

『数理解析』 1975, 9月号
サイエンス社
より再録

山村 則男

生態系の構造と カタストロフ

自然の中に生きている生物は、その地域のさまざまな環境要因から影響を受けると同時に、生物どうしが互いに複雑な関係をおよぼしあって、全体として何らかのまとまりを作りだしている。このように、環境の中の生物群集は、その相互関係を重要視して、生態系(ecosystem)と呼ばれている。この生態系の構造と機能をあきらかにするための理論的手法として、微分方程式が採用されてきた。このとき、普通、注目される量は、種ごとの個体数であるので、これらを $N_i (i=1, 2, \dots, m)$ とし、次の連立常微分方程式を書くことができる。

$$\frac{dN_i}{dt} = F_i(N_1, N_2, \dots, N_m, \alpha_i^1, \alpha_i^2, \dots, \alpha_i^k) \quad (1)$$

$i=1, 2, \dots, m$

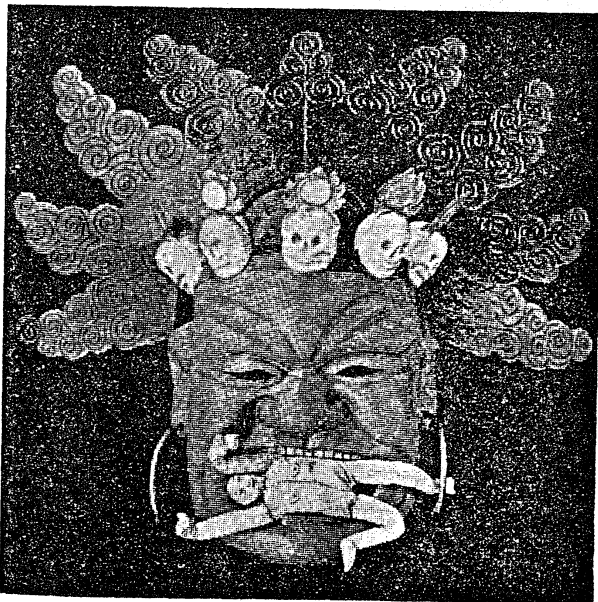
ここで、 α_i^j は関数 F_i を決めるパラメータであって、日射量、温度、湿度、土地の栄養状態などによって変わる量である。関数 F_i は、一般に複雑な非線形性を示すので、直接解をもとめることは、困難である。そこで、 F_i の定性的な性質から、解の定性的性質を考察することが必要になる。とくに、時間が十分経過した後(数学的には、時間無限大の極限)の性質が重要である。このように、解のふるまいが安定したのちに、パラメータ α_i^j が、時間空間的にゆっくりと変化するとしよう。 α_i^j が連続的に変化したとしても、解のほうは、非連続な急激な変化を示すことがある。たとえば、ある種の急激な大発生や、滅亡などに対応している。これを、数学的にいうと、力学系におけるカタストロフである。

去年の「数理解析 12月号」で、この点から出発して、1種の場合の基本的カタストロフが、foldであることを示し、さらに、2種間の競争関係を表わす方程式の slow manifold を構成し、植物の遷移と分布境界線の出現の問題を扱った¹⁾。

今回は、食う者、食われる者の関係を中心とした、生態系の構造と、その非連続的構造変化について話を進めてみる。まず、生態系の構造の巨視的特徴を指摘し、それが、いかに実現されるかを見るために、捕食者、被捕食者の関係を表わす方程式における基本的なカタストロフを調べる。最後に、食物連鎖の構造と系全体の安定性について述べる。

