生物集団と統計力学

寺 本 英*

はじめに

もともと、私に割りあてられた解説の内容は最近まで私達の研究室で色々と調べてきた、そしてまだ進展中の化学反応の統計理論に関する解説であったが、これについては時々講演をしたり、また近いうち総合的な形で印刷になることもあって、同じような内容を2度以上書くことの生理的な拒否反応が上記のような表題について書いてみるという多少冒険を試みる気持ちを起こさせた。

もちろん、私は生態学については全くの素人であるし、ここで述べるのが本来的な生態学の立場に立ったとき、どれだけの価値があるのか、あるいは1つの将来の問題への展開の緒口になる可能性があるのか、といった問題については全く答える資格も力もない、そんな無責任な感覚をもちながら、なおかつあつかましくも書いてみようという気持ちになったのは、次の2つの理由によるのだということを自己の心理分析の結果にしておくことにしたい。

だいたい以前から興味のある人達が集って化学反応に関する理論的な問題を扱った論文を読む集りを続けていたが、しばらく前から、その延長上にある問題として生物集団の時間的变化についての論文を読みあさりはじめた。もともと変わったものに好奇心をもつ性格もあって、目下のところ新しい飲み屋を見つけたという感じで、1週間に8日とまではいかないが、とりつかれた感じである。飲み屋ではないのだから、とりつかれるのには学問的にいって何か論理的な理由があるはずである。その理由については、この解説の最後に述べることにしたい。簡単にいえば、こうした問題は統計力学をやってきた立場からみて、今後大いに発展させられる可能性のある分野であるように少なくとも筆者には思えるのである。

生物集団の 数学的理論 といえば、もちろん 有名な

Biological Associations and Statistical Mechanics;

* Ei TERAMOTO 京都大学理学部生物物理学教室
(Department of Biophysics, Kyoto University)

Volterra の1930年頃の仕事から本格的になってきたとい^{1),2)}ってよいだろう。ここで思いだすことは、今から13年ばかり前に、シカゴでアメリカの物理学会があったときに、そこで、生物がおたがいに食ったり食われたりするという理論の講演があったのだが、英語もよくわからないので、変ったことをやっている人もあるものだ³⁾と単に感じただけだったのが、何か不思議に頭の片隅にこびりついていて、その人がひょっとすると、以下に紹介する理論の展開者である Kerner 氏であったかなという気がいま単に想像として思い出と結びつくのである。生物学に興味をもちはじめ、10何年後にやっとそうした問題に興味なり関心を持ち出したということになると、自分もやっぱり型にはまった物理学者であって、自由な発想法と勇気のない学問的意識で生きてきたのだなという老後の感慨に似たものに落ち入らざるをえない、というのが、消極的な理由である。

^{5),6)}したがって、以下の解説は主として Kerner の仕事を中心にしてわれわれのグループで勉強してきたことを、私的な見解を交えて紹介することであって、統計力学的な立場から見た興味から書くことになるので、生態学的な立場からの種々の御意見なり批判を聞かして戴ければ幸である。

1. 対象とする系

一応われわれがここで対象とする系は生態学的系 (ecological system) である。たとえば、ある一定地域内に生存しているあらゆる種の個体群すなわち生物群集 (biotic community) と、その無生物的環境を含めたものがわれわれが考えようとする系である。物理的な考え方からいうとこの定義は非常に扱い難い系のように思える。一定地域内といっても、これはきわめて広い意味での解放系である。光や熱のエネルギーの出入り、気象的条件や境界を通してのきわめて複雑な物質の出入り、など考えると、たとえば物理学で対象とするような熱槽とか物質槽という形での外界との接触とは問題にならないほど複雑な解放系のように思え

る。

ところが、一方である生物個体の器官なり組織なりを対象にしてその構造と機能を解析するという場合、その機能に關与する外界との關係は、上に考えた生態学的系に比較するともっと切り離し難い複雑な關係のもとにあるように思える。生態学的系の場合には、少なくとも季節的な氣象条件による微細な変化をある程度ならして考えるならば、エネルギーと物質の補給源のある近似的に一応区画できるような系と見なすことがそれほど無理な規定ではないように思える。

