

## 「生存競争」の問題

G. F. Gause

可児 藤吉訳

1. 「生存競争」は、前世紀の末葉盛んに論議せられたが、しかもまだその真に意味するところを明らかにされるに至っていない諸問題の一つである。かくてこれに関する知見は、ごく最近まで Darwin の輝かしい説明のままでとどまっており、彼の言葉に付け加うべき何ものもなかったのである。Darwin は「ある生物による他生物の滅亡、および同一地点を求める諸生物間の抗争」をも含めて「生存競争」を広義に解した。彼は自然の段階において、隔たること遠い動物・植物も、「生存競争」を通じて、複雑極まる関係の網で結ばれていることを示した。Darwin は次のように記している。

「闘争のうちに闘争が引続いて繰り返して起り、勝利はさまざまであるに相違ない……なにか一つの種類に他を圧する一つの利便を与えることを、空想で試みるのはよいことである。ただし、おそらく、ただ一つの場合においても、われわれは、いかにすべきかは知るを得まい。すべての生物の相互関係に関するわれらの無知を得心せしめるに相違ない。この得心を得ることが困難であり、兼ねてまた必要なものである。われわれがすることのできるのは、このことがらをしっかりと心に持っていることにとどまるのである。それは、いずれの生物も幾何級数的比率で増加するに努めていること、各自がその生涯中のある時期に、一年中のある時季に、各世代の間に、ある時を隔てて、生存のために、競争させられ、大きい破壊をこうむりつつあるということである」(岩波文庫版、小泉丹訳、ダーウィン著、種の起源、上巻、246—247頁)

2. われわれの「生存競争」に関する知見は、Darwin 以来ほとんど全く豊富にはならなかったけれども、生物学の他の方面では近年著しい進歩が遂げられている。遺伝学、一般生理学を見ると、研究者がその問題の存するところを簡明にし実験的手法を研究の基礎とするようになってから、決定的進歩を遂げたのである。一般生理学においては、特に一言触れたい興味ある実例がある。すなわち、有名なロシアの生理学者 J. P. Pavlov の諸研究である。彼は、全く客観的生理学的な手法によって、高等動物の神経活動の研究を進めた。

Pavlov (1923)自身の言葉によれば「一生理学者の純然たる生理学的課題から普通心理的と呼ばれる現象部分への転換の次第」である。高級神経活動は、錯雑を極めた一系列をなしているのだから、特別な実験によらなければ、その性質の客観的概念を得ることは困難である。まず、生物の外界に対する反射作用または反応作用のうちには、恒常不変なものがあることが知られ、それらを主要「神経組織の基礎的作用」と考えた。またきわめて変化性に富んだ反射作用もあり、それらを彼は「条件反射作用」と名づけた。彼は動物を特別室に完全に隔離してすべての錯雑なる諸条件を除き去り、注意深い処置の数量的実験を行なって、「条件反射」の生成、持続、消滅に関する諸法則を発見した。しかして、これら法則が高級神経活動に関する客観的概念の基礎を形づくるのであるとした。

Pavlov は「私はこの方面に進むことによって、心の問題に関する人間の最後の勝利。すなわち人間性の機構および法則に関する知識が得られるものと確信するに至った」と言っている。

3. 過去50年間の生理学の歴史はきわめて建設的であった。しかしてそれをかえりみると「生存競争」の問題においても同様な方向に進むべきだという指示がはっきりと得られるのである。自然界で行われている生物間の諸関係は錯綜を極めたものだが、その基礎には明確なる生存競争の基本的過程 *Elementary process of the struggle for existence* が存している。かかる基本的過程とは甲種が乙種を喰う場合に限られた小宇宙 *microcosm* 内で数種が同一場所を求めて抗争する時に見られるごとき過程である。本書の目的はまず第一に自然状態で生物間の諸関係を研究するに際して二、三の研究者が上述したような

生存競争の基本的過程の観察に実際に成功していること、第二には、筆者が人工的狀態で研究した基本的過程に関する諸実験の結果を詳しく述べることである。これらの実験によって Darwin の「生活の大競争裡において甲種が乙種に打ち勝つのはなぜか」という設問に対して少くとも最も簡単な事例では確答を与え得ることが明白となったのである。

