

# ランダム群集モデル

時田恵一郎

大阪大学サイバーメディアセンター・大学院理学研究科・大学院生命機能研究科

Email: tokita@cmc.osaka-u.ac.jp

URL: <http://www.cp.cmc.osaka-u.ac.jp/~tokita/>

## 1 はじめに

タイトルの「ランダム群集モデル」はほとんどの方にとっては初めて目にする言葉かと思えます。一言でいえば、パラメーターをランダムとみなす生態系モデルのことであり [1]、ランダム行列の理論がごく初期に応用された例のひとつでもあります。勉強会当日は、このランダム群集モデル研究の簡単な歴史と、最近私が関わっている研究を中心にお話ししたいと思います。おおまかなところは解説記事 [2] を併せてご覧いただきたいのですが、勉強会ということもありますので、以下では、ランダム群集モデル以前の、関係する数理生態学の基礎や、物理的にテクニカルな点など、上記記事を補完する内容を中心に紹介したいと思います。

まず最初にお断りしておくことが二点あります。一点目は、私はランダム行列そのものの研究をしているわけではない、ということです。以下で示すことはランダム行列の応用例ではありますが、ランダム行列のもつ性質のうちのごく一部を用いているにすぎません。それ以外のランダム行列がもつ豊かな性質が、今後より現実的な数理生態学モデルの研究に応用される可能性は大いにあります。その可能性に期待して、私自身も他の異なる分野へのランダム行列の最新の応用例について学びたいというのが、この勉強会で喋るのをお引き受けした個人的な理由でもあります。

もう一点は、実際の生物群集の生態学的な種間相互作用がランダム行列で表わされるかどうかは今なお議論的である、ということです。実際のところ、フィールドの生態学者も数理生態学者も、現実の種間相互作用を完全にランダムなものだとは考えていません。むしろ進化的に形成されたある特別な構造があると信じて、現在もそれを探しています。たくさんの種についてのフィールド研究は時間もコストもかかるため、ようやく最近になって多種系の種間相互作用の特徴が報告されるようになったというのが実情です [3, 4, 5, 6, 7, 8]。

私自身も、以下で紹介するような、種間相互作用をランダム行列とみなす「ランダム群集モデル」が現実の生物群集のあらゆる性質を説明するものだとは考えていません。しかし、複雑な種間相互作用を及ぼし合う多種系の数理研究が非常に少ない現状を鑑みるに、今ここでランダム群集モデルの性質を整理しておくことが、今後より現実的な群集モデルの研究を進めて行く上では重要なことなのではないかと考えています。また、ランダム群集モデル以外にも、熱帯雨林の樹木の分布に対しては種の違いは本質的な影響を及ぼさないという「中立説 [9]」などがあり、実際の種の分布をよく再現することが知られていますが、これらのいわば「帰無仮説的な」モデルの性質を十分に知ることが、より現実的なモデルを「鍛える」ことになるのではないかとと思われるのです。

さらに、生物群集の種間相互作用には、他の物理系などで仮定される交換相互作用とは異なる特徴があります。そのため、話が平衡統計力学の枠に収まらない場合があり、数理的にも大きな

問題が残されています．大規模な非線形システム一般の性質を研究するためのよい例題になっているともいえます．つまり，現実の生物群集のリアルなモデルになりうるかどうかは別にしても，数理的に魅力的でチャレンジングな研究対象であるのではないかと思います．この機会に若い方々がこの分野に参入してくださることを期待しています．

## 2 生物群集のモデル

生物群集の数理的研究において，もっともよく調べられているもののひとつがロトカ・ボルテラ (LV) 方程式

$$\frac{dy_i(t)}{dt} = y_i(t) \left( r_i + \sum_{j=1}^N b_{ij} y_j(t) \right) \quad (i = 1, 2, \dots, M) \quad (1)$$

です．ただし， $M$  は種数， $y_i(t) (\geq 0)$  は  $i$  番目の種の時刻  $t$  における個体数もしくはバイオマスです． $r_i$  は種  $i$  の内的自然増加率です．これが正 ( $r_i > 0$ ) である種は，たとえ他の種を食べたりしなくても増殖することができますから，「生産者」と呼ばれます．植物は典型的な生産者です．一方  $r_i < 0$  である種は，他の種を捕食しないと個体数が減少して最後には絶滅してしまいますから，「消費者」と呼ばれます．動物は消費者です．相互作用行列  $B$  の要素  $b_{ij}$  は， $j$  番目の種が  $i$  番目の種の増殖に及ぼす影響を表します．例えば， $(b_{ij}, b_{ji}) = (-, -)$  は種  $i$  と  $j$  が互いに競争的な関係にあることを示しています．同様に， $(+, +)$  は相利共生， $(-, +)$  は種  $j$  による種  $i$  の捕食・寄生などです．

相互作用  $b_{ij}$  は個体数  $y_i$  自体の時間変動よりはずっと遅い進化的な時間スケールで変動すると考えられるため，一般には定数とみなされます．ただし， $b_{ij}$  の時間変動が系の安定性に寄与する場合もあるといった議論もあり，相互作用が定数かどうかは自明なことではありません．特に，進化速度の速いウィルスと免疫系との間の相互作用などを考える場合には相互作用の時間変化は無視できません．また，進化により新種への分化が起こる場合には，種数  $M$  も定数と仮定できない場合があります．以下では， $M, r_i, b_{ij}$  は全て定数とみなしうるような生態群集モデルのみを考えます（それらが全て時間変動していくような多種系の進化生態学モデルについては，例えば文献 [10, 11, 12, 13] などを参照ください）．

LV 方程式は，パラメーター ( $M, r_i, b_{ij}$ ) の値とそれらの組み合わせに依存して，多様な振る舞いを示します．2 種系 ( $M = 2$ ) については解の大域的な振る舞いを完全に解析することができます [14, 15]．例えば，(1) 式において， $M = 2, \forall i, j, b_{ij} < 0$  で定義される 2 種 LV 競争系は，パラメーターに依存して，初期状態に依らず一方が必ず絶滅する場合，2 種が共存する場合，初期状態に依存してどちらかが絶滅する場合があることがわかっています．また，一般にロトカ・ボルテラ方程式という場合には 2 種捕食系 ( $M = 2, r_1 > 0, r_2 < 0, b_{11} = b_{22} = 0, b_{12} < 0, b_{21} > 0$ ) をさすことが多いのですが，この場合は種 1 が生産者かつ被食者で，種 2 が消費者かつ捕食者に対応しており，2 種が交互に増減を繰り返す周期軌道をもつことで有名です．カナダにおける毛皮製品の出荷量から推定されたウサギとそれを捕食するキツネの個体数変動が似たような周期運動をしていたことなどが知られています．

3 種以上の LV 方程式 ( $M \geq 3$ ) は，ホップ分岐する場合があることが知られていて，リミットサイクルやヘテロクリニックサイクル，カオスといった 2 種系とは本質的に異なる複雑な振る舞いを示すため，一般には解析は困難です．ただし，保存量やリアプノフ関数が存在する場合や，相互作用行列がある特別な構造を持つ場合などについては一般の  $M$  種系の解の振る舞いが解析され

ています。個人的には、熱帯雨林や珊瑚礁などのように、非常にたくさんの種が共存している系に興味があります。種数  $M$  が非常に大きい場合には、種間相互作用をランダムと近似することによって、統計力学的な取り扱いが可能になる場合があります。それによって、多様性や個体数分布などフィールドでの実証研究の結果との照合が可能な、系の巨視的な性質を知ることができるのです。

LV 方程式が重要なもうひとつの理由として、それが他の分野で用いられる重要なモデルと等価であったり、より一般的なモデルの特別な場合に相当していたりする、ということがあげられます。LV 方程式と等価なモデルにレプリケーター方程式

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) \left( f_i(\mathbf{x}) - \sum_k^N f_k(\mathbf{x}) x_k \right) \quad (i = 1, 2, \dots, N) \quad (2)$$

があります。 $f_i(\mathbf{x})$  は種  $i$  の適応度と呼ばれる量で、一般にはおのこの種の個体数  $\mathbf{x} = (x_1, x_2, \dots, x_N)$  に依存します。これがその平均（右辺括弧の中の第二項）よりも大きければ種  $i$  は増殖します。特に、適応度関数が個体数の線形関数  $f_i(\mathbf{x}) = \sum_j^N a_{ij} x_j$  の場合には、 $M$  種 LV 方程式は  $N = M + 1$  種レプリケーター方程式と相互に変換可能であり、解の軌道が互いに同相であることが知られています [16]。レプリケーター方程式は、ゲーム理論、分子進化、集団遺伝学などのようなより広い文脈で研究されてきました [16, 17]。さらに、レプリケーター方程式は、レプリケーター・ミュテーター方程式 [16, 18]

