

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 19 日現在

機関番号：14602

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26440239

研究課題名(和文)点パターンの定量化に注目した空間生態学の新たな数理的展開

研究課題名(英文) Spatial modeling in ecology as point pattern dynamics

研究代表者

高須 夫悟 (TAKASU, Fugo)

奈良女子大学・自然科学系・教授

研究者番号：70263423

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：空間生態学における空間個体群動態を点パターンダイナミクスとして定式化する研究に取り組んだ。点パターンの1次構造(点密度)と2次構造(2点からなるペア距離分布)に注目し、1次と2次構造に関する力学系モデルを導出した。具体的には、点パターンダイナミクスを確率過程として再現するシミュレーションと、1次・2次構造に関する力学系の比較である。力学系モデルには3次構造(3点からなるトリプレット)が含まれるが、これを低次構造で近似する方法(モーメントクローザー)に取り組んだ。点の出生と死亡が無い場合においては、簡単なモーメントクローザーで非常に精度よくシミュレーションを記述できることを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：I have revisited classical spatial population models described such as patch model, lattice model, reaction diffusion model in terms of "point pattern dynamics". These models have been implemented as stochastic point pattern dynamics. I have derived a set of deterministic dynamics of the 1st order (density of points) and the 2nd order (distribution of distances in pair made by two points) which are expected to describe simulations. Triplet density made by three points appears in the dynamics. With a simple moment closure, the derived deterministic dynamics quite well describes stochastic simulation results, especially when birth and death of points are ignored. I have established the way how classical population dynamics (competition, prey-predator, epidemic models, etc.) can be translated to stochastic point pattern dynamics.

研究分野：数理生物学

キーワード：基礎生物学 生態・環境 数理モデル

1. 研究開始当初の背景

従来の空間生態学では、実証研究・理論研究の両者において、主に点パターンの1次構造(個体密度)と2次構造(ペア密度)に注目した議論がなされてきた。これに対し、研究代表者は過去数年、個体の視点に基づく空間個体群動態並びに進化動態の数理的研究に取り組む中で、1次構造と2次構造では把握できない点パターンの高次構造の存在を仮定し、3個体からなるTriplet密度の定量化に取り組んできた。Tripletに注目することで初めて浮かび上がると予想されるパターンとしては、多数の個体が帯状に分布するパターンがある。「帯」は直線的でも螺旋的でもよいが、要するに縞状帯を示す点パターンではつづれたTripletがより多くなることで、帯を持たない点パターンと定量的な区別がつく、という着想に基づくものである。

主に物理現象を対象に発展してきた力学系の数理的研究では、対象系が複雑な振る舞いを示す場合、最初に系を低次項(たとえば1次モーメントとしての平均値、空間生態学の場合は平均場近似)で記述し、低次項で記述できない部分をより高次の項(たとえば2次モーメントとしての分散、空間生態学の場合はペア相関関数を用いた集中度)で補正することで対象系の振る舞いに迫るアプローチがとられてきた。このアプローチでは、より高次の項が次々と現れ、ある次数で力学系が閉じないという問題が一般に生じる。

しかし、Triplet密度の性質に関する研究を進める中で、研究代表者は予想外の可能性「任意の点パターンは1次構造と2次構造のみで一意に決まる」を見いだした。すなわち、2点間の距離の情報(1次+2次構造)だけから元の点パターンが完全に再現できる可能性である。これがもし一般に成立するならば、点パターンの3次以上の高次構造はすべて1次と2次の構造に従属することになり、1次と2次の構造が点パターンの性質を完全に特徴付けることになる。点パターンの定量化に関する本質的な疑問が残るのである。

2. 研究の目的

生態学において空間構造が果たす役割が広く認知されるようになって久しい。空間の重要性は90年代以降空間生態学として注目され、環境保全等の実用的問題にも関わる重要な問題である。

近年の技術発達により、個体の位置情報を直に読み取り、集団の空間分布を点パターンとして取り扱う事例が普及しつつある。本研究は点パターンの定量化の本質に迫ることを試みる。先行研究により、1次構造としての個体密度(点の数)と2次構造としてのペア密度(2点からなるペアの数)が点パターンを一意に決める可能性が示唆されている。3次以上の高次構造は1次2次構造に完全に従属するという予想外の問題に取り組む空間生態学における新たな数理的研究の先駆

