

MANUSCRIPT INTENDED FOR *EVOLUTIONARY APPLICATIONS*, April 23, 2021

Estimating the number of migrants using between-population sibling pairs

Tetsuya Akita*

¹Fisheries Data Sciences Division, Fisheries Resources Institute, Kanagawa, Japan

Correspondence

*Tetsuya Akita, Fisheries Data Sciences Division, Fisheries Resources Institute, FRA, 236-8648 Kanagawa, Japan. Email: akitatsuya1981@affrc.go.jp

Abstract

本ノートでは、多回繁殖 (iteroparity) する種を対象として、半兄弟ペア数から親魚による2つのサブ集団間の移動率を推定する理論 ($\hat{M} = N_1 N_2 H_{\text{obs}} / (4n_1 n_2)$) を紹介する。この推定式は、親をサンプルする通常の標識放流と同じである。もし、繁殖ポテンシャルの分布が集団間で異なっても上記の式で問題ないことを示した。一方、サンプル数としては \sqrt{N} 以上のオーダーが求められる。

KEYWORDS:

Close-kin mark recapture; Half-sibling; Population structure

1 | INTRODUCTION

Estimating the number of migrants among the populations is essential for understanding population structure and dynamics, which is a fundamental process for implementing conservation and wildlife management. Especially in fisheries management, migration rate is a critical component for delineating a synchrony among the population, providing appropriate management units. There are essentially two approaches for estimating the migrant number. The first is to use the mark-recapture method estimate it directly from the population dynamics modeling with survey data. The second is to ...

移動率の推定は、対象生物の理解に重要なだけでなく、外来種管理・希少種保全・資源の持続的利用にとっても重要である。特に、水産資源管理にとっては、管理単位を決めるための指標として、移動率はクリティカルな指標の一つである。既存の方法論としては、大きく2種類に大別される。1つ目は標識再捕法であり、2つ目は集団遺伝学的方法である。前者については、サンプル対象を再捕獲が見込める親個体に限定せざるを得ない、非侵襲的な方法でのラベリングが困難であること、推定精度に見合うサンプルサイズが現実的でないこと、報告率が大きくばらつく等が問題となっている。後者については、近年 (すなわち N_e よりも短い世代数) の集団構造については解像度がないこと、移動個体数が多いと遺伝的には同一の集団とみなされること等が問題となっている。

本ノートでは、近親標識法 (Close-kin mark-recapture, CKMR) という近年発達した方法論を用いて、移動率の推定を試みる。CKMRとは、親集団が小さいほど近親ペアが見つかりやすいことに着目した方法である。今回は、多回繁殖する生物を対象として、2つのサブ集団間で見つかる0歳の半兄弟 (Half-sibling, HS) ペアを用いて、そのペアの親候補となる個体の数 (もしくは移動率) を推定する。ただし、移動前の集団および移動後の集団における親魚尾数が、移動個体数の推定には必要となる。

応用例として、3年間にわたって2つのサブ集団からサンプルされた当歳魚から見出される半兄弟ペアをもとに、個体数・移動率・生存率を推定する枠組みを提示する。そこでは、同じサブ集団から年を跨いで見つかる半兄弟ペアに基づく関係式と、今回新たに開発した関係式を組み合わせて用いる。

2 | THEORY

この章では、全てに共通するモデリングの仮定を述べた後、シンプルなモデルから徐々に複雑なモデルへと移行する。具体的には、最初にシンプルなモデルについて記述して、

- 移動が双方向
- 性比 1:1 およびランダム交配を仮定して両性を考慮
- 繁殖ポテンシャルが一定でない
- 移動しやすさが繁殖ポテンシャルに依存

といった要素を追加していく。また、どのモデルでも共通して仮定しているのは以下の 5 点である。

1. 年をまたぐ多回繁殖
2. 親魚によるサブ集団間の移動は、繁殖シーズンの間に起きる
3. サンプルされる当歳魚（0 歳）は、必ずサンプルされたサブ集団で産まれる
4. 当歳魚かどうかの判断は 100% 可能
5. サンプル間の近親判別では、100% の成功率で半兄弟ペアか否かがなされる

