

中立モデルの新展開

時田 恵一郎

大阪大学サイバーメディアセンター・院理・院生命機能

New trends in the neutral model

Kei Tokita

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

The neutral model by Stephan P. Hubbell is one of the few models which predict patterns of community such as diversity, species abundance distributions, species-area relationships, etc., based on realistic population dynamics. Recently analytical study on the neutral model has greatly progressed as techniques of statistical physics and population genetics applied, and quantitative comparison of the theory with field data is increasing. What is the condition for neutrality? How can it be produced by more basic evolutionary dynamics? The history and the mathematical treatment of the neutral model is reviewed.

1 はじめに

本研究会のタイトルである「生物現象に対するモデリングの数理」を考えると、「物理現象」にはない「生物現象」ならではの特徴とは何か。それは、現象を生み出す生物システムの構成要素が非常に多様であるために、それらの間の関係が非常に多様で複雑であるという「システムの複雑性」である。しかも、そのようなシステムが様々なスケールで多数存在する。巨大なゲノムに記録されている遺伝子の多様性とそれらが連鎖的に発現する遺伝子ネットワーク、細胞内に共存する膨大な種類の生体分子とそれらの間の複雑な反応、ウイルスや病原菌の多様性とそれを迎え撃つ免疫系の多様性およびそれらの間の複雑な免疫応答、そして熱帯雨林や珊瑚礁に共存する種の多様性とそれらの間の複雑な種間関係などなど、その例の枚挙にはいとまがない。

これらの複雑さは、物理学においてもこれまで取り扱われたことがない類いのものであるため、それなりに現実的で、かつ数学的に厳密な解析が可能な数理モデルは現在においてもほとんどないと言っても過言ではない。ましてや定量的な予測が可能なものとなればなおさらである。逆にいえば、生物現象は数学や物理学のフロンティアなのであり、魅力的な題材の宝庫である。量子論や相対論が新たな電子デバイスなどの工学的応用を生み出したように、生物システムの理論は、医学や薬学などの巨大な応用分野に貢献する可能性があるし、それが数理科学の方法論を推進させる可能性もある。

ここでとりあげる Hubbell の中立モデル [1] は、現実的な個体群動態のダイナミクスに基づき、群集の多様度、種個体数分布、種数-面積関係などを定量的に予測できる数少ない理論モデルのひとつである。とくに最近、統計物理学や集団遺伝学における解析的手法が適用された結果、その数学的取り扱いが飛躍的に発展し、現実の群集データとの定量的

な比較も盛んに行われるようになってきた。しかも、その対象は、熱帯雨林や珊瑚礁などの固着性生物群集だけでなく、一見中立性が成り立っているとは思えないような魚類の群集などにも広がっている。

もちろん、種レベルのみならず、個体レベルでの出生率や死亡率が同一であるという中立仮説は、明らかに現実の群集で観測される種や個体の多様性とは対立するものであり、仮に現実の群集の種個体数分布などを良く再現するとしても、中立性は群集ごとに個別に検証される必要がある。群集を中立的であると見なすことが可能な条件とは何か？ また、中立性はより基礎的な進化ダイナミクスからどのように導かれ得るのか？ それとも中立仮説に基づく理論的帰結が実際の群集のパターンにあてはまるのは、単なる偶然なのか？ 中立モデルが確立しつつある現在、その強い批判にさらされつつも生き延びてきた理論の前提条件（中立性）の起源を明らかにしたいというのがここでの個人的な動機である。

講演では中立モデルの概要を紹介したが、より詳細なレビューは拙稿 [2] をご覧頂きたい。歴史的背景から始めて、Hubbell の著書 [1] 以降の最近の理論的發展までカバーした日本語では最初のレビューになっているが、主にフィールドの生態学者向けの本ということもあり、数式は最小限にとどまっている。以下ではそれを補完する意味で、数学的な取り扱いについて簡単にまとめる。より詳細な数学的取り扱いについては、研究会で白川康一氏、吉田信介氏、南和彦氏らに紹介して頂いた Etienne と Alonso のレビュー [3] をご覧頂きたい。

2 初期の中立モデル

2.1 Kendall モデル

Hubbell の中立モデルは、木村資生が提唱した分子進化の中立理論に依拠するところが大きく、実際にそれらの間にはほぼ一対一の対応がある（文献 [2] の表 1）ののだが、そもそも個体レベルでの中立性を仮定するモデルは木村理論が確立する以前に Kendall が検討しており [4]、それが集団遺伝学研究に影響を与えたのである。分子進化の中立理論の源流が、実は群集レベルのモデル解析にあったことは研究史的にも興味深い。

Kendall は、単位時間および 1 個体あたりの出生率、死亡率および新種の移入率（種分化率）を、それぞれ種や個体に依らない定数 β, μ および ν とし、単位時間 dt あたりの任意の種の個体数 n の変動が遷移確率

$$\begin{cases} \text{Prob}(n \rightarrow n+1) = (n\beta + \nu)dt, \\ \text{Prob}(n \rightarrow n) = 1 - (n\beta + n\mu + \nu)dt, \\ \text{Prob}(n \rightarrow n-1) = n\mu dt \end{cases} \quad (1)$$

