個体群動態の数理

奈良女子大学理学部・化学生物環境学科
環境科学コース　高須夫悟

- 科目ナンバリングコード：2223011A3
- 開設科目名：個体群動態の数理
- 講義コード：4802000
- 開講期・曜日・時限・教室：前期 水曜日 １・２時限 情報科学講義室（Ｇ３０２）
- 対象学生：3回生

集団構造を考慮したモデル

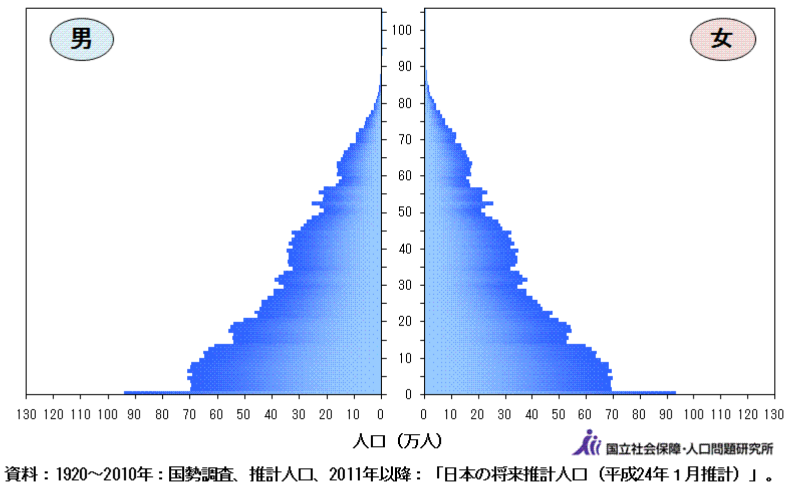
これまで扱ってきたモデルでは、集団サイズのみに注目してきた

しかし現実の生物集団では、集団内に様々な齢の個体が存在する例が多い。同じ種の集団でも、老齢個体が多数を占める集団と、若齢個体が多数の集団とでは、集団サイズの動態も当然変わってくるはず

