

1 エコロジーとその意義

1.1 エコロジーとは？ ヒューマンエコロジーとは？

エコロジー（生態学）とは、ヘッケル (Ernest Haeckel, 1869) の造語で、*oikos* (家庭) + *logos* (学) が語源である。ちなみにエコノミクス（経済学）は、*oikos* (家庭) + *nomics* (管理) からきている。ヘッケルは、「生物とその環境との相互作用の科学的研究」の意味で、「生物の家庭生活」を考える学問を生態学と名づけた。もう少し新しい定義では、クレブス (Krebs, 1972) による「生物の分布と豊富さを決める相互作用の研究」が有名である。最近の定番の教科書である Begon/Harper/Townsend の “Ecology: Individuals, Populations, and Communities. (2nd ed.)” (1990) では、クレブスの定義を、個体、個体群（同種の生物の集まり）、群集（複数の個体群からなる）という3つの水準で扱うものが生態学であるとしている。

個体群としてヒトをターゲットにした生態学を人類生態学 (human ecology) という。鈴木継美『人類生態学の方法』(1980)によれば、人類生態学とは、「ヒトの集団が、その居住する自然環境と、文化、社会組織を通してどのように相互作用しながら生存しているかを調べる学問」である。他の生物に比べると、文化、社会組織を含む点が特徴である。環境人類学、環境社会学、生態人類学、環境生態学などかなりオーバーラップしている。

ちなみに、マスコミ用語の「エコロジー運動」とか「エコロジーな暮らし」とかいうときの「エコロジー」は生態学という意味ではなく、漠然と「環境への負荷が小さくなるように意識している」ことを指す。

個体 (organism) レベル どのように個体とその生物学的あるいは非生物学的な環境によって影響されるか、そしてまた、それらに影響を与えるかを扱う。

個体群 (population) レベル 特定の種の存在あるいは不在、その種が豊富か希か、その個体数の変化の傾向や変動を扱う。以下の2つのアプローチがある。

- まず個体の属性を扱い、それからこれらがどのように結合して個体群の特徴を決定しているのかを考える
- 直接個体群の特徴を扱い、それからその諸側面を環境と結びつける

群集 (community) レベル 群集の成分あるいは構造を扱い、それから群集がどのようなエネルギー、栄養素、他の化学物質の経路を通るのか（群集の機能）を扱う。以下2つのアプローチがある。

- その群集を構成する個体群を考えることでパターンやプロセスの理解を追求
- 直接群集自体の性質（種多様性、バイオマスの産生速度など）を観察

1.2 生態学の考え方の今日的意義

現代日本の社会が、高度経済成長を通して物質的には急速に豊かになった反面、大きな公害を引き起こしてきたことは良く知られている。しかも、今日の経済のグローバル化は、日本人の生活を、世界の他の国、とくに発展途上国と呼ばれる国々と不可分にしてしまった。例えば、石鹼や洗剤の原料として使われるヤシ油は、東南アジアやオセアニアの熱帯雨林を伐採し、大量の農薬を撒いて管理されているオイルパームのプランテーションから収穫されており、そのため、熱帯雨林の生物多様性の低下や、土壌流出などが問題になっている。それゆえ、私たちは、地球レベルでの物質の循環やエネルギーの流れを無視することはできないし、それは国際社会での合意事項になってきている。一方では、地域レベルでの具体的な生物と環境の関係を考えない活動がどんな悲惨な結果をもたらすかは歴史が証明してきた（たとえば、ジャレド・ダイヤモンド『文明崩壊』(2005)を参照）。こうした問題を考えるために、生態学の考え方は必須といつてよい。

2 生物と環境の相互作用

生命が存在するためには、一定の環境条件が必要である。ヒト以外の生物は自ら環境を改変する力が小さいので、居住場所が環境条件の制約を大きく受ける。ヒトは衣服や冷暖房によって居住環境を広げてきた。スペースコロニーさえある。スペースコロニーの微小重力環境は自然にはありえないため、いろいろ不都合なことが起こるが、それさえ克服して生存できるような工夫ができるのがヒトである。

* スペースコロニーではどういう不都合が起こり、どういう工夫で克服できるか？

生命が存在するための「一定の環境条件」としては、暑すぎず寒すぎないことと、水が存在することが最も重要な2つである。生命が利用するエネルギーは太陽エネルギーを使った光合成を元にするのが主流（例外もある）であり、低緯度地方は暑いので光合成効率はよいが、蒸発量が多く、水が乏しいところが多い（とくに砂漠）、極地方は寒いので水は豊かだが、凍ってしまうので液体の形で生物が利用できる水は少ないし、光合成効率は悪い。熱帯で雨が多いところや温帯で多様な生命が維持されやすい。

2.1 適応放散

生物と環境の相互作用を考える上では、「適応放散」という概念が重要である。世界のさまざまな物理化学的環境（地形、地質、気温、湿度、降水量など）に応じて、その環境に適した生物種が存在することをいう。裏を返せば、ほとんどの種は、多くの時代に大抵の場所にはいないということ。世界は、時間的・空間的な生物群集のパッチワークである。ダーウィンは、ガラパゴス諸島のフィンチの嘴の多様性を見て、さまざまな島の環境に広がるため適応進化したと考えた。その意味で「適応放散」という。

2.2 適応進化の考え方 = 進化論

現在主流となっている進化論では、生命の歴史を縦断すると進化になり、ある時間的断面でみると適応になる。

- 1つの種の個体群を作っている個体は同一ではなく、形質にばらつきがある
- このばらつきは遺伝する
- すべての個体群は地球上に広がる潜在能力をもっているが、そうならないのは、多くの個体が子孫を残す前に死ぬから
- 個体によって残す子孫の数（= 適応度）が違う
- その環境に適した個体ほど残す子孫の数が多
- その環境に適した形質をもった個体が増える
- 生殖隔離によって種分化が起こる = その環境に適した形質をもった種が固定

2.3 生物の拡散への制約条件

生物の拡散には主として環境による、さまざまな制約条件がある。ヒトは大きな環境改変能力ゆえ、拡散への制約が小さく、その結果として世界中に拡散することができた。

- 歴史的制約：世界の飛べない鳥の分布が好例である。同じ遺伝子の配列（シークエンス）を比べると、違いが少ないほど最近の分岐であることがわかる。シギダチョウが約1億年前に分岐、次いでダチョウとレアの祖先が8000万年前に分岐し—ダチョウとレアが分かれたのは7500万年前、当時はまだゴンドワナランドとして南米とアフリカはくっついていて—その後大陸がばらけてから、ヒクイドリとエミューの共通祖先がキーウィの祖先と分岐したのが約4000万年前—当時はまだオーストラリアとニュージーランドは地続きだった—、ヒクイドリとエミューが分岐したのが約2000万年前である。
- 収斂進化と平行進化：収斂進化は海の肉食生物が、ペンギン、イルカ、イクチノサウルス、鯨のように、遺伝的出自が違ってても流線型という似た形に進化すること。平行進化は、例えば、オーストラリア区（スダグ&サフル）に渡った有袋類と、それ以外の場所の哺乳類が、まったく遺伝的に違うにもかかわらず、似た食性をもつ似た形の生物を進化させてきたことをいう。フクロ何とかという名前のもものがたくさん存在する。
- バイオーム (biome)：生物地理学者が認識していた地球上のいくつかの植物相と動物相の塊（ツンドラなど）。海のバイオームと淡水のバイオームは異なる。
- 種内の種分化：エコタイプ（生態型）、polymorphism（遺伝的多型）、sibling species（同胞種）
* ヒトの人種や民族はどうか？

3 生物多様性と環境条件

3.1 環境条件

定義 時間的・空間的に変化し、生物がそれらに対して違ったやり方で反応するような、非生物的環境因子

例 温度、相対湿度、pH、塩分、流速、汚染物質濃度

考え方 生物種それぞれにとって、その条件でその種が最大限の能力を発揮するような最適な濃度あるいは水準が存在する

3.2 温度と個体の関係 ~ 温度との関係による生物の分類

温血動物 vs 冷血動物 主観的で不正確

恒温動物 vs 変温動物 区分が曖昧

内温動物 vs 外温動物 より正確な定義「自分の代謝を利用して体温調節のためのエネルギーを生み出すものを内温生物 (endotherm)、体温調節を外部の熱源に頼るものを外温生物 (ectotherm) と呼ぶ」内温生物は鳥類や哺乳類、植物や菌類や原生生物は、ほぼすべて外温生物（例外はある）

3.3 外温生物における熱交換

体内の代謝，地表との熱伝導，他の生物との放射，空中への放射，太陽光線の直接放射，雲などを介した反射的放射，太陽熱で暖められた岩などからの放射，風による空中への熱放出など，外部環境の影響をダイレクトに受ける

3.4 生理学的時間 (physiological time)

