

動物統計生態学*

1. 動物生態学における統計的手法

動物生態学は動物の生活に関する自然科学である。動物の生活についての知識の集成は、まず個体によって代表される各種動物の生活史や習性の観察から始まったが、今世紀にはいって動物生活における集団的諸現象がとくに注目されるに至って、これら諸現象の記述や解析のための統計的手法の重要性がしだいに認められるようになった。

動物や植物における集団としての生活には二つの面がみられる。一つは同じ種の個体の集合体である**個体群 population**としての生活であり、他は多数の種の個体群によって構成される**群集 community**としての生活である。生物の土地的環境との結びつきや、環境へ与える影響を媒介としての生物相互の関係は、直接的に個体群や群集の空間的分布構造、その時間的変化などに反映されるという考え方にもとづいて、分布構造把握のための方法が統計的生態学のなかにおける最初の重要な問題となった。とくに無機環境の直接影響が大きく、食物連鎖関係の考慮を払う必要性の少ない植物統計生態学においては、分布構造の問題は今日でもなおもっとも大きな比重を占めている。しかし、動物においては多少事情を異にする。もとより分布構造自体の研究は動物の生活理解の一つの手がかりを提供する意味においてその価値はけっして小さいとはいえず、事実、植物生態学でのこの方面の研究に追随し、あるいは相伴って多くの研究が行なわれてきているけれども、それとともに食う食われる関係や競争相手との関係にもとづく各種個体群の密度の変動の問題が、**動物統計生態学 statistical animal ecology**における重要な課題となっている。このことは個体群の面では、生活形を異にする各種動物の密度推定法や、同種および異種混合個体群の増殖形式の理論的実験的研究を促進させ、群集の面においては食物連鎖関係を中心とする機能的立場から群集の内部構造とその変化を解析しようとする動きを生

み出している。ただし現在の動物生態学は、自然における生物相互の関係の複雑さや、調査の困難に伴う定量化の不足などのために、群集内部の機能的関係を数量関係として一般化する段階にはまだほど遠い状態にあるため、ここでは主として個体群について述べることにする。

2. 個体群の空間的分布構造

a 個体分布の偶然性 一つの個体群に属する各個体が、その個体群の占める地域のなかでどのように分布するかを知ることは、環境条件の影響や、各個体の相互関係の分析のための最初の手がかりを提供する。もし地域内での個体分布が確率的（偶然的）でなければ、(1)地域内環境条件（無機のおよび生物的）の影響の部分的差異、(2)最初から個体のかたまりとして与えられた状態の残存（たとえば昆虫類における卵塊からの孵化幼虫の分散過程）、(3)個体間の干涉（相互誘引または相互反発）のいずれか、または二つ以上の作用の存在が考えられる。

個体の空間分布が偶然的かどうかの判定は、もし調査地域内の全個体数が大きく、かつ各抽出単位の大きさが全地域に対して著しく小であるならポアソン分布に適合するかどうかの検定によって行なうことができる。ただし生物では各個体がある大きさをもつ以上これにもとづく空間の独占が伴うから、極端に小さい空間の大きさを単位とする標本抽出を行なえば、たとえ地域全体からみて部分的な分布の集中が行なわれている場合でも、1抽出単位内に2個体以上見いだされる確率はかえってポアソン分布よりは小となる可能性が大きい。また逆に抽出単位として大きい空間を用いれば、その大きさ以下の小集団がたとえ存在しても検出は困難となる。したがって、ある大きさの空間を抽出単位として得た標本分布がポアソン分布に適合したとしても、各個体の空間分布はかならずしも偶然的であるとはかぎらないことに注意すべきである。

個体分布が偶然的かどうかを調べる他の方法としては間隔法 spacing method がある。もし個体がある地域内に偶然的に分布するとすれば、その地域内の任意の標本点と、これにもっとも近い個体との距離 r の確率分布は、

$$f(r) = 2mr e^{-m r^2}$$

ただし、 $m = \pi \rho$ (ρ は単位面積内の平均個体数)¹⁾²⁾³⁾。標本点数を N とすれば $2Nmr^2$ は自由度 $2N$ の χ^2 -分布をするから m が既知なら r の測定値によって個体分布が偶然的かどうかの検定ができる（最短距離法）。この場合標本点を

中心として周囲を k 個の等分角に分け、各分角内での標本点に対する最近接個体までの距離を r_k とすれば $2Nm\bar{r}_k^2$ は自由度 $2kN$ の χ^2 -分布を示す。また最近接個体の代わりに第 n 番めの近接個体までの距離 r_n を用いれば³⁾⁴⁾,

$$f(r_n) = 2m^n e^{-m r_n^2} r_n^{2n-1} / (n-1)!$$

したがって $2Nm\bar{r}_n^2$ は自由度 $2Nn$ の χ^2 -分布をする (順位法)。なお分角法と順位法とを併用することもできる (分角順位法)。

b 分散指数 index of dispersion 個体分布が偶然的でない場合、その集中または一様 (規則的) 分布の程度を指示するために分散指数が用いられる。もっとも普通に用いられるものは V/\bar{x} (離隔係数 variance-mean ratio) であるが、その他数多くの指数が提唱されている。しかしこれらの指数はいずれも分布が偶然的な場合を除いて平均密度 \bar{x} の影響を受けるため、密度の異なる個体群間または抽出単位の大きさが異なる標本同士の間での正しい比較は困難である。この欠点をほとんど取り除いた指数としては次の I_0 -指数⁵⁾ をあげることができる。

