

棲息場所選択と環境の評価*

アリジゴクの棲息密度についての実験的研究 (I)

まえがき

著者はさきにヒメアメンボ (*Gerris lacustris* L.) の野外集団の観察から、集団形成はまず好適棲息場所からはじまり、その場所が高密度となるにおよんで他への個体の移動分散が盛んに行なわれ密度の平衡が維持されるとともに、より条件の劣った場所の密度もその結果高められるにいたることをのべ、このようにして現われた好適棲息場所の密度の平衡状態は、閉じられたせまい容器の中での生れるものと死ぬものとの数の釣合いの上に立ったぎりぎり一ぱいの密度の平衡状態とは違って、密度の高さからいってもより低く、多分に融通性に富んだ、いわばより多く動物の心理的状态に支配される平衡状態であろうということのをのべた (森下, 1950)。しかしこれらの観察や推論が他の動物にもそのまま適用できるかどうかは、その時未だ明らかにされてはいなかった。以下にのべようとするのは、これらの問題の解決のための実験的な1つの試みであるが、上記の問題と関連して従来「好適棲息場所」「条件の劣った場所」などのあいまいな表現しかできなかつたそれぞれの棲息場所の価値を、量的に評価するための著者の新しい考えをともにのべることにする。特に最後の問題は、一般には異質的な環境を相互に比較するための共通の尺度の問題であり、そのような方法が一般的に可能となれば、生態学のみならず心理学や感覚生理学などの分野にも、新しい道を開拓することになるであろうと考えられる。著者の実験結果は今の所ではこの方法の可能性を示唆するにすぎないが、このような方面の開拓にいささかでも寄与することができれば幸いである。

材料および方法

実験動物としてはホシウスバカゲロウ (*Glenuroides japonicus* M'L.)¹⁾ 幼虫,

体長主として8~12mm程度のものを用いた。これらは数回にわたり比叡山釈迦堂ならびにその付近小堂の軒下および縁下に営巢中のものを採集し、いくつかの箱(35cm×45cm)に土砂を入れて飼育し、必要に応じて実験容器に入れた。飼育中は努めて1日1回クロヤマアリ(*Formica fusca japonica* MOTSCHULSKY)1頭、またはトビイロケアリ(*Lasius niger* L.)2~3頭をそれぞれ各個体の食物として与えるようにした²⁾。ただし餌の採集上その他の事情により2~3日給食できない場合もあった³⁾。

飼育および実験に用いた土砂⁴⁾は次の5種類である(表1)⁵⁾。

表1 飼育および実験に用いた土砂の粒度組成

土砂の名称 直径	土 砂				
	I	II	III	IV	V
mm	%	%	%	%	%
2.0~1.0	13.9	24.1	66.2	0.0	0.0
1.0~0.5	37.5	57.0	33.8	32.7	28.2
0.5~0.25	46.8	17.8	0.0	63.4	70.6
0.25>	1.9	1.1	0.0	3.9	1.2

上表のうちIは主として実験前の飼育に用い、実験にはII, III, IV, Vの石英砂を用いた。どの砂をどのように用いたかについては、それぞれの実験の説明の際にのべる。

実験は京都市郊外の著者の自宅で行ない、期間は1950年6月の終わりより10月半ばにわたった。ただし本篇における主要な実験は大体9月はじめより10月半ばにわたる間のものである。実験はすべて室温において行なったが、その温度範囲は6月終わりより8月終わりにかけては大体20~29℃, 9月はじめより10月半ばまでの間では大体17~26℃であった。

個体間の干渉

1. 干渉の仕方とその結果

アリジゴクの多くの個体を、同一容器の中に入れた場合に、相互間にどのような交渉が起こるか。今適当な厚さに砂をしいた容器の中央にこれらの個体をおくと、少時間の後これらはすべて砂中にもぐり、後向けに移動してやがてそれぞれの場所に営巢をはじめる⁶⁾。移動の際、しばしば1個体の通った溝を他の個体を通る場合が見られるが、後者が前者に追いつき衝突すれば、前者の大

表2 各区画内の巣(中心)数の頻度分布

実験容器(36×45cm)は36区画に分けられている

巣の数	a		b	
	区画の頻度	ポアソン分布	区画の頻度	ポアソン分布
0	9	16.1	3	9.0
1	25	13.0	18	12.5
2	2	5.2	13	8.7
3以上	0	1.7	2	5.9
計	36	36.0	36	36.1

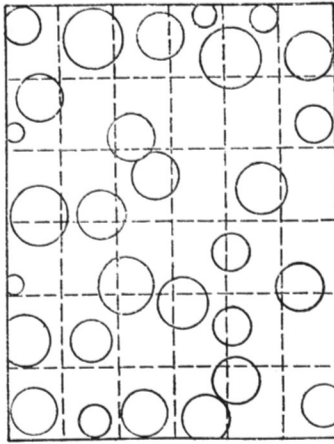


図1 容器(35×46cm)内における巣の分布

顎で後者ははさまれ、急に砂上にはね上って他の方向に逃れるのが普通である。たとえ通る道は違っても衝突が起これば多く衝突者が攻撃される。被攻撃者が巧みに逃れることができなければ、攻撃者の食物となるが、衝突頻度が大きくない限り、そのような場合はむしろ少ない。移動個体が他の個体の巣の縁まで来れば、斜面をそのまま下ることなく、方向を転じて巣の外縁に沿って他に移動する場合が普通であるが、時として巣の中心まで直進して巣の持主に攻撃されることもある。しかしこの際でも急に体を上方に反転させて逃れることが多い。しかしいずれにせよ、アリジゴクの営巣場所は他の個体の存在によって影響を受け、いくつかの巣がすでに存在する場合には、新しい個体はそれらの巣の間に残された場所を選んで営巣しようとする傾向を生ずる。この結果の1例は表1に示すとおりであって、これは6月25日採集のアリジゴクを35×46cmの箱(底に砂Ⅱを2cmの厚さにしきつめたもの)の中央に30頭かためて入れ、2日間放置した後、つくられた巣の位置を図示したものであって、図中の円の大きさはそれぞれ巣の大きさに比例させてある。いまこの箱を図のように36の区画に分け、各区画に巣の中心が見出される頻度を表示すると表2 aのとおりで、もし巣の分布が at random であるならば、近似的に Poisson 分布⁷⁾をなすはずであるにかかわらず、実測値と計算値とのくい違いは明らかに有意である⁸⁾。これは1区画1巣の頻度が、at random の場合よりはるかに多いためで各巣の間には互いに離れようとする傾向のあることを示している。標本分散 s^2 を計算して各区画の巣数平均値 \bar{x} と比較してみてもこ

