

様 式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書



平成 30 年 6 月 7 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H04418

研究課題名(和文)生活史行列ビッグデータを用いた植物個体群の比較統計解析

研究課題名(英文)Comparative study of plant populations using big-data in projection matrix models

研究代表者

高田 壮則 (TAKADA, Takenori)

北海道大学・地球環境科学研究所・特任教授

研究者番号：80206755

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,500,000 円

研究成果の概要(和文)：植物の推移行列に関するデータベースを用いて研究を行ない、約4000個の植物集団の推移行列を求めることができた。その結果を基にして、集団個体数の年増加率、弾性度行列、生命表反応解析、個体の流れ行列などの個体群統計量の種間横断的研究を行った。主に解析した項目は、個体群成長率と弾力性の関係、外来植物の個体群増加率、弾性度および流れ行列と導入後経過時間との関係、ランダム行列を用いた解析、である。また、データベースに提供する新たな樹木の推移行列の算出とその推移行列を用いた個体群動態の解析を行い、COMPADREデータベースを用いた研究に供するための二つの数理的手法の開発も行った。

研究成果の概要(英文)：We conducted the comparative study among many biological species using a big database named COMPADRE Plant Matrix Database on plants. We obtained 4000 population projection matrices on plants. Based on the 4000 matrices, we conducted several analyses on population statistics, such as population growth rate, elasticity matrix, life table response experiment (LTRE) and flow matrix. The topics are (i) the relationship between population growth rate and elasticities, (ii) the relationship between time since introduction in alien species and the above population statistics and (iii) an analysis on randomly generated population projection matrices. Furthermore, we obtained the population projection matrix of a tree population and analyzed the population dynamics using the matrix. We also developed two mathematical methods to present for studies of COMPADRE Plant Matrix Database.

研究分野：数理生態学

キーワード：生態学 植物 ビッグデータ 推移行列モデル 個体群統計

## 1. 研究開始当初の背景

個体群生態学では、年齢構造やサイズ構造(以後、「生育段階構造」と呼ぶ)をもつ集団(個体群)の動態を記述する方法として、生活史行列モデル(推移行列モデルとも呼ばれる)が用いられてきた。このモデルの歴史は古く、1941年にBernardelliやLeslieが定式化した七十年前にさかのぼる。1960年代になって、推移行列モデルは大きく発展を遂げ、多くの理論的研究がなされ、そのモデルを実際の長寿命の生物集団に応用するために、数多くの野外研究が行われてきた。一つのモデルが、これほどまでに多数の種の野外研究に応用されるようになった理由は、そのモデルが生物集団の将来の動態予測に用いることができるために保全生態学研究の中で多用されてきたというだけではなく、生物集団の個体追跡のデータから推移行列を導きだすと、さまざまな個体群統計量が求められるという点にあった。そのため、推移行列を使った植物個体群の研究は加速度的に増加し、現在までに約900論文を数えるまでになった。そこで、ドイツのマックスプランク研究所の人口統計学部門では、ビッグデータベース(COMPADRE)の作成を始め、2014年秋にウェブにオンラインされた。そのデータベースには約900種にわたる生活史行列、約4000が準備され、今後も推移行列の収集を続け、データを更新する計画である。したがって、今までの個体群生態学での生活史行列の利用法はそれぞれの生物集団に限定されていたが、今後は個体群統計量の種間横断的な解析が可能になると予想される。いわば、「個体群統計の統計」の時代の到来を予感させる。

## 2. 研究の目的

(1) COMPADREビッグデータを用いて、集団個体数の年増加率、定常生育段階構成、各生育段階の繁殖価、感度行列、弾力性行列、平均余命、生命表反応解析、個体の流れ行列などの個体群統計量の種間横断的研究を行う。主に解析する項目は、個体群成長率と弾力性の関係、外来植物の個体群増加率、弾性度および流れ行列と導入後経過時間との関係、

内容についてランダム行列を用いた場合の解析結果との比較、である。これらの解析を通じて、普遍的な植物の動態特性を明らかにする一方、生活史タイプに依存した種間の相違点を把握し、ランダム行列からの進化の方向性について解析する。

(2) COMPADREデータベースに提供する新たな樹木の推移行列の算出とその推移行列を用いた個体群動態の解析を行う。

(3) ビッグデータベースを用いた研究に供するための次の二つの数理的手法の開発を行う。

ステージ構成行列から年齢構成行列への変換手法の開発、種子の豊凶と台風による攪乱という推移行列の時間的変動の影響を解析する新たな解析手法の開発

## 3. 研究の方法

(1) COMPADREデータベースに収納されている推移行列の中から、行列要素の計算に誤りがある場合や稀に生育段階の数が極端に少なく、種間横断研究には適さない場合について、原論文にあたって信頼性をチェックした。また、さらに、行列の数が膨大であるため、計算加工のためのコンピュータプログラムを開発し、能率化を図った。適切な行列を選別したのちに、それぞれの個体群増加率および弾性度行列を算出した。