4. 極端にはして自然界の複雑な「生存競争」の現象を単に上述した基本的過程の総和であると考えるのは正当ではない。時間に従ってリズムカルに変化する気候的要因を問題外としても、自然においては「生存競争」の基本的過程はきわめて種々なる性質をそなえた生物の「集まり」Totality の真只中に進行している。しかしこの「集まり」は統一性（全体性 a whole）を示しているのである。したがってその内部に進行している個々の基本的過程をもってしては、なお、その固有性のすべてを十分に説明することはできないのである。全体性をもつ「集まり」がいろいろと変れば、その内部に進行している「生存競争」の諸過程に影響することもまた確からしく思われる。

自然界に進行している諸現象が複雑なものであることについて、争う人はあるまい。われわれはこの事実に関してここでは議論しないことにする。むしろ「生存競争」の基本的過程を研究することの重要性を示したいのである。現在、われわれの状況は、ちょうど、前世紀の後半における生物物理主義者（Biophysicists 生理学者）のそれに似ている。彼らはなによりもまず視覚、聴覚その他の個々の基本的現象が物理化学的方法によって確実に研究し得ること、しかしそれによってのみ統一体（全体）を組織している一体系として生物を研究するという問題を提出し得たのである。

5. 前世紀の終りにはある著者たちは純論理的に「生存競争」につき論議したのであった。彼らは「生存競争」の諸現象の分類につき種々な模式を提出しているのであるが、後に取り扱う「生存競争」の基本的過程に関する総括的理解を得るため、これらの一つを吟味して見ることにしたい。これら過程の群別の第一は身体の構造および生活様式が違ふ生物間に進行する競争である。これはさらに直接および間接の二つに分けられる。甲種が生きて行くため乙種が

滅びるという場合、たとえばキツネとウサギ、ヒメバチとその寄主、結核菌と人間との場合のごときは直接的なものである。「喰う者—喰われる者関係 Predator-prey relations」の実験的分析に関する章で、競争のこの形態を論ずることにする。植物においては Plate (1913) の指摘したごとく、「生存競争」の直接態は甲植物が乙植物の寄生者である場合にのみ見られるものである。植物間では主として行われているものは、間接的競争、すなわち、生活資料 means of livelihood についての競争である。この形態は動物間にも広く行われているもので、2種が同じ場所に棲む場合、同じ食物を要求する場合、同じ光線を要する場合である。間接的競争に関する実験については後で大いに論ずるつもりである。群別の第二は同一種の個体間の競争、intraspecies struggle である。これもまた、直接および間接の二態に分け得られる。

6. この著作では動物間の「生存競争」について主として述べるつもりであるが、従来正確な資料がほとんど全く欠けていたのは、この部門であった。これに関する総合的著作を繙くならば「生存競争」は「専門的研究がなかったため一種の論理的教理に変わってしまっている」こと、個々の報告を読めば「われわれの持つ資料は生存競争の教理と矛盾するものである」という指示を得るであろう。この点、動物学者は植物学者よりやや立ち後れている。植物学者はすでにこの問題に関して興味ある諸事実を蓄積しているのである。

現在われわれの知見はまことに乏しいものであるから、次のごとき問題を、この際、吟味して見るのも無益ではなからう。すなわち「競争現象一般に見られる共通性質は何であるか、動物が移動性を持つことおよびその結ぶに至る関係がより複雑であることに関連して、動物植物の生存競争の間に存する本質的相違は何であるか」もっと切実に興味のあるのは、次のごとき実際的問題である。「生存競争を研究する時、植物学者はどんな方法を使ったか。しかし、動物学ではそれらの方法をどのように変えたらよいか」

多くの植物学者がすでに認めている事項の第一は競争現象の研究は実験によらなければならないということである。この点に関して Clements (1924, p. 5) の次の言葉を引用しよう。「観察 Observation から出る意見ないし仮定はしば

しば興味深きものがあり、暗示に富んだものがあり、時には永久に価値あるものさえある。しかし生態学は実験 Experiment によってのみ永久的基礎の上に樹立され得るものである……実際、膨大にして繰り返し行われた実験によって得られた客観性が、常に普遍的使用に耐え得る最高の理由となるのである」

