

**科学研究費助成事業 研究成果報告書**

平成 30 年 6 月 27 日現在

機関番号：18001

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2015～2017

課題番号：15K14607

研究課題名(和文) ニッチ適応と非平衡性に基づく中立理論の拡張と保全生態学への適用

研究課題名(英文) Neutral model of biodiversity: evolutionary and ecological determinants of species abundance distribution

研究代表者

久保田 康裕 (KUBOTA, Yasuhiro)

琉球大学・理学部・教授

研究者番号：50295234

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,800,000円

研究成果の概要(和文)：全生物分類群を対象にした種個体数分布データベースを作成して、中立モデルと非中立モデルを元に、生物群集の種個体数分布を予測した。具体的には、以下5つの課題に取り組み、SADパターンの背後にある進化生態学的メカニズムを推論した。1) 森林の樹木群集を構成する種の個体数の統計分布、2) 樹木群集の種多様性における中立・非中立性、3) 中立モデルに基づいた生物群集の多様性パターンの相互依存性の検証、4) 中立的パターンと非推移的相互作用、5) 多分類群のSADにおける中立性非中立性の地理的パターン。

研究成果の概要(英文)：We compiled global-scale dataset of species abundance distribution (SAD) sampled in local communities across the planet and multiple taxa, and then tested neutral and non-neutral models to predict SAD patterns. We tested 1) climatic and geographic correlates of global forest tree species abundance distributions and community evenness, 2) non-neutrality in forest communities and the roles of evolutionary and ecological processes, 3) the tangled link between diversity measures (alpha, beta and gamma), 4) the influence of competitive intransitivity on emerging neutral patterns in local plant communities and 5) taxon- and habitat-specificities of SAD patterns. Based on these results, we demonstrated the role of non-neutral ecological processes to stochastic neutral processes such as dispersal limitation and historical contingency.

研究分野：群集生態学

キーワード：生物多様性 マクロ生態学 種アバundance分布 中立モデル 群集系統

### 1. 研究開始当初の背景

生物多様性のパターン形成の解明は、進化生態学の究極的命題でありながら、その一般理論を導出する試みは稀だった(Lawton 1999)。このような状況で提唱された Hubbell (2001) の生物多様性の統一中立理論は、野心的な仮説となった。統一中立理論は、種の中立性を仮定することで、実際の生物群集の多様なパターンをうまく予測する。生物群集の動態を支配するのは、個体の死亡、個体の出生、個体の分散、個体の突然変異による種分化である。これらは確率論的なプロセスだが、特に、種プールから局所群集への個体の分散制限が、種個体数分布の対称性(不変性)をもたらす主要因であることが明らかになった(Etienne & Alonso 2005)。しかし、進化生態学では、経験論的に種が中立でないことは自明であるため、統一中立理論は批判的な反響を巻き起こした。その論争の過程で、中立理論は現実的な生態プロセスを考慮する形で発展し、現在では、群集パターンの中立からの逸脱度を定量し、その逸脱をもたらす進化生態学的プロセスを識別するための帰無モデルとして、再認識されつつある(Rosindell et al. 2012)。

そこで、本研究では、種の集合パターンを表す種個体数分布(SAD: species abundance distribution)に着目した。SADとは、群集構成種の個体数データで描かれる統計分布で、種の普遍性(commonness)と希少性(rarity)に基づいた種多様性パターンを表す。生物群集に観察されるSADの多様なパターンは、群集を構成する個体の(単純な)動態プロセスのもとで、競争・ニッチ適応・攪乱などの進化生態学的要因が作用した結果と考えられる。中立理論の解析枠組みを用いた場合、SADの形成機構をあらゆる生物分類群で検証することができ、生物多様性パターン形成の一般理論を導ける可能性がある。また、近年の保全生態学では、生物多様性の潜在的な維持機構を保持した資源管理スキームが模索されている。群集の種多様性パターンを人為インパクトの傾度で比較すれば、生物多様性の劣化を“現象論的”には定量できるが、劣化のメカニズムは理解できない。森林伐採のような人為攪乱による生物多様性の劣化は、種の集合に関する生態学的プロセスを介して生じる。したがって、森林管理では、非平衡要因である人為インパクトと群集形成プロセスの関係性を解明することが重要になる。この点において、中立理論は重要な役割を果たす可能性がある。

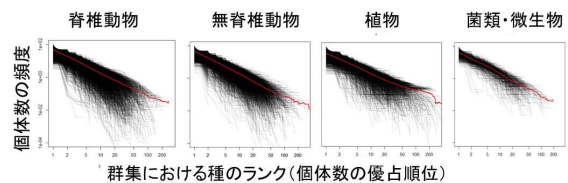
### 2. 研究の目的

本研究では、ニッチ適応と非平衡性の観点から中立モデルを検討し、生物群集の種個体数分布(種多様性パターン)を予測することを試みた。そして、様々な生物分類群(微生物・維管束植物・無脊椎動物・脊椎動物)の種個体数分布データを分析し、中立パターンから

