Workshop 3-4

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）

行列モデルの基本統計量２

高田　壮則（北海道大学）

第5章　感度分析

行列モデルを用いたさまざまな統計量

1．集団の年成長率　（既出）
2．安定生育段階構成　（既出）
3．繁殖価
4．平均余命
5．行列要素の変化に伴う年成長率の感度
6．行列要素の変化に伴う年成長率の弾性度
7．生命表反応実験
・・・・

＊　生活史全体を一枚の行列で表現しているため、個体群の存続や絶滅を評価するツールとして使われている.

行列を揺らす

感度分析 (sensitivity analysis)

行列の要素　a_{ij}

↓

個体群成長率 λ

環境変動

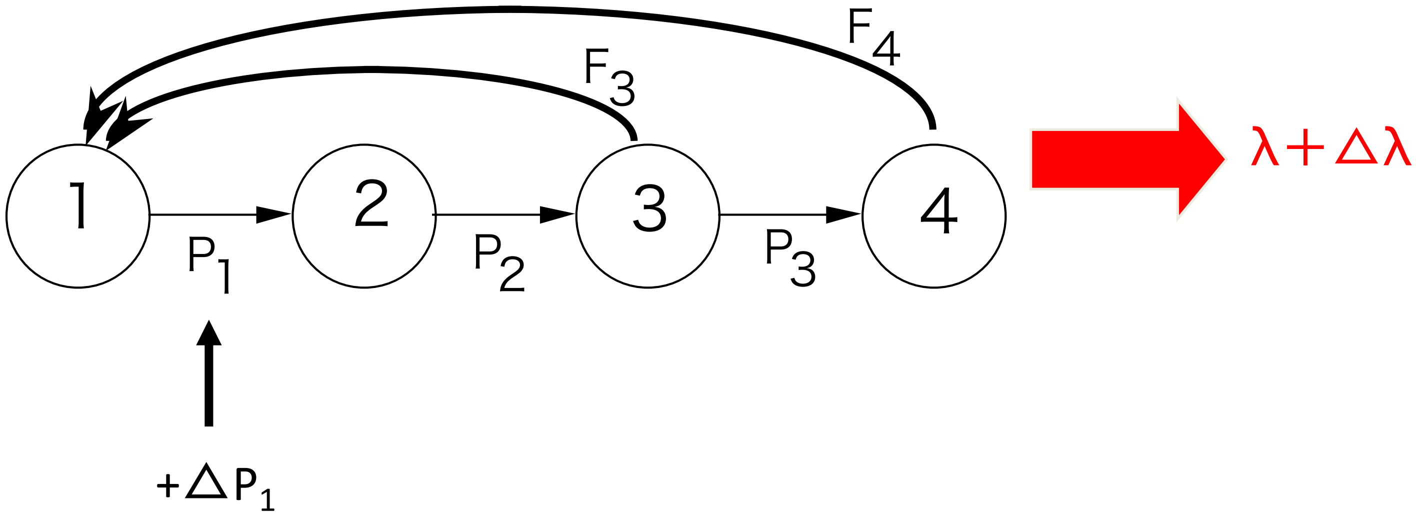
$\Rightarrow$

突然変異

行列の要素　$a_{ij} + \Delta a_{ij}$

↓

個体群成長率 $\lambda + \Delta\lambda$



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)

λはa_{ij}の多変数関数

感度の定義： 個体群行列の *i* 行 *j* 列目の要素が変化したときの個体群成長率の変化

$$\lim_{\Delta a_{ij}\to 0}\frac{\Delta\lambda}{\Delta a_{ij}}$$

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**）

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

（証明は次のスライド: Caswell, 1978）

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成長率の一回偏微分

$$\lim_{\Delta a_{ij}\to 0}\frac{\Delta\lambda}{\Delta a_{ij}}=\frac{\partial\lambda}{\partial a_{ij}}$$

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 ： 個体群行列の微小な変化$\Delta\mathbf{A}$

（1）$\begin{cases} \mathbf{Au}=\lambda\mathbf{u} & \text{右固有ベクトルの定義} \\ {}^{T}\mathbf{vA}=\lambda\,{}^{T}\mathbf{v} & \text{左固有ベクトルの定義} \end{cases}$

${}^{T}\mathbf{v}$:縦ベクトルvの転置ベクトル

行列 $\mathbf{A} \to \mathbf{A}+\Delta\mathbf{A}$ $\Rightarrow$ 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

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

Eq. (1-1)の変化後版

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

二次以上の項を無視

Eq. (1-1)を利用

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

スカラー方程式

$$\Delta\lambda\,{}^{T}\mathbf{vu}+\lambda\,{}^{T}\mathbf{v}\Delta\mathbf{u} \approx {}^{T}\mathbf{v}\Delta\mathbf{Au}+{}^{T}\mathbf{vA}\Delta\mathbf{u}$$

左から ${}^{T}\mathbf{v}$ を乗じる

Eq. (1-2)を利用

$$\Delta\lambda\,{}^{T}\mathbf{vu} \approx {}^{T}\mathbf{v}\Delta\mathbf{Au}$$

$$\Delta\lambda \approx \frac{{}^{T}\mathbf{v}\Delta\mathbf{Au}}{{}^{T}\mathbf{vu}}$$

スカラー(scalar):ベクトルではない普通の数

（次頁へ続く）

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

ある要素だけが変化し、他は変化しないと仮定すると

$$\Delta\mathbf{A} = \begin{array}{cc} \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & \cdots & \Delta a_{ij} & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \end{pmatrix} & \begin{array}{c} \\ \\ i\text{ 行} \\ \\ \\ \end{array} \\ \begin{array}{ccccc} & & j\text{ 列} & & \end{array} & \end{array}$$

