

Workshop 3-1

行列モデルを使った集団生物学：
発展編(生育段階構成モデルとその基本統計量)

イントロダクション

高田 壮則(北海道大学)

タイムテーブル(Time table)

高田担当分

1月24日(日) 10:30-12:00 1st class

13:00-15:00 2nd class

15:10-17:00 3rd class

1月31日(日) 10:30-12:00 1st class

13:00-15:00 2nd class

15:10-17:00 3rd class

2月14日(日) 同上

「個体群行列データベース
COMPADRE・COMADREの
使用法(R演習とともに)」

実際にデータベースを見てみたい
人向け

「行列モデルを使った集団生物
学:超入門編(生命表から齢構
成モデルまで)」
西村欣也(北大・水産)

数理モデルを使
いたい、関連論文を
理解するために学
びたい人向け

初学者、学んでお
きたい人向け

「密度依存的行列モデル」
高田壮則(北大・地球環境)

「行列モデルを使った集団生物
学:超発展編(マルコフ行列の
応用・分集団モデルなど)」
高田壮則(北大・地球環境)

「行列モデルを使った集団生物
学:発展編(生育段階構成モ
デルとその基本統計量)」
高田壮則(北大・地球環境)

実際に使ってみたい、関連論文を理解す
るために学びたい人向け

資料ダウンロード

<https://taktakada.github.io/workshop20.html>

自己紹介

氏名
所属・学年など
専門・研究テーマなど

目的

- 齢構成モデルからステージ構成モデルへ
(人口学から生物人口学へ)
- どのように線形代数(行列代数)を生物人口学に
応用するのか？
- どう行列を使って基本的な個体群(集団)統計量
を求めるのか？
- 保全生態学への応用

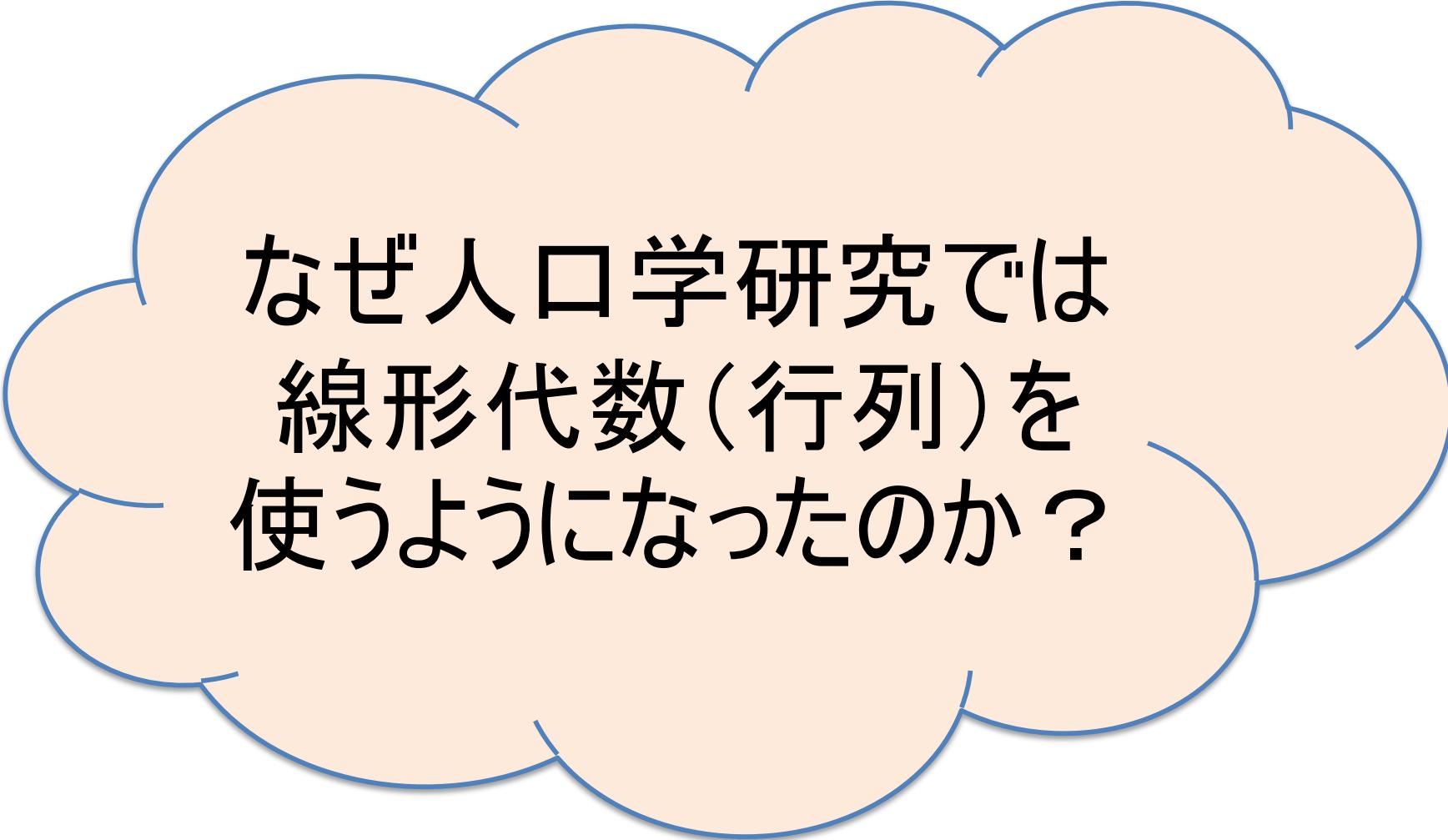
A little bit math



Translation of “demography”

“デモグラフィー” is not a popular Japanese word in Japan.