で与えられるという中立モデルを解析した。ここでの Kendall モデルを含め、現在までに検討されているほとんどの中立モデルにおいては、種分化は非常に単純な形でモデル化されている。すなわち、単一の突然変異によって、親とは異なる新種が生まれると仮定する。これは集団遺伝学における「点突然変異モード」と等価である。Hubbell は異所的種分化などの他の進化モードも検討しているが、数学的に厳密な方法は適用されていない。

上記の遷移確率をもつモデルは、原点に湧き出しがあり、遷移確率が状態 n に依存するランダムウォークとみることにもできる。よって、時刻 t で任意の種が個体数 n をとる確率 $P_n(t)$ は、以下のマスター方程式に従うと考えることができる。

$$\frac{dP_n(t)}{dt} = (n+1)\mu P_{n+1}(t) - \{n(\beta + \mu) + \nu\}P_n(t) + \{(n-1)\beta + \nu\}P_{n-1}(t) \quad (2)$$

時刻 $t = 0$ で全ての種の個体数が 0 という境界条件 ($P_0(0) = 1, P_{n>0}(0) = 0$) のもとでこれを解くことができ、移入率 ν が十分小さい場合には、個体数の分布が有名な Fisher の対数級数 [5] $S(n) = x^n/ny$ (ただし、 x, y はそれぞれ β, μ および時刻で与えられる定数) となる。死亡率が出生率を上回る場合 ($\beta < \mu$) には、長時間後 ($t \rightarrow \infty$) の平均個体数は定数 $E(n) \rightarrow \nu/(\mu - \beta)$ となるが、出生率と死亡率が等しい対称なランダムウォークの場合 ($\beta = \mu$) には、移入率が出生率に対して十分小さい場合 ($\nu \ll \beta$)、平均個体数が時刻に比例して発散する ($E(n) \rightarrow \nu t$)。出生率が死亡率を上回る場合には、平均個体数は指数関数的に発散する。平均個体数が発散する場合があるのは、有限サイズであるはずの群集のモデルとしては非現実的であるが、中立モデル研究における最初の特筆すべき結果である。

なお、生態学の文脈からはそれるが、死亡率がゼロの場合 ($\mu = 0$) を、ノーベル経済学賞受賞者で人工知能研究でも有名な Simon が解析しており [6]、その場合には個体数の分布はベキ分布になる。移入率が十分小さい場合には、対応するランクサイズ関係のベキ指数が -1 となり、姓名や単語などの分布で有名な Zipf の法則 [7] が得られる。最近よく調べられている Barabási と Albert のスケールフリー・ネットワーク・モデル [8] も、本質的には Simon のモデルと同じである。筆者らは、ベキ型の種個体数分布からは、特別な仮定なしでベキ型の種数面積関係が導かれることを示している [9]。

2.2 Moran-Karlin-McGregor モデル

もうひとつ古典的に重要な中立モデルは、Moran[10] および Karlin と McGregor[11] による遺伝的多型のモデルである。Kendall モデル (1) とは異なり、総個体数 (N) が一定の場合を扱っている。Hubbell も強調している「ゼロサム型の生態的浮動 (遺伝的浮動に対応する)」の最初のモデルであるという意味で大変重要である。Moran-Karlin-McGregor モデルを群集生態学のモデルと解釈すると以下ようになる。単位時間にある 1 個体が死亡し、確率 ν で、ある種の子 1 個体が別の種に分化して 1 個体移入するか、確率 $(1 - \nu)$ で既存の種が 1 個体増える。種数を定数 r とし、個体数 n をもつ種を「focal 種」と呼ぶことにする。総個体数一定の条件から、(種数 r と総個体数 N が十分大きい時) 出生率 β と死亡率 μ が以下のように個体数 n 、総個体数 N および種分化率 ν の関数として表されるのが Kendall モデルと異なる点である。

$$\beta = \beta_n = \frac{N-n}{N} \left(\frac{\nu}{r} \frac{N-n}{N} + (1-\nu) \frac{n}{N-1} \right), \quad (3)$$

$$\mu = \mu_n = \frac{n}{N} \left(\nu \frac{n}{N} + \left(1 - \frac{\nu}{r}\right) \frac{N-n}{N-1} \right), \quad (4)$$

ここで、(3) 式は focal 種以外の 1 個体が死亡し、focal 種の個体が 1 個体増える確率である。(3) 式右辺かつこの前の $(N - n)/N$ は focal 種以外の種の個体が死亡する確率であり、かつこ内第 1 項 $(\nu/r)(N - n)/N$ は focal 種以外の種の個体が選ばれて focal 種へと分化する確率である (r 種のうちの 1 種へと等確率で分化する)。さらにかつこ内第 2 項 $(1 - \nu)n/(N - 1)$ は分化が起こらない確率 $(1 - \nu)$ と focal 種の子が死亡個体のパッチを占有する確率の積である。同様に、(4) 式は focal 種の 1 個体が死亡し、focal 種以外の種の個体が 1 個体増える確率である。右辺かつこの前の n/N は focal 種のうちの 1 個体が死亡する確率であり、かつこ内第 1 項 $\nu n/N$ は focal 種の子が他種に分化する確率、さらにかつこ内第 2 項は focal 種以外の種の子が死亡個体のパッチを占有する確率である。ここでは世代の重複を許す個体群ダイナミクス (Moran モデル) を考えている。集団遺伝学では世代の重複を考えない Wright-Fisher モデルも用いられ、その場合には確率 (3)(4) の式は異なるものになるが、上記と同様の場合分けで定式化される。

