Eigenvector sensitivity analysis による
生物群集の季節動態を駆動するプロセスの環境勾配に沿った空間パターン

金森由妃 [1], 深谷肇一 [2], 野田隆史 [3]

Yuki KANAMORI[1], Keiichi FUKAYA[2], Takashi NODA[3]

[1] 北海道大学大学院 環境科学院

[2] 統計数理研究所

[3] 北海道大学大学院 地球環境科学研究院

概要

物理的環境（例えば気温，湿度，降水量など）の季節変化は，あらゆる生息地に存在し，群集構造の時間的な違いを生成する要因の１つである．そのため，群集構造の季節変化とその空間的な違いがどのようなプロセスに起因するのかを明らかにすることは，生態学の主要な目的である生物の数や分布を予測する上で重要である．

生態学において，Eigenvector sensitivity analysis は，物理的環境の変化が個体群動態を駆動するプロセスに与える影響を定量的に評価するために用いられる．本研究では，この手法を多種系に拡張することで，岩礁潮間帯の固着生物群集の季節動態を駆動するプロセスが環境勾配に沿ってどのような空間パターンを示すのかを明らかにした．

１．背景

推移確率行列モデル

推移確率行列モデルは，状態ベクトル $\mathbf{x}$ と推移確率行列 $\mathbf{P}$ から構成されるモデルで（式（１）），生態学においては，生物群集のダイナミクス（以下，群集動態）を定量的に記述する方法の１つとして知られている (e.g. [4, 6, 7]).

$$\mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{P}\mathbf{x}_t \tag{1}$$

樹木，草本，海藻，サンゴなど，生活史の初期を除いて移動することなく基質に定着したまま生活する生物を固着生物という．固着生物は，互いに空間（基質）を巡る競争

E-mail: kana.yuki@ees.hokudai.ac.jp

関係にあるため，ある空間内に生息する生物種の組成（以下，群集構造）は，個々の種の空間占有量によって表現される．例えば，25 個体が生息できる空間に，種 A が 10 個体，種 B が 2 個体，種 C が 8 個体存在している場合を考える．この時，空間の状態は，種 A，種 B，種 C と裸地（生物が存在しない）の 4 つの場合が考えられる．したがって，この群集構造は，状態ベクトル $\mathbf{x}$ を用いて

$$\mathbf{x}_t = \begin{pmatrix} \text{proportion of species A} \\ \text{proportion of species B} \\ \text{proportion of species C} \\ \text{proportion of vacant} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 10/25 \\ 2/25 \\ 8/25 \\ 5/25 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.4 \\ 0.08 \\ 0.32 \\ 0.2 \end{pmatrix} \tag{2}$$

とあらわすことができる．

推移確率行列 $\mathbf{P}$ は，状態ベクトル $\mathbf{x}$ が時間 t から時間 $t+1$ へ変化した時，その背後で生じたプロセスを確率として表現する．前述の例の種 A に着目し，時間 t に 10 個体の種 A が占有していた空間が，時間 $t+1$ には，4 個体がそのまま空間を占有し，3 個体が種 B に置換し，2 個体が種 C に置換し，1 個体が死亡し裸地となったとする．この時，種 A が種 A のままであり続ける確率 p_{AA}, 種 A が種 B (or 種 C) に置換する確率 p_{BA} (p_{CA}), 種 A の死亡する確率 p_{VA} は，それぞれ，

$$\mathbf{P}_{\bullet A} = \begin{pmatrix} p_{AA} \\ p_{BA} \\ p_{CA} \\ p_{VA} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4/10 \\ 3/10 \\ 2/10 \\ 1/10 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.4 \\ 0.3 \\ 0.2 \\ 0.1 \end{pmatrix} \tag{3}$$

となる．種 B, 種 C, 裸地に関しても同様に推移確率を求めることができ，それぞれの推移確率は推移確率行列の各列に記述される：

$$\mathbf{P} = \begin{pmatrix} p_{AA} & p_{AB} & p_{AC} & p_{AV} \\ p_{BA} & p_{BB} & p_{BC} & p_{BV} \\ p_{CA} & p_{CB} & p_{CC} & p_{CV} \\ p_{VA} & p_{VB} & p_{VC} & p_{VV} \end{pmatrix}. \tag{4}$$

Eigenvector sensitivity analysis

ダイナミクスの特性を評価する方法の１つに，推移確率行列の固有値解析がある[1]. 例えば，単一種で構成される個体群に対して推移確率行列モデルを適用した場合，推移確率行列の最大固有値は個体群動態の特性である個体群成長率をあらわす．しかし，先述したようなマルコフ連鎖型の推移確率行列モデルでは，推移確率行列の最大固有値は必ず１になることから，固有値解析から群集動態の特性を評価することはできない. そこで，生命表反応解析（個体群成長率が時空間的に異なる時，その差異に対してキーとなるプロセスを摂動解析により推定する方法）の概念をベースに，群集構造をあらわす状態ベクトル $\mathbf{x}$ の季節差に対して感度分析を行うことで，群集構造の季節間の変動に対して重要なプロセスを推定することを試みた.

