水産海洋研究会報 第52巻 第4号，1988

海洋におけるエコシステムの勉強—I

岸　　道　　郎*

はじめに

水産海洋学会発足にあたって，著者が今までに知り得た海洋におけるエコシステムモデルの作り方，ならびにその解析の方法，問題点などを紹介したいと思います。本来これから述べることは，水産学を志す学生の人達に教育されるべきものと存じますが，残念ながら，私はその機会を得られませんでしたので，また，そのような教育がなされている大学も見当たりませんので，編集委員会の御承諾を得て掲載させていただきます。読者の皆様のお役に少しでも立てばこれ幸いに存じます。また，掲載途中での御忠告や御助言をお待ちしています。

目次（予定）

* 株式会社　蛍友会
〒151 渋谷区代々木1-38-17

1.　エコシステムモデルの作り方

（1）　生物量を文字で表すことについて

エコシンテムとは，英語で Ecosystem と書きます。日本語に直すと「生態系」といいます。ふつう，日本で「エコシステム」，というときは，「エコシステムモデ

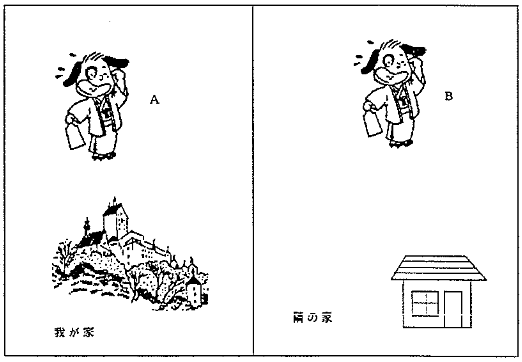

図1　エコシステムモデルとはいわない我が家と隣の家の生態系。

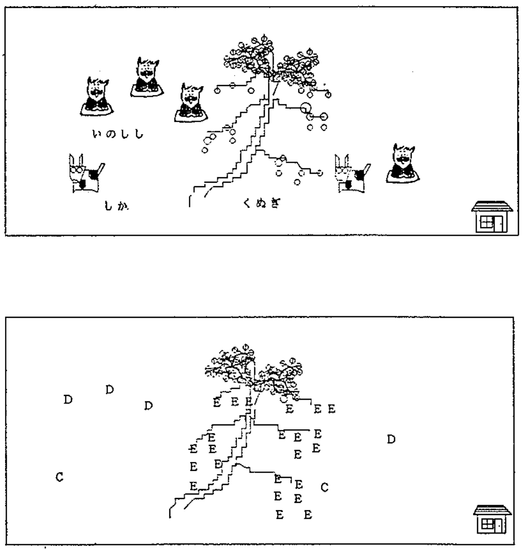

図2　エコシステムモデルとはいわない我が家の別荘付近の生態系。これをエコエシステムモデルで表すと（1—2）～（1—7）式のようになる。

ル」のことをいう場合が多いようです。「エコシステムモデル」というのは，実際にいる生物の生活や状態を紙の上などに書いたものをいいます。紙の上に書くからには文字を用いなくてはなりません。（もちろん，絵でもいいのですが，それではモデルとはいいません。ただの写生になってしまいます。）

我が家の犬「アカ」をA，隣の家の犬をB，などと書いて，庭の絵を書いて，さあ，モデルですよ（図1），ともめったに言いません。伊豆の別荘近くに住む鹿をC，いのししをD，その餌であるくぬぎの実をEとおいて，絵を書いてもモデルとは言いません（図2）。この絵には，いのししが4匹，鹿が2匹，くぬぎの実が23個書いてあります。これから，鹿といのししが，このくぬぎの実を食べると，くぬぎの実は数が減ってしまいます。エコシステムモデルでは，いのししや鹿やくぬぎの実の数を1つの文字で書くことにします。Cは，鹿が伊豆の別荘近くに何匹いるか，その数を表すことにします。（$C=1$，とか$C=3$とか，いわゆる変数としてCを扱う訳です。）

