

キャンベル生物学 第8部 生態学

52. 生態学の入門と生物圏 (P. 1325-1351)

プリント (No. 1~9)

はじめに

- ・ **生態学** ecology : 個体から地球まで, 様々な階層のスケールで生物と環境 (同種・異種の他個体を含む) との相互作用を研究する学問分野

地球 - 景観 (生物圏) - 生態系 - 群集 - 個体群 (集団) - 個体 ← 生態学で対象とするレベル (階層)

- 器官と器官系 - 組織 - 細胞 - 細胞小器官 - 分子

- ・ 景観 landscape (陸域) と aquascope (水域), 全体として生物圏 biosphere : 森と草地のような異質な生態系がモザイク状に分布する空間全体を指す.
- ・ 生態系 ecosystem : ある程度閉じた (まとまりのある) 地域に生息する生物と, その生息環境.
- ・ 群集 community : 一定の空間に住む様々な種類の個体群の集合. 植物の場合は, 群落とすることが多い.
- ・ 個体群 population : 相互に結びつきを持つ同種の集団 (群れ).

<講義日程>

52. 生態学の入門と生物圏 (景観)

① 11月27日, ② 12月4日

53. 個体群生態学 (個体群)

③ 12月11日, ④ 12月18日

54. 群集生態学 (群集)

⑤ 1月15日, ⑥ 1月22日

⑦ 1月29日 試験

⑧ 2月5日 試験返却・55, 56章の概要解説

以下も生態学に関連した章であるが、3年次に別の教員が講義する。

55. 生態系と復元生態学（生態系）

56. 保全生物学と地球規模の変化

<52.1> 地球環境は緯度と季節によって異なり、急速に変化している

はじめに<生態学の発見>

ハーレクインガエル，カエルツボカビ，生態学（生物と環境の相互作用に関する科学的研究），観察と実験

陸地と海洋の生物の分布に最も影響するのは気候で，陸上では温度と降水量が重要である。

・ 重要な気候の物理的要因 温度・降水量・日照・風が大気候を決める。

(1) 地球規模の気候パターン 日射・大気循環・降雨（3①②）

地球規模の気候パターンは，太陽の日射エネルギーと地球の公転で，主に決定される。また，大気の循環や海流は，気候（温度と降水量）に強く影響する。

(2) 気候に対する地域的，局所的影響

① 季節性：地軸の傾き（23.4°）だけでなく，風の季節的な変化も重要である（4①）。

② 水域：海流は，沿岸域の気候に強く影響する（4②）。例えば，北海道でも，暖流の影響を受ける地方は一般に暖かい（4③）。水の比熱が高いこともあり，一般に沿岸域は，気候が穏やかで，内陸は寒暖の差が激しい。また，沿岸や湖などでは，夏の日中は，水域から陸域に冷たい空気が移動し，夜は陸域から水域に暖かい空気が移動する。

③ 山岳：山岳で上昇気流が起きると雲が発生し雨が降る。一方，風下は乾いた空気が下降し，乾燥する（4④）。また，北半球では，北側斜面よりも南側斜面の方が，より多くの日射を受けるため，暖かく乾燥している。山岳は気温にも影響し，標高1,000mあたり，平均気温は約6°C変化する。

(3) 微気候：微細で局所的な気候（例：樹木による気候の変化）

非生物的要因（物理・化学的な環境の特徴）や生物的要因が生物の分布や量に影響。例えば，森林で樹木のない場所（ギャップ）は強い日光と風の影響を受けるため，寒暖の差が激しい。その他，倒木や石の下は，温度や湿度の変化が小さく，生物の隠れ

場所になる。自ら巣穴を掘るなどして、微気候を調節する動物も多い。

(4) 地球規模の気候変化（詳しくは第 56 章）

化石燃料の燃焼や森林伐採は、二酸化炭素やその他の**温暖化ガス**（温室効果ガス）の大気中の濃度を上昇させている。結果として、地球は、1900 年以來、平均気温が 0.8℃ 上昇し、2100 年までに 1~6℃ 温暖になることが予想されている。最終氷期後の温帯地域の植物の分布変化の研究は、植物の種によって温暖化に対する反応が異なることを示している（ただし、このときの気候変化は数百年から数千年をかけて緩やかに生じた）。おそらく、アメリカブナのような植物は、人間が手助けしない限り、急激な温暖化に対応した分布域の北上は難しいであろう（5①）。一方、地球規模の気候変化は海面の昇降に影響し、沿岸域の生物の分布に影響する（5②③）。

<52.2> 気候と攪乱が陸上バイオームの構造と分布を決定する

- ・ **バイオーム** (biome) : 植物、動物、土壌生物の群集の類型を束ねる大分類。陸上では、植生タイプ、水塊では物理的環境によって特徴づけられる。

(1) 気候と陸上バイオーム

- ・ 陸上バイオームは気候によって特徴づけられるため、緯度に伴う明瞭なパターンを示す（5④）。ある地域のバイオームを比較するには、クライモグラフ（**年平均気温と降水量**の関係をグラフにしたもの）が有効である（5⑤）。
- ・ ただし、年平均気温と降水量以外にも、気候の変動パターンや土壌の特徴などが植生の発達に影響を与える。

