

寄稿

ランダムな環境下における個体群動態を表す行列モデルの数学的検討

赤嶺達郎^{1†}

Mathematical study of matrix models for fish population dynamics in random environments

Tatsuro AKAMINE^{1†}

Leslie matrix model and Lefkovitch matrix model are applied for fish population dynamics in random environments. Simple quadric matrices are used in this paper because it is easy to understand. Tuljapurkar theorem is analyzed by using an arithmetic mean of the maximum eigenvalues of matrices for all permutations. This arithmetic mean converges to the maximum eigenvalue of the mean matrix. The distribution of the maximum eigenvalues of matrices for all permutations is not a lognormal distribution. Therefore, it is difficult to estimate the growth rate by using computer's simulation. It is adequate to define the growth rate be the maximum eigenvalue of the mean matrix which is the expected matrix for all permutations. Three numerical examples and important characters of eigenvalues are also presented for good understanding.

Key word: eigenvalue, Lefkovitch, Leslie, mean matrix, Tuljapurkar

はじめに

レスリー行列やレフコビッチ行列のような行列モデルは農学や生態学で広く用いられている（巖佐，1990；伊藤ほか，1992）。これらのモデルでは以前は要素の値を固定して扱うモデルがほとんどであったが，最近では要素の値を変化させて環境変動の影響を評価するモデルが増えてきている。とりわけ植物分野において山火事などの生態系攪乱を扱うモデルが注目されている（Caswell, 2001）。

水産資源学ではVPA (Virtual Population Analysis) が広く用いられているが，死亡係数を用いた連続モデルが主流で，再生産モデルと組み合わせて将来予測を行うことが多い。しかし死亡率を用いた離散型VPAとレスリー行列モデルとはほとんど同一モデルなので（赤嶺，2007），今後は行列モデルを用いた予測手法が増えていくと期待される。

この小論では単純な2次行列モデルについて検討する。一般的な行列モデルについては既にCaswell (2001) のような教科書があるが，あまりに分量が多く専門的なので，かえって焦点が絞りにくいように思われる。2次行列であ

れば初歩的な知識で解析が可能である（石谷，1976）。具体的な内容としてはTuljapurkar (1989) の理論について数学的な解析を行う。通常のシミュレーションでは増加率を正しく推定することが困難な事例について，平均行列の重要性を指摘する。

基本モデル

ここで検討するのは2次行列モデル

$$\begin{pmatrix} N_0(t+1) \\ N_1(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_0(t) \\ N_1(t) \end{pmatrix} \quad (1)$$

である。ここで t は離散時間， N_i は i 歳魚の資源尾数， a と b は再生産率， c と d は生残率である。年齢構成モデルであるレスリー行列は

$$L = \begin{pmatrix} a & b \\ c & 0 \end{pmatrix},$$

これを体サイズや成長段階に一般化したレフコビッチ行列は

$$L = \begin{pmatrix} 0 & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

と表されることが多い。

基本モデル (1) について一般論を述べる。2次行列 L が固有値と固有ベクトルによって，

2010年4月27日受付，2010年8月2日受理

¹ 独立行政法人水産総合研究センター 中央水産研究所
National Research Institute of Fisheries Science, 2-12-4 Fukuura,
Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

[†] akabe@affrc.go.jp

$$L=S\begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}S^{-1} \quad (2)$$

と対角化できるならば、

$$L^n=S\begin{pmatrix} \lambda_1^n & 0 \\ 0 & \lambda_2^n \end{pmatrix}S^{-1} \quad (3)$$

となる。ここで λ は固有値、 S は固有ベクトル（縦ベクトル）を並べた行列である。この式において $v=|\lambda_2/\lambda_1|<1$ のとき、 $n\rightarrow\infty$ とすれば $v^n\rightarrow 0$ となるから、

$$L^n\approx\lambda_1^n S\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}S^{-1}\approx\lambda_1 L^{n-1} \quad (4)$$