- Demography: 「人口学」、時に「個体群統計学」
mainly for human
- Biodemography: 生物人口学 (not popular)
mainly for plants and animals
Cf. “Biodemography (Carey 2020)”



なぜ人口学研究では
線形代数(行列)を
使うようになったのか？

Answer: 歴史的な背景 + 理論的思考の產物

個体群生態学の基礎理論100年の歴史

第一期：原初的齢構成モデルの時代

主に人間・動物個体群の研究に用いられた

第二期：レスリー行列 (Leslie matrix) モデルの時代

齢構成モデルではあるが、行列の形に整理された

第三期：レフコビッチ行列 (Lefkovich matrix) モデルの時代

齢構成モデルが一般的に拡張され、植物への応用が盛んになった

第四期：未来へ(データベース？？？、分析手法の開発？？？)

目的：現在までの流れを整理・俯瞰する

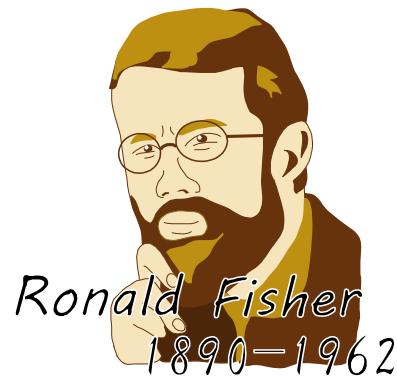
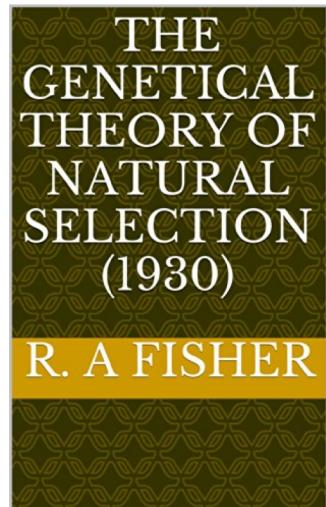
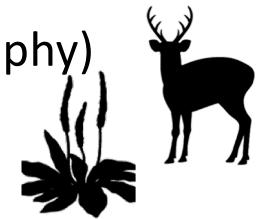
デモグラフィー?

Demography is the statistical study of populations, especially human beings. As a very general science, it can analyze any kind of dynamic living population (population dynamics).
(From Wikipedia)



人口学(Human demography)
西村先生

生物人口学(Bio-demography)
Plants and Animals



One of the most famous textbooks in ecology

特に行列を使っているわけではない

この子は誰が生んだのか？

Who gave birth to this baby?



$$1 = b_1 l_1 \lambda^{-1} + \cdots + b_{x-1} l_{x-1} \lambda^{-(x-1)} + \underbrace{b_x l_x \lambda^{-x}}_{\substack{\text{New babyの親の年齢} \\ \text{が } x \text{ である確率}}} + b_{x+1} l_{x+1} \lambda^{-(x+1)} + \cdots$$

合計 1

この式はロトカ(・オイラー)方程式と呼ばれている。
生残率(l_x)、繁殖率(b_x)から個体群成長率(λ)が求めることができる公式

1930年代の基礎理論 行列を使っていない。

Fisher's book

CONTENTS

List of Illustrations

xi

I. The Nature of Inheritance

The consequences of the blending theory, as drawn by Darwin. Difficulties felt by Darwin. Particulate inheritance. Conservation of the variance. Theories of evolution worked by mutations. Is all inheritance particulate? Nature and frequency of observed mutations.

II. The Fundamental Theorem of Natural Selection

The life table and the table of reproduction. The Malthusian parameter of population increase. Reproductive value. The genetic element in variance. Natural Selection. The nature of adaptation.

Deter

口ト力(・オイラー)方程式

繁殖価(reproductive value))

III. The Genetical Theory of Natural Selection

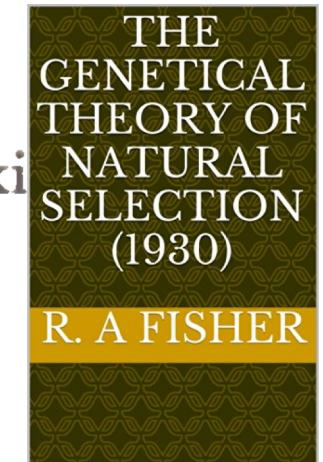
The factors of variation

$$1 = \sum_{i=1}^n b_i l_i \lambda^{-i}$$

$$\frac{v_j}{v_1} = \frac{\lambda^j}{l_j} \sum_{i=j} b_i l_i \lambda^{-i-1}$$

the theory. The process of modification. Inferences from the theory

of the evolution of dominance. Quantitative



22
生命表
繁殖スケジュール
マルサス係数(r)

