

生態システムの情報理論的指標について

—遷移のシミュレーションをとおして—

宇野達也

平田廣則

千葉大学 工学部

1. はじめに

生態システムの構造が安定性などの特徴と深いつながりを持つという見地から、その特徴を表す様々な指標が提案されている。生態システムにおけるフローネットワーク構造を確率としてとらえ、その確率から計算される情報量もその指標のひとつである。これは構造が無秩序な状態からどれだけ秩序立っているかを表す。これまで、実際にある生態系^[1]や、Lotka-Volterraのモデルにおける局所安定性^[2]に対してこの情報量はその特徴を表す指標となることが知られている。本文でもこの情報量を用いて生態システムの解析を行う。

解析の対象として、Lotka-Volterraモデルにおける遷移のシミュレーション^{[3][4]}によって生成される生態システムを考える。このシミュレーションは生態系に他の種を侵入させることにより生態系が遷移するものである。ここで、このシミュレーションに対して一つの安定性が定義できる。それは、侵入されやすい生態系が不安定で侵入されにくい生態系がより安定であるという安定性である。

この安定性と情報量との関係を解析したところ、情報量と安定性には相関があることがわかった。

2. 生態フローネットワーク

2.1 生態システム

生態システムのモデルとして、Lotka-Volterraモデルを使用する。これは(1)式に示すようなn種族の生態システムをn個の連立微分方程式で表したものである。

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left(b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) \quad (1)$$

$$(i = 1, \dots, n)$$

ここで、 x_i は種族iの個体数や物質の質量などを意味しているがこの実験では時間に対する x_i のふるまいではなく、平衡点 x_i^* のみを扱う。種族の特徴を表すパラメーターとして b_i と a_{ij} がある。 b_i は種族iの増加(減少)率を表し、この値により種族は以下の二つに分けられる。

[1] $b_i > 0$ のとき 生産者

[2] $b_i < 0$ のとき 消費者

また、 a_{ij} ($i \neq j$)は種族jの種族iに対する影響を表す。この値により種族間の関係は以下のように分けられる。

[α] $a_{ij} > 0$, $a_{ji} > 0$ のとき 共生関係

[β] $a_{ij} < 0$, $a_{ji} > 0$ のとき 捕食関係
(jがiを捕食する)

[γ] $a_{ij} < 0$, $a_{ji} < 0$ のとき 競争関係

本文では[β]の捕食関係のみのモデルを対象とする。

2.2 生態システムのフローモデルへの変換

図1に2種族の生態フローネットワークの例を示す。n種の生態システムにたいして外界をn+1番目の要素と考える。この外界を含めて、生態システムをフローモデルに変換する。

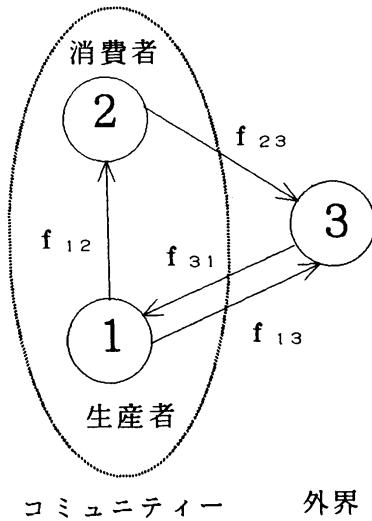


図1 生態フローネットワーク

種族 i から種族 j へのフロー f_{ij} を (1) 式より以下のように表す。

$$f_{ij} = -a_{ij} x_i x_j \quad (a_{ij} < 0, i \neq j) \quad (2)$$

$$f_{n+1i} = b_i x_i \quad (b_i > 0) \quad (3)$$

$$f_{in+1} = \begin{cases} -a_{ii} x_i^2 - b_i x_i & (b_i < 0) \\ -a_{ii} x_i^2 & (b_i > 0) \end{cases} \quad (4)$$

