

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

平成 26 年 1 月

日本大学大学院理工学研究科博士後期課程

航空宇宙工学専攻

寺 尾 卓 真

概要

我々の生活している生態系は、様々な内外乱に晒されながらも、多くの生物種が共存し、生物の生息環境や物質およびエネルギー循環は安定している。これはあたかも、生態系自身が能動的に物質やエネルギー循環をうまく調整すること(生態系の自己調節機能)で、内外乱に対応し系の安定と種の共存を果たすように導いているようである。しかし、実際は何らかの原理が存在し、自己調節機能や種の共存が果たされているはずである。その原理を解明し工学的に応用できる形に導くことができれば、それを人工的な閉鎖生態系などの多数の要素から構成される、複雑なシステムの安定運用に適用できる可能性がある。そのため我々は、生態系の自己調節機能や種の共存などの原理を解明するために、最も単純な生態系である微小生態系(microcosm)を研究対象とし、生態系の解析を行ってきた。

生態系での生物種の共存や自己調節機能には、空間的な効果、つまり生物や物質の空間的な分布や生物を取り巻く環境の変動によって生み出される効果が深く関与していると考えられる。しかし、自然観察などの実生態系では、系を構成する要素が多く、また様々な影響を含んだ形でしかデータを得られないことが多い。そのため、現象の要因を明確にすることが難しく、解析は非常に複雑である。数学モデルを用いた生態系の研究では、多くが Lotka-Volterra モデルを代表とする空間を考慮していないモデルを用いている。それらの研究では生態系に関する多くの知見が得られたが、これまでに空間的な効果と生態系の自己調節機能や種の共存を結びつける原理に関して、得られた知見は少ない。

そこで本論文では、生態系の空間を考慮した数学モデル(個体ベースモデル)を用いて、生態系の空間的な効果が、生態系の挙動に重要な役割を果たしていることを示すことを目的とした。そのために、2つのシミュレーションを行った。1つは、同一ニッチを共有する2種の分解者の共存のシミュレーションである。これによって、従来の生態系のモデルでは複数のモデルを用いて表現していた

種の共存の形態が、空間を考慮したモデルでは、1つのモデル、かつ1つのパラメータで表現できることを示した。また、生態系における種の共存と空間的な効果の関係を調べ、生態系の空間的な効果が種の共存を助長していることを示した。もう1つは、microcosm に化学物質を投与した場合を想定したシミュレーションである。これによって、空間を考慮したモデルを用いると実生態系の挙動を再現できることを示した。また、系が外乱を受けた後の生物の振る舞いと生物の活性の空間的な分布が密接に関与していることを示した。

本論文は次の第1章から第6章より構成されている。

第1章 序論

第2章 microcosm

第3章 microcosm のモデル化

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

：同一ニッチを有する2種の分解者による共存

第5章 個体ベースモデルによる実生態系の解析

第6章 まとめ

第1章「序論」では、本研究の背景および目的を示した。また、従来の生態系の数学モデルの問題点と本論文で用いた数学モデルによる利点を示した。

第2章「microcosm」では、研究の対象となる実験系の微小生態系(microcosm)の特徴と実験結果の一例を示した。microcosm は、小さなフラスコの中に、生産者の *chlorella*、分解者の *bacteria*、捕食者の *rotifer* を閉じ込めた水系の生態系である。この microcosm は一度培養に成功すると、物質の補給なしに少なくとも数百日の間、安定して種の共存状態は維持される。また、microcosm は自然生態系に比べてはるかに構成要素が少ない。しかしながら、生物の個体数等に変動(外乱)を与えても再び安定な状態へと推移する現象(自己調節機能)や複数種の生物が集団を形成し生息する生物分布の空間的構造(コロニー)などの自然生態系によく見られる特徴を有している。そのため、生態系の様々な本質的な

特徴を有する実験系モデルとして優れている。

第 3 章「microcosm のモデル化」では、従来の生態系の数学モデルと提案する microcosm のモデル化について述べた。従来の生態系の数学モデルによって、生態学における種内競争や種間競争の多くの知見が得られた。しかし、それらのモデルでは、空間は考慮されておらず、生物や物質の分布は一様であると仮定されている。実際の生態系では、そのような仮定が成り立つのはまれであり、実生態系では生物や物質の空間的な不均一性が生態系の種の共存や安定に深く関与していると考えられる。そのため、我々は生態系の空間を考慮した数学モデルである個体ベースモデルを用い、microcosm を表現した。このモデルを用いることにより、従来のモデルでは必要であった、実生態系では成り立たない仮定を排除することができ、実験系ともよい一致を得ることができる。そして、microcosm の特徴であるコロニーの形成等の空間的構造を表現することができる。

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」では、系に増殖速度の異なる 2 種目の分解者が、突然変異により発生するシミュレーションを行った。そして、ニッチを共有し、かつ増殖に優劣のある 2 種の分解者が共存できるのかどうかを検証した。一般的に、ニッチを共有する複数の生物種が同じ系に存在した場合、それらの種の間では、系での存在をめぐる競争が起こる。そして、増殖に最も有利な種のみが存続し続けると考えられる。しかし、空間を考慮した個体ベースモデルを用いた場合、2 種の分解者に増殖に関して優劣がありながらも共存を果たした。このとき、2 種の分解者の増殖の優劣が大きいときは、2 種はある一定の個体数の割合を維持しながら共存し、優劣が小さいときは 2 種の個体数が逆位相の同期振動をしながら共存した。これらの共存の形態は、従来の生態系の数学モデルでは、複数のモデルを用いて表現されてきたが、空間を考慮した個体ベースモデルでは、1 つのモデルかつ生物の増殖速度に関する 1 つのパラメータ値を変化させることで表現された。これにより、我々の数学モデルが生態系の様々な現象を再現し得る柔軟なモデルであることが示された。さらに、こ

これらの 2 種の分解者の共存の原理を調べるために、生物の空間的な分布を調べた。その結果、2 種の分解者の共存は、生物の空間的な不均一性が、増殖に劣位な種に、局所的な 2 種の分解者の競争の少ない空間を与えることで可能となっていることが示された。すなわち、空間の効果が 2 種の共存を可能としていることが示された。

第 5 章「個体ベースモデルによる実生態系の解析」では、系に化学物質を投与することで、系を構成する生産者と捕食者の増殖速度が減少することを想定したシミュレーションを行い、系の挙動を解析した。まず、系が化学物質の投与(外乱)を受けた後の系の応答を、実験結果と計算結果で比較した。その比較において、空間を考慮した個体ベースモデルでは、従来の数学モデルでは再現できなかった実験系の応答を、よく再現できることが示された。次に、計算で得られた結果を基に、外乱により系が変動し再び安定した状態に至るまでの期間(過渡期)と、系が安定した状態に至った期間(極相期)について解析した。過渡期については、生物の振る舞いの指標となる相互作用強度、相互作用頻度および系のエネルギーロス量の関係性を解析することで、外乱を受けた後に生物がどのように振る舞い、再び安定な状態へと向かうのかを調べた。その結果、系は外乱を受けた後、エネルギーロス量が小さくなる方向へ相互作用強度および相互作用頻度を変化させていることがわかった。そして、極相期については、生産者および捕食者の増殖速度の変化に対する系のエネルギーロス量の変化の傾向が、生産者と捕食者で異なることが示された。さらに、極相期の系の状態と生物の活性の空間的な分布は深く関与していることが示された。

第 6 章「まとめ」では、本論文の総括を述べた。

以上のように、空間を考慮した生態系の数学モデル(個体ベースモデル)を用いて、同一ニッチを有する 2 種の生物の共存と系への化学物質の投与を想定したシミュレーションを行い、それらから得た結果を解析することで、生態系の挙動と空間的な効果の関係性についての知見が得られた。したがって、本論文の目的を達成することができた。

目 次

概要	i
目次	v
本論文で用いた記号	viii
第1章 序論	1
第2章 microcosm	3
2.1 microcosm	3
2.2 microcosm の特性	6
2.2.1 実験方法	6
2.2.2 生物の個体数および系の生産量と消費量 の時間変化	8
2.2.3 コロニーの形成とコロニー内の活性	10
2.2.4 光合成によるコロニーとその近辺の ph 変化	12
第3章 microcosm のモデル化	14
3.1 従来の生態系の数学モデルおよび個体ベースモデルの特徴	14
3.2 microcosm のモデル化	17
3.2.1 培地モデル	17
3.2.2 生物および物質の相互作用関係	19
3.2.3 各個体の活動ルール	21
3.2.4 個体の活動指数(体力)による個体の分裂および死滅	23
3.2.5 系の熱力学的指標：エントロピーとエネルギーロス	24
3.3 計算モデルの定式化	25
3.3.1 生物の体力の変化	25
3.3.2 代謝生成物の濃度変化	28
3.3.2.1 生物の代謝物の排泄および栄養吸収による変化	28

3.3.2.2	物質の拡散による変化	29
3.3.3	光合成による生産量と系のエネルギーロス量	30
3.4	計算モデルのパラメータ推定	31
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	34
4.1	従来の生態系の数学モデル	34
4.2	個体ベースモデルでの生物種の共存の可能性	36
4.3	計算条件	37
4.3.1	突然変異による系への新たな種の侵入と突然変異の対象種	37
4.3.2	突然変異を起こすパラメータ	37
4.3.3	突然変異パラメータの突然変異率	38
4.4	シミュレーション結果および考察	40
4.4.1	個体ベースモデルでの計算結果	40
4.4.2	生物分布の不均一性による2種の分解者の共存	51
4.4.3	Lotka-Volterra モデルの捕食モデルによる捕食率の推定	56
4.4.4	分解者2種の共存と逆位相同期振動現象	59
4.5	第4章のまとめ	65
第5章	個体ベースモデルによる実生態系の解析	66
5.1	一般的な化学物質の環境毒性評価法と microcosm を用いた 環境毒性評価	66
5.2	実験方法	69
5.3	計算条件	70
5.3.1	対照モデル	70
5.3.2	化学物質の投与を想定した生物のパラメータ変化	70
5.3.3	その他の計算条件	72
5.3.4	評価項目	72
5.4	結果および考察	74
5.4.1	実験結果と計算結果の比較	74
5.4.2	捕食者および生産者の増殖速度の変化が microcosm の過渡期に及ぼす影響	77
5.4.3	過渡期における生物の振る舞いと系の成す解空間構造	81

5.4.4 捕食者および生産者の増殖速度の変化が microcosm の極相期に及ぼす影響 86
5.5 第5章のまとめ 93
第6章 まとめ 94
参考文献 97
謝辞 101

本論文で用いた記号

記号

- $E_{\alpha a}(i, j, \tilde{t})$: 時間ステップ \tilde{t} , 格子 (i, j) における生物種 α の個体 a の体力
- $T_{r\alpha}$: 生物種 α の体力増加率
- $m_{\alpha\beta}$: 生物種 β の代謝生成物による生物種 α への抑制係数
- b_{α} : 生物種 α の1セルの移動による体力減少率
- $N_{\alpha}(i, j, \tilde{t})$: 時間ステップ \tilde{t} , 格子 (i, j) における生物種 α の生物数
- $F_{\alpha}(i, j, k, \tilde{t})$: 時間ステップ \tilde{t} , 格子 (i, j) における生物種 α の代謝生成物量
- e_{α} : 生物種 α の排泄率
- D_c : 代謝生成物の拡散係数
- $Q_{loss\alpha a}(i, j, \tilde{t})$: 時間ステップ \tilde{t} , 格子 (i, j) における生物種 α の個体 a の
エネルギーロス量
- δ_a : 個体 a が分裂時に1, それ以外は0をとる関数
- $E_{0\alpha}$: 生物種 α の初期体力
- $E_{m\alpha}$: 生物種 α の分裂体力
- Dn_{α} : 生物種 α の分裂数
- Pd_{α} : 生物種 α が1セルに存在できる限界個体数

$M_{\alpha \max}$: 生物種 α が 1 時間ステップあたりに移動できる最大回数

単位時間ステップ当たりの量を示す記号

$(C_{\alpha\beta})_a$: 生物種 α の個体 a が生物種 β の代謝生成物を吸収した量

$C_{\alpha\beta \max}$: $C_{\alpha\beta}$ の最大量

C_{photo} : 光合成による栄養吸収量

$(P_{\alpha\beta})_a$: 生物種 α の個体 a が生物種 β を捕食した量

$P_{\alpha\beta \max}$: $P_{\alpha\beta}$ の最大量

D_{α} : 生物種 α の基礎代謝量

M_{aa} : 生物種 α の個体 a が移動した回数

第1章 序論

我々の微小生態系に関する研究は、宇宙基地の物質循環システムに関する研究が起源である。現在、海底や宇宙において人が物資の補給なしに生存し続けられるシステム、すなわち閉鎖生態系生命維持システム(Closed Ecological Life Support System: CELSS)は実現していない。実現しているのは、物資を補給しながら人の生活する環境を制御するもの(代表的なものは International Space Station Environmental Control and Life Support System: ISS ECLSS)である。今後、人類は月や火星に活動を広げるにあたり、より長期間物資の補給なしに人が活動するためには、物質の再利用が不可欠となる。つまり、CELSSが必要となる。しかし、生命維持システムの実用的な長期運用に対して必要とされる科学技術の水準が依然として満たされておらず、また閉鎖系生命維持システムの安定運用に対するより一般的な解が得られていないのが現状である。今現在で実用的な閉鎖型の生命維持システムの実現は困難である。ところが、自然生態系に目を向ければ、物質はうまく循環され多くの種が長期間共存している。また自然生態系は、様々な内外乱に対しても非常に安定で、系に大きな変動が起きても次第に安定な状態へと遷移していく(生態系の自己調節機能)。これらは、あたかも何者かが物質の流れを制御し、うまく共存させているかのようである。このシステムは如何にして成り立っているのか、このシステムを工学的に応用できるのではないかという期待から、我々は最も単純な生態系である微小生態系(microcosm)の解析を行ってきた。そして最終的には、生態系の持つ自己調節機能や種の共存はいかなる要因からくるものなのかを解明し、それを一般的な複雑システムに応用する形へと導くことが目標である。

我々は、微小生態系を解析するにあたり、Ishikawa *et al.*(1996)で独自に提案された個体ベースモデルを用いて、空間的な概念を取り入れたモデルを構築した。実生態系では多くの場合、生物は集団を作り空間的に不均一に存在している。そしてその分布は時間的にも変化する。このような、生物だけでなく物質

も含んだ空間的な不均一性が、生態系での多くの種の共存や自己調節機能に関与していると考えられる。しかしながら、従来の数学モデルは、生物種の相互作用関係を簡単な連立常微分方程式で表したものが主流であった。これらは、主に生物の個体数の時間発展を表現するものであり、空間的な概念は含まなかった。すなわち、生物や物質は空間的に一様に存在しているという仮定があった。そのため、我々のモデルを用いることによって、従来の生態系モデルでは必要であった多くの仮定が不要となり、より実生態系に近い議論を行うことができる。

本論文では、微小生態系の空間的な要素(生物分布や物質分布など)の重要性を示すことを目的に二つの解析を行った。一つは、系へ生物種の侵入と共存に関して議論した。これまでに、従来の微分方程式ベースの数学モデルを用いた同様の議論が多くなされているが、閉鎖系でありさらに系の空間構造を創発するモデルを用いた議論は数少ない。これにより、本論文では生物種の共存が、空間的な効果によって助長されていることを示した。そして、従来のモデルでは、生物を共存させるために意図的に与えていた効果が、我々のモデルでは自然と発現されることを示した。もう一つは、微小生態系に外乱が与えられた場合にも系は再び安定な状態に至ることを、生物の振る舞いと空間的な要素の関連性を踏まえながら議論した。同時に、実験系との比較を行い、個体ベースモデルを用いて得た系の挙動の妥当性を確認した。これらにより、微小生態系における空間的な効果が、種の共存や系の自己調節機能に深く関与していることを示した。

第2章 microcosm

本章では、研究の対象となる微小生態系（microcosm）について説明する。

2.1 microcosm

微小生態系(microcosm)とは、自然生態系の生物や非生物の一部をフラスコ等の容器に閉じ込めた生態系モデルである。microcosm にはフラスコ程度の大きさから人が入れるような大きさのものまで、大小様々のものがある。また、構成要素においても、微生物から魚、動物等種々様々な形態が存在する。microcosm の厳密な定義は難しいが、以下のような特徴が挙げられる(Wimpenny, 1988)。

1. microcosm を構成する種は、自然生態系から得たものである。
2. microcosm は閉鎖系であり、自然生態系とは隔離されている。
3. microcosm の大きさは様々であるが、構成種の起源となった自然生態系より小型となる傾向がある。
4. microcosm は自然生態系より構成種を得るため、これを構成する種の遺伝子は不均一である。
5. microcosm は、空間的な不均一性を持つ。
6. microcosm は、生物個体数や化学物質、生物学的な特性等の時間変化に時間的不均質性を持つ。

我々が用いた microcosm は、数種類の微生物からなる水系生態系であり、この数種類の微生物の個体群または群集を、制御環境条件下にある培養槽内において培養したものである。この microcosm は、自然生態系の生物・非生物の一部をフラスコに封じ込めた後、実験室で継代培養を繰り返し、生物を自己淘汰

させて作成される (Beyers, 1963; Kurihara, 1978). 以後の便宜のため, 我々が対象とするこの水系の microcosm を microcosm と称する. microcosm を構成する生物種は自然生態系に比べ遥かに少なく非常に単純ではあるが, 種の衰勢の遷移や自己調節機能等の自然生態系に見られる特性を示す. (Margalef, 1963; Gorden et al., 1969). microcosm は一度作成に成功すると, 継代培養を繰り返すかぎり安定に系を維持でき, 繰り返し実験が可能である. そして, その実験結果は再現性を有している. このため, 生物群集の研究や化学物質の環境毒性評価の研究に対して有効な道具として利用されている (Beyers and Odum, 1993; Sugiura, 1996, 2001, 2009, 2010).

今回対象とした microcosm は, 生産者として chlorella, 分解者として bacteria, 捕食者として rotifer の 3 種類の微生物から成る最小限の食物連鎖システムを構成する閉鎖生態系である (Fig. 2-1). 極相期に達するとフラスコは密閉されるが, 光の入射と熱の放射を許しているため, 系は本質的に非平衡閉鎖系である. このフラスコ内で, 3 種類の微生物が互いの相互関係のみによりほぼ永続的に共存することができる. microcosm の極相期においては, フラスコ底面に, 生産者・分解者および捕食者で構成された最大 3mm の直径の生物凝集塊 (コロニー) が多数形成される. Fig. 2-2 は実験におけるコロニーの様子を写真に撮ったものであり, 黒い凝集塊がコロニーを表している. 自然界においては, 生態的相互作用を通して, 生産者・分解者・捕食者を含む生物凝集塊が自己形成される. このコロニーは系の維持やその機能に深い関係があるとされ, コロニーが効率的な物質循環と系の安定性を作り出していると考えられる (Brock, 1966). コロニーを形成する microcosm を用いて, コロニーの安定性への寄与を解析できれば, 多くの生態系で見出せるコロニーの生態学的意義の解明に寄与することが期待される.



Fig. 2-1 実験系における microcosm

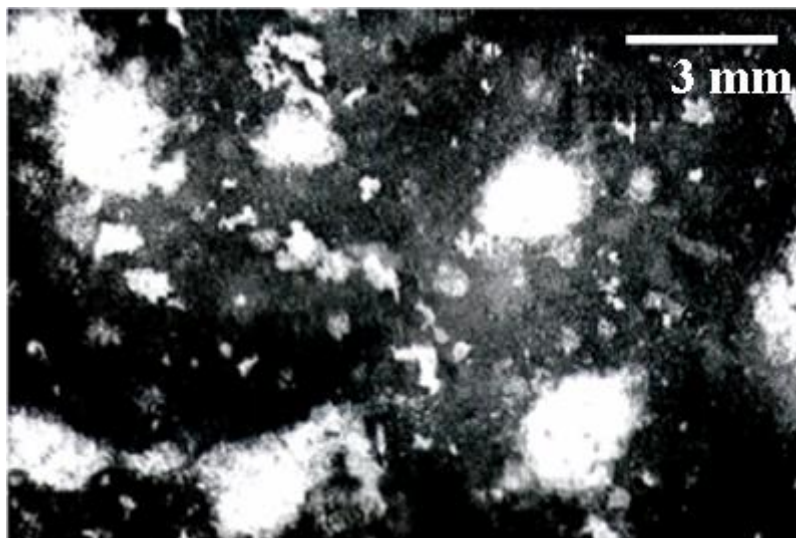


Fig. 2-2 実験系におけるコロニーの画像

2.2 microcosm の特性

microcosm における各生物種の個体数の時間履歴，光合成による生産量と群集呼吸量の変化，コロニー構成生物の活性，およびコロニーとその周辺の物質濃度を計測した。

2.2.1 実験方法

自然の池から生物集団を集め，自己淘汰して作成した microcosm から，bacteria (5種以上)，chlorella および rotifer を分離した。これらの生物を含む培養液 (10ml) を 1% のポリペプトンを含む Taub と Dollar (1964) の無機培地 (200 ml) に植え継ぎ，12 時間の間隔で蛍光灯 (2,400 lx) の点灯と消灯を繰り返しながら，恒温槽 (25 ± 2 °C) の中で培養した。

各生物種の個体数の時間履歴の作成は以下の方法を用いて行った。まず，計測点数と同数の培養系を作成し，上記の条件で一斉に培養を開始する。指定の日数 (計測点) に達したときに，1 つの培養系を十分な攪拌を行うことで一様化した。その一部をスポイトでとり，bacteria は平板寒天法で培養してコロニーを数え，他の生物は血球計数盤を用いて顕微鏡で数えた。この値が系全体の平均濃度であると考え，系全体 (210ml) に広げることで，その時間の各種の個体数とした。これらの作業を計測日数にわたって続けることで，個体数の時間履歴とした。なおこの際，一度攪拌を行って破壊した系を，再び個体数時間履歴を計測する目的で使うことは行っていない。

酸素生産量および消費量 (呼吸量) は，培養液の溶存酸素量の変動から求めた。培養液の溶存酸素濃度は，酸素濃度計 (YSI Model 54 A ; Yellow Springs Instrument Co., Inc.) で連続計測した。そして溶存酸素の実測値に大気-培養液界面での酸素の拡散に基づく補正を加え，夜間の酸素消費量を求めた。また，その値を 2 倍して系の呼吸量 (群集代謝量) とした (Odum, 1956 ; McConnell,

1962). またこの値を用いて、昼間の光合成による酸素生産量を求めた.

コロニーの構成生物の蛍光顕微鏡写真は, Tsuji ら(1995) の方法で撮影した. この方法はエステラーゼ基質およびクロロフィルの特性を利用している. すなわち, 生きている細胞を蛍光発光させるために, 細胞内で分解すると緑色蛍光性化合物を生成するエステラーゼ基質を利用している. また, クロロフィルを持つ生物を蛍光発光させるため, 赤色蛍光を発するクロロフィルの特性を利用している. これらの特性を利用して, 蛍光顕微鏡で写真を撮像した.

またコロニー周辺の物質量を測定するために, 培養液の pH を計測した. この pH は, 蛍光色素 (8-hydroxypyrene-1,3,6-trisulfonic acid) を培養液に添加し 390 nm と 450 nm の励起光を交互に照射した際に発する蛍光画像を記録し, その蛍光色調と基準 pH 溶液での蛍光色調との比較から決定した. そして, 底面のコロニーとその周辺の培養液の蛍光画像は蛍光顕微鏡を用いて撮影した.

2.2.2 生物の個体数および系の生産量と消費量の時間変化

3種の生物密度の時間履歴を Fig. 2-3 に示す。まず, bacteria が bacteria の栄養素である培地内のポリペプトンを用いて爆発的に増殖し, それを追って chlorella, rotifer が増殖している。bacteria, chlorella, rotifer の個体数はそれぞれのピークを作った後, 10日目以降はほぼ同じ値を保ち, この状態が100日以上続いた。

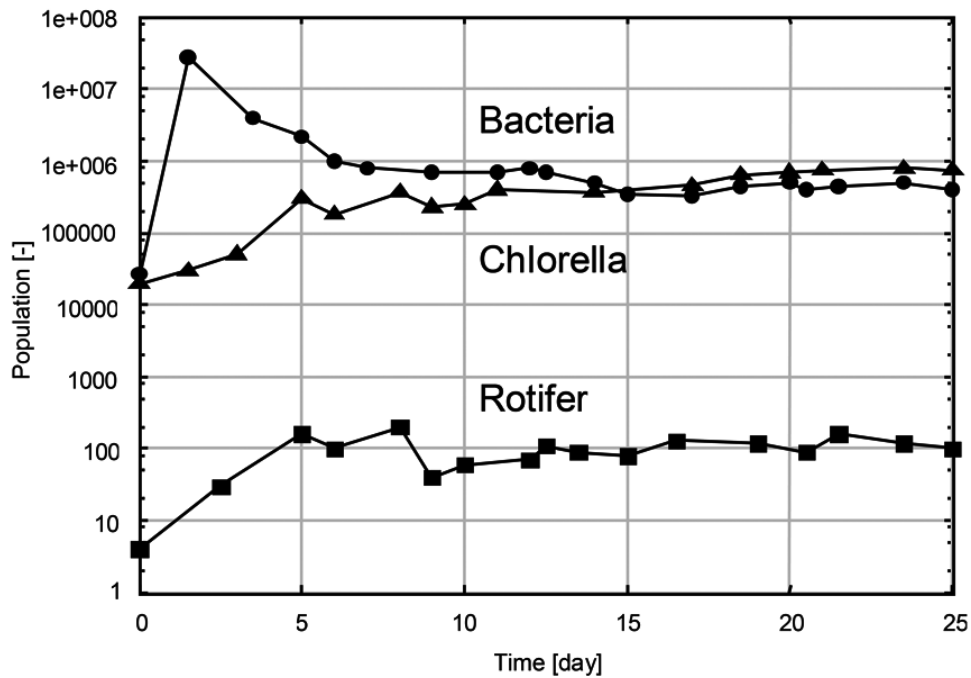


Fig. 2-3 3生物種の個体数の時間履歴 (実験)

次に、系内の酸素生産量と呼吸量の時間履歴を Fig. 2-4 に示す。培養初期には、生産される酸素量（生産量）と消費される酸素量（呼吸量）は等しくない。しかし、個体数の安定した10日目以降からそれらの量が等しくなり、収支が合うようになる。また時間経過に伴い、生産量と呼吸量の収支が釣り合った状態で減少した。

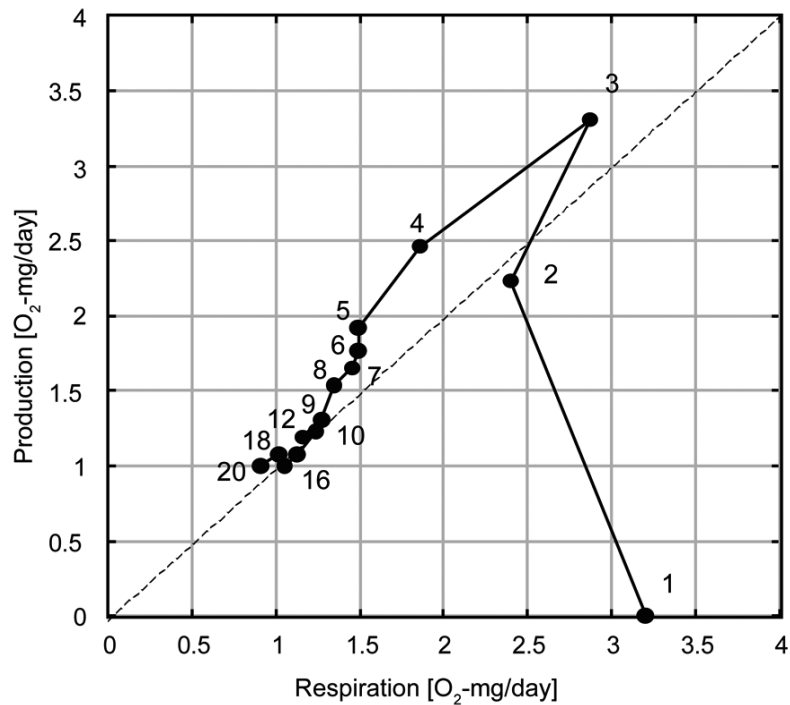


Fig. 2-4 酸素生産量と呼吸量の関係の時間履歴（実験）

プロット点横の数字は実験開始時からの経過日数

2.2.3 コロニーの形成とコロニー内の活性

培養開始後、10日以上経過すると、Fig. 2-2 で示したような最大 3 mm の直径を持つコロニーが多数出現した。Fig. 2-5 は蛍光顕微鏡で撮像した写真である。クロロフィル由来の赤色蛍光を発する生物は *chlorella*、エステラーゼ活性由来の緑色蛍光を発する生物は大きさから *bacteria* である。コロニーの中では *chlorella* が最大体積を占めており、*bacteria* は *chlorella* に付着している。また *bacteria* は、コロニー以外の場所にはほとんど生息していない。このことは、*bacteria* と *chlorella* が互いに依存しながら生存していることを示している。なお、この図 (Fig. 2-5) は 1 つのコロニーのほぼ 4 分の 1 を撮影したものである。実際のコロニーでは、図に見られる像が数層にわたって積み上がっている。

