



理論生態学の環境毒性データ解析への応用

田中 嘉成¹⁾

Application of Ecological Theories to Ecotoxicological Data Analysis

Yoshinari TANAKA¹⁾

Synopsis

Ecological theories relevant to estimate hazard of chemical exposure to populational proliferation are reviewed. The Leslie matrix model describes dynamics of age or stage-structured populations under stochastic environments. If toxicants' effects are different between ages or stages of test organisms, and the chemical exposure to environments is time-dependent, the Leslie matrix model is the most straightforward method to simulate population dynamics and extinction. The life-cycle sensitivity analysis evaluates relative importance of age-specific or stage-specific toxicants' effects to population growth. This method may be relevant to know important life stages for chemical pollutants to decrease population growth. If life stages that are not important for population growth are excluded from ecotoxicological experiments, the ecological bioassays may be greatly simplified.

1. はじめに

生態リスク研究の目的は、化学物質の生態系へのリスクを統一的な基準によって、定量的に評価することにある(中西, 1995)。そうすることによって、化学汚染物質の生態系へのリスクを、開発による生息地の縮小、捕獲による野生生物の減少などの他の要因によるリスクと同基準で比較することができるようになる。生態学における生物集団の絶滅モデルに照らし合わせたとき、絶滅確率への効果を計算するためには、個体群の増殖能力を示す内的自然増加率の減少として生態毒性を評価するのが最も適している。それは、曝露による内的自然増加率の減少分が推定できれば、それに相当する絶滅確率の上昇分を計算できるからである。またその一方で、内的自然増加率の推定には生命表データが最適だが、現状では生態毒性の生命表評価データ

は非常に不足しており、魚類など、ライフサイクルの長い種では完全な生命表を推定するのが容易でない場合が多い(田中, 1997)。大まかに言うと、生命表評価法はミジンコ、ワムシ、クロレラなどのプランクトンには向いているが、マス、ブルーギル、アユといった魚類には向いていない。生態系の中でそれぞれ固有のニッチを占めている生物種の生存確率を判定し、生態系全体のリスク分析を目指す環境リスク論にとって、このことは制限要因となるかもしれない(Barnthouse and Suter, 1990)。

これらの生活史の期間が比較的長く、実験室での経代的飼育が困難な種では、生活史ステージごとで毒性データが推定されている。また、これらの種の主な生息場所である河川は、プランクトンが多く生息する湖沼とは異なって、環境効果や化学物質の曝露が定期的とは仮定しづらいだろう。むしろ河川では、殺虫剤や

1) 横浜国立大学 環境科学研究センター 理論生態学研究室

Department of Theoretical Ecology, Institute of Environmental Science and Technology, Yokohama National University, Yokohama, 240 Japan

(1997年12月1日受領)

界面活性剤の汚染の程度にかなりの季節的、時間的な変動があることがわかっている。このような状況は、定常的な環境における確率的環境変動を仮定した拡散近似モデルによっては扱うことができない。

このように、個体群が齡構成をもち、化学物質の曝露を含めた環境変動が大きい場合は、個体群を齡（ステージ）構成を持ったものとして記述し、世代あたりの増加をレスリーの行列モデルを使って計算する方法が考えられる（Caswell, 1989）。また、レスリー行列が推定されていれば、行列のどの成分、つまり生活史のどのステージが個体群の増殖にどれだけ寄与しているかが計算でき、個体群の存続に重要な生活史ステージを解析することができる。この方法（生活史感度解析）は、どの生活史に現れた化学物質の毒性が重要であるかを評価するのに利用することができる。

本稿では、生態リスク評価に対するレスリー・モデルの適用を解説し、さらにH. Caswellらが開発した生活史感度解析を紹介する。先にも簡単に述べたように、生活史感度解析とは、生命表を構成する齡別産卵数、齡別生存率の変化が内的自然増加率の変化にどの程度反映されるかを定量的に示す方法である。つまり、生活史成分（齡別生存率、齡別産卵数など）の内的自然増加率への感度を解析する。これによって例えば、曝露によって初期生存率と産卵数のどちらも10パーセント下がったとき、内的自然増加率はそれぞれどれだけ低下させるかを評価することができる。同じ10パーセントの減少でも、内的自然増加率への効果は大きく異なる場合もある。この方法によれば、どの生活史成分が個体群の増殖にとって重要であるか、また逆にほとんど影響がないかを特定でき、生命表評価法を簡略化する基準として使うことができるかもしれない。生活史感度解析は生命表評価法の代替法とは言えないが、絶滅リスクの計算に必要な内的自然増加率の推定値を得るために生命表をどこまで簡略できるかを定量的に示すことができ、生態毒性試験の計画を立てるときや、試験結果を解釈する上で理論的な基礎を与えるだろう。