また種族 i から出る全フロー f_i 、ネットワーク内の全フロー f を次のように定義する。

$$f_i = \sum_{j=1}^{n+1} f_{ij} \quad (5)$$

$$f = \sum_{i=1}^{n+1} f_i \quad (6)$$

3. 生態フローネットワークの情報量

3.1 情報量とエントロピー

生態フローネットワークを評価するために、情報理論^[5]を適用する。確率事象系 $A\{a_1, a_2, \dots, a_m\}$ において、事象 a_i が起こる確率を p_i とすると、平均情報量 (エントロピー) $H(A)$ を次のように定義する。

$$H(A) = -\sum_{i=1}^m p_i \log p_i \quad (7)$$

$$\left(\sum_{i=1}^m p_i = 1\right)$$

このエントロピーはあいまいさまたは無秩序さの尺度であり、

$$p_i = \frac{1}{m} \quad (i = 1, \dots, m)$$

つまり、等確率のとき最大値 $\log(m)$ をとる。このエントロピーを用いて等確率性からのズレ D_1 を定義する。エントロピーの最大値 (以下 H_{1max}) と確率事象系 A のエントロピー (以下 H_1) の差、つまり等確率性からのズレが D_1 である。

$$D_1 = H_{1max} - H_1 \quad (8)$$

また、独立性からのズレ D_2 を以下のように定義する。事象 a_i と事象 a_j が独立なときのエントロピーは

$$\begin{aligned} H^{ind} &= -\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m p_i p_j \log p_i p_j \\ &= 2H_1 \end{aligned} \quad (9)$$

事象 a_i と事象 a_j の結合確率を $p(a_i, a_j)$ 、事象 a_i が起きた後事象 a_j が起こる条件付き確率を p_{ij} で表すと事象 a_i と事象 a_j が独立でないときのエントロピーは

$$\begin{aligned} H^d &= -\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m p(a_i, a_j) \log p(a_i, a_j) \\ &= H_1 + H_m \end{aligned} \quad (10)$$

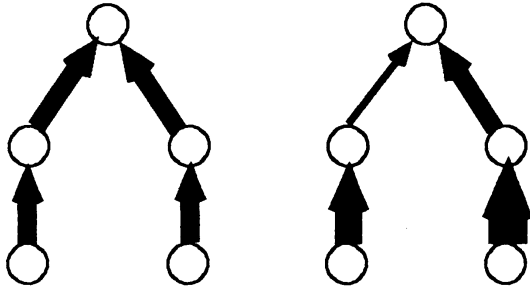
$$(H_m = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m p_i p_j \log p_{ij})$$

以上二つのエントロピーの差が D_2 になる。

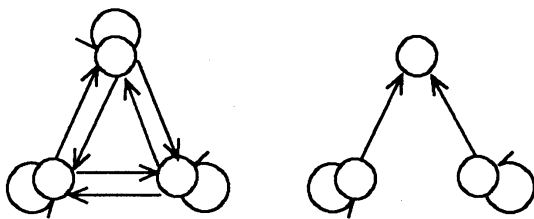
$$D_2 = H^{ind} - H^d = H_1 - H_m \quad (11)$$

D_1 と D_2 より、エントロピー最大からのズレを表す情報量 TI を定義する。

$$TI = D_1 + D_2 \quad (12)$$



(a) D_1 小 (b) D_1 大



(c) D_2 小 (d) D_2 大

図2 情報量とネットワーク構造の関係

3.2 生態フローネットワークへの適用

情報理論を適用するために、2.2で定義したフローの平衡点 $\{x_i^*\}$ における値 f_{ij}^* , f_i^* , f^* から生起確率 p_i 、遷移確率 p_{ij} を求める。

$$p_i = \frac{f_i^*}{f^*} \quad \left(\sum_{i=1}^{n+1} p_i = 1 \right) \quad (13)$$

$$p_{ij} = \frac{f_{ij}^*}{f_i^*} \quad \left(\sum_{j=1}^{n+1} p_{ij} = 1 \right) \quad (14)$$