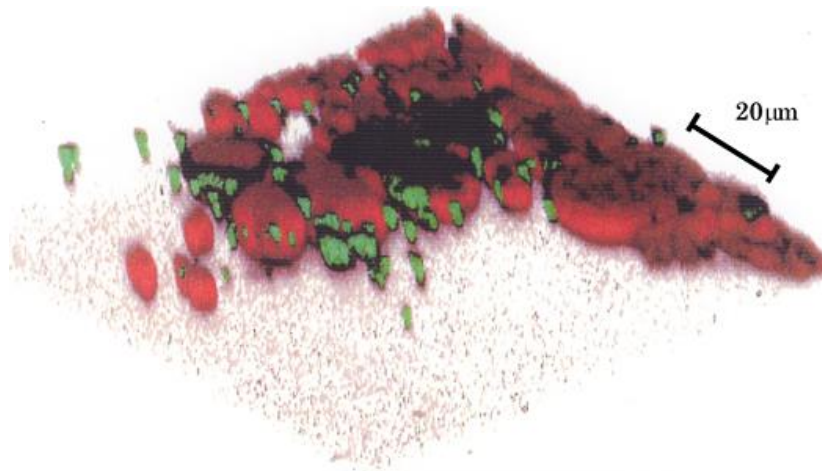


Fig. 2-5 フラスコ底面に発生したコロニーの蛍光画像

1つのコロニーに着目して蛍光画像を撮像することにより、中心部に位置するエステラーゼ活性が高く大型の *chlorella* 個体群（緑色蛍光）と、その周りを取り囲むエステラーゼ活性の低い小型の *chlorella* 個体群（赤色蛍光）とから構成されるコロニーも見出された（Fig. 2-6）。このことは、コロニーを形成する *chlorella* のなかに、代謝活性の高い個体と、代謝活性の低い個体が共存する事を示すものであり、中心部ほど活性が高いことを示している。また、*chlorella* の上に分布する緑色あるいは黄色く見える小さな個体は *bacteria* である。

なお、Fig. 2-5 および Fig 2-6 の双方の写真には、*rotifer* は写されていない。これは体長が大きく動きが早いからである。

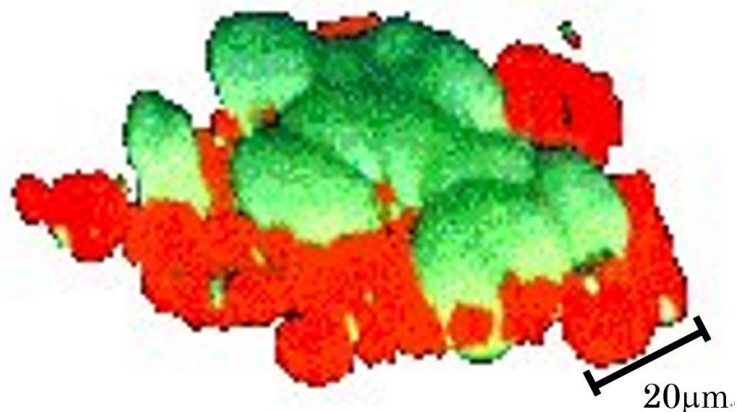


Fig. 2-6 活性の異なる *chlorella* 個体の蛍光画像

2.2.4 光合成によるコロニーとその近辺の pH 変化

極相期において暗環境から明環境に変化したときの、フラスコ底面に存在するコロニーおよびその周辺の pH 変化を測定し Fig. 2-7 に示す。まず初めにコロニー内部で pH の変化が起こり、その後、コロニーから離れた液相へと pH が変化する。さらに時間が経過すると、液相の pH の変化は緩慢になるが、コロニー内での pH は高くなり、それが維持される。

これらの観察結果は、コロニーとその周辺で、生物活動の有無による物質濃度の不均一化が起こることを示している。これより、局所的な物質濃度の不均一化が微生物の生理や他の微生物との相互関係に影響を与えることが推測される。ただし、培養液の pH 緩衝作用のため、pH 変化が直接には生産物や代謝生成物等の物質量に比例しないことに注意が必要である。

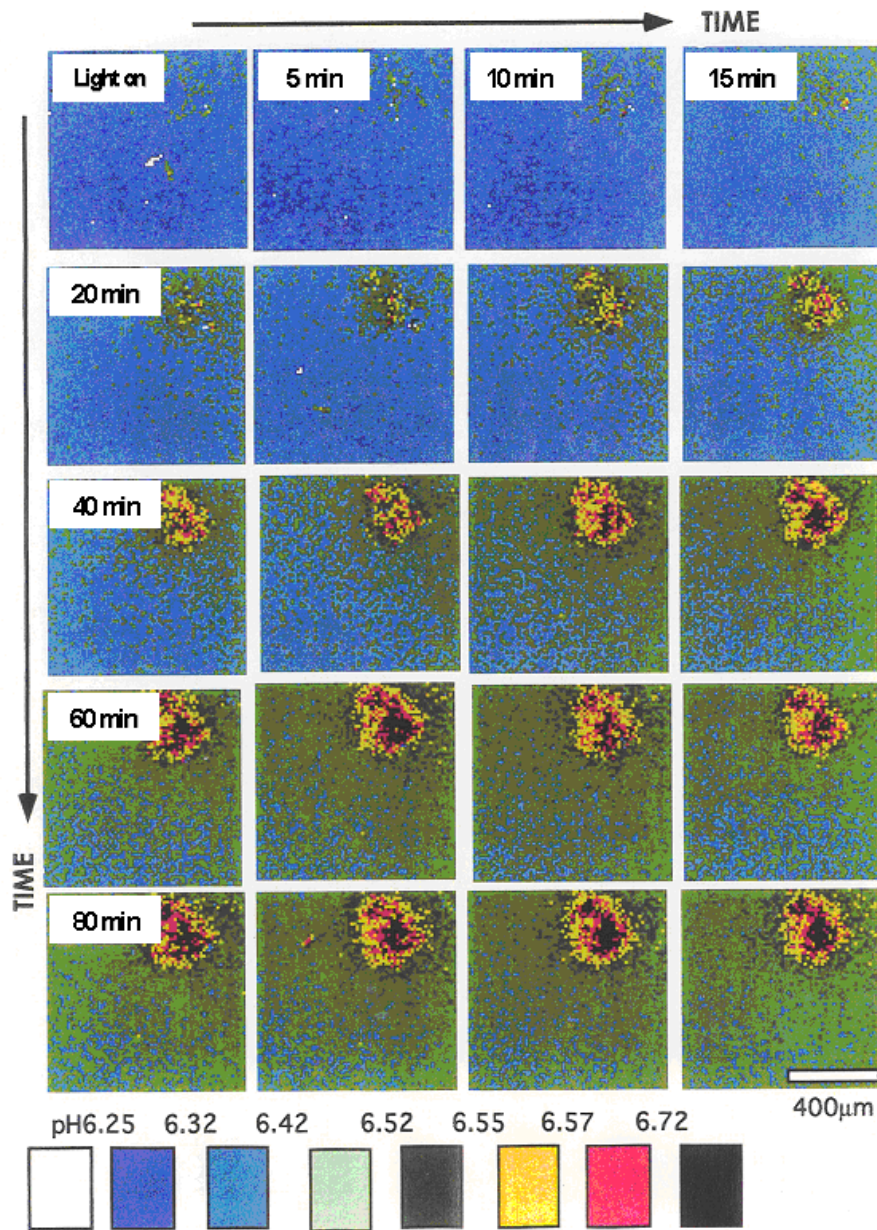


Fig. 2-7 暗環境から明環境に変化したときのコロニーおよびその周辺のpH変化（実験）

第3章 microcosm のモデル化

本章では、第2章で説明した microcosm のモデル化について述べる。モデル化を行うにあたり、長く生態系を議論する際に用いられてきた常微分方程式モデルの特徴を述べる。また、それに対する我々が用いる microcosm の数学モデルである個体ベースモデルの特徴および利点を述べる。そして、実験系の microcosm で得られた結果と個体ベースモデルで得られた結果との比較を紹介する。

3.1 従来の生態系の数学モデルおよび個体ベースモデルの特徴

生態学において個体群動態を研究するにあたり、多くの数学モデルが生み出されてきた。その中でも、本論文が取り扱う生物種の捕食・被捕食関係を考慮した個体数群動態を予測するモデルとして、最も古典的であり、その後のモデルの基礎として主流を成すものが、A. J. Lotka および、V. Volterra により提出された Lotka-Volterra モデルである。これは、簡単な捕食・被捕食関係を連立常微分方程式で表し、生物種の個体数の時間変化を得るものである。Lotka-Volterra モデルは、非常に簡単なモデルではあるが、生物の種内競争や種間競争などの多くの知見をもたらした。

しかしながら、この Lotka-Volterra を代表とする、従来の連立常微分方程式を用いた多くのモデルは、大きな3つの仮定をおいている。すなわち、

1. 個体数は十分に多い（大数仮定）
2. 全てのものが空間的に一様に存在する（一様仮定）
3. 個体数変動に対してエルゴード性を有する（エルゴート仮定）

これらの仮定は統計力学や流体力学の成功から来たもので、これらの仮定が成立するなら連立常微分方程式を用いた古典的なモデルは生態系を良く模擬できるはずである。しかし、この仮定を満たすのは、生物への栄養流入が制御できる場合などの理想的な場合のみである。実際の生態系では、これらの仮定を満たさない事例がほとんどである。一般的に、これらを満たすような実際の例を見つけることは難しく、生物が物理的な密度限界に達するほどに個体数が多くなり、空間的、時間的に個体数の変動を無視して良いとき、例えば生物が富栄養により異常繁殖した等の場合くらいである。その場合でも、現実的には生物の積み重なりにより、生物の成長に関して空間的な偏りが懸念される。多くの実生態系では、生物は空間的に不均一に分布し、その分布は時間的にも変動する。

そこで、Peter Kareiva が “The Final Frontier for Ecological Theory”(Peter Kareiva, 1994)と発したように、生態系の数学モデルに空間の概念を取り入れようと様々な方法が提案されてきた。例えば、Alan M. Turing から始まる反応拡散方程式を用いた方法、パッチ (patchy) に資源を置きその間を捕食者が移動することをシミュレーションする方法、距離の概念を何らかの係数に集約 (aggregated) して解く方法などがある。また、方程式を非線形化することで3番目の仮定を外そうとする例もある。しかし、これらの手法は全て古典的仮定の(1)を満たす必要がある。なぜなら、解いているのは常微分方程式であり、その方程式は (係数) \times (個体数) という形になっているからである。この形であるかぎり、適用範囲は個体数が十分多く、それらの個性が無視できるような理想的な場合に限られる。

そして、「生物個体」を考慮したモデルが提案され始めた。従来の常微分方程式を用いたモデルと最も異なる点は、従来のモデルが個体群動態を方程式によりトップダウン的に決定していたのに対し、新たなモデルは、個体を離散的に扱うことでボトムアップ的に個体群動態を表した点である。代表的な手法として、Cellular Automaton (CA) や Tessellation Model などが存在する。これらのモデルの特徴は、離散的な空間が扱え、かつセルやトポロジカルスペースご

とにルールを決められることである。これらは離散的なボトムアップシステムのため、シンプルなルールで全体としては複雑な現象を創発する。

本論文で用いる microcosm の数学モデルは、初めて閉鎖系の生態系の解析を可能とした Ishikawa *et al.* (1996) のモデルを基礎としている。

3. 2 microcosm のモデル化

本論文で用いる microcosm の数学モデルは、生態系としては最低限の食物連鎖を形成する 3 種の生物(生産者 : chlorella, 分解者 : bacteria, 捕食者 : rotifer) と無機物質および有機物質等の代謝生成物で構成されている。これらの生物種と物質が培地上で循環および発展することで、生態系構造がボトムアップ的に創発される。

3. 2. 1 培地モデル

Fig. 3-1 が、生物と物質が展開する培地である。1 辺が 4cm×4cm(80 セル×80 セル)の格子培地となっている。この面積は、2 章で述べた実験系の microcosm を培養するフラスコの底面積に相当する。この 1 セルの 1 辺の長さは 0.5mm であり、これは microcosm を構成する最大の生物種である捕食者 rotifer の体長である。実験系の microcosm において、生物はフラスコ底面にコロニーを形成して生息することがわかっている。そのため、生物の行動する培地は Fig. 3-1 のように 2 次元平面とした。しかし、物質は 3 次元的に拡散するため、Fig. 3-2 のような 3 次元培地モデル内を 3. 3. 2. 2 で述べる拡散方程式に従い拡散する。3 次元培地の高さは、3cm(60 セル)であり、これは実験系の microcosm のフラスコ内の液面の高さに相当する。この 3 次元培地モデルの最下層が生物の活動する 2 次元培地となる。また、境界の影響がない十分に広い培地の一部として扱えるように、周期境界条件を課している。ただし、高さ方向には壁面境界条件を課している。

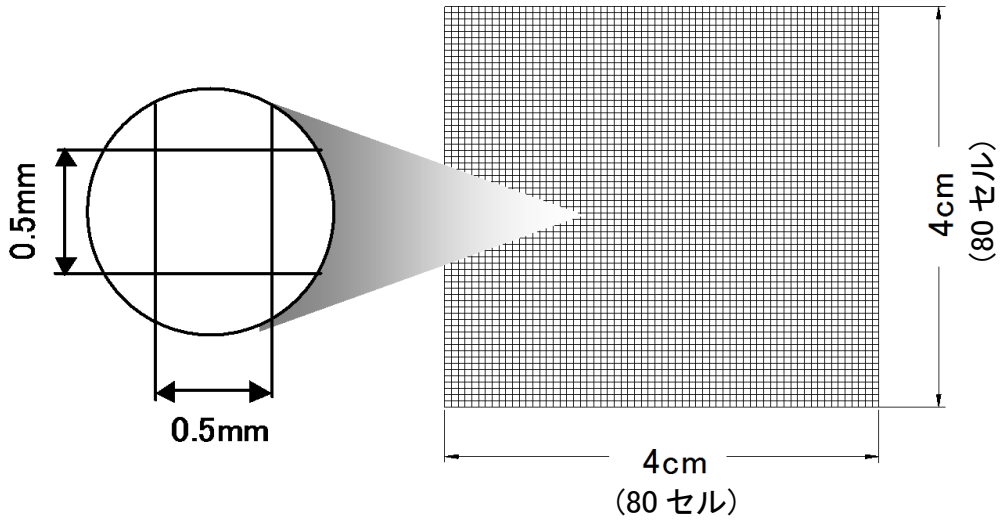


Fig. 3-1 生物の活動する 2次元培地

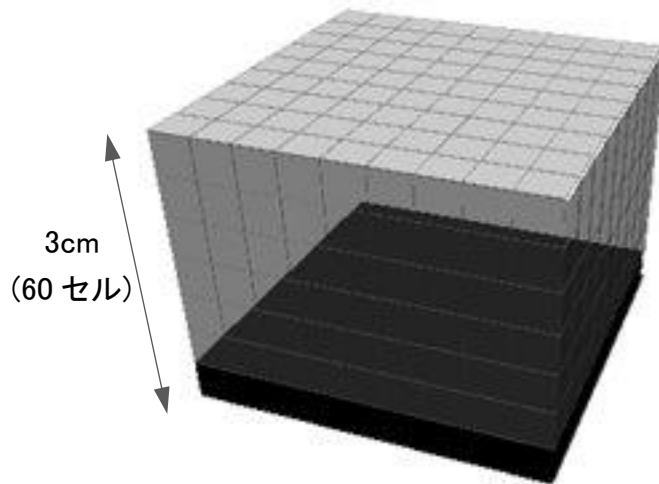


Fig. 3-2 物質が拡散する 3次元培地のイメージ図

3. 2. 2 生物および物質の相互作用関係

各生物種間の相互作用を Fig. 3-3 に示す. この図の外枠は, Fig. 3-1 の培地モデルの 1 セルを意味している. そして, その 1 セル内に全ての生物種および代謝生成物が存在していることを想定している. この相互作用のモデルでは, 生物種間の直接的な捕食-被捕食関係のみならず, 自種および他種の代謝生成物の濃度分布が作り出す環境的要因によっても, 生物は影響を受ける. すなわち, 個体は Fig. 3-3 の関係によって捕食-被捕食や抑制などを受けることになる.

本モデルは, 実験系と同様に 12 時間毎に明期と暗期を定めている. そのため, 生産者の *chlorella* は, 明期では光合成によってエネルギーを取り入れ, 成長する. 暗期になり光合成が行えなくなると, 他の 2 種の代謝物を吸収して成長する. 分解者の *bacteria* は, 他の 2 種の代謝物を吸収し, 成長する. 捕食者の *rotifer* は, 自身が移動することによって, 他の 2 者を直接捕食して成長する. また, *rotifer* にとって他の 2 種の代謝物は, 成長阻害作用がある. さらに, それぞれの生物には, 自種の代謝物が阻害剤として作用する. 生物の成長や物質による成長阻害については, 3. 2. 4 で述べる.

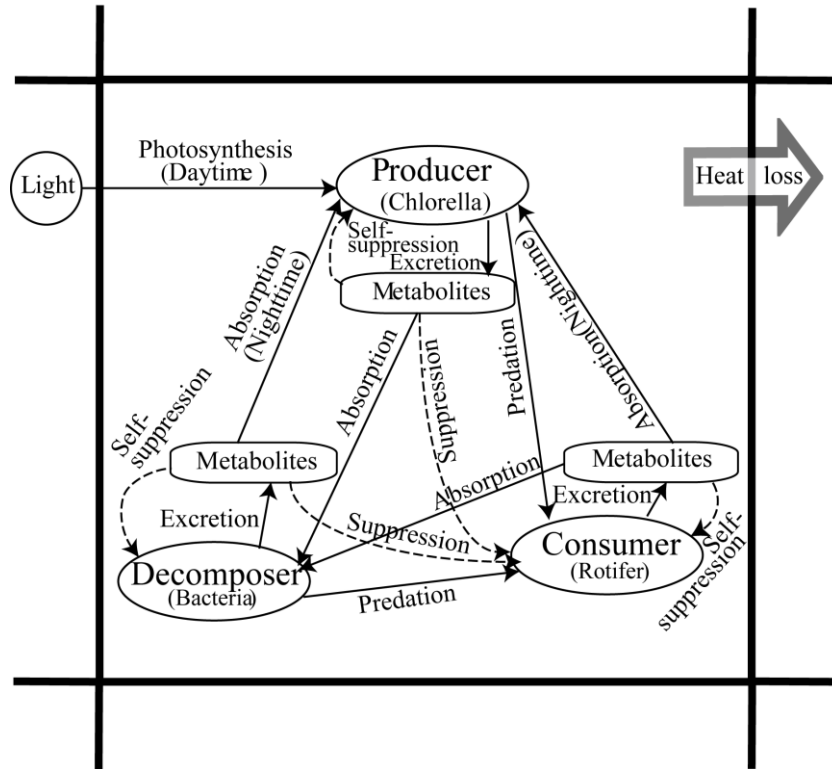


Fig. 3-3 微生物間の相互作用関係

3.2.3 各個体の活動ルール

全ての生物は、単位時間ステップ内に、決められた活動ルールに則り行動する。全ての生物の行動が終了すると、単位時間ステップ（5分）を進めて、再び全ての生物がそれぞれの活動を行う。この単位時間は、分解者である *bacteria* の寿命(分裂時間)を基に決定された。

- ① 各生物が分裂に必要な条件を満たしているかどうかをチェックし、満たしていれば分裂によって増殖する。このとき、新しい個体は、CAで言うムーア近傍のどこかにランダムに配置される。生物の分裂については3.2.4で述べる。
- ② 各生物は、自種および他種の代謝生成物による抑制作用を受ける。
- ③ 捕食者である捕食者は明暗周期に関わらず捕食を行う。暗期には、生産者および分解者は他種の代謝生成物を吸収する。明期には、分解者は他種の代謝生成物を吸収するが、生産者は光合成を行う。また、吸収した栄養量に比例して代謝生成物の排泄を行う。
- ④ 個体が移動可能な種である場合は、「そのタイムステップでの移動回数が最大移動回数に達していない」かつ「③で捕食および代謝生成物吸収の限界量まで捕食あるいは吸収していない」とき、その個体は培地上の移動を行う。このとき、CAで言うノイマン近傍のどこかにランダムに移動する。移動後、再び①に戻る。
- ⑤ 基礎代謝による抑制作用を受ける。

各個体の単位時間当たりの活動ルールを 3.2.4 で説明する「体力」を用いてフローチャートにしたものが、Fig.3-4 である。ターン行動開始が計算の単位時間ステップの開始時刻である。単位時間ステップ内に、各生物個体の体力に応じて分裂を行い、栄養吸収や捕食による体力増加、排泄、被捕食や抑制物質、移動、基礎代謝による体力減少の計算が行われる。その過程で体力がゼロになった個体は死滅する。

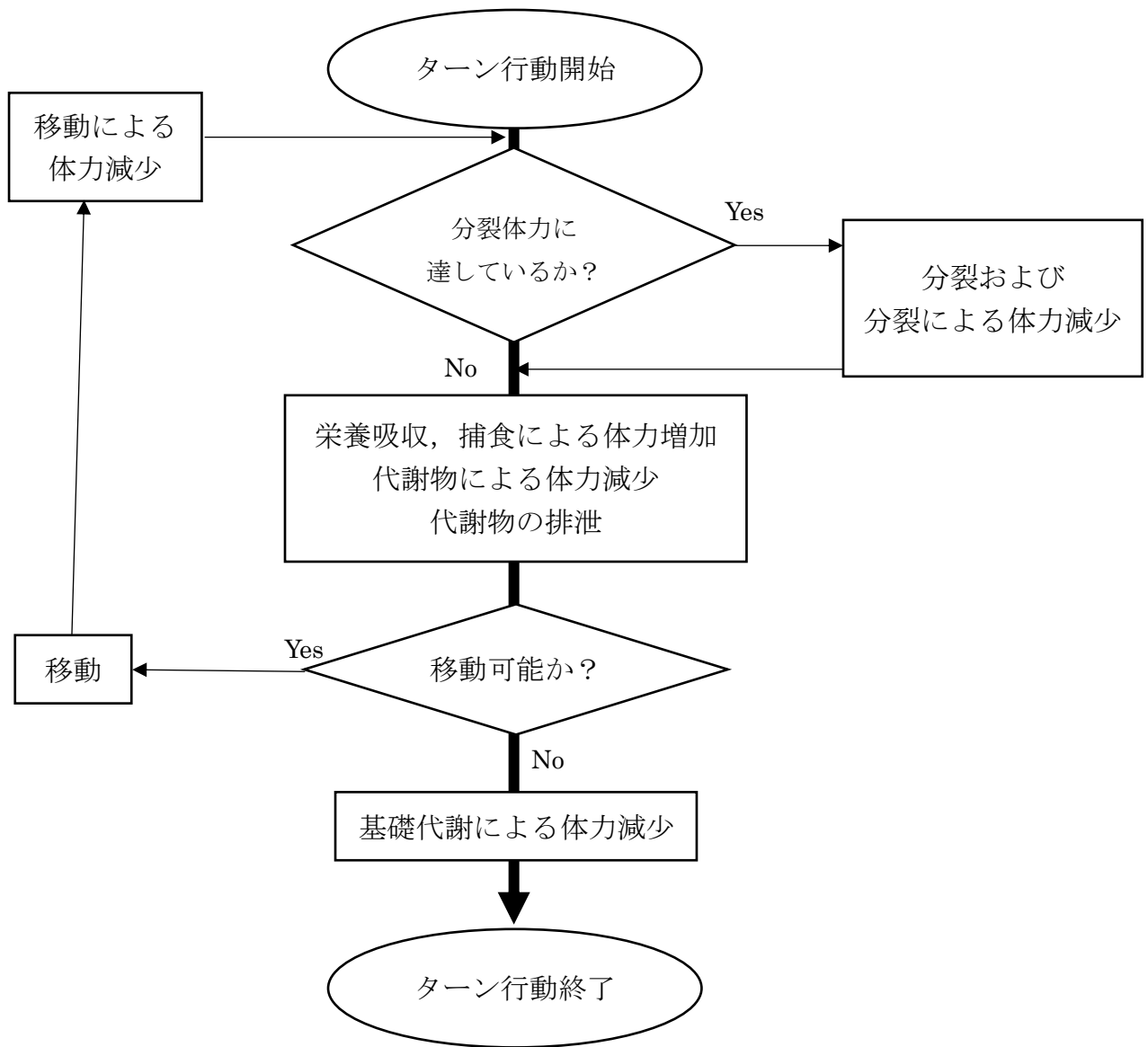


Fig. 3-4 1 生物個体の行動のフローチャート

3. 2. 4 個体の活動指数(体力)による個体の分裂および死滅

各個体は「体力」と呼ばれる非負値の活動指数を有しており、この値が0になったときにその個体は死滅する。逆に、各個体は一定の体力(分裂体力: E_m)に達すると分裂増殖を行う。この際、分裂により発生したすべての個体の体力はそれぞれ初期体力(E_0)に初期化される。これらの体力は、死滅、分裂増殖、および後述する熱力学的指標の計算にのみ使用される。体力値に比例して代謝能力が変わるといった作用は考えない。

Fig. 3-5 に、体力の増減の様子を示す。各個体の体力は、代謝生成物の吸収、捕食、光合成により増加する。このとき、被食された生物はその体力を減少させる。また体力は、自分自身および他の生物の代謝生成物による抑制効果、移動、呼吸などの基礎代謝によっても減少する。

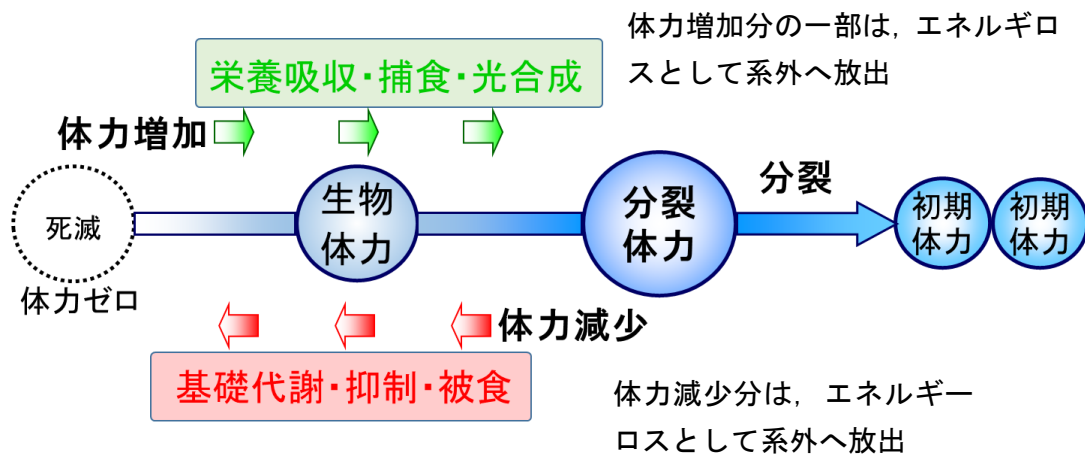


Fig. 3-5 生物の体力の増減と生物の分裂、死滅およびエネルギーロスの発生

3. 2. 5 系の熱力学的指標: エントロピーとエネルギーロス

体力はバイオマスと同義であり、その単位は質量もしくはエネルギーの次元を持つことになる。体力の単位である1単位の活動指数(e.u.: energy unit)は、実質量 5.5×10^{-12} [g] に相当する。ただし、生物の違いによる炭水化物、脂肪、蛋白質等の含有量の差は無いとした。この近似は大胆であるが、本モデルが求める複雑さの程度に対しては許される。したがって、藻類と無脊椎動物の乾重量当りの熱量は等しく、16.8 [kJ/g] である。これより、1単位の活動指数を熱量で表すと $1 \text{ e.u.} = 9.2 \times 10^{-11}$ [kJ] となる。

