

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

継時的標識再捕データを用いたベイズ的状态空間モデルによるミナミハンドウイルカTursiops aduncusの資源動態解析

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2021-06-21 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 片山, 佳実 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/2163

修士学位論文

継時的標識再捕データを用いたベイズ的状態空間モデル
によるミナミハンドウイルカ *Tursiops aduncus* の

資源動態解析

平成 29 年度

(2018 年 3 月)

東京海洋大学大学院

海洋科学技術研究科

海洋管理政策学専攻

片山 佳実

目次

第1章 背景と目的.....	1
1.1 標識再捕法による生存率推定・資源量推定.....	1
1.2 ミナミハンドウイルカの生態学的背景.....	2
1.3 御蔵島個体群.....	2
1.4 目的.....	3
第2章 資料.....	5
2.1 御蔵島での個体識別調査.....	5
2.2 発見履歴.....	8
2.3 変数定義.....	11
第3章 方法.....	12
3.1 標識再捕記録を用いた生存率推定；CJSモデル.....	12
3.2 標識再捕記録を用いた資源量・生存率・移住率推定；JSモデル.....	14
3.3 モデル定義（生活史ステージ、性別、年変動）.....	16
3.4 ベイズ推定の方法と事前分布.....	18
3.5 モデル診断.....	20
第4章 結果.....	21
4.1 生存率の推定結果.....	21
4.2 モデル診断の結果.....	35
4.3 JS 資源量・移住率の推定結果.....	38
第5章. 考察.....	40
5.1 御蔵島ミナミハンドウイルカの年間生存率推定値について.....	40
5.2 生活史ステージによる生存率の差の検証.....	41
5.3 性別による生存率の差の検証.....	43
5.4 生存率の年変動に関する検証.....	43
5.5 他海域等における先行研究との比較.....	43
5.6 生息地の利用と環境収容力.....	44
5.7 本研究の意義：資源保護への貢献.....	44
5.8 今後の課題.....	45
謝辞.....	47
参考文献.....	48
付録.....	52

第1章 背景と目的

1.1 標識再捕法による生存率推定・資源量推定

海棲哺乳類の個体群動態に関して、最も基本的且つ重要な役割をもつパラメータの一つが生存率である。生存率は個体群動態への影響力が大きく、生態学的に重要であるにも関わらず、海棲哺乳類特有の生息域の広さや寿命の長さ、加えて調査を行う際の政治的・経済的な問題など様々な理由から、長期的なモニタリングが困難であり、生存率の推定や個体群動態に関する研究が十分でないことが多い。生存率は性別や生活史ステージによって異なると考えられ、さらに同一個体群中においても年変動や周期的な変動の傾向を示すことも考えられる (Stanton and Mann 2012)。特に複雑な個体群を構成し、集団内での個体の役割分担などといった高度な社会構造をもつと言われている小型鯨類などにおいては、どのような要因によって生存率が異なるかを明らかにすることで、繁殖生態や分布などの理解にも役立つと考えられる。さらに生存率や個体群動態、資源量の解明は、個体群の管理手法や保護政策を設定する際にも、より適切な選択をするのに役立つと考えられる (Gimenez *et al.* 2007; Kery and Schaub 2012)。

原則として、最も簡易的に考えると生存率とは、ある時点での発見個体数に対する後の時点での発見個体数の割合である。発見が完全であれば発見個体数＝生存個体数と言えるため、一定時間のあいだにどれだけの個体が死亡したかを観察することによって生存率を表すことができる。しかしながら野生鯨類などを対象とした場合、発見は完全でないため、生存しているのに発見できない個体が存在し、「非発見の生存」と「死亡」を区別することができない。

そこで、鳥類や哺乳類の個体群に対して標識再捕法という資源量や生存率、発見率、個体群の成長率などを推定する方法が開発・利用されてきた。特に Cormack-Jolly-Seber (CJS) model というモデルは閉鎖空間での個体ごとの複数回の発見記録が得られる状況を仮定して、生存率を推定するモデルである (Kery and Schaub 2012)。個体ごとの記録を用いるには群れの中の個体を識別する必要があり、一般的に標識再捕法が用いられる。

標識再捕獲法の枠組みとは、基本的にある時点に個体を捕獲し標識を付与した後、即時に放流する。標識は個体ごとに異なる固有のものを用いる。その後の調査で再捕獲(再発見)された個体に関して、標識から個体を識別し再捕獲の情報を記録、再び放流することを繰り返すことである。この方法により、標識個体の複数回の記録から資源量や生存率を推定する。海棲哺乳類を対象に標識再捕獲法を適用した例では、Banks Peninsula (New Zealand) のセツパリイルカ (Gormley *et al.* 2012) や Gulf of St. Lawrence (Canada) のナガスクジラ (Ramp *et al.* 2014) の生存率推定に関する研究などがある。

CJS モデルに加え、閉鎖集団に対する推定方法の発展により、出産や移出入がある場合を仮定して生存率と加入率の両方を同時に推定する、Jolly-Seber (JS) model が開発された (Schwarz,

2001) . 制限つき占有モデルや多状態モデルなどが適用され、個体群にどのタイミングでどの個体が加入したかを、推定により求めることができる。このモデルでは標識がついた個体のみを扱う CJS モデルと異なり、新たに未標識個体をモデリングすることで資源量推定を可能にした (Schwarz, 2001) .

1.2 ミナミハンドウイルカの生態学的背景

本研究における対象生物はミナミハンドウイルカ *Tursiops aduncus* である。分布は東アフリカ、インド洋から太平洋西部にかけての温暖な海域から熱帯の海域の特に沿岸部や島嶼部である (Reeves and Horokou NDF Workshop WG5-CASE STUDY) . 日本やその近隣海域では、小笠原諸島、伊豆諸島の鳥島や御蔵島、沖縄、奄美大島、天草下島、鹿児島湾、京都府の栗田湾、石川県の能登島、台湾、香港、中国、東シナ海などの海域で発見されている (Brownell and Funahashi SC/65a/SM26; Shirakihara *et al.* 2002; Kogi *et al.* 2004; Wang *et al.* 2000) . 資源量は海域ごとに大きく異なり、例えば現段階での最大の個体数といわれるバングラデシュで 2239 頭 (95%CI: 1985-2524) と推定されている (Mansur *et al.* 2012) が、一方で比較的小さい個体群に関して、南ザンジバル周辺に生息する個体群は 120 頭 (95%CI: 97-149) と推定されている。

ミナミハンドウイルカの個体群動態的パラメータの生態学的な特徴について、生活史ステージや性別による差の有無に関する研究もなされている。ライフスパンに関する研究は多くは無いが、Fernandez and Hohn (1998) による歯の成長層を用いた年齢査定に関する研究から、最高齢の雄が 33 歳、雌が 41 歳とされている。また、最も近縁種とされるハンドウイルカを対象とした研究において、生存率の性差に関して複数の海域の研究により、雌の方が雄よりも高い生存率を持つという結果が示されている (Stolen and Barlow 2003) . さらに Currey *et al.* (2009) の研究より、生活史ステージによる生存率の差が示された。

1.3 御蔵島個体群

御蔵島では、1994 年に発足した御蔵島バンドウイルカ研究会によって個体識別調査が開始された。調査体制が変わりながらも、個体識別調査そのものは現在まで続いており、御蔵島周辺で観察された個体に関する 23 年分の情報が蓄積されている。本海域で行われている調査では、水中でシュノーケリングを行いながら、直接観察及びビデオ撮影により、体表面の傷など自然標識を手がかりに発見個体や撮影個体を記録する。鯨類調査の最も一般的な手法とも言える船上からの観察を主な方法とする調査などでは、背びれの自然標識しか観察できず、ひれや背面の観察だけでは個体識別はできるが雌雄を判別することはできない。一方で、御蔵島ミナミハンドウイルカの調査では水中での直接観察が可能のため、性別に加え生活史ステージの情報も得ることができる。

図 1 は個体識別調査で記録された 2003 年から 2016 年の年毎かつ Adult, Subadult, Juvenile, Neonate という 4 つの生活史ステージごとの合計識別個体数である。

同海域での 20 年以上にわたる継続した個体識別調査により, 例えば近年 8 年間で毎年再発見された個体数は個体群中で 36.7%に上るなど, 御蔵島周辺海域において, ある年に識別された個体が後の年に連続して記録されることが多いことも分かっている。冬の期間(およそ 11 月~2 月)は個体識別調査や観光ドルフィンウォッチングが行われなため, 同海域にいるという証拠の記録は無いが, 少なくとも冬以外の季節は複数年にわたり同一個体を含む群が御蔵島周辺海域に分布している。

しかしながら, 御蔵島からの個体の移出も発生しており, 本個体群は地理的に閉鎖しているとは言えない。個体識別により移出個体の把握が可能なことから, 過去 20 年の間に複数回, 移出が確認されており, 年でまとめると 2008 年, 2010 年には少なくともそれぞれ 16 頭, 10 頭の大規模な移出が確認されている (Tsuji *et al.* 2017) 。

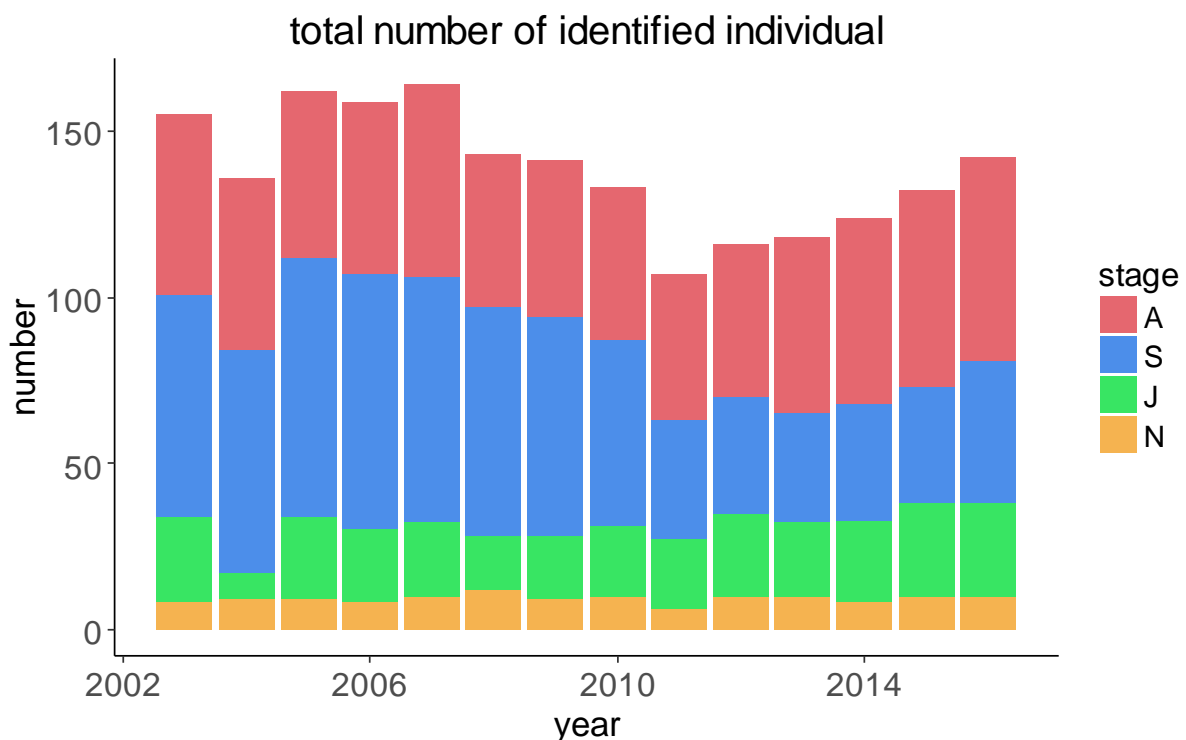


図 1. 2003~2016年の個体識別調査で記録された合計識別個体数と4つの生活史ステージ毎の識別個体数

1.4 目的

1994年から御蔵島で行われている個体識別調査より, 1年間に発見され識別される個体数は毎年あまり変わらず, さらに2003年から2016年までに発見された286頭のうち29個体は全14

年で毎年連続して観察されていることが分かっている。しかし、このように経時的な調査努力と観察記録の蓄積がありながら、同個体群に関する個体群動態的パラメータの解析などは十分に行われていない。

そこで、個体群動態及びそれに作用するパラメータを明らかにするため、本研究では個体識別調査による豊富な個体ごとの標識再発見データを用いて、御蔵島周辺に定住していると考えられるミナミハンドウイルカ個体群の個体数および生存率を推定することを目的とした。調査における観察は完全ではなく、CJSモデルにおいての永久的な移出と死亡は区別できないため、今回扱う生存率は全て移出などを含む「見かけの生存率」となる。また、ミナミハンドウイルカの生態学的な観点から性別や生活史ステージごとに寿命や生存率が異なるといった知見があるため、本研究では生活史ステージおよび性別ごとの生存率を推定し、生態学的カテゴリーの違いによる生存率の差についての検証を行うことも目的とした。また、14年間で生存率に継時的な変動が見られるかについて、年ごとに生存率を推定し、その挙動を明らかにすることを目的とした。

資源量推定については、JSモデルを用いて資源量や生存率、加入率も同時に推定し、個体識別調査により得られた総識別個体数との比較やCJSモデルにより推定された生存率との比較を行うことを目的とした。

第 2 章 資料

2.1 御蔵島での個体識別調査

調査海域は、東京都の伊豆諸島御蔵島の周辺海域である。御蔵島は東京から南に約 200km 離れた、太平洋に浮かぶ一周約 17km、面積約 20.6km²の休止火山島である(北緯 33-52', 東経 139-43'; 図 2)。

1994 年、観光ドルフィンウォッチングの影響を評価するため、個体数の把握を目的として個体識別調査が開始された。一連の野外調査の流れおよび調査で得られる映像データの記録様式について以下に紹介する。調査の時期は、御蔵島での観光ドルフィンウォッチングが行われる時期に準じており、その期間は 3 月下旬から 11 月上旬である。そのうち、実際に調査を行う期間は詳細に定められていない。年毎に参加する調査者の都合によって異なるが、およそ 5、6 月から 10 月までの間で天候など考慮し、断続的に行われる。調査範囲は岸から約 300m 以内の御蔵島の外周であり、出港から帰港までを 1 回の調査とする。近年では、1 出航あたり約 2 時間を目安として調査が行われている。調査が行われる時間帯は大きく分けて 3 つであり、早朝(6~8 時)、午前(9~11 時)、午後(2~4 時)がある。天候や海況が許す場合でも 1 日最大出航回数は 3 回までと定められている。調査に用いられる船は定員 10 名ほどの小型漁船(図 3)で、調査者は商業イルカウォッチング船に便乗して調査を行う。航行中にイルカの群れを発見した際、船上からの観察だけでなく、海に入り直接観察とビデオ撮影を行う。シュノーケリングでイルカを観察し、一頭一頭ひれの欠けや体表面の傷などの自然標識を撮影する。イルカが去った後は船に戻り、同じ群れまたは別の群れを捜し、多い時で 8 回ほど入水を繰り返す。帰港後は、調査ごとに撮影したビデオ映像の解析を行う。調査航路は天候や海況、他船の状況などを考慮して決められるため日によって様々であり、イルカの発見も日和見である。また、調査の時間帯もランダムであり、時間帯による行動の違いはあると考えられるが、発見のしやすさには大きな影響が無いと仮定する。御蔵島で発見されるイルカの群は、多くの場合 2、3 頭から 10 頭前後であり、個体群全体に対する 1 回の調査で発見できる個体数の割合はたいてい小さくなる。

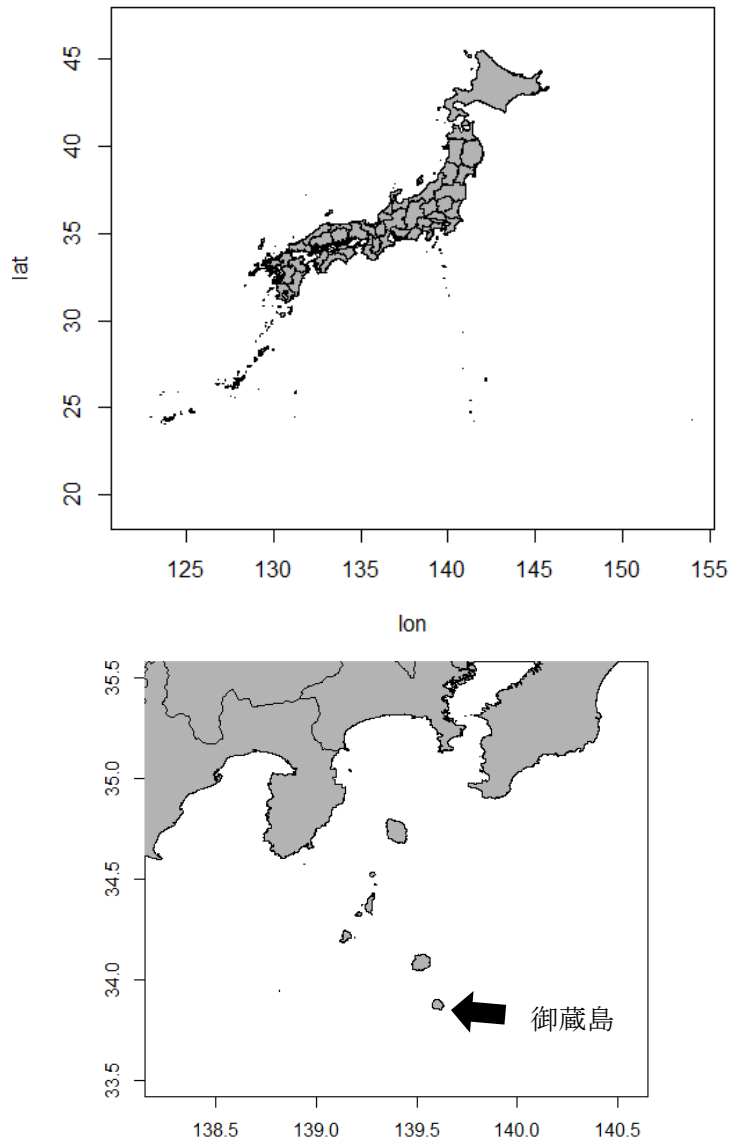


図 2. 御蔵島および伊豆諸島周辺地図



図 3. 個体識別調査時に使用した船 (例)



図 4. 御蔵島周辺のミナミハンドウイルカ個体群に見られる自然標識

御蔵島周辺で観察されるミナミハンドウイルカの体表面にはダルマザメの食痕と考えられる円形の傷がよく見られる(図 4)。これらの傷痕は個体識別や鯨類の系群構造の研究において自然標識としてしばしば用いられる (e.g. Bando *et al.* 2010; Moore *et al.* 2003)。したがって、本個体群における個体識別は人工のタグなどとは異なり、自然についた食痕やひれの欠けなどを手がかりに行われる。御蔵島での調査方法により、イルカ 1 頭に対し、3 つ以上の異なる自然標識を確認された個体が識別可能な個体とされ、その時点で個体ごとの傷の箇所や個数、様子などが詳細に描かれたカタログが作成される。識別可能な個体に新たに食痕などの自然標識がついた場合は、その時までについていた自然標識を注意深く確認し、新たな傷をもつ個体と同一個体であることが判断できたらカタログを更新する。調査者が帰港後に行う映像解析では、カタログを用いて映像に映っていた個体を識別して記録する。個体によっては 20 年以上前から蓄積・更新されてきたカタログが存在する。このようにして各個体の自然標識を手がかりに標識再捕法のフレームワークを適用する。

一般的に、鯨類の観察や目視調査では、船上からの観察しか行うことができない場合が多い。そのため、自然標識として利用することができるのは、ひれの欠けや背面の一部のみである。これに対し、自然標識による個体識別に加え水中での直接観察が可能なことから、生殖器官部分などの観察により性別が判明したり、体の色や大きさ、同伴個体の有無・行動の違いなども併せて観察できることから、生活史ステージを定めたりすることができる (Kogi *et al.* 2004 の定義参照)。生活史ステージは経年的に変化するが、個体識別が可能であるため同一個体の情報を、年

をまたいでも確実に参照することができる。年齢は、調査初年が1994年であるため、94年以降に生まれた出生年が分かる個体に関しては有効だが、そのほかの個体には用いることができない。そこでステージという分類を用いることで、御蔵島での調査初年度から発見されていて年齢がわからない個体に関する振り分けができるようになり、全個体への適用が可能となる。

