

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 4 月 12 日現在

機関番号：18001

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2010～2011

課題番号：22657008

研究課題名（和文）空間版コアレセント理論を用いた群集集合の形成機構の解明

研究課題名（英文）The mechanisms of community assembly based on spatial coalescent theory.

研究代表者

久保田 康裕 (KUBOTA YASUHIRO)

琉球大学・理学部・准教授

研究者番号：50295234

研究成果の概要（和文）：本研究では、生物群集の中立理論を階層的に拡張し、ニッチ理論を取込んだ統合理論を構築する方法論を検討した。ここでの統合理論とは、実データに対応した尤度関数で記述され、現実の群集集合パターン（種数や種アバンダンス）を予測する統計モデルを意味する。具体的には、空間版コアレセント理論であるネイマン・スコット点過程モデルを空間の環境変異を考慮した非定常ネイマン・スコット点過程モデルに拡張し、環境傾度に伴う分散パターンの変異を定量できるようにした。生態学では、環境傾度に応じた種の棲み分けをニッチ分化と定義し、それに基づく多種共存仮説が提唱されてきた。非定常ネイマン・スコット点過程モデルは、環境傾度に伴うニッチ効果と、確率的な分散効果の相対的重要性を、モデル選択を通して定量することができ、ニッチ理論と中立理論を統一的に評価できる枠組みになる可能性があることがわかった。さらに、本研究では、生物群集の種多様性維持機構を、生物地理学、マクロ生態学の視点からも分析し、中立理論が群集生態学に取り込んだ、マクロ進化プロセスを統合した研究アプローチについても検討した。

研究成果の概要（英文）：Sessile organisms demonstrate a variety of spatial assembly patterns, which are a result of demographic processes interacting with abiotic conditions. Determining factors are propagule dispersal and environmental gradients in a space; a plant is present if and only if there were/are seed sources present and a dispersed seed can establish. Fitness in relation to environment has often been conceptualized as one of the principal components of the ecological niche, while dispersal is the first principle in the neutral theory. Therefore, quantitative evaluation of the relative importance of environmental filtering and dispersal limitation is needed, which will also lead us to a breakthrough in the debate on niche versus neutrality. In order to achieve such quantification, we need statistical models that can separately evaluate environmental filtering and dispersal in a common theoretical framework. For individual-based spatially explicit models, point processes can play a central role. An inhomogeneous Neyman–Scott process (I-NS) in which both environmental effects and dispersal processes are incorporated, has been introduced under different formulations. The objective of this study was to extend the likelihood-based method to the I-NS and to demonstrate the methodology using spatial data of forest communities. In addition, this study tried to examine the framework of biogeography and macroecology for incorporating macroevolutionary processes.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,600,000	0	1,600,000
2011年度	1,400,000	420,000	1,820,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,000,000	420,000	3,420,000

研究分野：生態・環境

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：生物多様性・生物地理学・群集生態学

### 1. 研究開始当初の背景

群集集合理論の研究は、生態学分野のトップジャーナルで最大トピックの一つとなっている。論争のポイントは中立理論とニッチ理論の調和である。提案者らは群集集合のパターン形成を説明する統計モデルの開発が重要という認識に基づき、尤度を介して、実データと結びつけた群集集合のメカニスティックモデルを構築しようとした。

### 2. 研究の目的

本研究では、生物群集の中立理論を階層的に拡張し、ニッチ理論を取込んだ統合理論を構築する方法論を検討することを第一の目的とした。ここでの統合理論とは、実データに対応した尤度関数で記述され、現実の群集集合パターン（種数や種アバンダンス）を予測する統計モデルを意味する。具体的には、空間版コアレセント理論であるネイマン・スコット点過程モデルを空間の環境変異を考慮した非定常ネイマン・スコット点過程モデルに拡張し、環境傾度に伴う分散パターンの変異を定量することである。

さらに本研究では、生態学的過程と歴史的過程が群集集合のパターン形成に及ぼす相対的重要性を明らかにしようとした。従来、局所的な種多様性のパターン形成は、主に、種間の相互作用や環境に対する種のニッチ適応で説明されてきた。一方、マクロ生態学的な種多様性パターンの検出が進むにつれて、(中立理論でもその重要性が改めて指摘された) マクロ進化の地理変異のような歴史的プロセスが、今日の地域・局所的な種多様性の形成に大きな影響を持つことが認識されるようになった。したがって今後の生物多様性研究では、種多様性のパターン形成に対する歴史効果(確率的過程)とニッチ適応(決定論的過程)の相対的な貢献度を分析することが極めて重要になる。よって本研究では、生物群集の種多様性維持機構を、日本列島や琉球諸島の生物群集を材料として、生物地理学、マクロ生態学の視点から分析した。これにより、中立理論が群集生態学に取り込んだ、マクロ進化プロセスを統合した研究アプローチを検討することも目的とした。

