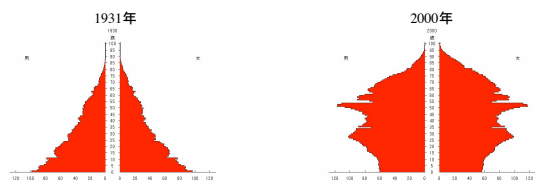


集団構造を考慮したモデル

これまで扱ってきたモデルでは、集団サイズだけに注目してきた
 しかし現実の生物集団では、集団内に様々な年齢の個体が存在する例が多い。
 同じ種の集団でも、高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と思われる

集団の年齢構成（年齢構造）を考慮したモデルが必要

年齢構造の例：人間の年齢分布。ピラミッド型とか釣り鐘型など



日本人口の年齢構成 国立社会保障・人口問題研究所 <http://www.ipss.go.jp/>

年齢構造

年齢構造 Age structure

各年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 歳の個体密度 $x = 0, 1, 2, 3, \dots, \omega$

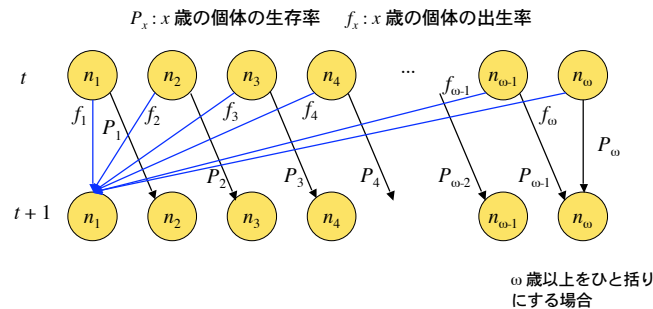
総個体密度（新生児を除く）：
$$\sum_{x=1}^{\omega} n_x(t)$$

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

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)



モデル

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

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

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

個体の生存に関する式

個体の出生に関する式

ベクトルと行列の形式で表記すると

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

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

レスリー行列 (Leslie)

レスリー行列の要素は、出生率や死亡率（生存率）のデータから推定

解析 1

行列 A は定数行列

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

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

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

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

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)

5

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

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

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

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

6

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。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 λ_1 が 1 を越えるための必要十分条件は、

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

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

7

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/shisetsu/recreation/zoo/animalimg/risu/risu.html>

レスリー行列 A は

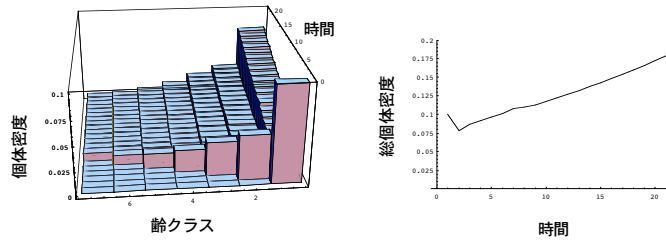
$$A = \begin{bmatrix} 0.32 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 & 0.57 \\ 0.46 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.77 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.65 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.67 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.64 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.88 & 0 \end{bmatrix}$$

生物一般の傾向として、幼齢個体の生存率と出生率は低い

8

数値計算例 1

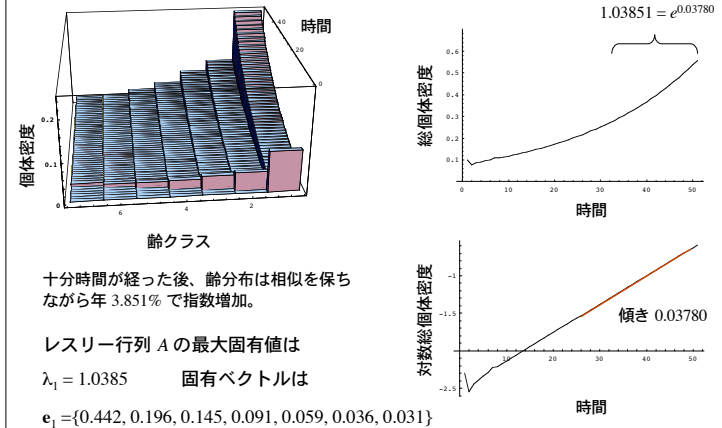
初期年齢分布を $\mathbf{n}(0) = \{0.1, 0, 0, 0, 0, 0, 0\}$ とした場合
(若干数の第 1 年齢のみの集団から出発する場合)



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、最大固有値は 1 を越えるので最終的に指数増加すると予想される

