

# 大規模生物ネットワークの多様性，複雑性および安定性

時田 恵一郎†

様々な生態系において，個体数と種数との間に特徴的なパターンが普遍的に観測されることが知られている。この，いわゆる「種の豊富さのパターン」の形成機構の解明は，環境保全などの多くの分野に多大な影響を与えることが予想される一方，前世紀の「生態学における未解決問題」の1つとして知られ，いまだに多くの議論が続いている。これまでは，単一の栄養段階のうえでの競争系に基づく，本質的には1種系のダイナミクスの解析が行われてきた。本稿では，様々な種が複雑な種間関係で相互作用するような一般的な個体群動態モデルに基づき，種の豊富さのパターンを解析的に導く最初の理論を示す。系の生産力に関する単一のパラメータに依存して，異なる地域，異なる種構成において見られる様々な種の豊富さのパターンが再現される。さらに，山岳地帯や極地では少数の種が，一方熱帯雨林では多種が共存している理由も説明される。モデルは単純で一般的な形式を持つため，ここでの結果は，集団遺伝学，ゲーム理論，遺伝子発現など他の複雑な生物ネットワークで見いだされている同様のパターンの解明にも役立つことが期待される。

## Diversity, Complexity and Stability of Large-scale Biological Networks

KEI TOKITA†

If we investigate the number of species and each population, some characteristic patterns will be observed universally in various ecosystems. Although vast areas of nature conservation will be impacted by the clarification of the mechanism of those “species abundance patterns (SAPs)”, it is, nevertheless, one of the “unanswered questions in ecology” in the last century and has aroused much controversy. This paper gives the first comprehensive theory that analytically derives the SAPs based on a general population dynamics of various types of species and interspecies relationships, while only competition in a trophic level was considered in previous studies. Various SAPs in different regions and of different species composition are derived from a single parameter about productivity, explaining why an alpine or polar region has few species and the tropics has many. As the model has a general form, the result can impact studies on other biological complex networks in population genetics, game theory and gene expression with similar patterns.

### 1. 複雑なネットワークの示す巨視的なパターン

食物網ネットワーク<sup>1)</sup>，細胞内代謝反応ネットワーク<sup>2)</sup>，蛋白質複合体ネットワーク<sup>3)</sup>などに共通する，大規模生物ネットワークの特徴は，トポロジの圧倒的な多様性と複雑性，そしてそのネットワーク上で生起するダイナミクスの恒常的な安定性である。非常に単純な非線形力学系ですら，カオス的な不安定性を内在しているにもかかわらず，生物はいかにしてその恒常性を進化させてきたのだろうか。

このような問題に対するとりかかりの1つとして，最近複雑なネットワーク一般に見いだされる巨視的な

パターンがさかんに研究されてきた<sup>4)</sup>。この，いわゆるスケールフリー・ネットワークの研究により，自然，もしくは人工的なネットワークのトポロジカルな性質と，それが生み出される（進化的）条件などが明らかになってきた。さらに，生物ネットワークと人工ネットワークを統一的な視点でとらえることによる興味深い知見も報告されている。たとえば，スケールフリー・トポロジを持つインターネット上では，コンピュータウイルスの感染が，自然界の生物学的なウイルスとは本質的に異なる流行ダイナミクスに従っていることや，その撲滅の困難さなどが指摘されたりしている。

一方，生態系などのような大規模で複雑な生物ネットワークにおいては，ネットワークにおける（リンクの）トポロジだけでなく，その量的な性質（リンクの太さ = 種間相互作用の強さ）が，（個体数の）ダイナミクスや巨視的なパターンに大きく影響していると考

† 大阪大学サイバーメディアセンター  
Cybermedia Center, Osaka University

えられている．ここで、生態学において、古典的に観察されてきた巨視的なパターンとは、どの種がどのくらい個体数を持つかといった、いわゆる種の豊富さのパターンである．

多くの生態系において、場所、緯度、気候などに依存して、特徴的な種の豊富さのパターンが普遍的に見いだされることが知られている．このパターンの出現メカニズムの解明は、環境保全などにも大きな影響を与えることが予想される一方で、「20世紀の生態学における未解決問題<sup>5)</sup>」の1つとして知られ、いまだに議論が絶えない．様々な現象論的なモデル<sup>6),7)</sup>が、単一のニッチを奪い合う競争的な群集に適用されてきたが、群集の個体群動態を記述するミクロなモデルを基礎とした理論、特に、競争以外の捕食関係や相利共生、さらには分解過程も含むような複雑な相互作用を持つ一般的な生態系におけるパターンに対しては、それを司る本質的なパラメータについてはほとんど研究がなされてこなかった．本稿では、様々な分野に適用されている一般的な進化力学系を基礎に、種の豊富さのパターンを再現する統計力学的な理論<sup>8)</sup>を示す．

ここで用いるのは、いわゆるレプリケーター力学系<sup>9)</sup>

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= x_i(f_i(x) - \bar{f}(x)/N), & (1) \\ f_i(x) &\equiv \sum_j^N J_{ij}x_j, \\ \bar{f}(x) &\equiv \sum_i^N f_i(x)x_i \end{aligned}$$

である． $N$ は種の数、 $x_i(t)$ は時刻  $t$ における、種  $i$ の個体数、 $f_i(x)$ は、種  $i$ の適応度、 $\bar{f}(x)$ は平均適応度と呼ばれる． $J_{ij}$ は、種  $j$ が種  $i$ に及ぼす相互作用の強さを表す．任意の時刻で個体数の総和が保存される ( $\sum_i x_i = N$ ) ことに注意しよう．すなわち、力学系 (1)の軌道は、つねに単体 (simplex)  $\sum_i x_i = N$ の内部に束縛される．

レプリケーター力学系は様々な分野に現れる．ゲーム理論においては、 $x_i$ が  $i$ 番目の戦略の確率を表現し、ゲーム力学方程式と呼ばれる．他にも、前生物的進化における、自己触媒反応ネットワーク、特にハイパーサイクルと呼ばれる共依存的触媒反応ネットワークは、ある特別な相互作用を持つ場合に相当する．また、対称相互作用 ( $J_{ij} = J_{ji}$ ) の場合には、集団遺伝学における連続時間の淘汰方程式と等価である．経済学においても、商品や会社、株価などをレプリケーターと見なすことができる．このように、レプリケ-

ーター力学系は、これらの多数の主体が相互に反応・関係しあいながら、複製・再生産を通じてその数・密度を変動させる複雑系を、非常に適用範囲の広い一般的な形式でモデル化する．

レプリケーター力学系の、生態学の文脈における最も重要な性質は、数理生態学におけるロトカ・ボルテラ方程式との等価性である． $N$ 種からなるレプリケーター力学系は、

$$\begin{aligned} y_i &= x_i/x_M \quad (i = 1, 2, \dots, N), \\ r_i &= J_{iM} - J_{MM} = J_{iM} + u, & (2) \\ b_{ij} &= J_{ij} - J_{Mj}, \end{aligned}$$

