

“環境密度”法による棲息場所の価値の測定*

要 約

“環境密度”とは、個体間に反発関係をもつ動物にとっての“すみつきの悪さ”を示す棲息場所の値である。この値は、棲息場所に1個体の動物が加わることによって増加した“悪さ”の程度を1単位として測られる。2つの棲息場所の各々に対する個体定着の確率分布は、それぞれの環境密度と、導入された個体数によって決まる。

実験結果から、環境密度の構成は、動物にうけとられた個々の環境要因の状態に対応する E. D. 係数（環境密度係数）と、動物の生理状態によって決まる基本値との積として考えることができる。また、個体相互間に誘引性のある動物に適用できる“負の環境密度”の場合の分布や、区画抽出による環境密度の値の推定法についてもものべるとともに、環境密度理論がもつ問題点や難点について論議する。

1. まえがき

さまざまな棲息場所をその中に含む地域では、地域全体の個体群の平均密度が低いとき、動物はわずかの好適な場所のみに棲息する。しかし、その個体群は平均密度の増加とともに棲息場所を拡大し、高密度では、好適さの程度の劣っている場所の密度も好適な場所の密度と同じ程度に高まることが知られている（森下[7]; KLUYVER[4]; 伊藤[2]）。

これらの現象の中には、解決されるべき数多くの問題が含まれている。動物にとっての棲息場所の価値や好適さはどのようにして量的にはかることができるのだろうか。棲息場所の選択において、棲息場所の価値と密度効果の間には何らかの関係があるのだろうか。局所的な密度と地域全体での平均密度との間

には、どんな関数関係があるのだろうか。これらの問題は、個体群動態研究において重要であるにもかかわらず、これまでほとんど注意が払われていなかった。著者はこれらの問題を解決するために、1950年から数年にわたり、アリジゴク（ホシウスバカゲロウ *Glenuroides japonicus*）を用いて、一連の実験的研究を行なった。その結果、動物によって選択された棲息場所の価値を測るための方法として“環境密度理論”と名づけた考えを提案した。そして、この考えにもとづいて、互いに影響しあう2つの棲息場所の価値と個体群密度との関係をあらわす1つのモデルを提案した（森下[8]）。カレイ類（小坂[5]）とアベハゼ（久保[6]）についての棲息場所選択の実験的研究は、森下のモデルがこれらの魚にも適用可能であることを示した。しかし、森下の論文[8・9]は、この研究の基本的な結果をのべたものではあるが、それらは得られた結果のごく一部にすぎず、残りの大部分の結果は未発表のままで今日にいたっている。しかし、それは現在でも若干の価値をもつものと思われる。この論文では“環境密度理論”れによって棲息場所の価値を測定する方法と、その価値に対する2つの環境要素の影響の与え方についてのべるが、その一部は著者の1952年の論文にもとづくものの、主要な部分は、1951年の実験の未発表データと、その後の理論的考察によって得られたものである。

2. 実験の材料と方法

実験にはアリジゴク（ホシウスバカゲロウ *Glenuroides japonicus* MACLACAN）の3齢個体（体長9～13mm）を用いた。これらの幼虫は、京都近郊の比叡山から採集してきたもので、実験開始の2日前またはそれ以前に細砂（下記）を入れた大箱で飼育しておいたものである。餌として、各個体にクロヤマアリ（*Formica japonica*）を毎日1頭ずつ与えた。なお実験のために次のような石英砂を用意した。

- (1) 細砂 径約 0.25mm
- (2) 粗砂 径約 0.5～1.0mm
- (3) 細砂と粗砂を半々に混ぜたもの

実験には 10.2×8.8cm の大きさの実験箱を用いた。アリジゴク 1, 2, 3 個体 (N) を、それぞれの箱に入れ、巣穴形成後、箱の各半分に定着した個体数を数えた。入れた個体のうち少なくとも1匹が死ぬか、または砂の中に穴を

つくらずに隠れてしまった場合は、後者の $N=1$ のときを除いて、データから除外した。

砂の選択実験

実験箱の内部両半部のうち、片側には1種類の砂を、反対側には他の種類の砂を2cmの深さに入れた(図1)。そして、2種の砂の境界にアリジゴクを放し、巣穴形成後、それぞれの砂地にすみついた個体数を数えた。

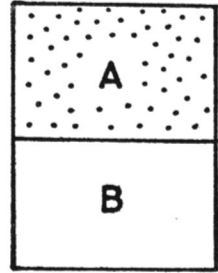


図1 実験箱 (A) 細砂、
(B) 粗砂

干渉実験

アリジゴクの2個体を、両半部とも同じ種類の砂を入れた実験箱の中央に放し、箱の各半部に定着した個体数を数え、巣穴の中心間の距離¹⁾を測った。

上にのべた実験の各々について、実験箱の1グループは部屋の中におき、自然の光周期(昼は散光、夜は暗黒)下においた。他の箱は密閉した収納庫におき、暗黒条件下で巣穴を作らせた。本報では便宜上、さきの条件を“明”あとの条件を“暗”と呼ぶことにする。

