

動物の個体群*

I 個体群とは何か

自然の中の動物各種の個体は、他の個体からまったく隔絶された生活を営むことはほとんどなく、ふつうにはそれぞれの好適生活場所に多くの個体が寄り集まって生活している。このように同じすみ場所内に生活する個体全体もしくはその一部に対して個体群 (population) という名が与えられている¹⁾。

個体群という語は1種動物の個体によって形作られたグループに対してのみ用いられるとはかぎらない。自然では1つの場所に2種以上の動物が共に生活しているのがふつうであるし、またこれらの相互作用を研究するために実験的に同じ容器内に2種以上の動物をいっしょに飼育することも多く行なわれている。これら同一場所に生活する2種以上の個体群に対しては混合個体群 (mixed population) または異種個体群 (inter-species population) という名称が与えられ、一方これと区別するために1種のみ個体群は同種個体群 (intra-species population) と呼ばれている²⁾。ただし異種個体群という名称を、ある場所に生活するすべての生物個体群にまでおしひろげるなら、これは群集 (community) とほとんど同義³⁾ となるが、自然に適用する場合は群集の中のとくに密接に関係し合う数種個体群を取り出した場合にだけ異種個体群という用語を使用することが多い。

II 個体群の存在の仕方 (空間的構造)

A. すみ場所の条件と個体群

1つの種の地理的分布範囲の中でも、その種の生活場所として好適な場所は斑状もしくは点状に散在していることが多く、したがってその各個体も、環境条件の場所的ちがいにある程度まで応じて大小の個体群に分れて生活している

のがふつうである。たとえば、アリ類ではクロヤマアリ (*Formica fusca japonica*) やトビイロシワアリ (*Tetramorium caespitum jacoti*) は日当りのよい乾燥地に多いのに対して、アシナガアリ (*Aphaenogaster famelica*) やキイロシリアゲ

第1表 米国ジョージア州 Piedmont 地域の高地での2次遷移の植生中の燕雀類の分布
(ODUM および JOHNSTON 調査, ODUM, 1953 による)

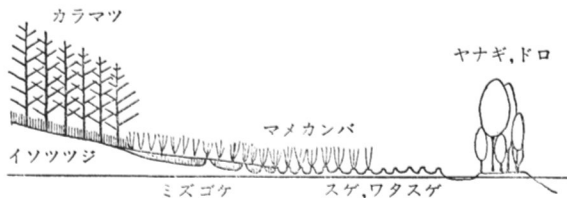
優位植物	広葉 草本	イネ科 草本	草本と 灌木	マ	ツ	林	カシ, ヒッコリー 極相	150~200
遷移開始よりの年代	1~2	2~3	15 20	25	35	60	100	150~200
鳥の種類	密度 (100 エーカーあたりのなわばりをもったつがいの数)							
Grasshopper sparrow	10	30	25					
Meadowlark	5	10	15	2				
Field sparrow			35	48	25	8	3	
Yellowthroat			15	18				
Yellow-breasted chat			5	16				
Cardinal			5	4	9	10	14	20
Towhee			5	8	13	10	15	15
Bachman's sparrow			8	6	4			
Prairie warbler			6	6				
White-eyed vireo			8		4	5		
Pine warbler					16	34	43	55
Summer tanager					6	13	13	15
Carolina wren						4	5	20
Carolina chickadee						2	5	5
Blue-gray gnatcatcher						2	13	
Brown-headed nuthatch							2	5
Wood pewee							10	1
Hummingbird							9	10
Tufted titmouse							6	10
Yellow-throated vireo							3	5
Hooded warbler							3	30
Red-eye vireo							3	10
Hairy woodpecker							1	3
Downy woodpecker							1	2
Crested flycatcher							1	
Wood thrush							1	10
Yellow-billed cuckoo								5
Black and white warbler								1
Kentucky warbler								
Acadian flycatcher								
計 (上にあげていない稀な 種類を含む)	15	40	110 136	87	93	158	239	228

アリ (*Crematogaster sordidula osakensis*) はどちらかというところ、やや陰湿な場所に生活する (森下, 1945)。

第1表は、米国ジョージア州で調べられた、遷移 (succession) の各段階に相当する植生の場所に生活する燕雀類の密度を比較したものである。それぞれの鳥の種類毎にすみ場所はかなり限定されており、1つの場所でも年を経て植生が変化すれば、そこに生活する鳥の種類もこれにともなって変化することがよく示されている。

しかし、このような環境条件の分布と、個体群分布との結びつきは、動物の種類によって必ずしも同じではない。行動力の小さい動物にとっては、たとえば草地や1本の樹木の上でもかなり継続して生活を維持できるのに対して、行動力の大きい大動物にとってはこれらの小さなすみ場所のもつ内容はたとえそれが日々の生活の一部には利用されても、その生活全体の必要をまかなうには不足である。したがって、大動物個体群は、多くの小さなすみ場所をその中に含んだ大きなすみ場所を要求することになる。たとえば、北部大興安嶺は大まかに見ればシベリアから続く落葉針葉樹林帯に含まれるが、その内部に入ると、川の流れて沿って広い河谷が開け、ここにはヤナギ、ドロの川辺林についてスゲ湿原、ミズゴケ湿原がひろがり、後者はその上にマメカンバなどの灌木をしばせながらダフリアカラマツの森林がおおう山腹につづいている (第1図)。これらの各小地域はそれぞれ各種小動物のすみ場所になっているが、大形動物であるシベリアエルクジカ (*Alces alces bedfordiae*) やマンシュウアカシカ (*Cervus canadensis xanthopygus*) にとっては、草原も灌木原も森林もすべて日々の行動地域の中に含まれており、したがって1つのシカ個体群のひろがりをも場的に限定しようと思えば、これら小地域をすべて含んだ1水系流域の全体もしくは1山塊全体を取り上げなければならない (今西, 1949)。

このように動物個体群とその生活場所との結びつきから見ると、1つの大動

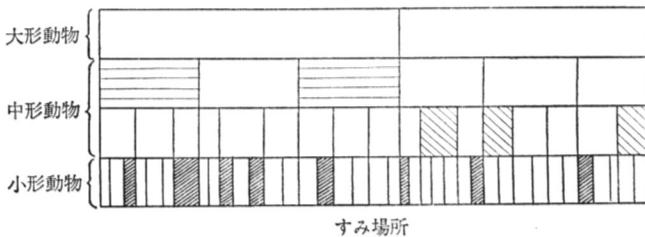


第1図 北部大興安嶺植生の小地域構造 (今西, 1949)



第2図 個体群分布の段階構造 (森下, 原図)

は、樹林が河谷の草原や山火事の焼跡のためにとぎれることによって、部分的な小個体群に分たれながらも、これら小個体群を合せたものが1つの大単位個体群を形成してシベリアエルクジカ1個体群の生活地域のひろがりの中に重なっているのである。すなわち、個体群の分布は小地域個体群から大地域個体群へと内部的に何段かの段階的構造を示している(第2図)。と同時に大動物の小地域個体群のすみ場所は、多くの種類の小動物にとって大地域個体群のすみ場所となっているのである(第3図)。



第3図 動物の大きさと個体群の分布構造 (森下, 原図)

各形動物の1区画は1小地域個体群の占めるすみ場所の広さを示す

B. 個体群間の相互関係

1つの個体群とこれに隣接する他の個体群とを区別するためには、一応その間の個体分布の不連続性や密度の相違が目安にされる。しかし、個体の空間分布の形態から個体群相互の区別を一応行なうことができるにしても、もし2つの場所間の個体の動きが、それぞれの場所内の動きにほとんど匹敵するくらい

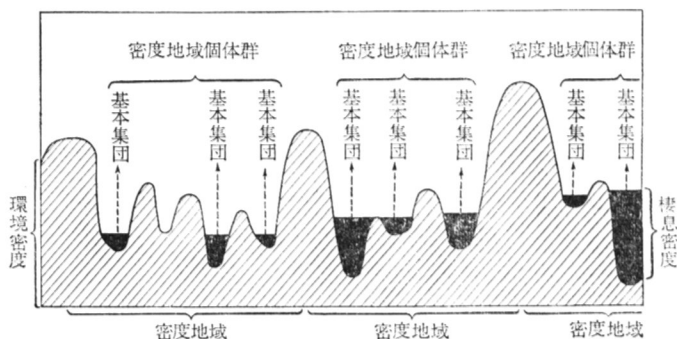
に頻繁に行なわれているとするなら、これら2つの場所の個体群を異なった個体群として取り扱う実的な意義は、ほとんど失われてしまうであろう。なぜなら、1つの個体群を他から区別して取り扱うことの必要性は、その個体群がそのすみ場所においてある程度まで他から独立した独自の個体数変動、その発展や衰退の運動を示す所に見出されるからである。空間分布によって示される個体のまとまりが一応個体群識別の目安にされるゆえんも、このような形態的な独立性はある程度まで機能的な独立性を反映しているであろうという予測にもとづいているものと考えてよい。しかし、個体群の独立性に対する形態と機能(もしくは個体の動き)の連関は、果たしてこのような予測どおりになっているのであろうか。

森下(1950)は春のヒメアメンボ(*Gerris lacustris*)個体群についての観察を、いくつかの池において行なった。大きな池では岸边にそってこのアメンボの多くの小集団が形態的にも区別された。そこでマークをつけた個体の動きを見ると、各小集団の成員の間にはかなりの交流はあるけれども、大体において各個体はその小集団に定住する傾向が強いことがわかった。すなわち、各小集団同士の間には個体の交通を妨げる特別な障害物はないのにもかかわらず、これらは機能的にも互いにある程度の独立性を保っていたのである。

森下はこれら小集団を基本集団と名づけたが、このような集団相互の独立性は陸地によって互いにへだてられている小池同士の間では、さらに顕著に認めることができた。しかし、集団成立の過程をしらべると基本集団相互の間には、独立性とともに、一面密接な依存関係もまた存在することがわかった。すなわち、冬眠より覚めたヒメアメンボが池に入るとまずその中で好適なすみ場所に最初の基本集団をつくる。しかし、活動個体がふえ集団内の密度がある程度まで高まると、その集団はそれ以上の密度増大を停止し、その代わり場所的條件の劣った別の場所に新しい基本集団ができる。こうして活動個体数の増加は、つぎつぎと新しい場所に新しい基本集団を形成させていった。すなわち、新基本集団の成立は、すでに存在する基本集団の密度や場所のいかに左右されることがわかった。このことは基本集団相互の間に認められたかなりの個体の交流とともに、これらいくつかの小個体群が全体としても機能的に1つの個体群としての性格をもつことを示すものである。

このようないくつかの基本集団を包括した大きな個体群の占める地域を森下は密度地域と呼んだが、その意味はその地域の内部では各基本集団の成立や維

持発展が相互の密度の影響の下に行なわれている地域ということである。したがって、この個体群に対しては密度地域個体群と名づけることができよう。もちろん、個体群の段階的空間構造からいえば、密度地域個体群のいくつかをさらに包含する大地域個体群の存在が当然予想されるが、このような大地域的な個体群になればなるだけ、その内部の密度地域個体群、ひいては基本集団同士の関係は次第にうすれ、これら全体に対して1つの個体群としての性格を与える共通な基盤としては、個々の個体の行動よりむしろ気候その他の外部要因の直接間接の作用による同時的な個体群の数量的変動が主となってくるであろう。上記の基本集団と密度地域個体群との関係を、森下(1952)の環境密度理論(第2章第IV節)**を利用して模式的に図示すれば第4図のとおりとなる。この図の環境密度の高低はそれぞれの部分のすみ場所としての価値の大小を示すものであって、環境密度の山(棲息不適地もしくは障壁)の部分にかこまれた1地域が1つの密度地域を形成し、その中でも環境密度の値の低い部分から順次基本集団が形成されて行く状態がここに示されている。



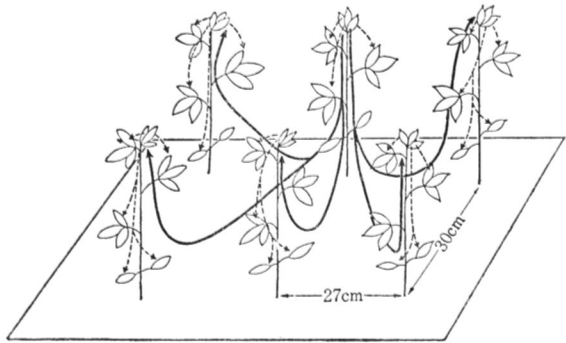
第4図 個体群の分布と密度地域(森下, 原図)
環境密度の値の低い部分は好適棲息場所

C. 分布地域の時間的变化

Cook (1929) は応用上の立場から、昆虫の発生の程度によって地域を3つに分けた。1は普通発生地域 (area of normal abundance) であって、昆虫が常に多数生存し、各季節にわたって応用上重要な地域である。2は可変発生地域 (area of occasional abundance) で、ここでは昆虫は常に生存するが、制限

要因がその作用を停止した好都合な時期にのみ害虫となる。3は一時的発生地域 (area of possible abundance) で、ここでの昆虫は恒常的には生活せず、他の地域から移住によって発生する。UVAROV (1931) はさらに第4の特別分布地域 (area of specific distribution) をつけ加えた。この地域では昆虫は生存するが常に低密度に保たれて害虫とならない地域である。

COOK の分けた地域は、気候のちがいにともづく地理的もしくは大地域的取り扱いでの地域分けであるが、もっと小地域的な個体群の場合でも、1つの個体群の占める場所の広さは時間とともに周期的もしくは非周期的に変化しているのがむしろ常態であると考えられる。ヒメアメンボ個体群 (森下, 1950) において、活動個体数の増加にともない、それまで利用されていなかった場所に新しい基本集団が出現するなどはその例であるが、同様な現象は伊藤 [ITÔ] (1952 a, b, 1953) の行なったアブラムシ類についての実験においても確かめられている。たとえば、ダイズアブラ (*Aphis glycines*) は低密度では新葉にまずつくが、増殖によって新葉での密度が高まると、1本植えの場合は古葉に移動するものが現われ遂には全部の葉で増殖をつづけるようになる。この場合、もし付近に他の株があれば、最初の株の新葉で高密度になったアブラムシは隣接する株の新葉にうつり、これらもまた飽和状態になって後にそれぞれの古葉をも利用するにいたる (第5図)。



第5図 ダイズアブラの株から株へ、および株内での移動経路 (伊藤, 1952 a)

以上の例で見られた個体群の利用地域の拡大は、個体数増加にともなる最適場所の密度増大が直接原因となり、これに対する密度緩和作用として現われた現象であるが、一般に利用場所やその大きさの変化に関与する要因としては、これ以外にも種々なるものを挙げる事ができる。これらのうち主要なものは次のようにまとめることができるであろう。

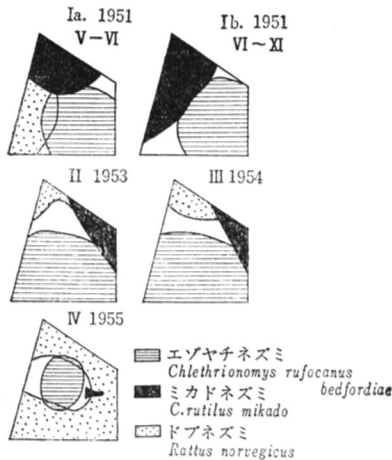
(A) 場所的条件的変化

- a) 場所の物理・化学的条件の変化
- b) 存在する食物の量および質の変化
- c) 競争相手の働きの変化
- d) 天敵の働きの変化

(B) 個体群自身の内部変化

- a) 個体数の増減
- b) 個体の生長, 老衰などともなう行動・生理的性質および個体群全体としての活動量の変化

(C) 隣接地域の場所的條件および個体群の変化



第6図 札幌北海道大学構内放牧林における野鼠類個体群棲息場所の時間的変化 (太田・高津, 1956)

1951年5月上旬～6月下旬にはI aの個体群分布が見られたが, 6月末にこの個体群をできるだけ取り除き, そのあとにエゾヤチネズミ5対と, ミカドネズミ♂15, ♀13, だけを放した。その結果はI bのような分布を示した。1953年にドブネズミが少数この地域に侵入し, ミカドネズミは東北方に移った。(II, III) 1955年には林内は中央部を除いてほとんどドブネズミの占有するところとなり, ミカドネズミは一小部分にかろうじて生活するのみになった。

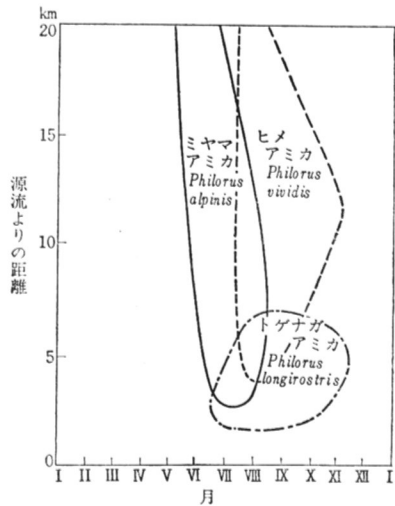
ただし, これらの諸条件は互いに関係し合い, 1つの条件の変化は同時に他の条件をも変化させることによって間接にも個体群の利用空間およびその利用の仕方に影響を及ぼすものと考えられる。たとえば, ある場所の温度変化は直接その場所の個体群の死亡率や移動率, 活動の仕方を変化させるとともに, 食物となる他生物や, 競争相手, 天敵などの働きをも変化させることによって間接にその個体群の量や動きに影響を与え, 隣接地域の諸条件との相対的關係の下で, 個体群利用地域の拡大や縮小あるいは場所の移動をもたらすであろう。第6図は, 太田・高津(1956)の調べたネズミ数種の個体群の占有場所の変動である。これらの場所的変動の原因は物理的条件的変化よりもむしろ, 種類間の競争関係にもとづくものと考えられる。

個体群の利用場所の変化は, 上記

のような非周期的なものだけに止まらず、周期的にも起こっている。この場合の周期は、1日内の潮汐や昼夜の変化にともなう周期から、月齢にともなうもの、季節的なもの、あるいは数年を1周期とする変化など、種々の段階が存在する。これらのうちの1例として、可児(1952)の調べた木曾王滝川のアミカ3種個体群分布の季節変化を第7図に示す。この図で明らかなように、たとえばミヤマアミカ(*Phylorus alpinis*)は6月には源流より6 km 下流以下の部分にだけ生活するのに、8月には源流近くまで棲息域をひろげる一方、少し下流の方ではまったく姿を消す。さらに9月になれば、ミヤマアミカの個体群は、この谷筋ではまったく影をひそめて、この種のもとのすみ場所はヒメアミカ(*Phylorus vividis*)の占める所となってしまう。

生活場所の周期的変化は、各生物個体群の諸特性とともに環境条件とくに無機的条件の周期的変化と結びついていることが多いが、その結びつきは非周期的変化の場合と同様に食物や他の生物の変化を介して行なわれる場合がしばしば見られる。魚の回遊には水温が直接関係する場合が多いけれども、同時に餌の量に影響されたり、または産卵回遊の場合のように体内の生理的变化に直接起因する場合も少なくない。

周期的な占有場所の変化が、種間競争によって引き起こされた例としては森下(1939 a)の観察したアリの場合がある。アリには樹上のアブラムシのついた枝を餌場として独占する種類が多いが、森下の調べた数本の樹では、昼間はアミメアリ(*Pristomyrmex pungens*)、夜間はトビイロケアリ(*Lasius niger*)がそれぞれ枝を占有した。この2種のアリは、地表や、一部の樹では昼夜ともに活動していたから、上記の占有の交代は樹上で両種の勢力関係のバランスが、光の有無によってどちらに傾むくかによってひき起こされた現象と考えられた。事実、夜になるとトビイロケアリの活動ははなはだ活発になり、アミメ



第7図 木曾王滝川の湿潤区棲アミカ3種の時間・空間分布(可児, 1952)

アリの占有枝に侵入し、これを攻撃して樹上より追い払い、逆に朝になるとアマメアリがトビイロケアリ占有枝に多数侵入して後者を駆逐する状態が、直接観察によっても確かめられた。

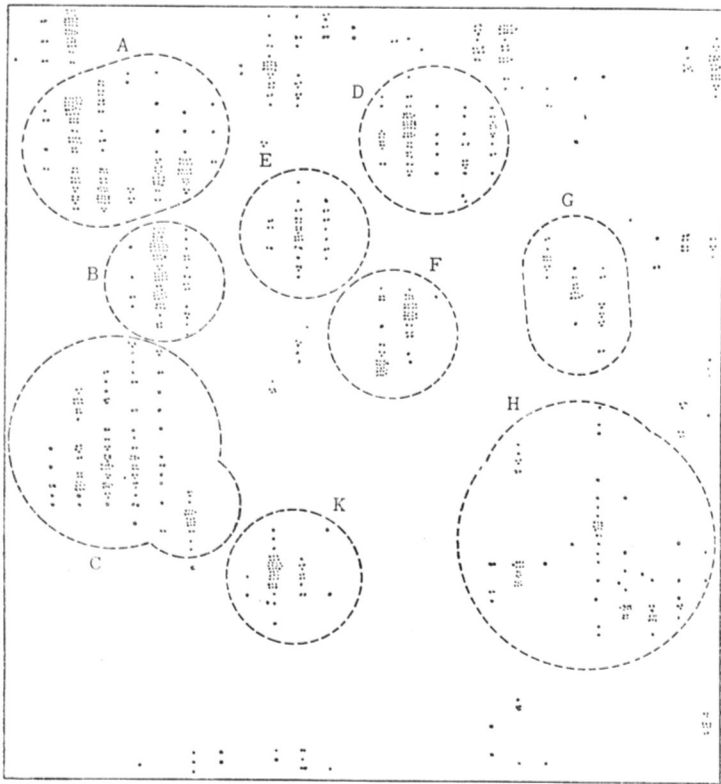
なお、このような樹上勢力の交代は季節的にも見られた。上記の森下の観察地域の多くの樹は、春にはクロヤマアリ (*Formica fusca japonica*) が独占するものが多かったが、季節がすすむとアマメアリの侵入する樹がふえ、やがてトビイロケアリが次第にこれと入れ代わっていったが、しかし、後者がすべての樹を占領するにいたらない前に冬近くなってアリの活動は停止した。この場合も地表の活動についてはこれらの種類の間でとくに目立った季節的な勢力の逆転はなかったから、樹の占有関係の変化はやはり樹上の餌場に対する種間の競争によってひき起こされたものと考えられている (森下, 1945)。

D. 個体の集合の諸様式

1 地域の個体群はいくつかの小個体群から構成されており、それぞれの小個体群は、部分的な環境条件の差異や、小個体群相互の密度関係を通じて形成されていることは前記のとおりである。しかし動物の種類やその発育段階によっては、小個体群の形成は別個の原因によってもひき起こされる。

その1つは、卵塊から孵化した昆虫幼虫の分散の過程などで見られる小集団である。卵塊やこれら小集団全体の分布は、親虫の習性や産卵に対する環境条件の影響を反映しているが、それぞれの小集団としてのまとまりは、各個体が卵塊として最初からかためられていた状態が分散によって解消しきれないでいる状態を示すにすぎない。第8図に示したニカメイチュウの小集団は第2化期幼虫の分散が一応終わった時期のものであるが、それでもなお卵塊としての最初のかたまりの状態が残存している (河野, 1953 b)。このような集団に対しては新しく「かたまり」と名づけ、これに対して環境条件の差異を反映した一般に見られる集合体を「あつまり」と呼ぶことにする。

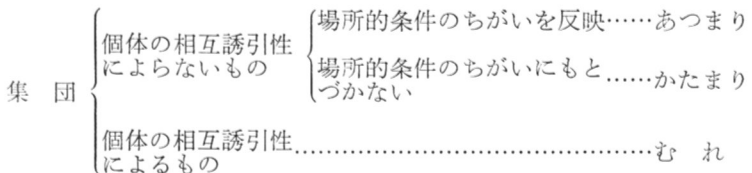
「あつまり」や「かたまり」では、その集合体内部の各個体間には、特別に相互誘引性が働いているわけではない。これに対して、最初から個体相互が引き合って小集団をつくる動物も数多く見出される。このような相互誘引性にもとづく集団に対しては「むれ」の名を与えることにする。有蹄類のむれ (herd)、鳥のむれ (flock)、魚の遊泳群 (school) などすべて「むれ」の中に入る。ただし、むれ自体の分布は環境条件によって影響され、好適生活場所に「むれのあ



第8図 水田内の2化期ニカメイガ幼虫の分布地図 (河野, 1953 a)
 図内の符号は抽出集団に与えたもの, 1黒点は幼虫1頭をあらわす.

つまり」をつくる。

これら集団の諸様式の関係を示すと下のようになる。



ただし、これらは集団形成にあずかる諸作用のうちの主要なものを基準として一応区別したものであって、じっさいの集団形成には2つ以上の作用が同時

に働いている場合も少なくない。たとえば、餌に集まるハエの集団は「あつまり」であるけれども、この中にはいくらかの個体間の相互誘引性も働いている（森下、未発表）といった場合である。

むれの中でも親による直接の仔の保育という関係によって結ばれている形態は「家族」という名を与えられ（今西、1951）、一般のむれとは区別される。鳥類や哺乳類には繁殖期に家族を形成するものが多く見られるが、昆虫類においてもいわゆる社会性昆虫のコロニー（colony）は家族とよぶことができる。

E. なわばりとむれ

1. 個体間の関係の基本形式 1つの種内の個体群中の、個体間の行動面での関係としては基本的には3つの形式が存在する。すなわち

- (1) 相互の間に特殊の関係が存在しない場合
- (2) 相互の間に反発性が存在する場合
- (3) 相互の間に誘引性が存在する場合

である。厳密に言えば(1)の場合は一般の動物には存在しないともいえる。たとえば、どのような動物でも高密度になれば個体間の衝突の機会がまし、それによって相互に種々の影響を受けるであろうし、また雌雄の個体の存在による行動的特殊関係は多くの動物に認められるからである。しかし自然状態での個体群、とくに下等動物の個体群の内部では、このような個体間の関係は個体群内部の個体の空間分布や、一般的な行動に対して、著しい影響を及ぼさない場合も多い。たとえば、比較的低密度の一部昆虫幼虫個体群の場合などである。

(3)の相互誘引性のある場合は、個体群はむれとしての集団形態をとった小個体群に分れる傾向のあることはすでにのべた。残る(2)の場合のもっとも顕著なあらわれがなわばり関係である。

2. なわばり なわばり（territory）は「防衛される地域」（any defended area）として定義される（NOBLE, 1939）。これについては第2章第VI節***で多少ふれたが、個体群の問題として、今少し詳しく検討してみよう。なわばりの特徴は各個体もしくはむれを単位として一定の定住地域をもち、かつこの地域へ侵入しようとする他個体もしくは他のむれがあればこれに対して攻撃を加え侵入を防止しようとする所にある。多くの個体が比較的せまい地域になわばりをつくる場合は、その地域はこれらのなわばりによって完全に分割された状態を呈する（第9図）。

なわばりはどのような動物に見られるか。HOWARD (1920) の鳥についての研究以来、これについての数多くの観察調査が行なわれた。その結果現在では哺乳類から節足動物にいたる各動物グループの中でなわばりをつくる習性の種が数多く見出されている。ただし一つの分類学的グループの中でもなわばりをつくる種類とともに、つくらない種類も存在する場合が少なくなく、形態の進化と習性もしくは社会構造の進化とは細部においては必ずしも一致していない面のあることは注意を要する。ただし、大まかにいえば、なわばりは節足動物よりも下等な動物では明瞭でなく⁴⁾、また脊椎動物でも鳥類および哺乳類においてもっとも高度に発達している点から見て、少なくとも神経系統、とくに神経中枢の発達と密接に結びついていることはたしかである。

なわばりが種の生活においてどのような意味をもつものであるか。多くの人がなわばりの意義について論じ、これについて多数の項目が列挙されているが、その中のもっとも主要なものは次にあげるものであろうと考える。

- (1) 餌場の確保
- (2) 巣またはかくれ家の確保
- (3) 雌の獲得や独占のための地域確保

一種の動物のなわばりには、上記の3つのうちの1つだけの機能をもつもの、2つを兼ねるもの、3つの機能を同時に果たしているものなど様々であるが、それとともにまたこれらの機能の3つとも節足動物から哺乳類にいたるまで各分類グループの間に広く見られることも注意すべき点の1つである。たとえば同じ節足動物の中でも、巣穴を防衛するチゴガニ(小野, 1957)、交尾および種類によってはさらに雌の産卵のための場所を防衛するトンボ類の雄(JACOBS, 1955; MOORE, 1952, 1957)、餌場を確保するシマアメンボ(河端, 1955)やアリ類(森下, 1939 a, 1941 a)など各機能のなわばりが見られる。また同じく鳥類のなわばりでも種々の機能のものが知られており、NICE (1941) はこれを6型⁵⁾に分けた。なお巣および餌場の確保の中にも、個体の生存のために発達した面と、産卵(仔)場所や育児場所ならびに育児のための餌場の確保という種族維持のために発達した面とがあることも注意すべき点と思われる。アユのなわばり(宮地ほか, 1952)は前者に属し、鳥のうちでもNICEの分類によるA型のものは両者を兼ねていると考えられる。しかしカササギのように各つがいが巣を中心とした一定のなわばりを確保し、かなりの採食をそこで行ないながら、なおその外部に共通の餌場をもっているNICEのA、B型の中間型と

もいうべきもの(久保・菊池, 1957)⁶⁾もある。カササギでは共通の餌場での採食はひなのためよりはむしろ親自身の生存のためのものと推定される面がある。

なわばり性の発達過程 なわばりをつくる習性を新らしくなわばり性⁷⁾とよぶことにする。なわばり性の発達は2つの面から考察する必要がある。その1つは個体間の反発によって示される場所の独占性であり、他の1つは定住性である⁸⁾。ただし場所の独占といっても無内容な空間ではなく、食物やかくれ家、異性の獲得を可能にする空間であり、場合によっては個体のある程度の行動の自由を可能にする空間である。そのもっとも単純な形はある場所にあつまった個体の行動において、自己に近づくものを攻撃し、あるいは互いに相手をさけ合う形で示される、餌場にあつまったカトリバエ(可見, 1951)の行動などがその1例である。自己の周囲に一定の空間を独占的に確保するというこの傾向は、一般には食物の獲得を容易にするための行動の自由と結びついて発達した面が大きいのではないかと考えられる。

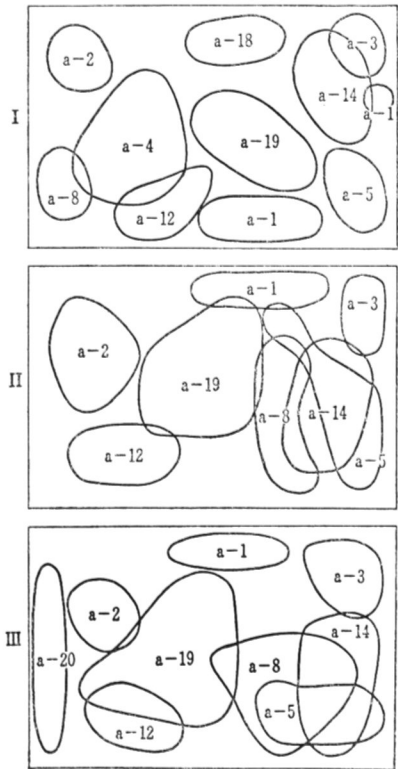
定住性というのは、個体の運動能力や場所の条件からいって他の部分に移ることが十分可能であるのかかわらず、各個体がそれぞれ一定の場所にある程度継続して生活する傾向に対して名づけられたものである(森下, 1950)。定住性にもヒメアメンボのように比較的弱いもの(森下, 1950)からトノサマガエルのようにかなり強いもの(菊池, 1958)、ハコガメ(*Terrapene carolina*)のように非常に強いもの(STICKEL, 1950)など種々の程度を認めることができる。しかしいずれにせよ、定住性には場所の記憶を多かれ少なかれ必要とし、したがってこれは神経系の発達とも関係するものと考えられる。定住性の強い場合にその定住する地域範囲は行動圏(home range)という名でよばれている。

強い定住性はあってもなわばりをもたないハコガメなどの例から推して、定住性は場所の独占性とは独立に発達したものと考えられる。しかしなわばりが成立するためにはある程度強い定住性と独占性が結合しなければならない。この点から見て、河端(1955)の観察したシマアメンボのなわばりは興味深い。このアメンボの各個体はそれぞれ水面上のある範囲内を迅速に滑り回り、この範囲内の他の個体を追い払う点においては十分に独占性を示している。またその範囲もかなり固定的で各個体のそれぞれの場所に対する結びつきがある程度強いことを示してはいる。しかし一方では、時間とともに少しずつその活動場所をずらして次第に別の場所に移る傾向もまた見られる(第9図)。すなわ

ちこのアメンボはある時間の範囲ではなわばりといえる場所を確保しているけれども、場所との結びつきはまだ十分ではないために、自己の周囲のある範囲内の防衛という単なる場所独占性となわばり性との中間的な状態を示しているのである。これに近い状態は水野と舟川（1956）の観察したハエトリグモ（*Menemerus confusus*）においても示されている。

なわばりが確立されていても、その範囲が行動圏とは必ずしも一致しないことは、さきのカササギの例やNICEのB型以下の鳥において示されている。このように行動圏の一部だけをなわばりとして防衛する場合は鳥のほかネズミ類などにも多く見出される。極端な場合には、集団をつくって繁殖する大洋鳥などに見られるように防衛されるなわばりは巣またはその周囲のごくせまい場所だけに限られており（NICEのD型）、餌はすべて海面やその他の共同の採食場から得ているのである。

このようななわばりの広さや機能と動物の一般的な生活様式との関連はあまり明確ではない。しかしごく大まかに見た場合、食物獲得のために多量のエネルギーを費やさねばならない多くの肉食動物においては、なわばりが行動圏と一致し、またはその大部分を占める傾向がうかがわれ、したがって、またこれらの動物ではなわばりの持つ諸機能のうち採食場としての機能が大きな比重を占めているように思われる。これに対して豊富な食料源⁹⁾をもつ多くの草食動物や肉食動物の一部（とくに昆虫食の動物）においてはその行動圏にくらべてなわばりの面積は小さく、機能的には採食場としてよりはむしろ生殖にともなう諸行動、とくに雌の独占や育児場所またはかくれ家の確保といった面での比重



第9図 シマアメンボのなわばり（河端，1955）
I：8月1日 II：8月2日 III：8月3日

が大きくなっている傾向が見られるようである¹⁰⁾。ただし草食動物においても季節的な食物欠乏に遭遇する種類の中には、ホンガラス *Nucifraga caryocatactes* (SWANBERG, 1956) のように食物貯蔵所をつくりこれを含む地域をなわばりとして防衛するものが見出される。これらのことは、なわばり制の発達を考える際に性関係とともに、食性と食物源の時間的空間的な量の分布との結びつきを十分に考慮に入れる必要のあることを示している。

なわばり制の密度調節機能 1つの個体群内の個体間の関係がなわばり性によって規制されている場合、その関係にもとづく組織をなわばり制 (territoriality) とよぶことにする¹¹⁾。

個体群はなわばり制によって組織されることにより、自らの維持のための新しい機能を獲得することになった。それはなわばり制のもつ密度調節機能である。後章でのべるように、なわばりをつくらぬ動物においても高密度は個体の分散を促進させるが、なわばり制の成立はある程度以上の密度増加に対し、とくに強い抑制力を発揮する。しかもこのような抑制が、過剰の個体をその地域内で死滅させるよりは他の地域へ駆逐し分散させることによって行なわれていることは、種の勢力発展という見地からいってはなほ意味のあることである。そして一方ではこのような抑制の結果として、なわばりを獲得した個体のみならず、なわばり内で新しく生まれ育てられる仔の生存率を高め得ることになって、次世代におけるいっそうの発展の可能性を生みだしていると考えることができる。

3. むれ なわばり制を発達させる諸条件は、逆にいえば、むれの形成を阻害する条件でもある。そこで一方においてこのような条件の作用下にありながら、自然の動物にはむれをつくって生活するものが少なからず存在するのはなぜかという問題が当然起こる。この問題に対しては、2通りの面から考察する必要があると思われる。1つは、なわばりの形成を不必要とさせる条件であり、他の1つは、なわばり形成の必要以上にむれの形成を必要とさせる条件である。

なわばりの主要な機能のうち、個体にとっての食物およびかくれ家の確保を除けば、他は主として生殖および育児に関するものである。したがって、食物源を豊富にもつ動物においては、繁殖期を除けばなわばりの必要性は大部分消滅することが考えられる。事実、草食性や昆虫食性の鳥類や哺乳類においては、繁殖期以外の時期には、なわばりの多くが消滅することが知られているのであ

る。しかし、なわばりの消滅は直ちにむれの形成に結びつくとはかぎらない。なわばりを形成しないままの単独の分散生活があり得るからである。ここに、第2の積極的なむれ形成の必要性が問題となってくる。