という関係を通じて  $N - 1$ 種のロトカ・ボルテラ方程式

$$\frac{dy_i}{dt} = y_i \left( r_i - \sum_j^{N-1} b_{ij}y_j \right)$$

に変換可能である．ここで、 $y_i$ は  $i$ 番目の種の個体数であり、任意の非負実数をとらうる． $r_i$ は内的自然増加率、 $b_{ij}$ は  $i$ 種と  $j$ 種の相互作用の強さである．変換の基準となる種  $M$ は、 $N$ 種のうちのどれでもよいので、レプリケーター系からロトカ・ボルテラ系への変換は  $N$ 通りある．この変換関係により、両者の力学系としての軌道は互いに同相となる．ここでは、相互作用  $J_{ij}$ の対称性が本質的な役割を果たすので、レプリケーター力学系に対して解析を行い、モデルに見いだされる性質の生態学的な意味を問う場合には、対応するロトカ・ボルテラ方程式に変換して考えることとする．

以下では、いわゆるランダム相互作用モデルを考える．ランダム相互作用モデルでは、相互作用行列の各要素 ( $J_{ij}$ )に、ある確率分布に従うランダムな定数を割り当てる．実在する大規模生物ネットワークの相互作用の強さが実際にランダムかどうかは実証されていないが、複雑で多様な相互作用を持つネットワークの性質を理論的に理解するうえでは、ランダム相互作用モデルは最初にその振舞いを分類・整理しておくべき重要なプロトタイプである．古典的なランダム相互作用モデル<sup>10)-12)</sup>においては、非対称ランダム行列 ( $J_{ij} \neq J_{ji}$  かつ  $J_{ij}, J_{ji}$ は独立)を仮定したが、対称性 ( $J_{ij} = J_{ji}$ )<sup>8),13)</sup> (共生的もしくは競争的相互作用)や反対称性 ( $J_{ij} = -J_{ji}$ )<sup>14),15)</sup> (捕食関係など)を仮定することにより、系の巨視的な振舞いを特徴づける量を解析的に評価することができる．特に、ここでは対称ランダム相互作用の場合に、系の生産力に関係するパラメータに依存して、個体数分布 (種の豊富さのパターンの別の表現)が実際の生態系でしばしば

観測されるような、特徴的な「左に歪んだ<sup>16)</sup>」「カノニカルな<sup>6),17)</sup>」対数正規分布に近い形になることを示す<sup>8)</sup>。

## 2. ランダム対称レプリケーター系の平均場理論

対称相互作用レプリケーター系の平均適応度は、時間に関する非減少関数である<sup>9)</sup>。さらに、すべての個体数が非負 ( $x_i \geq 0$ ) であること、および相互作用のすべての要素に同じ定数を加えても力学が同相であること<sup>9)</sup> から、平均適応度関数には定値性を仮定することができる。よって、平均適応度は狭義のリアプノフ関数であり、相空間中のすべての初期状態が平均適応度の極大値を与える平衡点 (一般的には複数存在する) の 1 つに収束する。系の平衡状態での振舞いは、平均適応度の極大点の性質から知ることができる。今、平均適応度関数 (の符号を変えたもの) をエネルギー (ハミルトニアン)  $\mathcal{H}$  と見なすと、その極大点における系の巨視的な性質は、ゼロ温度での自由エネルギー

$$f = - \lim_{\beta \rightarrow \infty} \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{\langle \ln Z \rangle_J}{N\beta} \quad (3)$$

から導出される。 $Z$  は simplex 条件 ( $\sum_i x_i = N$ ) を加えた分配関数

$$\begin{aligned} Z &\equiv \int_0^\infty \prod_{i=1}^N dx_i \delta \left( N - \sum_i x_i \right) e^{-\beta \mathcal{H}} \\ &\equiv \text{Tr}_{\{x_i\}} e^{-\beta \mathcal{H}} \end{aligned}$$

である。相空間中での集団平均をトレース記号  $\text{Tr}_{\{x_i\}}$  を使って表した。ブラケット記号

$$\langle F(J_{ij}) \rangle_J \equiv \prod_{i < j} \int_{-\infty}^{\infty} dJ_{ij} P(J_{ij}) F(J_{ij}) \quad (4)$$

は、ランダム相互作用の分布によるランダム平均を表す。ここでは、相互作用の分布が

$$P(J_{ij}) = \sqrt{\frac{N}{2\pi\tilde{J}^2}} \exp \left\{ -\frac{(J_{ij} - m)^2}{2\tilde{J}^2/N} \right\} \quad (5)$$

のように、平均  $m$ 、分散  $\tilde{J}^2/N$  の対称な ( $J_{ij} = J_{ji}$ ) ガウス分布であると仮定する。式 (2) の変換関係から、レプリケーター系で仮定される相互作用の対称性は、対応するロトカ・ボルテラ系では必ずしも保証されないことには注意が必要である。つまり、ここでは競争と相利共生のみを持つレプリケーター系を仮定するが、対応するロトカ・ボルテラ系の相互作用は、一般には非対称行列となり、競争や相利共生以外に、捕食関係も持つ一般的な生態系のものになっている。

種内競争は種によらず負の定数であるとする ( $J_{ii} = -u (< 0)$ )。本質的なパラメータが 1 つにまとまり、 $p \equiv (u + m)/\tilde{J}$  となることに注意しよう。なぜなら、レプリケーター力学系は、変換  $K_{ij} \leftarrow (J_{ij} - m)/\tilde{J}$  に対して軌道が不変であることが知られているからである<sup>9)</sup>。ここで、対応するロトカ・ボルテラ方程式の内的自然増加率が正になる確率、すなわち、群集における生産者の割合が、式 (2)、(5) などより、

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

と誤差関数で与えられる<sup>8)</sup> ので、パラメータ  $p$  は、群集の生産力とともに増大する。また、群集の進化モデル<sup>13)</sup> においては、系が時間変化して、種分化・絶滅を通じて少数種による小さな群集から多種からなる安定な群集へと成熟していく際に、 $m$  の値が増大していく。よって、 $p$  は群集が成熟するに従って増大するパラメータでもある。

ランダム平均の操作を行うのは、自由エネルギーなどの系の巨視的な物理量が、ランダム相互作用の各サンプルの詳細によらず、その平均で代表される場合があるという性質に基づく。そのような物理量を自己平均的であるという。 $i < j$  は、 $1 \leq \dots < i < j < \dots \leq N$  を満たす可能なすべての  $i, j$  の値をとることを意味する。以後、特に断らない限り添字は  $i, j = 1, 2, \dots, N$  の値をとることとする。ハミルトニアンを

$$\mathcal{H} \equiv -\frac{1}{2} \sum_{i,j} J_{ij} x_i x_j + h \sum_i \theta(y - x_i) \quad (6)$$

