

Small World 構造をもつ生態系の 数値シミュレーション

吉野 隆¹

¹正会員 博(工学) 東洋大学助教授 工学部環境建設学科(〒350-8585 埼玉県川越市鯨井 2100)
E-mail: tyoshino@eng.toyo.ac.jp

三種類の生物で構成されている生態系モデルにおいて、生物が規則的ではないネットワーク構造上を拡散した場合の個体数の変動について検討した。ネットワーク構造には、規則的な格子に対して与えられた確率でショートカットと交換したネットワークモデル(small world 構造)を導入し、生態系には植物-被食者-捕食者の三種類の生物による食物連鎖モデルを用いた。計算結果を最も遠い2点間の相関の値の平均値で比べると、周囲との連携が深いタイプのネットワークの場合には、small world 構造が発達するほど相関の平均値が高くなる傾向が見られた。これは、small world 構造をもつネットワークにおける生態系は系全体で同期しやすいことを示している。

Key Words : Small World, Mathematical Ecology, Network Structure, Ecosystem

1. はじめに

生態系の保守や生物の移動を検討するときに、通常の拡散現象以外の移動方法が重要になってきている。例えば、外来種と呼ばれるそれまでにその土地には生息しなかった生物が、航空ネットワークや航路ネットワークの整備によって通常では移動不可能な距離を移動することは数多く報告されている。また、最近では流通機構や長距離を移動する生物が家畜の伝染病の蔓延に影響を与える事件も報道されている。これは、生態系の振る舞いを検討するときに、領域内での生物の移動方法について、拡散現象として表されるような移動以外の要素を考慮したモデルを構築することの必要性を意味している。

本研究では、このような状況を考慮し、規則的なネットワークと“small world”と呼ばれている不規則性を導入したネットワークの二種類のネットワークにおける生態系の変動のしかたの違いについて検討した。Small world とは、Watts and Strongatz¹⁾ が提案したネットワークモデルで、規則的な連結をもつネットワークに対して少しの確率で既存の辺をショートカットと入れ替えることによって作られる、近傍との関係が深く2点間の平均距離も短いネットワーク構造をいう。このようなネットワークは自然界で多く見られている(例えば、Watts²⁾)。本研究では small world という現実性をもつネットワーク構造を考慮した生態系において生態系モデルの数値シミュレーションを行うことで、規則的なネットワーク構造をもつ生態系モデルの計算結

果との比較から、環境影響評価におけるネットワーク構造の重要性を議論する。

2. Small World

Small world 構造は、規則的なネットワークとランダムなネットワークの両方の性質をあわせもつネットワーク構造である。本研究では、このネットワークの各頂点上に単純かつ現実性のある生態系モデルを導入し、個体数の変動を調べた。Watts and Strongatz はネットワークが3種類に分類されると主張している。その3つとは、規則的なネットワークとランダムなネットワークと small world 構造をもつネットワークである。この3つのネットワークの例を図1に示す。規則的なネットワークは、すべての点が同じ役割をしている(等価な)ネットワークである。例えば、通常の偏微分方程式の差分法における格子点などがそれにあたる。ランダムなネットワークは、頂点を結ぶ線に全く規則性が見られないタイプのネットワークである。このようなネットワークは、生態系のシミュレーションの場合には考えられるものではない。

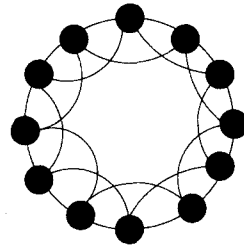
Small world は規則的なネットワークに対して少ない割合での不規則性を導入することによって作られる。ネットワークを作る頂点が周囲の頂点と連結する辺の数を次数という(例えば、ハーツフィールド、リンクル³⁾)。さらに次数の総和を点の個数で割った値をネットワークの平均次数(K)という。図1で示した3つのグラフは全て同じ平均次数 $K = 4$ であるネットワークである。