ある個体が、捕食/被食、分裂、基礎代謝、移動などの活動をおこなうと、それらに応じてその個体の体力は減少する。この減少量を全生物にわたり合計すると、系全体から発生するその時点でのエネルギーロスとなる。これは温度一定(恒温槽)の環境下では系全体から発生する閉鎖系のエントロピー(Prigogine, 1961)と比例する。生態学の分野では、エントロピーの増大 ($S_a < S_b$) は全ての物理的・化学的・生物的なプロセスを通じてのエネルギー転換や移行に伴い必ず生じる。そのためのエントロピー生成量 ($\Delta S = S_b - S_a$) は、このエネルギー転換や移行の諸活動の激しさを表す尺度として考えることができる。従って、 ΔS が小さいことは系が等温過程の熱機関として熱力学的効率が良いことを表すと同時に、生物がどの程度余力を残して生活しているかという指標となる。この意味で、このエントロピー生成量が低いことは系がより安定状態にあることも示していると考えられる。このため、エネルギーロスを熱力学的な安定性の指標として使用する。これまでも、このエネルギーロスは、系全体を評価する有効な指標として用いられてきた(Murakami *et al.* 2004, Nakane *et al.*, 2008, Ohmaru *et al.*, 2009)。

3.3 計算モデルの定式化

上記のルールを差分化した方程式として定式化する。そのとき、

$E_{\alpha a}(i, j, k, \tilde{t})$: 時間ステップ \tilde{t} , セル (i, j, k) における生物種 α の個体 a の体力,

$F_{\alpha}(i, j, k, \tilde{t})$: 時間ステップ \tilde{t} , セル (i, j, k) における生物種 α の代謝生成物量,

である。また、サブスクリプトの α , β および γ は種を表し、それぞれ

D : 分解者,

P : 生産者,

C : 捕食者,

のいずれかが入る。また差分方程式では、各生物に定めた係数は、実時間の 5 分に当たりの変化量としている。そのため、以下の差分方程式は、単位時間ステップ当たりの変化量となる。

3.3.1 生物の体力の変化

時間ステップ \tilde{t} , セル (i, j, k) における生物種 α の個体 a の体力変化量は、以下の式で記述できる (但し $k=1$ はプラスチック底面を表す)。

$$\begin{aligned} \Delta E_{\alpha a}(i, j, k, \tilde{t}) = & Tr_{\alpha} (C_{\alpha\beta} + C_{\alpha\gamma} + C_{photo} + P_{\alpha\beta} + P_{\alpha\gamma})_a \\ & - \left\{ m_{\alpha\alpha} F_{\alpha}(i, j, k, \tilde{t}) \Big|_{k=1} + m_{\alpha\beta} F_{\beta}(i, j, k, \tilde{t}) \Big|_{k=1} + m_{\alpha\gamma} F_{\gamma}(i, j, k, \tilde{t}) \Big|_{k=1} \right\} \\ & - D_{\alpha} - b_{\alpha} M_{\alpha a} \end{aligned}$$

ここで、

Tr_{α} : 種族 α の体力増加率,

- $m_{\alpha\beta}$: 種族 β の代謝生成物による種族 α への抑制係数,
 D_{α} : 種族 α の単位時間ステップ当たりの基礎代謝量,
 C_{photo} : 単位時間ステップ当たりの光合成による栄養吸収量,
 b_{α} : 種族 α の1セルの移動による体力減少率,
 $M_{\alpha a}$: 種族 α の個体 a の単位時間ステップ当たりの移動量,

である。また,

- $(C_{\alpha\beta})_a$: 種族 α の個体 a の, 種族 β の代謝生成物吸収量,
 $(P_{\alpha\beta})_a$: 種族 α の個体 a の, 種族 β の捕食量,

であり, 以下で表される。

$$(C_{\alpha\beta})_a = \text{Min} \left[F_{\beta}(i, j, k, \tilde{t}) \Big|_{z=1}, (C_{\alpha\beta \text{max}})_a \right]$$

$$(P_{\alpha\beta})_a = \text{Min} \left[E_{\beta}(i, j, \tilde{t}), (P_{\alpha\beta \text{max}})_a \right]$$

ここで,

- $(C_{\alpha\beta \text{max}})_a$: 種族 α の個体 a の, 種族 β の代謝生成物最大吸収量,
 $E_{\beta}(i, j, \tilde{t})$: 時間ステップ \tilde{t} , セル (i, j) における種族 β の個体全体の体力値の
 総計,
 $(P_{\alpha\beta \text{max}})_a$: 種族 α の個体 a の, 種族 β の最大捕食量,

であり,

$$(C_{\alpha\beta \text{max}})_a = \frac{F_{\beta}(i, j, k, \tilde{t})_{z=1}}{\sum_{\gamma} F_{\gamma}(i, j, k, \tilde{t})_{z=1}} C_{\alpha \text{max}}$$

$$\left(P_{\alpha\beta\max}\right)_a = \frac{N_\beta(i, j, \tilde{t}) \cdot E_{0\beta}}{\sum_{\gamma \in Pn_\alpha} N_\gamma(i, j, \tilde{t}) \cdot E_{0\gamma}} P_{\alpha\max}$$

で定義される。ここで、

Cn_α : 種族 α が吸収可能な代謝生成物種,

$C_{\alpha\max}$: 種族 α の最大代謝生成物吸収量,

Pn_α : 種族 α が捕食可能な種,

$P_{\alpha\max}$: 種族 α の最大捕食量,

$N_\alpha(i, j, \tilde{t})$: 時間ステップ \tilde{t} , セル (i, j) における種族 α の生物数.

3.3.2 代謝生成物の濃度変化

代謝生成物量の変化は「生物の排泄および栄養吸収による変化」と「物質拡散による変化」に分けられる。

3.3.2.1 生物の代謝物の排泄および栄養吸収による変化

時間ステップ \tilde{t} 、格子 (i, j) における生物種 α の代謝生成物の変化量は、以下の式で記述できる。

$$\begin{aligned} \Delta F_{\alpha}(i, j, k, \tilde{t}) = & \sum_{a=1}^{N_{\alpha}(i, j, k, \tilde{t})} \left\{ e_{\alpha} (C_{\alpha\beta} + C_{\alpha\gamma} + C_{photo} + P_{\alpha\beta} + P_{\alpha\gamma}) \right\}_a \\ & - \sum_{a=1}^{N_{\alpha}(i, j, k, \tilde{t})} (C_{\beta\alpha})_a - \sum_{a=1}^{N_{\alpha}(i, j, k, \tilde{t})} (C_{\gamma\alpha})_a \end{aligned}$$

ここで、

e_{α} : 種族 α の排泄率,

である。

3.3.2.2 物質の拡散による変化

水系の生態系であるため、代謝生成物には拡散作用が働く。時間ステップ \tilde{t} において、全ての個体の活動が終了した後に、代謝生成物は以下の拡散方程式に従い拡散の処理が行われる。

$$\frac{\partial F_{\alpha}(x, y, z, t)}{\partial t} = D_c \nabla^2 F_{\alpha}(x, y, z, t)$$

ここで、 D_c は拡散係数であり、一般的な有機物に対する値である 1.0×10^{-5} [cm²/s] を用いる。上式は通常を中心差分を用いて、以下の式で記述される。

$$F_{\alpha}(i, j, k, \tilde{t}+1) = D_c \left\{ \begin{array}{l} F_{\alpha}(i, j, k, \tilde{t}) \\ +F_{\alpha}(i+1, j, k, \tilde{t}) + F_{\alpha}(i-1, j, k, \tilde{t}) \\ +F_{\alpha}(i, j+1, k, \tilde{t}) + F_{\alpha}(i, j-1, k, \tilde{t}) \\ +F_{\alpha}(i, j, k+1, \tilde{t}) + F_{\alpha}(i, j, k-1, \tilde{t}) \\ +6F_{\alpha}(i, j, k, \tilde{t}) \end{array} \right\}$$

そしてこの式は、各時間ステップの最後に解かれる。

3.3.3 光合成による生産量と系のエネルギーロス量

本モデルでは、生産者のみが外部よりの光エネルギー吸収することができる。よって系全体の生産量 Q_{prod} は系内の生産者の数によって決まり、以下の式で記述できる。

$$Q_{\text{prod}}(\tilde{t}) = \delta_{\text{light}} \sum_{i=1}^{N_p(\tilde{t})} [C_{\text{photo}}]_i$$

ここで、 δ_{light} は明期に 1、暗期に 0 を取る関数、 $N_\alpha(t)$ は時刻 t の種族 α の全生物数である。また、系全体のエネルギーロス量 Q_{loss} は以下のようなになる。

$$Q_{\text{loss}}(\tilde{t}) = \sum_{\alpha} \sum_{i=1}^{N_\alpha(\tilde{t})} \left[\begin{aligned} & D_\alpha + b_\alpha M_\alpha + \delta_i (E_\alpha - E_{0\alpha} \cdot Dn_\alpha) \\ & + (1 - Tr_\alpha - e_\alpha) \cdot \left\{ \sum_{\beta} (C_{\alpha\beta} + P_{\alpha\beta}) \right\} + \sum_{\beta} m_{\alpha\beta} F_\gamma(i, j, k, \tilde{t}) \end{aligned} \right]_i$$

ここで、 Dn_α は種族 α の分裂数である。また、 δ_i はその個体が分裂を起こしたときのみ 1 となり、それ以外は 0 となる。

上式の各項は、それぞれ「基礎代謝」、「分裂に伴うエネルギー損失」、「基礎代謝および移動に伴うエネルギー損失」、「吸収した体力から生物自身の体力増加分と代謝生成物に変換されたエネルギーを差し引いた残りのエネルギー損失」、さらに「抑制作用により失われたエネルギー損失」を表す。したがって上式は、このロスの全生物にわたる総和が系のエネルギーロス量となることを表す。

3.4 計算モデルのパラメータ推定

本モデルで必要となるパラメータ値は、分解者として *bacteria*、生産者として *chlorella*、そして捕食者として *rotifer* を考え、分画実験 (Kawabata and Kurihara, 1978b) を元に決定した。さらに、第2章で示した実験結果のうち、個体数の時間履歴をよく表すように微調整した。その際、*rotifer* は1匹を1個体分のパラメータとして推定しているが、*chlorella* と *bacteria* については 10^2 匹を1クラスタとして扱っている。

なお、本来 *rotifer* は、卵を産むことによって増殖する。卵には耐久卵（活動していない卵）と雄卵および雌卵（活動している卵）の区別があるが、本モデルではモデルの単純化のため、生物の増殖速度は分画実験の実測値を基にロジスティック曲線で近似している。すなわち、卵から孵化して活動している *rotifer* のみを考え、これを分裂増殖と同様に見なしている。また、実際には *bacteria* も移動できるが、その移動量は *rotifer* のそれと比べて小さいので無視する。これらにより決定したパラメータ値を Table 3-1 に示す。

Table 3-1 推定した数値計算モデルのパラメータ。
変数名において種族に関する添え字は省略。

設定項目	変数名	設定値			
名前	Name	分解者 (bacteria)	生産者 (chlorella)	捕食者 (rotifer)	有機栄養物 (ペプトン)
種族 ID	ID	0	1	2	3
代謝生成物 ID	FID	0	1	2	3
移動可否	-	OFF	OFF	ON	OFF
最大行動回数[回]	MMC	-	-	6	-
移動代謝量[e.u.]	b	-	-	0.10	-
初期個体散布密度 [1/cell]	N_0	0.022	0.0165	0.00033	-
初期物質散布密度 [e.u./cell]	F_0	0.000	0.000	0.000	11.350
初期体力[e.u.]	E_0	1.5	4.0	100.0	-
分裂体力[e.u.]	E_m	6.0	32.0	400.0	-
分裂個体数[-]	D_n	2	4	2	-
セル内限界個体数 [-]	P_d	50	50	50	-
摂取物質質量上限 [e.u.]	C_{max}	2.0	1.13131	-	-
摂取可能な 代謝生成物	$C[0]$	生産者	分解者	-	-
	$C[1]$	捕食者	捕食者	-	-
	$C[2]$	有機栄養物	-	-	-
光合成係数[e.u.]	C_{PHOTO}	-	1.13131	-	-
捕食量上限[e.u.]	P_{max}	-	-	8.88889	-
捕食可能な種族	$P[0]$	-	-	分解者	-
	$P[1]$	-	-	生産者	-
体力増加率[-]	T_r	0.45	0.45	0.45	-
排泄係数[-]	e	0.4	0.4	0.4	-
抑制係数[-]	$m_{\alpha d}$	0.001	-	0.00005	-
	$m_{\alpha p}$	-	1.1	0.0005	-
	$m_{\alpha c}$	-	-	30.0	-
基礎代謝量[e.u.]	D	0.00174	0.00198	0.0496	-

推定したパラメータを用いてシミュレーションを行った。その一例として個体数の時間履歴をFig. 3-6に示す。実験値 (Fig. 2-3) と比較すると、計算値の方が遷移期の生産者の増殖速度が大きく、また定常状態に至るまでの時間が早い。定常状態における各々の生物密度およびその比率は、実験値とほぼ一致していた。このため、調整したパラメータ値が実験値 (Fig. 2-3) を良く表していると判断した。

なお、遷移期における生産者の増殖量の差異は、本モデルでは考慮していない気相と培養液間のガス交換によるものと考えられる。この作用は培養初期段階においてのみ考慮すべきものである。本論ではこれを考慮しない。

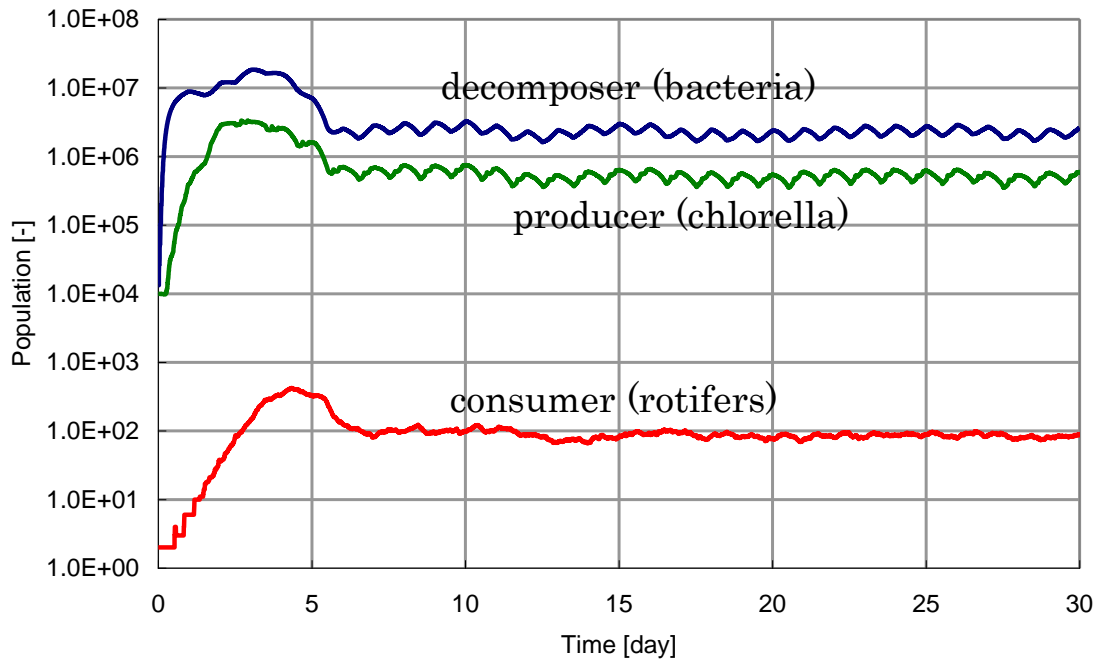


Fig. 3-6 個体数の時間履歴 (シミュレーション).

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

第4章では、従来の微分方程式モデルでは取り入れることができなかった生物を取り巻く環境変動や生物分布などの空間的な効果が種の共存を助長することを、個体ベースモデルを用いて検証する。そのため、分解者から突然変異によって増殖速度の異なる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。これは、同一ニッチに新たな種が侵入を試みる場合に相当する。その結果、生物の空間的分布が不均一であることが、同一ニッチを共有する2種の分解者の共存を可能とすると結論付けた。さらに、得られた共存状態において見られる特徴的な振動現象について解析を行った。

4.1 従来の生態系の数学モデル

一般に、ニッチを共有する生物種が共存することは困難であるとされている。すなわち、複数の生物種が同じ系で共存を果たすためには、それらの生物種のニッチが異なる必要がある(Fig. 4-1)。これは、競争排除則(competitive exclusion principle)あるいはガウゼの法則(Gause's principle)として知られている。これらの法則は、古くから簡単な連立微分方程式を用いた数学モデルによって証明されてきた。しかし、自然生態系では、同一の群集内で、ニッチを共有するように見える非常に良く似た複数の種が共存している。このような生物種の共存は、古くから議論されてきた。これまでに微分方程式モデルに Allee 効果、摂食のスイッチング、時間遅れ、環境要素の時間変動などの特性を付与し、生物種の共存の可能性が検討されてきた。そして、それらの特性により生物種の共存が可能になる場合があることが報告されている(Nakajima,1978a, 1978b;

Vance, 1978).

これらの研究の意味するところは、複数の生物種が共存しているとしたら、その生態系はどのような機能を持っているように見えるかということである。ここでは、実際に生態系そのものが、生物種の共存を果たすように機能しているわけではない。しかし実際は、そこには生物種が共存するための何らかの仕組みが存在するはずである。したがって、これまでの多くの生態系の数学モデルでは、その仕組みを解析することはできない。

また、これまでの研究報告の基本を成している微分方程式モデル (Lotka-Volterra 等) は、生態系のある一面をモデル化しているにすぎない。そして、生物には十分な栄養が供給され、また生物の生息する環境条件や空間的分布は 3.1 で述べたように、一様であることが仮定されている。しかし、実際の生態系は、多くの場合において、それらの仮定とは異なる。我々が研究対象とする microcosm だけでなく、微生物からより高等な動物までほとんどの場合、生物種は空間的な生物分布の偏りを持ちながら共存している。したがって、生態系の共存の本質的な原理を理解しようとするならば、空間的な生物の偏りを無視することはできない。

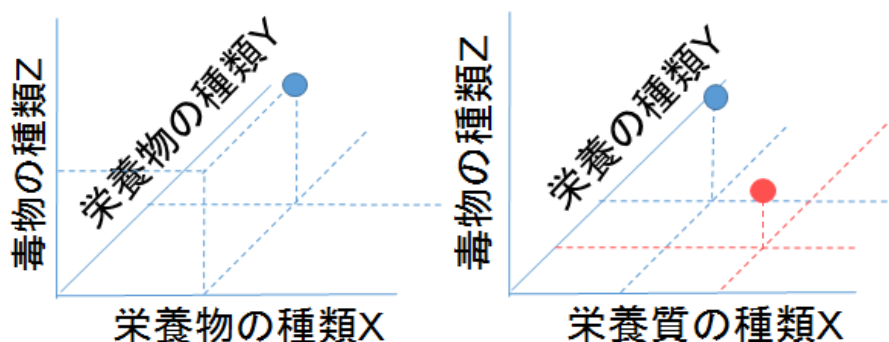


Fig. 4-1 3次元のニッチの例

ある生物が物質 X, Y, Z 軸上のある 1 点において栄養物を吸収し、毒物の影響を受けるとする。その生物のニッチは左図の点である。複数の生物が同じ系内で同じニッチを共有して共存するためには、右図のようにニッチが異なっている必要があるとされている。

4.2 個体ベースモデルでの生物種の共存の可能性

個体ベースモデルは物質的には閉鎖系である。そのため、実生態系と同様に系を構成する生物種の様々な相互作用により個体数が変動し、その結果系への流入エネルギーが変動する。つまり、生物群集へ供給される栄養は一定ではない。また、モデルに空間の概念を与えることで、生物および代謝生成物の分布が現れる。これにより、生物は時々刻々変動する環境にさらされる。すなわち、我々のモデルは、従来の微分方程式モデルとは異なり、より現実的な実生態系に近いモデルである。Hutchinson (1961)では、変動する環境が生物の共存を助長する可能性が示されている。また、Silvertown *et al.* (1992)では、個体の分布が種の共存に重要な役割を果たすことが示されている。しかし、我々の個体ベースモデルのような、空間の概念を持ち、かつ閉鎖生態系の数学モデルを用いた種の共存についての議論は少ない。そして、この個体ベースモデルを用いると、前述の微分方程式モデルにおいて用いられたような、共存のための様々な特性を意図的に付与しなくとも、同一ニッチを有する2種の生物が共存できることが期待される。また、これまでの数学モデルでは、共存の原理が不明確であったが、空間を考慮し、より微視的な視点から解析が可能なことで、生物のどのような振る舞いが要因となり種の共存が果たされるのかが示されることが期待される。

そこで、従来の微分方程式モデルが取り入れることができなかった、生物を取り巻く環境変動や生物分布などの「空間の効果」が、ニッチを共有する生物種の共存の可能性を高めるかどうかを検証した。この目標を達成するため、個体ベースモデルを用いて、分解者から突然変異によって増殖速度の異なる新たな分解者が発生することを想定したシミュレーションを行った。

4.3 計算条件

4.3.1 突然変異による系への新たな種の侵入と突然変異の対象種

microcosm における種の共存の議論を行うため、本論文では、分解者に一定の確率で突然変異が起き、増殖速度の異なる個体が発生するシミュレーションを行った。突然変異を想定したのは、現実には *bacteria* は高頻度で突然変異を起こしており、それは実際の生態系においても外部からの種の侵入よりはるかに高頻度であるからである。また、外部からの侵入を想定した場合、侵入する種の初期個体数が種の侵入と共存に影響する可能性がある。それを議論し明確な結論を得ることは、事象が非常に複雑であり困難である。そのため、より実際に近い種の侵入の形であり、かつ初期個体数に依存しないごく少個体数の新たな種が系に侵入できるか否かを議論できる、突然変異による新たな種の侵入を想定した。

4.3.2 突然変異を起こすパラメータ

突然変異が起きたことにより影響を受けるパラメータとして、分裂体力（3章 microcosm を参照）を選択した。分裂体力を変化させることで、その生物種の増殖速度を変化させることができる。生物種の分裂体力が変化することは、その生物種が分裂可能になるまでに必要とするエネルギー量が変わることであり、その結果分裂に要する時間が変化する。例えば、他のパラメータがまったく同じ場合、分裂体力のより大きな生物種は、分裂に要する時間がよりかかるため増殖速度は遅くなる。突然変異によって現れる新たな分解者は、分裂体力以外のパラメータ値や生物種および代謝生成物との相互作用関係は元の分解者と同じである(Fig. 4-2)。すなわち、元の分解者の生物種と突然変異によって現れた生物種の間には増殖に関して優劣が生じ、かつニッチを共有するために両

者は競争することとなる。

以下の便宜のため、突然変異によって新たに現れた分解者を変異種、元の分解者を既存種と呼ぶ。また、既存種の分裂体力を E_{m_e} 、突然変異種の分裂体力を E_{m_m} と記す。

4.3.3 突然変異パラメータの突然変異率

分解者に突然変異が起きる頻度は、突然変異率によって定めた。突然変異率は、既存種の分裂回数に対する変異種1個体の発生確率を意味しており、突然変異率が 10^{-3} ならば、既存種の分裂1000回に1回の確率で、変異種の1個体が発生する。予備計算を突然変異率 10^{-6} から 10^{-3} までの間で変化させて行ったが、その結果は変異種が系に侵入するまでの遷移時間が異なるだけであった。そのため、本論文では突然変異率 10^{-3} とした。実際には、bacteria の突然変異率は 10^{-7} から 10^{-8} 程度であると言われている。本シミュレーションは、実験系における生物が受ける放射線を強くする等の加速実験に相当する。1回の突然変異は、1回のシミュレーションにつき、1個の変異個体の分裂体力値を変化させるとした。つまり、1つのシミュレーションにおいて変異種の分裂体力値は1つであり、様々な分裂体力値の変異種が同時に存在しない。

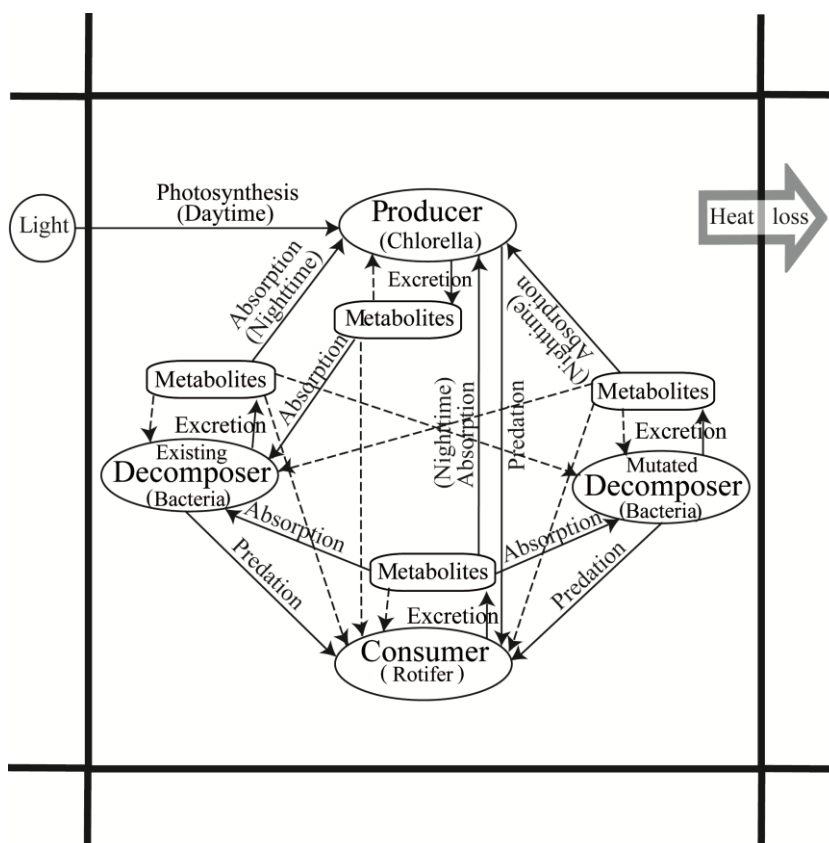


Fig.4-2 変異種を含んだ生物種の相互作用関係

4.4 シミュレーション結果および考察

以下では、 $Em_e = 6.0$ e.u.に固定したときの、変異種の系への侵入と共存についての計算結果を考察する。ただし、4.4.5では、 Em_e 値も変化させている。

4.4.1 個体ベースモデルでの計算結果

Em_m 値を変化させたときの既存種と変異種の個体数比の関係を Fig. 4-3 に示す。個体数比は、全分解者個体数に対する既存種および変異種の個体数の比で定義される。この結果は、系が十分に極相状態に至ったと考えられるシミュレーション70日目から90日目までの平均値である。個体数比の変化に応じて Fig. 4-3 に(a), (b), (c)の3つの領域を定めた。以降の図中の(a), (b), (c)の表記は、Fig. 4-3 で定義されたこれらの領域に対応する。また、Fig. 4-4 (a), (b), (c)に代表的な既存種と変異種の個体数の時間変化を示す。図の全体に見られる短周期の波は、12時間毎の明期と暗期の切り替えによるものである。

Em_m 値が4.0 e.u.から5.4 e.u.の領域(a)においては、 Em_m 値が大きくなるにつれて、既存種と変異種の個体数比は既存種が約30%から40%へ、変異種が約70%から60%へと緩やかに変化し共存した(Fig. 4-3 領域(a))。この領域での2種の個体数時間履歴を見ると、すべての Em_m 値において、既存種に比べ、変異種の個体数の1日周期の振幅が大きくなった(Fig. 4-4 (a))。 Em_m 値が5.4 e.u.から6.75 e.u.の領域(b)においては、 Em_m 値が大きくなるにつれて既存種と変異種の個体数の平均値は既存種が約45%から55%へ、変異種が約55%から45%へと緩やかに変化し共存した(Fig. 4-3 領域(b))。そのときの個体数の時間変化には逆位相の同期振動が現れた(Fig. 4-4(b))。また、 Em_e 値と Em_m 値の差が大きくなるに従い、個体数の振動周期は長くなった。この振動現象については、4.4.4にて詳述する。 Em_m 値が6.75 e.u.から8.0 e.u.の領域(c)においては、 Em_m 値が大きくなるにつれて、既存種と変異種の個体数比は、既存種が約60%から65%へ、変異種が約40%から35%へと緩やかに変化し共存した(Fig. 4-3 領域(c))。このとき、変異種に比べ既存種の個体数の1日周期の変動が大きくなった(Fig. 4-4(c))。一般的に、既存種と変異種の分裂体力に差があるほど、既存種と変異種の増殖に関する優劣が大きくなり、共存の可能性は低くなると予測される。ま

