

パレート系統樹を有する海産魚介類集団のダイナミクス

丹羽 洋智

水産総合研究センター 中央水産研究所

Dynamics of marine population with Pareto genealogies

H.-S. Niwa

National Research Institute of Fisheries Science, Yokohama 236-8648, Japan

Hiro.S.Niwa@affrc.go.jp

Shallow genealogies are ubiquitous characteristics to many marine species, which are adequately described by a multiple-merger ancestral process. A recent reduction of genetic variability is most likely caused by Pareto-tailed reproduction. Population models with highly skewed offspring distributions lead to Beta($2 - \alpha, \alpha$)-coalescent based genealogies, where the reproduction law of each offspring to exhibit power-law Pareto tails of index $\alpha \in (1, 2)$ displays occasional extreme events with one individual allowed to produce a large amount of offspring. Standard fisheries models assume that the recruitment comes from a lognormal distribution, whereas the real world is teeming with high variability phenomena. The statistical properties of the sum of the skew values in offspring production specify the variation in the magnitude of population replenishment, as described by the generalized central limit theorem. The recruitment, i.e. the sum of the independent and identically distributed numbers of offspring with Pareto(α) distribution has the same tail index α : the number of recruits can have huge and mostly unpredictable changes from generation to generation. Because heavy tails cause extreme events to occur more frequently than the (log)normal approximation leads us to expect, and the sample mean of observations in the heavy-tailed case is unstable showing unlimited variability, determining uncertainty inherent in fish populations on the basis of historic recruitment variability could yield misleading results.

1 はじめに

様々な海産魚介類で低頻度アレルの過剰と浅い系統樹が報告されている。この DNA 塩基配列の多型パターンは、標準的なコアレセント解析 (Kingman, 1982) では、更新世氷期の集団サイズのボトルネックと以降の急激な拡大という個体群動態で説明されている。しかし、多くの論文では、集団の拡大時期が最終氷期を大きく遡る更新世中期にあったと推定されており (Grant et al., 2012)、こうした海産魚は大きな集団サイズを維持したまま数度の氷期・間氷期を経験したことになる。

一方、膨大な数の卵を産む海産魚介類では親魚が次世代に残す仔の数のバラツキが極めて大きく、繁殖成功度の極端な個体差は reproduction sweepstakes (a few big winners and many losers) を引き起こし、少数の遺伝子型が子孫集団の大きな部分に引き継がれる事象が海産魚介類の浅い系統樹を産み出す、と予想されている (Hedgecock and Pudovkin, 2011)。仔をたくさん残す親魚が少数存在する一方、ほとんど次世代に寄与しない多数の成魚がいるという再生産 (繁殖) 特性は、一個体の親魚が残す仔の数がベキ則の裾を持つ分布 (パレート指数 $\alpha < 2$) で記述され、このとき合祖過程は多重コアレセントとなる (Schweinsberg, 2003; Huillet, 2014)。Pacific oyster および Atlantic cod では多重コアレセントを仮定した遺伝子系統樹解析がなされている (Eldon and Wakeley, 2006; Sargsyan and Wakeley, 2008; Birkner and Blath, 2008; Eldon, 2011; Birkner et al., 2011, 2013; Steinrücken et al., 2013; Eldon et al., 2015)。また、マイワシ *Sardinops melanostictus* のミトコンドリア DNA 配列で観測される低頻度アレルの過剰では、アレル頻度スペクトルとミスマッチ分布の統計的検定から、多重コアレセントに対し標準解釈 (2 体コアレセントを仮定したボトルネック仮説) は棄却された (Niwa et al. 準備中)。

海産魚介集団における多重コアレセントの存在は、例外的に繁殖成功度の高い親魚がいることを意味し、生態学的に興味深い。このような集団では、例外的に大きな加入が起り加入量は平均のまわりで有意なバラツキを持つ（仔の数の分散が存在しない）ため、水産業の観点からも重要である。本論文では、パレート分布に従って再生産する生物集団の加入過程をシミュレーションし、個体群動態の統計的性質を考察する。