さて，このようにして，生物の数を文字で表すことにしましたが，「鹿がくぬぎの実を食べる」ということを表現するのに「式」を用いることになります。

$$E \rightarrow C \qquad (1\text{—}1)$$

これは，くぬぎEが鹿Cに食われることを表していますが，「1時間に3個の割合で鹿がくぬぎを食べる。」ということを表すにはこの矢印だけでは情報不足です。n時のくぬぎの数を$E(n)$，$n+1$時のくぬぎの数を$E(n+1)$とすると1時間後にくぬぎは3個減少しますから

$$E(n+1)=E(n)-3 \qquad (1\text{—}2)$$

鹿の数がn時に$C(n)$匹いると1匹が3個のくぬぎを食べるので

$$E(n+1)=E(n)-3C(n) \qquad (1\text{—}3)$$

移項して

$$E(n+1)-E(n)=-3C(n) \qquad (1\text{—}4)$$

これがn時のくぬぎの数と，$n+1$時のくぬぎの数の関係を表した式です。もっと短時間の間にくぬぎの数が変化する割合を考えると，$\varDelta t$時間では鹿1匹当たり$3\varDelta t$個のくぬぎを食べるから（0.1時間では3×0.1個となるので$\varDelta t$時間では$3\varDelta t$個），

$$E(n+\varDelta t)-E(n)=-3\varDelta t\,C(n) \qquad (1\text{—}5)$$

両辺を$\varDelta t$で割って

$$\frac{E(n+\varDelta t)-E(n)}{\varDelta t}=-3C(n) \qquad (1\text{—}6)$$

$\varDelta t$をうんと小さくするとこれは微分方程式になります。

$$dE(t)/dt=-3C(t) \qquad (1\text{—}7)$$

もちろん，EやCは時間の関数ですから，$E(n)$を$E(t)$と書き換えた訳です。

このように，生物の量を文字で置き換えると「式」が書ける，ということは，この「式」を使って生物の量がこれから増えるのか減るのかなどを考察できる，ということにほかなりません。そこで，この「式」が正しいか正しくないか，上の例では，1時間に鹿がくぬぎを3個食べるのが本当か，雨の日も風の日も，朝も夜も，いのししがいてもいなくても1時間に3個ずつくぬぎを食べるのか，ということが大問題になってきます。生物学者の一部が，「式」を嫌う理由の多くは，こういったこと，つまり，生物は色々な状況でふるまいが変化するから，1つの「式」で表現するのは間違いだ，ということです。そこで，それでは，生物は色々な状況でふるまいが変化するのなら，そういったふるまいを全て「式」で表そうという人もでてきます。近年の大型コンピューターの力を借りれば，それも可能でありましょう。実際，ある分野では，「生物学者がこう言った」「モデルを作る人がそれを取り入れた」のイタチゴッコになっていて，いったいそのモデルが大局的に見て妥当なものなのかどうかがなおざりにされている場合も見受けられます。

ここで大切なのは，「式」で表したエコシステムが地球全体の生物のふるまいを限無く網羅するかどうかではなくて，我々が知りたい生物の変化，さっきの例では，「くぬぎが何日後に全部食べられてしまうか」とか「鹿は，後何日生きられるか」とかのことが，その「式」で見当をつけられるかどうか，にあると考えます。

（2） 物質循環を式で表すときの約束ごと

さて，前置きはこのくらいにして，先ず，「式」を作るときの約束ごとについてお話ししたいと思います。図3で示すようなA，B，Cの3種類の生物からなる生態系があったとしましょう（もちろんさきほどお話ししたようにA，B，Cはある生物の数をあらわしています【A，B，Cがどのくらいいるかを測るには，後述するようなさまざまな計量の方法がありますが，ここでは「1 m^2 にいる生物の数」としておきましょう】）。Aの増減は，Cを捕食することによる増加と，Bへの被食に

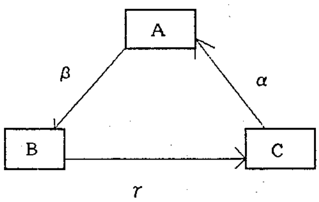

図3　A，B，C 3種類の生物（コンパートメント）からなる生態系の模式図。

表1　エコシステムの捕食，被食関係の表。縦方向に加え，横方向に引く。

捕食者 / 被食者	A	B	C
A		βAB	
B	たす	ひく	γBC
C	αCA		

よる減少によって決まるので，これを式で表すと，

$$
\begin{aligned}
dA/dt &= \alpha CA - \beta AB \\
dB/dt &= \beta AB - \gamma BC \\
dC/dt &= \gamma BC - \alpha CA
\end{aligned}
\qquad (1\text{—}8)
$$