た、既存種と変異種の個体数が領域(a)および(b)の系程にまで大きくなったならば、個体数が劣位な種は死滅すると考えられる。しかし、我々のモデルを用いた計算では、 Em_e 値が 6.0 e.u. のときには、 Em_m 値が 4.0 e.u. から 8.0 e.u. までの間で、系が極相期に呈する培地の状態は異なるものの、すべての Em_m の値で変異種は系に侵入し共存することができた。

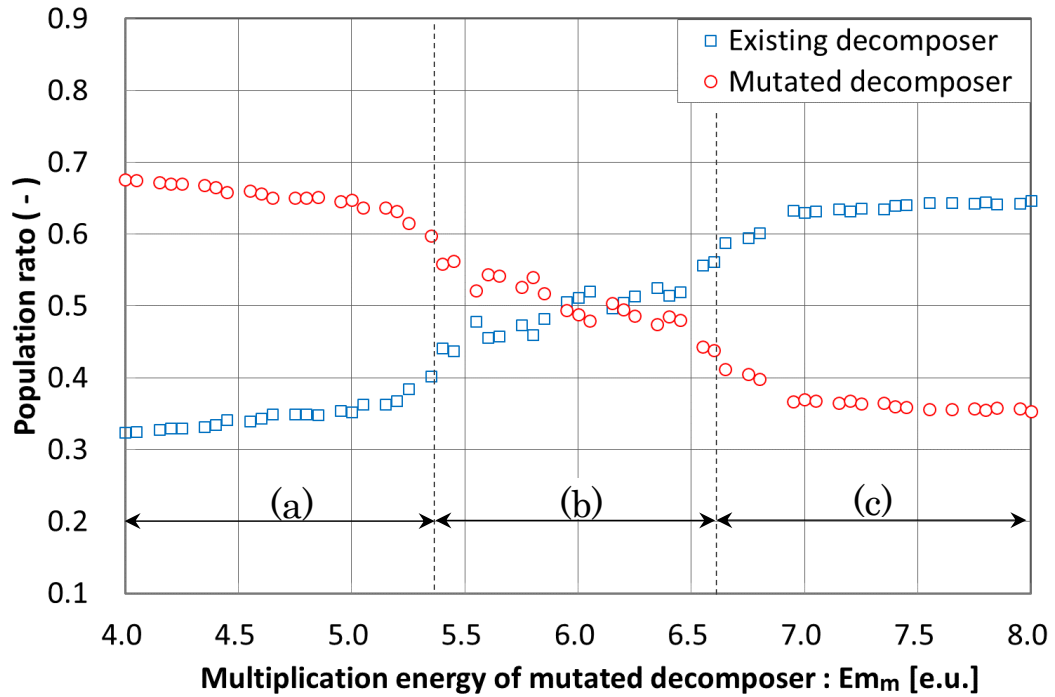
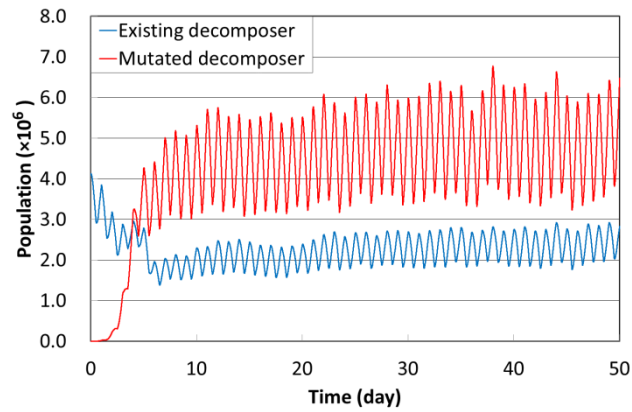
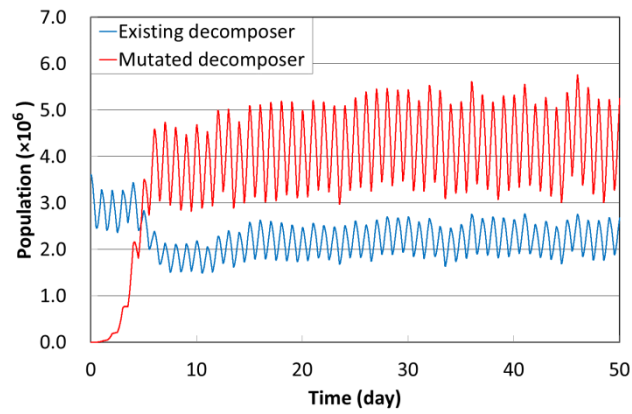


Fig. 4-3 変異種の分裂体力値の変化に対する2種の分解者の個体数比の関係
 $E_{m_e} = 6.0$ e.u.(固定)

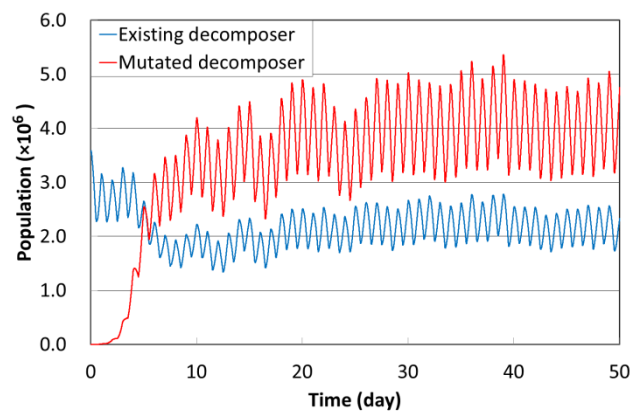
第4章 個体ベースモデルの生態系の数学モデルとしての柔軟性
：同一ニッチを共有する2種の分解者による共存



$$Em_m = 4.0 \text{ e.u.}$$



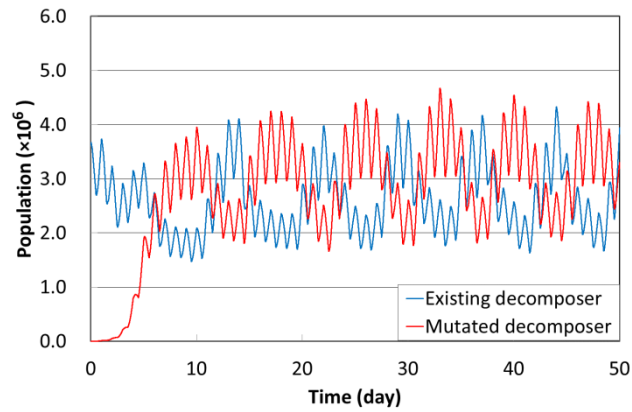
$$Em_m = 4.6 \text{ e.u.}$$



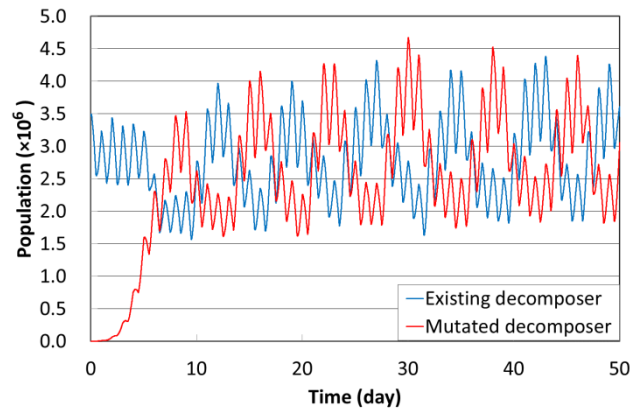
$$Em_m = 5.0 \text{ e.u.}$$

Fig. 4-4(a) 領域(a)を代表する2種の分解者の個体数時間履歴
 $Em_e = 6.0 \text{ e.u.}$ (固定)

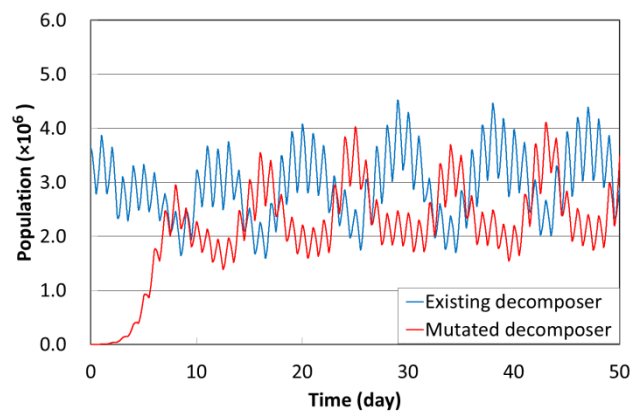
第4章 個体ベースモデルの生態系の数学モデルとしての柔軟性
: 同一ニッチを共有する2種の分解者による共存



$E_{m_m} = 5.6 \text{ e.u.}$



$E_{m_m} = 6.0 \text{ e.u.}$

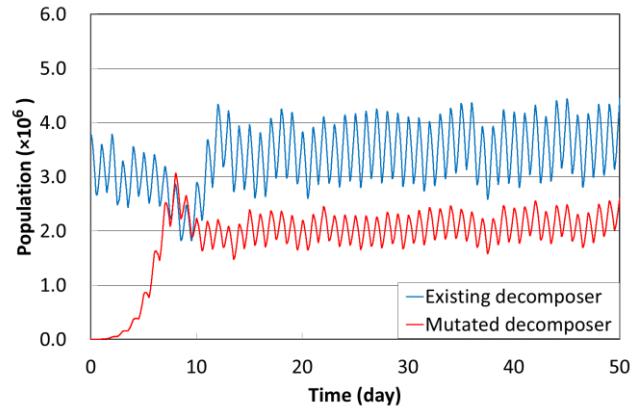


$E_{m_m} = 6.6 \text{ e.u.}$

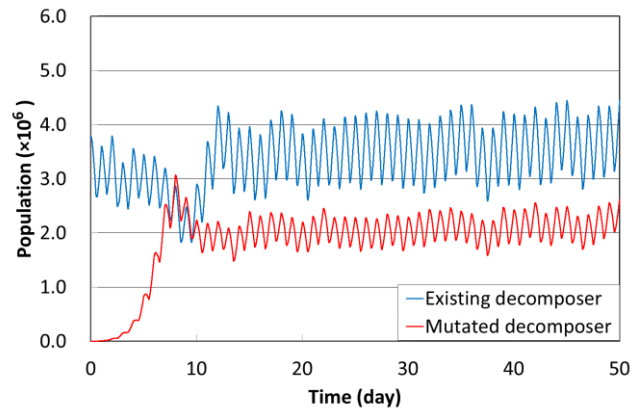
Fig. 4-4(b) 領域(b)を代表する2種の分解者の個体数時間履歴

$E_{m_e} = 6.0 \text{ e.u.}$ (固定)

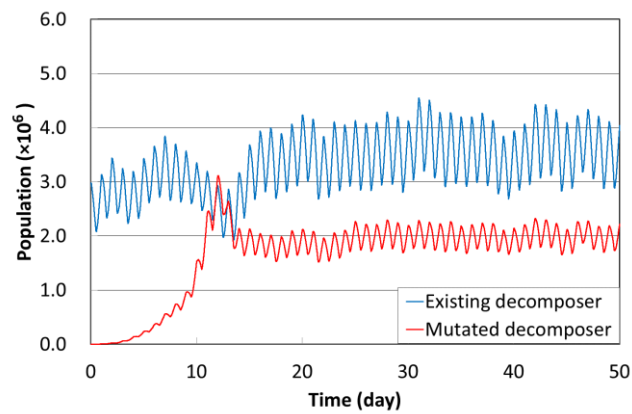
第4章 個体ベースモデルの生態系の数学モデルとしての柔軟性
: 同一ニッチを共有する2種の分解者による共存



$$Em_m = 7.0 \text{ e.u.}$$



$$Em_m = 7.5 \text{ e.u.}$$



$$Em_m = 8.0 \text{ e.u.}$$

Fig. 4-4(c) 領域(c)を代表する2種の分解者の個体数時間履歴

$$Em_e = 6.0 \text{ e.u. (固定)}$$

過去の研究報告に目を向けると、Sasaki and Ellner (1995)は、資源分割理論での種の侵入は、生物の形質分布について離散的に可能であると報告している。しかし、それとは異なり、我々の結果は連続的であることを示している。

他方で、Fig. 4-4 (a)や Fig. 4-4 (c)の結果は、Lotka-Volterra の捕食速度係数を被食者の生物種によって変化させた「1捕食者・2被食者系モデル」を用いて得られる結果と類似している(Vance, 1978)。また、Lotka-Volterra に捕食のスイッチング効果を追加した「1捕食者・2被食者系モデル」では、Fig. 4-4 (b)のような3生物種の共存振動解が得られると報告されている(Nakajima, 1978b)。このように、Lotka-Volterra モデルに特別な機能を付与した複数のモデルを用いて不連続的に得られた同一ニッチの種の共存形態が、我々の個体ベースモデルでは1つのパラメータを連続的に変えるだけで表現できた。この結果は、本モデルが空間の概念を考慮していることが要因であると考えられる。これについては、4.4.2で詳述する。

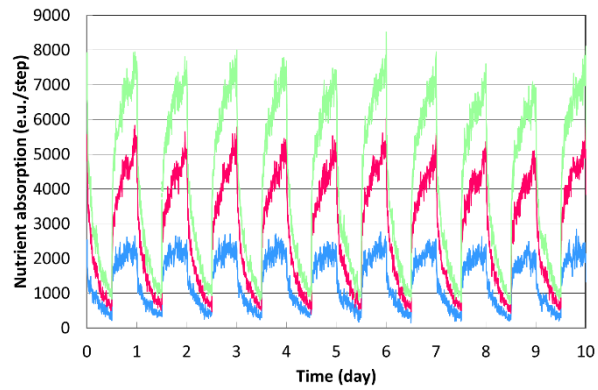
Fig. 4-5 (a), (b), (c)は、領域(a), (b), (c)の既存種と変異種の栄養吸収量および両者の和の時間変化である。これは、各領域の代表的な系の極相期における10日間の結果である。1日周期の値の変動は、明暗期の切り替えによるものである。

領域(a)と(c)では、個体数の多い種(領域(a)では変異種、領域(c)では既存種)の栄養吸収量の変動が大きくなった。これは、個体数の多い種は増殖に関して有利である栄養吸収量を増加させることができるが、栄養吸収に関して何らかの大きな阻害も発生していることを示している。他方で、個体数の少ない種は、栄養吸収量の増加分が小さいが、減少分も小さい。これは、個体数の少ない種は、増殖能力が低いため栄養吸収量は小さいが、栄養吸収に関する何らかの阻害要因も小さくなっていることを示している。このように、個体数の多い種には、増殖阻害が大きく働き、個体数の少ない種には増殖阻害が小さく働くことで、共存が果たされていると考えられる。

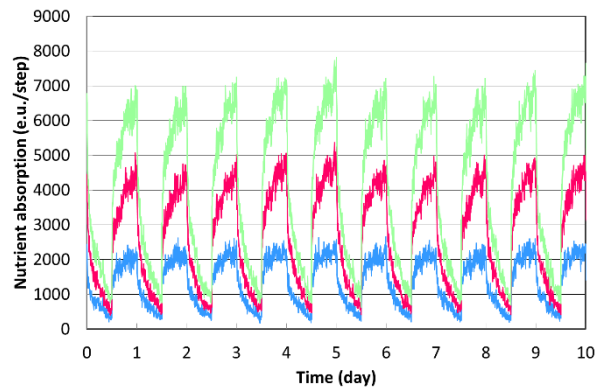
領域(b)では、既存種および変異種の栄養摂取量の合計はおよそ一定値であるが、それぞれの種の摂取量では互いに逆位相の振動が見られた。また、この振

動は, Fig. 4-4(b)の個体数の増減と一致していた. 例えば, 既存種の栄養摂取量が多いときは既存種の個体数も多く, 栄養摂取量が少ないときは個体数も少なくなかった. さらに, 領域(a)と(c)と同様に, 一方の種の個体数が多い時間は, 栄養摂取量の変動も大きく, もう一方の個体数の少ない種の栄養摂取量の変動は小さくなり, それが時間的に2種の間で入れ替わりを繰り返した. すなわち, 領域(a)と(c)と同様の共存の要因で2種の共存が果たされ, その要因が既存種と変異種に与える増殖の阻害の程度が時間的に変化することで, 2種の個体数の逆位相の同期振動を引き起こしていると考えられる. この2種の共存の要因についても, 4.4.2で考察する.

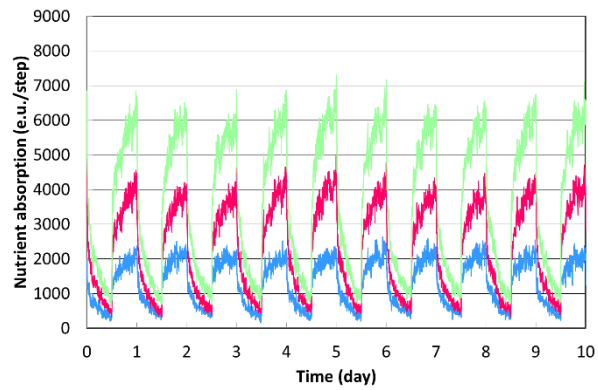
第4章 個体ベースモデルの生態系の数学モデルとしての柔軟性
：同一ニッチを共有する2種の分解者による共存



$E_{m_m} = 4.0 \text{ e.u.}$



$E_{m_m} = 4.6 \text{ e.u.}$

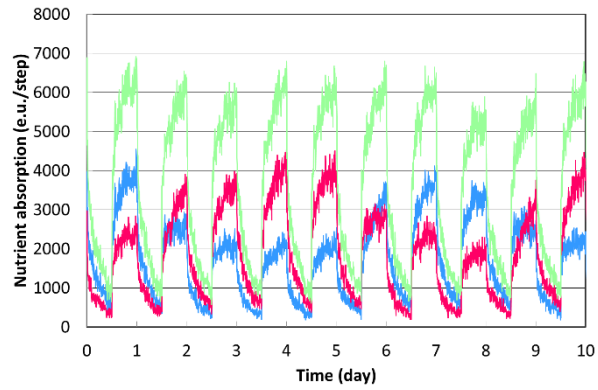


$E_{m_m} = 5.0 \text{ e.u.}$

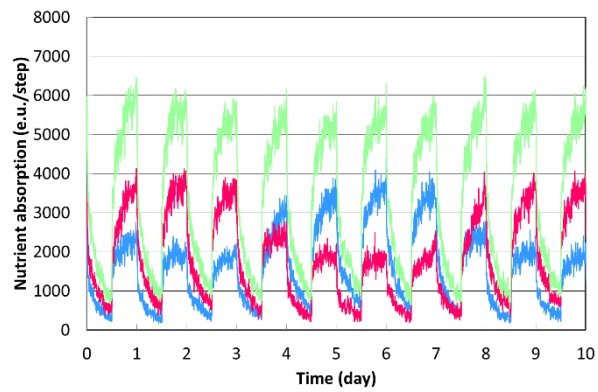
— : Existing, — : Mutated, — : Existing and mutated

Fig. 4-5 (a) 領域(a)を代表する2種の分解者と全分解者の栄養吸収量の時間履歴. $E_{m_e} = 6.0 \text{ e.u.}$ (固定)

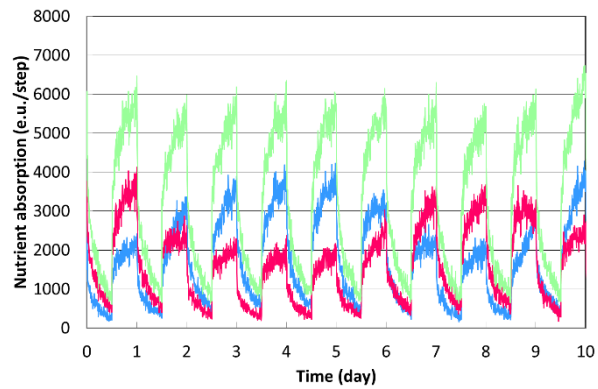
第4章 個体ベースモデルの生態系の数学モデルとしての柔軟性
：同一ニッチを共有する2種の分解者による共存



$E_{m_m} = 5.6 \text{ e.u.}$



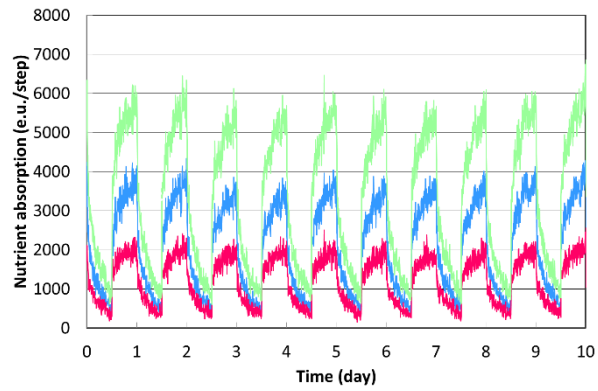
$E_{m_m} = 6.0 \text{ e.u.}$



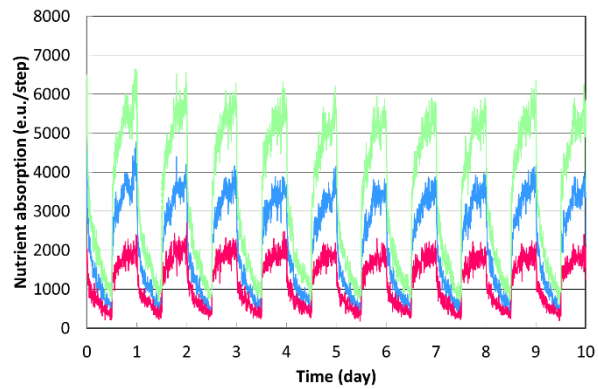
$E_{m_m} = 6.6 \text{ e.u.}$

— : Existing, — : Mutated, — : Existing and mutated

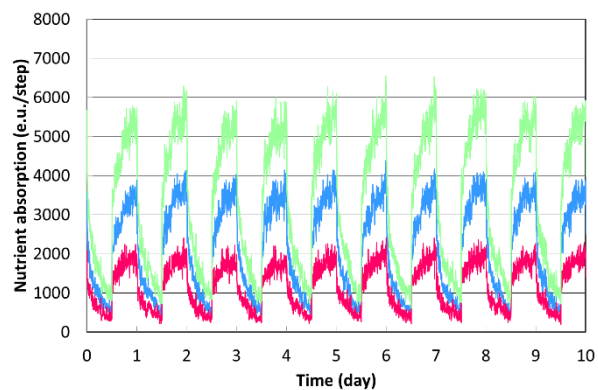
Fig. 4-5 (b) 領域(b)を代表する2種の分解者と全分解者の栄養吸収量の時間履歴. $E_{m_e} = 6.0 \text{ e.u.}$ (固定)



$Em_m = 7.0 \text{ e.u.}$



$Em_m = 7.4 \text{ e.u.}$



$Em_m = 8.0 \text{ e.u.}$

— : Existing, — : Mutated, — : Existing and mutated

Fig. 4-5(c) 領域(c)を代表する2種の分解者と全分解者の栄養吸収量の時間履歴. $Em_e = 6.0 \text{ e.u.}$ (固定)

4.4.2 生物分布の不均一性による2種の分解者の共存

本項では、4.4.1で示した2種の共存を生物分布との関連において考察する。各領域における既存種と変異種の1日ごとの培地上の個体数分布を示したものがFig. 4-6 (a), (b)および(c)である。青色から赤色へと色が変わるほど個体数が多いことを示す。また、(a), (b)および(c)の上段が既存種、下段が変異種の個体数分布であり、左から右へと進むほど時間が経過する。

コロニーの中の既存種と変異種の生存域はほぼ同じであるが、個体数分布は数多くの峰を持つ不均一な構造をしている。領域(a)と(c)における個体数のコロニー内分布(Fig. 4-6 (a), (c)の下段の赤丸の中など)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当然であるが、他方で劣位種はその隙を突くようにパッチ状に生存域を確保して共存していた。これらにより、種の共存に関し次のことが言える。増殖に有利な種は、当然、高個体数の地域を増加させることができる。しかし、空間の効果によって、連続した空間内で、生物の増殖による生物の拡散、物質の拡散、捕食者による捕食によって生物の分布に不均一が生じる。すなわち、必然的に増殖に有利な種にも個体数が少ない地域が発生する。その地域では、2種の競争の程度が小さく、増殖に不利な種も増殖することができ、種を維持していると考えられる。

領域(b)では、領域(a)および(c)と同様に、既存種と変異種の培地内での存在地域はほぼ重なっているが、個体数の分布には時間的・空間的な差異があった。一方の種の個体数が大きい領域ではもう一方の種の個体数が小さくなっており、それが一定の周期で変化していた(Fig. 4-6 (b))。例えば、Fig. 4-6 (b)の赤丸の地域である。また、この空間的な振動の周期とFig. 4-4 (b)で示した個体数振動の周期(長周期)は一致していた。すなわち、この空間的な生物分布の振動が2種の個体数の振動になって表れている。領域(b)においても、共存の仕組みは領域(a)および(c)と同様であると考えられる。さらに領域(b)では、既存種と変異種の増殖能力が近いため、互いに個体数の少ない地域に入り込み増殖することで振動が起きていると考えられる。

生物分布の不均一性により、増殖に劣位な種が、競争の少ない空間に入り込みやすいことが共存の一つ要因になっていることは、これらの結果から明らかである。我々のこれまでの研究により、コロニーの形成およびその形状は、捕食者の捕食によっても大きく異なることがわかっている。例えば Nakane *et al.*(2008)では、定常状態において完全な空間的棲み分けが起きていたが、これは捕食モデルが異なっていることが主因である。また、Ohmaru *et al.*(2009)では、捕食者の捕食速度の変化により生物分布が大きく異なることが報告されている。今後、生物の空間的な生物分布と捕食の関係を調査することで、さらなる種の共存に関する知見が得られることが期待される。

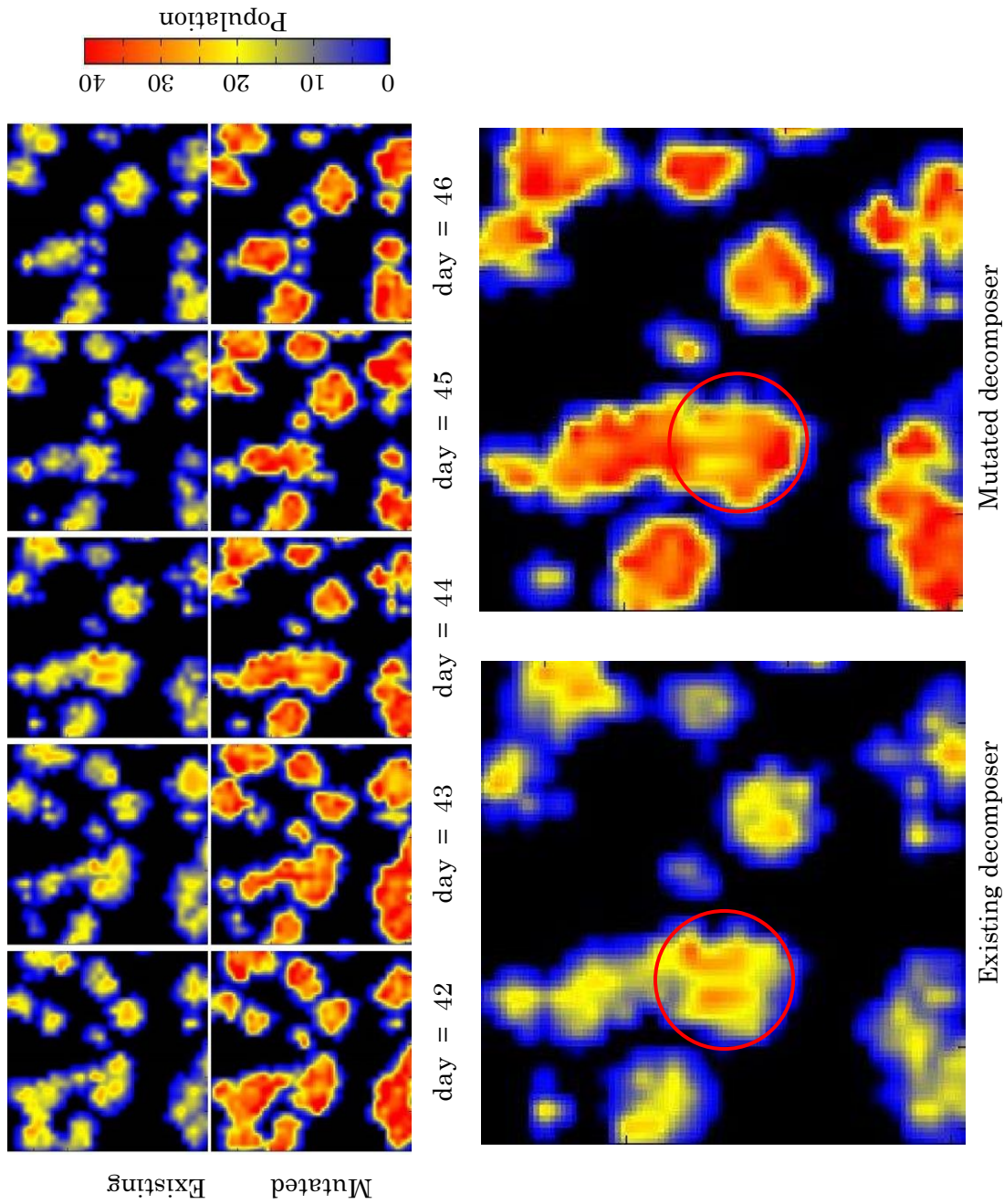


Fig. 4-6 (a) 領域(a)を代表する2種の分解者の個体数分布

$E_{m_e} = 6.0$ e.u., $E_{m_m} = 4.0$ e.u.

