

# 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)

### 1. ま え が き

動物の移動分散に対して個体群密度の大小が関係することは、実験個体群については VOÛTE (1937)、野外個体群については森下 (1950) によって実証されたが、この現象はそれ以後も伊藤 (1952)、河野 (1952) らの実験的研究によってさらに確かめられている。このことはそれぞれの個体群において個体の移動分散を促進させる個体群圧力 (population pressure) の存在することを物語るものであって、この圧力を量的に測定することは理論的にも応用的にもはなはだ重要な問題であると考えられる。しかしながらこの種の測定についての研究は現在までにほとんど見るべきものがなく、わずかに河野 (1952) によってコクゾウ (*Calandra oryzae* L.) の分散速度をもって個体群圧力の index にしようとする試みが行なわれているにすぎない。

分散に関連した重要な問題としてはなお障壁についての諸問題がある。野外における動物の移動分散は、多くの場合棲息場所の異質性や機械的の分布障壁によって大なり小なり制約を被っていると思われるが、これら分散を妨げる障壁の力の大きさを具体的に測定しようとする試みは今まで全然行なわれていないといってよい。しかしこの方法を確立することは、動物の棲息場所選択問題の研究と相まって野外における分布機構の解明に基礎的な役割を果たすことになるであろう。

著者は前報 (森下, 1952 b) において異質環境における棲息場所選択の問題を取り扱ったが、本報では主として等質環境における 1 ヶ所から周囲への分散と、障壁の存在する場合の分散についての実験結果から、個体群圧力や障壁の力の測定の問題を考察してみたい。なお分散の時間的变化の問題についても、他の研究者の報告資料にもとづいて検討を行なってみたいと思う。

## 2. 実験方法

等質なひろがりを持つ平面上にアリジゴク個体群がおかれた場合、その密度によって分散の仕方がどのように変化するかを調べるため（分散実験）、約3m×5mの室<sup>1)</sup>内リノリウム張りの床の上に、1.2m×1.2m、厚さ2cmの壤土層をしき、上面を平にした。用いた壤土は風乾状態のもの、その粒度は直径2.0～1.0mmのもの13.9%、1.0～0.5mm37.5%、0.5～0.25mm46.8%、0.25mm以下のもの1.9%、すなわち大部分が直径0.25～1.0mmの範囲内にある。個体位置の記録の便宜上、この実験盤の表面に20cm間隔をもって白砂をまいて細条をつくり、全体を36区画に分けた。実験の際は、この盤の中央にアリジゴク（ホシウスバカゲロウ *Glenuroides japonicus* M'L. 幼虫）個体群をかためて放し、孔をつくるのをまっけて、その位置、盤上に印された移動の跡、孔の大きさなどを記録した。1頭だけの実験では盤上数個所に同時に個体をおいて移動状態を調べた。観察の結果では上記白砂の細条はアリジゴクの行動に対して全然妨げにならないようであった。なお供試虫投入は主として昼間行なったが、実験の都合により夜間行なった場合も少数回ある。ただし両者の場合について実験結果に有意な差はあらわれなかった<sup>2)</sup>、本報では両者をまとめて取り扱うことにする。投入された供試虫は多くの場合その夜半までに孔を完成したが、個体によっては2日あるいは3日を要するものもあった。

障壁実験のためには35cm×45cmの木箱を用い、中央に10cm幅の折箱を伏せて障壁とし、その両側に前記土壌を2cmの深さに入れた。土の表面より障壁の上面までの高さは約1cmである（第1図）。実験は障壁を境にする片方の空間に供試虫個体群を入れ、孔をつくるのをまっけて反対側への移出個体数を調べた。箱にはふたをしたので内部は暗黒である。

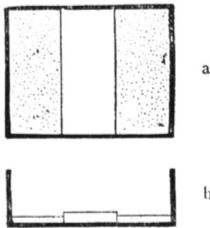
実験に用いたアリジゴク個体ならびにその飼育については、だいたい前報（森下、1952b）に記したとおりであるが、ただ本実験用の措置として、実験前少なくとも2日以上にわたって本実験用土壌に入れて特別に飼育した。

分散実験の期間は1950年8月末より9月末まで、その間の室温はほぼ20～26°C、ただし10月に入ってから室温20°C前後の際にわずかの実験の追加を行なった。

障壁実験を行なったのは10月中旬、気温は17～23°Cであった。

### 3. 不安定個体

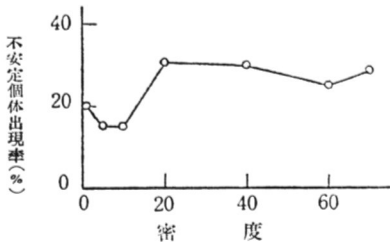
アリジゴクを実験盤におくと、多くの個体は間もなく土中に身体をうずめ、数十分ないし数時間（稀に数十時間）の後に移動をはじめ、やがて孔をつくる。移動跡は最初の個体数の少ないときは放射状に近いが、個体数を多くすると、かなり錯雑する。平均移動距離（分散距離）は後にのべるように最初の個体数によって異なるが、これらの個体の中には、他の個体とは明瞭に区別される長距離の移動を行なうものが見られることは注意に値する。この個体を不安定個体、その行動を不安定行動とかりに呼んでおく。これらの個体は正常個体に先だって移動を開始することが多く、その移動跡は実験盤の周縁部にまで達してここで孔をつくるか、またはさらに周縁部沿いあるいは内部に向かって移動を続けた後孔をつくる（第2図）。不安定個体の出現率を各密度（最初の個体数）について調べた結果は第3図に示すとおり、高密度においてやや多く現われる傾向があるとみられるが、1個体だけの場合でも約20%が出現している点からみ



