

特集 個体群研究のフロンティア：個体群生態学の新たな発展

個体群研究のフロンティア

大串 隆之*・齊藤 隆**

*北海道大学低温科学研究所

**森林総合研究所北海道支所

Frontiers of population-based approach: New directions of population ecology. Takayuki OHGUSHI (Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo 060, Japan). Takashi SAITOH (Hokkaido Research Centre, Forestry and Forest Products Research Institute, Sapporo 062, Japan). *Japanese Journal of Ecology* 47: 163-165 (1997)

Key Words: Population-based approach, Community ecology, Natural selection, Conservation biology, Biodiversity, Density dependence

個体群生態学の変遷

生物集団の数の変動パターンとそれを産み出すメカニズムを明かにする個体群動態の研究は、これまで個体群生態学において中心的な役割を担ってきた。

今からおよそ200年前、指数的な人口増加とそれともなう食料危機の問題を指摘することにより「生物の数の変化」の研究に先鞭をつけたのは、有名な経済学者の MALTHUS (1798) である。この考え方にヒントを得て、DARWIN (1859) が自然淘汰による生物の進化理論を導いたことはここで言うまでもない。今世紀に入り、LOTKA (1925) や VOLTERRA (1926) が個体群の成長パターンについて本格的な数理解析を行ない、個体群成長の数理モデルの基礎が築かれることになった。一方、PEARL (1927) や PARK (1937) は実験個体群を用いて、個体群のロジスティック成長と密度効果に関する解析を精力的に進め、さらに、GAUSE (1934) はこの考え方を種間の関係にまで拡張して、「同じニッチを占める種は共存できない」という競争排除則を提唱することにより、群集生態学の理論の発展に大きな影響を与えることになった。

「個体群の調節」という概念を明示することにより、個体群生態学のエポックを開いたのが、1950年代半ばの密度依存過程による個体群の自然調節をめぐる論争である。「密度依存過程により個体群は調節されている」とする NICHOLSON (1954) や LACK (1954) の考え方に対して、ANDREWARTHA & BIRCH (1954) に代表される見解は、「密度に依存しない確率的な要因が個体群の動態を決定する」というものである。自然個体群の調節という考え

方をめぐる議論は、その後、自然界において密度依存過程がどれほど頻繁に生じており、その作用がどれほど強いのかという点に移ってきた。

しかし、論争の当時は個体群の調節を検討するだけのデータが十分には整っておらず、さらに、個体群の調節についての定義も研究者によってまちまちであり、ホットな論争のわりには実りある成果をもたらしたとは言いがたい。しかし、この論争が契機となって、1960年代に入ると、主に害虫を対象とした自然個体群の実証研究の時代を迎えることになった。その結果、さまざまな個体群について、安定性や周期的変動に関する実態が明かにされることになった。同時に、個体群動態の標準的な解析方法として、変動主要因分析に基づく「生命表」アプローチが確立することにより、個体数変動の主要因や個体数の安定化をもたらす密度依存過程についての理解が大いに進んだ (STRONG *et al.* 1984; STILING 1988)。

しかし、1970年代も半ばを過ぎるようになると、それまで順調な発展を続けてきた野外個体群の研究に陰りが見え始めた。変動主要因分析における統計的な問題や標本抽出の問題が盛んに論じられてはいたが、それはこれまでの野外個体群の知見を基にして、個体群動態の理論の総合化を目指すものではなかった。個体群動態の総合化には、個体数変動のパターンだけでなくメカニズムの解明が必要であるにもかかわらず、因果関係を深く掘り下げるための野外実験や、メカニズムを明かにするための方法論についての論議が、なおざりにされていたように思われる。さらに、変動主要因分析に代表される個体群の標準的な解析方法があまりにも強調されすぎたことが、

その後の発展を阻害する原因になった。たとえば、変動主要因分析により、生存率あるいは繁殖率と密度との相関が明かにされても、そのことがただちに因果関係を示すものではない。因果関係を明らかにする努力をなおざりにして、変動主要因分析さえ行なえばよいとの風潮が、個体数変動のメカニズムを徹底的に追及することを放棄し、その後の個体群生態学の閉塞状況を作りだした原因であると言わざるをえない。

個体群生態学の新たな展開

しかし、1980年代の半ばを過ぎると、停滞気味にあった個体群研究に新たな兆しが見え始めた。それは、これまでの個体群生態学が個体群レベルの現象に終始していたのとは対照的に、個体群と「個体レベル」の生態学あるいは「群集レベル」の生態学との接点を模索する新たな動きである。個体レベル以上の生物現象を扱う生態学は、今世紀の初めからのたかだか1世紀の歴史しか持たない、たいへん若い学問である。それにもかかわらず、早々と「個体レベル」の生態学、「個体群レベル」の生態学、「群集レベル」の生態学といういささか強固な枠組みを作り出すことにより、みずからの守備範囲を狭めることになった。このような研究分野のすみ分けは、互いの議論を低下させ、時には同じ議論が時代を越えて繰り返されることになる。なお悪いことには、これまでの議論の到達点から考えることができず、しばしば議論の蒸し返しを招く。また、生態現象のメカニズムを明らかにするためには、レベル間の繋がりを十分に意識する必要がある。たとえば、個体群の変動パターンと個体群密度は、他種との遭遇頻度を変えることにより、生物間相互作用を大きく変える可能性がある(大串1992)。さらに、生物間相互作用を豊かにする共進化のプロセスを明らかにするためには、淘汰圧と個体の形質の関わりを扱う進化生態学の考え方を導入しなければならない。一方、自然選択はデモグラフィックな過程であり、適応度とその要素間の関係を明らかにするためには、個体群アプローチが威力を発揮する。いいかえれば、階層性に依存した生態学のこれまでの枠組みを見直す必要に迫られているのである。その過程で、個体—個体群—群集のそれぞれの階層を繋ぐ役割が、個体群生態学に求められている。

