

# “生態系”の統計物理学

東京大学

数理・情報教育研究センター数学基礎教育部門

工学系研究科システム創成学専攻

島田 尚（しまだ たかし）

2021年7月1日

## 1 はじめに

みなさんはじめまして。この講義では、私がちょうど「物性若手夏の学校」に参加したりしている頃に出会って以来魅了されている「大規模で複雑で変遷し続けている系の安定性」という話題について紹介したいと思います。ちなみに統計物理学の世界に触れはじめた同じ頃に魅力を感じたもう一つのテーマは非平衡定常状態の力学系からの理解というもので、修士論文はそちらで書きました\*1。これに比べると冒頭に挙げた話題や本講義のタイトルは少し物理の問題っぽくなく聞こえたかもしれません。実はそんなことはなくて、むしろ物理の色が強すぎるくらいだと受講後に感じてもらえるようにというのを目指して講義をするつもりです。

さて、この世界は多様な要素が複雑な構造で相互作用しつつ共存し、進化変遷しつづけている系で溢れている、というのは嬉しくも不思議なことです。私が頭に思い描いているのは生体内反応系、遺伝子ネットワーク、生態系、経済系、人間社会のコミュニティ、さらには複雑・高度化のため設計・制御原理においてボトムアップ的な様相が重要性を増している工学システム等です。これらの系は「誰かがある日そっと作ってバランスを取ってから手を離れた」というような「時計職人の作品」ではないことを考えると、系が複雑な構造を維持して存在していること自体が驚きである気もしてこないでしょうか。以下ですぐ紹介するように数理的に考えても確かにこれが全然当たり前のことではないことが分かっています。以下では、このような現実の複雑で大規模な系がどんなときになぜ安定に存在できるかということについてこれまで分かっていたり議論されてきたことを概観し、私が近年見つけた普遍的な頑健性決定の機構について紹介します。

---

\*1 これもその後私が粉体系などのいろいろの非平衡現象やもっとややこしい（こともある）社会・経済系の動態の研究をすることにつながっていく基盤になりとても良かったと思っています。みなさんも是非、所属学科名称や研究室の主要テーマ、最近の流行に縛られずに色々の話題に興味を持つという「物理屋らしさ」を大事にしてください。

## 2 大規模で複雑な系の安定性にまつわる話題

ある程度以上複雑大規模なシステムが崩壊してしまうことなく存続できるのは何故で、またどんなときか、というのは様々な分野に関連のある大問題です。これが文字通りの杞憂ではなく、問う価値のある問題であることを見るためには Gardner と Ashby によって数値的に発見され後に May によって補足・再定式化された「ランダムで大規模な系の（線形）不安定性」の紹介から始めるのが良いかと思います [1, 2]。

### 2.1 線形安定性に基づく“複雑性-安定性”関係

いま、一般に  $N$  自由度の連立常微分方程式

$$\frac{d}{dt}\vec{x} = F(\vec{x}) \quad (\dot{x}_i = f_i(x_1, x_2, \dots, x_N)) \quad (1)$$

で記述されるシステムを考えましょう。このシステムがどこかに（線形）安定な状態を持つのは、この方程式が固定点： $\frac{d}{dt}\vec{x}_* = \vec{0}$  を持ち、さらにこの固定点のまわりで線形化した方程式

$$\frac{d}{dt}\delta\vec{x} = \mathbf{A}\delta\vec{x} \quad \left( \delta\vec{x} = \vec{x} - \vec{x}_*, a_{ij} = \left. \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right|_{\vec{x}_*} \right) \quad (2)$$

の行列  $\mathbf{A}$  の固有値の実部が全て負な場合です。本来対象系のダイナミクス（相互作用） $F(\vec{x})$  を具体的に書いてそこから平衡点を求めてから初めて計算できるこの線形化行列  $\mathbf{A}$  をランダムな行列：

$$\mathbf{A} = \mathbf{R} - \mathbf{E} = \begin{pmatrix} -1 & 0 & r_1 & \cdots & 0 \\ r_2 & -1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & -1 & \cdots & r_3 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & r_N & 0 & \cdots & -1 \end{pmatrix} \quad (3)$$

で置き換えて考える、というのが Gardner, Ashby と May の基本的なアイデアでした。ここで  $\mathbf{E}$  は  $N$  次元の単位行列、 $\mathbf{R}$  は「 $n$  個の要素は平均 0 分散  $\sigma^2$  の分布に従うランダムな値、その他の要素は 0」という構造のランダム行列です。対角項に  $-1$  が並んでいるのは、もしも系の自由度の間に相互作用が無ければ、いま考えている平衡点が安定な点だと仮定していることに対応します。系の自由度の間にある相互作用の影響を考えるための行列が  $\mathbf{R}$  で、 $a_{ij} = 0$  である要素は元の方程式 (1) で自由度  $j$  から  $i$  への相互作用が無い場合に当たります\*2。元々のダイナミクスで相互作用がある自由度の間については線形化行列の要素  $a_{ij}$  は一般に 0 ではない値になりますが、この値と配置（自由度間の相互作用の有無の構造）をランダムにとってみようというわけです。ランダムにとってしまうとより何も分からなくなってしまいそうな気もしますが、ランダム行列の理論か

\*2 作用-反作用の法則がある力学法則に問題を限らないため、ここでは「 $j$  から  $i$  への相互作用（影響）があれば  $i$  から  $j$  へもつながりがある」とは限らないことにしています。

ら固有値の確率分布の  $N \rightarrow \infty$  での漸近形が計算できる（今の場合対称性の無い実ランダム行列の固有値の円則）ので、これより行列  $A$  の固有値の実部が全て負である確率が

$$P_{\text{安定}} = \begin{cases} 1 & (\sqrt{m\sigma^2} < 1) \\ 0 & (\sqrt{m\sigma^2} > 1) \end{cases} \quad \left(m = \frac{n}{N}\right) \quad (4)$$

と転移的に振る舞うことが示せます。つまり、要素あたりの相互作用の数  $m$  とその典型的強さ  $\sigma$  によりきまる指標  $m\sigma^2$  が 1 より大きくなるようなランダムな相互作用を持った系が線形安定点を持つことはほとんど期待できない、というわけです。ゲタを履かせた格好の対角項との比較で同じオーダーの影響を与えるような、ということで  $\sigma \sim 1$  の相互作用寄与項を考えれば、上の結論は「系が安定であるためには、お互い平均一つ程度の相手としか強い（有意な）相互作用を持ってない」ということになります。

この議論が出るまでは、例えば数理生態学においては「より密に相互作用し合っている生態系の方がより安定である」という見方が一般的だったようです。これに対して、密な相互作用が一般的にはむしろ系を不安定化させるという傾向があると指摘したこれらの研究の価値は非常に大きいと言えます。一方で、「平均 1 種程度の相手としか強い相互作用を持ってない」という上限は、生態系ならずとも種々の現実の系については明らかに厳しすぎる条件に思われます。実際これ以降、生態系を対象とした研究では「現実の生態系にはこのような軛を逃れる特別な相互作用の様式や制約、構造化があるのだ」という指摘がすぐになされ色々の研究を呼びました。

しかしながら、端緒となった Gardner らの論文 [1] のタイトルや書き出しに元々提起されている通り\*3、このような数理機構と現実の系との関連の問題は、狭義の生態系についてだけ片付けば満足できるものではありません。本稿の冒頭に書いたように実際には「大規模で複雑な」系がいっぱいあるわけですから、このギャップを埋めるための“複雑性-安定性関係”の捉え方は以下の 2 つに大別されるでしょう（→ 以下には、それぞれの立場に従った更なる考え方の例を挙げてみました。）：

1. 線形安定性の枠組みは有効で、現実の系の安定性は特徴的な構造などに起因する
  - (a) 系の相互作用は実際に弱い/少ない
  - (b) 系固有の制約条件や特定の構造を持っている
  - (c) 進化的な探索の結果、確率的には非常に稀な安定構造が実現されている
2. 線形安定性の議論の現実の系の頑健性との関連性は低い
  - (d) 線形安定性ではなく、大域的安定性でないと捉えられない
  - (e) ノイズや空間の効果が入っていないと現実に対応しない
  - (f) 要素（種、自由度）の除去など、より大きな摂動に対する頑健性が本質的

いずれにしても、「巨視的なスケールで普遍的で普通に見慣れているものが、その構成要素から組

\*3 Gardner & Ashby の 1970 年の論文は “Many systems being studied today are dynamic, large and complex...” とはじまります。とても現代的な問題意識というべきですし、現在「新しそう」に聞こえる話題もそんなに新しくないということを教えてくれる例とも言えます。

み上げ直して考えてみるとなんだか一筋縄ではいかない説明を必要としている」というのは物理を志す我々の心に響く話ではないでしょうか？

## 2.2 系の安定性に関連した他の枠組み

大規模複雑な系の安定性、脆弱性に関わる他の枠組みについては、それぞれ非常に重要で面白い内容なのですが紙数のバランスのため以下にごく簡単に紹介するにとどめたいと思います。

先ほどのこの場限りの分類に従うと、(a) や (b) に当たる議論や検証は生態系関連の研究で最近に至っても続いています [3]。一方で、(d) や (e) にあたる、線形安定性でない性質が本質的であるという研究も盛んにされており、生物生態系だけをとってもその安定性の理解は奥深くてまだまだ途上だと言うべき状況です [4, 5]。