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_j^N f_j(\mathbf{x}) x_j Q_{ji} - \sum_j^N f_j(\mathbf{x}) x_j x_i \quad (i = 1, 2, \dots, N) \quad (3)$$

の特別な場合 ( $Q_{ij} = 1 (i = j), 0 (i \neq j)$ ) になっています。 $Q_{ij}$  は種  $i$  から種  $j$  への突然変異率を表しているので、レプリケーター方程式は「変異 (mutation)」のない完全な「複製 (replication)」を表す式になっています。レプリケーター・ミュテーター方程式は、一般に変異の効果を無視できない群集モデルや分子の自己触媒反応ネットワークなどを記述するほか、言語の進化のモデルとして研究されたりもしています [19]。さらに、適応度  $f_j(\mathbf{x})$  が、おのこの種の個体数  $x_i$  に依存せず定数である場合 ( $f_j(\mathbf{x}) = f_j = \text{const.}$ : 適応度が「密度依存」でない場合) には、準種 (quasispecies) 方程式 [20, 21] という、RNA や DNA、またはバクテリアやウイルスなどの複製・変異・増殖を表すモデルと等価となります。これらのモデル間の関係を使って、あるモデルでわかったことを他のモデルに適用することができます。(2) 式の  $x_i$  を、種やウイルスの個体数と考えたり、ゲームにおける戦略の確率と考えたり、遺伝子の頻度と考えたり、反応分子の密度と考えることも可能です。

数理的には、このような一般的な形式の非線形力学系の振舞いを分類したいわけですが、 $M$  や  $N$  が大きい大自由度系の場合にはパラメーターがどのような値を取るかもよくわかっていないことが多いので、まずはランダムな相互作用の場合を考えてみようというわけです。以下では、ランダム群集モデルの研究が歴史的には大きな論争の引き金ともなったこと、そして、種間相互作用の各要素がある特別な統計分布に従うというかなり乱暴な仮定のもとでも、意外と実証研究が明らかにしてきた性質が捉えられる場合があるということを紹介したいと思います。

### 3 ランダム群集モデル

#### 3.1 複雑性－安定性論争

熱帯雨林や珊瑚礁などの生態系や免疫系，細胞内の代謝ネットワークなどの，大規模な生物ネットワークは，複雑な相互作用をもちながら，個体数などのダイナミクスが安定で恒常的であることが特徴です．一方，種数が少ない寒冷地などでは昆虫の大発生が観察されたり，ひとつの種類の植物だけを栽培する耕作地では害虫や疫病の蔓延が問題となりますが，そのダイナミクスはしばしば爆発的で不安定です．このような観察から，1960年代までの生態学者は，生態系の安定性や恒常性は，その多様性，複雑性によるものだと考えていました [22, 23]．これに対して，1970年代になって，Gardner と Ashby [24] が数値シミュレーションによって，続いて May [25] がランダム行列の理論を用いて全く逆の結論を導いたというのが，いわゆる生態学における「複雑性と安定性のパラドックス」であり，いまなお続く議論は「複雑性－安定性論争」と呼ばれています．

1970年代にイリノイ大学にあった生物コンピュータ研究所のサイバネティクス研究者 Gardner と Ashby は，線形写像

$$x(n+1) = Ax(n) \quad (4)$$

の安定性を調べました [24]． $A$  は，対角成分が  $[-1, -0.1]$  の一様乱数，非対角成分が  $[-1, 1]$  の一様乱数で与えられる  $N \times N$  実非対称ランダム行列です．さらに各要素は確率  $1 - C$  で 0 になるものとします ( $0 < C < 1$  は「結合度」)．このとき，ランダム行列アンサンブルに対して， $A$  の全ての固有値が負になる割合 (安定な割合) を数値計算により調べました．その結果， $N = 4, 7$  に対しては， $C$  が大きくなるほど安定な割合が連続的に下がりましたが， $N = 10$  に対しては，結合度が  $C < C_c$  ( $\approx 0.13$ ) であればほぼ全てのサンプルで安定， $C > C_c$  でほぼ全てのサンプルで不安定となり， $C_c$  での急激な転移が見出されました．この論文には生態系という言葉は一言も書かれていないのですが，この結果を生態学的に解釈すれば「より多様性が高く ( $N$  大)，より (たくさんの種が関係し合う) 結合度の高い ( $C$  大) 複雑な群集は不安定」という，それまでの生態学における定説とは反対の結果が得られたこととなります．

個人的には，この結果は，数値シミュレーションによる複雑系解析の金字塔と言ってもよいかと思っています．野外・実験生態学者の予想を単純なモデルを用いてうち砕いたとも言えるからです．もちろん，後で述べるように，ここで扱われたモデルに仮定された前提条件 (ランダム相互作用) が生態学的に妥当なものかどうかは大いに議論のあるところですが，この結果が引き起こした論争とそれによりもたらされた学問の洗練を考えると，このような「問題の存在」を発見した理論研究の重要性はどんなに指摘してもしすぎることはないのではないのでしょうか．たった1ページの論文ですが，私もこのような論文を書いてみたいものです．

Gardner と Ashby の結果を受けて，May は時間連続な線形微分方程式

$$\frac{dy_i}{dt} = \sum_j^N m_{ij} y_j \quad (i = 1, 2, \dots, N) \quad (5)$$

の安定性をランダム行列の理論を用いて解析しました [25, 26]．これは，LV 方程式やレプリケータ方程式を含む一般的な力学系

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(x) \quad (6)$$

を，平衡点  $p = (p_1, p_2, \dots, p_N)$  の周りで線形化したものに対応します ( $y \equiv x - p$ ) . May は，ヤコビ行列

$$M = (m_{ij}) = \left( \frac{\partial F_i}{\partial x_j}(\mathbf{p}) \right) \quad (7)$$

が，対角要素が  $-1$ ，非対角要素が平均  $0$ ，分散  $v$ ，結合度  $C$  で互いに無相関な要素からなる， $N \times N$  実非対称ランダム行列で与えられるとしました .  $M$  の固有値の実部の最大値を  $E$  とすると，(5) 式の長時間の振る舞いは  $|y| \sim \exp(Et)$  で与えられるので， $E < 0$  ならば，(6) 式において平衡点  $p$  は局所安定となります .  $\forall i m_{ii} = -1$  であること，および Wigner の半円則 [27] により， $E = \sqrt{vCN} - 1$  なので，「 $vCN \leq 1$  で安定， $vCN > 1$  で不安定」という結論が解析的に導かれます . この結果は，Gardner と Ashby の結果に加えて，相互作用の分散が結合度と同等に系の不安定性に寄与することを示しています . 生態学的に解釈すれば，「種間相互作用が種内競争よりも相対的に強ければ系は不安定」ということになります . このことも，それまでの「多くの種が互いに強く結びあう生態系ほど安定である」という実証研究側からの主張と相反する結論です .

これらの生態学的に意外な結論は，多くの群集生態学者の議論を呼びました . 実際の食物網データを用いて， $N, v, C$  が安定条件を満たしているかどうかの検証も行なわれましたが，多種群集における  $v$  や  $C$  の定量的同定の困難さなどから，現在も野外データが理論を積極的に支持 / 否定するという状況には至っていません .

また，野外データと理論の食い違いを，理論の前提条件に求める議論もなされました . Pimm は，Gardner と Ashby および May ら (GAM) による平衡点の局所安定条件以外のさまざまな「群集の安定性」を定義しました [28] . たとえば「種の突発的な絶滅 (除去)」に対して残りの群集が崩壊せずに新たな平衡点で共存するといったような「安定性」については，GAM とは反対の結果が得られる場合もあることなどを示しています . また，ある種の群集においては  $N$  と  $C$  は独立ではなく，それらが反比例の関係にある場合があるので，多様性が高い群集でも GAM の安定条件が満たされる場合があり得ることなども指摘されています [29] .

さらに，GAM モデルの本質的な難点として，種間相互作用の非対称性 (独立，無相関) と，それがもたらす， $a_{ij} \times a_{jk} \times a_{ki} \neq 0$  のような相互作用のループの多さが挙げられます . 生態学者の中には GAM モデルを「競争系」と誤解して呼ぶ人もいますが，平均  $0$  のランダム行列 (7) には，競争以外の捕食，相利共生，偏害，寄生，分解などのあらゆる種間関係が入っています . 実際には  $i$  種が  $j$  種に与える影響  $a_{ji}$  とその逆  $a_{ij}$  は一般には強く相関していると考えられていますし，相互作用のループも実際の生態系では (7) 式が与えるほど強い関係がたくさんあるとは考えられていません . そのことから，実証研究者たちは，実際の生態系における種間相互作用は各要素が無相関な非対称ランダム行列では表され得ず，進化的に獲得された特別な相関が系の安定性をもたらしていると考えられるようになりました .