2. Leslie の行列モデル

2. 1 基本モデル

密度効果がなければ、個体数 N の増殖は、次の指数関数で表すことができる。

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (1)$$

ここで、 r は内的自然増加率である。ここで定義され

ている個体数は齡や發育段階による違いを度外視した集団全体の個体数である。実際には、集団はあらゆる齡の個体から成っている。個体群の齡構成が定常状態になれば、個体群の増殖に伴って各齡群の個体数は異なった比率で増殖するので、上記の個体群成長モデルは不正確になる。環境の攪乱要因が大きく、個体数が低レベルで大きく変動するような個体群では、齡構成は経時的に大きく変化していると考えられる。

このような場合、個体群を齡クラスに分類して、ベクトル量として表現する。すなわち、齡クラスの数が k あり、時間 t における i 番目の齡クラスの個体数を $n_i(t)$ とおくと、時間 t における個体数のベクトルは

$$\mathbf{n}(t) = \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ \vdots \\ n_k(t) \end{pmatrix} \quad (2)$$

とかける。

個体数ベクトルの経代的な変化は推移行列によって簡単に記述される。推移行列を \mathbf{L} とおくと、個体数ベクトルの変化は

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{L}_t \mathbf{n}(t) \quad (3)$$

から計算できる。推移行列は個体群の増殖能力を表すので、環境の変化を受けやすく、世代毎に変化するだろうから、時間に依存すると仮定して添え字に t を付した。行列 \mathbf{L}_t は生態学でレスリー行列といわれるパラメータで、その構成は次の通りである。

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} m_1 & m_2 & m_3 & m_4 & \cdots \\ l_1 & 0 & 0 & 0 & \cdots \\ 0 & l_2 & 0 & 0 & \cdots \\ 0 & 0 & l_3 & 0 & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots \end{bmatrix} \quad (4)$$

ここで、 l_x 、 m_x は齡 x における生存率と産仔（卵）数である。齡別生存率 l_x は、齡 x まで生き残った個体が次の齡クラスにまで生き残る確率である。

レスリー行列を個体群のセンサス・データなどから世代ごとに推定すれば、個体群の変動を各齡クラスごとに再構成することができる。初期個体数を \mathbf{n}_0 とおくと、 t 世代目の個体数は

$$\mathbf{n}_t = \mathbf{L}_{t-1} \mathbf{L}_{t-2} \cdots \mathbf{L}_1 \mathbf{n}_0 \quad (5)$$

と計算される。このように、各世代のレスリー行列が

与えられれば、個体群の増減を正確に記述することができる。ただし、実際にはレスリー行列のデータはせいぜい数世代のものが推定されるのが普通である。また、このようなモデルの目的は、ある特定の期間に生じる個体数の変動そのものを予測するのではなく、観測された環境変動（世代毎のレスリー行列の違いとして推定される）のもとで個体群が何世代存続できるかである。このような目的によく利用される計算法は、実際に観察されたレスリー行列を、代表的な行列と仮定して（例えば3つなら、 L_A , L_B , L_C など）、乱数を使ってこれらを組み合わせることによって $L_{t-1} \dots L_{t-r} \dots L_t$ を求めることである。つまり、 L_A , L_B , L_C をもとにシミュレーションを行う。これを多数回繰り返すことによって、絶滅までの待ち時間（世代数）やその分布（分散など）を数値的に推定することができる。

2. 2 化学物質の曝露

化学物質の環境中への曝露が、生物個体群の絶滅確率に与える影響を推定するためには、曝露の効果を環境効果の一種と考えれば容易にレスリー・モデルを適

用することができる。生存率や繁殖力などの生活史変量は、化学物質の効果に対して特定の反応を示す（表1）。レスリー行列の成分は生活史変量なので、化学物質の曝露の効果をモデルに組み込むためには、レスリー行列を化学物質曝露濃度 x の関数と扱えばよい。このときレスリー行列は

$$L(x) = \begin{bmatrix} m_1(x) & m_2(x) & m_3(x) & \dots \\ l_1(x) & 0 & 0 & \dots \\ 0 & l_2(x) & 0 & \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \end{bmatrix} \quad (6)$$