2 異常に繁殖成功度の高い親魚のいる集団

一個体の産卵親魚が次世代に残す仔（成魚）の数が $\text{Pareto}(\alpha)$ 分布 ($1 < \alpha < 2$) に漸近的に従うとする（つまり、仔の数が非常に大きいところで確率密度分布が指数 $\alpha + 1$ のべき乗で減少している）。この再生産過程を持つ集団の遺伝子系統樹の枝の分岐数は偏って分布し $\text{Beta}(2 - \alpha, \alpha)$ コアレセント（枝の分岐の確率測度が Beta 分布）で記述され (Schweinsberg, 2003; Huillet, 2014)、集団中のアレル頻度は標本数無限大の極限で指数 $\alpha - 3$ のべき分布に漸近する (Berestycki et al., 2007, 2008)。図 1 は、hybrid-Lambda プログラム (Zhu et al., 2013) を使ってシミュレーションした多重分岐（時間を遡るので多重合祖）する Beta コアレセント系統樹 ($\alpha = 1.24$) の一例と、Birkner and Blath (2008) のアルゴリズムに従って実行した Beta コアレセント・シミュレーションにより作成した仮想標本のアレル頻度スペクトルで、 M_i は標本中で丁度 i 個体に存在する突然変異（塩基置換）の数、あるいは、 i 個体よりなるハプロタイプの数を表す。なお、 $\alpha \rightarrow 2$ で $\text{Beta}(2 - \alpha, \alpha)$ コアレセントは、Kingman (2 体) コアレセントの遺伝子系統樹になり、アレル頻度スペクトルとして Wright-Fisher 集団の Ewens-Watterson 分布を与える。

再生産がパレート分布に従うとき、次世代の集団サイズ（加入量）の分布の裾も指数 α のべき則 (α 安定分布) に従う。異常に繁殖成功度の高い親魚のいる集団 ($1 < \alpha < 2$) の加入ダイナミクスでは、親魚の数がどんなに大きくても、人口学的確率性 (demographic stochasticity) が無視できない。つまり、環境変動による確率性がなくても、世代毎の加入量は平均のまわりで有意なバラツキを持ち、例外的に大きな加入（卓越年級群）が起る。これに対し、Kingman コアレセント系統樹を有する生物集団では、親魚ごとの仔の数のバラツキは小さく、親の数が十分大きければ、加入量は決定論的に定まる。

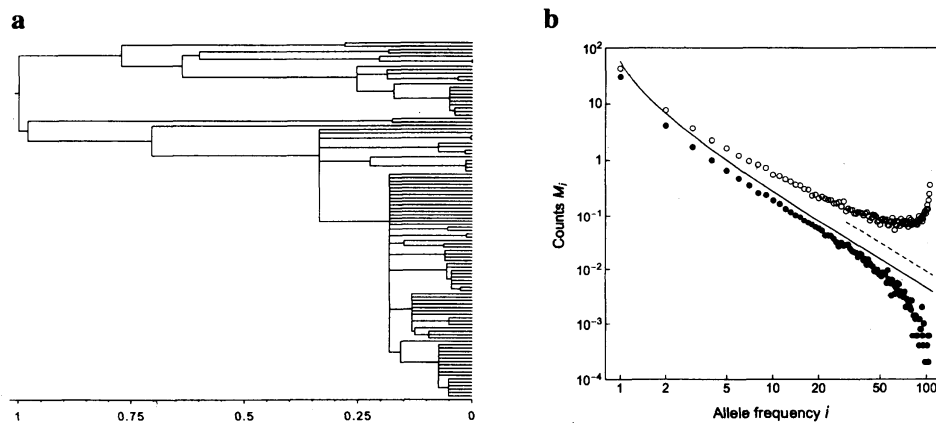


図 1: Pareto genealogy. (a) $\text{Beta}(2 - \alpha, \alpha)$ -coalescent tree (sample size $n=106$, $\alpha = 1.24$). (b) Haplotype (●) and site (○) frequency spectra; the circles show the means over 5000 pseudo-samples ($n = 106$). The solid line depicts the asymptotic behavior ($n \rightarrow \infty$) with $\alpha = 1.24$ and coalescent mutation rate $\theta = 6.0$; the slope of the dashed line is $\alpha - 3$.

3. パレート再生産する生物集団の加入ダイナミクス

加入過程のパレート和（潜在的親魚集団）から抽出された各産卵親魚が、再び、パレート分布に従って仔を生産し、次世代集団が構成される過程を考察する。産卵親魚数（集団サイズ）を N とし、親魚 $i (= 1, 2, \dots, N)$ 由来の仔（次世代の潜在的親魚）の尾数 X_i は、指数が $1 < \alpha < 2$ の Pareto(α) 分布

$$P(X_i \geq x) = Cx^{-\alpha}$$

に従う i.i.d. 確率変数で、産卵親魚あたり平均加入尾数 $E[X_i]$ は $m_{RPS} = C^{1/\alpha}\alpha/(\alpha-1) > 1$ とする（ここで、仔の数の分布の台は $[C^{1/\alpha}, \infty)$ とし、 $C \geq 1$ は定数である）。仔の数の分散は存在しない ($\text{Var}[X_i] = \infty$)。また、総加入尾数、すなわち、パレート和 $\Xi = \sum_{i=1}^N X_i$ の変動は仔の数のバラツキと同じくらい大きい。すなわち、一般化中心極限定理により (Zaliapin et al., 2005)、 $N \rightarrow \infty$ で $(\Xi - a_N)/b_N$ は歪度 $\beta = 1$ の (maximally-skewed) α 安定分布に収束し ($a_N = m_{RPS}N$, $b_N = [\Gamma(1-\alpha)\cos(\alpha\pi/2)]^{1/\alpha}N^{1/\alpha}$)、安定分布の特性指数 α はパレート指数に一致する。このとき、集団サイズは

$$N = \left(\frac{\alpha \text{Beta}(2-\alpha, \alpha) C m_{RPS}^{-\alpha}}{2\mu/\theta} \right)^{1/(\alpha-1)}$$

