

4.3 生態リスク評価手法の基礎理論（九州大学研究グループ）

1) はじめに

開発行為の生態系への影響には様々なものがある。種や個体群の絶滅以外にも、生物の個体数やバイオマスの変化、栄養塩類や水の循環、エネルギーの流れの変化などが重要な影響として考えられる。しかし、多数の人が社会的に合意する影響評価を考えたとき、不可逆なプロセスである種の絶滅をエンドポイントにした影響評価は有効であろう。取り返しのつかない事への人々の喪失感は大い。一方で、多くが可逆的であるバイオマス量の変化などはなかなか客観的なエンドポイントになりにくい。このような観点から、筆者は種の絶滅を基準にした生態リスク評価に関する研究を九大理の巖佐庸教授とともに行っている（Hakoyama and Iwasa. 2000a, 2000b; Hakoyama et al. 2000; Iwasa et al. 2000; Hakoyama and Iguchi. 2001a, 2001b; Iguchi et al. 2001; Hakoyama et al. 2001a, 2001b）。

種の絶滅事象を扱う確率論的な個体群動態モデルには1960年代からの歴史があり、多くの生態学的なプロセスを理解するのに役立ってきた。特に近年、保全生物学などで、絶滅リスクに影響を与える様々な要因を調べることに、その様なモデルは用いられている（Hakoyama and Iwasa. 2000a）（Hakoyama et al. 2000）。生息地の破壊・有害化学物質による汚染・乱獲など、それぞれ異なったプロセスが種の絶滅確率を増加させるが、種の絶滅確率の短縮という単一の尺度で比較することができる（Hakoyama et al. 2000）。

ここでは、種々の環境変化や人口学的な確率性が、どのように生物集団の絶滅に影響するのかを論じ、実際にモデルからリスクを試算する方法について述べる。

2) 絶滅リスク

長い生物の歴史では多くの絶滅があったように、十分長い時間の間には生物集団は必ず絶滅する。問題は現代が開発による大量絶滅の時代だ、ということである。概念図に示したように（図4-3-1）持続的な集団であ

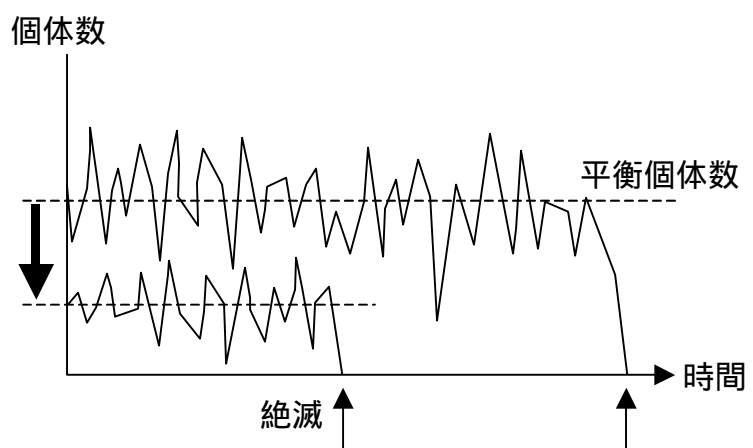


図4-3-1 . 絶滅の概念図
(絶滅の概念図 (after Iwasa et al. 2000))

っても、環境の変動や人口学的な確率性（後述）のために、個体数は平衡個体数の周りを変動する。

このため、自然環境でも偶然悪い年（例えば、厳しい冬や餌不足など）が連続することで個体数が大幅に減少し絶滅に至る可能性がある。さらに開発による影響で、平衡個体数が低下したり、個体数変動の振れ幅が大きくなることで絶滅までの待ち時間が減少する。この絶滅待ち時間の減少（言い換えれば絶滅確率の増加）が、絶滅リスクの上昇であり、絶滅リスクの評価基準として用いるものである。

英国のワイダムの森のシジュウカラの絶滅までの待ち時間は 10^{20} 年以上と推定されているように（Saether et al. 1998）、一般に比較的安定な集団の絶滅までの期待時間は大変長いものである。しかし、開発などによる絶滅期待時間の短縮は急激に起こる傾向があるため、短期間に絶滅危惧種になる可能性もある。例えば、保全活動の成功によってキタゾウアザラシは現在では個体数が 10 万頭以上と推定されているが、一時は乱獲で 100 頭近くまで個体数が減少した（箱山, 1992）。

