

10月8日 15:30-17:00

Ver. 10/2

標識再捕法と遺伝情報の利活用

秋田 鉄也

水産研究・教育機構 中央水産研究所
資源研究センター・資源管理グループ・研究員
併任：くろまぐろ資源部（国際水研）

ポイント

- 蓄積されたデータを適切に統計モデリングすることによって、対象とする資源の生態が明らかになる
 - 標識放流は死亡率や個体数の推定には向かないが、移動や成長を理解するのに有用
 - 近親標識法は、長期的にサンプリングを続けることで、死亡率や個体数の推定が見込める
 - 遺伝的に区別されるサブ集団と管理単位としての系群は、必ずしも一致しない

本日扱う内容

- 標識放流法によるパラメータ推定(Mark-Recapture, single-tag recovery)30分
 - 成長式・移動率・個体数推定
- 近親標識法(Close-Kin Mark-Recapture, CKMR) 30分
 - 親子関係・半兄弟関係を用いた、親魚尾数・死亡率推定
 - 有効集団サイズ推定
- 遺伝的な系群解析(Genetic population structure analysis)30分
 - 系群と管理単位
 - STRUCTURE解析
 - モデルパラメータ推定

1：標識放流法による パラメータ推定

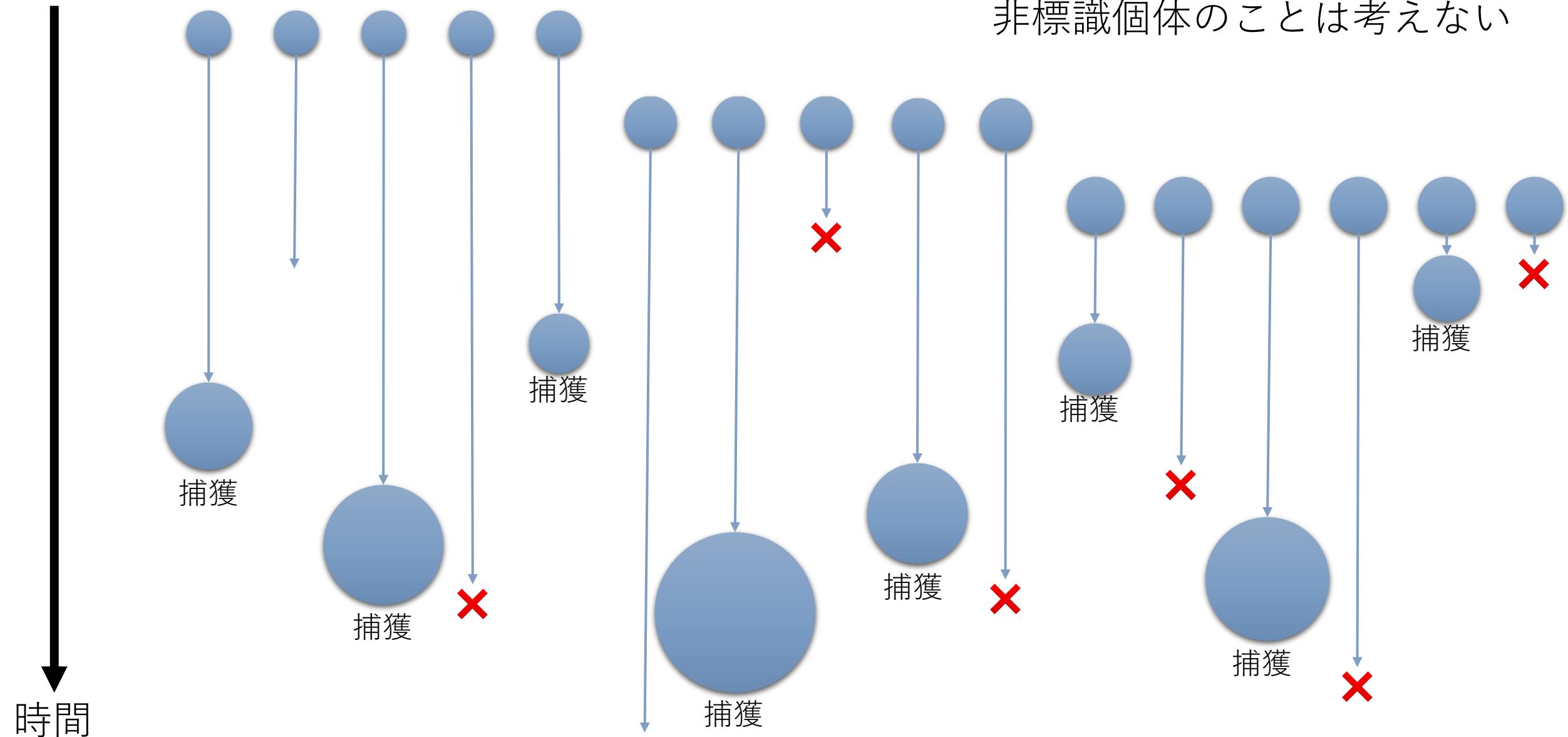
成長式、死亡率、移動率、個体数の推定

1 : 標識放流法によるパラメータ推定

1 - 1 : 成長式の推定

成長式、死亡率、移動率、個体数の推定

標識放流法によるパラメータ推定



標識の種類

- 外部標識

脱落率

- 耳石標識

報告率

- 遺伝標識

(生存・行動への影響)

- 自然標識

成長式：von-Bertalanffy式

$$\frac{dW(t)}{dt} = \alpha S(t) - \beta W(t)$$

単位時間あたりの
体重増加量

同化量

異化量

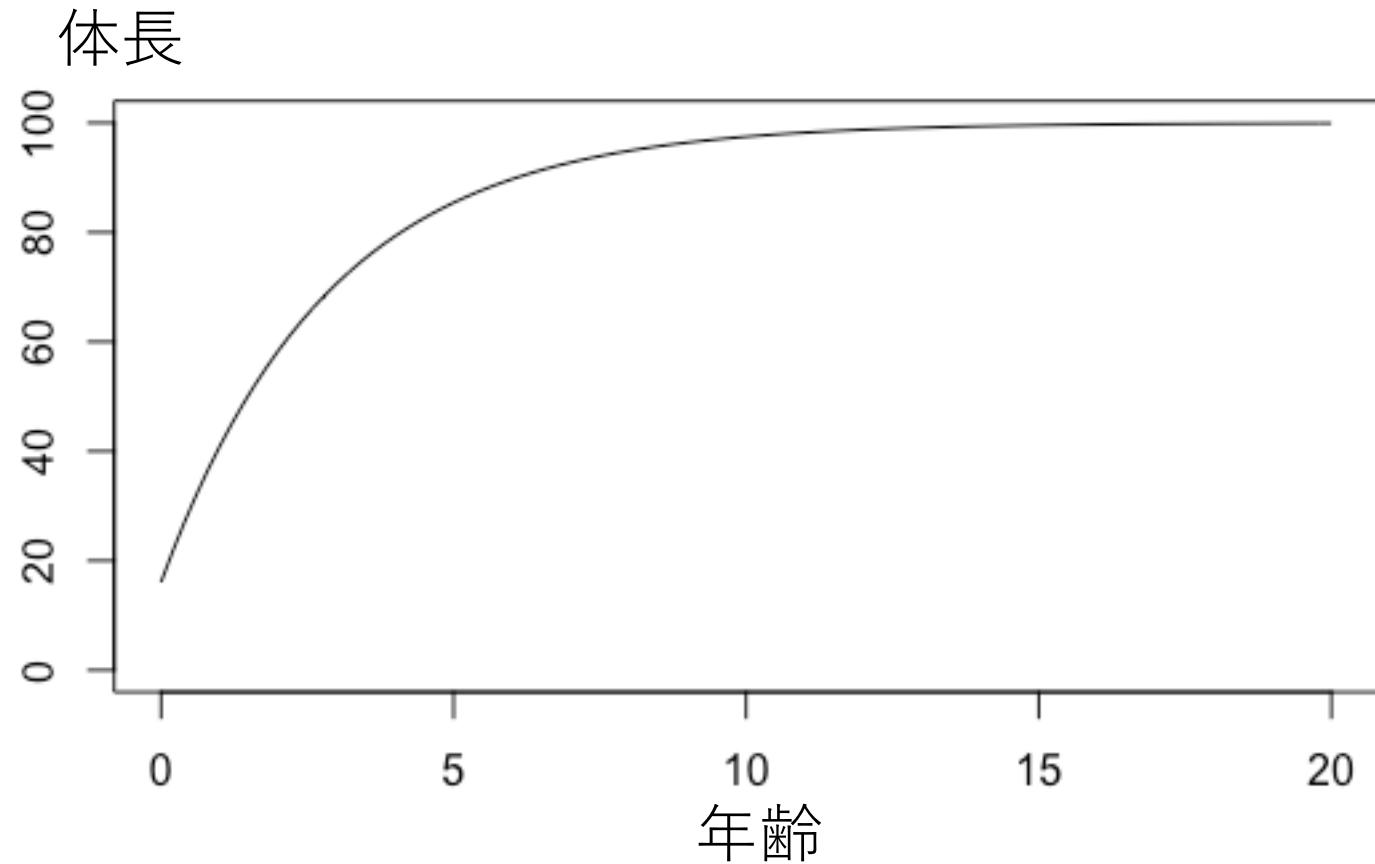
$$L(t) = L_\infty (1 - \exp[-k(t - t_0)])$$

$$\frac{dL(t)}{dt} = \gamma - kL(t)$$

単位時間あたりの
体長増加量

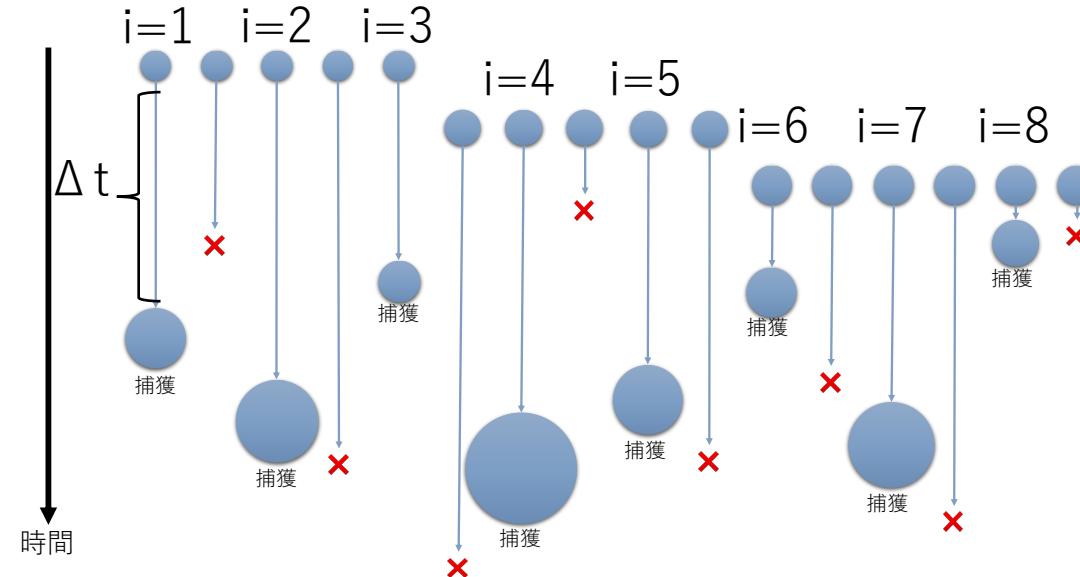
$$L_\infty = \gamma/k$$

$$L(t = t_0) = 0$$



資源評価結果に大きな影響を与える

成長式の推定



ΔL = 体長の増分

$$L(t_{\text{start}}) = L_{\infty} (1 - \exp[-k(t_{\text{start}} - t_0)])$$

$$L(t_{\text{start}}) + \Delta L = L_{\infty} (1 - \exp[-k(t_{\text{start}} - t_0 + \Delta t)])$$

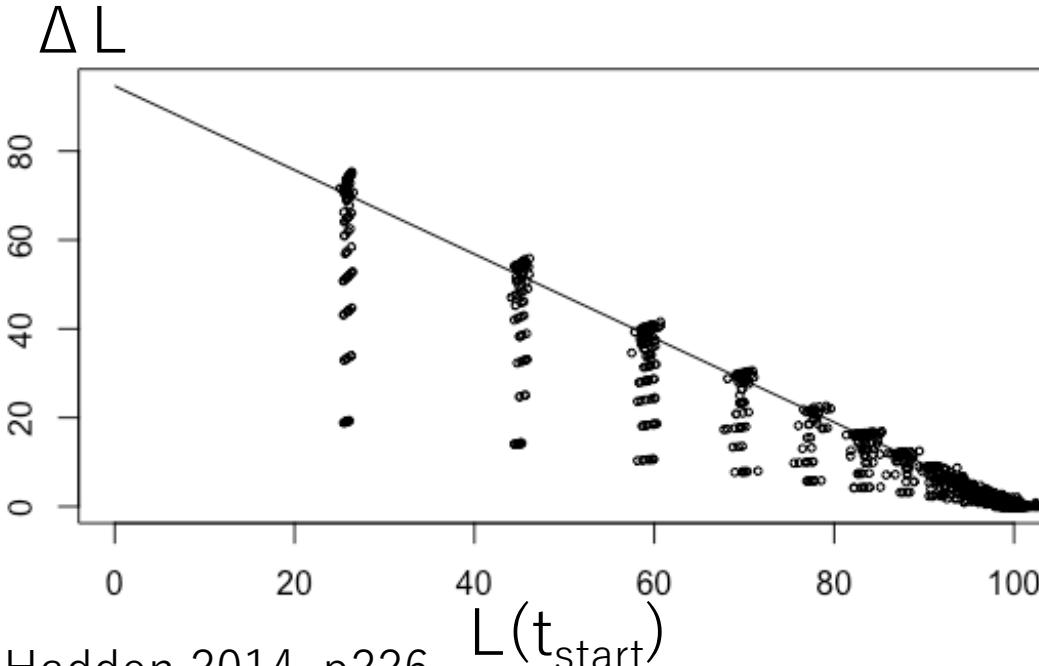
$$\Delta L = (L_{\infty} - L(t_{\text{start}})) (1 - \exp[-k\Delta t])$$

非線形回帰で L_{∞} と k を推定 (Fabens 1965)

仮定 1：全ての個体の成長は同じ成長式に基づく
→ 個体ごとに異なる成長式に従うべき…

仮定 2：全ての年齢で同じようにばらつく
→ ΔL のばらつきは $L(t_{\text{start}})$ に依存するべき…

成長式の推定



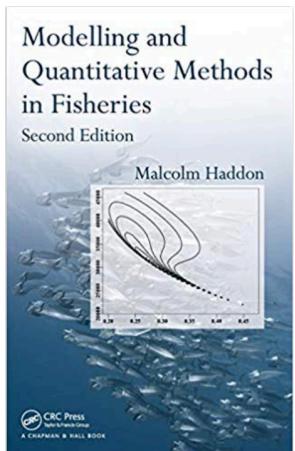
Haddon 2014, p226

$$L(t_{start}) = L_\infty (1 - \exp[-k(t_{start} - t_0)])$$

$$L(t_{start}) + \Delta L = L_\infty (1 - \exp[-k(t_{start} - t_0 + \Delta t)])$$

$$\Delta L = (L_\infty - L(t_{start})) (1 - \exp[-k\Delta t])$$

非線形回帰で L_∞ と k を推定 (Fabens 1965)



仮定 1：全ての個体の成長は同じ成長式に基づく
→ 個体ごとに異なる成長式に従うべき…

仮定 2：全ての年齢で同じようにばらつく
→ ΔL のばらつきは $L(t_{start})$ に依存するべき…

状態空間モデルを用いた成長式の推定



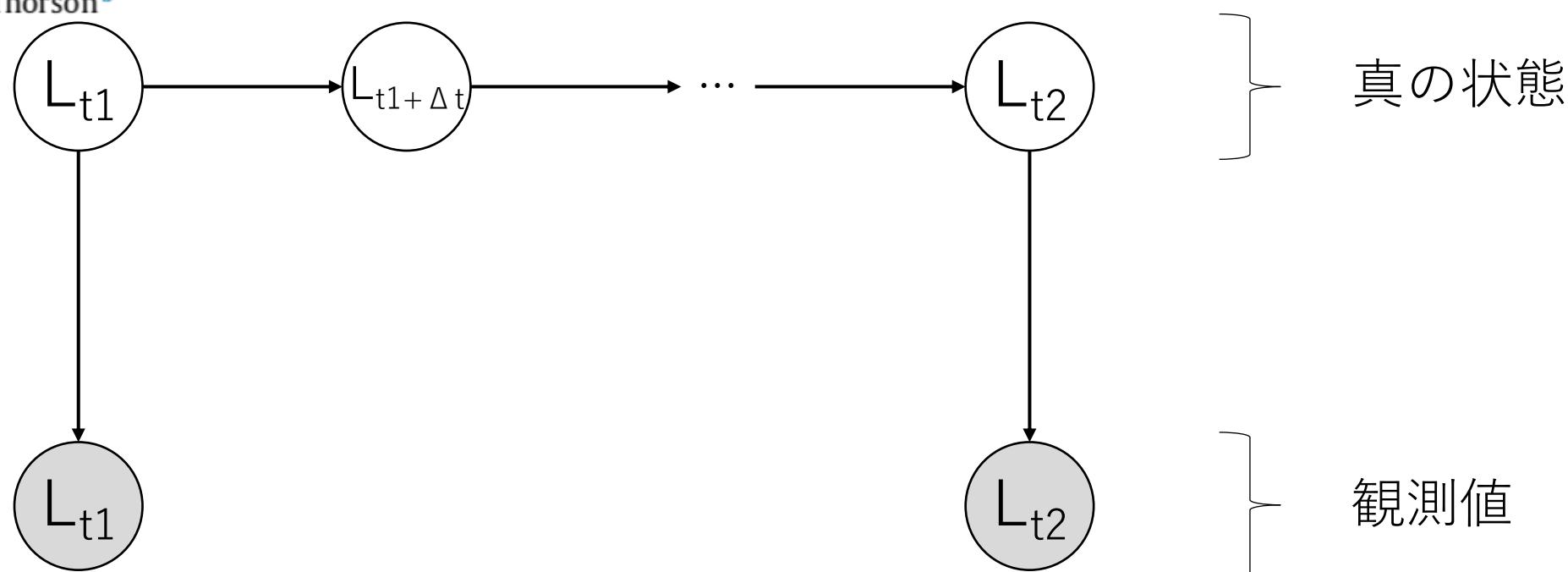
Fisheries Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/fishres

Webber & Thorson 2016, Fish. Res.

