

ポピュレーションダイナミクスにおける不確定性の解析

Analysis of the uncertainty in measuring density dependence of population growth rate

丹羽 洋智

水産総合研究センター 中央水産研究所

H.-S. Niwa

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

Hiro.S.Niwa@fra.affrc.go.jp

Biological populations fluctuate in abundance over time. These fluctuations are affected both by external environmental factors independent of population density, and by density-dependent factors. The long-term average about which a population fluctuates will ultimately be set by the density-dependent factors. The nature of the negative feedback relationship between population growth rate and density is at the heart of population ecology. The existence and detection of density dependence in real data sets has been, however, the subject of much controversy for several decades. The consensus emerging from this prolonged debate is now that, when sufficiently long runs of data are available, ecologists should be able to detect density dependence from population time-series. The duration of observation appropriate for assessing the effect of negative feedback on population fluctuations remains poorly understood: how long is long enough? A relevant serious concern is the issue of density vagueness, that is, the exact location of the population equilibrium point is vague, which obscures density effects on population growth rate. When plotting data on the form of the density-dependent relationship (i.e. population growth rate against population density), ecologists have been confounded by considerable noise around each relationship; this bivariate scatter makes it difficult to locate the position of equilibrium density. The aim of this session is to describe the time scale of population dynamics and to explain the uncertainty in measuring density dependence. The analysis of the relationship connecting the elasticity to the variance of the population, starting with a discrete-time linear model of population dynamics, explains the duration (complementary time) of a time series necessary to detect density dependence in a noisy system. Applying a proper coarse-graining procedure for time series analysis (i.e. looking at a long time-scale) makes the negative relationship between population growth and abundance visible. It is difficult to know whether the system is heading toward the equilibrium point in the time series of length less than the complementary time. Besides the length of monitoring, the presence of serial correlation in the environmental stochastic forcing has a substantial effect on the total density dependence in a population. The uncertainty in measuring density dependence depends not only on the amplitude of population fluctuations, but also via the environmental autocorrelation. The results are supported by the analysis of time-series data from major fish populations in the North Atlantic.

Most fish biologists believe in regulation even though they have been able to find remarkably little direct evidence for it.

—Shepherd and Cushing (1990)

Given its fundamental importance in population ecology, it is surprising that data on the form of the dependence of population growth rate on density have only rarely been plotted out.

—Sibly and Hone (2002)

個体群生態学では、データは大きなノイズを伴い、ポピュレーションダイナミクスの規則性は、多くの場合、不明瞭である。こうした時系列データから個体群の密度依存制御（個体群密度とその変化率との間の負の相関）の証拠を見つけることの可否はこれまで長く議論され、密度効果の検出法がいくつも提案されてきた (Bulmer, 1975; Pollard et al., 1987; Dennis and Taper, 1994)。密度の変動制御の特徴を捉えようとする研究は個体群生態学の『ハート』であり、現在でも、生態時系列のゆらぎに特徴的な要約尺度（例えばゆらぎの相関時間や密度効果の強さなどの統計量）を抽出するための解析方法に関する研究は盛んに行われている (Ives et al., 2010)。比較的最近になって、十分長い時系列からは密度効果が見出せるという報告がなされ (Hassell et al., 1989)、その後、最近の 20 年間に、様々な生物種に対し数多くのメタアナリシスが行われ密度効果が確認されてきた (Hanski, 1990; Solow and Steele, 1990; Godfray and Hassell, 1992; Holyoak and Lawton, 1992; Woiwod and Hanski, 1992; Dennis and Taper, 1994; Shenk et al., 1998; Brook and Bradshaw, 2006)。こうして、現時点での生態学研究者の理解は、十分長い時系列からは密度効果が見出せるというものである。しかしながら、ポピュレーションダイナミクスをランダムウォークから区別するのに

必要な時系列の長さは未だ理解されていない。また、個体群密度とその変化率との間には負の相関が期待されるが、実際のデータのプロットは暴れが甚だしくその（アприオリな）関係式を確認することはしばしば困難である。これは、環境ゆらぎが密度効果を不明瞭なものにし、個体群密度の平衡点の位置を不確定にすること（density vagueness）によると考えられる（Strong, 1986; Krebs, 2002; Sibly and Hone, 2002）。

本セッションでは、ポピュレーションダイナミクスにおける観測理論を議論した。自然環境により、また人為的に擾乱されている個体群のダイナミクス・モデルを線形近似し（Roughgarden, 1975; Lundberg et al., 2000; Jonzén et al., 2002; Lande et al., 2002）、外生的なノイズは時間的に構造（相関）のある確率変数として1次の自己回帰過程により生成した（Roughgarden, 1975; Royama, 1981; McArdle, 1989; Jonzén et al., 2002）。そしてRoughgarden (1975) に倣ってポピュレーションダイナミクスの線形確率モデルを解析した。さらに統計力学的な手法によって、ポピュレーションゆらぎの相関時間（個体群サイズのゆらぎが減衰する時間の目安で緩和時間ともいう）を計算し、時系列長さと同個体群密度の平衡点の不確定の幅との関係を導いた。これにより、時系列のノイズの中から密度効果のシグナルを探り出すのに要する観測期間の長さを、ポピュレーションゆらぎの相関時間 T_{eq} との関係において、明らかにした。ポピュレーションダイナミクスの不確定性（曖昧な規則性）のため、個体群（例えば水産資源）の保全・管理には長い時間スケールが必要であり、この時間スケールが T_{eq} でありレジリアンスと呼ばれる個体群の復元力の逆数で与えられる。したがって、密度効果の検出はこの時間スケールを計測するということを意味する。こうして粗視化（あるいはスケールリング）という手法でデータの規則性が目に見えるようになることを理解した。また、展開した理論に基づき、外生変数のゆらぎによってシステム固有のレジリアンスが変調される様子を調べ、システムに『隠れた』密度依存性（Solow, 1990; Reddingius, 1990）が生じる現象を解析した。セッションでは漁業資源（漁獲されている魚類個体群）を対象とし密度効果の観測理論を展開し、その解析結果を漁業データを用い検証した。北大西洋漁業資源の時系列（ICES, 2008）を解析すると、個体群が環境・人為的外部擾乱に対して平衡に達するまでに要する期間 T_{eq} は10年を超えることも稀ではない。 T_{eq} より小さい時間スケールでは時系列は非定常でランダムウォークする。時系列からノイズとシグナルを分離するには T_{eq} の6倍程の観測期間 L_c が必要であり、時系列が L_c 年より短い場合、42.7%を超すデータ点（平衡点の周りの ± 0.564 倍の標準偏差の範囲）は不確定領域内にあり、個体群動態は平衡点に向かっているのか否か判断できない。 L_c より長い時系列が利用できるとき、 T_{eq} より大きな時間スケールで粗視化することによって、密度依存的制御のあるポピュレーションダイナミクスが観測できる。

