

水産総合研究センター 遠洋水産研究所 主催

第2回 生物資源の数理モデリング シンポジウム

日時 2006 年 8 月 24 日(木) 9 時 30 分から 17 時まで

場所 東京大学・駒場キャンパス・11 号館 1106 号室

(京王井の頭線・駒場東大前駅下車すぐ)

生物資源の保全・管理において、数理モデルによる評価および予測は重要な役割を担いつつある。しかし、扱う問題が現実的であるほど、モデル化の際の困難も多く、手法の高度化とともに、新たな発想が求められている。今回は、生態学、水産学、統計学に関する様々な話題を通して、これからの野生生物の数理モデリングにおいて何が必要なのか考えてみたい。

9:30 - 9:50 黒田啓行(遠洋水研)

「シンポの趣旨説明 & アホウドリ混獲評価プロジェクトの紹介」

9:50 - 10:30 藤田剛(東京大)

「房総丘陵におけるシカ個体群管理のための空間明示モデル」

10:30 - 11:10 竹中明夫(環境研)

「多種共存メカニズムは、森林の構造にその痕跡を残すのか」

11:10 - 11:50 箱山洋(中央水研)

「在来淡水魚の生息地ネットワーク: 湖沼-河川-水田の系に着目して」

(昼食 生協営業中)

13:00 - 13:40 岡村寛・仙波靖子(遠洋水研)

「NOT ALWAYS 三丁目の夕日 - Shifting Baseline Syndrome 問題への挑戦(序章)-」

13:40 - 14:20 久保拓弥(北海道大)

「植物生態学研究で使われている MCMC 計算の紹介」

14:20 - 15:00 北門利英(東京海洋大)

「遺伝統計学的方法による集団構造の推定」

(休憩)

15:20 - 16:00 島谷健一郎(統数研)

「ベイズ型ノンパラメトリック推定の森林生態学への応用例」

16:00 - 16:40 竹内幸夫(遠洋水研)

「水産で使われる統合型資源評価モデル」

16:40 - 17:00 総合討論

シンポの趣旨説明 & アホウドリ混獲評価プロジェクトの紹介

黒田 啓行（遠洋水研）

当シンポジウムは遠洋水産研究所の所内プロジェクト研究「オペレーティングモデルを用いた混獲・捕獲レベル決定ルールの評価」の一環として開催するものである。昨年に引き続き、2 回目の開催であるが、このシンポジウムでは、特定のテーマに特化することよりも、様々な話題、議論を通して、凝り固まった頭を揉みほぐし、新しい発想のもとで研究を進めることを目的としている。異なる分野の研究者間の交流、情報交換も一つの目的であり、今回も生態学、水産学、統計学などの専門家を招待させていただいた。それぞれ近い分野とは言え、なかなか一堂に会する機会がなかったというのが現状である。と書けば聞こえはいいが、もともとは「〇〇先生とうまいビールを飲みながら話がしたい」という”午前3時の思いつき”から始まった企画である。勉強するだけでなく、気楽に議論に参加していただければ、（お酒の力を借りずとも）当初の目的を達成できたことになろう。今回は当プロジェクトと遠洋水研の宣伝も兼ね、東京で開催させていただいたが、それにあたり、東京大学の嶋田正和教授および嶋田研の皆様にご会場準備などの点で協力いただいた。感謝申し上げます。しかし運営の責任は我々にあることも記しておきたい。

さて、我々のプロジェクトの話をしよう。現在、多くの漁業は何らかの組織によって管理されているが、漁業が漁獲対象種や他の関連種に与える影響を評価し、管理ルールを適切に策定することは重要な課題である。しかし、生態系の動態や漁業活動は大きな不確実性を含むため、それらに対して、より頑健な管理ルールの開発が不可欠である。近年、国際資源管理の場（例：国際捕鯨委員会、みなみまぐろ保存委員会など）で、対象種の個体群動態を模したオペレーティングモデルを構成し、それから得られるシミュレーションデータに基づいて管理ルールの有効性を事前に評価するプロセスが定着しつつある。しかし、我が国での取り組みは未だ限定的である。そこで、本プロジェクトでは、小型鯨類とまぐろ延縄により混獲される海鳥を対象に、オペレーティングモデルを用いて捕獲・混獲可能数に関する管理ルールの開発を行うことを目的としている。どちらも、管理ルールの策定が早急に望まれている対象である。

