

10月8日 15:30-17:00

Ver. 9/30

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
 - 近親遺伝分析は、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
 - 系群を遺伝的に判別する方法のロジックは、ハーディー・ワインベルグ平衡からのズレに着目すること

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
 - ワーランド効果・集団分化指標
 - 非モデル解析・モデルパラメータ推定
 - 遺伝的構造と管理単位

時間の都合上
省く可能性あり

1：標識放流法による パラメータ推定

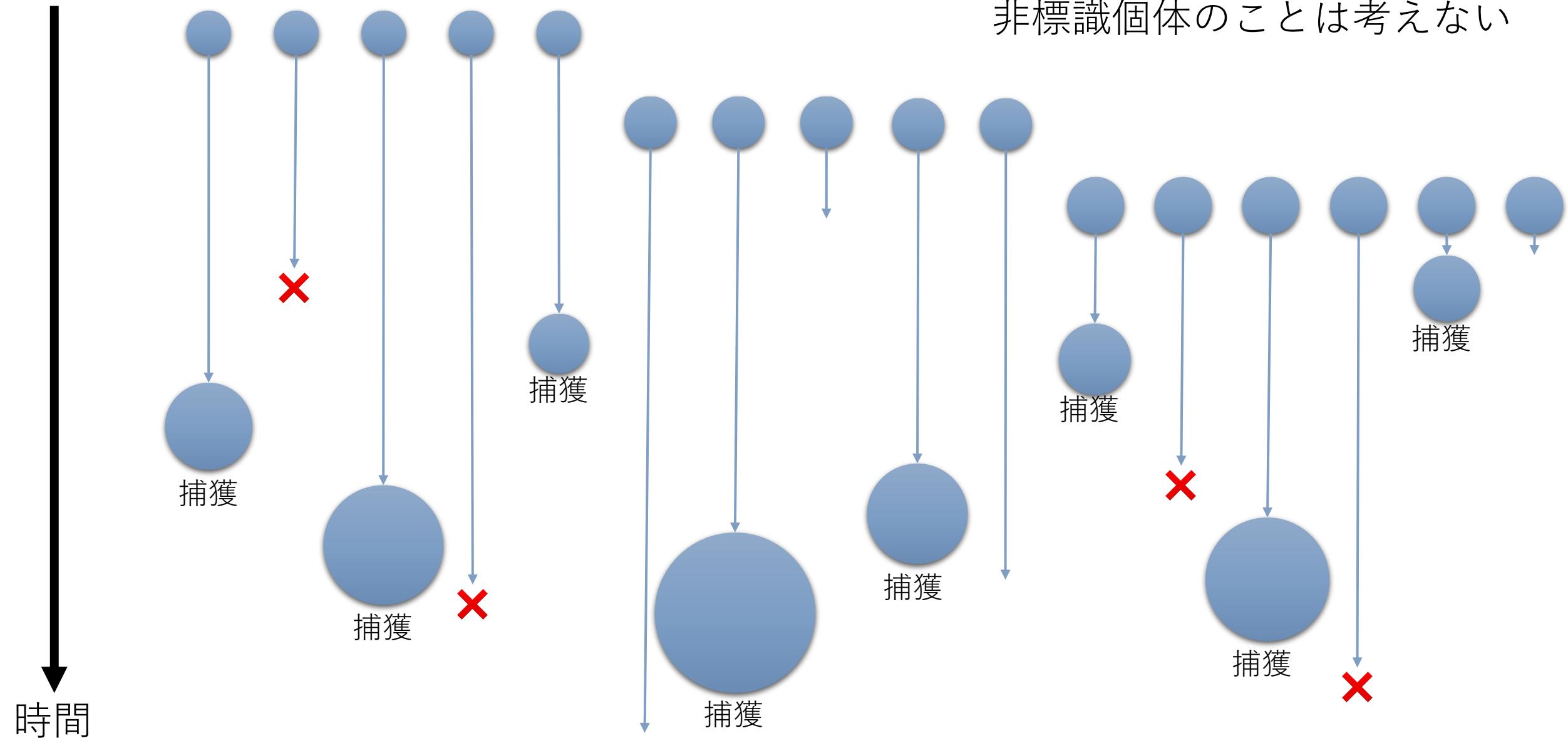
成長式、死亡率、移動率、個体数の推定

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

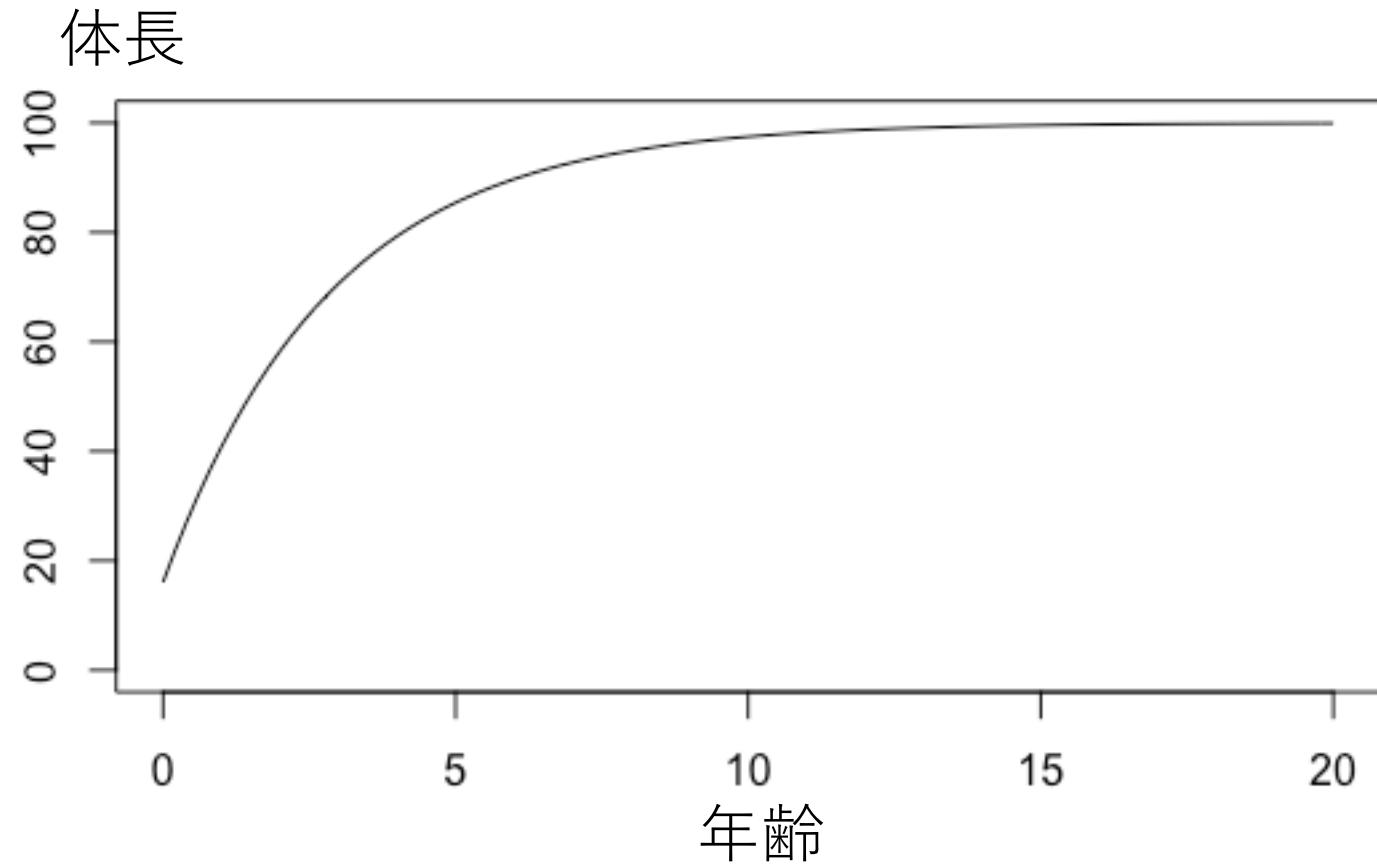
$$L(t) = L_\infty (1 - \exp[-k(t - t_0)])$$

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

単位時間あたりの
体長増加量

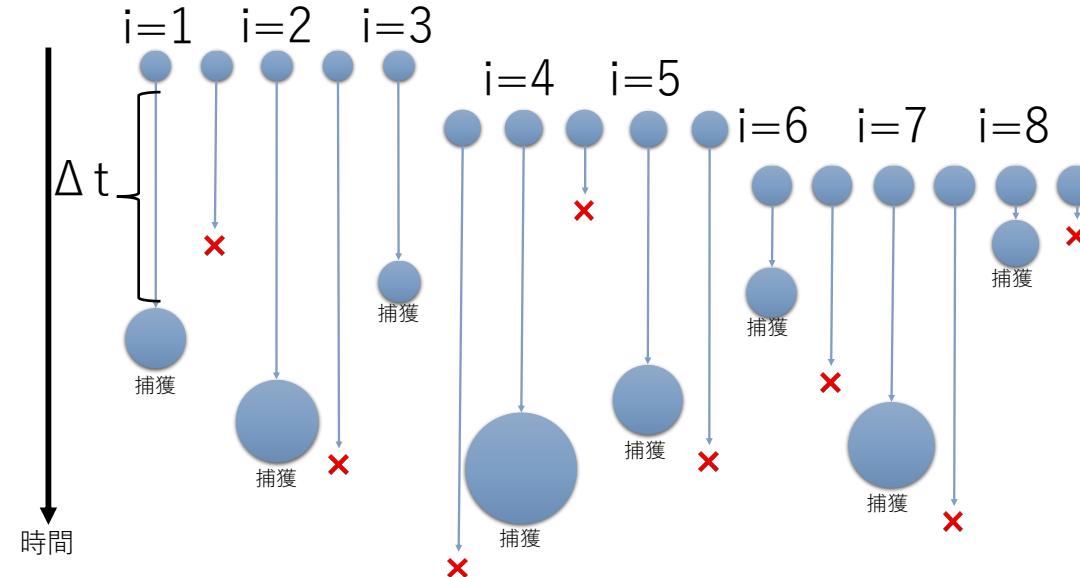
$$L_\infty = \gamma/k$$

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



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

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

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

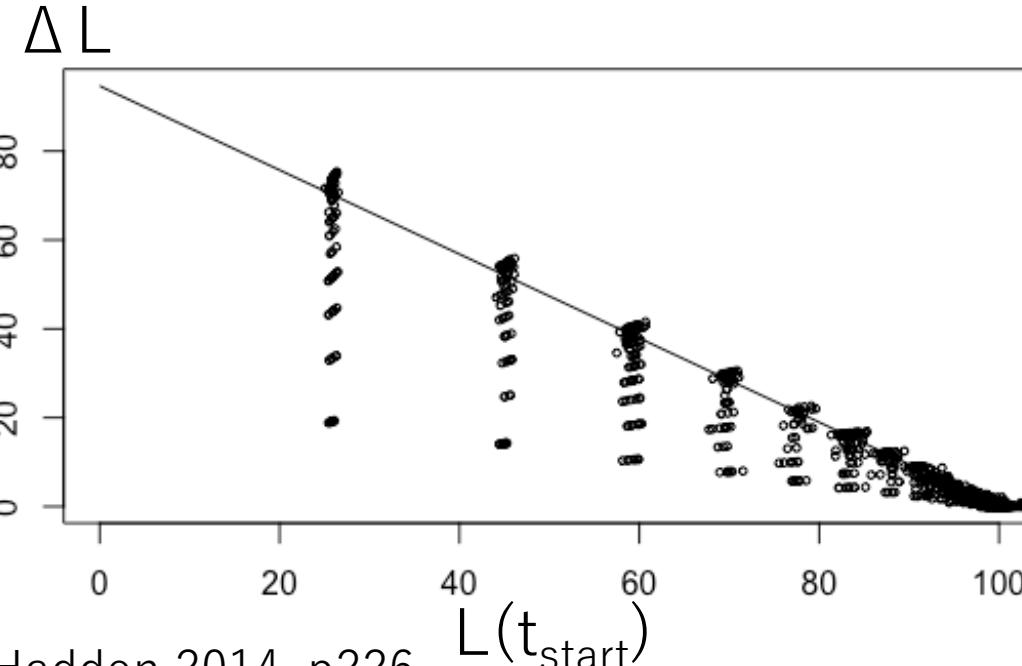
$$\Delta L = (L_{\infty} - L(t_{\text{start}})) (1 - \exp[-k\Delta t])$$

非線形回帰で L_{∞} と k を推定 (Faben 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



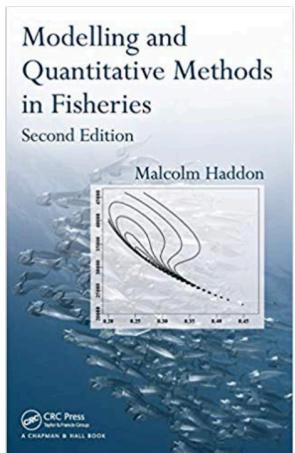
Haddon 2014, p226

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

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

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

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



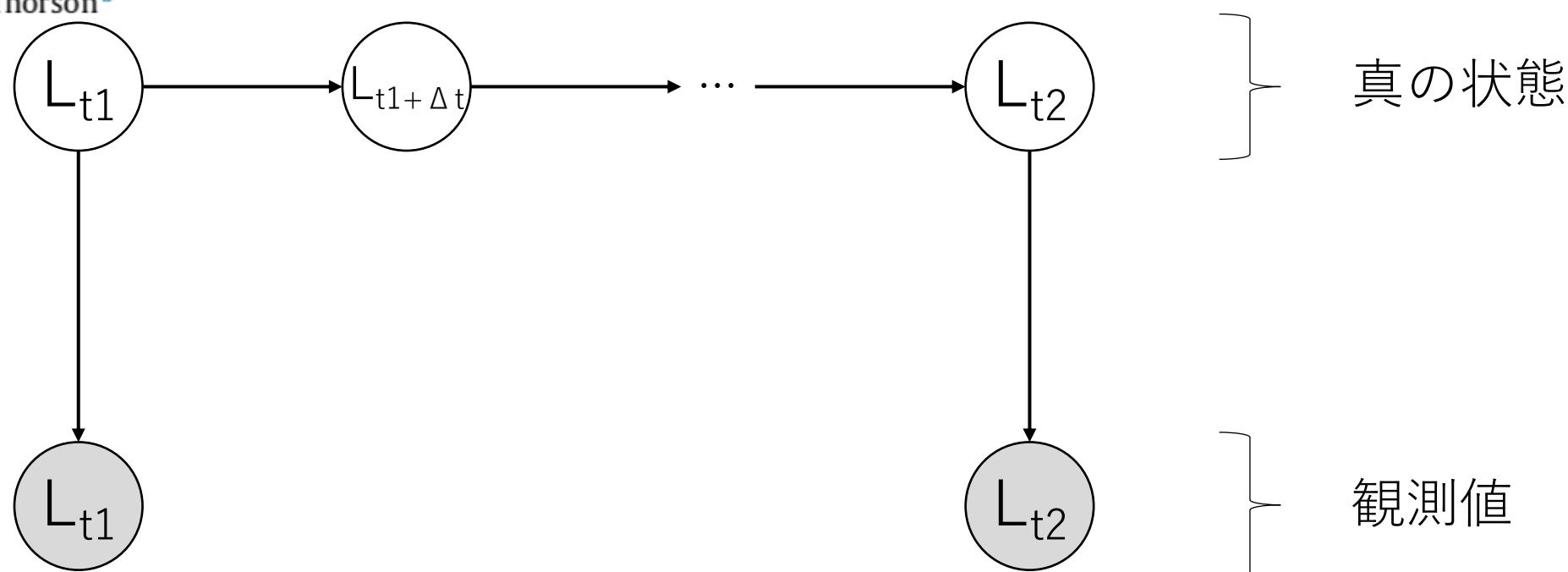
Fisheries Research

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

Webber & Thorson 2016, Fish. Res.

