

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 19 日現在

機関番号：64303

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25291101

研究課題名(和文) 分子レベル同位体比精密分析による生態系解析手法の開発

研究課題名(英文) Development of molecular level isotope techniques to analyze ecosystems

研究代表者

陀安 一郎 (Tayasu, Ichiro)

総合地球環境学研究所・研究高度化支援センター・教授

研究者番号：80353449

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、炭素・窒素同位体比に加え、生態系解析に用いることのできる分子レベルの同位体分析について検討した。

河川食物網は、陸域由来のリターと水域由来の付着藻類の両者を一次生産者とするが、一般的な河川生態食物網について、グルタミン酸とフェニルアラニンの窒素同位体比を用いた混合モデルを立てることで、食物網構造の推定を行えることを明らかにした。

炭素・窒素同位体比に加え、陸域と海域起源資源を分ける指標としてのイオウ同位体比、水循環を反映した物質の起源推定に有効な有機物の酸素同位体比、炭素の資源由来を反映する放射性炭素14値を活用した生態系解析手法の有効性を検証した。

研究成果の概要(英文)：In this study, we tested a possibility to use molecular level isotope techniques and other isotopes together with conventional isotopes, namely carbon and nitrogen isotope ratios.

It had been shown that trophic position of an organism can be estimated using nitrogen isotope ratios of phenylalanine and glutamine in either terrestrial or aquatic ecosystem. However, the equation to estimate trophic position requires an assumption of either terrestrial or aquatic primary production. In this study, we revealed that the method is also available to an organism in riverine systems, applying a mixing model using nitrogen isotope ratios of phenylalanine and glutamine.

We showed the utility to use sulfur isotope ratios in separating terrestrial and marine derived materials, oxygen isotope ratios of organic matter in estimating the origin of the materials in relation to water cycling, and carbon-14 concentrations in estimating carbon source.

研究分野：同位体生態学

キーワード：安定同位体 生態系 アミノ酸 生物標本 食物網

1. 研究開始当初の背景

同位体分析は、食物網の推定や物質循環の解明などの生態系解析手法として利用されてきた。しかしながら、従来の炭素・窒素のバルク分析のみでは生態学的な問いに十分答えられていない可能性がある。そこで、本研究計画では、分子レベルの同位体比精密分析を活用し、新たな同位体利用法を研究することを検討した。特に、アミノ酸窒素同位体手法や炭素・窒素以外の同位体手法を組み合わせて用いる検討を行った。

2. 研究の目的

(1)本研究においては、まずアミノ酸窒素同位体比の利用法について検討した。アミノ酸の窒素同位体比を用いた研究は、連携研究者(大河内)のグループが世界的に研究をリードしている。Chikaraishi *et al.* (2009: *Limnol. Oceanogr. Method* 7: 740-750)によって定式化された「アミノ酸栄養段階 (TL_{Glu/Phe})」は、対象生物のグルタミン酸(Glu)とフェニルアラニン(Phe)の窒素同位体比の差をとるだけで、栄養段階(TL)が求められることを報告した。すなわち、

$$TL_{Glu/Phe} = (\delta^{15}N_{Glu} - \delta^{15}N_{Phe} + \beta) / 7.6 + 1$$

と表現される。これは、栄養段階によって Glu の $\delta^{15}N$ は 8.0‰ 上昇するが Phe の $\delta^{15}N$ はわずか 0.4‰ しか上昇せず、その差が 1 栄養段階について 7.6‰ ずつ開くことに基づく。ここで上式における β は、水域生産者で -3.4‰、陸上 C3 植物で +8.4‰ となることが示されており、「一次生産者」がどれか一つに限定できる場合は「食物連鎖上の栄養段階」が正確に推定できる。

しかし、陸水生態系では陸域起源(外部生産)と水域起源(内部生産)の一次生産が食物網で混合されることが明らかになっており(河川連続体仮説)、上式において「一次生産者」を特定できず、正確な栄養段階が推定できないという困難が生じる。そこで、本研究ではアミノ酸同位体比分析手法をさらに発展させ、資源の混合がある水域生態系においても汎用性のある栄養段階推定手法を開発することを目的とした。