今回はこれまでの我々の成果を簡単に紹介するとともに、いま遭遇している様々な問題についても報告したい。管理ルールの設定という発想自体はシンプルでわかりやすいものだが、実際に開発に取り組んでみると、いろいろやっかいなことも多く、知恵を絞り出す必要がある。その辺りの課題に照らし合わせて、講演者の方々を紹介できれば、本シンポジウムの真面目な真の狙いも理解していただけるだろう。

房総丘陵におけるシカ個体群管理のための空間明示モデル

藤田 剛¹・鈴木 牧¹・高田まゆら¹・落合啓二²・浅田正彦²・宮下 直¹

1. 東京大学大学院農学生命科学研究科

2. 千葉県立中央博物館

私たちは、房総半島のシカの分布や個体群動態、それによって引き起こされる生態系の劣化や農業被害を予測するモデルを構築し、シカの保全、健全な生態系の維持、農業被害の軽減、の3つを統合的に考慮した生態系管理体系を構築することを目的に研究を進めている。今回は、このうちのシカの分布と個体群動態予測のためのモデルを紹介する。

房総のシカ個体群は分布が急激に拡大しており、かつその生息地がモザイク状を呈している。分布拡大途中の個体群では、分布域の中心と周辺で生息密度が大きく違う場合が多く、密度効果が一様に働かない場合が多い。モザイク状の環境は、この密度効果の異質性をより複雑にし、これに個体の分散の影響が加わると、均一な密度効果を想定したモデルでは記述不可能な現象が生じる可能性が高い。そこで私たちは、空間明示型個体群モデルを用いて、シカの分布変化と個体群動態を記述するモデルを構築した。

モデルは、房総丘陵とその周辺を含む範囲を、2,400 個のセル(約1×1km)に区切り、それを単位に繁殖と死亡、移出入数を計算する。このセルサイズは、房総での複数の雌ジカ行動圏を含む範囲である。繁殖率と死亡率は、主にセル内の条件に依存して変化する。繁殖率は、餌量がシカの栄養状態に影響し、それに応じて決まるものとした。死亡は、自然死亡と狩猟による死亡の2つに分け、自然死亡率は齢依存で変化するが狩猟死亡は各齢の個体数に比例して起こるものとした。セル間移動は、セルからの移出率と移動距離、および移動方向の3要素で決めた。移動方向は、東西南北に隣接するセル内の移動障壁の量に依存して変化する。

パラメータ推定にあたっては、房総各地で実施した植生調査データ等を用いるとともに、過去 15 年以上にわたって蓄積されてきたシカ分布と、駆除個体に関するデータを用いた。

このモデルを用い、シカ駆除のやり方として(1) 予算と労力を広範囲に広く薄くかける場合と特定の場所に集中投資する場合どちらが効果的か、(2) 集中投資する場合、どこに集中投資するとより効果が上がるのかを解析し、費用対効果を最大化する駆除計画を計算した。その結果、シカが高密度(約6頭/km²以上) のセルに集中投資することが最も効率の良い駆除法で、シカの個体数増加を抑えることができることが分かった。

在来淡水魚の生息地ネットワーク：湖沼-河川-水田の系に着目して

箱山 洋（中央水産研究所）

繁殖期に異なる生息地を利用しメタ個体群を形成する魚類にとって、生息地間の移動を確保することは、個体群が持続的に存続するために重要である。一般に、メタ個体群の持続可能性はその構成（生息域の連結・大きさ）によって著しく変化することから(Hakoyama & Iwasa, 2005)、生息地ネットワークのデザインが個体群の存続を大きく左右する。しかしながら、具体的な水生生物の生息地ネットワークに関する研究は少なく、生物の生息地間の回廊についての理論的な背景も充分とはいえない。水系における生物生息地の連続性の確保等による保護区設定や生息地連結は環境保全・生物保全上重要な問題となっている。このような背景から、環境省・地球環境保全等試験研究費において、中央水研・京大・長野水試が参画する研究プロジェクトを行い、生活史に対応した生息地利用を考慮したPVA(個体群存続解析)を平成18-20年度に行うことになった。新しく始まったこのプロジェクトについて紹介したい。

本課題では湖沼系の在来・外来種を含んだ魚類群集の繁殖期における本湖-ヨシ帯・エゴ*(注)-河川-水田(農業水路)の移動と生息地利用実態を明らかにする。また、個体群動態を漁獲情報・年齢査定等から調査する。その上で、数理モデルを発展させ、在来魚の個体群維持に対して生息地の分断化および外来魚の侵入が引き起こす絶滅リスクの評価手法と、在来淡水魚保全に向けた適切なネットワーク形成・復元に関する技術を開発する。

