# 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 2 年 7 月 2 日現在

機関番号: 15201 研究種目: 若手研究(B) 研究期間: 2016~2019

課題番号: 16K18621

研究課題名(和文)生態系の新維持機構:複雑性の多様性

研究課題名(英文)A new ecosystem maintenance mechanism: diversity of complexity

#### 研究代表者

舞木 昭彦(Mougi, Akihiko)

島根大学・学術研究院農生命科学系・准教授

研究者番号:00626343

交付決定額(研究期間全体):(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文):生態系の維持メカニズムとして、生態系の"複雑性の多様性"を提案することを目的とした。従来、生物種数や相互作用数を生態系の複雑性の指標とし、その複雑性の維持だけに焦点を当ててきたが、生活史などの時間的複雑さ・生息地の空間的な複雑さなどを含む全生態系に共通する多様な複雑性だけで、生態系の安定性の説明を試みた。これらの複雑性とくに、空間の複雑性や生活史の複雑性は、生態学の逆説を解消する可能性があることがわかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義 生物多様性の維持メカニズムの解明は種の起源とならぶ生態学の大問題であり、多様性喪失の危機に直面している現在、学問的にも社会的にもますますその重要性は増している。この問題を解くために、生態学はこの数十年の間、「生物種間相互作用のネットワーク構造と生物群集の安定性」の関係を議論してきた.本研究の成果により、生態学の古典的問題である、理論上複雑な生態系ほど不安定にあるが現実世界では安定である矛盾を解消する新たなしくみを提案できた。これにより、自然生態系のバランスの仕組みを理解する基礎的な知見を提供することができた。

研究成果の概要(英文): The purpose was to propose "diversity of complexity" of the ecosystem as a maintenance mechanism of the ecosystem. Traditionally, the number of species and the number of interactions have been used as indicators of the complexity of ecosystems, and the focus has only been on maintaining the complexity. However, temporal complexity such as life history, spatial complexity of habitat, etc. We attempted to explain the stability of the ecosystem only by the various complexities common to all ecosystems including. It was found that these complexities, especially spatial complexity and life history complexities, could resolve the paradox of ecology.

研究分野: 理論生態学

キーワード: 複雑性の多様性

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。

### 1.研究開始当初の背景

生物多様性の維持メカニズムの解明は種の起源とならぶ生態学の大問題であり、多様性喪失の危機に直面している現在、学問的にも社会的にもますますその重要性は増している。この問題を解くために、生態学はこの数十年の間、「生物種間相互作用のネットワーク構造と生物群集の安定性」の関係を議論してきた(Neutel et al. 2002; Bascompte et al. 2006; Allesina & Tang 2012)。この流れは、1971年に R.May が「複雑な生態系ほどその安定性は失われる(複雑性-安定性問題)」という現実に反する帰結を数学的に証明して以降始まったといえる。彼は、自然生態系の複雑性-安定性関係は自明ではないことと、理論に仮定されていない自然生態系に隠された何かが生態系を支えているはずだということを指摘した。すぐに注目されたのは生物種間相互作用のネットワーク構造である。なぜなら、理論ではランダムネットワークを仮定していたからである。現実では、捕食・被食相互作用の強さは弱い方に偏っている、非ランダムなトポロジーをもつなど様々なネットワーク構造が、当時の実証データを下に指摘され、複雑性-安定性問題を解く鍵として提案されてきた。

しかし、これらのネットワーク構造は、注目する生態系によって、また時空間的にも変化することが、最近の実証研究で明らかになりつつあり、申請者は従来の理論の普遍性を疑い始めている。さらに、従来考えてきた食物網(捕食-被食関係でつながるネットワーク)に共生関係など他の相互作用を混ぜると、ネットワーク構造が変わること(Sauve et al. 2014)、同時に群集の安定性も大きく影響されることが予測されている(Mougi & Kondoh 2012 Science)。ここでの教訓は、従来「複雑性」を生物種数やそれらの相互作用リンクの数として捉え、その複雑な系がどうやって維持されるのかだけに目を向けてきたが、見過ごされてきた相互作用の種類の多様性という新たな複雑性を加味しただけで、これまで提案されている何らかのネットワーク構造を必要とせず、複雑な生態系の安定性を説明できる可能性が出てきた点である。

#### 2.研究の目的

従来見過ごされてきた生態系に共通する複雑性として、生物の生涯にわたる時間的な状態(生活史)変化("時間的複雑性")および生息地による環境変化("空間的複雑性")に着目し、それら<u>時空間的複雑性と生態系の安定性の関係を理論的に解明すること</u>を目指す。以下の3つのテーマを柱に研究を進める。

