

特集 2 代謝スケーリング理論：個体生理と生態系をつなぐ統合的アプローチ

代謝スケーリング理論：個体生理と生態系をつなぐ統合的アプローチ

小山 耕平^{1,2*}・八木 光晴^{3*}・福森 香代子^{4*}・森 茂太^{5*}

¹ 京都大学 生態学研究センター (日本学術振興会特別研究員 PD)

² 石川県立大学 生物資源環境学部 植物生態学研究室

³ 長崎大学水産学部

⁴ 国立環境研究所 生物・生態系環境研究センター

⁵ 森林総合研究所 植物生態研究領域

Metabolic scaling theories — linking ecophysiological processes to ecosystems

Kohei Koyama^{1,2*}, Mitsuharu Yagi^{3*}, Kayoko Fukumori^{4*} and Shigeta Mori^{5*}

¹Center for Ecological Research, Kyoto University (JSPS Research fellow)

²Laboratory of Plant Ecology, Department of Environmental Science, Faculty of Bioresources and Environmental Sciences, Ishikawa Prefectural University

³Faculty of Fisheries, Nagasaki University

⁴Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies, National Institute for Environmental Studies

⁵Plant Ecology Research Division, Forestry and Forest Products Research Institute

スケーリングとは何か

生態学において、用語「スケール」(scale) および「スケーリング (scaling)」には2つの意味がある。最初に、これらの用語を整理して統一的な枠組みで議論するための準備をしよう。1つめの「スケール」は、生態学でよく用いられる「階層」の意味である。例えば、森林は樹木などの個体から構成され、さらに、それぞれの樹木は枝や葉などの器官から構成されている。このように、我々が考える対象が属している、それぞれの大きさを持った階層をスケールという。そしてスケーリングとは、スケール (階層) をまたいで現象を考察することをさす (Field 1991; 村岡ほか 2007; 千葉 2011)。例えば、葉1枚ずつの光合成速度をモデルに代入して、シミュレーションを用いて樹木1本の、ひいては森林や生態系の光合成速度を求めるとする試みである。これは、「スケールアップ(ダウン)」と言い換えてもよい。これまでの研究で、個葉の生理反応に基づいて森林生態系の炭素収支などを定量的

に予測・説明するモデル (process-based models) が構築され、さらには、それらのモデルを用いて気候変動に対する森林生態系の応答などがシミュレートされている (Ito 2010)。水域生態系に対しても、植物プランクトンの生理反応に基づいて沿岸生態系の一次生産量を推定する研究や (Genkai-Kato et al. 2008)、プランクトンの呼吸速度から海洋生態系の代謝を推定する研究が行われてきており (López-Urrutia et al. 2006)、これらは生態系レベルの「スケーリング」である。これらを、以下で述べるスケーリングと区別するために「スケールアップ」とよぶことにする。

2つめの「スケーリング」とは、生物のサイズの違いに伴う形態や機能の変化のことである (Schmidt-Nielsen 1984; Niklas 1994)。例えば、ある動物と比べて体重が2倍大きい動物は、もとの動物と比べて、足の太さを何倍にしたらよいのだろうか、という問題である。あるいは、ある動物を、同じ形のままに拡大して体重を2倍にしたら、表面積は何倍になるのか、という問いかけである。これらは「サイズスケーリング」または「サイズの生物学」とも呼ばれる (この経緯は、本川 1992 やホイットフィールド 2009 に詳しい)。特に代謝スケーリング (metabolic