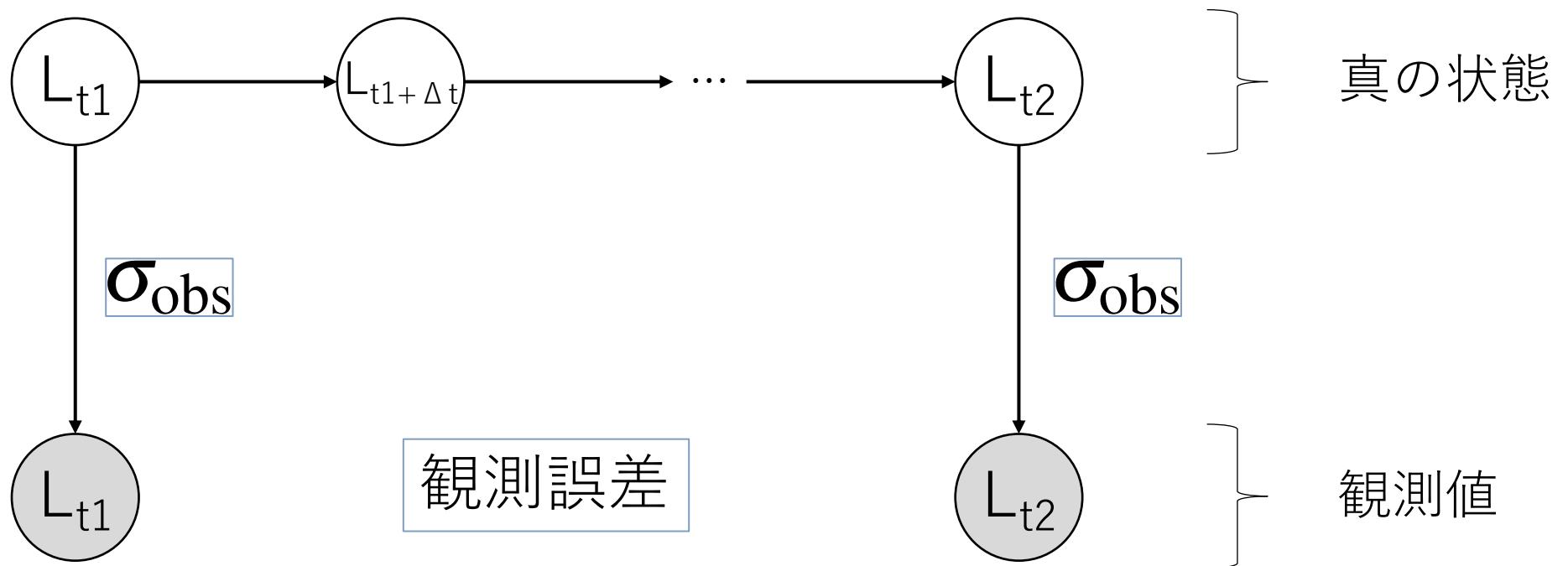
Variation in growth among individuals and over time: A case study
and simulation experiment involving tagged Antarctic toothfish

D'Arcy N. Webber^{a,*}, James T. Thorson^b



状態空間モデルを用いた成長式の推定

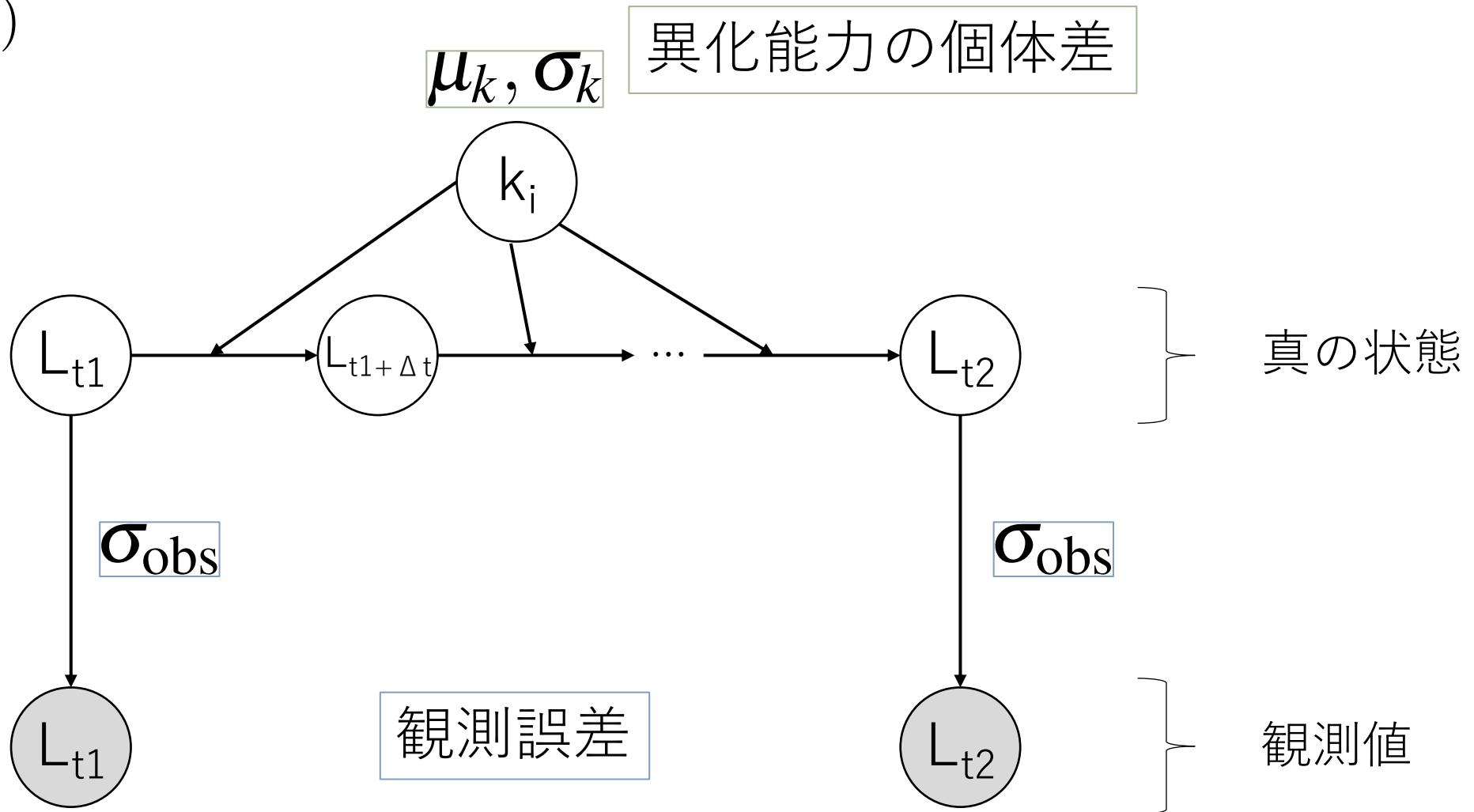
Webber & Thorson 2016, Fish. Res.



状態空間モデルを用いた成長式の推定

$$\frac{dL(t)}{dt} = \gamma - kL(t)$$

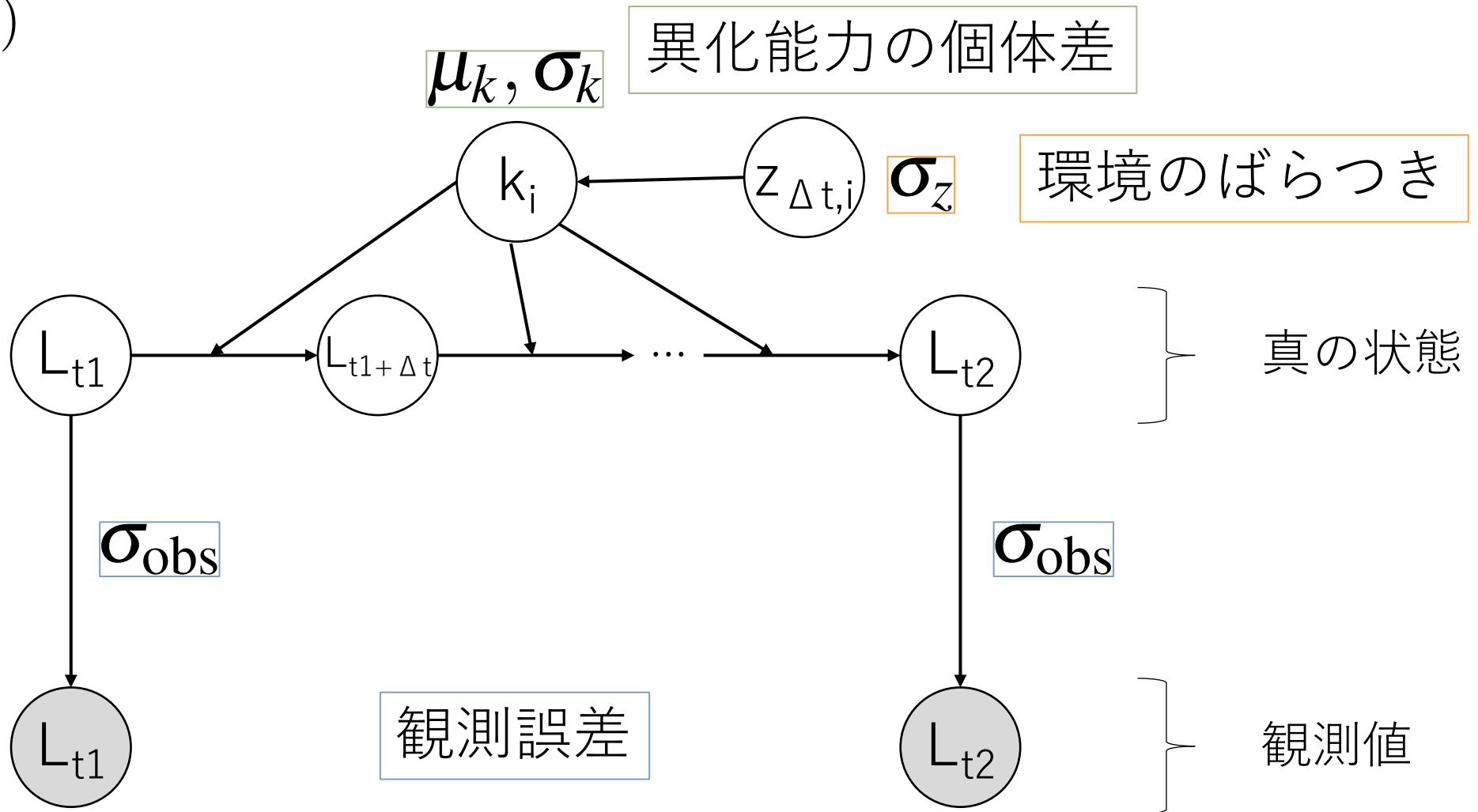
Webber & Thorson 2016, Fish. Res.



状態空間モデルを用いた成長式の推定

$$\frac{dL(t)}{dt} = \gamma - kL(t)$$

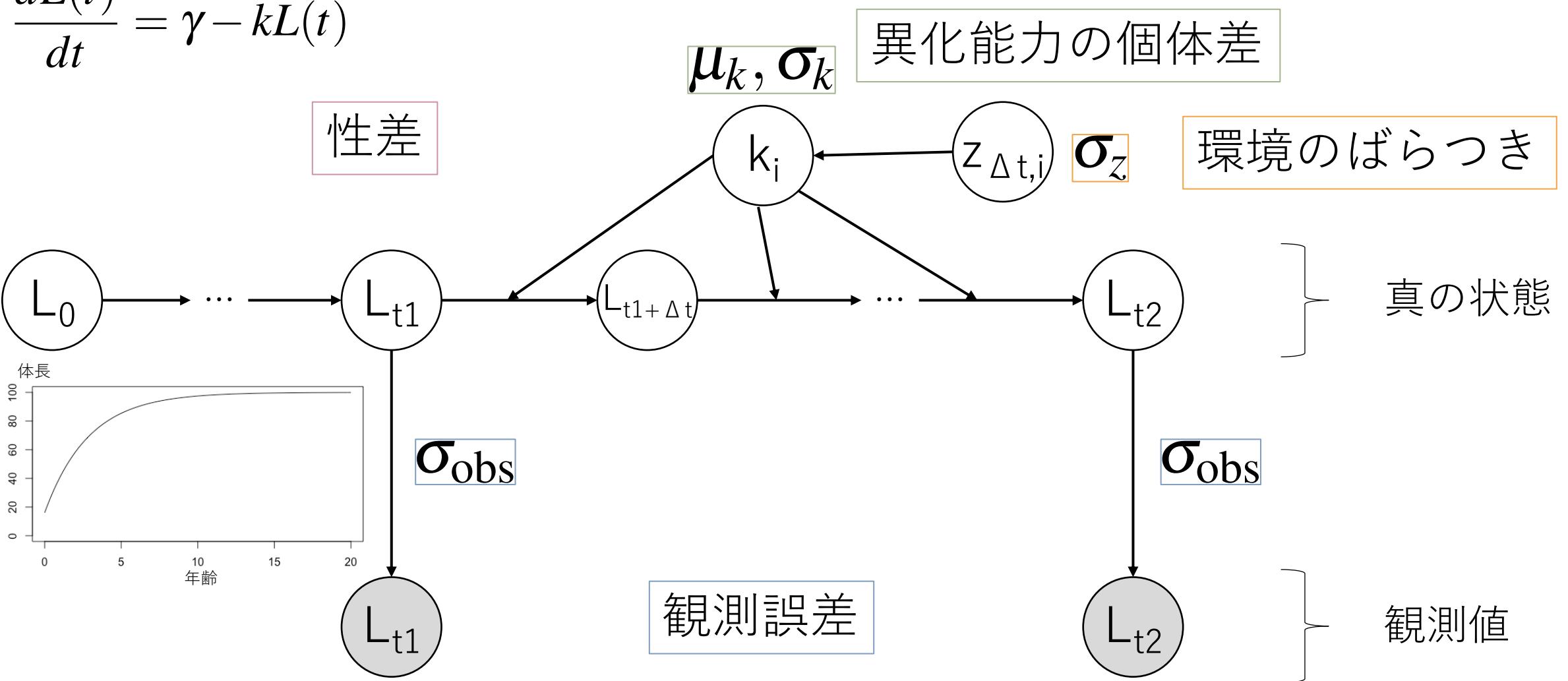
Webber & Thorson 2016, Fish. Res.



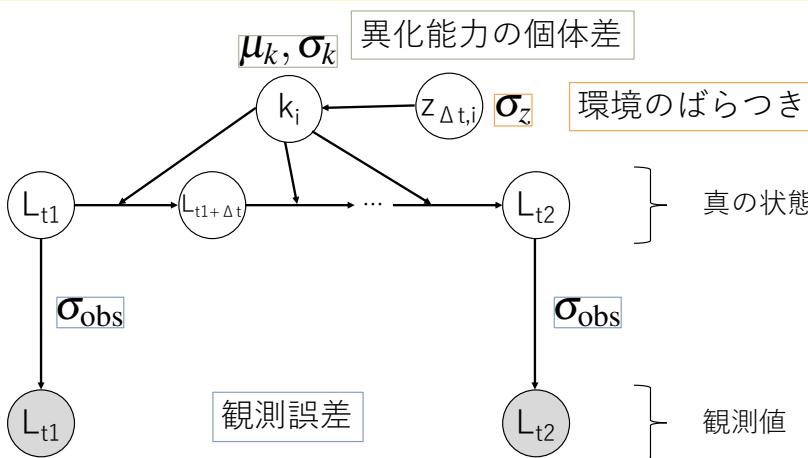
状態空間モデルを用いた成長式の推定

$$\frac{dL(t)}{dt} = \gamma - kL(t)$$

Webber & Thorson 2016, Fish. Res.

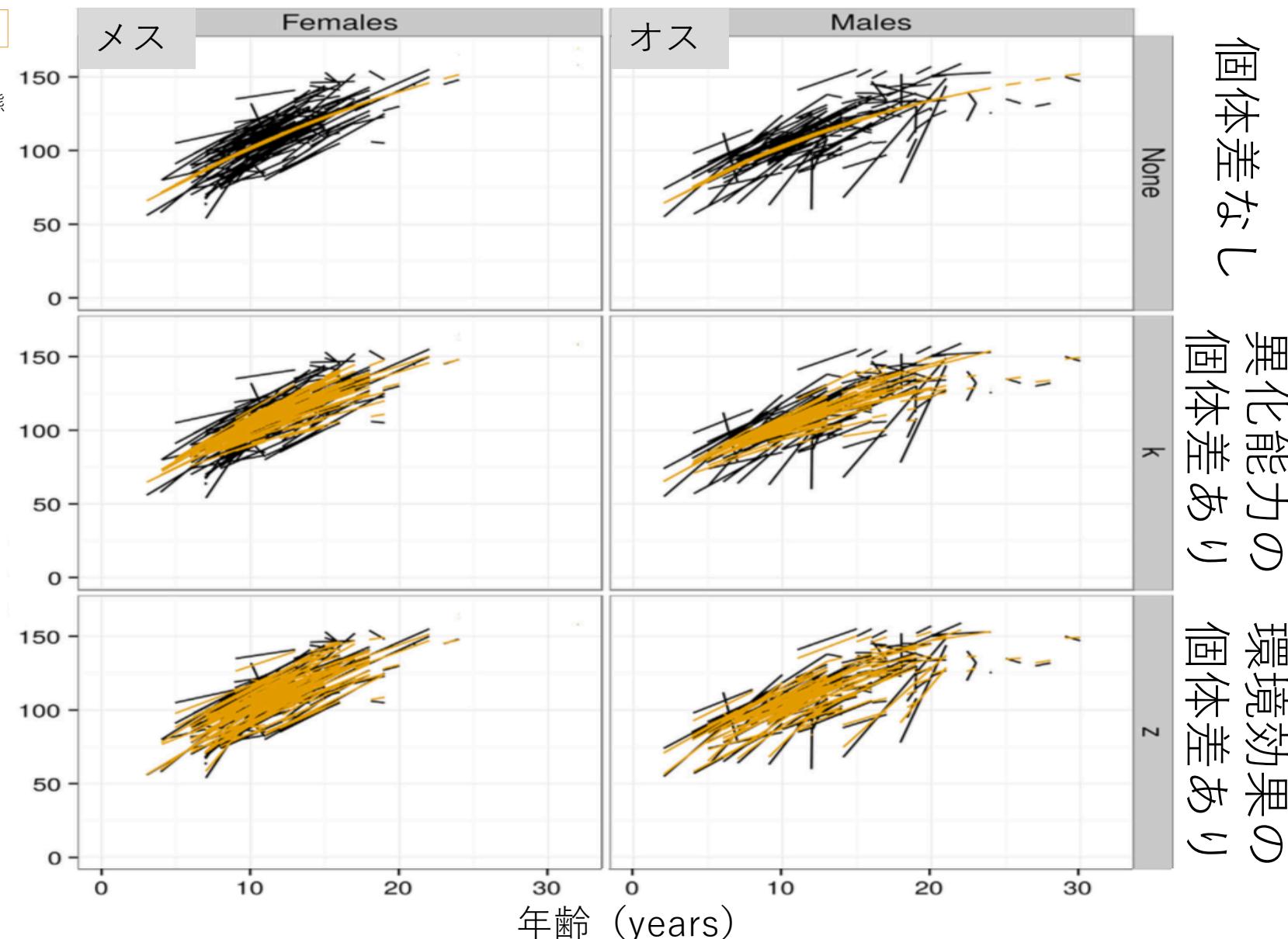


状態空間モデルを用いた成長式の推定



ライギョダマシ(wikipedia)

Webber & Thorson 2016, Fish. Res.