まずは春と秋の２季節において，群集動態に対する季節の効果を推定するために，春の群集構造 $\mathbf{x}^{\text{spring}}$ と，春の群集構造を生成する冬の推移確率行列 $\mathbf{P}^{\text{winter}}$ を基準とし，群集構造の季節変化に対する推移確率行列の各要素の寄与率を推定するモデルを作成した：

$$\mathbf{x}^{\text{autumn}} - \mathbf{x}^{\text{spring}} \approx \sum_{i,j} \left(p_{ij}^{\text{summer}} - p_{ij}^{\text{winter}} \right) \frac{\partial \mathbf{u}}{\partial p_{ij}} \bigg|_{\mathbf{P}^{\dagger}}, \tag{5}$$

ここで，

$$\mathbf{P}^{\dagger} = \left(\mathbf{P}^{\text{summer}} + \mathbf{P}^{\text{winter}} \right) \Big/ 2 \tag{6}$$

である．この時，p_{ij} は推移確率行列 $\mathbf{P}$ の各要素である．また，$\partial \mathbf{u}/\partial p_{ij}$ は，$\mathbf{P}^{\dagger}$ の固有ベクトルの感度を示す.

固有ベクトルの感度は，スケール化された固有ベクトル感度分析によって算出することができる [1, 4, 6]. $\mathbf{P}^{\dagger}$ の最大固有値に対する固有ベクトルを $\mathbf{u}_1$ とし，p_{ij} を変化させた時の $\mathbf{u}_1$ の感度は以下の式により推定できる：

$$\frac{\partial \dfrac{\mathbf{u}_1}{\|\mathbf{u}_1\|}}{\partial p_{ij}} = u_j^{(1)} \sum_{m \neq 1}^{s} \frac{\bar{v}_i^{(m)}}{\lambda_1 - \lambda_m} \mathbf{u}_m - \mathbf{u}_1 \sum_k \frac{\partial u_k}{\partial p_{ij}}. \tag{7}$$

この時，$u_j^{(1)}$ は $\mathbf{u}_1$ の j 番目の要素，$\bar{v}_i^{(m)}$ は複素共役で構成される左固有ベクトルの i 番目の要素，そして，λ_m は m 番目の固有値を示す.

マルコフ連鎖の概念上, 式(6) に直接, 式 (7) を適用することはできず, p_{ij} の変化は, 列 j の他のすべての要素の変化によって補償される必要がある．補償の仕方は複数あるが[1], 本研究では比例補償 (proportional compensation) を用い, 最終的な式を,

$$\frac{d\frac{\mathbf{u}_1}{\|\mathbf{u}_1\|}}{dp_{ij}}=\frac{\partial\frac{\mathbf{u}_1}{\|\mathbf{u}_1\|}}{\partial p_{ij}}+\sum_{m\neq i}^{s}\frac{\partial\frac{\mathbf{u}_1}{\|\mathbf{u}_1\|}}{\partial p_{mj}}\frac{-p_{mj}}{1-p_{ij}} \qquad m\neq i \tag{8}$$

とした[1, 4].

2．野外データ

2002 – 2014 年の春と秋に, 北海道東部の５海岸 25 岩礁に設置した永久方形区 (縦 100cm, 横 50cm) において, 固定調査点の直下に出現する固着生物を記録した．岩礁潮間帯では, 一般に, 浸水時間の違いが物理的な環境勾配を生成することが知られている[2, 5]. そのため, 永久方形区では上部から 25cm ごとに４つの高さ（ブロック）に分けて生物調査を行った．得られたデータは, 優占種５種（キタイワフジツボ, ピリヒバ, フクロフノリ, マツモ, クロバギンナンソウ）と一年生生物, 多年生生物, 裸地の８つのカテゴリーに分類した．

春と秋の時間推移データに Multistate Dynamic Occupancy Model [3]を適用し, 観察誤差を考慮した春と秋の状態ベクトル $\mathbf{x}^{\mathrm{spring}}$, $\mathbf{x}^{\mathrm{autumn}}$ と, その間の推移である推移確率行列 $\mathbf{P}^{\mathrm{summer}}$, $\mathbf{P}^{\mathrm{winter}}$ を推定した．

3．結果

群集の季節動態に対して重要なプロセスは物理的環境勾配に沿って連続的に変化しており, ①生物が裸地へ棲み付く“加入”は, 物理的環境条件が最も厳しい環境下において重要, ②生物が死亡し裸地へ戻る“撹乱”は, 物理的環境条件が中程度の環境下において重要, ③生物が空間を占有し続ける“存続”, および種 i が種 j に置換する“競争”は, 物理的環境条件が中程度～穏やかな環境下において重要, であることが明らかとなった．

参考文献

[1] Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. 2d ed. Sinauer, Sunderland, Mass.

[2] Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. Annual Review of Ecology and Systematics **3**:169-192

[3] Fukaya, K. and Royle, A. 2013. Markov models for community dynamics allowing for observation error. Ecology **94**:2670-2677

[4] Hill, M. F., J. D. Witman, and H. Caswell. 2004. Markov chain analysis of succession in a rocky subtidal community. American Naturalist **164**:46-61.

[5] Raffaelli, D. and Hawkins, S. 1996. Intertidal Ecology. Chapman and Hall, London, UK.

[6] Tanner, J. E., T. P. Hughes, and J. H. Connell. 1994. Species coexistence, keystone species, and succession: a sensitivity analysis. Ecology **75**:2204–2219.

[7] Wootton, J. T. 2001. Causes of species diversity differences: a comparative analysis of Markov models. Ecology Letters **4**:46–56.