生物集団の絶滅リスクにもとづいた化学物質の適応的管理

Yoh Iwasa1, Hiroshi Hakoyama2, Mayuko Nakamaru1 and Junko Nakanishi3
巌佐庸1、箱山洋2、中丸麻由子1、中西準子3

九州大学大学院理学研究科、科学技術振興事業団　CREST、
〒812-8581 福岡市東区箱崎 6-10-1

北海道区水産研究所
〒085-0802 北海道釧路市桂恋 166

横浜国立大学環境科学研究センター
〒240-8501 横浜市保土ヶ谷区常盤台 79-1

キーワード、個体群絶滅、平均絶滅時間、近似最尤推定値、モンテカルロ法、リスク要因の比較、リスク当量

要約
生息地の減少や環境汚染のような環境の脅威は、集団の絶滅をすぐには引き起こさないとしても期待存続時間を短縮してしまう．我々は、環境変動がある密度依存集団の期待存続時間を推定し、それにもとづいて異なるリスク要因のインパクトを比較する方法を開発した．毒性化学物質への暴露によって引き起こされた生存率減少と同じだけの絶滅リスクを、集団にもたらす生息地の減少率を計算する公式を導いた．また時系列データからパラメータを推定する方法について研究した．モンテカルロシミュレーションによって、バイアスを効率的に除き信頼区間を決めることができた．化学物質に関する生態リスク管理において、「リスク当量」を使用することを提案する．

1．はじめに

中西（１９９５）は、生態リスクを定量化するために、生物の絶滅リスクにもとづいて行なうことを提唱した．種や地域個体群などの生物の絶滅は不可逆的であり、将来の人類から潜在的な利用機会を奪うことになる．たとえ多くの種には直接的経済価値は無いとしても、種の損失は生態リスクのとい指標になる．それは生態系への一般的な脅威と相関しているからだ．

生物集団の生息地のうちある割合が破壊されと考えてみよう．これはすぐに絶滅を起こさないが、以前に比べて低いレベルに集団サイズが減少する．その結果、期待存続時間が短縮される（図１）．同様に、集団が低い濃度の毒性化学物質に暴露されて生存率や繁殖率がわずか減少するときでも期待存続時間は短縮される．我々は期待存続時間の短縮という共通通貨を用いることで、異なったリスク要因を比較する方法を開発した（Hakoyama and Iwasa 2000a, b; Hakoyama et al., 2000; Iwasa et al., 2000）．この目的のために、密度依存制約や環境変動を組み込んだ集団モデルを考える必要がある(Middleton and Nisbet 1997;

Saether et al. 1998も見よ）．

保全生物学の多くのモデルでは、集団がどんどんと減少し、存続時間が短い状況を扱ったものが多い．そのような場合にリスク推定のための便利な手法があるが、多くは集団増加率の変動を考慮した密度非依存モデルである（Lande and Orzack 1988; Dennis et al. 1991）．しかしこのモデルは、今考えているような平衡点の周りを変動した後に絶滅を起こすような密度依存のある集団には用いられない．

この章では、密度依存集団の絶滅リスクを評価する方法を示し、生息地の減少と生存率の減少の相対的インパクトを議論する．これは、次の章でセグロカモメに対するDDTの生態リスクを評価した中丸麻由子の研究の基礎になる内容である．

２．カノニカルモデル

密度依存集団の絶滅リスクを考えるために、個体群動態のシンプルな標準的モデルとして、最小数のパラメータを含んだモデルを選ぶ．X を時刻 t での集団サイズとする．ダイナミクスは次のような確率常微分モデルとして表している．

$$\frac{dX}{dt} = rX\left(1 - \frac{X}{K}\right) + \sigma_e \xi_e(t) \circ X + \xi_d(t) \bullet \sqrt{X}, \qquad (r, K \text{ and } \sigma_e > 0), \qquad (1)$$

r は内的自然増加率、K は環境収容力を表す．$\xi_e(t)$ と $\xi_d(t)$ は環境確率性と人口学的確率性についての独立のホワイトノイズである．σ_e は環境変動の強さを示している．この式（１）をカノニカルモデルという．環境変動ではスラトノヴィッチ積分を仮定し（白丸で示した）、人口学的確率性を伊藤積分で示す（黒丸）．この選択は時系列データよりパラメータを推定するときの都合を考慮して選択した（詳しくは Hakoyama and Iwasa 2000aを見よ）．

