

36. 個体群生態学（12月24日）

テーマ「生物の数はどうして決まるか？」

1. 生態学の様々なレベル（個生態学；個体群生態学；群集生態学；生態系生態学）
2. 密度と分布（個体群構造）：Density and Distribution
3. 増殖率 [rate of reproduction]
4. 生存曲線
5. 年齢構成
6. 個体群成長：population growth
7. 密度非依存的要因 density-dependent factors
8. 密度依存的要因 density-independent factors
9. 生活史のパターン [life history traits]
10. 絶滅しやすい種
11. ヒトの人口増加と過剰消費

37. 行動生態学（1月9日）

テーマ「自身と他者の利益のために」

：適応 **adaptation** とは？ [**adaptive value, inclusive fitness**]

1. 行動は遺伝する
2. 学習の影響
3. 条件付け
4. 性選択---Sexual Selection, Reproductive Behavior：配偶者選択と競争
5. 社会生物学 Sociobiology
6. コミュニケーション（情報伝達）

1月27日・1月31日

38. 群集生態学および生態系生態学（競争，共生，寄生，共進化，-----遷移，島嶼生態学）

39. 生物圏の生態系（エネルギーと物質の移動、生態区分と気候区分）

2月3日

40. 生物多様性の保全（保全生物学：メタ個体群，外来種，絶滅，生息場所の保護）

◎ 総合試験

36. 個体群生態学 (12月24日) ノート

テーマ「生物の数はどうして決まるか？」

日本やアメリカのシカの害→オオカミやコヨーテの抑制

オーストラリアのディンゴ(犬)やキツネの害=有袋類減少/タスマニアデビルの減少、タスマニアタイガーの絶滅(毛皮): 一方でウサギやラクダによる害

1. 生態学の様々なレベル (個生態学; 個体群生態学; 群集生態学; 生態系生態学)

habitat: The locality, site and particular type of local environment occupied by an organism (生息場所)

【個体群動態 Population dynamics】

2. 密度と分布 (個体群構造): Density and Distribution

個体群密度: 単位面積あたりの個体の数

分布: 資源分布に依存

資源 = 1. 非生物的要因 (光、水、空間) × 2. 生物的要因 (配偶者、餌) がある
制限因子 (現実の存否を決定: リービッチの最少則)

空間分布の3タイプ: 1. 集中, 2. ランダム, 3. 一様

← ポアソン分布による期待頻度分布型からのずれで定量
時間 (成長) とともに変化, スケール (尺度) によって変化

- 増殖率 [rate of reproduction]
- 生存曲線
- 年齢構成
- 個体群成長: population growth
- 密度非依存的要因 density-independent factors
- 密度依存的要因 density-dependent factors
- 【補足: 密度逆依存 inversely density dependent】
- 生活史のパターン [life history traits] r 戦略と K 戦略 (日和見主義者=r 戦略者)
intrinsic rate of natural increase と carrying capacity
- 絶滅しやすい種とその個体群特性
- ヒトの人口増加と過剰消費

1. 個体数の指数的增加

個体群密度（単位空間あたりの同種生物の個体数）は様々な要因で規制されている。これを単純に示してみよう。

個体数が常に一定の比率（等比級数的）に増える場合を考えると、個体数の増加は最初にゆっくりであるが次第に速くなる。これは次の微分方程式で表される：

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (1)$$

これを個体数の指数関数的増加（マルサスの増加）とよぶ。ここで N は個体数、 r は**内的自然増加率 (intrinsic rate of natural increase)** という。 r は環境条件（温度、餌など）によって異なるが、個体群密度に関わらない一定の瞬間増加率である。式（1）を積分すると、次式で表される：

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (2)$$

ここで N_0 は最初 ($t=0$) の個体数、 N_t は時間 t における個体数、 e は自然対数の底である。両辺を対数にすると：

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt \quad (3)$$

と書くことができる。この式が表すように、**指数関数的増加**をしている個体群の経時的変化は、横軸に時間、**縦軸に個体数の対数をとるグラフでは直線**となり、直線の角度が内的自然増加率を示す。現実の個体数は気象（自然発火火災、洪水など）、天敵、病気、餌不足など様々な要因の影響を受ける。

