一休み：個体群行列の作り方およびその問題点

・生育段階の区分分け
・推移行列の求め方
・繁殖行列の求め方
・可約行列に気をつけろ（構造ゼロと標本ゼロ）

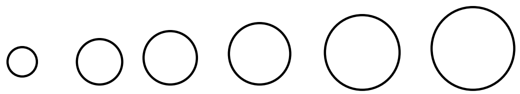
◆ 生育段階の段階区分

(1)主な生育段階とサイズに着目
　実生、幼植物段階、繁殖段階

(2)サイズによる階級区分　　by Vandermeer-Moloney algorithm(1978)

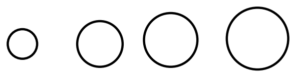
分布誤差と標本誤差の和の最小化

クラス分け数：少



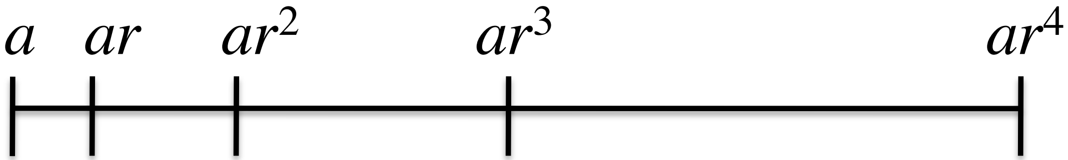
標本誤差：小
分布誤差：大

クラス分け数：多



標本誤差：大
分布誤差：小

(3)オクターブ法(幾何級数的成長を仮定)



個体サイズを等比級数で区分

◆ 推移行列(U)の求め方

推移頻度表

	今年		
翌年	1	2	3
1	0	0	0
2	12	6	0
3	0	4	9
死亡	18	10	1
合計	30	20	10

m_{ij}

遷移行列

	今年		
翌年	1	2	3
1	0	0	0
2	0.4	0.3	0
3	0	0.2	0.9
死亡	0.6	0.5	0.1

u_{ij}

$$u_{ij}(\text{推移確率}) = \frac{m_{ij}}{\sum_i m_{ij}} = \frac{j\text{ から }i\text{ への推移頻度}}{j\text{ 列の総和}}$$

(最尤推定法で証明されている)

◆ 繁殖率行列(F)の求め方(一個体あたりに換算する)

(1) 種子繁殖

種子繁殖による参入実生	成熟個体の段階			
	段階1	段階2	段階3	段階4
段階1	0	0	152	66
成熟個体数	0	0	40	13

$$F_{種子繁殖}=\begin{pmatrix} 0 & 0 & \frac{152}{40} & \frac{66}{13} \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

(2) 栄養繁殖

栄養繁殖体の段階	成熟個体の段階			
	段階1	段階2	段階3	段階4
段階1	0	0	0	0
段階2	0	0	4	14
段階3	0	0	0	2
段階4	0	0	0	0
成熟個体数	0	0	40	13

$$F_{栄養繁殖}=\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{4}{40} & \frac{14}{13} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{2}{13} \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

既約行列 (irreducible matrix) と 可約行列 (reducible matrix)

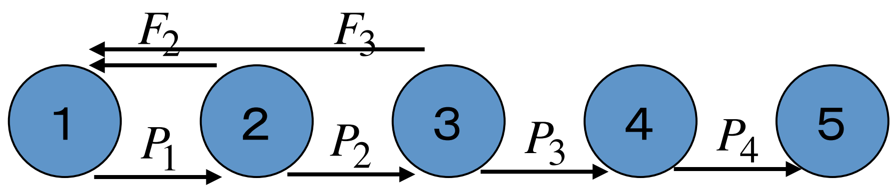
＊可約とは、生育段階の並び替えによって、行列が次の形にできること

$$\begin{pmatrix} \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{C} & \mathbf{B} \end{pmatrix}$$

A、Bは正方行列

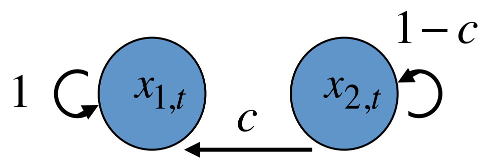
$$\mathbf{0} = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 \end{pmatrix}$$

例1：成長後期に繁殖を行わない場合



$$ex.\ 1 \quad \left(\begin{array}{ccc|cc} 0 & F_2 & F_3 & 0 & 0 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & P_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_4 & 0 \end{array}\right)$$

例2：二つの生息地間での移出入が一方向的な場合



$$ex.\ 2 \quad \begin{pmatrix} 1 & c \\ 0 & 1-c \end{pmatrix}$$

既約の生物学的意味：
どの生育段階から出発しても有限回のタイムステップの間にすべての生育段階を通過できること

◆ 構造ゼロと標本ゼロ

既約の生物学的意味：
どの生育段階から出発しても有限回のタイムステップの間にすべての生育段階を通過できること

(1)構造ゼロ　成長後期に繁殖を行わない場合

遷移行列

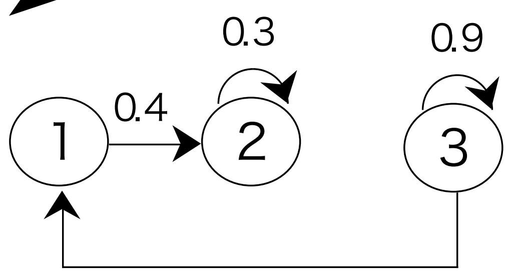
翌年 \ 今年	1	2	3
1	0	2.5	0
2	0.4	0.3	0
3	0	0.2	0.9

可約行列

(2)標本ゼロ

遷移行列

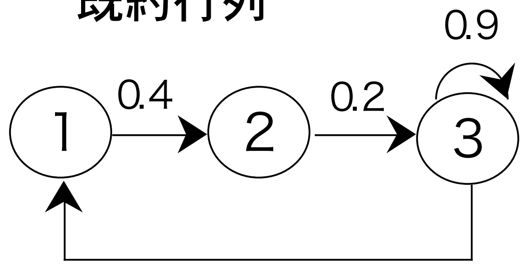
翌年 \ 今年	1	2	3
1	0	0	2.5
2	0.4	0.3	0
3	0	0	0.9