2.2 発見履歴

解析に用いたデータは、2003年から2016年までの14年間で行われた計889日の調査で得られた286頭の総識別個体ごとの発見履歴である。年ごとの合計調査日数と合計識別個体数は表1の通りである。

表1. 年間合計調査日数及び合計識別個体数

年	調査日数	識別個体数
2003	32	155
2004	42	136
2005	92	162
2006	79	159
2007	88	164
2008	65	143
2009	62	141
2010	61	133
2011	53	107
2012	61	116
2013	69	118
2014	61	124
2015	64	132
2016	60	142

発見される頻度は個体によって異なっており、複数年にわたって見つかっている個体の中でも、散らばりが見られた。調査開始年である1994年から2002年までのデータは、調査努力量の違い

や個体識別の質的影響、出生から1年以内の Neonate 個体に関する記録方法の違いなど複数の要因を考慮し今回の解析からは取り除いた。

CJS モデルの解析に用いた資料として、調査者によるビデオ映像の解析の際に記録された、個体ごとの発見／非発見の情報を用いて、調査日ごとにまとめ、発見履歴を作成した。表 2 のように、発見履歴は行列型のデータであり、各行には個体ごとの情報、各列には調査日ごとの情報を記録した。ある個体がある調査日に発見されたら対応する行列のマスに 1 を、発見されなかった場合は 0 を記録した。調査者による映像解析の時点で、映像に映っている個体が識別できなかったり、曖昧な記録しか無かったりした場合は、発見履歴では非発見とした。発見個体の識別と同時に、発見時点での各個体の性別や生活史ステージも解析に用いた。

表 2. CJS モデルの解析に用いた発見履歴の様式 (個体ごと調査日ごとの発見／非発見)

	1 日目	2 日目	3 日目	4 日目	...
個体 1	1	1	0	0	1
個体 2	0	1	0	1	0
個体 3	1	0	1	0	0
個体 4	1	0	1	1	0
個体 5	0	1	1	0	1
...	1	1	1	0	0

調査における仮定及びモデル上でのしたがうべき仮定として、以下の 6 点が挙げられる。

1. 標識は失われない。これは自然標識を用いているため食痕や欠けなどの標識は復元されること無く生涯残り、一度ついた標識が失われることを考慮する必要は無い。さらに、標識再捕法のフレームワークを適用する際に注意すべき点の一つである、標識をつけたことによる生存率の低下の影響も無視することができる。
2. 発見はランダムである。これは調査航路が決まっていないことからランダムといえるが、実際は発見された(撮影された)個体のうち識別しやすさが一様ではない。したがって、発見履歴上では潜在的に外見の特徴による識別しやすさ、行動や群のパターンによって発見率が左右される。
3. 全ての個体は同じ発見率をもつ。特に JS モデルでは標識個体も非標識個体も同じ発見率であることが重要である。
4. 対象の個体群は開放集団である。調査期間中の 14 年間の間に出生や移出が確認されている。

CJS モデルでは閉鎖個体群への適用を仮定しているため、移出をモデリングできず発見率の過小推定すなわち生存率の過大推定を引き起こす。

5. 識別はいつも間違いなく記録される。部分的な識別番号の記録ミス等は本研究の解析の際に訂正し、取り除くデータの数が少なくなるようにした。また、ビデオ映像の解析を行う人物による個体識別の質が偏らないよう、調査者間での確認を念入りに行った。
6. 調査海域は一定である。当然の仮定のようにはあるが、調査航路は一定でなく厳密な調査海域面積は一定でない。しかし、御蔵島周辺に生息する個体群を対象にした解析としては十分であると考えられる。

これらの仮定が崩れると推定結果に偏りがもたらされる。今回扱うモデルにおいては特に条件付確率が用いられているため、あるパラメータが偏りを持つと他のパラメータに負の影響が及ぶ。

また、JS モデルでは調査日ごとの発見履歴ではなく、年単位の発見履歴を別途作成し、解析に用いた。生存率や資源量、加入率の推定において、日ごとの確率を表す各パラメータよりも、年毎のパラメータに焦点を当て、推定を行った。年ごと個体ごとの発見履歴は、調査日ごとの発見履歴の情報を要約し作成した。ある年に行われた複数回の調査のうち、少なくとも1回発見された個体はその発見頻度に関わらず、その年に見つかったとして、対応する個体の対応する年に1を記入した。調査期間の途中の年で新たに出生や加入があった場合、新規個体として初めて発見された年からの発見履歴を組み込んだ。したがって、CJS モデルに用いた行列型の発見履歴と同様に、解析に用いた14年間のデータを用いて286頭の総識別個体を行に、2003年から2016年を列に与え年毎の発見履歴を作成した(表3)。

表3. JS モデルの解析に用いた発見履歴の様式(個体ごと年ごとの発見/非発見)

	2003	2004	2005	...	2016
個体 1	1	1	0	0	1
個体 2	0	1	0	1	0
個体 3	1	0	1	0	0
個体 4	1	0	1	1	0
個体 5	0	1	1	0	1
個体 6	0	0	0	1	0
...	1	1	1	0	0

2.3 変数定義

まず始めに、2003年から2016年にわたる複数年の調査により得られる個体ごとの発見履歴データに加え、対応する個体・調査日ごとに性別や生活史ステージに関する情報が得られる。このことから、本研究では生存率において(1) 生活史ステージ、(2) 性別という2つの生態学的カテゴリごとに層化して推定を行った。また、経年変動についても、各年で層化して推定を行った。性別は個体ごと、生活史ステージは個体と調査日ごとに異なるため、カテゴリ変数を以下のよう

$$t(d) \in \{1,2, \dots, 14\}$$

$$x_i(d) \in \{1,2,3,4\}$$

$$g_i \in \{1,2\}$$

調査日 d が属する年 $t(d)$ は 2003–2016 年の 14 年間のデータを用いた。個体 i の調査日 d のときの生活史ステージ $x_i(d)$ については *kogi et al.* (2004) の定義にしたがい、4つのグループ(Adult, Subadult, Juvenile and Neonate)を用いた。個体 i の性別は g_i (雄と雌)で表し、生殖器官部分の観察により判断される。出生後すぐは合計観察時間の少なさから、生殖器官部分の観察が十分に行えず、性別が判断できない場合が多いが、その期間は性別不明として記録する。性別は経年変化しないため、後の観察で個体識別により同一個体の性別が判明した時に、それまでの発見時の性別情報を補完した。

第3章 方法

3.1 標識再捕記録を用いた生存率推定 ; CJS モデル

調査日ごと個体ごとの発見履歴をデータとし、個体の初発見以降の記録を用いて生存率を推定するため、CJS モデルを用いた。発見履歴における非発見の場合の、「生存」と「死亡」を区別するため、確率的なモデルが適用される。状態空間モデルは近年特に、有用で柔軟な推定のフレームワークとして野生生物の動態を推定する方法として利用・発展が進んでいる (Buckland *et al.* 2004; Gimenez *et al.* 2007)。CJS モデルには、個体識別では無く調査ごとの合計発見数や再発見のタイミングをデータとして用いて、M-array という型に当てはめて推定する方法もある。この方法の特徴は多項分布を仮定して推定する点である。しかし、この方法は集約されたデータを扱うため、柔軟性は低い。本研究では、豊富な調査努力量と個体識別情報の蓄積を活かし、標識再捕記録を適用した。具体的には、個体ごと調査日ごとの発見履歴を用い、ベイズ的状態空間モデルを仮定し御蔵島ミナミハンドウイルカ個体群の生存率を推定した。

状態空間モデルは、状態過程と観察過程から構成されている。状態過程は私たちが観察できない生物の真の状態、つまり生存か死亡かを表す時系列的な過程であり、潜在変数 Z を用いて表す。潜在変数 Z は行列型で個体ごと調査日ごとに与えられ、個体 i が調査日 d のとき生存なら 1、死亡なら 0 の 2 数のみをとる変数である。ある個体が発見された時点の状態は必ず生存であるが、実際の場合では、調査期間中の全調査日のうち全て発見ということは少なく、何回かしか発見されないという場合がほとんどである。したがって、複数回の発見の間においては、一度死んで再び生き返り発見されることはあり得ないため、個体の最初の発見から最後の発見までの間は必ず生存していることが分かる。しかしながら、ある個体の最後の発見以降は、調査期間の最終日までの状態を判断することはできない。そこで潜在変数を用い、非発見の生存と死亡を推定する。

生存率 φ は $\varphi_{t(d),g_i,x_i(d)}$ として t 年の生活史ステージ x 性別 g の個体 i が調査日 d から $d + 1$ まで生き残る確率を表す。私たちは、1 日当たりの生存率よりも年間生存率の推定に最も興味があったため、日ごとの記録を用いて年間生存率を求めるため以下のように定義した。

$$\tilde{\varphi} = \varphi^{\frac{1}{365}}$$

ここで、調査日 d から $d + 1$ まで生き残る確率(1日当たりの生存率)を $\varphi^{\frac{1}{365}}$ とした。したがって状態過程における個体 i の調査日 $d + 1$ の状態 $Z_{i,d+1}$ の条件付確率は調査日 d の状態と生存率の積を確率としたベルヌーイ分布に従うとする(式(1))。

$$Z_{i,d} \in \{0,1\}$$

$$Z_{i,d+1}|Z_{i,d} \sim \text{Bern}(Z_{i,d} \cdot \tilde{\varphi}_{t(d),g_i,x_i(d)}) \quad (1)$$

年間生存率は 0 から 1 の間をとり、ベルヌーイ分布の確率を表す部分には潜在変数 $Z_{i,d}$ との積を用いることによって、個体が生存していれば確率 $\varphi^{\frac{1}{365}}$ がかかり、死亡していれば 0 になる。一度死亡するとその後も 0 が続くように定義されており、式の定義においても死亡した個体が生き返ることは確率的に 0 である。CJS モデルでは個体の初発見からそれ以降の状態について、1 日前までの状態を条件付として生存率および生存か死亡かという状態を推定する。初発見日は個体によって異なる。したがって、ある個体についてのモデリングは初発見の日が調査期間の中盤であったとしても、その時期や年に関わらず、初発見日からそれ以降に対して行われる。

ベルヌーイ分布とはコイントスのように、1 回の確率的な試行における結果が 2 通りしかない (表か裏のみ) ような、ベルヌーイ試行と呼ばれる試行において、どちらかが起こる確率が従う分布である。2 項分布の、ある確率変数 1 個についてそれが従う分布とも言える。

$$Z_1, Z_2, \dots, Z_n \sim \text{Bern}(p)$$

$$Y = \sum_{i=1}^n Z_i = Z_1 + Z_2 + \dots + Z_n \sim \text{Bin}(n, p)$$

$$P(Y = y) = \binom{n}{y} p^y (1-p)^{n-y}$$

例えば確率変数 Z はそれぞれが確率 p のベルヌーイ分布に従い、確率変数 Y は全ての Z の合計で表され、 Y はサンプル数 n 、確率 p の二項分布に従う。

ベルヌーイ試行の結果は 1 と 0 のみを用いて表され、例えば成功する確率 ($y = 1$) を p とすると失敗する確率 ($y = 0$) は $q = (1 - p)$ となり、一般的に次のように表される。

$$p(y) = p^y (1-p)^{1-y} = \begin{cases} p & (y = 1) \\ 1-p & (y = 0) \end{cases}$$

続いて、観察過程は人間による調査などにおいて、ある調査日にある個体を発見できるか否か、を表す過程である。時系列的な状況を表す状態過程とは異なり、観察過程はある同一の時点における真の状態に対して、とり得る観察データを確率的に表した過程である。発見データ Y は潜在変数 Z と同様に 0 か 1 のみを取る変数であり、個体 i が調査日 d に発見されたら 1、非発見なら 0 で表される。したがって発見履歴の中身は 0 または 1 のみで表される。観察過程は状態過程の条件付で表され、これもベルヌーイ分布に従うとする (式(2))。それぞれの日ごとの発見は独立である

が、その日の状態には依存する。その確率は個体が生存している場合には発見率 p で発見され、死亡の場合には確率 1 で発見されないように定義する。 $p_{t(d),g_i,x_i(d)}$ は t 年の生活史ステージ x 性別 g の個体 i が調査日 d に発見される確率である。

$$Y_{i,d} \in \{0,1\}$$

$$Y_{i,d}|Z_{i,d} \sim \text{Bern}(Z_{i,d} \cdot p_{t(d),g_i,x_i(d)}) \quad (2)$$

以上のモデルでベイズ推定を行うときの事後分布は

$$p(\varphi, p, Z|Y) = \frac{\prod_t P(Y_t|Z_t, p)P(Z_t|Z_{t-1}, \varphi)P(p)P(\varphi)}{\iint \dots \int P(Y_t|Z_t, p)P(Z_t|Z_{t-1}, \varphi)P(p)P(\varphi) d\varphi dp dZ_1 \dots} \quad (3)$$

と定義される。ベイズの定理に従い、発見データ Y を与えたときのパラメータ φ, p, Z の事後分布は、事前分布と尤度の積に比例する。尤度関数には、上記の状態空間モデルの定義を用いる。式(1), (2)より、ベルヌーイ分布の尤度関数は

$$P(Y_t|Z_t, p) = Z_{i,d} p_{t(d),g_i,x_i(d)}^{Y_t} (1 - Z_{i,d} \cdot p_{t(d),g_i,x_i(d)})^{1-Y_t} \quad (4)$$

$$P(Z_t|Z_{t-1}, \varphi) = Z_{i,d} \tilde{\varphi}_{t(d),g_i,x_i(d)}^{Z_t} (1 - Z_{i,d} \cdot \tilde{\varphi}_{t(d),g_i,x_i(d)})^{1-Z_t} \quad (5)$$

となる。一つの行列型発見履歴データを与え、パラメータだけでなくすべての個体ごと調査日ごとの潜在変数に関して積分が行われる。そのため、計算の負荷は比較的大きくなる。

3.2 標識再捕記録を用いた資源量・生存率・移住率推定；JS モデル

CJS モデルと同様の仮定のもとで、個体ごと年ごとの発見履歴を用いた拡張モデルとして、資源量の推定に焦点を当てたモデルが JS モデルである。自然な状態で個体群が存在するとき、不特定のタイミングで、新たな個体が加わったり対象個体群から消えたりする。新たに加わる場合は出生や他の海域からの移入が考えられ、消える場合は死亡や永久的な移出として説明される。それらの個体の由来や行き先は識別して明らかにすることができないが、柔軟なパラメータ化によりそれらの事象をモデリングに組み込むことができる。調査期間中に一度も発見されなかった個体についても、移住率が同時に推定されることにより、資源量推定に含まれる。御蔵島ミナミハンドウイルカ個体群の調査においても、出生後一度も発見されずに死亡した Neonate は潜在的に

十分存在しうるが、CJS モデルでは一度も発見されなかった個体は発見履歴に含まれないため、そのような Neonate の存在は解析の際考慮されていなかった。しかし、JS モデルは開放個体群を扱うことができるため、特に見落としが起りやすいと考えられる Neonate についても、考慮して個体数を推定することができる。

一方で、野生の海棲哺乳類の標識再捕調査などにおいては、発見個体数が調査時ごとに大きく異なり、個体間での合計発見回数のばらつきもしばしば見られることから、標識再捕獲記録を用いた JS モデルは資源量推定にはあまり用いられないことも議論されている (Pace *et al.* 2017) 。本研究では、御蔵島ミナミハンドウイルカの豊富な個体識別記録を用いて、ベイズ的アプローチで生存率および資源量の推定を行った。

状態空間 JS モデルでは、調査期間中に一度も発見されなくとも、個体群に存在しうる個体数を M 頭と仮定し、1 年目に発見される個体は全て初発見とされ、2 年目以降に発見される個体は初発見の個体と再発見の個体の両方が存在することを考慮して、ある個体が調査海域で初めて発見される(加入)タイミングを確率的に表すモデルを作成する。発見履歴上の初発見の年を加入とし、加入以降の発見/非発見の情報は CJS モデルと同様に生存率の推定に用いられる。

状態空間モデルを用い、1 年目の状態過程は加入率のみで表される。年 $t = 1$ における加入率を γ_1 とすると個体 i の状態の確率分布は

$$Z_{i,1} \sim \text{Bern}(\gamma_1) \quad (6)$$

と表される。したがって、年 $t = 1$ に加入するか否かは加入する場合は 1、しない場合は 0 で表され、その確率は γ_1 である (式(6))。2 年目以降は、調査期間内のどこかの時点で 1 回は発見される個体も、1 回も発見されない個体も一つの式を用いて以下のように表される。

$$z_{i,t+1} | z_{i,1}, z_{i,2}, \dots, z_{i,t} \sim \text{Bern} \left(z_{i,t} \cdot \tilde{\varphi}_{i,t} + \gamma_{t+1} \cdot \prod_{k=1}^t (1 - z_{i,k}) \right) \quad (7)$$

状態過程は時系列的な変化を表しており、次の状態は前の状態に応じて変化するため、ある年 $t + 1$ の状態は、年 t までの状態が全て条件となっている。したがって、過去に発見されたことがある個体の状態 $z_{i,t+1}$ の確率分布は、生存か死亡を表す潜在変数 $Z_{i,t}$ に生存率を掛け合わせたものがベルヌーイ分布の確率として用いられる。また、年 $t + 1$ に初めて発見された個体の状態についての確率は、式(7)のベルヌーイ分布の確率、2 つの項の和で表された部分の第 1 項は $z_{i,t} = 0$ になるため無効となり、第 2 項において加入率に、 $1 - z_{i,k}$ を 1 年目から t 年目まで掛け合わせることで加入

率が用いられるように定義されている。潜在変数 $Z_{i,t}$ が0または1しかとらない性質を用い、状況に応じてベルヌーイ分布の確率の項がどちらかしか効かないようになっている。

観察過程は CJS モデルと同様、発見か否かを1と0で表し、状態過程の条件付確率が用いられる。

$$Y_{i,t} \in \{0,1\}$$
$$Y_{i,t}|Z_{i,t} \sim \text{Bern}(Z_{i,t} \cdot p_{i,t}) \quad (8)$$

ある個体のある年の発見か否か、は同時点の状態 $Z_{i,t}$ の条件付確率で表され、発見率 $p_{i,t}$ と状態 $Z_{i,t}$ の積を確率を持つベルヌーイ分布に従う。

以上のモデルを用いてベイズ推定を行い、資源量や生存率、加入率を推定する。実際には見逃したが、調査期間内に移入または出生した個体を推定するため、御蔵島個体群の潜在的な個体数は観測された識別個体数よりも大きくなるのが自然である。調査期間終了時に生存している・いないに関わらず、全調査期間の内に対象個体群への加入があったと推定された個体数を資源量 (Superpopulation size) とする。

3.3 モデル定義（生活史ステージ、性別、年変動）

本研究では、複数年の発見履歴を用いて見かけの年間生存率を推定するため、まずベイズ型状態空間 CJS モデルの拡張として、生活史ステージや性別で生存率が異なるかどうかや経年変動の有無に関して検証を行った。生活史ステージと性別という2つの生態学的カテゴリーによる層化と、経年変動に関して層化やランダム効果の組み合わせで合計9つのモデルを構築し、ベイズ推定により解析を行った。それぞれのモデルの定義及びパラメータ数を表4に示す。

表 4. 仮定した 9 通りのモデル定義及び推定するパラメータ数

model	年変動	生活史ステージ	性別	パラメータ数	
				φ	p
1	なし	共通	共通	1	1
2	なし	層化	共通	4	4
3	なし	共通	層化	2	2
4	なし	層化	層化	6	6
5	層化	共通	共通	14	1
6	ランダム	共通	共通	2	2
7	ランダム	層化	共通	8	8
8	ランダム	共通	層化	4	4
9	ランダム	層化	層化	12	12

解析の流れはモデル番号の順番に沿っており、はじめに生存率が全ての年で共通であると仮定して推定を行った。その中で、生活史ステージや性別による差がどれくらいであるかをモデル 2 から 4 で検証した。次に、年毎の発見履歴を用いて 2003 年から 2016 年でどのように生存率の変化が見られるかをモデル 5 から 9 で検証した。生存率の経年変化に関して、モデル 5 では単純に年で層化し、生存率の推定を行った。このとき、生存率は年によってのみ異なり、生活史ステージや性別間では共通であると仮定した。経年変化モデルの拡張として、御蔵島での観察において、安定した識別個体数や重大な環境変化が起こっていないことを考慮して、生存率の年変動に関して層化だけでなく、各年の生存率がある期待値の周りで散らばるようなモデルを仮定した。これをランダム効果と呼び、全ての年の生存率が、共通の期待値のもと散らばるようなモデルを用いて解析を行った。ランダム効果モデルの生存率の経年変化構造を以下に示す。

$$\bar{\varphi} \sim U(0,1)$$

$$\varphi_t \sim \text{Beta}(\alpha, \beta)$$

$$\bar{\varphi} = \frac{\alpha}{\alpha + \beta}$$

2003 年から 2016 年までの 14 年間のデータを用い、各年について生存率を推定した。生存率

は 0 から 1 の間の値をとるため、各年の生存率はベータ分布に従うと仮定した。ベータ分布の期待値は $\alpha/(\alpha + \beta)$ で表されるため、これが各年の生存率が従う分布の期待値になるように定義した。