$\lambda = e^r$
個体群成長率

48

20世紀初頭(約100年前)
齢構成に基づく様々な統計量の公式

l_a, b_a だけ

平均寿命

Net reproductive rate
(純繁殖率)

$$E_0 = \sum_{a=0} l_a$$

$$R_0 = \sum_{a=0} l_a b_a$$

ロトカ (・オイラー) 方程式
(1911)

$$\lambda \text{を求める } 1 = \sum_{i=1}^n b_i l_i \lambda^{-i}$$

世代時間

$$T = \frac{\sum x l_x l_x}{R_0}$$

Fisherの繁殖価 (1930)

定数倍の任意性

$$\frac{v_j}{v_1} = \frac{\lambda^j}{l_j} \sum_{i=j} b_i l_i \lambda^{-i-1}$$

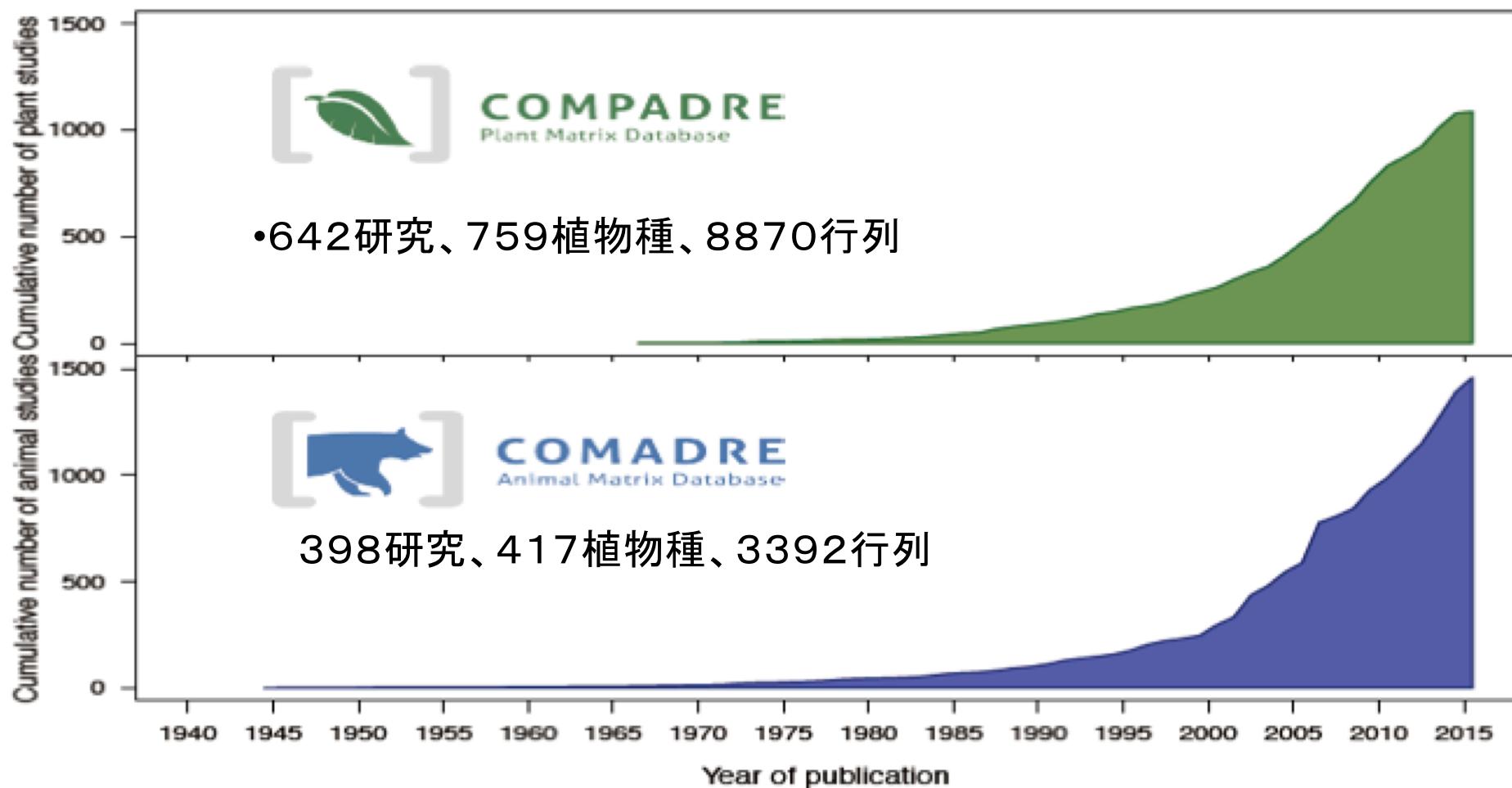
年表

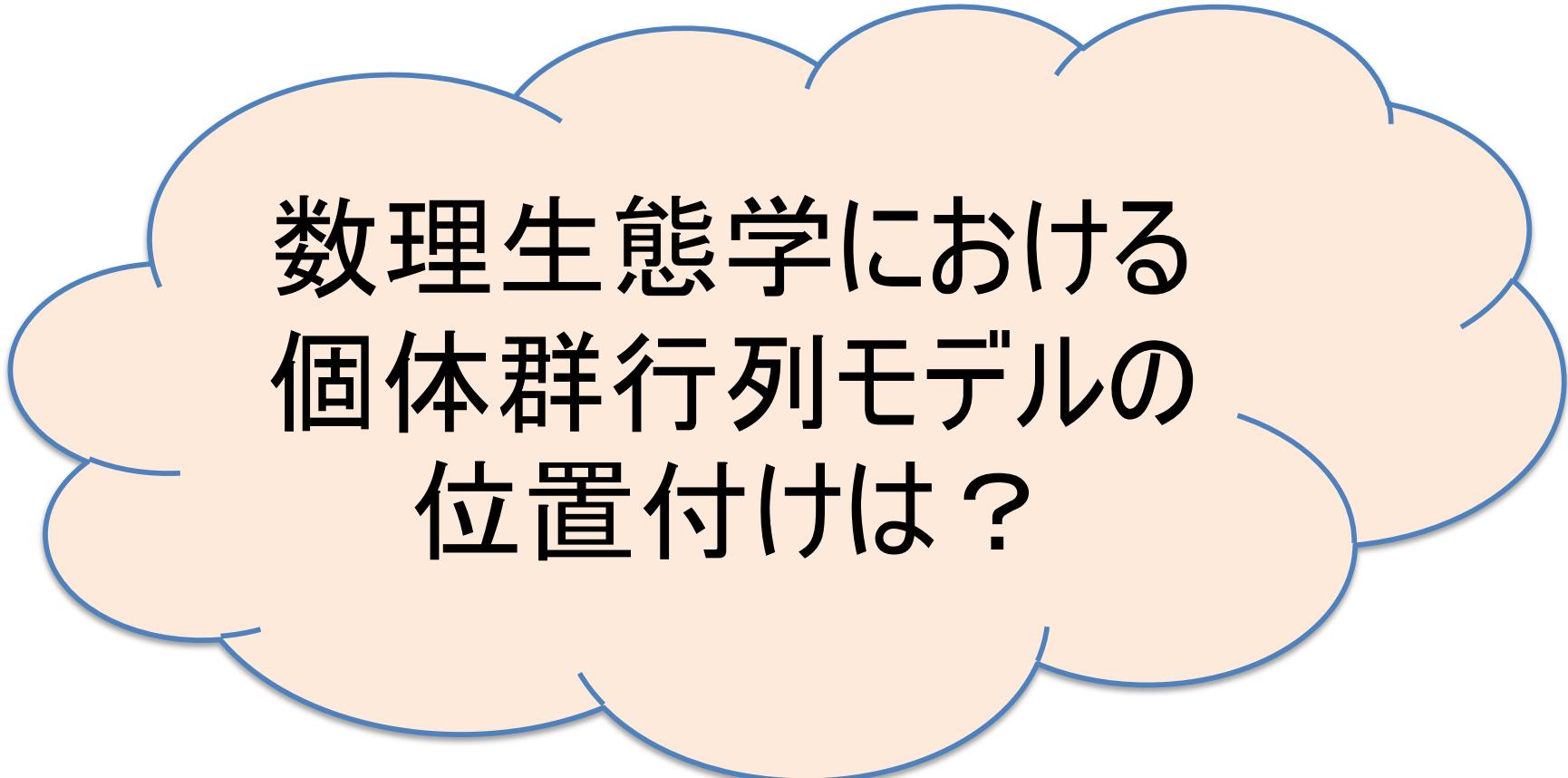
1826 Babbage	生命表	<i>A Comparative View of the various Institutions for the Assurance of Lives.</i>
1910 Sharpe & Lotka	連續版 口ト力(・オイラー)方程式	(最大固有値が実数で1個だけ)
1912 Frobenius	離散版 非負既約行列の固有値の最大固有値が正の実数であること	
1926 McKendrick	連續版 齡構造モデル	偏微分方程式の形で
1930 Fisher	繁殖価の定義	
1941 Bernardelli	離散版 齡構造モデル	行列の形で (レズリー行列) 固有ベクトル無