長期に維持された集団では、初期集団サイズが小さいと始めの数世代では絶滅しやすい．しかし集団が初期の期間を生き残り、環境収容力に達すれば、その後に絶滅するまでは長い期間平衡点の周りを揺らぎながらとどまる．その後の存続時間は指数分布に従うので、絶滅はほぼランダムに起きると見なせる（Quinn and Hastings 1987）．そのとき絶滅リスクは、期待存続時間という１つの量で表現することができる．

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

ここで、$R \equiv \dfrac{2r}{\sigma_e^2 K}$ で、$D \equiv \dfrac{1}{\sigma_e^2}$ である (Hakoyama and Iwasa, 200a)．以下の解析では初期個体数は環境収容力 K とした時の平均絶滅時間を考える（Lande 1993; Lande et al. 1995）．

３．　異なるリスクの比較

生息地現象の効果

生息地が減少すると環境収容力 K は小さくなり、平均絶滅時間 T は短縮される．

$$\log T = \frac{2r}{\sigma_e^2}\log K + [\text{terms independent of } K] \quad , \qquad (3)$$

（Ludwig 1976; Lande 1993;これらでは伊藤積分を使っているので、比例係数の表記が異なる）．期待存続時間は環境収容力（集団の大きさ）のべき乗関数である．期待存続時間が環境収容力への依存の仕方は、環境変動の影響を強く受ける．環境変動が小さければ絶滅までの平均時間T は集団が大きくなると素早く増加するが、環境変動が大きければ、集団が大きくなってもあまり増加しない．

生存率低下の効果

環境中で毒性化学物質に暴露されている集団を考えてみよう．α を世代当たりの生存率の減少量とする．個体群は α 分の損失だけ減少するとする．

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &= rX\left(1-\frac{X}{K}\right)+\sigma_e\xi_e(t)\circ X+\xi_d(t)\bullet\sqrt{X}-\alpha X,\\ &= \tilde{r}X\left(1-\frac{X}{\tilde{K}}\right)+\sigma_e\xi_e(t)\circ X+\xi_d(t)\bullet\sqrt{X},\end{aligned} \qquad (4)$$

ここで、$\tilde{r} = r-\alpha, \tilde{K} = K - K\frac{\alpha}{r}$ である．世代当たり α ほど生存率が下がることで、式(1)のカノニカルモデルの r と K は両方とも減少する．そして、期待存続時間への影響は式(2)によって見積もることができる．同じような手法は、病原体の蔓延や遺伝的劣化など生存率や繁殖率を下げる他の要因がもたらすリスクにもあてはまる．

異なるリスク要因を比較する

図２a は世代当たりの生存率の減少 α と平均絶滅時間 T の関係を示している．図中の曲線はそれぞれ異なる環境収容力を示している．他の２つのパラメーター（内的自然増加率 r と環境ノイズ σ_e）は琵琶湖に生息するフナの漁獲高から推定した（Hakoyama and Iwasa 2000a）．琵琶湖周辺には多くの小湖やフナの小集団があり、r や σ_e は同じであるが環境収容力は異なる．期待存続時間の推定することで、これらの小湖のフナ集団の絶滅リスクになる．期待存続時間はαとともに急激に減少し、期待存続時間の対数値（log$T$）がαとともにまっすぐ減少する．小さい集団（$K = 102$）より大きい集団（$K = 105$）に対して $logT$ は大きく減少する．このことは、世代当たりの生存率減少 α が、もともと安定で大きな集団をこそ相対的に強く脅かす事を示唆している．

図２b は期待存続時間と生息地の減少を示している．横軸の 50 という値は、残りの生息地の状態は何も変化しなかったときに半分の生息地が失われる事を示している．平均絶滅時間は生息地が大きくなると減少し、始めはゆっくりと減少するが 90% 損失から 100% 損失になると急激に減少して０に近づく．様々な K に対応している曲線は平行に並んで

