

# 安定同位体比データをもちいた 補食-被食ネットワークのモデル化

角谷 拓<sup>1,2</sup>・長田 穰<sup>3,4</sup>・瀧本 岳<sup>5</sup>

(受付 2015 年 7 月 16 日；改訂 2016 年 3 月 28 日；採択 3 月 31 日)

## 要 旨

近年、炭素や窒素、あるいは硫黄の安定同位体比から、食物網構造を探る試みが盛んに行われている。ある特定の消費者とその餌種だけに注目した場合には、消費者と餌種の安定同位体比から各餌種の貢献比率を統計的に推定する方法(混合モデル)は既に確立している。しかし、従来の混合モデルでは食物網の全体構造を定量的に推定できない。本稿では、胃内容分析や糞分析、文献調査等から得られる食物網構成種の中の食う-食われる関係の有無を 0(無い場合)と 1(有る場合)で記述した二値食物網データと、食物網構成種の安定同位体比データを取得することによって、その食物網における全ての消費者について異なる餌資源の貢献比率を同時に推定することを目的に開発されたベイズ推定モデル IsoWeb を紹介する。仮想食物網データを用いた IsoWeb の推定精度の検証の結果、IsoWeb は現実的な構造やデータの不確実性をもつ食物網において、各餌資源の貢献比率を十分な精度で一括して推定できることが示された。また、安定同位体比データにもとづいた妥当な食物網構造の選択など新たな応用の可能性も示された。

キーワード：群集生態学，安定同位体，食物網，混合モデル，MixSIR，SIAR.

## 1. はじめに

生物は個体の成長・維持・繁殖のために外部からエネルギーをとりこむ必要がある。他の生物を「食う」ことが、そのための典型的な行動である。そのため野外の生態系においては、多数の生物が食う-食われる関係を通じて、複雑なネットワークを形成している。このような食う生物(消費者)が食われる生物(餌種)への負の影響を及ぼす方向性をもったネットワーク構造は、生態学では食物網とよばれる。このネットワークの構造(食物網構造)は、生態系内のエネルギー流の動態や生態系の安定性に大きな影響を及ぼすことが知られており(Yodzis, 1981; McCann, 2000)その把握・定量化は生態学における重要な関心事となってきた。

しかし、野外の多様な生物がつくりだす食物網構造はきわめて複雑であり、その詳細な記述には多大な時間と労力を要する。食物網構成種の中の食う-食われる関係の有無を 0(無い場合)と 1(有る場合)で記述する二値食物網(binary food web)は、食物網の最も簡便な記述方法として、これまで頻繁にもちいられてきた。実際、野外の二値食物網のカタログ(データ集)なども

<sup>1</sup> 国立環境研究所 生物・生態系環境研究センター：〒 305-8506 茨城県つくば市小野川 16-2

<sup>2</sup> ゲルフ大学 統合生物学部：50 Stone Rd E, Guelph, ON N1G 2W1 Canada

<sup>3</sup> 総合地球環境学研究所：〒 603-8047 京都市北区上賀茂本山 457 番地 4

<sup>4</sup> 独立行政法人科学技術振興機構，CREST

<sup>5</sup> 東京大学大学院 農学生命科学研究科：〒 113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1

存在している (Cohen, 1978). しかし二値食物網には, ある消費者への異なる餌種の貢献比率 (dietary proportion; ある消費者が複数の餌種をどんな割合で食べ分けているか) などといった定量的な情報が含まれていない.

食物網構造を定量的に記述するために, 従来は, 胃内容物や糞の直接観察による食性解析が行われてきた. しかし近年, 計測技術の進歩・普及により, 炭素や窒素, あるいは硫黄等の安定同位体比から, 食物網構造を探る試みがなされるようになってきた (Post, 2002). 生物の体を構成する炭素や窒素などの元素には, 質量数が異なる安定同位体が存在する. たとえば, 炭素は質量数が 12 と 13 の (中性子の数が異なる) 安定同位体が存在している. これらの安定同位体の組成比は, 生物間で異なる. その主な要因は, 安定同位体の質量の違いに起因する生物体内での取り込み速度や排出速度の違いと, 安定同位体比の異なる餌生物を捕食するためである. したがって, ある消費者と餌種の体組織中の安定同位体比を測定することで, 消費者と餌種の安定同位体比から各餌種の貢献比率を計算することができる. たとえば, 炭素と窒素の 2 つの安定同位体比を用いる場合には, 餌種の数が 3 つ以内であれば, 単純な連立方程式で貢献比率を計算できる. 3 つ以上の餌種を利用する場合でも, 安定同位体混合モデルとよばれる統計的な解析手法を用いて貢献比率の推定が可能である. 混合モデルにはいくつかの種類があり, よく知られているのが, IsoSource という名前前で実装されている手法である (Phillips and Gregg, 2003). この手法は, 数値計算によりすべての可能性を求めて, 貢献比率の確率分布を求めるものである. さらに近年では, ベイズ統計学の枠組みを利用して, IsoSource では考慮できない安定同位体比や濃縮係数 (Trophic enrichment factor) の不確実性を考慮して貢献比率を推定する手法も開発されている (MixSIR: Moore and Semmens, 2008; SIAR: Parnell et al., 2010). しかし, これら既存の方法は, 特定の消費者に注目して餌資源の貢献比率を推定することに特化しているため, 食物網の全体構造の定量化に適していない.

そこで筆者らは, 二値食物網データと安定同位体比データから, 食物網の全体構造を定量的に推定する混合モデル, IsoWeb の開発を行った (Kadoya et al., 2012). IsoWeb は, ある食物網について, 胃内容物分析や糞分析, 文献調査等から得られる二値食物網データと, 食物網を構成する生物の安定同位体比データを用いて, その食物網における全ての消費者ごとに餌種の貢献比率を推定するベイズ推定モデルである (図 1). なお, 安定同位体比データは通常,  $\delta$  記法とよばれる方法に従って, 標準物質の安定同位体比から 1 を引いた値の千分率に変換して用いる. すなわち炭素同位体比データを例にすると,

$$(1.1) \quad \delta^{13}\text{C} = \left[ \left( \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}} \right)_{\text{試料}} / \left( \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}} \right)_{\text{標準物質}} - 1 \right] \times 1000$$

となる.  $\delta^{13}\text{C}$  は, 標準物質にくらべて試料中の  $^{13}\text{C}$  の比率が高ければ正の値を, 低ければ負の値をとる. したがって,  $\delta^{13}\text{C}$  は, 実数値をとるため正規分布をもちいたモデル化が可能になる. 上記の推定モデルもすべてこの  $\delta$  記法にもとづいており, これから説明するモデルでも一般に用いられているこの方法を採用する. 以降, 安定同位体比データというときには, 特別に断らない限り  $\delta$  記法で算出された値を指す.