$$I_0 = q \cdot \sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1) / N(N-1)$$

n_i は各单位内の個体数、 $N = \sum_{i=1}^q n_i$ 、 q は抽出単位数。ポアソン分布の場合は $I_0 = 1$ 、分布に集中性があれば $I_0 > 1$ 、一様的なら $I_0 < 1$ 、ただし $I_0 < 1$ の場合は I_0 は平均個体数の影響を受けるため、次の一様度指数 index of uniformity H_0' が考案されている。

$$H_0' = (I_0 - I_{00}') / (1 - I_{00}')$$

ただし、

$$I_{00}' = \frac{2n'q}{N(N-1)} \left\{ N - \frac{1}{2}(n'+1)q \right\}$$

$$n' \leq N/q < n'+1 \quad (N \geq q)$$

I_0 と前記 V/\bar{x} との関係は次のとおりである。

$$V/\bar{x} = \{(N-1)I_0 - N + q\} / (q-1)$$

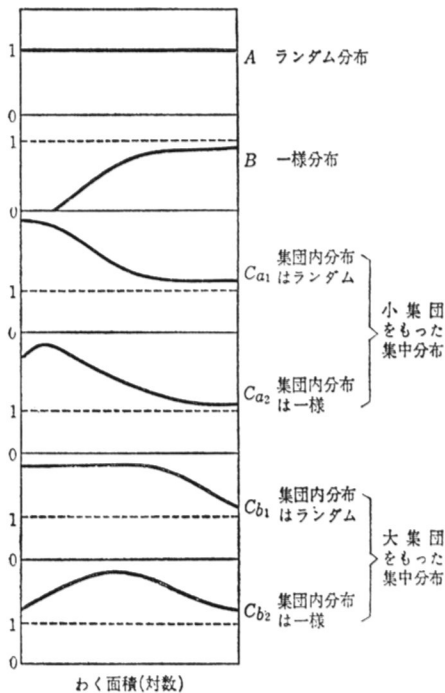
$N \gg 1$, $q \gg 1$ なら、

$$V/\bar{x} \doteq (I_0 - 1)\bar{x} + 1$$

c 個体分布の諸型 単に個体分布の集中度や一様度を知るだけでなく、個体群の空間分布構造をなんらかの数学的モデルにあてはめることによって分

布の様相を把握し、さらにその構造の発生機構をこれによって解析しようとする試みも数多く行なわれている。この目的に用いられている主要な分布型は、ポーリャーエツゲンベルガー型、重畳ポアソン型、NEYMANの擬伝播型、THOMASの二重ポアソン型などである⁶⁾⁷⁾。

しかし、(1)発生機構を異にする場合でも同一分布型が導かれる場合があること、(2)標本が小さいときは同一の個体分布でも異なったいくつかの分布型に近似する場合の多いこと、(3)同一の個体分布でも抽出単位の大きさを変えるだけで分布型が変化する場合の多いこと、などの理由により、ある大きさの抽出単位から得た頻度分布の型だけからその個体群の分布の様相や発生機構を論ずるのはきわめて危険であると考えられる。ただし(3)の抽出単位の大きさの変化にもとづく分布型の変化は個体分布の様相を反映するものと考えられるが、この場合でも分布型の変化から、個体分布の現実の様相を的確に見いだすことは困



第1図 I_B -面積曲線

難である。

M. MORISITA⁵⁾ は特定の分布型を考慮しない個体分布の表現法を提唱した。 I_0 -面積曲線がこれであって、わく法 quadrat method によって標本抽出を行なった場合、わく面積の変化に伴う I_0 値の変化曲線によって個体分布の様相を把握しようとするものである。この曲線によって示されるいくつかの基本的な個体分布の型は第1図に示される。

3. 種間分布関係

2種の動物個体群が同じ地域内に分布する原因として、(1)2種の要求する場所的条件が共通の場合、(2)2種の間に相互誘引性が働いている場合が考えられる。反対に2種が住み場所を異にする原因としては、地理的分布域を異にする場合は別として、(1)2種が異なった場所的条件を要求する場合、(2)2種の間に反発性もしくは競争関係が存在する場合、(3)それぞれの種に対する外敵の作用がそれぞれの場所で異なる場合、などが考えられる。これらの関係の分析の手がかりを与えるものは2種個体群の分布の重なるの程度の判定である。このために一般に行なわれているのは、調査地域内から任意にとり出した抽出単位中に見いだされる両種個体の共存の状態を調べる方法である。これには二つの面からの取り扱いが見られる。

a 種間分布重複指数 index of interspecific overlapping 2種のうち少なくとも一方が見いだされる地域の中での個体分布の重なりを調べる場合であって、L. R. DICE⁸⁾, R. H. WHITTAKER⁹⁾, J. R. BRAY¹⁰⁾ などによって種々の式が提案されている。たとえばホイッテカーの指数では、

$$I_a = \frac{\sum \min(n_x/N_x, n_y/N_y)}{N_x + N_y}$$

ここに n_x, n_y は各抽出単位中に見いだされた x 種, y 種の個体数である。

しかしこれらの諸方法ではいずれも単位当りの平均個体数によって指数値は影響される。この影響が比較的小さいものは MORISITA¹¹⁾ の C_0 -指数である。すなわち、