の形に定義しておくことにより、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

$$\begin{aligned} C(y) &\equiv \lim_{\beta \rightarrow \infty} \lim_{N \rightarrow \infty} \lim_{h \rightarrow 0} \left\langle \text{Tr}_{\{x_i\}} \frac{\sum_i \theta(y - x_i) e^{-\beta \mathcal{H}}}{N} \frac{e^{-\beta \mathcal{H}}}{Z} \right\rangle_J \\ &= - \lim_{\beta \rightarrow \infty} \lim_{N \rightarrow \infty} \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1}{N\beta} \frac{\partial \langle \ln Z \rangle_J}{\partial h} \\ &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\partial f}{\partial h} \end{aligned}$$

によって自由エネルギーから導くことができる。平衡点の性質を調べるときには  $h = 0$  とする。恒等式

$$\langle \ln Z \rangle_J \equiv \lim_{n \rightarrow 0} \frac{\langle Z^n \rangle_J - 1}{n} \quad (7)$$

によって、式 (3) の分配関数の対数に対するランダム平均 (解析的に実行が困難) を、より取扱いの容易な、 $n$  個の等価な分配関数 (レプリカ) の積のランダム平均

$$\langle Z^n \rangle_J = \left\langle \prod_{a=1}^n \text{Tr}_{\{x_i^a\}} e^{-\beta \mathcal{H}_a} \right\rangle$$

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

に置き換える． $\mathcal{H}_a$  は、式 (6) において、変数  $x_i$  を各レプリカの指標  $a = 1, 2, \dots, n$  のついた  $x_i^a$  で置き換えたものである．このような、ランダムな相互作用に対する、自由エネルギーの平均的な振舞いを解析する方法は、レプリカ法と呼ばれている．もともとは、スピングラス<sup>18)</sup> と呼ばれる磁性合金の解析に使われたが、現在では、時間的に変動しないランダムなパラメータを持つ統計力学的な系の解析一般に対する強力な理論的手法として、物理系以外の様々なモデルの解析にも使われている<sup>19),20)</sup>．トレースと順序を交換してランダム平均を先に行うことができる．式 (4) は、 $N(N-1)/2$  個の  $J_{ij}$  についてのガウス積分なので、

$$\langle Z^n \rangle_J = \text{Tr}_{\{x_i^a\}} \exp \beta \left\{ \frac{\beta \bar{J}^2}{2N} \underbrace{\sum_{i<j} \left( \sum_a x_i^a x_j^a \right)^2}_{K_0} \right. \\ \left. + m \sum_{a,i<j} x_i^a x_j^a - \frac{u}{2} \sum_{a,i} (x_i^a)^2 - h \sum_{a,i} \theta(y - x_i^a) \right\}$$

となる． $K_0$  は、

$$K_0 = \sum_{a<b} \left( \sum_i x_i^a x_i^b \right)^2 - \frac{1}{2} \sum_i \left[ \sum_a (x_i^a)^2 \right]^2 \\ + \frac{1}{2} \left[ \sum_i (x_i^a)^2 \right]^2$$

と書き直せるので、

$$\langle Z^n \rangle_J = \text{Tr}_{\{x_i^a\}} \exp \beta \left\{ \frac{\beta \bar{J}^2}{2N} \underbrace{\sum_{a<b} \left( \sum_i x_i^a x_i^b \right)^2}_{K_1} \right. \\ \left. - \frac{\beta \bar{J}^2}{4N} \sum_i \left[ \sum_a (x_i^a)^2 \right]^2 + \frac{\beta \bar{J}^2}{4N} \underbrace{\sum_a \left[ \sum_i (x_i^a)^2 \right]^2}_{K_2} \right. \\ \left. + m \underbrace{\sum_{a,i<j} x_i^a x_j^a}_{K_3} - \frac{u}{2} \sum_{a,i} (x_i^a)^2 - h \sum_{a,i} \theta(y - x_i^a) \right\}$$

となる．

$$K_3 = \frac{m}{2} \sum_a \left\{ \underbrace{\left( \sum_i x_i^a \right)^2}_{K_4} - \sum_i (x_i^a)^2 \right\}$$

と書き直して、Hubbard-Stratonovich 変換

$$e^{\lambda a^2} \equiv \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{\infty} dx \exp \left( -\frac{x^2}{2} + \sqrt{2\lambda} ax \right)$$

( $\lambda > 0$ ) により  $K_1, K_2, K_4$  の項における  $(\sum_i \dots)$  の 2 次の項を 1 次にする．これにより、トレース  $\text{Tr}_{\{x_i^a\}}$  が実行できるようにする．すなわち、

$$\exp(\beta K_1) = \prod_{a<b} \exp \frac{(\beta \bar{J})^2}{2N} \left( \sum_i x_i^a x_i^b \right)^2 \\ = \prod_{a<b} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{dy_{ab}}{\sqrt{2\pi}} \exp \left\{ -\frac{y_{ab}^2}{2} + \frac{\beta \bar{J}}{\sqrt{N}} \sum_i x_i^a x_i^b y_{ab} \right\} \\ \exp(\beta K_2) = \prod_a \exp \frac{(\beta \bar{J})^2}{4N} \left\{ \sum_i (x_i^a)^2 \right\}^2 \\ = \prod_a \int_{-\infty}^{\infty} \frac{dm_a}{\sqrt{2\pi}} \exp \left\{ -\frac{m_a^2}{2} + \frac{\beta \bar{J} m_a}{\sqrt{2N}} \sum_i (x_i^a)^2 \right\} \\ \exp(\beta K_4) = \prod_a \exp \frac{m\beta}{2} \left( \sum_i x_i^a \right)^2 \\ = \prod_a \int_{-\infty}^{\infty} \frac{ds_a}{\sqrt{2\pi}} \exp \left( -\frac{s_a^2}{2} + s_a \sqrt{m\beta} \sum_i x_i^a \right)$$

となる．ここで、 $y_{ab} \equiv \beta \sqrt{N} Y_{ab}$ 、 $m_a \equiv \beta \sqrt{N} M_a$ 、 $s_a \equiv \beta \sqrt{N} S_a$  と変数変換すると、

$$\langle Z^n \rangle_J = \text{Tr}_{\{x_i^a\}} \prod_{a<b} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{dY_{ab}}{L} \prod_a \int_{-\infty}^{\infty} \frac{dM_a}{L} \frac{dS_a}{L} \\ \times \exp \beta \left\{ -\left( \frac{N\beta}{2} \right) \sum_{a<b} Y_{ab}^2 + \beta \bar{J} \sum_{a<b} Y_{ab} \sum_i x_i^a x_i^b \right. \\ \left. - \left( \frac{N\beta}{2} \right) \sum_a M_a^2 + \left( \frac{\beta \bar{J}}{\sqrt{2}} \right) \sum_a M_a \sum_i (x_i^a)^2 \right. \\ \left. - \left( \frac{N\beta}{2} \right) \sum_a S_a^2 + \sqrt{mN\beta} \sum_a S_a \sum_i x_i^a \right. \\ \left. - \left( \frac{u+m}{2} \right) \sum_{a,i} (x_i^a)^2 - h \sum_{a,i} \theta(y - x_i^a) \right\}$$