となる。

生活史変量 $m_k(x)$, $l_k(x)$ は、毒性試験から推定された濃度-反応曲線から決定することができる。曝露解析から、実環境中での化学物質濃度 x の推定値が得られれば、経時的にレスリー行列を選択することによって、個体群の消長をシミュレーションすることができる。

表1 *Daphnia pulex* のカドミニウム曝露における生命表

conc.	time(days)	(x)	longevity (l_x)	fecundity (m_x)	sensitivity of s_x	sensitivity of m_x	intrinsic rate
0	0-5	3	1.00	0.00	0.739	0	
	5-10	8	1.00	5.80	0.186	1.155	2.14
	11-15	13	1.00	18.20	0.039	0.977	
	16-20	18	1.00	33.20	0.005	0.481	
	21-25	23	1.00	32.40	-	0.126	
1	0-5	3	1.00	0.00	0.732	0	
	5-10	8	1.00	5.40	0.187	1.145	2.05
	11-15	13	1.00	16.40	0.037	0.989	
	16-20	18	1.00	17.30	0.004	0.404	
	21-25	23	1.00	2.80	-	0.079	
5	0-5	3	1.00	0.00	0.697	0	
	5-10	8	0.95	4.00	0.196	1.05	1.52
	11-15	13	0.85	4.20	0.044	0.728	
	16-20	18	0.65	0.00	0.006	0.319	
	21-25	23	0.10	0.00	-	0.067	

s_x : 齢別生存率 ($s_x = l_{x+1} / l_x$)

conc.: 濃度 ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)

3. Caswell の生活史感度解析

3.1 理論

個体群生態学の理論研究で有名な H. Caswell は、生命表データ解析法の一つである生活史感度解析法 (life history sensitivity analysis) という方法を生態毒性学に適用しようと試みている。この方法は、齢別産仔数、齢別生存率、繁殖開始齢などの生活史変数 (vital statistics) のそれぞれが、わずかに変化したとき、内的自然増加率がどの程度変化するかを計算する。つまり、内的自然増加率の各々の生活史変数に対する感度を評価するのである。大まかに言うと、生物進化は内的自然増加率を増大させる方向に進行することが知られている。このような解析は、生物進化の過程でそれぞれの生物の特性 (生活史変数を含むあらゆる形質) がどのような傾向をもって進化するかを予測するために、進化生物学や生態学で使われている (Stearns 1992)。また、生物集団における個体数の変動も、内的自然増加率の大小に依存するので、個体群動態を予測するのに重要な因子となる生物の特性を客観的に特定するためにも有用と考えられている (Stearns, 1992; 巖佐, 1990)。

生活史感度解析を発展させたのは主に H. Caswell の功績だが (Caswell, 1978; 1989)、彼はさらに同様の方法を生態毒性学に導入しようと試みている (Caswell, 1996)。今の段階では、彼の試みはかなり基礎的な色彩が濃く、今後の生態毒性学にどれほどの影響を与えるかは明らかでないが、生態学の側から提案された生態毒性データ解析法の 1 つの新しい試みとして紹介しておこう。

先にも述べたように、生活史感度解析は、生活史変数が内的自然増加率にどれだけ影響があるかその感度を解析する。その方法を毒性学に应用する意味はどこにあるだろうか。

今、ある化学物質の慢性毒性試験をヒメダカに対して行った結果、ある薬量の曝露によって幼魚の生存率が 10% 低下し、産卵数は 20% 減少したとする。どちらも統計的に有意であれば、どちらの特性に対しても慢性毒性が発現したと結論するだろう。では、生存率の 10% 低下と産卵数の 20% 減少ではどちらがその個体群の増殖、ひいては個体群や種の存続にとって重要な意味があるだろうか？ 生存率の低下は 10%、産卵数の減少は 20% なのだから、この場合は産卵数への効果の方が重要だと考えがちである。しかし、このことは、生活史感度解析をしないと正確にはわからない。産卵数の 20% の減少より、幼魚生存率における 10% の低下の

方が個体群の増殖にとってはるかに重要であることもあり得るのである。また、同じ生存率に対する効果でも、その個体群の増殖率に対する効果は齢によって違う。それは、産卵数についても同じである。性的に成熟して間もない頃に産んだ 10 個の卵と、老齢になってから産んだ 10 卵とでは、卵の質や孵化率などに差がないとしても、個体群の増殖に対する効果は全く異なる場合が多い。しかも、その相対的重要性は、生命表のスケジュールや個体群の齢構成、個体群が増殖しているか減衰しているかによって左右され、複雑である (Charlesworth, 1994)。ただし、個体群が定常的な齢構成に達していると仮定できるなら、比較的単純な生活史感度解析によって個体群の増殖に対するインパクトを査定することができる。

