

『生物物理』 Vol. 15, No. 1 (1975) 吉岡書店  
より再録

## 生態系の構造, 安定性, 効率 (I)

京都大学理学部 芦田 廣  
生物物理学教室 川崎 広吉  
丹須 紀六迷

### §1 序

生態系の数理的取り扱い, Volterra, Lotka の仕事に始まると云える. それ以来, 特にこの十年に, この方面の仕事は飛躍的に増大してきた. ここで, この数理的取り扱いを概観すると, 大きく次の二つの流れがあると思われる. その一つは, 言うまでもなく, Volterra, Lotka の仕事の延長上にある力学的方法であり, 他の一つは, 生態系を全体として捉えるような概念を定式化してゆくものである.

前者についてみると, まず Volterra,<sup>1)2)3)</sup> Lotka<sup>4)5)7)</sup>の一連の仕事がある. 又それに相前後して, Kostitzin,<sup>8)</sup> Kolmogoroff<sup>9)10)</sup>が独自に, Volterra, Lotka と同じく, その拡張の非線型連立常微分方程式系を取り扱っている. そこで扱われた系は, 原則的に  $i$  種の個体数  $N_i$  について

$$\frac{dN_i}{dt} = \sum_j a_{ij} N_j N_i$$

の形をしており, Volterra-Lotka 系として知られているもので, 相互作用の係数  $a_{ij}$  を定数として, 系の定常点の力学的安定性, 極限周期軌道 (limit cycle) 存在の条件等, 解の定性的性質が調べられた. さらに, この Volterra-Lotka 系を基礎にしての生物集団の統計力学が, Kerner<sup>11)12)</sup>により展開され, 実際のデータとの対応においても悪くない結果を出している. ところで Volterra-Lotka 系には保存量が存在しており, この保存量が生態系でどんな意味をもつのかは余り明白ではないが, Kerner によって作られた生物集団の統計力学はこの保存量を物理学でのエネルギーと見なす所から生まれている. しかし, この微分方程式系が保存量をもつ事は大きな問題を提起する. というのは, この系が構造不安定である事を示しているからである. 生態系を記述する方程式系が構造不安定であるというのは, 非現実的な様に思われるし, 実際, 相互作用の係数  $a_{ij}$  が定数というのも非現実的である. 最近になって, 多くの学者によって, Volterra-Lotka 系では定

数として扱われていた相互作用の係数  $a_{ij}$  を, より現実的と思われる函数で置き換える事がなされてきた.

こうすれば系は極めて複雑な非線型項を含むことになるが, 一般には構造不安定ではなくなり, より現実的と思われる. (§4 参照) 他方, こう云った非線型連立微分方程式系の上に, 確率論的取り扱いの道も開かれ進められてきた. たとえば Leigh<sup>13)</sup> は Langevin 方程式と同じ方法で Kerner の仕事と同じ結果を出している.

こう云った流れは, しかしながら, フィールドを対象としている生態学者から十分な評価を受けてきたとは決して云えない. それは, こう云ったモデルが果して現実の生態系をどこまで模しているかに対する疑問が根強く存在するからである. Volterra-Lotka 型のモデルにおける相互作用の項の単純さ, 空間性の欠落, 個々の種の特異性の捨象と云った点での非現実性がモデルそのものの問題として指摘され, 個々の種の特異な生活形と多様な種の存在が生態系にとって本質的である事が述べられてきた. 又モデルの仮定を認めてもなおモデルを現実的にすればする程複雑な非線型になり, 解の解析が困難になる. そのため, 複雑な系の場合には, 解はいくつかの数値を仮定して計算機で数値的に解かれるにすぎず, その採用した数値の不確かさ, 任意性が, 解の信頼性を減少させることにもなってきた. さらに, 生態系のモデルでありながら, そのモデルの妥当性を検証するデータを実際のフィールドで集めることは非常に難しい事が多いのである. モデル設定, そこからの演繹, 実際のデータとの比較, モデルの修正と云うモデル化の過程が生態系については十分機能していないのであり, こういう数理モデルが生態系の理解に役立つとは思えないと云われてきた.

しかし, もちろん今の様な非線型方程式系は十分ではないけれど, それでも生態系内の個体と個体の相互作用の仕方がある程度妥当と思われる形で定式化したという意味で, Volterra-Lotka 系とその拡張モデルを評価しない訳にはゆかない. 非常に単純な形をしてい

るが、それでも最も大局的なレベルでは、Volterra-Lotka系の記述が意味をもつのではないだろうか。対象としている系内の個々の種の特異な生活形についての全てのデータをつみ重ねてゆく事で系全体の挙動を論じる事がほとんど不可能と思われる以上、やはりどこかの段階で抽象化の操作が不可避であり、そう考えればVolterra-Lotkaに始まる力学系は第一段階の近似として評価されるべきである。

さて力学的方法とは独立して、主に生態学者の側から、生態系の状態を把握し、その時間変化を記述するいくつかの巨視的概念が提出され、数学的に又は図形的に定式化されてきた。主なものをあげても、多様度(diversity)、複雑度(complexity)、総代謝率(gross turn over rate)、効率(eficiency)、成熟度(maturity)等がある。

生態系における種の多様性は生態系の著しい特徴であり、古くから注目されていた。それで、Fisher, Corbet, Williams<sup>14)</sup>が定式化して以来、多様度はSimpson,<sup>15)</sup> Good,<sup>16)</sup> McIntosh,<sup>17)</sup> Pielou,<sup>18)</sup> Margalef<sup>20)</sup>等多くの生態学者によって種々の形の定式化が行われてきた。特に近年はShannonの情報量の定義が多様性の指標に用いられてきている。一方、この多様度が生態系の静的構成の側面に注目しているのに対して、系のどちらかという動的構造に着目して複雑度という概念も提出されている。これは系内の種と種の関係のあり様を示すもので、競合(competition)、共生(cooperation)、食被食関係(pre-y-predator relation)等、食物連鎖(food web)のパターンの複雑さに関係した概念である。たとえば、MacArthur<sup>21)</sup>は食物連鎖の各径路の確率を系の安定性の指標とし、それで複雑度を定義している。又もつとよく知られた概念には栄養段階(trophic level)がある。これは、食物連鎖を分類して順序付けたもので、エネルギーに換算した時、緑色植物等の生産者の生物体量(biomass)が最も大きく、草食動物、肉食動物と上位の栄養段階になるに従って生物体量は小さい事がエネルギーピラミッドとして知られている。

さらに、こうした系全体の巨視的な概念を用いて、生物学の最大の問題の一つである遷移、進化の過程を生態系から把える事もなされてきた。古くは、Lotka<sup>6)</sup>の仮説がある。これは、進化は系の束縛条件の中で系内の全エネルギー流を最大にする様に変化してゆくというのを熱力学第4法則として認めようと言うものである。またH. T. Odum<sup>22)</sup>は、物理学からの類推で、力とそれに対応する流れとの積でもってpowerを定義し、Lotkaの云うエネルギー流の代りに、進化はpowerが最大に

