

11・5 ニッチを再構築する

古典的ニッチ概念とルウイントンのニッチ概念のどちらかを選ばなければならぬとすれば、我々は間違いなくルウイントンの方を選ぶだろう。生物と環境の相互関係に関する彼の主要な論点には、確かな根拠がある。さらにニッチに関する彼の見解は、いくつもの特定の生態学上の問題を考えると、かなりもつともらしく思われる。彼のニッチ概念の有用性を示す実例として、ある有名な難問に対するエルドリッジのアプローチを取り上げよう。その難問とは、熱帯と温帯とは種の数が違うというものである。一般に熱帯の生息地は温帯の生息地と比べると種が多様である。それはなぜだろうか。熱帯の生息地の方が、種を生みだすエンジンが高速回転しているのだろうか。それとも熱帯の生息地の方が、新しく生まれた種が減りずに生存しつづけることが多く、その結果が種の数に反映されているのだろうか。

エルドリッジはルウイントンのニッチ概念を用いて、種の多様性は生態的不変性、つまり環境の単純さなし予測可能性によって説明されるという仮説を検討している(Eltridge 1995)。熱帯には季節変化がほとんどなく、この安定性のおかげで生物は特化した生活を行うことが可能になる。というのも熱帯では、物理的变化(気候の不均質性)によって、生物が多様な温度・湿度条件に対応して生存できるよう強いられることがないから

にとつて複雑な環境を生みだす。熱帯の生物多様性に関するこの説明が正しいかどうかはもちろん我々の与り知るところではないが、この仮説についての以上の検討から、ルウイントンの考えが有益なものであるということが分かる。

とは言うものの、ルウイントンの見解が過度に懐疑的であるのも確かだ。古典的なニッチ概念、生態系概念にも何かしら正しいところがあるように思われる。経験的に分かっているのは、絶滅の後、だいたいいたような生態群集が新たな構成種によって再形成されるということだ。またかなり離れた別々の場所に、だいたいいたような生態群集が見られるが、この場合もそれぞれの群集で構成種は異なっている。事実、鳥類を見れば、異なる適応放散から目を見る類似性が生みだされている。新世界のコンドルと旧世界のハゲワシは、近縁種ではないにも関わらず、とてもよく似ている。オーストラリアの鳥類種の多くは、北半球の種とかなり似ており、この事実は名前に反映されている。オーストラリアのヒタキ(Flycatcher)、ムシクイ(warbler)、マンサザイ(wrens)、カササギ(magpies)は、北半球での対応する鳥とそれほど近縁なわけではないが、しかしそれらは身体的にも行動的にも多くの類似点を持っている。様々な群集に、機能的類似性、つまり類似した役割があるという考えにはやはり何かしらもつともなところがあると思われる。

我々の考えでは、一般性の観点から見て、ルウイントンのニッチ(ニッチ次元は特定種の生活史に関する我々の知識によって決まる)と古典的ニッチ(これは特定タイプの群集における役

だ。したがって熱帯の生物は制約なく特化し、その結果基本ニッチをより細分化できるのだ。

熱帯は非常に安定しているので、種はより特化し、生息地のパラメーターにより細やかに焦点を合わせることが可能になる。生態学的に言えば、熱帯の種には、自身の生息地をより細やかに感知する傾向がある。ステイブンスが提出しているのは、実は、熱帯にはより多くの「ニッチ」があるという主張の「バージョン」なのだ。(Eltridge 1995, 163-64)

というわけで、熱帯には利用可能なニッチがより多くあるが、これは種がニッチ空間を「感知」するからに他ならない。不変性に対する生物の応答が、それらのニッチ——ルウイントンのニッチ——を生みだすのだ。ここでは熱帯の群集が多くのニッチを提供し、その結果祖先種が生態系内の細分化された役割に特化できるようになると考えるかわりに、生物の応答がニッチ構造を作りだしたと考えることができる。この考え方によると、極めて安定した環境、つまり変化のない環境では特化が起こりうる。安定した環境や継承のなされ方が微妙に異なれば、どのような特化形式が選択されるかも変わってくるだろう。それゆえ、熱帯雨林における生命の多様性には、特化を可能にする生態的安定性によって生みだされるものがある。そして、いったん系統的に複雑な群集が発達すると、その群集自体が他の生物

