

## Workshop 4-3

超発展編  
様々な応用(マルコフ行列・分集団モデル・  
生命表反応解析(LTRE)など)

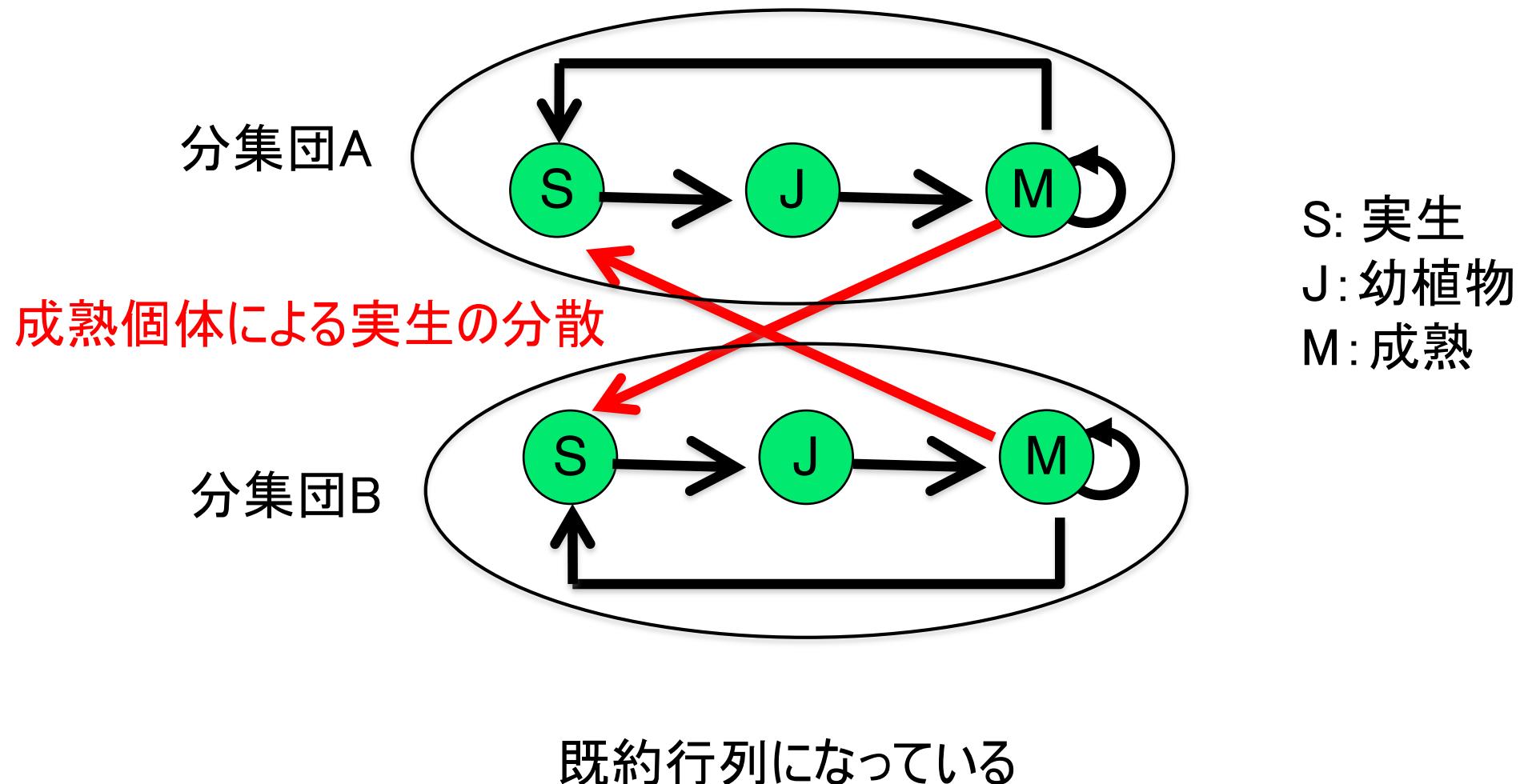
分集団モデル

高田 壮則(北海道大学)

