

家系生態学：半きょうだい関係に基づく親の個体数 および生活史パラメータの推定

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2024-04-25 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 秋田, 鉄也 メールアドレス: 所属: 水産研究・教育機構
URL	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2003169

Abstract: In this report, we review the close-kin mark-recapture (CKMR) method, which is recently developed for estimating adult population size and life-history parameters in the context of fisheries stock assessment. The rationale is that kin pairs in the sample are less likely to be observed in larger populations; thus, the number of kin pairs may reflect the number of adults in the population. Here, we provide an overview of the sibship-based method, which has the advantage of not requiring parent samples for estimation. First, we explain the model using half-sibling pairs found within the same cohort (HSwc), which requires both the equal reproductive potential (assumption 1) and no sweepstakes reproductive success (assumption 2). Next, we explain the model using half-sibling pairs found between the different cohorts (HSbc), which does not require the assumption 2 and provides the information on survival. Then, we discuss the utility and uncertainty of the method and review the literatures that apply the HSbc-based CKMR method. Further rapid progress of the CKMR method is expected from the availability of full genome information and the broad application of other types of kinship relationships.

近親標識再捕(Close-Kin Mark-Recapture、CKMR)法とは、サンプルから見出された近親
関係を用いて集団の親個体数を推定する方法論であり、水産資源分野を中心にその応用が
期待されている¹⁻⁶⁾。ある程度のサンプル数が必要とされる CKMR 法が着目され始めたの
は、野外の非モデル生物の一塩基多型 (Single Nucleotide Polymorphism、 SNP) マーカー
を大量かつ安価で取得できるようになってからである。加えて、遺伝マーカーを用いて生物
集団を解析する際の礎とも言える理論集団遺伝学とは独立して発展した経緯もあり、
CKMR 法に関する解説論文はまだ多くない。既存の解説論文としては、CKMR 法に関する
マイルストーンとなった Bravington et al. (2016)⁴⁾や、集団遺伝学との関連について述べた
Waples and Feutry (2022)⁷⁾が存在するが、それらの理解には数理統計の素養が必須であり
読者を選ぶ。反対に、最近出版された Frontiers in Marine Science 誌の特集で組まれた 2 報
の内の 1 報⁸⁾は数式の利用を最小限にしたレビューであるが、記載的な内容が大半であり、
ここから CKMR 法の仕組みを理解するのは難しい (もう 1 報⁹⁾は CKMR を実現するた
めのバイオインフォマティクスに焦点をあてたレビューである)。このような背景のもと本誌
5 2 巻 2 号において、CKMR 法の概略をできる限り平易かつ端折らないよう、親子関係を
用いた手法に限定して解説した¹⁰⁾。これに続き、本稿では半きょうだい関係を用いた CKMR
法について解説する。

親子関係に基づく親個体数 (雌雄合わせた成熟個体の総数、 N_{adult}) の推定量は、以下のよ
うに与えられるのであった (詳細は秋田(2023)¹⁰⁾を参照)。

$$\widehat{N}_{\text{adult}} = \frac{2n_{\text{adult}}n_{\text{offspring}}}{k_{\text{PO,obs}}} \quad (1)$$

n_{adult} 、 $n_{\text{offspring}}$ 、 $k_{\text{PO,obs}}$ は、それぞれサンプルされた親個体数、サンプルされた子個体数、
見出された親子ペア数である。子から見ると、父と母の 2 個体が必ず親として集団中に存
在する。したがって、ランダムにサンプルされた親個体および子個体が真の親子関係となる
確率は理論上 $2/N_{\text{adult}}$ となる。このことを利用して式(1)は導出される。この点を保証する大
事な仮定は、親のサンプルされやすさと繁殖成功度が独立であることであった。左辺のハッ
トは推定量であることを表している。このような推定量を一定の精度で得るには、すでに述
べたようにサンプル数をある程度の規模で稼ぐ必要がある。しかしながら、子個体のサンプ
リングと比較して、親個体のサンプリングそのものが困難となる場合は多々あるだろう。親
個体のサンプル数を一定数確保する方法の一つは、特定の親コホートのサンプリングを複
数年続けることであった。その場合、式(1)のような簡単なモデルに基づく推定量は利用で

52 きず、サンプル個体の年齢情報が推定に必要となるため応用範囲は限られてくる¹⁰⁾。以上
53 より、親個体のサンプリングが不要である CKMR 法の 1 つとして、子個体のサンプルから
54 見出された半きょうだいペア数に基づく親個体数推定には、大きな需要があると考えられ
55 る。

56 本稿では、モデリングの仮定や用語について説明したのち、同一コホート内で見出された
57 半きょうだい関係から親個体数を推定する CKMR 法について説明する。次に、異なるコホ
58 ート間で見出された半きょうだい関係を利用した CKMR 法について説明する。続いて、半
59 きょうだい関係に基づく CKMR 法を使用する際の留意点について列挙し、その適用事例を
60 挙げる。最後に、拡張可能性や関連する事項について議論する。なお、CKMR 法では雌雄
61 を区別しない sibling ペアを用いることが一般であることから、日本語でも「きょうだい・
62 半きょうだい」と記載する（同胞・半同胞と呼ぶ場合もある）。