割である)の中間にあるようなニッチの説明を作り上げることが、解決策になるかもしれない。我々はニッチ次元を、考察の対象となつている種からではなく、その種が属するより大きなクレードから抽出できる。こうするとルウイントンのジレンマは回避される。我々はニッチ次元を、群集タイプごとにきつぱりと選択する必要はないが、しかし種ごとにはあらかじめ選択する必要もない。ウルバの事例を使ってこの考えを例証しよう。ウルバは大進化の研究において、ジェネラリストのインバラ・クレードを、そのスペシャリストの姉妹グループ、つまりヌーとその近縁種グループと比較している。インバラ・クレードには少数の種しか存在しないが、それらの種はどれもジェネラリストで、長い間存続している。ヌー・クレードはスペシャリストで、種も豊富だ。これらの姉妹グループ内での継承のパターンには、生態上の特徴も含まれている。したがって、ウルバが主張するように、「広範囲で見ると、生息地の特殊性という要素は継承可能であり、何百万年も続くクレード全体の特徴でありうる」(Vrba 1995, 17)。

ウルバが正しければ、我々は、多くの種を含むグループに共通した一組のニッチ次元を特定でき、そうして特徴付けられたニッチ空間の現実の占有種を、可能な占有種と比較できる。いるはずのヌーがいまいちということがあるのだろうか。もしかするとこの類いの比較は、これら二つの姉妹グループがとる異なる進化戦略、つまり一方で特化と細分化、他方で生態的な汎用性を説明する手がかりとなるかもしれない。アメリカムシクイ

に関するマッカーサーの有名な論文(McArthur, 1958)によれば、アメリカムシクイの「五つの」種は、どれも同種の樹木で採餌を行うが、しかしそれぞれが樹木の異なる領域で採餌する。この事例はここで一般的な見取り図に上手く当てはまるように思われる。というのも、共通のニッチ次元の集合によって、このクレード内の様々なニッチが記述されているからだ。

したがって我々は、進化には歴史と選択があるということに反対するのが間違いであるのと同様に、生態には歴史と群集構造があるということに反対するのは間違いだと考える。もしこの歴史的なニッチ概念が擁護できるなら、空のニッチ——これは特定のクレードと相対的に決まる——という考えは、空虚なものではない。10・7節で我々は、経験的適応主義は次のように考えていると示唆した。すなわち、歴史的制約と発生的制約はクレード内で比較的一定であり、それゆえ、それらの制約はしばしば固定された背景条件として扱うことができる。我々が今示唆しているのは、クレードの生態に関する同様の考えだ。オーストラリアのヒタキは、種ごとに様々な仕方、環境を活用し、生活している。しかしこれらの相違は、同じ一組のニッチ次元内での変異なのかもしれない。関係する環境の特徴（地被植物の量、樹冠の密度、無脊椎動物の豊富さ）は、あらゆる現存のヒタキを通じて一定であり、長い進化の時間を通じて比較的ゆつくりと変化する。したがって、特定の森林群集を調べると、空のニッチや、ほとんど防御されていないニッチ、二つ以上の種に分配されてきたニッチを特定できるかもしれない。

