

に精子放出を行なう *E. maculatum* と *E. flabellare* では“巣”の防衛がオスによって激しく行なわれる。

採食なわばりをつくるものとしてよく知られているのはアユ (*Plecoglossus altivelis*) である。なわばりは川の瀬に雌雄を問わず個体ごとにつくられ、その大きさは直径約 1 m である。一方なわばりをもたず群れをつくって行動する個体も見られるが、高密度の時は群れ個体がふえ、なわばり個体は減少する。これはなわばり内への侵入個体が多くなることによって、なわばり確保が困難となり、なわばりを放棄し群れに加入する個体がふえるためと思われる(宮地ほか, 1952; 川那部, 1957; 川那部ほか, 1957)。

野外では群れをつくって生活するメダカでも実験容器内ではなわばりをつくることが観察されている(河端, 1954)が、海産魚でも普通は群れ生活するメジナ (*Girella punctate*) 幼魚が、干潮時潮だまりに閉じこめられるとなわばりをつくることが報告されている(森, 1956)。これらはやや特殊ではあるが機能的には採食なわばりに入れることができるであろう。

なおカリフォルニア海岸の岩礁にすむスズメダイ科の *Hypsypops rubicunda* のオスはかくれ穴や採食場所、巣づくり場所などを含んだなわばりを年中防衛するが、これは巣として用いられる藻の成長が2年以上もかかり、また同じ巣を数年つづけて使用するので、この間この巣場所を防衛しつづけるためにかくれ場や採食場をも必要とすることから発達した習性であろうという。メスは繁殖期にだけなわばりのなかにはいることを許され巣の藻に産卵する。そしてメスは卵が孵化するまでこれを守り他の魚から捕食されるのを防ぐ(Clarke, 1970)。

以上のように魚においてはアユなどの若干の例を除いて、なわばり形成はほとんど繁殖に結びついた習性として発達している。ただし、無脊椎動物の場合には、「社会性」昆虫その他若干のものを除けば一般にかくれ家の防衛や交尾のためになわばりが形成されることが多く、一部に産卵なわばりが加わっている程度であるのに対して、魚類では生殖行動との結びつきのほか、卵や子の保護という機能がかかなり大きくなっている面が特徴的である。なお、魚類ではは

つきりした採食なわばりをつくる種類は比較的少数ではあるけれども、サケ・マス類の幼魚期やあるいはハゼ類のような底魚において、採食なわばりの萌芽とも見られる排他的空間占拠が行なわれる*のは注意に値するであろう。

B. 両 生 類

カエル類では定住性をもつものがかなり報告されているが (Pearson, 1955; Jameson, 1955; 菊地, 1958; Dole, 1965 その他), 防衛されるなわばりが確認されているのは比較的少ない。Martof (1953) は北米の *Rana clamitans* のオスの個体分布が一様的であり, また集団内の個体同士が集団が移動しても一定の関係位置を維持しているところから弱いなわばり制の存在を推測したが防衛行動についての観察は行なわれなかった。しかしその後 Brode (1959) は本種のオスが他のオスに対してはなわばりを防衛するが, メスに対しては通過を許容することを報告している。同じく北米のウシガエル (*Rana catesbeiana*) についても, 繁殖期にはオスがなわばりをつくり, 他のオスを音声 (territorial call) および直接攻撃によって撃退することを Emlen (1968) が観察している。本種のメスは孤立したなわばりのオスに対してはひかれることが少なく, 多数個体がなわばりを接してつくる集団に多くひきつけられ, この集団のなかで相手のオスを選ぶ。この傾向は Martof (1953) も *Rana clamitans* について観察しており, また Whitney & Krebs (1975) もアマガエルの1種 (*Hyla regila*) について, オスの mating call はオス同士のある程度以上の接近を防止するとともに, オスが多いほどその青声によって多くのメスをその地域に誘引することを述べている。その他 *Scaphiopus hammondi* (Whitford, 1967) や *Dendrobates galindoi* および *Prostherapis panamensis* (Duellman, 1966) などの種類でもなわばり行動が報告されている。日本産のカエルのなかでは従来なわばりの記録はなかったが, 井上**はダルマガエル (*Rana brevipoda*) のオスが繁殖期になわばりをつくり, 音声および直接の攻撃行動によって, これを防衛することを観察している。

上記の諸種をつくるなわばりは mating territory であるのに対して, 南米の山地溪流にすむ *Prostherapis trinitatis* は採食なわばりと考えられるなわばりをつくる。本種は成体オスばかりでなく成体メス, 亜成体もそれぞれ小さい

* 川那部浩哉氏の示教による。

** 井上泰佑: ダルマガエル (*Rana brevipoda*) のなわばりについて, (未発表)。

なわばり（成体メスでは 1.07 ft^2 ）をつくって同種の他個体の侵入を威嚇姿勢およびそれがききめない時は直接攻撃によって撃退することが知られている（Test, 1954; Sexton, 1960）。なお Capranica (1968) によると、ウシガエルを実験室のなかで飼育するとメスでもなわばりをつくり、オスとは異なった型の territorial call を発声するという。

伊藤 (1959) は両生類ではごくわずかの社会進化のすすんだ種に限ってなわばりが見いだされるだろうと予想したが、上記の諸種のほか、なわばり行動とは確認できていないにせよ攻撃行動が知られている種類もいくつかあるところから見ると、カエル類でなわばりをつくるものはかなり多く存在する可能性がある。もっとも少なくとも現在までにカエル類のなわばりとして報告されているものの大部分は mating territory であることは注目してよいであろう。

一方有尾類については、なわばりの存在は今までほとんど知られていない。Grant (1952) はサンショウウオの *Hemidactylum scutatum* および *Eurycea bislineata* が水槽内でなわばりをつくったことを報告しているが、自然状態については不明である。

C. 爬虫類

爬虫類についてはトカゲ類がなわばりをつくることがよく知られている。しかしなわばり性の強さやなわばりの状態は種によってかなり異なり、*Uta stansburiana* ではオス・メスともそれぞれはっきりしたなわばりを形成し、その重なりは異性のなわばりの間で見られるだけである (Tinkle *et al.*, 1962)。これに対して、*Sceloporus graciosus* や *S. olivaceus* では同性異性を問わず、その行動圏はほとんど自由に重なり合う (Stebbins and Robinson, 1946; Blair, 1960)。*Anolis sagrei* ではオスがなわばりを占有し、そのなかに1～数匹のメスを従えるが、時にはメスが単独でなわばりをつくることもある (Evans, 1938)、ガラバゴスの *Tropidurus albemalensis* もオスのなわばりのなかに普通2～3のメスが一緒にすむが、11匹のメスを従えたオスもいたという (Stebbins *et al.*, 1967)。カナヘビの1種 *Lacerta mularis* ではメス・オスともにそれぞれ重複的なわばり (overlapping territory) をつくるが、同性の他個体に対する許容度はメスの方がオスよりはるかに大きい (Boag, 1973)。なお上記重複的なわばりというのは、なわばり中の重複部分から遠ざかるに従い他個体に対する優

越度が漸次的に低下し、ある距離にいたって優劣関係は量的には逆転する型のなわばりであって、その力関係のつり合うところまでをその個体のなわばりと考えるものである (McBride, 1971; Boag, 1973)。Rand (1967) の観察したジャマイカの *Anolis lineatopus* のなわばりも同様に重複的な性質をもっているが、個体同士の大きさがかなり違えば許容度が大きい。なお *L. muralis* では雌雄間ではなわばりはまったく重なり合っており、もっとも好む陽当たり場所でも相互に分け合うかあるいは一緒にいることもあるが、ただ同じ部分を争う場合はオスが勝つという (Boag, 1973)。

アメリカ南西部にすむ草食性の *Sauromalus obesus* では、1匹のオスが独裁者として大きななわばりを所有し、このなわばり内に何匹かの劣位のオスがそれぞれ小さいなわばりをもつことを許容されている。また何匹かのメスも独裁者のなわばり内にそれぞれのなわばりをつくるが、その大きさは劣位のオスのなわばりよりは大きい。繁殖期には独裁者は毎日メスたちを訪れるが、劣位のオスたちは自分のなわばり内に閉じこもりを余儀なくされ交尾を行なうことができない (Berry, 1971)*。

トカゲ類のなわばりは採食場所でもあり、また交尾、産卵、子の保護が行なわれる場所でもある (Brattstrom, 1974)。Simon (1975) は北米南部地方にすむ *Sceloporus jarrovi* の夏のなわばりの大きさは、その場所の食物となる昆虫類の多少とほぼ逆比例的関係のあることを見だし (図 4.5)、さらになわばり内に給食 (餌としてゴミムシダマシ *Tenebrio molitor* の幼虫を用いる) を行なったところ、なわばりの大きさは著しく小さくなり、給食をとめるとまたも

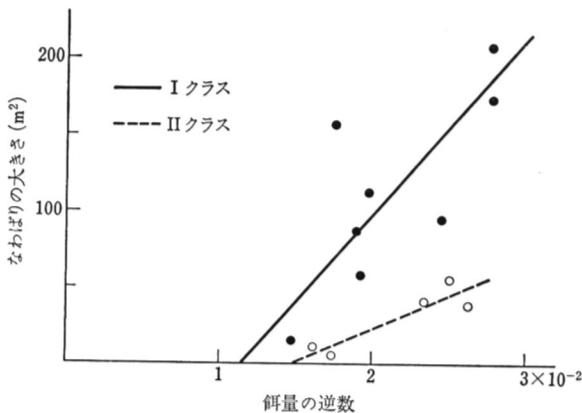


図 4.5 タテガミトカゲの1種 (*Sceloporus jarrovi*) のなわばりの大きさと餌量との関係 (Simon, 1975 の資料を用いての計算値)
 Iクラス……体重 5.6~13.7g
 IIクラス……体重 0.8~5.5g

* Wilson (1975) による。

との大きさに回復することを確かめた(表 4.4)。ただし表 4.4 で見るように、体の大きさにはあまり差がないのかかわらず雌雄によってなわばりの大きさがかなり異なるのは、餌量のほかに、なわばり維持のための攻撃性の違いもまた関与していると思われる。しかも本種のなわばり防衛は同性同士および幼体に対して行なわれ、成体雌雄のなわばりは重なり合うから、成体に関する限り性行動もまたなわばりの大きさに関与している可能性も考えられる。しかしいづれにせよ食物獲得の難易が本種のなわばりの大きさに重要な関連をもつことは否定できない。

ワニ類では現存の 21 種のすべてにおいて、巣のなかに産卵し、その巣を侵入者から守ることが知られている (Greer, 1971)*。巣の原始的なタイプはクロコダイルの若干の種に見られる穴の巣であるが、多くのワニでは植物の葉や枝その他を用いた塚をつくりそのなかに産卵する。卵の孵化直前にはなかの幼体

表 4.4 *Sceloporus jarrovi* (タテガミトカゲ科) のなわばりの大きさに対する給食の影響 (Simon, 1975)

体の大きさ	性	給食個体				対照個体(給食せず)			
		個体番号	第Ⅰ期 (給食前) (m ²)	第Ⅱ期 (給食中) (m ²)	第Ⅲ期 (給食中止後) (m ²)	個体番号	第Ⅰ期 (m ²)	第Ⅱ期 (m ²)	第Ⅲ期 (m ²)
Ⅰ 5.6g } 17.3g	♀	No. 1	37.7	30.0	—	No. 1'	24.4	24.4	—
		No. 2	30.0	25.0	—	No. 2'	45.3	40.3	—
		No. 3	35.3	35.0	—	No. 3'	44.0	44.0	45.0
		No. 4	40.9	20.0	5.0	No. 4'	65.0	71.0	—
		No. 5	25.0	10.0	25.0	No. 5'	40.9	45.0	50.0
		No. 6	43.2	20.0	45.0	No. 6'	34.2	34.2	—
	♂	No. 7	300.0	20.1	—	No. 8'	207.8	200.0	—
		No. 8	175.0	175.0	—	No. 9'	75.2	76.0	—
		No. 9	205.0	100.0	—	No. 10'	56.6	60.0	50.0
		No. 10	170.0	100.0	—	No. 11'	80.4	80.8	100.0
		No. 11	10.0	5.0	25.0				
		No. 12	155.0	100.0	100.0				
Ⅱ 0.8g } 5.5g	♀	No. 13	27.5	3.0	—	No. 12'	31.6	30.0	30.0
		No. 14	43.8	25.0	45.0	No. 13'	24.0	20.0	24.0
		No. 15	9.0	9.0	10.0				
	♂	No. 16	37.4	30.4	35.0	No. 14'	20.8	21.6	—
		No. 17	27.8	20.0	—	No. 15'	15.0	16.0	—
						No. 16'	2.0	2.0	2.0

* Wilson (1975) による。

は鳴き声を出し、母親はこれに反応して巣の上部を開いて孵化した幼体の脱出を可能にする。種によっては孵化後もしばらくの期間母親は子を保護するといふ。なおオスについてもアリゲーターのなかでなわばりをつくり、発声によってこれを守ると考えられるものが報告されている (Brattstrom, 1974)。

ヘビ類ではその多くは行動圏をもってそのなかで採食や休息を行なうが、なわばり防衛行動が観察されているのはキング・コブラ (*Ophiophagus hannah*) だけである。本種は竹林中で雌雄協力して葉を集めて巣をつくり、すべての侵入者に対してこれを守ることが観察されている (Oliver, 1965)*。そのほかでは European viper (*Vipera*) の行動圏もなわばりと認められるのではないかという推測が行なわれている (Brattstrom, 1974) 程度である。

カメ類でも多くの種は行動圏はもってもなわばり防衛は行なわないが、飼育下の *Gopherus agassizi* は尿や糞でなわばりの標識を行なうのが見られており、またオス同士の間でたたかいも観察されている (Patterson, 1971)。このたたかいは一方が退却するか、あるいはあお向けにひっくり返されることによって結末がつくが、ひっくり返された個体が1種の発声を行なうと、勝者が起き直らせてやるという。

4.5 鳥類のなわばり

A. なわばりの諸型

鳥類のなわばりは古くから知られているだけに Howard (1920) その他多くの研究者によるおびただしい報告が見られるし、なわばりの性質としても種々のものが知られている。Mayr (1935) はこれを四つの型に分類したが、Nice (1941) はこれに訂正追加を行なって次の六つの型とした。

A型：交尾、営巣およびヒナのための採食なわばり。

B型：交尾、営巣のためのなわばり。食物はおもになわばりの外でとる。

C型：交尾のためのなわばり。

D型：巣の周囲の狭い空間だけのなわばり。

* Brattstrom, 1974 による。

1. 集団営巣種
2. 単独営巣種

E型：冬のなわばり。

F型：休息場所のためのなわばり (roosting territory)。

伊藤 (1959) は上記の六つのうちのE型およびF型を一緒にして

E型：繁殖域以外が防衛されるもの。

とし、さらに次の二つをつけ加えた。

F型：群れを単位として防衛されるもの。

G(型)：なわばりを持たないもの。

最後のものはもちろんなわばりの型そのものではない。

Nice の A～D 型は繁殖に結びついたなわばりであるのに対してEおよびF型は繁殖行動とは一応無関係であるから、E、Fを一括してA～Dから区別した伊藤の考え方は一応理解できるが、EとFとは機能から見てまったく異質である点からすればこれを一括して一つの型とするのは、かえって不自然である。特に Nice の名づけたA、B等の型記号は、今日ではそれぞれのなわばりの性質を示すものとして、そのまま一般に用いられているから、同じ記号に対して別の内容を与えることは無用の混乱を招くこととなる。むしろ記号はそのままにしてその位置づけを整理し、新しい型に対しては別の記号を用いるのがよいと思われる。これらは次のように整理することができる。

(1) 個体またはつがいのなわばり

(1.1) 繁殖に直接関係するなわばり A～D

(1.2) 繁殖に直接関係しないなわばり

(1.2.1) 採食のためのなわばり

(1.2.1.1) 冬のなわばり E

(1.2.1.2) その他の採食なわばり E'

(1.2.2) 休息のためのなわばり F

(2) 群れのなわばり Gr

上記のなわばりの型分けはかならずしも画然としたものではない。これらの中間型的なものや、同じ種でもすんでいる地方によって型が異なるもの、極端な場合はカンムリカイツブリ (*Podiceps cristatus*) のように同じ池にすみながらあるものはB型の、別のものはD型のなわばりをつくるものもある (Nice, 1941)。このような同種のなかの型の違いには鳥の年齢、すみ場所や個体群密度なども関係する (Hinde, 1956) が、しかし一方では種ごとにそれぞれかなりはっきりした型を示すものも多い。以下各なわばり型を示す種類の例をあげるとともに、それぞれの型の性質に関連したいくらかの問題について述べる。

A型： ソング・スパロー (*Melospiza melodia*) (Nice, 1941), ロビン (*Eri-thacus rebeculla*) (Lack, 1946), ミソサザイ (*Troglodytes troglodytes*) (Nice, 1941), ウグイス科の多くの種類 (Nice, 1941) など。Nice (1941) はこの型のなわばりの機能のうち採食面についてはヒナのための採食場所と規定しているが*、むしろもっとひろく考えてヒナのためあるいは親自身のためを問わずおもな採食を行なう場所として規定する方がよいのではないかと思われる。このなわばり型の種類では、種内でのなわばりによるみごとな地域分割がしばしば見られる。このなかのソング・スパローではなわばりはつがいによって年間を通じて保持されるが、Knapton & Krebs (1974) は、この鳥のなわばり所有者を人為的に除去した場合、その空地がどのように埋められるかを、逐次除去 (3~4日ごとに一つずつのなわばりからその所有者であるオスまたはつがいを除去し、最終的には実験地域内のすべてのなわばり所有者を除去) および同時除去 (すべてのなわばり所有者を同時的に除去) の二通りの方法によって比較した。どちらの場合も除去によって生じた空地はそれまでなわばりをもてなかった個体 (主として若鳥) によるなわばり形成によって埋められたが、逐次除去の場合はなわばりの境界は実験前とほとんど変化しなかったのに対して、同時除去の場合はなわばり構造は完全に再編成され、またなわばりの数も実験前よりは約40%増加 (すなわち平均なわばり面積は約40%減少) した (図4.6)。Knapton & Krebs は自然条件下でも死亡率が高ければ、このようななわばり

* シジウカラ (*Parus major*) では事実ヒナのための餌の大部分はなわばりのなかで行なわれていることが親鳥の行動記録から確かめられている (Krebs, 1971)。

再編成が行なわれる可能性があり、これはなわばり面積の年ごとの変異を大きくする原因となっていると推測した。そしてこの推測に少なくとも外見的に一致するものとして自然死亡率の低いミヤコドリ (*Haemotopus ostralegus*) やフクロウの1種 (*Strix aluco*) ではなわばりの大きさの年ごとの変化は少ないのに対して、死亡率の高いアカバネライチョウ (*Lagopus scoticus*) やジジウカラ (*Parus major*) ではその年変化は比較的大きいことを述べている。

以上のように同種であってもなわばりの大きさにはその形成時の個体間の関係によってかなりの変化が生ずる場合があるにせよ、食物を主としてなわばり内でとるA型の種類では、なわばりの大きさはある程度までそれぞれの種の食物要求量を反映しているのではないかという疑問が生ずる。Yeaton & Cody (1974) は北米の San Juan 諸島内の諸地点およびその他いくつかの場所でソング・スパローのなわばり面積と、なわばり内の昆虫密度およびその場所に生

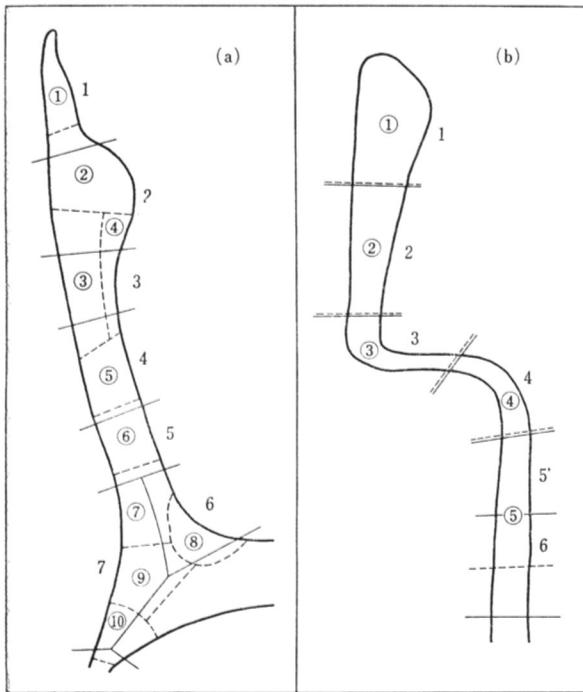


図 4.6 ソング・スパロー (*Melospiza melodia*) のなわばり個体群の除去実験 (Knapton & Krebs, 1974)
 (a) 同時除去実験, (b) 逐次除去実験
 — 実験前のなわばり境界, 実験後の新しいなわばり境界

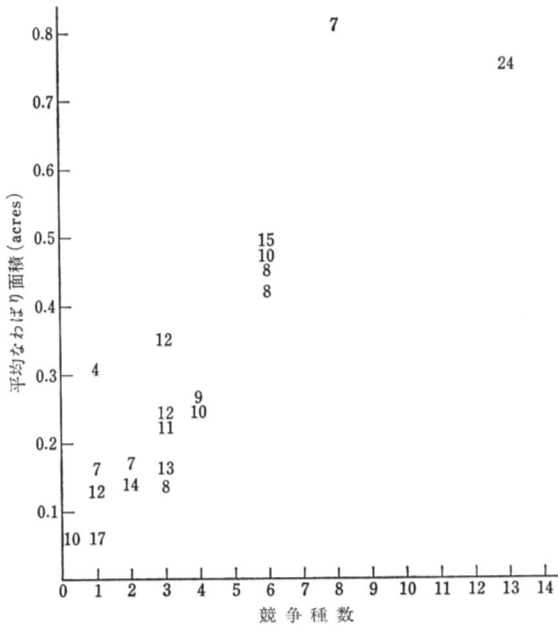
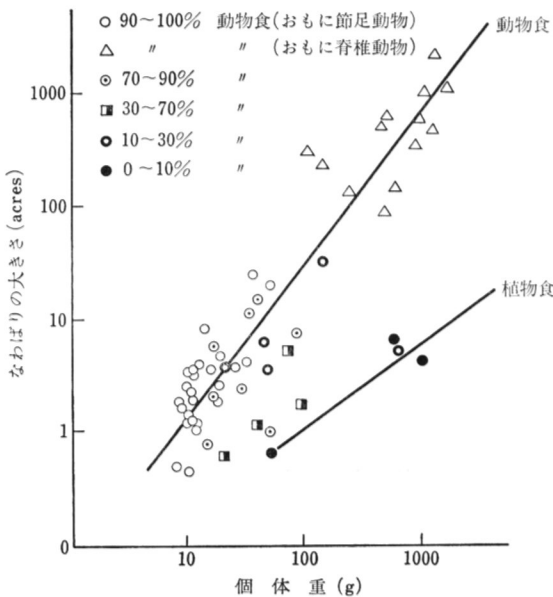


図 4.7 ソング・スパローの平均なわばり面積と競争種数との関係
 図中の数字はすくい網法によって採集されたなわばり内15平方フ
 ート当たりの昆虫個体数 (体長 0.2 cm 以上)
 (Yeaton & Cody, 1974 の資料より)



息するソング・スパローの競争種 (*Passerculus sandwichensis*, *Sturtonella neglecta*, *Aland arvensis*, ロビンその他)を調べた。その結果なわばりの大きさは競争種の数による影響が大きく、後者の多いほど、なわばりは大きくなる傾向が明らかに示された(図 4.7)。このことは競争種の多い地域では本種は必要な食物量を得るために大面積のなわばりが必要であることを示すものと Yeaton & Cody は推察している。一方 Schoener (1968) 各種の個体重となわばりの大きさとの関係を食性別に求めた。その結果は図 4.8 に示すとおり、なわばりの大きさは明らかに個体重が大きくなるとともに増大

図 4.8 食性別に見た鳥のなわばりの大きさと個体重との関係 (Schoener, 1968)

するが、食性別に見れば体重は同じでも動物食の鳥は植物食あるいは雑食の鳥に比べてひろいなわばりを保持し、またその比は体重が大きくなるとともにますます大きくなる傾向が見られる。肉食の鳥では大型になればなるほど餌とする動物もまた大型になるが、餌動物が大型になるに従ってその単位面積当たりの個体数や、また捕食者のとり得る単位面積当たり餌重量も減少することが上

表 4.5 北米の陸鳥各科の繁殖期における食性と採食なわばり形成との関係(Schoener, 1968による)

科名	全種数	調査種数	食性*					計	その他
			A	AO	O	HO	H		
Columbidae (ハト科)	11	3					1-2	1-2	2
Accipitridae (ワシタカ科)	22	9	5-2					5-2	
Falconidae (ハヤブサ科)	7	1	1-0					1-0	
Tetraonidae (ライチョウ科)	10	2				2-0		2-0	
Strigidae (フクロウ科)	18	6	5-1					5-1	
Tyrannidae (タイランチョウ科)	31	5	5-0					5-0	
Alandidae (ヒバリ科)	2	1			1-0			1-0	
Corvidae (カラス科)	15	8		1-2	1-3	0-1		2-6	
Paridae (シジュウカラ科)	14	4	3-0	1-0				4-0	
Sittidae (ゴジュウカラ科)	4	2						(2-0)	
Chamaeidae	1	1		1-0				1-0	
Troglodytidae (ミソサザイ科)	9	4	4-0					4-0	
Mimidae (マネツグミ科)	10	2		1-0	0-1			1-1	
Turdidae (ツグミ科)	13	3	2-0		1-0			3-0	
Motacillidae (セキレイ科)	4	1	1-0					1-0	
Bombycillidae (レンジャク科)	2	1				0-1		0-1	
Laniidae (モズ科)	2	1	1-0					1-0	
Sturnidae (ムクドリ科)	2	1			0-1			0-1	
Vireonidae (アメリカヒタキ科)	12	4	4-0					4-0	
Parulidae (アメリカムシクイ科)	53	17	16-0					16-0	1
Ploceidae (キンバラ科)	2	1			0-1			0-1	
Icteridae (アメリカムクドリ科)	20	10	1-1	1-2	0-5			2-8	
Fringillidae (アトリ科)	78	16		2-3	0-4	2-2	0-2	4-11	1
計	342	103	48-4	7-7	3-15	2-4	3-4	(65-34)	4
採食なわばり保持種の%			91.7	50.5	16.7	33.3	42.9	65.7	

* A …動物食の割合 90%以上
 AO… 同上 70~90%
 O … 同上 30~70%
 HO… 同上 10~30%
 H… 同上 10%以下

各食性欄中に並らぶ二つの数字のうち、左側は採食なわばりをつくる種数、右側はつくりえない種数。

** 採食なわばりをつくりえない場合もある。

記の傾向の原因となっていると Schoener は推測している。なお図 4.8 の個体重 (w) となわばり面積 (T) との関係*は

$$T = bw^2 \quad (4.1)$$

の形式で表現することができるが、これは McNab (1963) が哺乳類の個体重と行動圏との関係として示した形式と同じである。

Schoener はさらに北米の陸鳥のうち、繁殖期における採食なわばりの有無や食性などについて調査されている 23 科 103 種について科ごとの資料をまとめている (表 4.5)。

表 4.6 種類から見た食性と採食なわばりの形成との結びつき、(食性 A は食物のうち動物の割合が 90% 以上のもの) (Schoener の資料より)

種群 \ 食性	食性 A	食性非 A	計
採食なわばり種	48	15	63
非採食なわばり種	4	30	34
計	52	45	97

この表にあげられた調査種数は全陸鳥種数の 30% に満たず、またおもに昆虫などを食物としながら集団営巣を行ない共同採食場をもつツバメ科やアマツバメ科が含まれていないが、それでも採食なわばり形成と動物食との結びつきの傾向は明らかに