また、性成熟した個体を親と呼ぶことにする。

2.1 | Basic model

まず最初に、最もシンプルなモデルを考える。 t 年にサブ集団 1 にいる $N_{1,t}$ 個体の母親を考えよう。 t 年に子供を産んだ後、 $N_{1,t}$ 個体のうち $M_{1 \rightarrow 2}$ 個体がサブ集団 2 に移動し、 $t+1$ 年にサブ集団 2 にいる母個体 $N_{2,t+1}$ の一部として子供を産むとする。この時、サブ集団 1 から t 年に産まれた子供とサブ集団 2 から $t+1$ 年に産まれた子供が、母を共有する兄弟 (Maternal half Sibling, MHS) である確率 $\pi_{b,1 \rightarrow 2}$ を考える。どの母親も同じような繁殖ポテンシャルを持つと仮定すると、移動する母親の子供をサブ集団 1 でサンプルする確率は $M_{1 \rightarrow 2}/N_{1,t}$ となる。同様に、移動する母親の子供をサブ集団 2 においてサンプルする確率は $M_{1 \rightarrow 2}/N_{2,t+1}$ である。それぞれでサンプルした子供の母親が同一である確率は $1/M_{1 \rightarrow 2}$ であることより、サンプルした 2 個体が MHS ペアとなる確率が以下のように得られる。

$$\begin{aligned}\pi_{b,1 \rightarrow 2} &= \frac{M_{1 \rightarrow 2}}{N_{1,t}} \frac{M_{1 \rightarrow 2}}{N_{2,t+1}} \frac{1}{M_{1 \rightarrow 2}} \\ &= \frac{M_{1 \rightarrow 2}}{N_{1,t} N_{2,t+1}}\end{aligned}\quad (1)$$

サブ集団 1 からサブ集団 2 に移動する割合 $m_{1 \rightarrow 2}$ を導入することで、上式は

$$\pi_{b,1 \rightarrow 2} = \frac{m_{1 \rightarrow 2}}{N_{2,t+1}}\quad (2)$$

と書ける。 $M_{1 \rightarrow 2} = m_{1 \rightarrow 2} N_{1,t}$ とした。 $m_{1 \rightarrow 2}$ には移動だけでなく $t+1$ 年の産卵までの生存確率が含まれている点に注意。MHS ペアとなる確率が得られれば、サンプル数に応じて見つかる MHS ペア $H_{1 \rightarrow 2}$ の期待値が得られる。

$$\begin{aligned}\mathbb{E}[H_{1 \rightarrow 2}] &= \pi_{b,1 \rightarrow 2} n_{1,t} n_{2,t+1} \\ &= \frac{m_{1 \rightarrow 2} n_{1,t} n_{2,t+1}}{N_{2,t+1}}\end{aligned}\quad (3)$$

$n_{1,t}, n_{2,t+1}$ は、それぞれサブ集団 1 (t 年) でのサンプル数、サブ集団 2 ($t+1$ 年) でのサンプル数である。この結果から、平均的にみて少なくとも 1 ペア以上を見出すには、(親魚尾数) の平方根のオーダー以上のサンプル数が要求されることがわかる。以上より、見出された MHS ペア数から母親の移動率に関する線形推定量が得られる。

$$\widehat{m_{1 \rightarrow 2}} = \frac{N_{2,t+1} H_{1 \rightarrow 2, \text{obs}}}{n_{1,t} n_{2,t+1}}\quad (4)$$