遷移確率 (3)(4) から作られるマスター方程式は Moran[10] によって解かれており、個体数 n を持つ種の数の期待値は

$$F(n) = r \frac{\prod_{i=0}^{n-1} \beta_i}{\prod_{i=1}^n \mu_i} \quad (5)$$

となる。種数が十分大きく ($r \rightarrow \infty$)、任意の種の個体数が十分小さく、 $\beta_n \simeq \beta n/N$, $\mu_n \simeq \mu n/N$, $\beta_0 = \nu$ と書けるとすると、

$$F(n) = \nu N \frac{(\beta/\mu)^n}{n} \quad (6)$$

となり、ここでも Fisher の対数級数が得られる。 νN はいわゆる Fisher の α 、もしくは、のちに述べる Hubbell の「基本生物多様度数 θ 」に対応する。Hubbell の中立モデルにおけるメタ群集の理論は、本質的にここでの Moran-Karlin-McGregor モデルと同等である。

2.3 Ewens のサンプリング公式

Moran-Karlin-McGregor モデルに引き続き、集団遺伝学においては、遺伝子系図を表現する「合祖過程 (coalescent process)」とよばれる確率モデルが遺伝的多型の研究に用いられた。巨大なゲノムのサイズを考えると、遺伝的多型をもたらし突然変異はほとんどそれまで集団中に存在しなかった新しいものであるとみなしうる。そのような、突然変異がすべて異なる中立な対立遺伝子を生み出すと仮定する「無限対立遺伝子モデル」を Ewens は解析し、集団からランダムに取り出した任意個数の遺伝子サンプルの中にある異なる対立遺伝子の数とその組み合わせについて「Ewens のサンプリング公式」とよばれる分布を導いた [12, 13]。

無限対立遺伝子モデルは、Moran-Karlin-McGregor モデルにおいて種数を無限大としたもの ($r \rightarrow \infty$) に対応する。Ewens のサンプリング公式を中立な生態群集に適用すると、メタ群集からランダムに取り出したサンプルに対する個体数の多変量分布が得られる。すなわち、サンプルにおける総個体数を J 、種数を S 、個体数 j をもつ種の数 Φ_j (ただし、

$\sum_{j=1}^J \Phi_j = S$, $\sum_{j=1}^J j\Phi_j = J$) とすると, 個体数の組み合わせが $\mathbf{n} = (n_1, n_2, \dots, n_S)$ (n_i は種 i の個体数) となる多変量分布が,

$$P[\mathbf{n}|\theta, J] = \frac{J!}{\prod_{i=1}^S n_i \prod_{j=1}^J \Phi_j!} \frac{\theta^S}{(\theta)_J} \quad (7)$$

で与えられる. ここで $\theta = 2J_M\nu$ (J_M は群集全体の総個体数, ν は前節にも出てきた種分化率) は Hubbell の基本生物多様度数である (個体群動態が世代の重複を許さない Wright-Fisher モデルの場合). また, $(\theta)_J$ は Pochhammer 記号

$$(\theta)_J := \prod_{i=1}^J (\theta + i - 1) = \frac{\Gamma(\theta + J)}{\Gamma(\theta)} = \sum_{i=1}^J \bar{s}(J, i) \theta^i \quad (8)$$

を表す. ただし, $\Gamma(x)$ はガンマ関数であり, $\bar{s}(J, i)$ は第 1 種のスターリング数. (7) 式は, 総個体数が無限大の中立メタ群集から総個体数 J の中立局所群集をサンプルしたときの, 全ての種の個体数についての多変量分布であると解釈することができる. 生態学における実証データは, 大きな生態系的一部分 (サンプル) であるが, サンプルングの影響が考慮されている理論は少ない. 最近の中立モデルにおけるメタ群集の取り扱いとは本質的に Ewens のサンプルング公式の応用および拡張であり, 理論群集生態学における数少ないサンプルング理論のひとつであるといえる.

多変量分布 (7) からサンプルにおける種数の期待値 $E(S|\theta, J)$ を導くことができる. $J = 1$ のときは (7) 式に代入するまでもなく明らかに $E(S|\theta, J = 1) = \theta/\theta = 1$ である. $J = 2$ のときには, 1 種となる確率は (7) 式に $S = 1, \mathbf{n} = (2, 0), \Phi_0 = 1, \Phi_1 = 0, \Phi_2 = 1$ を代入して, $1/(\theta + 1)$ となり, 同様に 2 種となる確率は $\theta/(\theta + 1)$ となる. よって, 2 個体のサンプルの期待種数は

$$E(S|\theta, J = 2) = 1 \cdot \left(\frac{1}{\theta + 1} \right) + 2 \cdot \left(\frac{\theta}{\theta + 1} \right) = \frac{\theta}{\theta} + \frac{\theta}{\theta + 1} \quad (9)$$

と表される. 任意の J に対して帰納法により,

$$E(S|\theta, J) = \sum_{i=0}^{J-1} \frac{\theta}{\theta + i} \quad (10)$$

が得られる. これはもともと対立遺伝子の数の期待値として求められたものであり, Ewens の式と呼ばれているものである. θ が十分小さいなら期待値は 1 に近く, θ が大きくなるにつれ $E(S|\theta, J)$ は J に近づく. (10) 式が, 「種数個体数曲線 ($S - J$)」を与えること, さらに, 総個体数と面積 (A) の比例関係 ($J \sim A$) を代入することにより, いわゆる「種数面積関係 ($S - A$)」を与えることに注意しよう. 明らかによく当てはめられるべき関数とは異なるが, Hubbell は海洋底生動物群集や熱帯イチジク属群集などの実データに適合することを報告している [1].