2012年7月2日受付、2013年1月24日受理

¹e-mail: konpei.koyama@gmail.com

* 本稿の執筆に際し、全著者が同程度に貢献した。

scaling) とは、生物のサイズの違いと、サイズに伴う形態や機能の変化との関係を考察することである。この、サイズの差異とサイズに伴って変化する量との関係を「スケーリング関係 (scaling relation)」という (Schmidt-Nielsen 1984; Niklas 1994)。スケーリング関係は、一般に「べき関数」になることが多い (特集記事の小山ほか (2013) を参照)。このため、現在では、上述のサイズ変化とそれに伴う形態や機能の変化との関係のうち、べき関数で表される関係 (アロメトリー関係) のみをスケーリング関係と呼ぶ立場が主流になりつつある。ここで重要な点は、スケーリング関係には特定の種や生態系に依存しないという普遍性 (universality) が、しばしば見られることである。例えば、サイズの異なる動物種を比較したときに個体呼吸速度が個体重の 3/4 乗に比例するという「クライバーの法則」(Kleiber 1932) は、単細胞生物から恒温動物まですべてのサイズレンジ (10 の 27 乗) をカバーするまでに拡張されている (Hemmingsen 1960)。近年、植物でも十分に大きい個体では同じ法則が成り立つのではないかという理論が提唱され (West et al. 1999, 2000; Enquist et al. 2000, 2007)、それを部分的に支持するデータも得られている (Mori et al. 2010; 詳細は本特集号の森ほか 2013 を参照)。森林科学において知られる共通相対成長式 (アロメトリー関係式) (Komiya et al. 2005; 小見山ほか 2011) や、自己間引きの法則 (Yoda et al. 1963; 依田 1971) などは、生態学における美しい普遍性の例である。

スケーリングの統一的枠組み

さて、上記 2 種類のスケーリングは、近年生態学において統一的な枠組みで議論されつつある。これは一言でいうと、「個体レベルの理論であった代謝スケーリングからスケールアップして、生態系レベルにおける環境との相互作用 (生態系代謝) を定量的に理解しよう」ということである。この理論を代謝生態学 (Metabolic ecology または Metabolic theory of ecology, Brown et al. 2004; Sibly et al. 2012) という。さきほどの「スケールアップ」でも述べたように、生態系のスケールは、個体のスケールが集まって構成されている。冒頭で述べた process-based models のように、各個体の代謝速度を計算して、シミュレーションによって生態系代謝を求めることはできる。実際、これまでの process-based models は個々の生態系に対して、精密かつ実用的な結果を提供してきた。しかしながら、これらの process-based models は、それぞれ

の種や生態系に対して個別のモデルや理論が必要である。一方、前述のように個体のスケールにおいてクライバーの法則のような種をまたいで (ときには、動物と植物をまたいで) 適用可能な法則が発見され、その基礎理論が発展しつつある。代謝生態学の立場は、このように種や生態系に依存しない普遍的なスケーリング関係から出発して、生態系代謝の基礎理論を構築することにある。例えば、クライバーの法則を植物に拡張し、植物と動物に共通する法則や理論から出発して、そこから生態系の代謝速度の説明理論を模索するアプローチは、これまでの process-based models には無かったものである。無論、この立場の基礎となるスケーリングの諸法則に従わない例外を挙げればきりが無い (Muller-Landau et al. 2006)。代謝スケーリング理論は、種間および生態系間に共通するような全体の傾向 (a central tendency, Price et al. 2010) を説明するものの、個々の生態系の機能や、およびその結果としての個体群動態を正確に予測するモデルとしては、process-based models と比べて誤差が大きく、実用性に欠ける部分もある。しかしながら、代謝スケーリングが目指す理想モデルは、いわば理想気体モデルのように、それ単体では多様な自然現象を説明することが難しいが、現象間で共通した理論的枠組みを与えてくれるものである。生態学ではしばしば、個別性の存在を重要視するために全体としてのパターンを見失ったり、普遍性への挑戦を批判したりすることがしばしば見られる。それに対して、複雑な現象が数多く見られる生態学の分野において、全体を俯瞰し、統一的な尺度で自然界を説明する挑戦もまた重要だと考えられる。普遍性と個別性は生態学にとって排他的なものではなく、車の両輪となるべきものである。

本特集の構成と意義

本特集は、生理学の一分野であった代謝スケーリングの世界を広く生態学者に知ってもらうために企画した。本特集は、この企画趣旨と 4 つの論文から構成されている。それぞれの内容は、生態学を専門とする 4 人の若手研究者とその共同研究者らが、それぞれの立場から、代謝スケーリング理論へのアプローチを述べた論文から構成されている。研究対象は、植物および理論 (小山・森)、微生物と魚類 (福森)、魚類 (八木) と多彩である。従来の生態学の分野を横断する、本特集の構成と意義に着目して欲しい。