たとえば，昆虫 (消費者) と植物 (生産者) からなる系などの場合には，生産者が完全に食い尽くされてしまうことはなく，餌としての生産者は常に余っているという説がありますが，そのような片方向きだけの食物連鎖的な構造を考慮したモデルの場合には，複雑性が増すほど系が安定化するという結果が得られています [30] . また，最近も，砂地に棲む生物の地中食物網に関する長期実証研究によって，食物連鎖の底辺 (より生産者的な種) ではバイオマスが相対的に高く，全体としてピラミッド型の食物網ネットワークが形成されていることなどが示されています [8] . そのような生態学的種間構造があれば，複雑性は不安定化要因にはならず，生態学のパラドックスが解消される可能性があります .

個人的に興味がある，生態学的種間構造のひとつは，相互作用の要素間の相関や相互作用行列

の対称性です．これに関しては，Wigner の半円則が，より一般的な，要素間に相関がある  $N \times N$  実ランダム行列

$$\begin{aligned} a_{ii} &= -1, & \overline{a_{ij}} &= 0, & \overline{a_{ij}^2} &= v, & \overline{a_{ij}a_{ji}} &= \gamma v \\ \overline{a_{ij}a_{kl}} &= 0 & \text{for } (i,j) &\neq (k,l) & \text{or } (i,j) &\neq (l,k) \end{aligned} \quad (8)$$

へと拡張されています [31]．記号  $\overline{\quad}$  はランダム行列の要素の分布による平均（ランダム平均）を表します．以後この記号によりランダム平均を表すことにします．パラメーター  $\gamma$  は対称度であり， $\gamma = 1$  なら対称行列， $\gamma = -1$  なら反対称行列です．この場合には，固有値の実部の最大値が  $\tilde{E} = (1 + \gamma)\sqrt{vN} - 1$  となり，対称度  $\gamma$  が不安定化要因になります．生態学的に解釈すると，補食関係が支配的な食物網型 ( $\gamma < 0$ ) が相対的に最も安定で，無相関 ( $\gamma = 0$ )，相利共生もしくは競争が支配的な系 ( $\gamma > 0$ ) の順に不安定化します（同じ  $v, N$  の組み合わせに対して  $\tilde{E}$  が大きくなるという意味で）．

反対称行列 ( $\gamma = -1$ ) の場合に  $\tilde{E} = 0$  となるのは，全ての固有値が純虚数であり虚軸上に分布することによります．よって，任意の  $v$  とあらゆる種内競争の値  $a_{ii} < 0$  に対して平衡点は局所安定であることがわかります（実は，平衡点が縮退しているという特殊な場合を除き大域的にも安定）．

ここで取り上げた Gardner と Ashby および May らの理論研究は，いずれもランダム群集モデルにおける全種共存解（内部平衡点）の局所安定条件に関するものです．しかし，相互作用がランダムであれば，一般的な進化力学系が内部平衡点を持つ確率は大自由度極限 ( $N \rightarrow \infty$ ) では 0 です（解  $p$  の全ての成分が第 1 象限になければならないから）．ゆえに，大自由度ランダム群集モデルにおいては，ここでの解析の前提である内部平衡点はそもそも存在せず，例え全種が共存する初期状態から出発しても絶滅は避けられません．よって，大自由度ランダム群集モデルに対する次の興味は，絶滅を伴う「大域的な」振る舞いがどうなるか，最終的にどのような部分系へと収束するのか，です．次節以降では，この対称度  $\gamma$  で分類した大自由度ランダム群集モデル（大自由度ランダム相互作用レプリケーター方程式）の大域的な振る舞いについてこれまでにわかっていることをまとめます．

### 3.2 対称ランダム行列モデル

相互作用行列が対称ランダム行列の場合には，スピングラスの SK モデル [32] と同様の手続きで系の巨視的な性質を解析することができます．以下では，適応度関数が個体数の線形関数で表され，各要素が平均  $m$ ，分散  $\tilde{J}^2/N$  の正規分布に従う対称ランダム相互作用行列  $J = (J_{ij})$  をもつ  $N$  種レプリケーター方程式

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( \sum_j^N J_{ij}x_j - \frac{1}{N} \sum_{j,k}^N J_{jk}x_jx_k \right) \quad (i = 1, 2, \dots, N) \quad (9)$$

$$P(J_{ij}) = \sqrt{\frac{N}{2\pi\tilde{J}^2}} \exp \left[ -(N/2\tilde{J}^2)(J_{ij} - m)^2 \right] \quad (10)$$

$$J_{ij} = J_{ji}, \quad J_{ii} = -u \quad (u \geq 0) \quad (11)$$

についての結果を示します [33, 34, 35, 36]．実は，前節 (2) 式で示した一般的なレプリケーター方程式には，保存量 ( $\forall t \sum_i x_i(t) = 1$ ) があり，個体数の総和が時刻によらず一定という性質があ

るのですが ( $\sum_i x_i(t)$  の時間微分が 0 になることを簡単に示すことができます), 上の (9) 式では  $1/N$  という因子を付け加えて, 個体数の総和が  $N$  になるようにしてあります. (11) 式の二つめの式に示したように, 同じ種の間競争 (種内競争) ( $J_{ii}$ ) は種によらず一定と仮定します. 同じ種の間助け合い ( $u < 0$ ) を考えてもよいのですが, そのようなパラメーター領域では系は非常に不安定となり, 1 種以外は全て絶滅するというようになってしまうことが解析の結果わかります. ダーウィンも「生物の間競争で最も強いものは同種間に働くものである」と言っています.

上記のモデルには  $m, \tilde{J}, u$  とパラメーターが 3 つありますが, レプリケーター方程式の重要な性質のひとつに,  $K_{ij} \equiv (J_{ij} - m)/\tilde{J}$  のような相互作用の変換に対する不変性があるので, 本質的なパラメーターが単一の  $p \equiv (u + m)/\tilde{J}$  だけになることがわかります. 対応する LV 方程式 (1) の個体数  $y_i$ , 内的自然増加率  $r_i$  および生態学的な種間相互作用行列  $b_{ij}$  は

$$y_i = x_i/x_M \quad (i = 1, 2, \dots, N), \quad (12)$$

$$r_i = J_{iM} - J_{MM} = J_{iM} + u, \quad (13)$$

$$b_{ij} = J_{ij} - J_{Mj} \quad (14)$$

のようにレプリケーター方程式から変換されます [16]. ここで,  $M$  ( $y_M = 1$ ) は常に個体数が一定の「(光, 水などの) 資源に対応する種」で, レプリケーター方程式の  $N$  種のうちのいずれかです. つまり,  $N$  種レプリケーター方程式から  $N - 1$  種 LV 方程式へは,  $N$  種類の変換が可能です. (14) 式から, 対応する LV 方程式の相互作用  $b_{ij}$  が平均 0, 分散  $2\tilde{J}^2/N$  のランダム行列になることがわかります. もとのレプリケーター方程式 (9) で仮定した対称性 ( $J_{ij} = J_{ji}$ ) が LV 方程式では成り立たない ( $b_{ij} \neq b_{ji}$ ) ので, ここで扱っているモデルは, 生態学的には, 捕食関係 ( $(b_{ij}, b_{ji}) \rightarrow (+, -)$  or  $(-, +)$ ), 相利共生 ( $+, +$ ), 競争 ( $-, -$ ), さらには分解過程を含むループ状の食物連鎖 ( $(b_{ij}, b_{ji}) \rightarrow (+, -), (b_{jk}, b_{kj}) \rightarrow (+, -), (b_{ki}, b_{ik}) \rightarrow (+, -)$ ) をも含む生態群集に対応します. さらに, 種内相互作用  $b_{ii}$  は内的自然増加率  $r_i$  と  $b_{ii} = J_{ii} - J_{Mi} = -u - J_{iM} = -r_i$  のような関係で結ばれているので, 生産者の種内相互作用は競争的 ( $b_{ii} < 0$ ) で, 消費者のそれは相利共生的 ( $b_{ii} > 0$ ) であるような群集に対応します.

(13) 式から, 内的自然増加率が平均  $u + m$ , 分散  $\tilde{J}^2/N$  の正規分布に従うことがわかるので,  $r_i$  が正である割合, すなわちある種が生産者である割合が誤差関数

$$\text{Prob}(r_i > 0) = \int_{-p\sqrt{N/2}}^{\infty} \frac{dt}{\sqrt{\pi}} \exp(-t^2).$$

で与えられます.  $p$  が大きいほど生産者の割合が増えるので, ここで考えているモデルの唯一のパラメーター  $p$  は, 系の「生産性」に対応することがわかります. 進化生態学モデルのシミュレーション [10] では, 時間の経過に従って相互作用の平均  $m$  が増大していくことがわかっているので, パラメーター  $p$  は生態系の「成熟度」にも関係すると考えられます.