ここでオダム (E. P. Odum) の立場を参照して考えてみよう。生態系の構造と機能という考え方に立つと、まず構造の方からいえば、生態系を形成している構造物として、大きく4つに分けられる。1) 非生物の物質、すなわち、環境の基本的な要素である無機および有機化合物、2) 生産者、すなわち独立栄養者で陸上では植物、水中では植物プランクトン、3) 消費者、すなわち従属栄養者で、主として他の生物、または、有機物を食う動物、4) 分解者、すなわちバクテリアや菌類を主とする生物で、死んだ生物の原形質の複雑な化合物をこわしたり、分解産物のいくらかを吸収して、生産者が利用できる簡単な物質に還元する。

この生態系の中で起こっていることは、まずエネルギーについていえば、光のエネルギーから出発して、生産者、消費者、分解者を通して種々の型に轉換され利用されて、最後には熱という型でその生態系から失われてゆく。一方物質の方は、このエネルギーの一方的な流れをある効率で利用しながら、生物と無生物の間を何回も循環しているのである。生態系の上記の4つの構造物がその機能のそれぞれの段階を受け持って生態系全体としての生的状態を維持していると考えてよい。

この生態系の調和のとれた生的状態が維持されるための条件というのが、生態学の1つの大きな課題であろう。じっさい、公害問題などに直接関連して、この分野の研究は今後益々その重要性が増してくる問題である。しかし、ここでは素人の私が書くことであるから、そうした本質的な問題を論じようというのではなくて、生態系の中で、たがいに相互作用をもつ何種類かの個体群の時間的変動を考えてみようというのである。すなわち、以下に、Volterra の方程式から出発して、Kerner の統計力学的解析を紹介するのであるが、それが上に述べた生態系全体としての構造と機能というものに照し合わせて、どのように位置づけられ、さ

らに今後いかに発展させ得るかということが重要なことであるが、ここでは統計力学的アプローチに限って紹介することにする。

2. Volterra の力学

生態系の中で、たがいに栄養食物として相互作用をもった、すなわち食ったり食われたりする関係にある何種かの生物個体群を考えてみよう。この場合には前節で述べた一定地域の生態系に含まれるすべての生物種を考えなくてもよい。着目しようとするいくつかの種の群集を考えるのであるから生態系の中でさらに特定の部分系に着目することになる。

対象とするいくつかの種の群集の状態をあらわすのに、まず直接的な概念として考えられるのは、おのおのの種の個体数である。いま、かりに s 種の個体群からなる群集の状態を考えたとすれば、 s 次元の状態空間の状態ベクトルを考えて、その i 番目の成分 N_i は i 番目の種の個体数をあらわすとすればよい。化学反応系との類推からするならば、 N_i は単位面積あたりの個体数密度と定義してもよい。したがって、群集の時間的変化は、この状態ベクトルの時間的変化、あるいは統計力学の言葉でいえばこの状態空間での代表点の軌道であらわすことになる。

この状態ベクトルの時間的変化を支配する法則が、統計力学の場合には力学法則であるが、生物群集の場合には、もちろん力学の場合のような基本的でまた普遍的な法則性というものは明確にはわかっていない。前節でも述べたように、生態系の構成要素なり構造は極めて複雑であって、それらの間の相互関係も簡単な解析的な形で表現できるようなものではなさそうに思える。しかし、こうした問題に対して、食うもの (predator) と食われるもの (prey) という立場から最初の数学的な問題を設定したのは Volterra (1931) である。

まず、考えている生態系の中で、たとえば i 番目の種だけが存在していたとすれば、それが生産者である場合には、他の生物に依存せずに非生物の物質と光のエネルギーによって種の保存と増殖をなしうるし、消費者の場合には、他の生物種に依存してはじめて増殖できるのでその種だけ存在する場合には個体数は減少することになる。したがって、ある種が単独に存在する場合、その個体数の時間的変化は

$$dN_i/dt = \epsilon_i N_i \quad (2.1)$$

で与えられると考えてもよいだろう。生産者すなわち

独立栄養者に対しては ϵ_i は正、消費者すなわち従属栄養者に対しては ϵ_i は負である。さらに、他の種の存在による i 番目の種の個体数の時間的変化におよぼす効果は、両者の個体の出会いの数に比例すると考えて

$$dN_i/dt = \epsilon_i N_i + \sum_{j=1}^s a_{ij} N_i N_j \quad (2.2)$$

とおくのが、1つの妥当性のある考え方である。 i 番目の種が j 番目の種を食う立場にあるときには、 a_{ij} は正であり、 a_{ji} は負の値をもつことになる。また、一定の地域に群生する二種の樹を考えると、これはお互に競合するので、 a_{ij} と a_{ji} はともに負の値をとることになる。(2.2) 式が Volterra が提示した狭い意味での生物群集に対する Volterra の力学法則である。