一般のむれ生活は種にとって、どのような有利性をもっているか。その主なものとしては次のものが考えられる。

- (1) 生活に不利な無機環境条件に対する抵抗性をまし、あるいは相互刺激を通じて個体の生活機能を高める。
- (2) 雌雄の交尾の機会を増す。
- (3) 多数個体の共同によって食物獲得を容易に行ない得る。
- (4) 競争種からの圧迫に対する抵抗性を増す。
- (5) 捕食者の攻撃を防ぎ、または外敵の発見を早めて逃避を容易にする。
- (6) リーダー制や分業制を発達させることによって食物獲得や外敵への対処において成功率を高め、かつ産仔や育児を容易にする。
- (7) 永続的なむれにおいては、新しく獲得した生活慣習を社会的遺産（カルチャ）として次々と蓄積することができる。

上記の項目のうち(6), (7)はすでにむれが確立されて後の構造的機能的進化の問題となるから、むれの成立そのものに直接関与するのは(1)から(5)までの項目である。

さて(1)は ALLEE (1931, 1938, 1951) によってその重要性を強調されたものである。かれは種々の実験を通じてこのような、下等動物にも存在するいわゆる原始的協同 (protocooperation) の事実をたしかめ、これこそ社会生活 (social life)¹²⁾ への出発点であり、社会組織 (social organization)¹²⁾ の萌芽であると考えた。しかし、これは一部変温動物の一時的な非活動的むれ (たとえば越冬集団) の形成を説明するとしても、むれ一般の起源をすべてここに求めようとするのは無理と思われる¹³⁾。とくにむれをつくる高等動物においては、たとえ集団の場合の方が単独の時より学習効果が高まるなどの事実があるにせよ、これはむしろむれ生活が習性として確立された結果ではないかという疑いさえ起こる。

(2)の場合は、ある程度普遍性をもった現象と思われる。とくに発情期に形成されるむれは主として雌雄の誘引にもとづくものと考えられ、またガガンボ、ユスリカなどの昆虫類の雄のつくる交尾集団なども雌の誘引という面から発達したものとよいであろう。しかし、未成熟の動物のむれや繁殖期以外の時

期に形成維持される多くのむれなどを含む、一般のむれの形成発達を説明するには不十分である。

(3)は集団狩猟などの形でいくつかの肉食動物に顕著に見られるところである。しかし、これは草食動物や昆虫食動物に発達しているむれの成因を説明することができない。

(4)はアリ類のなわばり防衛などに見られるところであるが、どの程度の普遍性があるかは明らかでない。むしろ、逆に鳴禽類の一部に非繁殖期に見られるように異種の個体の混合したむれさえ存在する。

(5)については、すべてのむれが外敵に対処するために発達したとはいえなくても、少なくとも脊椎動物のむれの発達にとって外敵の存在は、主要なはたらきをしているものではないかと考えられる。多くのむれにおいて危険に際して一個体の発する信号や行動に他の個体が敏速に反応する習性を発達させていることや、集団の力によって強力な外敵を防ぐ種類もかなり見られることなども、ある程度これを裏書きするものようである。哺乳類において肉食動物よりも、草食動物の方がむれの発達のよいことも、後者に外敵が多いことと関係しているものと思われる。

要約すれば、むれ生活の発達をもたらした主要な要因は、外部から作用する個体群に対する「危険」であり、危険の内容は無脊椎動物では無機環境の作用もかなり大きく加わるであろうけれども、脊椎動物、とくに恒温動物においては、それは主として外敵からの脅威であると考えられるようである。ただし、雌雄の結合を容易ならしめる発情期のむれ形成はこれとは別個に発達したものと見られるが、その多くは一時的のむれである。

上記の考え方からすれば、むれはいわばその中の個体の安全を確保する1つの組織である。しかし、その反面多数の個体の集合は、一般には食物獲得の困難をひき起こす可能性をます。サルやその他のいくつかの動物のむれに知られているかなり広い遊牧地とそれぞれのむれを単位としたなわばりの形成は、このような食物の問題に結びついて発達したものと考えられる。ただし、このような遊牧を行ない得るものは仔が親とともに行動できる種類である。一方、むれ形成による食料問題、あるいはまた雌の独占の傾向はむれの中の個体間にあらそいと混乱をひき起こす可能性をますものである。そこで、これらによって起こる個体間のまさつの防止とその結果としてのむれの統一行動を円滑にする方向に発達したものが順位制であろうと考えられる。すなわち、順位制は個体

をむれに結集させる原動力としてではなく、すでに形成され、あるいはされつつあるむれの中に個体の強弱を基本として後から発達したものであり、これによって、むれ内部の個体間のあらいから起こり得る別の危険—直接の傷害やエネルギーとの無用の消耗、心理的不安定性などを防止する機能を果たすにいたったものと考えられるのである。順位制の支配するむれにおいては、最高位の個体は食物や雌の獲得の面、その他生活上の多くの面で有利性を獲得し、またこれが淘汰によるむれの素質改善をもたらすであろうことは多くの人々によって指摘されているが、この反面順位最下位の常に生活上の不利な立場におかれている個体がなぜ簡単にむれをはなれないかという点には従来ほとんど注意が払われていないのである。この問題に対する解答としては、上記したようにむれ生活が外部の危険から個体をまもる役割を果たしているからであるということがもっとも妥当なように思われる。ただし、このことは最下位の個体がむれをはなれた場合の危険を直接意識しているという意味ではない。おそらく、むれ生活の習性をもった個体が群れを多少でもはなれた場合は、直接的には心理的不安定状態におち入り、これがふたたびその個体をむれにひきもどす作用をするものであろう。しかし、このような不安定状態というのも、種の進化の歴史を通じて、外部の危険の存在によって次第に習性として確立されてきたものと考えられるのである。

上記のように、最初は単にむれ内のまさつの防止といういわば消極的役割を果たしていた順位制は、その中にリーダー制を発達させることにより、むれ自体の安全確保のために積極的な役割を果たすようになったと思われる。すぐれた個体をリーダーとする群れは、外敵からの遁走やこれとのたたかいはもとより、食物獲得の面でも有利性を保つことができる。このようにして、むれ内の組織の発達むれの機能を次第に高め、その生存価を次第に大きくしてきたものと考えられるのである。

4. なわばり制とむれとの関係 一般に動物においては食物獲得という面では個体（または家族）は分散して生活するのが有利であるけれども、一方外敵の脅威に対しては前記のように、少なくとも感覚器と運動能力の発達した高等動物においては、むれ生活が有利であろうと考えられる。したがって、それぞれの動物の生活形、発育段階や季節などによる食性や食物要求量のちがいが、外敵の生活形やその数のちがいなどによる上記両面の比重の大小が、むれ、あるいはなわばり制という異なった生活形態をそれぞれ発達させた主要な原因であ

と見ることは、1つの作業仮説の段階にあるとはいえかなりの妥当性を持つものであると考える。

ただし、これらの関係に加えて、性的結合の機会を多くする面でのむれの有利性、反対に雌の独占とその持続の面でのなわばり制の有利性が、それぞれの種の性的習性と結びついて作用し、さらに、それぞれの生活形態にともなう悪条件を緩和する習性——たとえばなわばり、または分散生活における外敵の危険の緩和のためには、かくれ家の利用とその確保、むれ生活における食物や性関係をめぐっての個体間のまさつの緩和には順位制など——が発達することによって、動物の生活形態の進化の系列はかなり複雑な様相を呈するにいたったと考えるのである。伊藤(1959b)もとくに鳥においては食物が豊富で外敵の多い環境(たとえば草原)において群棲的傾向と多産が発達し、反対に食物が乏しく外敵の少ない環境(たとえば森林)でなわばり制が発展し、少数の卵を産んでこれをよく保護する傾向があることをのべている。伊藤の見解は食性に関する考慮の面では不十分であると思われるが、動物の社会生活の異なった形態の発達を考慮するに際して食物と外敵という両面に対する関係を重視したことは基本的に正しいものと思われる。

なわばり制とむれとの関係として、さらに次のことも重要であると思われる。鳥においては、むれの多くは繁殖期に解体して家族単位のなわばりをつくるが、すみ場所の地域的限定を考えるならば、個体群としては、これはむれからあつまりへの転化である。

しかし、このような転化は必ずしも完全に行なわれるとはかぎらず、一部の鳥ではなわばりをつくった後にもむれとしての性質を持ちつづける。前に記した巣のまわりだけのなわばりをつくる大洋鳥の場合などがこれに当るが、かなり広いなわばりをもつものでも、むれの性質を失わない種類が見られる。たとえば、カササギにおいてはなわばりをつくった個体どうしても共同の餌場ではむれのな行動を示し、あるいは外敵(または競争種)であるカラスの接近に際しては、近くのいくつかのなわばり所有者が集合して共同的防衛態勢をとるのが観察されている(久保・菊池, 1957)¹⁴⁾。このようななわばり制におけるむれの性質の残存は、なわばり制発達の1つの過程を示すものとして、とくに興味の深いものがある。

これらの問題はなわばり制と順位制との関係についてのべた今西(1951)の主張の当否にも関連する。今西はこの両者は動物社会組織における2つの対立

原理であると考え、両者の転換（たとえば季節的転換）はスイッチのきりかえのごとく、一方の成立は他方の崩壊によってのみ可能であることを主張した。一方、森（1956）は今西の主張に反対し、なわばり制は順位制が個体の空間的關係に投影されたものであるという見解をのべた。しかし、これらの問題は基本的には前記した集団性質の変化、すなわち、むれからあつまりへのあるいはその逆の変化という見地から考察すべきものであると考える。順位制となわばり制の相違の基本は、本章にのべた見方からいえば、むれの秩序とあつまりの秩序の相違であり、集団の性質がむれからあつまりへ転化することによって異なった秩序があらわれるということにほかならない。したがって、その転化の過程においては、むれにおける高順位の個体がまずよい場所を占有するという現象が起こるにせよ、秩序の性質としては両者はまったく異なるものであるという点だけからいえば、今西の見解の方がより妥当であろうと思われる¹⁵⁾。

しかし、両者の関係は必ずしもAでなければB、BでなければAという形の対立関係にあるものではないであろう。順位制によって秩序づけられたむれが存在する一方では、順位制をもたないむれがあり、またなわばり制によって秩序づけられたあつまりがある一方では、そのような秩序をもたないあつまりも存在するからである。そして、さらに前記のようになわばり制の下におけるむれの性質の残存という現象も見られるからである。ただし、進化の段階の高い動物においては、むれにおいては順位制が、あつまりにおいてはなわばり制が発達しているため、むれとあつまりの相互転換の際に順位制となわばり制との間の切り換えが目立ってくる傾向は否定できない。しかし、サルのように高度の順位制の発達した動物においては、もはや季節的なむれの解体も起こらず、しかもむれを単位としたなわばりを形成することによって、外敵関係と食物関係の間に存在する矛盾の解決を行ない得ていると思われるのである。

III 個体群把握のための技術

自然における諸個体群の現状やその動きを明らかにしようとする際、最初から問題となる点はいかなる方法をもって、それを見出すかということである。その方法の不完全な場合は得た資料の不十分さにもとづく結論の不明確さを招くのみならず、誤った結論が導かれることさえ少なくない。とくに現在の生態学の段階においては、資料を獲得する技術の未発達や資料から結論に導くまで

の資料操作技術の未発達のために、進歩の壁に行き当たっている面が少なからず存在する。技術と理論とは互いに相助け合うことによってはじめて進歩が約束されるが、これと同じ関係は諸技術相互の間でも見ることができる。

本節では、個体群把握技術のうち、とくに重要なものとして、個体の分布状態の把握と密度の推定法の一部をのべることにする。

A. 個体の分布状態の数学的判定

大個体群から小個体群への個体群の段階的構造を知るためにも、あるいは個体間に相互誘引性や反発性がどの程度見られるかを知るためにも、個体の分布状態を適確に把握することが何よりも必要である。そのためのもっとも効果的な手段として数学的手法が一般に用いられている。ただし、現在までに考案されている数学的方法は、必ずしも上記の要請を十分満足させるまでにはいたっておらず、その利用可能範囲もかなり制限された状態にある。なお注意しなければならないのは、数学的方法の適用の際はその前提条件を十分に吟味する必要があることであって、誤った方法を機械的に適用することによって事実とまったく相反する結論が導かれることもしばしば見受けられるのである。

1. 個体分布が機会的であるかどうかの判定

頻度分布による直接の比較 1つの地域の中の個体が全体的もしくは部分的に集合状態を示していないかどうか。または逆に各個体間に反発性が存在する場合に見られるように規則的に分布している傾向がないかどうかを判定する方法として古くより用いられているのは、二項分布もしくは Poisson 分布の理論値と実際の分布とを比較する方法である。地域内の全個体を調べることが困難な場合は、一定面積の方形区もしくはその他の方法による定量採集によるサンプルをいくつか取り出し、そのサンプルから得た値を実測値として用いる。

今、地域全体の面積を A とし、この中に N 個の個体がまったく機会的 (at random) に分布しているとす。この地域の中から面積 S の部分を任意に取り出したとすれば、 S の部分の中に r 個の個体が見出される確率 $P(r)$ は

$$P(r) = {}_N C_r p^r q^{N-r} \quad (1)$$

ただし p は任意の 1 個体が S 中に見出される確率、この場合は $p = \frac{S}{A}$

また $q = 1 - p$

これは二項分布と名づけられた確率分布である。

もし p が非常に小さく、かつ N が非常に大きい場合は近似的に

$$p(r) = \frac{e^{-m} m^r}{r!} \quad (2)$$

ただし m は前記面積 S 内に見出される個体数の平均値。

(2) 式で示される確率分布が POISSON 分布であって、これは (1) 式において

$$p \rightarrow 0 \quad N \rightarrow \infty \quad NP = m$$

とにおいて導かれる。

ふつう方形区を用いる野外調査においては、調査の対象となる全地域 A はサンプルの単位である方形区面積 S にくらべて非常に大きい場合が多いから、したがって p は非常に小さく、かつ A 内に存在する全個体数 N は非常に大きいと考えられるから、一方形区内に出現する個体数 (r) が 0, 1, 2, ……である確率は、個体分布が機会的であるなら (2) 式から計算される値にほとんど等しくなると考えてよい。すなわち、全方形区数 (サンプルの大きさ) を k とすれば、各個体数を含む方形区数の理論値として、

個 体 数	0	1	2	3
方 形 区 数	ke^{-m}	kme^{-m}	$k \frac{m^2}{2!} e^{-m}$	$k \frac{m^3}{3!} e^{-m}$

を採用してもほとんど誤りはない。このようにして得た理論値と実測値とを比較した場合、両者の間に有意な差があれば、その個体分布は機会分布とはみなされない。

二項分布および POISSON 分布の理論値と実測による頻度分布との比較の例を第 2 表に示す。この表のうち a は一様に細砂をしいた実験容器の中に 2 頭のアリジゴク (*Glenuroides japonicus*) を入れた場合、等分に分けた容器の内部において、そのうちのどちらか一半に 2 頭とも営巣した回数と、両半部に 1 頭ずつ分れて営巣した回数とを 2 項分布の理論値と比較したものである。1 頭がどちらか片方へ入る確率は $\frac{1}{2}$ であるから、個体間に干渉がなければ 2 頭とも特定の 1 側に入る確率は

$$\frac{2!}{2! 1!} \cdot \left(\frac{1}{2}\right)^2 \left(\frac{1}{2}\right)^0 = \frac{1}{4}$$

したがって 2 頭ともどちらか片方へ入る確率は $\frac{1}{4} \times 2 = \frac{1}{2}$, これに対して両側に 1:1 に入る確率は

第2表 a. 等質な実験容器 (10.2×8.8cm) 内にアリジゴク (*Glenuroides japonicus*)
2 個体を入れた場合の分布 (森下, 1952 b)

個体の分け方	暗 所		明 所	
	実 測 値	二 項 分 布	実 測 値	二 項 分 布
2 : 0	18	32	6	17.5
1 : 0	46	32	29	17.5
計	64	64	35	35
	$P(\chi^2) < 0.001$		$P(\chi^2) < 0.001$	

b. 平坦な岩礁上のタマキビの分布 (吉原, 1953)

個 体 数	実 測 頻 度	POISSON 分布	負の二項分布	NEYMAN (A) 分 布
0	471	465.88	470.86	471.06
1	109	117.87	109.25	108.84
2	17	$\left\{ \begin{array}{l} 14.91 \\ 1.26 \\ 0.07 \end{array} \right.$	17.27	17.52
3	3		2.30	2.25
4	0		0.28	0.20
計	600	599.99	599.96	599.87

$$P(\chi^2) = 0.2 \sim 0.3$$

$$\frac{2!}{1! 1!} \cdot \left(\frac{1}{2}\right) \cdot \left(\frac{1}{2}\right) = \frac{1}{2}$$

容器を暗所および明所のそれぞれにおいて行なった実験結果では、どちらの場合にも2頭とも容器内の同じ側に営巣した回数は、理論値よりもはるかに小さい。このことはアリジゴクの営巣に際しては個体間にかなりの反発性のあることを示している (森下, 1952) (第2章第IV節**参照)。

第2表 b はほぼ平坦な岩礁上に付着したタマキビ (主として, アラレタマキビ *Tectarius granularis*) の分布状態について 24×25cm² の範囲内を縦横1cmの格子目に区切り、各区画 (1cm²) 内に見出された個体数の頻度と Poisson 分布による理論値とを比較したものである (吉原, 1953)。これによると両者のくいちがいは有意でなく、したがってこの場合のタマキビの分布はこれだけでは機会的でないとはいいい切れない¹⁶⁾。

しかし、注意しなければならないのは、ある区画分けで Poisson 分布によく適合したとしても、その空間分布は必ずしも機会的だとは限らないことである。真に機会的だといえる空間分布は、どのような区画分けを行なっても Po-

ISSON 分布に適合するものでなければならない。上記のタマキビの分布では、吉原のつくった分布図を 5cm×24cm の大きさの 5 区画に分割して、それぞれに出現する個体数をしらべると

36, 40, 40, 20, 16

となる。これより Poisson 分布の散布指数

$$\frac{\sum_{i=1}^k (x_i - \bar{x})^2}{\bar{x}}$$

(x_i = 各区画内の個体数)

を求めるとその値は、17.47。Poisson 分布ではこの散布指数はだいたい自由度 $k-1$ の χ^2 分布をするから、上記の値と自由度 4 の χ^2 の値を比較すると $P < 0.01$ となってその差は著しく有意である。すなわち、この場合のタマキビの分布は小区画では集中性はあまりはっきり見出せなかったけれども、実際は決して機会的とはいえないものであった。

分散指数 (index of dispersion) 個体の空間分布が機会的でないということは、集中的な分布をしているか、それとも一様 (規則的) な分布をしているかのいずれかである。すると、その集中の程度または一様の程度というのはどれくらいかという問題が起こる。そして、その程度の表現のために種々な分散指数 (index of dispersion) が案出されている。

分散指数の代表的なものとして多くの人々によって用いられているものは不偏分散 (unbiased estimate of variance) と平均 (mean) の比¹⁷⁾ (V/\bar{x}) である。前記の Poisson 分布の散布指数を自由度 $k-1$ で割ったものに当る。鳥居 (1952) はこれを離隔係数 (divergence coefficient) と名づけた。もし個体の分布が機会的なら、 $V/\bar{x} = 1$ 、集中的なら、 $V/\bar{x} > 1$ 、逆に一様のなら $V/\bar{x} < 1$ となる。

従来 V/\bar{x} の値の大きさはそのまま集中度の高さを示すものと単純に考えられ、この値の変化を個体群の動態解析の手がかりに用いることがしばしば行なわれてきた。しかし、 V/\bar{x} は \bar{x} の値によって左右され、 $V/\bar{x} = 1$ の場合を除いて \bar{x} が大きくなるに従って大きい値をとる。したがって、 \bar{x} の異なる分布どうしの比較に用いることは不相当である。 V/\bar{x} のみならず、他の多くの分散指数もこの種の欠点を免れていないことが指摘されている (EVANS, 1952; 森下 [MORISITA], 1959)。

この欠陥を補うものとして提唱されたのが森下 [MORISITA] (1959) の I_d -指

数である。この指数は前記の諸記号を用いると

$$I_0 = k \frac{\sum_{i=1}^k x_i(x_i-1)}{N(N-1)} \quad (3)$$

ただし k = 方形区数

$N = \sum x_i$ = 総個体数

で示され、分布が機会的 (POISSON 分布に一致)、集中的、および一様的 (規則的) の場合にそれぞれ、 1 、 >1 、および <1 の値をとる点では V/\bar{x} と同じであるが、 $I_0 > 1$ の時は \bar{x} に影響されずに分布の集中程度を示すことができる点ですぐれている。なお、 $I_0 < 1$ の場合は次の一様度指数 (H_0') を用いることによって \bar{x} の影響を除去することができる。

$$H_0' = \frac{I_0 - I'_{00}}{1 - I'_{00}} \quad (4)$$

$$\text{ただし } I'_{00} = \frac{2kn}{N(N-1)} \left\{ N - \frac{1}{2}(n+1)k \right\},$$

$$kn < N < k(n+1)$$

n は $\frac{N}{k}$ の値の小数点以下を切り捨てた整数値である。たとえば $\frac{N}{k} = 5.73$ なら $n = 5$ である。 $N < k$ なら $H_0' = I_0$ とする (森下 [MORISITA], 1959 および森下, 未発表)。

2. 種々な数学的分布型へのあてこみの問題 個体の空間分布が機会的であるかどうかの検証のため POISSON 分布へのあてこみを行なうのと同様に、分布が、非機会的な場合にも、実測値に適合する数学的分布型を求め、これによって個体分布の具体的様相やその機構を量的に把握解析しようとする試みは現在にいたるまで数多く行なわれている。それらの分布型のうち、もっとも多く用いられるものは、PÓLYA-EGGENBERGER 型 (負の二項分布型)、NEYMAN 型、などであって、そのほか THOMAS 型、COLE 型などいくつかのものが知られている。ただし、これらは集中分布に対して適用されている分布型であって、一様分布に対するものはほとんど見出されていない¹⁸⁾。

しかし、実測値を何らかの数学的分布型へあてはめようとする試みは、いつでも成功するとは限らないばかりでなく、かりにある分布型にうまく適合したところでそれは単にその個体分布の非機会的性を立証したというだけの意味しか持たない場合さえしばしば見受けられるのである。

すでに、のべてきたように、個体分布が機会的でない場合の原因としては、

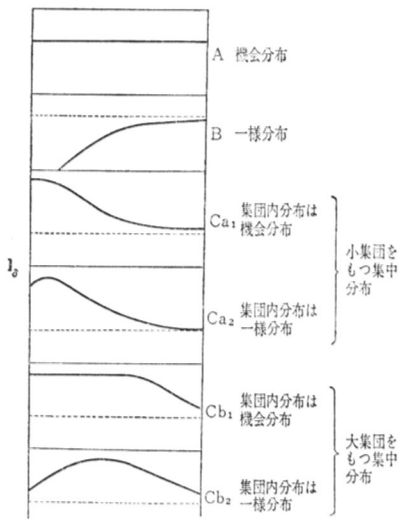
- (1) 環境条件（生物のおよび無生物的）の個体群に対する作用の場所的不均一性。
- (2) 何らかの原因による最初の非機会的な分布状態から機会的または一様な状態への移行の過程（卵塊より出発した個体の分散など）。
- (3) 個体間の干渉（誘引性または反発性）。

が挙げられるが、ある数学的分布型を適用することにより意味ある結論を現実的に導き出せる可能性のあるのは(2)または(3)の場合である。しかもこの際(1)の場所的不均一性は存在しないか、もしくは存在しても生物個体分布に対するその影響が量的に把握されている場合だけだ¹⁹⁾ といってよい。なぜなら一般に場所的条件の局部的な不均一性は場所場所によってその程度や配列に著しいちがいが存在すると考えられ、したがってこれらにもとづく個体分布を少数のパラメーターをもった一定の数学的分布型によってとらえようとする事自体に相当な無理があると予想されるからである。まして、同じ個体分布でも方形区の大きさを変えると、これに適合する数学的分布型が変化することが、一般に認められるから、ある個体分布から得られた1つのサンプルがある数学的分布型によく適合したところで、それによって得られる知識は、たとえ前記(2)および(3)の原因が存在しない場合であっても、せいぜいのところその場所内の条件の分布が不均一かどうか、あるいはその分布型のパラメーターで表現された個体分布の集中度はどの程度かを知るにとどまる。しかも、個体の集中度の量的表現という点になれば、現在用いられている数学的分布型のパラメーターの多くは種々の点で前記の I_0 -指数に劣っているのである。

3. I_0 -指数による分布の判定 数学的分布型の適用によって種々の局所的条件下にある個体分布の様相を正しくとらえることが困難であるとすれば、これにかわる何らかの方法があり得るであろうか。

森下[MORISITA] (1959) は方形区の大きさを順次変化させた場合の I_0 -指数の変化によって個体分布の様相を判定する方法を提唱した。

もともと方形区（抽出単位）の大きさを変えることは得られるサンプルに2つの内容の変化をもたらす。その1つは1方形区当りの平均個体数の変化であり、他の1つは集団の把握の仕方の変化である。個体分布が大集団を構成している場合でも小方形区を用いた場合はその一部ずつをきりはなしてとらえるだけで、ひろがり全体を把握できないし、また大方形区を用いた場合はいくつもの小集団が1つの方形区に入るために小集団の特性が示されないというよう

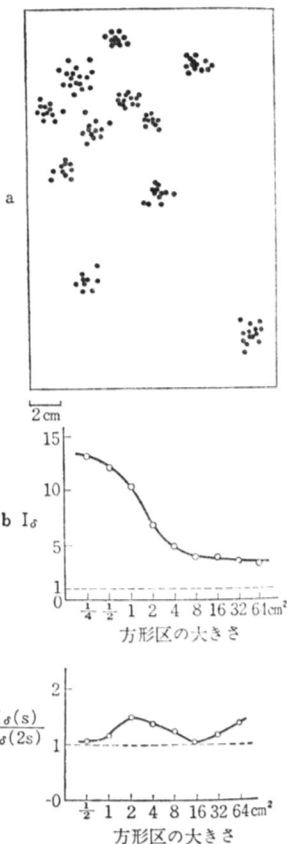


第10図 種々の個体分布の型に対する方形区面積- I_0 曲線 (森下 [MORISITA], 1959)

に、方形区の大きさが異なれば集団の様相として把握される内容もまた異なってくる。このことは一面において、個々の分散指数値のもつ価値を低下させるものではあるが、他面、方形区の大きさの変化にともなう指数値の変化の仕方によって逆に個体分布の様相を把握する道を開いているものでもある。しかし、このためには平均個体数や方形区数の変化によって影響されない指数が用意されていなければならない。

さきにのべた森下の I_0 -指数はこの目的にふさわしいものである。

森下は種々の個体分布の型に応ずる方形区面積- I_0 曲線の型を示した (第10図)。この曲線によれば、単に集団の大小のみならず、集団内の個体分布 (機会的または一様の) の状態も同時に示される。さらに、方形区の大きさの変化にともなう $I_0(s)/I_0(2s)$ 値の示す曲線によって、集団の大きさも測定することができる。この場合の $I_0(s)$ は面積 S の方形区によって得られる I_0 の値、 $I_0(2s)$



第11図

- a. 人工的につくった小集団状の個体分布
 b. a図に対する方形区面積- I_0 曲線
 c. 図に対する方形区面積- $I_0(s)/I_0(2s)$ 曲線 (森下 [MORISITA], 1959)

はその2倍の面積の方形区を用いて得られる I_0 の値であって、方形区面積 $I_0(s)/I_0(2s)$ 曲線の波の頂上に当る方形区の大きさがほぼ集団の大きさを示すものである。(第11図)。

上計の森下の方法による個体分布の解析は特定の数学的分布型を前提としないから、どのような個体分布に対してでも用いることができる。ただし、これによって集団の存在やその大きさがわかったとしても、その原因が何であるかは直ちには示されない。この点を明らかにするためにはその場所内の条件の分布と個体分布との対応づけや、その他の方法による分布機構の解析が必要である。

B. 密度の推定

個体群の構造や、その変動を調べるために直接問題となる点の1つは、それぞれの地域内個体数の全数(または単位面積当りの個体数=密度)、もしくは各地域間の(または同一地域でも時間の経過にもなうところの)密度の相対比である。調査が可能ならば前者を求めることが理想であるが、時として、これらが困難なため後者で一応満足しなければならない場合も起こる。たとえば、毎年の捕殺数によって年ごとの密度の変動を推定する場合などである。

さて、動物の個体数または密度調査のための方法は2つに大別できる。その1つは動物の運動性を無視できる場合に(もしくは無視できるものと仮定して)行なう方法であり、他の1つは動物性そのものを利用して行なう方法である(森下, 1941b)。

1. 運動性を顧慮しない方法 一般の定量採集法または定量調査法がこれに当る。方形区その他の一定面積の単位をもとにしてのサンプリングによって単位当りの平均個体数を知り密度の推定を行なうことは河川の水生昆虫群集の調査などに採用されている方法である。その他捕虫網、底曳網、プランクトンネット、採泥器など一定の器具とその一定の使用法をもとにした定量採集法、一定のルートを歩きながら眼にふれる動物個体数をかぞえ、密度を調べる方法など、対象とする動物の生活様式のいかんによって種々の方法が考案されているが、いずれも原理的には、動物自身の運動性が採集調査結果に対して著しい影響を及ぼさないという前提に立った採集調査法である。なお動物の巣の数の調査その他に間隔法(森下[MORISITA], 1954a, 1957)を利用できる場合があるが、これは動物を対象とするよりもむしろ植物(とくに林木など)に用いて有効な方法である。

比較的せまい地域内でつづけて at random に採集を行なうと、その地域内の動物個体数は出生や外部よりの移動による補充のない限り次第に減少し、これともなつて採集能率は同じでも新たに1匹を発見採集するまでの時間は長くかかることは常識的に考えられる。この関係を逆に利用して調査区域内の全個体数を推定する方法が河野(1953a)によって考案された。全区域内の総個体数を N 、 t 時間までに採集した個体数を n 、「採集能率」を a とし、

$$\frac{dn}{dt} = a(N-n) \quad (5)$$

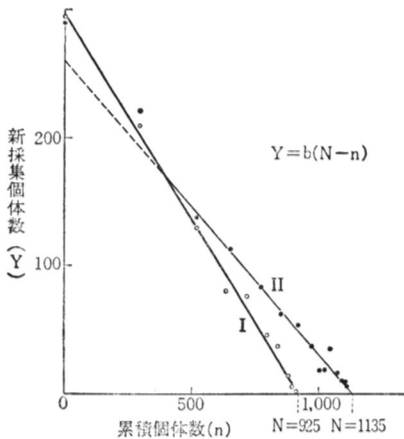
によって上記の関係が示されるものと仮定すれば、これを積分型にして

$$n = N(1 - e^{-at}) \quad (6)$$

すなわち採集時間と累積採集個体数の間には指数曲線の関係が期待される²⁰⁾。河野はダイコンサルハムシ (*Phaedon brassicae*) 幼虫およびモンシロチョウ (*Pieris rapae*) 卵の時間単位採集を試みた結果、後者については実測値と計算値とがよく適合することを見た。なお前者については、適合はあまりよくなかったが、これは採集能率が採集の初期と後期で変化したためと河野は考えた。

(6) 式の N を求めるためには一定の間隔によって時間を区切り、ある時間までの累積採集個体数 (n) とその時間から次の時間までの新採集個体数 (Y) との間に期待される直線関係を利用するのが便利である(第12図)。

(5), (6) 式では各瞬間の新採集個体数はその時の残存個体数に比例するという仮定がおかれているが、実際問題としては、たとえ残存個体数がいかに多くても、採集能力に限界があり、単位時間内にある一定数以上の個体は採集し得ないという場合が考えられる。これはとくに運動が活発な動物において当然予想されることがらである。あるいは逆に、



第12図 時間単位採集法による総個体数の推定 (モンシロチョウ卵についての河野(1953a)の資料にもとづき森下作図)

I, IIは場所を異にする。IIについては採集初期の理論値に対する適合はよくないが、中期以後の資料から N の推定ができる。

もし一部の個体が目立ちやすい集団をつくる場合は、まずこれらの個体から能率よく採集されてゆくという事態も起こり得る。前者の場合は前記 Y の値は N がある程度の大きさに達するまでは一定値に近い状態を保ち、後者の場合は Y は採集中後期から得られる $Y-n$ 直線の値より高い値を示すであろう。さらに重要な問題は採集中に外部から新しい個体が侵入（存在個体の一部は外へ脱出）する可能性の有無である。卵のようにまったく運動性のないものは別として、一般には、採集能率（ a ）が小さいほど侵入個体の存在は N の推定値に大きい影響を及ぼす。これらの諸関係を考慮してえがいた $Y-n$ 曲線および、これによる N の推定法を第13図に示す。

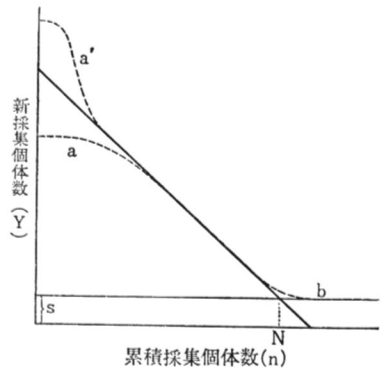
ただし、侵入個体数は平均的には採集時間を通じて一定であり、そのうちの一定の割合が採集される（残りは脱出）と仮定したものである。

外部よりの侵入個体および外部への脱出個体の存在は一般の定量採集法においても当然問題となる事柄である。このような個体の運動性が密度推定に誤りを引き起こす場合としては、

- (1) 採集者または採集器具が調査地域に入ることが刺激となって、採集開始以前または採集中に個体の脱出が多く行なわれる場合（密度の過小推定）。
- (2) 新しい個体の侵入率が採集能率にくらべて無視できないほど大きい場合（密度の過大推定）。

- (3) たとえ外部への脱出が行なわれなくても、個体の運動によって採集を困難にし、採集もれが多くできる場合（密度の過小推定）。

ただし、(3)の採集もれは動物の運動性のない場合でも起こり得ることである。なお、採集によらないで単に目撃数による密度の推定の場合には、個体の運動によって同じ個体が2回以上数えられる危険性、または逆に調査者の接近による個体の逃避によって目撃数の過小となる危険性などが挙げられる。



第13図 採集能力、侵入個体を考慮に入れた時間単位採集法による $n-Y$ 曲線（森下，原図）

a = 採集能力の限界の影響
 a' = とくに発見採集されやすい集団の存在の影響

b = 新しい侵入個体の影響
 s = (一定の時間間隔内の侵入個体数の平均値) \times (採集率)

N = 最初に存在した総個体数の推定値（縦、横軸は目盛りの幅を異にする）

2. 動物の運動性を利用する方法

動物の運動性を利用する密度推定法としては

- (1) 単位時間内にわな、または誘引装置(誘蛾燈その他)によって捕えられた動物の個体数をしらべる方法(時間単位捕獲法)。
- (2) 動物を捕えないで単にある場所への侵入数または通過数をしらべる方法(移動数法)。
- (3) 一部の個体を捕え、これに標識をつけて放ち、その再捕率からその場所の全個体数を推定する方法(記号放逐法)。

などが挙げられる。

時間単位捕獲法 (1)の方法はさらに調査のための捕獲による個体数の減少を無視できる場合と、減少の仕方そのものを密度推定に利用する場合に分けられる点では運動性を顧慮しない方法と同様である。ただし、個体数の減少を無視できる場合は一定時間(日単位、時間単位等)の捕獲数によって直ちに個体数の相対的変動を察知できるという便利さをもつ反面、ある地域内の総個体数、または単位面積当りの密度の推定を行なうことはそのままでは困難である。これに対して、個体数の減少を利用する方法は、密度の推定が直接可能である点ではすぐれているが、もともと動物の運動性の存在を前提にしている以上、外部よりの侵入個体の影響を考慮しなければ推定誤差が大きくなる可能性がある。したがって、後者の方法はネズミのように巣をもっている動物の密度調査に主として利用されている。巣をもっている動物ではその周囲のかぎられた範囲内の行動は行なっても、短時日のうちには調査区域外からの新しい侵入個体は比較的少ないと考えられるからである。このように外部からの侵入を無視できる場合の調査地区内総個体数(N)の推定のための式として HAYNE (1949) は

$$C_n = (N - S_{n-1})p \quad (7)$$

を提唱した。ただし C_n は第 n 日目に新しく捕えられた個体数、 S_{n-1} はその前日まで捕えられた総個体数、 p は1日当りの捕獲率である。この式の形からすぐ分るように、これは前記運動性を顧慮しない時間単位採集法に用いられた式とまったく同じであって、採集者が at random に動いて動物を捕えるかわりに動物の方が at random に動いて、わなに捕えられると考えれば相対的には両者は同じ関係になるから、これら2つの式が一致したのは当然ともいえる。なお、杉山も(7)式と同じ形の式を独立に提唱している(田中・宇田川, 1954)。