## [I] 時間的複雑性と生態系の安定性の関係

生物は、一生涯にわたり自身の性質を変えていく。その劇的な例は変態だが、生物の多くは多少なりとも複雑な生活をおくる。このことは、生活史の途中途中で、相互作用相手及び属する生物群集が変化していくことを意味する。このような生活変化による時間的な複雑性が多種を含む複雑な生態系の安定性とどのような関わりがあるのかを明らかにする。

# [II] 空間的複雑性と生態系の安定性の関係

生物種は、ある生息地だけに個体群を形成するだけでなく、様々な環境に分布し、移動を通じてつながっている。このことは、個体群ごとに異質な環境にさらされることで、自身および相互作用相手の状態も異なり、場所ごとに生物群集の状態が異なることを意味する。本研究では、空間的な複雑性と多様な種からなる生態系の安定性との関係を明らかにする。

## [III] 群集ネットワークの時空間的ゆらぎと生態系の安定性の関係

従来の理論では、相互作用ネットワークは時空間的に変化しないと考えることが多いが、現実では、様々な要因により揺らいでいる。本研究では、相互作用ネットワーク構造自体の時空間的な揺らぎが生態系の安定性と関係している可能性を明らかにする。

\*)これら全てのテーマにおいて、「相互作用の種類の多様性」というもう一つの重要な複雑性に対して結果が頑健であるかも明らかにする。

## 3 . 研究の方法

研究課題 I-III すべてに共通である、巨大な生物群集ネットワークを構成する各生物個体数を変数とする力学モデルを作成する。複数の安定性指標を計算できるようにプログラムを追加する。その際、非常に時間のかかる多変数の非平衡状態を膨大の回数計算する必要がある。これらの計算を、相互作用の種類(食物網、競争群集、共生群集)ごとおよび、それらの混合したより現実的なハイブリッド群集すべてに適用できるようにする。ランダムネットワーク構造を基本的には扱うが、これまで提案されている自然界に見られると期待されている非ランダムな構造を考慮した場合も計算できるようにしておく。初年度に作成した基礎モデルを、生活史構造を持つ群集モデルへ拡張する。生活史が単純なものから非常に複雑なものまで様々な生物種が混在していると考えられるので、n個の生活史ステージをもつ S 種からなる構成される群集を考える。n = 1 であれば従来の群集モデルと同じになるようにする。同時に、様々な数の生活史ステージを持つ種が混在した群集を表現できるように一般化する。さらに。空間構造を持つメタ群集モデルへ拡張する。n個の生息地に同様の相互作用ネットワークを持つ

群集を配置し、それらの間を各種の個体群が移動できるようにする。移動できるかどうかは生息地のつながり度合いpによって決まるようにする。n=1 であれば従来の群集モデルに対応する。また移動の大きさが0であれば完全に各生息地が隔離された状態であり、これも従来のモデルに対応する。また、生息地ごとのパラメータの値をコントロールすることで、空間の異質性の効果も調べることができるようにする。これらが完成したら、移動の大きさと空間の複雑性(n と p)をコントロールし、複雑性-安定性関係にどのような影響があるか調べる。また、生物の適応と群集動態の関係の重要性はすでに知られているが、相互作用相手の適応的シフトおよび生息地の適応的シフト両方が働いて、時空間的にネットワーク構造が変動するのも事実である。このような研究例はないので、これらの研究も並行して行う。

### 4.研究成果

従来、生物種数や相互作用数を生態系の複雑性の指標とし、その複雑性の維持だけに焦点を当ててきたが、生活史などの時間的複雑さ・生息地の空間的な複雑さなどを含む全生態系に共通する多様な複雑性だけで、生態系の安定性の説明を試みた。これらの複雑性とくに、空間の複雑性や生活史の複雑性は、生態学の逆説を解消する可能性があることがわかった。具体的には、負の複雑性 安定性関係を正の関係に変え、複雑性が生態系の維持に貢献することが期待される。さらに、生息地の複雑さは、群集動態の予測性を向上させること、適応的な移動によって多種の共存が可能になることがわかった。一方、生活史の複雑さは、異質な生息間環境をつなぎ、全体の群集動態を安定化させる働きがあることがわかった。たとえば、寄生虫が異なる生物を乗り移り、水と陸の環境を行き来することで全体としてそれらの生物の共存を促進する可能性がある。これらの加え、申請者の主要理論のひとつ、生物相互作用の多様性と群集安定性の関係についても複数の新しい理論構築を行うとともに、これまであまり研究されてこなかった pH に駆動される微生物群集動態や、種内の多様性と種間の多様性に関する群集安定性理論などについて論文を複数発表した。これらは、すべて生態系の"複雑性の多様性"の一部であると考えられ、いずれも生態系の維持において重要な役割を演じることが期待される。

### 5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計12件(うち査読付論文 12件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 12件)