3) 数理モデル

ここでは、離散モデルである確率差分方程式から、私たちが基本モデルとして採用した連続モデル 1) の確率微分方程式を導出してみる。その過程で人口学的確率性と環境変動の違いについて説明する。

変動環境における比較的持続的な集団の個体群動態モデルは、まずは離散時間を考えると、次のようにモデル化できる。

$$\Delta X = r(t)X - f(X), \quad (1)$$

ただし、 X は個体数、 ΔX は単位時間の個体数の変化、 $r(t)$ は確率変動する増殖率、 $f(X)$ は餌資源や生息地の広さなどの制約によって決まる負の密度効果をあらわす。密度効果を考えなければ $f(X)=0$ で、マルサス増殖のモデルとなる。絶滅危惧種などで、(1) 個体数レベルが低くて密度効果が観察できない場合、(2) 増加率が負である場合には、マルサス増殖モデルが適用できる。ここでは、比較的持続的な集団を考えて、 $f(X)=X^2 / K_{iof}$ としてロジスティック式を仮定する。また、 $r(t)$ と $r(t+\tau)$ は独立とする ($\tau=1,2,\dots$)。増殖率は人口学的確率性と環境変動によって変動するが、両者は異なったプロセスである：

$$r(t) = r_{ito} + \varepsilon_e + \varepsilon_d, \quad (2)$$

r_{ito} は増殖率の算術平均、 ε_e と ε_d はそれぞれ環境変動と人口学的確率性に対応する平均 0 の互いに独立な確率変数をあらわす。

環境変動

全ての個体が同時に経験するような環境変化は、個体の増殖率を同期的に変動させる。例えば日照りなどの気候変動は全ての個体の増加率を一様に低下させるだろう。このような変動性の効果は、ある一定のばらつきを個体群の増殖率に加えることで表すことができる。よっての分散は定数であり、 $\text{var}(\varepsilon_e) = \sigma_e^2$ とおく。

人口学的確率性

各個体間で独立な適応度のばらつきを人口学的確率性と言う。たまたま良い営巣場所を得る・餌を沢山取る等、様々な理由から、たとえ一定環境でも各個体が残す子供の数は異なる。これら独立な出生死亡事象を個体間で平均化することで人口学的確率性 ε_d は導かれる。故に ε_d は個体数の関数であり、個体数が X であるという条件付きで、分散を $\text{var}(\varepsilon_d) = \sigma_d^2 / X$ と書くことができる。これは独立なサンプルの標準誤差を連想すると理解しやすい。式(1)では X は連続変数であるが、離散個体を仮定した場合と同様な定式化ができる。また、これまで幾つかのモデルで行われてきたことであるが、モデルの単純化の為に各個体が人口学的確率性に対して平均 1・分散 1 のポアソン分布に従って子供を残すと仮定して、 σ_d^2 と置くことにする。

以上のことから増殖率 $r(t)$ の分散は次のようになる。

$$\text{var}(r(t)|X) = \sigma_e^2 + 1/X \quad (3)$$

式(3)から、環境変動による変動は個体数の影響を受けないが、人口学的確率性による変動は小さな集団であるほど重要度を増すことがわかる。絶滅は両者の合わさった効果で起こる。

拡散近似

決定論的な振動やカオスがなく、個体数の時間変化が連続的であると見なせる場合に、個体群変動の確率差分方程式である式(1)に対して拡散理論を適用することができる。拡散過程は無限小平均 $M(x)$ と無限小分散 $V(x)$ によって表すことができるが、それぞれのモーメントは伊藤積分の観点で先に述べた統計量から導くことができる：

$$M(x) = E(\Delta X|x) = r_{ito}x \left(1 - \frac{x}{K_{ito}}\right), \quad (4a)$$

$$V(x) = \text{var}(\Delta X|x) = \sigma_e^2 x^2 + x. \quad (4b)$$

よって対応する確率微分方程式は次のようになる。

$$\frac{dX}{dt} = M(X) + \sqrt{V(X)} \cdot \frac{dW}{dt} = r_{ito}X \left(1 - \frac{X}{K_{ito}}\right) + \sigma_e X \cdot \frac{dW_e}{dt} + \sqrt{X} \cdot \frac{dW_d}{dt}, \quad (5)$$