(2) 陸上バイオームの一般的特徴

- ・ 北米の主要なバイオームとしては、極地方および高山のツンドラ・北方針葉樹林・温帯広葉樹林・熱帯林・温帯草原・砂漠がある（5⑤，6①）。一方、日本の主要なバイオームは、以下の 4 つである（5④，⑥~⑨）。
 - ① **亜寒帯**（亜高山）**針葉樹林**（北海道や高山） トドマツ・エゾマツ・シラビソなど
 - ② 冷温帯落葉広葉樹林（**夏緑樹林**）（中部~東北地方） ブナ・ミズナラ・カエデなど
 - ③ 温暖帯常緑広葉樹林（**照葉樹林**）（南西日本~関東） スダジイ・アラカシなど
 - ④ **亜熱帯多雨林**（九州南端~沖縄） アコウ・ガジュマルなど
- ・ 陸上バイオームの間に明瞭な境界はなく、徐々に移行するエコトーン（移行帯）を形成する。
- ・ 植生が、照度や湿度の鉛直方向の変化に対応して、高さの異なる植物からなることを**階**

層構造という。特に森林では階層の分化は顕著で、日本では高木層、亜高木層、低木層、草本層の4層（または林床を加えて5層）に区分することが多い。

(3) **攪乱**と陸上バイオーム

- ・ 安定した群集は稀で、嵐・火事・病気の大発生・人為活動などの攪乱が群集を変化させる。
- ・ 攪乱により、バイオームはパッチ性に富むものになり、どの地域でもいくつかの異なる生物群集を含むようになる（生物多様性が高くなる）。
- ・ 里山や雑木林といった人為的な攪乱の影響下にある生態系は、攪乱のおかげで遷移が止まっており、攪乱がないと陰樹を主体とする極相林へと移行する。阿蘇の草原も、野焼き・放牧・採草によって維持されており、人間の活動がないと、草原が維持できない（6②③）。

<52.3> 地球の大部分を覆う水界バイオームは多様かつ動的な系である

水界バイオームは、淡水バイオームと海水バイオームに分けることができるが、どちらも、物理的環境（水温・明るさなど）によって特徴づけられる（6④）。地球表面の75%は海洋であるため、海水バイオームは生物圏に大きな影響を与えている。例えば、海水温は世界の気候や風向に大きな影響を与える。光合成のための十分な光のある上層を有光層、ほとんど光が透過してこない下方を無光層という。水底に住む生物を総称して底生生物（ベントス）という。底生生物には、多くの貝類、甲殻類、多毛類などが含まれる。彼らの多くは、水底に堆積した有機物デトリタスを餌としている。

海や多くの湖では、水温が大きく低下する**変温層**と呼ばれる境界があり、これより上方では暖かい水塊、下方では冷たい水塊が存在する。しかし、春と秋（海では冬も）には、各層の水塊が攪拌するターンオーバーが起きる（6⑤）。

淡水環境でも海水環境でも、生物相は、水深・光の透過の程度・岸からの距離・外洋か水底かなどといった非生物的要因（物理的要因）に応じて変化する。多くの生物は比較的浅い有光層に分布し、深海などの無光層は、熱水噴出域などを除けば、生物は少ない。

<52.4> 生物と環境の相互作用が種の分布を制限する

種の分布は、時間に伴う生態学的あるいは進化学的な相互作用の結果である。個体の繁殖や生存の違いは、「**生態学的時間**」で生物と環境の相互作用を通して進化をもたらす。また、自然選択を通じた「**進化的時間**」を経て、環境に適応する。

たとえば、カンガルーはオーストラリアしか見られないが、生態学者は種の分布や量（個体数）に影響する**生物的・非生物的要因**の両方に焦点を当てる。

アカカンガルーの分布（7①）に、直接影響しているのは、非生物的要因（降水量とそ

の変動性)であるが、気候が生物的要因(病気、寄生虫、捕食者など)を通して、間接的に本種の分布に影響している可能性は、排除できない。

(1) 分布と分散

生物の広域的分布に影響する要因は、分散(移動)である。分散の重要性は、アマサギのように、生物が新たな場所に移入し、分布を拡大したときに明確になる(7②)。アマサギの事例は、本種がアメリカ大陸に分布していなかった理由は、以前は、その場所に分散できなかっただけであることを示している。また、新天地での適応放散(祖先種が、新天地の多様な生態的ニッチに適応し、多くの種に分化すること)も、分散の重要性を示している。分散がその種の分布に影響しているかどうかは、その種を実験的に移入し、定着するかどうかを実験すればよい(ただし、これは外来種の侵入になるので実際には実験不可能)。

(2) 生物的要因

もし行動(分散)が種の分布を制限していないのなら、次に問題になるのは、生物的要因が分布を制限しているかどうかである。ウニとカサガイを除去すると、海藻が増加し、両種(特にウニ)が海藻の分布を制限していたことがわかる(7③)。

(3) 非生物的要因

非生物的要因(温度、水、酸素、塩分、日光、土壌など)も生物の分布に大きく影響する。

理解度テスト：7④

追加資料

大陸移動とプレートテクトニクス(8①～④)、走鳥類の適応放散(8⑤)

外来種の分布拡大(9①～③)、ラッコの個体群復活(9④)

53. 個体群生態学 (P. 1353-1378)

プリント (No. 10~13)

はじめに

ヒルタ島のヒツジ (10①)

<53.1> 動的な生物学的過程が個体群の密度, 分布, 動態に影響する

個体群 population とは, 同一地域に生息・生育する, 1つの種の個体の集団を示す. 個体群を構成する個体は, 同じ資源に依存し, 類似した環境要因に影響され, 互いに影響を及ぼしている. 個体群は, 一般に, 分布の境界と大きさ (個体数) によって定義される (例えば, ヒルタ島の 352 個体のヒツジ).

(1) 密度と分布

個体群密度 population density は, 単位面積あたり (海のような 3次元空間では単位体積あたり) の個体数を指す. 例えば, ミネソタのある郡の 1 km^2 あたりのナラの木の数, 試験管 1 mL あたりの大腸菌の数などである. **分布** distribution (分散 dispersion) は個体群内の個体の分布 (散らばり方) を指す.