対称相互作用レプリケーター方程式 (9) の最大の特徴は, 右辺括弧中第二項の平均適応度 ( $\phi(t) \equiv \sum_{j,k}^N J_{jk} x_j x_k$ ) がリアプノフ関数になっていることです. 相互作用行列の対称性から,  $\phi(t)$  が時間に関する非減少関数であることが簡単に示されます [16]. さらに, 全ての個体数が非負 ( $x_i \geq 0$ ) であること, および相互作用の全ての要素に同じ定数を加えても力学が同相であること [16] から,  $\phi(t)$  には定値性を仮定することができます. よって,  $\phi(t)$  は狭義のリアプノフ関数であり, 相空間中の全ての初期状態が  $\phi(t)$  の極大値を与える平衡点 (一般的には複数存在します) の一つに収束します. 周期解やカオスなどの高次のアトラクターは存在しません. よって, 系の平衡状態での振る舞いは,  $\phi(t)$  の極大点の性質から知ることができます. 今,  $\phi(t)$  の符号を変えたものをエネルギー

ギー (ハミルトニアン) $\mathcal{H}$  と見なすと, 大自由度極限 ( $N \rightarrow \infty$ ) における系の巨視的な性質は, ゼロ温度自由エネルギー密度

$$f = - \lim_{\beta \rightarrow \infty} \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{\overline{\ln Z}}{N\beta} \quad (15)$$

を求めることにより知ることができます.  $Z$  は総個体数一定の条件 ( $\sum_i x_i = N$ ) を含む分配関数

$$Z \equiv \int_0^\infty \prod_{i=1}^N dx_i \delta(N - \sum_i x_i) e^{-\beta \mathcal{H}} \equiv \langle e^{-\beta \mathcal{H}} \rangle \quad (16)$$

です. 相空間中での集団平均 ( $x_i$  の積分) を記号  $\langle \dots \rangle$  を使って表しています. ランダム平均はガウス分布 (11) による  $N(N-1)$  重積分

$$\overline{F(J_{ij})} \equiv \prod_{i < j} \int_{-\infty}^\infty dJ_{ij} P(J_{ij}) F(J_{ij}) \quad (17)$$

となります. 摂動場を加えて

$$\mathcal{H} \equiv -\frac{1}{2} \sum_{i,j} J_{ij} x_i x_j + h \sum_i \theta(y - x_i) \quad (18)$$

の形に定義しておくことにより, 生産性パラメータ  $p$  に依存する個体数の累積分布関数 ( $y$  以下の個体数を持つ種の割合) を

$$\begin{aligned} C_p(y) &\equiv \lim_{\beta \rightarrow \infty} \lim_{N \rightarrow \infty} \lim_{h \rightarrow 0} \left\langle \frac{\sum_i \theta(y - x_i) e^{-\beta \mathcal{H}}}{N} \frac{1}{Z} \right\rangle \\ &= - \lim_{\beta \rightarrow \infty} \lim_{N \rightarrow \infty} \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{N\beta} \frac{\partial \overline{\ln Z}}{\partial h} \\ &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\partial f}{\partial h} \end{aligned} \quad (19)$$

によって自由エネルギー密度から導くことができます. さらにこれを個体数  $y$  で微分することにより, 生態学でよく調べられている個体数分布 (個体数  $y$  をとる種の数の割合)  $F_p(y) \equiv dC_p(y)/dy$  を  $p$  の関数として解析的に求めることができます. 平衡状態での絶滅率  $C_p(0)$  や共存する種数の割合 (多様性)  $\alpha_p(0) \equiv 1 - C_p(0)$  なども解析的に求めることができます.

レプリカ法 [37, 38, 39] を用いた計算の詳細は [35, 36] をご覧頂くことにして, 結果のみ以下に列挙します.

- (1)  $p \geq \sqrt{2}$  でレプリカ対称 (RS) 解が安定.  $p < \sqrt{2}$  でレプリカ対称性の破れ (RSB) が起こり,  $p$  が小さくなるにつれて平衡点の数が指数関数的に増大する. 共存種数は  $p$  の単調増加関数であり, 高生産性極限  $p \rightarrow \infty$  では全種共存 ( $\alpha_\infty(0) = 1$ ) し,  $p \rightarrow 0$  ではオーダー 1 の種数しか共存できない ( $\alpha_0(0) \sim 0$ ). RS-RSB 転移点上で, 共存種数は半分 ( $N/2$ ) となる ( $\alpha_{p=\sqrt{2}}(0) = 1/2$ ).
- (2) レプリカ間の個体数の相関に対応するスピングラスオーダーパラメータ  $q$  は,  $p$  の単調減少関数で,  $p \rightarrow 0$  で発散し, 高生産性極限  $p \rightarrow \infty$  で 1 に漸近する.
- (3) 線形磁化率に対応するオーダーパラメータは RS-RSB 転移点で最大値を取るが発散はしない.



- (4) 1-step RSB 解による自由エネルギー密度は RS 解のそれよりも小さいが、RS 解はよい近似になっている [40] .
- (5) RS 解を RSB 領域に外挿してみると、 $p$  の関数としての共存種数 ( $\alpha_p(0) \equiv 1 - C_p(0)$ ) は、 $p$  のべき関数  $\alpha_p(0) \sim p^\eta$  ( $p \lesssim 1$ ;  $\eta \simeq 2.3$ ) によくフィットする . これにより、もしも  $p$  が生態系の面積  $A$  のべき関数であれば、生態学で有名な種数面積関係  $\alpha_p(0) \propto A^\lambda$  ( $\lambda = \text{const.}$ ) [41, 42, 43] が再現される .
- (6) (9) 式のダイナミクスはハミルトニアン  $\mathcal{H}$  の準安定状態へも収束すること、および  $\mathcal{H}$  や多様性  $\alpha_p(0)$  は時間に関して非増加関数であることから、RS 解による結果は共存種数の下限に相当する . 数値シミュレーションが与える共存種数はつねに RS 解による値を上回る .
- (7) 個体数分布  $F_p(y)$  は  $y < 0$  でゼロとなる途切れた (truncated) 正規分布になる . RSB 領域に RS 解を外挿したものは、生態学でよく観察される「左に歪んだ対数正規分布」に似た形になる . 高生産性極限  $p \rightarrow \infty$  ではデルタ関数  $F_\infty(y) = \delta(y - 1)$  になる (全ての種が同じ個体数 1 をとる) .
- (8) 個体数分布  $F_p(y)$  をもちいて、最大個体数  $x_{max}$  と、総個体数分布  $x F_p(x)$  のモード  $x_N$  を解析的に計算することができる . これらがほぼ等しくなるという実際の生態系で観察される結果  $\log(x_N)/\log(x_{max}) \simeq 1$  (カノニカル仮説) [44, 42] が再現される .

ダイナミクスが単体  $\sum_i x_i(t) = 1/N$  上に束縛されるので、対称ランダム相互作用レプリケーター方程式は、球スピングラスモデルならぬ「単体スピングラスモデル」ということができます . レプリカ対称性の破れ (RSB) のある SK モデル (イジング) と RSB のない球モデルの中間的な性質をもつため、RS 解が比較的よい近似を与えるのだと考えられます .

高生産性極限  $p \rightarrow \infty$  で  $q$  が 1 に近づくのは、全ての種の個体数  $x_i$  がオーダー 1 となり、オーダー  $N$  の多数の種が共存していることを表しています . さらに、( $p \geq \sqrt{2}$ ) の領域で RS 解になるということは、レプリカ間の個体数の相関のゆらぎがないことを意味しているのです、比較的高い生産力をもつ群集は、種構成が同じなら個体数の分布も同じになる、ということを示唆しています . 一般に、熱帯雨林や珊瑚礁など、高い生産力をもつとされる生態系においては、多数の種が個体数を恒常的に維持して共存していますが、 $p$  の大きな領域での振る舞いはそれに対応しているように見えます . 一方、 $p$  が小さい領域では、 $q$  はオーダー  $N$  の大きな値をとりますが、これは個体数の分布がレプリカごとに大きく異なり、ごく少数の種がオーダー  $N$  の大きな個体数をとることを意味しています . すなわち、種構成が同じでも、あるときにはある種 A が大発生したり、また別の場面では別の種 B が大発生する、といった状況に対応しています . ツンドラ地帯や砂漠など、系の生産力の低い生態系においては、蚊やバッタ等の昆虫の大発生がしばしば観察されますが、 $p$  が非常に小さい領域での結果はそれに対応しているように見えます . これらに対応して、理論的に得られた個体数分布  $F_p(y)$  の生産性依存性も現実に観察されるものに類似しています .