で与えられる (Schweinsberg, 2003; Huillet, 2014)。ここで μ は世代あたり突然変異率、 θ は $N^{\alpha-1}$ 世代あたり突然変異率 (coalescent mutation rate) である（正確には上式で θ は与えられる）。以降、この集団サイズを定常集団サイズ N_0 と呼ぶ。

世代に重複がないとし、時刻 t の総加入尾数 $\Xi(t)$ の内、 $N(t)$ 尾が重複なしに抽出されて時刻 t の産卵親魚集団が構成される。つまり、成魚集団 $\Xi(t)$ のうち次世代（時刻 $t+1$ ）の集団に寄与する個体数が $N(t)$ であり、多くの成魚は仔を残せない。加入魚が構成する潜在的親魚集団の $\kappa_{t-1,t}/m_{RPS}$ の割合が産卵親魚となるとし、産卵親魚集団の抽出を

$$N(t)/N_0 = \kappa_{t-1,t} \Xi(t)/\Xi_0$$

とおく ($\Xi_0/N_0 = m_{RPS} = \text{一定}$)。ここで $\kappa_{t-1,t}$ は時間相関のあるコホート効果で

$$\kappa_{t,t+1} = \left(\frac{\Xi(t+1)}{\Xi_0} \right)^{-1+\gamma} \left(\frac{N(t)}{N_0} \right)^{\lambda}$$

と仮定する。 $1-\gamma$ はコホート内の密度依存性、 λ は集団サイズ（産卵親魚数）の時間相関を表す ($0 \leq \gamma, \lambda \leq 1$)。このとき個体群動態は Gompertz モデル

$$\frac{N(t+1)}{N_0} = \left(\frac{\Xi(t+1)}{\Xi_0} \right)^{\gamma} \left(\frac{N(t)}{N_0} \right)^{\lambda}$$

で記述され、確率変数 Ξ で駆動される。この式は、対数変換すると離散時間 Ornstein-Uhlenbeck 過程となり、任意の個体群動態モデルの 1 次近似とみなされる (Niwa, 2014)。ここでは、パレート加入の人口学的確率性（仔の数の極端なバラツキの効果）と個体群変動の（親魚抽出における）密度効果のみを考察し、環境変動による確率性 (environmental stochasticity) は扱わない。

標準的な水産資源学では、産卵親魚数と新規加入魚数との間に密度依存的な再生産関係 $\Xi(t+1)/\Xi_0 = (N(t)/N_0)^{\lambda}$ を仮定し、加入後の成魚の死亡率はコホートサイズ Ξ に依存しない ($\gamma = 1$) と考える (Hilborn and Walters, 1992; Rochet, 2000; Lorenzen and Enberg, 2002)。また、再生産関係は決定論的であり（分散 $\text{Var}[X_i]$ の有限性を仮定）、個体群の確率的変動は、環境変動により駆動され、加入過程 $\Xi(t)$ に相乗的にランダムなノイズが入ってくることで現れる。このとき $\ln \kappa_{t-1,t}$ が平均ゼロの正規分布に従う確率変数となる。

ここでは、モデル・パラメータの値は $N_0 = 10^4$ 、 $\alpha = 1.24$ および $\theta = 6.0$ 、またパレート分布の台 $[x_m, \infty)$ は $x_m = 338$ とした ($C = x_m^\alpha = 1366$)。このとき産卵親魚あたり平均加入尾数は $m_{RPS} = 1746$ となる。初期条件 $N(t=0)$ を定常集団サイズ N_0 とし、 10^5 世代の集団サイズ $\{N(t)\}$ および加入尾数 $\{\Xi(t)\}$ の時系列をシミュレーションした。個体群動態のスナップショット (図 2) を見ると、大きな加入の後、集団サイズが増大するのが分かる。

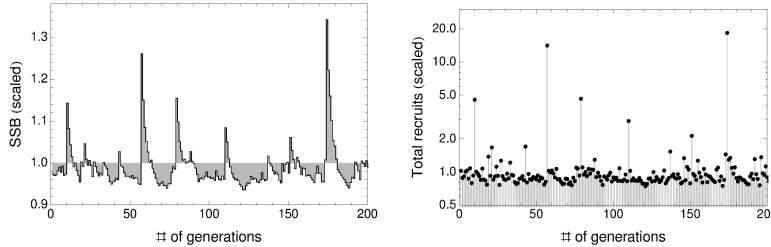


図 2: Population- and recruitment-trajectories. Shown are the spawning stock biomass $N(t)/N_0$ and the recruits to the adult population $\Xi(t)/\Xi_0$. The values of the parameters were set to $\alpha = 1.24$, $\gamma = 0.1$ and $\lambda = 0.6$.