1942 Lewis	離散版 齡構造モデル	行列の形で (レズリー行列)
1945 Leslie	離散版 齡構造モデル	右固有ベクトルと齧構成ベクトルとの関係
1949 Von Foerster	連續版 齡構造モデル	偏微分方程式の形で
1952, 1954 Medawar, Cole	進化人口学の勃興	
1963, 1965 Lefkovitch	離散版 生育段階構造モデル	行列の形で
1967 Shinko & Streifer	連續版 サイゾ構造モデル	偏微分方程式の形で
1968 Goodman	左固有ベクトルと繁殖価の関係	
1975 Wilbur	Evolutionary demographyという言葉の初出	
1978 Caswell	感度解析	新しい統計量
1986 De Kroon et al.	弹性度解析	新しい統計量
2015 Salguero-Gomez et al.	COMPADREデータベース	

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)





**数理生態学における
個体群行列モデルの
位置付けは？**

生態学における数理モデル

動態モデル: Malthusモデル、Logisticモデル、競争方程式、
Lotka-Volterraモデル、**個体群行列モデル**、
拡散方程式モデル、格子モデル…

最適戦略モデル: 卵サイズモデル、展葉・落葉戦略モデル
(Optimal strategy model) 繁殖スケジュールモデル、採餌戦略モデル

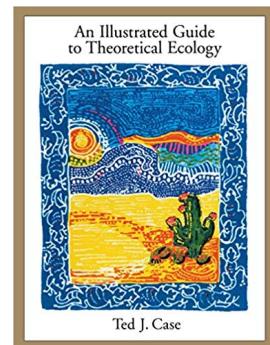
ESSモデル: タカハトゲーム、性比モデル、分散モデル
(Evolutionarily Stable Strategy)
進化的に安定な戦略