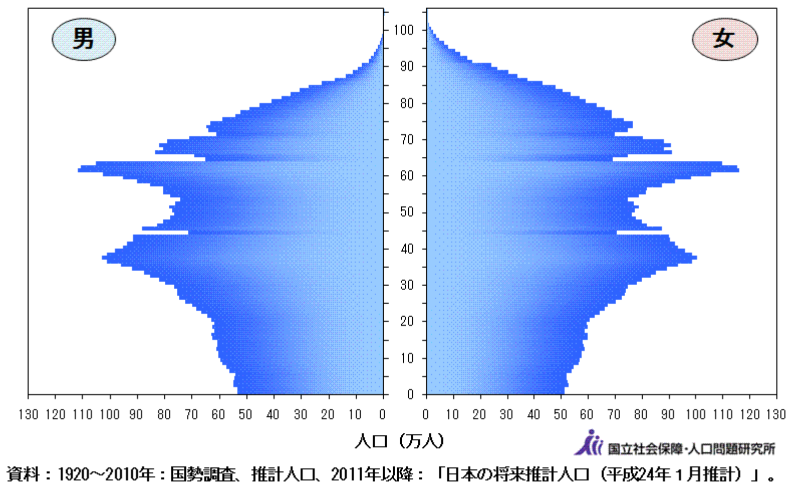
集団の齢構成（齢構造）を考慮したモデルが必要

齢構造の例：人間の齢分布。ピラミッド型とか釣り鐘型など

1920 年

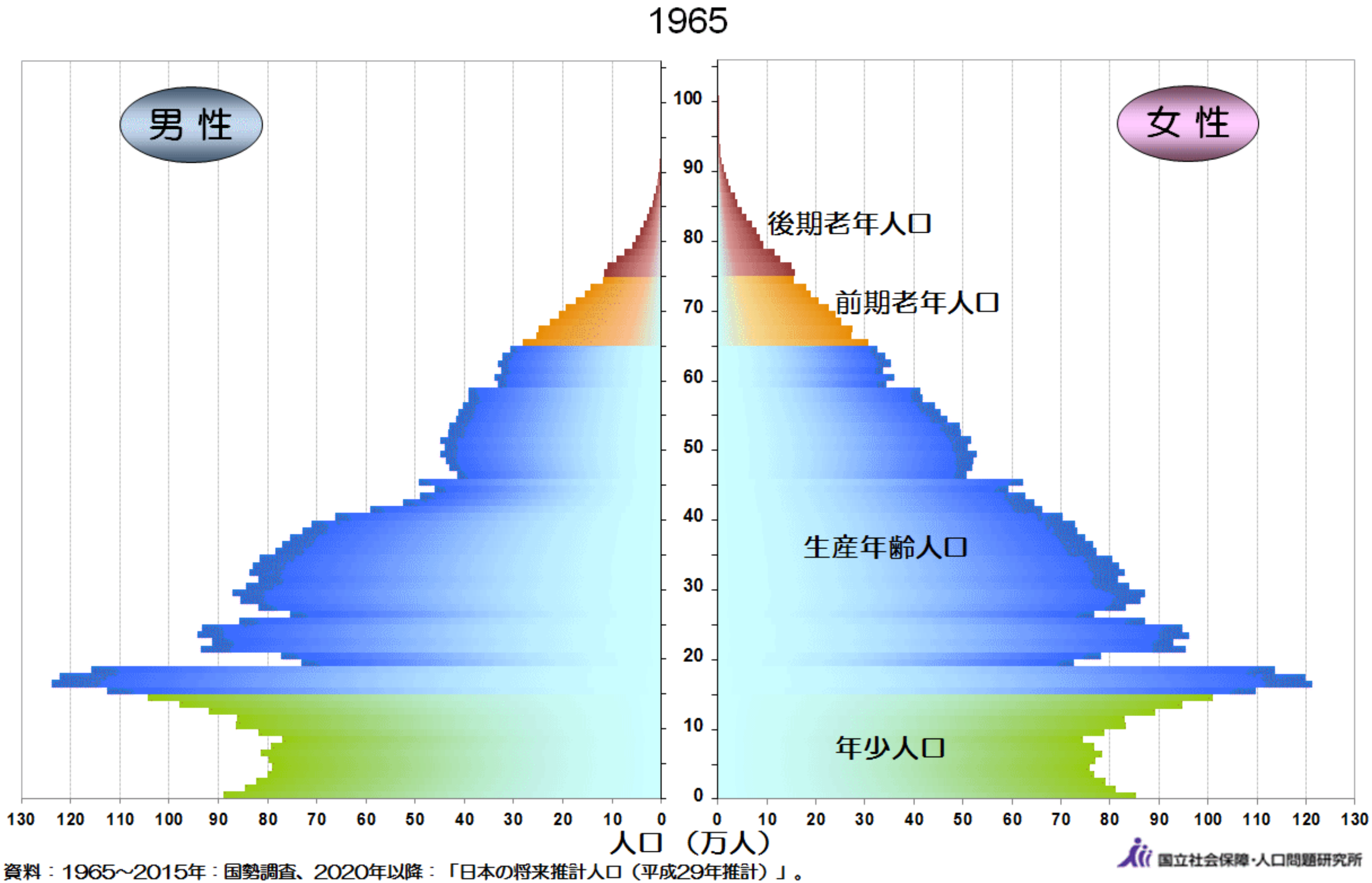


2010 年



日本人口の齢構造　　国立社会保障・人口問題研究所　http://www.ipss.go.jp/

日本人口の年齢分布



国立社会保障･人口問題研究所　http://www.ipss.go.jp/

齢構造

齢構造 Age structure

各齢クラスに属する個体密度 $n_x(t)$ 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 齢の個体密度 $x = 0, 1, 2, 3, ..., \omega$

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

離散時間で考える。時間の単位を年とすると、次が成り立つ

加齢 : 1 年時間が経てば全ての個体の年齢は 1 だけ増える

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。出生率は年齢依存

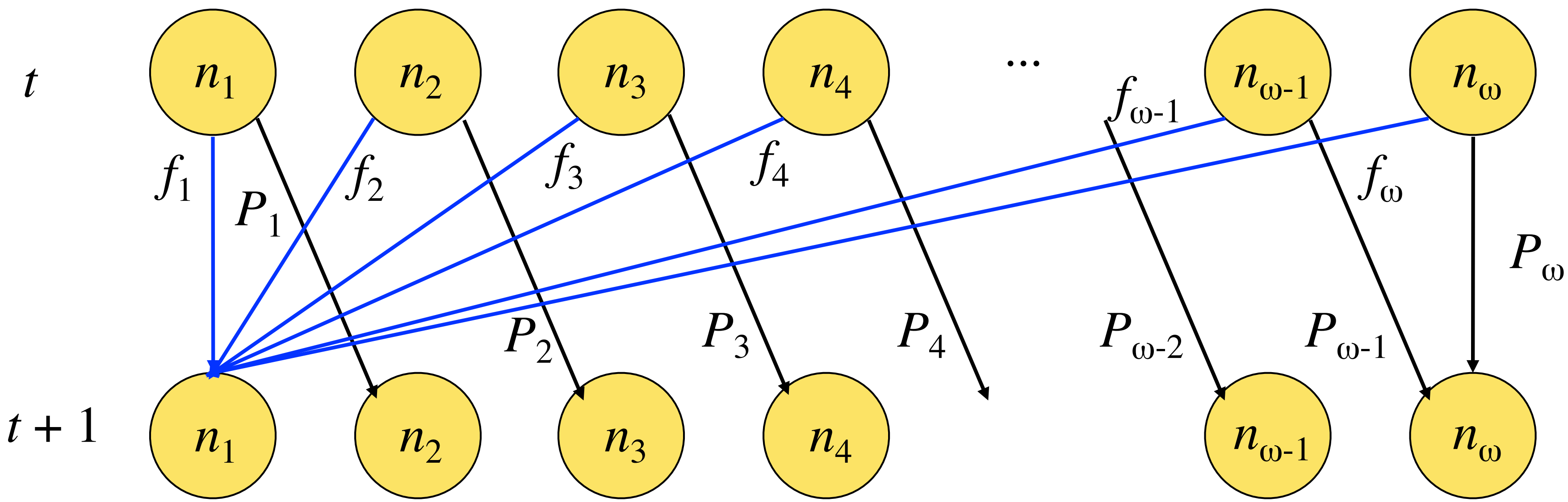
齢構造モデル

x 齢の個体は 1 年後に確率 P_x で $x+1$ 齢になる

x 齢の個体から生まれ、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



ω 歳以上をひと括りにする場合

モデル

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

生存に関する式

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

$$n_1(t+1) = f_1 n_1(t) + f_2 n_2(t) + \cdots + f_\omega n_\omega(t) = \sum_{x=1}^{\omega} f_x n_x(t)$$

出生に関する式

ベクトルと行列の形式で表記すると

$$\begin{bmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \\ \vdots \\ n_{\omega-1}(t+1) \\ n_\omega(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & f_3 & \cdots & f_{\omega-1} & f_\omega \\ P_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & \cdots & 0 & P_{\omega-2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & P_{\omega-1} & P_\omega \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ \vdots \\ n_{\omega-1}(t) \\ n_\omega(t) \end{bmatrix}$$

レスリー 行列 (Leslie): 出生率や死亡率（生存率）のデータから推定

解析 1

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

行列 A は定数行列

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t-1) = \mathbf{A}\mathbf{A}\mathbf{n}(t-2) = \mathbf{A}\mathbf{A}\mathbf{A}\mathbf{n}(t-3)\cdots$$

より

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

時刻 t 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

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 ω 個の固有値を持つ

レスリー行列 A は、実数で正の固有値 λ_1 が必ず存在し、他の固有値 λ_i はすべて $|\lambda_i| \leq \lambda_1$ 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

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

ここで、c_i は定数、$\mathbf{e}_i$ は固有値 λ_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。
各齢集団は毎年 λ_1 倍、齢分布は固有ベクトル $\mathbf{e}_1$ に比例

$$\boxed{\mathbf{n}(t) \propto \lambda_1^t\mathbf{e}_1}$$

解析 3

レスリー行列の最大固有値 λ_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。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 λ_1 が 1 を越えるための必要十分条件は、

$$B = f_1 + f_2 l_1 + f_3 l_2 + \cdots + f_\omega l_{\omega-1} > 1 \qquad l_x = P_0 P_1 P_2 \cdots P_{\omega-1}$$

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 $B > 1$、つまり生きている間に 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