ハットは推定量を表し、obs の添字は観測値であることを表す。

44 2.2 | Two-way movement

次に、反対方向の移動について考える。すなわち、 t 年にサブ集団 2 にいる $N_{2,t}$ 個体の母親から、 $M_{1 \rightarrow 2}$ 個体が $t+1$ 年にサブ集団 1 へ移動すること考えよう。これまで同様に考えて、MHS ペアとなる確率は、

$$\pi_{b,2 \rightarrow 1} = \frac{m_{2 \rightarrow 1}}{N_{1,t+1}} \quad (5)$$

のようになり、移動率に関する推定量

$$\widehat{m_{2 \rightarrow 1}} = \frac{N_{1,t+1} H_{2 \rightarrow 1, \text{obs}}}{n_{2,t} n_{1,t+1}} \quad (6)$$

45 が得られる。すなわち、移動が一方方向であろうが双方方向であろうが、各方向の移動率に関する推定量は式 4 と式 6 から
46 独立に得られる。したがって、以降の導出ではサブ集団 1 からサブ集団 2 に移動する個体についてだけ考え、添字を省
47 略する。例えば、 N_1 という記載は、 t 年に親魚として存在した個体数を表す。

48 2.3 | Two-sex

ここまでは、母親を介した兄弟ペアと、母親の個体数およびその移動について考えてきた。しかしながら、母親を介した兄弟か父親を介した兄弟かを見分けるには、ミトコンドリアの情報を用いた類推が必須である点、当歳魚のサンプル数が同程度でも区別しない半兄弟ペアの半数程度しか発見されない点などから、実際の応用では区別しない半兄弟ペアを用いるほうが望ましい。そこで、まずは性比=1:1（すなわち、 $N_{\text{male}} = N_{\text{female}} = N_1/2$ かつ $M_{\text{male}} = M_{\text{female}} = M/2$ ）でランダム交配を仮定した集団を考えよう。この時、サブ集団 1 でサンプルした当歳魚の親が移動する親個体である確率は $M_{\text{male}}/N_{\text{male}} + M_{\text{female}}/N_{\text{female}} = 2M/N_1$ となる。同様に、移動した親の子供をサブ集団 2 においてサンプルする確率は $2M/N_2$ であることから、

$$\begin{aligned} \pi &= \frac{2M}{N_1} \frac{2M}{N_2} \frac{1}{M} \\ &= \frac{4M}{N_1 N_2} \end{aligned} \quad (7)$$

が得られる。その結果、移動率の推定値は新たに係数 4 が分母に加わって

$$\hat{m} = \frac{N_2 H_{\text{obs}}}{4 n_1 n_2} \quad (8)$$

49 となる。

50 2.4 | Reproductive variation

51 これまでは、母親による産卵数の偏りや、父親による放精成功の偏りは考慮していなかった。しかしながら、多回繁殖
52 する魚類の場合、体サイズによって繁殖成功度は大きく変化すること、および体サイズの分布には偏りが存在すること
53 から、上記のシステムチェックな偏りを考慮する必要があるだろう。例えば、集団に 1 個体の巨大魚（メス）がいて、その
54 産卵数が他の個体よりも圧倒的に大きい場合、サンプルされる子供の母親はかなりの確率でその巨大魚になるだろう。

サブ集団 1（2）にいる親 $i(j)$ が残す子供の数を $k_{1,i}(k_{2,j})$ としよう。 $k_{1,i}(k_{2,j})$ は期待値 $\lambda_{1,i}(\lambda_{2,j})$ の分布（例えば負の二項分布など）に従うとしよう。体サイズによる重み付けを考慮したランダム交配を仮定すれば、ペアが MHS である確率は

$$\pi_{k_1, k_2} = \frac{2 \sum_{i=1}^M k_{1,i}}{\sum_{i=1}^{N_1} k_{1,i}} \frac{2 \sum_{j=1}^M k_{2,j}}{\sum_{j=1}^{N_2} k_{2,j}} \frac{1}{M} \quad (9)$$

と書くことができる。簡単のため、 $\mathbf{k}_1 = (k_{1,1}, \dots, k_{1,M}, \dots, k_{1,N_1})$ および $\mathbf{k}_2 = (k_{1,2}, \dots, k_{1,M}, \dots, k_{1,N_2})$ と記載し、また親の id が 1 から M の個体が移動するとして、id を配置した。 $k_{1,i}$ は期待値 $\lambda_{1,i}$ に従う確率変数であることから、この

