

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 30 年 6 月 13 日現在

機関番号：34316

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2015～2017

課題番号：15K14610

研究課題名(和文) 個体群時系列データ解析に基づく群集ネットワーク構造の推定

研究課題名(英文) Reconstructing community networks based on time-series analysis of populations

研究代表者

近藤 倫生 (Kondoh, Michio)

龍谷大学・理工学部・教授

研究者番号：30388160

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文)：個体群動態の時系列データから種間相互作用の有無、強度、符号を評価し、さらに群集安定性を評価する数理的手法を開発した。この開発した手法を数理モデルによって生成した擬似データ、数種からなる実験系より得られたデータに適用し、その有効性を確認した。さらに、舞鶴湾魚類群集や英国草原における昆虫群集データに対してこの手法を適用して、生物群集における種間相互作用の変動性や符号などの特性、複雑性-安定性関係の実証に成功した。

研究成果の概要(英文)：We developed a mathematical method, by applying which to time-series data of populations one can estimate presence/absence, strengths and signs of interspecific interactions and evaluate community stability. We confirmed the usefulness of the developed method by applying it to artificial data and experimental data with a few species. The method has been applied to large field data sets, such as of fish community of Maizuru Bay and insect community of British grassland, to detect the dynamics and other characteristics of interspecific interactions in nature and also to test empirically the complexity-stability effect, which has been predicted only with mathematical modeling.

研究分野：群集生態学、理論生態学、個体群動態

キーワード：時系列解析 複雑ネットワーク 生物多様性 安定性解析 魚類群集

1. 研究開始当初の背景

生態学では、個体群動態や群集組成の時空間的变化を、種間相互作用から説明しようとしてきた。競争理論や食物網理論はその良い例である。しかし、自然生態系における種間相互作用の検出は容易ではない。なぜなら、相互作用は個体間に生じる現象なので、観察は個別的になりがちであり、それが出生-死亡過程を通じて個体群動態に影響を及ぼすかどうかの判断が困難だからだ。また、近年、多種間のさまざまな種間相互作用を描いた群集ネットワークに関する理論研究が盛んだが、多種の間に生じている多数の種間相互作用をすべて調べ上げるのは、その労力を考えても実質的に不可能だ。その結果、群集ネットワークに関する数多くの興味深い理論予測が、真の意味ではテストされないまま蓄積している。応募者はこれまで群集ネットワーク理論(Kondoh 2003 Science, Kondoh 2010 PNAS, Mougi & Kondoh 2012 Science等)を研究してきたが、このような、理論が大きく先行し実証研究とのギャップが生じている状況に危機感を持っている。理論-実証研究間ギャップを埋める方法論の開発の必要を感じるなか、George Sugihara氏(Scripps Institution of Oceanography)や謝志豪氏(国立台湾大学)との研究交流を通じて、多種時系列データから種間相互作用を検出し群集ネットワークを描く手法の着想に至った。

2. 研究の目的

近年の食物網・相利ネットワーク研究の発展が示すように、群集生態学では種間相互作用の理解が群集構造・動態研究の重要な鍵を握る。しかし、自然生態系における種間相互作用の検出は多大な労力・時間を必要とし、また個体群動態への影響を評価することも容易ではない。したがって、その重要性が理論研究から示唆されているにも関わらず、複雑群集ネットワークの実証研究は実質的に行き詰まっている。本研究では、Convergent Cross Mapping (CCM)と呼ばれる非線形動態の解析手法を発展させて、多種個体群密度動態の時系列データから種間相互作用を推定する手法を開発する。さらに、実データにその手法を適用して実証試験を行うとともに、得られた群集ネットワークの構造的特徴・生態学的意義について理論的に考察する。