Image from https://en.wikipedia.org/wiki/Eastern_gray_squirrel

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

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

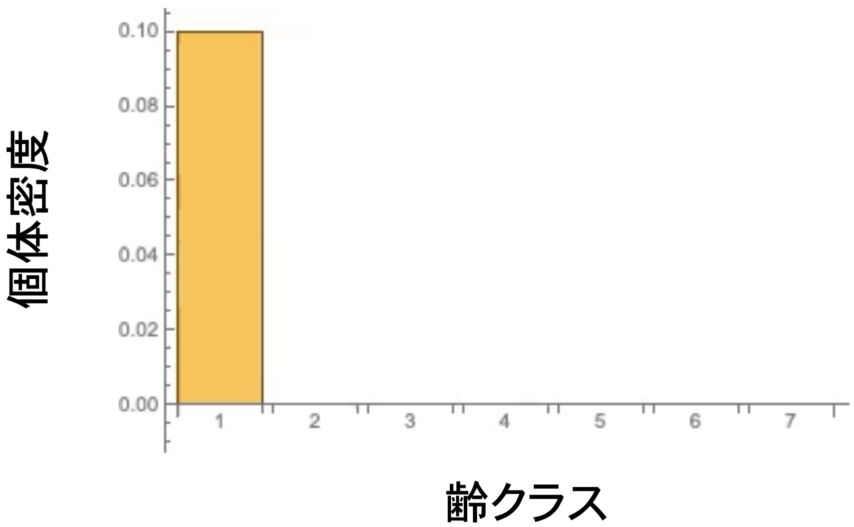
$$A = \begin{bmatrix} 0.32 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 \\ 0.46 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.65 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.67 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.64 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.88 & 0 \end{bmatrix}$$

