数理解析研究所講究録
第678巻 1989年 166-180

生態系のシステム解析

立命館大理工　中島久男（Hisao Nakajima）
龍谷大理工研　東　正彦（Masahiko Higashi）

1.はじめに　生物学において、生態系や群集あるいは集団の数学モデルによる解析は、これまで多数の仕事がなされてきている[1,2,3]。特に、少数の生物種からなる競争や捕食・被捕食系などの比較的単純な系に対しては、その力学的挙動が詳しく調べられており、定常状態の安定性や状態の周期的変動さらにキャタストロフの現象などについて興味ある結果が得られている。一方、多数の生物種からなる系の挙動については、古くから、例えば群集の種構成や集団の年令構成等といった系の構造と安定性の関係に関する問題が、多くの研究者の関心を引いている[4,5]。しかし、この問題に対しての数理的に明確な結論は、さほど多くは得られていない[6]。

生物系の挙動が、構成種間の直接相互作用と、環境からの影響によって完全に規定されるとしても、この直接相互作用と系の性質との関連を、見通しの良い形で与えることは、非常に困難である。例えば、害虫防除の問題において、殺虫剤の散布が逆に害虫の密度を増加させるという予期せぬ結果を招くことがあるが、これは、殺虫剤の害虫に対する直接の影響よりも、他の生物を通した間接的な影響が多く働いたものと考えられる。このように、二種の生物間においても、互いの影響は、直接的なものと第三種の生物を通した間接的なものがあり、この直接効果と間接効果との和となっている総影響力は、その二種の生物が埋め込まれた生物的な環境によって異なっている。この間接効

果は、直接相互作用とそれらの繋がりのパターンを反映しているので、系の性質や力学的挙動を理解する上で、重要な役割を演じるものと思われる[7]。

生態学におけるこれまでの多くの力学モデルでは、生物集団の増殖率を個体群密度の関数で表し、その関数の個体群密度依存性が種間の相互作用を表現していた。しかしそのような表現では、エネルギーや物質の流れの考え方が明確には使われてはいない。生態系の構造や遷移等に対する法則は、多くの場合、系内の流れのパターンで表現されてきたが[8,9]、これを数理的に説明するためには、系の状態変化を記述する力学モデルの中に、明確な形で流れを持ち込む必要がある[3]。この問題意識の元で、流れの観点からの解析と、力学モデルによる解析との発展的融合を目指す試みが、日本と米国の数理生態学の研究者の間で現在なされている[10]。

ここでは、生態系をエネルギーや物質のフローネットワークと見做し、流れを通してある生物種の影響がどのようにして系全体に広がるのか、間接効果がどのような形で評価できるのか等を調べ、またさらに、sensitivity の考え方を用いて、影響の伝播や間接効果を調べる。

2.モデル　　ここではエネルギーや物質の流れの系を取り扱う。図１にその模式図が示されているが、考察する系は幾つかのコンパートメントから成っている（このコンパートメントはそれぞれ単一の生物種であったり、あるいは生態系内の機能的な分類グループであったり、問題に応じて様々にとることが可能である）。それぞれのコンパートメント i 内に蓄えられているエネルギーや物質の量を x_i で表し、コンパートメント j からコンパートメント i への流れを f_{ij} で表わす。コンパートメント i への入力を f_{i0} としそれからの出力を f_{0i} とする（コンパートメ

ント0はこの系の環境を意味している）。コンパートメントiに流れ込む流れの総量を f_i で表し、そのコンパートメントから出る流れの総量を $\tilde{f}_i$ とすれば、

