

平成 30 年 6 月 14 日現在

機関番号：34316

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2017

課題番号：16K18625

研究課題名(和文)非線形力学解析を用いた生物多様性維持メカニズム研究の新たな展開

研究課題名(英文) Nonlinear time series analysis opens up new horizons in the biodiversity mechanism study

研究代表者

川津 一隆 (Kawatsu, Kazutaka)

龍谷大学・科学技術共同研究センター・博士研究員

研究者番号：20747547

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,500,000円

研究成果の概要(和文)：種間相互作用の密度依存性は、生物群集の動態や構造に大きく影響することが理論的に示唆されてきたにもかかわらず、野外における定量化の困難さからそれらの検証はほとんど行われてこなかった。本研究課題では、近年発展しつつある非線形時系列解析EDMに着目することで、密度依存研究を遅滞させてきた根源である「密度依存性の定量化」を成功させる解析フレームワークの研究を行った。それらの結果、1) 密度依存的相互作用の多様化が群集の安定性に大きく寄与することを理論的に明らかにし、2) 実際の野外データから相互作用の密度依存性を推定する時系列解析法の開発し、密度依存性研究を推進するための道筋をつけることに成功した。

研究成果の概要(英文)：Theoretical and empirical studies have implied that density-dependence in interspecific interaction has an important role in the stability and structure of community dynamics. However, due to difficulty in quantifying density-dependence in real nature, the rigorous tests have lacked in the field study. In this study, I provided the new framework to study the density-dependence by focusing on the nonlinear time series analysis, EDM. The achievements would be summarized in the two topics. First, in the theoretical studies (Kawatsu 2018, Kawatsu & Kondoh 2018), I demonstrated that the variation in density-dependence in interspecific interaction has made an important contribution to the stability of complex community. Second, I developed the new approach to infer density-dependence of interspecific interactions in the real ecological time series (Kawatsu & Kishi 2018; Kawatsu et al. in prep). These achievements will open up new horizons in the density-dependence study.

研究分野：理論群集生態学

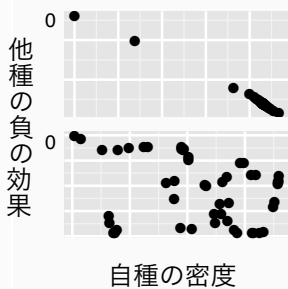
キーワード：種間相互作用 非線形時系列解析 密度依存 複雑性-安定性関係 マメゾウムシ競争実験 アブラムシ-寄生蜂系

1. 研究開始当初の背景

自然生態系において、生物の密度は様々な生物的・非生物的要因によって変動する。それらの中でも、共存する他個体との関係から生じる負の密度依存性（密度増加がその種の増殖を低下させる効果）を持つ相互作用は集団の安定的な存続を促す。したがって、負の密度依存と非依存（正の密度依存）性のどちらが群集動態を駆動する主要因なのかを解明することは生態学だけでなく、多様性保存の観点からも重要な課題となっていた。

しかしながら、従来の平衡状態を前提とする平衡群集観では変動する生物動態から密度依存性を検出することが困難なため（図1）研究が進んでいないのが現状であった。

図1. 非線形性と密度依存

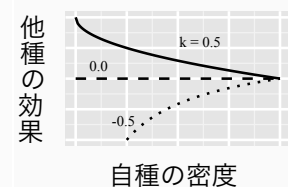


上図は線形的な動態，下図は非線形カオスのプロット
カオスの下での密度依存性検出の困難さが分かる

2. 研究の目的

本研究では、非線形的な動態を示す自然生態系の維持メカニズムとしての負の密度依存の重要性を明らかにするため、数理解析やシミュレーション実験によって以下の3点を検証した。1) 非線形性を示す動態においても負の密度依存性は安定性を高めるか、2) 非線形力学系解析法 EDM は変動する動態から密度依存性を検出できるか、を数理解析とシミュレーション実験によって検討し、3) 室内実験系における存続時間と密度依存性の関係を 1, 2で確立した解析法によって明らかにする。

図2. 様々な密度依存性



$F_i = r_i X_i - \beta_i X_i^k \sum X_j + \varepsilon_i$ の例
kを操作することで正一負の密度依存性を得られる