動態モデルの分類

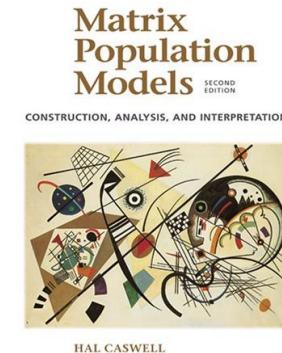
モデル	時間	空間構造	変数	備考
Malthusモデル	連続	無	単	一種
Logisticモデル	連続	無	単	一種、密度効果
競争方程式	連続	無	複	多種、密度効果、競争
Lotka-Volterraモデル	連続	無	複	多種、捕食効果
連続方程式	連続	無	単	サイズの成長、推移
拡散方程式モデル	連続	有	単	個体の拡散
推移行列モデル	離散	無	複	生育段階の推移
格子モデル	離散	有	単・複	空間の伝搬、競争

参考文献

Case (2000)
行列モデルの初
歩は3& 4章に。

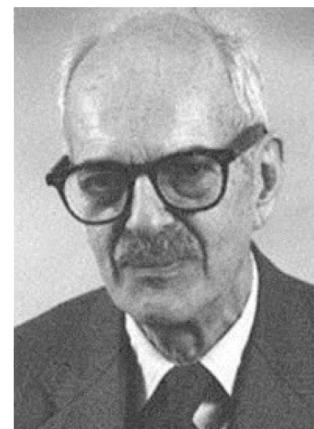
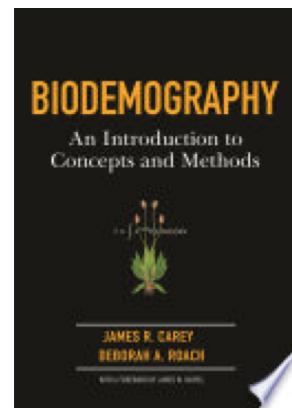


Hal Caswell (2001)
720pp.
詳細な解説書



Carey & Roach
(2020))

500pp.
Standard textbook

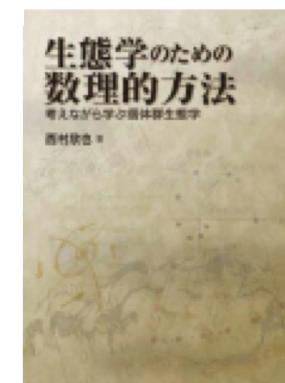


Keyfitz (1968)

