

生態系のパターン発展における トポロジカルな乱れ*

茨城大学 理学部 泰 中 啓 一

(1990 年 5 月 受付)

1. はじめに

空間的パターンの時間的変化については、物理学だけでなく、数学、生物学、その他自然科学のさまざまな分野において、現在最も精力的に研究されているテーマの 1 つといえる (伊庭 (1988), 金子 (1988), 森・岡本 (1989)). 空間的パターンの問題が取り扱いにくい最大の理由は、その系が無限自由度系であるためである。このような系を取り扱い易くするためには系の自由度を少なくする簡略化が必要となる。ここではトポロジカルな乱れ(topological defect)の考えを導入する (Balian et al. (1981)). トポロジカルな乱れの重要性は系の自由度を少なくし、簡略化できるということで、物理学の他の分野で広く認められている。本論文では生態系での空間パターンの研究を行うが、生態系においてもこの defect を導入することができる (Tainaka (1989)).

2. 格子 Lotka-Volterra 系

多くの著者はこれまで生存競争系について生物種の個体数 (密度) のダイナミックスを考えてきた。典型的な例として Lotka-Volterra モデルがある (Haken (1977)). このモデルは伊藤らによって次のような確率的な衝突粒子モデルと同等となることが示された (Itoh (1973, 1988)). 即ち 3 つの種類の粒子個体から構成される気体系を考える。衝突 (反応) によって、気体粒子はその種を変える。もし i と j の種 ($i \geq j$ かつ $i, j = 1, 2, 3$) の粒子が衝突すれば、それらは 2 つとも次のようなルールで 1 つの種になるものとする。

$$(2.1) \quad i+j \rightarrow \begin{cases} 2i & \text{if } i-j=0, 1 \\ 2j & \text{if } i-j=2 \end{cases}$$

これはちょうど、じゃんけんと同じようなルールであり、各種の強さは対等でありかつ循環的である。この相互作用する気体系における各種の粒子数 n_i は、粒子数が多いときには

$$(2.2) \quad dn_i/dt \propto n_i(n_{i-1} - n_{i+1})$$

として求めることができる。ここで $n_{i+3} = n_i$ である。式 (2.2) は Lotka-Volterra モデルともいわれ、その解は center となることが知られている。center というのは初期条件に依存して個体数が振動するような解である。

* 本稿は、統計数理研究所 共同研究 (1-共会-51) における発表に基づくものである。

最近著者はこのような確率的衝突モデルを格子系に適用した(Tainaka(1988)). 各格子点においては3つの種のうちの1つの粒子が占め, 粒子間の衝突は隣の粒子としか起きないものとした. 衝突はランダムに起こるものとし, 衝突による反応は(2.1)で与えられる. この反応によって種は変化するが, 格子位置は変わらない. この系は Lotka-Volterra モデルの格子 (lattice)版であることから, 以下では LLV 系と呼ぶことにする. LLV 系のダイナミクスは空間の次元 d に強く依存する.

3. トポロジカルな乱れ

トポロジカルな乱れとは, 乱れがその付近だけでは修正できないような欠陥である. 1次元系の場合を例にとると図1のような場合であり, 上の場合は単なるゆらぎであるが, 下図のときは kink と呼ばれるトポロジカルな乱れである. さて LLV 系におけるトポロジカルな乱れはなんだろうか? このような乱れ(defect)は空間の次元 d に強く依存する. 1次元系の場合には, “domain”(1つの生物種の占める領域で“なわばり”ともいう)の境界が defect である. $d=1$ におけるこのような考えは kink (Kawasaki and Ohta (1982), Mazenko and Sahní (1978)) や domain boundary (Oono and Kohmoto (1985)) として広く知られている. LLV 系の defect には2つのタイプ(AとB)がある. 系の粒子が水平軸上に並んでいるとき domain boundary は右に進む(defect A)か, または左(defect B)に動く. これらの defects は互いの衝突によって次のように反応する.



粒子数 A と B は一般に等しくない.