9

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

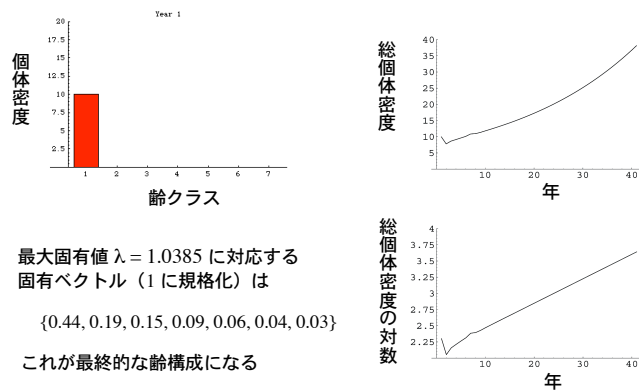
$\lambda_1 = 1.0385$ 固有ベクトルは

$\mathbf{e}_1 = \{0.442, 0.196, 0.145, 0.091, 0.059, 0.036, 0.031\}$

10

数値計算例 3

初期状態 1: 最若年齢個体のみの集団



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

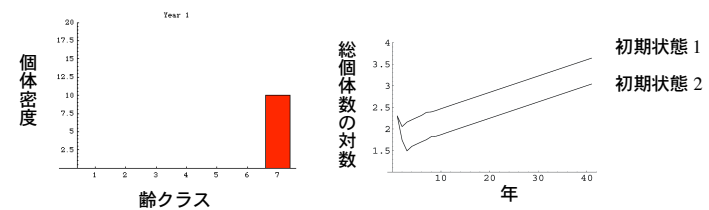
$\{0.44, 0.19, 0.15, 0.09, 0.06, 0.04, 0.03\}$

これが最終的な年齢構成になる

11

数値計算例 4

初期状態 2: 最老年齢個体のみの集団



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

12

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

年齢 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

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

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

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

十分時間が経った後、全ての年齢クラスは毎年最大固有値 λ 倍に増加するから

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

13

(3) を (2) に代入して

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

(4) を (1) に代入して

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

(5) の両辺を $n_0(t)$ で割ると

$$\sum_{x=1}^{\omega} \lambda^{-x} m_x l_x = 1 \quad (6)$$

最大固有値 λ は多項式 (6) の解で与えられる

$\omega \times \omega$ 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

14

安定年齢分布

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

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

各年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)

15

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率、 P を年間生存率、 m を出生率とすると、固有値は次の多項式の解

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

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

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

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

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ですが、長期的に減少傾向に有ることは否定できない



Image from: <http://endangered.fws.gov/i/B6K.html>

16

生物保全への応用

ハイイロリスのデータ

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

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

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

最若齢個体の生存率が
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・生存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

17

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

$$s_p = \frac{\partial \lambda}{\partial p}$$

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

18

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

$$\frac{\lambda^{-a} l_a m}{1 - P/\lambda} = 1 \quad a = 3, m = 0.24, l_a = 0.0722, P = 0.942$$

$$3 \text{ 歳で成熟} \quad \frac{0.01733 \lambda^{-3}}{1 - 0.942 P/\lambda} = 1 \quad \Rightarrow \quad \lambda = 0.961$$

$$\text{仮に 4 歳で成熟する場合 (} P_3 = 0.942 \text{)} \quad \frac{0.01733 \times 0.942 \lambda^{-4}}{1 - 0.942/\lambda} = 1 \quad \Rightarrow \quad \lambda = 0.9604$$

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？

19

感度分析 2

$$g(\lambda) = \frac{m l_3 \lambda^{-3}}{1 - P/\lambda} = 1 \quad \lambda \text{ は } g(\lambda) = 1 \text{ の解}$$

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

しかし $g(\lambda + d\lambda) = 1$ であるから

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

$$\text{感度は } s_p = \frac{d\lambda}{dp} = - \frac{\frac{\partial g}{\partial p}}{\frac{\partial g}{\partial \lambda}} = \frac{\lambda^3 (1 - P)^2}{m l_3 (3\lambda - 2P)} \frac{\partial g}{\partial p}$$

$p = m$ の場合：

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

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

$$\lambda = 0.961 \text{ を代入して}$$

$$m \text{ に対する } \lambda \text{ の感度は } s_m = 0.0762$$

20

感度分析 3

シマフクロウ 年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

しかし 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

21

年齢構造モデルを用いた保全の例

Northern Spotted Owl

Image from
<http://www.nbr-pwrc.usgs.gov/id/framlst/33690id.html>



北米の森林伐採に関連して注目を浴びる

Loggerhead Sea Turtle

Image from
http://www.nmfs.noaa.gov/prot_res/species/turtles/loggerhead.html



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)