これら p_i 、 p_{ij} から D_1 と D_2 を計算する。

フローから確率を計算することにより、 D_1 と D_2 は次のような意味を持つ。 D_1 は等確率性からのズレを表すが、このことは D_1 が大きいほど各種族からでるフローに差があることになる。図2では、(a)より(b)のほうが D_1 は大きい。一方、 D_2 は独立性からのズレを表すが、このことは D_2 が大きいほどフローの本数が少ない、つまりより組織化されていることを表す。図2では、(c)より(d)のほうが D_2 は大きい。

4. 生態フローネットワークの遷移

4.1 種のプール

Lotka-Volterraのモデルにおける種族のパラメータ (b_i, a_{ij}) をあらかじめ決めておきその種族の集合をプールと呼ぶ。プールの構成は表1の100種の種族からなる。

表1 プールの構成

種族の区分	種族数
生産者	25種
一次消費者	25種
二次消費者	25種
三次消費者	25種

表2 捕食関係の内訳

捕食対象の数	消費者の数
5種	5種
10種	5種
15種	5種
20種	5種
25種	5種

一次消費者は生産者を、二次消費者は一次消費者を、三次消費者は二次消費者をそれぞれ捕食対象とする。各消費者25種は捕食対象の数でそれぞれ表2のように五つに分けられる。

i 種が j 種を捕食対象とする場合

$$0 < a_{ij} < 1 \quad (15)$$

$$a_{ji} = -a_{ij} \quad (16)$$

のように定める。

また、生産者のみ x_i の発散を抑制するために a_{ii} を負の値に設定し、消費者の a_{ii} は0とする。

以上すべてのパラメーターを指定した範囲内でランダムに定める。

プールに種族は100種あるので、これらを組み合わせさせてつくられるコミュニティの数は多数存在する。これらをすべて解析の対象にすることはできないので、次節で説明する規則に従って遷移のシミュレーションを行う。

4.2 アルゴリズム

まずコミュニティのもととして、2種の生産者と1種の一次消費者をプールから選ぶ。このときこの3種の平衡点はすべて正で、平衡点のまわりで局所安定でなければならない。次にプールからランダムに1種を選びそれを侵入者と呼ぶ。この種族をコミュニティに加えることによりコミュニティを遷移させる。

この侵入を繰り返し行うが、このとき、侵入するコミュニティに対し、次の二つの条件を判定する。

[I] 捕食関係においてつながりがあるか。
(消費者のみ)

[II] 侵入者が少ないとき ($x \approx 0$) 侵入者は増えることができるか。

$$\left((1) \text{式} \frac{dx}{dt} \Big|_{x=0} > 0 \right)$$

これらに適合しないものはプールに戻し、適合したものをコミュニティの一員とする。

新しいコミュニティにたいして(1)式において $\frac{dx}{dt} = 0$ とした、つまり

$$b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j = 0 \quad (i=1, \dots, n) \quad (17)$$

の連立方程式を解いて平衡点 x^* ($i=1, \dots, n$) を求め、 x^* が負になった種族はコミュニティからプールに戻し、コミュニティに残ったものだけで再び平衡点を求める。コミュニティの中のすべての種の平衡点が正になるまでこれを繰り返す。この時、コミュニティの中に種がなくなったら、シミュレーションは終わりとする。

つぎに前で求めた平衡点の近傍で(1)式を(18)式のように線形化し、

$$\frac{dx}{dt} = Ax \quad (18)$$

$$(A = \{a_{ij} x^* \mid i, j = 1, \dots, n\})$$

局所安定性(行列 A の固有値の実部がすべて負のとき安定)を確認する。不安定な場合は侵入者をプールに戻しコミュニティを元の状態に戻す。安定な場合はそのコミュニティを前のコミュニティが遷移したものと考え、次の侵入の対象とする。