以下、セッション内容の概要を述べる。なお、解析には国際海洋探査委員会（ICES, 2008）によるデータセットを用いた。個体群時系列は北大西洋漁業資源の年毎の親魚資源量（トン数）、漁獲量（トン数）および加入量（個体数）の3つの数値の組を与え、Cod (*Gadus morhua*)、Haddock (*Melanogrammus aeglefinus*)、Herring (*Clupea harengus*)、Mackerel (*Scomber scombrus*)、Plaice (*Pleuronectes platessa*)、Saithe (*Pollachius virens*)、Sardine (*Sardina pilchardus*)、Sole (*Solea solea*)、Sprat (*Sprattus sprattus*)、およびBlue whiting (*Micromesistius poutassou*) の10魚種、38漁業資源よりなり、時系列長さは23–60年である。このデータセットはSparholt et al. (2007) が解析した資源と同じものである。なお時系列データは (<http://www.ices.dk/advice/icesadvice.asp>) に公開されている。

1 線形確率モデル

漁業資源の個体群動態は次のバランス方程式として表される。

$$S(t+1) = \Lambda(S(t)) S(t) + w_0 \Xi(t+1) - Y(t+1) \quad (1)$$

今年 ($t+1$) の個体群では、去年 $S(t)$ トン生き残った親魚が成長（体重増）し、資源量が $\Lambda(S(t)) S(t)$ トンに増し、また、かつて生まれた稚仔魚が成熟し、 $w_0 \Xi(t+1)$ トンが漁業資源に加入する。ここで Λ は個体群サイズ S に依存する成長因子（漁業によらない自然死亡率を含む）、 w_0 は加入時の個体重量（ Ξ は加入個体数）を表す。一方、 $Y(t+1)$ トンの魚が漁獲され、差し引き、今年 ($t+1$) は $S(t+1)$ トンが親魚と

して生き残る。式 (1) を書き換え次式を得る。

$$S(t+1) = \left[1 - \frac{w_0 \Xi(t+1)}{S(t+1)e^{F(t+1)}} \right]^{-1} e^{-F(t+1)} \Lambda(S(t)) S(t) \quad (2)$$

ここで $F(t) = \ln[1 + Y(t)/S(t)]$ は漁獲死亡率を与える。この式の対数を取り、システムの平衡点 S_* 、 Ξ_* および Y_* の周りで Taylor 展開することにより

$$\begin{aligned} \ln \left[1 - \frac{w_0 \Xi(t+1)}{S(t+1)e^{F(t+1)}} \right] &= \ln(1-w) + \frac{w_0 \Xi_* e^{-F_*}/S_*^2}{(1-w)} \left[\frac{dS}{d \ln S} \right]_* (\ln S(t+1) - \ln S_*) \\ &\quad - \frac{w_0 e^{-F_*}/S_*}{(1-w)} \left[\frac{d\Xi}{d \ln \Xi} \right]_* (\ln \Xi(t+1) - \ln \Xi_*) \\ &\quad + \frac{w_0 \Xi_* e^{-F_*}/S_*}{(1-w)} (F(t+1) - F_*) \end{aligned} \quad (3)$$

および

$$\ln \Lambda(S(t)) = \ln \Lambda_* + \left[\frac{d \ln \Lambda}{d \ln S} \right]_* (\ln S(t) - \ln S_*) \quad (4)$$

を得る。 $F_* = \ln(1 + Y_*/S_*)$ は漁獲死亡率の定常値、また $w = w_0 \Xi_*/(S_* + Y_*)$ である。ここで、 $\partial F/\partial S = 0$ および $\partial \Xi/\partial S = 0$ を仮定した。これは、毎年同じ努力量（漁船数・漁具規模・操業時間）で漁業を行う場合に相当し、漁獲量は資源量に比例し、したがって、漁獲死亡率が平衡点 F_* の周りに資源量 S と統計的に独立に変動する。また、加入量は、親魚の産んだ卵数には依存せず、同年出生集団（コホート）内での密度効果により、親魚量とは統計的に独立に変動していることが報告されている (Shepherd and Cushing, 1990; Myers and Cadigan, 1993; Walters and Parma, 1996; Dixon et al., 1999)。こうして、式 (1) は、平衡点からの偏差 $n(t) = \ln(S(t)/S_*)$ 、 $\xi(t) = \ln(\Xi(t)/\Xi_*)$ および $f(t) = F(t)/F_* - 1$ を用い、次の 1 次の差分方程式として近似される。

$$n(t+1) - n(t) = -\gamma n(t) + w\xi(t+1) - F_* f(t+1) \quad (5)$$

ここで係数 $\gamma = 1 - (1-w)(1 + d \ln \Lambda / d \ln S)_*$ はシステムの平衡点で評価される。 n の 1 次差分 $r(t) = n(t+1) - n(t)$ は個体群の年あたり成長率（資源の単位重量あたり増加率）を表す。

ξ および f は n と独立した（外生）変数で、 ξ は環境変動を反映し、 f は漁業活動の年変動を表す。長さ L 年の時系列を期間 τ 年の移動窓で区切って眺め、 $\xi(t)$ および $\Delta f(t) [= f(t+1) - f(t)]$ の窓毎に計算した分散の、さらにその分散

$$\sigma_{w[\xi]}^2(\tau) = \text{Var} [\{\text{Var} [\{\xi(j) | j = t, \dots, t + \tau - 1\}] | t = 1, \dots, L - \tau + 1\}] \quad (6)$$

および $\sigma_{w[\Delta f]}^2(\tau)$ を窓幅 τ の関数として図 1 にプロットした。これを見ると、分散 $\sigma_{w[\xi]}^2(\tau)$ および $\sigma_{w[\Delta f]}^2(\tau)$ は観測期間 τ に反比例して減少し、したがって、 ξ は独立で同分布 (iid) をもつ確率変数、 f は 1 次差分 Δf が iid の確率変数であることがわかる。したがって、一般に、外生変数は 1 次の自己回帰過程 AR(1) で記述できる。

$$\begin{aligned} w\xi(t+1) &= \beta_\xi w\xi(t) + \varepsilon_\xi(t+1) \\ F_* f(t+1) &= \beta_f F_* f(t) + \varepsilon_f(t+1) \end{aligned} \quad (7)$$

ここで β_ξ と β_f はそれぞれ自己相関係数 ($-1 < \beta_\xi, \beta_f < 1$ と仮定する)、 ε_ξ と ε_f はそれぞれ平均 0、分散 $\sigma_{\varepsilon_\xi}^2$ と $\sigma_{\varepsilon_f}^2$ の iid 確率変数を表す。AR 係数 β_ξ と β_f は加入および漁獲過程の 1 次差分の 2 乗平均 ($\sigma_{\Delta \xi}^2 (= E[\Delta \xi^2])$ および $\sigma_{\Delta f}^2$) のそれぞれの過程の分散 ($\sigma_\xi^2 (= E[\xi^2])$ および σ_f^2) に対する比として、次式のように計算される。

$$\begin{aligned} \beta_\xi &= 1 - \sigma_{\Delta \xi}^2 / 2\sigma_\xi^2 \\ \beta_f &= 1 - \sigma_{\Delta f}^2 / 2\sigma_f^2 \end{aligned} \quad (8)$$