63 1. モデリングにおける仮定と用語

64 本稿では、多回繁殖をする生物集団を想定して解説を進める。モデリングや解釈の簡素化
65 のため、繁殖シーズンに全ての親個体が 1 度だけ同時に繁殖する状況を想定する。加えて、
66 集団において空間構造はないとし、サンプルは子個体からランダムに実施されるとする。サ
67 ンプルのタイミングは、親が子を残した直後（魚類であれば当歳魚）であるとしよう。後か
68 ら説明されるように、これらの仮定が CKMR 法の適用に必須というわけではない。また、
69 実際の近親判別は遺伝マーカーに基づく推定によって実施されるため、間違いや見逃しとい
70 った不確実性が存在するが、本稿ではこの不確実性を一旦無視した上で説明を進める。

71 用語について、「親」もしくは「父」や「母」とは、繁殖シーズンに成熟している個体（もし
72 くは成熟している雄や雌）とする。ある子供のペアが母を共有する場合、そのペアは母を介
73 したきょうだい関係にあるとする。父を介したきょうだい関係についても同様とする。半き
74 ょうだい関係とは、母もしくは父のどちらかのみを共有している関係を指し、きょうだい関
75 係とは母と父の両方を共有する関係を指す。また、本稿ではコホートとは年級群を指すこと
76 にしよう。したがって、同一コホートとは集団内で同じ年に生まれた個体全体を指す。また、
77 以降のモデリングで肝要となる概念として、繁殖ポテンシャル⁴⁾と呼ばれるものがある。こ
78 れは、残す子の数が親個体によって異なる場合、個体の状態に由来するバラツキなのか確率
79 的なバラツキなのかを区別するのに必要な概念である。本稿では説明のために、繁殖ポテン
80 シヤルは親の年齢だけによって決まるとする。すなわち、集団中の親が異なる年齢から構成
81

されている場合は、親が所属するコホート間で繁殖ポテンシャルが異なる。例えば、高齢で
体重が大きな個体ほど多くの子を残しやすいことは容易に想像できるだろう。また、同じ年
齢の親間で繁殖ポテンシャルに差異がないことは、残す子の数の期待値が等しいことで表
現される（実際に残す子の数は異なっても良い）。

2. 同一コホート内で見出された半きょうだい関係を利用した CKMR 法

まずは、親間で繁殖ポテンシャルに差異がないことを仮定し、母を介したきょうだい関係
から母親個体数を推定する方法および半きょうだい関係から親個体数を推定する方法につ
いて説明する。次に、繁殖ポテンシャルが親間で異なる場合など、同一コホートから親個体
数を推定できない状況について説明し、集団遺伝学の分野で用いられる有効サイズとの関
連について述べる。

（1）母を介したきょうだい関係を利用した母親個体数の推定

同一コホートから見つかる、母を介したきょうだい関係を持つ子のペアを MSwc ペア
(Maternal-Sibling pair within cohort)と呼ぶことにしよう。同様に、父を介したきょうだい
関係を持つ子のペアを PSwc(Paternal-Sibling pair within cohort)ペアと呼ぶことにする。
MSwc と PSwc の区別は CKMR 法の運用には必須ではないが、MSwc ペア（もしくは PSwc）
だけを利用したモデルは最もシンプルな構造をしており、より複雑なモデルを理解するた
めの足掛かりとして有用であるため、ここで取り上げて説明する。すなわち母と子に着目し
たモデルとなるが、父と子に着目したモデルと読み替えても良い。また、子の性別は任意で
ある。

すでに述べたように、どの母も同じような繁殖ポテンシャルを持つと仮定する。このこと
は、ある子供から見たらどの親も等しい確率でその子の母になりうることを意味する。した
がって、下記の関係が成立する。

$$\text{同一コホートのペアが母を共有する確率} = \frac{1}{N_{\text{mother}}} \quad (2)$$

N_{mother} は、推定しようとしている母の個体数である。さて、ここでは同一コホートから子
を n 個体サンプリングしたとする（以降、本稿では子供だけをサンプリング対象とするため、
 $n_{\text{offspring}}$ のような冗長な記載はしない）。この時、サンプル中の全てのペア数は ${}^nC_2 (=$
 $n(n-1)/2)$ である。全サンプルから見つかった MSwc ペアの数 k_{MSwc} とすると、(2) 式の
右辺は下記のように表すことができる。

$$\frac{1}{N_{\text{mother}}} = \frac{E[k_{\text{MSwc}}]}{{}_n^{\square}C_2} \quad (3)$$

k_{MSwc} はサンプリングの仕方によって変化する確率変数のため、その期待値 $E[k_{\text{MSwc}}]$ が式(3)右辺の分子にくる点に留意。現実には1度きりしかサンプリングできないため、実際に見つかった MSwc ペアの数 ($k_{\text{MSwc,obs}}$ と記載する) で $E[k_{\text{MSwc}}]$ を置き換えると、下記のような推定量が得られる。

$$\widehat{N_{\text{mother}}} = \frac{{}_n^{\square}C_2}{k_{\text{MSwc,obs}}} \quad (4)$$

図 1a に、この推定量を用いる場合の模式図を示した。なお、式(4)のように、見つかった近親ペア数のみが推定量の分母となる場合、サンプル数が小さい時に推定バイアスが大きいことから、分母に+1 を追加するなどの補正が有効であることが知られている（以降の推定量についても同様、詳細は Akita(2020)¹¹⁾を参照）。