$$C_0 = 2 \frac{\sum n_x n_y}{(\delta_x + \delta_y) N_x N_y}$$

ただし、

$$\delta_x = \frac{\sum n_x(n_x - 1)}{N_x(N_x - 1)}$$

$$\delta_y = \sum n_y(n_y - 1) / N_y(N_y - 1)$$

b 種間分布相関指数 index of interspecific correlation 一定地域内に2種個体群が分布すれば、同一単位内への2種の出現、または一方のみの出現は、偶然としてもある程度おこる。偶然性の影響を除去して2種間の分布関係を示すものとしては、四分表を利用した L. C. COLE¹²⁾、D. M. DE VRIES¹³⁾などの分布相関指数があげられる。ただしこれらも平均個体数の影響を著しく受けるため、森下正明は前記 C_0 -指数を利用した次の R_0 -指数を提唱した。すなわち

$$W_0 = 2 / (\delta_x + \delta_y)q, \quad R_0' = C_0 - W_0$$

(q = 抽出単位数)

を求め、 $R_0' \geq 0$ なら $R_0 = R_0'$ 、 $R_0' < 0$ なら $R_0 = R_0' / W_0$ とおいたときの R_0 をもって分布相関指数とする。 $R_0 > 0$ は2種間に正の相関、 $R_0 < 0$ なら負の相関の存在を示す。

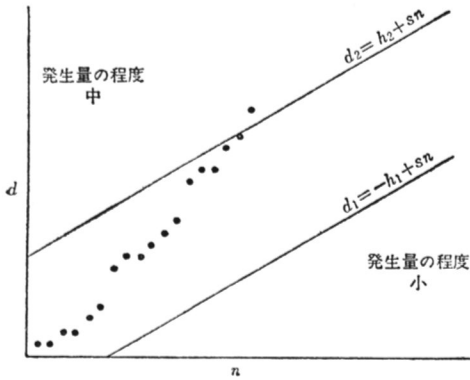
4. 密度の推定

一定の調査地域内の動物密度推定法は二つに大別できる。一つは動物の運動性を顧慮しない方法、他は運動性そのものを利用する方法である。

a 運動性を顧慮しない密度推定法 これは本質的には植物の密度推定法と同じであって、一般の定量採集法と間隔法とに分けることができる。

(i) **定量採集法** 調査地域内に一定面積のわくをいくつか設置してその内部に見いだされた個体数平均値によって密度を推定する方法、一定の採集器具(網、採泥器など)を用いて定量採集を行なう方法、一定速度をもって調査者が行進し左右一定の範囲内に観察しえた個体数によって推定する方法など、対象とする動物の習性や生活形に応じての種々の方法が行なわれている。一般に数回ないし数十回の定量採集のくりかえしによる平均値によって密度を推定するが、運動性の大きい動物においては採集漏れを多く生ずるおそれがあり、正確な推定は困難なことが多い。なお、**すくい網法** sweeping method による資料から単位面積当りの密度に換算する方法なども考案されてはいるが、採集器具や採集方法によっては単に相対密度を知りうるにすぎないこともある。

定量採集法の一つとして**時間単位採集法** time unit collecting がある¹⁴⁾¹⁵⁾。一定地域からランダムに採集を行なった場合、他への個体の移動、他からの侵



第2図 逐次抽出法による害虫発生程度の解析

入がないものとし、また採集者の採集能率が変化しないと仮定し、総個体数を N 、 t 時間までの採集個体数を n 、採集能率を a とすれば、

$$dn/dt = a(N - n),$$

積分型にして $n = N(1 - e^{-at})$ 。

一定の時間間隔で t_1, t_2, t_3, \dots をとれば、それぞれに於ける n から定差図を利用して N を求めることは容易である。

なお動物の発生状況によっていくつかの段階をわかち、調査地域での発生がどの段階にはいるかを知るための簡便法として逐次抽出法 sequential sampling¹⁶⁾¹⁷⁾ が森林害虫などを対象として行なわれている。この方法では調査単位の調査順位を横軸に、発見個体数の累積値を縦軸にとり、累積曲線が一定危険率をもって発生量の大小を区分する2本の平行直線のいずれかと交差するまで調査を続ける(第2図)。ただし上記の直線を求める式は対象とする動物の分布型によって異なる。もし分布がポアソン型なら¹⁸⁾,

$$\begin{cases} d_1 = -h_1 + sn \\ d_2 = h_2 + sn \end{cases}$$

ただし、

$$h_1 = \log_e \frac{1 - \alpha}{\beta} / (\log_e m_2 - \log_e m_1)$$

$$h_2 = \log_e \frac{1 - \beta}{\alpha} / (\log_e m_2 - \log_e m_1)$$

$$s = (m_2 - m_1) / (\log_e m_2 - \log_e m_1)$$

m_1, m_2 は平均値 ($m_2 > m_1$), α は $m = m_1$ のとき $m = m_2$ と誤る危険率, β は $m = m_2$ のとき $m = m_1$ と誤る危険率。

(ii) 間隔法による密度推定 個体分布が偶然の場合なら, 任意の標本点より最近接個体までの距離 r の平方を変量として²⁾,

$$\hat{m} = (N-1) / \sum_{i=1}^N r_i^2 \quad (N = \text{標本点数})$$

$$\sigma^2(\hat{m}) = m^2 / (N-2)$$

分角順位法なら¹⁹⁾,

$$\hat{m} = k(nkN-1) / \sum_{i=1}^{kN} r_i^2$$

$$\sigma^2(\hat{m}) = m^2 / (nkN-2)$$

(n = 近接個体の順位, k = 分角数)