の点は同じで、もしも巢の分布が POISSON 分布をなしていれば

$$s^2/\bar{x}=1$$

となるはずであるが、実際は $\bar{x}=0.8056$ に対し $s^2=0.2678$ で、その比は 0.332 となっている。8月15日箱の中の虫をとり出し新たに60頭を入れ2日後に調べた巢の分布でも、やはり同様の分布の一様化の傾向が見られる(表2b)⁹⁾。この時の s^2/\bar{x} の値は 0.375 である。要するにこれらの現象はアリジゴク個体相互間の反発性の存在を物語るものであって、梅棹(1949)の用語を用いればアリジゴクの個体間にはマイナスの干渉があるといえることができる。

2. 棲息密度と干渉

個体間の干渉の程度は棲息密度のいかんによってまた異なるであろう。表2のアリジゴクは、aでは8月15日までbでは8月30日まで、そのまま放置されたが¹⁰⁾、この個体群の中では共食いや新個体の人工的補充¹¹⁾による個体数の変化とともに、移動個体による巢の破壊と分布の攪乱が行なわれ、巢の数もたえず変化していた。このような巢の数と s^2/\bar{x} の値の関係を図示すると図2のとおりとなった。図2の各点は必ずしも相互に独立ではない点に問題はあがるが、一応この図から判断して巢の数が20程度までに減少してもまだ個体間の干渉は消えないと考えてもよいであろう。巢の数20の場合、巢をつくる個体1個体当りの平均面積は 80.5cm^2 である。この面積の大小と、個体間の干渉の程度の大小との関係はこれだけの資料からではまだ明らかでないが¹²⁾、その関係の仕方は恐らく砂の性質によって異なるであろうとともに、後述のごとく箱の大きさそのもの(たとい密度は同じでも)の違いによってもまた異なるであろう。

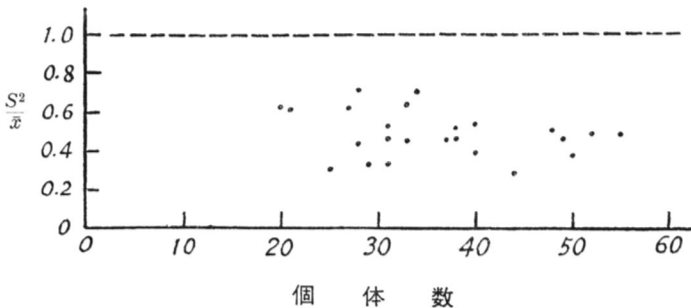


図2 容器(35×46cm)個体数と s^2/\bar{x} との関係

棲息場所選択と棲息密度

1. 実験方法

10.6×8.3×3.4cm の折箱に砂Ⅲおよび砂Ⅴを図3に示すように半分ずつ2cmの深さに入れたものを実験容器とした(砂Ⅲおよび砂Ⅴの間の境界には壁をつくらず、アリジゴクはいずれにでも自由に移動できる。以下砂Ⅲを「粗砂」、砂Ⅴを「細砂」と名づける)¹³⁾。このような容器を18個つくり、図4のような配列で棚にならべた。なお別に20×20cm、あるいはそれよりやや大きな数個の容器に、粗砂(砂Ⅲ)、および細砂(砂Ⅳ)¹⁴⁾を別々に入れ、実験前の飼育に用いた。なお特別のことでありをつけた場合以外は、実験容器には2mm目の金網をかぶせアリジゴクの脱出を防いだ。

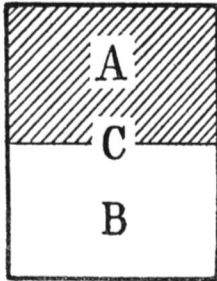


図3 実験容器
(10.6×8.3×3.4cm)
A……細砂(石英砂Ⅴ)
B……粗砂(石英砂Ⅲ)

ただし、「粗砂」、「細砂」という用語は、石英砂Ⅲ、石英砂Ⅴの、相対的な“粗細”を示しているにすぎない。

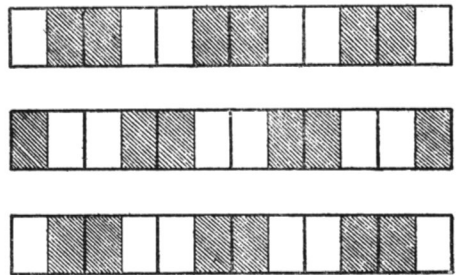


図4 実験容器の配列

2. 営巣場所の選択

実験容器にアリジゴクを1頭ずつ入れると、多くは1晩おそくとも2晩を経過すれば、細砂もしくは粗砂のどちらかにほとんどすべてが営巣する。ただしそのどちら側に営巣するかは、実験前に飼育された砂の相違、あるいはおかれた位置によって必ずしも同一ではない。いまあらかじめ細砂で飼ったもの、粗砂で飼ったもののそれぞれを、実験容器の細砂上(A)、粗砂上(B)、および両者の境界(C)¹⁵⁾のそれぞれにおいたときの営巣場所の頻度は表3に示され

表3 粗砂および細砂における営巣場所の頻度（各実験容器に1頭ずつ入れた場合）

個体が おかれた位置 (図3を参照)		実験前の飼育状態						
		細砂で飼われた個体				粗砂で飼われた個体		
		A	C		B	A	C	B
i	ii							
営巣場所の位置	A(細砂)	18	17	12	17	18	17	9
	B(粗砂)	0	1	2	1	0	1	9
計		18	32		18	18	18	18

ている。この表によれば、粗砂飼いの個体を粗砂においた場合だけを除き、いずれの場合も細砂内に営巣する個体が圧倒的である¹⁶⁾。すなわち、このアリジゴクは少なくともこの実験に用いた2種の砂の中では粒度の小さい方を営巣場所として選ぶ傾向があるといえる。ただし粗砂飼いを粗砂においた場合に、粗砂内に営巣する個体が他の実験の場合より多いということは、それまでの生活場所条件の影響が残留していることを明らかに示すものであろう¹⁷⁾。