第1図 障壁実験箱  
a. 平面図  
b. 側面図



第2図 アリジゴクの移動跡  
a. 正常個体  
b. 不安定個体



第3図 不安定個体出現率と密度との関係

第1表 不安定行動が同一個体に続けて現われる傾向

第1回実験 第2回実験	正常個体	不安定個体	計
正常個体	6	1	7
不安定個体	3	7	10
計	9	8	17

第2表 飢餓と不安定行動発現との関係

不安定行動 発現の有無	給食個体			飢餓個体		
	I	II	計	I	II	計
+	4	0	4	10	9	19
-	8	12	20	3	3	6
計	12	12	24	13	12	25

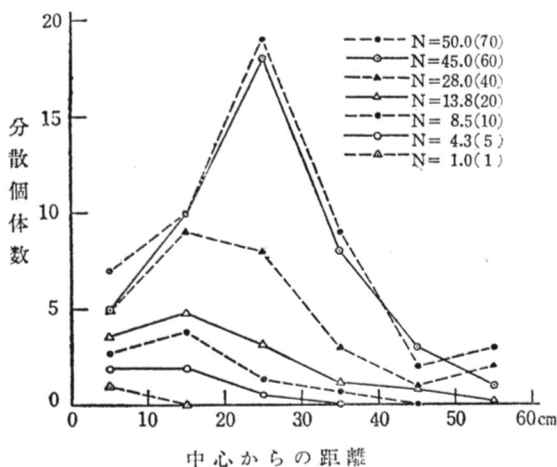
て、その出現には個体間の干渉以外の原因が大きく働いていることがわかる。

不安定行動が同一個体に続けて現われるかどうかを見るために一実験において出現した不安定個体8, その時の正常個体9をそれぞれトビロケアリ1頭ずつ給食後とり出し, 1個体ずつ分離して盤上においた結果は第1表のとおりとなった。検定の結果は5%以下の危険率をもって, 不安定行動は同一個体に続けて現われる傾向があると結論できる。

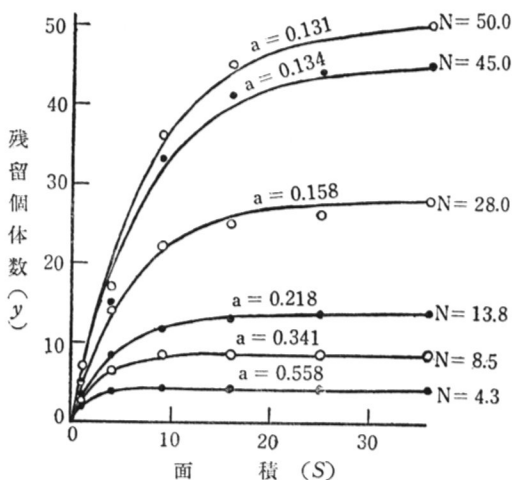
この原因は正確にはつかみ難いが, 少なくとも飢餓状態がかなり関与することは次の実験で示される。すなわち毎日正常に給食<sup>3)</sup>した個体と2週間以上絶食させた個体を, 1頭ずつ分離して同時に盤上においた結果は第2表のとおりとなり, 両者の不安定行動出現率のちがいは1%以下の危険率をもって有意である。したがって明らかに飢餓は不安定行動の惹起に関与しているといえる<sup>4)</sup>。ただし正常給食個体の中にも不安定個体が出現している点から考えると, 飢餓だけが不安定行動発現の原因だとはいいきれない。もっとも給食量が不安定行動発現を完全にくいとめるには不十分であったという見方も成り立つわけであるが, この点の解決は将来にまたねばならない<sup>5)</sup>。興味あることは不安定行動が中間の状態を経過せずに急に大きく発現することであって, これは生理的状态がある threshold を越えるか越えないかによって決定されるのではないかと思われる。ただしその threshold の高さが個体群密度のいかんによって異なるように見える(第3図)ことは注意してよいだろう。

## 4. 個体群の大きさと分散

実験盤にアリゾゴクを1個体ずつ分離して入れた場合は、不安定個体を除いた大部分がそのおかれた位置に近接して孔をつくる。正常な36個体について調べたところでは、最初の位置から10cm以上へ離れた場所に孔をつくった個体は皆無であった。ところが数個体ないし数十個体を盤の中心にかためて同時におくと<sup>6)</sup>、中心からかなり離れた個所まで移動して孔をつくる個体が多く現われ、最初の個体を多くするにつれ、遠方までの分散率が増大する傾向を生ずる(第4図)。このことは明らかに個体間の干渉が圧力として働いて個体の分散を促すことを示すものであって、密度の高まりが好適棲息場所からより条件の劣った場所への個体の移動を促進させる場合(森下 1950, 1952 a, b, 伊藤 1952)と軌を一にする現象といえよう。このような圧力は ELTON (1932) の用いた個体群圧力 (population pressure) の名で呼ぶのにふさわしいと思われる。注意すべきことは、第4図における総個体数 ( $N$ )<sup>7)</sup> 13.8 および 50.0 の場合などの比較で判るように、総個体数が比較的少なく、中心付近の密度が厳密な意味での飽和状態<sup>8)</sup> よりはるかに低い場合でも遠方へのかなりの分散個体を出している点である。このような現象は開放空間における密度効果の特徴づけるもの