として m (面積 π 内の平均個体数) の推定値が得られるが, 偶然でない個体分布に対してはこれは適用できない。

個体分布に集中性がみられる場合にも用いられる方法は, $1/r^2$ を変量とする順位法または分角順位法である¹⁹⁾。調査地域内の個体群が密度を異にする δ 個の小個体群に分かれ, それぞれの小個体群の占める面積を A_i ($i=1, 2, 3, \dots, \delta$), 地域全体の面積を A とすれば, 各小個体群が A_i の中で偶然的に分布している場合は,

$$E\left(\frac{1}{r^2}\right) = \int_0^\infty \frac{1}{r^2} \left[\sum_{i=1}^{\delta} \frac{A_i}{A} \frac{2}{(n-1)!} m_i^n r^{2n-1} e^{-m_i r^2} \right] dr = \frac{m}{n-1}$$

$$\sigma^2\left(\frac{1}{r^2}\right) = \frac{2}{A(n-1)(n-2)} \sum_{i=1}^{\delta} A_i m_i^2 - \frac{m^2}{(n-1)^2}.$$

標本点数を N とすれば, m の不偏推定量は

$$\frac{n-1}{N} \sum_{j=1}^N \frac{1}{r_j^2}$$

である。この方法で m を推定する場合は $n \geq 3$ でなければならない。

分角順位法を用いる場合は, 各分角内で標本点より第 n 番めの近接個体までの距離を r として, 次の2通りの m の不偏推定量が得られる。

(1) $1/r^2$ を変量とする場合 これでは上記の m_i の代わりに m_i/k , N の代わりに kN と置き換えるだけでよい。すなわち,

$$\hat{m}_1 = k \frac{n-1}{kN} \sum_{j=1}^{kN} \frac{1}{r_j^2} = \frac{n-1}{N} \sum_{j=1}^{kN} \frac{1}{r_j^2}$$

(2) 各標本点での r^2 の平均値を ω とし, $1/\omega$ を変量とする場合

$$\omega = \frac{1}{k} \sum_{j=1}^k r_j^2$$

$$E\left(\frac{1}{\omega}\right) = \sum_{i=1}^{\delta} \frac{A_i}{A} \frac{1}{(nk-1)!} m_i^{nk} \int_0^{\infty} \omega^{nk-2} e^{-m_i \omega} d\omega = \frac{m}{nk-1}$$

$$\sigma^2\left(\frac{1}{\omega}\right) = \frac{1}{A(nk-1)(nk-2)} \sum_{i=1}^{\delta} A_i m_i^2 - \left(\frac{m}{nk-1}\right)^2$$

m の不偏推定量は,

$$\hat{m}_2 = \frac{nk-1}{N} \sum_{i=1}^N \left(k / \sum_{j=1}^k r_{ij}^2\right).$$

この方法では $nk \geq 3$ なら用いられるから分角数が 3 以上なら $n=1$ でもよい。

\hat{m}_1 , \hat{m}_2 , m の間には次の関係がある。もし各小個体群 (各小集団) 内の個体分布が一様 (規則的) なら $\hat{m}_1 < m < \hat{m}_2$ 。したがって便宜的ではあるが, $\hat{m}_0 = (\hat{m}_1 + \hat{m}_2)/2$, または $\hat{m}_0 = \sqrt{\hat{m}_1 \hat{m}_2}$ をもって m の推定量とすることができる。なお \hat{m}_1/\hat{m}_2 の値によって集団内個体分布の一様性の程度を知ることができる。

b 運動性を利用する密度推定法

(i) 時間単位採集 (調査) 法

(1) 魚道をさかのぼる魚のように動物の通路にあたる場所において一定時間内の通過数を調べ, あるいは誘ガ燈や誘引性物質を用いての一定時間内の誘殺数などによる推定法である。これらの方法では密度の時間的変動や, 場所による相違の比較には役だつけれども単位空間当りの個体数への換算は困難なことが多い。ただし各個体の平均速度がほぼ一定の動物においては, 動物の通過可能な一定面積のわく (方形区) を設置し, 単位時間におけるわく内侵入個体数から密度を次式によって推定することが可能である²⁰⁾。すなわち

$$\hat{d} = st$$

ここに, \hat{d} = わく面積当り平均個体数推定値, s = 単位時間内平均侵入個体数, t = わく内平均滞在時間 である。動物の運動方向が偶然的なら, その運動速度を v とすれば, 一辺の長さ l の正方形枠では,

$$t = 0.785l/v.$$

(2) 捕獲によるその地域内の個体数の減少が顕著で、かつその地域外からの侵入個体数がきわめて少ない場合は、運動性を顧慮しない場合の時間単位採集法と同じ原理によって地域内総個体数推定が可能である。たとえば一定のわなをしかけ、毎日捕獲個体を取り去るとすれば、第 n 日の新捕獲数 C_n とその前日までの捕獲数累計 S_{n-1} の間には、捕獲率 p が変化しなければ次の関係が成り立つ。

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

ただし N は地域内総個体数。これは、ネズミその他の小哺乳類の密度推定法としてしばしば用いられているヘイン法²¹⁾である。ただし、実際には個体の活動性の差が存在すると考えられるとともに、 C_n はわな数によって制限されるから、 $p = \text{一定}$ という条件は成立しにくい欠点がある。わな数の影響を除くためには $C_n = H \left\{ 1 - \exp\left(-\frac{N - S_{n-1}}{H} \alpha\right) \right\}$ 。すなわち、 $-\log \frac{H - C_n}{H} = (N - S_{n-1}) \frac{\alpha}{H}$ を利用して N を推定する方法も提唱されている²²⁾²³⁾。ここに $H = \text{わな数}$ 、 $\alpha = \text{捕獲能率}$ である。ただしこの方法においても各わなはネズミの捕獲に関しかならずしも独立でない点に問題が残されている。