植物は光合成により固定したエネルギーを繁殖・成長・生存のために配分している。植物が新たな地域に導入された場合に、アーリー効果や天敵の不在など様々な要因により、繁殖・成長・生存へのエネルギーの配分比が変化すると考えられる。その進化的変化は、生活史行列の要素に反映されるはずである。植物の生活史行列に関するデータベース

(COMPADRE)等から行列モデルを構築することによって、個体の流れと弾性度のそれぞれに対して、在来種と外来種の比較と外来種が導入されてからの経過時間による変化について解析を行った。ポアソン分布から得られる繁殖率とランダム行列から得られる滞留率・成長率を用いて仮想的な推移行列を3000個作成し、それぞれの行列がどのような個体群増加率・弾性度行列をもっているかについて解析を行った。

(2) 台風が頻繁に訪れる環境では、台風による攪乱の影響と樹木固有の成り年(実がたくさんなる年と少ししかない年とが交互に現れること)という現象の双方が、個体の生存率や繁殖率に影響を与え、ひいては個体群増加率などの集団動態の基本統計量に大きい影響を与える(図1)。

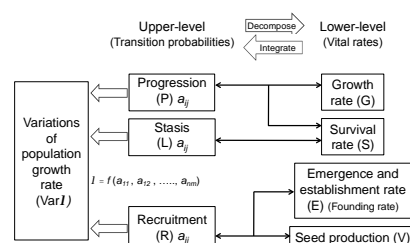


図1 個体の生存率と繁殖率が個体群増加率に与える影響の概念図

そこで、攪乱環境と成り年現象が樹木集団に与える影響を評価する方法について検討が加えられた。日本の代表的な溪畔林樹種サワグルミでは、台風攪乱と成り年という時間的に変動する影響と、溪畔林内立地条件の違いに伴う空間的に異質な変動の影響を受ける。そこで、事例研究として溪畔林樹種サワグルミを対象としたPairwise randomization test という手法を用いた。

(3) COMPADREビッグデータベースの大部分を占めているのは、生活史段階間の推移確率や繁殖率をパラメータとするステージ構成行列である。進化人口学の研究では、ステージ構成行列から齢固有生存率や齢固有繁殖率を要素とする齢構成行列を推定して、生活史特性の進化的要因を推測することがある。本研究では、ステージ構成行列から齢構成行列への変換手法として広く用いられている既存手法について、生活史パラメータの齢依存性の復元の観点から再検討を行った。ここでは、生活史パラメータの齢依存性について直接的な仮定を置かない「ノンパラメトリックアプローチ」を用いた。

攪乱の個体群動態に与える影響は負の効果をもたらすと考えられる一方で、成り年現象は正の効果を持つと考えられる。その二つの効果がある確率で動態に影響を与えるときには、個体群増加率の評価は推移行列の時系列を用いて、

$$\log \lambda_s \approx \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \| \mathbf{A}_t \mathbf{A}_{t-1} \mathbf{A}_{t-2} \cdots \mathbf{A}_1 \mathbf{n}_0 \|$$

の式で表される確率的個体群増加率を用いる。上記の正と負の効果のために、それらがバランスする個体群増加率を評価すると、増加率を最大にする成り年頻度や台風襲来頻度（最適頻度の組み合わせ）が存在すると予想される。そこで、バランスする個体群増加率を評価するために、新たな数理モデルの枠組みを開発・提案する。

#### 4. 研究成果

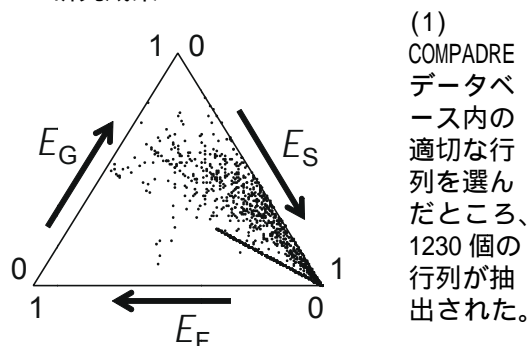


図2 1230 個の行列の弾性度分布

1230 個の行列を用いて、弾性度を求めたところ、図2の結果が得られた。その結果、個体群増加率が高い個体群が、図中の特定の領域を占める訳ではないことが明らかになった。また、この三角形グラフの左下半分の弾性度を持つ集団は稀であった。この成果は、二回の国際学会で発表され、その後国際誌に投稿され Takada et al. (2018) として、まとめられている。