けとなることを目指す。

3. 研究の方法

1) 自由度3を持つTriplet密度の次元縮約とその定量化を行い、解析的に導出可能と思われる完全ランダムネスCSRならびに多変量正規分布に従う点パターンについて低次構造との関係を解明し、点パターンの定量化の本質を明らかにする。次に、2) 様々な系に対し、個体ベースの空間個体群動態を記述するモーメントダイナミクスにおけるTriplet密度を1)で解明した個体密度とペア密度の組み合わせで記述する。さらに、モーメントダイナミクスと個体ベースモデルのシミュレーションを比較することで、1)で得た関係式の妥当性を検証する。

具体的には以下の方法を用いる。

1) 点パターンの3次構造の定義並びにその定量化と低次構造との関係の解明

3つの点で表現されるTripletは本来自由度3を持ち、完全な定量化には3つの独立変数が必要となる。しかし解析的な取り扱いを進めるためには本質のみを残した次元縮約が必要となると思われる。Tripletの場合、その「大きさ」と「つづれ具合」の定量化が鍵を握り、次元を3から2に落とすことが考えられる(候補として、2辺の長さの平均値とその2辺が挟む角度、が考えられる)。Triplet密度、即ち、大きさとつづれ具合の分布は、CSR点パターンに対しては解析的に導出可能である。CSR点パターンは、各点が互いに独立に分布し空間構造を持たない点パターンであり、特徴的な空間分布(集中分布、帯状分布など)を抽出する基準となる。次に、ある方向に伸びる帯状パターンを示す2変量正規分布(解析的に取り扱いやすい正規分布を仮定する)に従う点パターンに対し、ペア密度、Triplet密度を解析的に導出し、Triplet密度がペア密度の組み合わせとして表現可能かどうかを確認する。さらに、一般的な帯状点パターンに対し、Triplet密度とペア密度を数値的に求め、CSRと2変量正規分布を示す点パターンで得られた関係式が成立するかどうかを確認する。

2) Triplet密度を個体密度とペア密度で記述したモーメントダイナミクスの導出並びにその振る舞いの解析

Triplet密度は従来、個体密度とペア密度のごく簡単な組み合わせで近似されてきた(いわゆるモーメントクロージャー)。しかし、3次以上の構造は1次と2次構造に完全に従属するという本研究の予想では、Triplet密度は個体密度とペア密度を組み合わせた形で表現可能と考えられる。1次と2次構造で表現されたTriplet密度を用いてモーメントダ

イナミクスを数値的に解き、従来想定されていた単純なモーメントクロージャーを用いた場合との比較を行う。

3) 個体群動態の古典的モデル(競争系、捕食系、感染動態などのモデル)を確率論的プロセスとして構成し、シミュレーションモデルの開発とその振る舞いの解析、ならびに1次と2次構造に関する決定論的力学系との比較を行う。

4. 研究成果

研究成果は以下の通りである。

1) トリプレットに注目した点パターンの定量化を行い、つぶれた三角形の多寡により、帯状点パターンの検出方法を確立した。2次構造と3次構造を測定する際に従来無視してきた領域境界の影響を取り除く方法に取り組み、境界の影響を除いたトリプレット密度の導出方法を確立した。

2) 点パターンダイナミクスに関する様々なシミュレーションモデルを開発した。具体的には、2種競争系モデル、捕食モデル、感染症 SIS、SIR モデルを点パターンダイナミクスとして再現する確率論的シミュレーション実装方法を確立した。各点に状態変化率(出生による新規個体生成、死亡による消滅、感染状態などの状態変化)を割り当て、確率的に出生・死亡・状態変化を実現する方法である。さらにシミュレーション結果を解析的に記述する1次と2次構造に関する決定論的力学系を導出した。感染症の点パターンに関しては、各点が様々な状態をとるマーク付き点パターンダイナミクスとなる。感染症モデルに関しては、出生死亡がない点パターンダイナミクスにおいて、シミュレーション結果をきわめて精度よく力学系モデルで記述できた。

3) 点パターンとしての模様の定量化に取り組んだ。生物種の多くは捕食回避や対捕食者警告として多様な模様を持つ。「模様」の定量化は古くから様々なアプローチに基づく試みが行われてきたが、模様を点パターンとして見なすことで、ペア密度分布の関数型を用いて定量化する試みに取り組んだ。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 6 件)

1. Tuyen Van Nguyen, Young-Seuk Park, Chang-Sik Jeoung, Won-Il Choi, Yong-Kuk Kim, Il-Hyo Jung, Nanako Shigesada, Kohkichi Kawasaki, Fugo Takasu, Tae-Soo Chon (2017)

Spatially explicit model applied to pine wilt disease dispersal based on host plant infestation. *Ecological Modelling* 353:54-62.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.10.022> 査読あり