Kendall モデルや Moran-Karlin-McGregor モデルにおけるマスター方程式の方法は, 平均場近似を用いている. すなわち, ある focal 種に注目し, それ以外の全ての種をまとめ

ることにより、本質的に2種系の問題に帰着させ、それにより、任意の1種がある個体数をとる確率に対する厳密な式を与える。それらの確率をおのおの単純に掛け合わせるにより多変量分布の代用とするのは、おのおのの種の個体数分布が互いに独立であるという近似に基づくが、実際はそれらはゼロサム性から独立ではない。一方、Ewensのサンプリング公式(7)は多変量分布の厳密な式を与えており、現実の群集の個体数データとの比較・検定を行う上でより適切な形式になっている。

2.4 その他の古典モデル

Kendallの次に群集の中立性について検討したのはCaswell[14]である。ただし、彼が調べた3つのモデルは数学的には上記のKendall, Moran-Karlin-McGregor, Ewensのものと同じである。Hubbellの本[1]には、「Caswellは出生、死亡、分散のプロセスを明示的に取り入れた種個体数モデルの重要性を最初に認めた最初の人物である」とある。Moran-Karlin-McGregorおよびEwensの仕事は集団遺伝学の文脈で書かれているから仕方ないとしても、Hubbellの本の中でCaswellの仕事に対して割かれた紙数に比べてKendallモデルに対する言及がほとんどないのは不自然に思える。Caswellのおかげで生態学における中立モデルが命脈を保ったことは確かではあるのだが、数学的貢献はKendallの方が大きい。

生態学の文脈で、最初に総個体数一定の中立モデルを考えたのは1979年のHubbellのモデル[15]である。これはMoran-Karlin-McGregorモデルにおいて種分化率 ν をゼロとしたものに等しい。遺伝的浮動になぞらえて、このような総個体数が一定という条件を(Hubbellは「ゼロサム条件」と呼んでいる)保つ個体数のランダムウォークをHubbellは「生態的浮動」と呼んだ。種分化がないので、一度絶滅した種は復活できず、種数は時間とともに単調減少し、最終的には1種が優占する。Hubbellはそのような原点への吸引的確率過程初期の比較的種数が多い状況では種個体数分布が対数正規分布に近い形になること、および時間が経過したのちに種数が減った状況では対数級数に近い形なることを示し、そのような総個体数が一定の条件のもとで得られる種個体数分布を「ゼロサム多項(zero-sum multinomial)分布」と名付けた。さらにHubbellは種分化がある場合もシミュレーションによって調べ、 ν が比較的大きいときには対数正規型、小さいときには対数級数型になることも報告している。のちにMcKaneらは、対応するマスター方程式を解いて、同様の結果を解析的に示している[16]。

上記のHubbellのモデルは、同一メタ群集内にある複数の異なる局所群集に共通の種構成が観測される事実を説明できなかったので、Hubbellは、さらに、メタ群集における種の分布と、それに従う分散(ν)を考慮したモデルを考えた[17, 1]。メタ群集の個体群ダイナミクスは考えず、その種個体数分布を既知として、focal種の個体数密度を定数(P)と仮定した、そこで、局所群集の種個体数分布が、 P 、移入率 ν 、局所群集の総個体数 J にどのように依存するかをシミュレーションによって調べ、熱帯林データとの比較も行った。最近このモデルに対しても、パラメータ P 、 ν 、 J に依存する局所群集の種個体数分布が、その時間変化を含め解析的に導かれている[18]。上記のMcKaneらの解析は、本質的には

Moran-Karlin-McGregor モデルにおける数学的取り扱いと同様であるが、(定数とはいえ) メタ群集の種個体数分布を考慮することにより、メタ群集の個体群ダイナミクスも考慮した最近の中立モデルの解析へと道を開いたという意味で重要な結果であるといえよう。

3 最近の中立モデル

3.1 Hubbell モデル

メタ群集および局所群集の両方に総個体数一定の条件を取り入れて、それらの間の個体群動態および両方の種個体数分布を考慮したのは 2001 年の Hubbell のモデル [1] である。ここでも、メタ群集の個体群動態は Moran モデルに類似のものを仮定したので、その種個体数分布は Ewens のサンプリング公式 (7) と同じものとなる。同様に、種数の期待値も Ewens の式 (10) となる。Ewens のサンプリング公式において、種分化率 ν すなわち Hubbell の基本生物多様度数 θ が小さい極限は対数級数となる。

