数理解析研究所講究録
第 174 巻 1973 年 238-246

生態系の安定性
についての考察

京大　生物物理学教室
山村　則男

§1.　序

人類が地球上に出現して以来、科学は絶えず発展してきましたが、自然との関係において、科学技術の持つ意味は、だんだんと変化してきました。最初、寒波や洪水などの自然の脅威と戦うことから始まって、自然の力を利用することを考えるようになり、さらに、その力を利用して、自然界の物質から、新しい製品を作り出す工業生産へと発展しました。このときの生産活動を決定する原理は、単位のエネルギーで、単位時間当りの生産量を最大にすることです。ところが、このような　物質の循環を無視した過剰な生産活動は、最近になって公害問題としてその矛盾をさらけ出しました。それに反して、人間が介入しない生物圏の自然現象は、太陽からのエネルギーの流れを動力とする、様々な物質循環として、調和のとれた安定なものだったのです。今、生産活動が、地球

的レベルで大量に行なわれるときには、自然現象と相入れる形の物質循環という形で、全体的にコントロールせねばなりません。その意味で、自然の生態系がどのようなメカニズムで安定に存在し得たかを研究することが重要です。さらに、人間の干渉が入ったときに、どのように変化するかを調べねばなりません。ここでは、特に、安定性についての考察をします。第2節では、種間の相互作用を表現しているボルテラの方程式から出発して、1種の個体数に関して定常な分布が得られることを示します。第3節では、安定性の程度を表現する指標についての試みを紹介して、その方向での発展性について考察します。

§2. 個体数の定常分布を与える二つの方法について

生態系は、ある地域に住む生物集団とその環境から成り立っています。ある程度大きな、比較的安定していると思われる生態系で、ある種の個体数の変化を調べてみると、~~見~~どの場合にも、よく似たグラフが見られます。このことを、~~種~~ボルテラの方程式を仮定した場合に合わせて考察します。

n種の個体があって、第i種の個体数をN_iとすると、

$$\frac{dN_i}{dt} = \varepsilon_i N_i + \sum_{s=1}^{n} \alpha_{is} N_i N_s \qquad (1)$$

ここでε_iは、増殖率又は死亡率で　α_{is}は　第i種と第s種の相互作用の大きさを表わします。プレイ　プレデイターの場合として　$\alpha_{is} = -\alpha_{si}$　とします。

(1)式で、$dN_i/dt = 0$ の平衡値が、すべて正の値をとるとして、$\{q_i\}$とします，このように、正の平衡値をとる条件は、もちろん、(1)式の係数の値　ε_i，α_{is}　の条件を与えるわけですが、そのような場合だとします。

$$x_i = \log(N_i/q_i) \quad \text{とおくと}$$

(1)式より

$$\frac{d(\log N_i)}{dt} = \varepsilon_i + \sum_{s=1}^{n} \alpha_{is} N_s$$

だから

$$\frac{dx_i}{dt} = \varepsilon_i + \sum_s \alpha_{is} q_s e^{x_s} = \varepsilon_i + \sum_s \alpha_{is} q_s (e^{x_s} - 1) + \sum_s \alpha_{is} q_s$$

$$= \left(\varepsilon_i + \sum_s \alpha_{is} q_s\right) + \sum_s \alpha_{is} q_s \frac{\partial}{\partial x_s} \left\{ \sum_{j=1}^{n} (e^{x_j} - x_j) \right\}$$

$$\varepsilon_i + \sum_s \alpha_{is} q_s = 0 \quad で \qquad G = \sum G_i = \sum_{j=1}^{n} (e^{x_j} - x_j) \quad \text{とおくと}$$

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_{s=1}^{n} \alpha_{is} \frac{\partial G}{\partial x_s} \qquad (2)$$

この連立微分方程式は　積分常数Gをもち　統計力学の手法をもちいて、$n \to \infty$のときのx_iの分布関数を求めることができます。

$$p(x_i) = C\exp\left(-\frac{G_i(x_i)}{\theta}\right) \qquad (3)$$

$$p(x_1, x_2, \ldots x_r) = C'\exp\left(-\frac{\sum_{i=1}^{r} G_i(x_i)}{\theta}\right) \qquad (4)$$

同じ分布が(2)式を修正した、ランジュバン方程式からも得られます。

$$dx_i(t, a) = -b\frac{\partial G_i}{\partial x_i}dt + dB(t, a) \qquad (5)$$

$\int_{t_1}^{t_2} dB(t,a)$ は、確率変数で、平均値0、分散 $\sigma^2(t_2-t_1)$ をもつガウス分布をしているとします。aは確率測度で、(0, 1)の間の値をとります。さらに $(t_2, t_1)\cap(t_3, t_4)=\phi$ のとき

$$\int_0^1 \{B(t_2, a) - B(t_1, a)\}\{B(t_3, a) - B(t_4, a)\}da = 0$$

とします。これは、マルコフ的であることを意味します。このようなBは、~~マルコフ・フィ~~ガウシアン・マルコフ入力と呼ばれています。(5)式から、x_iの確率分布関数 $\varphi(x_i, t)$ についての、ホッカープランク方程式が導けます。

$$\frac{\partial\varphi}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x_i}\left[b\frac{\partial G}{\partial x_i}\varphi\right] + \frac{\sigma^2}{2}\frac{\partial^2\varphi}{\partial x_i^2} \qquad (6)$$