である。したがって最大固有値 λ_1 は増加率と一致する。また一般的に内的増加率を $r=\ln\lambda_1$ と定義する（伊藤ほか、1992）。なお2次行列の固有値は固有方程式

$$x^2-(a+d)x+(ad-bc)=0$$

の2根である。行列の積の計算は面倒であるが、表計算ソフトの組込み関数を用いれば容易である。

この基本モデル (1) において以下のような「Tuljapurkarの理論」が知られている（松田・巖佐、1993；松田、2000、2004）。2つのレフコビッチ行列を

$$P=\begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 0.2 & 0.8 \end{pmatrix}, \quad Q=\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0.2 & 0.8 \end{pmatrix} \quad (5)$$

とする。再生産率が環境の影響を受けて変動すると考えて、良い環境下では P で変動し、悪い環境下では Q で変動すると仮定する。このとき

$$PPPPPPQQQQQ$$

のように環境変動すると資源尾数は減少し、

$$PQPQPQPQPQ$$

のように環境変動すると資源尾数は増加する。さらに平均行列

$$R=\frac{P+Q}{2}=\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0.2 & 0.8 \end{pmatrix} \quad (6)$$

を用いると資源尾数は一定値に収束する。このように単純な1変数モデルとは異なる、行列モデルにおける複雑な変動をTuljapurkarの理論と呼ぶ。

しかし一方で、Tuljapurkar (1989) は (4.5.1) 式として内的増加率を

$$r=\lim_{t\rightarrow\infty}\frac{E[\ln(U_t/U_0)]}{t}, U_t=N_0(t)+N_1(t) \quad (7)$$

と定義している。ここで $E(\dots)$ は期待値である。問題は通常のシミュレーションによってこの期待値が正しく推定できるかどうかである。またCaswell (2001) は (14.125) 式として

$$U(t)=U(0)\exp(t\ln\lambda_s\pm 1.96\sqrt{t\sigma^2}) \quad (8)$$

を提示している。ここで $\ln\lambda_s$ は内的増加率の点推定値である。これは時間 t における資源尾数の95%区間を推定する式であるが、明らかに内的増加率が正規分布することを仮定している。複雑な変動をする行列モデルにこのような仮定が成立するのか疑問である。

以上のような現状を踏まえて、赤嶺 (2010) は (6) 式の両辺を n 乗して、両辺の最大固有値の値を比較した。このとき恒等式

$$R^n=\frac{1}{2^n}(P+Q)^n \quad (9)$$

において、右辺は P と Q の全順列の相加平均となっている。つまり形式的に左辺は右辺の全順列の期待値である。 n が大きくなると左辺は最大固有値に従って増加する。右辺の各順列はそれぞれ増加したり減少したりするが、そのすべての増加率の相加平均は左辺と一致するはずである。行列モデル (5) について計算した結果、左辺の最大固有値と右辺各項の最大固有値の相加平均の差は $n=4$ のとき、1年当たり増加率に換算して0.02%であった。したがって平均行列 R の最大固有値は全順列の増加率の期待値と一致すると予想される。次節で他の事例も含めてこれを再検討してみる。

数値計算

最初に2次行列 P と Q において、固有値の性質を列記すると、

(性質1) PQ と QP の固有値は一致する。

(性質2) P^n の固有値は P の固有値の n 乗である。

(性質3) $P\neq Q$ のとき、 PQ の固有値は P と Q の固有値の積ではない。

となる。(性質1)については以下のように簡単に証明できる。行列 PQ の固有値を λ 、固有ベクトルを x とすると、

$$PQx=\lambda x$$

であるが、この両辺に左から Q をかけると、

$$(QP)Qx=\lambda Qx$$

となるので、 λ は行列 QP の固有値、 Qx がその固有ベクトルとなる。 P と Q を交換すれば逆も成立するので証明終了である。(性質3)については極端な例として赤嶺 (2010) が提示したスルメイカの行列モデル

$$B=\begin{pmatrix} 0 & b \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad C=\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ c & 0 \end{pmatrix} \quad (10)$$

