

第 2 1 章 生態系の生態学

21.1 元素の循環

ある元素に注目して調査した結果は、植物・動物・土壌などのいくつかのプールとそれらの間での元素の流れとしてまとめられ、箱と矢印で表示される（図 21.1）。

プールの大きさを $X_1, X_2, \dots, X_n$ 、プール j からプール i への流量を単位時間当たり $f_{ij}(i, j = 1, 2, \dots, n)$ とする。またプール i から生態系の外への流出を y_i 、外から i への流入を z_i とする。プール i を通る流れの総量 T_i は、系が定常的で各プールごとに流入と流出が均等しているとすると、

$$T_i = y_i + \sum_j f_{ji} = z_i + \sum_j f_{ij} \quad (21.1a)$$

である。

1 つの原子に注目して、それが時間とともにプールの間を移動する様子を考える。これはいくつかの状態の間を確率的に遷移するマルコフ連鎖モデルになる。状態 j から状態 i への遷移確率は、

$$p_{ij} = y_j / T_j \quad (21.1b)$$

状態 j から外界への遷移確率は、

$$p_{0j} = y_j / T_j \quad (21.1c)$$

である。いったん外界に出た原子は系には戻らないとしておく。

21.2 マルコフ連鎖

マルコフ連鎖の例として酔歩問題がある。設定は非常に有名なので、notation は省略させてもらう。場所 n からスタートして無事 N にある家にたどり着く事象について、

$$q_n = pq_{n+1} + (1-p)q_{n-1} \quad n = 1, 2, \dots, N-1 \quad (21.2a)$$

が成立する。ただし、

$$q_0 = 0 \quad \text{および} \quad q_N = 1 \quad (21.2b)$$

である。これらの式を満たすように q_n を決めることができ、それが酔歩問題の解である^{*1}。

^{*1} (21.2a) 式を q_{n+1} について解けば、行列

$$\begin{pmatrix} q_{n+1} \\ q_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1/p & 1-1/p \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} q_n \\ q_{n-1} \end{pmatrix} \quad (1)$$

それぞれの状態にいる確率を $x_0(t), \dots, x_N(t)$ とすると、それらの列ベクトルは

$$\begin{pmatrix} x_0(t+1) \\ x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \\ \dots \\ x_{N-1}(t+1) \\ x_N(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1-p & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-p & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_0(t) \\ x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \\ \dots \\ x_{N-1}(t) \\ x_N(t) \end{pmatrix} \quad (21.3)$$

を満たす。この行列を遷移行列と呼び P と表す。0 と N とは、吸引状態という。

状態 j から状態 i への遷移確率を p_{ij} と表す。図 21.4 のマルコフ連鎖のグラフを考えてみよう。状態 5 は吸収状態であり、また状態 1 と状態 2 とを合わせた部分系では、そこに飛び込めばもはや抜け出せないなのでそれ自体でマルコフ連鎖になっている。このような閉じた系が存在するとき、連鎖は可約といわれる。これに対し、いずれの状態から出発しても十分に長い時間の後には、他のどの状態にもたどり着けるようなマルコフ連鎖を既約という。最終的には様々な状態がある比率で実現することになるので、 $x_i(t+1) = x_i(t) = u_i$ とおいて、

$$u_i = \sum_j p_{ij} u_j \quad (21.4)$$

が成立する。この式は、行列 P が固有値 1 をもち、最終分布 $\mathbf{u}$ が対応する右固有ベクトルであることを表している。酔歩問題の基本式 (21.2a) を行列 P を用いて書き換えると、

$$(q_0, q_1, \dots, q_N) = (q_0, q_1, \dots, q_N)P \quad (21.5)$$

となっている。この行ベクトルは、遷移行列 P に関する固有値 1 に対応する左固有ベクトルである。

21.3 間接効果

害虫 x とその天敵 y の系を考え、連続時間の力学系 (3.3) 式に従うとする。もし害虫を駆除するために殺虫剤を散布し続けるならば、

$$dx/dt = x\{r(1 - x/K) - ay/(1 + hx) - m\} \quad (21.6a)$$

$$dy/dt = y\{bx/(1 + hx) - c\} \quad (21.6b)$$

が得られる。この行列の固有値は $\lambda_1 = 1, \lambda_2 = (1-p)/p$ である。(21.2b)式から $c_1 + c_2 = 0, c_1 \lambda_1^N + c_2 \lambda_2^N = 1$ を c_1, c_2 について解く。すると、 $p \neq 1/2$ のとき $q_n = (\lambda_2^n - 1)/(\lambda_2^N - 1)$ 、 $p = 1/2$ のとき $q_n = n/N$ を導くことができる。

(21.6) 式の平衡状態を調べると、 m が加わっても害虫の平衡状態は全く変化しないで、天敵だけが減少する^{*2}。害虫の増殖率を下げる効果が間接的に天敵のレベルを下げ、その結果として害虫の繁殖率を改善するように働く間接効果と、直接効果はちょうど打ち消し合う。

実際には、殺虫剤は天敵の生存率や繁殖率も下げる。すると、(21.6b) 式は以下ようになる。

$$dy/dt = y\{bx/(1+hx) - c - m\}$$

このとき、害虫の平衡レベルは上昇する。害虫を抑えるつもりで散布している殺虫剤がかえって害虫のレベルを上昇させている^{*3}。

21.4 簡単なモデルのほうが優れていることがある

水産資源管理の例が挙げられている。単純化したモデルがシステムの理解だけでなく、実用上の政策や行動の決定のうえでも優れている。現実的で詳細なモデルにはデータによって決めねばならない未知のパラメータの数が多く、挙動が不安定になる。

21.5 アグリゲーション

多数の変数を含む複雑なモデルから、変数を束ねて低い次元のモデルをつくることを、アグリゲーション (aggrigation) という。

$$dx_i/dt = f_i(x_1, \dots, x_n) \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (21.7)$$

というモデルが与えられたとしよう。ここで興味ある量は x_i のすべてではなく、それらから計算される小数のマクロ変数

$$y_j = g_j(x_1, \dots, x_n) \quad j = 1, 2, \dots, m \quad (21.8)$$

であったとする ($m < n$)。これらのマクロ変数だけを用いた単純なモデルが、

$$dy_j/dt = F_j(y_1, \dots, y_m) \quad j = 1, 2, \dots, m \quad (21.9)$$

と構成でき、この低次元のモデルによる予測値 $y_j(t)$ と、元の詳細な力学 (21.7) による $x_1(t), \dots, x_n(t)$ から (21.8) によって計算したものが同一の値を与えるならば、次元の低い単純な力学系 (21.9) をかわりに用いることができる。このとき完全アグリゲーションが成立するという (図 21.6)。

^{*2} $y > 0$ のとき x の安定な平衡状態は、 $x = c/(b - ch)$ である。天敵が存在するかぎり、 m を大きくしても害虫 x の量は変化しない。

^{*3} x の平衡状態は、 $x = (c + m)/(b - ch - mh)$ である。平衡状態における害虫 x は m とともに増加する。

詳細なモデル (21.7) からのマクロ変数 $y_1(t), \dots, y_m(t)$ の予測と、単純化したモデル (21.9) による予測との誤差の尺度を定義し、それを最小にするように単純モデル (21.9) を決定するという最良アグリゲーションを考えることができる。