示されている。すなわち主として動物を餌とする種類 (A) の 90% はおもになわばり内で採食し、またおもになわばり内で採食する種類の 75% 以上が主として動物を餌とする種類であって、動物食と採食なわばり形成との結びつきはきわめて有意である ($P < 0.01$) (表 4.6)。このような傾向に対して、Schoener は次の二つの主要原因を考えている。すなわち餌となる動物の分布は、植物の種子や果実の分布と違ってかなり一様であること、および十分な餌をとるためには、動物食の場合は植物食に比べてひろい面積を必要とすることである。ただし動物食のものでも特に強い飛翔力に恵まれているツバメやアマツバメでは、遠距離まで飛んで十分な餌をとることができるので巣の周囲の採食なわばりの必要がなく集団営巣が可能になっているというのである (Schoener, 1968)。

なお表 4.5 にあげられている採食なわばり種は調査全種数の約 2/3 を占めていることは注目される。伊藤 (1959) は燕雀目の 8 割以上が A 型または B 型のな

* なわばりの大きさの測定法は研究者によってかなり異なるので、厳密には種々の資料を直接比較することには無理があるが、おおまかな傾向を見るだけならばさしつかえないであろう。

わばりをもち、そのなかでのA型とB型の比率は1:2くらいであろうと推定したが、表4.5のなかの燕雀目に属する科だけをとり上げて採食なわばり種は調査種数の60%以上を占めている。これから見ると少なくとも陸鳥ではA型はB型に比べてはるかに高い比率を占めているのではないかと考えられる。

B型: スズメ(*Passer montanus*) (伊藤, 1959), ムクドリ(*Sturnus cineraceus*) (黒田, 1955~57), ツグミ類 (黒田, 1962) など。Niceはこの型のものは、親のみならずヒナのための食物もその大部分または全部をなわばりの外でとるとしている。もっともこの型とA型との中間型とも見られるものもあって (伊藤, 1966), この二つの型の間に厳密な境界は定めがたい, シジウカラ属(*Parus*) やツグミ属 (*Turdus*) には典型的なA型の種からB型の種までが含まれている (伊藤, 1966 参照)。

C型: エリマキシギ (*Philomachus pugnax*), ソウゲンライチョウ (*Tympanuchus cupido*), ゴクラクチョウの一部, マネキン類 (Pipridae) などでは、オスは求愛集団* (lek) をつくりメスを誘うが、その集団のなかで各オスは小さいなわばりをつくる (Nice, 1941)。鳥のlekシステムは10科のなかでそれぞれ独立に発達したものと見られている (Wilson, 1975) が、そのうち中米のマネキンの1種 (*Manacus ritellinus ritellinus*) では、5~7羽のオスが互いに30~40フィート間隔でそれぞれの求愛場所をつくってこれを独占する。集団のなかの優位なオスはひろい場所を占めるが、オス同士の間でなわばり制はきちんと守られていて無用の衝突はほとんど起こらないという (Nice, 1941)。北米のソウゲンライチョウ (*Tympanuchus cupido pinnatus*) では一つの場所の集団は数年にわたって同じ群れによってつくられ、比較的安定した個体数 (平均9羽) のオスからなるが、これら以外にも集団地になわばりをつくれないう劣位のオス (主に若鳥) がいてこちらのlekからあちらのlekへと飛んで追い出されるのが観察されており、また優位なオスを除去した集団では、今までなわばりをもてなかったオスが集団内になわばりを確保できたことも観察されている。最上位および第二位のオスの交尾回数は、この集団内の全交尾

* lek は求愛集団がつくられる場所として用いる研究者も多い。その場合は arena あるいは communal mating ground ともいわれる。

回数の84%を占めたという。なお集団を訪れるメスの群れ(交尾の最盛期では一群れは普通1~6羽)のなかにも優劣の順位が確立しており、3~4羽の群れの場合は最優位のメスは自分が交尾を完了するまでは他のメスの交尾を妨げるといふ(Robel & Ballard, 1974)。同じくライチョウの1種 sage grouse (*Centrocercus urophasianus*) では1 ha あるいはそれ以上のひろさの場所に400羽ものオスが集合し、そのなかで多くのものは10~100 m² の小なわばりをつくる。なわばりは比較的安定で、オスたちは毎年の求愛期(2月~3月)に、同じなわばり場所に現われる傾向がある。初期の Scott (1942) の研究では、オスの間には順位があり、最上位のものとその補助者となる数羽のオスが来訪するメスの大部分と交尾するものと考えられたが、これは誤りであって、じつは集団求愛地の中央に交尾センター(mating center)があり、なわばりの一部がこのセンターと重なっているオスだけがメスに受け入れられることが明らかにされた。若鳥は lek の周辺部にしかなわばりをつくることができず、成熟しかつ運よくなわばりにあきができるに従って次第に lek の中央部へなわばりを移すことができるという(Wiley, 1973)。前記ソウゲンライチョウでもっとも優位なオスは中央部になわばりをつくる(Ballard & Robel, 1974)というから、この種のオス間の順位制というのも、lek 中央部という好適なわばり場所の占有関係を介して現われた組織と考えることができる。ただしソウゲンライチョウでは中央部のオスは付近まできたメスを求めてなわばりの外まで出かける点では Sage grouse とやや異なっている(Wiley, 1973)。

D型： 集団営巣を行なう多くの海鳥、サギ類など。Nice (1941) によれば、集合性の少ない種類のなかでもハト類やツバメ類の一部などがこの型のなわばりをつくる。

海洋鳥では一般に莫大な数よりなるコロニーをつくり、その内部の巣同士はきわめて近接してつくられる場合もあるが、巣のまわりだけは防衛される。餌とりを行なう海面はコロニー全員によって共同に利用される。

これら集団営巣の鳥では、巣を中心にしたなわばり形成という面では各つが

いは互いに敵対関係にあるといえるが、外敵の侵入に対しては共同して防衛に当たるといふ面では群れとしての性質を保有する。採食行動もまた群れをつくって行なうもののがかなり見られる。

E型： Nice (1941) が冬のなわばりとしてあげたのは繁殖期のなわばりとは別の場所につくられる採食なわばりであって、コマツグミ (*Turdus migratorius*)、ダイゼン (*Squatarola squatarola*) などがこの型のなわばりをつくる。

E'型： 冬のなわばり以外の採食なわばりである。ハチドリ類では花をつけた植物のまわりを防衛するが、花期が終わり蜜が出なくなると捨て去られる (Pitelka, 1942, '51)。

F型： 休み場所あるいは夜の泊まり場所として確保される小範囲の空間である。ホシムクドリ (*Sturnus vulgaris*) やキバシリ (*Certhia familiaris brittanica*) などで観察されている (Nice, 1941)。

Gr型： いくつかのつがいからなるコロニー成員の共同によって守られるなわばりである。南米パンパスにすむカッコウ類の *Crotophaga ani* や *Guiraguira* は大樹にいくつものつがいが集まって共同の巣をつくり、その周囲に共通のなわばりを形成し、そのコロニー成員以外のものに対して共同の防衛を行なう。前者の共同巣は1コロニーに一つであるが後者は一つのコロニーが同じなわばりのなかにいくつかの共同巣をつくる。また後者では一つの共同巣に産卵するメスの数は平均2羽であるが、二つ以上の巣に卵を産みこむ個体もある。なおこの種では他種の鳥の巣に卵を産む例も知られていて、社会寄生への進化の道を暗示している (Davis, 1940 a, b)。

最近カケス類の「社会性」の発達についての興味ある研究が Brown (1974) によって行なわれた。彼によればこの類ではつがい単位の多目的 (A型) のなわばりをつくる習性から出発して二つの方向の「社会的」習性が発達した。その一つは行動圏の重複を経て集団営巣へと進む方向であり、他の一つは若鳥が両親のなわばり内にとどまって両親の次の育雛の手助けを行なう段階から、同じ共同なわばりのなかで若鳥たちもつがいをつくり営巣する段階へとすすむ方

向である。なおこれからさらにすすんだものとしては前記カッコウ類に見られるような二つ以上のつがいが一つの巣をつくりこれに産卵する段階が考えられるが、カケス類ではこの段階に達しているものはなく、わずかにメキシコカケス (*Aphelocoma ultramarina*) で、2羽のメスが同一巣に産卵するのが1例観察されたことがあるという (Brown, 1974)。

4.6 哺乳類のなわばり

A. 哺乳類におけるなわばりと行動圏

Burt (1943) は哺乳類において行動圏とその内部の防衛される地域であるなわばりとの関係を明らかにしたが、大中哺乳類では行動圏は認められてもなわばりをもつことが確認されているものは比較的少ない。一般に哺乳類の行動圏はその行動力に比べて非常に大きいものが多く、これを十分に防衛することはきわめて困難であることが、なわばり性をもつ種の少ない原因となっていると考えられている (Brown & Orians, 1970)。しかし、なかには実際はそれがなわばりとして防衛される地域であっても、その地域内への侵入者が持ち主に直接発見されずしたがって攻撃を受けないままで行動する場合が少なくないであろうこと、あるいはなわばりとして防衛される場所が連続した地域のひろがり全体ではなく、通路で結ばれたいくつかの重要な場所 (採食場所その他) であって、異なった個体の通路が交叉する場合、あるいは部分的に通路の共同使用を行なう場合は、一見独占的なわばりが存在しないかのような印象を与えている可能性も考えられる (Hediger, 1949*; Dasman & Taber, 1956; Graf, 1956; Ewer, 1968)。なお通路の共同使用の場合などでも、個体間で利用時間をずらすなどによって遭遇を避ける行動をとることがネコについて観察されている (Leyhausen, 1965)。

哺乳類では特殊の腺からの分泌物や尿、糞などによる、においづけ (scent marking) や、樹幹の剥皮や枝折り等の物理的方法によるしるしづけを種々の場所に行なうものが多く、これらの行動のすべてがかならずしもなわばりの表

* Leyhausen (1965) による。

示と結びついたものとはいえないが (Ralls, 1971), 少なくとも一部の動物ではこれらは外来者を忌避させる効果をもち、直接的の出会いによるたたかいは経なくても間接的になわばり防衛の役目を果たしているものと考えられている (Graf, 1956; 黒田, 1963)。音声による防衛もその一つである。このような方法で保持されているなわばりの場合は、これが単なる行動圏でなくなわばりであると判定するのは実際上きわめて困難な場合が多いと思われる。

以上のように哺乳類各種についてのなわばりの存否の判定にはかなりの困難が伴い、したがって現在なわばりをつくるものとして報告されている種類は以下に述べるように比較的なわばり面積の小さい小哺乳類や、あるいは行動追跡の容易な一部の大哺乳類に限定されている傾向がある。しかし今後の研究調査の進展に伴って、なわばり保持者の範囲はさらに拡大され、またなわばり保持の実態についても一層の多様性が明らかにされる可能性があると考えられる。

B. 哺乳類におけるなわばりの諸型

a. 採食なわばり ここで採食なわばりとしたのは採食が主としてなわばり内で行なわれる場合のそのなわばりに対して名づけたものであって、その内部において交尾や育児を行なうものも多い。採食なわばりは便宜的に個体のなわばり、つがいのなわばり、および群れのなわばりに分けてとり扱うことにする。

(1) 個体のなわばり

採食なわばりのなかでもっとも単純な形式であって、雌雄それぞれ単独に保持するなわばりである。ただし交尾時だけはオスはメスのなわばりのなかにはいることを許容され、また子は独立できるまではメスによって養育される。有袋類のフロアリクイの1種 *Myrmecobius fasciatus* はこの型のなわばりをつくるものと考えられており (Calaby, 1960), またリスやハムスター (*Crictus cricetus*) のなわばりもこの型にはいる (Ewer, 1968)。Erlinge (1974) はスウェーデンのコエゾイタチ (*Mustela nivalis*) について、晩夏から秋にかけて餌とする小齧歯類の多い場所にオス個体がなわばりを維持するのを見ている。

隣接個体間のなわばりにはある程度の重なりはあるが、なわばりの大きさには個体間の優劣が関係し、優位個体の除去によって劣位個体のなわばり拡大が見られた。ただしイギリスで本種の観察を行なった King (1975) は、本種個体間には直接的な防衛行動が見られないこと、行動圏の重なりが見られること、においづけによる避け合いは行なわれるが、このためには行動圏の重複地域の存在が重要な意味をもつことなどから、その行動圏に対してなわばりと呼ぶことを慎重に避けている。北米産のクマの1種 *Ursus americanus* も個体のなわばりをつくるが、テレメーターを用いて本種の成長に伴う行動を調べた Rogers (1974) によれば、本種のメスは子が16~17月の齢に達すると自分のなわばりの一部をメスの子に与え、母親が死亡または移動したあとの空なわばりは子のうちの1頭が占有するという。ただしオスは亜成体に達すると母のなわばりを離れ、適当な餌場に集合して生活し交尾期にだけメスのなわばりにはいる (Wilson, 1975 参照)。なおこのように母親が子になわばりの一部を与える習性は後述のようにリスのなかにも見られる。

なわばりでも行動圏でも、もしその保持者が必要とする食物のすべてをこの範囲内でとっているとすれば、鳥の場合と同じようにその面積はその保持個体の必要食物量とある程度関連しているであろうと推察される。Smith (1968)

は北米産のリス類中の *Tamiasciurus* 属の2種 (*T. douglasii* および *T. hudsonicus*) のなわばりの大きさ、なわばり内から得られる食物量およびその保持個体の代謝量に関する詳しい研究を行なった。この2種同士の間では種内のなわばり関係と同一の関係が種間でも見られ、2種の個体は同一地域に混在しながら各個体はそれぞれのなわばりを占有す

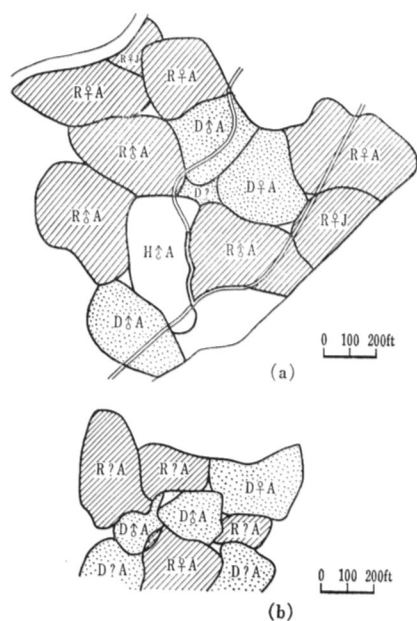


図 4.9 リス2種のなわばり (Smith, 1968)
 (a) Site 6 (*Pinus* 林) (1963年9月21日)
 (b) Site 7 (*Tsuga* 林) (1963年9月22日)
 R=*Tamiasciurus hudsonicus*
 D=*T. douglasii* H=上記2種の雑種
 A=成体 J=幼体

表 4.7 図 4.9 のリスの各個体のなわばり面積となわばり内食物供給量 (Smith, 1968 の資料より)

1. *Pinus contorta* のほか *Picea engelmanni* その他
2. *Tsuga heterophylla* のほか *Thuja plicata*, *Abies amabilis* など

<i>Pinus</i> 林 ¹				<i>Tsuga</i> 林 ²			
なわばり 番号	面積 (acre)	食物供給量 (kcal)	供給エネルギー 必要エネルギー	なわばり 番号	面積 (acre)	食物供給量 (kcal)	供給エネルギー 必要エネルギー
1	2.08	48,880	1.5	21	1.78	53,909	1.6
2	0.57	10,670	0.3	22	0.95	43,566	1.3
3	1.70	23,160	0.7	23	1.48	81,026	2.8
4	1.53	33,643	1.1	24	0.52	26,106	0.9
5	0.23	3,802	0.1	25	0.86	39,531	1.3
6	1.98	45,150	1.6	26	0.49	33,913	1.0
7	2.91	63,330	2.0	27	?	?	?
8	1.24	24,765	0.8	28	?	?	?
9	2.80	59,190	1.8	29	?	?	?
10	2.46	45,590	1.4				
11	1.80	31,190	1.0				
12	2.71	56,840	1.7				
13	2.43	57,051	1.7				
平均	1.88 (2.02)*	38,712 (41,622)*		平均	1.01	46,342	
食物供給量/acre...20,592				食物供給量/acre...45,732			

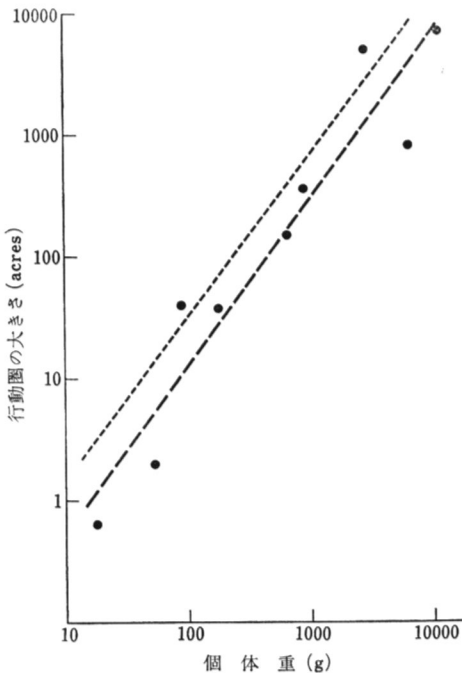
* No. 5 のなわばりを除いた平均。

る (図 4.9)。なわばりは交尾時を除いて、年間を通じて保持されるが、*Pinus* および *Picea* を主要構成種とする林と、*Tsuga* などを主とする林を比べてみると、単位面積当たりの食物供給量 (種子その他) の少ない前者の林のなかの各個体の平均なわばり面積は、食物供給量の多い後者の林に比べて明らかに大きくなっている (表 4.7)。なお表 4.7 によれば食物供給量が年間必要食物量に達しないなわばりがどちらの林にも見られるが、*Pinus* 林では特にその割合が大きく、食物供給量に比べて過剰密度となっている傾向がうかがわれる。

この原因は幼体や最近まで放浪個体であったものが、なわばり間隙に侵入して新しくなわばりの拡大を行なおうとしていることや、またメスの1頭 (No. 3) はもとのなわばりの一部を、その子 (No. 2) に譲り渡したなどがあげられている。これら二つの林のなわばり個体のうち翌春まで定着し得たのは *Pinus* 林では13個体中の2個体、*Tsuga* 林では9個体中の5個体であって、この割合の違いは食物不足の影響を示すものと Smith は考えている。

動物が大型になればなるだけ多くの食物を必要とし、したがってその必要食糧量を得るためにはたとえなわばりとして防衛されなくとも大きい行動圏を必要とするであろう予測が成り立つ。McNab (1963) は哺乳類を“hunters” (肉食, 昆虫食, 果実食, 穀物食のものを含む) と“croppers” (grazers や browsers) に分けそれぞれの個体重 (w) に対する行動圏の大きさ (R) (acre) を諸研究の資料から求めたところ, hunters では $R_h = 12.6 w^{0.71}$, croppers では $R_c = 3.02 w^{0.69}$ を得た。すなわち体重が同じなら hunters は croppers に比べて約4倍の大きさの行動圏をもっていることになる。なお哺乳類の基礎代謝量 (M) (kcal/日) と個体重との間には

$$M = 70 w^{0.75}$$



の関係が見られる (Kleiber, 1961) から, hunters 同士あるいは croppers 同士の間での行動圏の大小はほぼ各種類の基礎代謝量の大小に比例していることになる。

一方, Schoener (1968) は同様に動物食哺乳類の行動圏の大きさ (対数) と個体重 (対数) との関係を求めたが (図 4.10), その結果は回帰直線の傾斜とし

図 4.10 動物食哺乳類の個体重と行動圏の大きさとの関係 (Schoener, 1968) より
点線は動物食鳥類のなわばりの大きさ (図 4.8) を示す。

て 1.41 ± 0.16 となり、上記 McNab の得た hunters の値 0.71 よりはるかに大きい値を得た。McNab の “hunters” には動物食のもののみならず、果実食や穀物食のものも含まれていることが恐らく両者の値の違いをもたらした一因をなすものであろう。なお図 4.10 には動物食の鳥について Schoener が求めた回帰直線を重ねて描いてあるが、これからわかるとおり、直線の傾斜は哺乳類も鳥類もほとんど同じであり、鳥類の場合に推察されたように捕食者が大型になればなるだけ、利用し得る単位面積当たりの餌動物量が減少する傾向があるものと考えられる。ただし個体重が同じなら動物食哺乳類の行動圏は、動物食鳥類のなわばりに比べて小さいことが図からうかがわれるし、Schoener もまたそのように述べているが、鳥の場合はつがいを単位とするなわばりであることを考慮に入れると、個体当たりとしての両者の値にはあまり差がないとも見られる。

以上のようになわばりや行動圏の大きさには食物の要求量や供給量に関与することは確かであるが、個々の種や個体については、それぞれの行動習性や行動力の違い、あるいは種間、個体間の相互関係のいかんによってさまざまな影響を受けていることと思われる。田中 (Tanaka, 1953) は、エゾヤチネズミ (*Clethrionomys rufocanus bedfordiae*) の行動圏はメス約 $8a$ 、オス約 $20a$ という値を測定し、オスの行動圏には重なりが大きいのに対しメスではあまり重ならないところから、メスだけがなわばりをもつと考えたが、このようにメスの行動圏がオスよりも小さく、かつなわばりの性質をもつことは多くの齧歯類において認められている (伊藤, 1959)。

なお前記 Smith (1968) は、単独でなわばりを保持する場合と、つがいで保持する場合のエネルギー消費に関する利害を考察している。彼によれば、つがいの食物確保のためには単独の場合に比べて $\sqrt{2}$ 倍の半径のなわばりを保持しなければならないが、リスのように食物貯蔵を行なうものでは、食物貯蔵所となわばり内各地点との往復に要するエネルギー消費は行動半径が大きいほど大きくなるはずである。したがってこのような動物では、雌雄それぞれ単独で

なわばりをつくる方が、つがいでつくるよりは少なくともエネルギー効率からみて有利であり、これが単独なわばり生活を維持させる原因となっているものであろうという。

(2) つがいのなわばり

子が独立するにいたるまで、つがいの結合が維持され、同じなわばりのなかで生活する型である。Ewer (1968) によればキツネヤタスキあるいはジャツカルなどにこの型のなわばりが見られるという。伊谷 (1972) の紹介によれば、原猿類のインドリ (*Indri indri*) もオス、メスあるいはこれに1~2頭の子を加えたペア型の集団をつくり、一つの丘を一つの集団が占有して音声によって集団同士の接触を避け合うという。類人猿のなかでもテナガザルの集団は典型的なペア型の構成を示しており、このうちのシロテナガザル (*Hylobates lar*) では、1平方マイル当たり2~3集団がそれぞれなわばりをもって生息している。これらのなわばりは音声やオスの直接的な攻撃行動によって守られているが、時として短時間隣接集団同士が接近し混じり合うこともあるという (Carpenter, 1940; 伊谷, 1972 参照)。

単独個体のなわばりに比べてつがいとしてのなわばりは、食物確保の面からいえばよりひろい地域を守る必要があるという点での不利をもたらす可能性はあっても、雌雄協力による子の保護やなわばり防衛での有利性が上記の不利性を上まわることによってつがいのなわばり生活は発達維持されたものであろう。特に子が独立するまで2年以上の期間を必要とするものにあっては新しい出産が加わることによって子の保護の必要性は継続的となり、このため長期間の固定したつがい生活の維持という生活の一つの発展方向がもたらされていると考えることができる。

(3) 群れのなわばり

厳密に考えると、つがいというのも群れの一つであり、その最小単位と見なすことができる (今西, 1951) が、ここでは便宜的につがい以外の複数の成体から構成される群れについて述べることにする。

前記したように群れを単位とするなわばりは鳥類ではごく一部のものに見られるにすぎないが、哺乳類になるとかなり多くの系統群にわたってこの型のなわばりが発達している。ただし群れの行動圏は確かめられてもそれがなわばりとして防衛されないもの、あるいは防衛の有無が確認されていない種類も数多く存在する。

ラクダ科のビクーニア (*Vicugna vicugna*) についての Koford (1957) の研究は、自然状態での大型動物の社会組織としてはもっともよく調べたものの一つである。本種では1頭のオスが数頭のメスを所有し、年間にわたって一定のなわばり (平均 400 a) のなかで生活する。ただしなわばりの大きさは牧野としての良否に反比例する。なわばりをもたない若オスたちはルーズな独身オスグループを形成してなわばり集団の周辺部に当たる場所で生活する。

上記ビクーニアの場合もそうであるが、有蹄類では同じく群れのなわばりといってもじつはオスによって形成維持されこのなかにメス群をひきとめるといった性質のものが多い。ビクーニアでは各オスによって分割所有されたメスたちは周年そのなわばり内だけで生活するけれども、レイヨウ類ではメス群の行動圏はかならずしも各オスのなわばり内に限定されず、それぞれのオスのなわばりはメスにとってはむしろ一時的の採食場所としての性質をもつ (Jarman, 1974)。一方オスにとってはなわばりは自己の採食場所でもあり、またそこにはいったメスを一時的にでも独占し交尾の権利を確保する場所でもある。レイヨウ類におけるオスのなわばりとメスの群れとの間に見られるこのような関係の発達については、後でもう一度ふれることにするが、この関係はレイヨウ類のみならずひろく有蹄類全体の社会組織の共通の底辺をつくっているものであろうと思われる。

レイヨウ類においてもやや発達した社会組織をもつものでは、なわばりオス以外に独身オスグループが一般に見られる (Jarman, 1974; Estes, 1974) が、シカ類やヒツジ類では交尾期以外にはオスメスが別々のグループをつくって生活する (Darling, 1937; 川村, 1957; Geist, 1971)。これら各グループが直接

的な防衛行動によってなわばりを保持しているという証拠は乏しいが、奈良シカでは主要な二つのオス・グループの行動地域ははっきり分かれておりこの2群が出会うと個体間にたたかい行動が見られたという観察(川村, 1957)や、カリフォルニアのクロオジカ(*Odocoileus hemionus*)のメス・グループ同士が出会ったさいリーダーメスの間にたたかい行動が見られたという報告(Dasman & Taber, 1956)があり、また直接たたかい行動を通じなくても、においづけ等による避け合い行動を行なっている可能性もあるから、かならずしもグループのなわばりを全面的に否定するわけにはいかないと思われる。

奇蹄類のなかのシロサイ(*Ceratotherium simum*)はオスがそれぞれ約2 km²のなわばりをつくって、ここにはいるメスをとどめて交尾を行なう。このなわばりは数年にわたって維持されるからオスにとっては採食用でもあればまた交尾用でもある。これに対してメスの行動圏は約10~12 km²のひろさをもち時としてさらに遠方にまで出かける。これらの点はレイヨウ類のオスのなわばりと本質的には同じといえる。ただしシロサイではメスも大きい群れをつくらず、せいぜいで新しい子や他の母のもとを追われたワカモノを連れるかまたは子を失った母同士と一緒に行動するといった程度である*。しかし注意に値するのは、なわばりをつくれなかったオス(全体の約3分の1)はなわばりオスとの同居が許容されている点であって、この同居オスはなわばりオスに対しては劣位の地位に甘んじ、なわばり内にはいったメスと交尾する権利をもたない。なおなわばりオスは乾期に数日置きに行なう水飲み場への小旅行時を除いてなわばり内だけで生活を送るのに対して、同居の劣位オスは時々なわばり外へも出歩くという(Owen-Smith, 1974)。このようなオスのなわばり内に劣位オスの同居を許容する習性はグレビシマウマ(*Equus grevyi*)にも見られる。このシマウマのオスも周年ひろいなわばりを維持し、乾期にメスやなわばりをもたないオスが他の地域へ去った後もなわばり内に残る。ただし本種の同居オスはシロサイの同居オスほど一つのなわばりに固執しないという(Klingel, 1974)。なおKlingel (1974)によれば現存のウマ科6種のうちアフリカロバ(*E. africanus*)