なお営巣場所選択の問題と関連して境界線におかれた個体がまずどちらの方向に赴くかの問題がある。これを記録した資料（8月24日）では、18個体のうち15個体がまず細砂の方向にもぐり、3個体が粗砂側にもぐった。もう一度同じ個体で（ただし箱をかえて）試みた結果も16個体（この場合は網蓋を用いなかったので残り2個体は脱出）のうち13個体が細砂側に3個体は粗砂側に入った¹⁸⁾。ただし2回ともまず粗砂側に入ったものは1頭だけであった。境界線からの移動に際しての最初の回転方向は第1回は時計回り6に対して反対回り12、第2回は時計回り12に対して反対回り4。これから見ると回転方向は必ずしも個体によって固定せず、選んだ砂の方向に向って左右いずれにでも曲るものとみてよい。なお粗砂にまず入ったとしても、さらに方向をかえて細砂側に入るものもとより、一度細砂に入った後も移動して粗砂側に出、再び細砂に入るものもあるが、これについては後に再びのべることにする。要するにアリジゴクが粗砂側より細砂側に多く営巣するのは、細砂側を選択する結果であって、単に進行あるいは回転方向の右旋性、左旋性によって偶然的に定められているのではないといえる。

3. 2 個体を入れた場合

表4には細砂飼い個体を境界(図2C)に入れ営巣させた箱(表3)にさらに1匹を追加した場合(表4, 実験2), および全然新しく2個体(細砂飼い)を境界におき営巣させた場合(表4, 実験1)の結果が掲げている。

表4 粗砂および細砂における営巣場所の頻度(各容器に2頭ずつ入れる)

分 布	頻 度			二 項 分 布 ($p=29/32$)
	実 験 1 *	実 験 2 *	計	
{細砂 2個体 粗砂 0個体	7	6	13	26.3
{細砂 1個体 粗砂 1個体	11	8	19	5.4
{細砂 0個体 粗砂 2個体	0	0	0	0.3
計	18	14	32	32

$$P\chi^2 < 0.0001$$

* 実験1 2個体を同時に入れる。

実験2 先に入れてある個体が営巣した後で, さらに1個体を加える。

実験1と2とで結果に違いがあるとは認められないから一まとめにすると, さきの1個体ずつの場合にほとんどすべてが細砂に赴いたのに対して, この場合は半数以上の場合に2個体中の1個体が粗砂側に出ている。1個体の場合の細砂側への営巣率 $29/32$ を P とおいて, 二項分布の確率を求め, これによって偶然として起こる理論頻度を計算して比較してみても(表4)両者は問題なく違いは少ない。すなわち2個体の場合は1個体の場合よりもはるかに細砂側へ入りにくくなっているわけであって, 明らかに細砂側の密度の高まりに基づいて, 一部のものは営巣場所としての条件の劣る粗砂側への営巣を余儀なくさせられたことを示している。このような現象は著者がヒメアメンボの野外集団においてもすでに認めたところである¹⁹⁾。

4. 棲息密度を高めて行なった場合

表4の実験2の容器にさらに2~3日毎に1個体ずつアリジゴクを追加して, 密度を高め得る限界および2種類の砂のそれぞれに何頭ずつ落ち着くかを調べてみた。これだけの時間的間隔をおけば, 多くの個体は営巣したが棲息密度が増加するに従い砂中にひそんだままのもの, あるいは直接法²⁰⁾による小さいくぼみを砂につくっただけで待伏せするもの, あるいはくぼみもつくりず開

いた大顎だけのぞかして待伏せ姿勢をとるものなどの数もました。これらは前述したとおり大箱内で多数飼育したときにも見られた現象で、密度効果の一つのあらわれとすることができるが、ここでは一応これら全部をまとめた合計個体数だけを問題にすることにしよう。

個体数をまして行なった場合の密度効果の一つのあらわれとして、共食いによる斃死者数の増加が見られる。その数は密度の高まりに応じて増加し、その結果は、新しい個体を毎回加えるにかかわらず、容器内の個体数はさして増加しないという現象をひき起こす。ただし斃死者の出方は容器によって必ずしも同一ではないから、ある回における各容器内の個体数には相互の間に若干の違いが見られる。いま、第 n 回目に新個体を加えることによってその中の個体数が N_1 となった容器の数を f_1 、個体数が N_2 となった容器の数を f_2 、……などとし、それ以後第 $n+1$ 回目に新個体を加える直前までにおける個体数 N_1 の全容器を通じての斃死者数を d_1 、 N_2 の容器の斃死者数を d_2 、……などとすれば、第 n 回における個体数 N_1 の容器の死亡率は $d_1/(f_1N_1)$ 、 N_2 の容器の死亡率は $d_2/(f_2N_2)$ 、……などとなる。生き残り個体と新個体との合計が N_1 、 N_2 、……などになるという場合は、第 n 回だけでなく、第 $n+1$ 回、第 $n+2$ 回、……などの場合にも起こり得るが、それぞれの場合についてのそれらの死亡率は同様にして計算することができる。いま、個体数 N_1 の容器だけについて考えると、その第 n 回のときの死亡率 $=m_n$

$$\text{第 } n+1 \text{ 回のときの死亡率} = m_{n+1}$$

.....

$$\text{第 } n+k \text{ 回のときの死亡率} = m_{n+k}$$

とすれば、個体数 N_1 の容器の平均死亡率 u_1 は、

$$u_1 = \frac{m_n + m_{n+1} + \dots + m_{n+k}}{k+1}$$

として求められる²¹⁾。平均生存率 (v_1) は、

$$v_1 = 1 - u_1$$

同様にして個体数 N_2 、 N_3 、……などの場合の平均死亡率 u_2 、 u_3 、……など、平均生存率 v_2 、 v_3 、……なども計算し得る。なお個体数 N_1 、 N_2 、……などの場合の平均生残数は N_1v_1 、 N_2v_2 、……などとして与えられる。このような方法によって各個体数の下での、平均死亡率、平均生存率、平均生残数を計算した結果は表5のとおりとなった。

表5 平均死亡率, 平均生存率, 平均生存数

最初の個体数	平均死亡率	平均生存率	平均生存数
1	0	1.000	1.00
2	0	1.000	2.00
3	0	1.000	3.00
4	0.036	0.964	3.86
5	0.017	0.983	4.92
6	0.088	0.912	5.47
7	0.097	0.903	6.32
8	0.167	0.833	6.66