4 個体群変動の統計的性質

卓越年級群の間欠性はコホート効果が大きい ($\gamma = 0.1$) とし Poisson 的であり、 $\Xi/\Xi_0 > 2$ である大きな加入 (分布の上位 1.33%) の出現間隔は指数分布し、そのパラメータ値は集団サイズの時間相関 λ に関らず一定である (図 3a)。コホート内の密度依存性が弱くなる ($\gamma \rightarrow 1$) につれ卓越年級群の出現は非 Poisson 的になる。図 3b は、卓越年級群の出現間隔の累積分布がコホート内密度依存性が弱くなると指数分布からずれてくる様子を示す (集団サイズに時間相関がない $\lambda = 0$ 場合)。図 3c に北大西洋の 27 漁業資源の加入時系列解析から見いだされた卓越年級群の非 Poisson 的間欠性を示す (Niwa, 2006a)。

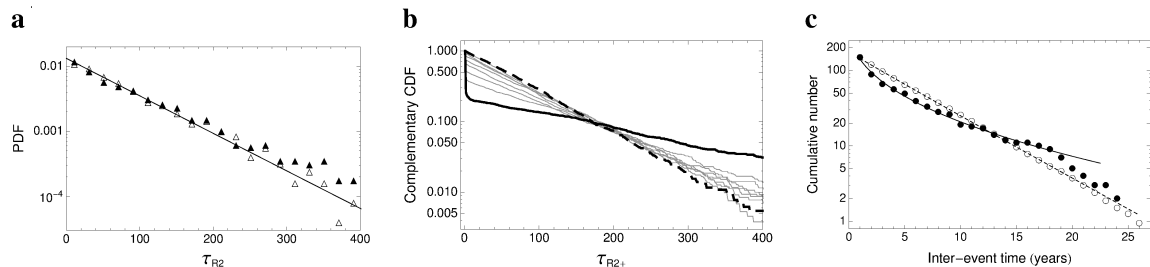


図 3: Intermittency of extreme events ($\Xi/\Xi_0 > 2$, i.e. exceeding the 98.7% level) in recruitment time series. (a) Strong density-dependence in reproduction (cohort effect $\gamma = 0.1$), temporal correlation $\lambda = 0$ (Δ) and 0.8 ($\blacktriangle$). The solid line shows the Poisson prediction (with a parameter value of 0.0133) of random recruitment following a maximally-skewed α -stable distribution $S_\alpha([\Xi - a_N]/b_N)$ with $\alpha = 1.24$ for a stationary population. (b) No temporal correlation ($\lambda = 0$), cohort effects $0.1 \leq \gamma \leq 0.9$. The thick solid (resp. dashed) line depicts inter-event histogram of recruitment with weak $\gamma = 0.9$ (resp. strong $\gamma = 0.1$) density dependence in reproduction. (c) Aggregated inter-event histogram across 27 fish stocks in the North Atlantic (Niwa, 2006a). Plotted (solid circles) is the cumulative number of time intervals for extreme events that the recruits exceed the 86% level of recruitment. The solid line shows the stretched exponential fit to the data ($\bullet$), and the dashed line the exponential function fitted to the shuffled data ($\circ$).

集団サイズの時間相関 (λ の値) は加入尾数の分布形に影響しないが、コホート内の密度効果が弱くなる ($\gamma \rightarrow 1$) と、小さな加入が時系列に出現する頻度が高くなる (図 4a)。一方、大きな加入の分布の裾は密度効果 (γ の値) の影響を受けず、定常集団 ($\gamma = \lambda = 0$) の安定分布 ($\alpha = 1.24$) に一致している。図 4a で使ったものと同じ加入時系列データを対数変換し、50 世代の長さで区分して各区分毎の平均と分散 (すなわち標本平均と標本分散) を用い加入尾数を標準化したもの ($\ln(\Xi/\langle\Xi\rangle_{50})/SD[\ln\Xi]_{50}$) を集計した分布を図 4b に示す。短い時系列では、コホート効果が弱い場合、加入尾数は対数正規分布に従っているように見える (破線は標準正規分布を表す)。30~50 年

程度の観測期間よりなる北大西洋の27漁業資源の加入時系列の対数値を各資源ごとに標準化し、正值データを累積した頻度分布(図4c)は、中心部(<2)では正規分布に従っているが、分布の裾(>2)では正規分布より上方へ大きく外れた加入が見られる(Niwa, 2006a)。