前記のように (7) 式は主としてネズミ等の個体数推定に利用されてきているが、この場合ふつうに行なわれているような「はじきわな」によって得た捕獲資料に (7) 式をそのまま適用することには、若干の難点がある。なぜなら、一度動物を捕えた「はじきわな」は、あらためて仕掛け直しをされないかぎり他の個体を捕えることができず、1日内の捕獲可能個体数がわな数によって制限されているため²¹⁾、採集のはじめと終りでは p は異なる値をとることが理論的に考えられるからである。この場合の p は $N-S_{n-1}$ が大きいほど小さい値をとるから、もし最初の数日だけ²²⁾ の捕獲資料に機械的に (7) 式を適用して N を推定するとすれば、その推定値は過大に失するであろう (第14図)。

この欠陥を防ぐためには、動物を捕えたわな数によって毎日の捕獲数を示す方法を考えればよい。今、わな数を H 、すべてのわなが有効に働く場合に各個体が1日内にわなに捕えられる確率を α とすれば (もし1日内に同じわなが2頭以上の個体を捕えることができるとすれば $\alpha=p$)、第 n 日の残存個体中、1わな当りの平均到達可能数は $(N-S_{n-1})\alpha/H$ である。したがって、もしすでに1頭を捕えたわなに後れて到達した個体が、さらに他のわなに到達し捕えられる可能性を無視すれば、第 n 日に捕えられる個体数 C_n は次の式によって求められる (森下、未発表)。

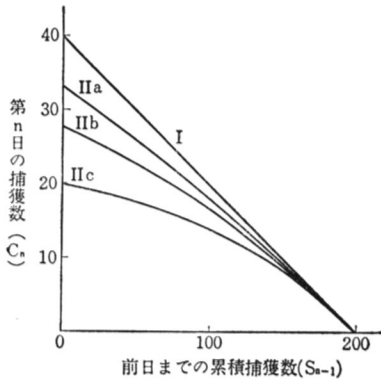
$$C_n = H \left\{ 1 - \exp \left(- \frac{N - S_{n-1}}{H} \cdot \alpha \right) \right\} \quad (8)$$

これを書きかえると

$$\log_e \frac{H}{H - C_n} = \frac{\alpha}{H} (N - S_{n-1}) \quad (9)$$

(9) 式はすでに LESLIE および DAVIS (1939) がネズミとわなの衝突の確率を求め、これをもとにして得た式と同じである。(9) 式から N , α を求めるのは $\log_e \frac{H}{H - C_n}$ と S_{n-1} の直線関係を利用すれば容易である。その一例として北海道十勝地方で行なった田中 [TANAKA] (1960) の資料に (9) 式を適用した結果が第15図に示されている。

しかし、上記の個体数推定法にはまだかなりの欠陥を含んでいる。その重要なものの1つは、動物のわなに到達する確率がどの個体もすべて同じであるという仮定である ((7) 式の p , (9) 式の α)。もし動物の行動にかなりの個体差があるとすれば、活動力の大きい個体は早く捕えられる可能性が大きく、したがって捕獲開始後の日数の経過につれ、捕獲確率または動物のわなに到達する



第14図 $C_n \sim S_{n-1}$ 関係に対するわな数の影響 (森下, 原因)

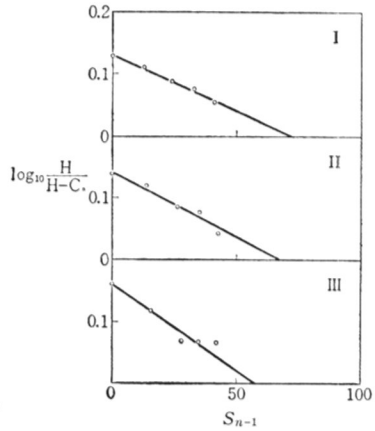
- I わな数の影響のない場合 $C_n = p(N - S_{n-1})$
- II わな数の影響のある場合
曲線は

$$C_n = H \left(1 - e^{-\frac{NS_{n-1}}{H} \cdot a} \right)$$

による計算値, ただし
 $N=200, a=0.2$

$$H = \begin{cases} 100 & (\text{II a}) \\ 50 & (\text{II b}) \\ 25 & (\text{II c}) \end{cases}$$

(わな数)



第15図

$$\log e \frac{H}{H-C_n} = \frac{\alpha}{H} (N - S_{n-1})$$

式によるネズミ個

体数の推定 (森下, 原因)

(十勝14調査地区の平均値, 各地区のわな数50. 資料は田中[TANAKA]1960, による)

I 5月中旬~6月中旬

$N=72$ (94)

$\alpha=0.21$ ($p=0.14$)

II 8月初旬~中旬

$N=68$ (94)

$\alpha=0.24$ ($p=0.14$)

III 10月初旬~中旬

$N=58$ (56)

$\alpha=0.32$ ($p=0.28$)

(かっこ内は田中による推定値)

確率は低下するはずである。この場合には、第14図の形と逆に、曲線は S_{n-1} の小の時は急に、 S_{n-1} が大となるにつれてゆるやかに下降するであろう。この点については、後記の記号放逐法の記述の際に吟味することにしよう。

移動数法 魚道を登る魚のようにある一方向への移動の経路に当る場所で通過する動物の個体数をかぞえる方法などがこれに入る。通過の道幅がせばまった部分でこれを行なえば、移動個体群の構成員数や移動状態の時間的变化をしらべるのに有効である。

しかし、個体群の構成個体の運動がある一方向だけとは限らない場合は、ある場所の通過数をもって直ちにその個体群の構成員数とみなすことができない

のは当然である。森下(1941b)は動物活動地域内にその運動を妨げないように方形区を設置した場合の短時間内の平均方形区通過個体数(=平均方形区侵入数=平均方形区脱出数)と平均密度との間の基本的関係として次の式を提示した。

$$d = st \quad (10)$$

ただし d = 平均方形区内個体数(密度)

s = 平均方形区通過数

t = 平均方形区内滞在時間

動物の運動速度が同じなら、同一方形区については t は一定とみなし得るから、平均密度(d)は通過個体数(または侵入個体数)に比例する。方形区を通過する際の動物の運動がもし直線的でその方向が at random なら正方形の方形区では

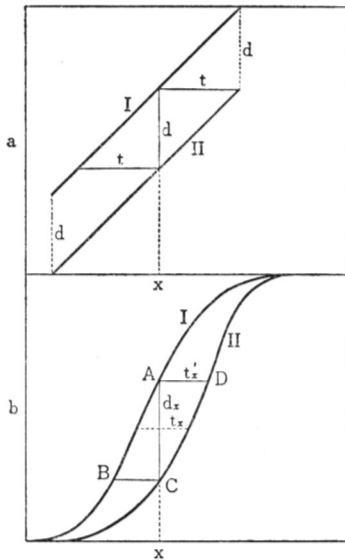
$$t = \frac{0.785 l}{v} \quad (11)$$

ただし、 l = 方形区の一辺の長さ、 v = 動物の運動速度

である。

(10) 式の関係は方形区を用いる場合だけでなく、一般に1つの地域内の個体数と侵入数滞在時間との関係にも適用できる。しかし、いずれの場合でも長時間続けて観察を行えば、侵入数、脱出数や密度が時間の経過とともに変化する人が多いであろう。これらの時間的変化の存在しない場合と、存在する場合のそれぞれについて、侵入数、脱出数と密度、滞在時間の関係を模式的に比較すると第16図に示すようになる。同図 a は、 d , s , t とともに時間的に変化しない場合であって、侵入数、脱出数の累積値は互いに平行した直線となるが、もしこれらに時間的変化が見られる場合は同図 b のように両者は曲線をえがいて変化し、かつその間に必ずしも平行関係が存在するとはかぎらない。しかし、このような累積曲線をえがくことができれば、各時刻の密度や滞在時間を図より求めることができ(第16図 b)、したがってそれらの時間的変化の様相も知ることができる。なお、侵入個体数、脱出個体数、密度、滞在時間の4者のうち2者の時間的変化がわかれば、残りの2者の時間的変化はこの図から容易に求めることができる。

第16b図の関係をクロヤマアリ (*Formica fusca japonica*) の巣外での活動個体数の推定に適用した結果は、第17図に示すとおりである。この場合、クロヤマアリの巣外の活動地域の広さは不明であるが、巣口よりの出入数を継続して



第16図 侵入・脱出累積個体数と密度，平均滞在時間との関係（森下，原図）

a. 侵入・脱出数等しく，かつ時間的変化のない場合

$$d = st \text{ が成立 } d = \text{密度}$$

$$t = \text{平均滞在時間}$$

$$s = \text{単位時間内の侵入（脱出）数}$$

b. 侵入・脱出数に時間的変化のある場合
 $d_x = (\text{面積 } ABCD) / t_x = \text{時刻 } x \text{ における密度}$

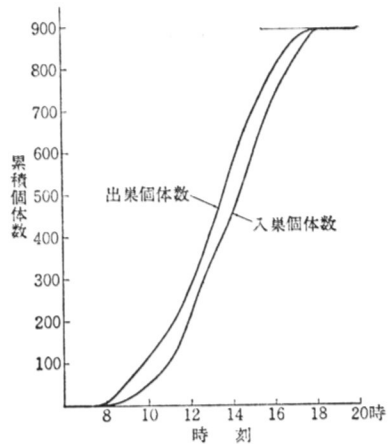
$$t'_x = \text{時刻 } x \text{ に侵入した個体の平均滞在時間}$$

$$t_x = \text{時刻 } x \text{ に滞在している個体の平均滞在時間}$$

$$= (\text{面積 } ABCD) / d_x$$

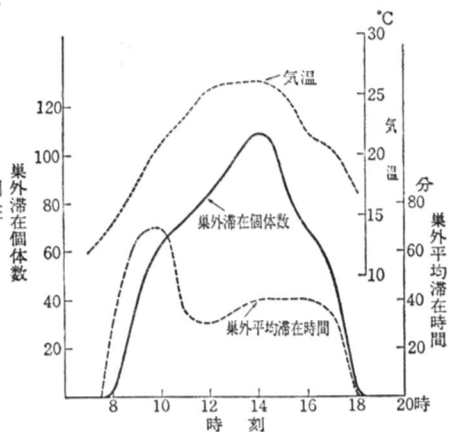
記録して得た第17図から，巢外活動数（滞在数），平均滞在時間の1日内の時間的変化が計算される（第18図）。

記号放逐法（mark and release method）密度推定法としての記号放逐法の出発点は，1つの個体群の中の一部個体に記号をつけて放したあ



第17図 クロヤマアリ (*Formica fusca japonica*) の秋季の出入巢累積個体数（森下，原図）

（1935年10月6日，京都大学植物園において調査。森下，1939 a 参照）



第18図 クロヤマアリ (*Formica fusca japonica*) の秋季の巢外滞在個体数，巢外平均滞在時間 (t'_x) の日週変化

（1935年10月6日，第17図の資料より）巢外平均滞在時間曲線は各出巢時刻に対してえがく（森下，原図）

と at random に採集を行なえば、それによって得られる採集個体中の記号個体数と無記号個体数の割合は、個体群全体の中での記号個体数と無記号個体数の割合に等しいであろうという想定にもとづく。いま全個体数を N 、その中の記号個体数を t 、サンプリングによって得た個体数を n 、 n 中に見出された記号個体数を s とすれば、上記の考え方に従えば

$$\hat{N} = \frac{nt}{s} \quad (12)^{23)}$$

として N の推定量を求めることができる。この方法は一般に Lincoln index 法とよばれるものである (LINCOLN, 1930; JACKSON, 1933)。しかし、(12) 式が自然の個体群にそのまま適用されるためには、次にのべるような条件が必要である。

- i) 記号個体は全個体群の中に at random にちらばり、かつ採集も at random に行なわれること。
- ii) 調査地域と外部地域との間に個体の移動交流のないこと。
- iii) 個体群内部に出生、死亡による構成員の交代が行なわれないこと。
- iv) 記号個体と無記号個体の間に行動上の差異が存在せず、かつ両者の捕獲率に差異が存在しないこと。

調査結果に (12) 式を適用して密度推定を行なおうとする場合は、以上の条件がととのっているかどうかを吟味する必要がある。たとえば、条件 i) に対しては、調査地域内の各地点の間で、採集個体数とその中の記号個体数との比に有意差がないかどうかの検定を行なうなどもその 1 つである。しかし、たとえ i) の条件がある程度まで満足されても、もし調査期間が長期にわたれば、個体の移動や出生、死亡の影響は所詮避けられず、その結果密度推定値に誤差を生ずるおそれは多分に存在する。したがって、これらの影響の程度を明らかにしながら密度推定を行ない得る方法が必要である。これらのうち基本的なものを次にのべてみよう。

【構成員の交代】 個体の移動および死亡出生を含めて、構成員の交代がどの程度行なわれているかを明らかにしようとするものである。JACKSON (1939) はこのためにつぎの方法を考えた。

自然個体群の中から at random に採集した個体に記号をつけて、もとの個体群にもどした後、一定期間をおいて at random の採集をくり返す。もし、新しい侵入や出生によって無記号個体がふえ、または移動や死亡によって記号

個体の一部が毎日消失していくとすれば、毎回の採集における全採集個体数に対するその中の記号個体数の比は、採集をくり返すごとに減少していくはずである。この減少率がわかれば、記号をつけた日の総個体数対記号個体数の比も計算でき、したがって総個体数の推定ができる。なお、毎回の採集個体に、採集日によって異なる記号をつけて放しておけば、何回目かに採集された記号個体中に含まれる各回の記号個体の残存率をもとにして、同様に総個体数の推定ができる。なお、JACKSON は調査地域をあらかじめ小区分し、それぞれの場所にちがった記号の個体を放すことにより、調査地域全体への新しい侵入者や外部への移転者、および新しい出生者、死亡者数をも推定する巧妙な方法を考案した。

JACKSON の方法のように採集と記号放逐を長期にわたって行なうと、その間の時々によって総個体数が異なっている可能性がある。FISHER および FORD (1947) は記号個体の1日当りの残存率を一定とした場合の毎日の個体数の推定法を考えたが、記号個体の残存率も毎日異なるという前提をおいた場合の簡易個体数推定法としては3点サンプリング法がある (LESLIE, 1952)。いま、一定の時間間隔で採集と記号放逐をくり返した場合の採集ごとの記号個体の捕獲数を次の表によって示す。

時間 (採集)	0	1	2	3	4	...
時間 (放逐)						
0		m_{01}	m_{02}	m_{03}	m_{04}	
1			m_{12}	m_{13}	m_{14}	
2				m_{23}	m_{24}	
3					m_{34}	
採集総個体数	R_0	R_1	R_2	R_3	R_4	

上表において、たとえば、第2「時間」目の採集総個体数は R_2 、そのうちに含まれていた記号個体としては、第0「時間」目の放逐個体の中の m_{02} 頭、第1「時間」目の放逐個体の中の m_{12} 頭である。すると、第0「時間」より第1「時間」までの記号個体の推定残存率 \hat{P}_0 、および第1「時間」の推定総個体数 \hat{N}_1 は次の式によって与えられる。

$$\hat{P}_0 = \frac{m_{02}R_1 + m_{01}m_{12}}{m_{12}R_0} \quad (13)$$

$$\hat{N}_1 = \frac{\hat{P}_0 R_0 R_1}{m_{01}} \quad (14)$$

すなわち、一連の記号個体再捕数のうち、表中の点線でかこんだ各3個の値だけを用いる方法である。

【記号個体の再捕率】 記号放逐法において、もし記号個体と無記号個体の捕獲率が異なるとすれば、(12)式や(14)式はそのままでは適用できないことになる。もし毎日捕獲される無記号個体に記号をつけて放逐した場合、記号個体と、無記号個体との間に捕獲率にちがいがなければ、毎日の採集個体数中の記号個体の割合は、記号個体数の増加に正比例して直線的に増大するはずであるが、田中 [TANAKA] (1951 a, b, 1952 a; その他) がネズミで調べたところでは両者の関係はむしろ

$$y = \left(\frac{x}{N}\right)^\beta \quad (15)$$

によって近似的に示される曲線をえがく傾向のあることがわかった。ここに、 y は毎日の捕獲個体数中の記号個体数の割合、 x は毎日の記号個体累積数である。 β が1より大または小であることは、記号個体の再捕率が無記号個体の捕獲率にくらべてより小さいか、またはより大きいかを示すものである。いま、記号個体の捕獲率を π 、無記号個体の捕獲率を p とすると

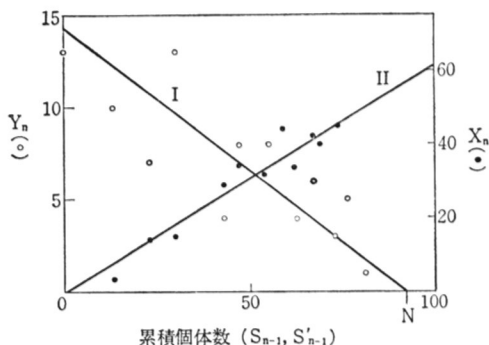
$$y = \frac{\pi x}{p(N-x) + \pi x} \quad (16)$$

ここで $\pi = mp$, $\frac{N}{m} = a$, $\frac{m-1}{m} = b$ とおけば

$$\frac{x}{y} = a + bx \quad (17)$$

すなわち、 x , y の実測値から m , N を推定でき、さらに毎日の捕獲個体数ならびに、 x , y および \hat{N} から π , p も計算できる (田中 [TANAKA], 1952 b)。なお、これらの値の推定には第19図に示したように、未記号個体の累積捕獲数と毎日の新捕獲数との間、および記号個体の累積捕獲数と毎日の新捕獲数との間に見られるはずの直線関係を利用するのが簡便である (田中, 1954)。

ただし、上記の直線関係は、いうまでもなく調査対象である個体群からの個体の出入のない場合にだけ成立するものであるから、長期にわたる調査結果には適用困難な場合が多いであろう。なお、これとともに、もしおな数が小さい場合は、前節でのべたようなおな数による捕獲率への影響によって推定に誤り



第19図 田中 (1954) の方法によるエゾヤチネズミ (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*) の個体数および記号, 未記号個体捕獲率の推定 (資料は田中[TANAKA], 1952 a) による

I 未記号個体

$$Y_n = \{N - S'_{n-1}\} p', \quad p' = 0.16 \quad N = 92$$

II 記号個体

$$X_n = S_{n-1} \pi \quad \pi = 0.61$$

S_{n-1} = 第 $n-1$ 日までの記号個体の累積数

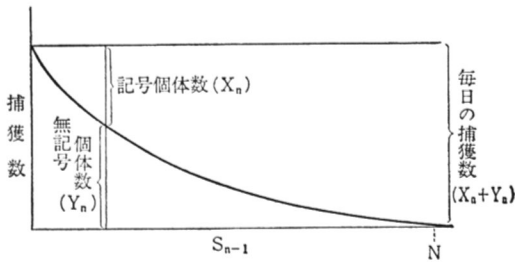
X_n = 第 n 日の記号個体捕獲数

S'_{n-1} = 第 $n-1$ 日までの未記号個体の累積捕獲数

Y_n = 第 n 日の未記号個体捕獲数

を起こす可能性が考えられる。

未記号個体の捕獲率 p と記号個体の再捕率 π が前例に示されたように異なる場合には, 2通りの原因が考えられる。その1つは1度わなに捕えられ記号をつけられた個体はそれらの影響によって他の個体とは行動上に差を生ずる場合であり, もう1つの原因は, 活動性に個体差が存在する場合である。従来, 前の原因だけが注目されてきたきらいがあるが, $\pi > p$ の時は後者についても考慮を払う必要があると考えられる。もし, ある個体が調査期間を通じて高い活動性を保持し, 別の個体は活動性が低いとすれば, 高活動性の個体は早くから捕えられ記号をつけられる可能性が大きく, しかもこれらの個体はその後も活動性が大きいために再捕される確率が大いであろう。それに反して, 活動性が低く捕獲され難い個体は記号個体になる確率が小さいであろうから, これらの結果として, 記号個体の再捕率が未記号個体の捕獲率より大きいという結果を招来する可能性がある。これら2つの原因を区別する1つの方法は毎日の総捕獲数の比較である。第1の原因が働けば, 毎日の総捕獲数はしだいに増加 ($\pi > p$ の場合), または減少 ($\pi < p$ の場合) するであろうし, 第2の原因の場合は他の条件が影響しないかぎり毎日の捕獲数はほぼ一定となり, それとともに $Y_n \sim S_{n-1}$ 関係は第20図に示すような曲線をえがいて下降するであろう。



第20図 動物の活動に個体差のある場合の $Y_n \sim S_{n-1}$ 関係の模式図(森下, 原図)

前記の田中の資料では、毎日の捕獲数は調査当初より日を経るに従って上昇の傾向を示している点で第1の原因が働いていることを一応推測させるが、この場合でもなお新しく仕かけられたわなに対する動物の警戒心が初期の捕獲率を低くしているのではないかという点など、さらに吟味を要する問題が残されている。

IV 個体群の組成とその変化

個体群はその中で各個体の生活が営まれる社会であるともいえる。小個体群では個体の生活の一部だけがその中で見られるにすぎない場合も多いけれども、地域を広くとり長時間にわたってその中の個体群全体を見れば、生まれてから死ぬまでの個体の生活の全貌がここにあらわれる。そして、これら各個体の生活は相互に影響を与え合いながら、しかもそれらの集積の結果はその個体群全体としての種々の特徴を与えているのである。

A. 生命表

個体群の外部形態や密度の時間的変化に対してはもとより、内部組成に対して直接重要な関係をもつものは個体の出生と死亡である。

出生と死亡の程度を示すものは出生率 (natality rate) および死亡率 (mortality rate) である。これらはふつう一定期間内の平均個体数に対するその期間内の出生数および死亡数の比率であらわされる。

1つの個体群の中においても、出生率や死亡率は個体の年齢によって大いに異なるであろうことは容易に想像される。もし、齢別死亡率 (age-specific mor-

第3表 オオヤマヒツジ (*Ovis dalli dalli*) の生命表
(DEEVEY, 1947. 資料は MURIE, 1944 による)

x	x'	d_x	l_x	$1,000q_x$	e_x
年 齢 (年)	平均寿命から の百分率偏差	産まれた 1,000 頭中の各年齢区 間の死亡数	産まれた 1,000 頭のうち各年齢 の最初における 生存数	各年齢区間のは じめに 1,000 頭 生存しているも のとした時の死 亡数	期 待 寿 命 (各年齢区間を終 った後に残され た平均寿命)
0~0.5	-100	54	1,000	54.0	7.06
0.5~1	-93.0	145	946	153.0	—
1~2	-85.9	12	801	15.0	7.7
2~3	-71.8	13	789	16.5	6.8
3~4	-57.7	12	776	15.5	5.9
4~5	-43.5	30	764	39.3	5.0
5~6	-29.5	46	734	62.6	4.2
6~7	-15.4	48	688	69.9	3.4
7~8	- 1.	69	640	108.0	2.6
8~9	+13.0	132	571	231.0	1.9
9~10	+27.0	187	439	426.0	1.3
10~11	+41.0	156	252	619.0	0.9
11~12	+55.0	90	96	937.0	0.6
12~13	+69.0	3	6	500.0	1.2
13~14	+84.0	3	3	1,000	0.7

tality) がわかっていれば、生まれ出た一定数の個体が年の経過につれどのように減少して行くかを知ることができる。このことは時間の単位を年とする代わりに月、週、日などを用いても同じである。このように、時間の経過に対しその時々生き残る個体数を表示したものは生命表 (life table) とよばれる。第3表はアラスカのマッキンレー山国立公園にすむオオヤマヒツジ (*Ovis dalli dalli*) の生命表である。一般に生命表は単に各時期の生き残り数 (l_x) ばかりでなく、死亡数 (d_x)、各時期の死亡率 (q_x)、期待寿命 (平均余命) (e_x) なども加えて作製される。これらは l_x または d_x から容易に計算される。オオヤマヒツジでは平均寿命は 7.09 歳であるが、もし最初の1年を生きぬくことができれば比較的老年まで生きのびる可能性が多い。

生命表の x を横軸に、 l_x を縦軸にとって図示すれば生存曲線 (survivorship curve) が得られる。イネの害虫ニカメイガ (*Chilo suppressalis*) 1 化期の生存曲線は第21図に示されている (伊藤, 1959 b)。この図によって本種の野外での死亡率は孵化直後および幼虫中期の分散時に著しく高いことがわかる。

寿命の異なる諸種の動物の生存曲線を直接比較するために、横軸の時間の単

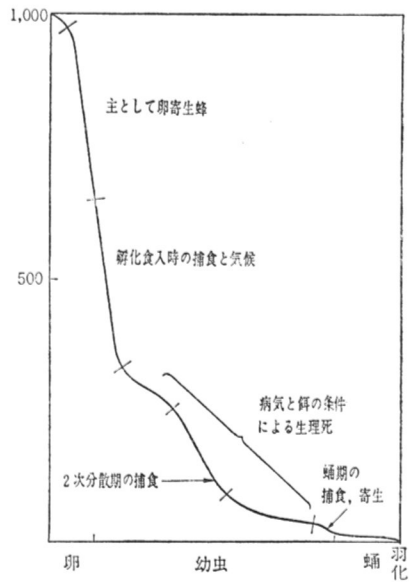
位を平均寿命に対する偏差の百分率であらわす方法がしばしば行なわれている。なお、縦軸を対数目盛りにとれば、生活史の各時期の死亡率の大小を比較するのに便利である。もし、生存数に対する死亡数の割合がどの時期でも同じなら生存数を対数目盛りにとった生存曲線は直線となるはずだからである(第22図 a, b)。このようにしてえがいた生存曲線は、幼時の死亡率が低ければ中高に(第22図A), 反対に幼時死亡率が高ければ中くぼみ形になる(第22図C)。なお、生存曲線の型は幼時における親の保護の大小の程度にも密接に関係しており、ひいては動物の社会性の進化の問題とも結びつく面をもっている(伊藤[Itô], 1959 a, b)。

DEEVEY (1950) によれば、ヒトはA型、ヒドラはB型、カキはC型の生存曲線をそれぞれ示す。

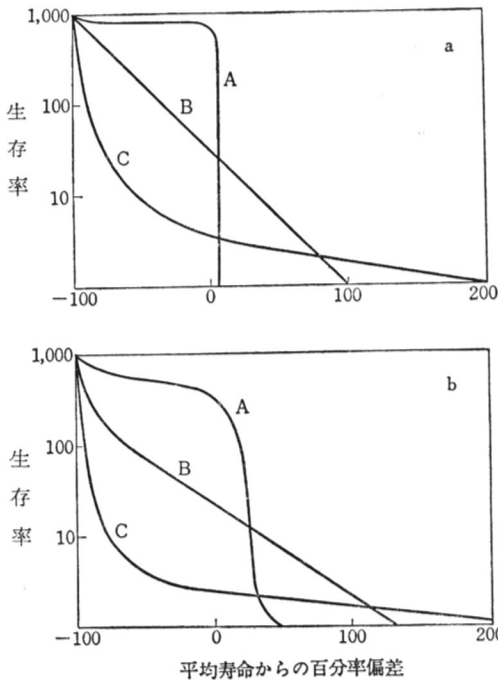
生命表から得られる知識のうちでもっとも重要なものは、その動物の生涯を通じて生活上の大きな危機はどの時期に、またどのような生活形態の発育段階で、おとずれるかを示す点である。このことは群集の動きの理解のためにも重要であるばかりでなく、有害動物の防除や有益動物の増殖などの実用上の問題の解決にも大きな手がかりを与えるものである。ただし、そのような危機の内容が何であるかは生命表そのものからは与えられないから、これについては動物のそれぞれの時期の生活について直接間接の観察調査を必要とすることはもちろんである。

B. 年 齢 組 成

生命表のデータの多くが示すように、個体群の死亡率は年齢によって異なるのがふつうであるが、一方では出生率もまた年齢によって著しく異なることは多くの動物で知られているところである。



第21図 ニカメイガ (*Chilo suppressali*) 1化期幼虫の生存曲線 (伊藤, 1959 b)



第22図

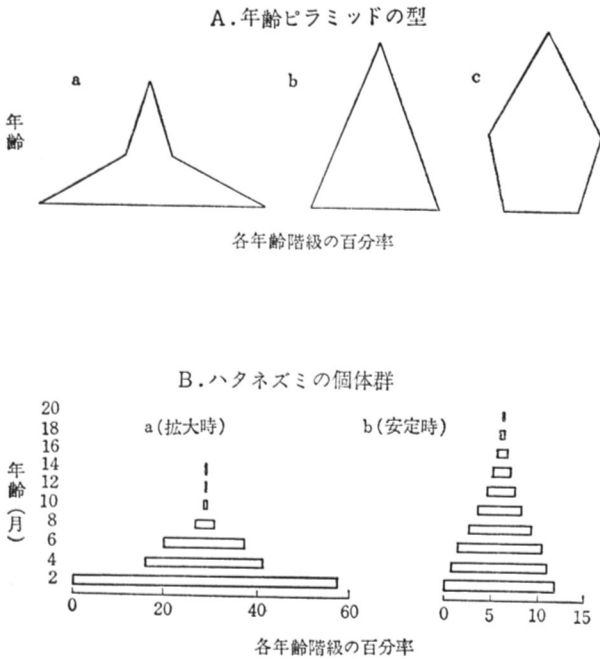
- a. DEEVEY (1947) による生存曲線の3型
 b. 同上に対する伊藤(1959b)の修正図

生殖を目安にした場合、動物の生涯は一般に次の3年齢期間に分けることができる。すなわち、前生殖年齢 (prereproductive age)、生殖年齢 (reproductive age) および後生殖年齢 (post-reproductive age) である (BODENHEIMER, 1938)。ただし、昆虫類のように後生殖年齢の期間をもたないものも見られる。これら各年齢の期間の長さおよび、それぞれの年齢に達した個体数の割合は、生殖年齢の期間での各個体の産仔 (産卵) 数とともに個体群の発展、衰滅に大きな影響を及ぼすものである。

1つの個体群の中で、各年齢に対する個体数分布を

示したものが年齢組成 (age distribution) である。年齢組成はある程度までその個体群の発展、衰滅の様相を反映する。発展しつつある個体群では若い年齢の個体数の全体に対する割合が著しく高く、衰退しつつある個体群ではその割合が低い。第23図はこのような個体群の動きに対応する年齢組成の型を年齢ピラミッド (age pyramid) で模式的に示したものである (ODUM, 1953)。

同じ個体群でも、その年齢組成は時とともに変化することが多い。しかし、そのような変化の仕方の中にそれぞれの種の生活を反映した特徴をある程度まで見出すことができる。第24図は福岡郊外の川口にすむカニの一種アリアケモドキ (*Paracleistostoma cristatum*) の年齢組成の季節的变化である。このカニは河口の砂泥地に巣孔をつくって生活するが、幼生が海よりここに到達するのは春の比較的短期間だけである。したがって、季節の進行とともに年齢ピラミッド

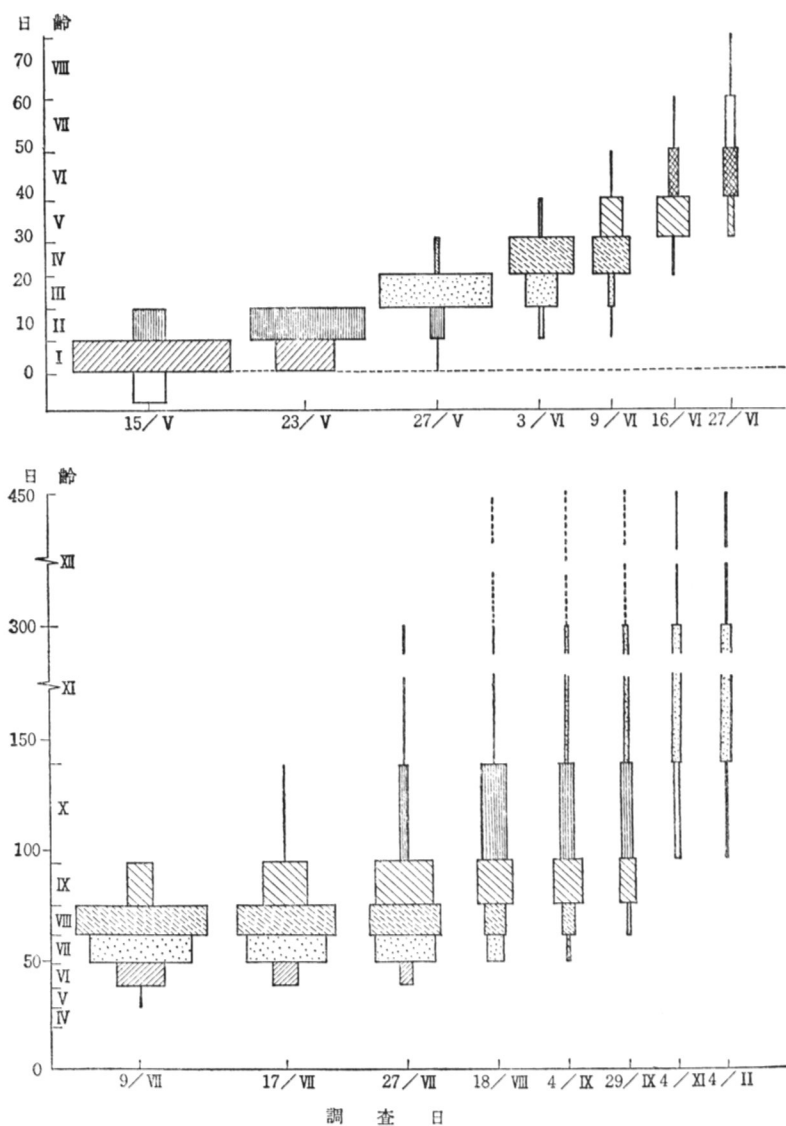


第23図 年齢ピラミッドに見られる3つの型 (ODUM, 1953)

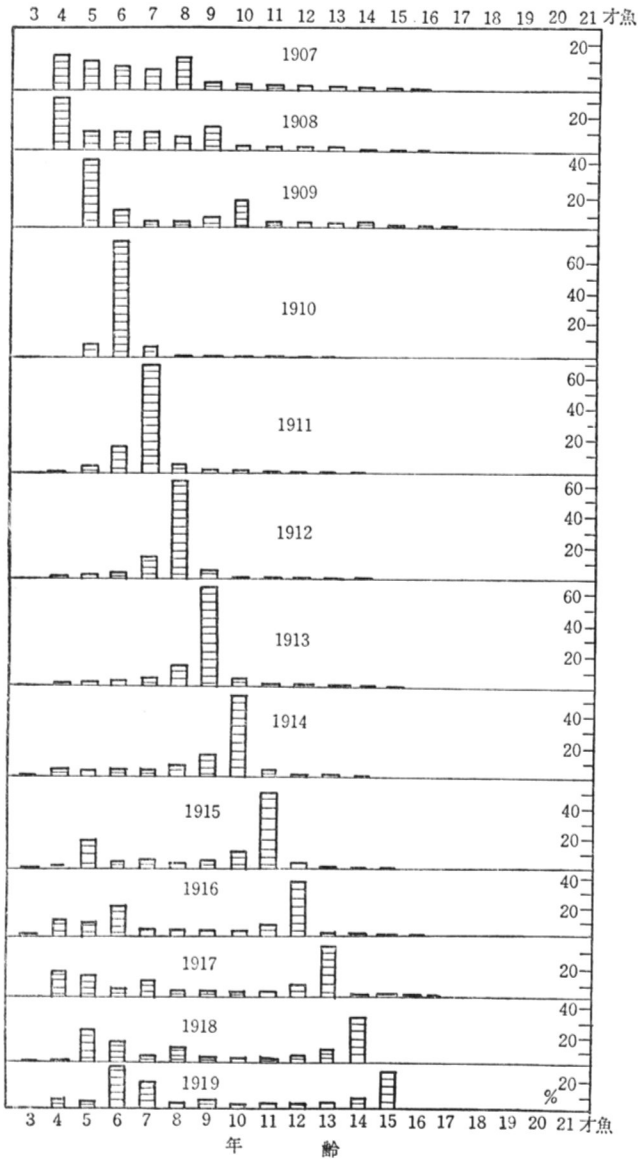
- A. 年齢ピラミッドに見られる3つの型
- 若い個体の占める割合が大
 - 若い個体の占める割合が中
 - 若い個体の占める割合が小 (おとろえつつある個体群)
- B. ハタネズミ (*Microtus agrestis*) の個体群
- 拡大時 (制限されない環境で指数関数的に拡大している時)
 - 安定時 (出生率と死亡率が等しい時)

ドは個体の発育のずれによってしだいに細長の形へ移行しながら高齢へと進んで行く。最後には、この個体群は一部の生き残りの成体のみとなって翌春の新しい幼生の漂着をむかえるのである (滝, 1960)²⁴⁾。このような変化型は、産卵期や産仔期が一定してしかもその期間が短い動物 (ギフチョウなど) にも多く見出し得るものと考えられる。ただし、これらの動物でも平均寿命が数年以上に及ぶものでは年を単位とした年齢組成表がつけられる場合が多いから、このような型は検出され難い。