このような枠組みの見直しは、1970年以降の進化生物学のさまざまな成果を積極的に取り入れる道を開き、個体群生態学の研究の視野を広げつつある。その成果には、行動生態学、生活史形質の進化、植物と植食者の相互作

用、多栄養段階間の相互作用などが挙げられよう。とくに、個体数の変動様式の要因としての適応形質や種間相互作用の役割についての関心の高まりは、個体群動態の研究が、パタンの記述からメカニズムの解明へと着実に移行しつつある現われと言えよう。

一方、生物多様性の保全に対する関心の高まりにとともに、その基礎理論として、個体群生態学の有効性がクローズアップされている。現在、猛烈な勢いで絶滅の危機に瀕している生物を保全するためには、個体群生態学、特に個体群動態の考え方が不可欠である。なぜなら、種の喪失が地域個体群の消滅によって起こることを考えれば、この問題は、低密度下における個体群の存続のメカニズムにはかならないからである。とは言うものの、これまで個体群動態論は、害虫や害獣の密度管理の要請によって発展してきた経緯があり、そのため、高密度個体群の「数をいかに減らすか」という問題にもっぱら関心が向けられてきた。さらに、調査に技術的な困難がともなうことも相まって、低密度個体群の問題はこれまでの関心の対象外であり、その存続のメカニズムに至ってはまだまだほとんどわかっていない。しかし、個体群動態を総合的に理解するためにも、「個体群がいかに低い密度レベルで存続するのか？」という問題を避けて通れないことは言うまでもない。

一方、個体群動態の空間的な側面は、人為的な環境攪乱に伴う生息場所の断片化による個体群の消失と存続のプロセス、つまり「メタ個体群動態」として注目を集めている。個体の移出入によって空間的に結びついた地域個体群から成るメタ個体群の存続については、消失した地域個体群の再建を促す要因である再移入に対して、地域個体群間の距離が大きな制約を課していることが指摘されている。

個体群生態学の新たな動きは、階層間のインターフェイスや生物多様性の保全に関する問題にとどまらず、従来の個体群動態研究が目指してきた長期的な時系列データに基づく個体群調節をめぐる最近の解釈にも見られる。個体群の長期的な変動データが蓄積されるようになると、計算機を用いた新たな解析方法の発展により、自然個体群における密度依存過程の普遍性がいよいよ確かなものになってきた。これまで密度依存性が検出できなかった原因について、TURCHIN (1995)は、「時系列データの不足と解析方法の問題」であると指摘している。「個体群は密度依存過程により調節されているのか？」という従来の呪縛からようやく解き放されて、個体群調節を産み出すメカニズムの解明に専念することができるようになっ

たのである。

本特集の目的は、個体群アプローチの新たな側面を取り上げることにより、現在大きく変わりつつある個体群生態学の現状を紹介することである。そのために、(1) 長期研究の意義、(2) 自然選択と群集研究における個体群アプローチの有効性、(3) 保全生態学の基礎としての個体群アプローチを主に取り上げた。変貌を遂げつつある個体群生態学の一端に触れることにより、認識を新たにしていただければ幸いである。

引用文献

- ANDREWARTHA H. G. & BIRCH L. C. (1954) *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press. Chicago.
- DARWIN C. (1859) *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray. London.
- GAUSE G. E. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins. Baltimore.
- LACK D. (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press. Oxford.
- LOTKA A. J. (1925) *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins. Baltimore.
- MALTHUS T. R. (1798) *An Essay on the Principle of Population as It Affects the Future Improvement of*

- Society*. Johnson, London.
- NICHOLSON A. J. (1954) An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2: 9-65.
- 大串隆之 (1992) 個体群から種間関係へ、「地球共生系とは何か」(安部琢哉・東正彦編), pp. 200-217. 平凡社, 東京.
- PARK T. (1937) Experimental studies of insect populations. *American Naturalist* 71: 21-33.
- PEARL R. (1927) The growth of populations. *Quarterly Review of Biology* 2: 532-548.
- STILING P. (1988) Density-dependent processes and key factors in insect populations. *Journal of Animal Ecology* 57: 581-593.
- STRONG D. R., LAWTON J. H. & SIR SOUTHWOOD R. (1984) *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- TURCHIN P. (1995) Population regulation: old arguments and a new synthesis. In: *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis*. (eds. N. Cappuccino & P. W. Price), pp. 19-40. Academic Press, San Diego.
- VOLTERRA V. (1926) Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118: 558-560.