

# 個体群行列モデルデータベース COMPADRE・COMADREの概要解説（2）

高田 壮則（北海道大学）

## 使用事例

### 使える行列と使えない行列



**COMPADRE** **COMADRE**

Animal Matrix Database

Plant Matrix Database

[www.compadre-db.org](http://www.compadre-db.org)

## 4章 使用事例の紹介

すべてのデータを使うわけではない。  
研究テーマや目的に沿って選択する見識が重要である。

ことをわかっていただけれど。。。。

The influence of time since introduction on the population growth of introduced species and the consequences for management

Yokomizo et al. (2017)

### \* さまざまな**個体群統計量**

一つの個体群行列からさまざまな**個体群統計量**が求められる

- ・個体群成長率
  - ・平均寿命
  - ・弾性度
- など

**個体群統計量**から、種や個体群の特徴や保全・管理に有用な情報を得ることができる。**外来種の個体群統計量**を計算し、**外来種の侵入後経過時間との関係**を調べた。

別のデータベースから

## 弾性度: $e_{ij}$

推移行列要素の個体群増加率に  
与える相対的な重要性

### 推移行列の要素

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

感度

### 個体群増加率

|           | Seed Bank | Small | Middle | Large  |
|-----------|-----------|-------|--------|--------|
| Seed Bank | 0.04      | 8.25  | 179.41 | 503.14 |
| Small     | 0.19      | 1.09  | 22.18  | 62.19  |
| Middle    | 0         | 0.01  | 0      | 0      |
| Large     | 0         | 0.01  | 0.02   | 0      |

$$\lambda = 2.2142$$

|      |      |        |        |
|------|------|--------|--------|
| 0.04 | 8.25 | 179.41 | 503.14 |
| 0.19 | 1.10 | 22.18  | 62.19  |
| 0    | 0.01 | 0      | 0      |
| 0    | 0.01 | 0.02   | 0      |