Lotka は一般に

$$dN_i/dt = F_i(N_1, N_2, \dots, N_s) \quad (2.3)$$

という一般の力学系から考えた。まず、関数 F_i の性質として、たとえば i 番目の種が存在しない、すなわち $N_i = 0$ のときには、この種の個体数はいつまでも 0 のはずである、ということから、 $N_i = 0$ に対しては $F_i(N_1, \dots, N_s) = 0$ でなければならない。そこで、

Lotka は

$$F_i(N_1, \dots, N_s) = N_i G_i(N_1, \dots, N_s)$$

の形を採用した。たとえば、もっとも簡単な関数形として

$$G_i(N_1, \dots, N_s) = \epsilon_i + \sum_{j=1}^s a_{ij} N_j$$

とすれば、Volterra の方程式が得られる。

さて、こうした一般に非線型の Volterra の力学の解の性質を調べることは、実際の問題としての非線型微分方程式の解析という立場から興味があり、種々の場合について調べられているが、ここではむしろ統計力学的な取り扱いに重点をおきたいので、簡単な例を挙げておくだけにしよう。

例1) 実験室内で限られた栄養の供給のもとで培養、あるいは飼育されている、ただ一種の個体群の時間的変化は

$$\begin{aligned} dN/dt &= \epsilon N - aN^2 \\ &= aN(K - N), \quad K = \epsilon/a \end{aligned} \quad (2.4)$$

であらわされる。この場合には容易にわかるように、個体数の平衡値 K が存在して、個体数は時間が経過するにつれて、この平衡値 K に近づいてゆく。

例2) 一定の地域でたがいに競合して生存している

二種の個体群の時間的変動に対しては

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= \epsilon_1 N_1 - a_{12} N_1 N_2 - a_{11} N_1^2 \\ dN_2/dt &= \epsilon_2 N_2 - a_{21} N_1 N_2 - a_{22} N_2^2 \end{aligned} \quad (2.5)$$

という式が立つ。たとえば、たがいに競合して生存する酵母菌を考えてみよう。酵母菌はアルコールを作るが、酵母菌の増殖率は媒質のアルコール含量が多いほど小さくなる。二種の酵母菌の個体数がアルコール含量に比例すると仮定すれば、次の式が考えられる。

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= \epsilon_1 N_1 - a_1 N_1 (N_1 + N_2) \\ dN_2/dt &= \epsilon_2 N_2 - a_2 N_2 (N_1 + N_2) \end{aligned} \quad (2.6)$$

あるいは、 $\epsilon_1/a_1 = K_1$, $\epsilon_2/a_2 = K_2$ とおいて、

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= a_1 N_1 [K_1 - (N_1 + N_2)] \\ dN_2/dt &= a_2 N_2 [K_2 - (N_1 + N_2)] \end{aligned}$$

と書ける。ここで、 $N_1 + N_2$ は媒質中のアルコール含量に対応している。また K_1 , K_2 はそれぞれの種が定常的に個体数を維持するときのアルコール含量をあらわす。

ここで、 $a_2/a_1 = x$ とおけば、上の2つの式から

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \log \frac{N_1}{N_2^x} &= \frac{d}{dt} \log N_1 - x \frac{d}{dt} \log N_2 \\ &= a_1 (K_1 - K_2) \end{aligned} \quad (2.7)$$

なる関係式が得られる。この式を見ると、どちらか一方の種だけが圧倒的に支配するようになる。

例3) 食う方と食われる方の二種からなる系は、 N_1 を食われる方の個体数、 N_2 を食う方の個体数として、

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= \epsilon_1 N_1 - a_1 N_1 N_2 = a_1 N_1 (K - N_2) \\ dN_2/dt &= -\epsilon_2 N_2 + a_2 N_1 N_2 = a_2 N_2 (N_1 - R) \end{aligned}$$

