空間標識再捕獲法による個体密度と景観連結性の推定

深澤圭太（国立環境研究所）
fukasawa@nies.go.jp

自己紹介

- 深澤圭太

2001-2005 筑波大学育林・自然保護学研究室

⇒久保さんWebサイトがほぼ唯一の情報源・・・

2005-2010 横浜国大生態学研究室

⇒外来植物の分布予測 (最尤推定・階層モデルとの出会い)

2009-2011 財団法人自然環境研究センター

⇒野生動物管理の実務＆個体数推定業務など

（野生動物は直接観測できない⇒潜在変数てんこ盛り）

2011- 国立環境研究所

※学部で数学・統計の授業は避けがち

⇒修士になってから高校数学からやり直すはめに・・・

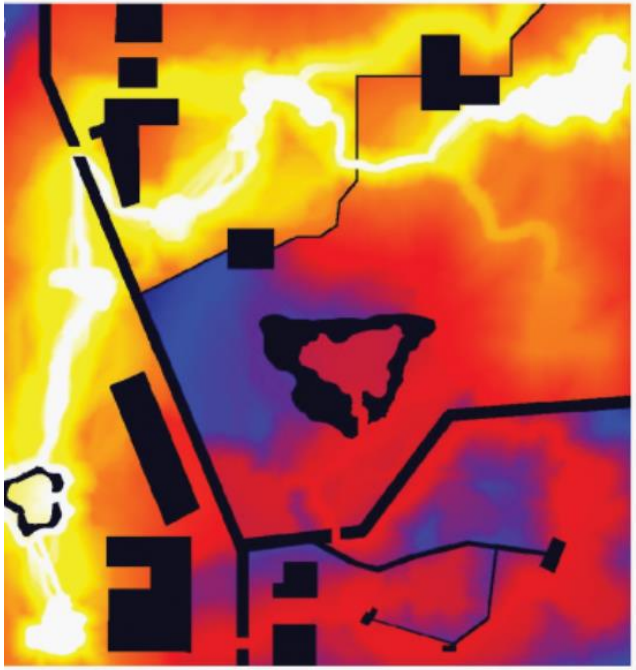
背景

- 景観連結性の評価は生態学の幅広い分野、保全や野生動物管理の意思決定において重要(Goodwin & Fahrig, 2002 Oikos; Royle et al., 2018 Ecography; Osada et al., 2019 Ecol Evol)

- サーキット理論：ランダムウォークに基づく連結性(McRae et al. 2008 Ecology)

※透過性のパラメータを客観的に決めるのが容易でない

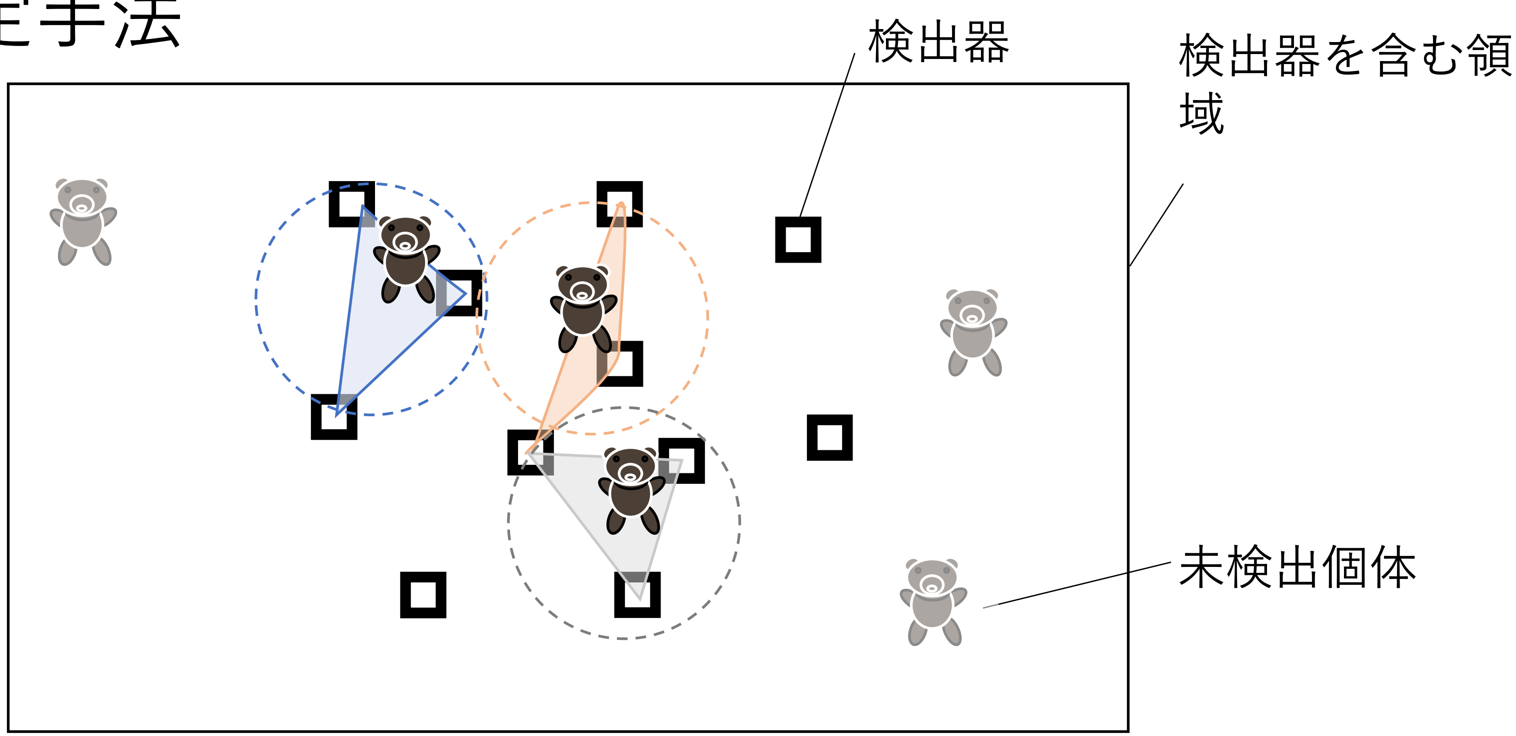
(Spear et al. 2010 Mol Ecol)



McRae et al. 2008 Ecology

空間標識再捕獲法(SECR, Borchers & Efford 2008 Biometrics)