$\Delta\lambda$の分子＝

$$(v_1 \quad v_2 \quad \cdots \quad \cdots \quad \cdots) \begin{array}{c} \begin{array}{ccccc} & & j\text{列} & & \end{array} \\ \begin{pmatrix} 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & \vdots & \Delta a_{ij} & i\text{行} & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \cdots & 0 \end{pmatrix} \end{array} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \end{pmatrix} = \begin{array}{c} (0 \quad \cdots 0 \quad v_i\Delta a_{ij} \quad 0 \quad \cdots 0) \\ j\text{列} \end{array} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \end{pmatrix}$$

$$= v_i \Delta a_{ij} u_j$$

$$\Delta\lambda = \frac{v_i u_j}{\sum_k v_k u_k} \Delta a_{ij}$$

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

生物学的意味：　個体群行列の i 行 j 列目の要素が変化したときの
個体群成長率の変化

エンレイソウの個体群行列と感度行列

個体群行列

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

感度行列

$$
\begin{array}{c}
\\
\text{実生} \\
\text{1L} \\
\text{3L} \\
\text{開花}
\end{array}
\begin{array}{c}
\begin{array}{cccc} \text{実生} & \text{1L} & \text{3L} & \text{開花} \end{array} \\
\left(\begin{array}{cccc}
- & - & - & 0.006 \\
0.072 & 0.085 & - & - \\
- & 1.550 & 0.145 & - \\
- & \text{最大}- & 0.407 & 0.738
\end{array}\right) \text{最小}
\end{array}
$$

感度が大きい　−−−＞　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　−−−＞　得もダメージも小さく、動態を大きく変えない

```
> mat<-rbind(c(0,0,0,0), c(0.451,0.643,0,0), c(0,0.021,0.8,0),c(0,0,0.08,0.981))
> ans<-matrix(0,ncol=4,nrow=4)
> dum<-diag(4)
> mat
      [,1]  [,2] [,3]  [,4]
[1,] 0.000 0.000 0.00 0.000
[2,] 0.451 0.643 0.00 0.000
[3,] 0.000 0.021 0.80 0.000
[4,] 0.000 0.000 0.08 0.981
> for(i in 0:1000){
+     dum<-mat %*% dum
+     ans<-ans+dum}
> (ansfinal<-ans)
          [,1]      [,2]     [,3]     [,4]
[1,] 0.0000000 0.0000000  0.00000  0.00000
[2,] 1.2633053 1.8011204  0.00000  0.00000
[3,] 0.1326471 0.2941176  4.00000  0.00000
[4,] 0.5585139 1.2383901 21.05263 51.63158
> apply(ansfinal,2,sum)
[1]  1.954466  3.333628 25.052631 51.631579
```

エンレイソウ集団の感度を求めるプログラム

R Program

```
> enrei<-rbind(c(0,0,0,5.13), c(0.451,0.643,0,0), c(0,0.021,0.8,0),c(0,0,0.08,0.981))
>
> koyuti<-eigen(enrei)$values
>
> koyuvector<-eigen(enrei)$vectors
>
> dright<-koyuvector[,1]/sum(koyuvector[,1])
>
> transenrei<-t(enrei)
>
> left<-eigen(transenrei)$vectors
>
> dleft<-left[,1]/left[1,1]
> num<-dleft %*% t(dright)
>
> den<-dleft %*% dright
> num/den[1,1]
             [,1]         [,2]          [,3]          [,4]
[1,] 0.03175839+0i 0.03748617+0i 0.003497335+0i 0.006346034+0i
[2,] 0.07218438+0i 0.08520320+0i 0.007949174+0i 0.014424050+0i
[3,] 1.31337229+0i 1.55024554+0i 0.144632732+0i 0.262441084+0i
[4,] 3.69531155+0i 4.36177943+0i 0.406939455+0i 0.738405684+0i
> 
```

安定生育段階構成

繁殖価

安定生育段階構成×繁殖価/それらの内積

感度

Again

エンレイソウ集団の年成長率・安定生育段階構成・繁殖価

年成長率　1.0251　最大固有値にあたる

生育段階	安定生育段階構成（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

Again

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	1 L	3.3
幼植物三枚葉	3 L	25.1
開花	F	51.6

まとめ

- 個体群成長率は1.025と良好
- 約8%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

↓

自然攪乱・森林伐採などの非定常的な事象が大きく影響する。

ちなみに北大構内には掃いて捨てるほどある。

日本近海のサメやオオバナノエンレイソウが新たに絶滅危機種にレッドリスト最新版

エンレイソウと同属の種

会員限定有料記事　毎日新聞 2020年12月10日 22時22分 (最終更新 12月10日 22時22分)

純白の花びらを見せるオオバナノエンレイソウ＝十勝管内広尾町野塚で2008年5月21日午後3時24分、田中裕之撮影

国際自然保護連合（IUCN）は10日、世界の絶滅危惧種を集めたレッドリストの最新版を公表した。日本近海のサメの仲間や、北海道や東北に分布する植物オオバナノエンレイソウなどが新たに絶滅危惧種に評価された。IUCNは「絶滅が危ぶまれる種は増え続けており、早急に保全活動を広げる必要がある」と指摘している。

主に太平洋から東シナ海の深海に生息し、背びれにトゲがあるヒレタカツノザメやトガリツノザメは、3段階ある絶滅危惧種のうち2番目のランクに追加された。体の幅が約6メートルある世界最大のエイ、オニイトマキエイは危険度が1段階上がり、2番目となった。

行列モデルを用いたさまざまな統計量

１．集団の年成長率　　（既出）
２．安定生育段階構成　　（既出）
３．繁殖価
４．平均余命
５．行列要素の変化に伴う年成長率の感度
６．行列要素の変化に伴う年成長率の弾性度
７．生命表反応実験
・・・・

＊　生活史全体を一枚の行列で表現しているため、個体群の存続や絶滅を評価するツールとして使われている.

弾性度分析 (elasticity analysis)
de Kroon (1986)

Au=λu

$$\sum_j a_{ij}u_j = \lambda u_i$$

λの変化の相対値

＊個体群成長率の弾性度（感度の相対値）

Proportional sensitivity

感度

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

a_{ij}の変化の相対値

＊特徴：すべての要素の弾性度の和は1

$$\sum_i\sum_j e_{ij} = \sum_i\sum_j \frac{a_{ij}}{\lambda}s_{ij} = \sum_i\sum_j \frac{a_{ij}}{\lambda}\frac{v_iu_j}{\sum_k u_kv_k} = \frac{1}{\sum_k u_kv_k}\sum_i\sum_j\frac{a_{ij}}{\lambda}v_iu_j$$