2次元系の場合には domain の境界が, defect になるわけではない. たとえば弱い生物種が強い種の中にあると, 弱い種は消えてしまう. このように種の境界はトポロジカルな乱れとはなり得ない. 2次元系においては3つの種の境界点が defect となる(図2). この点のまわりを種のなわばりが回転するので, 渦点(vortex)と呼ぶ. 渦点には2種類あり(V_A と V_B), それらは回転方向によって区別される. 単独の渦点は消えることなく動き回すが, 異なる渦点と出会うと次のような反応を起こす.

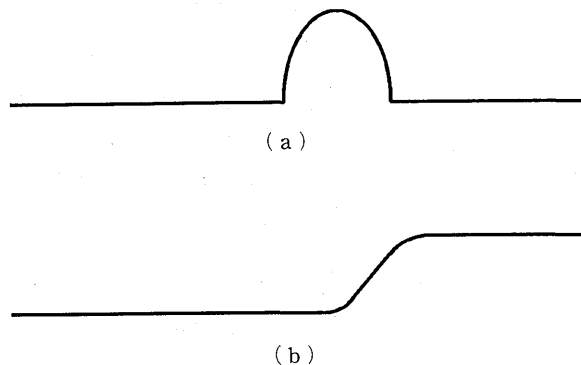


図1. 1次元系における乱れの模式図. 下図(b)には kink と呼ばれるトポロジカルな乱れを示す.

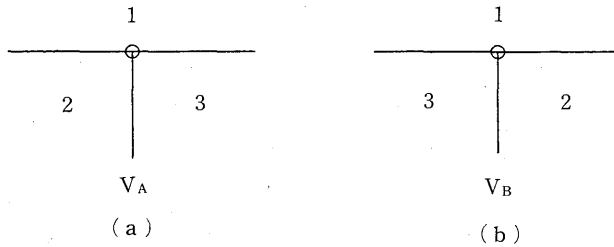


図2. 2次元 LLV 系における渦点 (vortex). 渦点のまわりに生物種のなわばりが一定速度で回転する. (a) 左回り (b) 右回りの渦.

$$(3.2) \quad V_A + V_B \rightleftharpoons \phi$$

渦点 V_A と V_B の数は周期的境界条件のもとでは必ず等しくなる. この渦は流体の渦とは次の点で異なっている. (1) 渦の強度は 1 種類しかない. (2) 渦のまわりの domain の回転速度 v は渦中心からの距離 r によらない. 流体の場合 $v \propto r^{-1}$ である.

次に 3 次元系を考える. 2 次元に 1 つ次元が増すことから, 渦糸 (string) が $d=3$ のときの defect になる. この string は必ず閉じている. 自分自身や他の string と相互作用することができる. コスミック・ストリング (Vilenkin (1988)) 等他の物理系における string (Glaberson and Schwarz (1987)) とよく似ている. しかし次の点で異なっている. (1) 系の内部で string が生成できる. (2) 離散モデルである. 後者の特徴のおかげで, 我々は容易に反応の基本プロセスを知ることができる. 3 次元 string 系の基本プロセスは単位渦輪 (U_R) の生成かまたは消滅だけである.

$$(3.3) \quad U_R \rightleftharpoons \phi$$

ここで U_R は最も小さい string であり, 3 次元立方格子のときには正方形となる. 図 3 は string の消滅過程を例示している. (a) は収縮であり (b) は組換えである. いずれの過程においても, 正方形の U_R (点線で示されている) が 1 つ消滅していることがわかる.

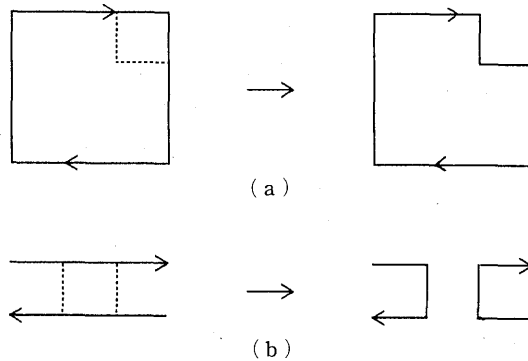


図3. 渦糸 (string) の形の変化を表す基本プロセスの具体例. (a) は収縮, (b) はつなぎ替え (交叉) である. 実線は string を表し, 矢印は生物種の回転方向 (ねじの進む向きとして定義する) を表している. 両方のプロセスにおいて, 単位渦輪 U_R (点線) が 1 つ消滅している.