また、同位体比手法を用いて作成された食物網に対して、ネットワークアンフォールディングの手法に基づいて食物連鎖系に変換した食物網の特徴に関する理論的検討を行った。

(2)次に、異なる元素を用いてどれだけ食物網解析を精緻化できるかを検討した。本研究においては、イオウ同位体比、有機物の酸素同位体比、放射性炭素 14 を候補として研究を行った。これらの元素は、それぞれの利点がある。イオウ同位体比は陸域と海域を分けるシグナルとして有効である。海域のイオウ同位体比 ($\delta^{34}S$) は 20‰ 程度の値を取り、陸域に比べて高い値となる。この区別は、特に海洋由来資源の利用に鋭敏な指標となる。有機物の酸素同位体比 ($\delta^{18}O$) は、吸収した水の値

に強い影響を受けている。そのため、水循環と関連する生態系の指標として有効である。放射性炭素 14 値 ($\Delta^{14}C$) は、陸域においては大気 CO₂ の値を反映し、水域においては溶存炭酸の影響を強く受ける値となる。 $\Delta^{14}C$ 値は、安定同位体である炭素 13 値 ($\delta^{13}C$) によって補正された値

$$\Delta^{14}C = \delta^{14}C - 2(\delta^{13}C + 25)(1 + \delta^{14}C / 1000)$$

であるため、同位体分別の影響を受けず、炭素の由来を示すと考えられる。これらの値をどのように有効に利用するかという観点で研究を行った。

3. 研究の方法

(1)アミノ酸窒素同位体比の研究においては、陸域と水域の混合が想定される河川生態系を対象とした。具体的には、琵琶湖流入河川で採集した水生昆虫や魚類、および、これらの餌資源のアミノ酸窒素安定同位体比を測定した。特に、琵琶湖流入河川のうち大きな集水域を持つ野洲川と安曇川の上流と下流を用いて、河川食物網の比較研究を行った。

(2)アミノ酸窒素同位体比の手法は、ホルマリンやアルコールで保管された標本においても可能であることが明らかとなっている。本研究では、京都大学生態学研究センターが保管していた琵琶湖の魚類試料を用いて、琵琶湖の昔の魚類に関する栄養段階の変遷を研究した。

(3)動物骨に含まれているコラーゲンは有機物試料として過去の生態系を振り返ることができる重要なプロキシとなる。本研究においては、北海道の東部地域と南部地域を対象に、ヒグマの骨と食物資源の試料に関して炭素・窒素・イオウの安定同位体分析を行った。ヒグマ骨試料を、北海道開発開始以前(Period 1: 1920 年以前)、開発の初期段階(Period 2: 1931-1942 年)、開発完了後(Period 3: 1996 年以降)の 3 つの時代区分に分け、それぞれの時代のヒグマの食性を比較した。

(4)北海道大学植物園付属博物館に所蔵されている 1920 年から 1945 年に採取された択捉島のヒグマ頭骨標本から骨の一部を、また、北海道大学総合博物館より食物資源候補を提供していただき、これらのサンプルの炭素・窒素・イオウ安定同位体比を測定し、過去の食性復元を行った。

(5)東京都の奥多摩地方において、カスミザクラの結実木から直接種子を採取し、同じ年においては種子の酸素安定同位体比の値が標高によって低くなるという関係を明らかにした。その関係を用いて、糞から取り出したカスミザクラ種子の酸素安定同位体比から親木の標高を求め、標高方向の種子散布距離を求めた。

(6) 京都大学和歌山研究林およびその周辺(護

摩壇山試験地)では、一溪流河川ごとの集水域単位で森林が管理されている。したがって、本調査地は、集水域単位で皆伐され、それ以降の履歴が明らかなことから、森林管理による生物群集への影響応答を時間軸に基づいて解明できるモデルフィールドといえる。そこで、伐採から成熟段階に達する森林の時間的变化に応じた河川生物群集の種構成および食物網構造の変化を明らかにするため、伐採されて以降の時系列別の森林を設定し、水生昆虫群集の炭素・窒素同位体比とともに $\Delta^{14}\text{C}$ 値を測定した。

(7)複雑な定量食物網データに対してアンフォールディングを適用することで、生態系過程を捉えるリニアな定量食物連鎖系を得るとともにその構造を評価するための手法を提案した。さらに、20の海洋生物群集を対象とした食物網定量データに対してアンフォールディングを適用し、各栄養段階ごとの栄養転換効率を得るとともに、各栄養段階・生物種ごとに栄養転換効率を評価することで、生態系・生物種両レベルに対して、栄養段階と栄養転換効率の間の関係性を評価した。また、種間相互作用の多様性が群集動態に及ぼす影響について、数理モデルによる理論的予測を行った。