* ただし24頭に達する群れが報告されたこともある(Ewer, 1968)。

も本種と同様のなわばり制をもつものに対して、2種のシマウマ (*E. quagga* および *E. zebra*) とモウコウマ (*E. przewalskii*)、それにおそらくはアジアロバ (*E. hemionus*) も1頭のオスと1頭から数頭のメスおよびその子からなるかなり安定した家族的集団とそれ以外にオスだけのグループとをつくって遊動生活を行なうが、これらの集団にはなわばり制は見られないという。なおこの単雄群では若いオスはやがて自発的に群れを離れオスグループに加入するのに対して、若いメスは発情するにいたればオスグループのメンバーや家族もちのオスによって「誘拐」されることによって群れを離れる。しかし「社会的成熟年齢」(2~2.5年)に達した後は一つの群れ内に落ち着き生涯をその群れのなかで過ごすという。この群れはビクーニアの群れと異なってオスは死亡、老衰、病気などによって他のオスと入れ換わるけれども、メスの集団はそのまま持続される。

陸生食肉類ではライオンやハイエナ、シュリョウイヌ (*Lycaon*) やオオカミなどが集団狩猟を行なうものとして知られている。このうちライオン (*Panthera leo*) は、単独生活が常態であるネコ科動物のなかでは特殊的ともいえる群れ生活者である*。群れは数頭から十数頭のメスと子を主体とし、これに通常1頭のオスが加わっているが、狩猟はおもにメスが行なうのでこのオスはむしろ寄生的存在ともいえる (Wilson, 1975)。狩猟範囲は群れ間で重複が見られるが、群れ同士のたたかひも観察されている (Ewer, 1975) というから、なわばり的性格をもっているといえる。その占有にはにおいづけや音声機能が果たしていると考えられている (Ewer, 1968)。オスは群れの領域内に侵入しようとする外来個体、特に外来のオスに対しては、攻撃的であるという (Wilson, 1975)。

北米産のハナグマ (coati) (*Nasua narica*) も1~数頭のメスからなるメス・グループ (band) をつくる。各グループはそれぞれの行動圏をもつが、行動圏にはある程度重なりがあって二つのグループが出会ったさいにも敵対行動はほとんど見られないという。オスは単独で生活し、行動圏はもつものメス・グ

* ライオンの群れ生活は、餌とする有蹄類の群れが発達し密度が高い開闊地での生活と結びついて新しく発達したものと考えられる (第3章参照)。有蹄類の現存量がすみ場所条件によって低くおさえられている地方のライオンは小群かもしくは単独で生活している (Kleiman & Eisenberg, 1973)。

グループに比べると行動圏による行動制約は少なく、また交尾期には各メス・グループに1匹のオスの加入が許容される。出産時にはメスは一時的にグループを離れるが、やがて子とともに元のグループに戻る(Kaufmann, 1962; Smythe, 1970)。

食肉類のなかでもイヌ科のもの群れ構造は、つがい結合にもとづく家族集団が集結することによって成立したものと考えられている(Wilson, 1975)。オオカミ(*Canis lupus*)の一群は、カナダやアラスカでは多くの場合5~15頭から構成され、その行動圏の多くは300~1000 km²、大きいものでは10,000 km²に達し、群れ間の行動圏の重なりもかなりあるが、それでもある程度なわばり関係は存在し、他の群れが数時間あるいは数日前に通過した地域は避ける傾向があるという。これらの避け合いには尿によるにおいづけや音声が大い役割を果たしていると考えられており(Wilson, 1975)、また直接2群が出会ったさいたたかひが起こったことも観察されている(Wolfe & Allen, 1973)。

アフリカのシュリョウイヌ(*Lycaon pictus*)も複数のオスと複数のメスおよび子よりなる群れをつくり、1頭のリーダーにひきいられて集団狩猟を行なう。狩猟範囲は100~200 km²にもおよび他の群れの狩猟範囲とははっきりとは区別されてはいないが、2群が出会った時吠え合いが行なわれ、小グループがひきさがったという観察がある(Wilson, 1975)。ただし子の養育が行なわれている穴の周囲約1 km²ははっきりとしたなわばりとして、すべての肉食動物に対して防衛される。なお本種では子や仲間に対して吐き戻しによる食物分配を行なうことが知られており、Estes & Goddard (1967)は生後5週間で母に死なれた9頭の子がグループに残った5頭のオスによって養育され群れとともに行動できる大きさになるまで成長したことを述べている。

霊長類では、群れ生活を行なっている多くの種類のなかでも明確ななわばりをもつものはきわめて少ないと思われる。しかしなわばりとして積極的な防衛行動を行なわなくても、群れ同士は互いに避け合い、その行動圏にはたとえある程度の重なりは合っても群れ同士はおもな遊動域を分かち合う傾向が、かな

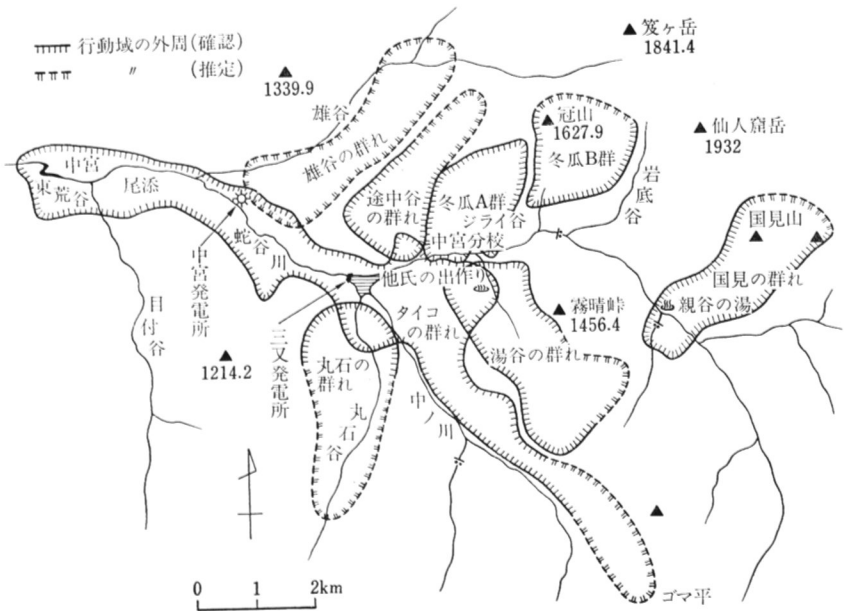


図 4.11 白山麓蛇谷流域のニホンザルの群れの分布 (河合ほか, 1970)

り一般的であろうと思われる (Ewer, 1968; 伊谷, 1972 参照)。たとえば白山蛇谷流域では、11 群のニホンザルの群れの集中が見られるが、その集中地域の中なかでも各群による遊動域の分割はかなり顕著である (図 4.11) (河合ほか, 1970)。

b. 交尾なわばり 一部の鳥に見られる lek と似た求愛集団組織がアフリカの開潤地にすむレイヨウ類の一部に見られる。ミズレイヨウの 1 種 *Adenota kob thomasi* について西ウガンダの一地方での調査されたところでは、約 400 km² の範囲に 18 の集団求愛地が見られ、それぞれの求愛地は 30~40 のなわばりの集合からできている。各なわばりは 1 頭ずつのオスによって守られ、その大きさは直径 10~20 m である。なわばりの持主は頻繁に交代するが、なわばり組織は周年保持され、発情したメスはこのなわばり内にはいって交尾を行なう (Leuthold, 1966; Buechner & Roth, 1974)。それぞれの lek にはいるメンバ

一は地域的にもまとまっており、それぞれがかなり独立した繁殖集団を形成しているという (Buechner & Roth, 1974)。

奈良シカのオスも前述のように交尾なわばりを形成する。ただしこのなわばりは定まった交尾期の少し前から交尾期にかけて (8~10月) にだけ形成され、その面積も上記ミズレイヨウのなわばりよりはるかに大きく2~6haに達している (川村, 1950; 1957)。

コウモリ類にも求愛集団をつくる種類が知られている。アフリカの果実食の *Hypsignathus monstrosus* のオスは交尾期になると一定の樹冠に夜間集合し各個体が小さいなわばりをつくって、音声や羽ばたきによってメスを誘う (Wilson, 1975)。

よく知られているように鱈脚類のオットセイ (*Callorhinus*) では長距離の回遊の後に繁殖期になれば成オスはメスに先立って繁殖地に上陸し、争いを通じて強壯な個体はそれぞれ適当な場所になわばりをつくり、メスの来着を待つ。メスの群れが上陸するにいたれば、各オスはできるだけ多くのメスを自己のなわばりのなかに獲得しようとする。オスの所有するメスは多いものでは50頭に達する。これらのメスはオスのなわばり内で数日後出産し、さらにその数日後オスと交尾する。なわばりをもち得なかった成オスは周辺部に集合し、ときとしてハレムの持ち主にとって代わることもある。また未成熟のオスは別個の集団をつくる (Bartholomew & Hoel, 1953; 和田, 1969)。このようなハレムをつくる習性はアシカ科の他の種類やセイウチ科にひろく見られ、またアザラン科でもハイイロアザラン (*Halichoerus grypus*) (Ewer, 1968) や、ゾウアザラン (*Mirounga*) (Le Boeuf, 1974) にもこの習性が見られている。ただしアザラン科の多くは1オス1メスのつがい型で繁殖を行なう (Walker, 1975)。Ewer (1968) はアザラン科の示すつがい型の繁殖集団は原始的というよりはむしろハレム型から二次的に発達したものであろうと考えている。なおゾウアザラン (*M. angustirostris*) ではメスに先立って上陸したオス同士の間では、たたかいを通じて優劣の順位が決定され、高順位の個体は他のオスがメスのハレムに近

づきまたははいりこまないよう追い払う。ただしメスの個体数が多くなり、また地形的にも1個体だけではハレム全体の防衛が困難になれば順位の下のオスもハレムのなかに座を占めることができる (Le Boeuf, 1974)。すなわちオットセイに見られる空間的ななわばり確保の代わりに、順位関係にもとづくハレムの占有が行なわれていることになる。

4.7 なわばりの機能

Hinde (1956) は鳥のなわばりの機能として次のものをあげた。

i) 一つの場所へ定住することによってその場所となじみ、これによって摂食や捕食者からの逃避が容易になるとともに、たたかいにおける所有者の能力を高める。

ii) 個体群を一様に分散させ、好適すみ場所の密度を調節する。ただしすべてのすみ場所を通じての繁殖個体群全体の密度を、制限しているかどうかは不明。

iii) 多くの種ではつがいの形成と維持を容易にする。

iv) 繁殖行動に対する同種の他の個体による干渉を減らす。

v) 巣および巣の場所の防衛確保。攻撃行動はしばしばこの目的のために行なわれる。

vi) 食物確保が第一義的な種類もあるが、その数は少なく、多くの種ではなわばりの食物供給場所としての価値は明確でない。なわばり内で食物をとる種類でも、なわばり防衛行動は直接食物自体を防衛対象として行なわれるのではない。ただしこれらの場合でも、なわばり行動はヒナのための食物を保証するのに役立っている可能性はある。

vii) 種類によってはなわばり行動による個体分布の一様化が天敵による捕食を少なくすると考えられるが、これについての直接の証拠はない。

viii) なわばりの保持は他のオスによる独裁を防ぐ。ただしこれは結果として生ずるものであって、なぜ他のオスが攻撃をしかけるかの説明にはならない。

ix) 病気の伝播を防ぐ、ただしこれは集団繁殖をする鳥以外には意義が少ない。

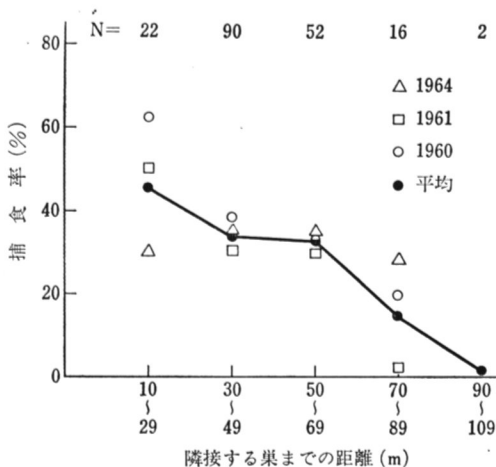
x) 近親交配の防止と生息域拡大の促進作用とは、なわばり行動の重要な結果とは考えられない。

上記の項目のうち特に問題になるのは(vi)である。シジウカラにおいてはなわばり防衛行動がヒナへの給食開始後はむしろ低下することなどは、一見食物供給源防衛としての意味をもたないのではないかという疑いをも起こさせる。しかしあらかじめ、なわばり境界が確定しており、その結果、採食繁忙期になってからはなわばり防衛行動にわずらわされないで巣の近くで採食できる方がヒナ養育にとってはむしろ有利である(Krebs, 1971)。なわばり制が一つの秩序としての機能を発揮するのは、防衛行動が行なわれることではなく、直接的な防衛行動を行なわなくても相互不可侵の空間占有関係が確立されるという点にあると考えるべきであろう。前述の Schoener(1968)や Yeaton & Cody(1974)の研究は、なわばり制の重要な機能の一つとして食物確保があげられることを示している。

Hinde が幾分の疑念をはさみながらあげたの天敵による捕食からの回避効果は、その後 Lack (1968), Crook (1965), Krebs (1971) その他かなり多くの研究者によって重要視されている問題である。Tinbergen *et al.*, (1967) は、ハシボソガラス (*Corvus corone*) を用いて、等間隔に配列した餌(彩色した鶏卵)の間隔の大小によってこれに対する発見率に違いがあるかどうかを野外実験によって調べ、その結果小間隔配列の方が大間隔配列の場合よりも探索時間は短いにもかかわらず発見率が高いことを確かめた。ただし、なわばり形成のもたらす捕食回避効果の問題には、なわばりをつくることによってその地域の個体群が高密度になるのが妨げられることによる効果のほか、密度は同じでもランダム分布に比べて近接個体が少なくなるための効果をも考える必要があるが、上記の実験では最初から等間隔の餌配列を行なっているから後者の問題についての答は与えられない。

Krebs (1971) は林のなかに設置した巣箱に営巣したシジウカラ (*Parus major*) について各巣からもっとも近い他の巣までの距離を測定し、その距離の大小と捕食 (天敵は主にイタチ) の割合との関係を調べた。9年間の調査結果のうちシジウカラ密度のもっとも高かった3年についての結果は図 4.12 に示すとおり、隣接巣までの距離が短い巣ほど捕食される場合が高かった。この調査では天然の樹の穴に比べると天敵から見つけられやすい巣箱を用いているという難点はあるが、また巣の分布が at random の場合に予想される地域全体としての捕食率との比較が行なわれていないが、図 4.12 の捕食率から推算すれば巣の分布が一様化するほど全体としての捕食率も低下する可能性は考えられる。Krebs はシジウカラのなわばりは巣同士の間おきによる天敵防衛上の有利性と、これに加えてヒナのための食料確保による自然選択上の有利性にもとづいて発達したのであろうと推察している。

なわばり形成による巣同士の間おきが捕食に対する防衛効果がある程度もっているとしても、これがなわばり習性の発達に対する直接的あるいは一次的原因であったかどうかについては疑問である。Crook や Lack そのほか多くの研究者は捕食回避のためには集中よりも分散が有利であるという時、その分散の必要性を直ちになわばり保持の必要性に結びつけているけれども、その地域における巣密度が著しく高くない限り at random な分散を行なうだけでもかなりの捕食回避の効果をおさめることができるであろうから、多大のエネルギーを費してなわばり防衛を行なうことの必要性の基礎はむしろほかの面に求めな



ければならないであろう。前に述べたようになわばり性は定住性と個体間の反発性あるいは排他性の結合であるとするならば、排他性もともと個体の必要とするある活動空間の確保と結びついたもので

図 4.12 シジウカラにおける隣接巣までの距離と捕食率との関係 (Krebs, 1971) N=巣の合計数

ある以上、なわばりはその定住範囲（行動圏）に含まれている、もしくはここに供給される可能性のある何らかの資源の確保、あるいはその確保のための行動の自由を保証するために発達した性質と考えざるを得ない。そして少なくとも鳥のA型なわばりに関する限り、これはヒナへの給食のための採餌場の独占的確保であり、これによって給食の効率化が行なわれていると考えられるのである。試みに広い地域内に、ある大きさの行動圏が多数 at random に分布している場合、 n 個の行動圏の重なった部分ではそれぞれの行動圏所有者の採餌効率 $1/n$ となると仮定して計算すると、その地域が同じ数のなわばりによって完全に分割されている場合と同じ効率を保持するためには、at random に分布する各行動圏の面積はなわばりで分割されている場合の各なわばり面積に比べて約2倍の大きさを必要とすることになる(森下、未発表)。

このことは各行動圏の中心からの平均行動半径は、なわばりの場合の約1.4倍となり、これによる往復時間の増加による採餌効率低下を補うためにはさらに大きい行動圏を必要とすることになる。なお行動圏の重複場所では見いだしやすい餌が先にこの部分に来た個体によって採取されることによる後からの個体の採餌効果の低下を考慮に入れると、なわばり形成の採餌面での有利さはもっと大きくなるであろう。ただし、このような有利性以外に、なわばり制発達の過程において付随的に起こった間おきによる捕食死亡率の減少が、自然選択を通じてその発達を助長したということはあるかもしれないが、これはむしろ二次的な働きと考えるべきであろう。トカゲ類のようになわばりが個体の外敵からの逃避に役立っていると考えられる場合でも、その効果は直接的にはいくつかのかくれ場所を含む地域の確保によってもたらされており、間おきによる効果があるとしても、それはやはり二次的にもたらされる効果と考えてよいであろう。

なわばり形成が個体群の分散を促進し、好適場所の密度を調節する機能(Hinde の(ii)の項目)をもつことは少なくとも局部的のすみ場所については疑いのないところである。ただしこれがなわばりの発達の一次的原因であったかどうかについては議論のあるところである。Wynne-Edwards(1962)はこの機能

の重要性をとえ一人であって、過剰個体の分散を伴う密度調節機能こそなわぼり制発達の主因であることを主張している。彼は Kluijver と Tinbergen (1953) がシジウカラについて行なった研究結果、すなわち本種が低密度年には好適な営巣場所である針広混交林にだけ営巣するが、高密度年における混交林の収容力を超える密度上昇はより不適なすみ場所であるマツ林中に営巣する個体の増加によって防がれるという結果を引用し、このような密度調節機構が働いていなかったならば本種は実際よりはるかに低い個体数を維持するのにとどまったであろうという Kluijver たちの考えを支持し、これを自らの主張の根拠の一つにしている。確かなわぼり形成は密度調節と分散に対して重要な役割を果たすものといえるけれども、なわぼりをもたない動物においても上記シジウカラと同様の、好適場所での密度上昇が、不適場所への個体の流出によって調節される機構が、少なくとも昆虫類においては Kluijver たちよりも以前にすでに見いだされているのである(森下, 1950; 伊藤, 1952)。もちろんなわぼり制は上記の調節機構としてはより強力に働くであろうことは当然考えられるが、なわぼり制に見られる個体間の反発性は密度調節と個体群分散のために発達したというよりは、むしろ生活に必要な空間の確保と結びついた反発性の発達の結果としてこれが密度調節にも重要な役割を果たすにいたったものと考えべきであろう。そしてこの結果はさらに密度依存的な捕食による死亡率を低下させるのにも役立つにいたっているものといえることができるであろう。

以上のように見る時、なわぼりの機能としてとり上げられている項目のなかには、その発達を直接もたらした一次的機能と、その発達に伴いこれに付加され、あるいはこれによってその発達をさらに促進させるいわば二次的ともいえる機能の両者が含まれていることになる。この両者を厳密に分けることは困難ではあるが、一応次のように整理できるのではないかと思われる。

(1) 一次的機能

A. 個体維持に関する機能

- a. 定住による場所とのなじみによる採食や捕食者からの逃避を容易に

する。

- b. 採食場所の確保。
- c. かくれ場所の確保。

B. 繁殖に関する機能

- a. つがいの形成と維持を容易にする。
- b. 繁殖行動に対する同種の他の個体による干渉を減らす。
- c. 卵、子の保護場所としての巣およびその周辺の防衛。
- d. 子の養育のための採食場所の確保。

(2) 二次的機能（個体維持および繁殖）

- a. 個体群を一様に分散させ、好適なすみ場所の密度を調節し新しいすみ場所への植民を促進させる。
- b. 分布の一様化によって天敵に対する防衛効果をもたらす。
- c. 種類によっては採食場所としての機能が二次的に生ずる。
- d. 伝染病を減らす。
- e. 群れとしてのなわばりをもつものでは群れの統合の強化。

伊藤（1959）はなわばりの三大要因として交尾（性）と食物と巣をあげ、これらは種々の動物群でそれぞれ独立に進化したと思われると述べている。事実上記の一次的機能のうちのいくつかは種々の動物群のなかにそれぞれ見られるものであるが、全体として概観する時各生物系統群の進化の段階に応じて、ある程度異なった機能のなわばり制がそれぞれ主役を演じているのは、すでに述べてきたとおりである。すなわち「社会性」昆虫を除く無脊椎動物によってつくられるなわばりの多くは交尾のためかあるいは個体としての巣またはかくれ家防衛かであって採食なわばりや卵や幼虫の保護のためのなわばりの発達は悪いのに対して、魚類では卵や子の保護の機能をもったなわばりがかなり発達している。両生類においてはなわばり制はかえって弱体であり、性行動と結びついたなわばりを主とするが、爬虫類ともなれば、採食および避難場所の確保と結びついたなわばり制が少なくともトカゲ類にはよく発達している。ただし卵や子の保護の機能面では未発達である。

なわばり制がもっともよく発達し、社会組織として種々の形態を生み出して

いるのは鳥類である。黒田は、鳥のなわぼりの原始的な姿は開濶地における外敵に対するヒナの保護のための分散であるとし (Kuroda, 1960), さらに複雑な環境にすむ鳥ではヒナの保護に先立ちつがいをつくる場所の確保, ついで巢の防衛, さらに食物資源を含んだひろいなわぼりの保有へと発展したものであり, 一部のものではこれが非繁殖期にもおよぶにいたったと考えている (黒田, 1962)。なお黒田は上記のように開濶地においては外敵に対する防衛のための分散をなわばり形成の一次的機能とし, 一方外敵と必然的直結の少ない森林鳥類の場合には疎開による外敵に対する防衛効果は二次的効果であるとしているのは注目に値するが, これと別個の考え方を呈示しているのは伊藤 (1959) であって, 彼はなわばり制が食物のまばらに分布している環境 (森林や高山) でよく発達している事実は, 少なくともその起源においては食物が大きな意義をもっていたことを思わせると述べている。なお伊藤は Lack (1954) の「法則」, すなわち食物が豊かで手にはいりやすいが敵の多い環境では多数の卵をばらまく方向が, また食物が少なく分散している環境では保護された卵を少数産む方向が進化したという考え方を支持し, 森林は天敵に対する保護を増したが食物は分散して存在し, 若い動物が独立するまでには大きい行動力を得ていることが必要なため巢の構築と子の保護の増大を必然的なものにし, これがなわばり制の発展と群れの解体, 家族制の出現をもたらしたものとしている。これらの問題についてここで早急な結論をくだすのはさしひかえるが, いずれにせよ鳥におけるなわばり制は, おもに繁殖生活と結びついて発達しているものと考えられ, この点トカゲ類のなわぼりの機能のなかでは個体維持的な側面が大きいのと対照的である。

哺乳類においては群れ組織の発展と結びついてなわばり組織も複雑化するとともに, 一面侵入者に対する直接攻撃を伴ったなわばり防衛行動が不顕著になり, したがってまた行動圏としては認められてもなわばりとしての確認困難なものが多くなってきている。これは哺乳類の行動力に対して利用地域がひろ過ぎ十分な防衛が困難であることにもとづく一般に考えられている。しかしこのような哺乳類における直接防衛行動を基準としたなわぼりの不明確さは, なわばり制の退行を示すというよりはむしろなわばり制としての一つの進化形態

を示すものとも考えられる、なぜなら前にも述べたとおりなわばり制が一つの秩序としての機能を発揮するのは、侵入者との間の抗争が持続されるからではなく、むしろ隣接個体同士の間相互不可侵関係が樹立され、これによって侵入者攻撃のためのエネルギー消耗が避けられる状態が成立することによってである。ある程度の地域の重複は起こるとしても、においつけその他の方法を通じてそれぞれの占有地を隣接個体同士が認識し、相互にこれを避け合う行動をとるにいたるならば、ここにはじめて秩序が確立されたものといえる。この意味からすれば侵入と攻撃による撃退を繰り返さなければならぬなわばりの状態はむしろなわばり制としては秩序の未完成を示すものといえる。

以上のような形で保持されている哺乳類のなわばりには、特別の交尾なわばりを除いて、個体のなわばり、つがい(ペア)のなわばり、あるいは群れのなわばりとして、それぞれ性格のかなり異なったものが見られることはすでに述べてきたとおりである。個体のなわばりはおもに採食のためであるが子をもったメスの場合は子の保護の機能も合わせもつものであろう。つがいのなわばりでは採食のほか、オスにとっての継続的なメスの確保や子の保護もまた重要な機能になっていると考えられるが、子の養育期が長期にわたるものでは、メス・オス・子を含んだ「家族」の生活維持の基盤となるという点での重要性をもつにいたる。なお、個体およびつがいのなわばりにおいては、確保されている地域のなかには巣またはかくれ場所を含むことによって、外敵からの攻撃に対する個体の安全を保証する場所にもなっているのに対して、群れのなわばりまたは遊動域においては、採食場所としてあるいは群れの統合の場としての重要性が優越し、個体の安全保証は群れとしての統合を通じて行なわれるにいたっているものと考えられる。ただし群れのなわばりとしてとり上げたものなかには、オスによるメス群独占の場としての機能がかかなり大きいものも含まれている。それではこのような機能と採食場としての機能との関係はどうなっているか、あるいはこれらはメスの生活様式とどのように結びついて発達したのかという問題が起こる。これについては、Jarman (1974) がレイヨウ類

について一つの解答を与えている。彼によれば、レイヨウ類のなわぼり組織は群れの発達とともにその性格機能が変化する。第3章に紹介したように彼はレイヨウ類をその群れ生活の発達の程度に応じてクラスAからEまでの区分を行なったが、このうち単独またはつがいで生活するクラスAのものはすべてなわぼりを保持しほかの個体または、ほかのつがいのすべてをなわぼりから排除する。単独生活の雌雄が結ばれるのは交尾期だけであり、またつがいのなわぼりでは、子は成熟すればすべて追放される。クラスBではオスの一部または多くはそれぞれなわぼりをつくるが、排除の対象となるのはほかの成オスだけである。成オスの独身群はつくられず、すべてが単独生活者であるが、亜成体のオスは群れをつくることが知られている。一方メスたちは少数ずつ集まって小さい群を形成することが多いが、その行動域はいくつかのオスのなわぼりにまたがっており、したがって、1頭のオスだけに永続的に結びつくということはない。メス同士の結合も不安定であって群れというよりはよい餌場を介しての集まり的な性格をもっている。母と子の結びつきも安定しているのは次の出産までである。クラスCでは成オスの一部だけがなわぼりをつくり、他のなわぼりオスをここから排除し、なわぼり内にはいったメスたちをすべて占有しようとする。なわぼりをつくれなかった成オスや若オスは独身オス群をつくる。一方メスたちは、かなりの(6~150)頭数の群れをつくるが、群れの成員はかならずしも固定的ではなく、その結合は血縁関係を軸とするものではなくてむしろ行動圏の同一性や、同じ生理的状态のもの同一行動といった傾向が強い。またその行動圏は特定のオスのなわぼりに制限されることなく、もっともよい餌場を求めてある範囲内を自由に行動する。なおオスのなわぼり維持はあるものでは1年のうちの交尾期を含むある期間だけであるが、あるものでは1年中継続して守られる。このような違いは同種内でも見られるから、交尾期だけのなわぼり防衛というのは年間を通じてなわぼり保持を行ない得るだけの食物供給量が不足しているためと考えられ、またメスがこれらのなわぼりにはいるのもオスにひかれてではなく食物にひかれてであると考えられる。なお独身オス群

はなわばり内にはいることは許容されるが、なわばりにメス群がいればこれらから遠ざけられる。しかしなわばり行動が季節的におとろえる場合は、独身オスもメス群内にはいることが次第に許され、なわばり保持行動が消滅する季節ともなればすべてのカスト（なわばりオス、独身オス、メスなど）が自由に混じり合った群れが形成される。