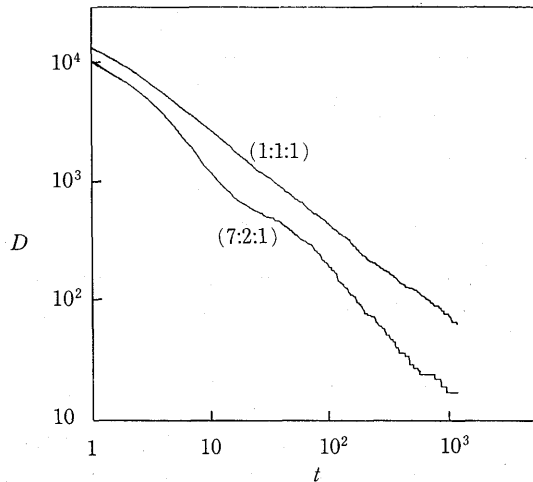


図4. 1次元格子系 ($M=40,000$) のダイナミクス. 縦軸は domain (なわばり) の総数 D を表す. 初期条件は上の曲線では $n_1:n_2:n_3=1:1:1$ のときであり, 下の曲線はそれが $7:2:1$ の場合である.

4. LLV 系のダイナミクス

4.1 1次元系

1次元格子 Lotka-Volterra 系における時間発展は各生物種の“なわばり”の成長過程としてとらえることができる. つまり, 全系の domain の総数 D は時間とともに単調に減少する. 図4に初期条件の異なる2つの場合についての D の時間変化が示されている. 実験においては初期配置はランダム性を仮定し, 周期的境界条件を適用した. domain の時間変化は,

$$(4.1) \quad D \propto t^{-\alpha}$$

となることがわかる. 初期粒子の比率 ($n_1:n_2:n_3$) が $(1:1:1)$ のときは $\alpha \sim 0.8$ であり, $(7:2:1)$ のときは $\alpha \sim 1.2$ となる. 系のサイズが有限で小さくなればなるほど, すばやく全系は1つの domain になる.

以上のプロセスに対してトポロジカルな defect の考え方を適用してみよう (Tainaka (1989)). 系のダイナミクス (3.1) に対してまず平均場近似を適用してみる.

$$(4.2) \quad \begin{aligned} dA/dt &= -k(AB + A^2 - B^2) \\ dB/dt &= -k(AB + B^2 - A^2) \end{aligned}$$

ここで k は定数 ($k=1$ とおく) である. 置換 $S=A-B$, $D=A+B$ によって次のような (4.2) の解を得る:

$$(3D^2 + S^2)^2 = CS$$

ここで C は積分定数である. この解では, S がすばやく 0 となり, D は $t^{-\alpha}$ ($\alpha=1$) に比例して減少することがわかる. この結果は (4.1) を比較的うまく説明できる. しかしながら, より詳しい計算機実験によれば, 次の点で平均場近似とは異なる結果となる. (1) 粒子数 B (または A) の数は A (または B) に比してはやく減少する. (2) 後期 ($A \gg B$) においては (4.1) の

指数 α は 0.5 になる。このことは次のようにして説明できる。後期においては $A \gg B$ なので (3.1b) が律速となる。(3.1b) は拡散制限下 (diffusion-controlled limit) (Toussaint and Wilzeck (1983), Kanno and Tainaka (1988)) で起きるので、 $D \sim A \propto t^{-0.5}$ を得る。初期条件がランダムでない場合は複雑になる。しかし有限サイズ系の場合は、最終的 ($t \rightarrow \infty$) に 1 つの生物種が全系を支配することになる。無限系の場合、defect の密度は完全にはゼロにはならないので、十分な時間がたてば各格子点の粒子はその種を変化させ得る (Bramson and Griffeath (1989))。