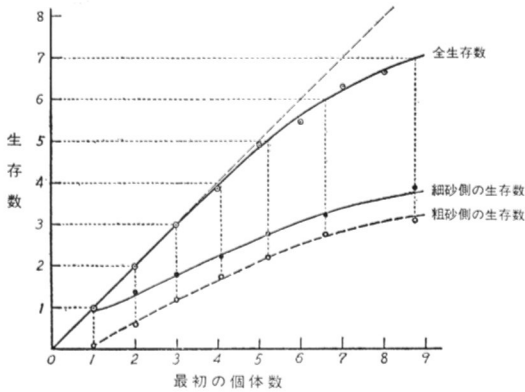


図5 最初の個体数と生存数との関係

この平均生残数を図示したのが図5の全生残数曲線であるが、個体数の増加につれ生残数は一定の最高限界に近づいて行くことが、この図から察知される。

さて、容器の中に生き残った1, 2, 3, ……の個体数のアリジゴクが、細砂側と粗砂側とにどのように分かれていたかは表7に表示した²²⁾。いま、それら生き残り個体数が1, 2, 3, ……である場合の細砂側, 粗砂側の平均個体数を計算した結果は図5に示されている。この図によれば両者の個体数はほぼ一定の差をもって上昇しており、やがてそれぞれの側で一定の最高限界に達するであろうことが、曲線の形から推察される。

ここで問題になるのは、両者の曲線がこのように平行して上昇している点である。もし粗砂側への殖民が細砂側の飽和の結果に基づくものとすれば、粗砂側の密度上昇は、細砂側の密度がもっと高くなってから行なわれてよいように

思われる。この点についての考察は後章にゆずるが、この図からでも直ちにいい得ることは、箱全体の密度が高まるにつれ、細砂側、粗砂側の個体数の比は次第に1に近づくという点である。全個体数に対する細砂側個体数の百分率は図6に示すように、密度の高くなるのに従って双曲線の如くに50%に漸近する。すなわち一つのとざされた空間内では、低密度では一等地に多くの個体が集合するが、高密度ではその分布が一等地二等地を問わず、次第に一様化して行く状態が示されている。それではこの現象がいかなる機構に基づいて起こるかが、次に問題となるであろう。

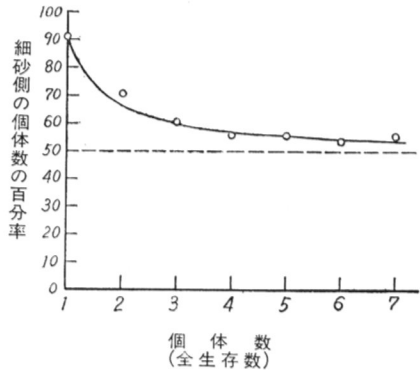


図6 細砂側の平均個体数の百分率

が、高密度ではその分布が一等地二等地を問わず、次第に一様化して行く状態が示されている。それではこの現象がいかなる機構に基づいて起こるかが、次に問題となるであろう。

環境密度

1. 棲息密度と分布確率

前章でのべたことは、要するに容器に入れられた個体数が多くなれば死亡率が高まるとともに、また細砂側（以下Aとする）と、粗砂側（以下Bとする）への入る割合も入れられた個体数によって違ってくるということであった。後者の違いの起こり方を、いま次のように考えてみよう。

最初に入れた1個体がAにおちつく確率を P_1 とする。さらに1個体を入れた場合、最初の個体との間に干渉がなければ、第2の個体がAに入る確率はやはり P_1 であるが、実際には最初の個体の存在によって影響を受け、第2の個体のAに入る確率は P_1 よりも小さくなる。いまもしAに2個体とも入れば、第3の個体を入れた場合にこれがAに入る確率はさらに小さくなる。このことを逆にいえば、第1の個体がAにあれば、第2の個体がBに入る確率をまし、Aに2個体がいる場合は第3の個体がBに入る確率はさらに大きくなる。このように片方にある個体が入れば、次の個体は前よりもいっそう反対側に入りやすくなる²³⁾結果、一方への個体の集中はさまたげられ、分布は次第に一様化して行く。何個体かが一度に容器に入れられた場合でも、それぞれ

A または B におちつくまでの時間にずれがあるとすれば、同じ考えを適用できる。図6の曲線が50%線に漸近するのに対して、以上のような干渉のしかたを考えれば、説明が容易となるであろう。それではそのような確率の増減は、どのような形式に従って行なわれているものかが問題である。

2. 環境密度理論とそれに基づく理論式

表3Cによれば1個体だけの場合は A に29, B に3と両者へのふり分けが行なわれた。しかるに2個体の場合は, A に2頭とも入った場合が13, 1頭の場合が19である(表4)。2個体の場合, 前記のように1頭がさきに位置を占め, ついで他の個体がおちつくものとし, 最初の個体の A へ入った数をやはり29と考えると, この29の箱における第2の個体の位置の占め方は $A13$, $B16$ である。理解を容易にするため, 一応この13:16を1:1とみなせば, 第1の個体が A に入った場合に, つづいて第2の個体が A に入る確率は $1/2$ であると考えることができる。 A と B との面積は同じであるから, A に入る確率が $1/2$ であるということは, アリジゴクにとって A , B という違った性質の場所が, いまや場所選択の行動に対して全く同じ価値をもつにいたったことを示している。もう少しくわしくいえば, はじめ B よりも相対的に好適な場所であった A は, その中に1頭が座を占めることによって環境条件が悪化し, ちょうど B の場所の悪さと釣合う程度の悪さにまでその条件は変化したと考えられる。してみると場所 B の悪さは場所 A の悪さに棲息密度1頭が加わっただけの悪さであるといえる。このことは異質的な2つの場所の価値の差を, 棲息密度なる尺度を用いることによって量的に表現し得るということを示すものである。

以上のように二つの場所の価値の差が, 棲息密度によって量的に表現できるならば, 少なくとも原理的にはそれぞれの場所の価値の双方を, 同じ基準によって量に換算し得るはずである。いまもし A , B 二つの場所の価値を棲息密度に換算し得たとし, それらの値を E_A および E_B , その差を a とすれば, 上記の例では

$$a = |E_A - E_B| = 1 \quad (5.1)$$

である。この場合環境条件が好いということは棲息密度が低いことに相当し, 条件が悪いということは棲息密度が高いことに相当する。すなわち

$$E_B > E_A$$

したがって上式は

$$a = E_B - E_A = 1 \quad (5.2)$$

となる。いまこの関係を模式的に示すと図7のようになる。

これら E_A および E_B , すなわち棲息密度によって換算せられた環境の価値を「環境密度」(environmental density) と今後呼ぶことにしよう²⁴⁾。上例では理解の便のため $E_B - E_A = 1$ の場合を考えたが、 $E_B - E_A$ は任意の実数としてもこの考え方は成立し得る。

