RISMI 勉強会 2017 年 4 月　生態学入門 9 「個体群の成長」

「正月にネズミのつがいが子を 12 匹産む。そして親と合わせて 14 匹になる。このネズミは、二月に子ネズミがまた子を12匹ずつ産むため、親と合わせて98匹になる。この様に、月に一度ずつ、親も子も孫もひ孫も月々に 12 匹ずつ産む時、12 ヶ月でどれくらいになるかというと、276 億 8257 万 4402 匹となる。」（塵劫記）

個体が大きくなったり成熟に向かうことを「成長」と言うが、個体群生態学においては、ある個体群の個体数が増えることを「成長」という。生物は子孫を残して数を増やすが、繁殖力が強いネズミであっても、個体数が増加し続けることはあり得ず、やがて増加にブレーキがかかるようになる。

個体群の成長

上記のネズミ算は、１つがいが６つがい分の子を産み合計７つがい 14 匹に、それぞれのつがいが次世代でも同じことを繰り返すので $7 \times 7 = 7^2 = 49$ 組＝98 匹、$7 \times 7 \times 7 = 7^3 = 343$ 組＝686 匹となるので、

個体数＝（最初の親のつがい数と子のつがい数の合計）^{繁殖回数}×１つがいの個体数

＝$(1+6)^{世代数} \times 2 = 7^{世代数} \times 2$

と表される。細菌の場合、基本的に無性生殖なのでつがいをつくらずに２倍に増えているので、１個体が２個体に、それぞれがまた２個体に、と繰り返すので

個体数＝$2^{繁殖回数}$

となる。ネズミ算に比べると１回の繁殖による増え方は小さいが、20 分に１回分裂したとすると 12 時間後の個体数は、2^{36}＝687 億 1947 万 6736 個体となり、ネズミ算どころではない。

これらの式には累乗（指数）が入っているので、いわゆる指数関数となっている（子の指数関数を一般化すると、図中の微分方程式として表される）。しかし実際には親の世代も子の世代も被食や病気、寿命などによって死亡するし、エサや生息環境などの資源が枯渇・劣化するため増殖率が維持できなくなるため、個体群の成長はいずれ止まることが知られている。これを数式に表したのが**ロジスティック式**である。図中の式において、N は個体数、ｒは増加率、K は環境収容力である。

環境収容力とは、その環境に生物が持続的に生息できる最大数で、理論上のものである。環境収容力 K が大きく、個体数 N が少ないと N/K は小さくなるので（1-N/K）は１に近くなり、本来の増加率は維持される。ただし個体数が少ないためある時間経過による個体数の増分 dN/dt は小さい。逆に N/K 比が１に近くなると（1-N/K）はゼロに近くなるため増加率は発揮できず個体数増加もゼロに近くなり、個体群の成長が止まることが表されている。結局、N/K 比が中間ぐらいのところで最も個体数の増分が大きくなる。

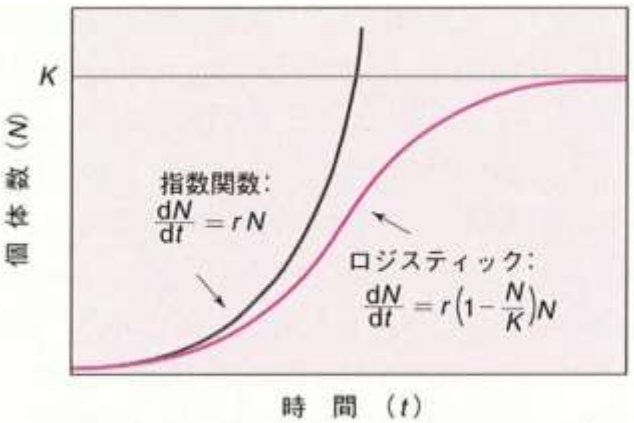


図 7・1　指数関数的な増加とロジスティック式

この理論式であるロジスティック式は、実験環境下におけるショウジョウバエや細菌類の増殖でよく適合することが知られている。ショウジョウバエは、最初はゆっくりと増え始める、ある時から増加率が急激に上昇、その後増加にブレーキがかかって個体数が安定している。個体数が多くなると繁殖力や生存率に影響が現れたものと考えられる。

サンゴの被度上昇でもロジスティック式に似た変化が見られる。右下の図は、ミドリイシ優占群集での事例であるが、群集の回復初期は低被度状態が長く続くが、被度が 30～40%程度になると、急速に成長速度が上昇している。図の事例ではオニヒトデや白化現象により、サンゴ群集が回復途上で壊滅状態になってしまったが、大きな攪乱がなければ、その後大きくなったサンゴ同士が接触することで成長率は鈍化していったはずである。