個体ラベル付き検出位置情報を用いた個体密度推定手法



ホームレンジサイズ依存の検出関数を複数検出位置から推定
⇒空間領域内の未検出個体を含む個体密度が推定できる

空間標識再捕獲法の活用

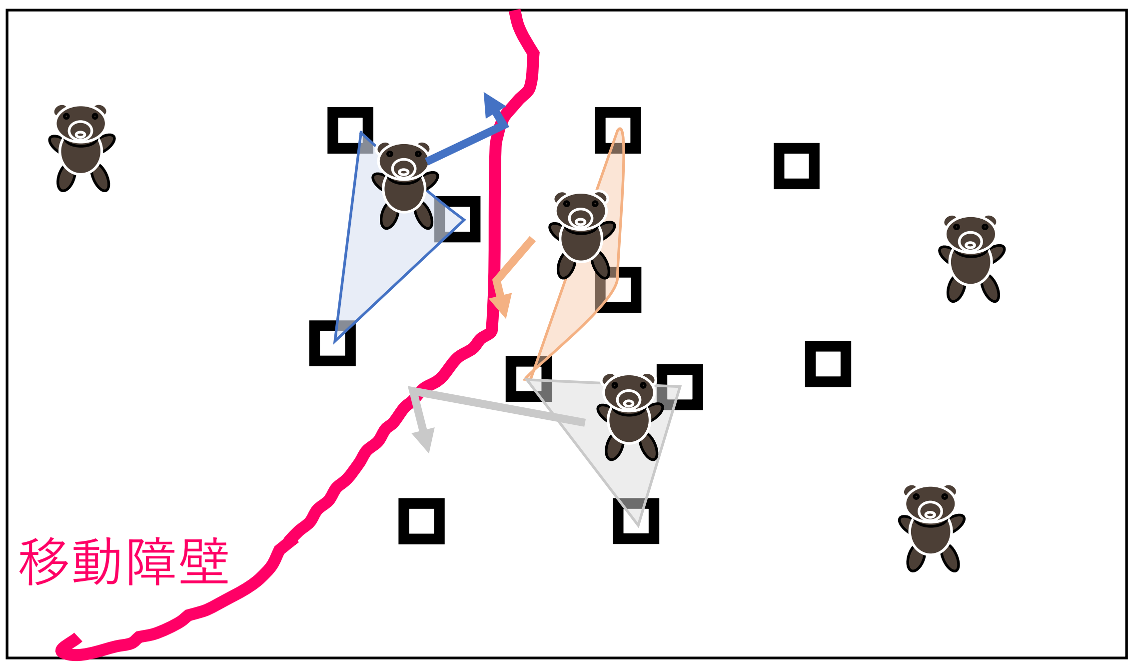
- 個体密度が直接推定できる：

古典的な標識再捕獲法における有効調査範囲の恣意性を排除

- 画像やDNAによる個体識別で活用の範囲が広がる
- クマ類(e.g. Gardner et al. 2009 Ecology)やトラ(e.g. Royle et al. 2009 Ecology)など、動物の個体密度推定
- 国内ではクマ類の個体数推定に広く活用(e.g. 北海道道立総合研究機構 2015)

空間標識再捕獲データが持つ、移動障壁の情報

標識再捕獲データによる透過性の推定(Ovaskainen 2004, 2008)⇒非定常な拡散モデル



※地理的障壁に影響を受けてゆがんだホームレンジを、個体密度と同時に推定できるのでは？

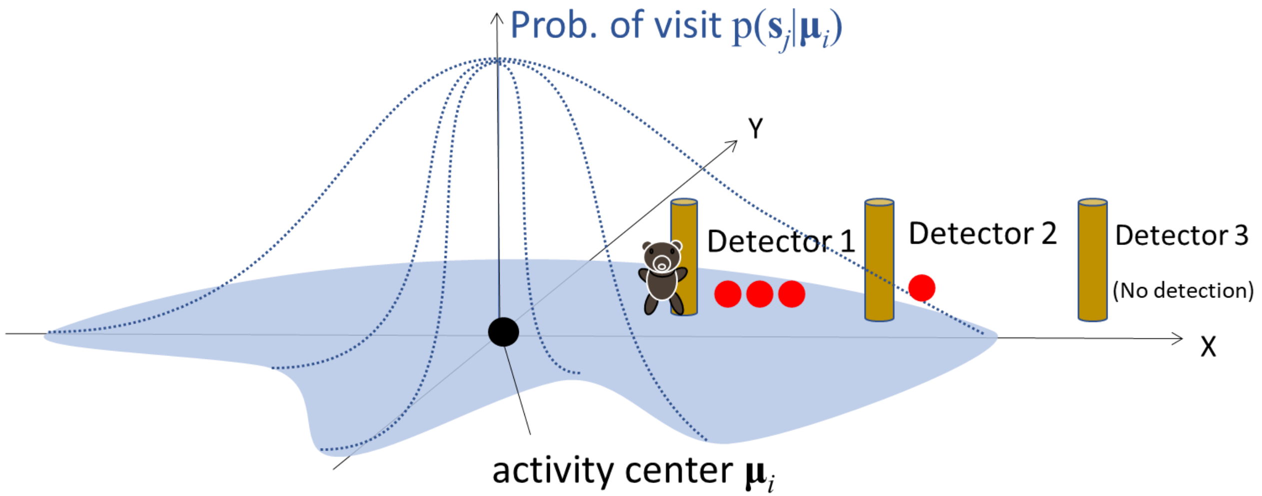
本研究の目的

不均一な透過性の下でのホームレンジ形成を組み込んだ空間標識再捕獲モデルを開発し、個体密度と透過性パラメータを正しく推定できるか明らかにする

①動物移動シミュレーションにより生成したデータを用いた不偏性の検証

②推定に用いる景観データの解像度の低さに対する頑健さの評価

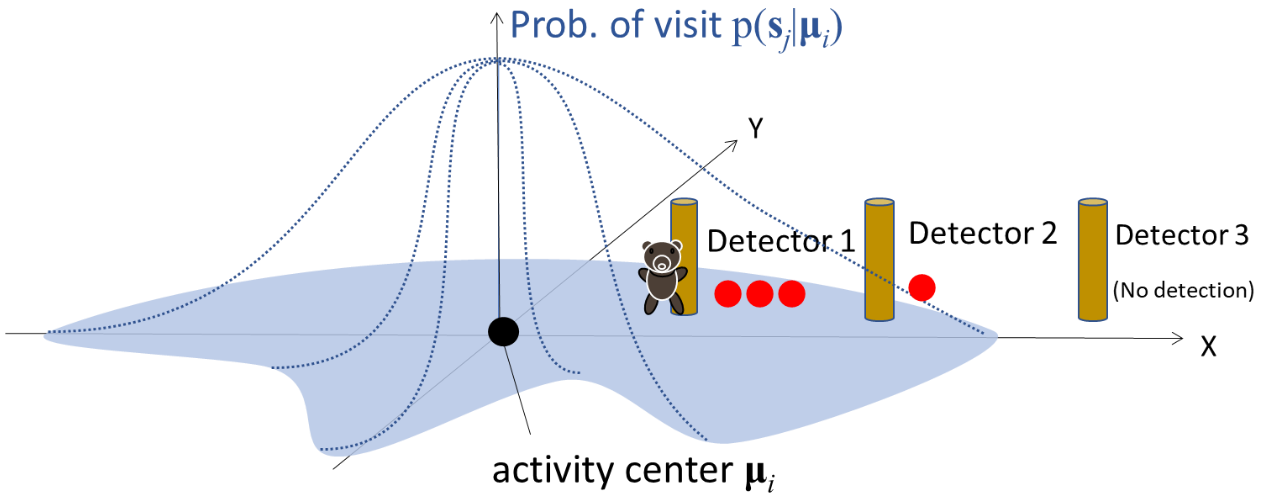
空間標識再捕獲モデル



- 個体iのホームレンジは、潜在変数である活動中心$\boldsymbol{\mu}_i$への執着・誘引によって維持される
- ホームレンジは位置$\mathbf{s}$に対する個体の存在確率分布$p(\mathbf{s} \mid \boldsymbol{\mu}_i)$として表される