統計物理学により近い分野では、生態系などの共進化系においてもいわゆる自己組織的臨界性 (Self Organized Criticality, SOC) が重要なのではという話題が注目を集めてきました [6, 7]。これは先ほどの分類では (c) や (f) の枠組みに対応します。また、より最近ではいわゆる複雑ネットワークの研究において、ネットワークの構造と系全体の頑健性の関係が盛んに研究されています。これは主に、あるタイプのノード除去操作に対するネットワークの連結性などの劣化の特性を論じるものです [8, 9, 10, 11, 12]。これらの枠組では一般に、系の自由度は固定してその中でのダイナミクスを取り扱ったり、初期に与えた自由度がどのように減るか、またそれにより系の性質がどのように損なわれるかだけを見るので、冒頭に述べたように系が変遷を続けているという点については少し傍に置いた格好になっています。

取り扱う系が新規自由度の追加などの時間発展を続けているという問題意識にもっとも直接的に取り組んだものとしては、数理生物学の分野での evolutionary assembly models と呼ぶべき一群の研究があります [13, 14, 15]。これは先ほどの分類での (c) にあたります。これらの研究では、まず各種の盛衰・存続を決める種々の内部ダイナミクスがあり、これに種の絶滅と新種の導入のプロセスを付け足したモデルを用います。内部ダイナミクスとしては種々のポピュレーションダイナミクスモデル等、時として非常に複雑な (生態学的に有用であったり現実的な) ものが採用されます。種の絶滅については、例えばポピュレーション変数が 0 になったり充分小さくなったりしたときにその種の自由度を取り除く等の追加ルールとして扱います。新種の導入についても、新しい変数の追加とそれに伴う内部ダイナミクスの更新のルールが、一般には既存種の情報に依存したものとして導入されます。こうした上で、この追加ルールとしての新種の導入と絶滅の繰り返しの結果として大規模複雑な系が得られるか、また得られた場合その構造の特徴は何かを問うわけです。このアプローチによって現在までに様々な興味深い結果が得られていますが、内部ダイナミクスや追加ルールの複雑性・個別性のために系の安定性の起源が結局何かといったような普遍的側面はかえって見えにくくなった感があります。

### 3 “開放進化系”のミニマルモデルとその性質

大規模で複雑な系の安定性という話題について紹介したところで、次に私の研究の紹介にうつりましょう。

#### 3.1 “開放進化系”のミニマルモデル

まず、我々の研究の枠組みの基本となるミニマルモデルを紹介します [16]。これは“複雑性-安定性”関係の分類リストで言えば線形安定性よりも大きな摂動に対する安定性の方が本質的だと見做すアプローチに属します。またその上で、evolutionary assembly models のアイデアに沿いつつ、内部ダイナミクスと種（新しい自由度）の導入・絶滅プロセスを出来る限り簡略化したものです。以下、文の書き易さのために系の構成要素や系の自由度を「種」と呼ぶことにしますが、モデルの対象は生態系に限るわけではありません。例えば「種」は生物種、化学種、ニューロン、個人、商品や会社、部品ユニットなどなどに対応し、「絶滅」はこれらの「種」が系から消え去ったり故障したりといったイベントに対応します。

まず、種間の相互作用とそれによる内部ダイナミクスの記述を可能な限り簡単なものにしていきます。種  $j$  から  $i$  に働く相互作用を定数  $a_{ij}$  で表し、「各種は他種からの相互作用の和で定義される“フィットネス（適応度）”：  $f_i = \sum_j a_{ij}$  が正である限り生き残り、0 以下の場合には絶滅する」というルールをこの相互作用によって決まる「内部ダイナミクス」とします。負のフィットネスを持つ種はその値が小さい順に、一つ取り除いてはまた各種のフィットネスを再評価することとします。これは、フィットネスが負である種の中でもより小さなもの（より不利な状況にあるものが）が先に絶滅し、もしかするとそのせいで絶滅に向かっている種を取り巻く環境が変わって助かるかもしれないというダイナミクスの順序を取り入れるためです。

全ての種が正のフィットネスを持つような系ではもう何も起こらないこととなります。これは、考えている系の内部ダイナミクスのもとでは、今のモデルでは捨象した各種の状態や量は変動し続けたとしても、どの種（自由度）も絶滅はしてしまわないような状況に対応します。そのような安定な状態（生態学の言葉では persistence とか permanence と呼ぶことが多いようです）に至った系については、より長いタイムスケールで起こる過程を適用します。すなわち、変異や侵入による新しい種の導入です。この新種の追加に関しても規則は最もシンプルに、「既存種との間に  $m$  本のランダムな相互作用を持った種を 1 つ系に追加する」という過程を採用することにしましょう。「ランダムな相互作用」は繋がり先もその方向も偏りなくランダムで、その重みも平均 0 の分布からランダムに与えます。以下では当面、標準正規分布に従う乱数としましょう\*4。このような種の追加は種数の増加に繋がることもあるでしょうし、上記の生き残りルールによりむしろ他の種の絶滅を引き起こして系のサイズを小さくしてしまうこともあるでしょう。

---

\*4 実は結構なんでも良いということが後で確認できます。

以上の簡単なモデルを疑似コード的に表現すると以下ようになります。この簡単なモデルにはパラメータは一つ、新種に与える相互作用の数  $m$  しかないことに注意してください。

### “開放進化系”のミニマルモデル

0. (初期状態のネットワークを適当に作る)

1. 各種の Fitness を計算する:  $f_i = \sum_j^{incoming} a_{ij}$

2. もし全ての種のフィットネスが正なら次のステップ3に進む。

もしいくつかの種のフィットネスが正で無ければ、そのうちの最も小さいフィットネスに対応する種を除去したのちステップ1に戻って各種のフィットネスの再評価を行う:

(i) 最小(で正でない)フィットネスの種を除去する。

(ii) 除去した種から出入りしているリンクを全て除去する。

(iii) ステップ1に戻って各種についてフィットネスを再計算。

3. 以下のルールで新しい種をひとつ加え、ステップ1に戻る。

(i) 新しい種は  $m$  本のリンクを持つ(このモデル**唯一**のパラメータ)。

(ii) 相互作用相手は既存種から均等な確率  $1/N(t)$  でランダムに選ぶ。

(iii) 相互作用の方向(出/入)も確率  $1/2$  でランダムに与える。

(iv) 相互作用の強さ  $a_{ij}$  は標準正規分布に従ってランダムに与える。

「概要」ではなく全てを説明したところで、このモデルについて「新種導入と絶滅判定の過程の繰り返しによって系は大きなサイズへと成長できるだろうか?」という問題について以下では考えます。こんな簡単な過程なのに予想を立てるのが難しいのは、このモデルにおいては種の存続条件と新種の導入ルールが共に中立的である(直接的に生き残りや絶滅を優勢にさせる要素が無い)ことにあります。また、各種は正のフィットネスを持たなければいけないので存続のために相互作用が必要で、この点で「独立なら安定」のゲタを履かせた上述の線形安定性の議論とはずいぶん違います。従って、系が大規模複雑化できるにしろできないにしろ、それは生成される相互作用の構造やバランスのみによって決まっているはずです。これはまた、このモデルが本稿の主題である「大規模で複雑な系の相互作用と頑健性の関係」について直接考えるために最適なモデルであることを意味しています。

モデルの動態の雰囲気をつかんでもらうため、以下にシミュレーターも用意しました:

[http://park.itc.u-tokyo.ac.jp/eos/eos\\_demo/eos.html](http://park.itc.u-tokyo.ac.jp/eos/eos_demo/eos.html)

このシミュレーターでは、新種に与える相互作用の本数を動的に変えながら系の発展を眺めることができます(新種に与える相互作用本数を  $M$ 、系内の実際の要素あたり相互作用本数を  $m$  と表示)。是非少し試して予想を立ててみてから先へ進んでください。

### 3.2 有限相-発散相（多様化相）転移

いま導入したモデルについてまずはシミュレーションで調べてみると、前述の問いへの答えとなる系の振る舞いは：モデル唯一のパラメーターである  $m$ （新規導入ノードあたりの相互作用本数）を増加させていくにつれて系を構成する種数の時間的振る舞いが「有限に留まる相（有限相）」→「時間と共に際限なく増える相（発散相、多様化相）」→「有限相」と2回の転移をするという非常に興味深いものであることが分かります。具体的には、図（2）に例示するように  $5 \leq m \leq 18$  の場合に限り系は無限に大きく成長し、この範囲外の  $m$  の場合には系のサイズは有限な範囲を出ることがありません\*<sup>5</sup>。

この2回の転移のうち、相互作用本数が少ない方でのも（ $m \leq 4$  で有限相であったものが  $5 \leq m$  では発散相になること）については比較的簡単な事情で決まっていることが確認できます。すなわち、このモデルでは種同士は向きの付いた相互作用で結ばれているので、自発的に構造化して持つかもしれない相関について無視すれば、各種が生き残るための正のフィットネスを持つのに必要な「自分に向けた正の重み付き相互作用の本数」は平均して  $\frac{m}{4}$  本です。 $m \leq 4$  の領域では各要素あたり一本以下しかこの必要な相互作用を持ち得ないので、この領域で育った系は基本的にサ

