

システム生態学

名古屋大学理学部 島津康男

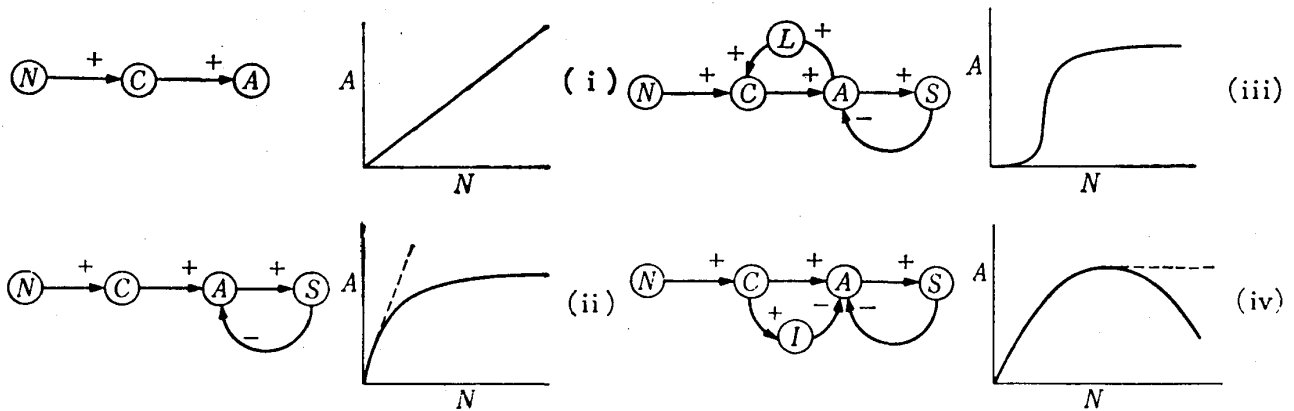
1. 生態系のシステム特性

生物の集団を、それを取りまく自然界との関係でとらえるのが生態学(ecology)である。そして ecology は経済学(economy)と同じくギリシャ語の家(oikos)を語源にもち、いわば生物のすむ家(世界)の学問といえる。それも、生物機能のミクロ(器官・分子レベル)なことにはふれず、最底単位でも一本の木、一匹の虫、つまり個体レベルでとらえるところの、換言すればマクロの生物学である。ところで、現実の生物界では個体一つだけが存在することはなく、同じ種の集団としての“個体群”，違った種の個体群の相互作用としての“community”，さらに植物も動物も一体になって作っている小宇宙としての“生態系(ecosystem)”がある。後者の例としては森の世界を思いおこせばよからう。

個々の因果関係のしくみを分析的に扱うことをやめ、全体のしくみを総合的にとらえるのは“システムとしてみる”立場である。とすれば生態学＝システム生物学でありシステム生態学というのは屋上屋を架す類いかもしれない。ここであえてシステム生態学とうたったのは、ecosystem という生態学固有の概念との混合をさけ、システム概念で一般的に生物の世界を記述することを強調したいからである。現にシステムのでない生態学も存在する。

生物界の相互作用は、食う食われるの関係を基本にしている。つまりエネルギー・物質の変換システムである。しかし、この食う食われる関係も決して単純でないことを第1図に示そう。エサ N がたくさんあるほど、エサに出会う回数 C は増え、従って攻撃回数 A も比例して増えるだろう(i)。現実にはたくさん食べると満腹度 S が増えて食べなくなる。つまり負のフィードバックがおこり、結果として頭打ちをおこす(ii)。一方、何回も攻撃していると、捕えるのがうまくなるという学習効果 L があるので、 N が小さいとなかなか捕らず、 N がある程度の大きさになると A が急に増える(iii)。また、エサが濃縮