なお、対称ランダム相互作用レプリケーター方程式については、de Oliveira と Fontanari が 3 体以上の相互作用の効果 [45] や、外的な淘汰圧の影響 [46]、相互作用が Hopfield 型の相関行列になっている場合 [47, 48] など、さまざまな拡張を行っています .

また、ここで考えたモデルは、生態学的な LV 方程式のうち、レプリケーター方程式に変換すると、相互作用がランダム対称行列になっているという、ある特殊な相互作用をもつ群集に対応しています . このような相互作用が現実の大規模生態系で本当に実現されているかどうかについては、多種系の大規模実証研究 [49] を行っているグループと検証を進めているところです、

### 3.3 反対称ランダム行列モデル

以下でも (9) 式のように、適応度関数が個体数の線形関数  $f_i(\mathbf{x}) = \sum_j^N J_{ij}x_j$  であるレプリケータ方程式を考えます。ただし、前節とは異なり相互作用が反対称行列 ( $J_{ij} = -J_{ji}$ ) で表される場合を考えます。この場合、反対称性から相空間中の任意の点で平均適応度がゼロ ( $\sum_{j,k}^N J_{jk}x_jx_k = 0$ ) となります。反対称レプリケータ方程式は、食物網やゲーム理論における「ゼロサムゲーム」、さらには集団遺伝学における「遺伝子変換」に対応します。以下に、反対称系に特有の性質をまとめます。

一般に、レプリケータ方程式において、平衡点  $\mathbf{p} = (p_1, p_2, \dots, p_N)$  における、関数  $\alpha_i(\mathbf{x}) \equiv f_i(\mathbf{x}) - \sum_j^N f_j(\mathbf{x})x_j$  が、

$$\alpha_i(\mathbf{p}) \begin{cases} = 0 & \text{for } p_i > 0 \\ < 0 & \text{for } p_i = 0 \end{cases} \quad (20)$$

を満たすとき、その平衡点は飽和であるといいます。一般にレプリケータ方程式は、少なくとも一つの飽和平衡点を持つことが知られています [16]。飽和平衡点で正の個体数を持つ種をパーシステント種、その集合  $P = \{i | p_i > 0\}$  をパーシステント集合と呼ぶことにします。パーシステント種の種数を  $K (\leq N)$  とします。

反対称相互作用に起因するいくつかの特徴が知られています [50]。適応度関数が個体数の線形関数である反対称レプリケータ方程式の場合には、平均適応度  $\sum_j^N f_j(\mathbf{x})x_j$  はゼロですから  $\alpha_i(\mathbf{x}) = \sum_j^N J_{ij}x_j$  であり、平衡点  $\mathbf{p}$  はすべての  $i$  について方程式  $p_i\alpha_i(\mathbf{p}) = 0$  を満たす必要があります。よって、全種が共存する内部平衡点  $\mathbf{p} > 0$  をもつためには、 $\alpha_i(\mathbf{p}) = 0$  であること、つまり相互作用行列が固有値 0 を持つことが必要です。一方、一般に反対称行列の固有値は、原点を中心に虚軸上に対称に分布するので、種数が奇数なら必ず 0 固有値をもちます。よって (平衡点の満たす方程式が縮退しているなどの例外を除き) パーシステント種の種数は奇数であることがわかります。また、 $z_i = \log x_i$  で変換された相空間では体積が保存され、ハミルトン力学系になっていることなども知られています [51]。

反対称相互作用のもたらす最も重要な性質は、パーシステント種の構成の一意性です [51, 52]。どの種が絶滅し、どの種がパーシステント種として生き残るかは、相互作用行列によって完全に決定されます。これは、相空間内部 (1 種も絶滅していないことに対応する) のあらゆる初期状態にも依りません。このことは、反対称レプリケータ方程式系がリアプノフ関数  $L_{\mathbf{p}}(\mathbf{x}) \equiv \sum_i^N p_i \log x_i$  をもつことを使って簡単に示されます [52, 50]。

パーシステント種の運動は、元の  $N$  次元相空間の境界の一部分 ( $\Gamma = \{\mathbf{x} | x_k = 0 \text{ for } \forall k \notin P\}$ ) 上の流れとなります。相互作用の反対称性から平衡点まわりの線形固有値は全て純虚数なので、 $\Gamma$  上の流れに関しては、平衡点  $\mathbf{p}$  は、高々中立安定であり、系は一般には構造安定ではありません。 $\Gamma$  は、元の  $N$  次元相空間の内部の全ての初期状態に対して、アトラクティング集合となっています。

相互作用がランダムで完全反対称 ( $J_{ii} = 0$ ) 行列の場合は、ランダム行列アンサンブルに対して  $K$  の平均が  $N/2$ 、分散が  $N/4$  となることが平衡点に関する簡単な組み合わせ論から示されます [52, 50]。このことは、同じ条件 (種内競争なし:  $J_{ii} = 0$ ) の対称、非対称ランダム相互作用レプリケータ方程式では  $K$  がオーダー 1 となり、ほとんどの種が絶滅することと対照的です。種内競争がある場合  $J_{ii} = -u (< 0)$  には、 $K$  は  $u$  の単調増加関数となり、 $u \rightarrow \infty$  で  $K \rightarrow N$  となり全種が共存します。反対称性もたらす安定性は、先に述べたように拡張された Wigner 則からも示唆されることですが、ダイナミクスの大域的な性質として多種共存解の存在が示されたことにな

ります．特に，ランダム反対称の場合には，オーダー  $N(K = N/2)$  種類の種がそれぞれカオス的に個体数を変動させる，大自由度系における動的共存の一例となっています．つまり，複雑な生態系であっても，食物網のように反対称相互作用が優占的な系では多種が安定に共存する場合があることを示唆するものであり，複雑性と安定性のパラドックスを解消するための重要な種間構造のひとつなのではないかと考えています．

さらに，反対称相互作用をもつ LV 方程式に対しては，それが内部平衡点を持つ場合には，ハミルトン力学系になることを用いた統計力学的定式化 [53] があり，それを反対称レプリケーター方程式にも拡張することができます [50]．一部の種の絶滅後に残るパーシステント種のみからなる（内部平衡点をもつ）部分系においては，リアプノフ関数  $L_{\mathbf{p}}(\mathbf{x})$  が時間一定となります．これにより，対数スケールの個体数  $v_i \equiv \log(x_i/p_i)$  を使った関数

$$\mathcal{H} \equiv \sum_i^K p_i (e^{v_i} - v_i) = L_{\mathbf{p}}(\mathbf{x}) + \sum_i^K p_i \log p_i + 1 \quad (21)$$

が保存量になることをもちいて，個体数変動のゆらぎや個体数分布などを解析的に導くことが可能です [50]．特に，これまで独立かつ現象論的に得られていたいくつかのよく知られた個体数分布 [54, 55, 56, 44] が，個体数のゆらぎに関するパラメーターの値に応じて同時に得られることなどもわかっています [57]．

### 3.4 非対称ランダム行列モデル

(8) 式のような一般の非対称ランダム相互作用をもつレプリケーター方程式には保存量やリアプノフ関数が見つからないので，レプリカ法などの平衡統計力学の手法を使うことはできないのですが，経路積分や生成汎関数 (Generating functional) をもちいた手法により，系の巨視的な性質を導くことができます [58, 59, 60, 61, 62]．もともとは場の量子論における Feynman の経路積分法が古典的な確率過程，特にスピングラスのようなランダム系に応用されたもの [63, 64, 65] ですが，最近ではニューラルネットワーク [66, 67, 68, 69, 70] や，経済学におけるマイノリティー・ゲーム [71, 72] などの解析にも使われています．

以下では，(9) 式のように，適応度関数が個体数の線形関数であるようなレプリケーター方程式が，(8) 式と同様の

$$J_{ii} = -u (< 0), \quad \overline{J_{ij}} = 0, \quad \overline{J_{ij}^2} = \frac{1}{N}, \quad \overline{J_{ij} J_{ji}} = \frac{\gamma}{N} \quad (22)$$

のような正規分布に従うランダム非対称相互作用をもつ場合 [59, 61] を考えます．あとでオーダーパラメーターが適切にスケールされるように，分散と対称度  $\gamma$  を種数（システムサイズ） $N$  でスケールしてあります．パラメーター  $u (> 0)$  は対称ランダム行列モデルで出てきた  $p$  と同様に生態学的には系の生産性に関係しますが，共存種数が  $u$  の単調増加関数であることから，cooperation pressure と呼ばれ，共存のしやすさの度合いを表しています．

レプリケーター方程式を

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( \sum_j^N J_{ij} x_j - \phi(t) + h(t) \right) \quad (23)$$

のように摂動場  $h(t)$  を仮想的に加えた形で書いておきます．摂動場はのちに応答関数を定義するのに使われますが，解析の最後にはゼロとします．平均適応度  $\phi(t) \equiv (1/N) \sum_{j,k}^N J_{jk} x_j x_k$  により

総個体数があらゆる時刻で保存 ( $\forall t \sum_i x_i(t) = N$ ) されますが, 生成汎関数を鞍点法で評価する際にラグランジュ未定乗数の役割を果たし, オーダーパラメーターのひとつとなります.