となる．ただし、 $L \equiv \sqrt{2\pi/\beta^2 N}$  である．上の  $\{\dots\}$  の中で、 $\sum_i$  を含む項をまとめて  $g_{ab}$  と書くことにする．今トレースの中のデルタ関数をフーリエ変換表示して、

$$\text{Tr}_{\{x_i^a\}} \Rightarrow \prod_{i,a} \int_0^\infty dx_i^a \int_{-i\infty}^{i\infty} \frac{dr_a}{2\pi i} e^{-\sum_a r_a (\sum_i x_i^a - N)} - \sum_a r_a - \ln \left[ \text{Tr}_{\{x^a\}} e^{-\beta \mathcal{H}_n^{\text{eff}}(x^a)} \right] \quad (9)$$

と書く．上式の  $\sum_i$  を含む項と上の  $g_{ab}$  を合わせた項は各  $i$  の独立な積で表され、添字  $i$  を除いたもの  $N$  乗で表すことができ

$$\begin{aligned} & \text{Tr}_{\{x_i^a\}} \exp \left( g_{ab} - \sum_a r_a \sum_i x_i^a \right) \\ &= \underbrace{\left[ \prod_a \int_0^\infty dx^a \exp \left( g'_{ab} - \sum_a r_a x^a \right) \right]^N}_A \\ &= \exp \ln[A]^N = \exp N \ln[A] \end{aligned}$$

と書くことができる． $g'_{ab}$  は  $g_{ab}$  で添字  $i$  を除いたものである．まとめると

$$\begin{aligned} \langle Z^n \rangle_J &= \prod_{a<b} \int_{-\infty}^\infty \frac{dY_{ab}}{L} \prod_a \int_{-\infty}^\infty \frac{dM_a}{L} \frac{dS_a}{L} \\ &\quad \times \prod_a \int_{-i\infty}^{i\infty} \frac{dr_a}{2\pi i} e^{NG\{Y,M,S,r\}} \quad (8) \end{aligned}$$

と書くことができる．ここで、

$$\begin{aligned} G\{Y, M, S, r\} &\equiv -\frac{\beta^2}{2} \left( \sum_{a<b} Y_{ab}^2 + \sum_a (M_a^2 + S_a^2) \right) \\ &\quad + \sum_a r_a + \ln \left[ \text{Tr}_{\{x^a\}} \exp \left( g'_{ab} - \sum_a r_a x^a \right) \right] \end{aligned}$$

であり、 $\text{Tr}_{\{x^a\}} \equiv \left( \prod_a \int_0^\infty dx^a \right)$  である．鞍点法により、式 (8) の積分を、 $f_n \equiv -G/\beta$  の最小値での被積分関数  $\exp(NG)$  の値で置き換え、式 (3), (7) に代入することにより自由エネルギーが

$$\begin{aligned} f &= -\lim_{N \rightarrow \infty} \lim_{n \rightarrow 0} \frac{\exp(-\beta N \text{Min} f_n) - 1}{\beta N n} \\ &= -\lim_{N \rightarrow \infty} \lim_{n \rightarrow 0} \frac{\exp(-\beta N n \lim_{n \rightarrow 0} \frac{\text{Min} f_n}{n}) - 1}{\beta N n} \\ &= -\lim_{N \rightarrow \infty} \lim_{n \rightarrow 0} \frac{(1 - \beta N n \lim_{n \rightarrow 0} \frac{\text{Min} f_n}{n}) - 1}{\beta N n} \\ &= \lim_{n \rightarrow 0} \frac{1}{n} \text{Min} f_n \end{aligned}$$

のように、 $f_n$  の最小値で表される．さらに  $q_{ab} = Y_{ab}/\tilde{J}$ ,  $p_a = M_a \sqrt{2}/\tilde{J}$ ,  $t_a = S_a \sqrt{\beta/J_0}$  と変数変換すると、

$$\beta f_n = \sum_{a<b} \frac{(\beta \tilde{J})^2}{2} q_{ab}^2 + \sum_a \frac{(\beta \tilde{J})^2}{4} p_a^2 + \sum_a \frac{\beta J_0}{2} t_a^2$$

となる．ここで、

$$\begin{aligned} \mathcal{H}_n^{\text{eff}}(x^a) &\equiv -\beta \tilde{J}^2 \sum_{a<b} x^a x^b q_{ab} - \frac{\beta \tilde{J}^2}{2} \sum_a (x^a)^2 p_a \\ &\quad + J_0 \sum_a x^a t_a + \frac{1}{\beta} \sum_a r_a x^a \\ &\quad + \frac{u+m}{2} \sum_a (x^a)^2 + h \sum_a \theta(y - x^a) \end{aligned}$$

である．

ここで、レプリカ対称 (Replica Symmetry: RS) 解

$q = q_{ab}, p = p_a, t = t_a, r = r_a$  for  $\forall a, b$  を仮定する．オーダパラメータ  $q_{ab}$  は、2つの異なる系 (レプリカ) における個体数の間の相関

$$q_{ab} = \left\langle \frac{1}{N} \sum_i x_i^a x_i^b \right\rangle_J \quad (10)$$

であり、一般的にはレプリカの指標  $a, b$  に依存する (レプリカ非対称解)．しかし、自由エネルギー (9) が  $a, b$  の交換に関して対称な形式になっているので、レプリカ対称解が正しいと期待できる場合は多く、実際これまで研究されてきた多くの例においては、レプリカ対称解が良い近似になっている．対称相互作用を持つレプリケータ系の場合、自由エネルギーを評価するときに使った鞍点解の安定性の議論から、少なくとも  $p \geq \sqrt{2}$  に対しては RS 解の仮定が正しいことが示されている<sup>21)</sup>．さらに、レプリカ非対称解を考慮しても、系の定性的な性質はあまり変わらないことも示されている<sup>22)</sup> ので、以下では RS 解を仮定する．生態学的には、RS 解の仮定は、統計的に同じランダム相互作用を持つ系 (レプリカ) を多数用意したときに、あらゆる  $a, b$  の組合せに対する  $q_{ab}$  がすべて同じ値をとり、それらの間のゆらぎを無視することに対応する．RS 解を用いて、

$$\begin{aligned} g^{RS} &\equiv -\beta \mathcal{H}_n^{\text{eff}}(x^a) = \underbrace{\frac{(\beta \tilde{J})^2}{2} q}_{B_1} \left( \sum_a x^a \right)^2 \\ &\quad - \beta \left( \underbrace{\frac{\beta \tilde{J}^2}{2} q - \frac{\beta \tilde{J}^2}{2} p + \frac{u+m}{2}}_{B_2} \right) \sum_a (x^a)^2 \\ &\quad - \underbrace{r + N \beta m t}_{B_3} \sum_a x^a - \beta h \underbrace{\sum_a \theta(y - x^a)}_{B_4} \end{aligned}$$