脚注 この文は座談会「生態学の将来」(近日掲載予定)に寄せて、生態学の解説として書いていただいたものです(編集部)。



第1図 (N) エサの数 (C) エサを見つける回数 (A) エサを捕える回数
(S) 満腹度 (L) 学習効果 (I) 機能阻害効果

(N) →⁺ (C) において、+はNが増えるとCが増えることを示す。

(S) →⁻ (A) において、-はSが増えるとAが減ることを示す。

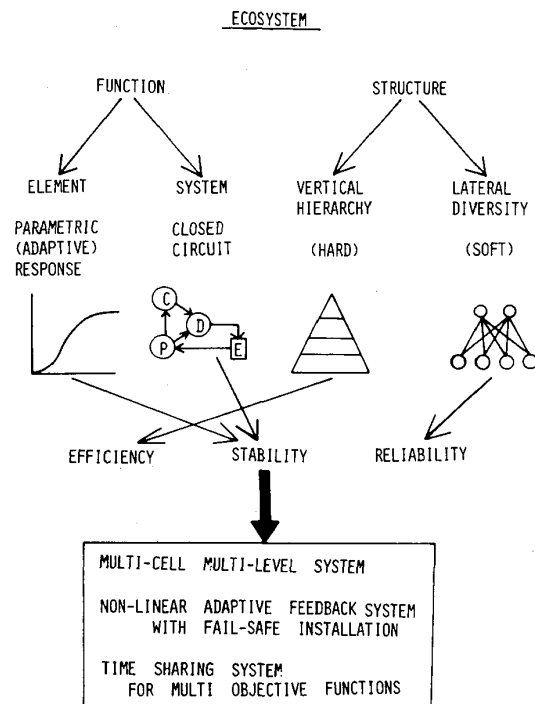
している有害物質をとりこむことによって機能が低下すると、みつけてもうまく捕えられないと抑制効果Iがおこるので、(iv)のような右下りの傾向を生ずる。このように、現実では(ii)~(iv)のような、非線型現象が一般的である。さらに影響が時間をおいてあらわれる time lag の現象も少なくない。

ここで、生態系のシステムとしての特性を第2図にまとめてみた。左半分が機能 (function) からみた特性で、全体としては、

P (生産者) 光合成によって無機物から有機物を作るもの (植物)

C (消費者) 自分では有機物を作れず、他の生物を食べねばならないもの (動物)

D (分解者) P, Cの死体, 排



第2図

排泄物を分解して大気中に CO_2 を戻すもの（バクテリア）

のワンセットからなり、これと E（大気などのいわゆる物理・化学環境）とで閉じた物質循環システムを作っている。そしてエネルギーに関しては本質的に逸散システムである。また P, C, D の各要素は第 1 図にみたような複雑なレスポンス特性をもつ。特に環境変化に応じて特性を変えるパラメトリックなレスポンスであることが著しい。

次にこれらの要素のくみ合わせ方式つまりシステムの構造 (structure) 特性をみると、エネルギーの流れる方向（タテ）には並び順序が決まっていて、馬は豆を食うが豆は馬を食わない。〔階層構造 (hierarchy)〕馬のエサは豆だけではない、一般に P, C, D は、それぞれ多くの種からなって、メニューが豊かである。〔種の多様性 (diversity)〕

これをタテにハード、ヨコにソフトな構造とよぶ。後者は一種のフェイルセーフ（安全装置）とみられる。一つの生態系の P, C, D のそれぞれが、もし一つの種だけからできていれば、環境が変化して P, C, D のどれかが、死滅した時、システム全体がこわれてしまう。優勢種が減びても、それまで少数派であった種のうち新しい環境により適応できるものがとって代わり、システムの機能を維持するわけである。

第三に、生態系が多重構造をもつことが指摘される。個体→個体群→community→生態系の多重構造については既にふれたが、さらに生態系は環境条件に結びついているので、例えば気候が違えば要素のくみあわせ、つまり生態系の構造も違っている。また自然界における物質循環システムは物質によって違った大きさをもち、日本のある森林がとりこむ元素が、直接にアメリカの土壌から供給されることはない。一本の木ですら、ミネラルの相当部分を自分の枯葉からの再循環でまかなっているのである。そこで、究極としては地表全体が一つの生態系であることは確かでも、海中と陸上、大陸毎、気候区毎、水系毎と、それぞれある程度閉じたシステムを作り、開いている程度によってより上位（大規模）のシステムと多重構造をなす。大気に対して開いていることを別にすると、大森林などは地域の規模で相当程度の自給自足をし、小宇宙を作っているといえる。

一般にシステムの特性を

A) 効率 (efficiency) 出力と入力之比

B) 安定性 (stability) 入力の変動しても出力が変動しない性質

C) 信頼性 (reliability) フェイルセーフ

で表現するが、生態系がこれらをどのように実現しているか、第2図から考えてほしい。人間の作るシステムでは、ふつう負のフィードバックで安定性を確保する。生態系では、その他要素のレスポンス特性も役立っている。また(B), (C)の違いについても注意してほしい。効率と他の二つとは一般に両立しない。生態系の場合、上記の目的関数を時間をずらせて両立させているようにみえる。つまり夏は効率最大を優先、冬は安定性最大を優先というように時分割 (time sharing) する。また森林の形成において、一年性草→多年生草→低木→巨木と次第につけ加わって多様性をまし、時とともに安定性、信頼性をますと共に効率がおちて、ついに成長ゼロの定常状態に達する。以上のようにして長時間ですべてをみたすという方法をとっているようにもみえる。生態系のこのような特性は、地球上で生命が発生して以来、長い間に作られたものである。いわば、生態系は自然環境にうまくはまりこんで、バランスのとれた物質循環系を作っている。その際、環境との入口 (P), 出口 (D) が重要な役わりを果しており、逆にいうと P, D がしっかりさえしていれば生態系と環境との斉合はうまく行くようである。