※従来モデル(e.g.Borchers&Efford 2008)は2変量正規分布

観測モデル

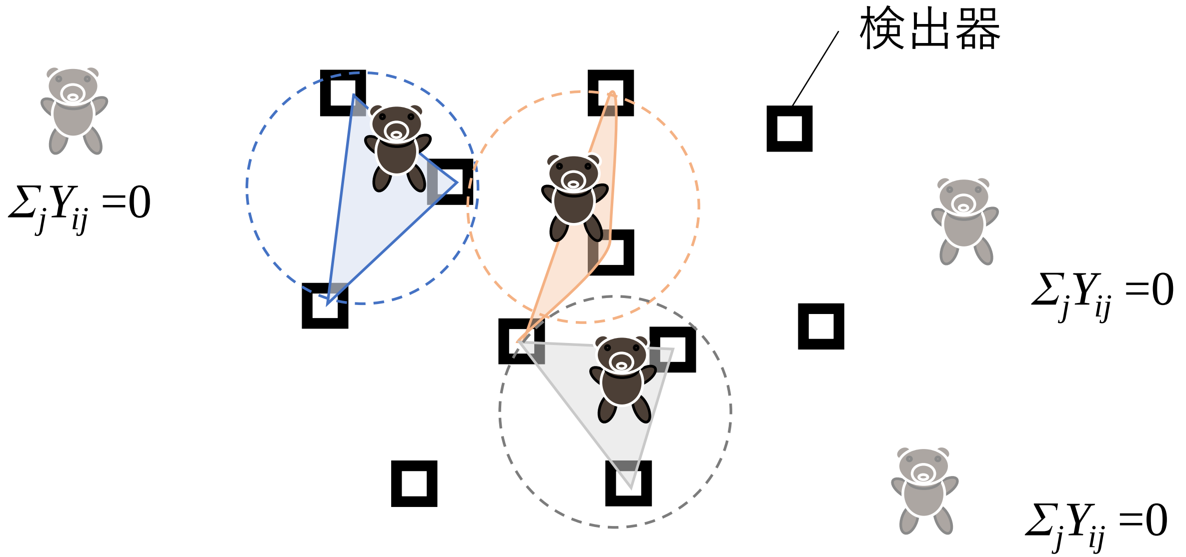


- 空間的に配置された検出器j (位置$\mathbf{s}_j$)
- 期待検出数はその場所の存在確率$p(\mathbf{s}_j \mid \boldsymbol{\mu}_i)$に比例、検出イベントが相互に独立と仮定すると検出数Y_{ij}はポアソン分布に従う

$$Y_{ij} \sim \mathrm{Poisson}\,(g_0 p(\mathbf{s}_j|\boldsymbol{\mu}_i))$$

Zero-truncated data

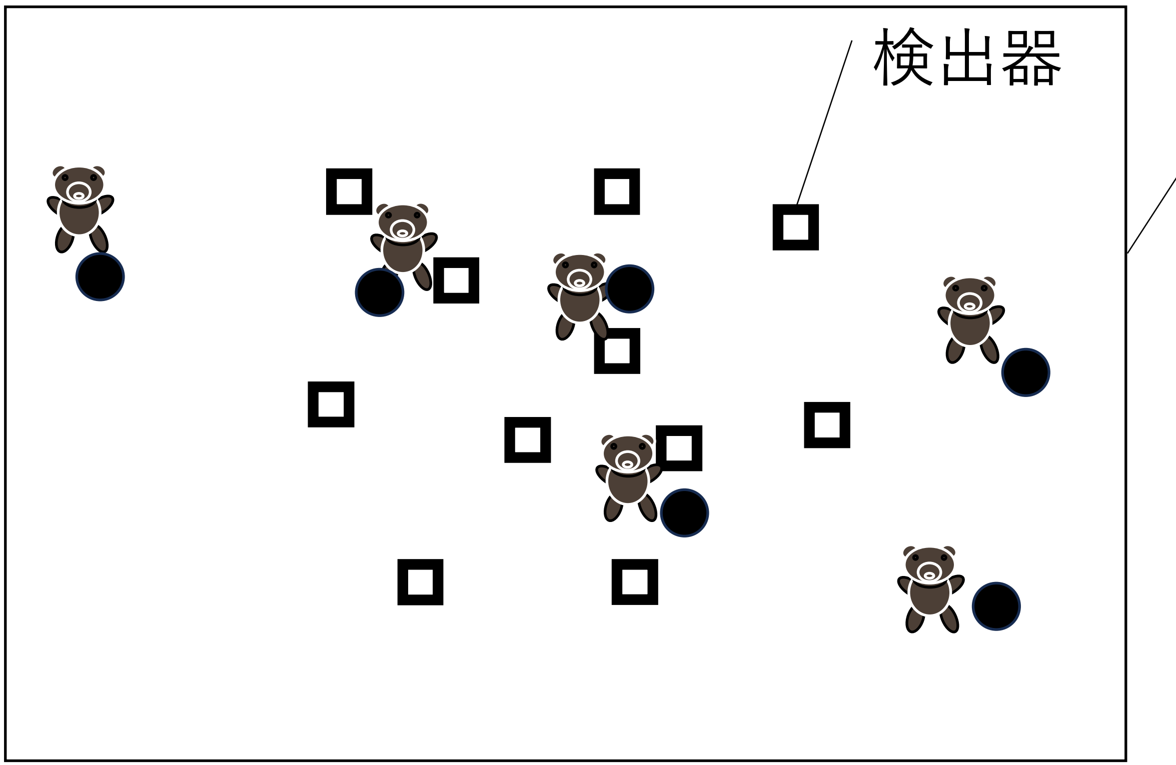
- ゼロ切断データ: データには「少なくとも1回検出された個体」しか含まれない



- 検出器アレイから離れている個体ほど欠測になりやすい

Activity center

- Activity centerは2次元領域$\mathcal{S}$の均一or不均一ポアソン過程に従うと仮定(検出個体はすべて$\mathcal{S}$に含まれる)



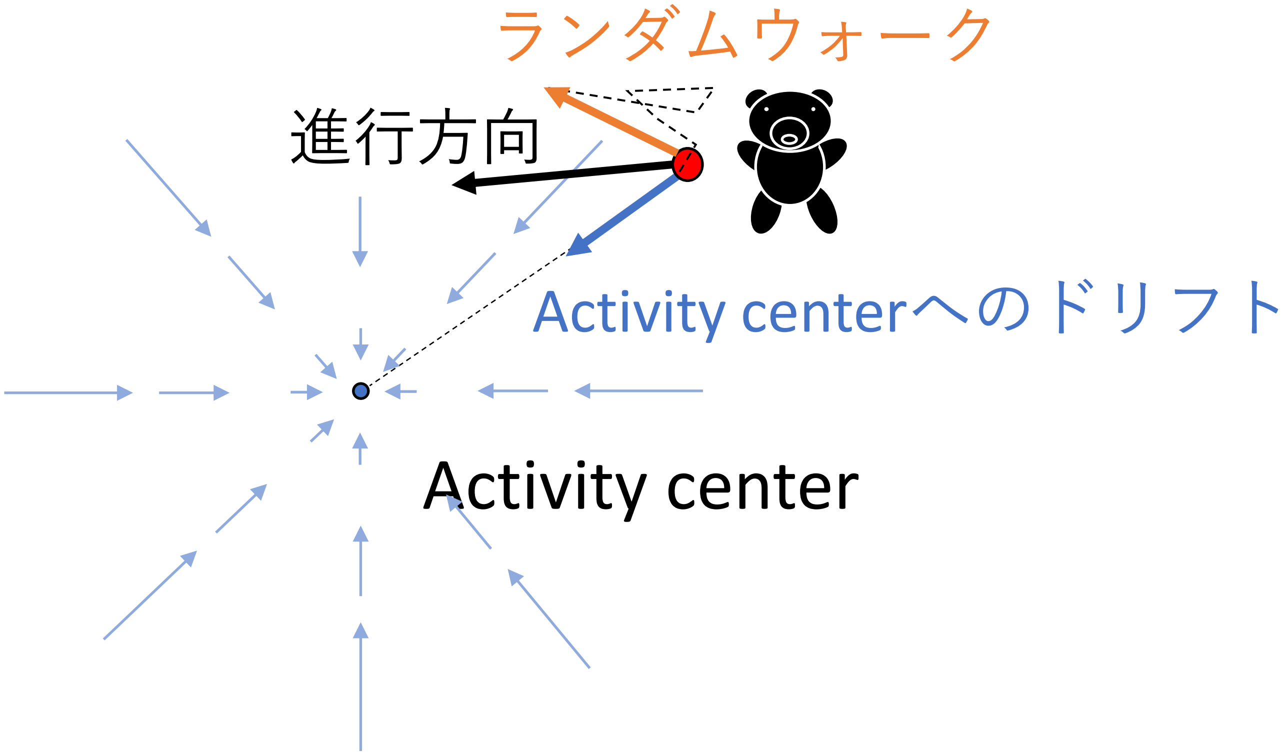
$$\boldsymbol{\mu}_i \sim \mathrm{Uniform}(\mathcal{S})$$