草木を見つめる科学
(種生物学会編)
3 章、4 章に応用的解説
数学的基礎の付録

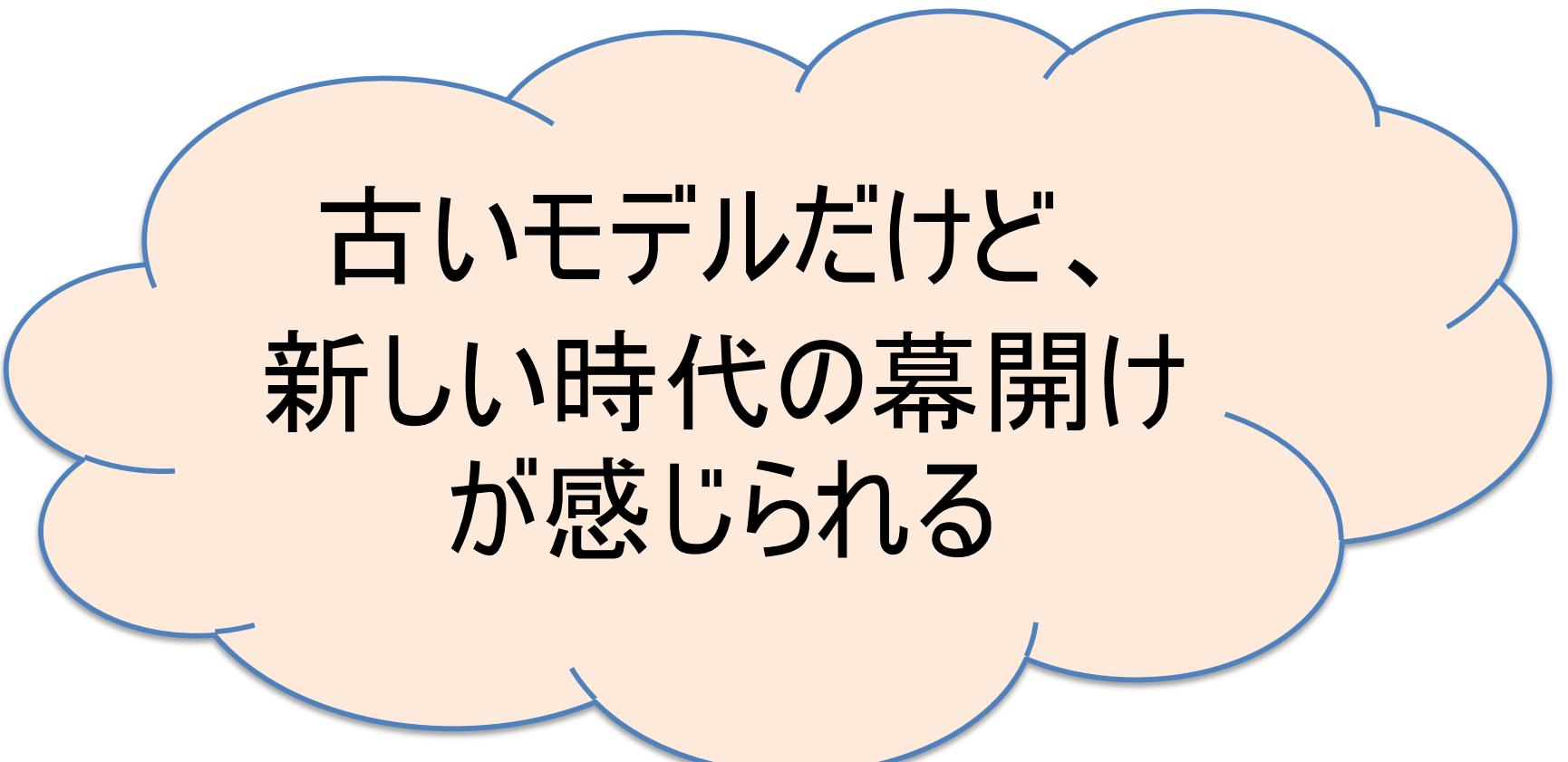


生態学のための数理的方法 (西村欣也)



Introduction to the
Mathematics of
Populations

Nathan Keyfitz
(1968)



古いモデルだけど、
新しい時代の幕開け
が感じられる

COMPADRE データベース

The COMPADRE Plant Matrix Database: an open online
repository for plant demography Journal of Ecology 2015, 103, 202–21



個体群統計統計学時代
の幕開け

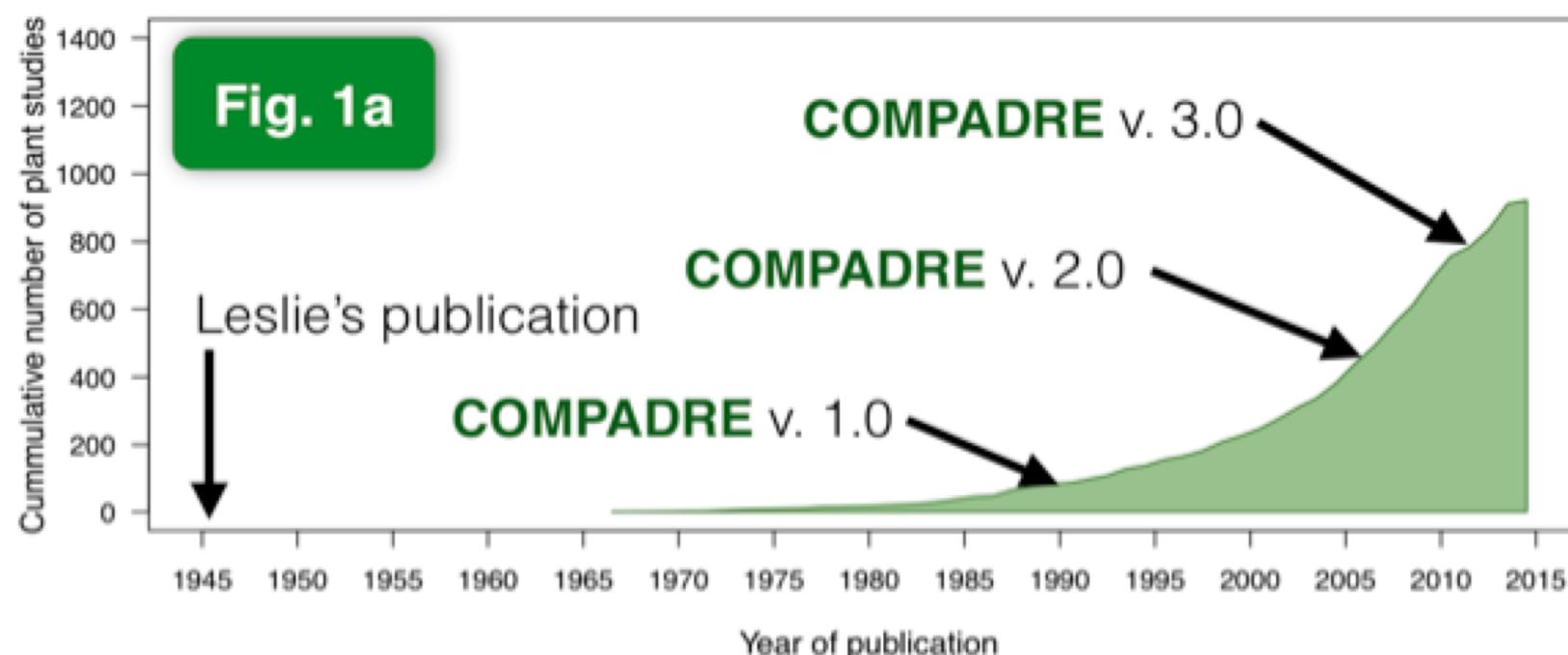
History of Matrix Population Models

Bernardelli (1941), Lewis (1942), Leslie (1945) Age-structured model

Lefkovitch (1965) and Keyfitz (1964) Stage-structured model

1970年代から様々な動植物に応用がなされ、理論的研究も進んだ

データベースの歴史	Version 1: Silvertown & Franco (1989) 105種
	Version 2: Salguero-Gomez & Hodgson(2008) 500種
	Version 3: Max Plank Institute (2011–)



Compadreの概要

The details are presented in Course 5
of our workshop.