生態系の構造の巨視的特徴

チベットの演劇仮面



生態系の基本的特徴は、物質の循環とエネルギーの一方的流れである。無機物質が、植物によって有機物に合成され、その一部は動物が食べる。植物や動物は、呼吸や排泄によって環境に物質を還元する。死骸や排泄物中の有機物は、バクテリアなどの微生物によって分解されて無機物になる。このように、物質は、生物の体内と体外を循環しているのである。その循環の動力は、太陽からのエネルギーである。植物が、光合成によって、このエネルギーを化学エネルギーに変え、動物がその一部を食べる。いずれにしても、呼吸により全エネルギーは熱となって消散してゆく。このエネルギーの流れに、注目して、生態系内の生物を、生産者、1次消費者、2次消費者……というふうに栄養段階に分けることができる。生産者は、植物であり、生産者の生産したエネルギーを直接使う動物(草食動物)が1次消費者で、それを食う者(肉食動物)が2次消費者である。以下さらに、それらを食うものとして、高次の消費者がある。実際の生態系では、栄養段階の数は、4から6であることが多い。このように栄養段階で分類するとピラミッド構造ができるといわれている。

このピラミッド構造のできる理由を考えてみよう。栄養段階を通して流れるエネルギーは模式的に図1のよう

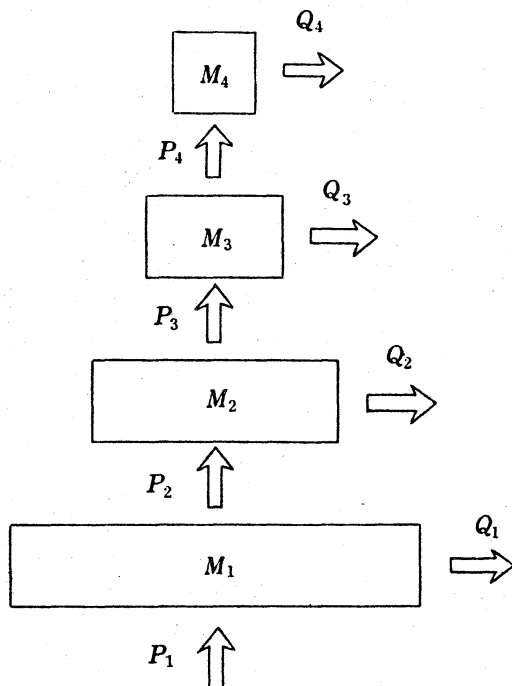


図1 エネルギーの流れ

に書ける。図では、4つの段階の場合を書いてある。 M_i は、各段階の総生物量を、エネルギーの単位で表わした量である。第*i*段階の単位時間あたりの総生産量を P_i とし、単位時間あたりの、呼吸・死亡・排泄によるエネルギー消費量を Q_i とした。ここで単位時間は、1日でも1年でもよい。各段階の現存量 M_i の変化は、次の式で表わすことができる。

$$\frac{dM_i}{dt} = P_i - P_{i+1} - Q_i \quad (i=1, 2, 3, 4) \quad (2)$$

ただし、 $P_5=0$ とする。 P_i, Q_i は、各生物の個体数や、環境因子の複雑な関数になっているはずであり、(2)式の解のふるまいは、複雑なものになる。しかし、時間が十分経過した安定な生態系では、 M_i の変化が小さくて、定常状態であるとみなせる場合がある。このとき、

$$dM_i/dt=0 \text{ より}$$

$$P_i = P_{i+1} + Q_i \quad (3)$$

が成り立つ。 M_i が時間的に変動している場合でも、一定の平均値のまわりで振動しているときには、 dM_i/dt の平均値を0と考えて、 P_i, Q_i の時間的平均値を新しく P_i, Q_i と考えれば、(3)式は成立する。熱力学の第2法則により、 $Q_i > 0$ であるから