寿命が長く、かつ年毎の個体数変動の少ない動物では、年を単位としての年



第24図 福岡郊外多々良川口におけるアリアケドキの年齢組成と密度の変化(流, 原図) 各年齢の横幅は密度の比を示す。ただし下段の図の横幅は上段にくらべて10倍拡大してある。上段(幼ガ=期)は雌雄合計, 下段は雌のみについて示す。



第25図 1907年から1919年までの漁獲による北海ニシンの年齢組成の変化 (HJORT, 1926) (ODUM, 1953 による)

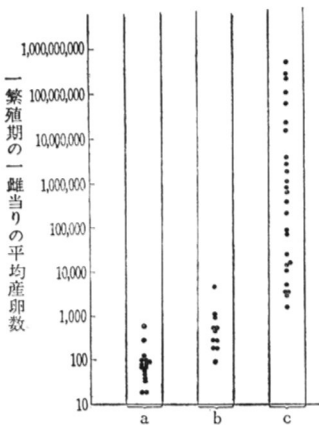
年齢組成は比較的短い年月の間には著しい変化を示さないのがふつうである。しかし、年毎の個体数変動の著しいもの、または何年かおきに個体数の大きな周期的変動を行なう動物では、これに対応する年齢組成の変化型が見られるであろう。第25図は12年間の漁獲をもとにした北海のニシンの年齢組成の変化の状態である。この図から知られることは、おそらく1904年に非常に多くの稚魚が生まれ、しかもこの年生まれの年齢グループは14歳魚になっても個体群中の他の年齢グループをはるかにこえた優勢を示しているということである(ODUM, 1953)。

C. 出生率と増殖率

1. 産仔(卵)数 個体群の出生率は、死亡率とともにその個体群の発展衰退を決定するものである。前者が後者より大であれば個体群はしだいにその大きさを増し、その逆の場合は個体群は衰退に傾く。

一般的にいえば、ある種の雌の1個体がある種の一生の間に産む卵数または仔数は、その種の前生殖年齢での死亡率が高ければ高いほど多い傾向がある。海産動物で幼生が浮遊生活を営む種では1繁殖期だけでも1万以上の卵を産むものが多いが、これらの種では成体に達するまでの死亡率も極めて高いものである。これに反し、同じく海産動物でも、胎生もしくは高度の卵の保護を行ない幼期の死亡率の低いものでは産卵数も1,000以下である(THORSON, 1950) (第26図)。

産卵(仔)数は系統的に近縁な種の間でもその生活の仕方、とくに卵や幼生の保護の仕方のいかんによって著しく異なることがある。同じカエルの類でも、1回に数千個の産卵を行なうニホンヒキガエル(*Bufo vulgaris formosus*)から、数個の卵しか産まないフロマガエル1種(*Nototrema pygmaeum*)にいたるまで、その産卵数はさまざまである(第4



第26図 海産無脊椎動物の産卵数 (THORSON, 1950)

- 胎生または高度の仔の保護を行なう種。浮遊生活期がない。
- 大型卵、または原始的な仔の保護を行なう種。浮遊生活期がない。
- 卵は小型。長い浮遊生活(プランクトン食)期をもつ種。

第4表 カエル類の産卵状況と産卵数(徳田, 1957 による)

種	類	産卵状況	産卵数
1. <i>Bufo vulgaris formosus</i> (ニホンヒキガエル)		卵塊は紐状	2,465~8,032
2. <i>Rana nigromaculata</i> (トノサマガエル)		卵塊は塊状	1,000内外
3. <i>Rana rugosa</i> (ツチガエル)		小さな球状の卵塊をいくつか産む	850~1,400
4. <i>Rhacophorus arborea</i> (モリアオガエル)		泡塊を木の葉や枝につける	400~600
5. <i>Rhacophorus schlegelii</i> (シュレーゲルアオガエル)		時に穴をほって産卵する	389~520
6. <i>Alytes obstetricans</i> (サンバガエル)		雄が卵塊を後足につけて運び保護する	270
7. <i>Nototrema marsupiatum</i> (フクロガエル)		雌の背中で卵がオタマジャクシの段階まで育つ	200
8. <i>Pipa americana</i> (コモリガエル)		雌の背中で卵は発育し、オタマジャクシの段階まで進む	60~70
9. <i>Rhinoderma darwini</i> (ハナガエル)		雄がナキブクロの中に卵を入れる	18
10. <i>Nototrema pygmaeum</i> (小形フクロガエル)		雌の背中で卵は、カエルの段階まで発育する	4~7

表)。しかし、一方において哺乳類や鳥類のような高等動物では下等動物の中に見られるような何千何万という産卵(仔)数を示す種の存在しないこともまた事実である。LACK (1954 b) は動物の生活上の進化は子世代の生殖年齢に達する生存数を最大にするような方向に、産卵数を変化させてきたことを主張した。たとえば鳥においては、一腹の子の数 (clutch size) は自然淘汰の結果、親鳥によって十分に餌を与えられる範囲での最大数になるように進んできたというのである。LACK のこの考えに対しては異論も多いが、大局的に見て、親による子の保護がよく行なわれている種において産卵(仔)数が少なくなる傾向をかなりよく説明するものと思われる。すなわち、子の保護に費やされる種々な形での親のエネルギーが増せば増すだけ、多くの子を産み、かつ育てることは困難となり、淘汰の結果は少産へと向かう可能性が考えられるからである。そして、このことは、少なくとも結果的に見れば、幼時の高死亡率をともなった多産の場合にくらべてエネルギーの損失を少なくすることに役立っている。

2. 齢別出生率 前節において、幼時の死亡はその種にとってのエネルギーの損失(共ぐいの場合は別として)と見られるとのべたが、これは生殖年齢に達して後の死亡の場合にも問題となることである。生殖年齢が長く、かつその

間を通じて生殖力の衰退が著しくなければ、たとえ1回の産卵(仔)数が少なくとも一生の間には多くの子をつくる能力をもつことになる。ところが、もし何らかの原因により生殖年齢の中途において多くの個体が死亡するとすれば、その種またはその個体群のもつ繁殖力は十分に発揮されないままで終わることになる。そこで、個体群の発展消長を問題にする場合には各年齢での生存率とともに、それぞれの年齢での産卵(仔)率が考慮されなければならない。

いま、生命表に用いた l_x として雌の生存数だけを取り扱うことにし、年齢 x の時の1雌当りの産卵(仔)数のうちの雌の数を m_x とする。すべての年齢についての m_x の合計値は1雌の産む総雌卵(仔)数(gross reproduction rate)である。さらに

$$R = \sum l_x m_x \quad (18)$$

とおけば、 R はその個体群の1世代の間に新しく生まれた雌の総数である。 l_0 の値を1とおいた時の R の値を R_0 とすれば、 R_0 は年齢組成が変わらな

第5表 ココクゾウの生命表、産卵率および増殖率(R_0)
(29°C で含水量 14% の小麦で飼育) (BIRCH, 1948)

x (週単位)	l_x	m_x	$l_x m_x$	
0.5	0.90			卵, 幼虫, 蛹
1.5				
2.5				
3.5				
4.5	0.87	20.0	17.400	成 虫
5.5	0.83	23.0	19.090	
6.5	0.81	15.0	12.150	
7.5	0.80	12.5	10.000	
8.5	0.79	12.5	9.875	
9.5	0.77	14.0	10.780	
10.5	0.74	12.5	9.250	
11.5	0.66	14.5	9.570	
12.5	0.59	11.0	6.490	
13.5	0.52	9.5	4.940	
14.5	0.45	2.5	1.125	
15.5	0.36	2.5	0.900	
16.5	0.29	2.5	0.725	
17.5	0.25	4.0	1.000	
18.5	0.19	1.0	0.190	
$R_0 = 113.485$				

ければ1世代後に何倍になるかというその倍数(増殖率)を示すことになる(net reproduction rate)。コクゾウ(*Sitophilus*)を温度29°Cで小麦で飼育した場合の週を単位とした l_x , m_x の値は第5表に示されている(BIRCH, 1948)。この表によれば、この個体群は環境の制限がなければ1世代の後には、はじめにくらべて約113倍の個体数をもつことになる。

3. 内的自然増加率 個体群の年齢組成が安定しており、環境の収容力に制限のない場合には、個体数は指数曲線的に増加するはずである。すなわち、 N_0 を最初の個体数、 N_t を t 時間後の個体数とすれば

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (19)$$

この式は微分方程式

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (20)$$

を解いて得られる。 r は常数であって、個体群の内的自然増加率(intrinsic rate of natural increase)と呼ばれる。 r が大きいくほど個体群は時間とともに急激に個体数を増していく。

個体数の増加は個体の移動がなければ当然出生数と死亡数の差によって起こる。内的増加率は微分方程式の指数であるから瞬間増加率を示すものであるが、これは瞬間出生率(b)と瞬間死亡率(d)との差でなければならない。すなわち、

$$r = b - d \quad (21)$$

一方、1世代の平均時間を T とすれば、1世代の終わりの個体数は

$$N_T = N_0 e^{rT} \quad (22)$$

したがって、

$$\frac{N_T}{N_0} = e^{rT} \quad (23)$$

ところで、 N_T/N_0 は上述の R_0 に等しいはずであるから、

$$r = \frac{\log_e R_0}{T} \quad (24)$$

また T については、

$$T = \frac{\sum x l_x m_x}{\sum l_x m_x} \quad (25)$$

として計算できる。したがって、 l_x および m_x さえわかっているならば、 r の値

を計算によって求めることができる²⁵⁾ (ANDREWARTHA & BIRCH, 1954)。上記のココクゾウの例では、

$$T = \frac{941.85}{113.49} = 8.3 \text{ 週}$$

$$r = \frac{\log_e 113.49}{8.30} = 0.56$$

内的自然増加率 r の値はもちろん種によって異なるとともに、同じ種でも個体群のおかれた環境条件によって異なる。第6表は数種の動物についての種や環境のちがいに応ずる r の値を比較したものである。

この表からわかるように、同じココクゾウでも5~6度の温度のちがいによって著しく r の値が異なり、その状態がもしつづくなら1年後の個体数の差は莫大となる可能性をもっている。しかし、もちろんこれは環境の収容力に制限がないという仮定に立っての計算であって、実際にはこのような指数曲線の増加は見られないのが普通である(後節参照)。とはいえ、少なくとも何らかの原因によって大部分の個体が亡ぼされた時、生き残りの個体からもとの状態を回復するまでに要する時間の長短は r の大きさに大きく依存する。そして、またこのような危機が頻繁におとずれる場合には、 r の大きさは個体群の平均密度を定める上に重要な役割を果たすであろうこともまた推定される(後節参照)。

第6表 数種の動物および人間の内的自然増加率の比較 (ODUM, 1953 より)

生 物 名	環 境	r		e^r	
		週	年	(下の期間中に大きく なる個体数の倍数)	
				週	年
<i>Sitophilus</i> (ココクゾウ)	29°C	0.76	39.6	2.14	1.58×10^{16}
"	23°C	0.43	22.4	1.54	5.34×10^8
"	33.5°C	0.12	6.2	1.13	493
<i>Tribolium castaneum</i> (コクヌストモドキ)	28.5°C 湿度 65%	0.71	36.8	2.03	1.06×10^{15}
<i>Microtus agrestis</i> (ハタネズミ)	好適実験室内	0.088	4.5	1.09	90
<i>Rattus norvegicus</i> (ドブネズミ)	好適実験室内	0.104	5.4	1.11	221
人間 (1920年のアメリカ合衆国 内の白人)		—	0.0055	—	1.0055

D. 生物繁栄能力と環境抵抗

内的自然増加率 r は、同じ種の個体群でも環境条件のちがいによって異なっ

た値を示すことはすでにのべた。このことは同時に、もし環境条件がその種の生活に理想的なら r の値は最大値をとるであろうという推測をもたらす。そして、このような最大内的自然増加率 (maximum intrinsic rate of natural increase) はそれぞれの種に固有な潜在的繁殖能力を直接示すものであるという考え方が生まれてくる。

ODUM (1953) はこのような考え方をとる 1 人であって、最大内的自然増加率すなわち生物繁栄能力 (biotic potential) であるとした。そして、この最大の r と実際に実験室や野外の個体群で見られる増加率との差によって環境抵抗 (environmental resistance) の大きさを示し得るものという考えを採用している。この差は環境の作用によって実現できなかった増殖能力にほかならないからである。

もともと生物繁栄能力と環境抵抗という 2 つの概念は CHAPMAN (1928) によって提唱されたものである。CHAPMAN の生物繁栄能力に与えた定義は“生物が生殖し生き残る。すなわち数をふやすための生物固有の性質” というのである。かれはこれをいくつかの要素に分析した。

CHAPMAN は、生物繁栄能力という概念は生物各種の能力の比較に役立つばかりでなく、環境作用を測定する上に有効であると主張した。そのために必要な量的取り扱いの基準になるものは環境抵抗が存在しない場合の個体群増加率である。かれはこれをもって絶対繁栄能力 (absolute biotic potencial) を示すものとした。

しかし、実際にはこれは測定困難であるから、これに代わるものとして“条件の一定のセットの下での生物繁栄能力” を考え、これを相対能力 (partial biotic potencial) と名づけた (CHAPMAN, 1931)。これはそれら条件下における一定期間内の平均最高増殖率によってとらえられるから、この値の比較によって異なった場所、条件での環境抵抗を比較するのに役立つというわけである。

さて、さきにのべた内的自然増加率 (r) および最大内的自然増加率 (最大の r) はたしかに CHAPMAN のいう相対繁栄能力および絶対繁栄能力にそれぞれ対応する面をもっている。しかし、 r によってそれぞれの環境における繁殖能力を比較し、あるいは環境抵抗の大きさを測定することは CHAPMAN の行なったように物理的環境 (食物の制限はないものとして) を対象とするかぎりでは有効であっても、病気や敵などの条件に対しては問題になる点が少なくない。

外敵の作用などによる死亡は必ずしも密度に対する一定の比率で起こるものではないから、この種の環境抵抗の大きさを単純に r の変化だけで示すことは困難である。このことは同時に外敵の存在などを条件に加えた場合の相対繁殖能力を代表させるのには r だけでは不十分なことを示すものである。したがって、内的自然増殖率 r は CHAPMAN の定義による生物繁殖能力の一面を示すことは誤りないにしても、両者は同一であるとしての取り扱いを避けるのが妥当であろう。

V 個体群の生長

A. ロジスチック曲線

CHAPMAN (1928) は前記のように生物繁殖能力と環境抵抗という2つの要素の対立を考え、これらの相反する働きの大小の比率によって現実の個体群の密度が決定されるとした。この考え方は疑いもなく DARWIN (1859) にその基を發しているものである。DARWIN は「種の起原」の中で、どんな生物でももし有利な環境条件の下にあるなら、種によって増加速度のちがいがいこそあれ無限にその数をます能力をもっていること、しかしその能力がいかに高くても生育の途中で死亡するものが多ければその生物は低密度に止まらざるを得ないこと、卵や種子の多いことの重要な点は、生涯のある時期におけるはなはだしい破壊に対する補償であるという観点に立って、彼の自然淘汰理論を發展させた。このような自然界の各種生物の実際の増殖を妨げる大きな原因として DARWIN の挙げたものは (a) 他の生物の犠牲となること、(b) 食物の欠乏、(c) 気候(直接的な働きと同時に食物を減少させる間接的な働きをも含めて)、(d) 流行病、などである。

さて DARWIN の挙げた上記の諸要因のうち食物の欠乏という点は、一定の食物供給量が養い得る個体数には限度があるという問題に結びつく。生まれ出る個体数がいかに多くても、食物量の許容する限度を越えた余分の個体は死滅しなければならぬ。ここに個体群に対する環境の許容力という問題が起こってくる。食物以外でも、生物の生活に必要な資料でその供給量が有限のものは環境の許容力の決定要因となるであろう。この考え方はすでに MALTHUS (1798) の「人口論」の支柱として登場しており、その後 VERHULST (1838)、PEARL および REED (1920) によってつくられた人口増加の理論曲線の数学的組立ての

前提となったものである。この曲線は一般にロジスチック曲線 (logistic curve) の名で呼ばれ、環境の許容力に達した時の個体群密度は飽和密度 (saturation density) と呼ばれている。

ロジスチック曲線は次の微分方程式から導かれる。

$$\frac{dN}{dt} = N(r - hN) \quad (26)$$

これは前述の食物や空間の制限のない場合の増殖の仕方

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

の r の代わりに $r - hN$ とおいたものであって、個体数 N の増加に比例した値だけ瞬間増加率が低下するという仮定に立つものである。 h は VERHULST-PEARL 係数と呼ばれている。この仮定の下では

$$r - hN = 0$$

となった時はそれ以上の増殖が停止する時であるから、この時の N の値を K とおけば、 K は飽和密度の値となる。 $K = r/h$ であるから (26) 式は

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K} \quad (27)$$

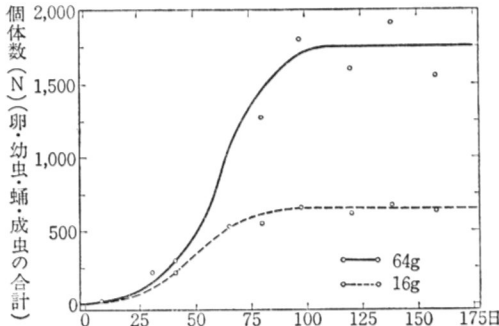
この微分方程式を解けば

$$N = \frac{K}{1 + e^{a - rt}} \quad (28)$$

ただし、 a は常数。この式によれば、 N は時間 t の経過とともに S 字形をえがいて増加するが、その値が K に達するに及んで増加は停止し (第27図) 以後個体群密度は安定した平衡状態 (equilibrium state) を保つ。

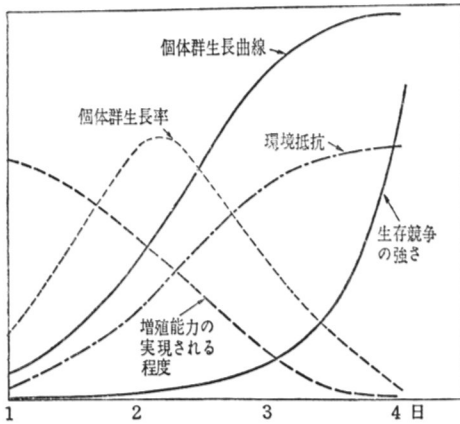
個体群密度の増加にともない瞬間増加率が低下するという事は、密度の増加自身が CHAPMAN のいう環境抵抗の増加となって働くということになる。その結果、実際の瞬間増加率として現われるのは $r \frac{K - N}{K}$ すなわち内的自然増加率のうち環境余力に比例した一部分であって、これは N の増加とともに、しだいに 0 に近づく。

ロジスチック曲線はもともと人間の人口増加に対する理論式として提唱されたものであるが、PEARL (1922) は動物を用いてこの式の正否を検証しようと試み、ショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) 個体群増殖実験の結果、



第27図 ヒラタコクモストモドキ (*Tribolium confusum*) の増殖曲線 (GAUSE, 1931) 小麦粉粒 64g で飼育した場合と 16g の場合のそれぞれを示す。

飼育温度は 27°C 曲線は $N = \frac{K}{1 + e^{-rt}}$ による計算値。



第28図 個体群増殖にもなる種々の値の変化 (GAUSE, 1934)

環境抵抗によって実現されなかった部分を、実現された増殖で割った値であらわした。これによれば、たとえばゾウリムシの実験では、第1日目には1匹が生存するために生存を妨げられたものは0.058匹だけであるが、第4日目には

この式がよく適合することを見出した。さらに、その後、寺尾・田中 [TERAO & TANAKA] (1928) のタマミジンコ (*Moina macrocopa*) についての実験、CHAPMAN (1928) の用いたヒラタコクモストモドキ (*Tribolium confusum*) (GAUSE, 1931) や GAUSE (1934) の行なったゾウリムシ (*Paramecium caudatum*) やイーストなどについての一連の増殖実験の結果は、いずれも一定の環境 (空間、一定量 of 食物の供給などについて) の下での個体群の増殖はロジスチック曲線にはほぼ一致することが認められた。

GAUSE (1934) は個体群の密度自身が増殖に対する環境抵抗として働くということは、とりもなおさず密度の増加にもなっている個体間の生存競争がより強く行なわれることを意味すると考え、その強さの程度を

$$rN \left(1 - \frac{K-N}{K}\right) / rN \frac{K-N}{K}$$

すなわち幾何級数的な増殖が

1匹に対し61.7匹が生存を妨げられたことになる。このような密度の増加にともなう生存競争の程度や他の値の変化を図示したものが第28図である。

B. ロジスチック曲線の常数値と環境条件

ロジスチック式中の諸常数の中、 K は飽和密度、 r は内的自然増加率であることはすでにのべた。残りの a については次の関係が存在する。

$$e^a = \frac{K}{N_0} - 1 \quad (29)$$

ここに N_0 は時間 0 すなわち増殖の出発点の個体数 (密度) である。これより

$$a = \log_e \left(\frac{K}{N_0} - 1 \right) \quad (30)$$

したがって、 a は増殖開始時の個体数によって異なった値をとる。

これらの常数値はもちろん環境条件が異なればそれによってちがった値を示す。タマミジンコ (寺尾・田中 [TERAO & TANAKA], 1928) およびヒラタコクストモドキ (GAUSE, 1931) についての異なった環境条件下での諸常数値は第7表に示すとおりである。

第7表 ロジスチック曲線常数値と環境条件

(a) 異なった食物量で飼育したヒラタコクストモドキ (*Tribolium confusum*) の常数値 (GAUSE, 1931) (食物 1 g 当り 1 対より出発)

	食 物 量 (g)			
	16	32	64	128
K	650	1,025	1,750	5,000
r	0.0906	0.0829	0.0822	0.0542
a	4.2690	4.3197	4.9402	5.1902
h^*	0.00014	0.00008	0.00005	0.00001

(b) 異なった温度で飼育したタマミジンコ (*Moina macrocarpa*) の常数値 (寺尾・田中 [TERAO & TANAKA], 1928) (1 匹より出発)

	温 度 (°C)		
	19.8±0.6	24.8±0.6	33.6±0.2
K	229.8	431.6	272.0
r	0.388	0.957	2.384
a	3.538	4.962	5.602
h^*	0.0017	0.0022	0.0088

* h の値は森下による計算値。

この表で興味あるのは環境条件が異なる場合の飽和密度の高さは内的自然増加率の大きさに平行した変化をしないことである。しかし、VERHULST-PEARL 係数 h は食物量増大とともに減少し（ヒラタコクスストモドキの場合）、または温度の上昇とともに増大している（タマジシンの場合）。 h は 1 個体の存在が瞬間増加率に及ぼす影響の程度を示す常数であって、いわば 1 個体の他個体に対する干渉度を示す指数とも考えられるから、食物量（ヒラタコクスストモドキの場合は生活空間の大きさにもなる）の多いほど h が小になるのは当然予想される所であり、また温度の上昇とともに h が増大するのは、個体活動が旺盛になることによって干渉度が増すと考えることによって説明されるであろう。

付. K, r の計算法

増殖曲線が飽和密度に達するまでの実測値が得られている場合は、 K はもちろん実測値をそのまま用いることができるから r および a を計算することは容易である。すなわち、実測値がもしロジスチック曲線に合致しているなら、

$$\log_e \left(\frac{K}{N} - 1 \right) = a - rt \quad (31)$$

となるから、 t と $\log_e \left(\frac{K}{N} - 1 \right)$ の間の直線関係を利用して a および r を求めることができる。しかし、実測値が曲線の中で終わっている場合は K が未知なため (31) 式はすぐには利用できない。そのために種々の方法が考案されているが（たとえば、ANDEREWARTH & BIRCH, 1954; 吉原, 1951）、つぎにのべる 2 方法（森下, 未発表）は計算が容易であるため実用上便利であると考えられる。

第 1 法:

一定の時間間隔 (T) 毎に t_1, t_2, t_3, \dots などの時点を取り、実測曲線の各時点の N の値を N_1, N_2, N_3, \dots とすれば

$$\frac{N_n}{N_{n+1}} = AN_n + B$$

の関係が成立する。ただし $n=1, 2, 3, \dots$, A, B は常数。したがって、 $\frac{N_n}{N_{n+1}}$ を縦軸に N_n を横軸にとって得られる直線を延長して $\frac{N_n}{N_{n+1}}$ の値が 1 となる時の N_n の値を求めたならこの値が K である。また上記の直線から B を求め、

$$r = -\frac{\log_e B}{T}$$

よって r 計算することができる。なお a は前述のとおり、

$$a = \log_e \left(\frac{K}{N_0} - 1 \right) \quad (N_0 \text{ は } t=0 \text{ の時の } N)$$

よって求められる。

第2法:

上述の $\frac{N_n}{N_{n+1}}$ の代わりに時間 T の間の増加率 $\frac{N_{n+1}-N_n}{N_n}$ から K, r を計算する方法である。

$\frac{N_{n+1}-N_n}{N_n}$ と $N_{n+1}^{26)}$ の間には、

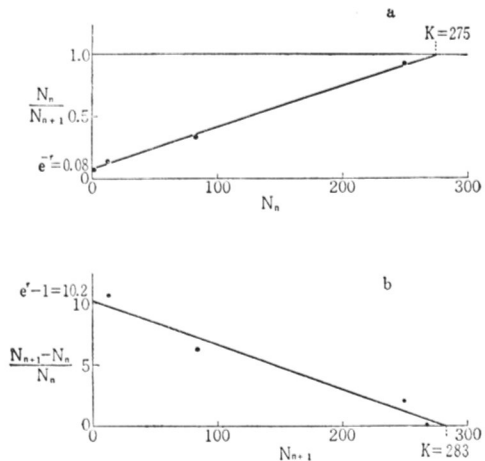
$$\frac{N_{n+1}-N_n}{N_n} = A' - B'N_{n+1}$$

の直線関係が成立することが証明されるから (森下, 未発表), $\frac{N_{n+1}-N_n}{N_n} = 0$ の時の N_{n+1} の値によって K を知ることができる。 r については上記直線から A' を求め

$$r = \frac{\log_e(A'+1)}{T}$$

を計算すればよい。

第1法と第2法をくらべると後者は偶然変動による実測値のちらばりが前者より大きくなる傾向があり、これは N が小さい時とくに著しい。したがって、実用には第1法の方が適するものと思われる。寺尾・田中 [TERAO & TANAKA] (1928) のタマミジンコの増殖実験結果中 33.6°C の場合について上記第1法、第



第29図 タマミジンコ (*Moina macrocopa*) の増殖に対するロジスチック性の検証
(資料は寺尾・田中 [TERAO & TANAKA], 1928 による) (森下, 原図) a. 第1法 b. 第2法
何れも $T=1$ としての計算による。

第8表 森下の方法によるタマミジンコ (*Moina macrocopa*) 増殖曲線の K , r , a の計算 (資料は寺尾・田中 [TERAO & TANAKA], 1928 中の 33.6°C の場合)

	第1法	第2法	寺尾・田中の計算値
K	275	283	272.03
r	2.526	2.416	2.384
a	5.613	5.646	5.602

2法を適用した結果は第29図および第8表に示すとおりである。

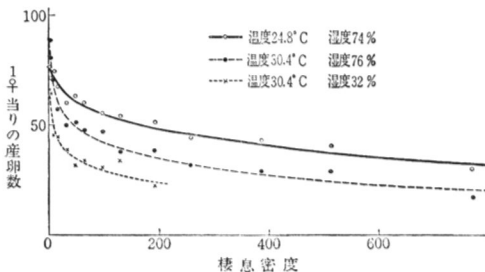
また、もし実際の増殖が(28)式に適合しない場合は、 N_n と N_n/N_{n+1} の関係、 N_{n+1} と $(N_{n+1}-N_n)/N_n$ の関係はともに直線性を示さないはずであるから、両法とも増殖がロジスチック曲線²⁷⁾に適合しているかどうかの検証に用いることができる。第29図に見るとおり、タマミジンコの場合は上記の直線関係が明らかに成立しており、増殖が(28)式に従っていることがわかる。なお、藤田・内田(1952)はひきつづく2世代の個体数の間にロジスチック性が存在するかどうかの判定に第1法と同様な方法を用いている(後節参照)。

C. 増殖における密度効果

一定の環境条件下の個体群増殖の仕方がロジスチック曲線をえがくということは、密度の増大自身が増殖に対する不利な条件をつくり出しているためにほかならないことはすでにのべた。一般に生物の生活に対する密度の影響は密度効果(density effect)と呼ばれるが、増殖に対する密度効果はどのような内容をもつものであるか。

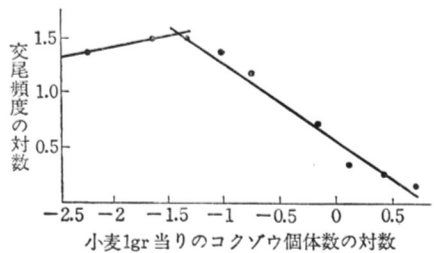
1. 産卵(仔)率の低下 REARL(1926, 1932)は一定容器で飼ったショウジョウバエ(*Drosophila melanogaster*)では、密度の増大とともに1雌当りの

産卵率がしだいに減少することを見出した²⁸⁾。同様な現象はコクゾウ(*Sitophilus oryzae*) (MACLAGAN & DUNN, 1935), アズキゾウムシ(*Callosobruchus chinensis*) (内田, 1941 a, b), タマミジンコ(*Moina macrocopa*) (寺尾・田中 [TERAO & TANAKA], 1928) その他多くの動物で認められる(第30図)。



第30図 アズキゾウムシ (*Callosobruchus chinensis*) の産卵率に及ぼす棲息密度の影響 (内田, 1941 b の資料より)

そのような産卵率の低下は、交尾や産卵行動における成虫同士の相互妨害や、また種類によっては摂食の相互妨害による卵の発育阻害などによると考えられている。第31図にコクゾウの交尾率と密度との関係が示されているが、ある程度以上高密度になると著しく成虫の交尾が妨げられることがわかる。



第31図 コクゾウ (*Sitophilus oryzae*) の密度と交尾率の関係
(MACLAGAN & DUNN, 1935)

2. 死亡率の増大 増殖に対する密度効果は、多くの種類では産卵(仔)率の低下とともに卵、幼虫その他各時期を通じての死亡率の増大としてあらわれている。さきのコクゾウの場合でも、摂食や産卵時の成虫の行動によってすでに生まれている卵の一部が破壊されるとともに、さらに幼虫どうしの傷つけ合いや共食いによる死亡率の増大で高密度における増殖を抑制していることが知られている (MACLAGAN & DUNN, 1935)。さらに密度の増大にともなう食物の欠乏は直接餓死個体をふやす (高橋, 1955, 1956 a) とともに、共食いや相互傷害の機会をますことによって間接的にも死亡率を増大させる面をもっている。これは多くの貯穀害虫のように食物そのものが生活空間となっている種類に著しい現象である。

密度の増大は生物の環境条件を変革する作用を強め、これによって逆に増殖が抑制される場合も知られている。ヒラタコクヌストモドキでは食物である小麦粉の中に排泄物や代謝産物が蓄積されることにより、産卵率は低下し、幼虫や蛹の死亡率は高まる (PARK, 1934, 1935, 1936, 1938)。このような生物自身による環境変革は環境の生物的「条件づけ」(conditioning) とよばれている。

以上のように、一種の動物を一定環境の下で飼育した場合は、密度の増大にともなって産卵数の減少や死亡率の増大が起こり、これらが相ともなって増殖率低下を来している。そして、これらを引き起こす原因として実験的に分析されたのは次のようにまとめることができる (内田, 1949, 参照)²⁹⁾。

1. 個体間干渉の影響

- a. 直接的……機械的障害、共食い
- b. 間接的……交尾、産卵などに対する相互防害

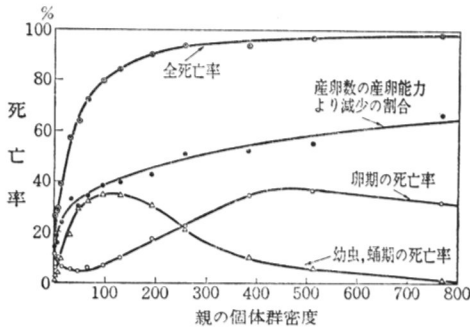
他の個体の存在によって引き起こされる食物不足のた

めの死亡，生殖能力の低下など

2. 環境の条件づけの影響

各個体の生活作用により変化した環境の直接または間接の害作用

このような諸要因のそれぞれの作用の仕方は，生物の種類や与えられた環境条件によって異なるとともに，また生物の発育段階によっても著しく異なる。したがって，これらの総合作用の結果としてあらわれる死亡率と密度との関係も，各発育段階ごとに異なるであろう。その一例として，アズキゾウムシの各



第32図 アズキゾウムシ (*Callosobruchus chinensis*) の個体群密度と発育の各齢期の死亡率との関係 (内田 [UTIDA], 1941 c の資料による) (温度 24.8°C, 湿度 74%, 産卵能力は 1 雌当り一生を通じて 90 個とする)

ば，この実験個体群の産卵率低下はかなりの低密度から急激におこり，密度増大とともにその度を増すことによって増殖率低下の内容の大きな部分を占めている。なお，また卵期と幼虫・蛹期とで死亡率の最も高くなる密度が著しく異なっていること，またそれにもかかわらず全死亡率（産卵数低下率をも含めて）は密度の増大ともになめらかな曲

線をえがいて上昇していることが注意される。そして，死亡を免れて成虫となり得た子世代の密度と親世代の密度との関係は，親世代の低密度の場合を除いてやはりロジスチック式によく適合することが証明されているのである(藤田・内田, 1952)。

以上のように実験個体群について調べられた個体群成長は時間的に追跡しても，あるいは各密度についての増殖率を調べても，かなりよくロジスチック曲線に合致している例が少なくない。しかし，これについてもなおいくつかの問題点が残されている。その 1 つは最適密度の問題であり，他の 1 つは密度の平衡状態の問題である。その上，多くの外敵や変化しやすい食物や物理的条件をもちかつ開放的な自然環境の中の自然個体群 (natural population) に対して，前記のような実験個体群 (experimental population) で得られた結果がどの程度適用できるかという重要な問題が残されている。これらの問題は次項以下で順

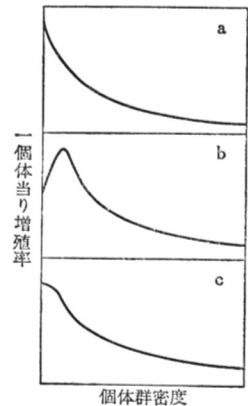
次取り扱うことにしよう。

3. 増殖の最適密度 ロジスチック式からの予想では環境が一定なら、密度が大きくなればなるだけ増殖率は小となるはずである。事実、多くの種類の実験個体群では、少なくともある程度以上の密度では、このことが認められている。しかし、同時に、極端な低密度では、かえって増殖率が低下する事実も少なからず見出されているのである。このような場合は増殖の最適密度 (optimum density) が存在することになる。

第33図に示したものは、親の密度と増殖率との関係を示す3つの型である。aはショウジョウバエの場合であって、増殖率は密度の小さいほど大きい (PEARL, 1926)。bはコクヌストモドキの場合で、これでは明らかに増殖の最適密度が認められる (PARK, 1932)。前者の型はショウジョウバエ型 (*Drosophila* type) と呼ばれ、後者は ALLEE 型 (またはコクヌストモドキ型) (*Tribolium* type) と名づけられている。この両者の中間型ともいえるものはcに示したアズキゾウムシの場合 (内田, 1941 a) である。

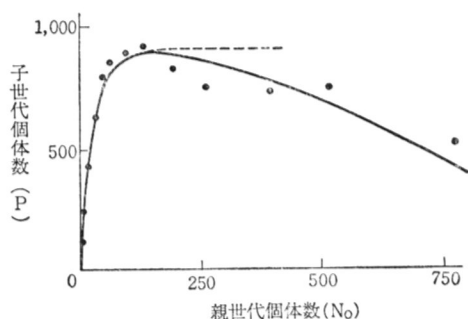
しかし、上記の3型は必ずしも異質のものでないと思われる。すでに内田 (1949) ものべているように、ショウジョウバエの場合でも、もっと低密度についての実験を行なえば中間型、さらに低密度まで実験の範囲をひろげれば ALLEE 型が得られるであろう。少なくとも、交尾の機会だけについても、極端な低密度ではその機会は著しく小さくなり、増殖率は低下すると考えられるからである³⁰⁾。したがって、ロジスチック曲線は低密度での増殖には、一般に適合しがたいものと見なしてよいであろう。

以上のべたのは1個体当りの増殖率の場合であった。それでは、個体群全体から見た増殖数はどうか。アズキゾウムシの親世代の各密度に対する子世代成虫数を示した第34図からすぐわかるように、個体群全体としても、増殖の最適密度は明らかに存在する。しかも、この場合の最適密度は1個体当りの増殖率の最適密度にくらべてはるかに高い値を示している。このような関係はコクゾウヤコクヌストモドキその他の実験個体群にお

