

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 16 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24570099

研究課題名(和文)大規模生態群集に見られる多様性のパターンとその創出機構

研究課題名(英文)Species abundance patterns and their origin in large-scale communities

研究代表者

時田 恵一郎(Kei, Tokita)

名古屋大学・情報科学研究科・教授

研究者番号：00263195

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,400,000円

研究成果の概要(和文)：多種群集モデルの解析を行い、多様性のパターンが様々な群集パラメータにどのように依存するかを調べた。その結果、種内競争と種間競争の強さの比、種間相互作用行列の対称度、ひとつの種が係わる他の種の数(種間相互作用行列の疎性)、種間相互作用における相利と競争の比などのパラメータが群集の多様性のパターンを決定する重要な役割を果たすことを見出した。特に、疎な種間相互作用行列に対して、「全種共存解」や「複数のピークをもつ種個体数分布」を新たに発見した。研究機関中、査読付き論文4本を発表し、8件の国際会議発表(うち2件招待講演、2件シンポジウムチェア)を行った。さらに今年度中に2本の査読付き論文を発表予定。

研究成果の概要(英文)：An ecological model with multiple species and the dependency of the species abundance patterns on various community parameters were theoretically analyzed. It has been clarified that the ratio of the intraspecific/interspecies interactions, the symmetry of the interaction matrix, sparseness of the interaction matrix and the density ratio of mutualistic/competitive interactions respectively, respectively, plays an important role for the species abundance patterns. In special, for a community with sparse interaction matrix, a solution of all species coexistence and a multiple peaked species abundance distribution has been newly discovered. In the research period 2013-2015, four peer-reviewed journal papers were published and eight (incl. two invited and two symposium chair) international conference talk were given. In addition, two peer-reviewed journal papers will be published during this fiscal year.

研究分野：Statistical physics and mathematical biology

キーワード：群集生態 相互作用 多様性 種の豊富さのパターン 国際研究者交流(米国他) 国際情報交換(米国他)

## 1. 研究開始当初の背景

理論生態学においては、物理学に始まるランダム行列理論を基礎に、複雑な相互作用を持つ大自由度系は安定には存続できないという結果が知られており、現実には熱帯雨林や珊瑚礁などの、複雑で大規模な生態系が安定に存在していることとの矛盾が問題とされてきた(“生態学のパラドックス”引用文献)。この矛盾は大規模生態系の相互作用が完全に独立なランダムではないことを示しており、生態系ネットワークの構造に特有の相関やパターンがあると考えられ、実証研究においてもその検出に力が注がれてきた。

最近では、非平衡統計力学的手法、特に集団遺伝学に基礎を置く確率過程の理論や、スピングラスなどの磁性合金の研究で成功をおさめたランダム系の統計力学における平均場理論の方法などが適用された結果、多様性のパターンの創出機構の理論的研究が発展し、実証研究も盛んになってきている(引用文献)。

そのような研究の中でも特に近年理論実証共にめざましい発展を遂げているのが、Stephen Hubbell が提唱した中立モデル(引用文献)である。中立モデルは大陸などに対応する大きなメタ群集と島などに対応する局所群集から構成され、局所群集の多様性のパターンとして「ゼロサム多項分布」を予測し、帰無仮説として使われてきた対数正規分布よりも現実の熱帯雨林のデータに適合することなどが示され(引用文献)、他の様々な大規模生態系のデータに対する適合性も盛んにテストされている。

一方、中立モデルは熱帯雨林や珊瑚礁などの固着性の生物群集、特に同一の機能群に属する(空きパッチのない)飽和した競争系の群集を想定するものであり、食物網のような明らかに別種個体間の中立性が仮定できないような群集に対しては適用対象外である。そこで、複雑な種間相互作用をもつ多種ロトカ・ポルテラ方程式系のような、ニッチ理論を基礎とする多種個体群動態から多様性のパターンを予測する理論を構築する必要があった。

## 2. 研究の目的

本研究においては、多種からなる大規模生態群集において普遍的に観測される種個体数分布および種数面積関係などの種の豊富さのパターンが生み出されるメカニズムの解明をめざす。これは、理学のみならず、環境保全などの応用上も重要な課題であり、「20世紀の生態学における未解決問題」のひとつとされている(引用文献)。

これに対し、中立モデルにおける中立仮説の条件をゆるめた「ほぼ中立モデル」や、ニッチモデルに基づく複雑な種間相互作用をもつ多種ロトカ・ポルテラ方程式系などのような、多種群集の数理モデルを構築し、近年発展してきた統計物理学や集団遺伝学にお

ける理論的手法を用いた解析を行い、種の豊富さのパターンがさまざまな群集パラメータにどのように依存するかを調べ、フィールド研究者との共同研究を通じてそれを実証することが、本研究の目的である。