我々の提案が上手くいくのは、あくまでこれらが典型例ではなく例外的な事例である場合だけである。

本章の冒頭で我々は、生態と進化の密接な結びつきを確認した。群集は分類群から作られ、その分類群は進化的産物である。これらの群集は、進化的変化が生じる局所環境を形成する。しかし、この局所環境に関する我々の考えは変化してきた。群集を表現するにあたっては、エルトンのモデルに従って、つまり、物理的に類似した環境下におけるかなり安定した連動するニッチのネットワークとして表現するのが一番よいというのは疑わしい。むしろ群集の構成には、偶然と継承と生態的機会のそれぞれが絡みあって関係しているのだ。そしてこの場合、分断説をとる生物地理学者が言ったようにに、継承がしばしば中心的な重要性を持つだろう。さらに継承は、どの生態的機会が関係しているのかを特定するのにも役に立つ。重要なニッチは特定クレードのニッチである。（北クイーンズランドとニューギニアの間に位置する）トレス海峡諸島には、オオトカゲのニッチやオオコウモリのニッチは存在するが、ジェネットやジャコウネコ、それらの近縁種のニッチが——何か意味ある仕方——存在するということはない。関係するニッチ空間は、生態学的なタイムスケールでの局所的な移住と生存のパターンの説明に役立つ。また、そのニッチ空間は、進化的タイムスケールでは、局所個体群に我々が見いださうる適応の決定に役立つ。この見解では、例えばトレス海峡諸島にある小型肉食動物ニッチといった概念は役に立たない。オオトカゲとタカの違いは極め

しかしこれらのニッチはクレードと相対的にしか特定できない。その地域の全体的な生物地理によって、群集内の関係するクレード、それゆえ関係するニッチ構造が決まる。オウムニッチは、オーストラリアの森林地帯における群集構造の説明には関係するが、北アメリカの森林地帯におけるそれとは無関係である。

ここで重要な問題の一つは、生態的に不変なクレードが生命樹のどの程度深いところまで及んでいるかを確定することである。分類群のニッチを決める次元は概して保守的で、樹の深いところから継承されるのか。それともそれらの次元は概して浅いのか。もし浅いのなら、進化的変化は単に古い生態的次元の値を変更してではなく、しばしば新しい次元を作りだしていることになる。これらは経験的な問題であり、答えはグループごとに違ったものとなるはずだ。例えば、ネコ科は顕著な均質性を持つクレードであり、あるネコ科に属するニッチ次元は、他の大部分のネコ科にも関係するためらいなく主張できよう。ガラパゴス島のダーウィンフィンチ類——その中にはかなりフィンチらしくない生活様式を持つものがあると思われる——については、我々はそれほど確信をもって同じことを言えないだろう。さらに個々のケースを見れば例外もたくさんあるだろう。クレード、特に、古くて多くの種を含むクレードでは、関係する環境特徴の生態的保守性は、完全なものではないだろう。パンダと、パームナッツを食べるアフリカヤシハゲワシはどちらも、自身が属するクレードの他種とかなり異なっ

て重要である。果実食ニッチといったものもない。しかしオオコウモリ(Fruit bat)ニッチや果実食のハトニッチ、そしてヒクイドリだけがぼつんという果実食大型走鳥類ニッチならあるのだ。このような観点からは、適応放散はどのように考えられるべきなのだろうか。例えば、東アフリカの湖水系におけるシクリッドの目を見張る放散を考えよう。これらの湖の性質は間違いなく、この適応放散において重要な役割を果たしている。これらの湖は広大で変化に富み、その湖岸線には局所的な不連続部が多く見られる。しかし系統の性質もまた重要である。オスはなわばりを作り、生息場所を広げることほとんどない。さらに、無名のベースモデルシクリッドの顎のデザインは極めて冗長で、そのシクリッドは、口顎とは機能的に分離したもう一組の顎を持つている。したがって、湖は系統に対してたくさんの異なるニッチをずらりと並べてみせるが、それは、その系統が当の湖環境に応答したからこそなのである。シクリッドの系統とは独立に、それよりも前から存在していた湖の構造も重要である——どのような湖でもそうした適応放散が引き起こされるといえるものではない。しかし、湖水系の特徴がシクリッドの生態的・進化的パターンに関係づけられるのは、系統の特徴によつてなのである(Goldschmidt, 1960)。

11・1節で我々は、ソーバーの源泉法則と帰結法則に言及した(Gohar, 1984)。源泉法則は生態学の担当である。本節の見取り図では、源泉法則は完全な一般性を持たないだろう。源泉

