

論文審査の結果の要旨

氏名：寺 尾 卓 真

博士の専攻分野の名称：博士（工学）

論文題名：微小生態系における空間の効果

個体ベースモデルのモデル柔軟性と実生態系解析への応用

審査委員：（主査） 教授 石 川 芳 男

（副査） 教授 村 松 且 典

相模女子大学名誉教授 杉 浦 桂

本研究が対象としている微生物生態系（マイクロコズム）は、生産者（クロレラ）、分解者（バクテリア）、そして捕食者（ロティファ）を構成生物種として含む、最小単位の水系生態系である。また、これらの生物の代謝成生物が物質種として系内に存在し、これらの循環が捕食者による直接捕食以外の生物個体間の食物連鎖を、そしてこれらの系内分布が生物個体に対する環境条件を作り出す。この系は、自然の中から採取されたサンプルをフラスコに封入した上で実験室環境下に置き、自己淘汰を繰り返した末に、自動的に選出されたものである。物質的に閉鎖された環境の中で、上記の生物個体が状況に応じた相互作用の下、精妙なバランスを取り合って共存している。系には光の入射と熱の放射によるエネルギー・フローがあるため、この系は熱力学的に非平衡であり、典型的な複雑適応系である。

このように、多数の生物個体間の相互作用の結果として成立する、複雑な生態系を対象とするにもかかわらず、従来の数理生態学は各生物種の個体数に関する Lotka-Volterra の式（捕食 / 被食関係式）に恣意的な拡張を施すことで得られた常微分方程式を連立させ、数値的にこれを解くことを繰り返してきた。このような取り扱い、各生物種の個体数の経時変化を記述することはできても、そもそも空間の概念を含まないため、生態学的構造（後に述べるコロニーなど）の自発的な形成を記述するのに不可欠な、生物個体や物質の系内分布に関する情報は排除されていた。それゆえ、生物同士の遭遇頻度が重要な要素となる捕食 / 被食関係や自然な空間距離を介した物質と生物間の環境相互作用をモデルに組み込むことは不可能であった。

また、連立偏微分方程式系を用いることにより、生物や物質の空間分布を考慮する試みも行われているが、生物が有する固有な特性パラメータと方程式系のそれとを 1 対 1 で対応させることが難しいため、自身の判然としないパラメータ値を、根拠が不明確なまま指定しなければならないなどの困難を生じる。そのため、理由はわからないが、何となくそれらしい結果が得られた程度の漠然とした議論に陥りやすいといった弊害がある。

実験によれば、この系の安定期において、3種の生物個体は培地（フラスコ）の底面に多数の生物凝集塊（コロニー）を形成して共生し、そのため生物密度や物質濃度は空間的に不均一となる。生態系としての長期に亘る継続性や外乱に対する高度な安定性は、こうしたコロニーの発生とその分布形態およびその大きさや内部構造に根本的に関わっているはずであり、これを自己形成（創発）することが可能なモデル化手法が望まれていた。

本論文で用いられた個体ベースモデル（Individual-Based Model）は、これらの要求に応えることが可能である。このモデルは、物質の拡散方程式、質量保存則とエネルギー保存則を表現するための物質循環方程式系および生物成長モデル、そして生物活動を模擬するための生物個体間および生物個体と代謝成生物間の相互作用ルールから成る。この生物活動ルールが、通常の微分方程式などによるトップダウン的記述則（global rules）ではなく、局所作用則（local rules）のみから成り立っていることが、本モデルの特徴である。これにより、生物個体について、位置情報や体力値などに関する個体差を伴って、「移動」、「捕食」、「栄養吸収」、「排泄」、「成長」、「増殖」、「衰弱」、「死滅」、「生存域の拡大 / 縮小」など、生物に特有な行動を表現することが可能なため、生物に固有な非線形的かつ自己調節的な振舞いを自然に表現することができる。その結果として、ミクロな個体の振舞いからマクロな生態構造の出現までを、首尾一貫してボトムアップ的に記述することを可能とした。