局所群集については、個体死亡時に移入率 m でメタ群集からの個体の移入が起こるとし、確率 $1 - m$ で局所群集内の個体の子が置き換わることとする。移入率 m はメタ群集から局所群集への個体の「分散」の度合いと見なすことができる。分散制限がない場合 ($m = 1$)、すなわち、死亡個体が必ずメタ群集からの移入個体で置き換わるときは、すでに述べた集団遺伝学における「無限対立遺伝子モデル」と等価であり、局所群集の種個体数分布はメタ群集と同じ Ewens のサンプリング公式で与えられる。生態学的により重要な、分散制限がある場合 ($m < 1$) については、Ewens のサンプリング公式に対応する解析解は知られていなかったもので、Hubbell は数値シミュレーションを行った。その結果、 m が大きく比較的分散制限がゆるい場合 (例えば、メタ群集が大陸で局所群集が島であるとして、両者が距離的に近い場合など) には、メタ群集の種個体数分布に近い形となり、基本生物多様度数 θ が小さいときには対数級数型になることが示された。逆に、分散制限が強く m が小さい場合 (大陸と島が離れている場合) には、希少種がより多く見出される「左に歪んだ」対数正規分布 [19] に似た形のゼロサム多項分布が得られた。2001 年の Hubbell のモデルは、現実的な生物的過程に基づき、パラメータの値に応じて、現象論的な Fisher の対数級数と Preston の対数正規分布 [20, 21, 22] (に似た分布) を同時に予測したという意味で画期的なモデルである。

3.2 マスター方程式の方法

その後、Hubbell の 2001 年モデルに対する解析解が与えられた [23, 24, 25, 26]。Volkov ら [23] は、McKane ら [16] の解析をもとに、ゼロサム多項分布を解析的に求め、バロコラド島の植物群集データに対して、ゼロサム多項分布が対数正規分布よりもよくあてはまることを示した。Volkov らの解析は、メタ群集に対しては総個体数一定を仮定せず、総個体数が無限大の極限 ($J_M \rightarrow \infty$) の近似を用いたが、メタ群集と局所群集の両方の個体群動態とそれらのあいだの分散、さらに局所群集の総個体数一定の条件 (ゼロサム条

件) を考慮したほぼ完全な中立モデルを初めて解析的に取り扱ったものである。この研究に続いて、メタ群集の総個体数一定を考慮した完全な中立モデルの解析解も与えられた [24, 25, 26]。以下では簡単にその結果を紹介する。

まず、メタ群集については、Moran-Karlin-McGregor モデルの出生率 (3) と死亡率 (4) を考える。ただし、ここではメタ群集の総個体数を $N = J_M$ と書くことにし、これが非常に大きく、よって種数 r も非常に大きく、移入率との比が無視できる場合 ($\nu/r \rightarrow 0$) を考える。平衡状態において、個体数 n をもつ種数 S_n の期待値を $E[S_n|\theta, J_M]$ と書くことにする。時刻 $(t - u)$ に種分化で生まれた種が時刻 t で個体数が n になったとすると、種数の期待値はそのような種すべての寄与

$$E[S_n|\theta, J_M] = \nu \int_0^t P_n(u) du \quad (11)$$

で表される。ただし、 $P_n(t)$ は対応するマスター方程式 (2) の解であり、初期値は $P_n(0) = \delta_{n,1}$ で与えられる。ラプラス変換により

$$E[S_n|\theta, J_M] = \frac{\theta}{n} \frac{(J_M + 1 - n)_n}{(J_M + \theta - n)_n} \quad (12)$$

となる (文献 [24] の Appendix が詳しい)。ただし、 $(x)_n$ は Pochhammer 記号 (8) である。また、ここでは $\theta = (J_M - 1)\nu/(1 - \nu)$ であり、 $J_M \gg 1$, $\nu \ll 1$ の極限で Hubbell の基本生物多様度数に相当するパラメータとなる。総種数の期待値は

$$E[S|\theta, J_M] = \sum_{n=1}^{J_M} E[S_n|\theta, J_M] = \sum_{i=0}^{J_M-1} \frac{\theta}{\theta + i} \quad (13)$$

となり、Ewens のサンプリング公式から導かれるもの (10) と一致する。総個体数が大きい極限 ($J_M \gg 1$) では、相対個体数 $x \equiv n/J_M$ を連続変数とみなして、相対個体数分布が

$$\Phi(x) \equiv \lim_{J_M \rightarrow \infty} J_M E[S_n|\theta, J_M] = \theta \frac{(1-x)^{\theta-1}}{x} \quad (14)$$

となる。

一方、局所群集に対しては、メタ群集における focal 種の相対個体数を x 、局所群集の総個体数を J_L とすると、出生率と死亡率が

$$\beta_n = \frac{J_L - n}{J_L} \left(\frac{n}{J_L - 1} (1 - m) + mx \right) \quad (15)$$

$$\mu_n = \frac{n}{J_L} \left(\frac{J_L - n}{J_L - 1} (1 - m) + m(1 - x) \right) \quad (16)$$

で与えられるマスター方程式を考えることになる。詳細は文献 [3] に詳しいが、メタ群集において相対個体数 x を持ち、かつ、局所群集において個体数 n を持つ種の数 S_n の期待値が

$$E[S_n|m, x, J_L] = \frac{p(x, I, J_L)}{x} \binom{J_L}{n} \frac{(Ix)_n (I(1-x))_{J_L-n}}{(I(1-x))_{J_L}} \quad (17)$$