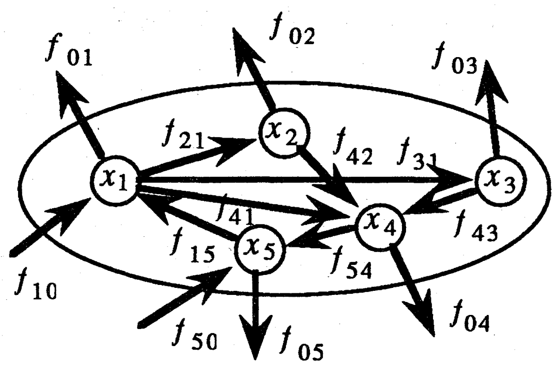

図１.フローネットワークの模式図

$$\tilde{f}_i = \sum_{k=0}^{n} f_{ik}, \quad i = 1,2,\ldots,n \tag{1a}$$

$$\tilde{f}_i = \sum_{k=0}^{n} f_{ki}, \quad i = 1,2,\ldots,n \tag{1b}$$

が成り立つ。さらにこれから考察する定常状態では、

$$f_i = \tilde{f}_i, \quad i = 1,2,\ldots,n \tag{2}$$

という関係が得られる。

次節のInput解析では、これだけの仮定から出発するが、sensitivity 解析では後に述べるが、流れが各コンパートメントの現存量と幾つかのパラメターの関数であると仮定する。

3.Input 解析　あるコンパートメントに外部から入った粒子（少量のエネルギーあるいは物質を以下ではこのように表現する）が系の外に出るまでに、いかなる経路を通るかを調べることによって、定常状態における流れのパターンを知ることが出来る。ここで紹介するinput

解析は、元来 Leontief [11] によって経済学で始められ、Hannon [12] によって生態系に応用され、さらに Patten や Higashi [13,14] によって発展されている。

あるコンパートメントから出る流れの総量を、系にinputとして初めて入ったコンパートメント毎に分解するが、これを以下のような考え方で行なう。コンパートメント間の流れを、コンパートメントからの総流出量で割ったものを g_{ij} とする。すなわち、

$$g_{ij} = f_{ij} / \tilde{f}_j \tag{3}$$

ここで、

$$\tilde{f} = {}^{T}(\tilde{f}_1, \tilde{f}_2, \ldots, \tilde{f}_n), \quad \tilde{f}_0 = {}^{T}(f_{10}, f_{20}, \ldots, f_{n0}) \tag{4}$$

と置けば、

$$\tilde{f} = \tilde{f}_0 + G\tilde{f} \tag{5}$$

より、

$$\tilde{f} = (I - G)^{-1}\tilde{f}_0 = N\tilde{f}_0 \tag{6}$$

が得られる。ここで、行列 N は structure matrix と呼ばれる。

式(6)は流出量 $\tilde{f}$ をそれぞれのコンパートメントの入力からの寄与に分解した形となっている（図２参照）。行列 N は式(6)から

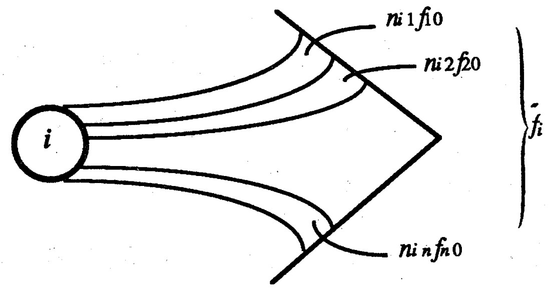

図２. 流出する流れの分割

$$N = I + G + G^2 + \ldots + G^n + \ldots \tag{7}$$

と表すことが出来るが、G^n のi,j 成分は、コンパートメントjから流出された粒子が n回の遷移の後にコンパートメント i から流出される確率と解釈でき、n_{ij} はコンパートメントjにあった粒子が系の外に出るまでにコンパートメントiを訪れる平均回数となっている。コンパートメントi空流出する粒子が系の外に出るまでに、少なくとも一回コンパートメントiに戻ってくる確率は、

$$(n_{ii} - 1)/n_{ii} \tag{7}$$

となる。コンパートメントiから流れ出たもののうち、系の外に出るまで少なくとも一回は再びそのコンパートメントに戻る量は、

$$\tilde{f}_i\,(n_{ii} - 1)/n_{ii} \tag{8}$$

となる。系全体の流れのうち、再び元のコンパートメントに戻る割合は、

$$\mathrm{CL} = \sum_{i=1}^{n} \left(\tilde{f}_i \Big/ \sum_{k=1}^{n} \tilde{f}_k\right)\left((n_{ii} - 1)/n_{ii}\right) \tag{10}$$