個体の流れは、生活史行列と安定生育段階構成（生活史行列の右固有ベクトル）より求めることができる。個体の流れは、生育段階間を推移する個体数の相対的な大きさを表し、流れ行列の要素の和は個体群増加率に等しくなる。ディリクレ回帰を用いたモデル選択の結果、個体の流れと弾性度はともに在来種と外来種では異なることが明らかになった。外来種が導入されてから時間が経過するにつれて、繁殖に関する個体の流れは小さくなった。つまり、導入してから時間が経過するにしたがって、個体数の増加に対する種子生産の貢献度は小さくなる。一方、種子生産を低減させることによる個体群増加率の低減効果は導入から時間が経過しても変化しなかった。また、導入初期においては、刈り取り等の個体サイズの増加を抑えることが有効な外来種対策となる傾向があった。このように個体の流れと弾性度を解析することにより、植物の進化や効果的な外来種管理に関する知見を得ることができた。この成果のうち、弾性度についての結果は、国際誌に Yokomizo et al. (2017) として出版された。また、流れ行列に関する結果は、ある国際学会で発表され現在論文執筆中である。

ランダム行列を用いた解析では、3000 個の行列を作成した。その上で、それぞれの行列の個体群増加率と弾性度を求めたところ、図2とは全く異なる弾性度の分布が求められた。弾性度は、三角形グラフの中に均一に分布するわけではなく、グラフのほぼ中央に集中しており、現存植物の分布とは異なっていた（図3）。

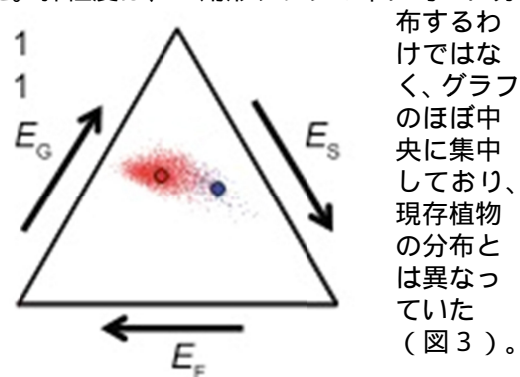


図3 ランダム行列による結果

個体群増加率が高い場合と低い場合にも分

布の大きな違いは見られなかった。さらに、成長するとともに生存率が高まるという生物学的に自然な仮定を付加してもその傾向は変わらなかった。また、生物が急に成長することはできず、緩やかな生育段階移行を示す場合には、弾性度が三角形グラフの中で直線上に配置されることがわかった。この成果は、国際学会で発表され、その後国際誌に投稿され Takada et al. (2018) として、出版されている。

(2) Pairwise randomization test という手法によって、時間空間的変動をもたらす集団動態変動の有意差が現れる場合について解析が行われた。その結果、河川段丘部と氾濫原に生育するサワグルミの間で有意な個体群増加率の差が現れるのは、成り年ではなく、台風の襲来するトシであることがわかった。平年と台風年間で有意な個体群増加率の差が現れるのは、段丘部の集団であり、成り年と平年の間では、氾濫原の集団であった。これらの成果については、査読付き国際誌に投稿するべく現在論文執筆中である。

Compared combination	Fixed	P-values by randomization test
Habitat 1 vs. Habitat 2	Period 1	<b>0.0069</b>
	Period 2	0.2341
	Period 3	0.5506
Period 1 vs. Period 2	Habitat 1	<b>0.0005</b>
	Habitat 2	0.7622
Period 1 vs. Period 3	Habitat 1	0.9390
	Habitat 2	<b>0.0360</b>
Period 2 vs. Period 3	Habitat 1	<b>0.0005</b>
	Habitat 2	0.2219

表1 サワグルミの Pairwise randomization test の結果 (Period1, 2, 3: 台風年、成り年、平年、Habitat 1, 2: 氾濫原、段丘部)

(3) 計算機シミュレーションによる検討の結果、ノンパラメトリックアプローチによる生活史パラメータの年齢依存性の推定は妥当でない場合があることが明らかとなった。とりわけ重要と考えられた問題は、高齢での死亡率が常に一定になってしまうことである。ノンパラメトリックアプローチのこの特性は、繁殖可能期間や生存期間を過大に推定する傾向をもたらす、老化に関する進化人口学的研究にバイアスをもたらす恐れがあると考えられる。この問題を解決する新しい代替手法として、背景にある生活史パラメータの年齢依存性に関する明示的なモデルを仮定する「パラメトリックアプローチ」を検討した。残念ながら、研究期間内にパラメトリックアプローチによる推定手法を確立することはできなかったが、試行錯誤の結果、年齢とステージの両方を同時に考慮した行列モデルを用いた定