(2) 母を介したきょうだい関係を利用した母親個体数の推定

次に、母もしくは父のどちらを介したか区別しない場合を考えよう。同一コホートから見つかった半きょうだいペアを HSwc ペア(Half-Sibling pair within cohort)と呼ぶ。この場合、サンプルされた2個体が HSwc ペアとなる確率は、母を介した場合と父を介した場合の和となる。簡単のため親の性比($= N_{\text{father}}/N_{\text{adult}}$)を 0.5 と仮定すると、 $N_{\text{adult}} = 2N_{\text{mother}} = 2N_{\text{father}}$ の関係が満たされることから、以下の関係式が得られる。

$$\begin{aligned} \text{同一コホートのペアが親を共有する確率} &= \frac{1}{N_{\text{mother}}} + \frac{1}{N_{\text{father}}} \\ &= \frac{4}{N_{\text{adult}}} \end{aligned} \quad (5)$$

より一般的に性比を r とすると、式(5)の右辺は $(r(1-r)N_{\text{adult}})^{-1}$ となるが、以降では $r = 0.5$ と仮定して進める。同一コホートから子を n 個体サンプリングし、実際に $k_{\text{HSwc,obs}}$ ペアが見つかったと考える。式(3-4)と同様に式変形すると、下記のような親個体数の推定量が得られる。

$$\widehat{N_{\text{adult}}} = \frac{4{}_n^{\square}C_2}{k_{\text{HSwc,obs}}} \quad (6)$$

なお、母と父の両方を介するきょうだい関係が見つかった場合は、半きょうだい2ペア分と

して $k_{\text{HSwc,obs}}$ にカウントするのが一般的である。反例として、Sharma et al.(2022)¹²⁾は蚊を対象に、きょうだい確率と半きょうだい確率を別々にモデリングに組み込んでいる(母を介する場合は全てきょうだい関係のみだが、父を介する場合は半きょうだい関係がありえるという繁殖特性による)。

(3) 繁殖ポテンシャルが親間で異なる場合や飛び抜けて繁殖に成功した親がいる場合
ここまで得られた統計量(式(4)および式(6))は、繁殖ポテンシャルが親間で同じとしていた(仮定1と呼ぶ)。加えて、明示していなかった重要な仮定がある。それは、繁殖ポテンシャルとは独立に飛び抜けて繁殖に成功する親が出現しないというものである(仮定2と呼ぶ)。これは理論的には、親が残す子の数がポアソン分布や二項分布に従うことに相当する。仮定2が満たされないケースとしては、多産多死の繁殖生態を示す種など、ほんの一部の運が良い親の子供だけが次世代に貢献をする場合(sweepstakes reproductive success¹³⁾と呼ばれることもある)や、ランダムサンプリングが実現されない場合が想定される。これらの状況は、各親が残す子の数の分散が期待値よりもずっと大きいという場合に該当する。
仮定1や仮定2が満たされない場合の例を図1bに示した。このとき、式(6)で定義される値は、親個体数ではなく、有効繁殖サイズ(effective breeding size、 N_b)の推定量となることが知られている^{11,14)}。

$$\widehat{N_b} = \frac{4 \binom{n}{2} C_2}{k_{\text{HSwc,obs}}} \quad (7)$$

N_b は、遺伝的多様性の指標となる有効集団サイズ(effective population size、 N_e)と理論的な対応関係があることから¹⁵⁾、保全生態学的な観点からも有用な量である。仮定1や仮定2が満たされない場合、見つかる半きょうだいの数が親個体数の割に大きくなる。その結果、推定された $\widehat{N_b}$ は親個体数に比べて小さくなる。なお、 N_b は年あたりで定義されるが、 N_e は世代ごとに定義される点に注意しよう。

3. 異なるコホート間で見出された半きょうだい関係を利用した CKMR 法

すでに述べたとおり、CKMR 法は海産生物を対象とした資源量推定の文脈で発達してきた手法である。そのような種を対象とする場合、海洋環境に由来する初期生残は運不運で決まる程度が大きい、すなわち仮定2は満たされないとするのが妥当はなかろうか。そのような背景のもと、仮定2が満たされなくとも利用可能な方法が、異なるコホート間で見つかる半きょうだいペアに着目したものである。鍵となる考え方は、「大量に子を残すという幸運が、

同じ親個体で複数回起きることは滅多にない」というものである。

その一方で、仮定 1（繁殖ポテンシャルが親間で同じ）を満たさない状況下で親個体数を推定するには、異なるコホート間のペアに着目したとしても、繁殖ポテンシャルの分布の情報が必要となる。仮定 1 が満たされない状況下で半きょうだい関係から親個体数を推定する試み（図 1d）については、筆者の知る限りオオコウモリの 1 例¹⁶⁾しか査読付き論文として報告されていない。以上より、本稿では仮定 1 について認めた上で説明を進める（一般的な数理的な記載は、Bravington et al. (2016)⁴⁾の式(3.9)を参照）。