そのような齢構成を持った個体群の増殖は、先にも解説した行列モデルによって表すことができる。

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t) \quad (7)$$

ここで $\mathbf{n}(t)$ は、各生活史ステージごとの個体数を表すベクトル、つまり、生活史ステージの数を s とすると、 $\mathbf{n}(t)$ は時間 t における i 番目の生活史ステージの個体数 $n_i(t)$ を i 番目の成分に持つ列ベクトルである。すなわち、

$$\mathbf{n}(t) = \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ \vdots \\ n_s(t) \end{pmatrix} \quad (8)$$

なお、生活史ステージとは、ここでは齢と考えてよいが、それを卵、仔魚、幼魚などのように個体発生上のステージと解釈する場合は、各ステージの時間間隔が均一でなくなるので注意が必要である。ただし、レスリー行列モデルはこのような狭義の生活史ステージにも対応できる。この問題は後に再び触れる。システムの動態は射影行列 (projection matrix) で表現される。射影行列は ij 成分 a_{ij} として、時間 t における j 番目のステージの 1 個体が、生存や繁殖によって時間 $t+1$ における i 番目のステージの個体を平均何個体出現させるかという値をとる。実際の生物学上のプロセスは、同一個体の成長であっても、繁殖であってもかまわない。たとえば、 $a_{3,2}$ は、齢 2 の個体が次の時間に齢 3 の個体数に寄与する率なので、齢 2 から齢 3 までの生存率である。 $a_{1,5}$ は、齢 5 の個体が齢 1 つまり新生個体に寄与する率なので、齢 5 における産卵 (仔) 数に等しい。このように、射影行列の成分は、生物種

に特有な生活史を特徴付ける具体的な特性値からなる。射影行列の成分を生活史変量 (vital rates) と呼ぶことにする。

線形数学の固有値問題から、個体群の増殖率 λ ($= e^r$) は A の最大固有値であり、安定年齢分布のベクトル w は次の式で与えられる右側固有ベクトルと等しいことが導かれる。

$$A w = \lambda w \quad (9)$$

λ は、個体群が安定年齢分布に達しているとき (つまり年齢構成が変化しないとき)、どの年齢の個体数も毎世代 λ 倍ずつ増加することを意味している。つまり、定常状態 (初期の年齢構成が影響しなくなった状態) では、この個体群は安定年齢分布 w を保ったまま λ の増殖率で増加する。 λ は個体群の増殖率なので、個体群の増殖や存続の能力を表すパラメータと考えてよい。化学物質の生態毒性の効果を個体群の存続への影響として捉えたとしたら、この λ の値の減少として評価するのが最善である。なお、個体群増殖率 λ と個体群の内的自然増加率 r とは、単純な関係があり ($\lambda = e^r$)、ほとんど同じものと見なしてよい。

さてこのとき、個体群の増殖率 λ の生活史変量への依存性はどうであろうか? 毒性試験で実際に測定されるのは、卵の孵化率、仔魚の死亡率などの、生活史変量なので、このことは化学物質の生態リスクを考える上で重要である。たとえ、化学物質の曝露によって生活史変量そのものは大きく減少しても、もしその変量が個体群の増殖率にほとんど影響がないものならば、生物集団への効果があるとは言えない。逆に、生活史変量の減少は小さくても、個体群の増殖率はその変量に対して敏感であれば、生態リスクは無視しえない大きさになるかもしれない。つまり、生態毒性の効果は、毒物の生活史変量に対する効果の部分と、個体群増殖率の生活史変量に対する感度の部分からなっている。そのことを式で表すと、

$$\lambda^{(t)} \cong \lambda^{(c)} + \sum_{ij} \left[(a_{ij}^{(t)} - a_{ij}^{(c)}) \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right] \quad (10)$$

となる (Caswell, 1989)。ここで、 $\lambda^{(t)}$ は処理区 t における個体群の増殖率、 $\lambda^{(c)}$ は対照区における個体群の増殖率である。したがって、サメーションの項は曝露による増殖率の低下を表すが、それは $(a_{ij}^{(t)} - a_{ij}^{(c)})$ の項と $\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$ の項との積の和から成っている。 $|a_{ij}^{(t)} - a_{ij}^{(c)}|$ は化学物質の曝露による ij 番目の生活史変量の減少分