最初に小山ほか (2013) の論文では、全ての議論に共

通する土台としてのスケーリングの数学的・理論的背景に重点をおいて解説する。特に近年の代謝スケーリング理論の発展の背景には、物理学から導入されたスケーリングやフラクタル、および普遍性の概念が重要な役割を果たしているといえる。これらの概念は、実は生物学にとって必ずしも新しいものではないかも知れない。むしろ、物理学から導入されたスケーリングやフラクタルの概念によって、これまで生物において経験的に（あるいはそれぞれの生態系における個別の理論として）導かれてきたアロメトリー関係等が理論的に整備され、新しい共通語を得る形で、生態学における異なる分野間の理論的交流が活発になっているといえる。小山ほか（2013）では、最初に基本となるアロメトリー関係（例えば、表面積が体重の2/3乗に比例するという相似則）を整理する。続いて、クライバーの法則を説明するための理論とフラクタルの考え方との関係を詳しく述べる。特にクライバーの3/4乗則への導入として、植物のように枝分かれしながら拡大していく物体は近似的にフラクタル成長の一種と見なすことができることを述べる。そして、この場合にはむしろ相似則とは異なったスケーリング関係（例えばクライバーの3/4乗則）の方が、自然なスケーリング関係であることを述べる。

代謝スケーリング関係とは、生物のサイズの違いとサイズに伴う形態や機能の変化との関係であることを、さきに述べた。これを聞いて、以下の疑問を持つ人がいるかもしれない。「そもそも、個体サイズの違いとは何か。クジラのように大きな種だって、若い頃は小さかったのではないか。」クライバーの法則は種間比較において見いだされたものである。同様に、共通相対成長式（森林科学における有名なアロメトリー関係式）なども、ある一時点における異なるサイズの個体間を比較して得られたスケーリング関係式であり、それぞれの個体成長を追跡したものではない。実は、スケーリング関係には3種類あり、一般にそれらの関係は異なる。第1種は、種間比較におけるスケーリング関係（系統発生におけるスケーリング関係）である。第2種は、同種同時点の個体間を比較して得られるスケーリング関係である。第3種は、個体成長を追跡して得られるスケーリング関係（個体発生におけるスケーリング関係）である。とくに第2と第3種のスケーリング関係を議論する上では、個体間相互作用の存在は欠かせない要素である。例えば、同種の大きく育ったものは、小さなものの成長を阻害しないのだろうか。それならば、個体成長を追跡するときにみられるスケーリング関係には、それ以外のスケーリング関係

にはない「生物間相互作用」がみえてくるはずである。そこで本特集の八木ほか（2013）の論文では、代謝速度の系統発生と個体発生の違いを整理した上で、成長に伴う代謝スケーリング、すなわち代謝速度の個体発生に注目することにより明らかとなった、魚類の個体間相互作用（食う一食われるの関係）について述べる。現代におけるスケーリング理論やアロメトリー関係は、これらの関係を明確に区別せず、まぜこぜに議論しているといえる。その点で、八木ほかの発見（Yagi et al. 2010）は、スケーリングの最先端を進む研究として着目されている（Sibly et al. 2012）。

これまでに述べたことで、読者は以下の疑問を持ったかもしれない。「個体レベルの理論を単純に足し合わせるだけで、本当に生態系代謝が予測できるのだろうか。」この疑問は、まさに本特集のテーマであると言ってもよい。例えば本特集論文の福森・奥田（2013）は、生物群集の体サイズ分布から予測される生態系代謝（Enquist et al. 2003）と、実際の生態系代謝とのズレについて考察している。そのズレをもたらし要因の一つは、生態系代謝が個体レベルの代謝だけではなく、群集レベルの資源制約によって律速されていることである。この問題点をふまえ、現代の代謝生態学は、体サイズに伴う炭素・窒素・リン比のバランスの変化を扱う生態化学量論（ecological stoichiometry、Kerkhoff et al. 2006；Niklas 2006；Elser et al. 2010）や光資源の不足による個体光合成速度の律速（Koyama and Kikuzawa 2009；小山 2012）などを取り込みながら、現在でも理論の改良が続いている。つまり、代謝生態学は、現在において発展途上の理論であり、ストイキオメトリーの導入はひとつの突破口となる重要な課題である。