規則的なネットワークである (A) では、全ての点で同じ次数をもち、全ての点と同じ役割を持つ。逆に、ランダムなネットワークである (B) では、周囲との関係が薄いことがわかる。Small world 構造と呼ばれるネットワークの一例が (C) である。この構造を作るために、規則的なネットワークに不規則性を導入するために確率 p を導入する。そして、規則的なネットワークのそれぞれの辺に対して乱数を発生させることで、確率 p で別の連結に変更する作業を行う。すなわち、 p は、ネットワークがどれくらいランダムなのかを決定する指標であり、 $p = 0$ は規則的なネットワーク、 $p = 1$ はランダムなネットワークであることを示している。Small world 構造とは、その中間の状態である。通常 small world は規則的なネットワークとランダムなネットワークのふたつの性質を同時に持つ構造に対して用いられる。

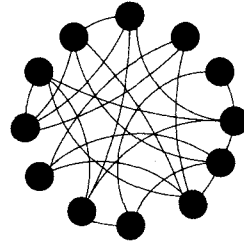
Small world 構造がもつ規則的なネットワークとランダムなネットワークの特徴は、ネットワークの構造を表すふたつの指標である平均距離とクラスター係数で説明される。平均距離はネットワークの中を移動するのにかかる平均時間である。これは値が小さいほど平均時間が長いことを意味している。クラスター係数は、周囲との関係の深さを表す。これは値が小さいほど周りとの関係の深さが強いことを意味している。規則的なネットワークに特徴的なことは、平均距離とクラスター係数が大きな値をとることである。つまり周囲とのつながりは強いいため近い距離は移動しやすいが、遠くへ行く手段がない。逆に、ランダムなネットワークは平均距離とクラスター係数が小さい値をとる。つまり周囲とのつながりが弱いので近い距離は移動しにくい。Small world 構造をもつネットワークは、平均距離が短くクラスター係数が大きい。つまり、2 点間を伝わるのが容易であり、なおかつ、近接する点との親和度も高いという特徴をもつ。

本研究では、仮想的な生態系として、規則的なネットワークおよび small world 構造を持つネットワークを考える。ネットワークの各頂点（頂点の総数を N とする）に次節で説明するような生態系が存在し、ネットワークの辺を通じて生物が移動すると仮定し、各頂点における生物の個体数変動を計算する。規則的なネットワークとしては図-1(A) のように 1 次元的に連結されている状態で、 $K = 2, 4, 6, 8$ の場合、すなわち、両隣のみ ($K = 2$) やその次の両隣まで ($K = 4$) などのように連結している場合を考える。更に、small world 構造の生態系への影響を見るために、上記の K の値それぞれの場合について、いくつかの p の値について数値計算を行い、生態系の振る舞いの p 依存性について検討する。これによって、生態系の変動について、周囲との連結の仕方が変動の仕方に対して、どのような

(A)



(B)



(C)

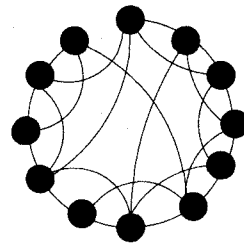


図-1 典型的な 3 つのネットワーク構造 ($K = 4$)。 (A) 規則的なネットワーク、 (B) ランダムなネットワーク、 (C) small world 構造をもつネットワーク。

影響を与えるのかを調べる。

3. 生態系モデル

数理生態学は、生態系を数式によってモデル化し、解の振る舞いを知ることによって生態系を理解しようとするものである（例えば、巖佐⁴⁾）。生態系の変動を記述するモデルとして古くから知られているのは Lotka-Volterra モデルであるが、このモデルは解の振る舞いが現実の生態系を十分に説明するものではないことがわかっている。本研究で用いたのは、Blasius ら⁵⁾による、植物-被食者（草食動物）-捕食者（草食動物を捕食する動物）で構成される食物連鎖モデルである。このモデルは生態系の変動のふたつの重要な性質である、周期性と個体数の極大値の変動をよく再現しており、生態系の変動を検討する場合の基礎となるものである。本研究においても現実性をもつ生態系モデルという意味で

このモデルを採用した。Blasius らは 2 次元周期境界条件のもとで、正方格子上の格子点（パッチ）上にある生態系の経時変動を計算した。本研究の言葉を用いると、格子点は頂点であり正方格子は正方格子状ネットワークである。以下では small world 構造をもつネットワークに拡張した Blasius らのモデルについて説明する。