また、ベイズ型状態空間 JS モデルを用いた資源量・生存率・移住率の推定に関しては、複雑な構造を仮定しておらず、全てのパラメータに関して各年で層化したモデルを用いて推定を行い、生存率や資源量、加入率を推定した。

3.4 ベイズ推定の方法と事前分布

状態空間 CJS モデル、JS モデルでは、個体ごとかつ調査日ごとの尤度を扱うため、高次元の積分が必要となり、推定の複雑さが増す。生存率や発見率、および 286 個体 889 日分の潜在変数を同時に扱うため、本研究ではベイズ法を用いた。

ベイズ法の特徴は、データを与えたときのパラメータがとりうる値を、データと事前分布を使って更新し、事後分布として返すところである。つまり、パラメータの推定に関して確率的に評価するということである。事前分布が不適切な場合はその影響を受けるが、データ数が多ければ事前分布による悪影響を薄めることができる。パラメータと潜在変数の推定は、両方に関して同時にマルコフ連鎖モンテカルロ (Markov chain Monte Carlo; (MCMC)) シミュレーションを用いて、事後分布を得た。高次元の積分を回避する対処法として、MCMC はアルゴリズムを利用して近似的に推定結果のサンプルをだす。Gimenez *et al.* (2007) によると、MCMC はその柔軟性の高さや効率の良さから、現在多くの生物の個体群動態のパラメータの推定に用いられている。

Excel ファイルに記録された発見履歴データと統計解析ソフト R を使い、状態空間 CJS モデルで 5 つのモデルを構築し、また年毎の発見履歴に対する資源量推定を行うモデルとして、状態空間 JS モデルを作成し、推定を行った。ベイズ推定のために R から R2WinBUGS というパッケージを通して WinBUGS という MCMC 計算用アプリケーションを利用した。

WinBUGS による推定では、3 本の MCMC チェーンを用いて結果が収束しているかを確認した。3 本のチェーンはそれぞれ 3 回の独立な試行を表しており、異なる初期値を用いて計算を繰り返した。WinBUGS の計算を行う際、その結果を用いて収束したかどうかを示す決定的な証拠は今のところ無いと言われているが、今回は計算を実行した際に得られる収束を判断する指標の一つとして、 \hat{R} 値を参照した (The BUGS Book) 。ここで用いられる \hat{R} 値は Brooks and Gelman (1998) の定義に従い、各チェーンの事後分布の 80% 信用区間の幅(最大値—最小値)をチェーンの本数で平均したものに対する、全チェーンの 80% 信用区間の幅の割合で表される。一般的に、 $\hat{R} < 1.05$ となっていれば、実用的な範囲で収束と言われている。MCMC 計算の各繰り返し回数は、推定するパラメータ数に応じてその回数を増やすなどの調整を行ったが、少なくとも 10 万回の繰り返しを行った。最初の 5 万回まではバーンインとして結果に含めず、さらにシミュレーション内

の自己相関が薄まるように、100 回に 1 回のサンプリングを行うと設定した。したがって、チェーン 1 本あたりのサンプル数は少なくとも 500 個となる。

ベイズ法による推定を行う際、ベイズの定理より事前分布と尤度の積は事後分布に比例する。計算を行う際、推定するパラメータには何らかの事前分布を仮定する必要がある。本研究ではパラメータの事前分布に、それぞれ無情報の分布として 0 から 1 の一様分布を仮定した。

$$\varphi \sim U(0,1)$$

$$p \sim U(0,1)$$

また、ランダム効果を仮定した場合に使用したベータ分布のパラメータについては、 α を $\bar{\varphi}$ と β を用いて表した。したがって、推定を行う際は $\bar{\varphi}$ と β に事前分布を与えた。ベータ分布の性質を考慮し、 β には 1 以上の範囲で十分広い一様分布を仮定した。

$$\bar{\varphi} \sim U(0,1)$$

$$\beta \sim U(1,5)$$

潜在変数に関して、発見履歴データから各個体の最初の発見から最後の発見までの、状態が分かる範囲は確率 1 で生存していること、また各個体の初発見以前に関しては解析に用いないことが分かるため、部分的に情報を与えた。

3.5 モデル診断

モデルの診断は Bayesian p-values を指標とした。観測データと仮定されたモデルの食い違いを評価する統計量の一つに残差があるが、その食い違いの大きさを決めるのは難しい。そこで、シミュレーションで得られた複製データを用いて Bayesian p-values によりモデルを診断する。

あるデータが与えられたとき、同じデータのもとで推定されたパラメータを用いて予測を行い、その予測精度を測る。シミュレーションによって生成された複製データの予測分布の値が観測データより小さくなる確率が 0.5 に近いほど良いとされる。モデルがデータの挙動を表せない構造であったり、モデルを使って予測した結果が元のデータにフィットしていなかったりした場合、その確率は 0 や 1 に近づく。

$$p(y_{pred} < y_{obs} | y_{obs}) = \iint (y_{pred} < y_{obs} | p, z, y_{obs})(p, z | y_{obs}) dp dz \quad (9)$$
$$y_{pred_i} \sim \text{Bern}(z_i \cdot p_i)$$

状態空間モデルの観察過程の確率分布の定義と同様、予測される発見データは同じ時点の状態を条件とする条件付確率、 $z_{i,d}$ と p の積であるベルヌーイ分布にしたがう。発見率 p と潜在変数 Z の事後サンプルを用いて 0 から 1 を範囲とする二項分布にしたがう乱数を生成し、複製データとした。発見履歴データに対応する同じ行列型の予測分布を得た。年毎の合計発見数を統計量とし、予測から集計した予測合計発見数と、実際の観察合計発見数を年で平均し比較した。観察合計発見数が予測を上回る確率を算出した。

第4章 結果

4.1 生存率の推定結果

御蔵島周辺海域のミナミハンドウイルカ個体群に関して、生存率を推定するため状態空間 CJS モデルにおいて 8 通りのモデルを作成し、解析を行った。ベイズ法の計算において MCMC より得られた生存率の事後分布の結果を示す。

まず、モデル 1 からモデル 4 の結果について紹介する。モデル 1 の生活史ステージや性別など生態学的カテゴリーによって層化しなかった場合の、見かけの年間生存率の平均は 0.87 (SD=0.01, 95%CI=0.848-0.889) と推定された。平均値と中央値が同じであることや信用区間の幅が 0.04 と小さいことなどが特徴として挙げられる。

モデル 2 は 4 つの生活史ステージについて生存率をそれぞれ推定した。Adult の見かけの年間生存率は 0.863 (SD=0.017, 95%CI=0.827-0.896), さらに Subadult, Juvenile, Neonate の生存率はそれぞれ 0.903 (SD=0.016, 95%CI=0.87-0.931), 0.895 (SD=0.026, 95%CI=0.84-0.943), 0.251 (SD=0.074, 95%CI=0.12-0.411) と推定された。生存率の事後分布の平均値は 4 つのカテゴリーでそれぞれ異なるが、特に Neonate が明らかに低く、それ以上の生活史ステージでは生存率がいずれも高い水準になっていると言える。

モデル 3 は雌雄別に生存率を推定するモデルである。雄の年間生存率は 0.878 (SD=0.014, 95%CI=0.848-0.906), 雌は 0.908 (SD=0.013, 95%CI=0.88-0.933) と推定された。観察から得られた性別記録によると、14 年間の合計識別個体の雌雄比は雄対雌が 0.52 : 0.48 とほぼ半々であるが、生存率の平均は若干異なると推定された。

モデル 4 は生活史ステージと雌雄の層化を部分的に組み合わせたもので、Adult と Subadult については雌雄別、Juvenile と Neonate には雌雄共通の生存率を仮定した。Adult の雄と雌の生存率はそれぞれ 0.751 (SD=0.035, 95%CI=0.68-0.814), 0.918 (SD=0.017, 95%CI=0.881-0.948) と推定された。Subadult の雄と雌の生存率はそれぞれ 0.943 (SD=0.015, 95%CI=0.909-0.969), 0.826 (SD=0.035, 95%CI=0.754-0.888) と推定された。Juvenile と Neonate の結果は、単純に生活史ステージで層化したモデル 2 の結果と、ほとんど同じ結果が得られた。

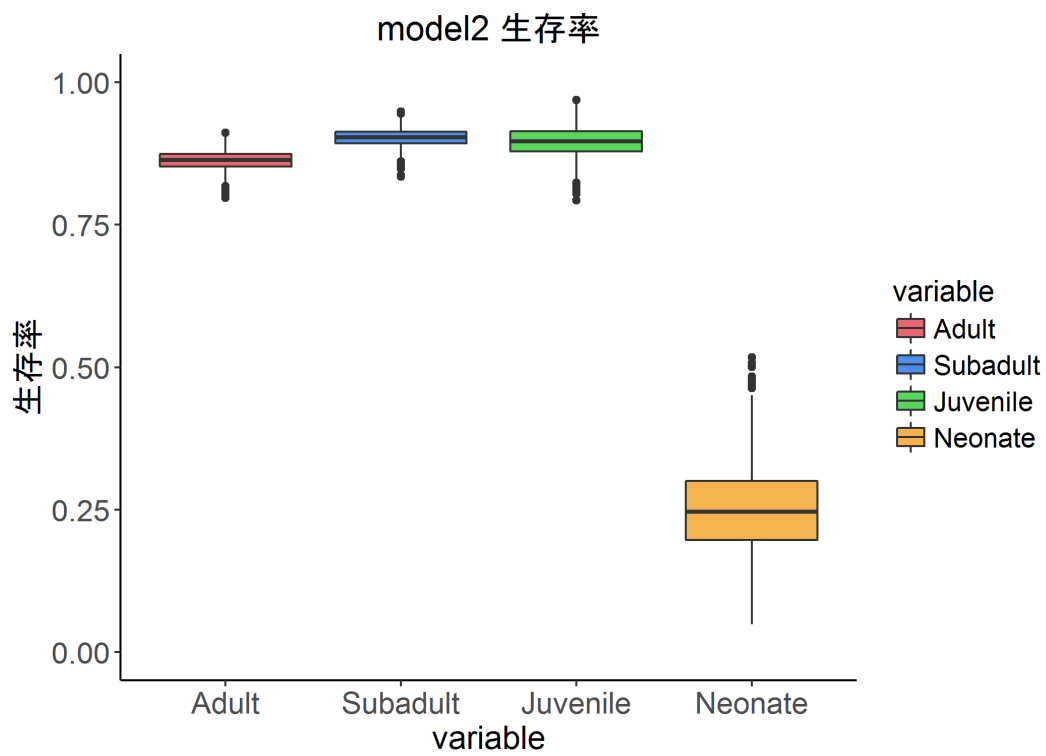
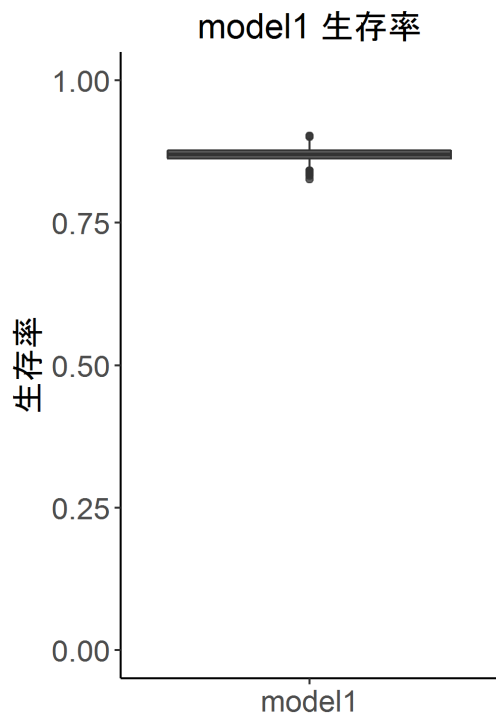


図 5. 生存率の事後分布 モデル1の結果：全個体共通（上），モデル2の結果：生活史ステージごと（下）

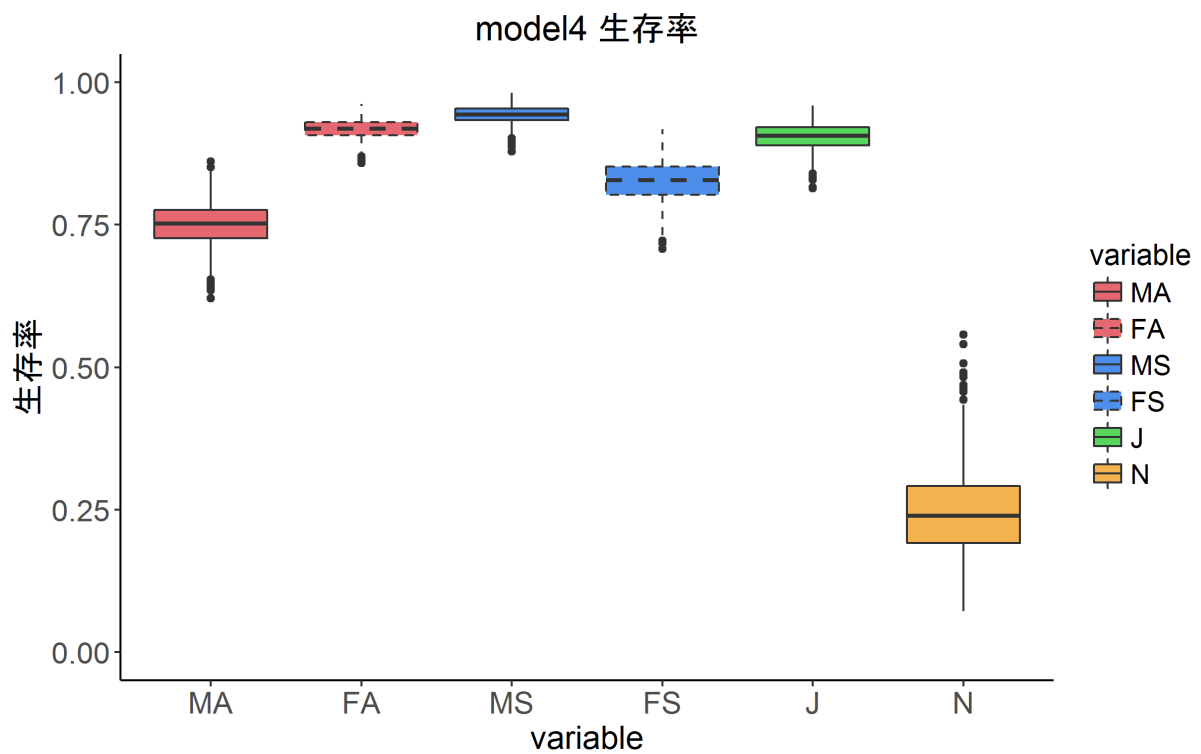
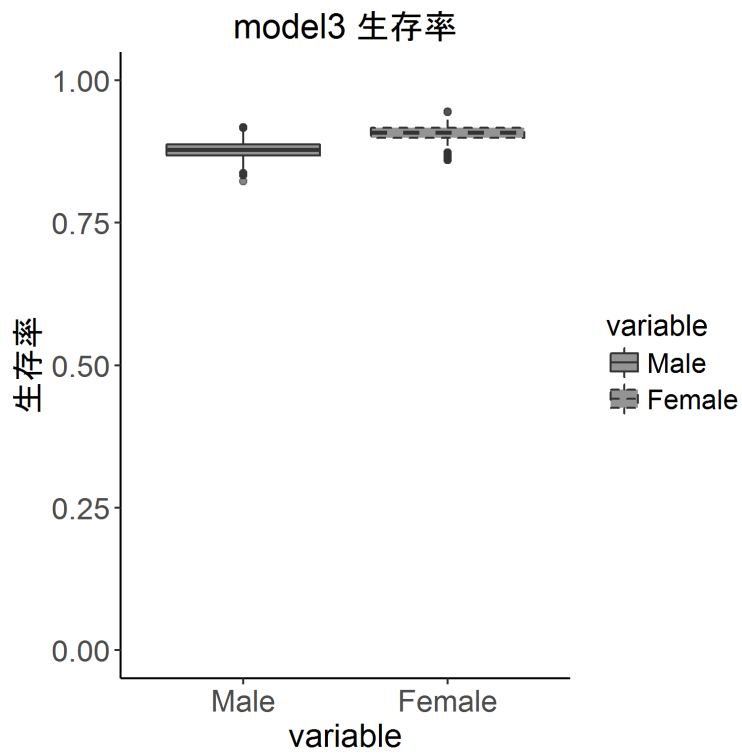


図 6. 生存率の事後分布 モデル 3 の結果：性別ごと（上），モデル 4 の結果：生活史ステージと性別（下）

表 5. モデル 1 ; 生存率推定結果 (事後分布の要約)

	mean	median	95%CI	Rhat
ϕ	0.870	0.870	0.848-0.889	1.003

表 6. モデル 2 ; 生活史ステージ毎の生存率推定結果 (事後分布の要約)

	mean	median	95%CI	Rhat
ϕ_{Adult}	0.863	0.864	0.827-0.896	1.001
ϕ_{Subadult}	0.903	0.904	0.870-0.931	1.002
ϕ_{Juvenile}	0.895	0.896	0.840-0.943	1.002
ϕ_{Neonate}	0.251	0.246	0.120-0.411	1.001

表 7. モデル 3 ; 性別毎の生存率推定結果 (事後分布の要約)

	mean	median	95%CI	Rhat
ϕ_{Male}	0.878	0.878	0.848-0.906	1.000
ϕ_{Female}	0.908	0.908	0.880-0.933	1.003

表 8. モデル 4 ; 生活史ステージ・性別毎の生存率推定結果 (事後分布の要約)

	mean	median	95%CI	Rhat
$\phi_{\text{M-Adult}}$	0.751	0.752	0.680-0.814	1.002
$\phi_{\text{F-Adult}}$	0.918	0.919	0.881-0.948	1.003
$\phi_{\text{M-Subadult}}$	0.943	0.944	0.909-0.969	1.008
$\phi_{\text{F-Suadult}}$	0.826	0.828	0.754-0.888	1.001
ϕ_{Juvenile}	0.905	0.906	0.854-0.947	1.001
ϕ_{Neonate}	0.245	0.239	0.119-0.404	1.000

続いて、2003 から 2016 年までの 14 年間で生存率の経年変動を仮定したモデルの結果を示す。モデル 5 と 6 では経年変化の有無のみを検証するために構築したモデルであり、モデル 7 から 9 は生態学的カテゴリーによる差と、経年変化を同時に考慮し複雑さが増したモデルとなっている。

モデル 5 はいずれの生態学的カテゴリーでも層化をせず、年でのみ層化したモデルである。14 年間の変動の中で最も低い年は 2003 年で生存率の平均値は 0.809 (SD=0.152, 95%CI=0.436-0.992), 最も高い年は 2016 年で生存率の平均値は 0.988 (SD=0.011, 95%CI=0.958-1.000) であった。14 年間で生存率に大幅な増減の傾向などは見られず、多少のばらつきを示しながら高い生存率を保って推移しているという結果となった。年により事後分布の分散の大きさが異なっており、特に 1 年目の 2003 年の事後分布の範囲が最も広く、事後平均よりも小さい値の散らばりが大きい結果となった。各年の努力量の違いや、発見のばらつきによる影響が見られた。

モデル 6 はモデル 5 と同様にいずれの生態学的カテゴリーによっても層化をせず、経年変化の構造にランダム効果を仮定したモデルである。推定の結果、最も生存率の事後分布の平均値が低かったのは 2007 年で、その大きさは 0.825 (SD=0.034, 95%CI=0.751-0.885)であり、最も高かったのは 2016 年で 0.987 (SD=0.011, 95%CI=0.959-1.00)であった。最終年にあたる 2016 年が高くなっているのは、次の年までの間に見られなくなる個体が存在しないことが影響として考えられる。モデル 6 の結果は、モデル 5 の結果と比較すると各年のばらつき方は同様の挙動を示し、信用区間など分布の範囲は狭くなっていたことが分かった。