を考えるとよい。これらの固有値はすべて0であるが、積は

$$BC=\begin{pmatrix} bc & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad CB=\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & bc \end{pmatrix}$$

となるので、固有値 bc が現れる。

上記の（性質1）を用いると、 $n=4$ のとき $PPQQ$, $QPPQ$, $QQPP$ および $PQQP$ はすべて同じ固有値を持つが、 $PQQP$ および $QPQP$ とは固有値が異なることが分かる。上記の性質1~3を用いて行列モデル(5)の $(P+Q)^n$ における各順列の最大固有値の相加平均を $n=1, \dots, 6$ について求めてみると、Table 1のような結果となる。一方、平均行列 R の固有値は $\lambda_1=1$ と $\lambda_2=-0.2$ 、したがって $\nu=0.2$ である。すべての順列の最大固有値の相加平均は、急速に平均行列 R の最大固有値1に収束している。

次にレスリー行列の2例について同様に計算してみる。ひとつは Tuljapurkar (1989) の p. 264にある例で、

$$P = \begin{pmatrix} 1/4 & 3-x \\ 1/4 & 0 \end{pmatrix}, \quad Q = \begin{pmatrix} 15/16-0.1 & 1/16+0.09 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$$

において $x=1/7=0.142857$ としたものである。したがって

$$P = \begin{pmatrix} 0.25 & 2.8571 \\ 0.25 & 0 \end{pmatrix}, \quad Q = \begin{pmatrix} 0.8375 & 0.1525 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \quad (11)$$

を調べてみる。この平均行列は

$$R = \frac{P+Q}{2} = \begin{pmatrix} 0.54375 & 1.5048 \\ 0.625 & 0 \end{pmatrix}$$

なので、固有値は $\lambda_1=1.27906$ と $\lambda_2=-0.73531$ である ($\nu=0.575$)。 $n=6$ のとき1年当たり増加率に換算して0.6%の差まで収束している (Table 1)。

さらに Caswell (2001) の example 13.2 (および14.1) にある「cautionary example」

$$P = \begin{pmatrix} 0.1 & 3 \\ 0.2 & 0 \end{pmatrix}, \quad Q = \begin{pmatrix} 0.2 & 0.2 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \quad (12)$$

を検討してみる。この平均行列は

$$R = \frac{P+Q}{2} = \begin{pmatrix} 0.15 & 1.6 \\ 0.6 & 0 \end{pmatrix}$$

なので、固有値は $\lambda_1=1.05766$ と $\lambda_2=-0.90766$ である ($\nu=0.858$)。この場合は収束が遅く、 $n=4$ から $n=5$ にかけて足踏み状態となっているが、奇数列と偶数列とに分けてみれば順調に収束しており、 $n=6$ のとき1年当たり増加率に換算して5.7%の差まで収束している (Table 1)。

収束の様子を Fig. 1 に示す。3例とも平均行列 R の最大固有値に順調に収束している。また Fig. 2~4 に $n=6$ のときの最大固有値の分布を示す。行列モデル(11)と(12)では2つの順列 $(PQ)^n$ と $(QP)^n$ において極端に大きな値をとることが分かる。

考察

ここでとりあげた3例はいずれも $\nu < 1$ であり、全順列の最

大固有値の相加平均は n が大きくなるにつれて順調に平均行列 R の最大固有値に収束した。ただし ν が大きくなるほど収束は悪くなった。レスリー行列の2例はスルメイカの行列モデル(10)と類似している。この平均行列

$$D = \frac{B+C}{2} = \begin{pmatrix} 0 & b/2 \\ c/2 & 0 \end{pmatrix} \quad (13)$$

