

生物集団の絶滅にもとづいた化学物質の生態リスク評価

Yoh Iwasa¹, Hiroshi Hakoyama², Mayuko Nakamaru¹ and Junko Nakanishi³

巖佐庸¹、箱山洋²、中丸麻由子³、中西準子⁴

1. 九州大学大学院理学研究院、科学技術振興事業団 CREST、
〒812-8581 福岡市東区箱崎 6-10-1
2. 北海道区水産研究所、科学技術振興事業団 CREST、
〒085-0802 北海道釧路市桂恋 166
3. 静岡大学工学部システム工学、科学技術振興事業団 CREST、
〒432-8561 静岡県浜松市城北3-5-1
4. 横浜国立大学環境科学研究センター、科学技術振興事業団 CREST、
〒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が、平均存続時間は短縮する。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る悪影響を、同じだけの絶滅リスクをもたらす生息地の減少率に換算して評価する公式を導いた。化学物質に関する生態リスク管理において、この「リスク当量」を使用することが望ましい。また生態リスク評価の研究を通じて明らかになってきた評価基準などについての異なる方法の利点・問題点を論じる。

1. 生態リスク評価研究について

本CRESTプロジェクトの1つの目標は、環境中の化学物質の管理に関して、生態リスクにもとづいたリスク/ベネフィット解析の方法を確立することである。生態リスクとしては、動物・植物の絶滅とともに生態系のエネルギーの流れ、栄養塩類や水の循環、土壌、植生などさまざまなものの変化が列挙されるのが通例である。しかしこれら多様な影響をもとに化学物質の定量的リスク管理に結び付けるには困難がある。そこで本研究では、野外の動物植物に対する悪影響（生態リスク）を評価し、それを基準にして化学物質を管理する方法の可能性を追求した。どのようなエンドポイントを設定し、どのような手法で生態リスクを評価することが適切な化学物質の管理につながるのか、そのためにはどのような手順でどのようなデータを集めることによってそれが可能かの解明が求められた。

このために、[1]多種を含む水界生態系モデル(CASM)を日本の湖に用いることにより、化学物質の生態リスク評価を行うことが宮本・内藤を中心に行われた。また一方で、[2]特定の生物種を念頭において、それに対する悪影響を人口動態から探る方法、が試みられた。前者を「群集生態学的アプローチ」、後者を「個体群生態学的アプローチ」とよぶことができる。後者においては、[2-1]実験個体群の研究および文献調査により、集団増殖

率に対する影響を調べることが田中によりすすめられ、[2-2] 特定の野外の生物集団を念頭において文献を組み合わせることによってに対する集団増殖率への影響をみつめることが、セグロカモメおよびハイタカについて中丸、カワウについて村田が行った。

さらに、本プロジェクトでは、動物・植物の野外集団の絶滅をエンドポイントに選んで、そのリスクを規準にして生態リスクを基礎付けることを試み、箱山はそのための基礎研究を展開した（この部分については以下に詳しく紹介する）。

田中は実験集団に対する応用を行い、中丸は、先のセグロカモメおよびハイタカについての集団増殖率への影響評価と結び付けることによって、野外の生物集団に対して絶滅リスクによる評価を試みた。

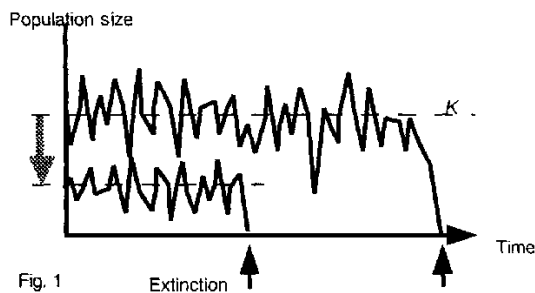
松田は、生息地の喪失や乱獲など多様な要因によってもたらされる集団の絶滅リスクを具体的対象に対して評価した。さらには平均絶滅時間の変化をもちいて見積もる方法を日本の絶滅危惧植物のランク付けに用いることや、ある生息地の喪失の影響を、それがその種の日本全体での絶滅を早めることへの影響を通じて見積もる新しい方法の開発を行った。