ここで、生態系のバランスと進化との関係について一言しておかねばなるまい。環境が変化しても、個体 (群) の機能と種のくみ合わせとが変わることによって生態系が対応するといった。つまり生態系は本質的にダイナミック・システムで、時とともに変化する。一方、要素及びその機能が、変化し、それが遺伝する現象が進化で、生態学と進化学との差は時間スケールの違いに対応しよう。しかし、両者は漸移的であろう。生態系のシステム特性を数量的に記述することは、まだはじまったばかりである。従って進化をも含めた議論はもっと先のことになるだろう。

2. 食う食われるの関係のモデル

この問題には昔から Lotka-Volterra のモデルがあり、数理生物学の本命であった。x, y をそれぞれエサ、捕食者の個体数とすると、

$$\frac{dx}{dt} = (a - cy) x$$

$$\frac{dy}{dt} = (-b + dx)y \quad \dots\dots\dots(1)$$

これが、Lotka-Volterraの基本式であるが、生態学側の批判として

- (1) 満腹による頭打ちを考えてない ($x \rightarrow \infty$ でも $dy/dt \rightarrow$ 有限のはずだ)
- (2) 密度効果による頭打ちを考えてない (x は logistic のはずだ)
- (3) エサがないと y はすぐ死に絶えるはずだ。
- (4) エサのエサは？
- (5) 捕食行動の様式が入ってない。
- (6) x, y には不連続(世代の交代)があり、しかも年令によって出生、死亡率が変るはずだ。etc

がある。生態学的事実を考慮した改良がいろいろなされているが、ここでは篠崎(1967)による

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \lambda_1 x \left(1 - \frac{x}{X}\right) - \frac{axy}{1 + ahx} \\ \frac{dy}{dt} &= \lambda_2 y \left(1 - \frac{y}{Kx}\right) \end{aligned} \quad \dots\dots\dots(2)$$

を扱ってみよう。ここで、 a は単位時間にエサを攻撃する回数、 h は攻撃の間隔時間、 K はエサが成長に廻るわりあい、つまり食物としての効率で、 λ_1, λ_2 は増殖率である。

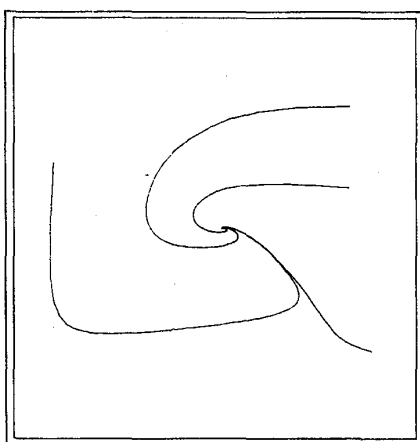
(2)の平衡点($dx/dt = dy/dt = 0$)は、

$$\begin{aligned} x = 0, \quad y = 0 & \quad \text{2重縮退} \\ x = X, \quad y = 0 & \quad \text{単純鞍部点} \\ x = X_F, \quad y = Y_F = KX_F & \end{aligned}$$

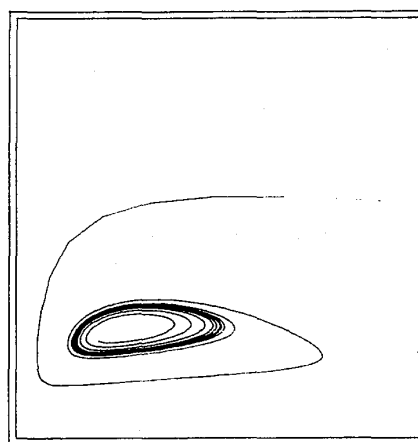
ただし x_F は、

$$ahx^2 + \left(1 + \frac{aKX}{\lambda_1} - ahX\right)x - X = 0$$

の正根である。(2)の数値解のもつ性質については、島津ら(1972)、浦部(1974)を参照していただきたいが、ここでは一、二の結果を第3図(A)、(B)に示した。特に



第3図 (A)



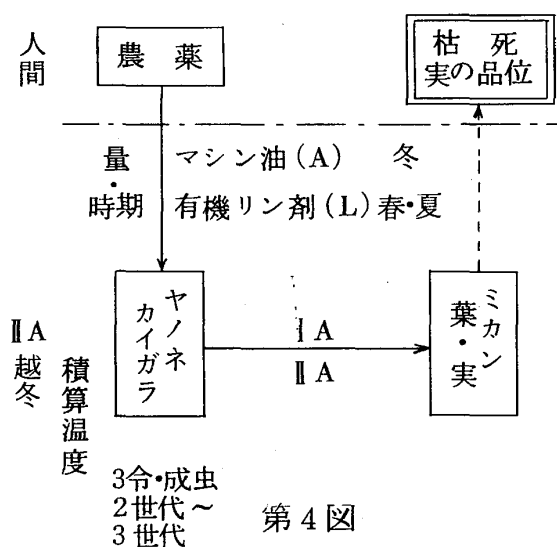
第3図 (B)

