

序 言

現在地球上に生活する種々の動物の示す多彩な社会形態を見る時、われわれは次の二つの問いかけを行なわずにはいられない。すなわち、どのような筋道を経てそのような社会の発達が行なわれたかというのがその一つであり、どのような生活上の要請がそのような発達をもたらすにいたったかというのが他の一つである。私がこの分冊でおもに取り上げてみたいと考えたのは後者の問題である。

もともと動物社会学の専門家でもない私が、この分冊の執筆を引き受けざるを得なくなった時、正直なところどうせ不勉強のままで書かなければならないのなら、上記二つの問題のうち今まで教科書に書かれることの比較的少なかった後者の問題について、私なりの考え方を勝手気ままに書いてみようかという、いささか無責任な気持がはたらいていたことは否定できない。しかし「講座」のなかの1分冊である以上、独断的な議論だけで終始するわけにもいかず、さりとおびたしい文献の山を一通りこなして首尾整った動物社会学概論にしようなどというのは、私の力からすれば所詮夢物語である。あれこれ迷った上の妥協の産物として、中途半端な形でできあがったのが本書である。読者には申しわけないけれどもこれは私自身のこれからの動物社会学勉強のためにつくった覚え書とでもいった方がよいかもかもしれない。

本書に加える予定でいながら、遅筆のせいで時間的余裕を失い、心急くままに省略せざるを得なかった項目や問題も多い。群れと「家族」との関係やなわばり制と順位制との関係、あるいは種間のなわばりの問題などがこのなかにはいり、また個々の問題で各所に分散して記述したものを後で総括するつもりで果たせなかったものもいくつかある。その上全体のまとめともなるべき第5章において、社会組織の発達に対する生態学的見地からの考察が不十分なまま終

2 序 言

わったのが心残りである。将来、機会があればこれらを補ってもう少しましな覚え書にしたいと考えている。なお第2章の大部分を占める数学的取り扱い、本講座の姉妹講座として後から発足した生態学研究法講座にまわすべきであったかもしれない。

本稿執筆に当たって友人 三戸 博氏（京都市在住）は同氏の計算による間隔法に関する未発表の式の掲載を許可された。また京都大学理学部 動物生態学研究室の方々からは文献について種々の御教示を受け、また内容について色々の御意見を頂いた。これらの方々の御好意に対して心から御礼申し上げる。なお遅筆のため刊行が遅れ、共立出版には大変御迷惑をおかけした。辛棒強く待って頂いた同出版の 若井 寛氏、西川代木氏に深くお礼とともにお詫びを申し上げます。

1976年10月

森 下 正 明

目 次

第1章 社会とは	1
1.1 「社会」についての考え方	1
1.2 超個体と社会	4
1.3 個体群と社会	7
参考文献	10
第2章 社会関係Ⅰ——個体間の誘引と反発——	12
2.1 社会関係について	12
2.2 個体間関係の基本形式	13
2.3 誘引性、反発性の判定と量的測定	14
A. 誘引性、反発性の判定	14
B. 誘引性の量的測定（誘引度）	19
C. 反発性の量的測定（反発度）	29
D. 間おき集合の量的測定	36
参考文献	37
第3章 社会関係Ⅱ——群れ——	40
3.1 「群れ」についての考え方	40
3.2 群れの機能	44
3.3 群れ生活の発達	57
3.4 群れの内部組織	65
A. 順位制	65
B. 順位制の機能	76
C. リーダー制	78

第4章 社会関係Ⅲ——なわばり—— 88

4.1 なわばりとなわばり制——88

4.2 なわばり性——89

4.3 無脊椎動物のなわばり——91

4.4 無脊椎動物のなわばり——101

A. 魚類 101 B. 両生類 104

C. 爬虫類 105

4.5 鳥類のなわばり——108

A. なわばりの諸型 108

4.6 哺乳類——118

A. 哺乳類におけるなわばりと行動圏 118

B. 哺乳類におけるなわばりの諸型 119

4.7 なわばりの機能——131

参考文献 142

第5章 社会組織の発達と繁殖戦略 153

5.1 まえがき——153

5.2 群集構造と生活形グループ——153

5.3 各生活形グループにおける社会形態——155

A. 無脊椎動物 155 B. 変温脊椎動物 160

C. 鳥類 169 D. 哺乳類 176

5.4 まとめ——185

参考文献 187

索 引

第1章 社会とは

1.1 「社会」についての考え方

動物の社会という言葉は、人によって種々違った意味で用いられている。その一つは Deegener (1918) のように個体の集合によってつくられた集団によって社会を規定しようとするものであって、そのなかには個体の集合性にもとづく集団も、外部要因によって偶発的につくられた集団も含まれており、また同種個体の集団ばかりでなく異種個体の集団にいたるまで含まれている。これに対して Alverdes (1927) は、社会本能 (social instinct) によって集合したものだけが社会 (society) であるとし、外部要因によって偶発的に集合させられた集団は集合体 (association) と呼んで両者を区別した。燈火に集まる昆虫集団は集合体であり、アリのコロニーやサルの群れは社会である。「社会本能がなければ社会もない」というのが Alverdes の言葉である。このような社会本能の有無は種ごとに定まっているものと Alverdes は考えた。すなわち動物のなかには社会本能をもった社会性動物もあれば、社会本能をもたない単独性 (solitary) 動物もあり、後者の生活形態である単独生活は原始的な生活であり下等な動物に一般的であるのに対して、前者の生活形態である社会生活はより進んだ生活であって、昆虫や脊椎動物のように心理的にも神経構造からいってもある発達段階に達してはじめて現われるものであると彼は述べている。

集団現象をもって社会現象の特徴と考えるという立場では Alverdes と同じではあるが、集団現象は Alverdes の考えたものよりはるかに動物一般に見られる現象であり、したがって社会現象もひろく動物全般に認められることを主張したのは Allee (1931, '38) であった。彼は種々の動物についての実験的研究をもとにして集団をつくることによる個体維持あるいは種属保存に対する有利さを立証し、いわゆる「社会性動物」(social animal) でなくても、このような社会的協同を通じて社会の基盤がつけられることを主張した。

「社会」あるいは社会的現象をすべての動物に認めようというのは、じつは前世紀にすでに提出されている考えである。Espinas (1877) の動物社会学がこれであって、彼は「いかなる生物も単独に生活することはない」と主張し、原生動物から類人猿にいたる動物社会の進化史的な展開を試みたのである*。もちろん Espinas 以前にも動物の社会生活の観察や記録をまとめた業績はいくつか見いだされるけれども、Espinas のように組織的に、かつ人間の社会からの類推ではなく、社会生活が動物の世界において普遍的事実であることを進化論的立場から立証しようとしたものはなかった。この点からいって Espinas は動物社会学の創始者と呼んでよいであろう。これに対して、Espinas 以後50年を経て現われた上記 Deegener の社会学が単なる集団の形式的分類にとどまったことは動物社会学史上の退歩であると梯 (1936) は述べている。

すべての生物に社会を認めようという立場をさらに推し進め、独自の社会学を発展させたのは今西 (1940, '41, '49 a, '50) である。彼によれば社会とはそのなかでその構成員が生活する一つの共同体的な生活の場であり (今西, 1941), それは同種類の生物の個体とその働き合い (interaction) を通して成り立たせている一つの生活の organization である (今西, 1951)。働き合い方に違いがあれば、それに応じてこの organization にも違いが生ずるであろう。個体が集まって集団をつくるというのも一つの organization である一方、個体が分散して生活するというのも一つの organization のあり方である。したがって社会即集団といった Deegener 流の見方は捨て去るべきであって、すべての種はそれぞれの社会をつくっており、集団生活といい単独生活という違いはその社会の構成の違いにはかならない。Deegener や Allee のように、個体の集中が「社会的」というのは、それが個体維持および種属維持に有利であるからとするならば、分散している方がかえってその動物に有利である場合には分散もまた「社会的」といわなければならない。多くの下等動物が集中よりも分散を選んでいるのは個体間の働き合い方としてその方が彼らの個体維持あるいは種属維持に有利であるからに違いないであろう。社会というものは個体の

* 梯 (1936) による。

集中分散にかかわらず、すべての動物に認めなければならないというのが今西の考え方である。

今西の考え方の基盤には、この世界を構成している種々の生物の間の秩序についての構想がある。その秩序というのはそれぞれの種の社会間の秩序であって、それは同じ生活形の種社会同士（「同位社会」）の間で見られる地域分割から、異なった「同位社会」がこれと重なることによってつくる「複合同位社会」の諸形態にいたるまで、種社会から出発した生物の世界構造の秩序である（今西, 1941, '49b）。この構想を基盤とするならば、「社会」をつくる種、「社会」をつくらない種といった分け方は無意味であるばかりかむしろ混乱のもとになるという今西の考え方が生まれたのは必然ともいえる。

集中分散といった生活形態の違いにとらわれず、すべての種に社会を認めるべきであるという今西の主張は、わが国の多くの動物社会研究者の共感を呼んだ（伊藤, 1959; 朝日, 1959; 坂上, 1970; 伊谷, 1972; 吉川, 1973）。もっともわが国でも一部においては渋谷（1961）のように、社会を生活様式の一つであるとし、同類性・相互依存・協同・集団性などの属性にもとづく諸関係の総和からなる統合された一つの生活体が社会であるとするいわば人間社会との類似性に社会の基準を求める立場をとるもの、あるいは伊藤正春（1958）のように、社会とはそのメンバーが分業を通じ超个体化の方向に進むことによって最適の高い生態密度を保持する方向に適応した生活のオーガニゼーションであると考えられるし、また欧米においては、Alverdes よりも定義の範囲をひろげながらもなおその伝統をひきつぎ、個体間の誘引にもとづく集団をもって社会的集団と見なす考え方（Grassé, 1952; LeMasne, 1952）や、さらに伊藤正春の場合のごとく Allee の考えをもとり入れて協同性によって組織された集団として社会を規定しようとする考え方（Kalmus, 1965; Wilson, 1971, '75）がなお根強くつづいている。

以上のように現在においても「社会」の認め方に種々異なった見解が存在するが、本書においてはすべての種がそれぞれの社会をつくっているという今西

の考え方を支持するものである。もともと、どのような生物においてもその進化の歴史は、その種をとりまく生物学的あるいは無生物的環境との相互関係の下で自らを発展させようとするそれぞれの種の「努力」の結果を示すものであるが、この努力はその種全体としての増殖発展の実現に向かっての努力である。一部の個体が犠牲になるとしてもこれによってその種全体としての増殖発展が保証されるならば、その種の生き方はそれを可能にする方向に向かって進化するのであろう。そして種全体としての生き方というのは、一面において個体としてもつ体制や生理的諸性質などによって制約されながら、他面、個体間の相互関係を通じての環境との結びつきの下に営まれているのである。このような個体間関係を社会的関係と呼ぶならば、すべての種はその内部でそれぞれ独自の社会的関係を維持しあるいはこれを発展させながら、これを通じて自らの維持発展の道を求めているといわなければならない。この意味では自然におけるどの生物個体一つを見てもそれは社会的存在であると考えべきである。

1.2 超個体と社会

これまでに動物の「社会」という時、典型的な例としてしばしばとり上げられてきたものにいわゆる「社会性」昆虫の「社会」がある。Wheeler (1923, '28) は 30 の異なった科または亜科に属する昆虫において、それぞれ独立に「社会性」(social) または「亜社会性」(subsocial) 習性が発達してきていることを認めたが、これらの「社会」はすべて両親または受精した母親とその子供たちから成り立った「家族」的集団であって、2世代にわたるその構成員が、多少とも親密な協力的な一団となって生活しているものであった。これに対して今西 (1951) は次のように述べている。すなわち Wheeler には、一つの集中である家族が社会として目にとまっても、こうした家族の一つ一つが分散することによって成り立たせているところの、したがってこうした家族がその構成単位となっているところの、より普遍的な同種類の生物の社会というもの存在に気づいていなかったのではないかと。今西の考えによれば、アリや

ミツバチでは女王と worker がそろふことによってはじめて自身を養いかつ子孫をつくる能力をもつものであり、このような能力の具備という点では、女王と worker を含んだ一つのコロニーが単独性動物の1匹のメスに相当することになる。今西は種社会をスペシア (specia) と呼び、スペシアを構成する個体の一つ一つをスペシオン (specion) と名づけたが (今西, 1950), アリやミツバチでは一つのコロニーが一つのスペシオンに相当し、これらのコロニー全体で構成される種の社会がスペシアであるとした。ただしスペシオンに相当するとはいうものの一つのコロニーは多数の個体から構成されている側面は無視できないため、これらコロニーを単独性動物の個体と区別して「超個体的個体」と呼んだが* (今西, 1951), 後に超個体的個体の社会学的用語としてゼニア (genia) という言葉を提唱し、ゼニアを構成する個体の一つ一つをゼニオン (genion) と名づけた (今西, 1959)。すなわちゼニアはスペシオンの特殊形態であり、スペシア自体の変化ではない。Wheeler の「社会学」はスペシオン段階としての家族形態の進化をとり扱ったものであるというのが今西の考えである。坂上 (1970) はこの考えに賛同しながら、ただしゼニオンに対してはむしろ individuoid と呼ぶことを提案している。

上記の考え方は、いわゆる「社会性」昆虫の社会学的研究としては二つの側面が必要であることを明らかにしているものである。一つはゼニアの出現過程およびゼニア自体の構造の発展を研究する側面であり、他の一つはゼニア同士の間相互関係やその組織をとり扱う側面である。この二つの側面の統一によって「社会性」昆虫の種社会の正しい理解がはじめて可能になるのにかかわらず、従来の「昆虫社会学」においては、ゼニアの発展形態にのみ注目する傾向が強かったのはいわば片手落ちともいふべきであった。

ところが今西は「社会性」昆虫においても1匹のオスはそれ自体で一つのスペシオンであるとしているが、坂上 (1970) は、スズメバチではこれでよいとしても、ミツバチになればオスは単独では自己維持の能力を欠いているため、スペシオンの定義には合致せず、したがってまたスペシオンとしてのオスと同

* Emerson (1939) もよく統合された社会性昆虫のコロニーに対して、超個体 (superorganism) あるいは超個体的個体 (superorganismic individual) という呼名を与えている。ただし彼の超個体の考え方は、単位組織体としての統合の側面だけに重点が置かれていて、今西のようにスペシオンとゼニオンの地位の違いといった社会学的な問題をとり上げているものではない。

格のものとしてつくられたゼニア（女王+ハタラキバチ）という言葉も実質的な意義を失ってくるという問題点を指摘した。しかもこのような問題のほかにも、ゼニアとスペシオンとの関係のなかには今西の考えそのままでは簡単に割り切りがたい場合が見いだされる。アシナガバチではメスバチが死んだあとハタラキバチが産卵し、これからオスバチが羽化する。吉川（1973）はこのことはゼニオンであったハタラキバチが、スペシオンに切り換えられるものと考えた。しかし次のアミメアリ（*Pristomyrmex pungens*）の場合になると問題はもう少し複雑である。このアリはわが国では本州以南の暖地にごく普通に見られ、コロニーの成員の数もきわめて多いが、正常メスが見いだされたコロニーは1例もなく、オスもまた発見されたことがない。繁殖はすべてハタラキアリの産卵によって行なわれていると考えられているのである*（寺西，1929）。そうするとこのアリの各ハタラキアリは個体維持と種族維持の両機能を合わせてもっていることになり、今西の定義をそのまま用いれば各ハタラキアリがスペシオンに当たることになる。しかしこのアリの場合は、もともとは存在していたに違いない正常メスがいつの時代からか消失し、これに代わってハタラキアリが産卵を行なうようになったけれども、それにもかかわらずもとのゼニオンとしてのハタラキアリ同士の結合がそのまま持続されてコロニーとしてのまとまりを保ち、コロニーを離れての単独生活は事実上不可能になっていると見られるのである。この意味ではこのアリのコロニーには、現在でもゼニアとしての性格を持続しているものと考えられる。後章で述べるように今西は組織づけられたスペシオンの群れをオイキア（oikia）と呼んだが、もしアミメアリのコロニーに対してオイキアの地位を与えるならば、一般のアリのコロニーがゼニアであるのに比べて、不均衡のそしりをまぬがれないことになる。このような矛盾が生ずるのは、そもそもゼニアはスペシオンとまったく同格でなければならないという考え方にとらわれすぎているからであると思われる。もともと超個体的個体というのもその進化の歴史をさかのぼれば、同じ能力をもったスペシオン同士（たとえそれらの間に母と娘たちという関係がたどられようとも）

* ハタラキアリが、ハタラキアリまたはメスとなる卵を産む例は、*Oecophylla longinoda* やシリアゲアリ属（*Crematogaster*）の数種についても知られており、また女王を失ったケープミツバチ（*Apis mellifica capensis*）のコロニーではハタラキバチの産卵によってハタラキバチや女王がつくられることが知られている（Wilson, 1971）。

の共存からはじまり、その間にカスト分化が行なわれるにいたって超個体的個体化という転化が成しとげられたに違いないのである。もっとも今西は、反発的關係にあるべきメス同士の間、このような共存が可能になったのは、「危機」における栄養不足によって生じた不妊の娘たちとの共存を母が許容したのが出発点であったのであろうと考えたが(今西, 1951), 坂上(1970)はいくつかのハナバチ類の実例からカスト分化に先行する等能個体の相互交渉を通じて結ばれた集団の存在を認め、これをパラオイキア (paraokia) と名づけた。そしてパラオイキアの構成要素であるスペシオンが自らを脱個体化 = despecionize してゼニオンになり下がることによって、パラオイキアもスペシオンと同格のゼニアに転落するという見方を提示した*。この過程から考えるならば、完全に despecionize されたゼニオンによって構成されるゼニアはまさに1個のスペシオンに相当するとはいえ、この方向への進化の過程においては当然不完全な despecionize の段階の存在が考えられるところである。ハタラキバチあるいはハタラキアリとして生まれながらも条件に応じて産卵も可能であるというのは、despecionize の程度が完全でないことを示すにほかならない。同じくゼニアと呼ばれても、要素個体の despecionize の程度すなわちカスト分化の程度を異にするものがあり得ると考えるならば、ゼニアの格づけとしても、スペシオンとまったく同格のものからパラオイキアに近いものまで、幅広い範囲をとり得るものとする方が、より現実に則した見方になり得るものと思われる。超個体的個体化はいわば集団の個体化である。もとの集団に見られた性質がどの程度まで残存し、集団自体がどの程度まで個体化しているか、そしてそれら各段階は各スペシアをとりまく他種生物との関係において種の維持発展のためのどのような役割を果たしているかというところに、動物社会学としての基本的な問題があるものと考えるのである。

1.3 個体群と社会

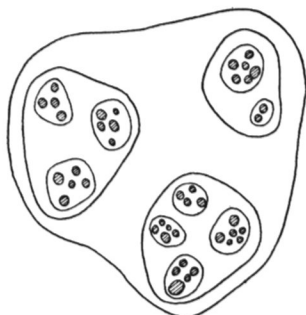
一般にどの種の動物でもその分布状態は、その種の地理的分布範囲のなかに

* Michener (1969) もハチ類の「社会性」の発達には、母娘成虫の共存からカスト分化へと進む道と、同一世代のメスたちによる共同巣の利用からカスト分化へと進む道との二つのルートがあることを述べている。

一様にひろがっているものではなく、適当なすみ場所の分布状態やその種の特性に応じて大なり小なりの個体群に分かれて生活している。それぞれの個体群はある程度まで他の個体群から独立した独自の個体数変動、独自の発展や衰退の運動を示すことによって相互に区別される(森下, 1961)。このことは、各種動物の生活は具体的にはそれぞれ多くの個体群を単位として営まれていることを意味し、種の発展衰退の運動というのも、それぞれの個体群の興亡の総和として把握されることを示すものである。ただし生活の単位とはいっても各個体群はかならずしも閉鎖的な完全独立な単位ではなく、互いに密度の影響を受け合いつつ、ある程度個体の連絡交流を行なっているところの、いわばルーズは独立を保った半閉鎖的な単位である。それではこのような生活の単位としての個体群と前に述べたスペシア(種社会)とはどのように結びつくものであるか。

もともと今西がすべての種はそれぞれの社会をもつと考えたゆえんは、どのような種であろうと、同種の個体は互いに同種としての認め合い、働き合いを通じて、そこに一つの共同体的な生活の場をつくっているという認識から出発している。同じ生活形に属する同種の個体の集まりはこのような働き合いの場であり、それによってその種の生活がつくり出される社会である(今西, 1940)。この意味では一つの個体群はそれ自体一つの社会であるといえることができる。ただしこの社会は種社会全体から見れば部分的な地域社会ともいうべきであり、これら部分的な地域社会の総合が全体としての種社会を構成するといえることができる。今西はスペシアの構造を直接スペシオンによって支えられるもの、およびスペシオンの集団であるオイキアによって支えられるものという縦の関係だけから見たけれども、実はスペシア自体は多くの地域スペシアとして

横に分割されており、それぞれのスペシオンまたはオイキアは直接的にはそれぞれの地域スペシアの構成員としてこれを支えることによって、間接的にスペシア全体の構成に参与しているといわなければならないであろう。



- 小地域個体群
- 中・大地域個体群

図 1.1 個体群分布の段階構造 (森下, 1961)

森下 (1961) は個体群の空間的構造として、いくつかの小地域個体群が多少なりともまとまって中地域個体群を構成し、さらにいくつかの中地域個体群はまとまって大地域個体群を構成するという段階的構造を考えた (図 1.1)。この構造は上に述べた見方からすれば同時に地域スペシアの構造でもある。一つの溪流の一つの早瀬にすむウエノヒラタカゲロウ (*Epeorus uenoi*) 個体群は、その早瀬において一つの社会をつくっているが、この社会はその川全体としてのウエノヒラタカゲロウ社会から見れば一つの小地域社会であり、またこの川全体としてのウエノヒラタカゲロウ社会は日本全体から見れば一つの地域社会である。

同じスペシアに属しながらも地域社会を異にすることによって社会としての性格にかなりの違いが見られる場合がある。川那部によれば沖繩のアユ (*Plecoglossus altivelis*) のなわばりは本州のものに比べて不安定であり、他個体のなわばり内への侵入に対する許容度は高い。またこの沖繩のアユはボウズハゼ (*Sicyopterus japonicus*) に対してきわめて攻撃的であるのに、宮崎のアユがボウズハゼを追うのは稀れである (川那部, 1972)。なおアユでは同じ地域の社会であってもその内部の個体間関係は、個体群密度のいかんによって著しく影響されることが知られている。密度の低い年には定住してなわばりを確保する個体がふえるのに対して、密度の高い年にはほとんどの個体が群れ行動をとる (川那部, 1957)。このように年によって社会構造に違いが生ずるということは、一面において同じ年でも密度を異にする地域個体群同士の間では、社会構造もまた異なるであろうことを示すものである。川那部は同じ年、同じ川のなかでも隣り合った二つの河床のアユ小地域社会の間で、一方ではなわばり構造が成立するのに他方では成立しないという観察例を述べ、これはそれぞれの場所の餌場または休み場としての価値と、他個体の侵入からその場所を防衛するのに役立つ地形の閉鎖性との関係で決定されるものと考えた (川那部, 1970)。

以上のような地域社会間、あるいは地域社会内の社会関係の変異性の存在は全体社会としてのスペシアを否定するものではなく、むしろこのような変異性

を含んだものとしてスペシアを理解すべきであることを示している。そして、このようにスペシアに内在する変異性こそ、スペシア自体の発展の結果であると同時にまた新しい発展への契機ともなるものと考えられる。スペシオンとスペシアとの関係は地域社会という空間的単位を媒介とすることによって、はじめて具体的にとらえることができるのである。

参考文献

- Allee, W. C. : Animal aggregations. A study in general sociology. Chicago (1931).
Allee, W. C. : The social life of animals. New York (1938).
Alverdes, F. : Social life in the animal world. London (1927).
朝日 稔 : 脊椎動物の社会構造. 生物科学, 11, 24-31 (1959).
Deegener, P. : Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreich. Berlin (1918).
Emerson, A. E. : Social coordination and the superorganism. *Amer. Midl. Nat.*, 21, 182-209 (1939).
Espinas, A. V. : Des sociétés animales. Paris (1877).
Grassé, P. P. : Le fait social : ses critères biologiques, ses limites. "Structure et physiologie des sociétés animales." Colloques internationaux, no. 34. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 7-17 (1952).
今西錦司 : 動物の社会. あきつ, 2, 93-116 (1940).
今西錦司 : 生物の世界. 弘文堂 (教養文庫), (1941).
今西錦司 : 動物学者の社会学. 生物科学, 1, 224-225 (1949a).
今西錦司 : 生物社会の論理. 毎日新聞社 (1949b).
今西錦司 : 半野生馬の社会生活—Specia, specion および oikia, oikion の提唱—. 民科理論生物学研究会編「生物の集団と環境」(岩波書店), 1-9 (1950).
今西錦司 : 人間以前の社会. 岩波書店 (岩波新書), (1951).
今西錦司 : 社会と個体・社会進化と個体進化. 今西錦司編「動物の社会と個体」(岩波書店), 1-15 (1959).
伊谷純一郎 : 霊長類の社会構造. 生態学講座 2. 共立出版 (1972).
伊藤正春 : 昆虫社会学. 陸水社, 東京 (1958).
伊藤嘉昭 : 比較生態学. 岩波書店 (1959).
岩田久二雄 : 本能の進化. 蜂の比較習性学的研究. 真野書店, 大和市 (1971).
梯 明秀 : 社会起源論. 三笠書房 (唯物論全書) (1936).

- Kalmus, H. : Origines and general features. "Social organization of animal communities. (ed.) P. E. Ellis" (*Symposia of the Zoological Society of London*, 14, 1963), 1-12 (1965).
- 川那部浩哉 : アユの社会構造と生産—生息密度と関連づけて—。日生態会誌, 7, 131-133 (1957).
- 川那部浩哉 : アユの社会構造と生産Ⅱ—15年間の変化をみて—。日生態会誌, 20, 141-151 (1970).
- 川那部浩哉 : アユの社会構造の進化史的意義について。付。分布南限における社会構造。日生態会誌, 22, 141-149 (1972).
- Le Masne, G. : Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés. "Structure et physiologie des sociétés animales." Colloques internationaux, 34, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 19-70 (1952).
- Michener, C. D. : Comparative social behavior of bees. *Ann. Rev. Entom.* 14, 299-342 (1969).
- 森下正明 : 動物の個体群。宮地ほか「動物生態学」, 朝倉書店, 163-262 (1961).
- 坂上昭一 : ミツバチのたどったみち。思索社 (1970).
- 渋谷寿夫 : 生活様式と社会類型。宮地ほか「動物生態学」, 朝倉書店, 144-162 (1961).
- 寺西 暢 : 日本産蟻類の習性と分布 (二)。動物学雑誌, 41 (1929).
- Wheeler, W. M. : Social life among the insects. New York (1923). (渋谷谷寿夫訳「昆虫の社会生活」, 創元社, 1941).
- Wheeler, W. M. : The social insects. London (1928).
- Wilson, E. O. : The insect societies. Cambridge (1971).
- Wilson, E. O. : Sociobiology. The new synthesis. Cambridge (1975).
- 吉川公雄 : 社会性昆虫。生態学講座, 12. 共立出版 (1973).