ダイナミカルな生成汎関数

$$\begin{aligned} \overline{Z[\phi]} = & \int D\mathbf{x} \left( \prod_i p_0(x_i(0)) \right) \exp \left( i \sum_i \int dt \psi_i(t) x_i(t) \right) \\ & \times \prod_{i,t} \delta \left( \frac{\dot{x}_i(t)}{x_i(t)} - \sum_j J_{ij} x_j(t) + \phi(t) - h(t) \right) \end{aligned} \quad (24)$$

を定義します.  $p_0(x_i(0))$  は初期状態の分布です. これを摂動場  $h(t), \psi(t)$  で汎関数微分することにより, 巨視的な物理量である相関関数

$$C(t, t') = \overline{C(t, t')} \equiv \frac{1}{N} \sum_i \overline{\langle x_i(t) x_i(t') \rangle} = \frac{1}{N} \sum_i \left. \frac{\delta^2 \overline{Z[\psi]}}{\delta i \psi_i(t) \delta i \psi_i(t')} \right|_{\psi=0} \quad (25)$$

や応答関数

$$G(t, t') = \overline{G(t, t')} \equiv \frac{1}{N} \sum_i \overline{\left\langle \frac{\delta x_i(t)}{\delta h(t')} \right\rangle} = \frac{1}{N} \sum_i \left. \frac{\delta^2 \overline{Z[\psi]}}{\delta h(t) \delta i \psi_i(t')} \right|_{\psi=0} \quad (26)$$

を求めることができます ( $\langle \dots \rangle$  は  $x_i(t)$  の可能な軌道全てに対して取った平均). ここでは, 熱力学的極限ではランダム相互作用の任意の 1 サンプルに対する上記の物理量 ( $Z[\psi], C(t, t'), G(t, t')$ ) がそのランダム平均に等しくなるという「自己平均性」を仮定しています.

計算の詳細は省略しますが,  $Z[\psi]$  のランダム平均をとって, 鞍点法で評価すると, おおのこの種は分離して, 遅れのある 1 体の実効的な個体数変動 (effective process)

$$\frac{dx(t)}{dt} = x(t) \left( -ux(t) - \gamma \int_0^t dt' G(t, t') x(t') + \eta(t) - \phi(t) + h(t) \right) \quad (27)$$

が系のダイナミクスを特徴付けることがわかります. 相関関数および応答関数は, 有色ノイズ  $\eta(t)$  ( $\langle \eta(t) \eta(t') \rangle_e = C(t, t')$ ) で駆動される上記の 1 体の方程式の軌道平均

$$C(t, t') = \langle x(t) x(t') \rangle_e, \quad G(t, t') = \left\langle \frac{\delta x(t)}{\delta h(t')} \right\rangle_e \quad (28)$$

で与えられます.  $\phi(t)$  は, 全ての時刻で  $\langle x(t) \rangle_e = 1$  となるように選ばれ, ダイナミカルなオーダーパラメーター  $C(t, t'), G(t, t'), \phi(t)$  の閉じた方程式が得られます.

ここで, 元のレプリケーター方程式 (23) が平衡点に収束すると仮定します. 以下で示すように, パラメーター  $u, \gamma$  の値に依存してこの仮定が成り立つ場合があります. よって, 1 体の個体数変動 (27) も平衡点へと収束するとして, 相関関数と平均適応度が一定値

$$\forall \tau \lim_{t \rightarrow \infty} C(t + \tau, t) = q, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t) = \phi \quad (29)$$

を取るとします. さらに, 漸近的な応答関数の時間並進対称性 (定常性)

$$\lim_{t \rightarrow \infty} G(t + \tau, t) = G(\tau) \quad (30)$$

を仮定します．さらに，エルゴード的な定常過程のみに限定して，応答関数の積分が有限になることや長時間の記憶がないこと

$$\chi = \int_0^\infty d\tau G(\tau) < \infty, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} G(t, t') = 0 \quad (31)$$

を仮定します．また，ノイズ  $\eta(t)$  も時間に依存しない平均 0，分散  $\langle \eta^2 \rangle_e = q$  のガウス分布に従うものとします．

上記の仮定により，(27) 式の平衡点が満たす方程式が

$$x(ux - \gamma\chi x\sqrt{q}z - \phi) = 0 \quad (32)$$

( $z \equiv \eta/\sqrt{q}$  は標準正規分布に従うランダム変数) で与えられます．これは  $z$  の値によらない絶滅解  $x(z) = 0$  と，パラメーター  $u, \gamma$ ，オーダーパラメーター  $q, \chi, \phi$  および  $z$  の値に依存してかっこの中をゼロにする非絶滅解

$$x(z) = \frac{\phi - \sqrt{q}z}{u - \gamma\chi} \Theta[\phi - \sqrt{q}z] (> 0) \quad (33)$$

をもちます．ただし， $\Theta[x]$  は階段関数 ( $\Theta[x] = 1$  for  $x > 0$  および  $\Theta[x] = 0$  for  $x \leq 0$ ) です．非絶滅解が存在する場合には絶滅解が不安定であることがわかっています．最終的に，オーダーパラメーターの満たす方程式は

$$(u - \gamma\chi) = \sqrt{q} \int_{-\Delta}^\infty Dz(z + \Delta) \quad (34)$$

$$(u - \gamma\chi)^2 = \int_{-\Delta}^\infty Dz(z + \Delta)^2 \quad (35)$$

$$(u - \gamma\chi)\chi = \int_{-\Delta}^\infty Dz \quad (36)$$

$$\Delta = \frac{\phi}{\sqrt{q}} \quad (37)$$

( $Dz = (dz/\sqrt{2\pi}) \exp(-z^2/2)$ ) となります． $\gamma = 1$  の場合は対称ランダム相互作用レプリケーター方程式に対するレプリカ法の結果と一致します．これらは一般には解析的には解けないので，数値的に評価することにより，様々な物理量，例えば共存種数の割合  $\alpha_{u,\gamma} = \int_{-\Delta}^\infty Dz$  などがパラメーターに応じて求まることとなります．

ちなみに，平衡点が安定な領域ではオーダーパラメーター  $q = \lim_{N \rightarrow \infty} (1/N) \sum_i \overline{x_i^2}$  は生態学で知られる Simpson の多様性指数 ( $D \equiv \sum_i^N x_i(x_i - 1)/[N(N - 1)]$ ) [73] と同型です．Simpson 指数は，生態系においてランダムに選ばれた 2 匹の個体と同じ種である確率であり，これがゼロならば無限の多様性が，1 ならば多様性ゼロ (1 種しかない) になります．今は総個体数が  $\sum_i x_i = N$  でスケールされているので，有限の  $q$  がオーダー  $N$  の種数の共存に対応し， $q$  の発散はある 1 種の個体数がオーダー  $N$  になる独占状態 (他は絶滅) を意味します [46]．よって， $1/q$  は多様性の指標とみることが出来ます．実際， $1/q$  と共存種数の割合  $\alpha_{u,\gamma}$  と定性的によく似た性質をもちます．

グラフ等の詳細は [59, 61] をご覧頂くことにして，結果のみ以下に列挙します．

- (1)  $u > u_c(\gamma) = (1 + \gamma)/\sqrt{2}$  では大域的に安定な平衡点が存在する． $u < u_c(\gamma)$  では平衡点は不安定化し，平衡点への収束の仮定が成り立たなくなる．たとえば， $\chi$  が発散する．