いるが、これは生息地がある決まった割合で減少したときは、どんな K の値でも同じだけ $\log T$ が減少することを示している．

環境収容力が小さいと（$K=10^2$）、世代当たりの生存率が25％減少することと、50％生息地が減少することは同じ絶滅リスクをもたらす事になる．これとは対照的に大きな環境収容力($K=10^5$)では、世代当たりの生存率を５％減少させるのと50％生息地が減少するのは対応する．ようするに、生息地減少を対数値で取ると、世代当たりの生存率の減少にほぼ比例した関係になる．

$$\Delta \log K = \left(\frac{\sigma_e^{\ 2}}{2r} \log T \right) \frac{\alpha}{r}, \tag{5}$$

T は期待存続時間を示す（Hakoyama et al., 2000b）．比例係数は環境収容力 K の増加関数になっている．このことは、不安定で絶滅の危険にさらされている集団（小さな $\log T$）にとっては、生存率の減少と比較した時の生息地減少の相対的な重要性は高いことを示す．しかし、安定な集団（大きな $\log T$）では重要ではない．

生存率の減少 α や化学毒性物質の濃度 z の関係については、Tanaka (1997) が示したように、この２つの値の関係は非線形になっていると仮定する必要がある．

４，時系列データからのパラメーター推定

野生集団にモデルを応用するために、この３つのパラメータを推定する必要がある．Hakoyama and Iwasa (2000a)は個体群の時系列データからパラメーターを推定するための方法を研究した．

密度依存集団では絶滅するまで、長期間にわたって集団サイズは環境収容力付近を変動している．ロジスティック成長と環境確率性によって支配されて、集団サイズがた準平衡分布に従うと仮定する．集団サイズはかなり大きくて人口学的確率性が環境確率性よりもずっと小さいならば、環境収容力 K は集団の期待値と等しく、

$$K = \mathrm{E}[X(t)], \tag{6}$$

期待値は数年分の平均値とする．式（６）は、環境収容力は平均集団サイズから簡単に推定することが出来ることを示している．このことは、環境確率で引き起こされた集団サイズの変動が大きくても、可能である．

集団サイズの分散は環境確率性によって増加するので、環境確率性は集団変動の大きさから推定する．もし、内的自然増加率 r は別の情報源から求めることが出来るとすると、式（６）からの平均集団サイズから環境収容力が推定できる．そして、集団変動の分散の観測地から環境確率を推定することが出来る．集団の内的自然増加率 r が信頼出来る推定値でなければ、集団の時系列データからしか r を推定することは出来ない．もし r が大きければ、自己共分散関数は早く減少し、例えば集団が時間に対して素早く変動する．

Hakoyama and Iwasa（2000a）では近似最尤推定（AML）を開発した（Iwasa et al., 2000）．

推定値の平均とパーセンタイル

推定方法の信頼区間を知るために、Hakoyama and Iwasa（2000a）はモンテカルロシミュレーションを行った．１つのパラメーターセットを持ったモデルを用いてモンテカルロ時系列データの独立に何度も何度も計算する．そして、それぞれの時系列に対して３つのパラメータのAML推定を計算する．推定値の平均は時系列データを計算する際に用いた値 r よりも大きい．これはバイアスが生じていることを意味する．K と σ_e のバイアスは小さい．平均存続時間推定値の分布をこれらの値を用いて計算すると、強いバイアスが生じていた．図３は様々な長さの時系列データで AML推定したときの平均と2.5%および97.5%危険域を示す．推定バイアスと分散は短期間の時系列では大きくなる（例えば10個の時系列データしかないときなど）そして、1000データぐらいのかなり長い時系列データでないとバイアスや分散は消えることはない．