第2章 社会関係 I ——個体間の誘引と反発——

2.1 社会関係について

前章で述べたようにどのような生物にせよ、ある個体の生活は多かれ少なかれ同種の他の個体の生活とふれ合い影響し合いながら営まれているといえる。Allee (1931) が実験的に確かめたように、個体が単独にいる場合と集団をつくっている場合とで、生理作用や行動などに相違を生ずるといった、いわば直接的な相互刺激による影響ばかりでなく、食物や生活空間の問題一つをとっても、1個体の生活維持のための食物消費や活動空間の占有は、必然的に他個体にとっての食物や空間の減少と結びつくものである。もちろん個体当たりの食物量や空間の大きさが、個体の要求量をはるかに超えて大きい場合はその影響は微々たるものであるにせよ、個体群密度が食物供給量や利用可能空間に対して相対的に大きくなってくれば、個体間関係には何らかの形の緊張をもたらさずにはおかないであろう。各個体の排出する代謝産物の問題についても同じことがいえる。このような種社会内の直接間接の個体間関係は総体的に社会関係と呼ぶことができる。

社会関係を広義に解釈すれば、同種個体間関係ばかりでなく異種個体間関係にまでひろげることができる。しかし社会とは同種個体によってつくられるオーガニゼーションであるという今西 (1951) の定義に従えば、社会関係とはそのオーガニゼーションを成り立たせている諸関係にはかならないから、少なくとも原則的には、社会関係という用語は同種内の個体間関係に対して用いるのが適当であろう。

ところで、種社会あるいは地域社会としての種個体群のなかの分布、増殖、分散、生産過程などを含むすべての現象の基盤には個体間関係の関与が予想される以上、社会関係という題目の下では、じつは広汎な生態学の全分野にわたっての問題をとり上げる必要があるといえる。しかし本書では、まず種社会の

organization の基礎の一つとして、特に動物の行動を介して示される直接的な個体間関係に焦点をしばって述べることにする。ただし後章で述べるように、これらの個体間関係が種社会内で果たしている役割や機能は、それぞれの種の個体のもつ生理的生態的諸特質とともに、他種生物の種社会とのかかわり方を通じて定められ発達してきたものであることに留意する必要があるのはもちろんである。

2.2 個体間関係の基本形式

森下 (1961) は一つの種個体群のなかの、個体間の行動面での関係として基本的な三つの形式を考えた。すなわち

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

である。ただし厳密に言えば (1) の場合はあり得ないといえる。各個体がある大きさを持ち、少なくともそれだけの空間をそれぞれ占有する以上、行動面での衝突は絶無とはいえないし、また生殖に関係した個体間関係の行動的特殊性は一般の動物に認められるからである。したがって (1) の場合というのは、じつは (2) あるいは (3) の程度が微弱であって検出困難な場合に当たると見てよいであろう。

(2)、および (3) の場合は、個体相互間の直接刺激にもとづく場合のほか、各個体の生産物や環境に与えた変化が刺激となって、個体同士の集合あるいは反発的行動をひき起こす場合も含めてよいであろう*。たとえばチャバネゴキブリ (*Blattella germanica*) では糞のなかに混入して出された集合フェロモン (aggregation pheromone) が個体を集合させる刺激源となっており (Ishii & Kuwabara, 1967; Ishii, 1970)、またオオモンシロチョウ (*Pieris brassicae*) (Long, 1955)、ニカメイガ (*Chilo suppressalis*) (森本・佐藤, 1962) やクスサン (*Dictyoploca japonica*) (森本, 1967 a) などでは、幼虫個体の集合の形

* Chauvin (1957) はこの二つの機構のうち前者をグループ効果 (effet de groupe)、後者をマス効果 (effet de masse) と呼んでいる (森本, 1967 a, b, 1972 参照)。

成に、幼虫自身の吐く糸が重要なきずなとなっている。またアリジゴク（ホシウスバカゲロウ *Glenuroides japonicus* 幼虫）では個体同士がある程度の間隔を置いて孔づくりを行なう傾向が見られるが、これは個体同士の直接の衝突のためというよりは、孔づくりの場所を求めて行動中の個体が他個体のすりばち型の孔の縁辺に到達すると、進行方向を変えてこれを避ける傾向があることにもとづいている（森下，1952）。

個体間に誘引や反発が働くとその結果は多くの場合、個体の空間分布に反映されるであろう。前者の場合は、環境条件が等質な空間のなかであっても集中分布（clumped distribution, contagious distribution）の現象が現われ、後者の場合は等質空間のなかでは一様分布（uniform distribution, または規則分布 regular distribution）の傾向が生ずる。なお与えられた空間内に局所的な異質性が存在し、しかも個体間に誘引性が働く場合は、個体分布はある程度までこの異質性に応じた集中性と個体間誘引にもとづく集中性の複合された様相を示すであろうし、またもし誘引性の代わりに反発性が働くならば、場所条件にもとづく分布の集中性は、個体群密度の増大とともに低下する可能性が考えられる。なお魚の群れのなかで見られるように、相互誘引性による集団であってもその内部では個体同士の過度の接近を防ぐ反発性が働くのが、多くの動物の群れにおいてはむしろ普遍的ではないかとも思われる。Kennedy & Crawley (1967) はこのような集合性を、間おき集合性（spaced-out gregariousness）と呼んでいる。

2.3 誘引性、反発性の判定と量的測定

A. 誘引性、反発性の判定

a. 区画法 一つの容器内に動物を1頭放した場合に、容器内の特定部分にその1頭が見いだされる確率を p とすれば、 N 頭を同時にこの容器に放した場合、個体間になんらの干渉がなければ N 頭中の x 頭がこの特定部分に見いだされる確率は、二項分布

$$P(x) = {}_N C_x p^x q^{N-x},$$

$$q = 1 - p \quad (2.1)$$

に従うはずである。実験を繰り返して x のそれぞれの値についての出現頻度を調べ、これと上式から求めた理論頻度とを比較することによって誘引性または反発性の有無を知ることができる。容器内の場所条件がすべて均一なら、容器全体の面積を S 、上記特定部分の面積を A とした場合、 P は A/S によって与えられる。

実験の繰り返し回数が少なく、 x の頻度分布による比較が困難な場合は、

$$\chi_0^2 = \frac{\sum_{i=1}^k (x_i - \bar{x})^2}{\bar{x} \left(1 - \frac{\bar{x}}{N}\right)} \quad (2.2)$$

ただし k = 観測回数

x_i = 第 i 回観測時に特定部分で見いだされた個体数

$$\bar{x} = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k x_i$$

の値を、 χ^2 -分布の自由度 $k-1$ の値と比較することにより (増山, 1949), あるいは $\chi_0^2/(k-1)$ の値を F -分布表の自由度 $n_1 = k-1$, $n_2 = \infty$ の値と比較することにより、機会分布からのずれの有意性の検定を行なうことができる。

もし空間全体が大きくしかも均一であり、かつ N も大きい場合は、この空間のなかの小部分に個体数 (x) が見いだされる確率は、個体間に干渉がなければ、近似的にポアソン分布

$$P(x) = \frac{\lambda^x e^{-\lambda}}{x!} \quad (2.3)$$

によって示される。ただし λ は x の平均値。これは二項分布において

$$N \rightarrow \infty, \quad p \rightarrow 0, \quad Np = \lambda$$

として得られる確率分布である。空間全体を等面積の小部分に分割し、各部分に出現する個体数の頻度分布と (2.3) 式による理論頻度との比較によって分布の様相が判定される。あるいはこのような小部分が少数しか抽出されなかった

場合は、

$$\frac{s^2}{\bar{x}} = \frac{1}{k-1} \cdot \frac{\sum_{i=1}^k (x_i - \bar{x})^2}{\bar{x}} \quad (2.4)$$

の値が1より大きいか小さいかによって集中分布か一様分布かの判断が可能である。なおさきの二項分布の場合と同じく、 s^2/\bar{x} の値を F -分布表の自由度 $n_1=k-1$, $n_2=\infty$ の値と比較することによって、機会分布からのずれの有意性の検定を行なうことができる。

b. 間隔法 上にあげた方法は空間を一定の大きさの単位に分割し、各単位内に見られる個体数の分布によって空間分布を代表させる方法であるから、単位空間の大きさの決め方いかんによっては、空間分布の様相を正しく反映しない場合が起こる。たとえば単位空間の大きさが小さすぎれば、その大きさ以上の空間を占める大集団があっても単位空間によって分割された集団の各部分の情報しか得られないし、また逆に単位空間の大きさが大きすぎれば、各単位空間のなかにいくつかの小集団が含まれていてもその存在は気づかれない可能性が生ずる。すなわち人為的に空間を分割し、その分割された各部分のなかの個体数の比較によって空間分布を判定しようとするのは、いわばとり扱いの便宜のための方法であって、実際の個体間の関係は、このような人為的な分割空間のわくに制約されることなく、むしろ直接の個体間の間隔の保ち方によって判断される問題である。このような個体間の間隔を測定し、これによって分布の判定や密度の推定を行なう方法は間隔法 (spacing method; distance method) と呼ばれる。

間隔法による理論式を最初に求めたのは森下(1950)である。この論文では、(1)線分上の分布、(2)矩形および正方形内の分布、のそれぞれについて、個体分布が機会的の場合の、任意にとり出した2個体間の間隔が一定値 a 以下である確率 $P(a)$ が与えられた。すなわち

(1) 線分上の分布

線分の長さを l とすれば

$$P(a) = \frac{a(2l-a)}{l^2} \quad (2.5)$$

(2) 矩形および正方形内の分布

矩形の長辺の長さを l_1 , 短辺の長さを l_2 とすれば

$$P(a) = \frac{a^2}{l_1^2 l_2^2} \left\{ \pi l_1 l_2 - \frac{4}{3} a(l_1 + l_2) + \frac{1}{2} a^2 \right\} \quad (2.6)$$

$$(a \leq l_2)^*$$

正方形の場合は $l_1 = l_2 = l$ とおけば

$$P(a) = \frac{a^2}{l^4} \left(\pi l^2 - \frac{8}{3} a l + \frac{1}{2} a^2 \right) \quad (2.7)$$

$$(a \leq l)^*$$

なお $a \geq l_2$ (矩形), $a \geq l$ (正方形) のそれぞれの場合の $P(a)$ は, 三戸によって次のように与えられている**。

矩形:

$$l_2 \leq a \leq l_1$$

$$P(a) = \frac{1}{l_1^2 l_2^2} \left\{ \pi l_1 l_2 a^2 - \frac{4}{3} a^3 l_1 + \frac{1}{6} l_2^4 - a^2 l_2^2 \right. \\ \left. + \sqrt{a^2 - l_2^2} \frac{2l_1 l_2^2 + 4l_1 a^2}{3} + 2l_1 l_2 a^2 \sin^{-1} \left(-\frac{\sqrt{a^2 - l_2^2}}{a} \right) \right\} \quad (2.8)$$

$$l_1 \leq a \leq \sqrt{l_1^2 + l_2^2}$$

$$P(a) = \frac{1}{l_1^2 l_2^2} \left[2l_1 l_2 a^2 \left\{ \sin^{-1} \left(-\frac{\sqrt{a^2 - l_2^2}}{a} \right) - \sin^{-1} \left(-\frac{l_1}{a} \right) \right\} \right. \\ \left. + \frac{2}{3} l_2 \sqrt{a^2 - l_1^2} (2a^2 + l_1^2) + \frac{2}{3} l_1 \sqrt{a^2 - l_2^2} (2a^2 + l_2^2) \right. \\ \left. + \frac{1}{6} l_1^4 + \frac{1}{6} l_2^4 - (l_1^2 + l_2^2) a^2 - \frac{1}{2} a^4 \right] \quad (2.9)$$

正方形:

$$l \leq a \leq \sqrt{2} l$$

* 森下 (1950) では $a \leq \frac{l_2}{2}$ (矩形) および $a \leq \frac{l}{2}$ (正方形) としたが, その後, 三戸博の計算によって $a \leq l_2$ および $a \leq l$ のそれぞれの範囲までこれらの式が適用されることが明らかとなった (三戸氏の私信による)。

** 三戸博氏の私信による。ここに掲載するのは同氏の御好意によるものである。

$$P(a) = \frac{1}{l^4} \left[2l^2 a^2 \left\{ \sin^{-1} \left(-\frac{\sqrt{a^2 - l^2}}{a} \right) - \sin^{-1} \left(-\frac{l}{a} \right) \right\} + \frac{4}{3} l \sqrt{a^2 - l^2} (2a^2 + l^2) + \frac{1}{3} l^4 - 2l^2 a^2 - \frac{1}{2} a^4 \right] \quad (2.10)$$

個体間の距離を $a_1 \sim a_2, a_2 \sim a_3, \dots$ 等の階級区分をすれば、それぞれの区分に対する機会分布の場合の理論頻度が上式をもとにして求められるから、この理論頻度と各距離区分に対する実測頻度との比較によって個体間関係は判定される。

上記の方法は実験容器等の限られた空間内における分布の判定法であるが、もしひろい平面上に多数の個体が分布している場合は、間隔法の一つとして次の隣接個体法 (nearest neighbour method) を用いることができる。

もしひろい平面上の個体分布が機会的ならば、それぞれの個体からもっとも近い個体までの距離を r とすると、 r が $r_1 \sim r_2$ の間に存在する確率 $P(r_1 \sim r_2)$ は

$$P(r_1 \sim r_2) = e^{-m r_1^2} - e^{-m r_2^2} \quad (\text{Morisita, 1954}) \quad (2.11)$$

で与えられる。ただし

$$m = \pi \rho$$

ρ = 単位面積当りの平均個体数

したがって m がわかっていれば、個体間距離の各階級区分に応ずる頻度の理論値と実測値の比較によって分布の判定が可能である。なお機会分布の場合は各最隣接個体間距離 r の自重の平均値を \bar{w} とし、 N を測定間隔数とすれば

$$m\bar{w} > 1 - \frac{1}{N} \quad \text{なら集中分布 (誘引性)}$$

$$m\bar{w} < 1 - \frac{1}{N} \quad \text{なら一様分布 (反発性)}$$

として判定される (Moore, 1954; Pielou, 1959)。

なお機会分布の場合 $2Nm\bar{w}$ は自由度 $2N$ の χ^2 -分布をするから、 m 既知ならこれを利用して機会分布からのはずれの有意性の検定を行なうことができる (Hopkins, 1954; Pielou, 1959, '69)。

B. 誘引性の量的測定 (誘引度)

梅棹 (1949) はヒキガエル (*Bufo vulgaris*) のオタマジャクシの 1~10 頭を, 円形の水槽に放し, 水槽底面積を 4 等分する各扇形上に見いだされる個体数を 30 秒間隔で 20 回継続記録し, これを各実験頭数 ($N=1, 2, \dots, 10$) ごとに 10 回繰り返した。その結果は表 2.1 に示すように, $N=2\sim 10$ のすべての場合, 多数個体が 1 扇形内にはいる頻度は (2.1) 式による二項分布の計算値より高く, またその裏返しの現象として, 0 個体あるいは少数個体しか 1 扇形内に見いだされない頻度も (2.1) 式による計算値よりも高い。 $N=1$ すなわち 1 頭ずつ容器に入れた場合の各扇形にはいる割合はほとんど同じであったから, 上記の結果は場所条件の違いによるものではなく, オタマジャクシ各個体の間に

表 2.1 オタマジャクシの社会的干渉 (梅棹, 1949)

N \ x	1		2		3		4		5	
	二項分布	実測	二項分布	実測	二項分布	実測	二項分布	実測	二項分布	実測
0	75.0%	75.0%	56.3%	59.7%	42.2%	45.1%	31.6%	35.6%	23.7%	26.1%
1	25.0%	25.0%	37.5%	30.6%	42.2%	37.3%	42.2%	36.6%	39.6%	36.9%
2	—	—	6.3%	9.3%	14.1%	14.9%	21.1%	21.3%	26.4%	24.2%
3	—	—	—	—	1.6%	2.7%	4.7%	5.7%	8.8%	10.4%
4	—	—	—	—	—	—	0.4%	0.9%	1.5%	2.2%
5	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1%	0.3%
N \ x	6		7		8		9		10	
	二項分布	実測	二項分布	実測	二項分布	実測	二項分布	実測	二項分布	実測
0	17.8%	21.7%	13.3%	19.5%	10.0%	13.8%	7.5%	9.7%	5.6%	11.4%
1	35.6%	33.5%	31.1%	29.0%	26.7%	25.5%	22.5%	23.3%	18.8%	18.7%
2	29.6%	25.3%	31.1%	26.0%	31.1%	27.5%	30.0%	27.6%	28.2%	24.6%
3	13.2%	13.7%	17.3%	17.0%	20.8%	19.3%	23.4%	21.0%	25.0%	19.9%
4	3.3%	4.6%	5.8%	6.5%	8.7%	9.8%	11.7%	12.3%	14.6%	13.6%
5	0.4%	1.1%	1.2%	2.2%	2.3%	2.9%	3.9%	4.2%	5.8%	6.7%
6	0.0%	0.2%	0.1%	0.6%	0.4%	1.0%	0.9%	1.5%	1.6%	3.4%
7	—	—	0.0%	0.2%	0.0%	0.3%	0.1%	0.3%	0.3%	0.9%
8	—	—	—	—	0.0%	0.0%	0.0%	0.1%	0.1%	0.6%
9	—	—	—	—	—	—	0.0%	0.0%	0.0%	0.2%
10	—	—	—	—	—	—	—	—	0.0%	0.0%

N = 容器内総個体数, $x=1$ 区画内個体数 (区画数=4)

表 2.2 容器内 1 区画内のオタマジャクシ個体数頻度 (区画数 4) ($N=9$ の場合) (梅棹, 1950)

1 区画内 個体数 (x)	二項分布に よる計算値	P. E. 分布*に よる計算値	実測頻度
0	180	230	233
1	541	552	559
2	721	661	662
3	561	514	503
4	280	285	296
5	93	116	101
6	21	35	36
7	3	7	7
8	2	1	3
9	0	0	0

* P. E. 分布=Pólya-Eggenberger 分布

$$P(N, x)$$

$$= {}_N C_x \cdot \frac{p(p+\theta)(p+2\theta)\cdots(p+r-1\theta) \cdot q(q+\theta)(q+2\theta)\cdots(q+N-r-1\theta)}{(1+\theta)(1+2\theta)\cdots(1+N-1\theta)}$$

$$(p=1 \text{ 個体が一つの扇形にはいる確率, } q=1-p) \quad (2.12)$$

に適合するので (表 2.2), この式のなかの θ は, 1 個体の存在によって他個体がこれと同じ扇形内にはいる確率の増分を示すものと見なせる。ただし θ は空間分割数によって影響されるので

$$I = n\theta \quad (2.13)$$

$$\text{ただし } n = \text{空間分割数} \left(= \frac{1}{p} \right)$$

(この実験の場合は $n=4$)

をもって, 1 個体の他個体に対する干渉の大きさ (誘引力の大きさ) を示す指数と定義し, これを干渉度と呼んだ。もっともこの実験では, I または θ は N

ある程度の相互誘引性 (プラスの干渉) が働いていたことを示すものである。

梅棹 (1950, 1951) はこの誘引性の大きさの測定を試みた。このオタマジャクシの各扇形を単位とする分布は Pólya-Eggenberger 型の集中分布, すなわち

を大きくするに従って小さな値をとり, むしろ

$$\gamma = N\theta \quad (2.14)$$

とおいた時の γ が N のいかんにかかわらず一定となる結果が得られている。このことは, 扇形内のオタマジャクシが2頭以上存在していても, 他の部分にいる個体に対するその扇形への誘引力は1頭だけ存在する場合とほとんど変わらないとも解釈され, Pólya-Eggenberger 分布の前提である単位空間内個体数増加による誘引力の加算性と矛盾しているかにも見える。梅棹はこれは個体数の増加に伴う1個体のもつ価値の下落を意味するものとしたが, このような N 増加による I の低下は, むしろ N が2~3匹などの少数個体の群れに分割され, それぞれの小群が機動的に行動する場合や, あるいは個体間に誘引性(プラスの干渉)が働く一方, 過度の接近のさいに反発性(マイナスの干渉)が働く場合(間おき集合)に起こり得る可能性があると思われる。この点についての分析をここで巖(1968)の提唱した m^* - m 法を利用して行なってみよう。

いま N 個体のオタマジャクシを容器内に入れた時, ある観察時点で特定の扇形内に見いだされる個体数 (x) の観察時ごとの値の散らばり方(集中度)は,

$$I_s = q \frac{\sum x(x-1)}{T(T-1)} \quad (2.15)$$

$$T = \sum x$$

q = 観察回数

で示される (Morisita, 1959)。 I_s は q が小さければその影響を受けるが, q を十分に大きくすれば一定の値に近づく (図 2.1)。この時の I_s の値を I_s^* (Morisita, 1972) とすれば, 二項分布の場合は

$$I_s^* = 1 - \frac{1}{N} \quad (2.16)$$

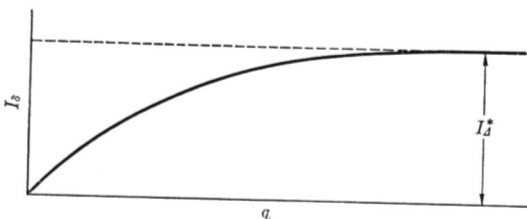


図 2.1 同じ母集団(集中度 I_s^*)からとったサンプル区画数(q)と I_s -値との関係

したがって

$$I_B^* = \frac{N}{N-1} I_J^* \quad (2.17)$$

は N の値の影響を除去した集中度の指数であって、分布が機会的（二項分布に従う場合）なら $I_B^* = 1$ となる（Morisita, 1962）。

さて一方 Lloyd (1967) は平均こみ合い度（mean crowding）(m^*) と名づけた指数を提唱した。これは、単位空間のなかで各個体が平均的に他の何個体と共存しているかを示す指数であって

$$m^* = m + \frac{\sigma^2}{m} - 1 \quad (2.18)$$

（ m は単位空間内平均個体数、 σ^2 は分散）

によって与えられる。この指数と I_J^* との間には

$$m^* = m I_J^* \quad (2.19)$$

の関係が成立するから（Morisita, 1972）、二項分布の場合

$$m_B^* = \frac{N}{N-1} m^* \quad (2.20)$$

は N の影響を除去した平均こみ合い度として用いることができる。

さて単位空間内への出現個体数 (x) がいくつかの小集団に分かれている場合は

$$m^* = m_c^* + I_{Jb}^* m \quad \left(\begin{array}{l} \text{Iwao, 1968;} \\ \text{Morisita, 1972} \end{array} \right) \quad (2.21)$$

m_c^* = 小集団単位の平均こみ合い度

I_{Jb}^* = 単位空間内小集団数の I_J^*

この場合、 m_c^* および I_{Jb}^* はいずれも N による影響を受けるが、この影響は

$$m_{Bc}^* = \frac{N}{N-1} m_c^* \quad (2.22)$$

$$I_{Jbb}^* = \frac{N}{N-1} I_{Jb}^* \quad (2.23)$$

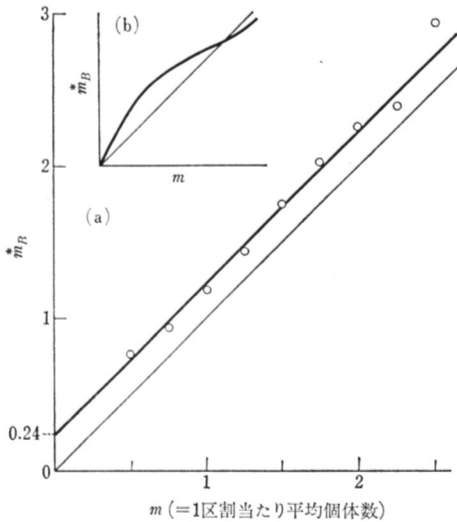


図 2.2 a: $m_B^* - m$ 関係によるオタマジャクシの群れの大きさの推定
 b: 間おき集合の場合の $m_B^* - m$ 関係
 (梅棹, 1949の資料より)

と置き, m_c^* の代わりに m_{Bc}^* を, I_{Jb}^* の代わりに $I_{J_{Bb}}^*$ を用いることによって除去することができる。すなわち

$$m_B^* = m_{Bc}^* + I_{J_{Bb}}^* m \quad (2.24)$$

さてオタマジャクシについての実験から得られた表 2.1 の資料より計算される m_B^* と, m ($= \frac{N}{n}$) との間には図 2.2 a に示すように明らかに直線関係が成立しており, 両者の関係は (2.24) 式の形式に合致していることがわかる。したがってこの図より

$$m_{Bc}^* = 0.24, \quad I_{J_{Bb}}^* = 1$$

の値が得られる。 $I_{J_{Bb}}^* = 1$ というのは各小集団が相互独立にかつ機会的に扇形内に出現していることを示しており, またそれら小集団の平均こみ合い度は, $m_{Bc}^* = 0.24$ によって与えられている。平均こみ合い度 0.24 というのは, 全観察時点についての出現個体数のうち 76% は単独, 24% が 2 個体ずつの群れを構成している場合, あるいは 79% が単独, 18% が 2 個体の群れ, 3% が 3 個

表 2.3 平均こみ合い度 0.24 の場合の各大きさの群れを構成する個体数の割合

一つの群れを構成する個体数	個体数の割合 (%)									
	i	ii	iii	iv	v	vi	vii	viii	xi	x
1 (単独)	76	79	82	84	85	87	88	90	91	92
2	24	18	12	12	6	6			4	
3		3	12		9	3	12	6		
4				4		4		4		8
5									5	
一群 (単独個体も含む) 平均個体数	1.14	1.12	1.11	1.10	1.10	1.09	1.09	1.08	1.06	1.06

体の群れを構成している場合その他表 2.3 に示される構成の場合に得られる値であって、いずれにせよこのオタマジャクシの群れの形成の程度はきわめて弱く、 $3/4$ 以上の個体は単独で行動する傾向のあることが推察されるのである。

さて、梅棹の干渉度 I が N の増加とともに低下するのは間おき集合の影響による可能性も考えられるとききに述べたが、間おき集合の場合は、 $m_B^* - m$ 関係は図 2.1b の点線の形をとることが予想される。しかし、実測値から求めた $m^* - m$ 関係は図 2.2a の直線形であるところから見ると、少なくともこの場合は、間おき集合の効果が大きく働いているとは考えられない。すなわちこの実験でのオタマジャクシ個体群はその一部分だけが相互に独立なきわめて小さい群れをつくることによって、扇形内個体数分布に対してある程度の集中分布の傾向をもたらしたものと判断することができる。

奥井 (1963 a) は家蚕 (*Bombyx mori*) を用い、一つの平面を蚕の体長の 10% 増の幅で格子状に線引きし、各区内に 1 頭ずつの蚕を入れて放置し、時間経過に伴う各区内の蚕数の変化を調べた。区画数を 16 とした時の結果は表 2.4 に示される。この表から明らかなように、家蚕は時間経過とともに少しずつ移動し、同じ区内に集合するものが多くなってきている。これは行動中に個体が接触すると行動を中止して静止状態にはいる場合が多いためであるが、このようにしてできる集団は通常 4 ~ 6 個体までの小集団であって、もし 7 ~ 8 頭を超す集団が形成されると、これはふたたびいくつかの小集団に分かれる傾向があるという。なおこのような集合には接触感覚のほか嗅覚が関係し、まず嗅覚によって個体相互の確認を行ない、ついで接近または接触し安定した状態をつくり上げることが確かめられている (奥井, 1963 b)。

さてこの平面上の分布の集中度を I_s 値によって測定した結果を表 2.3 に示してある。 I_s 値は時間経過とともに次第に増大し、集合の程度が大きくなっていることを物語っている。ただし前に述べたとおり q (区画数) が小さい場合は、 I_s 値は q による影響を受けるので、 q の異なる場合の I_s 値を相互に比較するためには q の影響を除去することが必要である。いま

$$\hat{I}_d^* = (q-1) \frac{\delta}{1-\delta}$$

$$= \frac{I_d - \delta}{1-\delta}, \text{ ただし } \delta = \frac{1}{q} I_d \quad (2.25)$$