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

右固有ベクトルの定義**Au=λu**を使う

エンレイソウの個体群行列と弾性度行列

個体群行列

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

弾性度行列

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

最大

全部の和は1

この特徴は以下のように応用されたりする

感度と弾性度のどちらを使うのがよいのだろう？

エンレイソウの場合

感度行列

$$
\begin{array}{cccc}
\text{実生} & \text{1L} & \text{3L} & \text{開花} \\
\end{array}
$$

$$
\begin{pmatrix}
- & - & - & \color{red}{0.006} \\
0.072 & 0.085 & - & - \\
- & \color{red}{1.550} & 0.145 & - \\
- & - & 0.407 & \color{red}{0.738}
\end{pmatrix}
$$

1)行列要素（生活史過程）によって、変異幅が異なるものを単純に比較していいのか（繁殖と生存）？
2)種間比較が難しい。
3) 微分の意味がわかりやすい。

弾性度行列

$$
\begin{pmatrix}
- & - & - & 0.032 \\
0.032 & 0.053 & - & - \\
- & 0.032 & 0.113 & - \\
- & - & 0.032 & \color{red}{0.707}
\end{pmatrix}
$$

1) 相対値の影響を見ているので、変異幅の影響が緩和される。
2) シルバータウンのように、種間比較ができる（和が１のおかげ）。
3)弾性度の意味について未だに整理がついていない

感度と弾性度のどちらを使うのがよいのだろう？

エンレイソウの場合

感度行列

$$
\begin{array}{cccc}
\text{実生} & 1\text{L} & 3\text{L} & \text{開花} \\
\end{array}
$$

$$
\begin{pmatrix}
- & - & - & 0.006 \\
0.072 & 0.085 & - & - \\
- & 1.550 & 0.145 & - \\
- & - & 0.407 & 0.738
\end{pmatrix}
$$

弾性度行列

$$
\begin{pmatrix}
- & - & - & 0.032 \\
0.032 & 0.053 & - & - \\
- & 0.032 & 0.113 & - \\
- & - & 0.032 & 0.707
\end{pmatrix}
$$

問題点：感度と弾性度が大きい生活史過程が一致しない
（カタクリはほぼ一致していた）

感度が基本的な情報・素材を与えているので、目的によって使い方を工夫する。LTRE解析が良い例　（後半で）

異なる行列サイズの行列の比較(1)

個体群行列

$$
\mathbf{T}_{\mathrm{A}} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.6 & 1.425 \\ 0.4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4 & 0.95 \end{pmatrix}
\qquad
\mathbf{T}_{\mathrm{B}} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 2.25 & 0.75 \\ 0.75 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.75 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.75 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.75 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.75 & 0.25 \end{pmatrix}
$$

行列要素の意味

$$
\begin{pmatrix} -- & -- & \text{繁殖1} & \text{繁殖2} \\ \text{成長1} & -- & -- & -- \\ -- & \text{成長2} & -- & -- \\ -- & -- & \text{成長3} & \text{最終齢生存} \end{pmatrix}
\begin{pmatrix} -- & -- & -- & -- & \text{繁殖1} & \text{繁殖2} \\ \text{成長1} & -- & -- & -- & -- & -- \\ -- & \text{成長2} & -- & -- & -- & -- \\ -- & -- & \text{成長3} & -- & -- & -- \\ -- & -- & -- & \text{成長4} & -- & -- \\ -- & -- & -- & -- & \text{成長5} & \text{最終齢生存} \end{pmatrix}
$$

異なる行列サイズの行列の比較(2)

弾性度行列

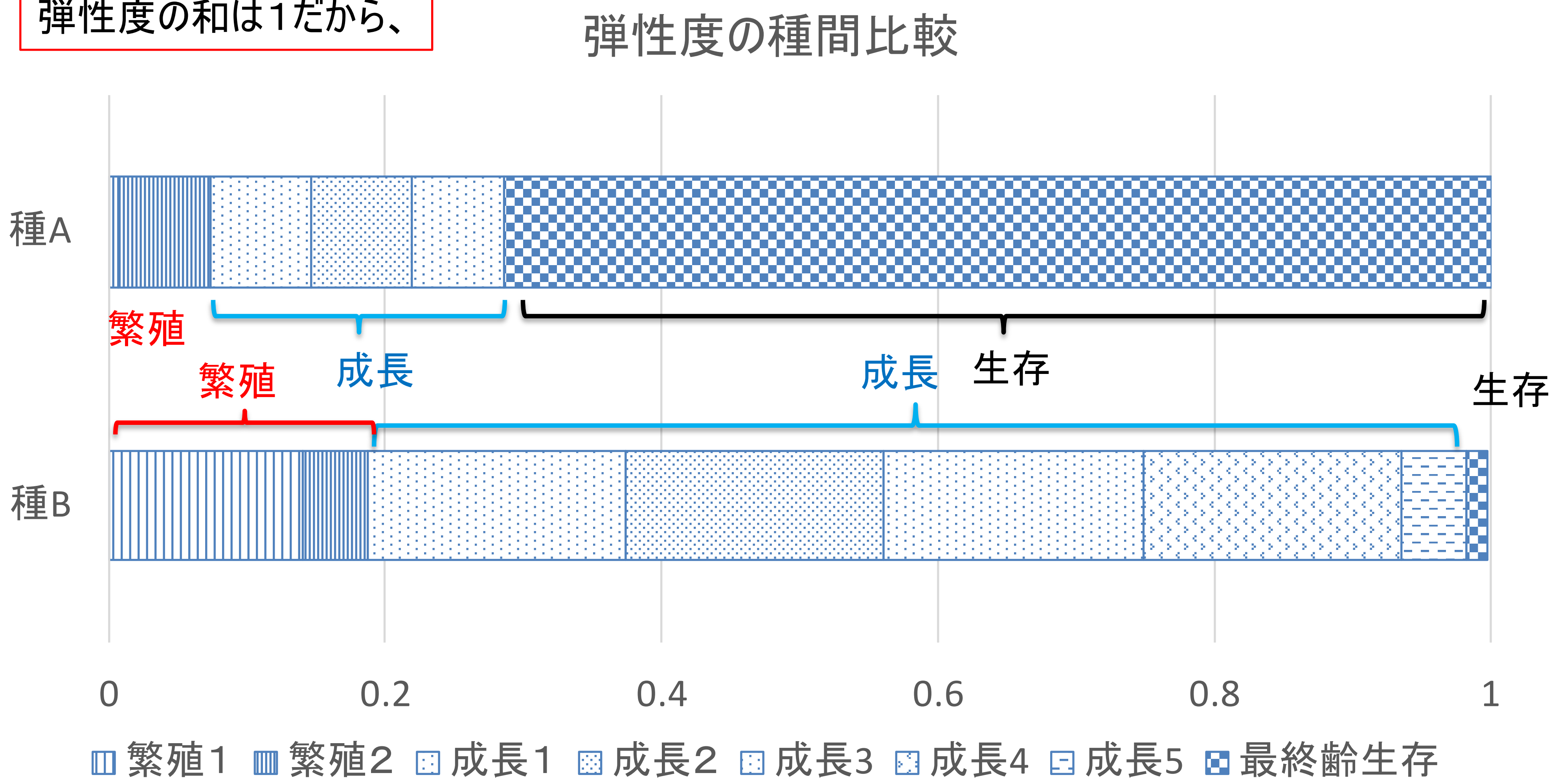
$$\mathbf{E}_\mathrm{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.006 & 0.067 \\ 0.073 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.073 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.067 & 0.714 \end{pmatrix} \quad \mathbf{E}_\mathrm{B} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0.140 & 0.047 \\ 0.187 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.187 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.187 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.187 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.047 & 0.016 \end{pmatrix}$$