(ii) 記号放逐法 mark and release method, capture and recapture method

最初捕えた動物に記号(標識)をつけてもとの場所に放し、その再捕率によって総個体数を推定する方法である。もし記号個体と未記号個体の捕獲率に差がなければ

$$\hat{N} = Mn/m$$

ここに、 $M = \text{記号個体数}$ 、 $n = \text{第2回めの捕獲個体数}$ 、 $m = \text{第2回めの捕獲記号個体数}$ である。

これは一般にリンカーン指数法²⁴⁾とよばれている。もし捕獲をくりかえし、そのたびに未記号個体に記号を付して放すとすれば²⁵⁾²⁶⁾。

$$\hat{N} = \frac{\sum_{i=1}^k n_i M_i}{\sum_{i=1}^k m_i}$$

ここに、 $n_i = \text{第}i\text{回めの捕獲数}$ ($i = 1, 2, \dots, k$)、 $M_i = \text{第}i\text{回めの新記号個体数}$ である。

これらの方法では調査期間中の個体の死亡、調査地域内外への個体の移動が考慮されていないが、C. H. N. JACKSON²⁷⁾は、最初の記号個体の減少率および最終調査時の捕獲個体数中に含まれる各回の記号個体の残存率から、死亡分散率および出生侵入率を求め、これらをもとにする総個体数推定法を提唱し

(positive method or negative method), W. H. DOWDESWELL, R. A. FISHERら²⁸⁾²⁹⁾はさらにこれを一般化した。なお計算を容易に行ないうる方法として **triple catch** 法が提唱されている³⁰⁾³¹⁾。これでは捕獲個体数、記号個体数、再捕数を記入した **trellis diagram** 中のあいつづく3回の捕獲資料を利用する。

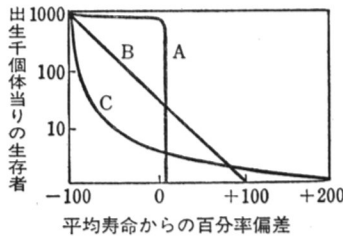
記号放逐による上記の密度推定法は、すべて記号個体と未記号個体との間に捕獲率の差のないこと、個体による活動差（または捕獲されやすい個体とされにくい個体の存在）のないこと、記号個体の場所的かたより（わなを用いる場合は特定のわなと特定個体との結びつき）のないこと、などを前提としている。したがってこれらの影響の大きい動物において上記の推定法では著しい誤差を生ずるおそれがある。事実ネズミにおいてはこれらの影響は無視しえないことがすでに知られており、その影響をとり除くために I_0 -指数を利用した新しい推定法も考案されている³²⁾。

5. 生 命 表

動物個体群の密度の変動に直接関与するものは個体の移動分散、出生および死亡である。小地域を対象とすれば分散の影響は大きい、大地域では出生および死亡数の密度変動に対する役割は相対的に大きくなる。

自然での動物の死亡は生理的寿命 *physiological longevity* の終わるよりはるかにやく起こることが多い。しかも一生の各時期での死亡率は動物によってかなり特徴的である。このような各種寿命の生態学的な比較のために **生命表 life table** が用いられている。動物の生命表は人間を対象とするものに準拠し、年齢階級 x に対する生存数 (l_x)、死亡数 (d_x)、死亡率 (q_x) および期待寿命 (平均余命) (e_x) の各項より成り、一定数の仔が出生後の時間の経過とともにどのように減少していくかを示している。

E. S. DEEVEY JR.³³⁾ は横軸に平均寿命からの百分率偏差 (平均寿命を 0, 出生点を -100 とした時間目盛り) をとり、縦軸に生存数の対数をとって描いた **生存曲線 survivorship curve** によって3つの基本型を示した (第3図)。このうちA型は人類を含む大型哺乳類に、B型は野鳥に、C型は魚類や水棲無脊椎動物に多くみられる生存型である。動物ではおおまかにみて産卵 (仔) 数の多いものほど初期死亡率は高い傾向がみられるが、このことは親による卵または仔の保護習性の発達と直接に関係し、動物の系統進化とも結びついている³⁴⁾。



第3図 生存曲線の3型

動物の増殖が密度に無関係に行なわれるときは、最初の密度を N_0 、 t 時間後の密度を N_t とすれば、 $dN/dt=rN$ 、 $N_t=N_0e^{rt}$ によって示される。 r は内的自然増殖率 intrinsic rate of natural increase とよばれる。年齢組成が時間とともに変化しなければ(安定年齢組成)、 r は $\int_0^{\infty} e^{-rx}l_xm_xdx=1$ を解いて得られるが、近似的には $r=(1/T)\log_e R_0$ 、 $R_0=\sum l_xm_x$ 、 $T=\sum l_xm_x x/\sum l_xm_x$ によって求められる³⁵⁾。 T は1世代の平均の長さ、 R_0 は最初の雌数に対する1世代経過後の雌数の比である。なお瞬間出生率を b 、瞬間死亡率を d とすれば $r=b-d$ 、 $\frac{1}{b}=\int_0^{\infty} e^{-rx}l_xdx$ 。