密度: 動的な視点

密度を求めるには, 特定の地域の個体数を計数 (あるいは推定) する必要がある. すべての個体を数えることができる場合もあるが, 多くの場合は個体数を推定することになる.

- **標本抽出法**: いくつかの調査区をランダムに配置し, その中の個体数 (あるいは, 巣, 穴, 足跡, 糞など) を数え, 全体の個体数を推定する.
- **標識再捕獲法**: 一部の個体を無作為に捕獲して標識し, 再び個体群に放す (あるいは個体識別する). その後, 一定時間経ってから, 再び一部の個体を無作為に捕獲して標識のある個体を数える (あるいは個体識別して, 前回もいた個体を数える). 1回目に標識した個体数を s , 2回目に捕獲 (または観察) した個体数を n , そのうちの標識個体数 (1回目も観察した個体数) を x , 全個体数を N とし, もし, 個体群の中で個体がランダムに動く (混ざり合う) とすると (標識された個体が, 標識されていない個体と同じ確率で捕獲されるとすると), $s/N = x/n$ なので, $N = sn/x$ となる.

個体数の増加は, 出生・移入によって, 減少は, 死亡・移出によって起きる (10②). 分布のパターンは, 集中分布・一様分布・ランダム分布の 3つに大別できる (10③).

- ・ **集中分布**：資源（餌・住み場所・交尾相手など）が一カ所に固まっている場合に起こりやすい。また、個体間に誘引があるときも集中分布となる（集団の方が、捕食や防御の効率がいいことが多い。例えば、オオカミの群れは、単独でいるよりも、大型の獲物を得やすいし、鳥の群れは、1羽でいるよりも、集団の方が捕食者に対する警戒能力が高まる）。
- ・ **一様分布**：個体間に種内競争などによる反発があると、一様分布になりやすい。例えば、多くの植物は動けないので、日光や地中の栄養を巡る競争の結果、一様分布になりやすい。動物も、なわばりのように個体間に反発があると、一様分布になりやすい。
- ・ **ランダム分布**：個体間に誘引も反発もなければ（あるいは誘引と反発が同程度にあると）、ランダム分布になりやすい。

なお、分布型は、空間スケールの影響を受ける。例えば、森の中にある小さな池でカエルがなわばりを作り、一様に分布していても、森全体から見るとカエルは集中分布していることになる。

(2) デモグラフィ（人口学）

人口学は、個体群の動的な統計とその時間的変動（要するに、個体数の変動）を研究する学問で、特に出生率と死亡率が重視される。個体群の動的な統計をまとめる方法としては、生命表の作成が適している。

① **生命表**：年齢別の生存パターンをまとめた表。正確な生命表を作成するには、同じ時期に生まれた個体（コホート：同時出生集団）の死亡を追跡することである。ただし、この方法は、寿命の長い生物では不可能に近い。10④は、カリフォルニアのティオカ峠のベルディングジリス（地面に巣穴を掘って生活するリスの一種）の生命表である。ある年に観察された各年齢の雌雄の個体数が表に書かれている。この表を見ると0歳(0-1)の雌は337個体だが、1歳の雌は130個体である(最初に捕らえられた122個体を除く)。したがって、年間死亡数は207個体で、死亡率は $207/337=0.61$ （生存率は0.39）である。年平均付加余命とは、その年齢の個体が、あと何年生きるかという推定値で、**0歳の個体の年平均付加余命は平均寿命に等しい**。この表のように、本種では、雌の方が長生きであることがわかる。

② **生存曲線**：最初に1,000個体が生まれ、その後、死亡によって減少していく過程は、10⑤のようなグラフ（生存曲線、または生残曲線）で表すことができる。このグラフでは、横軸に齢、縦軸に個体数（**対数**）をプロットしている。ベルディングジリスの生存曲線はほぼ直線であるが、雌の生存率が高いことがわかる。なお、**生残曲線がほぼ直線**となる個

体群の生存率（死亡率）は、ほぼ一定である（生残率を 0.1 するとわかりやすい：1,000→100→10→1）。

生存曲線は、ほぼ 3 つの型に類型できる（10⑤下：この生存曲線では、寿命を 100 としている）。

- ・ I 型：一生の始めと中頃の死亡率は低いが、終盤の死亡率が高いタイプ。ヒトや大型哺乳類など、産仔数（産卵数）が少なく（大卵少産）、子の世話をする動物に多く見られる。植物でも大きな種子を作るヤシなどはこのタイプである。
- ・ II 型：一生を通じて死亡率（生存率）がほぼ一定のタイプ。爬虫類や鳥類、一部の哺乳類、様々な無脊椎動物、一年生植物の一部に見られる。
- ・ III 型：若いときの死亡率が極めて高いタイプ。小卵多産で、子の世話をしない生物に多く見られる。大型の生物でも、マグロやマンボウのように多数の卵を産む魚や、多数の微小な種子を作るケシなどの植物は、このタイプである。

繁殖率：雌の繁殖数を年齢に示した表（生命表内に示すことも多い）。例えば、11①のベルディングジリスの**繁殖表**を見ると、本種は 1 歳で繁殖を開始することがわかる。また、表より、雌の子の平均数は 4 歳の時が最大であることがわかる。ただし、**実際に産まれる雌の数は、その年齢における雌の数（表 53.1 の年初の生存率）×雌の子の平均数**であることに注意する必要がある。この計算をすると、最も多くの雌を産む（繁殖の貢献が高い）のは 1 歳の雌であることがわかる（ 0.386×1.07 ）。