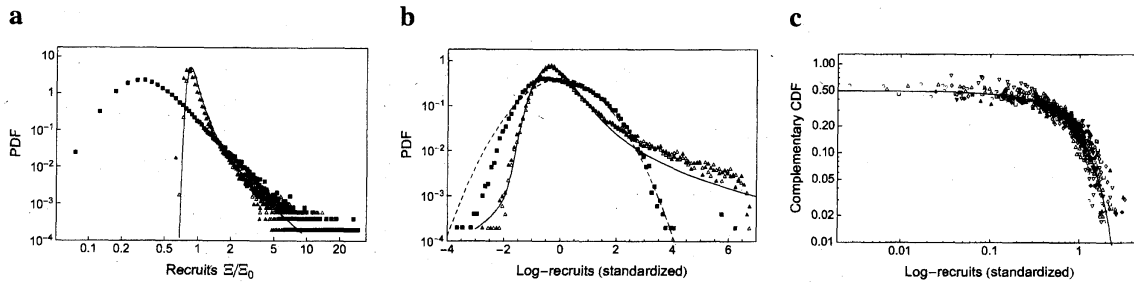


図 4: Recruitment from Pareto reproduction ($\alpha = 1.24$). (a) Density-dependent effects on the recruitment distribution ($\blacktriangle$ for $\lambda = 0.8$ and $\gamma = 0.1$; $\triangle$ for $\lambda = 0$ and $\gamma = 0.1$; $\blacksquare$ for $\lambda = 0$ and $\gamma = 0.9$). The solid line shows the maximally-skewed α -stable distribution S_α ($(\Xi - a_N)/b_N$) with $\alpha = 1.24$ for a stationary population, plotted against Ξ/Ξ_0 . (b) The same as Panel a but obtained by aggregating the standardized data sets across disjoint intervals of 50 generations (the simulated time series of recruits are partitioned into short blocks). The dashed line shows the standard normal probability density function (PDF); the solid line shows the α -stable distribution ($\alpha = 1.5$ and $\beta = 0.97$) fitted to solid and open triangles. (c) Relative number of times a given level of recruits observed across 27 fish stocks in the North Atlantic (Niwa, 2006a); cod ($\circ$), Greenland halibut ($\blacktriangle$), haddock ($\triangle$), herring (∇), plaice ($\blacklozenge$), saithe ($\square$), sole ($\diamond$), sprat ($\blacktriangledown$) and whiting ($\blacksquare$). Plotted are the positive parts of log-transformed standardized recruitment, $\ln(\Xi/\langle\Xi\rangle_{\text{obs}})/\text{SD}[\ln \Xi]_{\text{obs}} > 0$. The solid lines show the standard normal cumulative distribution function(CDF).

図5に示したように、集団サイズ(産卵親魚数)の年変動 $\ln[N(t+1)/N(t)]$ は正規分布よりも急尖的で裾の厚い特徴を持つ(図aは集団サイズの時間相関がない $\lambda = 0$ 場合、図bはコホート内の密度依存性が強い $\gamma = 0.1$ 場合、実線は安定分布への当てはめ)。時間相関がなく($\lambda = 0$)、密度依存性が強い($\gamma = 0.1$)とき、個体群変動は左右対称な安定分布に従う。コホート内の密度依存性が弱くなる($\gamma \rightarrow 1$)と左右非対称性が強くなり(歪度指数 $\beta \rightarrow 1$)、個体群変動は(maximally-skewed)安定分布に漸近し(図a)、集団サイズの例外的な急成長が起こり、また、分布が負値のモードを持つので集団の縮小も起こりやすくなる。これは、密度依存性が弱くなると加入尾数の分布の幅が拡大するためである(図4a)。集団サイズの時間相関が大きくなる($\lambda \rightarrow 1$)と左右非対称性が強くなるが、この場合、上向き(正)の動きは変わらず(安定指数は一定)、下向き(負)の動きの分布が正規分布(破線、安定指数は2)に漸近する(図b)。

正規分布よりも急尖的で裾の厚い分布は、FAO漁獲統計(1950–2002)による世界224カ国の漁獲量変動(図6a)で観測されている(Niwa, 2006b)。この頻度分布図は各国漁獲量 Y の Δt ($= 1, 10, 20, 30$) 年間の変動率 $\ln[Y(t+\Delta t)/Y(t)]$ を標準化し集計したもので、実線は α 安定分布の年変動率データへの当てはめを示す($\alpha = 1.65$)。年変動率の分布の中央部(95%)のデータを用いて α 安定分布に当てはめたとき、安定指数の値は $\alpha = 2$ となり、標準正規分布が得られる(破線)。ガウス統計が予測する100年に1度の大変動は、この α 安定分布ではその3倍(33年に1度)の頻度で発生する。また、 Δt 年変動率は年変動率の和 $\sum_{i=0}^{\Delta t-1} \ln[Y(t+i+1)/Y(t+i)]$ と表せるが、 $\Delta t = 30$ 個の変動量の和を取っても、分布の裾の部分は正規分布からずれているのが分かる(中心極限定理の予測に収束しない)。

