

ベントスの種個体数分布と種数面積関係

入江 治行¹, 時田 恵一郎², 羽原 浩史³

¹ 広島大学情報メディア教育研究センター & 院理

² 大阪大学サイバーメディアセンター, 院理 & 院生命機能

³ 復建調査設計株式会社

Species abundance pattern and species area relationship of a benthic community

Haruyuki Irie¹, Kei Tokita² and Hiroshi Habara³

¹ Information Media Center & Grad. Sci. Sci., Hiroshima University

² Cybermedia Center, Grad. Sci. Sci. & Grad. Sci. Frontier Biosci., Osaka University

³ Fukken Co., Ltd.

干潟に棲むベントス（底生生物）群集の巨視的パターンの特徴を解明することを目的とし、種個体数分布と種数面積関係について観測データの解析結果と理論的解析を述べる。観測結果から、種個体数分布は冪分布となること、種数面積関係も冪関係があることがわかった。冪分布をする種個体数分布から理論的に種数面積関係の冪的關係性を導くことができ、その指数が観測結果とよく一致することを示す。

1 はじめに

干潟は人類の経済活動に大きく影響されている。例えば、瀬戸内海全域では埋立てなどの開発により、ここ1世紀程で干潟の面積は半減している。一方では、破壊を最小限に留め自然生態系の本来持っている回復力をひき出すためのミチゲーションや自然再生を目的とした干潟造成が行なわれつつある。どのような干潟を何の目的で造成するか、また、それがどの程度自然干潟に近いかなどを知るためには、干潟自身の工学的・物理的・生態学的な実態を把握することが重要となる [1]。

本研究は、干潟の生態学的な実態を把握し認識を深めるため、干潟に棲むベントス（底生生物）群集の巨視的パターンの特徴を解明することを目的とする。群集レベルの研究はそのデータが膨大かつ複雑なため、特徴をつかむには比較的単純なパターンや法則の探求・発見が助けとなる。例えば、群集の豊富さ（種数）や多様性指数、個体数ランク分布、種数面積関係などにおいてパターンを見つけることが群集生態学ではよく行なわれてきている [2, 3, 4, 5, 6, 7]。

我々は今までに、瀬戸内のある干潟におけるベントスの10年間にわたるデータを解析し、その個体数ランク分布が冪則に従うこと [8]、また、個体数変動がレヴィの安定分布になること [9] を見いだした。本報告では、種個体数分布と種数面積関係について、観測データの解析と理論解析について考察し、個体数ランク分布や個体数変動分布との関連について言及する。

同様の巨視的パターンは生態系に限らず、他のさまざまな系でも観測されている。経済システムにおける資産の分布 [10]、細胞内の蛋白質質量 [11] や遺伝子発現量 [12]、言語における単語の頻度分布 [13]、都市の人口分布 [14]、姓の分布 [15] などである。これら巨視的パターンの起源を統一的な視点から数理的に解明することは、純粋理論的に興味深いだけでなく、広い応用分野に大きな影響を与えることが期待される。

2 種個体数分布

ここで使う観測データは、10年間各季節毎に当該干潟の6箇所から各場所25cm四方で50cmの深さまで砂泥を採集し、1mmの網目の篩にかけて種を同定し個体数を数えたものである。

まず、40季節6箇所すべての種とその個体数から、種個体数分布（種数と個体数の関係）について図1にプロットした。横軸は個体数 x で、縦軸は個体数 x 以上の種数の頻度 $P(\geq x)$ である。個体数が $[x, x+dx]$ の範囲にある種数を $\sigma_x(x)dx$ とすれば、 $P(\geq x) \equiv \int_x^\infty \sigma_x(x')dx'/S$ である。ここで、 S は総種数である。図からもわかるように、累積分布 $P(\geq x)$ 、ひいては種個体数分布 $\sigma_x(x)$ は個体数 x に対して冪分布をしていることが分かる。すなわち、

$$P(\geq x) \propto x^{-\alpha}, \quad \sigma_x(x) \propto x^{-(1+\alpha)} \quad (1)$$

であり、図より、 $\alpha \simeq 0.5$ であることがわかる。

個体数ランク分布（種順位曲線）は種を個体数の多い順に並べた分布であり、ちょうどこの累積分布 $P(\geq x)$ の縦軸と横軸を入れ替えたものとなるので、個体数ランク分布も冪となることがわかる。