を求めると、 $\lambda_1 = \sqrt{bc}/2$ と $\lambda_2 = -\sqrt{bc}/2$ なので、 $\nu=1$ である。この両辺を2乗すると、

$$D^2 = \frac{BC+CB}{4}$$

となるが、各要素は

$$\begin{pmatrix} bc/4 & 0 \\ 0 & bc/4 \end{pmatrix} = \frac{1}{4} \left[\begin{pmatrix} bc & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & bc \end{pmatrix} \right]$$

となっている。左辺に最大固有値が2つあるため、 n が大きくなって右辺の最大固有値の相加平均は左辺の最大固有値と一致しない。

以上のように $\nu < 1$ の場合には、全順列の最大固有値の相加平均は n が大きくなるにつれて平均行列 R の最大固有値に収束すると思われる。これを数式で表すと次式のようになる。行列 A の最大固有値 $\lambda_1(A)$ を、 P と Q の合計が n 個になる順列のひとつを $\text{Perm}(P, Q, n, i)$ と表すと、 $n \rightarrow \infty$ のとき

$$\lambda_1(R^n) = \frac{\sum_i \lambda_1[\text{Perm}(P, Q, n, i)]}{2^n} \quad (14)$$

が成立すると期待される。ここで \sum は全順列の総和を意味している。一方、単純な1変数モデル $N(n+1) = \lambda(t)N(t)$ では、

$$N(n) = \lambda(0)\lambda(1)\cdots\lambda(n-1)N(0)$$

となるから増加率の幾何平均 $\sqrt[n]{\lambda(0)\lambda(1)\cdots\lambda(n-1)}$ を用いて資源尾数の増減を判定するとともに、「内的増加率 r が正規分布に従う」と仮定する場合が多かった。同様に行列モデルにおいても平均値として

$$\frac{r(0)+r(1)+\cdots+r(n-1)}{n} = \ln \left(\sqrt[n]{\lambda_1(0)\lambda_1(1)\cdots\lambda_1(n-1)} \right)$$

と推定していたから、最大固有値については対数正規分布に従うことを仮定していたことになる。今回の結果はそのような仮定が成立しないことを意味している。Figure 2 のようなデータでは従来の仮定が成立するようにも見えるが、Fig. 3, 4 のようなデータでは明らかに成立していない。通常の2項分布は

$$1 = (p+q)^n = \sum_{x=0}^n \binom{n}{x} p^x q^{n-x}$$

と表され、 $n \rightarrow \infty$ のとき正規分布で近似できる。これは P と Q の順列において P の個数 x が正規分布で近似できるこ

Table 1. Maximum eigenvalues of matrices for permutations.