- 不均一ポアソン過程においては、場所ごとの強度が共変量で決まる

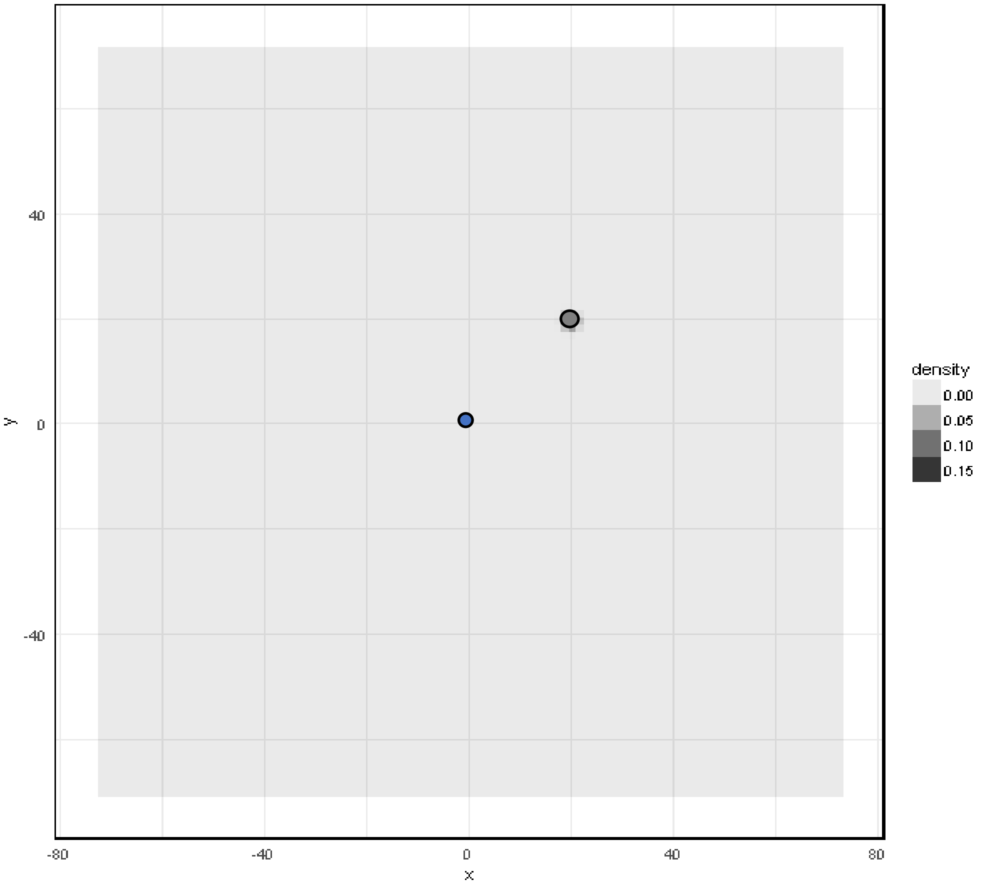
ホームレンジ形成過程

- Biased random walk (BRW)

特定の場所への執着(site fidelity)によって
ホームレンジが形成される移動モデル



BRWのシミュレーション

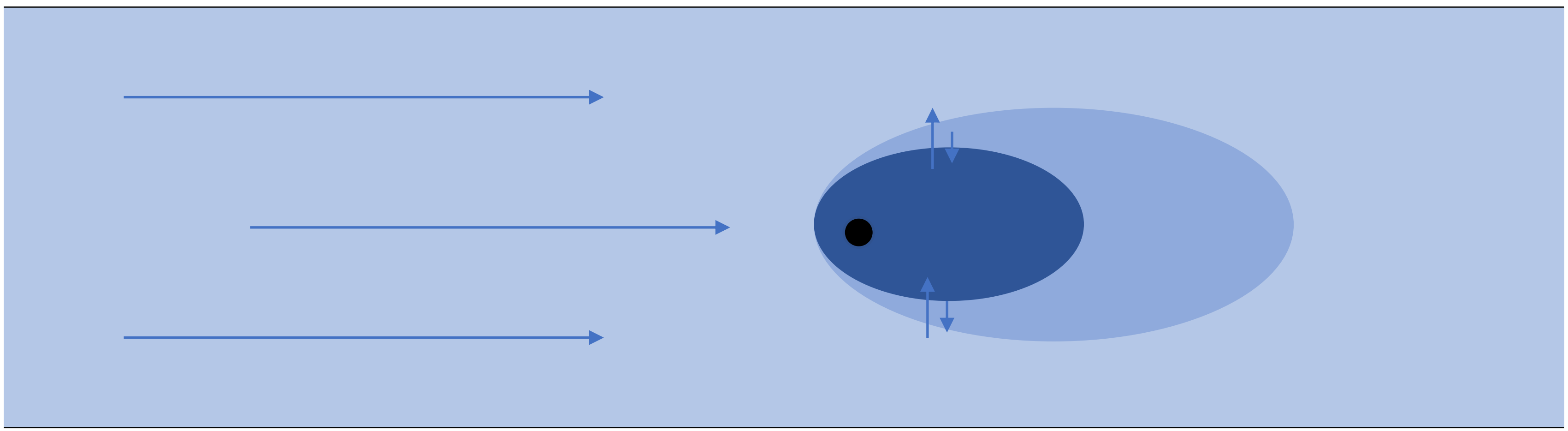


初期位置からactivity centerに向かって個体の位置分布が流れながら拡がり、やがて定常分布になる

粒子の摂動から濃度の流れへ

流れながら拡がる分布

⇒川に流した化学物質の動き方のように記述できそう



川の流れ：一方向の「移流」
拡がり：ランダムウォークに相当する
　　　　　双方向の「拡散」

フォッカープランク方程式

$$d\mathbf{r}_t = a(\boldsymbol{\mu} - \mathbf{r}_t)dt + \sigma d\mathbf{W}_t$$

中心μへの
引力

Wiener過程

時間ステップ0の極限を
とったBiased random walk
→確率微分方程式

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -c\left((\mu_x - x)\frac{\partial p}{\partial x} + (\mu_y - y)\frac{\partial p}{\partial y}\right)$$