以下ではまず、カノニカルモデルにより化学物質の暴露による平均存続時間の変化を推定する方法と、それにもとづいて化学物質の悪影響を生息地の環境収容力の低下に換算する方法について手短かに解説する。それは、次の章でハイタカに対する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。ついで、5年間の生態リスク評価研究を通じて明らかになってきた諸点について議論する。

2. カノニカルモデル

生物集団の生息地のうちある割合が破壊されと考えるみよう。これはすぐに絶滅を起こすわけではないが、集団サイズは以前に比べて低いレベルに減少する。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に減少するときに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、異なったり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)。



絶滅を考えると、保全生物学の多くの状況では比較的短時間に生じる集団の絶滅のリスクを扱う。これに対して、化学物質の影響や環境収容力の変化の影響をみるには、個

体数制御と環境変動を含んだ集団モデルにおける絶滅を取り扱わねばならず、そのような持続可能な集団の存続時間を取り扱わねばならない。この場合、平均存続時間は大変長時間（ときには10の10乗世代もかかる）になるために、コンピュータシミュレーションモデルによって平均存続時間を求め、ことに汚染物質によりパラメータがわずかに変化したときの影響を知るのは実際的でない。一方、平均絶滅時間の公式は簡単なモデルでしか得られない。我々は、数理的に解ける場合についての公式を準備し、その少数のパラメータをデータから求めることにした。

個体群動態の単純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わされる。

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

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。

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

ここで、 $R \equiv \frac{2r}{\sigma_e^2 K}$ で、 $D \equiv \frac{1}{\sigma_e^2}$ である(Hakoyama and Iwasa, 200a)。以下の解析では初期個体数が環境収容力 $x=K$ と等しい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。

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

(Ludwig 1976; Lande 1993; これらでは伊藤積分を使っているのので、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。

次に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。

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

ここで、 $\bar{r} = r - \alpha$ 、 $\bar{K} = K - K \frac{\alpha}{r}$ 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。

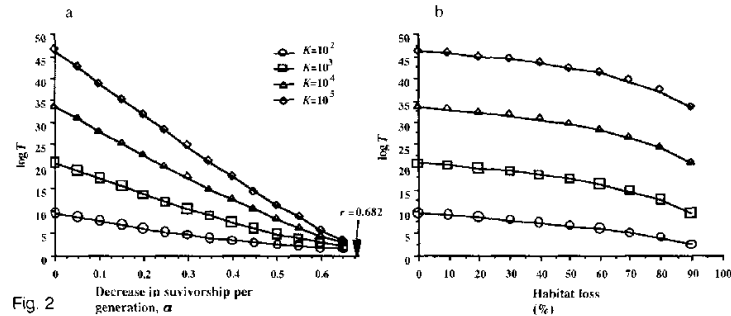


図2aは世代当たりの生存率の減少 α と平均絶滅時間 T の関係を示している。図中の曲線はそれぞれ異なる環境収容力を示している。他の2つのパラメーター（内的自然増加率 r と環境ノイズ σ_e ）は琵琶湖に生息するフナの漁獲高から推定した（Hakoyama and Iwasa 2000a）。琵琶湖周辺には多くの小湖やフナの集団があり、 r や σ_e は同じであるが環境収容力は異なる。期待存続時間の推定することで、これらの小湖のフナ集団の絶滅リスクになる。期待存続時間は α とともに急激に減少し、期待存続時間の対数値（ $\log T$ ）が α とともにまっすぐ減少する。小さい集団（ $K = 10^2$ ）より大きい集団（ $K = 10^5$ ）に対して $\log T$ 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つよ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。