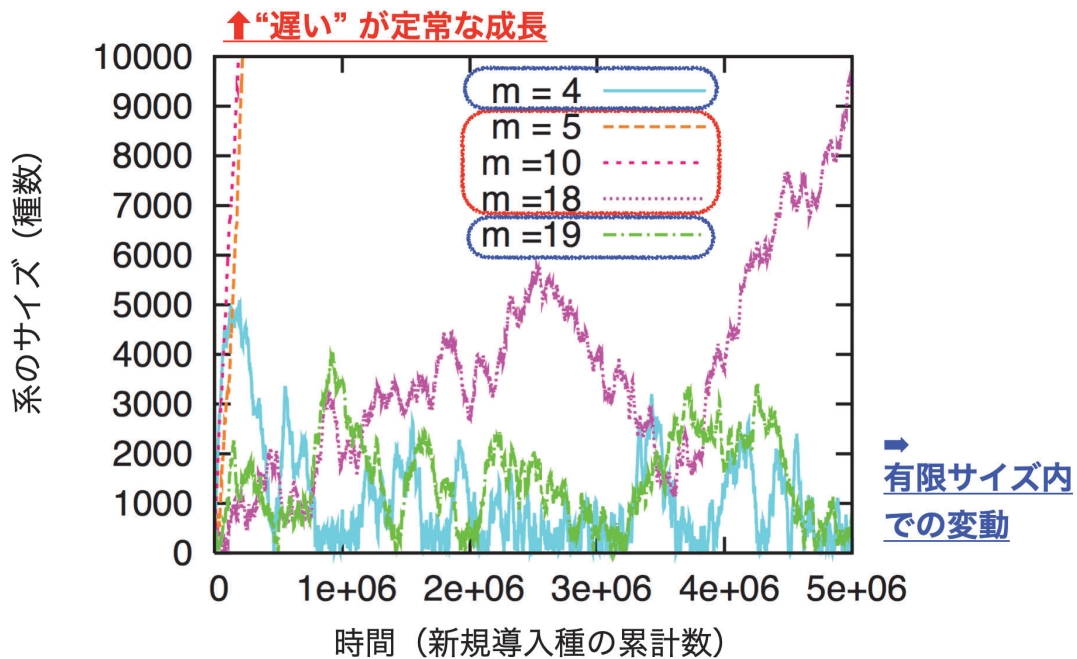


図1 “開放進化系のミニマルモデル”の時間発展の例。本文で議論するような系の振る舞いの  $m$  依存性の相図を描くには、より長時間、大きなサイズまでのシミュレーションを多数回行う必要がある。

\*<sup>5</sup> 実際にはシミュレーションなので発散が確認できているのは系のサイズが  $\sim 10^6$  程度までですが。

イクル状の構造とそこから生える樹状の構造とからなる骨格をから成るネットワークだということになります。このような構造はどこかのノードの除去によって連結性が容易に損なわれるので非常に脆く、つまりは一つの種の絶滅が時として非常に大きな崩壊を招きます。 $m \leq 4$ ではそのような系しか作れませんので\*6、無限に大きく育てないわけです。したがって、「今考えている過程はよく繋がった相互作用ネットワーク構造については系の成長を許すもの」だとさえ仮定すれば、構造に関する厳しい制約が外れる  $m = 5$  から発散相に移ることについては容易に理解できます。

では何故、さらに相互作用本数を増やしていくと有限相へと逆戻りするのでしょうか？ネットワークの連結性が十分に保たれるような相互作用本数になってしまったあとでの、例えば  $m = 10$  と  $m = 20$  に何か質的な違いがあるというのは不思議です。また、生じた相互作用ネットワークを色々と観察してみてもそこには顕著な構造化が見いだせず、つまりは何か特定の構造（モチーフ）を取ることで成長するかどうかが決まるというような比較的簡単な説明はできないことも分かりました。

これらの結果は数理的直感からはとても不思議な一方で、相互作用本数が多すぎると系が更なる侵入に大して脆くなるという傾向は「複雑性-安定性関係」と似ています。色々の現実系を表現するのに十分なほど大きな相互作用本数を許容しつつこのような傾向を示す例は珍しく、本当であればその仕組みは是非理解したくなります。シミュレーション結果にこれほど心躍ったことは少ないのですが、その理由は  $m \sim 18.5$  でのこの予期しない不思議な転移現象の発見にあります。

この  $m = 18$  と  $19$  の間で起こる興味深い転移が本物であるかどうか（大きさが無限の系でもあると思えるものか）、またそれはどのような仕組みによるものかについては、このミニマルモデルについてさらに平均場的な近似を行って考えることで理解できるということがその後分かってきました。次の節ではこのことについて説明していきます。

---

\*6 助け合いなどの構造化が起きないこと自体は自明では無いですが、もしそういうものが無ければ、この点は後述の「相互作用の双方向性」を勘案した拡張モデルで顕在化します。



## 4 ミニマルモデルの平均場近似モデル

### 4.1 フィットネス分布関数による系の記述

生成される系のネットワークの構造に顕著な構造化（特異な次数分布や強い次数-次数相関、重みの相関、クラスタリング、等々）が見られないということをお先ほど述べました。ここではそれを逆手にとって、系の性質はネットワークの構造の詳細、特に特定のモチーフなどに依らないで決まっていると仮定してみましょう。「本当に誰が誰と繋がっているか」については忘れるけれども、「どのようなフィットネスを持つ種が多いか、平均で何種と繋がっているか」という情報だけは残すわけです。その場合、系の状態は既存種を持つフィットネスの分布関数によって記述するというのが自然です。このフィットネス分布関数 (FDF: Fitness Distribution Function) はモデル唯一のパラメータ  $m$  に依存するはずなので、 $F(m, x)$  と書くことにしましょう。ここに  $x$  はフィットネスを表します。

#### 4.1.1 フィットネス分布関数の初期状態

新しく系にやって来て定着したばかりの種についての FDF については、平均で  $m/2$  本の自分向き相互作用を持つわけですから、分散が  $m/2$  の正規分布の正の領域半分:

$$F_0(m, x) = \begin{cases} 0 & (x \leq 0) \\ 2G(\sigma_m, x) & (x \geq 0) \end{cases}, \quad \sigma_m = \sqrt{\frac{m}{2}} \quad (5)$$

として良いでしょう\*7。ここで、

$$G(\sigma, x) \equiv \frac{\exp\left\{-\frac{x^2}{2\sigma^2}\right\}}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} \quad (6)$$

の表記はこれ以降標準偏差が  $\sigma$  の正規分布を表します。

#### 4.1.2 フィットネス分布関数の時間発展

今考えているモデルにおいて定着した種がこの後経験してゆくことは、「新種の導入時に新しい自分向き相互作用を得る」と「自分向き相互作用を持っていた種が絶滅することによってそれを失う」のどちらかです。これらのイベントはその種のフィットネスを変化させるので、分布関数 FDF による記述ではこの分布を変形させる操作として表現されます。以下で示すように、この変化は基本的に「線形ポテンシャル中のランダムウォーク」であることが分かります。この変化の演算子を  $\hat{D}$  と書くことにすれば、「新規定着してから相互作用の変化イベントを一回経験した種」の FDF は  $F_0$  から

$$F_1(m, x) = \hat{E}\hat{D}F_0(m, x), \quad (7)$$

\*7 実際には  $m/2$  は入り次数の平均なので、実際の分布はもう少しだけ広いがその差はとても小さい。

と決まることになります。ここで、もう一つの演算子  $\hat{\mathcal{E}}$  は任意の関数の負の領域を 0 にする「絶滅の演算子」:

$$\hat{\mathcal{E}}h(x) = \begin{cases} 0 & (x \leq 0) \\ h(x) & (x > 0) \end{cases} \quad (8)$$

です。これらの演算子  $\hat{\mathcal{D}}, \hat{\mathcal{E}}$  は可換では無いことに注意してください。また、 $F_1(m, x)$  は正規化されていない分布関数:  $\int_0^\infty F_1(m, x)dx < 1$  です。

### 4.1.3 摂動を受けた回数に基づく時間スケール：“世代”

「新規定着してから相互作用の変化イベントを経験した回数  $g$ 」を以下では「世代」と呼びましょう。この「世代」は元々のシミュレーションでの累計新種導入数で計るべき時間  $t$  の増加関数ですが、各種の実効年齢をはかったり系の状態を理解するためにより本質的な時間の指標です。先ほど示したのと全く同じく、世代  $g$  の FDF は世代  $g-1$  から

$$F_g(m, x) = \hat{\mathcal{E}}\hat{\mathcal{D}}F_{g-1}(m, x), \quad (9)$$

と計算されます。この逐次計算を十分に大きな  $g$  まで（理想的には無限に）行えたとする、これらの各「世代」の FDF の重ね合わせによって系全体のフィットネスの確率密度関数

$$F(m, x) = \frac{\sum_{g=0}^{\infty} F_g(m, x)}{\sum_{g=0}^{\infty} n_g(m)} \quad \left( n_g(m) = \int_0^\infty F_g(m, x)dx \right) \quad (10)$$