$$\lambda = 2.2205$$

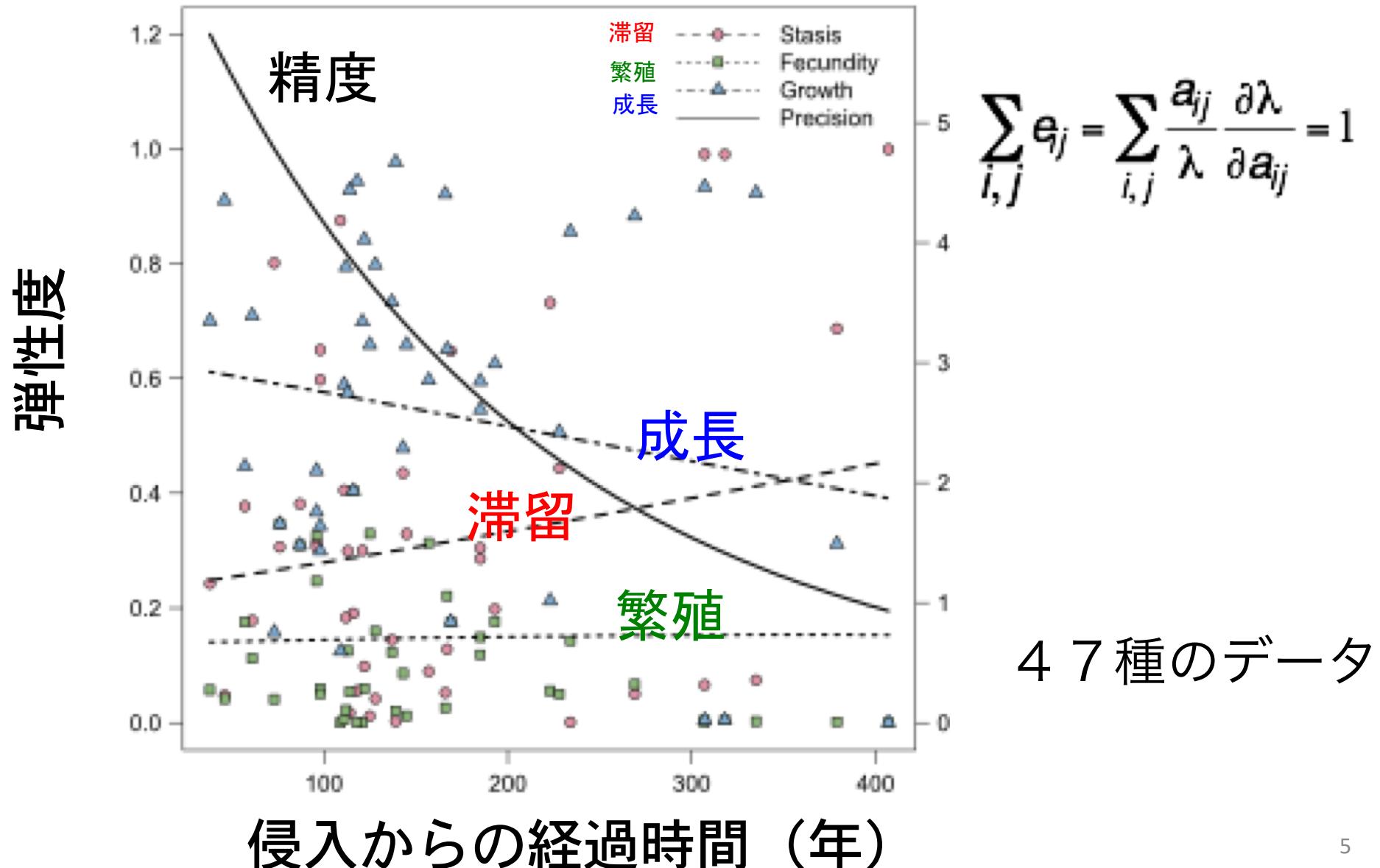
### 感度

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{\lambda \text{ の増加量}}{\text{行列要素の増加量}} = \frac{2.2205 - 2.2142}{0.01} = 0.63$$

$$e_{\text{small,small}} = \frac{\text{行列要素の値}}{\text{個体群増加率}} \times \text{感度} = \frac{1.09}{2.21} \times 0.63 = 0.31$$

# Result: Elasticity vs time since introduction

弹性度も侵入からの経過時間によって変化する



Diversity of ageing across the tree of life

Jones et al. (2014)

Nature, doi:10.1038/nature12789

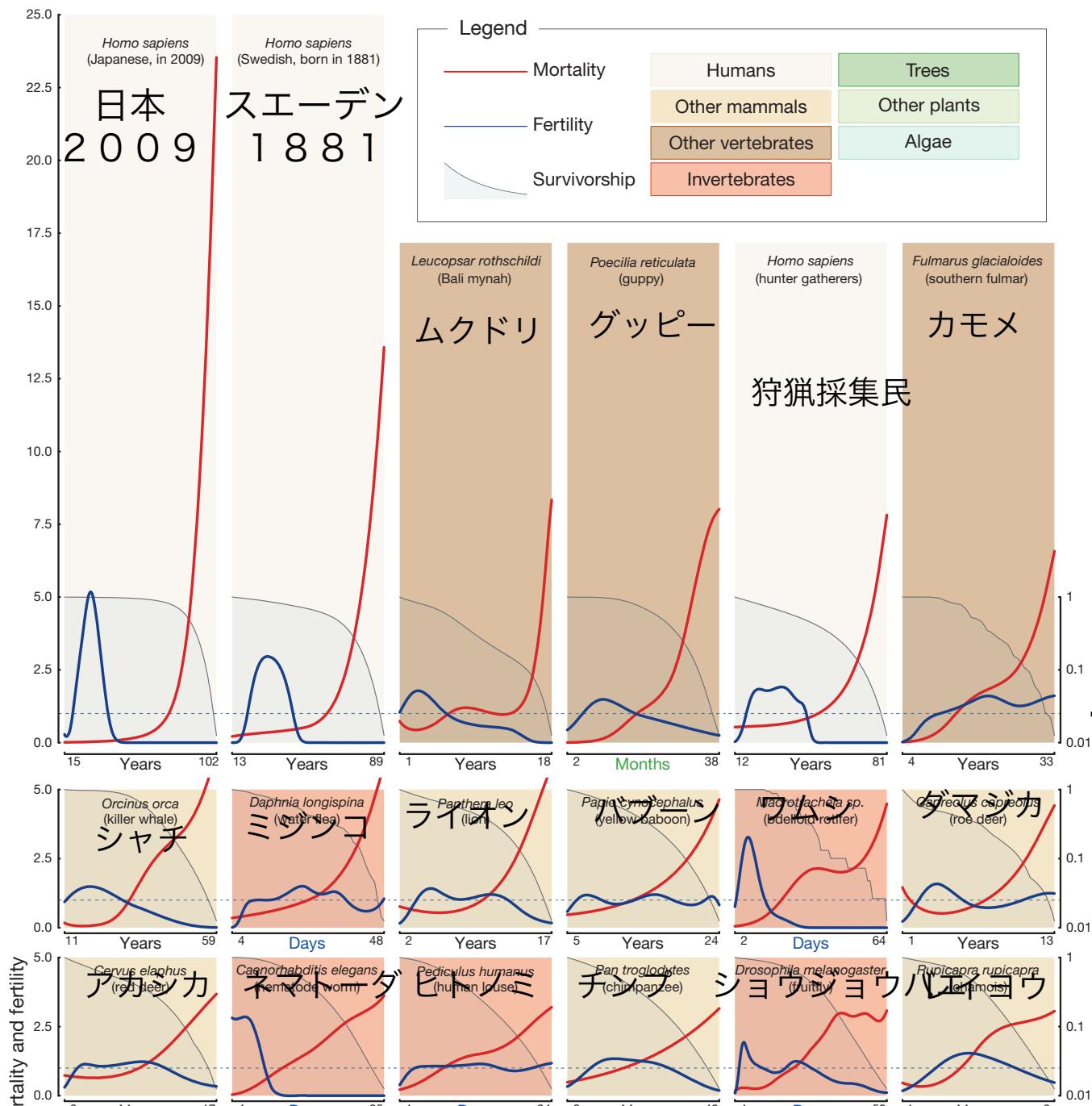
- ・ 老化の進化を理解する為には、様々な種にわたって老化のパターンが比較されるべきだが、その研究は少ない。
- ・ ほ乳類 11 種、他の脊椎動物 12 種、無脊椎動物 10 種、維管束植物 12 種、緑藻 1 種を用いて、齢依存的死亡率と繁殖率の比較を行った。
- ・ 進化によって、成熟後の加齢に伴う死亡率上昇と繁殖率低下を起こると予測されていたが、今回比較した種の間には、寿命の長い種と短い種の両方で、死亡率の上昇型、一定型、下降型、こぶ型など、その曲線の型に大きな多様性が見られた。