# 第9章 分集団モデル

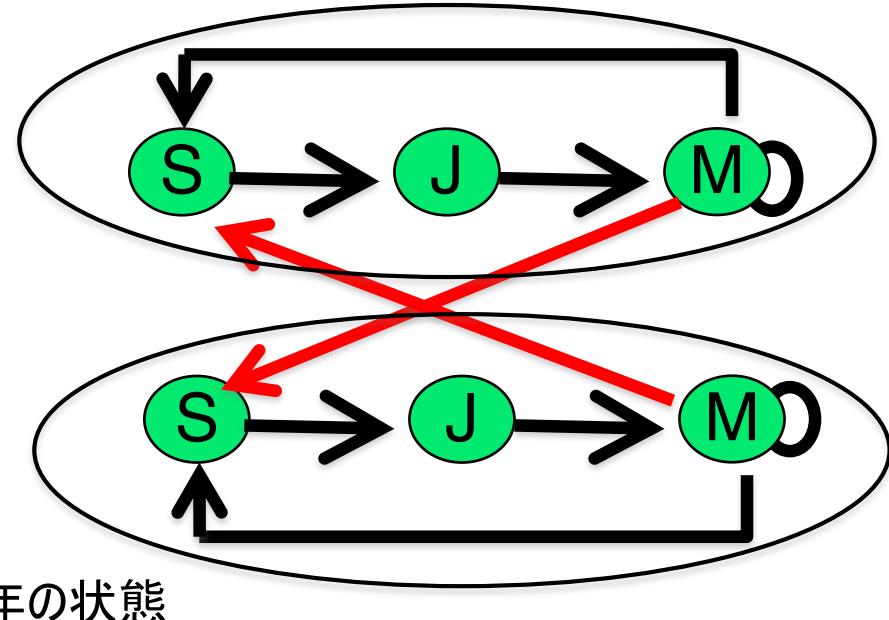
Meta-population model

# 分集団モデルのシェマ



# 分集団モデルの個体群行列

齢だけを考えていてはこういう発展はなかった。  
齢や生育段階も状態の一つとして考える便利さ。



		分集団A			分集団B				
		S	J	M	S	J	M		
翌年 の 状 態	分集団A	S	0	0	*	0	0		$g_{ab}$
		J	*	0	0	0	0	0	
		M	0	*	*	0	0	0	
翌年 の 状 態	分集団B	S	0	0		0	0	*	$g_{ba}$
		J	0	0	0	*	0	0	
		M	0	0	0	0	*	*	

BからA  
への移住

AからB  
への移住

## 分集団孤立の場合

$$\mathbf{M}_A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 2 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda_A = 0.74$$

$$\mathbf{M}_B = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 6 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda_B = 1.06$$

## 分集団統合の場合

3割が分集団Bに移住

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1.4 & 0 & 0 & 0.6 \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.6 & 0 & 0 & 5.4 \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}$$

1割が分集団Aに移住

$$\lambda_M = 1.03$$

## 分集団孤立の場合

$$\mathbf{M}_A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 2 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda_A = 0.74$$

$$\mathbf{M}_B = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 6 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda_B = 1.06$$

## 分集団統合の場合

$x$  が分集団Bに移住

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 2(1-x) & 0 & 0 & 6y \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2x & 0 & 0 & 6(1-y) \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}$$

$y$  が分集団Aに移住

$$\lambda_M = ???$$

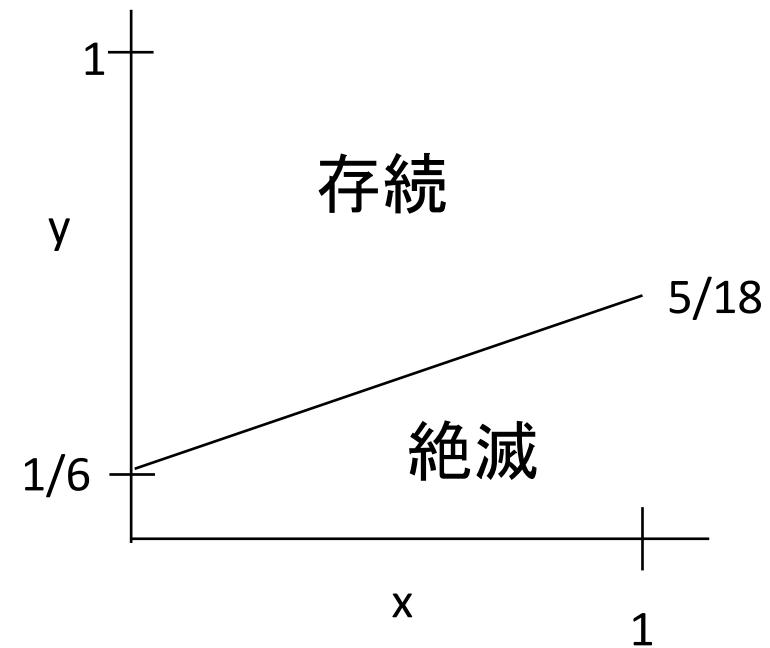
分集団統合の場合に  
絶滅を防ぐ可能性は？

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 2(1-x) & 0 & 0 & 6y \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2x & 0 & 0 & 6(1-y) \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda_M = \sqrt[3]{\frac{4 - x - 3y + \sqrt{4 + 4x + x^2 - 12y + 6xy + 9y^2}}{5}}$$

$$\lambda_M > 1 \iff 18y > 2x + 3$$

少なくとも1/6程度はAへの移住  
がなければ集団は持たない



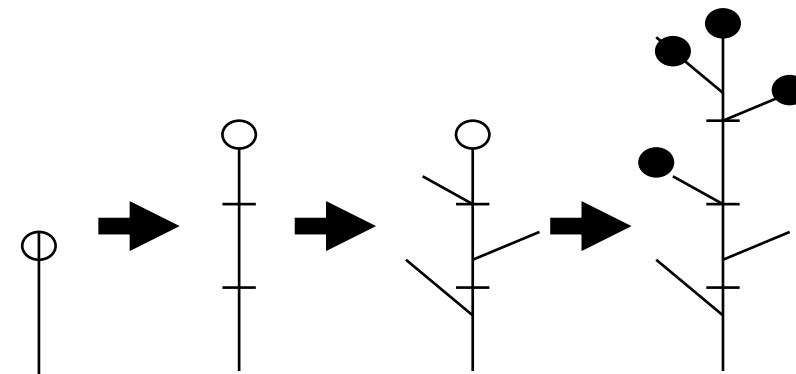
# 搅乱環境におけるトチノキの分集団モデル解析



Kaneko et al. (1999)

## トチノキの生活史(生活環)

- ◆ 冷温帯林の典型的な渓畔樹種
- ◆ 落葉高木（最高で30m、胸高直径1.5mに達する）
- ◆ 種子の大きさは日本冷温帯で最大。
- ◆ 樹齢80～150年