であり、 $\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$ は、個体群の増殖率の、 ij 番目の生活史変量に対する感度である。これら 2 つの項をそれぞれの生活史変量について乗じ、すべての生活史変量の和を取ればそれが個体群の増殖率の低下分となる訳である。ここで、重要なのは、評価基準を個体群の増殖率に置く限り、慢性毒性試験の結果 $(a_{ij}^{(t)} - a_{ij}^{(c)})$ は、生活史の感度 $\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$ によって相対的な重要性が変えられるかもしれないことである。

ところで、生態学ではもう一つ便利なパラメータが使われる。それは、繁殖価 (reproductive value) という数量で、特定の年齢まで生き残った個体が、残りの生涯で平均あとどれくらい繁殖するかという量である。年齢 t の個体の繁殖価 v_t は次のように定義される。

$$v_t = \sum_{x=t}^{\infty} \left(\frac{S_x}{S_t} m_x \right) \quad (11)$$

ここで、 s_x 、 m_x は年齢 x における累積生存率と産仔 (卵) 数である。このとき、 v_t の要素からなるベクトル v は、固有値 λ に対する左側固有ベクトルと等しくなる。

$$v^* A = \lambda v^* \quad (12)$$

v^* は v の転置ベクトルである (Caswell, 1989)。

さて、集団の増殖率の感度に対しては次の公式が導かれている (Caswell, 1978; 1989)。

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{v \cdot w} \quad (13)$$

ここで、 w 、 v はそれぞれ式(9)(12)で定義した右側固有ベクトル、左側固有ベクトルである。 v_i 、 w_j はそれぞれ、 v 、 w の第 i 成分と第 j 成分、 $v \cdot w$ はそれらの内積である。射影行列 A がわかれば、 w 、 v は固有方程式(12)と繁殖価の式(11)から求めることができる。射影行列は、生命表のデータから作成することができる。

個体群モデルがステージではなく年齢構成を持つ場合、生命表データと射影行列とは次の関係にある。

$$A = \begin{bmatrix} m_1 & m_2 & m_3 & m_4 & \dots \\ l_1 & 0 & 0 & 0 & \dots \\ 0 & l_2 & 0 & 0 & \dots \\ 0 & 0 & l_3 & 0 & \dots \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \dots \end{bmatrix} \quad (14)$$

ここで l_x , m_x は式(11)におけるものと同じ意味である。

ただ w , v を求めるために、コントロール区の A と曝露区の A のどちらを使うかが問題である。Caswell はそれらの平均を使うことをすすめている。つまり、コントロール区の射影行列を A_c 、曝露区のを A_{ex} とすると、 $A = \frac{1}{2}(A_c + A_{ex})$ を計算のために使う。生命表が齢(年, 日など)でクラス分けされている場合は、これまで述べてきた齢構成モデルで解析できる。しかし、種によっては齢の推定が困難であることから、データが生活史のステージ(卵, 仔魚, 幼魚, 成魚など)を単位として取られている場合がある。この場合、各ステージは期間が異なるので齢構成モデルをそのまま適用することはできないが、基本的には同様の行列モデルで個体群の増殖をモデル化することができる。この場合、行列モデルの各クラス ($n_i(t)$) は齢群ではなく、それぞれの生活史ステージにある個体数を表す。このようなモデルを生態学では、ステージ構成モデルと言っている。ステージ構成モデルでは、1つのステージがいくつもの時間単位にまたがることもあるので、時間 t から $t+1$ への移行で、同じステージに留まる確率を考えなければならない。この確率は射影行列の対角成分 (a_{ii}) で表され、齢構成モデルではすべて0だった。ステージ構成モデルの射影行列は、生活史ステージの数が5であれば

$$A = \begin{bmatrix} m_1 + p_1 & m_2 & m_3 & m_4 & m_5 \\ l_1 & p_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & l_2 & p_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & l_3 & p_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & l_4 & p_5 \end{bmatrix} \quad (15)$$

となる。ここで、 $p_i + l_i$ は i 番目のステージを生き残る生存率で、そのうち p_i は同じステージに留まる率、 l_i は次のステージに成長する率を表す。ステージ構成モデルでも、この射影行列から導き出される最大固有値はすべてのステージの増殖率を表すので、個体群の増殖率と等しくなる。