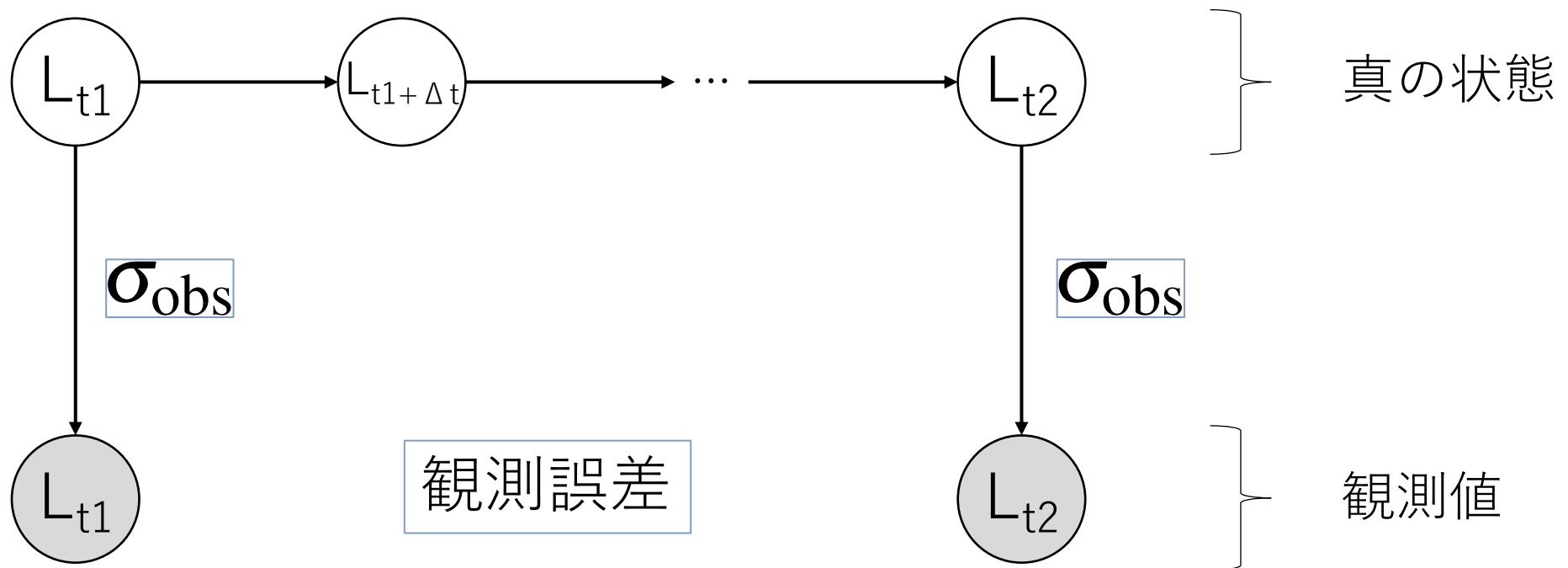
Variation in growth among individuals and over time: A case study
and simulation experiment involving tagged Antarctic toothfish

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

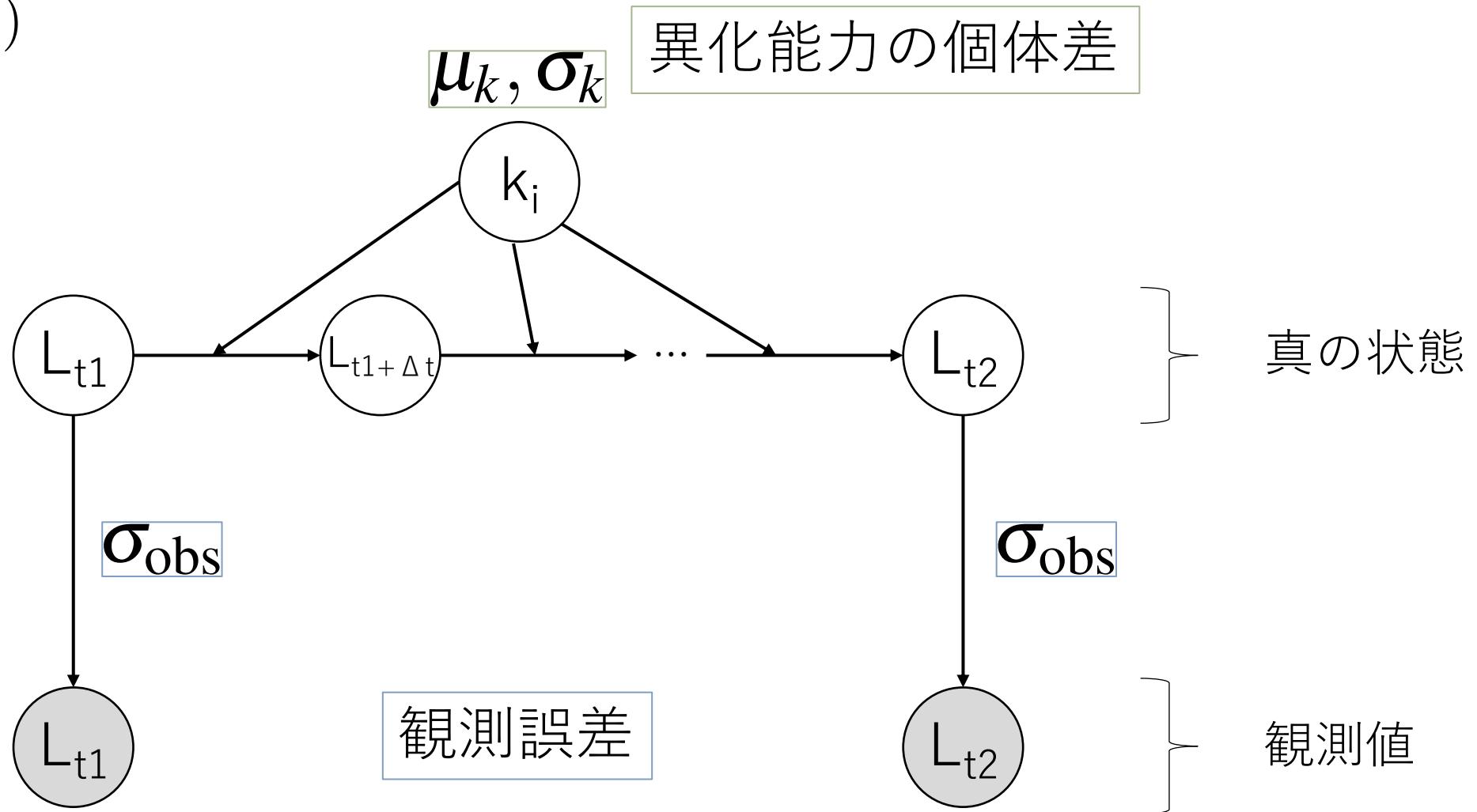
Webber & Thorson 2016, Fish. Res.



状態空間モデルを用いた成長式の推定

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

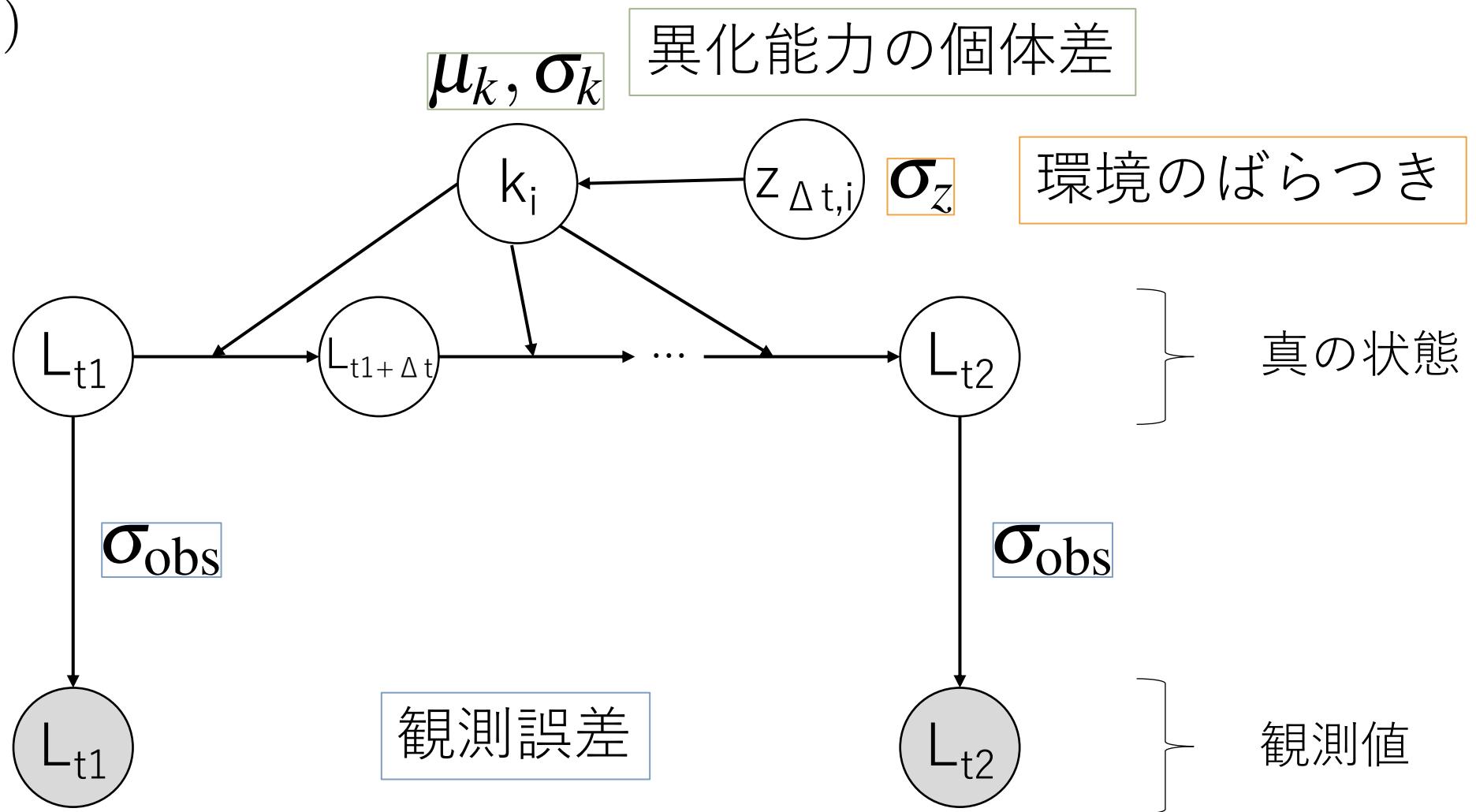
Webber & Thorson 2016, Fish. Res.



状態空間モデルを用いた成長式の推定

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

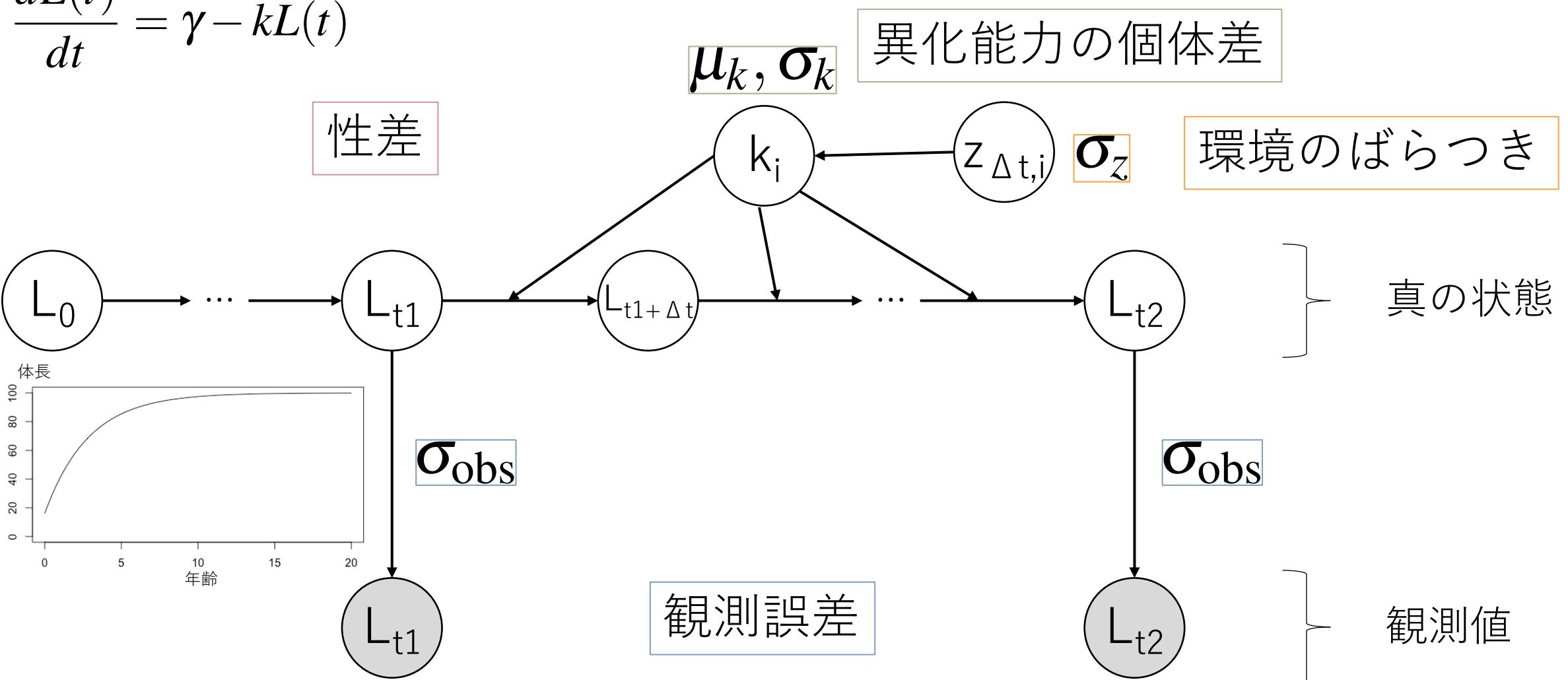
Webber & Thorson 2016, Fish. Res.



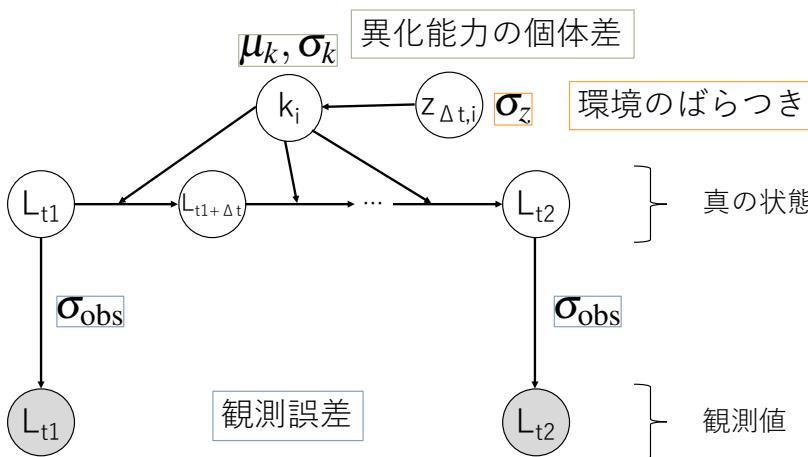
状態空間モデルを用いた成長式の推定

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

Webber & Thorson 2016, Fish. Res.