外温生物の代謝時間は，外部環境の温度によって変わって来る。そのため，外温生物を調べるときは，時間と温度を組み合わせた「生理学的時間」で考える必要がある。

例えば，ある種のバッタは外気温 20（成長可能な閾値より 4 度高い）では成長に 17.5 日かかるが，外気温 30（成長可能な閾値より 14 高い）だと 5 日で十分。 $4 \times 17.5 = 5 \times 14 = 70$ （=日・温）という次元で考える

*このことがヒトの生存に大きく影響する例は何か？

3.5 刺激としての温度

植物には，冬を越さないと芽が出ない種は多い。そういう種では，低温曝露が発芽刺激として必要（一定の波長の光が同じ役割を果たすこともある）

3.6 順化 (acclimatization)

外温動物の温度への反応は，過去に経験してきた温度によって影響を受ける。例えば，数日間 25 で飼ったカエルは，数日間 5 で飼ったカエルに比べて 10 に置いたときの活動量が低くなる。こういう現象が実験室条件で見られるとき順応 (acclimation) と呼び，自然条件で見られるとき順化 (acclimatization) と呼ぶ。

3.7 高温

- 生物にとって酵素が活性を失って危険なほどの高温環境では，生物は生存できない
- 高木が生えるところとしては夏は世界最高温度のカリフォルニア「死の谷」は，昼間の気温が 50 にも達する。desert honeysweet という多年生草本は急速な蒸散によって葉の温度を 45 以下に保ち，かつ極めて急速な光合成が行われている

3.8 低温

- 氷点下 1 未満におかれると死んでしまう生物が多い。
- 植物の多くは冬になると水分を減らして硬くなり耐寒性を増す。
- 10 未満におかれると膜構造が壊れて寒冷障害を示す植物もある（熱帯性の観葉植物など）。

3.9 内温動物にとっての環境温

内温動物は温度を効果的に調節するが，そうするために大量のエネルギーを消費する。環境温について考えるべき要因としては，緯度の違いと季節差，高度の多様性，連続性，微気候，地中温度，といったものがある。

3.10 温度と生物の水平分布

内温動物については，近縁の種で比べると，Allen の法則（高緯度地方ほど突起部が減る）と Bergmann の法則（高緯度地方ほど大きい）が概ね成り立つ。つまり，高緯度地方は寒いので，放熱しにくい形になっている。

3.11 温度と生物の垂直分布

ケニア山の低いところではアカシアの木が生える暑いサバンナとなっておりゾウのような大型草食動物が生存できるが，高いところは降水量が少なく寒冷で土壌も豊かでないので木本が生育せず，ハイラックスのような小型の動物しか生息していない。

3.12 温度の影響まとめ

- 致命的な温度条件が分布を限定するかもしれないが，そこまで広がろうとするのは時々である
- 分布は最適でない条件の影響を受け，繁殖，死亡などに影響する

- 最適にちょっと足りない条件は種間関係を変えることで分布に作用
- 上記のメカニズムが多様性をもたらす。寒冷地では最適でないが生きられるような温度範囲が狭いので、多様化はしにくかったと考えられる

3.13 その他の環境条件

地表環境の水分 = 相対湿度，土壤中または水中の pH，塩分，流速，干潟のゾーニング，汚染物質濃度など。

3.14 生態的地位 (ecological niche)

- Hutchinson (1957) の考え方
- 温度，湿度，流速などその生物の生存に必要なすべての条件の組み合わせ（複数次元空間として理解される）をいう
- 非生物的な条件のみで fundamental niche は決まるが，天敵がいたり十分な個体数を維持できる空間がなかったら realized niche とはなりえない

4 生物にとっての資源

4.1 生物にとって資源とは？

- 「生物によって消費されるすべてのもの」(Tilman, 1982)
- 「消費」の意味が曖昧。食べられる，バイオマスに取り込まれる，という意味だけでなく，排他的に利用されれば「消費」
- 例えば，リスが木の穴に住んでいれば，その穴には他のリスは入れないので，リスにとってその穴は資源といえる

4.2 資源の種類

放射線（主として太陽光線） 生物の活動のためのエネルギー源：可視光線に限らない。緑色植物のもつ葉緑体が利用できる波長（380-710 nm）は，ほぼヒトの可視光線と同じだが，光合成細菌がもつバクテリオクロフィルが利用できる波長のピークは 800, 850, 870-890 nm にあって，ずっと長い。可視光線は全放射線の 44%。

- 放射線エネルギー：太陽から植物への直接，間接の放射線の流れ。植物は光合成によって放射線をエネルギーに富んだ炭素化合物に変換し，後でそれを呼吸で使うことでエネルギーを取り出す
- 植物によって捕まえられる限り失われる（最大利用効率は 3~4.5%，熱帯林で 1~3%，温帯林で 0.6~1.2%）
- 時間的（日内，季節），空間的（緯度，高度）に変動
- 波長の違ういくつもの放射線の連続体。
- 水供給と密接に関係している。例えば，(1) 砂漠の一年草のように，水の豊富な時期のみ光合成をして活動し，その他の時期は種などの状態で休眠する，(2) 雨緑樹林（例：アカシア）のように水の豊富な時期のみ葉を付け，他の時期は葉を落とす，あるいは葉の形状を季節変化させる，(3) 水を失いにくい肉厚の葉をつける（ただし多量には光合成できない）といった適応がみられる。

C3, C4, CAM 植物

植物は，光合成の中間産物となる有機酸の炭素数の違いによって C3（コケ，小麦など），C4（トウモロコシ，サトウキビなど），CAM 植物（ウチワサボテンなど）に分かれるが，C4 植物は細胞内の二酸化炭素濃度が低く，気孔からの蒸散が少なくても光合成効率が低い。実は，光の強さに対する光合成効率の関係が C3 植物と C4 植物では大きく異なる。C3 植物は弱い光でも効率が悪くない反面，光が強くなっても効率が上がらない。C4 植物はその逆。至適温度も C4 植物の方が高い。CAM 植物は中間的（昼夜，あるいは季節的に気孔開閉を制御して水利用効率が低い）

無機イオン，無機分子 二酸化炭素，硝酸，燐酸など。金属元素もいろいろ

- 二酸化炭素 ~ 濃度は 300 ppm 程度だが，毎年 0.4~0.5% 増加している（地球温暖化に関連）
 - 水 ~ 雨や雪が溶けてリザーバとしての土壌に溜められ，そこから根を通して吸い上げる。土壌中の水分分布に応じて根の発達度合いが違う
 - ミネラル ~ 土壌あるいは水から直接取り込む
 - 動物のみ必須：Na, Cl
 - 微量元素：Mn, Zn, Cu
 - ある限定された生物群にのみ必須：Bo, Cr, Co, F, I, Se, Si, V
- （注）この分類は，栄養学と異なるので注意，
（注 2）植物が必要とするミネラルは種類としては共通で，構成比が植物毎に異なる

- 酸素～呼吸に用いる

生物 = 有機物 植物食の動物なら植物は資源。リスにとっての木の实など

- 独立栄養生物（～植物，光合成細菌等）を除けば，他の生物を資源として利用する
- 食性による生物分類：雑食 (omnivore) / 植食 (herbivore) / 肉食 (carnivore)：ヒトはもちろん omnivore。
- 炭素窒素比：植物の方が動物よりも炭素 / 窒素比が遙かに高い。植物では 40:1 くらいなのに，細菌，菌類，動物では 8:1 ~ 10:1 程度。植物にはセルロースからなる細胞壁があることが大きい，細胞壁以外の部分でも窒素が少ない
- 多くの植食動物は細胞壁はそのまま利用できない。セルラーゼという酵素をもつ細菌が腸内に共生していて，それらの細菌が分解した産物を利用する
- 植物は大きく組成が異なる部分（根，種，茎，花，果肉など）の集合体だが，動物の組成は比較的均質。
- 食べられないための防御を発達させている場合もある。物理的に棘をもつとか堅果とか，化学的に毒物（シアン化合物など）を含むとか，警戒色とか擬態とか。但し，「蓼食う虫も好きずき」。

場所あるいは空間 生物が生活史を展開する場：蜂やリスにとって木材に開いた穴など

- 空間，というのはいわゆる「かばん語」であり，空間そのものではなくて，その空間内にある他の資源が本質である場合が多いが，空間そのものを指す場合もある
- 同じ資源を共有する 2 種の生物が共存する場合，2 種は直接相手の存在に反応するのではなく，各々が作り出す資源枯渇状況に反応する（分捕り合戦 = exploitation competition）のが普通だが，高等動物や鳥類では，空間をなわばり (territory) とするという形での直接の妨害競争 (interference competition) に移行する
- トカゲが岩の上の暖かい場所を取り合うような場合，温度条件は消費される資源ではなく，好みなのだが，この暖かい場所は排他利用されるので，定義によって資源といえる。

生物は，無機イオンと有機物を，吸気や摂食（採餌）を通して取り込み，呼気や排泄を通して放出する。ヒトが摂食によってどれだけの物質を体内に取り込まねば生存できないかを示すのが栄養所要量（英語の概念としては Recommended Dietary Allowance に相当する）である。日本人については，厚生労働省より第 6 次改訂まで「日本人の栄養所要量」として発表されてきたが，本来なら第 7 次改訂がなされるべき 2005 年から，栄養所要量に代わって過剰摂取を防ぐ観点も入れたものとして「食事摂取基準 (Dietary Reference Intakes)」^{*1}が定められた。