1.著者名	
	4 . 巻
	8
Akiyoshi Rogawa, Shigeki Ogata, Akihiko Mougi	0
2 . 論文標題	5.発行年
Parasite transmission between trophic levels stabilizes predator-prey interaction	2018年
ratasite transmission between troping levels stabilizes predator-prey interaction	20104
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Scientific Reports	12246
octentific Reports	12240
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
https://doi.org/10.1038/s41598-018-30818-7	
https://doi.org/10.1036/841596-016-30616-7	有
オープンアクセス	国際共著
オープンアクセスとしている(また、その予定である)	_
3 2277 EXCOCUS (&Z., CO) (&Z.)	
1.著者名	4 . 巻
Marina Dohi, Akihiko Mougi	5
marina boni, Akiniko mougi	į
2 . 論文標題	5 . 発行年
A coexistence theory in microbial communities	2018年
A COCKTSTORICE CHECKY III INTOTODIAL COMMUNICITIES	2010-
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Royal Society Open Science	180476
negationarity open detende	100+10
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
https://doi.org/10.1098/rsos.180476	有
オープンアクセス	国際共著
オープンアクセスとしている(また、その予定である)	_
7 JULY EXCUSION (S.C. CONTRECTION)	_
1.著者名	4 . 巻
	8
Akihiko Mougi	0
2 . 論文標題	5 . 発行年
Spatial compartmentation and food web stability	2018年
Spatral compartmentation and rood web stability	20104
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Scientific Reports	16237
GOTON TO ROPOT CO	10201
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
https://doi.org/10.1038/s41598-018-34716-w	有
111 tps.//du1.u1g/10.1030/541380-010-34/10-W	1 1 1
オープンアクセス	国際共著
オープンアクセスとしている(また、その予定である)	_
3 JOTT EACOCH (SECOND)	
1.著者名	4 . 巻
Akihiko Mougi	7
AKTITIKU Wougi	'
2.論文標題	5 . 発行年
Persistence of a stage-structured food-web	2017年
TOTOTOTOTION OF A STAYO STRUCTURE TOUCHWED	2017 <del>1</del>
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
3.雑誌名 Scientific Reports	6 . 最初と最後の頁 11055
Scientific Reports	
Scientific Reports	11055
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子)	11055 査読の有無
Scientific Reports	11055
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) なし	11055 査読の有無
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) なし	11055 査読の有無 有
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし オープンアクセス	11055 査読の有無
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子) なし	11055 査読の有無 有

	A **
1.著者名 Akibika Mayai	4.巻
Akihiko Mougi	
2.論文標題	5.発行年
	2017年
Spatial complexity enhances predictability in food webs	2017年
3 . 雑誌名	6.最初と最後の頁
Scientific Reports	43440
Screntific Reports	43440
掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子)	
なし	有
& O	F
オープンアクセス	国際共著
オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国际八省
7 JULY COCKING ( & Z. CONTRECTIONS)	<u>-</u>
	4 . 巻
	4.台   4
Naoya Mitani, Akihiko Mougi	4
O TANK ATT ITS	F 38/-/-
2. 論文標題	5 . 発行年
Population cycles emerging through multiple interaction types	2017年
2 hbth 47	C 8718455
3. 雑誌名	6.最初と最後の頁
Royal Society Open Science	170536
掲載論文のDOI(デジタルオプジェクト識別子)	査読の有無
なし	有
	<b>原加井</b> 苯
オープンアクセス	国際共著
オープンアクセスとしている(また、その予定である)	-
	1 . w
1.著者名	4 . 巻
Akihiko Mougi, Michio Kondoh	6
AA NEW TOTAL	- 3×/
2.論文標題	5.発行年
Food-web complexity, meta-community complexity and community stability	2016年
- 101	
3.雑誌名	6.最初と最後の頁
Scientific Reports	24478
Scientific Reports	24478
Scientific Reports 掲載論文のDOI (デジタルオプジェクト識別子)	24478 査読の有無
Scientific Reports	24478
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	24478 査読の有無 有
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし オープンアクセス	24478 査読の有無
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	24478 査読の有無 有
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし 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)	24478 査読の有無 有 国際共著
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし 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)	24478 査読の有無 有 国際共著 -
Scientific Reports 掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし 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)	24478 査読の有無 有 国際共著
But a series Scientific Reports  掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし 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)  1 . 著者名 Akihiko Mougi	24478         査読の有無         有         国際共著         -         4 . 巻         30
Scientific Reports   掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし   オープンアクセス	24478       査読の有無       国際共著       4.巻       30       5.発行年
But a series Scientific Reports  掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし 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)  1 . 著者名 Akihiko Mougi	24478         査読の有無         有         国際共著         -         4 . 巻         30
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし   オープンアクセス	24478       査読の有無       国際共著       4.巻       30       5.発行年       2016年
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし   オープンアクセス	直読の有無 有 国際共著 - 4.巻 30 5.発行年 2016年 6.最初と最後の頁
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし   オープンアクセス	直読の有無       国際共著       4.巻       30       5.発行年       2016年
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)なし   オープンアクセス	直読の有無 有 国際共著 - 4.巻 30 5.発行年 2016年 6.最初と最後の頁
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし 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)  1 . 著者名 Akihiko Mougi  2 . 論文標題 Coevolution can stabilize a mutualistic interaction  3 . 雑誌名 Evolutionary Ecology	24478       査読の有無       国際共著       4 . 巻 30       5 . 発行年 2016年       6 . 最初と最後の頁 365-377
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)なし 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)  1 . 著者名 Akihiko Mougi  2 . 論文標題 Coevolution can stabilize a mutualistic interaction  3 . 雑誌名 Evolutionary Ecology	24478       査読の有無       国際共著       4.巻       30       5.発行年       2016年       6.最初と最後の頁       365-377       査読の有無
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし 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)  1 . 著者名 Akihiko Mougi  2 . 論文標題 Coevolution can stabilize a mutualistic interaction  3 . 雑誌名 Evolutionary Ecology	24478       査読の有無       国際共著       4 . 巻 30       5 . 発行年 2016年       6 . 最初と最後の頁 365-377
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)なし 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)  1 . 著者名 Akihiko Mougi  2 . 論文標題 Coevolution can stabilize a mutualistic interaction  3 . 雑誌名 Evolutionary Ecology	24478       査読の有無       国際共著       4.巻       30       5.発行年       2016年       6.最初と最後の頁       365-377       査読の有無       有
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)なし 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)  1 . 著者名 Akihiko Mougi  2 . 論文標題 Coevolution can stabilize a mutualistic interaction  3 . 雑誌名 Evolutionary Ecology	24478       査読の有無       国際共著       4.巻       30       5.発行年       2016年       6.最初と最後の頁       365-377       査読の有無