解析に用いたモデルは次のように表される。

$$\dot{u}_i = au_i - \alpha_1 f_1(u_i, v_i), \quad (1a)$$

$$\begin{aligned} \dot{v}_i = & -b_i v_i + \alpha_1 f_1(u_i, v_i) - \alpha_2 f_2(v_i, w_i) \\ & + D \sum_j (v_j - v_i), \end{aligned} \quad (1b)$$

$$\begin{aligned} \dot{w}_i = & -c(w_i - w^*) + \alpha_2 f_2(v_i, w_i) \\ & + D \sum_j (w_j - w_i). \end{aligned} \quad (1c)$$

ここで、 u_i, v_i, w_i はそれぞれ i 番目のパッチにおける植物、草食動物、肉食動物の個体数を示し、ドットは時間に関する微分を示す。 α_1, α_2, W^* および a, b_i, c はすべて定数である。 α_1 と α_2 は上述のふたつの種の間での関係が個体数の変動に与える影響の大きさを表している。また、 W^* はその場所において安定して生育できる肉食動物の個体数（密度）を示している。すべての種において現在の個体数に比例して個体数の増加率が決定するが、 a, b_i, c はその比例定数を示している。 a と c はすべての頂点において一定としているが、 b_i はその記号が示すように頂点によって異なる値をとるとした。これは、拡散を導入しない常微分方程式（つまり $D=0$ の場合）において、 b_i の値によって変動の周期が変化するという計算結果によっている。すなわち、 b_i はこの計算モデルにおいて場所によって異なる振る舞いを実現するための基本的なパラメータになる。草食動物は拡散によって移動するが、その草食動物の成長のしやすさが（例えば日照量や水の供給量）が場所によるというのは実際にありえる話であり、このように設定することによって現実性をなくすことはない。ふたつの異なる種 x と y の相互作用を表すのが $f_1(x, y)$ および $f_2(x, y)$ である。 $f_1(x, y)$ では Holling 2 型、 $f_2(x, y)$ では Lotka-Volterra 型と呼ばれる関数であり、 x と y の捕食者-被捕食者関係を表している。Holling 2 型は、

$$f_1(x, y) = \frac{xy}{1 + K_1 x}, \quad (2)$$

と表され、Lotka-Volterra 型は、

$$f_2(x, y) = xy, \quad (3)$$

と表される。和の記号は、Blasius らの場合には各頂点が連結している 4 つの頂点（最近接格子点）に対する和を意味するが、本研究の場合、注目している頂点が連結しているすべての点に対する和を意味する。 D はみかけの拡散係数であり、差分法に対応させて考えると、実際の拡散係数を空間の区切り幅の自乗で割った値で

ある。本研究においても、small world 構造を導入したネットワークの場合で D を一定としているが、より現実的なモデルにする場合にはネットワークの構造と移動時間の関係を反映した値にすべきであることに注意する。Blasius らは、このモデルによって、周囲との結び付きが強いほど（すなわち D の値が大きいほど）系全体の振る舞いが同期していくことを示している。以下に示した計算結果の導出にはすべて差分法を用いた。すべての計算において、 $\Delta t = 0.01$ とし、 $t = 2000$ までの経時変化を求めている。パッチ間での環境の違いを導入するために、式 1b における b_i (草食動物の成長率) がランダムであるとし、1.245 から 1.255 で一様分布するとした。その他のパラメータは、Blasius らの計算と同じように、 $a = 1, b = 1.1, c = 10, \alpha_1 = 0.2, \alpha_2 = 1, K_1 = 0.05, w^* = 0.006$ を用いた。初期条件は、 $u_i = 20, v_i = 10, w_i = 0.1$ ($i = 1, 2, \dots, N$) とし、すべてのパッチ上で同一であるとした。

