

令和 5 年 6 月 19 日現在

機関番号：82101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03010

研究課題名(和文) 広域環境変動下での生物群集レジリエンス評価・予測に関する研究

研究課題名(英文) Evaluation and prediction of the resilience of biological communities under global environmental change

研究代表者

角谷 拓 (Kadoya, Taku)

国立研究開発法人国立環境研究所・生物多様性領域・室長

研究者番号：40451843

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,100,000円

研究成果の概要(和文)：気候変動や土地利用の集約化・放棄など大規模・広域的な環境変動の生態系への影響が顕在化している。本研究は、広域的な環境変動に対する生態系の応答予測の汎用的な枠組みを作ることを目的とし、生物群集を構成する多数の生物間の相互作用を明示的に考慮する同時分布推定モデルを活用することに加え、生物群集組成の安定性を評価・定量化する新手法「エネルギーランドスケープ解析」を拡張し、これまで困難であった、群集の安定性の広域的な定量化や安定性自体の環境依存性の解明を可能にする手法を構築した。さらに、微生物群集や、国内、ヨーロッパ、北米地域から収集した淡水魚類群集データを対象に上記の手法を適用・検証した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、生態系の環境応答予測の普遍的な枠組みを構築することで、生物群集内の生物間相互作用を明示的に考慮し、これまで理論や実験等では困難であった複雑な野外群集全体を対象として安定性の広域的な定量化や安定性自体の環境依存性の解明につながる方法論を確立した。

研究成果の概要(英文)：The impacts of global environmental changes, such as climate change and land use intensification and abandonment, on ecosystems are becoming increasingly apparent. This study aims to create a general framework for predicting the response of ecosystems to global change. Specifically, we aimed to (1) utilize a simultaneous distribution estimation model that explicitly considers the interactions among the many organisms that make up a community, (2) extend Energy Landscape Analysis recently introduced to the area of ecological research to evaluate and quantify the stability of community composition, which has been a difficult task, especially at large scales. In addition, we applied and verified the above methods to microbial communities, and to freshwater fish communities of which observation data were collected in Japan, Europe, and North America.

研究分野：保全生態学

キーワード：生物多様性 生物群集 生物間相互作用 安定性

1. 研究開始当初の背景

地球規模での人間活動の増大により、気候変動や集約的な土地利用の拡大など大規模・広域的な環境変化が顕在化している。このような大規模な環境変化は、災害の頻発や食料生産の不安定化などを通じて直接社会・経済に影響を及ぼすだけでなく、人間社会が基盤としている生態系にも広域的な影響を与える(Scheffers et al 2016)。広域的な環境変動に対する生態系の応答を予測するアプローチとしては、生物分布推定モデル (Species Distribution Model) がよく用いられる。生物分布推定モデルでは、生態系を構成する個々の生物種ごとに、様々な環境下で分布する/しない (生起) パターンを観測し、環境に対する生起パターンの依存性を推定・定量化することで、環境変動下での生起パターンの予測を行う。この手法を用いることで、例えば、温暖化が進行した場合に、分布域の縮小リスクの高い種群の評価が可能になる。一方で、従来型の生物分布推定モデルでは、生態系内で、食う-食われる、競争などの生物間相互作用をもつ種を独立に扱うため、環境の変化に対する生態系全体の応答を予測することが難しい。例えば、温暖化の進行によって、高温に脆弱な種の分布が縮小し、それまで競争によって抑制されていた別の種の分布が拡大するといった事象は、従来型の生物分布推定モデルでは、評価・予測することができない。

このような従来型の生物分布推定モデルがもつ制約の解消をめざして、近年、同時生物分布推定モデル (Joint Species Distribution Model) とよばれる手法が提唱・開発されるようになってきている (Pollock et al 2014)。同時モデルの特徴は、ある生物種の生起が他種の生起パターンに影響を及ぼすという関係性を明示的に記述・定量化する点にある。そのため、環境の変化により生じる生起確率の変化が他種の生起確率に波及する事象を評価・予測することが可能になる。同時モデルは環境変動下での生態系の応答予測手法として、大きな潜在力をもっているが、計算機性能の向上とそれを背景とした統計科学の発展とともに可能となった新しいツールであることもあり、様々なモデル構造・手法が乱立しており、観測での要件や解析結果の解釈なども含めて、汎用的な枠組みとはなっていない。