これらの操作をコミュニティが連続して1000回侵入を拒絶するか、コミュニティの中の種が死滅するまで行う。

以上の流れを図3のフローチャートに、コミュニティの遷移の概念図を図4に各々示す。

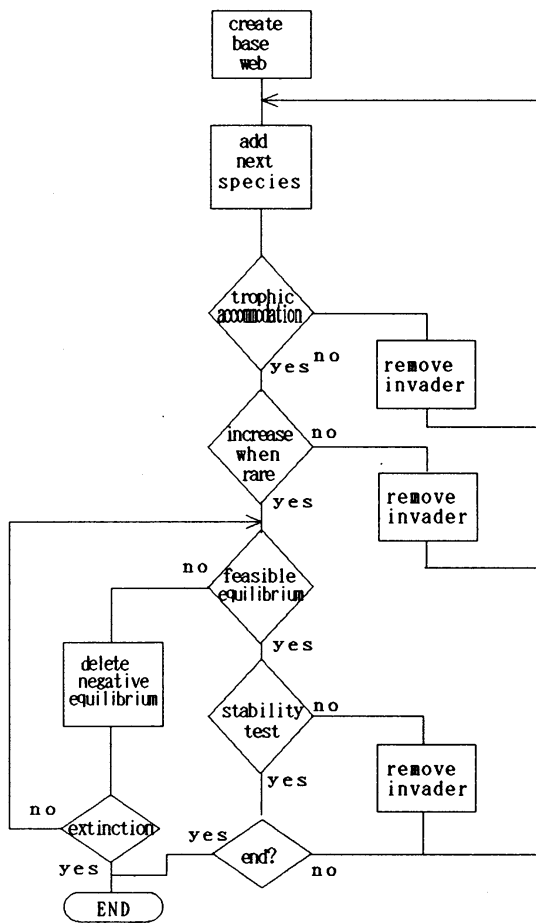


図3 アルゴリズム

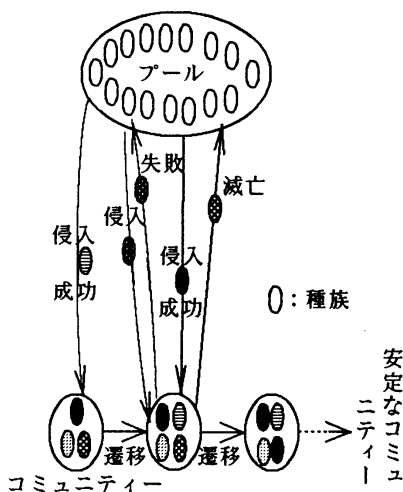


図4 遷移の概念図

5. シミュレーション実験結果とその解析

5.1 安定度の定義

前述のように、本文で解析の対象となる生態システムは局所安定なものを扱っている。従って、生態システムの特徴として通常考えられる局所安定性を用いることはできない。そこで、本文のシミュレーションにおける安定性を定義する。

プールに残ったすべての種の侵入を拒絶するコミュニティを安定な状態とすると、安定になる過程ではプールの中でコミュニティに侵入できる種の数が少ない(侵入しにくい)ほど安定度が高いと考えられる。そこでこの安定度を表す指標として(19)式のように定義する。安定度は0から1の値で、この値が1になったときそのコミュニティは侵入を受け付けられない安定なコミュニティになる。

$$\text{安定度} = \frac{\text{侵入できない種の数}}{\text{プールの中の種数}} \quad (19)$$

5.2 安定な生態フローネットワーク

このシミュレーションの典型的な結果、侵入を試みた回数とコミュニティ内の種数との関係を図5に示す。図中の丸は侵入に成功した後のコミュニティを表す。侵入を試みた回数にしたがって種数は増減しているがある段階から侵入を受け付けなくなっている。このとき侵入者は4.2のアルゴリズムの中の侵入者を選別する[II]の条件で侵入できない。この状態は、その後1000回の侵入の試みが行われても変化していない。プールの中の種は100種なのでランダムに選んだ種の1000回の侵入の試みに対して変化のないことは、前に定義した安定性において安定度=1で安定であるといえる。図5の各時点での安定度を図6に示す。