# 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

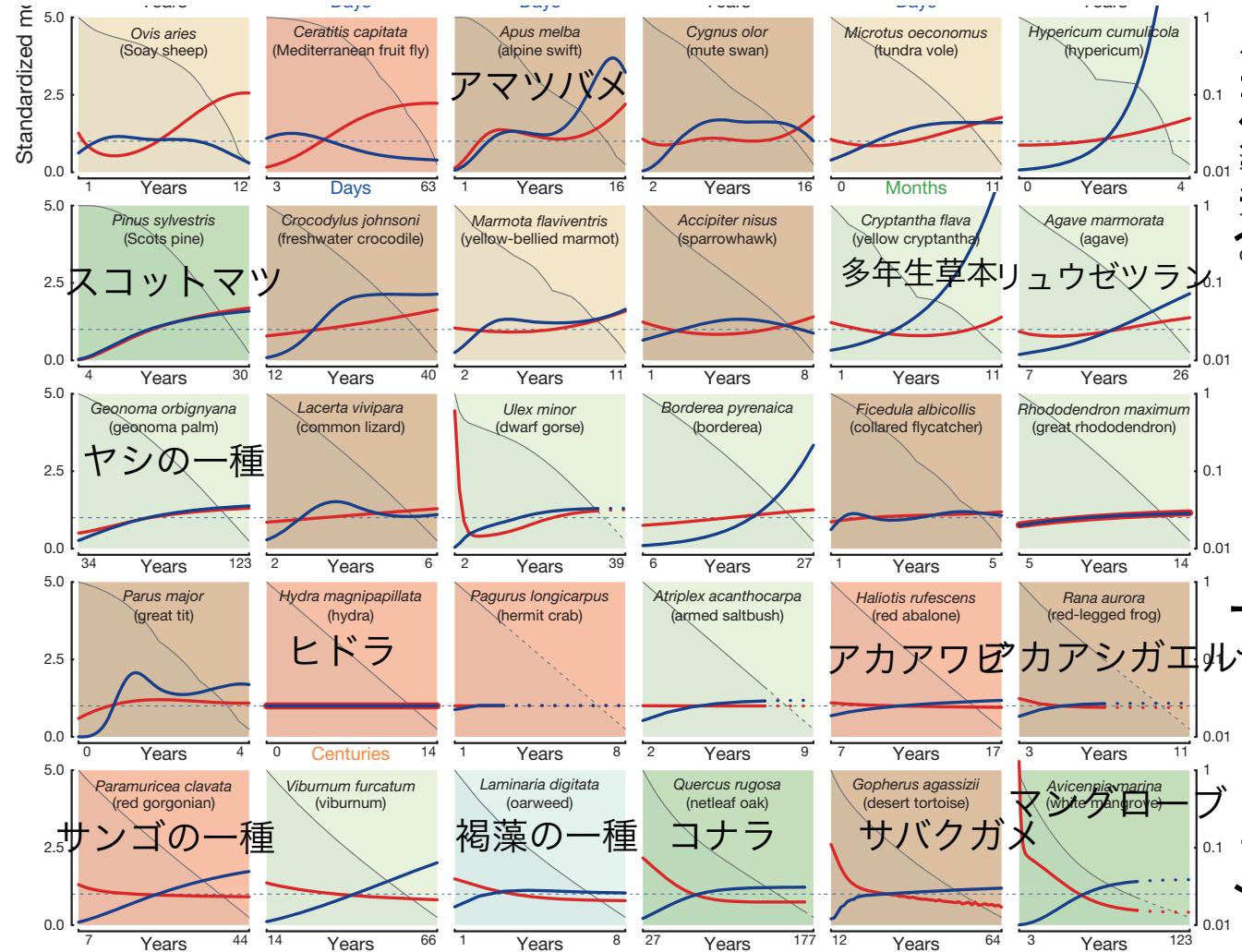
標準化された死亡率(赤)  
・繁殖率(青)