3. 研究の方法

(1) 単純な群集モデルを利用した理論研究: 単純な捕食者-被食者系あるいは、3種からなる単純な栄養モジュールの数理モデルを利用して作成した疑似時系列データから、種間相互作用の符号と強度を推定する方法を確立する。特に、この数理モデルの条件(例えば相互作用強度や機能の反応等)を変えたときに相互作用推定がどのような影響を受けるか、またそこから生じる問題への対処法を

検討する。必要に応じて、謝志豪氏(国立台湾大)や George Sugihara 氏と研究討議・連携を行い、我々の新手法のもつ特性を明らかにするとともにその精緻化・高度化を目指す。

(2) 複雑な群集モデルを利用した理論研究: 多種が共存する複雑な生物群集では、さまざまな間接効果が生物種の中に生じうる。したがって、旧来の CCM を時系列データにそのまま適用したのでは間接効果と直接効果を区別することができない。そこで、複雑な生物群集モデルとそこから得られる疑似データを利用し、この問題を克服する手法を検討する。一般に、長い連鎖を通して伝わる効果(間接効果)は、短い連鎖を伝わる効果(直接効果)に比べて時間遅れが生じることが知られている。このことを利用して、多種個体群密度時系列データから推定される多数の種間効果のなかから、直接効果のみを選別する方法を検討する。

(3) 単純な実データを利用した実証研究: 実データには、数理モデルでは考慮されていないような多くの複雑な過程やノイズが含まれている。このようなデータに対しても我々の手法が適用できることを確認するために、既存の単純な生物群集の実時系列データを利用した種間相互作用の検出を試みる。対象とする時系列データとしては、織毛虫-ゾウリムシ系(Sugihara et al. 2012 Science)やクロレラ-ワムシ系(Kasada et al. 2014 PNAS)等の捕食-被食系実験データがある。いずれのデータについても、確かに捕食者は被食者に負の影響を、被食者は捕食者に正の影響を与えていることが検出できれば実証実験に成功したものとする。さらに、個体群密度の時系列データから種間相互作用それ自体の時間変動を検出する手法の開発を試みる。マイクロコスムを利用した微生物実験や昆虫飼育実験から得られた時系列データでは、種間相互作用の強度に関連する指標が同時に得られている場合がある。近年見られるような進化過程や学習の効果を考慮に入れた実験系では、被食者の密度に依存して捕食者による捕食圧が変化することを示す証拠が得られている。このような時系列データに対して我々の手法を適用することで、時系列データから相互作用強度の時間変化を検出できる可能性を確認する。

(4) 野外の実データを利用した実証研究: 「英国草原における植物-植食性昆虫-寄生者(未発表)」データや「沖縄における農業害虫と相互作用を持つ生物種」データでは、種間相互作用を示す証拠があらかじめ得られている。これらの実データ(「英国草原における植物-植食性昆虫-寄生者」および「沖縄における農業害虫と相互作用を持つ生物種」等)に対して、我々の手法を適用して種間相互作用の強度や符号の推定を行う。既知の種

間相互作用を正しく推定できれば実証実験に成功したものとす。

(5) 基礎生態学としての種間相互作用研究: さまざまな野外の実データに対して、本研究で開発した手法を適用することで、現実の生態系において種間相互作用がどのような時間変動を示しているか、またそこにどのようなパターンがあるかを研究する。具体的には、例えば、種間相互作用の強度や符号が生物の個体群密度とどのような関係があるかに着目することで、種間相互作用は総体として多種共存を促進するのか抑制するのかを決定できるだろう。あるいは、群集の巨視的な特徴と個体群動態の間について調べることができるかもしれない。たとえば群集ネットワークの複雑さ(相互作用が検出された種の割合)と個体群動態の安定性の間の関係を調べることができれば、これは自然生態系において複雑性-安定性関係のはじめての実証研究になる。

4. 研究成果

(1) 個体群密度の時系列データより種間相互作用を推定する時系列解析手法を開発・発展させた。本手法を、数理モデルで作成した擬似データや種間相互作用が既知であるような種数の少ないミクロコズム実験系、マメゾウムシ-寄生蜂実験系から得た時系列データに適用し、実際に種間相互作用を正しく推定できることを確認した。