Permutation		$k^{(1)}$	Model (5)	Model (11)	Model (12)
$n=1$	P	1	1.1483	0.9793	0.8262
	Q	1	0.8	0.9913	0.5583
	$m^{(2)}$		0.974166	0.9853	0.6922
$n=2$	PP	1	1.3187	0.9591	0.6826
	PQ	2	1.04	3.0692	3.0203
	QQ	1	0.64	0.9827	0.3117
	m		1.009666	2.02	1.7587
	\sqrt{m}		1.004822	1.4213	1.3262
$n=3$	PPP	1	1.5143	0.9393	0.564
	PPQ	3	1.152	1.4288	0.5556
	PQQ	3	0.832	2.6445	0.6679
	QQQ	1	0.512	0.9742	0.174
	m		0.997283	1.7667	0.5511
	$\sqrt[3]{m}$		0.999094	1.2089	0.8199
$n=4$	PPPP	1	1.7389	0.9199	0.466
	PPPQ	4	1.3376	2.5393	1.8553
	PPQQ	4	0.9216	1.3698	0.2748
	PQPQ	2	1.0816	9.4197	9.122
	PQQQ	4	0.6656	2.6821	0.7318
	QQQQ	1	0.4096	0.9658	0.0971
	m		1.00068	2.9431	1.8909
	$\sqrt[4]{m}$		1.00017	1.3098	1.1727
$n=5$	PPPPP	1	1.9968	0.9009	0.385
	PPPPQ	5	1.5309	1.6461	0.4957
	PPPQQ	5	1.0701	2.2329	0.4319
	PPQPQ	5	1.1981	4.2417	1.2982
	PQPQQ	5	0.8653	8.0999	1.9114
	PPQQQ	5	0.7373	1.3654	0.1678
	PQQQQ	5	0.5325	2.6495	0.2775
	QQQQQ	1	0.3277	0.9574	0.0542
	m		0.99984	3.2199	0.7298
		$\sqrt[5]{m}$		0.999968	1.2635
$n=6$	PPPPPP	1	2.293	0.8823	0.3181
	PPPPPQ	6	1.7597	2.2222	1.1581
	PPPPQQ	6	1.2247	1.5379	0.2132
	PPPQPQ	6	1.3911	7.7884	5.6024
	PPQPPQ	3	1.3271	2.0416	0.3087
	PPPQQQ	6	0.8561	2.2569	0.4543
	PPQPQQ	6	0.9585	3.941	0.6313
	PQPQPQ	2	1.1249	28.9105	27.551
	PPQQPQ	6	0.9585	3.941	0.6313
	PQQPQQ	3	0.6922	6.9936	0.4461
	PQPQQQ	6	0.6922	8.2201	2.2064
	PPQQQQ	6	0.5898	1.3524	0.0891
	PQQQQQ	6	0.426	2.628	0.2015
	QQQQQQ	1	0.2621	0.9491	0.0303
	m		1.000036	4.5326	1.9506
	$\sqrt[6]{m}$		1.000006	1.2864	1.1178

1) number of permutations which have same eigenvalues

2) arithmetic mean

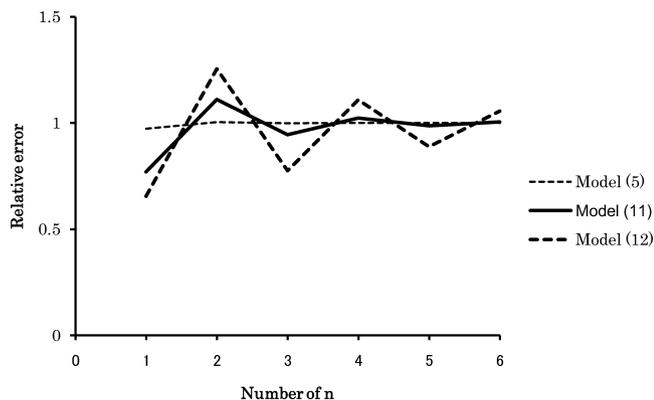


Figure 1. Convergence of arithmetic means of the maximum eigenvalues of matrices for all permutations to the maximum eigenvalue of the mean matrix. Relative error is $\sqrt[n]{m}/\lambda_1(R)$.

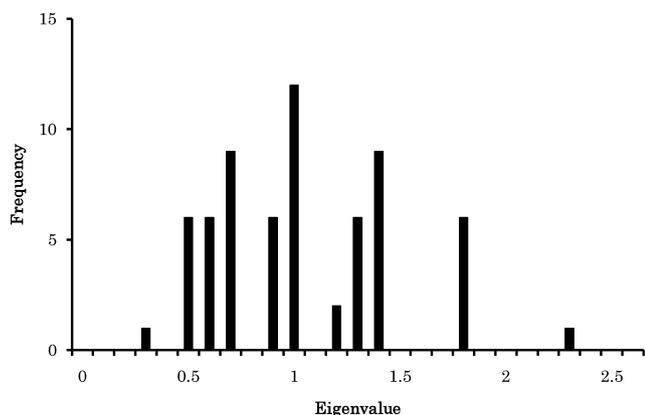


Figure 2. Distribution of the maximum eigenvalues of matrices for all permutations in Model (5) when $n=6$.