注目すべきは(B)であって、どこから出発しても特定の閉軌道にまきついてしまっている。これは、非線型振動論において、limit cycle とよばれるものである。

詳しい解析を行ってみると、パラメーターの広いはんいについて limit cycle が存在する。個体数の変動にみられる周期性が、系に固有の性質なのか、気温などの環境要因の周期変動によるものか、について昔から多くの議論がある。また系に固有としても統計的な変動のあらわれとの議論がある。ここでは、決定論的な解としても limit cycle が存在し、初期値の如何によらず定常振動（第3図(B)のように角ばった軌道は、振動がパルス的であることを示す）になることが示された。

個体群の食う食われるの関係は、数理生物学の目玉商品であり、非線型振動論のよい例題でもあった。さらに(1)をn種の関係に拡張して統計力学的なとり扱いをすることも試みられている。しかし、生態学の内部では、一般化・抽象化よりも、現実の捕食行動にもとづいたモデルへの関心が大きい。

第4図のような、2種類のエサと1種類の捕食者との系は、モデルの第2段階として興味がある。エサに関する多様性が、入



第4図

っていて、第2図の構造特性を2つとも最低限みたしているからである。2種のエサの間に食う食われるの関係はないが、なわばり争いといった面での相互作用がある。

その時

$$\frac{dx_1}{dt} = \lambda_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1 + dx_2}{X_1} \right) - a_1 x_1 x_3 = f_1(x_i, \alpha)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = \lambda_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2 + 1/\alpha x_1}{X_2} \right) - a_2 x_2 x_3 = f_2(x_i, \alpha)$$

$$\frac{dx_3}{dt} = \lambda_3 x_3 \left(1 - \frac{x_3}{K_1 x_1 + K_2 x_2} \right) = f_3(x_i, \alpha) \quad \dots\dots\dots (3)$$

となる ($h_1 = h_2 = 0$ としてある)。この式の解の特性を求めること自身興味ある問題だが、ここでは

$t = T$ で $x_3 = \max$ になるよう $\alpha(t)$ を操作せよ。

ただし $\alpha_0 < |\alpha(t)| < 1/\alpha$ 。

という制御の問題として考えてみよう。エサ同志を牽制させ ($\alpha > 0$)、または協調 ($\alpha < 0$) させて、目的とする x_3 を最大にしようというわけである。