しかしながら、植物学者によって行われた諸実験は個体発生 Ontogenic development の観点から競争を分析している。幼植物が他植物と接触するようになると競争が始まり、競争の決定的場面はその植物の発育過程中に進行するのである。

このような状況では甲種の乙種に打ち勝つ諸原因は何かという問題は、次のようになる。「個体発生の過程に現われるいかなる形態的生理的優越性によって、与環境条件下で甲植物が乙植物に勝つのであるか」Clements はこの現象を次のように特徴づけている。「甲の反応が乙の反応を制限するように、植物が位置をとった時の相互反応によって競争が始まる。エネルギーまたは原料を少しでも多量に得ると、それだけ成長するから、将来の相互反応ではさらに有利となり、最初得られた有利は次第次第に堆積されてくるのである。より深く土中に突き入った、より活動的な大きい根系を持っている植物は土壌の可給含水量の大量を得て、他植物の得べき量をそれだけ減少せしめるに至る。幹や葉の大きさや数が増大してくると、その結果、より多量に水分を要求する。根はこれに反応して吸収面を増大して需要を満たすようになる。かくして自動的に水分をさらに減少せしめて、競争者の水分吸収の機会を減少せしめる。また同時にそれに相応して幹と葉が成長し光線吸収作用も大きくなる。その結果その下になった競争者が利用できるエネルギーを減少せしめる。一方根をさらに生長せしめ、幹を高くし、葉を生い繁らせるために必要な養分量はますます増加して行くのである。(Clements 1929. p. 318.)

7. 動物における「生存競争」の基本的過程の研究には、別の型の実験が必要なのはただちに理解されるはずである。われわれは、世代の多数を経過するうちに、甲種が乙種を減少せしめて置き代る過程に興味を持っているのである。したがってここで問題とするのは、非常に複雑な諸条件下における混合集

団(成員数) mixed populations の実験的研究なのである。換言すれば、増殖する諸個体群 growing groups of individuals の諸性質およびこれらの群の間の相互関係を分析せんとするものである。この目的のため、人工小宇宙を作る。すなわち試験管に培養基を入れ、同一食物を摂取する原生動物、または互いに喰い合う原生動物を数種その中に入れる。ある世代間のこれらの種の個体数の変化について、観察を多く行い、これら変化を直接制御する諸条件を分析すれば「生存競争」の基本的過程の進行に関する客観的概念を作り得るであろう。約言すれば、動物間における「生存競争」は幾つかの動物の増殖する個体群が混在した状態の下での mixed growing groups of individuals 構成諸動物間の相互関係の問題であり、これらの諸群の変化過程 movement という観点から研究さるべきであるのである」

動物における「生存競争」の基本的過程を知るため、われわれは2種の実験を行う、われわれは試験管中に培養基を入れ、その中に2種の動物を入れる。それ以後、食物も入れなければ培養基も変えない。この状態では甲種および乙種の個体数が増大し、共通の食物を求めて両者間に競争が生ずるであろう。しかしながら、ある時期に至って食物は消費しつくされるか廃泄物が堆積される。その結果、集団(成員数) Population の増大は停止するに至るだろう。かかる場合、競争はある限られたエネルギーの利用をめぐって2種間に行われるものである。増大が止んだ時の2種間の関係から、この限られたエネルギー量が、抗争する種の集団間に、どのように分配されているかを知ることができる。また、限られたエネルギーの下に増殖している「喰われる者」となる種に、「喰う者」である種を加えて、後者が前者を喰う経過をたどることもできるはずである。第二型の実験ではエネルギーの全体量を一定量に限る必要はなく、ただ培養基を一定期間ごとに変えてエネルギー量のある恒量に保っておく。自然では太陽エネルギーの流入は恒常的であるから、このような実験によって自然状態で進行しているものにさらに近い状態の下で任意の期間中に進行する共通食物をめぐっての、または甲種の乙種による滅亡の過程を研究できるのである。

8. 実験的研究の結果、「生存競争」の基本的過程の機構が理解でき、これ

によって次の一步を進め得る。すなわちこれらの諸経過を数学的に表現できるのである。その結果、われわれは正確に測定された「生存競争」の諸係数を得るであろう。競争現象に数学的に近づかんとする考えは新しいものではなく、遠く1874年の昔、植物学者で哲学者であった Nägeli が植物数の一年間の増加および寿命を立脚点として、「甲植物の乙植物による滅亡を数学的に表現する」ことを試みている。しかしながら、この研究方面には後継者なく、最近現われた植物の競争に関する研究は依然として個体の發育過程にともなう競争の一般分析以上を出てはいないのである。

