

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 23 日現在

機関番号：12702

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26840143

研究課題名(和文)種内効果や種間相互作用を取り入れた生物多様性理論の構築

研究課題名(英文)A biodiversity theory incorporating intra- and inter specific effects

研究代表者

大槻 久(Ohtsuki, Hisashi)

総合研究大学院大学・先端科学研究科・講師

研究者番号：50517802

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,700,000円

研究成果の概要(和文)：生物多様性は生態学の大きな課題であり、多様性の維持機構の解明は急務である。従来の「中立モデル」は移入と局所的絶滅のバランスが多様性を決定すると説明するが、そこでは種内競争や種間の競争・被食捕食・共生関係は過小評価されていた。そこで種内・種間の競争を第3の要因として陽に取り入れた理論モデルを開発し、多様性維持に果たす役割を探った。その結果、共生や競争は少数の優占種と多数の希少種を生み、被食捕食関係は中間種を多数生み出すことを見出した。また「中立」群集からのズレは、単なる種の総数ではなく、頻度で重み付けして算出した多様性指数を用いると検出できることを発見した。

研究成果の概要(英文)：Biodiversity is an important issue in ecology, and the mechanism of its maintenance needs to be clarified. A previous "neutral model" of biodiversity paid particular attention to the balance between immigration and local extinction to explain the diversity, while the role of intra specific effects have been underrepresented. I have developed a new theoretical model that incorporates those effects as the third factor to reveal their role in the maintenance of biodiversity. I have found that mutualism and competition produce a few dominant species and many rare ones, and that prey-predator relations produce many intermediate ones. I also found that the deviation from neutrality is detected effectively by the species-frequency-weighted measures of biodiversity, not by the bare total number of species.

研究分野：数理生物学

キーワード：生物多様性 理論モデル 共生 被食捕食 競争 中立モデル

1. 研究開始当初の背景

(1) 生物多様性の重要性は日に日に増してきており、特に生物多様性を規定し維持する要因の特定は生態学における最も重要な課題の一つである。例えばニッチ理論によれば、環境に異質性が十分にあれば種のそれぞれは特定の生態学的ニッチに適応し進化するために住み分けが生じ、生物多様性が維持されるとされる。また中規模攪乱仮説によれば、大規模な環境攪乱があると絶滅が起こりやすいために種多様性は低く、反対に小規模な環境攪乱があるだけでは優占種が繁栄しやはり種多様性は低いので、中規模な環境攪乱が高い種多様性を支えるとされる。

(2) これらの説明は環境の空間的および時間的異質性に種多様性の理由を求めるものである。これとは別に、種間相互作用が種多様性を生み出すという説明がある。May の古典的研究をはじめとするこの種の理論では、種間相互作用をモデルに明示的に組み込んでそれぞれの種の個体群動態を論じる。共生関係にある種 i と種 j は、相手種の個体数が多いほど利益を受け、個体数を増加させる。反対に、競争関係にある種 i と種 j は、相手種の個体数が多いほど生存や繁殖に負の影響が生じ、個体数が減少する。最後に種 i が捕食し種 j が被食される被食捕食関係では、捕食者が多いと被食者は減少し、被食者が多いと捕食者が増加するという正反対の効果を持つ。このような関係は種 i を行に、種 j を列にとった種間相互作用行列 (a_{ij}) で表され、特に May は Lotka-Volterra 方程式に基づいて、種数が多いほど群集は不安定になるという逆説的な結果 (多様性のパラドックス) を導いた。

(3) 一方で、Hubbell は「生物多様性の中立理論」を提唱し、局所的な個体群への移入と、そこでの人口学的確率性による絶滅のバランスにより多様性が維持されることを示した。このモデルの特徴的な点は上記(2)で述べた種間相互作用どころか種内相互作用までもが仮定されていない点にある。Hubbell の中立モデルは有限集団に対する理論であるが故に、現実の標本に関する理論、すなわち尤度を提示することができるので、統計的推定や検定に用いることができる点が長所である。そして、驚くべきことにこの中立モデルは様々な熱帯の森林群集パターンを見事に説明することが分かっている。

2. 研究の目的

(1) Hubbell の中立モデルは現実のデータを良く説明するが、一方で種内や種間相互作用を考えておらず、その仮定は現実性に乏しい。実際に Hubbell の中立モデルは現実の群集の帰無モデルと考えられている。かたや May の研究の流れを汲み種間相互作用の性質から群集を説明しようとする試みは、より現実