個体差なし

異化能力の
個体差あり

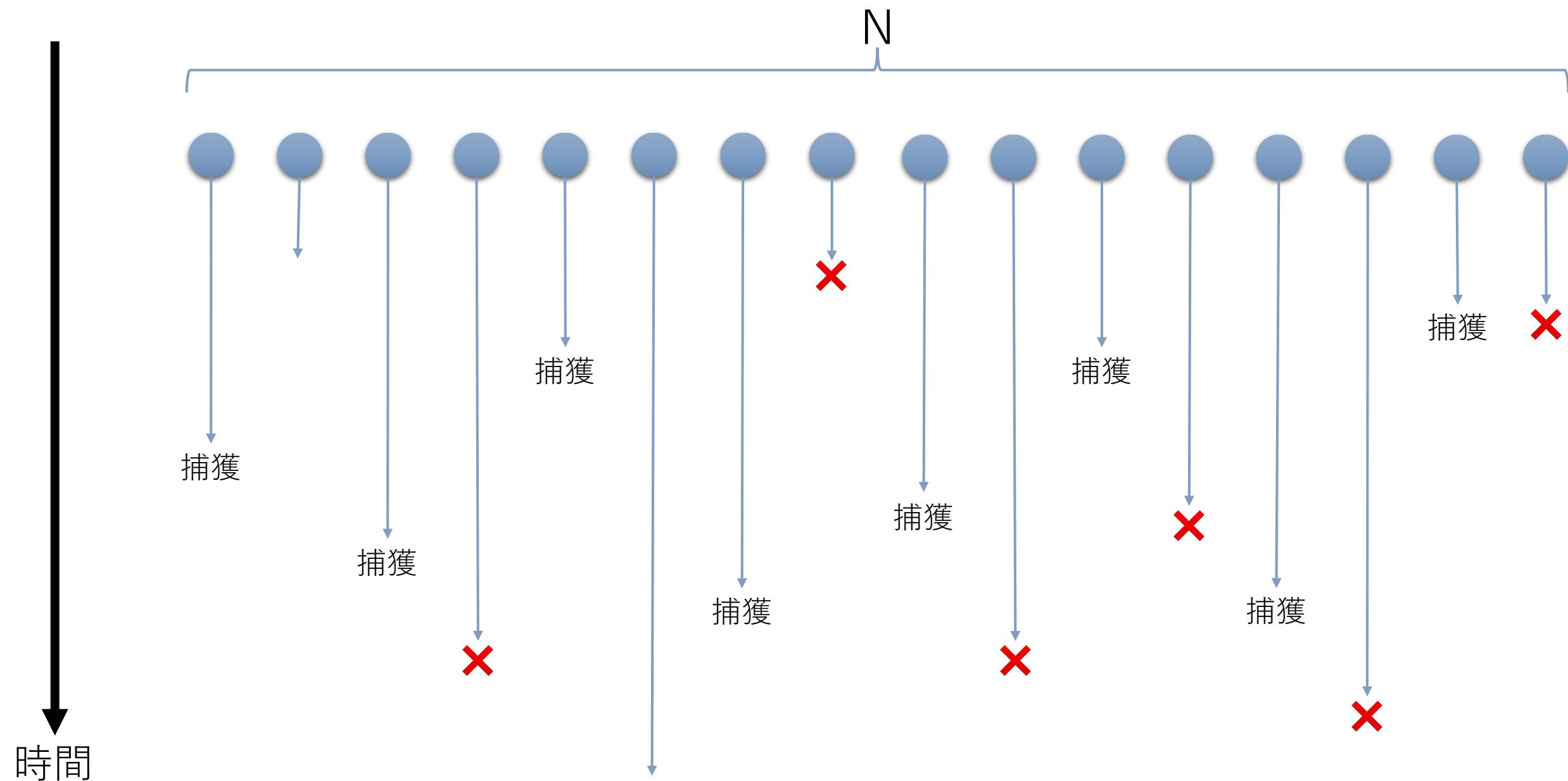
環境効果の
個体差あり

1 : 標識放流法によるパラメータ推定

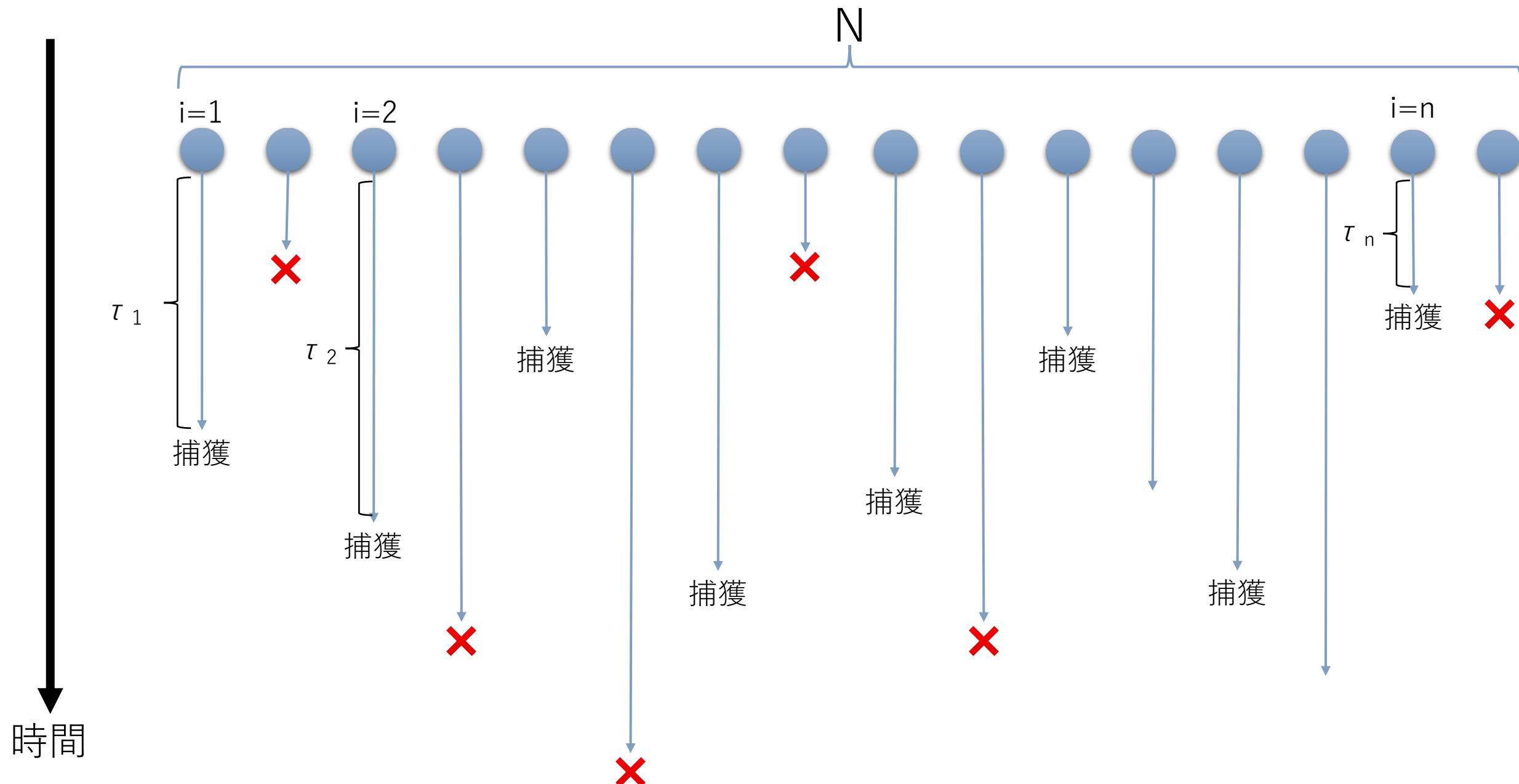
1 - 2 : 死亡率の推定

成長式、**死亡率**、移動率、個体数の推定

死亡率の推定



死亡率の推定：再捕までの経過時間が個体ごとに既知の場合



死亡率の推定：再捕までの経過時間が個体ごとに既知の場合

Seber 1962

$$\Pr[\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_n, n] = \Pr[\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_n | n] \Pr[n]$$

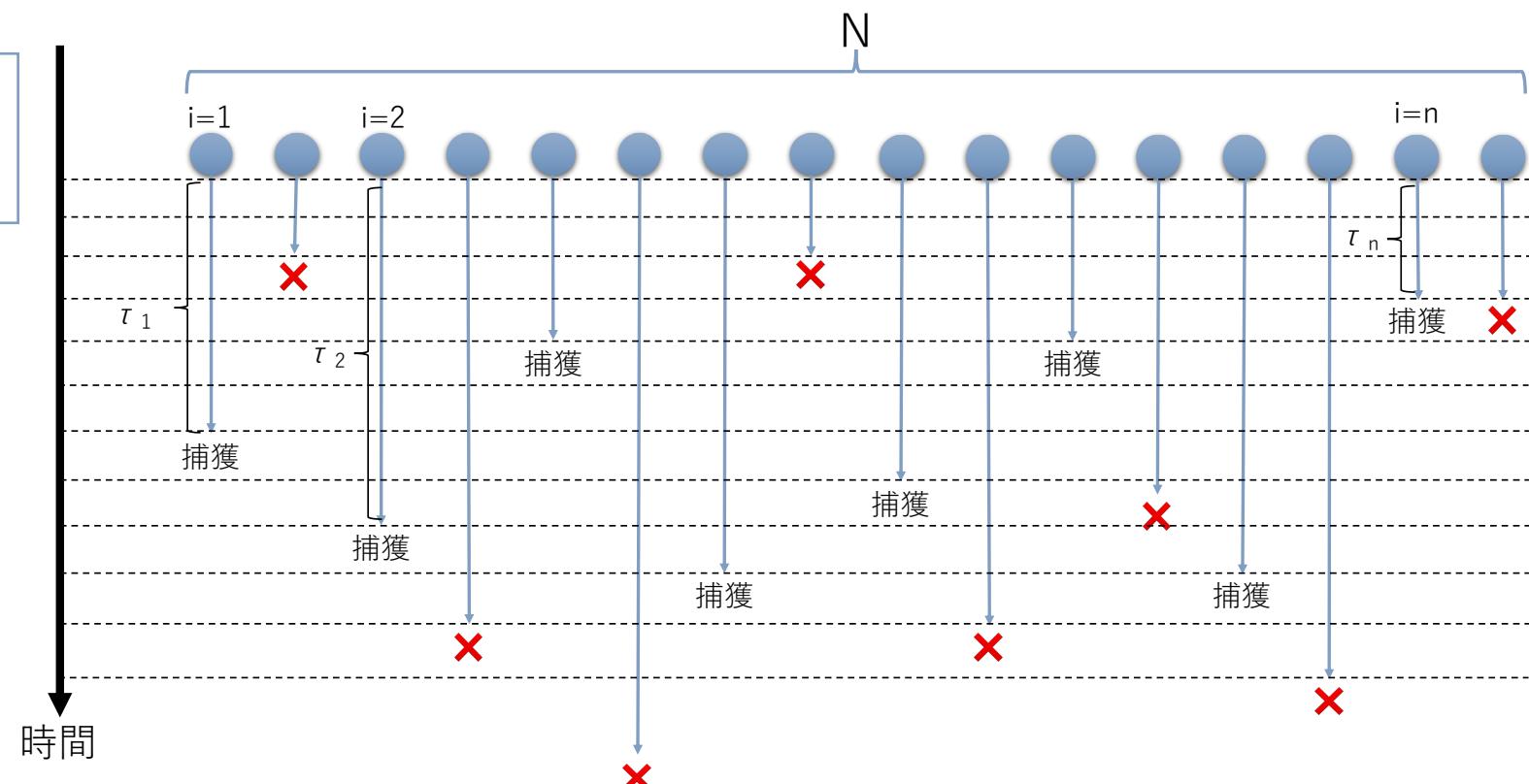
n尾再捕され、かつ、経過時間が
 τ_1, \dots, τ_n となる同時確率

n尾再捕された時、経過時間が
 τ_1, \dots, τ_n となる条件付き確率

時刻 τ_{\max} までに
n尾再捕される確率

死亡率(Z) =
漁獲死亡率(F) + 自然死亡率(M)

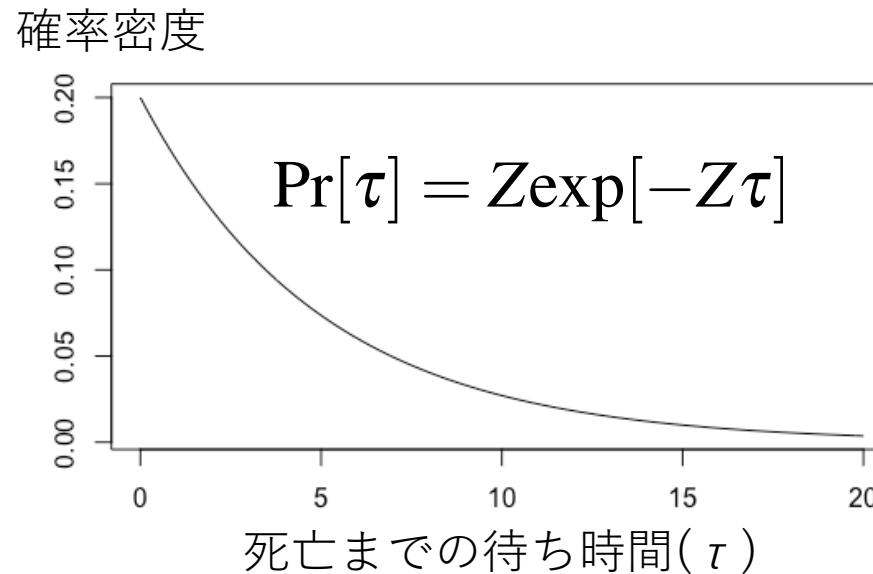
田中英次 2012, p116



死亡率の推定：再捕までの経過時間が個体ごとに既知の場合

Seber 1962

$$\Pr[\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_n, n] = \Pr[\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_n | n] \Pr[n]$$



放流後 τ_{\max} 年までに
1尾が漁獲で死亡する確率

$$p = \frac{F}{Z} (1 - \exp[-Z\tau_{\max}])$$

漁獲による
死亡の割合

τ_{\max} 年までに死亡する確率

n尾再捕された時、経過時間が
 τ_1, \dots, τ_n となる条件付き確率

$$\prod_{i=1}^n Z\exp[-Z\tau_i]$$

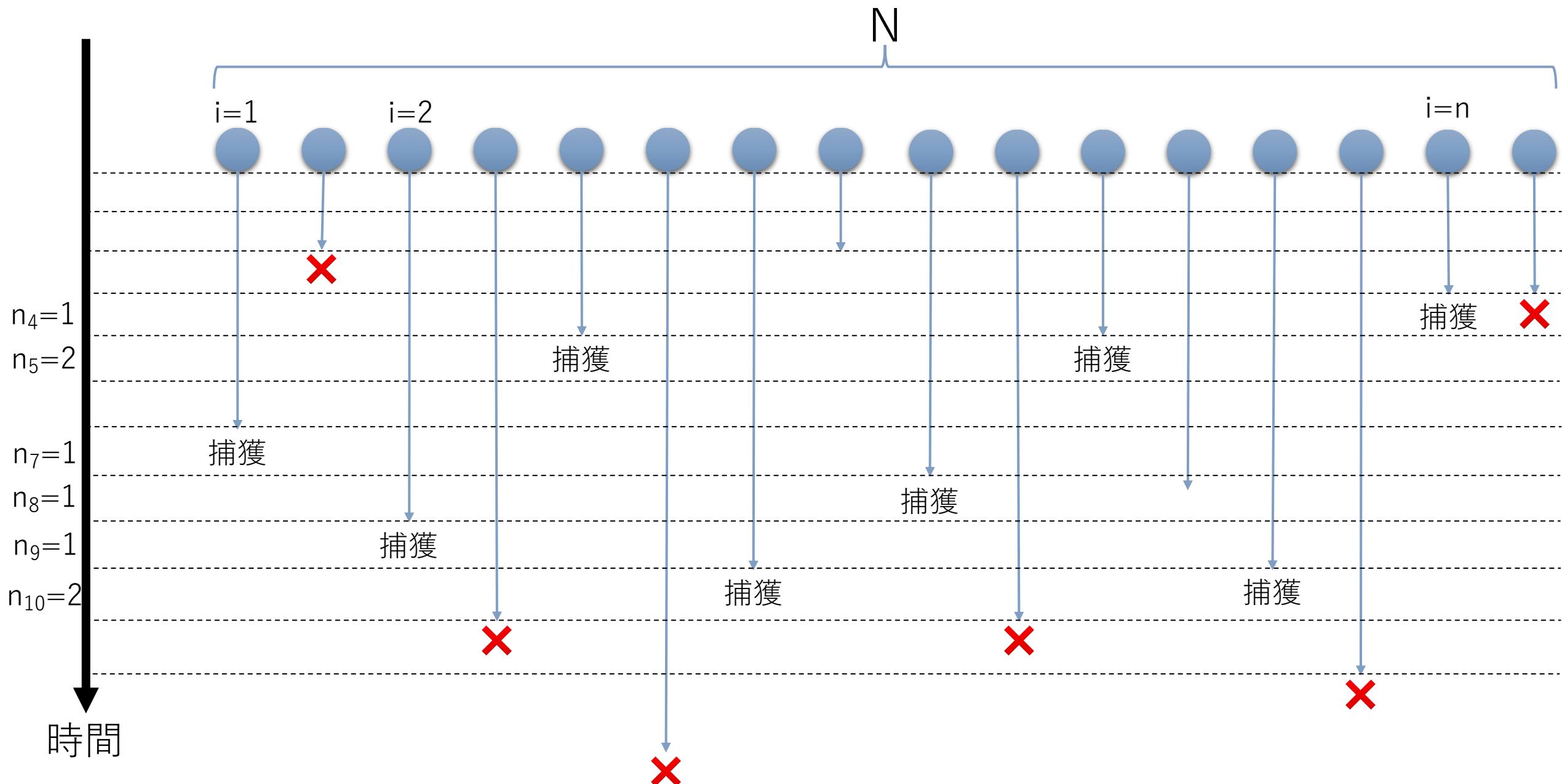
$$N C_n p^n (1-p)^{N-n}$$

対数尤度の極大条件より

$$\hat{Z} = \frac{1}{\bar{\tau}} \quad \hat{M} = \hat{Z} - \hat{F}$$

$$\frac{\hat{F}}{\hat{Z}} (1 - \exp[-\hat{Z}\tau_{\max}]) = \frac{n}{N}$$

死亡率の推定：期間ごとの合計再捕数を用いる場合



死亡率の推定：期間ごとの合計再捕数を用いる場合

Paulik 1963

$$\Pr[n_1, n_2, \dots, n_{\tau_{\max}}, n] = \Pr[n_1, n_2, \dots, n_{\tau_{\max}} | n] \Pr[n]$$

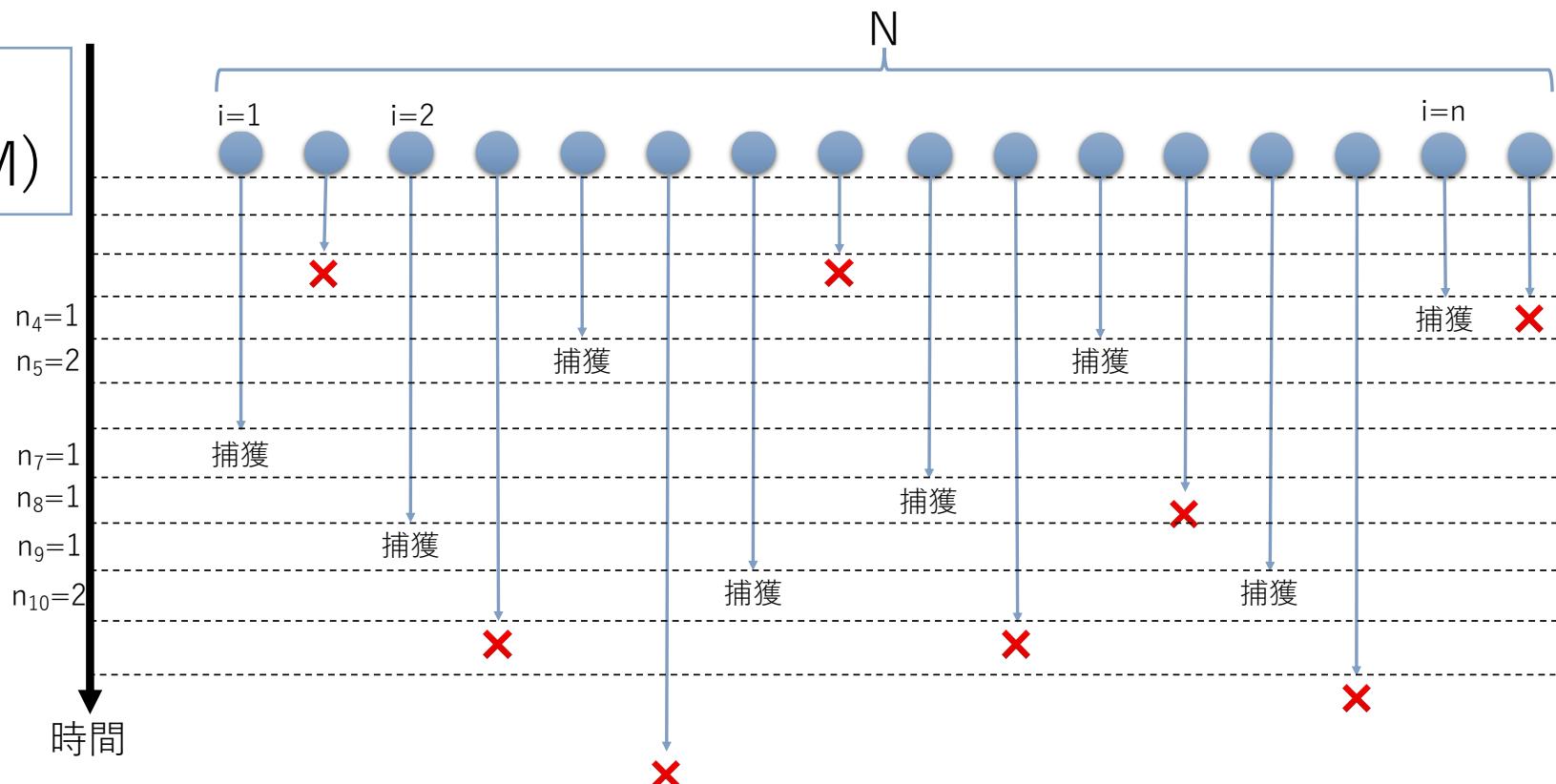
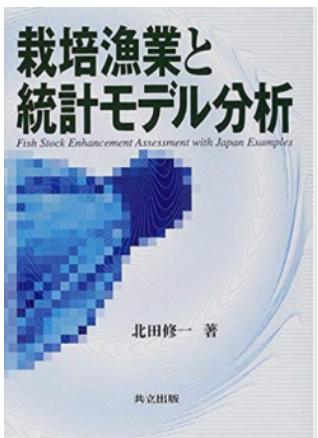
n尾再捕され、かつ、各調査期間の
捕獲数が $n_1, \dots, n_{\tau_{\max}}$ となる同時確率

n尾再捕された時、各調査期間の
捕獲数が $n_1, \dots, n_{\tau_{\max}}$ となる
条件付き確率

時刻 τ_{\max} までに
n尾再捕される確率

死亡率(Z) =
漁獲死亡率(F) + 自然死亡率(M)

北田修一 2001, p113



死亡率の推定：期間ごとの合計再捕数を用いる場合

Paulik 1963

$$\Pr[n_1, n_2, \dots, n_{\tau_{\max}}, n] = \Pr[n_1, n_2, \dots, n_{\tau_{\max}} | n] \Pr[n]$$

$$q_\tau = \frac{F/Z(\exp[-Z(\tau - 1)] - \exp[-Z\tau])}{p}$$

ある個体が期間 τ_{\max} までに漁獲される条件で
期間 τ に漁獲される確率

放流後 τ_{\max} 年までに
1尾が漁獲で死亡する確率

$$p = \frac{F}{Z} (1 - \exp[-Z\tau_{\max}])$$

τ_{\max} 年までに死亡する確率
漁獲による
死亡の割合

n尾再捕された時、各調査期間の
捕獲数が $n_1, \dots, n_{\tau_{\max}}$ となる
条件付き確率

期間 τ_{\max} までに
n尾再捕される確率

$$\frac{n!}{n_1! n_2! \dots n_{\tau_{\max}}!} q_1^{n_1} q_2^{n_2} \dots q_{\tau_{\max}}^{n_{\tau_{\max}}}$$

$$N C_n p^n (1-p)^{N-n}$$

対数尤度の極大条件より

$$\frac{1}{\hat{Z}} - \bar{\tau} = \frac{\tau_{\max} \exp[-\hat{Z}\tau_{\max}]}{1 - \exp[-\hat{Z}\tau_{\max}]} \quad \hat{M} = \hat{Z} - \hat{F}$$

$$\frac{\hat{F}}{\hat{Z}} (1 - \exp[-\hat{Z}\tau_{\max}]) = \frac{n}{N}$$

死亡率の推定の問題点

- 標識の脱落率や報告率の影響は？
- 他の海域に移動してしまう場合は？
- 分布が集中するなどが原因となり、ランダムサンプル（漁獲）は仮定できないのでは？

データが十分に活用できるのであれば
一緒に推定するのが良い

1 : 標識放流法によるパラメータ推定

1 – 3 : 移動率の推定

成長式、死亡率、**移動率**、個体数の推定

死亡率・移動率の推定



ARTICLE

Hanselman 2014, Can.J.Fish.Aquat.Sci.