4.2 2次元系

2次元系のダイナミクスは實際上重要な意味を持つ。なぜなら植物や動物は2次元空間上に分布することが多いからである。ところが、これまで2次元系のカオティックな空間パターンに対する定量的な取り扱いはあまりなかった。その原因は、パターンの力学がきわめて複雑

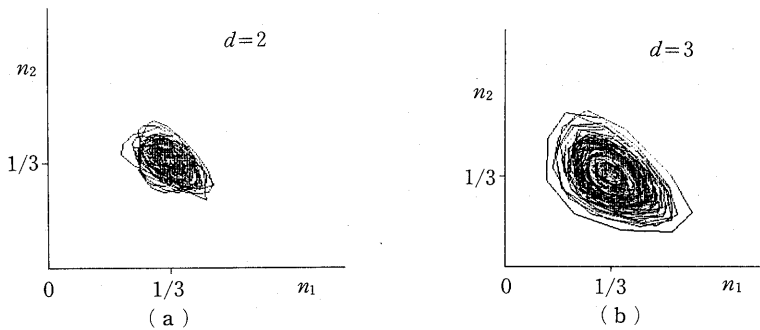


図5. 生物種の個体数(密度) n_1, n_2 の時間変化を表す軌道。初期条件は $n_1 = n_2 = n_3 = 1/3$ とし、各個体はランダムに分布させた。軌道は $t = 600$ (MC) までとった。(a) 2次元正方格子 $M = 64 \times 64$ (b) 3次元立方格子 $M = 16 \times 16 \times 16$ 。

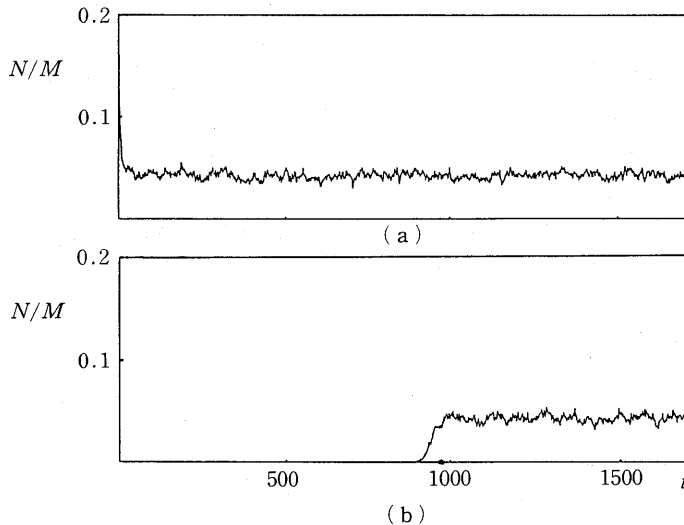


図6. 2次元正方格子 ($M = 200 \times 200$) における渦数の時間発展。時刻 $t = 0$ において各生物種は (a) ランダム、または (b) 3色旗のような分布を仮定した。

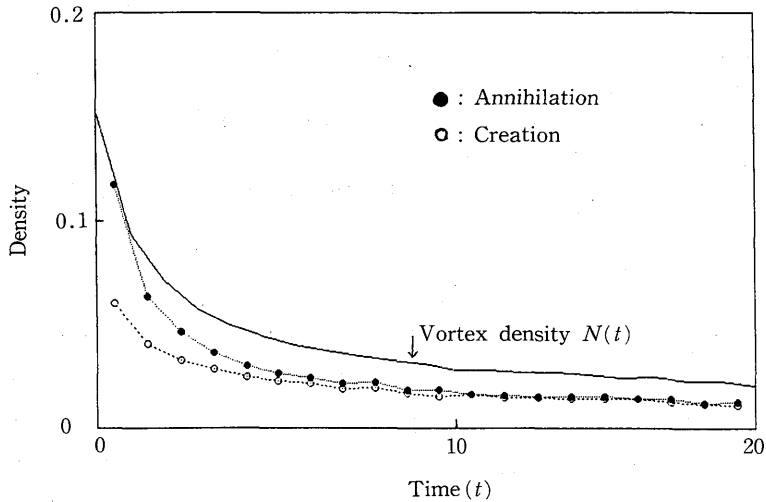


図7. 渦の平均的な生成および消滅速度。これらの速度は各モンテカルロ・ステップ毎の生成、および消滅した渦の数によって求めた。生物種の初期配置はランダム分布とし、総格子数は $M=150 \times 150$ とした。