過去において数多の優れた人たちが「生存競争」の数学的理論の必要を深く認め、この方面に確固たる足跡を残している。ある研究者が他の業績を知らずして研究し、先蹤者と同一結論に達していることがしばしば見られた。競争の過程について深く考えを及ぼすならば、明らかに人々はそれを全体的に考えざるを得なくなり、その結果数学に赴かざるを得ないのである。単なる論義または資料を単に数量的に表現したのみでは、抗争しつつ増殖する生物間の相互関係について充分明白な概念を得ることはできないのである。

9. 約30年前には必要な予察的資料が欠乏していたため、「生存競争」の数学的研究は時期なお早の感があって、いずれの場合にも一大困難に直面したのであった。近年一連の研究結果が発表されたため、これらの困難はおのずから消散するに至った。これら必要欠くべからざりし予察的研究が示すものはいかなる事項であるのか。

動物間における「生存競争」の合理的研究は生物の増殖の問題に関して根本的な、正確な量的分析が得られた後初めて開始し得られることは疑いのないところである。「生存競争」が増殖する個体群の混在状態における種間相互関係に関する問題であることは前述したごとくである。それゆえ、同一種の個体からなる同質群 *homogenous group* の増殖およびこのような同質群における個体間の競争に関する法則を分析することから出発しなければならない。前世紀の後半および現世紀の初頭、増殖に関して多くの言葉が費された。しかし「増殖の数式」が次のような形で提出されたのであった。

出産者数 - 死亡者数 = 生存者数 : the coefficient of reproduction - the coefficient of destruction = number of adults ; Vermehrungsziffer - Vernichtungsziffer = Adultenziffer (Plate 1913. p. 264参照). しかしながら、事態はさらに進展せず、これら相互関係すべてを正確に数式化しようとする試みはなんら行われるところがなかった。最近、ロシアの地球化学者 (geochemist) Vernadsky 教授は、非常に広い観点から増殖現象を特徴づけた (1926. p. 37 以下)。「増殖現象は生物学者の注意をほとんどひかなかったが、これに関する経験的一般化が成立している。われわれは非常に見慣れているためこれらを自明の理と思うに至っている。しかしこれらのうちには博物学者自身気づかなかった部分もあるにはあるのである。これら一般化のうちで、次の諸事項は書き留めらるべきである。第一、すべての生物の増殖は幾何級数的発展を行う。これは次のような一般式から値を求め得る。

$$2^{Nt} = Nt$$

$t$  は時間、 $b$  は増加指数、 $Nt$  はある時間 ( $t$ ) 内に増殖の結果生存する個体数である。媒介変数 Parameter  $b$ 、は生物の種類に固有である。この式では制限は何も設けられていない、 $b, Nt$  に対してなんらの制限はないのである。無限に進行すれば増加もまた無限であると考えられる。

生物が無限に増殖できるということから、地球上における生物の増殖を慣性の法則の系として考え得るのである。増殖の進行がただ外力によってのみ妨げられているということは、経験的に確立されていることと考えられる。すなわち増殖の進行は低温のために食物・呼吸の不充分、新しく生れる子孫を容れる場所の欠乏のために停止または弱まってくる。1858年 Darwin および Wallace がこの思想を発表したが、その表現形式は Linnaeus, Buffon, Humboldt, Ehrenberg, von Baer のごときこれら現象に深く考えを及ぼした博物学者たちがずっと以前に明白にしていたのと同じようなものであった。すなわち外的制限を受けない場合は各生物は増殖して大洋および地殻の量と比肩し得べき子孫を産み出して、全地球を被うことができる (しかしそれに要する時間は各生物によ



って違うが) というのである。

「増殖率 rate of multiplication は身体の大きさに密に関連して生物の各種類によって違っている。小形生物すなわち重量の軽いものは同一時間内に、大形生物すなわち重量の大きい生物よりも急速に増大する」

