生態フローネットワークの構造評価：組織化の指標

正 員 平 田 廣 則 (千葉大)

Evaluation of the Structure of Ecological Networks: An Index of Organization

Hironori Hirata, Member (Chiba University)

We newly define information which evaluates the structure of ecological flow-networks. Using an analogy of itineraries of moving media to sequences of symbols, we evaluate the divergence from equiprobability and that from independence using the concept of entropy. The proposed information index shows the degree of organization of networks. We show that each medium has its own characteristics of structure in ecological flow-networks: Nutrient systems are generally more highly organized than carbon or energy systems.

キーワード：生態ネットワーク、情報、組織化、指標

1. はじめに

ネットワーク構造をもつ大規模なシステムは、コンピュータネットワーク、交通ネットワーク、通信ネットワークなど多数存在するが、生態システムも種々のおもしろい特徴を有するネットワーク構造をもつシステムの一つである。

本論文は、ネットワークシステムを情報論的見地から考察する新しい手法の開発を目指し、生態システムを対象としてその可能性を考察すると共に、生態システムにおける新しい見地をうることを目的とする。

生態システムの分野においては、情報論的議論の重要性が指摘され、通信路とのアナロジーなどを用いシステムの集約化などの議論が行われてきた^{(1)~(4)}。

本論文では、Gatlin⁽⁵⁾や Brooks ら⁽⁶⁾の進化における情報論的議論に基づいて、生態フローネットワークの新しい立場からの情報論的議論を展開する。具体的には、構造を評価する情報量を定義することにより組織化の指標を提案する。

生態システムにおいては、種々の媒体、炭素、エネルギー、窒素、カルシウムなどが存在し、異なった量で異なった経路を流れている。各媒体は各々固有のネットワークの構造をもっていると考えられる。

具体的には、本論文では、一種類の媒体の移動する経路(通過する要素名の系列)を符号列になぞらえ、符

号列、すなわち要素系列(経路)のもつ情報量を定義することにより、ネットワークの組織化の尺度を提案する。各媒体は各々固有のネットワークの構造をもっていると考えられるが、従来それらを評価する定量的尺度が存在しなかった。本論文では、提案する組織化の尺度を用いることにより、生態システムにおいては、各種の媒体は各々異なる特徴の固有のネットワーク構造をもつことを、実際の 29 種類のデータを用いて定量的に示す。情報論的立場からいえば、窒素、カルシウムなどの栄養元素のネットワーク構造が、エネルギーや炭素のネットワーク構造より、より良く(質的に高く)組織化されていることがわかる。本結果は、一般に生態システムにおいて、炭素やエネルギーと比較し、栄養元素が全体の挙動に対して中心的な役割をなす事実を構造的評価から説明したものでもある。

2. 生態フローネットワーク

図 1 に示すような定常状態の生態フローネットワークを対象とする。生態システムにおいては、種々の媒体、炭素、エネルギー、窒素、カルシウムなどが存在し、異なった量で異なった経路を流れており、各媒体は各々固有のネットワークの構造をもっていると考えられる。その中の一種類の媒体(図 1 においては、炭素)に着目し、各生物種などを要素(ノード)とし、その間を流れる媒体量をフローとして記述したもので

アメリカ合衆国フロリダ州クリスタル川の生態ネットワークの炭素の流れ。単位は $\text{mg}/\text{m}^2\text{day}$ 。→ は有機たい積物のコンパートメントへのフィードバックを表す。各コンパートメントの番号は、次のような生物の要素を意味する。(1)微細植物、(2)大形植物、(3)有機たい積物、(4)動物プランクトン、(5)底生無脊椎動物、(6)あかえい、(7)かたくちいわし、(8)だつ、(9)シーブスヘッドキルフィッシュ、(10)ゴールドスポットキルフィッシュ、(11)湾キルフィッシュロングノーズ、(12)キルフィッシュ、(13)とうごろういわし、(14)モハラ、(15)底生無脊椎動物捕食者、(16)ピンフィッシュ、(17)ばら。

図 1 生態フローネットワークの例
Fig.1. An example of ecological flow-networks.