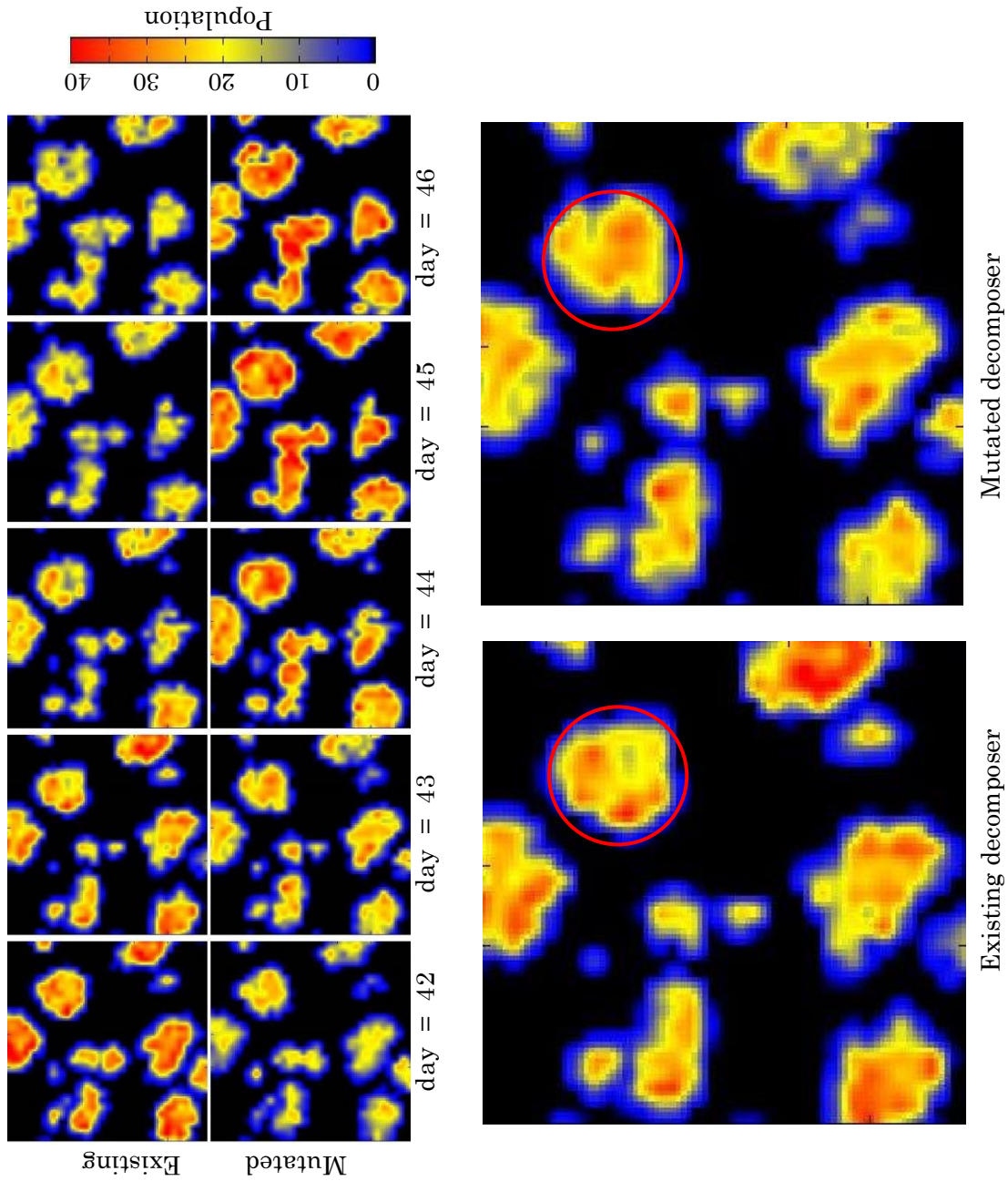


Fig. 4-6 (b) 領域(b)を代表する2種の分解者の個体数分布

$E_{m_e} = 6.0 \text{ e.u.}$, $E_{m_m} = 6.0 \text{ e.u.}$

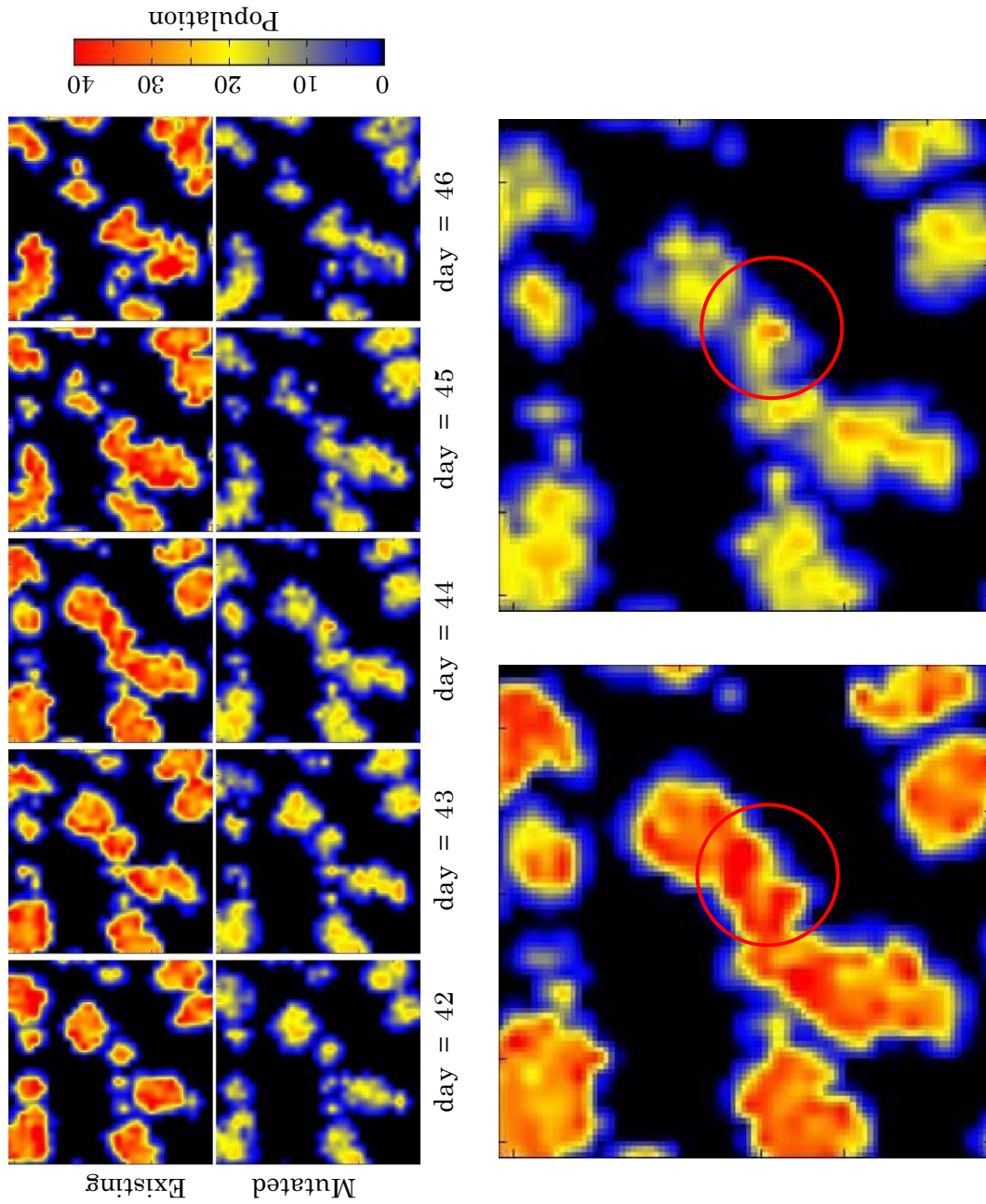


Fig. 4-6 (c) 領域(c)を代表する2種の分解者の個体数分布
 $E_{m_e} = 6.0$ e.u., $E_{m_m} = 7.0$ e.u.

4.4.3 Lotka-Volterra モデルの捕食モデルによる捕食率の推定

本項では、我々の得た共存の結果が、Lotka-Volterra の捕食モデルでは、得られないことを確認する。我々のモデルと類似の結果が得られる Lotka-Volterra の改変版は、捕食に関する項を前述のように変更している。しかしながら、我々のモデルでは、Lotka-Volterra の捕食モデルと同様に2種の被食者はそれらの存在量比に応じて被食される(3.3.1 参照)。ただし、微分方程式ベースの Lotka-Volterra の捕食モデルと異なる点は、我々のモデルの捕食ルールはローカルルールであり、系全体に一括して適用されるものではない点である。

そこで、本モデルで得られた結果をあえて Lotka-Volterra の捕食モデルを用い、そのモデルでの捕食率(捕食速度係数)を推定することで本計算結果の解釈を試みた。本モデルでの捕食率を推定するため、以下のような条件を用いた。まず、代謝生成物による抑制が分解者の存在量の変化に与える影響は小さいため、それを無視した。次に、Lotka-Volterra の捕食と同様に2者の被食者はそれらの存在量比に応じて捕食され、それが単位時間ステップ当たりの生物体量の変化量(生物種の総体力)であるとした。そして、暗期の捕食率を推定した。これは、明期では生産者による系へのエネルギー流入が増大するため分解者の増殖が頻繁であり、それが捕食率の推定へ与える影響が大きいためである。これらの条件の下、分解者の生物体量の変化 Δx_{t+1} を(4-1)式のような差分方程式であると仮定した。

$$\Delta x_{t+1} = K_{\alpha} x_{\alpha t} y_t \quad (4-1)$$

ここに、 x_{α} : 分解者 α 種の生物体量、 y : 捕食者の生物体量、 K_{α} : 捕食者の分解者 α 種に対する捕食率である。

ここで、 K_{α} の推定に個体数ではなく生物体量を用いたのは、従来の微分方程式モデルでは、個体数密度を扱っているからである。個体ベースモデルでは、個体によって生物体量が異なる。そのため、生物種としての存在量を扱うために生物体量を用いた。

(4-1)式は、分解者の生物体量の変化量が、分解者と捕食者の生物体量の積の関数であることを意味し、単純な Lotka-Volterra の捕食項と同じである。この式に従うと仮定して、我々のモデルにより得られた各時間ステップの分解者の生物体量、捕食者の生物体量および各時間ステップ間の分解者の生物体量の変

化量を(4-1)式に代入することで、各時間ステップ間の既存種と変異種の捕食率を求めた。我々のモデルでの捕食者の捕食が、Lotka-Volterra の捕食モデルと同様に分解者の存在量にのみ比例して行われているならば、(4-1)式の捕食率 K_a は定数であるはずである。逆に K_a が変化するならば、本モデルの捕食モデルが、Lotka-Volterra の捕食モデル以上の機能を有していることを意味し、それらの要因は本モデルが空間の概念を有することが要因と考えられる。

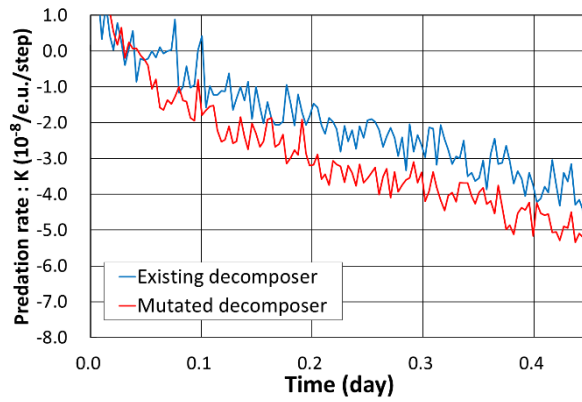
以下、捕食者の既存種と変異種に対する捕食率をそれぞれ K_e と K_m と記す。(4-1)式を用い、本モデルにおける K_e と K_m の値を推定した結果が Fig. 4-7 と Table 1 である。Fig. 4-7 は、捕食率は定数ではなく常に変動していることを示している。また領域(a)および(c)では、多くの時間で生物体量の大きい種の捕食率の絶対値が大きくなり、領域(b)では既存種と変異種の捕食率の大小が頻繁に入れ替わっていた。Table 4-1 は K_e と K_m の平均値である。これは、領域(a)と(c)の系では、既存種と変異種の生物体量が大きい方の被捕食速度の平均が大きくなったことを示している。これらの結果は、領域(a)と(c)の系では、常に生物体量の大きな種がより多く捕食されていることを示している。また、領域(b)では2種の捕食率は時間的に変化するが、平均値は同じであった。すなわち、2種の分解者は、ほぼ同様に捕食されていることを示している。

我々のモデルでの推定した捕食率は、定数ではなく常に変動していた。これは、我々のモデルには、捕食速度を人為的に変更するスイッチング等の機能は与えていないが、それに相当する効果が得られたことを示している。それは、生物群が空間的な分布を有し、さらにその生物分布が時間的に変化することで生物を取り巻く環境が変動するという我々のモデルの特徴を通じて得られたと考えられる。

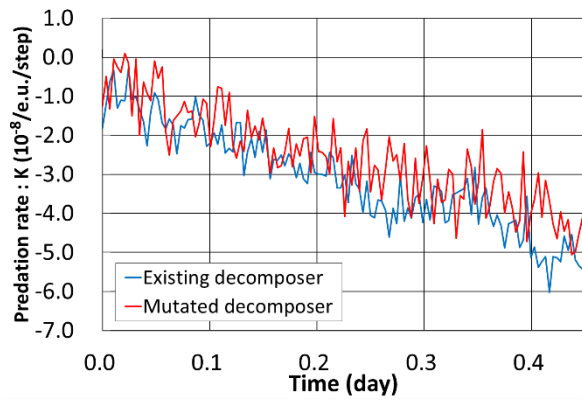
Table 4-1 各領域における既存種と変異種の捕食率の平均値

	(a)		(b)	(c)	
Em_m	4.32	4.70	6.00	8.50	10.50
$K_e (\times 10^{-8} / e.u. / step)$	-2.64	-2.66	-2.55	-2.90	-2.56
$K_m (\times 10^{-8} / e.u. / step)$	-3.76	-3.20	-2.55	-1.90	-1.42

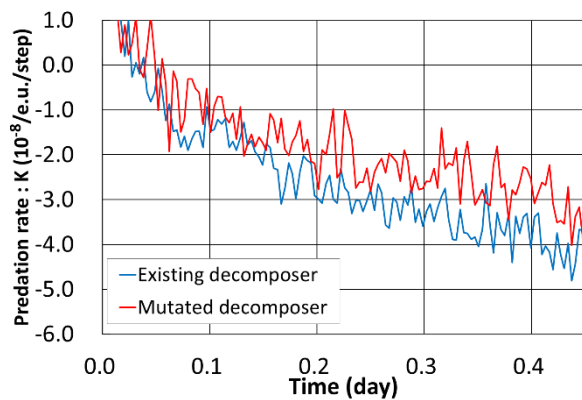
第4章 個体ベースモデルの生態系の数学モデルとしての柔軟性
：同一ニッチを共有する2種の分解者による共存



(a) $E_{m_m} = 4.0$ e.u.



(b) $E_{m_m} = 6.0$ e.u.



(c) $E_{m_m} = 7.0$ e.u.

Fig. 4-7 各領域における捕食率の時間履歴

4.4.4 分解者2種の共存と逆位相同期振動現象

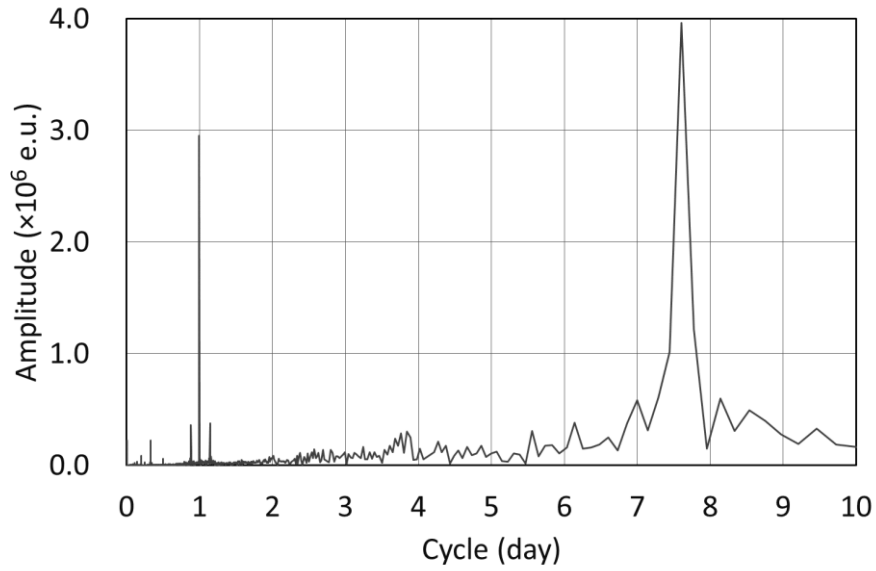
本項では、4.4.1で定めた領域(b)で見られる、既存種と変異種の逆位相同期振動について考察する。Fig. 4-8は、領域(b)における既存種と変異種の個体数振動の周期スペクトルをフーリエ解析によって得た一例である。左方のピークは、明暗の切り替えに伴う個体数の振動の1日周期を明確に示している。このピークは領域(a)、(b)および(c)すべてにおいて明確に見られた。右方のピークは、領域(b)で見られる、2種の分解者の逆位相同期振動の周期である。このピーク的位置は、 Em_e および Em_m 値の変化に伴い移動した。また、右方ピークでは裾が存在しており、逆位相同期振動の周期は幅を持って存在していると考えられる。既存種と変異種の周期スペクトルは、ピークの発生している周期がほぼ同じであり、これは既存種と変異種の個体数振動は同期振動であることを示している。

Fig. 4-9は、 Em_e と Em_m の値が等しいとき(領域(b))に、その値と同期振動の周期の関係を示したものである。Fig. 4-9は、2種の分裂体力の値が大きくなるほど、同期振動の周期が長くなることを示しており、2種の分解者の分裂体力値と分解者の個体数の同期振動周期が比例関係にあることを示している。

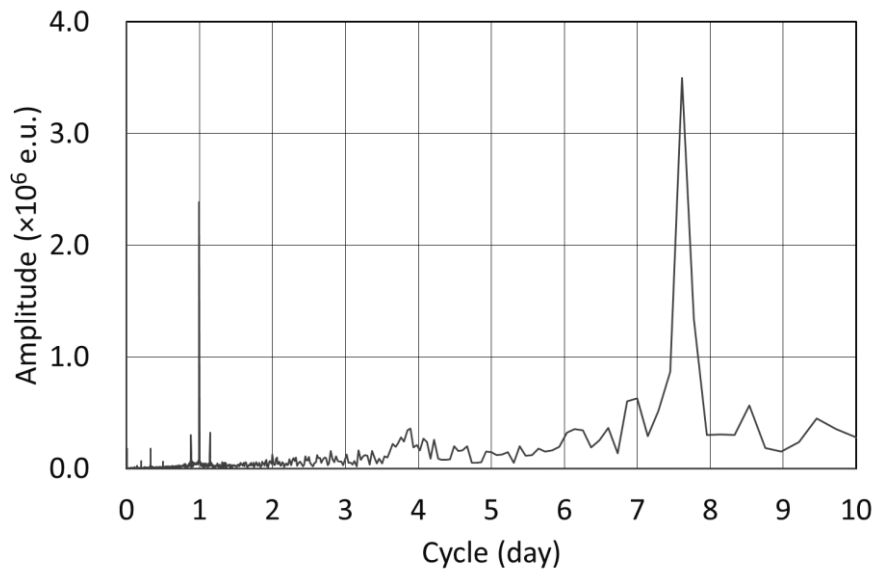
Fig. 4-10は、 Em_e と Em_m の値の差($\Delta Em = Em_m - Em_e$)と領域(b)の逆位相同期振動の周期の関係を示したものである。図中の破線の内側は同期振動が見られる領域、すなわち4.4.1で(b)と定義した領域であり、その外側の領域は同期振動の見られない領域である。Fig. 4-10では、 ΔEm の変化に対して周期の変化が見られた。 ΔEm が負の方向では周期の変化が比較的小さく、正の方向では周期の変化が大きくなる傾向が見られた。 Em_e と Em_m の値の差が小さいときは、既存種と変異種の増殖速度が近いため、2種は無理なく交互に個体数の増減を行うことができ、振動は完全に同期し共存する。しかし、その差が大きくなるにつれて既存種と変異種の振動周期に差が生じ、個体数の逆位相同期振動が困難になる。そして2種の振動の同期が不可能になったとき、4.4.1で定義した領

域(a)および(c)で見られる共存状態が現れる。

Fig. 4-11 は、 Em_e 値が 6.0 e.u. のときの Em_m 値と系のエネルギーロス量の関係を示したものである。また図中の破線は、分解者の個体数に同期振動が見られない領域(a)および(c)におけるエネルギーロス量を基に領域(b)のそれを予測したものである。領域(b)で得られた実際の計算値(黒丸)は、予測値よりも大きい。よって両者の差は、逆位相の同期振動によって生じていると考えられる。領域(b)では、空間的な生物分布が時間的に変化することによって2種の個体数に逆位相の同期振動が起き、それにより2種の分解者は共存を果たしている。そして、その振動により、系の物質循環速度が上がっていることが予測される。その結果、領域(b)のエネルギーロス量は予測曲線より高い値を示したと考えられる。



Existing decomposer



Mutated decomposer

Fig. 4-8 既存種と変異種の個体数振動の周期スペクトル

$$E_{m_e} = 6.0 \text{ e.u.}, \quad E_{m_m} = 6.4 \text{ e.u.}$$

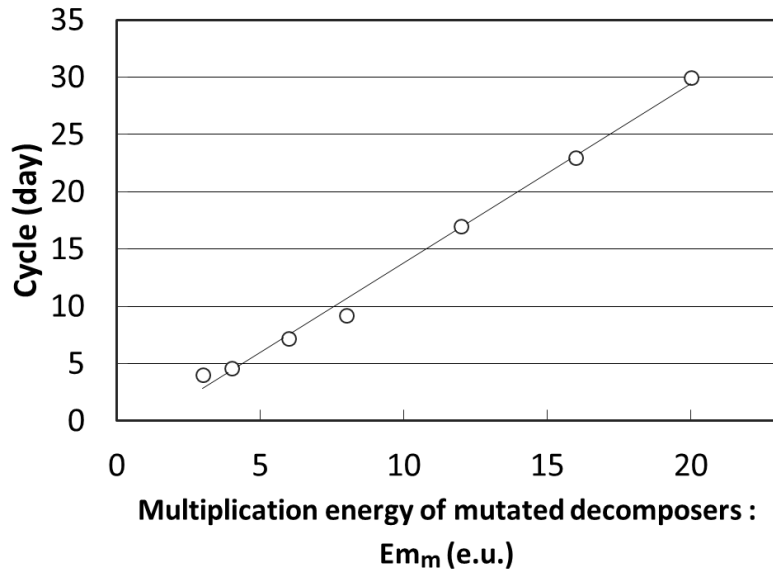


Fig. 4-9 既存種と変異種の分裂体力値と個体数振動の周期の関係

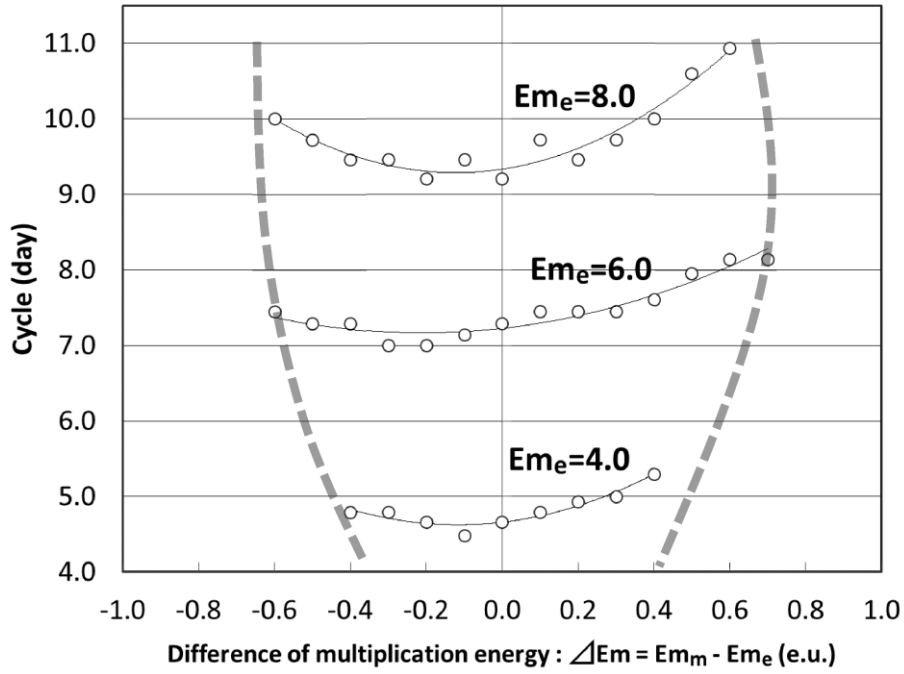


Fig. 4-10 既存種と変異種の分裂体力値の差と個体数振動の周期の関係

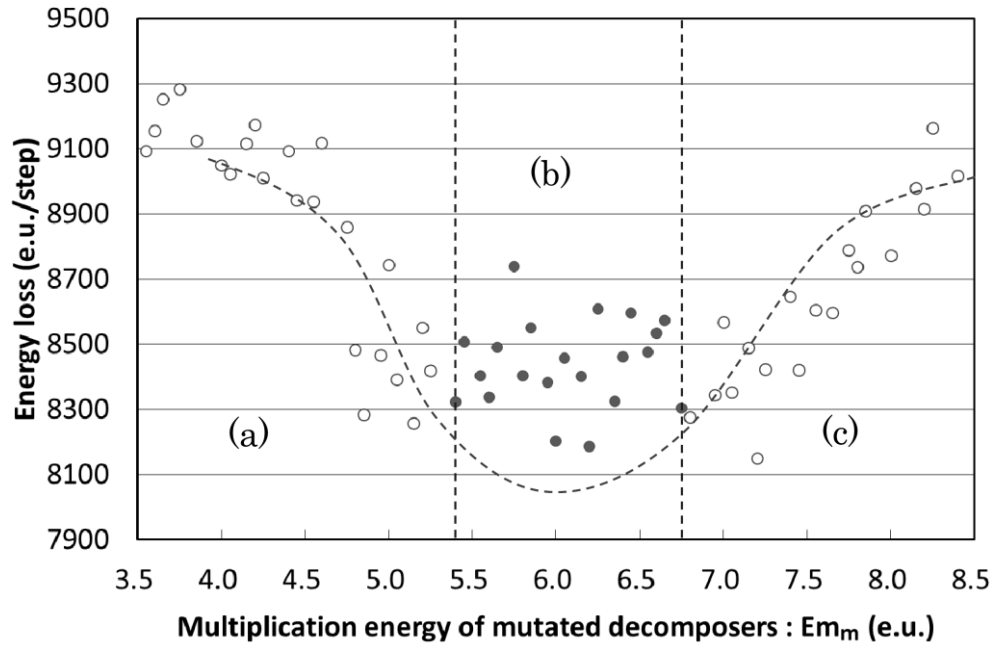


Fig. 4-11 変異種の分裂体力値とエネルギーロス量の関係

4.5 第4章のまとめ

本論文では、従来の微分方程式モデルが取り入れることができなかった「空間」の存在が、マイクロコズムにおいて同一ニッチを共有する生物種の共存を可能にすることができるかどうかを検証するため、空間概念を取り入れた個体ベースモデルを用いてシミュレーションを行った。生物種の共存の検証条件として、生産者、分解者、捕食者を設定したマイクロコズムにおいて、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し、2種の分解者の競争が起きることを想定し、2種の分解者の共存状態および共存時において生じる振動現象を解析した。その結果、次の結論を得た。