「増殖現象に関するこれら3個の経験的一般化は時間と空間とを考慮に入れずして、もっと正確に言えば幾何学的に同質な時間・空間の想定の下でいわれているのである。実際には生命は地球を離れては存在しない。われわれは現実的時間と空間とを考えなければならない。地球上では生物はすべての生物に対して同一次元数を持つ限られた場所のうちで生活している。彼らは明確な構造を持つ空間内に気体環境または気体の透入した液体環境内に生活している。われわれにとって時間は制限されていないかのように思われるが、制限された空間内で生ずる過程、たとえば生物の増殖のごときによって塞がれる時間は、無制限ではあり得ない。その増殖の性質に従って時間もまた各生物によって異なった制限を受ける。このような状況の必然的結果として、地球上での生物の増殖現象を決定するすべての媒介変数は制限を受けているのである」

「各種または各品種には越え得ない個体数の極数がある。この極数は地表面の全体を最大密度で占有する時に到達されるものである。この数を『同質生物の停止数 stationary number of the homogenous living matter』と名づけるが、これは生命に及ぼす地質的影響を評価する際、意義の大きいものである。すでに生み出された個体数が停止数に近づけば近づくほど与えられた容積または表面における生物の増殖は緩漫となって行く」

これらの生物の増殖に関する一般的記述は1920年 Raymond Pearl と Reed によって「ロジスチック曲線」logistic curve の形で合理的数量的表現を得ている。ロジスチック曲線は制限された小宇宙の条件下では、ある個体群の各時期における潜在的「幾何級数的増殖」の可能性は、各時期における増加許容の余地に依存してただある程度までしか実現しないという概念を数学的に現わしているものである。個体数が増加するに従って将来の増加を許す余地は減少する。ついに与条件下における最大可能集団成員数すなわち飽和集団成員数に達

するのである。ロジスチック曲線は人工的条件下で実験的に研究された各種動物集団成員数に関して、正しいことが解っている。われわれはこれらの問題を他の機会にもっと詳しく論ずるつもりである。今はただ、同一種の個体よりなる群の増大を合理的数量的に表現することは、「混合集団」における各種間の競争に関する将来の実り多き研究の基礎をなすものであるということにとどめる。

10. 生物の増殖を数学的に現わすことに関しては一大躍進が見られたのであるが、これとは別に「生存競争」の理論そのものについても重大なる進歩が遂げられている。1911年、当時マラリヤ伝播について興味を抱いていた Ronald Ross によって、この方面に関する第一歩が踏み出された。伝播の過程を考察して、Ross は彼が取り扱っている事項は蚊も加わったマラリヤ病原虫と人間との間に見られる「生存競争」の特殊例であるという結論に達した。Ross はこの場合に対する「生存競争」の数式を数学的に公式化した。この数式は1926年イタリーの数学者 Volterra が Ross の研究を識らずに提出した「生存競争」に関する数式とすこぶる似たものであった。

Ross がマラリヤ伝播について研究している間に、アメリカの数学者 Lotka (1910, 1920a) は、ある化学反応の進行過程を理論的に研究し、同一形式の数式を得た。後年 Lotka は「生存競争」の現象にいたく興味を抱き、1920年、寄主と寄生者間の相互関係についての数式をも作った(1920b)。そうして彼は貴重なる著作“Elements of physical Biology (1925)”を著して多くの興味ある素材を提供した。以上の諸研究が行われていることを知らずイタリーの数学者 Vito Volterra は1926年、ある程度これらに近似した「生存競争」に関する数式を提唱した。同時に彼は競争理論に関する重要な諸問題を理論的立場から論じ、問題全体をかなり発展せしめた。かくして3名の卓越した研究者がほとんど同時にしかも違った方面から非常に類似した理論的数式を結論するに至ったのである。なおまた「生存競争」は、純理論的研究によって地盤が築かれて後、はじめて実験的に研究されるに至ったことは興味深いことである。同様な事例はすでに物理学および化学の領域ではしばしば起ったことであった。われわれは熱平衡 mechanical equivalent of heat すなわち、Gibbs の研