2. ロジスティック・モデル

個体群密度は無限に増えるものではない。餌や空間の不足、そして込み合い過ぎによる病気の高率伝染などのために増加には限界がある。これらを、個体数に比例して個体群密度の増加を抑える力が作用する場合として考える。これを式（1）に加味すると：

$$\frac{dN}{dt} = N(r - hN) \quad (4)$$

となる。ここで h は1個体の存在が瞬間増加率に及ぼす作用の程度を示す定数である。式（4）を個体数増加のロジスティック式 (logistic equation) という。そして、 hN で示されるような、**個体群密度の増加が増殖率に影響を与える現象を密度効果 (density effect)** という。この式は、横軸に時間、**縦軸に個体数をとる S 字型の曲線形**となり、個体数が r/h に達したときに増加が終わる。 r/h は一般に K と記述されることが多く、飽和密度 (saturation density) を示す。飽和密度とは、**その空間が問題とする種のどれだけの個体数を生息させることができるかを示すもので、環境容量または環境収容力 (carrying capacity)** とよばれる。式（4）を K を用いて表すと

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (5)$$

で表される。 $(K - N) / K$ は環境が許容する余裕を示すので、式（5）は（個体数の増加率）＝（内的自然増加率）×（個体数）×（残された増殖余地）である。式（5）で明らかのように、 N が 0 に近い時に個体数は指数的に増加する。そして、 $N=K$ の時に増殖は停止する。

個体群密度の変動に伴って増殖率が変化することを密度効果と称することは先に記したが、この密度効果の作用は生物の種類や環境条件によって異なる。密度の増加とともに単純に増殖率が低下するタイプ（**ドロソフィラ型密度効果**）、最初は密度の増加に伴って増殖率も増加し、ある密度を超過すると次第に低下するタイプ（**アリー型密度効果**）、その**中間的なタイプ**に大別できる。

ロジスティック式が成り立つには、①個体数が連続的に増加している、②増加率 dN/dt が Nt の増加とともに直線的に減少する、③ Nt が dN/dt に及ぼす増殖抑制に時間の遅れがないことが必要である。しかし、例えば変態する昆虫の多くでは発育段階ごとに餌も行動も異なり、それぞれの発育段階で密度の効果は均等でない。特に、幼虫期の高密度が幼虫の生存には影響を与えず、成虫期の蔵卵数を減らす作用のあることが多い。こうした場合、個体群成長はロジスティック式に従わず、始めはそれから期待される以上に増加し、後になって急激に強い密度効果が働いて個体数が激減する。同様の現象として、ミシガン大学のジョージ保護区におけるシロオジカ *Odocoileus hemionus* の個体群変動の事例がよく知られている。(その典型的な個体数変動曲線を描き、特徴をもたらす理由を推察せよ)

3. 生活史と個体群の特徴：r 戦略と K 戦略（日和見的個体群と平衡個体群）

不安定な環境に生息し、密度効果とは別の死亡要因が大きな影響を及ぼすために個体群密度が常に大きく変動するような種ではロジスティック式の内的自然増加率 r を高くすることで個体群を維持する戦略を採用する（そうした性質が自然選択で選抜される：r 選択）。一方、森林などの安定した環境で密度効果が強く働くような種では、個体数の変動は小さいが、種内競争が厳しいことから個体数の収容力 K を高くする戦略をとる（そうした性質が自然選択で選抜される：K 選択）。**これらはそれぞれ、r 戦略と K 戦略とよばれる (r-K 選択説)。**

r-K 選択説は MacArthur と Wilson(1967)によって提唱された。新たにできた島など先住者が少なく、個体群が環境収容力よりかなり低い密度である場合には、高い内的自然率をもつ遺伝子型が適応的であるが、競争者がある場合には限られた資源をより有効に利用して少数の子孫を確実に残すような遺伝子型が適応的と考えたのである。彼らはロジスティック式のパラメータにちなみこれらをそれぞれ **r 選択**、**K 選択**と呼称した。

Pianka(1970)は r-K 選択理論を拡張し、急激な気候変化などでしばしば破壊的な死亡が起こるような環境では、r 選択の結果として速い発育と早い繁殖、小卵多産といった形質が進化し、逆に安定した気候で個体群が飽和状態にあるような環境ではゆっくりとした発育と繁殖、そして大卵少産といった形質が進化すると見なした。そして r 選択の結果として進化する形質のセットを **r 戦略**、K 選択の結果として進化する形質のセットを **K 戦略**と呼んだ。実際の生物種(集団)は r 戦略者から K 戦略者に至る連続(相対)的な連続体をなす一部と考えることができる。種内においてこの両者を使い分ける多型や遺伝相関を有すものも存在する。(トビイロウンカなどの多型を理解せよ)：どのような条件で、どのような性質(生活史)が有利であるか、生活史がどのように変化するかを解明することの意義が高いことを意味する。