モデル 7 では生活史ステージごとの経年変化を推定するモデルを仮定した。Adult, Subadult, Juvenile の 3 つのステージでは、推定された年間生存率の事後分布から明らかな年変動は見られなかった。ただし、Neonate に関しては、年により生存率が異なっておりさらに事後分布の範囲も他のステージに比べほとんどの年において広がっていることが分かった。Adult では 14 年間で 2007 年が最も低く 0.728 (SD=0.059, 95%CI=0.604-0.833), 最も高い年は 2016 年で 0.957 (SD=0.030, 95%CI=0.885-0.996)という結果であった。同様に、Subadult で最も低かったのは 2008 年で 0.837 (SD=0.051, 95%CI=0.724-0.920), 最も高かったのは 2004 年で 0.950 (SD=0.030, 95%CI=0.878-0.993)であり、Juvenile で最も低かったのは 2015 年で 0.842 (SD=0.073, 95%CI=0.672-0.950), 最も高い年は 2016 年で 0.934 (SD=0.041, 95%CI=0.834-0.991)であった。また、Neonate では 2010 年に最も低く 0.109 (SD=0.098, 95%CI=0.004-0.359)であり、2005 年に最も高く 0.513(SD=0.210, 95%CI=0.124-0.927)であった。

モデル 8 では性別での層化とランダム効果による年変動を同時に仮定した。雄と雌では雄の方が生存率の経年変動が大きく、雌は毎年高い生存率で推移しているという結果が得られた。雄の年間生存率の事後分布は 2007 年に最も低く 0.770 (SD=0.049, 95%CI=0.671-0.860), 2016 年

に最も高く 0.966 (SD=0.027, 95%CI=0.901-0.998)であった。雌の場合は、最も低かったのは 2007 年で 0.874 (SD=0.038, 95%CI=0.789-0.938), 最も高かったのは 2013 年で 0.937 (SD=0.026, 95%CI=0.875-0.980)と推定された。年変動を仮定したモデル 8 の結果からも、年変動を考慮していないモデル 3 と同様に、雌の方が全体的に高い生存率を持つという結果が得られた。

モデル 9 では、若齢以外の個体について生活史ステージと性別で層化し、若齢個体に関しては生活史ステージのみでの層化を適用し、ランダム効果を仮定した経年変動モデルを用いて、それぞれのグループについて見かけの年間生存率を推定した。生存率の経年変化は事後平均より、雄の Adult は 2007 年に最も低く 0.612 (SD=0.091, 95%CI=0.427-0.780), 2016 年に最も高く、0.898 (SD=0.065, 95%CI=0.751-0.993)であり、雌の Adult は 2004 年に最も低く 0.853 (SD=0.057, 95%CI=0.721-0.944), 雄と同様 2016 年に最も高く 0.955 (SD=0.029, 95%CI=0.884-0.96)であった。雄の Subadult では、2010 年に最も低く 0.902 (SD=0.044, 95%CI=0.794-0.966), 最も高かったのは 2006 年で 0.967 (SD=0.023, 95%CI=0.913-0.997)という結果となり、雌の Subadult では事後分布の平均値は 2011 年に最も低く 0.752 (SD=0.088, 95%CI=0.557-0.896), 2004 年に最も高く 0.888 (SD=0.062, 95%CI=0.744-0.982)であった。生活史ステージや雌雄の組み合わせに生存率の経年変動の規則性は見られず、それぞれのグループで異なる挙動が見られた。また、Juvenile では 2007 年に最も低く 0.862 (SD=0.062, 95%CI=0.716-0.952), 2016 年に最も高く 0.939 (SD=0.038, 95%CI=0.852-0.993)であり、Neonate では 2010 年に最も低く 0.112 (SD=0.104, 95%CI=0.004-0.380), 2005 年に最も高く 0.509 (SD=0.215, 95%CI=0.133-0.917)であった。Juvenile と Neonate に関して、モデル 9 はこの二つのステージについて雌雄を考慮しておらずモデル 7 と同様の構造となっている。したがって、両者の結果はほぼ同じになると考えられる。モデル 7 と 9 の結果を比較すると、平均値だけを見ると Juvenile において最も低い年だけ異なっていたが、モデル 7 で最も低いと推定された 2015 年はモデル 9 では僅差で 2 番目に低くなっており、ほぼ同様の結果が得られたことが分かった。さらに、Neonate に関しては、モデル 7 と 9 で値や年についてどちらもほとんど同様の結果が得られた。

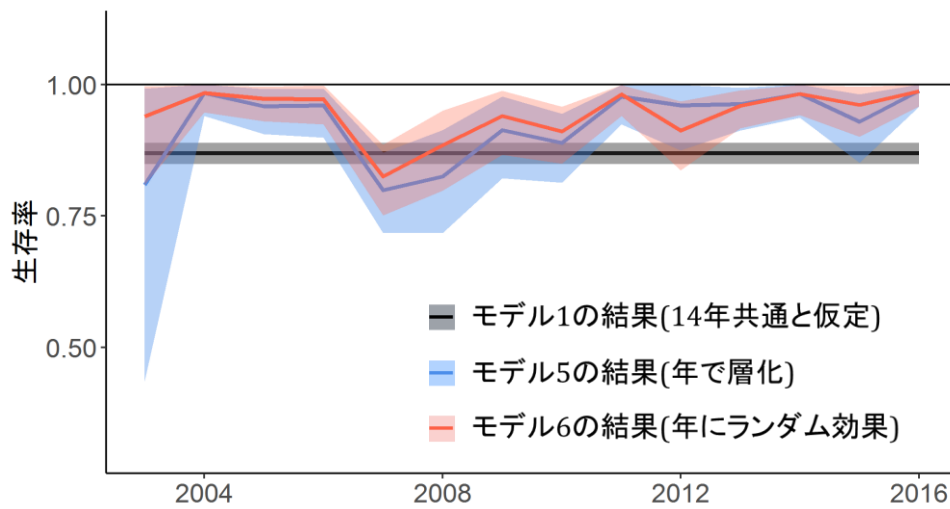
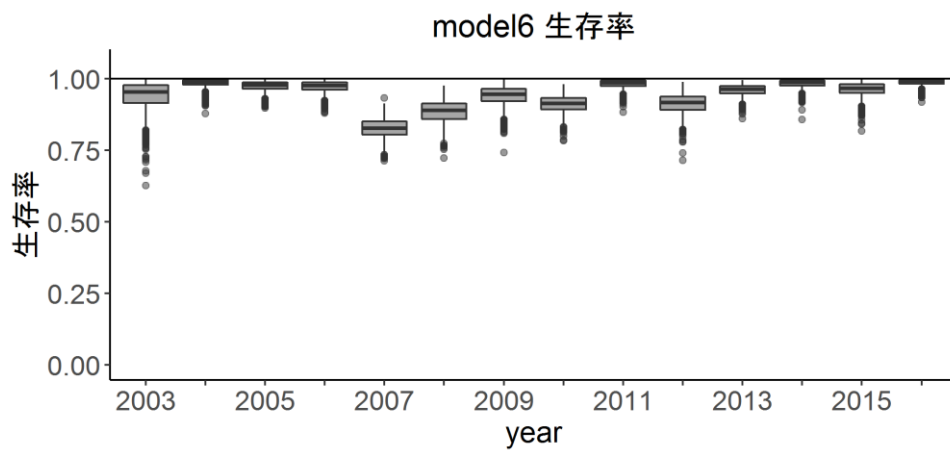
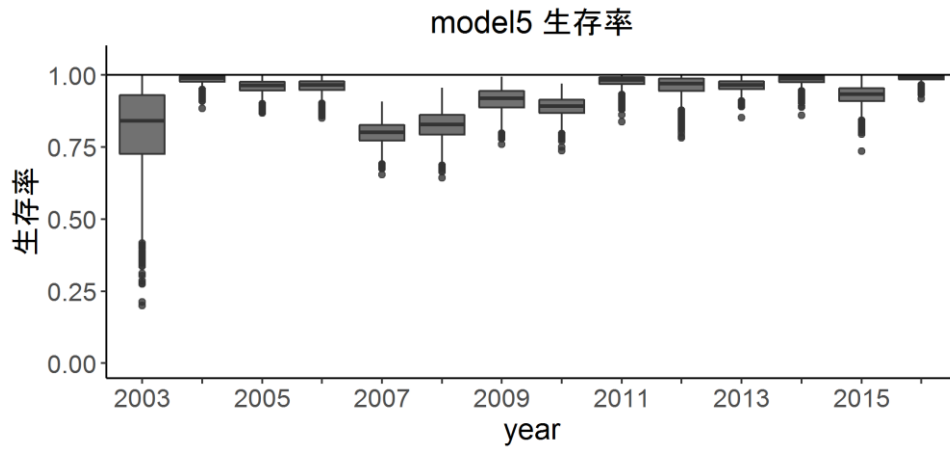


図 7. 生存率の事後分布の経年変化 モデル 5 の層化の結果 (上), モデル 6 のランダム効果の結果(中), モデル 1, 5, 6 の比較(下)

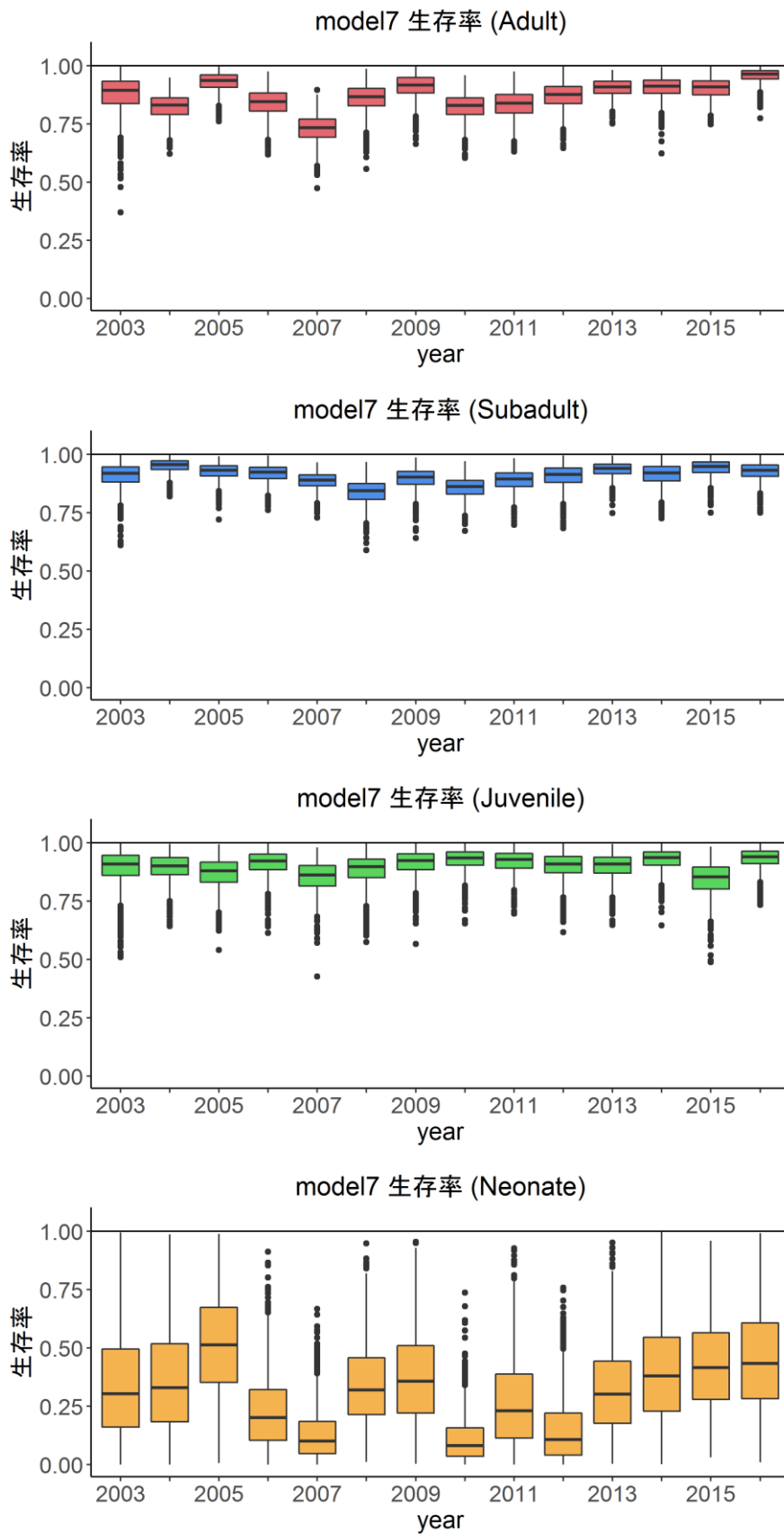


図 8. 生存率の事後分布の経年変化 モデル 7 の結果 Adult の生存率(上), Subadult の生存率(上から 2 番目), Juvenile の生存率(上から 3 番目), Neonate の生存率(下)

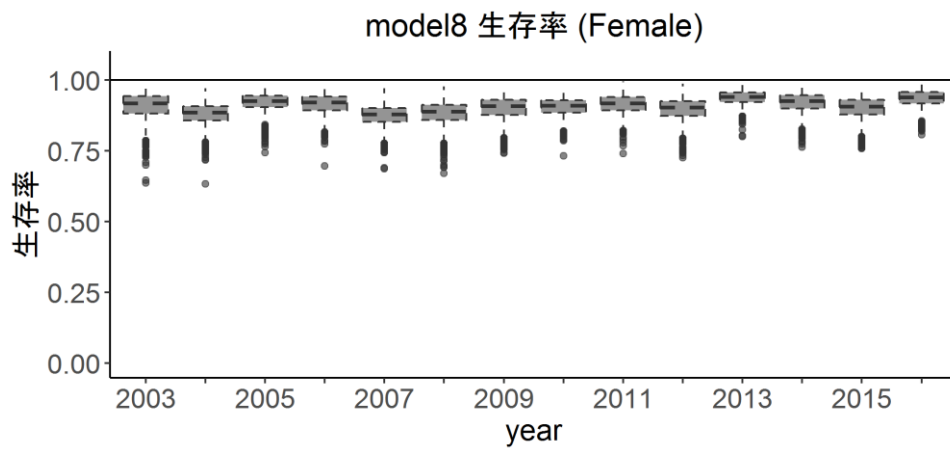
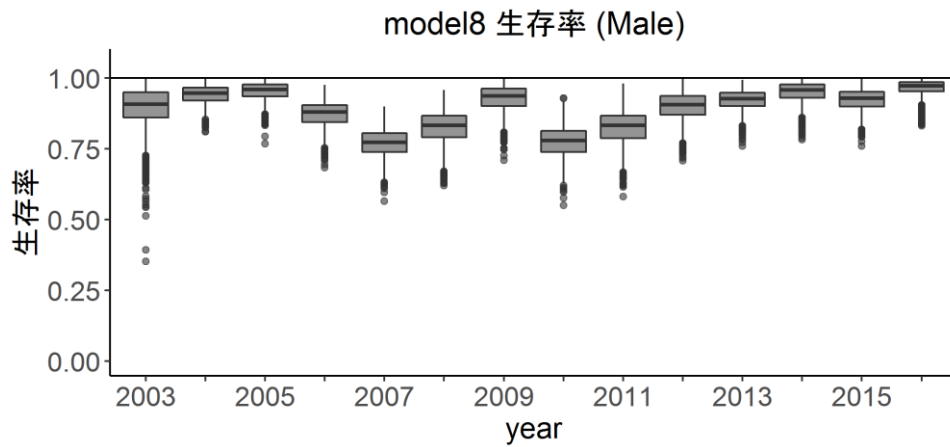


図9. 生存率の事後分布の経年変化 モデル8の結果 雄の生存率(上), 雌の生存率(下)

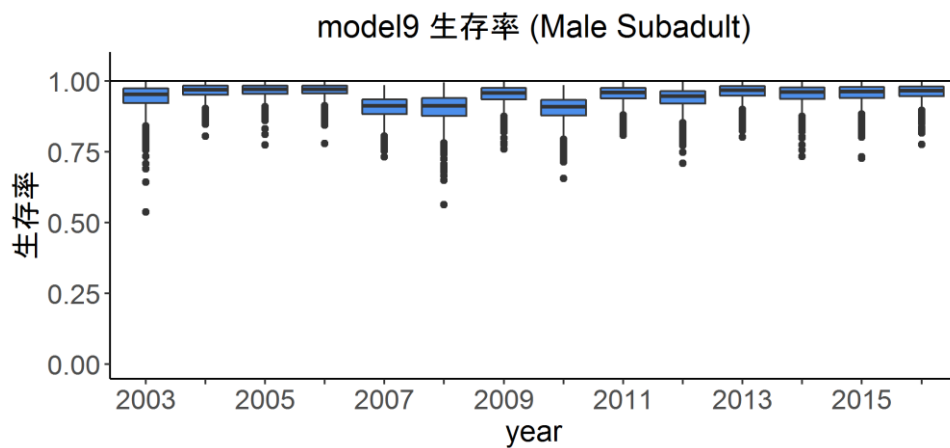
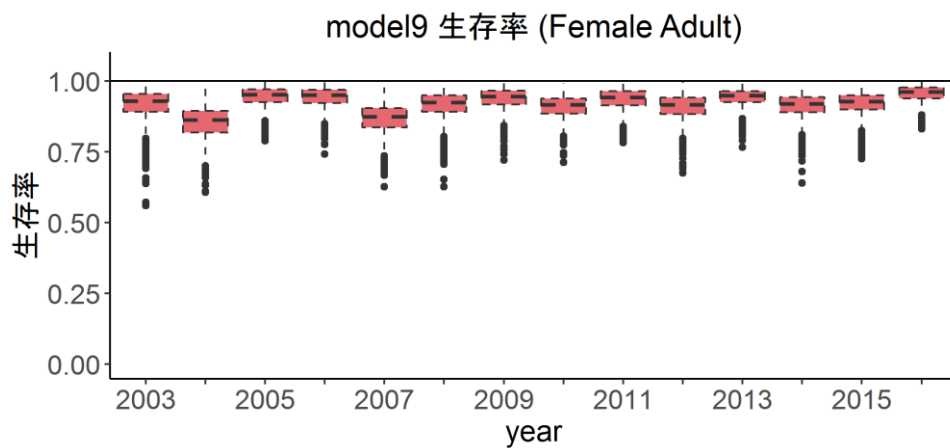
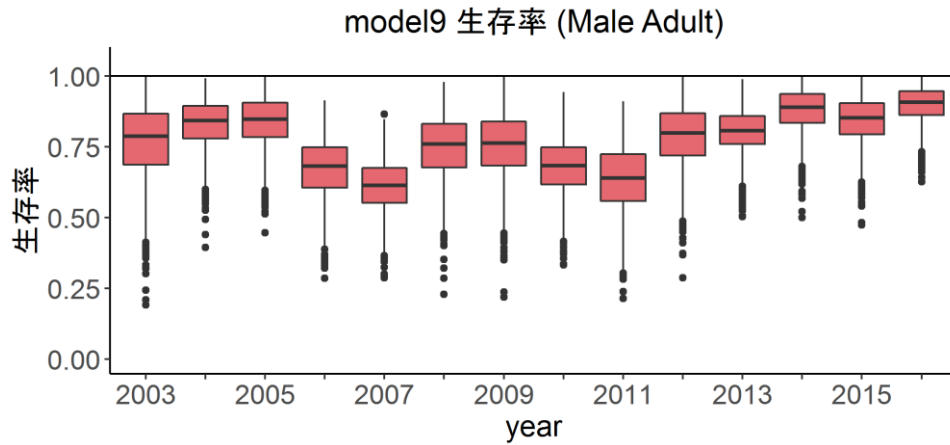


図 10. 生存率の事後分布の経年変化 モデル 9 の結果 雄の Adult の生存率(上), 雌の Adult の生存率(中), 雄の Subadult の生存率(下)

