

令和 3 年 6 月 21 日現在

機関番号：82708

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2020

課題番号：18K14801

研究課題名（和文）多様な生物群集で成り立つ「生物多様性と生態系機能」理論の予測と検証

研究課題名（英文）Revealing biodiversity and ecosystem functioning relationship for random community

研究代表者

長田 穰 (Osada, Yutaka)

国立研究開発法人水産研究・教育機構・本部・任期付研究員

研究者番号：90750084

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 1,900,000円

研究成果の概要（和文）：本研究課題では、ネットワーク理論を用いて多種系の微分方程式から平衡解における生態系機能の解析解を近似的に計算する手法を考案し、ランダム群集（生物間相互作用の値が確率分布によって決まっている群集）において生物多様性（生物種数・結合度・相互作用強度・相互作用タイプの混合度）と生態系機能（平均・分散）の関係性を導くことに成功した。導いた関係性は数値シミュレーションにより数値的にもよく成り立つことを確認した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生態系は多様な生物を通して、食料資源の生産や大気・水環境の維持といった多くの機能を人類に提供している。生態学では「多様な生物を含む生態系ほど高い機能を発揮する、安定した機能を発揮する（生物多様性と生態系機能の関係性）」という予測が生産者群集を中心に研究され確かめられてきた。本研究課題では、これまでの理論予測を拡張し、多様な相互作用をしている群集で成り立つ新しい理論予測を考案した。特に、生物間相互作用ネットワークの特性が生態系機能に与える影響を解析的に初めて明らかにした。国連では2021-2030年度を「生態系回復の10年」と位置付けており、本研究課題はそれらの取組に役立つ重要な成果である。

研究成果の概要（英文）：In this study, we proposed an approximation method to derive the ecosystem functions from differential equations of multi-species systems using network theory, and analytically predicted the biodiversity (number of species, connectance, interaction strength and interaction types) and ecosystem functioning (mean and variance) relationships for random communities. Our theoretical predictions were confirmed by numerical simulations consisting of 10-50 species.

研究分野：群集生態学

キーワード：生態系機能 生物多様性 生物間相互作用 ランダム行列 ネットワーク理論 複雑性と安定性

1. 研究開始当初の背景

生態系は多様な生物を通して、食料資源の生産、有害物質の分解、大気・水環境の維持、自然災害の緩和といった多くの機能を人類に提供している。生態学や環境学の分野では、こうした生態系がもつ機能（生態系機能）がどのように安定して維持されるのかを解明することが最大の研究課題とされてきた。なかでも、この二十年とりわけ多くの関心が払われてきたのが生物多様性と生態系機能の関係性（Biodiversity and Ecosystem Functioning; B-EF）である。最も有名な研究は Tilman (1999, 2014) らによる「生物量が互いに無関係に（あるいは反発して）変動するとき、生物多様性が増加するほど生態系機能は安定して発揮される」という理論予測である（ポートフォリオ効果と負の共分散効果）。これらの成果は「生物が多様な生態系ほど優れた機能をもつ」という古くからの議論を裏付けるものであった。

しかし、生態系とは「多くの生物が相互作用する」総体であり、一般的に、生物量が生物間で無関係に（あるいは反発して）変動している訳ではない。そのため、この特別な想定から導かれる「生物が多様な生態系ほど優れた機能をもつ」という現象が野外の生態系でどれほど成り立っているのかについては未解決の問題であった。現在、地球規模の人為的な環境変化によって、人類はこれまでに経験したことのない急激な生物多様性の減少と生態系機能の低下に直面している。生態系機能に対する地球規模の環境変化の影響を評価・予測するためにも、一般的な相互作用理論に基づいた B-EF 関係性を明らかにすることは急務である。

2. 研究の目的

本研究課題の目的は、複雑な生物間相互作用が存在する場合にも通用する B-EF 関係性の理論予測を解析的に得ることである。一般的な理論予測を得るため、生物間相互作用が適当な確率分布に従うランダム群集を用いて解析を行った（ランダム群集を用いることで、特定の相互作用ネットワーク構造に依存しない理論予測を得ることができる）。

3. 研究の方法

- (1) 複雑な生物間相互作用を考慮して、多種系の微分方程式を正確に解くことはできない。そこで本研究課題では、既存の研究成果を発展させ、ネットワーク理論を用いた新しい近似計算法を考案した。
- (2) 考案した計算法により生態系機能の平衡解を近似的に求めた後、生物間相互作用の強度が確率分布に従うとして、ランダム群集における生態系機能の期待値および変動係数を解析的に導出した。
- (3) 数値シミュレーションにより、(2)の理論予測が数値的にも良く成り立つことを確認した。