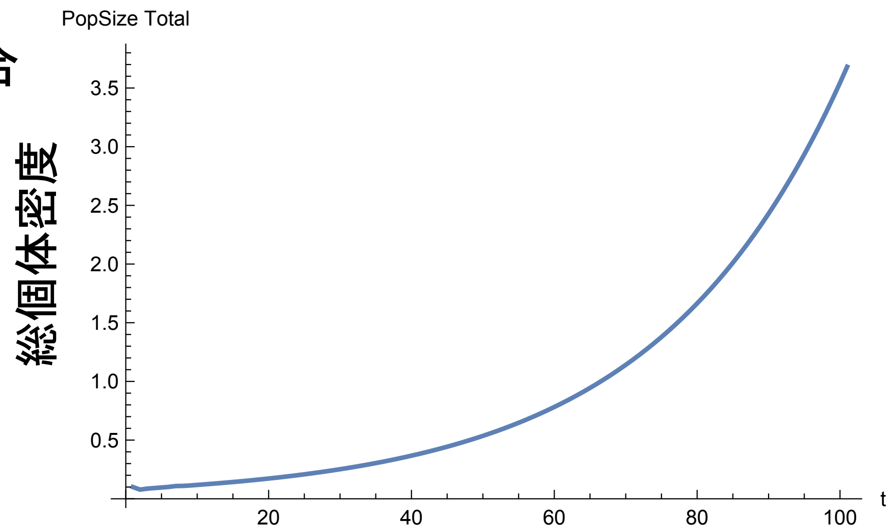
生物一般の傾向として、幼齢個体の生存確率と出生率は低い

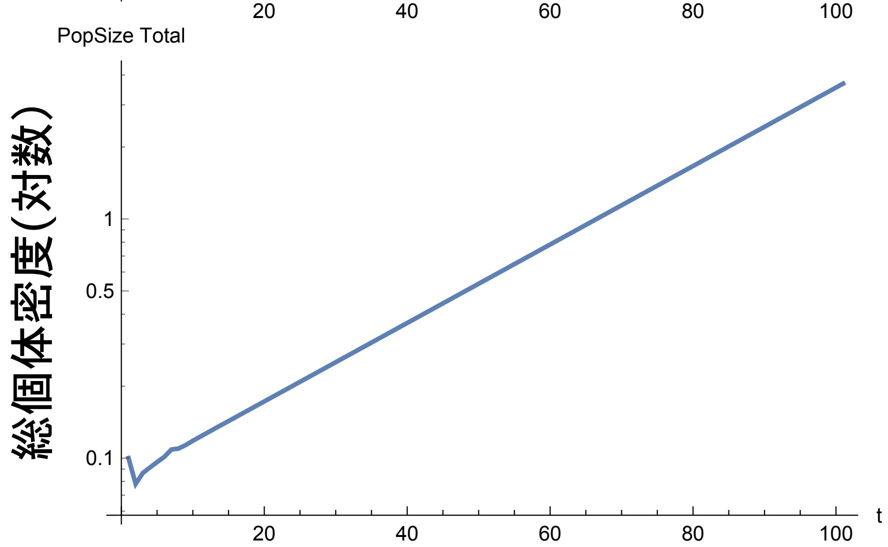
数値計算例 1

初期齢分布を $\mathbf{n}(0) = \{0.1, 0, 0, 0, 0, 0, 0\}$ とした場合

（若干数の第 1 齢のみの集団から出発する場合）







数値計算例 1

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

総出産係数は　$l_x = P_0 P_1 P_2 \cdots P_{\omega-1}$

$$B = f_1 + f_2 l_1 + f_3 l_2 + \cdots + f_7 l_6 = 1.109 > 1$$

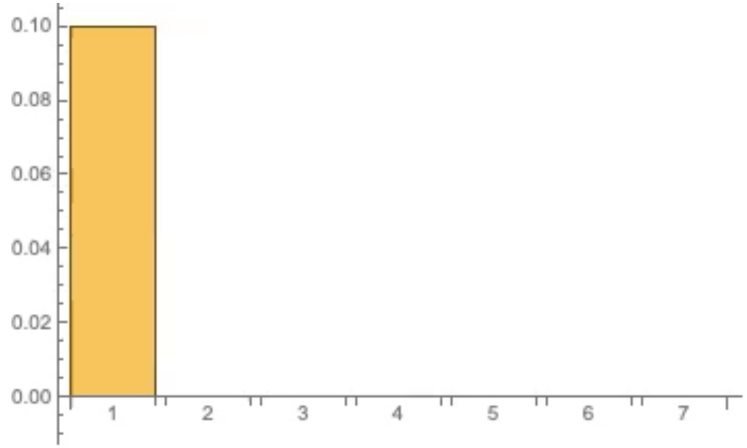
レスリー行列 A の最大固有値は　$\lambda_1 = 1.0385$

固有ベクトルは　$\mathbf{e}_1 = \{0.442, 0.196, 0.145, 0.091, 0.059, 0.036, 0.031\}$

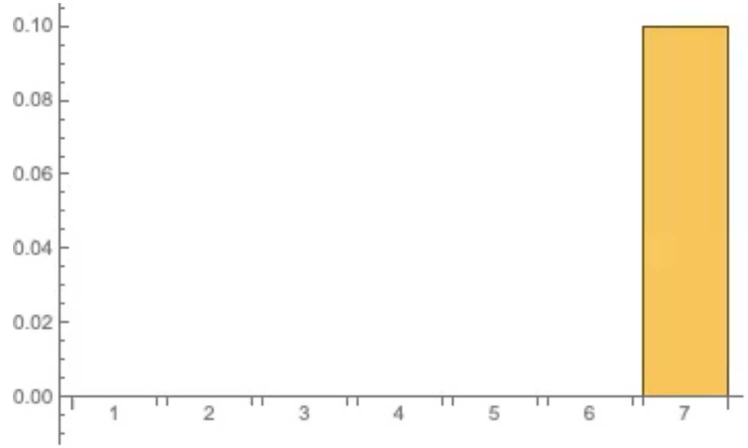
十分時間が経った後、齢分布は相似を保ちながら年 3.851% で指数増加

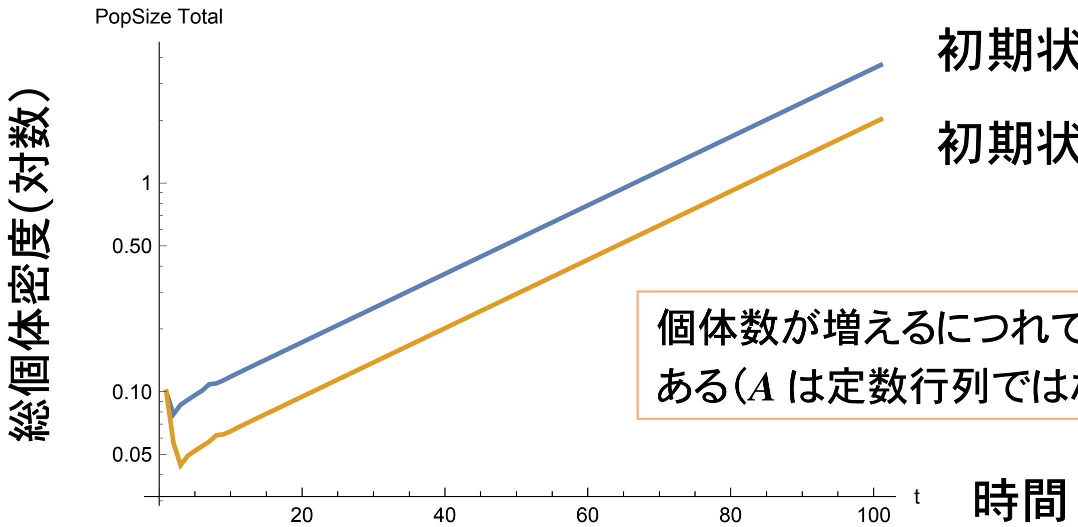
数値計算例 3

初期状態 1 : 最若齢個体のみの集団



初期状態 2 : 最老齢個体のみの集団





個体数が増えるにつれて密度効果により出生率や生存確率が変わる可能性がある(A は定数行列ではなくなる)。こうした密度効果はここでは考慮していない

最大固有値の求め方

レスリー行列は疎な行列である性質を使うと、最大固有値・固有ベクトルは次の手順で求めることが可能

齢 x の個体が産む子供の数を m_x とすると、t 年に生まれた子供は

$$n_0(t) = \sum_{x=1}^{\omega} m_x n_x(t) \qquad (1)$$

新規に産まれた個体が x 歳まで生存する確率を　$l_x = P_0 P_1 P_2 \cdots P_{x-1}$　とすると
t 年に x 歳の個体は、$t-x$ 年に産まれた後 x 年を生き抜いた個体であるから

$$n_x(t) = n_0(t-x) l_x \qquad (2)$$

十分時間が経った後、全ての齢クラスは毎年最大固有値 λ 倍に増加するから

$$n_0(t) = \lambda^x n_0(t-x) \iff n_0(t-x) = \lambda^{-x} n_0(t) \qquad (3)$$

(3) を (2) に代入して

$$n_x(t) = n_0(t-x)l_x = n_0(t)\lambda^{-x}l_x \tag{4}$$

(4) を (1) に代入して

$$n_0(t) = \sum_{x=1}^{\omega} m_x n_x(t) = \sum_{x=1}^{\omega} m_x n_0(t)\lambda^{-x}l_x \tag{5}$$

(5) の両辺を $n_0(t)$ で割ると

$$\sum_{x=1}^{\omega} \lambda^{-x} m_x l_x = 1 \tag{6}$$

最大固有値 λ は多項式 (6) の解で与えられる

ω × ω のレスリー行列 A の固有値全てを求めるよりも多項式 (6) を用いた方が容易

安定齢分布

十分時間が経った後の齢分布は、最大固有値に対応する固有ベクトルで与えられる

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

各齢クラスの個体数比率を c_x とすると、式 (4) を用いて

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

$\lambda > 1$ 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）

マダラフクロウ

多くの鳥では年間生存率と出生率は性成熟後は年齢によらず一定
繁殖開始年齢を a 歳、l_a を成熟するまでの生存確率、P を年間生存確率、m を出生率とすると、固有値は次の多項式の解

$$\sum_{x=a}^{\infty} \lambda^{-x} m l_a P^{x-a} = \frac{\lambda^{-a} l_a m}{1 - P/\lambda} = 1$$

Image from
https://en.wikipedia.org/wiki/Northern_spotted_owl

北米の Northern Spotted Owl (Lande 1988)。絶滅危惧種

$$a = 3, m = 0.24, l_a = 0.0722, P = 0.942$$

$$\frac{0.01733\lambda^{-3}}{1 - 0.942P/\lambda} = 1 \Longrightarrow \lambda = 0.961$$

最大固有値はほぼ 1 に近いので直ちに絶滅する可能性は低いが、
長期的に減少傾向に有ることは否定できない

生物保全への応用

ハイイロリスのデータ

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

レスリー行列 A の最大固有値は

$$\lambda = 1.0385 > 1$$

集団が絶滅する危険性は小さい

$$A = \begin{bmatrix} 0.32 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 \\ \boxed{0.36} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.65 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.67 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.64 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.88 & 0 \end{bmatrix}$$