のようになります。ここで，α，β，γ はそれぞれが，1時間あたり相手を何匹食べるかの割合を表しています。

さて，この捕食と被食の関係は表にするとよくわかります。表にするときの約束事は，ANDERSEN and URSIN (1977) にしたがうことにしましょう。被食者をたてに，捕食者を横にとると，表をたてにみていくほうを＋に，横にみていくほうを－にとって式をつくることにするのです（表1）。例えば捕食者 A のたてをみていくと，被食者 C の横に αCA があるので $+\alpha CA$，被食者 A の横をみていくと捕食者 B の下に βAB とあるので $-\beta AB$ を書けばよいことになります。上記の A，B，C，のような生態系の構成要素のことを「コンパートメント」と呼ぶことがあります。

この表の利用例として，ベーリング海の生態系モデルの一部を表にしたもの（水産庁，1987）を，表2に示しておきます。これも，○印のあるところが食う食われるの関係があるところを表していて，（○印のところに入る具体的な式を求めてから）縦方向に＋，横方向に－，をすればよいことになります。

2.　定常解の話

（1）　定常解とは何か

さて，生態系を式で表したとき，好むと好まざるとに

表2　ベーリング海の捕食，被食関係の図の一部。

被食者 ＼ 捕食者				非動物 栄養塩	非動物 植物プ	非動物 浮遊デ	非動物 堆積デ	プランクトン食系 動物プランクトン		プランクトンフィーダ			小型魚食魚				大型魚食魚				
				N	P_L	D_0	D_1	P_{10}	P_{11}	P_{20}	P_{21}	P_{22}	P_{30}	P_{31}	P_{32}	P_{33}	P_{40}	P_{41}	P_{42}	P_{43}	P_{44}
非動物	栄養塩		N	–	■	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
非動物	植物プランクトン		P_L	–	–	■	■	–	○	–	○	○	–	○	○		–	○			
非動物	浮遊デトリタス		D_0	■	–	–	■	–	○	–	○	○	–	○	○		–	○			
非動物	堆積デトリタス		D_1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
プランクトン食系	動物プランクトン P_1	卵	P_{10}	■	–	■	■	–	▲	–	○	○	–	○	○	○	–	○	○	○	
プランクトン食系	動物プランクトン P_1	成体	P_{11}	■	–	■	■	▲	○	–	○	○	–	○	○	○	–	○	○	○	
プランクトン食系	プランクトン・フィーダー（イワシ・キュウリエソ）P_2	卵	P_{20}	■	–	■	■	–	○	–	▲	○	–	○	○	○	–	○	○	○	
プランクトン食系	プランクトン・フィーダー（イワシ・キュウリエソ）P_2	稚魚	P_{21}	■	–	■	■	–	○	–	○	▲	–	○	○	○	–	○	○	○	○
プランクトン食系	プランクトン・フィーダー（イワシ・キュウリエソ）P_2	成体	P_{22}	■	–	■	■	–		▲		○	–	○	○	○	–	○	○	○	○
プランクトン食系	小型魚食魚（アジ・サバ）P_3	卵	P_{30}	■	–	■	■	–	○	–	○	○	–	▲	○	○	–	○	○	○	
プランクトン食系	小型魚食魚（アジ・サバ）P_3	稚魚	P_{31}	■	–	■	■	–	○	–	○	○	–	○	▲	○	–	○	○	○	○
プランクトン食系	小型魚食魚（アジ・サバ）P_3	幼魚	P_{32}	■	–	■	■	–		–			–		○	▲	–	○	○	○	○
プランクトン食系	小型魚食魚（アジ・サバ）P_3	成体	P_{33}	■	–	■	■	–		–			▲		○	○	–		○	○	○
プランクトン食系	大型魚食魚（ブリ・マグロ）P_4	卵	P_{40}	■	–	■	■	–	○	–	○	○	–	○	○	○	–	▲	○	○	○
プランクトン食系	大型魚食魚（ブリ・マグロ）P_4	稚魚	P_{41}	■	–	■	■	–		–		○	–	○	○	○	–	○	▲	○	○
プランクトン食系	大型魚食魚（ブリ・マグロ）P_4	幼魚	P_{42}	■	–	■	■	–		–			–	○	○	○	–	○	○	▲	○
プランクトン食系	大型魚食魚（ブリ・マグロ）P_4	若令魚	P_{43}	■	–	■	■	–		–			–				–			○	▲
プランクトン食系	大型魚食魚（ブリ・マグロ）P_4	成体	P_{44}	■	–	■	■	–		–			–				▲				○