4. 計算結果

規則的なネットワークにおいて最も遠くなる 2 点、すなわち、 i 番目と $(i + N/2)$ 番目のパッチ間の個体数の経時変化を調べた（ただし $i < N/2$ である）。以下では主に植物の個体数変化に注目した。これは植物の個体数変化を記述する式である式 1a に拡散項がなく、最もネットワーク構造の影響を受けにくい変数であると考えられるためである。計算結果の例を図-2 に示す。グラフは、 $N = 10000, K = 6, D = 0.2$ のもとで、異なる p の値において 1 番目のパッチと 5001 番目のパッチにおける植物の個体数変化を示している。 p が大きくなるほど 2 点間の変動が一致してゆくことがわかる。そこで、この p 依存性について、詳しく調べてゆくことにする。

以下では、規則的なネットワークにおいて最も遠く離れた 2 パッチ間における植物の個体数の相関係数を求め、small world 構造をもつネットワークにおける生態系の特徴について検討する。相関係数を用いたのは各時刻において 2 点間で同じ傾向があらわれているのかを判断する最も簡単な方法と考えたためである。 N 点で構成される系において条件を満たすペア ($i, i + N/2$) ($i = 1, 2, \dots, N/2$) は $N/2$ だけある。そこで、それぞれのペアの相関係数の平均値を求めて与えられたネットワークにおける相関係数の値とした。更に、乱数の種を変えることによって、ネットワークの連結のしかたと b_i の値が異なる計算が行えるので、乱数の種を変えて 20 種類のネットワークについて前述の相関係数を求めた。この 20 種類のネットワークの相関係数の平均値を求め、これをもって与えられた計算条件のもとでの

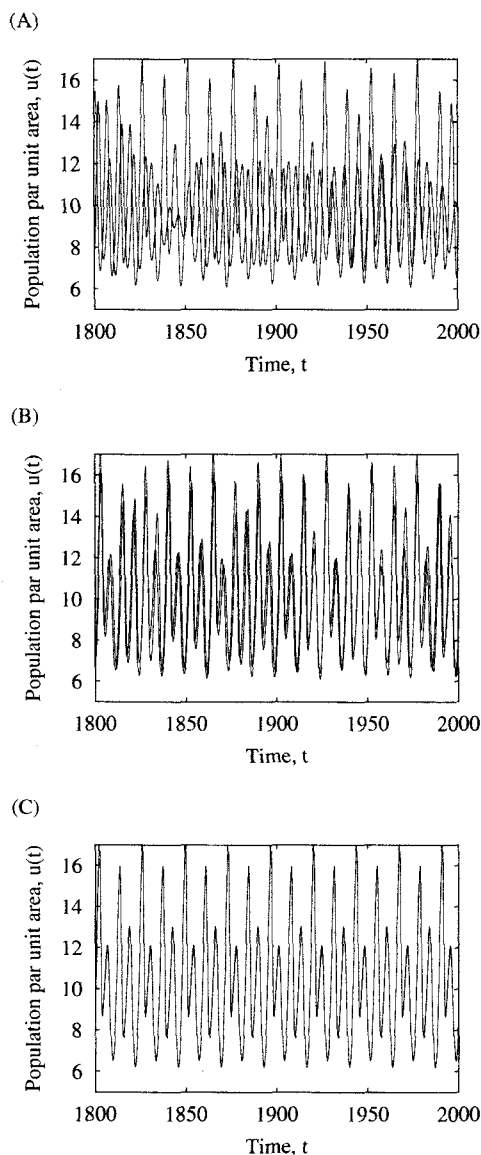


図-2 $N = 10000$ における 1 番目と 5001 番目のバッチでの植物の個体数の経時変化。(A) $p = 0.05$ の場合、(B) $p = 0.10$ の場合、(C) $p = 0.20$ の場合。

相関係数の代表値とした。以下で示す相関係数の値は、すべてこの方法で計算された値である。相関係数の計算には、過渡的な振る舞いを除去するために $t = 0$ から $t = 1000$ までの値を除き、 $t = 1000$ 以降のデータを用いた。

表-1 は $K = 2$ において、 N の値と D の値を組み合

表-1 異なる N と D の組み合わせにおける相関係数の違い ($K = 2$)。上段は $p = 0.00$ の場合、下段は $p = 0.20$ の場合である。