さて、上の考え方によれば、場所 A に最初の個体が入る確率が場所 B に入る確率よりも高いということは、 E_A が E_B よりも小さいということであった。いま、 A および B へ入る率はそれぞれ E_A および E_B の高さに逆比例するものと仮定すれば、最初の個体が A に入る確率 $P_1(1)$ は

$$P_1(1) = \frac{E_B}{E_A + E_B} \quad (5.3)$$

A に入らない確率 (すなわち B に入る確率) は

$$P_0(1) = \frac{E_A}{E_A + E_B} \quad (5.4)$$

いま、最初の個体が A に入ったとすれば、 A における密度は

$$\text{環境密度 } E_A + \text{棲息密度 } 1 = E_A + 1 \quad (5.5)$$

このように両者を加算できるのは、もちろん環境密度がもともと棲息密度を基準として測定された量であるからである。

さて、第2の個体の A または B への入り方も、最初と同じく、両者の密度 (この場合は環境密度+棲息密度) の高さに逆比例すると考える。すると第2の個体が A に入る確率は

$$\frac{E_B}{E_A + 1 + E_B} \quad ^{25)}$$

第2の個体が B に入る確率は

$$\frac{E_A + 1}{E_A + 1 + E_B}$$

もし最初の個体が B に入ったとすれば、第2の個体が A に入る確率は

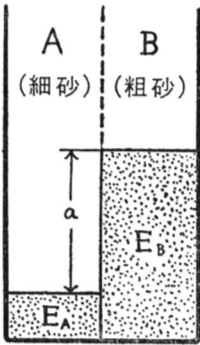


図7 環境密度(E_A , E_B)によって表わした、異質的な二つの場所(A細砂, B粗砂)の価値。

$$\frac{E_B+1}{E_A+1+E_B}$$

第2の個体が B に入る確率は

$$\frac{E_A}{E_A+1+E_B}$$

ただし最初の個体が A に入る確率は $P_1(1)$ であるから、2個体とも A に入る確率は

$$P_2(2) = P_1(1) \frac{E_B}{E_A+E_B+1} = \frac{E_B^2}{(E_A+E_B)(E_A+E_B+1)} \quad (5.6)$$

1個体は A へ、1個体は B へ入る確率は

$$\begin{aligned} P_1(2) &= P_1(1) \frac{E_A+1}{E_A+E_B+1} + P_0(1) \frac{E_B+1}{E_A+E_B+1} \\ &= \frac{2E_A E_B + E_A + E_B}{(E_A+E_B)(E_A+E_B+1)} \end{aligned} \quad (5.7)$$

2個体とも B へ入る確率は

$$P_0(2) = P_0(1) \frac{E_A}{E_A+E_B+1} = \frac{E_A^2}{(E_A+E_B)(E_A+E_B+1)} \quad (5.8)$$

いま、 n 個体を入れた場合 A の側における密度が E_A+x ($x=0, 1, 2, \dots, n$) である確率を $P_x(n)$ とすれば $(n+1)$ 個体の場合の確率は

$$P_x(n+1) = \left(\frac{E_A+x}{E_A+E_B+n} \right) P_x(n) + \left(1 - \frac{E_A+x-1}{E_A+E_B+n} \right) P_{x-1}(n) \quad (5.9)^{26)}$$

$$\text{ただし } P_1(1) = \frac{E_B}{E_A+E_B}$$

$$P_0(1) = \frac{E_A}{E_A+E_B}$$

によって与えられる。ただしこの式では A, B の面積をそれぞれ1として取り扱ってあるが、一般的に面積を S としても取り扱いは同じである。面積 S の場合には式は

$$P_x(n+1) = \left(\frac{E_A+x/s}{E_A+E_B+n/s} \right) P_x(n) + \left(1 - \frac{E_A+(x-1)/s}{E_A+E_B+n/s} \right) P_{x-1}(n) \quad (5.10)$$

となる。

(5.9) または (5.10) 式によって計算される個体の A, B への種々のふり

分け方の理論頻度と、実際に現われた実験結果とを比較することによって、上記の環境密度理論の正否を判定できるのであろう。

3. 環境密度の値の決定

(5.9) 式による確率計算のためには、まず E_A , E_B の値を決定しなければならない。そのためには

$$\begin{cases} E_B - E_A = a \\ E_B / E_A = b \end{cases}$$

としたときの a , b が与えられればよい。

さて a の値としてさきにかりに 1 とおいたけれども、これは少し大まかすぎる値であってもう少し正確な値の計算が必要である。いま、容器の中の個体数を順次増して行なった場合、はじめは環境密度の低い E_A 側に個体が入る確率は E_B 側より大きいため、 A 側の個体数 (N_A とする) は B 側の個体数 (N_B とする) よりも速やかに増加し、やがて

$$E_A + N_A = E_B + N_B \quad (5.10)$$

の状態に近づくであろう (図 8)。この状態に達した後は、新しい個体の A または B へ入る確率はほぼ 1/2 となる。この式より直ちに

$$E_B - E_A = N_A - N_B = a$$

として a を決定することができるであろう。

図 8 “環境密度理論”
の模式図
 E_A, E_B …環境密度
 N_A, N_B …個体数
新たに加えた個体は
 $\frac{E_B + N_B}{E_A + N_A + E_B + N_B}$
の確率で A 側に居つく。