- (1) 空間の概念を持つ個体ベースモデルを用いて、突然変異種の広いパラメータ範囲で、同一ニッチを有する既存種と変異種の共存が確認された。そのとき、共存形態には2種類があることがわかった。1つは既存種と変異種間の個体数に大きな差がある場合であり、もう一つは両者間の個体数差が小さい場合である。個体数の差が小さいとき、両者の個体数は逆位相の同期振動を示した。
- (2) 得られた共存の結果は、従来の微分方程式モデルでは、複数の機能を恣意的にモデルに追加することで得られたが、我々のモデルでは一つのパラメータ値を変化させるだけで表現できた。また、既存種と変異種の個体数分布の偏りや個体数の時間的な振動が生じることで、既存種と変異種の間には増殖の優劣があるにもかかわらず共存が可能となった。そして、この分布の偏りや個体数の振動は、空間的な生物分布が時間的に変化することによって起きていた。
- (3) 既存種と変異種の分裂体力の差が小さいときは、2種の個体数は完全に同期し共存するが、その差が大きくなるにつれて徐々に振動の周期が変化し、振動の同期が困難になったとき、一定の個体数比を維持する安定な共存に移行した。
- (4) 既存種と変異種の個体数に同期振動が見られた系では、その振動によって共存を果たしているが、それによって系のエネルギーロス量はより高くなった。

第5章 個体ベースモデルによる実生態系の解析

第5章では、化学物質を投与した際の実験系の microcosm の挙動と化学物質の投与を想定したシミュレーションの結果を比較する。これにより、本モデルが実生態系を再現し得るモデルであることを示すと共に、化学物質の環境毒性評価にも有用なツールであることを示す。また、実験系では測定することのできないより詳細なデータから、化学物質の投与による生物の増殖速度の変化に対して、どのように系内の生物は振る舞い再び安定な状態へと向かっていくのかを調べた。さらに、化学物質の投与に対する系の安定状態について、従来の微分方程式モデルでは表せなかった空間的な視点から解析を行った。

5.1 一般的な化学物質の環境毒性評価法と microcosm を用いた環境毒性評価

生態学の主な課題の一つとして、系に加えられた外乱が系内をいかにして伝播し、最終的にはどのような状態に行き着くのかという問題がある。その実用的な例として、化学物質の環境毒性評価がある。OECD 主導により、様々な化学物質が様々な生物種に与える影響が各国で調査されている。

環境毒性評価法は複数存在するが、現在の一般的な方法は、単一生物種への無影響濃度を測定する方法である (Suter, 2002; Van Straalen and Van Leeuwen, 2002)。そして、単一生物種を用いた無影響濃度を予測する手法の一つとして、種の感受性分布を用いたものがある (Wagner and Løkke, 1991; Aldeberg and Slob, 1993)。これは、化学物質に対する全生物種の感受性が、正規分布や対数正規分布などの分布関数で表すことができ、95%の種を保護できれば、生態系の構造と機能が維持できると仮定し、種の感受性分布の5%に相当する濃度(HC5 : the hazardous concentrations for 5% of the species)を生態

系に対する無影響濃度予測値とする手法である。その他の手法では、少なくとも分類学上の8生物種群の最低でも10生物種の無影響濃度が必要とされる。そして、それらの生物で最も感受性の高い生物種の無影響濃度をアセスメント係数で除したものを生態系に対する無影響濃度予測値とする手法である。欧州化学物質生態毒性および毒性センター(CECOTOC : European Centre for Ecotoxicology and Toxicology Of Chemicals)は、藻類、甲殻類と魚種についての慢性毒性値があるとき、一番感受性の高い生物種の慢性毒性値にアセスメント係数10を用いている(CECOTOC, 1997)。

一般的に、化学物質が及ぼす影響先が生態系を構成するただ一種のみであろうとも、生物の相互作用によりその影響は生態系全体に波及すると考えられる。さらに自然生態系では、化学物質が複数の生物種へ影響を及ぼすことは十分に考えられ、そのときの自然生態系への影響はより複雑である。その場合、単一生物種の化学物質に対する知見のみを用いて、生態系への影響を正確に評価することは困難である(Sugiura, 2009, 2010)。そのため、より正確な化学物質の生態系への影響評価のためには、相互作用を含む *microcosm* のようなシステムを用いた生態系影響評価が重要である。そのため、実験系の *microcosm* は、化学物質の環境毒性評価の研究に用いられてきた。実際に、*microcosm* での化学物質の系への影響の傾向と、単一種の慢性毒性濃度を用いて影響予測した無影響濃度予測値の傾向は異なっていると報告されている(Sugiura, 2009)。すなわち、生態系への化学物質の影響は単一生物種を用いた生物試験では予測できないということである。また、メソコズム試験結果を含む自然生態系への化学物質の影響評価値と *microcosm* を用いた化学物質の影響評価値の比較から、*microcosm* を用いた化学物質の影響評価値にアセスメント係数200を用いれば、一般の生態系を保全できる可能性が示されており(Sugiura, 2010)、化学物質の生態系影響評価において *microcosm* が生物の相互作用を含んだモデルとして有用であると言える。

これまでに用いられてきた *microcosm* の数学モデルでは、このような化学物質を投与した系の挙動を再現できなかった。様々な仮定を数式で表し、それをモデルに追加することで再現できたとしても、それらの仮定が正しい明確な根

拠は得られない。しかし、個体ベースモデルを用いれば、計算から得られた結果と実験系との対応が容易である。それは、3章で述べた通り、個体ベースモデルが実験系から得られたパラメータを用いて作られているからである。そして、計算から得たものを実験へフィードバックすることで、より効率的に実験系 *microcosm* の利用が可能である。また、実験装置等の限界により、実験系の *microcosm* では得られない計算結果を解析することにより、化学物質が *microcosm* に与える影響予測だけでなく、化学物質の投与、つまり、系への外乱がどのように系全域に波及し、どのようにシステムが推移していくのかという生態系の自己調節機能に関わる議論を行うことができる。

そこで本章では、生産者、分解者、捕食者の3者からなる相互作用を含んだ *microcosm* の数値モデルを用い、化学物質が投与されたときの *microcosm* のシミュレーションを行った。*microcosm* の生産者と捕食者の増殖速度係数を様々に変化させることで、生物への化学物質の影響を表現した。また、*microcosm* 内の生物の呼吸量を測定することにより、化学物質が *microcosm* におよぼす影響を評価することができる(Sugiura, 1992)ことから、生物の呼吸量に比例するエネルギーロス量を評価項目に選んだ。そして、生物の増殖速度の変化が、*microcosm* の過渡期および極相期の物質循環とエネルギーロス量に与える影響を解析した。さらに、実験により得られた *microcosm* 内の生物の呼吸量と数値モデルにより得られたエネルギーロス量の計算結果を比較し、実験系に対する数値モデルの妥当性を検証した。

5.2 実験方法

本実験で用いた microcosm は、2.2.1 で述べた方法で培養したものである。化学物質として Al^{3+} イオンを microcosm に投与するため、検証に用いる化合物を $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$ とした。 Al^{3+} イオンは低濃度では生産者の増殖速度を減少させ、高濃度では捕食者と生産者の増殖速度を減少させることが報告されている (Sugiura, 2001)。これにより、より複雑な系の挙動を比較できる。

培養した microcosm (培養開始 10 日目) に、 Al^{3+} イオンを含む水溶液 1ml を microcosm に投与した。 Al^{3+} イオンの濃度は様々なものを用意した。そして、投与後の系の呼吸量を測定した。呼吸量の測定法は、2.2.1 で述べた方法と同様である。

5.3 計算条件

5.3.1 対照モデル

化学物質を投与しない対照とするモデルは、3章で紹介したものとほぼ同じである。すなわち、実験系から得たパラメータ値を用いた3種の生物(生産者: chlorella, 分解者: bacteria, 捕食者: rotifer)と無機物質および有機物質等の代謝生成物で構成されている microcosm である。ただし、化学物質の毒性の影響を表現するため、捕食者の最大捕食速度のみを変更した。対照モデルの各パラメータ値を Table 5-1 に示す。

5.3.2 化学物質の投与を想定した生物のパラメータ変化

化学物質の特異的毒性は、ある種の酵素に対する阻害など種々様々であるが、Sugiura, 2001により実験系の microcosm に Al^{3+} イオンを投与した場合、捕食者と生産者の増殖速度を減少させることが報告されている。本論文では、microcosm の生物個体数の推移や増殖速度が評価できれば十分であるため、化学物質が生物の増殖速度に変化を及ぼす際の機序やプロセスの詳細は考慮せず、化学物質により生物の増殖速度が変化したことを想定した計算を行った。具体的には、生物の増殖速度を変化させるため、生物の増殖に必要な捕食、栄養吸収および光合成速度の最大値を変化させた。これにより、microcosm への化学物質の投与による生物の増殖速度の変化を表現した。増殖速度を変化させない系を対照系とし、変化させた増殖速度を対照系の生物の増殖速度で除した値を増殖速度比とした。また、化学物質の影響は生産者と捕食者に及ぶことを想定し、生産者と捕食者の増殖速度比を様々に変化させた。Table 5-1 の塗りつぶしたパラメータ値を変化させることで、生産者と捕食者の増殖速度を変化させた。その変化させたパラメータ値の範囲を Table 5-2 および Table 5-3 に示す。

Table 5-1 対照モデルで用いたパラメータ値
塗りつぶしたパラメータ値を増減させ、生産者と捕食者の増殖速度を変化させる。

設定項目 名前	変数名 Name	設定値			
		分解者 (バクテリア)	生産者 (クロレラ)	捕食者 (ロティファ)	有機栄養物 (ペプトン)
種族 ID	ID	0	1	2	3
代謝生成物 ID	FID	0	1	2	3
移動可否	-	OFF	OFF	ON	OFF
最大行動回数[回]	MMC	-	-	6	-
移動代謝量[e.u.]	b	-	-	0.10	-
初期個体散布密度 [1/cell]	N_0	0.022	0.0165	0.00033	-
初期物質散布密度 [e.u./cell]	F_0	0.000	0.000	0.000	11.350
初期体力[e.u.]	E_0	1.5	4.0	100.0	-
分裂体力[e.u.]	Em	6.0	32.0	400.0	-
分裂個体数[-]	Dn	2	4	2	-
セル内限界個体数 [-]	Pd	50	50	50	-
摂取物質質量上限 [e.u.]	C_{max}	2.0	1.13131	-	-
摂取可能な 代謝生成物	C[0]	生産者	分解者	-	-
	C[1]	捕食者	捕食者	-	-
	C[2]	有機栄養物	-	-	-
光合成係数[e.u.]	C_{PHOTO}	-	1.13131	-	-
捕食量上限[e.u.]	P_{max}	-	-	16	-
捕食可能な種族	P[0]	-	-	分解者	-
	P[1]	-	-	生産者	-
体力増加率[-]	Tr	0.45	0.45	0.45	-
排泄係数[-]	e	0.4	0.4	0.4	-
抑制係数[-]	m_{ad}	0.001	-	0.00005	-
	m_{ap}	-	1.1	0.0005	-
	m_{ac}	-	-	30.0	-
基礎代謝量[e.u.]	D	0.00174	0.00198	0.0496	-

Table 5-2 生産者のパラメータ値の変化させた範囲とそれに対応する増殖速度比

摂取物質量上限 C_{\max} [e.u.] 光合成係数 C_{PHOTO} [e.u.]	増殖速度比
0.226262 ~ 1.13131	0.2 ~ 1.0

Table 5-3 捕食者のパラメータ値の変化させた範囲とそれに対応する増殖速度比

捕食量上限 P_{\max} [e.u.]	増殖速度比
3.2 ~ 16	0.2 ~ 1.0

5.3.3 その他の計算条件

実験系と同様に、培養開始から10日目の安定した microcosm を初期条件とし、計算開始と同時に捕食者および生産者の増殖速度比を変化させた。増殖速度比以外の係数値や相互作用の関係はすべて対照系と同じとした。シミュレーション期間は90日間とした。ただし、実験系との比較は、シミュレーション開始から10日目程度までの過渡期において行った。

5.3.4 評価項目

実験結果と計算結果の比較を呼吸量とエネルギーロス量を用いて行った。それは、両者ともに系を統一的に評価するために用いられる指標だからである。実験における呼吸量はエントロピー生成量と比例する (Aoki 1995)。本モデルでは、エントロピー生成量を直接計算していないが、その代わりに系全体から発生するエネルギーロス量を計算している。このエネルギーロス量とその発生場

所の温度で割るとエントロピー生成量となる。実験系では恒温槽を用いて温度を一定に保っているため、本モデルにおいても系内は等温であることを仮定している。そのため、エネルギーロスとエントロピー生成量は完全に比例する。したがって、呼吸量とエネルギーロスを比較することにより、実験系と計算系を比較することができる。

また、計算結果の解析において、相互作用頻度と相互作用強度を評価した。相互作用頻度は全生物個体数に対する捕食者個体数の比であり、この値が大きいほど捕食者と捕食対象生物種との相互作用が頻繁に行われることを意味する。相互作用強度は全生物を流れる物質の移動量(全生物が保持するエネルギー量)に対する捕食者 1 個体を流れる物質移動量(捕食者が保持するエネルギー量)の比であり、この値が大きいほど捕食者が系へ与える影響の度合いが強くなることを意味する。

これらの評価指標を用いて、実験結果と計算結果の比較および計算結果の解析を行った。

5.4 結果および考察

5.4節では、実験結果と計算結果の比較を行い、個体ベースモデルが実験結果をよく再現していることを示した。また、より広範囲のパラメータ値を調べることで、各生物種の増殖速度比の変化が系に与える影響を調べた。さらに、個体ベースモデルにおいて本質的である空間的な視点から解析を行った。

5.4.1 実験結果と計算結果の比較

Fig. 5-1の左図(Experiment)と右図(Calculation)に、 Al^{3+} イオンを投与した実験系で得られた呼吸量比(化学物質投与後の生物の呼吸量を化学物質を投与していない対照系の呼吸量で除した値)とシミュレーションにより得られたエネルギーロス量比の時間変化を示す。また、本章に示す記号PおよびCとその後ろの数字は、それぞれ生産者および捕食者の増殖速度比を示す。実験系では、投与した Al^{3+} イオンの濃度が0.3 ppmまでは、呼吸量比にほとんど変化が起きなかったが、0.6 ppm以上の濃度では、呼吸量比は極大値をとった後、減少してそれぞれの定常値に収束した。 Al^{3+} イオン濃度が0.6 ppmと1.25 ppmの系では1日目に、2.5 ppmの系では4日目にそれぞれ極大値が現われた。

生産者および捕食者の増殖速度比は、 Al^{3+} イオン濃度に対する生物の増殖速度の特性を考慮し決定した。実験系に投与した Al^{3+} イオンは、低濃度では植物系の生物に影響を与え、高濃度になると動物系の生物にも影響を与えると報告されている(Sugiura, 2001)。このような特性を考慮し、生産者は増殖速度比が、0.7から0.9、捕食者が0.3から0.5の組み合わせで実験結果と比較した。Fig.5-1(Calculation)には表示していないが、生産者の増殖速度比が1.0から0.9かつ捕食者の増殖速度比が1.0から0.6の系では、Fig.5-1(Experiment)の0.15 ppmや0.3 ppmの結果のようにエネルギーロス量比に大きな変化が見られなかった。一方、生産者の増殖速度比が0.8から0.7、捕食者の増殖速度比が0.5から0.3の系では、Fig. 5-1(Experiment)の0.6 ppm, 1.25 ppm, 2.5 ppmの結果に対応するようなエネルギーロス量比の経時変化が見られた。生産者の増殖速度比が0.8かつ捕食者の増殖速度比0.5で計算されたエントロピー生成量比の極大値は1日目に、生産者の増殖速度比が0.7かつ捕食者の増殖速度比が0.3で計算されたエネルギーロス量比の極大値は2日目に、生産者の増殖速度比が0.7かつ捕食者の増殖速度比が0.3で計算されたエネルギーロス量比の極大値は

4 日目に現れた。

実験結果の呼吸量比と計算結果のエネルギーロス量比は、1 対 1 対応するものではないが比例関係にある。したがって、実在する microcosm の挙動をよく再現する数値モデルであることが確認された。

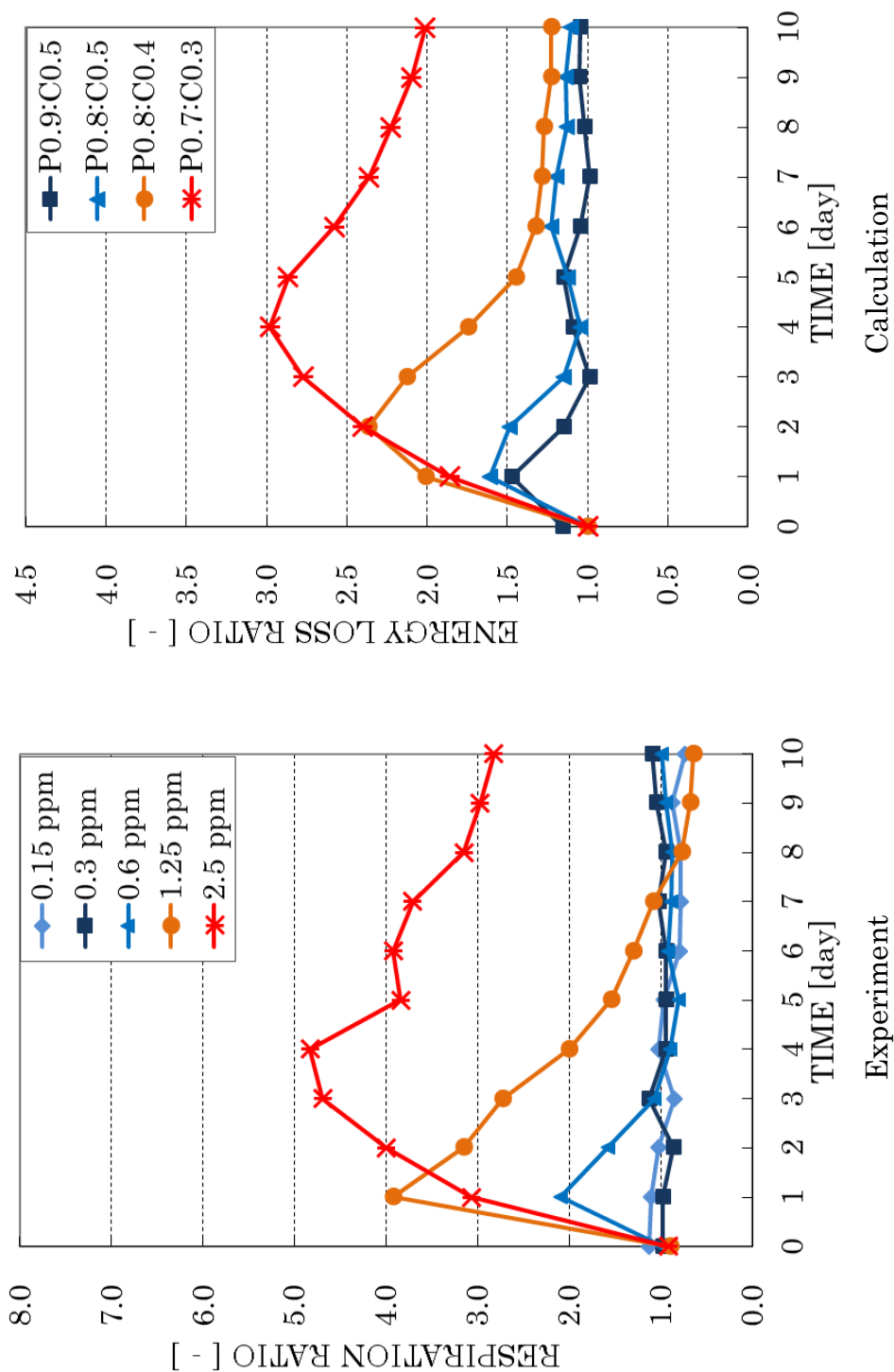


Fig. 5-1 実験系の呼吸量とシミュレーションのエネルギーロス量の比較

5.4.2 捕食者および生産者の増殖速度の変化が microcosm の

過渡期に及ぼす影響

化学物質の環境毒性評価の分野に関わらず生態学の分野においては、外乱を受けた系がその後どのような応答を見せるのかという議論は非常に重要である。それは、生態系にどれほどの化学物質を放出してもよいか、生物や植物をどれだけ消費してもよいか等の現実的な問題にとどまらず、系が本質的に安定であるのかどうかに密接に関わる問題だからである。しかしながら、実生態系の解析は非常に複雑で困難である。そして、4章で述べたように、Fig. 5-1 に示したような外乱に対する過渡応答をよく再現するモデルも存在しなかった。本項では、生産者と捕食者の増殖速度の変化(外乱)が系の過渡期にどのような影響を与えるのか、また、その過程で生物はどのような振る舞いをしているのかについて調べた。

捕食者と分解者の増殖速度比を 1.0 に固定し、生産者の増殖速度比のみを減少させたときのエネルギーロス量比(対照系に対する比)の時間変化を Fig. 5-2 に示す。これは生産者の増殖速度のみを抑制する異なる濃度の化学物質を microcosm に投与した場合を想定している。横軸が時間、縦軸がエネルギーロス量比である。同様に、生産者と分解者の増殖速度比を 1.0 に固定し、捕食者の増殖速度比のみを減少させたときのエネルギーロス量比の時間変化を Fig. 5-3 に示す。これは捕食者の増殖速度のみを抑制する異なる濃度の化学物質を microcosm に投与した場合を想定している。

Fig. 5-2 は、生産者の増殖速度比を小さくしたとき、パラメータ変化後にエネルギーロス量比が減少したことを示している。また、生産者の増殖速度比が小さいほど1日目までのエネルギーロス量比の減少の傾きは大きかった。そして、生産者の増殖速度比が小さいほどエネルギーロス量比は小さい最小値に達した。これは、生産者が系内へのエネルギーの窓口であるからである。生産者の増殖速度が減少することは、生産者のみならず他生物種へのエネルギー供給が減少することを意味する。そのため、生産者のパラメータ値が変化した直後に、系のエネルギーロス量は急減に減少し、そのまま、生産者の増殖速度の減少の程度に応じて、エネルギーロス量も低くなったと考えられる。一方で Fig. 5-3 は、対照的である。こちらは、捕食者の増殖速度比が 0.8 以外の組み合わせで、捕食者の増殖速度比が小さくなるとエネルギーロス量比が急激に上昇している。その後、捕食者の増殖速度比が 0.4, 0.5 および 0.6 の系では、エネルギーロス量比が一度上昇した後に減少し、それぞれの値に収束した。最大値に達するまで

の時間は捕食者の増殖速度比が小さいほど長かった。捕食者の増殖速度比が 0.3 の系では、エネルギーロス量比が増大し、ほぼ最大値を維持していた。このように、生産者のときとは逆にエネルギーロス量が増加したのは、捕食者の増殖速度の減少により生産者と分解者の個体数が増加したためである。

Fig. 5-4 は P0.4 : C1.0 の系、Fig. 5-5 は P1.0 : C0.4 の系の 3 生物種の個体数時間履歴である。Fig. 5-4 は、生産者のパラメータ値を変化させた直後にすべての生物種の個体数が減少している。これは前述のように、生産者の個体数が系のエネルギー流入量を決めているためである。Fig. 5-5 は、捕食者の増殖速度を減少させたにもかかわらず、捕食者を含め全ての生物種が捕食者のパラメータ値を変化させた直後に増加している。これは、捕食者の増殖速度が減少したことにより、生産者と分解者は増殖しやすくなって個体数が増え、その結果系への流入エネルギーが増加し、捕食者までもが増加するという過程が考えられる。これらのことから、1 種の生物の増殖速度の変化が系に与える影響は単純ではなく、相互作用の結果をよく考慮する必要があることが伺える。各生物種のパラメータ値を変化した後の系の極相期の評価は、5.4.3 において述べる。

