

ベイズ状態空間モデルによる個体群動態の推定

統計思考院 特任助教 深谷肇一

背景

生物の数や分布の変化を決定する過程を理解することは生態学の中心的課題の1つである。ある種の個体群動態は生物間相互作用による密度効果や環境変動など非生物的要因の影響を受けて決定していると考えられるが、これらの生態的過程を全て実験的に検証することは難しい。そこで個体群動態を駆動する生態的過程を個体群サイズの野外観測時系列データから統計的に推測する。野外データには観測誤差が含まれるが、よりバイアスの少ない推定を行うための有用な枠組みとして状態空間モデルが利用される。

個体群サイズの観測時系列データから生態的過程を推定する

● システムモデル

個体群サイズの対数を $x = (x_1, \dots, x_T)$ として、その時間的変化をGompertz方程式によって表す。

$$x_t = r + (1 - \alpha)x_{t-1} + \epsilon_t, \epsilon_t \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2)$$

r : 内的自然増加率

密度効果が無視できるくらい個体群サイズが小さい時の個体群増加率

α : 密度依存性

個体群サイズの増加に伴う個体群増加率の減少率（密度効果）

σ^2 : 過程分散

密度効果では説明されない個体群増加率の確率的な変動（環境変動の影響など）の規模

$\theta = (r, \alpha, \sigma^2)$ としたとき、 $x_t (t = 2, \dots, T)$ の条件付き分布は以下のように表される。

$$f(x_t | x_{t-1}, \theta) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} \exp \left\{ -\frac{[x_t - (r + (1 - \alpha)x_{t-1})]^2}{2\sigma^2} \right\}$$

● 観測モデル

個体群サイズの観測値を $y = (y_1, \dots, y_T)$ として、観測値の条件付き分布 $f(y_t | x_t, \phi)$ を適当な観測方程式によって表す（ ϕ は観測方程式の未知パラメータ）。 x_t が与えられたときの y_t の条件付き分布を考えることで、野外調査における観測誤差をモデリングする（観測誤差を無視した推定は密度依存性の推定にバイアスを生じることが知られている）。

● パラメータのベイズ推定

Gompertz方程式の未知パラメータ $\theta = (r, \alpha, \sigma^2)$ の事後分布 $f(\theta | y)$ は以下のように表される。

$$f(\theta | y) \propto \prod_{t=1}^T f(y_t | x_t, \phi) \prod_{t=2}^T f(x_t | x_{t-1}, \theta) f(x_1, \theta, \phi)$$

$f(x_1, \theta, \phi)$ は (x_1, θ, ϕ) の同時事前分布。事後分布 $f(\theta | y)$ からのサンプルをMCMCによって得る。



キタイワフジツボの個体群動態

分布域に沿った個体群過程の変化

- 個体群の変動性は分布域に沿ってどのように変化するのか？
変化はどのように生じているのか？

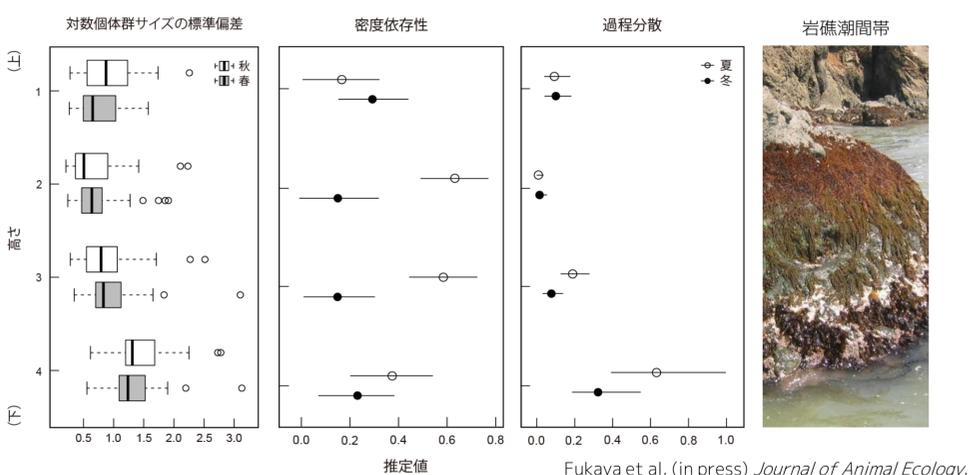
● Variable center 仮説

環境条件が種にとって適した分布域中央部では、密度依存性が過大補償となり個体群動態が不安定化するため、周辺部と比べて個体群変動性が高い。

Variable margin 仮説

環境条件が種にとって耐性限界に近い分布域周辺部では、個体の生存率などが環境変動の影響をより受けやすいため、中央部と比べて個体群変動性が高い。

▶ 岩礁潮間帯に生息するキタイワフジツボで検証



● Variable margin 仮説を支持

キタイワフジツボの個体群は分布域の中央部と比べて周辺部の方が変動性が高い。これは、増加率の確率的変動の規模が周辺部で大きくなるためである。

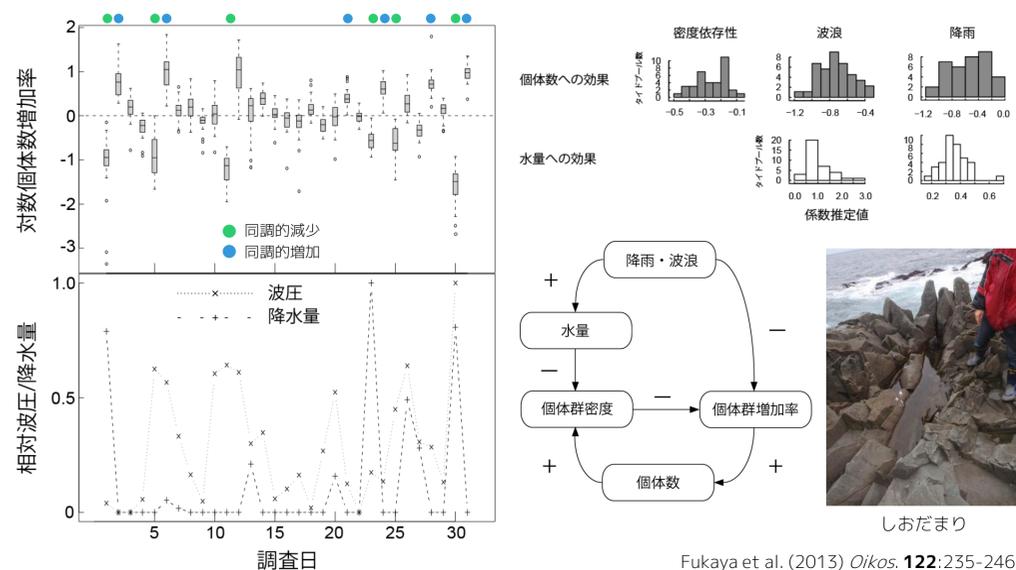


シオダマリミジンコの個体群動態

生物的・非生物的な駆動要因とその帰結

- 生物の生息地の大きさが変化すると個体群密度も変化する。密度の変化はまた、密度効果を介して個体数に影響するだろう。生息地サイズが変動する生態系において、個体群はどのように変動するのだろうか？またそれはどのように駆動されているのか？

▶ タイドプールに生息するシオダマリミジンコで検証



● 気象と密度依存性の複合的作用による調節的変動

シオダマリミジンコの個体数変動は降雨・波浪をきっかけとする同調的減少とその後すぐの同調的增加によって特徴付けられる。これは、降雨・波浪による個体数の減少・水量の増加に伴う密度の減少のため密度効果が同調的に緩和されるからである。