Caswell (1996) は、このような解析法を Daniel and Alan (1981) によるミジンコ (*Daphnia pulex*) に対するディルドリンの毒性を生命表評価法で推定した実験データに適用した。その結果、生存率や産仔数(生活史変量)そのものに対するディルドリンの効果は日齢が30日以上で最も顕著となるが、内的自然増加率への効果は15日齢以降はほとんど皆無であった。内的自然増加率への効果が最も大きかったのは5日齢以

内の生存率の低下(初期死亡)と10日齢前後の産仔数の低下である。これらは、直接測定される生存率や産仔数に対する毒性効果の大小と一致しない。一見、直感的でないこのような結論は、この種の個体群の増殖が初期生存率や初期産仔数によって大部分決まってしまうことで説明される。しかも、感度解析の結果は生物種に特有な生存と繁殖のスケジュール(つまり生命表)によって異なることに注意しなくてはならない。ミジンコの例からは「15日以降の毒性効果は個体群増殖にとって意味が無く、毒性試験から省略してかまわない」という結論が引き出される訳である。この結論は意外なものではないが、生活史のパターンによっては、直感的でない結果が示され、予想外に生態毒性試験が簡略化されるかもしれないのである。

3. 2 解析例

表1は、カドミウムのミジンコ (*Daphnia pulex*) に対する慢性毒性を生命表評価法によって検査した試験結果である。ただし、この表には25日齢までのデータしか掲載されていないので不完全だが、感度解析の具体例としては十分だろう。表には、コントロール区と $1 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, $5 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ の薬量の曝露区で推定された生命表データが示してある。右端の2つの欄は、齢別生存率と齢別産仔数の生活史感度が示してある。生活史感度は、増殖率 λ の生活史変量に対する偏微分係数 $\partial\lambda/\partial a_{ij}$ なので、生活史変量のスケールに依存してしまう。そこで表には、スケールの大きさの違いを除くために感度に生活史変量の値をかけてある。すなわち、標準化した感度は $(\bar{a}_{ij} \partial\lambda/\partial a_{ij})$ である。

この生命表によると、薬量が $1 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ までは、ミジンコの生存率は25日間で1である。つまりほとんど死亡が見られなかった。直感的に考えると、ほとんどの個体が生き残るのだから、産仔数の個体群増殖に対する重要さは齢によらず変わらないような気がする。しかし、感度解析の計算結果は、産仔数の増殖率に対する感度は齢とともに大きく減少し、後期齢(21-25日齢)の感度は繁殖開始直後(5-10日齢)における感度の10分の1以下しかないとわかる。また、生存率の感度は、産仔数より急に減少する。10日以降の生存率は個体群の増殖率にはほとんど影響しない。これらのことから、薬量 $1 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ で、16日齢以降の産仔数に大きな効果があったにもかかわらず内的自然増加率がほとんど減少しなかった理由は、感度の高い初期生存率と産仔数がほとんど変化しなかったためであることがわかる。また、本種の生態毒性試験は、10日までの生存率と20日までの産仔数で、内的自然増加率に対

する効果のほとんどを評価できることがわかる。

次に、魚類の感度解析の例をあげておこう。一般的に、魚類への慢性毒性は仔魚や幼魚に対する毒性が、卵孵化率や成魚死亡率に対する効果よりずっと大きいと言われている。さて、個体群の増殖と言う観点からは同じ事が言えるだろうか？もちろん、毒性が生存率や孵化率に全く現れないのであれば、増殖率に対する効果も0である。しかし、効果の大きさの違いが量的なものに過ぎないのであれば、感度解析の結果と照らし合わせて評価した方がより客観的だろう。

表2は、Barnthouse and Suter (1986) が生態リスク分析に利用したニジマス (*Salmo gairdneri*) の生命表データである。残念ながらこのデータには卵から1歳魚に至るまでの生存率の値がない。そこで、1歳魚までの生存率を変数 x とおいて、整理し直したものが表3である。表3の累積生存率 (l_x) は、出生時を1としたときの各年齢の始点における生存率、年齢別生存率 (s_x) は各年齢群に加入した個体のうち、次の年齢群の始点まで生存した個体の比率を表す。この表より、ニジマスの成魚は1年目と2年目は約3割づつ生き残り、その後、毎年約85%除かれることが分かる。この生命表より、ニジマス (無曝露集団) の射影行列は