実生  
(芽生え) 個体      単軸  
個体      分枝  
個体      成熟  
個体

生育段階

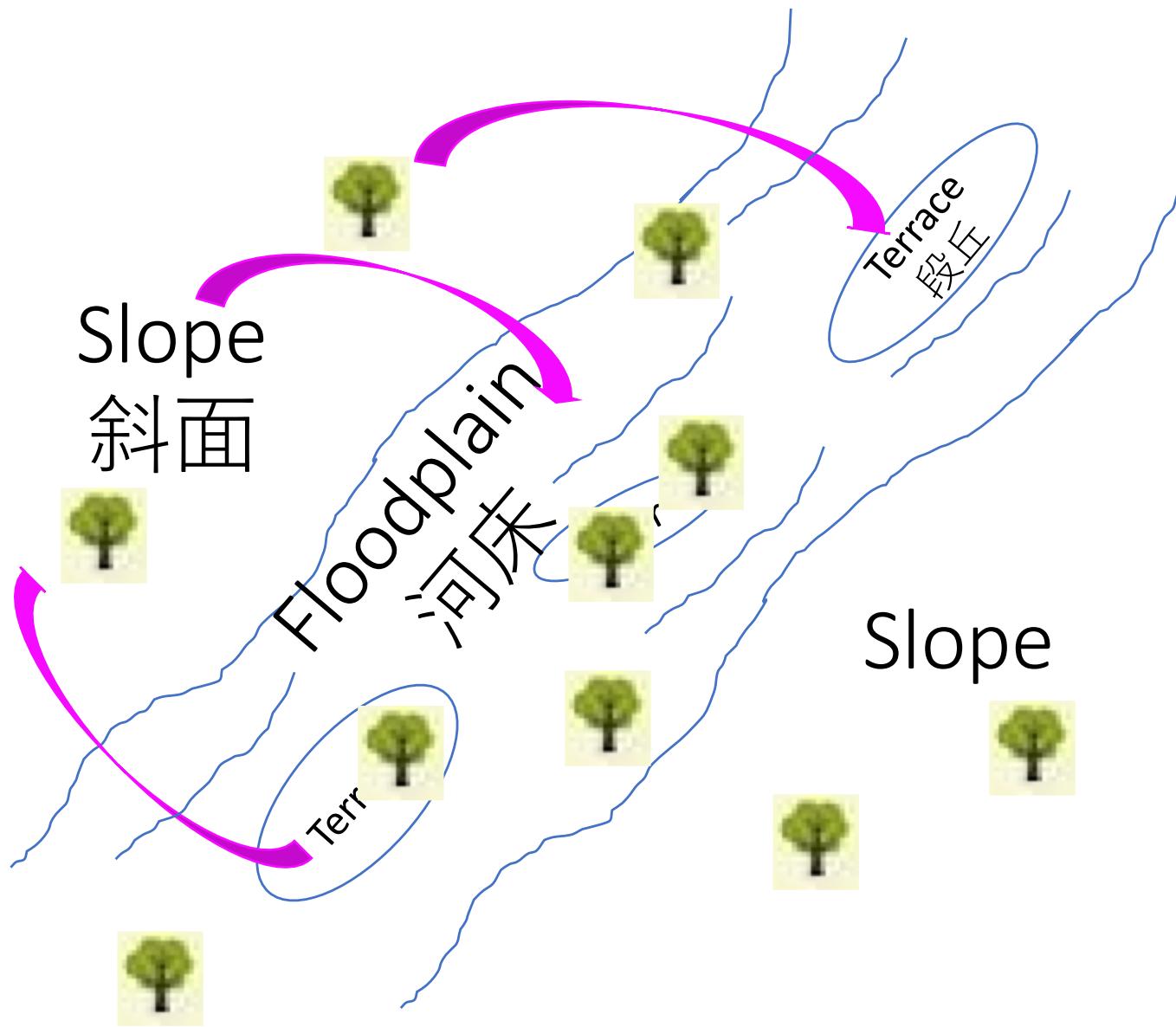
# 方法

- ・ 調査地：京都大学芦生演習林  
(海拔 688.7 - 836.5 m, 北緯35°20'東経135°44')
- ・ 河畔域 2.8 ha の毎木調査
- ・ 6年間の個体追跡調査
- ・ 種子トラップによる繁殖率評価
- ・ 個体群行列モデルによる動態予測