従来の混合モデルと IsoWeb との違いを説明するために, 図 2 に挙げる例で考えてみる. すなわち, 対象とする生物種 (図 2 の ①~⑥) それぞれで, 複数の安定同位体試料を取得し, 消費者 ① への各餌の貢献比率  $p_{12}$  および  $p_{13}$  を推定する場合を考える. 従来型の混合モデル (SIAR: Parnell et al., 2010) では, 図 2a のように特定の消費者 (たとえば ①) のみに注目する. その上で, 消費者 ① で採取された安定同位体比の値は, 平均  $s_1$  および分散  $\sigma_1^2$  の正規分布に従うと仮定される. さらに,  $s_1$  は以下のように定義される.

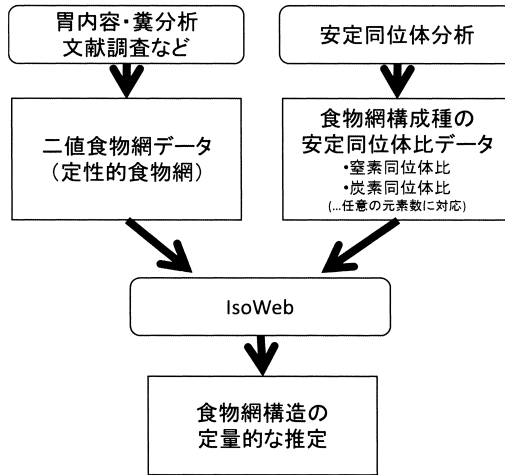


図 1. 食物網構造をバイズ推定する安定同位体混合モデル (IsoWeb) の概要.

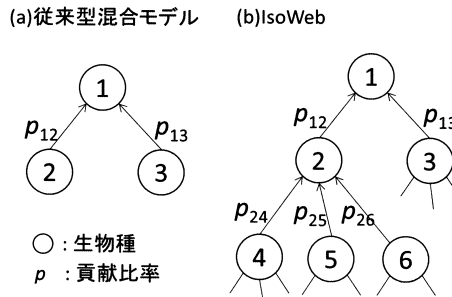


図 2. 従来型混合モデルと IsoWeb とのモデル構造の違い.

$$(1.2) \quad s_1 = p_{12} \times (\text{種 2 の安定同位体比の平均値}) + p_{13} \times (\text{種 3 の安定同位体比の平均値}) + \text{濃縮係数}$$

従来型混合モデルでは、この条件の下で消費者①の安定同位体比を良く説明する貢献比率  $p_{12}$ ,  $p_{13}$  を推定する。一方, IsoWeb では食物網構造全体を考慮する。すなわち消費者①の餌である種②にとっての餌, 種④・種⑤・種⑥を例にあげると(図 2b), 式(1.2)における「種 2 の安定同位体の平均値」は, 種④, 種⑤および種⑥の安定同位体比および種②への貢献比率  $p_{24}$ ,  $p_{25}$ ,  $p_{26}$  の関数になると定義する。すなわち, 二値食物網によって与えられる種間関係全体を明示的にモデル化する。

この特徴によって, IsoWeb には従来型のモデルにはない群集データ解析の点での利点がうまれる。本稿では, IsoWeb の構造と実装を解説したうえで, 仮想データを用いて様々な条件下でおこなった IsoWeb の推定精度の検証結果を紹介し, IsoWeb が幅広い条件下(食物網サイズや結合度, サンプル数等)で十分に高い精度で貢献比率の推定が可能であることを示す。さらに, IsoWeb の適用例を紹介し, ①多数のリンクを一度に推定対象とすることでこれまで定数として与えられることの多かった濃縮係数もデータから推定することが可能になる, ②リンクの有無(食う-食われるの関係の有無)に不確実性がある場合には, そのリンクを食物網構造に加える場

合とそうでない場合でデータへのモデルの当てはまりを比較し、リンクの妥当性を評価できる上、③食物網を構成する種のうち一部の種のデータが極端に少ない場合でも、頑強な推定を行うことができるといった、IsoWeb の利点について解説する。

## 2. IsoWeb の構造

IsoWeb の構造を説明するために、一般に、食物網を構成する種  $i$  が  $M_i$  種類の餌を捕食する状況を考える。種  $i$  において元素  $j$  の同位体比の観察値  $X_{ij}$  は、平均値  $s_{ij}$ 、分散  $\sigma_{ij}^2$  の正規分布に従うと仮定される。

$$(2.1) \quad X_{ij} \sim N(s_{ij}, \sigma_{ij}^2)$$

通常、同位体比データは、種ごと・元素ごとに複数のサンプルが得られるので、種・元素・サンプルごとに式(2.1)から得た確率をすべて掛け合わせたものが尤度式となる。ここで、分散  $\sigma_{ij}^2$  は、無情報ガンマ分布に従うと仮定し、 $s_{ij}$  は種  $i$  が捕食した餌種の安定同位体比の期待値と餌種の貢献比率の関数として下記のように定義される。

$$(2.2) \quad s_{ij} = \frac{\sum_{m=1}^{M_i} p_{ik_i[m]} Q_{jk_i[m]} (s_{k_i[m]j} + c_{jk_i[m]})}{\sum_{m=1}^{M_i} p_{ik_i[m]} Q_{jk_i[m]}}$$