ある。

3. 経路の符号化

例えば、図1で示される生態フローネットワークにおいて、簡単のために一つの炭素の粒子に着目しよう。その粒子が生態システム内において要素から要素へと移動を重ね旅をするが、その足跡をここで経路と呼ぶ。各要素に簡単な呼称、例えば図1のように番号を付けることとすると、粒子が移動する間に通過した要素の番号を並べるにより、一つの数字の系列(記号列)ができる。例えば、系列「3, 9, 6, 3, 7, ...」は、要素3にいた炭素の粒子が要素9→要素6→要素3→要素7→...と移動していくことを表す。すなわち、要素に付けられた番号を記号とすると、一つの経路は記号列で表され、ある意味で一つの経路を符号化したとみなすことができる。従って、このような経路の集合を考察することは、言うなれば、これらの系列を発生する情報源を考えることに対応する。以下において具体的に定式化を行う。

生態フローネットワークの要素(ノード)集合 S_1 を

$$S_1 = \{s_j\} \quad (j=1, \dots, n+1) \dots\dots\dots (1)$$

と表す。ここで、 s_j ($j=1, \dots, n$) は、ネットワーク中の n 個の要素を表し、 s_{n+1} は、外界(環境)を表す。

各生態フローネットワークの特徴を示す通過可能な経路の集合 R を次のように表す。

$$R = \{r_m\} \dots\dots\dots (2)$$

ここで、 $x_j^m \in S_1$ とすると、要素である各経路は

$$r_m = x_1^m x_2^m, \dots, x_{im}^m \dots\dots\dots (3)$$

と表すことができる。言うなれば、情報源からこの通過可能経路集合 R の要素が系列として発生する場合を考えることにより、生態フローネットワークの情報論的考察を展開する。

次に、要素間の関係を示すために二連鎖の要素対の集合 S_2 を次のように表す。

$$S_2 = \{s_j s_k\} \quad (j, k=1, \dots, n+1) \dots\dots\dots (4)$$

集合 S_1 , S_2 において、経路集合 R の中で各要素の出現確率 $P(s_j)$ (以下、 P_j と略記) と、二連鎖の要素対の出現を規定する条件付き確率 $P(s_k | s_j)$ (以下、 P_{jk} と略記) を既知とする。

4. 経路集合の情報量

各生態フローネットワークの特徴を表す経路集合 R の情報量を、 S_1 と S_2 を通して定義する。例えば、英文の含む情報を考えてみていただきたい。全くランダムな無秩序なアルファベット系列に、意味上、文法上の規則や制約が加わって、秩序をもった系列に組織化されていると考えることができる。数理的な情報量の一つの定義としては、ランダムな無秩序な系列の状態からどれだけ組織化されているか、すなわち、どれだけ離れているかを評価することが意味をもつ。この考えに従って、次の二つのステップで生態フローネットワークの情報量を具体的に求める。

(1) 等確率性からの距離 系列中で出現する要素の分布が、すべての要素が等確率の場合と比べてどのような偏りをもつかを評価する。

(2) 独立性からの距離 系列中の要素の出現が既に出てきた要素にどのくらい強く依存するか。すなわち、系列中の各要素がお互いに独立に出現する無秩序な場合からいっくらか離れているかを評価する。

生態学的意味としては、フローネットワークにおいて、(1)項は要素分布の均一性からのずれを表し、(2)項はすべての要素間で等しい遷移確率をもつ双方向完全結合構造からのずれを表す。すなわち、均一な双方向完全結合状態をランダムな無秩序な構造と考え、それから離れるほど、「より良く組織化されている」と考える。具体的な構造としては、簡単で(複雑でなく)直列的結合や循環的結合をもつネットワークが「より良く組織化されている」場合となる。

〔ステップ1〕 情報量 I_1 : 等確率性からの距離の評価

系列中で出現する要素の分布が、すべての要素が等確率の場合と比べてどのような偏りをもつかを評価するために、 S_1 のエントロピーを用いる。 S_1 のエントロピーは次のように表される。

$$H(S_1) = -\sum_j P_j \log P_j \quad \cdots \cdots \cdots (5)$$

ここで、 $\sum_j$ は $j=1$ から $n+1$ までの和を表す。 S_1 の要素が等確率で出現する場合のエントロピーは、最大値

$$H(S_1)_{\max} = \log(n+1) \quad \cdots \cdots \cdots (6)$$

をとる。

従って、等確率からの隔たり I_1 は、

$$I_1 = H(S_1)_{\max} - H(S_1) \quad \cdots \cdots \cdots (7)$$

と表される。 I_1 は要素の分布の含む情報量を表す。

〔ステップ2〕 情報量 I_2 : 独立性からの距離の

評価

系列中の各要素が、お互いに独立に出現する無秩序な場合と比べてどのような偏りをもつかを評価する。ここでは、簡単のために一つ前の要素に対する従属性のみを考えることとする。従って、二連鎖の要素対の集合 S_2 のエントロピーを評価すればよい。 S_2 のエントロピーは、

$$\begin{aligned} H(S_2) &= -\sum_s \sum_k P(s_j s_k) \log P(s_j s_k) \\ &= -\sum_s \sum_k P_j P_{jk} \log P_j P_{jk} \quad \cdots \cdots \cdots (8) \end{aligned}$$