だからであろう。2次元 LLV 系は複雑な時間発展をするが、最後は初期状態によらない定常状態に落ち着く。定常状態といっても動的な cyclic balance (Tainaka et al. (1988)) といわれる非平均定常状態である。各生物種のなわばりパターンはランダムフラクタル的な配置となり、実際の植物分布の風景とよく似たパターンになる。生物種の数密度は図5のような初期条件にはよらない軌道となり、center や limit cycle とは異なるカオティックな周期軌道を描く。定常状態の存在は domain の平均サイズや、domain の境界線の全長が一定の値に落ち着くことによって確認できる。定常状態の確認は渦点の時間変化を調べることによっても可能である。

我々はランダム衝突のシミュレーションを行い、それによって渦点の時間変化を求めた。図6の縦軸は渦点の総数 N (全格子点数 M を単位とした) であり、横軸は時刻 t である。時間の単位はモンテカルロ・ステップ (MC) とした。ここで 1MC とは衝突が M 回起こったときをいう。図6に両極端な初期条件の場合が示されている。(a) はランダム配置の場合であり、(b) は3つの生物種が3色旗のような初期配置をしたときである。図6から $N(0)=0$ のとき定常状態に到達するまで時間が長くなることわかる。この結果は、渦点の対生成は存在する渦点の密度に依存することを示唆している。そこで図6(a)のときに、各 1MC 毎に生成または消滅する渦点の数 (速度) を図7に示した。図8には各 1MC 毎の平均的な渦の生成 (上の図) および消滅 (下の図) 速度が、横軸 $N(t)$ に対して図示されている。この図から渦の生成速度は存在する渦数 $N(t)$ に比例することがわかる。一方消滅する速度は bN^2 で近似的に表すことができる (下図の放物線)。結局平均場近似としては

$$(4.3) \quad \frac{dN}{dt} = aN - bN^2$$

と表すことができる。ここで

$$a \sim 0.59, \quad b \sim 6.9 \text{ [density}^{-1}\text{]}$$

である。(4.3)の右辺に小さなノイズ項を加えれば、図6の2つの図をうまく描くことができる。しかし平均場近似における問題点もある。(4.3)より定常状態における渦数 N_s を求めると

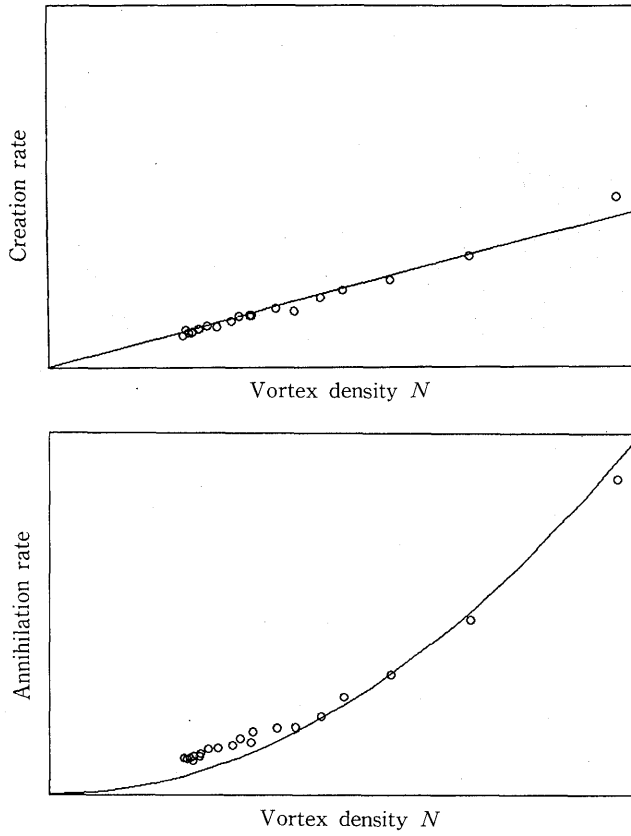


図8. 図7の結果と同じ。横軸に存在する渦数 N をとり、縦軸は生成（上図）および消滅（下図）速度をとった。生成および消滅速度はそれぞれ直線と放物線で近似される。