安定なコミュニティのフローネットワーク例を図7に示す。この図には外界とのつながりは描かれていない。

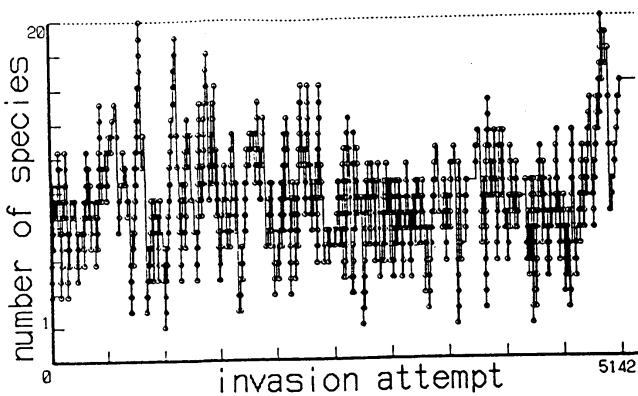


図5 結果例 (安定な場合)

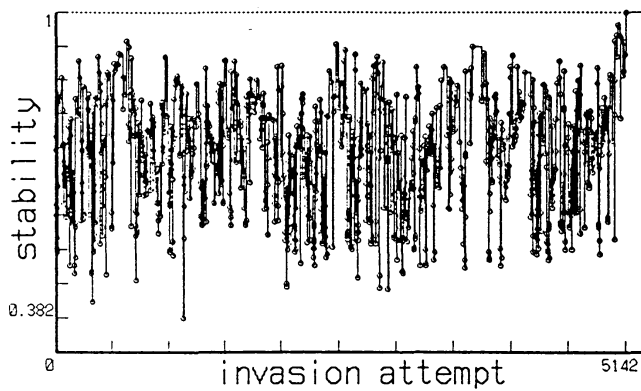


図6 安定度の推移

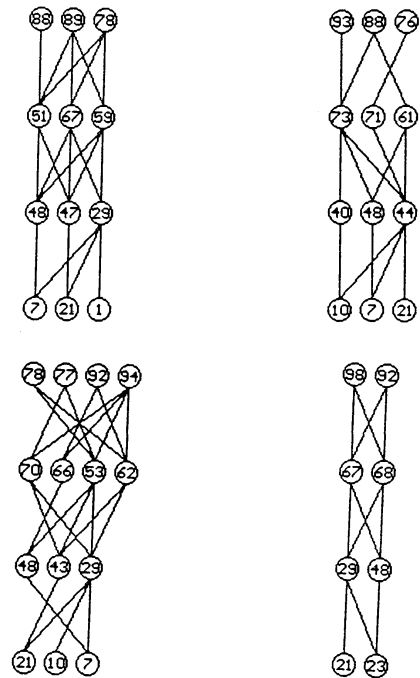


図7 安定なコミュニティのフローネットワーク

5.3 遷移と情報量

図5の場合を例として、コミュニティが安定になる場合のシミュレーションにおける主な情報量の推移を図8から図10に示す。

D_1 に関して、図8では安定なコミュニティは他の点より小さいが他の結果では大きくなっている場合もあり、安定性とかかわりがあるとは思われない。 TI についても同様なことがいえる。 D_2 に関しては図9のように安定なコミュニティはこの値が大きい。このことは他の結果でも同様な傾向がみられた。このことから D_2 が安定性と関係があると考えられる。図11から図13に安定度と情報量のグラフを示す。 D_1 と TI は相関はみられないが D_2 には明らかに正の相関がみられる。つまり安定度が高いものは D_2 が大きい。しかし、安定なコミュニティが一番 D_2 が大きいわけではなく遷移の過程ではこれよりも大きな値をとる時もある。これは安定度が低いとき D_2 は小さくても大きくてもよいが、安定な場合は D_2 が大きくなければならないという事を意味する。ゆえに D_2 が本文で考える安定性の指標となることがわかる。以前の研究^[21]でも同様に安定(外乱に対す