第4図 中心からの距離と分散個体数との関係  
 $N$  = 不安定個体を除いた総個体数  
 ( ) 内の数字は不安定個体を加えた個体数



第5図 個体群を入れた場所を中心とする円の面積とその中に残留した個体数との関係  
面積1単位=10<sup>2</sup>πcm<sup>2</sup>  
曲線は  $y=N(1-e^{-aS})$  による計算値

として著者のすでに注意した所であって (森下1950, 1952 b), 開放空間においては, 密度が高まるにつれその場所への個体の定住確率は小となり, たとえ場所の収容力にまだ余裕が残されていても分散率は増大して密度の高まりは抑制される傾向を示すといえる。

このような密度と定住確率 (本実験では残留確率) との関係をさらにはっきりさせるために, 盤の中心から同心円的に面積を拡げて行った場合, その面積内に含まれる個体数 (残留個体数) を図示すると第5図のとおりとなった。すなわち面積とその中の個体数との関係は NICHOLSON (1933) のいわゆる competition curve の形をとり

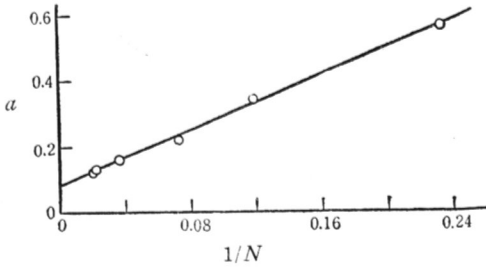
$$y = N(1 - e^{-aS}) \quad (1)$$

ただし  $y$  = 面積  $S$  内の残留個体数

にはほぼ適合する。ところで第5図の中に示したように  $a$  の値は総個体数のいかによって変化する。その変化の仕方は第6図に示すように総個体数の逆数と直線関係をなしている。すなわち

$$a = b + \frac{c}{N} \quad (2)^9$$

今の場合 10<sup>2</sup>πcm<sup>2</sup> を面積1単位とする  $b, c$  の値は, それぞれ 0.09 および

第6図  $a$  と  $1/N$  との関係

2.50 である。

(1), (2) より

$$y = N(1 - e^{-(b+c/N)S}) \quad (3)$$

(3)における  $e^{-(b+c/N)S}$  は個体の分散確率を示すものであるが、密度に関係した分散確率は個体群圧力を指示するものと考えれば

$$p = \frac{1}{(b+c/N)S} \quad (4)$$

とおいた場合の  $p$  をもって、一応個体群圧力の index とすることができよう。

ところで個体群圧力が密度と関係する仕方は個体間の干渉にもとづくものと考えられるが、単独個体の場合には個体間の干渉はあり得ない。すなわち単独個体の移動はその場所の密度以外の環境条件や個体の移動性などにもとづくものであって、個体群圧力によるものではない。今単独個体の場合の  $p$  を  $p'$  とすれば

$$p' = \frac{1}{(b+c)S} \quad (5)$$

は上記環境条件や個体の移動性などによる分散すなわち密度に関係しない分散の大小を示すものとするから、これを“個体分散指数”と名づけたい。今

$$P = p - p' \quad (6)$$

とすれば、 $P$  によってはじめて密度に関する圧力の程度を指示できる。この  $P$  を“真の個体群圧力指数”と呼び、これに対して  $p$  を“見かけの個体群圧力指数”と呼ぶことにする。もし環境条件が不適当で個体の定住を妨げるような場合には、真の個体群圧力がかりに小さくても、見かけの個体群圧力は大きくなり分散率は高くなるであろうし、逆に好適棲息場所で個体分散指数は小さくても、真の個体群圧力が大であればやはり分散率は高くなるであろう。(4)に

おける  $c=0$  の時は  $p=p'$ 、すなわち真の個体群圧力  $0$  で個体間の干渉<sup>10)</sup>の全然ない場合であるが、この時の見かけの個体群圧力は個体分散指数の値に一致する。

なお (3) において問題になると思われる点は、 $N$  の増大によって  $y$  もまた限りなく増大する形になっていることである。ただしアリジゴクでは密度の高まりに応じて分散のほか共ぐいのはじまり、 $y$  の増加を抑制すると考えられる。このような開放空間における死亡率の問題についてはなお別途の考察を必要とするが、本実験では死亡個体は現われなかったのでこの問題には差当り触れないことにする。なおまた高密度においても死亡率が小さい場合は、 $N$  の増大によって  $y$  は著しく高くなりついにそれ以上一定面積内に個体の入り得る余地の完全になくなる飽和密度が現出することも考えられるが、この状態またはこれに近い状態に立ち至った場合の分散には、(3) 式をそのまま適用するわけには行かないであろう<sup>11)</sup>。この点も将来の実験と考察とを必要とする問題の一つである。