環境変動に対する生態系の応答予測において考慮すべきもう一つの重要な点は、個々の種が相互作用しながら群集としてまとまることで創発される生態系レベルの特性である。特に、生態系の多様性や機能の恒常性・安定性や、外部からの攪乱に対する系の復帰力であるレジリエンスが、環境変動にどのような応答するかは、生態系管理や気候変動適応を検討する上で予測が欠かせない。生態系に安定性やレジリエンスをもたらす機構の理解は、基礎的にも応用的にも魅力の高い研究課題として、これまで多くの研究がなされ、構成する生物種・機能群の多様性 (Tilman and Downing 1994)、キーストーンとなる生物種の存在 (Kadoya et al 2018)、群集内の生物間相互作用の強度分布 (McCann et al 1998) などが重要な影響をもつことが明らかになってきた。一方で、これらの研究は、生態系という複雑系を対象とすることから、現実を模した理論研究や、その一部を取り出した比較的単純な実験システムでの実証にとどまっており、現実の複雑系全体を対象として広域スケールに展開する必要がある、環境変化への応答予測の実現との間には、まだ非常に大きなギャップが存在している。

以上のように、生物間の相互作用を扱うことのできる同時モデルを汎用的な評価・予測ツールとして確立するとともに、どのように生態系レベルの特性の予測に拡張できるのかという点が、広域的な環境変動の生態系応答予測における重要な問いとなっている。一方で、この課題の解決のカギとなる研究が他分野で進展している。脳科学分野では、複数の脳部位の発火の生起パターンを同時モデルによってモデル化し、推定されたモデルにエネルギーランドスケープ解析と呼ばれる手法を応用することで、安定的に発火しやすい部位の組み合わせの解明など脳活動の動態解析に成功を収めている (Watanabe et al. 2013)。ここで活用された解析の枠組みの拡張・応用が、観測データにもとづくレジリエンス解析を可能にすることを通じて、生態系応答予測におけるブレークスルーにつながることを期待されている。

2. 研究の目的

本研究は、生態系の環境応答予測の普遍的な枠組みを作ることを目的とする。特に、生物群集内の生物間相互作用を明示的に考慮し、これまで理論や実験等では困難であった、複雑な野外群集全体を対象として安定性の広域的な定量化や安定性自体の環境依存性の解明を可能にする手法の開発を行う。その上で、漁業、レジャー等を通じて人間社会にも直接的な貢献が大きく、気候変動や土地利用など様々な人間活動に感受性が高い淡水魚類群集を事例に、上記の手法を適用・検証する。

3. 研究の方法

(1) 解析モデルの開発

本研究では、大規模な生物分布情報から種の生起性を定量化するための統計モデルとして Pairwise maximum entropy model を利用する。このモデルは、ある群集組成が生じる確率 P を、環境と生物間相互作用にもとづいて複合的に推定するモデルである。モデルに含まれるパラメータは、観測データである群集組成と環境因子から最尤法で推定できる。推定されたパラメータは、各種が他種や環境要因から受ける影響の正負やその大きさを表しており、種レベルの特徴が

群集レベルの環境応答にどのような役割を果たしているかを理解するための基盤となる。

さらに本研究では、エネルギーランドスケープ解析の手法を新規開発し、数十種以上を含む生物群集組成の決定機構（安定な群集組成の数やそれらの関係性など：エネルギーランドスケープの構造に反映される）の解明に利用する。

(2) 淡水魚類群集への適用

上記モデルの適用・検証のために、各地域の研究協力者と連携しつつ、大規模な淡水魚類の群集組成の観測データを収集する。湖沼生態系については、カナダ(671湖沼)、スウェーデン(1140湖沼)、日本(44湖沼)を対象に情報収集する。また、各魚種の環境に対する応答を定量化するために、気候値(1kmグリッドの日・月別気温・降水量)に加えて、湖沼面積、水深、水質、土地利用、標高情報を全湖沼共通で整備する。上記のデータセットに Pairwise maximum entropy model を適用し、3 - 1において開発したモデルの現実系への提供可能性を検証する。