クラスDのものはしばしば大群をつくって移動するが、このような移動相と定着相によって社会組織にも違いが見られる。種によっては年中定着相だけが見られる地域もあるが、かなりの種では食物の豊富さと結びついて定着相と移動相が交互に現われる。定着相ではクラスCの場合と同じく一部のオスがなわばりをつくってメスの群れを迎え入れ、一方メスは群れをつくっていくつものオスのなわばりにまたがった行動圏内を遊動する。ただし子が母と行動をとるにする期間はA、B、Cクラスのものより長く、2年または3年におよぶという。移動相においては、すべてのカストの個体が入り混じった群れをつくって移動するのが普通であるが、交尾期では移動の途中でも群れのなかのオスたちはとどまってメスを集め独占しようとするのがウシレイヨウ類で観察されている。これは1種のなわばり行動とも見ることができる。

クラスEのものは群れ組織という点で二つの重要な特徴をもっている。すなわちそれぞれの群れには成熟したオスが多数含まれていること、およびそれぞれの群れのメス成員は群れごとにかなり固定的であるという点である。それぞれの群れは一定の遊動域をもっているが、これらの遊動域同士の重なりは少なく、相互に排他的な分布状態を示している。群れは乾期に分裂することもあるが、分裂群ももとの遊動域にとどまっており、食物が広域的に豊富な季節になればふたたび合流して一つの群れになる。なお、オスの一部は主群から離れて独身群をつくるが、このメンバーは季節的に主群に復帰するものと見られている。このクラスのものでは交尾期になってもオスはなわばりをつくらず、そのかわり主群、独身群ともにオス間に順位制が確立しており、主群のなかの優位者だけがメスと交尾することができる。すなわち他のクラスのものでは空間的

ななわばり保持によってメスの獲得を行なっており、オス間の順位争いはまずなわばり確保をめざして行なわれているのに対して、クラスEのものでは交尾の権利の獲得はなわばり制を仲介とせず直接順位関係を通じて行なわれているのである。

以上のようにレイヨウ類のオスに見られるなわばり制には、メスの獲得と食物関係の両者が密接に関係している。クラスAではオスのなわばりは年間を通じての自分自身、あるいはメスと子たちを含めての食物確保の場である。クラスBでは、なわばりはオス自身の食物供給を保証するが、メスを含めての食糧確保の場としては不十分であり、メスは小群をつくってオスのなわばりからなわばりへと移動する。クラスCおよびクラスDの定着相では、なわばりはオス自身にとっても1年中の食物を保証する場所としては不十分であるが、交尾期だけならば自身を養いまた餌場としてメスをひきつけるには充分である。クラスDの移動相においてはなわばり（擬いなわばり）における食物との関係は稀薄となり、メスの所在場所内での自身およびメスの1グループをとりまく独占地域になっている。いずれの場合においてもなわばり内においては独占的な交尾の権利が確保されており、なわばりをつくらないクラスEでは順位関係を通じてこの権利が確保されている。そしてこの権利を確保するための手段の違いはメスの生活様式の違いにかかっている。クラスAのようにメスが小範囲内に単独で1年中定住しているものでは、オスがメスと一緒に他オスを排除するだけで確実に交尾の権利が確保される。しかしCクラスやDクラスの定着相では、オスにとってはメスの年間の行動域全体を独占的に防衛することは不可能であり、また、メスの群れ行動はつがい形成の障害となるものであろうから、オスにとってのメス獲得のもっとも有効な方法はメスをひきつけるに足る餌場に防衛可能な範囲のなわばりを設定することである。クラスDの移動相では餌場でのいわば待ち伏せ的なわばり設定による成功率は低いから、オスはメスとともに行動し、一時的の停止場所でなわばり設定を行なわざるを得なくなったと考えられるのである。クラスEでは前記のとおりなわばり設定を省略す

る代わりに直接順位制にもとづくメス独占の権利の確保を行なうにいたっている。

以上に述べた Jarman のオスのなわばりに関する考え方は、食物獲得とメスの獲得という二つの重要な生活の側面の間の矛盾をレイヨウ類がどのように解決してきたかを明らかにするものであり、またこの問題の基礎として重要なメスの群れ生活の発達には捕食に対する防衛や食物のとり方そのほかの諸側面が関与していることは、Jarman 自身すでに明らかにしているところであって(第3章参照)、これらを総合的にとり上げて社会組織の発達を考察している点ですぐれたものといわなければならない。これらの考え方は単にレイヨウ類のみならずほかの有蹄類や、あるいは哺乳類全体の社会組織の発達に対して重要な示唆を与えるものであろう。なわばり制に直接関係した問題のなかでは求愛集団としての lek 組織に関して、Jarman は上記クラスCに属するもののなかで、オスが餌条件のよい場所になわばりをつくってメスを誘引する代わりに、オス自身がメスをひきつける方向になわばり集団をつくるにいたったものであろうという位置づけを行なっている。ただしこれについてはなぜ一部のものに、この方向の習性発達が行なわれるにいたったかの問題が残されている。

参考文献

- Alcock, J. : Territorial behaviour by males of *Philanthus multimaculatus* (Hymenoptera : Sphecidae) with a review of territoriality in male sphecids. *Anim Behav.*, **23**, 889-895 (1975).
- Altum, J. B. T. : *Der Vogel und sein Leben*. Münster (1868).
- Baker, R. R. : Territorial behaviour of the nymphalid butterflies, *Aglais urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). *J. Anim. Ecol.*, **41**, 453-469 (1972).
- Ballard, W. B., Jr. & Robel, R. J. : Reproductive importance of booming ground social organizations in Greater Prairie Chickens. *Auk*, **91**, 75-85 (1974).
- Bartholomew, G. A. & Hoel, P. G. : Reproductive behavior of the alaskan fur seal, *Callorhinus ursinus*. *J. Mammal.*, **34**, 417-436 (1953).
- Berry, K. H. : Social behavior of the chuckwalla, *Sauromalus obesus*. Herpetological

- abstracts of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists, 51st Ann. Meet, Los Angeles, 2-3 (1971).
- Bick, G. H. & Bick, J. C. : Demography and behavior of the damselfly, *Argia apicalis* (Say), Odonata : Coenagriidae. *Ecology*, **43**, 461-472 (1965).
- Black, J. B. : Observations on the home range of stream-dwelling crawfishes. *Ecology*, **44**, 592-595 (1963).
- Blair, W. F. : The rusty lizard. A population study. Univ. Texas Press, Austin (1960).
- Boag, D. A. : Spatial relationships among members of a population of wall lizards. *Oecologia*, **12**, 1-13 (1973).
- Branch, G. M. : Interspecific competition in *Patella cochlear* Born. *J. Anim. Ecol.*, **44**, 263-281 (1975 a).
- Branch, G. M. : Mechanisms reducing intraspecific competition in *Patella* spp. : migration, differentiation and territorial behaviour, *J. Anim. Ecol.*, **44**, 575-600 (1975 b).
- Brattstrom, B. H. : The evolution of reptilian social behavior. *Amer. Zool.*, **14**, 35-49 (1974).
- Brian, M. V. : Food collection by a Scottish ant community. *J. Anim. Ecol.*, **24**, 336-351 (1955).
- Brode, W. E. : Territoriality in *Rana clamitans*. *Herpetologica*, **15**, 140 (1959).
- Brown, J. L. : Alternate routes to sociality in jays—with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. *Amer. Zool.*, **14**, 63-80 (1974).
- Brown, J. L. & Orians, G. H. : Spacing patterns in mobile animals, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **1**, 239-262 (1970).
- Buechner, H. K. & Roth, H. D. : The lek system in Uganda kob antelope. *Amer. Zool.*, **14**, 145-162 (1974).
- Burt, W. H. : Territorial behavior and populations of some small mammals in Southern Michigan. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, No. **45**, 1-56 (1940).
- Burt, W. H. : Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal.*, **24**, 346-352 (1943).
- Calaby, J. H. : Observations on the banded ant-eater *Myrmecobius f. fasciatus* Waterhouse (Marsupialia), with particular reference to its food habits. *Proc. Zool Soc. London*, **135**, 183-206 (1960).

- Campanella, P. J. & Wolf, L. L. : Temporal leks as a mating system in a temperate zone dragonfly (Odonata : Anisoptera). I : *Plathemis lydia* (DRURY). *Behaviour*, **51**, 49-87 (1974).
- Campanella, P.J. : The evolution of mating systems in temperate zone dragonflies (Odonata : Anisoptera). II : *Libellula luctuosa* (BURMEISTER). *Behaviour*, **54**, 278-310 (1975).
- Capranica, R. R. : The vocal repertoire of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Behaviour*, **31**, 302-325 (1968).
- Carpenter, C. R. : A field study of Siam of the behavior and social relations of the gibbon, *Hylobates lar*. *Comp. Psychol. Monogr.*, **16**, 1-212 (1940).
- Cazier, M. A. & Linsley, E. G. : Territorial behavior among males of *Protoxaea gloriosa* (Fox). *Can. Entomol.*, **94**, 547-556 (1963).
- Clarke, T. S. : Territorial behavior and population dynamics of a pomacentrid fish, the garibaldi, *Hypsypops rubicunda*. *Ecol. Monogr.*, **40**, 189-212 (1970).
- Connell, J. H. : Territorial behavior and dispersion in some marine invertebrates. *Res. Pop. Ecol.*, **5**, 87-101 (1963).
- Crane, J. : Fiddler crabs of the world, Princeton Univ. Press. Princeton (1975).
- Crook, J. H. : The adaptive significance of avian social organizations. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **14**, 181-218 (1965).
- Darling, F. F. : A herd of red deer. Oxford Univ. Press (1937).
- Dasman, R. F. & Taber, R. D. : Behavior of Columbian black-tailed deer with reference to population ecology. *J. Mammal*, **37**, 143-164 (1956).
- Davis, D. E. : Social nesting habits of the Smoothbilled ani. *Auk*, **57**, 179-218 (1940 a).
- Davis, D. E. : Social nesting habits of *Guira guira*. *Auk*, **57**, 472-484 (1940 b).
- Dingle, H. & Caldwell, R. L. : Reproductive and maternal behavior of the mantis shrimp *Gonodactylus bredini* (Crustacea : Stomatopoda). *Biol. Bull.*, **142**, 417-426 (1972).
- Dingle, H., Highsmith, R. C., Evans, K. E. & Caldwell, R. L. : Interspecific aggressive behavior in tropical reef stomatopods and its possible ecological significance. *Oecologia*, **13**, 55-64 (1973).
- Dole, J. W. : Summer movements of adult leopard frog, *Rana pipiens* Schreber, in northern Michigan. *Ecol.*, **46**, 236-255 (1965).

- Duellman, W. E. : Aggressive behavior in dendrobatid frogs. *Herpetologica*, **22**, 217-221 (1966).
- Emlen, S. T. : Territoriality in the bull-frog, *Rana catesbeiana*, *Caeia*, 240-243, (1968).
- Erlinge, S. : Distribution, territoriality and numbers of the weasel *Mustela nivalis* in relation to prey abundance. *Oikos*, **25**, 308-314. (1974).
- Estes, R. D. : Social organization of the African Bovidae. In 'V. Geist. & F. Walther(ed.) The behaviour of ungulates and its relation to management.' 166-205 (1974).
- Estes, R. D. & Goddard, J. : Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. *J. Wildl. Manag.*, **31**, 52-70 (1967).
- Evans, H. E. : The behaviour patterns of solitary wasps. *Ann. Rev. Entom.*, **11**, 123-154 (1966).
- Evans, L. T. : Cuban field studies on territoriality of the lizard, *Anolis sagrei*. *J. Comp. Psych.*, **25**, 97-125 (1938).
- Evans, S. M. : A study of fighting reactions in some nereid polychaetes. *Anim. Behav.*, **21**, 138-146 (1973).
- Ewer, R. F. : Ethology of mammals. Paul Elek, London (1968).
- Fielder, D. R. : A dominance order for shelter in the spiny lobster *Jasus lalandei* (H. Milne-Edwards). *Behaviour*, **24**, 236-245 (1965).
- Fryer, G. & Iles, T. D. : The cichlid fishes of the great lakes of Africa. Their biology and evolution. Oliver & Boyd, Edinburgh (1972).
- Geist, V. : Mountain sheep. A study in behavior and evolution. The University of Chicago Press, (1971).
- 後藤金十郎 : 鱗翅目蝶亜目における♂の territory. 動物心理学年報, **8**, 114-115 (1958).
- Graf, W. : Territorialism in deer. *J. Mammal.*, **37**, 165-170 (1956).
- Grant, W. C. Jr. : Territorialism in two species of salamanders. *Science*, **121**, 137-138 (1952).
- Greer, A. E. Jr. : Crocodilian nesting habits and evolution. *Fauna*, **2**, 20-28 (1971).
- 原田英司・川那部浩哉 : コメツキガニの行動と相互作用. 日生態会誌, **4**, 162-165 (1955).
- Hediger, H. : Säugetier-Territorien und ihre Markierung. *Bijd Dierk.*, **28**, 172-184 (1949).

- Herpin, R. : Recherches biologiques sur la reproduction et la developpment des quelque Annélides Polychètes. *Bull. Soc. Sci. nat. Quest Fr.*, 5, 1-250 (1925).
- Heymer, A. : Verhaltensstudien an Prachtlibellen. Paul Parey, Berlin u. Hamburg (1973).
- Higashi, K. : Territoriality and dispersal in the population of dragonfly, *Crocothemis sevelia* Drury (Odonata ; Anisoptera). *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E. (Biol.)*, 5, 95-113 (1969).
- 東和敬 : トンボ数種の摂食量の推定 I. トンボの捕食飛行頻度の観察による推定. えびの高原野外生物実験室研究業績, 第1号, 119-129 (1973).
- Hinde, R. A. : The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, 98, 340-369 (1956).
- Howard, E. : Territory in bird life. London, (1920).
- 今西錦司 : 人間以前の社会. 岩波書店 (1951).
- 伊谷純一郎 : 霊長類の社会構造. 生態学講座, 20, 1-161 (1972).
- 伊藤嘉昭 : 比較生態学. 岩波書店 (1959). 増訂版 (1966).
- 伊藤嘉昭 : アブラムシ数種の増殖型式——特に棲息密度と移動との関係について——個体群生態学の研究, 1, 36-48 (1952).
- Ito, Y. : Territorialism and residentiality in a dragonfly, *Orthetrum albistlomy speciosum* Uhler (Odonata : Anisoptera). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 53, 851-853 (1960).
- Jacobs, M. E. : Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecol.*, 36, 566-586 (1955).
- Jameson, D. L. : The population dynamics of the cliff frog, *Syrrophus marnocki*, *Amer. Midl. Nat.*, 54, 342-381 (1955).
- Jarman, P. J. : The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behavior*, 48, 215-297 (1974).
- Kaiser, H. : Intraspezifische Agression und räumliche Verteilung ber der Libelle *Onychogomphs forcipathus* (Odonata). *Oecologia*, 15, 223-234 (1974).
- 可児藤吉 : 下水溝の生態. 生物科学, 3, 84-90 (1951).
- Kaufmann, J. H. : Ecology and social behavior of the coati, *Nasua narica*, on Barro Colorado Island, Panama. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 60, 95-222 (1962).
- 河端政一 : メダカの社会生態学的研究Ⅱ. 社会行動について. 日生態会誌, 4, 109-113 (1954).

- 河端政一：シマアメンボのなわばり構造及び社会行動について。生理生態，6，107-117 (1955)。
- 河合雅雄・東滋・吉場健二・林勝治・竹下完・水原洋城・伊沢紘生：白山周辺におけるニホンザルの生態学的調査-I，日本自然保護協会・白山学術調査団編「白山の自然」，335-343(1970)。
- 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”，4，1-165 (1957)。
- 川那部浩哉：アユの社会構造と生活——生息密度と関連づけて——。日生態会誌，7，131-137 (1957)。
- 川那部浩哉：水野信彦・宮地伝三郎・森主一・大串竜一・西村登：遡上アユの生態Ⅱ。とくに生息密度と生活様式について。生理生態，7，145-167 (1957)。
- 菊池泰二：トノサマガエルの定住性について（Ⅱ）。日生態会誌，8，20-26 (1958)。
- King, C. M. : The home range of the weasel (*Mustela nivalis*) in an English woodland. *J. Anim. Ecol.*, 44, 639-665 (1975)。
- Kleiber, M. : The fire of life. John Wiley, New York, (1961)。
- Kleiman, D. G., & Eisenberg, J. F. : Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Anim. Behav.*, 21, 637-659 (1973)。
- Klingel, M. : The comparison of the social behaviour of the Equidae. In V. Geist & F. Walther(ed). The behaviour of ungulates and its relation to management., 34-351 (1974)。
- Kluijver, H. N. & Tinbergen, L. : Territory and regulation of density in titmice. *Arch. Néerl. Zool.*, 10, 266-287 (1953)。
- Knapton, R. W. & Krebs, J. R. : Settlement patterns, territory size, and breeding density in the song sparrow (*Melospiza melodia*). *Canad. J. Zool.*, 52, 1413-1419 (1974)。
- Koford, C. B. : The vicuña and the puma. *Ecol. Monogr.*, 27, 153-219 (1957)。
- Krebs, J. R. : Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. *Ecol.*, 52, 2-22 (1971)。
- 黒田長久：ムクドリ調査。第1報。冬季から繁殖期，山階鳥研報告，No. 7，7-19(1955)。
- 黒田長久：ムクドリ調査。第1報(続)。山階鳥研報告，No. 8，8-18(1956)。
- 黒田長久：ムクドリ調査。第2報。繁殖(1)。山階鳥研報告。No. 9，27-38(1956)。
- 黒田長久：ムクドリ調査。第2報。繁殖(2)。山階鳥研報告。No. 10，27-40 (1957)。
- Kuroda, N. : An essay on bird territoriality. *Misc. Rep. Yamashina Inst Ornithol.*,

15, 133-137(1960).

黒田長久：脊椎動物(Ⅲ)鳥類. 動物系統分類学 10(上), 中山書店(1962).

黒田長久：脊椎動物(Ⅳ)哺乳類. 動物系統分類学 10(上), 中山書店(1963).

Lack, D.: The life of the robin, Penguin Book, London (1946).

Lack, D.: The evolution of reproductive rates. In 'J. Huxley, A. C. Hardy & E. B. Ford(ed). Evolution as a process.' 143-156 (1954).

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

Le Boeuf, B. J.: Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *Amer. Zool.*, 14, 163-176 (1974).

Leuthold, W.: Variations in territorial behavior of Uganda kob *Adenota kob thomasi* (Neumann 1896). *Behaviour*, 27, 215-258 (1966).

Leyhausen, P.: The communal organization of solitary mammals. 'Social organization of animal communities' (P. E. Ellis). ed. Symp. Zool. Soc. London No. 14, 249-263 (1965).

Lin, N.: Territorial behavior in the cicada killer wasp, *Sphecius speciosus* (Drury) (Hymenoptera: Sphecidae), *Behaviour*, 20, 115-133 (1963).

Martof, B. S.: Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. *Ecol.*, 34, 165-174 (1953).

Mayr, E.: Bernard Altum and the territory theory. *Proc. Linn. Soc. N. Y.*, 45-46, 24-38 (1935).

McBride, G.: Theories of animal spacing; the role of flight, fight and social distance. In 'Esser, A. H. (ed.), Behavior and environment. The use of space by animals and man. Plenum Press, New York', 411 pp. (1971).

McNab, B. K.: Bioenergetics and the determination of home range size, *Amer. Natur.*, 97, 133-140 (1963).

宮地伝三郎・河端政一・植田勝己：行動と喰み場単住面積からみたアユの基準密度. 京大生理生態業績, 75, 1-25 (1952).

水野寿彦・舟川忠司：ハエトリグモの社会行動. 日生態会誌, 6, 93-96 (1956).

Moffat, C. B.: The spring rivalry of birds, *Irish Naturalist*, 12, 152-166 (1903).

Moore, N. W.: On the so-called "territories" of dragonflies (Odonata-Anisoptera). *Behaviour*, 4, 85-99 (1952).

Moore, N. W.: Population density in adult dragonflies (Odonata-Anisoptera). *J. Anim. Ecol.*, 18, 115-116 (1953).

- 森 主一：メジナ幼魚の社会構造—順位となわばり—。日生態会誌, 5, 145-150 (1956).
- 森下正明：トビイロシワアリ *Tetramorium caespitum* subsp. *jacoti* と他種のアリとの戦闘について。関西昆虫学会会報, 9(1), 127-138 (1939 a)。
- 森下正明：樹上における数種蟻類の相互関係について。関西昆虫学会会報, 9(2), 22-42 (1939 b)。
- 森下正明：樹上にお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：ヒメアメンボの棲息密度と移動。京大生理生態研究業績, 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関する実験的研究 I。生理生態, 5, 1-16 (1952)。
- 森下正明：動物の個体群, 宮地ほか「動物生態学」, 163-262, 朝倉書店 (1961)。
- 中尾舜一：発音昆虫の社会生態学についての諸問題。生態昆虫, 6, 47-53 (1957)。
- Nice, M. M. : The role of territory in bird life. *Amer. Midl. Nat.*, 26, 441-487(1941)。
- Noble, G. K. : The role of dominance in the social life of birds, *Auk*, 56, 264-273 (1939)。
- Oliver, A : Reproduction in the king cobra, *Ophio hagus hannah* Cantor. *Zoologica*, 41 : 145-157(1956)。
- 小野勇一：チゴガニの個体間の相互関係。日生態会誌, 7, 45-51 (1957)。
- 小野勇一：チゴガニの個体間の相互関係(Ⅱ)—集団の高密度調節機能について—日生態会誌, 10, 161-168 (1960)。
- Ono, Y. : On the ecological distribution of ocyroid crabs in the estuary. *men. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, 4, 1-60 (1965)。
- Otte, D. and Joern, A. : Insect territoriality and its evolution : population studies of desert grasshoppers on creosote bushes. *J. Anim. Ecol.*, 44, 29-54 (1975)。
- Owen-Smith, R. N. : The social system of the white rhinoceros. In 'V. Geist & F. Waither(ed). The behaviour of ungulates and its relations to management. 341-351 (1974)。
- Pajunen, V. I. : Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calpteryx virgo* L. (Odon., Calopterygidae). *Ann. Zool. Fenn.*, 3, 201-214 (1966)。
- Patterson, R. G. : Vocalization in the desert tortoise, *Gopherus agassizi*. M. A. Thesis. Calif. State Univ, Fullerton(1971)。
- Pearson, P. G. : Population ecology of the spadefoot toad, *Scaphiopus h. holbrook* (Harlan), *Ecol. Monogr.*, 25, 233-269 (1955)。
- Peckham, D. J., Kurczewski, F. E. & Peckham, D. B. : Nesting behavior of Nearctic

- species of *Oxybelus* (Hymenoptera : Sphecidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **66**, 647-66. (1973).
- Pitelka, F. A. : Territoriality and related problems in North American hummingbirds *Condor*, **44**, 189-204(1942).
- Pitelka, F. A. : Ecology overlap and interspecific strite in breeding populations of Anna and Allen hummingbirds. *Ecol.*, **32**, 641-661(1951).
- Pitelka, F. A. : Numbers, breeding schedule and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska. *Condor*, **61**, 233-264 (1959).
- Ralls, K. : Mammalian scent marking. *Science*, **171**, 443-449 (1971).
- Rand, A. S. : Ecology and social organization in the iguanid lizard *Anolis lineatopus*, *Proc. U.S. Nation. Mus.*, **122**, 1-79 (1967).
- Raw, A. : Territoriality and scent marking by *Centris* males (Hymenoptera, Anthophoridae) in Jamaica. *Behaviour*, **54**, 311-321 (1975).
- Robel, R. J. & Ballard, W. B. Jr. : Lek social organization and reproductive success in the greater Prairie Chicken. *Amer. Zool.*, **14**, 121-128 (1974).
- Rogers, L. L. : Movement patterns and social organization of black bears in Minnesota. Ph. O. thesis, Univ. Minnesota, Minneapolis (1974).
- Sakagami, S. F., Ubukata, H., Iga, M. & Toda, M. J. : Observations on the behavior of some Odonata in the Bonin Islands, with considerations on the evolution of reproductive behavior in Libellulidae. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool.*, **19**, 722-757 (1974).
- Schoener, T. W. : Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, **49**, 123-141 (1968).
- Scott, J. W. : Mating behavior of the sage grouse *Auk*, **59**, 477-498 (1942).
- Sexton, O. : Some aspects of the behavior and of the territory of a dendrobatid treefrog, *Protherapis trinitatus*. *Ecol*, **41**, 107-115 (1960).
- Simon, C. A. : The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Ecol.*, **56**-993-998 (1975).
- Smith, C. C. : The adaptive nature of social organization in the genus of tree squirrels *Tamiasciurus*. *Ecol. Monogr.*, **38**, 31-63 (1968).
- Smythe, N. : The adaptive value of the social organization of the coati (*Nasua narica*). *J. Mann.*, **51**, 818-820 (1970).
- Stebbins, R. C. & Robinson, H. B. : Further analysis of a population of the lizard,

- Sceloporus graciosus gracilis*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **48**, 149-168 (1946).
- Stebbins, R. C., Lowenstein, J. M. & Cohen, N. W. : A field study of the lava lizard (*Tropidurus albemartensis*) in the Galapagos Islands. *Ecology*, **48**, 839-851 (1967).
- Stickel, L. F. : Populations and home-range relationships of the box turtle, *Terrapene c. carolina* (Linnaeus). *Ecol. Monogr.*, **20**, 351-378 (1950).
- Stimson, J. : Territorial behavior of the owl limpet, *Lottia gigantea*. *Ecol.*, **51**, 113-118 (1970).
- Stimson, J. : The role of the territory in the ecology of the intertidal limpet *Lottia gigantea* (Gray). *Ecology*, **54**, 1020-1041 (1973).
- 杉山幸丸 : コメツキガニの密度と社会形態の変化, 生理生態, **10**, 10-17 (1961).
- Tanaka, R. : Home ranges and territories in a *Clethrionomys*-population on a peat-bog grassland in Hokkaido. *Bull. Kochi Women's College*, **22**, 10-20 (1953).
- Tavolga, W. N. : Reproductive behavior in the gobiid fish, *Bathygobius soporator*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **104**(5), 427-460 (1954).
- Test, F. H. : Social aggressiveness in an amphibian. *Science*, **120**, 140-141 (1954).
- Tinbergen, N. : The social life of animals. 渡辺・日高・宇野共訳 “動物のことはば”, みすず書房, (1956), (1953).
- Tinbergen, N. : The functions of territory. *Bird study*, **4**, 14-25 (1957).
- Tinbergen, N., Impekoven, M. & Franik, D. : An experiment on spacing-out as a defence against predation. *Behaviour*, **28**, 307-321 (1967).
- Tinkle, D. W., McGregor, D. & Dana, D. : Home range ecology of *Uta stansburiana steineri*. *Ecology*, **43**, 223-229 (1962).
- 豊島 弘 : 食蚜虻科 (双翅類) 昆虫のなわ張り行動の一観察. 動物心理学年報, **5**, 63-65, (1955 a).
- 豊島 弘 : 食蚜虻科 (双翅類) 昆虫 2 種のなわ張り防衛行動についての実験的分析, 動物心理学年報, **5**, 66-69 (1955 b).
- 常木勝次・安達元彦 : アリの種内及び種間の勢力関係について. 日生態会誌, **7**, 166-171 (1957).
- Ubukata, H. : Life history and behavior of a corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. II. Reproductive period with special reference to territoriality. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool.*, **19**, 812-833 (1975).
- Waage, J. K. : Reproductive behavior and its relation to territoriality in *Calopteryx maculata* (Beauvois) (Odonata : Calopterygidae). *Behaviour*, **47**, 240-256 (1973).