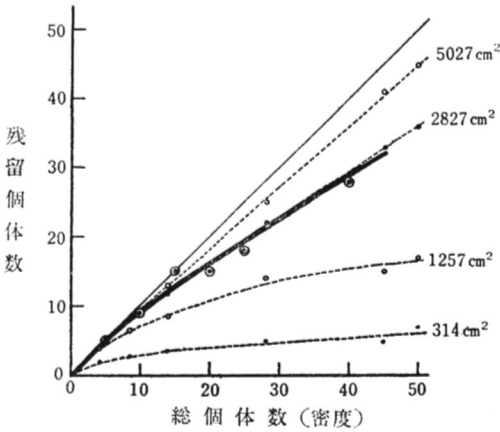
## 5. 障壁のある場合

今までのべた実験は、分散を妨げる特別の障壁の存在しない場合であった。しかしはじめにのべたとおり野外における動物の分散は多くの場合何らかの意味での障壁をのり越えての分散であると思われる。したがって障壁の問題は個体群の分散にとって本質的に重要な意味をもつ。

障壁実験にも上記の実験盤を用いることが望ましかったが、実験の都合上第 1 図の実験箱を用いた。

実験箱の片方の土にアリジゴクを 5, 10, 15, 20, 25, 40 個体を入れた場合、障壁を越えることなくもとの部分に残留した個体数は第 7 図に示したとおりである。第 7 図には前述の分散実験における密度とそれぞれの面積内の残留個体数との関係をあわせ示してあるが、両者をくらべた場合、障壁実験の残留個体数曲線は、分散実験における半径 30cm (面積 2,827cm<sup>2</sup>) 内の残留個体数曲線とほとんど一致している。障壁実験の曲線は 1 回の実験によってえがかれている点で、その信用度に対する問題は残るが、大まかに見てこの場合の障壁を越えての分散確率は、どの  $N$  の値についても無障壁の場合における半径 30 cm の円外への分散確率に近い値であるといえる<sup>12)</sup>。すなわち障壁





第7図 最初の密度と障壁内残留個体数との関係 (太実線)  
点線は無障壁の場合の各面積内残留個体数

内残留個体数は  $S$  の値を変えるだけで (3) によって計算し得ることになる。

今障壁のない場合の  $b, c, S, p$  の値をそれぞれ  $b_0, c_0, S_0, p_0$  とし障壁のある場合の値を  $b_1, c_1, S_1, p_1$  とすれば、両者の分散確率がどの  $N$  の値についても等しいときは

$$p_0 = p_1$$

したがって (4) より

$$\left(\frac{b_0}{c_0} + \frac{1}{N}\right) c_0 S_0 = \left(\frac{b_1}{c_1} + \frac{1}{N}\right) c_1 S_1 \quad (7)$$

$N$  のいかんにかかわらず (7) の関係が成立するためには

$$\frac{b_0}{c_0} = \frac{b_1}{c_1}, \quad c_0 S_0 = c_1 S_1$$

今

$$\alpha = \frac{c_1}{c_0} = \frac{b_1}{b_0} = \frac{S_0}{S_1} \quad (8)$$

とすれば、 $\alpha$  によって障壁としての作用の程度を示すことができる。この  $\alpha$  を障壁度指数と呼ぶことにしたい。 $\alpha$  が大のときは障壁外への分散確率は小となるが、これは少なくとも見かけの個体群圧力が障壁によってくいとめられることを意味する。したがって内部から障壁面に及ぼす圧力<sup>13)</sup>をもし考えるならば、これは障壁度と釣合った値、すなわち同面積の無障壁の場合の  $\alpha$  倍であ

るとみなしてよいであろう。本実験では障壁内の面積は  $525\text{cm}^2$  であるから、 $\alpha=5.39$  と計算される。もっとも実験に用いた個体の中には不安定個体が含まれている可能性がある点、実験温度が前実験より低い点あるいは実験回数の点などから、 $\alpha$  の値そのものは必ずしも正確とはいえないが<sup>14)</sup>、少なくともこの方法による障壁度測定が可能であるとだけはいい得られるであろう。

## 6. 時間と分散

以上は分散の結果だけを取り扱ったが、そのような結果にいたるまでの時間的経過はどうかという点も重要な問題である。特に障壁の存在する場合は、たとえ最終的の残留個体数は同じであっても、分散速度が障壁の有無やその程度によって左右されるということも充分にあり得るであろう。もっとも著者自身はこの点について論議できるだけの実験資料を持ち合わせないが、幸いにして他の動物についての実験結果がすでに、1, 2 報告されているから、これらにもとづいて考察を行なってみたい。

渡辺・内田・吉田 (1952) はアズキをしきつめた  $80\text{cm} \times 80\text{cm}$  の実験盤上にアズキゾウムシ (*Callosobruchus chinensis* L.) を放して分散の時間的経過を調べたが、その結果供試虫を中央にかためておいた場合の分散は DOBZHANSKY & WRIGHT (1943, 1947) の用いた双変正規分布にほぼ適合することを見出した。そこで渡辺らはその variance ( $\sigma_r^2$ ) の値の変化によって時間的分散経過を示し得ると考え、その変化を図示したが、密度や時間と  $\sigma_r^2$  との間の函数的関係は明確にとらえることはできなかった。

さて双変正規分布においては、中心より半径  $r$  までの間に入る個体数  $n$  は

$$n = N \int_0^r \int_0^{2\pi} \frac{1}{\pi \sigma_r^2} e^{-\frac{r^2}{\sigma_r^2}} dr d\theta = N \left(1 - e^{-\frac{r^2}{\sigma_r^2}}\right) \quad (9)$$