（1）母を介したきょうだい関係を利用した母親個体数の推定

まずは説明のため最も簡単な状況を考える。 t 年と $t+1$ 年の 2 年間にわたって子供をサンプルするとする。母は N_{mother} 個体存在し、 t 年と $t+1$ 年とで変化なく完全に同一であるとして（母の新規加入もなければ死亡もない）。ここで、 t 年のサンプル個体の 1 つを太郎、その母親を春子と呼ぼう。また、 $t+1$ 年のサンプル個体の 1 つを次郎と呼ぶ。このとき、

$$\text{次郎の母が春子である確率} = \frac{1}{N_{\text{mother}}} \quad (8)$$

の関係が満たされる。そのロジックは、仮定 1（繁殖ポテンシャルが親間で同じ）に基づき、全ての母親が等しく次郎の母である可能性があるということによる。式(8)の左辺はより一般的に、「 t 年にサンプルされた子と $t+1$ 年にサンプルされた子のペアが母を共有する確率」としても成立する。これらの関係の成立に仮定 1 は必須であるが、仮定 2（飛び抜けて繁殖に成功する親個体が出現しない）が不要であることがわかるだろうか。図 1c が、仮定 2 が満たされていない状況の例を示しており（仮定 1 は満たされている）、この図を用いて説明する。 t 年は一番左の母親（夏子と呼ぼう）が運よく大量の子を残したと言えよう。 t 年のサンプルだけで半きょうだいを探すと、夏子の子に由来するペアだけで占められることがわかる。一方、 t 年と $t+1$ 年のサンプル間で半きょうだいを探すと、夏子由来のペアの影響は軽減されることが視覚的にわかるだろう。数学的には、ある親が t 年に残す子の数と $t+1$ 年に残す子の数が独立であることが、式(8)の成立条件となる。

実際は、複数年にわたって母親集団が同一であることは想定できないだろう。そのような場合、母親の生存率を考えることで上記の考え方が利用できる。 t 年に母が $N_{\text{mother},t}$ 個体、 $t+1$ 年に母が $N_{\text{mother},t+1}$ 個体存在するとする。 $N_{\text{mother},t}$ 個体に含まれるある母を秋子と呼ぼう。 t 年にサンプルされた子が秋子の子である確率は、 $1/N_{\text{mother},t}$ となる。また、秋子は確率 ϕ で $t+1$ 年まで生存するとしよう。秋子が生存するという条件下では、 $t+1$ 年にサンプルさ

194 れた子が秋子の子である確率は、 $1/N_{\text{mother},t+1}$ となる。これらは独立な事象と見なせること
195 から、下記の関係が得られる。

$$196 \quad t\text{年と}t+1\text{年のペアが秋子である確率} = \frac{1}{N_{\text{mother},t}} \times \phi \times \frac{1}{N_{\text{mother},t+1}} \quad (9)$$

197 t 年における母 $N_{\text{mother},t}$ 個体は、秋子と区別することなく上記の関係が成立することから、
198 結局下記の関係式が得られる。

$$199 \quad t\text{年と}t+1\text{年のペアが母を共有する確率} = N_{\text{mother},t} \times \text{式(9)の右辺}$$

$$200 \quad = \frac{\phi}{N_{\text{mother},t+1}} \quad (10)$$

201 ここで、 t 年と $t+1$ 年のサンプル個体数をそれぞれ n_t と n_{t+1} としよう。また、これら異なる
202 コホート間で見つかった、母を介したきょうだい関係を持つ子のペアを MSbc ペア
203 (Maternal-Sibling pair between cohort) と呼ぶこととする。見つかったペアの数を k_{MSbc} とす
204 ると、式(10)の右辺は下記で表すことができる。

$$205 \quad \frac{\phi}{N_{\text{mother},t+1}} = \frac{E[k_{\text{MSbc}}]}{n_t n_{t+1}} \quad (11)$$

206 これまでと同様に、期待値を観測値で置き換えると、下記の推定量が得られる。

$$207 \quad \widehat{N_{\text{mother},t+1}} = \frac{n_t n_{t+1} \phi}{k_{\text{MSbc,obs}}} \quad (12)$$

208 ここまでは説明のため、ある年と翌年にサンプルされたペアから半きょうだい関係を探し
209 たが、実際は複数年離れていても問題はない。その場合は、生存率に補正が必要となる点に
210 注意しよう。例えば t 年と $t+2$ 年の比較であれば、母が2年間生存する確率を用いる必要が
211 あり、多くの場合 ϕ^2 を用いれば良いだろう。運用上で有用である点の1つは、後からサンプ
212 ルされた年の母個体数が推定されるということであり、母の生存率が既知であれば近年の
213 個体数情報が直接得られることにつながる。

214 (2) 半きょうだい関係を利用した親個体数の推定

215 同一コホート内のペアを利用した場合と同様に、親の性比は0.5と仮定しよう。また、よ
216 り一般的に、 t 年と $t+\tau$ 年の比較をしよう。これまでと同様に考えて、

$$217 \quad t\text{年と}t+\tau\text{年のペアが親を共有する確率} = \frac{4\phi^\tau}{N_{\text{adult},t+\tau}} \quad (13)$$

218 という関係が得られる。異なるコホート間で見つかった、半きょうだい関係を持つ子のペア

を HSbc ペア (Half-Sibling pair between cohort) と呼び、見つかったペア数を k_{HSbc} とする。
このとき、 $t + \tau$ 年の親個体数の推定量が下記のように得られる。

$$\widehat{N_{\text{adult},t+\tau}} = \frac{4n_t n_{t+\tau} \phi^\tau}{k_{\text{HSbc,obs}}} \quad (12)$$