明暗選択実験

実験箱の表面の3分の2に、図2のようにボール紙のふたをかぶせ、箱の半分が暗くなるようにした。そして、アリジゴクを箱の中央に放し、各半分に定着した個体数を数えた。実験は、(1) 細砂のみの均質な環境、(2) 暗い側には細砂、明るい側には粗砂を入れた場合の2通りについて行なった。

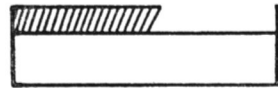


図2 「明・暗」の選択実験に用いた実験箱(側面)

実験の期間と温度

第1回目：1951年8月。室温 $29^{\circ}\text{C}\pm 3^{\circ}\text{C}$ 。

第2回目：1951年9月、10月初旬。室温 $23^{\circ}\text{C}\pm 4^{\circ}\text{C}$ 。

2回の実験結果の間に有意な差は見られないので、本報では2つのデータをあわせて取り扱うことにした。

3. “環境密度”理論

著者がさきの論文で報告したように、アリジゴクは個体群密度が低いとき、巣穴の形成に際して、粗砂より細砂をえらぶ強い傾向をもつ。この傾向は密度

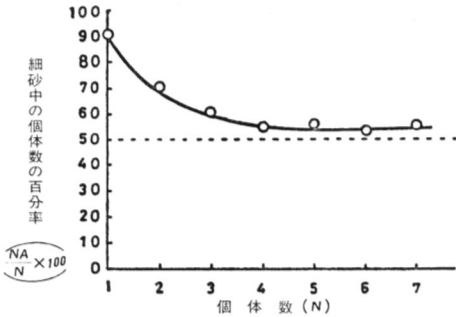


図3 入れた全個体数と、細砂中の平均個体数の百分率との関係

が増すにつれて減少し、高密度では両方の砂への定着個体数はほとんど等しくなる。これは個体間に反発関係が存在することを示すものである(森下[8])、(図3)。

ある棲息場所に1個体が定着する確率が、生息場所の“悪さ”の程度に反比例し、“悪さ”の程度は、棲息場所それ自身もつ固有の“悪さ”と、その中に他個体が存在することによって生じる“悪さ”の和であると仮定すると、 x_A 個体がいっている細砂に、新しい1個体が定着する確率(P_A)は、2種の砂の面積が等しい条件下では次のようになる。

$$P_A = \frac{\frac{1}{E_A + x_A}}{\frac{1}{E_A + x_A} + \frac{1}{E_B + x_B}} = \frac{E_B + x_B}{E_A + E_B + x_A + x_B}, \quad (1)$$

ここで、 E_A と E_B はそれぞれ、細砂と粗砂の“悪さ”の程度であって、1個体の存在により生じる“悪さ”の程度を1単位として表わされる。また、 x_B は粗砂中に存在する個体数である(図4)。

粗砂中に1個体が定着する確率は

$$P_B = 1 - P_A = \frac{E_A + x_A}{E_A + E_B + x_A + x_B}. \quad (2)$$

であるから、 N 個体が実験箱に入れられたとき、細砂中に x 個体が定着する確率は次式で与えられる。

$$P_x(N) = \frac{E_A + x}{E_A + E_B + N - 1} P_x(N-1) + \frac{E_B + N - x}{E_A + E_B + N - 1} P_{x-1}(N-1). \quad (3)$$

ただし、

$$P_1(1) = \frac{E_B}{E_A + E_B} \quad \text{および} \quad P_0(1) = \frac{E_A}{E_A + E_B}$$

である。

表1に見られるように、1950年の実験結果は、(3)式から期待される分布が、実際の分布によく適合することを示している。この表での理論値は、原論文での、 $E_A = 0.06$, $E_B = 0.59$ の代わりに、次の項でのべる方法により得られた $E_A = 0.086$, $E_B = 0.664$ を用いて修正されている。

E_A と E_B の値は、1個体の存在により生じる悪さの程度を1単位として測定されているから、それらはそれぞれ、 E_A 個体と E_B 個体によって生じる悪さに相当する。もし、細砂あるいは粗砂の占める面積を単位面積とすれば、 E_A と E_B は環境の価値を個体群密度によって置き換えたものと考えることができよう。そこで、環境価 E_A と E_B は森下[8]によって、“環境密度”と名づけられた。

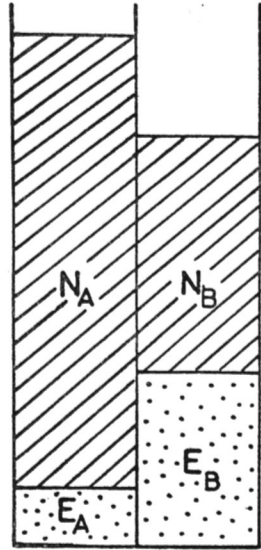


図4 環境密度と個体群密度との関係を示す模式図
 E_A, E_B = 環境密度
 N_A, N_B = 個体群密度

4. E_A と E_B の推定

E_A と E_B を推定するために、森下[8]は高密度下で2種の砂に定着する平均個体数の差を用いた。しかし、箱に入れた全個体数に対する、2種の砂それぞれにすみついた平均個体数の比を用いる方が、ずっとよい推定値を得ることができると思われる。この比は(3)式より、次のようにあらわせる。

$$\frac{N_A}{N} = \frac{E_B + (N-1)/2}{E_A + E_B + N - 1} \quad (4)$$

表1 半分は細砂，他の半分は粗砂を入れ，明条件下においた実験箱の中でのアリジゴクの分布
(森下 [8])