標準化された齢

生残率(survivorship, ひずき)

# 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。

## 5章 使える行列と使えない 行列の判定基準

# どの行列を選んで解析するべきか？

| Metadata Variable | Description  |
|-------------------|--|
| AnnualPeriodicity | e.g. 1, 2, 0.2 etc. (年あたりの調査回数. e.g. 2: 年 2 回; 0.2: 5 年に 1 回)                            |
| MatrixComposite   | 'Individual', 'Mean', 'Pooled', 'Seasonal' : 平均を取っているか否か                                 |
| MatrixTreatment   | 'treatment', 'Unmanipulated', 'grazing' : 処理の有無  |
| Captivity         | 'W':Wild, 'C':Captive, 'CW':Captured from Wild : 対象種の育て方；野外・飼育下・野外→飼育                    |
| MatrixSplit       | 'Divided', 'Indivisible' (U, F, C の行列に分解可能か否か)   |
| Observation       | <any text> (information that is not provided elsewhere but may nonetheless be important) |
| MatrixDimension   | e.g. 5 : 行列サイズ (5 行 5 列)   |
| SurvivalIssue     | e.g. 0.9, 1.2, 1.45 (行列 U の各ステージの生存率)  |

# 選別基準の二つの例

自分で計算するしかない

Study duration

MatrixTreatment

Organism type

Organism type

Mean matrix

MatrixDimension

SurvivalIssue

matF, c 共にゼロじゃない

例1 by Salguero-Gomez (2018) Implications of clonality for ageing research

- (a) irreducible and primitive;
- (b) at least 3 years of field demographic data;
- (c) "unmanipulated"
- (d) annual species are excluded.
- (e) Trees, palms, algae are excluded;
- (f) matrices were averaged element-by-element;
- (g) dimensions > 2
- (h) stage-specific survival rates are  $\leq 1$
- (i) Excluded species without reproduction

例2 by Takada et al. (2018)

- (a) stage-specific survival rates are  $\leq 1$ ;
- (b) fecundity is explicitly measured;
- (c) annual periodicity = 1;
- (d) "unmanipulated"
- (e) primitive;
- (f) MPMs with seed stages were excluded;

SurvivalIssue

matF がゼロじゃない

AnnualPeriodicity

MatrixTreatment

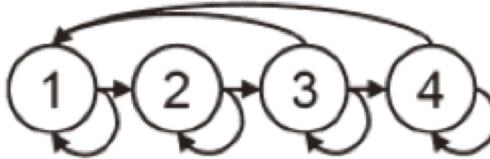
自分で計算するしかない

MatrixClass

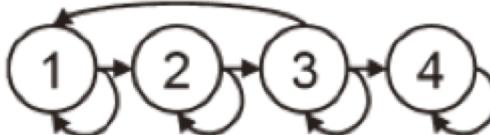
# 既約性 (irreducible) と可約性 (reducible)