Southwood らは、このような考え方を拡張して **r 種**と **K 種**の生活史形質の特徴を示した。

r 種	K 種
短い世代時間	長い世代時間
小さな体サイズ	大きな体サイズ
高いレベルの分散	低いレベルの分散
密度非依存的死亡多い	高い生存率
産卵(仔)数多い	産卵(仔)数少ない。子を保護。
種内競争：共倒れ型	種内競争：コンテスト型
時間効率的	資源効率的(食べ物、空間)
個体群成長が超過	個体群成長は行き過ぎない
個体群密度の変化大	個体群密度が世代間で一定

4. 密度依存的要因と密度非依存的要因

気温や風雨による死亡要因は密度と無関係に作用する。これに対して、餌不足や捕食者による作用は密度が高いほど大きく影響するであろう。前者を**密度非依存的要因 (density independent factor)**、後者において密度が高いと強く、密度が低いと弱く働くものを**密度依存的要因 (density dependent factor)**とよぶことがある。一般に、**密度効果 (density effect)**は個体群の生存率、増殖率、平均発育速度、平均個体重といった性質に対する密度の影響と定義される。高密度時に悪影響をもたらす**過密効果 (overcrowding effect)**と、低密度時に悪影響をもたらす**過疎効果 (undercrowding effects)**がある。アリー効果 (Allee effect : 最適密度が存在する) は過疎効果の一つである。

密度が低すぎると個体群の増加を抑制する場合としては、例えば、集団を形成していなとうまく摂食できなかつたり、巣網をうまく張れないために天敵の攻撃を受けやすい種がある。こうした現象を**密度逆依存 (inversely density dependent)**という。

5. 生命表、生存曲線と繁殖表

個体群の密度を決定する基本要素は、出生、死亡、移入、および移出の4つである。親から産まれた一群の子どもが性成熟し、次世代を産出して死亡していく過程を一覧表にしたものを**生命表 (life table)**という。例えば、昆虫に適用すれば、産卵数あるいは期待産卵数 (羽化雌数×雌あたり蔵卵数) から出発して、齢または発育段階の進行に伴って起こる個体数の減少とその要因を表にする。

生命表には時間別生命表と齢別生命表の2種がある。時間別生命表は、個体群サイズが一定で安定年齢構成である際に作成される (人など)。齢別生命表は**同時出生群 (cohort コホート)**の死亡過程を追跡調査した情報をもとに作成される (昆虫など)。これは、各世代が不連続で、それぞれの齢が同時に存在することが少なく進行するからである。生命表の生存率 (対数で表記されることが多い) を時間 (平均寿命または繁殖齢までの相対時間) に対してプロットした図を**生存曲線 (survivorship curve)**という。生存曲線にはI型、II型、およびIII型に大別される。これは生活史の特徴 (**生活史戦略 : life history strategy**) の一部を示している。

生存のスケジュールとともに繁殖のスケジュールに関する情報があれば、個体群生態学の上で重要なパラメータ (**内的自然増加率 r** など) を推定することができる。

6. 年齢構成

同種の集団の全個体が繁殖する訳ではない。性成熟した個体が隔年～数年おきに繁殖することもあれば、生涯に1度だけ繁殖してその後も比較的長期に渡り生存することもある。個体群成長の点からは未繁殖、繁殖、後繁殖の集団の3つに類別できる。すなわち、集団の個体数が個体群成長に直接反映されるとは限らず、集団の年齢構成や離散時間を考慮することが必要である。

38. 群集生態学および生態系生態学

種間関係について；ですが、その前に～次の7を知っておきましょう。

7. 離散時間での増殖

世代の交代が同期的に起こって、個体群の中に世代の重なりあい (generation overlapping) がまったくない場合には、離散時間で増殖過程を考える。ここで時間 t_n おける n 世代目のある発育段階の個体数を $N(t_n) = N_n$ とし、そして時間 t_{n+1} における個体数 N_{n+1} は親世代の個体数にだけ関係して決定されるとする。この時、 N_n を横軸、 N_{n+1} を横軸にとって表される曲線を再生産曲線とよぶ (増殖曲線とよぶこともある)。再生産曲線は、一般に、一定の上限値に漸近する飽和形と、途中で最大値をとる一山形とに大別される。定常値 $N_n = N_{n+1}$ は再生産曲線と原点を通る 45° の直線との交点である。架空の再生産曲線と定常値を示す直線を座標上に描いてみましょう。密度効果を想定すると個体数が周期的に大きく変動する場合のあることを理解できますか？

