

寄稿

個体群動態を表す行列モデルにおける成長率に関する定理の証明

赤嶺達郎^{1†}

Proof of a theorem for the growth rate in matrix models of fish population dynamics

Tatsuro AKAMINE^{1†}

A theorem for eigenvalues of Leslie matrix model and Lefkovich matrix model is proved. Simple quadric matrices are used in this paper because it is easy to understand. The arithmetic mean of the maximum eigenvalues of matrices for all permutations converges to the maximum eigenvalue of the mean matrix which is defined as the growth rate of the population. This theorem is proved by using the inner product of transformed basic vectors in linear mapping. The rank of matrix is important to understand this proof. Three numerical examples are also presented for good understanding.

Key word: basic vector, growth rate, inner product, linear mapping, permutation, rank

はじめに

レスリー行列やレフコビッチ行列のような個体群動態を表す行列モデルにおいて、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 (Caswell, 2001). 赤嶺 (2010a, 2010b) は2次行列モデルにおいて Tuljapurkar (1989) の理論について数学的な解析を行い、通常のシミュレーションでは成長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 $R=(P+Q)/2$ の重要性を指摘した。ここで $R^n=(P+Q)^n/2^n$ として右辺を展開すると、 P と Q の順列が 2^n 個現れる。このとき右辺の「すべての順列における最大固有値の相加平均は、平均行列の最大固有値の n 乗に収束する」ことについては、数値例を示したのみであった。ここではこの定理について基底ベクトルを用いた簡潔な証明を提示する。

基本モデル

検討する個体群動態モデルは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。したがって定数はすべて正または0である。実際に用いるのは年齢構成モデルであるレスリー行列

$$L = \begin{pmatrix} a & b \\ c & 0 \end{pmatrix}, \quad (2)$$

および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

$$L = \begin{pmatrix} 0 & b \\ c & d \end{pmatrix}, \quad (3)$$

である。

これらの2次行列 L が固有値と固有ベクトルによって、

$$L = S \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} S^{-1} \quad (4)$$

と対角化できるならば、両辺を n 乗して

$$L^n = S \begin{pmatrix} \lambda_1^n & 0 \\ 0 & \lambda_2^n \end{pmatrix} S^{-1} \quad (5)$$

を得る。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、

2010年9月16日受付、2010年10月1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

$$L^n \approx \lambda_1^n S \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} S^{-1} \approx \lambda_1 L^{n-1} \quad (6)$$

である。したがって最大固有値 λ_1 は（個体群の）成長率と一致する。ここで行列の階数 (rank) についてみると、 $n \rightarrow \infty$ のとき

$$\text{rank}(L^n) \rightarrow 1 \quad (7)$$

となっている。以上の行列モデルにおいて赤嶺 (2010a, 2010b) は以下の定理が成立すると予想した。

定理

2つの環境がランダムに起きるとき、それぞれに対応する行列を P と Q とする。このとき平均行列

$$R = \frac{1}{2}(P+Q) \quad (8)$$

を用いると、両辺を n 乗して

$$R^n = \frac{1}{2^n}(P+Q)^n = \frac{1}{2^n} \sum_i \text{Perm}(P, Q, n, i) \quad (9)$$

を得る。ここで $\text{Perm}(P, Q, n, i)$ は P と Q の合計が n 個になる順列のひとつ（たとえば $n=9$ のとき $PPQPQQQPP$ など）を、 \sum はすべての順列の総和を意味している。上式において行列 A の最大固有値を $\lambda_1(A)$ と表すと、 $n \rightarrow \infty$ のとき

$$\frac{1}{2^n} \sum_i \lambda_1[\text{Perm}(P, Q, n, i)] \rightarrow \lambda_1(R^n) \quad (10)$$