4. 研究成果

(1)河川食物網の一次生産者と一次消費者は、グルタミン酸とフェニルアラニンの窒素同位体比を用いることで栄養段階を推定できることが分かった。一方、肉食性の水生昆虫や魚類の栄養段階は、単一の餌資源を仮定すると、食性からの予測値よりも低く推定された。しかし、河川生態系は内部生産(藻類生産)と外部生産(陸上リター)由来の食物連鎖が混合している系である。

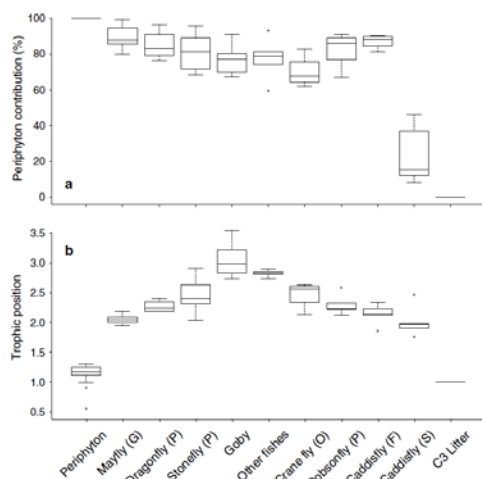


図1 アミノ酸窒素同位体比の混合モデルにより作成された水生昆虫など河川食物網構成生物の内部生産寄与率(上図)および栄養段階(下図)(雑誌論文6より引用)。

そこで、陸域・水域資源に由来する食物連鎖の両方を考慮し、これらの高次捕食者たちの

栄養段階を計算したところ、既存の食性からの予測値に近くなった(図1)。本研究から、一般的な河川生態系の食物網解析においては、餌資源の混合効果が重要であることが明らかとなり、複数の食物連鎖が食物網を構成する複雑系の解析に対して、アミノ酸窒素安定同位体比が有効な指標となることが示唆された。

(2)高次捕食者の栄養段階は、その食物網構造の変化を示す指標として有効であると考えられる。本研究では、琵琶湖の高次捕食者であるハスの栄養段階について、アミノ酸窒素安定同位体比およびバルク窒素安定同位体比それぞれに基づいて過去100年にわたる栄養段階の変化を計算したところ、両者はほぼ一致した。このことは、食物網構造の長期的な変遷を明らかにする上で、アミノ酸窒素安定同位体比が有効なツールとなることを示している。ただし、研究(1)で明らかになったように、陸域生産と水域生産の混合が想定される場合には、過去のベースラインとなる栄養起源を適切に選ぶ必要がある。本研究の成果については、論文作成中である。

(3)本研究においては、炭素・窒素・イオウ同位体比の分析によって、ヒグマのサケ利用割合をより正確に求めることができた。過去200年にわたる試料の分析の結果、道東地域ではサケの利用割合が19%から8%まで減少し、陸上動物の利用が64%から8%にまで減少していた(図2)。また、道南地域では陸上動物の利用割合が56%から5%まで減少していた。窒素同位体比の時間的変化から、この大規模な食性の変化は、概ねここ200年の間に急激に進行したことが示された。ヒグマの食性は時代経過に伴って肉食傾向から草食傾向に大きく変化していたことが明らかになった。

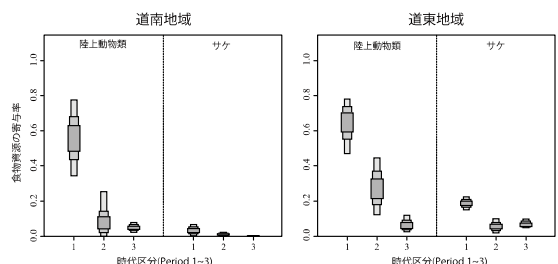


図2 各地域・時代のヒグマの陸上動物類とサケの利用割合の推定値。ボックスプロットの外側から、食物資源の寄与率の95%、75%、50%信頼区間を示している(雑誌論文11より改変引用)。