遷移行列

翌年 \ 今年	1	2	3
1	0	0	2.5
2	0.4	0	0
3	0	0.2	0.9

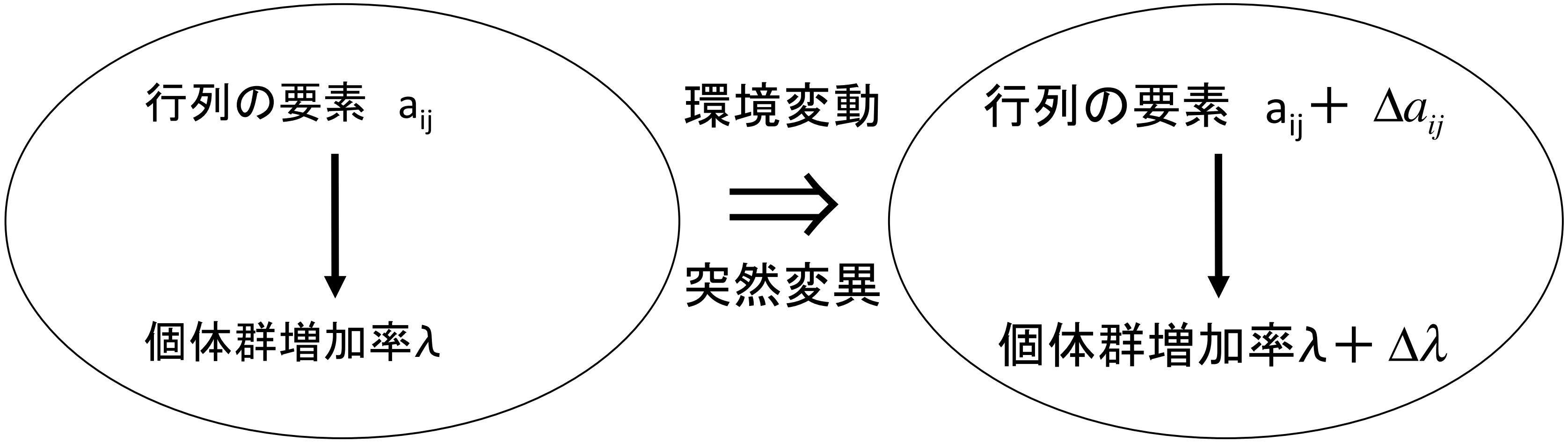
既約行列

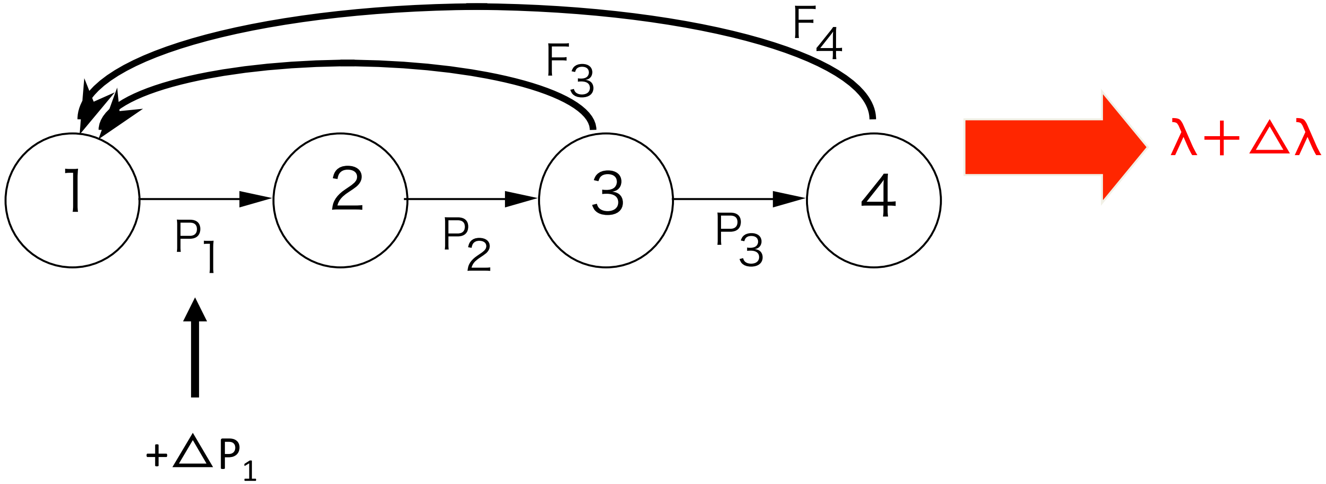


第5章　　感度分析

行列を揺らす

感度分析 (sensitivity analysis)





どの項でも感度が同じとは限らない．では、どれが一番？

感度分析 (sensitivity analysis)

感度行列の定義: 推移行列のi 行j列目の要素が変化したときの
個体群増加率の変化

目的: その変化の度合いを調べ推移間で比較することによって、重要な生活史プロセスを判断し、環境変化への反応や生活史戦略の進化を調べる際に使われる

＊感度行列(S)

$$s_{ij} = \frac{v_i u_j}{\sum_i v_i u_i}$$

証明可能(次のスライド)

λ : 最大固有値(λ_1)

$\vec{u}, u_i$: 最大固有値の固有ベクトルとそのi番目の要素

$\vec{v}, v_i$: 最大固有値の左固有ベクトルとそのi番目の要素

＊感度行列の各要素は、各行列要素による個体群増加率の一回偏微分

$$\frac{\partial\lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{\Delta\lambda}{\Delta a_{ij}}$$ の極限値

固有ベクトルを求めることで、
偏微分を求めることができる

感度公式の導出

仮定：推移行列の微小な変化　$\Delta\mathbf{A}$

$$\begin{cases} \lambda\mathbf{u} = \mathbf{A}\mathbf{u} \\ \lambda\, {}^T\mathbf{v} = {}^T\mathbf{v}\mathbf{A} \end{cases}$$ Eq. (1)

${}^T\mathbf{v}$ ：ベクトルvの転置ベクトル

行列 $\mathbf{A} \rightarrow \mathbf{A} + \Delta\mathbf{A}$　固有値、固有ベクトルも　$\lambda + \Delta\lambda, \mathbf{u} + \Delta\mathbf{u}$　に変わる

ベクトル方程式

$$(\lambda + \Delta\lambda)(\mathbf{u} + \Delta\mathbf{u}) = (\mathbf{A} + \Delta\mathbf{A})(\mathbf{u} + \Delta\mathbf{u})$$

$$\lambda\mathbf{u} + \Delta\lambda\mathbf{u} + \lambda\Delta\mathbf{u} \approx \mathbf{A}\mathbf{u} + \Delta\mathbf{A}\mathbf{u} + \mathbf{A}\Delta\mathbf{u}$$

二次以上の項を無視
Eq. (1-1)を利用

$$\Delta\lambda\mathbf{u} + \lambda\Delta\mathbf{u} \approx \Delta\mathbf{A}\mathbf{u} + \mathbf{A}\Delta\mathbf{u}$$

スカラー方程式

$$\Delta\lambda\, {}^T\mathbf{v}\mathbf{u} + \lambda\, {}^T\mathbf{v}\Delta\mathbf{u} \approx {}^T\mathbf{v}\Delta\mathbf{A}\mathbf{u} + {}^T\mathbf{v}\mathbf{A}\Delta\mathbf{u}$$

左から ${}^T\mathbf{v}$ を乗じる
Eq. (1-2)を利用

$$\Delta\lambda\, {}^T\mathbf{v}\mathbf{u} \approx {}^T\mathbf{v}\Delta\mathbf{A}\mathbf{u}$$

$$\Delta\lambda \approx \frac{{}^T\mathbf{v}\Delta\mathbf{A}\mathbf{u}}{{}^T\mathbf{v}\mathbf{u}}$$

（続き） $$\Delta\lambda \approx \frac{\mathbf{v}^T \Delta\mathbf{A}\mathbf{u}}{\mathbf{v}^T \mathbf{u}}$$

もし、$$\Delta\mathbf{A} = \begin{array}{cl} \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & \cdots & \Delta a_{ij} & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \end{pmatrix} & \begin{array}{l} \\ \\ i\text{ 行} \\ \\ \\ \end{array} \\ \quad\quad\quad\quad j\text{ 列} & \end{array}$$ なら、 $$\Delta\lambda = \frac{v_i u_j}{\sum_k v_k u_k} \Delta a_{ij}$$

$$s_{ij} = \lim_{\Delta a_{ij} \to 0} \frac{\Delta\lambda}{\Delta a_{ij}} = \frac{v_i u_j}{\sum_k v_k u_k}$$

エンレイソウの推移行列と感度行列

推移行列

$$
\begin{array}{c|cccc}
 & 実生 & 1L & 3L & 開花 \\
\hline
\begin{array}{c}実生\\1L\\3L\\開花\end{array} &
\multicolumn{4}{c}{\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 5.13 \\ 0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\ 0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\ 0 & 0 & 0.08 & 0.981 \end{pmatrix}}
\end{array}
$$

感度行列

$$
\begin{array}{c|cccc}
 & 実生 & 1L & 3L & 開花 \\
\hline
\begin{array}{c}実生\\1L\\3L\\開花\end{array} &
\multicolumn{4}{c}{\begin{pmatrix} - & - & - & \color{red}{0.006} \\ 0.072 & 0.085 & - & - \\ - & \color{red}{1.550} & 0.145 & - \\ - & - & 0.407 & \color{red}{0.738} \end{pmatrix}}
\end{array}
$$