3. 研究の方法

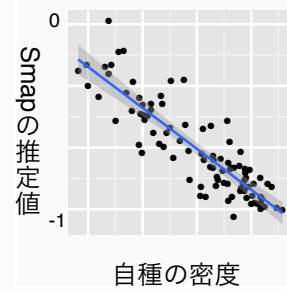
(1) 理論研究：非線形性を伴う群集の存続に密度依存性を与える影響の理論的解析を行

うため、群集動態解析において一般的に用いられる Generalized Lotka-Volterra (GLV) モデルの拡張を行った。GLV モデルでは通常、種間関係の密度依存性はシステムで一様 (I 型, II 型の機能の反応など) とされるが (図2), 本研究では各相互作用で密度依存性が変化しうるとした。このモデルを用いて、全種共存平衡の局所安定性解析を行う。

(2) 密度依存性検出法の開発：数学的には、種間相互作用強度とは、ある生物種 i の動態を駆動する力学系 F_i を相手種の密度 X_j で偏微分して得られる係数 $C_{ij} = \partial F_i / \partial X_j$ として表現される。個々で、種 i と j の間の相互作用に密度依存性がある場合、 C_{ij} には依然として X_j の情報が残ることになる。本解析ではこの特徴を用いて、時系列データから種間相互作用の密度依存性を検出する手法を開発する。

具体的には、非線形時系列解析の一手法 S-map (Sequential locally weighted global linear map) を改良することで上記の課題を達成する。多変数埋め込みを用いて S-map を行うと、得られる変数が偏微分係数をよく近似することが分かっている (図3)。改良 S-map によって推定した相互作用強度が密度依存性を正しく反映するかを検証するため、まず 1) 複数種からなる人口生態系の時系列データを生成、2) 生成データに改良 S-map を行い、相互作用強度の時系列データを取得、3) 得られた相互作用強度と密度との関係を調べるという3種類の解析を行う。

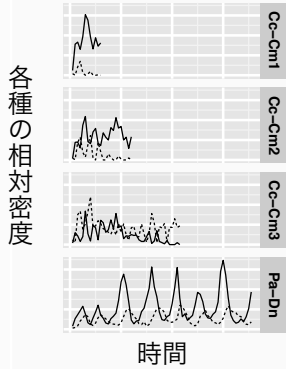
図3. 予備的解析の結果



点：相互作用強度の推定値
範囲：95%信頼区間
実線：負の効果の理論値

(3) 室内実験系の解析：20 世紀における個体群生態学の興隆の中で、捕食-被食関係、競争関係に関する室内実験データが多数蓄積されてきた。本研究では、それらのデータを用いて系の存続性に与える密度依存性の効果の解明を試みる。利用データとしては、捕食-被食関係ではゾウムシ-シオカメウズムシ (Pa-Dn) 実験系とアズキゾウムシ-寄生蜂 (Cc-Ps) 実験系、競争関係ではコクヌストモドキ-ヒラタコクヌストモドキ (Tca-Tco) 実験系及びアズキゾウムシ-ヨツモンマメゾウムシ (Cc-Cm) 実験系を想定している (図4)。

図4. 室内実験の時系列



Cc-Cm系は岸茂樹博士提供のデータから、一番下のPa-Dn系はVeilleux (1979)のデータから作図

(2)で開発した手法をこれらのデータに応用することで、1)共存が容易な Pa-Dn 系で負の密度依存性が最も強く、2)それ以外の系では共存時間と密度依存性との間に負の相関がある、という2つの仮説を検証する。

4. 研究成果

(1) 理論研究：作成したモデルを解析したところ、密度依存の多様性が群集の安定性に大きな影響を与えることがわかった。具体的には、負の相互作用（競争、食われるなど）における密度依存性を δ 、正の相互作用（共生、食べる）における密度依存性を β とすると、 $\delta > \beta$ の条件が少しでも満たされる場合、群集の複雑さ（種数、相互作用数）が増すと系の安定性が高まるという結果が得られた。

これらの結果は、密度依存が系の安定性に与える影響を明らかにするだけでなく、群集生態学における大きな問い「複雑性-安定性パラドクス」の解決にもつながる大きな成果となった。