なる様に進んでゆくと主張している。Margalef<sup>23)</sup>はもっと明確な定式化をしている。すなわち、Margalefは、生態系は成熟度を最大にするべく変化するという。この成熟度は、系の総代謝率 $\pi = (\text{系の単位時間, 単位面積当りの生産量}) / (\text{系の単位面積当りの生物体量})$ を用いて測られる。生態系は総代謝率のより小さい状態へ、成熟度のより大きい状態へ遷移してゆくと云う事なのである。この総代謝率は、その逆数 $1/\pi$ を考えればよく理解できる。逆数は、単位生産量で維持している系の生物体量に当り、言い換えれば、単位入力エネルギーが維持する生態系の大きさに対応する。こう考えれば、 $1/\pi$ は系の効率というものになっていることが判る。遷移や進化は効率のよりよい方向へ変化していると言う訳なのである。更にMargalefは、成熟度の大きい状態は、多様度の大きい系により実現されるとも云っている。

さて、こうした生態系の巨視的概念は主に生態学者の直観と観察に基づいて提出され、定式化がなされ、又実際のデータとの対応が調べられてきた。しかし、この様な概念には、明確に定式化のできないものや、Hurlbert<sup>24)</sup>が多様度について指摘しているように、雑多な定式化がなされ混乱状態にあるものもある。更に、幾つもあるこうした概念の内、どれが生態系の理解にとって基本的意味をもつのが今ははっきりしない等、この面での問題も尽きない。

生態系の数理的取り扱いを上に見てきた様に、二つの流れとして考える時、先に述べたVolterra-Lotka型の力学系と、系全体の巨視的概念との関係についての仕事が今までほとんどなかった事に気がつく。極最近、May<sup>25)</sup>がELton<sup>43)</sup>などの「より複雑な系がより安定である。」という主張に対して、理論的検討を行ない、単にランダムに系の食物連鎖を複雑にしても、系が力学的に安定になるとは云えない事を示している。生態系の安定性(力学としての安定性)は、系の進化の結果生じた極めて巧妙な仕組により達成されているのであり、ランダムな食物連鎖を仮定したのでは得られぬという事なのである。このように、多様度、複雑度、総代謝率といった巨視的概念と、生態系の力学系及び力学的安定性との関係、さらには、遷移、進化といった生態系の時間変化と生態系の力学との論理的結合等が、今後の大きな問題であろうと思われる。もちろんVolterra-Lotka型モデルはより現実的に修正されるべきであろうし、解は単に計算機で数値的に個別に追跡されるだけではなく、解のパラメーター依存性をも十分調べる事が目指されねばならないが同時に、

系の巨視的函数との接点を探す努力もなされてしかるべきであろう。こういう方向を目指して、以下の綜説では、Volterra-Lotka 系を基礎にして、その解の性質を調べると共に、巨視的に系をとらえる概念として総代謝率 $\pi$ をとりあげ、力学系との関連の下に遷移を考えてみることにする。

以下の章の内容を紹介すると、§ 2 では、力学系に入る前段階として、図形表示による生態系の把握を考え、食物連鎖と多様度の新しい指標を提出する。

§ 3 では、生態系を、食物連鎖を通してのエネルギー流の立場で力学的にとらえ、その上で遷移についての Margalef の仮説の数学的定式化を提出する。

§ 4 では、§ 3 で導いた力学系の内に含まれるエネルギー流の函数について、今までに提出されてきているものを参考にして妥当と思われる函数形について詳述する。

以下、続いて § 5 では、連立微分方程式系の定常点の安定性についての一般的考察と、それを生態系の力学系に対して適用した時に導かれる事を調べる。§ 6 では、§ 3 での数学的定式化の解析を容易にする為に、かなり大胆な理想化を行なった二つのモデルを提出する。この理想化を行なった系を用いて、§ 7 では二栄養段階について、§ 8 では四栄養段階について調べ、同時にいくつかの実際のデーターとの比較検討を行なう。

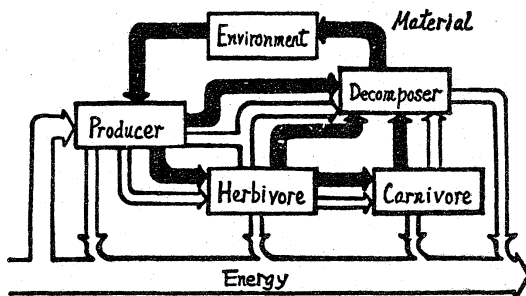


図1 生態系におけるエネルギーの流れと物質の循環

## § 2 図形表示と多様度

### 2.1 図形表示

生態系をエネルギーの流れと物質の循環の両面から図式的に表わしてみると図1のようになる。太陽からの放射エネルギーは生産者(植物)によって生態系内に取り入れられる。このエネルギーの一部はすぐに植物の呼吸によって環境へ戻され、他の一部は、植物を動物が食ひ、さらにその動物が他の動物に食べられると

いういわゆる食物連鎖において、各々の生物体に流れていく。各々の生物体もまた呼吸によってエネルギーの一部を環境へ戻す。落葉や死骸、排泄物の中のエネルギーの一部は分解者(バクテリアや原生動物)へと流れ、その残りは堆積物として化学エネルギーの形で環境に残される。しかし、どの場合でも最終的にエネルギーは熱となって生態系から環境へと逃げていく。このような系の中でそれぞれの生物が保持しているエネルギー(化学エネルギー)をその生物の生物体量(biomass)をいう。それは主に単位面積あたりについてエネルギー単位で測られる。一方、物質循環については光合成によって無機物が有機物に合成され、エネルギーの流れと同様に生物体から生物体へと食物連鎖によって移っていく。各生物体は取り入れた有機物を同化する。同化されない部分(主に排泄物となる)や死骸あるいは落葉の一部は分解者たちによって環境へと戻される。残りは他の生物体に利用されずに環境に堆積していく。又、それぞれの生物体は呼吸によって同化した有機物を分解する。

以上で生態系の概観をしたが、エネルギーの流れからのみ考えると、生態系はもう少し単純化できる。すなわち、分解者たちの利用するエネルギーは他の生物の排泄物や死骸から得られていて、積極的に他の生物体を捕食することはない。又、分解者たちの得たエネルギーがそれらを除いた生態系で再利用されることもあるが、無視できる。そこで分解者たちを外界の環境の一部と見なして生態系を考えることができる。しかし、もし我々が物質循環を考慮に入れるとき、分解者に流れる物質はまた生産者によって多く利用されるので、分解者を環境と区別して生態系を考えなければならない。

生態系をエネルギーの流れの側面からのみ眺めたもう一つの単純な図形(図2)を考察する。図2において、丸印は1つの種を表わし、各々の種の間は食う食われるの関係によって矢印の方向に結ばれている。その他の矢印は生産者によって捉えられる太陽放射エネルギーの流れや生物体の呼吸によって環境へ逃げるエネルギーの流れを示している。このような図を使って、生態系についての2, 3の性質を調べる。特に、生態系全体についての種々の特徴的性質を議論することができる。