行列要素の意味

$$\begin{pmatrix} -- & -- & 繁殖1 & 繁殖2 \\ 成長1 & -- & -- & -- \\ -- & 成長2 & -- & -- \\ -- & -- & 成長3 & 最終齢生存 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -- & -- & -- & -- & 繁殖1 & 繁殖2 \\ 成長1 & -- & -- & -- & -- & -- \\ -- & 成長2 & -- & -- & -- & -- \\ -- & -- & 成長3 & -- & -- & -- \\ -- & -- & -- & 成長4 & -- & -- \\ -- & -- & -- & -- & 成長5 & 最終齢生存 \end{pmatrix}$$

異なる行列サイズの行列の比較(3)

弾性度の和は1だから、

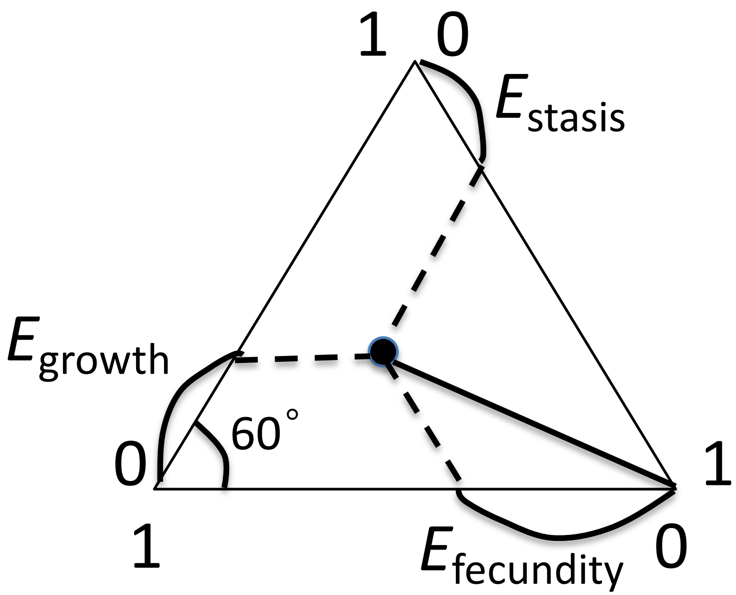


Silvertown et al. (1996)の三角座標図

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

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

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



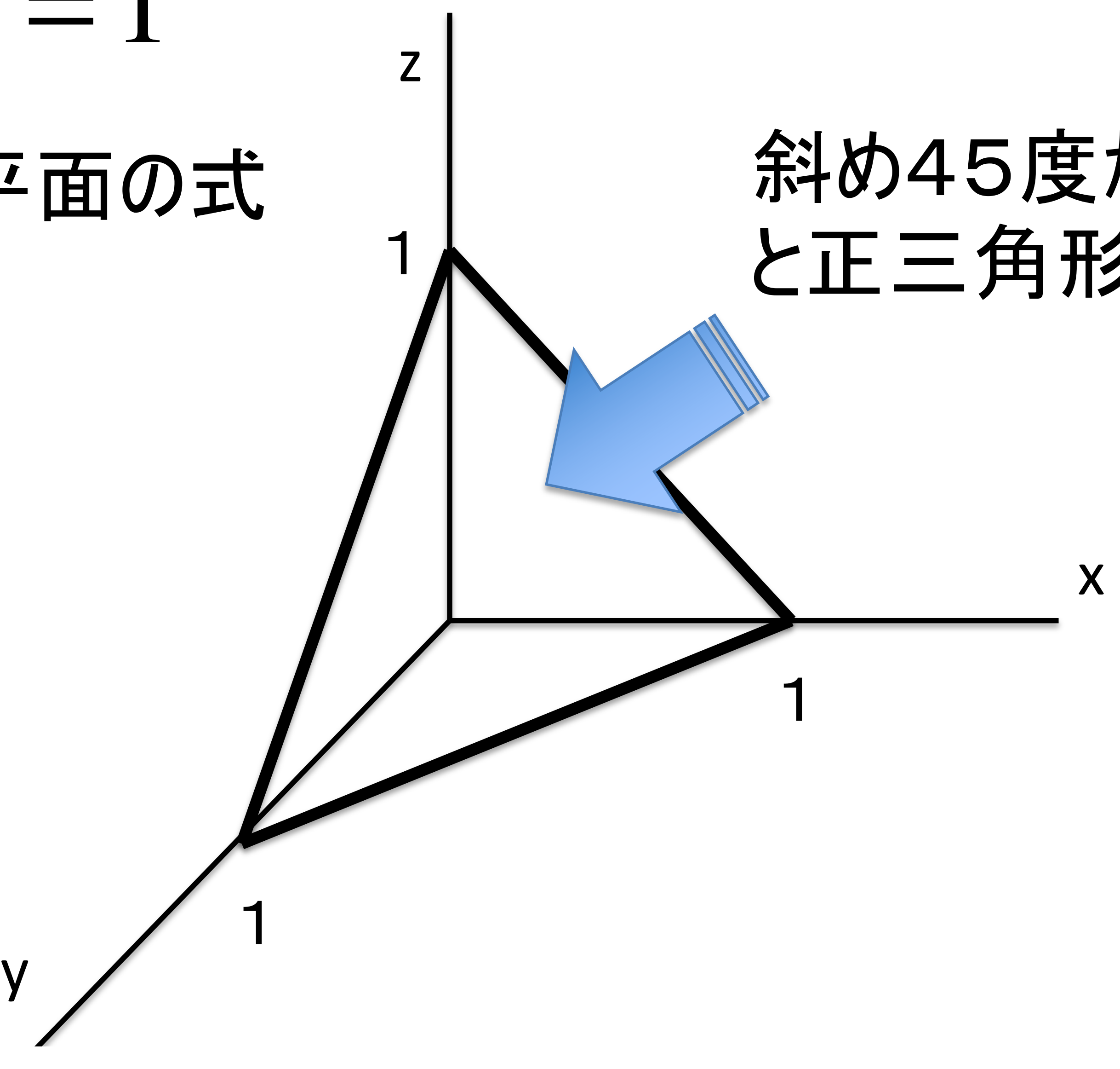
二次元単体ともいう