で与えられる。ただし、 $p(x, I, J_L) > 0$ は、メタ群集から移入する相対個体数 x を持つ種が局所群集内には存在しない確率。また、

$$I := \frac{m}{1-m}(J_L - 1) \quad (18)$$

は、基本分散数 [26] と呼ばれるパラメータである。さらに、メタ群集の種個体数分布を考慮して、基本生物多様度数 θ をもつメタ群集から移入率 m で個体が分散してくる局所群集において、個体数 n をもつ種の数期待値が

$$E[S_n|m, \theta, J_L] = \int_0^1 E[S_n|m, x, J_L] x \Phi(x) dx \quad (19)$$

$$\dots \quad (20)$$

$$= \theta \binom{J_L}{n} \int_0^1 \frac{(Ix)_n (I(1-x))_{J_L-n}}{(I)_{J_L}} \frac{(1-x)^{\theta-1}}{x} dx \quad (21)$$

で与えられる。

3.3 Etienne のサンプリング公式

マスター方程式の方法により得られるものは、種数の期待値にすぎず、これを実際のデータと比較するだけでは不十分であるという指摘もある [27]。より正確にモデルの適合性を調べるためには、分布のパラメータに対する最尤推定を行う必要がある [28, 29]。そのためには、種数 S 、総個体数 J のサンプルにおいてそれぞれの種の個体数が $\mathbf{n} = (n_1, n_2, \dots, n_S)$ という組み合わせに成る多変量分布 $P[\mathbf{n}|\theta, J]$ を尤度関数とする必要がある。この多変量分布を用いて、個体数 n をもつ種数の期待値は

$$E[S_n|\theta, J] = \sum_{|\mathbf{n}|} \Phi_n(\mathbf{n}) P(\mathbf{n}|\theta, J) \quad (22)$$

で与えられる。ただし、 $\Phi_n(\mathbf{n})$ はサンプル $\mathbf{n}$ で個体数 n をもつ種の数を表し、和 $\sum_{|\mathbf{n}|}$ は総個体数 J をもつ全てのサンプルに対する和を表す。

メタ群集に対しては、この多変量分布が Ewens のサンプリング公式 (7) で与えられることが Hubbell[1] により指摘されていたが、Etienne と Olff は Ewens の理論を分散制限のある場合 ($m < 1$) に拡張し、局所群集の多変量分布を導いた。これは、種数が多い場合には膨大な項の和を含むために厳密な計算が困難な分布で、モンテカルロ法などの数値計算を必要としたが、Etienne[28] はそれを大幅に簡略化する以下の公式を導いた。

$$P[\mathbf{n}|\theta, m, J] = \frac{J!}{\prod_{i=1}^S n_i \prod_{j=1}^J \Phi_j!} \frac{\theta^S}{(I)_J} \sum_{a_1=1}^{n_1} \dots \sum_{a_S=1}^{n_S} \frac{\bar{s}(n_i, a_i) \bar{s}(a_i, 1)}{\bar{s}(n_i, 1)} \frac{I^A}{(\theta)_A} \quad (23)$$

ただし、 $A = \sum_{k=1}^S a_k$ であり、 $\bar{s}(n_i, a_i)$ は Pochhammer 記号 (8) の定義のところで出てきた第 1 種のスターリング数である。これは $m = 1$ で Ewens のサンプリング公式に帰着す

る。Etienne はこの尤度を最大化する θ と m を計算し、推定された移入率 m が、実際のバロコロラド島における分散距離から推定される値 (0.12) に非常に近いことを示した。

Etienne のサンプリング公式は、様々な個体群動態に対して求められている。例えば、前節までに見てきたような、1 個体が死に、その子もしくは他個体の子が同等に置き換わるという Moran モデル（世代重複あり）の他に、全ての個体が同時に死に、子を残すという Wright-Fisher モデル（世代重複なし）を考えることができる。また、Hubbell のオリジナルのモデルは、基本的には Moran モデルと同じだが、死んだ個体は子を残せない（世代重複なし）。それぞれに対して基本生物多様度数の定義は少しずつ異なるが、種分化率 ν が十分小さい場合には、これらのモデルは同じ形のサンプリング公式を与えることが示されている。

4 空間明示モデル

これまで紹介してきた中立モデルは全て「平均場モデル」であるが、今後研究すべきより現実的な中立モデルは空間を陽に考慮したものであろう。数学的な取り扱いの困難から、これまでのところそのような「空間明示モデル (spatially structured model)」の研究は少なく、数値シミュレーションによるものが多い [30, 31, 32, 33]。その多くは定性的な議論であり、実際の群集データとの適合性を検定できるほどの大規模シミュレーションは行われていないというのが現状である。しかしながら、前節までにみてきたように、空間を陽に考慮しない中立モデルが、実際の群集データに良く適合するにしても、逆に、適合しないにしても、それが空間を考慮していないことに起因するのかどうかをチェックする必要があるだろう。

数少ない重要な理論研究のひとつとして、ある距離 x を隔てた 2 個体と同じ種に属する確率 $P(x)$ の理論計算 [34] があげられる。この予測は、熱帯雨林のデータには適合しないようだが、このことは、生態系が中立的であるとしても、それはある特別な空間スケールだけでしか成り立っていないことを示唆しているのかも知れない。今後は、中立性がどのような空間スケールで成り立つのかを、空間明示モデルを使って調べる必要があるだろう。