中心への移流項

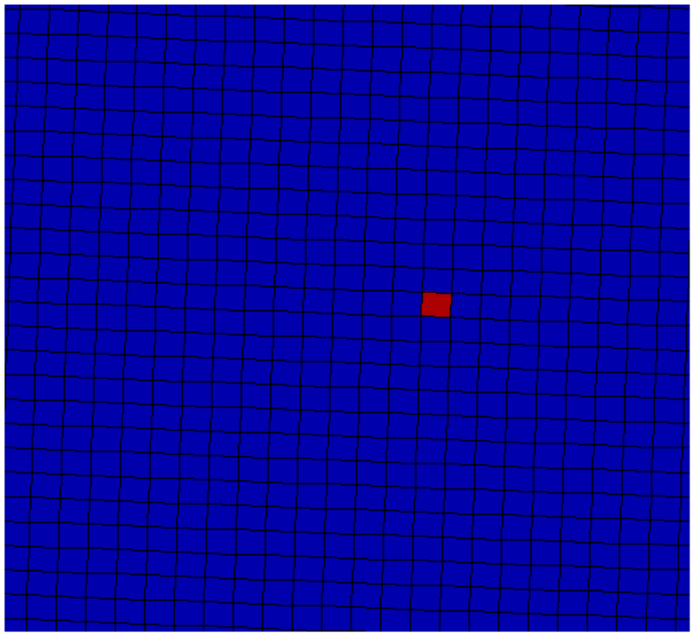
$$+\mathrm{D}(x, y)(\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2})$$

拡散項

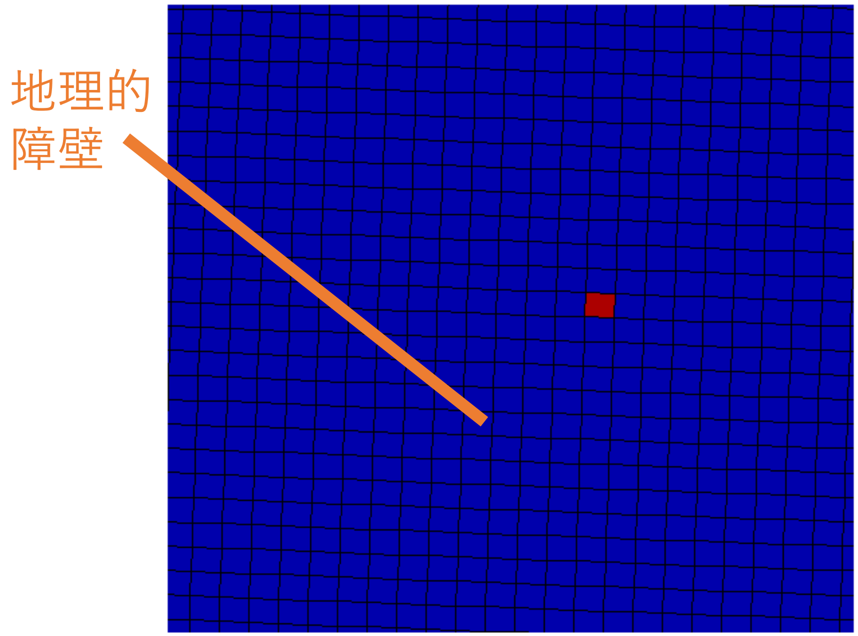
個体の存在確率に
関する移流拡散方程式

- 拡散係数D(*x*, *y*)は隣接する場所間の透過性に対応
  ⇒地理的障壁の効果を考慮できる
- 移流項係数*c*は中心への引力の強さに対応
- 様々な近似計算が可能 (差分法, 有限要素法など)

拡散係数一様



拡散係数不均一



グリッドセルごとに異なる拡散係数を与えて数値解

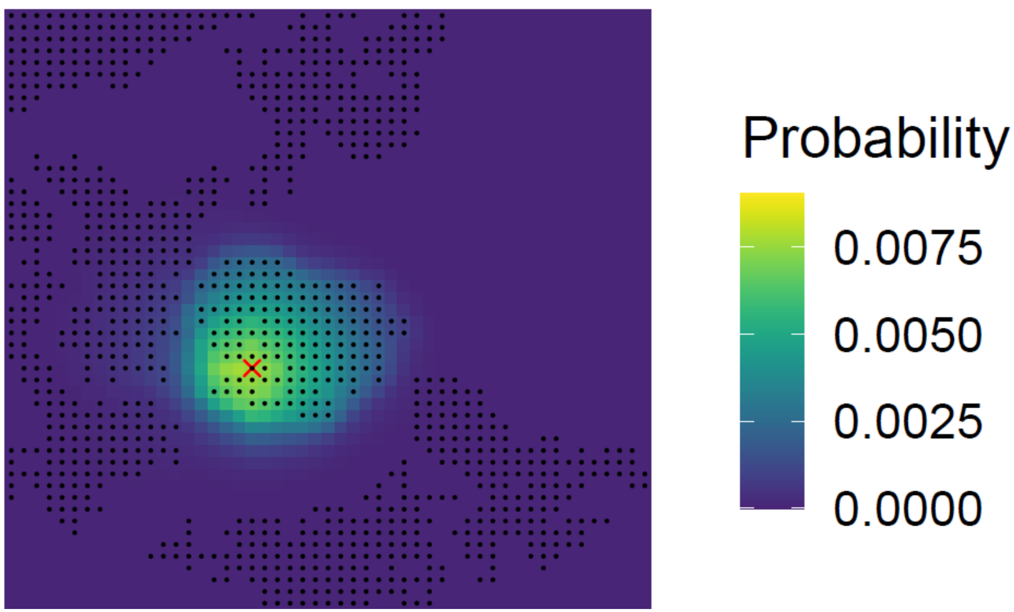
⇒不均一な透過性景観における個体の存在位置の分布を計算できる

定常解 $\left((\mu_x - x)\frac{\partial p}{\partial x} + (\mu_y - y)\frac{\partial p}{\partial y}\right) + \frac{\mathrm{D}(x,y)}{c}\left(\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2}\right) = 0$

⇒ホームレンジの形状を表す個体の存在確率分布

「拡散・移流係数の比」は景観変数**z**の関数とする

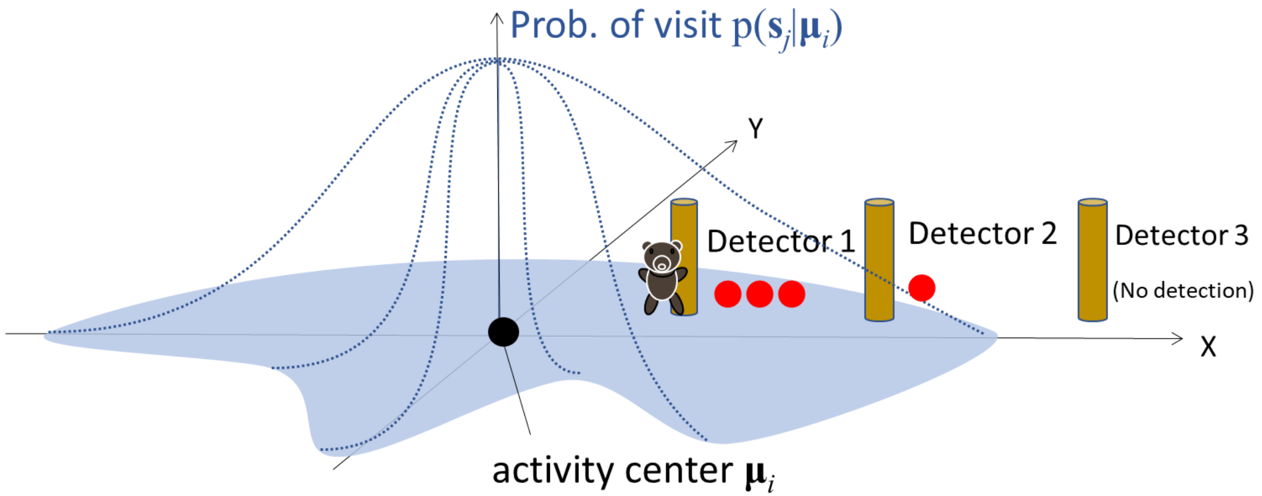
$$\frac{\mathrm{D}(x,y)}{c} = exp(\gamma_0 + \boldsymbol{\beta}\mathbf{z}(x,y))$$