の型に書くことができる。食われる方は食う方の個体数がある最大値 K より少ない場合には増加するし、食う方が増加するためには食われる餌の個体数がある最小値 R より多く存在することが必要である。この場合について、その解の性質がいろいろと調べられている。たとえば、食う方も、食われる方も、両者の個体数が周期的に変動するような解が存在することがわかっている。これについては、後の方で具体的に述べる。

3. Volterra 力学の一般的性質

さて、Volterra の力学方程式 (2.2) をもう少し一般化した形にして、

$$dN_i/dt = \epsilon_i N_i + \frac{1}{\beta_i} \sum_j a_{ji} N_j N_i \quad (3.1)$$

について考えてみよう。

ここで、次の本質的な2つの仮定をおくことにする。まず、係数 α_{ji} が反対称、すなわち $\alpha_{ij} = -\alpha_{ji}$ であるとする。さらに、(3.1) 式が定常解をもつ、すなわち

$$\epsilon_i \beta_i + \sum_j \alpha_{ji} N_j = 0 \quad (3.2)$$

が一義的にすべて正の解 $N_1 = q_1, N_2 = q_2, \dots, N_s = q_s$ をもつものと仮定する。したがって、偶数の種の数が存在していて、 ϵ_i はすべて同符号ではないということが必要である。

以上の2つの大きな仮定について、生態学的な意味づけはいろいろ考えられないこともないが、いまの段階ではあまりはっきりした理由のある要請として議論することは、まだ多くの問題があるように思えるので、ここではとにかく仮定として話を進めてゆくことにする。

まず、種の個体数 $N_1, N_2, \dots, N_s$ で張られた状態空間から、次の変数変換によって新しい状態空間 V 空間に移して考えることにする。

$$v_i = \log \frac{N_i}{q_i}, \quad \gamma_{ji} = \frac{\alpha_{ji}}{\beta_j \beta_i} = -\gamma_{ij}, \quad (3.3)$$

$$r_i = q_i \beta_i.$$

v_i を成分とするベクトル空間を状態空間としたときには各成分 v_i の値は正負のすべての値をとることができる。つきに、 $v_1, v_2, \dots, v_s$ の関数として

$$G = \sum_{i=1}^s r_i (e^{v_i} - v_i) \quad (3.4)$$

なる関数を導入すると、 V 空間での状態ベクトルの時間的变化、あるいは軌道を決定する式は

$$dv_i/dt = \sum_j \gamma_{ji} \frac{\partial G}{\partial v_j} \quad (3.5)$$

で与えられることが容易にわかる。

また G の時間変化を考えてみると、 γ_{ij} の反対称性を考慮して、

$$\begin{aligned} dG/dt &= \sum_i r_i (e^{v_i} - 1) \frac{dv_i}{dt} \\ &= \sum_{ij} \gamma_{ji} r_i r_j (e^{v_i} - 1) (e^{v_j} - 1) \\ &= \sum_{ij} \gamma_{ij} r_j r_i (e^{v_j} - 1) (e^{v_i} - 1) \\ &= - \sum_{ij} \gamma_{ji} r_i r_j (e^{v_i} - 1) (e^{v_j} - 1) \\ &= 0 \end{aligned} \quad (3.6)$$

すなわち、 G は運動の恒量であることがわかる。したがって、 G は Volterra の力学におけるハミルトニアンに対応した量になっている。すなわち、 V 空間での軌道は G が一定の超曲面の中にあることになる。

Volterra の力学法則に対して、古典力学における最小作用の原理から出発してラグランジュの運動方程式に対応した形式も立てることができるが、この場合にはそれが古典力学の場合と異なってそれ程有効な役割をしないので、ここではそれに触れないことにする。

力学的可逆性に対応しては $t \rightarrow -t, \gamma_{ij} \rightarrow -\gamma_{ij}$ という変換で可逆性がなり立つ。すなわち、時間の反転とともに食うもの、食われるものの立場を入れ換えると逆の過程をあらわす式になる。さらに、重要な性質として、 V 空間内に代表点の雲を考えたとき、その密度を ρ とすれば、当然連続の式

$$-\frac{\partial \rho}{\partial t} + \text{div} \rho \mathbf{V} = 0$$

が成立する。ここで $\mathbf{V}$ は代表点の V 空間内の速度である。この式は

$$-\frac{\partial \rho}{\partial t} + \mathbf{V} \cdot \nabla \rho + \rho \text{div} \mathbf{V} = \frac{D\rho}{Dt} + \rho \text{div} \mathbf{V} = 0$$