要素が独立の場合、 $H(S_2)$ は最大値

$$H(S_2)_{\text{IND}} = -\sum_s \sum_k P_j P_{jk} \log P_j P_{jk} \quad \cdots \cdots \cdots (9)$$

をもつ。従って、独立性からの隔たり I_2 は

$$I_2 = H(S_2)_{\text{IND}} - H(S_2) \quad \cdots \cdots \cdots (10)$$

と表される。 I_2 は要素間の関連性を含む情報量を表す。

〔ステップ1, 2〕から、あるネットワークがランダムな無秩序な状態からどれだけ離れているか、すなわちどれだけ組織化されているかを評価する全体の情報量 TI は次のように表される。

$$TI = I_1 + I_2 \quad \cdots \cdots \cdots (11)$$

大局的にみれば、システム全体の組織化の尺度は TI だといえるが、ネットワークの組織化の面からは特に I_2 が重要な役割を果たす。従って、ただ一つ組織化の指標を定義するとすれば、 I_2 を組織化の指標として採用すべきであろう。

5. 情報量の構造化指標

前章での求め方から明らかなように、 I_1 と I_2 は異なる種類の情報を評価していることから、 TI が同じ値をもっていても I_1 と I_2 の割合によっては質の異なる情報量であると考えられる。すなわち、情報量 TI に情報の内容に関する構造を考える必要がある。全体の情報量 TI に対して I_1 と I_2 が占める割合を示す指標を次のように表す。

$$WI_1 = \frac{T_1}{TI} = \frac{I_1}{I_1 + I_2} \quad \cdots \cdots \cdots (12)$$

$$WI_2 = \frac{T_2}{TI} = \frac{I_2}{I_1 + I_2} \quad \cdots \cdots \cdots (13)$$

ここで明らかなように、

$$WI_1 + WI_2 = 1 \quad \cdots \cdots \cdots (14)$$

が成り立つ。

情報量 I_1 は、要素の分布のもつ情報を評価する尺度であり、 I_2 は、要素間のつながりのもつ情報を評価する尺度であるから、組織化の面からすると、 I_2 のほうが質的に高い情報であるといえる。すなわち、大きな WI_2 をもつネットワークのほうが、小さい WI_2 を

もつネットワークより、組織化されている程度が高いといえる。

6. 生態フローネットワークの実データへの適用

図1に示したような実際の生態フローネットワークのデータから、具体的に情報量を計算することを考える。各要素におけるフローの収支は図2のように特徴付けることができる。ここで、

f_{jk} : j 番目の要素から k 番目の要素へのフロー

O_j : j 番目の要素から外界への出力フロー

I_j : 外界からの j 番目の要素への入力フロー

図2 j 番目の要素における媒体の収支
Fig.2. Balance at the j -th element.

f_{jk} , O_j , I_j はすべて非負である。

j 番目の要素から流れ出るフローの総和を、次のように F_j と置く。

$$F_j = \sum_{k=1}^n f_{jk} + O_j \quad \text{.....(15)}$$

本論文においては定常状態を議論するので、

$$F_j = \sum_{i=1}^n f_{ij} + I_j \quad \text{.....(16)}$$

とも表すことができる。以下においては、簡単のために、 $O_j = f_{n+1}$, $I_j = f_{n+1j}$ と表す。

以上より、第4章における情報量を具体的に計算する場合の確率 $\{P_j\}$, $\{P_{jk}\}$ を次のように定義し、実行する。

$$\left. \begin{aligned} P_j &= F_j / F \quad (j=1, \dots, n+1) \\ P_{jk} &= f_{jk} / F_j \quad (j, k=1, \dots, n+1) \end{aligned} \right\} \quad \text{.....(17)}$$

ここで、

$$F = \sum_{j=1}^{n+1} F_j \quad \text{.....(18)}$$

$$F_{n+1} = \sum_{j=1}^n I_j = \sum_{j=1}^n O_j \quad \text{.....(19)}$$

表1 実際の生態フローネットワークの情報量

Table 1. The values of information of real ecological flow-networks.