として求められる \hat{I}_d^* は前記した $q \rightarrow \infty$ の場合の I_d すなわち I_d^* の推定量であって (Morisita, 1972), q を異にする I_d 値同士の比較に用いるのにふさわしい。表 2.4 にはこの \hat{I}_d^* も載せてあるが, この値ならびに奥井 (1963 a) の

経過時間 (分)	1区画当り個体数							I_d	\hat{I}_d^*
	1	2	3	4	5	6	7		
0	64	0	0	0	0	0	0	0.000	0.000
5	58	3	0	0	0	0	0	0.100	0.094
10	44	7	2	0	0	0	0	0.733	0.720
15	32	13	2	0	0	0	0	0.633	0.618
20	32	8	4	1	0	0	0	0.867	0.859
25	22	14	3	0	1	0	0	1.100	1.107
30	20	16	1	1	1	0	0	1.167	1.180
35	22	11	5	0	1	0	0	1.200	1.216
40	23	15	1	2	0	0	0	1.000	1.000
45	27	10	4	0	1	0	0	1.067	1.072
50	15	11	2	4	1	0	0	1.700	1.783
55	21	5	4	1	2	0	1	2.133	2.307
60	19	9	4	2	0	0	1	1.800	1.901

表 2.4 区画当たり家蚕個体数頻度の時間的变化 (区画数16, 4実験の合計値) (奥井, 1963 a)

I_d, \hat{I}_d^* は森下による計算値

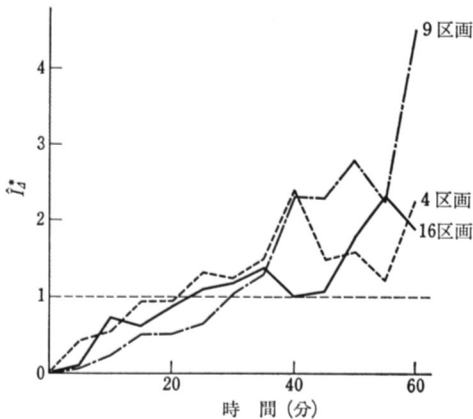


図 2.3 時間経過に伴う家蚕の集合 (奥井, 1963aの資料より)

異なった区画数（1区画面積は同じくしてある）を用いて得た実験結果から求めた I_A^* の時間的変化をも合わせ示したのが図 2.3 である。この図によれば I_A^* はかなりの上下変動を示しながらも平均的には時間経過とともにほとんど直線的に増大し、60 分後の実験終了時点でもなお増大傾向は保持されていると見られる*。なお I_A^* 値はおおまかには、機会分布の場合の何区画分の個体が 1 区画に集結したかを平均的に示す指数とも見なすことができるから、もしこの集結を誘引と見なすなら、1 区画に存在する 1 個体当たりの誘引個体数は I_A^*-1 となる。したがって

$$I_A = I_A^* - 1 \quad (2.26)$$

の I_A を誘引度の 1 指数として用いることができる。 I_A は前述した梅棹(1949)の干渉度指数 I に相当し、(2.12) 式において $N \rightarrow \infty$, $p \rightarrow 0$, $\theta \rightarrow 0$, $Np = \lambda$, $N\theta = \varepsilon$ とおいた場合の λ/ε (一般に k の記号が用いられる) の逆数に等しい。ただし I_A は (2.12) 式のような特定の分布型に限らず、どの分布型に対してでも用い得られる長所をもっている。

上述の I_A 方式による誘引度の測定は、一定の大きさの空間を単位とし、1 単位空間内の個体は一つの群れを形づくっているという考え方から出発している。したがってさきにあげたオタマジャクシの場合のように、単位空間内にくつつかの小群が存在するさいは、 I_A あるいは I_A^* の値は、そのままでは群れ単位の集合度あるいは誘引度にはならないことは注意すべきである。いまもし一つの個体群が多くの群れ（単独個体も個体数 1 つの群れとする）に分かれている場合、任意にとり出した q_m 個の群れのそれぞれを構成する個体数を x とし、

$$\delta_m = \frac{\sum_{i=1}^{q_m} x(x-1)}{N(N-1)}, \quad N = \sum_{i=1}^{q_m} x \quad (2.27)$$

と置くならば、

$$N\delta_m = \frac{\sum_{i=1}^{q_m} x(x-1)}{N-1} \quad (2.28)$$

は (2.18) 式の平均こみ合い度 m^* の一つの推定量である。この場合の平均こ

* 奥井(1963 a) は実験に用いた個体数に対する単独個体の % によって集合度を判定し、60 分後にはこの値がほぼ安定するとみて実験を打ち切っている。

** 実際には各個体は相互にある程度接近するまでは自由運動を行なっていると考えられるから、この集結は厳密な意味での誘引だけによるとはいえない。

み合い度は, 群れ内の各個体が平均的に他と何個体と 1 群内に共存しているかを示す指数となるから, 群れの大きさ (集合度) の指数としては

$$I_{\phi}^* = m^* + 1 \quad (2.29)$$

を用いることができる。すべての個体が群れをつくらず単独で存在するなら

$$I_{\phi}^* = 1$$

である。

一般に運動性をもつ動物の場合, 群れ内の各個体がもし自由な運動を行なうならば時間経過とともに個体同士は次第に離れ離れとなり群れの形態は失われてゆくはずであるが, そのような個体の離散を防ぐ力は個体間の誘引力であると考えることができる。すなわち個体同士を接近させる誘引力が, 個体の自由運動による拡散力とつり合った状態において群れは一定の形態を保持しつづけることができるはずである。Waloff (1972) によれば群飛するサバクトビバッタ (*Schistocerca gregaria*) においては, 群れ内部の個体の運動方向はかなり不規則であるが, 先導部, 周辺部, 最後部の個体は, 平均的には群れ内部に向かって行動し, 大気の流れ拡散やランダム運動による個体拡散に抗して群れを維持している。また Okubo & Chiang (1974) は, タマバエ科の *Anarete pritchardi* の群飛行動を高速映画を用いて詳細に解析したが, その結果, 集団内部における個体の動きには追跡行動的なある種の相互作用が働いてはいるものの, その動きはかなりランダムであるのに対して, 周辺部の個体の動きには平均的に内部に向かっての運動と認められる例が検出された。そしてこのような内部方向への個体の流動が個体のランダム運動による拡散のプロセスとつり合って準定常的な群飛集団を形成すると彼らは考えた。いま運動方向に対して垂直的な平面の単位面積を通る個体の流れはランダムなものとはランダムでないものことから構成されるとし, ランダムなものは拡散過程で決まると仮定すれば, これは群れの中心からの距離 (x) に応ずる個体の密度 (S) の勾配 ($\partial S/\partial x$) と拡散率 (D) によって $-D(\partial S/\partial x)$ で与えられ, 一方ランダムでないものは移流過程で決まると考えれば, これは uS (u は垂直平面を個体が通過する時

の平均速度) で与えられる。この二つの流れがつけ合っている場合は

$$\frac{1}{S} \frac{\partial S}{\partial x} = \frac{u}{D} \quad (2.30)$$

上記 *Anarete* の集団についての実測密度分布から u/D を求め、周辺部での運動速度 15 cm/sec から D を計算すると、

$$D = 10.1 \text{ cm}^2/\text{sec}$$

この D から求められた拡散速度は1秒当たり 9 cm、すなわち周縁部での内向速度がなければ集団は毎秒 9 cm の速さで拡散してゆく計算になった。

しかしこのような昆虫の群飛集団が、個体間の誘引によって形づくられる「群れ」であるのか、それとも特定の場所条件に対する各個体の独立の反応の集積である「集まり」(第3章参照)であるかについては、じつは問題のあるところである。*Anarete* の群飛は水平面に置かれた白い marker に誘引されてつくられるから、場所条件は関与することは確実であるが、それ以外にすでにこの場所に存在する個体對他個体に対して誘引効果をもつかどうか、たとえば上記内向速度として測定されたものが marker の位置に向けての運動のほか、集団自体に向けての運動が加わっていないかどうかまでは分析されていない。*Anarete* に限らず、多くの双翅目昆虫の野外における群飛は、何らかの場所条件、たとえば樹木の枝、樹冠などの地物の状況と結びついて形成されることはよく知られた事実であって、Downes (1969) はこのような集団は各個体がそれぞれ単独に適当な場所に反応した結果の単なる総和としてできるものであるが、一度形成された集団のなかでは個体相互間に反発的關係が生ずる可能性もあると考えた*。しかし Downes 自身も述べているように、*Culicoides*, *Aedes* や *Chaobonus* のなかには特定の marker との結びつきなしに集団が形成され、しかも集団全体が一つの単位として移動する例が観察されており (Downes, 1969), 少なくともこれらの種類の群飛集団の形成維持には個体の誘引性が関与していると考えないわけにはいかないのである。もし誘引性にもとづく群れならば、前記の内向速度は誘引力の一つの指標とすることができるであろう。

* 小山 (1962) もコブアシヒメイエバエ (*Fannia scalaris*) の群飛集団について、個体数が多い時は、群飛場所がひろがることを述べ、集団内部の個体間の反発的關係の存在を示している。

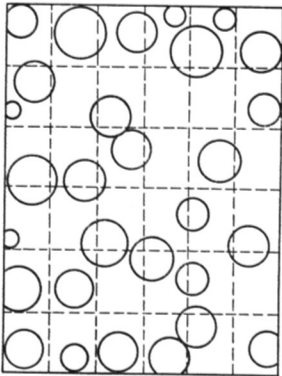


図 2.4 大箱 (35×46 cm) 内のアリジゴクの分布(森下, 1952)

表 2.5 容器内の各区画当たりのアリジゴク個体数の分布 (35×46 cm の箱内を 36 の区画に分けた場合) (森下, 1952)

1区画当たり 個体数 (孔数)	区 画 数	
	ポアソン 分 布	実 測
0	16.1	9
1	13.0	25
2	5.2	2
3以上	1.7	0
計	36.0	36

$$\bar{x}=0.806$$

$$P(\chi^2) < 0.01$$

ただしこの場合も集団内個体間の反発的関係の影響についての考慮が必要であると思われる。

C. 反発性の量的測定 (反発度)

i) 区画法 森下 (1952) は砂を敷きつめた 35×46 cm 箱のなかにアリジゴク (*Gliosporoides japonicus*) を多数個体入れ, それぞれの個体が孔づくりを完了したのち, それらの孔の箱内の分布状態を調べた (森下, 1952)。その例は図 2.4 および表 2.5 に示すとおり, 箱内を 36 の区画に分けた場合の各区画内の孔数の分布は, 明らかに一様分布の傾向を示し, 個体間にある程度の反発性が働いていることを物語っている。

さて, 前にあげた集中度指数 I_0 は機会分布あるいは集中分布の場合 ($I_0 \geq 1$) は, q 一定なら平均密度 \bar{x} に影響されずに集中度を指示できる長所があるが, 一様分布 ($I_0 < 1$) の場合は, 少なくとも $\bar{x} > 1$ においては \bar{x} の影響を受ける。この点は I_0^* についても同様である。したがって, I_0 を一様度指数に应用する場合は, 何らかの補正を必要とする。森下 (Morisita, 1959) は完全一様分布の場合の I_0 を I_0' とし

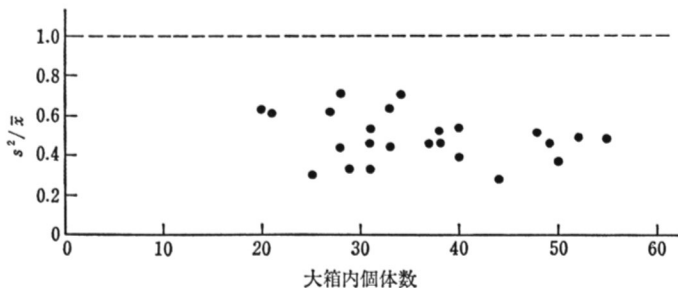


図 2.5 大箱 (35×46cm) 内を36区画に分けた場合の区画当たりのアリジゴク個体数の s^2/\bar{x} と大箱内個体数との関係

$$H_s = \frac{I_s - I\delta_0}{1 - I\delta_0} \quad (2.31)$$

をもって一様度指数とすることを提案したが、 $N \geq q$ では

$$I\delta_0 \doteq \frac{N-q}{N-1} \quad (2.23)$$

であるから

$$\begin{aligned} H_s &\doteq \frac{1}{q-1} \{(N-1)I_s - (N-q)\} \\ &= \frac{s^2}{\bar{x}} \end{aligned} \quad (2.33)$$

すなわち $\bar{x} \geq 1$, $s^2/\bar{x} < 1$ の場合は、 s^2/\bar{x} の値によって一様度が指示できることになる。アリジゴクの密度を変えて孔をつくらせた場合の s^2/\bar{x} (1区画面積 44.7 cm²) の値は図 2.5 に示すように、 $x > 1$ の場合はほぼ 0.3~0.5 の範囲内で安定している。

個体間の反発度を測定する方法の一つとして、森下 (1952) の環境密度理論を利用する方法が考えられる。この理論は次の考え方に立脚するものである。すなわち個体間に反発性が存在するという事は、各個体の周辺のある空間内には他個体がいりがない状態ができていことにほかならず、これは各個体の存在によって、その周辺の環境が他個体にとってはそれだけ悪化したものと解釈できる。もしその空間のもつ、もともとの価値をその「悪さ」の程度で示すなら、1個体の存在はその個体のつくり出す「悪さ」をその空間のもともとの「悪さ」につけ加えることになる。逆にいえば1個体のつくり出す「悪さ」を1単位の「悪さ」とするならば、もともとのその場所の「悪さ」の程度も、この単位にもとづいて測定できるはずである。森下はこのように測定される環境の価値を環境密度 (environmental density) と名づけ、新しい1個体が一つの場所にはいり得る確率は、その場所の環境密度と、その場所にすでに存在している個体群密度との和の逆数に比例すると仮定して、その場所に定着し得る個体数の確率分布を理論的に求め、これをアリジゴクを用いての容器内生息

選択場所の実験結果と比較した(森下, 1952, '71)。表 2.6 はその一部であるが, 理論値と実測値とはかなりよく一致していることがわかる。

さて1単位の空間のもつ環境密度を E とおけば, もしその単位空間に1個体が存在する場合は(環境密度)+(生息密度)は $E+1$ である。個体間に全然干渉が働かない場合は, E は無限大となり, 反発性がきわめて大きくその空間内に他個体が全然はいり得ない場合は $E \rightarrow 0$ となるから

表 2.6 小容器内におけるアリジゴク的环境選択 (Morisita, 1971)
容器 (10.2×8.8 cm) 内の1半は細砂, 他半は粗砂, 理論値は環境密度理論による。

明暗の条件	容器内個体数	各側個体数	類 度		環境密度 (E)
		細砂側:粗砂側	実測値	理論値	
暗	1	1 : 0	61	60.2	暗…細砂 0.60 粗砂 4.62 明…細砂 0.21 粗砂 1.64
		0 : 1	7	7.8	
		計	68	68.0	
	2	2 : 0	67	65.1	
		1 : 1	29	32.8	
		0 : 2	3	1.1	
	計	99	99.0		
	3	3 : 0	14	18.5	
		2 : 1	25	21.8	
		1 : 2	5	3.7	
		0 : 3	0	0.0	
	計	44	44.0		
明	1	1 : 0	93	94.0	
		0 : 1	13	12.0	
		計	106	106.0	
	2	2 : 0	33	33.7	
		1 : 1	33	31.8	
		0 : 2	0	0.6	
		計	66	66.1	

$$R = \frac{1}{E+1} \quad (2.34)$$

として得られる R の値は個体間反発度を示す 1 指数として用いることができる。すなわち $R=0$ は反発性はゼロであり、 $R=1$ は少なくともその空間の範囲内においては無限大の反発性の存在を意味する。 E は単位空間の大きさを大きくとるならばこれに比例して大きい値をとるから R はこれに応じて小さくなるが、このことは小空間単位では 1 個体の存在は他個体の侵入に大きい影響をおよぼすけれども、空間を大きくとれば 1 個体の存在の影響は次第に減少することを示すものである。

一平面上に N 個体が分布する時、この平面を q 個の区画に分割した場合の 1 区画当たりの環境密度を E とし、 $q \rightarrow \infty$, $N \rightarrow \infty$, $\frac{N}{q} = \lambda$ の場合の 0 個体の区画が見いだされる確率は

$$P(0) = e^{-\lambda \left\{ 1 + \frac{\lambda}{2E} (1-Z) \right\}} \quad (2.35)$$

$$\text{ただし} \quad \begin{cases} Z = \frac{1}{1 - 2 \frac{E}{\lambda} \left\{ 1 + \frac{1}{\lambda} \ln(1-\lambda) \right\}} & (\lambda < 1) \\ Z = 0 & (\lambda \geq 1) \end{cases}$$

で与えられるから (Morisita, 1971),

$\lambda < 1$ の時は

$$E = \frac{\lambda}{2} \left(\frac{1}{1 + \frac{1}{\lambda} \ln(1-\lambda)} - \frac{1}{1 + \frac{1}{\lambda} \ln P_0} \right) \quad (2.36)$$

$\lambda \geq 1$ の時は

$$E = \frac{-\lambda}{2 \left(1 + \frac{1}{\lambda} \ln P_0 \right)} \quad (2.37)$$

λ は 1 区画当たり平均個体数であるから、実測平均個体数と実測の 0 個体区画数の測定全区画数に対する割合 P_0 から E を求めることができる。表 2.5 の

分布から計算される E の平均値は 0.17, したがって, この実験容器内の 1 区画を単位として測定される反発度は

$$R=0.85$$

となり, かなり強い個体間の反発性の存在を示している。

R の示す重要な問題の一つは反発性と環境の好適性との関係である。面積が同じなら R の値は E の大きい方が小さくなるが, このことは少なくともアリジゴクの実験条件として与えられた砂質のような物理的条件については, その条件が好適さを減ずるとともに個体間の反発性もまた減少することを示している。森下の他の実験 (Morisita, 1971) によれば, 細砂に比べて選好性の低い粗砂のなかに, 2 匹のアリジゴクを入れた場合は, その間の反発性は細砂のなかの 2 頭の間の反発性よりもはるかに低い。同様に明暗環境の選択では, 選好性の低い暗環境の方が明環境よりもそのなかの個体間の反発性は低いのである (表 2.7)。

ii) 間隔法 個体間の反発は個体間の距離が増すにつれその程度が小さくなるであろうことは常識的に予想されるところである。さきに述べた単位区画の面積が大きくなるにつれそのなかの 1 個体のもつ他個体の侵入に対する反発的影響力が小さくなるというのも, この距離と反発力との逆関係を示すにほかならない。してみれば, 個体間の距離に応ずる反発力の変化を直接測定し得るなら, 便宜的方法である区画法によるよりは, 反発性の理解のためにはるかに役立つことと思われる。

Breder (1954) は後に述べるように魚の群れの維持機構を個体間の距離に応ずる反発性と誘引性の差に求めようとした。このうち反発性に対しては個体間の距離を d とし, r を反発指数, n を定数とした時 r/d^n によって距離増大に伴う反発力の減衰状態を示し得るであろうと考えた。また森下 (1956)* は等質な小容器にアリジゴクの 2 個体を入れた場合**の個体間の距離を測定し, 各距離階級の実測頻度と (2.6), (2.8), (2.9) 式から計算される機会分布の理論頻度との比をもとにして, 個体間距離に応ずる「近よりがたさ」の曲線 (反

* これは講演要旨であって詳細については未発表である。

** 表 2.7 の結果はその一部である。

表 2.7 等質環境におけるアリジゴク 2 個体間の反発性 (Morisita, 1971)

砂質	光	容器の1半にはいった個体数	頻度		環境密度*	反発度 (R)
			実測値	理論値		
細砂	暗	2	18	17.5	0.60	0.63
		1	46	46.5		
		計	64	64.0		
	明	2	6	5.2	0.21	0.83
		1	29	29.8		
		計	35	35.0		
粗砂	暗	2	15	13.5	4.62	0.18
		1	15	16.5		
		計	30	30.0		
	明	2	10	13.0	1.64	0.38
		1	24	21.0		
		計	34	34.0		

理論値は環境密度理論から期待される値。もし反発性がなければ理論値は容器の1半に2個体がいいる場合と1個体ずつ両半に分かれる場合とは同数となるはずである。

* 表 2.6 の環境選択実験における環境密度の値をそのまま採用。

発曲線)を求めたが、種々の環境条件下でのこの曲線はいずれも個体間距離の増大に伴い指数曲線的にその値を低下させる型を示した。ただしその曲線上の各距離に必ずしも値は、それぞれ一定の値に環境密度の値を加えた値に等しくなるといふ結果を得ている。

多数個体が一つの平面上に分布する時の個体間の反発性は、隣接し合っている個体間の関係にもっともよく反映されるはずである。小野 (Ono, 1965) は数種のスナガニについて、各巣孔からもっとも近い他個体の巣孔までの距離を測定し、各距離階級の頻度と、(2.11)式から計算される機会分布の頻度との比

によって反発曲線を描いた (図 2.6)。これによるとスナガニ類の同種個体同士の反発の結果はそれぞれのなわばり形成をもたらしているが、これには二つの型が見られる。すなわちヤマトオサガニ (*Macrophthalmus japonicus*) やコマツキガニ (*Scopimera globosa*) では個体群密度の増大に伴いなわばりの大きさの縮小が起こるのに対して、チゴガニ (*Ilyoplax pusilla*)、ハクセンシオマネキ (*Uca lactea*) では密度が増大しても反発曲線の傾斜が大きくなるだけでなわばりの大きさは変化せず、むしろ活動の交代制や移動分散によって密度増大の影響は緩和されていることが示された。

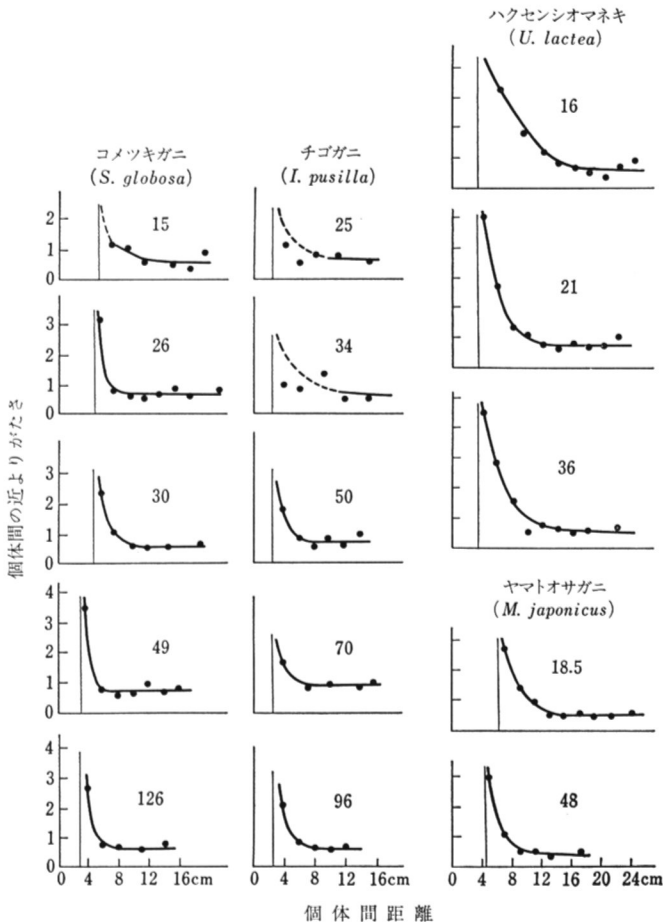


図 2.6 種々の密度におけるスナガニ 4 種の反発曲線 (Ono, 1965). 図中の数字は個体群密度を、垂直線の位置はなわばりの大きさを示す。

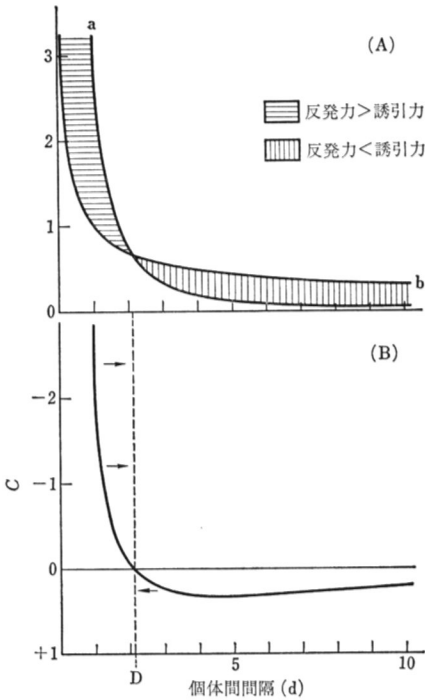


図 2.7 Breder のモデルによる間おき集合
 ($a=1, r=3, m=0.5, n=2$ の場合)
 (A) 反発曲線 (a) および誘引曲線 (b)
 (B) 結合指数曲線 (C) 個体間間隔を矢印の方向に
 変化させる力として働く D=定常状態の平均個体間
 間隔

離, m, n は定数である。この形式に従って, 距離に応ずる誘引力, 反発力および結合指数 C の変化の状態の一つを仮想的に示したものが図 2.7 である。

Breder は (2.38) 式において, もし個体の大きさの違いなどによって反発力に個体差がある場合は, 一方の個体の反発指数を r_1 , 他方を r_2 とすれば

$$r = r_1 r_2$$

となるものと考え, また 2 個体間の結合力の代わりに二つの群れ間の結合力を

D. 間おき集合の量的測定

すでに述べたように個体間の誘引性にもとづいて群れが形成される場合でも, 各個体がある程度以上接近すると逆に反発性が働き, 群れのなかにながら各個体が自己の周囲にある範囲の空間を確保する傾向は, 魚の遊泳群その他の運動群全般に共通して見られるであろうと考えられる。Breder (1954) は前記したように魚の群れの形成維持の機構を個体間の誘引性と反発性のバランスに求めたが, そのさい個体間の結合指数 (C) として

$$C = \frac{a}{d^m} - \frac{r}{d^n} \quad (m < n) \quad (2.38)$$

という形式を考えた。この式の a, r はそれぞれ固有の誘引指数および反発指数, d は個体間の距

問題にするなら

$$r_1 = f_1 p_1$$

$$r_2 = f_2 p_2$$

の形式をとるものと考えた。ここに f は魚の個体数、 p は1個体のおよぼす影響力である。(2.38)式において $C=0$ の場合は、誘引と反発がつり合った状態であって、その状態における d が群れ内個体間の平均距離となる。この値を D とすれば個体間距離が D より大きければ個体同士が誘引され、 D より小さければ反発力が働いて個体間距離は D に保たれる。Breder が4種の魚について測定したところでは、 D の値は体長の16~25%であった。なお Pitcher (1973) が鏡を利用した写真法によって水槽内の *Phoxinus phoxinus* (コイ科) の遊泳群の三次元構造を調べたところでは、普通の条件では体長のほぼ0.9倍の間隔を個体間で保持する傾向があったという。このような個体間平均間隔は、一般には各個体の運動性の大小と関係が深いものと予想されるのである。

参考文献

- Allee, W. C.: Animal aggregations. University of Chicago Press (1931).
 Breder, C. M.: Equations descriptive of fish schools and other animal aggregations. *Ecol.*, **35**, 361-370 (1954).
 Chauvin, R.: Reflexions sur l'ecologie entomologique. *Soc. Zool. Agric. Talence (Gironde)*, 1-78 (1957).
 Downes, J. A.: The swarming and mating flight of Diptera. *Ann. Rev. Entom.*, **14**, 271-298 (1969).
 Hopkins, B.: A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Ann. Bot., Lond., N. S.*, **18**, 213-227 (1954).
 今西錦司: 人間以前の社会. 岩波書店 (岩波新書), (1951).
 Ishii, S.: An aggregation pheromone of the german cockroach, *Blattella germanica*. II. Species specificity of the pheromone. *Appl. Ent. Zool.*, **5**, 33-41 (1970).
 Ishii, S. & Kuwabara, Y.: An aggregation pheromone of the german cockroach,

- Blattella germanica*. I. Site of the pherome production. *Appl. Ent. Zool.*, 2, 207-213 (1967).
- Iwao, S.: A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Res. Pop. Ecol.*, 10, 1-20 (1968).
- Kennedy, J. S. & Crawley, L.: Spaced-out gregariousness in sycamore aphids *Drepanosiphum platanoides* (Schrank) (Hemiptera, Callaphididae). *J. Anim. Ecol.*, 36, 147-170 (1967).
- 小山重郎: コブアシヒメイエバエ *Fannia scalaris* FABRICIUS の群飛, 一般的観察と群飛個体数について. *日生態誌*, 12, 11-16 (1962).
- Lloyd, M.: "Mean crowding". *J. Anim., Ecol.*, 36, 1-30 (1967).
- Long, D. B.: Observations on sub-social behaviour in two species of Lepidopterous larvae, *Pieris brassicae* L. and *Plusia gamma* L. *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, 106, 421-437 (1955).
- 増山元三郎: 少数側の纏め方と実験計画の立て方. (改訂版). 河出書房 (1949).
- Moore, P. G.: Spacing in plant populations. *Ecology*, 35, 222-227 (1954).
- 森本尚武: クスサン幼虫の集合性. 信大農学部紀要, 4, 141-154 (1967a).
- 森本尚武: 集合性昆虫にみられる集合効果. 植物防疫, 21, 264-268 (1967b).
- 森本尚武: 昆虫の集合に関する最近の研究. *New Entomologist* (上田), 21, 1-66 (1972).
- 森本尚武・佐藤安夫: ニカメイガ卵のふ化の斉一性と幼虫集団の形成について. 応動昆, 6, 190-195 (1962).
- 森下正明: ヒメンボの棲息密度と移動一動物集団についての観察と考察一. 京大生理生態業績, No. 65 (1950).
- 森下正明: 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 (1952).
- Morisita, M.: Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E. (Biol.)*, 1, 187-197 (1954).
- 森下正明: 個体の分布と環境. 生物科学特集号「生体と環境との相互連関」, 53-55 (1956).
- Morisita, M.: Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, 2, 215-235 (1959).