繁殖率は種によって大きく異なっている。ただし、多くの仔・卵・種子を産出しても、その後の生存率が低い個体群は減少し、絶滅する。

<53.2> 指数関数モデルは理想的な制限のない環境での個体群成長を表す

あらゆる個体群は、資源が豊富であれば大きく成長する（個体数を増加させる）可能性がある。**生物は、潜在的には高い繁殖力と持っており、条件さえよければ非常に速い速度で個体数を増加させる**。このことは、子供の数が比較的少ないヒトやゾウでも同様である（11③）。

移入・移出のない個体群の個体数の変化を ΔN とすると、時間あたり（ Δt ）の個体数の変化は、 $\Delta N / \Delta t = \text{出生数 (B)} - \text{死亡数 (D)}$ となる（個体群の成長式①）。1 個体あたりの出生率を b 、死亡率を m とすると、 $B = bN$ 、 $D = mN$ なので、個体群の成長の式①は、代入して $\Delta N / \Delta t = bN - mN$ （式②）と書き直すことができる。1 個体あたりの増加率を $r = b - m$ とすると式②は $\Delta N / \Delta t = rN$ （式③）となる。 Δt を非常に短くすると式③はある瞬間の個体の増加率となり $dN/dt = rN$ （式④）と表すことができる。この式（④）は個体群の指数

関数的な増加（グラフはJ字状）を示す式である。

(1) 指数関数的成長

理想的な条件下での最大の個体群成長を**指数関数的個体群成長**という。このとき、1個体あたりの増加率は最大で、最大増加率（内的自然増加率） r_{\max} という。指数関数的個体群成長は、 $dN/dt = r_{\max}N$ で表すことができる。 r_{\max} の大きな個体群ほど早く成長する（10②）。このような急激な個体数の増加は、新しい環境に導入された個体群や災害などで激減した個体群が回復する場合などに見られる。

<53.3> ロジスティック成長モデルは個体群が環境収容力に近づくとその成長がゆるやかになることを表す

指数関数モデルは資源が無限であるという、実際にはあり得ないことを前提としている。実際の個体群では、個体数が増加すると資源が枯渇するため、許容できる個体数には環境に応じた最大値が存在する。これを**環境収容力 K**という。

(1) ロジスティック成長モデル

指数関数的成長モデルを以下のように改変すると、個体数に応じた成長率の変化を組み入れることができる。これを**ロジスティック成長モデル**という。このモデルでは個体数の増加とともに成長率は減少するが、実際の個体数の増加は繁殖個体数に影響を受ける。例えば、表 53.3 では、個体数が最も増加するのは、環境収容力（1,500 個体）の半分の 750 個体の時である（11⑤）。

ロジスティック成長モデルのグラフは、S字状（シグモイド）となり、個体数が中くらいの時に新しい個体が最も急速に加わる。

$$dN/dt = r_{\max}N \frac{K - N}{K} = r_{\max}N \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

(2) ロジスティックモデルと現実の個体群

小型の動物や微生物などの実験室個体群の成長は、ロジスティックモデルに一致することが多い。一方、野外の個体群の成長がロジスティックモデルに一致することは稀である。これは、自然界では、競争者や捕食者といった他種の影響が及ぶことに加えて、個体数増加の効果（**密度効果**）が、遅れて生じることが多いからである。また、個体数が増大し、環境が悪化すると、環境収容力が減少し、結果的に個体群が崩壊（クラッシュ）することもある（11⑥）。

<53.4> 生活史特性は自然選択の産物である

生物の繁殖や生存のスケジュールに関する特性を**生活史特性**という。生活史は、いつ繁殖するか（**繁殖開始齢**）、どれくらいの頻度で繁殖するか（**繁殖頻度**）、1回の繁殖あたりの産卵数・産仔数・種子数（**繁殖投資**）といった3つの変数を伴う。生活史特性は、言うまでもなく、**自然選択の産物**である（より多くの子孫を作る生活史特性が選択された）。また、多くの生活史特性には、トレードオフの関係が存在する（卵数と卵サイズの関係など）。

(1) 進化と生活史の多様性

サケは1回の産卵で、数千個の卵を産んでから死ぬ。リュウゼツランも数年成長するが、湿潤な年が来ると種子を生産して死ぬ。このように1回しか繁殖しない**1回繁殖型**の生物もいれば、繰り返し繁殖する**多数回繁殖型**の生物もいる。多数回繁殖する方が有利のように見えるかも知れないが、どちらが有利かは、子の生存率と親が再び繁殖可能になるまでの生存率に依存している。**不安定な環境**（環境の変動が予測できない場合）では、子の生存率も、親の生存率も低いので、次の繁殖が期待できず、多くの栄養を子に投資する**1回繁殖型が有利**になる。一方、**安定した環境**（あるいは四季のように環境の変動が予測できる場合）では、親は次の繁殖まで生き残れる確率が高いため、**多数回繁殖型が有利**になる。また、種内競争も激しいので、競争力のある子が残せるように、子により投資する。

不安定な環境 – 1回繁殖 – 早い繁殖開始 – 小卵多産 – III型の生存曲線（**r 選択**）

安定な環境 – 多回繁殖 – 遅い繁殖開始 – 大卵少産 – I型の生存曲線（**K 選択**）

(2) 「トレードオフ」と生活史

繁殖と生存の間にはトレードオフがある。これは、繁殖に過大な投資をすると、その後の生存率が低下するという意味である（**繁殖コスト**）。ヨーロッパチョウゲンボウの例のように、多くの子を育てると親の生存率が下がる（11⑦）。この例では、産卵のコスト（卵への投資）は含まれていないが、繁殖コストには、産卵（産仔）と子育ての2つのコストが含まれる。そのため、生物は生理的に可能な最大数の卵（仔、種子）を生産するのではなく、**最も多くの子孫を残せるように卵（仔、種子）の数を調節**している。