感度が大きい　ーーー＞　良い変化では大きい得、
悪い変化では大きいダメージ

感度が小さい　ーーー＞　得もダメージも小さく、動態を
支配しない

エンレイソウ集団の年増加率・安定生育段階構成・繁殖価

年増殖率 1.0251 最大固有値にあたる

生育段階	頻度	繁殖価
実生	0.402	1
1L	0.474	2.273
3L	0.044	41.355
開花	0.08	116.36

和が1の
右固有ベクトル　第一要素が1の
左固有ベクトル

エンレイソウの平均余命

生育段階		平均余命（年）
実生	SD	2.0
幼植物一枚葉	1L	3.3
幼植物三枚葉	3L	25.1
開花	F	51.6

まとめ

- 個体群成長率は1.025と良好
- 約1割の成熟個体が集団成長率を支えている
- 幼植物一枚葉から三枚葉への推移、開花個体の生存が重要（感度分析より）
- 成熟段階に至った個体はほとんど死なない
- 開花個体の平均余命は約50年
- 一般的に長寿命植物では成熟個体の生存がキー

↓

自然撹乱・森林伐採などの非定常的な事象が大きく影響する

弾性度分析 (elasticity analysis)

＊個体群増加率の弾性度
（感度の相対値）

とても説明しやすい性質
（すべての要素の弾性度の和は1
のために一時とても流行した）

λの変化の相対値

感度

$$\frac{\dfrac{\Delta\lambda}{\lambda}}{\dfrac{\Delta a_{ij}}{a_{ij}}} \approx \frac{a_{ij}}{\lambda}\boxed{\frac{\partial\lambda}{\partial a_{ij}}} = \frac{a_{ij}}{\lambda}s_{ij}$$

a_{ij}の変化の相対値

$$\sum_i\sum_j \frac{a_{ij}}{\lambda}s_{ij} = \sum_i\sum_j \frac{a_{ij}}{\lambda}\frac{v_i u_j}{\sum_i v_i u_i} = \frac{1}{\sum_i v_i u_i}\sum_i\sum_j \frac{a_{ij}}{\lambda}v_i u_j$$

$$= \frac{1}{\sum_i v_i u_i}\sum_i \frac{v_i}{\lambda}\sum_j a_{ij}u_j = \frac{1}{\sum_i v_i u_j}\sum_i \frac{v_i}{\lambda}\lambda u_i = 1$$

エンレイソウの推移行列と弾性度行列

推移行列

$$
\begin{array}{c}
 \\
\text{実生} \\ \text{1L} \\ \text{3L} \\ \text{開花}
\end{array}
\begin{array}{c}
\begin{array}{cccc} \text{実生} & \text{1L} & \text{3L} & \text{開花} \end{array} \\
\begin{pmatrix}
0 & 0 & 0 & 5.13 \\
0.451 & 0.643 & 0 & 0 \\
0 & 0.021 & 0.8 & 0 \\
0 & 0 & 0.08 & 0.981
\end{pmatrix}
\end{array}
$$

弾性度行列

$$
\begin{array}{c}
\begin{array}{cccc} \text{実生} & \text{1L} & \text{3L} & \text{開花} \end{array} \\
\mathbf{E} = \left\{ e_{ij} \right\} =
\begin{pmatrix}
0 & 0 & 0 & 0.032 \\
0.032 & 0.053 & 0 & 0 \\
0 & 0.032 & 0.113 & 0 \\
0 & 0 & 0.032 & 0.707
\end{pmatrix}
\end{array}
$$

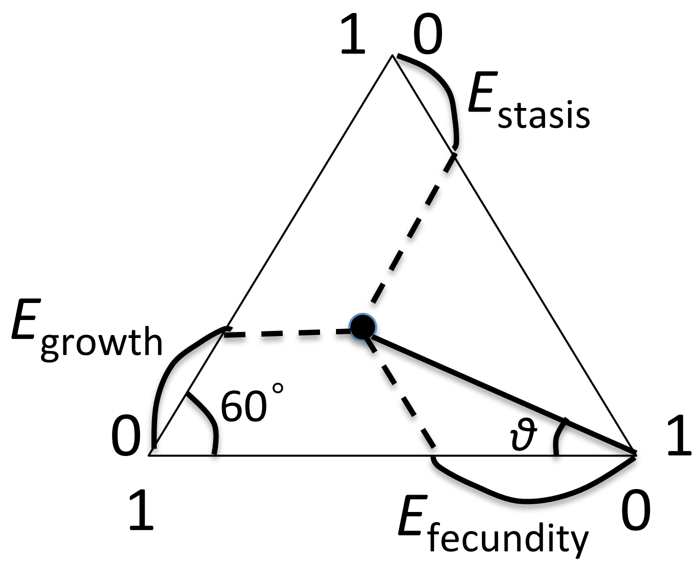
全部の和は1

Silvertown et al. (1996)の三角座標図

$$\mathbf{E}=\left\{e_{ij}\right\}=\begin{pmatrix} S & S & S & F \\ G & S & S & S \\ G & G & S & S \\ G & G & G & S \end{pmatrix}$$

F： 繁殖(Fecundity)
S： 滞留(Stasis)
G： 成長(Growth)

sum of F弾性度	$E_{\mathrm{fecundity}}$
sum of S弾性度	E_{stasis}
sum of G弾性度	E_{growth}
合計	1