- 森下正明: 動物の個体群. 宮地ほか「動物生態学」, 朝倉書店, 163-262 (1961).
- Morisita, M.: I_{δ} -index, a measure of dispersion of individuals. *Res. Pop. Ecol.* **4**, 1-7 (1962).
- Morisita, M.: Measuring of habitat value by the "environmental density" method. "Statistical ecology (G. P. Patil Ed.)". Penn. State Univ. Press. Vol. 1, 379-401 (1971).
- Morisita, M.: Composition of the I_{δ} index. *Res. Pop. Ecol.*, **13**, 1-27 (1972).
- Okubo, A. & Chiang, H. C.: An analysis of the kinematics of swarming of *Anarete pritchardi* Kim (Diptera; Cecidomyiidae). *Res. Pop. Ecol.*, **16**, 1-42 (1974).
- 奥井一満: 家蚕における集合性行動の研究. 第1報. 一定時間内の行動様式について. 応動昆, **7**, 102-108(1963a).
- 奥井一満: 家蚕における集合性行動の研究. 第2報. 集合性行動に関係する感覚器管について. 応動昆, **7**, 321-326 (1963b).
- Ono, Y.: On the ecological distribution of ocyroid crabs in the estuary. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ. Ser. E (Biol.)*, **4**, 1-60 (1965).
- Pielou, E. C.: The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *J. Ecol.*, **47**, 607-613 (1959).
- Pielou, E. C.: An introduction to mathematical ecology. New York (1969).
- Pitcher, T. J.: The three-dimensional structure of schools in the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.). *Anim. Behav.*, **21**, 673-686 (1973).
- 梅棹忠夫: 個体間の社会的干渉—その概念と実験—. 生物科学, **1**, 19-29 (1949).
- 梅棹忠夫: 生物社会関係の量的表現 I, II—干渉度と場の指数—. 生物科学, **2**, 179-185 (1950), 生物化学, **3**, 33-41 (1951).
- Waloff, Z.: Orientation of flying locusts, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) in migrating swarms. *Bull. Ent. Res.*, **62**, 1-73 (1972).

第3章 社会関係Ⅱ —群れ—

3.1 「群れ」についての考え方

すでに述べたように今西は Deegener (1918) や Alverdes (1927) あるいは Allee (1931, '38) の社会学の基盤である集団現象即社会現象、あるいは集団生活即社会生活という考え方に反対し、集団現象が社会現象であるのとまったく同様に非集団現象もまた一つの社会現象であるという立場をとることによって、彼の社会学を建設した (今西, 1940, '49, '51, '59)。この立場からすれば群れ生活というのも社会生活の諸形態のなかの一つである。しかし群れとはいったいどのようなものを指すものであるか。

今西 (1951) はつづきの順位の成立しているニワトリの集団のように、オーガナイズされた集団を「群れ」と呼んだが、後にいたってこのように組織づけられた群れのほか、魚の群れのように組織づけられていない群れの存在についても言及し、「群れ」という言葉で呼ばれる点では同じであっても両者の間には基本的な違いがあるという見解を示した。この見解によれば、組織づけられていない群れというのは、その構成員はどれをとっても甲乙のないスペシオンの「単なる crowd」であって、個々のスペシオンによってじかに支えられているスペシア (第一段階のスペシア) に現われた一つのフェーズにすぎない。これに対して、組織づけられた群れの場合は、それ自体がスペシオンよりも一段高い社会学的単位 (オイキア) としての存在であり、その出現によってそれまでの第一段階のスペシアはオイキア単位に編成変えられて第二段階のスペシアになる。このような第二段階のスペシアにおいては、個々のスペシオンは直接的にはオイキオン (oikion) としてそれぞれのオイキアを支え、オイキアを通して間接的にスペシアにつながることになる (今西, 1959)。今西のこの考えは単に群れの形式的分類にとどまらず、上記2種類の群れの本質的な性質の違いに着目しているものと思われる。すなわち組織づけられていない群れの成

員は、たとえ相互反応によって寄り集まり、その集合のなかに位置することによって各自が心理的安定を得ているとしても、その群れは特定の群れであることを必要とせず、また特定の成員同士のつながりもない以上、状況に応ずる群れの離合集散もまた自由である。これに対して組織づけられた群れにおいては、少なくともニホンザルのようなよく統合された群れにおいては、その成員は特定の群れのなかでの一定の地位にあるものとして位置づけられており、その行動はその特定の群れの一員としての行動である。ここでは自己の所属する群れの成員に対する場合と他の群れの成員に対する場合とでは明らかな行動上の差異が存在し、また群れ自体が一時的に集結状態を解いたとしても、各個体の間にはその群れの成員としての心理的紐帯が保持されている。したがってこのような群れは単なる個体の集結にとどまらない心理的連帯性をもった集団であり、それ自体が一つの種社会構成上の単位をなすものといわなければならない。ましてその群れが世代を超えた連続性をもつにいたっては、一つの種社会内の個体同士の関係はつねにその所属するそれぞれ特定の群れを媒介としての関係となり、種社会全体が個体を超えた群れ単位に編成変えされたものと認めないわけにはいかないのである。

しかし種々の動物のつくるさまざまな群れのなかで、このようによく統合され組織された群れはごく一部の動物群に見られるだけであって、大多数の動物に見られる「群れ」は順位制やリーダー制によって組織づけられていない集団であり、またある程度組織づけられていても、群れとしての統合性は比較的低いものが多い。しかし、たとえこのような群れであっても、群れ生活というのは単独生活に伴う生活上の不利を克服する手段として、あるいは単独生活では得がたい新しい有利性を獲得するための手段として発達してきたであろうことを考えると、それぞれの動物の生活のなかにおける群れづくりの意義を明らかにすることは、それぞれの種社会を成り立たせている基本にもふれる問題である。しかも群れの組織化ということも、組織されるべき群れ自体の成立が先行するか、あるいは少なくとも同時には成立していなければならない以上、ここ

には当然、何故群れがつけられたかという問題が伏在するのである。そしてそのためには「群れ」とは何を指すかを、ある程度まで明確にしておかなければならない。今西が組織づけられていない群れという時、この「群れ」は同じ能力をもったスペシオン同士の集中と解されるけれども、その集中の性質についての特別の規定は行わず、その意義についても重要な考察の対象にはしなかった。

一方、魚の集団に対しては、従来「群れ」や「集まり」その他の言葉が、特定の行動様式と結びつけて用いられている。たとえば奥野（1956, '63）は、個体が集まり、すべてが同じ方向を向き、同じ行動をするものを「群れ」（schooling）、個体がいくつか集まって生活しているが、各個体の方向がばらばらで統一された行動をとらないものを「むらがり」（assemblage）とし、川那部（1957）はアユ（*Plecoglossus altivelis*）について、休んでいる時の各個体がばらばらの方向を向いた集団の状態を「集まり状態」（aggregation）と呼んで、統一行動をとる場合の「群れ」と区別した。なお Breder（1959）も魚について、単独状態（solitary）と接触群（pod*）という両極に位置する型の中間の状態として、“school”と“aggregation”をとり上げ、この両者の区別を各個体の向きが同一方向であるかどうかによって行なっている。

これらに対して、森下（1961）は集団を集団として成立させる原因にさかのぼって分類することを試みた。これによれば一般に集団はおおまかに見て次の三つに分けることができる。第一は個体間の誘引性にもとづく集団であり、第二は各個体がそれぞれ独立にある場所の条件に反応して集まることによってできる集団である。この二つはいずれも動物自らの運動を通して形成される集団であるが、集団のなかには物理的外力などの直接作用によって各個体が強制的に一ヶ所に集結させられてできるものもある。これが第三の集団である。森下は第一の集団に対して「群れ」、第二に対して「集まり」、第三に対しては「かたまり」という名を与えた。

餌の豊富な場所やそのほかの好適な生活条件の場所に多数個体が集まるとい

* 各個体が互いに体を接触させてつくる団塊状集団。

うのは、種による食性の相違そのほかによる集まり方の違いはあるにせよ、一般にどの種の動物においても共通に見られる現象である。このような一つの生活場所の個体群は、その周辺の生活不適場所との対比では明らかに集団を形成しているといえるけれども、その生活場所内では各個体は場所のひろさの許すかぎり散在状態で生活しているのが、森下の用語による「集まり」の基本的なあり方であり、特に一部の動物においては、高密度下においてもその散在状態を維持させる機構として「なわばり制」さえ発達させているのである。これに対して個体間に誘引性を発達させそれにもとづいての集団形成を行なっている動物においては、たとえ生活場所条件の一樣のひろがりのなかにおいても、局所的な個体の集結状態を維持しながらの生活活動を行なっているのである。このような集団においては、たとえそのなかの個体の向く方向や位置関係が移動時と静止時で異なるとしても、それは集団的まとまりのなかでの行動のしかたに応ずる集結のあり方の違いであり、その違いの認識は集団生活全体の理解のためには必要であることは否定できないにせよ、もっと基本的な問題は、その動物が場所的条件に対する反応を超え、個体同士の直接相互反応にもとづく集団を形成していることそのものの意義である。その集団が無組織の集団であっても、またその集団が仮に一時的な集団であっても、そのような集会的習性を発達させてきたことのなかに、われわれはその種が他の生物や無機環境とのかかわり方を通じて築き上げてきた独得の生き方の重要な一側面を見ることができる。したがってどのような用語を用いるにせよ、個体間の誘引性にもとづく集団を他の集団から区別してそれ自体の発達の様相やその意義を考察することは、動物の社会全体の比較研究のための重要な基礎の一つであるといわなければならない。本書においては前記森下(1961)の用語を用い、このような集団を「群れ」の名によって呼ぶことにする。この意味での群れは、今西に従って組織づけられた群れと組織づけられない群れとに分けることができるが、特に後者は下等動物から比較的高等な動物にいたるまで、種々の生活形の多くの動物に見られるだけに、群れの意義の基盤を探る上での重要な手がかりを与

えるものであり、その比較考察は組織づけされた群れの発生やその発展の研究の基礎としても欠かせない重要性をもつものである。

3.2 群れの機能

およそどのような生活様式であれ、一つの生活様式のなかには種の存続にとって有利な側面と不利な側面とがともに存在するものと考えられる。その上有利不利というのも環境条件の変化やこれに対するその種の個体の適応能力、あるいは個体の成長発育に伴う生理的生態的性質の変化によって異なった様相を呈し、ある時点、ある条件ではその種にとって有利な生活様式も、他の時点、他の条件の下ではかえって不利になる可能性も一般には存在する。群れ生活という生活様式についてもこの原則は同じである。群れ生活を行なうことが後述のように外敵による捕食からまぬがれるのに有効な場合でも各個体の食物獲得にはかえって有害である可能性もあるであろうし、またある種の外敵に対しては群れ形成は有効な防衛手段となり得ても、別の外敵に対してはかえってこれによる捕食効果を高める可能性もないとはいえないのである。したがって群れを形成する習性の獲得というのも、その種の進化の歴史のなかでの環境とのかかわり合いにおいて、群れ形成によるある生活側面での有利性が、他の側面における単独生活の有利性にもましてその種の存続発展に貢献し得たためであると考えないわけにはいかない。このことは同時に、ある系統群に属する一つの種にとって、その維持発展に対する重要な障害はどのような環境要因であったか、そしてその障害の克服に対して群れ生活はどれだけの役割を果たしてきたかという問題にも帰着する。これらの問題についての一般的考察は後章にゆずるとして、本節ではまず群れの機能として考えられる諸側面を個別にとり上げ、これらに対する諸研究者の成果の一部について述べることにする。

さて、森下(1961)は種の生活のなかでの群れ生活の有利性として次の諸点を考えた。

(1) 生活に不利な無機環境条件に対する抵抗性を増し、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物や外敵への対処において成功率を高め、かつ産子や育児を容易にする。
- (7) 世代を超えて永続する群れにおいては、新しく獲得した生活慣習を社会的遺産（カルチャー）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)はすでに群れが確立されてからの後の構造的機能的進化の問題となるから、群れの形成に直接関与するものは(1)から(5)までの項目である。以下各項目ごとに簡単な説明を行なうことにする。

(1) **無機環境に対する抵抗性と生活機能の増大**：これは Allee (1931, '38) によってその重要性を強調されたものである。彼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原始的協同 (proto-cooperation) の事実を確かめ、これこそ「社会」生活への出発点であり、「社会」組織の萌芽であると考へた。陸生等脚類を適当な水分を与えた容器内に入れると各個体はそのなかで分散するが、乾燥状態では密集した集団をつくる (Allee, 1926)。淡水プラナリアの1種 (*Euplanaria dorotocephala*) は単独でいる時よりは数頭一緒にいる時の方が有害な紫外線の照射によく耐えることができる (Allee & Wilder, 1939)。あるいは海産のウズムシの1種 (*Procerodes wheatlandi*) を淡水に入れた場合、単独の時よりも集団時の方が長く生きる (Allee, 1931 ; Oesting & Allee, 1935)。定温動物でもウズラの1種 (*Colinus virginianus*) は寒い夜などには密集するが、実験的に確かめられたところでも、大集団の方が単独や小集団よりも低温によく耐えることができる (Allee *et al.*, 1949)。これらは無機環境条件の致死的作用に対する集団による防衛効果の例ではあるが、注意を要するのは、ウズラの場合などを除いて実験的に与えた有害環境条件は、これ

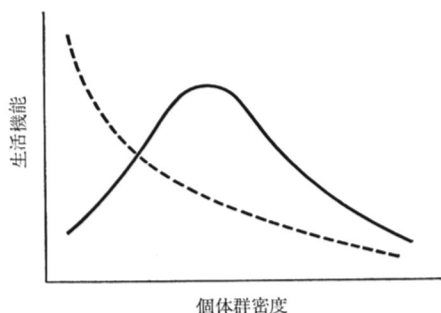


図 3.1 生活機能に対する個体群密度の影響の二つの型 (Allee *et al.*, 1949 にもとづく)……密度増大が機能低下をもたらす型——生活機能に対する最適密度の存在する型

て形成されている可能性が強いが、これらの場合は、生活不適なある時期を一時的な不活動な群れの状態で耐忍しようとするものであり、群れをつくっての日常活動とは異なって、一時的な「生活上の危機」(今西, 1951)を乗り切るための対応策とでもいった性格の強いものである。

Allee は集団生活の利点として個体の種々の生活機能が集団形成によって促進させる例をもいくつかあげている。相互刺激による成長の促進(ウニ)や原生動物における分裂の促進、金魚における摂食行動の促進やあるいはヒラタコクヌストモドキ (*Tribolium confusum*) の 1 メス当たりの増殖率における最適密度の存在などである (Allee, 1931, '38)。特に最後の例に見られた集団密度の生活作用に与える影響を一般化した形式で彼が後に示したのが図 3.1 である (Allee, 1938 ; Allee *et al.*, 1949)。この図に示されるような生活作用に対する最適密度の存在は、集団としての協同作用 (cooperation) のはじまりを示すものであり、少なくとも前述した原始的協同の名にふさわしいものと彼は考えたのである。

さて、Allee の実験その他で示されているように、たとえ過度の個体の集合は種々の生活面に悪影響をもたらすとしても、適度の集合はかえって生活作用

ら動物の自然の生活においてどの程度に遭遇する条件であるのかは明らかにされておらず、これら集団防衛の効果が自然状態における群れ形成とどの程度結びついているかも明確とはいえないことである。もっとも自然状態で普通に見られるアシナガバチ (*Polistes*) のメスの越冬集団や前記陸生等脚類の夏眠集団などは、低温や乾燥などの悪条件に対する防衛反応として

にとって有利である場合は確かに存在し、これが群れ形成をもたらす一つの契機になり得る可能性は否定できないところである。ただし注意を要するのは集団生活における生活機能の促進と考えられる現象は、かならずしもすべてが群れ習性の発達を直接促す働きをもつものとはいえず、なかには群れ習性の確立に伴い、群れ生活への二次的適応としてもたらされたものもあり得ることである。一度群れ生活が常態化すれば、群れから引き離された単独個体はいわば異常な事態に置かれたことになり、これによる心理的不安定さがかえって生活機能を低下させる可能性をもつ。集団による生活機能の促進として得られた実験結果の一部には、人為的に単独にしたための、生活機能の低下を示すにはかならないものが含まれている可能性はないとはいえないのである。

(2) **交尾の機会の増大**：交尾相手を発見する感覚能力が発達せず、また運動能力も小さい動物においては、特定の場所への高密度の集まりが保証されない限り、その代償として少なくとも交尾時期には群れを形成することが種の存続にとって有利であろうことは当然考えられるところである。双翅類そのほかの昆虫類のオスのつくる交尾集団も、これが相互誘引性にもとづく群れであるかどうかは確言できないにしても、少なくとも特定の目印を媒介としての集団形成によってメスに対する誘引を行ない、交尾率を高める効果を發揮しているものと思われる。さきに述べたヒラタコクヌストモドキの低密度における増殖率の低下は、主として交尾の機会の減少にもとづくことが知られている (Park, 1933)。もっとも本種の場合、最適密度を保持する方向への群れの形成がひろい空間において行なわれる傾向があるかどうかまでは明らかにされていない。ただしオス同士の間にはある程度の誘引性が、またメス同士の間では過度の接近を防ぐ反発性の存在が Naylor (1959) の実験およびこの資料をさらに分析した巖と久野 (Iwao & Kuno, 1971) によって確かめられている。

集合性をもつクスサン (*Dictyoploca japonica*) 幼虫では集合している場合の方が、1匹ずつ隔離した場合に比べて発育の斉一性が見られる (森本, 1967) (図 3.2)。このような現象は、成虫になってからの交尾の機会を多くすること

は、さきにあげた発育の斉一性にもとづく成虫の交尾の機会の増大というのも、とり上げることができるかもしれない。しかしこの二つの考え方のどちらにせよ、現在の段階ではまだ単なる推測の域を脱しないものといわねばならない。

鳥類などにおける群れ生活と摂食効率との関係には、餌の発見の問題が介在し、これは餌の密度とその分布状態によって影響される。一般に考えられているところでは、餌がかなり均等に分布している場合は、鳥は分散してなわばりをつくるのが有利であり、局所的に集中している餌を求める鳥にとっては群れをつくって餌探しを行なう方が有利である (Crook, 1965; Horn, 1968; Brown & Orians, 1970; Thompson *et al.*, 1974)。前者の場合は個体の散在によって、各個体の平均的な索餌行動の距離を短縮できるという利点がある (Horn, 1968) のに対して後者すなわち餌場が局在している場合は、群れをつくっていれば見だし得た餌場で多数個体が摂食することによって起こる分配上の不利益はあっても、多数の眼によって新しい餌場を見だし、あるいはかくれた餌を見だすためにさきに餌を発見した個体の行動を模倣することによって餌探し効率を高めることができるなどの利益が、上記の不利益を上まわるというのである (Thompson *et al.*, 1974)。鳥における餌探しのさいの行動の模倣 (社会的学習) (social learning) は Murton (1971) や Krebs *et al.* (1972) によって強調されているところであるが、Thompson *et al.* (1974) はこのような他個体の経験を各個体が活用する行動こそ、群れ形成のもたらす生存価 (survival value) の基礎であると考えるとともに、群れの大きさや餌の分布と摂食効率との関係についての答をシミュレーション実験によって求めようとした。彼らは鳥の餌探し行動を分析し、上記模倣行動を含めた各部分行動型に対応するパラメーターに対してシジウカラ (*Parus major*) の野外行動から得た数値を入れるとともに、一方餌集団の空間的ひろがりや種々変えた場合の餌の獲得数および獲得失敗率の変化が、鳥の群れの大きさによってどのように影響されるかを調べた。その結果、1個体当たりの単位時間内餌捕獲数を最大にす

る群れの大きさと、餌の獲得失敗率を最小にする群れの大きさととは異なること、すなわち単位時間当たり餌の獲得数は全体としては5以下の小群において大きい値を示すが、これを最大にする群れの大きさは餌の集中度によって異なること、一方餌獲得失敗率は模倣行動の効果などによって群れが大きくなるほど小となる傾向が、餌の集中度変化のかなりの範囲にわたって見られることなどの答を得ている。そして彼らは、1日当たりの餌の必要量の小さい小鳥の場合などでは、単位時間当たりの餌獲得数を(ある程度以上)大きくするよりは、餌獲得の失敗率を小さくすることによって長時間絶食の危険を避ける方がより有利であり、これこそ群れ形成によって得られる重要な成果であるという結論をくだしている。このようなシミュレーションでは部分的モデルのつくり方、全体をつなぐシステムの組み方、諸パラメーターに対する数値の与え方などによって結果は著しく異なる可能性があるから、上記の結果をもってただちに群れの有利性が証明されたということとはできないにしても、今後の研究の一つの方向を示すものとしては注目してよい。

一方、上記のシミュレーション実験の共同研究者の一人である Krebs は、アオサギの1種 (*Ardea herodias*) の野外の群について一連の調査観察を行なっている (Krebs, 1974)。このサギは集団営巣場所から餌探しに出発するさい、近隣の巣の持ち主の行動にひかれて群れを組んで飛び立つ傾向があり、餌が大きい集団をつくっている場所では群れの状態で採食活動を行なう。ただし個体間は数 m の間隔を保持した間おき集合の状態である。なお餌が散在し、かつ防衛が容易な条件の場所では単独でなわばりをつくるという。さて群れをつくっている場合の個体の単位時間当たり平均餌獲得数(摂食率)や、1回の餌とり行動当たりの餌の獲得率(摂食成功率)はある程度まで群れの大きさに応じて大きくなり、また各個体の摂食率の変異係数も群れが大きくなるとともに減少し、ヒナに対する餌の運搬が長時間途絶える危険が群れの大きさに対応して少なくなっていることが示された。しかしこれらの現象はじつは餌密度の高い場所ほど大きい群れがつけられるということの結果であって、群れ自体によ

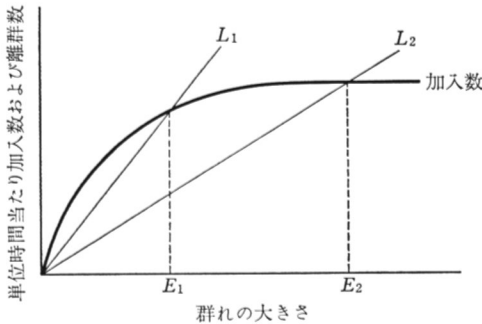


図 3.3 餌場におけるサギの群れの大きさの決まりかたの模式図 (Krebs, 1974)
 L_1 : 餌の少ない場所での単位時間当たり離群数
 L_2 : 餌の多い場所での単位時間当たり離群数
 E_1 : 餌の少ない場所での群れの大きさ
 E_2 : 餌の多い場所での群れの大きさ

一定となる) と群れを離れる個体数とがつり合う群れの大きさは、餌の豊富さによって大きくなるという機械的計算によってかなり説明されるという* (図 3.3)。したがってこの鳥における群れ形成のおもな効用は、餌場を見いだすさいすでにその場所に到達している群れを目印にすることによって餌場探しの効率を高め得る点にあると Krebs は考えており、野外における誘引実験の結果も餌場で単独にいる個体に比べて群れとして存在している場合は、はるかに多くの個体をこの餌場に誘引することができることを示している。

餌動物を集団攻撃することによって捕食効率を高めている例はアリ類ではよく知られているところであるが、「社会性昆虫」以外でも、魚の一部や、鳥類ではウ、哺乳類ではシャチ、オオカミ、シュリョウイヌ (*Lycaon pictus*)、ライオンなどについて報告されている (Allee *et al.*, 1949; Wilson, 1975 参照)。ただし「社会性」昆虫や哺乳類の群れのようにある程度組織づけられたもの以外では、少なくとも群れ成員の積極的協力によって餌動物を攻撃する例は稀れであろうと思われる。

(4) 競争種との関係：アリ類のような「社会性」昆虫の間では、競争種であ

る直接的な効果、すなわち群れ行動による餌獲得の能率化や外敵に対する個体としての警戒必要性の減少などのためではないという。そして餌密度の高い場所に大きい群れがつくられるというのも、群れ内の各個体が単位時間内に群れを離れる確率が、餌の豊富さに従って小さくなるため、この群れに新しく加入する個体数 (群れがある程度以上の大きさになればほとんど

* ただし “giving up time” (最後の餌をとってから他の場所へ飛び去るまでの時間) のばらつきまで考慮に入れると、ここに用いられたモデルだけで群れの大きさを考えるのは無理があると Krebs 自身も述べている。

る他のアリに対するハタラキアリ集団による攻撃や防御、あるいはこれらを通じての餌場の争奪（森下，1939 a, b, 1941）の例も知られている。しかし一般には群れをつくることによって競争種に対抗する例は稀れのである。前述のシュリョウイヌでは、群れ行動は単に餌の獲得のために必要なだけでなく、殺した餌動物をハイエナに奪われないためにも欠かせないという（Wilson, 1975）。