となり、これを cycling index と呼ぶ[15]。この cycling index は、系内の流れの循環を表す一つの指標となっていて、生態系を特長付ける量の一つとなっている。

上では、あるコンパートメントから出る流れを、系に初めて入ったコンパートメントで分割したが、コンパートメント内のエネルギーや物質の現存量を、同じようなやり方で分割することが出来る[14]。式(6)より、

$$x = D_x D_f^{-1}(I-G)^{-1}\tilde{f}_0 = Q\tilde{f}_0 \tag{11}$$

が得られる。ただし、

$$x=\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix}, \quad D_x=\begin{pmatrix} x_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & x_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \vdots & x_n \end{pmatrix}, \quad D_f=\begin{pmatrix} \tilde{f}_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \tilde{f}_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & \tilde{f}_n \end{pmatrix} \tag{12}$$

である。

前と同様な確率的解釈をすれば、q_{ij} はコンパートメント j に在る粒子が系を出るまでにコンパートメント i に滞在する総時間の平均である。またこの場合も cycling index が定義でき、

$$\mathrm{CL}' = \sum_{i=1}^{n} \left\{x_i / \sum_{k=1}^{n} x_k\right\}\left\{(q_{ii}-\Delta t)/q_{ii}\right\} \tag{13}$$

となる。ただし、Δt は状態が変化する時間はばを表す。式(13)の右辺右側の比は、コンパートメント i に在る粒子が再びそこに戻る確率であり、これと x_i との積は、コンパートメント i に在る粒子で再びそこに戻ってくる（平均）量を表している。ここで定義した、新たな cycling index CL'は、式(10)で定義したものと異なった値をとる。生態系の遷移においては、これらの cycling index は増加する傾向にあるが、式(13)で定義されたCL'の方がより多くの系ではっきりとした傾向が現われている。

流れの観点からの直接効果と間接効果は、次のように考えることが出来る。コンパートメント j から i への直接効果は g_{ij} に比例し、間接効果は $n_{ij}-g_{ij}$ に比例する。従って、間接効果と直接効果の比は、

$$[\text{indirect}]/[\text{direct}] = (n_{ij} - g_{ij})/g_{ij} = n_{ij}/g_{ij} - 1 \tag{14}$$

となる。現存量xの観点からもやはり間接効果と直接効果の比を計算することが出来るが、それぞれの効果の値は流れを基礎としたものと異なるが、それらの比は式(14)と同じ値となる[13]。

4.Sensitivity 解析　この節では、あるコンパートメントの入力をわずかに変化させた時、各々のコンパートメント内の現存量や、コンパートメント間の流れが、どのような影響を受けるかを調べる。

流れは、$x_i, i=1,\ldots,n$と幾つかのパラメターの関数とする。すなわち、

$$f_{ij} = f_{ij}(x_1,\ldots,x_n; p_1,\ldots,p_m), \quad i=0,1,\ldots,n, \; j=1,\ldots,n \tag{15}$$

ただし、入力については、$x_i, i=1,\ldots,n$やパラメターとの関数と外から操作する（外界からの人工的な移入などによる）項との和とする。

$$f_{i0} = f_{i0}(x_1,\ldots,x_n; p_1,\ldots,p_m) + z_i, \quad i=1,\ldots,n \tag{16}$$

z_iを０とした時、系はある定常状態にあるが、z_iをわずかに変化させそのままの値に保っておけば、系の状態は元とは別の定常状態へと近づいて行く。流れで支配される力学系、

$$dx_i/dt = f_i - \tilde{f}_i, \quad i=1,\ldots,n \tag{17a}$$

あるいは

$$x_i(t+1) - x_i(t) = f_i - \tilde{f}_i, \quad i=1,\ldots,n \tag{17b}$$

（それぞれ時間が連続な場合あるいは時間が離散的な場合）が構造安定で、さらに考察している定常状態が安定であれば、この定常状態の

ずれはわずかである。定常状態のずれΔx_i とΔz_j との比の　$\Delta z_j \to 0$ とした極限を入力に対する現存量xのsensitivityという。