Pontryagin の最大原理を用いると、上記の問題は Hamiltonian

$$H = Z_1 f_1 + Z_2 f_2 + Z_3 f_3$$

を max にすること、あるいは

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i$$

$$\frac{dx_i}{dt} = - \frac{\partial H}{\partial x_i}$$

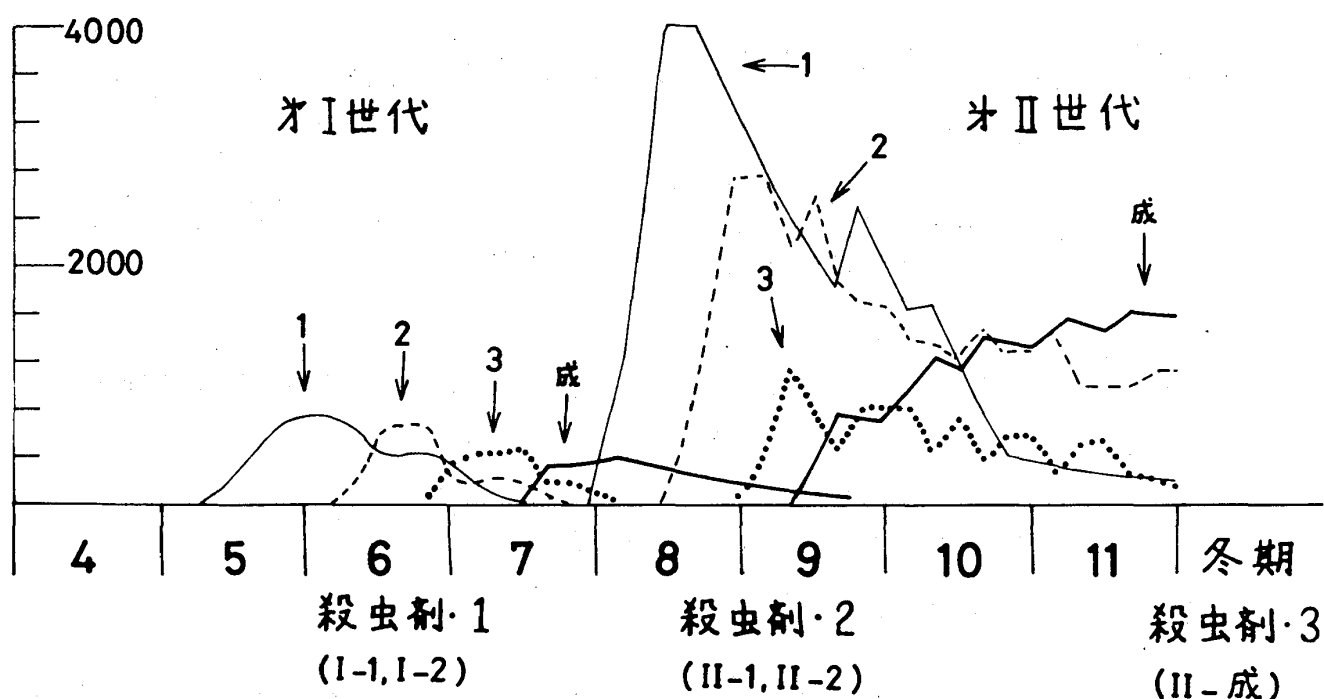
$$t = 0 : \quad x_i = x_{i,0}$$

$$t = T : \quad z_1 = z_2 = 0, \quad z_3 = 1 \quad \dots\dots\dots (4)$$

をみたす $\alpha(t)$ を求めることに帰する。 f_i を H に入れると一般に

$$H = A\alpha + B/\alpha + C$$

の形になることがわかる。 $\partial H / \partial \alpha = A - B/\alpha^2$ であるから、 $\alpha = \pm (A/B)$ で $H = \max$, つまり Bang-Bang 制御になっている。結果の一例を第5図に示した。ここで



第5図

(A)は $\alpha(t)$, (B)は $x_1(t)$, $x_2(t)$, $x_3(t)$ の軌跡を表わしている。そして水平面を x_1, x_2, x_3 を垂直方向にとった三次元投影をグラフィック・ディスプレイしたもので、短かい曲線は α =一定のままで進んだ時、曲りくねった方は α を変えた場合で、(A)における α の切り換え点に対応するところを記号 Bで示した。 α を切り換えることによって $x_3(T)$ が大きくなっていることがわかる。このモデルは、 x_1 =農業, x_2 =工業, x_3 =都市(消費者)とみた経済成長モデルにもなっていることを注意しておきたい。農業と工業とをどのように操作するかが、低開発国の先進国化の重要な戦略なのである。生態学と経済学との相似性はここにも現われている。

3. 害虫総合防除システム

生態系をシステム的にみる一つの例として、害虫の問題をあげよう。植物とそれに寄生する虫とは一つの生態系を作っているが、これにさらに人間が加わると、どういうことになるだろうか。その例を第6図に示したが、ミカンにつく害虫ヤノネカイガラ虫を退治するのに、2種類の薬が使われる。

そこで木が枯れたり実の品位が商品価値の限界以下になったりしないように、しかも薬の使用がなるべく少なくてすむように、散布の量と時期とを決定しよう、という制御の問題を考えよう。

ヤノネカイガラ虫の生活史は次の通りである。

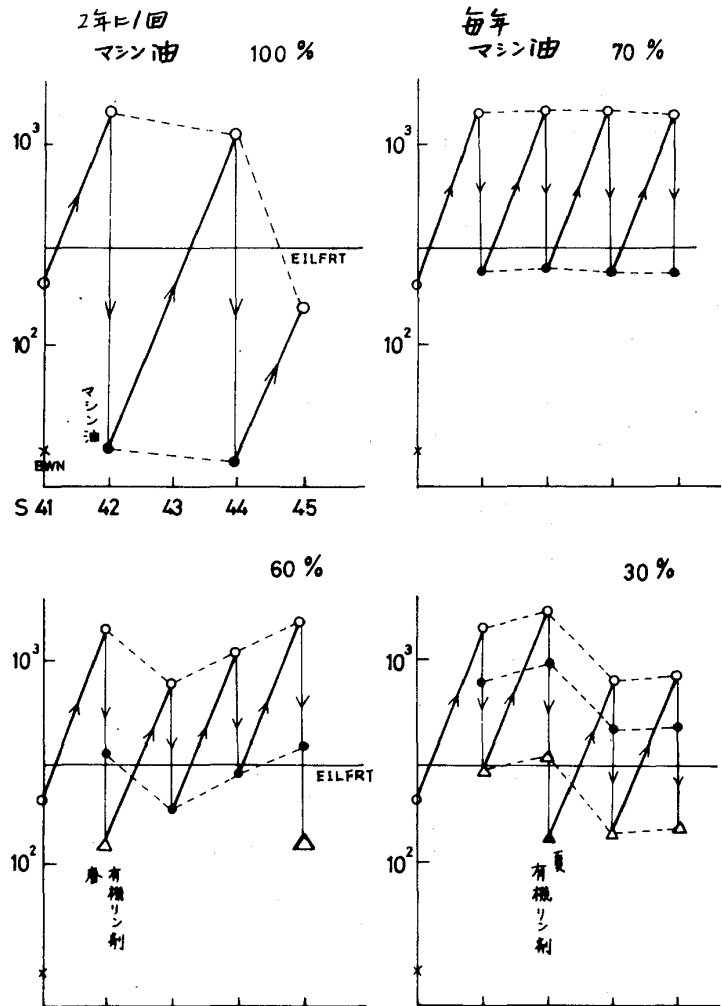
(1) 毎日の最高気温を T_i , T_o , C を地域によって決まる定数とすると、