### 2.2 複雑さと多様度

生態系の食物連鎖において、エネルギーは植物から動物へ、動物から動物へと段階をおって流れるが、ある生物が生産者から数えて何段階目に位置するかを示

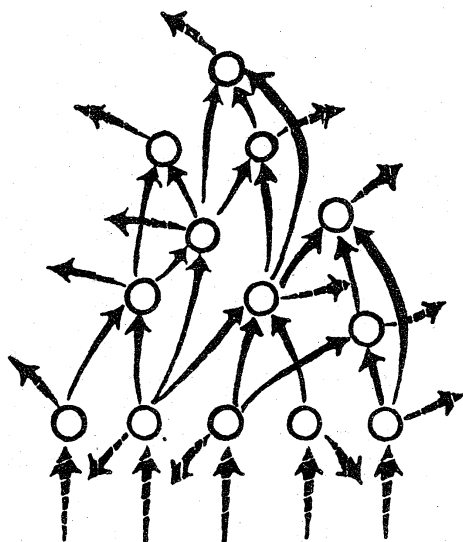


図2 食物連鎖 (丸印は種、矢印は種間のエネルギーの流れ、破線の矢印は環境からと環境へのエネルギーの流れを表わす)

す指標が考えられる。同じ数の段階をへて食物を得ている種を同じ栄養段階にあるという。たとえば、植物は第1栄養段階、植物を食べる動物(草食動物など)は第2栄養段階、さらに、その動物を食べる動物(肉食動物など)は第3栄養段階にあるという。生態系食物連鎖の中で各々の種がどのような位置を占めているかを示すもう1つの指標を次のように定義することができる。いま注目している種を種*i*とする。食物連鎖の図(図3)の中で、矢印によって種*i*に到達することのできる種すべての集合を $T_i$ とする。 $T_i$ にはそこに含まれるどの種からも種*i*に流れ込むことのできるエネルギーの道がある。この集合 $T_i$ はすべての種の部分集合をなし、種*i*は $T_i$ の中で最高位の栄養段階にある。集合 $T_i$ を栄養コロニー(trophic colony)と呼ぼう。あるいは種*i*は栄養コロニー $T_i$ をもつともいえる。図3では破線で囲まれた種の集合が栄養コロニーを示している。 $T_i$ の中の種と種を結ぶ矢印の数と太陽輻射エネルギーの流れを表わす矢印の数との和を種*i*の食物連鎖指標(food web index)といい、 $I_i$ で表わす。図3の縦軸目もりは各々の種の食物連鎖指標を示している。種*i*の栄養コロニー $T_i$ と種*j*の栄養コロニー $T_j$ との中に共通な種がない場合( $T_i \cap T_j = \phi$ )、種*i*と種*j*は食物連鎖の中で独立しているという。図3

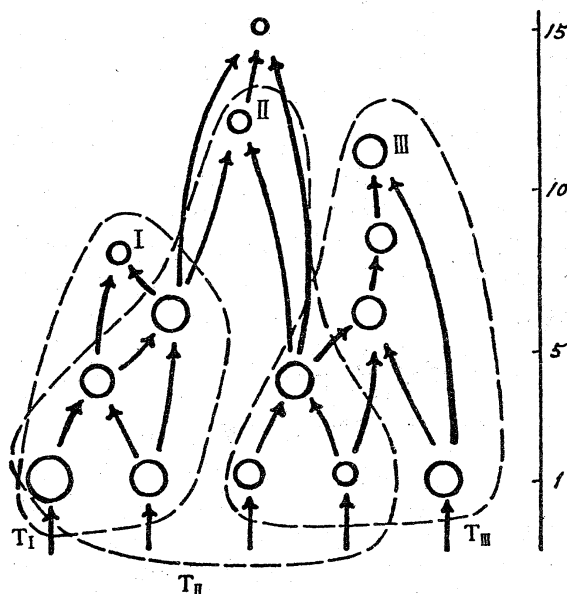


図3 栄養コロニーと食物連鎖指標 (縦目もりは各種の食物連鎖指標、 $T_I$ ,  $T_{II}$ ,  $T_{III}$ は栄養コロニーを表わす)

で栄養コロニー $T_I$ をもつ種Iと栄養コロニー $T_{III}$ をもつ種IIIは独立であるが、種Iと栄養コロニー $T_{II}$ をもつ種IIは独立でない。

生態系全体の性質を議論するためには各々の種の個体数を考慮に入れる必要がある。種*i*の個体数を $N_i$ で表わし、全個体数と種*i*の個体数との比を $P_i = N_i/N$ で表わす( $N = \sum_i N_i$ )。この比 $P_i$ と食物連鎖指標 $I_i$ を使って

$$I = \sum_i P_i I_i \quad (1)$$

なる量 $I$ を定義する。 $I$ は生態系の複雑さを表わすと考えられる。複雑さはその中の種の数と個体数とに関係し、それらが大きくなるほど生態系は複雑になる。ここで定義された $I$ はこのような条件を満たしている。次に種*i*の栄養段階係数(trophic level coefficient) $\phi_i$ を規格化された量として

$$\phi_i = \frac{P_i I_i}{I} \quad (2)$$

と定義する。これを使って、ここで新しく多様度Dを定義することができる。

$$D = - \sum_i \phi_i \log \phi_i \quad (3)$$

多様度は生態系の中の種の豊富さを示す量で、一般に多様度が大きいほど生態系は安定であるといわれてい

る。1つの栄養段階に1つの種のみしかない場合、その種がなんらかの原因で絶滅したとき、それより上の栄養段階にいる生物はすべて絶滅し、生態系の一部が壊される。又、実際の生態系では少数個体群の種が多くあって、多様度を大きくしている。このように生態系の多様度を表わす量は重要である。

ここで定義した多様度を使つての具体例は後に述べるとして、まず、他の人々によって今までに定義された多様度を挙げてみよう。それらは種の個体数のみを使つて表現されている。たとえば、Simpson<sup>15)</sup>の多様度は

$$D = 1 - \sum_i \frac{N_i(N_i - 1)}{N(N - 1)} \quad (4)$$

で与えられる。又、情報の概念を使った多様度

$$D = - \sum_i P_i \log P_i \quad (5)$$

も定義されている。(5)の多様度はよく使われているもので、特に、生態系の個体群の理論研究において使われている。この他によく似た量として、食被食関係の複雑さを考慮した生態系の安定性を示す量がMacArthur<sup>21)</sup>によって定義されている。その安定度  $S$  は食物連鎖のすべての道につけられた確率のもつ情報量によって定義される。すなわち、種  $i$  に直接流れ込むエネルギーの道に確率  $P_{ij}$  ( $\sum_j P_{ij} = 1$ ) を与え、

$$S = \sum_i \sum_j - P_{ij} \log P_{ij} \quad (6)$$

で定義する。MacArthurの意見によれば、進化や遷移の主因子は安定度と効率である。それは進化や遷移の方向として安定度や効率の増大する方向を取るのである。効率については§3で詳しく議論する。(4), (5), (6)に対して(3)で定義した多様度  $D$  は個体群と種の豊富さだけでなく、食被食関係の複雑さも考慮されている。又、(3)を生産者のみに適用したものは(5)と一致する。多様度を(3)で定義する妥当性は次の具体例からいえる。

### 2.3 具体的な多様度の計算

(3)で定義された多様度  $D$  を使って、三種からなる簡単な生態系を考察してみよう。3種の間の食物連鎖にはいろいろあるが、そのすべての場合が図4に描かれている。その各々の場合について多様度  $D$  を最大にする個体数の比  $P_i$  を求めることができる。定義に従って複雑さ(1)、栄養段階係数(2)、多様度(3)と計算する。たとえば、図5の(c)について、複雑度  $I$  は

$$\begin{aligned} I &= P_1 + P_2 + 4P_3 \\ &= 4 - 3(P_1 + P_2) \end{aligned} \quad (7)$$