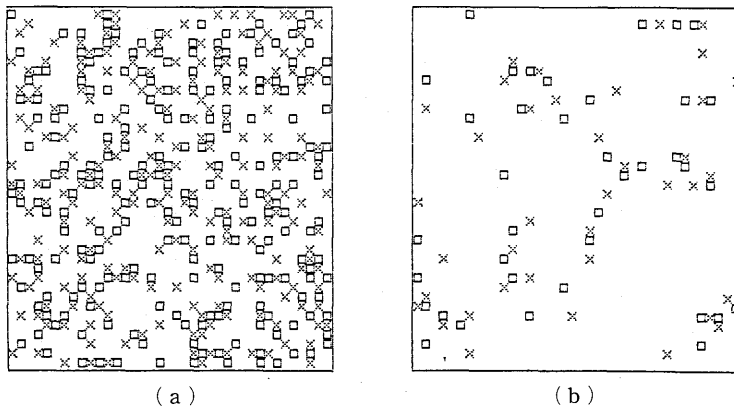


図9. 渦パターンの例 ($M=38 \times 38$). 図中 \times と \square はそれぞれ V_A , V_B を表す。(a) 初期状態 ($t=0$): ここでは生物種をランダムに分布させた。(b) 定常状態 ($t=200$).

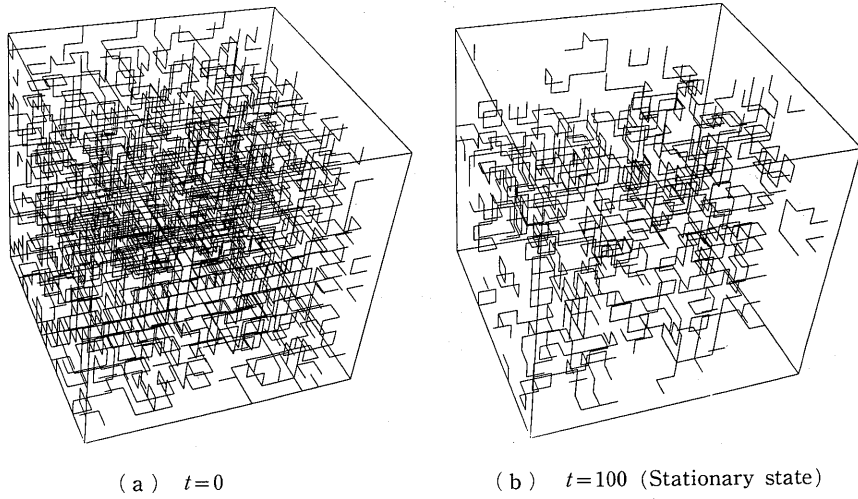


図 10. 3次元立方格子 ($16 \times 16 \times 16$) における string パターンの時間発展の具体例. (a) $t=0$ (ランダムな生物種分布), (b) $t=100$ (定常状態).