### 3. 研究の方法

#### ①空間統計モデルを用いた局所群集の集合パターンの解析

ネイマン・スコット点過程は、親から子が分散する過程(親数 $\lambda$ 、平均子数 $\mu$ 、分散距離 $\sigma$ )をモデル化する点過程理論の一つである

(Shimatani & Kubota 2005)。ネイマン・スコット点過程を、ある空間内で複数世代繰り返した場合、親の家系は世代数に伴い減少し、理論上は一家系に由来する娘点の巨大パッチとなって発散する。これにメタ群集からのランダムな移入( $\zeta$ )を導入すると( $\lambda\mu + \zeta = 1$ )、空間内の親-娘点からなるクラスター構造は、定常状態で収束することが明らかとなっている。このクラスター点過程を多様系に拡張して得られる点分布の和が、(密度依存性も種間相互作用も含まない)中立な群集動態モデルとなる。つまりネイマン・スコット点過程モデルは、野外で測定することが困難な、種個体群の分散パラメータを定量することを可能にし、群集の多様性動態を中立モデルの枠組みで分析できる有力な統計モデルと言える(Wiegand et al. 2007, 2008)。本研究では、非定常ネイマン・スコット点過程モデルを開発し、環境傾度に伴う分散パターンの変異を定量できるようにした。

#### ②八重山諸島における蝶群集の集合機構の解明

ある場所にとどの様な種がどれだけの個体数生息しているか、つまり、群集構造を予測することは、群集生態学において重要な課題の一つである。それぞれの生物種の分布は、歴史的要因、地理的要因、環境要因により決定される。歴史的要因とは、種分化や地形の変遷など過去の環境や地理的要因の影響である。地理的要因とは山や谷・海など、現在での移動分散の制限となるものである。環境要因とはいわゆるニッチであり、ある種がその場所で生存・繁殖できるかどうかを決定する生物的、非生物的な要因である。生物の種多様性を予測するには、これらの要因の複合的な影響を理解することが必要になる。八重山諸島の蝶群集を材料にして、蝶種の分布に影響する地理的要因(島面積と島間距離)と環境要因(食草)に着目し、蝶群集の集合機構を検証した。

#### ③東アジア島嶼の生物群集を対象としたマクロ生態学的な種多様性パターンの解析

日本列島や琉球諸島の生物群集を対象とした。第三紀後期から第四紀の気候変動に伴う陸橋形成や島嶼化が、島嶼内の生物多様性パターンに及ぼす過程に着目し、地域間の生物種の入れ替わりを分類学的ベータ多様性と系統学的ベータ多様性によって評価し、環境

条件、地理的距離に伴う分散制限、地理的ギャップによる分断効果が、種多様性の空間変異に及ぼす効果を定量した。

#### ④群集集合研究における中立理論の重要性に関する文献調査

本研究では、生物地理学および群集生態学における中立理論の重要性に関する文献調査も行い、その成果を総説としてまとめた。

### 4. 研究成果

#### ①空間統計モデルを用いた局所群集の集合パターンの解析結果

非定常ネイマン・スコット点過程モデルは、環境傾度に伴うニッチ効果と、確率的な分散効果の相対的重要性を、モデル選択を通して定量することができ、ニッチ理論と中立理論を統一的に評価できる枠組みになる可能性があることがわかった。

#### ②八重山諸島における蝶群集の集合機構の解明

種ごとの面積・環境に対する反応の違いから、それぞれ種について分布を決定する要因および出現率を推定した。これにより、諸島内の特定の地点における多様性を推定するモデルを作成した。解析の結果およびモデルと実際の調査結果の比較より、八重山諸島のチョウ群集の形成には、地理的要因として島面積が、環境要因として植生が影響していることが分かった。特に島面積は、群集構造を決定する上で重要な要因となり得る。また植生の影響の中では、森林環境が与える影響が大きかった。