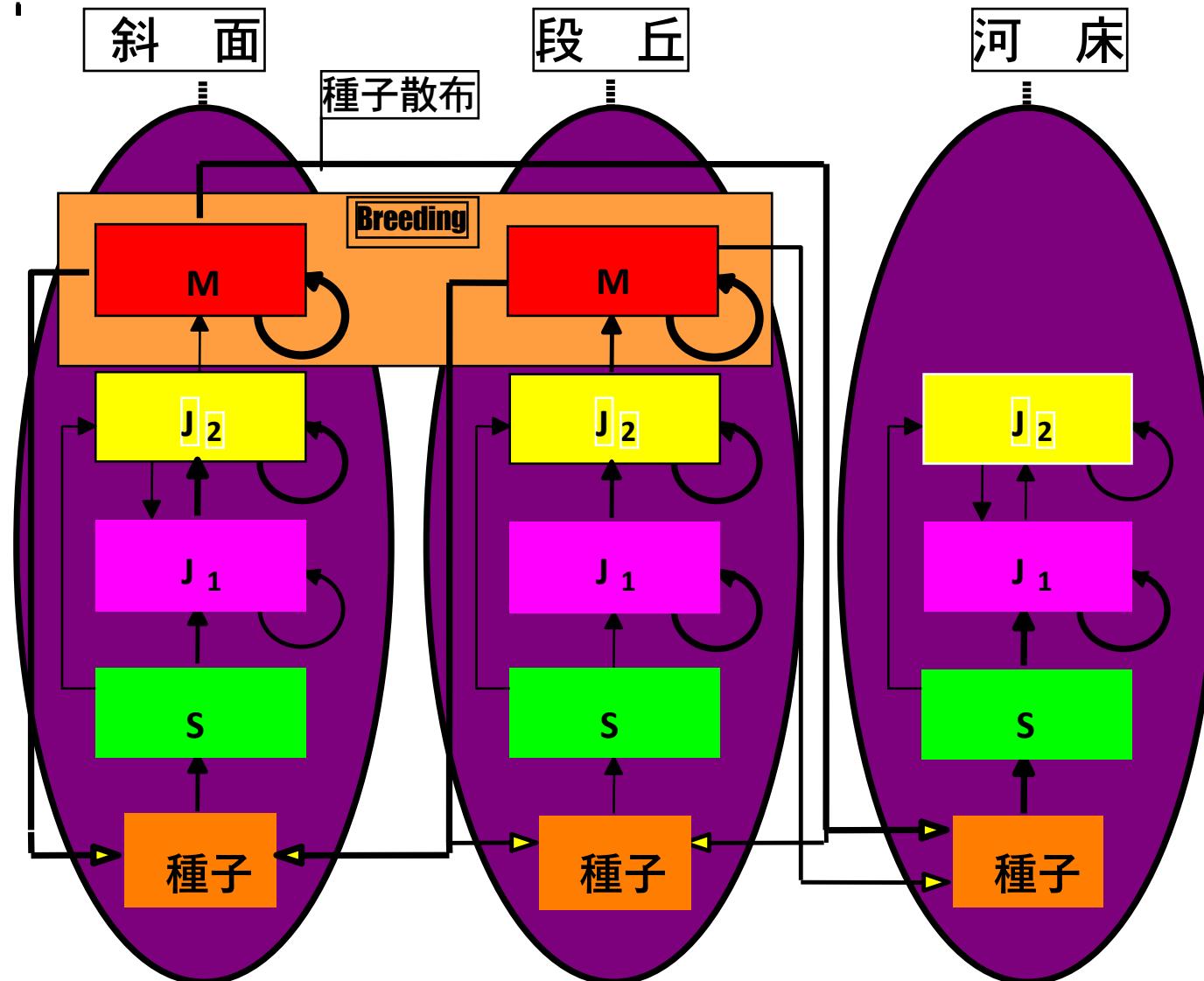
	河床部	段丘部	斜面部
調査面積(ha)	0.34 (12.4%)	0.53 (19.3%)	1.88 (68.4%)
個体密度（胸高直 径10cm以上）	155.9	122.6	277