*エゴ：湖岸河口等に形成される植物群落の豊かな水域

多種共存メカニズムは、森林の構造にその痕跡を残すのか

竹中 明夫（国立環境研究所）

森の木々は種類を問わず光と水、そして窒素などの栄養塩を必要としている。同じ資源を使う多種の木々がなぜ共存しているのか、もっとも競争力が強い一種が他の種を排除してしまわないのはなぜか、という問題は森林生態学の大きな課題であり、これまでに提案された仮説は100を超えるとも言われる。それらの仮説はたがいに排他的ではない。どれかひとつの正しさを証明されると他の仮説が否定されるわけではない。また、同時に複数のメカニズムが関与していることもじゅうぶんありそうである。したがって、個々の仮説について、その正当性を検証し、さらにはその相対的な貢献度を評価することが必要になる。

理屈のうえでは共存を促すはずのメカニズムが、野外で本当に貢献しているかをどうしたら確かめられるだろうか。そのメカニズムが働く前提となる条件が成り立っているかを調べるのはひとつの方法である。このようなアプローチで、前提条件が成り立っていないことが明らかになれば、そのメカニズムは貢献していないと考えられる。いっぽう、前提条件が満たされていても、それが直接そのメカニズムの貢献を証明することにはならない。その他の条件により、実質的には貢献していない可能性も考えられる。

あるメカニズムの貢献に付随して現れるパターンを検出するというアプローチは、より直接的な証明になるだろう。特定のメカニズムとどのようなパターンとが結びついているかを調べるにはシミュレーションモデルが有効である。本講演では、森林動態の個体ベースモデルに、繁殖の時間変動と、親木の近くでの芽生えの高死亡率というふたつの共存促進メカニズムを組み込んでシミュレーション実験を行った結果を紹介する。

いずれの共存メカニズムとも多種の共存を促進することが確認できた。しかし、それぞれのメカニズムが働いているときに特異的な森林構造のパターンを見つけることはできなかった。同種個体の空間的な集中度、種ごとの個体数の相対的な関係、種ごとの成木の個体数と幼木の個体数との関係などを調べたが、確率的なゆらぎがあるなかで検出可能な特徴的なパターンは見いだせなかった。この結果は、やみくもに森林の構造を調べても多種の共存メカニズムが見えてくるわけではなく、実証研究では十分に方法論を練る必要があることを示唆している。

また、ふたつの共存メカニズムの効果は単純に相加的ではなかった。したがって、複数のメカニズムが働いているときの個々のメカニズムの貢献割合といったものを定義することはできない。この点についても、方法論の一層の検討が必要だろう。

NOT ALWAYS 三丁目の夕日 - Shifting Baseline Syndrome 問題への挑戦(序章)-

岡村 寛・仙波 靖子 (遠洋水産研究所)

わたしたちが見ている海はかつてもそうであったのか？かつて日本の周辺にはマグロがうじゃうじやいたという話を聞いたことがある。しかし、現在、近海のマグロは大変な高級魚で、一般家庭の食卓でその姿を見ることはまずない。世にある多くの逸話は本当であろうか？本当だとして、我々はそれを復元できるのだろうか？ Pauly (1995) は、漁業にまつわるこうした問題を Shifting Baseline Syndrome と呼んだ。今、我々は北太平洋のサメ類のデータを用いてその問題に取り組み始めた。この講演はそのプロローグとなるものである。

サメ類は、長寿命で成長・成熟が遅く、繁殖能力が低いことで、漁獲の影響を受けやすく、さらに減少状態からの回復が遅いことが知られている(Musick et al. 2000)。また、我が国周辺のサメの多くは混獲で獲られている。混獲生物であることは、情報に多くの不確実性が入り込むことを招き、適切な資源の評価・管理を難しくする。Baum et al. (2003) は北西大西洋のサメ類の多くが激しく減少していることを指摘し、論争を招いた(Burgess et al. 2005, Baum et al. 2005)。真実を知り、サメ類を適切に保護・管理していくためには、“逸話の中の過去”の真偽をつきとめなければならない。

北太平洋のサメ類はマグロ延縄による混獲で漁獲される。主対象種でなかったため、かつての漁獲の記録は「サメ類」となっていて、どの種がどれだけ獲られたのか、我々が即座に知ることはできない。1990年代になって、種ごとの記載がなされるようになった。しかし、種ごとの記載がなされるようになってからも、記録には不確実性が伴う。報告は義務ではないため、まったく記載しない者や価値の高いサメだけを記載する者などがいるからである。サメ類資源の歴史的な推移を知るために、こうした様々な不確実性をうまく取り扱うことができるモデルを開発する必要がある。