が求まります。全系の定常分布であるこの  $F(m, x)$  は、平均場近似を行ったのちの系についての全ての情報を持っています。

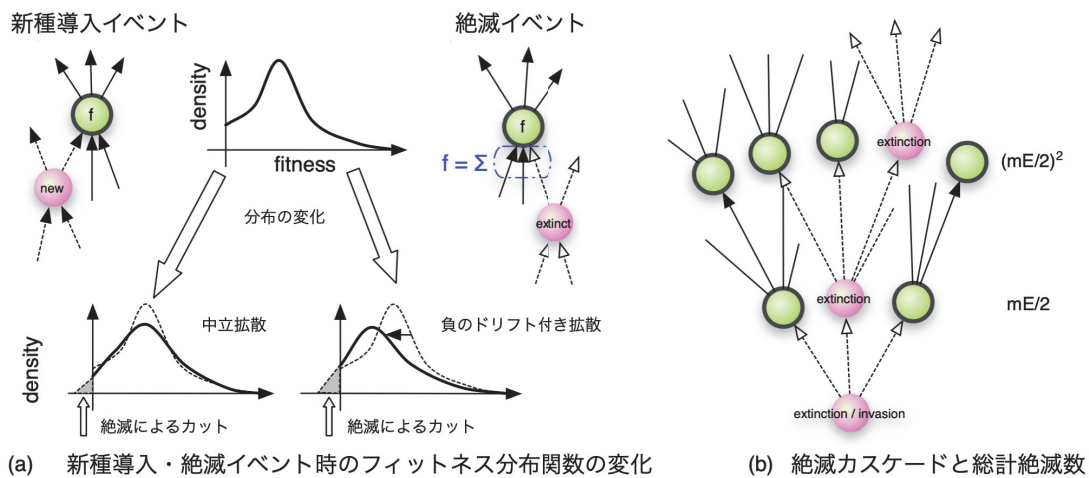


図2 “開放進化系のミニマルモデル” の平均場近似のスケッチ。

#### 4.1.4 相互作用減少イベントに伴う負のドリフト

次に、相互作用変化に伴うフィットネス変化の演算子  $\hat{D}$  が「ポテンシャル中のランダムウォーク」となることを示しましょう。相互作用が増えるイベント、すなわち新種からの相互作用を得る過程については、標準正規分布での揺動が加わるわけですからこの分布の歩幅でのドリフトのないランダムウォークです。これに対して、相互作用を失うイベントについては、フィットネスの変化は揺動に加えて負のドリフトを伴います。これを見るために  $d_i^{in}$  と  $d_i^{out}$  をそれぞれ種  $i$  の入りと出の次数として考えてみます。種  $i$  が隣接種の絶滅によって自分向きの相互作用を失う場合、その失われる相互作用の値の期待値は  $\frac{f_i}{d_i^{in}}$  です。従って、この場合のフィットネス変化は標準正規分布の揺らぎに加えて  $-\frac{f_i}{d_i^{in}}$  だけの平均ドリフトを伴うというのが良い近似になります。また、ある種  $j$  が絶滅した場合にその隣接種として相互作用を失うことになる確率は入次数  $d_i^{in}$  に比例する： $\left(\frac{d_i^{in}}{\sum_{k=1}^N d_k^{out}}\right) d_j^{out}$  ので、「系内のどれかの種が絶滅した場合の種  $i$  の平均のフィットネス変化」は

$$\left\langle -\left(\frac{f_i}{d_i^{in}}\right) \left(\frac{d_i^{in}}{\sum_{k=1}^N d_k^{out}}\right) d_j^{out} \right\rangle_j = -\frac{f_i}{N} \quad (11)$$

また「新種 1 種の導入ステップあたりのフィットネス平均の変化」は全体での絶滅数の期待値  $N_E$  を使って

$$\langle \Delta f_i \rangle = -\left(\frac{N_E}{N}\right) f_i \quad (12)$$

となり、いずれもその種  $i$  が現在持っているフィットネスに線形に依存した負のドリフト項が導かれます。一方、「新種 1 種の導入ステップあたりのフィットネスの分散の変化」は新種導入と絶滅の両方の過程からの寄与により

$$\langle \Delta \sigma^2 \rangle = \frac{1}{N} \cdot \frac{m}{2} \left(1 + \frac{mE}{2} + \frac{mE^2}{2} + \frac{mE^3}{2} \dots\right) = \frac{m}{2N} (1 + N_E) \quad (13)$$

ですので、これらの比

$$\frac{\langle \Delta f_i \rangle}{\langle \Delta \sigma^2 \rangle} = -\frac{2}{m} \left(\frac{N_E}{1 + N_E}\right) f_i \quad (14)$$

は系の大きさ  $N$  に依らず、 $m$  と  $f_i$  によって決まります。またこの比は  $N_E$  の増加関数で、転移点付近 ( $N_E = 1$ ) ではより簡単に

$$\left. \frac{\langle \Delta f_i \rangle}{\langle \Delta \sigma^2 \rangle} \right|_c = -\frac{f_i}{m} \quad (15)$$

となります。

以上から、演算子  $\hat{D}$  は式 (15) のドリフトと標準正規分布による折り畳みの過程であり、特に転移点直上では分散 1 のガウス分布（標準正規分布）に従うホワイトノイズ  $\eta$  を用いて以下の様に書かれるドリフト付きランダムウォークであるということが分かりました。

$$\hat{D}: \Delta f_i = -\frac{f_i}{m} + \eta, \quad (16)$$

## 4.2 転移点の評価

フィットネス分布関数 (FDF) によって系を記述するという「平均場近似」とそのもとでの系の時間発展について整理ができたところで、以下ではこの取り扱いで転移をどう捉えるについて説明します。

### 4.2.1 平均場描像における上側転移点の評価

全系の FDF から計算できる重要な量は「相互作用の変化イベントあたりの平均絶滅確率」です：

$$E(m) = 1 - \int_0^\infty \left( \hat{\mathcal{E}} \hat{\mathcal{D}} F(m, x) \right) dx = \frac{\int_0^\infty F_0(m, x) dx}{\sum_{g=0}^\infty n_g(m)} = \frac{1}{\sum_{g=0}^\infty n_g(m)}. \quad (17)$$

この確率を用いて、新種が一回導入されたときにその直接の影響で絶滅する種の数の平均を  $mE/2$  と見積もることができます。そのような絶滅はさらにその種に繋がっている種の絶滅も引き起こす可能性がありますから、「生成系は大体平均次数  $m/2$  のランダムネットワークで近似できる構造をしている」という観察を生かすと、無限に大きな系においては連鎖的な絶滅も含んだ絶滅の総数の期待値  $N_E$  も簡単な幾何級数で

$$N_E = \sum_{n=1}^\infty \left( \frac{mE}{2} \right)^n = \frac{mE}{2 - mE} \quad (18)$$

と求まります。

$N_E = 1$  は新種 1 種追加あたりに平均 1 種が絶滅で失われることに対応していますから、これが系が成長できるかどうかの転移点に対応することになります。絶滅率の関数で書けば、以下の自己無撞着方程式の解が転移点の相互作用本数  $m_c$  を与えるといってもいいでしょう：

$$m_c E(m_c) = 1. \quad (19)$$

残った問題は、FDF や  $E$  を  $m$  の関数として求めることです。

### 4.2.2 平均場モデルの絶滅率 $E$ の振る舞いと転移の機構

平均場描像によってネットワーク構造を無視して単純化したモデル (式 (9)) の FDF や  $E$  は、せつかくの近似にも関わらず残念ながらすばっと計算することができません\*8。具体的には、 $F_0$  にもとづいて式 (9) から  $F_1$  を計算することはでき、この一番若い世代の分布関数からも、分布の時間発展や  $m$  への依存性の様子について色々と分かることがあります。しかしながらこの最初の世代の計算で誤差関数が出て来てしまうので、この逐次計算をさらに進めることができません。計算過程に誤差関数が出て来てしまった原因は相互作用の増減とそれに応じての絶滅という、大きく

\*8 もし計算できたり、良いアイデアを思いついたらぜひ教えてください！

かつ離散的な時間変化に対応する「折り畳み積分 → カット」の操作の取り扱いにくさのためです。この離散的变化を、時間的に連続な拡散過程に置き換えるという更なる簡単化をすると、馴染みのある拡散方程式による表現とコンパクトな解を得ることができます。しかしながら、この場合は系の振る舞いが  $m$  に依らないという結果になり、転移を議論すること自体ができないことが分かります。これらの詳細については後の6節に回しますが、色々で見積もりの計算を試みることを通じて系の性質と有限相/発散相転移の原因についての理解が深まりますので興味や余裕があったら読んでみてください。

転移の機構の理解を深めたというところで手計算の成果としては満足することにして、以下では転移点 genuinely 平均場の扱いで出てくるかどうかとその位置について数値的に評価します。平均場描像の過程 (式 (9)) は、相互作用変化によるフィットネス変化に対応した畳み込み操作とフィットネス 0 以下の除去の操作を具体的に書くと

$$F_{g+1}(m, x) = \begin{cases} 0 & (x \leq 0) \\ \int_0^\infty \beta^{-1} F_g(m, \beta^{-1}\xi) G(1, x - \xi) d\xi & (x > 0) \end{cases}, \quad (20)$$

という分布の更新式になります。ここで  $\beta = 1 - \frac{2N_E}{m(1+N_E)}$  はフィットネスに線形に比例した負のドリフト効果を表す縮小率です。この縮小率  $\beta$  は新種導入当たりの平均絶滅数  $N_E$  の減少関数で、また平均絶滅率  $E$  は  $\beta$  の増加関数です。このことから、転移点の評価には種数増減に中立な条件:  $N_E = 1$  と  $\beta = 1 - \frac{1}{m}$  を採用して  $E$  を見積もれば良いことが分かります。