- Version 6(642研究、759植物種、8870行列)
- Taxonomic names
- Phylogenetic tree
- Geolocation
- Architectural organization
- Matrix information

付加情報

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

Population matrix

推移行列

以前は推移行列と
呼んでいた

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

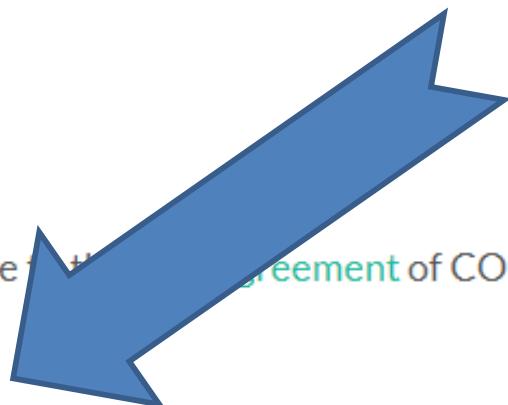
動物バージョンも同様、HPから更新を確認で

COMADRE data

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

- 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

COMPADRE, COMADREの紹介論文

The COMPADRE Plant Matrix Database: an open online repository for plant demography

Journal of Ecology 2015, 103, 202–218



COMPADRE
Plant Matrix Database

COMADRE: a global data base of animal demography

Journal of Animal Ecology 2016, 85, 371–38



COMADRE
Animal Matrix Database

COMPADRE/COMADRE開発チーム

- データベースマネージャー: Rob Salguero-Gómez, Owen Jones.
- 委員会: Annette Baudisch, Yvonne Buckley, Judy Che-Castaldo, Hal Caswell, Dalia Conde, Rob Salguero-Gómez, Owen Jones, Alexander Scheuerlein, and James Vaupel.
- デジタル処理チーム: Hendrik de Buhr, Alexander Hartmann, Anne Henning, Claudia Farack, Fränce Gottschalk, Gesa Roemer, Tara Ruoff, Julia Wille, and Stefan Zeh, with Ruth Archer .
- 教育委員会: Res Altwegg, Fernando Colchero, Ming Dong, Miguel Franco, David Hodgson, Hans de Kroon, Jean Dominique Lebreton, Jessica Metcalf, Maile Neel, Ingrid Parker, Bernt-Erik Sæther, Juan Silva, Jonathan Silvertown, Takenori Takada, Hiroyuki Yokomizo, Teresa Valverde, Luis Antonio Velez-Espino, and Glenda Wardle.

Diversity of ageing across the tree of life

Jones et al. (2014)

Nature, doi:10.1038/nature12789

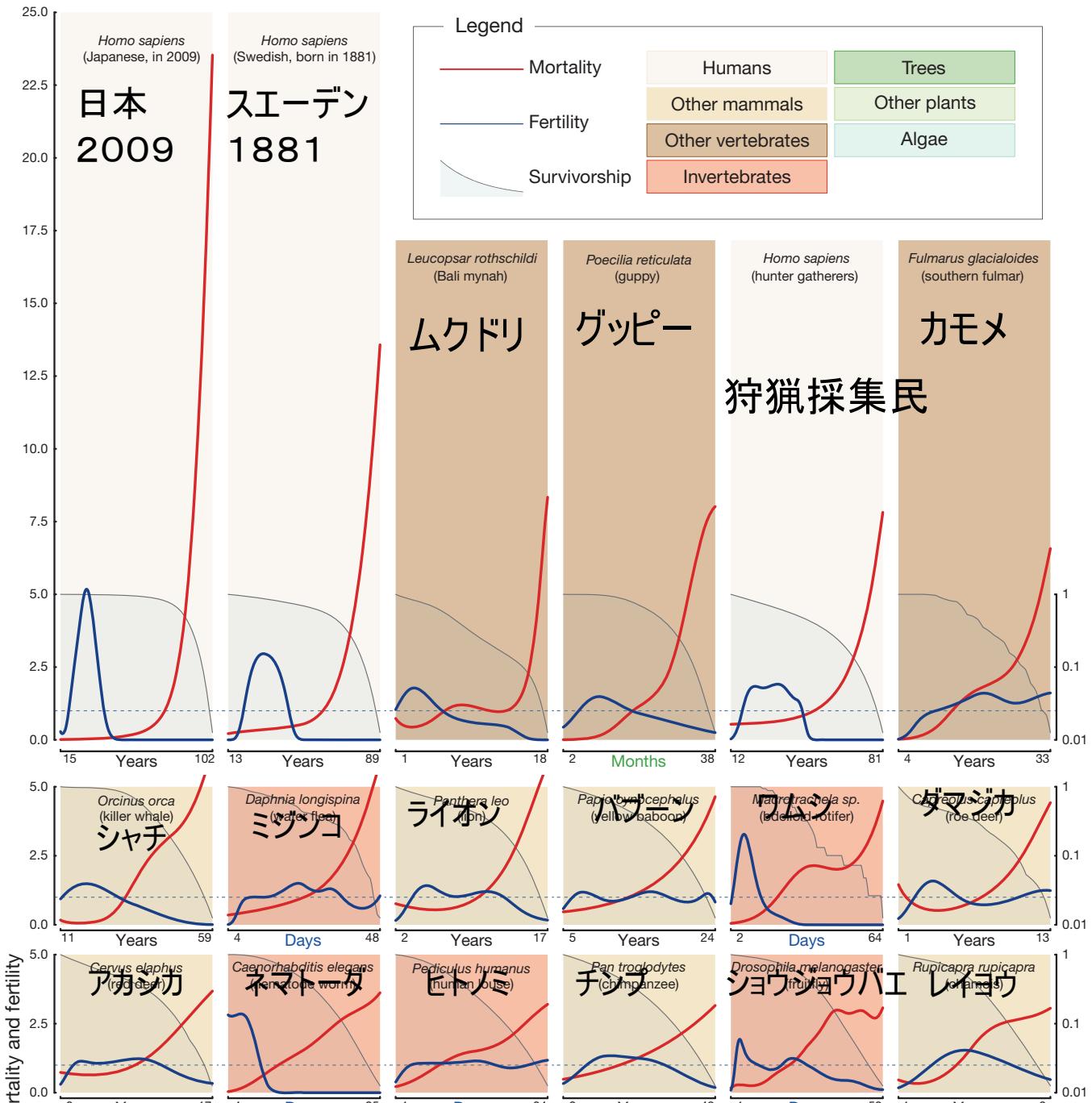
- ・ 老化の進化を理解する為には、様々な種にわたって老化のパターンが比較されるべきだが、その研究は少ない。
- ・ ほ乳類11種、他の脊椎動物12種、無脊椎動物10種、維管束植物12種、緑藻1種を用いて、齢依存的死亡率と繁殖率の比較を行った。
- ・ 進化によって、成熟後の加齢に伴う死亡率上昇と繁殖率低下を起こると予測されていたが、今回比較した種の間には、寿命の長い種と短い種の両方で、死亡率の上昇型、一定型、下降型、こぶ型など、その曲線の型に大きな多様性が見られた。