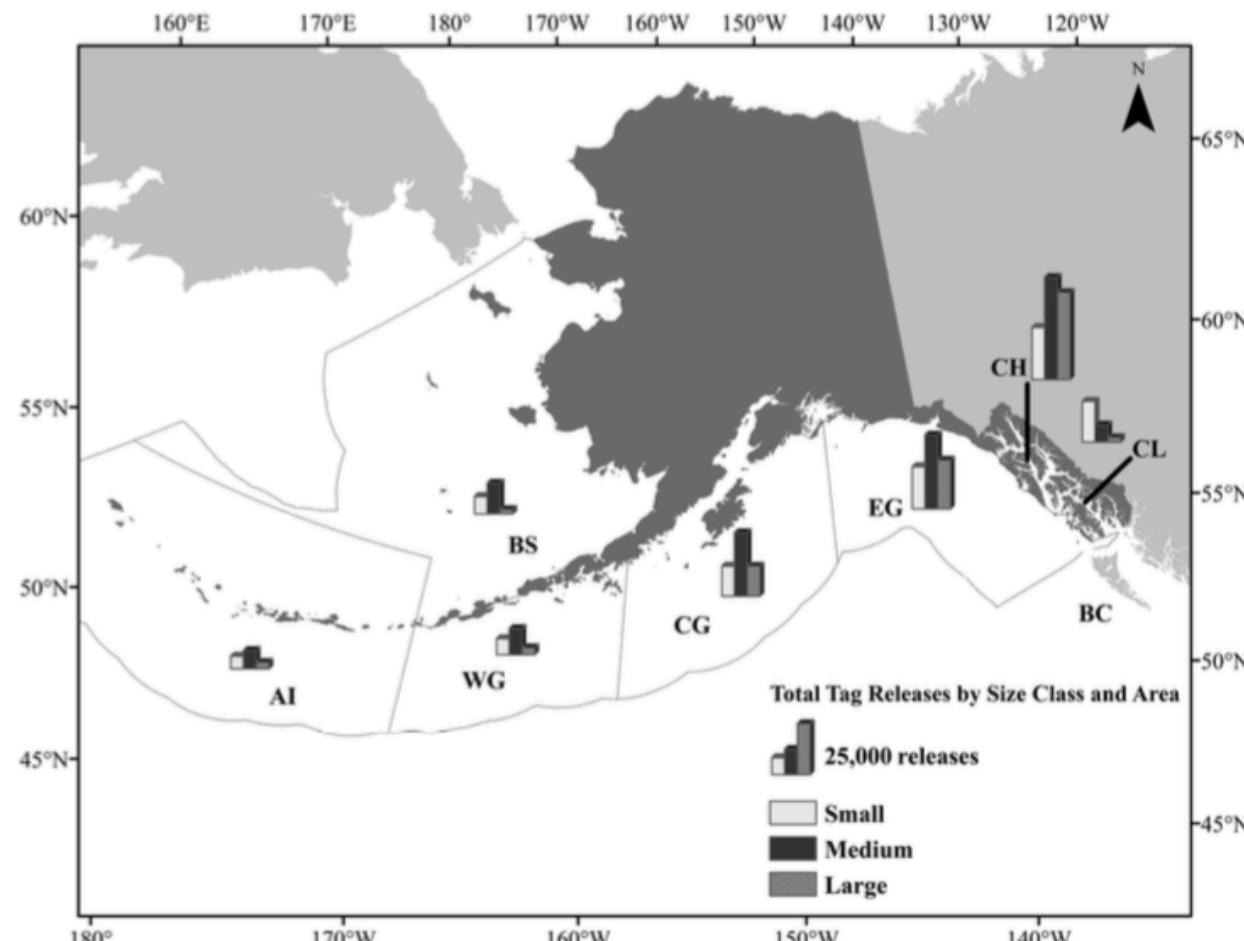
Move it or lose it: movement and mortality of sablefish tagged in Alaska

Dana H. Hanselman, Jonathan Heifetz, Katy B. Echave, and Sherri C. Dressel

タグ数 : >300,000
再捕数 : >27,000



ギンダラ(wikipedia)



$$N_{g,t} =$$

$N_{g,t,BC}$

$N_{g,t,CL}$

$N_{g,t,CH}$

$N_{g,t,EG}$

$N_{g,t,CG}$

$N_{g,t,WG}$

$N_{g,t,BS}$

$N_{g,t,AI}$

死亡率・移動率の推定

Hanselman 2014, Can.J.Fish.Aquat.Sci.

生存・移動モデル

$$N_{g,t+1} = N_{g,t} \left(S_{m,t} \Phi \right)^{12}$$

タグ
生存率
移動率

漁獲
死亡率
自然
死亡率
タグ
脱落率

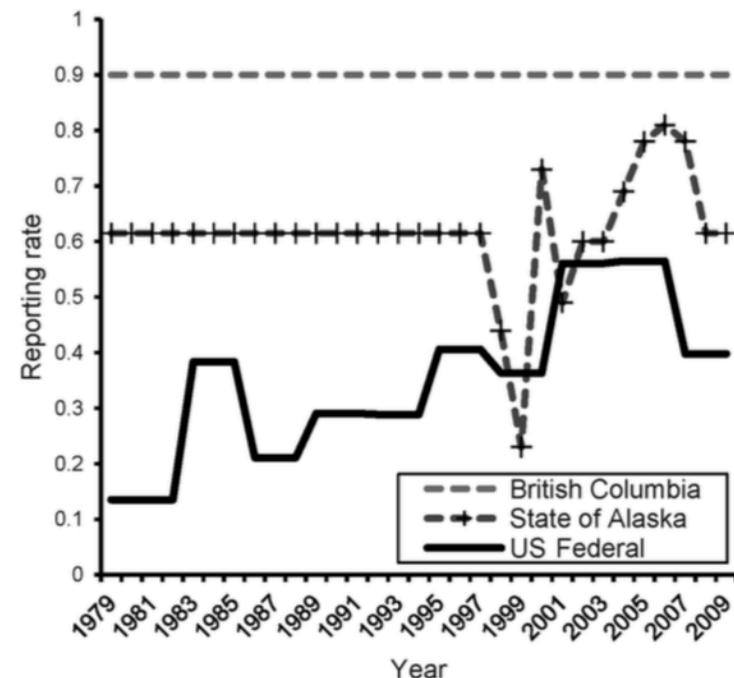
$$S_{i,m,t} = \exp \left[\frac{-(\lambda f_{t,i} + M + H)}{12} \right]$$

移動確率は、月初めに
どこにいるかだけで決まる

タグ回収モデル

$$Q_{g,t,i} = \bar{N}_{g,i,t} \lambda f_{i,t} W_i$$

エリア*i*で回収
されるタグ数
報告率



死亡率・移動率の推定

Hanselman 2014, Can.J.Fish.Aquat.Sci.

タグ回収確率モデル：過分散を考慮→負の二項分布

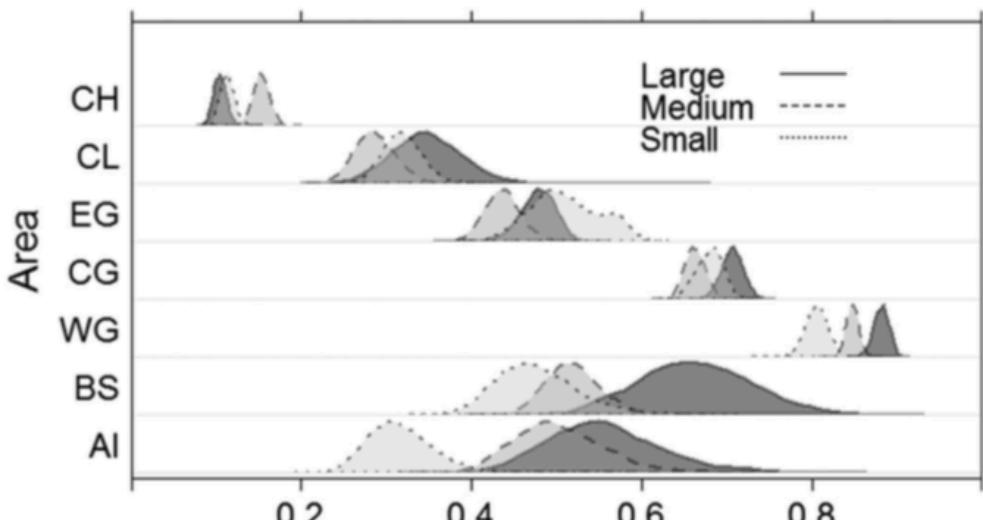
- タグづけされた個体の魚群形成
- 漁獲努力量配分の不均一性
- 自然死亡率や選択率が環境情報と関連
- etc

R: 観測値
Q: 理論値
r : 過分散効果

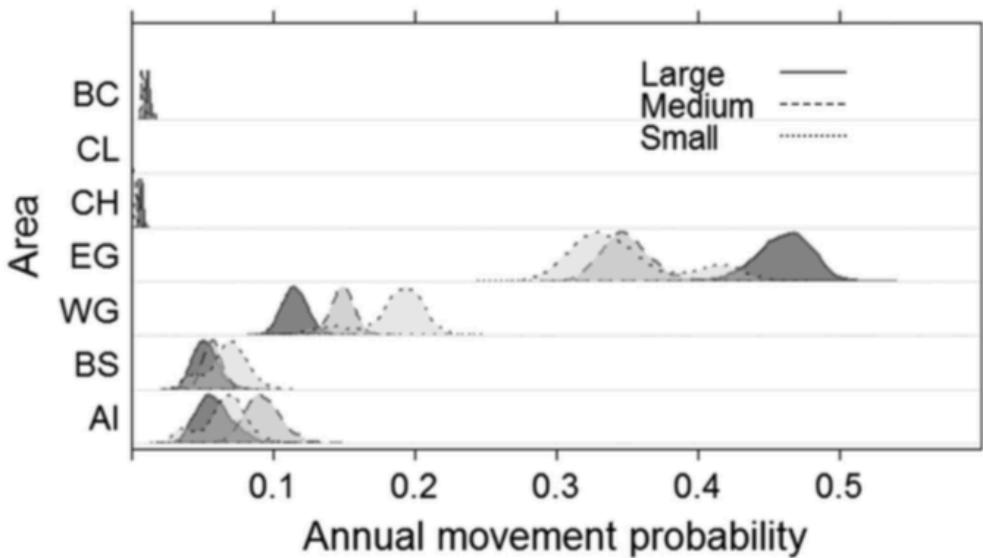
$$\begin{aligned}-\log L[Q_{g,i,t}|R_{g,i,t}] = & -\log \Gamma(R_{g,i,t} + rQ_{g,i,t}) - \log \Gamma(-rQ_{g,i,t}) \\& - \log \Gamma(R_{g,i,t} + 1) + rQ_{g,i,t}[\log(rQ_{g,i,t}) \\& - \log(Q_{g,i,t} + rQ_{g,i,t})] + R_{g,i,t}[\log(rQ_{g,i,t}) \\& - \log(Q_{g,i,t} + rQ_{g,i,t})]\end{aligned}$$

死亡率・移動率の推定

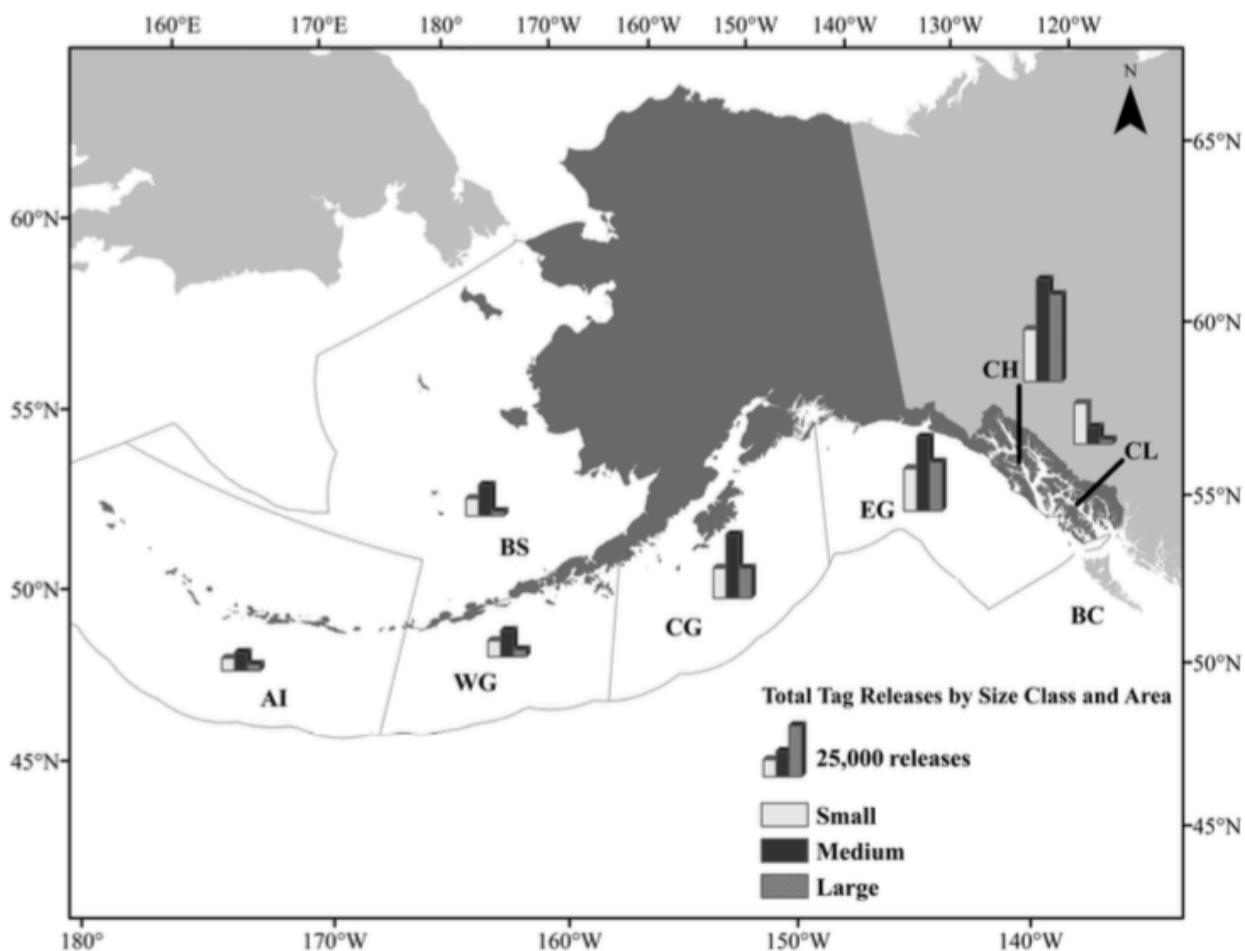
Movement out of all areas



To other areas from CG

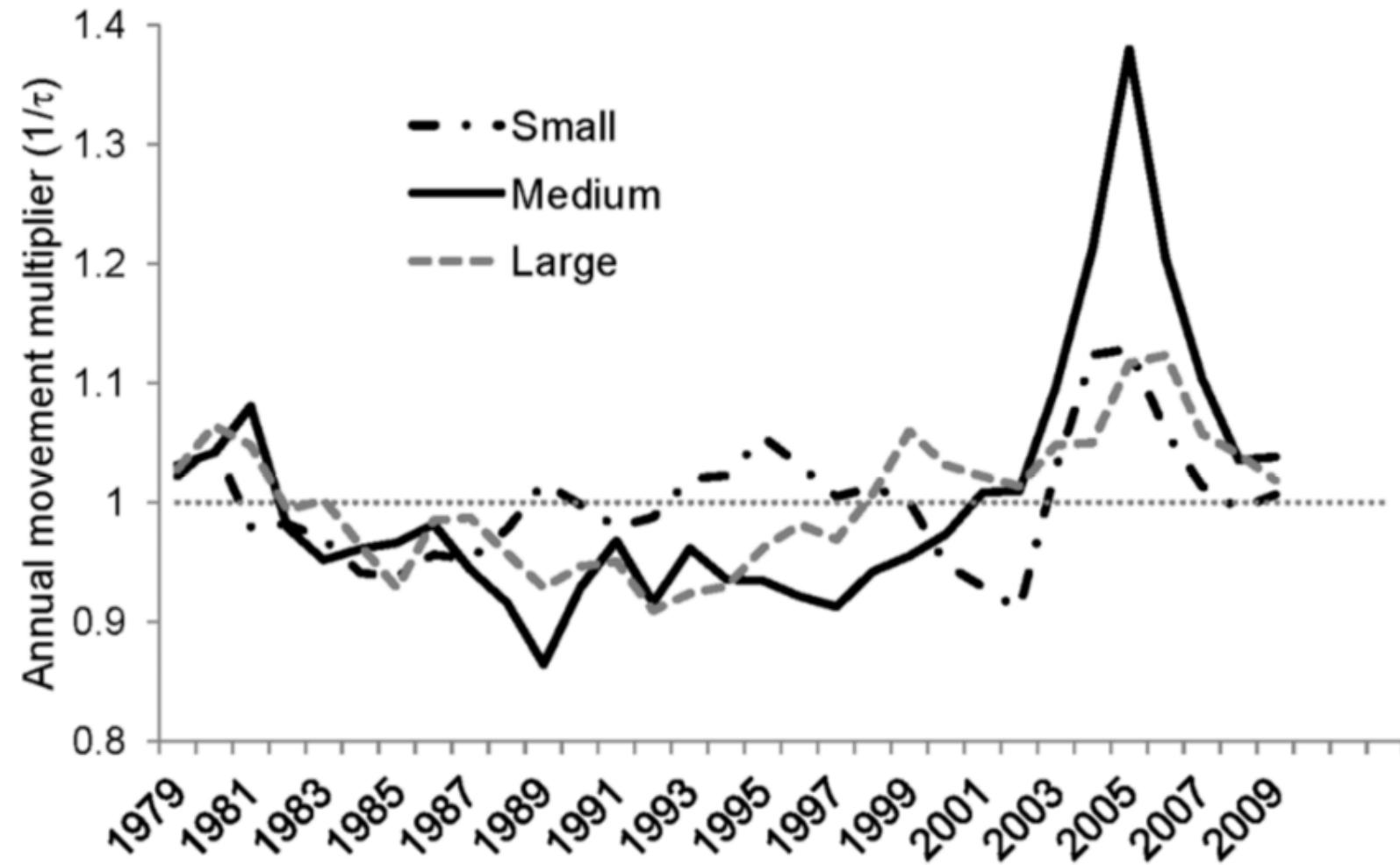


Hanselman 2014, Can.J.Fish.Aquat.Sci.



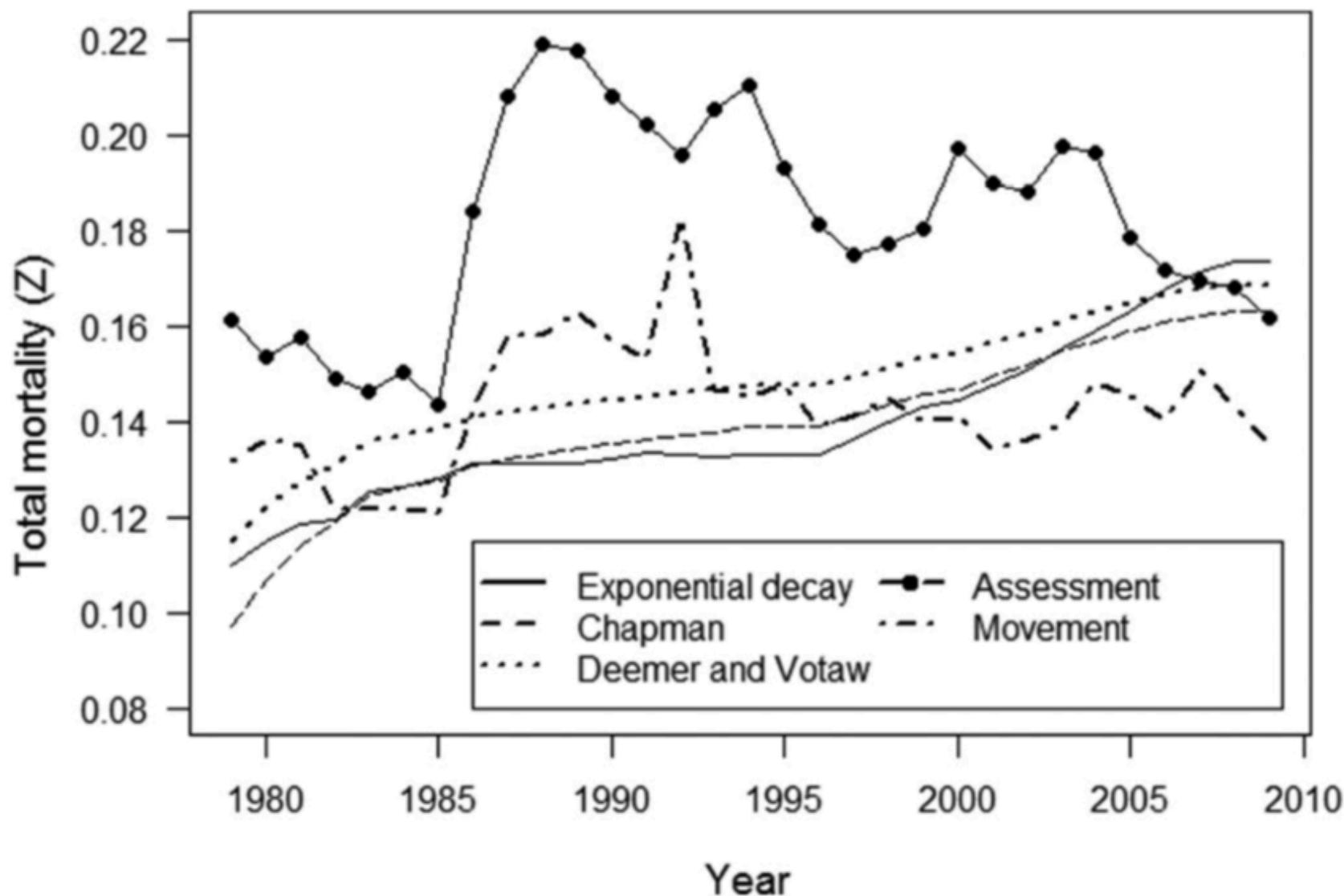
死亡率・移動率の推定

Hanselman 2014, Can.J.Fish.Aquat.Sci.