とを意味している。しかし各順列の最大固有値が対数正規分布に従うという保証はどこにもない。

Figure 3, 4のように少数の極端に大きな値が含まれているようなデータについては、計算機の疑似乱数を用いたシミュレーションにおいて、シミュレーション結果の平均値から増加率を推定することは困難と思われる。実際、Tuljapurkar (1989) では5000回の反復計算の結果 $r=0.1954$ と推定しているが、これから得られる増加率 $e^r=1.2158$ は、平均行列 R の最大固有値 $\lambda_1=1.27906$ よりも5%ほど小さい。また Caswell (2001) が提示した (8) 式のような左右対称の推定式は成立しないと思われる。分布が左右不对称の場合はシミュレーションの結果から上側2.5%点と下側2.5%点をとることで大雑把な95%区間を得ることができるが、今回のような行列モデルではむしろ各順列の最大固有値を求めて全体の分布を把握することが重要と思われる。通常は $n=4$ 程度で十分だろう。最近では水産資源の管理においても「リスク評価」が要求されてきている。リスク評価にお

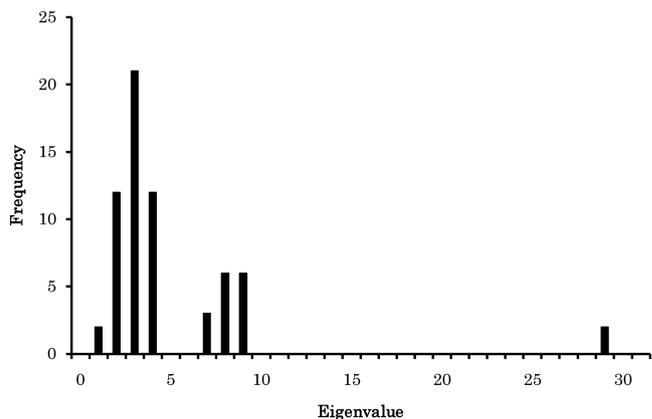


Figure 3. Distribution of the maximum eigenvalues of matrices for all permutations in Model (11) when $n=6$.

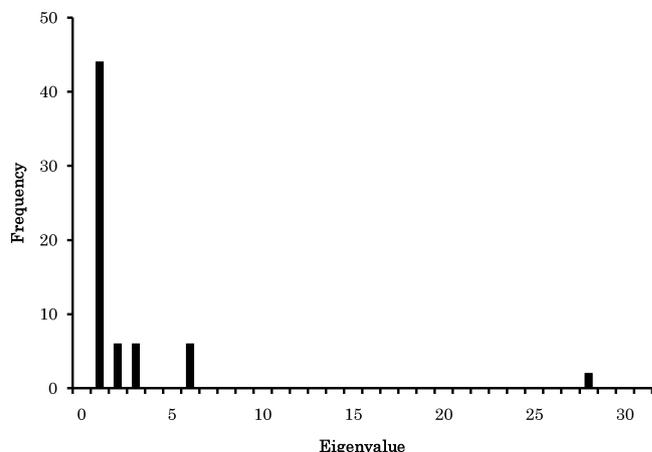


Figure 4. Distribution of the maximum eigenvalues of matrices for all permutations in Model (12) when $n=6$.

いては上記のような95%区間を推定するよりも、最悪の事態が実現する確率を推定することの方が重要と思われる。

Caswell (2001) では平均行列 R の最大固有値は決定モデルにおける推定値とみなされていて、確率モデルにおける推定値とはみなされていない。しかし (9) 式は、

$$R^n = E[\text{Perm}(P, Q, n, i)] \quad (15)$$

ということを意味している。つまり平均行列は確率モデルにおける「期待行列」である。したがって行列モデルにおける増加率は平均行列 R の最大固有値と定義するのが妥当である。これは P と Q が行列ではなくて数の場合も同様である。たとえば、 $P=1.5=3/2$ 、 $Q=0.5=1/2$ のときは、

$$R^2 = \left(\frac{P+Q}{2} \right)^2 = \frac{P^2 + 2PQ + Q^2}{4} = \frac{3^2 + 2 \times 3 \times 1}{16} = 1$$