と書くことができる．よって，式 (9) 中のトレースをとることができ，

$$\begin{aligned}
 \text{Tr}_{\{x^a\}} e^{-\beta \mathcal{H}_n^{\text{eff}}(x^a)} &= \prod_a \int_0^\infty dx^a e^{g^{\text{RS}}} \\
 &= \prod_a \int_0^\infty dx^a \exp \left\{ B_1 \left( \sum_a x^a \right)^2 + B_2 \sum_a (x^a)^2 \right. \\
 &\quad \left. - B_3 \sum_a x^a - B_4 \right\} \\
 &= \prod_a \int_0^\infty dx^a \underbrace{\int_{-\infty}^\infty dz \frac{e^{-z^2/2}}{\sqrt{2\pi}}}_{\int dp_1(z)} \exp \left\{ \sqrt{2B_1} \sum_a x^a z \right. \\
 &\quad \left. + B_2 \sum_a (x^a)^2 - B_3 \sum_a x^a - B_4 \right\} \\
 &= \int dp_1(z) \left[ \int_0^\infty dx \exp \left\{ zx \sqrt{2B_1} + B_2 x^2 \right. \right. \\
 &\quad \left. \left. - B_3 x - \beta h \theta(y-x) \right\} \right]^n
 \end{aligned}$$

となる．最後の等式においては， $n$  重の  $x^a$  積分が，各  $a$  について独立であることから，添字  $a$  をとったものの  $n$  乗で置き換えた．さらに  $n \rightarrow 0$  の極限をとることを見越して， $a^n \simeq 1 + n \ln a$ ， $\ln(1+n) \simeq n$  などを使い，

$$\begin{aligned}
 \ln \left[ \text{Tr}_{\{x^a\}} e^{-\beta \mathcal{H}_n^{\text{eff}}(x^a)} \right] \\
 &\simeq \ln \int dp_1(z) \left[ 1 + n \ln \int_0^\infty dx \right. \\
 &\quad \left. \times \exp \left\{ B_2 x^2 + (z \sqrt{2B_1} - B_3) x - \beta h \theta(y-x) \right\} \right] \\
 &= \ln \left[ 1 + n \int dp_1(z) \ln \int_0^\infty dx \exp \{ \dots \} \right] \\
 &\simeq n \int dp_1(z) \ln \int_0^\infty dx \exp \{ \dots \}
 \end{aligned}$$

となる．よって，自由エネルギー密度が，

$$\begin{aligned}
 f &= \lim_{n \rightarrow 0} \frac{\text{Min} f_n}{n} \\
 &= \lim_{n \rightarrow 0} \text{Min} \left\{ \frac{\beta \tilde{J}^2}{4} (n-1) q^2 + \frac{\beta \tilde{J}^2}{4} p^2 \right. \\
 &\quad \left. - \frac{J_0}{2} t^2 - \frac{r}{\beta} - \frac{1}{\beta} \int dp_1(z) \ln \int_0^\infty dx e^{\beta g(x)} \right\} \\
 &= \text{Min} \left\{ -\frac{\beta \tilde{J}^2}{4} q^2 + \frac{\beta \tilde{J}^2}{4} p^2 - \frac{J_0}{2} t^2 \right.
 \end{aligned}$$

$$\left. - \frac{r}{\beta} - \frac{1}{\beta} \int dp_1(z) \ln \int_0^\infty dx e^{\beta g(x)} \right\} \quad (11)$$

と与えられる．ここで，

$$g(x) \equiv - \left( \frac{\beta \tilde{J}^2}{2} q - \frac{\beta \tilde{J}^2}{2} p + \frac{u+m}{2} \right) x^2$$

$$+ (z \tilde{J} \sqrt{q} - (r/\beta + Nmt)) x - h \theta(y-x)$$

である．式 (11) 右辺の  $\{ \}$  の中を  $\tilde{f}$  と書き，それが最小値を与える条件，すなわち平均場方程式を導く． $h$  の項は累積分布関数を導くための仮想的な項なので，以下  $h = 0$  とする． $\partial \tilde{f} / \partial q = 0$ ， $\partial \tilde{f} / \partial p = 0$ ， $\partial \tilde{f} / \partial t = 0$ ， $\partial \tilde{f} / \partial r = 0$  から，

$$q = \int dp_1(z) \int_0^\infty dx \left( x^2 - \frac{zx}{\beta \tilde{J} \sqrt{q}} \right) \frac{e^{\beta g(x)}}{Z_g} \quad (12)$$

$$p = \int dp_1(z) \int_0^\infty dx x^2 \frac{e^{\beta g(x)}}{Z_g} \quad (13)$$

$$t = \int dp_1(z) \int_0^\infty dx x \frac{e^{\beta g(x)}}{Z_g} = 1 \quad (14)$$

が導かれる．ここで， $Z_g \equiv \int_0^\infty dx \exp(\beta g(x))$  である．式 (12) に式 (13) を代入して，

$$\sqrt{q} \tilde{J} \beta (p-q) = \int dp_1(z) z \frac{\int_0^\infty dx x \exp(\beta g(x))}{Z_g} \quad (15)$$

これの右辺の  $x$  積分を考える．今

$$\begin{aligned}
 g(x) &= - \frac{1}{2} \underbrace{\{ (u+m) - \tilde{J}^2 \beta (p-q) \}}_{E_1} x^2 \\
 &\quad + \underbrace{\{ \tilde{J} \sqrt{q} z - (r/\beta + J_0 t) \}}_{E_2} x \\
 &= -E_1 \left( x - \frac{E_2}{2E_1} \right)^2 + \frac{E_2^2}{4E_1} \quad (16)
 \end{aligned}$$

と書くことにする．式 (15) の  $x$  積分が収束するためには， $E_1 > 0$  が必要である．式 (16) において， $E_2/(2E_1) > 0$  すなわち， $z > (r/\beta + J_0 t)/(\tilde{J} \sqrt{q}) \equiv -\Delta$  のとき，鞍点法により， $\beta \rightarrow \infty$  で式 (15) の  $x$  積分は，式 (16) の頂点  $x_1 = E_2/2E_1$  での値で置き換えられる．よって，

$$\int_0^\infty dx x e^{\beta g(x)} = \frac{E_2}{2E_1} e^{\beta E_2^2/4E_1}$$

となる，また，

$$Z_g = \int_0^\infty dx e^{\beta g(x)} = e^{\beta E_2^2/4E_1}$$

なので，式 (15) への寄与は， $E_2/2E_1$  となる．同様

に、 $E_2/2E_1 \leq 0$ ，すなわち、 $z \leq -\Delta$  のときには、式 (15) の  $x$  積分は、 $x_2 = 0$  での値で置き換えられるが、これはゼロとなり、積分に寄与しない。式 (14) についても同様に積分を評価し、整理すると以下の平均場方程式が得られる。

$$p - v = \sqrt{q} \int_{-\Delta}^{\infty} dp_1(z)(z + \Delta) \quad (17)$$

$$(p - v)^2 = \int_{-\Delta}^{\infty} dp_1(z)(z + \Delta)^2 \quad (18)$$

$$\Delta = \sqrt{q}(p - 2v) \quad (19)$$

ただし、 $v \equiv \bar{J}\beta(p - v)$  である。すでに述べたように、 $m = 0$ ， $J = 1$  に対する結果<sup>21)</sup> と本質的に同じである。これ以上は、様々なパラメータ  $p$  の値に対して、数値的に式 (17) ~ (19) を解いて、オーダパラメータ  $q, v$  を得る (図 1)。