多くの不確実性を柔軟に扱うためにベイズ法を用いることは有効である(McAllister and Kirkwood 1998, Kaplan 2005)。我々は北太平洋のサメの過去のトレンドを復元するため、ベイズ法を用いた状態空間モデルアプローチを考案した。事後分布の推定は複雑になるので、モンテカルロ近似を使う必要がある。そこで、マルコフ連鎖モンテカルロ法を利用するため、WinBUGS を使用した(e.g., Meyer and Miller 1999)。本講演では、まだ実際のデータを使った分析ができていないため、シミュレーションを用いたモデルのパフォーマンス評価の予備的な結果を紹介することとする。シミュレーション結果は、それなりに見込みがありそうな印象を与えた。ただし、種別記載のあるデータが有効な年数はまだ短いため、事前分布の影響が大きいようである。

ここで扱うベイズモデルはシンプルで理解しやすい形をしているので、この後に講演される久保さんや北門さんのマニアックな話の入門にもなるであろうことを期待するものである。

引用文献

Baum, J. K. et al. (2003) *Science* 299: 389-392. Baum et al. (2005) *Fisheries* 30 (10): 27-29.
Burgess et al. (2005) *Fisheries* 30 (10): 19-26. Kaplan, I. C. (2005) *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 1710-1719. McAllister, M. K. and Kirkwood, G. P. (1998) *ICES J. Mar. Sci.* 55: 1031-1060. Meyer, R. and Millar, R. B. (1999) *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 1078-1086. Musick, J. A. et al. (2000) *Fisheries* 25: 91-93. Pauly, D. (1995) *TREE* 10: 43.

植物生態学研究で使われている MCMC 計算の紹介

久保 拓弥（北海道大）

前半は植物生態学で使われはじめているベイズ統計学や Markov Chain Monte Carlo 計算を紹介するために簡単な例を説明し、後半では MCMC 計算法の有望な応用分野である空間構造のあるデータ解析の例を紹介する。ベイズ統計学は 1990 年以降の計算機集約的な MCMC 計算の発展に伴い、さまざまな分野のデータ解析の統計モデリングにおいてこれまでの難問を解決できる強力な手法として応用範囲が拡大しつつある。生態学周辺においても事情は同様で、複雑な構造をもつデータをあつかわねばならぬ生態学研究者はみなベイズ推定する Bayesian になっていくだろう、と先鋭的な生態学データ解析者の一人である Clark は指摘している。生態学でこういった手法が適用できそうな例の一部をあげてみると、いずれもわれわれにとっては「ありがち」な状況だとわかるだろう：

- ・一個体から何度もサンプリングをくりかえす縦断的データ (longitudinal data) の解析、あるいは擬似反復 (pseudo replication) 問題への対策
- ・実験ブロック差がある中での個体差といった階層性のある (あるいはネストされた) random effects のモデリング
- ・距離が近いほど二個体は挙動がより似ている、といった空間相関の問題

後半では、森林の林冠部における光強度の空間分布の実測値を用いて葉群配置を推定する新しい方法を紹介する。植物群落 (林冠) の生産力を推定するためには、三次元空間上に分布しているそれぞれの葉群における受光量が必要である。しかし、林冠内すべての葉での受光量の直接測定は不可能である。これに対して、林冠を三次元格子で分けし、各格子点における光量子密度の瞬時値は比較的測定しやすい。この観測による「三次元光分布データ」があれば、門司・佐伯モデルの考えかたを応用して葉群の分布と各葉群における光強度の推定が原理的には可能である。ところが、観測された三次元光分布を (おおよそ) 「再現」する葉群の配置は無数に存在し、光分布を再現可能な葉群配置ごとにデータへの「あてはまりの良さ」が異なる。これは「もっともらしい」葉群配置たちが Gibbs 分布に従うためである。そこで MCMC 計算によって葉群配置の「サンプリング」を使って、北大雨龍研究林 (母子里) 内の 17 年生ダケカンバ林 (樹高 7-9m) で 2002 年 8 月に得られた三次元光分布データを「再構成」を試みた。

参考 URL (解説・文献・計算ソフトウェアなど)

- ・<http://hosho.ees.hokudai.ac.jp/~kubo/ce/>
- ・<http://hosho.ees.hokudai.ac.jp/~kubo/forest/moshiri/>