上記3つの論文では、スケーリング関係を決定する要因に重点がおかれているが、その生態学的（進化的）意義についての統一的な議論が必要である。例えば、呼吸速度がどのような生理学的メカニズムによって決まるか、という問題と、なぜあるサイズの個体はその呼吸速度を持つように自然選択を受けたのか、という問題は別のものである（Tinbergen 1963；長谷川 2002）。そこで本特集の森ほか（2013）の論文では、呼吸速度の進化的意義について生物学全般からの俯瞰を試みる。また、上記のようなスケーリング理論の発展には代謝速度の正確な測定方法の開発が基礎になっていることはいままでもない。森ほか（2013）ではさらに、植物の個体呼吸実測の重要性や測定技術の発展について、その歴史的背景を述べるとともに、著者等が中心に開発した樹木個体呼吸実測の

方法論についても具体例を挙げて幅広く解説する。

個体代謝を測定すること自体は生理学の一分野であるが、個体代謝と生態系全体の代謝とのつながりを議論することは、個別の分野を超えた新しい生態学の代謝理論への入口である。特に、我々生態学者が扱っているデータが、代謝スケーリング理論とどのように関わっており、この理論がもたらす新しい視点によって、分野を超えて自然界で見られるパターンを説明することが可能であるか、という点に注目して欲しい。本特集によって、読者が自身のデータを代謝スケーリング理論へと関連づけていくことを考えるきっかけになり、この分野へ興味を持っていただければ幸いである。

謝 辞

本特集の各論文は2011年3月12日に札幌で開催された日本生態学会第58回全国大会のシンポジウムで発表された内容を基に作成された。シンポジウムの企画段階から多数のご助言を頂いた占部 城太郎氏、奥田 昇氏、及川 信氏、シンポジウムコーディネーターの森田 健太郎氏に深く感謝する。また、編集委員の小林 剛氏並びに2名の匿名査読者の方々から詳細にわたり有益な助言を多数頂いたことに深くお礼申し上げる。

引 用 文 献

- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85:1771-1789
- 千葉 幸弘 (2011) 森林の物質生産. (日本生態学会 編) 森林生態学, 224-244, 共立出版, 東京
- Elser JJ, Fagan WF, Kerkhoff AJ, Swenson NG, Enquist BJ (2010) Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 186:593-608
- Enquist BJ, West GB, Brown JH (2000) Quarter-power allometric scaling in vascular plants: functional basis and ecological consequences. In: Brown JH, West GB (ed), *Scaling in biology*, 167-198. Oxford University Press, Oxford
- Enquist BJ, Economo EP, Huxman TE, Allen AP, Ignace DD, Gillooly JF (2003) Scaling metabolism from organisms to ecosystems. *Nature*, 423:639-642
- Enquist BJ, Kerkhoff AJ, Stark SC, Swenson NG, McCarthy MC, Price CA (2007) A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature*, 449:218-222
- Field CB (1991) Ecological scaling of carbon gain to stress and resource availability. In: Mooney HA, Winner WE, Pell EJ (ed), *Response of Plants to Multiple Stresses*, 35-65. Academic Press, San Diego
- 福森 香代子, 奥田 昇 (2013) 生物代謝のスケールアップ: 個体から生態系へ. *日本生態学会誌*, 63:113-123
- Genkai-Kato M, Onishi M, Doi H, Nozaki K, Yoshino K, Miyasaka H, Omori K (2008) Photosynthetic property and primary production of phytoplankton in sublittoral sand bank area in the Seto Inland Sea, Japan. *Ecological Research*, 23:1025-1032
- 長谷川 真理子 (2002) 生き物をめぐる4つの「なぜ」. 集英社, 東京
- Hemmingsen AM (1960) Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Reports of the Steno Memorial Hospital and Nordisk Insulin Laboratorium*, 9:1-110
- Ito A (2010) Changing ecophysiological processes and carbon budget in East Asian ecosystems under near-future changes in climate: implications for long-term monitoring from a process-based model. *Journal of Plant Research*, 123:577-588
- Kerkhoff AJ, Fagan WF, Elser JJ, Enquist BJ (2006) Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 168:E103-E122
- Kleiber M (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6:315-353
- Komiyama A, Pongpan S, Kato S (2005) Common allometric equations for estimating the tree weight of mangroves. *Journal of Tropical Ecology*, 21:471-477
- 小見山 章, 中川 雅人, 加藤 正吾 (2011) 冷温帯林樹木の個体重に関する共通相対成長式. *日本森林学会誌*, 93:220-225
- Koyama K, Kikuzawa K (2009) Is whole - plant photosynthetic rate proportional to leaf area? A test of scalings and a logistic equation by leaf demography census. *The American Naturalist*, 173:640-649
- 小山 耕平 (2012) 生命現象における比例関係の起源は相似とアフィン: キクイモの成長と光合成を例にして. *生物科学*, 63:75-82
- 小山 耕平, 福森 香代子, 八木 光晴, 森 茂太 (2013) 生態学の代謝スケーリング理論—クライバーの法則とフラクタル成長—. *日本生態学会誌*, 63:91-101
- López-Urrutia A, San Martín E, Harris RP, Irigoien X (2006) Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103:8739-8744
- 本川 達雄 (1992) ゾウの時間ネズミの時間: サイズの生物学. 中央公論新社, 東京
- 村岡 裕由, 野田 響, 廣田 湖美, 小泉 博 (2007) 光の獲得と利用の生理生態学—個体から生態系まで—. *日本生態学会誌*, 57:345-355
- Mori S, Yamaji K, Ishida A, Prokushkin SG, Masyagina OV, Hagihara A, Hoque ATMR, Suwa R, Osawa A, Nishizono T,