Ecological Network	TI	I_2	WI_1	WI_2	Reference
- Carbon(C) -					
(1) Marion Lake (British Columbia)	2.646	1.064	.598	.402	Richey et al. (1979)
(2) Ontario Lake (winter)	2.420	1.260	.479	.521	Robertson & Scavia (1979)
(3) Crystal River (Florida)	3.609	1.250	.654	.346	Homer & Kemp (unpublished)
(4) Crystal River (stressed)	3.602	1.226	.660	.340	Homer & Kemp (unpublished)
(5) Modified Crystal River (Florida)	3.320	1.250	.623	.377	Ulanowicz (1980)
(6) Modified Crystal River (stressed)	3.311	1.224	.630	.370	Ulanowicz (1980)
(7) Findley Lake (Washington)	2.005	1.189	.407	.593	Richey et al. (1978)
(8) Ontario Lake (summer)	1.976	1.474	.254	.746	Robertson & Scavia (1979)
(9) Ythan Estuary (Scotland)	2.502	1.553	.379	.621	Baird & Milne (1981)
(10) Mirror Lake (New Hampshire)	1.573	1.199	.238	.762	Richey et al. (1978)
(11) Lake Wingra (Wisconsin)	1.462	.809	.447	.553	Richey et al. (1978)
- Energy(E) -					
(12) Hubbard Brook (New Hampshire)	2.293	1.493	.349	.651	Gosz et al. (1978)
(13) Silver Springs (Florida)	1.894	1.010	.467	.533	Odum (1975)
(14) Cedar Bog Lake (Minnesota)	2.326	1.303	.440	.560	Williams (1971)
(15) English Channel	1.964	1.340	.318	.682	Bytinsky (1972)
(16) Intertidal Oyster Reef	1.964	1.330	.322	.678	Dame & Patten (1979)
(17) Cone Spring (Iowa)	1.711	1.321	.228	.772	Tilley (1968)
- Mineral(M) -					
(18) Tropical Forest	2.590	1.966	.241	.759	Webster et al. (1974)
(19) Glassland	2.562	1.975	.229	.771	Webster et al. (1974)
(20) Tundra	2.527	2.039	.193	.807	Webster et al. (1974)
(21) Temperate Forest	2.317	1.908	.176	.824	Webster et al. (1974)
(22) Lake	2.276	1.896	.167	.833	Webster et al. (1974)
(23) Ocean	2.265	1.699	.250	.750	Webster et al. (1974)
(24) Salt Marsh	2.087	1.631	.218	.782	Webster et al. (1974)
- Calcium(A) -					
(25) Hubbard Brook (New Hampshire)	2.022	1.726	.146	.854	Waide et al. (1974)
(26) Hubbard Brook (New Hampshire)	1.937	1.800	.071	.929	Jordan et al. (1972)
(27) Puerto Rican Rain Forest	1.804	1.733	.039	.961	Jordan et al. (1972)
- Nitrogen(N) -					
(28) Pine Forest	2.183	2.090	.042	.958	McLeod (1982)
(29) Tropical Rain Forest (Puerto Rico)	1.947	1.888	.030	.970	Edmisten (1976)

7. 生態フローネットワークの情報量の特徴

表1のように、29個の生態フローネットワークのデータに対して組織化の情報量(TI , I_2)と情報量の構造化指標(WI_1 , WI_2)を計算する。炭素(C)を媒体とする生態ネットワーク11, エネルギー(E)を媒体とするもの6, 栄養元素(M)を媒体とするもの7, 栄養元素のうち特にカルシウム(A)を媒体とするもの3, 窒素(N)を媒体とするもの2, の総計29の生態ネットワークのデータを対象とする。表1の結果をグラフに表すと図3~図8となる。図3は組織化の情報量(TI , I_2)の関係を表している。 TI については媒体の種類によって特に際だった特徴は見受けられないが、組織化の指標である I_2 には顕著な特徴が見受けられる。炭素, エネルギーは、だいたい同じぐらいの値をとっているが、栄養元素はそれよりも大きな値をと

っている。とりわけ、窒素はカルシウム, エネルギー, 炭素などより非常に大きな値をもつことがわかる。従って、炭素やエネルギーのネットワーク構造より栄養元素のネットワーク構造のほうがより組織化されており、とりわけ個別栄養元素の中では窒素のネットワーク構造が非常によく組織化されていることがわかる。

栄養元素(窒素 > カルシウム)

> (エネルギー, 炭素)

ここで、組織化の程度の違いをみるために構造化指標(WI_1 , WI_2)を求めてみると図4~図8のような結果が求まり、図4からはわからなかった媒体間の組織化の特徴が明らかとなる。グラフは、横軸に構造化指標 WI_1 , 縦軸に構造化指標 WI_2 をとっている。図4は炭素, 図5はエネルギー, 図6は栄養元素, 図7はカルシウム, 図8は窒素を各々媒体とする生態ネットワークの構造化指標のグラフである。

これらのグラフ中の値は、(14)式から明らかなよう

図3 全媒体の TI 対 I_2
Fig. 3. TI versus I_2 for several kinds of media.