N	D			
	0.05	0.10	0.15	0.20
500	0.000	0.175	0.457	0.544
	0.005	0.011	0.052	0.363
1000	0.001	0.150	0.457	0.582
	0.006	0.003	0.015	0.315
2500	-0.003	0.153	0.467	0.623
	0.000	-0.001	0.004	0.328
5000	-0.002	0.151	0.448	0.606
	-0.000	-0.001	0.001	0.347
7500	0.002	0.146	0.446	0.602
	0.002	0.000	0.000	0.320
10000	0.004	0.141	0.450	0.610
	0.000	0.000	0.001	0.360

わせを変えたときの結果を示す。上段は $p = 0.0$ ，下段は $p = 0.2$ の場合である。どちらの場合でも、 D （拡散係数）が大きいかほど相関の値は高く、 N （生態系の構成数）の大きさにはよらないことがわかる。それぞれの条件において、 $p = 0.0$ と $p = 0.2$ の場合の結果を比較すると、small world によってショートカットが導入されて、情報伝達が遠くにまでおよびやすいと予想されるにもかかわらず、 $p = 0.2$ における相関係数は $p = 0.0$ の場合（規則的なネットワーク構造の場合）よりも値が低いことがわかった。

表-2 では、 $N = 10000$ のもとで、異なる K と D の組み合わせにおいて相関係数を求めた結果を示す。 K が増えるにつれて高い相関が見られ、 D が増えるにつれて高い相関が見られた。ただし p が大きいほど相関係数が大きくなるわけではなく、 $p = 0$ で高い相関を示したあと、 $p \ll 1$ で低い相関を示し、 p の増加に伴い再び相関が高くなってゆく可能性があることがわかった。

この傾向をより正しく把握するために 2 つのケースについて詳細に p 依存性を調べた。はじめに p の値を細かく変えて、それぞれ条件のもとで計算を行い、 p の違いに対する相関係数の値の変化を調べた。ここでは計算した範囲内で相関係数がおおよそ 0 からおおよそ 1 まで連続している計算条件に注目した。具体的には、第一のケースとして、 $K = 4$ かつ $D = 0.20$ を、第二のケースとして $K = 6$ かつ $D = 0.15$ を選択した。他のパラメータの値を固定して、 p の値を 0.0 から 0.2 まで 0.0025 おきに変更し、それぞれの値における相関係数を求めた。その結果を図-3 に示す。図-3 では相関係数の

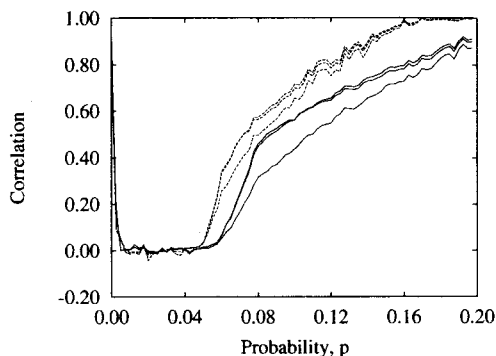
表-2 異なる K と D の組み合わせによる相関係数の値の違い ($N = 10000$). $p = 0$, $p = 0.05$ および $p = 0.20$ の場合を示す. $\times$ は計算の途中で結果が発散したことを示す.

K	p	D			
		0.05	0.10	0.15	0.20
2	0.00	0.004	0.141	0.450	0.610
	0.05	0.000	0.000	-0.001	-0.002
	0.20	0.000	0.000	0.001	0.360
4	0.00	0.370	0.853	0.896	0.903
	0.05	-0.005	-0.004	-0.002	0.002
	0.20	0.012	0.627	0.764	0.864
6	0.00	0.882	0.943	0.946	0.941
	0.05	0.002	-0.002	0.003	0.431
	0.20	0.532	0.803	0.981	1.000
8	0.00	0.953	0.966	0.967	$\times$
	0.05	0.008	0.004	0.436	$\times$
	0.20	0.680	0.993	1.000	$\times$

値と同時に分散の値にも注目した. すべての計算条件において, 相関係数の値は $p = 0$ で高く, ある程度小さい p ではゼロ付近の値をとり, しきい値を過ぎると急激な増加の後に 1 へと近づいてゆくという予想された傾向が再確認された. 分散 (20 種類のネットワークに対して出された相関係数の値の分散) は $p \ll 1$ で大きく, その後に急激に小さくなり, 相関係数が立ち上がるところで再び大きくなることがわかった. 上で見られた $p \ll 1$ の振る舞いと $p \approx 1$ の振る舞いが一般にみられるかを確認するために, 図-3 と同じ計算条件で N の値のみを変更して, 平均と分散の値を確認した. 表-3 にその結果を示す. 図-3 同様に, $p = 0.0$ で相関が高いこと, $p \ll 1$ で相関が低く, p が大きくなるにつれて再び相関が高くなってゆくこと, そして, $p \ll 1$ で分散が大きいことを再び確認した.