4. 研究成果

(1) 生態学的データに適用するためのエネルギー地形(ランドスケープ)解析手法の開発・拡張

生物群集は多くの場合数十種を超える多数の構成種からなり、その組成は様々な環境因子と密接に関係している。しかし、従来のエネルギー地形解析は、多数の種を含むデータへの適用において効率的でなく、環境因子の影響を考慮することができなかった。そこで本研究ではボルツマンマシンのパラメータ推定のために提案されたパーシステント・コントラストティブ・ダイバージェンス(PCD)法によりこの問題を解決した(図1; Suzuki et al. 2021)。さらに、環境勾配に沿ったエネルギー地形の変化を可視化するために安定状態ダイアグラム(Stable state diagram; Suzuki et al. 2021)や、実際のベイシサイズや深さを反映した3次元曲面表示などを実現した。従来手法で扱うことができなかった環境を含めた解析を可能にした点で、本研究で確立した手法は「拡張エネルギー地形解析」と呼ぶべきものである。

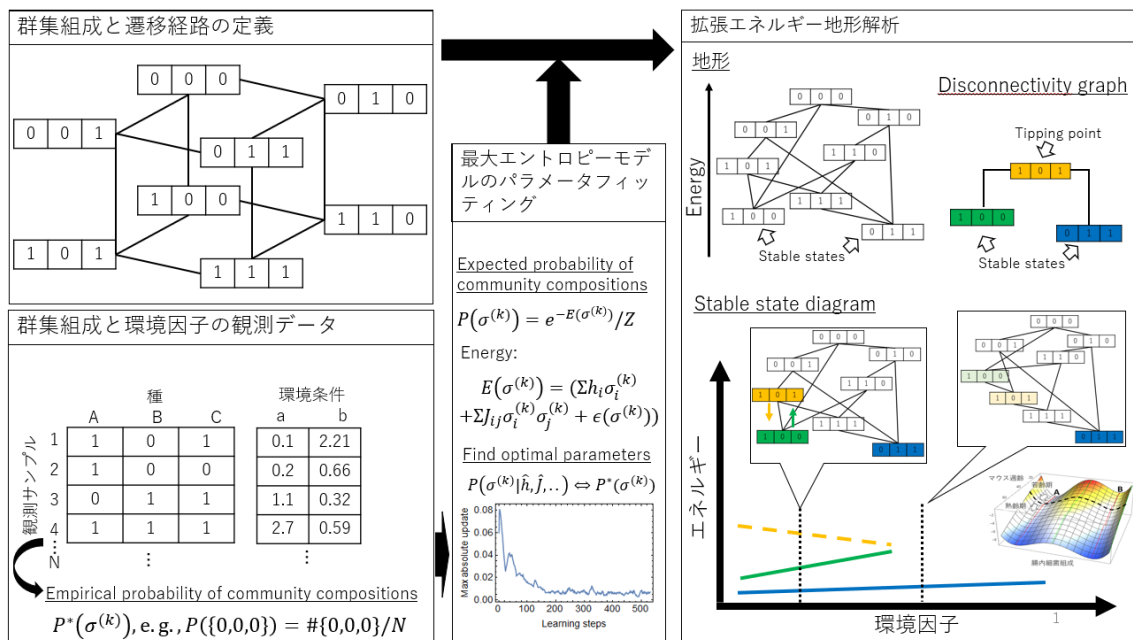


図 1. 本研究で実現した拡張エネルギー地形解析.

(2) 微生物群集の変動性を評価するための安定性指標の開発

本研究では、エネルギー地形に基づく安定性指標として、「エネルギーギャップ(エネルギー障壁)」、「安定状態エントロピー」など複数の指標を検討した。エネルギーギャップは、ある時

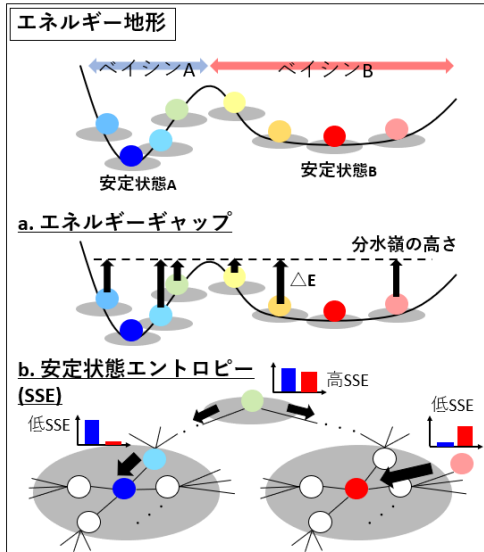


図 2. 本研究で検討した指標.