理論頻度は原論文の $E_A=0.06$, $E_B=0.59$ の代わりに $E_A=0.086$, $E_B=0.664$ を用いて修正した。

全 個 体 数	細砂中の個体数	頻 度	
		実 測 値	理 論 値
1	1	29	28.3
	0	3	3.7
2	2	13	10.7
	1	19	21.1
	0	0	0.2
3	3	1	2.6
	2	24	20.9
	1	7	8.5
	0	0	0.0
4	4	0	0.4
	3	10	10.7
	2	17	16.6
	1	3	2.3
	0	0	0.0
5	5	0	0.0
	4	4	4.0
	3	15	15.7
	2	10	8.8
	1	0	0.5
	0	0	0.0
6	6	0	0.0
	5	2	0.9
	4	9	7.7
	3	5	10.6
	2	4	2.7
	1	2	0.1
	0	0	0.0
7	7	0	0.0
	6	0	0.1
	5	3	1.7
	4	4	4.7
	3	2	3.1
	2	1	0.4
	1	0	0.0
	0	0	0.0

(4) 式の関係が N のいかにかわらず成立することは，次によって証明される。 $N=1$ のとき，この式が成立するのは明らかである。もしここで $N-1$ についてこの式が成り立つとすれば，この $N-1$ 匹のうち，細砂にいる個体数を $N_{A,N-1}$ であらわすと，

$$N_{A,N-1} = \sum_{x=0}^{N-1} x P_x(N-1)$$

$$= (N-1) \frac{E_B + \frac{N-2}{2}}{E_A + E_B + N-2},$$

$$N_{B,N-1} = (N-1) - N_{A,N-1}.$$

が得られる。したがってこの場合 $N_A = N_{A,N}$ に対しては、

$$\begin{aligned} N_{A,N} &= \sum_{x=0}^N x P_x(N) \\ &= N_{A,N-1} + \frac{E_B + N_{B,N-1}}{E_A + E_B + N-1} \\ &= N_{A,N-1} + \frac{E_B + N-1 - N_{A,N-1}}{E_A + E_B + N-1} \\ &= \frac{N_{A,N-1}(E_A + E_B + N-2) + E_B + N-1}{E_A + E_B + N-1} \\ &= \frac{(N-1) \left(E_B + \frac{N-2}{2} \right) + E_B + N-1}{E_A + E_B + N-1} \\ &= N \frac{E_B + \frac{N-1}{2}}{E_A + E_B + N-1}. \end{aligned}$$

が得られる。同様に

$$\frac{N_B}{N} = \frac{E_A + (N-1)/2}{E_A + E_B + N-1}, \quad (5)$$

となる。ここで、 N_A 、 N_B はそれぞれ細砂、粗砂にいる個体数で、 $N = N_A + N_B$ である。すなわち $N=1$ の場合 (4) 式が成立する以上 $N=2$ の場合もこの式は成立し、したがってまた $N=3, 4, \dots$ など N のいかにかわらずこの式は成立する。

さて、 $N_A/N = P_A(A)$ とおくと、

$$E_A = \left(\frac{1}{P_A(N)} - 1 \right) E_B + (N-1) \left(\frac{1}{2P_A(N)} - 1 \right), \quad (6)$$

または、

$$E_A = a E_B - \frac{1}{2} (N-1) (1-a), \quad (7)$$

を得る。ただし、

$$a = \frac{1}{P_A(N)} - 1.$$

である。また、 $E_B = CE_A$ とおくと、

$$E_A = \frac{(N-1) \left(P_A(N) - \frac{1}{2} \right)}{C - (C+1)P_A(N)} \quad (8)$$

となる。この実験における 29/3 の代わりに、次章でのべるように $C = 154/20 = 7.7$ を用い、また表 2 より $a = 0.6313$, $\frac{1}{2}(N-1)(1-a) = 0.3331$ を代入すると、

$$E_A = 0.086, \quad E_B = 0.664.$$

となる。

表 2 おおのこの個体数における細砂中の実測総個体数 (表 1) と、(4) 式による理論値との比較。 $E_A = 0.086$, $E_B = 0.664$

N	実験回数	箱に入れた個体数	細砂中の個体数	$P_A(N)$	a	$\frac{(N-1)(1-a)}{2}$	細砂中の個体数の理論値
1	32	32	29	0.906	0.104	0	28.3
2	32	64	45	0.703	0.423	0.289	42.6
3	32	96	58	0.604	0.656	0.344	58.1
4	30	120	67	0.558	0.792	0.312	69.3
5	29	145	81	0.559	0.790	0.420	81.3
6	22	132	71	0.538	0.859	0.353	72.6
7	10	70	39	0.557	0.795	0.614	38.0
合計					4.419	2.332	
平均					0.6313	0.3331	