力学系(17)のある定常状態において線形化したときに得られる係数行列をAとし、生態学ではこれをcommunity matrixと呼ぶが、その要素a_{ij}は、

$$a_{ij} = \partial(f_i - \tilde{f}_i)/\partial x_j \ , \quad i,j+1,\ldots,n \tag{18}$$

を満たす。またここでsensitivity matrix Sを、その要素s_{ij}が、

$$s_{ij} = \partial x_i / \partial z_j \ , \quad i,j = 1,\ldots,n \tag{19}$$

で与えられるように定義すれば、この２つの行列の間には、

$$S = -A^{-1} \tag{20}$$

という簡単な関係が満たされる。

関係式(20)は簡単な計算から得られるが、この式の直感的な解釈を以下のようにすることが出来る。状態変化が離散的な時間で表現できる式 (17b)の場合x_i^*を定常状態として、

$$x_i = x_i^* + \xi_i \tag{21}$$

とおいて線形化すれば、

$$d\xi_i/dt = \sum_{i=1}^{n} a_{ij}\xi_j \ , \quad i=1,\ldots,n \tag{22}$$

を得る。入力を０からΔz_j だけ変化したとき、線形力学系は式(22)の右辺にΔz_i を加えたものとなる。無限の過去から現在(t=0)まで入力がΔzだけ変化しているとする。時刻がt=-kに於ける　Δz　の現在への影響は、

$$(I + A)^{-k+1}\Delta z \tag{23}$$

となり、無限の過去から１ステップ前までの入力変化の現在における影響は、

$$\sum_{k=0}^{\infty}(I + A)^{-k}\Delta z = -A^{-1}\Delta z \tag{24}$$

となる。時間が連続的に変化する系(17a)についても、上と同じ考え方によって、式(20)を導くことが出来る。

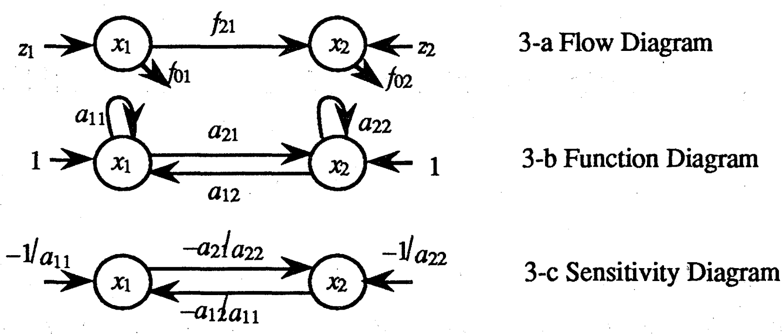

図３.経路を通しての影響

入力変化の影響が伝わる経路に沿って、状態変化を追跡して、関係式(20)を得ることが出来る。ここでは、図3aに示されているもっとも単純な系を例にとって考える。流れはコンパートメント１から２へと一方向にしか流れないが、流れf_{21}はx_2の関数となっているので、図3bのようにコンパートメント２から１への影響が出てくる。図3cに示されている sensitivity diagram はあるコンパートメントのxに対する、そのコンパートメントへの入力やそれ以外のコンパートメントのxの影響を表したものである。ここで、

$$\left(\partial x_1 / \partial z_1\right)_{x_2} = -1/a_{11}\ , \quad \left(\partial x_2 / \partial z_2\right)_{x_1} = -1/a_{22}$$
$$\left(\partial x_2 / \partial x_1\right)_{z_2} = -a_{21}/a_{22}\ , \quad \left(\partial x_1 / \partial x_2\right)_{z_1} = -a_{12}/a_{11} \tag{25}$$

である。

コンパートメント１への入力を Δz_1 だけ変化させたとき、x_1が受ける直接の影響は、

$$\left(-1/a_{11}\right)\Delta z_1 \tag{26}$$

であり、この影響がコンパートメント２を通して再びコンパートメント１に戻る影響は、

$$\left(a_{12}\,a_{21}/a_{11}\,a_{22}\right)\left(-1/a_{11}\right)\Delta z_1 \tag{27}$$