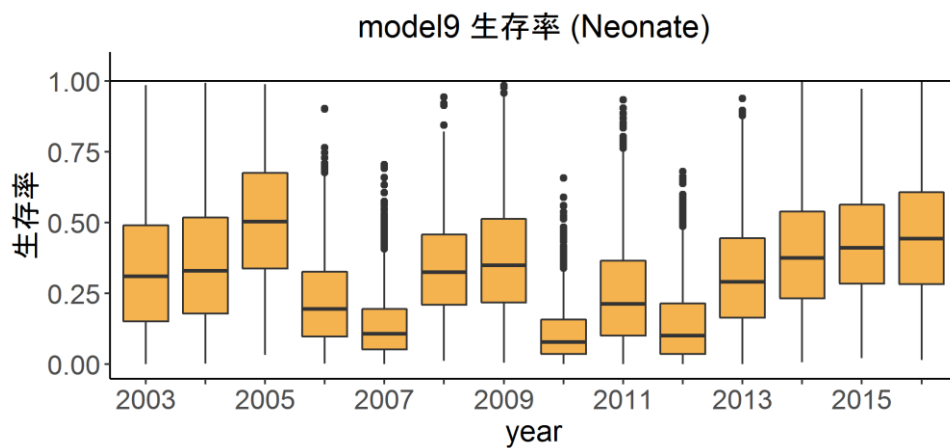
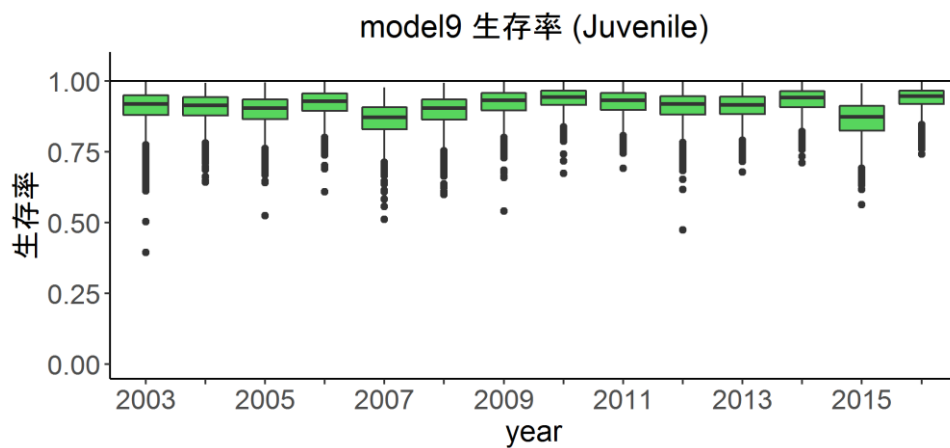
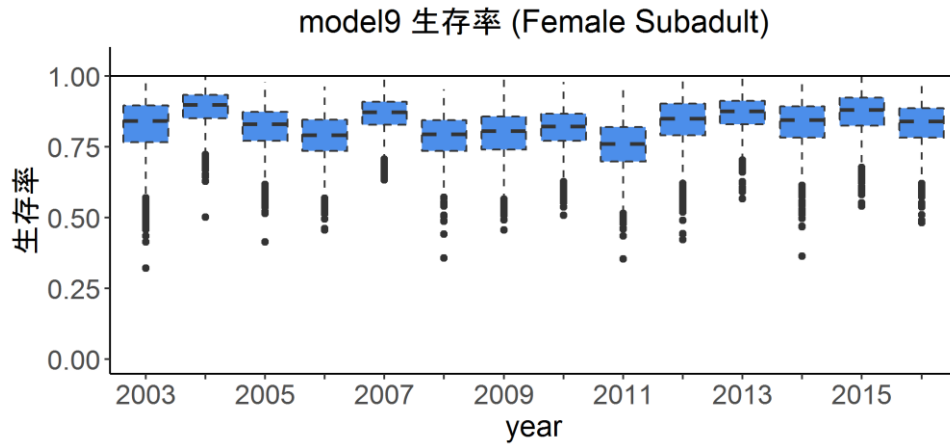


図 11. 生存率の事後分布の経年変化 モデル 9 の結果 雌の Subadult の生存率(上), Juvenile の生存率(中), Neonate の生存率(下)

表 9. モデル 5 の年毎の生存率推定結果 (事後分布の要約)

	mean	median	95%CI	Rhat
φ_{2003}	0.809	0.840	0.436-0.992	1.005
φ_{2004}	0.984	0.989	0.940-1.000	1.002
φ_{2005}	0.959	0.963	0.906-0.992	1.005
φ_{2006}	0.960	0.965	0.899-0.993	1.001
φ_{2007}	0.799	0.801	0.717-0.871	1.001
φ_{2008}	0.825	0.827	0.717-0.913	1.002
φ_{2009}	0.913	0.919	0.822-0.977	1.007
φ_{2010}	0.889	0.892	0.813-0.945	1.001
φ_{2011}	0.977	0.982	0.924-0.999	1.002
φ_{2012}	0.961	0.970	0.875-0.999	1.010
φ_{2013}	0.963	0.966	0.913-0.994	1.044
φ_{2014}	0.982	0.988	0.937-1.000	1.001
φ_{2015}	0.929	0.933	0.852-0.982	1.002
φ_{2016}	0.988	0.992	0.958-1.000	1.002

表 10. モデル 6 の年毎の生存率推定結果 (事後分布の要約)

	mean	median	95%CI	Rhat
φ_{2003}	0.939	0.953	0.808-0.997	1.007
φ_{2004}	0.984	0.988	0.947-0.999	1.006
φ_{2005}	0.973	0.977	0.930-0.996	1.009
φ_{2006}	0.972	0.976	0.924-0.998	1.083
φ_{2007}	0.825	0.827	0.751-0.885	1.001
φ_{2008}	0.885	0.889	0.799-0.950	1.095
φ_{2009}	0.940	0.946	0.866-0.988	1.039
φ_{2010}	0.911	0.914	0.850-0.958	1.021
φ_{2011}	0.981	0.986	0.940-0.999	1.022
φ_{2012}	0.912	0.916	0.837-0.968	1.021
φ_{2013}	0.960	0.963	0.917-0.989	1.002
φ_{2014}	0.982	0.986	0.941-0.999	1.004
φ_{2015}	0.962	0.966	0.901-0.996	1.059
φ_{2016}	0.987	0.990	0.959-1.000	1.003

モデル 7 から 9 の生存率推定結果の表は付録参照

JS モデルの結果より、個体数や加入率の推定だけでなく、CJS モデルと同様に状態空間モデルの構造および発見履歴を用いて生存率の推定を行った。年ごとの発見履歴を用いた状態空間 JS モデルによって推定された見かけの年間生存率の事後分布はどの年においても収束しており、その平均値は最も高い年である 2016 年で 0.962 (SD=0.024, 95%CI=0.923-0.989)、最も低い 2008 年では 0.824 (SD=0.030, 95%CI=0.762-0.881)であった (図 12, 13)。生存率の年変動の範囲はおむねモデル 6 の年変動にランダム効果・層化なしを仮定したものとほぼ一致しており、JS モデルの結果の方が最も生存率が高かった年の平均値の値は少し低いという結果になった。

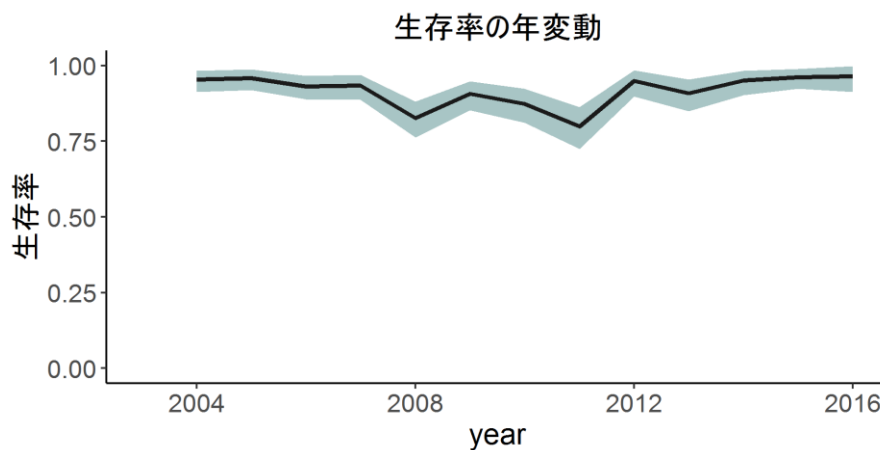


図 12. JS モデルで推定した生存率の事後分布の平均値および 95%信用区間

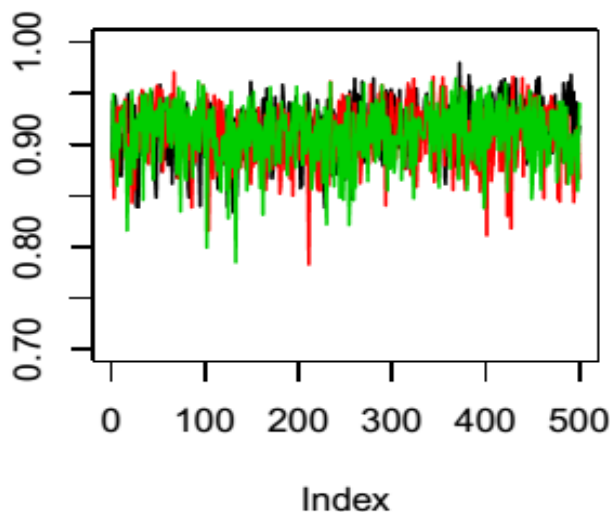


図 13. MCMC による計算結果. JS モデルの生存率推定の一例. 各チェーンの事後サンプルを線でつないだ

表 11. JS モデルの年毎の生存率推定結果 (事後分布の要約)

	mean	median	95%CI	Rhat
Φ_{2004}	0.952	0.953	0.911-0.984	1.003
Φ_{2005}	0.958	0.961	0.921-0.985	1.000
Φ_{2006}	0.933	0.935	0.888-0.966	1.003
Φ_{2007}	0.933	0.936	0.887-0.969	1.001
Φ_{2008}	0.824	0.826	0.762-0.881	1.005
Φ_{2009}	0.907	0.908	0.854-0.950	1.007
Φ_{2010}	0.870	0.871	0.809-0.924	1.002
Φ_{2011}	0.800	0.801	0.725-0.864	1.007
Φ_{2012}	0.949	0.951	0.900-0.984	1.001
Φ_{2013}	0.909	0.911	0.851-0.956	1.002
Φ_{2014}	0.951	0.954	0.904-0.982	1.001
Φ_{2015}	0.962	0.964	0.923-0.989	1.001
Φ_{2016}	0.966	0.968	0.914-0.998	1.000

4.2 モデル診断の結果

状態空間 CJS モデルに層化と年変動の組み合わせで 9 つのモデルを仮定し、それぞれについてベイズ的診断法の一つである Bayesian p-value を算出し、各モデルの特徴と Bayesian p-value の値を表 12 に示した。年毎の予測合計発見数と観察合計発見数を統計量とし、Bayesian p-value を用いてそれぞれのモデルの予測がデータに合っているかを診断した。Bayesian p-value は各モデルがどれだけうまく予測できているかを表す指標であり、複数のモデルを比べてどのモデルが最も良いかを選択するときにはあまり用いられない。本研究では、構築したすべてのモデルにおいて推定された事後分布からデータに合った予測を行うことができた。図 14,15 は全ての年を統合し尺度をそろえて算出した、各モデルの予測と観察数である。各図からも、視覚的に予測が観察値のまわりに偏り無く散らばっていることが分かる。

表 12. 各モデルの結果から算出した Bayesian p-value

Model	spec	Bayesian p-value
1	—	0.499
2	ステージ	0.501
3	性別	0.497
4	ステージ・性別	0.501
5	年(層)	0.501
6	年(ラ)	0.499
7	年(ラ)・ステージ	0.497
8	年(ラ)・性別	0.499
9	年(ラ)・ステージ・性別	0.497

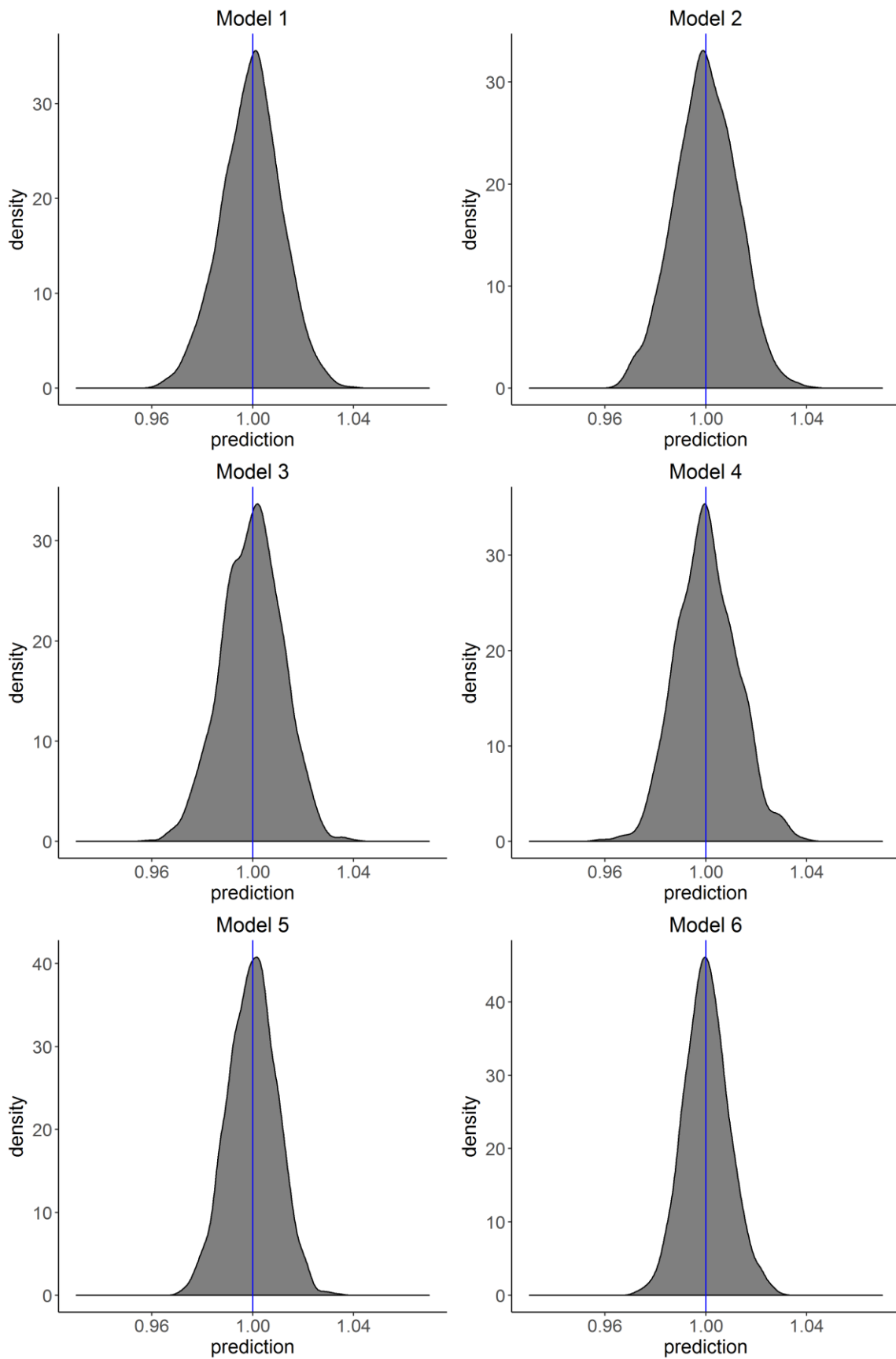


図 14. 各モデルの予測と観測値(モデル 1-6)

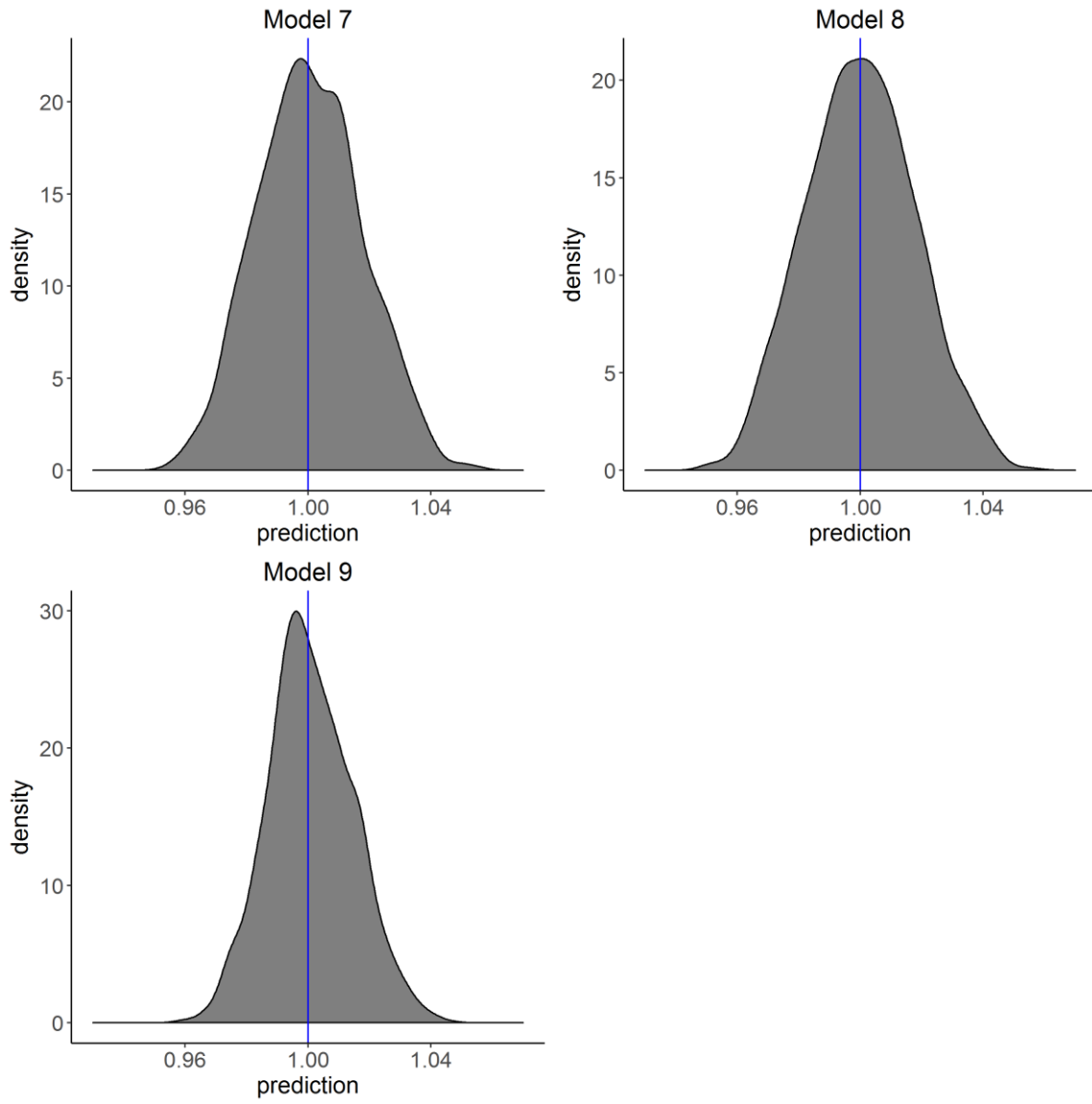


図 15. 各モデルの予測と観測値(モデル 7-9)

4.3 JS 資源量・移住率の推定結果

状態空間 JS モデルを用いて、ミナミハンドウイルカの年ごとの発見履歴から生存率、資源量、加入率を推定した。加入率及び資源量の推定結果を以下に示す。加入率はモデルの性質上、第一回目の発見で大きい値になるが、その後の調査年間においては、事後分布の平均値は 2.4% から 4.6% と推定された。また、調査期間の 14 年間を通して推定資源量は 110 から 170 頭の間で推移していた。JS モデルでは仮想個体として合計発見個体数よりも大きい数を仮定して推定を行ったにも関わらず、観測資源量と推定された資源量の差は非常に小さく、調査ではほぼ全ての個体を発見できていたということを示す結果となった。2004 年や 2011 年には若干観測資源量に差が見られ、どちらも推定された資源量の方が大きく、潜在変数 Z を用いて出生や移入を考慮して推定したことにより、実際の観測資源量よりも多いという推定結果は妥当であると考えられる。