8. 被食者と捕食者の関係、ならびに「数の反応」と「機能の反応」

野外個体群において、個体群密度を低下させる死亡要因として捕食者(predator)や捕食寄生者(parasitoid)が重要な役割を果たしていることが多い。捕食者の捕食率や捕食寄生者の寄生率は被食者(餌動物や寄主)の密度と密接な関係を持つ。こうした生物種間での食う食われるの関係を被食者-捕食者相互作用 (prey-predator interaction, prey-predator relation 被食者-捕食者関係) と呼ぶ。ここで、被食者の個体群の増殖過程に捕食者の存在がどのように影響するか考える。

ロトカ-ボルテラの被食者-捕食者モデル (1925 年) はその基本的なもので、餌の個体数 (密度) を x 、捕食者の個体数 (密度) を y とする次の連立微分方程式で表せる：

$$dx/dt = rx - axy$$

$$dy/dt = baxy - dy$$

この時、 r は餌 (被食者) の瞬間増加率 (内的自然増加率)、 d は餌がない時 (密度に依存しない) の捕食者の瞬間減少率であり、 a と b は定数である。餌の個体群成長は、その増殖から捕食による死亡数を減じた値になる (連立上式)。この時、 a は捕食効率と考えることができる。捕食効率は、餌を探索する能力や捕獲の成功率を意味している。一方、捕食者は捕食量に応じて増加し、密度に依存しない自然死亡個体を減じた値になる (連立下式)。この時、 b は捕食した餌を捕食者が自らの増殖に転換する効率と考えることができる。餌の平衡密度 (個体数) は d/ba 、捕食者の平衡密度 (個体数) は r/a となる (連立式のそれぞれを $= 0$ として解けばよい)。上の連立式を解くと個体数の変動を時間的経過と両種の関係とで得ることができる。変動の周期は両種で等しく $2\pi/\sqrt{rd}$ である。

ただし、ロトカ-ボルテラの被食者-捕食者モデルは非現実的な仮定を前提としている。例えば、(1) 餌の密度は捕食によって決定され、餌自身の密度効果が考慮されていない；(2) 捕食者1個体は無限の数の餌を捕食できる。前者 (1) について、餌の密度効果を考慮するには連立微分方程式の上式右边を

$$r\left(\frac{K-x}{K}\right)x - axy$$

と、ロジスティック型に変形すれば良い。後者 (2) については、ハンドリングタイム (餌の

処理にかかる時間：一定時間に捕獲できる餌数には限界がある）や満腹になることでの捕食率の低下について考慮する必要があることを意味する。

いかがでしょうか？概要を理解できましたか？さらに、興味のある方はホリングのモデル（1959年）について調べてみると良いでしょう。これをロトカ-ボルテラのモデルに組み込むこともできます。また、捕食している間に餌の数が減少することもありますね（食われるのだから当然：捕食寄生の場合は例外）。これを考慮することも可能です。さて、どのような場合に被食者と捕食者の共存が可能であるか、考えてみてください。

Solomon(1949)は、捕食者が餌密度の増加に対して示す反応を2つに大別した。**数の反応 (numerical response)** と **機能の反応 (functional response)** である。

●数の反応：餌密度の増加により捕食者個体数（密度）がどのように変化するか；繁殖による増殖反応 (**reproductive response**) と周辺から個体が集まることによる集合反応 (**aggregative response**) がある。これら増加には限界がある。

●機能の反応：餌密度の変化に対する捕食者1個体の捕食数の変化；以下の3型に類別できる

I型・捕食量が餌密度に比例して増加

II型・捕食量の増加率が徐々に低下

III型・捕食量が一時的に急激に増えるが、その後徐々に低下し、S字形の関係を描く

II型の反応となる理由には、既述した（1）ハンドリングタイム、および（2）満腹になることがある。III型の反応となる理由には、（1）餌との遭遇頻度の増加により発見効率や処理速度が増す、（2）餌が少ない時には採餌・探索行動を抑制する、（3）複数種の餌を食べる捕食者の場合、相対的に多い餌を集中的に捕食する、ということがある。この（3）の行動は餌の切り替え (**switching**：スイッチング型の捕食) と呼ばれ、これは特に餌密度の抑制に効果的である。

これらの反応は、捕食者が一定密度以下の餌個体数ならば制御（制限）できるが、捕食率が相対的に低下するほどの高い餌密度となった場合には、捕食者が餌種の増加を抑制できないことを示している。こうした現象は「天敵からのエスケープ」と呼ばれる。これは例えば、葉上での植食者（例えばアザミウマ類）-捕食者の系において開花による花粉供給が生じた場合の害虫の多発生（葉の組織内容物も花粉内容物も摂食するが、後者の方が栄養価高いという場合）、作物への「追肥」による植食者の増加率急増、および気候条件の変化などで生じるであろう。

a（捕食効率）が大きいほど有能な捕食者であるが、そうした多くの場合にはパッチの餌動物を絶滅または激減させ、自身も絶滅する。メタ個体群の構造（パッチ状分布とパッチ間の移動）はこうした局所的絶滅を補償して、両者を共存させうる機構であると理解できる。