4. 研究成果

(1) 複雑系における生態系機能の近似解の導出法

次の S 種系の微分方程式からなるシステムを考える。 x_i を各生物種の生物量とする。

$$\frac{d}{dt} x_i = x_i(r_i - s_i x_i) + \sum_{j=1, j \neq i}^S A_{ij} x_i x_j - \sum_{j=1, j \neq i}^S B_{ij} x_i x_j, \quad [1]$$

右辺の第1項が自己成長の動態を、第2項と第3項がそれぞれ正と負の生物間相互作用による動態を表している ($A_{ij} \geq 0$ and $B_{ij} \geq 0$)。本研究では、次の3つの近似を導入する (Gao et al. 2016; Tu et al. 2017)。

$$\frac{M_{ij}}{\sum_j M_{ij}} \cong \frac{\sum_i M_{ij}}{\sum_j \sum_i M_{ij}}, \quad \mathbb{E}[F(X)] \cong F(\mathbb{E}[X]), \quad \text{and} \quad \mathbb{E}[XY] \cong \mathbb{E}[X] \mathbb{E}[Y]$$

これらの近似より、 S 種系の方程式は3つの方程式によって容易に解くことが可能になる。

$$\frac{d}{dt} x_i = x_i(r_i - s_i x_i + u_i^{A, \text{in}} R - u_i^{B, \text{in}} C),$$

$$\frac{d}{dt} R = R\{r_R - (s_R - \beta_{RR}) R - \beta_{RC} C\},$$

$$\frac{d}{dt} C = C\{r_C + \beta_{CR} R - (s_C + \beta_{CC}) C\}.$$

ここで、

$$u_i^{M, \text{in}} = \sum_{j=1}^S M_{ij}, \quad u_j^{M, \text{out}} = \sum_{i=1}^S M_{ij}, \quad R = \frac{\sum_{i=1}^S u_i^{A, \text{out}} x_i}{\sum_{i=1}^S u_i^{A, \text{out}}} \quad \text{and} \quad C = \frac{\sum_{i=1}^S u_i^{B, \text{out}} x_i}{\sum_{i=1}^S u_i^{B, \text{out}}}.$$

$$\beta_{RR} = \frac{\sum_{i=1}^S u_i^{A, \text{out}} u_i^{A, \text{in}}}{\sum_{i=1}^S u_i^{A, \text{out}}}, \quad \beta_{RC} = \frac{\sum_{i=1}^S u_i^{A, \text{out}} u_i^{B, \text{in}}}{\sum_{i=1}^S u_i^{A, \text{out}}}, \quad \beta_{CR} = \frac{\sum_{i=1}^S u_i^{B, \text{out}} u_i^{A, \text{in}}}{\sum_{i=1}^S u_i^{B, \text{out}}}, \quad \beta_{CC} = \frac{\sum_{i=1}^S u_i^{B, \text{out}} u_i^{B, \text{in}}}{\sum_{i=1}^S u_i^{B, \text{out}}}.$$

$$r_R = \frac{\sum_{i=1}^S u_i^{A, \text{out}} r_i}{\sum_{i=1}^S u_i^{A, \text{out}}}, \quad s_R = \frac{\sum_{i=1}^S u_i^{A, \text{out}} s_i}{\sum_{i=1}^S u_i^{A, \text{out}}}, \quad r_C = \frac{\sum_{i=1}^S u_i^{B, \text{out}} r_i}{\sum_{i=1}^S u_i^{B, \text{out}}} \quad \text{and} \quad s_C = \frac{\sum_{i=1}^S u_i^{B, \text{out}} s_i}{\sum_{i=1}^S u_i^{B, \text{out}}}.$$

である。上記の連立方程式から平衡解が得られる

$$R^* = \frac{r_R s_C + r_R \beta_{CC} - r_C \beta_{RC}}{(s_R - \beta_{RR})(s_C + \beta_{CC}) + \beta_{CR} \beta_{RC}}$$

$$C^* = \frac{r_C s_R + r_R \beta_{CR} - r_C \beta_{RR}}{(s_R - \beta_{RR})(s_C + \beta_{CC}) + \beta_{CR} \beta_{RC}},$$

$$x_i^* = \frac{1}{s_i} \{r_i + u_i^{A, \text{in}} R^* - u_i^{B, \text{in}} C^*\}$$