死亡率・移動率の推定

Hanselman 2014, Can.J.Fish.Aquat.Sci.



Movementは
何モデル？

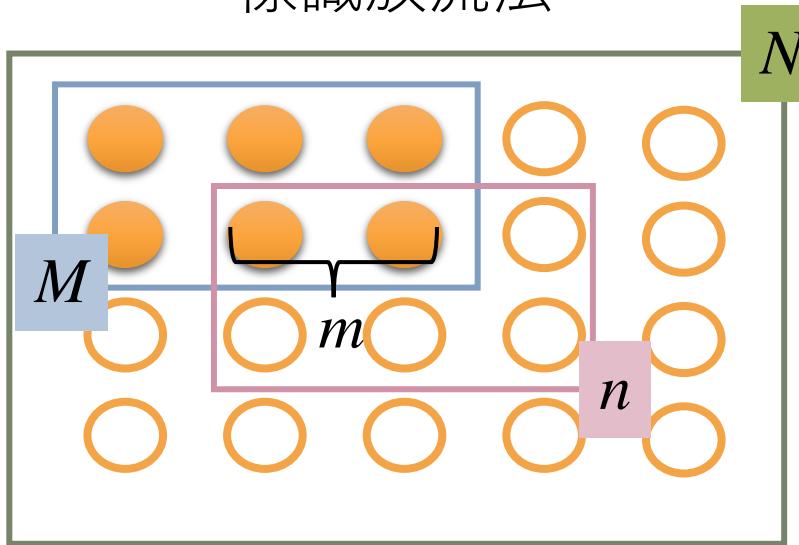
1 : 標識放流法によるパラメータ推定

1 - 4 : 個体数の推定

成長式、死亡率、移動率、**個体数**の推定

個体数の推定

標識放流法



$$\frac{M}{N} = \frac{m}{n}$$
$$\therefore \hat{N} = \frac{Mn}{m}$$

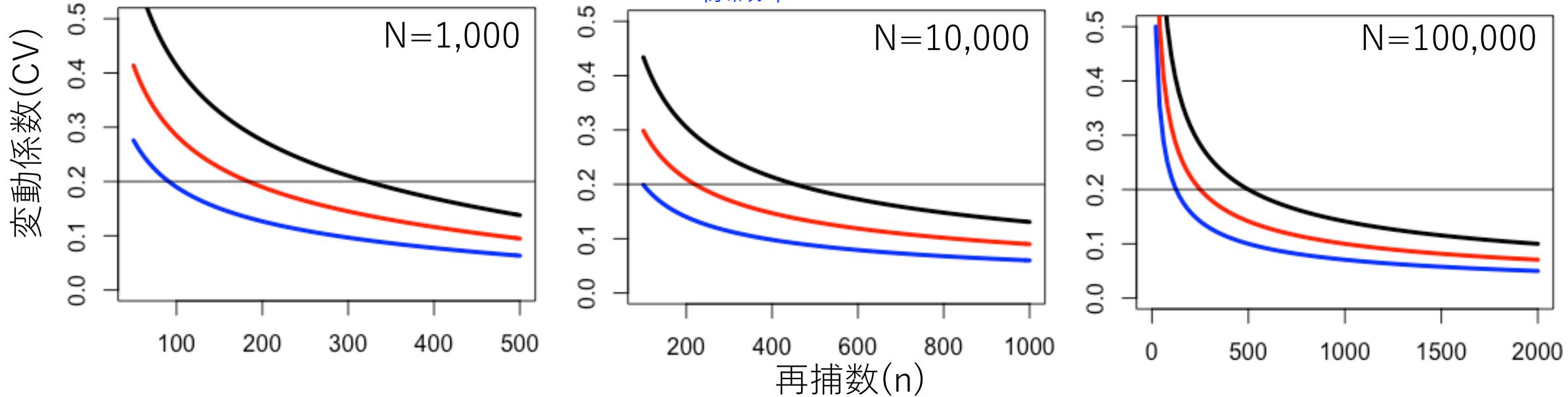
$$\begin{aligned}\mathbb{V}[\hat{N}] &= (Mn)^2 \mathbb{V}\left[\frac{1}{m}\right] \\ &\approx (Mn)^2 \frac{\mathbb{V}[m]}{(\mathbb{E}[m])^4} \\ &= \frac{N(N - M)(N - n)}{Mn}\end{aligned}$$

$$\mathbb{P}[m|N, M, n] = \frac{\binom{M}{m} \binom{N-M}{n-m}}{\binom{N}{n}}$$

$$\text{CV}[\hat{N}] \approx \sqrt{\frac{(N - M)(N - n)}{NMn}}$$

個体数の推定

標識率5%
標識率10%
標識率20%



母集団サイズ	1,000	10,000	100,000	
変動係数20%を維持する再捕率	標識率5%	>31%	>5%	>0.5%
	標識率10%	>18%	>2%	>0.3%
	標識率20%	>9%	>1%	>0.2%

50+310, 500+500, 5000+500

100+180, 1000+200, 10000+300

200+90, 2000+100, 20000+200

個体数の推定

- 再捕数が超幾何分布に従うために満たす仮定：
 - 個体群が閉じている
 - 調査期間中に、個体の移入出や加入・死亡がない
 - 標識個体と無標識個体がよく混合している
 - 漁獲はランダムに実施される
 - 標識の影響や標識脱落・未報告はない

2：近親標識法

親個体数、有効集団サイズの推定

近親関係の判別法

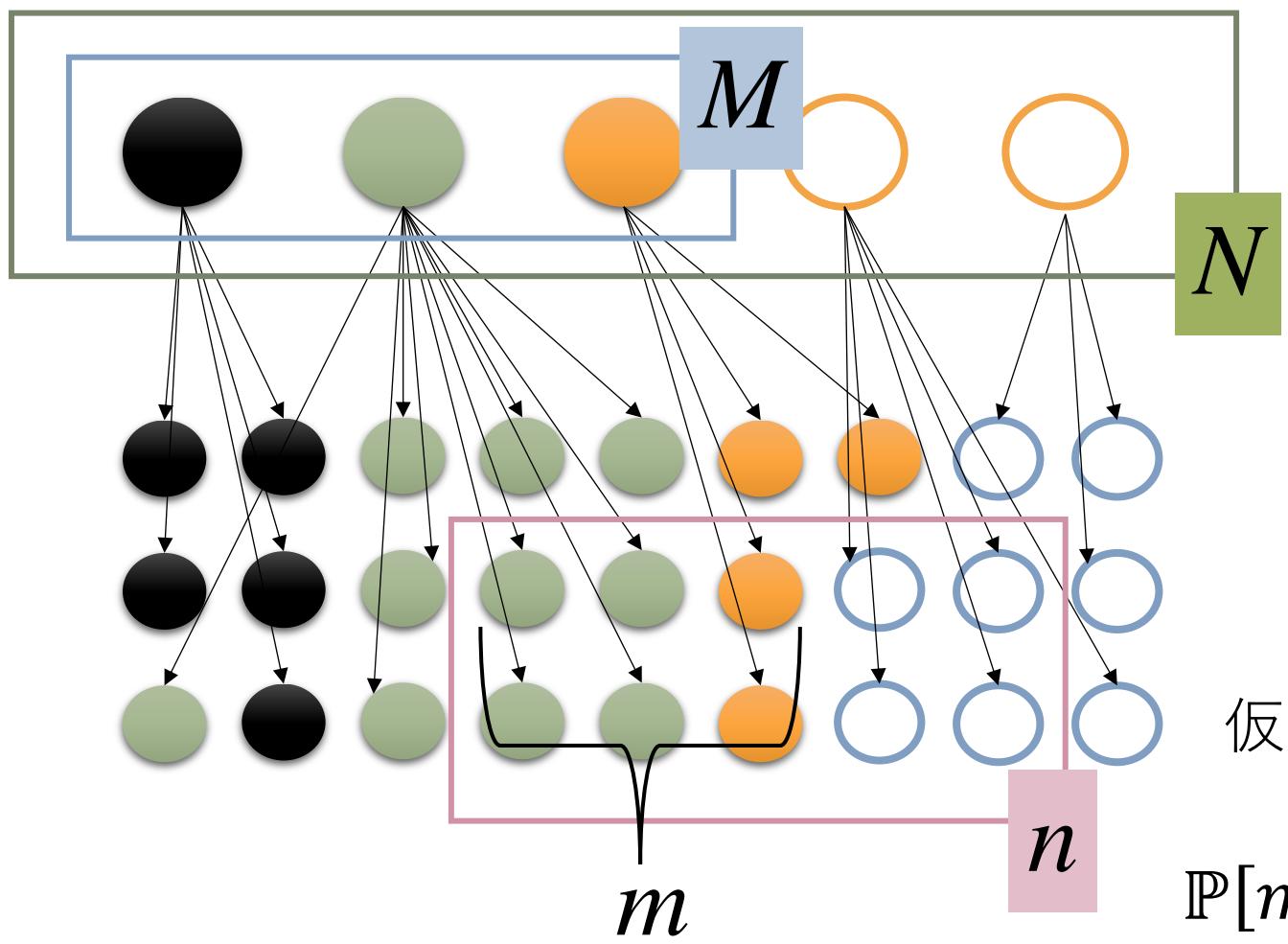
2-1：親個体数の推定 (親子関係を使用)

親子関係or半兄弟関係を用いた親個体数の推定

有効集団サイズの推定

近親関係の判別法

親個体数の推定（母子関係を使用、单年）



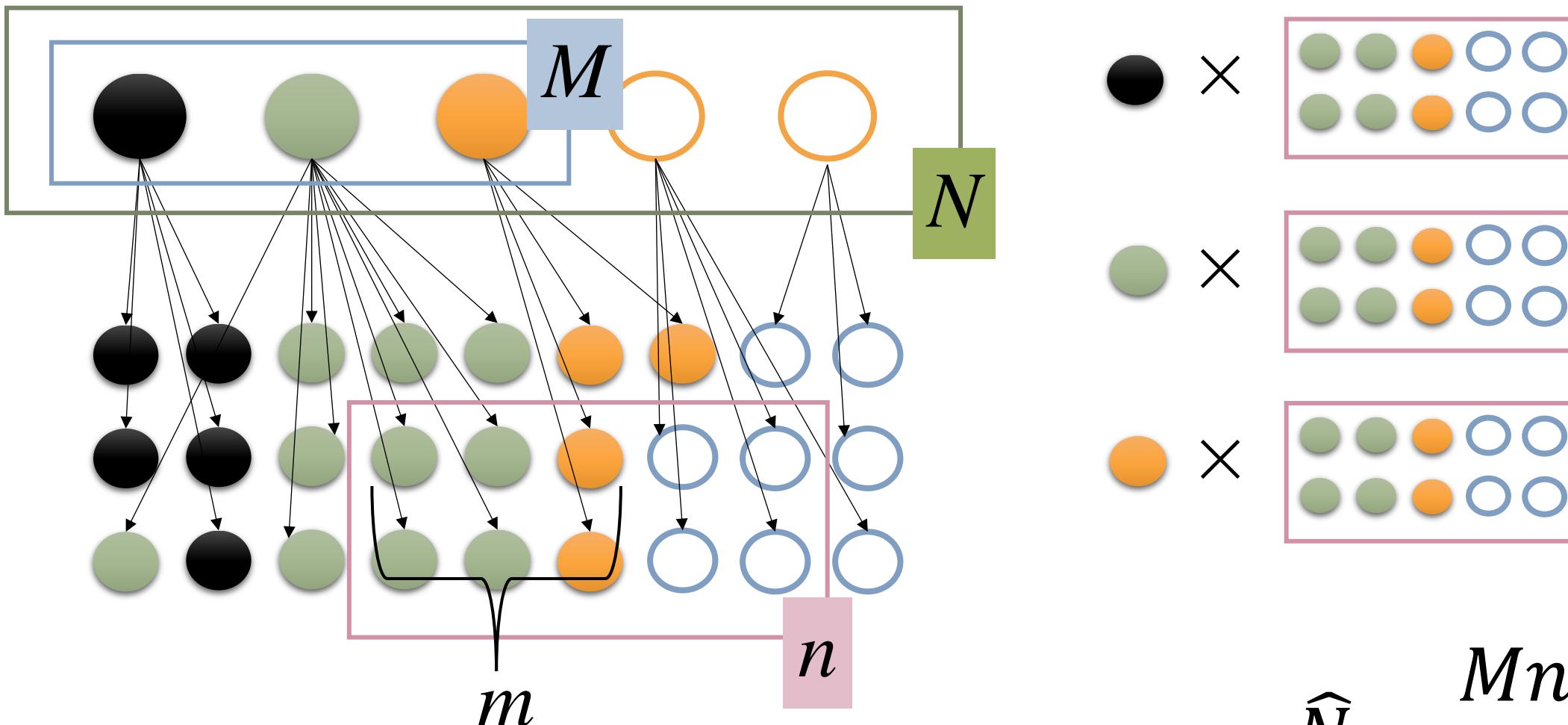
$$\frac{M}{N} = \frac{m}{n}$$

$$\hat{N} = \frac{Mn}{m}$$

仮定：親子ペア間は独立

$$\mathbb{P}[m|N, M, n] = \binom{n}{m} \left(\frac{M}{N}\right)^m \left(1 - \frac{M}{N}\right)^{n-m}$$

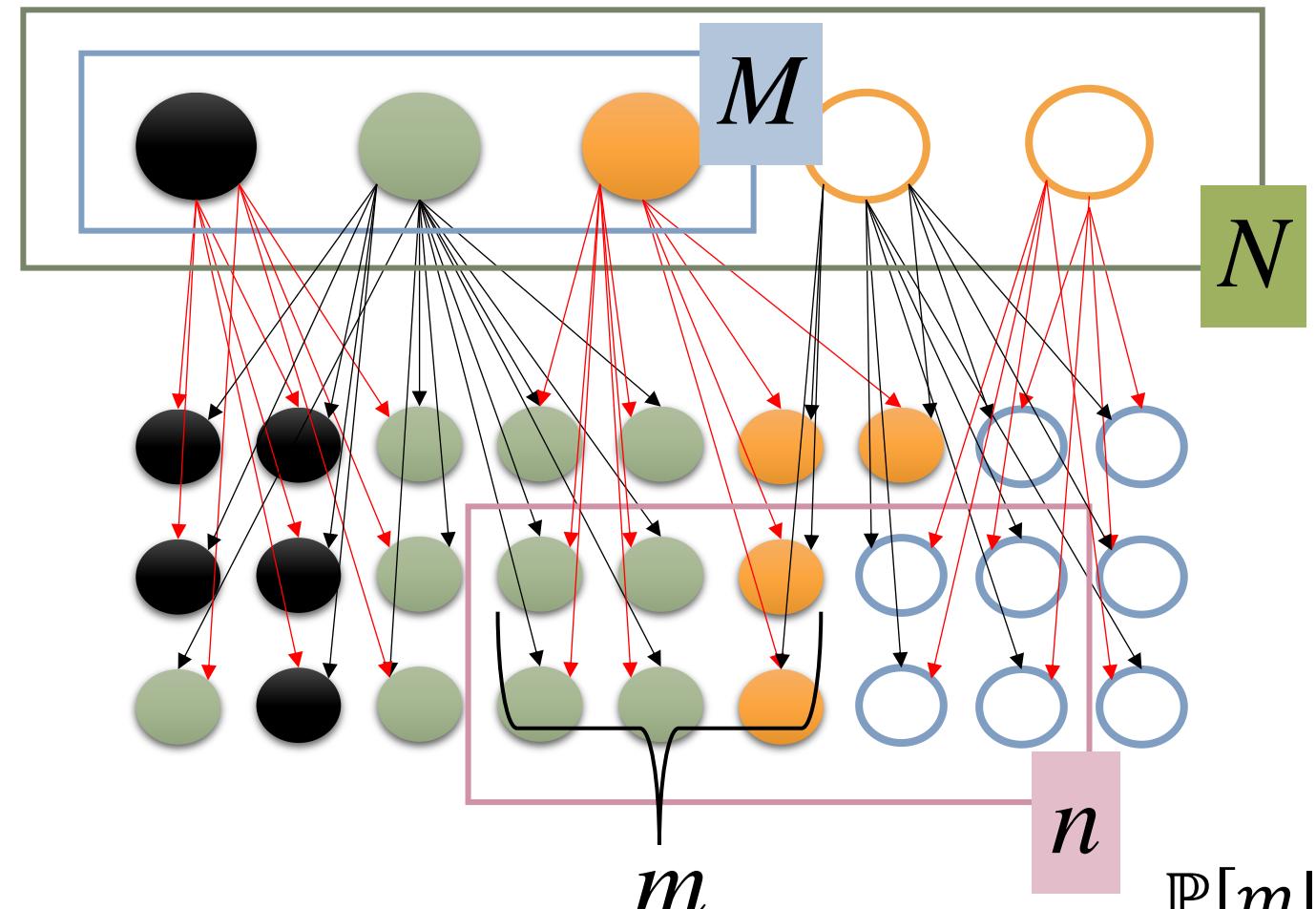
親個体数の推定（母子関係を使用、单年）



比較ペア数: $M \times n = 3 \times 10 = 30$ ペア
見つかった母子ペア数 : $m = 6$ ペア

$$\hat{N} = \frac{Mn}{m}$$

個体数の推定（親子関係を使用、单年）



仮定

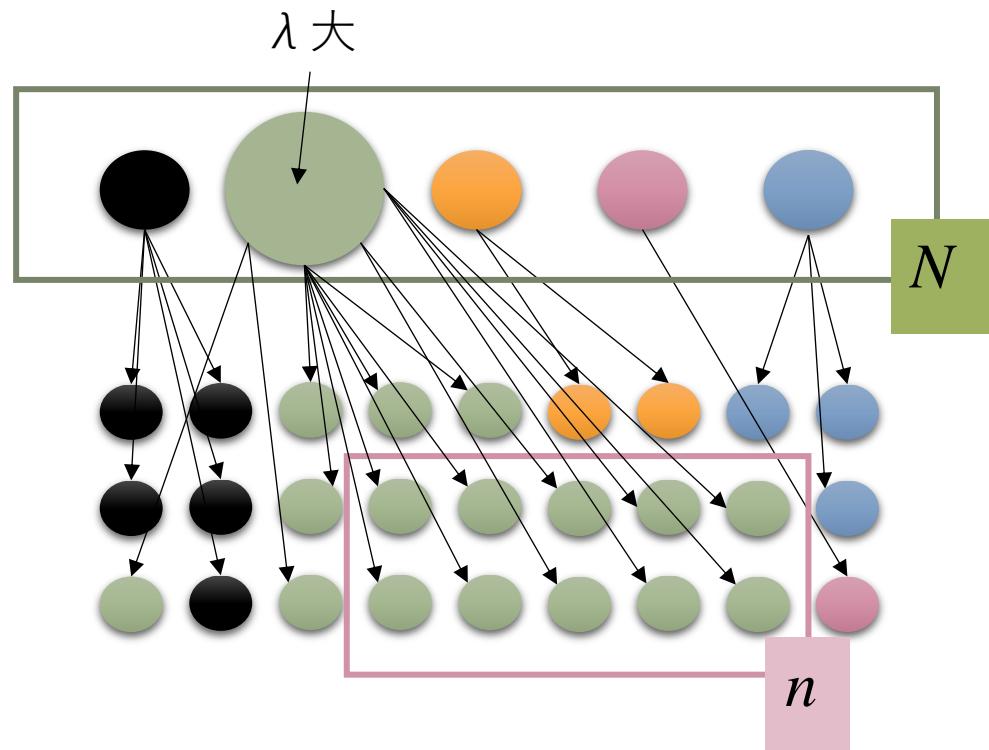
- ・親子ペア間は独立
- ・親集団と親サンプルの性比が同じ

$$\hat{N} = \frac{2Mn}{m}$$

$$\mathbb{P}[m|N, M, n] = \binom{2n}{m} \left(\frac{M}{N}\right)^m \left(1 - \frac{M}{N}\right)^{2n-m}$$