4.3 資源の分類～2つの資源の関係で

- 本質的な資源：置き換え不可能なもの。緑色植物にとっての窒素とカリウムなど。
- 置き換え可能な資源：鶏にとっての小麦の種と大麦の種など。
- 相互補完的な資源：一緒に消費すると利用効率が高くなるようなもの。ヒトにとって，ある種の豆と米と一緒に食べるとタンパク利用効率が上がることなど。
- 拮抗阻害的な資源：一緒に消費すると利用効率が下がるようなもの。俗にいう食べ合わせが悪いという。
- 禁止的な資源：一緒に消費すると致命的なもの。少量なら必須だが多量だと毒になるような資源が高レベルで消費される場合（資源でなくむしろ制約条件となる）

5 生存と死亡の生態学

5.1 生命の生態学的事実

- 生命の生態学的事実として，現在の個体数 N は直前の個体数 N' ，出生数 B ，死亡数 D ，移入数 I ，移出数 E と $N = N' + B - D + I - E$ という関係をもつ。未来についても同様。
* ヒトについても同様か？
- 生物の分布と豊富さを記述し，説明し，理解しようとするのが生態学の主目的だから，それに決定的影響を与えるこの人口学的プロセスは重要。

^{*1} <http://www.mhlw.go.jp/houdou/2004/11/h1122-2.html> によると，『食事摂取基準は，健康な個人または集団を対象として，国民の健康の維持・増進，エネルギー・栄養素欠乏症の予防，生活習慣病の予防，過剰摂取による健康障害の予防を目的とし，エネルギー及び各栄養素の摂取量の基準を示すものである。』とされている。エネルギーについては「不足のリスク及び過剰のリスクの両者が最も小さくなる摂取量」として推定エネルギー必要量が，栄養素については，推定平均必要量，推奨量（= 平均 + 2SD），目安量，目標量，上限量の 5 種類が，年齢階級別に示されている。2005 年版で示されている項目は，エネルギー，タンパク，脂質（総脂質，飽和脂肪酸，n-6 系脂肪酸，n-3 系脂肪酸，コレステロール），炭水化物，食物繊維，ビタミン B1，ビタミン B2，ナイアシン，ビタミン B6，葉酸，ビタミン B12，ビオチン，パントテン酸，ビタミン C，ビタミン A，ビタミン E，ビタミン D，ビタミン K，Mg，Ca，P，Cr，Mo，Mn，Fe，Cu，Zn，Se，I，Na，K である。

5.2 個体とは何か？

- 簡単に個体数と言ってしまったが、では個体とは何か？ どの個体も同じように出生、死亡、移住すると考えていいのか？
- 昆虫など変態するものを考えれば、生活史上のステージによって「個体」が異なることは明らか。
- 同じステージでも、大きさ、重さ、体脂肪などに個体差があることも明らか。
- 個体がモジュールの集まりである場合にこの問題は顕著。

5.3 単一体 (unitary organism) とモジュール体 (modular organism) の生物

- 犬や魚のような単一体の生物は体制が決定的である。犬の脚は4本だし、バッタは6本である。ヒトは単一体の代表。精子が卵に受精して接合体である受精卵になり、子宮壁に着床し、決まったパターンで成長、発達する。基本パターンは環境によらず予測可能。
- 多くの植物のようなモジュール体の生物は接合子が発達してモジュールとなり、似たようなモジュールを生成する。発達パターンは予測不能で環境と関連している。動物では海綿や珊瑚がモジュール体。原生生物や菌類もモジュール体。
* 病原微生物にもモジュール体のもは多く、それゆえに治療や予防が困難になる場合がある。何故か？
- モジュール体生物個体は年齢構造をもつ（落葉高木の葉は毎年死ぬが根はそうでない）

5.4 個体数の数え方

- 個体数変化のプロセス内部まで踏み込まなくても個体数変化を数えることはできる
- 広い面積に多数の個体が散らばっている場合の個体数推定法：サンプリング(方形区法), リンカーン法 (Capture-Mark-Recapture Method)
- ヒトの人口の数え方：国勢調査人口, 住民基本台帳人口, 戸別訪問による数え上げ(常住人口と現在人口の違いに注意)。性・年齢別人口。
* 途上国の小集団で調査する場合には特有の難点が多々あるが、どういうものが考えられるか？

5.5 生活史をみる

生活史をみるには、人口動態(出生、死亡、移入、移出)がわからなくてはならない。とくに自然動態と呼ばれる出生と死亡が重要。ヒトの場合は、出生に関わるイベントとして、結婚も人口動態に含めるのが人口学の慣例。

- 生命表と生存曲線～死亡：死亡年齢別死亡のカウント。本格的にするならコホート研究が必要。昆虫などでは死体調査。生存曲線とは、出生時の生存率が1として縦軸にとり、横軸に年齢をとって、すべての個体が死に絶えるまでの生存率を曲線で結んだものをいう。実際には移住などで脱落する場合があるので、 Kaplan-Meier法などで脱落を補正する。
- 妊孕カスケジュール～出生：年齢別出生のカウント。母親への聞き取りあるいは施設における出産記録により情報を得る。生物の種類によっては、一生に一度だけ繁殖してその後死ぬ semelparous な生物や、繁殖しても死なず何度も繁殖する iteroparous な生物がある。もちろんヒトは後者。
- 生存曲線の形には、ヒトのように矩形化した上に膨らんだタイプもあれば、対数軸での直線に近い、つまり生活史を通じて死亡率がほぼ一定の植物に多いタイプか、それとも魚のように生まれてすぐに大量に死んでしまうために大量に産卵する下に膨らんだタイプもある。

6 移住・拡散・分布

6.1 移住と拡散の意味

- 厳密な区別はない。どちらも生物の移動のある側面を表すコトバ。
- 移住 (migration) は、ある1つの種に属する多数の個体が1つの場所から別の場所に一方方向性の移動を行うときに最もよく用いられる(例：鳥の渡り、ウナギの成長に伴う回遊、潮干帯の生物の時間移動)
- 拡散 (dispersal) は、複数の個体が他の個体(多くの場合、親あるいはその他の血縁個体)から離れて広がることを意味するときに用いられる。能動的なものだけでなく、受動的なものも含む(例：植物の種やヒトデの幼生が親から離れて漂いだす、草原のハタネズミが他のハタネズミの移動とは反対側にバランスをとるように移動する、列島の上を陸鳥が生活場所を探して移動する)

移住や拡散といった生物の移動は、生物の分布のパターンに影響する。

* ヒトの場合はどうか？ 先史時代はどうか？ 現代はどうか？

6.2 分布のパターン

ランダムな分布 個体同士が互いに他個体の存在に影響しない場合

規則的な分布 互いに他個体を避ける場合

集中分布 生息場所のところどころに個体が好む環境条件や資源が偏っている場合

6.3 移住のパターン

何度も往復する場合 ● 表水層と深水層間のプランクトンの日内移住

- コウモリなどの採餌場所と休息場所間の日内移住
- カエルなどの水と陸間の年間移住
- 鹿などの高地と低地の年間移住
- カリブのツンドラと北半球温帯林の年間移住

1往復のみの場合 ● ヨーロッパの池や川とサルガッソー海のウナギの移住

- ヨーロッパの川と大西洋間の鮭の移住
- 蝶の幼虫の居住環境と成虫の居住環境間の移住（産卵のときに幼虫の居住環境に戻る）

片道切符の場合 ● ある種の蝶（例えば *Vanessa cardui*）の北欧と南欧間の移住（夏、英国に着いてそこで産卵した個体はそこで死に、卵から生まれた次世代の蝶は南に飛んで地中海に着き、そこで繁殖する。

6.4 拡散のパターン～探索的発見と非探索的発見としての拡散

- 植物の種の飛散は、非探索的発見。受動的。
- 動物にも非探索的発見として拡散するものもある（池のミジンコなど）。
- 中間的な発見として拡散するアリマキ（有翅型でさえ飛翔力が弱いので探索とは呼べない）
- 英国のツバメの一種 (sand martin) が探索的発見を求めて拡散するなど、探索的拡散は多いと思われるが、何種類の生物に見られるのかはデータがない。

6.5 拡散の効果

- 分布域を広げ、遺伝的多型をもたらす
- 他殖の可能性を上昇させる
- リスクヘッジ（時間的拡散としての休眠、例えば植物が種の状態で休眠するとか）

7 種内競争

生物一般に、同種の個体は生存、成長、再生産のために、きわめて似た要求をもつ。これらの要求を全て満たす資源が十分に供給されないとき、これらの個体は競争を始める。定義「競争は個体間の相互作用の1つで、供給が制限されている資源の欲求がかち合うことでもたらされ、それらの個体の生存、成長、再生産を低下させることにつながる」