子の数と大きさの間のトレードオフにも選択圧（自然選択）が影響している。生態学者は、個体群密度の違いに着目して、密度依存的な選択（**K 選択**）と密度非依存的な選択（**r 選択**）を対比した。**K 選択は、環境収容力に近い密度で、個体間競争（種内競争）が激しい個体群に作用する**選択で、大卵少産・遅い繁殖開始・多回繁殖などが選択される。極相林の成熟した樹木等の生活史が相当する。**r 選択は、攪乱などが原因で、個体数が環境収容力よりも十分に小さい個体群に作用する**選択で、rを最大化するような、小卵多産・早い繁殖開始・1回繁殖などが選択される。放棄された耕作地やしばしば洪水に見舞われる河原

の一年草などの生活史が相当する。

<53.5> 個体群成長を調節する多くの要因は密度依存的である

どのような環境要因が、個体群の成長を制限するかといった問題（個体群の調節）は、害虫や雑草の駆除、絶滅危惧種の保全といった多くの実務的な応用を含む生態学の領域である。

(1) 個体群の変化と個体群密度

出生率と死亡率が個体群密度によって変化しないとき、これを密度非依存性（的）という。例えば、物理的要因（温度など）や化学的要因（土壌の pH など）によって出生率と死亡率が大きく影響される場合は、これに相当する。一方、個体群密度の増加に伴って、死亡率が増加したり、出生率が減少したりするとき、これを**密度依存性（的）**という。出生率と死亡率は、密度依存性・密度非依存性の複数の要因の影響を受けるのが一般的である（12①）。

(2) 密度依存的な個体群調節のメカニズム

生物学の統一テーマである「**フィードバック調節**」は、個体群動態（下記）にも当てはまる。密度依存的な調節は、個体群成長を停止させるフィードバックとして機能するだろう。ソアイヒツジでは、高密度は若齢個体の出生率に最も強く影響する（12②）。

(3) 個体群動態

個体群の大きさの時間的・空間的変動を**個体群動態**とよび、多くの要因に影響される。

① 安定性と変動

大型哺乳類といえども、場合によっては、個体数が大きく変動する。ソアイヒツジの個体数は、年によって 50%以上の増減を示したが、これは厳冬や寄生虫の増加などが主要因であった。ロイヤル島のヘラジカ個体群の個体数も年によって大きく変動したが、これはオオカミの捕食や厳冬によるものであった（12③）。

② 個体群周期：科学的研究

一部の個体群は、季節的に変動する。カンジキウサギとカナダオオヤマネコの例は、顕著である（12④）。カンジキウサギの個体数が 10 年周期で変動する理由として、3つの仮説が提唱された。(1) 冬季の食料不足（食料が 10 年周期で変動するかどうかは？）、(2) 捕食者と被食者の相互作用（ヤマネコ以外にも捕食者がいるため不確か）、(3) ウサギ個体群の大きさが太陽黒点の大きさの影響を受ける（太陽黒点が小さいと大気中のオゾンが減り、紫外線が強くなる。植物は紫外線防御物質を作るが、その分、植食者を避けるための

防御物質が作れない?)。以上の仮説を確かめるため、いくつかの実験・分析が行われた。

(1) 冬季に給餌しても周期性は崩れなかった。(2) 捕食者を排除すると、周期性が崩れた。(3) 黒点活動は約 11 年周期で、黒点活動が低い時期に続いて、ウサギ個体群のピークがあった。以上のことより、**捕食と黒点活動の両方が、ウサギ個体群の周期性調節に影響している**ことが示唆された。

③ 移入、移出とメタ個体群

局所的な個体群 (**サブ個体群**) が連結し、個体群のネットワークを形成しているとき、これを **メタ個体群** という。サブ個体群間には移入・移出があるのが一般的で (移入のみ、移出のみの場合もある 12⑥)、たとえば、サブ個体群が絶滅しても、移入によってサブ個体群が復活することもあり得る。サブ個体群は、海に存在する島のように、生育に適した個々のパッチ (生育適地) を占有している個体群と捉えることができる。

グランビリアツマグロヒョウモンは、フィンランドのオーランド諸島の 500 ヶ所の草原に生息している (12⑤)。ただし、生育可能な草原はもっと多く (約 4,000 ヶ所と推定される)、新たな個体群の出現と、局所的な絶滅によって、成育場所は絶えず変化している (絶滅と移入のバランスが保たれている)。

<53.6> 地球の人口はもはや指数的に成長していないが、いまだに急速に成長している

過去数世紀の間、地球のヒト個体群は指数関数的に増加した。しかし、無限に成長する個体群が存在しないのは、ヒトも同様である。

(1) 地球上のヒト個体群

ヒト個体群は、1650 年頃までは比較的ゆっくりと増加し、地球上の人口は約 5 億人に過ぎなかった (12⑦)。その後、2 世紀の間に、人口は倍の 10 億人になり、1930 年に 20 億人、1975 年に 40 億人を超えた。**現在の地球の人口は 73 億人**を超え、毎年 7,300 万人ずつ増え続けている。個体群生態学者は、2050 年までに地球の人口は約 78~100 億人に増加すると予想している。

地球の人口は増え続けているが、増加率は 1962 年の 2.2% をピークに低下している (12⑧)。あるモデルでは、2020 年頃に人口は 90 億人に達し、その後、減少すると予想されている。

① 人口変化の地域的パターン

人口動態は地域毎に異なり、また同じ地域でも変動している。人口が安定していても、「高出生率・高死亡率」と「低出生率・低死亡率」の 2 つの状態がある。また、多くの場合、工業化と生活条件の改善が、「高出生率・高死亡率」から「低出生率・低死亡率」への移行 (**人口転換**) をもたらす。