1.著者名 Akihiko Mougi	4 . 巻 6
2.論文標題	5 . 発行年
Stability of an adaptive hybrid community	2016年
3.雑誌名 Scientific Reports	6.最初と最後の頁 28181
coroller in the mapper to	20101
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Akihiko Mougi	4 . 巻 6
2 . 論文標題	5 . 発行年
The roles of amensalistic and commensalistic interactions in large ecological network stability	
3.雑誌名 Scientific Reports	6.最初と最後の頁 29929
SSISILLI TO ROPOLLO	20020
49=45/A+ 0001 ( = 25 % E1 + = 25 % E1 + MD1 = 5	****
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス	国際共著
オープンアクセスとしている(また、その予定である)	-
1.著者名 Hirokazu Toju, Masato Yamamichi, Paulo Guimaraes, Jens Olesen, Akihiko Moug, Takehito Yoshida, John Thompson	4 . 巻
2 . 論文標題	5 . 発行年
Species-rich networks and eco-evolutionary synthesis at the metacommunity level	2017年
3.雑誌名 Nature Ecology & Evolution	6.最初と最後の頁 24
Nature Ecology & Evolution	27
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	 査読の有無
なし	有
オープンアクセス	国際共著
オープンアクセスとしている(また、その予定である)	-
1.著者名 Akihiko Mougi	4.巻 7
2.論文標題 Spatial complexity enhances predictability in food webs	5 . 発行年 2017年
3.雑誌名 Scientific Reports	6 . 最初と最後の頁 43440
掲載論文のDOI(デジタルオブジェクト識別子)	査読の有無
なし	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

〔学会発表〕 計6件(うち招待講演 0件/うち国際学会 0件)
1 . 発表者名 舞木昭彦
2.発表標題 Spatial compartmentation and food web stability
3 . 学会等名 日本生態学会
4 . 発表年   2019年
2019年
1.発表者名 近藤倫生,舞木昭彦
2. 発表標題 Food-web complexity is stabilizing in the presence of habitat complexity
3.学会等名 日本数理生物学会
4 . 発表年 2017年
1.発表者名
三谷直也,舞木昭彦
2.発表標題
Population cycles driven by hybrid effect of multiple interaction types
3.学会等名
個体群生態学会       4.発表年
2017年
1.発表者名 舞木昭彦 ,土肥満理奈
<b>一种,一种,一种,一种,一种,一种,一种,一种,一种,一种,一种,一种,一种,一</b>
2.発表標題
腸内フローラの安定性
4.発表年
2018年

1.発表者名 舞木昭彦			
2.発表標題 空間の複雑性と食物網動態の予測性			
3.学会等名 日本生態学会			
4 . 発表年 2017年			
1.発表者名 近藤倫生、舞木昭彦			
2. 発表標題 Food-web complexity is stabilizing in the presence of habitat complexity			
3.学会等名 日本生態学会			
4 . 発表年 2017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	