(4)C3草本類、C3果実類、C4植物類、陸上動物類、サケからなる各食物資源に関して、ヒグマへの寄与率を択捉島と北海道東部地域で比較した。その結果、北海道東部地域のヒグマ個体群ではサケの利用割合が8.2%(95%信頼区間:5.4-10.3%)だったのに対して、択捉島のヒグマでは27.3%(同20.6-34.1%)であり、択捉島のヒグマがサケに強く依存してい

たことが判明した。これらの結果は、人間影響の大きい現在では見られない、自然生態系でのヒグマの食性についてのデータを示すとともに、サケを通じた海洋起源の栄養物質の陸域への移動の程度を示し、生態系レベルの影響を示唆する。

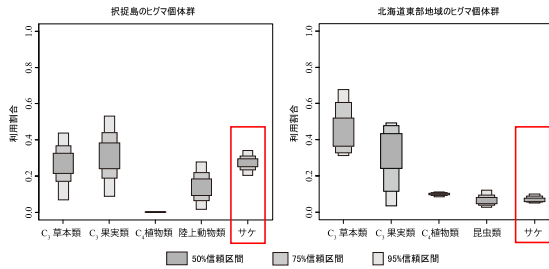


図3 択捉島のヒグマ(左)と北海道東部地域のヒグマ(右)の食性分析の結果。ボックスプロットの外側から、食物資源の寄与率の95%, 75%, 50%信頼区間を示している(雑誌論文 18 より改変引用)。

(5) 種子の有機物酸素同位体比分析によって、ツキノワグマは平均で 307m、テンは平均で 193m、標高の高い方に種子を散布していることが分かった。本手法によって、温暖化が進行する世界において、植物の高標高への移動手段として動物の種子散布が有効に機能することが示された。本手法をさまざまな植物に適用することで、どのような性質が植物の移動に有利に働くのかが明らかになると考えられる。本研究成果をさらに応用することによって、植物群集の種構成や多様性が形成されるプロセスの理解が大きく進み、生態系レベルの現象の理解が期待される。

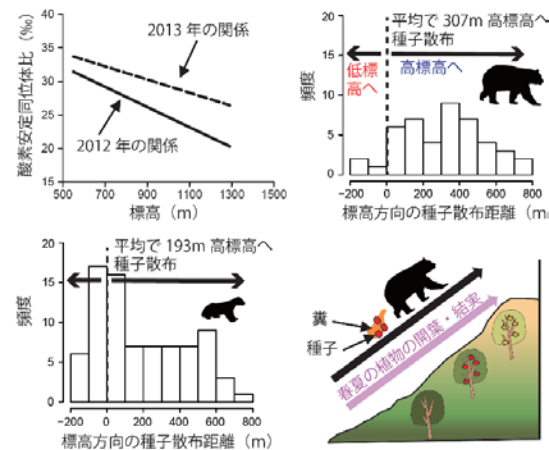


図4 標高別の種子の酸素同位体比の関係よりツキノワグマとテンの種子散布距離を推定した図(雑誌論文 19 より改変引用)。

(6) 本調査地では、林齢の進行と共に河床へ到達する光量が減少し、若齢林の集水域では付着藻類食の刈取食者が、高齢林の集水域ではリター食の破碎食者が多く存在していた。付着藻類(Periphyton)の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は天然林では極

めて低かった。一方、陸上植物リター(Litter)の $\Delta^{14}\text{C}$ 値はほぼ一定(+28~+34‰)で、かつ現世の大気 CO_2 に近かった。水生無脊椎動物のうち、刈取食者(Grazers)の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は他の摂食機能群よりもやや低く、逆に過食者(Filterers)の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は他の摂食機能群よりもやや高かった。その他の水生無脊椎動物の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は、調査地集水域の林齢に関わらず、付着藻類よりも陸上植物リターに近い値を示した。さらに、生物群集の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は、林齢が中間(23年生)を最小値として下に凸型の配置をしていた(図5)。これは、森林の成長に伴って根呼吸が増え、それによって土壌有機物分解が促進され、分解産物の CO_2 を固定する付着藻類から始まる食物連鎖の影響により、水生昆虫群集全体の $\Delta^{14}\text{C}$ 値が低くなったと考えられる。多様な同位体比を用いた研究によって、多様な生態系解析を行えることがわかった。