(5) 捕食に対する逃避および防御効果：群れを形成することによって得られる利益の一つとして多くの研究者によってとり上げられているのは天敵による捕食からの逃避に役立つという点である。Allee (1931) も自然状態での集団防衛の例として、肉食性のカメムシの1種 (*Phyllochiusus*) の攻撃に対するハムシ1種 (*Coelomera cayennensis*) 幼虫の行動をあげている。この幼虫は体の末節がシャベル状にひろがり、しかもこの部分は硬くて *Phyllochiusus* の吻が通らない。幼虫は頭を内側に向けた円陣をつくるため、円陣の外の *Phyllochiusus* は吻を餌の柔らかい体部にとどかせることができない。ただし *Coelomera* は円陣の外方に向けて葉を食ってゆくためやがては円陣に隙間ができ、*Phyllochiusus* はその隙間から餌を捕えることができるようになるが、この時期には *Coelomera* 幼虫はすでに老熟しており、少数の犠牲者が捕食者によって利用されている間に多くの個体は蛹化して捕食をまぬがれるという。

アメリカシロヒトリ (*Hyphantia cunea*) (Ito & Miyashita, 1968; 伊藤・桐谷, 1971) では一般の鱗翅類と違って幼虫若齢期の死亡率が著しく低く、むしろ

发育後期の死亡率が高い (図3.4)。この昆虫では、幼虫が網巣をつくって生活し、特に若齢期ではあまり移動せずに巢の近傍で摂食しているため、外敵による攻撃からまぬがれやすいことが若齢期の

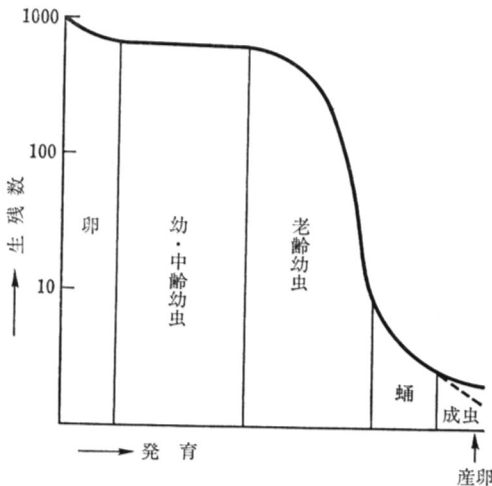


図 3.4 アメリカシロヒトリの生残曲線 (伊藤・桐谷, 1971)

死亡率を下げる重要な原因であると考えられている。

集合が間接的に外敵による攻撃をまぬがれるのに役立つ場合も考えられる。桐谷 (Kiritani, 1964) が研究したミナミアオカメムシ (*Nezara viridula*) では、集合による成長の促進が見られるが、このように死亡率の高い若齢期を集合することによって短縮し、これによって外敵からの攻撃による死亡を少なくすることに、集合の一つの意義があるものと桐谷は考えている。

魚にとって群れをつくることによってもたらされる利点としては、生殖や摂食に関するもののほか、やはり捕食者からの攻撃をまぬがれるうえでの有効性が重要であると考えられる研究者が多い。群れ成員の多数の眼によって捕食者の接近を早く知ることができるであろうこと (Bowen, 1931)、群れとして空間の一部に集結することによって捕食者から発見される率を小さくできること (Cushing & Harden Jones, 1968)、あるいは発見された時でも捕えられる割合が小さくてすむ可能性があること (Nikolsky, 1963 その他) などの点からである。Nikolsky (1963) によれば、アジがその餌となるカタクチイワシを捕えることができるのは、後者の群れをつき破り得た時であり、またアジ自身はその敵であるキツネガツオ (*Palamys sarda*) が現われると密集群をつくるが、この群れが分散するまではキツネガツオはアジを捕えることがきわめて困難であるという。一般に群れから離れた魚は捕食者によって捕えられやすいことはたびたび観察され報告されているところである (Neill & Cullen, 1974 参照)。

それでは群れをつくっている個体は捕食者から発見されてもなぜ捕えられがたいのか。Radakov (1958)* は若いサイダ (*Pollachius virens*) に対するタラ (*Gadus morhua*) の攻撃において、餌が群れをなしている時は、最初の犠牲者を捕えるためには餌が単独でいる場合に比べて5倍の時間を要するという実験結果を報告し、これは目標とする餌個体が逃がれようとして群れのなかにもぐりこむなどのため攻撃者は次々と目標個体を変更することになり、その結果、一つの餌個体だけに目標を限定して追う場合よりは捕えるまでの時間が長くなるのだという。Radakov はこれを「リレー・レース効果」(relay-race effect)

* Neill & Cullen (1974) による。

と呼んだ。また Neill & Cullen (1974) は、2種の頭足類（ジンドウイカ *Loligo vulgaris* およびコウイカ *Sepia officinalis*）および2種の肉食魚（カワカマス *Esox lucius* およびパーチ *Perca fluviatilis*）を用いて、それぞれの種の餌となる魚* が単独の場合と6匹および20匹の群れをつくっている場合とで、捕食効率がどう違うかを実験的に調べた。その結果はすべての捕食者において餌の捕獲率（捕獲回数／接触回数）は餌が群れをなしている時の方が低かった。このことは捕食者が1頭の餌を捕えるためには、餌が群れをつくっている場合の方が単独の場合よりも多くの出会いの回数を必要とすることを示すものである。そしてその原因としては、やはりリレー・レース効果が重要な役割を果たしているものと Neill & Cullen は考えた。なお典型的な待ち伏せ型の捕食者であるコウイカでは、最初の5回までの攻撃では餌魚の群れの大きさによる捕食率の違いはなかったが、これははじめのうちは群れ内の魚を驚かせないで餌をとることができたからであった。この実験は容積の限定された水槽内で行なわれているため、攻撃された餌魚が遠くへ逃げ去る可能性を封じられていることの不自然さや、捕食者が次々と餌を捕えた場合の飽食の程度に関する分析の不充分さなどの欠点をもつけれども、捕食からの逃避のための群れの効果を明らかにする上での数少ない実験の一つとして注目してよい。

群れのなかの個体が捕食者をおもに視覚によって認知する場合は、夜間索餌する捕食者に対して群れは防衛的意義をもたないことになるはずである。事実昼間群れをつくっている多くの魚が、夜間は小群に分散するかあるいは単独になることが知られている。カスピ海のコニン（*Clupeonella delicatula caspia*）、外洋性のニシン（*Clupea harengus*）、カタクチイワシ（*Engraulis encrasicolus*）などがこの例であって、このように夜間群れが分散することは今度は化学受容器の助けを借りて方向づけを行なっている捕食者から発見されるのを少なくすることになる（Nikolsky, 1963）。

なおさきに述べたように群れのなかでは、魚は遠方の捕食者を早く認めることのできる例として、Nikolsky はカワカマスの餌となるハヤの例をあげてい

* 頭足類に対してはトウゴロイワシ類（*Atherina* spp.）およびボラ（*Mugil* spp.）肉食魚に対しては *Alburnus* および *Leuciscus*。

る。ただし群れ自体は単独の個体に比べて捕食者によってより遠方から発見されるという不利をももっているが、捕食者が襲ってきた時、群れの魚たちは普通四散することによって捕食者に方向を失わせると Nikolsky は述べている。これも上記のリレー・レース効果に含まれるものであろう。なおこの効果のほか、群れの外敵に対する防衛的效果のなかには、1匹の群れ個体が犠牲となっている間に他の群れ成員は遠くへ逃がれ去ることができ、したがって群れが大きいほど個体群としての死亡率を小さくできるという点も考えられる。ただし捕食者自身が群れをなしている場合は、逆に捕食率を大きくする可能性もある。なお西アフリカの川にいる *Tilapia macrocephala* の幼魚は群れをつくって生活しているが、1匹が捕食者によって皮膚を傷つけられると fright substance (Schreckstoff) を出し、これを感知した他の個体はすぐ逃げる。ただし成魚は単独生活をしていてこの物質を出さないという (Fryer & Iles, 1972)。

群れをつくっている場合は、外敵の接近をより早く気づくことができるであろうから有利に違いないというのは魚だけでなく鳥や哺乳類についても考えられている (たとえば Lack, 1954)。しかしこれについての実証はほとんどなかったといってもよい。最近 Powell (1974) が禽舎内のムクドリ (*Sturnus vulgaris*) について行なった実験および Siegfried & Underhill (1975) が野生のハトの1種 (*Streptopelia senegalensis*) の群れについて行なった野外実験は、まだ予備的な段階のものとはいえ、上記の問題の実証の試みとして注意してよい。Siegfried & Underhill の研究では地上に約 1 m^2 の範囲に餌をまきハトの群れを誘引し、この餌場の近くの木の高所から餌場の真上にかけて斜めに張った針金に沿ってタカの標本をすべりおろし、このタカが餌場からどの程度離れたところまできた時に、ハトの飛び立ちが開始されるかを、映画撮影によって調べた。その結果は群れを構成する個体数が3~16の場合は、外敵がハトに気づかれずに接近できる距離は、ほぼハトの群れの大きさに比例して大きくなることがわかった。ただし群れの大きさが3個体以下では、かえって群れが小さいほど早くから外敵の接近に気づくが、これは少数ではハトの警戒心がかえって高

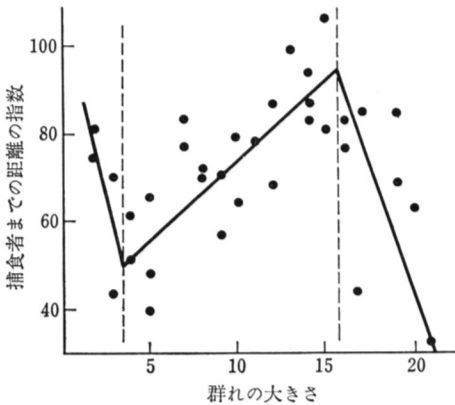


図 3.5 野生バト *Streptopelia senegalensis* における捕食者に対する反応の速さと群れの大きさとの関係 (Siegfried & Underbill, 1975 の資料より)

駆逐する例がかなり知られている。ガンは1羽が猛禽におそわれると他の鳥がこれを攻撃する相互扶助的の習性があり、コロニー性のカモメでは侵入者に対して集団威嚇を行ない、またムクドリ群れではタカの攻撃にあうと密集隊形をとり、場合によっては積極的に追跡し、相手を傷つけその結果相手を死にいたらしめることさえある (黒田, 1962; Wilson, 1975 参照)。有蹄類でも、子連れの群において、外敵に対して防禦陣をつくって子を保護する例がいくつか観察されている。オオカミに対するジャコウシの群れの場合、ハイエナに対するオオレイヨウの場合などである (Wilson, 1975)。なおニホンザルの群れのようによく組織された群れにおいてはオスたちによる組織的な群れの警戒防衛行動を見ることができる (伊谷, 1954)。

群れ形成による捕食からの逃避に関して付記する必要があるのは Hamilton らによる「利己的集合」(利己的群れ—selfish herd) の問題である。Hamilton (1971) は餌動物個体群のなかにも出現した捕食者による攻撃が、もっとも近くにいる餌個体に対して行なわれると仮定すれば、各餌個体にとっては他個体のかたわらに移動することによって自分がねらわれる危険を小さくできる (そのか

まるためであろうと考えられる。また群れが 16 を超えると外敵に対する気づき方がかえって遅くなるが、これはこの餌場は狭すぎるため餌場にはいりこむ争いが起こり、このため外敵に対する注意がおろそかになるためであろうという (図 3.5)。

なお鳥類や哺乳類になれば、単なる外敵からの逃避にとどまらず、群れ行動による防衛や、あるいは積極的に外敵を攻撃し

わり別の個体がねらわれる)から、最初はランダムな分布をしている餌個体でもこのような利己的行動をとることによって集合がもたらされることを述べ、また Vine(1971)は、ルーズな餌個体の群れに対して捕食者が外から攻撃を行なう場合でも、各餌個体が最も安全な群れの中央部に位置しようとする利己的行動をとることによって、密集群が形づくられることを数学的に示した。実際にも外敵の攻撃をまぬがれるため各個体が互いに他個体の蔭にかくれようとする性質は、かなりの動物に認められることと思われ、これが集合をもたらす行動的基盤の一つとなっているとともに、またこのようにかくれ場所として利用できる他個体が近くに存在することが群内の個体に一つの心理的安定感を与えていることもおそらく確かであろう。しかし上記のような利己的行動が個体群全体にとって、あるいは利己的個体自身にとっても生存上の利益をもたらすのは、捕食者が餌の群れの一部を食うだけで満足して立ち去る場合か、あるいは一部が犠牲になっているうちに群れの残りが逃走できる場合であることは注意すべきである。

3.3 群れ生活の発達

今まで見てきたのは、動物の生活のなかにおける特定の側面や、個別の環境要因に対処するさいの群れ生活の有利性であった。しかし前にも述べたように群れの形成はかならずしもその種のあらゆる生活の営みに対して有利性をもたらすとは限らず、ある面では有利ではあっても他の面ではかえって不利となるという問題は、どの群れについても一般的にはいえることと思われる。同じ環境要因との対応関係においても、種による体制や行動力その他の違いによって、群れ形成が有利である場合も不利である場合も起こり得る。外敵からの逃避という問題一つをとっても、群れをつくることによって逃避を容易にしている種のある一方では、個別のかくれ場所の利用によって逃避効率を高めている種も存在するのである。したがって群れ生活の形成維持の問題は、単にその個別的機能の観点だけではなく、種の生活全体のなかでの群れ形成の果たしてい

る役割を明らかにすることによって、はじめて理解されることと思われる。

きわめておおざっぱに見るならば、比較的進化の段階の低い体制の簡単な下等無脊椎動物においては、群れ形成は、種々の無機環境条件の悪化に対応した一時的の集合の形で行なわれることが多いであろうことは Allee の実験からも推察される場所である。これらは一時的の危機にさいして種の絶滅を防ぐ上での役割を果たしているとするならばその種にとって重要な意義をもつものといえるけれども、このような一時的群れは日常の生活活動から見れば、一時的活動休止の状態でもあり、消極的な持久策にすぎないともいえる。これに対しても Allee の主張するように、集団効果による生活機能増進と結びついて群れ形成が行なわれるならば、これは種の生活に対して積極的意味をもつことは明らかであるが、自然における多くの下等無脊椎動物の集団が、単なる場所条件と結びついた集まりではなく、このような積極的有利性にもとづいて発達した群れであるかどうかに対しては具体的資料に乏しい。もしこのような群れが一般的に認められるとしても、おそらくそれはきわめて微弱な結合をもった群れにすぎないのではないかと想像される。

無脊椎動物のなかでも節足動物、特に昆虫類ともなれば、かなり多くの種において群れ生活を見ることができる。これらの群れの特徴は社会性昆虫を除いていずれも生活史のある時期、すなわち幼虫期や成虫期、あるいは幼虫期のなかでもその初期だけという限定された時期にだけ群れを形成するという点、それらの群れはチャドクガ幼虫のように摂食のための集団や、アメリカシロヒトリ幼虫のように外敵による捕食をまぬがれるのに有効と考えられる共同営巣的集団などのように、かなり単機能的と考えられる群れの多いこと、さらにこれら幼虫期の群れの多くは同齡群であり、これらは卵の時からすでに卵塊としてかたまつた状態から出発する種類であることなどである。これらの群れ習性は、それぞれ生活史のある時期の弱点を補う一つの手段として発達したものであろうこと、そして、これは現在のそれぞれの種の生活のなかでは欠かせない重要な役割を果たしているであろうことは疑いないが、昆虫類全体を見る時、

少なくとも前に例示したような顕著な群れ習性をもつ種類は一部にすぎず、多くの種類は群れをつくらないか、あるいは群れ習性が認められるとしてもきわめて弱いものにすぎないと考えられる。すなわち群れ生活の定着は昆虫類ではまだ一部に見られるにすぎず、しかもそのほとんどは生活史のある時期だけに限られているのである。

ただし昆虫類のなかでもいわゆる「社会性昆虫」においては、各コロニーはその構成員であるゼニオン（第1章参照）の集合体としての群れであるといえる。もちろんこの群れは、スペシオン同士の集合体である一般の群れとは同格ではないにせよ、多数のゼニオンの協同による巣の防衛や採食を通じて一般動物の個体と同格とも見られるコロニー単位の生存率を、著しく高めることに成功しているものと考えられる。

なお節足動物のなかでは、クモ類にも「社会性」をもったものが八つの異なった科のなかに出現していることは注意してよいであろう。その「社会性」は(i)個体間の攻撃性の消失、(ii)集合性、(iii)協力性（共同造網、獲物の共同捕獲、共同摂食など）によって示されるものであるが、Kullmann (1972)によれば、これらの習性は母グモの子グモに対する給食（はきもどし、獲物の直接供与、母グモの死後はその死体による給食）と結びついてまず子グモの間に発達し、これが成体になってからも持続されるにいたったものであろうという。

魚においては程度の差こそあれ持続性をもった群れが多くの種類について知られている。ただし群れ習性は性成熟に達するまでの初期の発育段階にある時に現われる魚種が多いが、ニンやカタクチイワシなどプランクトン食性の小型の表層魚では生涯を通じて群れ生活を行なうものが知られている(Nikolsky, 1963)。その適応的意義としては外敵からの逃避が主なものではないかと考えられるが、捕食性魚類のなかで知られている成熟後の群れ(Nikolsky, 1963)などは餌魚の群れに対する捕食能率を高めるのに役立っているといえるであろう。なお産卵集団や、回遊集団からそのまま産卵集団に移行するもの

(サケ類の集団)などは、繁殖のための適応的意義をもつものと考えてよいであろう。

鳥類においては繁殖期—非繁殖期を通して、分散してなわばり生活を送るものもかなり見られるけれども、一方非繁殖期には群れ生活を行なうもの、繁殖期にも集団営巣を行なって採食には群れ行動をとるものも多く見られる*。

Crook(1965)は群れ形成の有利さとして餌の局在と結びついた採食効率の向上と、捕食者の接近を早く知り得る点をあげており、また Lack(1968)も同様の見解を述べているが、特に森林内のかかなり一様に分布する昆虫類を求める燕雀類の群れのように、採食のための有利さと直接結びつかない型の群れもまた多いことを述べ、これらの群れの主な利点はむしろ捕食者の攻撃をまぬがれるうえでの有効さにあると考えている。なお Crook, Lack はともに営巣のしかたも主として採食習性と巣の安全の両面に結びついて進化したものであると考えている。すなわち巣を離れ離れにつくることは、それぞれの巣の近くでの単独の採食に便利であるとともに捕食者から巣を陰蔽するのにも役立つ。集団営巣をするものでは種によってかなり事情が異なるが、海鳥や淡水の水鳥の集団営巣は、捕食者である哺乳類や爬虫類の接近困難な場所で行なわれるため、安全性を保つための巣の間おきの必要が少なく、またこのような安全な場所はしばしば局在するため、そこへ集中する結果となっている。もっともカモメやアジサシの営巣場所はかならずしも上記の条件を満足させているわけではないが、その代わりこれらのものは捕食者に対する集団攻撃を行ない、そのためには集団営巣が有利である。ただしコロニーの大きさは食物の量によって影響されるというのである (Lack, 1968)。ショウドウツバメ (*Riparia riparia*) においても、その集団営巣を維持させている重要な原因は営巣場所の制限や採食上の有利性ではなく、むしろ捕食者に対する防衛効果であって、それには直接的な集団防衛のほか捕食の危険の大きいコロニー周辺部を避けて安全度の高い中央部に営巣しようとする利己的行動(利己的集合効果, selfish herd effect) (Hamilton, 1971; Vine, 1971) にもとづいているという (Hoogland & Sherman,

* なお鳥類では渡りのさいに群れをつくるものが多く知られているが、これは個体の経験の活用を通じて方向空位に役立っているものと考えられている (Hamilton, 1967; Orr, 1970)。

1976)。これらの問題は後章においてさらにとり上げることにするが、いずれにせよ鳥類においては群れ生活はなわばり生活とともにその社会生活全体のなかで重要な地位を占めるにいたり、その発達には外敵に対する防衛と少なくとも一部においては採食のための有利性が主要な働きをしていると考えることができる。

哺乳類においても群れ生活は種々の系統群のなかでそれぞれの発達を見せている。Kaufmann (1974 c) は有袋類のうちカンガルー科に属する種のなかでの社会組織の発展系列について次のように考察している。この科のなかには小型、単独性、雑食性でオス個体間になわばり制が存在すると考えられているニオイネズミカンガルー (muskrat-kangaroo) (*Hypsiprymnodon moschatus*) からかなり大型で集団 (mob) で生活する whiptail wallaby (*Macropus parryi*) にいたるまで集合性を異にする多くの種が含まれている。このような集合性の発達には食性としては草食性の発達、すみ場所としては森林から開闊地への進出などととも、個体間の非攻撃性、体形の大型化による運動性の増大、昼間活動性の獲得などが結びつくとともに一方では捕食者の圧力と、繁殖期に季節性のないこと、短い発情期間などが集団形成を有利にする条件として働いていると Kaufmann は推測している。

Jarman (1974) はアフリカのレイヨウ類 (antelope*) 各種のつくる社会組織は、個体の大きさ、食物のとり方、すみ場所ならびに外敵に対処する方法などと密接に結びついていることを見だし、五つの社会組織の型を分けた。すなわち、

Aクラス： 主として森林のなかで単独またはつがいで生活し、時として子を連れる。多種の植物の特定部分のみを食い、年間を通じて小さい行動圏にとどまる。個体重は1~70 kg。マメレイヨウ類 (Cephalophinae) やオリビを除くコビトレイヨウ類 (Neotraginae) がこれに属する。

Bクラス： 森林や低木林にすみ普通3~6頭の群れをつくるが、単独のものあるいは12頭までの群れも見られる。しばしば1頭の成メスが1~数頭

* Jarman はヤギ亜科 (Caprinae) を除くウシ科 (Bovidae) のものを一括して antelope としてとり扱っている。したがって真正ウシ群に属するアフリカスイギュウもこれに含まれる。

の他の成メスを連れる。種によって禾本科草本または双子葉植物のどちらかの特定部分を選んで食う。一つあるいは少数の植生型の場所に年間を通じて一つの行動圏をもつ。個体重は15~120 kg。ヤマレイヨウ類 (*Redunca*) やオリビ (*Ourebia ourebia*) などを含む。

Cクラス： サバンナ、氾濫原、高木林地などにすみ成オスは単独で見いだされるが、メスや若いオスは6~60頭、時として200に達する群れをつくる。ただし季節や場所によって群れの大きさは変化する。いくつかの植生型にまたがって選択的にある範囲の食草をとり、行動圏はかなり大きい。個体重は20~250 kg。ミズレイヨウ (*Kobus*) やトムソンレイヨウ (*Gazella thomsoni*) その他かなり多くの種がこのクラスに属するものと思われる。

Dクラス： サバンナ、草地、疎林、などにすみ成オスが単独で生活するのはCクラスと同じであるが、メスと若オスはつねに相伴い、6~数百頭の群れをつくるとともに、小群は集まって数千の超群 (superherd) にまとまる場合がある点が特徴である。禾本科草本を食物とし、そのなかの種の違いはあまり問題としないが、植物体の部分や発育程度についてのより好みがある。そのため適当な発育程度の植物を求めて移動し、行動圏の限界は不明確である。個体重は80~250 kg。ウシレイヨウ (wildebeest) やシカレイヨウ (hartebeest) がこのクラスに属する。

Eクラス： サバンナ、草地、林地、半砂漠などにすみ好適条件の下では数百から2,000に達する持続性のある群れをつくって生活する。これらの群れは単位小群の合流によってつくられるのではない点でDクラスの超群と性質を異にし、したがってまた群れの大きさの季節的変化も小さい。いくつかの植生型のなかの多種の草を無選択に食い、大きい行動圏のなかを季節的に移動する。個体重は150~700 kg。オオレイヨウ (eland) (*Taurotragus*) やアフリカスイギュウ (*Syncerus caffer*) などのほか、ナガツノレイヨウ (gemsbok) (*Oryx gazella*) や Beisa oryx (*O. beisa*) もたぶんこれにはいると思われる。

以上のように大群をつくるクラスのものほど個体の大きさは大きくなり (図

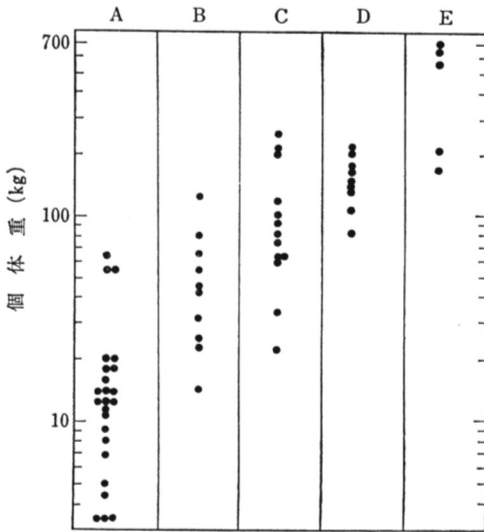


図 3.6 レイヨウ類各社会組織型 (A, B, C, D, E) と個体重との関係 (Jarman, 1974)

しこれだけならば、大型の種類がなぜ大群をつくるかの説明にはならない。Jarman はこれに対して、外敵に対する問題こそ、少なくともある程度以上の大きさの群れ形成に対してもっとも重要な役割を果たしているものと考えている。レイヨウ類が捕食をまぬがれるための行動としては、

- (i) 捕食者から発見されるのを避ける。
- (ii) 発見されても、攻撃を受ける前に逃走する。
- (iii) 攻撃を受けても逃走する。
- (iv) 捕食者を脅かし、または反対に攻撃さえ行なう。

の四つであるが、Aクラスのもの主として(i)の型を、Bクラスも主として(i)ではあるが、一部では(ii)の型をとる。Cクラスでは(i), (ii), (iii)が見られるが、小型の捕食者に対しては(iv)の行動をとる場合もある。ただしこれを示すのは主として子を攻撃された時の母親である。これらに対してクラスDのものは、大型の捕食者に対しては(iii)の行動をとることもあるが、

* また、すみ場所としても森林から開闊地へという進出が行なわれている。

3.6)、それとともに食物のとり方も特定の植物群、特定の植物部位の専門家から次第に無選択の採食へと移行する*。Jarman の考えによれば、たとえ同じ植生でも体が小さく、また食い得る部分が栄養価の高い特定部分にだけ限定されている動物になればなるほど、その動物にとっての食物の分布は散在状態となり、これは個体間のコミュニケーションを妨げ群れの形成を困難にさせるものである。しか

多くの場合固い集団結合によって犠牲者を捕食者が選び出すのを困難にし、あるいは積極的に捕食者を攻撃することもある。クラスEともなれば集団の力による捕食者に対する攻撃は一層積極的となり、このクラスに属するアフリカスイギュウでは、子への攻撃に対しては母親のみならず全群が駆けつけるという。すなわち開闊地にすみ捕食者から発見されやすい大型の種類は、大きい群れをつくることによって捕食者に対する防衛を可能にしており、またそのような開けた環境は大形の群をつくることをも可能にしているのである。そして一方大群による食物資源の過度の消耗はすみ場所の範囲をひろげ、季節的移動をも行なうことによって防ぎ得ているのである。すなわち、群れの大きさの上限は、食物としてどのようなものを食い得るか、またその分布状態や量はどうかということによって定められているというのが Jarman の考えである。