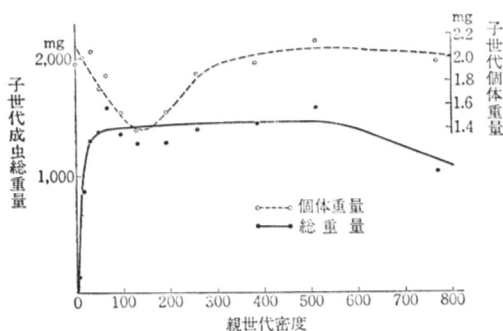


第33図 増殖率に対する密度効果の型

- a. ショウジョウバエ型
- b. ALLEE 型
- c. 中間型



第34図 アズキゾウムシの親世代密度と子世代密度との関係(内田 [UTIDA], 1941 a)
実線はロジスティック式にもとづく計算値(藤田・内田, 1952)



第35図 アズキゾウムシの親世代密度と子世代重量との関係(内田 [UTIDA], 1941 a の資料より)

いでも見られることであって、後節で述べる個体群密度の平衡状態もしくは飽和密度の問題と密接に関係する問題である。

密度効果は単に増殖率に対してばかりでなく、個体重量や寿命、発育速度等に対して働くことが知られている。1例としてはアズキゾウムシの親世代密度と子世代成虫の個体重ならびに総重量との関係を示したのが第35図である。個体重は子世代成虫密度が最高になる親世代密度(第34図参照)において最も小さいが、総個体重はある程度以上の親世代においてはかなりの範囲内でほぼ一定値を保っており、植物の場合の最終収量一定の法則(穂積ほか [Hozumi *et al.*], 1956 参照)と同様な関係が見られるのは興味深い。

しかし、親世代密度が極端に大きくなると、子世代の総重量も低下する傾向がうかがわれるのは注意に値する。同じことはコナマダラメイガ (*Ephesia cautella*) において、種々の卵密度から出発して羽化した成虫の推定総重量比についても見られている(高橋, 1953 b)。

4. 相変異 個体群自身に及ぼす密度の影響の中で、とくに注意すべきものは相(phase)変異の問題である。時として大発生と大移動を行なって世界の各地に脅威を与えるバッタ科のいくつかの種(飛蝗)では、同じ種が3つの異なった生態学的位相を生ずる能力をもつこと、すなわち孤独相(phasis solitaria), 群棲相(phasis gregaria), およびこの両者間の転移状態の転移相(pha-

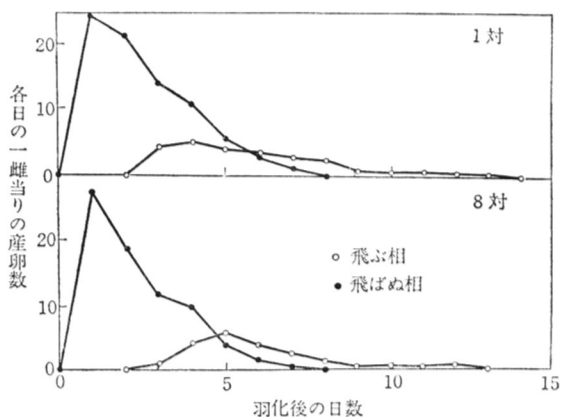
sis transiens) が同一種内で認められ、各相は行動においても、また形態や色彩においても異なった特徴をもつことは、UVAROV (1921, 1928), UVAROV & ZOLOTAREVSKY (1929) の研究以来著明となった事柄である。異なった相ができる原因には若虫のおかれた環境条件による生理状態の相違が考えられるが、少なくともそのような生理的变化を起こす重要な原因の1つに、若虫自身の個体群密度が関与していることが明らかにされている。すなわち孵化直後の若虫を高密度で飼育すると群棲相の主要な特徴をあらわし、低密度では孤独相の個体に発育する。自然状態では気象状態の好適な年に多数の若虫が出現し、群棲相への転化が誘発され、これによって行動に変化をきたしてむれをつくっての大移動を行なうようになる。移動したむれは通常その出発地とは著しく異なった条件の土地に落ちつくが、この条件の変化は次世代の個体数を減じて孤独相へ転移させる (IMMS, 1937)。

このような密度の影響によって起こる変異は、移動性バッタのみならず、他のいろいろの昆虫にも見られることがしだいに判明してきた。たとえばヨトウガ類その他の鱗翅目幼虫では密度依存的に黒化型があらわれ、一部の種ではこの型が移動性と結びついていることが明らかになり³¹⁾、一部のウンカ類においても短翅型は低密度で、長翅型は高密度で多く発現する傾向がたしかめられている(岸本, 1956)。

相変異は昆虫の大発生や棲息密度の変動に関連した現象として問題になるばかりでなく、また昆虫の害虫化ということに関連した現象として注目されている。貯穀害虫であるヨツモンマメゾウムシの飼育個体群で飛ぶ相と飛ばぬ相との2型を見出した内田 (1954 b, 1956 d) は、前者は野生型というべきものであるのに対して後者は人類のつくり出した貯蔵穀物という新しい環境に適応した型であると考えた。人間によってつくられた貯穀という環境は、温湿度とも野外より変動が少なく、平均的に高温乾燥状態が維持され、暗黒の中に多量の食料が集積されているが、このような生活環境に対して飛ばぬ相の個体はよりよい適応を示している (第9表, および第36図)。飛ばぬ相は個体群の平衡密度の高さによってもわかるようにより群棲 (crowding) に適しているが、個体としての最適密度はかえって低い。このことは飛ばぬ相が広棲息密度適応性 (eurydensity adaptability) をもっていることを示すものと考えられている(内田, 1956 d)。興味があるのは、京都大学でヨツモンマメゾウムシを飼育しはじめた頃は個体群の中に飛ぶ相が多かったが、数年を経過した後はほとんど飛ばぬ

第9表 ヨツモンマメゾウムシの2型に見られる成虫の諸性質の相違 (内田, 1956 d)

要因	反応の性質	飛ばぬ相	飛ぶ相
温度	成虫の寿命に適する最適温度 温度の相違による成虫寿命の変化 産卵に対する最適温度 卵孵化に対する最適温度	20°C 変化しない 35°C またはそれ以上 35°C またはそれ以上	20°C 以下 変化する 25°C または 30°C 25°C
湿度	産卵に対する最適湿度 卵孵化に対する最適湿度	75% 50%	100% 75%
個体群密度	子世代密度を最大にする親世代密度 平衡密度 増殖率に対する最適密度 1雌当り産卵数に対する最適密度 高密度での卵死亡率	256 350 4 4 低い	64 180 2~16 32 高い

第36図 ヨツモンマメゾウムシの2型に見られる生存期間を通じての産卵状態の相違 (内田, 1956 d)
飛ばぬ相では羽化後の早い時期に大部分の産卵を終了する。

相となっていて、飛ぶ相は高密度の場合を除けば、極めて少数羽化するのみとなったということである (吉田, 1957; 内田, 1956 d)。

上記のように、相変異の問題は、2つの点において重要な意味をもっている。1つは高密度において個体群の性質を一変させ、少なくとも一部の種類においては移動もしくは分散を急激に引き起こすことによって、密度調節機能を果たすとともに新しい土地への分布を促進させることであり、他の1つはこのような過程を通じての種自身の変化の問題である。相変異は現在のところ非遺

伝的な変異として考えられているが、少なくともヨツモンマメゾウムシに見られるように、新しい環境におかれた個体群の中にはその環境に適した型が固定化する傾向を示すものがあることは注意すべき問題である。

VI 密度依存作用と密度独立作用

SMITH (1935) は、個体群の増殖がロジスチック曲線に従う場合の死亡率は、密度依存要因 (density-dependent factor) による死亡率と密度独立要因 (density-independent factor) によるものとに分けられることを指摘した。彼は仮想的な個体群を用いての計算から、密度 (N) と死亡率 (D) の関係は、

$$D = A + BN \quad (A, B \text{ は常数})$$

によってあらわされること、およびこの式の A および BN によって、密度依存および不依存の因子による死亡率がそれぞれ示されることをのべた。このことはロジスチック式の r の代わりに密度効果のない場合の瞬間出生率と瞬間死亡率の差 $b-d$ を用いれば (第IV節)。

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = b - (d + hN)$$

となって、密度が作用する場合の瞬間死亡率は $d + hN$ となることからわかる。密度依存要因として SMITH の挙げたものは、食物量、空間の広さ、敵などであり、密度独立要因としては気候や食物の質などを挙げた。

しかし、これらの術語の使用については、その後かなりの混乱が見られる。ALLEE そのほか (1949) は密度依存要因を分けて、密度増大とともに害作用が増大する密度正依存 (direct density-dependent) と、反対に害作用が減少する密度逆依存 (inverse density-dependent) 要因に分けることを主張した。また、ODUM (1953) は密度のいかんにかかわらず一定数の個体に作用 (プラスまたはマイナス) がおよぶ時、たとえば、一定の死亡数 (死亡率ではない) のある時に密度独立、作用の影響を受けた個体数が密度に比例する場合 (SMITH の密度独立に当る) を密度比例 (density-proportional)、影響を受けた個体数の個体群の中での割合が個体群の密度とともに変化する場合を密度依存 (これは SMITH の密度依存と同じ) と呼んでいる。その他寄生虫や、肉食動物の作用は「遅滞密度依存」(delayed density-dependent) として従来の密度依存とは別に扱うことを主張するもの (VARLEY, 1947, 1953) や、依存という語を用いないで、

密度との正関係 (directly density-related), 逆関係 (inversely density-related), 交替関係 (alternately density-related), という分け方を提唱するもの (SOLOMON, 1958) などさまざま³²⁾である。

この問題について, 本章の筆者はつぎのように取り扱いたいと考える。第1は, 密度独立, 依存は「作用」に対して用いることである。同一の要因でも他の条件によって密度独立的に作用したり密度依存的に作用したりするからである。SOLOMON (1958) もこれと同じ考え方をのべている。第2は, 独立, 依存を区別する規準は, 作用「率」におくことである。作用率 (たとえば死亡率) が密度のいかんにかかわらず同じならこれは密度独立として, その率が密度によって変化する場合は密度依存である。SMITH が独立, 依存という術語を用いたのは, もともとこの意味においてだからである。したがって, ODUM の密度独立は密度依存に, 密度比例は密度独立に入る。第3に, 密度依存の中に正依存と逆依存を含めることである。生活のある面に対する1つの要因の作用の影響が, 個体群密度の増大とともに大きくなる場合は正依存であり, 反対の場合は逆依存である。

さて, 実験個体群においては, その環境条件下での密度依存の死亡率と密度独立の死亡率とをある程度まで区別できる。たとえば, 内田 [UTIDA] (1941c) の行なった実験条件の下では子世代が成虫になるまでの密度独立の死亡率は, 卵数の減少率を含めて約25%となる (第32図参照)。また, 野外の個体群の場合でも, 時としてこの区別が可能である。ERRINGTON (1945) はウズラ (*Colinus virginianus*) の夏の死亡率は密度依存的であるが, 冬の死亡率はむしろ密度独立であることを報告した。後者の死亡要因は突然に襲う冬の寒さその他の突発的なものであろうと考えられている。自然における密度独立作用と依存作用を区別することの意義は, これらが密度抑制または調節機構としてどのように役立っているかという点, ならびにこれらの作用がどのような場合にどのような要因によって行なわれているかという分析を通じて, 自然の個体群密度の変動の原因をさぐるのに役立つ点にある。たとえば純然たる密度独立作用ならば, 内的自然増加率 r を変化させるにとどまるから, これが 0 より大きいか小さいかによって個体群密度は上昇をつづけるか下降をつづけるかであり, ただ $r=0$ の時だけ一定の密度を保持することになる。これに対して密度依存作用はもし正作用なら密度の上昇にともないその上昇をおさえる力を発揮する。もっとも, 密度独立作用でもこれに関与する要因が r の値がある時は 0 より大に,

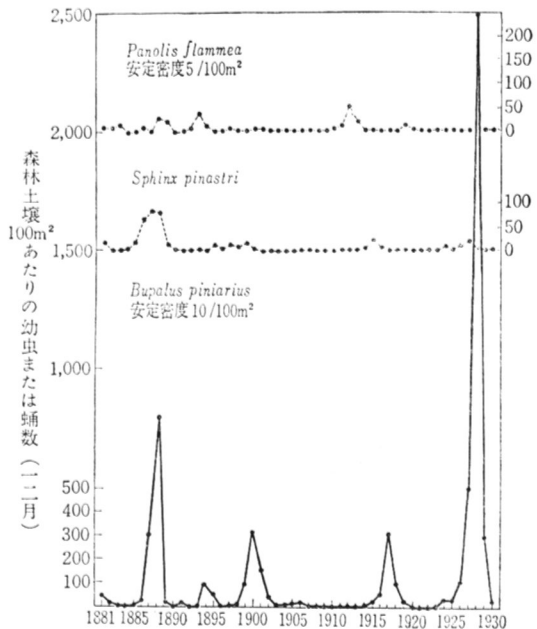
ある時は 0 より小に変化させることをくり返すならば、これによって密度の高さを平均的にある状態に止める効果を生み出すであろう。このような自然個体群の密度変動に対する 2 つの作用の働き方、およびこれに関与する原因についての問題は後節であらためて取り上げることにする。

VII 密度の平衡状態

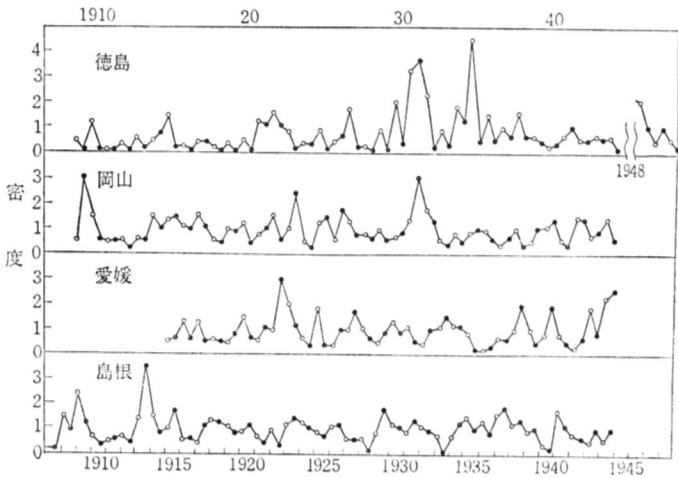
ロジスチック式に従えば、一定環境下で増殖する個体群は、最後に一定の飽和密度に達するとともに、それ以上密度の増減のない平衡状態 (equilibrium state) に入るはずである。事実、ショウジョウバエを餌の交換をしながら飼育しつづけた L'HERITIER および TESSIER (1933) の実験などでは、多少のふれはあってもほぼ一定の密度の平衡状態が維持されることをたしかめている。

しかし、一方自然状態の各種動物の密度には時間的にかなりの変動が見られることはよく知られている事実 (第37・38図) であるのみならず、実験個体群の場合でも、長く飼育をつづけた場合には密度は大きく変動する場合のあることも種々の実験例でたしかめられている (第39図)。

それでは、このような変動はどうして起こるか。ロジスチック式に仮定されている増殖に対する密度効果とは全然別の機構が働いているのであろうか。この点について興味があるのは、



第37図 ドイツ中部のマツ林における マツキリガ *Panolis flammea*, スズメガの一種 *Sphinx (Hyloicus) pinastri* およびシャクトリガの一種 *Bupalus piniarius* の個体数の消長 (SCHWERDTFEGER, 1935 により描く) (伊藤, 1959 b)



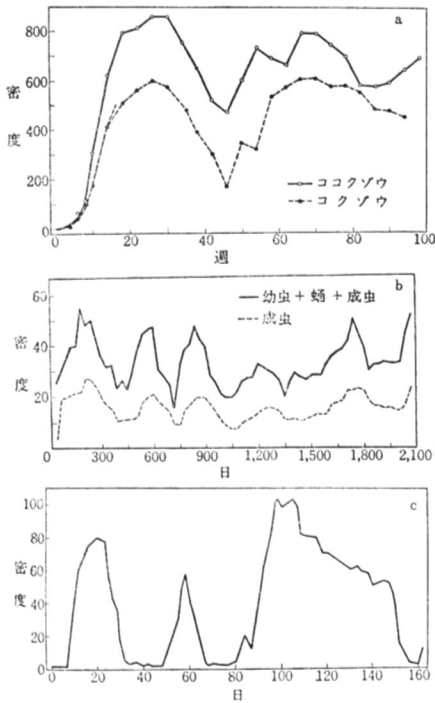
第38図 ニカメイガ, *Chilo suppressalis* の成虫誘殺数の年次変動
密度は平均個体数を1とした偏差であらわす (伊藤, 1959 b)

内田 [UTIDA] (1941a) の示したアズキゾウムシの親世代と子世代の関係である (前掲, 第34図)。もし密度が飽和状態において一定値をとり, 変動を示さないとすれば, 第34図の曲線は親世代の密度が大きくなるとともにある高さで水平になるべきはずだが, 実際は親世代がある程度以上の高密度の場合に, かえって子世代密度が減少している。そして, そのことは世代から世代へと密度は減衰的に振動をつづけることを意味している (第40図)。そしてこのような振動は実際にも起こることを内田 [UTIDA] (1941d) は実験的にたしかめた。

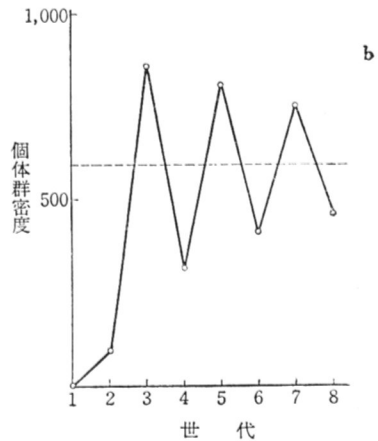
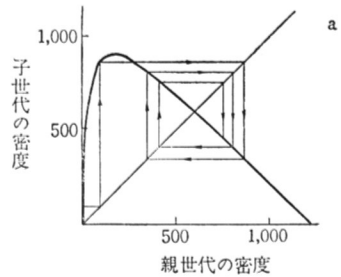
ところで, このような密度の減衰振動も, やはりロジスチック理論から導き出せることを藤田・内田 (1952) は証明した。いま, 1親世代雌当りの子世代成虫数を R とし, 雌雄の性比を 1:1 とすれば, ロジスチック式から

$$\frac{1}{R+2\sigma} = \frac{b}{2} + \frac{c}{2} N_0 \quad (32)$$

が成立する。ここに, N_0 は親世代個体数, σ は1世代の間の平均死亡率を示す。b, c は常数, アズキゾウムシでは, 子世代成虫の羽化以前に親世代は全部死亡するから $\sigma=1$ であり, したがって $1/(R+2)$ と N_0 の間に直線関係が期待される。なお子世代密度 P は,



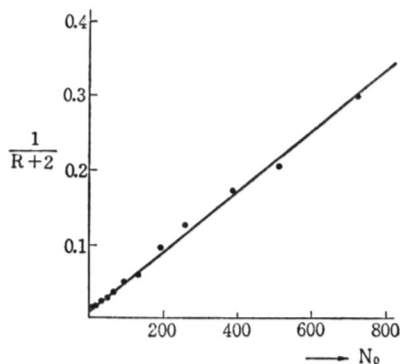
第39図 実験個体群における密度の変動
 a. コクゾウおよびココクゾウ (BIRCH, 1953)
 食物は2週間ごとに更新。
 b. コクストモドキ (*Tribolium castaneum*)
 食物は30日ごとに更新 (ANDREWARTHA &
 BIRCH, 1954, PARK の資料による)。
 c. ミジンコ種 (*Daphnia magna*) (PRATT, 1943)
 食物は2日ごとに更新。



第40図 アズキゾウムシ実験個体群密度の減衰変動の推定
 a. 世代から世代への密度追跡(吉原, 1956)
 b. 同上にもとづく密度の減衰振動(内田, 1949)

$$P = N_0 \left(\frac{1}{b + cN_0} - \sigma \right) \quad (33)$$

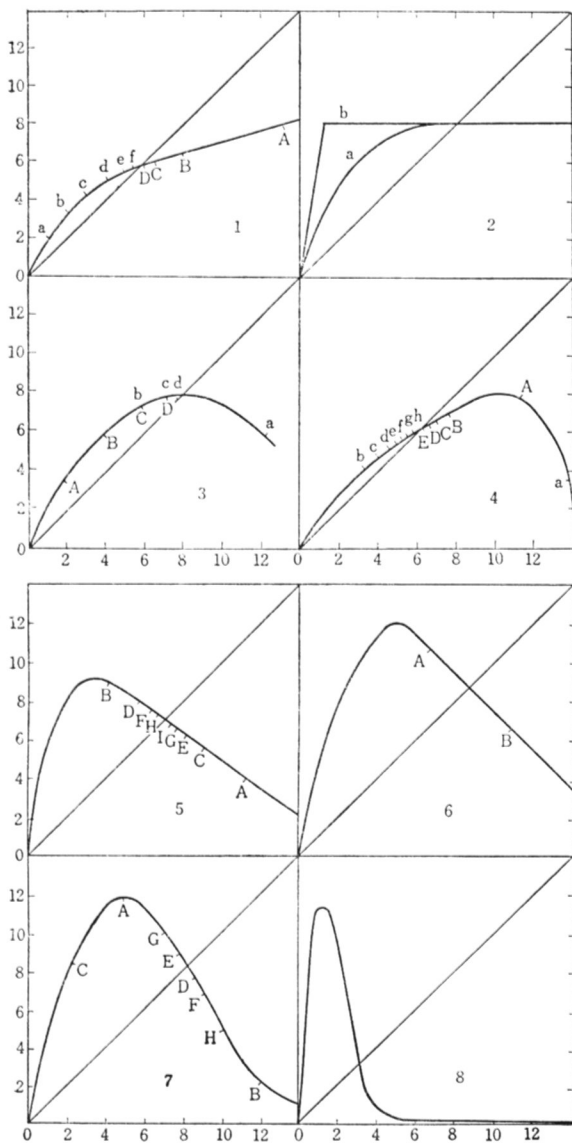
として計算される。実測値にこれらの式を適用した結果は、低密度の場合を除いて、アズキゾウムシの増殖のロジスティック性を示している(第41図)。なお、



第41図 アズキゾウムシにおける $\frac{1}{R+2}$ と N_0 との関係(藤田・内田, 1952)
直線関係はロジスチック性個体群増殖を示す。

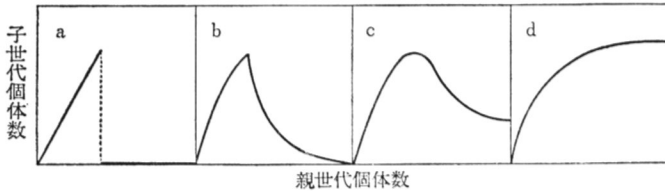
この式から計算される P の値は、世代ごとに振動をくり返しながら極限において $P=595$ に収斂する。これに対し、同じ式から求められる飽和密度 K の値は 1200 である。このようにアズキゾウムシの増殖曲線が飽和密度より低い収斂値をもつ減衰振動を起こすのは、親世代密度が卵、幼虫等の密度に密度効果を及ぼすのにかかわらず、産卵後の死亡により親世代成虫の個体数は1世代後成虫個体数に加わらないためであると考えることができる。

このような親世代と子世代との個体数関係として RICKER (1954) は 8 個の型を想定した(第42図)。これらの型のちがいにより個体群の世代から世代への動きは、あるいは安定平衡の状態を示し、あるいは減衰振動型、あるいは非減衰振動型となる。また高橋(1957)は、このような増殖曲線(reproduction curve)に 4 つの型を考え、これらと個体群の性質との関係を考察した(第43図)。このうち d 型は飽和型で、これはコクゾウのように 1 つの米粒内にいくら多くの幼虫が入ってもそのうちの 1 頭だけが発育を完了できるものにおいて見られる型である。ただし、卵死亡率に対する親虫の密度の影響がなく、幼虫間の競争だけが子世代成虫数に影響を及ぼす場合である。この型のもはコクゾウの産卵開始後短い日数の後親虫を取り去った内田(1956 b)の実験結果にあらわれている。これと対照的なのは a 型であって、幼虫が高密度の時は発育途上ですべて同時に共倒れとなる場合である。ただし、これは実際にはほとんど起こり得ないことと思われる。b, c 型は上記 2 型の間であって、そのうち c 型はコナマダラメイガ (*Ephestia cautella*) について高橋(1957)が自らたしかめており、b 型は NICHOLSON (1950) がヒツジキンバエ (*Lucilia cuprina*) で得た曲線である。ただし、ヒツジキンバエの場合は若齢幼虫数と羽化虫数との関係としてとらえられたものであるから増殖曲線そのものではないが、増殖曲線の場合も本質的には同じであると考えられている。これらの型はいずれも幼虫期の食物に対する幼虫の競争の結果としてあらわれたものであるが、b 型が c 型



第42図 増殖曲線の8型 (RICKER, 1954)

1~4. 安定平衡型 5. 減衰振動型 6~8. 振動型
 a→h. 平衡への復帰の順序 A→I. 振動の範囲



第43図 増殖曲線の模式図 (高橋, 1957)

- a. 断層型 (dislocation type) (同時に共倒れが起こる)
- b. c. 山型 (mountain type) (b は高密度ではすべて共倒れになるが, c では生き残りができる)
- d. 飽和型 (saturation type)

と異なる点は、後者では共ぐいの結果、エネルギーの移管が行なわれて共倒れを防ぐため、非常な高密度においても羽化虫数が 0 にならないことである。なお、これらの密度の世代から世代への動きは、d は安定平衡型となり、b、c は振動型となる。

以上のように、個体群の性質の中には、外部からの要因が作用しなくても、自らの中に密度の振動を起こす働きが存在することは注意してよい。そして、上記の b, c 型の場合のように、産卵による一時的の密度増加と、実際に密度の影響による抑制が共ぐいなどの形で実現されるまでの間の時間的ずれが、密度振動の重要な原因の 1 つになっていることも、少なくとも実験個体群についてはたしかである。しかし、密度振動の原因は必ずしもこれだけとは限らない。代を重ねるにつれて起こる個体群の性質の変化 (森その他, 1958) や、わずかな環境条件の変化などが、結果的には大きく影響する可能性も考えられる。さらに自然個体群についていえば、その密度に対する外部要因の働きとして重要な他種の生物の影響が大きく作用していると同時に、環境自身の非閉鎖性も個体群密度の変動に大きな役割を果たしている可能性が大きい。これらの問題については、後節においても一度取り上げることにする。

VIII ロジスチック式の価値

ロジスチック曲線は制限された一定環境の下での個体群増殖の過程を示すものとして、個体群生態学の中の基本的法則の 1 つとしての地位を占めてきた。しかし、その一般性について疑問を抱く人々もあらわれている。たとえば、ANDREWARTHA & BIRCH (1954) はロジスチックの曲線に従って増殖が行なわ

れるのはつぎの条件が満たされた時だけであると主張した。すなわち、(1)出発点において個体群が安定年齢組成をもっていること、(2)個体群密度の増加とともに増殖率が直線的に低下すること、(3)密度の増殖に対する影響には時間的なずれが存在しないこと、である。そして、このような条件が完全に満足されるのはゾウリムシのような単細胞動物だけであって、完全変態の昆虫のように複雑な生活史をもつ動物では、生活史の時期ごとに密度の影響が異なるため、S字形の増殖曲線は示しても、曲線の頂上では安定した平衡状態の代わりに振動が現われ、理論曲線とは一致しなくなる傾向が強いことを指摘した。

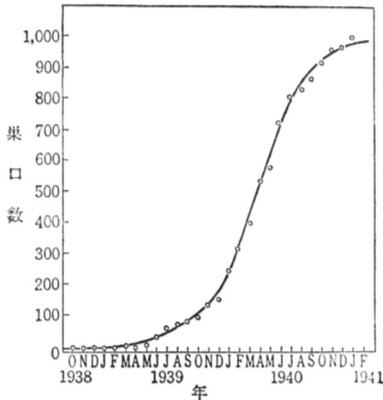
上記の批判の中に取り上げられた、平衡状態にあらわれる密度の振動の問題は、少なくともその一部はロジスチック式からも導き得ることは前節でのべた。しかし、このような振動の多くが、かりに密度の影響のあらわれ方の時間的ずれにもとづくものであるにせよ、その影響の仕方が常にロジスチック式のとおり、すなわち

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = r - hN$$

の形式で行なわれているかどうかの保証はない。かえって増殖率に対する最適密度の存在することは、逆に増殖が上記の形式どおりに行なわれていないことを意味する。ただし、最適密度を越えた密度の場合だけを問題にするなら、現在まで実験的に求められている多くの動物の増殖率曲線はある程度まで上記形式を満足させているが、RICKERの示した親子の密度関係の8つの型の中の第8型として示されたような明らかに上記形式とは異なった形式の存在もただちに否定することはできない。

ロジスチック式にとまらう上記の諸問題は、この形式そのままを一般の動物個体群増殖の基礎理論とすることの危険性を示すものである。しかし、一方において、個体群の増殖力とともに密度の増加自体がもつ増殖抑制効果を取り入れた簡単な数式によって、少なくともある範囲内では実験によって得られた個体群増殖の過程を示し得たこと、そしてこれによって自然増加率や環境の包容力などの分析をある程度まで可能にしたことや、さらに種間関係その他いっそう複雑な問題を取り扱うための1つの手がかりを与えたという点では、この式のもつ価値は少なくないものと考えられる。

ロジスチック式の価値の大小に関連して、自然状態においても、実験室の場合と同様、この式に近似した増殖過程が見られるだろうかという問題が起こ

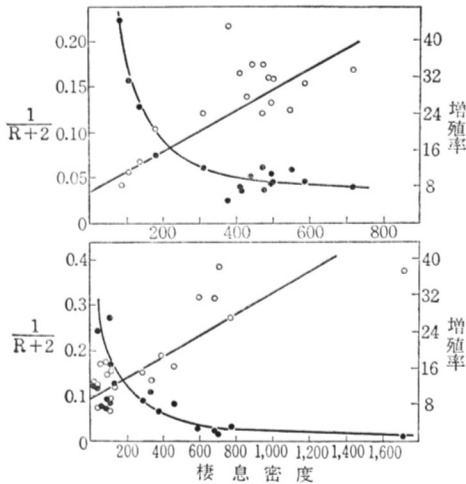


第44図 ハキリアリ (*Atta sexdens rubropilosa*) の1つの巣における巣口数の増加曲線(巣口数は職蟻数にほぼ比例する)。(BITANCOURT, 1941, ALLEE *et al.*, 1949による)自然における数少ないロジスティック曲線適合例の1つである。

はかぎらない。たとえば、ロジスティック式を生み出す基盤となった人間の人口増加曲線そのものは、一見この式に合致しているとはいえ、その本質はむしろ時代とともに増大する物資生産力と変化する社会構造の下で、それが民衆の生活をどの程度向上させるかという点にかかっており、その意味ではむしろ時代の経過とともに K の変化曲線とも見るべきである³³⁾。

内田 (1954a, 1957a) は誘蛾灯に集まるニカメイチュウの1化期と2化期および第2化期と翌年第1化期の成虫個体数を比較し、その間の増殖過程にある程度のロジスティック性が見られることを報告した(第45図)。しかし、この場合でも、発生数の多い時に起こるであろうところの人間の駆除努力や密度依存的な天敵の作用などを考慮すると、この見かけ上のロジスティック性がニカメイチュウ個体群内部において個体間に働く密度効果にもとづくとはただちにいうことはできない。ただし、内田の用いた方法によって、ニカメイチュウ個体群密度は多くの場合、ロジスティック式による飽和密度(空間、食物等による制限)よりはるかに小さいことが分析できる点は、この方法が一般の動物個体群密度の平衡問題を取り扱う際の資料分析法の1つとして、きわめて有効であることを示している。

る。しかしロジスティック式に仮定されている K および r の一定ということは、たえず変動する自然の環境下においては期待しがたいとともに、また自然では実験容器のように空間の閉鎖性が強くないから、その程度に応じて実験個体群とは異なった増殖過程が起こる可能性もある。事実、自然個体群においては、ロジスティック曲線に合致した増殖例として知られているものはきわめて少ない(第44図)し、また見かけ上この曲線によく適合している場合でも、必ずしもロジスティック式に示されたそのままの密度効果が働いていると



第45図 ニカメイチュウ第2化期における棲息密度と増殖率 $-(\bullet)-$ および $\frac{1}{R+2} (-\circ-)$ との関係

上図は島根県，下図は岡山県阿哲郡（内田，1954a）第2化期と翌年第1化期との間の増殖過程にはある程度のロジスティック性が認められることを示す。

IX 個体群の分散

制限された環境下の実験個体群において、密度の増加とともに増殖率が低下することは、出生率と死亡率の差が小になって行くことにもとづく。したがって、その飽和密度というのも生まれてくるものと死んで行くものの数の釣合いの上に成立している。それでは、自然においてはどうか。自然でもそれぞれの個体群は場所の条件と密接に結びついて形成されることは前にのべた。しかし、それらの場所はそこからの個体の脱出や侵入を完全に防止するほど閉鎖的ではないのがふつうである。したがって、個体の移動分散と密度との関係は自然個体群の変動を問題にする際には、一般に無視できない重要性をもつものである。

A. 分散と密度

個体群の分散 (dispersal) と密度との関係を最初に実験的に扱ったのは VOÛTE

(1937, 1938)である。かれはコクゾウについて容器からの脱出が可能な場合は高密度の場合ほど脱出率が大きいことをたしかめた。ついで、森下(1950)はヒメアメンボの自然個体群の密度抑制機構に移動が大きな役割を果たしていることを個体識別を行なうことによって観察した。越冬より覚めたヒメアメンボはまず好適条件の池を活動場所とし、それらの池の密度が飽和状態に近づくとともに、条件の劣った他の池にも活動個体が出現する。この際、最初の池の飽和状態での密度の平衡は、新しい侵入個体が多ければ多いだけ他へ移動する個体が増えることによって保たれる。これらのことから、森下は自然個体群の密度平衡保持機構における移動分散の重要性を主張するとともに、このような機構の下での飽和密度の高さは、閉鎖環境の場合のような生れるものと死ぬものの釣合いの下での飽和密度にくらべてはるかに低い値を示すであろうと推測した。

これについで、伊藤(1952 a, b, 1953)はアブラムシ類の増殖しつつある個体群においても、森下がヒメアメンボ成虫の個体群で認めたのと同様の機構が成り立っていることを観察し、環境が閉鎖されていなければ、好適な環境への移動によって密度の平衡が維持されることをたしかめた。

閉鎖環境と開放環境とでの飽和密度の高さのちがいについての森下の推測は、宮下(1954)のモモアカアブラムシ(*Myzus persicae*)についての野外実験の結果が、ある程度までこれを裏書きしている。すなわち、タングルフトを塗って個体の脱出を防いだ寄主植物(キャベツ)と、脱出可能にしたキャベツのそれぞれについてのアブラムシの増殖曲線から、ロジスチック式による飽和密度 K を計算した結果は、後者の方がやはり K の値が低いことが示された(第10表)。なお、この実験結果から得られる $r/K (=h)$ の値が開放環境の方が閉鎖環境よりも大きいことは興味がある。この値は個体間の干渉の程度を示すものとみなせるから、開放環境の方がこの値の大きいことは、棲息密度の影響が個体の移動を促進させる力は個体を死亡させる力よりも大きいことを示している。

棲息密度の高まりが移動を促進させるということは以上のほかいくつかの昆虫についてたしかめられているばかりでなく、脊椎動物においても実験や観察を通じていくつかの場合が知られている。STRECKER(1954)は、ハツカネズミ(*Mus musculus*)を大きな部屋に入れ、毎日一定量の餌を与えて増殖させたが、部屋の中の棲息密度がある程度に達し食物が不足しはじめると部屋からの

第10表 閉鎖および開放条件下で増殖させたモモアカアブラムシ個体群の飽和密度 K 、ロジスチック式*の常数 r および a の比較(宮下, 1954)

条 件	放飼親虫数	飽和密度 K (葉面積 1 cm ² 当り)	r	a	$\frac{r}{K}$ **
閉 鎖	20	7.3	0.690	5.146	0.0945
	20	7.5	0.605	4.613	0.0807
	40	9.1	0.678	4.973	0.0745
	40	8.8	0.518	4.016	0.0589
開 放	40	6.1	0.828	4.506	0.1357
	40	6.3	0.737	5.045	0.1170

$$* N = \frac{K}{1 + e^{a-rt}}$$

** 森下による計算値。

脱出者が急激に増え、それ以上の室内密度の高まりを抑制することが見られた。また KLUYVER および TINBERGEN (1953) は野外のシジュウカラ類の個体群の棲息場所選択と密度との関係を観察した。この鳥はもともと松林よりも混雑林をすみ場所として好むが、混雑林の密度が増大するとはみ出された個体は移動して松林にすみつく。このような密度調節作用が混雑林で行なわれる結果、年による密度の変動の仕方は混雑林の方が松林にくらべて緩慢であった。