6. 個体群の増殖

a 制限された環境下での個体群の増殖 無制限の環境での増殖型式 $dN/dt=rN$ の r の代わりに、 $r-hN$ とおいて積分すれば、

$$N = \frac{r/h}{1 + \{(r/hN_0) - 1\}e^{-rt}}$$

この増殖曲線はロジスティック曲線 logistic curve とよばれる。これはもともと人口増加型式として考えられたものであるが (P. F. VERHULST, 1838, R. PEARL & L. REED, 1920)、動物でも一定環境で飼育したゾウリムシ *Paramecium* やシヨウジョウバエ *Drosophila* その他かなり多くの実験個体群の増殖のしかたがこれによく近似する³⁶⁾³⁷⁾。ただし、数種の昆虫類などの長期飼育の結果では、この増殖型式から予期される一定値 ($K=r/h$) の密度の平衡状態の代わりに、かなりの振幅をもった密度の振動があらわれている³⁸⁾³⁹⁾。その原

因のうちの重要なものとしては、世代の重なり合いが十分でない場合の個体発育の初期と後期での密度効果 density effect の相違が考えられている。

b 種間の競争 同一食物，同一空間に対して2種の間に競争が行なわれる場合に，ロジスティック型の増殖を前提とし，

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - (N_2 + \beta N_1)}{K_2}$$

の関係を仮定すれば，平衡状態の成立に対する次の4つの条件が導かれる⁴⁰⁾。

$$\alpha/K_1 < 1/K_2, \quad \beta/K_2 < 1/K_1 \quad (6.1)$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_1 = \frac{K_1 - \alpha K_2}{1 - \alpha\beta}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N_2 = \frac{K_2 - \beta K_1}{1 - \alpha\beta}$$

$$\alpha/K_1 < 1/K_2, \quad \beta/K_2 > 1/K_1 \quad (6.2)$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_1 = K_1, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N_2 = 0$$

$$\alpha/K_1 > 1/K_2, \quad \beta/K_2 < 1/K_1 \quad (6.3)$$

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

$$\alpha/K_1 > 1/K_2, \quad \beta/K_2 > 1/K_1. \quad (6.4)$$

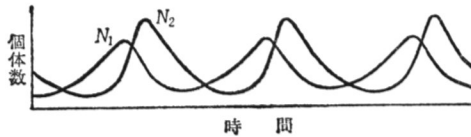
式(6.2)，式(6.3)は両種が同じ生態的地位 niche をもつ場合，式(6.1)は生活のしかた(摂食習性，住み場所の選好など)が等しくない場合である。式(6.4)はそれぞれの種がその種自身よりも他種の増殖を妨げる場合であるが，この結果は主として最初の個体群密度の高低によって定まる。A. C. CROMBIE⁴¹⁾⁴²⁾，T. PARK その他⁴³⁾は数種の貯穀害虫を用いて，これら4つの場合が実際におこることを実験的に確かめている。ただし実験によって得た数値はかならずしも理論値とよい一致を示さず，また式で示された密度効果以外の原因によっても同様な結果が生ずることのある点などについて，まだ問題は多く残されている。

c 食うもの食われるものの関係 2種が食う食われる関係にある場合の互いの密度の消長に対して，A. J. LOTKA⁴⁴⁾，V. VOLTERRA⁴⁵⁾は次の関係を想定した。

$$dN_1/dt = (r_1 - \alpha N_2)N_1$$

$$dN_2/dt = (k'\alpha N_1 - d_2)N_2$$

N_1 はえさ動物、 N_2 は捕食者の個体数、 r_1 はえさ動物の自然増殖率、 d_2 は捕食者のえさのない場合の死亡率である。これを解いて得られる両者の個体数は、 $2\pi/\sqrt{r_1 d_2}$ を周期とする規則的な振動を示す(第4図)。



第4図 食う食われる関係による両種の密度の消長

なお寄生昆虫と寄生バチとの間の相互作用の場合のように、世代の重なり合いが不連続な場合に対して A. J. NICHOLSON と V. A. BAILEY は次の式を提唱した。

$$H_{n+1} = fH_n e^{-aP_n}, \quad P_{n+1} = fH_n - H_{n+1}$$

P_n と H_n はそれぞれ第 n 世代の寄生バチとその寄主の密度、 f は寄主の増殖率。ただし、この式には寄主個体群の増殖に対する自身の密度の影響が考慮されていない点に問題がある。内田俊郎⁴⁶⁾ は、アズキゾウムシ *Callosobruchus chinensis* とその寄生バチの間の相互作用だけで、長期にわたる両種の密度の周期的変動をおこさせる実験に成功したが、この場合にも寄主の密度効果が両種の消長に影響することが明らかにされている。

上記の理論式で示されている食う食われる関係による密度の消長は、自然状態では一般に明瞭にあらわれていない。式の仮定にかなりの不自然さがあることとともに、自然における食物関係は普通複雑に組み合わせられており、捕食者を食う上位の捕食者が存在するとともに、数種のえさ動物が同一捕食者に、また同一のえさ動物が数種の捕食者に食われる関係が存在することなどが大きな原因となっているものと考えられる。ただし動物の種類が少ない北方寒冷地域、たとえばカナダの毛皮獣では、肉食獣、草食獣ともに明瞭な個体数消長の周期性がみられており、これには両者の相互作用が大きい役割を演じているものと考えられている³⁴⁾。