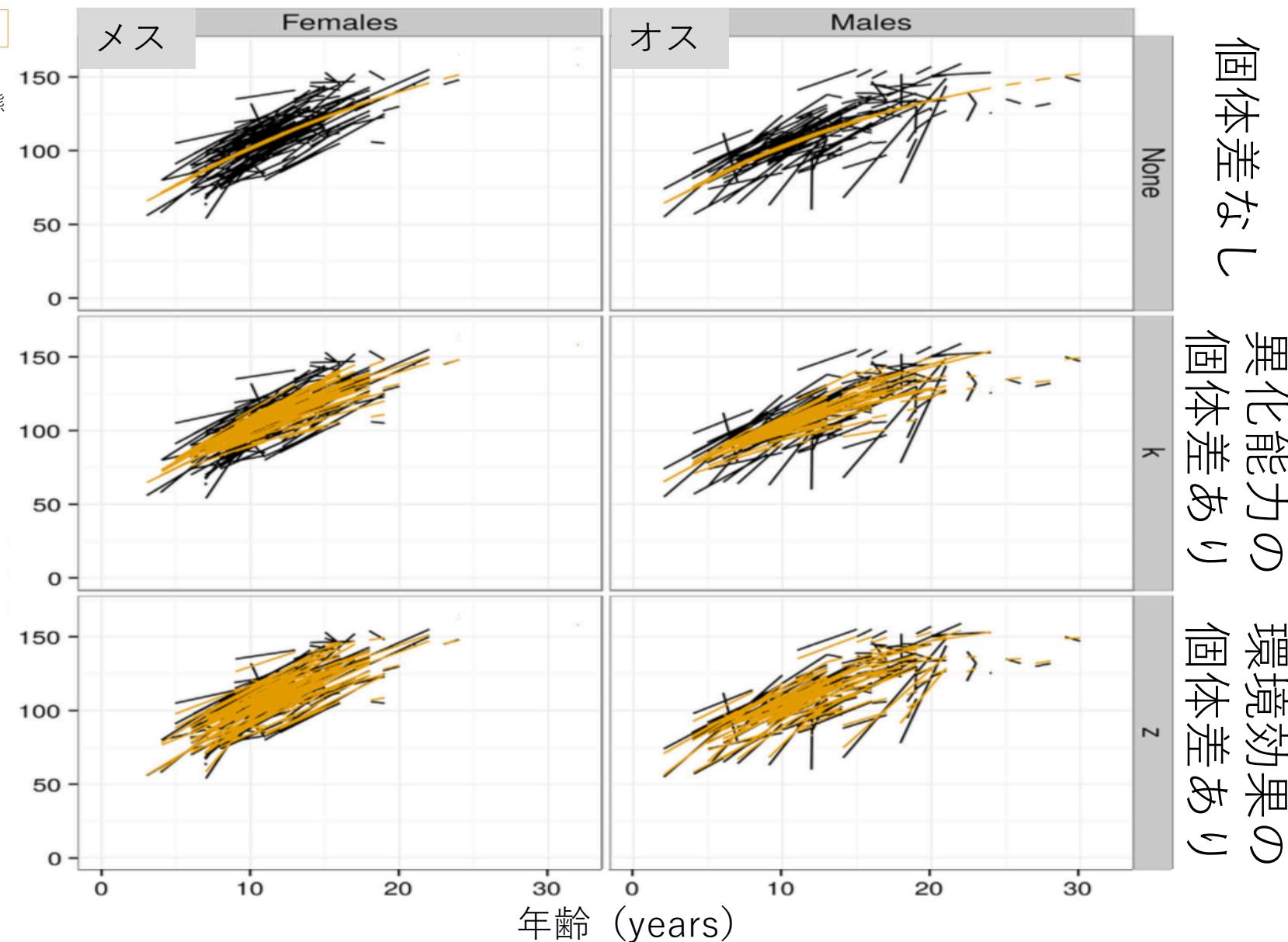


状態空間モデルを用いた成長式の推定



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

状態空間モデルを用いた成長式の推定

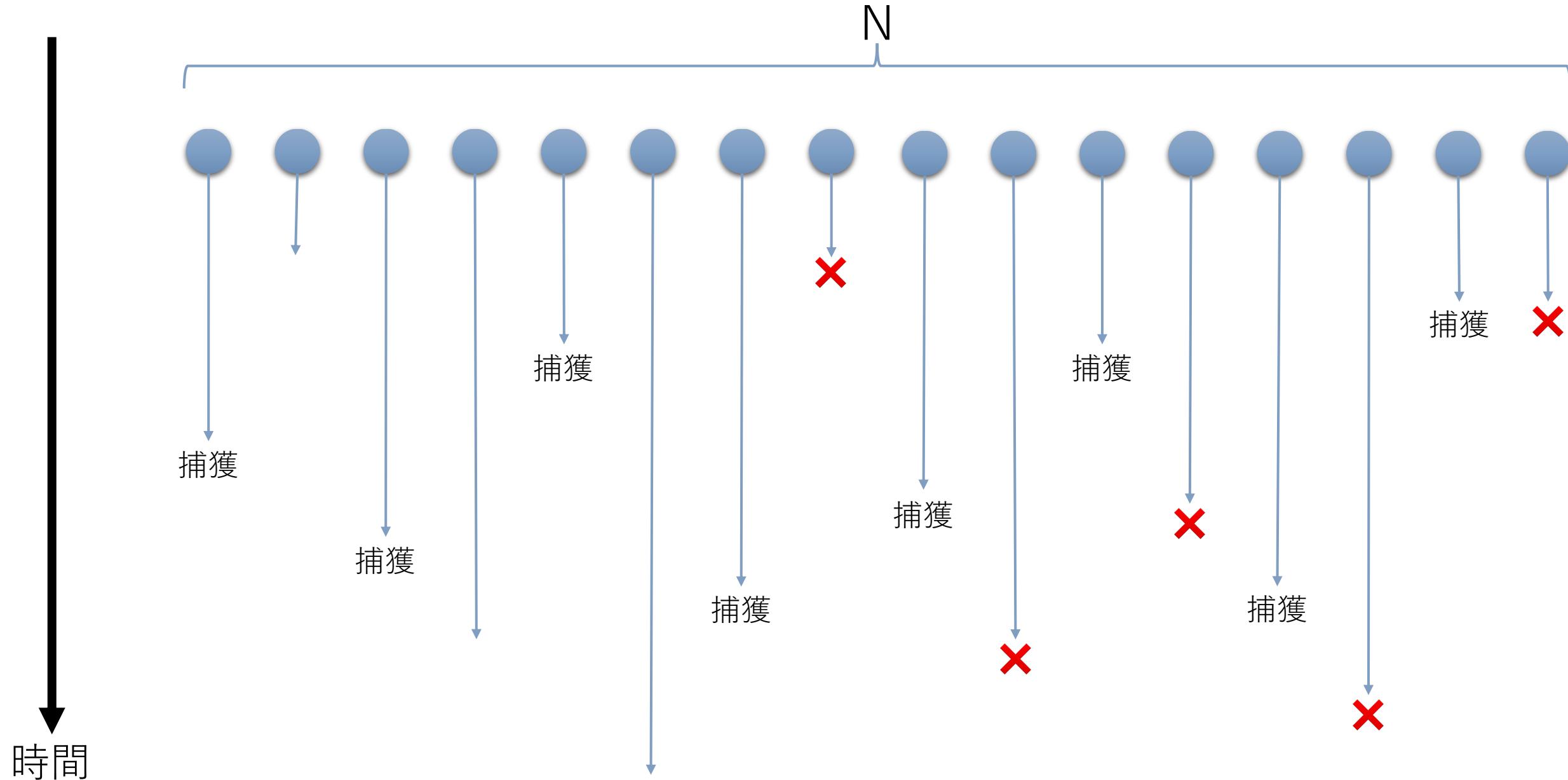
何が言えるのか？

1 : 標識放流法によるパラメータ推定

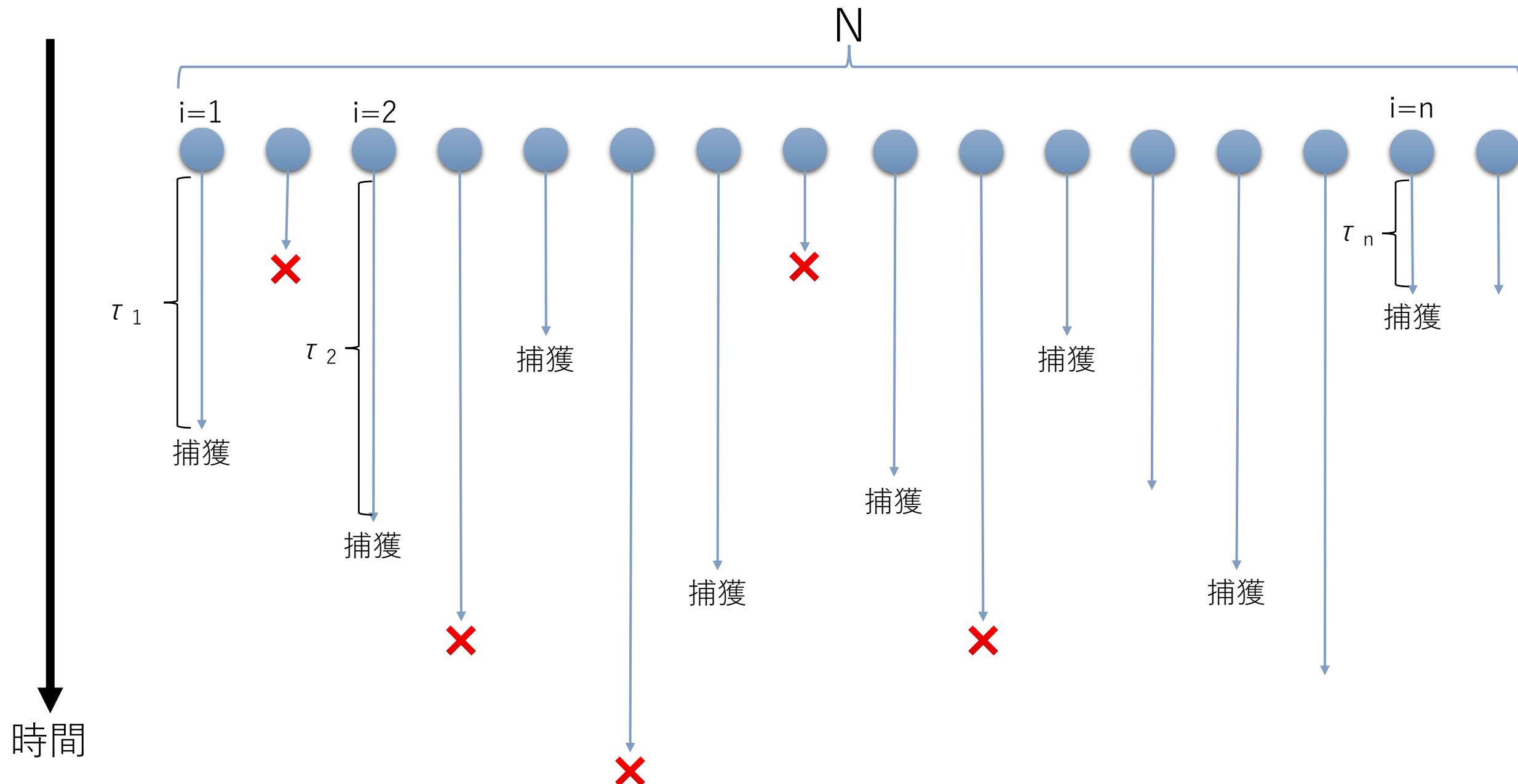
1 - 2 : 死亡率の推定

成長式、**死亡率**、移動率、個体数の推定

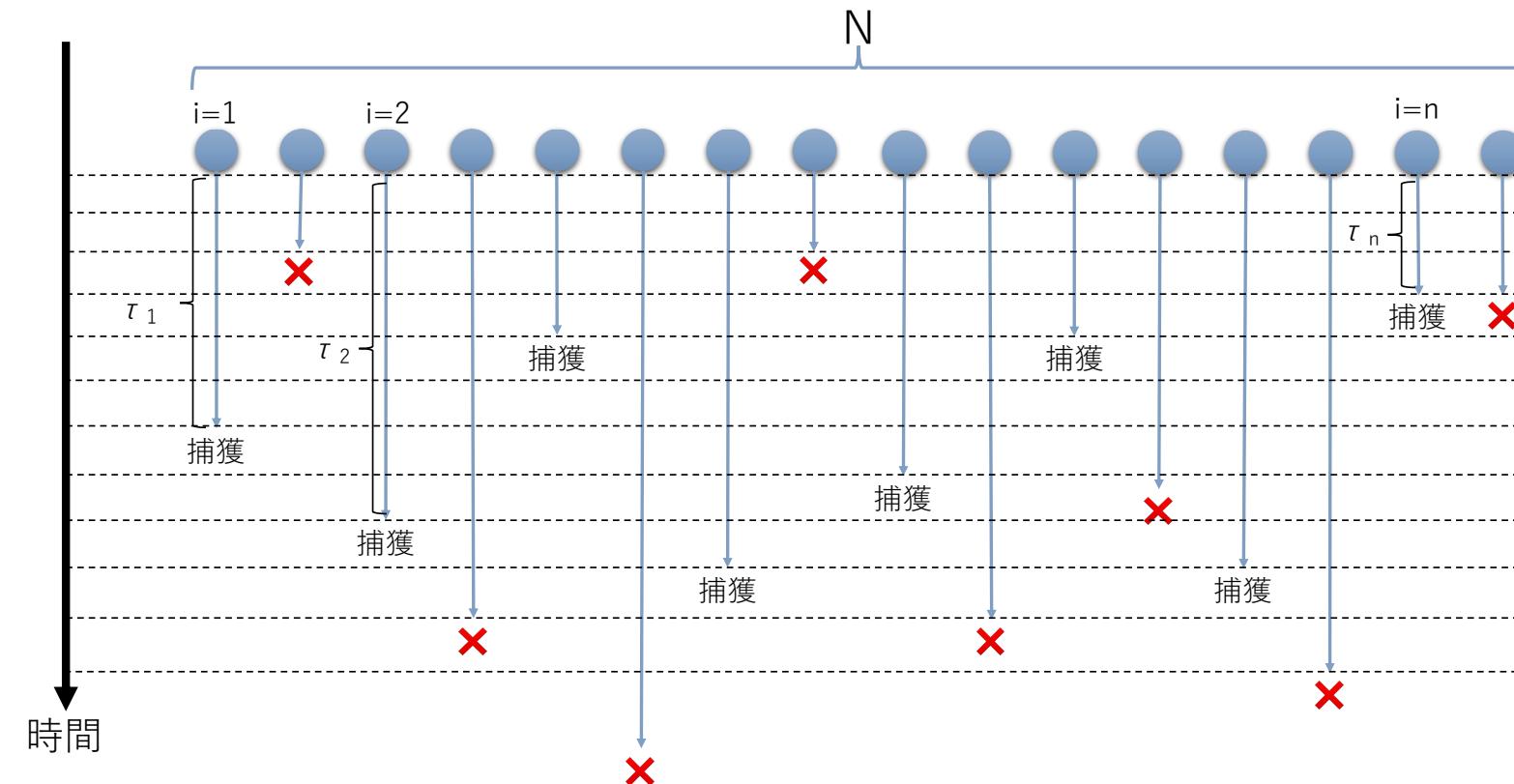
死亡率の推定



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



瞬間死亡率を λ とすると死ま
での待ち時間はパラメータ λ の
指数分布に従う？？

→ 漂流時間 τ もパラメータ λ の
指数分布に従う？

要推敲！！

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

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

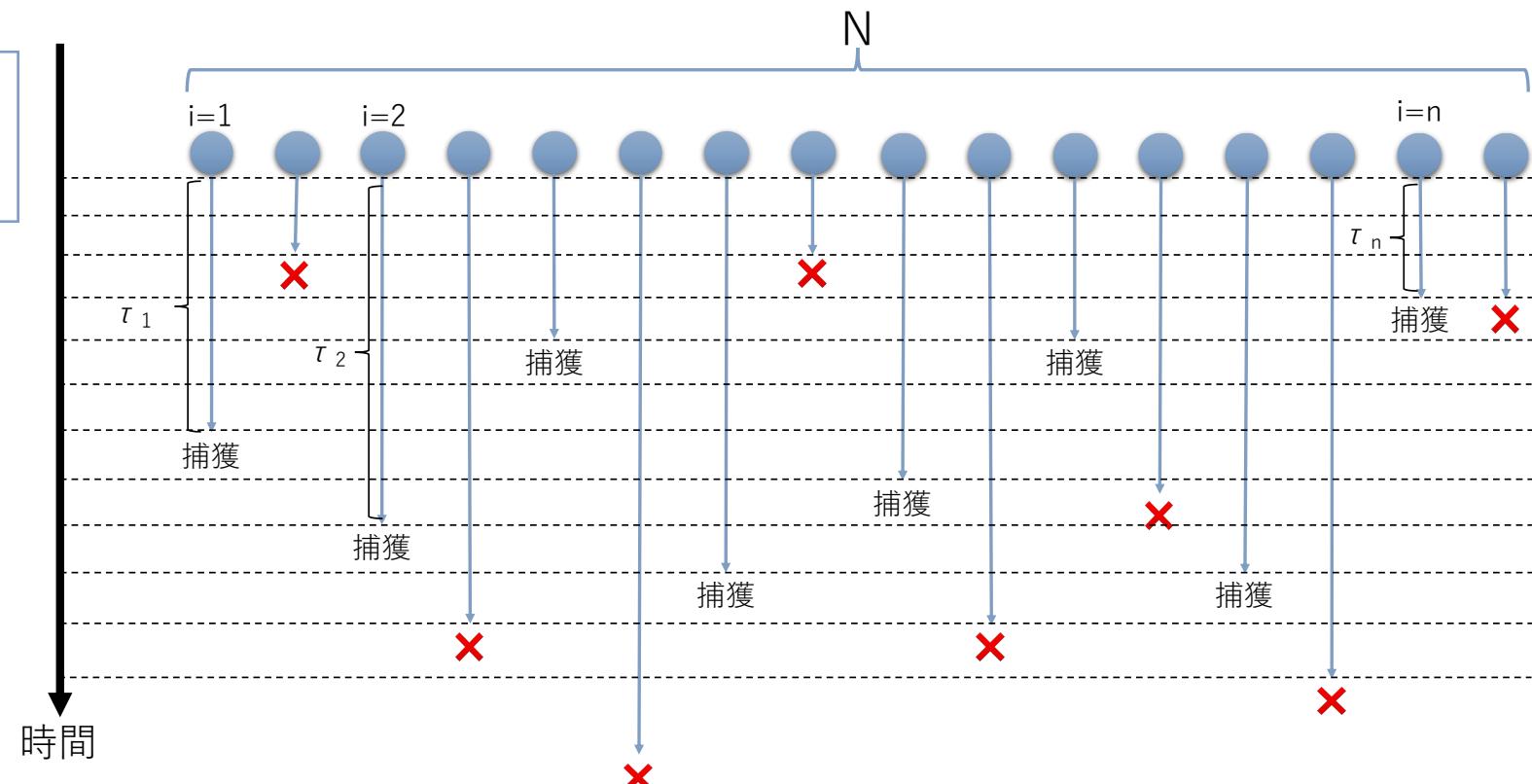
n尾再捕され、かつ、経過時間が
 τ_1, \dots, τ_n となる同時確率

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)