図6bは、北大西洋の27漁業資源の産卵親魚量変動(観測期間は30~50年程度)を各資源毎に標準化し、正負値データそれぞれを累積した頻度分布である(Niwa, 2007)。分布の中央部は標準正規分布によく合うが、正值の変動では分布の裾(>2)に外れ値が見られ、左右非対称である。

図5で使ったものと同じ産卵親魚数のシミュレーション・データ(時系列長さ 10^5 世代)を、時系列長さ50世代に区分して各区分毎の平均と分散を用い変動率を標準化したものを集計した分布

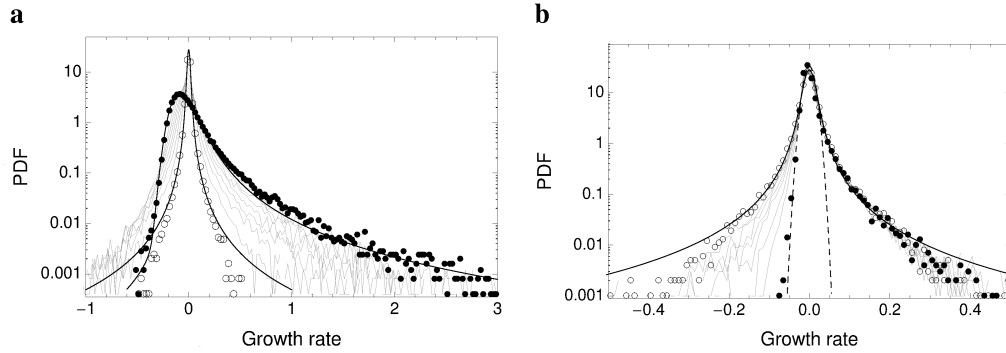


図 5: Population fluctuations. (a) No temporal correlation ($\lambda = 0$), cohort effects $0.1 \leq \gamma \leq 0.9$. Solid (resp. open) circles are for the population with weak $\gamma = 0.9$ (resp. strong $\gamma = 0.1$) density dependence in reproduction. (b) Strong density-dependence in reproduction (cohort effect $\gamma = 0.1$), temporal correlation $0 \leq \lambda \leq 0.8$. Solid (resp. open) circles are for the population with strong $\lambda = 0.8$ (resp. no) temporal correlation in population abundance. The black solid lines show the α -stable distribution fitted to solid ($\alpha = 1.5$ and $\beta = 0.98$) or open ($\alpha = 1.4$) circles; the dashed line shows the normal PDF.

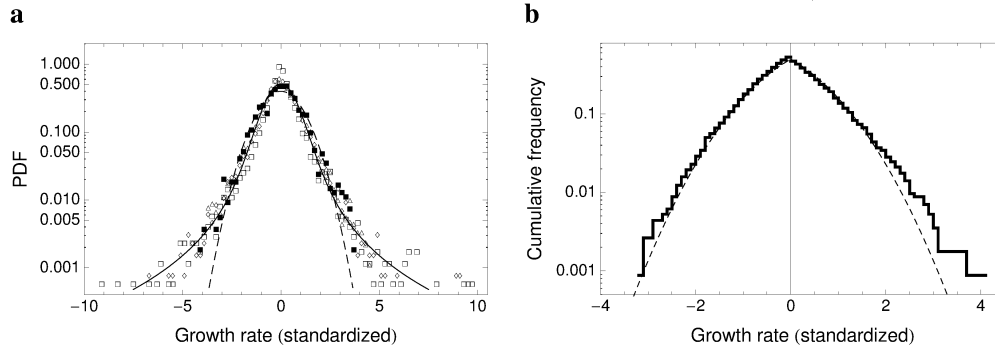


図 6: Population fluctuations. (a) Δt -year growth rates of fishery landings across 224 countries (Niwa, 2006b); $\Delta t = 1$ ($\square$), 10 ($\diamond$), 20 ($\triangle$) and 30 ($\blacksquare$) years. The solid line shows the α -stable distribution ($\alpha = 1.65$) fitted to annual growth rates. (b) Population growth rates across 27 stocks in the North Atlantic (Niwa, 2007). Standardized data are aggregated. The dashed lines show the standard normal CDF.

を図 7 に示す。この分布では急尖的な特徴や左右非対称性は失われており、中央部 (95%) のデータを用いて α 安定分布に当てはめたとき、安定指数の値は $\alpha = 2$ となる。集団を短期間観測して個体数変動の分布を推定しようとする場合、個体群動態は正規分布に従って変動していると推定されてしまう。