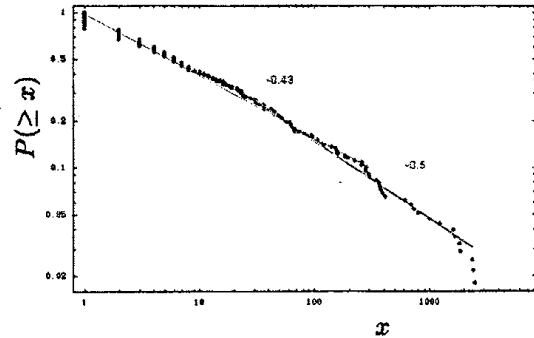


図1: 調査データから求めたベントスの種個体数分布 (両対数)。横軸は個体数 x 、縦軸は個体数 x より多い種の累積分布 $P(\geq x)$ である。実線は傾き -0.43 と -0.5 の直線である。

3 種数面積関係

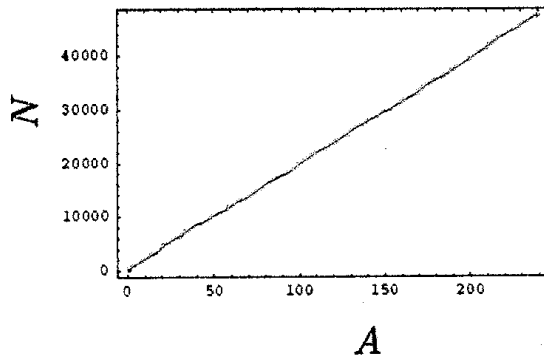


図2: 調査データから求めた「面積」 A とベントスの総個体数 N の関係

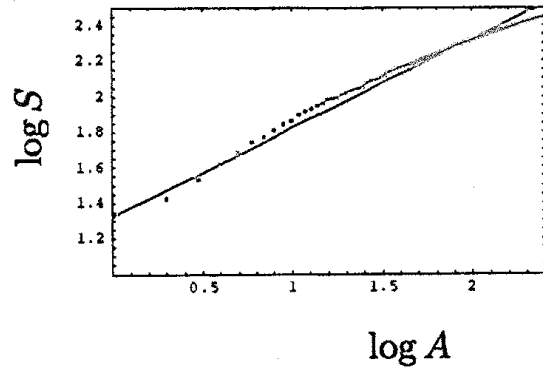


図3: 調査データから求めたベントスの種数面積関係 (両対数)。横軸は「面積」 A の常用対数、縦軸は種数 S の常用対数。実線は傾き 0.5 の直線である。

次に、観測結果から種数面積関係を求める。実際の場所の違いと観測時期の違いを共に異なる「場所」と看做し、のべ240の「場所」からその取り込み方をランダムに10通り選び、「面積」を増やし平均をとっている。時間的にも空間的にも、どの「場所」をどの順序で取り込んで「面積」を増やしても結果は変わらないと仮定した。「面積」が増えるに従って、総個体数は面積に比例して増加している(図2)が、一方、種数はそれ程増えず、

$$S = cA^z, \quad z \simeq 0.5 \quad (2)$$

で増加していることが分かる(図3)。ここで、面積 A は25cm四方を単位に測っている。

4 理論

種個体数分布 (SAP) が冪分布の場合に、種数面積関係 (SAR) を理論的に求めてみよう。Preston や May は、さまざまな SAP に対して SAR を求めているが、冪分布の場合は扱っていない。ここでは、冪分布で単調に減衰する SAP に対し、彼らの手法に従って SAR を求める。

x を個体数として、

$$\sigma_x(x)dx = \sigma_q(q)dq \quad (q \equiv \ln \frac{x}{x_0}) \quad (3)$$

を $[x, x+dx]$ あるいは $[q, q+dq]$ にある個体数を持つ種数とする。総種数 S は

$$S = \int_1^X \sigma_x(x)dx = \int_{q_{min}}^Q \sigma_q(q)dq \quad (4)$$

で求まる。ここで、 X は (どれかの種による) 最大の個体数 $X = x_0 e^Q$ ($X \equiv x_{max}$, $Q \equiv q_{max}$) である。さらに、 $[x, x+dx]$ あるいは $[q, q+dq]$ の範囲にある種全体から構成される個体数の合計を $\nu_x(x)dx = \nu_q(q)dq$ とすると、

$$\nu_x(x)dx = x\sigma_x(x)dx = \nu_q(q)dq = x_0 e^q \sigma_q(q)dq \quad (5)$$

となる。 $\nu_x(x)$ や $\nu_q(q)$ を **個体数曲線** と呼ぶ。すると、総個体数 N は

$$N = \int_1^X \nu_x(x)dx = \int_1^X x\sigma_x(x)dx = \int_{q_{min}}^Q \nu_q(q)dq \quad (6)$$