$$\sum_i (T_i - T_o) \geq C \quad (5)$$

の条件をみたすようになった時、1令の幼虫が生まれはじめ（胎生）しかもある時間巾にわたって発生がつづく。気温に比例してホルモンを分泌し、その積算値がある値になると生物機能が働き出すとい

った体内積分計があるからだが、システム生態学では、そのメカニズムには、ふれない。

(2) 脱皮を行って2令、3令と進み3令まで成虫してから成虫になるが、(5)と同じように、 $(\text{気温} - T_o^1)$ の積算値がある値になると次の令に進む。従ってたとえ発生がおくられても、その後の気温の上昇によっては、前に発生したものに追いつくこともあり、発生時の頻度分布のスペクトルは崩れてくる（第7図）。もちろん成長の間に死亡するの



第6図

で、スペクトルのピークは落ちてくる。

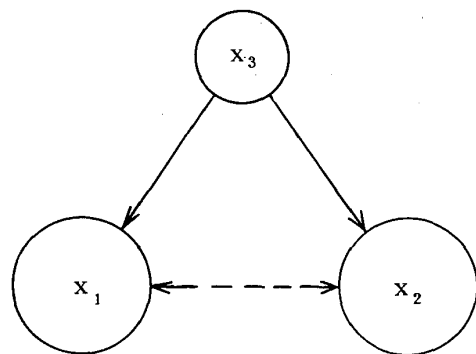
(3)成虫は(1)と同じ条件で第2世代の1令幼虫を生み、以後第1世代と同じ経過を辿る。

(4)気温がある値以下に下がると、それまでに成虫になれなかったものは死滅し、成虫だけが越冬して、次の春に(1)をはじめめる。

(5)薬としては、1令・2令の幼虫にだけきく有機リン剤と、冬期にまくマシン油（成虫を物理的に窒息させる）とがある。農薬公害としては前者が恐しい。

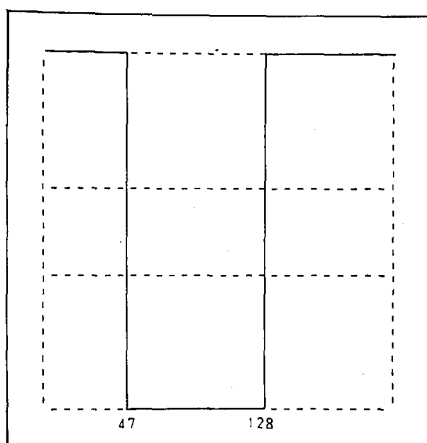
有機リン剤をまく最適時期としては（1令+2令）= max になる時がよい。上記(1)~(4)を実測値より数式化し、気温を与えてシミュレーションした結果の例が第7図である。

年々の気温変動はあっても、システムには積分値としてきくから、シミュレーションによって最適時期の巾を推定することは可能である。次に、薬の散布効率を考慮する。散布は地上からの噴霧によるが、木の頂上にはかかりにくい。そこで葉の何%に有効にまいたかが一つのパラメーターになる。なお、この虫は移動能力が小さく、しかも過密になっても頭打ちがおこらず、極端にいうと木を倒すまで増殖しうる。

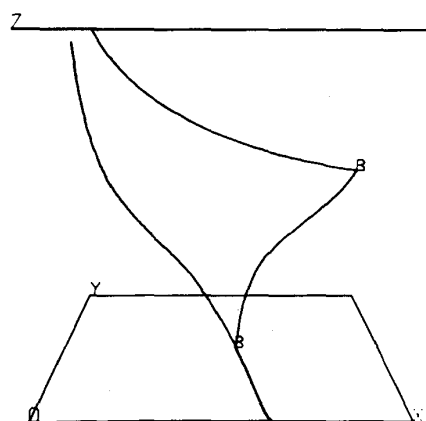


第7図

さて被害が出ると思われる限界虫数を与え散布しなければ将来、被害がおけると予測されたら薬をまくという条件を第7図のシミュレーションに加える。その例を第8図に



第8図 (A)