年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

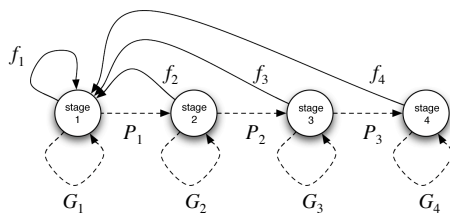
漁業網の網目サイズを変更することで生存率 P を高める施策が有効

22

年齢以外の集団構造

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

23

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

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

年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** (Lefkovich) 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

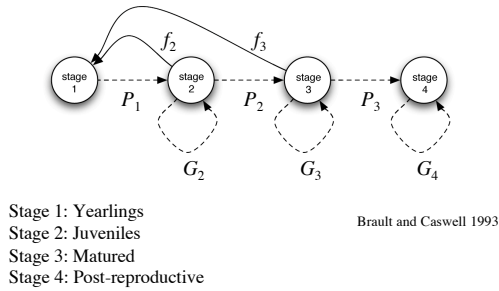
行列 A の最大固有値 λ が個体群の存続を決定

λ のパラメータ依存性 (感度分析)

24

具体例 1

シャチ Killer whale の生活史



25

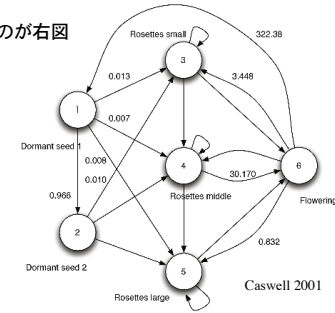
具体例 2

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



26

Teasel の遷移行列

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 322.38 \\ 0.966 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.013 & 0.010 & 0.125 & 0 & 0 & 3.488 \\ 0.007 & 0 & 0.125 & 0.238 & 0 & 30.170 \\ 0.001 & 0 & 0 & 0.245 & 0.167 & 0.862 \\ 0 & 0 & 0 & 0.023 & 0.750 & 0 \end{bmatrix} \quad \mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)$$

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

27

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: $\mathbf{n}(t) = \mathbf{A}^t \mathbf{n}(0) = c_1 \lambda_1^t \mathbf{e}_1 + c_2 \lambda_2^t \mathbf{e}_2 + c_3 \lambda_3^t \mathbf{e}_3 + \dots + c_w \lambda_w^t \mathbf{e}_w$

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

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 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 (蟬とか)

28

周期行列の例

次のレスリー行列 A は周期 3

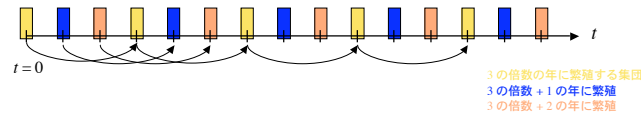
$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 6 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/3 & 0 \end{pmatrix} \quad |\lambda I - A| = \lambda^3 - 1$$

行列 A の固有値は $\lambda_1 = 1, \lambda_2 = \frac{-1 + i\sqrt{3}}{2}, \lambda_3 = \frac{-1 - i\sqrt{3}}{2}$

絶対値は全て同一 $|\lambda_1| = |\lambda_2| = |\lambda_3| = 1$

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。



29

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

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

その場合、固有値・固有ベクトルを求めることは困難

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

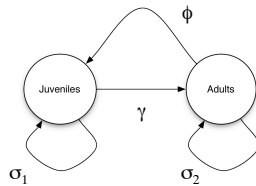
特定の成分が、総個体密度に依存するのか、もしくは特定の年齢クラス密度に依存するのか、など

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

30

密度依存行列

2 段階モデル



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

Neubert and Caswell 2000

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

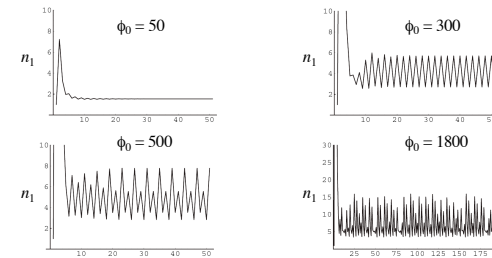
各パラメータが密度 $n_1 + n_2$ 依存する

31

ダイナミクス

$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sigma_1(1-\gamma) & \phi \\ \sigma_1\gamma & \sigma_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \end{pmatrix} \quad b=1, \sigma_1=0.5, \sigma_2=0.1, \gamma=0.1$$

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



32

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が良い。
Mathematica 等のパッケージを用いて求めても良い

33

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) $f_1 = 2, f_2 = 1, P_1 = 1/2, P_2 = 1/3$ の時の増加率 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

34