実際の群集は明らかに中立的には見えないのだから、種に依存するある特殊なパラメータの組み合わせが、中立モデルと等価な予測を与えることになっている可能性がある。よって、どのような形で中立性の仮定を外したときに、それが群集のパターン（種個体数分布や種数面積関係など）をほとんど変えないか、

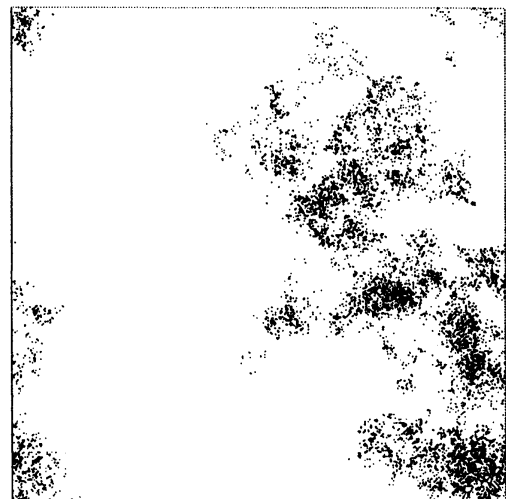


図 1: 2次元格子中立モデルのある時刻における長寿命種の個体の空間分布

中立性の緩和の条件を調べるのが大切ではないかと思われる。

これに関して、筆者らは2次元格子上に局所群集を配置して、それらの間の有限距離の分散を考慮した「2次元格子中立モデル」を調べている[35]。図1は、あるシミュレーションサンプルにおいて、最も寿命が長かった種（定義上全ての種は長時間ののち必ず絶滅する）の、ある時刻における個体の空間分布を示したものである。縦横101個合計10201個の局所群集が格子状に配置され、各局所群集内には16個体が入っている（メタ群集の総個体数は163216）。このモデルも、定性的には、ゼロサム多項分布や対数正規分布に似た、単峰の種個体数分布を示す。

全ての種に関して、分散可能な局所群集間の距離 L を1（最近接の局所群集間のみの分散）から32（32個離れた局所群集までの長距離分散、全空間の $1/3$ 程度の空間スケール）まで変えてシミュレーションしてみたところ、種個体数分布はほとんど変化がなかったが、種数面積関係 $S(A)$ は L の増大とともに増大した（同じ面積に対しては L が大きい方が種数 S が大きくなる）。このことから、2次元格子中立モデルにおいては、分散制限は、種個体数分布よりも種数面積関係により強く影響することがわかった。

さらに、中立性を緩和し、種ごとに分散距離と死亡率を変えたシミュレーションを行った。ただし、分散面積と死亡率の積が一定（分散しやすいものは死にやすい）という条件を課すことにより、平均場的な取り扱いでは中立性が成り立っているようにみえるようにした。この場合、種個体数分布は定性的には死亡率が高くても分散距離が大きな種が入っているメタ群集の方が総種数が大きくなった。このことは、完全に中立的な群集に比べて、例えば、定着率は低いがいより遠くまで種子を飛ばす樹種と、周辺にしか種子を飛ばせない樹種が混在する群集は、より多様性が高くなることを予測する。このことは、逆に、上記のようなパラメータの組み合わせにより見かけの中立性が成り立っている場合には、多様性はそのパラメータの組み合わせに依存するので、中立モデルのパラメータ推定が原理的に不可能であることを示している。一方、この場合は、種数面積関係は種個体数分布ほどにはパラメータに依存する変化がなかった。他にも、中立性を緩和条件を変えて、群集のパターンに与える影響を調べているが、詳細は機会を改めて報告したい。

5 まとめ

以上見てきたように、中立モデルにおいてはその中立仮説がもたらす単純さゆえに数学的に厳密な取り扱いの方法が充実してきた。とくに、中立モデルを支える確率過程の理論はきわめて強力な枠組みを与えている。このように、中立モデルは有用であるが、それは、実際の世界が中立だからというわけではなく、我々が様々な種に見出す機能的な差が巨視的なスケールで観測される種個体数分布などの種の豊富さのパターンを予測するには本質的ではないということを示唆するからである。これは、群集生態学におけるひとつの教訓と受け止めるべきであり、中立理論を非中立理論から導く研究の強い動機となるだろう。現在は種個体数分布や個体数の多変量分布を解析的に導くことができるようになったが、今後は種数面積曲線などの他の共存の様相についてのパターンの理解が進むことが期待される。今後の最も重要な課題は、ニッチ理論と中立理論の統合である。おそらく、