と表される。(3) 式と (5) 式より $\sigma_q(q) = x\sigma_x(x)$, $\nu_q(q) = x\nu_x(x)$ であることに注意しておく。

種個体数分布が個体数 1 から最大個体数 X まで冪的に減衰するとき、つまり、

$$\sigma_x(x; \alpha) = S_0 x^{-(1+\alpha)} \quad (1 \leq x \leq X) \quad \text{あるいは} \quad \sigma_q(q; \alpha) = S_0 e^{-\alpha q} \quad (0 \leq q \leq Q) \quad (7)$$

のときを考える。ここで、 $x_0 = 1$, $\alpha < 1$ とした。このとき、総種数は、

$$S = \int_0^Q \sigma_q(q)dq \simeq \frac{S_0}{\alpha} = \int_0^\infty \sigma_q(q)dq \quad (8)$$

となる。個体数曲線は

$$\nu_q(q) = x\sigma_q(q) = S_0 e^{(1-\alpha)q} \quad (9)$$

となるので、総個体数は、

$$N = \int_0^Q \nu_q(q)dq \simeq \frac{S_0}{1-\alpha} e^{(1-\alpha)Q} = S \frac{1}{1/\alpha - 1} X^{1-\alpha} \quad (10)$$

となる。

さらに次のような仮定をすると、総種数 S と最大個体数 $X = e^Q$ の関係が求まる。これは、整数値をとる個体数や種数の分布を連続変数の分布に近似するところからくるものである。

(i) Preston 流の見積り:

Preston (1962) は、種個体数分布が対数正規分布の場合に、 $q > Q$ と $q < q_{min}$ からの寄与が合わせて 1 種程度であるという見積りを考えた [2]。同様な仮定を今の冪分布の場合に適用すると、 $q > Q$ からの寄与が 1 種程度と考えられ、

$$1 = \int_Q^\infty \sigma_q(q)dq \simeq \frac{S_0}{\alpha} e^{-\alpha Q} \quad (11)$$

とすることができる。これと (8) 式を使うと、最大個体数 X と総種数 S の関係は

$$e^Q (= X) = S^{1/\alpha} \quad (12)$$

となる。

(ii) May 流の見積り:

May(1975)は、「最も多い個体数を持つ種は1種程度」と述べて、 $1 \simeq \sigma_q(Q) = X\sigma_x(X)$ を使っている [3]。

$$1 = \sigma_q(Q) = S_0 e^{-\alpha Q} \quad (13)$$

であり、

$$e^Q (= X) = (\alpha S)^{1/\alpha} \quad (14)$$

となり、これは Preston 流見積り (i) と同程度となる。

上の見積りのうち (i) を使えば、総個体数 (10) 式は

$$N \simeq \frac{1}{1/\alpha - 1} S^{1/\alpha} \quad (15)$$

となり、これを S について解けば次式を得る。

$$S = (1/\alpha - 1)^\alpha N^\alpha \quad (16)$$

観測結果 (図 2) から分かるように、総個体数 N は面積 A に比例するので、ここでも $N \propto A$ と仮定して、

$$S = cA^z, \quad z = \alpha \quad (17)$$

が求まる。種個体数分布が対数正規分布の場合には「個体数曲線 $\nu_x(x) = x\sigma_x(x)$ のモードがほぼ最大個体数 X に等しい」という正準仮説を使っていた [2, 3] が、冪分布の場合には不要である。見積り (ii) の場合も (i) の場合と同様に (17) 式と同じ指数の冪的 SAR を得る。

5 まとめと議論

瀬戸内のある干潟のベントスの観測結果から、その種個体数分布と種数面積関係を求めたところ、種個体数分布が冪分布に従い、種数面積関係も冪関係があることがわかった。種個体数分布を冪と仮定して、理論的に種数面積関係を導出したところ、観測結果とよく一致する指数をもつ冪関係が求まった。