上の結果をふまえて, small world 構造が発達がよく見られると考えられるふたつのケース ($K = 4$ かつ $D = 0.20$ および $K = 6$ かつ $D = 0.15$) について, より広い範囲で計算条件を設定して, 相関係数の値を求めた. その結果を表-4 に示す. $K = 2$ の場合 (表-1) では見えにくかった, N が大きくなれば値は小さいという傾向が見え, small world 構造の影響がよく読み取れる結果となった. これらの計算条件においても D が大きくなれば値は高くなるという, もともと観られていた傾向は変わらなかった.

(A)



(B)

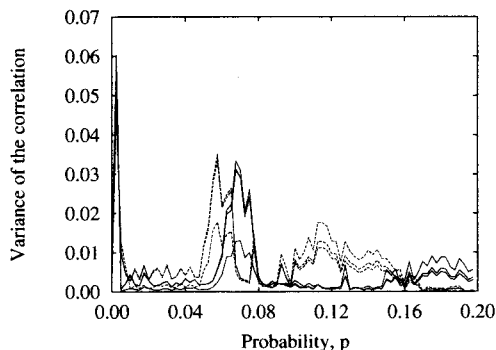


図-3 相関係数の p 依存性の例. $K = 4$ かつ $D = 0.20$ の場合 (実線) と $K = 6$ かつ $D = 0.15$ の場合 (点線) について, 植物, 被食者, そして捕食者の結果を示す. (A) は平均, (B) は分散の p 依存性である.

5. 議論

計算結果から small world 構造がもたらす生態系システムへの影響について主にふたつの観点から議論する. ひとつは 1 次元生態系 ($K = 2$ という条件) における small world 構造の効果, もうひとつは周囲との連結がより深い計算条件 ($K = 4, 6, 8$) における small world 構造の効果についてである. 前者は 1 次元生態系の拡散項を含む偏微分方程式と深く関係し, 後者は頂点が鎖状に連結しているわけではなく経路に多様性がある場合に対応している.

表-1 ($K = 2$) の結果は, 鎖状に連結している生態系においては, small world 構造の影響が全体の同期を妨げる方向にはたらくことを示している. すなわち, ひとつの線に沿って鎖状に連結している生態系の場合, small world 構造は生態系全体に対して同調しない方向にはたらく. これは, 周囲との連結が両隣しかない場合, すなわち, ショートカットと交換して隣との連結を

表-3 N と P の関係について (A) $K = 4$ かつ $D = 0.20$ の場合.
(B) $K = 6$ かつ $D = 0.15$ の場合. 上段は平均値, 下段は分散を示している.

(A)

N	P				
	0.00	0.05	0.10	0.15	0.20
100	0.942	0.371	0.858	0.946	0.994
	0.003	0.170	0.03	0.012	0.001
1000	0.889	-0.002	0.569	0.778	0.919
	0.007	0.002	0.002	0.003	0.004
5000	0.900	0.000	0.571	0.752	0.864
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
10000	0.903	0.002	0.571	0.743	0.864
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

(B)

N	P				
	0.00	0.05	0.10	0.15	0.20
100	0.973	0.796	0.999	1.000	1.000
	0.001	0.073	0.000	0.000	0.000
1000	0.944	0.031	0.713	0.945	0.996
	0.001	0.009	0.008	0.005	0.000
5000	0.950	-0.010	0.676	0.857	0.983
	0.000	0.001	0.000	0.002	0.001
10000	0.946	0.003	0.678	0.840	0.981
	0.000	0.001	0.000	0.000	0.001