4. 半きょうだい関係に基づく CKMR 法の留意点

(1) 推定された値が生物学的にどのような意味を持つのか

ここまで、サンプルから見出された半きょうだいペアから推定されるのは、親個体数であるとしてきた。この点について考えるため、 t 年に存在するある母 (冬子と呼ぼう) と冬子の子について考えよう。 t 年のサンプルタイミングにおいて、冬子の子が決してサンプルされないような場合はありうる。例えば、冬子はサイズの小さな若齢親であり残す子の数が小さいため、サンプルのタイミングにおいては高い確率で死滅している状況である。他にも、 $t - 1$ 年に冬子が多くの子を残したが、翌年は子を残さないという性質 (スキップ産卵) から t 年は冬子の子が見つからない、という場合もあるだろう¹⁷⁾。いずれにせよ、 t 年に繁殖活動をしなかったと見なされる冬子は、 $\widehat{N_{\text{adult},t}}$ に含まれないことになる。以上より、半きょうだいペアから得られる推定値は、成熟の有無に基づく親個体数ではなく、実際に繁殖に関与した個体の数と捉えるのがより正確であろう。この点は、式(1)で示したような、親個体をサンプルする「親子関係に基づく CKMR 法」とは大きく異なる。親子関係に基づく CKMR 法では、冬子は親個体としてサンプルされる可能性があり、サンプルされた冬子はサイズや体重等から親とカウントされる。つまり、親子関係に基づく CKMR 法から推定された $\widehat{N_{\text{adult},t}}$ は、冬子のような繁殖しなかった親個体を含むのである。Lloyd-Jones et al. (2023)¹⁶⁾ は、親子関係に基づく CKMR 法と半きょうだい関係に基づく CKMR 法の推定結果の違いに着目して、繁殖に貢献している雄の割合を推定している。

(2) サンプルの生まれ年を精度良く推定することが必須条件

親個体数に関する推定量の導出にあたって、生まれた直後の子個体がサンプルされる状況を仮定していた。この仮定が満たされない場合、上で述べたように、残す子の数が少ない親が推定値に含まれるかどうかについては影響するかも知れない。しかしながら、影響はあまり大きくない場合がほとんどであろう。重要なのは、サンプル個体の年齢情報が必須という点である。そこさえクリアできればサンプルされる個体の年齢は任意となる。ところが、多くの海産生物では、高齢になるほど年齢推定が困難になることが一般に知られており、利用

可能となるのは年齢の推定精度の高い若齢個体に限られる。一方、より多くのコホートのサンプルが利用できれば、比較できるコホートのペア数は指数的に増加し、結果的に推定値の信頼性は増していく。したがって、年齢に関する閾値の設定が親個体数の推定結果にどう影響するのかを調べることは、不確実性の理解として必須であろう。なお、年齢情報が重要な点については、「親子関係に基づく CKMR 法」でも同様である。

(3) 半きょうだいペアを探索するための近親判別に関連する制約や不確実性

最後に、近親判別に関連した制約や不確実性について簡潔に述べる。ここまで、近親判別は 100% の精度で実施可能であるという前提で説明を進めてきた。しかしながら、この前提は多くの場合誤りである。CKMR 法によるプロジェクトを始める前に、次に説明する近親判別の制約が問題となっていないかを確認した上で、判別の不確実性を見積もるのが望ましい。親子ペア探索においては、ある程度の遺伝マーカー数が利用可能であれば不確実性はほとんど無視できるだろう。反対に、半きょうだいペアの探索には大きな障壁が存在する。

半きょうだいペア (図 2a) には、遺伝マーカーから区別困難な近親ペアがいくつか存在する (詳細は Casas & Saborido-Rey (2023)⁹⁾ を参照)。CKMR 法の運用において問題となる近親ペアは、祖父母-孫ペア (図 2b) と叔父叔母-甥姪ペア (図 2c) の 2 種類である。前者のペアは、サンプルの年齢情報などから半きょうだいペアと区別できる場合も多いだろう。一方後者のペアは、年齢情報から半きょうだいペアと区別するのは困難であろう。叔父叔母-甥姪ペアが複数存在する状況とはどのような場合であろうか。それは、(半きょうだい関係ではなく) きょうだい関係となるペアが集団中で高頻度に存在している場合であり、例えば、雌が産卵期に雄 1 個体の精子を溜め込むような種などが該当する¹⁸⁾。このように、ランダム交配が満たされない状況下で CKMR 法を適用する場合は、一工夫が必要となる。

先に述べた 2 つの近親ペアに加えて、半叔父叔母-甥姪ペア (図 2d) や半いとこペア (図 2e) についても、半きょうだいペアから区別されなくてはならない。この区別は、十分な数の遺伝マーカーがあれば可能であるが、遺伝的な特性が近いことから区別に関わる不確実性の考慮は重要であろう。この点と関連して、近親判別ソフトウェアで設定される偽陽性率と偽陰性率の設定が CKMR 法の運用に影響するという問題がある⁴⁾。これらの理解には、近親判別のアルゴリズムが深く関係することから、詳細の説明は別の機会に譲りたい。

以上、半きょうだい関係に基づく CKMR 法の留意点について簡単に述べた。これらの点が全て満たされていないと CKMR 法は使えないというわけではなく、既存の研究も手探りで進めている状況である。このような問題点が現時点の CKMR 法に内在していることを認