こうして式 (5) は AR(1) 過程のノイズ項を持つ確率差分方程式となる。また $0 < \gamma < 2$ と仮定する。以降、外生変数は η_k ($k \in \{\xi, f\}$) と省略して記す ($\eta_\xi = w\xi$ および $\eta_f = F_* f$)。

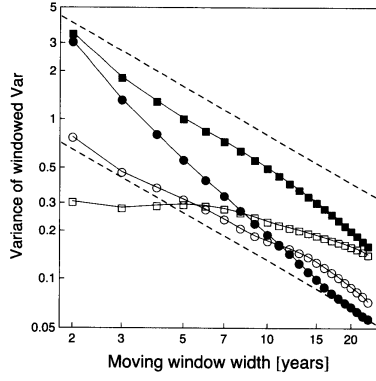


図 1: 観測期間と分散の関係。加入量 ξ (○) と漁獲死亡率 f (□)、およびそれらの 1 次差分 $\Delta\xi$ (●) と Δf (■) のデータを標準化し、時系列を逐次ずらした移動窓 (τ 年) で区切って分散を計算し、38 漁業資源の値を全て集めて計算した分散を、様々な移動窓サイズ τ に対してプロットした (両対数スケール)。破線の傾きは -1 。

2 揺動相関解析

式 (5) を再帰して次式を得る。

$$\begin{aligned} n(t) &= \lambda^{\Delta t} n(t - \Delta t) + \sum_k \sum_{j=0}^{\Delta t-1} \lambda^j \eta_k(t-j) \\ &= \sum_k \sum_{j=0}^{\infty} \lambda^j \eta_k(t-j) \end{aligned} \quad (9)$$

ここで $\lambda = 1 - \gamma$ 。これを用い、ポピュレーションサイズのゆらぎの相関関数 $\rho(\tau) (= E[n(t+\tau)n(t)]/\sigma_n^2)$ が再帰的に計算される。

$$\begin{aligned} \rho(\tau) &= \lambda \rho(\tau-1) + \sum_k \sum_{j=0}^{\infty} \lambda^j E[\eta_k(t+\tau)\eta_k(t-j)]/\sigma_n^2 \\ &= \lambda \rho(\tau-1) + \sum_k \beta_k^T \sigma_{\eta_k}^2 \sum_{j=0}^{\infty} (\lambda \beta_k)^j / \sigma_n^2 \end{aligned} \quad (10)$$

このとき

$$\eta_k(t+\tau) = \beta_k^T \eta_k(t) + \sum_{j=0}^{\tau-1} \beta_k^j \varepsilon_k(t+\tau-j) \quad (11)$$

および

$$E[\eta_k(t)\varepsilon_k(t+\tau)] = 0 \quad (\tau \geq 1 \text{ に対して}) \quad (12)$$

を利用した。ここで $\sigma_{\eta_k}^2$ は加入量の分散 $w^2 \sigma_{\xi}^2$ あるいは漁獲死亡率の分散 $F_x^2 \sigma_f^2$ を表す。こうして式 (10) から相関関数が次式により得られる。

$$\rho(\tau) = \lambda^\tau + \sum_{k \in \{\xi, f\}} \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{\beta_k}{1 - \lambda \beta_k} \frac{\lambda^\tau - \beta_k^\tau}{\lambda - \beta_k} \quad (13)$$

ポピュレーションゆらぎの 1 次差分の 2 乗平均すなわち分散 $\sigma_r^2 = E[\{n(t+1) - n(t)\}^2]$ は式 (13) より次式で与えられる。

$$\sigma_r^2 / 2\sigma_n^2 = \gamma - \sum_{k \in \{\xi, f\}} \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{\beta_k}{1 - \lambda \beta_k} \quad (14)$$

式 (13) を時間に関して足し上げることで次式を得る。

$$\gamma \sum_{\tau=0}^{\infty} \rho(\tau) = 1 + \sum_{k \in \{\xi, f\}} \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{\beta_k / (1 - \beta_k)}{1 - \lambda \beta_k} \quad (15)$$

式 (9) よりポピュレーションゆらぎの分散 ($E[n^2]$) は以下のように計算される。

$$\begin{aligned}\sigma_n^2 &= \sum_k \sum_{i,j=0}^{\infty} \lambda^{i+j} E[\eta_k(t-i)\eta_k(t-j)] = \sum_k \left(\sum_{0 < j \leq i < \infty} 2\lambda^{i+j} \beta_k^{i-j} - \sum_{i=0}^{\infty} \lambda^{2i} \right) \sigma_{\eta_k}^2 \\ &= \sum_{k \in \{f, \xi\}} \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{1 - \lambda^2} \frac{1 + \lambda \beta_k}{1 - \lambda \beta_k}\end{aligned}\quad (16)$$

式 (14) および (16) から γ の 2 次方程式が得られる。

$$\gamma^2 \sigma_n^2 + (1 - \gamma) \sigma_r^2 = \sigma_{\eta}^2 \quad (17)$$

ここで $\sigma_{\eta}^2 = w^2 \sigma_{\xi}^2 + F_{\star}^2 \sigma_f^2$ である。パラメータ γ の数値はこの 2 次方程式を解くことで得られる。

式 (5) においてダイナミクスを規定する係数 (λ および β_k) はポピュレーションゆらぎとは独立でなく、互いに関連していることを以上の解析は示している。特に、式 (14) および (15) は統計物理学における揺動散逸関係に対応している (Kubo et al., 1995)。

式 (17) を用いると、式 (5) は次式のように標準化される。

$$\frac{n(t+1) - n(t)}{\sigma_r} = -\gamma \frac{\sigma_n}{\sigma_r} \frac{n(t)}{\sigma_n} + \sqrt{1 - \gamma + \gamma^2 \frac{\sigma_n^2}{\sigma_r^2}} \frac{\sum_k \eta_k(t+1)}{\sigma_{\eta}} \quad (18)$$