上記の E_A , E_B の値を用いて計算した N_A の理論値と、実測値の間には有意な差はなく、 $P_A(N)$ の理論値も図 3 の実測値によく一致している。

5. 明暗条件下の砂の選択

実験箱の片側の半分を細砂、他の半分を粗砂とした暗条件下での個体の分布は表 3(a) に、また明条件下での分布は表 3(b) に示す。 E_A に対する E_B の比として、

$$C = \frac{61+93}{7+13} = 7.7$$

表3 暗(a), 明(b)条件下で, 半分に細砂, 他半分に粗砂を入れた実験箱におけるアリゾゴクの分布. 環境密度(E. D.): 細砂=0.60(暗), 0.21(明), 粗砂=4.62(暗), 1.64(明)

光条件	総個体数	細砂中の個体数	頻度	
			実測値	理論値
暗 (a)	1	1	61	60.2
		0	7	7.8
		計	68	68.0
	2	2	67	65.1
		1 0	29 3	32.8 1.1
		計	99	99.0
	3	3	14	18.5
		2	25	21.8
		1	5	3.7
0		0	0.0	
	計	44	44.0	
明 (b)	1	1	93	94.0
		0	13	12.0
		計	106	106.0
	2	2	33	33.7
		1 0	33 0	31.8 0.6
		計	66	66.1

を用いると, $N=2$ のときの暗条件下での分布から, $E_A=0.60$, $E_B=4.62$ が得られ, 明条件下では, $E_A=0.21^{2)}$, $E_B=1.64^{2)}$ が得られる。これらの E_A , E_B の値を用いて, (3) 式から計算した理論分布は, 実測値の分布と有意な差はない。

表4に実験箱の(a)片側半分は細砂, 他の半分は混合砂, (b)片側半分は粗砂, 他の半分は混合砂, という2種類の箱を用いて行なった実験の結果を示す。両実験とも暗条件下で行なった。この場合の細砂と粗砂の環境密度の値としては, さきの実験(表3 a)で得た0.60と4.62をそれぞれ用い, また混合砂の環境密度としては, ここでは $(0.60+4.62)/2=2.61$ の代わりに2.40を用いた。2.40の方が実測値と理論分布の適合がよいからである。理論頻度と実測頻度の差は, 両実験とも有意ではなかった。

表4 (a) 一半を細砂, 他半を混合砂にしたときのアリジゴクの分布
E. D.: 細砂=0.60, 混合砂=2.40

光 条 件	総 個 体 数	細砂中の個体数	頻 度	
			実 測 値	理 論 値
暗	1	1	39	41.6
		0	13	10.4
		計	52	52.0
	2	2	7	10.1
1		14	10.3	
0		0	0.6	
	計	21	21.0	

(b) 一半を粗砂, 他半を混合砂にしたときのアリジゴクの分布
E. D.: 混合砂=2.40, 粗砂=4.62

光 条 件	総 個 体 数	細砂中の個体数	頻 度	
			実 測 値	理 論 値
暗	1	1	30	33.6
		0	21	17.4
		計	51	51.0
	2	2	6	9.1
1		15	12.4	
0		3	2.5	
	計	24	24.0	

6. 均質な環境下での分布

砂の条件を均質にした実験箱に2個体を入れたときの結果が表5である。理論頻度の計算にはさきの実験で得られた環境密度の値(暗条件では細砂=0.60, 粗砂=4.62; 明条件では細砂=0.21, 粗砂=1.64)を用いた。これらの場合, $E_A = E_B = E$ とおくと, 箱の同じ側に2個体が見つかる確率は,

$$2 \times P_2(2) = \frac{E}{2E+1}, \quad (9)$$

で与えられ, 実験箱の片側半分には1個体, 他の半分にもう1個体が見つかる確率は

$$P_1(2) = \frac{E+1}{2E+1}. \quad (10)$$

表5 均質な砂条件の箱にアリジゴクを2個体入れたときの分布

砂	光条件	箱の一半の 個体数	頻度		環境密度
			実測値	理論値	
細砂	暗	2	18	17.5	0.60
		1	46	46.5	
		計	64	64.0	
	明	2	6	5.2	0.21
1		29	29.8		
計		35	35.0		
粗砂	暗	2	15	13.5	4.62
		1	15	16.5	
		計	30	30.0	
	明	2	10	13.0	1.64
1		24	21.0		
計		34	34.0		

で与えられる。もし、個体間に干渉がないとすると、 $E = \infty$ 、したがって、

$$2 \times P_2(2) = P_1(2) = \frac{1}{2}$$

の関係が期待される。表5はどの場合にも、(9)、(10)式による理論頻度が実測値によく適合していることを示している。

7. 明暗の選択

以上の実験の結果、どちらの砂についても環境密度の値は暗より明の条件の方が低かった。

この結果から、もし、2つの生息場所で、他の条件が同じなら、アリジゴクは暗より明の条件の方をえらぶことが考えられる。この場合、個体が明るい側に定着しようとする理論的確率は、 $0.60 / (0.60 + 0.21)$ である。この仮定を確かめるために、細砂を入れた箱を用い、ふたによって半分を暗くして行なった実験結果が表6である。