すでにのべた図 5 の N_A および N_B の値がほぼ平行して上昇しているのはこの理論からいえば (5.10) 式の状態に早くから達しているためであると考えることができる。したがって、この平行している部分の N_A および N_B より a を求めることができる。表 6 は表 7 の資料より計算されたそれぞれの個体数の場合の N_A , N_B , および $N_A - N_B$ であるが、このうち個体数 3 より 6 の間の $N_A - N_B$ の平均値は 0.529 である (個体数 1, 2 の場合は $N_A + E_A = N_B + E_B$ の状態に達していないおそれがあるため、また個体数 7 の場合は頻度数が少ないため計算よりはぶく)。すなわち

$$a = 0.529$$

表6 ($N_A - N_B$) の計算値

全 個 体 数	N_A 細砂側の平均密度	N_B 粗砂側の平均密度	$N_A - N_B$
1	0.906	0.094	0.812
2	1.406	0.594	0.812
3	1.812	1.188	0.624
4	2.232	1.768	0.464
5	2.785	2.215	0.570
6	3.228	2.772	0.456
7	3.899	3.101	0.798

b すなわち E_B/E_A は、個体数 1 の場合 A , B のそれぞれの側への個体の入る確率の比になるから

$$b = f_A/f_B$$

ただし $f_A=A$ に個体が入った頻度

$f_B=B$ に個体が入った頻度

として与えられる。すなわち

$$b = 29/3 = 9.667$$

上記の a およびこの b の値より E_A および E_B を計算すると

$$E_A = 0.061$$

$$E_B = 0.590$$

を得る。計算の便宜上 $E_A=0.06$, $E_B=0.59$ をもって、この場合における細砂および粗砂の環境密度の値としよう²⁷⁾。

4. 理論式による理論頻度と実測頻度との比較

上記のように $E_A=0.06$, $E_B=0.59$ として環境密度の値が定まると、(5.9) 式によってそれぞれの個体数における A , B への分布確率が計算できる。いま、その確率およびそれより計算された分布の理論頻度と実測頻度との比較を表7に示す。この表によって明らかなように、理論頻度と実測頻度の一致の程度は個体数6の場合²⁸⁾にやや乱れている以外ははなはだ良好である。すなわち環境密度理論およびそれより導かれた理論式は、実際の動物の分布に対して充分適用し得ることを示している。図5の細砂側、粗砂側それぞれの平均密度曲線は、表7の確率の値より計算したものであり、図6の曲線も同様である。これらはいずれも実測点とよく合致していると認められる。

表7 細砂側の各個体数の頻度分布, および次式 (環境密度理論による理論式) によって計算された期待値

$$P_x(n+1) = \left(\frac{E_A + x}{E_A + E_B + n} \right) P_x(n) + \left(1 - \frac{E_A + x - 1}{E_A + E_B + n} \right) P_{x-1}(n)$$

E_A (細砂側の環境密度) = 0.06

E_B (粗砂側の環境密度) = 0.59

全個体数	細砂側の 個体数	頻 度			確率および期待値	
		実験 1	実験 2	計	確 率	期 待 値
1	1	17	12	29	0.9077	29.0
	0	1	2	3	0.0923	3.0
2	2	7	6	13	0.3246	10.4
	1	11	8	19	0.6720	21.5
	0	0	0	0	0.0034	0.1
3	3	1	0	1	0.0723	2.3
	2	12	12	24	0.6555	21.0
	1	4	3	7	0.2721	8.7
	0	0	0	0	0.0001	0.0
4	4	0	0	0	0.0117	0.3
	3	5	5	10	0.3461	10.4
	2	7	10	17	0.5631	16.9
	1	2	1	3	0.0791	2.4
	0	0	0	0	0.0000	0.0
5	5	—	0	0	0.0015	0.0
	4	—	4	4	0.1285	3.7
	3	—	15	15	0.5414	15.7
	2	—	10	10	0.3106	9.0
	1	—	0	0	0.0180	0.5
	0	—	0	0	0.0000	0.0
6	6	—	0	0	0.0002	0.0
	5	—	2	2	0.0375	0.8
	4	—	9	9	0.3405	7.5
	3	—	5	5	0.4905	10.8
	2	—	4	4	0.1279	2.8
	1	—	2	2	0.0034	0.1
	0	—	0	0	0.0000	0.0
7	7	—	0	0	0.0000	0.0
	6	—	0	0	0.0092	0.1
	5	—	3	3	0.1611	1.6
	4	—	4	4	0.4725	4.7
	3	—	2	2	0.3142	3.1
	2	—	1	1	0.0425	0.4
	1	—	0	0	0.0005	0.0
	0	—	0	0	0.0000	0.0

実験 1 実験個体を同時に入れる。

実験 2 実験個体を 1 個体ずつ入れる。

考 察

1. 環境密度理論の意義とその応用

環境密度理論に基づく理論式を、実際の動物分布に適用した場合、上記のように両者がよく一致することは、少なくともある動物においては、棲息場所選択の機構の一面がこの理論に合致していることを示すとともに、さらに環境の価値の測定をもこの方法によって行ない得る場合のあることを示している。

いま種々条件を異にする棲息場所を相互に比較し、それぞれの環境密度を測定し得たとするならば、それら環境密度 E_A , E_B , E_C , ……などによって質的に異なった場所的條件の差異を、すべて同じ基準によって量的に表現し得ることになる。さらにそれら場所相互の位置的關係が知られているならば、動物の個体数増加に伴って、それぞれの場所の密度が、どのように高まって行くかをあらかじめ計算することも至難ではないであろう。このような事柄が実際に行ない得るようになれば、われわれは野外の動物分布、あるいは集団形成の問題などを取り扱うに際しても、極めて多くの便宜を得ることができであろう。ただし本篇でのべた著者の実験空間は、たとえ実験容器内における異質環境相互の間での動物の移動は許されたにせよ、容器全体としてはやはり閉ざされたせまい空間であったから、その結果を野外に適用しようとするには、そのままでは不適當な多くの面が存在すると思われる。たとえば空間の大きさ自身は、場所的條件の構成要素の一つとして参与するものであるから、同じ砂で測定された環境密度でも、容器の小さい場合と大きい場合、あるいは全然行動を妨げる障壁のない場合とでは、その値は当然異なるものと考えられる²⁹⁾。したがってそのような値の変化の狀態が明らかにされるまでは、せまい容器の実験結果をそのまま野外に適用するわけにはゆかないであろう。

このように環境密度によって測定された棲息場所その他一般に環境の値は、もはや動物から切り離され独立に存在する環境の値ではなくて、動物自身にとっての行動上の価値を示す環境の値である。この点において、これは「温度何度」あるいは「砂の粒度いくら」などのいわゆる環境條件の測定値とは全然性質を異にし、むしろ種々のいわゆる環境條件が動物にとってどのように受けとられたかを総合的に示す値であると考えることができる。いいかえるならば、ここに測定された環境の値は、その動物を通じての環境の値であり、その環境