2. Frode Fossøy, Michael D. Sorenson, Wei Liang, Torbjørn Ekrem, Arne Moksnes, Anders P. Møller, Jarkko Rutila, Eivinn Røskoft, Fugo Takasu, Canchao Yang and Bård G. Stokke (2016) Ancient origin and maternal inheritance of blue cuckoo eggs. *Nature Communications* 7, Article number: 10272.

doi:10.1038/ncomms10272 査読あり

3. Wei Liang, Canchao Yang and Fugo Takasu (2016) Modeling the cuckoo's brood parasitic behavior in the presence of egg polymorphism. *Journal of Ethology* 34:127-132. DOI 10.1007/s10164-015-0455-3 査読あり

4. Bård G. Stokke, Eivinn Røskoft, Arne Moksnes, Anders Pape Møller, Anton Antonov, Frode Fossøy, Wei Liang, Germán López-Iborra, Csaba Moskát, Jacqui Shykoff, Manuel Soler, Johan R. Vikan, Canchao Yang and Fugo Takasu (2016) Disappearance of eggs from nonparasitized nests of brood parasite hosts: the evolutionary equilibrium hypothesis revisited. *Biological Journal of the Linnean Society* 118:215-225. 査読あり

5. Chiho Kaito, Ulf Dieckmann, Akira Sasaki and Fugo Takasu (2015) Beyond pairs: definition and interpretation of third-order structure in spatial point patterns. *Journal of Theoretical Biology* 372:22-38. doi 10.1016/j.jtbi.2015.02.004. 査読あり

6. Canchao Yang, Fugo Takasu, Wei Liang, and Anders P. Møller (2015) Why cuckoos should parasitize parrotbills by laying eggs randomly rather than laying eggs matching the egg appearance of parrotbill hosts?. *Avian Research* 6:5 DOI 10.1186/s40657-015-0014-1. 査読あり

[学会発表](計 8 件)

1. A spatial modeling of egg mimicry in avian brood parasitism. Fugo Takasu. The Joint annual meeting of the Japanese society for mathematical biology and the society for mathematical biology. MS59 Understanding mimicry — evolutionary and developmental dynamics of signal sharing. Oral 20min. 8/1 14:20- 14:40. JSBM/SMB Osaka 2014 7/28- 8/1, 2014. Grand Cube Osaka.

2. Modeling the maintenance of egg polymorphism over geographic scale. Fugo Takasu. Oral 15min. 8/20 16:30- 16:45

3. Modeling the spatial spread of the pine wilt disease - an individual-based approach. Fugo Takasu. IUFRO 2014, International Union of Forest Research Organizations at the technical session G-17(94) Changes in distributional

ranges in a changing world. Oct 7 15:30- 18:00, Oct 5-11, 2014, Salt Lake City, USA.
4. Spatial epidemic models as a point pattern dynamics. Fugo Takasu. Symposium organizer "Advances in spatial ecology" on 28 August 2015, JSMB CJK 20015, Doshisha University 26- 29 August 2015.
5. Modeling spatial spread of the pine wilt disease - an individual-based approach and a spatial modeling of egg mimicry in avian brood parasitism. Fugo Takasu. at VNU University of Science 9:00- 11:00 on 2 November 2015.
6. Hidden Markov Model as a tool to study animal behaviors. Fugo Takasu. 10 November 2015 at the Institute of forestry and environmental sciences, Chittagong University
7. Spatial population dynamics as a point pattern dynamics. Fugo Takasu. Symposium - What is a good model? Evidential statistics, information criterion and model evaluation. 14:45- 15:30 on 13 Jan 2016, 統計数理研究所 2016年1月12-13日
8. Point pattern dynamics - a challenge to work on spatial population dynamics. Fugo Takasu. 2016/11/4 at VNU NUS Miniworkshop "Selected topics in mathematical modeling"

〔図書〕(計 1 件)

1. 招かれない虫たちの話 虫がもたらす健康被害と害虫管理, 第 11 章「感染症流行の数理的研究」執筆 高須夫悟 153-162 ページ, 日本昆虫科学連合編、東海大学出版部 2017年3月20日 ISBN978-4-486-02125-4

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

取得状況(計 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等
<http://gi.ics.nara-wu.ac.jp/~takasu/>

6 . 研究組織

(1)研究代表者

高須 夫悟 (TAKASU Fugo)
奈良女子大学・自然科学系・教授
研究者番号：70263423

(2)研究分担者

()

研究者番号：

(3)連携研究者

()

研究者番号：

(4)研究協力者

()