結果総まとめ

標準化死亡率(繁殖率)：平均で割った死亡率(繁殖率)

標準化齢：繁殖開始から大人集団の5%が生きている年齢まで

標準化された死亡率(赤)・繁殖率(青)



標準化された齢

生残率(survivorship, うす青)

標準化された死亡率（赤）・繁殖率（青）



標準化された齢

結果 1

1. 死亡率の変化

- (i) 加齢に伴うヒトの死亡率の急激な増加は、この数十年の行動や環境の変化によるもので、遺伝的な変化によるものではない。チンプやバブーンよりも急激。
- (ii) いくつかの種では、齢とともに減少する。初期に下がって、その後一定を保つものもある。
- (iii) ヒドラではずっと一定。

2. 繁殖率の変化

- (i) ヒトの繁殖率の変化は、ベル型で若い時に集中。チンプやバブーンなども同型だが、少しバラツく。
- (ii) 他の種では、上昇型、一定型、漸近型がある。
- (iii) ヒト、シャチに加えて、ワムシ、ムクドリでも長い繁殖後寿命が見られた。

結果2

Bauplan:
発生初期に共通したパターン

3. Axes of senescence (老化を決める軸)

- (i) 寿命はヒドラの1400年からネマトーダの25日まで大きくばらつくが、死亡率、繁殖率、生残曲線は似たパターンを示す。
- (ii) ペースとシェイプが二つの重要要素と言われている。**ペースとは、死亡率(繁殖率)が上昇(下降)するまでの時間。**シェイプとは、死亡率(繁殖率)が上昇するシャープさ。この研究で用いたペースの指標は、各図の右端の齢であり、シェイプは、右端の齢での死亡率と平均死亡率の比。老化速度が大きい種はシェイプが大きい。
- (iii) 寿命と老化速度の間には、不思議と相関がない。二つの重要要素は、直交している軸である。

4. 系統学的パターン

- (i) 最終死亡率の順に並べると、ほ乳類はすべてが、図の上段にあり、鳥類はよりバラツく。両生類、は虫類は後半に位置する。無脊椎動物は上から下までばらつく。植物は下段に位置する。
- (ii) bauplanに関連する原始的(primitive)な形質が老化を決める基本軸であると思われる。そのため、植物における無限生長、モジュール性は特徴のある(死亡率一定、繁殖率一定or増加)傾向を示し。植物は老化しにくい。
- (iii) 死亡率一定、繁殖率一定を示す脊椎動物たちの結果が、単なる偶然なのか、進化的収斂の結果であるかはまだわからない。

準備のためのQuestions

- (1) n 個の数、 x_1, x_2, \dots, x_n に対して、各 x_i が得られる確率が $p(x_i)$ として与えられているとする。この時、期待値(平均)の公式は？
- (2) 以下の行列の行列式を求めよ。

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \\ g & h & i \end{pmatrix}$$

- (3) 生残率曲線(survivorship curve), $l(x)$, が与えられた時、齢 y の個体の平均余命の公式は？
- (4) 生残率曲線 $l(x)$ と齢別出生率(age-specific fertility), $b(x)$, が与えられた時、生涯産子数の期待値の公式は？