#### ③東アジア島嶼の生物群集を対象としたマクロ生態学的な種多様性パターンの解析結果

本研究の結果から、島嶼における生物群集の種多様性の空間変異は、気候環境に対する種のニッチ適応と地理的イベントによる種の分散制限、及び種の多様化（マクロ進化的なプロセス）が影響していることが明らかとなった。具体的には、琉球諸島や日本列島スケールでの樹木種の分類学的 $\beta$ 多様性と系統的 $\beta$ 多様性の地理的パターンを検証し、琉球諸島レベルでの樹木種集合パターンに対する種分化プロセスと生態プロセスの相対的重要性が定量された。

#### ④群集集合研究における中立理論の重要性に関する総説

日本では中立理論に焦点を当てた初学者向けの解説や総説がほとんどない。よって、本研究では、初学者向けの解説的な総説と、最近の中立理論の発展と今後の展望を解説した総説をそれぞれ発表した。

初学者向けの総説では、生物群集の種多様性パターン（ $\alpha \cdot \beta \cdot \gamma$ 多様性）が、中立理論でうまく説明できることを簡単な空間暗示モデル実験で示そうとした。中立理論が、複雑な種特性や環境の空間的不均一性などを先送りし、生物の基本的な特徴（個体が生まれて、分散し、最終的に死亡する、ごく稀に新たな種に分化する）に焦点をあてた「最節約なモデル」であることを解説した。

例えば、距離依存的な $\beta$ 多様性のパターンは、種の分散制限と環境傾度に伴う種のニッチ適応の両者が関与していると予想されるが、中立理論を基本モデルとして用いると、両者の相対的な貢献度を定量できる。もし、実際に観察される距離依存的な $\beta$ 多様性のパターンが、種を同等とみなし環境傾度（ニッチ分化）も考慮しない中立理論で再現できるのであれば、分散制限が $\beta$ 多様性の創出に貢献していると判定できる。再現できなければ、種特性や環境傾度などを加えて、 $\beta$ 多様性のパターン形成に最も支配的な要因を探ればよい。このように、中立理論は最節約なモデルなので、現実をうまく説明できなくても、新たな要因をそのモデルに組み込んで拡張し、説明力の不足を段階的に補っていく研究アプローチを可能にしてくれることを示した。

最近の中立理論の発展と今後の展望に関する総説では、中立理論の拡張を紹介、それらの拡張から喚起され導かれる新たな課題、そして生物多様性の維持機構の解明に中立理論が果たす役割を考察した。

### 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2件）

- ① 平尾聡秀・久保田康裕・村上正志 (2012) 生物多様性の維持機構の解明に中立理論が果たす役割. 生物科学 (印刷中) 査読有
- ② Kubota Y., Hirao T., Fujii S. & Murakami M. (2011) Phylogenetic beta diversity reveals historical effects in the assemblage of the tree floras of the Ryukyu Archipelago. *Journal of Biogeography* 38: 1006-1008. 査読有

〔学会発表〕（計5件）

- ① Kubota Y. (2011) Inhomogeneous Neyman-Scott process describing

dispersal limitation along environmental gradient in a fire-driven boreal forest. 7 th International conference on disturbance dynamics in boreal forests. (カナダ、ケベック、2011年6月2日)

- ② 久保田康裕 (2011) 種多様性の地理的分布に対する歴史効果の影響. 日本生態学会第 58 回全国大会(札幌、2011年3月11日)
- ③ 村上正志 (2011) 系統を考慮した生態ニッチモデリングによる群集保全. 日本生態学会第 58 回全国大会(札幌、2011年3月11日)
- ④ 久保田康裕 (2011) 陸域と海域の生物多様性のマクロ生態学的なパターン比較. 日本生態学会第 58 回全国大会(札幌、2011年3月9日)
- ⑤ Kubota Y., Fujii S. & Hirao T. (2011) Linking ecological and evolutionary processes in the formation of tree species diversity in the Japanese Archipelago. 5 th International conference of the International Biogeography Society. Conference Program and Abstracts (ギリシャ、イラクリオン、2011年1月10日)

[図書] (計 1 件)

- ① 久保田康裕 (2011) 森林の種多様性. 森林生態学 (共著) 共立出版: 206-223.

[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

## 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・准教授  
研究者番号: 50295234

### (2) 研究分担者

村上 正志 (MURAKAMI MASASHI)  
千葉大学・理学研究科・准教授  
研究者番号: 50312400

### (3) 連携研究者

島谷 健一郎 (SHIMATANI KEN-ICHIRO)  
統計数理研究所・モデリング研究系・准教授  
研究者番号: 70332129