導出されたホームレンジ分布$p(\mathbf{s}_j|\boldsymbol{\mu}_i)$を空間標識再捕獲モデルに組み込む
⇒透過性パラメータ$\boldsymbol{\beta}$を推定できる

（●は透過性の高いセル、×はactivity center）

観測モデル（再）



- 空間的に配置された検出器j (位置$\mathbf{s}_j$)
- 期待検出数はその場所の存在確率$p(\mathbf{s}_j \mid \boldsymbol{\mu}_i)$に比例、検出イベントが相互に独立と仮定すると検出数Y_{ij}はポアソン分布に従う

$$Y_{ij} \sim \mathrm{Poisson}\,(g_0 p(\mathbf{s}_j|\boldsymbol{\mu}_i))$$

• 従来の空間標識再捕獲モデルとの違い

従来のモデル：個体の存在確率分布に
2変量正規分布(またはその変形)を
仮定 (Borchers & Efford 2008 Biometrics; Royle 2013 Ecology)

本発表のモデル：個体の存在確率分布に
<u>移流拡散方程式の定常解</u>を用いる

拡散係数一様の場合、移流拡散方程式の解は
2変量正規分布(Blackwell 1997 Ecol Modell)

⇒従来法の自然な拡張

新たなモデルを移流拡散標識再捕獲モデル
(Advection-diffusion capture-recapture, <u>ADCR</u>)と呼ぶ

モデル推定

- 空間標識再捕獲モデルの推定

周辺尤度最大化法(Borchers&Efford 2008 Biometrics)や
MCMC法(Gardner et al. 2009 Ecology)が用いられる

※この研究では尤度の計算回数を減らしたかったので前者を使用

周辺尤度最大化法では、潜在変数であるactivity center を領域Sに関して積分消去した周辺尤度を最大化

尤度関数（全体像）

- Zero-truncated dataの尤度

データが得られる確率(尤度) =

P(領域Sからn個体が検出される確率)

$\times \prod_{i=1,\ldots,n}$P(i番目の個体の検出履歴が得られる確率)

P(領域Sからn個体が検出される確率):

activity centerの個数がポアソン分布⇒「少なくとも1回検出される確率」で間引いたものもポアソン分布

P(i番目の個体の検出履歴が得られる確率):

「あらゆる検出履歴の集合」の中から1つが選ばれる確率なので、多項分布

尤度関数（準備編）

- 検出に関するパラメータベクトル$\boldsymbol{\theta} = (g_0, \boldsymbol{\beta}, \gamma)$
- 検出履歴$\boldsymbol{\omega}_i$の確率

個体がそれぞれの検出器で検出された回数の同時確率

$$Pr(\boldsymbol{\omega}_i | \boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\theta}) = \prod_j P\left(Y_{ij} | \boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\theta}\right)$$

- 少なくとも1回検出される確率

$$p.(\boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\theta}) = 1 - Pr(\boldsymbol{\omega} = 0 \mid \boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\theta})$$

- $p.(\boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\theta})$の空間積分$a(\boldsymbol{\theta})$

$$a(\boldsymbol{\theta}) = \int_S p_.(\boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\theta}) d\boldsymbol{\mu}$$

$a(\boldsymbol{\theta})$ は平均的な個体が少なくとも1回検出される確率×領域面積

尤度関数(ポアソン部分)

- 少なくとも1回検出される個体数:

領域S上の小領域ごとに、そこにいる個体数を少なくとも1回検出される確率で間引きして、和をとったもの

- ポアソン過程：確率的に間引いても、和をとってもその数はポアソン分布に従う

したがって、少なくとも1回検出される個体数は期待値$\exp(\rho)a(\boldsymbol{\theta})$のポアソン分布に従う

尤度関数(多項部分)

少なくとも1回検出された個体i (i = 1, 2, ..., n)の検出履歴の尤度

- 検出履歴の確率$Pr(\boldsymbol{\omega}_i, \boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\theta})$を$\boldsymbol{\mu}$について周辺化

$$\frac{1}{|\mathcal{S}|}\int_{\mathcal{S}} Pr(\boldsymbol{\omega}_i|\boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\theta})d\boldsymbol{\mu}$$

- それを少なくとも1回検出される平均的な確率$a(\boldsymbol{\theta})/|\mathcal{S}|$で割ると、少なくとも1回検出された個体の多項確率になる(面積$|\mathcal{S}|$はキャンセル)

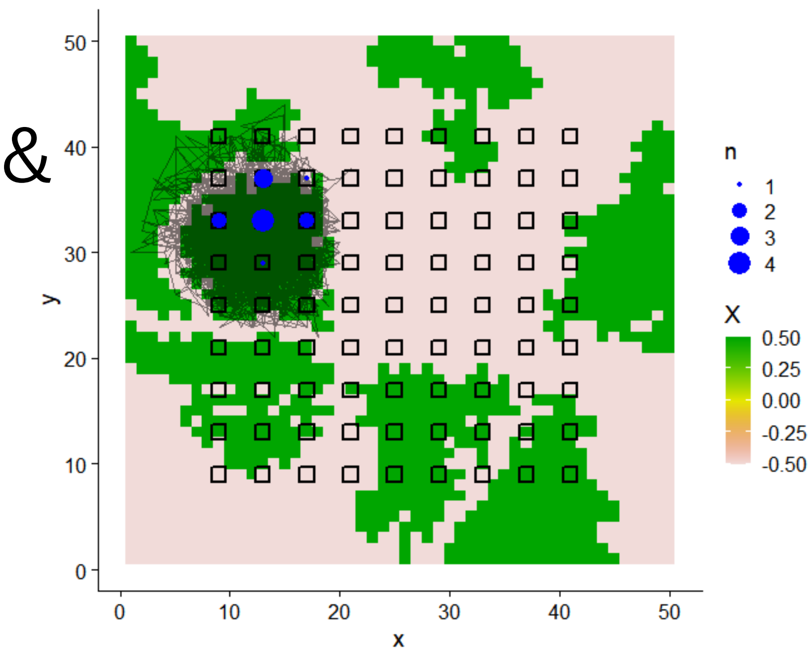
$$\frac{\int_{\mathcal{S}} Pr(\boldsymbol{\omega}_i|\boldsymbol{\mu}, \boldsymbol{\theta})d\boldsymbol{\mu}}{a(\boldsymbol{\theta})}$$

シミュレーションによる検証

不均一な透過性の下での動物移動シミュレーションによるデータ生成とモデル推定

①パッチ状ランダム景観を生成(Justeau-Allaire et al., 2022 MEE)
②パラメータ真値をランダムに決定し、
③個体のホームレンジ中心をランダムに生成
④各個体5000ステップの移動＆検出のシミュレーション
⑤最尤法でモデル推定

①-⑤を100反復



動物移動シミュレーション

定常ホームレンジモデルで考慮できない検出位置間の相関を生じる

①1期先の個体位置分布を移流拡散方程式で計算

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -c\left((\mu_x - x)\frac{\partial p}{\partial x} + \left(\mu_y - y\right)\frac{\partial p}{\partial y}\right)$$