第8図 (B)

示したが、散布効率が下ると散布時期・積類が変わることがわかる。特に70%という効率がクリティカルで、これ以上だと有機リン剤は不要になってしまう。

現在の実情では 60 % 台であることに注意したい。

4. 富栄養化

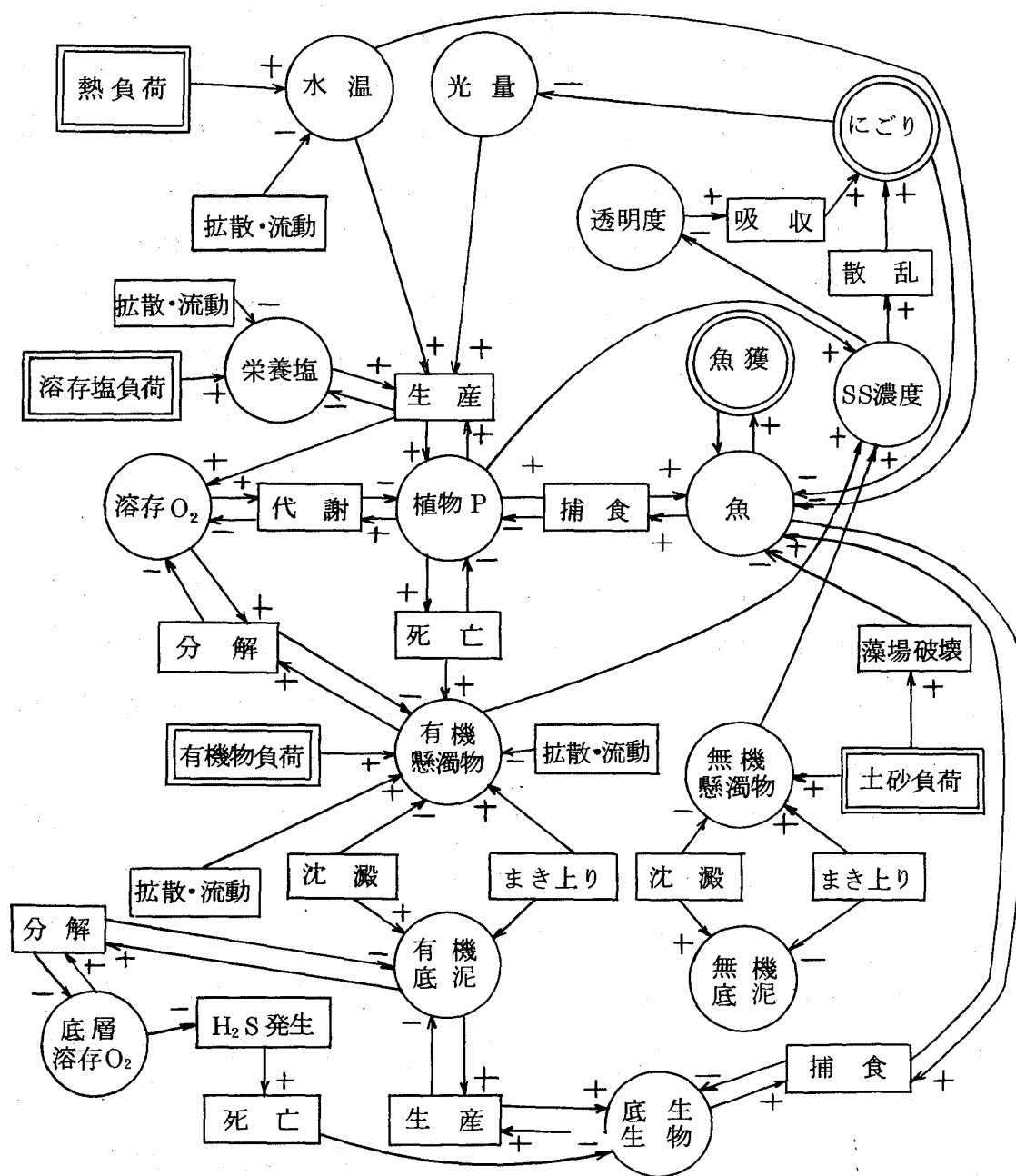
水の中には複雑な生態系がある。要素としては植物プランクトン・動物プランクトン・魚があり、藻のような植物、魚を食べる鳥・人間もその一員として数えねばなるまい。植物プランクトンは陸上の緑色植物に相当する水中の生産者であるが、陸上に比べて水中の生産者はサイズが小さく、そして分散している特徴をもつ。また消費者としての魚は、直接にプランクトンを食べる小型のものと、小型の魚を食べる大型のものとにわかれる。生産者の個体が小さいことから、水虫生態系の階層の段数は陸上生態系のそれよりも多くなっている。食う食われるの関係におけるエネルギー変換効率、つまりエサの体の有機物がもっているエネルギーの何%が捕食者の成長に廻るかは大体 10 % 止まりである。従って、捕食者は自分の体重の 10 倍のエサを必要とし階層が n 段あれば、 n 段目での効率は、 $(0.1)^n$ になる。そこで、段数の多い水中生態系の人間からみた効率は、陸上生態系のそれより小さい。