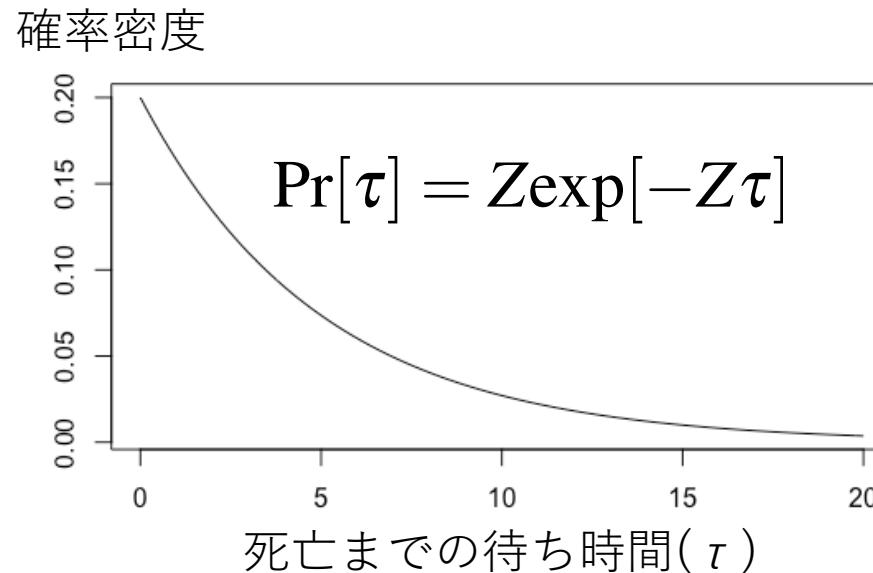
田中英次 2012, p116



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

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

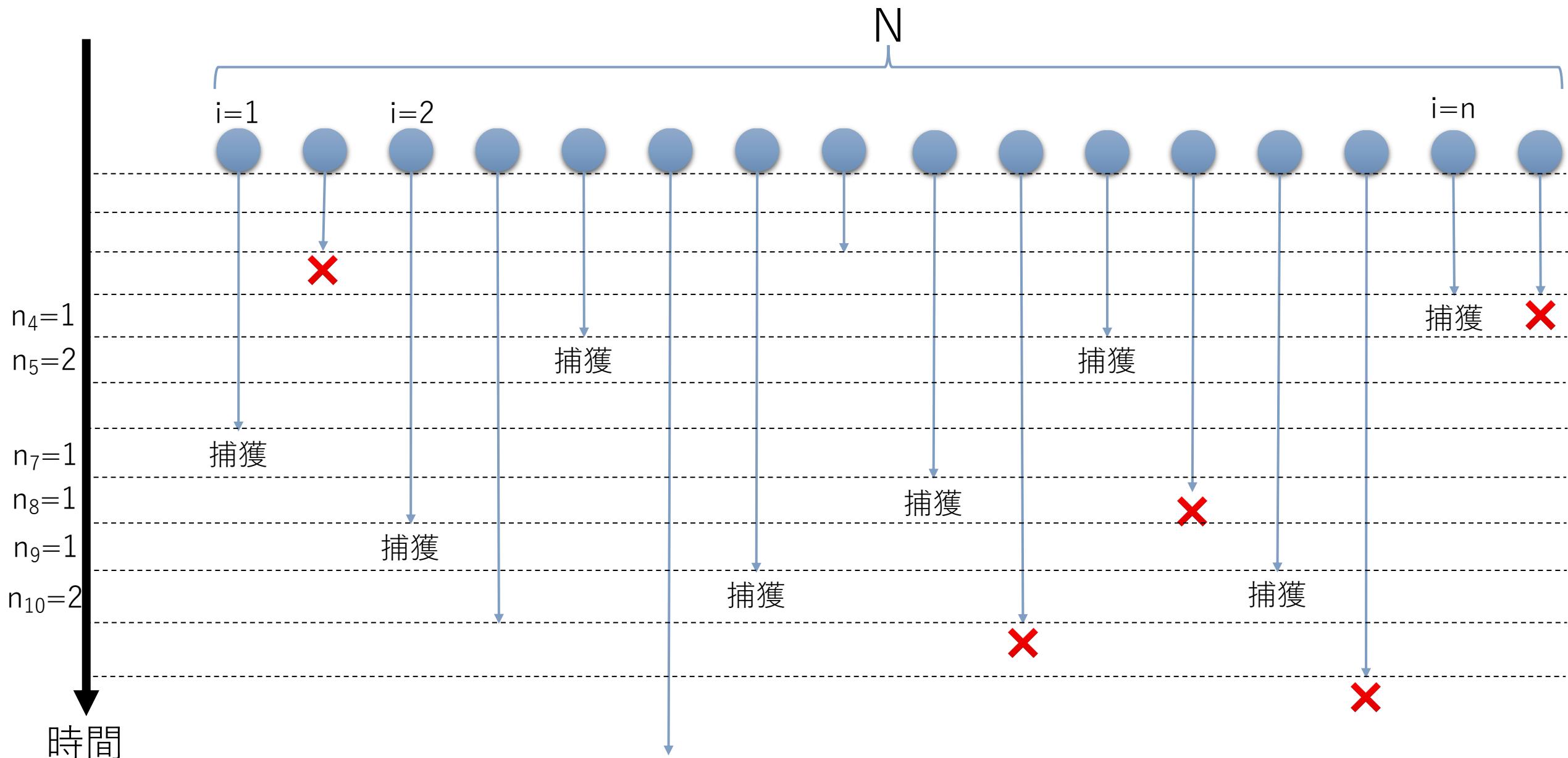
$$N C_n p^n (1-p)^{N-n}$$

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

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

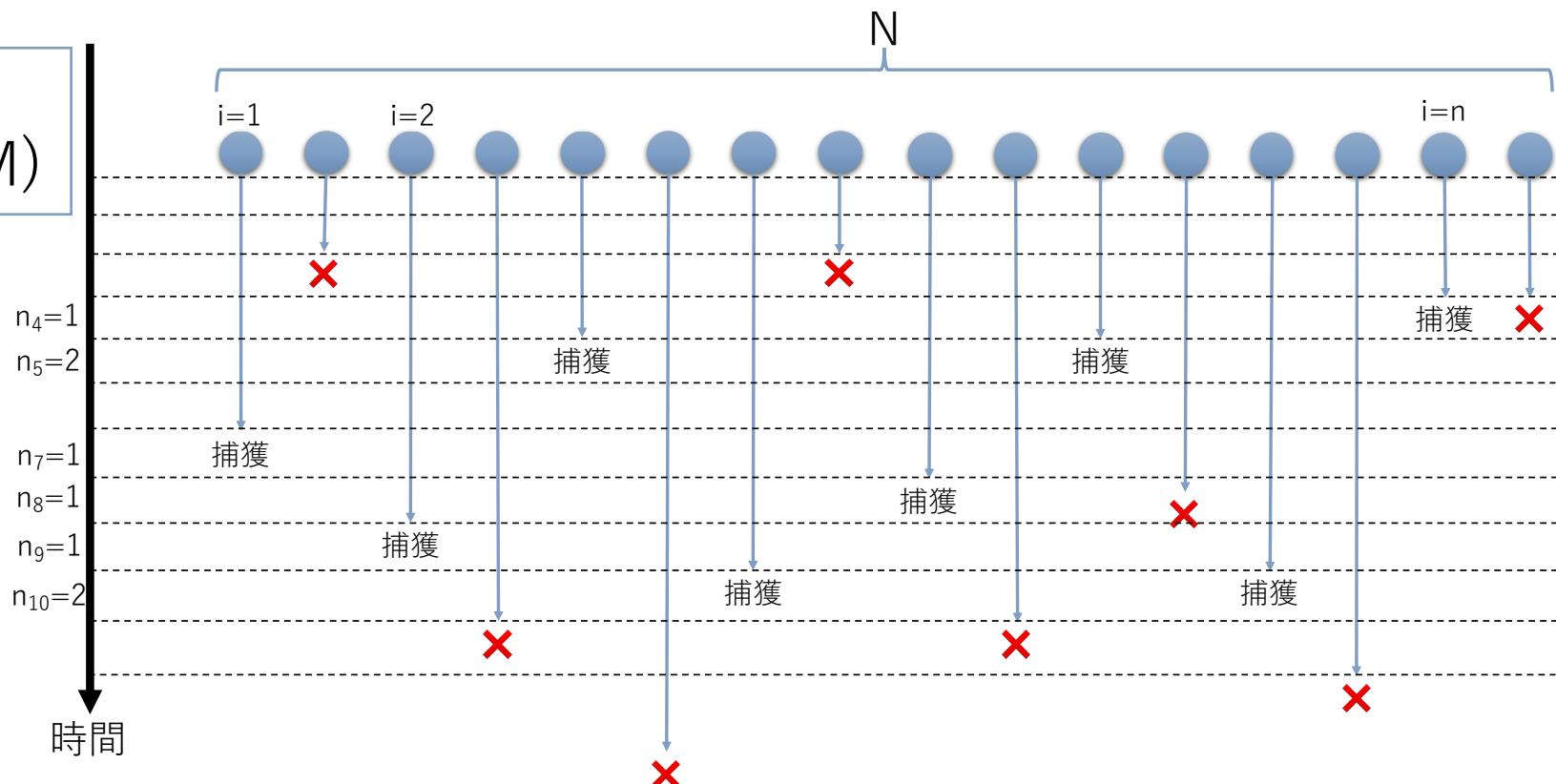
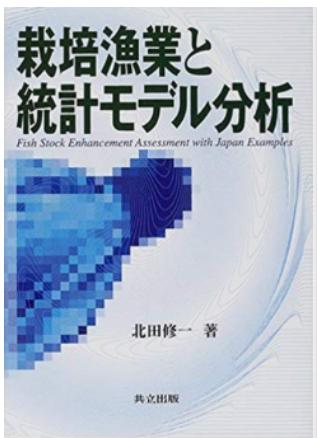
n尾再捕され、かつ、各調査期間の
捕獲数が $n_1, \dots, n_{\tau_{\max}}$ となる同時確率

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.

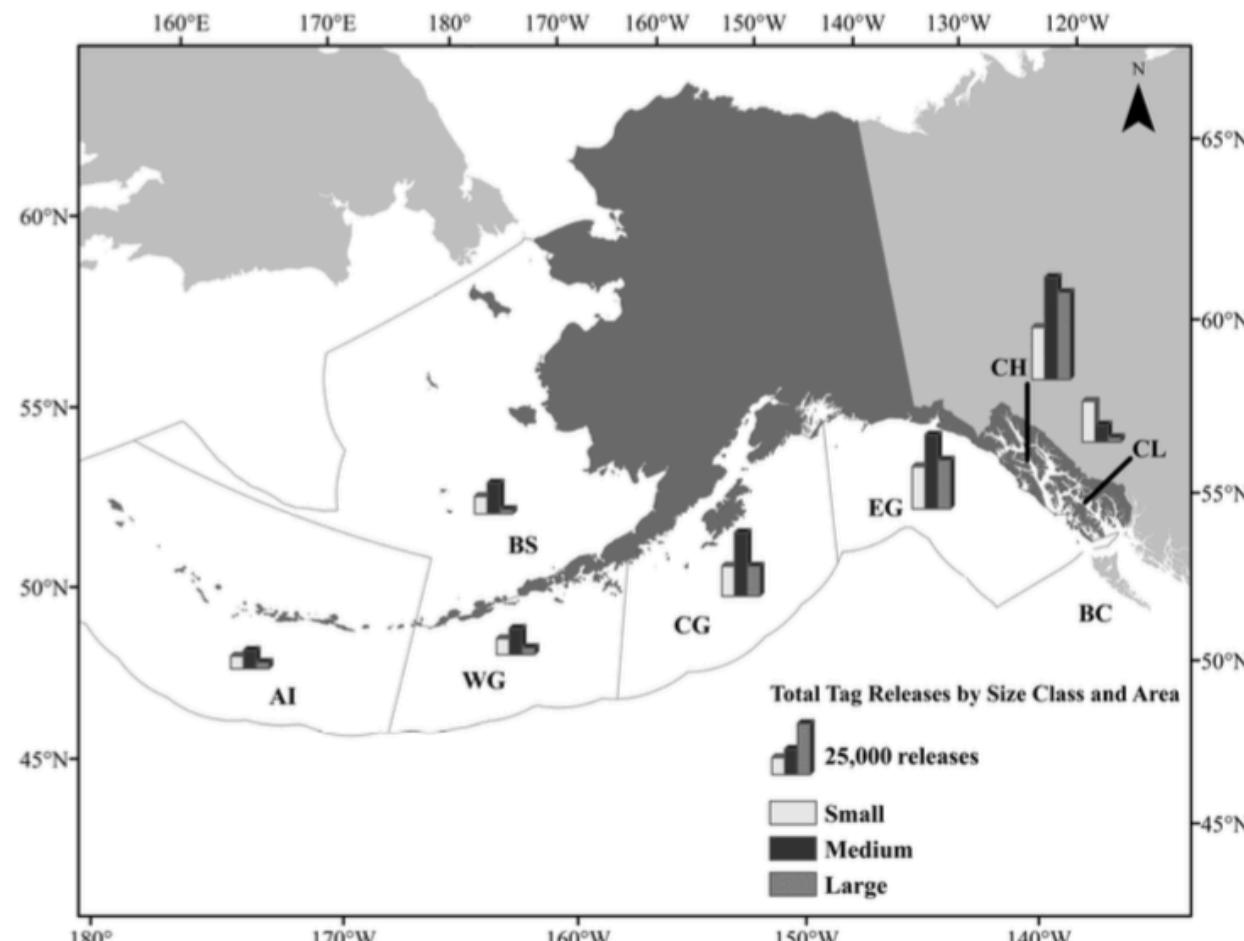
Move it or lose it: movement and mortality of sablefish tagged in Alaska

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

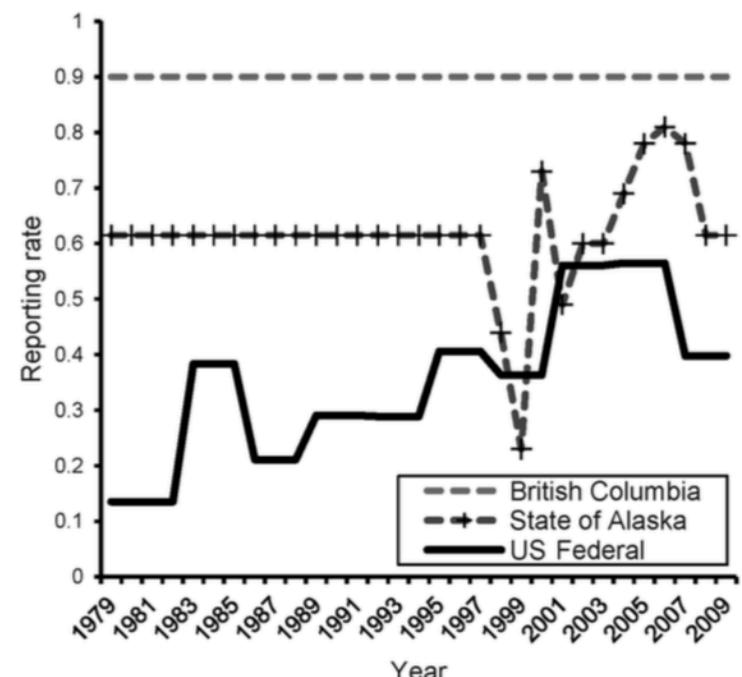
$$S_{i,m,t} = \exp \left[\frac{-(\lambda f_{t,i} + M + H)}{12} \right]$$

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

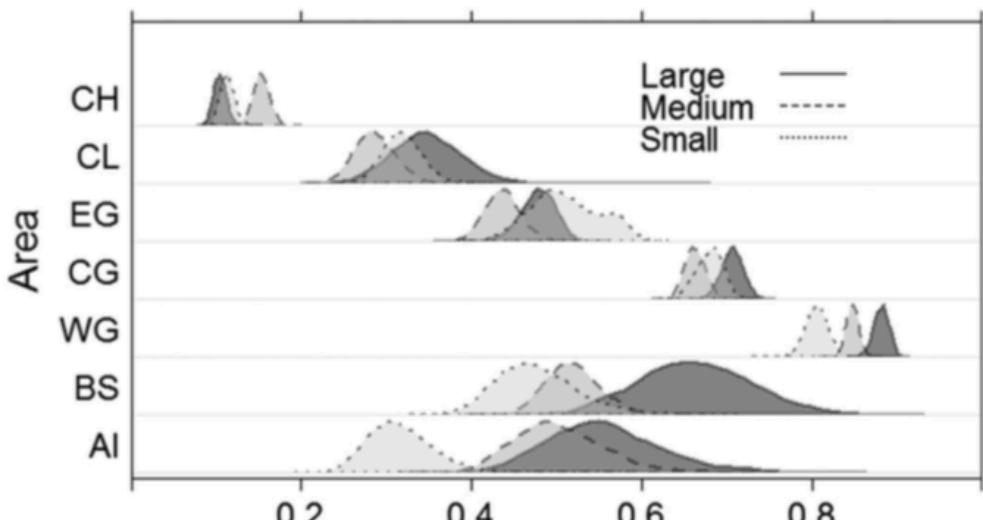
- タグづけされた個体の魚群形成
- 漁獲努力量配分の不均一性
- 自然死亡率や選択率が環境情報と関連
- etc

R: 観測値
Q: 理論値
r : 過分散効果

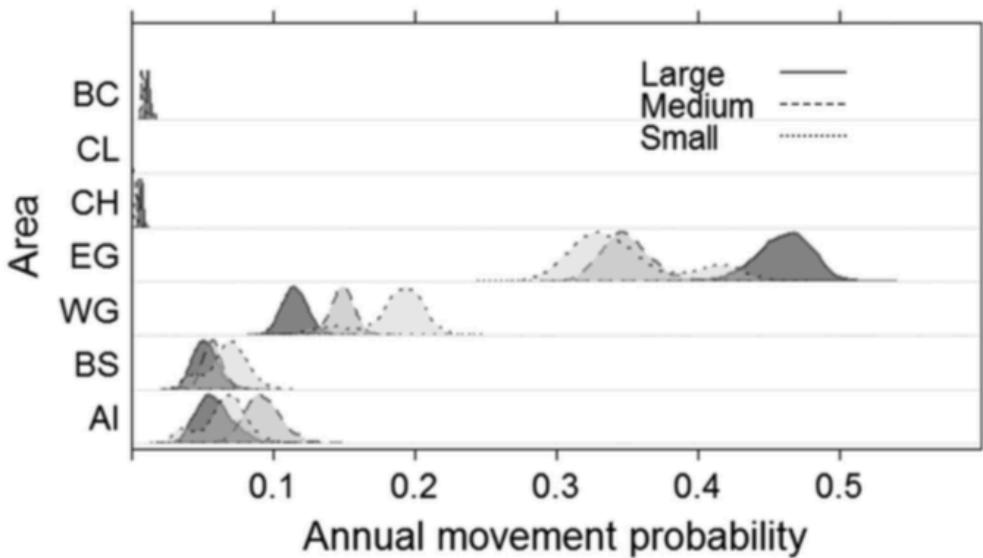
$$\begin{aligned}-\log L[Q_{g,i,t}|R_{g,i,t}] = & -\log \Gamma(R_{g,i,t} + rQ_{g,i,t}) - \log \Gamma(-rQ_{g,i,t}) \\& - \log \Gamma(R_{g,i,t} + 1) + rQ_{g,i,t}[\log(rQ_{g,i,t}) \\& - \log(Q_{g,i,t} + rQ_{g,i,t})] + R_{g,i,t}[\log(rQ_{g,i,t}) \\& - \log(Q_{g,i,t} + rQ_{g,i,t})]\end{aligned}$$