本論文は、以下に述べる如く、全6章より構成されている。

第1章の「序論」においては、本研究の背景と過去の経緯、そして本論文の目的と意義および構成について述べている。

第2章の「microcosm」は、一般的な微生物混合培養系（マイクロコズム）の包括的な説明にあてられている。本研究で用いられた実験系の生物構成とその作成法が説明された後、「継代培養により永続的に系を維持できる」、「繰り返し実験が可能で結果に再現性を有する」、「極相期において多数のコロニーを形成する」などの特徴が紹介されている。続いて、本マイクロコズムの特性を知るために行われた予備実験の結果が、その方法とともに述べられている。すなわち、「生物個体数および系の生産量対消費量の時間経過」の節では、培地への生物群の移植直後から遷移期を挟んで極相期に至るまでの生物種の個体数変化および系の生産量（光合成酸素生産量）と消費量（呼吸酸素消費量）の比が上述の生物個体数経時変化とともに均衡してゆくさまが示されている。「コロニーの構成生物」の節では、1つのコロニーの内部を蛍光顕微鏡法により撮影した結果、生物種の同定、生物の活性度およびコロニーの内部構造の可視化を可能としたことが述べられている。「光合成によるコロニーおよびその周辺のpH変化」の節では、1つのコロニーとその周辺のpHを蛍光顕微鏡法により継時的に測定した結果が述べられている。これらの実験結果は、本論文で用いられた数値計算モデルの検証に使われた。

第3章の「microcosmのモデル化」においては、従来の数理生態学モデルが条件としていた幾つかの大前提が、現在の数理生態学の発展の妨げとなっている点を指摘し、特に「空間」の概念を内包した新たな計算モデルの必要性を説いた後、本研究で採用されたモデルが詳細に説明されている。すなわち、数値計算のための培地モデル、構成生物および物質の相互作用関係、生物個体の活動についてのローカルルールとそれに伴う体力（活動指数）が定義されている。そして、各個体についての体力とその関数として決まる代謝生成物濃度およびその拡散が培地上の位置と時間の関数として、さらに光合成による生産物量と系のエネルギーロス量が時間の関数として定式化されている。これらの式には多くのパラメータが含まれているが、これらは基本的には分画実験を基に定められた。計算に必要な全てのパラメータ値は、Table 3-1として提示されている。

第4章「個体ベースモデルの生態系の数学モデルとしての柔軟性：同一ニッチを共有する2種の分解者による共存」は、次章とともに本論文の中心を成すものであり、本手法によって初めて明らかになった事柄を提示する。ここでの申請者の興味は、「生態系における空間の効果が同一ニッチを有する種の共存を助長する」のではないかという仮説を証明することにある。そのために、上述のマイクロコズム内の3種の生物の内の分解者から突然変異によって増殖速度の異なる新たな種が発生することを想定したシミュレーションを行った。その結果、申請者の仮説を支持する興味ある多くの知見が得られたが、特筆すべきは以下の2点である。すなわち、(1) 突然変異種の広い増殖速度範囲で既存種と変異種の共存が確認されたが、2種の間増殖速度に大きな差がある場合とそうでない場合とで共存形態が異なる。この2様の共存形態は過去の研究でも指摘されていたが、それらは異なる2つの微分方程式系を用いて別々に得られたものである。申請者のモデルは、何らの恣意的な操作無しでこれを統一的に算出することができた。これは、本モデルの柔軟性を示すものである。(2) 同一ニッチの生物の共存を可能としているものは、1つのコロニー内での2種の生物のある種の棲み分けである。コロニー内での両者の個体数分布を見ると、優位種が全域的に高個体数を維持していることは勿論であるが、他方で劣位種がその間隙を突いてパッチ状に生存域を確保し、時間が経過しても脱離することは無かった。これは、まさに空間の効果に他ならない。

第5章「個体ベースモデルによる実生態系の解析」では、マイクロコズムに化学物質が投与されたことを想定した計算が行われた。環境毒性評価に、本マイクロコズムモデルを利用するための予備調査のためである。多くの興味ある事実が判明したが、ここでは以下の2点を挙げる。(1) 実在のマイクロコズムに Al^{3+} イオンを投与したときの系の呼吸量比の経時変化とそれを模擬した計算結果はよく一致しており、本モデルの毒性評価への応用は可能である。(2) 生産者と消費者の増殖速度比変化に対する系のエネルギーロス量比を計算した結果、これに対する前者の変化は直線的であるの対して、後者の変化は非線形的であった。この非線形性は、広く利用されている化学物質の毒性評価法に警鐘を鳴らすものである。すなわち、

生態系の構成生物間の相互作用を考慮せず、単独の構成生物の最小無影響濃度を用いる現在の方法では、生態系への影響を予測することは不可能である。

第6章「まとめ」では、各章の内容を要約するとともに、そこで得られた結果が簡潔に示されている。

本論文は、実験を行うことが本質的に困難な問題に、独自のモデルを適用して、興味深い多くの数値計算結果を得ている。これらの結果は、今後の生態学あるいは生物社会学に多大な貢献を成すものである。さらなる研究が期待されるところである。

このことは、本論文の提出者が自立して研究活動を行い、またその他の高度な専門的業務に従事するに必要な能力及びその基礎となる豊かな学識を有していることを示すものである。

よって、本論文を博士（工学）の学位論文として合格と認める。

以 上

平成26年2月13日