(2) 時系列データ解析手法を英国昆虫群集データ、琵琶湖プランクトンデータ、沖縄における農業害虫とその寄生者の時系列データに等しい野外データに適用し、種間相互作用を検出することに成功した。さらに、S-mapと呼ばれる解析手法を応用することで、種間相互作用の強度や符号を検出することも成功した。

(3) 舞鶴湾での20年にも及ぶ潜水調査から得られた魚類時系列データに対してEDMを適用して、野外生物群集における種間相互作用やその動態を評価することに成功した。具体的には、種間相互作用の強度や符号が季節変動する様子を得ることができた。さらに、EDMのモデリング枠組みを基礎として、多種個体群動態から群集動態の安定性を評価する手法を開発し、これを上記の舞鶴湾長期魚類相調査データに適用し、魚類群集の安定性が年周期する様子を捉えることに成功した。これをもとに、実質的な実証研究がほとんど存在しなかった群集ネットワークの複雑性-安定性仮説のテストに成功し、成果がNatureに発表された。

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7件)

1. Ushio Masayuki, Hsieh Chih-hao, Masuda Reiji, Deyle Ethan R, Ye Hao, Chang Chun-Wei, Sugihara George, Kondoh Michio (2018) Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community. *Nature* 554: 360-363. [査読有]
2. Chang Chun-Wei, Ushio Masayuki, Hsieh Chih-hao (2017) Empirical dynamic modeling for beginners. *Ecological Research* 32: 785-796. [査読有]
3. I-Ching Chen, Chih-hao Hsieh, Michio Kondoh, Hsing-Juh Lin, Takeshi Miki, Masahiro Nakamura, Takayuki Ohgushi, Jotaro Urabe, Takehito Yoshida (2017) Filling the gaps in ecological studies of socioecological systems. *Ecological Research* 32: 873-885. [査読有]
4. Masahiro Nakamura, Chih-hao Hsieh, Takeshi Miki, Michio Kondoh (2017) Establishment of an ecological research network involving Taiwan and Japan: developing a better understanding of ecological phenomena unique to East Asia. *Ecological Research* 32: 779-781. [査読有]
5. Akihiko Mougí, Michio Kondoh (2016) Food-web complexity, meta-community complexity and community stability. *Scientific Reports* 6: 24478. [査読有]
6. Michio Kondoh, Akihiko Mougí, Atsushi Ushimaru, Kensuke Nakata (2016) Adaptive movement and food-chain dynamics: towards food-web theory without birth-death processes. *Theoretical Ecology* 9, 15-25. [査読有]
7. Miya, M, Sato, Y, Fukunaga, T, Sado, T, Poulsen, J. Y, Sato, K, Minamoto, T, Yamamoto, S, Yamanaka, H, Araki, H, Kondoh, M, Iwasaki, W. (2015) MiFish, a set of universal PCR primers for metabarcoding environmental DNA from fishes: detection of more than 230 subtropical marine species. *Royal Society open science* 2: 150088. [査読有]

[学会発表](計21件)

1. Michio Kondoh (2018) Ecological Networks: Linking the structural complexity to dynamic stability. International Workshop on Mathematical Biology.
2. 川津一隆, 潮雅之, Van Veen Frank, 近藤倫生 (2018) 「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回日本生態学会大会.
3. 近藤倫生, 川津一隆, 長田穰, 京極大助, 潮雅之 (2018) 群集生態学の限界