栄養段階係数  $\phi_1, \phi_2, \phi_3$  は

$$\begin{aligned} \phi_1 &= \frac{P_1}{4 - 3(P_1 + P_2)} \\ \phi_2 &= \frac{P_2}{4 - 3(P_1 + P_2)} \\ \phi_3 &= \frac{P_3}{4 - 3(P_1 + P_2)} \end{aligned} \quad (8)$$

となる。多様度  $D$  が最大となるのは  $\phi_1 + \phi_2 + \phi_3 = 1$  と(3)より

$$\phi_1 = \phi_2 = \phi_3 = \frac{1}{3}$$

のときで、(8)より

$$P_1 = P_2 = \frac{4}{9}, \quad P_3 = \frac{1}{9} \quad (9)$$

となる。他のすべての場合を含めてその結果が表1に示されている。

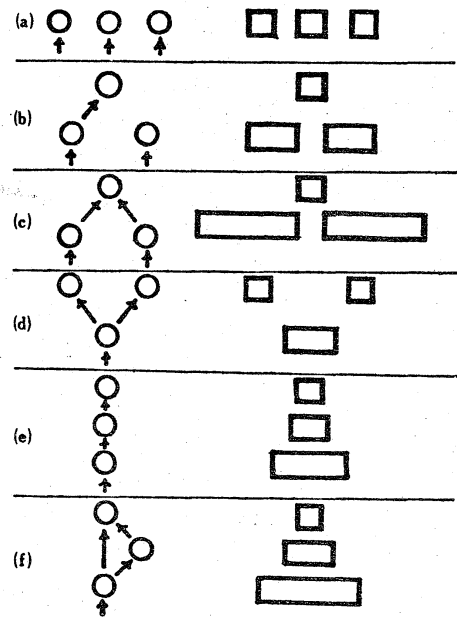


図4 三種よりなる生態系の可能な食物連鎖, 右側は多様度最大の個体群の大きさ。

図4には3種の個体群の大きさも示されている。図からわかるようにそれらはいわゆるピラミッド型をなしている。生態系を栄養段階から見て上の段階へいくほどエネルギーの流れは平均的に小さくなる。しかし、一つの栄養段階に現存する生物体量は必ずしも上の段階ほど小さいとは限らない。それはエネルギーの代謝率に関係している。代謝率は、藻類のような小型の生物では大きく、大型の生物では小さい。代謝率の大きい生物をその小さい生物が食べている場合、それぞ

(6)

生 物 物 理

Vol. 15 No 1 (1975)

表1 三種よりなる生態系において多様度を最大にする個体数の比

| 生態系の種類 | P <sub>1</sub> | P <sub>2</sub> | P <sub>3</sub> |
|--------|----------------|----------------|----------------|
| 図5の(a) | $\frac{1}{3}$  | $\frac{1}{3}$  | $\frac{1}{3}$  |
| 図5の(b) | $\frac{2}{5}$  | $\frac{2}{5}$  | $\frac{1}{5}$  |
| 図5の(c) | $\frac{4}{9}$  | $\frac{4}{9}$  | $\frac{1}{9}$  |
| 図5の(d) | $\frac{1}{2}$  | $\frac{1}{4}$  | $\frac{1}{4}$  |
| 図5の(e) | $\frac{6}{11}$ | $\frac{3}{11}$ | $\frac{2}{11}$ |
| 図5の(f) | $\frac{4}{7}$  | $\frac{2}{7}$  | $\frac{1}{7}$  |

れの生物体量は栄養段階の上の方が下の方より大きくなる。しかし、一般にいて、生態系はピラミッド構造をなしている。(3)で与えられる多様度の解析から生態系のピラミッド構造が導かれることは、これが生態系の多様度や複雑さの指標として有益なものであるといえる。

生態系の安定性や効率の問題をさらに議論するためには、食物連鎖の中を流れるエネルギー量や各々の種がもつ生物体量を考慮しなければならない。それは連立の非線型常微分方程式の研究になる。

### § 3 力学表示とMargalefの仮説

#### 3.1 力学表示

各々の種の生物体量的変化とエネルギーの流れとを記述する非線型微分方程式をつくってみよう。仮定として環境が一定の状態に保たれているとする。ある領域に  $s$  種類の生物がいるとして各種に 1 から  $s$  までの番号をつける。種  $i$  の単位面積あたりの生物体量を  $x_i$  で表わすと、単位時間あたりの  $x_i$  の変化量は以下のようになる。

まず種  $i$  に環境から流れ込むエネルギーは

$$\epsilon_i(x) x_i = [\mu_i(x) - \nu_i(x)] x_i \quad (10)$$

$\mu_i(x)$  : 種  $i$  の単位生物体量、単位時間あたりの生産率

$\nu_i(x)$  : 種  $i$  の単位生物体量、単位時間あたりの消費率

となる。 $\mu_i(x)$  は緑色植物などの光合成による生産率で、動物などの消費者に対しては  $\mu_i(x) = 0$  である。

$\nu_i(x)$  は生物の呼吸、死によって環境へ逃げる率である。 $\epsilon_i(x)$  は純生産率と呼ばれ、生産者(植物)に対しては  $\epsilon_i(x) > 0$ 、消費者(動物)に対しては  $\epsilon_i(x) < 0$

となる。また、 $\mu_i$ 、 $\nu_i$  は、種の内部においてあるいは種と種の間において競合や共生の作用が働くので、その時のすべての種の生物体量によって決まり、 $x = (x_1, x_2, \dots, x_s)$  の関数になる。

次に種  $i$  が他の種  $j$  に捕食されることによって失う単位時間あたりの生物体量は

$$k_{ij}(x) x_i x_j \quad (11)$$

となる。しかし、この量がすべて捕食した種  $j$  の生物体量にはならない。一般には食べ残しや消化吸収されない部分があつてこれより少ない量になる。そこで種  $i$  が種  $j$  の捕食によって得る生物体量は単位時間あたり、

$$[k_{ji}(x) - \kappa_{ji}(x)] x_j x_i \quad (12)$$

となる。 $\kappa_{ji}(x)$  は捕食過程で環境へ失われるエネルギー率を表わしている(ただし  $k_{ii} = \kappa_{ii} = 0$  とする)。これらの関数もまたすべての生物体量  $x = (x_1, x_2, \dots, x_s)$  の関数である。

これらの関数より種  $i$  の生物体量  $x_i$  の変化は、

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} = & \epsilon_i(x) x_i + \sum_{j=1}^s [k_{ji}(x) - \kappa_{ji}(x)] x_j x_i \\ & - \sum_{j=1}^s k_{ij}(x) x_i x_j \quad (i=1, 2, \dots, s) \end{aligned} \quad (13)$$

となる。

すべての種を合せた総生物体量を単位面積あたり

$$B = \sum_{i=1}^s x_i \quad (14)$$

とし、また生産者による単位面積あたりの総生産率を

$$P = \sum_{i=1}^s \mu_i(x) x_i \quad (15)$$

とする。(15)での和は生産者となる種のみについての和と同じである。すべての生物から環境へ逃げるエネルギーの総損失は単位面積あたり

$$R = \sum_{i=1}^s \nu_i(x) x_i + \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s \kappa_{ij}(x) x_i x_j \quad (16)$$