かかわらず，式を解いたときの答え（解）があるわけで（もしくは，解が存在しないこともある），これが中学で習うようなただの1次の連立方程式だったらいいのですが，普通は，（1－7）や（1－8）のような微分方程式になるわけです。

もし，この方程式で表される生態系が，将来，平衡状態になって，どの生物（前述したように今後はコンパートメントと言うことにします）もふえも減りもしない状態が起こったとしましょう（中学の理科第2分野の教科書などには，こういった平衡状態が自然界ではごく当たり前になっていて，人間が手を加えたり，環境が変わったりしない限り平衡状態が続いていく，と記されています）。このような場合，時間が経ってもコンパートメントの現存量に変化は起こらないので，(1—7）や(1—8）の左辺の時間変化を表す項，$dE\ (t)/dt$ や dA/dt などが0になるわけです。これらの時間変化の項を0とおくと，（1－7）や（1－8）は普通の方程式になって割りと簡単に解くことができそうですね。こうして時間変化の項を0とおいて解いた解を「定常解」といいます。（数学的に厳密にいうと，少し定義が違いますがマア許してもらいましょう。）

定常状態が実際の生態系に存在するわけが無い，という議論があります。生態系というのは次々と遷移するもので，いつも次の状態への過渡状態にある，という意見です。この意見はもしかすると正しいのですが，好むと好まざるとにかかわらず，「式」を書くとその時点でその方程式系は「解」を持ってしまいます。この章での議論は「式」を書いた後の「解」についてのお話で，「式」を書くのがそもそも間違っているとかいう議論とは全く噛み合いません。また，作った式が概ね正しいか（つまり，自分が見たい生態系の推移等を表しているか）どうかについての考察のしかたについては，筆者の気力が続けば，6章で触れてみたいと思います。

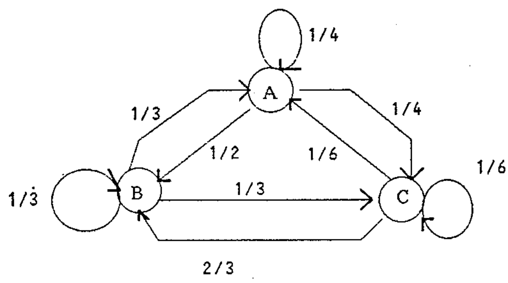

図4　A，B，C 3種類の生物（コンパートメント）からなるマルコフ連鎖モデル。

（2）　マルコフ連鎖の話

さて，定常解をこういった微分方程式から出発して考えていくのではなく，行列で考えていこうとする行き方も以前からありました。これが，大学の教養の教科書などに載っているマルコフ連鎖です。ここでは，マルコフ連鎖と定常解の関係を考えたいと思います。マルコフ連鎖は大学の教養課程で線形代数を聴講された向きには記憶に多少残っておいでの方もいらっしゃるでしょう（矢野健太郎，1959など）。

図4は，簡単なマルコフ連鎖の例を表しています。矢印の上の数字は，単位時間での遷移確率を表しています。たとえば，1時間後に A が B に変化する確率が，1/2，A が C に変化する確率が 1/4．A が A のままである確率が，1/4，というような意味です。確率ですから，A から出ていく矢印の上に書いた確率を全部加えると1になります。この関係を行列で表すと（こういう行列を「推移確率の行列」といいます）次のようになります。

$$P=\begin{array}{c} \\ a \\ b \\ c \end{array}\!\!\begin{array}{c} \begin{array}{ccc} a & b & c \end{array} \\ \begin{bmatrix} 1/4 & 1/2 & 1/4 \\ 1/3 & 1/3 & 1/3 \\ 1/6 & 2/3 & 1/6 \end{bmatrix} \end{array} \qquad (2—1)$$

行列 P においては，各行の要素の和は1である（確率なので）ことに注意しましょう。

マルコフ連鎖の研究において最も関心のある種類の問題は，n 回の段階の後（上の例では n 時間後）はどうなるかという問題です。ここで，行列や行列式についてのちょっと難しい定理をホントは使わねばならないのですが，それを思い出すのをやめて，結果だけを使いましょう。それは，要するに n 時間後には，もう平衡状態になるのだから，P を n 回かけ算していくとある不動のものに近づいていく，ということです。つまりは前の章で示した微分方程式の定常解と同じ考え方な訳です。

