

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ています。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ています。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目指すようになり、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てきました。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。それによって、人間が介入している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でなっています。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、自然現象と相入れり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るかを研究することが重要です。さらに、人間の干渉が入るときは、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、~~どの場~~合にも、よく似たグラフが見られます。このことを、~~ボル~~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、 i 種の個体数を N_i とすると、

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

ここで ε_i は、増殖率又は死亡率 α_{is} は、 i 種と s 種の相互作用の大きさを表わします。グレイ・グレ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、 $\{f_i\}$ 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 $\varepsilon_i, \alpha_{is}$ の条件を与えるわけですが、そのような場合とします。

$$x_i = \log(N_i/f_i) \text{ とおくと}$$

(1) 式より

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

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= \varepsilon_i + \sum_s \alpha_{is} f_s e^{x_s} = \varepsilon_i + \sum_s \alpha_{is} f_s (e^{x_s} - 1) + \sum_s \alpha_{is} f_s \\ &= (\varepsilon_i + \sum_s \alpha_{is} f_s) + \sum_s \alpha_{is} f_s \frac{\partial}{\partial x_s} \left\{ \sum_{j=1}^n (e^{x_j} - x_j) \right\} \end{aligned}$$

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

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

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、 $n \rightarrow \infty$ のときの x_i の分布関数を求めることができます。

$$p(x_1) = C \exp\left(-\frac{G_1(x_1)}{\epsilon}\right) \quad (3)$$

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

同じ分布が(2)式を修正した、ランジュバン方程式から得られます。

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

$\int_{t_1}^{t_2} dB(t, a)$ 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 (7) 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 $(x_2, t_1) \cap (x_3, t_2) = \emptyset$ のとき

$$\int_0^1 \{B(x_2, a) - B(x_1, a)\} \{B(x_3, a) - B(x_2, a)\} da = 0$$

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、~~マルコフ的~~ ^{ガウス・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、フォーク-プランク方程式が導けます。

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

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

$$\varphi(x_i) = c \exp [(-2b/\sigma^2) G_i(x_i)] \quad (17)$$

これは、 $\theta = 2b/\sigma^2$ とすると (13) 式と同じです。

ゆえに、もとの変数 N_i に戻すと、

$$\begin{aligned} \frac{dN_i}{dt} &= b N_i (q_i - N_i) + \frac{dB}{dt} \times N_i \\ &= e_i N_i - b N_i^2 + \frac{dB}{dt} N_i \end{aligned} \quad (18)$$

これは、 i 種の中での競争の項 $-b N_i^2$ と、1 個体当りに、すべて同じパーターベーション $\frac{dB}{dt}$ が、加、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、(14) 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。

$$\frac{dx_i}{dt}(t, a) = \sum_{s=1}^r a_{is} \frac{\partial G}{\partial x_s} dt + \frac{dB_i(t, a)}{dt} \quad (19)$$

$$\sigma_{ij}^2 t \equiv \int_0^t [B_i(t, a) - B_i(0)] [B_j(t, a) - B_j(0)] da$$

とすると、ホッカー-ポラニク方程式は、

$$\frac{\partial \varphi}{\partial t} = - \sum_i \frac{\partial}{\partial x_i} \left(\sum_j \alpha_{ij} \frac{\partial \varphi}{\partial x_j} \right) + \frac{1}{2} \sum_{i,j} \sigma_{ij}^2 \frac{\partial^2 \varphi}{\partial x_i \partial x_j} \quad (10)$$

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

再び、その変数にもとずと、

$$\frac{dN_i}{dt} = \varepsilon_i N_i + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} N_i N_j - (-a_{ii}) N_i^2 + \frac{dB_i}{dt} N_i$$

これは、(11)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、 $\theta = \frac{\sigma_{ii}^2}{(-a_{ii})} = \text{一定の関係をみえる}$ 、分散 σ_{ii}^2 を持つ
、 $i \neq j$ に対しては、 $\sigma_{ij}^2 = 0$ を要求します。これらの条件は
、比較的自給を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。
この分布のパラメータである 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=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。
から、 $1/\theta$ は、安定性を表現する一つの示標となります。

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的になります。遷移には、草→灌木→樹木というような一定の方向があることは、たゞも認めます。しかし、物理量として何か変化する方向性か、また、その変化をかし進める要因は何であるのか、といった非常に様々な意見があります。生態系に対して、操作的に代表できる量として、単純生物作量あふりのエーレンキー液量、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います。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、構造の多様性を示し、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。

$$D = -\sum_{i=1}^n p_i \log p_i \quad (41)$$

これは、生態系の考えている要素の個数 N を、 N のクラスに分け、 i 番目に属する個数 N_i の割合に対する割合を $p_i = N_i/N$ として、作られるものです。注目する要素を何にするか、どういったクラス分けをするか、によって、当然 D が計算されます。マッカーサーは、世界中の森地まで、それぞれ非常に異なる形態をとつて見られる森

林、草原などについて、葉面積多様度と、鳥の種類数の多様度と、地上からの高さ^についてクラス分けして網を打った。それぞれを縦軸、横軸にとって、クラスをかくてみると、それらの点は、ほとんど一直線に並んでいる。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る。

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、その情報量を計算した。

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

この表式は、前節の $1/6$ と、何らかの関係を持っていると見られます。

多様度の他に、安定性に関係する量として、前述の単位エネルギー一流で保持す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向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ある。絶えず、エントロピーの増大が、熱力学の第二法則に対応して、起っているが、プリゴジーンによると、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、その値が最小値に達するところで、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。