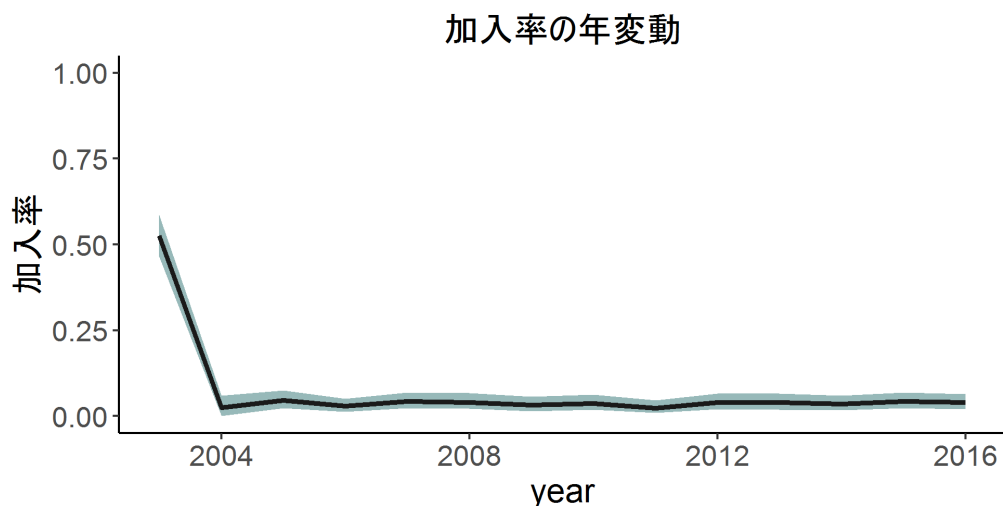


図 16. JS モデルで推定した年毎の加入率の事後分布の平均値および 95% 信用区間

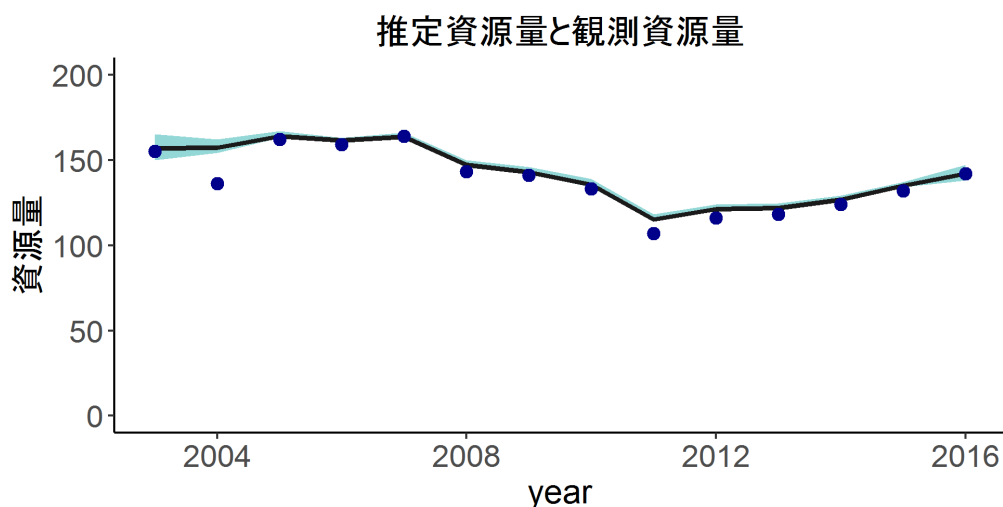


図 17. 年毎の推定個体数の平均値および 95% 信用区間と観測された年毎の合計識別個体数の比較

表 13. JS モデル ; 年毎の加入率推定結果 (事後分布の要約)

	mean	median	95%CI	Rhat
γ_{2003}	0.526	0.526	0.462-0.587	1.001
γ_{2004}	0.025	0.023	0.001-0.060	1.009
γ_{2005}	0.046	0.044	0.023-0.075	1.000
γ_{2006}	0.029	0.028	0.013-0.052	1.001
γ_{2007}	0.043	0.042	0.022-0.071	1.000
γ_{2008}	0.041	0.040	0.021-0.067	1.002
γ_{2009}	0.033	0.032	0.014-0.058	1.000
γ_{2010}	0.037	0.036	0.019-0.061	1.003
γ_{2011}	0.024	0.023	0.009-0.045	1.002
γ_{2012}	0.040	0.038	0.019-0.067	1.002
γ_{2013}	0.039	0.038	0.019-0.064	1.002
γ_{2014}	0.035	0.034	0.017-0.060	1.001
γ_{2015}	0.043	0.042	0.022-0.070	1.007
γ_{2016}	0.039	0.037	0.020-0.064	1.000

表 14. JS モデル ; 年毎の個体数推定結果 (事後分布の要約)

	mean	median	95%CI	Rhat
N_{2003}	156.933	157	150-165	1.002
N_{2004}	156.955	157	154-162	1.004
N_{2005}	163.879	164	163-166	1.002
N_{2006}	161.419	161	161-163	1.008
N_{2007}	163.673	163	163-166	1.000
N_{2008}	147.111	147	146-150	1.005
N_{2009}	143.015	143	142-146	1.002
N_{2010}	135.391	135	134-139	1.003
N_{2011}	115.055	115	114-118	1.000
N_{2012}	121.195	121	120-124	1.001
N_{2013}	121.849	122	121-124	1.000
N_{2014}	126.572	126	126-129	1.002
N_{2015}	134.781	135	134-137	1.001
N_{2016}	142.143	142	138-147	1.001

第5章. 考察

5.1 御蔵島ミナミハンドウイルカの年間生存率推定値について

御蔵島周辺海域に生息するミナミハンドウイルカの個体識別調査により得られた、生態学的カテゴリーに関する情報を含む14年にわたる発見履歴を用いて見かけの年間生存率を推定した。状態空間 CJS モデルを用いた解析で仮定した9つのモデルの推定結果より、本個体群の生存率は2003年から2016年までの14年間で大きな年変動は無く、生活史ステージと性別の両方によって異なる生存率を持つことが分かった。状態空間 CJS モデルによる解析の結果、もっとも単純な仮定のモデル1では、年間生存率の平均値が0.87であると推定された。 \hat{R} 値によると計算結果は十分に収束していた。95%信用区間を見ても見かけの生存率は90%を超えておらず、1年間で個体群の10%以上がいなくなっているということになる。死亡と移出は区別できず、また使用したデータは閉鎖個体群のものではない。モデルの仮定が満たされていないことにより、この結果は過大推定の影響があるため実際の生存率は、より小さくなると考えられる。他のモデルにおいて、生態学的カテゴリーや年による生存率の差が見られたため、モデル1はそれらの影響が相殺された結果だと言える。全個体に共通の生存率として87%は予想した値より低い結果であった。観察から得られる情報より、毎年の出生数には大幅な変化が見られないことから、出生と死亡や移出はどちらも個体群全体の10%程度で安定していると考えられる。

JS モデルによる生存率および資源量推定の結果、生存率はどの CJS モデルの結果よりも同程度かやや高くなっており、年間データを扱ったため、集約された情報によって少し異なった結果が生じた影響が考えられる。また、CJS モデルでは加入や未発見個体が考慮されておらず、見かけの生存率としての結果は JS モデルの方が高くなることは理にかなっていると考えられる。

個体群動態を考える際、一般的に資源量が減少し始めると、加入が増え死亡率は低くなるなど、資源を増やす方向にはたらし、資源量が増えすぎると加入は減り、死亡率は低くなると考えられる。これらの密度効果は環境収容力に近づいたときなどに効果を発揮し、資源が大幅に減少したときは加入が増えるなど、個体群が極端な状況になったときに顕著に働く。しかし、生物によって資源の平衡状態または個体群を維持するのに適した密度は異なり、また密度効果のはたらし方も異なる。生態学的に、一度に出産できる子の数や資源に対する反発力に応じて個体群動態は異なり、ミナミハンドウイルカの場合、資源の急激な増減が見られず、安定した出生数が確認されていることから、出生と死亡や移出が資源に対して同じ程度の割合で起こることは自然だと考えられる。

継時的な資源変動と年間生存率の関係について、CJS モデルと JS モデルの比較を行った。図18はある年の推定個体数と、推定個体数にそれぞれのモデルで推定した生存率の事後分布の平均値を掛け合わせたものを順番にプロットし、線でつないだものである。CJS モデルでは観察個体数を合計年間識別数とし、掛け合わせた生存率には、層化も継時変化も仮定していないモデル1の生存率の事後分布の平均値を用いた。JS モデルでは、出生や移出を含む年毎の推定個体数と年毎の生存率の事後分布の平均値を用いた。両方のモデルによる結果より、継時的な資源変動の大まかな挙動は一致していた。JS モデルのほうが生存率の推定結果が高かったため、資源の変動が比較的なだらかになっていた。2008年あたりから、資源に減少の傾向が見られ、2012年以降からは生存率に継年変化が見られず、安定していると解釈できる。一方で、近年加入が若干増加

しているため、個体数は増加傾向を示している。

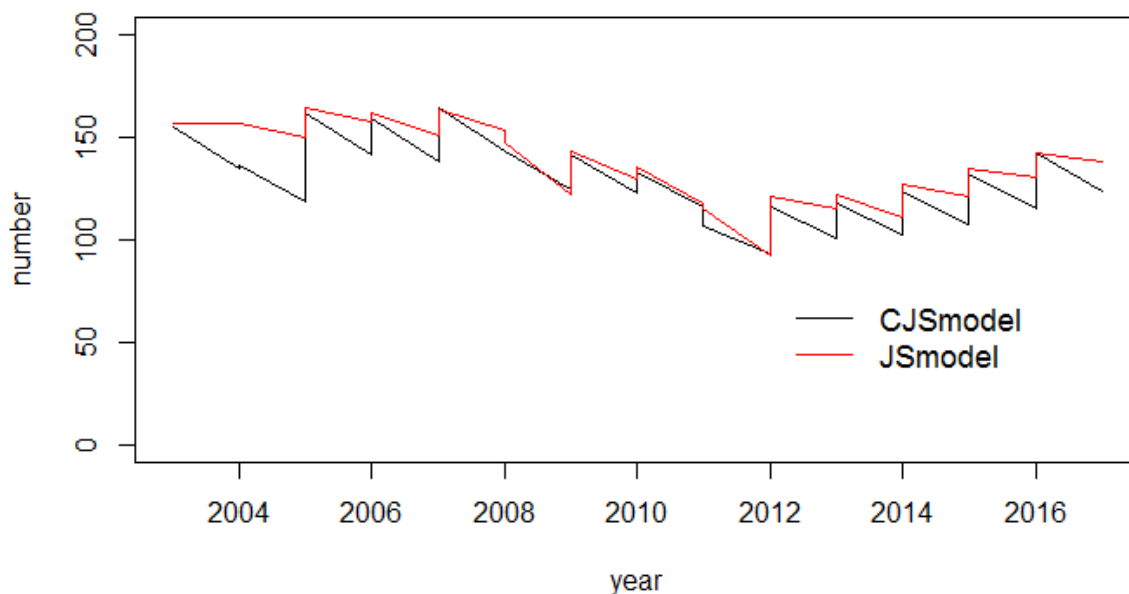


図 18. 観察個体数と推定個体数および推定生存率を用いて表した 14 年間の資源動態

5.2 生活史ステージによる生存率の差の検証

豊富な長期間の観察記録の蓄積により、本研究では詳細な Adult, Subadult, Juvenile, Neonate の 4 つの生活史ステージを用いて、それぞれの見かけの年間生存率を推定した。生存率を生活史ステージで層化し、経時変化を考えていないモデル 2 の結果より、生活史ステージにより年間生存率の大きさが異なることが示され、4 つの生活史ステージの中では Subadult が最も高い生存率をもつことが分かった。Neonate の生存率は他の 3 つの生活史ステージに比べ明らかに低く、生存率の平均値は予想外の低さであった。生態学的に出生直後は様々な内的・外的要因による影響を受けやすいと考えられるが、御蔵島での先行研究 (0.87, Kogi *et al.* 2004) や Monkey Mia, Australia での研究 (0.44, Mann *et al.* 2000) と比べても最も低い値であった。20~30%の生存率では個体数の減少を伴い、持続不可能であることが示唆されている(Currey *et al.* 2009)。Neonate はデータも少なく、個体識別が特に年をまたいだ時にできなくなっていたことから、不確実性が大きいデータを用いて推定を行った影響だと考えられる。この結果から、Neonate のうち 75%が死亡するというより、その中には識別ができなかった個体も含まれており、生存率としては 25% よりも高い、と考えるほうが妥当である。また、Juvenile の生存率が Adult よりも高くなっており、このことから 2 歳以上の個体は成長するにつれて高い生存率をもつが、Adult の中でも高齢になるとその影響で生存率が少し下がると考えられる。Subadult は出生直後の生存率の低さの影響を受けることも、高齢で死ぬこともないため、最も高い生存率になっている。この結果から、御蔵島周辺海域に生息するミナミハンドウイルカには天敵となる生物は考えられず、漁獲などによる人為的な死亡もほとんど無いことから、生後 1 年目のみ生存率は低めの水準となり、2 年以

上生残した個体は高い生存率をもって数十年生き残ると解釈できる。

生活史ステージについて4つのグループを用いたが、御蔵島での個体識別調査で用いられる生活史ステージの分類の定義より、例えば Neonate は当歳児のみが属し、Subadult は親離れした後から性成熟するまでの個体が属するなど、各グループによって含まれる年数が異なっている。そのため、情報が少ないグループほど事後分布の分散が大きくなりやすいと考えられる。また、Neonate の個体識別情報に関して、食痕やひれの欠けなど自然標識が十分でなく、年をまたいでも識別可能と言える3つ以上の標識が無いにもかかわらず、直接観察により同伴して泳いでいる雌の Adult 個体を母親とみなし、母親とみなされた個体に基づき識別情報を記録した。特に、当歳児が属する Neonate から、2~5歳の個体が属する Juvenile までに識別ができず、そのため生後1年目に記録された個体が次の年に同一個体が発見されないといったデータが生じてしまう。したがって、本研究では生態学的カテゴリーによる生存率の違いを興味の対象としていたが、Neonate に関する結果は、他の生活史ステージに比べ、明らかに大きい識別の不確実性を含んだデータを用いて解析を行った結果であることに注意する必要がある。

Henderson *et al.* (2014) によると、Neonate の生存率は、母親個体に大きく左右されるという議論がなされている。出生直後から親離れするまでの期間は特に、行動や栄養の確保など生活のほとんどが親に依存する。出産経験の有無もその一因だと考えられ、成熟雌の間でも出産した子どもの生存率が異なると考えられることから、子育ての習熟度をランダム効果や2,3のカテゴリーに分けてモデルに取り入れるなど、さらに親子の情報を活かした拡張の余地があることが分かった。

また、ミナミハンドウイルカやハンドウイルカでは出産時期に季節性が見られることから、水温と生存率の関係についても研究が行われている (Urian *et al.* 1996; Mann *et al.* 2010; Henderson *et al.* 2014)。中でも、調査海域において1年の内でも比較的水温が高い時期に出産率が高くなる、または水温が高くなる直前の時期に出産が多いなどといった報告がいくつかある。逆に、水温が低い時期に出産が少ない理由として、生まれたばかりの子に対して生育に適した温度でない、または母親個体にとって母乳を出すのに十分な餌が得られない、といった点が挙げられている (Henderson *et al.* 2014; Mann *et al.* 2010)。したがって、本研究では Neonate が生まれた時期によって生存率が異なるという仮定を無視していたが、その点を考慮したモデルについても試すべきだと考えられる。

さらに、海棲哺乳類の研究において、写真などによる個体識別の記録を用いて個体群動態のパラメータを推定する際、子ども個体は成熟個体に比べ自然標識が少ないことや、行動が母親に依存しているといった理由から、多くの場合解析から取り除かれる (e.g. ハンドウイルカ Daura-Jorge *et al.* 2013; Silva *et al.* 2009, ミナミハンドウイルカ: Mansur *et al.* 2012)。または、Neonate と Juvenile を併せて”young”とし解析を行った例もある (e.g. Moller *et al.* 2002)。本研究では、生活史ステージによる生存率の違いに最も興味があったため、子ども個体を取り除かずに解析を行ったが、識別の不確実性はモデルの仮定に大きく関与する。したがって結果へも大きく影響するため、推定した結果の解釈に注意すべきである。

5.3 性別による生存率の差の検証

年間生存率に雌雄差が見られるかを検証したところ、モデル3の結果より事後分布の平均値は、雌の方が大きいことが示された。雌雄どちらも、事後分布は狭い信用区間でそれぞれの平均値の周りに収束していたが、95%信用区間は重なっていた。雌雄の事後分布の差が0より小さくなるのは全事後サンプルに対して6%であった。したがって、雌の生存率は約94%の確率で雄よりも大きくなると言い換えることができる。Tsuji *et al.* 2017 にまとめられているように、御蔵島周辺海域で発見があった個体が、他の海域に移出したとされる個体のうち、雄の割合は61%と過半数を占めている。したがって、雌に対して雄の生存率が低いという結果に対して、移住が確認された個体のうち雄の割合が高かったことが影響していると考えられる。生活史ステージと性別を同時に考慮したモデル4やモデル9の結果より、Adultでは雌の方が生存率が高く、Subadultでは雄の方が生存率が高くなるという結果となった。これに関して、御蔵島での雌雄判別の定義上、雌の方が相対的に若齢のうちからAdultに分類されやすく、雄は雌に比べ年齢が高くてもSubadultに分類されるからであると考えられる。生態学的な観点から、観察された寿命も雌の方が長いといった結果が得られていたことから、ミナミハンドウイルカの生態学的に性別による差を裏付ける結果として、本研究でも雌の生存率の方が高くなったことが示唆された (Fernandez and Hohn 1998; Stolen and Barlow 2003) .