- 和田一雄：三陸沖のオットセイの回遊について。東海区水研報告, 58, 19-82 (1969).
- Walker, E. P. : Mammals of the world. 3rd ed. (Revised by J. L. Paradiso). I, II. John Hopkins Univ. Press. Baltin and London (1975).
- Whitford, W. G. : Observations on territoriality and aggressive behavior in the western spadefoot toad, *Scaphiopus hammondi*. *Herpetologica*, 23, 318 (1967).
- Whitney, C. L. & Krebs, J. R. : Spacing and calling in Pacific tree frogs, *Hyla regilla*. *Can. J. Zool.*, 53, 1519-1527 (1975).
- Wiley, R. H. : Territorialiry and nor-random mating in sage grouse, *Centrocercus urophasianus*. *Anim. Behav. Monogr.*, 6, 85-169 (1973).
- Wilson, E. O. : The insect societies. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge (1971).
- Wilson, E. O. : Sociobiology. The new synthesis. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (1975).
- Winn, H. E. : Comparative reproductive behavior and ecology of fourteen species of darters (Pisces-Percidae). *Ecol. Monogr.*, 28, 155-191 (1958).
- Wolfe, D. H. & Allen, D. L. : Continued studies of the status, socialization, and relationships of Isle Royale wolves, 1967-1970. *J. Mamm.*, 54, 611-633 (1973).
- Wynne-Edwards, V. C. : Animal dispersion in relation to social behaviour. Edincurgh (1962).
- 山口隆男・田中雅樹：コマツキガニの生態Ⅰ，個体群構造の季節的変化について。日生態会誌, 24, 165-174 (1974).
- Yasuno, M. : Territory of ants in the Kayano grassland at Mt. Hakkoda. *Sci. Rep. Tohoku Univ, Ser. 4 (Biol.)*, 31, 195-206 (1965).
- Yeaton, R. I. & Cody, M. L. : Competitive release in island song sparrow populations. *Theor. Pop. Biol.*, 5, 42-58, (1974).

第5章 社会組織の発達と繁殖戦略

5.1 まえがき

どのような動物にせよ、それぞれの生存を維持し、あるいは発展を行なうためには、その無機的有機的生活環境のなかでのその維持発展を妨げるさまざまな障害を乗り越えてゆかなければならない。動物はその進化の歴史をとおして自己の体制や生理的性質、習性の変革を行なってきたが、これらはすべて上に述べた障害克服のための努力の結果であるといえる。社会組織の発達もまたその一環にはかならず、それぞれの動物の体制、生理的性質の進化の段階と、それぞれをとりまく環境諸条件やその置かれている生態的地位 (niche) に応じて、その当面する重要な生活問題に対処する手段としてその組織は発達してきたものと思われる。ただし過去の動物の具体的な知識がきわめて乏しい現在、個々の動物についての発達の径路をたどることはほとんど不可能であり、したがってこれに代えて現在社会組織の発達の程度を異にする種々動物または動物群の比較によって、その発達のしかたやその原因を考察するという方法をとらざるを得ないが、これでも現在の知識段階や現象の複雑性から見て、はなはだ不完全なおおまかな推論の域を脱し得ないと思われる。本章で述べるのは、後者の立場から見た社会組織の発達と生活の諸側面との結びつきについての簡単なスケッチにすぎないが、これも現在では単なる一つの試論にすぎないことをあらかじめお断わりしておく。

5.2 群集構造と生活形グループ

森下 (1961) は、陸上群集構造として、従来比較的単純に模式化されてきた単一の個体数ピラミッド (pyramid of numbers) (Elton, 1927) あるいは栄養段階 (trophic level) (Lindeman, 1942) 構造の代わりに、群集のなかには無脊椎動物から大哺乳類にいたる各生活形大グループが並行するとともに、各生活形

大グループごとに第一次消費者、第二次消費者等の栄養段階が見られること、さらにそれとともに各生活形大グループ間にも食物連鎖関係が成立することに注目して、縦横の食物関係で結ばれた二重構造が、群集構造のもう少し具体的な姿であることを示した(図5.1)。この群集構造は歴史的に見るならば、無脊椎動物生活形大グループしか存在しなかった時代を出発点として、新しい生活形大グループが陸上に出現するにおよんで次々とこれにつけ加わることによって今日の姿となったものである。この歴史的变化は群集の進化と呼ぶことができるであろう。これら新しくつけ加わった生活形大グループは、食物資源としての植物の利用のしかたにおいても新しい様式、すなわち動物各種ごとの利用植物部分の拡大、特定の植物種や植物グループに限定されない方向への食性の発達を加えながら、それとともに既存の動物生活形グループをも食物とすることにより、利用エネルギー源を次々と拡大していった。これらのエネルギー源の拡大は、体制の進化による無機環境の影響からの相対的独立と相まって、新しい生活形大グループの発展をもたらしたが、発展の結果は外敵や食物との関係に新しい矛盾を生じ、これがやがて群れやなわばり制などの社会組織を発達させる基盤となったものであろうと森下(1961)は推測した。上記の生活形大グループにおいては、後からつけ加わったものほど個体の大きさの大型化を伴っているのが一つの特徴であるが、このように体形の大型化に伴う食性の範囲の拡大とこれに結びついた社会組織の変化は、最近にいたってカンガール類やレイヨウ類というそれぞれ単一系統群内の問題としてではあるが Kaufmann(1974)や Jarman(1974)によってもとり上げられている(第3章参照)。

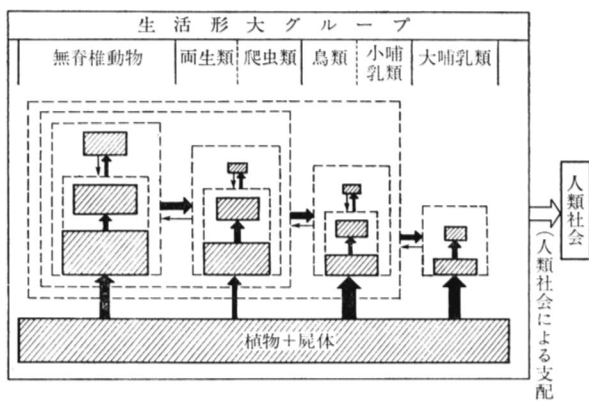


図 5.1 食物関係より見た陸上大地域群集(寄生関係を除く)の構造模式図(森下, 1961) 矢印は食物連鎖関係を示す

森下 (1975)* はさらに上記群集構造のなかの各生活形大グループに対応する主要な密度制限要因と密度のレベル, 生残曲線の型と社会組織の発達との関連についての一つの考えを提出した。以下この考えの筋に沿いながら, 社会組織の発達についてのおおまかな考察を行なってみよう。

5.3 各生活形グループにおける社会形態

A. 無脊椎動物

すでに見てきたように, 無脊椎動物の一部においてはなわばり制や群れの形成が見られるけれども, 大部分のものはそれぞれの好適すみ場所に無組織の集まりをつくって生活を送っている。すなわちこれらの多くはそれぞれの採食場所や産卵場所探索の能力を各個体が備えることによって, 各個体独立にそれぞれの発育段階に応じて必要とする生活場所を求めて行動しているが, 一つの地域のひろがりのなかでも, 各種の要求する無機環境条件や食物その他の条件を備えた場所はかなり限定され局在することが多いため, そのような場所には結果的には多数個体が集中し集まりを形成する。このような集まりの多くは無組織のものではあるが, 個体間にある程度の反発性を発達させ, それぞれの個体の生活活動に対する他個体による妨害を排除する機能をもつにいたっている種類も, 少なくとも節足動物においてはかなり多く見られる。これらの行動は結果的にはある特定場所に対する過度の個体の集中を妨げ, 同時に他の場所への個体の移動分散を促進させる機能を果たすことにもなっている(森下, 1950)。

一般に陸上においては, 地形, 土壌, 植生その他の違いに応じて比較的狭い地域内でも水分, 温度, 光などの無機的环境条件の局所的な違いは著しい。特に小型の無脊椎動物にとってはわずかに離れた場所でも生活場所条件としては大きい差をもつ可能性がある。しかも同じ場所であっても, 昼夜や毎日の気象条件, あるいは季節の違いなどによる無機的环境条件の変化はつねにおとずれる。日常の生活においてこれら条件の一定範囲の変化には適応している種類でも, 時としておとずれるこの範囲を越えたびしい悪条件に耐え得られないと

* 個体群生態学会若平シンポジウム (1974) 講演要旨。

するならば、その状態の起こる頻度が個体の発育成長期間にただ1回にすぎなくても、その種の存続発展にとっては重大である。現存する多くの無脊椎動物は、これらの危機を乗り越え得る生理的性質や、危機のさいの悪影響を緩和するに足るかくれ場所などを見いだす能力を、ある程度まで発達させていることは疑いないが、それでもなお野外における多くの無脊椎動物の出生率や死亡率が、無機環境条件によって著しく左右されていることは、多くの研究によって示されている。

無機環境以外に天敵の働きが重要な死亡要因の一つになっている場合も多く知られている。しかし天敵の働きは一般にはかなり密度依存的であると考えられ、したがってその効果が大きく現われるのは、被食者や寄主の密度がある程度以上に達してからであるのが通例であろうと思われる。Milne(1957)は昆虫個体群の密度に、(1)低密度レベル、(2)平常密度レベル、(3)高密度レベルの三つのレベルを区別し、このうち平常密度レベルに属する範囲内での密度変動は、気候や天敵、競争種などの共同作用によって規定されていると考えたが、この範囲内でも下限近くの低密度では気候など無機要因の作用が優占し、逆にその範囲の上限近くなれば天敵などの力が密度のそれ以上の上昇をおさえるのに有効に働くといった関係が一般には存在するであろうと予想される。

いま、個体群の増殖がロジスチック式に従って行なわれると仮定すれば、個体数を N 、内的自然増殖率を r と置いた場合

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (5.1)$$

初期密度が小さければ N は時間経過とともにS字形を描いて増大し次第に飽和密度 K に近づく。これはよく知られているロジスチック曲線である。なお r は密度独立の瞬間出生率(b)と瞬間死亡率(d)の差として示すことができる。すなわち

$$r = b - d. \quad (5.2)$$

もし環境条件が絶えず変化し、これによって b および d の値もまた変化を繰

り返すとすれば、 r はある時はプラスの値を、ある時はマイナスの値をとるであろう。ただし $r < 0$ の時は (5.1) 式の代わりに

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = r \quad (5.3)$$

の形式に従うことになろう。なお $r > 0$ の場合でも、 N/K が非常に小さければ、この個体群はほとんど r の値の変化だけに応じた増減を繰り返すことになる。

もし b および d が一定であって、天敵その他この個体群の増殖を抑制する別の生物的作用が働かなければ、 K の値はその環境の食物や空間の大きさなどの制限を反映した環境の許容量 (取用力) (carrying capacity) を示すことになる。この値を K_0 としよう。ただし天敵等の働きが加われば、個体群の密度は通常 K_0 よりも低い密度でおさえられるであろう。複雑な群集構造のなかにおける特定種に対する多くの天敵の総合的效果を数式化することは容易ではないが、ここでは問題を単純化し、天敵による増殖抑制作用も食物や空間の制限のある場合と同じく完全密度依存 (perfect density-dependent) 型* であると、これによる死亡率は N に比例して増大すると仮定しよう。そうするとこの個体群の増殖の仕方は、 $r > 0$ の場合

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K_0} \right) - PN \quad (5.4)$$

ただし P は天敵による増殖抑制係数である。この式から求められる N の上限 K_1 は

$$K_1 = \frac{r}{\frac{r}{K_0} + P} = \frac{1}{\frac{1}{K_0} + \frac{P}{r}} \quad (5.5)$$

$r < 0$ の場合は

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = r - PN \quad (5.6)$$

もし無機条件の変化によって r がある時はプラス、ある時はマイナスの値をとって変化すれば、 N は少なくとも通常の好適条件下で達し得るはずの K_1 よ

* Milne (1957) は種内競争による増殖抑制は完全密度依存、天敵・競争種によるものは不完全密度依存 (imperfect density-dependent) であるとした。

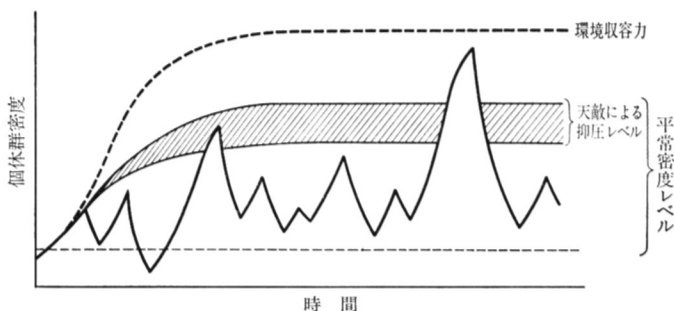


図 5.2 無脊椎動物個体群の密度変動模式図

りも低い密度範囲での変動を繰り返すことになる。これは前記 Milne の平常密度レベル以下での変動に該当することになる。もしこの変動の平均水準が非常に低ければ、(5.4) 式の N/K_0 や PN はゼロに近くなり、食物はもとより天敵による抑制効果もほとんど作用せず、ただ r の変化だけを直接反映する変動が見られることになる。

密度水準がもう少し高く、平常天敵による抑制をかなり受けている個体群においても、時として何らかの原因による天敵の減少、あるいは個体数増加が急激で天敵の抑制限度を超える場合 (Holling, 1959) などに平常密度のレベル

を超えて K_0 に近づき大発生の様相を呈することも起こり得る。このような異常な高密度は平均的には平常密度レベルの地域内でもごく局部的にはしばしば起こる現象であろう。これらの関係は図 5.2 に示されている。

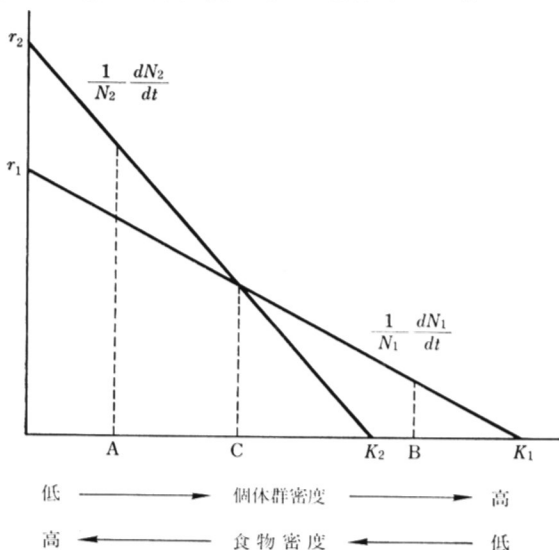


図 5.3 r 選択および K 選択 (MacArthur, 1972)

N_1 は密度 $> C$ においては N_2 より早く増加 (K 選択) N_2 は密度 $< C$ において N_1 より早く増加 (r 選択)

以上のように多くの無脊椎動物の密度変動は、少なくとも平常は環境の収容力、特に食物による収容限度よりははるかに低い水準で行なわれているであろうと予想されるが、これはある程度まで野外の個体群についても確かめられている事柄である（伊藤、1966）。ただし食物供給量が気候などの影響によって平常より著しく低下し、直接これによって個体群密度が制限される場合もあり得るであろうし、またさきに述べたように地域全体としては低密度水準にあっても、局部的には高密度に達して食物欠亡を起こす場合も考えられる。

MacArthur & Wilson (1967) は、新しい土地へ定着をはじめたばかりの動物や、環境変動の大きい場所での生活者にとっては、大きい r の値をもつことが絶滅を防ぐうえに有利であり、自然選択はその方向に働く (r -選択) のに対して、安定した環境にあって K の値に近い密度を保持し得ている動物にとっては、食物の利用効率を高めるなどによって K の値を大きくすることが、他種との競争に打ち勝ち生存を維持するうえに有利であり進化はこの方向に向かって行なわれる (K -選択) という考えを提出した (図 5.3)。前者は r 戦略種 (r -strategist)、後者は K 戦略種 (K -strategist) と呼ばれている。この分類法を適用すれば、無脊椎動物の多くは r 戦略種のカテゴリーにはいるであろう。

さて

$$r = b - d$$

であるから、大きい r の値を得るためには b はなるべく大きく、 d はなるべく小さくすることが望ましい。成長期間が短く、成熟と同時に卵をなるべく多く一度にまとめて産むことは b を大きくする道であり、事実多くの無脊椎動物ではこの方法が採用されているのである。 d を小さくするためには無機環境条件のある程度の変化に耐え得るような体制や生理的性質の進化が無脊椎動物のなかにおいても発達しているし、また成長発育期間の短いこともこの点においては有利である。なお r が同じならば d/b の値が小さい方が絶滅を防ぐためには安全であることを MacArthur らは示しているが、このことは r を維持または大きくするための努力としては b を大きくするよりは d を小さくする方向が

種の存続のためには有利であることを示すものでもある。

上に述べたような「戦略」はすべて個体の構造や性質の改造を主体としたものであるが、それ以外にもいくらかの個体間の社会的関係の変化を通じての無機環境条件変化に対する対応策も見られる。一時的群れの形成による悪環境の切り抜けなどはこれである。さらに交尾産卵場所が比較的限定されているトンボ類などでは、なわばり制を発達させることによってオスの局部的高密度に伴う交尾の相互妨害をなくし繁殖率を高めていると考えられる。

外敵に対する防衛も、個体としての逃避や擬死行動、かくれ場所の利用などが多くの種類の採用している手段であって、群れ形成による防衛はきわめて一部のものに見られるにすぎない。なおこれも一部ではあるが、かくれ家防衛と結びついたなわばり行動が現われている。

全体として見る時、無脊椎動物の間では社会組織の発達は悪く、多くの種では各個体が相互独立にそれぞれの生活を維持する傾向が強い。このことはこれらの種類のそれぞれの密度水準が無機環境要因のために低くおさえられ、したがって個体間の相互関係の調整や、また個体間の結びつきを通じての外敵への対処や食物確保の必要性に乏しいことと関連するものであろう。ただしこれら無脊椎動物群のなかにあって、「社会性」昆虫だけは特異な社会関係を発達させている。これらの「超個体」としての各コロニーは、その成員の協力によって、無機環境や外敵との対処においてかなりの成功をおさめ、少なくとも一部のものでは、コロニー間においてなわばり制による食物関係の調整を必要とする段階に到達しているのである。

B. 変温脊椎動物

(a) 魚 類 すでに前2章で見してきたように、魚類では少なくとも生活史のある段階で群れ生活を営むものがかなり多く*、また一部の種類ではなわばり制の発達も見られる。ただし魚の群れは一般に容易に離合集散し得る無組織の群れであり、またなわばりの多くは繁殖行動および子の保護と結びついたものであって、採食なわばりはごく少数の種に見られるにすぎない。

* Wilson(1975)によれば遊泳群 (school) をつくるものは海底魚ではおそらく2,000種以上、淡水魚ではCypriniformesだけで2,000種に達するという。

魚の群れは、敵に対する防衛、食物の探索、回遊路の探索、越冬のためなどの諸々の面* での適応的意義をもっていると Nikolsky(1963) は述べている。特に前2者についてはある程度の実験的裏づけもあり**、各種個体群の維持発展にとって重要な役割を果たしているであろうと推定されるところである。ところが一方において個体群変動に対して捕食者の果たしている役割については、むしろ否定的な見解が少なくない。たとえば伊藤(1966)は、魚において原因の推測されている大部分の個体数変動は、密度と関係のない外的要因——雨、河川の流水量の増加、低温など——による海況の変化によってひき起こされているらしいことを述べ、このなかには汽水塊による直接の死亡や、海流異変による流亡のほか、水質の変化によるプランクトンの増殖状況の変化が稚魚の生存率に対して作用する場合を含めている。なお若干の捕食魚では、餌となる魚の密度の影響が見られるが、これも後者の数の変化の一方的影響らしいと伊藤は述べている。三浦(Miura, 1965, '66)によれば琵琶湖のアユ個体群の死亡や成長の様相は発育の段階によって異なり、産卵群から産着卵を経て稚魚にいたるまでの期間の死亡率は密度独立的であるが、稚魚期から幼魚期にいたる段階では密度依存的である。そして後者に関与する要因は、捕食よりも食物をめぐる種内競争であろうという。

一方魚類においては、捕食が少な過ぎると密度過剰とそれに伴う成長阻害をきたすので、捕食は餌となる魚の個体群にとってむしろプラスとなるという考え方もある。カナダの Cultus 湖のベニザケ (*Onchorhynchus nerka*) の稚魚の捕食魚を除去したところ、稚魚の密度は3倍以上に高くなったが成長は低下し、その年級の成魚の海での死亡率も高くなったという(山本・伊藤, 1973 参照)。

しかしプランクトン食の魚のように、不安定な食糧事情の下で生活するものにとっては、食物供給量の低下している時期や場所では捕食による密度制限効果が目立たなかったり、あるいは捕食効果によって種内競争が軽減され個体群にとってプラスの効果をおよぼすことがあるにせよ、逆に食糧事情が好転した

* Wilson (1975) は外敵に対する防衛、摂食効率の向上のほか、遊泳におけるエネルギー節約や低温時における体温保持、繁殖のための雌雄集合の容易性などをあげている。

** 第3章参照。

場合には、捕食による密度制限はその個体群の増殖を環境収容力以下の低いレベルにおさえることになり、その種にとっては不利をもたらす可能性は十分に考えられる。特に多くの魚種が同じ餌を求めている場合には、餌供給量の少ない時期に捕食率の低下によって引き起こされる密度の増大が種内競争を激化させるとしても、このような増殖はむしろ他種との競争において有利さを与えることになるとも考えられるのである。魚類における群れ形成による捕食効果の軽減は、やはり種の維持発展にとって十分に意義のあることと思われる。

それでは索餌効果についてはどうか。Nikolsky(1963)によれば、群れによる生活様式を生涯を通じて営むのはプランクトン食の小型の表層魚（ニシン、カタクチイワシなど）であって、多くの魚種では群れをつくる習性は性成熟に達するまでの期間である。ところで動物プランクトン食の魚では群れをつくることによって餌の集団をより速く見つけ、強度に摂食することが報告されており(Nikolsky, 1963 参照)、少なくともこのような種類においては索餌あるいは摂餌効率の向上が、同じ餌の総供給量に対して相対的に大きい魚密度を保持させるのに役立っていると思われる。これはいわば MacArthur & Wilson(1967)の K -選択の方向である。ただし注意を要するのは、個体数変動や群れ行動が比較的良好に調査されているのは、大部分経済的に漁獲の対象となり得る魚であって、これらの多くはひろい水域にわたってかなりの繁栄を勝ち得ている種類である。これらの種類では親による積極的な子の保護の点では未発達ではあるが、そのかわりに多産と群れ行動によって、一方では無機環境の変化による消耗に耐え、一方では外敵の脅威の軽減と、索餌摂餌効率の向上によって、食物供給量との関係における相対的高密度の個体群の維持を可能にしているものと考えられる。 r -戦略、 K -戦略という分け方からいえば、これらは双方にまたがっての生き方を採用しているものといえる。しかし魚類のなかでもかなり多くの種はおそらく主として多産に頼ってその生存を維持しているのではないかと想像される。ただしサメ類のような胎生魚や、オスが口腔内で卵を孵化させるアメリカ産海産ナマズ *Galeichthys felis* など卵の保護習性の発

達している種類では、比較的少産によって種の維持を行なっている。なわばり行動による卵の保護もまた少産と結びついていることが認められるのである。伊藤（1966）は底生魚 darter（第4章）のなわばり防衛行動の激しきの系列が産卵数の減少と結びついている点から、この一連のなわばり制の系列が生態的ホメオスタシスを増加させる方向であることを指摘している。

（b）両性類および爬虫類 カエル類では種によって卵の保護のしかたに著しい違いがあり、保護の程度の厚いものほど産卵数の減少が見られる（徳田，1957；伊藤，1966）が、全体的に見て社会組織は未発達である。ただし一部のものでは繁殖期にオスが多数集合しながらその集団の内部で各個体が求愛なわばりを確保するという lek 的な求愛集団を形成することが注目される。このような集団は、音声等によるメスの誘引率を高め、しかもオス同士の相互妨害を排除して受精の成功率を高める機能をもつものと見てよいであろう。このような集団形成は、成熟期までのすみ場所の条件の変動が大きく、成体の空間当たりの密度が全体として低くおさえられている場合には種の存続にとって有利であろうと考えられる。

爬虫類ではかなり多様な社会構造が見られる。ヘビ類ではほとんど組織化が行なわれていないのに対して、トカゲ類のなかでは特に視覚に頼って餌動物を待ちぶせする種類群においてなわばり制がよく発達している（Wilson, 1975）。これらのなわばりは基本的には個体単位の採食なわばりであるが、これに性関係が加味されることによってかなり複雑化している。すなわち雌雄間ではなわばりの重なりに対してある程度の許容性のあるものや、オスのなわばり内に数頭のメスの存在を許容するもの（*Anolis*, *Gehyra* その他）から、メスのみならずほかのいくらかのオスが自己のなわばり内に小なわばりをつくることを許容し、しかも繁殖期にはこれらのメスを独占する *Sauromalus obesus* にいたるまで種々の段階のものが見られる。

現存の爬虫類の社会組織と対比して、中生代の爬虫類の社会構造はどうだったであろうか。アメリカのテキサスで発見された草食性の Brontosaurus 様の

足跡の化石は 30 頭が 1 群をつくって行進したことを示しており、しかももっとも大きい足跡はこの行跡の周辺に位置し、もっとも小さいものは中央部近くに見いだされている点からいって、かなり組織された群れ形成が行なわれていたものと思われる (Wilson, 1975 参照)。そしてこれらの群れは通説に反して今日のレイヨウ類、サイ類やゾウの様に乾燥平原や open forest にすんでいたものと推定されている (Wilson, 1975)。一方大型の肉食性の恐竜類については、その数は少なく、大型の草食爬虫類の群れの動きと結びついた大きい採食なわばりをつくっていたのではないかと Brattstrom (1974) は想像している。なお中型種 (pelycosaurs や thecodonts, および dinosaurs のなかの小型種まで) や小型種 (therapsids や eosuchians) などの社会行動は現在のトカゲ類と同様

表 5.1 爬虫類の 1 腹の産卵数 (岩田, 1967)

分類群	種	1 腹の産卵数
ワニ類	中南米産とマラヤ産 クロコダイル	30~ 60
	インド産 ガビアル	40
	北南米産 アリゲーター	40
	タイマイ	70~145
	アオウミガメ	339~534 (最高 630)
カメ類	ゾウガメ	8~ 17
	スッポン	30
	イシガメ	12
	アオダイショウ	24
へび類	ヤマカガシ	36
	シマヘビ	9
	ハブ	12
トカゲ類*	カナヘビ	9
	コモチトカゲ	12胎児
	メキシコ産 トビトカゲ	12

* Tinkle *et. al.* (1970) は世界各地で調査されたトカゲ類 88 種について成熟メスの大きさ、平均 1 腹産卵数、繁殖開始時の齢、卵生・胎生の別、1 繁殖期内の繁殖は 1 回か複数回か、調査地等の一覧表をつくっている。これによれば 1 腹の平均卵数の最高はパナマの *Iguana iguana* の 35.0、最低はアメリカのルイジアナで調べられた *Anolis carolinensis* の 1.3 であり、5 以下のものが全体の半数以上を占めている。

であったであろうという (Brattstrom, 1974)。

さて、現在の爬虫類の社会形態はどのような繁殖戦略 (reproductive strategy) と結びついているであろうか。これに対する満足な解答は今のところ困難であるが、少なくとも陸生の爬虫類の1腹の卵数は多くの無脊椎動物や両生類に比べて著しく少ない (表 5.1) 点は、これら爬虫類の成熟に達するまでの死亡率の低さを暗示するかのようである。しかし成体の寿命が長く、その生存期間中に経過する何回もの繁殖期に反復して産卵(子)する動物においては、個体群として一世代を通じて産む1メス当たりの卵(子)数を明らかにしなければ、卵(子)数と初期死亡率との関係を正しく把握することができない (森下, 1976)。爬虫類についてはこの点の具体的資料が乏しいが、コスタリカの *Lygosoma laterale* について Brooks(1967) がつくった孵化後の生命表では1年後 (本種の成熟齢は1年またはそれ以内) の生残率は約 0.56, 孵化までの推定生存率約 0.35 であるから、この個体群が安定状態にあると仮定すれば1世代間の1メス当たり総雌卵数は約5である。