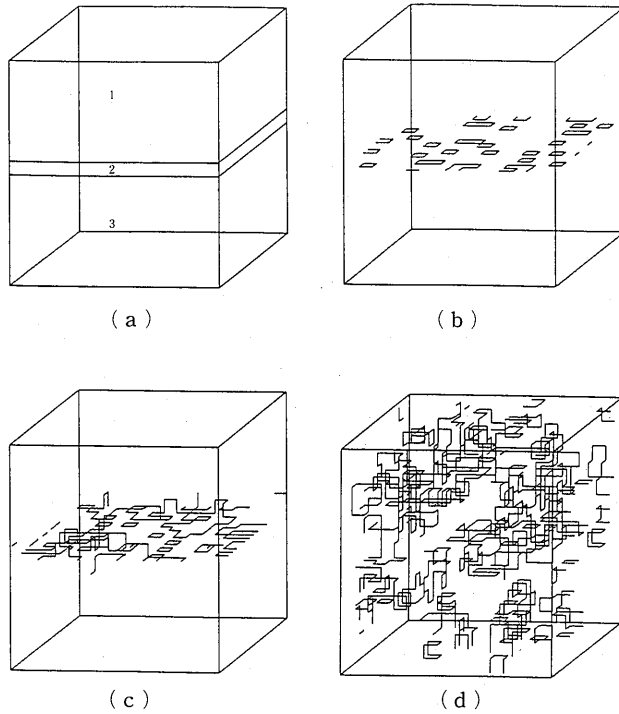


図 11. 渦糸 (string) のパターン形成の他の例. 3つの種の初期分布は, (a) のような3段ひしもち型とした. 各時刻の string パターンは (b)~(d) に示した. (b) $t=1/4$, (c) $t=1$, (d) $t=100$ (定常状態).

$N_s \sim 0.09$ であるが、実際の LLV 系のシミュレーションにおいては

$$N_s \sim 0.04$$

となり、大きく異なる。

渦の分布パターンを図 9 に示す。ここで (a), (b) はそれぞれ初期のランダムパターンと定常状態の渦パターンである。定常状態においては時間とともに渦パターンは大きく変化するけれども、変わらない特徴もある：(1) 渦の存在しない大きな穴(void)がある。(2) 右と左回り渦は互いに近接し、同じ回転方向の渦は互いに反発しているように分布している。大きな void の存在は渦の生成速度における不等生成(unequal creation)に原因があると考えられる。渦の生成速度は至る所で一様ではなく、渦が少ない所ではほとんど生成しなくなる。そのため大きな void ができる。渦の分布のこのような非一様性のために平均場近似は合致しなくなる。

4.3 3次元系

3次元の格子 Lotka-Volterra 系においても非平衡定常状態が存在する。定常状態への道は複雑であり、初期条件によって大きく異なる。図 10 は初期条件がランダムの場合の string パターンを示している。図 11 は初期条件が (a) の場合 (string は $t=0$ で存在しない) の各時刻での string パターンを (b)-(d) に示している。図 10 (b), 11 (d) における定常状態のパターンは時間とともに大きく変動するが、次のような特徴を持っている。(1) 大きな void が存在する。(2) 大きな string は複雑にからみついている。(3) string の全長(密度) L_s は一定で

$$L_s \sim 0.12$$

である。上記 (1), (2) の特徴も単位渦輪 U_R の不等生成によって説明できる。

5. ま と め

これまで LLV 系のダイナミクスに対して defect の考えを導入し、統一的に調べてきた。1次元系 ($d=1$) における (3.1) 式とその平均場近似は、(4.1) の結果や系全体が 1 つの種になることを説明した。 $d=2, 3$ における定常状態の存在は数学的には 3 体衝突を考慮した気体モデルにおける H 定理 (Itoh (1975, 1981)) によって理解できるが、容易ではない。本研究でのべたトポロジカルな乱れを考慮すれば、定常状態の存在は (3.2) や (3.3) によって定性的にはすぐ理解できる。さらに (3.2) の平均場近似は図 6 の defect ダイナミクスを比較的うまく説明する。このように各空間次元における defect の反応式は、その次元のダイナミクスの基本的特徴を説明することができる。しかし、平均場近似だけでは不十分な点もあり、defect ダイナミクスのより詳しい定量的取り扱いが必要である。

この格子 Lotka-Volterra 系は、モデルを少し変えることによって defect 相転移 (Kosterlitz (1974)) などの興味ある現象も見られ、計算時間も比較的短いことから今後一層研究されるテーマとなり得る。