$$P_i > P_{i+1} \quad (4)$$

である。つまり、各栄養段階を流れるエネルギーは、上の段階へいくほど小さくなる。準定常状態の仮定と熱力学第2法則により、エネルギー流のピラミッド構造がでてる。

次に現存量 M_i について考えよう。第*i*段階が吸収したエネルギー P_i は、時間がたつと、いずれ、 Q_i または P_{i+1} となって M_i の外へ出てゆく。入ってきたエネルギーが出てゆくまでの平均時間を τ_i とする。 $1/\tau_i$ は、現存する生物体量が、単位時間あたりに何回入れかわるかという、生態学でよく使われる、turn over rate である。時間が τ_i だけたつと、 M_i がそっくり入れかわるのだから、

$$P_i \tau_i = M_i \quad (5)$$

もし、 τ_i が、*i*によらない、ほとんど一定の値をもつならば、(4)式を使って

$$M_i > M_{i+1} \quad (6)$$

となり、現存量に対してもピラミッド型となる。しかし、湖や海などでは、一次生産の主体は、植物プランクトン

であり、 r_1 の値は非常に小さいので $M_1 < M_2$ ということがしばしば起りうる。これは、逆にいえば、水表面に存在できる生物体量 M_1 が物理的に制限されているために、 r_1 を小さくして、 P_1 を大きく保っている、ということができる。それ以上の段階は、すべて動物であり、生理的条件がほぼ等しいと考えると、 M_2 以上で、ふつうピラミッドになる。

これまで、生物群集を栄養段階にまとめて考えてきたが、種ごとにまとめて種間のエネルギー流を矢印で示す

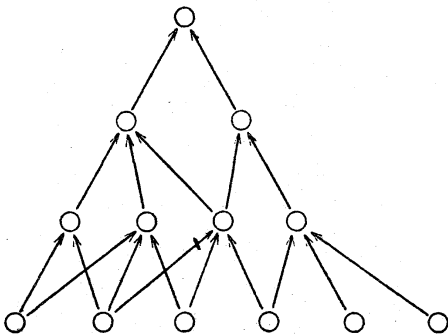


図2 食物連鎖のグラフ

と、図2のようになる。このような食物連鎖を表わすグラフを Food Web という。これもピラミッド的な図になっていることが多い。このことは、系の安定性と関係しているように思われる。この生態系全体の構造と、その変動のパターンを知るために、基本的な関係である、食う者と食われる者の2種の間の力学的関係について詳しく調べてゆこう。

捕食者と被捕食者

食う者と食われる者の関係を、最初に数学的に表現したのはボルテラ²⁾である。ボルテラは、捕食の割合を、2種の個体数の積に比例するとして、次の方程式を考えた。

$$\frac{dN_1}{dt} = aN_1 - bN_1N_2 \quad (7)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = -cN_2 + dN_1N_2 \quad (8)$$

N_1 , N_2 が、被捕食者、捕食者の個体数で、被捕食者は、捕食者がいないとき、一定の割合で増加しつづけ、捕食者のほうは、被捕食者がいないときには、食べもの

がないので、個体数は0に近づいてゆく。捕食の効果がある、この2つの状況を相殺して、2種の個体群の共存を許している。(7), (8) 式の解は、図3のように、 $N_1 = c/d, N_2 = a/b$ を中心にした周期解のあつまりである。しかしながら、この周期運動の変動の振幅や周期は、初めに個体数がいくらであったかによって、さまざまな値