一方 Tinkle (1969) は各種トカゲの1繁殖期内の1メス当たり産卵総数と、これに対する成体の翌繁殖期までの生存率との関係を求めたところ、図 5.4 のように両者の間には逆比例的な関係が見いだされた。これは1繁殖期内の産卵のためのエネルギー消費が少なければ少ないだけ、そのエネルギーは個体の栄養状態の改善など個体維持の側面にふりかえることができ、その結果は生存率を高めることになるものと解釈される。いま各種の1繁殖期内1メス当たり産卵数 (x) と成体生存率 (K) が毎年一定と仮定すれば、それぞれの種について1世代間に1メスの産む卵の総数 X は

$$\begin{aligned} X &= x(1 + K + K^2 + K^3 + \dots + K^T) \\ &= x \frac{1 - K^{T+1}}{1 - K} \end{aligned} \quad (5.7)$$

ただし T は成体になってから以後の生理的平均寿命である。もし K が小さく、 T が大きければ

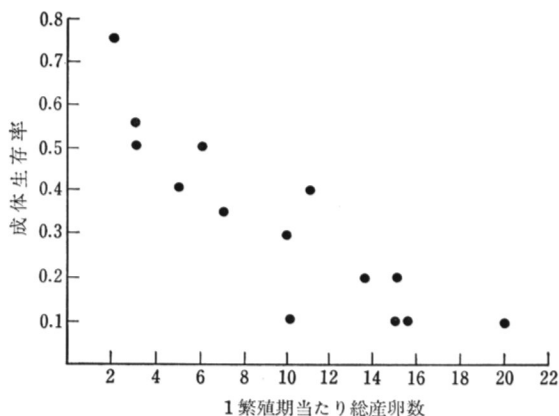


図 5.4 トカゲ類の1繁殖期に1メス当たり総産卵数と翌繁殖期までの成体生存率との関係 (Tinkle, 1969)

$$X \doteq x \frac{1}{1-K} \quad (5.8)$$

ここで性比を 1:1 と仮定すれば、一世代に1メスの産むメス卵の総数 ρ_0 は

$$\rho_0 = \frac{1}{2} X$$

$$\doteq \frac{1}{2} x \frac{1}{1-K} \quad (5.9)$$

図 5.4 から読みとった各種の x , K を用い (5.9) 式によって計算

される ρ_0 と x との関係は図 5.5 に示すように x の増大とともに ρ_0 も直線的に増加している。前述の *Lygosoma laterale* の1繁殖期内の卵数は5~6であるから、この図から求められる ρ_0 は約4.5~5。すなわち前述の生命表から推定した値とほぼ同じである。

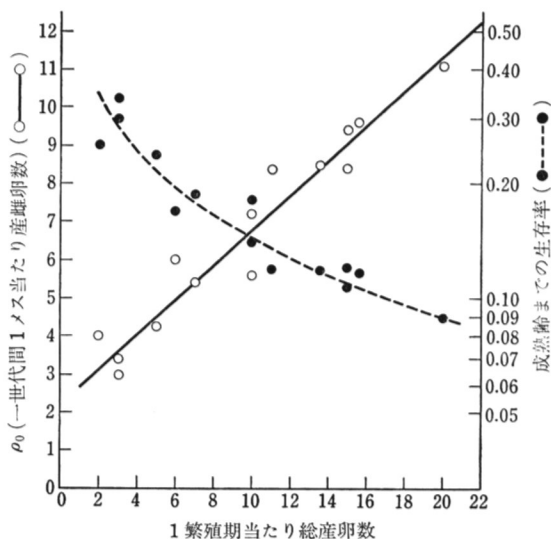


図 5.5 トカゲ類における1繁殖期に1メス総産卵数と ρ_0 (一世代間1メス当りの産卵数) および成熟齢までの生存率 (個体群密度の安定状態を仮定) との関係 (Tinkle, 1969 の資料を用いた計算値)

もし各種の密度が平衡状態にあって少なくとも平均的には一定のレベルにとどまっていると仮定できるなら、図 5.5 の ρ_0 の値は、それぞれの個体群において1成体メスを得るために必要なメス卵数であり、換言すればその個体群維持のために

必要な1メス当たりのメス卵数である(森下, 1976)。このことは同時に卵から成体に達するまでの生存率 S は

$$S = \frac{1}{\rho_0}$$

であることを示すものでもある。図5.5の結果の示す限りでは、トカゲ類の ρ_0 の値あるいは S の値はほぼ鳥類の値と近い。爬虫類のなかでもワニ類や一部のヘビ類では親による直接の卵の保護習性が知られているが、トカゲ類では一部のものを除いてこのような習性が欠如していること、および変温性などを考えると、上記の ρ_0 の値の低さは予想外ともいえる。1腹の産卵数だけから見ても高度の卵の保護を行なうワニ類の方が、その程度の低いトカゲ類よりもはるかに多いのである。これについてはトカゲ類における卵を土中に埋める習性がかなりの保護効果を発揮しているのではないかと思われ^{*}、その上、親のなわばり内または自らのなわばり保持による安全性と食物の確保もこれに関係しているであろうと考えられる。Boag (1973) は *Lacerta muralis* 個体群のなかでなわばり所有者の生存率はなわばりをもたない個体に比べてはるかに高いと推定し、なわばりをもつことによる食物探索や捕食者からの避難のための場所とのなじみが生存率を高めるものであろうとしており、また Brooks (1967) は北米フロリダの *Lygosoma laterale* の調査から一定の行動圏のなかに定住することのおもな利益として、避難場所の位置とそれにいたる最短距離を熟知することによって捕食をまぬがれることをあげている。なお外敵の攻撃からの逃走のさいの補助手段として尾の自裁はかなり有効であろうと考えられる。上記 *L. laterale* では成体の91%が再生した尾をもっていたというから、生存成体の大部分はそれまで少なくとも一度は攻撃を受けながら逃走に成功したのによって占められていることになる。Hirth (1963) の調べたコスタリカの *Basiliscus vittatus* では幼体の20%、成体の33%が尾を失っていた。ただし後者のなかには種内の個体間のたたかいによるものも含まれているであろうという。Bustard & Hughes (1966) が記号放逐法によって調べた2種のヤモリ、*Gehyra*

^{*} Brooks (1967) は前述のように *Lygosoma laterale* の孵化までの生存率を約35%と推定している。

variegata および *Heteronota binoei* の1年当たりの尾の喪失率は、前者で22.6%，後者で36.9%であった。

トカゲ類の初期死亡率の低いことは、このグループの各種が少なくとも制限されたすみ場所、制限された食物範囲やそのとり方の下では各自にとっての環境収容力の限度に近い高密度水準に達しているのではなかろうかと想像させるものである。しかし変温動物でありまた社会組織やこれにもとづく子の保護も未発達であるトカゲ類各種にとっては、すみ場所として利用できる土地は鳥や哺乳類の場合に比べてかなり制限されたものであろうと考えられる。たとえば Rand (1964) はプエルトリコの *Anolis* 属7種の生活場所を調べた結果、狭い地域のなかでもそれぞれの種はそれぞれ異なった微細環境（異なった高さや太さの植物体の部位、異なった陽当たりの程度）を選好していることを明らかにし、特に陽当たりの程度による場所選好はそれぞれの種の好みの体温保持と関係していることを述べている。このような制約の下にあっては各種は局部的には繁栄し得ても広域的な繁栄は困難であろう。トカゲ類のかなりのものはこのような状態にあるものと思われる。

ある程度局部的な繁栄を獲得した動物にとってはそれ以上の繁栄を求めめるための方法は次の二つのどちらかであろうと思われる。その一つは新しいすみ場所を開拓することによって利用空間をひろげる方法であり、他の一つは現在のすみ場所内の資源利用度を高める方法である。後者の方法はさらに二つに分かれる。その一つは未利用資源の新しい利用であり、他の一つは現在の利用資源の利用効率を高める方法である。後者の場合もし競争種が多ければ、それぞれの種はそれぞれ特定資源の専門家となることにより、その資源の高度の利用を行なうという方向に向かわざるを得ないかもしれない。Pianka (1966) は北半アリゾナからアイダホにかけての flatland desert にすむトカゲ類12種の食性と生活場所を調べた結果、1種は幅ひろい食性および空間利用のしかたをもっているのに対して、8種は食性は幅ひろいもののそれぞれは独自の制限された空間利用のしかたを示し、残りの3種は特定の食物（1種はアリ、1種は植物、1種は他のトカゲやヘビ、トリの卵、小哺乳類の子など）を求めめるの専門家

あることを見いだしている。これらは上に述べた生活進化の方向とそれぞれ対応するものと考えることができそうである。

C. 鳥 類

すでに述べたように、鳥類においてはなわばり制ならびに群れ形成、あるいは集団営巣など社会組織の諸形態の発達が著しい。Crook(1965)は全世界の鳥類のすべての科にわたって、社会組織と生活場所、食性、食物の分布状況や採食のしかたなどとの関係を科単位に検討したが、このうち同一科のなかで社会組織の著しく異なるものや、資料不十分なものを除いた残りの103科について、表5.2に示す結果を得ている。この結果についてCrookは次のような解釈をくだしている。まず年中なわばりを保持する鳥の大部分は肉食性または昆虫食のものであって、餌をとるために忍び寄りと敏速性、巧妙さなどを必要とし、集合することはかえって互いに採餌の邪魔をし合うことになるものである。このような食物のとり方に加えて、営巣期には巣を天敵の捕食から防衛するための分散の必要性がなわばり制の著しい発達をもたらしたものであろう。ただし捕食者の接近困難な場所に営巣しながら、しかもなわばりを保持するものについては、巣付近の餌場が制限されており集団が採食すればすぐに資源の枯渇する恐れがあったり、あるいは単独採食に適した餌を求めるといった事情が関与するものと思われる。なお非繁殖期の餌条件が許せばこの時期からのなわばり形成は、繁殖期のはじめからのなわばり保持にとっても好都合である。一方繁殖期にはなわばりを形成し非繁殖期には群れをつくるものはかなり食性の範囲のひろいものであるが、非繁殖期の餌の豊富な場所が局在するため群れをつくる方が食物探索には有利であり、また捕食者の接近を早く知り得るといっても群れ生活が有利である。なお森林のなかのようにむしろ単独採食に適している場所でありながら非繁殖期に異種の混群をつくるものが多いの

表 5.2 科単位で見た鳥数の社会組織と食性、営巣場所との関係 (Crook, 1965 より)

社会組織	食性					巣の場所	
	魚以外の脊椎動物食および腐食	無脊椎動物食	魚食	水辺の動植物	植物食	陰蔽的	接近困難
繁殖期—非繁殖期							
なわばり—なわばり	3	28	4	1	4	15	25
なわばり—群れ	—	13	—	3	23	31	8
集団営巣—群れ	—	3	14	4	3	—	24
計	3	44	18	8	30	46	57

は、これらの群れではその結合がゆるやかで単独採食的行動をとり得るとともに捕食者に対する防衛効果があり、またすでに採食ずみの場所での餌探索の繰り返しを防ぎ各メンバーの餌探しの効率を高めることにもなるであろうという*。繁殖期になってからのなわばり制への切り換えは、営巣場所が捕食者の接近容易な場所であるための防衛手段であり、その上、多くの種類では春になってからあるいはヒナ養育のため餌の種類の変換を行なうが、この新しい餌は個体が分散してとるのに適しているためという場合もある。

以上のように鳥類各種の分散様式は、(a)選択する餌の量やその分布のしかた、(b)捕食者との関係の下での営巣場所の選び方によって定まる。一つの種類にとっての全体としての個体群密度は求める餌の量に依存するが、餌供給量の季節的変動や食物の性質、その分布様式の違いに応じてこれを求める個体群の分散様式や探索行動もまた異なるとともに、一方では捕食者の接近しがたい場所に営巣するか、あるいは巣そのものを捕食者から隠べいするかによって集団営巣やなわばり形成による分散営巣などの違いが現われる。このように一つの種の社会組織は種々の環境要素に対する複雑な反応として進化してきたものであると Crook は結論している。

Crook の考え方は、Lack (1968) などとも相通するものがあり、鳥の社会組織についてのいわば標準的な考え方と見てよいであろう。しかしこれらの考え方のなかで問題になる点の一つは、集団営巣か分散営巣かという問題をただちに集団営巣かなわばり形成かという形でとり上げていることである。なわばり制をとる代わりに、at random な巣の分散と重複した行動圏による生活を行なうことによって捕食者による巣の発見率を低下させるのにはかなり有効であろうから、分散営巣の有利性だけではなぜなわばり防衛が必要であるかの説明としては不十分である。これに対しては、やはり前章に述べたように効率のよい採餌のための巣の周辺地域の独占的確保という面を考慮する必要があると思われる。もっともなわばり制は巣の密度の高まりに対してかなりの抑制効果をもつであろうから、このような密度抑制を通じて密度依存的な捕食率の上昇

* 混群のもたらす利益の一つとして Krebs(1973)は、混群の方が同種の群れよりも相互の社会的学習を通じて餌探索を有利に行なうことができるという実験結果を示している。また Buskirk (1976) は、コスタリカの常緑広葉樹林内の非繁殖期の鳥類各種の生活を分析した結果、個体としては捕食者の攻撃を受けやすいのにかかわらず個性間の競争関係によって同種の群れ形成が困難な種類群において、同種の群れに代わって捕食者に対する防衛の役割を果たすものとして混群は発達したのであろうという推定を述べている。

を防ぐ役割を果たしている可能性は考えられる。

鳥類においては繁殖活動にさいして、つがいを1単位とする生活がかなり普遍化しているのが著しい特徴である。これは巢の防衛やヒナに対する給餌において著しく効率を高め、結果的にヒナの死亡率を低下させるのに大きく貢献していることと思われる。逆に見れば多くの鳥の現在における生活維持はつがい生活を基礎とした生活戦略に従うことによって可能になっているともいえるのである。その上、一度結ばれたつがいは翌年以後の繁殖期にも同じ構成が維持される傾向や、同じなわばり場所を毎年利用する傾向が現われていることは、つがい生活の安定化を示すものでもある。なおかなり多くの種類では巣立ち後の若鳥に対しても親による給餌がしばらくの期間つづけられるが、このような養育期間の延長とこれにもとづく親子の結合の強化は前生殖齢期間の延長と相まって、一部の鳥に見られる翌繁殖期以降までつづく血縁的集団形成の一つの素地をなすものであろう。Brown (1974) はカケス類のなかでの若鳥がもとの巣にとどまり親の次の育雛の手助けを行なう習性は、環境収容力の限界に近く種内競争の激しい状態において、若鳥たちが新しいなわばりをつくって独立の繁殖生活を行なうことが困難な状況下における一つの適応であろうと考えている。哺乳類においては親子関係を通じての群れの組織化は群れの発展の重要な過程をなすものであるが、鳥類においてはこれは一部のものの特殊化された組織という印象を与える。これは鳥類の群れ組織が哺乳類に比べて総体的に未発達であることを示すものでもあろうか。これはなお将来の検討を要する問題であるが、いずれにせよ上記の血縁的集団組織は食物不足の下でのヒナの生存率を高めるには有効であろうと思われる (Crook, 1965; Brown, 1974)。

さて Lack (1954 a, b) は鳥の一腹の産卵数は巣立ちし得るヒナの数をもっと進化したものという考えを提示した。親鳥の養育力に限度がある以上、多くの卵を産んでもヒナの死亡率を高め、結果的には産卵がもっと少ない場合よりも巣立ちできる数はかえって下まわる可能性がある*。したがってこのように親の保護習性の発達した動物にあっては、その保護能力に見合う程

* ヒナの死亡率が高いほど食物は多く浪費され(森下, 1973), これによってヒナの死亡率はさらに高められる可能性も考えられる。

度にまで産卵数を減少させることが、かえって繁殖のためには有利であり、したがって進化はこの方向に行なわれてきたというのである。運動性をもたないヒナをもつ鳥 (nidicolous bird) にとっては、親鳥の養育能力は毎日どれだけの餌をヒナのためにもち帰り得るにかかっている。もちろんこの給餌活動にはヒナのご飯要求自体が一つの刺激となっているであろうから、ヒナ数が多くその要求度の高いほど給餌活動は活発に行なわれる傾向があるにせよ、養育能力を高めるためには餌の持ち帰り効率を高めなければならない。そのためには採食用のなわばり確保が重要な機能を発揮するものと思われる。Lack 自身はなわばりが食物供給の確保のために保持されるという考え方に対しては否定的であるけれども、なわばり保持は少なくとも結果として効率的なヒナへの給食をある程度保証するであろうことまでは否定しがたいことと思われる。

以上のように親の保護は1腹の産卵数の減少をもたらすにもかかわらず、ヒナの生存数を高めることによって、ある程度の1腹当たりの巣立ち若鳥数を確保することに成功しているが、これだけではまだ種の維持発展を保証することにはならない。巣立ち後の若鳥が繁殖生活にはいるまでの平均死亡率が大きく、1腹当たり平均1羽以下のメスしか次代の繁殖に参加できないか、あるいは1羽以上であってもその生存率の変動が大きければその種にとっては絶滅の危険性は大きいことになる。しかし他の陸生脊椎動物と同様鳥類においてもこの危険性は反復産卵によってかなり回避されているのである*。たとえばシジュウカラにおいては1腹の平均産卵数9.1のうち翌年の繁殖期まで発育成長して生き残り得るメスの平均数は0.39にすぎないが、一部の親の1繁殖期内2回の産卵と、数年にわたる毎繁殖期の反復産卵が行なわれるため、平均的には1メス当たりの総産卵数は23.3となり、これから生まれたメスヒナが最初の繁殖を行なうまでの平均生残数は1.0となることによって、同じレベルでの個体群密度を維持し得ているのである** (森下, 1976) この関係は1メス当たりの総産卵数 (ρ_0) を最初の個体数とし、最初の産卵時までのメス生き残り数を1とした生残曲線 (図 5.6) によって示される。なお1腹産卵 (子) 数を一定と仮

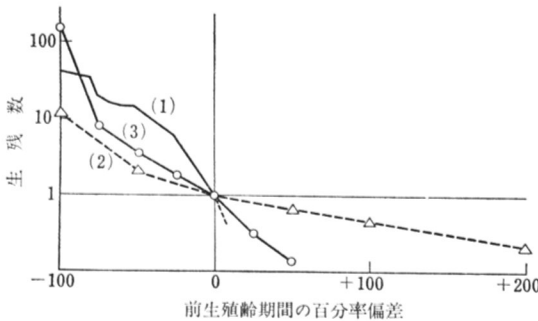
* Murphy(1967, '68)は成熟に達するまでの密度独立の死亡率の変動が大きい時は、1回だけで全産卵を終了するよりは反復産卵によって少数卵ずつを長期にわたって分割産卵する方が個体群にとって有利であることを述べている。

** Cole(1954)は1腹の産卵数が小さいものほど、反復産卵による個体群の内的自然増加率(r)を増大させる効果が大きいことを示している。

定した場合の反復産卵(子)の ρ_0 に対する影響は図 5.7 に示すとおり、成体死亡率が一定なら単位時間内の反復数の多いほど ρ_0 は大きくなる。

反復産卵を行ない得るということは、成体の寿命がそれだけ長くなっていることを意味する。そして成体の寿命の延長は、毎年新しい成体加入数と同じなら成体密度の増大をもたらすものである。またもし同じ密度を維持するだけならば、1成体当たりの毎年の新成体加入量は小さくてもすむことになる。あるいは逆に、寿命の延長と反復産卵を可能にするためには、毎回の産卵数を減少することによって1回の繁殖に伴う親の負担を小さくすることが必要であるという考え方も成り立つ。いずれにせよ成体寿命の延長は反復産卵のための必要条件ではあるが、このなかには生理的寿命の延長ばかりでなく生態的寿命の延長という問題が含まれている。捕食その他の原因による成体の年当たり死亡率

が高ければ生態的平均寿命は短縮し、反復産卵による1メス当たり総産卵数増加の効果は減殺される。したがって個体群の維持発展には幼期の死亡率のみならず成体になってからの年間死亡率も重要な関係をもつことにな



(1) モンシロチョウ(伊藤・宮下・後藤, 1956) (2) シジュウカラ(浦本, 1966)
(3) brown trout (Frost & Brown, 1967)

図 5.6 森下の方法による3種動物の生残曲線(森下, 1976)

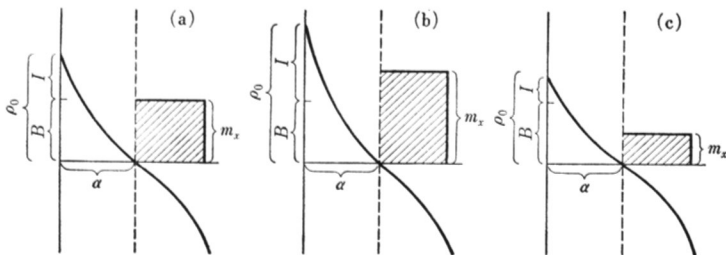


図 5.7 生残曲線(定常状態)における1メス当たり総雌卵(子)数(ρ_0)と反復産卵(子)指数(I)および m_x との関係(縦軸は対数目盛、横軸の位置は個体数1を示す)
 α = 前生殖年齢期間 $m_x = x$ 歳の1メス当たり平均産雌卵(子)数

$$I = \frac{1}{B} \sum_{l_a}^{\infty} l_a m_x \quad B = 1 \text{ 腹産雌卵(子)数 (本図においては } B = \text{一定を仮定)}$$

単位時間(齢)当たり1メス産卵回数: (b) > (a) > (c)

る。特に温帯以北にすむ鳥にとっては、食物条件が悪くその上低温の下での活動を維持するために多量のエネルギー消費を必要とさせられる冬期をいかに生き延びるかが、重要な課題となっているであろう。多くの種類に見られる非繁殖期の群れ形成と群れによる遊動的な生活とはこの点とも少なからぬ結びつきがあるものと思われる。

さて非繁殖期の群れ形成は、餌場所の発見、採食における模倣行動による効率化、採食ずみの餌場所の重複探索による採食効率の低下の防止(Cody, 1971b)など採食上の有利性に加えて、捕食からまぬがれる上での有効性が働くことによって発達したものであろうと一般に考えられている(Crook, 1965)。しかしこれとともに、繁殖期と違って巣まで食物を持ち帰る必要のなくなった非繁殖期では、巣を中心とする比較的狭い行動範囲からの採餌という制約から解放され、そのため、たとえ一定のねぐらで夜を過ごすものでも餌の豊富な場所から場所へとかなりひろい遊動圏内を昼間を通して移動しながら採食することが可能となるから、これに捕食などによる危険を群れ行動によってある程度防ぎ得るという利点に加わることによって、非繁殖期の遊動的群れ生活が定着するにいたったという考え方も成立し得るであろう。もちろんこの場合でも他の諸利点が副次的に加わることによって群れ生活は一層促進されたと見ることができ。この考え方からすれば、食物条件が比較的狭い範囲での単独生活を可能にし、しかも外敵の危険が少ない場合は、重複採食による採食効率の低下を防ぐためにも、あるいは種類によっては次の繁殖期のなわばり保持をあらかじめ確実にするためにも、非繁殖期でもなわばりをつくるのが一つの有利な生活方法となり得るであろう。Davis(1976)の観察した英国のハクセキレイ(*Motacilla alba yarrelli*)の一つの個体群では、冬期に一部のものは川沿いの場所にオス単独またはつがいになわばりをつくり、他のものは近くの耕地や川の氾濫による水たまりで5~20羽の群れをつくって採食したが、なわばり地の餌条件が悪くなるとなわばり個体も群れに加わった。ただしこれらの個体も時々もとのなわばりに帰って侵入者を追い払い、餌条件の好転時に備えてとも見られるなわ

ばり確保を行なったという。なおこの研究で観察された7羽のなわばりオスのうちメスを獲得していた2羽は、そのなわばりでやがて春の繁殖生活を送っているから、Davis 自身は懐疑的ではあるがこのなわばりには繁殖のためのなわばりの先取りの意味も全然ないとはいえないようである。

成体の死亡率のほか、巣立ち後の若鳥の死亡率もまた1メス当たりの総産雌卵数 ρ_0 と密接に結びつく問題である。一般に若鳥の成熟するまでの死亡率は単位時間当たりではむしろ親鳥の死亡率より高いことが知られており、これは食物やかくれ場所を見いだしたり、あるいは捕食者から逃がれる方法を身につけるための経験不足によると考えられている (Cody, 1971a)。もし単位時間当たり死亡率が一定なら、若鳥期間全体の死亡率は当然成熟に達するまでの期間が長ければ長いだけ大きくなる可能性がある。鳥類において巣立ち後しばらくは親の保護下にあるもの、あるいは若鳥だけで群れをつくるもの、成体の群れに加入するものなどは、これらの生活法がこの時期の危険に対する防衛法として役立っているためでもあろうし、また巣立ち後1年以内に繁殖生活にはいることができるものが多いことも、この危険な時期を長びかせないための一つの適応であるとも考えられるが、種類によっては数年あるいは10年もの日時の経過を経てようやく繁殖生活にはいるものも見られるのである。このように長い前生殖齢期をもつものには猛禽類や海洋鳥が多いことは、天敵の少ないことと結びついているであろうが、このことはかならずしも前生殖齢期間延長の有利性を直接示すものではないから、後者については別個の原因を考える必要がある。おそらくこのような鳥では体の大型化に伴う長期の成長期間の必要性が関連していると思われるが、このほかこれらの鳥では効率のよい採食のためにはかなりの技術的習熟を必要とするため (Orians, 1969; Recher & Recher, 1969)、子を養い得るだけの技術の所有者となるにはそれだけ長い経験期間を必要とするという面も考慮に値するであろう。これらの鳥では、1腹の産卵数も1~数個程度の少数である点も養育の困難さと結びついている (Lack, 1966) と考えられるのである。ただし前生殖齢期間の長いものほど1腹産卵数が減少

する傾向は一般に認められるところであり、Cole(1954)は反復産卵を行なうものでは前生殖年齢期間 α の延長による内的自然増加率 r の低下の程度に対して、1腹産卵数が小さいほどその影響が少なくなることや、 α が同じなら1回産卵と比較した時の反復産卵による r の増大の割合は α が大きいほど大きくなることを数学的に示しているが、これらは α 延長そのものの必要性を積極的に示すものではないから、後者の問題に対する直接的な解答としてはやはり成長に伴う智能の発達や経験の利用、複雑な社会生活に対する順応などの諸要素との関連の下で、各個体が、それぞれの種社会の維持や繁殖を受けもつための十分な能力を獲得するに要する期間として考えなければならないであろう。このような前生殖年齢期間延長は成熟期までの死亡率増大の不利益を一面において伴うとしても、この期間に獲得し得た生活能力の向上による成体死亡率の減少や、成体死亡による繁殖率低下の防止による利益が上記の不利益を補いあるいはこれを上まわるものと考えられるのである。

D. 哺乳類

哺乳類では森林にすむ肉食性のもの、あるいは草食性のものでも小型の森林にすむもの間に個体またはつがいによるなわばり制の発達が見られるが、草原そのほか開闊地にすむもの間には群れ生活がかなり普遍的に見られる。そしてなわばり制は主として食物確保の必要性に、また群れ形成は草食獣については捕食者に対する防衛手段として、肉食獣については獲物獲得の手段として発達したものと考えられることはすでに述べたとおりである。ただし哺乳類では群れを形成しながら群れとしてのなわばりをつくりあるいは一定の遊動圏を保持するものも多く、また群れ内部の組織を複雑化するとともにそれぞれの群れの持続性も大きくなり、ついに永続的な群れの発生を見るにいたっている。

哺乳類のなわばりまたは行動圏には二つの異なった性格のものが見られる。その一つは、巣を中心とするなわばりまたは行動圏であって、巣内で子を養育するものなわばりや行動圏は少なくとも繁殖期にはこの型にならざるを得ない。もう一つの型は特定の巣へ毎日帰ることを必要とせず、とまり場を毎日変