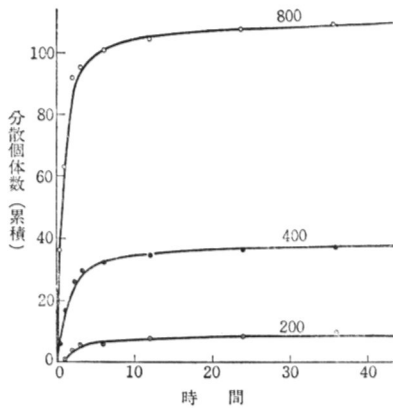
上記の諸例はいずれも個体群の分散が高密度の場合に促進されることを示している。このことは分散を促進する要因の1つとして個体群圧力 (population pressure) の働きが無視できないことを示すものである。

B. 分散に関する他の諸原因

個体群の分散の程度に関係するものは、個体群の密度のほか、その場所の価値 (条件の好適性) ならびにその場所と周囲の場所との価値の相対的なちがい、場所の面積、障壁の程度や個体の移動能力、および定住性の大小などが考えられる (第2章第IV節** 参照)。場所の条件が一樣であっても、その地域の中の1個所に多くの個体を放した場合、時間の経過とともに個体はしだいに周囲にひろがっていくが (DOBZHANSKY および WRIGHT, 1943, 渡辺ほか, 1952; 河野, 1952, など)、その分散の仕方について森下 (1954b) はアリジゴク、アズキゾウムシ、コクゾウなどの諸実験結果をもとにして、次のような実験式をつくった。

$$\text{分散個体数} = N - y = Ne^{-as} \quad (34)$$

$$a = b + \frac{c}{N}$$



第46図 コクゾウの時間・分散曲線
 実線は $N-y = Ne^{-as}$ 式による計算値
 (森下, 1954 b)

$$c = u + \frac{v}{t}$$

ここに、 N は総個体数、 y は面積 S 内の残留個体数、 t は時間、 b 、 u 、 v は常数である。これらの常数の値によって分散速度や、分散に対する密度の影響の仕方などを分析することが可能である(第46図)。しかし、この式が上記以外の動物や、一般の野外個体群に対してどの程度まで適用できるかは今のところ明らかでない。

C. 周期移動と大発生時の集団移動

今までのべてきた分散は、いわば個体の拡散とでもいえる現象である。この場合にも、場所の条件のいかんによっては分散に方向性が見られるが、動物によっては多数の個体が集団的にある方向への周期的移動を行なうことがよく知られている。渡り鳥の季節的移動などはそのもっとも顕著な例であるが、鳥のようなはっきりした群をつくらなくても、毎年移動によって分布域を周期的に拡大する例も知られている。わが国のウラナミシジミ (*Lampides boeticus*) の越冬地の1つである房総半島の個体群の一部は毎年ここから北上してその若干は関東以北、東北、北海道にまで達するものと推定されている(磐瀬, 1955; 野村・鈴木, 1957)。

大発生の後に集団的な移動の起こる場合がしばしば見られることはすでに述べた。これら大発生時の移動には食物の欠乏、生理的性質の変化やその他の原因が関与していて必ずしも単純なものとはいえないけれども、いずれの場合でも、密度の影響が何かの形で加わっていると考えられる。これらの移動は多くの場合片道旅行で、もとに帰るものはほとんどないのが1つの特徴ともいえる。

拡散的な分散の場合でも、大発生時の集団移動の場合でも、その結果は一面においてもとの場所の密度の緩和をもたらすとともに、他面新しい環境への進出にもとづく種の発展に結びつくものといえる。とくに後者の問題は単に種の

分布域の拡大というだけではなく、新しい環境に適応した新しい性質をもった個体群の誕生の可能性を含むものと考えることができる。

X 種間の競争

DARWIN は自然の経済構造の中でほとんど同一地位を占める近似した生物の間でもっとも競争 (competition) が激しいことをのべ、1つの種が他の近似種と競争してこれを絶滅させたいいくつかの例を挙げている。現在の生態学用語を用いれば、生態的地位 (ecological niche) が近いものの間では競争が激しいといい換えることができるであろう。

自然観察を基礎とした DARWIN の考えに対して、一方ではロジスチック式から出発して種間関係を数学的に予測しようとする一連の理論が LOTKA (1925), VOLTERRA (1926) などによって展開された。これによれば、もし同一の食物を求めて2種が競争するときは次の式が成り立つ。すなわち、

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \beta N_1}{K_2} \right) \end{aligned} \quad (35)$$

N_1, N_2 はそれぞれ両種の時間 t における棲息密度を、 r_1, r_2 はそれぞれの内的自然増殖率を、 K_1, K_2 はそれぞれ単独の個体群として増殖した場合の飽和密度を示す。 α, β は生存競争係数と呼ばれるものであって、 $\frac{\alpha}{K_1}, \frac{\beta}{K_2}$ によってそれぞれ一方の種類が他方の種類の1個体によってその増殖が妨げられる割合が示される。この微分方程式を解くことにより、1個体群の平衡状態に対して、つぎの場合が可能であることが示された (GAUSE, 1935)³⁴⁾。

$$\begin{aligned} (1) \quad & \frac{\alpha}{K_1} < \frac{1}{K_2}, \quad \frac{\beta}{K_2} < \frac{1}{K_1} \\ & \lim_{t \rightarrow \infty} N_1 = \frac{K_1 - \alpha K_2}{1 - \alpha\beta}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N_2 = \frac{K_2 - \beta K_1}{1 - \alpha\beta} \\ (2) \quad & \frac{\alpha}{K_1} < \frac{1}{K_2}, \quad \frac{\beta}{K_2} > \frac{1}{K_1} \\ & \lim_{t \rightarrow \infty} N_1 = K_1, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N_2 = 0 \end{aligned}$$

$$(3) \quad \frac{\alpha}{K_1} > \frac{1}{K_2}, \quad \frac{\beta}{K_2} < \frac{1}{K_1}$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_1 = 0, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N_2 = K_2$$

$$(4) \quad \frac{\alpha}{K_1} > \frac{1}{K_2}, \quad \frac{\beta}{K_2} > \frac{1}{K_1}$$

(1)の場合は両種とも自身の個体の存在により、他方のもの以上に増殖が抑制され、その結果2種はともに生存をつづける。(2)の場合は第2の種類の個体の存在が自らの個体群の増殖を抑制するよりも第1の種類の増殖を抑制する方が小さい。これに対して、第1の種類は自身の増殖を抑制する以上に第2の種類の増殖を抑制する。その結果は第1の種類が第2に打ち勝ち、後者は絶滅して前者だけが生き残る。(3)の場合はこれと反対に、第2が第1に打ち勝つ。(4)の場合はそれぞれ自身の増殖を抑制するよりも他種の増殖を抑制する程度が大きい。この場合は主として両種の最初の密度の高低によって一方が他方に打ち勝つ。

LOTKA-VOLTERRA, GAUSE のこの数学的理論は果たして実際の異種間の競争にそのまま適用できるであろうか。DARWIN が取り上げた競争関係にある2種のうちの一方が絶滅する諸例は、上記の数学理論からすれば第2、第3の場合に当るものと考えられないことはない。しかしいづれにせよ、2種の競争関係の結末を実験的にたしかめようとする試みがつぎつぎとあらわれるにいたったのは、必然的ともいえるなりゆきであった。

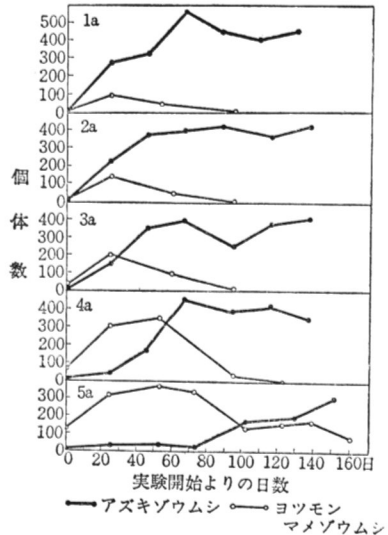
同じ食物を要求する種を1つの容器内で増殖させた実験のいくつかは、一方の種だけが生き残り、他方は絶滅するという結果があらわれた。それらの実験的研究の先駆ともなった GAUSE (1934) の2種のゾウリムシ (*Paramecium caudatum* と *P. aurelia*) の実験では、食物の奪い合いの結果、*P. caudatum* はしだいに数を減じてついには絶滅し、あとは *P. aurelia* だけの単独個体群となった。*P. aurelia* の密度を N_1 、*P. caudatum* のは N_2 とすれば、実験値から計算された K_1 、 K_2 の値はそれぞれ 105 および 64 であった。

CROMBIE (1945, 1946) は3種の甲虫類、ナガシクイ (*Rhizopertha dominica*)、ヒラタコクスストモドキ (*Tribolium confusum*)、ノコギリコクススト (*Oryzaephilus surinamensis*) と1種の蛾、バクガ (*Sitotroga cerealella*) を用いて実験を行なった。ナガシクイとバクガをともに飼えば、つねに後者が絶滅し前者が生き残った。

この両種はともに幼虫が穀物の粒内でこれを食物としながら生長する種類であって、実験にはひきわり小麦が食物として用いられたものである。またともに小麦粉を食うヒラタコクヌストモドキとノコギリコクヌストでは、後者がやがて絶滅した。ただし、内径1 mmのガラス管を粉中に入れてやると、両種は共存をつづけた。これはガラス管によってその中のノコギリコクヌストの蛹がコクヌストモドキによって斃されることから防がれたためであって、ガラス管のない場合のノコギリコクヌストの絶滅はコクヌストモドキによって直接食われるためであることがわかった。

内田 [UTIDA] (1953) は生活様式の似たアズキゾウムシ (*Callosobruchus chinensis*) とヨツモンマメゾウムシ (*C. quadrimaculatus*) の競争実験を行なったが、その結果は5代目にはアズキゾウムシが絶滅した。しかし、同じ2種についての吉田 (1957) の実験では、これとは反対にヨツモンマメゾウムシがつねに絶滅した (第47図)。このような相反する結果のあらわれた原因は明らかでないが、内田の場合は飼料としたアズキの古くなったものを21日毎に取り去ったのに対し、吉田は63日毎に取り去ったことから、このような飼料の更新の仕方のちがいが競争結果の逆転をもたらした原因の1つと考えられている (吉田, 1957)³⁵⁾。

一方、以上の諸例とは異なって、同じ食物を要求する2種が共存をつづけた実験結果も少なからず知られている。しかし、これらの多くは、よく調べると2種の間生活様式のちがいが多少とも存在する場合であった。たとえば、GAUSE (1935) の実験では、*Paramecium aurelia* と *P. bursalia* をイーストで飼うと、前者は培養液の上部に多く集まり、後者は下部に多く集まることによって



第47図 アズキゾウムシ (*Callosobruchus chinensis*) とヨツモンマメゾウムシ (*C. quadrimaculatus*) の競争実験 (吉田, 1957)

ヨツモンマメゾウムシの最初の密度
1a…8対, 2a…16対, 3a…32対,
4a…64対, 5a…128対。
アズキゾウムシの最初の密度はいず
れの場合も8対。

共存をつづけた。CROMBIE の前記の実験でも、ナガシクイとノコギリコクヌストでは両種とも300日近くの食物を更新しながらの実験期間を通じて共存をつづけたが、これは前者の幼虫は穀粒の内側にあつて食物をとるのに対し、後者は幼虫成虫とも粒の外部から食うというちがいが存在するためであつた。

以上の実験結果は、生活様式に多少の差があれば同じ食物をとる2種の間でも共存は可能であるが、同一生活様式の2種は競争の結果共存できないというDARWIN や GAUSE の主張の正しさを一見証明するかに見える。そして、この現象は GAUSE の実験のもつ先駆者的意義から、一般に「GAUSE の法則」という名で呼ばれている。

さて、「GAUSE の法則」は、同じ生活様式をもち、同じ食物、空間を要求する2種でさえあれば、どのような場合でも成立するものであろうか。自然においても、近縁種や生活要求の似かよつた種類どうしの間では地理的地域や、同じ地域内でもすみ場所をちがえていたり、あるいはそうでなくても食物や活動の時間をちがえている例が数多く知られていることは、GAUSE の法則の一般性を裏書きすると考える人々も多い(たとえば、ODUM, 1953)。多くの鳥について、このような事実を確かめた LACK (1954) もまた、これは種間の競争を通じてもたらされたものであると考へた。

しかし反面において「GAUSE の法則」は自然にあてはまらないとする主張も見られる。ANDREWARTHA と BIRCH (1953, 1954) は、LOTKA-VOLTERRA の数学式そのものがすでに不合理であつて、種内の生存競争の基礎理論とするには不適當なことを主張するとともに、自然における近縁種の分布関係について直接競争の存在を証明する根拠の乏しいことを指摘した。吉田 (1957) はさらに進んで、いままで競争実験に用いられてきた種々の昆虫の自然状態での分布を調べた結果、CROMBIE の実験で共存し得なかつたナガシクイとバクガはわが国の農家に貯えられたムギでは毎年いたる所で共存していることや、そのほかコクヌストモドキとヒラタコクヌストモドキ、コクゾウとココクゾウなど実験容器内では一方が絶滅することが知られている種類同士が自然で共存をつづけている事例をいくつか見出した。これに類似した現象は貯穀害虫以外にも見られる。たとえば、アブラムシのついた樹上の枝では、互いに戦うことによつて共存しないアリ類同士でも、地表では重複した活動領域をもっている(森下, 1939a)。

一方、HUTCHINSON (1948) は「GAUSE の法則」の普遍性を支持しながらも、これがあてはまらない例外的な場合として、次の2つの場合を考えた。

1) 外的な環境要因が強く働いて、両種の個体数をともに制限し、環境の持つ可能性が完全には利用されない場合、2) 環境の変動が絶えず起こって競争結果が逆転する方向に動き一定の平衡が得られない場合。これらの場合には、互いに競争する2種も共存し得る。同様に LACK (1949) もまた同じ場所にすみ、同じ食物をとる2種でも、それらの個体数が寄生動物や捕食動物によって制限されるならば、両種とも競争なしに共存できるだろうと予測している。そして、この予測に対する実験的証明は内田 (1952 a) によって与えられた。すなわち、アズキゾウムシとヨツモンマメゾウムシが競争している中に、両種の幼虫を同じように攻撃する寄生蜂ゾウムシコガネコバチ (*Neocatolaccus mamezophagus*) を入れると、アズキゾウムシは絶滅を免れて、2種のゾウムシと寄生蜂の共存する平衡状態が得られたのである。両種が単独の場合の平均飽和密度はアズキゾウムシ 400、ヨツモンマメゾウムシ 250 であるのに対して、寄生蜂の影響による両種共存の場合の密度は、内田の資料では、両種とも 100 前後か、もしくはそれ以下である。

さて、ナガシクイとノコギリコクヌストの場合のように同じ食物をとっていてもそのとり方が異なるというように生活の仕方にちがいのある場合では、2種間の生活面でのふれ合いが少なくなるため同種内の競争にくらべて異種間の競争はそれほど激しくならず、両者の共存が可能となったものと考えられる。これは LOTKA-VOLTERRA 理論の平衡状態に関する4つの場合のうちの第1に当ることになる。*Paramecium caudatum* と *P. aurelia* の関係のように、すみ場所の選択の仕方に多少なりともちがいが見出される場合も、容器内全体としてみれば2種の間での生活面のふれ合いが少なくなる点で第1の場合に入る。ただしそれぞれのすみ場所の内部についてみれば、その場所条件の下での生活能力の差による相手の排除が行なわれているから次の第2または第3の場合があらわれていることになる。

アズキゾウムシとヨツモンマメゾウムシの間で見られたような、完全に一方が他方を排除する関係は LOTKA-VOLTERRA 理論の第2または第3の場合に当る。この場合は一方の種のもその場所での生活能力が他種の能力にくらべてすぐれており、したがって前者の密度増加は自らの増殖に及ぼすより以上の悪影響を後者に及ぼす結果、しまいには後者が絶滅されると考えることができる。

GAUSE の法則はこの場合に当る。ただし、上記の影響としては、食物やかくれ家などの獲得を通じてのものとともに、直接相手を攻撃しまたは傷つけることによるものも一般には含まれるであろう。

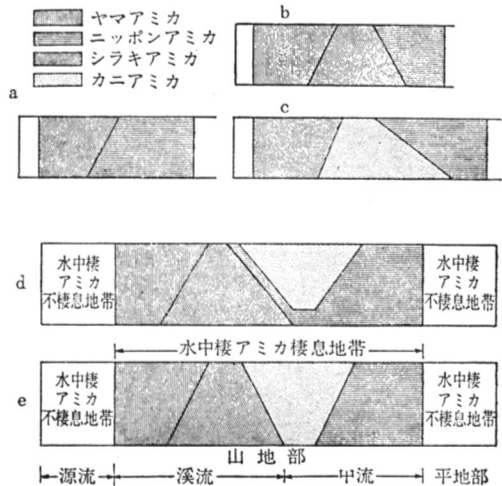
LOTKA-VOLTERRA の第4の場合は PARK そのほか (1941) によるゴミムシダマシ1種 (*Gnathoceros cornutus*) とカツオブシムシ1種 (*Trogoderma versicolor*) の競争実験においてあらわれている。ゴミムシダマシのはじめの密度がカツオブシムシより高いか、等しい時は、つねに前者が勝ち、後者が絶滅する。これはカツオブシムシの幼虫と蛹がゴミムシダマシによって食われるためと考えられる。反対に、カツオブシムシのはじめの密度が高い時は、ゴミムシダマシは絶滅するが、この場合の原因は明らかでない。自然においても、相互に相手を攻撃し合う肉食動物においては、このような現象が起こり得るものと考えられる。この場合、個体としての力関係には種間の強弱の差が著しくても、弱者がむれをつくることによって個体の劣弱を補うことができれば、ある程度以上の個体数をもつことによって反対に強者を駆逐することが可能となり、またむれはつくらなくてもある程度以上の高密度を保持することによって強者を排除できる場合もあろう。ヒメアメンボ (*Gerris lacustris*) は個体としての力関係ではナミアメンボ (*Aquarius paludum*) にはるかに劣るけれども、前者の高密度地域にはその集団の存在の影響によって後者の侵入が妨げられる (森下, 1950)。またクロヤマアリ (*Formica fusca japonica*) は樹上では他種のアリの占有する枝に相手のすきを見て入りアブラムシの甘露を窃取する習性をもつ。そこで、占有者のアリの枝上個体数がふえればクロヤマアリは枝上から駆逐されてしまうが、もし他種の占有していない枝に集合した場合はかなりの防衛力を発揮し、新しく侵入しようとする他種を攻撃し、後者の少ない間は枝の独占をつづける (森下, 1941a)。

以上4つの場合の存在が予想されたのはロジスチック式に従う増殖過程を基礎としてであったが、しかしこれらの異なった場合が起こり得るための必要条件は環境の包容力に限度があるということとともに、個体相互の影響力やその内容が、同種個体同士の場合と異種個体同士の場合とで異なり、それらが異なった組合せで起こり得るということであって、ロジスチック式に適合するということは必ずしも必要な条件ではない。むしろ、増殖がロジスチック式に適合する場合にも、このような4つの場合が起こり得るといった方がよいと考える。したがって GAUSE の法則の価値については、それがロジスチック式を前

提とするか否かにかかるものではなく、自然において同じ生活様式の種の共存を許さないということがどれだけの普遍性をもっているにかかっており、さらにある環境下の種間関係がこの法則に合致しているかどうかを知ることは、その関係がどのような条件の下でどのような過程を経てでき上がったかを知るための最初の手がかりを与えるという点にまた重要な意義の1つを見出すことができる。

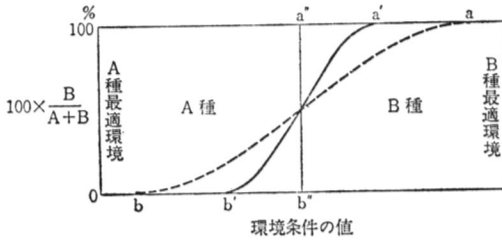
さて、以上の4つの場合のほか、新しく HUTCHINSON

の推定した2種共存の2つの場合、すなわち外部要因の作用によって競争する2種の密度が低くおさえられ、環境に包容余力が多く残されている場合、および環境条件の変動により2種の勢力関係が一方の絶滅にいたる以前に逆転する場合のそれぞれを第5および第6の場合と呼ぼう。LACK が予想し、内田が実験的に証明した寄生動物や捕食動物の作用の場合は上記の第5の場合の1つと考えることができる。自然における動物個体群が多くの場合外敵または気象条件の抑圧によって高密度になることを妨げられていると推定される (MILNE, 1957) 点から考えると、第5の場合というのは例外的なものではなくて自然ではむしろもっとも数多く起こっているのではないかと想像される。吉田の調査した競争種どうしの自然での共存の例や、たしかに競争関係の存在は証明できないにせよ、生活様式の類似した近縁種が同一地域に混在している例の多いこと、とくに「すみ分け」を行なっている2種でもその接触地域では多くの場合かなりの幅をもって両種の混在地域が見出されること (第48図) などは、第5の場合の普遍性を暗示するものようである。なお、第49図に示したのは、一地域内の無機環境条件の傾斜に応じて生活様式を同じくする2種の動物がその地域をすみ分けている場合の模式図である。もし食物や空間に対する種間の競



第48図 水中棲アミカ分布模式図(可見, 1952)

a 鎖川…奈良井川 b 黒川 c 奈川 d 王滝川
 e 八沢川
 加茂川(京都) e 水中棲アミカの標式的分布



第49図 環境条件が漸次的に変化する地域内のA, B種のすみ分けを示す模式図(森下, 原図)
 a—b 2種の間競争がない場合
 a'—b' ある程度の競争がある場合
 a'—b'' 競争の結果2種が共存できない場合

度を減じ、それぞれの場所の種間の密度の比率は幅広い地域にわたって漸次的に変化する。もし種間の競争が行なわれていてもその程度が大きくなければ、両種の分布関係は上記2つの場合の中間的な状態をとるであろう。なお、異種の接触地帯での競争が激烈で混在地帯が見られない時でも、全地域を単位として見れば、ここに2種は共存していることになる。このように、2種が共存するかどうかということは問題にする地域の広さいかんによって異なることは注意すべきことである。

XI 食うもの食われるものとの関係

自然の各種動物の個体数を制限する原因として食う食われるものとの関係の重要性をとり上げ、これを自然の構造をつくり上げていく原理の1つとしての地位を与えたものはやはり DARWIN であった。DARWIN のこの面での考えは後に ELTON (1927) にひきつがれ生態学における新しいその学風をうみ出す基礎となった。

一方、食う食われる関係は、個体群増殖過程や2種間の競争過程の数式化を試みた人々の注意をも当然ひきつけた。こうして、自然の食物連鎖関係の中から引き出した1つの鎖の環すなわち食うもの食われるもの、あるいは寄生するものと寄生されるものとの間の数量的関係の定式化が行なわれるとともに、これを追って実験個体群によるその関係の実証がつぎつぎと試みられたのである。

争が激烈で、異種の接触地帯で GAUSE の法則が完全に成立している場合は図の a'—b' 線で示されるように分布の境界は1線で画され2種の混在地域は消滅するであろう。また、種間に競争が全然行なわれない時は、各種はそれぞれの生理的特性に応じて最適条件の場所を遠ざかるに従い密度

A. 食う食われる関係が2種だけで成立している場合

LOTKA (1925) および VOLTERRA (1926, 1931) はロジスチック式をもとにして、食うもの食われるものの相互の影響下の密度変化を数学的に求めた。いま、 N_1 を被捕食者、 N_2 を捕食者の密度とし、 r_1 を被捕食者の内的自然増加率、 $-r_2$ を餌のない場合の捕食者の減少率とする。そして、 N_1 、 N_2 のふえ方として、

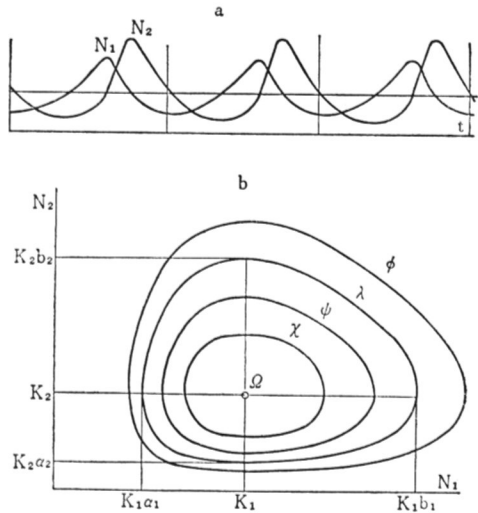
$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= (r_1 - c_1 N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= (-r_2 + c_2 N_1) N_2 \end{aligned} \quad (36)$$

を仮定し、両者の密度の変化の仕方を求めた結果は第50図で示される関係が得られた。この図は両者の密度がそれぞれ $K_1(b_1 - a_1)$ および $K_2(b_2 - a_2)$ の振幅をもって周期的に振動を行なっていることを示す。この密度振動の周期は

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{r_1 r_2}}$$

として与えられる。なお、このような2種の密度消長について、VOLTERRA はつぎの法則を数学的に導いた。

- (1) 周期的消長の法則 (law of periodic cycle) 2種の密度変動は周期的で、その周期振幅は r_1 、 r_2 および両種の最初の密度で定まる。
- (2) 平均値保持の法則 (law of the conservation of the averages) r_1 、 r_2 、 c_1 、 c_2 が一定なら、それぞれの種の平均密度は、最初の密度のいかんにかかわらず一定である。
- (3) 平均値攪乱の法則 (law of the disturbance of the averages) もし2種の個体をそれぞれの密度に比例して一定の割合で殺していけば、被捕食者の密



第50図 食うもの食われるものの密度の相互影響によって現われる消長 (VOLTERRA, 1931)

a. 時間の経過にともなう両種の消長

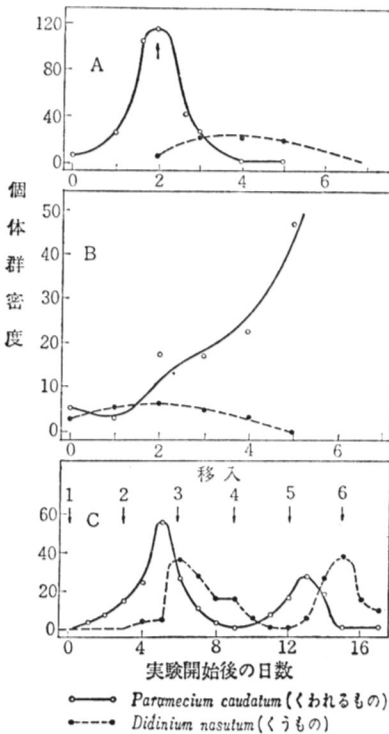
b. 両種の密度の相互関係

N_1 = 食われるものの密度 N_2 = 食うものの密度
 χ , ψ , λ , ϕ などは N_1 , N_2 のそれぞれの最初の値によってきまる. K_1 , K_2 は N_1 , N_2 のそれぞれの平均値

度の平均値は r_1 が 0 より小とならない限りは増加し、捕食者の密度の平均値は減少する。

さて、このように数学的に予見された現象は果たして実際に見られるであろうか。GAUSE (1934) は同じ原生動物の中で食う食われる関係のものとして、ミズケムシ 1 種 (*Didinium nasutum*) (捕食者) およびゾウリムシ 1 種 (*Paramecium caudatum*) (被捕食者) を用いて、容器の中で実験を試みた (第51図)。

ゾウリムシをある程度増殖させた後、ミズケムシを入れると、ゾウリムシは減少をはじめたが、予想をうらぎってその減少はゾウリムシが絶滅してしまうまでつづいた。こうして、餌を食いつくしたミズケムシもやがて同じく絶滅の運命をたどるにいたった。これはミズケムシの方が、食物欠乏にもかかわらず、ある程度まで体の大きさを犠牲にすることによって増殖をつづけたためである。GAUSE はさらに実験をすすめ、培養液の底に沈澱物をつくり、ゾウリムシは入れるがミズケムシは入れないようにした。その結果は、ゾウリムシは大いに増殖したが、ミズケムシは絶滅に向かい期待した振動は得られなかった。そこで、次の実験が行なわれた。最初の培養液で2種を飼い、一定期間をおいて各1匹ずつを人工的に補給することにした。これによって、GAUSE はようやく数学的モデルと同じ密度の周期振動を得ることができたのである。小麦粉につくダニの2種で行なった GAUSE (1935) の実験でも、同様に2



第51図 2種の原生動物の間の食う食われる関係についての実験結果 (GAUSE, 1934)
 A. *Paramecium* をまずふやしてから *Didinium* を入れた場合
 B. 培養液中に *Paramecium* の避難場所をつくった場合
 C. 3日毎に両種を1匹ずつ補給した場合

種の相互作用だけでは充分な周期振動を起こすことができなかった。

LOTKA-VOLTERRA の式とは別個に、昆虫類を対象として寄生するものと寄生されるものとの密度の交互作用を理論的に求める試みが NICHOLSON および BAILEY (1935)

によって行なわれた。原生動物とはちがって、昆虫類のように世代の重なり

合いが必ずしも充分ではない動物の場合は、密度の変化を連続的に取り扱わないで、1世代ごとに区切った不連続量としての取り扱いがむしろ適当である。いま、 P_n , H_n をそれぞれ第 n 世代の寄生蜂とその寄主の個体数とし、寄生蜂が寄主を見出す能力を a 、寄主の増殖率を f とする。もし寄生蜂が寄主を at random に探すとすれば、1匹の寄主が見出される確率は

$$1 - e^{-aP_n}$$

したがって、第 $n+1$ 代目の寄主個体群は

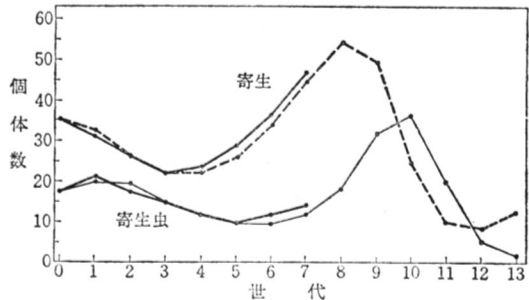
$$H_{n+1} = f\{H_n - H_n(1 - e^{-aP_n})\} = fH_n e^{-aP_n} \quad (37)$$

また第 $n+1$ 代目の寄生蜂数は

$$P_{n+1} = fH_n - H_{n+1} \quad (38)$$

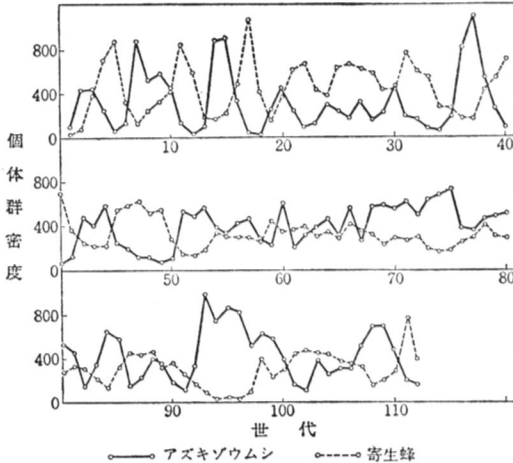
この結果は寄主寄生蜂ともに密度の消長を起こすが、その振幅は世代とともに増大する(第52図)。

DEBACH & SMITH (1941) は、この NICHOLSON-BAILEY の理論を実証しようとして、イエバエ (*Musca domestica*) とその蛹に寄生するコバチ1種 (*Mormoniella vitripennis*) を用い実験を行なった。最初ハエの蛹36と蜂18を同じ容器に入れて寄生させ、その結果からハエの増殖率 (f) を2とおいた場合の次世代のハエおよび蜂の数を上記の式に従って計算し、その数だけいっしょに容器に入れるという操作をくり返すことによって、理論曲線とよく一致した結果を得た(第52図)。しかし、これは増殖率に密度効果を考えない一定数を仮定し



第52図 NICHOLSON-BAILEY (1935) の理論による寄主—寄生虫の相互作用にもとづく密度の消長(破線および細実線)と、イエバエとその寄生蜂を用いた DEBACH および SMITH の実験結果(太実線)
(DEBACH および SMITH, 1941)

たこと、人工的操作を半ば加えたことなどで不自然のそしりを免れない。これに対して、内田〔UTIDA〕(1948, 1950a, 1956c, 1957b,c) はアズキゾウムシとその寄生蜂ゾウムシコガネコバチ (*Neocatolaccus mamezophagus*) またはコマユバチ1種 (*Heterospilus prosopidis*) を1つの容器内に続けて飼育し、寄主、寄生



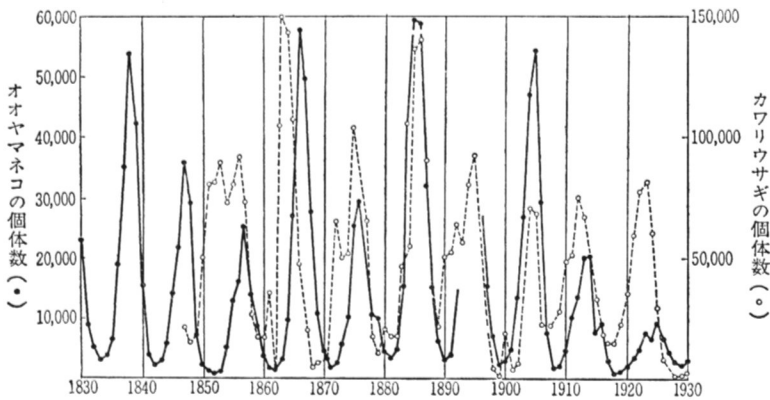
第53図 アズキゾウムシとその寄生蜂 (*Heterospilus prosopidis*) の間の相互作用による密度の消長 (内田〔UTIDA〕, 1956c, 1957b,c)

蜂の相互作用のみによって両者とも一定の密度の振動をつづけることの実証に成功した(第53図)。なお、寄生蜂の種類によるちがいを比較すると、コガネコバチの寄生した場合の方が密度の変動の振幅が小さく周期も短かった。これはこのハチの増殖能力が大きく、寄主を見出す能力が低いために起こったことと考えられている。内田につづいて、高橋(1953a, 1956b)もコマメダラメイガ (*Ephestia cautella*) とその幼虫寄生蜂

シマメイガコマユバチ (*Habrobracon hebetor*) またはヒメバチ1種 (*Cimodius* sp.) との間に相互作用による密度の振動が起こることを実験的にたしかめた。この両種の寄生蜂のうち、シマメイガコマユの方が寄主に対する作用が大きく、寄主の成虫・幼虫の棲息密度をヒメバチの場合よりも大きく低下させる。

さて、自然の個体群において周期的に密度の変動をくり返す例はいくつか知られているが、これらが食うもの食われるものの相互作用で起こっているというたしかな証明は与えられていない。ただし、極地周辺で見られる数種の哺乳類の消長(第54図)はこのような相互作用の結果であると考えるのが妥当のように思われる(伊藤, 1959b)。

しかし、たとえ周期的な変動ではないにしても、捕食者を取り去ったために急激な増加を示した個体群の例はいくつか挙げることができる。北米アリゾナのシカの個体群の消長(LEOPOLD, 1943)はその1例であって、捕食者である



第54図 カナダにおけるカワリウサギ (*Lepus americanus*) とその捕食者オオヤマネコ (*Lynx canadensis*) の個体数の変動 (伊藤, 1959 b より)

ピューマとオオカミを計画的に取り除く努力が払われた結果、シカの個体群は1907年から1925年までに約4,000頭から10万頭にまで増大した。この結果は食物供給量に対する過剰密度となり多くの個体の飢死をまねくにいたった。ここに注意すべきことは最初の原野が3万頭以上のシカを維持できたと算定されているのにもかかわらず、実際にそこで生活していたシカはそれよりはるかに少数であったということである。少なくとも、このシカの個体群では、密度の増大を抑制していた作用は食物量や空間の広さよりもむしろこれを食う捕食者であった。同様な現象は魚においても見られている。カナダの Cultus 湖でベニマスの卵や稚魚を食う4種の魚を根気よく取り除いた結果は、卵や稚魚の生存率を著しく高めることができた (FOERSTER & RICKER, 1941)。

新しい天敵を人工的に放して有害動物の個体群密度を下げようとする試みはしばしば行なわれており、これが著しい効果を収めた例もいくつか知られている。ワタフキカイガラムシ (*Icerya purchasi*) の駆除のために、オーストラリア原産のベダリアテントウ (*Rodolia cardinalis*) を輸入する試みは各国で行なわれ、いずれも満足な結果を得ている。また、ハワイではウンカの1種 (*Perkinsiella saccharicida*) による甘蔗の被害を防止するため、クインスランドからタマゴバチ1種 (*Paranagrus optabilis*)、フィジーからヒメコバチ1種 (*Ootetrastichus beatus*) を輸入しかなりの効果を挙げたが、さらにメクラカメムシ1種 (*Cyrtorhinus mundulus*) を輸入するに及んで、ウンカの被害は完全に防止され