表6では、砂の選択実験で得られた0.21、0.60を明暗それぞれの側の環境密度として用い、理論頻度(理論値(a))を計算した。ただし実験箱の暗い側は、弱い光をうけているかもしれないので、理論値(b)として、0.6の代わ

表6 異なる光条件下における細砂中のアリジゴクの分布：一半は明，他半は暗。
 E. D.: 明=0.21, 暗=0.60 (a)
 明=0.21, 暗=0.50 (b)

総 個 体 数	明 側 の 個 体 数	類 度		
		実 測 値	理 論 値	
			a	b
1	1	42	40.7	38.7
	0	13	14.3	16.3
	計	55	55.0	55.0
2	2	9	9.1	6.8
	1	23	23.9	25.0
	0	1	1.0	1.2
	計	33	33.0	33.0

りに0.5を用いた場合も示してあるが，どちらの理論値でも実測値との間に有意な差はない。

表7に，暗い側を細砂にして，明るい側を粗砂にした実験結果を示す。前述の条件下（表3）における，両方の砂の環境密度の比較から予想されるように，アリジゴクは明るい側の粗砂よりも，暗い側の細砂を好む傾向がはっきりしている（表7）。表7の2つの理論頻度のうち，0.5（細砂），1.64（粗砂）を用いた理論値（b）の方が，0.6，1.64を用いた理論値（a）よりも実測値によく適合しているように思われる。しかし，実測値と理論値の間には，どちらの理論分布においても，有意な差は見られない。

表7 箱の一半を細砂，他半を粗砂にしたときのアリジゴクの分布。細砂側は暗く，粗砂側は明るくしてある。

E. D.: 細砂（暗）=0.60, 粗砂（明）=1.64 (a)
 細砂（暗）=0.50, 粗砂（明）=1.64 (b)

総 個 体 数	細 砂 側 の 個 体 数	類 度		
		実 測 値	理 論 値	
			a	b
1	1	54	47.6	49.8
	0	11	17.4	15.2
	計	65	65.0	65.0
2	2	15	11.9	12.8
	1	16	18.6	18.0
	0	1	1.6	1.2
	計	32	32.1	32.0

8. 環境密度係数

以上のべてきた種々の条件下で推定した環境密度を整理したのが表8である。この表から、環境密度は1つの定数値と、いくつかの係数の積から構成されていることがわかる。それぞれの係数はある環境要因の特定の状態に対応するものである。すなわち、

$$E. D. = a \cdot b \cdot U \tag{11}$$

であらわせる。 a , b はそれぞれ光条件と砂条件の係数, U は定数(この場合0.213)である。一般に個体の分布に影響を与える環境要因は、他にも数多く存在すると考えられるが、これらの分析できない要因は U に含まれているとみることができる。一方、個体間の干渉は、個体の生理状態によって変化するのであろうし、それは U の値に影響するであろう。そこで、 $U = GK$ とおくと、E. D. の構成は、

$$E. D. = a \cdot b \cdot c \cdots \cdots G \cdot K, \tag{12}$$

と書ける。ここで、 G は分析できない他の要因の係数の積, K は動物の生理状態によって決まる基本値である。しかし、 K と G を分離するのは困難なので、広義の基本値として $U = GK$ を用いるのが便利であろう。

表8の係数値は、細砂および明条件のもとでの値をそれぞれ1と仮定して求めたものであり、この相対値の代わりに絶対値を得ることは、今後の研究の課題である。

表8 環境密度 (E. D.) と環境密度係数 (EDC) の関係
 $E. D. = (\text{光条件の EDC}) \times (\text{砂の EDC}) \times 0.213$

光 条 件	E. D.		
	細 砂 (EDC=1)	混 合 砂 (EDC=4.0)	粗 砂 (EDC=7.7)
明 (EDC=1)	$1 \times 1 \times 0.213$ ≈ 0.21	$\left(\begin{matrix} 1 \times 4.0 \\ \times 0.213 \end{matrix} \right)^*$ ≈ 0.85	1×7.7 $\times 0.213$ ≈ 1.60
暗 (EDC=2.817)	2.817×1 $\times 0.213$ ≈ 0.60	2.817×4.0 $\times 0.213$ ≈ 2.40	2.817×7.7 $\times 0.213$ ≈ 4.62

* 実験的にテストしていない値。

9. 異なる面積をもつ2つの棲息場所での分布

棲息場所 A の面積を S_A , B の面積を S_B とすると, N 個体を入れたとき, 棲息場所 A に x 個体が見つかる確率は,

$$\begin{aligned}
 P_x(N) &= \frac{\frac{S_B}{E_B + \frac{N-x-1}{S_B}}}{\frac{S_A}{E_A + \frac{x}{S_A}} + \frac{S_B}{E_B + \frac{N-x-1}{S_B}}} P_x(N-1) \\
 &+ \frac{\frac{S_A}{E_A + \frac{x-1}{S_A}}}{\frac{S_A}{E_A + \frac{x-1}{S_A}} + \frac{S_B}{E_B + \frac{N-x}{S_B}}} P_{x-1}(N-1) \\
 &= \frac{S_B^2(S_A E_A + x)}{S_A^2(S_B E_B + N - x - 1) + S_B^2(S_A E_A + x)} P_x(N-1) \\
 &+ \frac{S_A^2(S_B E_B + N - x)}{S_A^2(S_B E_B + N - x) + S_B^2(S_A E_A + x - 1)} P_{x-1}(N-1) \quad (13)
 \end{aligned}$$