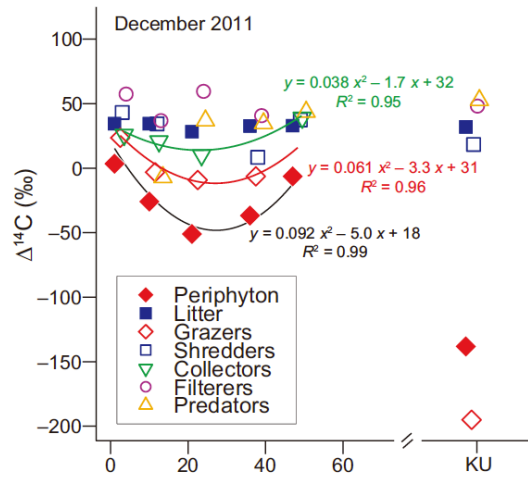


図5 伐採からの林齢別における各生物の $\Delta^{14}\text{C}$ 値のプロット。KUは比較用の90年以上の天然林(雑誌論文 20 より引用)。

(7) ネットワークアンフォールディングの手法に基づいて食物連鎖系に変換した食物網の構造は、「各栄養段階における種多様性」「栄養段階の多様性」「各生物種の所属する栄養段階の多様性」という3つの食物網複雑性指標によって評価することができる。

20の実証的食物網データに対して、食物網アンフォールディングを適用することで、生物種レベル・生態系レベルの両者について、栄養段階と栄養転換効率の関係が得られた。種レベル・生態系レベルのいずれにおいても、栄養転換効率は栄養段階が高くなるほど低くなる傾向を見いだした。さらに、安定同位体分析から推定される栄養位置(trophic position)をもとにして、食物網の生産構造を明らかにする理論的手法を開発するとともに、PPR(Primary Production Required)の計算方法に関する提案を行った。さらに、栄養関係のみならず、競争や相利などの多様な種間相互作用が存在する場合の生物群集動態について、構造-動態関係に関する理論的予測を行った。

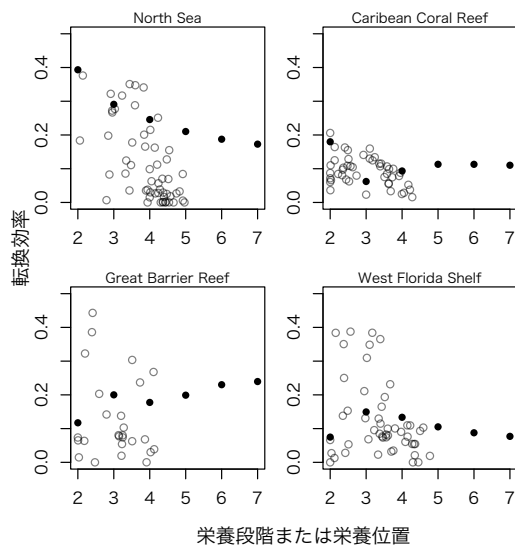


図6 自然食物網における種レベル（白丸）・生態系レベル（黒丸）の栄養転換効率の栄養段階依存性。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕（計 22 件）