Irreducible

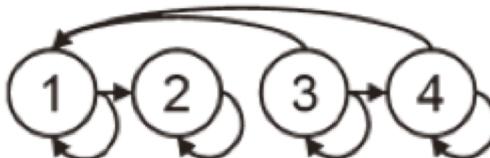
(a) Example irreducible life cycle



(b) Example post-reproductive life cycle



(c) Example reducible life cycle



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

Reducible

Stott *et al.* (2010)  
Methods in Ecology and Evolution

## ペロン・フロベニウスの定理

既約(irreducible)である非負行列は次の性質を持つ

- (1)固有方程式は正の実固有値をもつ  $\sim\sim\sim >$  一つとは限らない
- (2)そのうち、絶対値最大のものを  $\lambda_1$  とすれば(最大固有値と呼ぶ)、  
 $\lambda_1$  に属する固有ベクトルは正ベクトルである(すべての要素が同符号であるベクトル)
- (3)他の固有値の絶対値は  $\lambda_1$  以下である

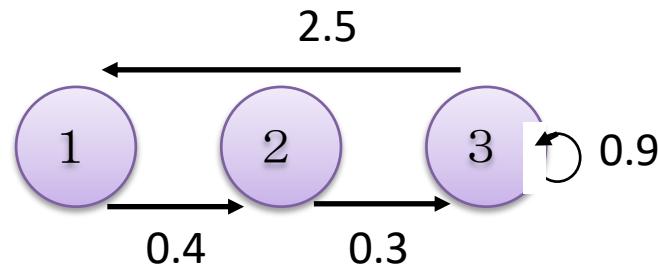
この定理が成立しない

## 原始行列 (primitive matrix) と非原始行列 (imprimitive matrix)

\* 原始的とは、既約行列を何回かべき乗した時に正行列になる性質を指す。

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 2.5 \\ 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3 & 0.9 \end{pmatrix}$$

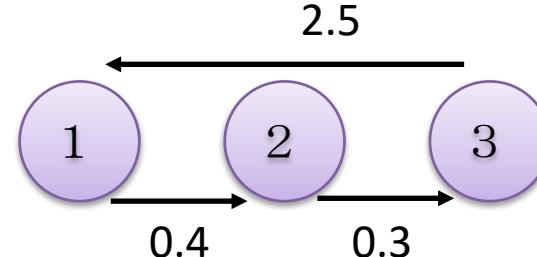
原始的



3回まではゼロを含む行列だが、  
4回乗ると正行列になる

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 2.5 \\ 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3 & 0 \end{pmatrix}$$

非原始的



何回かけても正行列にならない  
一回繁殖型のレスリー行列は非原始的

ペロン・フロベニウスの定理 (3)  
他の固有値の絶対値は  $\lambda_1$  より小さい

ペロン・フロベニウスの定理 (3)  
他の固有値の絶対値は  $\lambda_1$  と等しいものがある

~~t が十分大きいとき、解の挙動は第一項に支配される~~

$$c_1 \lambda_1^t \vec{u}_1$$

定理  $(E + A)^{n-1}$

が正行列ならその非負行列は既約行列。

ゼロの要素を持てば、可約行列

$n$  : 行列サイズ (行列次元)

## 固有ベクトルがゼロ要素を含む時がある

定理

$A^{n^2-2n+2}$

が正行列ならその既約行列は原始行列。

そうでなければ、非原始行列

$n$  : 行列サイズ (行列次元)