ここで、 $k_i[m]$  は種  $i$  の  $m$  番目の餌種、IsoWeb の主要な推定対象である  $p_{ik_i[m]}$  は、餌種  $k_i[m]$  から種  $i$  への貢献比率である。 $p_{ik_i[m]}$  は貢献比率であるから、 $\sum_{m=1}^{M_i} p_{ik_i[m]} = 1$  を満たす。また、 $Q_{jk_i[m]}$  は餌種  $k_i[m]$  組織中における元素  $j$  の濃度の実測値、 $s_{k_i[m]j}$  は、餌種  $k_i[m]$  における安定同位体比  $j$  の期待値である。ただし、種  $i$  が基底種(たとえば植物などの独立栄養植物)である場合は、種  $i$  はどの種も捕食しない餌生物の同位体比から得られる情報は無いと考え  $s_{ij} = 0$  とする。また、 $c_{jk_i[m]}$  は、餌種  $k_i[m]$  が種  $i$  に捕食された際の、元素  $j$  の濃縮係数で下記のように、平均値  $\Lambda_j$ 、分散  $\tau_j^2$  の正規分布に従うと仮定される (Post, 2002)。

$$(2.3) \quad c_{jk_i[m]} \sim N(\Lambda_j, \tau_j^2)$$

したがって、尤度関数は推定対象である貢献比率  $p$  および濃縮係数  $c$  の関数となる。既存の混合モデルでは、濃縮比率は定数と仮定されることが多いものの、野外の食物網においては、生態系のタイプや食う-食われる関係ごとに濃縮係数が異なることが知られている (Post, 2002)。そこで、IsoWeb では、濃縮係数を確率変数とし食う-食われる関係ごとに異なる値を取りうると仮定した。ただし、 $\Lambda_j$  には既存情報からえられた値を与え(例えば、窒素同位体比では 3.4、炭素同位体比では 0.8)、また、分散  $\tau_j^2$  は、無情報の半コーシー分布にしたがうと仮定した (Gelman, 2006)。餌種から種  $i$  への貢献比率は合計 1 となる制約をもつことから、無情報のディリクレ分布を事前分布としてもつと仮定した。

$$(2.4) \quad p_{ik_i[1]}, \dots, p_{ik_i[M_i]} \sim \text{Dirichlet}(\alpha_{i1}, \dots, \alpha_{iM_i})$$

ここで、 $\alpha$  はディリクレ分布のパラメータである。IsoWeb モデル内では  $\alpha_{i1} = \dots = \alpha_{iM_i} = 1$  と仮定している。

IsoWeb を実際にデータに適用するためには、MCMC 計算を行うための実装が必要になる。現時点では、IsoWeb は統計言語 R と BUGS コードを用いて実装されており、主要な MCMC 計算ツールである WinBUGS, OpenBUGS あるいは JAGS を用いることで推定計算が実行可能である。統計言語 R の関数として実装された IsoWeb 関数 (以降 IsoWeb()) の概要を付録で説明した (付録 1)。また、IsoWeb() の詳細およびチュートリアル、サンプルコードは、下記のページにおいても公開しているので参照されたい (DOI: 10.13140/RG.2.1.1059.9526)。

### 3. IsoWeb の推定精度と感度分析

筆者らは、野外データとして現実的と考えられる条件の下での IsoWeb による貢献比率の推定精度を検証するための分析を行った (Kadoya et al., 2012). その概要を図 3 に示す. まず①ニッチモデル (Williams and Martinez, 2000) とよばれるアルゴリズムを用いて多数の現実的かつ異なる種数 (10-30 種) と結合度 (可能なすべての種間相互作用のうち実現されている割合: 0.05-0.3) の二値食物網を構成する. 次に, ②構成された二値食物網の各捕食-被食リンクに貢献比率をランダムに割り振る. ③各捕食-被食リンクに炭素と窒素同位体比の濃縮係数をランダムに割り振る. ここで, 炭素の濃縮係数は  $N(0.8, 1.3)$ , 窒素の濃縮係数は  $N(3.4, 0.98)$  に従うとした (Post, 2002). その上で④生産者に炭素および窒素の安定同位体比を割り振り, 上記の食物網構造に従った上位の消費者の安定同位体比を決めた. ⑤このようにして得られた食物網構造と安定同位体比の真値から, 異なる分散 (炭素・窒素ともに  $\sigma_{ij}^2 = 0.1 - 10.0$ ) とサンプル数 (各種について 5-50 サンプル) を仮定して検証用のデータセットを生成した.

①~⑤の手順に従って合計 1500 個の仮想食物網にもとづいたデータセットを生成し, そのデータと IsoWeb を用いて貢献比率を推定し, 手順②で与えた真値との比較を行った. 比較の際は, 推定された貢献比率と真の貢献比率との間で線形回帰を行い, 傾きを確度の指標 (1.0 に近いほど確度が高い), 決定係数を精度 (1.0 に近いほど精度が高い) の指標として評価に用いた (図 3).

まず, ①~⑤の手順によって生成されたある一つの食物網データセットの推定結果を例として示す (図 4). このデータセットは, 種数 20, 結合度 0.1, サンプル数 10, データ分散 0.1 の条件で生成された (図 4a). この事例からは, IsoWeb によって推定された貢献比率が真値とよく一致していることが読み取れる (図 4b: 傾き 0.973). しかしながら, 推定値の 95% 信用区間は大きく広がっており, これは濃縮係数のリンク間でのばらつきを考慮していることを反映していると考えられる. 濃縮係数についても分散は大きく推定される傾向にある (図 4c, d).

次に, 図 4b で示したような IsoWeb の推定確度および精度がデータセットの生成条件にどのように依存するか調べた感度分析の結果を図 5 に示す. 図 5 からは, IsoWeb は現実的な食物

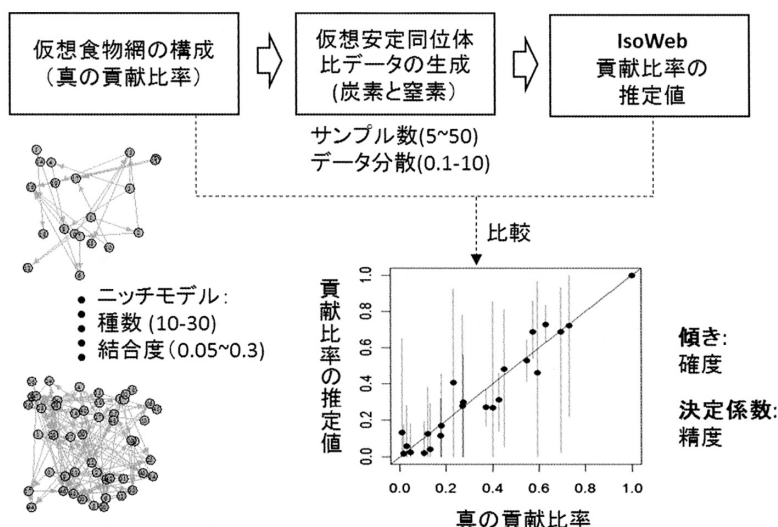


図 3. 仮想食物網データを用いた IsoWeb の推定精度の検証の概念図.