$t\to\infty$ で $\varphi(x_i, t)$ は、次の平衡分布に近ずくことが証明できます。

$$\varphi(x_i) = c \exp\left[(-2b/\sigma^2) G_i(x_i) \right] \tag{7}$$

これは、$\theta = 2b/\sigma^2$ とすると (3)式と同じです。

(6)式を、もとの変数 N_i に戻すと、

$$\frac{dN_i}{dt} = bN_i(q_i - N_i) + \frac{dB}{dt} \times N_i \tag{8}$$

$$= \varepsilon_i N_i - bN_i^2 + \frac{dB}{dt} N_i$$

これは、第 i 種の中での競争の項 $-bN_i^2$ と、1個体当りに、すべて同じパーターベイション $\frac{dB}{dt}$ が加ったものと解釈できます。従って、個体数の分布関数に関するかぎり、種間の相互作用は(種内の競争)+(ランダムな要因)と同等と見なせます。こういう場合に、安定な分布が達成されるのです。

同じく、(4)式の分布を出すランジュバン方程式は、次のようなものです。

$$\frac{dx_i}{dt}(t, a) = \sum_{s=1}^{r} a_{is} \frac{\partial G}{\partial x_s} dt + \frac{dB_i(t, a)}{dt} \tag{9}$$

$$\sigma_{ij} t \equiv \int_0^1 [B_i(t,a) - B_i(0)][B_j(t,a) - B_j(0)] \, da$$

とすると、ホッカープランク方程式は、

$$\frac{\partial \varphi}{\partial t} = -\sum_i \frac{\partial}{\partial x_i}\left(\sum_s \alpha_{is}\frac{\partial F}{\partial x_s}\varphi\right) + \frac{1}{2}\sum_{ij}\sigma_{ij}^2\frac{\partial^2 \varphi}{\partial x_i \partial x_j} \quad (10)$$

$a_{ij} = -a_{ji}\ (i \neq j),\ a_{ii} < 0$, $\sigma_{ij}^2 = \delta_{ij} \times 2(-a_{ii})\theta$ のとき分布関数(4)に ~~〓~~ $t \to \infty$ で近づくことが証明できます。

再び、もとの変数にもどすと、

$$\frac{dN_i}{dt} = \varepsilon_i N_i + \sum_{s \neq i}\alpha_{is}N_i N_s - (-a_{ii})N_i^2 + \frac{dB_i}{dt}N_i$$

これは、(1)式に、種内競争と、ランダムな要因を加えたものです。このとき、1個体あたりのランダム力は、すべての種を通じし、$\theta = \frac{\sigma_{ii}^2}{(-a_{ii})}$ = 一定の関係をみたす、分散 σ_{ii}^2 を持ち、$i \neq j$ に対しては $\sigma_{ij}^2 = 0$ を要求します。これらの条件は、比較的自然な要制のように思われます。

§3、安定性を表現する示標について

前節で、個体数の分布が安定に存在する状況を見ましたが、その分布のパラメタであるθは、分布の分散に関係しています。すなわち、θが大きいほど分布は広がり、小さいときには、平均値のまわりに集中しています。又、ランジュバン方程式の意味からすると、このθは、ランダム力の大きさ σ_{ii}^2 と平衡点へ近づける力の係数 $(-a_{ii})$ の比になっています。だから、$1/\theta$ は、安定性を表現する一つの示標となります。

211

一般に、生態学の分野では、安定性の概念と結びつい生態遷移が重要な問題として議論の対称になります。遷移には、草→灌木→喬木というような一定の方向があることは、だれもが認めます。しかし、物理量として何が変化する方向なのか、また、その変化をおし進める要因は何であるのか、ということ非常に様々な意見があります。生態系に対して、操作的に定義できる量として、単位生物体量あたりのエネルギー流量、構造の多様性を表現する多様度、は、その中で最も有望なものだと思えます。当然これらの量は、生態系の安定性と密切に関係しているのです。マッカーサーは、生態系の安定性を与える示標として構造の多様度を考え、その数式的表現として、物理学のエントロピーの式、あるいは、情報理論の情報量の式を用いました。

$$D = -\sum_{i=1}^{n} p_i \log p_i \qquad (11)$$

これは、生態系の考えている要素の個数Nを、nコのクラスに分け第i番目に入っている個数N_iの全体に対する割合を$p_i = N_i/N$として、作ったものです。注目する要素を何にするか、どういうクラス分けをするか、によって、当然いろいろのDが計算できます。マッカーサーは、世界中の各地点で、それぞれ非常に異なった形態をもつと見られる森

林、草原などについて、葉面積多様度と、鳥の種類の多様度を、地上からの高さについてクラス分けして調べました。それぞれを、縦軸、横軸にとって、グラフをかいてみると、それらの点は、ほとんど一直線に並んでいます。このことは、多様度という概念が、一般的意味を持っていることを示しています。

さらに、生態系の食物連鎖を通じて、循環する物質量を全物質に対する比で表現して、全体としてマルコフ連鎖をなすと考え、その情報量をも計算しました。

$$D = \sum_{i=1}^{n} P_i \left\{ - \sum_{j=1}^{n} p_{ij} \log p_{ij} \right\} \qquad (12)$$

この表式は、前節の $1/\theta$ と、何らかの関係を持っていると認められます。

多様度の他に、安定性に関係した量として、前述の、単位エネルギー流で保持できる生物体量があります。地球の生物圏は、太陽温度と、地球の表面温度に差がある、非平衡の熱力学的システムと考えられます。このとき、当然、太陽から地球へと一方的な熱の流れが存在し、その流れによって、様々な構造が地球上に存在し得るのです。絶えず、エントロピーの発生が、熱力学の第二法則に対応して、起っていますが、プリゴジーヌによると、境界条件一定のシステムでは、エ

ントロピーの発生の時間的割合が、小さくなる方向へ進み、その値が最小値になるところで、定常状態が達成され、その定常状態が安定であることを示しました。この証明には、さらに、いくつかの仮定が必要ですが、このように、熱力学的効率を最大にする方向性というのは、一般の生態系についても成立するはずであって、そのような研究は、興味深いものです。