親個体数の推定（母子関係を使用、单年）

λ : 産卵ポテンシャル



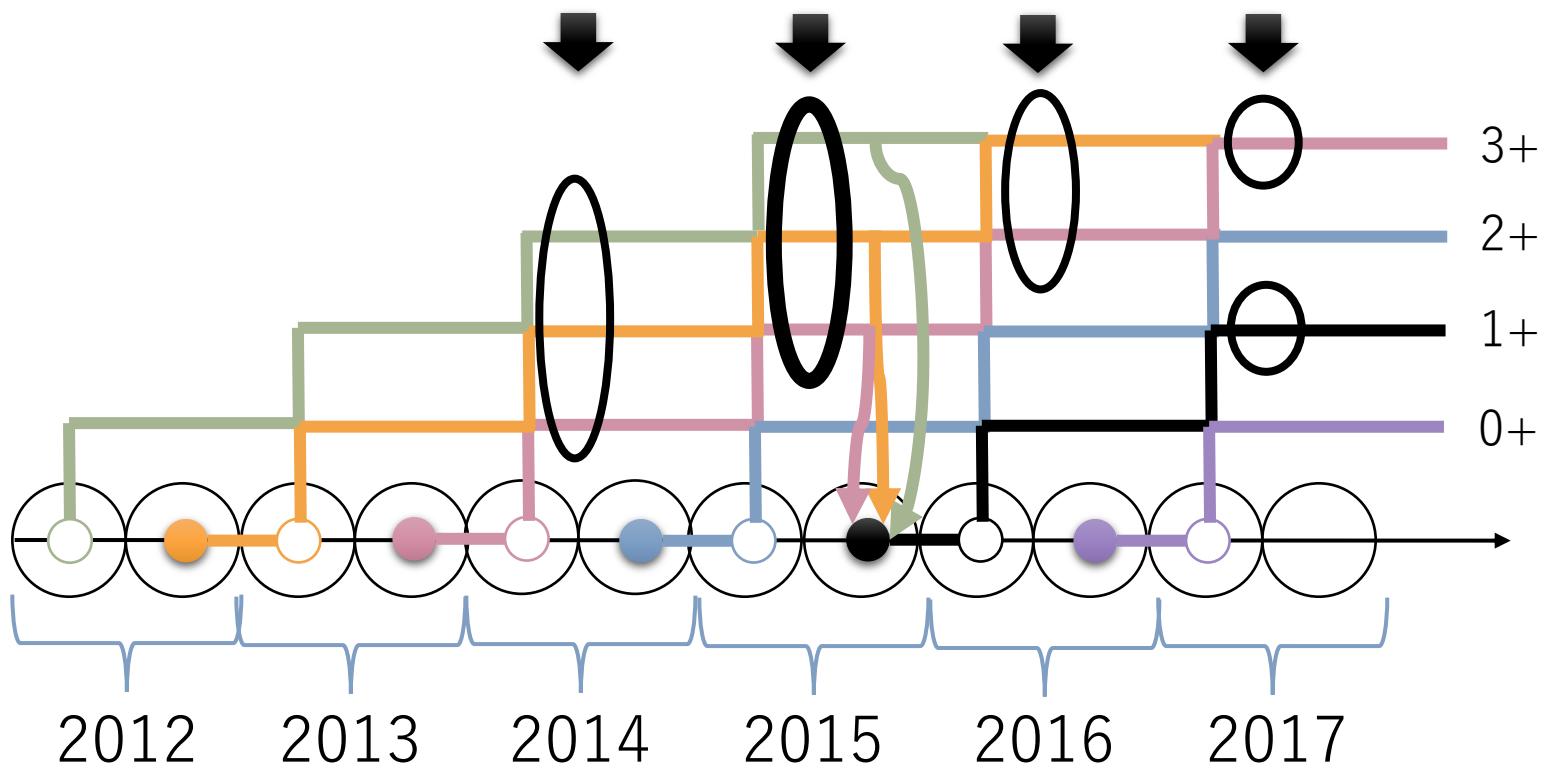
- サンプル中に一部の親の子が偏って占める場合
- ・サンプルバイアス
 - ・親の産卵ポтенシャルが一樣でない
 - ・初期の生存過程で特定の兄弟が残りやすい

$$\hat{N} = \frac{Mn}{m}$$

- ・ λ が大きい親をサンプルするかどうかは確率的に決まるため期待値は同じ
- ・分散は大きくなる

$$\mathbb{P}[\text{ランダムに選んだ親と子が真の親子}|N] = \frac{1}{N}$$

親個体数の推定（親子関係を使用、複数年）



Ruzzante et al. 2019, Methods Ecol. Evol.

サンプル数をかけげるが
生存率と繁殖力の情報が必要

$$\hat{N} = \frac{M'n}{m}$$

ピンクは
1歳で産卵

$$M' = (S_0 M_{0,14} + M_{1,15} + M_{2,16} + M_{3,17}) \left(\frac{F_1^\sigma}{\bar{F}^\sigma} + \frac{F_1^\varphi}{\bar{F}^\varphi} \right)$$
$$+ (S_1 M_{1,14} + M_{2,15} + M_{3,16}) \left(\frac{F_2^\sigma}{\bar{F}^\sigma} + \frac{F_2^\varphi}{\bar{F}^\varphi} \right)$$
$$+ (S_2 M_{2,14} + M_{3,15}) \left(\frac{F_3^\sigma}{\bar{F}^\sigma} + \frac{F_3^\varphi}{\bar{F}^\varphi} \right)$$

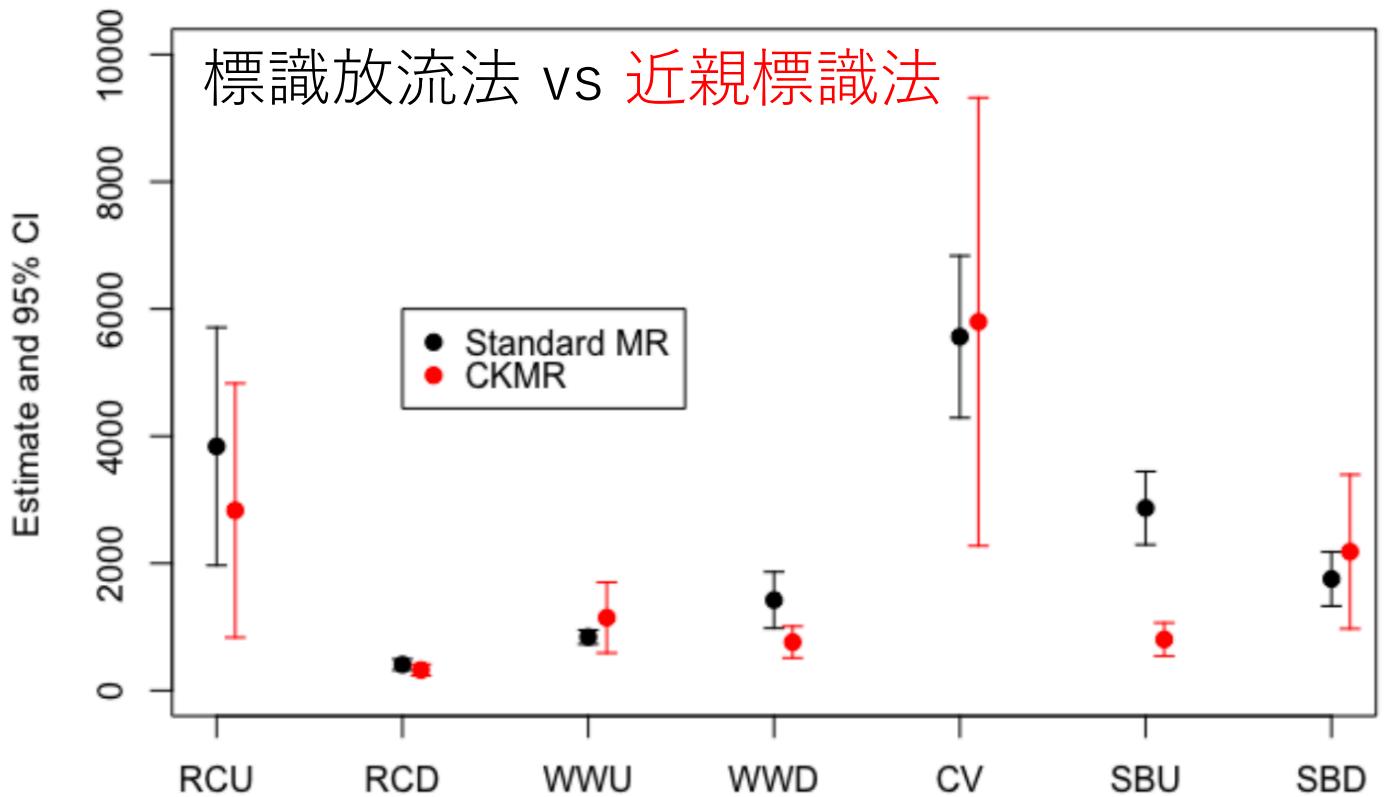
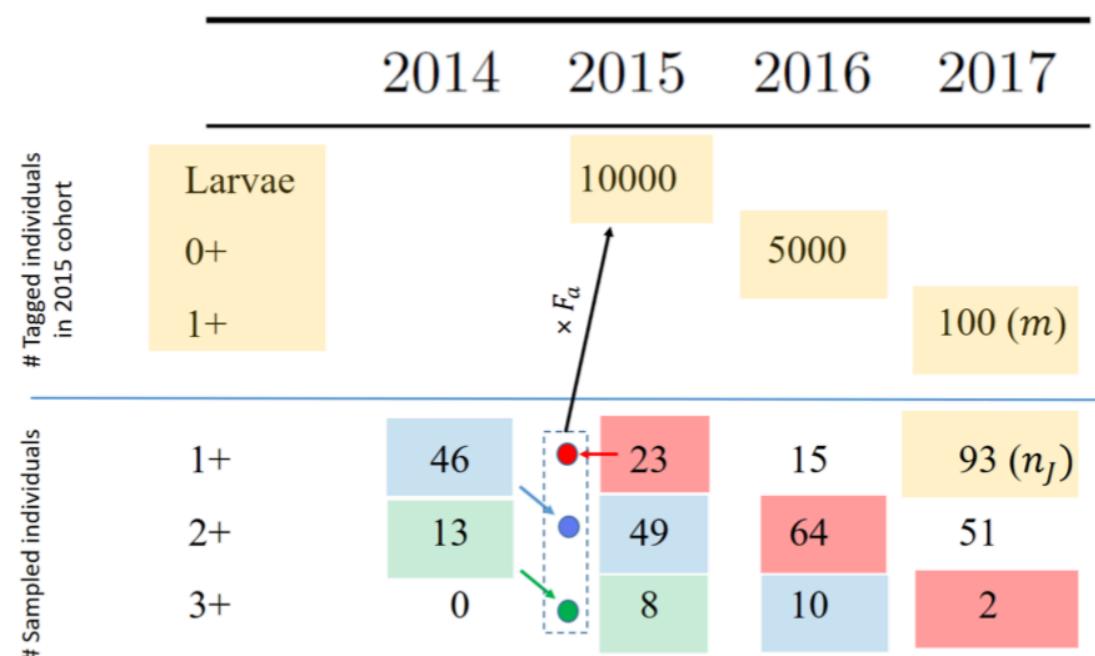


カワマス(wikipedia)

親個体数の推定（親子関係を使用、複数年）

Ruzzante et al. 2019, Methods Ecol. Evol.

10,000タグを使用した標識放流法と同様の結果



カワマス(wikipedia)

親子ペア数 →
サンプル数
(子、親) →

6 (93,214)
49 (86,194)
16 (116,110)
29 (107,197)
10 (124,267)
37 (97,192)
12 (74,170)

近親遺伝分析法のメリット

- 1個体を複数回サンプルしなくても良い
- 仔稚魚から親魚尾数の情報を取得できる
- 標識の脱落・再捕の未報告に左右されない
- 複数年サンプルを続けることで、比較ペア数が指数的に増加

Absolute abundance of southern bluefin tuna estimated by close-kin mark-recapture

Mark V. Bravington¹, Peter M. Grewe¹ & Campbell R. Davies¹



ミナミマグロ
(平成29年度国際水産資源の現況より)

Kinship pair: Parent–Offspring (PO)
#of samples: 14,000
#of comparisons: 3,800,000
#of marker: 25 microsatellites
#of PO pairs: 45 pairs

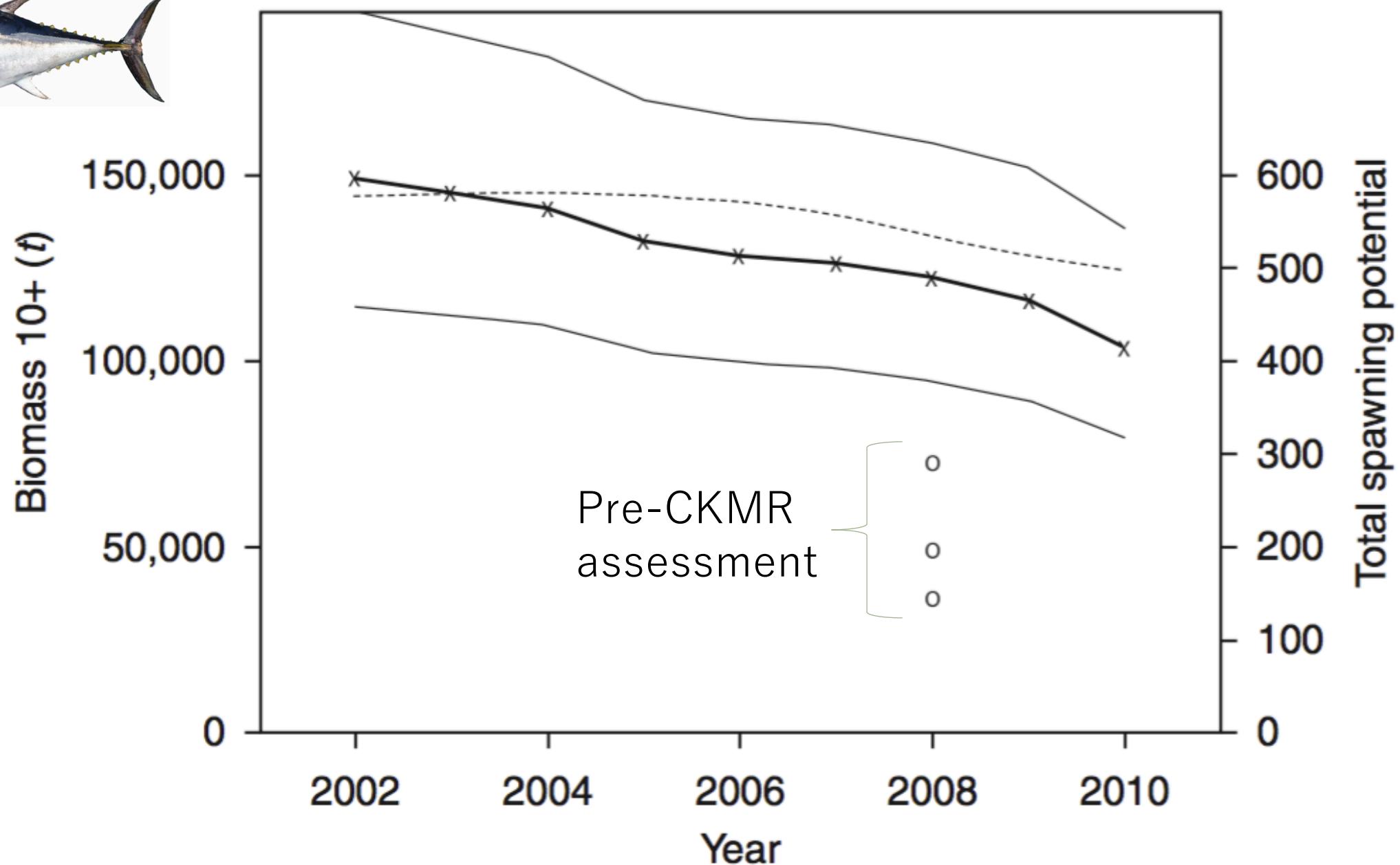


Figure 3 | Estimated trends in adult biomass and spawning potential.



Spawning potential per kg

5

10

15

20

25

Female age

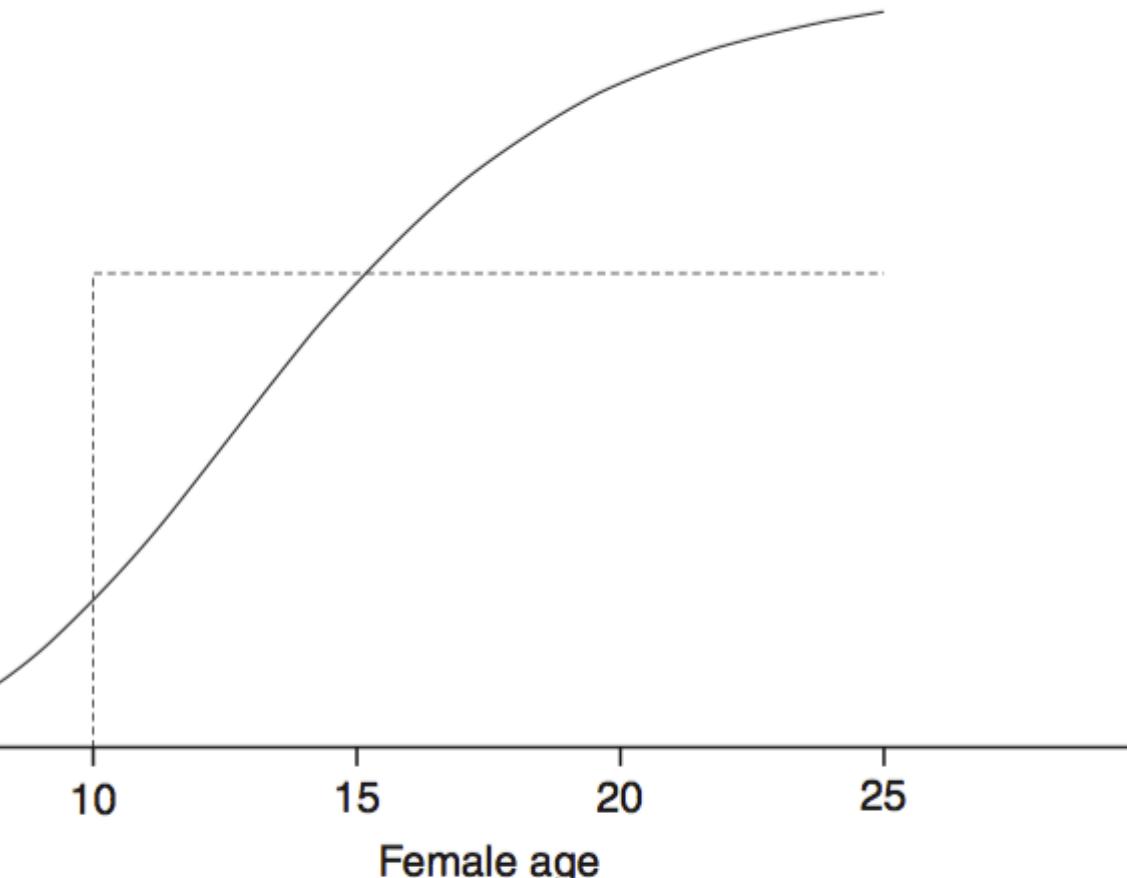


Figure 2 | Reproductive output per kg of female bodyweight as a function of age. Shown by solid line for average female of that age. Inferred from estimated length-at-age distributions and estimated relative reproductive output by length. Dotted stair-step line corresponds to previous 'knife-edge' assumption.