以上のように草食性の大型哺乳類における群れ生活は、外敵に対する防衛と個体の大型化に伴う食物資源の利用効率の向上とを主要な軸として発達してきたものと思われる。個体の大型化というのも外敵との対応と単位体重当たりのエネルギー消費の節約との両面に関係したものであろう。逆に見れば、これらの動物群においては群れ形成によって捕食者による抑圧をかなりの程度に緩和し得ており、その結果新しく当面した食糧問題の解決の一つの方法として与えられた資源の効果的利用の方向にすすんできたといえるかもしれない。このことはこれら大型哺乳類を食物とする肉食動物の側にも新しい生活問題をひき起こしたに違いないのである。餌とする動物が豊富になっても捕獲の困難さが伴うならば肉食動物にとっての食糧問題はかえって深刻化するであろう。このような肉食動物にとっては餌の捕獲能率を高めることがなによりも必要となることは明らかである。肉食動物自体の大型化もその一つの方向であったとも考えられるが、すでに述べてきたような集団組織の発達とこれによる集団狩猟もその一方向と見ることができる*。

霊長類のような高等哺乳類においてもロリス科のポト (*Perodicticus potto*) やオオギャラゴ (*Galago crassicaudatus*) のような単独生活者から、ニホンザ

* アフリカのジュリュウイヌ (*Lycan pictus*) では有効な狩猟を行なうためには最小限4~6頭の群れの大きさが必要であるという (Estes & Goddard, 1967)。

ルその他の群れ生活者にいたるまで種々の生活形態が見られる（伊谷，1972）。その発展系列は一筋ではないにせよ，外敵と食物という二つの軸はその発展に重要な関係をもっていたであろうと想像される。ただし霊長類においては群れの内部組織の発達を伴った群れとしての永続性や統合の強化によって，群れ生活は最高の生存価を与えるにいたっているものと考えられる。

3.4 群れの内部組織

A. 順位制

a. 順位制と順位関係 順位制 (dominance hierarchy) とは，群れのなかの個体間における優劣の順位を基礎とした秩序である。このような順位関係 (dominance-subordination relationship) についての科学的研究は，よく知られているように，Schjelderup-Ebbe (1913, '22) にはじまる。彼は一群のニワトリ個体同士の間には，相手をつつき得るかつき得ないで逃げるだけであるかという行動面から見て明らかに優劣関係が成立していることを観察した。たとえば7羽のメンドリ (A~G) からなる一群では

Aは B, C, G, D, E, F をつつく
 Bは C, D, E, F をつつく
 Cは G, D, E, F をつつく
 Gは B, D, E, F をつつく
 Dは E, F をつつく
 Fは F をつつく
 Fは 1羽もつけない

すなわちこの群れでは B, C, G の間の三角関係を除いて第一位の A から最下位の F にいたる間にはほぼ直線的な優劣関係が見られる。このような優劣の順位は Allee (1938) によってつツきの順位 (peck-order) と名づけられた。

この研究以後，多くの研究者が，種々の動物についての順位関係の研究を行った。その結果，メンドリに見られたのとは異なった順位関係の型もいくつ

表 3.1 モリバト (*Columba palumbus*) のつきつきについてのソソオグラム (Bennett, 1939)
(勝率の欄は森下による付加)

実験 14 日目

個 体	A	B	C	D	E	敗 計
A	—	7	0	0	0	7
B	1	—	1	0	0	2
C	1	1	—	0	0	2
D	9	0	0	—	0	9
E	2	0	0	0	0	2
勝 数	13	8	1	0	0	22
負かした相手の数	3.0	1.5	0.5	0	0	
勝 率	0.65	0.80	0.33	0.00	0.00	

実験 32 日目

個 体	B	A	E	C	D	負 数
B	—	4	1	1	2	8
A	8	—	0	0	0	8
E	1	7	—	0	0	8
C	2	5	1	—	1	9
D	3	13	0	9	—	25
勝 計	14	29	2	10	3	58
負かした相手の数	3.5	3.0	1.5	1.0	0	
勝 率	0.64	0.79	0.20	0.53	0.11	

表 3.2 水槽中のメダカ (*Oryzias latipes*) のたたかひの結果のソソオグラム (河端, 1954)
(勝率の欄は森下による付加)

個 体	d	c	e	a	b	敗 計
d	—	0	0	0	0	0
c	19	—	1	0	0	20
e	33	3	—	0	0	36
a	22	1	1	—	1	25
b	5	1	1	2	—	9
勝 計	79	5	3	2	1	90
勝 率	1.00	0.20	0.08	0.01	0.10	

か見いだされた。メンドリの場合には、一度成立した順位関係はかなり長期間そのまま固定し、しかもその関係は一方的であって、2羽ずつの組み合わせにおいて順位の低い個体が高い個体をつつき返すことはない。しかし Bennett (1939) の調べたモリバト (*Columba palumbus*) では一方が他方をつつく場合とともに逆につき返される場合もかなり起こり、順位関係は統計的な判定をまたなければならぬ (表 3.1)。さらに別の型が、オリのなかで飼った白色ハツカネズミ (*Mus musculus*) (Uhrich, 1938) や水槽のなかのメダカ (*Oryzias latipes*) (河端, 1954) に見られている。これらでは主として1匹だけが他の個体を攻撃し、残りの個体同士の間にはほとんど優劣が認められない (表 3.2)。なお表 3.1 や表 3.2 のよ

うに個体同士が出会った場合の勝敗、またはその他何らかの基準にもとづいての社会的優劣の度合を表示したものはソシオグラム(sociogram)と呼ばれる。

上記三つの型のうち、ニワトリに見られたようなつき返しのない順位関係に対しては絶対的順位(peck-right)、互いにつつき合う関係の見られる順位に対しては相対的順位(peck-dominance)、最上位の1頭を除いて他は優劣のはっきりしない場合は独裁制(despotism)という名が与えられている。ただしこれらの中間型のものも見られる。表3.2のメダカの場合などは完全な独裁制というよりは独裁制と相対的順位型との中間型とも見られる。

しかし注意しなければならないのは、上記のような順位関係が見られたからといって、それはただちに順位制の成立を意味するとは限らないことである。さきに述べたとおり順位制は群れのなかに成立した秩序であるが、仮に群れを形成しない動物でも、何個体かを同じ空間のなかに閉じこめるなら、個体間に強弱の差があり、また各個体に攻撃性が備っているなら、その間に優劣の順位が現われることは予想されることである。あるいは、もしも閉じこめられた空間のなかで1匹あるいは数匹がなわばりを保持しようとする場合には、観察者の眼には見えないそのなわばりの境界を越えて侵入しようとする他個体に対して、なわばり保持者の攻撃が繰り返されるであろう。今までつくられたソシオグラムの多くは実験室内で一定の容器のなかに強制的に同居させられた個体間の関係であって、これが自然の群れのなかの秩序であるとはいえない場合がむしろ大部分であると思われる。なかでも相対的順位として示される順位関係にいたってはむしろ秩序の成立していないことを示すものと見ることができ。順位制の名にふさわしい秩序は、個体相互の識別を通じて劣位者は優位者を認識し、これに対してあえてたたかいをいどまないのはもちろん、攻撃を受けても反撃することなく逃避するにいたって、はじめて確立されたものといえるのである。

b. 無脊椎動物における順位制* 無脊椎動物の順位関係を実験的に調べた研究はいくつか見られるが、これらはかならずしも自然の群れにおける順位制の

* 無脊椎動物より脊椎動物にわたっての各種の順位制に関する諸研究については伊藤(1966)に詳しい紹介がある。

立証にはならない。Howard (1955) の調べたゴミムシダマシの1種 (*Tenebrio molitor*) 成虫の間の順位がこの例であって、シャーレに入れられた本種の個体同士が出会うと、取っ組み合いが起こり、その勝敗の結果から体重と高い相関をもった順位が得られたというのであるが、この結果は単に個体間に強弱の差があることを示すだけであって、群れの調整機能の役割をもった順位制の例とはならない。伊藤 (1959) も、この実験結果は生命のない鉄球をころがし衝突させた場合、大きい球が小さい球を押しよけるのと同じ力学的関係を示すにすぎないと述べている。

Bovbjerg (1953) はザリガニ (*Orconectes viridis*) 4匹を径 20 cm の円型容器に入れると 30 分以内に順位が確立し、この順位は数十日持続することを述べている。しかしこの場合でも、このたたかいはある程度の空間独占的な内容を含んだ行動ではないかという疑いが残る。

無脊椎動物の自然の群れのなかに見られる順位制としてとり上げる価値のあるのはアシナガバチ (*Polistes*) の多雌巣におけるメス同士の関係である。*Polistes gallicus* では巣の創設に当たって数匹のメスが協力するが、このメスの間には順位関係が見られることが Herdmann (1936 a, b) によって注目され、Pardi (1942, '46, '48) によって詳細に研究された。これらメス同士の間ではもともと順位の高い個体が産卵を行ない、他のメスは卵巣が次第に退化し、ハタラキバチ的な行動をとるにいたる。吉川 (Yoshikawa, 1956) は単雌巣をつくるセグロアシナガバチ (*Polistes fadwigae*) の受精メスが作りはじめている二つの巣を人工的に接近させ接合させたところ、メス同士の間にはたたかいは行なわれ、メスの1匹は追い出され、結局1頭のメスが二つの巣を占領利用した。*P. gallicus* の場合は順位をもとにしての群れの組織化を行なうことによってメス同士の協力と群れの維持を可能にしているのに対して、もともと単雌巣をつくる習性のセグロアシナガバチにおいては劣位のものを受け入れ、もしくは劣位に甘んじての巣の建設への協力を行ない得るだけの習性上の可塑性が欠けているといい得るであろう。なお *P. gallicus* およびセグロアシナガバチ

のどちらの種でも、ハタラキバチの間には明瞭な直線の順位関係が見られるが、この順位は羽化の順序に従っており、またどちらの種でもメスバチが死んだ場合は順位第1位のハタラキバチが産卵を行なうようになる (Pardi, 1946; Yoshikawa, 1956)。

c. 変温脊椎動物の順位制 さきにあげたメダカのほか、水槽内での魚の個体間順位関係を調べた研究は少なからず見られる。たとえば Swordtail (*Xiphophorus helleri*) では直線的な順位ができ、一度確定した順位は2~3週間つづくし (Noble, 1939), Bluemoon (*Platyplecillus maculatus*) でも直線型または不完全な直線型の順位ができ、一度確立されるとたたかひの回数が減少する (Braddock, 1945)。しかしこれらの実験のように狭い容器内に強制的に入れられた個体間に順位が成立したところで、これをもって順位制の存在をものがたるとはいいがたい。順位制とは本来動物が自らつくり上げた群れのなかで個体間の調整機構として働く秩序でなければならない。人為的な強制によってつくられた集団のなかでできあがる順位関係は、強制的に接触させられた個体同士の拮抗関係を調整する役割を果たすとしても、もし空間の制限をとり払ったさいでも、各個体とその順位関係で結ばれながら集団を維持しつづけるのでなければ、順位制の名には値しないことになる。ただし多くの無脊椎動物の順位関係とは違って、魚の順位関係は一度確立された後は個体間のたたかひを減少させる効果をもつことは、強制された集団とはいえその個体間関係を安定させる役割を果たしていることになるから、これらの研究は自然の群れにおける順位制成立に伴う諸現象、順位の上下による個体の摂食、成長、交尾その他への影響を明らかにする上での有力な資料を提供することにはなる。もっと

もこのような人工集団における順位判定の資料のなかには、じつは集団のなかの一部個体のなわばり形成に伴って、なわばり内への侵

個体番号	37	3	8	1	4	13	6	劣位行動計
37	—							0
3	12	—						12
8	9	5	—					14
1	12	13	6	—				31
4	0	4	1	10	—			15
13	3	8	3	7	2	—		23
6	2	5	1	4	1	1	—	14
優位行動計	38	35	11	21	3	1	0	109
順位	1	2	3	4	5	6	7	

表 3.3 *Polistes gallicus* の多雄巣における受精バチ同士のソシオグラム (Pardi, 1946)

入個体に対する攻撃の頻度にほかならないものが含まれている可能性があることは前記したとおりである。メダカにおいては容器内で1～数個体がなわばりを形成するさいこれらなわばりが確定するまではたたかい、あるいは追い払いの回数が多いが、ある程度なわばりが確立すれば、その回数は減少し、集団の個体間関係は安定化する(河端, 未発表)。集団の安定化という面では順位関係の確立の場合と同じであっても、その安定の本質はまったく異なっていることに注意すべきである。

以上のように見るとき、少なくとも魚においては、順位制によって組織づけられた群れをつくるのは見当たらないといわなければならない。

両生類、爬虫類においても同じことがいえるようである。ただしこのなかで注意に値するのは Greenberg & Noble (1944) の行なったアメリカカメレオン (*Anolis carolinensis*) についての実験的研究である。彼らは大きい温室のなかにアメリカカメレオンが自由に入出りできるいくつかの容器を入れてカメレオンの飼育を行なった。その結果、何匹かのオス同士は「順位のあるなわばり」(ある特定の個体 A は、A以外のものに対しては防衛される B のなわばりに侵入できる)をつくったが、そのうち1頭のオスは二つの容器を占有した。一方の容器には2匹、他方には3匹のメスがいたが、それらの同一容器内のメス同士の間には直線的順位が成立し、それぞれ最上位のメスがつねにオスと交尾したという。

d. 定温脊椎動物の順位制

(i) 鳥類： 順位制研究の草分けである Schjelderup-Ebbe のニワトリについての観察以後、野鶏 (*Gallus gallus*) (Banks, 1956) やガン類 (Jenkins, 1944)、ゴイサギ (*Nycticorax nycticorax*) (Noble *et al.*, 1938) その他種々の鳥についてオリや禽舎のなかの個体間の順位関係が報告され、また野外の群れについてもユキヒメドリ (*Junco hyemalis*) (Sabine, 1949)、スズメ (*Passer montanus*) (Sabine, 1949)、コウライキジ (*Phasianus colchicus*) (Collias & Taber, 1951)、コガラ (*Parus atricapillus*) (Odum, 1942; Hartzler, 1970) そ

の他かなりの種類について順位制の存在が観察されている(伊藤, 1966 参照)。野外の群れ内の個体間順位関係の一例として Kikkawa (1968) による餌場で観察されたメジロ (*Zosterops lateralis*) の群れ内個体間関係を表 3.4 に示す。これではほぼ直線的な peck-right 型順位関係が見られているが, このような peck-right 型の順位は鳥についての今までの観察例の多くのものに認められているところである。ただし飼育条件下の観察例のなかにはモリバト(表 3.1), カナリア (*Serinus canarius*) (Schoemaker, 1939) あるいはセキセイインコ (*Melopsittacus undulatus*) (Masure & Allee, 1934) のように peck-dominance 型の順位が見られるものもある。このような狭い空間内では部分的にとまり場所その他に対する空間防衛的要素が加わることによって, 外見上の peck-dominance 型が生ずる可能性はないとはいえない。

peck-right 型の順位は, 群れ内部において個体相互の識別がほぼ完全に行なわれていることを示す。Lorenz (1952) は彼が育て上げ外出も自由にさ

表 3.4 メジロの群れにおける順位関係 (Kikkawa, 1968)

個体番号	M 14	M 16	L 18	M 13	M 20	L 2	L 17	M 19	M 10	L 3	L 7	M 4	L 15	L 12	M 6	敗計
M 14									p							0
M 16	1								p							1
L 18	2				2 ^x _p											4
M 13			1											p		1
M 20	1		^x _p	1				2	2 ^x							6
L 2	1	1	1	3												6
L 17	1		1	3	2	1					x					8
M 19	1p			1	1									1 ^x		4
M 10		1p				3		1								5
L 3	4		3	1	3 ^x	1	1 ^x		2							15
L 7	1	3	1	1	2		2		1	1						12
M 4	3	2	1	1	3		1	x	2	2	1					16
L 15		2		1p			1			1		1				6
L 12		1			2		2									5
M 6	2			1						1				1		5
勝 計	17	10	8	13	13	5	9	1	7	7	1	2	1	0	0	

x……勝敗不分明 p……つがい関係 M……渡り個体 L……留鳥

せながら飼育していた10数羽のコクマルガラス (*Corvus monedula*) の間に直線の順位が成立していたことを述べるとともに、ある時この群れのなかの若鳥の多くが、150~200羽の渡りの大群のなかにまぎれこんでしまったさいの残った2羽のオスの老鳥の行動を記している。この2羽は渡りの群れのなかから迷子の若鳥たちを一羽一羽探し出し、大部分のものを連れもどすことに成功したのである。明らかに老鳥たちは自分の小群のメンバーを一羽ずつ覚えており、よそ者と明確に区別していたことになる。Hartzler (1970) もコガラ (*Parus atricapillus*) の7羽の群れの内に peck-right 型の順位が見られることとともに他の群れと接触した場合の異群個体間の行動には同じ群れ内個体間で見られる行動とは違いがあり、侵入者を明らかに区別していることを述べている。

しかし鳥において peck-right 型の順位が観察されているのは、餌場などを訪れた比較的小さい群れについてである。100羽を超えるような大群においてもはたして peck-right 型順位にもとづく完全な組織化が行なわれているかどうかはかなり疑問である。上述のコクマルガラスの例においても、渡りの群れのなかに若鳥たちが容易にまぎれこむことができたのは、渡りの群れ自体の組織がかなりルーズであり新入者に対する攻撃行動がほとんど行なわれなかったためであろうと考えられる。Landau (1951, '53) は順位制の強さの指数として

$$h = \frac{12}{n^3 - n} \sum_{a=1}^n \left(V_a - \frac{n-1}{2} \right)^2$$

ただし n = 群れ内の個体数

$V_a = a$ 番目の個体より劣位の個体の数

$h = 1$: 完全な直線順位の場合

$h = 0$: どの個体もその下位に同じ数の劣位個体をもつ場合

を考え、2個体が出会った場合のそれぞれの優位を占める確率が、体の大きさ、攻撃性その他の諸能力要素によって定められるとするならば、群れ内の個体数が多く、また相互独立の能力要素の数が多いほど、 h の期待値は小さくなること、すなわち順位制は弱まり各個体は平等的になることを示した。もっとも各

能力要素の間にはかなりの相関が予想されるし、また個体間のたたかひにおいて勝利の経験を つんだ個体は新しいたたかひにおいても積極性を発揮する。一方、敗北の経験の多い個体はたたかひに対してますます消極的となる傾向があり得ると考えられる (Wilson, 1975) から、はじめは複雑な順位関係も時間の経過とともに直線化する可能性をもつともいえる。事実このような順位の直線化現象はニワトリやイスカ (*Loxia curvirostra*) の捕獲群のなかで見られている (Wilson, 1975)。しかし直線化には、かなりの期間にわたって群れの構成員が変化しないことが必要であると思われるから、分裂統合を繰り返す大きい群れにおいては、順位制による完全な組織化はおそらく起こりにくいことと思われる。

(ii) 哺乳類： 哺乳類の個体間順位関係については飼育下のものについてかなりの報告が見られ、また野生の群れについても少なからぬ観察が行なわれている。檻のなかのハツカネズミ (*Mus musculus*) では独裁型の順位が形成されることが多く (Uhrich, 1938)、同じく檻のなかの prairie-dog (*Cynomys ludovicianus*) では peck-dominance 型の順位が観察されている (Anthony, 1955)。もっとも自然状態での prairie-dog は大集落をつくって営巣するが、この集落を構成する基本的単位としての典型的なものは1匹のオスと2、3のメスおよび数頭の子よりなる群れ——coterie——であり、他の劣位のオスがこれにたびたび加わっているという。なお各 coterie はそれぞれなわばりを保持するが、外敵接近のさいはなき声による警報が巣穴から巣穴へと全集落に伝達される (King 1955; Smith *et al.*, 1973)。アメリカの Olympic 国立公園内の森林限界付近にすむ Olympic marmot (*Marmota olympus*) でも基本的な群れは1匹のオス (resident male) と2匹のメスおよび子たちであるが、これに1匹または2匹のオス (satellite male) が加わることがある。satellite male はつねに resident male より劣位であるが、resident male が死亡した時あるいは人工的に除去した時、resident male としての地位を獲得した例が観察されている。メス同士や同じ年齢の子同士間の優劣関係は明瞭ではないが、成メ

スは成オスに対しては通常劣位であり、子たちに対しては優位である。ただし出産直前のメスはオスを寄せつけない (Barash, 1973)。なおこの種の優劣関係は、直接攻撃によって表わされることは少なく、ほとんどの場合劣位個体が相手を避けるだけである。これに比べると同じ *Marmota* 属のなかでも *M. flaviventris* はもっと攻撃性が強く、*M. monax* はその程度がさらに強い (Barash, 1973)。なお *M. olympus* と同様の習性は同じく高地性の *M. caligata* についても観察されている (Barash, 1974)。

オーストラリアの草の多い *Eucalyptus* 疎林内にすむ有袋類のワラビの1種 (*Macropus parryi*) の群れ生活は Kaufmann (1974 a, b) によって研究された。彼の調査地域にはそれぞれ 30～50 個体をもった三つの群れ——mob——が存在し、それぞれの mob は重なるの少ない 70～110 ha の行動圏をもっていたが、mob 同士が出会っても相互の関係はきわめて友好的であった。各 mob のなかのオス同士の間では直線的な順位関係が見られたが、メスでは順位は不明瞭であった。順位は個体の位置の交代 (押しのけ、席の譲り渡し) やたたかい行動を通じて観察されたが、たたかいの場合でもその行動ははなはだ儀式化されていて、一定の順序で「紳土的」に行なわれる。挑戦は通常、上位の個体が立ち上がって戦闘姿勢をとることによって行なわれる。相手がこれを受けて立つと、前肢で互いの頭や肩などをかき合い、時として取っ組んで相手を投げようとする。片方が後肢で相手の腹を蹴ることもあるが、その蹴り方は軽く、かつこれはたいてい蹴り手が敗北を認めたしるしでもある。なおこのようなオス間の「敵対的行動」(agonistic behavior) は主としてメスの獲得のために行なわれる。このようなおだやかな個体間関係は本種が群れ生活によく適応していることを示すものと考えられる。

河合 (1953 a, b; 1955 a, b,) は、囲いのなかで飼ったカイウサギ (*Oryctolagus cuniculus*) の群れのなかで直線的順位が成立するのを観察した。生後約 1 ヶ月のコウサギ 4 頭を一緒にしたグループでは約 20 日後 (生後約 50 日) にたたかい行動を通じて最初の直線的順位ができた。ただし同腹の子の場合は最

初の順位が決まるのは生後80~90日ぐらいであるという。この時期の順位関係にはメス、オスの区別はなく、上記の群れではメスが第一位となった。ただし日が経ってメスが成熟すると第一位の座はオスの1頭に譲り渡し、自らは外見的の順位としては最下位となったが、これはむしろオスグループとは別個のオトナメスとしての社会的地位(ステータス)を占めるにいたったためであった。なお個体間のたたかひのさいには激しい噛み合いなどが行なわれる。なおこの囲いには他の一群のウサギも入れられていたが、それぞれの群れは囲い内部を分割してなわばりを形成し、相互の間に群れとしての拮抗関係が存在することが観察されている。

川村(1950, '52)は奈良公園のニホンジカ(*Cervus nippon nippon*)の母系の血縁集団であるメスグループの個体間に直線的順位を認めている。この順位は与えた餌のとり方によって認定されたものであるが、そのさいのシカ同士の行動にはグループによってかなりの差が認められる。一つのグループでは高順位の個体は同じ餌をとろうとする低順位の相手を、威嚇と実力行使によって追い払うのに対して、他の一つのグループでは、その関係はきわめて穏和であって、低順位の個体がさきに餌をとっても容認することが多く、相手を退けようとする場合でも柔らかに押しのける程度である。なお、もう一つのグループでは、拮抗的に相争う場合が多く、順位はかならずしも直線的でなく、はっきりした順位制がゆきわたっていないと認められる状態であったが、これは血縁関係の複雑さと員数の多さ(40頭以上)が関係しているとも考えられた。なおこれらメスグループでは順位第一位のものは後述のようにリーダーとしての役割を果たす。

群れ内の個体間順位関係が最もよく研究されているのはニホンザル(*Macaca fuscata*)である。高崎山での伊谷(1952, '54)の研究をはじめとして、今まで各地の数多くの群れの研究が行なわれてきた。その結果オスの間の厳格な順位制で支えられてきた観察初期の高崎山の群れから、メスとコドモだけで血縁集団的な群れを構成し、オスはオスグループをつくってメスの群れにつかず離

れず追隨するという箕面B群にいたるまで、いくつかの異なった構造の群れが見いだされるにいたった。その一つとして小豆島のK群ではメス集団にオスはいりこんでリーダーもしくはサブ・リーダーになるが、それぞれのリーダー、サブ・リーダーはそれぞれメス、コドモの1グループずつと結びついている。それはいわば箕面B群の血縁群がいくつか寄り集まって一つの群れに組織化され、その一つずつの血縁群に1頭ずつのオスリーダーはいりこんだ形となっている。この群れではオスのコドモは4才になるとすべて群れの周縁部に出て、大部分はヒトリザルになるが、そのあるものはオスグループをつくって主群に追隨する。ただし群れは開放的で周縁部のオスのみならず性交期にはヒトリザルでさえ群れのなかにはいることができる。順位関係はルーズであり、一般の群れにおけるオス同士の順位確認の手段であるマウンティングはまったく見られないという。この群れを秩序づけているのは、メスを中心とした血縁関係であり、メス同士の間には順位関係はあるにせよ、この群れは血縁制社会と見るべきであると河合(1969)は考えている。

B. 順位制の機能

順位制の機能としてもっとも重要なものは、これによって群れ内の個体間の関係が安定し、無用の争いを起こさずにすむことであろう。無組織の群れ、あるいは餌場などへの単なる個体の集まりにおいても、欲求の対象が制限されていけば、個体間には争いが生じ、その結果勝利者だけが目的物を手に入れるということはつねに起こり得ることであろう。ただしその時その時によって集まる個体が異なるか、あるいは同じ個体たちが集まるにしても相互の識別と記憶が伴わなければ、同じ状況の下では同じ争いを何回でも繰り返さなければならないことになる。しかし同じ群れ内の個体同士が相互に相手を識別し、自己に対する優劣関係を経験にもとづいて記憶するにいたった時、その優劣関係の逆転をねらわない限り、劣位者は優位者に争わずして席を譲ることになるであろう。この時においてその群れは順位制によって秩序づけられたことになり、群れ全体としてのエネルギーの不必要な消耗や傷つけ合いによる群れの劣勢化を

防ぎ得ることになるであろう。順位制は群れを形成させる原理ではなく、すでに形成されている群れ内部の混乱を防ぎ個体間関係を安定させ、結果的に群れの存続に対して有利に働く制度である（森下，1961）。

順位制によって統制されている群れでは、その順位のいかんによって個体の生活はさまざまな影響を受ける。高順位の個体は食物を多くとることができ、交尾の機会に恵まれ、よい休息所を選ぶことができる。これに対して下位の個体は種々の生活面での不利を耐え忍ばねばならない。橋川（Kikkawa, 1961）はメジロの群れにおける順位制のもたらす利益として、食物欠乏時に下位の個体だけを犠牲とすることによって群れ全体の生存率低下を防ぐ効用を考えたが、それでは下位の個体は生活上の不利にもかかわらず、なぜ群れにとどまっているのかという疑問に対する答が必要である。下位の個体が群れにとどまっているのは、順位制があるからではなく順位制が支配しているのかかわらず群れ生活自体のもつ有利性があるからであり、逆にいえば単独生活の不利の方が、順位制下の不利をはるかに上まわっているからであると考えざるを得ないのである（森下，1961）。なお単独生活の不利の内容としては、直接危険にさらされるといった事柄のほか、群れ生活に適応した現在の個体にとっての、群れを離れた場合の心理的不安定さも含めて考える必要があらう。