1950年以降、多くの発展途上国の死亡率は急速に低下したが、出生率の低下の程度は国によって様々である。このような様々な出生率は世界人口にどのように影響するだろうか。先進国では人口は平衡に近く（女性一人が産む子の平均数=合計特殊出生率が2）で、日本など、いくつかの国では合計特殊出生率は2未満である（いずれ人口は減少する）。先人国では、社会的な変化と女性の教育や経歴への願望が、結婚や出産を遅くさせている（出産が遅くなると、人口増加は低下する）。ただし、地球の人口の増加の大半は、全人口の80%が暮らす発展途上国に集中している。

② 年齢構造

年齢構造は、個体群動態における重要な変数の1つである。年齢構造は、年齢構造ピラミッド（人口ピラミッド）のように描かれることが多い（13①④）。アフガニスタンのような富士山型の年齢構造は発展途上国に多い。子供の死亡率は高いが、若い年齢層が多いので、これらの若い世代が子供を作り、爆発的な人口増加をもたらす。米国のような釣り鐘型の年齢構造は、出生率が比較的高く、今後も人口が緩やかに増加することが予想される。イタリアのようなつぼ型の年齢構造は、若い年齢層の割合が低いこと（少子高齢化）を示している。いずれ人口は減少する。

年齢構造の図は、社会状況をも反映する。例えば、日本では、労働人口の減少と高齢者の社会保証が今後大きな問題になってくるであろう。

③ 乳児死亡率と平均寿命

乳児死亡率（1,000人の新生児に対する1年未満の死亡数）と平均寿命（出生時における平均余命）は、地域によって大きく異なっている。13②は、先進国と発展途上国の両者を比較したものであるが、平均値のため事実を十分に反映していない。たとえば、2008年の乳児死亡率は、アフガニスタンでは15.5%、日本では0.3%と大きく異なっているし、平均寿命もそれぞれ44年と82年である。これらの違いは、社会情勢・感染症の流行などによる。

(2) 地球の環境収容力

2050年の地球人口は、約75～108億人と予想されている。しかし、はたしてどれだけの人口が、生物圏によって支えられるのだろうか。

① 環境収容力の推定

これまで推定された地球の環境収容力の平均は100～150億人で、10億人以下から1兆人というものもある。環境収容力は食物などの制限要因によって規定されるが、地球の食物生産力は次第に増加しており、その結果、環境収容力も大きく推定されるようになって

いる。

② 人口の制限

地球の環境収容力を推定する、より包括的な方法は、ヒトが複数の制約を負っているという認識に基づくものである。私たちは、食料、水、燃料、建築材料、その他衣類や輸送などを必要としている。エコロジカル・フットプリントという概念は、各人、あるいは市や国が消費するすべての資源を、生産し、また生じる廃棄物のすべてを吸収（処理）するために必要な陸地および水域の総面積をまとめたものである。全人口のエコロジカル・フットプリントを推定する1つの方法は、地球上の生態学的に生産可能な土地を合計して、それを人口で割ることである。この計算では、1人あたり約2 haで、これから公園や保護地区を差し引いた1人あたり1.7 haが、実際のエコロジカル・フットプリントを比較する基準となる。米国の1人あたりのエコロジカル・フットプリントは約10 haで、このように1人あたり1.7 ha以上を必要とする資源を消費することは、持続可能でない資源利用となる。

生態学者は、土地面積の代わりに、エネルギー使用量のような別の基準でエコロジカル・フットプリントを計算することもある。平均的なエネルギー使用量は、先進国と発展途上国の間で大きく異なる(13③)。1人あたりのエネルギー使用量は、国によって30倍以上の差があり、化石燃料の80%以上が先進国で使用されている。1人あたりの資源利用量と人口密度が、その地域のエコロジカル・フットプリントを決定する。

地球の環境収容力については推論することしかできないが、食料、移住空間、水、化石燃料、廃棄物などが制限要因となるであろう。

理解度テスト

54. 群集生態学 (P. 1379-1405)

プリント (No. 14~17)

はじめに

動いている群集 (14①) : 運び屋のカニとウニ

異なる種の個体群間の生態学的な相互作用は、**群集生態学**の主要テーマである

<54.1> 群集の相互作用は、関係する種が利益を与えるか、害を与えるか、何も影響を与えないかによって分類される

生物の生活においていくつかの鍵となる関係は、**群集における他種個体群との相互作用**である。これらの種間相互作用は、競争、捕食、植食、共生（寄生、相利共生、片利共生を含む）、扶助（詳細は後述）などである。

種間相互作用は、相互の影響によって、捕食・食植・寄生 (+/- : 捕食者にとって+, 被食者にとって-) , 競争 (-/-) , 相利共生 (+/+), 片利共生・扶助 (+/0) のように表すことができる。

(1) 競争

種間競争は、異なる種の個体が資源を巡って競争するときに生じる。特に資源の価値が高く、資源量が限られているときに種間競争は激化する。

① 競争排除

限られた資源を巡って2種が競争し、ニッチが完全に一致するとき、**攪乱や種間の優劣の変動**がないと2種は共存できない（優位な種のみ生き残る）。これを**競争排除**という。

② 生態的ニッチと自然選択

ある種が利用する生物的・非生物的資源を合わせて**生態学的ニッチ**という。生態学的ニッチは、餌の種類や大きさ、活動時間、好む温度など、利用する多様な資源の組み合わせである。上記の**競争排除則**は、ニッチの概念を用いれば、「**同じニッチの2種は共存できない**」と言い換えることができる。ただし、多少なりともニッチが違っていれば、2種が共存できる可能性がある。そのため、**自然選択は、異なる組み合わせの資源を利用する種を生み出す**。これを**資源分割**（ニッチ分化により類似した種が群集で共存すること）という（14②）。