の逸脱度を定量することを試みた。中立からの逸脱を引き起こす要因を、生物分類群の系統的制約、利用可能エネルギー量、地理的要因の観点から検証する。さらに、人為攪乱を非平衡要因と捉えて、人為インパクトを受けた群集の種個体数分布を分析した。これにより、森林伐採のような人為インパクトに対応した群集形成プロセスの変容様式を推論した。

### 3. 研究の方法

本研究では、全生物分類群を対象にしたSADデータベースを作成した。10万編以上の原著論文を調査し、論文に記載されているSADデータを約1万件以上収集した。各SADデータは、脊椎動物、無脊椎動物、植物、その他(微生物・菌類)の4つに区分し、ハビタットは、陸域、淡水域、海域の3つに区分した。また、各SADデータのメタデータとして、調査された場所の緯度・経度、生物地理区、標高、水深、気温、降水量、水温、最終氷期の気温・降水量、18,000年前の古海水温をデータ化した。なお、SADデータには種名が変更された種も混在している。よって、生物分類群毎に学名の確認と修正を行った。さらに、SADデータを解析する場合には、同じ栄養段階に属する生物種を抽出する必要がある。例えば、魚類や昆虫などのSADデータには、異なる栄養段階に属する種が混在しているケースが多々あるので、種毎の栄養段階(生産者・植食性・肉食性・雑食性・腐食性)を特定し、SADデータを解析可能な状態に整えた。次項に様々な分類群のSADパターンを図示した。これらのSADデータに古典的な様々な統計分布(折れ棒モデル・対数正規分布・べき関数・分散制限多項分布など)を当てはめて、赤池情報量規準に基づいたモデル選択を行い、中立モデルと非中立モデルの予測力を検証した。そして、SADパターン形成における分類群間やハビタット間での差異、あるいは分類群間に共通した分布型を明らかにした。



以上のデータおよび解析手法を基に、以下5つの課題に取り組んだ。1) 森林の樹木群集を構成する種の個体数の統計分布、2) 樹木群集の種多様性における中立・非中立性、3) 中立モデルに基づいた生物群集の多様性パターンの相互依存性の検証、4) 中立的パターンと非推移的相互作用、5) 多分類群のSADにおける中立性非中立性の地理的パターン。

### 4. 研究成果

課題(1) 森林の樹木群集を構成する種の個

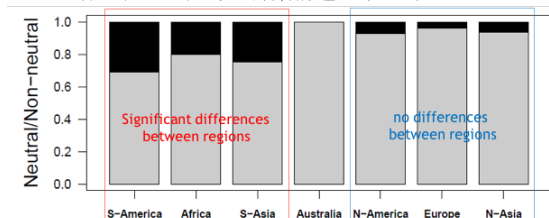
### 体数の統計分布

この課題では、様々な森林群集で調査された樹木種の個体数データを分析し、全球の森林群集で共通してみられる SAD の統計分布を探索した。生物多様性パターンの統計分布は、それ自体がパターン形成のメカニズムを示している訳ではないが、パターンをうまく説明する統計分布の性質を元にして、パターンの背後にある進化生態学的メカニズムを推論した。

### 課題（2）樹木群集の種多様性における中立・非中立性

この課題では、全球を網羅する森林群集の種個体数データを収集して、種個体数分布の中立性からの逸脱度を定量しました。そして、環境フィルター効果と密度依存的死亡（Janzen-Connell 効果）の地理的パターンを明らかにした。作業仮説として、「熱帯・温帯・寒帯に至る森林バイオームの形成には、進化生態学的プロセスの環境勾配があるのではないかと」予想し、中立パターンから有意な逸脱を示した森林群集の地理分布を検証した。その結果、熱帯や島嶼など特異な進化生態学プロセスが卓越している地域では、群集形成が非中立であることが示唆された。しかし、環境フィルターや Janzen-Connell 効果の利き方には、単純な環境勾配はなく、群集形成のプロセスは、同じバイオームでも地域差が大きかった。