遺伝統計学的方法による集団構造の推定

北門 利英（東京海洋大学）

自然集団の多くは、時空間的な集団構造を有すると考えられる。例えば、集団の地理的な分離は集団の分化をもたらす。また、異なる集団の混合、その混合率の空間的な違い、あるいは混合率の時間的な変化なども現実にもみられる構造である。このような集団構造は集団の遺伝的な組成に影響を与えるが、逆に、その遺伝的な情報を利用することで集団構造を探ることが可能な場合もある。生物保全や資源管理の実践の場では、生物の集団構造を理解することが重要であり、近年では遺伝的データの利用を想定した様々な方法が提案されてきた。

集団構造を表現するためのモデリングでは、しばしば潜在変数や階層構造を伴う。このように統計モデルが自ずと複雑となる一方で、推測効率を向上させる推測方法も発展してきた。また、マルコフ連鎖モンテカルロ法(MCMC)に代表されるように、複雑なモデルの下での計算アルゴリズムも同時に利用されてきた。

そこで本発表においては、メタ個体群における遺伝的差異(F_{st})の推定、および継時サンプリングによる放流集団の混合率推定のなどの例を通して、モデリング、推測方法、そして推定アルゴリズムの紹介を行う。

ベイズ型ノンパラメトリック推定の森林生態学への応用例

島谷 健一郎（統計数理研究所）

森林は、長期間かけて調査しないと、その動態を解明できず、将来の予測もできない。そのため、森の中に調査区を設け、その中の全立木に印を付け、その成長・死亡・誕生を追跡して行く。樹木の場合、一般に大量の種子を生産し大量の実生が芽生えるがその大半は死亡し、ごく一部が大木となる。従って、死亡率は若い時に高く、年齢を重ね大きくなるに連れて減少するわけだが、そのパターンは種によって異なる物と思われる。

そこで、例えば直径に応じて死亡率がどう変化するか、種ごとに計算しようとする。例えば長崎県対馬の照葉樹林にある4haの調査地12年間にわたるデータを利用すると、そこには直径5cm以上の木がだいたい5000本もあるのだが、同時に40近い樹木種が共存している。そのため、種に分けた上でさらに細かい直径階級に分けて行くと、各階級には高々2-3本しか木が入らず、その1本が死んだり全部生残していたりするそのため、単純に階級ごとに死亡率を計算すると、大半が0%ながら所々に100%を示すグラフになってしまいかねない。一方、階級幅を広げると、5-20cmあたりでめまぐるしく変化しているかもしれない直径と死亡の関係を見落としてしまうであろう。

そこで0%と100%の間を振動するデータを滑らかな曲線で平滑化して全体傾向を見出す事を考える。でも平滑化が行き過ぎると全体で増加か減少かしか表さない。反対に細か過ぎると相変わらず振動のままである。いかにして”適度”に平滑化するかが問題となる。この平滑化をベイズの枠組みで定式化し、対応する情報量規準を用いて最適な平滑化を選ぼうという発想のもとで、1980年代から統数研を中心にして研究が進められてきている。そのひとつの手法を対馬における樹木の直径依存死亡率に適用してみると、単純に大きくなると死亡率が下がる種だけでなく、大きくなり過ぎると、恐らく老衰だろうが再び死亡率の上がる種もあれば、逆に大きさに関係なく一定の種もある事がわかった。死亡パターンだけを見ても種は多様な広がりを見せてくれ、こんな多様性も様々な種が共存できるひとつの機構なのであろう。

死亡パターン以外にも、生態学において、サイズ分布や推移行列モデルにおける推移確率、観測点間における値の推定など、様々な応用が考えられる。

水産で使われる統合型資源評価モデル

竹内 幸夫（水産総合研究センター遠洋水産研究所）

水産、特に水産資源管理では、漁業で獲られる海産生物の資源量の推定が第一の課題となっている。また、推定結果が現実の資源管理に直結している。そのために漁業や調査による漁獲量、努力量、漁獲物体長組成等、様々なデータソースからの様々な多量の情報が昔から収集されてきた。近年の計算機の発達により、これらの多量の情報をまとめて”統合型資源評価モデル”と総称されるモデルで解析することが流行している。統合型資源評価モデルと言われる範疇には、個体群動態モデルとしては年齢構造モデルから、サイズベイスの年齢構造モデル、あるいはサイズ構造モデルまで様々なモデルを含み、また統計手法的にも最尤法もベイズ的手法も使われるので、必ずしも一つの決まった型のモデルを指すわけではない。ここでは、まず、カツオマグロで、使用されている、典型的な統合モデルである Multifan-CL (Fournier et al 1998)、Stock SynthesisII (Methot 2006)と実際の解析結果と資源管理への応用と問題点について紹介する。次に、最近我々のグループで取り組んでいるシミュレーションデータによる統合型資源評価モデルのモデル自体の評価に関する取り組みについて簡単に紹介する。