非原始行列だと、 $t$  が十分大きいときでも、解の挙動は第一項だけに支配されない。絶対値の等しい第二項、第三項の影響を受ける。

個体群成長率：周期 3 で 8 倍になるが、各時刻で 2 倍にならない  
定常生育段階構成：振動するので右固有ベクトルを使えない。

感度：右固有ベクトルを使えないから、使えない。

弾性度：感度が使えないから、使えない。

# まとめ

注 :  $j, k \neq 1$

## 非負行列

$$u > 0$$

すべての要素が正

$$u \geq 0$$

ゼロの要素を含む

### 可約行列(reducible)

$$\lambda_1 \geq 0$$

最大固有値

$$\lambda_1 \geq |\lambda_j|$$

$$u \geq 0$$
 右固有ベクトル

安定生育段階構成、感度  
、弹性度の意味をよく考  
えよう

### 既約行列(irreducible)

imprimitive

#### 非原始行列

$$\lambda_1 = |\lambda_j|, \lambda_1 > |\lambda_k|$$

$$u > 0$$

安定生育段階構成、感度  
、弹性度は使えない。

primitive

#### 原始行列

$$\lambda_1 > 0$$
  
$$\lambda_1 > |\lambda_j|$$

$$u > 0$$

## 6章 様々なパッケージ

| 名称        | 原論文   | 内容   |
|-----------|---|--|
| popbio    | Stubben & Milligan<br>(2007)  | 個体群成長率、安定生育段階構成、繁殖価、感度、弹性度<br>この講義で触れた内容   |
| popdemo   | Stott, Hodgson, & Townley (2012)  | transient population dynamics,<br>transfer function 解析                             |
| Rramas    | de la Cruz Rot<br>(2019)  | PVA(個体群存続可能性分析)  |
| lefk03    | Shefferson,<br>Kurokawa, &<br>Ehrlén (2021)   | 個体の履歴効果  |
| Rcompadre | Jones et al.<br>(coming)<br><a href="https://doi.org/10.1101/2021.04.26.441330">https://doi.org/10.1101/2021.04.26.441330</a> ; | tidyverse(Wickham et al., 2019)を組み込んだ最新版。COMPADRE, COMADREのMetafataを使ったデータフィルタリング。 |
| Rage      | Jones et al.<br>(coming)  | 比較研究に使う。生命表、平均寿命、世代時間等   |

# Package ‘popbio’(1)

[http://r.meteo.uni.wroc.pl/web/packages/  
popbio/popbio.pdf](http://r.meteo.uni.wroc.pl/web/packages/popbio/popbio.pdf)

このパッケージでは、様々な  
統計量を図してくれる。

## Package ‘popbio’

May 4, 2018

**Version** 2.4.4

**Author** Chris Stubben, Brook Milligan, Patrick Nantel

**Maintainer** Chris Stubben <[chris.stubben@hci.utah.edu](mailto:chris.stubben@hci.utah.edu)>

**Date** 2018-05-03

**Title** Construction and Analysis of Matrix Population Models

**License** GPL-3

**Suggests** quadprog

### Description

Construct and analyze projection matrix models from a demography study of marked individuals classified by age or stage. The package covers methods described in Matrix Population Models by Caswell (2001) and Quantitative Conservation Biology by Morris and Doak (2002).