MHS ペア確率の平均をとると

$$\begin{aligned}
 \pi|_{\lambda_1, \lambda_2} &= \mathbb{E}[\pi|_{k_1, k_2}] \\
 &= \frac{4}{M} \mathbb{E} \left[\frac{\sum_{i=1}^M k_{1,i} \sum_{j=1}^M k_{2,j}}{\sum_{i=1}^{N_1} k_{1,i} \sum_{j=1}^{N_2} k_{2,j}} \right] \\
 &\approx \frac{4}{M} \frac{\mathbb{E} \left[\sum_{i=1}^M k_{1,i} \sum_{j=1}^M k_{2,j} \right]}{\mathbb{E} \left[\sum_{i=1}^{N_1} k_{1,i} \sum_{j=1}^{N_2} k_{2,j} \right]} \\
 &= \frac{4}{M} \frac{\sum_{i=1}^M \lambda_{1,i} \sum_{j=1}^M \lambda_{2,j}}{\sum_{i=1}^{N_1} \lambda_{1,i} \sum_{j=1}^{N_2} \lambda_{2,j}} \tag{10}
 \end{aligned}$$

と近似することができる。留意すべき点として、移動前の産卵数と移動後の産卵数は独立と仮定しているため、式中に k_i^2 の項が出現せず、結果は期待値 λ_i (産卵ポテンシャルと呼ぶことにしよう) だけに依存する。最初に述べたように、この個体ごとの産卵ポテンシャルはある分布に従うとしよう。例えば、高齢個体ほど体サイズが大きい場合などが想定される。また、この分布はサブ集団1とサブ集団2で異なっていて良い。すなわち、 $\lambda_{1,i}$ および $\lambda_{2,j}$ がそれぞれ独立な確率変数であると考えて、MHS ペア確率についてさらに平均をとると

$$\begin{aligned}
 \pi &= \mathbb{E}[\pi|_{\lambda_1, \lambda_2}] \\
 &\approx \frac{4}{M} \frac{M^2 \mathbb{E}[\lambda_1 \lambda_2]}{N_1 N_2 \mathbb{E}[\lambda_1 \lambda_2]} \\
 &= \frac{4M}{N_1 N_2} \tag{11}
 \end{aligned}$$

と近似される。結局、繁殖ポテンシャルの不均一性を考慮しない結果 (式7) と同様になる。なお、 $\lambda_1 = (\lambda_{1,1}, \dots, \lambda_{1,N_1})$ および $\lambda_2 = (\lambda_{1,2}, \dots, \lambda_{1,N_2})$ 。この近似は、独立に決まる確率変数 λ_1 と λ_2 について、 $\mathbb{E}[\lambda_1/\lambda_2] = \mathbb{E}[\lambda_1] \times \mathbb{E}[1/\lambda_2] \approx 1$ となる場合に成立するので、集団中に λ が極端に低い個体が存在する場合は成立しない (サブ集団1とサブ集団2でセツトにして相対的な繁殖ポテンシャルを考えれば良いので、問題ないだろう)。

2.5 | Covariation between migration and reproductive potential

上のモデルでは、サブ集団1とサブ集団2を構成する親魚の繁殖ポテンシャルの分布をそれぞれ考慮していたが、移動個体の繁殖ポテンシャルの不均一性については考慮していなかった。最後に、移動した親魚の繁殖ポテンシャルについてもある分布に従うと仮定しよう。すなわち、 $\lambda_{1,i}, \lambda_{2,j}, \lambda_{M,l}$ をそれぞれ独立な確率変数とみなして、MHS ペア確率を計算すると、

$$\pi|_{\lambda_1, \lambda_2, \lambda_M} \approx \frac{4}{M} \frac{\sum_{i=1}^M \lambda_{M,i} \sum_{j=1}^M \lambda_{M,j}}{\left(\sum_{i=1}^M \lambda_{M,i} + \sum_{i=M+1}^{N_1} \lambda_{1,i} \right) \left(\sum_{j=1}^M \lambda_{M,j} + \sum_{j=M+1}^{N_2} \lambda_{2,j} \right)} \tag{12}$$