となる。方程式(13)から明らかに

$$\frac{dB}{dt} = P - R \quad (17)$$

となる。以上により食物連鎖の概念を一般的に定式化したことになる。更に詳しい議論をするためには、 $\epsilon_i(x)$ 、 $k_{ij}(x)$ 、 $\kappa_{ij}(x)$  の具体的な形が必要である。しかも、それらを生物学的に妥当な形に決定する必要がある。その問題については § 4 でおこなう。

## 3.2 Margaref の仮説

既に序で述べたMargarefの仮説を定式化してみよう。仮説は「生体系は総代謝率 $\pi$ が最小になるような方向に遷移や進化が進む」であった。ここで $\pi$ は(14), (15)から

$$\pi = \frac{P}{B} = \frac{\sum \mu_i x_i}{\sum x_i} \quad (18)$$

と表わされる。 $\pi$ は時間の逆数の単位を有する。又、総代謝率の逆数 $1/\pi$ は生態系の効率あるいはエネルギー利用率を示している。

仮説の定式化は総代謝率 $\pi$ を使って、遷移や進化の微分方程式を立てることにある。この方法として、Zeeman<sup>26)</sup>のcatastrophe理論の中で使われている方法を借用する。方程式(13)に現われるエネルギー流の函数には多くのパラメーター $\xi = (\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_l)$ が含まれている。方程式(13)は1つのパラメーターを決めるごとにその安定点へと生物体量 $x$ を変化さす。そして、パラメーター $\xi$ 自身は遷移や進化に伴って変化すると考えると、生態系の現象は $x$ と $\xi$ の $(s+1)$ 次元直積空間の中の現象となる。Zeemanはこの $x$ -空間、 $\xi$ -空間をそれぞれ行動空間、パラメーター空間と呼んでいる。方程式(13)の解 $x^0(\xi)$ は $(s+1)$ 次元直積空間の中の $l$ 次元多様体を与えている。生態系におけるある種の絶滅や繁栄の状態は行動空間での力学系(13)の解の性質によっている。又、それはこの $l$ 次元多様体の位相的性質でもある。このような解の性質についての数学的解析はCatastrophe理論<sup>26)27)</sup>によって発展した。

生態系は $(s+1)$ 次元直積空間全体の中で議論しなければならないが、行動空間とパラメーター空間での変化の時間スケールの違いによって生態系を二つの部分に分けることができる。

I) 方程式(13)にしたがって行動空間の生物体量 $x$ は速かに変化し、短時間のうちにパラメーター $\xi$ に対応する安定状態 $x^0(\xi)$ になる。

II) パラメーター $\xi$ は $l$ 次元多様体の上をゆっくりと動く。それはパラメーターが非常にゆっくりと変化するので行動空間の生物体量 $x$ はいつも安定状態 $x^0(\xi)$ にあるからである。そして、その動きは代謝率 $\pi(x^0(\xi))$ を最小にする方向である。このとき、代謝率 $\pi$ の最小化の動きは次の微分方程式に従うとする。

$$\frac{d\xi}{dt} = -A \text{grad } \pi(\xi) \quad (19)$$

この方程式は代謝率 $\pi$ にポテンシャル函数の役割を与えている。更に、環境のゆらぎを考慮すれば

$$\frac{d\xi}{dt} = -A \text{grad } \pi(\xi) + F(t) \quad (20)$$

となる。 $F(t)$ は外部環境のランダムな力である。

## §4 エネルギー流の函数形

生物学的にみて妥当と思われる形を函数(6), (7), (8)に具体的に与えてみよう。これらの函数については既にいろいろなものが個体群の理論研究の中で使われている。そこでは個体数 $N$ についての函数であるが、(生物体量) = (1個体の平均的生物体量) × (個体数)の関係から生物体量 $x$ の函数とみることができる。以下これらの函数を挙げてみる。又、比較の意味で我が後に使う函数も挙げてみる。

4.1 純生産率 $\epsilon(x) = [\mu(x) - \nu(x)]$ 

純生産率 $\epsilon(x)$ は植物の場合と動物の場合とに区別する。

はじめに植物の場合について考察する。この場合、 $\epsilon(x)$ は成長率または増殖係数と呼ばれている。成長率 $\epsilon(x)$ はそれぞれの個体の間に競合がおこることより個体数の増加と共に減少する。 $\epsilon(x)$ は $x$ の単調減少函数となる。このような函数の例として

$$\epsilon(x) = \text{const.} \quad (\text{Volterra and Lotka}^{27}) \quad \text{図5 A}) \quad (21, a)$$

$$\epsilon(x) = r \log \frac{K}{x} \quad (\text{Gompertz}^{28}) \quad \text{図5 B}) \quad (21, b)$$

$$\epsilon(x) = r \frac{K - x}{K + \epsilon x} \quad (\text{Smith}^{29}) \quad \text{図5 C}) \quad (21, c)$$

$$\epsilon(x) = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (\text{Verhulst}^{30}) \quad \text{図5 A}) \quad (21, d)$$

$$\epsilon(x) = r \left[ \left(\frac{K}{x}\right)^g - 1 \right], \quad 0 < g \leq 1 \quad (\text{Rosenzweig}^{31}) \quad \text{図5 B}) \quad (21, e)$$

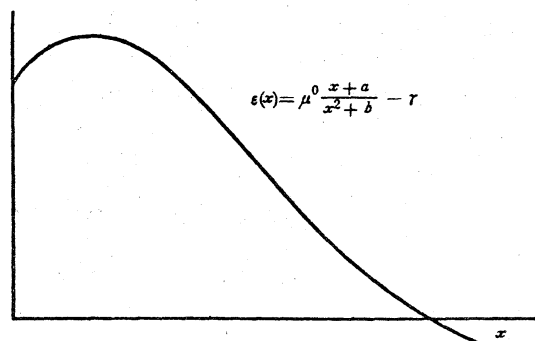
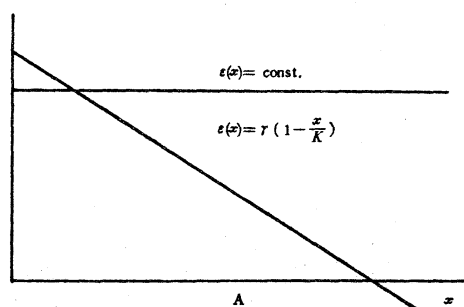
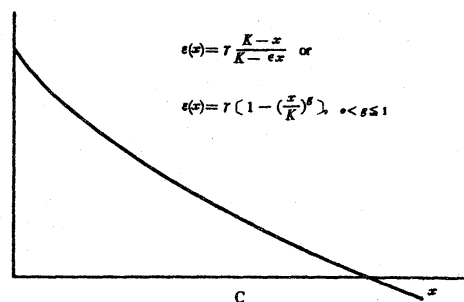
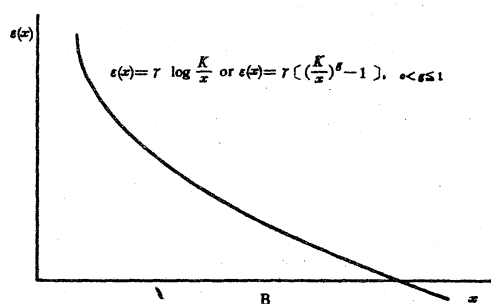
$$\epsilon(x) = r \left[ 1 - \left(\frac{x}{K}\right)^g \right], \quad 0 < g \leq 1 \quad (\text{Goel-Montroll}^{32}) \quad \text{図5 C}) \quad (21, f)$$