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

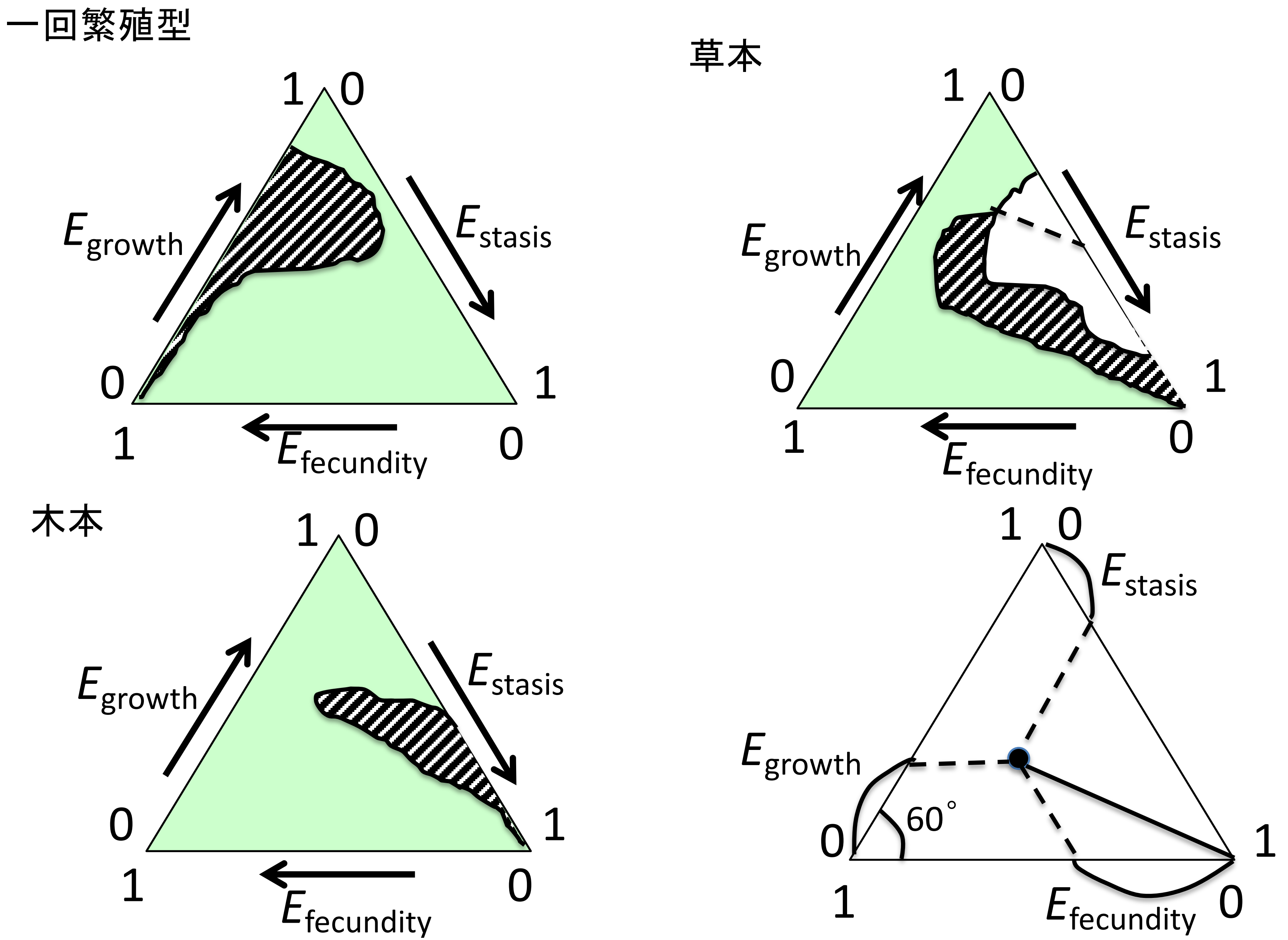
$$x + y + z = 1$$

三次元上の平面の式



Silvertown group

植物84種の個体群行列から



エンレイソウの弾性度行列

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

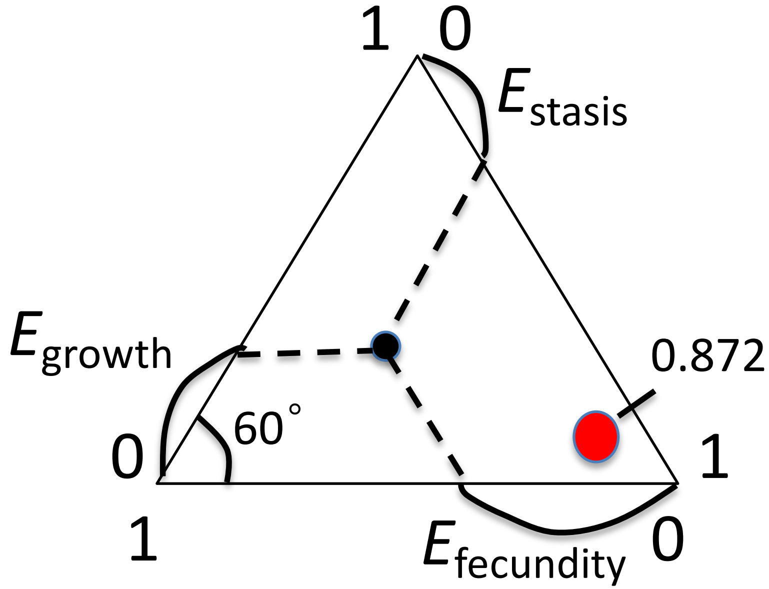
全部の和は1

分解すると

繁殖に0.032

滞留に0.872

成長に0.096

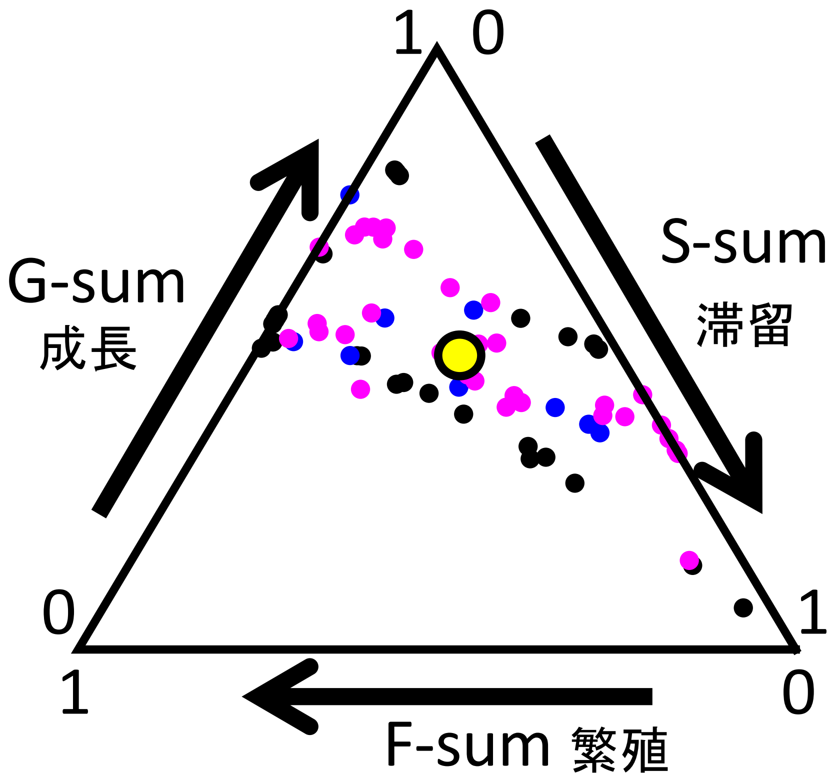


図中赤丸が
エンレイソウ

COMPADREデータベースでの一回繁殖型植物

Takada & Kawai (2020)

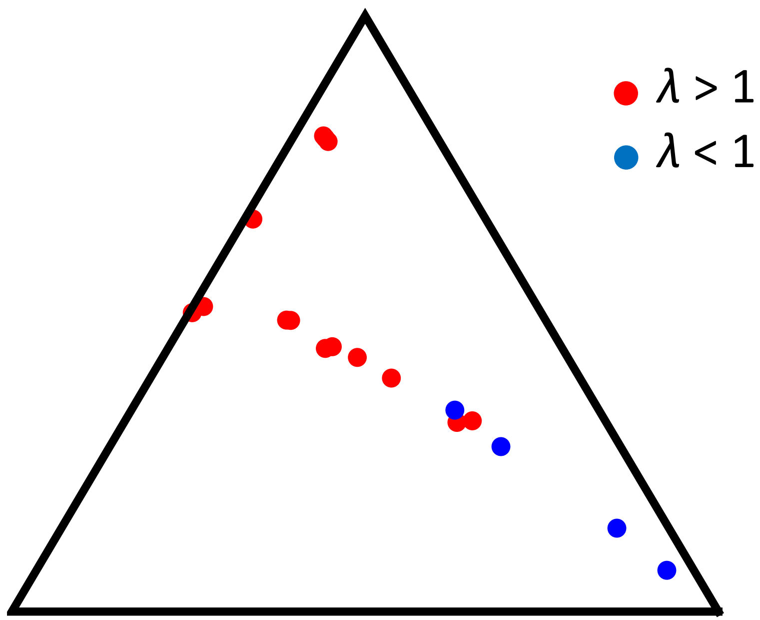
68個体群 (17種)



シルバータウン時代よりも広い分布

Black: 二年生草本　Blue : 擬似二年草
Pink: 一回繁殖型

Alliaria petiolata
(ニンニクガラシ14個体群)



個体群成長率が1を
超えるものは左上

年表

1826 Babbage 生命表 *A Comparative View of the various Institutions for the Assurance of Lives.*

1910 Sharpe & Lotka 連続版 ロトカ(・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 連続板 齢構造モデル 偏微分方程式の形で
1930 Fisher 繁殖価の定義

1941 Bernardelli 離散版 齢構造モデル 行列の形で (レズリー行列) 固有ベクトル無
1942 Lewis 離散版 齢構造モデル 行列の形で (レズリー行列)
1945 Leslie 離散版 齢構造モデル 右固有ベクトルと齢構成ベクトルとの関係
1949 Von Foerster 連続板 齢構造モデル 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 連続板 サイズ構造モデル 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. 弾性度解析 新しい統計量

ここまで来ました。

2015 Salguero-Gomez et al. COMPADREデータベース

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
catastrophe
の重要性を強調

- Schaffer & Samson(1985)
- Lande(1988)
- Damman & Cain(1998)
- Lindborg & Ehrlen(2000)
- Park et al. (2002)
- Garcia(2003)

・
・

ハイイログマ
フクロウ
カンアオイ
野生トウモロコシ
病原菌
ヤマノイモの仲間
保全研究

- Tuljapurkur(1989)
- 巌佐・箱山(1997)
- Enright et al.(1998)
- Caswell(2005)