# 3つの質の異なる生息域

Seed dispersal



# トチノキの分集団構造と生活史の流れ図



# トチノキの地理的結合個体群行列 (種子散布によって結合された3つの分集団; $n = 18194$ )

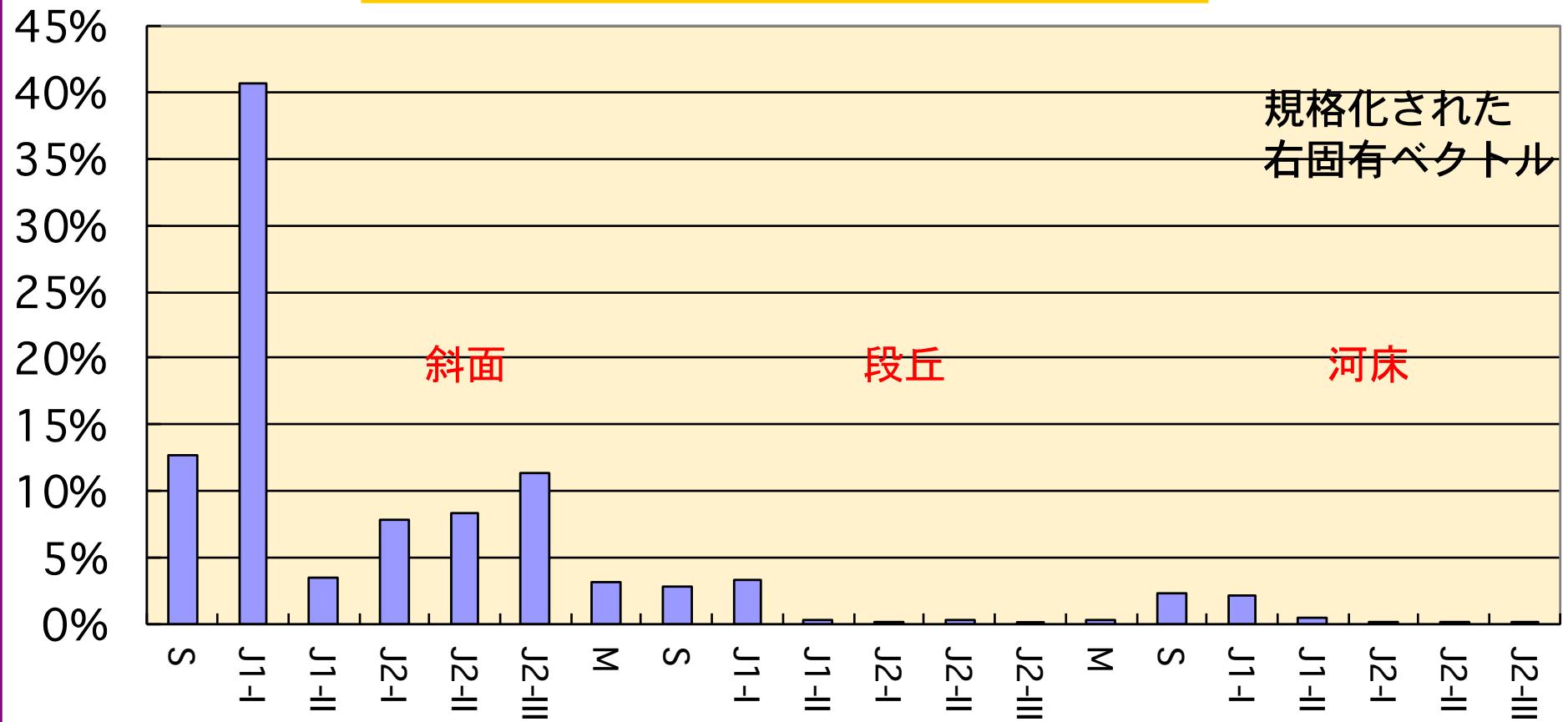
赤枠：種子分散

Stage-class		Slope (S)						Terrace (T)						Floodplain (F)											
at Year	$t+1$	S	J <sub>1</sub> -I	J <sub>1</sub> -II	J <sub>2</sub> -I	J <sub>2</sub> -II	J <sub>2</sub> -III	M	S	J <sub>1</sub> -I	J <sub>1</sub> -II	J <sub>2</sub> -I	J <sub>2</sub> -II	J <sub>2</sub> -III	M	S	J <sub>1</sub> -I	J <sub>1</sub> -II	J <sub>2</sub> -I	J <sub>2</sub> -II	J <sub>2</sub> -III				
S	S	0	0	0	0	0	0	3.68																	
	J <sub>1</sub> -I	0.7830	<b>0.7710</b>	0.1670	0	0	0																		
	J <sub>1</sub> -II	0	0.0246	<b>0.7500</b>	0	0	0																		
	J <sub>2</sub> -I	0	0.0387	0	<b>0.8280</b>	0	0																		
	J <sub>2</sub> -II	0	0	0	0.1210	<b>0.9170</b>	0																		
	J <sub>2</sub> -III	0	0	0	0	0.0661	<b>0.9810</b>																		
T	M	0	0	0	0	0	0.0095	<b>0.996</b>																	
	S							0.83		0	0	0	0	0	0	1.16									
	J <sub>1</sub> -I									0.3080	<b>0.7390</b>	0.4000	0	0	0	0									
	J <sub>1</sub> -II									0.026	0.0332	<b>0.3000</b>	0	0	0	0									
	J <sub>2</sub> -I									0	0.0047	0	<b>0.7690</b>	0	0	0									
	J <sub>2</sub> -II									0	0	0.100	0.1540	<b>0.9090</b>	0	0									
F	J <sub>2</sub> -III									0	0	0	0	0.0545	<b>0.9630</b>	0									
	M									0	0	0	0	0	0.0370	<b>0.9970</b>									
	S							0.663							0.928							0			
	J <sub>1</sub> -I														0.4590	<b>0.5230</b>	0.1330	0	0	0	0	0			
	J <sub>1</sub> -II														0.0270	0.0615	<b>0.6000</b>	0	0	0	0	0			
	J <sub>2</sub> -I														0	0.0154	0	<b>0.5000</b>	0	0	0	0			
	J <sub>2</sub> -II														0	0	0	0.4000	<b>0.8520</b>	0	0	0			
	J <sub>2</sub> -III														0	0	0	0	0.037	<b>0.8410</b>	0	0			

# 個体群成長率、安定生育段階構成

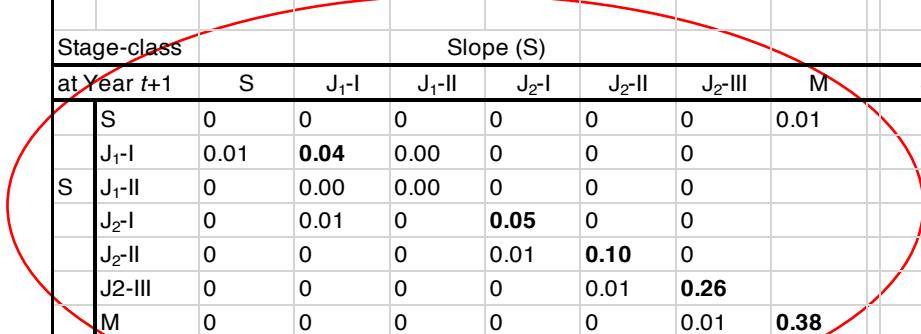
個体群成長率 ( $\lambda$ ) = 1.0298 (最大固有値)

集団内の各生育段階の割合 (%)