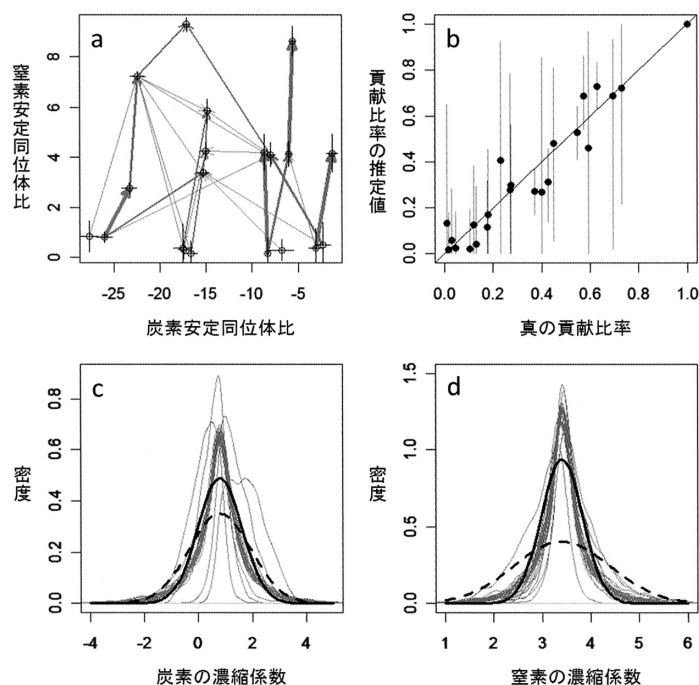


図4. 仮想食物網に IsoWeb を適用した例。仮想食物網データは、種数 20、結合度 0.1、種ごとのサンプル数 10、同位体比データの分散 0.1 という条件で生成された。(a) 仮想食物網の炭素同位体比 ( $\delta^{13}\text{C}$ )–窒素同位体比 ( $\delta^{15}\text{N}$ ) プロット。それぞれの点が種、矢印が食う–食われるの関係を表す。矢印は  $\delta^{15}\text{N}$  が低い(栄養段階が低い)ものから高いものへ向かう方向になっている。(b) 推定された貢献比率の平均値と真の貢献比率との比較(傾き 0.973)。エラーバーは 95% 信用区間を示す。(c) 炭素の濃縮係数の事後分布。(d) 窒素の濃縮係数の事後分布。太線は真の分布、太破線は推定された分布を表す。また細線は、各リンクごとの濃縮係数の事後分布を表す。Kadoya et al. (2012) を改変。

網構造とデータ数や不確実性に対して総じて良い推定結果を返すことが読み取れる。ただし、結合度が高くなるにしたがって、推定確度・精度ともに低下する顕著な傾向がみられた。これは、結合度が高くなることで、消費者あたりの餌数が増加するためである。これは問題点というよりも、利用可能なマーカーの種類に限られる(ここでは窒素と炭素の2種類)という条件下で、IsoWeb も含めたすべての混合モデルが持つ特性といえる(Phillips and Gregg, 2003)。また、データの分散の増加にともなって、あるいはサンプル数の減少にともなって推定確度・精度ともにやや低下する傾向がみられた。しかし、それでも、IsoWeb はかなり少ないサンプル数(種あたり 5~10)であっても十分実用的な推定結果を得られることが示されたといえるだろう。

#### 4. IsoWeb による食物網構造の選択

冒頭でも述べたように、食物網構造のわずかな違いが、動態や安定性に大きな影響を及ぼすことがある。したがって、二値食物網の正確な把握が重要な課題になるが、食う–食われる関係を野外で正確に把握することは常に困難が伴う。既存の混合モデルと比べて IsoWeb の顕著な特徴は、対象とする食物網の全体構造を明示的にモデルに組み込む点にあることは先に述べた。