*日本の少子高齢化は、再生産は低下しているけれども生存や成長は低下していない。現代の日本で、ヒトの種内競争は起こっていないのか？ ヒトが例外なのか？

7.1 種内競争の特徴

- 究極の効果は出生力低下と死亡率上昇
- 多くの場合、新たな資源を開発することにより資源のオーバーラップを避けようとする。しかし、互いに資源利用を妨害する場合も多い。
- 一方的相互関係：強くて早い個体が勝つ
- 競争が適応度を増す場合もある
- 密度依存性
 - 密度がある程度低いときは、死亡率は密度と独立。ある程度密度が上がると、密度とともに死亡率が上昇する。これを密度依存の死亡率と呼ぶ。しかし密度依存で死亡率が上昇しても暫くは出生数が死亡数を上回るので密度は上がり続ける。さらに密度が上がると死亡率の上昇が急になり、「過補償」状態になって密度は低下する。ちょうど補償するところで密度は定常になる。

- 出生についても、密度がある程度低い場合は独立で、ある程度上がると出生率が下がり始め、ちょうど補償する点に収束する。
- 人口支持力 (carrying capacity) : ちょうど補償する場合、密度は一定値 K に収束する。この値を人口支持力または環境支持力と呼ぶ。
- ロジスティック成長 : 人口密度が十分に低いとき、個体群の人口増加速度は、現存量、すなわち現在人口 N に比例する (比例定数 r は内的自然増加率と呼ばれる)。 $dN/dt = rN$ となるので、指数関数的な人口増加 (マルサスの成長) が起こる。密度が高くなってきて人口支持力に近づくと、人口増加速度は、現在量だけでなく、人口支持力と現在量の差の人口支持力に対する割合にも比例するようになる。これによって人口増加は S 字状のロジスティック曲線になる。これをロジスティック成長という。 $dN/dt = rN(K - N)/K$ である。ただし、この式は連続時間で成り立ち、離散時間で考えねばならない場合は差分方程式になるので、 r の値によって大きく人口増加の様子は変わり、いわゆるカオスになる。さらに、密度効果がすぐに出生率や死亡率に影響せず時間遅れがある場合もあり、人口増加曲線はより複雑になる。

8 種間競争

- ある種に属する個体が、別の種に属している個体による資源利用や、妨害を受けた結果として、妊孕力や生存あるいは成長の減少という作用を被ることを種間競争という。
- 種間競争は競合している種の個体群動態にさまざまなやり方で影響する。それらの種の立場に立ってみれば、分布と進化に影響する。
- 典型例 : 鉢植えの植物で、他の植物と、鉢を共有した場合と、地上部分の空間を共有した場合と、その両方を共有した場合の、いずれにおいても成長量が減ること、その作用が相乗的だったことが実験的に示されている
- いろいろな例
 - アパラチア山脈南部に住む、*Plethodon glutinosus* と *P. jordani* という 2 種のサンショウウオ。互いに相手がいない方が多く産卵するし、早く成長する
 - 英国のヤエムグラの仲間 *Galium hercynicum* と *G. pumilum*。前者は酸性土壌を好み、後者は石灰質土壌を好む。どちらの土壌でも生育可能だが、酸性土壌では前者が勝ち、石灰質土壌では後者が勝つ。(Tansley, 1917)
 - スコットランド (北西ヨーロッパの岩海岸に広く分布) フジツボの仲間、*Chthamalus stellatus* と *Balanus balanoides*。前者の方が高いゾーンに住むが、幼生は後者と共通の高さも使う。後者がいると生育が悪い
- 種間競争のロジスティックモデル : 係数 α を用いて、次のロトカ・ヴォルテラの競争方程式が導ける。 α, r, K により、どちらかの種が排除される場合と、共存する場合がある。共存する場合も、不安定な平衡点になる場合と安定平衡点になる場合がある。

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - \frac{\alpha_{12} N_2}{K_1} \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - \frac{\alpha_{21} N_1}{K_2} \right)$$

9 捕食行動と被食捕食関係

捕食行動 捕食行動は、被食者と捕食者両方の個体群動態 (個体数とその分布の変化) に影響する。行動生態学のテーマであり、最適採餌理論 (Optimal Foraging Theory) が有名。狩猟採集民の行動を最適採餌理論で説明した研究もある

食物の幅 (食餌幅, 食域) と組成 消費者 (= 捕食者) は、単食 (monophagous), 少食 (oligophagous), 複食 (polyphagous) のどれかに分類される。植食動物は単食, 寄生虫は少食, 真の捕食者は複食であるものが多い。しかし例外はあって、タニシトビ (*Rostrhamus sociabilis*) という鳥はほぼ完全にタニシしか食べない

食物の好みとバランス 少食や複食の種でも、食べられる被食者に好みがある。例えば、White pine, Red pine, Jack pine, White spruce という 4 種類の松について、同じ量が同じように植えられていても、シカの食害にあった量は Jack pine が最大だった (Horton, 1964)。しかし、実際には被食者の現存量に応じてバランスのとれた摂食をしている

食物の好みのスイッチング 多くの消費者の好みは固定しているが、環境条件によってがらっと変わることがあり、これをスイッチングと呼ぶ。被食者が集中する場合や、より豊富な被食者を捕食する効率が良い場合におこる。被食者に対する好みのスイッチングは、異なるタイプの被食者が異なる生息環境に住んでいて、消費者が、もっとも捕食効率が良くなる生息環境に集中するような場合に起こる。また、豊富な被食者を捕食するときにもっとも効率が良くなる時にも起こる。捕食者が特定の「探索イメージ」を発達させた結果とも言われている (Tinbergen, 1960)。個々の捕食者が徐々に好みのタイプを変えるのではなく、好みのタイプが違う捕食者の割合の変化のために種としてのスイッチングが起こるのだという説もある。ヒトは、かつて採集と昆虫食だった段階から、狩猟と肉食を始めたときに 1 回目のスイッチングが起こり、農耕を開始して穀物を主食とするようになったときに 2 回目のスイッチングが起こったと考えられる。

* 現代のヒトはどうか?

食物の幅（食餌幅，食域）と進化 単食 (monophagous) や少食 (oligophagous) の利点は，1つあるいは少数の被食者に特化してよく fit しているために，摂食効率がよく，捕食者間での種間競争を避けられること。複食 (polyphagous) の利点は，量に応じて被食者を選択できるので，個々の被食者の量が変動してもそれほど影響を受けないこと。

被食者捕食者共進化 被食者が毒をもつとか，変な形とか刺などいろいろ防御するので，すべてを食べられる捕食者はいない。何らかの形で特化する。単食や少食の捕食者が増えると，被食者は新たな防御を獲得し，それによって捕食者も多様化するような進化があるかもしれない

最適採餌理論 (OFT) この理論によれば，捕食者が食物の幅（食餌幅，食域）を拡大すると，平均探索コストが減少し，平均追跡・処理コストは増加する。この結果，最適な食物の幅（食餌幅，食域）は，探索コストの減少が，追跡・処理コストの追加による損失の増大より大きい最後の被食者を端として含むものになる。捕食者が増加して，全体的に被食者数が減ってくると，探索コストが増大するので，最適な食物の幅（食餌幅，食域）は，1つずつ被食者を加えながら増大する。

被食捕食関係のダイナミクス 種間競争のモデルと同じ Lotka と Volterra が開発したモデル (Lotka-Volterra Model) で表現されるのが最も単純な場合で，与えるパラメータが適当なら，フェーズのずれた振幅になるのが有名。被食者の数を N ，被食者の内的自然増加率を r ，捕食効率を a' ，捕食者数を C ，捕食量に応じた捕食者の増加係数を f ，捕食者の死亡率を q とすると，

$$\frac{dN}{dt} = rN - a'CN$$
$$\frac{dC}{dt} = fa'CN - qC$$

10 分解者と屑食者

植物や動物の身体は，死ぬと他の生物のための資源となる。植食動物が食べて消化するときは植物は死んでいるし，肉食動物が食べる時，食べられる動物は死んでいる。植食動物や肉食動物が食べることは，資源（食べられるもの）が生産される速度に直接影響するが，資源が生産される速度に影響せずに死体を食べる（ドナーコントロール型）という意味で，分解者（細菌と菌類）と屑食者（detritivore の訳で，腐食性生物ともいう。死体を食べる動物という意味で屍食者ともいう）は特異である。分解者や屑食者の存在は，生態系における物質循環にとって必須である（火事のような非生物的分解だけでは循環に間に合わない）*2

* ヒトが絡んだ生態系では屑食者が存在しない場合もある。どういう場合か？

10.1 分解の意味

- 非生物的な栄養素が生物の一部として取り込まれるとき，その栄養素の不動化が起こる（第一に緑色植物が光合成するとき）
- 分解は，逆に，生物の一部としての有機物からエネルギーを開放し，化学的栄養素をミネラル化する
- 生物の死骸や排泄物を食べ，より小さな有機物を排泄するのが屑食者。分解者は有機物を好氣的あるいは嫌氣的に分解して無機塩類にまでもっていく生物をいう。
- 分解者や屑食者の資源は死体だけではなく，生物体の一部（髪や爪など）や排泄物（生物の死体の一部であるには違いない）も含む