すなわち各項はそれぞれの標準偏差で規格化されている。したがって、 $\gamma < 1$ のとき右辺第 1 項の表す密度効果のシグナルは、ノイズ項に覆い隠されてしまう。解析した時系列データではシステム固有のレジリアンスは $0.08 \leq \gamma \leq 0.76$ の範囲にあった。こうして、個体群サイズに対しその変化率をプロットしたダイアグラムはショットガン・パターンを示し、密度依存関係を文字通り目に見ることは困難であることがわかる (図 2a)。しかしながら、時系列を粗視化することにより、ポピュレーションダイナミクスの規則性を見つけることは可能である。実際、式 (9) は十分長い期間 Δt における個体群成長率に対して次式を与える。

$$n(t + \Delta t) - n(t) = -n(t) + \eta_{\infty}(t + \Delta t), \quad (19)$$

ここで η_{∞} は平均 0、分散 σ_n^2 の iid 揺動力である。したがって、このような大きな時間スケールでポピュレーションダイナミクスを眺めることにより、 $|n| > \sigma_n$ のサイズ領域において個体群成長率に負のフィードバック効果が期待できる (図 2b)。

時系列粗視化のための時間スケールはポピュレーション過程の相関が無くなる時間、つまり時系列の相関時間で与えられ、その (漸近的な) 値 T_{eq} は次式で定義される (Kubo et al., 1995)。

$$\sum_{\Delta t=0}^{\infty} \rho(\Delta t) = \sum_{\Delta t=0}^{\infty} \exp(-\Delta t/T_{eq}). \quad (20)$$

ここでは、ポピュレーションゆらぎが指数関数的に減衰することが仮定されており、 T_{eq} が緩和時間である。ポピュレーションダイナミクスの (平均の) 密度効果の強さの尺度 D は、年あたりの個体群成長率 (個体群サイズ変化率) の期待値であり (Lande et al., 2002; Ives et al., 2010)、次式によって定義される。

$$E[n(t+1) - n(t) | n(t) = n] = -Dn \quad (21)$$

ゆらぎの減衰率 ($-\ln(1 - D)$) の逆数によって緩和時間は与えられるので、密度依存性の尺度は

$$D = 1 - e^{-1/T_{eq}}. \quad (22)$$

と与えられる。以上の解析結果より、(アプリアリな) 密度依存関係式を、個体群サイズとその変化率の散布データに当てはめることは、式 (18) から困難と考えられるが、密度効果の強さ D および緩和時間 T_{eq} は式 (15) および (20) を用い時系列データからその値の評価が可能である。

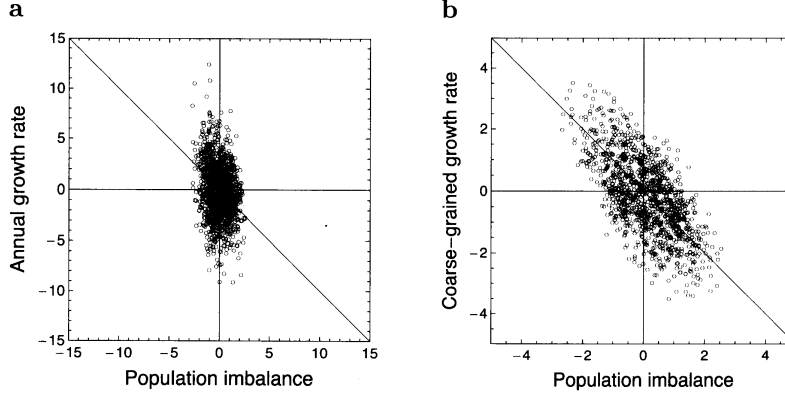


図 2: 個体群成長率の密度依存関係。(a) $n(t)$ に対する $r(t)/D$ のプロット。(b) 粗視化ダイアグラム。[T_{eq}] 年あたり成長率 $n(t+[T_{eq}]) - n(t)$ が $n(t)$ に対しプロットしてある。38 セットの北大西洋漁業資源時系列データは、 x 軸、 y 軸ともにそれぞれの個体群サイズの標準偏差 σ_n でスケールしプロットしてある。実線は $y = -x$ を表す。

3 不確定性解析

個体群サイズの変化率の密度依存関係を実データのなかに見ることができないのは、ポピュレーションダイナミクスの平衡点の不確定性に由来している。観測期間 L 年の時系列データから個体群の平衡点は標本平均 $\bar{n} = L^{-1} \sum_{t=1}^L n(t)$ で推定されるが、推定値の不確定の幅は平均サイズの標準偏差 $\Delta \bar{n} = \text{SD}[\bar{n}]$ で評価される。平均サイズの分散は以下のように計算される。

$$\begin{aligned} \text{Var}[\bar{n}] &= L^{-2} \sum_{i,j=1}^L \text{E}[n(i)n(j)] = \frac{\sigma_n^2}{L} \left[1 + 2 \sum_{\tau=1}^L \left(1 - \frac{\tau}{L} \right) \rho(\tau) \right] \\ &= \frac{\sigma_n^2}{L} \left[\frac{2}{1-\lambda} \left(1 + \sum_k \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{\beta_k/(1-\beta_k)}{1-\lambda\beta_k} \right) - 1 + \frac{\zeta}{L} \right] \\ &= \frac{\sigma_n^2}{L} \left[2 \sum_{\tau=0}^{\infty} \rho(\tau) - 1 + \frac{\zeta}{L} \right] \end{aligned} \quad (23)$$

ここで

$$\zeta = \frac{2\lambda(1-\lambda^L)}{(1-\lambda)^2} - \sum_{k \in \{\xi, f\}} \frac{\sigma_{\eta_k}^2}{\sigma_n^2} \frac{2\beta_k/(1-\lambda\beta_k)}{\lambda - \beta_k} \left[\frac{\lambda(1-\lambda^L)}{(1-\lambda)^2} - \frac{\beta_k(1-\beta_k^L)}{(1-\beta_k)^2} \right] \quad (24)$$

である。したがって、観測期間（時系列長さ） L と平衡点の不確定の幅との関係は次式で与えられる。

$$\Delta \bar{n} / \sigma_n = \sqrt{L_c / L \pi} + \mathcal{O}(L^{-3/2}) \quad (25)$$

ここで

$$L_c = \left[1 + 2 / \left(e^{1/T_{eq}} - 1 \right) \right] \pi \quad (26)$$

である。式 (25) の $\mathcal{O}(L^{-3/2})$ は $\zeta L^{-3/2} \sqrt{\pi/4L_c}$ を与える。 $D < 1$ の場合に式 (26) を Taylor 展開して $L_c = 2\pi T_{eq} + \mathcal{O}(T_{eq}^{-1})$ を得る。

不確定関係、式 (25)、は観測期間とポピュレーションダイナミクスの不確定性とは相補的であることを意味し、 L_c を相補時間と呼ぶ。個体群サイズが不確定領域 $|n(t)| < \Delta \bar{n}$ にあるとき、システムは平衡点に向かっているのか否か判断がつかない。

$$\frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_n} \int_{-\Delta \bar{n}}^{\Delta \bar{n}} e^{-n^2/2\sigma_n^2} dn = \sqrt{2/\pi} \int_0^{\sqrt{L_c/L\pi}} e^{-x^2/2} dx \quad (27)$$