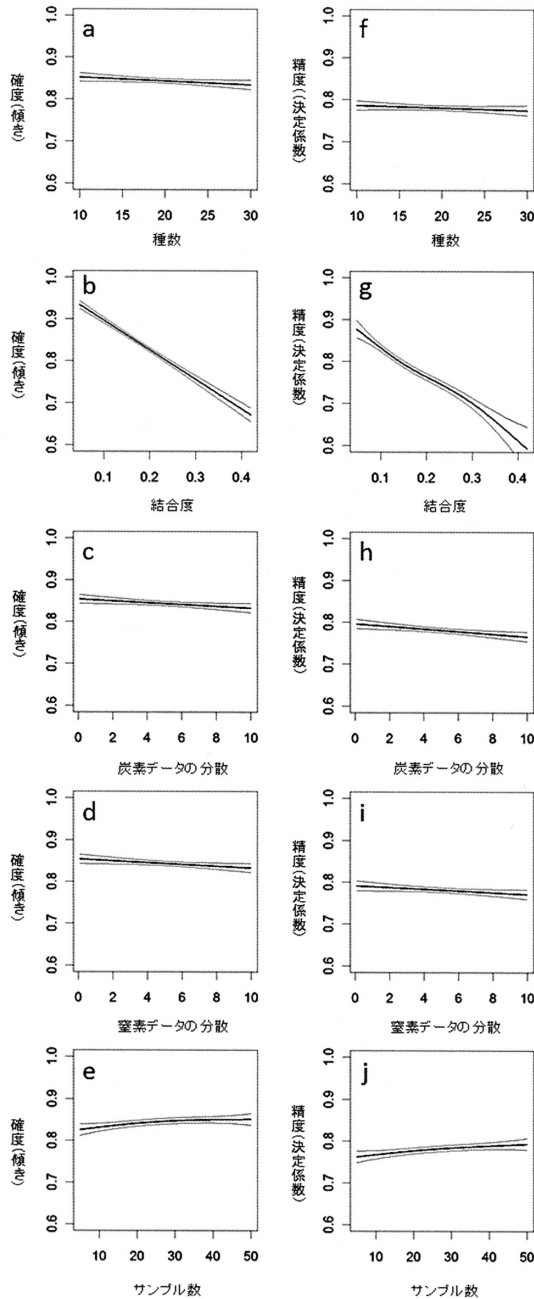


図 5. 食物網およびデータの特徴に対する IsoWeb の推定結果の感度. 貢献比率の推定値(平均値)に対して, 真の貢献比率を回帰し(図 4b を参照), その傾きと決定係数を用いた評価を行っている. 左の列(a-e)は各要因に対する推定の確度(傾き)を表す. また, 右の列(f-j)は, 推定の精度(決定係数)をあらわす. 確度・精度は, 推定値に対して真の値を線形回帰した場合の傾きと決定係数であり, ともに高くなるほど値は 1 に近づく. 破線は, 標準誤差の 2 倍値を表す. Kadoya et al. (2012) を改変.

この特徴を活かすと IsoWeb を、妥当な二値食物網構造の選択に使えるかもしれない。IsoWeb において二値食物網構造はモデル構造を決める情報である(式(2.2))。したがって、ある食う-食われるリンクの存在を仮定する場合としない場合でそれぞれ推定を行い、それぞれのモデルで得られる情報量基準を比較することで、得られた安定同位体データの下でどちらの食物網構造を仮定することが妥当であるかを定めることができるはずである。

Kadoya et al. (2012)は、実行例で用いたケニアの灌木草原の食物網を事例に、樹上系の最上位捕食者であるヤモリが、①下位の捕食者であるクモ類を捕食しない場合と②捕食する場合、さらに③ヤモリが地表性捕食者も含めた可能性のあるすべての種を捕食する場合について、それぞれ二値食物網を構成し、IsoWeb を適用したうえでベイズファクターを用いたモデル比較を行った。その結果、②、③の食物網にくらべて、Pringle and Fox-Dobbs (2008)が用いたオリジナルの二値食物網構造である①が支持されることを示した。ベイズファクターは、IsoWeb のようにパラメータが階層性をもつモデルであっても利用可能な汎用性の高いモデル選択基準である。その一方で、2つのモデル間の事後確率の比(=ベイズファクター)を得るためには、比較したい組み合わせごとに同時に MCMC 計算をする必要があるため、計算時間がかかること、また簡便で汎用的な関数をつくりにくいなどの難点がある。このような実装上の難しさがクリアされ、ここで紹介したような、IsoWeb の応用が野外食物網において広く可能となれば、食物網構造の正確な把握という群集生態学におけるもっとも基本的な要請に応える強力なツールとなるだろう。

## 5. IsoWeb の適用例

最後に、IsoWeb を活用した最近の研究事例を紹介する。ため池などの淡水生態系では、リターなどのデトリタスに由来するエネルギー流入が食物網の機能や安定性に大きな効果をもつことが知られている(Moore et al., 2004)。デトリタス食者は、難分解性のデトリタスを消費・分解することでデトリタスからのエネルギーを食物網全体へ供給する機能を果たす。さらに、デトリタス食者の種数あるいは機能群数が大きくなるほど、デトリタス分解速度が高くなるという報告もある(Jabiou et al., 2013)。これらの事実を合わせると、デトリタス食者の多様性が高くなるほど、デトリタスの分解効率が上がり、植物プランクトンなどの生食系由来に対するデトリタス由来のエネルギーの貢献が食物網全体に占める割合は高くなる可能性がある。このような、デトリタス食者内での多様性-生態系機能効果の食物網全体へのボトムアップ効果はこれまで実証的に検証されたことはなかった。Fukumori et al. (2016)は、デトリタス食者の種数などの条件がことなる12か所のため池生態系を対象に、安定同位体比と IsoWeb を活用することで、ため池の捕食者に対するデトリタス由来のエネルギーの貢献比率(植物プランクトン由来および付着藻類由来に対する)を定量化し、その貢献比率と各池のデトリタス食者の種数および機能群数との比較を行った。

IsoWeb を用いると、食物網内の各消費者について餌生物の貢献比率が定量化できる(図6)。その上で、リターから由来するリンクとそのリンクの貢献比率を組み合わせることで、それぞれの捕食者についてリター由来のエネルギー比率を得ることができる(図6)。デトリタスの種数の他に、個体数やクロロフィル a 量、リター加入量、池の面積などの共変量も考慮して行った統計解析の結果、デトリタスの種数が高くなるほど、池の捕食者に対するリターの貢献比率が高くなることが示された(図7)。またデトリタスの摂食機能群数を用いた場合にも、同様の関係が見いだされた。本研究は、多様性によって高められた生態系機能の効果が、栄養段階をこえてボトムアップ的に波及することを実証的に示した好例であるといえる。

さらに、食物網の安定性決定メカニズムという観点で見た場合にも重要な示唆を与えるもの



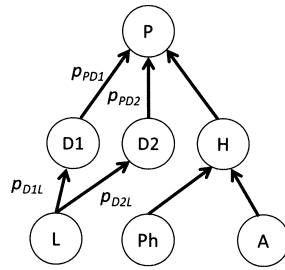


図 6. 食物網内の捕食者に対するリターの貢献割合の計算方法の概念図. 上位捕食者(P)はデトリタス食者(D1, D2)と植食者(H)を捕食している. L はリター, Ph は植物プランクトン, A は付着藻類を表す. このような食物網に, IsoWeb を適用すると含まれるすべての食う-食われる関係について貢献比率  $p$  が推定される. ここで, リター(L)の捕食者(P)への貢献割合を計算するには,  $[(p_{PD1} \times p_{D1L}) + (p_{PD2} \times p_{D2L})]$  とすればよい. Fukumori et al. (2016)を改変.