法則は、群集における因果役割ごとにきつぱりと特定されるというのではないだろう。しかしもしニッチ次元がクレードの深部からかなり忠実に継承されるならば、源泉法則は必ずしも完全に局所的になるわけでもない。上手くいけば、生態学理論と進化理論が中程度の一般性を持った源泉法則を提示する望みはある。生態学や進化論のモデル構築においては、現実性や詳細さ、大局性の間に、よく知られたやっかいなトレードオフ関係がある。中型肉食動物に関する大局的で一般的な原理を期待することはできないだろうし、ましてや大局的でなおかつ詳細な原理など望むべくもない。とはいうものの、例えば、オーストラリアのオオトカゲ個体群ごとに新たな源泉法則が必要かというところではないかもしれない。オオトカゲニッチに関して、大局的でありかつ適度に詳細な源泉法則があるかもしれないのだ。

11・6 未完の仕事

生態学が提起する概念的な問題は、進化論が提起する概念的な問題のように熱心には論じられてこなかった。本章で我々は、ニッチ概念に焦点を合わせ、それを当て馬にして進化と生態のつながりを探求してきた。もちろん生態学には注目に値する問題が他にもある。生態学の哲学における未完の仕事の広がりを示すために、二つの興味深いまったく未解決の問題を指摘して本章を締めくくろう。

は、我々の関心がユーカリの立ち枯れが及ぼす影響にある場合と、ウサギカリシウイルスが及ぼす影響にある場合とで、別様に画定されるかもしれない。群集の境界は、ひとたび関係する因果的要因が特定されれば、(もちろん精密ではないにしても)客観的であるかもしれない。だがたとえそうだとしても、宇宙人生態学者が、我々が識別するのと同じ群集や群集タイプを識別するかどうかは明らかではない。

第二に、生態学理論をテストするスケールの問題がある。事実これは生態学者自身を最も悩ませてきた概念的問題である。彼らの悩みの一因はカール・ポパーに対する行きすぎた敬意にあると思われるが(10・6節)、それと同時にそこには間違いなく本物の問題もある。第一に、群集の詳細が重要である場合には、ある事例から他の事例への一般化の問題が明らかに生じる。第二に、特にピムが論じたように、実践的な実験のスケールは説明関心のスケールと上手く一致しない。生態学者は、理論的にも実践的にも、生態系やさらに大きな単位の生態に関心を寄せてきた。オーストラリアからウサギを排除するかどうかの議論のなか。固有種であれ外来種であれ、現在主としてウサギを食べべている肉食動物が、ウサギより数が少なくより脆弱な在来種に乗り換えて、悲劇的な結果をもたらされるのだろうか。生態学者が実行し制御できる実験は、より短い時間枠、さらにより小さな空間的スケールでのものだ。それゆえ生態学者は常に、自身の理論をテストする際に四苦八苦しているのである。

第一に、生態学における単位の本性はかなり問題含みのものである。本章で我々は、生物群集について、それが自然の中に実在する単位であり、認識可能なものだということがあたるか明らかであるかのように、特に深く考慮せずに書いてきた。だが熟考してみると、これは正しくないかもしれない。小さな島の群集を認識するのは簡単だし、その他にも、例えば高木限界から亜高山帯へのシフトなどは同様に比較的是っきりした境界である。しかし他の生息地のシフト、例えば「樹木の密集度が低い」閉鎖林から「密集度の低い」高木林地への変化や、高木林地から草地への変化はかなり滑らかである。さらにそのような群集のメンバーは確定的とは言いがたい。例えば、森林にひよっこ立ち寄り、少しの間止まり木にとまっていく鳥は、その生態系の構成種なのか、それともそれを通り過ぎていく放浪者なのか。そのうえ、単位(つまり群集)は、生態学者による調査のあり方によって変化するように思われる。ある目的のためには、排水系の上流全域が生態学的単位であるかもしれない。他の目的にとつては生態学的単位は一本の樹かもしれない。おそらくこの問題は、群集の客観的な存在を損なうものではないだろう。群集の境界に作用するあらゆる因果的要因に対して同じ仕方でも群集の境界を画定する必要はない。人間の生活圏においてどこからが郊外なのか、その境界は目的ごとに異なりうる。地方自治体の目的にとつての郊外の境界は、学校組織の目的にとつての境界やバス輸送の目的にとつての郊外の境界とは異なるかもしれない。同様にオーストラリアの森林群集の境界

(藤川訳)

* 本書の文献表では省略した参考文献

MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 30: 599-619.