であるから、 $L = L_c$ のときには、42.7 パーセントの時系列データ点が不確定領域 ($\pm \Delta \bar{n} = \pm \sigma_n / \sqrt{\pi}$) の範囲にある。式 (5) において

$$\pm \gamma \text{E} \left[\sum_{n(t) \geq 0} n(t) / \#_{n(t) \geq 0} \right] > \text{SD} \left[\sum_{n(t) \geq 0} \eta(t+1) / \#_{n(t) \geq 0} \right] \quad (28)$$

が成り立つとき、ポピュレーションダイナミクスには負のフィードバックが『平均』として働いている。ここで $\#_{n(t) \geq 0}$ は時系列のうち個体群サイズが平衡点より大きい（あるいは小さい）データの観測数である。 $E[n(t)|n(t) \geq 0] = \pm \sigma_n \sqrt{2/\pi}$ であり、時系列長さが L 年であるとき、式 (28) の右辺が $\beta_k \rightarrow 0$ の極限 (η_k が iid 確率変数) で $\sigma_n/\sqrt{L/2}$ であるから、式 (17) を用いると式 (28) は $L > [1 + (1 - \gamma)/(\gamma^2 \sigma_n^2/\sigma_r^2)] \pi$ に変形される。 $\beta_k \rightarrow 0$ の極限で $D \rightarrow \gamma$ なので式 (22) を用いると、式 (28) は $L_c < L$ となる。したがって、 $-1 < \beta_k < 1$ の一般の場合 (η_k が時間相関のある AR(1) 確率変数) でも、 $\sum_{n(t) \geq 0} n(t)/\#_{n(t) \geq 0}$ に対し $\sum_{n(t) \geq 0} r(t)/\#_{n(t) \geq 0}$ をプロットしたとき、 $L > L_c$ という時系列長さを、密度効果が『平均』として目に見える判断基準とできる。このとき、 $n(t) \geq 0$ の場合の個体群の平均成長率が $E[n(t+1) - n(t)|n(t) \geq 0] \leq 0$ となることが期待できる。また、平均密度効果の可視基準 $L_c < L$ は

$$\Delta \bar{n} < \sigma_n / \sqrt{\pi} \quad (29)$$

と表すことができる。観測時系列が短く、 $L < L_c$ の場合、42.7 パーセント以上のデータ点が不確定領域に入ってしまう、 $\pm \sum_{n(t) \geq 0} n(t)/\#_{n(t) \geq 0} < \sqrt{2} \Delta \bar{n}$ となり、個体群の平均成長率 $\sum_{n(t) \geq 0} r(t)/\#_{n(t) \geq 0}$ は（見かけの）平衡点へ向かっているのか否か判断できない。北大西洋漁業資源の時系列 (ICES, 2008) を上に展開した理論により解析した結果を図 3 に示す。

4 環境ゆらぎによるポピュレーションダイナミクスの変調

まず、式 (15) から、外生変数 η_k のノイズ項 ε_k の強さを変えたときの緩和時間 T_{eq} の変化を計算する。係数 β_ξ は定数に固定したまま分散 $\sigma_{\eta_\xi}^2 = \sigma_{\varepsilon_\xi}^2 / (1 - \beta_\xi^2)$ を変えた場合、 T_{eq} の変化率は次式で与えられる。

$$\left[\frac{\partial T_{eq}}{\partial \sigma_{\eta_\xi}^2} \right]_{\beta_\xi = \text{const}} = -(\beta_f - \beta_\xi) \sigma_{\eta_f}^2 Q \quad (30)$$

$$Q = \frac{(e^{1/T_{eq}} - 1) T_{eq}^2 (1 + \lambda \beta_\xi \beta_f)}{\sigma_n^4 (1 - \lambda)^2 (1 + \lambda) \prod_{k \in \{\xi, f\}} (1 - \beta_k) (1 - \lambda \beta_k)}$$

これは外生変数が互いに絡み合っていることを示している。もし、漁業が無ければ個体群への擾乱は環境要因だけになり（人為的振動は無くなり）、環境ゆらぎの相関 β_ξ を固定したとき、緩和時間 T_{eq} は σ_ξ さらには σ_n に依存しないことがわかる。

次に、外生変数 η_k の AR(1) 過程、式 (7)、においてノイズ項 ε_k の強さを固定して（分散 $\sigma_{\varepsilon_k}^2 = \text{一定}$ ）、AR(1) 係数 β_k を変えた場合の、ポピュレーションダイナミクスの変調を解析する。簡単のため漁業のない個体群を仮定し、 ξ だけによる振動を考える（ $\sigma_{\varepsilon_\xi}^2$ が一定であっても、環境変数の分散 σ_ξ^2 は $1 - \beta_\xi^2$ に反比例して変化する）。式 (15) から β_ξ の変化に伴い密度効果の強さ D は図 5a のように変化する。 $0 < \gamma < 2$ ($-1 < \lambda < 1$) なる任意の γ について、 $\beta_\xi \rightarrow 1$ のとき $D \rightarrow 0$ となる。個体群成長率における負のフィードバック効果の低減により、ポピュレーションゆらぎの減衰が緩やかになりシステムの平衡点への緩和時間がたいへん長くなる（緩和過程の slowing down という）。 $D \rightarrow 0$ の極限において、ポピュレーションダイナミクスは、システム固有のレジリアンス γ の如何によらず、ランダムウォークする。一方、 ξ が負の時間相関をするとき、密度依存性の強さは大きくなり、任意の γ について、 $\beta_\xi \rightarrow -1$ のとき $D \rightarrow 2$ となる。 $D \rightarrow 2$ の極限で、個体群サイズは $n(t+1) = -n(t) + \varepsilon(t+1)$ のように振動し、さらに書き下すと $n(t+1) = n(t-1) + [\varepsilon(t+1) - \varepsilon(t)]$ が得られる。したがって、個体群振動の振幅はランダムウォークし、システムはやはり非定常となる。つまり、 $\beta_\xi \rightarrow -1$ の極限で、ポピュレーションダイナミクスは負のフィードバック効果を示すにもかかわらずシステムは制御されない。 $\lambda (= 1 - \gamma) \geq 0$ のいずれにせよ、 $\beta_\xi \rightarrow \pm 1$ のとき、個体群の復元力は低下し、極限においてポピュレーションゆらぎ σ_n は発散する（図 5b）。そして

$$\partial \sigma_n^2 / \partial \beta_\xi = 0 \quad \text{at} \quad \beta_\xi^* = -\lambda + \mathcal{O}(\lambda^3) \quad (31)$$

となる β_ξ^* で、ゆらぎの大きさ σ_n^2 は極小値を取ることがわかる。環境ゆらぎは、時間的に正に相関しているとき、個体群サイズの平衡点の不確定性および相補時間 L_c をともに増加させる効果を持つ（図 5c と d）。