水は比熱が大きいので、水温の変化は小さく、この点で水中生態系の環境は安定している。その代わり、光合成・呼吸に必要な CO_2 、 O_2 は水への溶解度で量が押えられ、陸上よりもはるかにきゅうくつである。たとえば有機物が流れこんで、その酸化に O_2 がとられると、魚は死んでしまう。

またリン(P)のような栄養塩(ミネラル)が流れこむと、植物プランクトンが異常にふえ、その死骸が水を濁らせ、死骸の分解が O_2 をとってしまい、貧 O_2 条件下での分解が H_2S を発生し、これらが生態系を破壊するに至る。これが“富栄養化”とよばれる現象である。以上の因果関係を図示したのが第9図であって、○ は状態量を、□ は状態量を変化させるプロセスを示している。そして □ は、人間が与える負荷、

◎ は生態系の変化によって生ずる人間へのインパクトである。すなわちこの図は人間側と生態系(＋水的环境)との相互作用までを含んだシステムの構造を表わしている。＋、－は第1図と同じ意味をもち、 $A \xrightarrow{+} B$ は、AがふえればBもふえる正のフィードバックを示している。

第9図は結局炭素(C)、Pなどに関する物質収支の動点バランスを主とするシステム



第 9 図

である。だがこれだけ複雑なシステム構造だと、たとえ連立微分方程式の形に書けたとしても、実際に数値積分はできそうにない。個々の単位プロセスを支配する法則の形を知るだけでも大変だからである。従って単純化された場合についての議論があるだけである。むしろ社会システムのシミュレーションに使われる Systems dynamics の手法などが実用的かもしれない。〔島津ら(1972)〕。

5. おわりに

筆者らのグループの仕事を中心に述べたので、生態学の現状を正しくとらえていないことはもちろんである。しかしこれらが現在、重要なテーマであることも確かである。一般論としては

- (1) 生態系をエネルギー・物質変換システムとみて、物理・化学の言葉にどこまで記述できるか (biogeochemical cycle としての生態系)。
- (2) 生物の世界が本当に生物らしいところはどこか。特に種の多様性を中心にした、環境変化への適応策をどのように数量化したらよいか。

が重要であろう。後者においては、

個体 → 個体群 → community → 生態系

の層構造において、additive でない性質、つまり相互作用をどのように系統的に記述しうるかが問題となる。そして根本には生物界の進化とのつながりが課題として残るであろう。生物の世界はあくまで生物の目で見べきで、化学や物理の目で見てもダメだとの意見がある。それにはもっともなところもあるが、物理の目で見ることのできる部分が決して少くないことも確かだろう。しかし、生物集団の統計力学や情報エントロピーによる種の多様性の表現は、行きすぎ(早やすぎ?)ではなかろうか。

参 考 文 献

筆者のグループの仕事

Sasaba, T. et al. (1973) A preliminary model to simulate the effect of insecticides on a spider-leafhopper system in the paddy field. *Res. Population Ecology*, **15**, 9–22.

Shimazu, Y. et al. (1972) Some problems in ecology oriented environmetology. *Terrestrial environmentology II, Jour. Earth Sci., Nagoya Univ.* **20**, 31–89.

島津康男

島津康男 (1973) システム生態学, 生態学講座 36, 共立出版

篠崎吉郎 (1967) Lotka-Volterra 理論の改良, 第14回日本生態学会大会

Urabe, T. (1974) Modelling by man-machine conversation technique. 1st International Congress of Ecology.

以下は参考になる単行書

Emlon, J. M. (1973) Ecology : An Evolutionary Approach. Addison-Wesley Pub. Co.

Goel, N. S. et al. (1971) Nonlinear Models of Interacting Populations. A Reviews of Modern Physics Monograph. Acad. Press. (Kerner の仕事)

Levins, R. (1968) Evolution in Changing Environments. Monographs in Population Biology 2, Princeton U. P.

May, R. M. (1973) Stability and Complexity in Model Ecosystems. Monographs in Population Biology 6, Princeton U. P.

Pielou, E. C. (1969) An Introduction to Mathematical Ecology. Wiley-Interscience.

Collier, B. D. et al (1973) Dynamic Ecology. Prentice-Hall Inc.