$p$  が大きい領域で  $q$  が 1 に近づくのは、個体数がすべての種でオーダ 1 となり、オーダ  $N$  の多数の種が共存していることを表している。このことは以下で個体数分布を調べることによって理論的にも示される。さらに、 $(p \geq \sqrt{2})$  の領域で RS 解になるということは、式 (10) の相関のゆらぎがないことを意味しているので、比較的高い生産力を持つ群集は、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る。一般に、熱帯雨林や珊瑚礁など、高い生産力を持つ生態系においては、多数の種が個体数を恒常的に維持して共存しているが、 $p$  の大きな領域での振舞いはそれに対応している。一方、 $p$  が小さい領域では、 $q$  はオーダ  $N$  の大きな値をとるが、これは個体数の分布がレプリカ  $(a, b)$  ごとに大きく異なり、ごく少数の種がオーダ  $N$  の大きな個体数をとることを意

味している。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 が大発生したりする、といった状況に対応している。ツンドラ地帯や砂漠周辺など、系の生産力の低い生態系においては、蚊やバッタなどの昆虫の大発生がしばしば観察されるが、 $p$  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る。

$v$  は、磁性体などにおける線形磁化率に対応し、一般には相転移がおこる臨界点において発散する量である。臨界点においては、任意の小さな擾乱が系のマクロなサイズ全体に波及するが、今の場合にはそのようなタイプの相転移がないことが分かる。一方、 $p = \sqrt{2}$  でピークを持つことから、スピングラスで見られるような相転移と同じタイプの転移が起きていることが分かる。 $p \rightarrow 0$  で、 $v \rightarrow 0$  になることが図 1 および理論からも分かるが、これは系の振舞いが外部の擾乱に対してほとんど影響を受けないことを示している。このため、上で述べたような生産力の低い生態系における大発生の問題を、殺虫剤散布などの「外部の擾乱」によって制御することには本質的な困難がともなう可能性が示唆される。

個体数の累積分布関数は

$$\begin{aligned} C_p(y) &\equiv \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\partial f}{\partial h} \\ &= \lim_{h \rightarrow 0} \int dp_1(z) \int_0^{\infty} dx \theta(y - x) e^{\beta g(x)} / Z_g \\ &= \int_{-\Delta}^{\infty} dp_1(z) \theta\left(y - \frac{E_2}{2E_1}\right) + \int_{-\infty}^{-\Delta} dp_1(z) \theta(y) \end{aligned}$$

で与えられる。最後の等号では、式 (15) の  $x$  積分のときと同様に鞍点法を使った。よって、改めて個体数

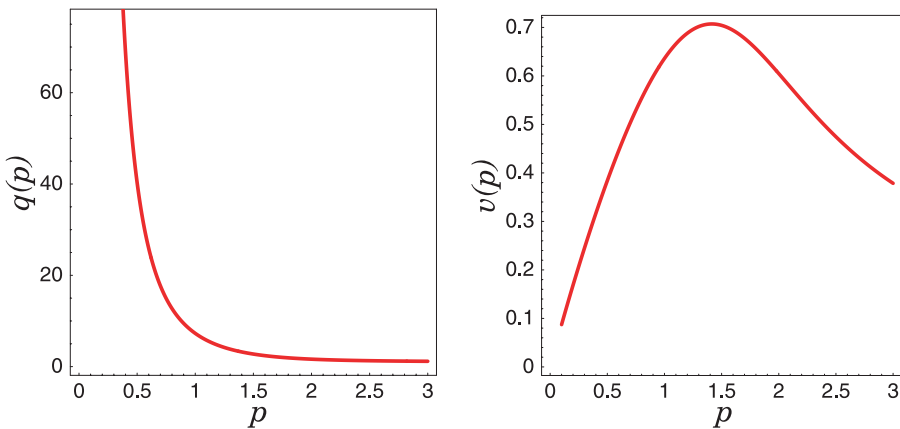


図 1 オーダパラメータ. (a)  $q$  の  $p$  依存性. (b)  $v$  の  $p$  依存性

Fig. 1 Order parameters, (a)  $q$  and (b)  $v$  as a function of the productivity parameter  $p$ .

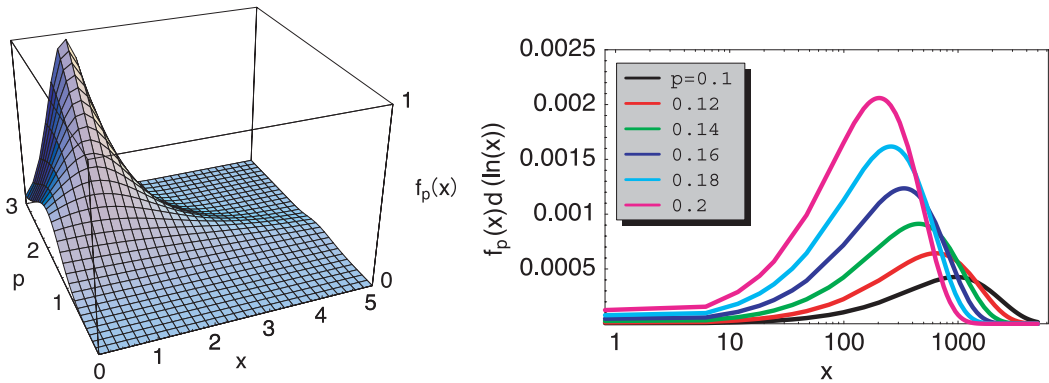


図2 ランダム対称相互作用レプリケータ系の個体数分布。(a) 個体数  $x$  をノーマルスケールで描いたもの。(b) 生産力に対応するパラメータ  $p$  が小さいところでの、個体数が「オクターブ<sup>17)</sup>」 $\ln(x)$  を持つ種数の密度  $f_p(x)d(\ln(x))$

Fig. 2 Abundance distribution, (a) as a function of  $p$  and  $x$ , and (b) per 'natural' octave  $\ln(x)$ .