各生物地理区毎の群集構造の中立的パターン



### 課題（3）中立モデルに基づいた生物群集の多様性パターンの相互依存性の検証

生物多様性のパターンを表す指標として、ガンマ多様性（種プールやメタ群集レベルの多様性）、アルファ多様性（局所群集の多様性）、ベータ多様性（局所群集間の組成の非類似性）がある。ガンマ多様性は多様化率（種分化率マイナス絶滅率）の積分値で、ある地域における進化的プロセスのシグナルになる。例えば、ガンマ多様性が高い地域は、進化的にアクティブな地域という解釈ができる。また、アルファ多様性は、局所的に見た場合の種の集積やソーティングのシグナルになる。ある場所のアルファ多様性が高ければ、地域的な種プールからの種のサンプリングが障害なく行われた（分散制限があまりない）あるいは、その場所では種間の競争排除則が緩和される要因（ニッチの類似限界が機能している）といった推論ができる。ベータ多様性は、ガンマ多様性とアルファ多様性の数

理的関係性を通して導出できることが証明されている。ベータ多様性 = ガンマ多様性 ÷ アルファ多様性、あるいは、ガンマ多様性 = アルファ多様性 × ベータ多様性となり、多様性指標のかけ算則として知られている。なお、局所群集の種組成の非類似度を表すベータ多様性は、群集間での種の入れ替わり（場所間での環境の違いによる）や種の欠失（絶滅や分散制限による）で生じるので、生物群集の集合プロセスを理解するために便利な指標として、注目を集めてきた。

このような背景に基づいて、この課題ではベータ多様性を解釈する際の問題点、特にヌルモデルを用いた分析アプローチの注意点を検討した。その結果、ヌルモデルのナルシスト効果や、サンプリング効果（調査データの不完全性）によってベータ多様性パターンを誤解釈するリスクを明らかにした。例えば、 $\text{ベータ多様性} = \text{ガンマ多様性} / \text{アルファ多様性}$  という数理的な関係に基づいて、ベータ多様性を導出する場合、ベータ多様性の大小は、分母（ガンマ多様性）や分子（アルファ多様性）の大小によっても生じる。局所群集のアルファ多様性に、調査努力量（サンプリングバイアス）が含まれる場合、また、そのようなアルファ多様性をプールしたガンマ多様性を分析に用いた場合、見かけ上のベータ多様性が発生する。つまり、調査努力量（サンプリングバイアス）の違いを、群集間での種の入れ替わり（場所間での環境の違いによる）や種の欠失（絶滅や分散制限による）と誤解釈するリスクがある。さらに、このようなガンマ・アルファ多様性とベータ多様性の非独立な関係性は、ベータ多様性の有意性（ランダムからの逸脱）を判定する場合、第二種の過誤、すなわち、ベータ多様性が有意でないと判定してしまふリスクを引き起こしやすくなる。つまり、ベータ多様性に有意なパターンがあるにも関わらず、生態学的なパターンがないと過誤する。この課題では、以上のような問題を理論的に検証し、ベータ多様性を巡る分析上の問題を明示し、新たなデータ（種プールに関する独立な情報）が必要であることを指摘した。最終的に、群集構成種の occurrence matrix（共起行列）から計算される群集集合の様々な指標（種間の排他関係を表す C スコア、種組成の入れ替わりや入れ子を表すベータ多様性）が、分析対象となっている局所群集全体の種数（ガンマ多様性）と相関することを、中立モデルを用いて分析した。これらの結果から、種の共起行列を用いたヌルモデルアプローチの場合、群集集合プロセスを誤解釈するリスクを明示した。

### 課題（4）中立的パターンと非推移的相互作用

生物群集の多様性パターン形成には、種間の競争関係が重要な役割を果たす。例えば、2 種間に序列的な競争関係（A 種 > B 種）があ

れば、競争能力的に優位な種(A)が他種(B)を競争排除し、局所群集は優占種Aにおおわれ、群集の多様性は低くなる。非推移性競争関係とは、種間の競争上の優劣関係がジャンケンのような関係になっていることを意味する。A種、B種、C種があった場合、A種(グー)はB種(チョキ)より強いが、A種(グー)はC種(パー)に対しては弱い。また、B種(チョキ)はC種(パー)に対しては強い。このように種間の競争関係に一方的な序列がない場合、群集の種組成は推移的に変化することはなく、絶対的な優占種におおわれることなく多様性が維持される。この課題では、このような非推移性競争関係の重要性を、塩性湿地の植物群集データで検証した。

局所群集で非推移性競争が卓越すれば、中立的なパターンが生じることが予想される。例えば、森林群集の種多様性パターンを分析すると、直感に反して中立的なパターンが卓越することが多い。ここで注意すべき点は、中立的なパターンが中立のプロセス(生態的浮動のような確率的浮動)で生じているとは限らないということである。非推移性競争関係は、見かけ上の中立的なパターンを発生させる重要な生態学的プロセスの可能性がある。例えば、樹木種の場合、実生、稚樹から徐々に成長して林冠に達するため、種間競争関係は非推移的になりやすい可能性がある。生態学的プロセスには決定論的なものと確率論的なものがあり、その帰結として非中立的なパターンあるいは中立的なパターン形成がある。しかし、重要な点は、決定論的なプロセスと非中立的なパターン形成、確率論的なプロセスと中立的なパターン形成といった単純な対応関係ではなく、決定論的なプロセスの内容に応じて、非中立的なあるいは見かけの中立パターンが形成される可能性も高い。