最若齢個体の年間生存確率が
0.46 から 0.36 へ低下すると、

$$\lambda = 0.976 < 1$$

集団は絶滅へ向かう

環境破壊や自然開発が出生率と年間生存確率の変化を通じて地域集団の維持にどの程度影響を及ぼすかの客観的評価が得られる

感度分析

レスリー行列 A が決まれば、最大固有値 λ は一意に決まる

しかし、生存率、出生率などのパラメータ値は常に誤差が含まれる

パラメータ値の変化により最大固有値がどのような影響を受けるのか、が重要

パラメータ p を変化させた時の λ の変化率を、λ の p に対する感度という

$$\boxed{s_P = \frac{\partial \lambda}{\partial p}}$$

感度 s_p が小さければ p が多少変化しても λ はそれほど影響を受けない。
大きければ、λ は p の変化に敏感に反応する

マダラフクロウの感度分析

北米の Northern Spotted Owl (Lande 1988)。絶滅危惧種

Image from
https://en.wikipedia.org/wiki/
Northern_spotted_owl

$$\frac{\lambda^{-a} l_a m}{1 - P/\lambda} = 1$$

$a = 3, m = 0.24, l_a = 0.0722, P = 0.942$

3 歳で成熟

$$\frac{0.01733\lambda^{-3}}{1 - 0.942P/\lambda} = 1 \Rightarrow \lambda = 0.961$$

仮に 4 歳で成熟する場合
($P_3 = 0.942$)

$$\frac{0.01733 \times 0.942\lambda^{-4}}{1 - 0.942/\lambda} = 1 \Rightarrow \lambda = 0.9604$$

繁殖開始が 1 年遅れても集団の増加率にはほとんど影響しない

出生率 m、繁殖開始までの生存率 l_a、成熟後の生存率 P に対する感度は?

感度分析 2

$$g(\lambda) = \frac{ml_3\lambda^{-3}}{1 - P/\lambda} = 1$$

λ は $g(\lambda) = 1$ の解

$p \to p + dp$ に伴い $\lambda \to \lambda + d\lambda$ と変化 （p は m, l_3, P のいずれか）

しかし $g(\lambda + d\lambda) = 1$ であるから

$$dg = \frac{\partial g}{\partial p} dp + \frac{\partial g}{\partial \lambda} d\lambda = 0$$

感度は $s_p = \dfrac{d\lambda}{dp} = -\dfrac{\frac{\partial g}{\partial p}}{\frac{\partial g}{\partial \lambda}} = \dfrac{\lambda^3 (1 - P)^2}{ml_3(3\lambda - 2P)} \dfrac{\partial g}{\partial p}$

$p = m$ の場合:

$$\frac{\partial}{\partial m} g(\lambda) = \frac{l_3 \lambda^{-3}}{1 - P/\lambda}$$

$m = 0.24, l_a = 0.0722, P = 0.942, \lambda = 0.961$ を代入して

m に対する λ の感度は $s_m = 0.0762$

感度分析 3

シマフクロウ齢構造モデルの感度分析結果

パラメータ p	λ の感度 s_p
出生率（卵数）m	0.0762
3 歳までの生存率 l_3	0.251
成熟後の年間生存確率 P	0.962

成熟後の生存率 P の改善が集団の増加率 λ を高めるのに最も効果的

P は既に 0.942 という高い水準に有るので、これ以上の改善は容易ではないかもしれない

齢構造モデルを用いた保全の例

Northern Spotted Owl

Image from
https://en.wikipedia.org/wiki/Northern_spotted_owl

北米の森林伐採に関連して注目を浴びる

Loggerhead Sea Turtle

Image from
https://en.wikipedia.org/wiki/Loggerhead_sea_turtle

従来のウミガメ保護施策は産卵場所の確保や人工孵化を重要視(f の改善)

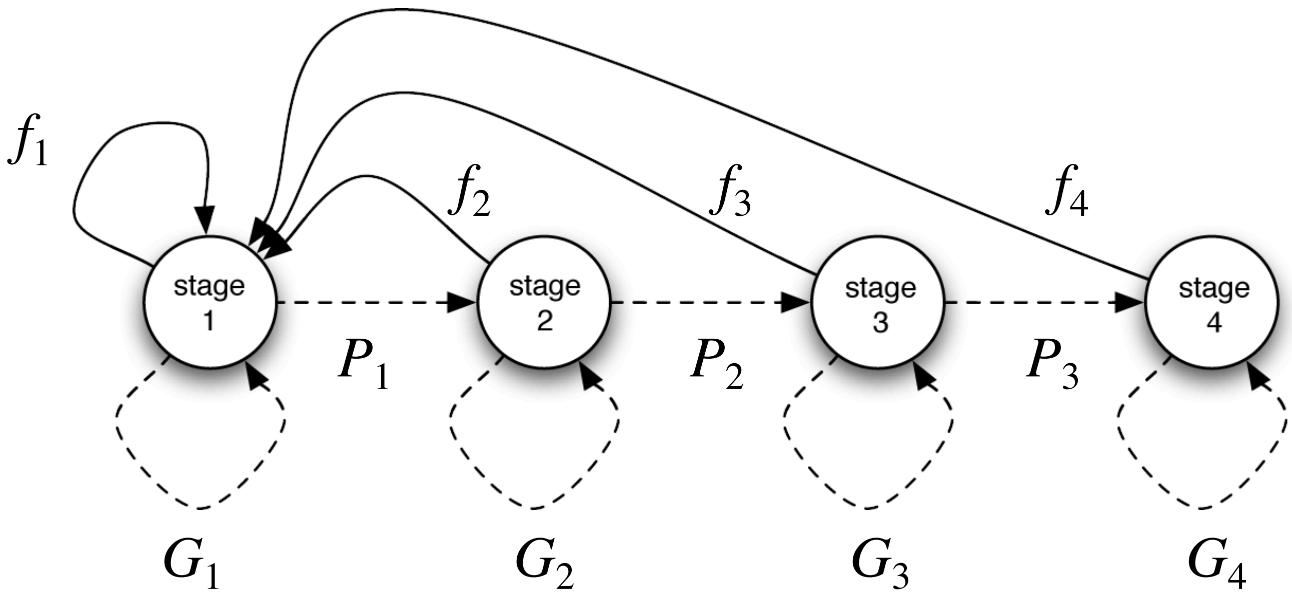
齢構造モデルの解析から、出生率 f の改善よりも生存率 P の改善が、集団増加率を高める ($\lambda > 1$) ことに効果的であることがわかる