なくしてしまうと、隣からの情報が伝わらなくなってしまうためであると考えられる。ショートカットの結果として、周囲に情報を伝える方法がなくなってしまう、条件を変えても低い相関係数のまま推移してゆく。

引き続いて行った計算 ($K = 4, 6, 8$ の場合) は、周囲との連携が十分に密接な状況下 (すなわち連結のしかたに多様性がある場合) では small world 構造が生態系の変動を同期させる方向にはたらくことを示している。 p の値の変化に伴って相関の値が大きく変動してゆくことがそれを示している。これは、周辺との連携が深いと (すなわち $K \geq 4$ であると) 連携の一部がショートカットになっても周囲との連携関係はそのまま持続され、同時にショートカットによる遠方との連携関係が発生することで、遠方との協調も可能になるためである。2次元や3次元では周囲との連携 (正方格子ネットワークや立方格子ネットワークにおける連結する頂点の数) が1次元よりもとりやすいために、実際の生態系は今回考察したような1次元の生態系よりも small world 構造の影響を受ける構造が作りやすいたことが予想され、ネットワークにおけるバイパスの存在の重要性

表-4 N と D の関係について (A) $K = 6$ かつ $p = 0.15$ の場合.
(B) $K = 4$ かつ $p = 0.2$ の場合.

(A)

N	D			
	0.05	0.10	0.15	0.20
100	0.356	0.979	1.000	1.000
500	0.357	0.814	0.966	1.000
1000	0.345	0.717	0.945	0.992
2500	0.350	0.697	0.875	0.992
5000	0.349	0.697	0.857	0.972
7500	0.356	0.695	0.852	0.968
10000	0.353	0.694	0.840	0.955

(B)

N	D			
	0.05	0.10	0.15	0.20
100	0.152	0.788	0.984	1.000
500	0.086	0.640	0.815	0.957
1000	0.078	0.633	0.792	0.919
2500	0.027	0.628	0.769	0.870
5000	0.016	0.625	0.766	0.864
7500	0.010	0.624	0.767	0.869
10000	0.012	0.627	0.764	0.864

が深まることが予想される。

Small world 構造が発達することによる生態系への影響は相関係数の平均値と分散で特徴付けられると言える。分散について検討しておく、 $p \ll 1$ の場合に一般的に分散が大きくなるのは、規則性が高いネットワークの場合には b_i の違い (すなわち地域による環境の違い) の影響を受けやすいためでであると予想される。Small world 構造が発達してゆくにつれて分散が小さくなることは、ショートカットの存在がこのような地域性を消す効果があることを示している。系全体が協調することが分散が小さくなること理由だが、これは、small world 構造が発達したネットワークにおいては、たとえ広範囲であっても、全体をひとつの協調したクラスターと考えるべきであることを意味している。

以上の結果から、生態系において、それらがそれほど大きくない割合でショートカットを含むようなネットワーク構造を有するとき、その割合がゼロである場合と較べて、異なる振る舞いを生じると結論づけることができる。このことは、環境影響評価を検討する際に、その地域の生態系が周囲とどのような連携関係を持っているのかが評価の重要な要素となりえることを示している。

参考文献

- 1) Watts, D.J. and Strogatz, S.H.: Collective dynamics of 'small-world' networks, *Nature*, Vol. 393, pp.440-442, 1998.
- 2) Watts, D.J.: *Small Worlds*, Princeton University Press, Princeton, 1999.
- 3) ハーツフィールド, N. , リンゲル, G.: グラフ理論入門, 鈴木晋一訳, サイエンス社, 1992.
- 4) 巖佐 備: 数理生物学入門, 共立出版, 1990.
- 5) Blasius, B., Huppert, A. and Stone, L.: Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended system, *Nature*, Vol. 399, pp.354-357, 1999

Numerical Simulations of the Ecosystems Having Small World Structures

Takashi YOSHINO

I numerically studied the population changes in three species ecosystem on which the species diffuse given network. I introduced the randomness of the network using the exchange of randomly selected edges with a given probability. The network constructed by such a process is called the small world. In case of relatively large degree of connection, correlations between the most distant pairs increase with an increase of the probability. This fact shows that the ecosystems with the small world networks have a tendency to synchronize the whole system.