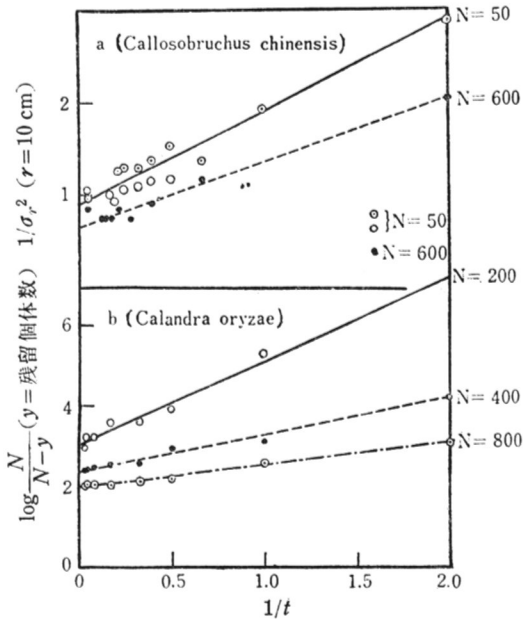
ただし  $N$  = 総個体数

ここで

$$a = \frac{1}{\pi \sigma_r^2} \quad (10)$$

とおけば (9) は (1) と全く同一になる。すなわち  $\sigma_r^2$  の時間的変化より  $a$  の時間的変化を直ちに導くことができる。

今渡辺らの図より  $N=600$  および  $N=50$  の場合をとり出し、時間  $t$  の逆



第8図 時間と分散との関係

- a. アズキノウムシ (渡辺ら, 1952)
- b. コクゾウ (河野, 1952)

数および  $\sigma_r^2$  の逆数をそれぞれ両軸にとって図示すると第8図 a のとおりとなった。すなわち両者の関係はほぼ

$$\frac{1}{\sigma_r^2} = h' + \frac{g'}{t} \tag{11}$$

ただし  $h'$  および  $g'$  は常数

によってあらわし得る。 $h'/\pi = h$ ,  $g'/\pi = g$  とおけば, (10) および (11) より

$$\begin{aligned} a &= \frac{1}{\pi} \left( h' + \frac{g'}{t} \right) \\ &= h + \frac{g}{t} \end{aligned} \tag{12}$$

時間の経過に伴う分散の仕方は (12) を (1) に代入することによって一応一つの式にまとめることができる。ただし渡辺らの資料はアズキノウムの飛翔による盤外への分散とそれにもとづく個体数の減少, および盤の広さの制限に

よる分散の妨げが加わっているので、最初の個数 ( $N$ ) と分散速度との関係は捕捉し難い。そこで次に河野 (1952) のコクゾウについての実験資料についてこの点を検討してみよう。

河野は直径 13cm の円盤上に直径 12cm のひろがりをもって玄米をまいてふたをし、この中に一定時間コクゾウ個体群をとじこめた後、ふたをとって円盤外への分散を調べた。分散数は時間の経過とともに変化し、その合計数も最初の密度によって異なる。河野は時間一分散曲線の理論値として

$$E(t) = (N - a)(1 - q^t)$$

ただし  $q$  = 単位時間における個体の残留確率

$E(t)$  = 分散個体数

$a$  = 分散 0 の臨界密度

を考えたが、実験結果は分散の時間的全過程を一本の理論曲線であらわすことができず、適当な時間の区切りによって初期分散および後期分散に分かつ必要を生じた。しかし初期分散 (密度依存) から後期分散 (密度と無関係) への移行点の密度は、密度効果 0 として計算された臨界密度  $a$  よりはるかに高い値を示すという矛盾を生じ、また分散個体数の累積曲線に平衡状態が現われている事実およびその高さとの関係についても、明確な説明は与えられなかった。

さて河野の資料を用いて  $1/t$  と  $\log \frac{N}{N-y}$  (ただし  $y$  = 残留個体数) の関係を見るとやはり第 8 図 b のとおり直線であらわし得ることがわかる。すなわち

$$A = h'' + \frac{g''}{t} \quad (13)$$

$$\text{ただし } A = \log \frac{N}{N-y}$$

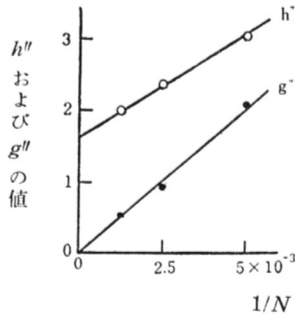
(13) における  $h''$  および  $g''$  と  $N$  との関係は第 9 図に示すように

$$h'' = m + \frac{u}{N} \quad (14)$$

$$g'' = \frac{v}{N} \quad (15)$$

というそれぞれの直線で示される。(13), (14), (15) より

$$A = m + \frac{u}{N} + \frac{v}{Nt}$$



第9図 コクゾウの  $h''$  および  $g''$  と個体群密度との関係

$$\text{ただし } \log \frac{N}{N-y} = h'' + \frac{g''}{t}$$

$$= m + \left(u + \frac{v}{t}\right) / N \tag{16}$$

今  $m = b$ ,  $u + \frac{v}{t} = c$  とおけば (16) は

$$A = \log \frac{N}{N-y} = b + c/N \tag{17}$$

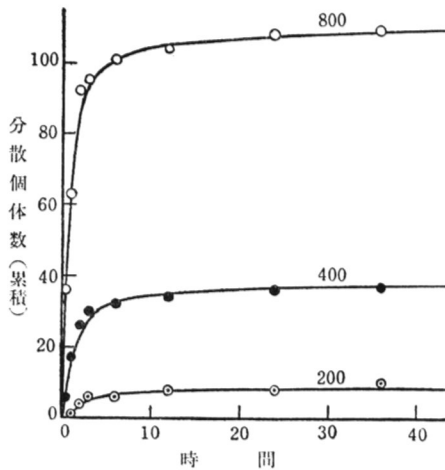
(17) は  $S=1$  における (3) にほかならない。すなわち (3) はアリジゴクのみならず、コクゾウの分散にも少なくとも面積一定の場合にはそのまま適用できることがわかる。したがって、

$$A = a = b + \left(u + \frac{v}{t}\right) / N \tag{18}$$

かくて密度、時間の変化による残留個体数の変化を示す式は

$$y = N \left(1 - e^{-\left\{b + \left(u + \frac{v}{t}\right) / N\right\} S}\right) \tag{19}$$