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

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 の関係は、非線形である(Tanaka 1997)。

野生集団にモデルを応用するためには、3つのパラメータ(r, K, σ_e^2)を推定する必要がある。同じ巻の中丸麻由子の講演でセグロカモメおよびハイタカについて示されるように、野外生物の齢別出産率や生存率については、齢構成モデルに当てはめる形でデータが与えられる。ここで、密度の影響および化学物質の悪影響は、ともに出産率(産卵数、孵化率、ヒナの生存率を含む)が受け、その感受性が母親の齢によらず共通であるという仮定をおけば、通常手に入るデータによって、集団の増加率の低下を推定することができる。

また環境収容力や環境変動の強さなどのパラメータを、Hakoyama and Iwasa (2000a)は個体群の時系列データから推定するための方法を研究し、この推定に含まれるバイアスを除去する新しい方法を開発した。

4. 生態リスク評価について

以上のような試みを通じて、明らかになったことを論じたい。

生態リスク評価については、いくつもの異なる評価手法があり、用いるべき方法とは、それを適用することについて十分なデータをそろえることが可能か、そろわない時に代替的なデータにより補うことは可能か、またその方法による予測は、データの不足やモデルの不完全さによっては大きな影響を受けないか、化学物質の悪影響をよく反映するものになっているか、化学物質の悪影響を十分に包括的に評価しているか、またその基準に基づいて評価するときに、政策決定に対して問題をもたらさないか、といったことを総合的に

判断して決められるべきものであろう。

現状では、それらの間で常にベストの方法は、まだ特定できないように思われる。

4. 1. 群集生態的アプローチか個体群生態的アプローチか？

まず、多数の種を含むモデルを用いるべきか、1種だけを含むモデルで評価すべきかということであろう。

多数の種を含むモデルはより現実的である。しかし、モデルに含まれるパラメータは必ず増大し、それだけの生態データはすべてはそろっていないことが通常である。また多数の生物がいることが知られていたとしても、それらの間の相互作用の実態を定量的に知ることは一番よく研究された水域でさえできていない。これら不明な点については「適当に仮定を置く」という作業をせざるを得ない。さらには卵の休眠性、空間分布、その他種の動態、ことに長期間の共存を左右する要因は野外の集団では知られていない。そのため、長期間での種組成の予測などは信頼性が低いと考えられる。一方で、「動物プランクトン」「植物プランクトン」「ベントス」などの機能グループに対する影響は通常安定しているように思われる。モデルの性質を調べることから、仮定の詳細によらずに安定している側面と、そうでない不安定な側面について、ある程度一般的な結論を導くことができるはずである。そうすればどのような量がR/B解析に用いるべきかが分かる。

次に考えるべきこととして、基準としてバイオマス（生物体量）の変化を考えるのがよいかどうかである。これは、生態系の変化として重要だと考えることもできるが、それを基準として化学物質の規制を行うことができるかどうかは、エンドポイントとしての望ましさによるため、社会科学的な考慮が必要である。

私は、もしたとえば「動物プランクトン全体の量と植物プランクトンの全体量の比率」といったものが、データやモデルの詳細によらずに安定であり、しかし化学物質の悪影響には敏感なものであることが示されれば、それをもとに化学物質の管理をすすめることはありうらと思う。ただし湖、川、草地、森林、などといった異なる生態系についてはそれぞれにつくりなおさねばならないという性格があり、また湖といっても異なる水域では異なったモデルをつくる必要がある。すべての生態系に対して生態系動態モデルをつくるということは、当分無理な気がする。しかし現在規制をするかどうかの問題になっている特定の場所についてそのような生態系モデルをつくり生態リスク評価を行うことによって化学物質の管理を考えることは十分に可能である。

これに対して、個体群生態的アプローチは、餌や競争者といったものをすべて環境として単純化しているために、群集生態的アプローチに比べて本来的に非現実的である。しかしパラメータが少ないために安定した挙動をする。その適用に対して要求されるデータは、比較的容易にそろえることができる。この計算の遂行しやすさは、中丸や村田の研究により示されている。