を  $y$  から  $x$  に書き直して,

$$C_p(x) = C_p(0)\theta(x) + \int_{-\Delta}^{\infty} dp_1(z)\theta\left(x - \frac{\sqrt{q}(z + \Delta)}{p - v}\right)$$

となる。 $C_p(0) \equiv \int_{-\infty}^{-\Delta} dp_1(z)$  は、個体数がゼロよりも小さい種の累積分布関数、すなわち絶滅している種の割合である。逆に、 $\alpha_p(x) \equiv 1 - C_p(x)$  は、医用統計などでよく使われる、いわゆる生存関数であり、個体数  $x$  を持つ種のランク (を総種数  $N$  で割ったもの) であるから、その逆関数はランク-個体数関係  $\alpha_p^{(-1)}(x)$ 、すなわち種の豊富さのパターンにほかならない。また、 $\alpha_p(0) = v(p - v)$  は絶滅していない種の割合、すなわち多様性を表す。これらに、平均場方程式の解を代入して、積分を数値的に評価することにより実際の値が得られる。個体数の分布関数  $F_p(x)$  は、 $C_p(x)$  を微分することで得られ、

$$F_p(x) \equiv \frac{dF_p(x)}{dx} = \frac{p - v}{\sqrt{2\pi q}} \exp\left\{-\frac{(p - v)^2}{2q} \left(x - \frac{q(p - 2v)}{p - v}\right)^2\right\} + C_p(0)\delta(x) \quad (20)$$

となる。右辺第 2 項は絶滅した種の割合に対応する。図 2 に個体数分布を示す。分布のパラメータ依存性は、非常に個体数の多い種と個体数の少ない種が共存しているような、高山や極地などの多様性の低い地域に見られる分布から、熱帯雨林や珊瑚礁などのような多様性の高い地域に見られる分布への転移に一致している。さらには、 $p$  の増大による分布の変化は、放置された耕地に関する長期調査<sup>23)</sup> で見いだされた時間変化、すなわち生態系の成熟にも一致している。

### 3. カノニカル仮説と相互作用トポロジ

個体数分布 (20) は、実際の多くの生態系にあてはめられる対数正規分布ではなく、正規分布そのものである。にもかかわらず、図 1 (b) は、対数正規分布により近い形を示している。このパターンは、非常に個体数の多い種と非常にまれな種が共存していることを示している。個体数が複数スケールにわたって分布することは、以下の議論により直感的に理解することができる。今、 $p \rightarrow 0$  に対して、 $q \rightarrow \infty$  および  $v \rightarrow 0$  となるため、個体数分布の分散  $\sigma^2 \equiv q/(p - v)^2$  が、 $p$  の小さい値に対しては非常に大きな値をとることになる。一方、「オクターブ<sup>17)</sup>」 $\ln x$  あたりの個体数分布のモードが、 $x^* = (\sigma/2)(\Delta + \sqrt{\Delta^2 + 4}) > 0$  となるため、オクターブあたりの個体数分布は必ず釣り鐘型 (単峰) になる (図 1 (b))。さらに、このモード値は  $p \rightarrow 0$  に対して、

$$x^* \rightarrow \frac{\sigma}{|\Delta|} = \frac{1}{(p - v)|p - 2v|} \rightarrow \infty \quad (21)$$

となる。上記により、個体数分布は、 $p \rightarrow 0$  で、発散する分散、および負に発散する平均  $\mu \equiv q(p - 2v)/(p - v) \rightarrow -\infty$  を持ち、かつそれらの間に  $\sigma/\mu = 1/\Delta \rightarrow 0$  が成り立つような切頭の (truncated) 正規分布になっていることが分かる。これが、図 1 に示すように、オクターブあたりの個体数分布が左に歪んだ対数正規分布に近いものとなる理由である。

さらに、ここでは、実際の生態系でしばしば観察される関係、いわゆる「カノニカル仮説<sup>17)</sup>」が成り立つことを示すことができる。カノニカル仮説とは、最大個体数  $x_{max}$  と、総個体数分布  $x F_p(x)$  のモード  $x_N$  がほぼ等しく、 $\gamma \equiv \log(x_N)/\log(x_{max}) \simeq 1$  となる



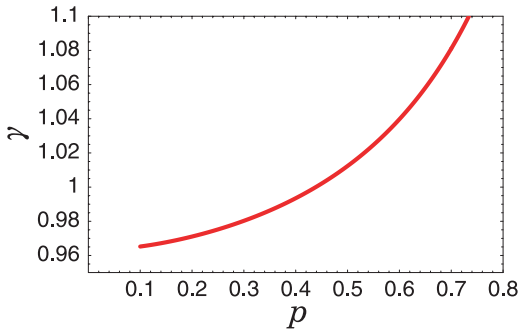


図3  $\gamma$  の  $p$  依存性

Fig. 3 The ratio  $\gamma$  as a function of  $p$ .

というものである．式 (20) の個体数分布から， $x_{max}$  と  $x_N$  をオーダパラメータを用いて陽に記述することができる． $x_{max}$  の定義は， $NF_p(x_{max}) = 1$  であり，これと総個体数一定の条件  $\int_0^\infty F_p(x)xdx = N$  より， $N$  を消去して， $x_{max}$  について解くことにより，

$$x_{max} = \frac{q(p-v) + \sigma \sqrt{2 \ln \left( \frac{\sigma(1-\alpha_p(0)) + \Delta\alpha_p(0)}{\sqrt{2\pi}} \right)}}{p-v} \quad (22)$$

が得られる．一方，オクターブあたりの総個体数  $F_p(x)x$  のモードは， $x_N = (\sigma/2)(\Delta + \sqrt{\Delta^2 + 8})$  となる．各  $p$  の値に対して，オーダパラメータを求め，その値を  $\gamma$  に代入して，その値を図示したものが図3である．これにより， $\gamma$  は  $p$  の増加関数になっていることが分かり， $0.1 < p < 0.6$  の範囲で， $0.96 < \gamma < 1.04$  となった．よって，対数正規分布的な個体数分布を与える生産力パラメータの値の範囲で，たしかにカノニカル仮説が成立していることが確かめられた．

カノニカル仮説に対しては，個体数分布を対数正規分布と仮定したときに導かれる数学的帰結であって，生物学的な由来はないという意見もある<sup>6)</sup> が，基礎的な生態ダイナミクスから  $\gamma \simeq 1$  が導かれることは，局所的かつ競争的な群集の理論<sup>24)</sup> と同様に，カノニカル仮説に対する生物学的な基礎を与えるものと考えることができる．

#### 4. 考 察

ここで扱われたモデルにおいては，すべての種が共存するのは， $p \rightarrow \infty$  の極限においてのみである．これは，すなわち，種間相互作用の効果が種内競争に比べて無視できるほど小さい ( $\tilde{J} \ll u$  : すべての種が独立) か，もしくは，相互作用が一様 ( $\tilde{J} \rightarrow 0$  : すべての種が同等) といったような，トリビアルな場合である．その場合には，生存関数は階段関数  $\alpha_\infty(x) = \theta(1-x)$

