



学位論文題目 Title	Phenological variation through time and space: its consequences for interspecific interaction and population dynamics(フェノロジー時空間変異のメカニズムと帰結：種間相互作用と個体群動態への影響)
氏名 Author	Takahashi, Kae
専攻分野 Degree	博士（理学）
学位授与の日付 Date of Degree	2019-03-25
資源タイプ Resource Type	Thesis or Dissertation / 学位論文
報告番号 Report Number	甲第7445号
権利 Rights	
JaLDOI	
URL	http://www.lib.kobe-u.ac.jp/handle_kernel/D1007445

※当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。

PDF issue: 2020-10-08

(別紙様式3)

論文内容の要旨

氏名 高橋華江

専攻 生物学専攻

論文題目 (外国語の場合は、その和訳を併記すること。)

Phenological variation through time and space: its consequences for interspecific interaction and population dynamics

フェノロジー時空間変異のメカニズムと帰結：種間相互作用と個体群動態への影響

指導教員 佐藤拓哉

Phenology, seasonal timings of life-history events, is a key for predicting distribution of organisms and population dynamics under fluctuating environment including recent climate change. One important knowledge obtained from the previous studies is that phenology of population vary through time and space, which results in determining population dynamics and both type and strength of interspecific interactions. Although causes and consequences of phenological variation at broad geographic scale has been well studied, those at relatively small spatial scale, where organisms forage or disperse, remain unknown. For example, when matured individuals have to disperse across local habitats to find their mates, spatial variation in reproductive phenology at regional scale, which consist of several local habitats resulted in mate-finding failure (reproductive asynchrony), which may influence population dynamics. Spatial variation of phenology would also cause unique interspecific interactions at small spatial scale. Considering foraging movements of consumers among local habitats, they can extend their foraging opportunities by tracking spatial variation of their resource phenology at regional scale because existence or suitable stages of the resources are temporally limited in each local habitat (phenological tracking). These unique consequences resulting from the interaction between spatial variation in phenology and organism movements have been overlooked in most of the previous works conducted at more broad scale. Although recent climate change temperature have been increasing globally, many inter-/intra-specific interaction would cause at more fine scale and influence of global warming to organisms is scale dependent. Furthermore, the degree and/or patterns of spatial variation might shift across years and influence population dynamics. Therefore, understanding phenological variation through time and space is a key to deepen my understanding of the population dynamics and interspecific interaction under seasonal environments and to predict consequence of recent climate change for organisms. In this thesis, I explored causes of the annual and spatial variation in breeding phenology of Forest green tree frog, *Rhacophorus arboreus* and its consequences for interspecific interactions and population dynamics.

There are few researches quantifying small-scale phenological variation and much less studies have explored factors determining the degree of the phenological variation. In Chapter 2, I surveyed breeding phenology of *R. arboreus* in 23 sites within Ashiu Forest Research Station at small spatial scale (< 10 km²) with five-year field observations and clarified its potential underlying mechanism. Large spatial variation of phenological peaks (more than two weeks) among sites was observed every year. An accelerated failure time model suggested that the site-specific and year-specific factors

additively explained the spatio-temporal variation of phenology across five years. Randomization tests and annual variation of peak phenology in each site suggested that demographic stochasticity caused by population size might be a driving factor for the observed spatio-temporal variation. To the best of my knowledge, this is the first study suggesting the role of small population sizes as the driving factor for spatial variation of phenology in small spatial scale where environment condition is usually similar. The demographic stochasticity potentially causes ecologically meaningful spatial variation in phenology although the degree of demographic stochasticity might depend on other factors, such as environmental and/or genetic variations that are maintained in a certain region. The phenological variation in the small spatial scale may be more common than previously thought because demographic stochasticity in phenology cause independently of species and habitat environment if the population consist of small sub-populations. Moreover, such spatial variation of phenology might cause unique interspecific interactions at small spatial scale such as phenological tracking.

The importance of temporal variation in phenology in determining specific interactions within single habitats has been increasingly recognized. However, it is not well known how spatial variation in phenology can mediate species interactions in spatially structured habitats. In Chapter 3, I demonstrated that the spatial variation of phenology of *R. arboreus* caused phenological tracking by a mobile predator of *R. arboreus* tadpole, the Japanese fire-bellied newt (*Cynops pyrrhogaster*) and the pattern of phenological tracking by newts determined the survival rate of *R. arboreus* using a spatially explicit semi-natural field mesocosm experiment. I hypothesized that when prey are exposed to a mobile predator, survival of prey within a local habitat is strongly influenced by the degree of phenological synchrony with their conspecifics inhabiting an adjacent habitat. I showed that high degree of phenological synchrony of prey between local habitats decreased the mean residence time of a newt in a local habitat. As a result, survival of prey at a local habitat scale was higher in synchronous regions compared with the asynchronous regions even if both synchronous and asynchronous regions received same total prey inputs throughout the experimental period. Furthermore, variation in the ratio of residence time among individual newts explained the between-habitat variation of the tadpole survivals in synchronous region, suggesting that movement patterns of predators can mediate variation in local population dynamics of their prey. Although my experimental scale are much smaller than natural habitats and it would inevitably underestimate the movement cost of predators, this is the first study to experimentally demonstrate the importance of the relative timing (not the absolute timing) of prey phenology between local habitats in determining a

prey-predator interaction in spatially structured environments. Given that predators usually forage within broader range than their preys' behavioral range, phenological tracking at small spatial scale would be common phenomena. Since many studies have demonstrated that interspecific interactions caused by phenological matching can strongly determine individual fitness and population dynamics in a single habitat, it is necessarily to expect the spatial variation in phenology can further affect population dynamics in spatially structured habitats.