- (2) エルゴード性の破れ（記憶の立ち上がり）の条件が、 $\gamma\chi^2 = (u - \gamma\chi)\chi$  で与えられる．この臨界値  $u < \tilde{u}_c(\gamma)$  は同じ  $\gamma$  に対しては常に  $u_c(\gamma)$  より小さい（ $\gamma$  を一定にして  $u$  を大きな値から下げていったときには必ず平衡点の不安定化が先に起こり，その後エルゴード性の破れが起こる）．
- (3)  $\gamma < 1$  の場合，平衡点周りのゆらぎは転移点直上 ( $u = u_c(\gamma)$ ) で  $1/f$  型のパワースペクトル  $C(\omega) \sim |\omega|^{-1}$  をもち，このことから平衡点の不安定化が示唆される．
- (4) 各  $\gamma$  に対して， $\alpha_{u,\gamma}$  は  $u$  の単調増加関数になる．
- (5) 多様性指標  $1/q$  は，同じ  $\gamma$  の値に対しては， $\alpha_{u,\gamma}$  と同様に  $u$  の単調増加関数になる．一方同じ  $u$  の値に対しては  $\gamma$  の単調減少関数になる．つまり，対称相互作用の場合は最も共存種数が少なく，反対称相互作用の場合が最も共存種数が多い．このことは (8) 式にもとづく内部平衡点の線形安定性解析の結果とも符合している．
- (6) 一定の  $u$  に対しては，平均適応度  $\phi$  は  $\gamma$  の単調減少関数となり，一定の  $\gamma$  に対しては， $u$  の単調増加関数になる．

また，Galla[61] は相互作用が一般の  $p$  体の場合の解析を行っており，同じ  $\gamma$  に対しては，3体相互作用系の方が常に  $u$  が小さい値で平衡点の不安定化を起こすことなどを示しています．これは，多体の相互作用が系の安定化に寄与していることを示しており，生態学の実証研究で指摘されている間接効果による系の安定化を理論的に支持するものであると考えられます．

私たちは，非対称ランダム相互作用に加えて，資源を巡る競争も考慮したより現実的な群集モデルの解析も行っています [62]．さらに，対称度  $\gamma$  や多体相互作用の数  $p$  などのパラメーターの個体数分布への影響についても調べているところです [74]．

上記の生成汎関数の方法は，相互作用が非対称の場合にも適用できるのが強みですが，平衡点の安定性やエルゴード性などの条件を満たさないパラメーター領域へは適用できません．特に，解の分岐が起こる不安定領域では，スピングラス相を含む複雑な問題を孕んでおり，カオス解などの解析はこれからの課題であるといえます．ニューラルネットワークに対しては，リミットサイクル型の連想記憶モデルが生成汎関数を用いて調べられています [68, 69, 70] ので，ハイパーサイクル [75, 76] などの動的なアトラクターをもつ進化力学系への応用を通じて不安定領域に関する新たな知見が得られないかと考えているところです．

## 4 おわりに

前節では，ランダム相互作用レプリケーター方程式のみについて考えましたが，より広いクラスのランダム群集モデルとして，ランダム相互作用・ランダム変異レプリケーター・ミューター方程式があり，言語進化のモデルなどで研究されています [19, 77]．言語進化のモデルにおいては，変異行列  $Q$  や相互作用行列が対称行列なのですが，レプリケーター・ミューター方程式 (3) については，レプリケーター方程式のようにリアブノフ関数が発見されていません．よって，レプリカ法などの平衡統計力学的な取り扱いができないのですが，上で述べたような生成汎関数の方法などを使って，内部平衡点の安定・不安定転移の解析ができるのではないかと考えて研究を進めているところです．

また、ここでは決定論的な力学系以外の確率過程モデルについては一切触れませんでした。それらについても生態系の多様性や個体数分布に関連して重要な理論研究が進んでいます [78, 79, 80]。さらに、Zipf の法則と呼ばれるべき型の個体数分布は、書籍の中の単語の分布や [81] 都市の人口分布、姓名の分布など、生物学以外のより広い分野で調べられてきていますが、これを与える個体数変動の確率過程 [82] は、最近研究が進んでいる複雑ネットワーク（スケールフリーネットワーク）を生み出す確率過程の一般的な形式になっていたりします [43]。

さらに、レプリケーター方程式などの力学系モデルは、種数や個体数が無限であるような「無限集団」の理論ですが、それらの有限性が本質的な「有限集団」の理論 [83, 84] などは、今後統計力学的な方法が応用されるべき分野のひとつではないかと思われれます。

ここで紹介した研究の一部は、安富歩（東大）、茶碗谷毅（阪大）、入江治行（広大）、Tobias Galla (Manchester U.)、杉浦正康（阪大）、吉野良美（阪大）の各氏との共同研究の結果です。日頃の各氏との有益な議論に感謝いたします。

## 参考文献

- [1] 巖佐庸, 松本忠夫, 菊沢喜八郎, 日本生態学会編集. 生態学事典. 共立出版, 2003.
- [2] 時田恵一郎. 生態学 — 複雑適応系のプロトタイプ—. 数理科学, Vol. 524, pp. 56–60, 2007.
- [3] R J Williams and N D Martinez. Simple rules yield complex food webs. *Nature*, Vol. 404, pp. 180–183, 2000.
- [4] J. A. Dunne, R. J. Williams, and N. D. Martinez. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *PNAS*, Vol. 99, pp. 12917–12922, 2002.
- [5] A-M Neutel, J A P Heesterbeek, and P C de Ruiter. Stability in real food webs: Weak links in long loops. *Science*, Vol. 296, pp. 1120–1123, 2002.
- [6] A. G. Rossberg, H. Matsuda, T. Amemiya, and K. Itoh. An explanatory model for food-web structure and evolution. *Ecol. Complexity*, Vol. 2, pp. 312–321, 2005.
- [7] S. S. Renner. Structure in mutualistic networks. *Nature*, Vol. 448, pp. 877–878, 2007.
- [8] A-M Neutel *et al.* Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature*, Vol. 449, pp. 599–603, 2007.
- [9] S. P. Hubbell. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 2001.
- [10] K. Tokita and A. Yasutomi. Emergence of a complex and stable ecosystem in replicator equations with extinction and mutation. *Theor. Popul. Biol.*, Vol. 63, pp. 131–146, 2003.
- [11] A. J. McKane. Evolving complex food webs. *Eur. Phys. J. B.*, Vol. 38, pp. 287–295, 2004.
- [12] B. Drossel, J. McKane, and C. Quince. The impact of nonlinear functional responses on the long-term evolution of food web structure. *J. Theor. Biol.*, Vol. 229, pp. 539–548, 2004.

- [13] A. J. McKane and B. Drossel. *Models of food web evolution*, pp. 223–243. In *Ecological Networks: From Structure to Dynamics in Food Webs*, Ed. M. Pascual and J. Dunne, Oxford University Press, 2005.
- [14] 寺本英 (著), 川崎廣吉, 中島久男, 山村則男, 重定南奈子, 東正彦 (編集). 数理生態学. 朝倉書店, 1997.
- [15] 巖佐庸. 数理生物学入門 生物社会のダイナミクスを探る. 共立出版, 1998.
- [16] ホフバウアー J, シグムンド K, 竹内康博, 宮崎倫子, 佐藤一憲 (訳). 進化ゲームと微分方程式. 現代数学社, 2001.
- [17] 時田恵一郎. 大規模生物ネットワークの数理, 複雑系の構造と予測, pp. 1–36. 共立出版, 2006.
- [18] K. M. Page and M. A. Nowak. Unifying evolutionary dynamics. *J. Theor. Biol.*, Vol. 219, pp. 93–98, 2002.
- [19] Martin A. Nowak, Natalia L. Komarova, and Partha Niyogi. Computational and evolutionary aspects of language. *Nature*, Vol. 417, pp. 611–617, 2002.
- [20] M. Eigen, J. McCaskill, and P. Schuster. The molecular quasi-species. *Adv. Chem. Phys.*, Vol. 75, , 1989.
- [21] M. A. Nowak. What is a quasi-species? *TREE*, Vol. 7, pp. 118–121, 1992.
- [22] R. H. MacArthur. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, Vol. 36, pp. 533–536, 1955.
- [23] C. S. Elton. *The ecology of invasion by animals and plants*. Mathuen, London, 1958.
- [24] M. R. Gardner and W. R. Ashby. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems - critical values for stability. *Nature*, Vol. 228, p. 784, 1970.
- [25] R. M. May. Will a large complex system be stable? *Nature*, Vol. 238, pp. 413–414, 1972.
- [26] A. Crisanti, G. Paladin, and A. Vulpiani. *Products of Random Matrices*. Springer-Verlag, Berlin, 1993.
- [27] E. P. Wigner. On the distribution of the roots of certain symmetric matrices. *Ann. Math.*, Vol. 67, pp. 325–328, 1958.
- [28] S. L. Pimm. *The balance of nature?* Chicago University Press, Chicago, 1991.
- [29] S. J. McNaughton. Diversity and stability in ecological communities. *Am. Nat.*, Vol. 111, pp. 515–525, 1977.
- [30] D. L. DeAngelis. Stability and connectance in food web models. *Ecology*, Vol. 56, pp. 238–243, 1975.
- [31] H. J. Sommers, A. Crisanti, H. Sompolinsky, and Y. Stein. Spectrum of large random asymmetric matrices. *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 60, pp. 1895–1898, 1988.