象としての普遍性は明確になっておらず、本知見の理論化(既存のレジームシフト理論や予兆シグナルの理論との接続)・形式化・一般化は今後着手すべき課題として残されている。

(3) 淡水魚類群集への適用

カナダオンタリオ州の671湖沼52種、スウェーデンの1140湖沼26種、日本の44湖沼15種からなる湖沼の魚類群集データそれぞれに Pairwise maximum entropy model の一種である Markov network model を適用し分析を行った

(図3a)。さらに、モデルによって説明される群集構造内の分散に対して、環境要因、空間構造、種間相関がもつ相対的な重要性を定量化する分散分割分析(Leibold et al 2021)を適用した。その件、カナダオンタリオ州、スウェーデン、日本いずれの地域においても環境要因が魚類群集の構造を説明する要因として最も大きな効果を持つことが明らかになった(図3b)。

さらに、(1)で開発したエネルギーランドスケープ解析および評価指標を魚類群種データに適用したところ、実験下の微生物群集で得られた結果を共通する群集反応の存在を示唆する結果を得ている。

(4) 本研究で開発したパッケージ

Mathematica 版 (DOI: 10.5281/zenodo.5492161)

<https://github.com/kecosz/ela>

R 版 (DOI: 10.5281/zenodo.7979838)

<https://github.com/kecosz/rELA>

<引用文献>

- Fujita, H., M. Ushio, K. Suzuki, M. S. Abe, M. Yamamichi, K. Iwayama, A. Canarini, I. Hayashi, K. Fukushima, and S. Fukuda. 2023. Alternative stable states, nonlinear behavior, and predictability of microbiome dynamics. *Microbiome* 11:1-16.
- Kadoya, T., G. Gellner, and K. S. McCann. 2018. Potential oscillators and keystone modules in food webs. *Ecology Letters* 21:1330-1340.
- McCann, K., A. Hastings, and G. R. Huxel. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395:794-798.
- Pollock, L. J., R. Tingley, W. K. Morris, N. Golding, R. B. O'Hara, K. M. Parris, P. A. Vesik, and M. A. McCarthy. 2014. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods in Ecology and Evolution* 5:397-406.
- Scheffers, B. R., L. De Meester, T. C. Bridge, A. A. Hoffmann, J. M. Pandolfi, R. T. Corlett, S. H. Butchart, P. Pearce-Kelly, K. M. Kovacs, and D. Dudgeon. 2016. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* 354:aaf7671.

点で群集が実現している状態とその状態を含む鉢(ベイシン)の境界までの高さとして測られる(図1)。また、本研究で新規に開発した安定状態エントロピーは、任意の群集組成について、エネルギー地形上で変動をシミュレートしたとき到達する安定状態(ベイシンの底となる群集組成)の多様さを測る指標である(図2)。クロスバリデーションを用いた検討において、エネルギーギャップや安定状態エントロピーは、将来の群集組成変化の大きさと有意な相関を示した(すべての処理で FDR < 0.05)。例えば、群集組成の急激な変化の7日前予測を ROCAUC で評価すると、エネルギーギャップは平均 0.8、安定状態エントロピーは 0.79 までの性能を示した(Fujita et al. 2022)。このことは、データから構成したエネルギー地形が持つ安定性の情報が、群集の将来予測に利用できることを意味している。ただし、この結果について、数理モデルなどの、背景にあるメカニズムを明らかにできるかたちでの検討は未着手のままであり、このような予兆検知が成り立つ条件に関する網羅的な検討もなされていない。このため、現

a. Pairwise maximum entropy modelの適用

$$p(y_{ki} = 1 | y_{kj \neq i}) = \text{logistic} \left(\alpha_i + \beta_{iE} X_{Ek} + \beta_{iD} X_{Dk} + \sum_{j \neq i} \gamma_{ij} y_{kj} \right)$$

k : lake i : focal species
 j : other species

b. 分散分割による分析

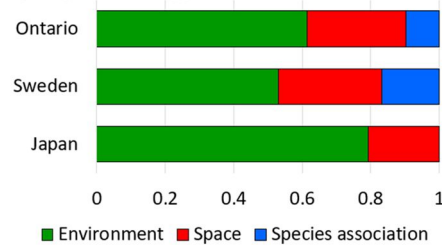


図 3. 湖沼魚類群集の分析

- Suzuki, K., S. Nakaoka, S. Fukuda, and H. Masuya. 2021. Energy landscape analysis elucidates the multistability of ecological communities across environmental gradients. *Ecological Monographs* 91:e01469.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75:2-16.
- Watanabe, T., S. Hirose, H. Wada, Y. Imai, T. Machida, I. Shirouzu, S. Konishi, Y. Miyashita, and N. Masuda. 2013. A pairwise maximum entropy model accurately describes resting-state human brain networks. *Nature communications* 4:1370.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