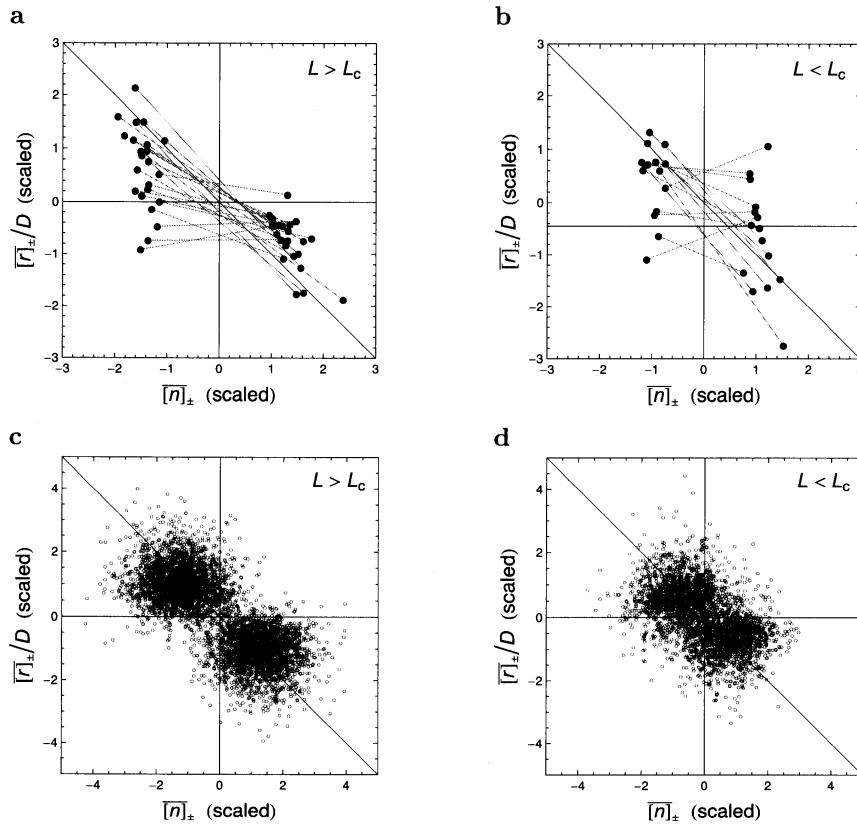


図 3: ポピュレーションダイナミクスの平均密度効果の可視性と平衡点の不確実性との関係。 $\bar{n}_{\pm} (= \sum_{n(t) \geq 0} n(t) / \#_{n(t) \geq 0})$ に対する $\bar{r}_{\pm}/D (= D^{-1} \sum_{n(t) \geq 0} r(t) / \#_{n(t) \geq 0})$ のプロット。個体群の ($n \geq 0$ に対する) 平均成長率の密度依存性を、38 の北大西洋漁業資源のうち時系列長さ L が相補時間 L_c より長いデータ (a), および短いデータ (b) に別けて図示してある (平均成長率はそれぞれの個体群の密度効果の強さ D で割ってある)。x 軸、y 軸ともにそれぞれの個体群サイズの不確定の幅 $\sqrt{2\Delta n}$ でスケールしプロットしてある。実線は $y = -x$ を表す。ダイアグラム c (あるいは d) は図 a (あるいは b) の密度依存関係のシミュレーションを示してある。北大西洋漁業資源の各ダイアグラムに対応した資源時系列をシミュレーションし平均成長率を各 100 対ずつプロットしてある。図 b および d にプロットしたように時系列長さが $L < L_c$ の場合、システムは不確定領域のなかにあり成長率の密度依存関係は不明瞭である。シミュレーション時系列に対し、平均密度効果 $\bar{r}_{\pm} \leq 0$ が見える頻度を図 4 に示した。

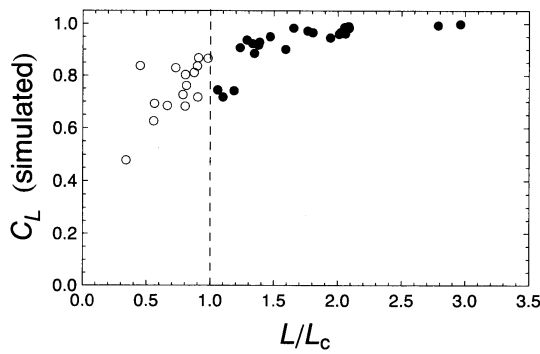


図 4: 密度効果の可視確率 (C_L)。38 の北大西洋漁業資源の時系列のシミュレーション結果 (図 3c と d) の平均成長率が $\bar{r}_{\pm} \leq 0$ となる頻度を時系列長さに対してプロットした (各漁業資源に対しシミュレーション回数は 1000 回)。 $L > L_c$ である漁業資源 (●) ではほぼ 8 割以上のシミュレーションで密度効果が目に見えるのに対し、 $L < L_c$ の資源 (○) では $\bar{n}_{\pm}$ は不確定領域 $\pm\sqrt{2\Delta n}$ の内側に入ってしまうシステムは平衡点に向かっているか否は判然としない。