となるので，すべての種が同じ個体数  $x_i = 1$  で，その分布はデルタ関数  $F_\infty(x) = \delta(x-1)$  となる．

本研究においては，すべての種が他のすべての種とランダムな種間関係を持つという仮定のもとで，種の多様性および種の豊富さのパターンと系の生産力との関係を導いた．一方，すでに述べたように，ランダム相互作用自体は実証されていないし，むしろ，進化によって達成された生物学的な相関を無視してしまっているという意味で現実的な仮定とはいえない．しかしながら，ここで注意したいのは，ランダム相互作用は，初期状態にのみ仮定されていて，絶滅を経て現れる安定な群集の構造はランダムではない，ということである．その構造自体を理論的に導くのは困難であるが，シミュレーションを行った結果，典型的な種の豊富さのパターンを示す生産力パラメータ値の範囲  $p \in [0.1, 3]$  で，対応するロトカ・ボルテラ方程式の内的自然増加率がすべて正 ( $r_i > 0$ ) になっていることが分かった．これは，対称なランダム相互作用を仮定したレプリケーター力学系においては，絶滅ダイナミクスのあとに残る安定な群集が植物群集に対応していることを意味する．さらには，すべての種の番号  $i < j$  に対して， $r_i > r_j$  となるように種を並べると，種間相互作用は，相利共生 ( $(b_{ij}, b_{ji}) = (+, +)$ )，競争 ( $-, -$ )，および上位種による下位種からの搾取 ( $+, -$ ) だけで，逆の関係 ( $-, +$ ) は見られなかった．つまり，対称ランダム相互作用レプリケーター系が到達する安定な群集は，植物ないしは自活可能な生物群集であり，その場合には自己増殖率の低い種から高い種へのエネルギーの一方向的な流れがあることが予想される．このような階層構造が，ランダムな群集構造から絶滅を通じて創発しうることをここでの結果は示している．このような，複雑系における，進化やダイナミクスを通じた相互作用の「対称性の破れ」，すなわち，ランダムなものから階層構造などへの転移を理論的に扱う方法論の構築が，今後の複雑系科学における重要な課題の1つになっていくものと思われる．

本研究においては，生態学において経験的に知られる巨視的なパターンが，生産力に関わる単一のパラメータに応じて，ミクロなポピュレーション・ダイナミクスを基礎にして導かれた．これは，巨大な群集における大域的な生物学的相互作用の重要性を示唆するだけでなく，たとえば，遺伝子発現ネットワークを通じて調節される，細胞中の蛋白質の量の分布など，複雑な生物ネットワーク一般に同様に見られる巨視的なパターンの出現機構に対しても，統一的な視点を与えるものと思われる．

謝辞 茶碗谷毅氏(阪大), 入江治行氏(広大)との日頃の有益な議論に感謝します。また, 阪大サイバーメディアセンター大規模計算科学研究部門(阪大院理・学際計算物理学グループ・菊池グループ)およびハーバード大学進化力学プログラム(M. Nowak グループ)の諸氏との刺激的な交流にも支えられています。さらに, 本研究は文部科学省科学研究費(No.14740232, 17017019, 17540383)および文部科学省在外研究員制度によるハーバード大学滞在(2003年10月~2004年8月)における文部科学省・ハーバード大学からの研究助成を受けて行われました。

### 参考文献

- 1) <http://online.sfsu.edu/~webhead/lrl.html>
- 2) [http://kr.exspasy.org/cgi-bin/show\\_thumbnails.pl](http://kr.exspasy.org/cgi-bin/show_thumbnails.pl)
- 3) <http://www.nd.edu/~networks/gallery.htm>
- 4) A-L・バラバシ(著), 青木 薫(訳): 新ネットワーク思考 世界のしくみを読み解く, NHK 出版(2002).
- 5) May, R.M.: Unanswered questions in ecology, *Phil. Trans. R. Soc. London*, Vol.B 264, pp.1951-1959 (1999).
- 6) May, R.M.: *Patterns of species abundance and diversity*, pp.81-120, Belknap (1975).
- 7) Tokeshi, M.: *Species Coexistence*, Blackwell (1999).
- 8) Tokita, K.: Species abundance patterns in complex evolutionary dynamics, *Phys. Rev. Lett.*, Vol.93, 178102 (2004).
- 9) J・ホフバウアー, K・シグムンド(著), 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).
- 10) Gardner, M.R. and Ashby, W.R.: Connectance of large dynamic (cybernetic) systems — Critical values for stability, *Nature*, Vol.228, p.784 (1970).
- 11) May, R.M.: Will a large complex system be stable?, *Nature*, Vol.238, pp.413-414 (1972).
- 12) Tokita, K. and Yasutomi, A.: Mass Extinction in a Dynamical System of Evolution with Variable Dimension, *Phys. Rev. E*, Vol.60, pp.842-847 (1999).
- 13) Tokita, K. and Yasutomi, A.: Emergence of a complex and stable ecosystem in replicator equations with extinction and mutation, *Theor. Pop. Biol.*, Vol.63, pp.131-146 (2003).
- 14) Chawanya, T. and Tokita, K.: Large-Dimensional Replicator Equations with Antisymmetric Random Interactions, *J. Phys. Soc. Jpn.*, Vol.71, pp.429-431 (2002).
- 15) Tokita, K. and Chawanya, T.: in preparation (2004).
- 16) Nee, S., Harvey, P.H. and May, R.M.: Lifting the veil on abundance patterns, *Proc. R. Soc. Lond. B*, Vol.243, pp.161-163 (1991).
- 17) Preston, F.W.: The canonical distribution of commonness and rarity: Part 2, *Ecology*, Vol.43, pp.410-432 (1962).
- 18) 高山 一: スピングラス, 丸善(1991).
- 19) 西森秀稔: スピングラス理論と情報統計力学, 岩波書店(1999).
- 20) 西森秀稔: スピングラスと連想記憶, 岩波書店(2003).
- 21) Diederich, S. and Oppen, M.: Replicators with random interactions: A solvable model, *Phys. Rev. A*, Vol.39, pp.4333-4336 (1989).
- 22) Biscari, P. and Parisi, G.: Replica symmetry breaking in the random replicant model, *J. Phys. A: Math. Gen.*, Vol.28, pp.4697-4708 (1995).
- 23) Bazzaz, F.A.: Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois, *Ecology*, Vol.56, pp.485-488 (1975).
- 24) Sugihara, G.: Minimal community structure: An explanation of species abundance pattern, *Am. Nat.*, Vol.116, pp.770-787 (1980).

(平成 17 年 1 月 17 日受付)

(平成 17 年 6 月 5 日再受付)

(平成 17 年 7 月 7 日採録)



時田恵一郎

平成 6 年東京大学大学院理学研究科相関理化学専攻博士課程修了。同年大阪大学理学部物理学科助手。神経回路網, 進化モデルおよび蛋白質モデルの理論的研究に従事。平成 8 年から 10 年にかけて米国ハーバード大学客員研究員。平成 12 年より大阪大学サイバーメディアセンター大規模計算科学研究部門助教授。複雑な生物ネットワークの統計力学的研究に従事。平成 15 年から 16 年にかけて米国ハーバード大学客員研究員。訳書に『複雑さの数理』(L. バディイ, A. ポリテイ著, 共訳, 産業図書)。博士(理学)。