種間競争により、ある種の「**基本ニッチ**」（潜在的なニッチ）は、「**実現ニッチ**」（実際のニッチ）と異なるのが普通である。「**基本ニッチ**」を確かめるには、**競争種を除去して、その種のニッチの変化を検証する方法が有効**である（14③）。例えば、中東やアフリ

カに生息するキンイロトゲマウスは昼行性だが、カイロトゲマウス（夜行性）がいないところでは夜行性になる（14④）。すなわち、種間競争の結果、劣位のキンイロトゲマウスは活動時間を昼にシフトさせているのである。

③ 形質置換

異所的種分化，同所的種分化は，群集形成における競争の重要性を示唆する．同所的に分化した種は形質がより多様化する傾向がある（14④）．**形質置換**とは，資源を巡る競争の結果，異所的に生息している場合よりも，同所的に生息している場合において，より形質が異なる現象で，**ニッチ分化**による共進化の例である．

(2) 捕食

捕食者は被食者を捕らえるための適応を示し，被食者は食べられるのを避けるように適応する．被食者の適応の例に，**隠蔽色（カムフラージュ）**（14⑤a），**警告色**（14⑤b），**擬態**（14⑤c）などがある．擬態には2タイプあり，無害な種が有害な種に擬態する**ベイツ型擬態**（14⑤d）では，有害な種は，擬態によって不利益を被る．有害な種同士が擬態する**ミュラー型擬態**では，擬態によって両種は利益を得る．

(3) 植食

植食動物は，ふつう植物を殺すことはないので，捕食と区別して植食と呼ぶことが多い．被食動物と異なり，植物は逃げるできないので，有害化合物や棘などの構造を進化させている．

(4) 共生

2種あるいはそれ以上の種が，直接的・間接的に関係して生活している場合を**共生**という．共生には，以下のタイプがある．

① 寄生

捕食と似ているが，相手を即座には殺さない場合である．最終的には殺してしまう場合（捕食寄生）もある．

② 相利共生

両方の種に利益のある共生関係である．花粉の媒介や種子の散布を動物に頼る植物では，しばしば，動物と相利共生の関係にある．特に，花粉の媒介を昆虫に頼る植物では，特定の種と強い共生関係を持つものが多い．

③ 片利共生

一方の種には利益があるが、他方の種には利益も損失もない共生関係をいう。片利共生の例を挙げるのは難しいが、サギとスイギュウの関係はこれに当たると考えられている(15①)。

(5) 扶助

直接的・間接的な共生関係がなくても、ある種が他種の生存や繁殖に正の効果を及ぼす場合をいう。例えば、塩性湿地に生育する植物であるクロイハは、土壌表面から水分の蒸発を減少させるなどして、他種の生育を助けている(15②)。

<54.2> 多様性と栄養構造は生物学的群集を特徴づける

群集は、種間相互作用に加え、多様性や食う食われるの関係でも特徴づけることができる。

(1) 種多様性

群集の種多様性には2つの要素(種の豊かさ=種数, 相対優占度=各種の個体数の割合)がある。例え種数は同じでも、各種が均等にいる場合の方が一般に種多様性は高いと判断される(15③)。生態学者は群集の多様度を定量的に比較するために、例えば、シャノン多様度のような指標を用いてきた。15③の群集1, 2のシャノン多様度を計算すると、それぞれ1.39, 0.711になる。

(2) 多様性と群集の安定性

多様性の高い群落は一般的に、生産性が高く、耐性があり、乾燥のような環境ストレスから回復可能で、生産性が安定しているという報告がある。また、外来種の侵入にも強い(定着率が低い)と考えられている。しかし、群集の多様性と安定性などに関する研究はまだ不十分で、今後、詳しく研究する必要がある。

(3) 栄養構造

生物間の食う食われる関係を群集の栄養構造という。食物エネルギーが、生産者から、一次消費者, 二次消費者というように栄養段階を移行することを食物連鎖という(15③)。

① 食物網

消費者は独占的でない(多くの種類の餌を食べる)ため、食物連鎖は隔離された単位ではなく、食物網として連結している。食物網は一般に複雑であるが、単純化する方法としては、次の2つがある。(1) 同じ栄養段階にある種をまとめて機能的グループにする方法:

15⑤では、「植物プランクトン」，「鳥類」のようにグループ化している，(2) 食物網の特定の部分に注目して，食物網を部分的に示す方法：15⑥では，ヤナギクラゲとシマスズキの稚魚に注目している．

② 食物連鎖の長さの制限

食物網の多くは短く，多くても 5 つ以下の段階からなっている．食物網が短い理由については，次の 2 つの仮説がある．(1) **エネルギー仮説**：連鎖の過程で生じるエネルギーの非効率性（約 10%のエネルギーしか次の栄養段階に利用されない）により，連鎖の長さが制限される．(2) **動的安定性仮説**：長い食物連鎖は不安定で，低次の栄養段階の個体群の変動が，しばしば高次の栄養段階の個体群の全滅をもたらす．なお，現在のところ，エネルギー仮説の方が指示されている（15⑦）．

(4) 大きな影響をもつ種

特定の種が、群集全体の構造に大きな影響を及ぼすことがある．

① 優占種

群集において最も豊富な種（個体数や生物量）を**優占種**という．優占種の存在は，非生物的環境にも大きく影響し，結果として，そこに生育・生息する他種に影響を与える．