空間について面積が増えるときと同様に、時間についても観測期間を増やしていくと種数が増えていく。種数と期間と面積 3 者の「種数時間面積関係 (species-time-area relationship, STAR)」を示す方が適切であろう。しかし、期間を延ばしたときの種数の増え方は、面積を拡大するときとほぼ同じように増えているので、ここでは場所と観測時期を同じようにみなして「場所」と言い、面積と期間を同じように「面積」と言って、種数面積関係と呼んだ。

我々は以前、同じ干潟のベントスについて、その個体数変動が Levy の安定分布とよく一致することを発表した [9]。その Levy 分布と、本研究の「種個体数分布が冪分布をなす」こととの関係は、次のように考えることが可能である。すなわち、(a) その時点時点での個体数は、それまでの個体数の変動の総和と初期の個体数の和である。(b) 同じ確率密度に従う独立な確率変数の和は、適当なスケール変換によって、同じ確率密度に従う場合、その確率密度は Levy の安定分布である。(c) Levy 分布では、特性指数が 2 以外の場合には裾野が冪則減衰する。これら 3 つの点を考慮すれば、個体数変動が Levy の安定分布に従うとき、個体数自身の分布が冪になるのはごく自然であろう。

ここでは、ある干潟におけるベントス群集の巨視的パターンのうち、種個体数分布と種数面積関係の間の理論的關係を導き、観測結果と良い一致を得たが、今後は、このようなパターンを示す理由を解明するため、種間相互作用を伴うダイナミックスの数理モデルを構成し、数値シミュレーションや理論的解析を行うことが必要である。そして、干潟の生態学的評価のため、さまざまな角度から巨視的パターンを理解することが重要である。

参考文献

- [1] 川上佐知, 羽原浩史, 篠崎孝, 鳥井英三, 古林純一, 菊池泰二: 人工的に生成した干潟の成熟性評価に関する研究, *海岸工学論文集*, Vol. 50, pp. 1231-1235 (2003).
- [2] Preston, F.: The canonical distribution of commonness and rarity: PART I, *Ecology*, Vol. 43, p. 185 (1962).
- [3] May, R.: *Ecology and Evolution of Communities*, Cambridge, mass: Belknap Press of Harvard Univ. Press, chapter Patterns of species abundance and diversity, pp. 81-120 (1975).
- [4] Tokeshi, M.: *Species Coexistence*, Blackwell (1999).
- [5] Plotkin, J. B. and Muller-Landau, H. C.: Sampling the species composition of a landscape, *Ecology*, Vol. 83, pp. 3344-3356 (2002).
- [6] Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbel, S. P. and Maritan, A.: Neutral theory and relative species abundance in ecology, *Nature*, Vol. 424, pp. 1035-1037 (2003).
- [7] Tokita, K.: Species abundance patterns in complex evolutionary dynamics, *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 93, pp. 178102-1~4 (2004).
- [8] 入江治行, 川上佐知, 羽原浩史: ある干潟生態系の個体数・ランク分布, 日本物理学会第 58 回年次大会 29aWE-11 (2003.3).
- [9] Irie, H.: The Levy fluctuation of species-abundance in a benthic community, *The Abstracts of International Symposium on Dynamical Systems Theory and Its Applications to Biology and Environmental Sciences*, 1, Vol. 1, Shizuoka Univ., p. 113 (2004).
- [10] Okuyama, K., Takayasu, M. and Takayasu, H.: Zipf's law in income distribution of companies, *Physica A*, Vol. 269, pp. 125-131 (1999).
- [11] Sato, K., Ito, Y., Yomo, T. and Kaneko, K.: On the Relation between Fluctuation and Response in Biological Systems, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, Vol. 100, pp. 14086-14090 (2003).
- [12] Furusawa, C. and Kaneko, K.: Zipf's law in gene expression, *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 28, pp. 088102-1~4 (2003).
- [13] Condon, E. U.: Statistics of vocabulary, *Science*, Vol. 67, p. 300 (1928).
- [14] Marsili, M. M. and Zhang, Y.-C.: Interacting individuals leading to Zipf's law, *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 80, pp. 2741-2744 (1998).
- [15] Reed, W. J. and Hughes, B. D.: On the distribution of family names, *Physica A*, Vol. 319, pp. 579-590 (2003).