(2) 密度依存検出法の開発：密度依存性を定量化するためには、個体あたりの相互作用強度、 C_{ij}/X_i を求める必要がある。そこで、S-map法を改良し、自種の1次の情報を取り除いた相互作用強度を定量化する手法を開発した。人工時系列を用いて開発した手法の頑強性をテストしたところ、一定のプロセスノイズ、観測誤差のもとでも様々な相互作用系から個体あたりの相互作用強度を推定することに成功した。

(3) 室内実験系の解析：実施期間中に、アズキゾウムシ-ヨツモンマメゾウムシ-寄生蜂3者系の時系列データに対して2で開発した手法を用いた解析を行った。この系は、行動レベルの解析で寄生蜂が寄主に対してスイッチ寄生を行うこと、寄生圧が異なると3者系の共存時間が異なることが先行研究から明らかとなっている、という利点がある。

解析を行ったところ、S-mapで推定した相互作用強度はマメゾウムシ間の競争や、寄生圧が強くなると共存時間に負の影響があることがわかった。これらの結果は実験条件の違いを考慮しても依然として有意なものであった。また、競争には負の密度依存性（共存時間を減少させる）、寄生には正の密度依存性（共存時間を増やす）という効果があることがわかった。

そこで、これらの密度依存性に微少な摂動を加える数値実験を行ったところ、寄生の密度依存性が破壊された場合には共存時間が減少した。一方で、競争の密度依存性を破壊すると共存時間が伸びたことから、相互作用の密度依存性がこの系の存続に大きく影響していること、更に2で開発した手法が時系列データから密度依存性を検出する良い手法であることが明らかとなった。今後は本課題で開発された手法を野外群集データに適用することで、自然生態系の存続に果たす密度依存的相互作用の重要性が解明されることが期待される。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携には下線）

[雑誌論文]（計3件、すべて査読あり）

1. Kawatsu, K. & Kondoh, M. (2018). Density-dependent interspecific interactions and the complexity-stability relationship. *Proceedings of the Royal Society B*, 285, 20180698. DOI:10.1098/rspb.2018.0698.
2. Kawatsu, K. (2018). Ecological effects of sex differ with trophic positions in a simple food web. *Ecology and Evolution*, 8, 1239–1246. DOI:10.1002/ece3.3740.
3. Kawatsu, K. & Kishi, S. (2018). Identifying critical interaction in complex competition dynamics between bean beetles. *Oikos*, 4, 553–560. DOI:10.1111/oik.04103.

[学会発表]（計7件）

1. 川津一隆, 潮雅之, Van Veen Frank, 近藤倫生. 「行動」と「生態」をつなぐ：長期昆虫群集動態の時系列解析. 第65回日本生態学会札幌大会. 2018年3月.
2. 川瀬貴礼, 川津一隆, 京極大将, 長田穰, 近藤倫生. 動態の変化は「本当に」相互作用が原因か？：マメゾウムシ実験系の時系列解析. 第65回日本生態学会札幌大会. 2018年3月.
3. Kawatsu, K., Yamanaka, T. & Matsumura, M. Empirical dynamic modelling revealed the area-wide herbivore-induced interaction between the two rice planthoppers. 第33回個体群生態学会. 2017年10月.

4. 川津一隆, 行動の多様性は群集を安定化させる：密度依存と複雑性-安定性関係, 第 61 回日本応用動物昆虫学会, 2017 年 3 月.
5. 川津一隆, 生物の共存に果たす密度依存の重要性：非線形時系列解析を用いた動的群集での検証, 第 64 回日本生態学会, 2017 年 3 月.
6. 川津一隆, 動態を駆動する‘行動’を推理する：マメゾウムシ実験系の非線形時系列解析, 日本動物行動学会第 35 回大会, 2016 年 11 月.
7. Kawatsu, K. & Kishi, S. Identifying critical interaction in complex competition dynamics between bean beetles. 32nd Annual Meeting of the Society of Population Ecology. 2016 年 11 月.

[その他]

ホームページ等

Kazutaka KAWATSU Web Page

www.somany-frogs.com

6. 研究組織

(1) 研究代表者

川津 一隆 (KAWATSU, Kazutaka)

龍谷大学・科学技術共同研究センター・博士研究員

研究者番号：20747547