その n 回かけ算した後の a，b，c，の不動の状態を表すT（確率不動ベクトルといいます）の求め方としては，$T=(t_1\ t_2\ t_3)$ とおいて n 回かけ算の後には同じものになるから，

$$(t_1\ t_2\ t_3)\begin{bmatrix} 1/4 & 1/2 & 1/4 \\ 1/3 & 1/3 & 1/3 \\ 1/6 & 2/3 & 1/6 \end{bmatrix}=(t_1\ t_2\ t_3) \qquad (2—2)$$

を解けばよいのです。すなわち

$$1/4\ t_1+1/3\ t_2+1/6\ t_3=t_1 \qquad (2—3)$$

$$1/2\ t_1+1/3\ t_2+2/3\ t_3=t_2 \quad (2\text{—}4)$$
$$1/4\ t_1+1/3\ t_2+1/6\ t_3=t_3 \quad (2\text{—}5)$$

これらの方程式は無限の解を持っています。なぜなら（2—3）と（2—4）とから（2—5）を導けるので，この（2—3）～（2—5）の連立方程式は独立ではありません。しかしながら，tは確率ベクトルだから，

$$t_1+t_2+t_3=1 \quad (2\text{—}6)$$

でなければならないので，この式を3番目の式の代わりに用いればよいことになります。

【演習1】上の確率不動ベクトルを求めなさい。

でもって，t_1，t_2，t_3，が遠い将来のa，b，c，の生物量の配分比みたいなものを表していると理解してもよいでしょう。こういう考えもあるのだったな，と思い出していただければ十分です。

（2） 3変数微分方程式における定常解

$$\begin{aligned} dA/dt&=\alpha CA-\beta AB \\ dB/dt&=\beta AB-\gamma BC \\ dC/dt&=\gamma BC-\alpha CA \end{aligned} \quad (1\text{—}8)$$

を思い出しましょう。この式の，$d★/dt$の項を0とおいてA，B，C，を求めればそれが定常解でした。

$$\begin{aligned} 0&=\alpha CA-\beta AB \\ 0&=\beta AB-\gamma BC \\ 0&=\gamma BC-\alpha CA \end{aligned} \quad (2\text{—}7)$$

マルコフの確率不動ベクトルを求めたときと同様，3番目の式は無意味な式となります。なぜなら（2—7）の上の2つの式を加えると3番目の式になるからです。このことは，定常状態では生態系のコンパートメントの総和が一定なら，3種類の生態系では2つの解が求まれば残りの1つは自動的に求まることを意味します。そこで，あらたに生態系のコンパートメントの総和が一定（T）という条件を3番目の式の代わりに付け加えるのが一般的であります。

$$\begin{aligned} 0&=\alpha CA-\beta AB \\ 0&=\beta AB-\gamma BC \\ A+B+C&=T \end{aligned} \quad (2\text{—}8)$$

この条件のもとでは，（2—8）式の解は一意ではありません。一意というのは，答えが，ただ1通りに求まる，という意味だというほどに理解しておいてよいと思います。

$$\begin{aligned} A&=\gamma T/(\alpha+\beta+\gamma) \\ B&=\alpha T/(\alpha+\beta+\gamma) \\ C&=\beta T/(\alpha+\beta+\gamma) \end{aligned} \quad (2\text{—}9)$$

$$A=T,\quad B=C=0 \quad (2\text{—}10)$$

などの解があります。

ところで，（1—8）式を解いて無限に長い時間経った後の解のふるまい（A，B，Cは時間の関数ですから時間とともに変化します）が，（2—9）に近づくか，（2—10）に近づくか，どの定常解にも近づかず，振動解や不安定解になるか（振動解や不安定解については機会があったらまたお話しします）は簡単にはわからないのです。ここが，エコシステムモデルを作ったときの最大の問題点といってもよいでしょう。

【演習2】（2—9），（2—10）などを導きなさい。

引用文献

ANDERSEN, K. P. and E. URSIN (1977) A multispecies extention to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. Meddr Danm. *Fisk.-og Havunders.*, **7**, 319-435.

矢野健太郎訳(1955) 新しい数学（ケメニー他著）共立出版

水産庁(1987) 昭和61年度北洋海域生態系モデル開発事業（途中経過）より。