となる。ただし,

$$\begin{aligned}
 P_1(1) &= \frac{\frac{S_A}{E_A}}{\frac{S_A}{E_A} + \frac{S_B}{E_B}} = \frac{S_A E_B}{S_A E_B + S_B E_A} \\
 P_0(1) &= \frac{S_B E_A}{S_A E_B + S_B E_A}
 \end{aligned}$$

である。

10. 個体相互間に誘引性のある動物個体群についての環境密度モデル

個体相互間に誘引性をもつ個体群についていえば, 棲息場所の好適さは密度

が高くなるにつれて増加するであろう。そこで、1個体が存在することによる好適さを1単位と考えると、棲息場所の価値が測定できる。こうして測定した好適さを“負の環境密度”と呼ぶことにする。棲息場所 A, B の負の環境密度を K_A, K_B とおくと、 N 個体を放したときに、棲息場所 A に x 個体が見つかる確率は、

$$P_x(N) = \binom{N}{x} \frac{K_A(K_A+1)(K_A+2) \cdots (K_A+x-1) K_B(K_B+1)(K_B+2) \cdots (K_B+N-x-1)}{(K_A+K_B)(K_A+K_B+1)(K_A+K_B+2) \cdots (K_A+K_B+N-1)}, \quad (14)$$

となる。ただし

$$P_1(1) = \frac{K_A}{K_A+K_B}$$

$$P_0(1) = \frac{K_B}{K_A+K_B},$$

である。これは、PÓLYA-EGGENBERGER 分布と同一である。

梅棹[11, 12]は4つに区切った均質な実験容器の中のヒキガエル *Bufo vulgaris* のオタマジャクシの分布は、PÓLYA-EGGENBERGER 分布によく適合することを報告している。ただし彼の用いた“干渉度指数” δ は、(14) 式の p/K_A (ただし、 $p = \frac{1}{n}$, $n = 4$) に等しいのにかかわらず、その値は、容器内の密度の増加にともない減少した。梅棹は、そのような干渉度の変化については説明していないが、このような現象を説明するには、おそらく互いに接近したときの個体間の反発関係を考える必要があるだろう。

11. 区画抽出による環境密度の推定

野外の棲息場所における環境密度の推定のためには、抽出単位として設定した各区画ごとの個体数の頻度を用いるのが便利であろう。

$S_B = (n-1)S_A$, $E_A = E_B = h$ と置き、 $n \rightarrow \infty$, $N \rightarrow \infty$, $N/n = \lambda$ とすると、(13) 式から、1個体も存在しない単位区画の見出される確率として

$$P_0 = e^{-\lambda \left(1 + \frac{\lambda}{2h}\right)}. \quad (15)$$

が得られる。しかし、(15) 式によると、 P_0 は $\lambda < 1$ のときであっても、 $h=0$

で 0 の値をとる。このような不合理が起こるのは (13) 式は面積 S の棲息場所におけるすべての単位区画が、この棲息場所内に 1 個体が存在することにより、 $1/S$ の“悪さ”を受けとることを仮定しているからである。そこで、便宜的に $\lambda < 1$ の場合、次の修正式を用いる。すなわち、

$$P_0 = e^{-\lambda \left\{ 1 + \frac{\lambda}{2h}(1-Z) \right\}}, \quad (16)$$

である。ただし、

$$Z = \frac{1}{1 - 2\frac{h}{\lambda} \left\{ 1 + \frac{1}{\lambda} \log(1-\lambda) \right\}}.$$

である。この修正式によると、 $h=0$ のとき、

$$P_0 = 1 - \lambda$$

が得られる。(14) と (16) 式から、

$$h = \frac{\lambda}{2} \left(\frac{1}{1 + \frac{1}{\lambda} \log(1-\lambda)} - \frac{1}{1 + \frac{1}{\lambda} \log P_0} \right) \quad (\lambda \leq 1), \quad (17)$$

$$h = \frac{-\lambda}{2 \left(1 + \frac{1}{\lambda} \log P_0 \right)} \quad (\lambda \geq 1). \quad (18)$$

が得られる。

さて、表 9 に示したように、 λ を \bar{x} で置き換えて得られる h の値は、次のようにして求めた h' によって近似できる。

$$h' = \hat{v} - 1 \quad (\bar{x} \leq 1 \text{ のとき})$$

あるいは、 $h' = \hat{v} - \bar{x}$ ($\bar{x} \geq 1$ のとき)。

ただし、 \hat{v} は、

$$P_x = \frac{v!}{x!(v-x)!} \left(\frac{\lambda}{v-\lambda} \right)^x \left(1 - \frac{\lambda}{v} \right)^v \quad (19)$$