7. 群 集

a 群集構造 動物では群集を構成する各種個体群を結ぶもっとも重要な鎖は食物関係である。C. ELTON⁴⁷⁾ は食物連鎖 food chain の下位の動物ほど個体数が大きく、上位のものほど個体数が小さいという員数ピラミッド pyramid of numbers 関係の存在にはじめて着目し、今日ではこれの重要性が広く認められている。しかし多くの陸上群集それぞれの構造はかならずしも単純な一つのピラミッド構成を成しているものではないという考え方も一方ではあらわれている。

すなわち群集を構成する動物群をいくつかの生活形グループ（たとえば大型哺乳類グループ、無脊椎動物グループなど）に分けた場合、各生活形グループ内で植物を基盤とする員数ピラミッドが成立するとともに、また各生活形グループ間にも員数ピラミッド関係が存在するという考え方である²³⁾。ただしピラミッドを構成する各階層の個体群の間の数量的関係はまだ数学的には取り扱われていない。

比較的近似した生活形の動物の間の種数と個体数との関係については、いくつかの法則化の試みがみられる。元村の等比級数則、FISHER, WILLIAMS の対数級数則、PRESTON の対数正規則、BRIAN の負の二項分布則などがこれであるが⁴⁸⁾、これらのうち、もっとも一般性の大きいものは、PRESTON の対数正規則であろうと考えられる。ただしいずれの法則にしても、その成立の基盤としての生物学的根拠に乏しく、現在においてはすべて経験法則として認められるにすぎない。なお、群集内の属数と種数との間にも対数級数則が成立することが知られているが⁴⁹⁾、森下⁵⁰⁾は平面上に偶然的に分布する点のうち、一定距離内で隣接するものをグループにまとめることによって、この法則と近似の関係を見いだした。ただし、たとえ経験法則であるにせよ、関数関係として群集を把握することは、もしそれに一般性が認められるならば、群集相互の比較を行なう場合に有効性を発揮するものと考えられる。

b 群集の比較 2つの群集から得たサンプルをもとにして両者間の類似度を求める方法は数多く行なわれている。動物では各種についての密度の比率の差を基準とする方法が多く採用されているが、そのうち比較的密度の大小による影響の少ない類似度指数としては次の C_i -指数がある¹¹⁾。

$$C_{\lambda} = \frac{2\sum n_1 n_2}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_1 N_2}$$

$$\lambda_1 = \frac{\sum n_1 (n_1 - 1)}{N_1 (N_1 - 1)}, \quad \lambda_2 = \frac{\sum n_2 (n_2 - 1)}{N_2 (N_2 - 1)}$$

ここに、 n_1, n_2 はサンプル 1 および 2 のなかの各種個体数、 $N_1 = \sum n_1$, $N_2 = \sum n_2$ である。

$1/\lambda = \beta$ とおけば、 β は散布指数として群集構造の複雑さの指標とすることができる。もし群集構造が対数級数則に従っているなら $\beta = \alpha + 1$ である⁵¹⁾。

理想的な群集比較法としては、各種動物の生態的地位、重量、生産力などをすべて考慮した方法が望ましいが、現状はその域にはまだ達していない。

参 考 文 献

- 1) SKELLAM, J. G., "Studies in statistical ecology. I. Spatial pattern." *Biometrika*, vol. 39, 1952, pp. 346—362.
- 2) MOORE, P. G., "Spacing in plant populations." *Ecol.*, vol. 35, 1954, pp. 222—227.
- 3) MORISITA, M., "Estimation of population density by spacing method." *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, vol. 1, 1954, pp. 187—197. [本書95—105頁に収録, 「間隔法による個体群密度の推定」].
- 4) THOMPSON, H. R., "Distribution of distance to n -th neighbour in a population of randomly distributed individuals." *Ecol.*, vol. 37, 1956, pp. 391—394.
- 5) MORISITA, M., "Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns." *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, vol. 2, 1959, pp. 215—235. [本書147—167頁に収録, 「個体の散布度の測定と分布様式の解析」].
- 6) TORII, T., "The stochastic approach in field population ecology." *Jap. Soc. Prom. Sci.*, Tokyo, 1956, pp. 1—277.
- 7) 鳥居西蔵「昆虫集団の pattern とその見わけ方」. 細川隆英ほか編『新編生態学汎論』養賢堂, 1960, pp. 375—435.
- 8) DICE, L. R., "Measures of the amount of ecologic association between species." *Ecol.*, vol. 26, 1945, pp. 297—302.
- 9) WHITTAKER, R. H., "A study of summer foliage communities in the Great Smoky Mountains." *Ecol. Monogr.*, vol. 22, 1952, pp. 1—44.
- 10) BRAY, J. R., "A study of mutual occurrence of plant species." *Ecol.*, vol. 37, 1956, pp. 21—28.
- 11) MORISITA, M., "Measuring of interspecific association and similarity between communities." *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, vol. 3, 1959, pp. 65—80. [本書459—475頁に収録, 「種間の連関度と群集類似度の測定」].
- 12) COLE, LAMONT C., "The measurement of interspecific association." *Ecol.*, vol. 39, 1949, pp. 411—424.
- 13) DE VRIES, D. M., "Constellation of frequent herbage plants based on their correlation in occurrence." *Vegetatio*, vol. 5, 1954, pp. 105—111.