識することは、推定値の不確実性を理解する上で重要であるだけでなく、新たな系に CKMR 法が適用できるかどうかを判断する材料になるだろう。



5. 半きょうだい関係を利用した CKMR 法の実例

異なるコホート間で見出された半きょうだい関係を利用した CKMR 法の実例について、現時点で査読付き論文として報告があるものは、軟骨魚類^{6,19,20)}、蚊¹²⁾、オオコウモリ¹⁶⁾を対象としている。オオコウモリの例を除いて、親間で繁殖ポテンシャルの差異が無いとして（仮定 1）、親個体数の推定を試みている。ここではわかりやすい例として、Delaval et al. (2022)¹⁶⁾を紹介する。

彼らは絶滅危惧種であるコモンスケイト *Dipturus batis* を対象に、2011 年から 2017 年の間に得られた若齢の漁獲サンプル（662 個体）から見出された半きょうだいペアを用いて、1996 年から 2015 年までの親個体数($N_{\text{adult},t}$)を推定している。式(13)に基づいて尤度が定義され、 $N_{\text{adult},t=1996}$ ・年あたりの生存率(ϕ)・内的自然増加率 (r 、マルサス増殖を仮定) の 3 つのパラメータが同時にベイズ推定された。生まれ年の推定のために必須となるサンプルの年齢情報は、von Bertalanffy 型の成長式から一意に推定したものをを用いた（年齢の推定精度が下がる高齢の個体については利用しなかった）。その結果、 $N_{\text{adult},t}$ の推定値として約 25,000 という値が得られた。また、得られた親個体数の年トレンドや不確実性の大きさについては慎重に判断すべきとしつつも、そのトレンドは上昇傾向であることが示唆された。加えて、見出された半きょうだいペアおよび、きょうだいペアが見つかった地点から、同種の繁殖生態や集団構造についても考察されている。近親判別に用いた遺伝子マーカー数は 6,291 SNP、見出された半きょうだいペアは 16 ペア（そのうち 1 ペアは同一コホート内のペアだったため、解析には使用せず）であった。

6. おわりに

本報告では、半きょうだい関係を利用した CKMR 法による親個体数推定について、その推定ロジックや運用上で注意すべき点などを紹介した。前回紹介した内容とは重複しないよう心がけたこともあり、併せて確認することでより理解が深まるだろう。推定量の精度評価については今回述べなかったが、サンプル数に関しては、前回と同様のロジック¹⁰⁾から、二桁の半きょうだいペア数を得ることが一つの目安となるだろう。

前回と同様に簡単なモデルからスタートし、仮定を少しずつ緩めながらモデルを拡張していくスタイルで説明をした。そのため、利用可能な推定量と必要になる仮定との関係が分かりにくかったかも知れない。ここでもう一度整理しよう。

本稿で紹介した半きょうだい関係を用いる親個体数推定法は、(i)同一コホート内の半きょうだいペアを使う場合と(ii)異なるコホート間の半きょうだいペアを用いる2パターンに大別される。(i)のケースでは、「親個体間で繁殖ポテンシャルが同じ(仮定1)」、かつ「繁殖ポテンシャルとは独立に飛び抜けて繁殖に成功する親が出現しない(仮定2)」の両方が満たされないと、親個体数の推定値はバイアスしてしまう。どちらかが満たされない場合は、推定値は有効繁殖サイズに相当する量になる。(ii)のケースは(i)と比べて、生存率の情報が得られることと、仮定2が不要になること(仮定1は必要)の2点が主な違いである。加えて、(ii)のケースでは、サンプル可能なコホート数が増えるほど比較可能なコホートペアが指数的に増えることから、推定値の信頼性が増していくという利点がある。性比については0.5でなくてもよい。運用上の留意点をいくつかピックアップすると、推定しているのは繁殖に関与した親の個体数であること、年齢情報は必須であること、(叔父叔母-甥姪ペアの原因となる)きょうだいペアが高頻度で見つかる場合は半きょうだいのペア抽出が困難であることなどである。

これまで述べてきたように、CKMR法は開発途上にある方法論である。その一方で、ゲノム情報の蓄積を伴いながら今後さまざまな種や用途に適用され、方法論は洗練されていくだろう。そのプロセスにおいて、今回の説明で仮定されたような条件も緩和され、その適用範囲が広がっていくことが予想される。例えば、全ゲノムからなるリシーケンス情報の利用が普及すれば、半きょうだいペアを他の近親ペアと区別するのは容易になる²¹⁾。一方、仮定1や仮定2が満たされない場合であっても、本稿で紹介した推定量は必ず過小方向にバイアスすることから、保守的な推定値として使うこともできるだろう。引き続き今後の発展を期待する。

謝辞

本報告は、令和5年8月22日に開催された令和5年度秋季水産学会大会ミニシンポジウム「野生水産生物における集団ゲノミクス」における講演内容の一部を、より初学者向けに加筆修正したものである。半きょうだいを介したCKMR法の応用について、多くのご指導をいただいた Jinliang Wang 博士(ロンドン動物学協会)、北門利英教授(東京海洋大学)、

中山耕至助教（京都大学）、鈴木伸明博士、藤原篤志博士、關野正志博士、中道礼一郎博士、
境磨博士、塚原洋平博士（水産研究・教育機構）に感謝する。本研究は、JSPS 科研費 23K05945
および水産研究・教育機構水産資源研究センター運営費交付金プロジェクト「ゲノム情報を
用いた資源学的研究の統一的基盤の構築およびガイドラインの作成」の助成を受けた。