た。このカメムシはハワイに定着してもっぱらウンカの卵を食い、この害虫の密度を極度に低い状態におさえつけているのである。(IMMS, 1937), その他、ハワイの果樹を害するアポカドコナカイガラムシ (*Pseudococcus nipae*) の防除に対するトビコバチ1種 (*Pseudaphycus utilis*) の効果やフィジー島のココヤシの害虫マダラガ1種 (*Artona catoxantha*) に対するヤドリバエ1種 (*Ptychomyia remota*) の効果、わが国のルビーロウムシ (*Ceroplastes rubens*) に対するルビーアカヤドリコバチ (*Anicetus beneficus*) の効果 (安松 [YASUMATSU], 1958) などは害虫防除のための天敵利用が成功した著しい例である。哺乳類においても、ドブネズミの駆除にチュウセンイタチを導入して急速に効果をあげた延岡市サギ島の場合 (平岩そのほか, 1959) などの例を見出すことができる。

さて、これらの例はつぎのような事実を示すものである。すなわち、少なくとも有力な天敵が導入されて以後の有害動物の個体群は、食物や空間に対する飽和密度よりは、はるかに低い密度で平衡を保つようになったということである。逆にいえば、食物や空間の広さはありあまっても、天敵の作用が大きければ個体群密度は増大できないということであって、このことは自然の個体群の平衡状態での密度の高さを問題にする際にとくに考慮すべき重要な点である。なお、このように外敵の作用によって個体群密度が抑圧されている場合は、個体間の競争も当然少なくなるものであろうと予想されるが、実際にも、ゾウムシコガネコバチやコマユバチ1種 (*Heterospilus prosopidis*) の寄生を受けているアズキゾウムシ実験個体群では、寄生率が高いほど1匹の平均体重は大きく、寄主個体群の内部では自身の増殖に対する密度効果は著しくないことが示されている (内田, 1956a)。

B. 食う食われる関係が複雑な場合

自然の群集内では食う食われる関係が1種対1種だけの中で行なわれるのはむしろ稀であって、多くの場合多種の動物が複雑な食物関係——food complex——をつくっていると考えられる。そのような系の中では各種の個体数の変動はどのように影響し合うものであろうか。

さきに1種の寄生蜂が2種の競争関係にある寄主に寄生する時、両種の密度を低下させて共存を可能にすることをのべた。この際の両種のそれぞれへの寄生の状態は明らかではないが、おそらく一方の密度が他方より著しく高まれば多い方への寄生率が高まるという機構が存在するのであろう。これと類似の現

象は実際に捕食者と被捕食者との間で観察されている。TINBERGEN (1933)によれば、ひきつづく2冬でのミミズク1種 (*Asio otus*) の餌を調べたところ、最初の年は野鼠の棲息密度が高く、これがミミズクの餌の86%を占めていたのに対し、野鼠の密度が低下した翌冬には、そのミミズクの餌の中で占める割合は30%にすぎず、前年には餌の中に5%しか含まれなかった鳥類がこの年には48%を占めるにいたった。なお、餌の残りの部分は小哺乳類であった。

2種またはそれ以上の寄生蜂または捕食者が1種の動物を攻撃する場合はどうか。ハワイの地中海ミバエ (*Ceratitis capitata*) の敵虫として輸入されたコマユバチ1種 (*Opius humilis*) は、輸入の当時はかなりのミバエ駆除の効果をあげたが、その効果は年々減退した。この原因として、この寄生蜂が、すでに他の寄生蜂によって寄生されている寄主にも寄生し、この結果、*Opius* の死亡率が高まるためであるといわれている。ただし、SMITH (1929) はこれに反対し、多種の寄生の場合の方が効果が大きいはずだと主張した。

内田 (1952 b) はこのような共寄生の問題を明らかにするためアズキゾウムシとその寄生蜂のゾウムシコガネコバチおよびコマユバチ1種 (*Heterospilus prosopidis*) の3種の混合個体群をつくって実験した。寄生蜂の密度の高い場合には2種が寄生した場合も、それぞれ1種が寄生した場合も、寄生効果に著しいちがいはなかったが、寄生蜂密度の低い場合はコガネバチ単独の場合がもっとも寄生の割合がよく、2種混合の場合がこれにつき、コマユバチ単独の場合がもっとも悪かった。すなわち、2種の共寄生の時は必ずしも単独の時よりも寄生効果が高いとはいえないことになった。

第1次寄生虫を第2次寄生虫が攻撃する場合のように、食う食われる関係が2つ以上つながっている場合は問題がさらに複雑である。カリフォルニアの柑橘の害虫 オリーブカタカイガラムシ (*Sassetia oleae*) 防除のため、南アフリカから輸入されたトビコバチ1種 (*Metaphycus lounsburyi*) は最初は効果をあげたが、やがて第2次寄生蜂のトビコバチ1種 (*Quaylea whittieri*) のためにその活動を抑圧されてしまった (IMMS, 1937)。

このような事実は自然における動物個体群の密度の高さやその変動、あるいはその人為的制御の問題を解決しようとする際に、単にその種と無機環境との関係、あるいは1, 2の競争種や天敵との直接関係を知るだけでは必ずしも十分ではないことを示している。ここに、われわれは群集構造全体を通じて、食う食われる関係がどのように組み立てられているかを知る必要を生ずる。反面

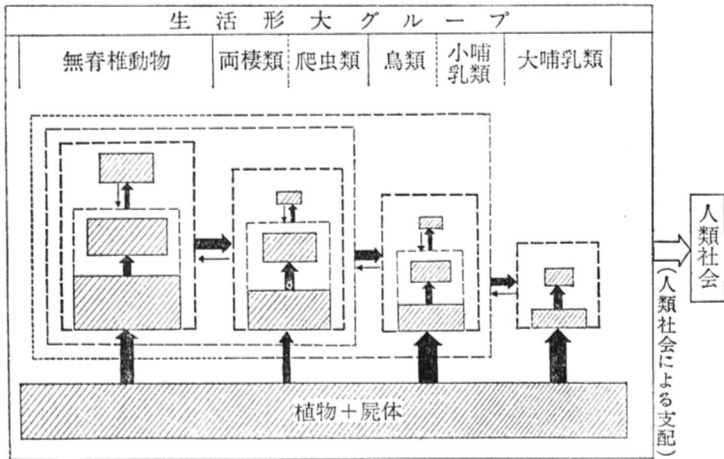
において、群集構造の主要な骨組みを形づくるものこそ、このような食う食われる関係であることを思えば、この関係の組み立てを知ることはすなわち群集構造自体の理解ともなるものである。

XII 食物関係より見た群集の構造

すでに一般に指摘されているように、自然の群集を構成する動物の個体数を食う食われる関係のつながり（食物連鎖）から見た場合、連鎖の下方に位置するものほど、体は小さく個体数は多いといういわゆる員数ピラミッド (pyramid of numbers) 関係が成立することに、はじめて注意を払ったのは ELTON (1927) であった。そして、この関係は群集構造における1つの基本的関係として一般に承認されるにいたった。別の表現を用いれば、栄養段階の下のものほど、体は小さく個体数は多いということになる。この関係はその後栄養段階ごとの重量においても成立し、またこれをエネルギー量に換算した場合にも同様に成立することが知られるにいたった (ODUM, 1953)。

しかし、ここに問題になるのは、各種の動物は必ずしも草食動物、第1次捕食（または寄生）者、第2次捕食（または寄生）者という栄養段階のいずれかにはっきり位置づけられているとはかぎらないということである。鳴禽類や齧歯類の中に見られるように、同じ種でも植物とともに小動物をも餌にし、しかもその餌となる動物の中には植食性の昆虫と同時に肉食性の昆虫やクモが含まれているといった場合が少なからず見出される。しかもまた、栄養段階が下のものほど体が小さく個体数が多いという関係も、必ずしも全面的に成立しているとはいえない。同じ草食動物の中でも、昆虫類中に見られるように小形で多数個体の種類が存在すると同時に、有蹄類のように大形で個体数も昆虫類ほどは多くないものも存在する。そして、草食昆虫類に対しては、また肉食性の昆虫類やクモ類のように捕食者が見出され、有蹄類にも肉食性の哺乳類が捕食者として存在するのである。すなわち、これらは昆虫類のグループ、哺乳類のグループという別個のグループとしてそれぞれの食物連鎖関係を形成しているのである。今西 (1941, 1949) はこのグループを「生活形社会」としてとらえた。ここでは、これら比較的近い生活形の動物によってつくられるグループを「生活形グループ」と呼ぶことにしよう。

ところで、小鳥が昆虫を餌とするように、異なった生活形グループに属する



第55図 食物関係より見た陸上大地域群集（寄生関係を除く）の構造模式図（森下）
矢印は食物連鎖関係を示す

動物の間にもまた食物連鎖関係が成立していることも事実である。そして、この場合には連鎖の下から上に行くに従って、進化のより低い段階からより高い段階の動物部門のものが占めることもまた一般的な関係として認めることができる（渋谷，1949，1956）。

それでは、生活グループ内の食物連鎖とグループ間の連鎖とはどのような形で結ばれるのであろうか。森下（1959）³⁶⁾ はこれらの関係の概要を示すものとして、1つの模式図を提示した（第55図）。

この図においては、それぞれの生活形グループ（生活形グループの大区分を意味するものとして生活形大グループと名づけられている）ごとに員数ピラミッドが成立しているとともに、また各生活形グループどうしはまた全体として1つの員数ピラミッドを形成していることが示されている。ただし、これらのピラミッドは ELTON（1927）のピラミッドとはやや異なり、ピラミッドのある段階のものにとってはそれより下の段階のものが、たとえ2つ以上に分れていても、これらは1つの段階としての意味をもつものとして取り扱われていることである。たとえば、クモにとっては植食性の昆虫も、これを捕食する肉食性の昆虫も同等に餌となり得るものである。同様に、小型動物を食う小哺乳類や小鳥にとっては、そのクモも肉食性昆虫も植食性昆虫も等しく餌としての価値をもつ

ものである。ただし、グループ間またはグループ内の段階差が大きいものとの間の関係は、それが小さいものとの間の関係にくらべてより稀薄になることは推察される。たとえば、大型肉食獣はそのグループ内の大型獣とともに隣接する下位グループに属する小型獣をも餌としても、さらに下位の無脊椎動物グループのものを餌とする程度はかなり小さくなる。これは一定量の食物獲得に費やされるエネルギー量の大小とも関係した問題であろう。

なお、このような食物関係によってつくられる群集構造をさらに複雑にするものは、各種動物の発育段階による群集内での地位のちがいである。魚の中には、幼期には各種プランクトンや小節足動物を食物としながら生長とともに各種の幼魚や、遂には他種の成魚を食物とするものも多い。このような種類にあっては、その一生の間にその所属する生活形グループをつぎつぎと変更するものとみなす考え方もできないことはない。このような見方をすれば、もしある地域、ある時期にその種の生活史の各段階のものがともに生活している場合は、同じ種でありながらその個体群はいくつかの生活形グループに分れて共存していると考えられることになる。これに対する今1つの見方は、たとえ各発育段階ごとに生活様式が異なっても、このような異なった生活を経ることによって一生を完結することがとりもなおさずその種の生活様式であるとする見方である。生活形 (life form) という用語は、形態をとおして把握される生活様式と定義づけられている (今西, 1949) が³⁷⁾、生活史を通ずる各段階での生活形の変化を一定の系列としてとらえるならば、この変化系列自体をまた1つの高次の生活形であるとも考えることもできる。

最初の見方をとれば、種の生活が生活史の各段階ごとに機械的に切り離される恐れがあるのに対して、後の見方はこの恐れのない点において、とくに各種個体群の消長と、これを通じての群集の動きを正しく理解するのに適当であると考えられる。この見方からすれば、すべての生活形グループ (寄生関係を除く) を通じてのいわゆる食物連鎖の終端動物 (terminal animal) に当る大型肉食哺乳類ですら、つねに正しい意味での終端動物であるとはかぎらない。たとえば、親による保護の効果ははなはだ大きいとはいえ、他の肉食動物による捕食の危険から仔が完全に免れているとはいい難いからである。したがって、食物連鎖の上下位の関係というのも、双方からの捕食関係のうち、どちらがより優位であるかによって定められる性質を多分に持っている。第55図中の各大小グループを結ぶ矢印の太さはこのような食物連鎖における量的関係のある程度まで示

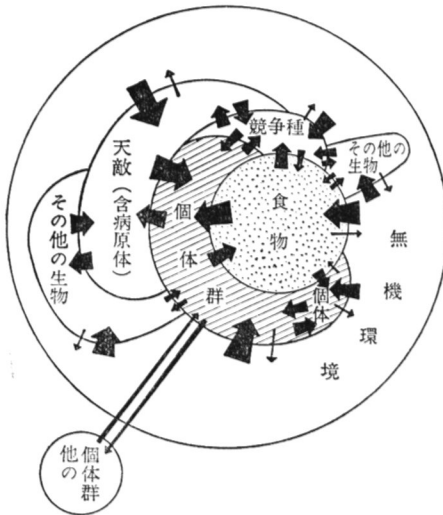
すものである。

各生活形大グループを単位とする食物連鎖関係では、連鎖の上位に位置するものほどだいたい進化の段階は高いが、それとともに各生活形大グループはそれぞれ植物を基盤とする連鎖関係を別々に発達させることによってある程度の独立性を示しているのである。このことは動物群集の歴史的発展の過程をある程度まで暗示する。歴史的に見てはじめて陸上に定着した動物は無脊椎動物であったことは疑いないから、その時代の群集としては第55図の最左端の生活形グループによって構成される群集が存在するにすぎなかったであろう。しかし時代が進み、より進化した形態と生活機能をもった動物——脊椎動物——が地上に出現するにおよんで、群集には新しい生活形グループがつぎつぎとつけ加えられていったと考えられるのである。これらの新しい生活形グループは植物資源の利用の仕方においても新しい様式——それぞれの動物による利用部分の拡大、特定の植物種やグループに限定されない方向への食性の発達——を加えながら、それとともに既存の動物生活形グループを食物とすることにより、利用エネルギー源をつぎつぎと拡大していったと見ることができる。このような利用エネルギー源の拡大は、体制の進化による無機環境の影響からのかなりの独立と相まって、新しい生活形グループの飛躍的発展をもたらしたものと思われるが、おそらく発展の結果は再び食物や敵との関係に新しい矛盾を生じ、これがやがてむれやなわばり制などの生活形態を発達させる基盤ともなったのではないかと考えられるのである。すなわち種内社会関係の発達も群集構造の進化と結びつけて考えることにより、はじめて正しく理解されるものとする。

さて、第55図に示した群集構造は一般的な大地域の群集の模式図であるから、小地域を対象とする場合は、上位生活形グループを欠如した状態が見られることが多いであろう。ただし、これらは完全な欠如ではなく、上位グループ個体はきわめてまれに出現するにすぎないといった状態であることが多いと思われる。これらの地域関係は、さきに示した個体群の空間分布構造（第2図、第3図）からも知ることができる。

XIII 自然個体群の密度の変動

前節までに、個体群の増殖を抑制する諸作用、すなわち食物や場所をめぐる個体間の競争や、競争種の影響、天敵の働きやその相互関係などとも



第56図 問題とする個体群(斜線の部分)の密度に影響を及ぼす諸要因の作用(森下, 原図)矢印は影響の及ぶ方向およびその程度を示す。

に、これらに対する動物自身の増殖力とこれを維持増大しようとする各種動物の生存努力 (struggle for existence) についてのべてきた。いうまでもなく、これらの諸作用は1つずつ孤立したものではなく、互いに影響し合いながら、また同時に無機環境条件のいかんによっても多かれ少なかれ左右されている。しかも、各個体群はこれらの諸要因の働きを受けて生活し変動することによって逆に諸要因に影響を与え、それがまた自身の生活にはね返ってくるという交互作用をくり返しているのである。自然における1つの個体群と

これをとりまく環境諸条件との一般的な関係の仕方は第56図のように模式的に示すことができよう。これらの作用の仕方は動物によって異なるけれども、これら諸条件のいずれかに変化を生ずれば、その影響は何らかの形で各個体群におよぶと考えることができる。

しかし、個体群の密度の維持やその変動に対する各要因の影響の仕方は同じではなく、他の条件と個体群自身とがどのような状態にあるかによって著しく変化する。したがって、ある要因の作用が一般の個体群の密度の消長に対して、果たして重要な意義をもつものであるかどうかを問題にする際には、その要因が大きく作用するのはどのような条件の下におかれたどのような個体群に対してであるかを、まず明らかにする必要がある。そして、もしその要因が多くの個体群の生活に大きな影響を与えるものであればあるだけ、またそれらの条件に合致する状態が普遍的に見られるものであればあるだけ、その要因の作用は一般的にも重要なものとなってくるのである。

さて、自然での動物個体群の密度変動を支配する直接的な要因は、密度依存性的な生物的要因であるのか、あるいは気候の働きであるのかという点についての意見の対立がかなり古くから見られた。このことは天敵を利用して害虫を防

除しようとする際に、その有効性をめぐって当然問題となる事柄であった。かなり多くの重要害虫（今日では20種を超える）が生物的防除によって抑圧されていることは生物的要因の働きの大きいことを示すのであるが、この反面、はるかに多くの天敵利用の試みの失敗が記録されているのである。生物的防除法の成功した例の大部分は他の土地から入ってきた害虫であり、しかも、カイガラムシなどのように移動力が小さくおまけにすみ場所が果樹園のようにかなり孤立している場合であった（伊藤, 1959b）。しかも、害虫の発生時期や発生量がその直前の気候状態からかなりの程度に予測できる場合が少なくない事実は、気候を重視する立場（たとえば BODENHEIMER, 1930）を支持するものであった。しかし、生物的要因を重視する人たち（たとえば NICHOLSON, 1933, 1954）はつぎのように主張する。ある動物の密度がその無限の増殖能力にかかわらずほぼ一定に維持されているのは、密度が自動的に制御されているからである。そして、その制御を行なうものは、必要物資をめぐる種内競争であり密度依存的に働く天敵の作用である。たとえ気候の働きが90%以上の個体を殺しても、残った部分から生まれる次世代がはじめより少しでも多ければ個体群は増加をつづけるであろうし、少なければ減少をつづけるであろう。気候は密度に影響を与えても、その平衡を維持させる働きはもっていないものであると。しかし、これに対して気候論者の方でも、気候の変動を考えれば平衡の問題も解釈できると反駁した（BODENHEIMER, 1938）。

さて、このような対立の中から新しい主張が現われた。包括説と名づけられるこの立場の人々（たとえば SOLOMON, 1949, 1953, 1957）は、気候も生物的要因もともに重要であることを認めつつ、そのどちらが支配的になるかは動物の生活の仕方により、またその時の密度の状態などにより異なるものであり、つねにどちらかだけが重要であると主張するのは誤りであるという見解をとった。この立場は、現在においては、もっとも妥当であると考えられる。

それではどのような生活、どのような密度の条件において、どのような要因が支配的となるか。伊藤（1959b）は動物の個体数変動に関する文献資料から、(1)海産無脊椎動物や魚の個体数変動は不規則であるが、その増加は密度に依存しない外部要因（温度、流水量、気候的变化による栄養物資の供給）によって起こされ、減少は外的条件の悪化や栄養物の不足が生ずることによって起こる。(2)草食性昆虫の時々の大発生は密度に依存しない環境の変化——気候の変化かそれにもとづく寄主植物の変化——により、また抑圧はこれら環境の悪転の場合

もあるが、多くは密度依存の要因にもとづくものである。捕食性昆虫は主として密度に無関係に調節されるが、寄生昆虫では寄主密度に一方的に依存することが多い。(3)恒温動物では変動は規則的傾向を増すが、この時の密度の増加は捕食者の減少によりはじまり、増加した個体数は捕食者の増加か病気(ストレス病または伝染病)によって減少にかわる。一方、捕食者は被捕食者の減少によって減少する。すなわち、食う食われるの関係が基本を占め、気候が影響する場合にも過剰密度と関連して食物不足を通じて働く、と考えた。

他方、MILNE (1957) は昆虫について、密度の高さにより、その増加、減少に対して働く要因が異なるものと考え、これを第11表に示す模式関係にまとめた。

第11表 いろいろの密度で働く個体群の抑圧要因 (MILNE, 1957)

第3の密度域 (非常に高密度)	上部絶滅(共倒れ)線(Cが働くため決して達しない) 密度がこの域に達するのはまれである。	CまたはCとB, またはCとA, またはCとBとA(第2の密度域へ下げる)
第2の密度域 (平常密度)	A, Bの共同作用により、密度は長期にわたってこの密度域の範囲内で変動する	
第1の密度域 (非常に低密度)	A悪化 密度がこの域まで落ちるのはまれである。 下部絶滅線(Aがあるため決してこの線には達しない*)	A好転

A = 密度独立要因(気候, ある種の敵たとえば昆虫に対する草食動物など)

B = 不完全密度依存要因(天敵および競争種)

C = 完全密度依存要因(食物, 空間に対する種内競争)

* もし場所が非常に小さかったり、個体の移動が行なわれなかったりした場合はこの線に達することもあり得る。

MILNE は要因を最初から密度依存要因と密度独立の要因とに分け、前者をさらに完全密度依存要因(perfectly density-dependent factor)と不完全密度依存要因(imperfectly density-dependent factor)に分けている。このうち、完全密度依存要因は空間や食物をめぐる種内競争であって、これは自然では働くことがほとんどない。不完全密度依存要因は天敵類や競争種がこれに入るが、大部分の昆虫は、天敵類と密度独立要因との結合によって平生は抑圧されており、好適な気候条件などによりこの抑圧がゆるんだ場合に大発生を起こすと考えた。

要因を最初から密度依存不依存に分けた点、および密度依存を完全と不完全に分けた点などは問題であるが、MILNEが密度のレベルによる抑圧作用の働き方のちがいを考慮に入れ、これを理解しやすい模式図にまとめ上げた点では優れているといわなければならない。ただし、昆虫類の中でも、捕食性、または寄生性の種類の個体群においては、第2のレベルにおいてすでに食物（餌動物）量による影響を強く受けているものと考えられる。もしそうでなければ、これらは餌動物の密度の抑圧を行なう上にあまり有効性を発揮できないはずだからである。

上記の伊藤やMILNEの行なったように動物の生活形やその密度のレベルによって、個体数変動に対する各要因の働き方に差異を認め、それぞれの場合における主要な原因を指摘したことは、たとえ同様の主張がそれまでにもある程度行なわれていたにせよ、やはり個体群生態学における1つの前進ともいうべきものである。しかし、これらにおいては、重要な要件の1つでありながら十分な考慮の対象とならなかった問題が残っている。それは一言にしていえば、地域のひろがりとの結びつきの問題である。

われわれが現実的に見る個体群は、本章の最初でのべたように、ある地域のひろがりを占め、しかもその内部では部分的な土地の条件と結びついてさまざまな密度の小個体群に分れているような個体群である。したがって、このような土地との結びつき関係からはなれた個体群は、いわば抽象的な個体群とならざるを得ない。現象のある状態での一般的性質を見出す努力の際にもその現象の起こる地盤は無視すべきではないと考える。

さて、個体群の密度変動の問題に土地の異質性が重要な関係をもつことは、すでにTHOMPSON (1928, 1939)によって着目されていた。彼は一部の好適場所であつた動物がまわりの不適な場所に移動し、そこで強い抑制作用を受けるとともに、年による適・不適の関係の逆転の起こることもあつて、生物の個体数は低い密度で保たれることを説いた。そして、さらに個体群は無機環境が不適で低密度の地域では無生物的要因に、また好適環境で高密度の地域では生物的要因に依存していることをのべた（伊藤, 1959 b, 参照）。

THOMPSONの考えの一部は新気候論者といわれる人々に受けつがれた。その1人であるBIRCH (1957)は、気候の季節的あるいは年ごとの変動は動物の個体数の無限の増大をおさえるが、それとともにまた一時的な条件の悪化によって絶滅の機会の多い不適地域の個体群も、より好適な地域からの移動によつ

てその維持が可能である場合をのべている。

BIRCH は比較的大地域の場合を例示しているが、大多数の個体の死滅を来すような気候条件の悪化の場合でも、局所的な好適場所の存在が一部の個体の生存を可能にするという関係は小地域でも見出されるものと考えられる。ただし、地域を小さくとればとるだけ、そのような場所の数や面積は小となり、個体群絶滅の可能性は高まるが、その反面小地域になればなるだけ外部より侵入個体のあった場合の影響は大きくなり、また高密度になった場合の分散による密度抑制機構は強く働くであろう。

しかし、場所の局所的異質性は、必ずしも生物的要因の重要性を否定するものではない。むしろ、平均的には無機的悪条件のために低密度に保たれていても一部分に高密度を可能にする地域が存在すれば、そこには生物的要因による密度依存的な作用が強く働くことが考えられる。そのような場所では、もし何らかの原因により生物的抑圧が除かれたならば、そこは1つの分散の中心としての役割を果たすであろう。

このように場所の異質性は、一部の場所では密度独立の作用を強めるとともに、他の場所では密度依存の抑制作用を高める性質をもつものと思われる。したがって、MILNE によって大発生の際のみ働くと考えられている種内競争の抑圧効果ですら、通常の密度レベルにおいても部分的には現われる可能性をもつものである。移動性の大きい動物においては、前記のように種内競争は主として分散を促進させる個体群圧力として働くであろうが、移動性の小さいもの、あるいはそうでなくても増殖が急激に起こる場合には、その部分において一時的にロジスチック曲線の示す飽和密度に近い状態を現出する可能性が考えられる。ただし、これらの起こり方については、それぞれの動物の生活様式によって大きく左右されるであろうことはもちろんである。

さらに、場所の異質性の問題は他の無機的要因の変動や生物的要因の働きとともに、新しい環境への動物の適応という問題にもつながる。すでに、いろいろの動物において高密度において“相”変異またはこれに類する現象が見られることをのべたが、場所の異質性にもとづく部分的な高密度の現出は、このような変異の可能性を増すものである。これらの変異の遺伝性は現在直ちには認められないにせよ、少なくともヨツモンマメゾウムシに見られた長い時間の間における1つの相から他の相への変化の傾向は、このような変異が個体群全体の性質を変える可能性を示すものである。その上、このような明らかに不連続

な型ではなくても、分散による新しい場所への定着は、新らしい適応形質をもった個体群を生み出す可能性をますであらうとともに、高密度場所における天敵の作用も、またこれに対する新しい適応的変異の出現に結びつくものと考えられるのである。

XIV 同じ生活形グループ内の種数と個体数の関係

1つの群集を構成する各種動物や植物の個体数を調べると、非常に数の多い種類が存在すると同時に、わずか1, 2の個体が見出されるにすぎない種類も数多く存在する。このような関係は1つの生活形大グループ内でも見出されるし、またその内部の栄養段階によってある程度の層別を行なった場合の各小グループの間にも見出される。もちろん、これら各種類の個体数はたえず変動しているであらうけれども、少なくともその各時点においてはある程度定まった数量的関係が各グループ内に見出されないだろうか。

元村(1932)は湖底群集を資料として、その中の各種類を個体数の順に配列すると、順位と個体数の間には

$$\log y + ax = b \quad (39)$$

(y = 個体数, x = 順位, a, b は常数)

という関係が成立することをとなえた。これは一般に等比級数則(または元村の法則)と呼ばれる関係である。群集内の個体数の割合に種類が多いほど a の値は小さい。すなわち、 a は群集の複雑さを示す指数とすることができると元村は考えた。多くの動物や植物について多くの人々がこの関係の成否の検証を試みた結果、かなりよく適合する例も多いけれども、適合のあまりよくない場合も少なくないことが知られるにいたった。ただし、後者の場合でも、資料を細分してその1つ1つについて調べると適合がよくなる。一方、元村とは独立に、少数個体をもつ種類と多数個体をもつ種類数との間の関係を法則化しようとするいくつかの試みが行なわれてきた。CORBET(1942)はマレイ産の種類について採集個体数と種類数との間には、

$$s = \frac{c}{n^m} \quad (40)$$

($s = n$ 個体をもつ種類数; c, m = 常数)

という関係のあることを見出した。CORBETの資料では、だいたい $m=1$ とな

ったが、この場合にはこの式は調和級数の系列を示すことになる。

この関係は個体数の多い種類についてはあまり適合がよくない。しかも、調和級数では総和が無限大となるから、理論的にも不都合である。そこで FISHER (FISHER ほか, 1943) はこれを修正して、次の級数を提案した。

$$s = \frac{1}{n} \alpha x^n \quad (41)$$

(s は個体数 n の種数, x は 1 より小さい常数, この値はサンプルの大きさできまる。 α = 常数)

この式では、一定数の採集個体中に含まれる種類数は常数 α によってきまる。すなわち、

$$\begin{aligned} S &= -\alpha \log_e(1-x) \\ &= \alpha \log_e\left(\frac{N}{\alpha} + 1\right) \end{aligned} \quad (42)$$

(S = サンプル中の全種類数)

したがって、 α は群集の複雑さの程度を示すものとして分岐指数 (index of diversity) と名づけられた。

WILLIAMS (FISHER ほか, 1943) はこの FISHER の系列 (対数級数則と呼ばれる) を灯火に集まる蛾類の種数個体数関係に適用した結果、きわめて適合がよいことを見出し、さらにその後多くの動物群集についてこの関係の成立することを認めた。

しかし、生物群集内の関係を示すものとしては、この式もいくつかの不備な点をもっている。その 1 つは、この式では 1 個体だけの種数が 2 個体またはそれ以上の各個体数をもつ種数よりはつねに多いという関係が示されている。しかし、対象とする地域を広くとった場合はこのことははなはだ不自然のように思われる。それとともに、この式では、標本個体数の増加にともなって種数はいくらかでも増大することになるが、この点も不自然のそしりを免れない。

これらの欠点を補う新しい数学的の型が PRESTON (1948) によって想定された。すなわち、個体数の対数によって横軸を区分し、各区分 (オクターブ) に属する種数を縦軸にとれば、その種数の分布は正規曲線 (normal curve)

$$n = n_0 e^{-(aR)^2} \quad (43)$$

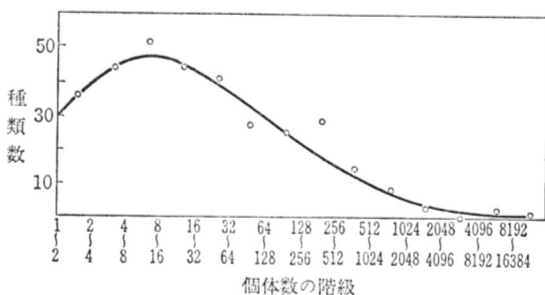
ただし n = 各オクターブの種数

n_0 = モードの高さ

$$R = \text{モードからの偏差}$$

$$a = \text{常数}$$

を示すというのである(第57図)。ただし、サンプルの大きさが小さい場合は曲線の右側の一部分があらわれるだけであるが、サンプルを大きくするにつれ曲線は右にずれ、ある程度以上のサンプルでは、ほとんどその全貌をあらわす。



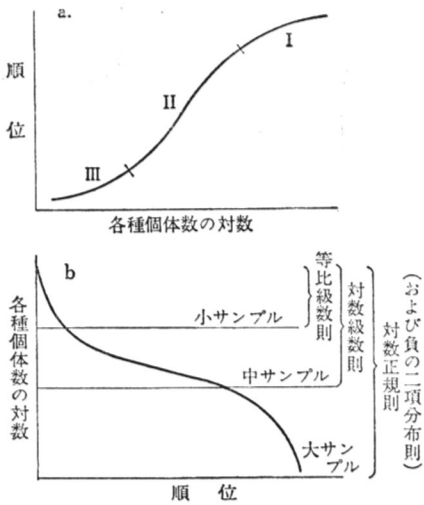
第57図 誘蛾燈に集まった蛾の個体数と種類数の関係
対数正規型の曲線を示す (PRESTON, 1948)

PRESTON は鳥やその他の多くの動物についてこの型がよく適合すること

を示した。なお、WILLIAMS (1953) も大サンプルの場合は対数級数則よりもむしろこの対数正規型の方がよく適合する傾向のあることを認めるにいたった。

対数正規型が自然群集に適用できる場合の効用の1つは、サンプルからその群集の全種数の計算が可能なことである。ただし、サンプルが小にすぎるとモードの位置や高さの推定値の誤差が大きくなり、したがって全種数推定値の信頼度が低くなる。

さて、同じく群集を対象としながら、このように異なった法則が唱えられ、しかもそれぞれがある程度まで実測値との適合のよさを示し得ているのはなぜか。その最大の原因は、小サンプルの場合にはどの法則によっても近似した種数個体数関係の曲線の傾向が示されるという点にあると思われる。篠崎 (1955) はこれら諸法則の関係を第58図 a に示す曲線によって示した。すなわち、各種の個体数の対数と順位との間に群集自体としては図に示す S 字形曲線によってあらわされる関係が存在していると考えた場合、I および II の部分だけを取り出せば対数級数則、II の直線部分に着目すれば等比級数則、I、II、III の全体を見れば対数正規型または負の二項分布型が得られる(ただし後二者は累積型)。篠崎のこの考えは諸法則を1つの関係でつなぎ得ている点ですぐれている。ただし、等比級数則の適合例として示されているもののがかなり多くは、II よりむしろ I の部分ではないかと思われる。そのように考えれば、サンプルが小さけれ



第58図

- a. 各法則間の関係 (篠崎, 1955)
 - I + II...対数級数則 II...等比級数則
 - I + II + III...対数正規則および負の二次分布則
- b. サンプルの大きさと各法則の適用範囲 (森下, 原図)

ばどの法則にも、少し大きくなれば対数級数則または対数正規則に、さらに大サンプルでは対数正規則に適合する諸資料の傾向をよく説明することができる (第58 b 図) (本村・森下, 1959)³⁸⁾。

しかし、群集内の種数個体数関係が対数正規型に近いものといっても、それは何等の生物学的な根拠をもつものではない。だから、対数正規型でなくても、実測値がほぼこれに適合する範囲内での他の型を想定することもできる。たとえば、BRIAN (1953) は対数正規型に代わるものとして負の二項分布型を想定している。この型を想定した場合の利益の1つは、小サンプルでも総種類の推定を行ない得る点にある。し

かし、このようにいくつもの型が適用できるということは、逆に群集内の種数個体数関係は、果たして1つの型として定まっているものであるかどうかについての疑問を残すことにもなる。どの群集も何らかの同じ型に属しているはずだという根拠もないからである。ただし、現在知られているかぎりでは、大サンプルにおいては対数正規型もしくはこれに近い状態のものが得られるとだけはいえるようである。

しかし、種数個体数関係に対して、何らかの生物学的根拠を与えようとした試みもないではない。内田 (1943)、元村 (1947) は生存競争を考えることによって、等比級数則の成立を説明しようとした。しかし、その場合の前提があまりにも不自然であったため多くの人々の承認を得ることができなかった。篠崎・浦田 (1953) はある数 (個体数) を at random のいくつかのグループに分割する場合の2つのモデルを考え、上記諸法則を数学的に導いたが、これも生物学的根拠に乏しい。さらに、MACARTHUR (1957) も環境を1本の線分と見なし、これをいくつかに at random に分割した場合の各部分の長さを各種の

niche³⁹⁾の大きさ(個体数はこれに比例するとの仮定)と見なすことによって、各種の個体数とその順位との間につきの式を導いた⁴⁰⁾。

$$\text{下位から } r \text{ 番目の種の個体数} = \frac{m}{n} \sum_{i=1}^r [1/(n-i+1)] \quad (44)$$

(m = 総個体数, n = 総種数)

MACARTHUR の検証資料に用いた鳥についてはこの式は適合したが、HAIRSTON (1959) が土壤昆虫について調べたところでは適合はよくなかった。ただし、HAIRSTON はこの式で示される at random な関係における分散の理論値と実測の分散の比によって群集構造を知る手がかりを得ようと試みた。ただし、MACARTHUR の仮定自体が果たして生物学的な仮定といい得るかどうかは疑問である。

以上のように、これら法則に生物学的根拠を求める試み、あるいは生物学的な仮定から出発しての法則化の試みも現在のところ成功しているとはいえない。したがって、どの法則にせよ、現在では1つの経験法則としての価値をもつに止まる。その意味では、対数正規型もしくはこれに近い型がもっとも適用範囲の広いものとして効用を発揮するものと思われる。

それでは、これらの型の想定はどのような実用価値をもつものであるか。その最大のものは群集構造の複雑性の程度を簡単に表現できる指数を与え得るといふ点である。WILLIAMS (FISHER ほか, 1943) は蛾類群集の季節的な構造の変化を対数級数則の α の変化によって示し、加藤・鳥海 (1950) は等比級数則の a, b の値によって群集の比較を試みている。ただし、もし対数正規型を正しいものとし、等比級数則や対数級数則を小中サンプルであられる近似型であるとすれば、 a の値やまた1種当り平均個体数から機械的に計算される α の値はサンプルの大きさによって変化するはずであるから、正しい指数とはなり得ない。したがって、実用に耐える指数を求める意味においても、どのような型が普遍的に認められるかを知る必要が生ずるのである。

さて、群集構造の複雑さには2つの要素が存在する。その1つはその中の総種数が多いこと、他の1つは各種の個体数の間に大きい差の存在しないことである。対数正規型や負の二項型は、この2つを別々に分析して取り出せる点でもすぐれているといえる。ただし、PRESTON の調べた多くの群集では、対数正規式から計算される分散はいずれも近い値を示している⁴¹⁾。したがって、この場合は群集の複雑さは主として総種数のいかにかかっていることになる。

しかし、多くの群集についてもこのことがいえるかどうかはまだ明らかではない。

さて、多くの人々がこれから諸法則の適用を試みた群集というのは、ほとんどの場合、蛾類、蝶類のような小グループか、またはせいぜいのところ、昆虫類または鳥類のように1つの生活形大グループ内に入るものである。したがって、これらの法則は群集全体を通じての法則というよりは、群集から取り出した比較的生活形の似た種類間に見出される法則といわなければならない。しかし、これを逆に利用すれば、各生活形グループ間の構造の比較を行なう場合にも有効であると思われる。

引用文献

- ALLEE, W. C., 1931. *Animal aggregations: a study in general sociology*. University of Chicago Press, Chicago.
- ALLEE, W. C., 1938. *The social life of animals*. Norton, New York.
- ALLEE, W. C., 1951. *Cooperation among animals with human implications*. Henry Schuman, New York.
- ALLEE, W. C., EMERSON, A. E., PARK, O., PARK, T., & SCHMIDT, K. P., 1949. *Principles of animal ecology*. W. B. Saunders Comp., Philadelphia & London.
- ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, C., 1953. The Lotka-Volterra theory of interspecific competition. *Australian J. Zool.*, 1: 174-177.
- ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C., 1954. *The distribution and abundance of animals*. Chicago.
- BAILEY, N. J., 1951. On estimating the size of mobile populations from recapture data. *Biometrika*, 38: 293-306.
- BIRCH, L. C., 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.*, 17: 15-26.
- BIRCH, L. C., 1953. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects. II. The relation between innate capacity for increase in numbers and abundance of three grain beetles in experimental populations. *Ecol.*, 34: 712-726.
- BIRCH, L. C., 1957. The role of weather in determining the distribution and abundance of animals. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 203-218.
- BITANCOURT, A. A., 1941. Exressao matematica do crescimento de formigueiros de "*Atta sexdens rubropilosa*" representado pelo aumento do numero de olheiros. *Arch. Inst. Biol.*, 12: 229-236.
- BODENHEIMER, F. S., 1930. Ueber die Grundlagen einer allgemeinen Epidemiologie der Insektenkalamität. *Zeit. angew. Ent.*, 16: 433-450.
- BODENHEIMER, F. S., 1938. *Problem of animal ecology*. Oxford University Press, London.
- BRIAN, M. V., 1953. Species frequencies in random samples from animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 22: 57-64.
- CHAPMAN, R. N., 1928. The quantitative analysis of environmental factors. *Ecol.*, 9:

111-121.