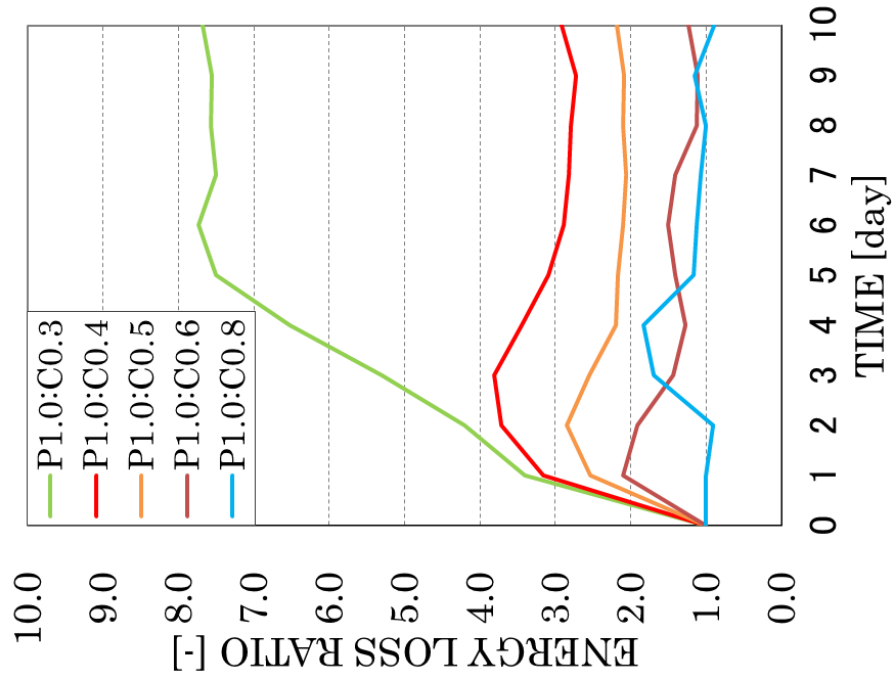


Fig. 5-3 捕食者の増殖速度比を変化させた場合のエネルギーロス量の時間変化

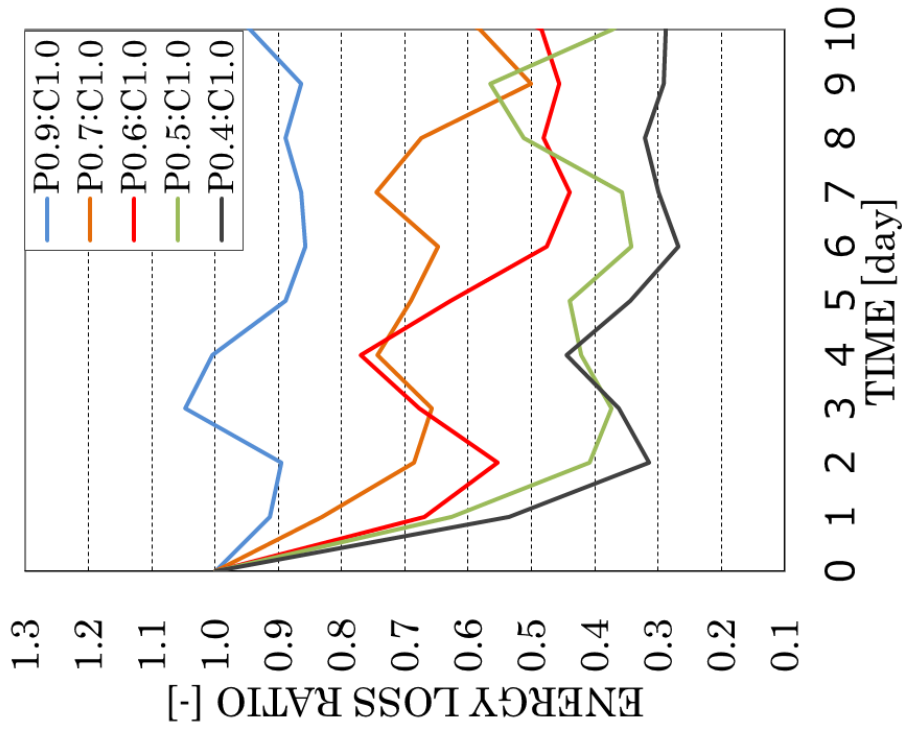


Fig. 5-2 生産者の増殖速度比を変化させた場合のエネルギーロス量の時間変化

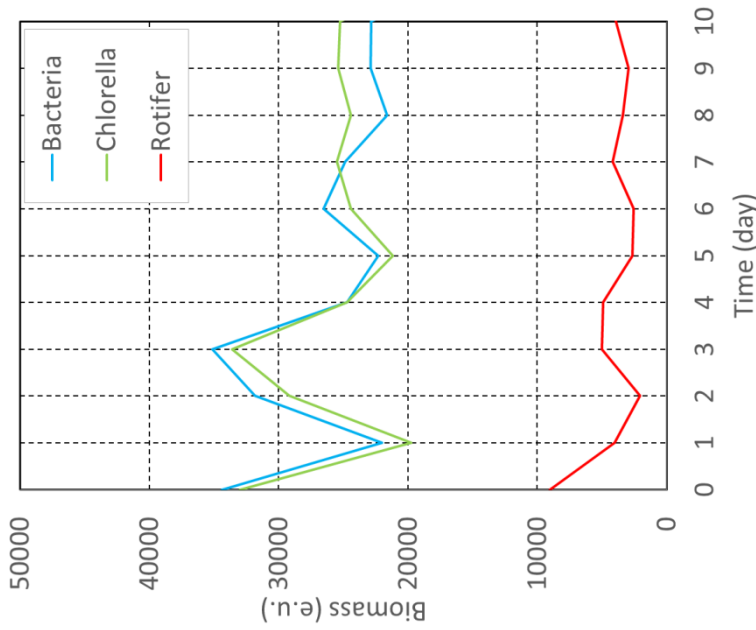


Fig. 5-4 生産者の増殖速度比を変化させた場合 (P0.4:C1.0)の個体数の時間変化

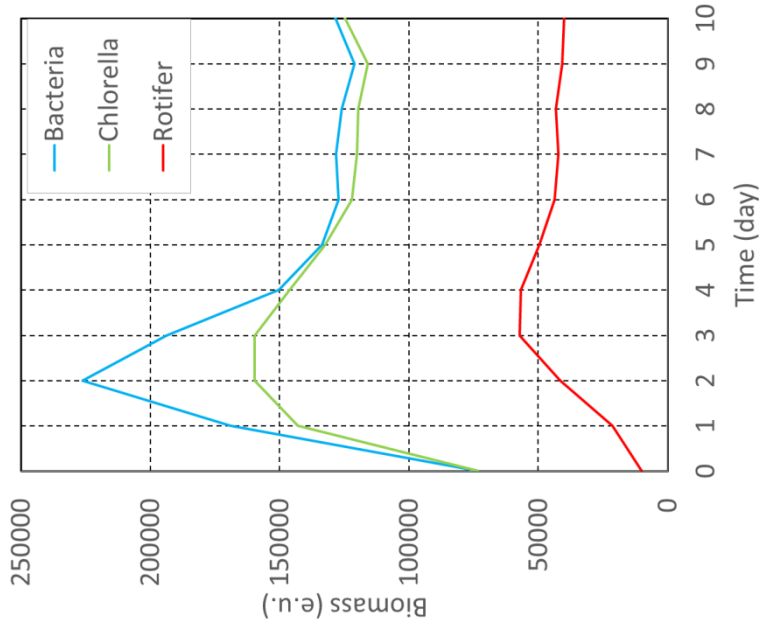


Fig. 5-5 捕食者の増殖速度比を変化させた場合 (P1.0:C0.4)の個体数の時間変化

5.4.3 過渡期における生物の振る舞いと系の成す解空間構造

Fig. 5-6 は、底面をなす 2 軸が相互作用頻度と相互作用強度、そして縦軸がエネルギーロス量比である。相互作用頻度は全生物個体数に対する捕食者個体数の比であり、この値が大きいほど捕食者と捕食対象生物種との個体数比が大きくなることを意味する。相互作用強度は全生物を流れる物質の移動量に対する捕食者 1 個体を流れる物質移動量の比であり、この値が大きいほど捕食者の系とのつながりが強いことを意味する。また、図中の数字はシミュレーションの経過日数を示す。Fig. 5-6 の中央にある点(◎)は、初期培地における相互作用頻度、相互作用強度およびエネルギーロス量比の値である。

Fig. 5-6 に示した 4 本の経路は、生産者と捕食者の増殖速度比を初期状態(◎)から変化させた後の定常状態に至るまでの軌道である。これらはアトラクター軌道を示している。またこれらは、計算により得られた数多くのアトラクター軌道の一部である。

対照系(Fig. 5-6 の P1.0:C1.0 の系)では、時間が経過してもエネルギーロス量比はほぼ一定で、相互作用強度と頻度は初期値付近を中心に大きく変動していた。系が極相期に至った後に相互作用強度と頻度が大きく変動していることは、その安定点付近が傾斜の緩やかな曲面構造をしていることを意味している。それに対し、捕食者の増殖速度比が小さい系(Fig. 5-6 の P1.0:C0.3 の系)では、相互作用頻度が大きく相互作用強度が小さくなるように遷移し、エネルギーロス量比は増加した。この系の軌道の最終値のまわりのゆらぎは小さい。これは、この安定点の近傍が急激な面を持つ解構造をしていることを意味している。捕食者の増殖速度比の減少量が中程度で、エネルギーロス量比が極大値をとった後、減少する系(Fig. 5-6 の P1.0:C0.6 の系)では、相互作用頻度が大きく相互作用強度が小さくなるように遷移した後で相互作用頻度は小さく相互作用強度が大きくなるように遷移した。生産者の増殖速度比が小さい系(Fig. 5-6 の P0.4:C1.0 の系)では、相互作用頻度と強度は大きく変動しながら、相互作用強度が大きく相互作用頻度が小さくなるような点へと遷移し、結果としてエネルギーロス量は小さくなった。

この結果から、microcosm は生物の増殖速度比の変化に対応し生物の相互作用頻度と相互作用強度を変えることで、物質循環を調整しながら全ての生物種が共存できる安定な相互作用点へと遷移していることがわかった。そのときの相互作用頻度と相互作用強度は microcosm のエネルギーロス量を極小にしていると推測した。

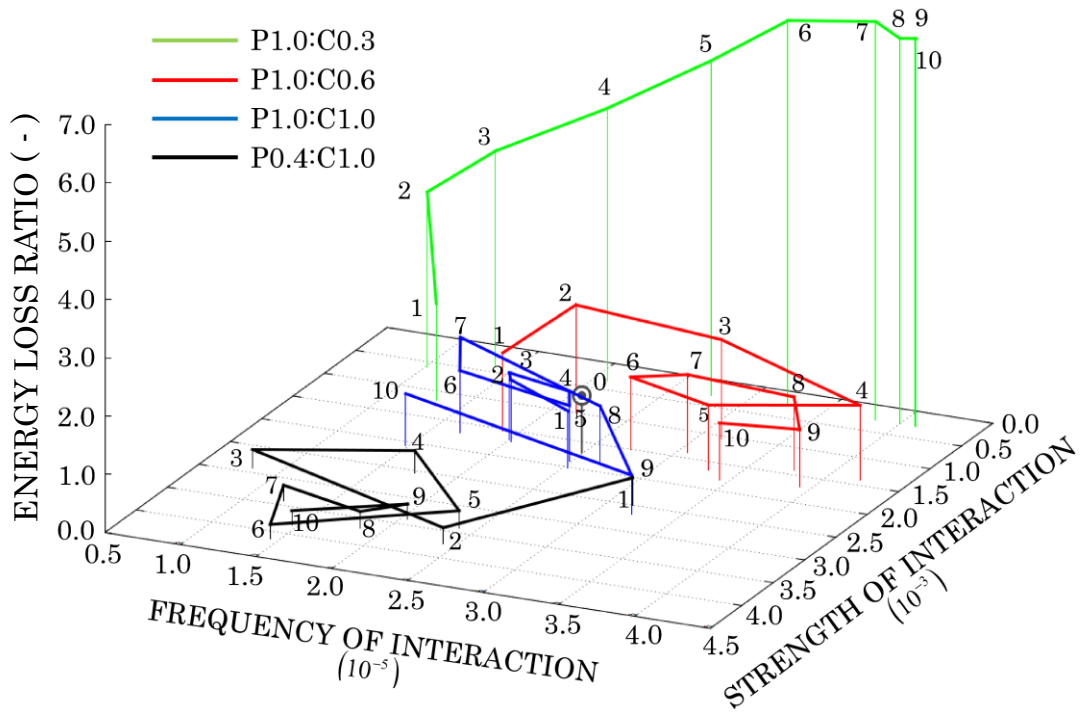


Fig. 5-6 相互作用強度，相互作用頻度およびエネルギーロス量比の時間変化

Fig. 5-7 から Fig. 5-9 は、計算を行ったすべての生産者と捕食者の増殖速度比の組み合わせにおける、過渡期から極相期に至るまでの系が取り得た相互作用頻度、相互作用強度およびエネルギーロス量比の値である。Fig. 5-7 は相互作用強度とエネルギーロス量比の関係、Fig. 5-8 は相互作用頻度とエネルギーロス量比の関係、Fig. 5-9 は Fig. 5-6 と同様に相互作用頻度と相互作用強度およびエネルギーロス量比の関係を 3 次的に示したものである。

Fig. 5-7 を見ると、相互作用強度が小さくなる方向に急激にエネルギーロス量比が増大しており、はっきりとした曲面構造が見える。一方で Fig. 5-8 では、相互作用頻度が増加する方向に緩やかにエネルギーロス量比が増加する傾向が見られる。すなわち、このシステムの全体構造は相互作用強度軸方向の急激な変化を伴う凹曲面構造と相互作用頻度軸方向の緩やかな変化を伴う凹曲面構造から構成されていることがわかる。それは、3 次的に示した Fig. 5-9 から示されている。この全体構造は、いわゆる一般解の曲面を構成しており、Fig. 5-6 で示した軌道、つまり個々の特解は、この曲面上をそれぞれの始点から終点(収束点)に向けて、時間とともに固有の軌跡を描いていると考えられる。

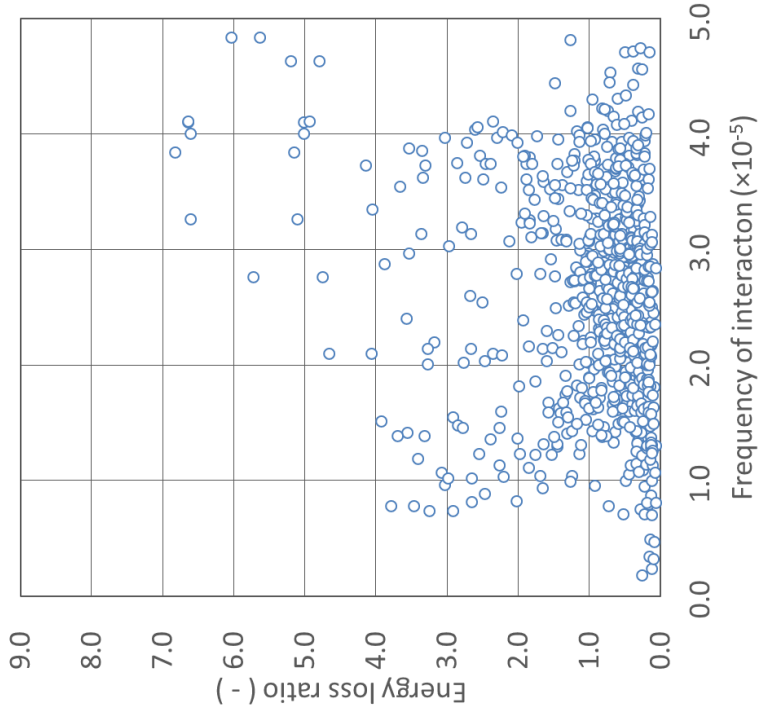


Fig. 5-8 相互作用頻度とエネルギーロス量比の関係

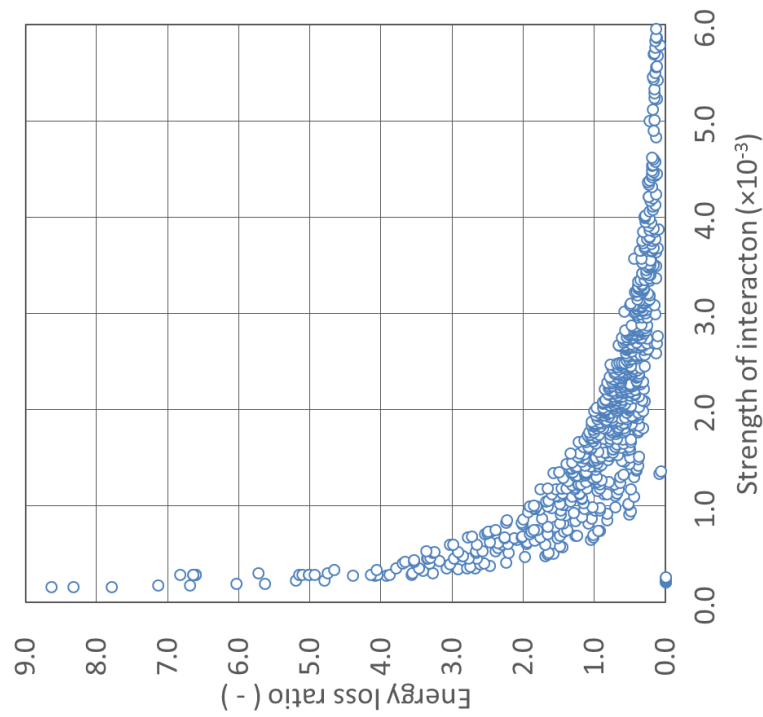


Fig. 5-7 相互作用強度とエネルギーロス量比の関係

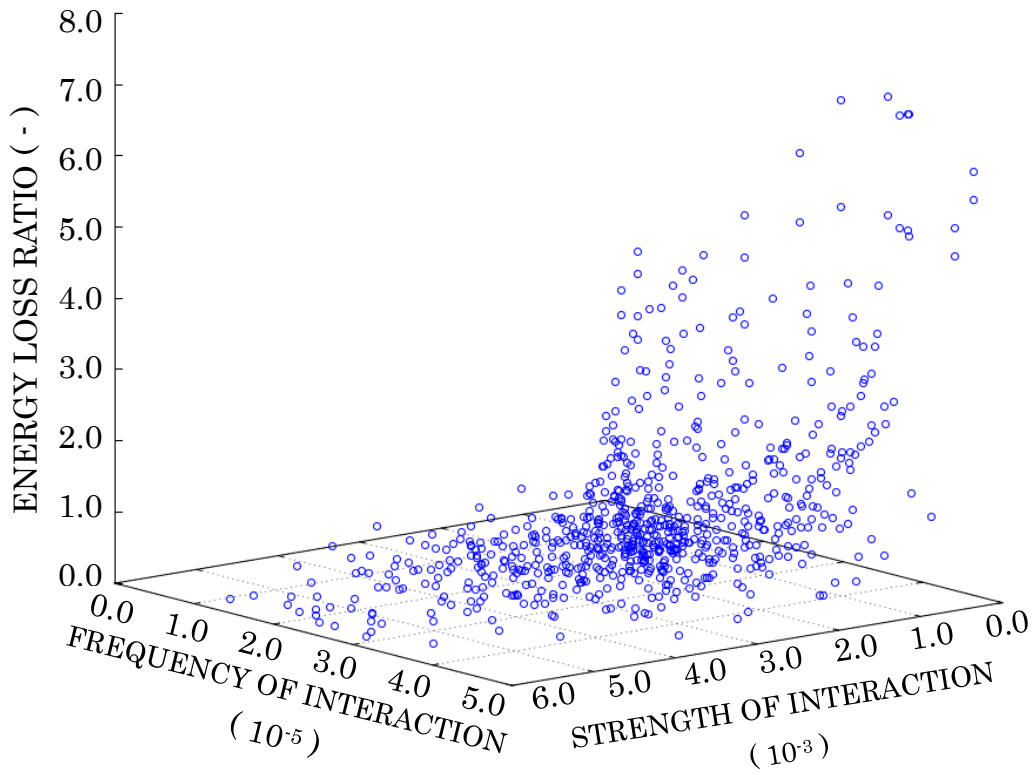


Fig. 5-9 相互作用頻度, 相互作用強度およびエネルギーロス量比の関係

5.4.4 捕食者および生産者の増殖速度の変化が microcosm の

極相期に及ぼす影響

生産者と捕食者の増殖速度比を様々に変化させ、それが microcosm の極相期に及ぼす影響を調べた。

Fig. 5-10 および Fig. 5-11 に、生産者および捕食者の増殖速度比の変化に対するエネルギーロス量比の関係を示す。また、Fig. 5-12 および Fig. 5-13 に、生産者および捕食者の増殖速度比の変化に対する、捕食者と他の 2 者間の相互作用強度と相互作用頻度の関係を示す。そして、Fig. 5-14 に分解者のエネルギーロス量の培地内の分布を示す。これは、分解者は唯一増殖速度を変化させていない生物種であり、他生物種の増殖速度の変化を間接的に受けるため、系の状態を示す指標となり得るからである。

Fig. 5-10 は、生産者の増殖速度比の減少に比例して極相期のエネルギーロス量比が減少したことを示している。Fig. 5-12 は、増殖速度比が減少するにつれて相互作用頻度は減少し、相互作用強度は増大するという比例関係が存在することを示している。これは、光合成を担う生産者の増殖速度比の減少により系へのエネルギー流入が制限されて全生物量が減少した結果、捕食者に対する生産者・分解者間の個体数比が徐々に小さくなり、そして、捕食者が生産者・分解者を捕食する割合が徐々に大きくなったためと考えられる。このことから、増殖速度比の減少に伴い、個体数と相互作用の構造が連続的に変化していると推察した。このことは、Fig. 5-14 を見るとよくわかる。すなわち、分解者のエネルギーロス量が大きい地域は系の活性が高い地域であると言える。また、青色よりエネルギーロス量が高い地域は、コロニーが形成されている地域と一致している。Fig. 5-14 の $C=1.0$ (生産者の増殖速度比のみを変化させたときのエネルギーロス量分布)の行の図を見ると、生産者の増殖速度比が減少するに従い、コロニーが少なくなり、活性が高い地域も少なくなっていく。これは、生産者の増殖速度比の減少に伴い、生物の分布面積を小さくし、活性を低くすることで生物種が共存し得る状態へと系が変化していることを示している。その結果 Fig. 5-12 のような、相互作用頻度と強度の間の変化を見せたと考えられる。

Fig. 5-11 は、捕食者の増殖速度比が 0.4 より大きいときは、増殖速度比の変化による極相期のエネルギーロス量比の変化は小さく、増殖速度比が 0.4 より小さいときは増殖速度比変化により極相期のエネルギーロス量比が急激に増大したことを示している。Fig. 5-13 では、捕食者の増殖速度比が 1.0 から 0.4 の範囲では、増殖速度比が減少するにつれて相互作用強度が急激に減少しているが、

相互作用頻度の変化は少ない。これは、捕食者の増殖速度の減少に伴い、捕食者が生産者と分解者を捕食する割合が小さくなっているにもかかわらず、生物種間の個体数比の関係には変化がないことを示している。また、捕食者の増殖速度比が 0.3 から 0.2 の範囲では、増殖速度比が減少するにつれて相互作用頻度が急激に増大しているが、相互作用強度の変化は少ないことを示している。これは、捕食者が生産者と分解者を捕食する割合がある値より小さくなると生産者と分解者の個体数は急激に増加し(データは表示してない)、生産者と分解者間の物質のやり取りが非常に盛んになり、その結果エネルギーロス量比が急激に増加したためと考えられる。捕食者の増殖速度比が 1.0 から 0.4 のときの捕食者、生産者、分解者間の関係と捕食者の増殖速度比が 0.3, 0.2 のときの捕食者、生産者、分解者の関係は全く異なっていることを示している。Fig. 5-14 の $P=1.0$ (捕食者の増殖速度比のみを変化させたときのエネルギーロス量分布)の列の図を見ると、捕食者の増殖速度比が 0.6 までは、コロニーや系の活性の状態はほとんど変化していないが、捕食者の増殖速度比が 0.4 でやや変化を見せ、0.2 になると生物分布と系の活性の状態は大きく変化している。これは、捕食者の増殖速度比が 0.4 程度までは、生物分布や活性の状態を変化させなくとも生物種の共存は果たされているが、0.4 より小さくなると全く別の生物分布や活性の状態に系が相変移しないと生物種の共存が不可能であることを示している。