で表わされる正の二項分布のパラメーターの推定値であり、

$$\hat{v} = \frac{(\bar{x})^2 - s^2/q}{\bar{x} - s^2} \quad (20)$$

または、

$$\hat{v} = \frac{1}{1 - \hat{f}_d},$$

表9 h と h' の比較

日付 (1950年)	区画総数	巣穴総数	\bar{x}	巣穴が作られなかった 区画数	h	h'	光条件
6月27日	36	29	0.806	9	0.169	0.213	明
7月2日	36	28	0.778	13	0.837	0.884	暗
2	72	28	0.389	46	0.545	0.607	暗
3	36	37	1.028	7	0.866	0.893	暗
4	36	34	0.944	12	2.663	2.333	暗
4	72	34	0.472	41	0.560	0.617	暗
12	36	31	0.861	10	0.549	0.623	暗
9月4日	36	52	1.444	4	1.383	1.379	暗

によって推定される。ただし、

$$\hat{I}_d = \frac{I_d - \delta}{1 - \delta}, \quad I_d = q\delta, \quad \delta = \frac{\sum_{i=1}^q x_i(x_i - 1)}{N(N-1)},$$

で、 q は抽出された単位区画の数である (森下[MORISITA][10])。表9に、(35×46 cm)³ の箱の中のアリジゴクの分布から得られた h と h' を比較してある。箱の全面積を、巣穴形成後、72 または 36 個の区画単位に分け、各区画単位ごとの巣穴の数の頻度分布から、 h と h' を計算した。表9の結果から、環境密度が h' を用いても求められることがわかる。この方法は、個体数 0 の区画がない場合に便利である。

個体相互間に誘引性があるような個体群については、負の二項分布のパラメーター k によって、“負の環境密度”を表わすことができる。したがって、 k の推定値は、“負の環境密度”の推定値として用いることができる。

12. 論 議

個体群動態研究のためには、さまざまな棲息場所を含む地域全体における密度の変化が、各生息場所内の個体数にどう影響するかを明らかにすることが基本的に重要である。この目的のためには、動物にとっての各棲息場所の価値が量的に測られねばならないし、棲息場所の価値のちがいにもとづく密度依存的な現象のちがいも調べられねばならない。一般に、棲息場所の価値は、そこでの飽和密度によって比較される。しかし、森下[7]が示したように、飽和密度がつねに棲息場所の価値を直接的に示すとは限らない。森下[7]はヒメアメン

ボ *Gerris lacustris* L. の個体群を研究し、この昆虫にとって好適であると思われるいくつかの池では、春活動がはじまるとすぐに密度が高くなることを発見した。一方、あまり好適でない池では、密度はゆっくりと増加したが、遂には好適な池の密度とほとんど同じレベルまで達した。このような事実は、飽和密度を用いた棲息場所の価値の表現が、時に誤った結論を導くことを示している。

こうした欠点は、密度の影響を除去して棲息場所の価値を測ることのできる環境密度理論を基礎にした方法によって克服できる。さらに、2つの生息場所内での個体の分布は、もし2つの場所の環境密度が決定されておれば、総個体数のいかににかかわらず簡単に求めることができる。そして、この原理は、2つ以上の棲息場所での個体の分布にも適用できる。

最も興味深いことは、環境密度の値が、基本値と、環境密度係数の積として得られることである。したがって、個々の環境要因の変化に対応する各係数値の変化が、前もってわかっておれば、種々の要因の複合的な影響下における環境密度を推定することができる。このような取り扱いによって、変化しつつあるいくつかの要因のいかなる組み合わせのもとでの動物の分布も、容易に予測できるであろう。しかし、この考え方やその具体的な取り扱いについては、将来、検討されるべき多くの問題が残されている。

第1に、環境密度の構成は、温度や相対湿度などを含む種々の要因について、まだ充分実験されていない。この仮説の正しさを証明するためには、多くの要因が組み合わさったもとでの実験が必要である。

第2に、生物的要因の影響の仕方のちがいが解析されていない。おそらく、生物的要因の影響に対して、環境密度理論を応用するためには、このモデルをいくらか変型することが必要であろう。

第3に、個体がランダム分布をしているときは、環境密度は無限大の値をとり、棲息場所の好適さは0であるという計算になる。しかし、実際には、多数の個体が誘引される好適な地域内で個体がランダムに分布しているという多くの例が見出せるのである。この矛盾については、いくつかの説明が可能である。

(1) 分布のランダム性はみかけ上のものにすぎず、個体が互いに接近したときには、いくらかの干渉が働く。

(2) 棲息場所による誘引は、環境密度と独立に作用する要因の影響を受ける。たとえば、それぞれ x_A , x_B , …… 個体が棲息する棲息場所 A , B , …… に新しい1個体が定着する確率は、各々、 $a/(E_A + x_A)$, $b/(E_B + x_B)$, …… に

比例する。その場合、 E_A, E_B, \dots が大きければ、確率はほとんど $a/E_A, b/E_B, \dots$ の比によって決まる。おそらくこの形式は、食物の影響に対して応用できるものと思われる。その場合、 a, b, \dots は生息場所 A, B, \dots における食物の量をあらすことになるであろう。