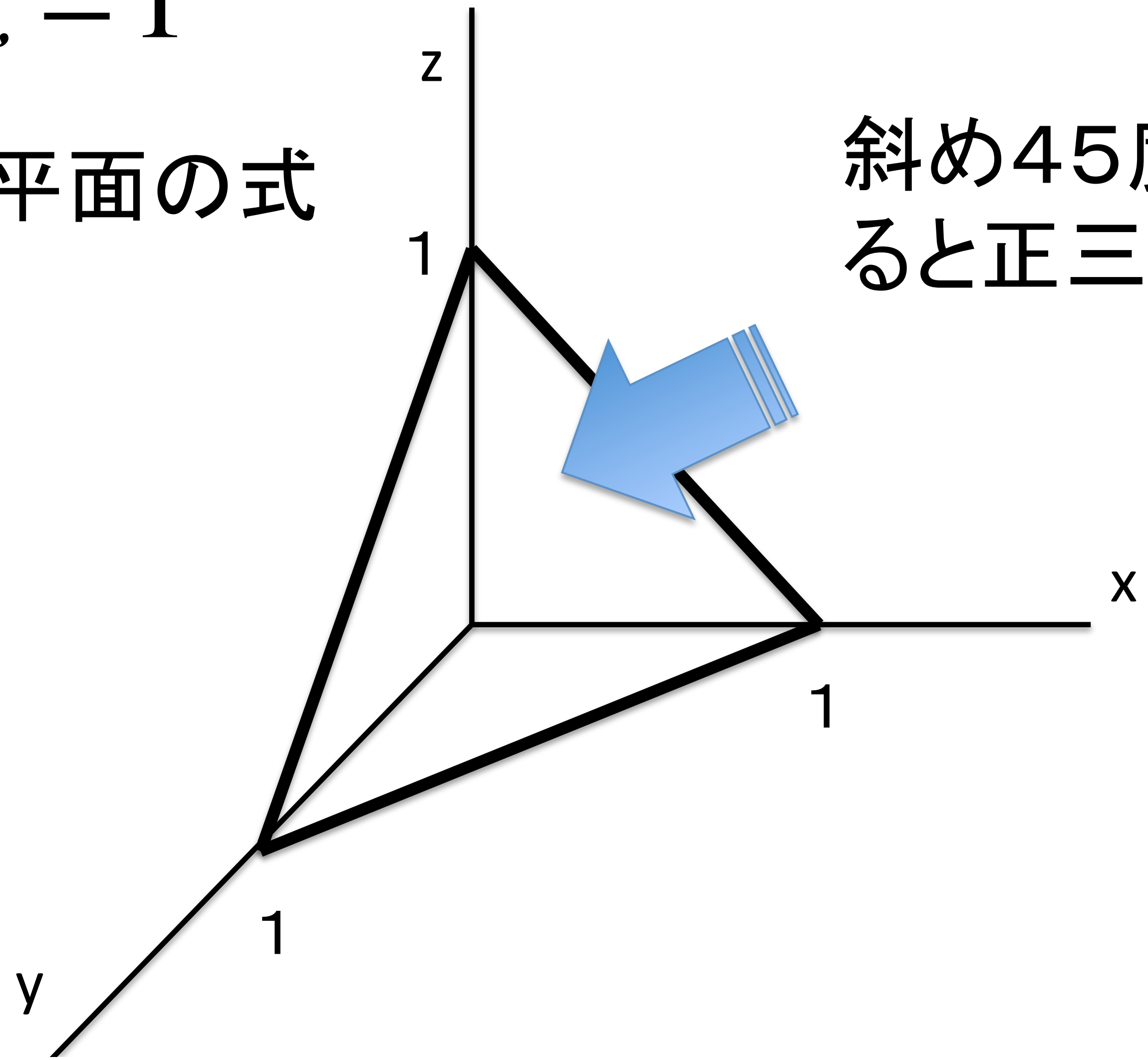
二次元単体ともいう

数学ノート

和が1になる三変数は二次元単体上で座標を決めれる

$$x + y + z = 1$$

三次元上の平面の式



斜め45度から見ると正三角形

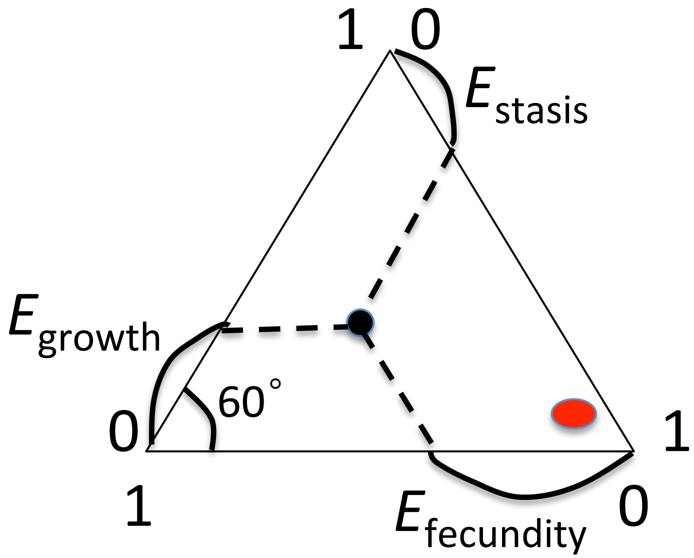
エンレイソウの弾性度行列

$$
\mathbf{E} = \{e_{ij}\} = \begin{array}{c} \begin{array}{cccc} \text{実生} & \text{1L} & \text{3L} & \text{開花} \end{array} \\ \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0.032 \\ 0.032 & 0.053 & 0 & 0 \\ 0 & 0.032 & 0.113 & 0 \\ 0 & 0 & 0.032 & 0.707 \end{pmatrix} \end{array}
$$