確率性を入れた集団動態の解析
確率微分方程式を用いた研究
個体群行列モデルによる弾力性解析
個体群行列モデルによる感度分析
理論的研究

ウミガメ編

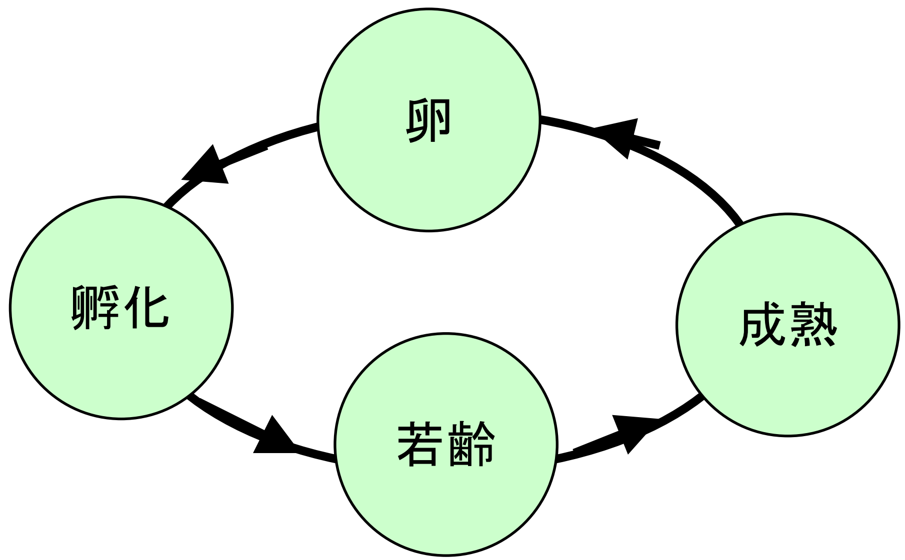
ウミガメ保護

- 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？

ウミガメの生活史のデータが必要

生活史段階の動態を記述するモデルが必要



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
Q1 ～Q5の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・弾性度分析（Q2、Q4の答え）
3. シミュレーション（Q5の答え）
4. Q3はフィールド調査で。

個体群行列

	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. 946

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

低感度

最大

アカウミガメ集団のシミュレーション

Original

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 127 & 4 & 80 \\ 0.675 & 0.737 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.049 & 0.661 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.015 & 0.691 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.052 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.809 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.809 & 0.808 \end{pmatrix}$$

λ = 0.946222

2 x 卵数

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 254 & 8 & 160 \\ 0.675 & 0.737 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.049 & 0.661 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.015 & 0.691 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.052 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.809 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.809 & 0.808 \end{pmatrix}$$

λ = 0.983198

孵化個体
100% 生存

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 127 & 4 & 80 \\ 1 & 0.737 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.049 & 0.661 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.015 & 0.691 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.052 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.809 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.809 & 0.808 \end{pmatrix}$$

λ = 0.9665058

Significance of constructing matrix models

- It allows a quantitative analysis from field data.
- Established technique (linear algebra) can be applied.
- Can grasp which parameter is a key factor.
- Can estimate the change of the result when an assumption is changed.

（Using simulation of environmental change or change in life history traits ）

まとめ

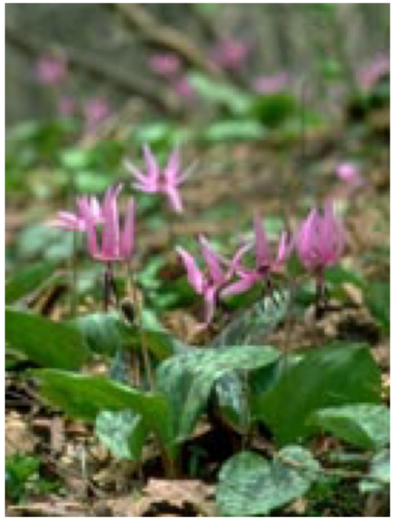
- 個体群成長率は１以下
- 成熟個体、若齢個体の生存が重要
- 卵の数を２倍、ふ化個体の生存率を100%にしても、
  個体群成長率は１を超えない
- 死亡の多くの原因はエビトロール網による偶然死亡（Q3の答え）