上記の条件について数値的に求めた  $E$  と、系の振る舞いを決めるキーとなる量  $mE$  を 図 3 に示します。ここで確かめられるように、 $E$  は  $m$  につれて減少します。この傾向については若い世代について手計算したものや拡散過程で見積もったものと一緒で、平均の相互作用数  $m$  が大きいほうがフィットネス分布が幅広になることに起因しています。転移が起こるか、どこで起こるかを

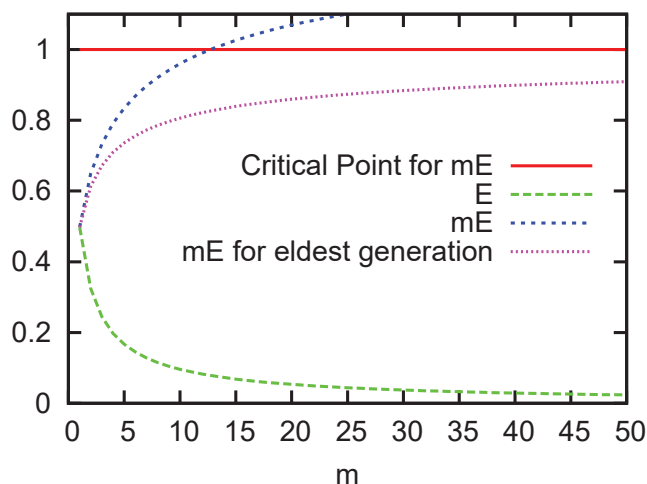


図 3 平均場モデルにおける平均絶滅率  $E$  と系の“脆さ”パラメーター  $mE$  の  $m$  依存性。

知るために重要なのは減少のスピードなのですが、数値的に求めた  $E$  の減少は  $m^{-1}$  より遅いことが分かります。このため  $mE$  は  $m$  について線形より遅いながら増加し、

$$m_c^{\text{平均場}} = 13 \quad (21)$$

近辺で転移点 1 をよぎります。オリジナルのモデルでの転移点は  $m_c = 18.5$  でしたからこれでもまだ 3 割ほどずれていますが、大胆な平均場近似を行ったことを考えると満足すべき結果と言えるでしょう。

平均場モデルの扱いの最後に、十分に数多くの変化を経験した世代の定常分布形状： $F_* = F_{g \rightarrow \infty}$  だけで系の振る舞いを代表させることを考えてみましょう。この世代の分布関数は、再帰的方程式

$$S_* F_*(m, x) = \int_0^\infty \beta^{-1} F_*(m, \beta^{-1} \xi) G(1, x - \xi) d\xi \quad (22)$$

の解として定義されるので、もしこれで良いなら漸化式的なステップ全ての情報が必要な上の場合よりコンパクトで簡単な理解と言えます。しかしながら、より多くの変動を生き延びたこれら長命種の絶滅率は系の平均より低いので、この定常分布と対応する生存率  $S_*$  を用いた評価からは有限相への転移点が現実的な  $m$  の範囲に得られないことが分かります (図 (3))。式 (17) のように、種が新しくやってきてからやがて絶滅するまでの全ての世代の平均を取るというのも省略してはいけないポイントだということが分かりました。

以上の結果から、転移の機構が次のように要約できることが分かりました。

1. 種数の成長率の転移は新種導入という大きな擾乱への系の頑健性（安定性，脆弱性）の変化に対応している
2. この系の頑健性を決めている機構は基本的に「個々の種の頑健性は相互作用が多い方が高い」 $\Leftrightarrow$ 「ある種が絶滅した際の系全体へのインパクトは、相互作用数が多い方が大きくなる」という相反する効果の間のバランスである
3. 上記のバランスを決める、各種の絶滅率  $E$  とその  $m$  への依存性を決めているのはある程度の組織化と選別の効果（世代に応じた分布関数の変化）であって、それにはこの過程の性質である「現状のフィットネスに比例した負のドリフト項」と「フィットネス変化の離散性（大きな摂動の扱い）」の両方が本質的である
4. 自然に含まれる「負のドリフト」のため、フィットネスが際限なく高くなったりいつまでも絶滅しないような種が出現したりすることは無い（分布形状の時間発展は放物型ポテンシャル中の拡散過程で近似される）

これくらいにまとめておけば、このミニマルなモデルで見た機構について、もっと複雑な拡張モデルや現実の系に適用したり比較したりすることができそうです。

## 5 拡張モデルと複雑性-安定性関係の再訪

現実の大規模な系の複雑性-安定性関係について考えるためのミニマルなモデルを導入し、そこで起きる転移とその機構について論じてきました。以下ではこの結果をもとに複雑性-安定性関係に関わる話題に戻って考えてみます。

### 5.1 拡張モデル

導入したモデルの示す転移が（少々荒っぽい）平均場近似に基づいて理解できたことは、元にしたモデルを少々拡張しても転移の構造は保たれるのではという期待<sup>\*9</sup>を抱かせます。以下ではそれら拡張モデルについて分かっていることを紹介しましょう。

#### 5.1.1 相互作用の重みと次数分布

相互作用の重み  $a_{ij}$  の分布関数を正規分布から他の期待値 0 の分布（例えば  $(-a, a)$  の一様分布）に変更しても、相転移点の位置は少しか変わりますが相図の構造は保たれます。「少々」では済まない変更として Cauchy 分布<sup>\*10</sup>を採用した場合でさえも、「ほどほどの相互作用本数の範囲にのみ発散相が存在する」という構造は保たれます。さらに、 $a_{ij}$  の期待値がぴったり 0 でない場合にも、期待値が正の場合は発散相の幅が広がり負の場合は狭まりますが、2 回転移の構造はすぐに消えたりはしないことが分かります。相互作用の与え方のもう一つの変更は、ミニマルモデルで  $m$  本と決め打ちした相互作用の数に分布を持たせることです。この拡張についても、初期に与える相互作用本数の平均を  $m$  の代わりにとれば相図の構造はほぼ保たれることが確認できます。より非自明な例として、scale-free ネットワークの生成ルールとして有名な「優先的選択ルール」<sup>\*11</sup>によって新種の接続先を与えるようにしても相図の構造は変わりません。

#### 5.1.2 相互作用の双方向性

ミニマルモデルでは相互作用は一方向的な「影響」の組み合わせとして表現しましたが、実際の系では要素間の関係性には双方向性がある場合が多いといえます（共生・協力、寄生・収奪、競争・相互阻害など）。この双方向性の影響を考えるためにまず相互作用がいつでも双方向的だとだけした（双方向の相互作用項には相関無し）モデルを調べると、相互作用が少ない方での有限相が消失します。これは元のミニマルモデルでは見られなかった顕著な構造化（協力し合う相互作用が選択的に残る）が起こるためです。上側の転移点も、この設定について平均場近似描像から同様に見積

<sup>\*9</sup> 現実の系と関連している方が当然嬉しいので、ある程度広いモデルスペースに普遍的な機構であるほうが良い。

<sup>\*10</sup> 正規分布と異なる安定分布に属し、重みの分布が本質的に幅広い（モーメントが発散している）場合の代表として捉えられる。

<sup>\*11</sup> 既存ノードの次数に線形に比例させて新規リンクの接続先を選ぶ。フィットネス計算や絶滅などなくただノード数を増やしてゆく過程（BA model）では、次数分布が冪指数  $-3$  であるべき分布に従ういわゆる scale-free なネットワークが生成される。

もった位置より2倍ほど高くずれます。しかしながら、相互作用があまり多すぎると有限相に戻ってしまうという転移の存在自体は維持されます [17]。

### 5.1.3 「速い」ダイナミクスと「遅い」ダイナミクスのまじりあい

元祖ミニマルモデルでの簡単な絶滅ルールは、新種の出現が時間的に稀に起きるとして、その系で無限に待った場合にある種の例えばポピュレーションが本当に0をよぎるかどうかの判定をモデル化したものとも見做せます\*<sup>12</sup>。場合によっては、新種の侵入・出現の頻度が高く、系の速いダイナミクスの緩和時間と分離できないかもしれません。また、考える系によっては、不利な状況に陥った種は相互作用の意味でほぼ見えなくなったり休眠状態に入ってからしばらくして本当に不可逆的な絶滅に至る場合があります。このような場合についてのギャップを埋めるため、フィットネスが0以下になった種を即座に絶滅させるのではなく休眠状態で一定時間生き延びるというふうに拡張したモデルについても研究をしてみました。この場合、系のダイナミクスがより複雑になったり新種の導入に対して系がより頑健になったりする効果があることが分かりました [18]。

## 5.2 実データとの比較

今回紹介した転移機構がある程度広いモデルに共有されるものであることを見てきました。これが本当に現実と関係があるかどうかについて、講義では以下の点などを中心に現実のデータと比較して議論します。また、今回この紙面では安定性の問題に焦点を絞りましたが、大規模で複雑な系の動態については興味深い話題が他にもたくさんあります。これらについては、株式市場 [19] や Wikipedia [20]、土壤微生物群集系などの解析の試みについて紹介しながら議論する予定です。