The previous studies have demonstrated that spatial variation in phenology at relatively small spatial scale would influence fitness components of organisms. Therefore, phenological variation through time and space might determine population dynamics in spatially structured habitats, but still remain unknown. In Chapter 4, I demonstrated that spatial and annual variation in phenology can mediate long-term population dynamics using mathematical models. As dispersal among local populations is important factor in spatially structured habitats, metapopulation model is suitable to test the effects of the spatial and temporal variation in phenology on population dynamics. Matrix projection models were constructed to calculate metapopulation dynamics of *Rhacophorus arboreus* with spatial and annual variation in breeding phenology. I considered two metapopulation models, in which either habitat environment or demographic stochasticity is assumed as a driving factor of spatial variation. The environment model revealed that the spatial and temporal variations in phenology were important in determining metapopulation stability in the broad ranges of parameter setting. Interestingly, phenology of a given local population was influential factors not only for its dynamics but for determining the importance of dispersal in stabilizing the dynamics of metapopulation. The demographic stochasticity showed that metapopulation stability depended on the balance of migrations between populations, which was not found in the environment model. Considering that dispersal among habitats local populations is common at small spatial scale, demographic stochasticity might influence metapopulation dynamics in spatially structured habitats. Moreover, these results suggest an importance to identify underlying mechanism of spatial and temporal variation in phenology in understanding population dynamics at small spatial scale. These models are quite specific to life history of *R. arboreus*. However, because both dispersal and difference of survival rate among habitats, which is caused by spatial variation of phenology would be common in spatially structured habitats at small spatial scales, the results that phenological variation regulate metapopulation dynamics might be applied to other organisms, although it needs further research.

Throughout the thesis, I emphasize the importance of considering phenological

variation through time and space to better understand the population dynamics and interspecific interactions at small spatial scale.

氏名	高橋 華江		
論文 題目	Phenological variation through time and space: its consequences for interspecific interaction and population dynamics フェノロジー-時空間変異のメカニズムと帰結：種間相互作用と個体群動態への影響		
審査委員	区分	職名	氏名
	主査	准教授	佐藤 拓哉
	副査	教授	川井 浩史
	副査	教授	三村 徹郎
	副査	教授	丑丸 敦史
	副査	准教授	高見 泰興
要 旨			
<p>フェノロジー（季節的に起こる動植物の生活史イベント：移住や開花等）は、生物の環境適応の代表例である。フェノロジーには種内でも大きな時間的・空間的変異がみられることが多いため、それらが個体の適応度、個体群動態、および他種との相互作用に及ぼす影響に関する多くの研究が蓄積されてきた。フェノロジーの時間的変異に注目する先行研究は、単一の生息・生育地内で生じる個体数変動や種間相互作用にもたらす影響（match-mismatch hypothesis）を解明してきた。また、フェノロジーの空間変異に関する先行研究は、緯度変異等の地理的スケールに注目して、気候変動が種の存続可能性や分布の拡大・縮小にもたらす効果等を解明しようとしてきた。</p> <p>一方、最近の研究から、動物の移住や開花フェノロジーは、数キロ四方内に点在する生息・生育地間でも、大きな時間的・空間的変異を有することが明らかになってきている。このような空間スケールでは、ある生息地での移住や開花フェノロジーに依存した個体数変動や種間相互作用は、生物の移動を通して、他の生息地での動植物の個体数変動や種間相互作用に影響しあう可能性がある。生息・生育域間の移動・分散を通して種の個体数変動や種間相互作用の強度が規定される仕組みは、自然界に普遍的にみられる仕組みであるため、その解明は生態学の主要テーマのひとつである。しかし、移住や開花フェノロジーの時間的・空間的変異が動植物の個体数変動や種間相互作用に及ぼす効果はほとんど理解されていない。</p> <p>本研究において、申請者は、温帯域の森林林内（約 10 km²）に点在する約 20 個の湿地で産卵をするモリアオガエル (<i>Rhacophorus arboreus</i>) を対象に、その産卵時期の空間的・時間的変異を明らかにすることを目的として解析を行った。さらに、産卵時期の空間的・時間的変異の原因について新たな仮説を提唱するとともに、それらが移動性捕食者であるイモリ (<i>Cynops pyrrhogaster</i>) との捕食-被食関係、およびモリアオガエルの長期的な個体数変動にもたらす影響について、それぞれ実証実験と数理モデルによって検証を試みた。</p> <p>本論文は、博士論文全体の緒言（1章）と総括（5章）を含む計5章からなる。</p> <p>第2章「Annual and spatial variation in breeding phenology of <i>Rhacophorus arboreus</i>: testing a stochastic effect of population size」では、2014年から2018年の計5年間、京都大学芦生研究林内の20か所を超える湿地を調査地として、モリアオガエルの産卵時期の湿地間変異およびそれぞれの湿地における年変動を定量化した。その結果、10km²程度の比較的小さな空間スケールにおいても、産卵個体数のピークは、湿地間で最大1か月、年間で3週間を超えて変動することを明らかにした。シミュレーションも含む統計解析の結果、観測された産卵時期の湿地間変異は、多くの場合、芦生研究林全体でモリアオガエルが有する産卵日の個体間変異が、各湿地において無作為に抽出された結果としても説明可能なこと（気温や水温、水深等の微環境を仮定しなくても説明可能）、産卵時期の年変動は、少数の産卵個体からなる湿地ほど大きい傾向にあることが明らかになった。申請者は、これらの結果が個体群の人口学的確率性のプロセスと類似していることに着想を得て、フェノロジーの人口学的確率性（demographic stochasticity in phenology）というアイデアを提唱した。従来の研究は、フェノロジーの時間的・空間的変異は微環境の変異の結果として生じるという仮定を置いてきた。これに対して申請者は、比較的小さな生息地が点在する場合、微環境の生息地間変異のみでなく、個体数に依存した確率的效果によって、フェノロジーの生息地間変異と年変動が生じる可能性を当該研究分野で初めて指摘している。</p>			