## 3. 研究の方法

(1) 従来の多種群集理論モデルの研究においては、平衡状態(固定点)の解析が主に行われてきた。本研究代表者は、ニッチ理論の観点から、大規模生態系の個体群動態を表現する多種レプリケータ方程式系の振舞いを、主に統計力学や計算物理学的手法を用いて調べてきた。特に、複雑な相互作用をモデル化する最初のステップとして、古典的にも知られるランダム群集モデルの性質をその相互作用間の相関(対称性)によって分類し、対称性、系の生産性および資源利用等に関係するパラメータに依存する、安定性、多様性、種の豊富さのパターンを理論的に導くことに成功している(引用文献、など)。特に、食物網型の反対称相互作用、あらゆるタイプの種間相互作用が対等に含まれる非対称相互作用、競争と相利共生に対応する対称相互作用の順に多様性や安定性が減少することを理論的に明らかにし、自然界に複雑な食物網が普遍的に観測される理由をシステムの安定性の観点から理論的に示した。

本研究においては、さらに最新の統計力学的手法を用いて、種間相互作用行列が疎の場合や食物網型の反対称相互作用の非平衡状態における多様性のパターンとそのパラメータ依存性を理論的に明らかにする。

(2) 熱帯雨林や珊瑚礁などの固着性生物群集における多様性のパターンに関しては、上記のように最近ではS. P. Hubbellらによる確率過程としての中立モデルとその数学的な解析の発展が著しい。一方、その解析の成功は依然として批判の多い中立仮説に依るところが大きく、また、多くの解析は平均場モデルに留まっている。本研究においては、より現実的であるが、数学的には厳密な解析が困難である空間明示モデルのシミュレーションを用いて、中立仮説をゆるめた「ほぼ中立モデル」を解析し、中立仮説が多様性のパターンの再現に必須の条件であるかを検証する。

## 4. 研究成果

(1) ランダム群集モデルの理論解析(雑誌論文)

ランダム群集モデルに対する解析の歴史、特に、ランダム行列理論を用いた線形安定解析の歴史をレビューした上で、ニッチ理論の観点から大規模生態系の個体群動態を表現するランダム群集モデル(ランダム相互作用レプリケータ方程式系)の大域的振舞いを明らかにした一連の研究を紹介した。方法論として、非平衡統計物理学において用いられる生成汎関数の方法を解説し、システムの安定

性,多様性,および種の豊富さのパターンが,種内競争係数や相互作用行列の対称度等のパラメータにどのように依存するかなどを解説した。特に,種間相互作用が対称行列(相利と競争のみ)の場合と反対称行列(食物網)には,それぞれ系がリアプノフ関数を持ち,そのことを用いて,共存種数やその解の安定性が解析的に求まることを示した。さらに,種間相互作用の対称度が,系の不安定化要因であることを示した。これは,生態学の言葉でいえば,競争と相利のみから構成される群集(森林など)よりも,捕食関係で構成される食物網の方が安定であることを理論的に示す結果である。

#### (2) 大規模生態系モデルの融合の効果(雑誌論文)

南北アメリカ大陸が繋がったときに,南アメリカの有袋類が絶滅したことが化石記録により知られている。他にも,生態系の融合による大絶滅イベントの証拠が残されている。そのような生態系融合(eco-fusion)の効果シミュレーションにより調べた。生態系融合による高い絶滅率,特に,非対称な絶滅(一方の生態系の絶滅率と他方のその差が激しい場合)を示したのは,食物連鎖の長さが短く,植物種に対して動物種の割合が高く,食植者に対する肉食者の割合が低い生態系であることがわかった。これは,「1. 研究開始当初の背景」で述べた「生態学のパラドックス(引用文献)」を解決する「不安定な生態系ネットワークのもつ条件」を示唆する結果である。また,一般に,孤立して進化した生態系は融合に対して脆弱であることも判明した。これらの理論的な結果から,南アメリカ有袋類の大絶滅や,最近のオーストラリアにおける有袋類の絶滅の原因が推定可能であり,さらに今後の世界各地における固有種の絶滅リスクの定量が可能になることが期待される。

#### (3) 食物網モデルの多様性と動的安定性(雑誌論文)

食物網型の多種ロトカ・ボルテラ方程式,特に,常に上層の種が下層の種を捕食するという「階層型」の反対称種間相互作用をもつ系を数学的に解析した。有限の種内競争がある場合は単一の全域的安定平衡点に収束し,その平衡点における共存種数は種内競争の強さの単調増加関数となり,種内競争の強さが大きな極限で全ての種が共存する。一方,種内競争がゼロの場合は,そのような平衡点が不安定化し,初期に仮定した種の半数がカオス的にその個体数を変動させながら共存する解をもつことがわかった。さらに,そのような内部平衡点が不安定化する場合にも,系が「平均リアプノフ関数」を持つこと,および,それにより,絶滅せずに残る半数の種から構成される部分系は「強意のパーシステンス(有限のノイズがかからない限り種の絶滅