### 5.2.1 相互作用数の制限

現実の複雑ネットワークの構造のリストからは、非常にさまざまな系のリンク数が系のサイズに依らず（数百のものもあれば数百万のものもある） $O(10)$  であるという、今回の転移との奇妙とっていい一致が見出せます [21]。よりタイトな比較としては、実際の生態系でのノード数とリンク数とのスケーリング関係を検証した研究 [22] から確かになにか相互作用の本数に制限がありそうなこと、しかしながらその上限は当然1本近辺ではなく、20本程度であるというより一致した結果が得られています。

### 5.2.2 種の寿命分布

系の安定性の特徴を探る鍵としてよく研究されているのが「種の寿命分布」です。今回のモデルは、何も構造が無い場合に対応する指数分布よりは幅が広いがべき分布よりは狭い寿命分布を予言します。これは実際に、古生物の化石データ [23, 24] やコンビニでの商品陳列寿命 [25] で観測されているクラスに対応し、一方で企業の寿命分布（指数分布） [26, 27] とは異なるようです。

---

\*<sup>12</sup> 実際にミニマルモデルでの絶滅条件に対応する自然な相互作用項の例が示せます。



## 6 Appendix: 平均場近似のフィットネス分布関数と絶滅率 $E$ の解析的見積もり

以下では式 (9) の世代更新プロセスを手で計算することを試みてみましょう。これは結局うまく完遂できないのですが、今回の系の振る舞いや拡張モデルの性質を予想する場合などのための良い示唆が得られます [28]。

### 6.1 ドリフト項を省略した場合

#### 6.1.1 もっとも若い種の分布関数

計算の簡単のため、負のドリフト効果 (式 (15)) を無視した場合を考えましょう。この場合、式 (7) は以下の様に具体的に計算できます：

$$F_1(m, x) = \int_{-\infty}^{\infty} F_0(m, \xi) G(1, x - \xi) d\xi = 2 \int_0^{\infty} G(\sigma_m, \xi) G(1, x - \xi) d\xi \quad (23)$$

$$= \frac{\exp\left\{-\frac{x^2}{2(1+\sigma_m^2)}\right\}}{\pi\sigma_m} \int_0^{\infty} \exp\left\{-\frac{\left(\xi - \frac{\sigma_m^2}{1+\sigma_m^2}x\right)^2}{2\left(\frac{\sigma_m^2}{1+\sigma_m^2}\right)}\right\} d\xi \quad (24)$$

$$= \frac{\exp\left\{-\frac{x^2}{2(1+\sigma_m^2)}\right\}}{\pi\sqrt{1+\sigma_m^2}} \int_{-\sqrt{\frac{\sigma_m^2}{1+\sigma_m^2}}}^{\infty} \exp\left\{-\frac{\zeta^2}{2}\right\} d\zeta \quad (25)$$

$$= 2G\left(\sqrt{1+\sigma_m^2}, x\right) \Phi\left(\left(\sqrt{\frac{\sigma_m^2}{1+\sigma_m^2}}\right)x\right). \quad (26)$$

ここで

$$\Phi(x) \equiv \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^x e^{-\frac{t^2}{2}} dt = \int_{-\infty}^{\sigma x} G(\sigma, t) dt = \frac{1}{2} \left[1 + \operatorname{erf}\left(\frac{x}{\sqrt{2}}\right)\right] \quad (27)$$

は標準正規分布の累積分布で、前出の様に  $\sigma_m = \sqrt{m/2}$  です。ガウス分布の右側半分である  $F_0$  に従う集団のフィットネス分布が、一回の相互作用変化イベントによってどう変化したかを図 4 に示します。こうして得られた  $F_1$  を全域にわたって積分すると、「定着後初めての相互作用変化イベント」に対する生存率が求まります：<sup>\*13</sup>

$$S_1(m) = \int_0^{\infty} F_1(m, \xi) d\xi = \int_0^{\infty} G(\sigma_m, \xi) \Phi(\xi) d\xi = \frac{1}{2} + \frac{\arctan(\sigma_m)}{\pi}. \quad (28)$$

<sup>\*13</sup> この計算には  $G(\sigma, x) = \left(\frac{\sigma'}{\sigma}\right) G\left(\sigma', \frac{\sigma'}{\sigma}x\right)$  と  $\int_0^{\infty} G(\sigma, \xi) \Phi(\xi) d\xi = \frac{1}{4} + \frac{\arctan(\sigma)}{2\pi}$  を使いました。

この表式から、生存率は  $\sigma_m$  について  $S_1(0) = 1/2$  から  $S_1(\infty) = 1$  まで単調に増加する関数であることが分かります。つまり、絶滅率

$$E_1(m) = 1 - S_1 = \frac{1}{2} - \frac{\arctan\left(\sqrt{\frac{m}{2}}\right)}{\pi} \tag{29}$$

は図 4 に示す様な  $m$  の単調減少関数です。この減少の早さが  $1/m$  より遅いことが重要で、この  $E_1$  を式 (19) での全系の  $E$  の代わりとして用いることで、 $m$  の増加に伴って系が多様化相から有限相に転移する傾向については説明できることとなります。しかしながら、この雑な近似から得られる転移点  $m_{c1}$  は

$$m_{c1} \left( \frac{1}{2} - \frac{\arctan\left(\sqrt{\frac{m_{c1}}{2}}\right)}{\pi} \right) = 1 \rightarrow m_{c1} = 6 \tag{30}$$

と、シミュレーションから得られた値から大きくずれています ( $m_c = 18.5$ )。

### 6.1.2 より「年老いた」世代の $E$ の計算

初期に定着してから初めての相互作用変化イベントについての絶滅率  $E_1$  を用いて転移点を計算することはできるが、その値が  $m$  が小さい方に大きくずれていることを見ました。これはつまり、一番若い世代の絶滅率は本当の全系の平均より大きいということを意味します。 $F_0$  と  $F_1$  の形状からも伺える様に、若い世代ほど「生き残りによる選別」がされていないことからこの傾向は自然と言えます。また、より「年老いた」世代の絶滅率が低くなるなら、その程度によってはせっかく今見た転移の説明そのものも消えてしまうかもしれません<sup>\*14</sup>。

これらの問題を解決するためには当然、今進めた世代毎の分布の漸化式 (9) の計算をさらに進めていく必要があります。しかしながら、正規分布の積分（誤差関数）が出てきていることから気づ

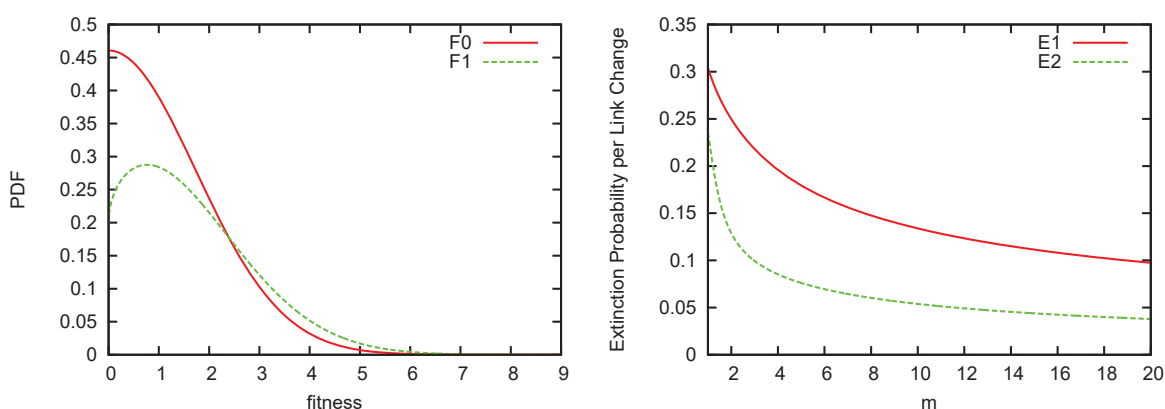


図 4 (左)  $m = 18$  の場合の、定着初期のフィットネス分布  $F_0$  とその後一回相互作用変化を経験した世代のフィットネス分布  $F_1$ 。(右) 相互作用変化イベントあたりの絶滅率  $E_1$  ( $g : 0 \rightarrow 1$ ) と  $E_2$  ( $g : 1 \rightarrow 2$ ) の  $m$  依存性。

<sup>\*14</sup>  $g$  が大きくなるにつれ  $E_g$  が増加するなら転移すること自体は説明できていることになるが、 $E_g$  が  $g$  とともに減少してゆくなれば、ちゃんと計算した全系の絶滅率については  $mE = 1$  となる  $m$  が無いかもしれません。

いている人も多いと思うのですが、このさらなる逐次計算を解析的に進めるのは困難です。とはいえもうちょっとだけ頑張ってみましょう。「2回目の相互作用変化イベントの際の絶滅確率」は、既に計算した  $F_1$  を  $S_1$  で正規化した分布と正規分布の累積分布の畳み込み積分の形で書けます：

$$E_2(m) = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{F_1(\sigma_m, \xi)}{S_1(\sigma_m)} \Phi(-\xi) d\xi \quad (31)$$

$$= 1 - \frac{2}{S_1(\sigma_m)} \int_0^{\infty} G\left(\sqrt{1 + \sigma_m^2}, \xi\right) \Phi\left(\xi \sqrt{\frac{\sigma_m^2}{1 + \sigma_m^2}}\right) \Phi(\xi) d\xi. \quad (32)$$