ただし、 $W(t)$ はウィーナー過程であり、 ΔW は正規分布 $N(0, \Delta t)$ に従う。 dW/dt はホワイトノイズ、 \int は伊藤積分を意味する。 dW_e/dt と dW_d/dt は互いに独立なホワイトノイズである。適当なパラメタリゼーションをすることで、環境変動の項に伊藤積分の代わりにストラトノビッチ積分を用いても、式(5)と同じ形で全く同一のモデルを表すことができる。

$$\frac{dX}{dt} = r_s X \left(1 - \frac{X}{K_s}\right) + \sigma_e X \cdot \frac{dW_e}{dt} + \sqrt{X} \cdot \frac{dW_d}{dt}, \quad r_s > 0, K_s > 0, \sigma_e^2 > 0, \quad (6)$$

ただし、 \int はストラトノビッチ積分を表し、 r_s と K_s はそれぞれ次のようになる。

$$r_s = r_{ito} - \frac{\sigma_e^2}{2}, \quad K_s = K_{ito} \frac{2r_{ito}}{2r_{ito} - \sigma_e^2}. \quad (7)$$

式(6)を絶滅の基本モデルとする¹⁾。

このように式(6)は離散モデルの近似として導出できるが、あらためて式(6)が真のモデルであると立場を取ることもできる¹⁾。基本モデルの絶滅までの待ち時間は二重積分の形で表すことができ、数値積分によって計算することができる。

$$T = \frac{2}{\sigma_e^2} \int_0^{x_0} \int_x^\infty e^{-R(y-x)} \left(\frac{y+D}{x+D}\right)^{R(K+D)+1} \frac{dy}{(y+D)y} dx, \quad (8)$$

ただし、 $R \equiv \frac{2r_s}{\sigma_e^2 K_s}$ 、 $D \equiv \frac{1}{\sigma_e^2}$ 、単位時間は世代時間、初期個体数は K_s とする。個体数変動があまり大きくない場合、密度効果の為に、初期値が K_s 以外でも個体数はすみやかに K_s 周辺まで変化する。このために T への初期値依存性は小さい。

4) 推定

モデルの三つのパラメータ r_s, K_s, σ_e^2 は、個体数の時系列データから推定することができる。モデルを式(6)のように定式化する利点はパラメータ推定にある。環境変動に比べて人口学的確率性の項が重要でない場合、個体数の平均値は $E[X] = K_s$ となるが、単に個体数データの平均から K を推定できるので簡便である。伊藤積分で環境変動を表したモデルの場合、個体数の平均値 $E[X]$ は、式(7)に示したように $r_{ito}, K_{ito}, \sigma_e^2$ の関数であり、 K_{ito} よりも小さくなる。

確率微分方程式はパラメトリックモデルであり、対応するフォッカー・プランク方程式を解くことが出来れば、尤度関数を構築することができ、最尤法によってパラメータを推定することができる。しかし、基本モデルの場合はフォッカー・プランク方程式を解くことが出来ないため、環境変動が小さいなどの仮定を置いて近似最尤法を推定に使うしかない(ただし、 K_s の推定には環境変動が小さい必要はない (Hakoyama and Iwasa, 2000a))。また、一般に野外の生物集団の個体数時系列データは短い。このような場合、たとえ最尤法を構築できたとしても推定にバイアスが生じることがある。実際、基本モデルでは近似最尤法は r_s の推定に大きなバイアスをもたらす (Hakoyama and Iwasa, 2000a, 2000b)。

そこで、新しくモンテカルロ法でバイアスを補正して不偏推定に十分近い推定値を得る方法・信頼区間を計算する方法を開発した (Hakoyama and Iwasa, 2000a, 2000b)。詳しい説明は省略するが、この方法は広くパラメトリックモデルに適用できる一般的なものである。具体的な試算として琵琶湖のフナ漁獲量と努力量の時系列データから増殖率や環境分散を推定している (Hakoyama and Iwasa, 2000a)。

個体数の時系列データからパラメータを推定する方法以外にも、サブモデルを用いて基本モデルのパラメータを近似的に推定する方法もある。例えば、年齢構成(生命表)などのサブモデルを用いて増殖率を推定できる。これまでセグロカモメやカワウなどで実際に生命表から増殖率を試算する研究も行われてきている。また、個体数も別のサブモデルを用いて推定するのが普通である。

5) 様々なリスク

生息地の縮小や有害化学物質の曝露などの影響は、基本モデルの3つのパラメータを変化させることでモデルに取り込むことができる。

生息地縮小

生息地の制約は、式(1)の右辺第二項 $f(X)$ でモデル化されている。つまり、生息地が縮小することは密度効果の定数である K_s を一定量減少させることでモデルに取り込むことができる。例えば生息地が $1/2$ になった場合、 K_s も $1/2$ にすればよい。