が成立する。

証明

前提条件は (9) 式において、 $n \rightarrow \infty$ のとき $\text{rank}(P^n) \rightarrow 1$ 、 $\text{rank}(Q^n) \rightarrow 1$ および $\text{rank}(R^n) \rightarrow 1$ となることである。このとき $\text{rank}[\text{Perm}(P, Q, n, i)] \rightarrow 1$ が成立すれば、(9) 式の両辺の成長率は最大固有値のみで表せるから (10) 式が成立する。基本モデル (1) 式を P または Q の「線型写像」として解釈すると、 x 軸と y 軸の基底ベクトル

$$e_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad e_2 = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$$

をそれぞれ

$$e'_1 = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a \\ c \end{pmatrix}, \quad e'_2 = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b \\ d \end{pmatrix} \quad (11)$$

と変換している。 P または Q で変換された2つの基底ベクトルの内積は

$$e'_1 \cdot e'_2 = ab + cd = \sqrt{a^2 + c^2} \sqrt{b^2 + d^2} \cos \theta \quad (12)$$

となるから、この2つのベクトルのなす角度は $ab+cd \neq 0$ のとき

$$0 < \cos \theta = \frac{ab + cd}{\sqrt{a^2 + c^2} \sqrt{b^2 + d^2}} \quad (13)$$

なので、 $|\theta| < 90^\circ$ である。これを幾何学的に解釈すると、 P または Q で変換された2つの基底ベクトルはともに第1象限 ($x \geq 0, y \geq 0$) に含まれるから、当然の結果である。つまり P または Q で変換された2つの基底ベクトルのなす角度は、変換される前よりも小さくなる。

以上より、左から P または Q を次々と掛けることによって、2つの基底ベクトルは近づいていき、 $n \rightarrow \infty$ のとき重なる。なぜなら $\text{Perm}(P, Q, 2n, i)$ は P または Q を n 個以上含むので、 P^n または Q^n よりも2つの基底ベクトルは近づいているからである。したがって P と Q のすべての順列 $\text{Perm}(P, Q, n, i)$ について、 $n \rightarrow \infty$ のとき $\text{rank}[\text{Perm}(P, Q, n, i)] \rightarrow 1$ が成立する (Q.E.D.)。

この証明は一般の m 次行列についても成立する。ただし $ab+cd=0$ の場合は成立しない。たとえばスルメイカの行列モデル (赤嶺, 2010a, 2010b)

$$B = \begin{pmatrix} 0 & b \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad C = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ c & 0 \end{pmatrix} \quad (14)$$

について検討してみると、この場合の平均行列

$$D = \frac{1}{2}(B+C) = \begin{pmatrix} 0 & b/2 \\ c/2 & 0 \end{pmatrix} \quad (15)$$

は、基底ベクトルを

$$e'_1 = \begin{pmatrix} 0 \\ c/2 \end{pmatrix}, \quad e'_2 = \begin{pmatrix} b/2 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (16)$$

と変換するので、この2つのベクトルは直交している。これは x 軸を y 軸に、 y 軸を x 軸に移す写像なので、 $n \rightarrow \infty$ としても rank は2のままである。したがって今回の定理の適用外である。

なお、行列の固有値については次の一般的な定理が成立する。一般的な行列を U, V, W として

$$W = U + V$$

のとき、

$$\text{trace } W = \text{trace } U + \text{trace } V$$

が成立するから、

$$\sum_k \lambda_k(W) = \sum_k \lambda_k(U) + \sum_k \lambda_k(V)$$

である。つまり両辺の固有値の総和は一致する。今回の定理はこの定理の特殊化である。

数値例

実際の数値例についてみてみると，Mモデル（松田・巖佐，1993）

$$P = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ 0.2 & 0.8 \end{pmatrix}, \quad Q = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0.2 & 0.8 \end{pmatrix}, \quad R = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0.2 & 0.8 \end{pmatrix} \quad (17)$$