モンテカルロシミュレーションによるバイアス補正

モンテカルロシミュレーションによって推定値のバイアスを除くことができる（Hakoyama and Iwasa 2000a）．この方法の基本的なアイデアは以下のようなものである．あるパラメーター(r, K, σ_e^2)をもつモデルのモンテカルロ時系列データを多数回独立に計算する．そしてそれぞれについてAML 推定を計算する．バイアスのために、これらの値の平均は真の値とは違う．たとえば、r のAML は過大推定する傾向がある．よって、観測された時系列から計算した AML推定r_{obs}は、真の値よりも大きくなっているはずだ．このバイアスを除くために、観測値r_{obs}よりも小さい値r_{bc}を探し、r_{bc}を使ったモデルからモンテカルロ法で時系列をつくるとr_{obs}と等しい平均を持つ AML 推定値が得られるようにする．３つパラメータがあるので、パラメータセット$(r_{bc}, K_{bc}, \sigma_{e,bc})$を探すべきであり、その結果これらの値のモデルは$(r_{obs}, K_{obs}, \sigma_{e,obs})$と等しい平均を持つ AML のモンテカルロ時系列を生じることができる．バイアス補正推定値$(r_{bc}, K_{bc}, \sigma_{e,bc})$はモンテカルロシミュレーションの繰り返し計算によって求めることができる．

図４は r 推定のバイアスの大きさが0.1から0.5までσ_e^2とともに増加することを示している ($r = 0.1$).. これらは集団サイズ（ほぼ$\left(\sqrt{\sigma_e^2/2r}\right)K$に等しい）の標準偏差が平均より大きく、$r$ のAML 推定は真の値よりも大きいケースに対応していて、バイアスが大きいことを示している．対照的に、控えめな長期間の時系列（時系列の長さは50）モンテカルロシミュレーションはをもとにしたバイアス修正推定の平均値は四角マークで示していて、これらの値は破線で示された真の値に近いことがわかる．このことによってモンテカルロシミュレーションを基にしたバイアス修正方法は効果的であることがわかる．

推定の信頼性を評価するために、モンテカルロ法を基にした推定の信頼区間を求めることができる（Hakoyama and Iwasa 200a; Iwasa et al. 2000）．

rが既存であるときの平均絶滅時間の推定

多くの場合では、生物そのものの内的自然増加率 r を比較的正確に推定することができる．しかし、集団サイズの時系列データから環境収容力 K や環境ノイズ $\hat{\sigma}_e$ を推定する必要がある．

図３e や３f は内的自然増加率が既存の時のAML推定の平均値と危険域を示している．K が未知では、$\hat{\sigma}_e$ の分散は図３f より図３e のほうが小さい．r が分かっていると、$\hat{\sigma}_e$ の推定はたとえ短期間の時系列でも正確になる（データ数が10と少なくても）．r が分かるとパラメータや平均絶滅時間の推定が改善され、モンテカルロバイアス補正がなくとも正確な値になる．

５．引用文献

Dennis, B., Munholland, P. L., and Scott, J. M. Ecol. Monogr. 61: 115-143. (1991)

Hakoyama, H. and Y Iwasa. Assessment of extinction risk from fluctuating population size. J. theor. Biol. (in review) (2000a)

Hakoyama, H. and Y. Iwasa. Bias correction and confidence intervals for parametric models based on the Monte-Carlo sampling method. Biometric Biology (in press) (2000b).

Hakoyama, H., Y. Iwasa and J. Nakanishi, Comparing risk factors for population extinction. J. theor. Biol. (in review) (2000)

Iwasa, Y., Hakoyama, H., Nakamaru, M., and Nakanishi, J. Popul. Ecol. (in press) (2000)

Lande, R. Am. Nat. 1421 911-927 (1993).

Lande, R. and Orzack,S. H. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 85: 7418-7421. (1988)

Lande, R., Engen, S. and Saether, B-E.: Am. Nat. 1451 728-745 (1995).

Ludwig, D. Am. Math. Soc. Proc. 10: 87-104. (1976)

Middleton, D.A.J. and Nisbet, R. M. Ecol. Appl. 7: 107-117. (1997)

Nakanishi, J. Environmental risk theory. Iwanami Publ., Tokyo (1995).

Quinn, J.F. and Hastings, A. Conserv. Biol.1: 198-208 (1987).

Saether, B-E., Engen, S., Islam, A., McCleery, R., and Perrins, C. Am. Nat151: 441-450. (1998)

Tanaka, Y. Bull. Inst. Env. Sci. Tech., Yokohama Nat. Univ. 23: 161-173. (1997).