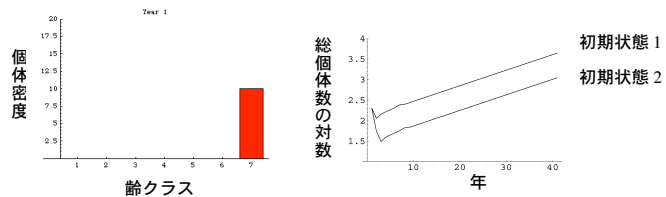
最大固有値  $\lambda = 1.0385$  に対応する  
固有ベクトル (1 に規格化) は

$$\{0.44, 0.19, 0.15, 0.09, 0.06, 0.04, 0.03\}$$

これが最終的な年齢構成になる。

### 数値計算例 4

初期状態 2: 最老齢個体のみの集団



最終的には初期状態に関わらず、リス集団は年 3.85% で指数増加。

個体数が増えるにつれて、過密や餌の不足等の影響で出生率や生存率が変化する可能性がある (A は定数行列ではなくなる)。こうした密度効果はこのモデルでは考慮していない。

### 安定年齢分布

十分時間が経った後の年齢分布は、最大固有値  $\lambda_1$  に対応する固有ベクトル  $e_1$  で与えられる。

$$n(t) \sim c_1 \lambda_1^t e_1$$

各年齢クラスの個体数比率  $c_x$  は、

$$c_x = \frac{n_x(t)}{\sum_{x=1}^{\omega} n_x(t)} = \frac{\lambda^{-1} l_x}{\sum_{x=1}^{\omega} \lambda^{-1} l_x} \propto \lambda^{-x} l_x$$

$\lambda > 1$  である集団は若齢個体の比率が高い (ピラミッド型)

$\lambda < 1$  である集団は老齢個体の比率が高い (逆ピラミッド型)

### 問題

ハイロリスのデータ (Charlesworth 1994) を用いて、適当な初期年齢分布から始まる個体群動態を計算して図示せよ。