最後に、加入 (成魚) 集団から産卵親魚を抽出する際にコホート内に密度依存性がない場合 ($\gamma = 1$) の個体群変動を調べる。シミュレーションでは、初期条件 $N(t=0)$ を定常集団サイズ $N_0 = 10^4$ とし、産卵親魚あたり平均加入尾数を $m_{RPS} = 1746$ と大きな値に設定したにも関わらず、集団は短期間のうちに絶滅、あるいは、二重指数関数的 ($N(t) \sim e^{e^t}$) に爆発してしまう (図 8)。密度効果が弱くなる ($\gamma \rightarrow 1$) と非常に小さな加入が起こる確率が高くなり (図 4a)、この結果、集団の絶滅リスクは高まる。パレート分布に従う極端な再生産ダイナミクスでは、加入量変動が極めて大きいので、コホート内密度効果のない加入過程では、人口学的確率性によって、集団の振る舞いは不安定で非定常なものとなる。

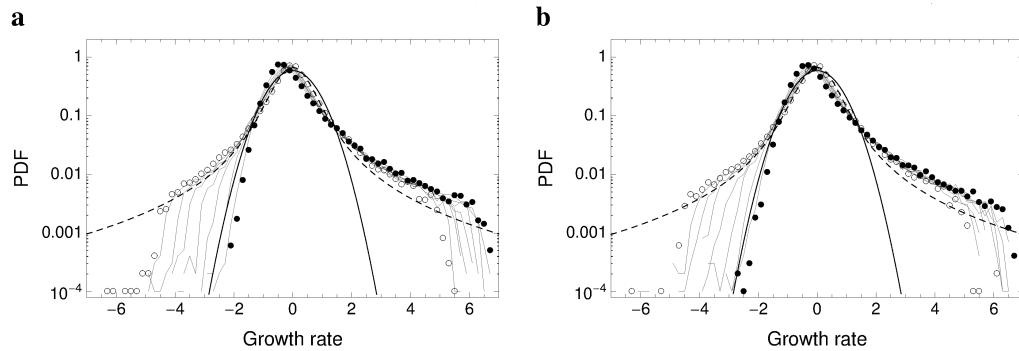


図 7: The same as Fig.5 but obtained by aggregating the standardized data sets across disjoint intervals of 50 generations (the time series of growth rates are partitioned into short blocks). Fitting the α -stable distribution to the central part (95%) of the distribution of the data gives $\alpha = 2$, i.e. the normal PDF (black solid lines). Dashed lines are the α -stable distribution ($\alpha = 1.4$) fitted to open circles ($\lambda = 0$ and $\gamma = 0.1$).

5 まとめ

海産魚介集団における遺伝子系統樹の多重分岐は、Pareto(α) 分布に従う再生産によって生じる ($1 < \alpha < 2$)。この集団では、親魚が次世代に残す仔の数のバラツキが極めて大きく、例外的に繁殖成功度の高い親魚がいる。異常に繁殖成功度の高い親魚のいる集団の加入過程では人口学的確率性 (各親魚が残す仔の数のバラツキ) が無視できない。この集団の加入量 (パレート和、すなわち各親魚が残す仔の数の総和) の変動は仔の数のバラツキと同じくらい大きく、分布の裾は指数 $\alpha + 1$ のべき則に従っている。加入量は平均のまわりで有意なバラツキを持ち (分散が発散)、例外的に大きな加入 (卓越年級群) が起る。コーホート内密度効果が弱い集団では、卓越年級群は非ポアソンの出現し、また極端に小さな加入も起こる。さらに、集団サイズの変動も安定分布に従い、密度効果が弱い集団では変動は左右 (正負) 非対称となり、例外的な急成長が起るとともに、集団は常に縮小傾向を持つ。また、短期間の観測からは加入過程と個体群動態はガウス統計に従うことが推定されてしまう。そして、水産資源学で標準的に使用されている個体群動態モデルではコーホート内密度効果を考慮しないが、パレート再生産を行う海産魚介類の集団サイズの制御には不可欠な要素である。

参考文献

- Berestycki, J., N. Berestycki, and J. Schweinsberg. 2007. Beta-coalescents and continuous stable random trees. *Ann. Probab.* **35**:1835–1887.
- Berestycki, J., N. Berestycki, and J. Schweinsberg. 2008. Small-time behavior of beta coalescents. *Ann. Inst. H. Poincaré Probab. Statist.* **44**:214–238.
- Birkner, M., and J. Blath. 2008. Computing likelihoods for coalescents with multiple collisions in the infinitely many sites model. *J Math Biol.* **57**:435–465.
- Birkner, M., J. Blath, and B. Eldon. 2013. Statistical properties of the site-frequency spectrum associated with Λ -coalescents. *Genetics* **195**.
- Birkner, M., J. Blath, and M. Steinrück. 2011. Importance sampling for Lambda coalescents in the infinitely many sites model. *Theor. Popn. Biol.* **79**:155–173.
- Eldon, B. 2011. Estimation of parameters in large offspring number models and ratios of coalescence times. *Theor. Popn. Biol.* **80**:16–28.
- Eldon, B., M. Birkner, J. Blath, and F. Freund. 2015. Can the site-frequency spectrum distinguish exponential population growth from multiple-merger coalescents? *Genetics* doi: 10.1534/genetics.114.173807.

