

鳥類群集生態学研究の歩みと成果

日野輝明 (名城大学農学部)

群集とは、ある空間に生息する複数種の個体群の集まりのことであり、生態学は、生物とその環境との相互関係についての科学である。群集生態学をハッチンソン (G. E. Hutchinson) の言葉を借り定義するならば、「なぜその場所にはそれほど多くの種が存在するのか」をその環境要因から明らかにする学問となるだろう。環境要因のとらえ方によって、群集の研究には大きく分けて2つのアプローチがある。1つは、群集全体の特性である種の数や構成を決めている要因を、生息環境の種類や構造、安定性、生産性などなどの外的な要因から明らかにしようとする外的アプローチである。もう1つは、生物群集を構成する種の形質の違いや種間での競争的あるいは協力的関係などの内的な要因からその共存機構を明らかにしようとする内的アプローチである。

外的なアプローチによって生物群集の研究を行うためには、まずさまざまな環境に生息する生物種の数とそれぞれの種の個体数が定量的に調べられなければならない。鳥は他の動物群集に比べると、姿やさえずりを野外でも直接とらえることが比較的容易なために、欧米では古くから多くのセンサス調査が行われてきた。しかしながら、国内で鳥類群集の定量的な調査が行われたのは、1950年代の初めに湖沼の水鳥で行われた羽田 (1952. 陸水学会誌 16: 96–105) が初めてである。陸地の鳥ではさらに10年ほど遅れ、森林では Uramoto (1961. *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 3: 1–32)、草原では中村 (1963. *山階鳥研報* 3: 32–55) によって初めて行われている。その後、全国各地のさまざまな環境における鳥群集のデータが蓄積されるようになり、群集構造の類型化 (由井 1976. *山階鳥研報* 47: 1–26 など)、長期的変化 (安田ら 2005. *日鳥学誌* 54: 86–101 など)、地域間比較 (Hino 1990. In: *Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities*. SPB Academic Publishing など) などの総合的な解析に用いられている。

1980年代にはいると、鳥の群集構造と生息環境の構造との一般的な関係を解析する研究が外的なアプローチとして数多く行われるようになった。例えば、森林の鳥群集については、鳥の種数と森林面積との関係 (樋口ら 1982. *Strix* 1: 70–78 など)、森林構造との関係 (小林・藤巻 1985. *鳥* 34:

57–63, Hino 1985. *Oecologia* 65: 442–448 など)、樹木率との関係 (平野ら 1985. *Strix* 4: 33–42 など) などである。これらの研究は、マッカーサー (R. H. MacArthur) の資源をめぐる種間競争による平衡状態を仮定した種多様性理論の影響を受けたものである。欧米では1960年代から1970年代にかけてこの理論に基づく群集研究が全盛期を迎え、理論から予測されるパターンの発見に研究者の関心は集中していた。鳥群集と環境構造との関係の研究もその流れの1つであり、国内でも遅ればせながらそのような研究が行われるようになったということになる。

しかしながら、1980年代というのは、欧米ではすでにマッカーサーの群集理論をめぐる論争がさかに行われていた時期である。主要な論点は、理論が仮定している平衡状態は実在するか、種間競争は重要か、一般的なパターンは本物か、といった問題についてであった。例えば、種数–面積関係のような群集のパターンは、ランダムな種の置き換わりだけで説明できる場合があること、捕食、寄生、相利といった種間競争以外の相互作用や物理的環境の変動が群集形成に重要な役割を果たしていること、群集の構造は絶えず変化しており、非平衡の状態である場合が多いこと、群集のパターンやその形成要因は、時空間的な変異やスケールの違いの影響を受けることなどが、理論面でも実証面でも次々に明らかにされていた。そのような影響もあって、1990年代後半になると、国内での鳥類群集研究の外的なアプローチとしても、ランドスケープ構造 (Natsuhara & Imai 1999. *Biodiv. Conserv.* 8: 239–253, Yamaura *et al.* 2006. *Ecography* 29: 827–834 など)、系内外の資源変動 (Nakano & Murakami 2001. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98: 166–170)、台風や洪水などの自然攪乱 (Seki 2005. *Ornithol. Sci.* 4: 117–128, Murakami *et al.* 2008. *Basic Appl. Ecol.* 9: 762–770 など) などの影響が定量的に調べられるようになり、現在では欧米との研究のレベルの差は解消されている。

ここまで述べてきたように、生物群集に対する外的なアプローチによる研究は、欧米で先行する研究を追随する形で進められてきたが、内的アプローチに関しては様相が少し異なっている。というのは、独自の群集観にもとづく独創性の高い研