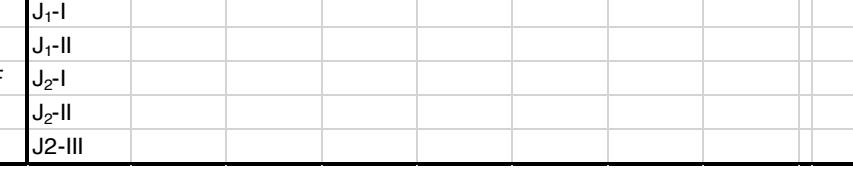


# 弹性度解析

(環境変化に伴う個体群成長率の変化の度合い)







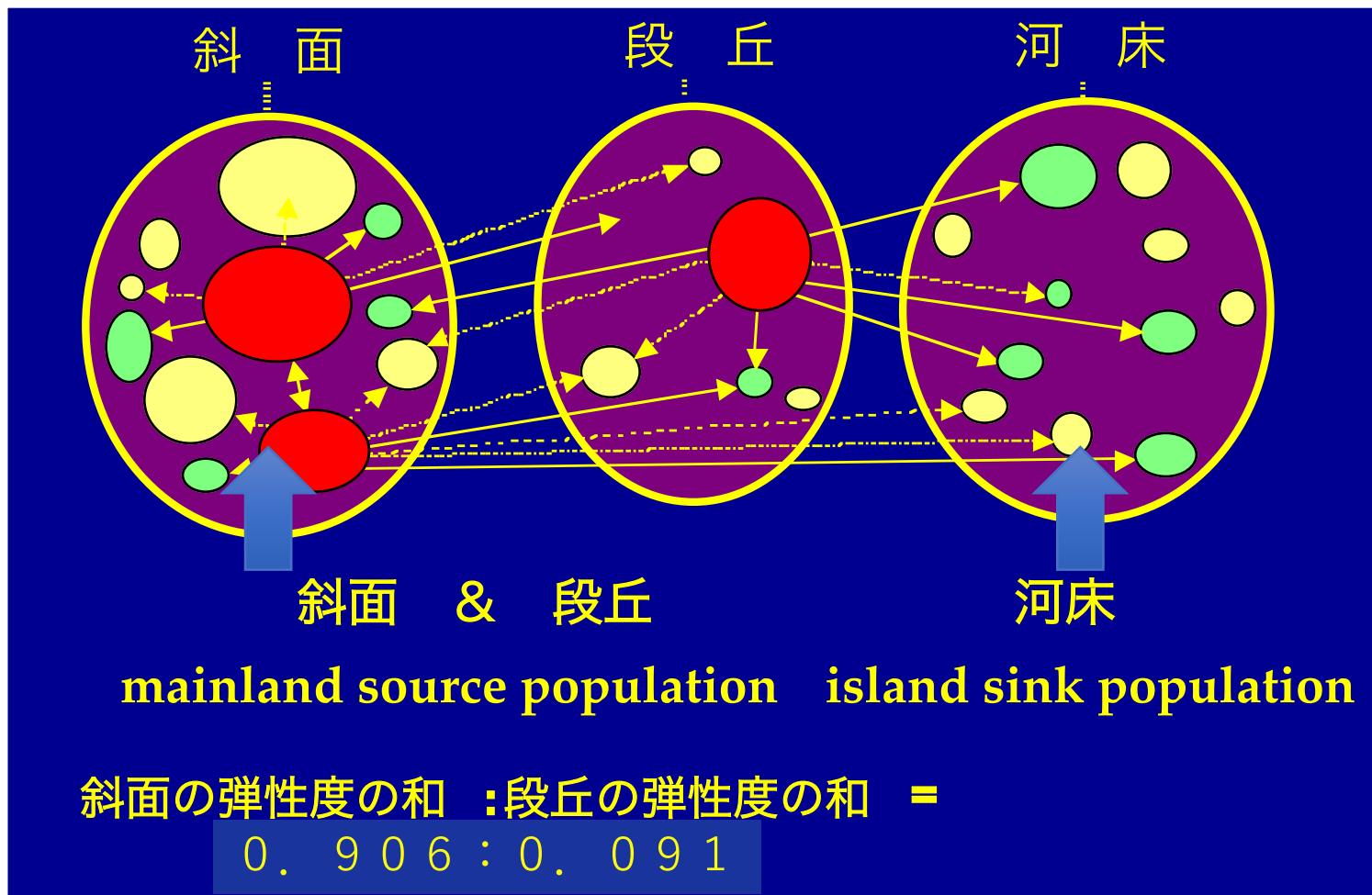

Stage-class		Slope (S)						Terrace (T)						Floodplain (F)							
at Year $t+1$	S	J <sub>1</sub> -I	J <sub>1</sub> -II	J <sub>2</sub> -I	J <sub>2</sub> -II	J <sub>2</sub> -III	M	S	J <sub>1</sub> -I	J <sub>1</sub> -II	J <sub>2</sub> -I	J <sub>2</sub> -II	J <sub>2</sub> -III	M	S	J <sub>1</sub> -I	J <sub>1</sub> -II	J <sub>2</sub> -I	J <sub>2</sub> -II	J <sub>2</sub> -III	
S	S	0	0	0	0	0	0.01	T													
	J <sub>1</sub> -I	0.01	<b>0.04</b>	0.00	0	0	0														
	J <sub>1</sub> -II	0	0.00	0.00	0	0	0														
	J <sub>2</sub> -I	0	0.01	0	<b>0.05</b>	0	0														
	J <sub>2</sub> -II	0	0	0	0.01	<b>0.10</b>	0														
	J <sub>2</sub> -III	0	0	0	0	0.01	<b>0.26</b>														
T	M	0	0	0	0	0	0.38		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	S						0.001		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	J <sub>1</sub> -I								0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	J <sub>1</sub> -II								0.00	0.00	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	J <sub>2</sub> -I								0	0.00	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0	
	J <sub>2</sub> -II								0	0	0.00	0.00	<b>0.01</b>	0	0	0	0	0	0	0	
F	J <sub>2</sub> -III								0	0	0	0	0.00	<b>0.02</b>	0						
	M								0	0	0	0	0	0.00	<b>0.05</b>						
	S						0													0	0
	J <sub>1</sub> -I																			0	0
	J <sub>1</sub> -II																			0	0
	J <sub>2</sub> -I																			0	0
J <sub>2</sub> -II																				0	0
																					0
J <sub>2</sub> -III																				0	0