10.2 分解者

- 分解者には，細菌 (bacteria)，菌類 (fungi) がある
- 好氣的分解と嫌氣的分解という分解過程の違いで物質の変化は異なる
- 最初はアオカビ，ケカビ，クモノスカビなどの sugar fungus や，乳酸菌など可溶性の糖類を分解する細菌が付く
- 次に，澱粉，ヘミセルロース，ペクチンとタンパク，セルロース，リグニン，スベリン，クチンと，分解されにくいものへゆっくり進行する。各々を分解する特別な細菌が存在する
- 化学組成が変化することで（相対的に糖よりタンパクが残りやすい），屑食者の存在する余地がある
- 分解者の多くは土壌中あるいは植食動物の胃や腸の中で複雑系を構成している
- 分解は次の3段階からなる。(1) 溶存有機物の放出を伴う，物理的および生物的作用による粒状の生物屑の生成，(2) 屑食者による比較的速い腐植の生成および可溶性有機物の放出，(3) 腐植のゆっくりとした栄養塩（ミネラル）化

10.3 屑食者

- 微生物（微細な植物 = ミクロフローラ，微細な動物 = ミクロフォーナ）：線虫や原虫など
- 中くらいの動物（メソフォーナ）：ダニなど

*2 「生態系における物質循環」については，栗原康「有限の生態学」（岩波書店）が面白い。とくにミクロコズムの実験の話はお薦め。

- 大きな動物（マクロフオーナ）：ミミズなど
- 熱帯林や熱帯草原では大きなものが多く、極地やツンドラでは微生物が多い
- 屑食者は被食者となることもある。生物濃縮が起こるため、農薬などを溜め込んだミミズを食べた鳥が繁殖能力を失うとか死ぬといったことがある。屑食者が有機物を食べる時（植食動物や肉食動物でも同じだが）、農薬には脂質に親和性が強いものが多いので、分解されないままに内臓の脂肪にたまることが多い。他の成分は排泄されたり代謝されて減っていくので、相対的に農薬などが多く溜まっていくことになる。これが生物濃縮あるいは生体濃縮と呼ばれる現象である（普通は消費者について栄養段階が上がるたびに濃縮が起こることをさすが、分解者や屑食者でも有機物を食べるので濃縮は起こる）。分子の性質によって生物を構成している成分との親和性が違うため、例えば海域の食物連鎖において 2,3,7,8-ダイオキシンは濃縮しないがコプラナー PCB は濃縮するといった現象が起こる。

11 寄生と病気

11.1 寄生の定義

- 寄生体は、その栄養を 1 個体あるいは 2 ~ 3 個体の宿主から得る生物で、宿主を傷つけるがすぐには殺さない
- 寄生虫学者の定義では、(1) 寄生体と宿主の近接性、(2) 環境制御について宿主に依存、が強調される
- 生態学的には、寄生関係と共生関係を区別するのは、それが宿主に害を与えるかどうか。害を与えるのが寄生

11.2 寄生体の多様性

マイクロパラサイト（細胞内寄生体） 細菌とウイルスがもっともはっきりしている。マラリア原虫やトリパノゾーマなど原虫も。宿主から宿主へ直接感染するものと他の種（ベクター）を通して間接感染するものがある

マクロパラサイト（細胞外寄生体） 腸管寄生虫、ノミ、シラミ、ダニ、菌類（例えば水虫）など。やはり直接感染するものとベクターを介して感染するものがある

11.3 島としての宿主

- 宿主は、寄生体によって植民される島と考えられる。つまり、伝播のベースでもある
- 伝播は宿主間の接触確率（概ね人口密度と対応）に影響される
- 病気の広まりは宿主間の距離によって影響される（感染経路にもよる）

11.4 複数種の混合の影響

- 宿主を他の種と混ぜると、相対的に寄生体の密度が低下する（例えばマラリアにおける Zooprophylaxis）
- 複数の寄生体が混ざると種間競争が起こったり、宿主の免疫による間接効果により寄生体密度が低下することがある（例えばインフルエンザにおける重複感染）

11.5 宿主因子

- 宿主は生きていて、不均質な環境なので、宿主の体全体に広まるのではなく、特定の部位に寄生する
- 寄生体は通常集中分布 = 寄生体の密度はあまり意味がなく、代わりに使える指標が、有病割合（prevalence）と感染強度（intensity）である
- 宿主個体内部で、寄生体には種内競争が起こる
- 宿主は免疫反応を起こす。免疫学的寛容を起こす場合もある

11.6 Darwinian Medicine からみた寄生

Darwinian Medicine とは、Nesse and Williams が Scientific American に 1998 年に書いた記事で一躍有名になった考え方であり、何故身体はガンや動脈硬化のような「病気」に対して傷つきやすくデザインされているのか、という問題設定をし、傷つく（ように見える）ことが適応的だからだと進化的に説明するものである。この考え方によれば、病気は、次の 5 つのカテゴリのどれかに分類される

1. 痛み、熱、咳、嘔吐、不安のような、気持ち悪い状態：痛みや熱などの気持ち悪い状態は、病気でもなければ傷でもなく、そのように進化してきた防御反応である。咳をすることで気道に入ってきた外来異物（病原生物を含む）を排除できるし、痛みがあれば

こそ身体の不調がわかるのだ（実際、痛みを感じない人は長時間鬱血が起こるような姿勢でいても平気なため、その組織が壊死したりすることが起こりうる）。熱に弱い病原生物もいるし、慢性的な感染を受けている人は病原生物に鉄を与えないために鉄が肝臓に偏在し低鉄血症に見える。また、悪阻の吐き気のおかげでちょっとの毒物でも食べられなくなって胎児の健康が守られる。臆病なグッピーの方がブラックバスに食べられにくかったということを考えれば、不安もちろんな適応的である。

2. 大腸菌やワニなど、他の生物との利害の対立（寄生を含む）：他の生物もヒト以上の速度で進化するので、ヒトが他の生物に対して完全な防御を進化させることはできない。風邪や鼻水が出ることは、侵入者を追い出すかもしれないし、他人に病原生物を感染させるかもしれないし、その両方かもしれない。ヒトは抗生物質など人為的な適応法を生み出してきたが、結核などで多剤耐性菌が広がっていることを考えれば、抗生物質多用が両刃の剣であることは明らかである。最適病原性の進化が病原性のある程度弱くすることは、ペストや梅毒が流行末期で致死率が下がったことから考えても明らかだが、マラリアのようにベクターが存在する病原生物では患者が動けなくてもベクターが寄生体を広めるので、最適病原性が低く進化するとは限らない。院内感染では医療従事者の手がベクターとなっているし、コレラのような水を介して伝播する疾患でも、患者の下痢便が飲料水に混ざるような状況では病原性が感染力に正の相関をもつので病原性が弱くなるようには進化しない。この場合、上下水道を整備して病原性と感染力の関係を断ち切ってやれば、弱毒株が生き残るようになる
3. 環境の変化に対する適応の遅れ：その環境条件になってからの時間が短く、適応がまだ起こっていない場合に「病気」になる。動脈硬化に起因する心筋梗塞は狩猟採集時代には希だったと思われるが、現代の先進国ではきわめて多い。疫学研究によれば脂肪摂取を控え、野菜を多く食べ、毎日激しく運動することが心筋梗塞を予防することが明らかだが、ハンバーガーチェーンは増殖を続け、運動器具は国中で洋服掛けになっている。これは、我々の脳が、アフリカのサバンナで脂肪や砂糖が希少価値があった頃に適応しているからである（あるいは、南太平洋でもカヌーの上でエネルギー摂取を控えながら拡散していった人々がいた）。希ではなかった飢饉のときに、脂肪を蓄えていたヒトの方が生存のチャンスが大きかったと思われる。酒、煙草、アルカロイドなど多くのドラッグの悪影響や、現代の先進国において女性の乳ガンが多いことが初経の若齢化と産後不妊期間の短縮による月経数の増加と関連している可能性など、我々の身体がまだ新しい環境条件に適応していないと思われる事例は数多い
4. 適応の利点とのトレードオフである遺伝的欠点：適応に本質的につきまとう問題である。耳がもっと良い方が、危険を感知するには便利だが、普段は騒音に悩まされてしまうし、鎌型赤血球貧血遺伝子はマラリアには防衛的である。嚢胞性繊維症遺伝子をヘテロでもつとチフスにかかりにくくなる。
5. 進化の歴史的制約：遺伝が時間軸に沿って一方向にのみ進むことが原因である。既にできている構造によって進化が制約を受ける。脊椎動物の眼は後ろ向きに配置されている点で、イカの眼に比べて構造的に優れていないこととか、気管と食道の分離が不完全なために食物が気管に入ってしまう事故が起こることとか。虫垂は消化の補助器官だったが今や感染の標的になるだけなので無くなる方が適応的なのに、虫垂への血流が増えると細菌の成長がブロックされることから、虫垂炎は虫垂を大きくする淘汰圧をかけていることになり、一度できてしまった器官にかかる淘汰は単純でない。