として与えられる<sup>15)</sup>。  $S=1$ ,  $b=1.624$ ,  $u=287.9$ ,  $v=403.0$  として (19) から計算された  $y$  の値と河野の実測値とはどの  $N$  の値の場合にもよく適合する (第10図)。なお (19) において  $t \rightarrow \infty$  とおけば各密度における分散総数も計算される。たとえば密度 100 の場合は河野によれば24時間後によく1頭の分散を見ただけにすぎないが、(19) による計算では 24 時間後における分散数は 0.9, 分散総数 ( $t \rightarrow \infty$ ) は 1.0 となりよく実測値と一致している。すなわち (19) によれば分散 0 の臨界密度を仮定する必要もなければ、また分散を二つの時期によって分つ必要もない。ただし河野が分散速度 (「初期分散速度」) を



第10図 コクゾウの時間一分散曲線

曲線は  $N-y = Ne^{-\left\{b + \left(u + \frac{v}{t}\right)/N\right\}}$  による計算値  
ただし  $y$  = 残留個体数実測値は河野 (1952) による。

もって個体群圧力の index にしようとした点は注意してよいだろう。(19) から分散速度を指示する値を求めるならば

$$V = \frac{1}{(v/N)S} = \frac{N}{vS} \quad (20)$$

この  $V$  を“分散速度指数”と呼ぶことにしたい。 $S$  および  $N$  が一定ならば、 $V$  は  $v$  によって定まる。 $v$  に対しては“時間分散指数”と名付けよう。時間分散指数は環境条件、生理的状态のちがいを指示するとともに、また動物の種類による分散速度の比較にも役立つであろう。

## 7. 障壁と分散の時間的経過

さきに障壁度  $\alpha$  を  $b_1/b_0$  または  $c_1/c_0$  によって規定したが、この場合の  $c_0$ ,  $c_1$  などは分散の時間的経過の終局から求めたものであった。

(2) および (18) より

$$c_0 = u_0 + \frac{v_0}{t}$$

$$c_1 = u_1 + \frac{v_1}{t}$$

とすれば、 $t \rightarrow \infty$  において  $c_0, c_1$  はそれぞれ  $u_0, u_1$  に一致する。すなわち

$$\alpha = \frac{u_1}{u_0} \quad (21)$$

これに対し

$$\beta = \frac{v_1}{v_0} \quad (22)$$

とすれば、 $\beta$  は分散速度に対する障壁の影響を示す指数となる。すなわち  $\alpha, \beta$  を知れば障壁の作用を時間空間の両面から見得ることになる。一般に障壁の影響としては

1. 障壁の有無によって障壁内残留確率は異ならないが分散速度が異なる場合
2. 残留確率も分散速度も異なる場合

が考えられる。1 の場合は  $\alpha=1, \beta>1$ , 2 の場合は  $\alpha>1, \beta>1$  である。 $\alpha>1, \beta=1$  の場合も理論的には考えられるが実際にはおそらく起こり得ないであろう。

なお問題となるのは  $u_0=0$ , および  $u_1=\infty$  の場合である。もっとも  $u_0=0, b_0 \neq 0$  であれば  $b_1/b_0$  によって  $\alpha$  を定め得るが、 $b_0$  もまた 0 (無障壁の場合の残留確率 0 の場合) であれば、障壁度の比較は一応  $u_1$  の値相互の比較によって行なわねばならないであろう。 $u_1=\infty$  は完全な閉鎖空間を意味し、障壁度という見方からすれば当然  $\alpha=\infty$  でよいわけであるが、障壁内部の圧力は密度その他が異なれば必ずしも同一ではないはずであるから、その比較をなし得ることが特に実験個体群の場合において望ましい。この点についての著者の検討はまだ不十分であるが、一応 (4) における  $p$  の値によってその大小を指示できるのではないかと考える。

## 8. 動物の種類と個体群圧力

ここで今まで取り扱った材料の各指数を比較してみよう。ただし障壁度および分散速度についてはそれぞれ 1 種類ずつの資料しかないので、これらを除いて、 $b, u, p', P$  の値を  $S=10\text{cm}^2, N=10$  および  $S=100\text{cm}^2, N=100$  の二つの場合について計算し比較した結果は第 3 表のとおりである。これらの値は動物によってそれぞれ異なった実験条件の下で得られた点は充分考慮しなければならないが、ある程度まで種類の特性比較上の参考に供し得るであろう。