死亡率・移動率の推定

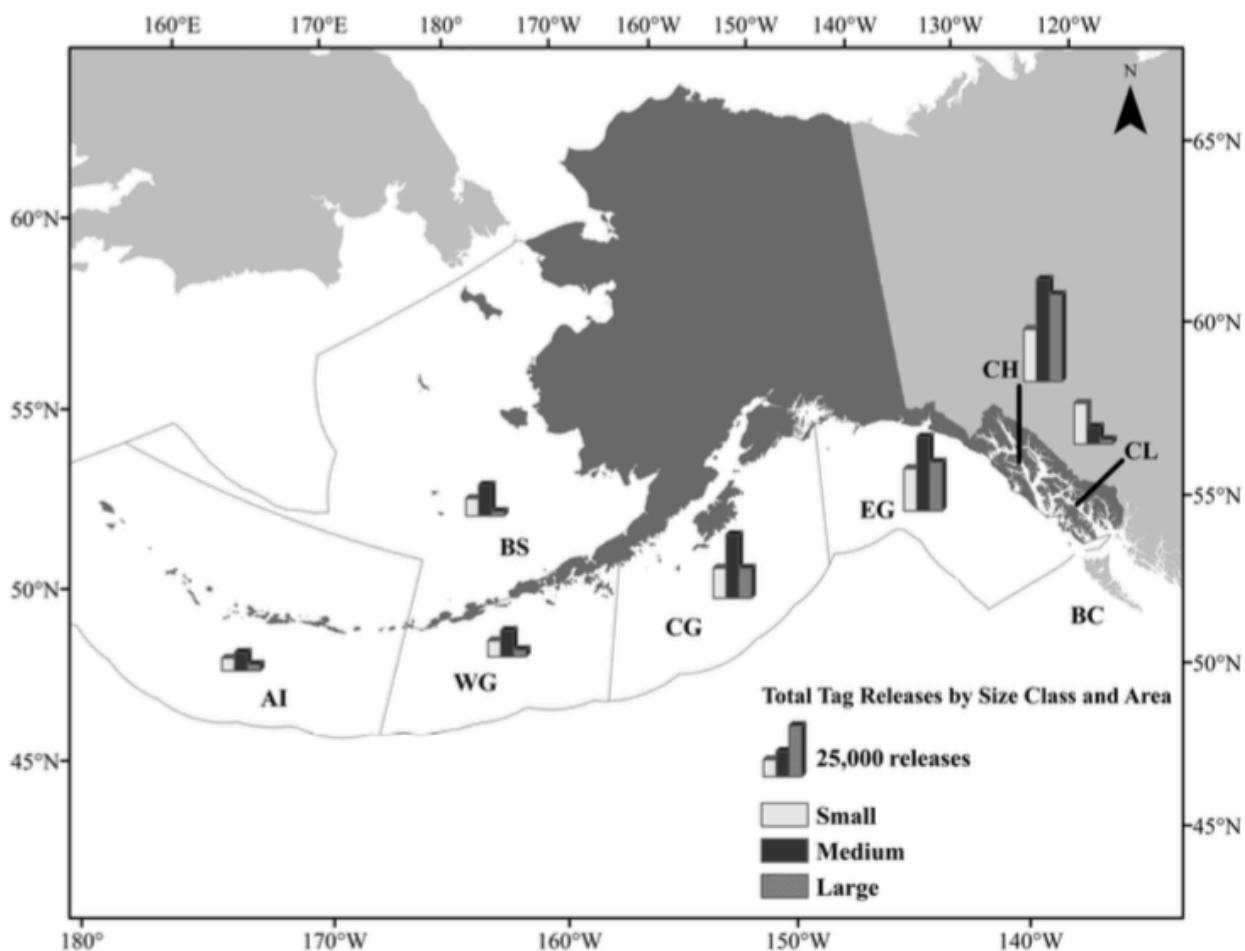
Movement out of all areas



To other areas from CG

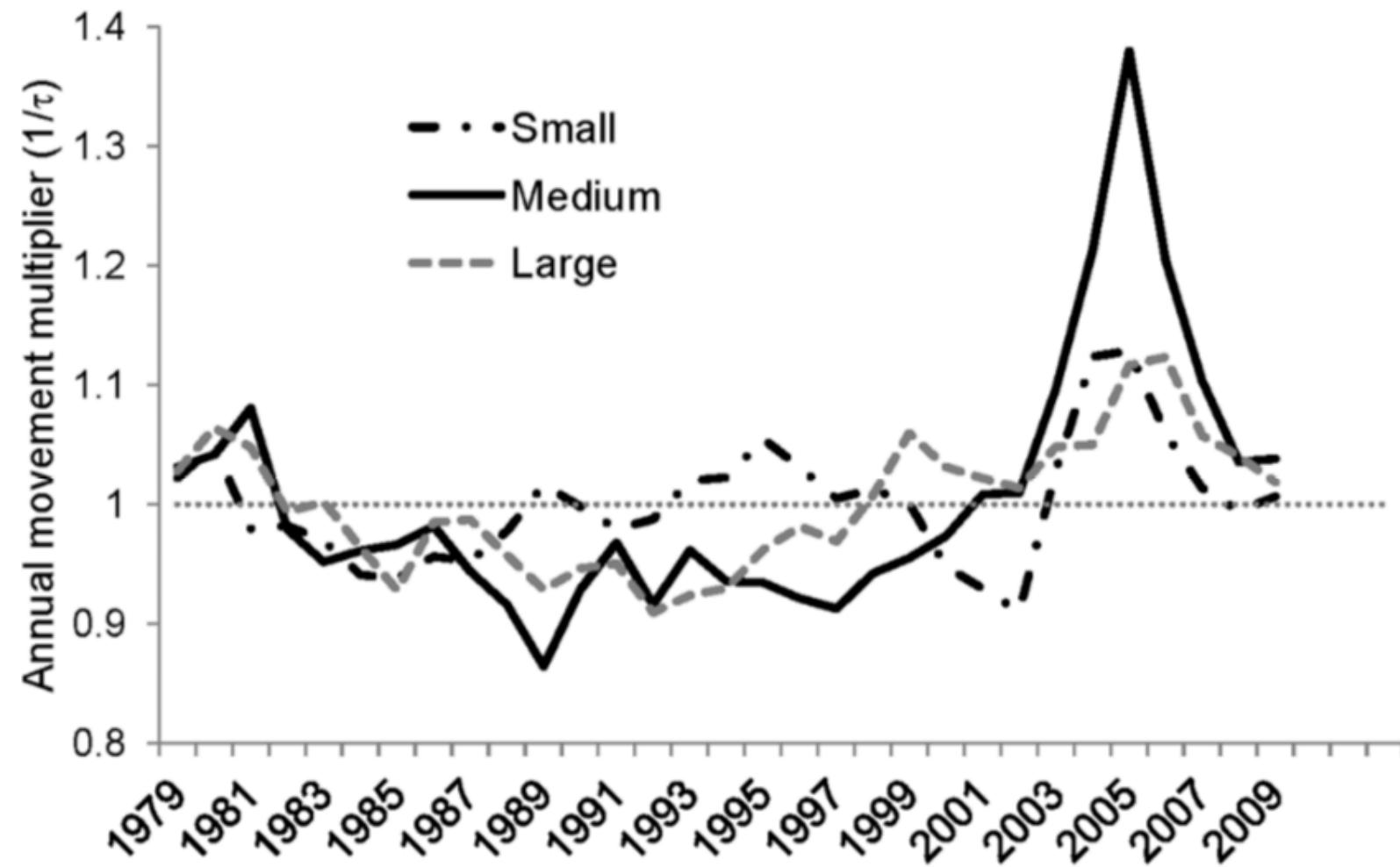


Hanselman 2014, Can.J.Fish.Aquat.Sci.



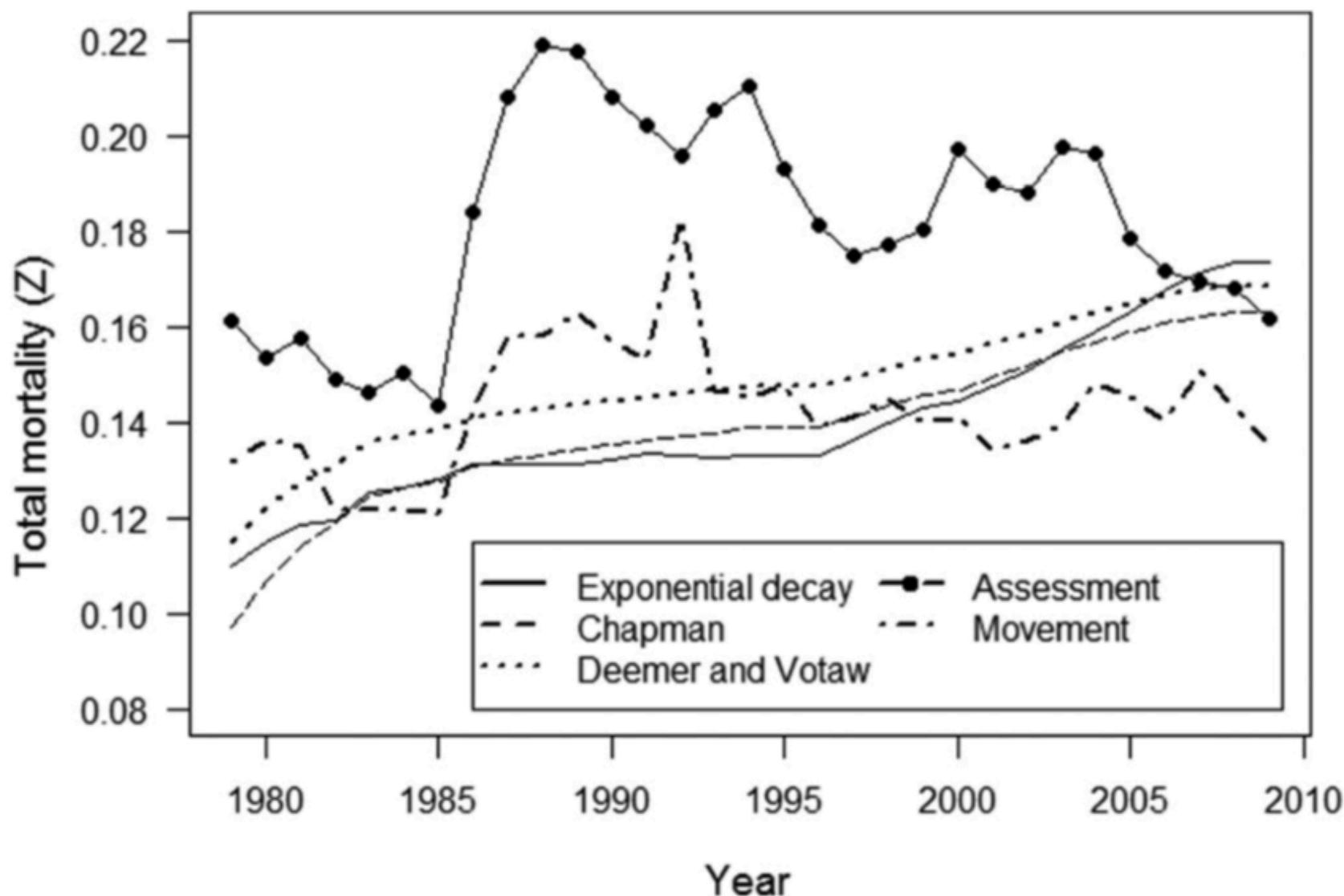
死亡率・移動率の推定

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？

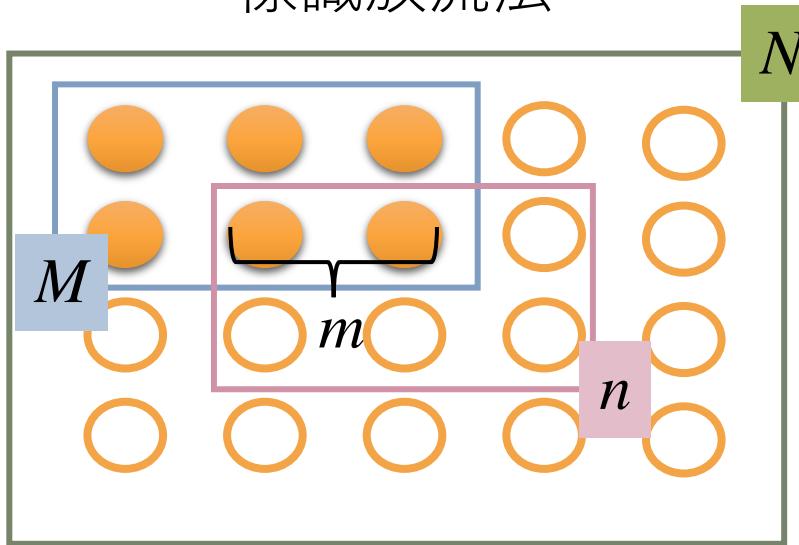
1 : 標識放流法によるパラメータ推定

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



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

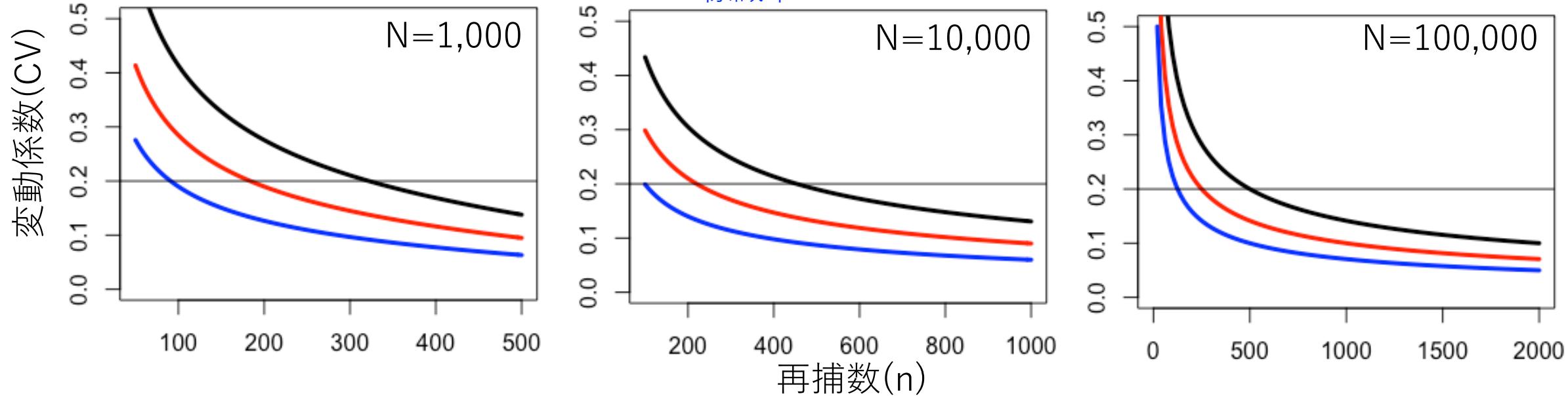
$$\begin{aligned}\mathbb{V}[\hat{N}] &= (Mn)^2 \mathbb{V}\left[\frac{1}{m}\right] \\ &\approx (Mn)^2 \frac{\mathbb{V}[m]}{(\mathbb{E}[m])^4} \\ &= \frac{N(N - M)(N - n)}{Mn}\end{aligned}$$

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

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

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

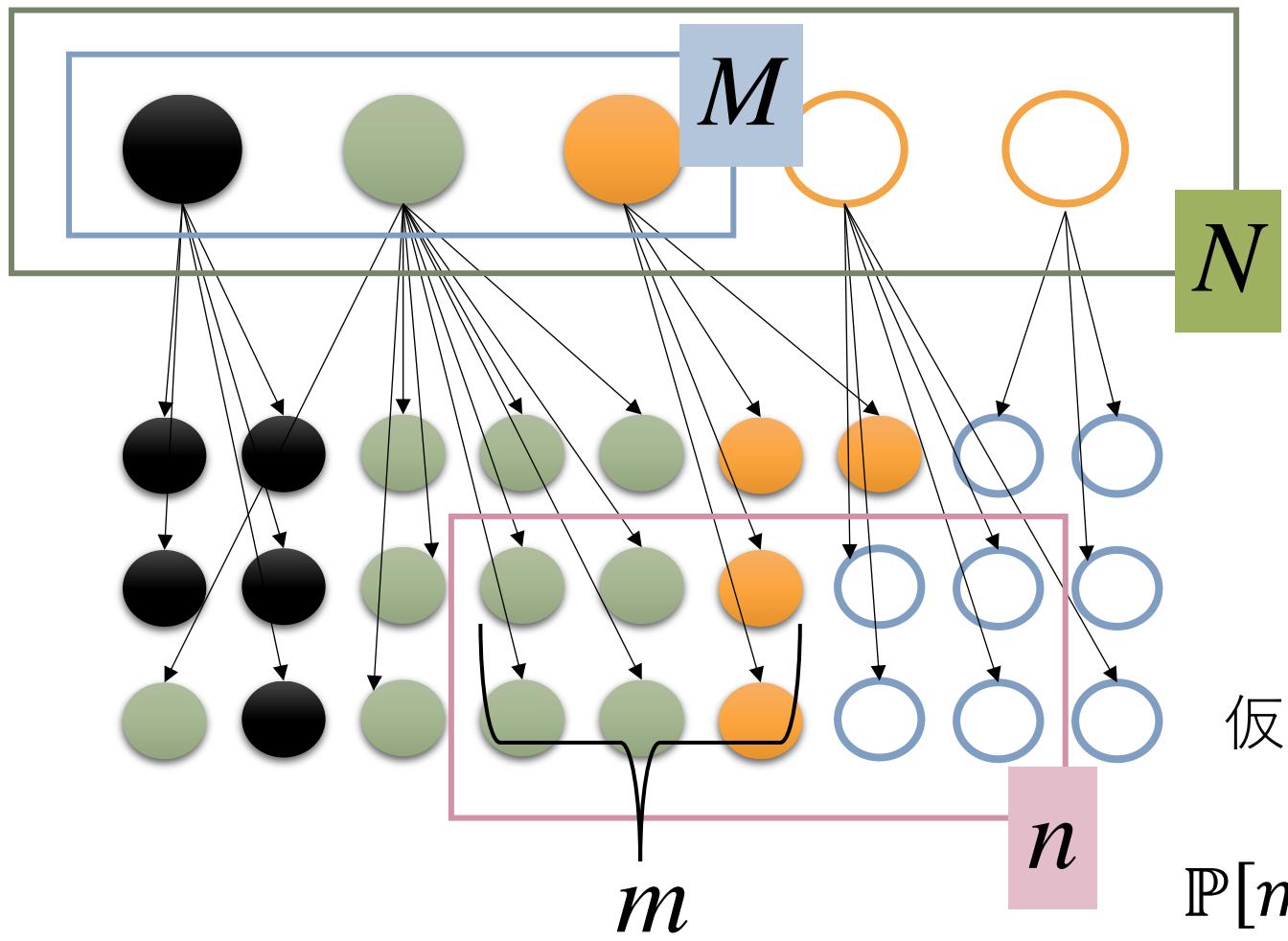
親個体数、有効集団サイズの推定

近親関係の判別法

2 - 1：親個体数の推定 (親子関係)