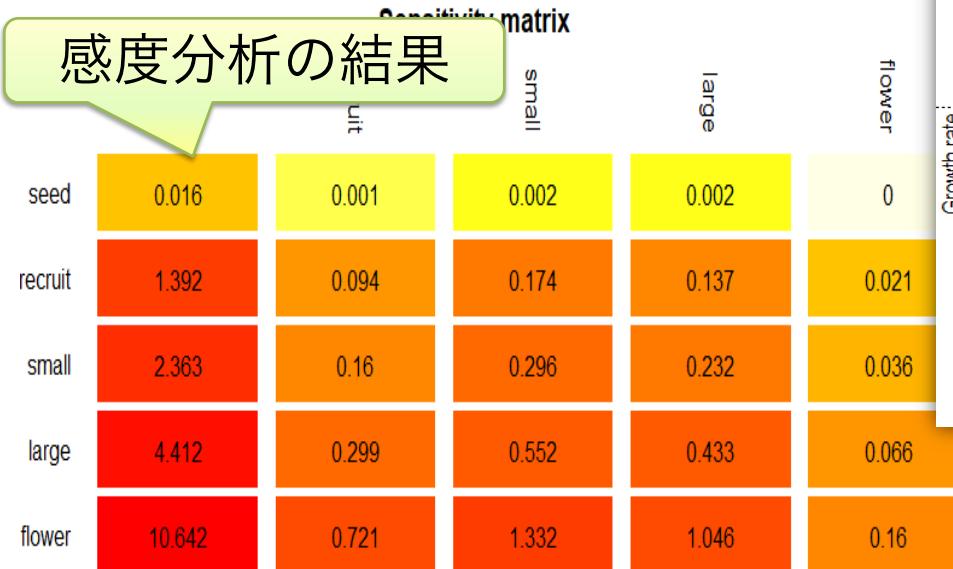
**NeedsCompilation** no

**Repository** CRAN

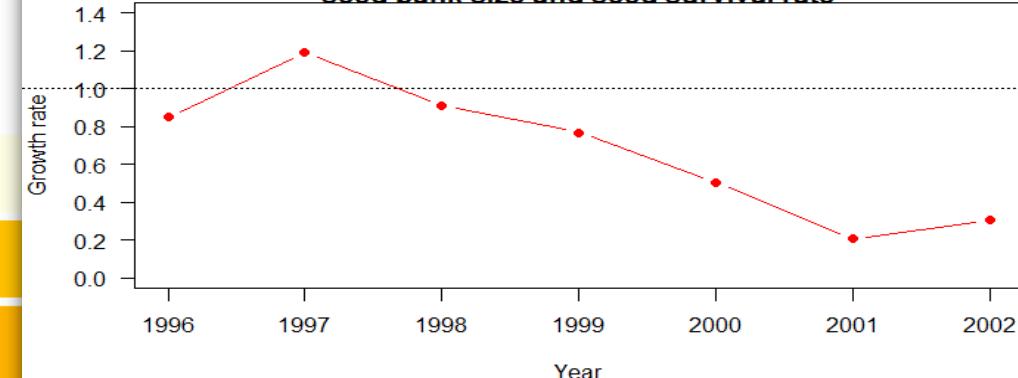
**Date/Publication** 2018-05-03 22:32:53 UTC

# Package ‘poppbio’(2)

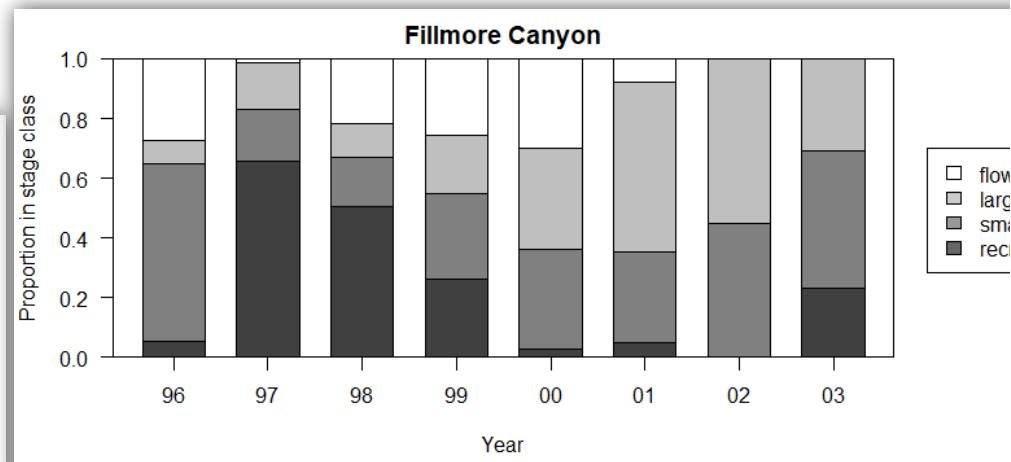
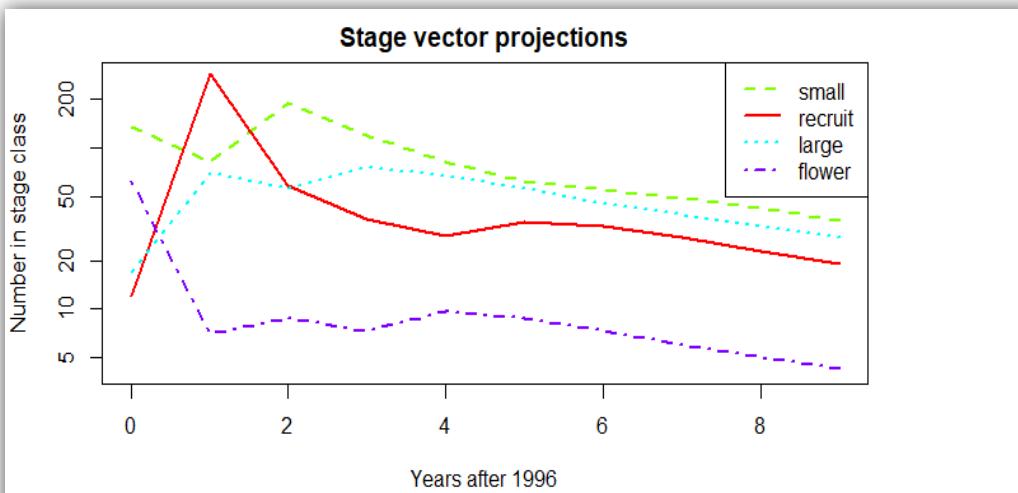
感度分析の結果