- 14) 河野達郎「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』 vol. 2, 1953, pp. 85—94.
- 15) WEBSTER, A. P. & DE COURSEY, J. D., "The catch curve of insects." *Ann. Ent. Soc. Amer.*, vol. 47, 1954, pp. 178—189.
- 16) OAKLAND, G. B., "An application of sequential analysis to whitefish sampling." *Biometrics*, vol. 6, 1950, pp. 59—67.
- 17) MORRIS, R. F., "A sequential sampling technique for spruce budworm egg surveys." *Canad. J. Zool.*, vol. 32, 1954, pp. 302—313.
- 18) MILLER, C. A., "A technique for assessing spruce budworm larval mortality caused by parasites." *Canad. J. Zool.*, vol. 33, 1955, pp. 5—17.
- 19) 森下正明「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* vol. 7, 1957, pp. 134—144. [本書127—146頁に収録].
- 20) 森下正明「運動性の大きい動物の密度調査に対する框法の適用」『生態学研究』 vol. 7, 1941, pp. 63—73. [本書81—94頁に収録].
- 21) HAYNE, D. W., "Two methods for estimating population from trapping records." *J. Mammalogy.*, vol. 30, 1949, pp. 399—411.
- 22) LESLIE, P. H. & DAVIS, D. H. S., "An attempt to determine the absolute number of rats on a given area." *J. Anim. Ecol.*, vol. 8, 1939, pp. 94—113.
- 23) 森下正明「動物の個体群」宮地伝三郎ほか『動物生態学』朝倉書店, 1961, pp. 163—262. [本書303—422頁に収録].
- 24) LINCOLN, F. C., "Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns." *U.S. Dept. Agric. Circ.*, no. 118, 1930, pp. 1—4.
- 25) SCHNABEL, Z. E., "The estimation of the total fish population of a lake." *Amer. Math. Mon.*, vol. 45, 1938, pp. 348—350.
- 26) 吉原友吉「生物資源量の推定法」『日本生態学会誌』 vol. 4, 1955, pp. 177—182; vol. 5, pp. 37—41.
- 27) JACKSON, C. H. N., "The analysis of an animal population." *J. Anim. Ecol.*, vol. 8, 1939, pp. 238—246.
- 28) DOWDESWELL, W. H., FIMHER, R. A. & FORD, E. B., "The quantitative study of populations in the Lepidoptera I, *Polyommatus icarus* ROTT." *Ann. Eug.*, vol. 10, 1940, pp. 123—136.
- 29) FISHER, R. A. & FORD, E. B., "The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth, *Panaxia dominula* L." *Heredity*, vol. 1, 1947, pp. 143—174.
- 30) LESLIE, P. H., "The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. II. The estimation of total numbers." *Biometrika*, vol. 39, 1952, pp. 363—388.
- 31) 吉原友吉『個体群の生残及び死亡現象』水産増殖叢書, no. 7, 1954.
- 32) 森下正明・田中亮「ネズミ個体数推定における諸問題」日本生態学会第8回大会(京都)講演, 1961.
- 33) DEEVEY, E. S., JR., "Life tables for natural populations of animals." *Quart. Rev. Biol.*, vol. 22, 1947, pp. 283—314.
- 34) 伊藤嘉昭『比較生態学』岩波書店, 1959.
- 35) ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C., *The distribution and abundance of animals*. Chicago 1954.
- 36) PEARL, R., "The growth of populations." *Quart. Rev. Biol.*, vol. 2, 1927, pp. 532—548.
- 37) GAUSE, G. F., *The struggle for existence*. Baltimore 1934.

- 38) UTIDA, S., "Studies on experimental population of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* L. I. The effect of population density on the progeny populations." *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.*, vol. 48, 1941, pp. 1—30.
- 39) PARK, T., "The laboratory population as a test of a comprehensive ecological system." *Quart. Rev. Biol.*, vol. 16, 1941, pp. 274—293, 440—461.
- 40) GAUSE, G. F., "Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie." *Actualités Scientifiques et Industrielles*, no. 277, 1935.
- 41) GROMBIE, A. C., "On competition between different species of graminivorous insects." *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, vol. 132, 1945, pp. 362—395.
- 42) CROMBIE, A. C., "Further experiments of insect competition." *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, vol. 133, 1946, pp. 76—109.
- 43) PARK, T., GREGG, E. V. & LUTHERMAN, C. Z., "Studies in population physiology X, Interspecific competition in populations of granary beetles." *Physiol. Zool.*, vol. 14, 1941, pp. 395—430.
- 44) LOTKA, A. J., *Elements of physical biology*. Baltimore 1925.
- 45) VOLTERRA, V., "Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi." *Mem. Accad. Lincei, Ser. 6*, vol. 2, 1926, pp. 31—113.
- 46) 内田俊郎「動物個体群の実験的研究」生物学の進歩 第4集, 1949, pp. 61—120.
- 47) ELTON, C., *Animal ecology*. London 1927.
- 48) 篠崎吉郎「等比級数則に関する諸問題」『生理生態』vol. 6, 1955, pp. 127—144.
- 49) WILLIAMS, C. B., "The generic relations of species in small ecological communities." *J. Anim. Ecol.*, vol. 16, 1947, pp. 11—18.
- 50) 森下正明「属数と種数の関係について」『生理生態』vol. 6, 1955, pp. 118—126. [本書 441—457頁に収録].
- 51) SIMPSON, E. H., "Measurement of diversity." *Nature*, vol. 163, 1949, pp. 638.

* 本篇は『現代統計学大辞典』（中山伊知郎編）中の「V. 諸科学における特殊方法 3. 生物統計」の一部として書かれたものである。