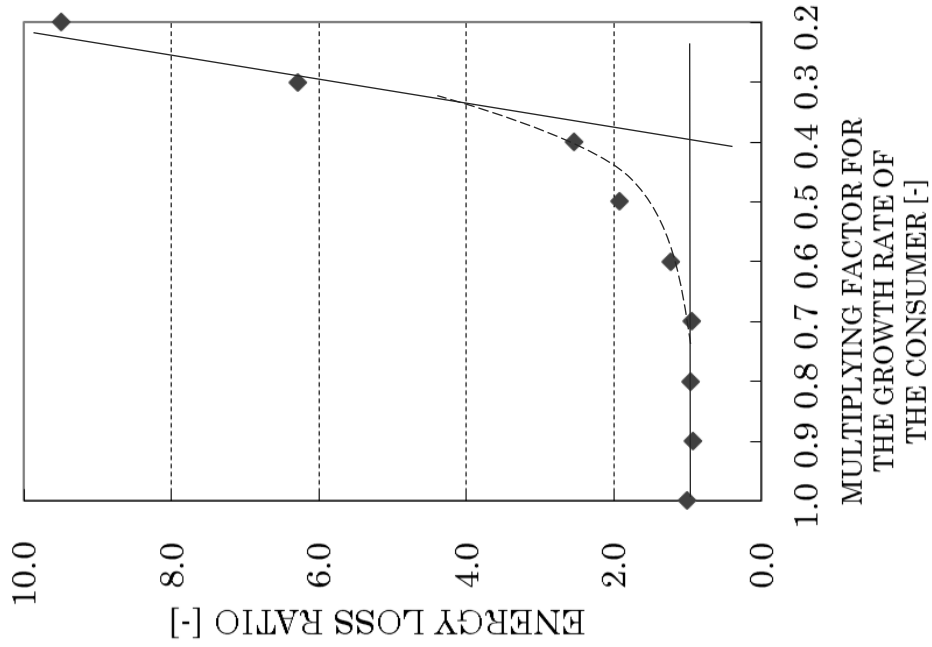


Fig. 5-11 捕食者の増殖速度比とエネルギーロス比の関係

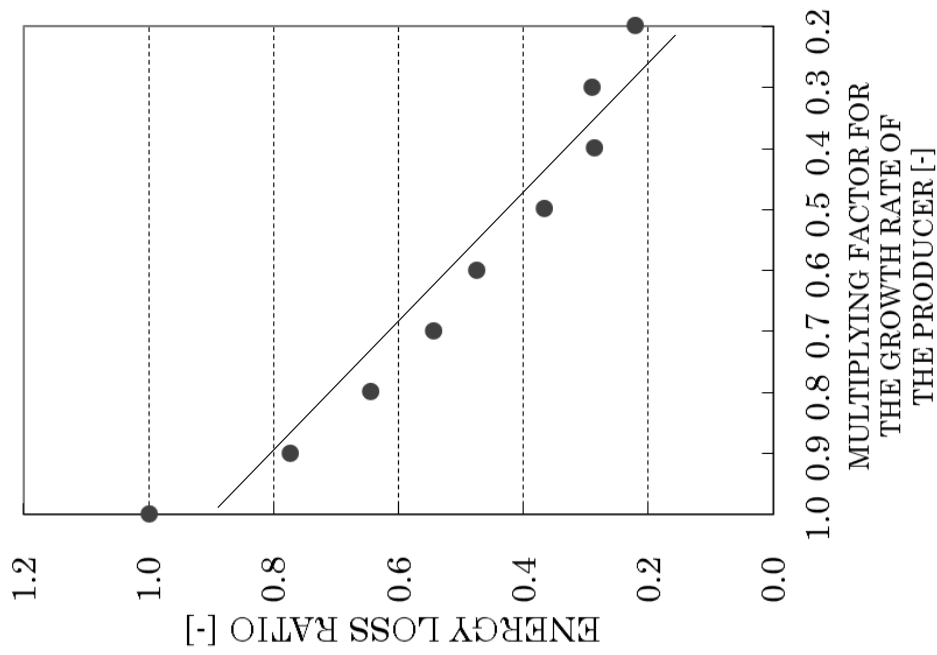


Fig. 5-10 生産者の増殖速度比とエネルギーロス比の関係

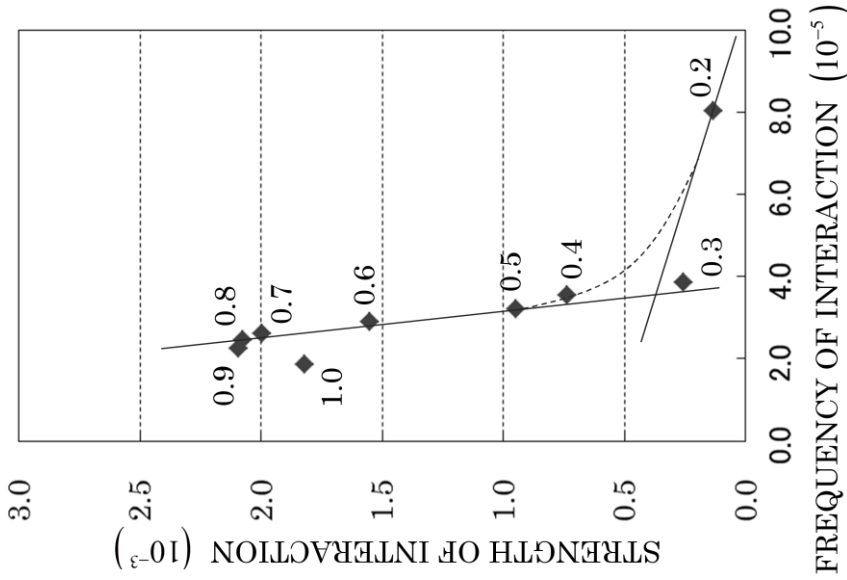


Fig. 5-12 生産者の増殖速度比を変化させた場合の
相互作用頻度と相互作用強度の関係

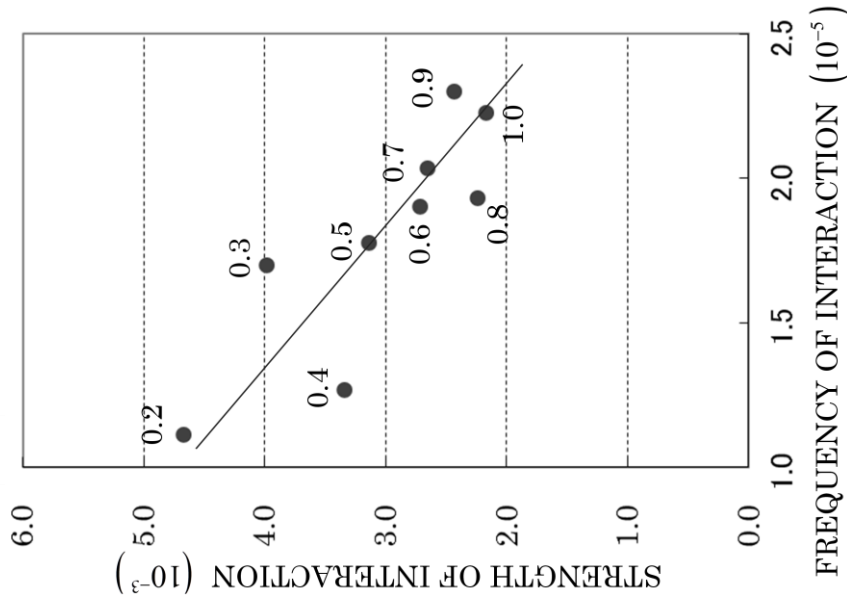


Fig. 5-13 捕食者の増殖速度比を変化させた場合の
相互作用頻度と相互作用強度の関係

Fig. 5-12 Fig. 5-13

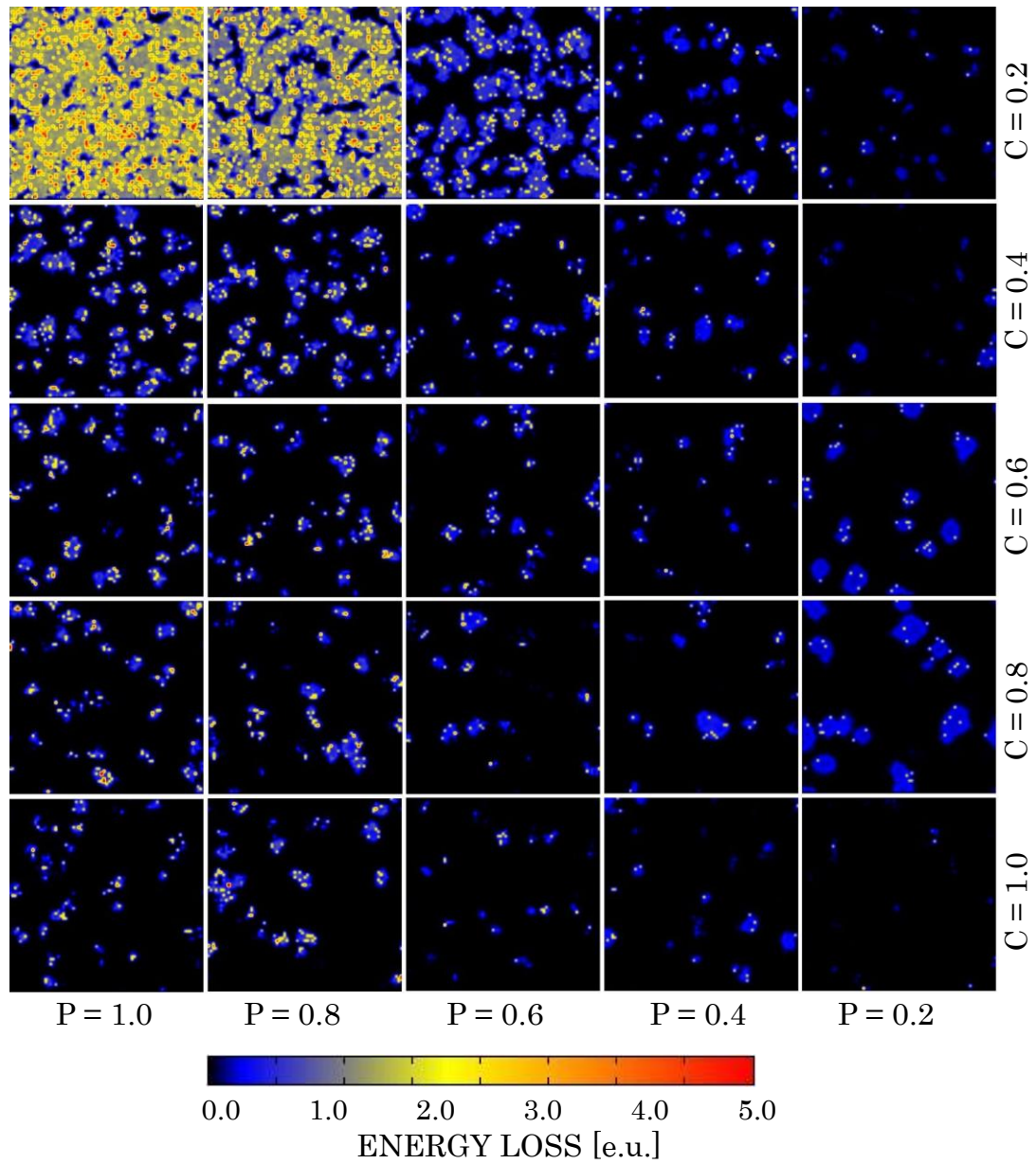


Fig. 5-14 分解者のエネルギーロス量の培地内の分布

P : 生産者の増殖速度比

C : 捕食者の増殖速度比

Fig. 5-15 に、捕食者と生産者の増殖速度比を変化させたときの極相期のエネルギーロス量比を示す。これは、捕食者と生産者の増殖速度を抑制する異なる濃度の化学物質を microcosm に投与した場合に相当する。このエネルギーロス量比は、シミュレーション開始 10 日目から 20 日目までの 10 日間の平均値である。

Fig. 5-15 を生産者の増殖速度比の軸に沿って見ると、生産者の増殖速度比の減少に伴い、それに比例して系のエネルギーロス量比が減少している。すなわち、この軸に沿って見ると、エネルギーロス量比は傾きを異にする直線群から構成されている。また、Fig. 5-15 を捕食者の増殖速度比の軸に沿って見ると、捕食者の増殖速度比が大きい領域ではエネルギーロス量比の変化は小さく、増殖速度比が小さくなると急激にエネルギーロス量比が増加している。例えば、生産者の増殖速度比を変化させずに(捕食者の増殖速度比が 1.0)、捕食者の増殖速度比を 0.5 まで減少させても、系のエネルギーロス量比の変化はほとんど観測されない。捕食者の増殖速度比が 0.5 より小さくなったとき、初めて系のエネルギーロス量比が非線形的に増加している。すなわち、捕食者の増殖速度比の軸に沿って見ると、エネルギーロス量比は、湾曲度が異なる非線形的な曲線群から構成されている。したがって、捕食者と生産者の増殖速度比を同時に変化させたときのエネルギーロス量比は、直線群と非線形な曲線群の組み合わせからなる曲面上に乗っていると考えられる。

この結果は、広範に利用されている化学物質の自然生態系への毒性評価法に関し特筆すべきことがらを指摘している。すなわち、生態系を構成する生物間の相互作用を考慮せず、ただ構成する生物の無影響濃度の最小値を用いて生態系の無影響濃度を予測する方法では、生態系の無影響濃度は予測できないことを示している。

Fig. 5-15 の黒丸(●)は、エネルギーロス量比が 1 より小さく、生物の個体数も小さい系を示し、生産者の増殖速度比が小さく捕食者の増殖速度比が大きい領域で見られる。白丸(○)は、エネルギーロス量比が 1 以上の系を示す。×点は、エネルギーロス量比が 3 以上かつ生物の個体数も非常に大きい系を示し、生産者の増殖速度比が大きく捕食者の増殖速度比が小さい領域で見られる。図中の太い実線は、エネルギーロス量比が 1 であると予測される線である。この線は、生産者の増殖速度比が 0.4、捕食者のそれが 0.2 付近までである。これは、生産者と捕食者の増殖速度比を変化させたにもかかわらず、対照系と同程度のエネルギーロス量比となる生産者と捕食者の増殖速度比の組み合わせが存在することを示している。また、●や○の系では、生産者と分解者は同一の場所に存在し生物集団の島(コロニー)を形成している。×の系では、生産者と分解者は培地をマット状に覆っている。この結果は、生物がコロニーを形成するとエネルギー

効率が良くなるとの Murakami *et al.* 2004 の考察結果と一致している。

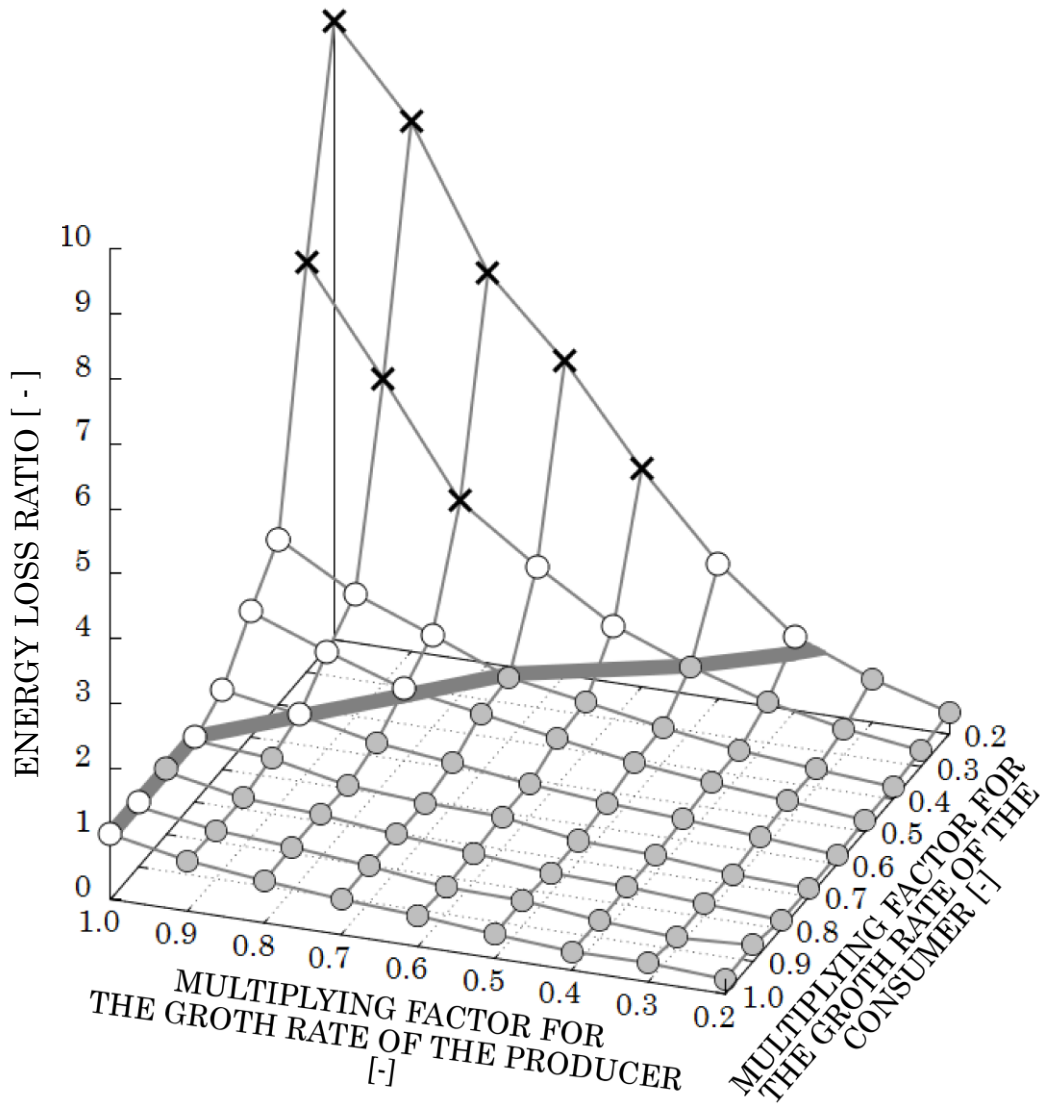


Fig. 5-15 生産者の増殖速度比，捕食者の増殖速度比およびエネルギーロス量比の関係

5.5 第5章のまとめ

生産者、分解者、捕食者の3者からなる microcosm の数値モデルを用い、化学物質が投与された場合を想定したシミュレーションを行った。すなわち、化学物質の濃度の影響は、生産者と捕食者の増殖速度比に現れると想定し、これらの値を様々に変化させ、microcosm の受ける影響を解析した。その結果、以下の知見が得られた。

- (1) 実在する microcosm に Al^{3+} イオンを投与したときの呼吸量比の経時変化と数値モデルの生産者と捕食者の増殖速度比の組み合わせを変化させて計算したエネルギーロス量比の経時変化は類似しており、実験系に対する数値モデルの妥当性が確認された。
- (2) 捕食者の増殖速度比を 1.0 に固定し、生産者の増殖速度比を減少させると、エネルギーロス量比は、時間とともに小さくなり、最小値付近に収束した。また、生産者の増殖速度比を 1.0 に固定し、捕食者の増殖速度比を減少させると、増殖速度比を変化させた直後にエネルギーロス量比が大きくなり極大を迎えた後、減少し収束する場合と最大値付近に収束する場合が存在した。
- (3) 生物の増殖速度比を変化させると、系は生物の相互作用頻度と相互作用強度の組み合わせを変化させ、3種の全ての生物種が共存することができる安定な物質循環へと遷移し、そのときの相互作用頻度と相互作用強度の組み合わせでは、系のエネルギーロス量比は極小になっていた。
- (4) 生産者の増殖速度比の変化は、極相期のエネルギーロス量比に線形的な影響を与えたのに対し、捕食者の増殖速度比の変化は、極相期のエネルギーロス量比に非線形的な影響を与えた。その結果、捕食者と生産者の増殖速度比を共に変化させたときには、極相期のエネルギーロス量比は、直線と非線形な曲線で合成された曲面上に分布した。すなわち、生態系を構成する生物間の相互作用を考慮することなしに、生態系の無影響濃度は予測できないことが示された。そして、その複雑なエネルギーロス量比の曲面は、空間的な生物や生物の活性の分布と密接に関与していることがわかった。

第6章 まとめ

本論文では、空間の概念を有する *microcosm* の数学モデルを用いて、微小生態系における空間的な効果が、種の共存や生態系の持つ自己調節機能に重要な役割を果たしていることを示すことを目的とした。その目的を達成するために、空間を考慮した微小生態系の数学モデルを用いて、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シミュレーションと実生態系での化学物質の投与を想定したシミュレーションを行い解析した。

第1章では、本論文で述べる内容を概説し、「微小生態系における空間的要素の重要性を示す」という目的を提示した。

第2章では、検証の対象とした実験系の *microcosm* の特徴や有用性について述べた。また、実験系の *microcosm* の実験方法とその代表的な実験結果について述べた。

第3章では、従来の生態系の数学モデルと空間を考慮した本モデルとの違いを述べ、*microcosm* のモデル化について説明した。そして、実験系の *microcosm* と計算結果の比較を紹介し、本モデルが生物の個体数の時間発展だけでなく、実験系に見られる生物の空間的な構造も再現できる有効なモデルであることを確認した。

第4章では、空間を考慮した本モデルを用い、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で、同一ニッチを共有する2種の分解者が競争するシミュレーションを行い、種の共存と空間的な効果の関係性を議論した。また、シミュレーションにより得られた共存状態として観察された振動現象について解析を行った。その結果、以下の知見が得られた。

- (4-1) 空間の概念を持つ個体ベースモデルを用いて、突然変異種の広いパラメーター範囲で、同一ニッチを有する既存種と変異種の共存が確認さ

れた。そのとき、共存形態には2種類があることがわかった。1つは既存種と変異種間の個体数に大きな差がある場合であり、もう一つは両者間の個体数差が小さい場合である。個体数の差が小さいとき、両者の個体数は逆位相の同期振動を示した。

- (4-2) 得られた共存の結果は、従来の微分方程式モデルでは、複数の機能を恣意的にモデルに追加することで得られたが、我々のモデルでは一つのパラメーター値を変化させるだけで表現できた。また、既存種と変異種の個体数分布の偏りや個体数の時間的な振動が生じることで、既存種と変異種の間には増殖の優劣があるにもかかわらず共存が可能となった。そして、この分布の偏りや個体数の振動は、空間的な生物分布が時間的に変化することによって起きていた。
- (4-3) 既存種と変異種の分裂体力の差が小さいときは、2種の個体数は完全に同期し共存するが、その差が大きくなるにつれて徐々に振動の周期が変化し、振動の同期が困難になったとき、一定の個体数比を維持する定常的な共存に移行した。
- (4-4) 既存種と変異種の個体数に同期振動が見られた系では、その振動によって共存を果たしているが、それによって系のエネルギーロス量はより高くなった。

第5章では、まず、化学物質を投与した際の実験系の *microcosm* の挙動と化学物質の投与を想定したシミュレーションの結果を比較した。そして、化学物質の投与による生物の増殖速度の変化に対し、系が再び安定な状態に向かう際の生物の振る舞いを調べた。さらに、化学物質の投与に対する系の安定状態について、従来の微分方程式モデルでは表せなかった空間的な視点から解析を行った。その結果、以下の知見が得られた。

- (5-1) 実験系の *microcosm* に Al^{3+} イオンを投与したときの呼吸量比の経時変化と数値モデルの生産者と捕食者の増殖速度比の組み合わせを変化さ

せ計算したエネルギーロス量比の経時変化は類似しており、実験系に対する数値モデルの妥当性が確認された。

- (5-2) 生産者の増殖速度比のみを減少させると、エネルギーロス量比は、時間とともに小さくなり、最小値付近に収束した。また、捕食者の増殖速度比のみを減少させると、増殖速度比を変化させた直後にエネルギーロス量比が大きくなり極大を迎えた後、減少し収束する場合と最大値付近に収束する場合が存在した。
- (5-3) 生物の増殖速度比を変化させると、系は生物の相互作用頻度と相互作用強度の組み合わせを変化させ調整することで、3種の全ての生物種が共存することができる安定な物質循環へと遷移した。そのときの相互作用頻度と相互作用強度の組み合わせでは、系のエネルギーロス量比は極小になっていた。
- (5-4) 生産者の増殖速度比の変化は、極相期のエネルギーロス量比に線形的な影響を与えたのに対し、捕食者の増殖速度比の変化は、極相期のエネルギーロス量比に非線形的な影響を与えた。その結果、捕食者と生産者の増殖速度比を共に変化させたときには、極相期のエネルギーロス量比は、直線と非線形な曲線で合成された曲面上に分布した。すなわち、生態系を構成する生物間の相互作用を考慮することなしに、生態系の無影響濃度は予測できないことが示された。そして、その複雑なエネルギーロス量比の曲面は、空間的な生物や生物の活性の分布と密接に関与していることがわかった。

以上のように、種の共存の議論を行うことで、種の共存が空間の効果によって助長されていることがわかった。また、実験系の *microcosm* を再現でき、そのときの系の挙動をより微視的に解析することで、系が再び安定な状態に遷移する際の生物の振る舞いと系の空間構造が密接に関連していることがわかった。したがって、微小生態系において空間的效果が、種の共存や自己調節機能に重要な役割を果たしていることが示され、本論文の目的を達成することができた。

参考文献

- (1) Aoki, I., 1995: Entropy production in living systems: from organisms to ecosystems. *Thermochim. Acta* **250**,359-370.
- (2) Aldenberg, T., Slob, W., 1993 : Confidence limits hazardous concentrations based on logistically distributed NOEC toxicity data. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. **25**, 48-63.
- (3) Beyers, R. J., 1963: The metabolism of twelve aquatic laboratory microecosystems. *Ecol. Monogr.* **33**, 281-306.
- (4) Beyers, R.J. and Odum, H.T., 1993: Ecological Microcosm. Springer-Verlag, New York.
- (5) Brock, T. D., 1966 : Population ecology. In microbial Ecology. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, pp. 89-113.
- (6) Cooke G. D., 1967 : The pattern of autotrophic succession in laboratory microecosystems. *BioScience*, **17**, 717-721.
- (7) ECETOC, 1997 : the value of aquatic model ecosystem studies in ecotoxicology. European Centre for Ecotoxicology and Toxicology of Chemicals, Technical, Brussels.
- (8) Giddings, J. M., 1983 : Microcosms for assessment of chemical effects on the properties of aquatic ecosystems. In Hazard Assessment of Chemicals Current Developments vol.2 (ed. by Saxena, J.). Academic Press, New York, pp. 45-94.
- (9) Gorden, R.W., Beyers, R.J., Odum, E.P. and Eagon, R.J., 1969 : Studies of a simple laboratory microcosm: Bacterial activities in a heterotrophic succession. *Ecology*. **50**, 86-100.
- (10) Hutchinson, G. E., 1961 : The paradox of the plankton. *American Naturalist*. **95**,137-145.

-
- (11) Ishikawa, Y., Syouji, N. and Sugiura, K., 1996 : A-life simulation of colony formation in microcosm. *CELLS J.* **9**,5-12.
 - (12) Kawabata, Z. and Kurihara, Y., 1978a: Computer simulation study on the relationships between the total system and sub systems in the early stages of succession of the aquatic microcosm. *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. IV***37**, 179-204.
 - (13) Kawabata, Z. and Kurihara, Y., 1978b: Computer simulation study on the nature of the steady state of the aquatic microcosm. *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. IV***37**, 205-218.
 - (14) Kurihara, Y., 1978 : Studies of the interaction in a microcosm. *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. IV*, **37**, 161-177.
 - (15) Nakajima, H., 1978a : モデル生態における安定性および周期性 (The stability and periodicity in model ecosystem). *Bussei Kenkyu*, **29**(5), 245-265 (1978)
 - (16) Nakajima, H., 1978b : モデル生態における安定性および周期性 (The stability and periodicity in model ecosystem). *Bussei Kenkyu*, **29**(6), 345-387 (1978)
 - (17) Nakane, M., Ohmaru, T., Ishikawa, Y. and Sugiura, K., 2008 : A mathematical modeling for microcosm (Part. 3) : system diversity and its stability. *Eco-Engineering*, **20**(1), 19-25.
 - (18) Margalef, R., 1963: On certain unifying principles in ecology. *Amer. Nat.* **97**, 357-374.
 - (19) McCann K., Hastings A., and Huxel G. R., 1998: Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* **395**, 794-798.
 - (20) Murakami, A., Kinoshita, M., Ishikawa, Y., Yoshida, H. and Sugiura, K., 2004 : A mathematical modeling for microcosm (Part. 1) : process of colony formation. *Eco-Engineering*, **16**(2), 161-170.
-

-
- (21) Odum, H. T., 1956 : Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr.* **1**(2), 102-117.
- (22) Ohmaru, T., Nakane, M., Ishikawa, Y. and Sugiura, K., 2009 : Phase transition in the relation between consumer's multiplication ratio and system's entropy production in a microcosm. *Eco-Engineering*, **21**(2), 75-79.
- (23) Prigogine, I., 1961: Introduction to Thermodynamics of Irreversible Processes. Wiley, New York.
- (24) Peter Kareiva, Special Feature: Space: The Final Frontier for Ecological Theory. *Ecology*, **75**(1), p.1.
- (25) Sasaki, A. and Ellner, S., 1995 : The evolutionarily stable phenotype distribution in a random environment. *Evolution*, **49**, 337-350.
- (26) Silvertown, J., Holtier, S, Johnson, J. and Dale, P., 1992 : Cellular Automaton Models of Interspecific Competition for Space--The Effect of Pattern on Process. *Journal of Ecology*, **80**(3), 527-533
- (27) Sugiura, K., 1992 : A multispecies laboratory microcosm for screening ecotoxicological impacts of chemicals. *Environ. Toxicol. Chem.*, **11**(9), 1217-1226.
- (28) Sugiura, K., 1996: The use of an aquatic microcosm for pollution effects assessment. *Water Res.* **30**, 1801-1812.
- (29) Sugiura, K., 2001: Effects of Al³⁺ ions and Cu²⁺ ions on microcosms with three different biological complexities. *Aquat. Toxicol.* **51**, 405-417.
- (30) Sugiura, K., 2009 : Effects of Chemical and Metal Ions on Microcosms Comparison of Community Metabolism to Single-Species Responses to Toxicants. *Jpn. J. Environ. Toxicol.*, **12**(1), 41-53.
- (31) Sugiura, K., 2010 : Effects of Chemicals on Microcosms : Comparoson with the NOECs in Experimental and Natural Ecosystems. *Jpn.*
-

-
- J. *Environ. Toxicol.*, **13**(1), 37-47.
- (32) Suter, G. W., 2002 : North American history of species sensitivity distributions. In *Species Sensitivity Distributions in Ecotoxicology* (ed. by Pothuma, L., Suter, G. W. and Traas, T. P.). Lewis Publishers, New York, pp. 11-17.
- (33) Taub, F. B. and Dollar A. M., 1964: A Chlorella-Daphnia food chain study: The design of compatible chemically defined culture medium. *Limnol. Oceanogr.* **9**, 61-74.
- (34) Tsuji, T., Kawasaki, Y., Takeshima, S., Sekiya, T. and Tanaka, S., 1995: A new fluorescence attaining assay for visualizing living microorganisms in soil. *Appl. Environ. Microbiol.* **61**, 3415-3421.
- (35) Van Straalen, N. M. and Van Leeuwen, C. J., 2002 : European history of species sensitivity distributions. In *Species Sensitivity Distributions in Ecotoxicology* (ed. by Posthuma, L., Suter, G.W. and Traas, T. P.). Lewis Publishers, New York, USA, pp.19-34.
- (36) Wagner, C., Løkke, H., 1991 : Estimation of ecotoxicological protection levels from NOEC toxicity data. *Water Res.* **25**, 1237-1242.
- (37) Wimpenny J. W. T., 1988: CRC handbook of laboratory model systems for microbial ecosystems. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp 1-18.
- (38) Vance, R. R., 1978 : Predation and resource partitioning in one predator-two prey model communities. *American Naturalist*, **112**, 797-813.
-

謝辞

本研究を進め、学位論文にまとめるにあたり、多くのご支援とご指導を賜りました。指導教員である石川芳男教授に深く感謝いたします。石川先生には、学部3年後期からこれまでの6年半の間ご指導いただきました。研究においては、私の研究活動がどれほど遠回りになろうとも、多くの助言をもって、導いて下さいました。また、私がどれほど弱音を吐こうとも、辛抱強く見守り、後押しして下さいました。さらに、石川先生の教育に対する姿勢や研究に対する姿勢に日々触れ、学ぶことばかりでした。石川研究室に6年半所属して得た、粘り強く突き進む精神は、今後の私の研究活動において、堅牢な礎となると思います。心から感謝いたします。

相模女子大学名誉教授の杉浦桂先生には、実験系の立場から多くの助言をいただき、また、本論文の副査としてご指導をいただきました。杉浦先生には、学部4年から6年間ご指導いただきました。特に大学院の5年間では、シミュレーションと実験に関して多くの議論をし、研究の方向性をうまく導いていただきました。また、杉浦先生の研究者としての緻密さを目の当たりにし、勉強となるものばかりでした。そして、私の数々の無知な発言や無礼な態度をお許し下さり、根気強く議論していただいたことに深く感謝いたします。

航空宇宙工学科の村松旦典先生には、本論文の副査としてご指導をいただきました。村松先生には、論文や論文審査会の発表に関するご指導を非常にわかりやすくしていただきました。それだけでなく、私の目の届かぬところで、学位申請に関わる多くの手続きも大変お忙しい中行っていただきました。深く感謝申し上げます。

航空宇宙工学科の中根昌克先生には、最も身近な立場から研究の助言を多くいただきました。中根先生にも6年半の間、ご指導いただきました。中根先生には、最も多くの研究に関する技術的な助言をいただき、中根先生のご指導なしでは、シミュレーションを行う際に必要な技術を、ここまで高めることはで

きなかったと思います。中根先生に教わった技術は、今後の研究活動にも大きく活躍すると思います。深く感謝いたします。

一般教育の勝木厚成先生には、物理学の立場から多くのご意見をいただきました。幾度も私の突然の質問に、快く返答していただきました。研究に関する議論の場にも何度も参加していただき、貴重なご意見、ご指導をいただきました。また、激励の言葉も多くいただき、勇気づけられました。本当にありがとうございました。

石川・中根研究室の輪講では、短期大学部の山口雄仁先生と精密機械工学科の吉田洋明先生には、研究に関する多くの助言をいただきました。学部生から現在まで、山口先生と吉田先生には他分野の研究者として、新たな視点でご意見をいただき、研究に行き詰ったときにはとても貴重なものとなりました。深く御礼を申し上げます。

私が本研究を始めた学部4年の時に博士前期課程2年でありました、王丸哲文氏にはシミュレーションに関する基礎をご指導いただきました。このときに教わったものが、今でも活かしていることを実感しております。本当にありがとうございました。また、石川・中根研究室に所属してからの6年間で、共に研究活動を行ってきた先輩、同期、後輩の方々に深く感謝いたします。和やかな雰囲気の中にもこだわりを持って研究に取り組む皆の姿勢は、私にとって非常に良い刺激となりました。

最後に、私を信じ、そして多くの助けをくださいました私の両親に、心から感謝いたします。本当にありがとうございました。

平成26年1月
寺尾 卓真