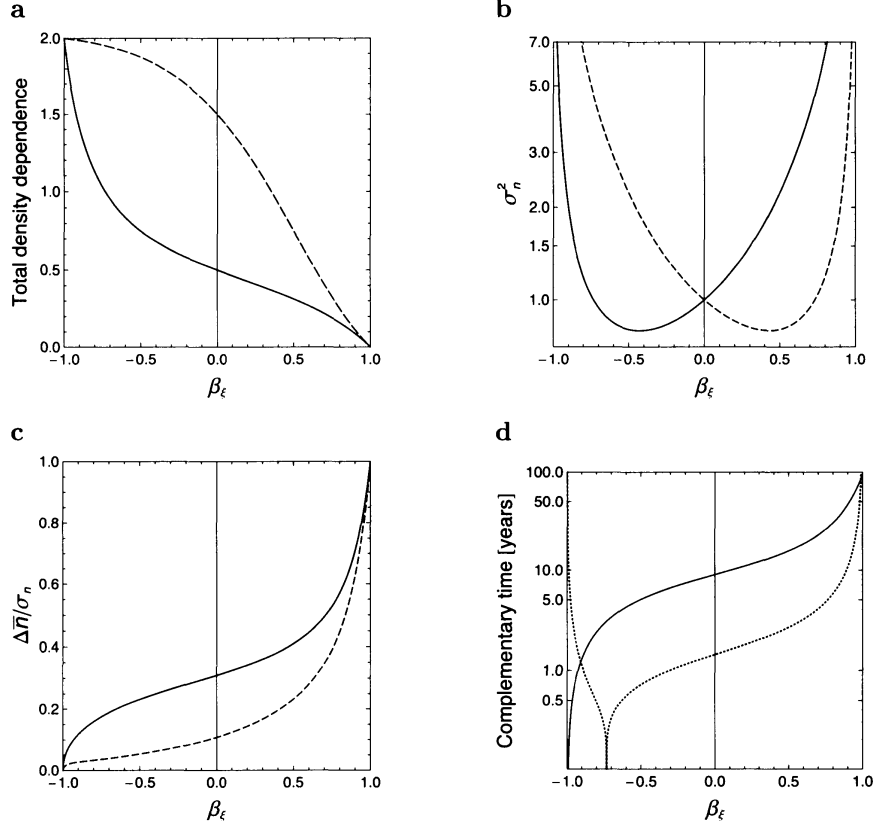


図 5: 環境ゆらぎの時間相関による個体群の不安定化。(a) 密度依存性の強さ D 。(b) 個体群サイズの分散 (片対数プロット)。 $\beta_\epsilon = 0$ の場合の分散でスケールしてある。(c) システムの平衡点の不確定の幅。(d) 相補時間 L_c (実線) と緩和時間 T_{eq} (点線)、ただし $D > 1$ に対しては $T_{eq} = -1/\ln|1-D|$ を与える (片対数プロット)。解析では観測期間は $L = 30$ 年、 $\lambda = 0.5$ (実線) あるいは $\lambda = -0.5$ (破線) とした。

$\beta_\epsilon \rightarrow 1$ の極限では、個体群を如何に長く観測しようとも (時系列長さ L がどんなに大きくても)、 γ によらず $\Delta \bar{n}/\sigma_n \rightarrow 1$ となり、システムの密度依存性は検出できない。また $\beta_\epsilon \rightarrow \pm 1$ の両側の極限において、 $\Delta \bar{n} \rightarrow \infty$ が確認できる。このように、外生変数のゆらぎに時間相関があるとき、システムに『隠れた』密度依存性 (Solow, 1990; Reddingius, 1990) が生じる。

また、密度依存性 ($0 < D < 2$) によらず、 $L_c = (2D^{-1} - 1)\pi > 0$ であるので相補時間は常に正値である。一方、緩和時間 T_{eq} は非負実数値と複素数値の両方を取ることができる。 $D > 1$ (つまり $\sum_{\Delta t=0}^{\infty} \rho(\Delta t) < 1$) に対し、緩和時間は複素数 ($T_{eq}^{-1} = -\ln|1-D| + \pi i$) となり、ポピュレーションダイナミクスは周期 2 年の減衰振動をし、1 周期の間に平均 $100 \times |1-D|^2$ パーセント、振幅は減衰する。 $D = 1$ のとき $T_{eq} = 0$ となり、ポピュレーションダイナミクスは臨界減衰する。

5 線形モデルの拡張と ARMA モデルの導出

最近、Ives et al. (2010) は自己回帰移動平均 (ARMA) モデルを使って、生態時系列データから緩和時間や密度効果の強さなどポピュレーションダイナミクスの特徴を表す要約尺度の抽出を試みた。ARMA モデルも線形確率モデルであり、ここでは式 (5) との関係を考えよう。式 (5) を変形し $F_* f(t+1) = -n(t+1) + \lambda n(t) + w\xi(t+1)$ を式 (7 下) に代入し変数 f を消去すると次式を得る。

$$-n(t+1) + \lambda n(t) + w\xi(t+1) = \beta_f \left(-n(t) + \lambda n(t-1) + w\xi(t) \right) + \varepsilon_f(t+1) \quad (32)$$

これを変形し

$$(\beta_\xi - \beta_f)w\xi(t) = n(t+1) - (\lambda + \beta_f)n(t) + \lambda\beta_f n(t) - \varepsilon_\xi(t+1) + \varepsilon_f(t+1) \quad (33)$$

さらに式 (7 上) に代入し変数 ξ を消去すると、3 次の AR 項と 1 次で 2 変数の移動平均 MA 項よりなる差分方程式が得られる。これを 3 次元ベクトル ARMA(1,1) 過程で表し次式を得る。

$$\mathbf{n}(t) = \mathbf{B}\mathbf{n}(t-1) + \sum_{j=0}^1 \alpha_j \varepsilon(t-j) \quad (34)$$

ここで $\mathbf{n}(t) = (n(t), n(t-1), n(t-2))'$ および $\varepsilon(t) = (\varepsilon_\xi(t), \varepsilon_f(t))'$ は列ベクトルで、ARMA 係数行列は次式で与えられる。

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} \lambda + \beta_\xi + \beta_f & -\lambda\beta_\xi - \lambda\beta_f - \beta_\xi\beta_f & \lambda\beta_\xi\beta_f \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \quad \alpha_0 = \begin{pmatrix} 1 & -1 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \quad \alpha_1 = \begin{pmatrix} -\beta_f & \beta_\xi \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \quad (35)$$

こうしてシステム固有のレジリアンス γ に対応する減衰係数 $\lambda (= 1 - \gamma)$ と、外生変数のゆらぎの相関係数 β_k は、ポピュレーションダイナミクスを記述する方程式の AR 項の中に、対称的なパラメータとして現れる。そして、 λ 、 β_ξ および β_f は行列 $\mathbf{B}$ の固有値となっている。これらに対応する固有列ベクトルは $(1, \lambda^{-1}, \lambda^{-2})'$ などとなる。MA ノイズ項を無視すると、最も大きい固有値がポピュレーションダイナミクスの指数関数的緩和を支配する。図 5 に、最大固有値に対応するポピュレーション過程の緩和時定数に対し、ポピュレーションダイナミクスの緩和時間 T_{eq} をプロットした。両者が一致する角度 45 度線の周りにデータ点は散っていることが見て取れるが、これは MA ノイズ過程の時間相関が原因である。この MA ノイズの時間相関は 2 つの外生変数の絡み合いに起因しており、式 (30) に示したように分散 $\sigma_{\varepsilon_k}^2$ の変化により T_{eq} は変化する。また、式 (5) から得られた ARMA モデルから、 $\lambda + \sum_k \beta_k = 0$ のとき、ポピュレーションダイナミクスは無相関（時間的に独立）に変動しシステムは強い平均回帰を示すことがわかる。これは、外生変数 f を無視したとき、環境ゆらぎの時間相関係数に対しポピュレーションゆらぎが最小となるときの β_ξ が、式 (31) で与えられることと一致する。

さて、線形確率モデル、式 (5)、において外生変数の数を $p-1$ 個に増やし、次の方程式を考える。

$$n(t+1) = \lambda n(t) + \sum_{j=1}^{p-1} \eta_j(t+1) \quad (36)$$

ここで外生変数 η_j はポピュレーションゆらぎ n と独立で、AR(1) 過程 $\eta_j(t+1) = \beta_j \eta_j(t) + \varepsilon_j(t+1)$ に従うとする (ε_j は iid ノイズ項)。すると上記と同じやり方で、次の ARMA($p, p-2$) モデルが導かれる。

$$n(t) = \sum_{i=1}^p b_i n(t-i) + \sum_{i=0}^{p-2} \sum_{j=1}^{p-1} \alpha_{ij} \varepsilon_j(t-i) \quad (37)$$