漁業網の網目サイズを変更することで生存率 P を高める施策が有効

齢以外の集団構造

集団を年齢ではなく、成長段階・体サイズ等で構造化するモデル

4 つの成長段階から成るモデル



各段階に属する個体は確率 G_i で同じ状態に留まる

モデル

各段階の個体群密度 n_i は以下のダイナミクスに従う

$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \\ n_4(t+1) \end{pmatrix} = \underline{\begin{pmatrix} f_1+G_1 & f_2 & f_3 & f_4 \\ P_1 & G_2 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & G_3 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & G_4 \end{pmatrix}} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ n_4(t) \end{pmatrix}$$

齢構造モデルのレスリー行列ほど粗ではない遷移行列 A を得る
これを**レフコビッチ行列** (Lefkovitch)と呼ぶ

レスリー行列はレフコビッチ行列の1つ（Stage を Age としたもの）

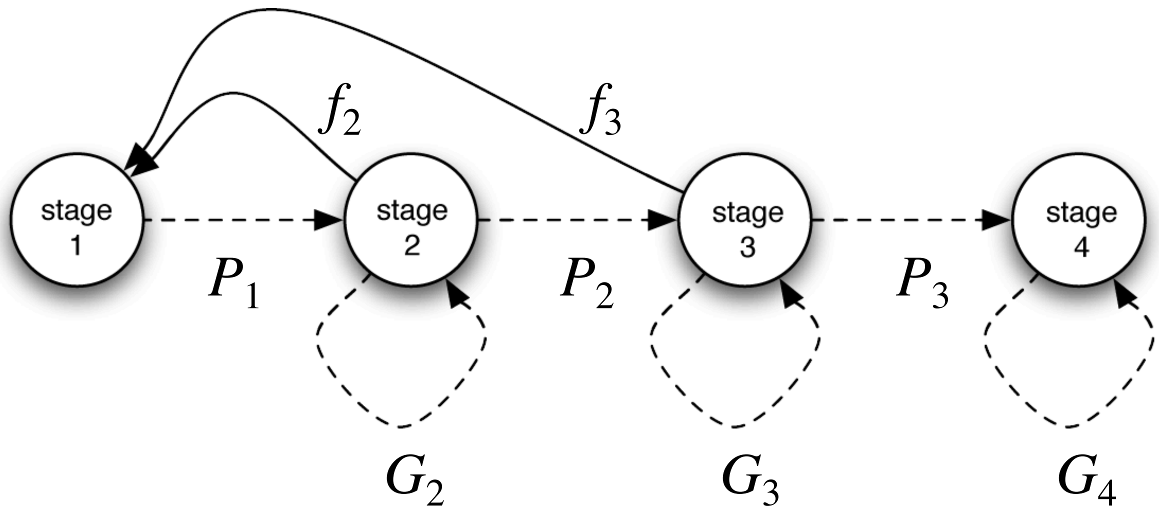
行列 A の第 (i, j) 成分は Stage j から Stage i への遷移を表す

行列 A の最大固有値 λ が個体群の存続を決定

λ のパラメータ依存性（感度分析）

具体例 1

シャチ Killer whale の生活史



Stage 1: Yearlings
Stage 2: Juveniles
Stage 3: Matured
Stage 4: Post-reproductive

Brault and Caswell 1993

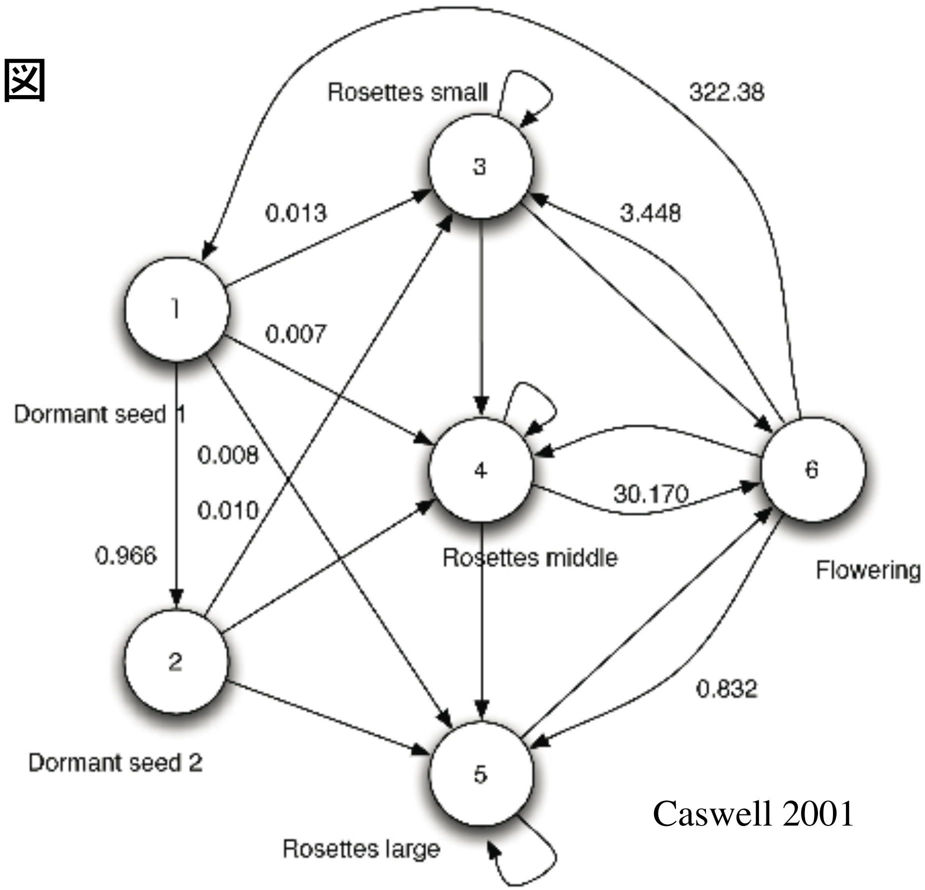
具体例 2

多年草植物 Teasel の生活史

年齢ではなく6つの成長段階を持つ

6つの段階間の遷移を図に表わしたのが右図

Stage 1: 休眠種 1
Stage 2: 休眠種 2
Stage 3: ロゼッタ小
Stage 4: ロゼッタ中
Stage 5: ロゼッタ大
Stage 6: 開花



Caswell 2001

多年草 Teasel

Teasel の遷移行列

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 322.38 \\ 0.966 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.013 & 0.010 & 0.125 & 0 & 0 & 3.488 \\ 0.007 & 0 & 0.125 & 0.238 & 0 & 30.170 \\ 0.001 & 0 & 0 & 0.245 & 0.167 & 0.862 \\ 0 & 0 & 0 & 0.023 & 0.750 & 0 \end{bmatrix}$$