文献

- 1) Skaug, H. J. (2001) Allele-sharing methods for estimation of population size. *Biometrics*, 57(3): 750–756.
- 2) Nielsen, R., D. K. Mattila, P. J. Clapham, *et al.* (4 co-authors) (2001) Statistical approaches to paternity analysis in natural populations and applications to the North Atlantic humpback whale. *Genetics*, 157(4): 1673–1682.
- 3) Bravington, M. V., P. M. Grewe and C. R. Davies. (2016) Absolute abundance of southern bluefin tuna estimated by close-kin mark-recapture. *Nature Communications*, 7: 13162, 2016.
- 4) Bravington, M. V., H. J. Skaug and E. C. Anderson. (2016) Close-kin mark-recapture. *Statistical Science*, 31(2): 259–274.
- 5) Skaug, H. J. (2017) The parent–offspring probability when sampling age-structured populations. *Theoretical population biology*, 118: 20–26.
- 6) Hillary, R. M., M. V. Bravington, T. A. Patterson, *et al.* (12 co-authors) (2018) Genetic relatedness reveals total population size of white sharks in eastern Australia and New Zealand. *Scientific Reports*, 8(1): 2661.
- 7) Waples, R. S., and P. Feutry. (2022) Close-kin methods to estimate census size and effective population size. *Fish and Fisheries*, 23(2): 273–293.
- 8) Casas, L., and F. Saborido-Rey. (2023) A review of an emerging tool to estimate population parameters: the close-kin mark-recapture method. *Frontiers in Marine Science*, 10: 1087027.
- 9) Casas, L., and F. Saborido-Rey. (2023) A review of genomics methods and bioinformatics tools for the analysis of close-kin mark-recapture. *Frontiers in Marine Science*, 10: 1113870.

- 368 10) 秋田鉄也 (2023) 家系生態学: ゲノム情報から近年の生態情報を抽出して希少種保全に
369 貢献する. 水産育種, 52(2): 81–90.
- 370 11) Akita, T. (2020) Nearly unbiased estimator of contemporary effective mother size using
371 within-cohort maternal sibling pairs incorporating parental and nonparental reproductive
372 variations. *Heredity*, 124: 299–312.
- 373 12) Sharma, Y., J. B. Bennett, R. Gordana, *et al.* (4 co-authors) (2022) Close-kin mark-
374 recapture methods to estimate demographic parameters of mosquitoes. *PLOS*
375 *Computational Biology*, 18(12): 1–27.
- 376 13) Hedgecock D., and A. I. Pudovkin. (2011) Sweepstakes reproductive success in highly
377 fecund marine fish and shellfish: a review and commentary. *Bulletin of Marine Science*,
378 87(4): 971–1002.
- 379 14) Wang J. (2009) A new method for estimating effective population sizes from a single
380 sample of multilocus genotypes. *Molecular Ecology*, 18(10): 2148–2164.
- 381 15) Waples, R. S., G. Luikart, J. R. Faulkner, and D. A. Tallmon. (20013) Simple life-history
382 traits explain key effective population size ratios across diverse taxa. *Proceedings of the*
383 *Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1768): 20131339.
- 384 16) Lloyd-Jones, L. R., M. V. Bravington, K. N. Armstrong, *et al.* (17 co-authors) (2023)
385 Close-kin mark- recapture informs critically endangered terrestrial mammal status.
386 *Scientific Reports*, 13(1):12512.
- 387 17) Swenson, J. D., E. N. Brooks, D. Kacev, *et al.* (9 co-authors) Accounting for unobserved
388 population dynamics and aging error in close-kin mark- recapture assessments. *bioRxiv*:
389 2023.02.20.529265.
- 390 18) Trenkel, V. M., G. Charrier, P. Lorance, *et al.* (4 co-authors) (2022) Close-kin mark-
391 recapture abundance estimation: practical insights and lessons learned. *ICES Journal of*
392 *Marine Science*, 79(2): 413–422.
- 393 19) Delaval, A., V. Bendall, S. J. Hetherington, *et al.* (7 co-authors) (2022) Evaluating the
394 suitability of close-kin mark–recapture as a demographic modelling tool for a critically
395 endangered elasmobranch population. *Evolutionary Applications*, 16(2): 461–473.
- 396 20) Patterson, T. A., R. M. Hillary, P. M. Kyne, *et al.* (8 co-authors) (2022) Rapid assessment
397 of adult abundance and demographic connectivity from juvenile kin pairs in a critically

398 endangered species. Science Advances, 8(51): eadd1679.

399 21) Qiao, Y., J. G. Sannerud, S. Basu-Roy, *et al.* (5 co-authors) (2021) Distinguishing
400 pedigree relationships via multi-way identity by descent sharing and sex-specific genetic
401 maps. The American Journal of Human Genetics, 108(1):68–83.