以下この積分を評価してゆくのですが、少々めんどくさいのでここでは計算の過程については省略します。とにかくこの積分を評価して計算した  $E_2$  は図4に示す様に  $E_1$  よりかなり小さく、しかしながら  $mE$  が  $m$  につれてゆっくりと ( $m$  の1次より遅く) 増加する性質は保っています：

$$mE_2 = \frac{\sqrt{m} \left[ 1 - \frac{5}{6m} + \frac{43}{40m^2} - \frac{531}{336m^3} + \frac{68808}{27773m^4} \dots \right]}{\frac{\pi}{2} + \arctan\left(\sqrt{\frac{m}{2}}\right)}. \quad (33)$$

この  $E_2$  から見積もられる転移点は

$$m_c^{E_2} = 8.64533, \quad (34)$$

と、 $E_1$  から求めたものより実際の値に近くなります。

以上、生き残りを繰り返した世代は絶滅率が下がること、また  $g = 2$  までなら依然として転移の傾向は残ることが確かめられました。このような見積もりの繰り返しを正しく  $g \rightarrow \infty$  まで実行してゆくことは大変そうなのでここで諦めますが、ここまでの不完全な計算でも  $E$  の  $m$  依存性について特徴的な性質を見ることができました。つまり、 $E(m)$  は  $m$  の減少関数ですがその現象のスピードが  $1/m$  より遅く、これによって転移がおこることの説明ができること、またある世代の絶滅率  $E_g$  は  $g$  についての減少関数であることです。

ただし、このまま世代の計算を (近似的にでも) 続けていったとしてその  $E_g$  が下がっていく様子が分からないので、そもそもこの論法で転移が再現できるということの保証にはなっていません。次ではもう少し見通しの良い更なる近似を試してみましょう。

## 6.2 離散性を省略した場合：拡散方程式による解析

平均場扱いしたモデルも、まだ解析するには向いていない難しさが残っていることを見てきました。これは主に「相互作用変化の操作  $\hat{D}$  をしてから、フィットネスが 0 以下をカットする操作  $\hat{E}$  をする」という過程の取り扱いにくさのためでした。これら非可換な離散的操作を  $g$  について連続な過程で置き換えてしまえば良いのでは無いか、と思った方が結構いると思うのですが、それを以下で試してみましょう。

まず、フィットネス変化  $\hat{D}$  の操作に対応する連続的な時間発展を以下の Fokker-Planck 方程式

$$\frac{\partial F(t, x)}{\partial t} = \left(\frac{\sigma^2}{2}\right) \frac{\partial^2 F(t, x)}{\partial x^2} + \mu \frac{\partial(xF(x, t))}{\partial x} \quad (35)$$

で表します。ここで、時間の単位は表記が簡単になる様に

$$t = \frac{\text{新種導入と絶滅の総数}}{\langle N \rangle} = \left(\frac{2}{m}\right) g = \frac{g}{\sigma^2} \quad (36)$$

と取りました。拡散係数はこれまで通り  $m$  に依存し、 $\sigma = \sqrt{m/2}$  です。次に、絶滅の操作  $\hat{E}$  を  $x = 0$  に吸収壁の境界条件を課すことで置き換えます。こうして得られた「平均場近似でのフィットネス分布関数の離散的な時間発展を連続時間に置き換えたさらなる近似モデル」は、Ornstein-Uhlenbeck process として馴染みのある線形ポテンシャル中の拡散過程になりました。

### 6.2.1 中立拡散に対する解

負のドリフトの重要性を評価するため、まずはこのドリフト項を無視した場合について考えてみましょう ( $\mu = 0$ )。この場合、式 (35) はより簡単な拡散方程式：

$$\frac{\partial F(t, x)}{\partial t} = \left(\frac{\sigma^2}{2}\right) \frac{\partial^2 F(t, x)}{\partial x^2} \quad (37)$$

になります。原点  $x = 0$  に吸収壁を置いた今の場合のグリーン関数は、壁の無い時の基本解とそのミラーイメージから

$$\mathcal{G}_t(x, x_0) = G(\sigma\sqrt{t}, x - x_0) - G(\sigma\sqrt{t}, x + x_0) \quad (38)$$

と書けるので、これを用いて初期条件 ( $g = t = 0$ 、つまり新種として現れたばかりの集団)

$$F(0, x) = \begin{cases} 0 & (x \leq 0) \\ 2G(\sigma, x) & (x > 0) \end{cases} \quad (39)$$

に対応する解を構成すると

$$F(t, x) = 2G(\sigma\sqrt{1+t}, x) \left[ 2\Phi\left(\frac{x}{\sigma\sqrt{t(1+t)}}\right) - 1 \right] \quad (40)$$

を得ます。離散過程の時同様、この分布を  $x$  で積分したものは初期定着集団のうちで時刻  $t = g/\sigma^2$  まで絶滅しない種の率（生存率）で、これを計算すると

$$\tilde{n}(t) = 4 \int_0^\infty G(\sigma\sqrt{1+t}, x) \Phi\left(\frac{x}{\sigma\sqrt{t(1+t)}}\right) dx - 1 \tag{41}$$

$$= 4\sigma\sqrt{t(1+t)} \int_0^\infty G(\sigma\sqrt{1+t}, \sigma\sqrt{t(1+t)}s) \Phi(s) ds - 1 \tag{42}$$

$$= 4 \int_0^\infty G\left(\frac{1}{\sqrt{t}}, s\right) \Phi(s) ds - 1 = \left(\frac{2}{\pi}\right) \arctan\left(\frac{1}{\sqrt{t}}\right) \tag{43}$$

となります。従って、世代  $g$  の表記での生存率の関数は

$$n(g) = \left(\frac{2}{\pi}\right) \arctan\left(\frac{\sigma}{\sqrt{g}}\right) \tag{44}$$

となります。ここから、世代  $g$  の集団の絶滅率が

$$e(g) = \frac{1}{n(g)} \left(-\frac{dn(g)}{dg}\right) \tag{45}$$

と計算でき、またこれを用いて系全体の「相互作用変化当たり絶滅率」 $E$  が以下の様に得られます：

$$E = \int_0^\infty \left(\frac{n(g)e(g)}{\int_0^\infty n(\gamma)d\gamma}\right) dg = \frac{1}{\int_0^\infty n(\gamma)d\gamma} \tag{46}$$

$$= \frac{1}{\left(\frac{2}{\pi}\right) \left[\int_0^\infty \arctan\left(\frac{\sigma}{\sqrt{\gamma}}\right) d\gamma\right]} = \frac{\pi}{4\sigma^2 \left[\int_0^\infty \frac{\arctan(\xi)}{\xi^3} d\xi\right]} \tag{47}$$

$$= \frac{\pi}{m \left[\left(\frac{1+\xi^2}{\xi^2}\right) \arctan(\xi) + \frac{1}{\xi}\right]_{\xi=\infty}^0}. \tag{48}$$

従って、系が成長できるかできないかを定める量であった

$$mE = \frac{\pi}{\left[\left(\frac{1+\xi^2}{\xi^2}\right) \arctan(\xi) + \frac{1}{\xi}\right]_{\xi=\infty}^0} \tag{49}$$

は、 $m$  に依らずに 0 ということになります。つまり、負のドリフト項を無視したこの場合は  $m$  に依らずに多様化相（発散相）のみを再現することが分かりました。

### 6.2.2 負のドリフト項ありの場合

負のドリフト項を無視したこの場合に  $m$  に関わらず多様化相しか出てこないことを見ましたが、この原因となる絶滅率の低さは、中立的な拡散過程では一部の種が永遠に原点に戻ってこないことが無いという性質と関係しています (図 5)。負のドリフト項の重要性が分かったところで、これを無視しない式 (35) で計算してみましょう。式 (35) の初期条件  $P(0, x) = \delta(x_0)$  に対する解は、時間に依存した中心と広がりを持つガウス分布

$$G(e_1(t)\sigma, x - e_2(t)x_0) \tag{50}$$

です。ここで、中心位置と幅の変化を表す項  $e_1, e_2$  はそれぞれ以下の様に振る舞います：

$$e_1(t) = \sqrt{\frac{(1 - e^{-2\mu t})}{2\mu}}, \quad e_2(t) = e^{-\mu t}. \tag{51}$$

吸収壁条件に対するグリーン関数は先ほどと同様、今求めた基本解とそのミラーイメージとから構成されます：

$$\mathcal{H}_t(x, x_0) = G(e_1\sigma, x - e_2x_0) - G(e_1\sigma, x + e_2x_0). \tag{52}$$

これを用いて、初期条件 (39) に対応するフィットネス分布関数は

$$F(t, x) = 2 \int_0^\infty G(\sigma, \xi) \left[ G(e_1\sigma, x - e_2\xi) - G(e_1\sigma, x + e_2\xi) \right] d\xi \tag{53}$$

$$= 2G\left(\sqrt{e_1^2 + e_2^2} \sigma, x\right) \left[ 2\Phi\left(\frac{e_2}{\sigma e_1 \sqrt{e_1^2 + e_2^2}} \cdot x\right) - 1 \right], \tag{54}$$