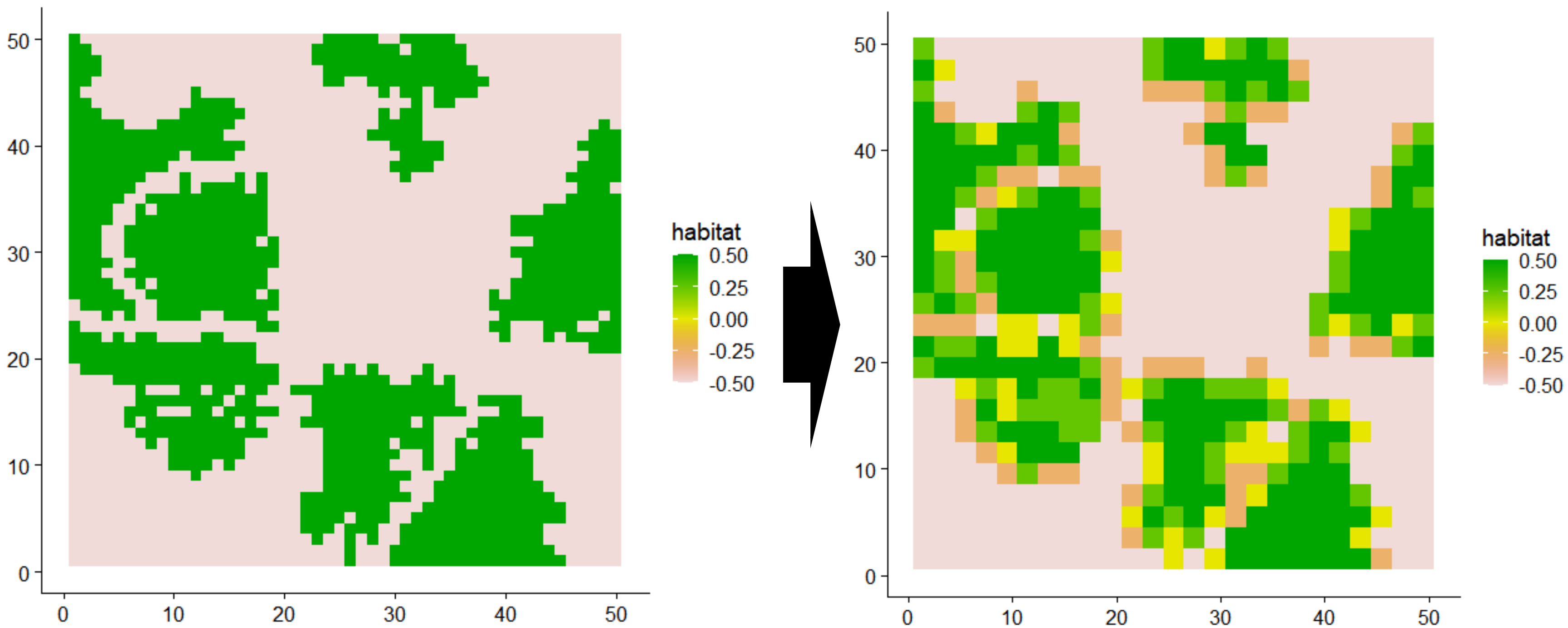
$$+\mathrm{D}(x, y)\left(\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2}\right)$$