402

403 図表

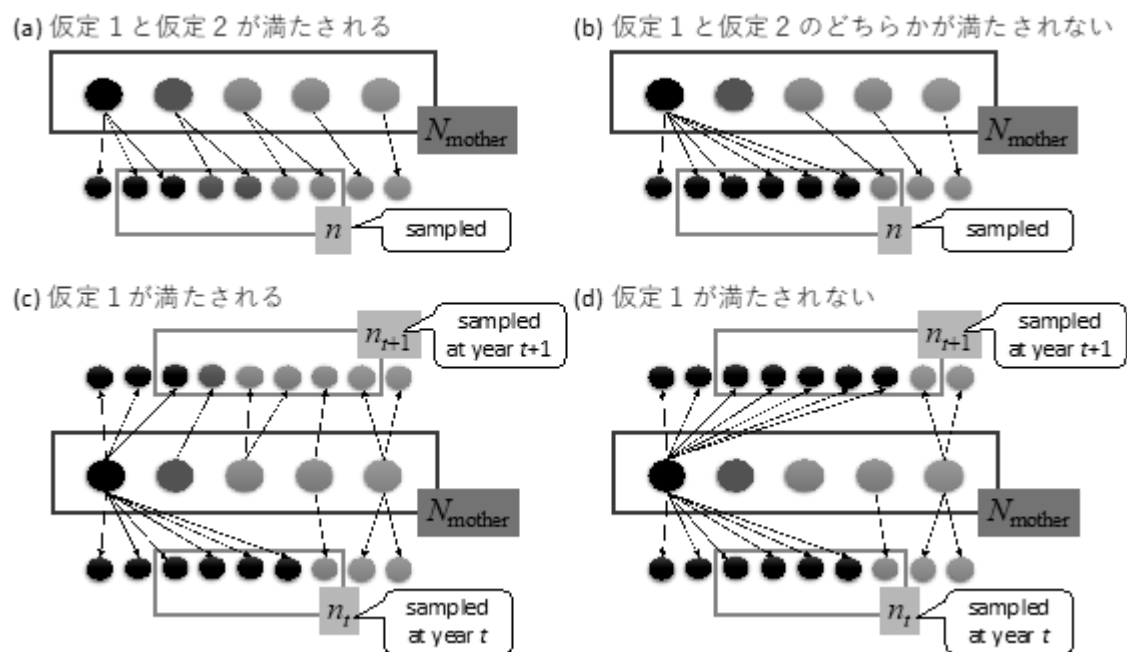
404

405 図1：母を介したきょうだい関係を利用した母親個体数の推定に関する模式図。矢印は母子
406 関係を表す。(a-b)同一コホート内のペアを利用。(c-d)異なるコホート間のペアを利用。仮
407 定1：繁殖ポテンシャルが母間と同じ。仮定2：繁殖ポテンシャルとは独立に飛び抜けて繁
408 殖に成功した母が出現しない。異なるコホート間のペアを利用する場合、母個体数の推定は
409 仮定2に影響されない。

410

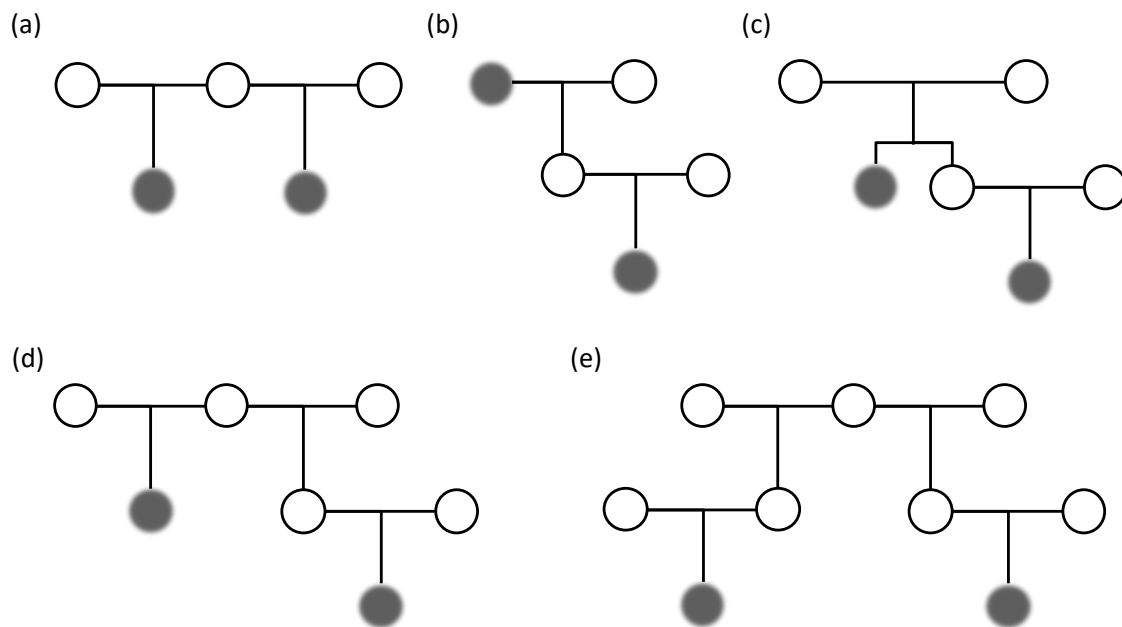
411 図2：近親ペアの模式図。黒丸の個体ペアの関係性に着目している。(a)半きょうだいペア、
412 (b)祖父母-孫ペア、(c)叔父叔母-甥姪ペア、(d)半叔父叔母-甥姪ペア、(e)半いとこペア。(c)
413 の叔父叔母-甥姪ペアだけ、きょうだい関係が関与している点に留意。

414



416

417



419