式化の見通しが立ちつつある。パラメトリックアプローチによる年齢依存生活史パラメータの推定方法を完成させ、COMPADRE データへ応用することが今後の課題である。

樹木の成り年現象と台風による攪乱の正と負の効果が個体群増加率に与える影響を評価する数理モデルの枠組みを開発した。その数理モデルでは、成り年イベントが起こった時の推移行列と台風襲来イベントの時の推移行列、どちらも起こらなかった平年推移行列を用い、さらに各イベントが起こる確率やイベント間の推移が起こるマルコフ行列を用いる。この複数の行列を用いることによって、生物集団の確率的個体群増加率を求めることが可能になった。さらに、この数理モデルによって、確率的個体群増加率を最大にする成り年頻度や台風襲来頻度 (最適頻度の組み合わせ) を求めることも可能になった。そこで、いくつかの仮定の事例についてシミュレーションを行い、成り年と台風攪乱の最適頻度を求めた。また、近似的手法ではあるが、最適頻度の組み合わせを理論的に求める数学的解析を行った。この成果については、査読付き国際誌に投稿するべく現在論文執筆中である。

<引用文献>

T. Takada, Y. Kawai, R. Salguero-Gómez (2018) A cautionary note on elasticity analyses in a ternary plot using randomly generated population matrices. *Population Ecology*

Yokomizo H., Takada T., Fukaya K., Lambrinos J. (2017) The influence of time since introduction on the population growth of introduced species and the consequences for management. *Population Ecology* 59:89-97.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計8件)

T. Takada, R. Shefferson (2018) The long and winding road of evolutionary demography: Preface, 査読有 *Population Ecology* DOI: 10.1007/s10144-018-0622-9

T. Takada, Y. Kawai, R. Salguero-Gómez (2018) A cautionary note on elasticity analyses in a ternary plot using randomly generated population matrices. 査読有 *Population Ecology* DOI: 10.1007/s10144-018-0619-4

Sakai, Y., Takada, T., (2017) The analysis of an effect of seed propagation on defense strategy against pathogen transmission within clonal plant

population using lattice model. 査読有  
Journal of Theoretical Biology, 427: 65-76.  
DOI: 10.1016/j.jtbi.2017.05.001

Yokomizo H., Takada T., Fukaya K.,  
Lambrinos J. (2017) The influence of time  
since introduction on the population  
growth of introduced species and the  
consequences for management. 査読有  
Population Ecology 59:89-97.  
DOI: 10.1007/s10144-017-0581-6

〔学会発表〕（計10件）

T. Takada, Elasticity analysis in  
semelparous species using random  
population matrices and COMPADRE Plant  
Database. 5-th Annual meeting of  
Evolutionary Demography Society. (2018)

H. Yokomizo, Flow matrices describing  
inter-stage flows of individuals:  
Application to comparative demographic  
analysis of introduced and native plant  
populations. 5-th Annual meeting of  
Evolutionary Demography Society. (2018)

T. Takada, Theoretical Analysis of  
Population Projection in Random Matrix  
Models. 12<sup>th</sup> International Congress of  
Ecology (2017)

Takada, T., The interactive effect of  
mast-seeding and disturbance on stochastic  
population growth rate in stage-structured  
model. 4-th Annual meeting of Evolutionary  
Demography Society. (2016)

Yokomizo H., Testing the influence of  
time since introduction on population  
growth and optimal management. (2016)

〔図書〕（計2件）

深谷 肇一、稲垣 佑典、廣瀬 雅代 (2018)  
サンプリングって何だろう：統計を使って  
全体を知る方法、岩波書店、128(79:121)

西野 麻知子、秋山 道雄、中島 拓男  
(2017) 琵琶湖岸からのメッセージ、サンラ  
イズ出版、248

〔産業財産権〕 該当なし

〔その他〕 ホームページ等

生物集団データベース：

<http://hosho.ees.hokudai.ac.jp/~takada/database/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高田 壮則 (TAKADA, Takenori)

北海道大学・地球環境科学研究院・特任  
教授

研究者番号：80206755

(2) 研究分担者

横溝 裕行 (YOKOMIZO, Hiroyuki)

国立研究開発法人国立環境研究所・環境  
リスク・健康研究センター・主任研究員  
研究者番号：30550074

深谷 肇一 (FUKAYA, Keiichi)

統計数理研究所・データ科学研究系・外  
来研究員 (JSPS 特別研究員)

研究者番号：30708798

大原 雅 (OHARA, Masashi)

北海道大学・地球環境科学研究院・教授  
研究者番号：90194274

金子 有子 (KANEKO, Yuko)

東洋大学・文学部・准教授

研究者番号：90280817