#### 課題(5) 多分類群のSADにおける中立性・非中立性の地理的パターン

この課題では、異なる分類群の局所群集データから収集したSAD分布(4,244サンプル)に、ニッチベース(対数正規分布)と中立ベース(対数級数分布)の統計分布を当てはめてモデル選択を行った。さらに、gambin分布を当てはめて、各サンプルのシェープパラメータを計算して、ニッチモデルあるいは中立モデルの当てはまり度との関係を検証した。そしてgambin分布のシェープパラメータを指標にして、分類群特異的あるいはハビタット特異的なSADの地理的パターンを分析した。その結果、全ての分類群やハビタットに共通して、中立モデルの説明力が卓越していた。また、植物と脊椎動物では緯度傾度に依存したSADパターンがみられた。なお、植物と脊椎動物ではSADの緯度パターンが異なっていた。植物群集は低緯度において対数級数分布、脊椎動物群集は低緯度で対数正規分布の傾向をそれぞれ示した。これらの結果から、SAD分布の形成には、分類群あ

るいはハビタットに依存した中立・非中立のプロセスが影響していることが示唆された。

#### 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)

1. Ulrich W., Kubota Y., Piernik A. & Gotelli N.J. (2018) Functional traits and environmental characteristics drive the degree of competitive intransitivity in European saltmarsh plant communities. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12958> (査読有)
2. Ulrich W., Baselga A., Kusumoto B., Shiono T., Tuomisto H. & Kubota Y. (2017). The tangled link between and diversity: a Narcissus effect weakens statistical inferences in null model analyses of diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 26(1), 1-5. (査読有)
3. Takashina N., Beger M., Kusumoto B., Rathnayake S. & Possingham H.P. (2017) A theory for ecological survey methods to map individual distributions. *Theoretical Ecology*, 1-11. (査読有)
4. Ulrich W., Kubota Y., Kusumoto B., Baselga A., Tuomisto H., & Gotelli N.J. (2017) Species richness correlates of raw and standardized co-occurrence metrics. *Global Ecology and Biogeography*. [doi.org/10.1111/geb.12711](https://doi.org/10.1111/geb.12711) (査読有)
5. Ulrich W., Kusumoto B., Shiono T. & Kubota Y. (2015) Climatic and geographic correlates of global forest tree species-abundance distributions and community evenness. *Journal of Vegetation Science*. DOI: 10.1111/jvs.12346 (査読有)
6. Kubota Y., Kusumoto B., Shiono T., Ulrich W. & Jabot F. (2015) Non-neutrality in forest communities: evolutionary and ecological determinants of tree species abundance distributions. *Oikos*. DOI: 10.1111/oik.02232 (査読有)

[学会発表](計 3 件)

1. Nakadai R., Matthews T.J., Kusumoto B., Shiono T., Fujinuma J. & Kubota Y. Species abundance distribution



revisited: perspectives from geographical trends and taxon- and habitat-specificities, International Biogeographical Society Climate Change Biogeography Meeting, Mar 20-24th, 2018. Évora, Portugal.

2. Kubota Y., Kusumoto B., Shiono T., Ulrich W. & Jabot F. Non-neutrality in forest communities: environmental drivers of tree species abundance distributions. 58 th Annual Symposium of the International Association for Vegetation Science: Understanding broad-scale vegetation patterns: 211p. Jul 29-24th, 2015. Brno, Czech Republic.
3. Kubota Y. Role of species filtering and dispersal in tree communities: revealing trait and phylogenetic assembly with multi-source integration of forest ecological data. International workshop: Direction for ecological studies on global network of forest dynamics plots. Date: October 30 - November 1, 2015. Venue: Koku Hall (Shimbashi 1-18-1, Minatoku, Tokyo).

〔図書〕(計0件)

〔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://kubota-yasuhiro.weebly.com>

<https://bcb-japan.weebly.com>

[https://twitter.com/bio\\_cb\\_japan](https://twitter.com/bio_cb_japan)

## 6. 研究組織

(1)研究代表者

久保田 康裕 (KUBOTA, Yasuhiro)

琉球大学・理学部・教授

研究者番号: 50295234

(2)研究分担者

( )

研究者番号:

(3)連携研究者

( )

研究者番号:

(4)研究協力者

( )