5.4 生存率の年変動に関する検証

状態空間CJSモデルによる見かけの年間生存率の推定において、まず初めにスムーズ構造を仮定せず、年毎に層化したモデルで解析を行ったところ、14年間の全ての年ごとの生存率および発見率において \hat{R} 値が1.05より小さくなり、収束した結果が得られた。この結果から14年間の生存率の挙動は、2006年から2007年の間に1回生存率が低下したがすぐに回復し、2011年以降は特に高い水準で安定しているという結果が得られた。生存率の一時的な低下の理由に関して、移出が確認されたとされる年と一致していた。したがって、生存率の低下は死亡個体の増加ではなく、個体群からの移出があったためだということが分かった。つまり、2007年までに発見されたことがある個体が移出し、他の海域で発見されているが御蔵島周辺では見られなくなったため、発見履歴上では非発見となる。非発見の場合移出と死亡は識別できないため、このようなデータを用いて推定した結果、生存率が引き下げられたと結論付けられる。移住の原因を断定することは困難だが、その後回復を示していることから、個体群維持に対する影響は少ないと考えられる。

また、ベータ分布を用いたランダム効果を仮定した場合、生存率の経年変動は年毎に層化したモデルと同様の結果が得られた。ランダム効果を仮定したほうが、信用区間が若干狭くなったことから、単純に層化し年毎の生存率をばらばらに推定するよりも、年間生存率はある期待値の周りに分布すると仮定した方が良いことが分かった。

5.5 他海域等における先行研究との比較

御蔵島ではミナミハンドウイルカの多大な個体識別情報が蓄積されているにもかかわらず、同個体群に対する生態学的・個体群動態的研究の数は多くはない。年間生存率は生態情報として最も基本的といえるが、今のところ明らかにされていない。このような背景から、我々は御蔵島周辺

海域に生息するミナミハンドウイルカの年間生存率の推定を行った。本研究の結果より、推定された見かけの年間生存率は想像の範囲を超えない大きさであった。最も単純なモデルの結果より、全個体共通の生存率と仮定すると、事後分布の平均は0.87であった。また、生活史ステージ別に見ても、AdultとSubadultの年間生存率は、0.863、0.903であり、これらの値は他のどの先行研究の結果よりも少し低かった。ハンドウイルカの例では、Florida, U.S.A.で死亡率が9.8%(Stolen and Barlow 2003)という結果や、Brazilの個体群ではCJSモデルにより0.917 (CI: 0.876–0.961) (Daura-Jorge *et al.* 2013)、Doubtful Sound, New ZealandではAdultが0.937、Subadultが0.75-0.91 (Currey *et al.* 2008)、またAzores, Portugalの個体群でJSモデルにより、期間によって0.657 (± 0.130 SE)から0.999 (± 0.001 SE)の範囲であると推定された (Silva *et al.* 2009)。同様に、ミナミハンドウイルカを対象とした研究では、Swatch-of-No-Ground, Bangladeshの個体群でJSモデルにより、0.958 (SE=0.035, 95%CI=0.802-0.992)と推定され(Mansur *et al.* 2012)、Mayotte Islandでは 0.937 ± 0.059 SE (95% CI: 0.678-0.990)という結果であり(Pusineri *et al.* 2014)、Bunbury, Australiaの見かけの生存率は $0.99(\pm 0.002$ SE, 95% CI 0.98-0.99) (Sprogis *et al.* 2016)、Reunion Islandでは $0.928(\pm 0.018, 0.883-0.957)$ という結果が示されている(Dulau *et al.* 2017)。各研究で用いられた方法は一樣ではないため、単純には比較できないが、推定された年間生存率としてどの結果も90%前後と高い水準になっている。資源の状況によっては、個体数の減少が確認されている個体群では、時系列的に生存率も低下しているという結果が得られるなど海域によって低めの生存率になっている場合もあった。

5.6 生息地の利用と環境収容力

御蔵島周辺に生息するミナミハンドウイルカの見かけの年間生存率は、他の地域で行われた先行研究に比べ、低いことが分かった。方法の違いや統計モデルの側面からの課題もあるため一概に比較はできないが、ここでは本研究で示唆された結果を用いて比較を行うとする。御蔵島個体群の生存率が仮に他の海域の個体群より低い理由として考えられることは、海域の面積に対して個体数が非常に多い、つまり高密度になっていることである。Tsuji *et al.* 2017のまとめによると、御蔵島周辺で観察された総識別個体数は、比較対象の中では中程度であるが、生息する範囲の面積は他の海域に比べ著しく小さい。このように密度の高さと生存率の低さから、同個体群はほぼ環境収容力に達していると考えられることができる。

個体群動態や密度効果、環境収容力に関して考察を深めるため、推定された発見率を用いて算出した年毎の成熟雌の数と、成熟雌あたりの出生数を用いて再生産関係についても統計モデルを用いて推定を試みた。しかしながら、データとして用いた成熟雌の数も出生数も毎年ほぼ安定しており、密度効果を仮定した再生産関係式ではパラメータの推定において収束する結果が得られず、用いたモデルの限界であることが分かった。したがって、海域面積に対する資源の許容量を維持するため、また再生産や繁殖戦略などの効率を上げるため、同個体群では150頭前後の個体数を持続すると考えられる。

5.7 本研究の意義：資源保護への貢献

ドルフィンウォッチングやホエールウォッチングは、潜在的に人間や環境に良い影響を与えう

る。しかし、ウォッチング時間の長さなど方法に関わらず、対象個体群への負の効果も少なからず存在すると、New *et al.* (2015) やその中で議論されている様々な先行研究は述べている。推定された見かけの年間生存率はそれぞれの年であり変化が見られず、約 95% 付近でばらつくことと推定された。観測データは合計識別個体数や生活史ステージ構成は今のところ年変動がないことを示しており、この結果からモデルは良く観察データをあらわしていることが示唆された。また、近年の記録では個体数の増加傾向が見られるなど、個体群としては楽観的な状況にある。御蔵島における個体識別を伴う長期的なモニタリングにより、出生や死亡も複数年にわたり一定であることから、個体数の増減に関わる割合は資源の約 10% であり、この割合が個体群に対し最適だと考えられる。これまで、突発的な多死などは同個体群に関して観察されていない。しかしながら、御蔵島ではドルフィンウォッチング及びスイミングが行われており、観光客の増加と個体群からの移出の増加に関係があるという可能性が Tsuji *et al.* (2017) によって提唱されている。観光客の増加による生存率の変動などについては検証を行っていないが、潜在的に個体群動態への影響は存在すると考えられる。現段階では、個体数に関して将来的に人為的にかく乱などが起こらなければ、同程度の資源量が保たれると推測するが、若齢個体の生存率は同個体群のような比較的小さい群れにおいて重大な役割を持つ。引き続き移出に関する情報収集も含め、同個体群のモニタリングを継続することが重要であると考えられる。

5.8 今後の課題

本研究では、個体識別調査によって得られた 14 年間にわたる標識再捕データを用いて生存率や資源量の推定を行ったが、加入や死亡、移住を含む複数年のデータを解析する場合、閉鎖集団を仮定している CJS モデルだけでなく、閉鎖と開放の両方の仮定を組み合わせたモデルを取り入れる必要がある。閉鎖空間型のモデルでは調査期間は定常個体群であることを仮定しており、開放空間型のモデルはサンプリング時に個体群内にいて生存している生物は、調査期間中同じ生存率、発見率、個体群内に居る確率を持つことを仮定している。仮定に沿っていない状況下で集められた情報を用いた解析では、移住個体の存在により、推定結果に偏りが生じてしまう。一時的な移出や回遊型の個体を考慮し、偏りの無い結果を得るために開発されたモデルの一つが Pollock's robust design フレームワークである (e.g. Silva *et al.* 2009)。御蔵島個体群において実際に移住個体の存在が明らかであり、その数は無視できないほどの大きさであることから、推定結果の偏りを考慮するため、ロバストデザインモデルへの拡張が必要であると考えられる。

また、解析に用いた個体ごと調査日ごとの発見履歴はビデオ撮影された映像を用いて作成したものであり、発見した個体群のうち全ての個体を撮影・識別できるわけではない。撮影に成功した個体の中でも、水中の光の加減や濁りによって映像から個体識別が必ずしもできるわけではなく、さらに自然標識の特長による外見の識別しやすさや、イルカ自体の行動によっても識別のしやすさが左右される。したがって、調査時の個体群自体の発見はランダムであるが、潜在的に識別のしやすさが異なっているため、発見率は一様ではない。したがって、個体ごとの識別のしや

すさを考慮するため、発見率に個体差や不均一性をランダム効果として取り入れるなどのモデルの拡張を行うことが課題である。

本研究の解析には状態空間モデル及び膨大な数の潜在変数に対処するためベイズ法を用いた。ベイズ法は事前分布と尤度を用いて事後分布を推定する方法であり、先行研究などによりパラメータがとり得る範囲が分かっている場合などには、その情報を事前分布として与えることにより、解析に取り入れることができるというメリットがある。一方で、事前分布が間違っている場合はその悪影響を受けてしまい、特にデータが十分に多くない場合は推定結果への影響が大きくなる。したがって、事前分布による影響の有無など、モデルの頑健性を検証する必要がある。一般的に、推定する未知のパラメータには無情報の事前分布を与える。本研究でも β 以外の全てのパラメータについて0から1の一様分布を事前分布として与えた。得られた結果より、一様分布から更新された事後分布が得られ、WinBUGSの \hat{R} 値が1.05より小さくなっていたことから収束した結果が得られたとみなした。頑健性を調べるためには、一様分布を与えた一通りの解析だけでなく、ある期待値のまわりにばらつくような正規分布を事前分布とするなど、異なる複数の分布を試して結果に対する影響を検証するべきである。

謝辞

本研究をまとめるに当たり、3年間にわたり御指導及び御助言をいただきました東京海洋大学資源解析学研究室の北門利英教授に心より御礼申し上げます。また、主にセミナーを通じて多くのご指導をいただきました、同研究室の田中栄次教授、岩田繁英助教に御礼申し上げます。本修士論文の審査を引き受けて下さいました、鈴木直樹准教授に感謝申し上げます。

御蔵島周辺海域に生息するミナミハンドウイルカを対象とした本研究を行うにあたり、調査の執り行い、また自身の調査への参加およびデータの使用を快諾して下さいました、一般社団法人御蔵島観光協会の小木万布博士に心より感謝いたします。御蔵島でのイルカ研究に携わる先輩の観点から、多角的なご助言をいただきました、近畿大学農学部水産学科、海棲哺乳類研究室の酒井麻衣博士、三重大学生物資源学研究科附属鯨類研究センターの森阪匡通准教授に厚く御礼申し上げます。御蔵島での調査やシンポジウムなどの研究の交流の場において大変お世話になった調査員の皆様、御蔵島滞在中に調査関係から生活面まで、多くのご協力を賜った島民の皆様に御礼申し上げます。

最後に、資源解析学研究室でセミナー中のみならず多くの議論をし、解析を進める中で様々な助言を下された同期の皆様、後輩の皆様に心より御礼申し上げます。

参考文献

Andrew M. Gormley, Elisabeth Slooten, Steve Dawson, Richard J. Barker, Will Rayment, Sam du Fresne, Stefan Brager, 2012, First evidence that marine protected areas can work for marine mammals, *Journal of Applied Ecology* 2012,49,474-480

Carl J. Schwarz, The Jolly-Seber model: more than just abundance, 2001, *Journal of Agricultural Biological, and Environmental Statistics* 6:195

Christian Ramp, Julien Delarue, Martine Berbe, Philip S. Hammond, Richard Sears, 2014, Fin whale survival and abundance in the Gulf of St. Lawrence, Canada, *Endangered species research* Vol.23: 125-132

Claire Pusineri, Christophe Barbraud, Jeremy Kiszka, Sarah Caceres, Justine Mougnot, Gabriel Daudin & Vincent Ridoux, 2014, Capture-mark-recapture modelling suggests an Endangered status for the Mayotte Island (eastern Africa) population of Indo-Pacific bottlenose dolphins, *Endangered Species Research* Vol23: 23-33

Fabio G. Daura-Jorge, Simon N. Ingram & Paulo C. Simoes-Lopes, 2013, Seasonal abundance and adult survival of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in a community that cooperatively forages with fishermen in southern Brazil, *Marine Mammal Science*,29(2): 293-311

Janet Mann, Richard C. Connor, Lynne M.Barre & Michael R.Heithaus, 2010, Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.): life history, habitat, provisioning, and group-size effects, *Behavioral Ecology* Vol. 11 No.2: 210-219

J. Y. Wang, L.-S. Chou, B. N. White, 2000, Differences in the External Morphology of Two Sympatric Species of Bottlenose Dolphins (Genus *Tursiops*) in the Waters of China, *Journal of Mammalogy*, 81(4): 1157-1165

Kate R. Sprogis, Kenneth H. Pollock, Holly C. Raudino, Simon J. Allen, Anna M. Kopps, Oliver Manlik, Julian A. Tyne & Lars Bejder, 2016, Sex-Specific Patterns in Abundance, Temporary Emigration and Survival of Indo-Pacific Bottlenose Dolphins (*Tursiops aduncus*) in Coastal and Estuarine Waters, *Frontiers in Marine Science* Volume3 Article12

Kazunobu Kogi, Toru Hishii, Ayami Imamura, Takako Iwatani & Kathleen M. Dudzinski, 2004, Demographic parameters of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) around Mikura Island, Japan, *Marine Mammal Science*, 20(3): 510-526

Kimika Tsuji, Kazunobu Kogi, Mai Sakai & Tadamichi Morsaka, 2017, Emigration of Indo-Pacific Bottlenose Dolphins (*Tursiops aduncus*) from Mikura Island, Japan, *Aquatic Mammals* 43(6),585-593

K. W. Urian, D. A. Duffield, A. J. Read, R. S. Wells & E.D. Shell, 1996, Seasonality of Reproduction in Bottlenose Dolphins, *Tursiops truncatus*, *Journal of Mammalogy*, 77(2):394-403

Leslie F. New, Alisa J. Hall, Robert Harcourt, Greg Kaufman, E. C. M. Parsons, Heidi C. Pearson, A. Mel Cosentino & Robert S. Schick, 2015, The modelling and assessment of whale-watching impacts, *Ocean & Coastal Management* 115(2015) 10-16

L. M. Moller, S. J. Allen & R. G. Harcourt, 2002, Group Characteristics, Site Fidelity and Seasonal Abundance of Bottlenose Dolphins *Tursiops aduncus* in Jervis Bay and Port Stephens, South-Eastern Australia, *Australian Mammalogy* 24(1): 11-21

Margaret A. Stanton and Janet Mann, 2012, Early Social Networks Predict Survival in Wild Bottlenose Dolphins, *PLoS ONE* 7(10): e47508

Marc Kery and Michael Schaub, 2012, Bayesian population analysis using WinBUGS a hierarchical perspective, Elsevier Inc.

Megan K. Stolen and Jay Barlow, 2003, A model life table for bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) from the Indian river lagoon system, Florida, U.S.A., *Marine Mammal Science*,19(4): 630-649

Michael Moore, Lisa Steiner & Beatrice Jann, 2003, Cetacean surveys in the Cape Verde Islands and the use of cookiecutter shark bite lesions as a population marker for fin whales, *Aquatic Mammals* 29.3, 383-389

Miki Shirakihara, Kunio Shirakihara, Jyunji Tomonaga, Megumi Takatsuki, 2002, A Resident Population of Indo-Pacific Bottlenose Dolphins (*Tursiops aduncus*) in Amakusa, Western Kyusyu, Japan, *Marine Mammal Science*, 18(1): 30-41

Monica A. Silva, Sara Magalhaes, Rui Prieto, Ricardo Serrao Santos & Philip S. Hammond, 2009, Estimating survival and abundance in a bottlenose dolphin population taking into account transience and temporary emigration, *Marine Ecology Progress Series* Vol.392:

Olivier Gimenez, Vivien Rossi, Remi Choquet, Camille Dehais, Blaise Doris, Hubert Varella, Jean-Pierre Vila & Roger Pradel, 2007, State-space modelling of data on marked individuals, *Ecological Modelling* 206 (2007) 431-438

Randall R. Reeves & Joe Horokou, 2008, Non-Detriment Finding for *Tursiops aduncus* in the Solomon Island, NDF Workshop Case Studies WG5-Mammals Case Study2

Richard M. Pace, Peter J. Corkeron & Scott D. Kraus, 2017 State-space mark-recapture estimates reveal a recent decline in abundance of North Atlantic right whales, *Ecology and Evolution*.2017;1-12.

Robert L. Brownell, Jr. and Naoko Funahashi, Status of Small Local Populations of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in the Japanese Archipelago, SC/65a/SM26

Rohan J. C. Currey, Stephen M. Dawson, Elisabeth Slooten, Karsten Schneider, David Lusseau, Oliver J. Boisseau, Patti Haase & Jamelia A. Williams, 2009, Survival rates for a declining population of bottlenose dolphins in Doubtful Sound, New Zealand: an information theoretic approach to assessing the role of human impacts, *Aquatic conservation: Marine and freshwater ecosystems* 19: 658-670

Rubaiyat Mowgli Mansur, Samantha Strindberg & Brian D. Smith, 2012, Mark-resight abundance and survival estimation of Indo-Pacific bottlenose dolphins, *Tursiops aduncus*, in the Swatch-of-No-Ground, Bangladesh, *Marine Mammal Science*, 28(3): 561-578

Shaun D. Henderson, Stephen M. Dawson, Rohan J. C. Currey, David Lusseau & Karsten Schneider, Reproduction, birth seasonality, and calf survival of bottlenose dolphins in Doubtful Sound, New Zealand, 2014, *Marine Mammal Science*,30(3): 1067-1080

Stephanie Fernandez, & Aleta A. Hohn, 1998, Age, growth, and calving season of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, off coastal,Texas, *Fishery Bulletin* 96(2).

S. T. Buckland, K. B. Newman, L. Thomas, N. B. Koesters, 2004, State-space models for the dynamics of wild animal populations, *Ecological Modelling*171 157-175

Takeharu Bando, Naohisa Kanda, Luis A. Pastene, Toshiya Kishiro, Hideyoshi Yoshida &

Hiroshi Hatanaka, 2010, An analysis of cookie cutter shark-induced body scar marks of common minke whales sampled by JARPN II in the context of stock structure hypotheses, SC/D10/NPM6

Violaine Durau, Vanessa Estrade & Jacques Fayon, 2017, Identifying key demographic parameters of a small island-associated population of Indo-Pacific bottlenose dolphins (Reunion, Indian Ocean), PLoS ONE 12(6): e0179780

付録

表 A-1. モデル 7 ; 年ごと生活史ステージごとの生存率推定結果 (Adult の事後分布の要約)

φ_{Adult}	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.877	0.894	0.689-0.981	1.005
2004	0.825	0.831	0.711-0.919	1.003
2005	0.931	0.937	0.839-0.992	1.001
2006	0.841	0.846	0.718-0.935	1.001
2007	0.728	0.733	0.604-0.833	1.004
2008	0.860	0.867	0.720-0.954	1.003
2009	0.910	0.917	0.781-0.988	1.010
2010	0.824	0.829	0.704-0.913	1.001
2011	0.834	0.839	0.714-0.934	1.000
2012	0.870	0.877	0.740-0.956	1.001
2013	0.905	0.910	0.826-0.965	1.002
2014	0.907	0.912	0.811-0.974	1.005
2015	0.903	0.909	0.805-0.971	1.002
2016	0.957	0.963	0.885-0.996	1.004

表 A-2. モデル 7 ; 年ごと生活史ステージごとの生存率推定結果 (Subadult の事後分布の要約)

$\varphi_{\text{Subadult}}$	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.908	0.919	0.777-0.982	1.003
2004	0.950	0.955	0.878-0.993	1.001
2005	0.927	0.931	0.852-0.978	1.003
2006	0.918	0.924	0.830-0.977	1.004
2007	0.887	0.890	0.808-0.949	1.001
2008	0.837	0.844	0.724-0.920	1.001
2009	0.895	0.902	0.789-0.964	1.001
2010	0.857	0.861	0.762-0.930	1.002
2011	0.888	0.895	0.786-0.960	1.001
2012	0.906	0.914	0.800-0.977	1.004
2013	0.935	0.940	0.863-0.985	1.001
2014	0.913	0.920	0.801-0.984	1.000
2015	0.941	0.948	0.851-0.991	1.002
2016	0.927	0.932	0.838-0.986	1.001

表 A-3. モデル 7 ; 年ごと生活史ステージごとの生存率推定結果 (Juvenile の事後分布の要約)

$\varphi_{\text{Juvenile}}$	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.894	0.909	0.704-0.986	1.001
2004	0.894	0.901	0.764-0.975	1.001
2005	0.869	0.879	0.718-0.965	1.001
2006	0.914	0.923	0.783-0.988	1.005
2007	0.853	0.862	0.705-0.953	1.000
2008	0.884	0.897	0.713-0.972	1.004
2009	0.913	0.924	0.772-0.989	1.013
2010	0.928	0.935	0.814-0.991	1.006
2011	0.920	0.928	0.801-0.986	1.000
2012	0.902	0.909	0.776-0.978	1.000
2013	0.899	0.908	0.770-0.977	1.002
2014	0.928	0.936	0.821-0.991	1.001
2015	0.842	0.853	0.672-0.950	1.001
2016	0.934	0.940	0.834-0.991	1.006

表 A-4. モデル 7 ; 年ごと生活史ステージごとの生存率推定結果 (Neonate の事後分布の要約)

φ_{Neonate}	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.346	0.303	0.027-0.855	1.020
2004	0.363	0.329	0.025-0.856	1.000
2005	0.513	0.513	0.124-0.927	1.003
2006	0.228	0.202	0.018-0.609	1.000
2007	0.132	0.101	0.005-0.418	1.000
2008	0.344	0.320	0.066-0.717	1.000
2009	0.374	0.357	0.059-0.779	1.003
2010	0.109	0.081	0.004-0.359	1.006
2011	0.263	0.230	0.014-0.688	1.000
2012	0.149	0.108	0.002-0.481	1.006
2013	0.322	0.301	0.032-0.719	1.002
2014	0.401	0.380	0.053-0.879	1.006
2015	0.428	0.415	0.102-0.814	1.003
2016	0.454	0.433	0.080-0.905	1.001

表 B-1 モデル 8 ; 年ごと性別ごとの生存率推定結果 (雄の事後分布の要約)

φ_{Male}	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.895	0.908	0.706-0.993	1.006
2004	0.941	0.946	0.869-0.988	1.000
2005	0.953	0.959	0.879-0.997	1.002
2006	0.873	0.879	0.773-0.946	1.001
2007	0.770	0.772	0.671-0.860	1.001
2008	0.827	0.832	0.703-0.926	1.004
2009	0.929	0.937	0.819-0.994	1.002
2010	0.776	0.780	0.656-0.871	1.003
2011	0.826	0.832	0.698-0.929	1.002
2012	0.900	0.906	0.780-0.978	1.002
2013	0.922	0.927	0.841-0.977	1.001
2014	0.950	0.957	0.859-0.997	1.003
2015	0.922	0.928	0.829-0.983	1.000
2016	0.966	0.972	0.901-0.998	1.001

表 B-2. モデル 8 ; 年ごと性別ごとの生存率推定結果 (雌の事後分布の要約)