となっている。なお一般的に平均行列は

$$R = pP + qQ, \quad p+q=1$$

と定義すべきで、行列が2つよりも多いモデルでは

$$R = p_1 P_1 + p_2 P_2 + \dots + p_k P_k, \quad p_1 + p_2 + \dots + p_k = 1$$

と定義できる。これらは2項分布と多項分布を行列モデルに拡張したものである。

同じ環境が続く場合は自己相関を1、違う環境が交互に来る場合は自己相関を-1と定義すると、従来はシミュレーションの結果から自己相関が-1に近いほど増加率が高いということが指摘されていた。しかし既に述べたように行列モデル (11) と (12) はスルメイカの行列モデル (10) に類似しており、これは

$$B^2 = C^2 = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

となるから、自己相関が-1のとき以外は絶滅する。本来はペアとして扱うべき行列である。また行列モデル (5) では $PQPQ$ および $QPQP$ の最大固有値が、 $PPQQ$, $QPPQ$, $QQPP$ および $PQQP$ の最大固有値よりも大きいことがポイントであった。このモデルは2年生の生物資源などを解析するのに適しているが、環境変動を良悪の2つのみで記述しているため、環境変動を議論するには単純すぎるように思われる。

まとめ

従来は行列モデルが単純な1変数のモデルとは異なることが強調されてきたが、実際は単純な1変数モデルと大差ない部分も多い。とりわけ $\nu < 1$ の場合には以下のように結論することができる。

1) 行列モデルにおける全順列の期待値は平均行列なので、増加率は平均行列の最大固有値と定義するのが妥当である。

2) 行列モデルにおける各順列の最大固有値の相加平均は、平均行列の最大固有値に収束すると思われる。しかし

各順列の最大固有値は対数正規分布に従わないため、計算機の疑似乱数を用いたシミュレーションで平均値を正しく推定するのは困難である。

3) 行列モデルでは各順列の最大固有値を求めて全体の分布を把握することが重要である。通常は $n=4$ 程度で十分と思われる。最悪の事態が起きる確率を正確に推定することがリスク管理の基本である。

謝辞

この小論をまとめるにあたり、貴重な文献や計算方法について助言していただいた中央水産研究所数理解析研究室の須田真木さん、および草稿について貴重な助言をいただいた査読者の方々に感謝いたします。

引用文献

- 赤嶺達郎 (2007) 「水産資源解析の基礎」. 恒星社厚生閣, 東京, 115 pp.
- 赤嶺達郎 (2010) 「水産資源のデータ解析入門」. 恒星社厚生閣, 東京, 178 pp.
- Caswell, H. (2001) Matrix population models, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, 722 pp.
- 石谷 茂 (1976) 「2次行列のすべて」. 現代数学社, 京都, 198 pp.
- 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和 (1992) 「動物生態学」. 蒼樹書房, 東京, 507 pp.
- 巖佐 庸 (1990) 「数理生物学入門 生物社会のダイナミクスを探る」. HBJ出版局, 東京, 350 pp.
- 松田裕之 (2000) 「環境生態学序説 持続可能な漁業・生物多様性の保全・生態系管理・環境影響評価の科学」. 共立出版, 東京, 211 pp.
- 松田裕之 (2004) 「ゼロからわかる生態学 環境・進化・持続可能性の科学」. 共立出版, 東京, 244 pp.
- 松田裕之・巖佐 庸 (1993) 何が絶滅をもたらすのか? : 保全生態学の理論. 個体群生態学会会報, **50**, 2-9.
- Tuljapurkar, S. (1989) An uncertain life: demography in random environments. Theor. Popul. Biol., **35**, 227-294.