と書けるが、いまの場合にはあきらかに、

$$\begin{aligned} \text{div} \mathbf{V} &= \sum_i \frac{\partial v_i}{\partial v_i} = \sum_{ij} \left[\frac{\partial \gamma_{ji}}{\partial v_i} \frac{\partial G}{\partial v_j} + \gamma_{ji} \frac{\partial^2 G}{\partial v_i \partial v_j} \right] \\ &= 0 \end{aligned}$$

であるから、 $D\rho/Dt = 0$ すなわち Liouville の定理が成り立っている。

したがって、Volterra の力学系では G をハミルトニアンとして、古典力学との対応が統計力学の基礎に必要な範囲で一応つくことがわかった。

4. 生態系の統計力学

前節でわれわれは Volterra の力学系と古典力学の対応を調べたから、ここで Volterra の力学系に立脚した統計力学を組み立てることが可能になる。Volterra の微分方程式の解そのものの具体的な変動と実際の生態系のデータを比較するよりも、実際には、個々の生態系による揺動変化が必然的であることを考慮するならば、むしろ統計の見方に立った方が、観測との比較は自然であるという考え方が当然あり得るのである。

そこで、われわれは Volterra の力学系に対して、古典統計力学の場合と同様に、エルゴード性を仮定す

ることになる。厳密なことをいえば Volterra の力学系のエルゴード性が保証されるか否かという面倒な深刻な問題があるのはもちろんであるが、この点については古典統計力学についてもそれほどはっきりした根拠があるとはいえない現状であるから、一応 Volterra の力学系についてもエルゴード性を仮定することにする。すなわち、

長時間平均 = 集団平均

が成立するものとする。生態系の場合には、いわゆる熱力学的平衡状態に対応した概念の有用性がなくて、むしろ個体数の変動の方が、現在では直接的な問題意識となっているから、上の等式は古典統計力学の場合と異って直接的な意義をもつことになる。このことは後の節で明らかになる。

普通の統計力学の手法に従って理論を立ててゆくと、ある外部条件たとえば考えている対象の種の群集に対する環境である広い意味での栄養槽の状態をあらわすパラメーター θ を導入して、その着目している系の状態に対する確率分布は、いわゆる正準分布 (Canonical distribution)

$$p = e^{\frac{\psi - G}{\theta}} \quad (4.1)$$

で与えられることになる。 θ は温度に対応したパラメーターである。

G の式 (3.4) を代入すると第 i 番目の種の相対個体数 $n_i = N_i/q_i$ に対する確率分布は

$$P(n_i)dn_i = \frac{x_i^{x_i}}{\Gamma(x_i)} n_i^{x_i-1} e^{-x_i n_i} dn_i \quad (4.2)$$

で与えられることがわかる。ただし、 $x_i = r_i/\theta = q_i \beta_i/\theta$ である。

5. 平均値と観測量

それぞれの種の個体数に対する確率分布 (4.2) についての平均値をじっさいに、生態系についての観察データと比較するときには、エルゴード性を仮定して、時間平均と対応させるのである。この点が Volterra の力学に立脚した統計力学と、古典統計力学の本質的な違いであり、もし、生態系の統計力学なるものが致命的批判を甘受しなければならないものであるとすれば、やはりこの点が第一の問題になる点と思われる。古典統計力学の対象とする系は、いわゆる平衡状態の存在が保証され、かつ同じ条件のもとでの多くの反復実験が可能であるという事情が、その理論体系の有効

性を裏づけている。これに対して生態系の場合には、この2つの条件が充足されていないために、エルゴード性に直接的な役割を負わざるを得ないのである。

まず、 $N_i/q_i = n_i$ についての平均値を計算してみると、

$$\langle n_i \rangle = 1 \quad (5.1)$$

$$\langle (n_i - \langle n_i \rangle)^2 \rangle = \langle (n_i - 1) \log n_i \rangle = \frac{1}{x_i} = \frac{\theta}{r_i} \quad (5.2)$$