順位制の群れにとっての有利・不利の問題の一つとして、種のもつ遺伝的性質に関するものが考えられる。生活力においてすぐれている最高位の個体が群れ内において多くのメスと交尾する機会に恵まれているならば、そしてもしその素質が遺伝的なものならば、種全体としての性質の改善に役立つ可能性がある。ただし反面、不顕在的な遺伝的素質としてもっているかもしれない病的性質の群れ内の保有率を高め発病率を大きくする可能性もないとはいえない。

すでにいくつかの例で見えてきたように順位制の型やその強固さ、あるいはこれを保持するための個体間の攻撃性の程度には種による違いとともに同じ種のなかでも群れとしての特異性が見られる。順位制が群れ内の無用の争いを防ぐ役目を果たすものとするならば、激しい攻撃行動によって順位が維持される状

態は、むしろ順位制としての機能の発揮が不十分であるといわなければならない。ただしこの問題には当然群れの大きさや、個体間の能力差、あるいは群れとしての伝統の問題なども関係し、高等動物になればなるだけ複雑な様相を呈するものと考えられる。これらの問題の解決のためには各種動物の野外生活に関する知識の一層の蓄積が必要であろう。

C. リーダー制

Alverdes (1927) は有蹄類のいくつかの種の群れに、これを率いるリーダーが見られることの報告例を引用している。このような群れを導く特定のリーダーをもった群れ組織に対して今西 (1951) はリーダー制という名を与えた。

動物の集団行動のなかには、少なくとも一時的にある個体はその行動を先導し、他の個体がこれに追随するといった現象はしばしば見られるが、このような一時的のリーダー・フォロアー関係 (leader-follower relationship) が見られるからといって、ただちにその集団はリーダー制の下にあるということにはならない。運動する魚や鳥の群れにおいて先頭個体は一時的に群れの運動をリードするけれども、特定個体がいつも先頭をうけたまわるというわけではない (Fischel, 1927)。オオアリ (*Camponotus*) の1種のハタラクシアリの2個体あるいは数個体を一緒にして孔掘りをさせると、率先して働く個体とこれにつられて働く個体とが見られるし (Chen, 1937 a, b), またクロヤマアリ (*Formica japonica*) が早朝その日はじめて巣孔を出ようとする時、巣口でしばらくためらった後積極的な個体がまず出ると、数個体がこれにつられるようにつづいて出るといった状態が断続的に繰り返される*けれども、これらリーダー的な1匹あるいは何匹かの個体が群れ全体の行動を統率しているわけではない。リーダー制におけるリーダーの役割は、一つの群全体としての種々な行動の誘導者あるいは指示者としての役割である。今西 (1951) は1羽のメンドリと、そのコドモである数羽のヒナとの間の関係にこれを認めており、カモヤガンでは父親をリーダーとする家族関係が数ヶ月もつづくという (Jenkins, 1944)。ただし鳥類では群れをつくってもリーダーの存在は確認されていないものが大部分

* 森下の観察による。

である (伊藤, 1959)。

有蹄類では Darling (1937) の研究によってよく知られるにいたったスコットランドのアカシカ (*Cervus elaphus*) をはじめ, クロオジカ (*Odocoileus hemionus*) (Dasman & Taber, 1956) などではいずれもメスグループにリーダーの存在することが知られている。これらではオスグループにはリーダー制は見られないが, 北米のヤマヒツジ類 (*Ovis*) ではメスたちと子のつくるグループでは年とった子連れのみが, オスグループではもっとも大きい角をもったオスがリーダーとなる。なおオスグループではリーダーになる個体は順位からいっても第一位のものであることが多いが, 時として第一順位のものがフォロアーになることもある。またメス・子のグループでは順位的には3~5才のオスが高順位を占めるが (成熟年齢は8~9才), これらも行動にさいしてはメスのリーダーに従うという (Geist, 1971)。有蹄類のなかでも南米のビクーニア (*Vicugna vicugna*) では1頭のオスが数頭のメスとその子たちを率いて一定のなわばりを一年中占有する。ただしアプレオスのつくるオスグループにはリーダーは見られない (Koford, 1957)。

アフリカゾウ (*Loxodonta africana*) もメスと子たちはメスグループをつくり, 1頭のメスのリーダーがこれを率いる (Wilson, 1975)。オスはこれとは別個のオスグループをつくるが, 両グループは定期的に合流し, 3~4日を一緒に過ごした後ふたたび別々のグループに分かれる (Ewer, 1968)。合流群のなかでは年とったオスがメスと交尾するが, 一方群れの周辺部では若いオスたちの間でたたかいが見られる。たぶんこのたたかいによって優位の座を占めたものが群れのなかにはいってメスと交尾できることになるものと考えられている (Ewer, 1968)。

霊長類について伊谷 (1972) は単独生活を営むもの, 一夫一婦の集合を単位とする型 (ペア型), およびこれとは別個の構造である母系的なトループ型の区別を行なっている (群れ型) が, トループ型においては多くの場合, 群れに加入しているオスがリーダーとしての役割を果たしている。たとえば高崎山の

ニホンザルの群れは前に述べたように群れの中心に数頭のオスがリーダーとしてのステータスを保っており、その最上位の個体はいわば総リーダーとして群れ全体を統率しているし、また同様な構造はケニアのサバンナヒヒ (*Papio cynocephalus*) においても見られる (Hall & DeVore, 1965)。

群れにおけるリーダー制は、群れの生存価を高める上にきわめて有効な働きをしているものと考えることができる。リーダーはその経験を通じて群れを適当な採食場所に導き、外敵から逃避させる。なわばりをもつ群れにおいては他の群れからの圧迫に対してなわばりを維持し、あるいはこれを拡張する上にも重要な役割を果たす。順位制の役割が群れ内個体間関係の安定化というどちらかといえば消極的なものに対して、リーダー制は群れ生活の安全さと有利さを確保増進させる積極的役割を果たすものといえる。ただしこの制度が確立されるためには、記憶力の発達や個性の発展が伴っていなければならず、したがってリーダー制が見られるのは系統的にすすんだ動物群、すなわち鳥類や哺乳類においてである。

参考文献

- Allee, W. C. : Studies in animal aggregations : Causes and effects of bunching in land isopods. *J. Exp. Zool.*, **45**, 255-277 (1926).
- Allee, W. C. : Animal aggregations. A study in general sociology. Chicago (1931).
- Allee, W. C. : The social life of animals. New York (1938).
- Allee, W. C. & Wilder, J. : Group protection for *Euplanaria dorotocephala* from ultra-violet radiation. *Physiol. Zool.*, **12**, 110-135 (1939).
- Allee, W. C., Park, O., Emerson, A. E., Park, T. & Schmidt, K. P. : Principles of animal ecology. Saunders Co. Philadelphia & London (1949).
- Alverdes, Fr. : Social life in the animal world (English translation by K. C. Creasy). London (1927).
- Anthony, A. : Behavior patterns in a laboratory colony of prairie dog, *Synomys ludovicianus*. *Jour. Mamm.*, **36**, 69-78 (1955).

- Banks, E. M. : Social organization in red jungle fowl hens (*Gallus gallus* subsp).
Ecol., **37**, 239-248 (1956).
- Barash, D. P. : The social biology of the olympic marmot. *Anim. Behav. Monogr.*,
6, 171-245 (1973).
- Barash, D. P. : The social behaviour of the hoary marmot (*Marmota caligata*).
Anim. Behav., **22**, 256-261 (1974).
- Bennett, M. A. : The social hierarchy in ring doves. *Ecol.*, **20**, 337-357 (1939).
- Bovbjerg, R. V. : Dominance order in the crayfish *Orconectes virilis* (Hagen).
Physiol. Zool., **26**, 173-178 (1953).
- Bowen, E. S. : The role of sense organs in aggregating behavior of *Ameirus melas*.
Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole, **63**, 252-270 (1931).
- Braddock, J. C. : Some aspects of the dominance-subordination relationship in the
fish, *Platypoecilus maculatus*. *Physiol. Zool.*, **18**, 176-195 (1945).
- Breder, C. M. : Studies on social groupings in fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*,
117, 397-480 (1959).
- Brown, J. L. & Orians, G. H. : Spacing patterns in mobile animals. *Ann. Rev.*
Ecol. Syst., **1**, 236-262 (1970).
- Chen, S. C. : Social modification of the activity of ants in nest-building. *Physiol.*
Zool., **10**, 420-436 (1937 a).
- Chen, S. C. : The leaders and followers among the ants in nest-building. *Physiol.*
Zool., **10**, 437-455 (1937 b).
- Collias, N. E. & Taber, R. D. : A field study of some grouping and dominance
relations in ring-necked pheasants. *Condor*, **53**, 265-275 (1951).
- Crook, J. H. : The adaptive significance of avian social organizations. *Symp. Zool.*
Soc. Lond., **14**, 181-218 (1965).
- Cushing, D. H. & Harden Jones, F. R. : Why do fish school? *Nature*, **218**, 918-920
(1968).
- Darling, F. F. : A herd of red deer. Oxford Univ. Press, London (1937).
- Dasman, R. F. & Taber, R. D. : Behavior of Columbian blacktailed deer with refe-
rence to population ecology. *J. Mamm.*, **37**, 143-164 (1956).
- Deegener, P. : Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Berlin (1918).
- Estes, R. D. & Goddard, J. : Prey selection and hunting behavior of the African
wild dog. *J. Wildl. Manag.*, **31**, 52-71 (1967).

- Ewer, R. F. : Ethology of mammals. London (1968).
- Fischel, W. : Beiträge zur Sociologie des Hanshuhns. *Biol. Zentralbl.*, **47**, 678-695 (1927).
- Fryer, G. & Iles, T. D. : The chichlid fishes of the great lakes of Africa. Their biology and evolution. Oliver & Boyd, Edinburgh (1972).
- Geist, V., : Mountain sheep. A study in behaviour and evolution. Univ. Chicago Press (1971).
- Ghent, A. W. : A study of the group-feeding behaviour of larvae of the jack-pine sawfly, *Neodiprion pratti banksianae* Roh. *Behav.*, **16**, 110-148 (1960).
- Greenberg, B. & Noble, G. K. : Social behavior of the American chamereon (*Anolis carolinensis* Volgt). *Physiol. Zool.*, **17**, 392-439 (1944).
- Hall, K. R. L. & DeVore, I. : Baboon social behavior. "Primate Behavior" (ed. I. DeVore). Holt, Rinehart and Winston, New York, (1965).
- Hamilton, W. D. : Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.*, **31**, 295-311 (1971).
- Hamilton, W. J. III. : Social aspects of bird orientation mechanisms. In "(R. M. Storm ed.) Animal orientation and navigation." Oregon State Univ. Press, Corvallis, 57-71 (1967).
- Hartzler, J. E. : Winter dominance relationship in black-capped chickadees. *Wilson Bull.*, **82**, 427-434 (1970).
- Herdmann, G. : Über die Entwicklung der polygynen Wabe von *Polistes gallica* L. *Arbeit ü. Physiol. Ang. Ent. Berlin-Dahlem*, **3**, 257-259 (1936 a).
- Herdmann, G. : Über das Leben auf Waben mit mehreren überwinterten Weibchen von *Polistes gallica* L. *Biol. Zentbl.*, **56**, 389-401 (1936 b).
- Hoogland, J. L. & Sherman, P. W. : Advantages and disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecol. Mon.*, **46**, 33-58 (1976).
- Horn, H. S. : The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology*, **49**, 682-694 (1968).
- 細谷純子 : チャドクガに関する 2, 3 の観察. *衛生動物*, **7**, 77-82 (1956).
- Howard, R. S. : The occurrence of fighting behaviour in the grain beetle *Tenebrio molitor* with the possible formation of a dominance hierarchy. *Ecol.*, **36**, 281-284 (1955).
- 今西錦司 : 動物の社会. *あきつ*, **2**, 63-116 (1940).

- 今西錦司：動物学者の社会学. 生物科学, 1, 224-225 (1949).
- 今西錦司：人間以前の社会. 岩波書店 (岩波新書), (1951).
- 今西錦司：社会と個体. 社会進化と個体進化. 今西錦司編：動物の社会と個体, 1-15, (岩波書店), (1959).
- 伊谷純一郎：野生ニホンザルの社会生態学的研究. 実験動物学彙報, 1, 49-53 (1952).
- 伊谷純一郎：高崎山のサル. 今西錦司編 “日本動物記”, 2, 1-284, 光文社 (東京), (1954).
- 伊谷純一郎：霊長類の社会構造. 生態学講座, 2, 161 pp, 共立出版, (1972).
- 伊藤嘉昭：比較生態学. 岩波書店, (1959, 増補版 1966).
- Itō, Y. & K. Miyashita.: Biology of *Hyphantria cunea* Drury in Japan. V. Preliminary life tables and mortality data in urban area. *Res. Pop. Ecol.*, 10, 177-209 (1968).
- 伊藤嘉昭・桐谷圭治：動物の数は何でできるか. N.H.K. ブックス, 133, 日本放送出版協会, pp.260 (1971).
- Iwao, S.: Some effects of grouping in Lepidopterous insects. L'effet de groupe chez les animaux, Colloques internationaux du centre national de la recherche scientifique, 173, 185-212 (1967).
- Iwao, S. & E. Kuno.: An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. Statistical Ecology, Vol. 1.: Spatial patterns and statistical distributions (ed. G. P. Patil, E. C. Pielou and W. E. Waters), 461-513 (1971).
- Jarman, P. J.: The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48, 215-267 (1974).
- Jenkins, D. W.: Territory as a result of despotism and social organization in Geese. *Auk*, 61, 30-47 (1944).
- Kaufmann, J. H.: Social ethology of the whiptail wallaby, *Macropus parryi*, in northeastern New South Wales. *Anim. Behav.*, 22, 281-369 (1974 a).
- Kaufmann, J. H.: Habitat use and social organization of nine sympatric species of macropodid marsupials. *J. Mamm.*, 55, 66-80 (1974 b).
- Kaufmann, J. H.: The ecology and evolution of social organization in the kangaroo family (Macropodidae). *Amer. Zool.*, 14, 51-62 (1974 c).
- 河端政一：メダカ社会生態学的研究Ⅱ, 社会行動について. 日生態会誌, 4, 109-113 (1954).
- 河合雅雄：ウサギの社会生活. 自然, 1953年8月号, 27-31 (1953 a).

河合雅雄：カイウサギの順位制（Ⅰ）．生理生態，6，34-41（1953 b）．

河合雅雄：カイウサギのオスグループにおける順位制とホモ性行動．動物心理学年報，5，13-24（1955 a）．

河合雅雄：飼いウサギ．今西錦司編“日本動物記”，4，光文社（東京），（1955 b）．

河合雅雄：ニホンザルの生態．（改訂版）河出書房（東京），（1969）．

川村俊蔵：奈良シカの社会生活（予報）．生理生態，4，75-87（1950）．

川村俊蔵：奈良公園のシカ．今西錦司編“日本動物記”，4，光文社（東京），（1952）．

川那部浩哉：アユの社会構造と生態——生息密度と関連づけて——．日生会誌，7，131-137（1957）．

Kikkawa, J. : Social behavior of the white-eye *Zosterops lateralis* in winter flocks. *Ibis*, 103 a, 428-442 (1961).

Kikkawa, J. : Social hierarchy in winter flocks of the grey-breasted silvereye *Zosterops lateralis* (LATHAM). 日生態会誌，18，235-246（1968）．

King, J. A. : Social behavior, social organization and population dynamics in a black-tailed prairiedog town in the Black Hills of South Dakota. *Contr. Lab. Verteb. Biol. Univ. Mich.*, No. 67, 1-123 (1955).

Kiritani, K. : The effect of colony size upon the survival of larvae of the southern green stink bug, *Nezara viridula*. *Jap. J. Appl. Ent. Zool.*, 8, 45-54 (1964).

Koford, C. B. : The vicuña and the puna. *Ecol. Monogr.*, 27, 153-219 (1957).

Krebs, J. R. : Colonial nesting and flocking as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron. *Behaviour*, 51, 99-134 (1974).

Krebs, J. R., MacRoberts, M. H. & Cullen, J. M. : Flocking and feeding in the Great Tit *Parus major*—an experimental study. *Ibis*, 114, 507-30 (1972).

Kullmann, E. J. : Evolution of social behavior in spiders (Arareae; Eresidae and Theridiidae). *Amer. Zool.* 12, 419-426 (1972).

黒田長久：鳥類．動物系統分類学，10（上），（内田享監修），中山書店（1962）．

Lack, D. : The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford (1954).

Lack, D. : Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen (1968).

Landau, H. G. : On dominance relations and the structure of animal societies I. Effect of inherent characteristics. II. Some effects of possible social factors. *Bull. Math. Biophys.*, 13, 1-19, 245-262 (1951).

Landau, H. G. : On dominance relations and the structure of animal societies. III.

- The condition for a score structure. *Bull. Math. Biophys.*, **15**, 143-148 (1953).
- Long, D. B. : Observations on subsocial behavior in two species of Lepidopterous larvae, *Pieris brassicae* L. and *Plussia gemma* L. *Trans. R. Ent. Soc. London*, **106**, 421-437 (1955).
- Lorenz, K. : King Solomon's Ring. London, (日高敏隆訳, ソロモンの指環, 早川書房, 1975), (1952).
- Masure, R. & Allee, W. C. : Flock organization of the shell parakeet *Helopsithacus undulatus* Shaw. *Ecol.*, **15**, 358-398 (1934).
- 森本尚武 : ニカメイガの幼虫密度が幼虫, さなぎおよび成虫の形質に及ぼす影響について. 応動昆, **4**, 197-202 (1960).
- 森本尚武 : クスサン幼虫の集合性. 信州大学農学部紀要, **4**, 141-154 (1967).
- 森本尚武 : 昆虫の集合に関する最近の研究. *New Entomologist* (上田), **21**, 1-14 (1972).
- 森下正明 : トビイロシワアリ *Tetramorium caespitum* subsp. *jacoti* Wheeler と他種の蟻との戦闘に就いて. 関西昆虫学会々報, **8**, (1939 a).
- 森下正明 : 樹上に於ける数種蟻類の相互関係に就いて. 関西昆虫学会々報, **9** (1939 b).
- 森下正明 : 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 (1941).
- 森下正明 : 動物の個体群. 宮地ほか「動物生態学」, 朝倉書店, 163-262 (1961).
- Murton, R. K. : The significance of a specific search image in the feeding behaviour of the wood-pigeon. *Behaviour*, **40**, 10-41 (1971).
- Naylor, A. F. : An experimental analysis of dispersal in the flour beetle, *Tribolium confusum*. *Ecology*, **40**, 453-465 (1959).
- Neill, S. R. St. J. & Cullen, J. M. : Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *J. Zool. Lond.*, **172**, 549-569 (1974).
- ニコルスキー, G. V. : 魚類生態学 (亀井健二訳). 新科学文献刊行会 (米子), (1963).
- Noble, G. K. : The experimental animal from the naturalist's point of view. *Amer. Nat.*, **73**, 113-126 (1939).
- Noble, G. K., Wurm, M. & Schmidt, A. : Social behavior of the blackcrowned night heron. *Auk*, **55**, 7-40 (1938).
- Odum, E. P. : Annual cycle of the black-capped chickadee. 3. *Auk*, **59**, 499-531 (1942).
- Oesting, R. & Allee, W. C. : Further analysis of the protective value of biologically conditioned fresh water for the marine turbellarian, *Procerodes wheatlandi*.

- IV. The effect of Calcium. *Biol. Bull.*, **68**, 314-326 (1935).
- 奥野良之助：すみ場・食性・行動からみた磯魚の生活様式。京大生理生態業績, **80**, 1-15 (1956).
- Okuno, R. : Observations and discussions on the social behaviors of marine fishes. *Pub. Seto Marine Biol. Lab.*, **11**, 282-336 (1963).
- Orr, R. T. : Animals in migration. MacMillan, London. (渋谷達明訳, 動物の渡り, 白楊社, 1975), (1970).
- Pardi, L. : Ricerche sui Polistini. 5. La Poliginia iniziale di *Polistes gallicus* L. *Boll. Ist. Entom. Univ. Bologna*, **14**, 1-106 (1942).
- Pardi, L. : Ricerche sui Polistini. 7. La "Dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* L. *Boll. Ist. Entom. Univ. Bologna*, **15**, 25-84 (1946).
- Pardi, L. : Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol. Zool.*, **21**, 1-13 (1948).
- Park, T. : Studies in population physiology. II. Factors regulating initial growth of *Tribolium confusum* populations. *J. Exp. Zool.*, **65**, 17-42 (1933).
- Powell, G. V. N. : Experimental analysis of the social value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. *Anim. Behav.*, **22**, 501-505 (1974).
- Radokov, D. V. : [On the adaptive significance of shoaling of young coalfish (*Pollachius uirens* L.)]. *Vop. Ikhtiol.*, **11**, 69-74 (1958).
- Sabine, W. S. : Dominance in winter flocks of juncos and tree sparrows. *Physiol. Zool.*, **22**, 64-85 (1949).
- Schjelderup-Ebbe, T. : Hönsenes stemme. Bidrag til hönsens psykologi. *Naturen*, **37**, 262-276 (1913).
- Schjelderup-Ebbe, T. : Beiträge zur Socialpsychologie des Haushuhns. *Zeit. f. Psychol.*, **88**, 225-252 (1922).
- Shoemaker, H. H. : Social hierarchy in flocks of the canary. *Auk*, **56**, 381-406 (1939).
- Siegfried, W. R. & Underhill, L. G. : Flocking as an antipredator strategy in doves. *Anim. Behav.*, **23**, 504-508 (1975).
- Smith, W. J., Smith, S. L., Coppenheimer, E. C., de Villa, J. G and Ulmer, F. A. : Behavior of a captive population of black-tailed prairie dogs : annual cycle of social behavior. *Behaviour*, **46**, 189-220 (1973).
- Thompson, W. A., I. Vertinsky and J. R. Krebs. : The survival value of flocking

- in birds : a simulation model. *J. Anim. Ecol.*, **43**, 785-820 (1974).
- Uhrich, J. : The social hierarchy in albino mice. *J. Comp. Psych.*, **25**, 373-413 (1938).
- Vine, I. : Risk of visual detection and pursuit by a predator and the selective advantage of flocking behavior. *J. Theor. Biol.*, **30**, 405-422 (1971).
- Wilson, E. O. : Sociobiology. The new Synthesis. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (1975).
- Yoshikawa, K. : Compound nest experiments in *Polistes fadwigae* Dalla Torre. Ecological studies of *Polistes* wasps. IV. *Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D*, **7**, 229-243 (1956).

第4章 社会関係Ⅲ —なわばり—

4.1 なわばりとなわばり制

なわばり (Territory, territory) という語は、侵入者に対して「防衛される地域」(any defended area) (Noble, 1939) を指すものとして一般に用いられている。もっとも Pitelka (1959) は、なわばりのもつ内容的な重要性は防衛行動等によって示されるその保持機構にあるのではなく、その地域が占有者によってどの程度排他的に使用されているかという点にあるとし、定義としても「排他的地域」(exclusive area) を用いた方がよいという意見を出している。すなわち、直接防衛行動が確認されなくてもある個体の行動圏に他の個体が侵入することを避けるならば、その行動圏はなわばりと呼んでよいというのである。ただしにおいづけその他による標識によって自己のなわばりであることを表示し、他個体の侵入に対する警告としている場合なども防衛行動に含めて考えるならば、相手はその場所を避けることによってたたかい行動が起こらなくてすむとしても、広義の「防衛地域」に含めることはできると思われる。しかし実際にはこのような相手の占有地を避けているかどうかの確認が困難な場合が多いであろうから、なわばりの確認は占有者の攻撃行動を目安にするのもある程度やむを得ないことと思われる。なおなわばり占有は個体だけではなく、つがいや「家族的」集団、多数個体からなる群れなどをそれぞれ単位として行なわれる例も多い。一定地域の個体や群れがそれぞれなわばりをつくることによって、互いの関係を調整している場合は、その秩序に対してなわばり制 (Territory制, 今西, 1951) という名が与えられている。

なわばりについての観察記録は、鳥について 15 世紀以来行なわれているが (Nice, 1941 参照)、特になわばり形成を通じての集団としての秩序の面に着目したのは Altum(1868) および Moffat(1903) である。彼らは野外に生活する種々の鳥について、同種のオス個体同士がそれぞれ領地 (Brutrevier)(domain)

を確保し、歌によってこれを宣言し、侵入者を攻撃することによってこれを防衛することを述べているが、特に Moffat は、このような領地確保を通じて一つの地域は区分け (parcelled out) されているという考え方を提示している。そしてこの地域分割が一地域の個体数制限の面で重要な意味をもつことを指摘するとともに、淘汰は弱い幼鳥の死亡を通じてよりも、領地をもち得ない弱い成鳥が繁殖に参加できないことによって行なわれるであろうという推測を述べている。ただしこれらの先駆的な仕事は一部の人たちを除いて気づかれぬままに年が過ぎ、一般研究者のなわばり問題についての関心が高められるには Howard (1920) の鳥のなわばりについての著書の出版を俟たなければならなかった。そしてそれ以後、鳥のみならず、種々の動物においてなわばり現象が見いだされ、動物の社会関係の一側面としての重要性が認識されるにいたったのである。

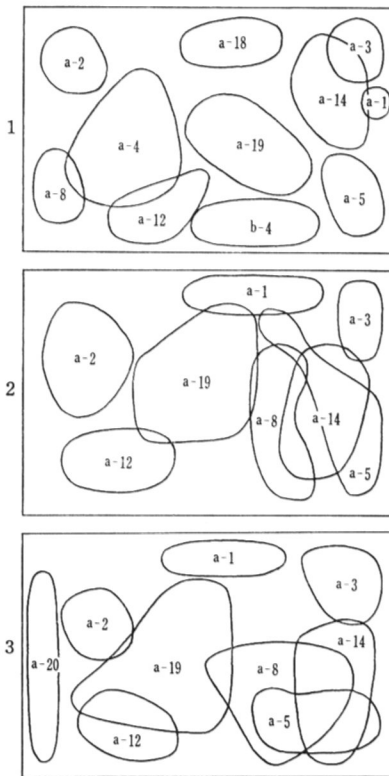
4.2 なわばり性

なわばりをつくる習性をなわばり性と呼ぼう (森下, 1961)。なわばり性の発達は二つの面から考察する必要がある。その一つは個体間の反発によって示される空間の独占性であり、他の一つは定住性である (Tinbergen, 1957; 森下, 1961)。空間の独占のもっとも単純な形は、ある場所に集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避け合う形で示される。餌場に集まったカトリバエの行動 (可見, 1951) などがその一例である。

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場所へ移ることが充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 (*Gerris lacustris*) (森下, 1950) のように比較的弱いものからザリガニ (*Procambarus penni*, *P. bivittatus*) (Black, 1963) や、トノサマガエル (*Rana nigromaculata*) (菊池, 1958) のようにならかなり強いもの、ハコ

ガメ (*Terrapene carolina*) (Stickel, 1950) のように非常に強いもの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するから、神経系の発達とも関係するものと思われる。定住性の強い場合には、平常の生活における行動はある地域的な範囲内で行なわれることになるが、このような行動域は行動圏 (home range) という名で呼ばれる。ネズミにおいてはこの行動圏の内部に他個体の侵入に対して防衛されるなわばりがつくられるが (Burt, 1940, '43), このような場合は違った個体のなわばり同士は重なり合わないが、なわばりの外側の行動圏は個体群密度が高ければ一部分重なり合うのが普通である。

ハコガメのように強い定住性を持ち、したがって行動圏もかなりはっきりしているながら、なわばりをもたない動物が少なくない点から見て、定住性は空間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とは結合しなければならない。



河端 (1955) は野外の水槽内に集まったシマアメンボ (*Metrocoris historis*) の行動を観察した。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廻り、この範囲内に現われた他個体を追い払う点において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いる。しかし一方では、時間の経過とともに少しずつ活動をずらして次第に場所を変えるものも見られる (図 4.1)。すなわちこのアメンボは