が起こらない)」という動的な安定性をもつことを証明した。これは,食物網型の複雑な種間相互作用をもつ多群集において,それぞれの個体数をカオス的に変動させながら任意の種数が共存することを予測する最初の理論モデルの例であり,「1. 研究開始当初の背景」で述べた「生態学のパラドックス(引用文献)」を解決する理論のひとつであるといえる。

#### (4) 2次元格子中立モデルの超並列シミュレーション(雑誌論文)

超並列数値計算環境である, GPGPU (General-purpose computing on graphic processing units)を用いて, 2次元格子中立モデルのシミュレーションを行った。様々な格子サイズに対して, 単一 CPU と GPGPU による計算時間を比較した結果, 格子サイズが大きいほど GPGPU の計算効率が高くなり, 最大で実行効率が単一 CPU による計算の 263 倍に達することがわかった。GPGPU により, 最大  $16384 \times 16384 > 2$  億 6 千 8 万 0 千 0 万個体の大規模シミュレーションが可能となり, 有限サイズ効果を排除した高精度のシミュレーションを実行することができた。これにより, 従来平均場近似に基づく理論では原理的に予測不能であった, 2次元中立モデルにおける種の豊富さのパターンの(種子などの)分散距離依存性などが明らかになった。これにより, これまでの中立モデルには含まれていなかった分散距離などが現実の生態系における種の豊富さのパターンの予測における重要なパラメータであることを示すことができた。

#### <引用文献>

R. M. May, "Unanswered questions in ecology", Proc. Trans. R. Soc. London B264, 1951-1959, 1999.

S. P. Hubbell, "The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography", Princeton University Press, 2001.

時田恵一郎, シリーズ群集生態学 3 "生物間ネットワークを紐とく"(共著:第6章「中立モデルとランダム群集モデル」(pp185-221), コラム2「複雑ネットワーク理論の基礎」(p223-244)担当)、京都大学出版会。

時田恵一郎, "中立モデルの新展開", 京都大学数理解析研究所講究録(査読無,招待論文), No.1706, pp.1-14 (2010).

K. Tokita, "Species abundance patterns in complex evolutionary dynamics", Physical Review Letters, 93, 178102, 2004.

Y. Yoshino, T. Galla and K. Tokita, "Statistical mechanics and stability of

a model eco-system”, Journal of Statistical Mechanics, P09003, 2007.

#### 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)

K. Tokita, Analytical theory of species abundance distributions of a random community model, *Population Ecology* **57**-1, 2015, 53-62, DOI:10.1007/s10144-014-0476-8. (査読有)

K. Yoshida and K. Tokita, Properties of ecosystems that are vulnerable during eco-fusion, *Scientific Reports*, **5**, 2015, 7939, DOI:10.1038/srep07939. (査読有)

K. Tokita, Dynamic stability and chaotic multispecies-coexistence in a food web model, *Advances in Science, Technology and Environmentology*, **B11**, 2015, 59-62. (査読有)

T. Oura and K. Tokita, GPGPU simulations of 2D lattice neutral models in ecology, *Journal of Physics: Conference Series (CCP2012)*, **454**, 2013, 012038, DOI:10.1088/1742-6596/454/1/012038. (査読有)

[学会発表](計 3 6件)

K. Tokita, Origin of neutrality: Why is it a good approximation?, 2012 1<sup>st</sup> China-Japan-Korea International Conference on Mathematical Biology, May 22-25, 2012, Busan(Korea).

K. Tokita, A neutral fitness model in ecology, NCTS April Workshop on Critical Phenomena and Complex Systems, April 15-16, 2012, Taipei(Taiwan).

K. Tokita and T. Oura, A neutral fitness model in ecology, Annual Meeting of Society for Mathematical Biology, Jun 10-13, 2013, Tempe (USA).

K. Tokita and T. Oura, Spatially explicit neutral model, Joint Annual Meeting of the Japanese Society for Mathematical Biology and the Society for Mathematical Biology, Osaka International Convention Center (Osaka).

T. Obuchi, Y. Kabashima and K. Tokita, Degree of interactions essentially changes relative species abundance, Joint Conference of 2015 Annual Meeting of Japanese Society for Mathematical Biology and 2015 5<sup>th</sup> China-Japan-Korea International Conference on Mathematical Biology,

August 26-29, 2015, Doshisha University (Kyoto).

[図書](計 1件)

時田恵一郎, 岩波書店, 生物学辞典 第5版(分担「群集の中立モデル」担当), 2013年, p382.

[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

<https://www2.phys.cs.is.nagoya-u.ac.jp/~tokita/>

#### 6. 研究組織

(1)研究代表者

時田 恵一郎 (TOKITA, Kei)

名古屋大学・大学院情報科学研究科・教授

研究者番号: 00263195

(2)研究分担者 ( )

研究者番号：

(3)連携研究者 ( )

研究者番号：