全部の和は1

分解すると

繁殖に0.032
滞留に0.872
成長に0.096

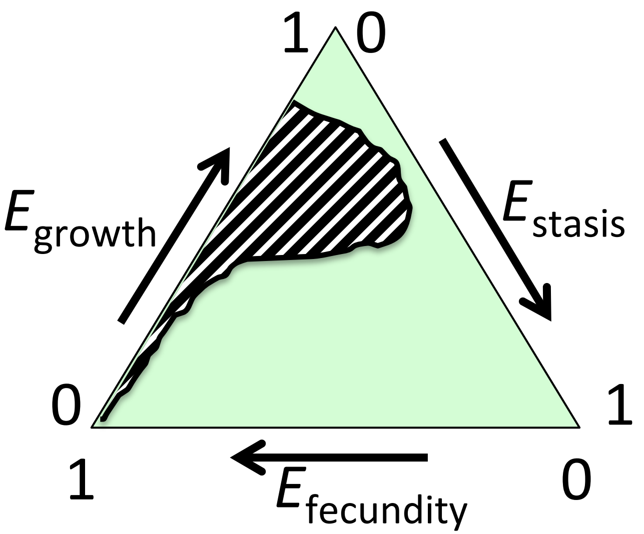


図中赤丸が
エンレイソウ

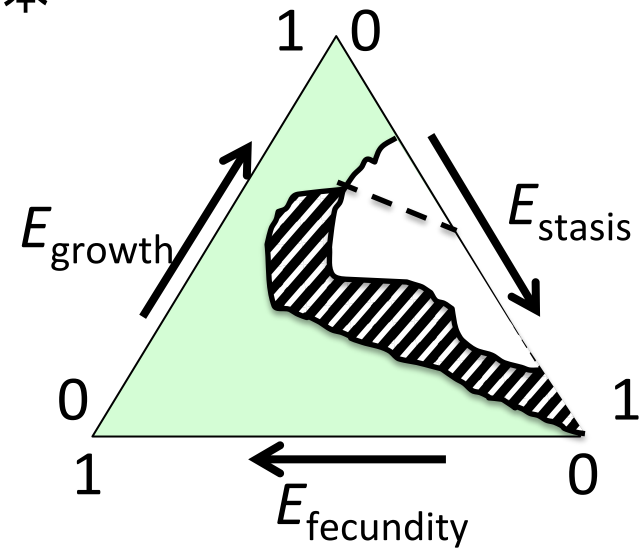
Silvertown group

植物84種の推移行列から

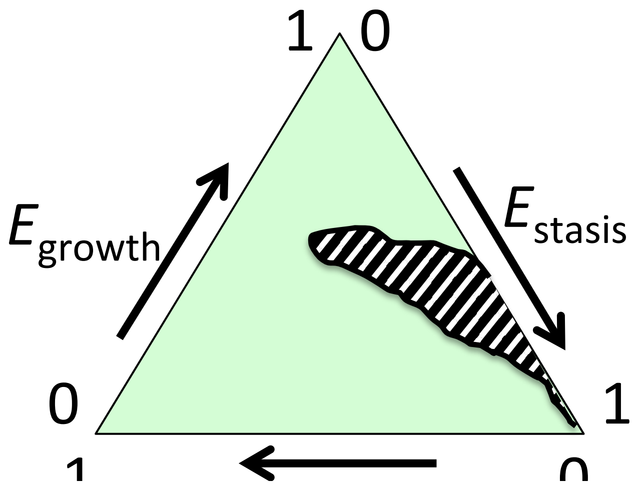
一回繁殖型

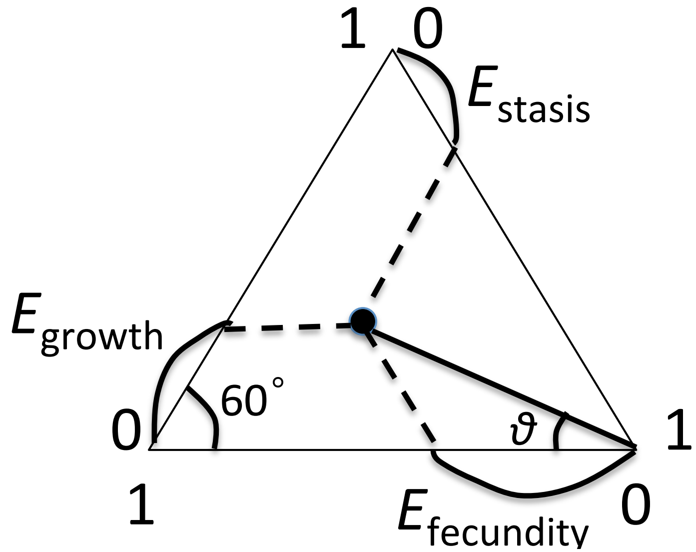


草本



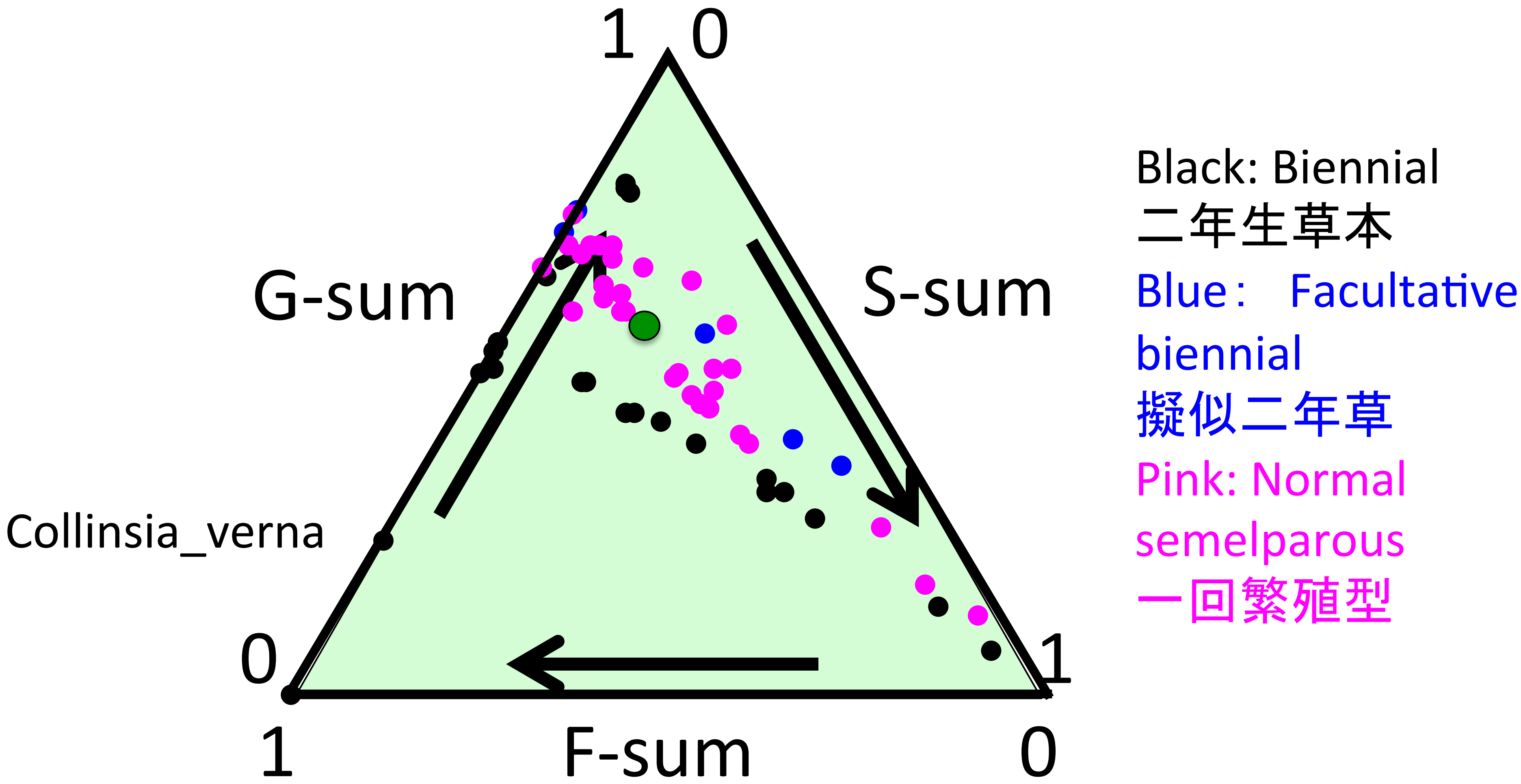
木本





COMPADRE データベース

58 “Mean” 一回繁殖型植物(19種)



第６章　　行列モデルのデータへの応用

生物集団の存続・絶滅に関する研究

- Gilpin & Soule(1986)
- Shaffer(1990, 1991)
- Menges(1991)

Population Viability Analysis(PVA)の提唱

demographic stochasticity
environmental stochasticity　　の重要性を強調
catastrophe

- Schaffer & Samson(1985)　　ハイイログマ
- Lande(1988)　　フクロウ
- Tuljapurkur(1989)　　確率性を入れた集団動態の解析

.
.
.

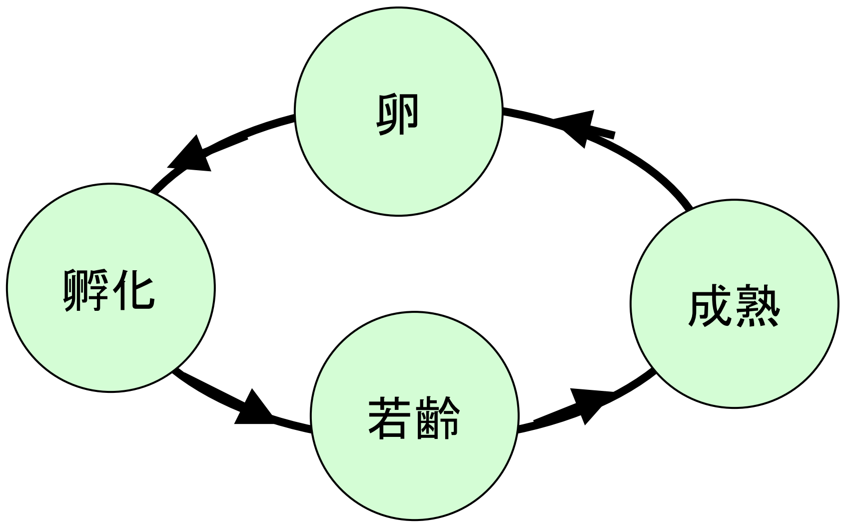
- 巌佐・箱山(1997)　　確率微分方程式を用いた研究
- Enright et al.(1998)　　推移行列モデルによる弾力性解析
- Damman & Cain(1998)　　カンアオイ
- Lindborg & Ehrlen(2000)　　野生トウモロコシ
- Park et al. (2002)　　病原菌
- Garcia(2003)　　ヤマノイモの仲間
- Caswell(2005)　　推移行列モデルによる感度分析

"Population Viability Analysis"で検索してみたら
ーーー＞　論文　1300本

ウミガメ保護

- 世界の7種類のウミガメはすべて絶滅危惧指定
- 保護対策：産卵場所、卵、ふ化直後の個体

Q1：本当に絶滅しそうなのか？
Q2：絶滅の至近要因は何か？
Q3：その要因は人為的なものなのか？
Q4：従来の保護対策が必要なのか？
Q5：従来の保護対策で十分なのか？



アカウミガメ保護研究
(1987 by Crouse et al.)