有害化学物質

有害化学物質の影響は集団の増殖率が減少するような形で影響する。そこで、式(1)に化学物質の影響の項をさらに付け加える：

$$\Delta X = r(t)X - f(X) - g(X), \quad (9)$$

$g(X)$ は有害化学物質による単位時間当たりの個体数減少を表す。 $g(X)$ (もしくは $f(X)$) に確率性を考慮するようなモデルも可能であるが、ここでは簡単の為 $g(X)$ には確率性がないと仮定する。また、有害化学物質の効果には密度効果がなく、一定の割合で生残率が減少すると仮定する。化学物質影響の密度効果に関する情報がない場合、ある一定濃度の曝露は一定の死亡率増加を引き起こすと考えるのが、まずは妥当と思われるからである。そこで、 $g(X) = \alpha X$ とおく。基本モデルと同様に $f(X) = X^2 / K_{ito}$ と仮定すると、対応する確率微分方程式は次のようになる。

$$\frac{dX}{dt} = r_s X \left(1 - \frac{X}{K_s} \right) + \sigma_e X \circ \frac{dW_e}{dt} + \sqrt{X} \bullet \frac{dW_d}{dt} - \alpha X, \quad (10a)$$

$$= \tilde{r}_s X \left(1 - \frac{X}{\tilde{K}_s} \right) + \sigma_e X \circ \frac{dW_e}{dt} + \sqrt{X} \bullet \frac{dW_d}{dt} \quad (10B)$$

ただし、 $\tilde{r}_s = r_s - \alpha$ 、 $\tilde{K}_s = K_s (r_s - \alpha) / r_s$ である。つまり、この場合も適当なパラメタリゼーションをすれば、基本モデルと同一のモデルとなる。このため化学物質の毒性は r_s と K_s を減少させることで表すことができるのである。絶滅までの待ち時間が正であるためには \tilde{K}_s は正でなければならず、 $r_s > \alpha$ が必要となる(すなわち、 $\tilde{r}_s < r_s$ 、 $\tilde{K}_s < K_s$)。

このように、一見直感に反するようであるが、有害化学物質の影響は、平均増殖率 r_s だけでなく平衡個体数 K_s も減少させるように働く。一般に増殖率 $r(t)$ に対する密度効果 $f(X)$ が非線形でも (例えば $f(X) = X(X / K_{ito})^\beta$ など) $g(X) = \alpha X$ であれば、化学物質の毒性によって平衡個体数が減少する効果は成り立つ。

増殖率の減少分である α は環境中の化学物質濃度の関数である。この場合もやはり α を決定するためのサブモデルが必要となってくる。ミジンコなどのデータから、LC50などの急性毒性と増殖率の経験式を導くような試みもなされている。濃度-急性死亡率の係に非線形な効果があることも知られており、どのようにモデル化するかが難しい部分である。急性毒性試験から慢性毒性試験を外挿するといった作業がここではどうしても必要になってくるであろう。

乱獲

単位時間当たり一定の漁獲圧がかかるような場合は、化学物質の毒性で生存率が低下する場合と同様なモデルで扱える。この場合、 α は漁獲率となり、やはり増殖率と平衡個体数が減少する。

一方で基本モデルのパラメータに完全には組み込めないようなリスクもある。例えば、毎世代に一定量の漁獲を与えるリスクはどのように考えればよいだろうか？この場合、 $g(X)=c$ （ただし c は定数）となり、基本モデルとは別のモデルになる。このため、式(8)で示した絶滅待ち時間の公式は使うことが出来ず、新たなモデルの為に解析的な式を導出するか、シミュレーションで絶滅時間を計算するといった作業が必要になってくる。

6) モデルアグリゲーション

基本モデルでは現実の空間構造や年齢構造などを考慮していない。これら様々な構造の制約が大きい場合には基本モデルでの評価はうまくいかないことになるであろう。しかしよく考えてみると、どのようなモデルも自然の近似である。基本モデルは多くの現実の構造を取り入れない単純なモデルであるが、それでもある程度うまく現実を再現できるだろうとも考えているのである。仮に、より適切なモデルが複雑な構造を持ったモデルである場合、単純なモデルでは自然の挙動（複雑なモデルの挙動）を完全に再現できないかもしれない。しかしながら、場合によっては単純なモデルで複雑なモデルの挙動をうまく再現できることもある。このような近似（モデルアグリゲーション）の観点から、基本モデルを使って複雑なモデルのリスクを評価してしまうというやり方もある。どの程度うまく近似できるかは着目したモデルの比較をあらかじめ行うことで評価できる。