9. 被食者の防衛：隠蔽的擬態（カムフラージュ）と標識的擬態（ベイツ型とミューラー型）

10. 種間競争（→競争排除の法則）：ロトカ-ボルテラの競争モデル

2種が同じ餌（資源）を巡って争う種間競争のモデルもロトカ（1923年）とボルテラ（1926年）によって下記する連立微分方程式で示された。1種の個体数増加を表すロジスティック式では、個体数の増加により個体数の増加率が減少することを示していたが、競争者がいる場合には、他種の密度による効果をモデルに組み込めば良い。ここで、競争関係にある2種（種1と種2）を考える。種2が種1の増加率に及ぼす影響は、種2の1個体が種1の何個体分に相当するかと考えることにする。 α_2 をその値とすると、種1の増加率は

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_2 N_2}{K_1} \right) N_1 \quad \text{となる.}$$

N_1 は種 1 の個体数, r_1 は種 1 の内的自然増加率, K_1 は種 1 の環境収容力 (飽和密度) である. 同様に種 2 の増加率は, N_2 を種 2 の個体数, r_2 を種 2 の内的自然増加率, K_2 を種 2 の環境収容力 (飽和密度) とすれば

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_1 N_1}{K_2} \right) N_2 \quad \text{となる. } \alpha_1 \text{ は種 1 が種 2 へ与える効果である.}$$

α_1 と α_2 は競争係数 (competition coefficient) と呼ばれ, 1 個体の効果が種内でも種間でも同じ場合には値が 1 となる. 競争係数が 1 より小さい場合には種内競争の方が強く, 1 より大きい場合には種間競争の方が強いことを意味する.

この関係をグラフに示すと, 2 種の競争の結果とその条件が明らかになる. 結果は 4 通りである; 共存, 種 1 が残り種 2 は絶滅, 種 2 が残り種 1 は絶滅, 初めに多かった種が残る. 2 種が共存するのは, 両種ともが自種の競争による効果は他種との競争による抑制効果より強い場合 (縄張り性の発達した動物などの特殊な例か?) である: 一般に飽和密度が大きい方の種が他種に及ぼす種間競争の影響が小さいといえる場合はないだろう.

このように, 一般に競争関係にある種は多くの場合に共存が不可能である. ロトカ-ボルテラの競争モデルを実験的に最初に検証したのはガウゼ (1934 年) である. 彼は 3 種のゾウリムシを個別ならびに 2 種ずつの組み合わせで飼育した. バクテリアを主要な餌とする *P. caudatum* と *P. aurelia* の 2 種を混合して飼育すると, 前者は約 2 週間で絶滅したが, *P. caudatum* と *P. bursaria* の組み合わせでは両種が共存することを示した. 後者は飼育容器の底でイースト菌を摂食していたのである. つまり, 共存する 2 種は餌資源を巡る種間競争が弱かったのである. この実験は, 生態的に類似した 2 種は同じ場所に共存できない という **競争排除の法則 (competitive exclusion principle)** として知られることとなった.

ところで, 競争的關係にある 2 種の系に, その優位な種を捕食する 1 種の捕食者が加わるとどうなるか?—競争排除は緩和されるのである. これは自然界において捕食者の存在により競争関係にある多種が共存できている例を容易に発見できることと捉えてよい. なお, 競争は拮抗的競争 (消費による資源減少をもたらす) と干渉的競争に類別される.

資源を巡る競争は片方の種の局所的な絶滅を常にもたらすとは限らず, 上記の共存の例のように資源分割 (resource partitioning) を促すこともある. 形質置換はそれらの帰着と理解することもできる.

*ニッチ niche: 生活様式の総体 (生息場所, 時間, 季節, 餌資源。。。)

*ニッチシフト (niche shift ニッチ転移): 種間競争によりニッチの位置や幅が変わること.

*ニッチの分化 (形質置換 character displacement: 競争種の有無で形態の形質状態などが変わる現象) (棲み分け habitat segregation)

→ 各種のニッチの特殊化を促す

このように複数の生物種が共存することには, 様々な条件や背景, 生態, 遺伝, 進化が内在している.

11. 共生という種間関係～共進化, 生物多様性の深化

(mutualism 相利共生) (commensalism 片利共生) (捕食 predation/寄生 parasitism)

*捕食寄生は parasitoid (寄生とは異質である点に注意)