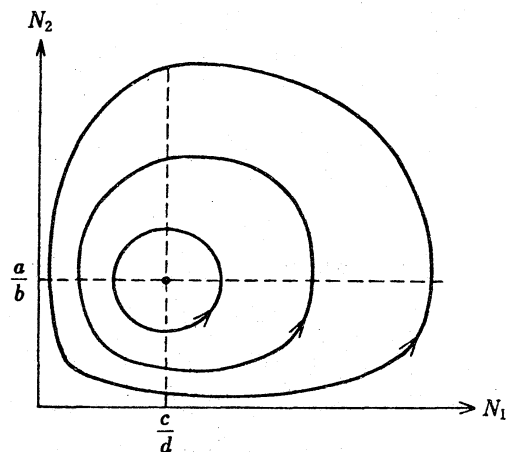


図3 ボルテラ方程式の解

をとりうる。これは生物学的にみてもおかしなことである。数学的というと、(7), (8)の力学系は、右辺の関数形を少し変えると、解はもとのものと全然ちがったものになるので、構造不安定と呼ばれる。例えば、(7)式に、 $-\epsilon N_1^2$ の項をつけ加えると、 ϵ が任意に小さくても、解は一つの定常安定点に近づき、周期性が消える。生態系のモデルのようなものは、近似的に成立するものだから、少しの関数の変形に対しても、解のようすが変わらないような、構造安定なモデルがのぞましい。このような欠点を改良するには、係数 a, b, c, d をさらに、 N_1, N_2 の関数と考えればよい。実際の関係においても、いろいろな効果が作用して、 a, b, c, d は、つねに一定であるとは考えられない。コルモゴロフ³⁾は、一般の非線型方程式で、捕食関係を表わす定性的性質だけを、関数に対する条件として、解が、時間がたつと、定常安定点に近づくか、初期値によらない振幅と周期を持つ周期運動 (limit cycle) に近づくことを示した。われわれは、関数形の連続的变化に対して、このような時間無限大の解が、どのように変化するかを知りたいので、 a, b, c, d に、適当な関数形を仮定して、力学系のカタス

トロフ点を調べてゆく。

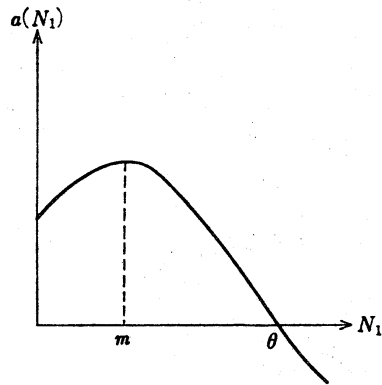


図4 $a(N_1)$ の関数のグラフ

まず、 a だけを N_1 の関数とし、 b, c, d は一定とする。 a は、捕食者がいないときの N_1 の増殖率であり、 N_1 が増えすぎると増殖率が減り、ある値 θ を過ぎると負になり、 N_1 の値は、 θ に安定に保たれる。さらに、 N_1 が少なすぎると、かえって増殖率が小さくなり、その結果、 0 と θ の間のある適当な値 m で最大をとることがある。この効果は Alee 効果と呼ばれている(図4)。このとき (7), (8) 式は、

$$\frac{dN_1}{dt} = a(N_1)N_1 - bN_1N_2 \quad (9)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = -cN_2 + dN_1N_2 \quad (10)$$

となり、解のふるまいを調べるには、(9), (10)式の右辺=0 とした曲線を $N_1 \times N_2$ の空間の中に書き入れ、その曲線によって分けられた部分に、(9), (10)式で決定される、変化の方向を矢印で記入すればよい。 $dN_1/dt = 0$ は、