例えば、集団が複数の分集団に分かれて生活していてそれぞれの分集団はある相関 ρ をもった環境変動を受け、個体はある移動率 m で分集団の間を移動するようなモデルを考える（メタ集団モデル）。知りたいのは有害化学物質などの影響でどの程度この個体群の絶滅確率が増加するかであり、 ρ や m を推定しないで済めば、それにこしたことはない。

メタ集団モデルはパラメータ数が5つであり、 $(r, K, \sigma_e^2, \rho, m)$ 基本モデルは3

つである(r , K , σ_e^2)。そこで、(1)コンピュータの中でメタ集団モデルのシミュレーションを行い多数の個体数時系列データを発生させる。その上で基本モデルで構築していた推定法を用いて3つのパラメータを推定し、絶滅リスクを推定する。(2)メタ集団モデルの真の絶滅リスクを解析解やシミュレーションを使って計算する。(3)両者の絶滅リスクを比較する、といった手順で、モデルアグリゲーションの評価を行うことができる。メタ集団モデルの場合、基本モデルは十分複雑なモデルを再現出来て、リスク評価に有効であることがわかっている。

多数の種を少ないデータで評価しなければならない場合など、モデルアグリゲーションで基本モデルの有効性を確認しながら、実際には様々な構造が考えられる場合にも基本モデルを適用するのは有効な手段となろう。

7) まとめ

保全・資源管理などでは合意形成が重要である。どのような方策をとるのがよいか、出来るだけ多数の人が合意できる明解な枠組みが必要である。またその様な枠組みが結果として大きな誤りを犯さないことが重要なことは言うまでもない。ここで紹介した絶滅リスクモデルは、こういった要請に応える為に生態学・統計学を踏まえた管理の為のモデルである。管理方策の合意形成に少しでも貢献できればと考えている。本研究は科学技術振興事業団 CREST の支援を受けた。

引用文献

- Hakoyama H., Iwasa Y., 2000a. Extinction Risk of a Density-Dependent Population Estimated from a Time Series of Population Size. *Journal of Theoretical Biology*, 204 (3): 337-359.
- Hakoyama H., Iwasa Y., Nakanishi J., 2000a. Comparing Risk Factors for Population Extinction. *Journal of Theoretical Biology*, 204 (3): 327-336.
- Hakoyama H., Iwasa Y., 2000b. Bias-Corrected Estimator and Confidence Intervals Based on the Monte Carlo Method. *Japanese Journal of Biometrics*, 20: 143-154.
- Iwasa Y., Hakoyama H., Nakamaru M., Nakanishi J., 2000. Estimate of Population Extinction Risk and its Application to Ecological Risk Management. *Population Ecology*, 42/1, 73-80.
- Hakoyama H., Iguchi K., 2001a. Transition from a random to an ideal free to an ideal despotic distribution: the effects of individual difference in growth. *Journal of Ethology* (in press)
- Iguchi K., Matsubara N., Hakoyama H., 2001. Behavioural individuality assessed from two strains of cloned fish. *Animal Behaviour*, Vol. 61, No. 2: 351-356.

- Hakoyama H., Nishimura T., Matsubara N., Iguchi K., 2001a. Difference in parasite load and nonspecific immune reaction between sexual and gynogenetic forms of *Carassius auratus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, Vol. 72, No. 3: 401-407.
- Hakoyama H., Iguchi K., 2001b. Male mate choice in the gynogenetic-sexual complex of crucian carp, *Carassius auratus*. *acta ethologica* (in press)
- Hakoyama H., Matsubara N., Iguchi K., 2001b. Female-biased operational sex ratio of sexual host fish: population structure of a gynogenetic complex of *Carassius auratus*. *Population Ecology* 43/2 (in press)
- Saether BE., Engen S., Islam A., McCleery R., Perrins C., 1998. Environmental stochasticity and extinction risk in a population of a small songbird, the great tit. *The American Naturalist* 151:441-450.
- 箱山洋 1992. 驚くべき海獣の回復 - ゾウアザラシはどのようにして増えたのか . 『アニマ』 4月号、p36-39. 平凡社 .