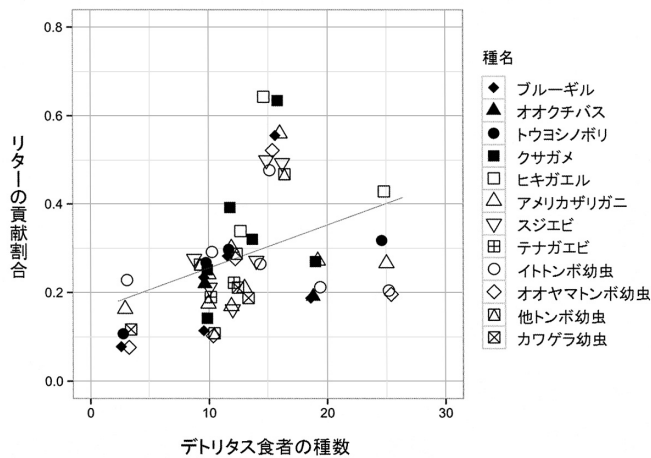


図 7. デトリタス食者の種数と捕食者に対するリターの貢献割合との関係. ベータ回帰(リターの貢献割合 = デトリタス食者の種数 + デトリタス食者の個体数 + デトリタス食者のバイオマス + リター加入量 + クロロフィル a 量 + 池の面積 + ランダム要因: 池・種)の結果, 貢献割合に対してデトリタス食者の種数は有意な正の関係をもっていた. Fukumori et al. (2016)を改変.

である. すなわち, 近年, 食物網の安定性を生み出すメカニズムの一つとして, 一つの食物網の中にエネルギー転流速度の速い系(以降速い系)と遅い系(以降遅い系)の両方が存在し, それらが高次捕食者によって連結されるという構造が重要な役割を果たしていることが指摘されている(Rooney et al., 2006, 2008). これは, 遅い系は, 高次捕食者に提供する平均的な資源量という点では速い系よりも小さいものの, 速い系とは非同期的な動態で安定的に資源を供給することで, 速い系における資源量の大きな変動性を吸収する効果を持つためである. また, 一般に遅い系は速い系に比べて多様な種から構成される可能性があることが指摘されている(Rooney and McCann, 2012) (図 8). 本研究で対象としたデトリタス系は, 典型的な「遅い系」に対応しており, 本研究の結果は上記の, 安定性の維持機構に関する理論的考察の妥当性を強く支持す

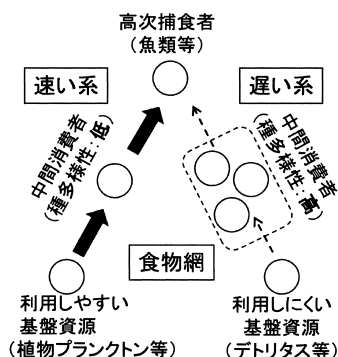


図 8. 食物網内のエネルギー転流の速い系・遅い系と中間消費者の種多様性との関係の概念図。

るものであるといえる。

## 6. おわりに

本稿では、群集生態学における定量的な食物網構造の把握の重要性の紹介から始めて、安定同位体比と IsoWeb を用いた手法の有効性をみてきた。従来の野外生態系の食物網情報には、①生態系を構成する生物の分類の解像度がしばしば低い、②生態系を構成する生物間の相互作用に関する情報が十分に得られない、③生物間相互作用ネットワークの時系列変化(動態)に関する情報が得られないという、主として技術的・調査労力の限界のために同時に解決することが難しい3つの問題点があった。

たとえば、微小生物群集は、顕微鏡で判別や区別が可能なサイズや形態のグループとして計数せざるを得なかった。しかし、生態系で大きな機能を有し、湖沼や海域の沖の生態系では、しばしば大きな生物量を占めるこれらの微小生物群集中には、資源利用や生活史が大きく異なるものが混在しており、それらをひとまとまりに扱うことは、それらの間の生物間相互作用を無視することになり、生態系中の物質・エネルギー流を規定する重要なプロセスを見落としてしまう可能性がある。また、一つの生物は他の複数の生物と相互作用するのが普通である。そのため生物間相互作用は生態系全体では極めて複雑なものとなり、その把握には多数の胃内容調査や実験系での検証が必要になるなど大きな労力がかかる。さらに、このような労力上の問題から生じる、意味のある機能単位としての生物グループでの時系列データの不足は、本来ダイナミックに変化する生物間相互作用ネットワークである食物網の性質を実際のデータにもとづいて理解することを困難にしてしまう。

近年発展が著しい DNA シーケンス技術は、これまでどうしても果たすことのできなかった上記の問題の解決に道を開く可能性を秘めている。たとえば、DNA シーケンスと種名が記載された DNA データベースを組み合わせることで、食物網を構成する生物の迅速かつ高精度な把握が可能になる。さらに、捕食者の胃内容物に含まれる DNA シーケンス情報を取得することで、これまで胃内容分析が不可能であった微小な生物も含めて、高解像度の食う-食われる関係の情報を得ることが理屈上は可能である。

本解説から明らかかなように(例えば図 1)、上記のように DNA シーケンス技術を用いることで取得された食物網構造は、IsoWeb への入力データのうちの一方である二値食物網を非常に高い質で提供するという役割を果たす。すなわち、DNA シーケンス技術、安定同位体比、IsoWeb を組み合わせることで、定量的な食物網情報をより高精度でより簡便に得られるようになるは

ずである。調査あたりの労力が大幅に削減されれば、時系列データの取得の難しさという問題の解決にも道を開くだろう。定量的な食物網情報が大量に得られる(夢のような)時代がくれば、ネットワーク理論の適用や深化などが今とは全く違ったレベルで進展するだろう。そのような期待は、筆者らが IsoWeb の開発に携わることになった最も大きな動機である。

## 謝 辞

本稿は角谷と長田がともに責任著者としての役割を担ってまとめたものである。本稿をまとめるにあたり福森香代子博士から有益な助言を受けた。また本研究の実施にあたって、角谷は日本学術振興会より助成を受けた(H25-330, No.26870832, No.15H02380)。長田は科学技術振興機構 CREST より助成を受けた。ここに記して謝意をあらわす。