がある。図5のA, B, Cはこれらの函数の定性的な性質を表わしている。成長率への個体数の影響についてはいろいろな実験データに基づくWatt<sup>33)</sup>の議論がある。それによると、個体数の依存性には三つの基本的な型「Drosophila型」、「中間型」、「Allee型」がある。(型について命名はFujita<sup>34)</sup>による。) Drosophila型は上に挙げたような函数で個体数の単調減少函数である。Allee型は個体間の共生を考慮して、ある最適数が存在する(図6)。我々は生産率 $\mu(x)$ にこのAllee型を用いて、純生産率を

(8)

生 物 物 理

Vol. 15 No. 1 (1975)

図6 Allee型の成長率  $\varepsilon(x)$ 図5 成長率  $\varepsilon(x)$  A:式(21,a), (21,d), B:式(21,b), (21,e), (21,g), C:式(21,c), (21,f)

$$\begin{aligned}\varepsilon(x) &= \mu^0 \frac{x+a}{x^2+b} - r \\ &= \frac{-Ax^2+Bx+C}{x^2+b} \quad (21,g)\end{aligned}$$

とした。ここで  $\nu(x)$  は一定の消費率としている。

次に動物の場合について考察する。動物はエネルギーの消費者で  $\mu(x)=0$  となる。消費率  $\nu(x)$  にマイナスを付けたもの  $(-\nu(x))$  は負の成長率と呼ばれ、成長率  $\varepsilon(x)$  を同様に個体間に競合効果が働くとすれば個体数の単調減少函数になる ( $\nu(x)$  は単調増加函数)。この例として、

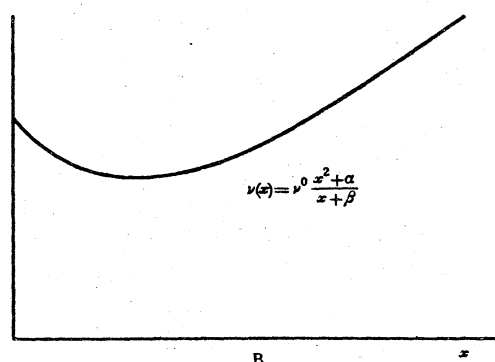
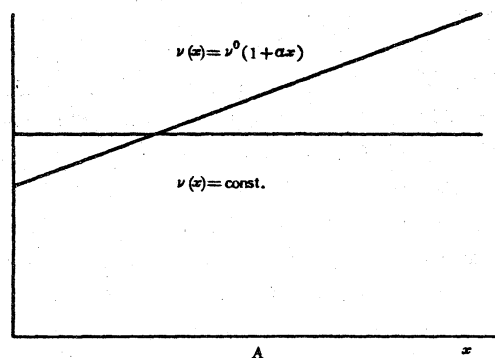
$$\begin{aligned}\nu(x) &= \text{const.} \quad (\text{Volterra and Lotka}^7) \quad \text{図7 A} \\ & \quad (22,a)\end{aligned}$$

$$\nu(x) = \nu^0(1+\alpha x) \quad (\text{競合効果, 図7 A}) \quad (22,b)$$

がある。又、我々はこの函数にも Allee 型を用いて、

$$\nu(x) = \nu^0 \frac{x^2+\alpha}{x+\beta} \quad (\text{図7 B}) \quad (22,c)$$

とした。図7のA, Bにこれらのグラフが描かれている。

図7 消費率  $\nu(x)$  A:式(22,a), (22,b), B:式(22,c)

#### 4.2 種間のエネルギー流 $k(x)x$

§3で述べたように、 $k_{ij}(x)x_i$  は種  $j$  の捕食によって

種  $i$  が単位時間あたり失うエネルギーで, 種  $i$  の単位生物体量について測られる. ここで  $k_{ij}(x)x_i$  は被捕食者となる種  $i$  の生物体量  $x_i$  のみの函数  $k_{ij}(x_i)x_i$  であると仮定する. この函数  $k(x)x$  は被捕食者の数  $x$  と共に増加する. しかし, 被捕食者の数があまり大きくなっても, 捕食者が単位時間に食う量には限界がある. そこで  $k(x)x$  は有界単調増加函数となる. 具体的な例として,

$$k(x)x = k^0 x \quad (\text{Volterra and Lotka}^{7}) \quad \text{図 8 A} \\ (23, a)$$

$$k(x)x = k^0 [1 - \exp(-cx y^{(1-b)})] \\ (\text{Watt}^{35}) \quad \text{図 8 B} \quad (23, b)$$

ここで  $y$  は捕食者の生物体量である.

$$k(x)x = k^0 [1 - \exp(-cx)] \quad (\text{Ivlev}^{36}) ; \\ \text{図 8 B} \quad (23, c)$$

$$k(x)x = k^0 \frac{x}{x+c} \quad (\text{Holling}^{37}) \quad \text{図 8 B} \quad (23, d)$$

$$k(x)x = k^0 x^g, \quad 0 < g \leq 1 \\ (\text{Rosenzweig}^{31}) \quad \text{図 8 C} \quad (23, e)$$

がある. 図 8 はこれらのグラフである. 図 8 より分るように, 函数 (23, a) と (23, e) は有界でない. 又, (23, b) ~ (23, e) は同じように上に凸の函数である. 函数  $k(x)$  について (23, b) ~ (23, e) は図 10 A に示されたような単調減少函数である. しかし, フィールドでの経験から,  $k(x)x$  の函数の形が図 9 で示されるような S 字曲線をなしている方が食被食関係を表わすのにより適切であることが分っている. 又, それは生態系の安定性についての理論的な考察からいえることで, このような機構を「スイッチング機構 (switching mechanism)<sup>38)</sup>」と呼ぶ. このとき  $k(x)$  は図 10 B で示されるように最大値をもつ函数である. この例として

$$k(x)x = k^0 [1 - \exp(-cx^2 y^{(1-b)})] \\ (\text{Watt}^{35}) \quad \text{図 9} \quad (23, f)$$

$$k(x)x = k^0 \frac{x^2}{x^2 + c^2} \quad (\text{Hassell, Varly}^{38}) \text{ and } \\ \text{Murdoch}^{39}) \quad \text{図 9} \quad (23, g)$$

がある. (23, g) は我々が用いた函数でもある. スwitching 機構が食被食関係の生態系の安定性を増加さすという理論的考察は § 5 でおこなう.