$$N_1 = 0 \quad (11)$$

$$N_2 = \frac{1}{b}a(N_1) \quad (12)$$

となり、 $dN_2/dt = 0$ は

$$N_1 = \frac{c}{d} \quad (13)$$

$$N_2 = 0 \quad (14)$$

となる。(11) または (12) と、(13) または (14) の交点が定常点である。このとき c/d の大きさによって3

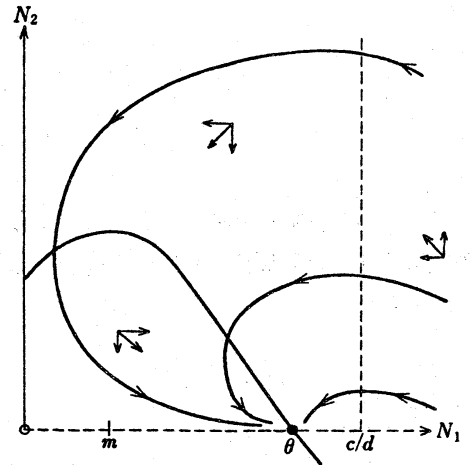


図5 $c/d > \theta$ のとき

つの場合に分類される。

① $c/d > \theta$ のとき、図5で、実線が $dN_1/dt = 0$ で、破線が $dN_2/dt = 0$ であり、それらの交点は、 $(0, 0)$ と $(\theta, 0)$ の2つである。 $(0, 0)$ は、サドル点で、この近くを通る解は通りすぎてゆく。 $(\theta, 0)$ が安定点で、すべての初期値から出発して、解はこの点に近づいてゆく。つまり、捕食者が滅亡し、被捕食者だけが一定の個体数 θ を保つのである。

② $m < c/d < \theta$ のとき、図6のようになり、 $(0, 0)$ 、 $(\theta, 0)$ がサドルとなり、新しい定常点 $(c/d, a(c/d))$ が

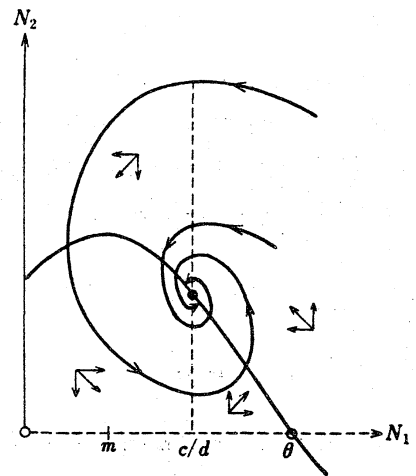


図6 $m < c/d < \theta$ のとき

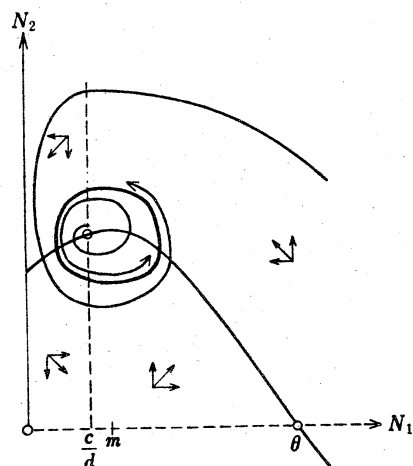


図7 $0 < c/d < m$ のとき

安定点で、この点に近づいてゆく。これは、2種が安定に共存している状態である。 $(c/d, a(c/d))$ が安定点であることは、方程式(9)、(10)をこの点のまわりで線型化して、固有値を調べてやれば、はっきりとわかる。

③ $0 < c/d < m$ のときには、 $(c/d, a(c/d))$ が、不安定点となる(図7)。ところが、まわりのベクトル場をみると、中に入ってきている。このことは、不安定点のまわりに、limit cycle が、存在していることを示している(ポアンカレ・ベンディクソンの定理)⁴⁾。この周期解は、振幅、周期とも一定値に保たれていて、構造安定なものである。