のようになり、 N_1, N_2 が M より十分に大きいと仮定すると、この期待値は以下ようになる、

$$\pi \approx \frac{4M}{N_1 N_2} \mathbb{E} \left[\frac{\lambda_M^2}{\lambda_1 \lambda_2} \right] \tag{13}$$

すなわち、繁殖ポテンシャルの効果が MHS ペア確率に影響するようになる。

3 | APPLICATION

ここでは応用例として、3年間にわたって2つのサブ集団からサンプルされた当歳魚から見出される半兄弟ペアをもとに、個体数 (N)・移動率 (m)・生存率 (s) を推定する理論的な枠組みを提示する。サブ集団1に生息する親魚数を、 $N_1(t), N_1(t+1), N_1(t+2)$ のように表記し、他のパラメータについても同様とする。個体数については6つのパラメータ、移動率および生存率は4つのパラメータとなり、合計14のパラメータが考えられる ($t+2$ 年の移動率および生存

率は含まれない点に注意)。まずは、これら14個のパラメータは独立に決まるとしよう（すなわち、 $N_1(t)$ と $N_1(t+1)$ は無関係で、 $s_1(t)$ と $s_1(t+1)$ は独立に決める、など）。なお、この応用例では、移動する親魚は繁殖ポテンシャルによらずに決まると仮定して、式11を用いることにしよう。また、全ての親魚は、年をまたぐごとに、1) サブ集団を移動して産卵するか（確率： m ）、2) 同じサブ集団に留まって産卵するか（確率： s ）、3) 死亡するか（確率： $1-m-s$ ）、のいずれかのイベントを経験するとする。

今回新たに開発した移動に関する関係式について、以下の6種類の親魚に関するその子供（当歳魚）ペアがありえる：

1. $N_1(t) \rightarrow N_2(t+1)$
2. $N_1(t) \rightarrow N_2(t+2)$
3. $N_1(t+1) \rightarrow N_2(t+2)$
4. $N_2(t) \rightarrow N_1(t+1)$
5. $N_2(t) \rightarrow N_1(t+2)$
6. $N_2(t+1) \rightarrow N_1(t+2)$

右向きの矢印 \rightarrow は、興味ある親魚が年を跨いだ後どのサブ集団に属しているかを表している。1番目を例にとると、 t 年にサブ集団1から、 $t+1$ 年にサブ集団2からそれぞれ当歳魚をサンプルすることを意味する。加えて、同じサブ集団から年を跨いで見つかる半兄弟ペアに基づく関係式についても、以下の6種類が考えられる：

7. $N_1(t) \rightarrow N_1(t+1)$
8. $N_1(t) \rightarrow N_1(t+2)$
9. $N_1(t+1) \rightarrow N_1(t+2)$
10. $N_2(t) \rightarrow N_2(t+1)$
11. $N_2(t) \rightarrow N_2(t+2)$
12. $N_2(t+1) \rightarrow N_2(t+2)$

以上の、合計12種類の式を連立できることを示した。最大14個のパラメータが必要となるのであったが、パラメータ数を応用先に応じて適宜減少させることができる場合、興味あるパラメータを推定することができる。

ちなみに、同一年内に同じサブ集団内で見つかるMHSペアについては、有効集団サイズの情報（正確には有効繁殖サイズ、Effective breeding size）は持っているが、センサスサイズに関するダイレクトな情報は持っていない点に注意。

4 | DISCUSSION

5 | ACKNOWLEDGEMENTS

The author thanks MV Bravington for motivating me to pursue this research topic. This work was supported by JSPS KAKENHI Grant Number 19K06862 and 20H03012.