となる。影響は、コンパートメント１と２の間でループを作るが、これらの総和は、

$$\sum_{k=0}^{\infty} \left(a_{12}\,a_{21}/a_{11}\,a_{22}\right)^k \ \left(-1/a_{11}\right)\Delta z_1 = -\frac{a_{22}}{a_{11}\,a_{22} - a_{12}\,a_{21}}\,\Delta z_1 \tag{28}$$

となる。

一般の流れの系において、入力の現存量に対する直接効果は、

$$\left(\frac{\partial x_j}{\partial z_j}\right)_{x_1,\ldots,x_{j-1},x_{j+1},\ldots,x_n} = -1/a_{jj}\ , \qquad j = 1,\ldots,n \tag{29}$$

で与えられ、ある現存量の他の現存量に対する直接効果は、

$$\left(\frac{\partial x_i}{\partial x_j}\right)_{x_1,\ldots,x_{i-1},x_{i1},\ldots,x_{j-1},x_{j+1},\ldots,x_n;z_i} = -a_{ij}/a_{ii}\ , \qquad i,j = 1,\ldots,n \tag{30}$$

で表せられる。ここで、

$$D = \begin{pmatrix} -a_{11} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & -a_{22} & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & -a_{nn} \end{pmatrix} \tag{31}$$

と置けば、間接効果も含めた全影響は、

$$\left\{ I + (D^{-1}A + I) + (D^{-1}A + I)^2 + \ldots \right\} D^{-1}\Delta z = -A^{-1}\Delta z \tag{32}$$

となる。ただし、ここで $D^{-1}A + I$ の固有値の絶対値は1よりも小さいと仮定する。

これまでは、入力変化に対する sensitivity を考えてきたが、流れの関数(14)に含まれているパラメターの変化に対する sensitivity を考えることが出来る。あるパラメター p を変化させたとき、

$$\begin{pmatrix} \dfrac{\partial x_1}{\partial p} \\ \vdots \\ \dfrac{\partial x_n}{\partial p} \end{pmatrix} = S \begin{pmatrix} \dfrac{\partial (f_1 - \tilde{f}_1)}{\partial p} \\ \vdots \\ \dfrac{\partial (f_n - \tilde{f}_n)}{\partial p} \end{pmatrix} \tag{33}$$

となる。この式に見られるように、パラメター sensitivity はパラメターに対する流れの sensitivity と入力に対する sensitivity との積で表せられる。行列 S は系の流れの構造を反映したものであり、ある流れが変化したとき、その影響が系全体にどのように広がっていくかを求めるためには、重要な役割を持っている。特に、コンパートメント j から i への流れのパラメターが変化したときには、

$$\frac{\partial x_k}{\partial p} = (s_{ki} - s_{ki})\frac{\partial f_{ij}}{\partial p} \tag{34}$$

となる。

流れが送り手の状態にのみ依存するとき、流れは donor dependent と言い、すべての流れが donor dependent である時、その系を donor dependent system と言う。ここでは、donor dependent system における sensitivity の性質について議論する。流れは、送り手の現存量の単調増加関数とし、入力は現存量に無関係な定数とする。

$$f_{ij} = f_{ij}(x_j),\ i=0,1,\ldots,n; j=1,\ldots,n, f_{ii} = 0, f_{i0} = z_i, i=1,\ldots,n, \tag{35}$$

とすれば、

$$A = \begin{pmatrix} -\sum_{j=1}^{n} a_{j1} & a_{12} & \cdots & a_{1n} \\ a_{21} & -\sum_{j=1}^{n} a_{j2} & \cdots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & a_{n2} & \cdots & -\sum a_{jn} \end{pmatrix} \tag{36}$$

が成立する。かくコンパートメントから出力が出ているとすれば、community matrix A は優対角となり、$-A$ が M-matrix となる。M-matrix の定理から[16]、A は安定行列となり、$-A$ の逆行列 S は非負行列となる。また、S の対角成分は正で、

$$s_{ii} > s_{ij},\ i,j = 1,\ldots,n \tag{37}$$

がなり立つ。

コンパートメント j から i への流れのパラメター p を変化させて流れの大きさを変えたとすると式(34)から、

$$dx_m = (s_{mi} - s_{mj})(\partial f_{ij} / \partial p)\, dp \tag{38}$$

となる。流れが増加したとすれば（すなわち $(\partial f_{ij} / \partial p)\, dp > 0$ ）不等式(37)から、

$$\begin{aligned} dx_i &= (s_{ii} - s_{ij})(\partial f_{ij} / \partial p)\, dp > 0 \\ dx_j &= (s_{ji} - s_{jj})(\partial f_{ij} / \partial p)\, dp < 0 \end{aligned} \tag{39}$$