という関係が得られる。(5.2) 式は温度 θ の意味を与えると同時に、はじめの等式はこの理論の妥当性の1つのチェックにも用いるものである。

また、

$$\langle dv_i/dt \rangle = \langle d^2 v_i/dt^2 \rangle = 0 \quad (5.3)$$

$$\left\langle v_i \frac{dv_j}{dt} \right\rangle = \gamma_{ij} \theta \quad (5.4)$$

などの性質も容易に確かめられる。(5.4) 式によれば係数 α したがって γ の反対称性は

$$\left\langle v_i \frac{dv_j}{dt} \right\rangle + \left\langle v_j \frac{dv_i}{dt} \right\rangle = \left\langle \frac{d}{dt} v_i v_j \right\rangle = 0 \quad (5.5)$$

を意味していることになる。

次に、さらに興味ある量として、全体の観察時間 T のうちで N_i がその平均値 q_i より小さい時間 T_- を考えてみよう。エルゴード性を仮定するならば、いま関数

$$h(v_i) = \begin{cases} 1 & v_i < 0 \\ 0 & v_i > 0 \end{cases} \quad (5.6)$$

を導入して、

$$\frac{T_-}{T} = e^{\psi/\theta} \int_{-\infty}^{\infty} h(v) e^{-G/\theta} dv = I(\sqrt{x}, x-1) \quad (5.7)$$

と計算される。ただし、 $x = r/\theta$ であり、 $I(u, p)$ は

$$I(u, p) = \frac{1}{\Gamma(p+1)} \int_0^{u\sqrt{p+1}} e^{-s^2} s^p ds$$

で定義される不完全ガンマー関数である。また、 $N_i > q_i$ なる時間を T_+ とすれば、当然 $T_+/T = 1 - T_-/T$ であり、(5.7) は $0.5 < T_-/T < 1$ で、これを図に書くと第1図のようになる。すなわち、一般的に $N_i < q_i$ である時間の方が長く、その傾向は温度が高いほど、したがって x が小さいほど顕著になる。

次に振巾の平均値を計算してみよう。 $N_i > q_i$ のと

図 1. T_+/T と T_-/T を x の関数として描いたもの。

きの振巾の平均値 A_+ は

$$\begin{aligned} A_+ &= \int_0^{\infty} \left(\frac{N}{q} - 1 \right) dt / \int_0^{\infty} dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{\infty} (1-h)(e^v-1) dt / \frac{T_+}{T} \\ &= \frac{1}{(T_+/T)} e^{v/2} \int_0^{\infty} (e^v-1) e^{-v/2} dv \\ &= \frac{1}{(T_+/T)} \frac{x^2 e^{-x}}{x!} \quad (5.8) \end{aligned}$$

で与えられる。 $N_i < q_i$ のときの振巾の平均値 A_- は (5.8) で T_+ を T_- で置き換えたものになる。 A_+ および A_- を x の関数として書いたものが第 2 図である。

また、 N/q が時間的に変動してゆくとき、それが ある ν を切る平均頻度を $\omega(N/q - \nu)$ とするとき、相対頻度として、

$$\omega_{rel}(\nu) = \frac{\omega(N/q - \nu)}{\omega(N/q - 1)} = e^{-\nu} (N/q - \nu)^{\nu} \quad (5.8)$$

が計算で求まる。 ω_{rel} は $\nu=1$ で値 1 をとり、その他では $\omega_{rel} < 1$ である。

上記のことからわかることは、 x が大きいとき、すなわち温度が低いときには、個体数の変動は平均値 q の近傍で比較的ゆるやかなゆっくりした振動をするが、 x の小さい温度の高いときには、大部分 $N < q$ で、時

図 2. A_+ と A_- を x の関数として表わしたもの。 x の小さいところでは A_+ は A_- に較べて極端に大きくなる。

々個体数が大きく平均値 q を越してピークをつくるような変化が起ることを示している。

6. 観測例との比較

前節で述べたように理論と対比できる観測データは長期にわたる個体数の変動を調べたものでなければならない。Kerner が比較の対象としたのは 1834 年から 1925 年の 91 年間にわたってのラブラドル (Labrador) で捕獲された狐の数である。捕獲数はその時の個体数に比例するものと考えて差し支えない。第 3 図は最初の 40 年間のラブラドル狐の捕獲数である。平均値からの変動の様子は前節で述べた特長を十分示しているといっていよう。