- 1) Haraguchi, T.F., Uchida, M., Shibata, Y. and Tayasu, I. (2013) Contributions of detrital subsidies to aboveground spiders during secondary succession, revealed by radiocarbon and stable isotope signatures. *Oecologia* 171: 935-944. doi:10.1007/s00442-012-2446-1
- 2) Ishikawa, N.F., Hyodo, F. and Tayasu, I. (2013) Use of carbon-13 and carbon-14 natural abundances for stream food web studies. *Ecological Research* 28: 759-769. doi: 10.1007/s11284-012-1003-z
- 3) Thibodeau, B., Miyajima, T., Tayasu, I., Wyatt, A.S.J., Watanabe, A., Morimoto, N., Yoshimizu, C. and Nagata, T. (2013) Heterogeneous dissolved organic nitrogen supply over a coral reef: First evidence from nitrogen stable isotope ratios. *Coral Reefs* 32: 1103-1110. doi: 10.1007/s00338-013-1070-9
- 4) Umezawa, Y., Yamaguchi, A., Ishizaka, J., Hasegawa, T., Yoshimizu, C., Tayasu, I., Yoshimura, Morii, H.Y., Aoshima, T., and Yamawaki, N. (2014) Seasonal shifts in the contributions of the Changjiang River and the Kuroshio Current to nitrate dynamics at the continental shelf of the northern East China Sea based on a nitrate dual isotopic composition approach. *Biogeosciences* 11: 1297-1317. doi: 10.5194/bg-11-1297-2014
- 5) Ishikawa, N.F., Uchida, M., Shibata, Y. and Tayasu, I. (2014) Carbon storage reservoirs in watersheds support stream food webs via periphyton production. *Ecology* 95: 1264-1271. doi: 10.1890/13-0976.1
- 6) Ishikawa, N.F., Kato, Y., Togashi, H., Yoshimura, M., Yoshimizu, C., Okuda, N. and Tayasu, I. (2014) Stable nitrogen isotopic composition of amino acids reveals food web structure in stream ecosystems. *Oecologia* 175: 911-922. doi: 10.1007/s00442-014-2936-4
- 7) Mougi, A. and Kondoh, M. (2014) Instability of a hybrid module of antagonistic and mutualistic interactions. *Population Ecology* 56: 257-263. doi: 10.1007/s10144-014-0430-9
- 8) Mougi, A. and Kondoh, M. (2014) Adaptation in a hybrid world with multiple interaction types: a new mechanism for species coexistence?, *Ecological Research* 29: 113-119. doi: 10.1007/s11284-013-1111-4
- 9) Mougi, A. and Kondoh, M. (2014) Stability of competition-antagonism-mutualism hybrid community and the role of community network structure. *Journal of Theoretical Biology* 360: 54-58. doi: 10.1016/j.jtbi.2014.06.030
- 10) 加藤義和, 陀安一郎 (2014) 「安定同位体分析が拓く環境科学の地平」(Horizons of environmental science broadened by stable isotope analysis) *環境技術* 43(4): 209-214.
- 11) Matsubayashi, J., Morimoto, J.O., Tayasu, I., Mano, T., Nakajima, M., Takahashi, O., Kobayashi, K. and Nakamura, F. (2015) Major decline in marine and terrestrial animal consumption by brown bears (*Ursus arctos*). *Scientific Reports* 5: 9203. doi: 10.1038/srep09203
- 12) Ishikawa, N.F., Tayasu, I., Yamane, M., Yokoyama, Y., Sakai, S. and Ohkouchi, N. (2015) Sources of dissolved inorganic carbon in two small streams with different bedrock geology: insights from carbon isotopes. *Radiocarbon* 57: 439-448. doi: 10.2458/azu_rc.57.18348.
- 13) Ishida, T., Tayasu, I. and Takenaka, C. (2015) Characterization of sulfur deposition over the period of industrialization in Japan using sulfur isotope ratio in Japanese cedar tree rings taken from stumps. *Environmental Monitoring and Assessment* 187: 459 (10pages) doi: 10.1007/s10661-015-4678-0
- 14) Ishida, T., Tayasu, I. and Takenaka, C. (2015) Quantitative reconstruction of sulfur deposition using a mixing model based on sulfur isotope ratios in tree rings. *Journal of Environmental Quality* 44: 1800-1808. doi: 10.2134/jeq2014.11.0506
- 15) Kondoh, M. and Mougi, A. (2015) Interaction-type diversity hypothesis and interaction strength: the condition for the positive complexity-stability effect to arise. *Population Ecology* 57: 21-27. doi: 10.1007/s10144-014-0475-9

16) Haraguchi, T.F. and Tayasu, I. (2016) Turnover of species and guilds in shrub spider communities in a 100-year post-logging chronosequence. *Environmental Entomology* 45: 117-126. doi: 10.1093/ee/nvv142

17) Akamatsu, F., Suzuki, Y., Kato, Y., Yoshimizu, C. and Tayasu, I. (2016) A comparison of freeze-dry and oven-dry preparation methods for bulk and compound-specific carbon stable isotope analyses: examples using the benthic macroinvertebrates *Stenopsyche marmorata* and *Epeorus latifolium*. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 30: 137-142. doi: 10.1002/rcm.7421

18) Matsubayashi, J., Otsubo, K., Morimoto, J.O., Nakamura, F. and Tayasu, I. (2016) Feeding habits may explain the morphological uniqueness of brown bears on Etorofu Island, Southern Kuril Islands in East Asia. *Biological Journal of the Linnean Society*, in press, doi: 10.1111/bij.12798