## 付録 1 : IsoWeb の実装と実行

IsoWeb を実際にデータに適用するためには、MCMC 計算を行うための実装が必要になる。現時点では、IsoWeb は統計言語 R と BUGS コードを用いて実装されており、主要な MCMC 計算ツールである WinBUGS, OpenBUGS あるいは JAGS を用いることで推定計算が実行可能である。ここでは、統計言語 R の関数として実装された IsoWeb 関数(以降 IsoWeb())の概要について説明する。なお、ここで説明するコードや IsoWeb() の詳細およびチュートリアル、サンプルコードは、下記のページにおいて公開しているので参照されたい(DOI: 10.13140/RG.2.1.1059.9526)。

### R 関数 IsoWeb()

統計言語 R に実装された IsoWeb() は、R 上から MCMC 計算ツールを呼び出して安定同位体比および食物網構造などの必要データを渡し、IsoWeb モデルの推定計算を実行させて、推定結果を R 上に出力する関数である。IsoWeb() は下記のような引数(入力データおよびオプション)を持つ。

```
IsoWeb( binary.web, samples, mtef, q, names.list, n.chains, n.iter, n.burnin, n.thin, program,  
        bugs.directory, debug)
```

それぞれの引数については、表 1 に詳しく示した。

この関数を記述したコードを R に読み込んで、IsoWeb() を実行することで IsoWeb の推定計算を R 上で行うことができる。次に、推定計算の実際について説明する。なお、本稿執筆時で IsoWeb() は、R 3.1.0, WinBUGS 1.4.3, OpenBUGS 3.2.2 および JAGS 3.4.0 上での動作を確認している。

### IsoWeb() の実行例

次に Pringle and Fox-dobbs (2008) によって得られたケニアの灌木草原の食物網データを事例に IsoWeb() の具体的な実行方法について順をおって説明する。この食物網には、あわせて 7 種群の生産者および樹上性/地表性の捕食者が登場する(Pringle and Fox-Dobbs, 2008, Fig. 3)。また、炭素と窒素の安定同位体比データが得られている。なお、ここで用いた事例用のコードおよびデータは上記の URL から入手することができる。

### 手順 1. BUGS 実行ツールと R ライブラリのインストール

IsoWeb() を使う前に、この関数が依存している BUGS 実行ツールすなわち、WinBUGS (<http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs/>), OpenBUGS (<http://www.openbugs.info/>) あるいは

JAGS (<http://mcmc-jags.sourceforge.net/>)のいずれかをウェブサイトの説明に従ってコンピューターにインストールする。次に、R上からこれらのツールを呼び出すためのRライブラリ(R2WinBUGS, R2OpenBUGS もしくは R2jags)をRにインストールする。具体的には、Rコンソール上で、

```
> install.package('R2WinBUGS')
> install.package('R2OpenBUGS')
> install.package('R2jags')
```

のようにコマンドを打ち込めばよい。

### 手順2. データ(binary.web and samples)のセッティング

前節でも説明したように、IsoWebには二値食物網構造と食物網構成種の安定同位体比データを入力する(図1)。二値食物網を表す行列 binary.web は、行が被食者(つまり餌)また列が捕食者に対応する。すなわち、種  $i$  が種  $j$  によって捕食される場合には、 $\text{binary.web}[i, j] = 1$ 、また両者に食う-食われる関係がない場合は  $\text{binary.web}[i, j] = 0$  と定義される。たとえば、下記のようにデータを読み込み、binary.web をセットすることができる。

```
> binary.web <- read.csv("binary matrix.csv", header=T)
```

ここで、読み込んだデータに列名がある場合は、header=T というオプションを与える。この列名が IsoWeb の推定結果で種名として使われる。次に、安定同位体比データは、各行に種ごとの安定同位体比データを並べた形式のデータセットを、元素ごとに準備する。その際、種の並びは先に説明した、二値食物網データと一致させる必要があることに注意する。IsoWeb()には元素ごとのデータをリスト形式にまとめて渡す。例えば、最もよく使われる炭素と窒素の組み合わせで安定同位体比データを渡す場合は下記のようになる。

```
> samples <- list(
>   C = read.csv("samples C.csv", header=T, fill=T),
>   N = read.csv("samples N.csv", header=T, fill=T)
> )
```

### 手順3. 各オプションのセッティング

IsoWeb は、捕食-被食リンクごとに異なる濃縮係数をとることが仮定されている。これらの濃縮係数が従う事前分布の期待値(式(2.3)の  $\Lambda_j$ )を mtef として IsoWeb() に渡す。たとえば、炭素および窒素の安定同位体の濃縮係数としてよく使われる 0.8 と 3.4 (Post, 2002)を期待値として与える場合は次ようになる。ここで、元素の順番は、上の samples でリストした順番と一致する必要があることに注意してほしい。

```
> mtef <- c(0.8, 3.4)
```

IsoWeb は、生物の組織内に含まれる元素の濃度を考慮した推定も可能である(式(2.2))。組織中の濃度を考慮する場合には、元素  $j$  および種  $i$  ごとの実測値を  $q[i, j]$  に指定する。考慮しない場合(既定)は、 $q$  のすべての要素に 1 が与えられる。

IsoWeb は種名として binary.web の行名、元素名として samples の要素名を既定値として使用する。別に指定したい場合には names.list で指定する。

表 1. IsoWeb() の引数リスト.

引数名	説明
binary.web	二値食物網行列. 列が捕食者, 行が餌生物に対応する. 両者に食う-食われる関係がある場合, 要素が 3 になる.
samples	安定同位体比データ. 形式は本文を参照.
mtef	濃縮係数の期待値ベクトル. 炭素と窒素の同位体比の組み合わせが使われる場合が多いことを考慮して, 炭素に 0.8, 窒素に 3.4 を与えるのが既定値になっている. $mtef = c(0.8, 3.4)$
q	種ごとの元素の濃度の実測値. 既定では, すべての種について値 1 を与える. $matrix(1, length(mtef), nrow(binary\_web))$ .
names.list	元素名および種名. データに使用されている変数名を使うのが既定 $list(names(samples), colnames(binary\_web))$ .
n.chain	初期値を変えた MCMC 計算のレプリケーション数. 既定は 3.
n.iter	MCMC 計算の繰り返し数. 既定は 10000.
n.burnin	MCMC 計算のうち収束前として切り捨てられる前半のサンプル数. 既定は, $floor(n.iter/2)$ .
n.thin	MCMC 計算からえられるサンプルの間引き数. 既定は $max(1, floor((n.iter - n.burnin)/1000))$ .
program	試用する MCMC 計算ツール "WingBUGS", "OpenBUGS" もしくは "JAGS" を指定する. 既定は "WingBUGS".
bugs.directory	MCMC 計算ツールが置かれたディレクトリへのパス. WinBUGS の場合: "c:/Program Files/WinBUGS14/" OpenBUGS の場合: "c:/Program Files/OpenBUGS/OpenBUGS322" JAGS の場合は不要.