が得られる。この関係式は、コンパートメント i の現存量が増加し、その影響がコンパートメント j に戻ってきたとしても、現存量の変化分を正にまですることは出来ないことを表している。

安定性の度合いについて幾つかの量が挙げられるが、その内で興味あるものとして resilience と resistance がある。Resilience は定常状態から状態が撹乱によって変化させられた後に、元の定常状態に戻る速さで定義される。撹乱がある程度小さいとき、この値は定常状態の周りにおける線形化方程式から求めることができ、community matrix A の固有値で最大の実数部を持つものを λ_m とすれば、-Re λ_m で表せる。一方、resistanceは外からの撹乱に対する状態の動きにくさを表している。これは、ここで定義した sensitivity と反比例するようなものである。行列 A の固有値の変化量は、

$$d\lambda_m = \frac{{}^{\mathrm{T}}u\, dA\, v}{{}^{\mathrm{T}}u\, v} \tag{40}$$

で与えられる。ただし、${}^{\mathrm{T}}u, v$ はそれぞれ行列A の λ_m に対する右および左固有ベクトルである。ところが、donor dependent system にお

いては、

$$\frac{d\lambda_m}{\lambda_m{}^2} = \frac{{}^{\mathrm{T}}u\, dS\, v}{{}^{\mathrm{T}}u\, ,v} \tag{41}$$

となるが、この場合 λ_m は実数でかつそれに対応する右及び左固有ベクトルはともに正である。従ってより sensitive な系では resilience が低くなるが、この時、resistance は低くなっている。このように sensitivity を介してresilience と resistance の間の関係が得られる。

引用文献

[1] Volterra, V.; "Lecon sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie" Gauthier-Villas, Paris (1931)

[2] Lotka, A. J.; "Elements of Mathematical Biology" Dover, New York (1956)

[3] May, R. M.; "Stability and Complexity in Model Ecosystems." Priceton University Press, Princeton (1973)

[4] MacAthur, R. H.; Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology,* **36** 533-536 (1955)

[5] Elton, C. S.; "The Ecology of Invasions by Animals and Plants" Mathuen and Co., London (1958)

[6] May, R. M.; Will a large compex system be stable? *Nature* **238** 413-414 (1972)

[7] Patten, B. C.; Enery cycling in the ecosytem. *Elol. Mod.* **28** 1-71 (1985)

[8] Lindeman, R. L.; The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* **23** 399-418 (1942)

[9] Mrgalef, D. R.; "Perspectives in Ecological Theory" University of Chicago Press, Chicago,Illinois (1968)

[10] 寺本英、日本生態学会誌 (1988)

[11] Leontief, W. W.; "Input-Output Economics" Oxford University Press, London/New York (1966)

[12] Hannon, B.; The structure of ecosystems. *J. Theor. Biol.* **41** 535-546 (1973)

[13] Higashi, M. and Patten, B. C.; Further aspect of analysis of indirect effects in ecosystem. *Ecol. Mod.* **31** 69-77 (1986)

[14] Higashi, M. and Patten, B. C.; Role of storage in ecosystem networks. *Ecol. Mod.* (in preparation)

[15] Finn, J. T.; Cyclin index: a general definition for cycling in compartment models. In: D.C. Adriano and I.L. Brisbin (Editors), Environmental Chemistry and Cycling Processes.U.S. Dep. Energy Symp. 45,28 april-1 May 1976, Augusta, GA. CONF 760429, National Technical Information Center, Springfield, VA, pp.138-164 (1978)

[16] Berman, A. and Plemmons, R. J.; "nonnegative Matrices in the Mathematical sciences" Academic Press, New York (1979)