11.7 寄生への適応—マラリアを例にして

遺伝的適応 これはヒトでなくても起こる。上述のように、マラリア流行地では、マラリア原虫の感染に対して遺伝的に抵抗性をもつ遺伝子の頻度が高い。また、マラリア原虫が増殖に鉄を必要とするため、体内の循環鉄の割合を減らし、貯蔵鉄の割合を増やすことによって増殖を低く抑える、低鉄血症 (hypoferremia) 適応という現象が知られている。

* 国際保健医療協力をする際、この現象を知らないとまずい場合がある。どういふ場合か？

行動適応 病原微生物に寄生されにくい行動を文化として発達させていることをさす。イタリアのサルディーニャ島での「逆移牧」と妊娠女性の行動タブー、アフリカでの牛糞を燃やすことによる蚊の忌避など。

栄養適応 病原微生物に対して毒性をもつ成分を含む食物を食べたり、病原微生物が必要とする栄養素を少なく摂取する文化を発達させていることをさす。遺伝的適応と相互作用して、遺伝子 = 文化共進化を起こしていることも多い。マラリアに関しては、地中海地方でのフェイバ豆摂取と G6PD 欠損症、アフリカでのビターキャッサバ摂取と鎌型赤血球貧血などが有名である。

参考までに栄養適応に関してカツツ (Katz, 1987) の報告を引用しておく。

地中海沿岸地域での主要食物としてのフェイバ豆の利用は、新石器時代まで遡ることができる。しかし、フェイバ豆摂取が G6PD 欠損の人にはとくに毒性があることはよく知られている。毒性の存在からすると、フェイバ豆がこの地域全体で主要食物であり続けたことはパラドックス的である。フェイバ豆摂取に関しては、民族誌と民話から、非常に強いそれを規定する行動と禁止する行動が明らかになった。実際、アンドリュースは、フェイバ豆の使用と消費に関する民話が、インドヨーロッパ語族の歴史に登場する食物の中でもっとも広域にみられると報告している。しかし、地理的調査の結果では、フェイバ豆摂取とマラリア発生と G6PD 欠損遺伝子との間にふつうでないオーバーラップがみられた。G6PD 欠損は、X 染色体上の遺伝的特性であり、G6PD 欠損遺伝子を X 染色体にもつ男性とそれをホモでもつ女性の赤血球は、フェイバ豆中に含まれる強い酸素複合体の強力な溶血効果に対して、きわめて感受性が強い。この高度感受性の人々がフェイバ豆を摂取すると、豆は急速に毒性をあらわし、非常に重篤な病気になる（フェイビズムと呼ばれる、重度の溶血性貧血とショック症状を示す）。

G6PD 欠損遺伝子の頻度がきわめて強くマラリア発生率と関連していることはよく知られていた一方で、フェイバ豆の摂取が重度の G6PD 欠損症の発生やマラリア発生と一致することはいままでも認識されていなかった。遺伝子が、何か未知のしくみを通し

て、この非常に重要な疾病と関連しているということは、一般に受け入れられている。G6PD 欠損症の人が抗マラリア剤を服用すると、フェイバ豆を食べたときと同じような激しい溶血性貧血がおこることも知られている。以上のことと、実験結果から、G6PD 欠損遺伝子をヘテロでもつ女性が、フェイバ豆を摂取することによって、豆の薬理成分がマラリアに対してより強い抵抗性を発現したという仮説が導かれた。ゴレンサーら (Golenser et al., 1983) のマラリア感染赤血球 (正常赤血球と G6PD 欠損赤血球) の培養系にフェイバ豆が含む酸化体であるイソウラミルを添加した実験の結果では、G6PD 欠損赤血球の方でマラリア原虫の生育速度が有意に低下していた。それ以上に、感染赤血球では、イソウラミルの添加が原虫の生育段階の 2 つについて直接の抗マラリア効果をもっていた。これは試験管内の結果であるが、生体内のシステムはよくわかっており、同じことが確認されることは実にありそうなことである。結局、正常赤血球をもつヒトもフェイバ豆摂取によってマラリア抵抗性を増すことができるが、自然淘汰は G6PD 欠損遺伝子をヘテロでもつ女性で優勢にしたのである。こうして G6PD 欠損遺伝子と豆の継続的な摂取の間である種のバランスが確立された。それは一方では致死的であり、他方では救命的である。この場合、フェイバ豆という食物は、一方ではフェイビズムのリスクを増やしながらか (それは、インド・ヨーロッパ語族の歴史におけるフェイバ豆摂取に関する多くの規制や禁忌に関連している)、マラリアという疾病に抵抗する代謝系に影響を与えている。

ビターキャッサバ (*Manihot esculenta*) は、特別に生産性が高く栄養のある根菜であるが、塊茎の髄全体に分布するグリコシドに結合した形でシアン酸塩を含んでいる。ビターキャッサバに対して何らかの物理的ダメージを与えると、グリコシダーゼが放出され、すぐに少量のシアン化物 (HCN) が遊離される。すなわち、髄を搗き碎いて圧搾することでグリコシダーゼを放出させ、それが今度はグリコシド結合を壊す。この過程で HCN を遊離させ、搾り汁と髄を調理することで、HCN を空中に飛ばすのである。ときとしてビターキャッサバは、最初の圧搾過程なしに根の部分を調理して摂取されることがあるが、この場合、致命的な毒性が残っている可能性が非常に高い。伝統的な南米インディオの料理、キャサリーブ (cassareep) を分析したところ、シアン酸塩の大部分が放出されていたけれども、毒性はないがかなりの量 (キャサリーブ 100 g 当たり、NaCN レベルにして平均 235 mg) がグリコシド結合した形で残っていた。消化の過程で、この HCN はゆっくりと放出され、シアン酸塩の部分は体に吸収される。シアン酸塩は鎌型赤血球貧血での HbS をカルバミル化し、鎌状化を防ぐ物質として機能することが知られている。ビターキャッサバの摂取は、鎌型赤血球の危険な効果を改善するのに十分なシアン酸塩のとりこみと関連している可能性がある。例えば、10-35 mg/kg body weight/day のシアン酸塩摂取で鎌状化を阻止するのに十分という報告がある。このレベルは、神経系への副作用が生じる最低レベルよりもずっと低い。すなわち、体重 10-12 kg の子供なら、一日に 100 g のキャサリーブを食べれば十分なシアン酸塩をとることになる。しかし、この理論推定値は、ふつうのフィールド条件で確認される必要がある (シアン酸塩のとりこみのすべてが消化の途中に起こると仮定しているため)。

一方、ビターキャッサバが含むシアン酸塩は、赤血球内の G6PD 活性を抑制する働きもあることが、動物実験やヒト赤血球培養系で確認されている。赤血球内での G6PD 活性の抑制は、マラリア原虫に感染した赤血球を壊れやすくすることにつながる (原虫が生成する高レベルの酸化体に耐えられない) ので、ビターキャッサバ摂取からのシアン酸塩の量がアフリカ型の G6PD 欠損変異への抗マラリア作用の効力を増すのに十分である可能性がある。この仮説は、フェイバ豆の酸化体が地中海型の G6PD 欠損症に対してもっていた効果ときわめて似ている。すなわち、地中海ではフェイバ豆の摂取が果たしていたのと同じように、シアン酸塩の存在が西アフリカでの G6PD 欠損遺伝子の進化に直接影響したと考えられる。

ヒトの行動によって、逆にマラリア罹患率が上がってしまう場合もある。地球温暖化が人為起源であるとしたら、気温がハマダラカの分布の制限要因である以上、地球規模の温暖化によって蚊の分布拡大がみこまれ、それに伴ってマラリア流行地域も拡大する恐れがあるのは当然である。京都大学と国立環境研の共同研究グループ (AIM 開発チーム) のモデルによれば、100 年間で分布域が 1~3 割も拡大すると予測されている (AIM Developing Team, 1994)。同じ場所であれば、気温が高いほど蚊の発育日数は短くなるので、そのことも影響してくるはずである。しかし、日長と降水量が変わらないならば、それほど直接的な影響はないものと思われる。温暖化に限らず、ヒトの活動が原因となって蚊の分布が変わってくることは、現在では無視できない問題である。例えば、ハマダラカの中には水田を発生地とするものが多いが、人口増加に伴う水田面積の拡大とともにマラリア感染者が増加したという事例が各地で報告されている。さらに、水稲の多収量品種 (HYV) が短幹で倒伏抵抗性があることから、HYV 作付面積の拡大とともに水面への日照性がよくなり、蚊の産卵・幼虫生育が増大したことも、このことに拍車をかけた。ただし、逆の場合もあって、水田の拡大によって非媒介性の潜在種を爆発的に発生させ、在来のマラリア媒介蚊と交替したという事例も、西アフリカ、ブルキナファソ、ヴァレンシアで報告されている (池庄司, 1993)。マラリア原虫の薬剤耐性やハマダラカの殺虫剤耐性の発達も、罹患率を上げることに寄与した人為的影響といえる。環境に適応するのはヒトだけではない。ちなみに、クロロキン耐性のメカニズムは長い間不明であったが、1980 年代に pfmdr1 という遺伝子の変異との関連が示唆され、2000 年になって pfCRT という遺伝子の変異が鍵ではないかという報告がなされた。それまでは、実際にクロロキンを投与して原虫が減らないことを観察して初めてクロロキン耐性原虫であることがわかるという状態だったため、7 日間から 28 日間も無駄な治療をする危険があった。pfCRT 遺伝子変異で迅速診断ができれば、最初からメフロキンなど別の薬を使うことができ、効果的である。クロロキンは、マラリア原虫の消化胞 (digestive vacuole) に蓄積して、その中でヘムの代謝を変化させる。つまり、ヘムの分解産物としての鉄を含む毒物 (Fp9= ferriprotoporphyrin IX) が重合して hemozoin になって解毒されるプロセスを阻害し、Fp9 蓄積を促して原虫を殺す作用を発揮しているが、耐性原虫ではクロロキンを消化胞内に蓄積しないために Fp9 が重合して hemozoin になる解毒プロセスが妨げられないと考えられている (Warhurst, 2001)。