のもつ動物にとっての価値の大きさを自らの行動によって示したところの、いわば動物自身の行なった評価の結果ともいえるのである³⁰⁾。

環境密度自身がこのような性質のものである以上、一定場所の環境密度といっても、その値は動物のその時その時の状態によって必ずしも一定ではないであろうことは当然考えられる。温度湿度の変化に伴う動物の生理的变化にしたがってそれは変化するであろうとともに、食物に対する要求やその他の内部状態の変化に応じた相違をまたそれは示すであろう。したがって環境密度による棲息場所の価値の正しい比較は、その動物の平均状態、もしくはある一定の状態などを基準にとることによって行ない得るものであろう。

しかしこのように動物の状態いかにによって環境密度の値が異なるものとするれば、これらの値を測定することによって逆に動物のその時の状態を知ることにも可能となるであろう。これが実際に行ない得ることになれば、感覚生理学や動物心理学の立場からも興味ある道が拓かれることになるであろうと思われる。

2. 他の分布型を示す動物の場合

本篇で材料としたアリジゴクは、個体相互の間にマイナスの干渉が存在し、しかもその干渉の仕方は (5.9) 式あるいは (5.10) 式による分布型として示される仕方であった。もしもこの型式とは異なった分布型を示す動物の場合には、環境密度の考え方は全然適用できないかどうかが問題である。この点については著者は未だ十分な検討を行ない得ていないが、たとえ他の分布型でも、この考え方を適用して差支えない場合のあることは確かである。たとえばプラスの干渉を示す動物において PÓLYA-EGGENBERGER 型の分布をなす場合がそれであって、いまもしアリジゴクの場合と同様一容器内の A , B 两部分の環境密度をそれぞれ E_A , E_B とすれば、PÓLYA-EGGENBERGER 型においては最初の個体が A 側に入る確率 $P_1(1)$ は (5.3) 式の代わりに

$$P_1(1) = \frac{E_A}{E_A + E_B} \quad (6.1)$$

として与えられ、2個体とも A に入る確率 $P_2(2)$ は (5.6) 式の代わりに

$$P_2(2) = \frac{E_A(E_A + 1)}{(E_A + E_B)(E_A + E_B + 1)} \quad (6.2)$$

として与えられる。同様に一般に容器内に入れられた n 個体のうち x 個体が A

側に入る確率は (5.9) 式の代わりに

$$P_x(n) = \binom{n}{x} \frac{E_A(E_A+1)(E_A+2)\cdots(E_A+x-1)E_B(E_B+1)(E_B+2)\cdots}{E_C(E_C+1)(E_C+2)\cdots} \frac{\cdots(E_B+n-x-1)}{\cdots(E_C+n-1)} \quad (6.3)$$

ただし $E_C = E_A + E_B$

A の面積 = B の面積 = 1

として与えられる³¹⁾。

すなわち (5.9) 式の場合と同様、若干の実測値から E_A , E_B が求められたならば、分布確率は計算できる。ただしこのようなプラスの干渉のある場合は、環境密度の値の大きい方が小さい方よりもより好適な環境を示すことになる³²⁾。

なお (5.9) 式や (6.3) 式のような加算性をもたない他の分布型に対して環境密度の考え方を適用し得る余地が全然ないかどうかについては、いましばらく検討を重ねた上で改めて述べることにしたい。

終わりに、たえず御指導と激励とを与えて下さっている宮地伝三郎教授、土壤分析をお願いした西京大学森田教授、アリジゴクの同定をお願いした馬場金太郎氏、および著者のために計算の一部をひきうけて頂いた辻英夫氏に対して厚く御礼を申し上げる。

引用文献

- 馬場金太郎, 1934 アリジゴク研究第二報. 自然研究, 第3巻, 6—9頁.
- DOFLEIN, FR., 1916 Der Ameisenlöwe. Jena.
- KRAUSSE, A. H., 1915 Beiträge zur Biologie von *Myrmelon europaeus* M'LACHL. *Arch. Naturg. Berlin A.*, 81, Heft 7. S. 125—123.
- 森下正明, 1950 ヒメアメンボの棲息密度と移動. 京大理学部動物学教室大津臨湖実験所, 生理生態学業績第65号. [本論集第一巻131—242頁に収録]
- 中尾佐助, 1950 集団遺伝学. 生物の集団と環境. 41—52.
- 大川信明, 1950 動物の行動環境概念の変遷 (予報). 生物の集団と環境. 72—75頁.
- 桶谷勇策, 1932 蟻地獄飢餓実験. 自然研究, 第1号, 36—37頁.
- TURNER, C. H., 1915 Notes on the behavior of the ant-lion with emphasis on the feeding activities and letisimulation. *Biol. Bull.*, vol. 29, pp. 277—307.
- 梅棹忠夫, 1949 個体間の社会的干渉. 生物科学, 第1巻, 第1号, 19—29頁.
- 梅棹忠夫, 1950 a 生態学的諸概念の再編成. 生物の集団と環境. 78—91頁.
- 梅棹忠夫, 1950 b 生物社会関係の量的表現 (I). 生物科学, 第2巻, 第4号, 179—185頁.

梅棹忠夫, 1951 生物社会関係の量的表現 (II). 生物科学, 第3巻, 第1号, 33—41頁.
 WHEELER, W. M., 1930 Demons of the dust. New York.