る局所安定) なものほど D_2 が大きいことがわかって
いる。 D_2 が大きいことは、安定なコミュニティは
ネットワークが単純であることを意味する。これらの
ことから D_2 が Lotka-Volterraモデルの生態フロー
ネットワークにおいてその特徴を表す重要な指標と言
える。

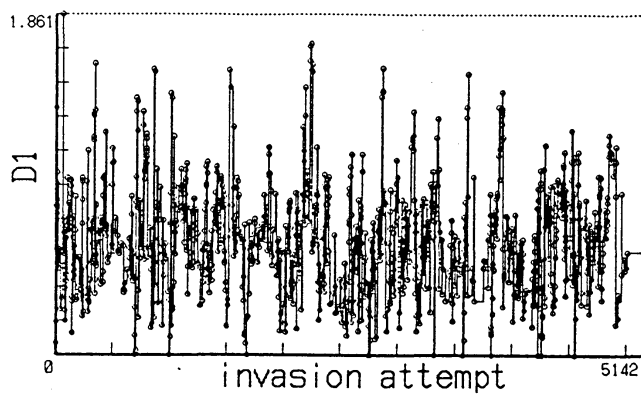


図8 D_1 の推移

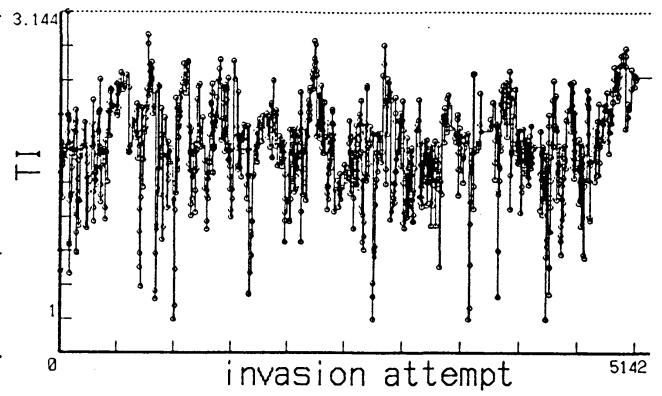


図10 TI の推移

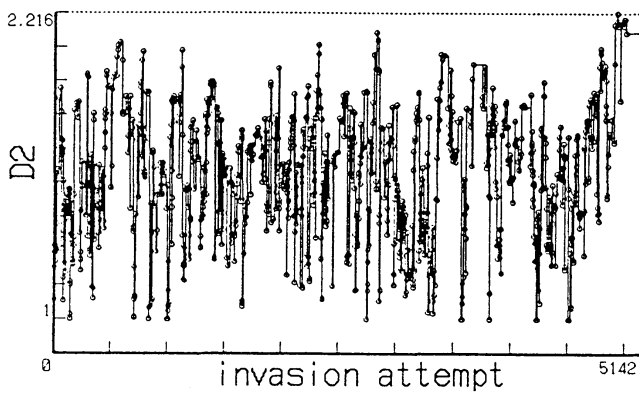


図9 D_2 の推移

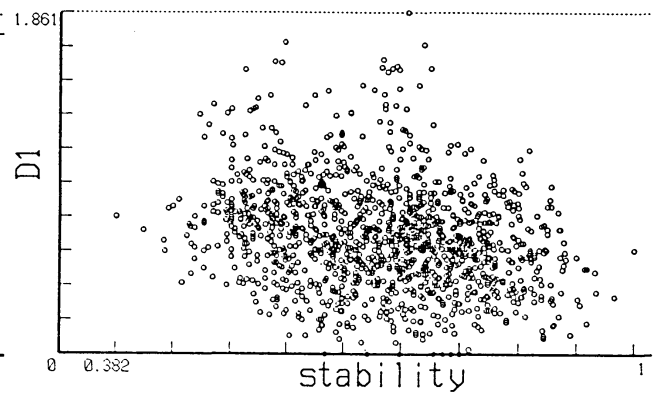


図11 安定度と D_1

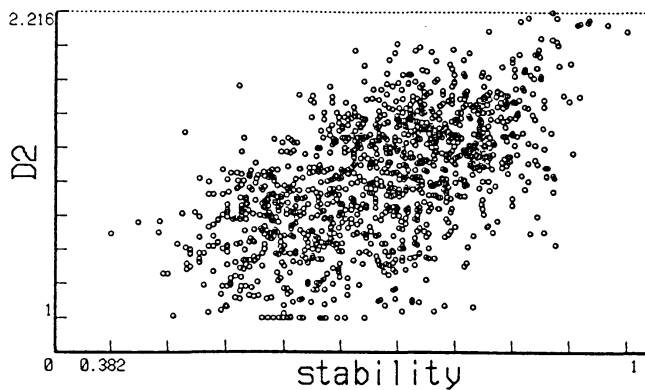


図12 安定度と D_2

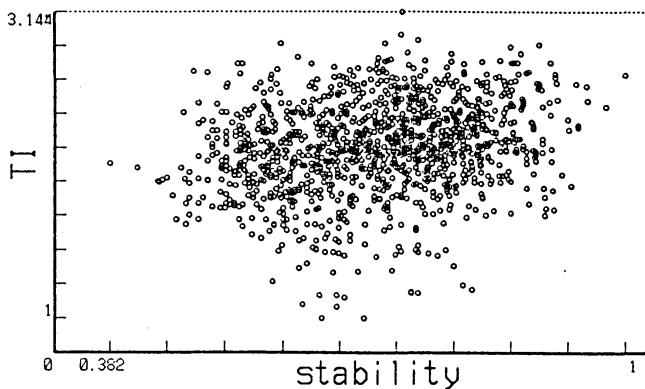


図13 安定度と TI

5.4 多数の安定なコミュニティと情報量