- CHAPMAN, R. N., 1931. Animal ecology, with special reference to insects. Mc Graw-Hill, New York & London.
- COOK, W. C., 1929. A bioclimatic zonation for studying the economic distribution of injurious insects. *Ecol.*, 10: 282-293.
- CORBET, A. S., 1942. The distribution of butterflies in the Malay Peninsula. *Proc. Roy. Ent. Soc. London, A*, 16: 101-116.
- CROMBIE, A. C., 1945. On competition between different species of graminivorous insects. *Proc. Roy. Soc. London, B*, 132: 363-395.
- CROMBIE, A. C., 1946. Further experiments on insect competition. *Proc. Roy. Soc. London, B*, 133: 76-109.
- DARWIN, C., 1859. On the origin of species. London.
- DE BACH, P. & SMITH, H. S., 1941. Are population oscillations inherent in the host-parasite relation? *Ecol.*, 22: 363-369.
- DEEVEY, E. S. JR., 1947. Life table for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.*, 22: 283-314.
- DEEVEY, E. S. JR., 1950. The probability of death. *Sci. Amer.*, 182: 58-60.
- DOBZHANSKY, TH. & WRIGHT, S., 1943. Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 28: 304-340.
- ELTON, C. S. 1927. Animal ecology. Sidgwick & Jackson, London. (渋谷寿夫訳 1956. 『動物の生態学』, 科学新興社, 大阪)
- ERRINGTON, P. L., 1945. Some contributions of a fifteen-year local study of the Northern Bobwhite to a knowledge of population phenomena. *Ecol. Monogr.*, 15: 1-34.
- EVANS, F. C., 1952. The influence of quadrat on the distributional patterns of plant populations. *Contr. Lab. Vert. Biol.*, no. 52.
- FISHER, R. A. & FORD, E. B., 1947. The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth, *Panaxia dominula* L. *Heridity*, 1: 143-174.
- FISHER, R. A., CORBET, A. S. & WILLIAMS, C. B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12: 42-58.
- FOERSTER, R. E. & RICKER, W. E., 1941. The effect of reduction of predacious fish on survival of young sockeye salmon at Cultus Lake. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 5: 315-336.
- 藤田博, 1953. 産卵過程に対する密度効果の形成について。個体群生態学の研究, II: 1-7.
- 藤田博, 内田俊郎, 1952. 動物個体群の増殖に対する棲息密度効果について。個体群生態学の研究, I: 1-14.
- GAUSE, G. F., 1931. The influence of ecological factors on the size of population. *Amer. Nat.*, 65: 67-76.
- GAUSE, G. F., 1934. The struggle for existence. Williams & Wilkins, Baltimore.
- GAUSE, G. F., 1935. Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. *Actualités Sci., Indust.*, 277: 1-61.
- HAIRSTON, N. C., 1959. Species abundance and community organization. *Ecol.*, 40: 404-416.
- HAYNE, D. W., 1949. Two methods of estimating populations from trapping records. *J. Mammal.*, 30: 399-411.
- L'HERTIER, P. ET TESSIER, G., 1933. Etude d'une population de *Drosophila* en equ-

- ilibre. *Comptes Rendus. Acad. Sci.*, 197:1765-1767.
- HINDE, R. A., 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, 98: 340-396.
- 平岩馨邦・内田照章・浜島房則, 1959. 延岡サギ島における鼠禍. II. 駆除対策とその効果, 九大農, 学芸雑誌, 17: 335-349.
- HOWARD, H. E., 1920. Territory in bird life. London.
- HOZUMI, K., ASAHINA, T., & KIRA, T., 1956. Intraspecific competition among higher plants. VI. Effect of some growth factors on the process of competition. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ, Ser. D*, 7: 15-34.
- HUTCHINSON, G. E., 1948. Teleological mechanisms: Circular causal system in ecology. *Ann. New York Acad. Sci.*, 50: 221-246.
- 今西錦司, 1941. 『生物の世界』 弘文堂, 東京.
- 今西錦司, 1949. 『生物社会の論理』 毎日新聞社, 東京 (1957年, 陸水社, 東京)
- 今西錦司, 1951. 『人間以前の社会』 岩波書店, 東京.
- 今西錦司 (編). 1959. 『動物の社会と個体』 岩波書店, 東京.
- IMMS, A. D., 1937. Recent advances in entomology. 2nd ed. (深谷昌次・石倉秀次訳, 『昆虫学最近の進歩』 (1943) 三省堂, 東京).
- 伊藤嘉昭, 1952 a. アブラムシ数種の増殖型式——特に棲息密度と移動との関係について——, 個体群生態学の研究. I: 36-48.
- 伊藤嘉昭, 1952 b. ムギのアブラムシ類の増殖と移動. 応用昆虫, 7: 199-176.
- 伊藤嘉昭, 1953. ダイズアブラムシの増殖と移動に関する研究, 第1報 増殖の二型について. 第2報 株から株への移動について. 応用昆虫, 8: 141-148.
- ITÔ, Y., 1959 a. A comparative study on survivorship curve for natural insect population. *Jap. J. Ecol.*, 9: 107-115.
- 伊藤嘉昭, 1959 b. 『比較生態学』 岩波書店, 東京.
- 巖 俊一, 1956 a. 昆虫における相変異現象. 生物科学特集号 (生体と環境との相互連関): 37-42.
- 巖 俊一, 1956 b. アワヨトウの相変異, 第1報. 個体群生態学の研究. III: 60-78.
- 磐瀬太郎, 1955. さまよえるウラナミンジミ. 新昆虫, 8(3): 2-6.
- JACKSON, C.H.N., 1933. On the true density of tse-tse flies. *J. Anim. Ecol.*, 2: 204-209.
- JACKSON, C.H.N., 1939. The analysis of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 83: 238-246.
- JACOBS, M. E., 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecol.*, 36: 566-586.
- 可児藤吉, 1951. 下水溝の生態. 生物科学, 3: 84-90.
- 可児藤吉, 1952. 王滝川の動物生態学研究 III. 可児『木曾王滝川昆虫誌』(木曾教育会), 97-128頁.
- KATO, M. & TORIUMI, M., 1950. Studies in the associative ecology of insects. I. Nocturnal succession of a mosquito association in the biting activity. *Sci. Rep. Tohoku Univ., Biol.*, 16: 467-472.
- 河端政一, 1955. シマアメンボのなわばり及び社会行動について. 生理生態, 6: 107-117.
- 菊地泰二, 1958. トノサマガエルの定住性について (1). 日生態会誌, 8: 20-26.
- 岸本良一, 1956. トビイロウンカにおける翅型決定に及ぼす環境要因, 特に幼虫期の飼育密度について. 応用昆虫, 12: 105-111.
- KLUYVER, H. N. & TINBERGEN, L., 1953. Territory and the regulation of density in titmice. *Arch. Néerland Zool.*, 10: 265-289.
- 河野達郎, 1952. 時間一分散曲線 (昆虫の分散の実験的研究 2). 個体群生態学の研究 I: 109-118.

- 河野達郎, 1953 a. 時間単位採集法による個体数の推定. 個体群生態学の研究, II : 85-94.
- 河野達郎, 1953 b. ニカメイガ幼虫の分布構造にみられる基本集団について. 個体群生態学の研究, II : 95-107.
- LACK, D., 1949. The significance of ecological isolation. In G. L., JESPEN, G. G. SIMPON & E. MAYR (eds.) "Genetics, paleontology and evolution" 299-308. Princeton Univ. Press.
- LACK, D., 1954 a. The natural regulation of animal numbers., Oxford Univ. Press.
- LACK, D., 1954 b. The evolution of reproductive rates. In J. HUXLEY, A. C. HARDY & E. B. FORD (ed.) "Evolution as process". 142-56., Macmillan, London.
- LEOPOLD, A., 1943. Deer irruptions. *Wis. Conserv. Bull. August*, 1943. (*Wis. Conserv. Dept. Publ.*, 321: 1-11).
- LESLIE, P. H., 1952. The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. II. The estimation of total numbers. *Biometrika*, 39: 363-388.
- LESLIE, P. H. & DAVIS, D.H.S., 1939. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area. *J. Anim. Ecol.*, 8: 94-113.
- LINCOLN, F. C., 1930. Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *U. S. Dept. Agric. Circ.*, no. 118: 1-4.
- LOTKA, A. J., 1925. Elements of physical biology. Williams & Wilkins, Baltimore.
- MACARTHUR, R. H., 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, 43: 293-295.
- MACLAGAN, D. S. & DUNN, E., 1935. The experimental analysis of the growth of an insect population. *Proc. Roy. Soc. Edind.*, 55: 126-139.
- MILNE, A., 1957. Theories of natural control of insect population. *Cold Spring Harbor Smp. Quant. Biol.*, 22: 253-267.
- 宮地伝三郎・河端政一・植田勝己, 1952. 行動と喰み場単位面積からみたアユの基準密度. 京大生理生態業績, 75: 1-25.
- 宮地伝三郎・森主一, 1953. 『動物の生態』岩波書店, 東京.
- 宮下和喜, 1954. 閉鎖及び開放条件下に於けるモモアカアブラムシ個体群の増殖過程の解析. 日生態会誌, 4: 16-20.
- 水野寿彦・舟川忠司, 1956. ハエトリグモの社会行動. 日生態会誌, 6: 93-96.
- MOORE, N. W., 1952. On the so-called territories of dragonflies (Odonata-Anisoptera). *Behaviour*, 4: 85-99.
- MOORE, N. W., 1957. Territory in dragon flies and birds. *Bird Study*, 4: 125-130.
- 森主一, 1956. メジナ幼魚の社会構造——順位となわばり——日生態会誌, 5: 145-150.
- 森主一・柳島静江・大沢済・松谷幸司・佃弘子・三宅章雄, 1958. キイロショウジョウバエの諸性質の長年にわたる変動. 第1報, 100代までの結果. 生理生態, 8: 12-23.
- 森下正明, 1939 a. 樹上における数種蟻類の相互関係について. 関西昆虫学会会報, 9: 22-42. [本論集第一巻19-40頁に収録].
- 森下正明, 1939 b. 蟻の活動の日周期(1). クロヤマアリ (*Formica fusca japonica* MOTSCHULSKY) の活動. 生態学研究, 5: 105-116. [本論集第一巻41-52頁に収録].
- 森下正明, 1941 a. 樹上に於けるクロヤマアリと他種の蟻との関係. 昆虫, 15: 1-9. [本論集第一巻77-88頁に収録].
- 森下正明, 1941 b. 運動性の大きな密度調査に対する框法の適用 (1). 生態学研究, 7: 63-73. [本書81-94頁に収録].
- 森下正明, 1945. 蟻類, 古川晴男編『昆虫』下巻. 研究社, 東京: 1-56. [本論集第一巻89-119頁に収録].

- 森下正明, 1950. ヒメアメンボの棲息密度と移動. 京大生生理生態学研究業績, 第65号. [本論集第一巻131-242頁に収録].
- 森下正明, 1952 a. 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].
- 森下正明, 1952 b. アリジゴクの棲息場所選択 (予報). 日本動物学会九州支部会報, 第6号. [本書25-33頁に収録].
- MORISITA, M., 1954 a. Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci., Kyushu. Univ. Ser. E (Biol.)*, 1: 187-197. [本書95-105頁に収録].
- 森下正明, 1954. b. 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. 日生態会誌, 4: 71-79. [本書107-125頁に収録].
- 森下正明, 1957. どのような空間分布の個体群に対してでも適用できる間隔法利用密度推定法. 生理生態, 7: 134-144. [本書127-146頁に収録].
- MORISITA, M., 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci., Kyushu. Univ., Ser. E (Biol.)*, 2: 215-235. [本書147-167頁に収録].
- 元村 勲, 1932. 群集の統計的取扱いに就いて. 動雑, 44: 379-398.
- 元村 勲, 1947. 動物群集の個体数密度の等比級数法則に関する再考察. 生理生態, 1: 55-60.
- NICE, M. M., 1941. The role of territory in bird life. *Am. Midl. Nat.*, 26: 441-487.
- NICHOLSON, A. J., 1933. The balance of animal populations. *J. Anim., Ecol.*, 2: 13-178.
- NICHOLSON, A. J., 1950. Competition for food among *Lucilia cuprina* larvae. *8th Int. Congr. Ent. Stockholm*, 277-281.
- NICHOLSON, A. J., 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Austr. J. Zool.*, 2: 9-65.
- NICHOLSON, A. J., & BAILEY, V. A. 1935. The balance of animal populations, Part I. *Proc. Zool. Soc., London*, 1935, 551-598.
- NOBLE, G. K., 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk*, 56: 264-273.
- 野村健一・鈴木晃, 1957. ウラナンジミに関する研究, II 房総半島における周年経過と移動を中心にして. 応動昆, 1: 80-87.
- ODUM, E. P., 1953. *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia. (京大生生理生態学研究グループ訳. 『生態学の基礎』朝倉書店, 東京)
- 小野勇一, 1957. チゴガニの個体間の相互関係. 日生態会誌, 7: 45-51.
- 太田嘉四夫・高津昭三, 1956. 野鼠類の種間関係の研究, 1. すみわけの変遷. 日生態会誌, 5: 153-156.
- PARK, T., 1932. Studies in population physiology, I. The relation of numbers to initial population growth in the flour beetle, *Tribolium confusum* DUVAL. *Ecol.*, 13: 172-181.
- PARK, T., 1934. Studies in population physiology. III. The effect of conditioned flour upon the productivity and population decline of *Tribolium confusum*. *J. Exp. Zool.*, 68: 167-182.
- PARK, T., 1935. Studies in population physiology. IV. Some physiological effects of conditioned flour upon *Tribolium confusum* DUVAL and its populations. *Physiol. Zool.*, 8: 91-115.
- PARK, T., 1936. Studies in population physiology. VI. The effect of differentially conditioned flour upon the fecundity and fertility of *Tribolium confusum* DUVAL. *J. Exp.*, 73: 393-404.
- PARK, T., 1938. Studies in population physiology. VIII. The effect of larval population

- density on the postembryonic development of the flour beetle, *Tribolium confusum* DUVAL. *J. Exp. Zool.*, 79: 51-70.
- PARK, T., GREGG, E. V. & LUTHERMAN, C. Z., 1941. Studies in population physiology. X. Interspecific competition in populations of granary beetles. *Physiol. Zool.*, 14: 395-430.
- PEARL, R., 1922. The biology of death. Philadelphia.
- PEARL, R., 1926. The biology of population growth. New York.
- PEARL, R., 1932. The influence of density of population upon egg production in *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Zool.*, 63: 57-84.
- PEARL, R. & REED, L. J., 1920. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 6: 275-288.
- PRATT, D. M., 1943. Analysis of population development in *Daphnia* at different temperatures. *Biol. Bull.*, 85: 116-140.
- PRESTON, F. W., 1948. The commonness and rarity of species. *Ecol.*, 29: 254-283.
- RICKER, W. E., 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 2: 559-623.
- ROBERTSON, F. W. & SANG, J. H., 1944. The ecological determinants of population growth in a *Drosophila* culture. I. Fecundity of adult flies. *Proc. Roy. Soc. London, B*, 132: 258-277.
- 篠崎吉郎, 1953 a. Logistic curve の一般化について, I. 一般論. 大阪市医大誌, 2: 143-147.
- 篠崎吉郎, 1953 b. Logistic curve の一般化について, II. 日本内地人口. 大阪市医大誌, 2: 259-264.
- 篠崎吉郎, 1955. 等比級数則に関する諸問題. 生理生態, 6: 127-144.
- 篠崎吉郎・浦田直美, 1953. 等比級数則と Heterogeneity. 個体群生態学の研究, II: 8-21.
- SMITH, H. S., 1929. Multiple parasitism: its relation to the biological control of insect pests. *Bull. Ent. Res.*, 20: 141-149.
- SMITH, H. S., 1935. The role of biotic factor in the determination of population densities. *J. Econ. Ent.*, 28: 873-898.
- SOLOMON, M. E., 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 18: 1-35.
- SOLOMON, M. E., 1953. The population dynamics of storage pests. *Trans. IXth Int. Congr. Ent.*, 2: 235-248.
- SOLOMON, M. E., 1957. Dynamics of insect population. *Ann. Rev. Ent.*, 2: 121-142.
- SOLOMON, M. E., 1958. Meaning of density-dependence and related terms in population dynamics. *Nature*, 181: 1778-1781.
- STICKEL, L. E., 1950. Populations and home range relationships of the box turtle, *Terrapene c. carolina* (L.) *Ecol. Monogr.*, 20: 351-278.
- STRECKER, R. L., 1954. Regulatory mechanisms in house-mouse populations: The effects of limited food supply on a confined population. *Ecol.*, 34: 375-385.
- SWANBERG, P. O., 1956. Territory in the thick-billed nutcracker, *Nucifraga caryocates*. *Ibis*, 98: 412-420.
- 高橋史樹, 1953 a. 2種の寄生蜂の寄主個体群に及ぼす作用の相違について. 個体群生態学の研究, II: 47-53.
- 高橋史樹, 1953 b. コナマダラメイガ個体群の変動における棲息密度の働きについて. 個体群生態学の研究, II: 55-64.
- 高橋史樹, 1955. コナマダラメイガの幼虫期の移動と棲息密度との関係. 日生態誌, 5: 82-87.
- 高橋史樹, 1956 a. 個体群の増殖を最高にする幼虫棲息密度. コナマダラメイガの増殖に及ぼす

- 棲息密度の影響Ⅲ. 個体群生態学の研究, Ⅲ: 36-44.
- 高橋史樹, 1956 b. コナマダラメイガ個体群の変動に及ぼす種の寄生蜂の作用について. 個体群生態学の研究, Ⅲ: 36-44.
- 高橋史樹, 1957. Reproduction curve の型と個体群の特性. 日生態会誌, 7: 145-149.
- TANAKA, R., 1951 a. Estimation of vole and mouse population on Mt. Ishizuchi and on the uplands of Southern Shikoku. *J. Mamm.*, 32: 450-458.
- TANAKA, R., 1951 b. Movement and population of the brown rat in Kochi city, *Annot. Zool. Jap.*, 24: 225-233.
- TANAKA, R., 1952 a. Further study on vole and mouse population on Mt. Ishizuchi. *Annot. Zool. Jap.*, 25: 279-283.
- TANAKA, R., 1952 b. Theoretical justification of the mark-and-release index for small mammals. *Bull. Kochi Woman's Coll.*, Coll., 1: 38-47.
- 田中 亮, 1954. エゾヤチネズミ個体群の大きさと構造のある年間変遷. 日生態会誌, 4: 51-55.
- TANAKA, R., 1960. Evidence against reliability of the trapnight index as a relative measure of population in small mammals. *Jap. J. Ecol.*, 10: 102-106.
- 田中 亮・宇田川龍男, 1954. 野鼠の駆除に関する研究 (第3報), 毒餌撒布によるハタネズミ自然個体群減少率の研究. 林試研究報告, 67: 81-92.
- TERAO, A. & TANAKA, T., 1928. Population growth of the water-flea, *Moina macrocopa* STRAUSS. *Proc. Imp. Acad.*, 4: 550-552.
- THOMPSON, W. R., 1928. A contribution to the study of biological control and parasite introduction in continental areas. *Parasitology*, 20: 90-112.
- THOMPSON, W. R., 1939. Biological control and the theories of the interactions of population. *Parasitology*. 31: 299-388.
- THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25: 1-45.
- TINBERGEN, N., 1933. Der ernährungsökologischen Beziehungen zwischen *Asio otus otus* L. und ihren Beutetieren, insbesondere den *Microtus*-Arten. *Ecol. Monogr.*, 3: 445-492.
- TINBERGEN, 1957. The function of territory. *Bird Study*, 4: 14-27.
- 徳田御稔, 1957. 『改稿進化論』岩波書店, 東京.
- 鳥居西蔵, 1952. 昆虫集団の推計法. 八木・野村編『生態学概説』202-286. 養賢堂, 東京.
- UTIDA, S., 1941 a. Studies on experimental population of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis*. I. The effect of population density on the progeny populations. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.*, 48: 1-30.
- UTIDA, S., 1941 b. Studies on experimental population of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis*. II. The effect of population density on progeny populations under different conditions of atmospheric moisture. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.*, 49: 1-20.
- UTIDA, S., 1941 c. Studies on experimental population of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.) III. The effect of population density upon the mortalities of different stages of life cycle. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.*, 49: 21-42.
- UTIDA, S., 1941 d. Studies on experimental population of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis*. V. Trend of population density at the equilibrium position. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.*, 51: 27-34.
- 内田俊郎, 1943. 元村博士の「動物群集の等比級数の法則」についての考察. 生態学研究, 9: 173-178.
- 内田俊郎, 1948. 棲息密度の消長は寄主と寄生蜂の相互作用によって生ずるか. 生理生態, 2: 1-

11.

- 内田俊郎, 1949. 動物個体群の実験的研究—主に昆虫類について—, 生物学の進歩 (共立出版), 第4輯: 61-120.
- UTIDA, S., 1950 a. On the equilibrium state of the interacting population of an insect and its parasite. *Ecol.*, 31: 165-175.
- 内田俊郎, 1950 b. 昆虫個体群の生態学. 木原・駒井編『最近の生物学』第3巻: 26-67.
- 内田俊郎, 1951. 棲息密度の消長は寄主と寄生蜂の相互作用によって生ずるか (第2報). 応用動雑, 16: 1-8.
- 内田俊郎, 1952 a. 2種のマメゾウムシの間にみられる種間競争. 個体群生態学の研究, I: 166-171.
- 内田俊郎, 1952 b. 2種の蜂が共寄生したときそれらの個体群に見られる密度効果. 共寄生の実験的研究, 第1報. 応用昆虫, 8: 1-7.
- UTIDA, S., 1953. Interspecific competition between two species of bean weevil. *Ecol.*, 34: 301-307.
- 内田俊郎, 1954 a. ニカメイチュウ個体数の長期変動に見られるロジスチック性. (害虫個体群の長期変動についての研究. 第1報). 応用昆虫, 10: 1-10.
- 内田俊郎, 1954 b. ヨツモンマメゾウムシに見られた“相”に似た二型. 応動雑, 18: 161-168.
- 内田俊郎, 1956 a. 寄主と寄生蜂の相互作用系の中で寄主個体群の増殖に密度効果が見られるか. 日生態会誌, 5: 106-109.
- 内田俊郎, 1956 b. 増殖に対する密度効果と成虫の寿命. 日生態会誌, 5: 137-140.
- 内田俊郎, 1956 c. 寄主と寄生蜂の相互作用系における個体数の長期変動. 個体群生態学の研究, III, 52-59.
- 内田俊郎, 1956 d. ヨツモンマメゾウムシに見られた“相”に似た二型, 第2報. 個体群生態学の研究, III: 93-103.
- 内田俊郎, 1957 a. ニカメイチュウ個体数の長期変動に見られるロジスチック性, 第2報. 防虫科学, 22: 57-62.
- UTIDA, S., 1957 b. Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system. *Ecol.*, 38: 442-449.
- UTIDA, S., 1957 c. Population fluctuation, an experimental and theoretical approach. *Cold Spring Symp. Quant. Biol.*, 22: 139-151.
- UVAROV, B. P., 1921. A revision of the genus *Locusta* with a new theory as to the periodicity and migration of locusts. *Bull. Ent. Res. Lond.*, 12: 135-163.
- UVAROV, B. P., 1928. Locusts and grasshoppers. London.
- UVAROV, B. P., 1931. Insect and climate. 素木得一訳. 『昆虫と気候』1935. 養賢堂, 東京.
- UVAROV, B. P. & ZOLOTAREVSKY., 1929. Phases of locusts and their interrelations. *Bull. Ent. Res.*, 20: 261-265.
- VARLEY, G. C., 1947. The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). *J. Anim. Ecol.*, 16: 139-187.
- VARLEY, G. C., 1953. Ecological aspects of population regulation. *Trans. IXth Int. Congr. Ent.* (1952. Amsterdam), 2: 210-214.
- VERHULST, P. E., 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Nath. et Phys.*, 10: 113-121.
- VOLTERRA, V., 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Aca. Lincei, Roma.*, 2: 31-113.
- VOLTERRA, V., 1931. Variation and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In CHAPMAN, R. N., Animal ecology, 409-448. New York.

- VOÛTE, A. D., 1937. Bevolkingsproblemen. II. Emigratie van *Calandra oryzae* L. *Naturk. Tijdschr. Ned-Ind.*, 97:210-213.
- VOÛTE, A. D., 1938. Bevolkingsproblemen III. De groei van een klander populatie, wanner emigratie intgesloten is. *Naturk. Tijdschr. Ned-Ind.*, 98:97-102.
- 渡辺昭二・内田俊郎・吉田敏治, 1952. 昆虫の分散と分布型の変化(昆虫の分布の実験的研究1) 個体群生態学の研究. I : 94-108.
- WEBSTER, A. P. & DECOURSEY, J. D., 1954. The catch curve of insects. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 47: 179-189.
- WILLIAMS, C. B., 1953. Relative abundance of different species in a wild animal population. *J. Anim., Ecol.*, 22: 14-31.
- YASUMATSU, K. 1958. An interesting case of biological control of *Ceroplastes rubens* MASKELL, in Japan. *Proc. 10th Internat. Congr. Entom.*, 4 (1956): 771-775.
- 吉田敏治, 1957. 貯穀害虫の種間競争の研究. 第4報, アズキゾウムシとヨツモンマメゾウムシの競争. 宮崎大学学芸学部紀要, 1: 50-80.
- YOSHIHARA, T., 1951. On the fitting, the summation, and an application of the logistic curve. *Tokyo Univ. Fisheries*, 38:181-195.
- 吉原友吉, 1953. タマキビの分布について. 個体群生態学の研究, II : 112-122.
- 吉原友吉, 1956. 減衰振動を引きおこす Reproduction Curve について. 個体群生態学の研究, III, 1-7.

註

- 1) [303頁] population の定義は人によってかなりまちまちであるが, ここで用いた定義はもっとも一般性があると思われる。
- 2) [303頁] 本章で単に個体群と呼ぶ場合は同種個体群の意味である。
- 3) [303頁] まったく同義となるかどうかには議論の余地があると思われる。生態学で用いる population としては群集の諸属性のうち「個体数」に関する面を重視する傾きがあるからである。
- 4) [315頁] 頭足類ではなわばりが見られるのではないかという疑いがある(伊藤, 1959 b)。
- 5) [315頁] NICE (1941) のなわばりの6型は次のとおりである。A型:交尾・採食・繁殖のための場所。B型:交尾・営巣のための場所,食物の多くは外でとる。C型:交尾のためだけの場所。D型:巣のまわりだけの防衛。E型:冬になわばり。F型:休息場所のためのなわばり。
- 6) [316頁] 日本動物学会第28回大会(札幌)講演。
- 7) [316頁] 河端の提案による。
- 8) [316頁] TINBERGEN (1957) は場所への定着と個体相互の反発性の2つの傾向をなわばりの成立の要件とみている。
- 9) [317頁] このことは草食性動物の密度が一般に食料の許容する限度よりはるかに低く,他の要因によっておさえられていることを意味する。おさえしている要因は哺乳類や鳥類では主として捕食者,それ以下の脊椎動物や節足動物では天敵のほか無機環境が大きく加わっているであろうと思われる(後述)。
- 10) [318頁] 草食性であるアユのなわばりは性とは関係がないからこの点と一見矛盾する。しかしアユのなわばりには岩かげなどのかくれ家防衛の機能がかなり大きいのではないかと思われる。なお鳥においては,なわばりの食物面の意義を比較的軽くみる人もある(たとえば HINDE, 1956)。
- 11) [318頁] 今西 (1951) は動物集団の「なわばりによるオーガニゼーション」に対してテリトリー制という名称を与えた。
- 12) [319頁] ただし ALLEE の社会は組織された集団を意味するものであって,今西 (1951) のいう社会とは意味を異にする。今西はすべての種は個体相互の働き合いを通して社会を形成して

いるものと考え、集団を形づくっているか否かによって社会か否かを定めるべきではないと主張した。本章の著者もこの今西の意見に賛同する。

- 13) [319頁] 最適密度が存在することが直ちにむれの形成に結びつくとはかぎらない。たとえば、アズキゾウムシでは個体群としては次代の個体数を最大にする最適密度はかなり高密度に見出される(内田 [UTIDA], 1941 a) が、アズキをおいた広い平面上におかれたゾウムシは密度のいかにかわらず “at random” な分布状態に向って分散し(渡辺ほか, 1952), むれをつくる習性をもたないことが示される。
- 14) [322頁] 日本動物学会第28回大会(札幌)講演。
- 15) [323頁] このあたりの森下の論議は、森の論〔宮地ほか『動物生態学』第2章〕と多少くいちがうところもある。このくいちがいは直接的には「順位」の存在と「順位制」の存在との関係についての両者の考えのちがいを示しているが、その底には、1) 生活現象の「結果」としての意義と、その現象のあらわれる「過程」のもつ意義との関係、2) 個体—個体群—群集という段階のちがいに対する考慮の仕方、そしておそらく両者について、3) 進化の段階のちがいをどのように見るか、などの諸点について両執筆者の意見の相違がひそんでいるように思われる。現在は、これらの点についての見解が統一される段階に未だ達していないため、一応それぞれの意見をそのまま述べて読者の御参考にと供することにしたものである(森・森下)。
- 16) [326頁] ただし、負の二項分布、NEYMAN 分布等に対する適合がさらによいことはいくぶん集中性のあることを暗示している。
- 17) [327頁] 不偏分散の代わりに標本分散を用いることが、従来しばしば行なわれているが、不偏分散を用いる方が、直ちに F -検定を行ない得る点で便利である(鳥居, 1952)。なお、分散—平均比は、相対分散 (relative variance), 分散係数 (coefficient of dispersion) 等の名でも呼ばれている。
- 18) [328頁] 森下 (1952 a) の環境密度理論から導いた型はその1つである。
- 19) [329頁] これらの要件が満たされるのは、人工的につくられた実験容器や圃場であり、これに準ずるのは比較的一様にひろがる草原などにほとんどかぎられている。
- 20) [332頁] 同じ方法は河野とは独立に WEBSTER & DECOURSEY (1954) によっても考察された。
- 21) [335頁] この関係は運動性を顧慮しない時間単位採集法での採集能力の限界の存在の問題と本質的に同じである。
- 22) [335頁] ネズミの個体数推定には最初の3日間の資料をもとにする方法が一部で推奨されている。
- 23) [339頁] BAILEY (1951) によれば、(12) 式よりも $\hat{N} = \frac{t(n+1)}{s+1}$ を用いる方がよい。
- 24) [347頁] 日本動物学会九州支部第64回例会(福岡)講演および滝・森下、日本動物学会第31回大会(西宮)講演。
- 25) [354頁] この方法によって得られる r の値は近似値であるが、計算が簡単なため実用に適する。正確には
- $$\int_0^{\infty} e^{-rx} L_x m_x dx = 1$$
- を解いて求めねばならない。
- 26) [361頁] 従来微分型 $\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = r - hN$ より、ただちに $\frac{N_{n+1} - N_n}{N_n}$ と N_n との間に直線性が成立するものと誤まって考え、これによってロジスチック式への実測値の適合性を検証しようとする試みが行なわれていた(たとえば、ANDREWARTH & BIRCH, 1954)。しかし、増加率が直線的に減少するのは N_{n+1} に対してであって N_n に対してではない。たとえば、個体群密度と1雌当りの産卵数との間にロジスチック式で示される関係の成立を検証しようとするれば、1雌当りの産卵数と総産卵数+親の個体数との間の直線性の有無を検討しなければならぬ。
- 27) [362頁] 本章で取り扱うロジスチック式はすべて simple logistic equation (篠崎, 1953 a)

である。

- 28) [362頁] ただし、その後の研究によればショウジョウバエの産卵率はイーストの質によっても左右され、後者はハエの幼虫の発育状態によって変るので問題はかなり複雑である (ROBERTSON & SANG, 1944).
- 29) [363頁] 内田は増殖に対する密度効果を分析して、行動の干渉と環境の生物的条件づけに大別した。
- 30) [365頁] この考えにもとづいて藤田 (1953) はこれら 3 型を 1 つの数式の単なるパラメーターの値のちがいでだけから導き得ることを証明した。
- 31) [367頁] 巖 (1956 a, b) 参照。
- 32) [370頁] たとえば MILNE (1957) は密度依存要因を完全密度依存要因と不完全密度依存要因に分けた (後節参照)。
- 33) [378頁] 篠崎 (1953 b) は K や r の時間的変化を考慮に入れた一般ロジスチック式を提案した。
- 34) [383頁] 内田 (1950 a) 参照。
- 35) [385頁] その他の原因としてゾウムシ自身の性質の変化も考えられている。
- 36) [399頁] 森下正明, 群集をどう見るか. 日本生態学会九州地区会, 第 17 回福岡談話会講演 (1959).
- 37) [400頁] 宮地・森 (1953) は生活形とは「生活とのむすびつきの見地から理解された形態」と定義した。
- 38) [410頁] 日本動物学会第30回大会 (東京) 講演。
- 39) [411頁] この場合の niche は生態的地位ということよりはむしろ habitat niche の意味で用いられている。
- 40) [411頁] MACARTHUR は 1) niche の重ならない場合. 2) 重なる場合. 3) niche が接続せず分離している場合の 3 つを考えたが、そのうちの第 1 の場合に当る。
- 41) [411頁] 2 を底とする個体数の対数をとった場合は a の面にしてはほぼ 0.2 前後, a は分散 σ^2 によって定まる. すなわち $a = \frac{1}{\sqrt{2\sigma}}$.

* 本篇は、『動物生態学』(宮地伝三郎ほか著, 朝倉書店, 1961) の「第 3 章 動物の個体群」として書かれたものである。

** 上記『動物生態学』第 2 章第 IV 節動物の環境評価を指す. 本書 41-57 頁に収録。

*** 同上, 第 2 章第 VI 節 (森主一執筆)。