12 共生

12.1 共生=symbiosis (相利共生=mutualism) とは？

定義 互いに利益をもたらす 2 種の生物間の関係

説明 共生関係にある生物の片方の種に属する個体は、他方の種に属する個体が存在するときの方が存在しないときよりも高い率で成長、生存、あるいは繁殖する。生物の世界は、かなりの部分、共生関係から成り立っている

12.2 共生関係の数理モデル

数式で表せば、共生関係にある種 1 の個体数を N_1 、種 2 の個体数を N_2 とし、係数 $\alpha > 0$ を用いて共生関係を数式で表すと次の通り。

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1 N_1 (K_1 - N_1 + \alpha_{12} N_2)}{K_1}$$
$$\frac{dN_2}{dt} = \frac{r_2 N_2 (K_2 - N_2 + \alpha_{21} N_1)}{K_2}$$

つまり、種間競争の場合の「ロトカ・ヴォルテラの競争方程式」の、 α の符号が変わっただけ。ただし、何か制約条件をつけないと、両種とも無限大に発散してしまう

12.3 共生の 3 つのタイプ

Facultative (任意共生) 共生体 (symbiont) は宿主 (host) から利益を得るが、依存していない。例えば、大型魚とホンソメワケベラ、ウツボとアカシマシラヒゲエビの関係では、host は寄生虫を食べてもらえるし、symbiont は捕食から守られる。アリとアリマキの関係も、互いに生存に必須というわけではないので任意共生といえる。アリマキには敵が多く、テントウムシやクサカゲロウに容易に捕食される。動きが鈍い上に毒もなく、栄養豊富なごちそうなのである。アリはこれら捕食者からアリマキを守る代わりに、独占的にアリマキの分泌する蜜を得る。アリマキは夏の間単為生殖で爆発的に増えるので、数が多くなりすぎると植物を枯れさせてしまう可能性がある。そこで彼らはクサカゲロウを呼び寄せるフェロモンを分泌して、自らの個体数をコントロールしているらしい。なお、アリマキの高い繁殖力の源は、菌細胞という形で共生している菌が、アリマキが植物から吸い取る炭水化物や窒素化合物を代謝して、必須アミノ酸を作り出してアリマキに供給しているためらしい。

Obligate for one partner (一方向絶対共生) 片方の種はもう一方の種に依存しているが、逆はそうでない。根粒バクテリア (アゾバクターなど) とマメ科植物の関係など。

Obligate for both partners (双方向絶対共生) 互いに相手がいないと生存できない。反芻動物やシロアリと、それらの胃の中の原生動物や細菌の関係など

下の関係ほど相互依存度が高く、距離が近い。共生こそが真核細胞の起源といわれている。

12.4 ヒトの共生

共生も寄生も種間関係であることに注意。ヒトは、農耕や牧畜という形で、作物や家畜と共生関係にある。もちろん、腸内の常在菌 (乳酸菌など) とは双方向絶対共生関係にある。

東京医科歯科大学の藤田紘一郎教授によれば、サナダムシとヒトは共生関係にある。サナダムシは腸管という体外に生存しているし、ヒトの過剰な免疫を抑制する効果があるならば、定義により共生となる。しかし、サナダムシはビタミン B12 を奪うのでヒトが貧血になりやすく共生とは言い難いという指摘もある。サナダムシは腸内で 1 匹のことが多いが (複数いることもある)、雌雄同体なので単独で繁殖でき、毎日 100 万個の卵を産むといわれる。多くの腸管寄生虫は、コンバントリンなどの虫下しを飲むことで、比較的容易に駆除できるので、それほど恐れることはない。

13 人間化された生態系

- これまで環境条件や資源、及びいろいろな種間関係を見てきたが、これらすべてを含めて、「ある地域の生物のすべて (生物群集) が物理化学的環境と相互関係をもち、エネルギーの流れがはっきりした栄養段階、生物の多様性、生物と非生物部分間の物質の循環を作り出しているようなシステム」を生態系と呼ぶ
- 現代の多くの生態系は、人間が環境を大きく改変したことの影響を受けている。合成化学物質の生物濃縮が起こるのも人間化の影響の 1 つ
- ここでは、人間が手を入れることで初めて存続可能になるような系を、人間化された生態系と呼ぶことにする。典型例としては、都市、雑木林 (里山)、耕地、牧草地等がある。注意すべきは、それらが相互につながっているということである。都市は従属栄

養的な系の代表なので、外からのエネルギーや物質の流入と、外への熱排出がなければ維持できない。つまり、生態系としては、それらを含んだ統合系としての把握が必要になる。

13.1 生態系の見方

- 生態系の基本的構成要素は、生物群集，エネルギーフロー，物質循環の3つ。
- Forrester や H.T. Odum が開発したコンパートメント図で見るとわかりやすい。E: 作用力 (エネルギー源), P: 属性, F: 流路, I: 相互作用をフローチャートのように矢印でつないで表す手法である。

13.2 事例：パプアニューギニア・ギデラの地域生態系とマラリア

ギデラは、パプアニューギニア最大の川であるフライ川の河口部に広がる面積約 4,000 km² のオリオモ地方に、13 の村落に分かれて居住する、人口 2,000 人弱の一言語族である。大塚らによって行われてきた人類生態学的研究から明らかにされたように、彼らは、狩猟、タロイモとヤムイモの焼き畑農耕、半自生のサゴヤシからの澱粉抽出を主な生業とし、基本的には族内婚を行なう比較的閉じたヒト個体群とみなせる。集約的な農耕をしてこなかったために土地生産性が低く、人口密度を低く保持することが適応的であった。ギデラに限らずパプアニューギニア諸部族は 20 世紀になってキリスト教宣教師が入ってくるまでは近隣他部族と戦闘を繰り返してきたために死亡率が高く、長く授乳するために産後不妊期間が長かったことと、半族間の姉妹交換婚という複雑な婚姻システムのために初婚年齢が高かったことのために出生率が比較的低かったため、人口増加率はきわめて低いのが普通であった。最近では、狩猟の獲物や焼き畑の収穫物を町のマーケットに持って行って売ることで、ゴムノキを栽培して生ゴムを政府の出先機関に売ることで、道路を切り開くことによっていくらかの現金収入を得ることによって、オーストラリア産の米、コンビーフ、塩、砂糖などを購入しはじめている。その反面、町の学校に寄宿する高校生が慣習を逸脱した性行動をとるために性病罹患率が高まると同時に未婚の母が増え、出生率が上昇しつつある。これらすべての現象はギデラの人々とその地域生態系の中でシステムとして起こっていることを理解しておく必要がある。

彼らは本来、内陸に居住していたのだが、人口増加に伴い、徐々に川沿いや海岸に移動してきたとされており、その生態学的特性から、我々は彼らの居住村落を北方、内陸、川沿い、海岸の四つに区分している。食事調査の結果、彼らのエネルギー摂取量は FAO/WHO の所要量を満たしており、タンパク質摂取量は成人男子換算で体重 1 kg 当り 0.9 から 1.3 g という水準とわかった。ミネラルの摂取量は、日本人の摂取基準に比べると Na が低く、Ca, P, Cu, Zn が同じくらいで、K, Mg, Mn, Fe などが高い (Fe と Mn は元々土壌中の濃度が高い)。体格は日本人よりわずかに小柄で、やせており、身長でみると村落間に有意差はないものの、BMI、即ち体重を身長²で割った値でみると海岸の人だけが先進国並みに太っている。鉄の摂取量は、成人男子換算で、もっとも高い北方で一日 100 mg、次に高い内陸、川沿いで 50 mg、もっとも低位の海岸で 30 mg と、日本人の摂取量の 3 倍から 10 倍である。