前述のシミュレーションを50回行った結果を示す。

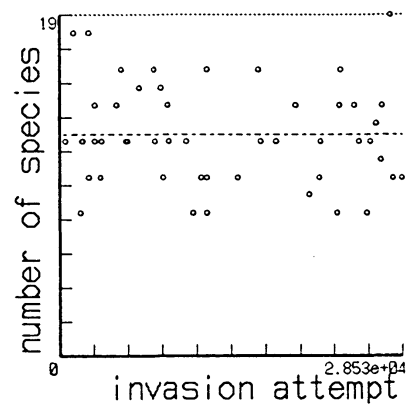
図14に安定になるまでの侵入の回数と種の数、またその平均と分散を示す。ここで破線は縦軸の平均を表す。最終的に安定なコミュニティの種の数平均は12.36になった。

図15から図17に各安定状態における情報量とその平均と分散を示す。 TI は D_1 と D_2 を足したも

のだが分散の値を見ると D_1 (0.0653)と D_2 (0.058)の値より TI (0.0249)の値の方が小さくなっている。このことから、安定なコミュニティの TI はほぼ一定の範囲にあると考えられる。

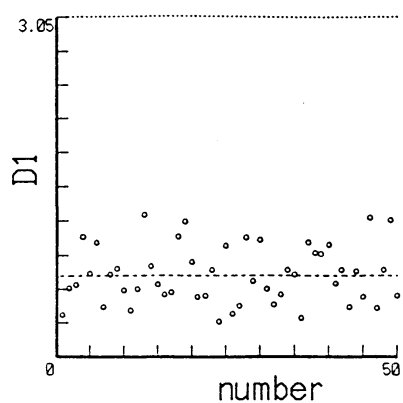
図18に D_1 と D_2 の関係を示す。この図のように D_1 と D_2 に負の相関がみられる。前に述べたように、個々の安定なコミュニティができる過程では安定な状態では D_2 が大きくなっているが、その D_2 の値が小さい場合は D_1 の値が大きくなり、 D_2 が小さいのを補って TI がほぼ一定になっていると考えられる。