その場合でも、すべてのデータがそろえることは少ない。近縁の生物種に関する化学物質の生存率や出産率への感度データを、用いることはいつでも必要である。また密度依存性が重要であり、出産率（や生存率）は密度が低い時には大きく、込んでくると餌、巣場所、棲み場所の不足、病気の蔓延などを通じて出産率や生存率が小さくなる。よく研究されている集団は密度が高いことがふつうであり、そのままの集団増加率を計算してもそれは密度の低い時の値よりもはるかに小さいと考えられる。

中丸はセグロカモメにおいて、近くの新しい生息地に進出して急速に増大している集団の倍加時間データを得て、それにもとづいて、密度が低いときの出産率（ヒナの生存率を含んでいる）は観測された高密度の集団のものよりも一律に高く、親の齢によらない定数

をかけるということで推定した。また生存率は密度によらないとした。このことは、密度依存性が出産率だけにかかり、しかも感度が一定という仮定を置いたことに対応している。多くの状況で比較的よい仮定であると考えられる。このようなモデルの単純化を導入することによって、通常比較的容易に得られるデータから集団増加率の化学物質による低下を求めることは可能である。

このように化学物質の害を集団増殖率の低下として算出することができると分かれば、生態学的調査をはじめからこの方法に対応して行うことが可能である。それほど困難とは思われない。そのためにも、このような生態リスク評価法が存在することはアピールしておくことが必要である。

4. 2. 内的自然増加率への影響をみるか絶滅確率や平均存続時間への影響をみるか？

個体群生態的アプローチの中にも、内的自然増加率が化学物質の影響によって低下することを推定するにとどめる場合（村田の章）と、さらにそれに基づいて集団の絶滅リスクに結び付ける場合（中丸の章）とが考えられる。もともと生物の絶滅をエンドポイントに選ぶことによって生態リスク評価を組み立てるという意図からいえば、後者がCREST研究の目標であったといえよう。ただし、後者の計算には、前者のプロセスを含んでいる。言い換えると絶滅リスクに結び付けて評価する計算は、内的自然増加率の低下の推定の計算に、さらなる仮定を加えてはじめて可能になる。推定の信頼性からいえば、前者でとどめる方が望ましいと考えられる。

たとえば個体数の時系列をつかって環境変動の強さ σ を推定する場合に、短い時系列をもちいると個体数変動が小さく推定され、その結果環境変動の強さが過小評価される可能性がある。セグロカモメやハイタカについてはカウントをみると通常のものよりはるかに安定した（つまり変動が小さい）というふうに推定される。そのため中丸の計算ではCVを通常の野外個体群で知られる値（標準値）をつかっている。

環境収容力Kについてもいくつかの値を想定して計算するやり方しかとられていない。これは、同じような環境にある小集団を想定しそれぞれについて計算する。たとえば箱山論文では琵琶湖の周りにある小さな水域にいろいろな大きさのフナ個体群がいたときにそれぞれについて計算したとされている。

これらのことから、評価方法としては存在し、特定の集団が念頭にあれば、それについて計算をすることができる。しかし、多くの場合には十分なデータがなく、結局のところ、 σ とKについてはいろいろな標準値を仮定して計算をすすめるということとどまっている。

この方法のメリットは、より直観的な量に換算できることであろう。「内的自然増加率 r が化学汚染のために20%低下した」と表現するよりも、「生息地の40%削減されるのと同じだけの効果をもたらす」というふうに言う方が分かりやすい。

4. 3. 絶滅危惧種に注目するのか一般的な種に対する影響に注目するのか？

全世界での、もしくは日本全体での「種の絶滅」をさけることをエンドポイントとするという考え方にたつと、ある集団の絶滅リスクを調べるだけでは不十分で、それが「その種全体の絶滅」のリスクに結びつかないと基礎付けができないことになる。局所集団の絶滅とそれらが多数あつまった全体の絶滅の関連が、松田や岡によって研究されてきた。全体の平均存続時間に対する影響をみることによって、局所集団の重要性をはかることができるというものである。中池見湿地の植物についてそのような試算がなされた。