- アメリカ･ジョージア州の島
- ２０年間のセンサスデータ
- ７つの生育段階を設定

（ふ化直後個体、若齢個体１、若齢個体２、
前成熟個体、成熟個体１、成熟個体２、成熟個体３）

複数の生育段階をもつ生物集団の動態を記述するモデル
疑問に答えるために必要な情報をもたらすモデル

１．集団の成長率（Q１の答え）
２．動態の感度分析（Q2、Q4の答え）
３．シミュレーション（Q5の答え）

推移行列モデル

推移行列

	ふ化個体	若齢個体 1	若齢個体 2	前成熟個体	成熟個体 1	成熟個体 2	成熟個体 3
ふ化個体	0	0	0	0	127	4	80
若齢個体 1	0.675	0.737	0	0	0	0	0
若齢個体 2	0	0.049	0.661	0	0	0	0
前成熟個体	0	0	0.015	0.691	0	0	0
成熟個体 1	0	0	0	0.052	0	0	0
成熟個体 2	0	0	0	0	0.809	0	0
成熟個体 3	0	0	0	0	0	0.809	0.808

個体群成長率　０．９４５

弾性度行列

	ふ化個体	若齢個体1	若齢個体2	前成熟個体	成熟個体1	成熟個体2	成熟個体3
ふ化個体	−	−	−	−	0.012	0.000	0.039
若齢個体1	0.051	0.180	−	−	−	−	−
若齢個体2	−	0.051	0.119	−	−	−	−
前成熟個体	−	−	0.051	0.139	−	−	−
成熟個体1	−	−	−	0.051	−	−	−
成熟個体2	−	−	−	−	0.039	−	−
成熟個体3	−	−	−	−	−	0.038	0.229

まとめ

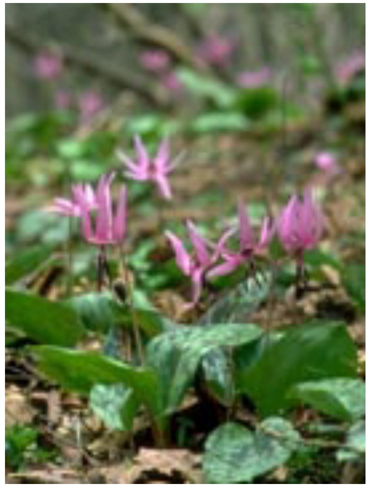
- 個体群成長率は１以下
- 成熟個体、若齢個体の生存が重要
- 卵の数を2倍、ふ化個体の生存率を100%にしても、
  個体群増加率は1を超えない
- 死亡の多くの原因はエビトロール網による偶然死亡

↓

カメ逃避装置を網に設置することを義務化

旭川・突哨山（男山公園）

カタクリ集団のダイナミクス解析

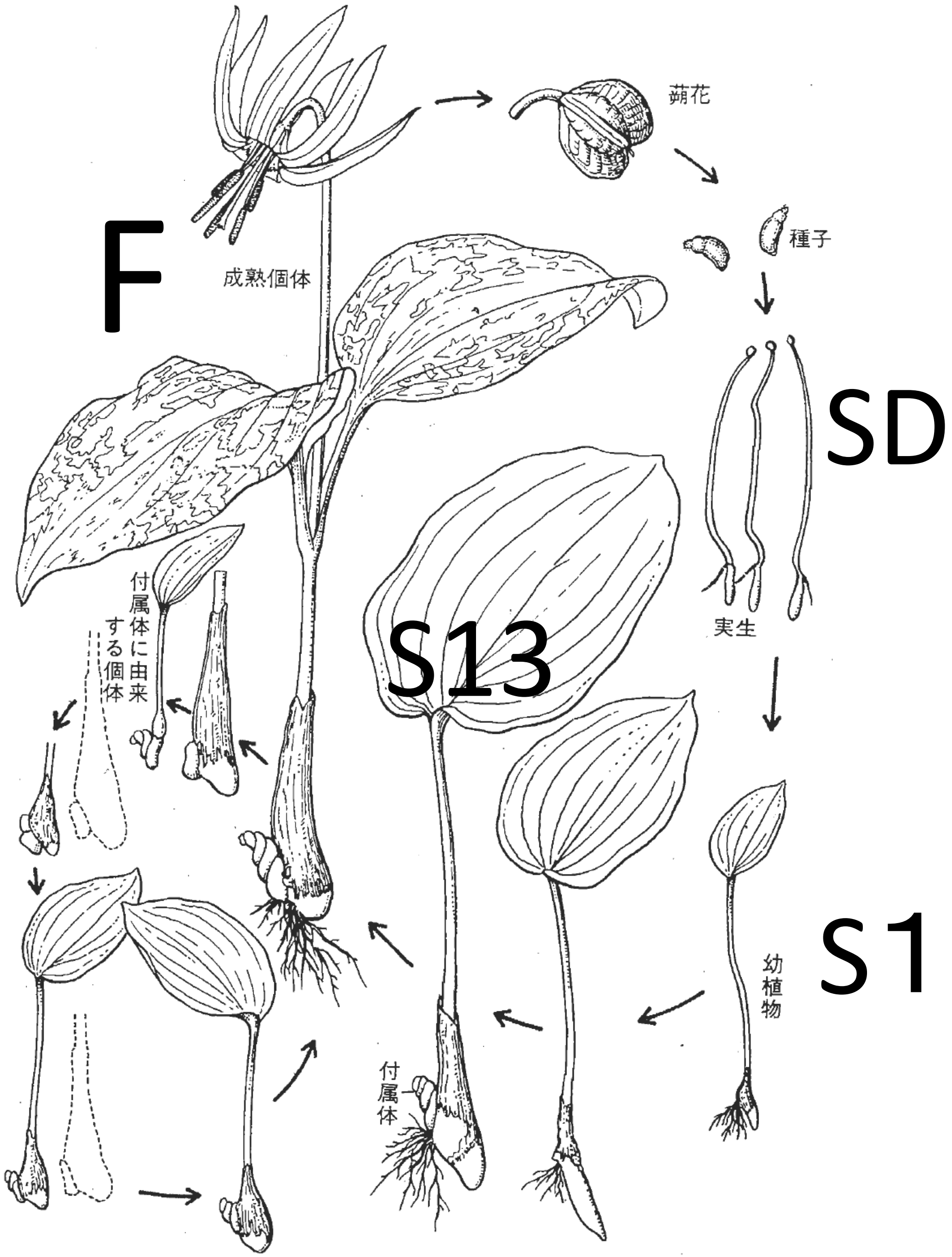


Erythronium japonicum

- ✦ 冷温帯林床性の多年生草本(ユリ科)
- ✦ 毎年4月～5月に1個の花を付ける
- ✦ 虫媒花、種子はアリ散布
- ✦ 開花まで最低8年を要する

- ✧ 調査地：富山県八尾町　（富山市南部海抜150 m)
- ✧ 落葉樹林内林床の１ｍ×１ｍ　の永久方形区12区画
- ✧ ２０年間の全個体追跡調査（故河野教授による）
- ✧ 各個体の座標、葉面積、開花の有無を測定・記録

カタクリの一生



カタクリの推移行列

	実生								プレ繁殖個体		繁殖個体		
	SD	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8-10	S11-13	F8-10	F11-13	F14-16
SD	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.70	2.42	2.27
S1	0.17	0.29	0.11	0.03	0.01	---	---	---	---	---	---	---	---
S2	0.27	0.17	0.27	0.07	0.02	0.01	---	---	---	---	---	---	---
S3	0.13	0.06	0.38	0.46	0.09	0.01	0.01	---	---	---	---	---	---
S4	0.03	0.03	0.03	0.25	0.31	0.06	0.01	0.01	---	0.01	---	---	---
S5	---	0.01	0.02	0.05	0.46	0.51	0.05	0.03	0.01	0.01	0.02	---	---
S6	---	0.01	0.01	0.01	0.01	0.29	0.38	0.12	0.02	0.01	0.02	---	---
S7	---	---	---	---	0.01	0.03	0.32	0.14	0.02	---	0.04	---	---
S8-10	---	---	---	---	---	0.02	0.15	0.59	0.54	0.11	0.63	0.20	---
S11-13	---	---	---			---	0.01	---	0.12	0.20	0.11	0.31	0.13
F8-10	---	---	---		---	0.06	0.01	0.03	0.16	0.10	0.11	0.08	---
F11-13	---	---	---	---	---	---	0.01	0.02	0.10	0.52	0.07	0.37	0.47
F14-16	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.02	---	0.01	0.40
生存率	0.60	0.57	0.82	0.87	0.91	0.99	0.95	0.94	0.97	0.98	1.00	0.97	1.00