このことを具体的に考えると、シミュレーションの過程では D_2 を大きくする、つまり構造が簡単になるように進んで行く。しかし、構造が簡単にならないときは D_1 を大きくする、つまりフローの値にばらつきがあるになる。フローは各種族の大きさに関係するので言い替えるとすべての種族が平等な大きさを持つのではなく、種族の大きさに偏りを持つようになることで構造の簡単さを補って安定になると考えられる。



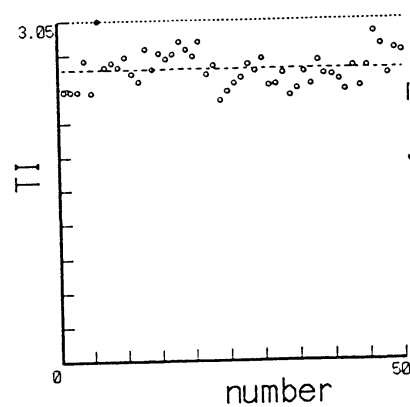
平均 12.36, 分散 7.35

図14 侵入の回数と種の数



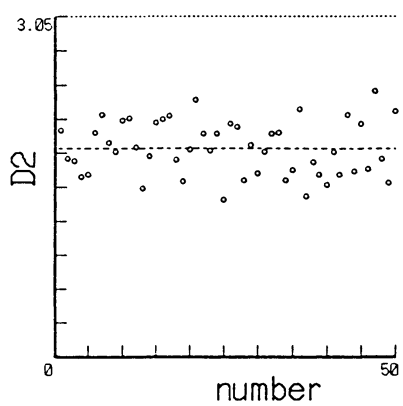
平均 0.7406, 分散 0.0653

図15 各安定状態における D_1



平均 2.616, 分散 0.0249

図17 各安定状態における TI



平均 1.875, 分散 0.0586

図16 各安定状態における D_2

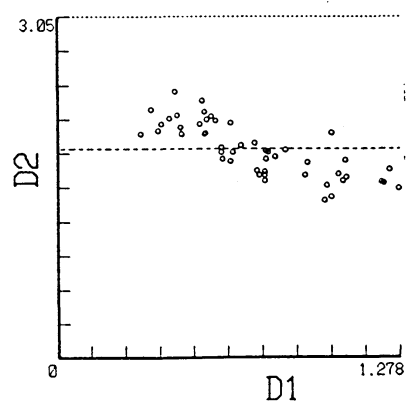


図18 D_1 と D_2

6. おわりに

本文では生態フローネットワークの遷移のシミュレーションを行い、侵入者を受け付けないものが安定であるという観点から安定度を定義し、情報理論を用いて解析を行った。この結果、局所安定性における結果と同様に安定なものは D_2 が大きく、 D_2 がその安定性を表す指標となること、また、 D_2 だけではなく D_1 と TI も安定性と関連があることが分かった。

今後の課題として、情報量（特に D_2 ）の他の分野への応用や、時間変化に対する情報量の解析も重要と思われる。

・参考文献

- [1] 平田 生態フローネットワークの構造評価：組織化の指標 電気学会論文誌C, vol. 111-C, no. 12, pp625-630, (1991).
- [2] 平田 生態フローネットワークの構造評価：安定性の指標 電気学会論文誌C, vol. 112-C, no. 10, pp631-636, (1992).
- [3] Drake, J.A: The mechanics of community assembly and succession, J. theor. Biol. vol 147, pp. 213-233, (1990).
- [4] Drake, J.A: Models of community assembly and the structure of ecological landscapes, In: Mathematical Ecology (Hallam, T., Gross, L. & Levin, S., eds) (1988).
- [5] L.L. Gatlin 生体系と情報理論 東京化学同人(1974).

A B S T R A C T

Information Index for Ecological systems
- Through the Simulation of Succession -

Tatsuya Uno Hironori Hirata

Faculty of Technology , Chiba University

Using an information index based on itineraries of moving material , we study the characteristics of the succession of ecological systems. In practice we simulate the process of ecological succession represented by Lotka-Volterra predator-prey model and serial invasions of a species. We newly define a concept of stability as invasion difficulty.

As a result , we find the relation between the information index and the stability.