- Ueda T, Kinjo M, Miyagi T, Kajimoto T, Koike T, Matsuura Y, Toma T, Zyryanova OA, Abaimov AP, Awaya Y, Araki MG, Kawasaki T, Chiba Y, Umari M (2010) Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107:1447-1451
- 森 茂太, 小山 耕平, 八木 光晴, 福森 香代子 (2013) 植物個体呼吸スケーリングの生態学的意義. *日本生態学会誌*, 63:125-132
- Muller-Landau HC, Condit RS, Chave J, Thomas SC, Bohlman SA, Bunyavejchewin S, Davies S, Foster R, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Harms KE, Hart T, Hubbell SP, Itoh A, Kassim AR, LaFrankie JV, Lee HS, Losos E, Makana J-R, Ohkubo T, Sukumar R, Sun IF, Nur Supardi MN, Tan S, Thompson J, Valencia R, Muñoz GV, Wills C, Yamakura T, Chuyong G, Dattaraja HS, Esufali S, Hall P, Hernandez C, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Suresh HS, Thomas D, Vallejo MI, Ashton P (2006) Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters*, 9:575-588
- Niklas KJ (1994) *Plant Allometry: the Scaling of Form and Process*. University of Chicago Press, Chicago
- Niklas KJ (2006) Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Annals of Botany*, 97:155-163
- Price CA, Gilooly JF, Allen AP, Weitz JS, Niklas KJ (2010) The metabolic theory of ecology: prospects and challenges for plant biology. *New Phytologist*, 188:696-710
- Schmidt-Nielsen K (1984) *Scaling: Why Is Animal Size so Important?* Cambridge University Press, New York
- Sibly RM, Brown JH, Kodric-Brown A (2012) *Metabolic Ecology*. John Wiley & Sons, West Sussex
- Tinbergen N (1963) On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20:410-433
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400:664-667
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (2000) The origin of universal scaling laws in biology. In: Brown JH, West GB (eds), *Scaling in Biology*, 87-112. Oxford University Press, Oxford
- ホイットフィールド (2009) *生き物たちは3/4が好き* (野中香方子 訳). 化学同人, 京都
- Yagi M, Kanada T, Takeda T, Ishimatsu A, Oikawa S (2010) Ontogenetic phase shifts in metabolism: links to development and anti-predator adaptation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277:2793-2801
- 八木 光晴, 福森 香代子, 小山 耕平, 森 茂太, 及川 信 (2013) 代謝スケーリングから見た食う—食われるの関係. *日本生態学会誌*, 63:103-112
- Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology Osaka City University*, 14:107-129
- 依田 恭二 (1971) *森林の生態学*. 築地書館, 東京