註

- 1) [3頁] 馬場金太郎氏の同定による。本種の形態習性については馬場(1934)参照。
 - 2) [4頁] アリジゴクはそれぞれ、これら容器の中でも営巣したから、それぞれの巣の中に蟻を投入することによって、容易に各個体に給食することができた。ただし営巣せず土中にもぐったままの個体は食物に当たらない。
 - 3) [4頁] もとの棲息場所の状況から考えると、自然において得られる食物量は、あるいはもっと少ないのではないかとも思われる。桶谷(1932)によれば、オオウスバカゲロウおよびコウスバカゲロウの大形幼虫は、砂中では絶食状態でも夏期においてそれぞれ平均73日(前者)、および90日(後者)生存した。
 - 4) [4頁] すべて風乾状態のもの。
 - 5) [4頁] 土壌分析は西京大学農学部森田教授の御厚意による。
 - 6) [4頁] これらの移動および営巣活動は昼間においても見られるが、最も盛んに行なわれるのは夜間である。この実験の場合のように散光下では移動方向は一定しない(DOFLEIN, 1916参照)。なお本篇で巣と称するものは、アリジゴクのつくる周知のすり鉢形の穴である。便宜上巣とよぶことにした。
 - 7) [5頁] 厳密に言えば二項分布としての取扱いをすべきであるが、 $P=1/36$, $N=29$ という値からみれば、POISSON 分布として扱っても著しい誤差はないと思われる。なお $N=29$ と最初に入れた $N=30$ より少なくなっているのは砂中にひそんでこの時までには営巣しなかった個体が1個体あったためである。
 - 8) [5頁] 試みに両者のくい違いがもっと小さくなるような分布、たとえば右表をつくって理論区画数との適合度を検定してみても $P_2 < 0.05$ でなおもくい違いが認められる。(自由度=1).
- | 個数 | 区画数 |
|-----|-----|
| 0 | 12 |
| 1 | 19 |
| 2 | 5 |
| 3以上 | 0 |
- 9) [6頁] 表2bの巣の数が合計50になっているのは、共食いによる斃死7, 砂中にもぐったままの個体3あったためである。なおこのような一様化の傾向の分布を森下(1950, p.86) [本論集第一巻222—223頁の註45] は分散分布と呼んだ。
 - 10) [6頁] 8月30日に再び個体の入れ替え(新しく80頭を入れる)を行ない、9月5日まで放置。
 - 11) [6頁] 補充は6月28日1頭, 7月2日10頭, 7月4日3頭。
 - 12) [6頁] 常識的には個体数が増し、1個体当りの面積が減少するにつれ、干渉の度は大きくなるであろうと考えられる。しかし棲息密度がある程度以上に達すると巣の大きさの減少や、待伏せ個体(後述)の増加などの方面に干渉の影響があらわれ、 s^2/\bar{x} の値の低下は抑制される。すなわち、分布の一様化への進行を妨げる緩衝作用が存在するといえるようである。(この点についての詳細は第2報以下に述べる予定。) この箱においてはだいたい個体数35(1個体当たり平均46cm²)以上の場合、総面積に対する孔の面積合計の割合35~40%ではほぼ一定となる傾向が見られた。
 - 13) [7頁] この名称は、単に相対的な細粗によって、一応両者を区別しただけであって、土壌学で用いられている分類基準によるものではない。
 - 14) [7頁] 砂Vを用いるべきところであるが、材料不足のため代わりに用いた。粒度がわずかに異なる以外は、砂Vとの間に特別な相違はない。
 - 15) [7頁] 境界におく場合は、体軸を境界線に一致させておいた。
 - 16) [8頁] いずれの場合も有意水準0.01として、細砂に入る確率1/2とはみなされない。
 - 17) [8頁] 細砂飼いを粗砂においた場合の17(細):1(粗)とのくい違いは、0.01以下の危険率をもって有意である。

- 18) [8頁] 境界線へおく場合に、細砂側を右側にするか左側にするかは at random に行なった。おいた結果は体の右側（進行方向に対しては左側）が細砂にあった場合は、第1回10、第2回3、反対は第1回8、第2回13、この結果からみると第2回目のおき方には、無意識ながら細砂を左にしようとする多少の傾きがあったようである。
- 19) [9頁] 森下, 1950, p. 59. [本論集第一巻170頁].
- 20) [9頁] アリジゴクの営巣法には回転法(circuitous method)と直接法 (direct method) とがみられる、前者は周知のとおり後向き螺旋運動を行ないながら砂粒をはね上げ孔をつくって行く方法であり、後者は一地点にもぐったまま体は動かさず、頭の運動だけでくぼみをつくる方法である (WHEELER, 1930). 直接法でつくった穴を回転法によって拡大する場合もある (TURNER, 1915). 営巣性のアリジゴクでありながら、時として全然穴つくりを省略する例も報告されている (KRAUSSE, 1915). 本実験に用いたホシウスバカゲロウは、高密度においてはこのすべての場合がみられ、しかもはじめに全然穴をつくらず待伏せしていた個体が、直接法で凹みをつくりはじめることもある。
- 21) [10頁] ただし f_1 の値が 1 または 2 の場合は、誤差が大きくなるおそれがあるので u_1 の計算には用いないことにした。 f_2, f_3, \dots などの場合も同様。
- 22) [11頁] これらが二項分布に適合しないことは、表4の場合と同じである。
- 23) [12頁] これとは逆に片方に個体が入ることによって、次の個体が同じ側に入る確率を増す分布型の1つとしては周知の負の二項分布型がある。
- 24) [14頁] この場合、環境密度の値が大きいことは環境の「悪い」ことを意味する。
- 25) [14頁] $E_B - E_A = 1$ の場合はこの確率は $\frac{E_B}{2E_B}$ すなわち 1/2.
- 26) [15頁] この分布型は、著者の知るかぎりでは未だ取り上げられたことのないものである。一般式はまだ得られていない。
- 27) [17頁] a の計算の場合個体数7の場合も加え、頻度によって重みをつけて平均値を求め、これと上記の b とで E_A, E_B を計算すると $E_A = 0.064, E_B = 0.620$, この値を用いて計算しても著しい違いはない。
- 28) [17頁] 個体数6の場合の(細砂側1:粗砂側5)の分布の理論頻度0.1に対して実例2は多すぎるが、この2例とも粗砂側に営巣にいたらない個体は3を含んでいて、細砂側への移動の可能性を示していた。
- 29) [19頁] 著者の他の実験では、自由に行動できる場合の環境密度は、閉鎖空間における場合よりも明らかに低くなることが示されている。このような空間の大きさの相違に伴う環境密度の値の相違から逆に、動物の必要とする最小空間を決定することも可能であろう。
- 30) [20頁] 主体と環境との関係をこのように統一的に取り上げることの必要性は、最近種々の立場から論じられている。たとえば中尾 (1950), 梅棹 (1950a), 大川 (1950) など参照。
- 31) [21頁] この場合の E_A, E_B は、PÓLYA-EGGENBERGER 型において最初考えられた袋の中の赤玉、黒玉の最初の個数に相当する。
- 32) [21頁] いうまでもなく (5.9), (5.10) 式において、 $E_A = E_B$ とおくことによって、等質環境にも環境密度の考え方を導入することができる。なお梅棹 (1950b, 1951) の場合のように A, B の面積の異なる場合にももちろんこの理論は適用できるが、その適用方法については他の稿で述べることにする。

* 生理生態, 5:1-16 (1952) 掲載。