(3) “マイナスまたは負の好適さ”を考えることも可能である。それは、たとえば $-1/K$ によって表現できる。 K は負の環境密度である。このようにあらわすと、 K の減少は負の好適さ、あるいは新しい意味での“悪さ”の増加を意味する。この視点からすれば、個体間相互の誘引によるこみあいは、棲息場所の“悪さ”を減少させるのに1つの役割を果たすといえるだろう。

相互誘引と反発の組み合わせさせた効果は、環境密度理論で取り扱うべき問題の1つである。いく人かの研究者 (BREDER[1], KENNEDY & CRAWLEY[2]) によって指摘されているように、個体は相互の誘引によって密集しているときでさえ、互いにいくらかの距離を保とうとする傾向をもつとみてよいであろう。このような正負両方の干渉下における個体の分布をあらわすいくつかのモデルも環境密度理論にもとづいて作製しているが、これらは何種かの動物の実際の分布との比較によって検証中である。

環境密度理論の1つの弱点は、1個体または複数個体の存在によって生じる“悪さ”の増加は、1つの単位空間内に限られると仮定されていることである。そこで、この仮定にたてば、単位区画の面積を小さくすればするだけ、1個体が他個体に与える影響の範囲は小さくなるとみなすことになる。しかし実際には単位区画の大きさは任意に定められるから、1個体の影響の及ぶ範囲が区画の大きさによって影響されるとするのは不合理である。

したがって、小面積の区画単位を用いて抽出された標本に応用するためには、モデルをいくらか修正することが必要である。この目的のためには、個体間距離を測定する方法が有効であると思われる。この方法を用いれば、2個体間の距離にともなつて変化する1個体が他個体に与える影響の程度を測定できるであろう。著者はこの方法によってすでにいくつかの結果を得ているのであるが、これらは、続報で発表する予定である。

謝 辞

この稿について、有益な助言を頂いたアメリカ、カソリック大学の E. BATS-CHELET 氏ならびに、ペンシルバニア州立大学の W. M. STITELER 氏に感謝の意を表す。

引用文献

- [1] BREDER, C. M., JR. 1953. Equations descriptive of fish schools and other animal aggregations. *Ecol.*, 35: 361-70.
- [2] 伊藤嘉昭, 1952. アブラムシ数種の増殖型式——特に棲息密度と移動の関係について——. 個体群生態学の研究 I: 36-48.
- [3] KENNEDY, J. S., & CRAWLEY, L. 1967. Spaced-out gregariousness in Sycamore aphids, *Drepanosiphum platanooides* (SCHRANK) (Hemiptera, Callaphididae). *J. Anim. Ecol.*, 36: 147-70.
- [4] KLUYVER, H. N. 1951. The population ecology of the great tit, *Parus m. major*. *Ardea*, 39: 1-135.
- [5] 小坂昌也. 1956. カレイ類の棲息場所選択と環境の評価についての実験的研究. 日本水産学会誌, 22: 284-8.
- [6] 久保浩洋, 1957. アベハゼの場所選択についての実験的研究. 日本生態学会誌, 7: 80-4.
- [7] 森下正明, 1950. ヒメアメンボの棲息密度と移動. 京大生理生態学研究業績, 65: 1-149. [本論集第一巻131-242頁に収録].
- [8] 森下正明, 1952. 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. 生理生態, 5: 1-16. [本書3-23頁に収録].
- [9] 森下正明, 1954. 分散と個体群圧力. アリジゴクの棲息密度についての実験的研究 II. 日本生態学会誌, 4: 71-9. [本書107-125頁に収録].
- [10] MORISITA, M. 1964. Application of I_0 -index to sampling techniques. *Res. Pop. Ecol.*, 6: 43-53. [本書177-189頁に収録, 「 I_0 -指数のサンプリングへの応用」].
- [11] 梅棹忠夫, 1950. 生物社会関係の量的表現 I. 生物科学, 2: 179-85.
- [12] 梅棹忠夫, 1951. 生物社会関係の量的表現 II. 生物科学, 3: 33-41.

註

- 1) [61頁] この距離測定の結果は, 本報では用いていない。
- 2) [67頁] これらの値は1950年の実験から得た E_A , E_B (表1) の約3倍である。1950年には実験箱を置いた部屋を, 夕方から深夜まで照明したが, 1951年には, 夜は照明しなかった。この光条件のちがいは, たぶん兩年の環境密度に差を生じさせた原因の少なくとも一部をなすものであろう。
- 3) [75頁] 実験は1950年に行なった。箱には森下 [8] で報告した砂Ⅱを入れた, この砂は, 本論文の“混合砂”に近い粒度組成をもっている。

* 原論文, Measuring of habitat value by the “environmental density” method. “Statistical ecology, 1. Spatial patterns and statistical distributions”. (ed. PATIL, G. P., PIELOU, E. C. & WATTEIS, W. E.) 379—401 (1971).

出版された論文の式や表の中には, 誤植がかなりあり, また一部の文章の脱落もあったが, この訳文ではこれらはすべて訂正補筆してある。

なお本論文中には1952年の予報 [本書25—33頁に収録] に載せた低温条件および面積 $\frac{1}{2}$ の場合の資料を加えなかったが, これは本篇で用いた環境密度修正値による再計算および再検討の時間的余裕がなかったためである。