表 I は種々の量の時間平均とそれから得られた x の値を示したものである。粗いモデルにかかわらず、 x の値が約 10% 内で一定値大体 2.0 に近い値を与えていることは興味のあることである。

また第 4 図は前節で述べた振動の相対頻度 (5.8) を ν の関数として描いたものである。ここでも、実測値と理論の定性的一致はきわめてよい。

もちろん、これだけのデータで生態系に対する統計力学的理論なり、その基礎になっている Volterra 型の力学法則の妥当性を強調することは極めて危険であろう。しかし、こうした理論的モデルが今後数理生態学の 1 つの出発点として役立つ可能性を示唆していることも事実であろう。

6. おわりに

ここでは、Volterra の式から出発して生態系の変化の統計的なモデルの 1 つとして、主として Kerner に

図 3. ブラドル狐の最初の40年間の捕獲数 N と相対捕獲個体数 $n=N/q$ を表わしたものの。

図 4. 振動の相対頻度 $\omega_{rel}(\nu)$. $x=1.5, 2.0, 2.5$ の理論値と実測値を比較したもの。

よって展開された統計力学的取り扱いを簡単に述べた。生態学について全く素人の著者が、敢えてこうした問題を取り上げたのは、物理学者とくに統計物理に関心のある人達を対象にして、こうした問題もあるのだということを紹介したい気持ちからである。

もちろん、基礎になっている Volterra や Lotka のモデル自身が生態学的にいて、大いに批判の対象になるような粗いモデルであることはいうまでもない。これらの批判なり色々な説については、種々の生態学の教科書を参照されたい。ただ、ここでは、統計理論的な取り扱いの一部を紹介したにすぎない。統計的理論としては上に紹介した古典統計力学との対応で展開する方法と、確率過程として、はじめからランジュヴェン方程式に対応したストキャスティックな方程式を基礎にする方法とが考えられる。対象とする生態系なるものが、物理学で対象とする熱力学的系とやはり本質的な違いがあることを考えれば、生態系の場合には後者の方が将来より有効な方法として発展するように

表 1.

	時間平均	x
$T-/T$	0.595	1.90
A_-	0.445	2.10
A_+	0.729	1.71
$(n-1)^2$	0.536	1.87
$(n-1) \log n$	0.489	2.04
$\log n$	-0.258	2.08

筆者には思える。たとえば、空間分布も考慮したとき、縄張りとか住みわけの現象などに関連した個体間相互作用、あるいは、地域的適合性をあらわすポテンシ

ヤル概念の導入などを含めて、さらに多くの生態学的因子をうまくモデル化して取り扱うとき、ストキャスティックな方程式を基礎にした方がよりアプローチとしては妥当のように思える。これは、観測データ自身が時間的変動に重点をおくことから考えても、根拠のしっかりしていないエルゴード性を伸介にするよりは、妥当であるという意味でもいえることである。この方向の理論は残念ながらページ数の都合で紹介できなかったが、近い将来われわれの研究室での成果も加えて紹介する機会があることを期待して、割当てられた解説記事を書くノルマを果たしたことにしておきたい。

文 献

- 1) A. J. Lotka: Elements of mathematical biology, Dover, New, York, (1956)
- 2) V. Volterra: Lecons sur la theorie mathematique de lutte pour la vie, Gauthier-Villars, Paris, (1931)
- 3) G. F. Gause: The struggle for existence, Hafner, New, York, (1934)
- 4) K. E. F. Watt: Use of mathematics in population ecology, *Annu. Rev. Ent.*, 7, 243 (1962)
- 5) E. H. Kerner: A statistical mechanics of interacting biological species, *Bull. Math. Biophysics*, 19, 121 (1957)
- E. H. Kerner: Further considerations on the statistical mechanics of biological associations, *Bull. Math. Biophysics*, 21, 217 (1959)
- E. H. Kerner: Gibbs ensemble and biological ensemble, *Ann. New York Acad. Science*, 96, 975 (1962)
- 6) E. R. Leigh: The ecological role of Volterra's equations, Some Mathematical Problems in Biology, American Math. Soc. 1. (1968)
- 7) E. P. Odum: Ecology, 「生態学」, 水野寿彦訳, 築地書館 (1967)