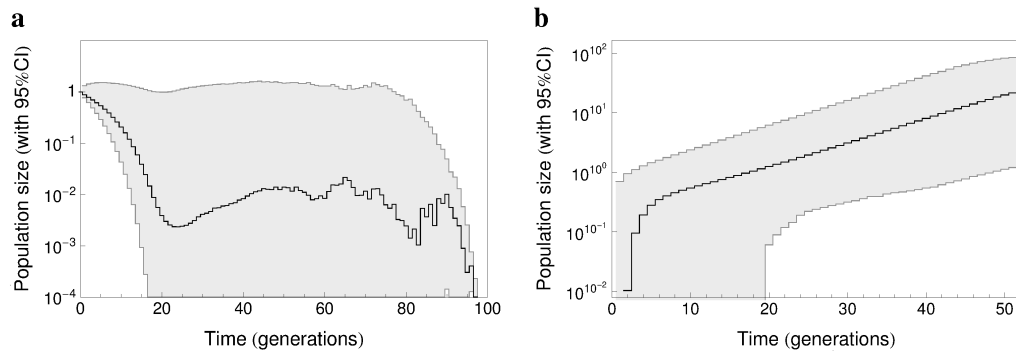


Fig. 8: Uncontrolled growth of a population with no cohort effect on the recruitment. The values of the density effect parameters were set to $\gamma = 1$ (density independence in reproduction) and $\lambda = 0.1$ (weak temporal correlation in population abundance). Shown are the routes to extinction (Panel a) and explosion (Panel b) in a population model with Pareto ($\alpha = 1.24$) reproduction. A total of 10^5 simulations (each with the initial population size of N_0) was run to obtain risk of population extinction (or explosion) from the demographic stochasticity and the endogenous factor; 90.57% of the time series went extinct within 100 generations, and population explosion takes place in 9.43% through the double exponential growth. The solid lines (scaled population size $N(t)/N_0$) depict the median over all extinct (or explosive) trajectories; the shaded areas represent the (2.5%, 97.5%) quantile-intervals.

- Eldon, B., and J. Wakeley. 2006. Coalescent processes when the distribution of offspring number among individuals is highly skewed. *Genetics* **172**:2621–2633.
- Grant, W. S., M. Liu, T. Gao, and T. Yanagimoto. 2012. Limits of Bayesian skyline plot analysis of mtDNA sequences to infer historical demographies in Pacific herring (and other species). *Mol. Phylogenet. Evol.* **65**:203–212.
- Hedgecock, D., and A. I. Pudovkin. 2011. Sweepstakes reproductive success in highly fecund marine fish and shellfish: a review and commentary. *Bull. Marine Science* **87**:971–1002.
- Hilborn, R., and C. J. Walters. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman & Hall, London.
- Huillet, T. E. 2014. Pareto genealogies arising from a Poisson branching evolution model with selection. *J. Math. Biol.* **68**:727–761.
- Kingman, J. F. C. 1982. On the genealogy of large populations. *J. Appl. Probab.* **19A**:27–43.
- Lorenzen, K., and K. Enberg. 2002. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proc. R. Soc. Lond. B* **269**:49–54.
- Niwa, H.-S. 2006a. Recruitment variability in exploited aquatic populations. *Aquat. Living Resour.* **19**:195–206.
- Niwa, H.-S. 2006b. Exploitation dynamics of fish stocks. *Ecological Informatics* **1**:87–99.
- Niwa, H.-S. 2007. Random-walk dynamics of exploited fish populations. *ICES J. Mar. Sci.* **64**:496–502.
- Niwa, H.-S. 2014. Uncertainty in a measurement of density dependence on population fluctuations. *Applied Mathematics* **5**:1108–1119. doi: 10.4236/am.2014.58104.
- Rochet, M.-J. 2000. Does the concept of spawning per recruit make sense? *ICES J. Mar. Sci.* **57**:1160–1174.
- Sargsyan, O., and J. Wakeley. 2008. A coalescent process with simultaneous multiple mergers for approximating the gene genealogies of many marine organisms. *Theor. Popul. Biol.* **74**:105–114.
- Schweinsberg, J. 2003. Coalescent processes obtained from supercritical Galton-Watson processes. *Stochastic Process. Appl.* **106**:107–139.
- Steinrücken, M., M. Birkner, and J. Blath. 2013. Analysis of DNA sequence variation within marine species using Beta-coalescents. *Theor. Popul. Biol.* **87**:15–24.
- Zaliapin, I., Y. Kagan, and F. Schoenberg. 2005. Approximating the distribution of Pareto sums. *Pure Appl. Geophys.* **162**:1187–1228.
- Zhu, S., J. H. Degnan, and B. Eldon. 2013. Hybrid-Lambda: Simulation of multiple merger and Kingman gene genealogies in species networks and species trees. *arXiv:1303.0673 [q-bio.PE]*.