ではそれぞれ $\cos\theta=0.371$ (68.2°), $\cos\theta=1$ (0°), $\cos\theta=0.625$ (51.3°) となっている．2乗すると

$$P^2 = \begin{pmatrix} 0.4 & 1.6 \\ 0.16 & 1.04 \end{pmatrix}, \quad PQ = \begin{pmatrix} 0.4 & 1.6 \\ 0.16 & 0.64 \end{pmatrix}, \quad Q^2 = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0.16 & 0.64 \end{pmatrix}$$

となるが，それぞれ $\cos\theta=0.981$ (11.2°), $\cos\theta=1$ (0°), $\cos\theta=1$ (0°)である． Q を含む順列では変換された2つの基本ベクトルはy軸上に重なる．なお Q の行列式は0なので， Q を含む順列の行列式はすべて0である．したがってこのモデルにおいてrankが2の行列は P^n と R^n だけで，他の順列のrankはすべて1である．

次にTモデル (Tuljapurkar, 1989)

$$P = \begin{pmatrix} 0.25 & 2.8571 \\ 0.25 & 0 \end{pmatrix}, \quad Q = \begin{pmatrix} 0.8375 & 0.1525 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}, \\ R = \begin{pmatrix} 0.54375 & 1.5048 \\ 0.625 & 0 \end{pmatrix} \quad (18)$$

をみてみると，それぞれ $\cos\theta=1/\sqrt{2}=0.707$ (45°), $\cos\theta=0.642$ (50.1°), $\cos\theta=0.656$ (49.0°) である．2乗すると

$$P^2 = \begin{pmatrix} 0.7768 & 0.7143 \\ 0.0625 & 0.7143 \end{pmatrix}, \quad PQ = \begin{pmatrix} 3.0665 & 0.0381 \\ 0.2094 & 0.0381 \end{pmatrix}, \\ Q^2 = \begin{pmatrix} 0.8539 & 0.1277 \\ 0.8375 & 0.1525 \end{pmatrix}$$

となるが，それぞれ $\cos\theta=0.762$ (40.4°), $\cos\theta=0.754$ (41.1°), $\cos\theta=0.995$ (5.6°) である．

最後にCモデル (Caswell, 2001)

$$P = \begin{pmatrix} 0.1 & 3 \\ 0.2 & 0 \end{pmatrix}, \quad Q = \begin{pmatrix} 0.2 & 0.2 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}, \quad R = \begin{pmatrix} 0.15 & 1.6 \\ 0.6 & 0 \end{pmatrix} \quad (19)$$

をみてみると，それぞれ $\cos\theta=0.447$ (63.4°), $\cos\theta=0.196$ (78.7°), $\cos\theta=0.243$ (76.0°) である．2乗すると

$$P^2 = \begin{pmatrix} 0.61 & 0.3 \\ 0.02 & 0.6 \end{pmatrix}, \quad PQ = \begin{pmatrix} 3.02 & 0.02 \\ 0.04 & 0.04 \end{pmatrix}, \quad Q^2 = \begin{pmatrix} 0.24 & 0.04 \\ 0.2 & 0.2 \end{pmatrix}$$

となるが，それぞれ $\cos\theta=0.476$ (61.6°), $\cos\theta=0.459$ (62.7°), $\cos\theta=0.778$ (38.9°) である．すべての例において変換された2つの基底ベクトルのなす角度は減少している．赤嶺 (2010b) で述べたように，TモデルとCモデルはスルメイカのモデル (14) 式に近い収束が遅い．そのため角度の減少率も小さくなっている．

まとめ

赤嶺 (2010b) で証明されていなかった定理「すべての順列における最大固有値の相加平均は，平均行列の最大固有値の n 乗に収束する」について証明することができた．行列のrankを用いて前提条件を厳密に定義し，線型写像によって変換された基底ベクトル間の角度を評価することが証明の要である．

謝辞

この小論をまとめるにあたり，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 (2010a) 「水産資源のデータ解析入門」．恒星社厚生閣，東京，178 pp.
 赤嶺達郎 (2010b) 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．水産海洋研究，74, 208–213.
 Caswell, H. (2001) Matrix population models, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, 722 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.