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 31 & 199 & 1778 & 2734 & 4685 & 5424 \\ x & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.31 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.29 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.144 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.154 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.15 & 0 \end{pmatrix}$$

となる。2行1列を x と置いたのは、1歳魚までの

生存率がわからないからである。1歳魚までの生存率にいくつかの数値をあてはめて生活史感度解析を行った結果を表4と表5に示す。個体群が維持されるためには増殖率は1より少し大きくなければならないので、1歳魚までの生存率は0.01程度、つまり100匹に1匹くらいが成魚になるというのが妥当だろう。年齢別生存率の感度はどの場合もおおむね齢を経るごとに減少し、特に3歳以降では急に減少することが分かる。初期死亡が非常に高い場合は ($x=0.0001$)、2歳魚が最も感度が高く比較的感度の減少が緩やかだが、それは、「減衰している個体群では生活史の後期が比較的重要になる」という生態学の知見と一致している (Charlesworth, 1994)。1歳魚までの生存率が0.01の場合、個体群の増殖にとって、3歳魚の生存率の減少は、幼魚や1歳魚の生存率の減少に比べ10分の1より小さい意味しか持たないのである。表2を見ると、ニジマスはむしろ3歳魚以降から本格的に繁殖するのだから、このことはひどく直感に反するよう思えるかもしれない。表5の結果はさらに意外である。年齢別産卵数の感度はどの場合も2歳から3歳が最も高く、それ以降4歳からは急に減少するのである。

以上より、ニジマスの個体群の増殖にとって、生活史の初期の生存率が重要であること、産卵数も3歳までが重要で、それ以降の生存率の低下や繁殖阻害は個体群の増殖にほとんど影響しないことがわかる。これらの感度の値は、生存率や産卵数のそれぞれが同じ比率で減少した時の、個体群の増殖率が低下した分の相対値と考えてよい。したがって、初期生存率が化学物質の曝露に対して最も敏感に反応するとすれば、初期生存率の重要性はこれらの感度解析が示すよりさらに大きくなる。これらのことは、初期生活史への慢性毒

表2 ニジマス (*Salmo gairdneri*) の生命表

Age(year)	Rate of mature females	Fecundity per mature female	Survival rate after 1 year
1	0.151	207	1.0
2	0.234	850	0.31
3	0.995	1787	0.090
4	1.00	2734	0.013
5	1.00	4685	0.0020
6	1.00	5424	0.00030

表3 繁殖前死亡を仮定した場合のニジマスの生命表

Age(year)	Fecundity(m_x)	Longevity(l_x)	Age-specific survival rate(s_x)
0	0	1	x
1	31.3	x	0.31
2	199	$0.31x$	0.29
3	1778	$0.090x$	0.144
4	2734	$0.013x$	0.154
5	4685	$0.0020x$	0.15
6	5424	$0.00030x$	-

x : 任意生存率

表4 ニジマス個体群における齢別生存率に対する生活史感度解析

Longevity until 1 year	0.1	0.01	0.001	0.0001
Reproductive rate(λ)	2.76	1.35	0.735	0.431
Age	Sensitivity of longevity to age-specific survivorship			
0	0.66	0.39	0.15	0.041
1	0.214	0.26	0.19	0.085
2	0.06	0.15	0.20	0.15
3	0.005	0.025	0.06	0.079
4	$4.1 \cdot 10^{-4}$	0.004	0.019	0.043
5	$2.2 \cdot 10^{-5}$	$4.7 \cdot 10^{-4}$	0.004	0.015

表5 ニジマス個体群における齢別産卵数に対する生活史感度解析

Longevity until 1 year	0.1	0.01	0.001	0.0001
Reproductive rate(λ)	2.76	1.35	0.735	0.431
age	Sensitivity of longevity to age-specific fecundity			
1	0.741	0.089	0.006	$2.9 \cdot 10^{-4}$
2	0.534	0.132	0.018	0.001
3	0.502	0.253	0.062	0.008
4	0.04	0.042	0.019	0.004
5	0.004	0.008	0.007	0.003
6	$2.4 \cdot 10^{-4}$	0.001	0.002	0.001