親個体数（親子関係・半兄弟関係）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、单年）



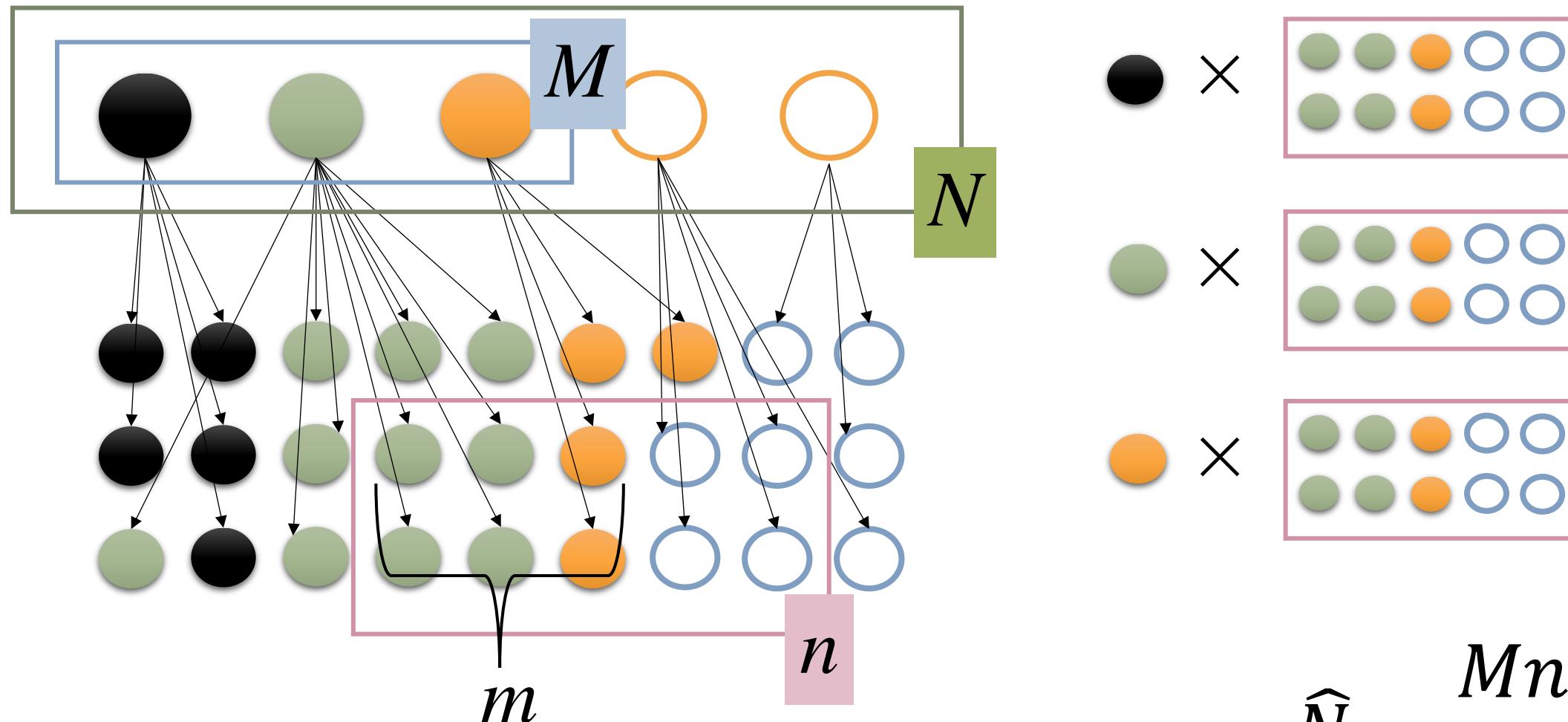
$$\frac{M}{N} = \frac{m}{n}$$

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

仮定：親子ペア間は独立

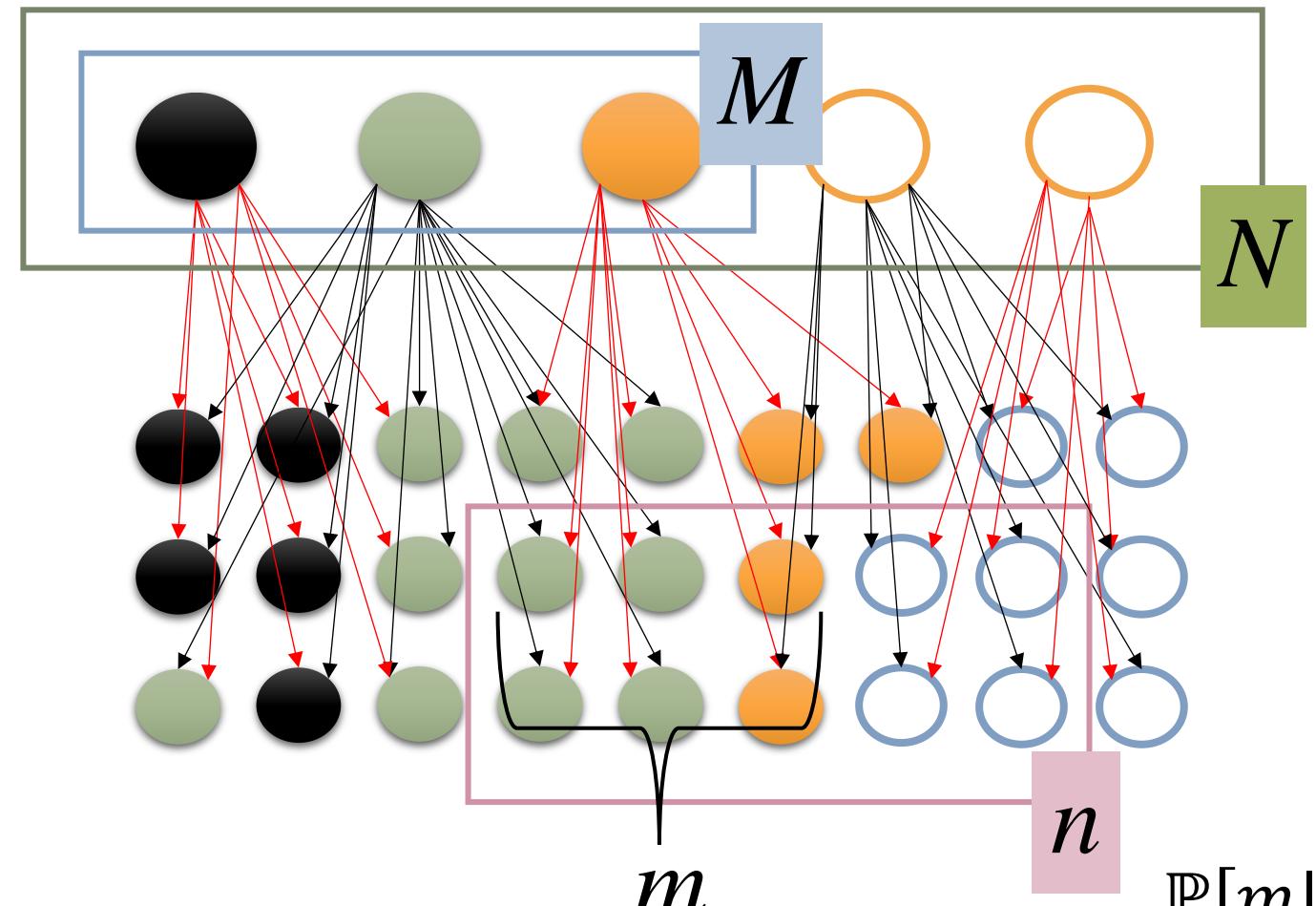
$$\mathbb{P}[m|N, M, n] = \binom{n}{m} \left(\frac{M}{N}\right)^m \left(1 - \frac{M}{N}\right)^{n-m}$$

親個体数の推定（母子関係、单年）



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

個体数の推定（親子関係、单年）



仮定

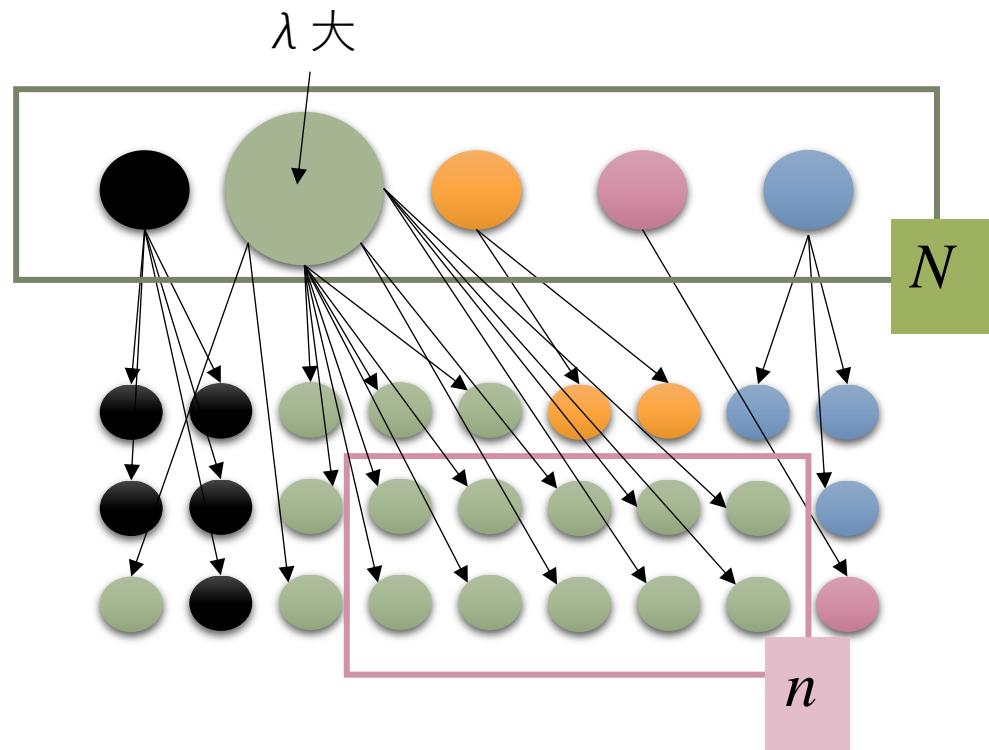
- ・親子ペア間は独立
- ・親集団と親サンプルの性比が同じ

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

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

親個体数の推定（母子関係、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

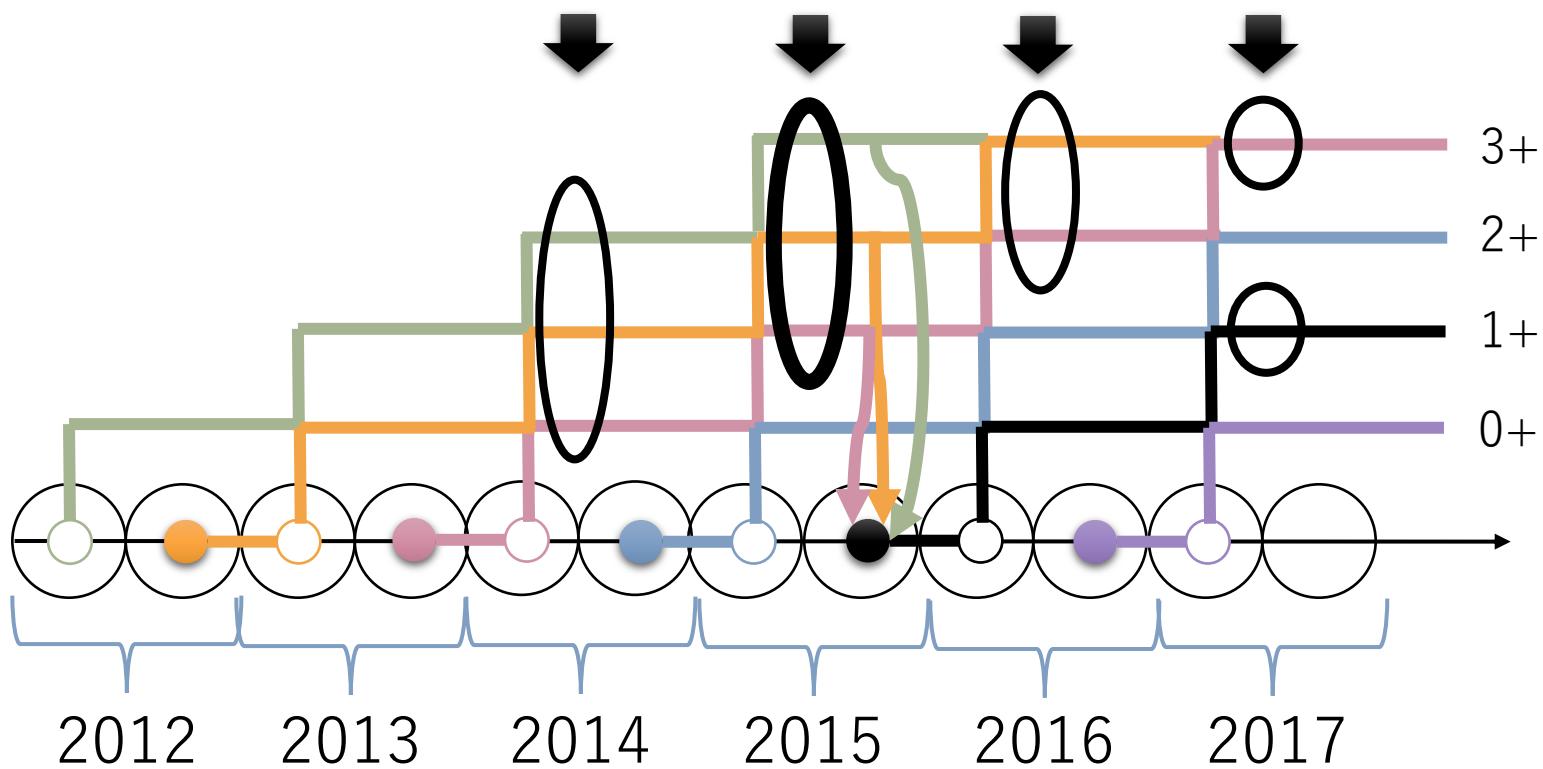
$$\hat{N} = \frac{Mn}{m}$$

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

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

複数年のデータを利用する場合は
もっと複雑になる！

親個体数の推定（親子関係、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

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

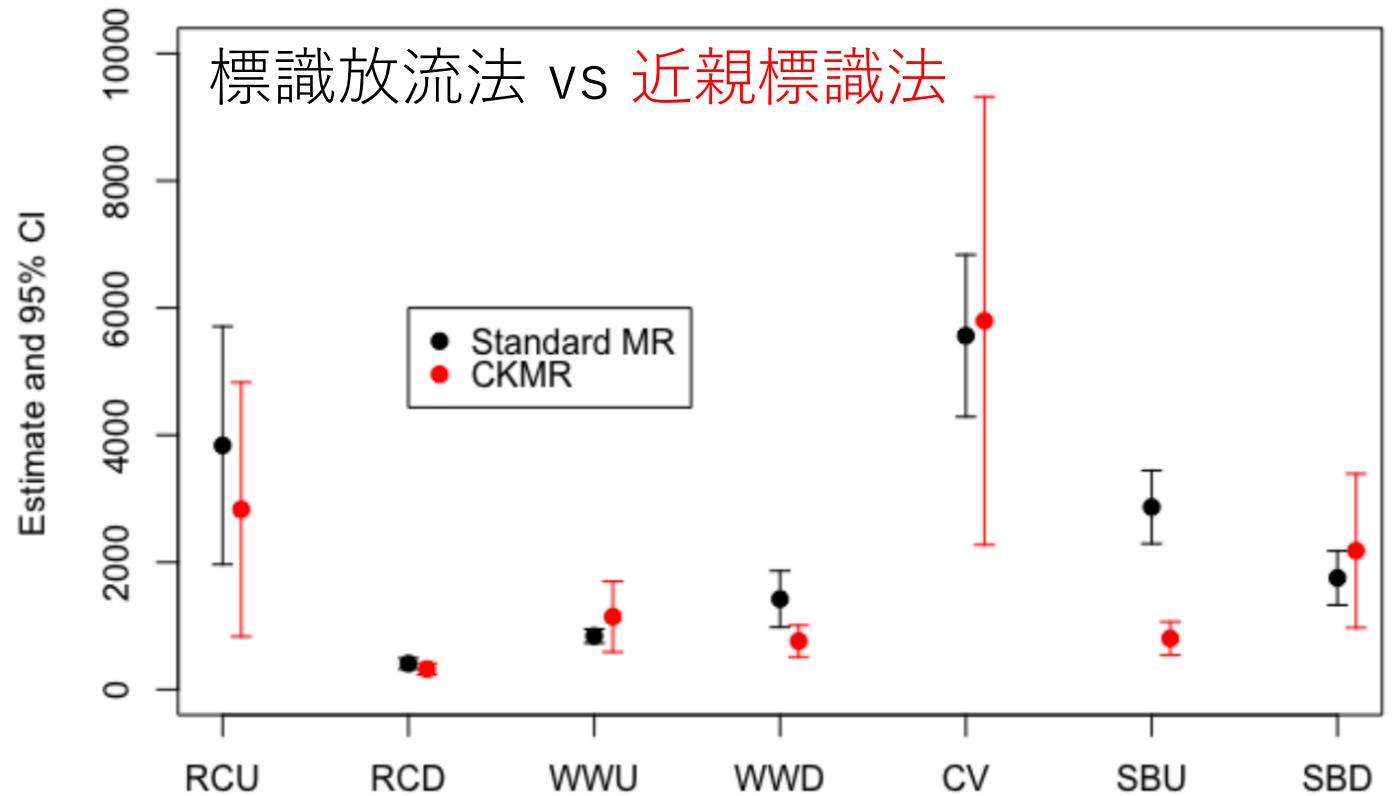
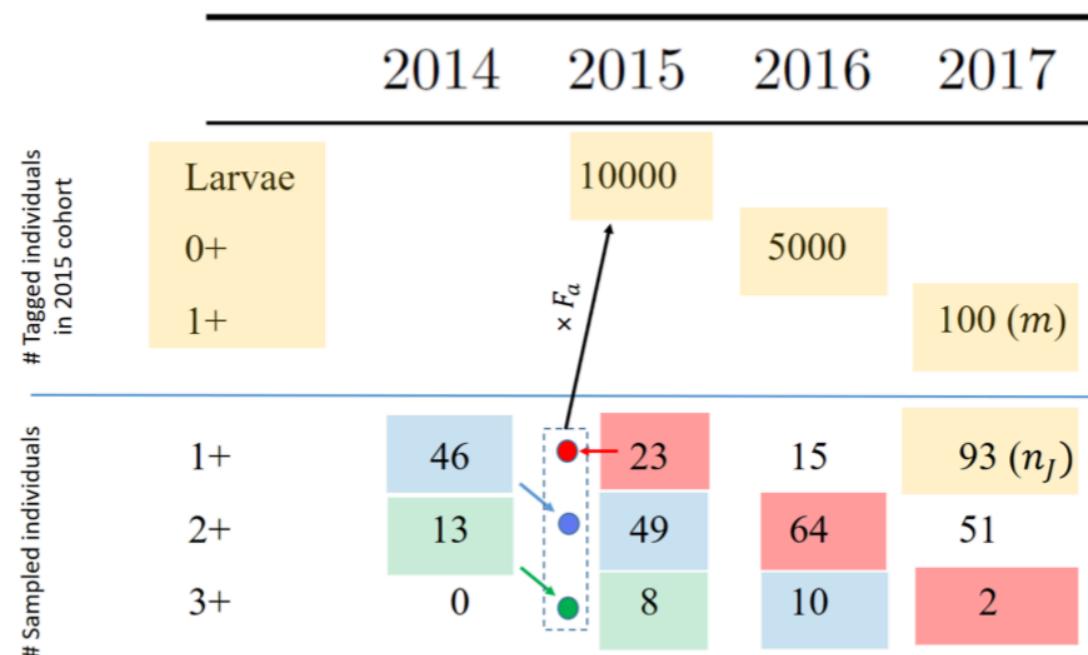