次節以降の導出では方程式のパラメータが任意の確率分布に従うと仮定するが、上記の平衡解より自己抑制 s_i が乱数の場合、負の生物量をもつ非現実的な状況が生じやすい。そこで本研究では、この状況を避けるため $s_i = s$ と定数として扱う。最後に、「 N 種の機能を発揮する生物 (functional species) の生物量の重みづけ和」を生態系機能と考えることで解析解が得られる。

$$EF = \sum_{i \in \{\text{functional species}\}} w_i x_i^*,$$

w_i は各生物が生態系機能に貢献する重みであり、機能を発揮する生物以外は0となる。生態系機能の統計的性質として、次の3つの量を計算する。

$$\text{期待値: } \mu_{\text{EF}} = \mathbb{E} \left[\sum_{i \in \{\text{functional species}\}} w_i x_i^* \right] = \mathbb{E}[\text{EF}]$$

$$\text{群集間の変動係数: } \delta_{1,\text{EF}} = \frac{\sqrt{\mathbb{V}[\sum_{i \in \{\text{functional species}\}} w_i x_i^*]}}{\mathbb{E}[\sum_{i \in \{\text{functional species}\}} w_i x_i^*]} = \frac{\sqrt{\mathbb{V}[\text{EF}]}}{\mathbb{E}[\text{EF}]}$$

$$\text{群集内の変動係数: } \delta_{2,\text{EF}} = \frac{\sqrt{\sum_{i \in \{\text{functional species}\}} \mathbb{V}[w_i x_i^*]}}{\sum_{i \in \{\text{functional species}\}} \mathbb{E}[w_i x_i^*]} = \frac{1}{N} \frac{\sqrt{\mathbb{V}[x_i^*]}}{\mathbb{E}[x_i^*]}$$

本研究では定性的に結果を左右しないため、 $w_i = w$ と重みを定数として扱うこととする。

(2) ランダム群集における B-EF 関係性の理論予測

ランダム群集における B-EF 関係性の理論予測を得るため、1式の A と B をランダム行列として扱う。生物間相互作用は結合度 c の確率で生じ、そのうち正の生物間相互作用が p の確率（負の生物間相互作用が $q=1-p$ の確率）で生じるとする。このとき、 A_{ij} は成分が確率 cp で $P(\mu_A, \sigma_A^2)$ の確率分布から決まり、確率 $1-cp$ で 0 となる行列である。同様に、 B_{ij} は成分が確率 cq で $P(\mu_B, \sigma_B^2)$ の確率分布から決まり、確率 $1-cq$ で 0 となる行列となる。 $P(\mu, \sigma^2)$ は平均 μ と分散 σ^2 をもつ任意の確率分布である。

上記のランダム群集を考慮したとき、デルタ法の近似を用いて次の理論予測が得られる。

$$\mu_{\text{EF}} = \frac{wNE[r]}{s - (S-1)\mathbb{E}_{A-B}}$$

$$(\delta_{1,\text{EF}})^2 \cong \frac{\mathbb{V}[r]}{\mathbb{E}[r]^2} \left\{ \frac{1}{S} + \frac{S-N}{SN} \left(\frac{s - (S-1)\mathbb{E}_{A-B}}{s} \right)^2 + \frac{S-1}{S} \frac{\mathbb{V}_{A+B} + \mathbb{U}_{A+B}}{s^2} \right\} \\ + \frac{S-N}{SN} \frac{(S-1) \mathbb{V}_{A+B} + S\mathbb{U}_{A+B}}{s^2} + \frac{S-1}{S} \frac{\mathbb{V}_{A+B}}{(s - (S-1)\mathbb{E}_{A-B})^2}$$

$$(\delta_{2,\text{EF}})^2 \cong \frac{1}{N} \frac{\mathbb{V}[r]}{\mathbb{E}[r]^2} \left\{ \frac{1}{S} + \frac{S-1}{S} \left(\frac{s - (S-1)\mathbb{E}_{A-B}}{s} \right)^2 + \frac{S-1}{S} \frac{\mathbb{V}_{A+B} + \mathbb{U}_{A+B}}{s^2} \right\} \\ + \frac{1}{N} \frac{S-1}{S} \left\{ \frac{(S-1) \mathbb{V}_{A+B} + S\mathbb{U}_{A+B}}{s^2} + \frac{\mathbb{V}_{A+B}}{(s - (S-1)\mathbb{E}_{A-B})^2} \right\}$$