に即した点では優れているものの、そのほとんどの研究は無限に大きい集団を仮定し決定論的方程式で個体群動態を解析したものであり、現実の群集から得られる有限サイズの標本に関しての示唆に乏しい。

(2) そこで本研究では Hubbell の中立モデルの要素 (メタ群集での種分化、局所群集への移入、局所群集の有限性による人口学的確率性) と May の行列モデルの要素 (種内および種間相互作用) を同時に組み込んだ理論モデルを開発し、このモデルの特徴を調べる。また、中立モデルと比較する統計的手法を考案する。そして現実の群集に当てはめ中立モデルを棄却できるかを確かめる。

3. 研究の方法

(1) 新しいモデルには種内効果と種間効果を最終的に導入するが、まず種内効果のみを導入し、その影響を網羅的に調べる。具体的にはロジスティック方程式において仮定されるような負の密度効果 (自種の個体数が増加すると増殖力が鈍る) を仮定し、この効果の強さおよび種間での不均一さが、生成される群集にどのような影響を与えるかを調べる。

(2) 次に種間効果を導入して群集への影響を調べる。まず単純な二つの場合について調べる。一つ目は相互作用行列が反対称、つまり $a_{ij} = -a_{ji}$ となる場合であり、これは完全な food-web 型の群集に対応する。二つ目は a_{ij} と a_{ji} が無相関な時でありこれはランダム群集に対応する。

(3) さらに一般的に a_{ij} と a_{ji} の間に任意の関係を仮定できるモデルに拡張し、群集中における共生、被食捕食、競争関係のそれぞれの頻度が群集組成に及ぼす影響を調べる。具体的には、 a_{ij} と a_{ji} の組を相関係数を持つ二次元正規分布から生成する。こうすることで、 a_{ij} が正であれば a_{ij} と a_{ji} が同符号である共生・競争関係が多い群集を、逆に負であればそれらが異符号である被食捕食関係の多い群集を連続的に生成することができる。

(4) これらと同時に中立性を棄却することのできる統計手法を開発する。時系列に基づく方法、検定統計量 (特に従来提案されてきた多様性指数) の改良、MCMC-ABC の実装などである。そして現実の群集への適用を行い、新たに提案するモデルの有用性を評価する。

4. 研究成果

(1) 負に働く種内相互作用の影響をコンピュータシミュレーションにより調べた結果、種内相互作用が強いほど群集の総種数は増加したが、その相対量はそれほど大きくなかった。これは負の種内相互作用が優占種の死亡率を高めるために希少種の生存を高める

一方で、希少種には人口学的確率性が働くために一定の割合で失われることが避けられないためであると考えられる。種内効果の強さが種間によって異なる場合も検討したが、均一な場合と顕著な違いは見られなかった。これらの結果から、種内効果は種多様性を増加させる働きを持つが、その効果はそれほど大きくないことが分かった。