図 4.1 シマアメンボのなわばり (河端, 1955)

1 : 8月1日	9 : 15~12 : 00
2 : 8月2日	9 : 45~11 : 45
3 : 8月3日	9 : 00~11 : 00

ある時間の範囲内ではなわばりといえる場所を確保しているけれども、場所との結びつきがまだ充分ではないために、自己の周囲のある範囲の空間独占性となわばり性との中間的な状態を示しているものと思われる。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。なお Kaiser (1974) によれば、サナエトンボの1種 (*Onychogomphus forcipatus*) のオスは小川の岸沿いの石にとまりメスのくるのを待っているが、他のオスがくると激しくこれを追う。しかしふたたびとまる時は岸辺条件が一様ならかならずしももとの場所に帰るとは限らず、かなり at random にとまり場所を選ぶ。トンボ類では後述のようにかなりはっきりした交尾なわばりをつくるものが多いが、上記のサナエの行動型はこれらに対して原始的なタイプであろうと Kaiser は考えている。なおこのタイプの行動は、ヤマ科の *Anax junius* および *Aeshna interrupta* (Campanella, 1975) でも観察されている。これに対して Bick & Bick (1965) の調べたイトトンボ類の *Argia apicalis* では、その定住性はかなり低くその限界も明瞭ではないものの一応なわばりとして認められる範囲を防衛する。

4.3 無脊椎動物のなわばり

無脊椎動物のなわばりに関する現在までの報告のうち、主なものを表 4.1 に示した。この表からわかるように、なわばり性が報告されているものは、無脊椎動物のなかでは環形動物および軟体動物の一部を除いて大部分が節足動物である。環形動物のなかでは多毛類のゴカイ類について実験的に与えた巣(管)への侵入者に対する攻撃行動が観察されており (Evans, 1973)、自然状態でもこのようにして巣孔の防衛が行なわれているのであろうと推測されている。

表 4.1 にあげた原始腹足目に属する *Lottia gigantea* は貝類のなかで明瞭な採食のためのなわばりをつくるものとして注目に値する。本種はカリフォルニア北部の海岸に分布する長さ 8 cm に達する大型の貝であるが、潮間帯の岩上に約 1000 cm² 前後 (貝の大きさに応じて大きくなる) のなわばりをつくって

表 4.1 無脊椎動物のなわばり

種 類	占有者	排除の相手	なわばりの性質	報告者				
環形動物 <i>Nereis pelagica</i> <i>N. diversicolor</i> <i>Platynereis dumerilii</i>	} 個 体	同種・異種 ゴカイ類	巢孔のみ	Evans, 1973				
軟体動物 <i>Lottia gigantea</i> <i>Patella</i> spp.					個 体 "	同種・異種個体 "	採食場所 "	Stimson, 1970 Branch, 1975 a, b
節足動物 甲殻綱 端脚目 <i>Erichthonius braziliensis</i>					個 体	同種個体	かくれ場所 採食場所	Connell, 1963
十脚目 <i>Jasus lalandei</i> スナガニ類諸種	個 体 個 体	同種個体 同種個体	かくれ場所 巢 孔 採食場所	Fielder, 1965 Crane, 1975 原田・川那部, 1955 小野, 1957, 1960 Ono, 1965				
口脚目 <i>Gonodactylus</i> <i>Haptosquilla</i>	} 個 体	同種・異種個体	かくれ家	Dingle <i>et al.</i> , 1973				
蜘蛛形綱 <i>Menemerus confusus</i> (ハエトリグモ)					個 体	同種個体	採食場所	水野・舟川, 1956
昆虫綱 直翅目 <i>Ligurotettix conquilleti</i>	個体(♂)	同種♂	交尾場所	Otto & Joern, 1975				
等翅目 シロアリ類	コロニー		巢	Wilson, 1971				
蜻蛉目 均翅亜目 カワトンボ諸種	個体(♂)	同種♂	} 交尾場所 ♀の産卵 場所	Pajunen, 1966 Waage, 1973 Heyer, 1973 東, 1973				
<i>Argia apicalis</i>	個体(♂)	同種♂		Bick & Bick, 1965				

種 類	占有者	排除の相手	なわばりの性質	報 告 者
不均翅亜目 ヤンマ類 } トンボ類 }	個体(♂)	同種♂	交尾場所 および種によつては産卵場所または産卵メス	Moore, 1952, 1953 Campanella, 1975 Jacobs, 1955 Higashi, 1969 Ubukata, 1975 Sakagami <i>et al.</i> , 1974 Ito, 1960 Campanella & Wolf, 1954
半翅目 <i>Metrocoris histris</i> (シママメンボ)	個 体	同種個体	採食場所	河端, 1955
鱗翅目 <i>Aglais urticae</i> (ヒメヒオドシ)	個体(♂)	同種♂	交尾場所	Baker, 1972
<i>Inachis io</i> (クジャクチョウ)	個体(♂)	同種♂	交尾場所	Baker, 1972
双翅目 <i>Epistrophe balteatus</i> 他 (ホソヒラタアブ)	個体(♀)	同種・異種個体	産卵場所?	豊島, 1955
<i>Megaspis zonata</i> (オオハナアブ)	個体(♀)	同種・異種個体	産卵場所?	豊島, 1955
膜翅目 <i>Sphecius speciosus</i>	個体(♂)	同種♂ 他種	交尾場所	Lin, 1963
<i>Philanthus multimaculatus</i>	個体(♂)		同種♂	交尾場所
<i>Oxybelus</i> } <i>Trypoxylon</i> }	個体(♂)	同種♂ 他の昆虫	{交尾場所 メスの巢孔 防衛	Peckam <i>et al.</i> , 1973 Evans, 1966
アリ類	コロニー	同種 場合により他種		{巢の防衛 採食場所
<i>Protoxaea gloriosa</i>	個体(♂)	同種♂	交尾場所	Cazier & Linsley, 1963
<i>Centris</i>	"	"	"	Raw, 1975

岩につく藻類を食っている。興味のあるのはこの藻類は *Lottia* のなわぼりのなかにだけ生育していることであって、これはこの藻類を食う他の貝類（主として *Acmaea*）をなわぼりから排除するためであって、これによって *Lottia* は自らの食物を確保しているのである。なお *Lottia* のなわぼり内への侵入者を排除する行動には、同じ餌を食う相手に対する場合と、餌については競合しないが、空間を占有することによって餌場をせばめる種類に対する場合、および「捕食者」（実際にはほとんど食われることはない）である *Thais* に対する場合とで明らかな違いが見られるという (Stimson, 1970, '73)。

ツタノハ類 (*Patella*) の数種においても、*Lottia* と同様なわぼりをつくって食物とする藻類を同種および他種の被害から守ることが、Branch (1975 a, b) によって観察されている。なわぼりをつくる定住型 *Patella* は、なわぼりをつくらない移動型 *Patella* に比べて生殖巣が小さく、また前者では成体と幼体で食物やすみ場所を異にすることによって種内の競争を避け得る機構ができており、なわぼり行動もこれらと結びついて競争緩和に役立っていると Branch は考えている。

節足動物のなかでは甲殻類中の海産端脚類の1種 *Erichthonius braziliensis* の多数個体を実験水槽に入れると、各個体は水槽壁面にチューブをつくって定着し、周囲の付着藻類を食うが、この採食域は他個体の侵入に対して防衛され、採食なわぼりと見なされると Connell (1963) は報告している。また Fielder (1965) は実験水槽内に入れたエビの1種 (*Jasus lalandei*) は個体間の順位に従ってそれぞれ適当なかくれ場所を選び、これを防衛することを述べている。

甲殻類の自然状態でのなわぼり行動についてもいくつかの報告が見られる。珊瑚礁にすむシャコ類の *Gonodactylus incipiens* と *Haptosquilla glyptocercus* および *Gonodactylus falcatus* はそれぞれ岩礁のくぼみにすみ、同種異種を問わず侵入者を激しく攻撃し、その場所を守る。その攻撃性は種によって異なるが、もっとも攻撃性の強い *H. glyptocercus* に対しても、他の2種は体の大き

いためあるいは *H. glyptocercus* には不適なくほみにすみつくことによってある程度共存が可能になっている (Dingle *et al.*, 1973)。

スナガニ類でも巣孔の防衛は行なわれるが、単に巣孔だけではなくこれを中心とするある範囲が採食用のなわばりとして確保される。ただしなわばりの大きさが個体群密度の影響を受ける種類と影響を受けない種類のあることはすでに述べた (Ono, 1965, 第2章参照)。前者に属するコマツキガニ (*Scopimera globosa*) では密度が高まり活動域が縮小されると、摂食用にすくい取る砂も表層のみならずその下の層まで利用するにいたり、さらに密度が高まれば放浪個体が多くなる (杉山, 1961; 山口・田中, 1974)。なお同じ科のシオマネキ (*Uca*) では成熟したオスは巣孔を中心とした display territory を防衛すると Crane (1975) は述べている。

造網性クモ類の張る網はそれ自体一つのなわばりを示すものと考えることができる。これは同種個体および異種個体の侵入に対して防衛されるが、特に異種個体同士の間では造網空間の占有争いとして衝突が起こるのが普通に見られる (吉田, 未発表; 本田, 未発表)。

昆虫類のなかでは求愛・交尾のためのなわばりがいくつかの分類群に見られる。中尾 (1957) はセミ、コオロギ、ケラなどの発音性昆虫の鳴音がメスの誘引というだけでなく他のオスに対する社会的意義をもつことを述べているが、Otto & Joern (1975) は直翅目の *Ligurotettix coquilleti* のオスが小範囲のなわばりを確保して侵入する他のオスを攻撃し、また鳴音によってなわばり占有を表現することを観察し、少なくとも低密度の場合はこれはメスの獲得を容易にするものであろうと述べている。

蜻蛉目においても不均翅亜目のトンボ類、ヤンマ類のほか、均翅亜目のミヤマカワトンボ属 (*Calopteryx*) や前述のイトトンボの1種 (*Argia apicalis*) (Bick & Bick, 1965) でもオスが水面上の空間になわばりを形成し、侵入する他のオスを駆逐することが知られているが、これは明らかに交尾のためのなわばりである。蜻蛉目ではメスはなわばりをもたず、オスのなわばり内へ飛来し

て交尾を行なう (図 4.2)。ただし交尾が完了するには、何かの地物にとまることが必要な種類と、空中で交尾を完了する種類とがあり、また交尾後のメスの産卵は単独で行なうもの、産卵中のメスの上空をオスが飛翔して護衛を行なうもの、あるいは連結したまま産卵を行なうものなど種によって行動の型は異なる。上記の行動のうちメスの上空における護衛は、他のオスの接近に対してこれを追い払う行動によって行なわれるが、これは産卵メスを中心とする一時的ななわばりと見ることができる。このなわばりは交尾のためのなわばりよりはずっと小さく *Hemicordulia ogasawarensis* では直径約 1.5 m であって、そ

のなかでの飛翔高度はメスの上空 30~50 cm である (Sakagami *et al.*, 1974)。

坂上その他 (Sakagami *et al.*, 1974) はトンボ科 (Libellulidae) での交尾-産卵場所への到達-産卵という生殖行動系列には 0, I, II, III, III₁, III₂, III₃ の基本的 7 型が見られることを述べ、I 型以下の型は 0 型からそれぞれ別個に発達したものと推測している (表 4.2, 図 4.3)。

なお上記 *H. ogasawarensis* では交尾はなわばり (mating territory) のほか、水面から離れた場所で採食なわばり (feeding territory) と見られるなわばりをつくるのが観察されている (Sakagami *et al.*, 1974)。

トンボ類のなわばり行動のなかで特異な様式を示すのは *Campanella*

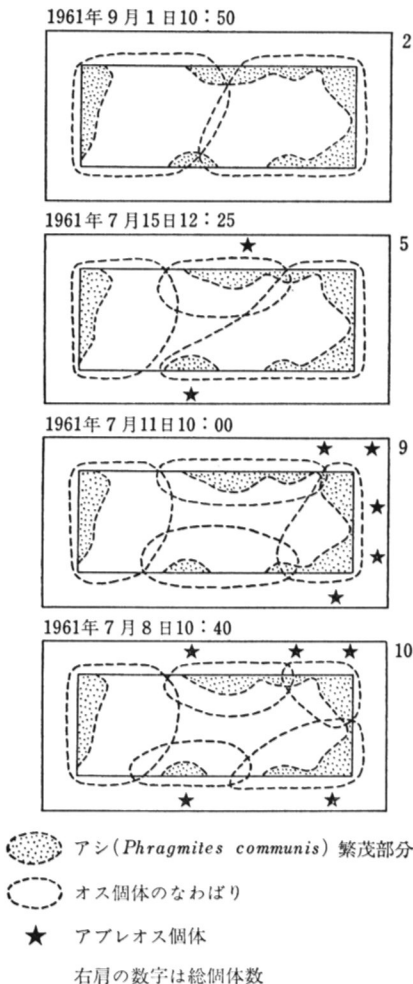


図 4.2 ショウジョウトンボ (*Crocothemis servilia*) のなわばり (Higashi, 1969)

表 4.2 トンボ科の生殖行動型
(Sakagami *et al.*, 1974)

生殖行動型	行動系列中の分行動型		
	交尾	産卵場所への到達	産卵
0	P	V	S
I	P'	W	T
II	P	V	G
III	F	V	S
III ₁	F	V	G
III ₂	F	W	T
III ₃	F	W	T'

P = とまってから交尾を完了
 F = 空中で交尾を完了
 S = 単独
 G = 雄が護衛
 T = 連結のまま
 T' = 連結一分離-産卵-連結を繰り返す

P-F, V-W, S-G, S-T のそれぞれの間では中間の行動型も見られる。

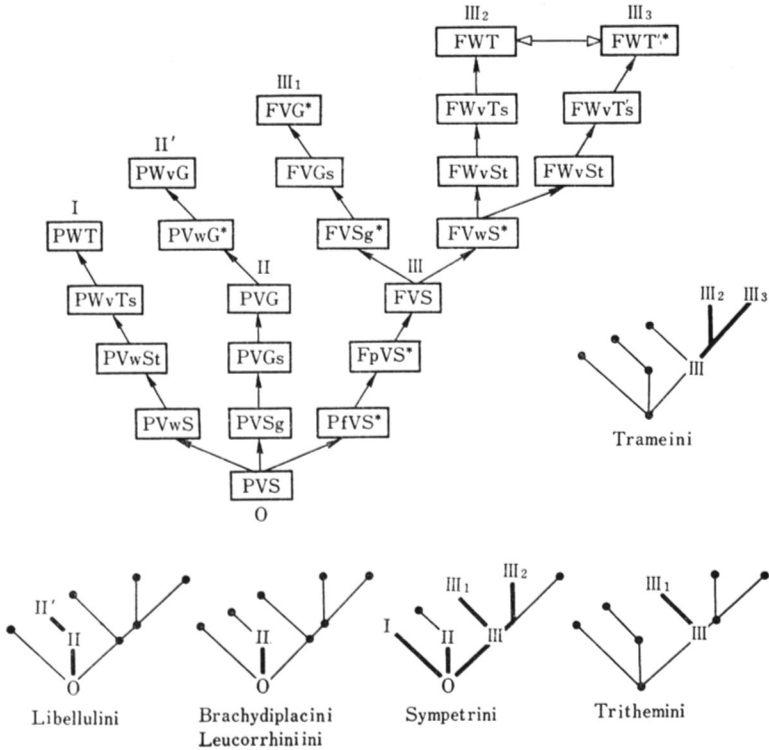


図 4.3 トンボ科の生殖行動型の進化 (Sakagami *et al.*, 1974)
(記号は表 4.2 参照, *印は未発見であるが予想される型)

& Wolf (1974) によって報告された *Plathemis lydia* である。本種のオスは平均6日間は池の同じ場所ではなわばりをつくり、このなわばり内へ侵入する他のオスを追い払うが、もし侵入個体が腹部を下げた恭順姿勢をとると、その個体はなわばり内での滞留が許容され、この結果一つのなわばり内には1匹の優位個体のほか数匹の劣位個体が共存する場合も起こる。なわばり内へ飛来したメスと交尾できるのは優位者であるが、優劣の順位は1日内でも逆転することが多く、また攻撃性の強い新しい侵入者が現われて優位者の地位を奪うこともしばしば見られる。これと同様のなわばりの共同利用と同一なわばり内の順位制は *Libellula luctuosa* でも観察されている (Campanella, 1975)。ただし後者では同一なわばり内での定住性が低く、1日に数回も場所を変える点で非定住型と共同なわばり型との中間型に位置するものと Campanella は考えている。

Baker (1972) はタテハチョウ科のヒメヒオドシ (*Aglais urticae*) およびクジャクチョウ (*Inachis io*) のオスが交尾なわばりをつかって侵入する他のオスを駆逐することを報告している。なお後藤 (1958)* も *Papilio*, *Luehdorfia*, *Vanessa*, *Polygonia*, *Favonius*, *Neozephyrus*, *Ahlbergia* その他の属のチョウ類のオスが偶発的になわばりをつくり地域の占有、周回等を行なうことを述べているが、詳細については明らかでない。

交尾なわばりは膜翅類においても観察されている。ジガバチ科の *Sphecius speciosus* のオスは地表の羽化脱出孔 (emergence hole) 付近 (自分自身の羽化口ではない) をとまり場所としてその周囲の一定の範囲内に飛来する同種のオス個体はもとより他の種々の昆虫、鳥にいたるまで追い払う。なわばりの持ち主に標識をつけ、離れた場所で放した場合、距離 1000~2000 ft では 15~20 分でもとのなわばりに帰り、2500 ft では 40 分経っても帰らなかったが、翌日には帰っていたという。このなわばり内に同種のメスがくれば迎え入れて交尾を行なうから、これは明らかに交尾なわばりである (Lin, 1963)。なおシガバチ科に属するものでは上記の *S. Speciosus* のほか、*Philanthus multimaculatus* などいくつかの種類でとまり場所を中心とする交尾なわばりが観察されており、

* 動物心理学会第9回研究発表会講演要旨。

表 4.3 ハナバチ科種のなわばり行動とにおいづけ (Raw, 1975 より)

事 項 \ 種 名	<i>C. (Centris) fasciata</i>	<i>C. (Centris) decolorata</i>	<i>C. (Centris) dirrhoda</i>	<i>C. (Hemisiella) crassipes</i>
なわばりの大きさ (m ²)	—*	2.5±0.2	8.1±2.8	4.5±0.3
10分当たりにおいづけ回数	—	6.0±0.4	12.9±0.3	9.7±0.3
なわばり内 飛翔時間の %	75±2	31±4	19±2	29±2

* 枝の間の 1~2 m³ の空間になわばりをつくる。表中の±は95%信頼限界を示す。

(Alcock, 1975), また同じくシガバチ科の *Oxybelus* ではオスがメスのつくる巣孔の周辺を防衛することが報告されている (Pekham *et al.*, 1973)。シガバチモドキ (*Trypoxylon*) でもオスはメスの留守中でも後者の巣孔を防衛するという (Evans, 1966)。

ミツバチ上科でも交尾なわばりの観察されているものがいくつかある。Cazier & Linsley (1963) は *Protoxaea gloriosa* のオスがメスの訪れる花をつけた植物を防衛することを報告し, また Raw (1975) はアオスデハナバチ科の *Centris* 属の4種にやはりオスの交尾なわばりを観察するとともに, そのうちの3種 (*C. decolorata*, *C. dirrhoda*, *C. crassipes*) はなわばりの境界に, においのあとづけを行なうことを見いだした。におい物質は *C. decolorata* および *C. dirrhoda* では大顎腺より分泌され, *C. crassipes* (他の3種とは亜属を異にする) ではたぶん後腿節腺から分泌されると推測されている。においづけを行なわない *C. fasciata* ではなわばりは食物源となる花をつけた樹の枝の間につくられ, 飛びまわりはもっとも頻繁に行なわれるが, ある程度のおいづけを行なう *C. decolorata* では, なわばりは巣群の近くにつくられ, 飛びまわり方は前者よりは少ない。さらに *C. dirrhoda* ではなわばりは巣や食物源から離れた

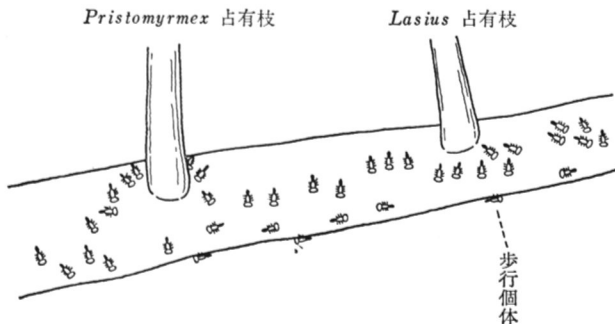


図 4.4 ヨグソミネバリ枝上の *Pristomyrmex* 防壁 (森下, 1939 b)

ところにつくられ、おいづけは頻繁に行なわれる代わりに警戒飛翔はわずかしかな行なわれない。*C. crassipes* のなわばりは、大部分花のある樹につくられるが、採食は他の場所で行なわれる。おいづけや飛翔の程度は前二者の中間の数字が示されている(表 4.3)。すなわちにおいづけはなわばり内への他のオスの侵入防止にかなり有効であると見られる。なお巣や食物源からは離れた場所ではおいづけの程度が大きいのは、遠方からのメスの誘引にも役立っているものと考えられ、Raw はむしろこれがおいづけ習性を発達させた原因と考えている。

豊島(1955 a, b)は雑木林のショクガバエ科10種* および汚水溝に産卵中のオオハナアブ(*Megaspis zonata*)で同種および異種個体の侵入に対して防衛されるなわばりの存在を観察している。これらのなわばりは産卵場所の確保と結びついているものと推測される。

アリジゴクの穴もなわばりの一つと見なせないことはないが、この穴にはいりこんだものは同種の個体であっても餌とされるだけであって、持ち主の行動は排除を目的とした防衛ではない。しかしこの穴の存在は、他の個体の移動や穴つくりのさい、その場所を避けさせる効果をもっている(森下, 1952)。

無脊椎動物のなかでもいわゆる「社会性」昆虫といわれるものはいずれも巣の防衛を行なうが、なかでもアリ類では巣だけを防衛するものから、巣の周囲のある範囲をなわばりとするもの、さらにこれを超える行動圏のなかでもアブラムシなどの蜜源を防衛確保するもの、坑道を掘って根アブラを保護するもの、樹上のアブラムシおよびそれまでの通路に土のおおいをつくるものから、*Oecophylla* のように木の葉で巣をつくり、その木を防衛するものまで種々の段階のものが見られる(Brian, 1955)。樹上にアブラムシを確保する種類同士が同じ立木にのぼることがたびたび見られるが、この場合でも種類ごとに別々の枝を占有する(図 4.4)。ただしクロヤマアリ(*Formica japonica*)は他種の占有枝にもはいて蜜の盗み取りを行なうが、この種でも他種の存在しない枝に集まっている時は、新しく侵入しようとする相手に対してかなりの程度の防衛を行なう(森下, 1939 a, b, '41)。

* このなかのヨコジマオオヒラタアブ(*Dideoides lata*)では、時々2~3個体が共同のなわばりを守ることが観察されている。そのなかにはメス・オスが混じっていることもあるという(豊島, 1955a)。

以上を通覧すると、「社会性」昆虫を除く無脊椎動物のなわばり行動の大部分は巣あるいはかくれ家の防衛か、もしくは交尾産卵などの生殖行動と結びついていて、採食域の確保を機能とするなわばりはクモの巣のように持ち主自身が構築したものを除けば、軟体動物の *Lottia* やシマアメンボなどごく少数のものに見られるにすぎず、しかも後者はなわばりとしては未発達の段階のものである。スナガニ類の採食なわばりも巣孔の周囲の狭い範囲につくられ、その防衛も採食域の確保のほか巣孔自体の防衛という性格がかなり強いと思われる。「社会性」昆虫においてもアリ類以外ではなわばり行動は主として巣の防衛において表われており、アリ類に見られるなわばりの多面的機能も巣の防衛から二次的に発達したものと考えられる (Wilson, 1971)。

かくれ家あるいは巣の防衛は個体の安全確保と関係しているであろうことは常識的に推測されるが、一部の動物ではこれは生殖行動の場の確保とも結びついている。ゴカイについての Evans (1973) の実験 (前述) は未成熟個体を用いているので巣の防衛は性行動とは無関係といえるが、*Nereis caudata* の成熟した個体は同性の個体の巣への侵入に対しては激しく攻撃する一方、異性に対しては攻撃することなく迎え入れるという (Herpin, 1925)*。シャコ類でもかくれ家とする穴は、種々の魚による捕食をまぬがれるのに役立っていると思われるが、それと同時にこれは生殖行動の場でもあり、また放卵後のメスにとっては発育初期の幼体の保護場所でもある (Dingle & Caldwell, 1972)。すなわち無脊椎動物におけるなわばり行動のなかでは、純然たる交尾なわばりをも併わせ考えれば、生殖活動との結びつきがかなり大きい比重を占めているといえる。ただし「社会性」昆虫においては、巣は育児場所であると同時にコロニー全体の生活の本拠となっているのである。

4.4 変温脊椎動物のなわばり

A. 魚 類

なわばりをつくる魚は大部分淡水魚であるが、このなかに造巣や子の保護と

* Evans (1973) による。

結びついたものと餌場の確保に結びついたものとが見られる。ただし大部分は前者に属していて、後者に属するなわばりはアユその他比較的少数の種類で知られているだけである。

前者の例としてよく知られているのはタナゴ類およびトゲウオ類のなわばりである。バラタナゴ (*Rhodeus amarus*) のオスは、メスの産卵対象であるドブガイの周辺を他のオスから守り、メスの産卵後はオスは稚魚の出てくるまで貝とともに動きこれを守る (Tinbergen, 1953)。トゲウオの1種イトヨ (*Gasterosteus aculeatus*) のオスは繁殖期には群れを離れてなわばりを確保し、藻類などで巣をつくる。そしてメスがくればここに産卵させ、メスが去った後も残って水あおり (fanning) を行なって卵に新鮮な水を送り、孵化後もひきつづいて約2週間幼魚を保護する (Tinbergen, 1953)。ハゼ類の *Bathygobius soporator* のオスも同様に卵の防衛および水あおりを行なうが、孵化後の保護は数時間である (Tavolga, 1954)。アフリカの淡水にすむ Cichilidae に属する *Hemichromis fasciatus* (黒色型) では産卵後のメスが卵に水を送る。この間オスは約2m離れた場所において他のオスが近づくと追い払う。孵化した幼魚は5~6日たてば巢孔から群をなして出入りをはじめだが、もし他の魚がこれを攻撃または接近するとオスはこれを追い払い、またメスはその間幼魚とともにいる。このようにして45~50日を経てようやく両親は子の保護をやめるといふ (Fryer & Iles, 1972)。

Winn (1958) は淡水産の darter 14種の産卵習性となわばり行動の発達との結びつきを比較している。もっとも原始的な *Percina caprodes* はなわばりをもたず、卵は砂の上に産み落とすのに対して、*Etheostoma caeruleum* では卵は砂のなかに埋められ、その間オスはメスとともに移動しながらメスを中心とする20~40cmの範囲を防衛する。ただしその防衛の程度はあまり強くはない。さらに藻や苔に卵を産みこむ *E. blennioides* および岩の割れ目に産卵する *Ulocentra* 亜属の2種のオスは直径50~100cmの固定なわばりをつくるが、一方岩の下に“巣”をつくり卵を1個ずつ岩の下面に付着させオスはそのたび