②多項乱数により、どのセルに移動するかを確率的にサンプリング

これを5000ステップ繰り返した

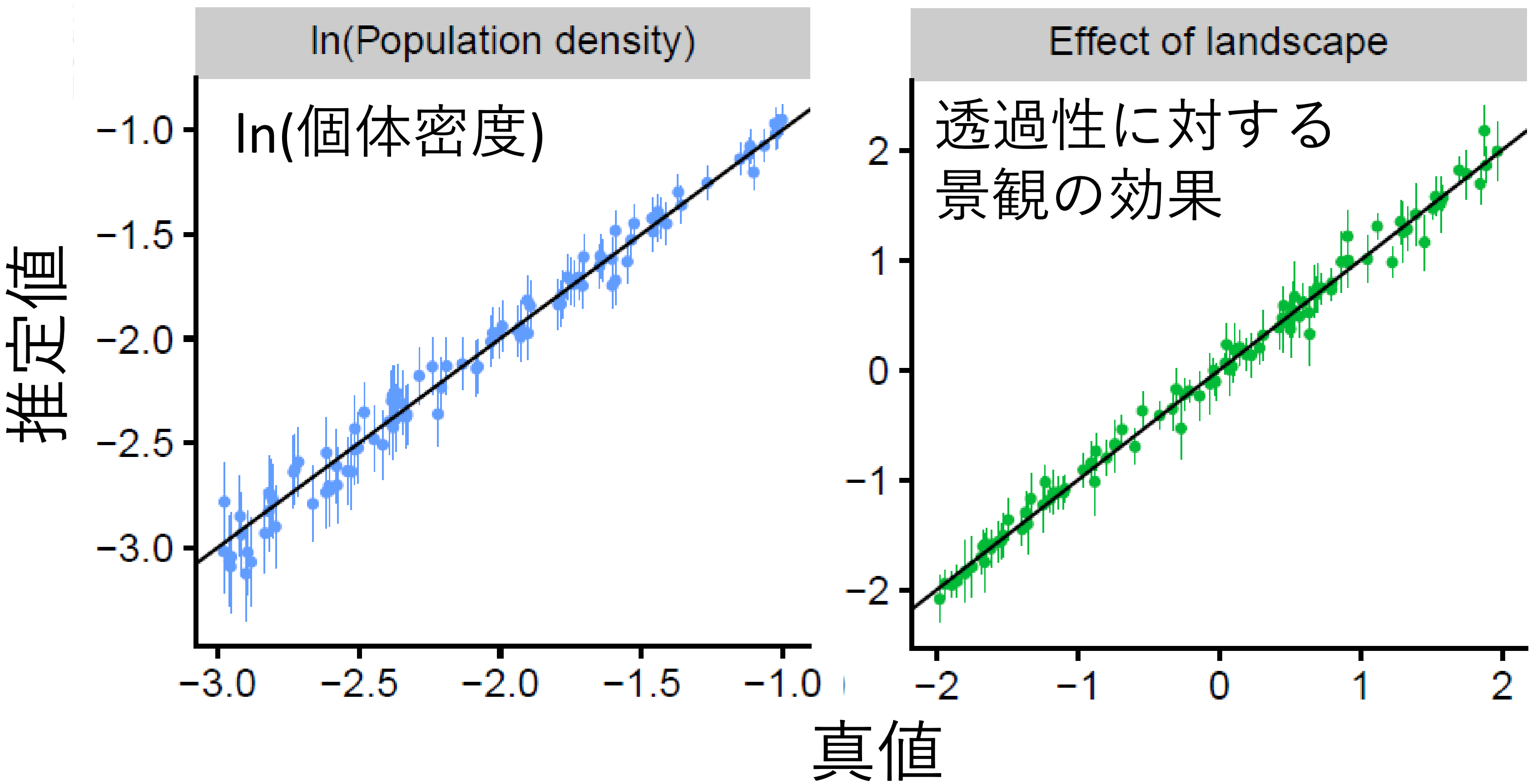
- 景観の解像度に対する頑健さの評価

⇒モデル推定の際に景観変数を2×2のWindowで平均したものを使用



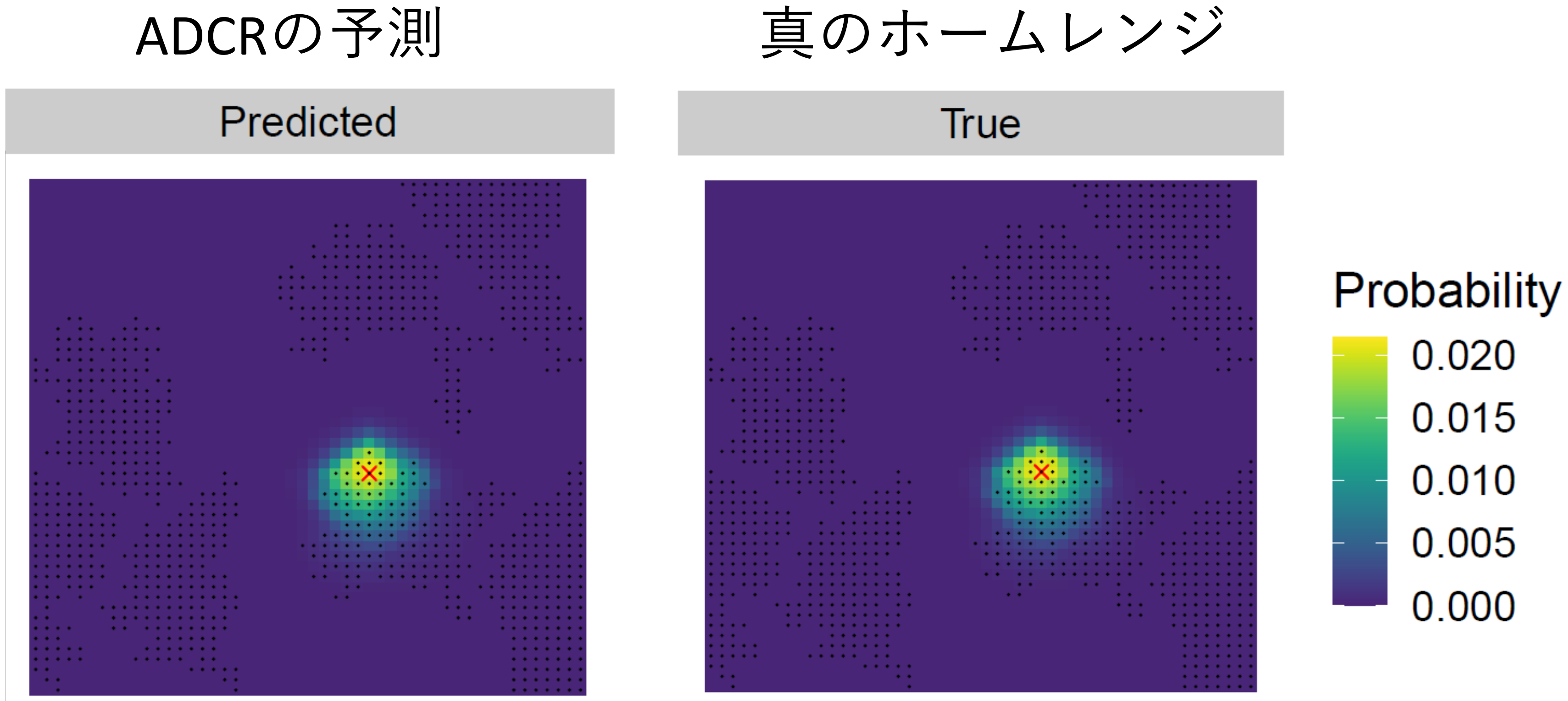
結果①：不偏性の評価

ドット：最尤推定値, エラーバー：95%CI, 黒実線：y = x



個体密度、連結性への景観の効果の両方をバイアスなく推定できた

- 予測されたホームレンジの一例

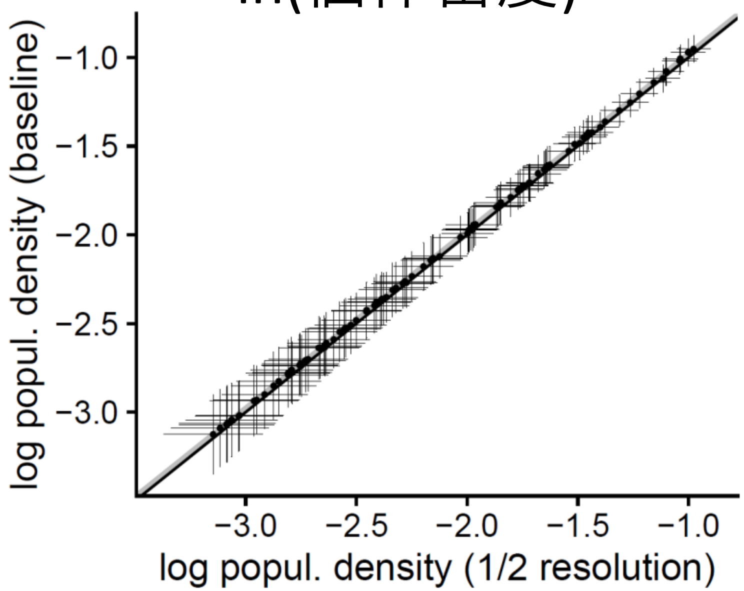


予測された存在確率分布はすべての反復で真値と95%以上のオーバーラップ

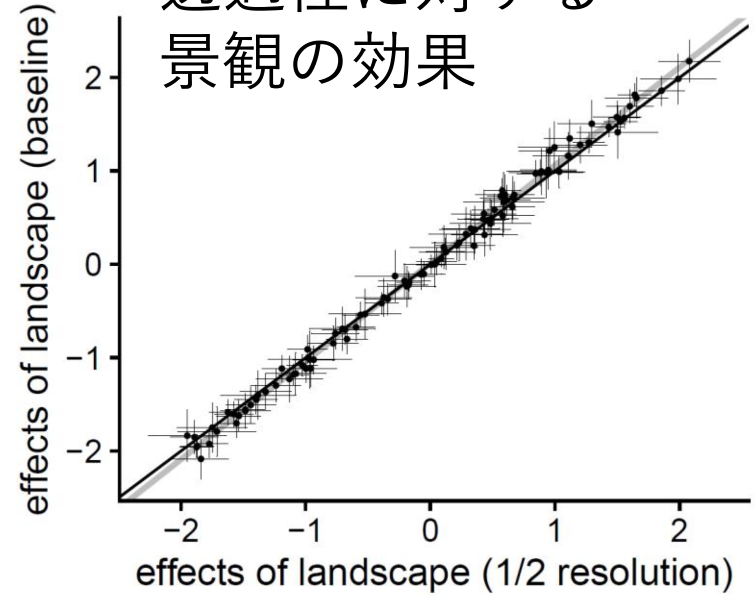
結果②：解像度に対する頑健さ

ドット：最尤推定値, エラーバー：95%CI
黒実線：y = x, 灰実線：主成分

ln(個体密度)



透過性に対する
景観の効果



ベースラインの推定値

1/2解像度での推定値

利用可能な景観データの空間解像度が低くても
一貫した推定が得られた

考察・まとめ

- ランダムウォークベースのサーキット理論やstep selection functionとの明確なリンク
(Duchesne et al. 2015 PLOS ONE; Potts & Schlägel 2020 MEE)
⇒実用上望ましい性質
    - 解像度に対する頑健性(McRae et al. 2008 Ecology)、
    - バイオロギングデータとの首尾一貫した統合の可能性

- ADCRは検出地点間の相関が低いことを仮定
⇒標識再捕獲データは一般にスパース
自己相関が実用上問題になるケースは少なそう
※非定常なモデルへの拡張も可

- 今後、個体密度の環境依存性や性差等を考慮できるようなより柔軟なパッケージ開発を進めたい

⇒個体・個体群レベルの異なる階層のプロセスの統合的な分析(McClintock et al. 2022 Ecology)につながる

本発表の内容は、bioRxivにプレプリントとして公開しています（現在投稿中）。
Fukasawa, K. (2023) Mechanistic home range capture-recapture models for the estimation of population density and landscape connectivity. bioRxiv.
https://doi.org/10.1101/2023.03.01.530712

ご清聴ありがとうございました！

本研究は長田穣さん(東北大)にモデリングで重要な示唆をいただきました。科研費(JP13247736, JP19153418)および環境研究総合推進費4-1905(JPMEERF20194005)の補助を受けました。