19) Naoe, S., Tayasu, I., Sakai, Y., Masaki, T., Kobayashi, K., Nakajima, A., Sato, Y., Kiyokawa, H. and Koike, S. (2016) Mountain climbing bears save cherry species from global warming by their vertical seed dispersal. *Current Biology* 26: R315-R316. doi: 10.1016/j.cub.2016.03.002

20) Ishikawa, N.F., Togashi, H., Kato, Y., Yoshimura, M., Kohmatsu, Y., Yoshimizu, C., Ogawa, N.O., Ohte, N., Tokuchi, N., Ohkouchi, N. and Tayasu, I. (2016) Terrestrial-aquatic linkage on stream food webs along a forest chronosequence: multi-isotopic evidence. *Ecology* 97: 1146-1158. doi: 10.1890/15-1133.1

21) Matsubayashi, J., Tayasu, I., Morimoto, J.O. and Mano, T. (2016) Testing for a predicted decrease in body size in brown bears (*Ursus arctos*) based on a historical shift in diet. *Canadian Journal of Zoology*, in press. doi: 10.1139/cjz-2016-0046

22) Kondoh, M., Mougé, A., Ushimaru, A. and Nakata, K. (2016) Adaptive movement and food-chain dynamics: towards food-web theory without birth-death processes. *Theoretical Ecology* 9: 15-25. doi: 10.1007/s12080-015-0266-8

[学会発表] (計 63 件)

1) 陀安一郎 「生物の同位体比から得られる生態系・生物多様性情報について」日本地球惑星科学連合 2013 年大会, 幕張メッセ, 千葉 2013.05.23

2) 石川尚人, 加藤義和, 富樫博幸, 吉村真由美, 由水千景, 奥田昇, 陀安一郎 「アミノ酸窒素安定同位体比を用いた河川食物網解析」日本地球惑星科学連合 2013 年大会, 幕張メッセ, 千葉 2013.05.23

3) 加藤義和, 石川尚人, 富樫博幸, 由水千景, 奥田昇, 陀安一郎 「琵琶湖集水域のヨシノボ

リ属におけるアミノ酸窒素安定同位体比の流程変化」日本陸水学会第 78 回大会, 龍谷大学 2013.09.11

4) Ichiro Tayasu “Isotope tools: new directions” 日本生態学会第 61 回大会, 広島国際会議場, 広島, 2014.03.15

5) Michio Kondoh, Akihiko Mougé “What generates the stabilising effect of interaction-type diversity in ecological communities?” 第 29 回個体群生態学会 基調シンポジウム A “Network Structure and Dynamics of Ecological Communities”, 大阪府立大学 中百舌鳥キャンパス, 堺, 2013.10.12 (招待講演)

6) 陀安一郎, 加藤義和, 石川尚人, 由水千景, 原口岳, 奥田昇, 徳地直子, 神松幸弘, 富樫博幸, 吉村真由美, 大手信人, 近藤倫生 「安定同位体比によって測定された栄養構造が示す生物多様性指標について」日本地球惑星科学連合 2014 年大会, パシフィコ横浜, 横浜 2014.04.28

7) Ichiro Tayasu “Use of carbon-14 in terrestrial food webs” Radiocarbon Conference, Belfast, UK, 2014.08.22

8) 加藤義和, 奥田昇, 由水千景, 陀安一郎 「アミノ酸窒素安定同位体比を用いた捕食性魚類の栄養段階推定—栄養起源の混合を考慮して—」日本陸水学会第 79 回大会, 筑波大学, つくば, 2014.09.13

9) Michio Kondoh, Akihiko Mougé, “Diversity of interaction types and community stability”, 2014 ESA Annual Meeting, Sacramento, California, USA, 2014.08.10-15

10) 近藤倫生・舞木昭彦, 生態学的個体群制御と群集ネットワークの複雑性, 第 30 回個体群生態学会大会, つくば, 2014.10.10-12

6. 研究組織

(1) 研究代表者

陀安 一郎 (TAYASU, Ichiro)

総合地球環境学研究所・研究高度化支援センター・教授

研究者番号：80353449

(2) 研究分担者

近藤 倫生 (KONDOH, Michio)

龍谷大学・理工学部・教授

研究者番号：30388160

(3) 連携研究者

大河内 直彦 (OHKOUCHI, Naohiko)

国立研究開発法人海洋研究開発機構・生物地球化学研究分野・分野長

研究者番号：00281832