性が魚類の生態毒性試験として非常に重要であることを示していると言えよう。

4. おわりに

生物集団つまり個体群の絶滅確率を基盤とする生態リスク評価にとって、化学物質の生態毒性を内的自然増加率の低下分として評価することは重要である。それは、内的自然増加率の低下分は絶滅確率の上昇分に交換することができるからである。生命表評価法による生態毒性試験は、汚染物質のリスクを生物集団の絶滅リスクとして評価する道を与える。もちろん、実際の環境中での生態リスクを評価するためには、汚染物質の環境中への曝露の推定が必要である。曝露量の推定値に基づいて、曝露による生物集団の絶滅確率の増加分を推定するためには、薬量と絶滅確率との関係がわかっていなければならず、生命表評価法はその実証的基礎となるのである。

本稿では、生命表データが不完全にしか得られない種に対する代替法として、G. W. Suter II の魚類生活史モデルによる外挿法と、H. Caswell の生活史感度解析法に焦点を当てた。Suterの方法は、魚類など水生生物の慢性毒性試験の現状に立脚している点で、実際的かつ包括的であるという利点をもつ。ただ、Suterのオリジナルな方法では、内的自然増加率の算定ができず、ゆえに絶滅リスクの評価もできないので、ここで補足的な計算式を加えた。今後、外挿法をどこまで組織的に取り込むことができるかによって、絶滅確率に基づく生態リスク論の普遍性が大きく左右されるだろう。

H. Caswell の生活史感度解析法は、正確には生命表評価法の代替法にはならないが、毒性を評価する生活史ステージを減らしたり毒性試験の期間を短縮するなど、生活史評価法を簡略化する際の基準として利用することができる。例えば、毒性の直接の効果は、産卵開始後の産卵数をいつまでも減らし続けるが、感度解析の結果10日以降の産卵数の減少は内的自然増加率にはほとんど影響が無いことがわかれば、10日までの産卵数に対する効果だけを観察しても結果には影響しない。

また、生活史感度解析は、毒性試験の結果の解釈に関して従来とは異なった視点を我々に与えてくれる。例えば、ある試験生物では、慢性毒性試験の結果、ある濃度の曝露で初期産卵数が5%しか減少せず、対照区との差もほとんど統計的有意水準に入らなかったが、幼魚の死亡率は20%も減少して、統計的にも高い水準

で有意だったとしよう。この結果に基づいて、ある研究者は繁殖阻害は重要でなく、幼魚生存率に対する効果が主要な効果だと考えるかもしれない。しかし、生活史感度解析の結果、もし幼魚の生存率に比べて初期産卵数の方が内的自然増加率に対する寄与が4倍であれば、幼魚の生存率と初期産卵数に対する生態毒性の大きさは等しいということになる。このように相対的な大きさまで変化するかどうかは、個々の種の生命表に基づいて計算してみないとわからない。内的自然増加率への効果という統一的な基準で毒性効果を定量的に示すためにも、生活史感度解析は有用なデータ解析法になる可能性があるのである。

謝 辞

本研究は、科学技術振興事業団戦略的基礎研究推進事業「環境影響と効用の比較評価に基づいた化学物質の管理原則」(代表者:中西準子氏)の援助を受けた。本稿の内容に関して有益な討論をしていただいたことに関し、中西準子氏、益永茂樹氏、伊藤紀氏、東海明宏氏、吉田喜久雄氏に感謝したい。

引用文献

- Banthouse, L. W. & G. W. Suter II 1986. User's manual for ecological risk assessment. Environmental Sciences Division Publication No. 2679. U. S. Env. Prot. Agency.
- Banthouse, L. W. & G. W. Suter II 1990. Risks of toxic contaminants to exploited fish populations: Influence of life history, data uncertainty and exploitation intensity. *Environ. Toxicol. Chem.*, 9: 297-311.
- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theor. Popul. Biol.*, 14: 215-230.
- Caswell, H. 1989. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Caswell H. (1996) Demography meets ecotoxicology: Untangling the population level effects of toxic substances. In *Ecotoxicology: A hierarchical Treatment*. (M. C. Newman and C. H. Jagoed eds.) pp. 255-292 New York: Lewis.

- Charlesworth B. 1994. Evolution in Age-Structured Population. 2nd ed. Chicago: The University of Chicago Press.
- Daniels R. E. & J. D. Allan 1981. Life table evaluation of chronic exposure to a pesticide. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**: 485-494.
- 巖佐庸 1990. 数理生物学入門. HBJ出版局.
- 中西準子 1995. 環境リスク論. 岩波書店.
- Stearns, S. C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford University Press.
- 田中嘉成 1997. 生態毒性の生命表評価法と生態リスク分析. 横浜国大環境研紀要, **23**: 161-173.