Population growth rate using constant seed bank size and seed survival rate



各調査年の個体群成長率



各調査年の生育段階構成

将来の個体数変化

# Rcompadre

A

Research question → Demographic data



CompadreDB object

Rage^

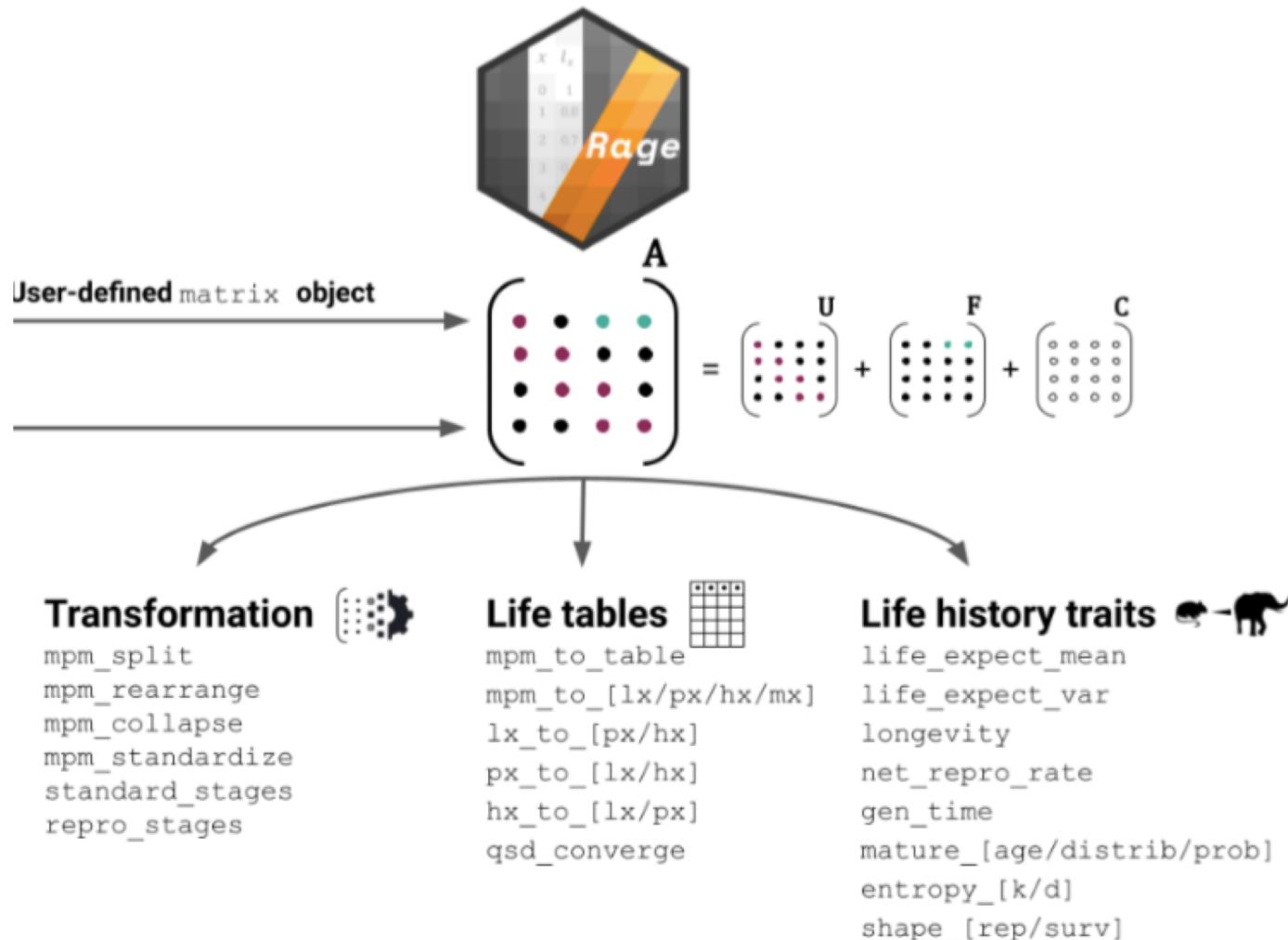
Data acquisition  
cdb\_fetch  
cdb\_metadata

Data checking  
cdb\_collapse  
cdb\_compare  
cdb\_flag  
cdb\_check\_species

Data management  
as\_cdb  
cdb\_flatten  
cdb\_unflatten  
cdb\_id  
cdb\_id\_stages  
cdb\_id\_studies

Accessor

# Rage



## Vital rates

vitalRates  
vr\_dorm\_enter  
vr\_dorm\_exit  
vr\_fecundity  
vr\_growth

## Visualisation

plot\_life\_cycle

## Perturbation analyses

perturb\_matrix  
perturb\_trans  
perturb\_vr  
perturb\_stochastic