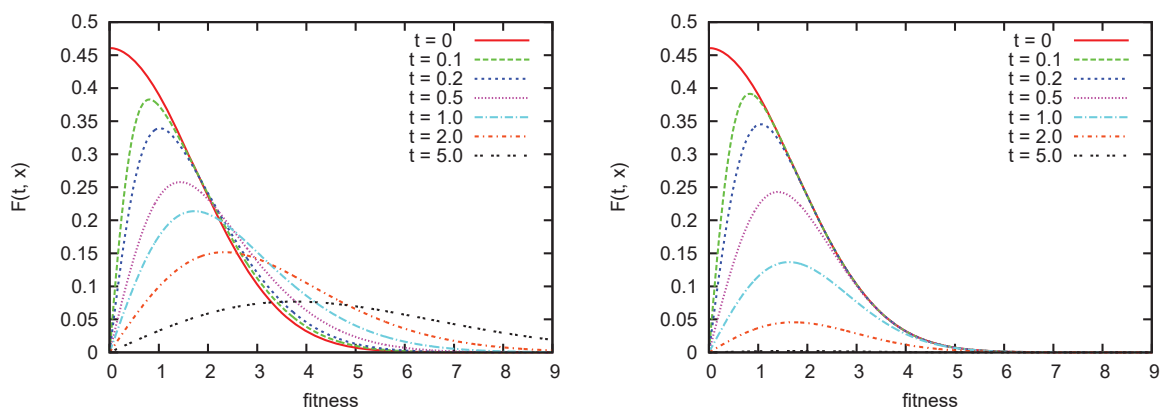


図 5 (左) ドリフトのない中立的拡散の場合 (式 (40)) のフィットネス分布関数。(右) 負のドリフト項を取り入れた場合 (式 (54)) のフィットネス分布関数。中立拡散のもとではフィットネス分布は時刻とともに広がってゆき、これが平均絶滅率  $E$  の低下と多様化相のみの再現の原因となる。負のドリフト項を正しく取り入れた場合はコンパクトな定常分布形状に近づきながら減衰してゆくが、この分布から計算される絶滅率は常に有限相を示唆する。

と求まります。中立的拡散の場合と異なり、確かにこの解はどの時刻でも有限な範囲内に収まった分布です (図 5)。生存率は

$$\tilde{n}(t) = \int_0^\infty \left[ 4G\left(\sigma\sqrt{e_1^2 + e_2^2}, x\right)\Phi\left(\frac{e_2}{e_1\sigma\sqrt{e_1^2 + e_2^2}} \cdot x\right) - 2G\left(\sqrt{e_1^2 + e_2^2} \sigma, x\right) \right] dx \quad (55)$$

$$= 4 \left( \frac{1}{4} + \frac{\arctan\left(\frac{e_2}{e_1}\right)}{2\pi} \right) - \frac{2}{2} = \left(\frac{2}{\pi}\right) \arctan\left(\frac{e_2}{e_1}\right) \quad (56)$$

$$= \left(\frac{2}{\pi}\right) \arctan\left(\sqrt{\frac{2\mu}{e^{2\mu t} - 1}}\right) \quad (57)$$

となり、またこれから計算される  $t$  あたりの全系の絶滅率は有限な値となります：

$$\tilde{E} = \frac{1}{\int_0^\infty n(t)dt} = \frac{\pi/2}{\int_0^\infty \arctan\left(\sqrt{\frac{2\mu}{e^{2\mu t} - 1}}\right) dt} = \frac{\pi/2}{2 \int_0^\infty \frac{\arctan(s)}{s(s^2 + 2\mu)} ds} \quad (58)$$

$$= \frac{\mu}{\log(1 + \sqrt{2\mu})}. \quad (59)$$

しかしながら、この絶滅率が  $\sigma$  に依存しない形であることは「相互作用変化イベント ( $g = \frac{m}{2}t$ ) あたりの絶滅率」

$$E = \frac{2\mu}{m \log(1 + \sqrt{2\mu})}, \quad (60)$$

が  $m^{-1}$  に比例すること、従って転移に関わるパラメター  $mE$  は  $m$  に対して変化しないことを意味します。系の成長率がほぼ 0 である転移点近傍では  $\mu = 1/2$  ですから、これを用いて評価した値

$$mE = \frac{1}{\log 2} = 1.4427 \dots (> 1) \quad (61)$$

はパラメター  $m$  に依らず有限相のみが出てくることを結論するものです。

この計算結果は、フィットネスの変化を時間的に連続に揺らぐものとしたさらなる近似の意味を振り返ると自然なものと言えるかもしれません。本来のモデルではあくまで離散的な種の導入・絶滅の影響としてフィットネスが変化するので、小さな揺らぎに常にさらされているという状況は  $m \rightarrow \infty$  でより良くなる近似だからです。以上の Fokker-Plank 方程式を用いた計算から、シミュレーションで見た転移を再現するにはモデルの性質として自然に出てくる負のドリフト項と、計算には邪魔であった離散的で大きな摂動を扱うことの二つが本質的に重要であることが分かりました。

## 参考文献

- [1] M. R. Gardner and W. R. Ashby, Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature* **228**, 784–784 (1970).
- [2] R. M. May, Will a large complex system be stable? *Nature* **238**, 413–414 (1972).
- [3] S. Allesina and S. Tang, Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* **483**, 205–208 (2012).
- [4] Pimm, S. L. Complexity and stability: another look at MacArthur’s original hypothesis. *OIKOS* **33**, 351–357 (1979).
- [5] E. Benincà, J. Huisman, R. Heerkloss, K. D. Jöhnk, P. Branco, E. H. Van Nes, M. Scheffer, and S. P. Ellner, Chaos in a long-term experiment with a plankton community. *Nature* **451**, 822–825 (2008).
- [6] P. Bak, and K. Sneppen, Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution. *Phys. Rev. Lett.* **71**, 4083–4086 (1993).
- [7] R. V. Solé and J. Bascompte, Are critical phenomena relevant to large-scale evolution? *Proc. R. Soc. Lond. B* **263**, 161–168 (1996).
- [8] R. Albert, H. Jeong, and A.-L. Barabási, Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* **406**, 378–82 (2000).
- [9] D. J. Watts, A simple model of global cascades on random networks. *PNAS* **99**, 5766–5771 (2002).
- [10] A. A. Moreira, J. S. Andrade, H. J. Herrmann, and O. I. Joseph, How to make a fragile network robust and vice versa. *Phys. Rev. Lett.* **102**, 018701 (2009).
- [11] S. V. Buldyrev, R. Parshani, G. Paul, H. E. Stanley, and S. Havlin, Catastrophic cascade of failures in interdependent networks. *Nature* **464**, 1025–1028 (2010).
- [12] H. J. Herrmann, C. M. Schneider, A. A. Moreira, J. S. Andrade, and S. Havlin, Onion-like network topology enhances robustness against malicious attacks. *J. Stat. Mech.* 2011, P01027 (2011).
- [13] P. J. Taylor, Consistent scaling and parameter choice for linear and generalized Lotka-Volterra models used in community ecology. *J. theor. Biol.* **135**, 543–568 (1988).
- [14] P. J. Taylor, The construction and turnover of complex community models having generalized Lotka-Volterra dynamics. *J. theor. Biol.* **135**, 569–588 (1988).
- [15] K. Tokita and A. Yasutomi, Mass extinction in a dynamical system of evolution with variable dimension. *Phys. Rev. E* **60**, 842–847 (1999).
- [16] T. Shimada, A universal transition in the robustness of evolving open systems. *Scientific Reports* **4** 4082 (2014).
- [17] F. Ogushi, Kertész, K. Kaski, and T. Shimada, Enhanced robustness of evolving open



- systems by the bidirectionality of interactions between elements. *Scientific Reports* **7**, 6978 (2017).
- [18] F. Ogushi, Kertész, K. Kaski, and T. Shimada, Temporal inactivation enhances robustness in an evolving system. *J. of Royal Society Open Science* **6**, 181471 (2019).
- [19] M. C. Münnix, T. Shimada, R. Schäfer, F. Leyvraz, T. H. Seligman, Thomas Guhr, and H. Eugene Stanley Identifying states of a financial market. *Scientific Reports* **2**, 644 (2012).
- [20] F. Ogushi, Kertész, K. Kaski, and T. Shimada, Ecology in the digital world of Wikipedia. arXiv:2105.10333
- [21] R. Albert and A.-L. Barabási, Statistical Mechanics of Complex Networks. *Rev. Mod. Phys.* **74**, 47 (2002).
- [22] T. C. Ings *et al.*, Ecological networks – beyond food webs. *J. Animal Ecology* **78**, 253–69 (2009).
- [23] T. Shimada, S. Yukawa, and N. Ito, Life-span of families in fossil data forms q-exponential distribution. *Int. J. Mod. Phys. C* **14**, 1267–1271 (2003).
- [24] Y. Murase, T. Shimada, and N. Ito, A simple model for skewed species-lifetime distributions. *New J. of Physics* **12**, 063021 (2010).
- [25] T. Mizuno, and M. Takayasu, The statistical relationship between product life cycle and repeat purchase behavior in convenience stores. *Prog. Theor. Phys. Suppl.* **179**, 71–79 (2009).
- [26] W. Miura, H. Takayasu, and M. Takayasu, Effect of coagulation of nodes in an evolving complex network. *Phys. Rev. Lett.* **108**, 168701 (2012).
- [27] M. I. G. Daepf, M. J. Hamilton, G. B. West, and L. M. A. Bettencourt, The mortality of companies. *J. of Royal Society Interface* **12**, 20150120 (2015).
- [28] T. Shimada, A Universal Mechanism of Determining the Robustness of Evolving Systems. *in Mathematical Approaches to Biological Systems*, 95–117 (Springer, 2015).