更しながらその地域(遊動域)内を巡回する型(遊動型)である。前者の場合は1日の行動力によってそのひろさは制限を受けるけれども、後者ではその制限を受けることなくかなり広面積をその遊動域とすることができる。この二つの型は鳥類においても見られたものであるが、鳥の場合は遊動型は非繁殖期にだけ限られていたのに対して、哺乳類ともなれば少なくともその一部に季節を問わず遊動生活を行なうものを見ることができる。レイヨウ類について Jarman が明らかにしたように、大きい群れをつくる種類ほど捕食者に対する防衛はよく行なわれるにいたるけれども、一方群れが大きくなればなるだけ食物獲得のために大面積の地域を必要とする (Jarman, 1974)。そしてこのような大面積を利用する行動を可能にするのは特定の巣への往復の制約から解散された遊動生活であり、これは子が親とともに行動し得る能力を獲得することによってはじめて可能になった生活でもある。有蹄類と真猿類との遊動生活を比べた時、子が自ら歩むか親によって運ばれるかの違いはあっても、親とともに行動し得るという基礎の上に成り立っている点では同じである。巣をつくらぬ哺乳類では1腹の子の数は1頭だけのものが多いのもこのような移動性と結びついているものであろう。ただし有蹄類のように子が親によって運搬される必要のないものでは1腹の子が複数であっても遊動行動には支障はないとも思われるが、これはむしろこのような行動力を備える程度まで2頭以上の胎児を同時に発育させることが母体にとって困難であるためと考えることができよう。1腹の産子数が1頭の場合でさえ、有蹄類においては生まれた子が母とともに群れに合流できるまでにはある程度の日数を必要とし、これによって群れの構造や性質にかなりの影響を与えていると思われる。

巣づくりの放棄は一面捕食者からの安全な固定的逃避場所の放棄でもある。単独生活者にはこの例は少ないけれども一部に見られるこの習性の採用者は樹上や茂みのなかの生活のように比較的捕食者から発見されにくくまた攻撃されにくい場所での生活を行っており、大部分の巣づくりの放棄者は群れをつくることによって捕食者からの逃避や防衛の効率を高めているのである。このこ

とはまたおもな活動を昼行なうか夜行なうかという活動習性の問題にも関係する。単独行動の個体にとっては巢の有無にかかわらず捕食者の眼をまぬがれ、あるいは逃避するためには夜行性が有利であるのに対して、群れ行動による防衛を行なうものにとっては捕食者の接近を早く知ることが望ましく、そのためにはむしろ昼行性が有利であり、また、群れが大きくなればなるだけ視覚による群れ結合を維持するのに昼行性が必要となる。カンガルー科のなかでも単独性の森林居住者は夜行性であり、開潤地で群れを形成するものは昼行性である (Kaufmann, 1974 c) (第3章参照) し、また原猿類のなかでも単独生活者の多くは夜行性であり、反対に昼行性のものには単独生活者は見いだされない (伊谷, 1972)。

体の大きさや食性もまた上記のような生活型の違いと結びついている。カンガルー科のなかの単独生活者は多く小型でありまた雑食性であるのに対して、群れ生活者は体は大型となり、植食性が発達する (Kaufmann, 1974)。レイヨウ類でも単独性あるいはつがい生活者は小型であり植物の栄養の多い特定部分だけを食物とするのに対し、大きい群れをつくるものになれば体型は大型化し、食物の選択範囲もひろくなる (Jarman, 1974)。原猿類でも夜行性の単独生活者の多くは昆虫や小動物に依存した食生活を送っているのに対して、ペア型の集団をつくるものは植物食を行なうが偏食の傾向が強く、またトループ型 (群れ型) 集団をつくるキツネザル属 (*Lemur*) のものは昆虫を食うのは稀れであるが比較的幅のひろい食物のメニューをもっている (伊谷, 1972)。

有蹄類の体の大きさ、個体群の現存量は食物とする葉群 (foliage) の繊維含有量 (消化容易性) と密度の関数であるという考え方が “Jarman-Bell の原理 (principle)” の名で提唱されている (Geist, 1974)。一般に同じ生活形の動物なら小型になればなるだけ、単位体重当たりのエネルギー消費量および蛋白質の摂取必要量は増加する。したがって植食者である有蹄類の場合、小型になればなるだけ植物体のなかでも繊維が少なく蛋白質に富んだ特定部分を求める傾向が見られ、またこのような部分の全植物現存量に対する割合は小さいから、1頭の動物が1日で集め得る量はきわめて少量となり、これによって生活を維持

できるものは小型種に限られてくることになる。これに対して大型種になればなるだけ繊維の多い栄養価の小さい植物体でも餌として利用可能であり、また量的には多いこのような食物を利用することによって体の大型化も達成できることとなる。なお小有蹄類の食物となり得る部分の現存量は大有蹄類の食い得る部分に比べて相対的に小さいことは、動物側の現存量から見ても小有蹄類の方が大有蹄類よりも小さくならざるを得ないはずであるというのである。ただし最後の問題は植物体のなかでの食物となり得る部分の現存量の割合よりもそれらの部分の生産量の割合を基準にして論ずべきところであるが、生産量をもってしてもおそらく大筋には変わりはないであろう。前記カンガルーや原猿類では小型の単独生活者が昆虫食や雑食を行なうのも、このような毎日の所要蛋白質の問題が関係しているものと思われる。ただし哺乳類の大型化の問題には、このような栄養的基礎のほか、捕食者被捕食者の間の食おう食われまいといった関係を通じての1種の大型化競争が行なわれたであろう可能性も考慮すべきであろう。

単独生活-夜行性、群れ生活-昼行性という対立した生活方法と結びついて以上のほか一連の習性の系列がそれぞれ発達している。前者では捕食者の注意をひかないためにはものかげの利用や沈黙、時として静止状態の継続が必要であり、後者では音声や行動の模倣が相互のコミュニケーションや捕食者からの逃避に役立っている。前者は森林内の居住者に多く見られる生活法であり、後者は開闊地への進出者が採用した生活法である。巣づくりは主に前者と結びつき巢の放棄は後者と結びついていることはすでに述べたとおりである。

捕食に対する防衛法の発達は、哺乳類の少なくとも一部については食物供給量の限度近くまでの発展を可能にしたものと思われる。この状態に達すれば与えられた食物資源をいかに効率よく利用するかという点が生活問題の焦点となるであろう。未利用資源の利用化はその解決のための一つの方法であり、新しい環境への進出がもう一つの方法である。さきに述べた有蹄類における体形の大型化と結びついた食性の拡大は前者に、遊動生活による季節的な食物問題の解決法は後者に関係するものである。もちろん捕食の脅威は絶えずつきまとう

であろうから、その被害を最小限にいとめるためには、これらの食糧問題の解決法は捕食防衛法とつねに結びついた状態で発達させねばならず、またこれらの発達に即応した群れ組織やこれと関係した繁殖方法の変化がもたらされねばならない、その一例はさきにレイヨウ類の社会組織において見てきたとおりである。

社会組織の問題のなかで注意に値するのは、レイヨウ類においてもっともよく発達した群れ組織をもつアフリカスイギュウなどクラスE*のものの組織と、霊長類、特にニホンザルに示されている群れ組織との類似性である。どちらもメスの群れを基盤とするのみならず、後者の群におけるリーダーのステータスを前者の群れ内の成熟オスの地位に、後者のワカモノのステータスを前者のメス群のほかに見られる独身オスグループに、それぞれ対応させるならば両者は少なくとも形の上では同一の構造であり、またどちらも順位制が発達している点でも同じである。伊谷(1972)は霊長類の基本集団をペア型(pair type)とトループ型**(troop type)とに分け、前者では生れた子の成長とともにオスの子のみならずメスの子も集団を離れるのに対して、後者ではメスは集団を離れることがないという点に基本的な違いがあるとした。ニホンザルの群れではオスが群れを離れることはむしろ普通の現象であるのに対してメスは群れを離れることがない点では典型的のトループ型に属する。一方アフリカスイギュウにおいても群れ内のメスのメンバー構成は安定しているといわれており(Jarman, 1974)、メスの子は成長しても群れにとどまり母親との間の「家族」的結合は生涯持続されるものと推定されている(Sinclair, 1974)。したがってアフリカスイギュウの社会もまたトループ型であると考えられる。しかしJarmanの分けた社会組織の類型が群れ発達の過程をある程度代表しているものとするならば、レイヨウ類の社会組織発達の初期段階に当たるクラスBやクラスCにおいて、われわれは、ペア型でもなければトループ型でもない別個の型を見いだすのである。すなわちクラスBのものは餌場を介してのメス同士の偶然的な集まりに近い不安定な小群であり、もっと発達した群れをつくるクラスCのものでもその個体間の結合は血縁関係を軸とするものではなく行動圏の重なりや行動のバ

* Jarman (1974) (第3章参照)。

** 伊谷は「群れ型」の名称を用いている。

ターンの同一性が群れ形成を容易ならしめていると考えられているのである。これらはペア型やトループ型に対していわば「寄り合い型」とでも名づけるのがふさわしい群れである。してみると少なくともレイヨウ類では単独型から寄り合い型を経てトループ型へという発展の筋道を考えることができそうである。ところで伊谷(1972)によれば、原猿類のなかではギャラゴ(*Galago*)の群れは上記寄り合い型にはいるものと見られ、そのなかでも単独性の傾向の強いオオギャラゴ(*G. crassicaudatus*)から、やや安定した集団生活者であるデミドフギャラゴ(*G. demidovii*)にいたる移行系列が見られる。しかし伊谷はこれはきわめて特異な社会であり、この形態を足がかりとして、ペア型の社会もトループ型の社会も出てくるはずはないと述べている。それではレイヨウ類においても寄り合い型は特殊な社会組織であり、この型からトループ型へという上記の発展の筋道を想定することは誤りであるとすべきであろうか。確かにレイヨウ類でも純粹の寄り合い型の群れというのは、メス個体間のいわば近隣関係(neighborhood関係)(今西, 1949, '50)を通じてつくられる点からいえば、親子の結合を基盤とするトループ型とは一応無縁である。しかし Jarman によってクラスBに分類されている小型 kudu(*Tragelaphus imberbis*)の群れ構成を個体識別によって追跡した Leuthold (1974)は、本種のメスは少数のメスの「親友」とともに一時的の「核グループ」(nuclear group)をつくるが、このような核グループのなかには時として最初は母娘または姉妹の結合からできるもののあることを見ており、またクラスCに属するミズレイヨウ(*Kobus defassa uganadae*)では、若メスの群れからの離脱をもたらす成メスによる攻撃行動は、好適な場所での増殖による密度上昇と結びついて増大するものと Spinage(1974)は推察している。これらは寄り合い型の群れからトループ型の群れへという移行の過程を示しているものとも見られるのである。伊谷はメスが同性の他の個体との共存を許容するにいたることによって、単独型からトループ型への発達が行なわれたものと推察しているが、このような同性個体に対する許容性はまず顔見知り関係(近隣関係)を通じて獲得され、これがやがて親子の共存関係にもおよぼされるにいたったと考えることもできるように思われる。

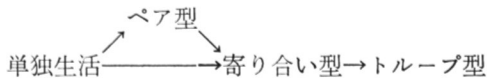
寄り合い型の群れができるためにはその前提としてたとえ短期間であっても単独で行動するメスが存在しなければならない。生まれた子がやがて母の群れから分離する場合はその一つであるが多くの有蹄類においてはこのほか出産時にメスが群れを離れて単独で出産し、出産後もしばらく新しい子とともに群れを離れて生活する習性のあることも寄り合い型の群れ形成にある程度関係するものと思われる。出産場所が群れから遠く離れ、またその離脱期間が長ければ子づれの母がもとの群れに復帰する確率が低くなり、これらは他の群に合流するか、あるいは同じ子づれの母同士が集まって新しい育児集団をつくる可能性が高まると考えられる*。出産時の単独行動というのはそれまで連れていた前年以前の子の追従を拒否することを意味するから、もし新しい子を連れてきたメスが他の群に加わるならばこれはそれまでの子との関係の断絶をもたらすものといえる。ただし出産場所が群れに近く、またその離脱期間が短くなれば、新しい子を連れてきた母が他群へ移籍する可能性は少なくなり、前年以前の子がもしもとの群れ内にとどまっているならばこれらと母との再結合は確実性を増すことになる。レイヨウ類のクラスDやクラスEのトループ型の群れはこのようにして成立しているものと思われる。伊谷が霊長類におけるトループ型の原型として想定したニホンシカにおいても、出産メスの群からの一時的離脱は起こっているのである。しかしこれらはやがてもとの群れにすべて復帰し、群れ内に残留した血縁個体と再結合することによって、トループ型の特徴を現わすにいたっているのである。なおこれと比較して興味があるのはラクダ科に属するビクーニャであって、この種ではオスは年中なわばりを維持しこのなかに数頭のメスとその子たちを収容しているが、出産はそのなわばり内で行なわれる一方、子はメス・オスにかかわらずやがて群れを追われ**、若オスは独身オスグループに参加し、若メスは他の群れに加入するか、またはなわばりをもった単独オスと一緒にいる。またなわばりをもったオスが死亡すれば、メスの群れは解体し、メスたちはそれぞれ他の群にはいる(Koford, 1957)。すなわち本種では群れの維持はオスの力にまつところが大きく、またそれによって群れの安定性も

* グラントレイヨウ (*Gazella granti*) やトムソンレイヨウ (*G. thomsoni*) では、新しい子を連れてきたメスたちは主群とは別の一時的な育児集団をつくることが知られている (Estes, 1967)。

** オスの子の方がメスの子より早く追放される。オスの子に対する攻撃行為は成オスによって行なわれ、その時期が早過ぎる場合は母はこれを守り、時として子と一緒に群れを離れようとしてオスによって阻止される。メスの子に対する攻撃は成オスおよび母の双方から行なわれるが、最終的にはオスが激しく攻撃してなわばりの外へ追い出す (Franklin, 1974)。

高まってはいるが、本質的には寄り合い型から一步も出ていないものといえる。本種のように一度群れに加入したメスは特定のオスとだけしか交尾できない社会組織をつくり上げたものでは、メスの子の群れからの追放を持続する一方他群からのメスの受け入れを行なうことによって寄り合い型の性質を維持し、これを通じて少なくとも結果的にはインセストの回避を行なっているのは注目してよいと思われる。

さてそれではペア型と寄り合い型との関係はどうなるであろうか。少なくともレイヨウ類に関する限り、ペア型と寄り合い型との間には移行型が見られその間に画然とした境界をひくことは困難である。たとえば通常ペアでの行動が多く見られるツマダチレイヨウ (*Oreotragus oreotragus*) でも、高密度地域では1オス2メスの組み合わせが10% 足らずとはいえ観察されており (Jarman, 1974), また8頭に達する群れの観察例も報告されているのである (Estes, 1974)。雨期には典型的なペアのなわばりをつくって生活するオリビ (*Ourebia ourebia*) でも、乾期には野火のあとに萌え出る草を求めて開潤地に群れをなして進出する (Estes, 1974)。レイヨウ類ではペアのなわばりとはいいいながらオス・メスそれぞれのなわばりの重複によって成立している傾向が見られるから、もしメスが食糧事情等によってその行動圏を拡大し他のメスの行動圏との重複部分での相互接触による顔見知り関係から共同行動をとるにいたる可能性は充分考えられるのである。ペア型自体がもともと単独型にその起原をもつものとするならば、われわれは、単独型から直接あるいはペア型を通じて寄り合い型へ、さらにすすんでトループ型への発展の道を想定することもできるかもしれない。すなわち



もちろんこの筋道は単なる一つの考え方にすぎず、また仮にこれがレイヨウ類あるいはもっとひろく有蹄類全体やほかの一部の哺乳類にも認められる筋道

であるとしても、これがそのまま霊長類にまで適用されるとは限らない。しかし伊谷も述べているように、霊長類の社会も一般の哺乳類の社会のもつ基本的な構造を踏襲しているとするならば、そしてまた上記の社会発展の筋道がこの基本的構造の発展をある程度反映しているとするならば、霊長類の社会構造に関する伊谷の卓見もあるいは若干の修正を必要とするかもしれないのである。しかし今のところこれらの問題に対してはただ疑問符をつけておくだけにとどめておくことにしよう。

哺乳類におけるいわゆる「繁殖戦略」(reproductive strategy)に関しては基本的には鳥類の項において述べたのと共通する。子の保護と結びついた1腹産子数の減少、前生殖齢期間の延長、寿命の延長とこれに伴う反復産子などの方向への進化がこれである。ただしこの進化は哺乳類のなかでもある程度まで各系統群ごとにも行なわれたと同時に、その方策には哺乳類独得のものが採用され全体としても鳥類以下のものに比べてより進んだ状態に到達しているものといえるようである。たとえば子の保護のための胎生の一般化と哺乳による幼体の養育、体型の大形化とも結びついているところの数年にわたる前生殖齢期間、成体死亡率の低下と結びついた反復産子の確率の増大などである。このうち反復産子の確率の増大は一面反復の時間間隔を大きくする方向への進化を可能にしたものと考えられるが、後者の方向は短期間ごとの反復産子による直接の親の負担を軽減するとともに、未成熟期間が長びくことから起こるところの齢を異にする子の同時養育の困難さを減少させるものである。したがってこの方向は親の死亡率を低めると同時に親の死亡にもとづく子の死亡率の増大を防ぐのにも必要な方向であると見ることができる。

「繁殖戦略」に関係した問題として見逃がせないのは、1頭のオスによる多数のメスの独占である。食物供給量による限界近くまで発展した動物においては、もし1頭のオスによる多数のメスの受精が可能ならば、一つの繁殖集団内においてオスの数を減らしメスをそれだけ増加させることは、その種の維持にとっては有利であろうと考えられる。ただしメスや子の保護のためにオスの果

たす役割が大きい場合は、オス数の減少はかならずしも有利とはいえないことは当然である。有蹄類におけるオスのなわばり保護とハレム形成は、よい餌場の確保とそれによって可能な最大数のメスの維持をもたらすと同時に、強壯なオスのみに交尾権を与えられることによる優生学的な意義もあり得ると思われる。一つの地域個体群からいえばオスの数全体はメスとつり合うとしても、なわばり保持のできなかったオスは生存条件の悪い所での生活を余儀なくされる傾向の見られることは、それだけメスにとってはよい餌場があてがわれていることの裏返し現象ともいえる。このような悪条件の場所でのオス群の死亡率はメス群やそれとともにいるオスの死亡率よりも高いことが知られている (Crook, 1970; Jarman, 1972)。ただしこれらのオス群は、なわばり所有者の死亡や力の衰退のさいの交代予備員としての役割を果たしているといえる。レイヨウ類において群れが大きくなりクラスEともなれば、オスのなわばりは消滅し、群れ内の性比は逆に1:1に近づくが、これは遊動生活におけるなわばり保持の困難さとともに、外敵に対する防衛におけるオスの役割の増大を示すものとも見られる。なお哺乳類全体からいえば、食物問題とは関係のないハレム形成 (たとえば鱈脚類) も見られるが、これはおそらく優生学的の意味をもつものである。

5.4 ま と め

以上述べてきた各生活形グループの社会組織状態とこれに関連した各グループの群集内の位置や主な死亡要因、生残曲線の型、食物供給量に対する密度レベルの相対関係などを対照させたものが図5.8である。もっともこの図はきわめておおまかな表現であるから将来もっと具体的資料にもとづいた正確な表現に書き改める必要があるけれども、上記諸現象間の関連を概観する上にある程度役立つとも考えられる。一言にしていえば、社会組織はそれぞれの生活形グループの進化の段階に応ずる主要な死亡要因との関連の下で発達するとともに、その結果としての各グループの発展によって、他の要因との間に新しい関

係を生じ、これが次の段階の発展に対するおもな制約要因として立ちふさがることになる。そしてこの新しい制約を脱するために、ふたたび社会組織の一段の発達もたらされていると考えることができるのである。これらの発達の段階は同時に産卵(子)数の減少や、密度変動の型の変化を伴いながら次第にひろ

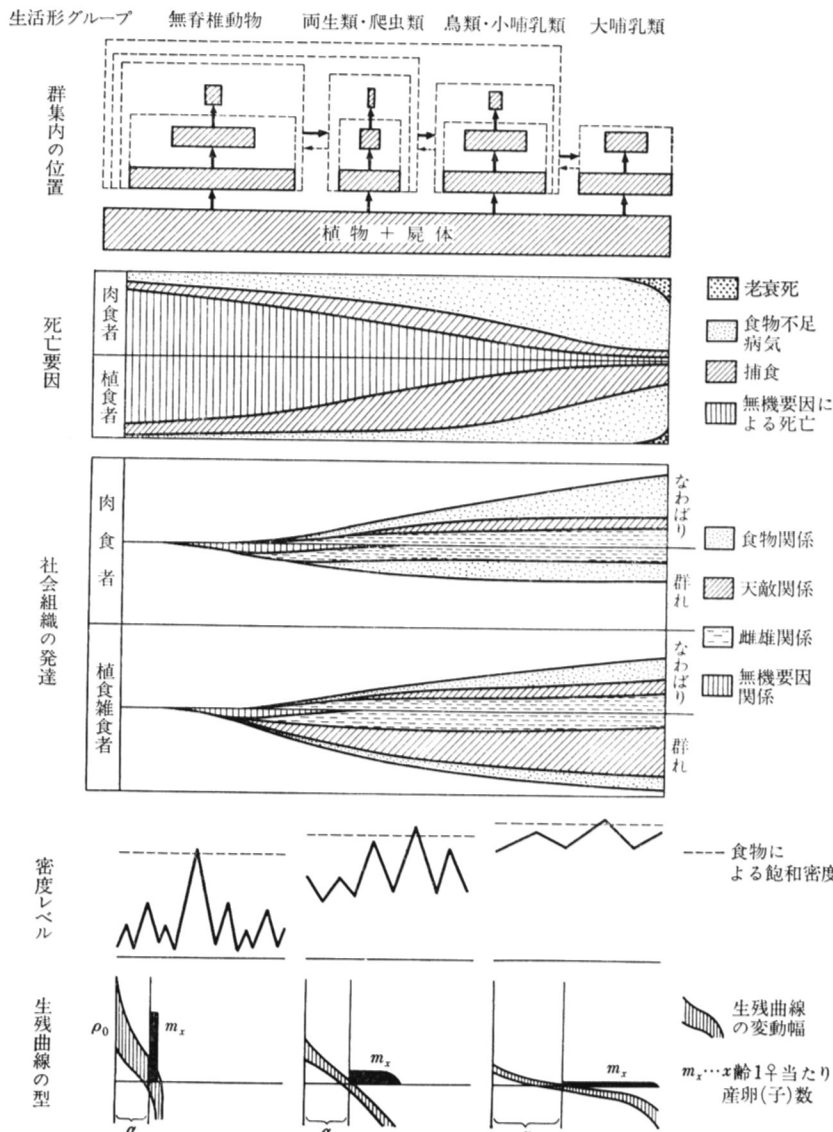


図 5.8 社会組織の発達と生活諸現象との関連 (森下, 1975 をやや改変)

い地域にわたっての最大の密度（重量密度）に達する方向へと動物を進化させてきたものであろう。ただしこれらの発展の大筋のなかに個々の種の特異性にもとづくさまざまな社会形態や環境との対応あるいはそれらの結びつきによる種の興亡が織り込まれることによって、動物の社会は複雑多岐な相貌を呈するにいたっているのである。

参考文献

- Boag, D. A. : Spatial relationships among members of a population of wall lizards. *Oecologia*, **12**, 1-13 (1973).
- Brattstrom, B.H. : The evolution of reptilian social behavior. *Amer. Zool.*, **14**, 35-49 (1974).
- Brooks, G.R. Jr. : Population ecology of the ground skink, *Lygosoma laterale* (Say). *Ecol. Mon.*, **37**, 71-87 (1967).
- Brown, J.L. : Alternate routes to sociality in jays—with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. *Amer. Zool.*, **14**, 63-80 (1974).
- Buskirk, W.H. : Social systems in a tropical forest avifauna. *Amer. Natur.*, **110**, 293-310 (1976).
- Bustard, H. R. & Hughes, R. D. : Gekkonid lizards : average ages derived from tail-loss data. *Science*, **153**, 1670-1671 (1966).
- Cody, M.L. : Ecological aspects of reproduction. Avian Biology (O.S. Farner & J. R. King ed.), Vol. 1, 461-512. Academic Press N. Y. (1971a).
- Cody, M.L. : Finch flocks in the Mohave Desert. *Theor. Pop. Biol.*, **2**, 142-158 (1971 b).
- Cole, L.C. : The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, **29**, 103-137 (1954).
- Crook, J.H. : The adaptive significance of avian social organization. *Symp. Zool. Soc. London*, **14**, 181-218 (1965).
- Crook, J.H. : Social organization and the environment : aspects of contemporary social ethology. *Anim. Behav.*, **18**, 197-209 (1970).
- Davis, N.B. : Food, flocking and territorial behaviour of the pied wagtail (*Motacilla alba yarrellii* Gould) in winter. *J. Anim. Ecol.*, **45**, 235-254 (1976).

- Elton, C. : *Animal ecology*. (1927).
- Estes, R.D. : The comparative behaviour of Grant's and Thomson's gazella. *J. Mamm.*, **48**, 189-209 (1967).
- Estes, R.D. : Social organization of the African Bovidae. In 'V. Geist & F. Walther (ed). The behaviour of ungulates and its relation to management'. 166-205 (1974).
- Franklin, W.L. : The social behaviour of the vicuna. In 'V. Geist & F. Walther (ed). The behaviour of ungulates and its relation to management'. 477-487 (1974).
- Frost, W.E. & Brown, M.E. : *The trout*. Collins, London (1967).
- Geist, V. : On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. *Amer. Zool.* **14**, 205-220 (1974).
- Hirth, H.F. : The ecology of two lizards on a tropical beach. *Ecol. Monogr.*, **33**, 83-112 (1963).
- Holling, C.S. : The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canad. Ent.*, **91**, 292-320 (1959).
- 今西錦司：御崎馬の社会調査—プレリミナリー・サーベイの覚え書きと問題の提出。生
理生態 **1**, 224-225 (1949).
- 今西錦司：半野生馬の社会生活。民科理論生物学研究会編 '生物の集団と理論', 1-9
(1950).
- 伊谷純一郎：雷長類の社会構造。生態学講座, **2**, 共立出版 (1972).
- 伊藤嘉昭：比較生態学。古今書院 (1959, 増補版, 1966).
- 岩田久二雄：大きい卵—昆虫の母体をはなれる次代の個体の大きさ—。森下・吉良編「自
然, 生態学的研究」(今西錦司博士還暦記念論文集), 中央公論社 (1967).
- Jarman, P. J. : The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, **48**, 215-267 (1974).
- Kaufmann, J.H. : The ecology and evolution of social organization in the kangaroo family (Macropodidae). *Amer. Zool.*, **14**, 51-62 (1974).
- Koford, C.B. : The vicuña and the puma. *Ecol. Monogr.*, **27**, 153-219 (1957).
- Krebs, J.R. : Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Can. J. Zool.*, **51**, 1275-1288 (1973).
- Lack, D. : The evolution of reproductive rates. In J. Huxley, A. C. Hardy & E. B. Ford (ed.) 'Evolution as a process'. 143-156 (1954a).