φ_{Female}	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.908	0.917	0.789-0.977	1.002
2004	0.880	0.884	0.785-0.947	1.002
2005	0.921	0.925	0.844-0.971	1.002
2006	0.915	0.921	0.837-0.972	1.007
2007	0.874	0.877	0.789-0.938	1.001
2008	0.882	0.887	0.780-0.951	1.004
2009	0.901	0.907	0.805-0.964	1.004
2010	0.904	0.908	0.830-0.958	1.003
2011	0.914	0.918	0.838-0.969	1.001
2012	0.897	0.903	0.804-0.962	1.000
2013	0.937	0.940	0.875-0.980	1.008
2014	0.920	0.925	0.836-0.975	1.001
2015	0.901	0.905	0.815-0.961	1.002
2016	0.934	0.938	0.868-0.981	1.002

表 C-1. モデル 9 ; 年ごと生活史ステージ・性別ごとの生存率推定結果 (雄 Adult の事後分布の要約)

Φ_{MA}	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.768	0.788	0.463-0.968	1.006
2004	0.831	0.842	0.632-0.964	1.005
2005	0.836	0.848	0.634-0.970	1.001
2006	0.672	0.681	0.438-0.851	1.000
2007	0.612	0.613	0.427-0.780	1.001
2008	0.747	0.759	0.496-0.932	1.001
2009	0.751	0.763	0.466-0.952	1.004
2010	0.679	0.684	0.475-0.854	1.000
2011	0.636	0.640	0.391-0.837	1.000
2012	0.785	0.799	0.534-0.958	1.001
2013	0.804	0.807	0.618-0.938	1.000
2014	0.876	0.889	0.688-0.985	1.001
2015	0.843	0.852	0.659-0.970	1.001
2016	0.898	0.908	0.751-0.993	1.007

表 C-2. モデル 9 ; 年ごと生活史ステージ・性別ごとの生存率推定結果 (雌 Adult の事後分布の要約)

Φ_{FA}	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.916	0.929	0.776-0.988	1.006
2004	0.853	0.861	0.721-0.944	1.003
2005	0.944	0.951	0.860-0.994	1.009
2006	0.942	0.950	0.854-0.993	1.000
2007	0.866	0.873	0.743-0.946	1.000
2008	0.915	0.923	0.797-0.980	1.001
2009	0.938	0.944	0.846-0.992	1.004
2010	0.909	0.915	0.817-0.974	1.001
2011	0.936	0.942	0.847-0.990	1.001
2012	0.908	0.915	0.793-0.974	1.002
2013	0.942	0.947	0.866-0.988	1.002
2014	0.911	0.918	0.808-0.975	1.004
2015	0.921	0.927	0.829-0.981	1.005
2016	0.955	0.960	0.884-0.996	1.002

表 C-3. モデル 9; 年ごと生活史ステージ・性別ごとの生存率推定結果 (雄 Subadult の事後分布の要約)

φ_{MS}	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.942	0.952	0.824-0.995	1.013
2004	0.964	0.970	0.899-0.997	1.003
2005	0.966	0.971	0.909-0.997	1.001
2006	0.967	0.971	0.913-0.997	1.005
2007	0.906	0.912	0.808-0.966	1.002
2008	0.904	0.913	0.783-0.978	1.006
2009	0.951	0.958	0.867-0.994	1.002
2010	0.902	0.909	0.794-0.966	1.002
2011	0.954	0.960	0.878-0.995	1.002
2012	0.939	0.946	0.843-0.989	1.003
2013	0.962	0.967	0.891-0.997	1.002
2014	0.952	0.961	0.868-0.995	1.009
2015	0.955	0.962	0.871-0.996	1.002
2016	0.960	0.966	0.889-0.997	1.002

表 C-4. モデル 9; 年ごと生活史ステージ・性別ごとの生存率推定結果 (雌 Subadult の事後分布の要約)

φ_{FS}	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.821	0.841	0.571-0.963	1.001
2004	0.888	0.897	0.744-0.982	1.001
2005	0.819	0.829	0.639-0.940	1.001
2006	0.785	0.791	0.606-0.919	1.001
2007	0.864	0.872	0.733-0.962	1.001
2008	0.785	0.793	0.608-0.917	1.003
2009	0.795	0.805	0.603-0.930	1.000
2010	0.814	0.821	0.647-0.931	1.001
2011	0.752	0.760	0.557-0.896	1.000
2012	0.836	0.849	0.620-0.974	1.000
2013	0.866	0.874	0.712-0.964	1.001
2014	0.832	0.845	0.642-0.959	1.015
2015	0.867	0.880	0.690-0.974	1.000
2016	0.830	0.838	0.659-0.953	1.000

表 C-5. モデル 9 ; 年ごと生活史ステージ・性別ごとの生存率推定結果 (Juvenile の事後分布の要約)

ϕ_J	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.906	0.919	0.751-0.987	1.004
2004	0.904	0.914	0.777-0.978	1.004
2005	0.895	0.904	0.761-0.975	1.001
2006	0.919	0.928	0.797-0.989	1.004
2007	0.862	0.872	0.716-0.952	1.000
2008	0.892	0.905	0.753-0.975	1.000
2009	0.921	0.931	0.794-0.989	1.001
2010	0.936	0.944	0.838-0.993	1.001
2011	0.924	0.931	0.813-0.990	1.000
2012	0.909	0.918	0.774-0.980	1.005
2013	0.908	0.916	0.791-0.977	1.000
2014	0.932	0.942	0.828-0.990	1.002
2015	0.863	0.873	0.709-0.961	1.002
2016	0.939	0.946	0.852-0.993	1.001

表 C-6. モデル 9 ; 年ごと生活史ステージ・性別ごとの生存率推定結果 (Neonate の事後分布の要約)

ϕ_N	mean	median	95%CI	Rhat
2003	0.340	0.310	0.016-0.861	1.002
2004	0.363	0.330	0.026-0.888	1.003
2005	0.509	0.503	0.133-0.917	1.001
2006	0.225	0.194	0.019-0.607	1.001
2007	0.138	0.108	0.005-0.434	1.003
2008	0.341	0.324	0.060-0.705	1.002
2009	0.373	0.349	0.058-0.789	1.009
2010	0.112	0.078	0.004-0.380	1.001
2011	0.252	0.213	0.010-0.686	1.010
2012	0.142	0.101	0.002-0.494	1.006
2013	0.317	0.290	0.031-0.750	1.004
2014	0.398	0.374	0.053-0.851	1.008
2015	0.427	0.410	0.105-0.818	1.006
2016	0.452	0.442	0.083-0.907	1.002

各モデルのコード

```
#model1: basic
#phi:fix
#p:fix
sink("cjs1.3.bug")
cat("model{
  #prior
  phi~dunif(0,1) #uniform
  p~dunif(0,1) #uniform

  #likelihood
  for(i in 1:nind){
    z[i,ff[i]]<-1
    for(j in (ff[i]+1):Dlength){
      z[i,j]~dbern(mu1[i,j])

mu1[i,j]<-pow(phi,(Date222[j]/(52*Date7[j]))
)*z[i,j-1]
      x[i,j]~dbern(mu2[i,j])
      mu2[i,j]<-p*z[i,j]
    }
  }
  }",fill=TRUE)
sink()
```

```
#model2: lifestage
#phi:fix&lifestage
#p:fix:fix&lifestage
sink("cjs2.3.bug")
cat("model{
  #prior
  for(i in 1:5){
    phi[i]~dunif(0,1)
    p[i]~dunif(0,1)
  }

  #likelihood
  for(i in 1:nind){
    z[i,ff[i]]<-1
    for(j in (ff[i]+1):Dlength){
      z[i,j]~dbern(mu1[i,j])

mu1[i,j]<-pow(phi[sthist[i,j]],(Date222[j]/(52
*Date7[j]))) *z[i,j-1]
      x[i,j]~dbern(mu2[i,j])
      mu2[i,j]<-p[sthist[i,j]]*z[i,j]
    }
  }
  }",fill=TRUE)
sink()
```

```

#model3: gender
#phi:fix&gender
#p:fix&gender
sink("cjs3.3.bug")
cat("model{
  #prior
  for(i in 1:3){
    phi[i]~dunif(0,1)
    p[i]~dunif(0,1)
  }

```

```

#likelihood
for(i in 1:nind){
  z[i,ff[i]]<-1
  for(j in (ff[i]+1):Dlength){
    z[i,j]~dbern(mu1[i,j])

```

```

mu1[i,j]<-pow(phi[mfhist[i,j]],(Date222[j]/(5
2*Date7[j])))*z[i,j-1]
  x[i,j]~dbern(mu2[i,j])
  mu2[i,j]<-p[mfhist[i,j]]*z[i,j]
}
}
}","fill=TRUE)
sink()

```

```

#model4: stage&gender
#phi:fix,stage&gender
#p:fix,stage&gender
sink("cjs4.3.bug")
cat("model{
  #prior
  for(i in 1:7){
    phi[i]~dunif(0,1)
    p[i]~dunif(0,1)
  }

```

```

#likelihood
for(i in 1:nind){
  z[i,ff[i]]<-1
  for(j in (ff[i]+1):Dlength){
    z[i,j]~dbern(mu1[i,j])

```

```

mu1[i,j]<-pow(phi[sghist[i,j]],(Date222[j]/(52
*Date7[j])))*z[i,j-1]
  x[i,j]~dbern(mu2[i,j])
  mu2[i,j]<-p[sghist[i,j]]*z[i,j]
}
}
}","fill=TRUE)
sink()

```

```

#model5:
#phi:yearvariation
#p:yearvariation
sink("cjs5.3.bug")
cat("model{
  #prior
  for(i in 1:yearN){
    phi[i]~dunif(0,1)
    p[i]~dunif(0,1)
  }

  #likelihood
  for(i in 1:nind){
    z[i,ff[i]]<-1
    for(j in (ff[i]+1):Dlength){
      z[i,j]~dbern(mu1[i,j])

mu1[i,j]<-pow(phi[yhist[i,j]],(Date222[j]/(52*
Date7[j])))*z[i,j-1]
      x[i,j]~dbern(mu2[i,j])
      mu2[i,j]<-p[yhist[i,j]]*z[i,j]
    }
  }
  }",fill=TRUE)
sink()

```

```

#model6: random
#phi:random-yearvariation
#p:random-yearvariation
sink("cjs600.bug")
cat("model{
  #prior
  phibar~dunif(0,1)
  pbar~dunif(0,1)
  beta.phi~dunif(1,5)
  beta.p~dunif(1,5)

  for(i in 1:yearN){
    phi[i]~dbeta(phd[i],beta.phi)
    phd[i]<-(phibar*beta.phi)/(1-phibar)

    p[i]~dbeta(pd[i],beta.p)
    pd[i]<-(pbar*beta.p)/(1-pbar)
  }

  #likelihood
  for(i in 1:nind){
    z[i,ff[i]]<-1
    for(j in (ff[i]+1):Dlength){
      z[i,j]~dbern(mu1[i,j])

mu1[i,j]<-pow(phi[yhist[i,j]],(Date222[j]/(52*
Date7[j])))*z[i,j-1]
      x[i,j]~dbern(mu2[i,j])
      mu2[i,j]<-p[yhist[i,j]]*z[i,j]
    }
  }
  }",fill=TRUE)
sink()

```

```

#model7: random&stage
#phi:random-yearvariation&fix-stage
#p: random-yearvariation&fix-stage
sink("cjs800.bug")
cat("model{
  #prior
  for(i in 1:5){
    phibar[i]~dunif(0,1)
    pbar[i]~dunif(0,1)
    beta.phi[i]~dunif(1,5)
    beta.p[i]~dunif(1,5)
  }

  for(i in 1:5){
    for(j in 1:yearN){
      phi[i,j]~dbeta(phd[i,j],beta.phi[i])

      phd[i,j]<-(phibar[i]*beta.phi[i])/(1-phibar[i])

      p[i,j]~dbeta(pd[i,j],beta.p[i])
      pd[i,j]<-(pbar[i]*beta.p[i])/(1-pbar[i])
    }

    #likelihood
    for(i in 1:nind){
      z[i,ff[i]]<-1
      for(j in (ff[i]+1):Dlength){
        z[i,j]~dbern(mu1[i,j])

        mu1[i,j]<-pow(phi[yhist[i,j],ibox[j]],(Date222
[j]/(52*Date7[j])))^z[i,j]-1
        x[i,j]~dbern(mu2[i,j])
        mu2[i,j]<-p[yhist[i,j],ibox[j]]*z[i,j]
      }
    }
  }",fill=TRUE)
sink()

```

```

#model8: random&gender
#phi:random-yearvariation&fix-gender
#p: random-yearvariation&fix-gender
sink("cjs900.bug")
cat("model{
  #prior
  for(i in 1:3){
    phibar[i]~dunif(0,1)
    pbar[i]~dunif(0,1)
    beta.phi[i]~dunif(1,5)
    beta.p[i]~dunif(1,5)
  }

  for(i in 1:3){
    for(j in 1:yearN){
      phi[i,j]~dbeta(phd[i,j],beta.phi[i])

      phd[i,j]<-(phibar[i]*beta.phi[i])/(1-phibar[i])

      p[i,j]~dbeta(pd[i,j],beta.p[i])
      pd[i,j]<-(pbar[i]*beta.p[i])/(1-pbar[i])
    }

    #likelihood
    for(i in 1:nind){
      z[i,ff[i]]<-1
      for(j in (ff[i]+1):Dlength){
        z[i,j]~dbern(mu1[i,j])

        mu1[i,j]<-pow(phi[yhist[i,j],ibox[j]],(Date222
[j]/(52*Date7[j])))^z[i,j]-1
        x[i,j]~dbern(mu2[i,j])
        mu2[i,j]<-p[yhist[i,j],ibox[j]]*z[i,j]
      }
    }
  }",fill=TRUE)
sink()

```



```

#model9: random&stage&gender
#phi:random-yearvariation&fix-stage&fix-g
ender
#p:
random-yearvariation&fix-stage&fix-gender
sink("cjs1000.bug")
cat("model{
  #prior
  for(i in 1:7){
    phibar[i]~dunif(0,1)
    pbar[i]~dunif(0,1)
    beta.phi[i]~dunif(1,5)
    beta.p[i]~dunif(1,5)
  }

  for(i in 1:7){
    for(j in 1:yearN){
      phi[i,j]~dbeta(phd[i,j],beta.phi[i])
phd[i,j]<-(phibar[i]*beta.phi[i])/(1-phibar[i])
      p[i,j]~dbeta(pd[i,j],beta.p[i])
      pd[i,j]<-(pbar[i]*beta.p[i])/(1-pbar[i])
    }}

  #likelihood
  for(i in 1:nind){
    z[i,ff[i]]<-1
    for(j in (ff[i]+1):Dlength){
      z[i,j]~dbern(mu1[i,j])

mu1[i,j]<-pow(phi[yhist[i,j],ibox[j]],(Date222
[j]/(52*Date7[j])))^z[i,j-1]
      x[i,j]~dbern(mu2[i,j])
      mu2[i,j]<-p[yhist[i,j],ibox[j]]*z[i,j]
    }
  }
  }",fill=TRUE)
sink()

```

```

known.state.cjs<-function(ch){
  state<-ch
  for(i in 1:dim(ch)[1]){
    n1<-min(which(ch[i,]==1)) #far-left
    n2<-max(which(ch[i,]==1)) #far-right
    state[i,n1:n2]<-1
    state[i,n1]<-NA
  }
  state[state==0]<-NA
  return(state)
}

#create a matrix of initial value for z
cjs.init.z<-function(ch,ff){
  for(i in 1:dim(ch)[1]){
    if(sum(ch[i,],na.rm=T)==1)next
    n2<-max(which(ch[i,]==1))
    ch[i,ff[i]:n2]<-NA
  }
  for(i in 1:dim(ch)[1]){
    ch[i,1:ff[i]]<-NA
  }
  return(ch)
}

ibox<-c()
for(j in 1:length(tyear)) {
  ibox0<-rep(j,ncol(shist[[j]]))
  ibox<-c(ibox,ibox0)
}

parameters1<-c("phi","p","z")
parameters2<-c("phi","p","z","sigma")#, "theta")
parameters3<-c("phi","p","z","sigma","sigma2")#, "theta","theta2")

```

```

w2box<-list()
#data
w2box$m1$data<-list(x=mydata3,ff=NF,nind=n.ind,Dlength=n.date,Date222=gap0,
Date7=seven,z=known.state.cjs(mydata3))

w2box$m2$data<-list(x=mydata3,ff=NF,nind=n.ind,Dlength=n.date,Date222=gap0,
Date7=seven,sthist=s.mydata2,z=known.state.cjs(mydata3))

w2box$m3$data<-list(x=mydata3,ff=NF,nind=n.ind,Dlength=n.date,Date222=gap0,
Date7=seven,mfhist=g.mydata,z=known.state.cjs(mydata3))

w2box$m4$data<-list(x=mydata3,ff=NF,nind=n.ind,Dlength=n.date,Date222=gap0,
Date7=seven,sghist=sg.mydata2,z=known.state.cjs(mydata3))

w2box$m5$data<-list(x=mydata3,ff=NF,nind=n.ind,Dlength=n.date,Date222=gap0,
Date7=seven,yhist=y.mydata,z=known.state.cjs(mydata3), yearN=length(theyear)+1)

w2box$m6$data<-list(x=mydata3,ff=NF,nind=n.ind,Dlength=n.date,Date222=gap0,
Date7=seven,yhist=y.mydata,z=known.state.cjs(mydata3),yearN=length(theyear)+1)

w2box$m8$data<-list(x=mydata3,ff=NF,nind=n.ind,Dlength=n.date,Date222=gap0,Date7=
seven,yhist=s.mydata2,z=known.state.cjs(mydata3),yearN=length(theyear)+1,ibox=ibox)

w2box$m9$data<-list(x=mydata3,ff=NF,nind=n.ind,Dlength=n.date,Date222=gap0,Date7=
seven,yhist=g.mydata,z=known.state.cjs(mydata3),yearN=length(theyear)+1,ibox=ibox)

w2box$m10$data<-list(x=mydata3,ff=NF,nind=n.ind,Dlength=n.date,Date222=gap0,Date7=
seven,yhist=sg.mydata2,z=known.state.cjs(mydata3),yearN=length(theyear)+1,ibox=ibox)

set.seed(500)
#Initial value
w2box$m1$inits<-function(){
  list(z=cjs.init.z(mydata3,NF),phi=runif(1,0,1),p=runif(1,0,1))}
w2box$m2$inits<-function(){
  list(z=cjs.init.z(mydata3,NF),phi=runif(5,0,1),p=runif(5,0,1))}
w2box$m3$inits<-function(){
  list(z=cjs.init.z(mydata3,NF),phi=runif(3,0,1),p=runif(3,0,1))}

```

```

w2box$m4$inits<-function(){
  list(z=cjs.init.z(mydata3,NF),phi=runif(7,0,1),p=runif(7,0,1))}
w2box$m5$inits<-function(){
  list(z=cjs.init.z(mydata3,NF),phi=runif((yearN+1),0,1),p=runif((yearN+1),0,1))}
w2box$m60$inits<-function(){
  list(z=cjs.init.z(mydata3,NF),phi=runif(yearN+1,0,1),
    p=runif(yearN+1,0,1),phibar=runif(1,0,1),pbar=runif(1,0,1),
    beta.phi=runif(1,1,5),beta.p=runif(1,1,5))}
w2box$m80$inits<-function(){
  list(z=cjs.init.z(mydata3,NF),phi=matrix(runif(5*(yearN+1),0,1),5,yearN+1),
    p=matrix(runif(5*(yearN+1),0,1),5,yearN+1),phibar=runif(5,0,1),pbar=runif(5,0,1),
    beta.phi=runif(5,1,5),beta.p=runif(5,1,5))}
w2box$m90$inits<-function(){
  list(z=cjs.init.z(mydata3,NF),phi=matrix(runif(3*(yearN+1),0,1),3,yearN+1),
    p=matrix(runif(3*(yearN+1),0,1),3,yearN+1),phibar=runif(3,0,1),pbar=runif(3,0,1),
    beta.phi=runif(3,1,5),beta.p=runif(3,1,5))}
w2box$m100$inits<-function(){
  list(z=cjs.init.z(mydata3,NF),phi=matrix(runif(7*(yearN+1),0,1),7,yearN+1),
    p=matrix(runif(7*(yearN+1),0,1),7,yearN+1),phibar=runif(7,0,1),pbar=runif(7,0,1),
    beta.phi=runif(7,1,5),beta.p=runif(7,1,5))}

#MCMC mydefault
ni<-100000
nt<-100
nb<-50000
nc<-3

```