究が2人の研究者によって半世紀以上も前から行われてきたからである。その1人が、1950年代から1960年代にかけて、内水面に生活する雁鴨科鳥類の採食型と群集に関する一連の研究を行った羽田健三である（羽田 1961. 信州大学農学部紀要 11: 116-178 など）。長野県下を初めとする国内各地の湖におけるカモ類の群集構造が湖生産性と外敵からの安全性によって異なることを明らかにし、その違いを種間の採食型の違いから解明を試みた。羽田の定義する「採食型」とは、エルトン（C. Elton）によって提示された食物連鎖上の生態的地位（ニッチ）の概念（すなわち餌、採食の場所や様式）にくわえて、消化器官や外部形態、社会的順位にともなう干渉や、群れ形成をもたらす誘引などの種間の相互作用、さらには外敵に対する反応も含めた幅の広い概念である。個々の種の生活様式を基本に適応進化の視点から群集の構造を捉えようとする羽田の考え方は、1960年代から1980年代にかけて、森林の鳥群集について独自の群集観を展開した中村登流の「適応空間」の概念に引き継がれているように思われる。中村（1988. 『森と鳥と』. 信濃毎日新聞社）は、鳥の体の構造と環境構造との間に介在し、そこで行動を実行しうる場を、それぞれの種の「適応空間」と定義する。したがって、鳥は種特有の適応空間をもつため、その適応空間を作り出す微細構造を数多く含む森林に多くの種が生息できることになる。

すでに述べたように、欧米では1960年代から1970年代にかけて、マッカーサーの群集理論に基づく研究が全盛期の時代である。内的アプローチとしては、資源をめぐる種間競争による平衡状態を仮定したニッチ理論に基づいて、多くの研究者が種間でのニッチの差異や重複のパターン発見に取り組んでいた時期である。後に論争で批判されることになるのは、この時期の群集研究は種間競争を重視しすぎたために、個々の種の食物連鎖上の相互作用や適応進化の視点が欠けていた点である。このようなアプローチは、群集理論をめぐる論争を経た1980年代後半になって、群集形成のプロセスに焦点をあてるメカニスティック・アプローチとして注目されることになる。羽田と中村の両氏の研究の独創性は、まさにこのアプローチを欧米での研究の時流に左右されることなく、そのような視点が必要とされるずっと前から追求しつづけていた点にある。惜しむらくは、彼らの群集観が必ずしも定量的なデータで示されなかった

ことであり、かつ英語で書かれなかったことであろうか。

国内での内的アプローチによる群集研究の数自体は多くないが、メカニスティック・アプローチによる研究が主体となっているのは、羽田と中村の例からも分かるように、我が国の伝統的スタイルだと言ってよいかもしれない。Uramoto (1961) は、鳥類群集を食物連鎖の中で位置づけるために、鳥による餌の消費量を実験室で実測し森林の鳥類群集全体の餌の消費量を推定した。シジュウカラ類の群集構造については、中村の研究（1970. 山階鳥研報 6: 141-169 など）と同時期に行われた小笠原による研究（1970. 山階鳥研報 6: 170-177 など）がある。この研究では、混群の研究においてさえ種間によるニッチの差異が盛んに調べられていた中で、種間の誘引によるニッチの類似が定量的に示されている点で特筆すべきである。最近では、草原の鳥群集の構造を個体間の相互作用とハビタット選好性から明らかにした研究（Mikami & Kawata 2002. *Ecography* 25: 200-214）、資源の分布や変化に対する群集構成種の反応を調べた研究（Murakami & Nakano 2001. *Ecol. Res.* 16: 913-923）、混群の行動生態学的研究（Hino 1998. *J. Avian Biol.* 29: 17-24）などをあげることができる。

生物多様性の保全の重要性が高まるなか、生物群集の研究は基礎と応用の両面からその必要性は今後ますます高まっていくにちがいない。地球温暖化や環境汚染、開発による生息地の消失や分断化、外来種の導入、資源の乱獲、大型草食獣による植生改変などが鳥類群集の多様性に及ぼす影響とそれに基づく将来予測など取り組んでいくべき課題は多い。一方で、鳥は群集を構成する種の間だけでなく、捕食者として、種子散布者や花粉媒介者として、あるいは環境改変者として、他の分類群の生物ともさまざまな相互作用のネットワークによって結ばれている。したがって、鳥群集を生物群集から取り出して解析していただくだけでは、生物多様性の保全にはつながらないであろう。同様に、個体—個体群—群集—生態系—ランドスケープという生物の階層レベルの中から、群集のレベルだけを取りだして解析していただくだけでは、生物多様性の理解にはつながらないであろう。今後は鳥類群集生態学の枠にとらわれない異なる生物システムや時空間のスケールにまたがった長期的、広域的、分野横断的なアプローチが望まれる。