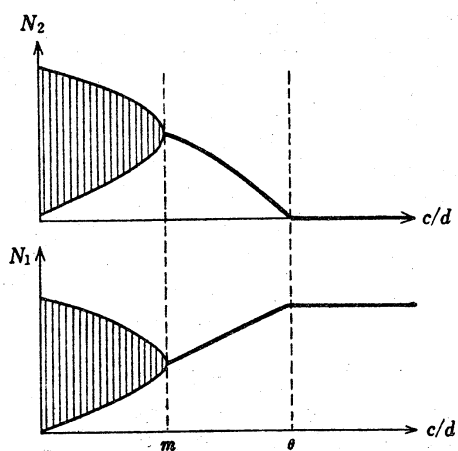


図8

この3つの場合をまとめて、 c/d が連続的に変化したとき、時間無限大の解が、どのように変わるかを、図8に書いた。タテジマの部分は、limit cycle を表わしている。2者共存の状態から出発して、何らかの理由で捕食の割合 d が連続的に小さくなっていったとすると、 N_2 のほうはどんどん減り、ついには滅亡してしまう。逆に d が増すと、あるところで、limit cycle に移行する。この limit cycle の振幅は、だんだんと大きくなり、 N_1 や N_2 は、0 の近くの値をとることになるので、絶滅する機会が増すので、 d が大きすぎても不安定になるといえる。従って、 d の値は、大きすぎても、小さすぎても、安定性のためには好ましくないことがわかる。 θ や m の値が c/d に相対的に変化しても、まったく同じことがいえる。湖などが富栄養化してくると、今まで安定だった系が、振動を示し出すということが起こりうる。

つぎに、 c も N_2 の関数としてみる。 c は捕食者の死亡率であるが、これも、最適値 l があって、それよりも N_2 が大きくなっても小さくなくても死亡率が上ると

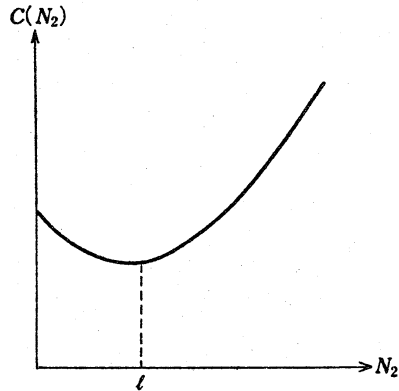


図9 $c(N_2)$ の関数のグラフ

する(図9)。このとき、(13)式のかわりに、

$$N_1 = \frac{1}{d} c(N_2) \tag{15}$$

を用いればよい。 d が小さいときには、(12)式と(15)式は交わらずに、 $(\theta, 0)$ が安定点となる。 d を連続的に大きくしてゆくと、 $d = d_1$ で(12)式と(15)式のグラフが、 N_1 と N_2 が正の部分で接することになる(図10)。 $d = d_1$ をすぎると、2点で交わり、上側の交点が安定点、下側の交点がサドル点となる。 d をさらに大き

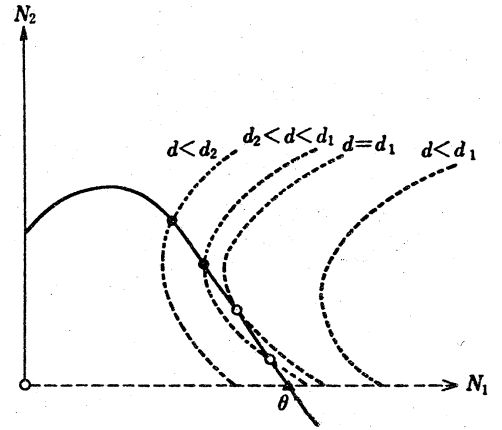


図10

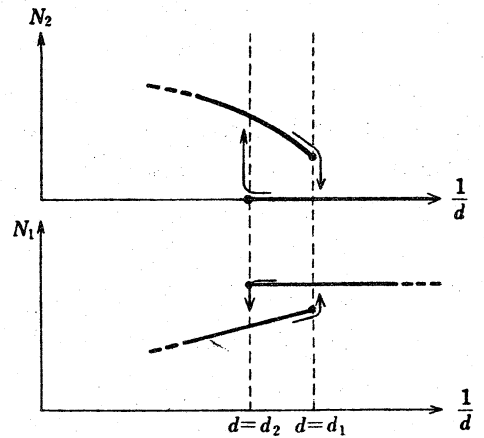


図11

くすると、 $d = d_2$ でサドル点が、安定点 $(\theta, 0)$ に重なり、それ以後は、軸上の安定点は消えてしまう。これを図7と同じように、 N_1, N_2 の安定点と d の関係を書くと図11になる。この図では、2枚のアトラクタが、はなれて存在するために、 d を連続的に変えてゆくと、個体数が不連続にとぶという fold 型カタストロフがみられる。 d のかわりに、 θ の値を動かしても同じことである。1種だけ存在する状態からはじめて、 θ の値を増してゆくと、適当な大きさのところで、捕食者の存在が可能になるが、それは0から連続的に増え出すのではなく、ある正の最小の個体数をもつことによって始まる。その逆に、共存状態からはじめて、 θ を小さくしてゆく