(2) 次に種間相互作用を明示的に組み込んだ群集モデルを開発し、種間相互作用の性質が群集の性質をどう変えるかを調べた。

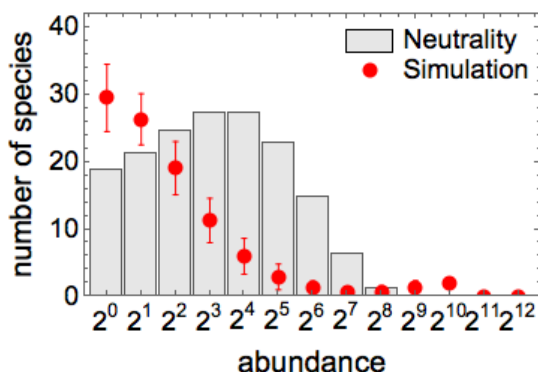


図1: $\alpha=1$ (共生・競争) の場合

図1に示したように、種間相互作用が共生・競争のみからなる場合、群集は少数の優占種と多数の希少種によって占められることが分かった。

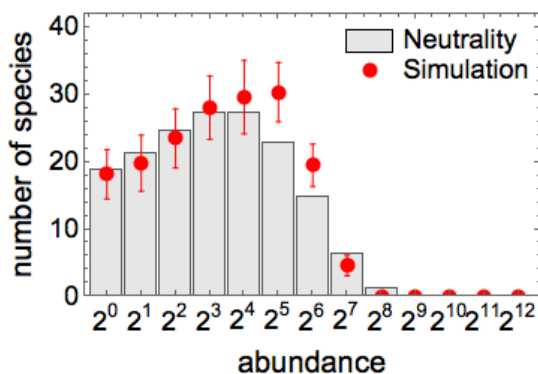


図2: $\alpha=-1$ (被食捕食) の場合

図2に示したように、種間相互作用が被食捕食関係のみからなる場合、群集は中立な場合に比べて中間種の数が増えることが分かった。これらの結果は従来のランダム行列モデル理論で得られていた知見と一致する。ただし、ランダム行列理論が個体群動態の平衡点に関する議論にあるのに対し、本研究の結果は、移入と局所的絶滅が絶えず起きている局所群集における動的平衡の分析である点が決定的に異なる。

(3) また、 $\alpha=-0.5$ (被食捕食関係が共生・競争関係よりやや多い) である群集では、種内効果および種間効果の影響がほぼキャンセルし、群集が極めて中立に近い性質を持つ

ことが分かった。すなわち food-web 型の群集は、あたかも中立群集に「見える」ことが多いという結論を得た。

(4) 次に中立モデルとの差異を検定する方法について検討した。Etienne(2005)の公式で移入率 m と基本生物多様度数を最尤推定した後、Etienne(2007)の方法に準じてパラメトリックブートストラップで仮想的な中立群集を生成し、検定統計量 T の帰無分布を生成し、中立性を検定する。Etienne(2007)では T として尤度 L が提案されていたが、本研究ではその他に (a) 総種数 S 、(b) Shannon の多様度指数 $D1$ 、(c) Simpson の多様度指数 $D2$ も検定統計量として用いた。その結果、尤度 L や総種数 S は中立性の棄却には適さないこと、そして二つの多様度指数 $D1$ と $D2$ は正、つまり群集が共生や競争関係を多く含んでいる時に、中立性を棄却する良い検定統計量となることを発見した(表1)。すなわち種の頻度で重み付けを行った多様性指数を用いると、種内・種間相互作用のある群集とない群集をよい精度で見分けることができる。

表1: $\alpha=1$ の際に中立性を棄却できた回数

用いた検定統計量 T	100 回中の棄却回数
尤度 L	0
総種数 S	0
Shannon 指数 $D1$	100
Simpson 指数 $D2$	100

(5) 実際の群集に当てはめてモデルのパラメータ推定を行うための MCMC-ABC 法の構築を試みた。具体的にはパラメータ p にいる状態から p' への移行を提案分布により提案し、 p' から生成されるデータ D' の統計量 $T(D')$ と観測データ D_{obs} の統計量 $T(D_{obs})$ の近さにより、移行をアクセプトするかしないかを決定する方法である。しかし T は理想的には十分統計量である必要が、現実的にもデータをよく要約する要約統計量である必要があるが、 T として Shannon の多様度指数や Simpson の多様度指数を用いたベンチマーク試験をすると、パラメータ推定はうまく行かず失敗することが示唆された。したがって少なくともこの方式ではパラメータ推定は困難である。

(6) 以上の結果については論文を執筆中である。

< 引用文献 >

宮下 直、井鷲裕司、千葉 聡、生物多様性と生態学-遺伝子・種・生態系、朝倉書店、2012

大串隆之、近藤倫生、野田隆史(編)、シリーズ群集生態学 5-メタ群集と空間スケール、京都大学学術出版会、2008

Etienne,R.S. A new resampling formula for neutral biodiversity. Ecol. Lett. (2005) 8:253-260.

Etienne,R.S. A neutral sampling formula for multiple samples and an 'exact' test of neutrality. Ecol. Lett. (2007) 10:608-618.

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0件)

〔学会発表〕(計2件)

大槻 久、デモグラフィーから見た群集中立性の再検討、第62回日本生態学会、2015年3月19日、鹿児島大学(鹿児島県・鹿児島市)

大槻 久、自然選択がもたらす中立群集からのずれ：進化ゲーム理論からの試み、第64回日本生態学会、2017年3月16日、早稲田大学早稲田キャンパス(東京都・新宿区)

6. 研究組織

(1)研究代表者

大槻 久 (OHTSUKI, Hisashi)

総合研究大学院大学・先導科学研究科・講師

研究者番号：50517802