カワマス(wikipedia)

親個体数の推定（親子関係、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) →

(93,214) (86,194) (116,110) (107,197) (124,267) (97,192) (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

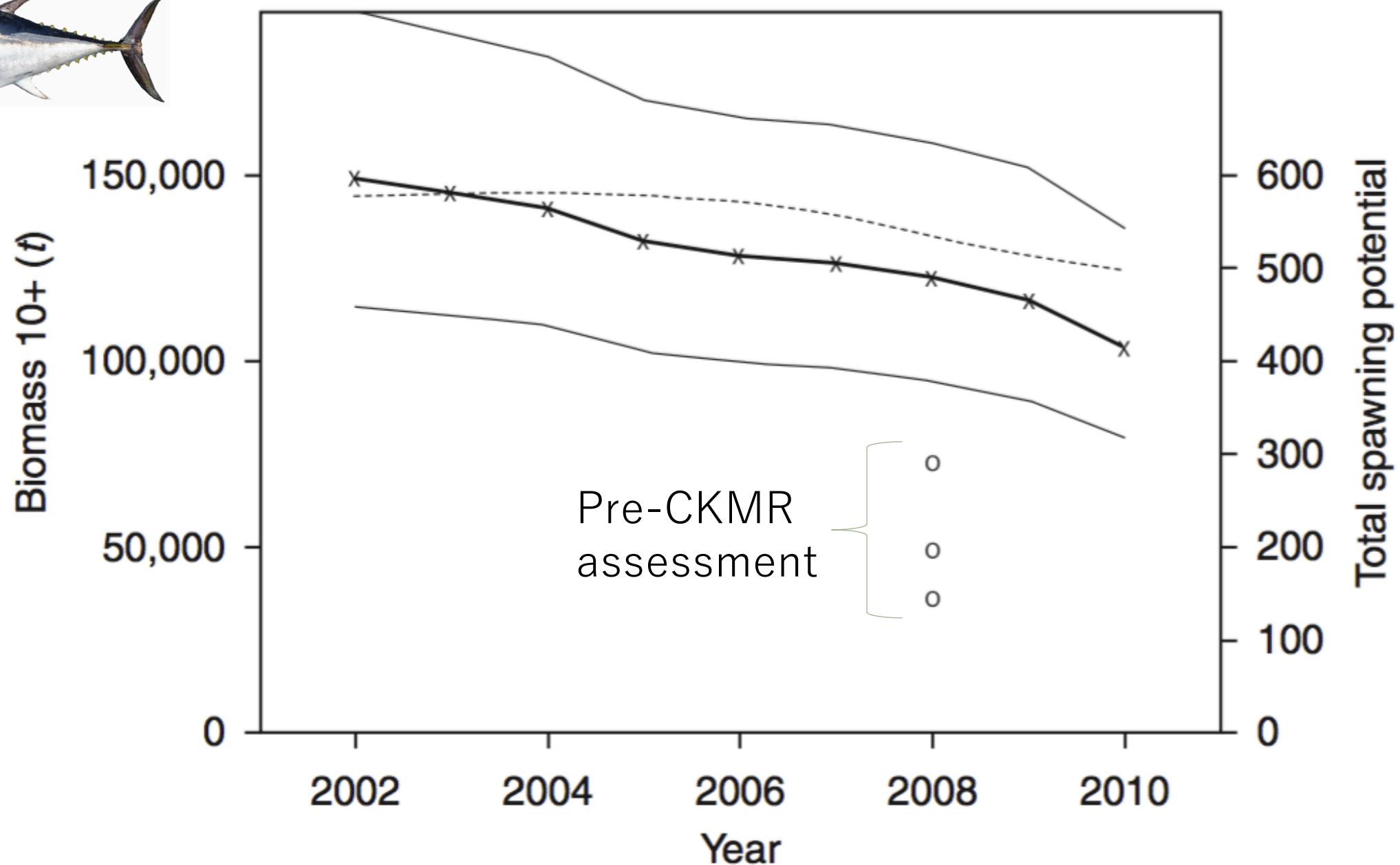


Figure 3 | Estimated trends in adult biomass and spawning potential.



Spawning potential per kg

5

10

15

20

25

Female age

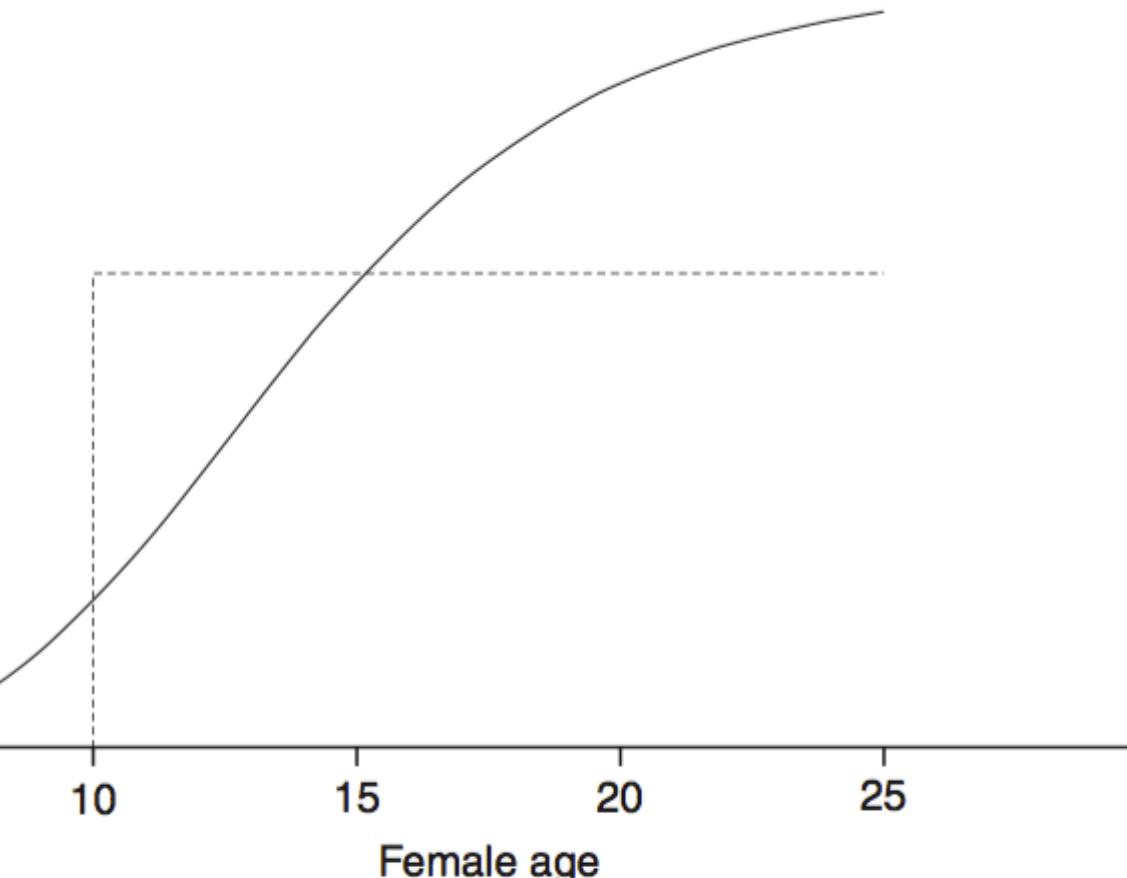


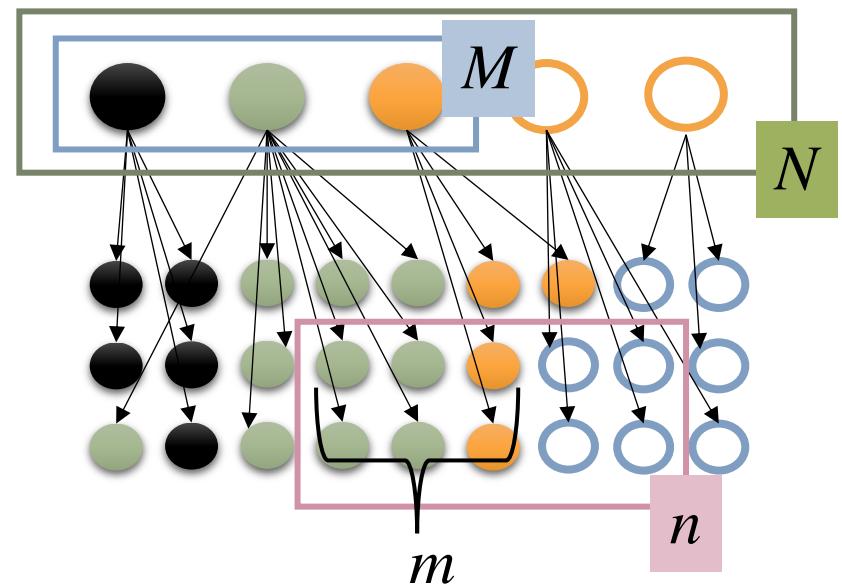
Figure 2 | Reproductive output per kg of female bodyweight as a function of age. Shown by solid line for average female of that age. Inferred from estimated length-at-age distributions and estimated relative reproductive output by length. Dotted stair-step line corresponds to previous 'knife-edge' assumption.

2-2：親個体数の推定 (半兄弟関係)