と、捕食者は、あるところで急激に滅亡してゆく。

さらに、一般的な議論をするためには、 b , d を N_1 , N_2 の関数としなければならないが、煩雑になるので省略する。これらの詳しい研究は、最近、川崎広吉⁵⁾によってなされた。興味ある読者は、文献を参照されたい。川崎の計算機シミュレーションによると、捕食関係におけるカストロフの基本的パターンは、さきに述べた fold 型と、安定点 \leftrightarrow limit cycle の入れかわりと、limit cycle が途中でできるものである。

食物連鎖のグラフ

まず、1列につながった食物連鎖を考える。一番下の種が植物である。前節で示したように、ある程度の大きさがないと、草食動物を養なうことができない。また、草食動物がある程度以上にいないと、肉食動物は生存できない。このようにして、栄養段階の数は、環境条件の良し悪しと関連した植物の生産力の大きさによっているといえる。現実の生態系の栄養段階の数が6くらいで収まるのはこのためであろう。植物の生産力 P_1 をパラメータにとると、栄養段階の表われかたは、図12のようになるだろう。この中に、ところどころ limit cycle のふくらみがあるはずであるが、図では省略してある。

つぎに、枝分かれした食物連鎖のグラフを考える。1種の生物を2種の生物が共通に捕食する場合、この2つの種は、互いに競争関係にある。競争関係にある2種が共存するための条件¹⁾は、種内競争が種間競争を上まわることである。このとき、栄養段階の上にくくほど、個体数は少なくなり、密度効果による種内競争が小さくな

ると考えられるから、種間の競争が相対的に強くなり、どちらか一方の種が滅亡することになる。このために、上の方では、上に向っての枝分かれが存在しがたいので、食物連鎖のグラフは、ピラミッド的になるのだろう(図2)。

以上より、生態系の大まかな構造が得られたが、この系の変動について考えてみよう。生態系の中の各種は、食物連鎖によってつながっており、ある特定の種だけを人為的に、増加させたり減少させたりすると、その影響は、全生物に及び、場合によっては、少しの人為的操作でも、他の種に非連続的な大変化をひきおこすこともありうる。このようなとき、非連続的变化の前段階として、limit cycle が発生することがよくあるので、個体数の振動が顕著になってきた場合は、注意を要するだろう。

参考文献

- 1) 山村則男 (1974) [カストロフ理論の数理生態学での展開] 数理科学12月号 p. 45
- 2) Volterra, V. (1937) "Lecoh sur la theorie mathematique de la vie" Gauthier-Villars, Paris
- 3) Kolomogoroff, A. N. (1972) Problem Kybernetik 25, p. 101
- 4) 寺本英・山口昌哉編 岩波講座 現代生物科学 7, p. 80
- 5) Tansky, M. "Structure, Stability and Efficiency of Ecosystem" Appendix ii. Prog. Theor. Biol. 4 (to be published)

(やまむら・のりお, 京都大学理学部)

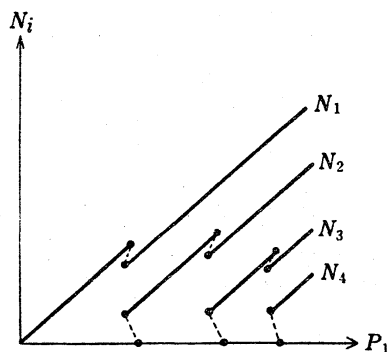


図 12 栄養段階の表われかた



トルコの人形劇