- [32] D. Sherrington and S. Kirkpatrick. Solvable model of a spin-glass. *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 35, pp. 1792–1796, 1975.
- [33] S. Diederich and M. Opper. Replicators with random interactions: A solvable model. *Phys. Rev. A*, Vol. 39, pp. 4333–4336, 1989.
- [34] K. Tokita. Species abundance patterns in complex evolutionary dynamics. *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 93, pp. 178102–1~4, 2004.
- [35] K. Tokita. Statistical mechanics of relative species abundance. *Ecological Informatics*, Vol. 1, pp. 315–324, 2006.
- [36] 時田恵一郎. 大規模生物ネットワークの多様性, 複雑性および安定性. 情報処理学会論文誌「数理モデル化と問題解決」(TOM14), Vol. 47, pp. 68–77, 2006.
- [37] M. Mezard, G. Parisi, and A. Virasoro. *Spin Glass Theory and Beyond*. World Scientific, Singapore, 1987.
- [38] 高山一. スピングラス. 丸善, 1991.
- [39] 西森秀稔. スピングラス理論と情報統計力学. 岩波書店, 1999.
- [40] P. Biscari and G. Parisi. Replica symmetry breaking in the random replicant model. *J. Phys. A: Math. Gen.*, Vol. 28, pp. 4697–4708, 1995.
- [41] R. H. MacArthur and E. O. Wilson. *Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 1967.
- [42] R. M. May. Patterns of species abundance and diversity. *In Ecology and Evolution of Communities*, Ed. M. L. Cody and J. M. Diamond, *Belknap*, pp. 81–120, 1975.
- [43] 時田恵一郎, 羽入江治行. 島の生物地理学と zipf の法則. 京都大学数理解析研究所講究録 No.1499 「生物数学の理論とその応用」, pp. 1–6, 2006.
- [44] F. W. Preston. The canonical distribution of commonness and rarity: Part 2. *Ecology*, Vol. 43, pp. 410–432, 1962.
- [45] V. M. de Oliveira and J. F. Fontanari. Random replicators with high-order interactions. *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 85, pp. 4984–4987, 2000.
- [46] V. M. de Oliveira and J. F. Fontanari. Extinctions in the random replicator model. *Phys. Rev. E*, Vol. 64, p. 051911, 2001.
- [47] V. M. de Oliveira and J. F. Fontanari. Complementarity and diversity in a soluble model ecosystem. *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 89, p. 148101, 2002.
- [48] V. M. de Oliveira. Replicators with hebb interactions. *Eur. Phys. J. B*, Vol. 31, pp. 259–263, 2003.

- [49] Y-S. Park, M-Y. Song, Y-C. Park, K-H. Oh, E. Cho, and T-S. Chon. Community patterns of benthic macroinvertebrates collected on the national scale in Korea. *Ecol. Modeling*, Vol. 203, pp. 26–33, 2007.
- [50] 時田恵一郎. ゼロサムゲームの数理. *数理科学*, Vol. 493, pp. 76–83, 2004.
- [51] E. Akin and V. Losert. Evolutionary dynamics of zero-sum games. *J. Math. Biol.*, Vol. 20, pp. 231–258, 1984.
- [52] T. Chawanya and K. Tokita. Large-dimensional replicator equations with antisymmetric random interactions. *J. Phys. Soc. Jpn.*, Vol. 71, pp. 429–431, 2002.
- [53] E. H. Kerner. A statistical mechanics of interacting biological species. *Bull. Math. Biophys.*, Vol. 19, pp. 121–148, 1957.
- [54] A. S. Corbet, R. A. Fisher, and C. B. Williams. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, Vol. 12, pp. 42–58, 1943.
- [55] R. H. MacArthur. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, Vol. 43, pp. 293–295, 1957.
- [56] F. W. Preston. The canonical distribution of commonness and rarity: Part 1. *Ecology*, Vol. 43, pp. 185–215, 1962.
- [57] K. Tokita and T. Galla. In preparation. 2007.
- [58] H. Rieger. Solvable model of a complex ecosystem with randomly interacting species. *J. Phys. A*, Vol. 22, pp. 3447–3460, 1989.
- [59] M. Opper and S. Diederich. Phase transition and  $1/f$  noise in a game dynamical model. *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 69, pp. 1616–1619, 1992.
- [60] T. Galla. Dynamics of random replicators with hebbian interactions. *J. Stat. Mech.*, p. P11005, 2005.
- [61] T. Galla. Random replicators with asymmetric couplings. *J. Phys. A: Math. Gen.*, Vol. 39, pp. 3853–3869, 2006.
- [62] Y. Yoshino, T. Galla, and K. Tokita. Statistical mechanics and stability of a model eco-system. *J. Stat. Mech.*, p. P09003, 2007.
- [63] C. De Dominicis. Dynamics as a substitute for replicas in systems with quenched random impurities. *Phys. Rev. B*, Vol. 18, pp. 4913–4919, 1978.
- [64] H. Sompolinsky and A. Zippelius. Dynamic theory of the spin-glass phase. *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 47, pp. 359–362, 1981.
- [65] H. Sompolinsky and A. Zippelius. Relaxational dynamics of the Edwards-Anderson model and the mean-field theory of spin-glasses. *Phys. Rev. B*, Vol. 25, pp. 6860–6875, 1982.

- [66] E. Gardner, B. Derrida, and P. Mottishaw. Zero temperature parallel dynamics for infinite range spin glasses and neural networks. *J. Physique*, Vol. 48, pp. 741–755, 1987.
- [67] H. Rieger, M. Schreckenberg, and J. Zittartz. Glauber dynamics of neural network models. *J. Phys. A: Math. Gen.*, Vol. 21, pp. L263–L267, 1988.
- [68] A. Düring, A. C. C. Coolen, and D. Sherrington. Phase diagram and storage capacity of sequence processing neural networks. *J. Phys. A: Math. Gen.*, Vol. 31, pp. 8607–8621, 1998.
- [69] K. Katayama and T. Horiguchi. Sequence processing neural network with a non-monotonic transfer function. *J. Phys. Soc. Jpn*, Vol. 70, pp. 1300–1314, 2001.
- [70] K. Mimura, M. Kawamura, and M. Okada. The path-integral analysis of an associative memory model storing an infinite number of finite limit cycles. *J. Phys. A: Math. Gen.*, Vol. 37, pp. 6437–6454, 2004.
- [71] D. Challet, M. Marsili, and Y-C. Zhang. *Minority Games*. Oxford University Press, 2005.
- [72] A. C. C. Coolen. *The Mathematical Theory of Minority Games*. Oxford University Press, 2005.
- [73] E. H. Simpson. Measurement of diversity. *Nature*, Vol. 163, pp. 688–, 1949.
- [74] Y. Yoshino, T. Galla, and K Tokita. In preparation. 2007.
- [75] M. Eigen and P. Schuster. *The Hypercycle – A Principle of Natural Self-Organization*. Springer, 1979.
- [76] 時田恵一郎. 多様性の進化と維持機構. 人工知能学会誌, Vol. 19, pp. 678–685, 2004.
- [77] N. L. Komarova. Replicator-mutator equation, universality property and population dynamics of learning. *J. Theor. Biol.*, Vol. 230, pp. 227–239, 2004.
- [78] A. McKane, D. Alonso, and R. V. Solé. Mean-field stochastic theory for species-rich assembled communities. *Phys. Rev. E*, Vol. 62, pp. 8466–8484, 2000.
- [79] I. Volkov, J. R. Banavar, S. P. Hubbel., and A. Maritan. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, Vol. 424, pp. 1035–1037, 2003.
- [80] A. J. McKane and T. J. Newman. Stochastic models in population biology and their deterministic analogs. *Phys. Rev. E*, Vol. 70, p. 041902, 2004.
- [81] 蔵本由紀. 非線形科学. 集英社新書, 2007.
- [82] H. A. Simon. On a class of skew distribution functions. *Biometrika*, Vol. 42, pp. 425–440, 1955.
- [83] M. A. Nowak, A. Sasaki, C. Taylor, and D. Fudenberg. Emergence of cooperation and evolutionary stability in finite populations. *Nature*, Vol. 428, pp. 646–650, 2004.
- [84] C. Taylor and D. Fudenberg, A. Sasaki, and M. A. Nowak M A. Evolutionary game dynamics in finite populations. *Bull. Math. Biol.*, Vol. 66, pp. 1621–1644, 2004.