2-2：親個体数の推定 (半兄弟関係を使用)

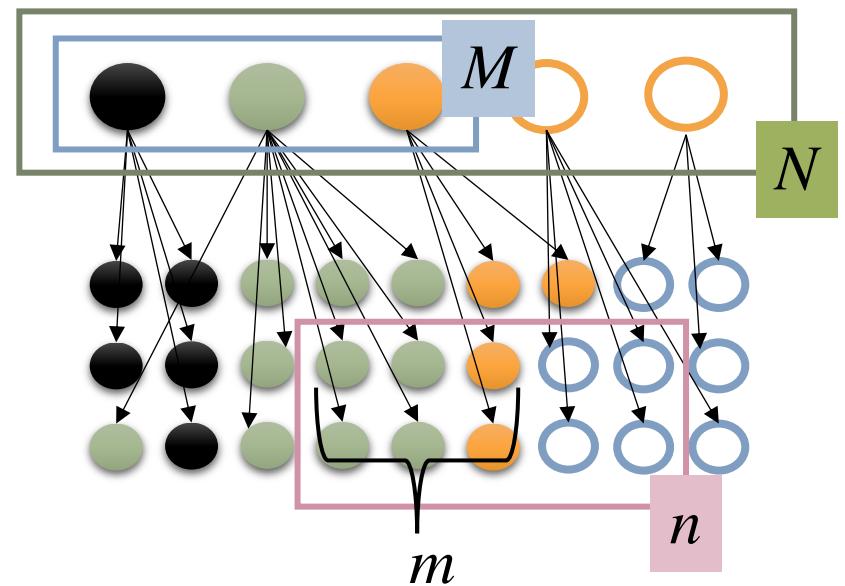
親子関係or半兄弟関係を用いた親個体数の推定

有効集団サイズの推定

近親関係の判別法

親個体数の推定（母子関係・半兄弟関係、单年）

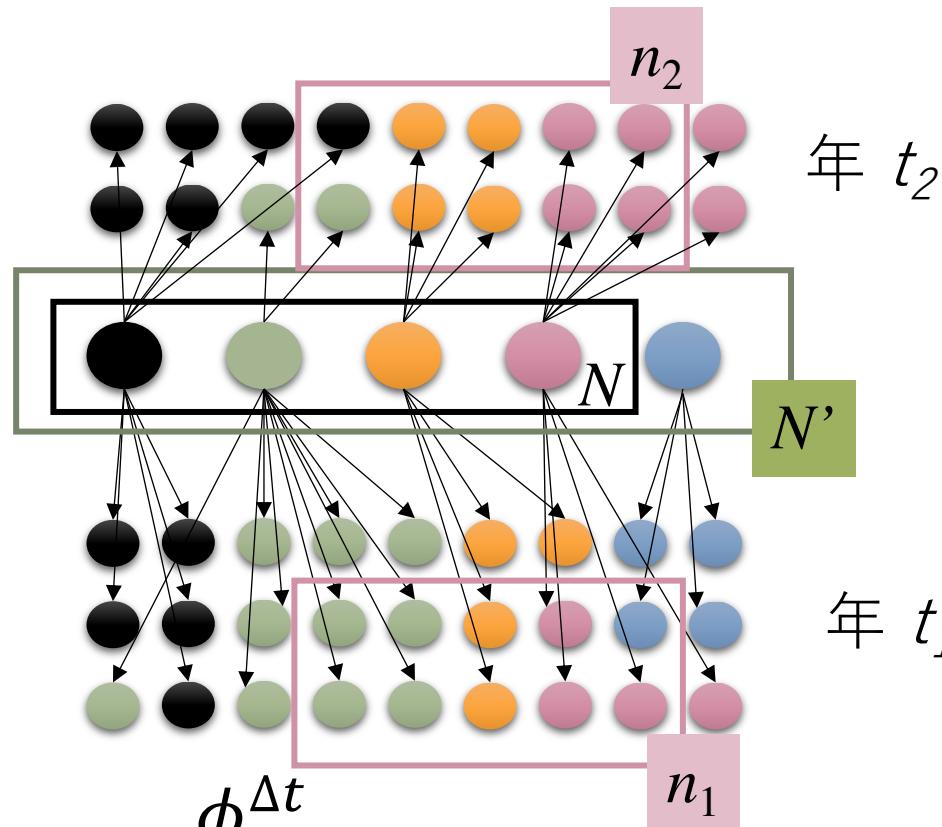
母子関係



$$\frac{M}{N} = \frac{m}{n}$$

$$\therefore \hat{N} = \frac{Mn}{m}$$

半兄弟関係（コホート間）



$$m = \frac{\phi^{\Delta t}}{N} n_1 n_2$$

$$\therefore \hat{N} = \frac{\phi^{\Delta t} n_1 n_2}{m}$$

ϕ : 年生存率
 $\Delta t = t_2 - t_1$

Genetic relatedness reveals total population size of white sharks in eastern Australia and New Zealand

Received: 19 June 2017

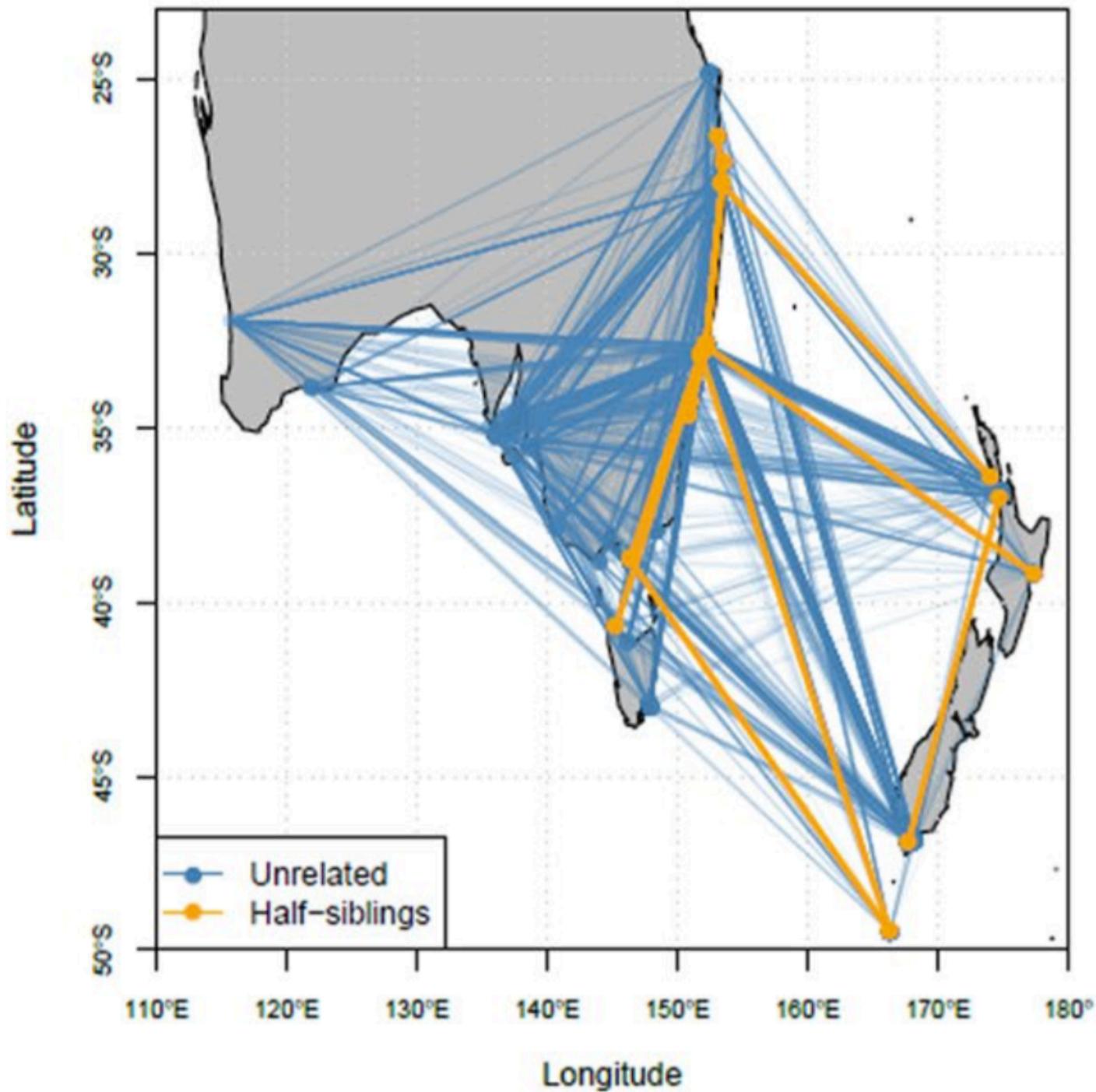
Accepted: 10 January 2018

R. M. Hillary¹, M. V. Bravington², T. A. Patterson¹, P. Grewe¹, R. Bradford¹, P. Feutry¹, R. Gunasekera¹, V. Peddemors³, J. Werry⁴, M. P. Francis⁵, C. A. J. Duffy⁶ & B. D. Bruce¹



ホオジロザメ (wikipedia)

Kinship pair: Half-Sibling (HS)
#of samples: 100
#of comparisons: 4,950
#of marker: 2,186 loci
#of HS pairs: 20 pairs