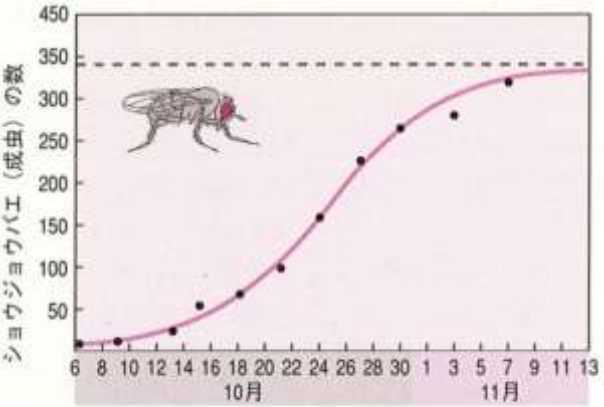


図7・2　ロジスティック式によく適合した個体数変化を示している実験室内で飼育されたショウジョウバエ

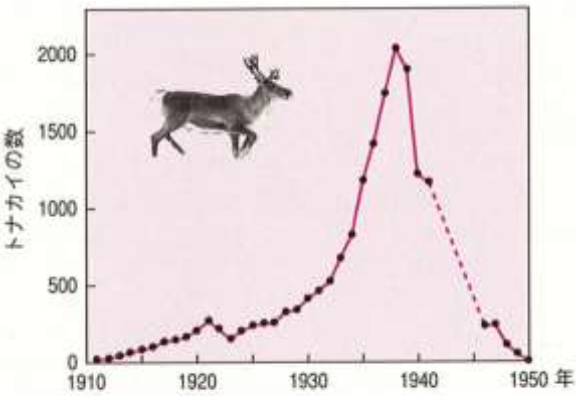
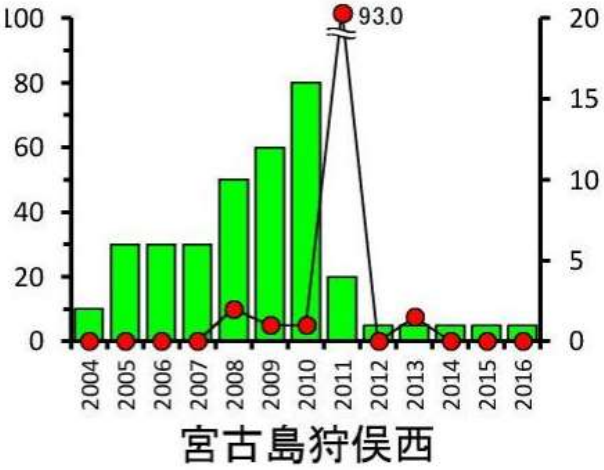
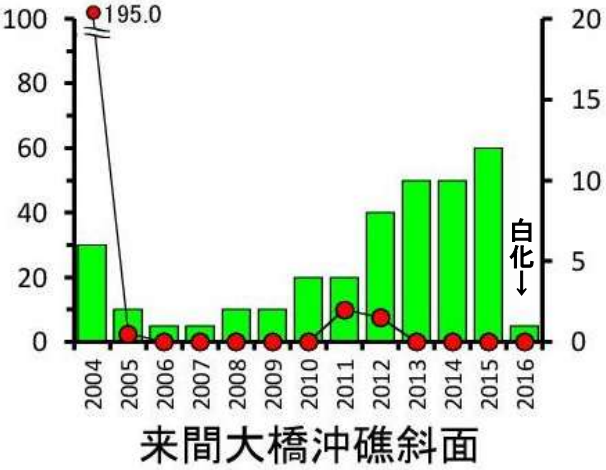


図7・3　アラスカ沖の無人島に放されたトナカイの個体数の変化





サンゴの被度（棒グラブ、縦軸左、%）とオニヒトデ密度（折れ線グラブ、縦軸右、個体数/2500 ㎡）。

実際の自然界ではロジスティック式に当てはまる、もしくはそれに似た個体群の変動を示す事例は少ない。上の図は無人島に放されたトナカイの事例である。この島にはトナカイの競争相手となる鹿類はおらず、捕食者もいなかった。トナカイは、はじめ指数関数曲線に沿うように増加したが、その後個体数は安定せずに急激に減少した。食物の食い尽くしが原因とみられ、ロジスティック式のパターンは見られなかった。

この式には、世代による繁殖力に差がないことや、環境収容力が一定であることな

ど、話を単純化するための仮想的な前提条件があるためである。生態学ではロジスティック式の原理は正しいとみなされているが、複雑な自然条件下では再現が難しく、様々な発展型の数理モデルが提唱されている。