- とデータ駆動型アプローチによる解決. 第 65 回日本生態学会大会.
4. 川瀬 貴礼, 川津 一隆, 京極 大助, 長田 穰, 片山 昇, 近藤 倫生 (2018) 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 回日本生態学会大会.
 5. 野口 功貴, 京極 大助, 近藤 倫生 (2018) アズキゾウムシ 2 系統とヨツモンマメゾウムシの間の繁殖干渉. 第 65 回日本生態学会大会.
 6. 近藤 倫生 (2017) 複雑な食物網ほど不安定か～種間相互作用ネットワークを疑う～. 研究会: ネットワーク科学の生態学への応用.
 7. Michio Kondoh (2017) Mathematical and Statistical Modeling to Bridge the Gap between Empirical and Theoretical Research in Ecology. The annual meeting of the Japanese Society for Mathematical Biology.
 8. Akihiko Mougi, Michio Kondoh (2017) Food-Web Complexity is Stabilizing in the Presence of Habitat Complexity. 第 64 回日本生態学会大会.
 9. 川瀬 貴礼, 京極 大助, 近藤 倫生 (2017) 成虫期干渉型競争と幼虫期消費型資源競争によって駆動される 2 種競争系. 第 64 回日本生態学会大会.
 10. 曾我 夏希, 米谷 衣代, 川津 一隆, 片山 昇, 近藤 倫生 (2017) ヤナギ上の節足動物群集における CCM を用いた相互作用ネットワーク解析. 第 64 回日本生態学会大会.
 11. 有川 哲平, 片山 昇, 天井 弘基, 川瀬 貴礼, 川津 一隆, 京極 大助, 近藤 倫生 (2017) 繁殖干渉の強さは生息密度に依存するか? 第 64 回日本生態学会大会.
 12. Ushio M (2016) Identifying triggers of general flowering in a tropical lowland forest in Borneo. ATBC2016 (Association for Tropical Biology and Conservation).
 13. Ushio M (2016) Environmental triggers of general flowering in a tropical lowland forest in Borneo. Annual Meeting of Japan Society for Mathematical Biology.
 14. Michio Kondoh (2016) On Relating the Structure of Interaction Network to the Community Dynamics. International School and Conference on Networks Science (NetSci2016).
 15. Akihiko Mougi, Michio Kondoh (2016) Food-Web Complexity is Stabilizing in the Presence of Habitat Complexity. 第 32 回個体群生態学会大会.
 16. 近藤 倫生 (2016) 群集生態学における種間相互作用論とその限界. 第 63 回日本生態学会.
 17. 高嶋 あやか, 近藤 倫生 (2016) 食物網

- における栄養転換効率の栄養段階依存性～21 の水域食物網を比較して～. 第 63 回日本生態学会.
18. 潮 雅之 (2016) 野外生態系での変動する相互作用強度と局所安定性の定量化. 第 63 回日本生態学会.
 19. Masayuki Ushio, Chih-Hao Hsieh, Reiji Masuda, Michio Kondoh (2015) Applications of nonlinear time series analysis to microbial ecology studies. Annual Meeting of Japan Society for Microbial Ecology 2015.
 20. Masayuki Ushio, Chih-Hao Hsieh, Reiji Masuda, Ethan Deyle, Hao Ye, Chun-Wei Chang, George Sugihara, Michio Kondoh (2015) Interspecific interactions, diversity and the stability of a natural fish community. International Workshop on Development and Applications of Empirical Dynamic Modeling and Forecasting for Nonlinear Systems.
 21. Michio Kondoh (2015) Ecological Complexity and Community Stability. 2015 Joint Meeting of The 5th China-Japan-Korea Colloquium on Mathematical Biology and The Japanese Society for Mathematical Biology.

〔図書〕(計 0 件)

〔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 0 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

6. 研究組織
 (1) 研究代表者
近藤 倫生 (KONDOH, Michio)
 龍谷大学・理工学部・教授

研究者番号：30388160

(2)研究分担者

潮 雅之 (USHIO, Masayuki)
京都大学・生態学研究センター・科学技術
振興機構さきがけ専任研究者
研究者番号：40722814

(3)連携研究者

なし

(4)研究協力者

なし