ここで捕食のときに失われるエネルギー率 ( $\kappa_{ij}(x)x_i$ ) についても考察が必要である. しかし, 今までこれについての考察が少なかった. 又, 我々も簡単に

$$\kappa_{ij}(x_i)x_i = \theta_i k_{ij}(x_i)x_i \\ (0 \leq \theta \leq 1) \quad (24)$$

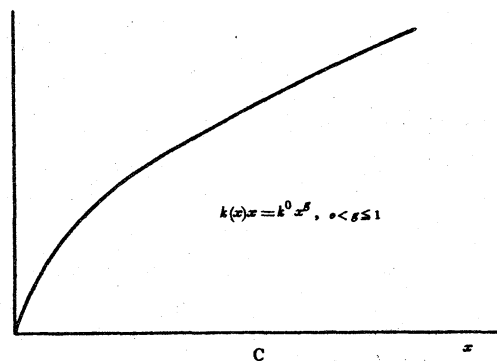
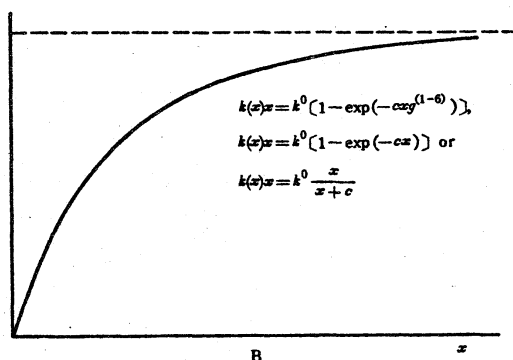
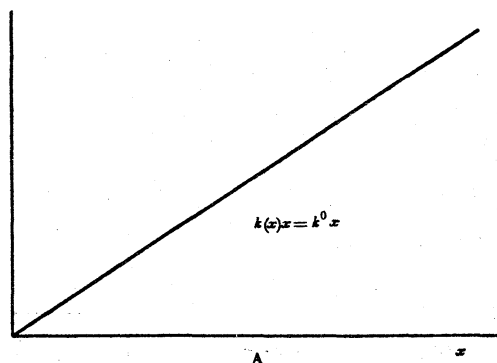


図 8 種間のエネルギー流  $k(x)x$  A: 式 (23, a), B: 式 (23, b), (23, c), (23, d), C: 式 (23, e)

とした. つまり, 捕食したものの一定割合をもってエネルギー損失がおこるとした. ただし, その割合は種によって異なる.

さて, 上に生態系のエネルギーに関する函数系を具体的な例で挙げてきたが, それらはそれぞれおおよその性質を表わしたにすぎなかった. しかし, 細かな部分を含めてこの函数形を実験的に決めることは不可能に近く, 数学的にも微分方程式の構造安定性 (§ 5 参照)

(10)

生 物 物 理

Vol. 15 No 1 (1975)

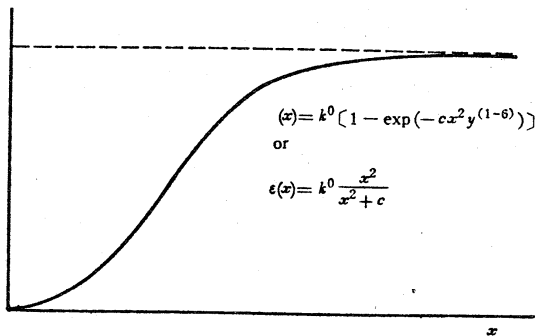


図9 スwitching機構をもつ函数  $k(x)$ ,  
(23,f), (23,g).

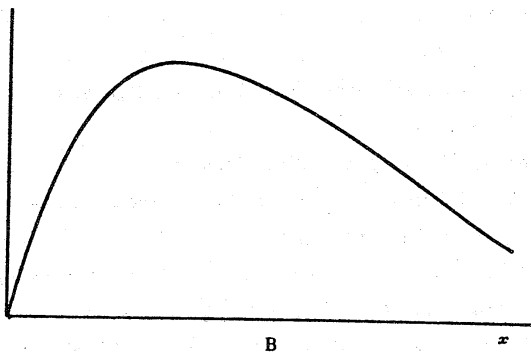
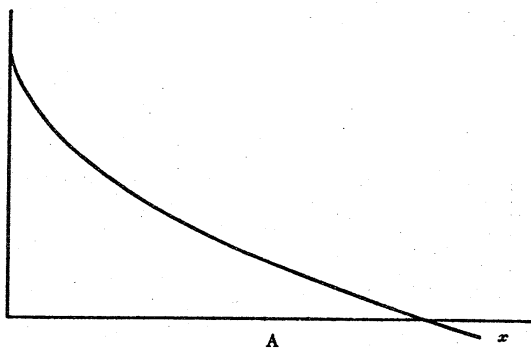


図10 函数  $k(x)$  A: 式(23,b)~(23,e), B: 式  
(23,f), (23,g)

から、おおよその函数形で十分意味があるといえる。それで、我々の用いた函数の形にはそれぞれの性質をもつものの中で最も単純な函数を選んだ。それは後の解析的あるいは数値的研究をより容易におこなうためである。

## § 5 生態系と安定性

### 5.1 安定性の概念

生態系に限らず、システムの挙動を論じる時、その系が安定か否かが問題となる事が多い。生態系におい

ても系の安定性がよく問題とされてきた。しかし、安定性と言う概念は余りにも包括的であり、混乱を生みやすい。直観的には、Margalef<sup>40)</sup>の云う様に、系の状態を何らかの方法で振動させた時、その後系が初めと同様な状態に戻る性質を安定性と言う事が出来るのであるが、よく考えてみると、こう云った定義では何ら問題は解決していない事が判る。なぜなら、振動の大きさについて規定していないし、又同様な状態というのが依然として曖昧なまま残されているからである。更に、系の何に着眼しての安定性であるのかも明らかにされねばならない。たとえば、ある生態系に物理的環境の変化(干渉、豪雨等)があったと考える。その結果、幾種かがその系では絶滅したがある時間経過の後、他の全ての種は元とほとんど同じ状態に戻った様な場合、この生態系はエネルギーの流れ、物質循環については安定であったと見なせるが、種の構成については不安定であったと云わねばならない。直観的に捉えられている安定性の概念は、生態系の解析に使うには不明確すぎると思われる。

そこで、以下では定義の明白な数学的安定性の概念にてらして系の挙動を見る事にしよう。ところで、数学的に定義された安定性の概念も非常に多くあり、力学系の安定性に限っても、一つの解軌道についての初期値に関する安定性(Lagrange stability, Poisson stability, Lyapunov stability等)と、方程式系についての安定性(構造安定性)の二つがある。各々の安定性について詳しくは、前者についてはBhatia, Szego<sup>41)</sup>の、後者についてはZeeman<sup>42)</sup>のLecture Note等にわかり易く書かれているのでそれらを参照して頂きたい。ここでは、以下の節で用いる安定性について簡単に説明しておこう。

まず一般的な力学系

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(x), \quad x = (x_1, x_2, \dots, x_s) \quad i=1, \dots, s \quad (25)$$

が与えられ、更にその解  $x'(t)$  が存在する時

(1)  $x(t)$  が有界(bounded)であるとは

$$V_\delta > 0, \quad \exists M(\delta) > 0, \quad V_t > 0$$

$$|x(0) - x'(0)| < \delta, \quad |x(t) - x'(t)| < M$$

(2)  $x(t)$  が弱安定(weakly stable)であるとは

$$V_\epsilon > 0, \quad \exists \delta > 0, \quad V_t > 0$$

$$|x(0) - x'(0)| < \delta, \quad |x(t) - x'(t)| < \epsilon$$

(3)  $x(t)$  が漸近安定 (asymptotically stable) であると  
は  $\delta > 0$ ,

$$\|x(0) - x'(0)\| < \delta, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \|x(t) - x'(t)\| = 0$$

(4)  $x(t)$  が不安定 (unstable) であるとは

$$\delta > 0,$$

$$\|x(0) - x'(0)\| < \delta, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \|x(t) - x'(t)\| \rightarrow \infty$$