第3表 各種類の  $b$ ,  $u$ ,  $p'$ ,  $P$  の計算値

種 類	$S=10\text{cm}^2$				$S=100\text{cm}^2$	
	$b$	$u$	個体分散 指 数 ( $p'$ )	$N=10$ 真の個体 群 圧 力 ( $P$ )	個体分散 指 数 ( $p'$ )	$N=100$ 真の個体 群 圧 力 ( $P$ )
アリジゴク(ホシウスバカゲロウ) ( <i>Glenuroides japonicus</i> )	0.0029	0.0796	12.121	79.62	1.212	25.82
コ ク ゾ ウ ( <i>Calandra oryzae</i> )	0.1437	25.4600	0.039	0.33	0.004	0.25
ア ズ キ ゾ ウ ム シ ( <i>Callosobruchus chinensis</i> )	0.0203	0.4174	2.285	13.83	0.229	3.86

ただしこの表のアズキゾウムシの計算値は渡辺らの実験資料の一部(第8図)だけからのもので同実験の残りの資料もいっしょに取り扱えば、 $P$ の値はこの表の数値よりももっと小さくなるのではないと思われる<sup>16)</sup>。なおアズキゾウムシの実験盤から外への飛翔による分散の測定値はこの表にはあげてないが、渡辺らによる図だけからの大まかな計算では  $P$  はむしろ 0 に近いのではないかと推定される。コクゾウでは  $p'$ ,  $P$  が著しく低いのが目立つが、これは一定時間個体群を容器の中にとじこめ、その状態に対する一種の「慣れ」(平衡状態)をつくり上げたこと、および容器外への分散は一種の障壁を越えての分散であることなどの影響を受けたものであろう。ただし  $P$  は正常状態でもアリジゴクよりはるかに小であろうことは想像し得る。

興味あるのは  $S=10\text{cm}^2$ ,  $N=10$  の場合と、 $S=100\text{cm}^2$ ,  $N=100$  の場合の各種類の  $P$  の計算値の比較であって、それぞれの面積内の密度という点では双方同一であるが、面積の大きい方がはるかに小さい。このことは前にものべたとおり、個体群圧力が働いて小面積からの分散が起こるのは必ずしもその面積内の密度が飽和点に達している場合だけではなく、したがって最初の個体数の多いときはその面積内の密度をさらに高め得ることを示すものである。したがってある場所からの分散に対する個体群圧力の影響を論ずる場合には、単にその場所の個体群密度のみならず、その面積の大きさも同時に考慮に入れる必要があると思われる。

## 9. む す び

以上アリジゴクや他の動物の分散の仕方をもとにして、個体群圧力や障壁度



の測定が可能であることを示したが、本報でのべた方法が一般的にどの程度用い得るかについてはまだ問題が多いと思われる。特に野外の個体群に対する応用の場合には調査の困難さと条件の複雑さが相まって、式の適用価値に対する疑問がかなり起こり得ると思われる。しかしすでに DOBZHANSKY & WRIGHT (1943, 1947) や WADLEY & WOLFENBARGER (1944) が示しているように、野外個体群の分散の仕方を比較的簡単な公式によって把握することもある程度までは可能であって、著者の試みもこの種の問題の解決のための一つの手がかりとしては役立つであろうと考える。ただし本報で取り扱ったのは、分散による密度の緩和と分布面積の拡大という分散に伴う諸現象の一部面にすぎず、異なった種類間の個体群圧力の相互関係や棲息場所選択問題との関連など、今後明らかにされるべき問題がまだ多く残されている。なお前報でのべた環境密度との関係は本報では触れなかったが、この点も後の報告において検討したいと思う。

## 要 約

アリゾナ個体群の中には正常個体に混じって移動性の大きい不安定個体が現われる。不安定個体の出現には飢餓が重要な関係をもつ。不安定個体を除いた個体群の一ヶ所からの分散の仕方は

$$y = N(1 - e^{-(b+c/N)S}) \quad (1)$$

によって示される。ただし  $y$  は  $S$  面積内の残留個体数、 $N$  は総個体数、 $b$ 、 $c$  は常数。

分散を促進させる「真の個体群圧力」の大小は

$$P = \frac{1}{(b+c/N)S} - \frac{1}{(b+c)S} \quad (2)$$

によって指示できる。

コクゾウの分散についての河野 (1952) の資料から計算すると、時間的経過と分散との関係は (1) において

$$c = u + \frac{v}{t} \quad (3)$$

とおきかえることによって示される。

障壁によって分散が妨げられる場合は、

$$\alpha = u_1/u_0 \quad (4)$$

$$\beta = v_1/v_0 \quad (5)$$

よって、前者は空間的分散、後者は分散速度に対する影響を示し得る。ただし  $u_1$ ,  $v_1$  は障壁ある場合の  $u$ ,  $v$  の値,  $u_0$ ,  $v_0$  は障壁のない場合の値。

なおアリジゴク, コクゾウ, アズキゾウムシの個体群圧力を比較したが, 実験条件の相違を考慮に入れても単位面積における圧力は個体群の大きさが同じであればアリジゴクが最も大きいと考えられる。