Teasel が増えるか否かは行列 A の最大固有値 λ に依存する。$\lambda = 2.199 > 1$

周期行列

これまでの解析では暗黙の仮定として、最大固有値 λ_1 がただ1つだけ存在する場合のみを考えてきた

一般解： $$\mathbf{n}(t) = \mathbf{A}^t\mathbf{n}(0) = \underline{c_1\lambda_1^t\mathbf{e}_1} + c_2\lambda_2^t\mathbf{e}_2 + c_3\lambda_3^t\mathbf{e}_3 + \cdots + c_\omega\lambda_\omega^t\mathbf{e}_\omega$$

⇩

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

最大固有値が複数存在する場合、行列 A は周期的であるという

繁殖年齢（$f_x > 0$ である x）の最大公約数が 2 以上である時、レスリー行列は周期的であり、解 $\mathbf{n}(t)$ はこの最大公約数の周期を示す。
最大公約数が 1 の時、最大固有値はただ 1 つだけ存在（非周期的）

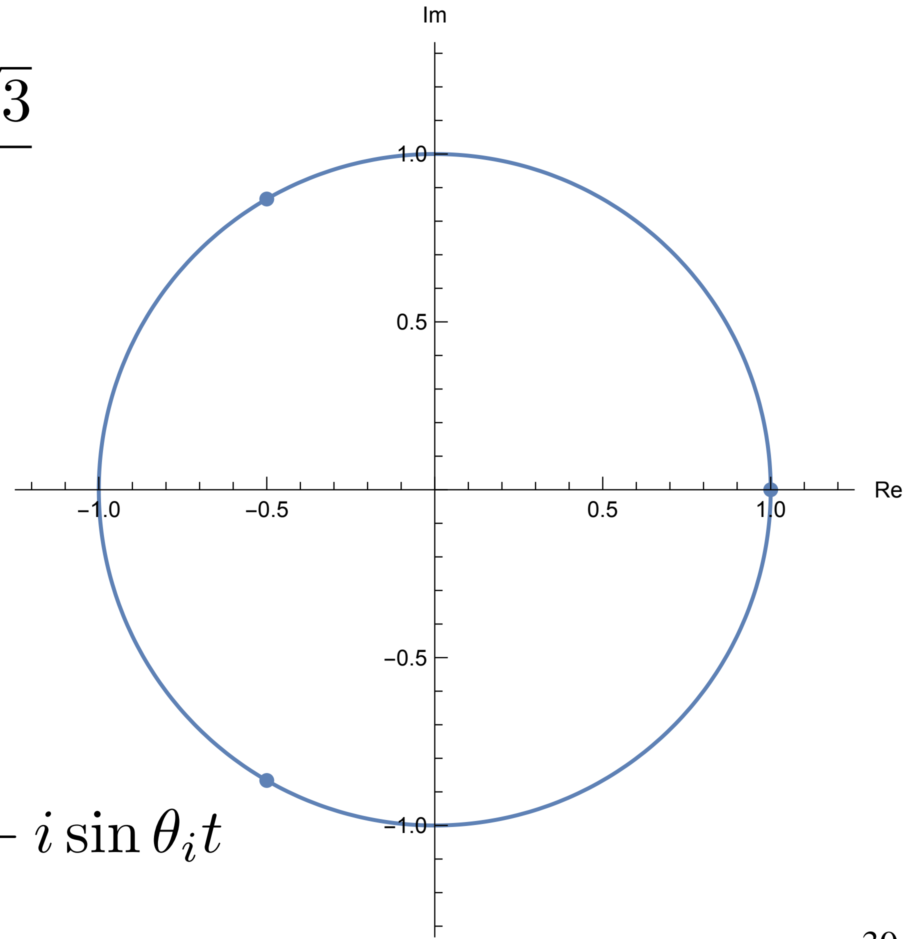
a 歳で初めて繁殖した後、死亡する生物のレスリー行列は周期 a（蝉とか）

周期行列の例

次のレスリー行列 A は周期 3

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 6 \\ \frac{1}{2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{3} & 0 \end{bmatrix} \qquad |\lambda I - A| = \lambda^3 - 1 = 0$$

複素平面上の固有値



$$\lambda_1 = 1, \lambda_2 = \frac{-1 + i\sqrt{3}}{2}, \lambda_3 = \frac{-1 - i\sqrt{3}}{2}$$

$$|\lambda_1| = |\lambda_2| = |\lambda_3| = 1$$

$$\lambda_i = \cos\theta_i + i\sin\theta_i$$

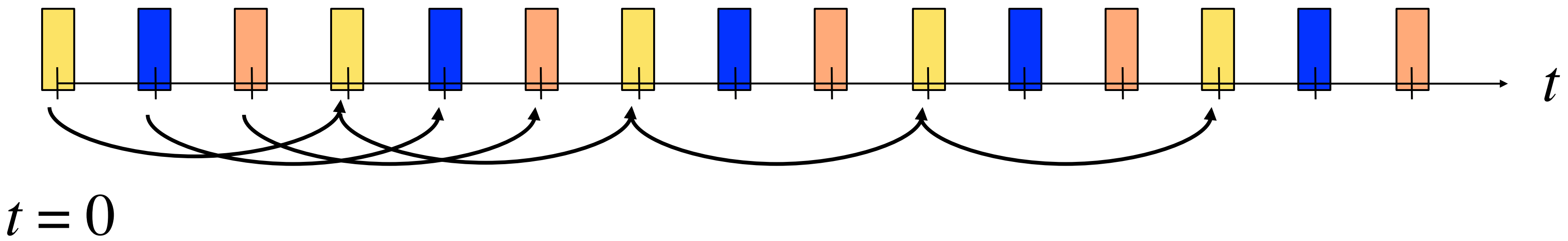
$$\theta_1 = 0, \theta_2 = \frac{2\pi}{3}, \theta_3 = \frac{4\pi}{3}$$

$$\lambda_i^t = (\cos\theta_i + i\sin\theta_i)^t = \cos\theta_i t + i\sin\theta_i t$$