親個体数（親子関係・半兄弟関係）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）

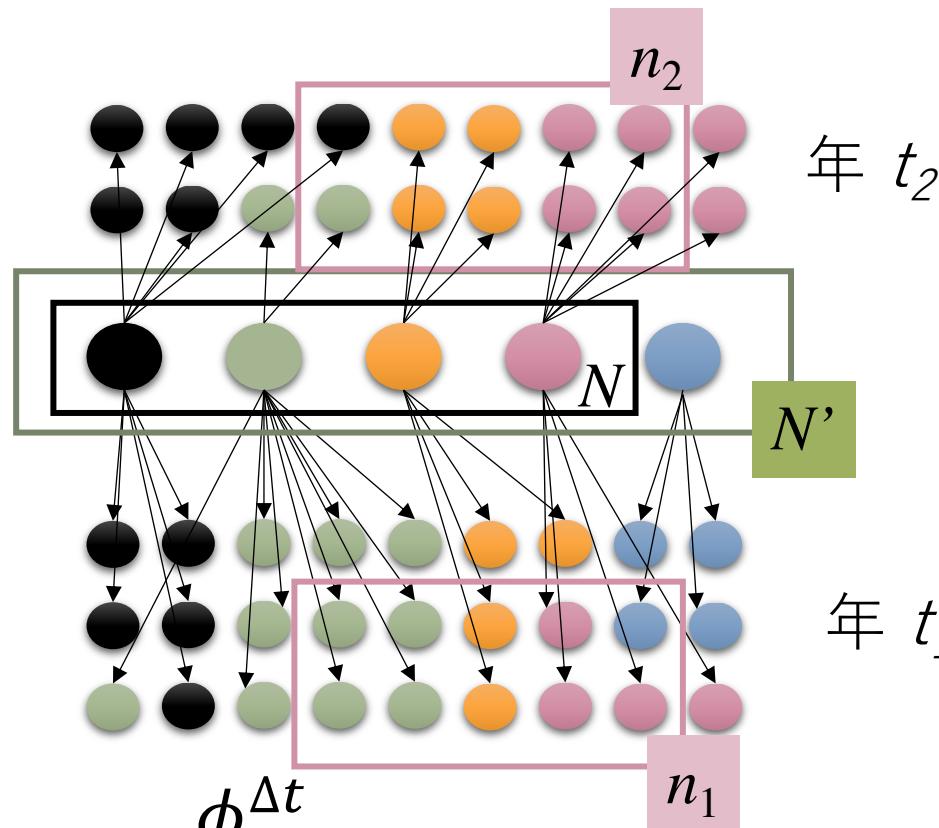
母子関係



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

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

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

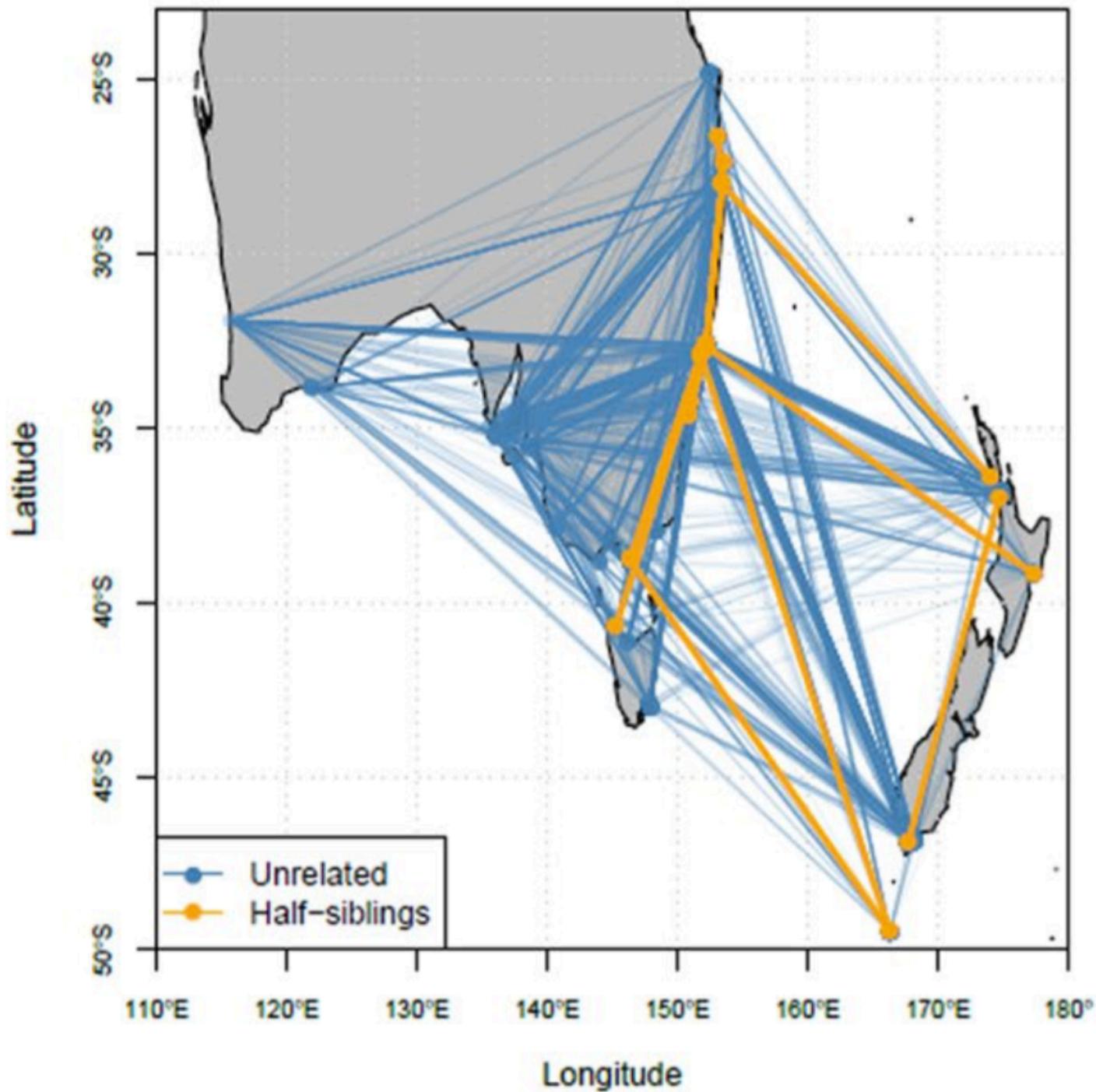
Accepted: 10 January 2018

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

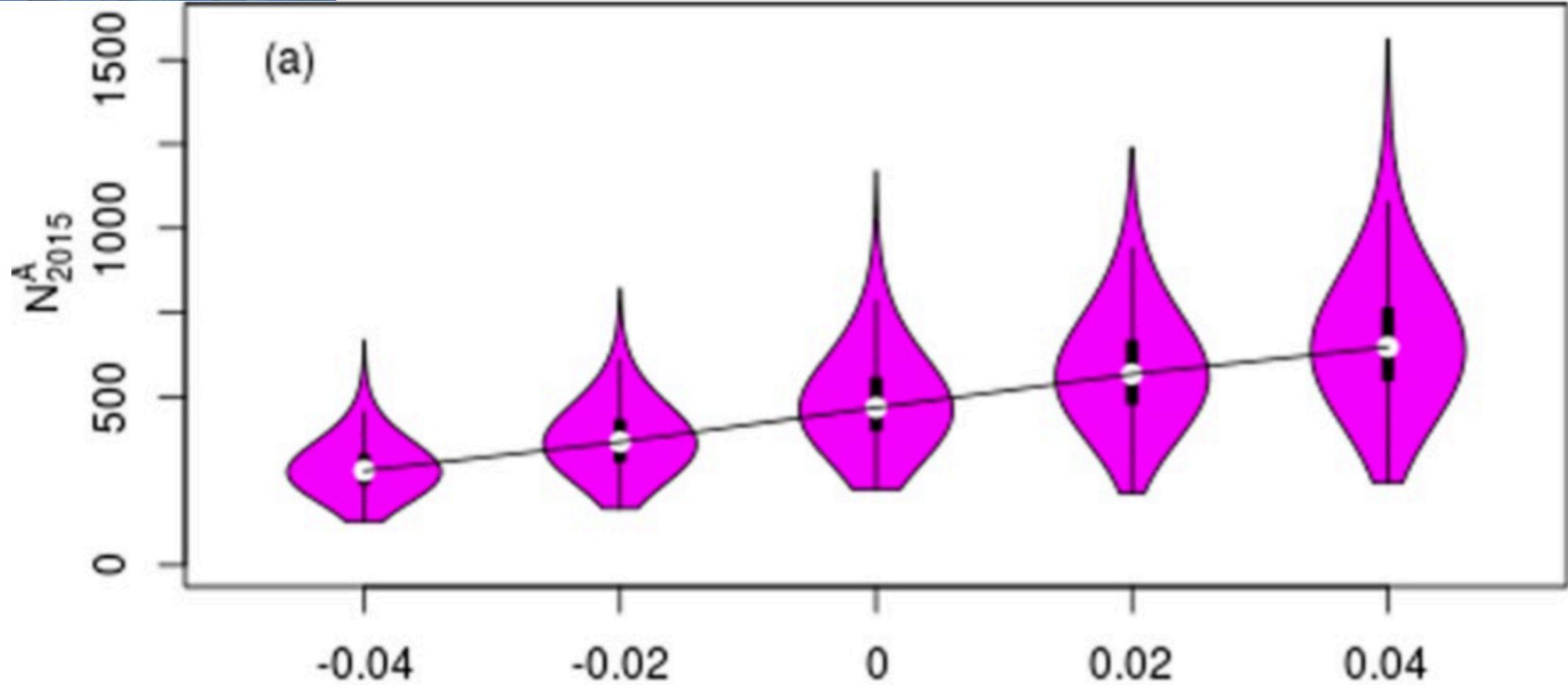





親集団サイズ
 Δt

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

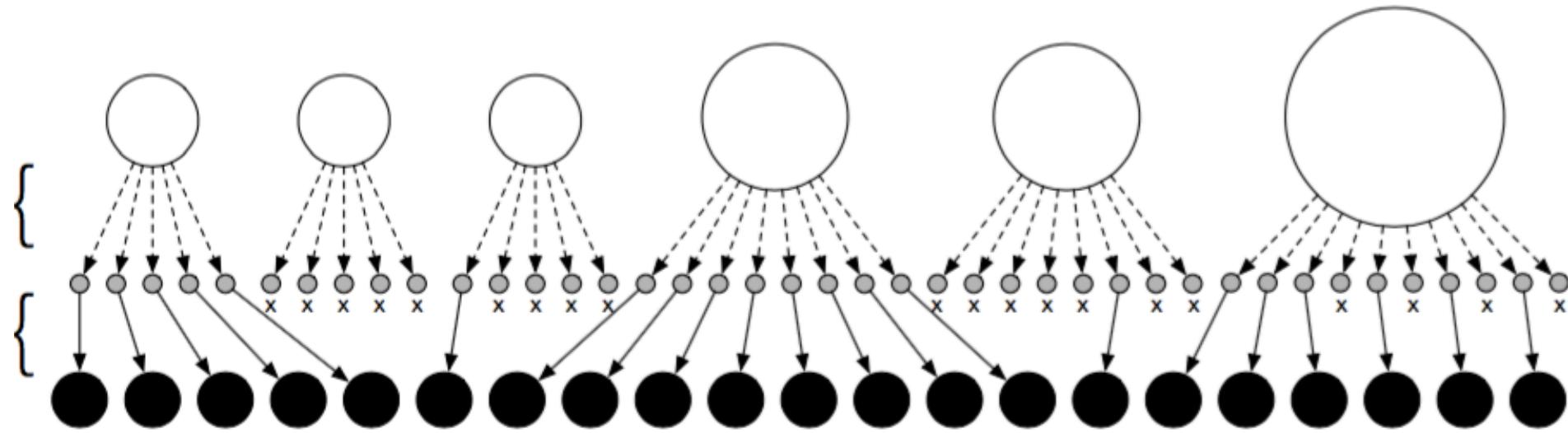
2 – 3：有効集団サイズ の推定

親個体数（親子関係・半兄弟関係）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



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

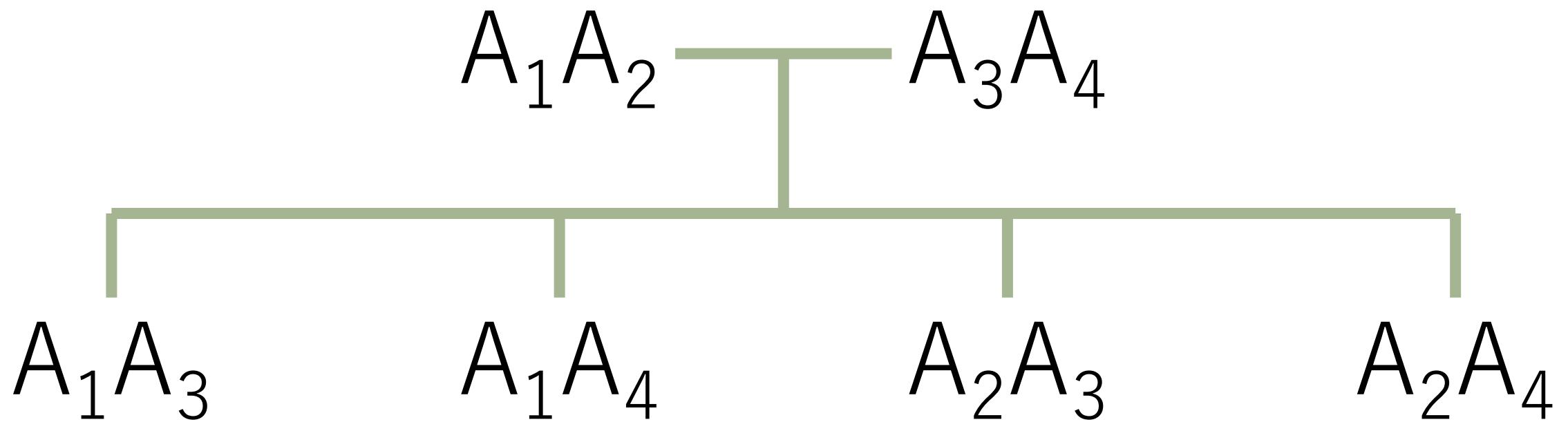
n: 同一コホート内からサンプルした個体数
m: サンプル中の、母が同じ兄弟の数

2－4：近親関係の判別法

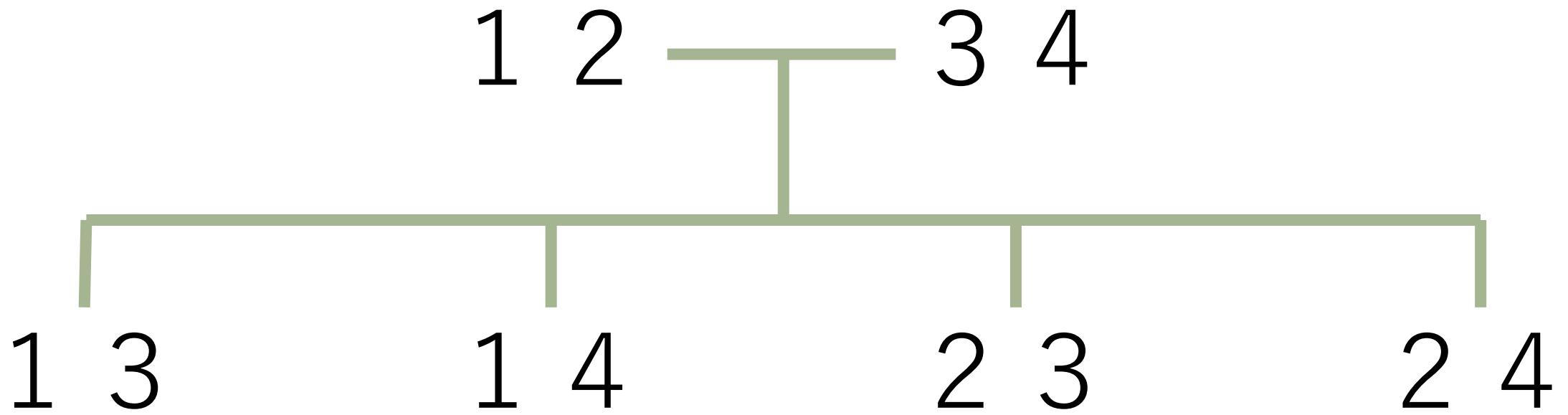
親個体数（親子関係・半兄弟関係）の推定、有効集団サイズの推定

近親関係の判別法

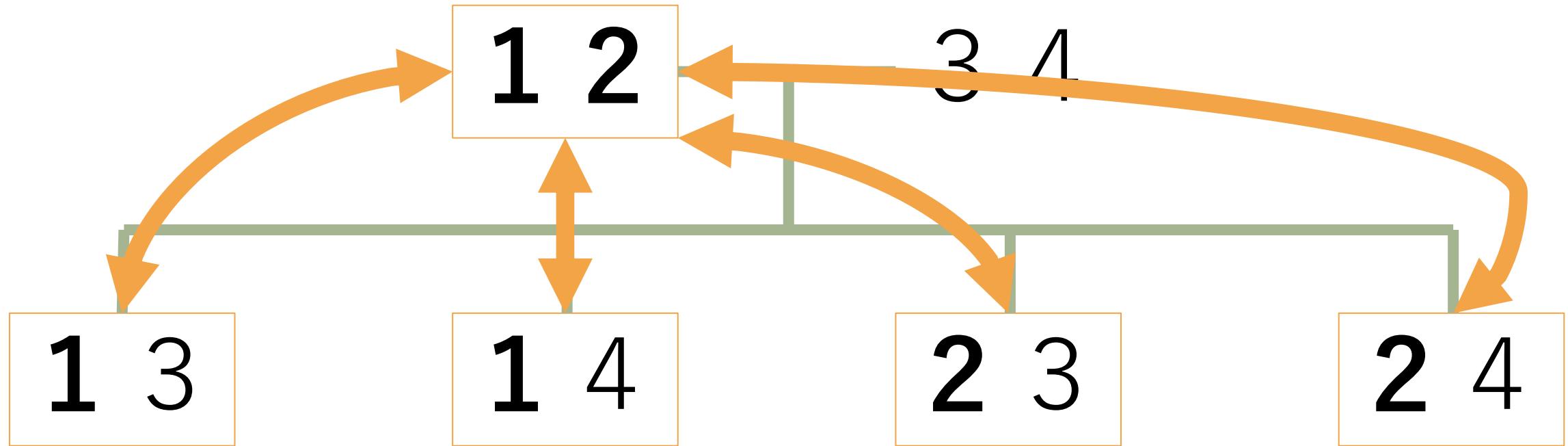
家系図



家系図



親子関係

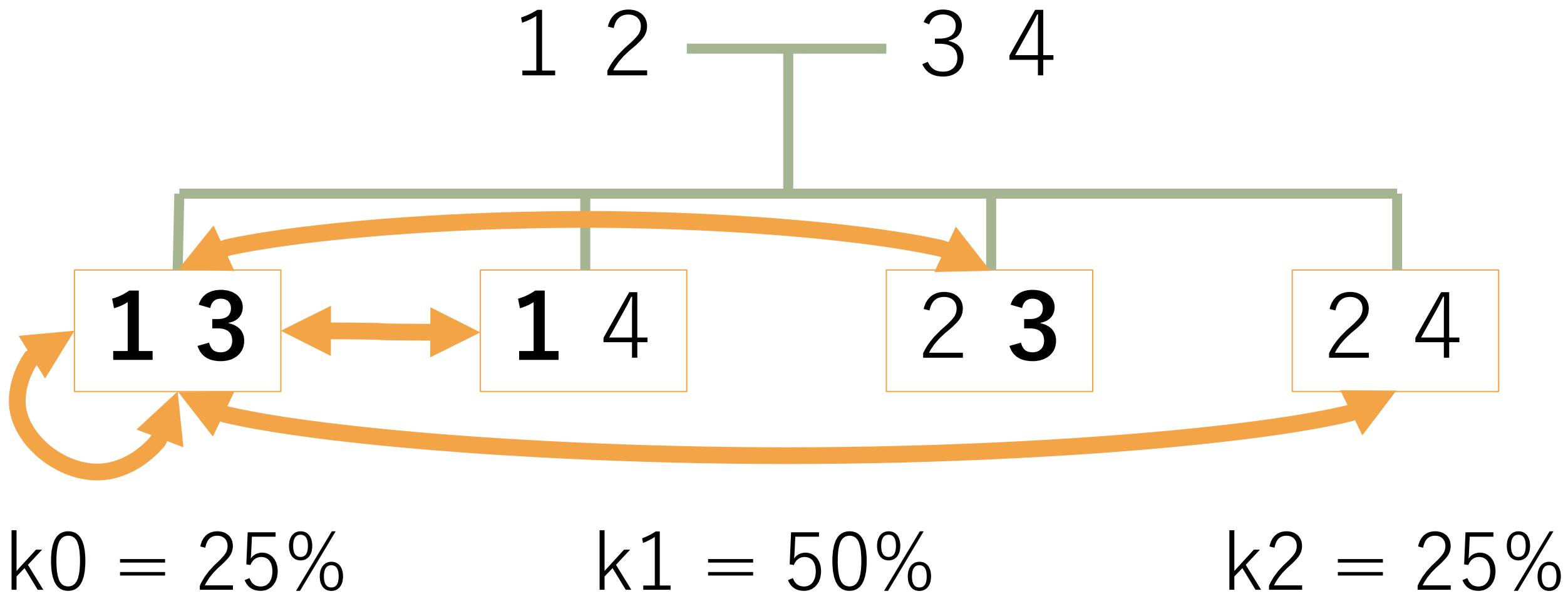


$k_0 = 0\%$

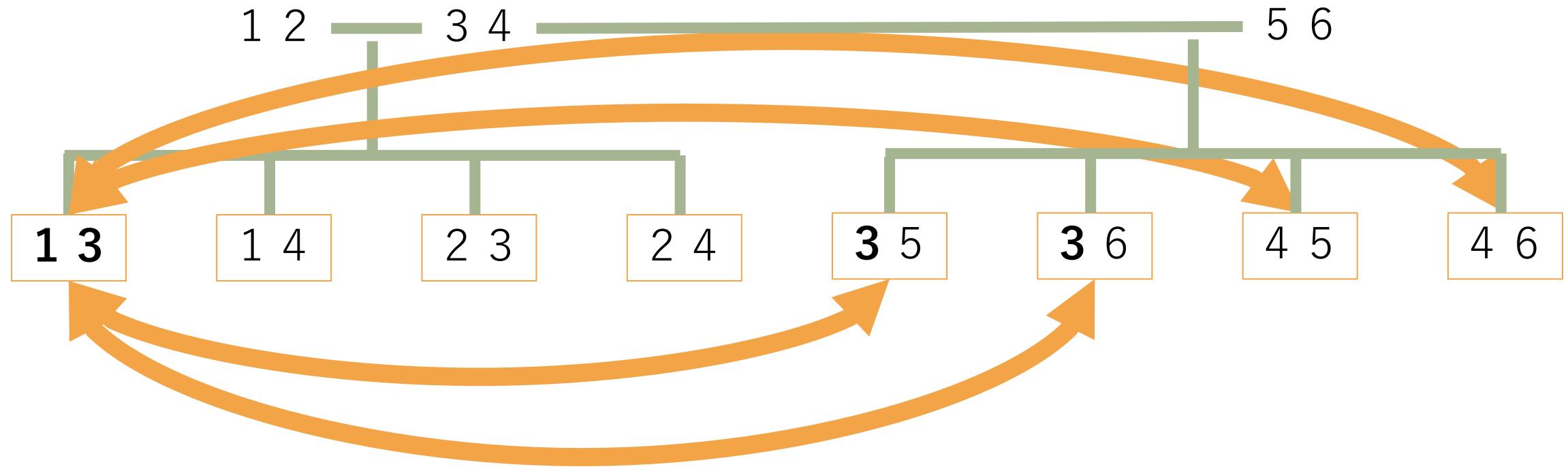
$k_1 = 100\%$

$k_2 = 0\%$

兄弟關係



半兄弟関係

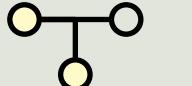
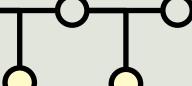
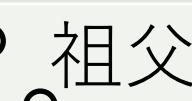


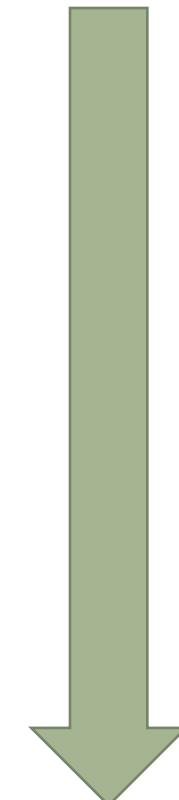
$k_0 = 50\%$

$k_1 = 50\%$

$k_2 = 0\%$

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 - 姉妹	0.75	0.25	0	0.125
 半いとこ 他人	0.875	0.125	0	0.0625



必要となる遺伝マーカー数

3：遺伝的な系群解析