## 文 献

- DOBZHANSKY, TH. & S. WRIGHT (1943) Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 28: 304—340.
- DOBZHANSKY, TH. & S. WRIGHT (1947) Genetics of natural populations. XV. Rate of diffusion of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 32: 303—324.
- ELTON, C. (1933) The ecology of animals. London.
- 伊藤嘉昭 (1952) アブラムシ数種の増殖型式. 個体群生態学の研究 I: 36—48.
- 河野達郎 (1952) 時間分散曲線. 個体群生態学の研究 I: 109—118.
- 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].
- 森下正明 (1952 a) アリジゴクの棲息場所選択. 日本動物学会九州支部会報 6: 1—5. [本書25—33頁に収録].
- 森下正明 (1952 b) 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—24頁に収録].
- 森下正明 (1954) アリジゴクの分散と棲息密度との関係について (講演要旨). 動物学雑誌 63: 90—91
- NICHOLSON, A. J. (1933) The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 2: 131—178.
- 梅棹忠夫 (1951) 生物社会関係の量的表現. 生物科学 3: 33—41.
- VOÛTE, A. D. (1937) Bevolkingsproblemen II. Emigratie van *Calandra oryzae* L. *Naturk. Tijdsche. Ned. Ind.*, 98: 97—102.
- WADLEY, F. M. & O. WOLFENBARGER (1944) Regression of insect density on distance from centre of dispersion as shown by a study of the smaller European elm barkbeetle. *J. Agr. Res.*, 69: 299—308.
- 渡辺昭二・内田俊郎・吉田敏治 (1952) 分布型の変化と分散. 個体群生態学の研究 I: 94—108.

## 註

- [108頁] 室の両側の壁(5 m壁)にはガラス窓があり, 一方は戸外, 一方は他の室に面する. 双方とも直射日光は入らない. 窓が大きいため盤上の部分による明るさの差はたといあっても僅かであると考えられた. 念のため, 実験後盤の中心を中央として四方向をとり, 各方向の分散個体数を種々な場合について調べてみたが, 方向による分散の差異は見出されなかった.
- [108頁] ただし, さらに数多くの実験を行なえば両者による差は見出されるかもしれない(森

- 下, 1952 a). なお夜間は供試虫投入時や調査時を除いて点灯しなかった。
- 3) [110頁] アリジゴク1頭に対してクロヤマアリ1頭またはトビイロケアリ2,3頭を毎日給食。
  - 4) [110頁] このことは野外におけるアリジゴクの移動と密接に関係すると思われる。著者の別の実験で確かめた所では、すでに孔をつくっている個体に2週間あるいは3週間給食しないと孔をすてて新しい場所を求める個体が多く現われる。給食をつづけている場合は、このような個体は極めて少ない。
  - 5) [110頁] 過度に摂食すると、新しい場所へ移した場合、土中にもぐったまま、孔をつくらない傾向を生ずる。
  - 6) [111頁] 実験のくり返しは最初の個体数5個体の場合8回, 10個体6回, 20個体5回, 40個体2回, 60および70個体はそれぞれ1回, 実験順序は各個体数の実験を適当に織りまぜて時期的な影響を消去するよう注意した。
  - 7) [111頁] 以下本報で取り扱う総個体数は、すべて不安定個体を除いた個体数をもってする。不安定個体は正常個体より早く分散をはじめの傾向を持つからである。
  - 8) [111頁] 小容器の中でアリジゴク個体群の密度を次第に高めて行くと、共ぐいが行なわれるようになり、それ以上の密度の高まりを制限する傾向ができる(森下, 1952 b)。このような意味での飽和密度は、半径10cmの円面積では条件によって異なるとはいえ、おそらく25頭以上と思われる。
  - 9) [112頁] 著者はさきに  $a=b/\sqrt{N}$  として報告したが(日本動物学会第24回大会講演, 1953), (2)の方がいっそう適合がよいので改める。
  - 10) [114頁] 動物の種類あるいは環境条件の相違などによる個体間の干渉度の相違を  $N$ ,  $S$  に関係なく表現し得ないかという問題が起こる。(6)における  $P$  は  $b+c$  が小さいほど大になり、また  $c/b$  が大きいほど大になるから、便宜的に  $I = \frac{c}{b(b+c)}$  をもって干渉度を示す1指数として用いることもできよう。 $I$  はもちろん梅棹(1951)の用いた干渉度の指数とちがってマイナスの干渉を示す指数である。
  - 11) [114頁]  $N \rightarrow \infty$  の場合も(16)の  $P$  は無限大とはならず、前述の  $I$  の値に近づく。個体群圧力の大きさに事実限界があるかどうかは今後検証を要する問題である。
  - 12) [114頁] この実験では共ぐいによる死亡個体が  $N=20$  および  $N=25$  においてそれぞれ1,  $N=40$  において4出ている(第7図の残留個体数には死亡個体数を含めていない)。もし生存個体総数をもって  $N$  とすれば分散実験の曲線との適合はもっとよくなる。
  - 13) [115頁] もっとも  $k=p'$  すなわち  $P=0$  の場合は、壁面に及ぼす圧力という考え方は不適當であるともいえるが、 $\alpha$  によって障壁度を示すという点では差障りはない。
  - 14) [116頁] 越え得られる障壁が一方の側だけに存在した点も吟味を要するであろう。なお、障壁を越えた個体によって反対側の密度が高まれば、逆の移動も起こり得る問題もある。ただし本実験では反対側に印された移動跡からみて、実際には逆移動は起こらなかったであろうと推測できた。
  - 15) [119頁] 厳密にいえば、容器面積を変化させた場合のコクゾウ分散実験結果による吟味がさらに望ましい。
  - 16) [122頁] もっともこの資料は前記のとおり盤面積による分散の制限その他の条件が加わっているため、第3表の比較にはあまり適当ではない。

\* 日生態会誌, 4: 71—79 (1954) 掲載。