弹性度の高い値は斜面集団に集中している

# トチノキの平均余命(yr)

生育段階	記号	斜面	段丘	河床
実生	S	21.1	5.8	2.4
単軸型小個体	J 1 - 1	25.7	12.2	2.8
分枝型小個体	J 2 - 1	21.1	42.3	3.4
単軸型大個体	J 1 - 2	112.6	162.7	8.7
分枝型大個体	J 2 - 2	152.6	237.8	8.3
前成熟段階	J 2 - 3	175.7	378.9	6.3
成熟段階	M	247.7	363.8	---

# トチノキ分集団構造を説明する概念図



## まとめ

- ❖ 全集団は更新に十分な個体群成長率を示している。
- ❖ 集団全体の維持は、もっぱら斜面集団に負っている。
- ❖ 平均余命は過大評価の可能性がある。その理由として大型台風の襲来を評価できていないことが考えられる。
- ❖ 河床集団は、供給源集団としての斜面および段丘集団によつて維持されている。

# おまけ

毎時一定量の移入がある場合

$$\vec{x}_0 = \begin{pmatrix} x_{01} \\ x_{02} \\ \vdots \\ \vdots \end{pmatrix} : \text{初期値}$$

ダイナミクス :  $\vec{x}_{t+1} = A\vec{x}_t + \vec{b}$        $\vec{b} = \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \\ \vdots \\ \vdots \end{pmatrix} : \text{各段階への移入}$

この式は、 $\vec{y}_t = \vec{x}_t - \vec{\alpha}$  とおくことによって、

$$\vec{y}_{t+1} = A\vec{y}_t \quad \text{初期値 : } \vec{y}_0 = \vec{x}_0 - \vec{\alpha}$$