氏名 高橋 華江

第3章「Spatial variation in prey phenology determines predator movement patterns and prey survival」では、第2章で定量化したモリアオガエル産卵時期の湿地間変異が、捕食者イモリの採餌移動を通して、モリアオガエル幼生の生残率に及ぼす影響の実験的検証を試みた。本研究において、申請者は、2つのモリアオガエル産卵湿地を模した桶 ($L \times W \times H = 0.7 \times 0.4 \times 0.2$ m) の間をイモリ個体が移動できるメソコスムを野外に設置して、2つの桶間で幼生の導入タイミングが同調する場合と同調しない場合で、モリアオガエル幼生の生残率が大きく異なることを示した。既存の研究では、ある種の生息地内におけるフェノロジーの変異が、共存する他種との相互作用の帰結に大きな影響を及ぼすことを示している (match-mismatch hypothesis)。これに対して本研究は、隣接する生息地間のフェノロジーの変異 (同調 or 非同調) が、ある生息地における種間相互作用の帰結に大きな影響を及ぼしうること初めて実験的に示した点に新規性がある。

本章の内容は、以下の論文として既に公開されている。

Takahashi K, Sato T (2017) Spatial variability in prey phenology determines predator movement patterns and prey survival. *Aquatic Ecology* 51:377-388.

第4章「Spatio-temporal variation in phenology affects metapopulation dynamics」では、第二章、第三章の結果を踏まえて、モリアオガエルの産卵時期の時間的・空間的変異が、イモリとの捕食-被食関係等を介して、モリアオガエルの長期的な個体数変動に及ぼす影響を数理モデルによって評価した。本研究において、申請者は、産卵時期の時間的・空間的変異を考慮した2つの生息地からなるメタ個体群モデルを構築し、長期間におけるメタ個体群全体の個体数の変動係数を安定性の指標として算出した。その結果、メタ個体群の安定性は、モリアオガエル産卵時期の時間的・空間変異が生じる仕組み (人口学的確率性か否か) や生息地間の環境収容力の差、および分散率に大きく依存する可能性を見出した。本研究は、フェノロジーの時間的・空間的変異を明示的に組み込んだメタ個体群モデルの基礎を構築した点に新規性がある。このモデルのみでは、実際のモリアオガエルメタ個体群の動態を予測することは難しいが、今後、遺伝子分析から得られる生息地間の分散率の推定値を代入することで、予測性の高い数理モデルになると期待される。

このように、本研究では、長期にわたる詳細な野外観測、野外実験、および数理モデルを有機的に統合するアプローチで、比較的小さな空間スケールにおいてもモリアオガエルの産卵時期に大きな時間的・空間的が生じ、それがモリアオガエル自身の個体数変動や捕食者イモリとの捕食-被食関係に大きな影響を及ぼしうることを明らかにした。一連の研究成果は、気候変動の著しい現代において注目される生物の季節性 (フェノロジー) を新しい視点から俯瞰するための重要な知見をもたらしたのもとして、価値のある集積であると認める。よって、学位申請者の高橋華江は、博士 (理学) の学位を得る資格があると認める。

・特記事項

・特許登録数 0 件

・発表論文数 3 編 (学位論文用論文 1 編 (欧文)、その他 2 編 (欧文1編、和文1編))