(MA 項は $p-1$ 個の変数 ε_j よりなる)。ここで ARMA 係数 b_i および α_i は、それぞれ次の x に関する p 次および $p-2$ 次方程式の右边を展開した i 次の項の係数として与えられる。

$$\sum_{i=0}^p b_i x^{p-i} = (\lambda - x) \prod_{i=1}^{p-1} (x - \beta_i) \quad (38)$$

$$\sum_{i=0}^{p-2} \alpha_{ij} x^{p-2-i} = \prod_{\substack{i=1 \\ i \neq j}}^{p-1} (x - \beta_i) \quad (39)$$

式 (38) の左辺を 0 と等値すると、これは ARMA モデルに対する特性方程式となり、したがって、この固有値は λ および β_i ($i = 1, \dots, p-1$) となる。Ives et al. (2010) は、個体群サイズの観測データの時系列解

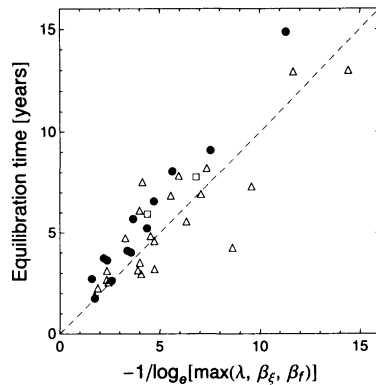


図 6: 緩和時間 T_{eq} とポピュレーションダイナミクスの 3 つの時定数のうちの最大値との比較。3 種のシンボルは、38 の北大西洋漁業資源のうち λ が ARMA モデルの最大固有値 (●)、加入量の相関係数 β_ϵ が最大 (△)、また漁獲死亡率の時間相関係数 β_f が最大 (□) であるものを示す。破線は $y = x$ を表す。

析から、モデルの次数 p とともに ARMA 係数を推定する方法を提出している。したがって、この p は個体群を擾乱する『隠れた』外生変数の数の推定値を与え、ARMA モデルの特性方程式の固有値は ARMA 係数の推定値から計算でき、これは未だ隠れた擾乱過程の時間相関係数を与える。このことは、環境変動の影響や漁獲の影響などが時系列データとして得られなくても、ポピュレーションダイナミクスに摂動を加える何らかの生態学的過程が、個体群サイズの観測時系列だけから標準的なデータ解析方法によって見つかる可能性を示している。

参考文献

- Brook, B. W., and C. J. A. Bradshaw. 2006. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. *Ecology* **87**:1445–1451.
- Bulmer, M. G. 1975. The statistical analysis of density dependence. *Biometrics* **31**:901–911.
- Dennis, B., and M. L. Taper. 1994. Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing. *Ecol. Monogr.* **64**:205–224.
- Dixon, P. A., M. J. Milicich, and G. Sugihara. 1999. Episodic fluctuations in larval supply. *Science* **283**:1528–1530.
- Godfray, H. C. J., and M. P. Hassell. 1992. Long time series reveal density dependence. *Nature* **359**:673–674.
- Hanski, I. 1990. Density dependence, regulation and variability in animal populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **330**:141–150.
- Hassell, M. P., J. Latto, and R. M. May. 1989. Seeing the wood for the trees: detecting density dependence from existing life-table studies. *J. Anim. Ecol.* **58**:883–892.
- Holyoak, M., and J. H. Lawton. 1992. Detection of density dependence from annual censuses of bracken-feeding insects. *Oecologia* **91**:425–430.
- ICES, 2008. ICES Advice 2008, Report of the ICES Advisory Committee.
- Ives, A. R., K. C. Abbott, and N. L. Ziebarth. 2010. Analysis of ecological time series with ARMA(p, q) models. *Ecology* **91**:858–771.
- Jonzén, N., J. Ripa, and P. Lundberg. 2002. A theory of stochastic harvesting in stochastic environments. *Am. Nat.* **159**:427–437.

- Krebs, C. J. 2002. Two complementary paradigms for analysing population dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **357**:1211–1219.
- Kubo, R., M. Toda, and N. Hashitsume. 1995. *Statistical Physics II. Nonequilibrium Statistical Mechanics*. Second corrected printing edition. Springer-Verlag, Berlin.
- Lande, R., S. Engen, B.-E. Sæther, F. Filli, E. Matthysen, and H. Weimerskirch. 2002. Estimating density dependence from population time series using demographic theory and life-history data. *Am. Nat.* **159**:321–337.
- Lundberg, P., E. Ranta, J. Ripa, and V. Kaitala. 2000. Population variability in space and time. *Trends Ecol. Evol.* **15**:460–464.
- McArdle, B. H. 1989. Bird population densities. *Nature* **338**:628.
- Myers, R. A., and N. G. Cadigan. 1993. Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**:1576–1590.
- Pollard, E., K. H. Lakhani, and P. Rothery. 1987. The detection of density-dependence from a series of annual censuses. *Ecology* **68**:2046–2055.
- Reddingius, J. 1990. Testing for density dependence: a secondary note. *Oecologia* **83**:50–52.
- Roughgarden, J. 1975. A simple model for population dynamics in stochastic environments. *Am. Nat.* **109**:713–736.
- Royama, T. 1981. Fundamental concepts and methodology for the analysis of animal population dynamics, with particular reference to univoltine species. *Ecol. Monogr.* **51**:473–493.
- Shenk, T. M., G. C. White, and K. P. Burnham. 1998. Sampling-variance effects on detecting density dependence from temporal trends in natural populations. *Ecol. Monogr.* **68**:445–463.
- Shepherd, J. G., and D. H. Cushing. 1990. Regulation in fish populations: myth or mirage? *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **330**:151–164.
- Sibly, R. M., and J. Hone. 2002. Population growth rate and its determinants: an overview. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **357**:1153–1170.
- Solow, A. R. 1990. Testing for density dependence: a cautionary note. *Oecologia* **83**:47–49.
- Solow, A. R., and J. H. Steele. 1990. On sample size, statistical power, and the detection of density dependence. *J. Anim. Ecol.* **59**:1073–1076.
- Sparholt, H., M. Bertelsen, and H. Lassen. 2007. A meta-analysis of the status of ICES fish stocks during the past half century. *ICES J. Mar. Sci.* **64**:707–713.
- Strong, D. R. 1986. Density-vague population change. *Trends Ecol. Evol.* **1**:39–42.
- Walters, C., and A. M. Parma. 1996. Fixed exploitation rate strategies for coping with effects of climate change. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**:148–158.
- Woiwod, I. P., and I. Hanski. 1992. Patterns of density dependence in moths and aphids. *J. Anim. Ecol.* **61**:619–629.