| | |
|---|-----------------------|
| 1. 著者名 Suzuki Kenta, Nakaoka Shinji, Fukuda Shinji, Masuya Hiroshi | 4. 巻 TBD |
| 2. 論文標題 Energy landscape analysis elucidates the multistability of ecological communities across environmental gradients | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Ecological Monographs | 6. 最初と最後の頁 TBD |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/ecm.1469 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Fukaya, K., Kondo, N. I., Matsuzaki, S. I. S., & Kadoya, T. | 4. 巻 13 |
| 2. 論文標題 Multispecies site occupancy modelling and study design for spatially replicated environmental DNA metabarcoding | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Methods in Ecology and Evolution | 6. 最初と最後の頁 183-193 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/2041-210X.13732 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Fujita, Hiroaki Ushio, Masayuki Suzuki, Kenta Abe, Masato S Yamamichi, Masato Okazaki, Yusuke Canarini, Alberto Hayashii, Ibuki Fukushima, Keitaro Fukuda, Shinji | 4. 巻 14 |
| 2. 論文標題 Facilitative interaction networks in experimental microbial community dynamics | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 Frontiers in Microbiology | 6. 最初と最後の頁 1153952 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fmicb.2023.1153952 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Fujita, Hiroaki Ushio, Masayuki Suzuki, Kenta Abe, Masato S Yamamichi, Masato Iwayama, Koji Canarini, Alberto Hayashi, Ibuki Fukushima, Keitaro Fukuda, Shinji | 4. 巻 11 |
| 2. 論文標題 Alternative stable states, nonlinear behavior, and predictability of microbiome dynamics | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 Microbiome | 6. 最初と最後の頁 1-16 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1186/s40168-023-01474-5 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |

| | |
|---|--------------------|
| 1. 著者名 Okada, Shunnosuke Inabu, Yudai Miyamoto, Hirokuni Suzuki, Kenta Kato, Tamotsu Kurotani, Atsushi Taguchi, Yutaka Fujino, Ryoichi Shiotsuka, Yuji Etoh, Tetsuji | 4. 巻 13 |
| 2. 論文標題 Estimation of silent phenotypes of calf antibiotic dysbiosis | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 Scientific reports 6359 | 6. 最初と最後の頁 6359 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-023-33444-0 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である) | 国際共著 - |

| | |
|---|----------------------|
| 1. 著者名 Miyamoto, Hirokuni Kawachi, Nobuhiro Kurotani, Atsushi Moriya, Shigeharu Suda, Wataru Suzuki, Kenta Matsuura, Makiko Tsuji, Naoko Nakaguma, Teruno Ishii, Chitose | 4. 巻 219 |
| 2. 論文標題 Computational estimation of sediment symbiotic bacterial structures of seagrasses overgrowing downstream of onshore aquaculture | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 Environmental Research | 6. 最初と最後の頁 115130 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.envres.2022.115130 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|---------------------------|
| 1. 著者名 Terui, A., Kim, S., Dolph, C. L., Kadoya, T., & Miyazaki, Y. | 4. 巻 118 |
| 2. 論文標題 Emergent dual scaling of riverine biodiversity | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences | 6. 最初と最後の頁 e2105574118 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1073/pnas.2105574118 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

〔学会発表〕 計3件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 2件)

| |
|---|
| 1. 発表者名 鈴木健大 |
| 2. 発表標題 エネルギーランドスケープ解析による群集集合・レジームシフト理論の融合 |
| 3. 学会等名 日本生態学会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Taku Kadoya |
| 2. 発表標題 Common processes drive metacommunity structure in freshwater lake fish despite region-specific influencesb |
| 3. 学会等名 Society for Freshwater Science (国際学会) |
| 4. 発表年 2023年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Taku Kadoya |
| 2. 発表標題 Disentangling the metacommunity processes using species occurrence observations |
| 3. 学会等名 Ecological Society of Australia (国際学会) |
| 4. 発表年 2023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 |
|-------|---|---|----|
| 研究分担者 | 鈴木 健大 (Suzuki Kenta) (00748999) | 国立研究開発法人理化学研究所・バイオリソース研究センター・開発研究員 (82401) | |

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 | | |
|---------|------------------------------|--|--|
| 米国 | University of North Carolina | | |