と変形される。ここで、 $\vec{\alpha} = (E - A)^{-1}\vec{b}$

\*やはり行列Aの性質（固有値、固有ベクトル）によって、動態は大きく影響を受ける。

## 第10章 データベース

### COMPADRE, COMADRE

\*マックス・プランク研究所（ドイツ・ロストック市）の人口統計学部門の主導のもと、作成された。

\*現在では、Version 6 まで改訂されている。

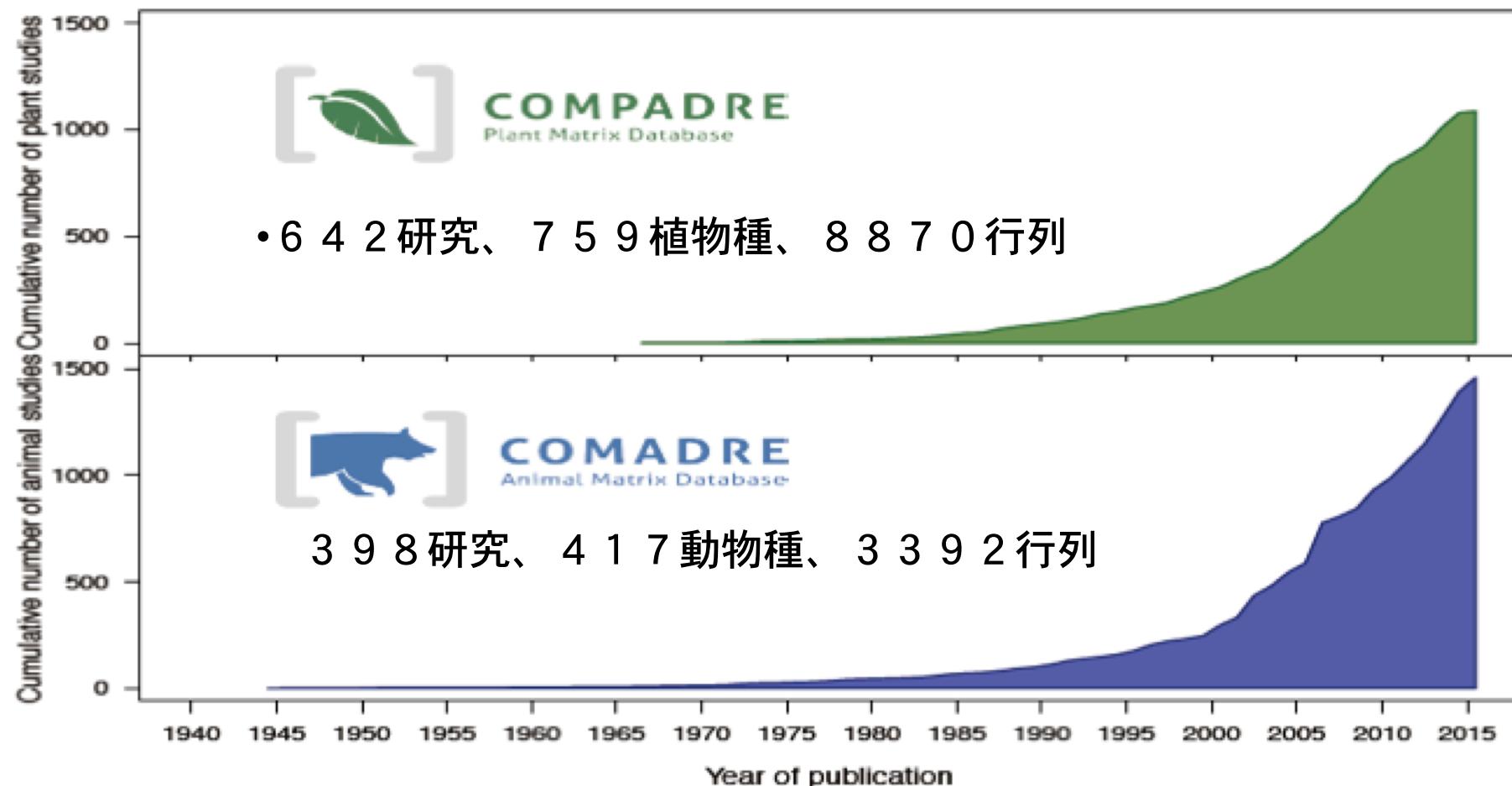
# 今ではデータベースまでできるようになりました

COMPADRE

Salguero-Gómez et al. (2015)

COMADRE

Salguero-Gómez, Owen Jones et al. (2016)



# Compadreの概要

The details are presented in Course 5  
of our workshop.

- Version 6 (6 4 2 研究、7 5 9 植物種、8 8 7 0 行列)
- Taxonomic names
- Published paper
- Geolocation
- Architectural organization
- Matrix information

} 付加情報

$$\mathbf{A} = \mathbf{U} + \mathbf{F} + \mathbf{C}$$
$$\begin{bmatrix} 0.2 & 0.1 & 0 & 1.4 & 5.2 \\ 0.2 & 0 & 0.2 & 0.2 & 3.0 \\ 0 & 0.3 & 0.1 & 0.3 & 1.5 \\ 0 & 0.3 & 0.6 & 0 & 0.1 \\ 0 & 0 & 0 & 0.4 & 0.7 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.2 & 0.1 & 0 & 0 & 0 \\ 0.2 & 0 & 0.2 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0.3 & 0.1 & 0.3 & 0 \\ 0 & 0.3 & 0.6 & 0 & 0.1 \\ 0 & 0 & 0 & 0.4 & 0.7 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 1.4 & 5.2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 2.8 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1.5 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Population matrix  
以前は推移行列  
と呼んでいた

推移行列

繁殖行列

クローン行列

この行列が多数種にわたって集められると何ができるのか?



HOME DATA NEWS ABOUT US HELP

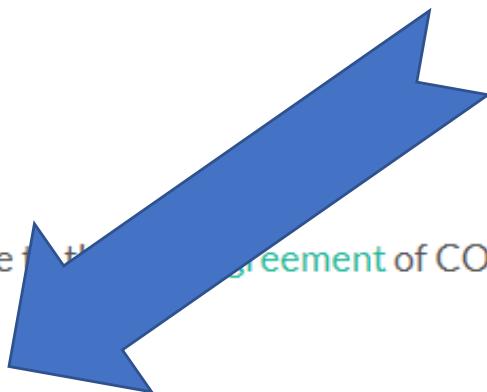
動物バージョンも同様、HPから更新を確

## COMADRE data

By clicking on "OK", you agree to the [User Agreement](#) of COMPADRE & COMADRE. This will download an R data object c

1. Version 2.0.1
2. 405 taxonomically accepted species
3. 508 studies
4. 1927 matrix population models

The user guide can be found [here](#).



- Version 4.20.11.1
- 417種
- 398研究
- 3392行列

OK

<https://taktakada.github.io/database/>



はじめに

第一章 内容の詳細 (COMPADRE)

第二章 研究リソース (COMPADRE)

第三章 データ利用の一例の紹介

第四章 内容の詳細 (COMADRE)

第五章 研究リソース (COMADRE)

## はじめに

1941年にBernardelliによって個体群推移行列モデルが提案されて以来、約七十年が経過した2014, 2015年は、生物集団の人口統計学(demographic research)において画期的な時代の幕開けの年でした。というのも、マックス・プランク研究所（ドイツ・ロストック市）の人口統計学部門の研究者が主導して、推移行列モデルのデータベースが整えられ、COMPADRE（植物データベース）およびCOMADRE（動物データベース）という名前の公開データベースがオンラインで利用可能となつたからです。これらのデータベースには、この70年間に蓄積された様々な動植物2200種の計1万2千個の推移行列が提供されています。各推移行列からは、この半世紀の間に開発された手法を用いて、各個体群の個体群統計量（例えば、感度、平均寿命、個体群成長率等）を求めることができます。数多くの論文が出版されてきました。これからは、この推移行列モデルビッグデータを用いた、個体群統計量の統計研究の進展が期待されています。

お知らせ





右固有ベクトルはゼロの要素を含んでいるはず。フラッ  
ド以外にも含むのか（トチノキ）

感度の演習問題  
分集団モデルで様々な値の例を  
進化の話を