このような考え方であれば、絶滅危惧生物種に注目してそれらに対する化学物質の影響を重点的に推定することになる。たとえば化学物質が生物に大きな影響を与えたとしても、

絶滅が心配されているハイタカの絶滅リスクの評価は大きな意味があるが、セグロカモメやカワウのように個体数の絶滅が問題になっていない種についてはリスク評価の意味が薄れるということになる。

しかし、生態系に対する悪影響を考慮するという生態リスク評価がどのような意味で重要かを考えると、必ずしも、その種そのものの絶滅を避けたいのではなく、その種が生存し続けられることで保証される自然環境の質を確保したい、という側面があるように思われる。とすると、ある程度の範囲における各地域ごとに生物集団が安全に維持されるように管理することが必要になる。その意味では、絶滅危惧生物種に集中せずとも、生態リスクを評価することには、十分意義があるかもしれない。

また「その種全体の絶滅」のリスクを基準とするという考えでいくと、平均絶滅時間が10の20乗世代といった非常に長くなる状況を議論することには実際的な意味はなく、1000年程度の間で絶滅の可能性がある程度（10%とか）存在する状況に注目すべきだという議論が出ることになるだろう。しかしながら、野外での化学物質の暴露量は極めて低レベルであって、それは通常の生物の野外の生物集団の平衡レベルを少し下げることにはなっても、短い時間で絶滅をもたらすことはない。また保全生物学が研究対象とするような急速な絶滅が生じている状況では、集団の増殖率がマイナスになる場合が多く、ごく低レベルの野外での化学物質の暴露よりも、他の絶滅要因除去の方がはるかに大きな重要性があるように思われる。（しかし松田がさまざまな系についても行っているように、化学物質の悪影響を絶滅危惧種の平均絶滅時間で評価することは可能である。）

生態リスク評価には、解決されるべき問題点が多々残されている。しかし定量化してリスクを表現できなければ、生態系への悪影響を考慮したリスク／ベネフィット解析による定量的管理は不可能である。私達の結論としては、環境中化学物質の悪影響をそれと等価な生息地削減比率によって評価するやり方を適用してみてもとで主な問題点を改善するというふうにするのが現在のところもっとも希望が持てそうに思われる。

5. 引用文献

- Hakoyama, H., and Iwasa, Y. *J. theor. Biol.* **204**: 337-359. (2000a)
- Hakoyama, H., and Iwasa, Y. *Jap. J. Biomet.* **20**: 143-154. (2000b).
- Hakoyama, H., Iwasa, Y., and Nakanishi, J. *J. theor. Biol.* **204**: 327-336. (2000)
- Iwasa, Y., Hakoyama, H., Nakamaru, M., and Nakanishi, J. *Popul. Ecol.* **42**: 73-80. (2000)
- Lande, R. *Am. Nat.* 1421 911-927 (1993).
- 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)
- Nakamaru, M., Iwasa, Y., and Nakanishi, J. Extinction risk of DDT to herring gull (*Larus argentatus*) populations. *Env. Toxicol. Chem.* (in review)
- 中丸麻由子・巖佐 庸・中西準子. 2001. DDTの生態リスク評価：生態濃縮がもたらすセグロカモメ集団の絶滅リスクの試算. 環境科学会誌（印刷中）
- 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. Nat* **151**: 441-450. (1998)
- Tanaka, Y. *Bull. Inst. Env. Sci. Tech., Yokohama Nat. Univ.* **23**: 161-173. (1997).
- Tanaka, Y., and Nakanishi, J. *Env. Toxicol. Chem.* **19**: 2856-2862. (2000)