中立性を緩和したニッチモデルを使って、どのような条件で中立理論が適用可能か説明することがニッチ理論の側からの重要なアプローチとなるだろう。

なお、中立モデルを含む様々なモデルによる種個体数分布の理論の比較・検討が McGill ら [36] によって行われている。

参考文献

- [1] S. P. Hubbell (著), 平尾聡秀, 島谷健一郎, 村上正志 (訳). 群種生態学 生物多様性学と生物地理学の統一中立理論. 文一総合出版社, 2009.
- [2] 時田恵一郎. 生物間ネットワークを紐とく, 中立モデルとランダム群集モデル, pp. 185–221. 京都大学学術出版会, 2009.
- [3] R. S. Etienne and D. Alonso. Neutral community theory: how stochasticity and dispersal limitation can explain species coexistence. *J. Stat. Phys.*, Vol. 128, pp. 485–510, 2007.
- [4] D. G. Kendall. On some models of population growth leading to R. A. Fisher's logarithmic series distribution. *Biometrika*, Vol. 35, pp. 6–15, 1948.
- [5] A. S. Corbet, R. A. Fisher, and C. B. Williams. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, Vol. 12, pp. 42–58, 1943.
- [6] H. A. Simon. On a class of skew distribution functions. *Biometrika*, Vol. 42, pp. 425–440, 1955.
- [7] G. K. Zipf. *Human Behavior and the Principle of Least Effort*. Addison-Wesley, 1949.
- [8] R. Albert and A. L. Barabási. Statistical mechanics of complex networks. *Rev. Mod. Phys.*, Vol. 74, pp. 47–97, 2002.
- [9] 時田恵一郎, 入江治行. 島の生物地理学と Zipf の法則. 京都大学数理解析研究所講究録 No. 1499 「生物数学の理論とその応用」, pp. 1–6, 2006.
- [10] P. A. P. Moran. Random processes in genetics. *Proc. Camb. Philos. Soc.*, Vol. 54, pp. 60–72, 1958.
- [11] S. Karlin and J. McGregor. The number of mutants maintained in a population. *Proc. 5th Berkeley Symp. Math. Stat. Prob.*, Vol. IV, pp. 415–438, 1967.
- [12] W. J. Ewens. The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theor. Popul. Biol.*, Vol. 3, pp. 87–112, 1972.

- [13] S. Karlin and J. McGregor. Addendum to a paper of w. ewens. *Theor. Popul. Biol.*, Vol. 3, pp. 113–116, 1972.
- [14] H. Caswell. Community structure: a neutral model anlysis. *Ecological Monographs.*, Vol. 46, pp. 327–354, 1976.
- [15] S. P. Hubbell. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science*, Vol. 203, pp. 1299–1309, 1979.
- [16] A. McKane, D. Alonso, and R. V. Solé. Mean-field stochastic theory for species-rich assembled communities. *Phys. Rev. E*, Vol. 62, pp. 8466–8484, 2000.
- [17] S. P. Hubbell. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, Vol. 16, pp. Suppl:S9–S21, 1997.
- [18] A. McKane, D. Alonso, and R. V. Solé. Analytic solution of hubbell’s model of local community dynamics. *Theoretical Population Biology*, Vol. 65, pp. 67–73, 2004.
- [19] S Nee, P H Harvey, and R M May. Lifting the veil on abundance patterns. *Proc. R. Soc. Lond. B*, Vol. 243, pp. 161–163, 1991.
- [20] F. W. Preston. The commonness and rarity of species. *Ecology*, Vol. 29, pp. 254–283, 1948.
- [21] F. W. Preston. The canonical distribution of commonness and rarity: Part 1. *Ecology*, Vol. 43, pp. 185–215, 1962.
- [22] F. W. Preston. The canonical distribution of commonness and rarity: Part 2. *Ecology*, Vol. 43, pp. 410–432, 1962.
- [23] I. Volkov, J. R. Banavar, S. P. Hubbel., and A. Maritan. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, Vol. 424, pp. 1035–1037, 2003.
- [24] M. Vallade and B. Houchmandzadeh. Analytical solution of a neutral model of biodiversity. *Phys. Rev. E*, Vol. 68, p. 061902, 2003.
- [25] D. Alonso and A. J. McKane. Sampling hubbell’s neutral theory of biodiversity. *Ecol. Lett.*, Vol. 7, pp. 901–910, 2004.
- [26] R S Etienne and D Alonso. A dispersal-limited sampling theory for species and alleles. *Ecol. Lett.*, Vol. 8, pp. 1147–1156, 2005.
- [27] J Harte. Tail of death and resurrection. *Nature*, Vol. 424, pp. 1006–1007, 2003.

- [28] R S Etienne. A new sampling theory for neutral biodiversity. *Ecol. Lett.*, Vol. 8, pp. 253–260, 2005.
- [29] R S Etienne and H Olff. Bayesian analysis of species-abundance data: assessing the relative importance of dispersal and niche-partitioning for the maintenance of biodiversity. *Ecol. Lett.*, Vol. 8, pp. 493–504, 2005.
- [30] G Bell. Neutral macroecology. *Science*, Vol. 293, pp. 2413–2418, 2001.
- [31] J Chave, H C Muller-Landau, and S A Levin. Comparing classical community models: Theoretical consequences for pattenrs of diversity. *Am. Nat.*, Vol. 159, pp. 1–23, 2002.
- [32] S A Levin, R Nathan, H C Muller-Landau, and J Chave. The ecology and evolution of dispersal: a theoretical perspective. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, Vol. 34, pp. 575–604, 2003.
- [33] J Chave. Neutral theory and community ecology. *Ecol. Lett.*, Vol. 7, pp. 241–253, 2004.
- [34] J Chave and E G Leigh. A spatially explict neutral model of β -diversity in tropical forests. *Theor. Popul. Biol.*, Vol. 62, pp. 153–168, 2002.
- [35] 菅原啓, 時田恵一郎. 2次元格子中立モデルにおける中立性の緩和. 日本物理学会 第65回年次大会 岡山大学 2010年3月20日-23日.
- [36] B. J. McGill et al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.*, Vol. 10, pp. 995–1015, 2007.