ギデラの居住地は全体に低地で蚊が多く、マラリアの多発地帯である。村に設置されているエイドポストに政府から配給される薬の多くも、抗マラリア剤として有名なキニーネである。マラリアと関連づけて考えると、鉄摂取が著しく高水準にあることは極めて興味深い。単純化して言えば、多量の鉄摂取のために、マラリアによる鉄欠乏が防がれているという仮説が想定されるわけである。この仮説を検討するためには、鉄についての栄養状態、マラリアの感染状況、さらに血液学的所見を関連づける研究が必要である。従来は採血についての州政府や村人の協力を得ることが難しく、西部州では行なわれていなかったのであるが、1989 年に我々が初めて採血をし、血液の分析が可能になった。

縦軸にヘモグロビン濃度、横軸に鉄欠乏のもっとも特異性の高い指標としてしられる血清フェリチンを取り、村落別に値をプロットしてみたところ、北方と内陸の村には貧血はほとんどみられないが、川沿いと海岸の村では 2 割程度に貧血がみられ、かつ鉄欠乏性の人が少ないことがわかった。すなわち、WHO による貧血の基準値を示す横線よりも下にプロットされたのは、海岸の住民と川沿いの住民だけであった。WHO による鉄欠乏の基準値を示す縦線よりも左にプロットされたのも、海岸と川沿いの住民に限られていた。つまり、鉄欠乏性貧血が若干みられ、これはアメリカ鉤虫 (*Necator americanus*) が原因と考えられた (鈴木, 1991) が、この図から貧血の多くは鉄欠乏性でないこともわかった。

そこで溶血の指標として乳酸脱水素酵素 (LDH) を取り上げ、ヘモグロビンとの関連をみたところ、貧血の人の多くは LDH が高値であり、かつ全体として LDH 高値の人が多く、LDH が高値でも貧血でない人も多くいることがわかった。一方で、マラリア感染歴をある程度代表していることが知られる血清中抗マラリア抗体を間接蛍光抗体法を用いて測定した。熱帯熱マラリア原虫に対する抗体と、三日熱マラリア原虫に対する抗体を区別して調べたところ、ギデラでは熱帯熱が優勢であった。ヘモグロビン濃度と熱帯熱マラリアに対する抗体価を村落別にプロットしたところ、貧血の人は全員が抗マラリア抗体価が高値であり、北方と内陸では抗マラリア抗体価とヘモグロビン濃度にほとんど関連がなかった。とくに北方では抗マラリア抗体価が高くヘモグロビン濃度も高い人が多いのに対して、川沿い、海岸では大まかにいって負の相関がみられた。先ほどと同様に溶血への影響をみるために、血清 LDH 濃度と抗マラリア抗体価をプロットしてみたところ、女性でははっきりしないが、男性では正の相関がみられた。したがって、抗マラリア抗体価が高い人には溶血を起こした人が多いと考えられる。

新たに進出した南方川沿いや海沿いの村ではマラリアによって溶血がおこり溶血性貧血を起こす人もいるが、鉄摂取がきわめて高い北方の村では溶血をおこしながらも貧血に至っている人は一人もいなかった。伝統的に高い鉄摂取を保っているギデラの北方の村では、貧血の人が皆無だったことから考えると、マラリアにかかっても必ずしも生存に不利にはならないような栄養適応が成立しているのかもしれない (Nakazawa *et al.*, 1996)。

14 生態学的健康観

「人間の健康はその人間が生きていくための生態学的条件が保全されることによって初めて成立する」という考え方を生態学的健康観と呼ぶ(鈴木, 1982)。

ヒトが自然生態系の一部として暮らしているような社会では、人々は、自己の健康が生態系の健全な回転によって支えられていることを知っている(たとえ健康とか生態系という概念について自覚的でなくても)。掛谷誠は、西部タンザニアの焼畑農耕民トングウェの社会で長期間のフィールドワークを行い、そのなかで呪医に入門してその資格を授けられた。

掛谷はトングウェの生活を次のように紹介している。「ウッドランドの中で、トウモロコシ、キャッサバを主要作物とした焼畑耕作とともに、狩猟、漁撈、蜂蜜採集などの生業を営むトングウェは、5人~40人程度の人々からなる小さな集落を形成して住んでいる。狭い生活圏の中で営々と生活を送る彼らが恐れるのは、さまざまな不幸である。作物の不作、野獣による畑荒らし、野獣や魚がとれない日々が続くこと、妻となるべき女性にめぐり会えないこと、子宝や財産に恵まれないこと、さまざまな怪我や病など、一面では彼らの人生も多くの不幸の積み重ねの上に築き上げられている。トングウェの呪医は、人々が体系的に認知している不幸の原因の中から、占いによってその『真の』原因を探り出す。こうして原因が明らかになれば、呪医はその能力や知識を駆使して、患者の不幸の源を除去し、治療を施す」

この報告は、トングウェにおける生態学的健康観の存在と、それに立脚した広義の保健医療活動が呪医によってなされていることを示している。作物や獲物が豊かに手に入ること、配偶者や子宝に恵まれること、疾病にならないこと、などがすべて一貫したものとすることで考えられていて、これらすべてをまとめたものは生活の場で捉えた健康ということができる。それは優れて生態学的である。

現代の日本人の場合、生活の場そのものが個人では把握できないほど広い。日本人の消費している魚介類は世界の海のあちこちで捕獲されたものだし、豚肉や鶏肉が国産だとしてもその飼料は中国や南米から輸入されたものである。採鉱や林業は世界の中で行い、資源を日本に送っている。ところが個々の日本人の意識は自己の生活経験の中での生活圏の範囲にとどまり、その外にあるものについては確かでない。これはトングウェの場合と異なり、構成員の生活圏が共有されず、健康の認識も生態学的になりにくい。

しかし現代の日本では生態学的健康観が皆無かといえそうではない。例えば、家族の一人が病気になったとすると、その家族の成員はそれに対処してなんとかしようとする、あたかも自分が病気になったかのように苦労する。家族の一人が病むということは、家族全体が病んでいるということでもある。この考え方は生態学的である。ヒトの生活集団の規模が大きくなり、内部で分業が進むことによって自然生態系におけるような人々の生活の均質性は失われてくる。世帯内でさえ分業があり、生活体験が異なってくる。そういう状況において共通の健康観が成立するためには、情報交換による相互理解が必須である。また、家族が病むと社会的に専門家として位置づけられている医師や看護師に病者は委ねられ、経済的負担は各種の社会保障制度によって軽減される。つまり、社会組織が健康に深いかかわりをもつといえる。トングウェの呪医による対応も日本の医療制度も、人間の営みであり、文化と呼ぶこともできる。現代社会は複数の文化が重層的にからみあって成立しているので、生態学的健康観もまた重層的にならざるをえないし、そこが難しいところである。

15 レポート課題

「日本人はクジラを食べていいか」「北海道におけるエゾシカのように、増えすぎた野生生物をどう扱うべきか」「絶滅が危惧されているクマタカ営巣地に風力発電用の風車を設置していいか」「地方の年金生活者の中には十分な医療を受けられないままに孤独死する人がいる」「僻地における医師不足」といった(それ以外でもよい)現代日本における環境問題か健康問題を何か1つ取り上げ、生態学的に考察しなさい。

16 文献

- ベゴン、ハーバー、タウンゼント『生態学：個体・個体群・群集の科学(原著第3版)』京都大学学術出版会(2003)
- 日本生態学会編『生態学事典』共立出版(2003)
- ジャレド・ダイヤモンド『文明崩壊(上・下)』草思社(2005)
- 大塚柳太郎他『人類生態学』東京大学出版会(2002)
- パトリシア・タウンゼント『環境人類学を学ぶ人のために』世界思想社(2004)
- 松田裕之『環境生態学序説—持続可能な漁業, 生物多様性の保全, 生態系管理, 環境影響評価の科学』共立出版(2000)
- 伊藤嘉昭『生態学と社会 [経済・社会系学生のための生態学入門]』東海大学出版会(1994)
- 鈴木継美『生態学的健康観』篠原出版(1982)
- 鈴木継美『人類生態学の方法』東京大学出版会(1980)
- マーク・N・コーエン『健康と文明の人類史: 狩猟, 農耕, 都市文明と感染症』人文書院(1994)
- アビゲイル・アリング, マーク・ネルソン『バイオスフィア実験生活 史上最大の人工閉鎖生態系での2年間』講談社ブルーバックス(1996)
- 栗原康『有限の生態学』岩波新書(1975年), 岩波同時代ライブラリ(1994年): ただし共に品切れ重版未定。

- Nesse RM, Williams GC: Evolution and the origins of disease. *Scientific American*, 29(5): 86-93, 1998.*³
- Nakazawa M, *et al.* (1996) Iron nutrition and anaemia in malaria endemic environment: Haematological investigation of the Gidra-speaking population in lowland Papua New Guinea. *British Journal of Nutrition*, 76: 333-346.

*³ <http://www-personal.umich.edu/~nesse/Articles/Nesse-EvolMed-SciAmer-1998.pdf>