の時である。

この定義に従って, 定常点  $x^0$

$$F_i(x^0) = 0 \quad i = 1, \dots, s \quad (26)$$

の安定性をも論じる事が出来る。というのは, 定常点  $x^0$  はそれ自身が力学系 (25) の一つの解になっているからである。こう云った定常点の安定性は次節以下で述べるが, ここで注意しておかなくてはならないのは, 極限周期軌道の安定性である。極限周期軌道が存在する時, この軌道は上の定義に従って弱安定である。特に二次元の場合には, この極限周期軌道の内部に少なくとも一つの定常点を含む事が Poincaré の指標を用いて保証されるが, この定常点の安定性とは関係なく極限周期軌道は弱安定になる。生態系について考える時, 定常点の安定性のみに注目しているなら不安定や有界であっても, 系が極限周期軌道をもつ時には, むしろ安定なのである事を忘れてはならない。

他方, 力学系の一つの解の安定性とは別に, 系そのものに関係して構造安定の概念がある。この構造安定の正確な定義には, いくつかの数学的予備知識を必要とするので, ここでは直観的定義をあげるに止めておく。力学系が与えられたとして, その力学系に, どんなに微小であってもある摂動を与えれば系の解の位相が変わるという時, その系は構造不安定であるという。たとえば, 力学系 (25) の右辺に, 任意に小さい  $\sum \varepsilon_i x_i$  なる項を付け加えた結果, 定常点の数が変化したり, 定常点の安定性が変化する時には, この系は構造不安定である。古典力学での単振動は相空間で, エネルギー一定の閉軌道を描くが, 僅かでも摩擦力の項があればエネルギーは散逸してゆき, 軌道は一点へ漸近することになるから, 構造不安定である。

ところで, 構造不安定な力学系は自然現象の記述には不適当なものである。力学系が自然現象を記述していると云っても, 常にそれはある近似としてである。その近似としての力学系が構造不安定ならば, 近似を少し変化させた時, もちろん力学系は少しの変化を余議なくされる。ところが, 解の方は元のものとは似ても似つかぬ様相を呈することになり, 元の力学系の解

というものは自然現象の記述になっていないと云わざるを得ない。前述した様に, 保存量をもつ系は普通構造安定ではなく<sup>42)</sup> たとえば Volterra-Lotka 系は, 生態系の記述をしていると云っても, 僅かに微分方程式の形を変えれば解の挙動は大きく変化する。逆に構造安定な力学系では, その力学系の係数を変化させたり, 方程式系に項を付け加えたりしても, ある程度以上にならなければ, 解の性質は変化しない。だから, 構造安定な力学系で生態系を記述するならば, 記述そのものの信頼性は別としても, 係数の不確かさに起因する解の変化は位相的にはないと云える。以下で用いるモデルは, 構造安定な系を用いる事にして系の解の信頼性を保証している。

## 文 献

- 1) V. Volterra ; J. Conseil Permanent Intern. Exploration Mer III, 1 (1928) ; translated in Animal Ecology, by R. N. Chapman, McGraw-Hill, New York (1931)
- 2) V. Volterra ; *Leçon sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, Gauthier-Villars, Paris (1931)
- 3) V. Volterra ; Acta Biotheoret. 3, 1 (1937)
- 4) A. J. Lotka ; J. Phys. Chem. 14, 271 (1910)
- 5) A. J. Lotka ; Proc. Natl. Acad. Sci. U.S. 6, 410 (1920)
- 6) A. J. Lotka ; Proc. Natl. Acad. Sci. 8, 147 (1922)
- 7) A. J. Lotka ; *Elements of Mathematical Biology*. Dover, New York (1956)
- 8) V. A. Kostitzin ; *Symbiose, parasitisme et evolution (Etude mathématique)*. Hermann & Cie, Paris (1934)
- 9) A. N. Kolmogoroff ; Giorn. Istituto Ital. Attuari, 7, 74 (1936)
- 10) A. N. Kolmogoroff ; Problem Kybernetik, 25, 101 (1972)
- 11) E. H. Kerner ; Bull. Math. Biophys., 19, 121 (1957)
- 12) E. H. Kerner ; Bull. Math. Biophys., 21, 217 (1959)
- 13) E. Leigh ; The Ecological Role of Volterra's Equations. (in Some Mathematical Problems in Biology.) Providence, The American Mathematical Society. (1968)
- 14) R. A. Fisher, A. S. Corbet, C. B. Williams ; J. Anim. Ecol. 12, 42 (1943)
- 15) E. H. Simpson ; Nature 163, 688 (1949)

(12)

生 物 物 理

Vol. 15 No 1 (1975)

- 16) I. J. Good ; *Biometrika* 40, 237 (1953)
- 17) R. P. McIntosh ; *Ecology* 48, 392 (1967)
- 18) E. C. Pielou ; *J. Theoret. Biol.* 10, 370 (1966)
- 19) E. C. Pielou ; *Proc. 5th Berkeley Symposium on Math. Stat. and Prob.* 4, 163 (1967)
- 20) D. R. Margalef ; *General Systems.* 3, 36 (1958)
- 21) R. H. MacArthur ; *Ecology*, 36, 533 (1955)
- 22) H. T. Odum ; *Environment, Power, and Society.* Wiley-Interscience (1971)
- 23) D. R. Margalef ; *Perspectives in Ecological theory.* University of Chicago Press., Chicago (1968)
- 24) S. H. Hurlbert ; *Ecology*, 52, 577 (1971)
- 25) R. M. May ; *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press., Princeton (1973)
- 26) E. C. Zeeman ; *Towards a Theoretical Biology* 4, Edinburgh University Press. (1972)
- 27) R. Thom ; *Stabilité Structurale et Morphogenèse.* Benjamin, Inc., New York (1972)
- 28) B. Gompertz ; *Phil. Trans.*, 115, 513 (1825)
- 29) F. E. Smith ; *Ecology*, 44, 651 (1963)
- 30) P. F. Verhulst ; *Nuov. Mem. Acad. Roy. Bruxelles* 18, 1 (1845)
- 31) M. Rosenzweig ; *Science*, 171, 385 (1971)
- 32) N. S. Goel, S. C. Maitra, E. W. Montroll ; *Rev. Mod. Phys.*, 43, 231 (1971)
- 33) K. E. F. Watt ; *Ecology and Management.*, McGraw-Hill, New York (1968)
- 34) H. Fujita ; *Ecology*, 35, 253 (1954)
- 35) K. E. F. Watt ; *Canad. Ent.* 91, 129 (1959)
- 36) V. S. Ivlev ; *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes.* New Haven, Yale University Press. (1961)
- 37) C. S. Holling ; *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 45, 1 (1965)
- 38) M. P. Hassell, G. C. Varley ; *Nature*, 223, 1133 (1969)
- 39) W. W. Murdoch ; *Ecol. Monogr.*, 39, 335 (1969)
- 40) D. R. Margalef ; *Inv. Pesq.* 37 (3), 621 (1973)
- 41) N. P. Bhatia, G. P. Szegö ; *Dynamical Systems, Stability Theory and Applications.* Lecture Notes in Mathematics, 35, Springer (1967)
- 42) E. C. Zeeman ; *Lecture Notes on Dynamical Systems*, Nordic Summer School in Mathematics (1968)
- 43) C. S. Elton ; *The Ecology of invasions by Animals and Plants*, Mathuen and Co., London (1958)