繁殖できなくなった

繁殖できるようになった

ほとんど死なない

連続繁殖

カタクリ集団の年増加率と定常生育段階構成

年増加率　：　1.0545（最大固有値に当たる）

生育段階構成	頻度
Seedling	20.6%
S1	6.6%
S2	9.9%
S3	12.7%
S4	6.6%
S5	8.3%
S6	5.1%
S7	2.6%
S8-S10	12.8%
S11-S13	4.6%
F8-F10	3.8%
F11-	6.3%

和が1の右固有ベクトル
に対応している

繁殖個体

カタクリの感度行列

プレ繁殖
個体

	SD	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8−10	S11−13	F8−10	F11−13	F14−16
SD	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.01	0.01	0.00
S1	0.04	0.01	0.02	0.02	0.01	---	---	---	---	---	---	---	---
S2	0.08	0.02	0.04	0.05	0.02	0.03	---	---	---	---	---	---	---
S3	0.11	0.04	0.05	0.07	0.04	0.04	0.03	---	---		---	---	---
S4	0.18	0.06	0.09	0.11	0.06	0.07	0.04	0.02	---		---	---	---
S5	---	0.08	0.12	0.15	0.08	0.10	0.06	0.03	0.15	---	0.05	---	---
S6	---	0.09	0.13	0.17	0.09	0.11	0.07	0.03	0.17	0.06	0.05	---	---
S7	---	---	---	---	0.10	0.13	0.08	0.04	0.19	0.07	0.06	---	---
S8−10	---	---	---	---	---	0.15	0.09	0.05	0.23	0.08	0.07	0.01	0.00
S11−13	---	---	---	---	---	---	0.11	---	0.28	0.10	0.08	0.01	---
F8−10	---	---	---	---	---	0.18	0.11	0.06	0.28	0.10	0.08	0.02	0.00
F11−13	---	---	---	---	---	---	0.13	0.07	0.33	0.12	0.10	0.03	0.00
F14−16	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.14	---	0.05	0.00

感度が高い
生育段階

カタクリの弾性度行列

プレ繁殖個体

	SD	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8-10	S11-13	F8-10	F11-13	F14-16
SD	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.013	0.030	0.001
S1	0.006	0.003	0.002	0.001	0.000	---	---	---	---	---	---	---	---
S2	0.019	0.004	0.009	0.003	0.000	0.000	---	---	---	---	---	---	---
S3	0.014	0.002	0.019	0.030	0.003	0.000	0.000	---	---	---	---		
S4	0.005	0.002	0.002	0.026	0.017	0.004	0.000	0.000	---	0.000	---		
S5	---	0.001	0.002	0.007	0.035	0.048	0.003	0.001	0.001	0.001	0.001	---	---
S6	---	0.001	0.001	0.002	0.001	0.030	0.025	0.004	0.003	0.001	0.001	---	---
S7	---	---	---	---	0.001	0.004	0.024	0.005	0.004	---	0.002	---	---
S8-10	---	---	---	---	---	0.003	0.013	0.026	0.118	0.009	0.041	0.021	---
S11-13	---	---	---	---	---	---	0.001	---	0.031	0.019	0.009	0.038	0.001
F8-10	---	---	---	---	---	0.010	0.001	0.002	0.042	0.009	0.009	0.010	---
F11-13	---	---	---	---	---	---	0.001	0.001	0.031	0.058	0.007	0.054	0.003
F14-16	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.003	---	0.002	0.003
生存率に対する弾性度	0.044	0.013	0.037	0.069	0.057	0.100	0.068	0.039	0.231	0.099	0.069	0.125	0.006

繁殖率は弾性度低い

弾性度が高い生育段階

すべての要素の弾性度の和は1

カタクリの平均余命

生育段階		平均余命（年）
実生	SD	10.9
幼植物段階	S1	9.5
	S2	16.9
	S3	22.0
	S4	29.3
	S5	35.1
	S6	34.3
	S7	35.2
無性個体	S8-10	37.2
	S11-13	37.7
有性個体	F8-10	38.2
	F11-13	37.4
	F14-16	39.1

プレ繁殖個体

繁殖個体

まとめ

個体群成長率は1.05と良好
約1割の成熟個体が集団成長率を支えている
前成熟段階、成熟段階の個体の生存が重要
　（弾性度分析より）
成熟段階に至った個体はほとんど死なない
平均余命は約40年
一般的に長寿命植物では成熟個体の生存がキー

↓

自然撹乱・森林伐採などの非定常的な事象が大きく影響する

第７章　 ＬＴＲＥ(Life Table Response Experiment）
生命表反応テスト

Random design

シャチの群間比較研究 (1993 by Brault et al.)

- Washington州(米)、British Columbia州(加)の沿岸域
- 18群(安定した社会集団)のセンサスデータ
- 4つのメスの生育段階を設定、7個のパラメーター

(1齢個体、未成熟個体、成熟個体、
後成熟個体:子供を産まない老齢個体)

＊ 18集団の平均の行列

	1齢個体	未成熟個体	成熟個体	後成熟個体
1齢個体	0	0	0.113	0
未成熟個体	0.978	0.911	0	0
成熟個体	0	0.074	0.953	0
後成熟個体	0	0	0.045	0.980

◆ 18の群れ間で違いが、その原因は？
群れ成長率：0．995―1．050

生命表反応テスト(LTRE)　by Caswell(2001)

どの生活史過程が
群れ成長率のバラツキをもたらすのか？

個体群増加率の分散 $V(\lambda) \approx \sum_{ij}\sum_{kl} C(ij, kl)\, s_{ij} s_{kl}$

$C(ij, kl)$ ：行列要素間の共分散

s_{ij}：(i,j)要素の感度

この公式を使うと何がお得？

$$\mathrm{V}[\lambda] \approx = \sum_{ij} \sum_{kl} s_{ij}\, s_{kl} \mathrm{Cov}(e_{ij}, e_{kl})$$

$$= \sum_{ij} \sum_{kl} s_{ij}\, s_{kl} \mathrm{Cov}(e_{ij}, e_{kl})$$

$= \sum_{ij} \sum_{kl}$ 寄与（行列要素 i, j の変化およびそれに伴う k, l の変化による）

＝寄与（行列要素 1, 1 の変化およびそれに伴う 1, 1 の変化による）

＋寄与（行列要素 1, 1 の変化およびそれに伴う 1, 2 の変化による）

＋..............