なお、条件が良ければ高い増加率を生かして爆発的に増えるような繁殖戦略をもつ生物は**ｒ戦略者**（細菌や昆虫など）、増加率は高くないが環境への適応力が高く、常時、環境収容力の上限に近い個体数を維持する繁殖戦略をもつ生物を**Ｋ戦略者**（ほ乳類など）という。

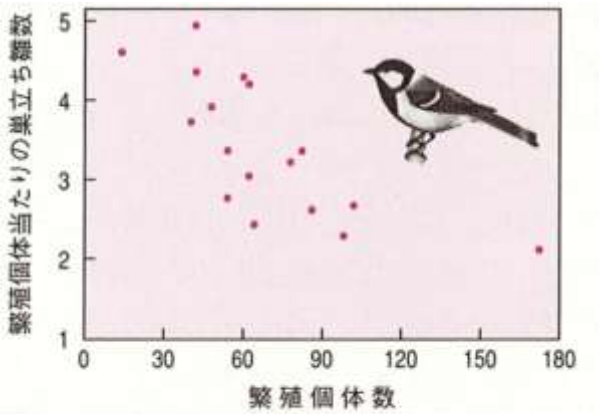


図７・４　オックスフォードのシジュウカラの繁殖個体数と１個体当たりの巣立ち雛数の関係

種内競争と密度効果

資源は有限なので、個体数の増加と共に１個体が利用できる資源は減少する。資源が十分にあるうちは良いが、少なくなると個体間の競争が生じる。競争の結果、死亡したり子孫を残せない個体も現れるし、場合によっては共倒れになる可能性もある。個体数が増加して、生息密度が高くなると競争が激しくなるので、個体群の増加率に歯止めがかかるようになる。このような個体数密度の上昇が個体数の増加に与える負の影響を**密度効果**という。密度効果は、出生数、死亡数、移入数、移出数の４要因を通じて現れる。

右上の図は、シジュウカラの繁殖個体数と、巣立ちヒナ数の関係で、個体数密度が上昇すると巣立ちヒナ数が減ることを示している。個体数密度の上昇によって、ヒナに与えるエサ資源を巡る競争が激しくなり、繁殖成功率が低下したためと考えられる。

植物の密度効果と自己間引き

植物個体群では、密度効果に関する２つの法則性がある。植物は移動できないので密度効果が強く働き、高密度では成長速度が遅く、個体サイズも小さくなり、枯死個体も増える。そのため農業では作物が一定の密度以上になると、密度の高低にかかわらず重量ベースでの収量はほぼ同じになることが知られており、**最終収量一定の法則**とよばれている（商品価値は別問題）。

もう一つは、**自己間引きに関する 3/2 乗則**である。高密度の個体群では、成長に伴って枯死する個体が生じ（自己間引き）、密度そのものが低下する。アガサを用いた実験では、枯死個体が残したスペースを使って生残個体の重量の増加し、密度と個体重量の間には－3/2 乗となる比例関係が認められた。体積は体長の３乗比（縦×横×高さ）であるのに対し、面積は２乗比（縦×横）であることから－3/2 乗比が説明される。

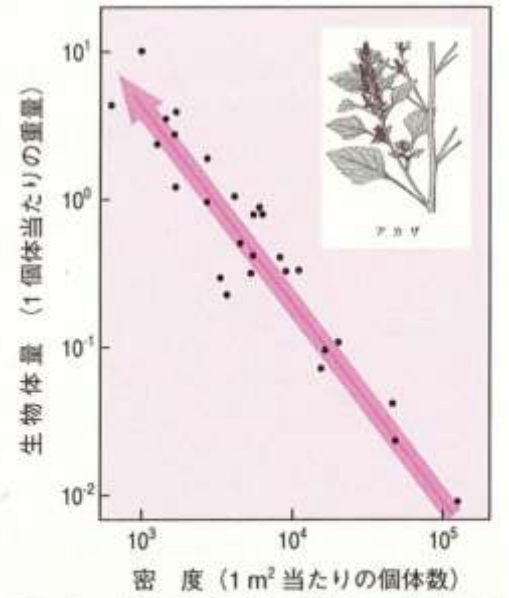


図７・６　植物集団の自己間引き　高密度で発芽したアカザ個体群は，枯死した個体が残したスペースを残存個体が占めた結果，密度の減少に伴って個体重が増加し，対数で表した密度と個体重は傾きを－3/2とする直線関係を示した．

サンゴの被度グラフを除く図の出典：日本生態学会編（2004）生態学入門