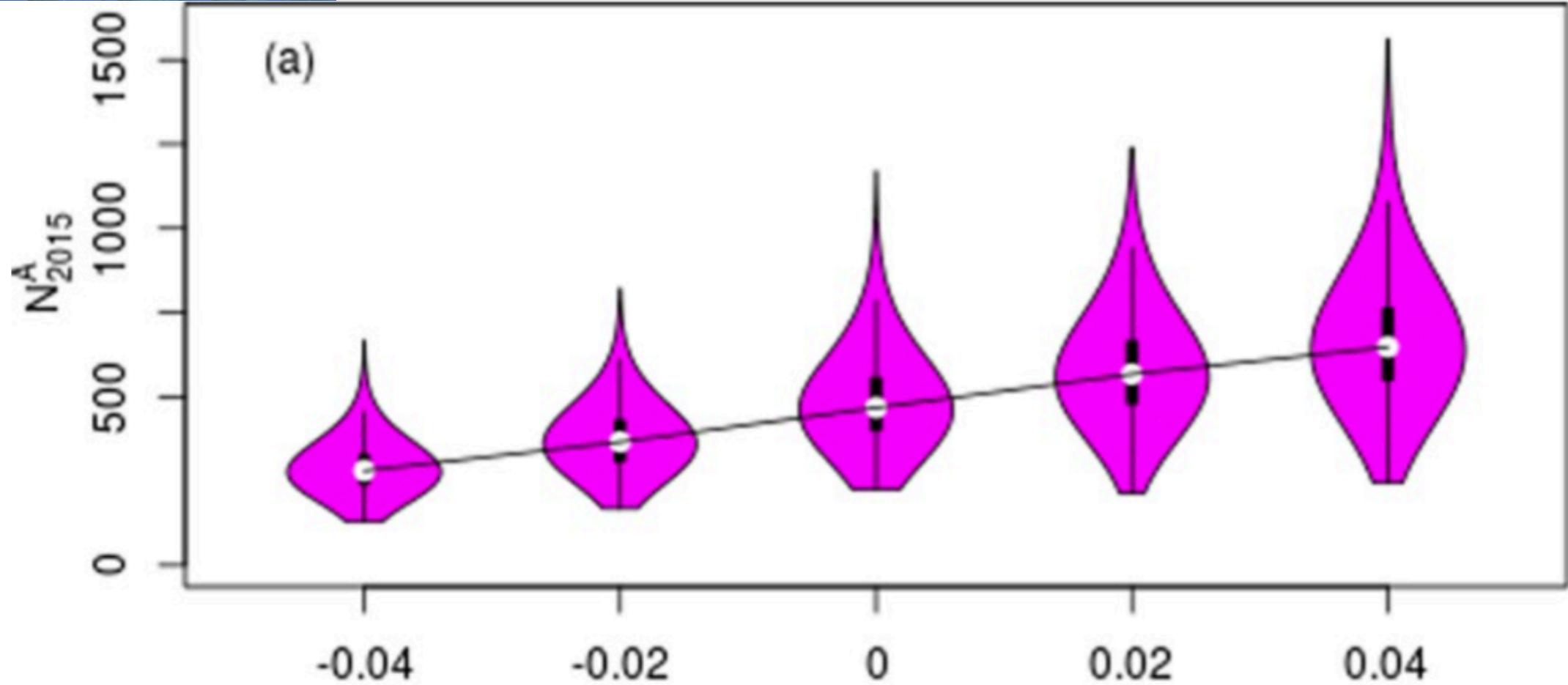


親集団サイズ Δt

$$P_{HSP} = \left(4/N_{c_{max}}^A\right)^* (\phi^A)^{|c_i - c_j|}$$

2個体が半兄弟
である確率 親の年生存率

$$\hat{\phi} \sim 0.94\text{--}0.98$$



Logarithmic growth/decline rate

2 – 3：有効集団サイズ の推定

親子関係or半兄弟関係を用いた親個体数の推定

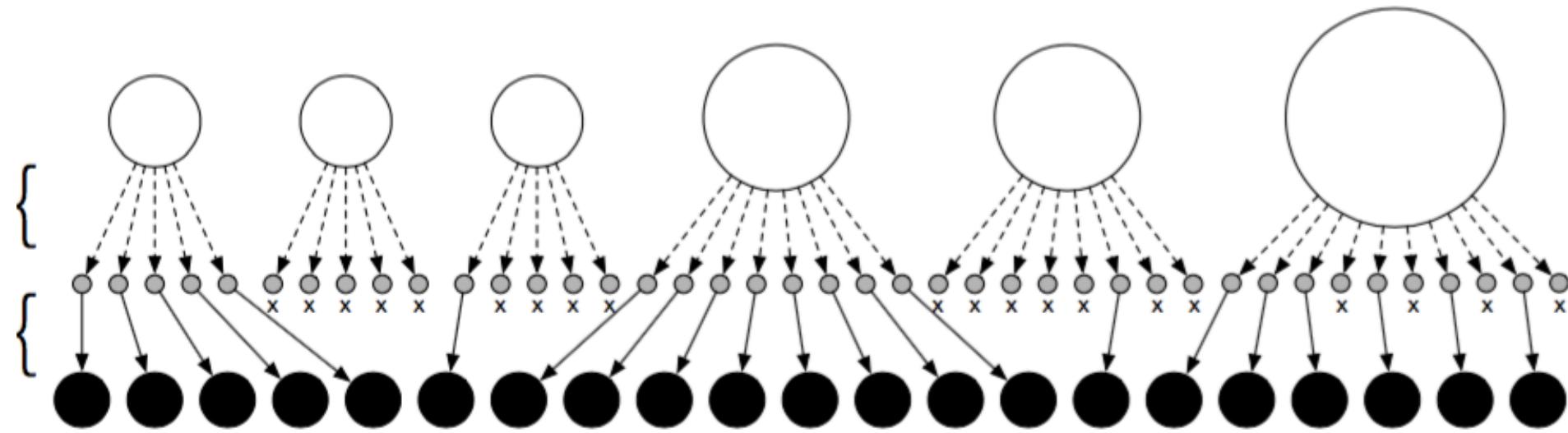
有効集団サイズの推定

近親関係の判別法

有効集団♀サイズの推定（母が同じの兄弟、单年）

Akita in press, Heredity

繁殖ポテンシャル
で決まる過程
家系で決まる
初期生残過程



$$\widehat{N}_e = \frac{\binom{n}{2} + 1}{m + 1}$$

n: 同一コホート内からサンプルした個体数
m: サンプル中の、母が同じ兄弟の数

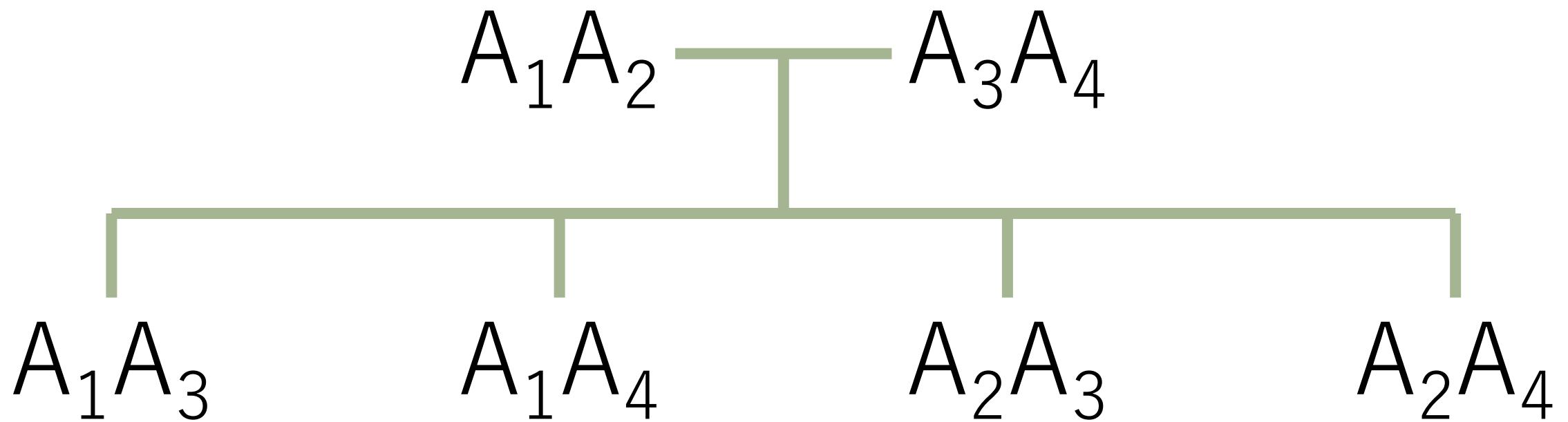
2－4：近親関係の判別法

親子関係or半兄弟関係を用いた親個体数の推定

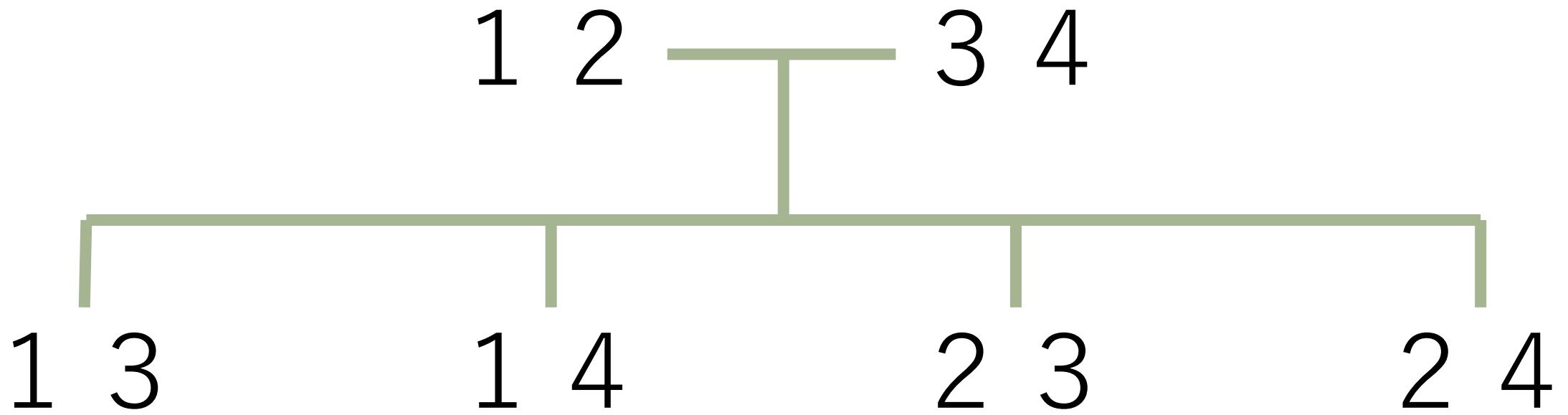
有効集団サイズの推定

近親関係の判別法

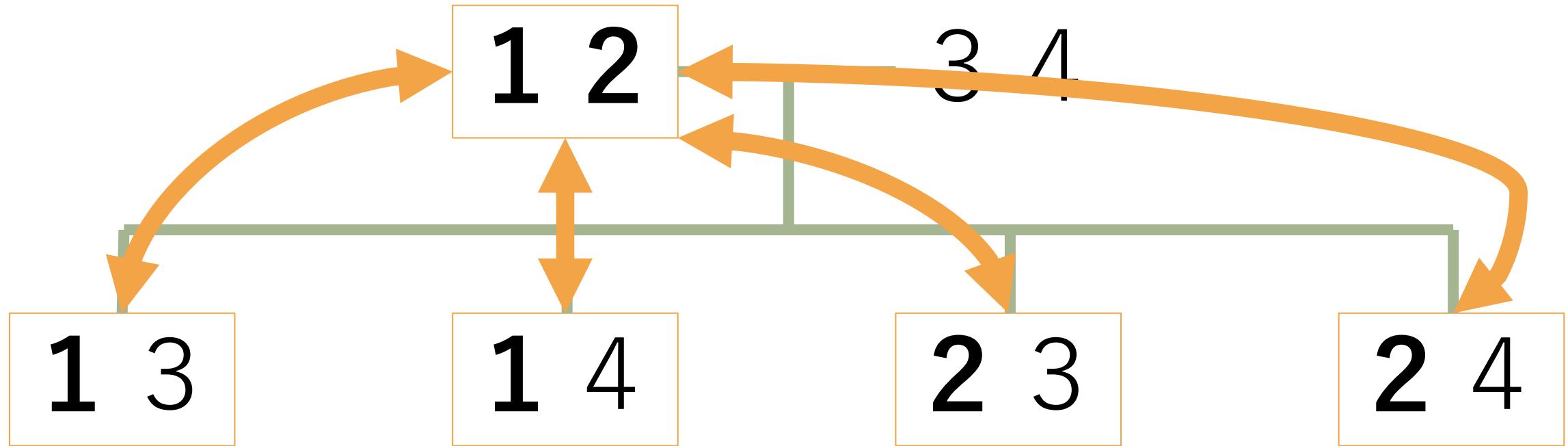
家系図



家系図



親子関係

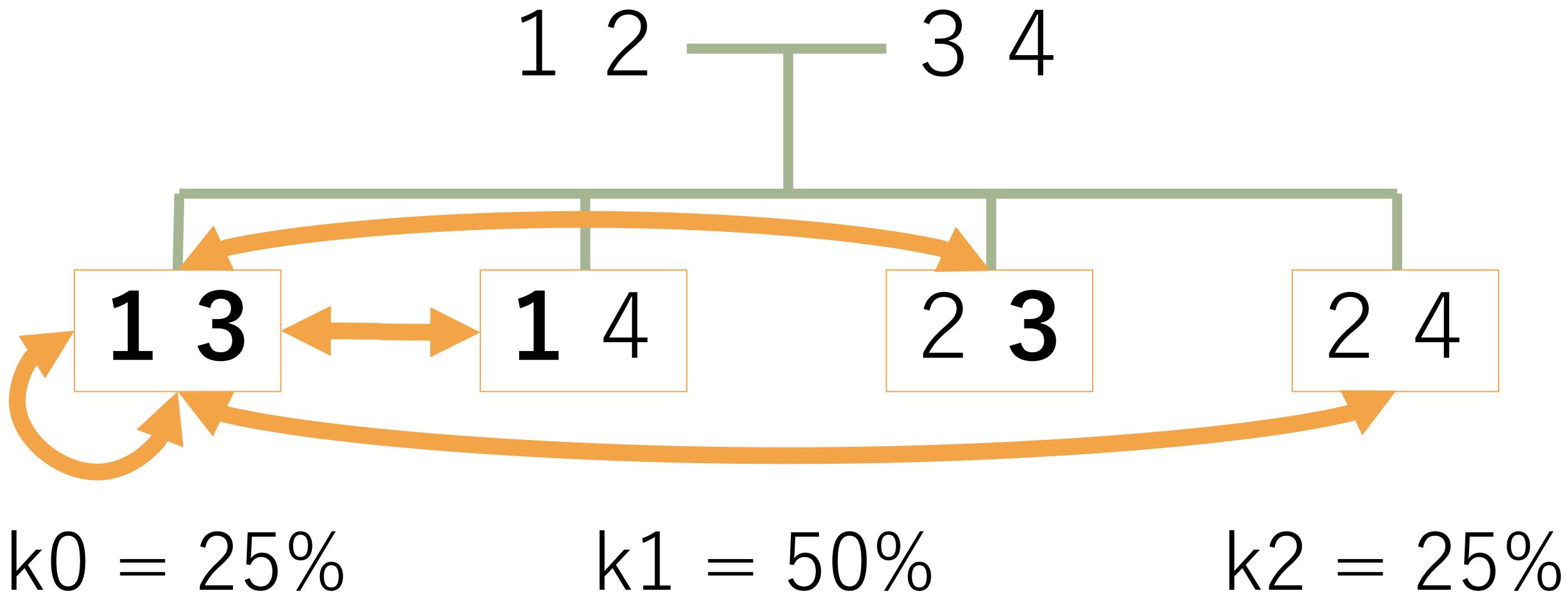


$k_0 = 0\%$

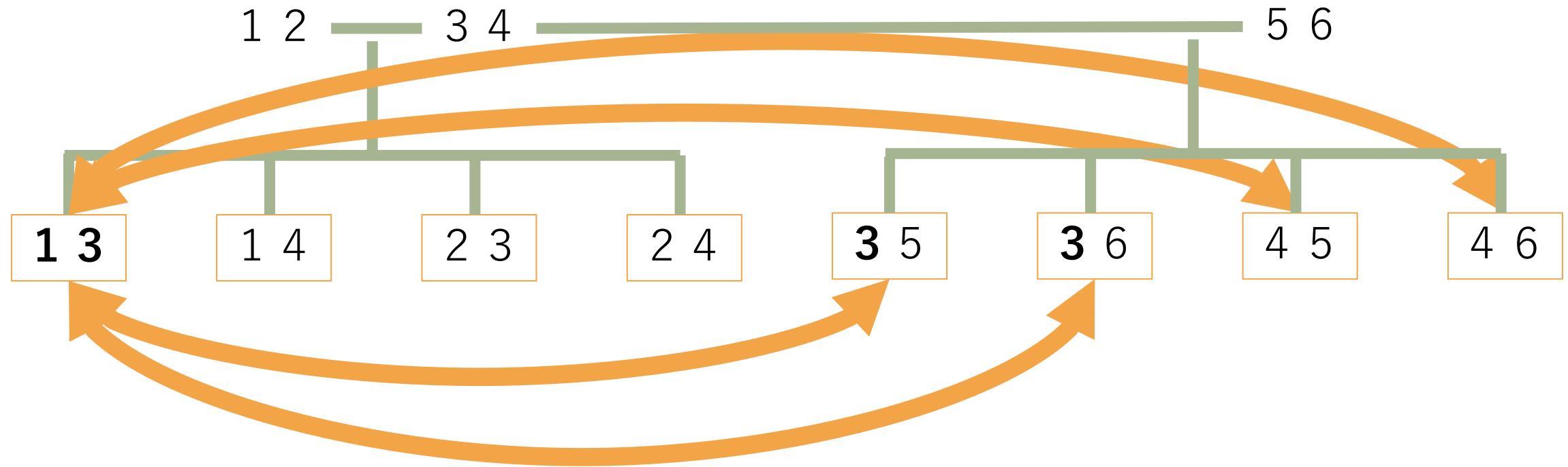
$k_1 = 100\%$

$k_2 = 0\%$

兄弟關係



半兄弟関係



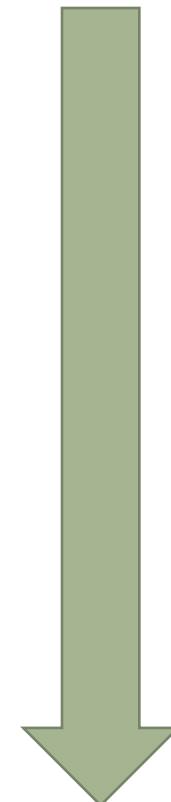
$k_0 = 50\%$

$k_1 = 50\%$

$k_2 = 0\%$

近親関係と同祖確率

近親関係	k0	k1	k2	血縁度 $r = k1 / 2 + k2$
親子	0	1	0	0.5
兄弟	0.25	0.5	0.25	0.5
半兄弟	0.5	0.5	0	0.25
祖父母 - 孫	0.5	0.5	0	0.25
半おじおば - 脅姪	0.75	0.25	0	0.125
半いとこ	0.875	0.125	0	0.0625
他人	1	0	0	0



必要となる遺伝マーカー数

近親標識法のまとめ

- 通常の標識再捕法の制約から解放された新たな方法論
- 標識再捕法で可能なことは大体可能
- 見出された親子・兄弟・半兄弟関係から、発見的な知見の蓄積も進む

3：遺伝的な系群解析

系群と管理単位、STRUCTURE解析、モデルパラメータ推定

3：遺伝的な系群解析

3-1：系群と管理単位

系群と管理単位、STRUCTURE解析、モデルパラメータ推定

系群とは

魚種	系群	
マイワシ	太平洋系群	
	対馬暖流系群	
マアジ	太平洋系群	
	対馬暖流系群	
マサバ	太平洋系群	
	対馬暖流系群	
ゴマサバ	太平洋系群	
	東シナ海系群	
スケトウダラ	日本海北部系群	
	根室海峡	
	オホーツク海南部	
	太平洋系群	
ズワイガニ	オホーツク海系群	
	太平洋北部系群	
	日本海系群	A海域（富山県以西）
		B海域（新潟県以北）
	北海道西部系群	
スルメイカ	冬季発生系群	
	秋季発生系群	

平成30年度魚種別系群別資源評価（50魚種84系群）

系群は地理的もしくは季節的に分かれている

系群とは

https://www.icrwhale.org/danwakai/31_01.pdf

第 41 回資源管理談話会 報告 1 20th Sep., 2002

“系群は久保伊津男（1951）の造語である。”

系群あれこれ

—水産資源学における種内個体群—

中坊徹次

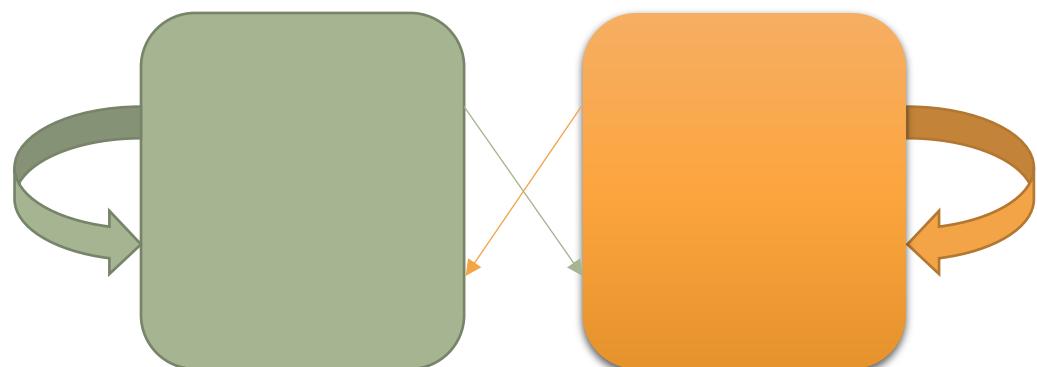
(京都大学総合博物館)

“水産資源学者は系群と呼ばれる種内個体群に資源変動の単位としての役割を求めてきた。”

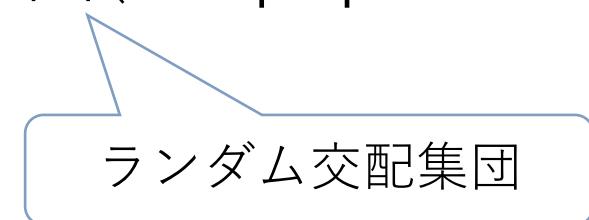
“「系群は水研（水産研究所）の数だけある」との声があるが、うなずきたくもなってくる。”

系群とは

“田中昌一(1998)は「個体群は、内部が均一な一つの集団からなっている場合もあるが、しばしば多少とも独立したいくつかの集団から成り立っている。たとえば産卵場が2ヶ所以上あり、各魚群に産卵場への回帰性がある場合、回帰性の不完全性のため、あるいは個体群の大きさや海況によって産卵場が変化するなどのため、各産卵場で産卵する集団間でも遺伝子交換は行われるが、その頻度は、各集団内部でのそれより少なくなる。また生残や親子関係を通じての数量関係の方が、集団間の関係よりも密接になり、各集団間に一定の関係は保ちながら、各集団はかなり独自の数量変動を示すことになる。このような集団を系群と呼ぶ」と述べているが（略）”



系群 ≈ サブ集団(subpopulation) ?



Identification of management units using population genetic data

N_e : 有効集団サイズ
m: 移住率

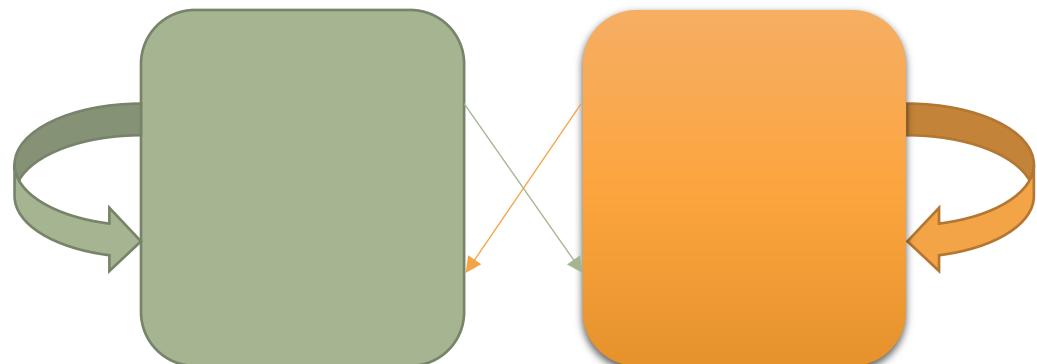
Per J. Palsbøll^{1,2}, Martine Bérubé¹ and Fred W. Allendorf^{3,4}

管理単位(Management Unit)は遺伝的交流の程度によって決める：

✗ サブ集団を管理単位とする

移住先で再生産した個体数($N_e m$)が 10 ~ 100 いると同一集団とみなされる！？

○ 個体群動態が独立になるくらい小さな交流であれば、別々の管理単位として扱う

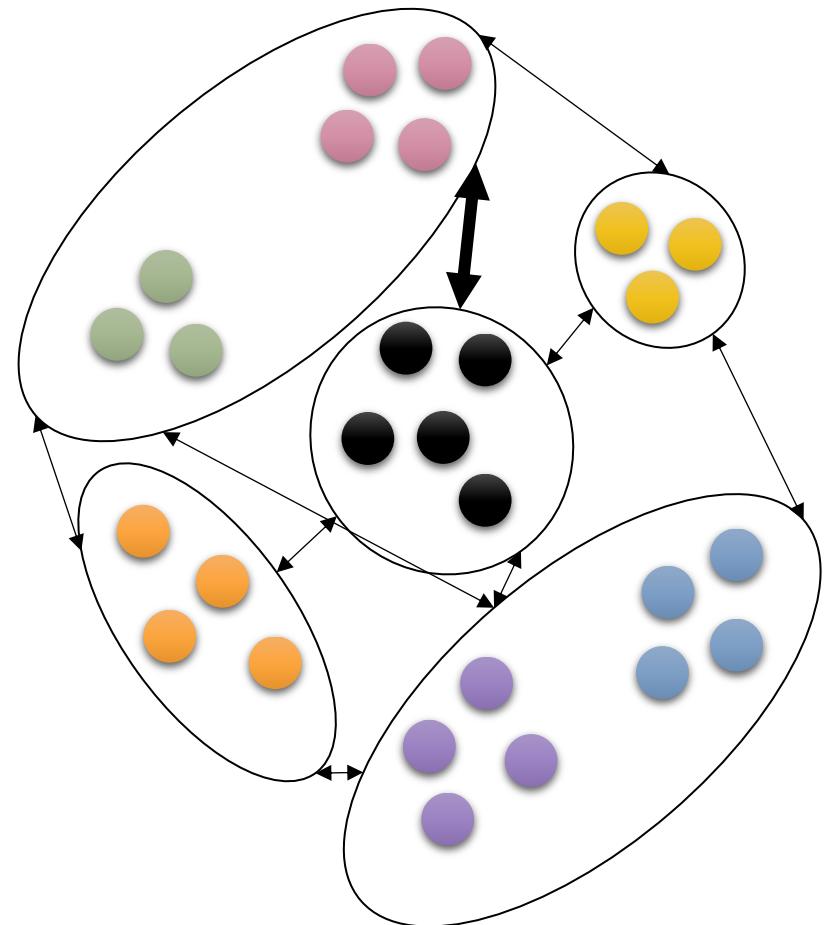


移住率(m)が10%未満であれば、独立な動態を示す
(Hastings 1993, Ecology)

系群と管理単位

1. (遺伝学的な) サブ集団を決める
2. サブ集団間の移住率を推定する
3. 管理単位を定める

データを作って
試してみる



3 : 遺伝的な系群解析

3 - 2 : STRUCTURE解析

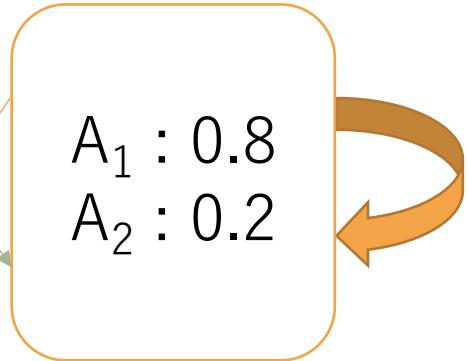
系群と管理単位、**STRUCTURE解析**、モデルパラメータ推定

STRUCTURE解析

N=100



N=100



N=200

$$A_1 : 90/200 = 0.45$$
$$A_2 : 110/200 = 0.55$$

$$A_1A_1 : A_1A_2 : A_2A_2 \\ = 1 : 18 : 81$$

$$A_1A_1 : A_1A_2 : A_2A_2 \\ = 64 : 32 : 4$$

$$A_1A_1 : A_1A_2 : A_2A_2 \\ \doteq 2 : 5 : 3$$

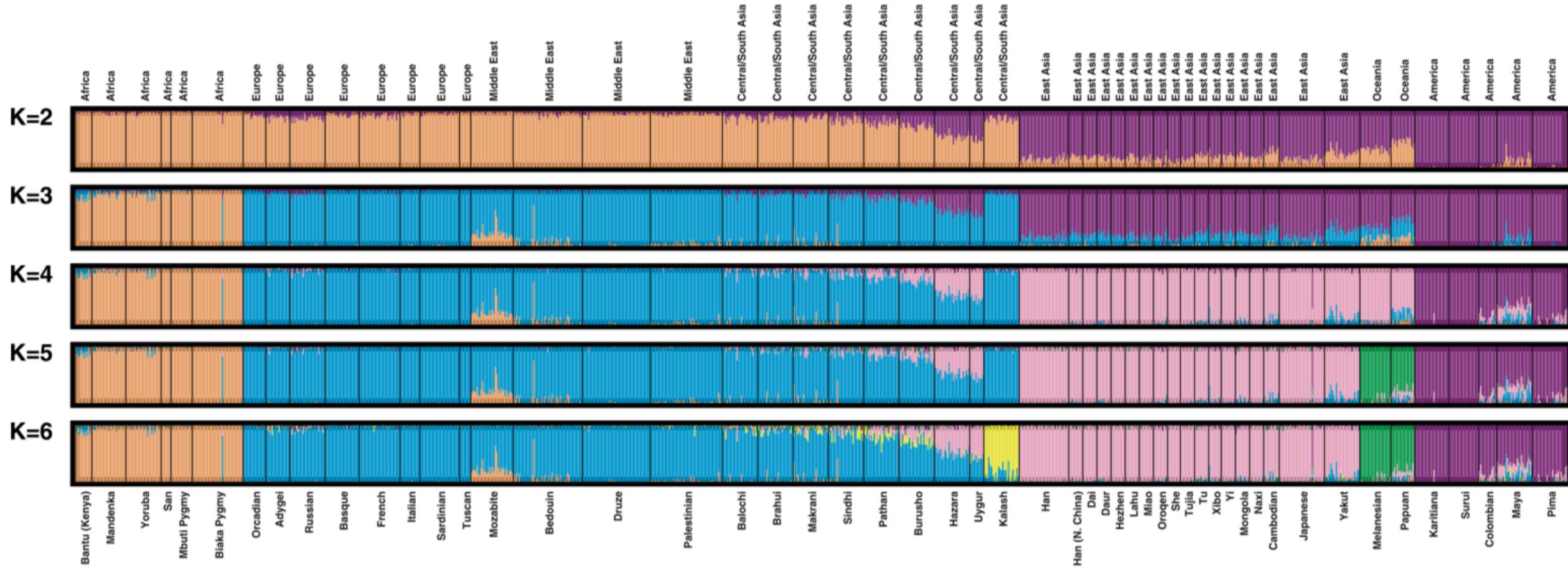
まとめると、 $A_1A_1 : A_1A_2 : A_2A_2 = 65 : 50 : 85$

全てのサブ集団内でハーディー・ワインベルグ平衡が成立していても
まとめると、ハーディー・ワインベルグ平衡よりもヘテロ接合度が低くなる

Wahlund効果

STRUCTURE解析

Rosenberg et al. 2002 Science



3 : 遺伝的な系群解析

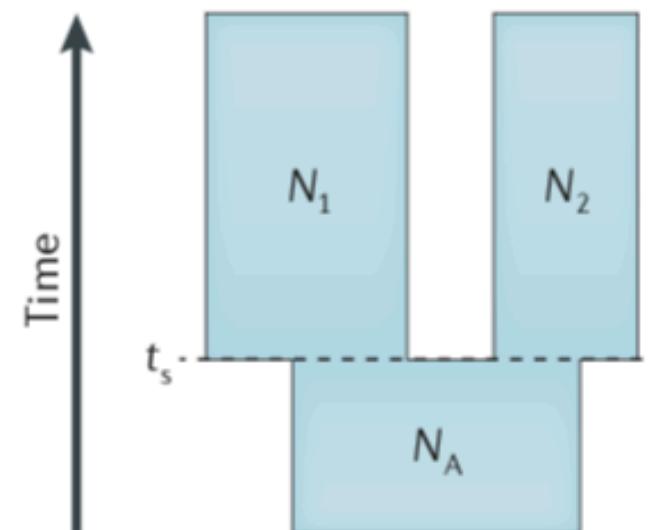
3 – 3 : モデルパラメータ 推定

系群と管理単位、STRUCTURE解析、**モデルパラメータ推定**

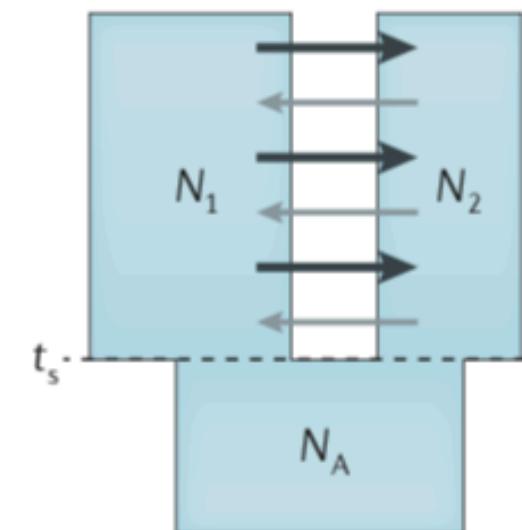
モデルベースの解析

Sousa & Hey 2013 Nat.Rev.Genet.

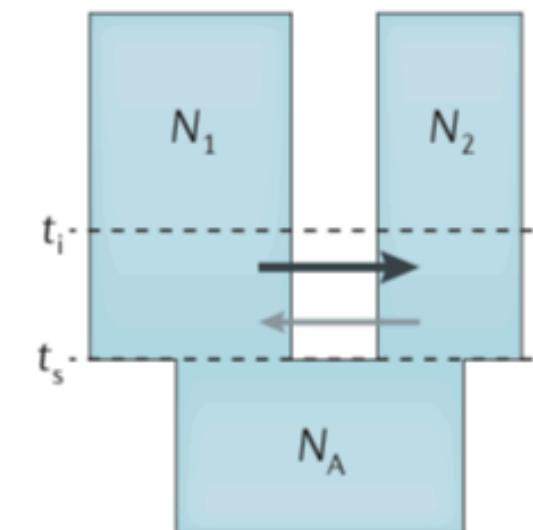
a Isolation



b Isolation with migration



c Isolation after migration



d Secondary contact