#### 手順 4. IsoWeb() の実行

まず, IsoWeb() が定義されている .R ファイルを読み込む.

```
> source("IsoWeb for R2.3.R")
```

そのうえで, IsoWeb() を実行する. JAGS を使う場合は,

```
> output <- IsoWeb(binary.web, samples, n.chains=3, n.iter=20000, n.burnin=10000, n.thin=10,
program="JAGS")
```

などとする. ここで,  $n.chains=3$ ,  $n.iter=10000$ ,  $n.burnin=5000$  and  $n.thin=5$  は, MCMC 計算の初期値を変えたレプリケーション数, 各レプリケーションの繰り返し数, 前半の切り捨て数, MCMC からのサンプルの間引き数をそれぞれきめるパラメータである (表 1). WinBUGS もしくは OpenBUGS を使う場合は, bugs.directory にプログラムが置かれているパスを設定する必

要がある。WinBUGS を使う場合を下記に示した。

```
> output <- IsoWeb(binary.web, samples, n.chains=3, n.iter=20000, n.burnin=10000, n.thin=10,
> program="WinBUGS", bugs.directory="c:/Program Files/WinBUGS14/")
```

#### 手順 5. IsoWeb() の推定結果を得る

上記の例では、各 MCMC 計算ツールで得られた推定結果が R オブジェクトとして output に渡される。

```
> output$summaryWeb
```

とすると、パラメータごとに推定結果の概要をまとめた表が出力される。ここで出力される推定パラメータは、 $p[i, j]$  (餌種  $i$  から捕食者  $j$  への貢献比率),  $\mu[i, j]$  (元素  $i$  における種  $j$  の安定同位体比の期待値),  $\text{prec}[i, j]$  (元素  $i$  の種  $j$  における安定同位体比の分散の逆数),  $\text{tef}[i, j, k]$  (種  $j$  が種  $k$  を捕食する場合の元素  $i$  の濃縮係数),  $\text{sigma}[i]$  (元素  $i$  の濃縮係数の標準偏差) および deviance である。これらの推定結果は、

```
> plot(output)
```

とすることで、その概要や収束の度合いを視覚的に確認することもできる。

## 参 考 文 献

- Cohen, J. E. (1978). *Food Webs & Niche Space*, Princeton University Press, Princeton.
- Fukumori, K., Yoshizaki, E., Takamura, N. and Kadoya, T. (2016). Detritivore diversity promotes a relative contribution rate of detritus to the diet of predators in ponds, *Ecosphere*, **7**, e01211.
- Gelman, A. (2006). Prior distributions for variance parameters in hierarchical models (Comment on an article by Browne and Draper), *Bayesian Analysis*, **1**, 515–533.
- Jabiol, J., McKie, B. G., Bruder, A., Bernadet, C., Gessner, M. O. and Chauvet, E. (2013). Trophic complexity enhances ecosystem functioning in an aquatic detritus-based model system, *Journal of Animal Ecology*, **82**, 1042–1051.
- Kadoya, T., Osada, Y. and Takimoto, G. (2012). IsoWeb: A Bayesian isotope mixing model for diet analysis of the whole food web, *Plos One*, **7**, e41057.
- McCann, K. S. (2000). The diversity-stability debate, *Nature*, **405**, 228–233.
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., de Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N. C., McCann, K. S., Melville, K., Morin, P. J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A. D., Post, D. M., Sabo, J. L., Scow, K. M., Vanni, M. J. and Wall, D. H. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity, *Ecology Letters*, **7**, 584–600.
- Moore, J. W. and Semmens, B. X. (2008). Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models, *Ecology Letters*, **11**, 470–480.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S. and Jackson, A. L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation, *Plos One*, **5**, e9672.
- Phillips, D. L. and Gregg, J. W. (2003). Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources, *Oecologia*, **136**, 261–269.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions, *Ecology*, **83**, 703–718.
- Pringle, R. M. and Fox-Dobbs, K. (2008). Coupling of canopy and understory food webs by ground-dwelling predators, *Ecology Letters*, **11**, 1328–1337.

- Rooney, N. and McCann, K. S. (2012). Integrating food web diversity, structure and stability, *Trends In Ecology & Evolution*, **27**, 40–46.
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G. and Moore, J. C. (2006). Structural asymmetry and the stability of diverse food webs, *Nature*, **442**, 265–269.
- Rooney, N., McCann, K. S. and Moore, J. C. (2008). A landscape theory for food web architecture, *Ecology Letters*, **11**, 867–881.
- Williams, R. J. and Martinez, N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs, *Nature*, **404**, 180–183.
- Yodzis, P. (1981). The stability of real ecosystems, *Nature*, **289**, 674–676.

## Bayesian Isotope Mixing Model for Quantification of Food–web Structure

Taku Kadoya<sup>1,2</sup>, Yutaka Osada<sup>3,4</sup> and Gaku Takimoto<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Center for Environmental Biology and Ecosystem Studies, National Institute for Environmental Studies

<sup>2</sup>Department of Integrative Biology, University of Guelph

<sup>3</sup>Research Institute for Humanity and Nature

<sup>4</sup>Japan Science and Technology Agency

<sup>5</sup>Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo

Quantitative description of food webs provides fundamental information to understand the dynamics of populations, communities, and ecosystems. Recently, stable isotope mixing models have been widely used to quantify dietary proportions of different food resources to a focal consumer. Here we introduce a recently developed mixing model (IsoWeb) that quantifies the structure of a whole food web from stable isotope information of all consumers and resources in the web. Sensitivity analysis using realistic hypothetical food webs suggests that IsoWeb is applicable to a wide variety of food webs differing in the number of species, connectance, sample size, and data variability. Moreover, it is demonstrated that IsoWeb can deal with variation in isotopic fractionation, and can compare the plausibility of different topological candidates for a focal web.