図5 エネルギー(E)の WI_1 対 WI_2
Fig. 5. WI_1 versus WI_2 for energy (E).

図4 炭素(C)の WI_1 対 WI_2
Fig. 4. WI_1 versus WI_2 for carbon (C).

図6 栄養元素(M)の WI_1 対 WI_2
Fig. 6. WI_1 versus WI_2 for nutrients (M).

図 7 カルシウム (A) の WI_1 対 WI_2
Fig. 7. WI_1 versus WI_2 for calcium (A).

図 8 窒素 (N) の WI_1 対 WI_2
Fig. 8. WI_1 versus WI_2 for nitrogen (N).

に直線 $WI_2 = -WI_1 + 1$ 上についている。しかしながら、その直線上での分布場所は各媒体で異なり、各媒体ごとに固有の性質をもっていることがわかる。

図 4 (炭素) : 軸の近くを除いた直線上全域

図 5 (エネルギー) : 直線 $WI_2 = WI_1$ より上部の領域

図 6 (栄養元素) : 直線 $WI_2 = 2WI_1$ より上部の領域

図 7 (カルシウム) : WI_2 軸に近い領域

図 8 (窒素) : WI_2 軸に非常に近い領域

WI_2 軸に近いほど情報量の中で質の高い情報 I_2 が占める割合が大きくなる。すなわち、 TI が同じ程度のときは、 WI_2 軸に近いほど組織化の程度が高いことを示す。従って、組織化の程度が高い順序は以下のようになることが図 4～図 8 からわかる。これらの図から、とりわけ炭素とエネルギーの違いが以下のように顕著になる。

栄養元素(窒素>カルシウム)>エネルギー>炭素

8. おわりに

本論文は、ネットワーク構造をもつシステムを情報論的見地から考察する新しい手法の開発を目指し、生態システムを対象としてその可能性を考察した。生態フローネットワークの構造の違い、すなわちネットワークの組織化の程度を表す情報量を用いた尺度を提案した。提案した組織化の尺度を用いることにより、生態システムにおいては、各種の媒体は各々異なる特徴を有するネットワーク構造をもつことを、実際の 29 種類のデータを用いて定量的に示した。情報論的立場からいえば、窒素、カルシウムなどのミネラルのネットワーク構造が、エネルギーや炭素のネットワーク構造より、より良く(質的に高く)組織化されているといえる。本論文ではフローのみの構造を議論したが、生態システムで重要な要素自身(ネットワークのノード)の本質を加味することにより、本組織化の尺度は、システムの遷移あるいは進化、安定性などと密接な関係をもつことが期待され、今後の研究の進展が望まれる。

(平成 2 年 10 月 1 日受付, 同 3 年 6 月 3 日再受付)

文 献

- (1) H. Hirata & R. E. Ulanowicz: "Information theoretical analysis of ecological networks", *Int. J. Systems Sci.*, **15**, 261 (1984)
- (2) H. Hirata & R. E. Ulanowicz: Information theoretical analysis of the aggregation and hierarchical structure of ecological networks, *J. Theor. Biol.*, **116**, 321 (1985)
- (3) R. E. Ulanowicz: Growth and Development (1986) Springer Verlag
- (4) H. Hirata: Information theory and ecological networks, in Complex Ecology (ed. by B. C. Patten and S. E. Jorgensen) Prentice Hall (in press)
- (5) L. L. Gatlin: Information Theory and the Living System (1972) Columbia University Press
- (6) D. R. Brooks, P. H. LeBlond & D. D. Cumming: Information and entropy in a simple evolution model, *J. Theor. Biol.*, **109**, 767 (1984)

平 田 廣 則 (正員)

昭和 51 年東京工業大学大学院博士課程電気工学専攻修了。同年千葉大学工学部助手、56 年同助教授となり、現在に至る。工学博士。大規模システムのモデリング、解析と設計、特に生態システム、VLSI レイアウト設計、ならびに分散形コンピュータの基礎的理論に興味をもつ。IEEE, ISEM, INNS, 電子情報通信学会, 情報処理学会, 計測自動制御学会, システム制御情報学会会員。