究を回想すれば足るのである。

11. 「生存競争」に関する研究が将来急速なる発展を遂げるのは疑いないことだが、現在の生物学者と数学者の諸研究の間に横たわるある懸隔を打ち越えなければならぬようである。「生存競争」が生物学の問題であり、しかして実験によって解決さるべきであって、数学者の机の上でなされるべきでないこともまた疑いなきことである。しかしながらこれら現象の性質に、より深く突き進むためには実験的手法と数学的理論を結合せしめなければならない。Lotka および Volterra の輝かしい諸研究はこのことの可能性を示す一例である。この実験的手法と数学的理論との結合は最新科学の持つ最有力なる道具の一つである。

生物学者と数学者の間に横たわる溝は、この「結合方法」を研究に際して用いようとする時大きい障碍となるものである。生物界は複雑なものであるから、実験をともなわない数学的研究の価値は小さい。物理学および化学で許されるものに比べると、生物学では理論的研究の可能性は少いのである。われわれは Allee(1934)の次の意見と完全に一致するものである。すなわち「集団成員数問題を数学的に取り扱うことは特にそれが諸事実を論理的に配列せしめ、また一種の普遍的速記法ともいふべきものを使うのであるから、諸事実の表現を簡略にする点が必要でありまた有用である。しかしながら簡潔を求め不便な表現を避けるため変数が略され、また数学的分析に際して生物学的論拠によって証明されていない推論を行うため、かかる整理と記述とはしばしば誤謬を侵さしめるものである。集団成員数問題に関して数学的に研究する余地はあるものようであるけれども、一方得られた諸結果が、数学的用語でまだ適当な表現を得る能わざる状態であるとはいえ、実験生理学の方面においても研究を進める必要が依然として存するのである」

#### 参 考 文 献

- Allee, W.C. 1934 Recent studies in mass physiology. Biol. Rev. 9, p. 1.  
Clements, F. E. and Weaver, J. E. 1924 Experimental Vegetation. Carn. Inst. Washington.

- Clements, F. E., Weaver, J. E. and Hanson, H. C. 1929. Plant competition. Carn. Inst. Washington.
- Darwin, Ch. 1859. The origin of species by means of natural selection.
- Lotka, A. J. 1910. Contribution to the theory of periodic reactions. J. Phys. Chem. 14, p. 271.
- 1920 a Undamped oscillations derived from the law of mass action. Journ. Americ. Chem. Soc. 52, p. 1595.
- 1920 b Analytical note on certain rhythmic reactions in organic systems. Proc. Natl. Acad. Sci. 6, p. 410.
- 1925 Elements of physical biology. Baltimore.
- Nägeli, C. 1874. Verdrängung der Pflanzenformen durch ihre Mitbewerber. Sitzb. Akad. Wiss. München II, p. 109.
- Pavlov, J. P. 1923. Twenty years of objective study of the higher nervous activity (behaviour) of animals. Conditioned reflexes. Leningrad (in Russian)
- Pearl, R. and Reed, L. J. 1920. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. Proc. Nat. Acad. Sci. 6, p. 275.
- Plate, L. 1973. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Vierte Auflage. Leipzig und Berlin.
- Ross, R. 1911. The prevention of malaria. London.
- Vernadsky, V. J. 1926. The Biosphere. Leningrad (in Russian)
- Volterra, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei. ser. VI, vol. 2.

以上は Gause, G. F. 著 *Struggle for existence*. Baltimore 1934 (総頁数 163) の Chapter I, The problem の全訳です。

誤り伝えることを恐れて逐語訳にしたこと、特別な術語に対する適当な邦訳を得がたかった等が、文章に拙いにもかかわらず訳述を急いだことと相俟って難解な訳文になりました。しかしこれによってこの学派の主張するところを幾分でも伝え得るならば幸甚と思います。

第 2 章以下の表題を記しますと、第 2 章 自然状態における「生存競争」、第 3 章 数学者のみたる「生存競争」、第 4 章 酵母菌間の「抗争」の機構について、第 5 章 原生動物間の共通食物をめぐる抗争、第 6 章 甲種による乙種の滅亡、付録 I 実験結果表 II。第 4 章への付記 増殖係数および「生存競争」方程式の計算法。文献。索引

なおまた、今井丈夫氏が「生存競争」の数学的考察とその実験的証明 (Gause 一派の新研究紹介) の表題で、この本の紹介をされています (植物および動物, 第 3 巻, 第 5 号, 985 頁, 1935)