なお本研究の一部は統計数理研究所共同研究(個別研究 2-共研-37)「トポロジカルな乱れによる生態系のダイナミクスの研究」によって行った。

謝 辞

多くの貴重な助言をいただいた統計数理研究所の伊藤栄明先生に深謝します。また大型計算

機やパソコンのプログラム等を手伝っていただいた木村潤一・高橋ひろ美・守野智君たちに感謝します。

参 考 文 献

- Balian, R., Kleman, M. and Porrier J. P. (1981). *Physics of Defects*, North-Holland, Amsterdam.
- Bramson, M. and Griffeath, D. (1989). Flux and fixation in cyclic particle systems, *Ann. Probab.*, **17**, 26-45.
- Glaberson, W. I. and Schwarz, K. W. (1987). 超流動ヘリウム-4の量子化された渦, *パリティ*, **11**, 14-23.
- Haken, H. (1977). *Synergetics, an Introduction*, p. 130, Springer, Berlin.
- 伊庭幸人 (1988). 伝染病の確率セルオートマトンモデルと時空間パターンの解析, *統計数理*, **36**, 69-88.
- Itoh, Y. (1973). On a ruin problem with interaction, *Ann. Inst. Statist. Math.*, **25**, 635-641.
- Itoh, Y. (1975). An H-theorem for a system of competing species, *Proc. Japan Acad. Ser. A*, **51**, 374-379.
- Itoh, Y. (1981). Non-associative algebra and Lotka-Volterra equation with ternary interaction, *Nonlinear Anal.*, **5**, 53-56.
- Itoh, Y. (1988). Integrals of a Lotka-Volterra system of infinite species, *Prog. Theoret. Phys.*, **80**, 749-751.
- 金子邦彦 (1988). 時空間的複雑さの理解に向けて, *日本物理学会誌*, **43**, 689-697.
- Kanno, S. and Tainaka, K. (1988). Steady-state density of reactants in diffusion-limited reaction $A + B \rightarrow 0$ with source, *Prog. Theoret. Phys.*, **80**, 999-1004.
- Kawasaki, K. and Ohta, T. (1982). Kinetic drumhead model of interface, I, *Prog. Theoret. Phys.*, **67**, 147-163.
- Kosterlitz, J. M. (1974). The critical properties of the two-dimensional XY model, *J. Phys. C*, **7**, 1046-1060.
- Mazenko, G. F. and Sahni, P.S. (1978). Statistical-mechanical treatment of kinks in a one-dimensional model for displacive phase transitions, *Phys. Rev. B*, **18**, 6139-6159.
- 森 肇, 岡本寿夫 (1989). カオスにみる複雑さの中の秩序構造, *日本物理学会誌*, **44**, 316-322.
- Oono, Y. and Kohmoto, M. (1985). Discrete model of chemical turbulence, *Phys. Rev. Lett.*, **55**, 2927-2931.
- Tainaka, K. (1988). Lattice model for the Lotka-Volterra system, *J. Phys. Soc. Japan*, **57**, 2588-2590.
- Tainaka, K. (1989). Stationary pattern of vortices or strings in biological systems: Lattice version of the Lotka-Volterra model, *Phys. Rev. Lett.*, **63**, 2688-2691.
- Tainaka, K., Kanno, S. and Hara, T. (1988). Random noise and detailed balance, *Prog. Theoret. Phys.*, **80**, 199-202.
- Toussaint, D. and Wilzeck, F. (1983). Particle-antiparticle annihilation in diffusive motion, *J. Chem. Phys.*, **78**, 2642-2647.
- Vilenkin, A. (1988). コスミック・ストリング, *サイエンス*, 2月号, 34-42.

Topological Defects in the Pattern Process of Ecological Systems

Kei-ichi Tainaka

(Department of Physics, Ibaraki University)

By stochastic simulation, the spatial pattern in the lattice system composed of three species is studied. An individual is assumed to react with a neighbour. This model corresponds to the lattice version of the Lotka-Volterra model. Topological defects are introduced to explain the pattern formation in this system. Since the number of topological defects is much less than that of individuals, the pattern process of the system is very simplified.