② キーストーン種と生態系エンジニア

群集構造に強く影響する種をキーストーン種（中枢種）という．キーストーン種は，優占種とは限らない．例えば，北米西部の海岸では，比較的個体数が少ないヒトデの一種（*Pisaster ochraceus*）がキーストーン種であり，優占種であるイガイの一種（*Mytilus californianus*）の個体数を制御している．このヒトデ *P. ochraceus* を人為的に除去すると，岩礁はイガイ *M. californianus* で覆われ，生物多様性が減少する（15⑧）．同様に，北太平洋のラッコもキーストーン種で，ラッコがいなくなると，ウニが優占し，ケルプ林が食べ尽くされて，魚類や甲殻類が減少する（16①）．

環境を物理的に改変して，他種に影響を及ぼす種もある．環境を劇的に改変する種を**生態系エンジニア**，または「基礎種」という．例としては，ビーバー（ダムを造る：16②）やカワホトトギスガイ（基盤にマットを作り，水をろ過して植物プランクトンを減らす：9③）がある．

(5) ボトムアップとトップダウン制御

群集の組織化では 2 つのモデル（**ボトムアップモデル**と**トップダウンモデル**）が一般的である．ボトムアップは，植物が植食者に影響しているような場合，トップダウンは逆の

場合に相当する。単純化したボトムアップモデルは、無機栄養→植物→植食者→捕食者のような過程である。このモデルでは、無機栄養の量が変わると捕食者の数が変わるが、その逆は成り立たない。対照的な過程が、単純化したトップダウンモデルで、これを**栄養カスケードモデル**ともいう（カスケードとは、岩場を流れる滝のことである）。

生態学者は、汚染された湖の水質浄化にトップダウンモデルを応用してきた。この操作（生態系操作）は、魚を除去して、動物プランクトンを増やし、藻類（ラン藻など）を減少させるものである。

<54.3> 攪乱は種多様性と種組成に影響する

多くの群集の**種多様性**や**種組成**は、**攪乱**によって平衡状態に達することができないでいる。

(1) 攪乱の定義

攪乱とは、**嵐**、**火災**、**洪水**、**干ばつ**、**植食動物による過度の食害**、**人為活動**など、群集構造を変化させる出来事をいう。**中規模攪乱仮説**は、ほどよい攪乱が種多様性の高い群集を形成するという説である。高レベルの攪乱では、攪乱に強い種のみが生き残り、低レベルの攪乱では、競争力のある特定の種のみが生き残る。

中規模攪乱仮説を指示するデータは多く、例えば、ニュージーランドの河床の無脊椎動物の多様性は、洪水の頻度や強度が中程度の時に最大であった（16④）。

(2) 生態的遷移

火山噴火や山火事のように、植生がない段階から、さまざまな種が入植し、次第に他の種に置き換わっていく過程を**生態学的遷移**（あるいは単に**遷移**）という（6②）。このうち、火山噴火や島の隆起のように、土壌がない段階から始まる遷移を**一次遷移**（16⑤）、山火事や耕作地の放棄のように、土壌がある段階から始まる遷移を**二次遷移**という（16⑥）。

(3) 人為攪乱

今日の攪乱の最大の原因は、人間活動である。森林伐採によって、多くの森林生態系が壊されている。また、海のトローリング（底引き網）は、海底に生息するサンゴや他の生物などを削り、取り除いてしまう（17①）。

<54.4> 生物地理的要因は群集の多様性に影響する

群集の位置する緯度と群集の占有する面積が種多様性に強く影響する。

(1) 緯度勾配

一定面積に生育・生息する種は、低緯度地方（熱帯）の方が多。このような種の豊かさの緯度勾配をもたらす要因は2つある。1つは進化的な歴史に関するもので、熱帯では攪乱が弱く、種分化に、より多くの時間をかけることができる点である。もう1つは気候に関するもので、熱帯では年間の生育期間が長いため、種分化がより頻繁に生じると考えられている。

(2) 面積効果

北米で繁殖する留鳥についての種数-面積曲線が17②に示されている（両対数であることに注意！）。このように、多様性が面積とともに増大する関係は、多くの分類群で確認されている。

(3) 島の平衡モデル

新しい形成された島の種数を決定する要因は、移入率（=定着率）と絶滅率（定着した種が絶滅する確率）の2つである。島の形成時は、島にほとんど競争種がいないため、移入率は高く、絶滅率は低いが、島の種数が増加すると、移入率は低下し、絶滅率は上昇する（17③a）。その結果、移入率と絶滅率が等しくなる種数が存在するが、このときの種数が島の種数となる。

さらに、島の面積と本土からの距離も、移入率と絶滅率に影響する（17③bc）。その結果、大きな島ほど、平衡時の種数は多くなる（17④）。

<54.5> 病原体は群集構造を局所的あるいは広域的に改変する

最後に、病原体（病気を発生させる微生物）が関係する群集の相互作用について述べる。

(1) 病原体と群集構造

最近になって、病原体が群集に与える影響についての研究が盛んになりつつある。例えば、サンゴが感染症で死滅すると、甲殻類や魚類が生息場所を失って減少する。さらに、死滅したサンゴが藻類で覆われるため、藻食性の魚類が増加する。また、急性ナラ枯れでナラなどの樹木が枯死すると、ドングリを食べる鳥類などが減少し、多様性が低下する。なお、人間活動が今までにない速さで病原体を世界中に拡散していることは、留意すべき問題点である。

(2) 群集生態学と人獣共通感染症

人間の感染症と重度の病気の4分の3は、人獣共通感染症である。例えば、鳥インフルエンザは野鳥にはあまり影響を与えないが、飼育している鳥や人には深刻な影響を与える。

理解度テスト