群れ成長率のバラツキを各行列要素のバラツキに起因する項に分解できる。どの生活史過程が群れ成長率のバラツキをもたらすのか？に答える。

もし、4行4列の行列だと、16個の要素間の共分散を使うので、256個の項の和に分解することになる

個体群増加率の分散の公式

$$A_{ij} = a_{ij} + e_{ij} \quad , \quad \mathrm{E}[e_{ij}] = 0$$

$$\lambda \equiv \lambda(A_{ij})$$

個体群増加率は行列要素の関数であるから

$$\approx \lambda(a_{ij}) + \sum_{ij} \left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}} e_{ij} + \frac{1}{2}\sum_{ij}\sum_{kl} \left.\frac{\partial^2\lambda}{\partial A_{ij}\partial A_{kl}}\right|_{a_{ij}} e_{ij}e_{kl} \qquad \text{Eq. (1)}$$

Eq. (1)の平均をとると、

$$\mathrm{E}[\lambda] \approx \mathrm{E}[\lambda(a_{ij})] + \sum_{ij} \left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}} \mathrm{E}[e_{ij}] + \frac{1}{2}\sum_{ij}\sum_{kl} \left.\frac{\partial^2\lambda}{\partial A_{ij}\partial A_{kl}}\right|_{a_{ij}} \mathrm{E}[e_{ij}e_{kl}]$$

$$= \lambda(a_{ij}) + \frac{1}{2}\sum_{ij}\sum_{kl} \left.\frac{\partial^2\lambda}{\partial A_{ij}\partial A_{kl}}\right|_{a_{ij}} \mathrm{Cov}(e_{ij}, e_{kl})$$

$$= \lambda(a_{ij}) + \frac{1}{2}\sum_{ij} \left.\frac{\partial^2\lambda}{\partial A_{ij}^2}\right|_{a_{ij}} \mathrm{Var}(e_{ij}) + \frac{1}{2}\sum_{ij \neq kl} \left.\frac{\partial^2\lambda}{\partial A_{ij}\partial A_{kl}}\right|_{a_{ij}} \mathrm{Cov}(e_{ij}, e_{kl})$$

$$\left\{\lambda(A_{ij})-\mathrm{E}[\lambda]\right\}^2=\left\{\sum_{ij}\left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}}e_{ij}+\frac{1}{2}\sum_{ij}\sum_{kl}\left.\frac{\partial^2\lambda}{\partial A_{ij}\partial A_{kl}}\right|_{a_{ij}}e_{ij}e_{kl}\right\}^2$$

$$\approx\left\{\sum_{ij}\left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}}e_{ij}\right\}^2$$

三次以上の項を無視すると Eq. (2)

$$\mathrm{V}[\lambda]\approx\mathrm{E}\left[\left\{\lambda(A_{ij})-\mathrm{E}[\lambda]\right\}^2\right]$$

Eq.(2)を代入すると

$$=\mathrm{E}\left[\sum_{ij}\sum_{kl}\left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}}\left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{kl}}\right|_{kl}e_{ij}e_{kl}\right]=\sum_{ij}\sum_{kl}\left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}}\left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{kl}}\right|_{kl}\mathrm{E}[e_{ij}e_{kl}]$$

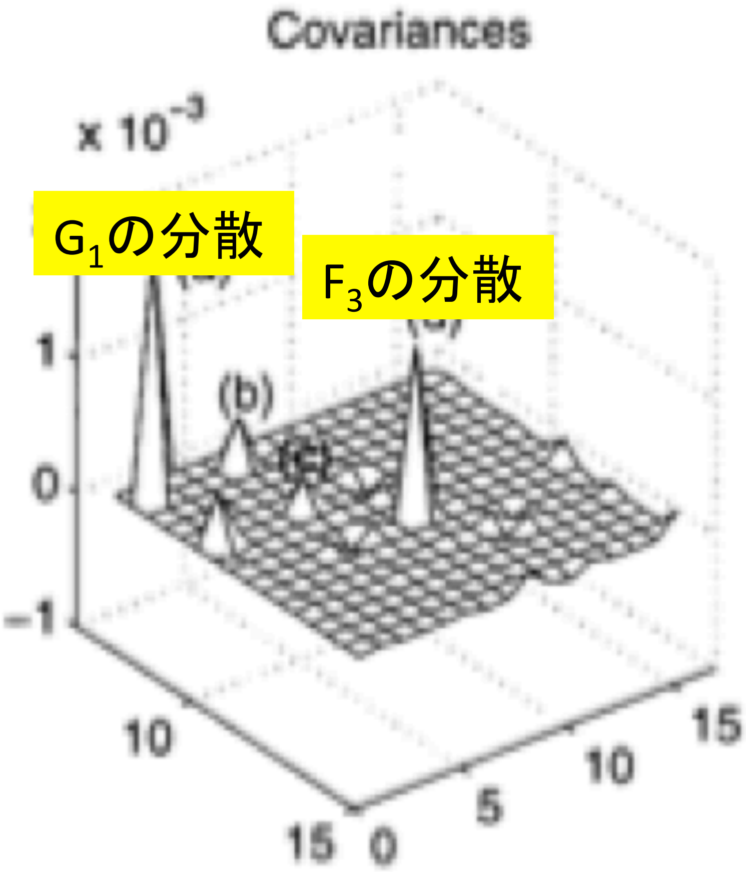
$$=\sum_{ij}\sum_{kl}\left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{ij}}\right|_{a_{ij}}\left.\frac{\partial\lambda}{\partial A_{kl}}\right|_{kl}\mathrm{Cov}(e_{ij},e_{kl})$$

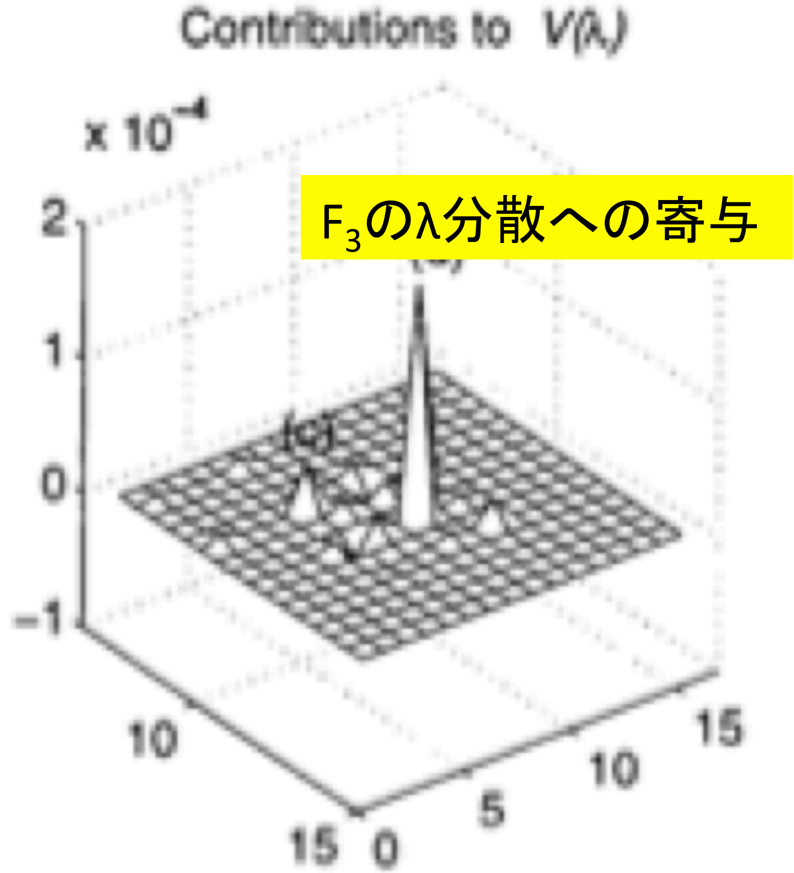
$$=\sum_{ij}\sum_{kl}s_{ij}\,s_{kl}\mathrm{Cov}(e_{ij},e_{kl})$$

Goal

シャチ個体群の
平均推移行列

$$\begin{pmatrix} - & - & F_3 & - \\ G_1 & P_2 & - & - \\ - & G_2 & P_3 & - \\ - & - & G_3 & P_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} - & - & 0.113 & - \\ 0.978 & 0.911 & - & - \\ - & 0.074 & 0.953 & - \\ - & - & 0.045 & 0.980 \end{pmatrix}$$





まとめ

- 個体群成長率は１以下のものから１以上のものまで大きくバラツイている。

- このバラツキの要因は、繁殖率の集団間の変化である。

- 生命表反応テスト(LTRE)は、「どの生活史過程が群れ成長率のバラツキをもたらすのか？」について解答を与える。