↓

カメ逃避装置を網に設置することを
州の条例で義務化

カタクリ編

カタクリ集団のダイナミクス解析

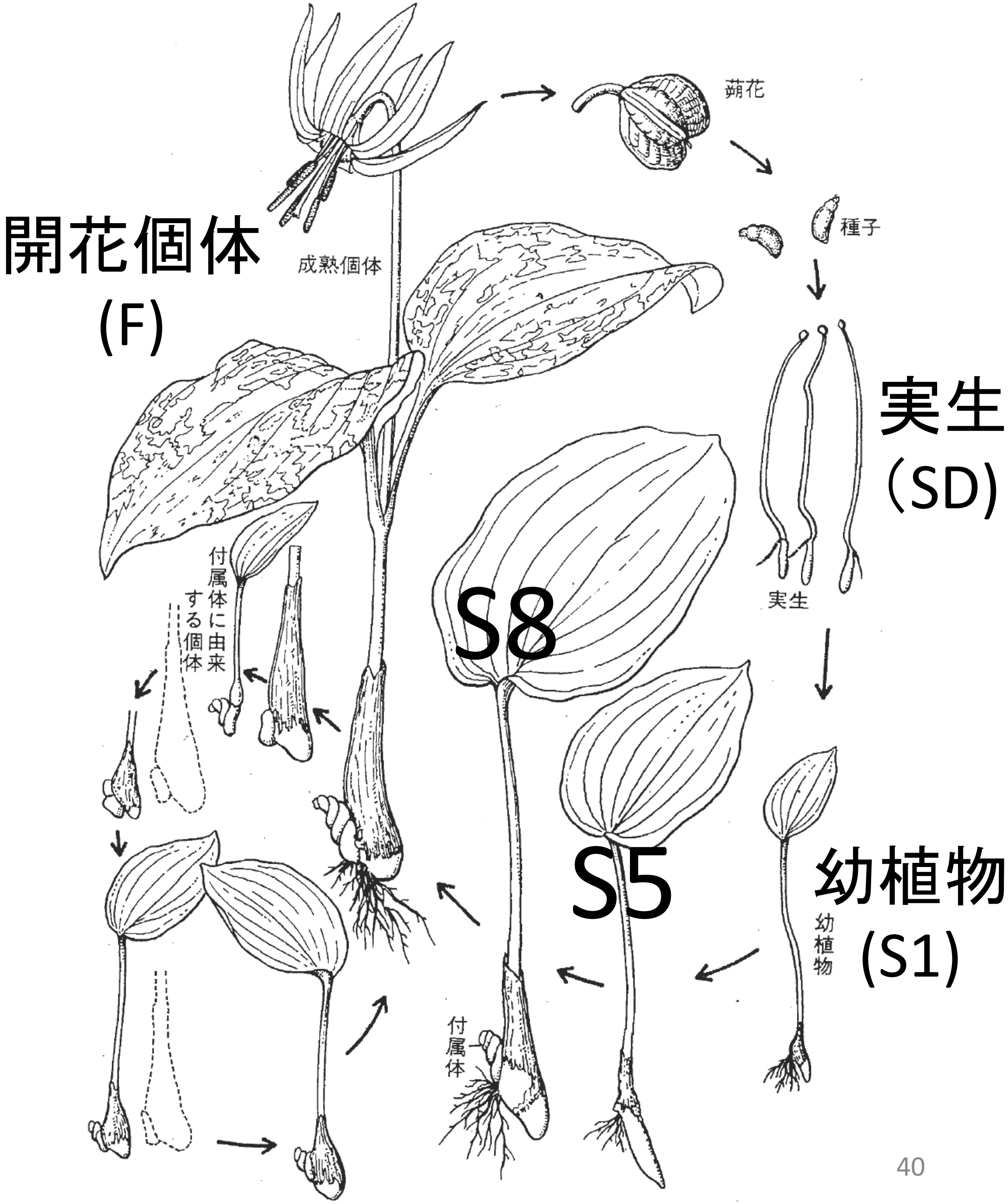


Erythronium japonicum

- ✦ 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



カタクリの個体群行列

Takada et al.(1998)

実生　幼植物 Juvenile (S1–S7)　プレ繁殖個体 (S8-10, S11-13)　繁殖個体 (F8-10, F11-13, F14-16)

	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	---	---	---	---	---	[illegible]	[illegible]
S3	0.13	0.06	0.38	0.46	0.09	0.01	0.01	---	---	---	---	[illegible]	---
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	---	---	---	[illegible]	[illegible]	---	0.01	---	0.12	0.20	0.11	0.31	0.13
F8-10	---	---	---	[illegible]	---	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

連続繁殖

ほとんど死なない

カタクリ集団の年成長率と安定生育段階構成

年成長率　：　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

感度低い

感度が高い生育段階

	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

カタクリの弾性度行列

プレ繁殖個体 (S8-10, S11-13)

	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

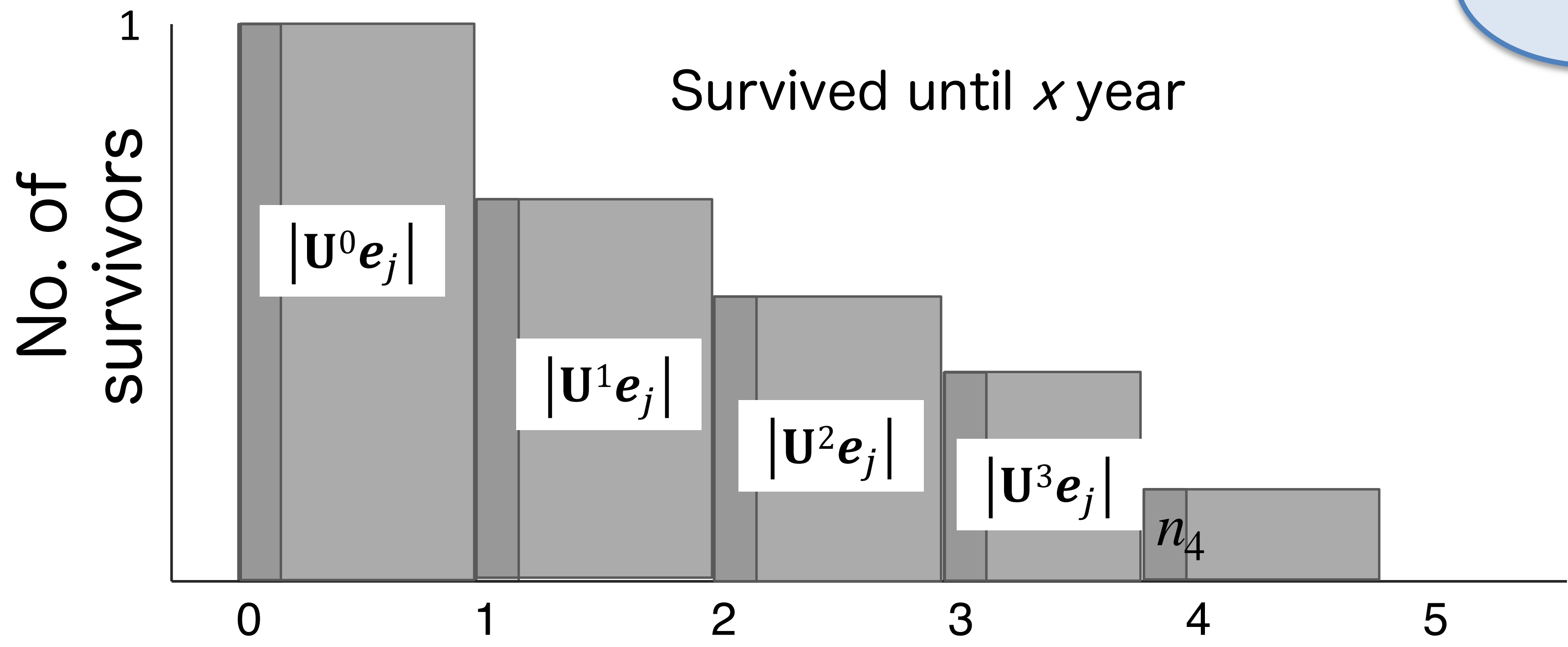
繁殖率は弾性度低い

すべての要素の弾性度の和は1

弾性度が高い生育段階

Matrix 方法

Again



生育段階 j の個体の平均余命:

$$|\mathbf{U}^0\boldsymbol{e}_j| + |\mathbf{U}^1\boldsymbol{e}_j| + |\mathbf{U}^2\boldsymbol{e}_j| + \cdots = \sum_{\boldsymbol{i}=\mathbf{0}}^{\infty} |\mathbf{U}^i\boldsymbol{e}_j|$$

$|\mathbf{e}_j|$:ベクトルの要素の総和

U: 推移行列

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
（感度分析・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

弾性度に、エンレイソウ2種、鳥類2種の例
帯グラフ