ここで、

$$\mathbb{E}_{A-B} = cp\mu_A - cq\mu_B, \quad \mathbb{V}_{A+B} = cp\sigma_A^2 + cq\sigma_B^2, \quad \text{and} \quad \mathbb{U}_{A+B} = cp(1-cp)\mu_A^2 + cq(1-cq)\mu_B^2.$$

である。機能を発揮する生物が生物種数に比例する場合について、解析的な理論予測と数値シミュレーションの結果を図1に示す。

(4) 理論予測のまとめ

本報告ではページ数が限定されていることから、一般的な理論予測の導出や関連する理論予測の導出を省略した。下記に主要な解析結果を示す。

①ランダム群集において、生物種数 S と生態系機能を発揮する生物 N の関係に依存して、生物

多様性と生態系機能の関係性は定性的に大きく変化する。

②生物種数の増加により生態系機能を発揮する生物の増加が想定される場合、種数の増加によって生態系機能は増加するとともに、種数の増加によって(多くの場合)生態系機能は安定化する。また、相互作用数・相互作用強度の増加によって(多くの場合)生態系機能は不安定化する。

③相互作用網の対称性や異質性も生物多様性と生態系機能の関係性を定量的に大きく変化させる。

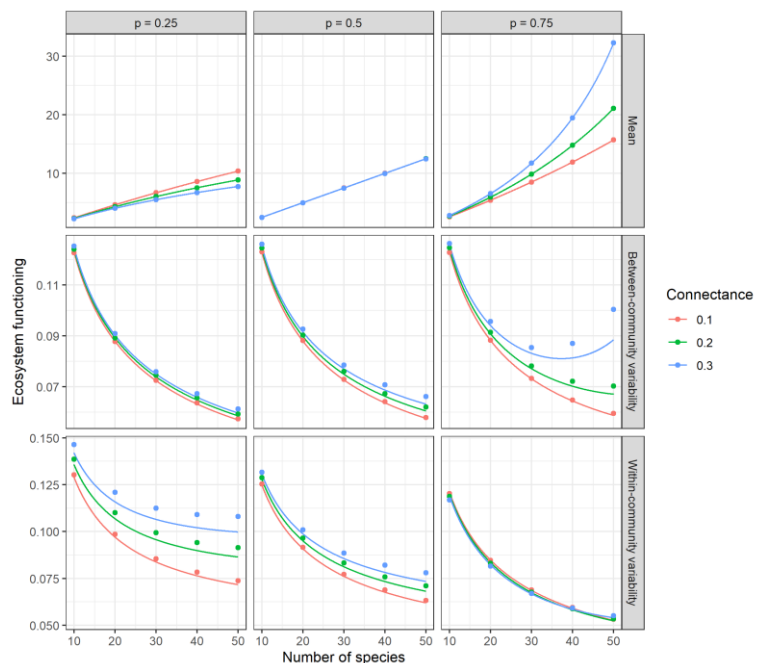
導出された理論予測のほとんどは実証的に確認されていないものであるため、今後の研究で野外のデータを使って実証していく必要がある。

引用文献

- D. Tilman. 1999. The Ecological consequences of changes in biodiversity: a research for general principle. Ecology 80: 1455-1474.
- D. Tilman, F. Isbell, J. M. Cowles. 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 45: 471-93.
- J. Gao, B. Barzel, A. Barabasi. 2016. Universal resilience patterns in complex networks. Nature 530: 307-312.
- C. Tu, J. Grilli, F. Schuessler, S. Suweis. 2017. Collapse of resilience patterns in generalized Lotka-Volterra dynamics and beyond. Phys. Rev. E 95: 062307

図表

図1：導出された B-EF 関係性の理論予測（機能を発揮する生物が生物種数に比例する場合）。各パネルの横軸は生物種数、縦軸は生態系機能（上段：期待値、中段：群集間の変動係数、下段：群集内の変動係数）を表す。実線は解析解、点は数値解の結果である。一般的に近似により変動係数が過小評価される傾向にあるが定性的な影響は小さい。結合度の違いを色によって表され、相互作用の正負の混合度はパネルの列によって示される。この解析の条件下では、多くの場合において種数の増加は機能の期待値の増加と変動係数の減少（安定化）を同時に引き起こす。



5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計1件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 長田穰・近藤倫生
2. 発表標題 生物群集の複雑さと生態系機能の関係
3. 学会等名 日本生態学会第67回全国大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------