周期行列の例

解　$\mathbf{n}(t) = A^t\mathbf{n}(0)$ は周期 3 で振動を続ける

集団は初期分布に応じて 3 つの互いに独立な部分集団に分割される



3 の倍数の年に繁殖する集団
3 の倍数 + 1 の年に繁殖
3 の倍数 + 2 の年に繁殖

密度依存効果

推移行列 A が定数行列ではなく、各成分（出生率・生存確率）が密度依存する場合も、$\mathbf{n}(t)$ のダイナミクスは全く同様に決まる

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

その場合、固有値・固有ベクトルを求めることはできない

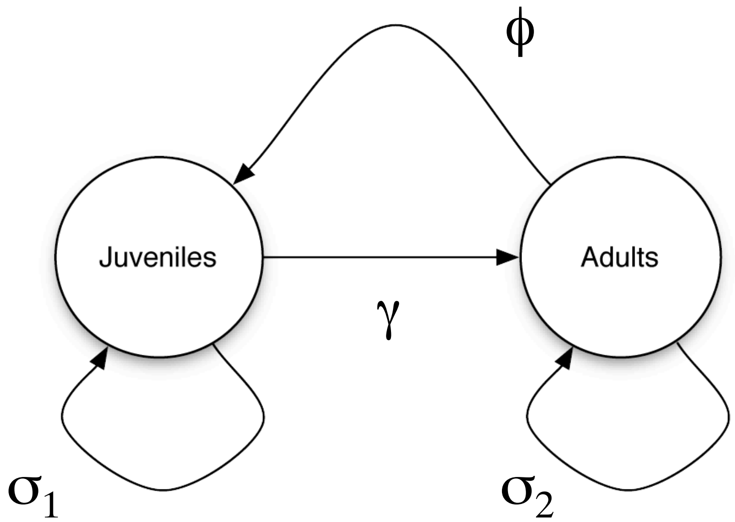
また、各成分がどのように密度依存するのかは、対象とする生物集団により様々

特定の成分が、総個体密度に依存するのか、もしくは特定の齢クラス密度に依存するのか、など

一般的な性質を議論することは困難。数値計算によるシミュレーション解析

密度依存行列

2 段階モデル



Neubert and Caswell 2000

σ_1	Juveniles 生存確率
σ_2	Adults 生存確率
γ	成熟確率
ϕ	繁殖価

$$A = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \phi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix}$$

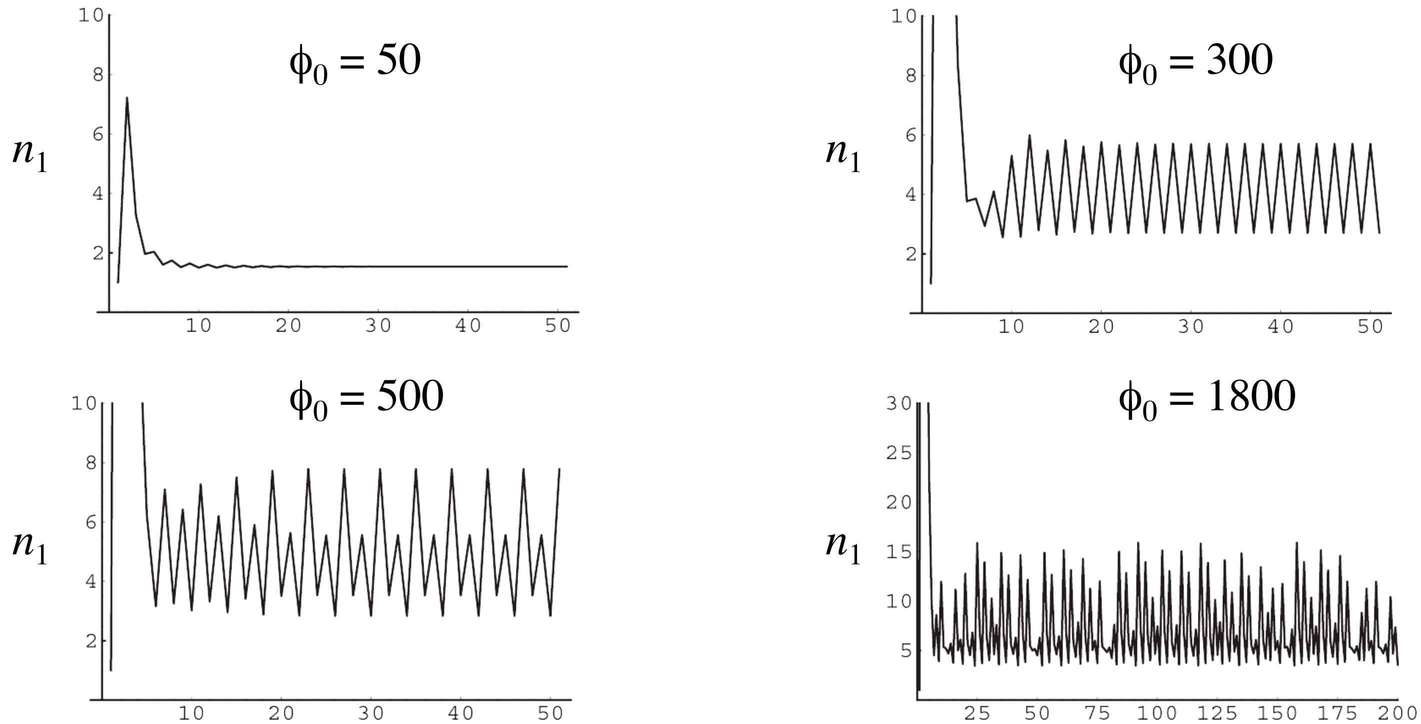
各パラメータが密度 $n_1 + n_2$ 依存する

ダイナミクス

$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \phi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \end{pmatrix}$$

$b = 1, \sigma_1 = 0.5, \sigma_2 = 0.1, \gamma = 0.1$

繁殖価が密度依存する場合　$\phi = \phi_0 \exp[-b(n_1 + n_2)]$



問題 1

寿命が 4 歳の動物を考える。この動物は 3 歳で成熟して子供を産み、5 年以上は生存しない。レスリー行列が以下の行列で与えられるとき、十分時間が経った後の集団増加率と安定年齢分布を求めよ

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 2 & 4 \\ 1/2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix}$$

固有値、固有ベクトルの計算は数値的で良い。
Mathematica 等のパッケージを用いて求めても良い

問題 2

次のダイナミクスで与えられる集団について以下の問いに答えよ

$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & f_2 & f_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \end{pmatrix}$$

1)$f_1 = 2, f_1 = 1, P_1 = 1/2, P_2 = 1/3$ の時、十分時間がたった後の増加率 λ を求めよ

2) 上記のパラメータ値について、λ の f_1 および f_2 に対する感度を求めよ

3) 増加率 λ を高めるには f_1 と f_2 のどちらを改善すべきか