- Lack, D. : The natural regulation of animal numbers. Oxford. (1954 b).
- Lack, D. : Population studies of birds. Clarendon Press. Oxford (1966).
- Lack, D. : Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London (1968).
- Leuthold, W. : Observation on home range and social organization of lesser kudu, *Tragelaphus imberbis* (Blyth, 1869). In 'The behaviour of ungulates and its relation to management. (ed. V. Geist & F. Walther)', 206-234 (1974).
- Lindeman, R. L. : The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology*, **23**, 399-417 (1942).
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. : The theory of island geography. Princeton Univ, Press, Princeton (1967).
- MacArthur, R. H. : Geographical ecology. Harper & Row, New York, Evanston, San Francisco, London (1972).
- Milne, A. : Theories of natural control of insect populations. *Cold Spring Harbor, Symp. Quant. Biol.*, **22**, 253-267 (1957).
- Miura, T. : Population studies based on relative abundance of five different life history stages of Ayu, *Plecoglossus altivelis* (Pisces, Pleoglossidae), in Lake Biwa. *Res. Pop. Ecol.*, **7**, 87-98 (1965).
- Miura, T. : Ecological notes of the fishes and the interspecific relations among them in Lake Biwa. *Rikusuigaku Zasshi*, **27**, 1-24 (1966).
- 宮下和喜・伊藤嘉昭・後本 昭 : モンシロチョウの卵および幼虫個体群の消長とそれに影響する2・3の因子について, 応昆, **12**, 50-55 (1956).
- 森下正明 : ヒメアメンボの棲息密度と移動. 京大生理生態研究業績, No. 65 (1950).
- 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).
- 森下正明 : 経済生命表と食物の「浪費」について. えびの高原野外生物実験室研究業績, **1**, 130-139 (1973).
- 森下正明 : 生残曲線の発展段階, 個体群生態学会会報, **26-27**, 12-18 (1975).
- 森下正明 : 生残曲線の表現法. 今西錦司博士古稀記念論文集, 中央公論社 (1976).
- Murphy, G. I. : Vital statistics of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*) and the population consequences. *Ecol.*, **48**, 731-736 (1967).
- Murphy, G. I. : Pattern in life history and the environment. *Amer. Natur.*, **102**, 391-403 (1968).
- ニコルスキー, G. V. : 魚類生態学(1963). (亀井訳)新科学文献刊行会 (米子) (1964).
- Orians, G. H. : Age and hunting success in the Brown Pelican (*Pelecanus occiden-*

- talis*). *Anim Behav.*, **17**, 316-319 (1969).
- Pianka, E. R. : Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecol.*, **47**, 1055-1059 (1966).
- Pianka, E. R. : On r- and K-selection. *Amer. Natur.*, **104**, 592-597 (1970).
- Rand, A. S. : Ecological distribution in Anoline lizards of Puerto Rico. *Ecol.*, **45**, 745-752 (1964).
- Recher, H. F. & Recher, J. A. : Comparative foraging efficiency of adult and immature Little Blue Herons (*Florida caerulea*). *Anim. Behav.*, **17**, 320-222 (1969).
- Sinclair, A. R. E. : The social organization of the east African buffalo (*Syncerus caffer* Sperrman). In 'V. Geist & F. Walther (ed.), The behaviour of ungulates and its relation to management', Morges, Switzerland, 676-689 (1974).
- Spinage, C. A. : Territoriality and population regulation in the Ugande defassa waterbuck. In 'V. Geist & F. Walther (ed.), The behaviour of ungulates and its relation to management'. 635-643 (1974).
- Tinkle, D. W. : The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *Amer. Nat.*, **103**, 501-516 (1969).
- Tinkle, D. W., Wilber, H. M. & Tilley, S. G. : Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, **24**, 55-74 (1970).
- 徳田御稔 : 改稿 進化論. 岩波全書, 東京 (1957).
- 浦本昌紀 : 鳥類の生活. 紀伊国屋書店 (1966).
- Wilson, E. O. : Sociobiology. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts (1975).
- 山本護太郎・伊藤猛夫 : 水界動物生態学 I. 生態学講座, **15**, 共立出版 (1973).

索引

〔一般事項〕

ア	
亜社会性 (subsocial).....	4
集まり.....	28, 42, 43, 155
集まり状態 (aggregation).....	42
r-選択.....	158, 159
r-戦略.....	162
r戦略種 (r-strategist).....	159
arena.....	115
イ	
育児集団.....	182
異種の混群.....	169
一様度指数.....	29, 30
一様分布 (uniform distribution).....	29
インセストの回避.....	183
individuoid.....	5
エ	
栄養段階 (trophic level).....	153, 154
越冬集団.....	46
m-m法.....	21
オ	
オイキア (oikia).....	6, 8, 40
オイキオン (oikion).....	40
大型化競争.....	179
カ	
回避集団.....	59
核グループ (nuclear group).....	81
カスト.....	140
カスト分化.....	7
家族.....	4, 138
家族関係.....	78
家族制.....	137
家族集団.....	128
家族的集団.....	4, 127
環境収容力.....	168
かたまり.....	42

夏眠集団.....	46
カルチャー.....	45
間隔法 (spacing method).....	16, 18, 34
環境の許容量(収容力)(carrying capacity).....	157, 171
環境密度 (environmental density).....	30, 31, 32, 34
環境密度理論.....	30
干渉度.....	24
干渉度指数.....	26
キ	
機会分布.....	15, 16, 18, 29, 26
擬似なわばり.....	141
規則分布 (regular distribution).....	14
基礎代謝量.....	122
求愛集団.....	115, 129, 130, 142, 163
求愛なわばり.....	163
共同営巣.....	59
共同巣.....	7, 117
共同なわばり.....	98, 117
近隣関係 (neighborhood 関係).....	181
giving up time.....	51
ク	
空間独占性.....	91
空間の独占性.....	89, 90
区画法.....	14, 29
グループ効果 (effet de groupe).....	13
群集構造.....	153, 154, 155
群飛集団.....	27, 28
ケ	
K-選択.....	158, 159, 162
K-戦略.....	162
K戦略種 (K-strategist).....	159
血縁群.....	76
血縁集団.....	93
血縁制社会.....	76
血縁的集団.....	171

2 索引〔一般事項〕

結合指数……………36
原始的協同(proto-cooperation) ……45, 46

コ

行動圏(home range)…90, 105, 108, 119, 120,
123, 125, 127, 128, 134, 137,
139, 140, 167, 176, 180, 183
行動圏の大きさ ……122, 123
行動の模倣……………49
交尾センター(mating center)……………116
交尾なわばり(mating tenitory)
……………96, 98, 99, 101, 130, 138
個体群の段階構造 ……8, 9
個体重 ……122
個体数ピラミッド(pyramid of numbers)
……………153
個体のなわばり ……119, 138
communal mating ground……………115
coterie ……73
croppers ……122

サ

採食効率……………60, 174
採食なわばり(feeding territory)…95, 97, 101,
……………103, 104, 114, 119,
136, 160, 163, 163
索餌効果 ……162
索餌効率 ……162
産卵集団……………59
産卵なわばり ……103
satellite male ……73

シ

シミュレーション ……49, 50
社会関係……………12
社会性(social)……………4, 7, 59, 117
社会生活……………40
社会性昆虫 ……4, 5, 51, 58, 59, 100, 101,
103, 136, 160
社会性動物(social animal)……………1
社会的学習(social learning)……………49
社会本能(social instinct)……………1
集合度……………27
集合フェロモン
(aggregation pheromone)……………13

集中度 ……21, 22
集中分布(clumped distribution,
contagious distribution) ……14, 24, 29
集団営巢 ……50, 60, 114, 116, 117, 169, 170
集団狩猟……………64, 128
集団摂食……………48
集団防衛……………47, 52, 61
種社会……………3, 5, 8, 12, 1340, 176
順位制……………41, 65, 67, 68, 69, 70,
75, 76, 77, 80, 140, 142, 180
順位制の強さの指数……………72
順位のあるなわばり……………71
食物分配……………128
しるしづけ ……118
Jarman-Bell の原理(principle)……………178

ス

ステータス ……75, 80, 180
スペシア(specia) ……5, 7, 8, 10, 40
スペシオン(specion) ……5, 6, 7, 8, 10, 40, 42, 59

セ

生活形 ……3, 8
生活形大グループ ……153, 154, 155, 185, 186
生残曲線 ……155, 173, 185
生態的地位(niche)……………153
摂餌効率……………162
接触群(pod)……………42
摂食効率……………49
絶対的順位(peck-right)……………69
ゼニア(genia)……………5, 6, 7
ゼニオン(genion)……………5, 6, 7, 59
前生殖齢期 ……175, 176, 184

ソ

相互不可侵関係 ……138
相対的順位(peck-dominance)……………67
ソシオグラム(sociogram)……………67, 69
組織づけられた群れ……………40

タ

第一段階のスペシア……………40
代謝量 ……120
第二段階のスペシア……………40
脱個体化(despecionize)……………7

単独性動物1

チ

地域社会9, 12
 地域スペシア8, 9
 超群 (superherd)62
 超個体3, 4, 5, 160
 超個体の個体5, 6
 重複的ななわばり (overlapping territory)105

ツ

つがい型130
 つがい(ペア)のなわばり124, 138, 139
 つつきの順位 (peck order)40, 65

テ

定住性89, 91, 98, 133
 テリトリー制88
 territorial call104, 105

ト

同位社会3
 逃避効率57
 独裁制 (despotism)67
 独裁型の順位73
 トループ型 (troop type)79, 178, 180,
 181, 182, 183

ナ

なわばり性89, 91, 133
 なわばり制43, 104, 129, 132, 134, 135, 136,
 137, 138, 141, 154, 155, 160, 163, 169, 176
 なわばり内の順位制98
 なわばりの大きさ99, 106, 107, 111, 112,
 120, 129, 123
 なわばり面積119, 121, 134

ニ

においづけ (scent marking)99, 100, 118,
 120, 127, 128, 138
 二項分布14, 16, 19, 22
 nidicolous bird172

ハ

排他性133
 排他的地域 (exclusive area)88
 発育の斉一性47, 49
 パラオイキア (paraoikia)7
 ハレム130, 131, 185
 ハレム型130
 繁殖戦略 (reproductive strategy)184
 反発指数34, 36
 反発性13, 14, 21, 29, 32, 33, 34, 36, 47, 133
 反発度29, 30, 32, 33
 反復産卵 (子)172, 173, 175, 184
 band127
 hunters122, 123

ヒ

1 腹産子数184
 1 腹産卵数171, 172, 175, 176

フ

複合同位社会3
 プラスの干渉20, 21
 分業制45
 分散営巢170
 fright substance (Schreckstoff)55

ヘ

ペア型 (pair type)79, 124, 178, 180, 181, 183
 平均こみ合い度 (mean crowding)22, 23
 peck-dominance 型73
 peck-dominance 型の順位71
 peck-right 型の順位71, 72

ホ

ポアソン分布15
 捕食回避効果132, 133
 捕食効率51
 Pólya-Eggenberger 分布20, 21

マ

マイナスの干渉21
 間おき134
 間おき集合21, 24, 36, 30

4 索引〔動物名〕

間おき集合性 (apaced-out gregariousness)	14
マス効果 (effet de masse)	13
ミ	
水あおり (fanning)	102
密度調節機能	134, 135
ム	
むらがり (assemblage)	42
群れ型	79, 178
群れのなわばり	124, 125, 138
メ	
mating call	150
mating territory	104, 105
モ	
模倣行動	49, 50
mob	61, 74
ユ	
引誘指数	36
誘引性	13, 14, 19, 20, 21, 28, 36, 43, 47
遊泳群	36, 160
遊動域 (圏)	128, 129, 138, 140, 174, 176, 177
遊動型	176, 177

〔動物名〕 和名

ア	
アオウミガメ	164
アオサギ	50
アオスズハナバチ科	99
アオダイショウ	164
アカシカ	79
アカバナライチョウ	111
アザラシ	130
アジ	53
アジアロバ	129
アシカ科	130
アジサシ	60
アシナガバチ	46, 68

ヨ	
寄り合い型	181, 182, 183
ラ	
ランダム分布	132
リ	
利己的集合	56
利己的集合効果 (selfish herd effect)	60
リーダー制	41, 45, 78, 80
リーダー・フォロアー関係 (leader-follower relationship)	78
リレー・レース効果 (relay-race effect)	53, 54, 55
隣接個体法 (nearest neighbour method)	118
ル	
roosting territory	109
レ	
lek システム	115
lek	115, 129, 142, 163
resident male	73
ロ	
ロジスチック曲線	156
ロジスチック式	156

アトリ科	113
アフリカスイギユウ	61, 62, 64, 79, 104, 126, 180
アマガエル	104
アマツバメ科	114
アミメアリ	6
アメリカカメレオン	70
アメリカシロヒトリ	52, 58
アメリカヒタキ科	113
アメリカムクドリ科	113
アメリカムシクイ科	113
アユ	9, 42, 102
アリゲーター	108, 164
アリジゴク	14, 100

アリ類51, 93, 100, 101
アワオトウ48

イ

イシガメ164
イスカ73
イタチ133
イトトンボ95
イトトンボ類91
イトヨ102
インドリ124

ウ

ウエノヒラタカゲロウ9
ウグイス科110
ウシ科61
ウシガエル104, 105
ウシレイヨウ62
ウズラ45
ウヅムシ45
ウニ46
ウマ科126

エ

エゾヤチネズミ123
エビ94
エリマキシギ115

オ

オオアリ78
オオカミ51, 56, 127, 128
オオギャラゴ64, 181
オオハナアブ93, 100
オオモンシロチョウ13, 48
オオレイヨウ56, 62
オットセイ130
オリビ61, 62, 183

カ

カイウサギ74
カエル類163
カケス118
カケス類117
家蚕24
カタクチイワン53, 54, 59, 162

カッコウ117, 118
カナヘビ105, 164
カナリア71
ガビアル164
カメムシ52
カメ類108
カモメ56, 60, 78
カラス科113
カワトンボ92
カワカマス54
ガン56, 78
カンガル一科61
カンムリカイツブリ110
ガン類70

キ

鯨脚類130
キツネ124
キツネガツオ53
キツネザル属128
キバシリ117
ギャラゴ181
キング・コブラ100
均翅亜目92
キンバラ科113

ク

クジャクチョウ93, 98
クスサン13, 47
クマ120
クモ類59, 95
グラントレイヨウ182
グレヴィシマウマ126
クロオジカ79, 126
クロコダイル107, 164
クロヤマアリ78, 100

ケ

ケープミツバチ6
ケラ95
原猿類181
原始腹足目91

コ

コイ科37

6 索引〔動物名〕

ゴイサギ	70
コウイカ	54
甲殻類	181
口脚類	92
コウモリ類	130
コウライキジ	70
コエゾイタチ	119
コオロギ	95
ゴカイ	101
ゴカイ類	91
コガラ	70, 72
コクマルガラス	72
ゴクラクチョウ	115
ゴジュウカラ科	113
コニシン	54
コビトレイヨウ類	61
コブアシヒメイエバエ	28
コマツグミ	117
ゴミムシダマシ	68, 106
コメツキガニ	35, 95
コモチトカゲ	164
サ	
サイダ	53
サギ類	116
サケ	104
サナエトンボ	91
サバクトビバッタ	27
サバンナヒヒ	80
サメ類	162
ザリガニ	68, 89
サンショウウオ	105
シ	
シオマネキ	95
ジガバチ科	98, 99
ジガバチモドキ	99
シカ類	125
シカレイヨウ	62
シジウカラ	49, 110, 111, 132, 133, 135
シジウカラ属	115
シジュウカラ科	113
シマアメンボ	90, 93, 110
シマウマ	127
シマヘビ	164

シャコ	101
ジャコウシ	56
ジャコ類	94
シャチ	51
ジャツカル	124
十脚目	92
ジュリョウイヌ	51, 52, 127, 128
ショウジョウトンボ	96
ショウドウツバメ	60
ショクガバエ科	100
食肉類	128
シリアゲアリ属	6
シロアリ類	92
シロサイ	126
シロテナガザル	124
真正ウシ群	6
ジンドウイカ	54

ス

スズメ	70, 115
スズメダイ科	103
スズメバチ	5
スッポン	164
スナガニ	34
スナガニ類	35, 92, 95

セ

セイウチ科	130
セキレイ科	113
セグロアシナガバチ	68
セミ	95

ソ

ゾウアザラシ	130
ゾウガメ	164
ソウゲンライチョウ	115
ソシオグラム	69
ソング・スパロー	110, 111, 112

タ

ダイゼン	117
タイマイ	164
タイランチョウ科	113
タカ	56
タテガミトカゲ	106

タテガミトカゲ科	107
タテハチョウ科	98
タナゴ類	102
タスキ	124
タマバエ科	27
多毛類	91
ダルマガエル	104
タラ	53
端脚目	92, 94

チ

チゴガニ	35
チャドクガ	48, 58
チャバネゴキブリ	13
直翅目	92

ツ

ツグミ	115
ツグミ科	113
ツグミ属	115
ツタノハ類	94
ツバメ	116
ツバメ科	114
ツマダチレイヨウ	183

テ

テナガザル	124
デミドフギョラゴ	181

ト

トウゴロイワシ類	54
等翅目	92
頭足類	54
トカゲ類	105, 106, 167, 168
トゲウオ類	102
トノサマガエル	89
トビトカゲ	164
トムソンレイヨウ	62
トンボ科	96
トンボ類	93, 95, 96

ナ

ナガツノレイヨウ	62
ナマズ	162
奈良シカ	130

ニ

ニオイネズミカンガルー	61
ニカメイガ	13, 48
ニシン	54, 59, 162
ニホンザル	41, 56, 64, 75, 80, 130, 180
ニホンジカ	75, 182
ニワトリ	40, 65, 69, 70, 73

ハ

ハイロアザラシ	130
ハイエナ	52, 56, 127
ハエトリグモ	92, 93
ハクセキレイ	174
ハクセンシオマネキ	35
ハコガメ	89, 90
ハンボソガラス	132
ハゼ	104
ハゼ類	102
パーチ	54
ハチドリ	117
ハツカネズミ	66, 73
ハト	55, 116
ハト科	113
ハナグマ	127
ハブ	164
ハムシ	52
ハムスター	119
ハヤ	54
ハヤブサ科	113
バラタナゴ	102
半翅目	92

ヒ

ヒキガエル	19
ビクターニア	79, 125, 127, 182
ヒツジ類	125
ヒバリ科	113
ヒメアメンボ	89
ヒメヒオドシ	93, 98
ヒラタコクヌストモドキ	46, 47

フ

不均翅亜目	93
フクロアリクイ	119

8 索引〔動物名〕

フクロウ	111
フクロウ科	113
ブナリア	45

へ

へビ類	108, 163
ベニザケ	161

ホ

ボウズハゼ	9
ホシウスバカゲロウ	14
ホシムクドリ	117
ホソヒラタアブ	93
ボト	64
ボラ	54

マ

膜翅目	93
膜翅類	98
マス	104
マツノキハバチ	48
マネキン	115
マネツグミ科	113
マメレイヨウ類	61

ミ

ミズレイヨウ	62, 129, 187
ミソサザイ	110
ミソサザイ科	113
ミツバチ	5
ミナミアオカメムシ	53
ミヤコドリ	111
ミヤマカワトンボ属	95

ム

ムクドリ	55, 56, 115
ムクドリ科	113

メ

メキシコカケス	118
メジナ	103
メジロ	71, 77
メダカ	66, 103

モ

モウコウマ	127
モズ科	113
モリバト	66, 71

ヤ

ヤギ亜科	61
野鶺	70
ヤマカガシ	164
ヤマトオサガニ	35
ヤマヒツジ類	79
ヤマレイヨウ類	62
ヤンマ科	91
ヤンマ類	93, 95

ユ

有蹄類	59, 182, 183
有尾類	105
ユキヒメドリ	70

ヨ

ヨコジマオオヒラタアブ	100
-------------	-----

ラ

ライオン	51, 116, 127
ライチョウ	116
ライチョウ科	113
ラクダ科	125, 182

リ

リス	119
リス類	120
鱗翅目	93

レ

霊長類	62, 65, 79, 128, 180, 184
レイヨウ類	61, 63, 123, 129, 139, 141, 142, 177, 180, 183
レンジャク科	113

ロ

ロビン	111, 112
ロリス科	64

ワ

ワシタカ科113

学名・英語名

A

Accipitridae113
Acmaea94
Adenota kob thomasi129
Aedes28
Aeshna interupta91
Aglais urticae93, 98
Ahlbergia98
Aland arvensis112
Alandidae113
Alburnus54
Anarete28
Anarete pritchardi27
Anax junius91
Anolis163, 168
Anolis carolinensis70, 164
Anolis lineatopus106
antelope61
Aphelocoma ultramarina118
Apis mellifica capensis6
Ardea herodias50
Argia apicalis91, 92, 95
Atherina54

B

Basiliscus vittatus167
Bathygobius soporator102
Beisa oryx62
Blattella germanica13
Bluemoon69
Bombycillidae113
Bombyx mori24
Bovidae61
Brachydiplacini97
Brontosaurs163
Bufo vulgaris19

ワラビ74
ワニ類109

C

Callorhinus130
Calopteryx95
Camponotus78
Canis lupus128
Caprinae61
Centris93, 99
C. crassipes99
C. decolorata99
C. dirrhoda99
C. faciata99
Centrocercus urophasianus116
Cephalophinae61
Ceratotherium simum126
Certhia familiaris brittanica117
Cervus elaphus79
Cervus nippon nippon75
Chamaeidae113
Chaobonus28
Chilo suppressalis13, 48
Cichilidae102
Clethrionomys rufocanus bedfordiae123
Clupea harengus54
Clupeonella delicatula caspia54
coati127
Coelomera cayennensis52
Colinus virginianus45
Columba palumbus66
Columbidae113
Corvidae113
Corvus corone132
Corvus monedula72
Crematogaster6
Cricetus cricetus119
Crocothemis servilia96
Crotophaga ani117
Culicoides28

<i>Cynomys ludovicianus</i>	73
D	
darter	102, 163
<i>Dendrodates galinboi</i>	104
<i>Dictylopora japonica</i>	13, 47
<i>Dideoides lata</i>	100
dinosaurs	164
E	
eland	62
<i>Engraulis encrasicolus</i>	54
eosuchians	164
<i>Epeorus uenoi</i>	9
<i>Epistrophe balteatus</i>	93
<i>Equus africanus</i>	126
<i>E. grevyi</i>	126
<i>E. hemionus</i>	127
<i>E. przewalskii</i>	127
<i>E. quagga</i>	127
<i>E. zebra</i>	127
<i>Erichthonius braziliensis</i>	92, 94
<i>Erithacus rebeculla</i>	110
<i>Esox lucius</i>	54
<i>Etheostoma blenniodes</i>	102
<i>E. caeruleum</i>	102
<i>E. flabellare</i>	103
<i>E. maculatum</i>	103
<i>Euplanaria dorotecephala</i>	45
<i>Euproctis pseudoconspersa</i>	48
European viper	108
<i>Eurycea bislineata</i>	105
F	
Falconidae	113
<i>Fannia scalaris</i>	28
<i>Favonius</i>	98
<i>Formica japonica</i>	78, 100
Fringillidae	113
G	
<i>Gadus morhua</i>	53
<i>Galago</i>	181
<i>Galago crassicaudatus</i>	64, 181
<i>G. demidovii</i>	181

<i>Galeichthys felis</i>	162
<i>Gallus gallus</i>	70
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	102
<i>Gazella granti</i>	182
<i>Gazella thomsoni</i>	62
<i>Gehyra</i>	163
<i>Gehyra variegata</i>	168
gemsbok	62
<i>Gerris lacustris</i>	89
<i>Girella punctate</i>	103
<i>Glenuroides japonicus</i>	14, 29
<i>Gonodactylus</i>	92
<i>Gonodactylus falcatus</i>	94
<i>Gonodactylus incipiens</i>	94
<i>Gopherus agassizi</i>	108
<i>Guira guira</i>	117

H

<i>Haemotopus ostralegus</i>	111
<i>Halichoerus grypus</i>	130
<i>Haptosquilla</i>	92
<i>Haptosquilla glyptocercus</i>	94
hartebeest	62
<i>Hemichromis fasciatus</i>	102
<i>Hemicordulia ogasawarensis</i>	96
<i>Hemidactylum scutatum</i>	105
<i>Heteronota binoei</i>	168
<i>Hyla regila</i>	104
<i>Hylobates lar</i>	124
<i>Hyphantia cunea</i>	52
<i>Hypsignathus monstrosus</i>	130
<i>Hypsiprymnodon moschatus</i>	61
<i>Hypsypops rubicunda</i>	103

I

Icteridae	113
<i>Iguana iguana</i>	164
<i>Ilyoplax pusilla</i>	35
<i>Inachis io</i>	93, 98

J

<i>Jasus lalandei</i>	92, 94
<i>Junco hyemalis</i>	70

K

<i>Kobus</i>	62
<i>Kobus defassa ugandae</i>	181
kudu	181

L

<i>Lacerta mularis</i>	105, 106, 167
<i>Lagopus scoticus</i>	111
Laniidae	113
<i>Lasius</i>	99
Lemur	178
<i>Leucania separata</i>	48
<i>Leuciscus</i>	54
Leucorrhiniini	97
<i>Libellula luctuosa</i>	98
Libellulidae	96
Libellulini	97
<i>Ligurotettix conquilleti</i>	92, 95
<i>Loligo vulgaris</i>	54
<i>Lottia</i>	94, 101
<i>Lottia gigantea</i>	91, 92
<i>Loxia curvirostra</i>	73
<i>Loxodonta africana</i>	79
<i>Luehdorfia</i>	98
<i>Lycyon</i>	127
<i>Lycyon pictus</i>	51, 64, 128
<i>Lygosoma laterale</i>	165, 166, 167

M

<i>Macaca fuscata</i>	75
<i>Macrophthalmus japonicus</i>	35
<i>Macropus parryi</i>	61, 74
<i>Manacus ritellinus ritellinus</i>	115
<i>Marmota</i>	74
<i>Marmota caligata</i>	74
<i>M. flaviventris</i>	74
<i>M. monax</i>	74
<i>M. olympus</i>	73, 74
<i>Megaspis zonata</i>	93, 100
<i>Melopsittacus undulatus</i>	71
<i>Melospiza melodia</i>	110, 111
<i>Menemerus confusus</i>	91, 92
<i>Metrocoris historis</i>	90, 93
Mimidae	113

<i>Mirounga</i>	130
<i>M. angustirostris</i>	130
<i>Motacilla alba yarrelli</i>	174
Motacillidae	113
<i>Mugil</i>	54
muskkrat-kangaroo	61
<i>Mus musculus</i>	66, 73
<i>Mustela nivalis</i>	119
<i>Myrmecobius fasciatur</i>	119

N

<i>Nasua narica</i>	127
<i>Neodiprion pratti banksianae</i>	48
Neotraginae	61
Neozephyrus	98
<i>Nereis caudata</i>	101
<i>N. diversicolor</i>	92
<i>N. pelagica</i>	92
<i>Nezara viridula</i>	53
<i>Nycticorax nycticorax</i>	70

O

<i>Odocoileus hemionus</i>	79, 126
<i>Oecophylla</i>	100
<i>Oecophylla longinoda</i>	6
Olympic marmot	73
<i>Onchorhynchus nerka</i>	161
<i>Onychogomphus forcipatus</i>	91
<i>Ophiophagus hamah</i>	108
<i>Orconectes viridis</i>	68
<i>Oreotragus oreotragus</i>	183
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	74
<i>Oryx beisa</i>	62
<i>O. gazella</i>	62
<i>Oryzias latipes</i>	66
<i>Ourebia ourebia</i>	62, 183
<i>Ovis</i>	79
<i>Oxybelus</i>	99

P

<i>Palamys sarda</i>	53
<i>Panthera leo</i>	127
<i>Papilio</i>	98
<i>Papio cynocephalus</i>	80
Paridae	113

12 索引〔動物名〕

Parulidae.....113
Parus115
Parus atricapillus.....70, 72
Parus major.....49, 110, 111, 133
Passerculus sandwichensis112
Passer montanus70, 115
Patella92, 94
pelycosaurs164
Perca fluviatilis54
Percina caprodes102
Perodicticus potto64
Phasianus colchicus70
Philanthus multimaculatus.....93, 98
Philomachus pugnax115
Phoxinus phoxinus.....37
Phyllochiurus52
Pieris brassicae.....13, 48
Pipridae115
Plathemis lydia98
Platynereis dumerilii.....92
Platypoecilus maculatus69
Plecoglossus altivelis.....9, 42, 103
Ploceidae113
Podiceps cristatus.....110
Polistes.....46, 68
Polistes fadwigae68
Polistes gallicus.....68, 69
Pollachius virens.....53
Polygona98
Prairie-dog73
Pristomyrmex.....99
Pristomyrmex pungens6
Procambarus penni.....89
P. bivittatus89
Procerodes wheatlandi45
Prostherapis panamensis.....104
P. trinitatis.....104
Protoxaea gloriosa93, 99

R

Rana brevipoda.....104
Rana catesheiana104
Rana clamitans104
Rana nigromaculata89
Redunca62

Rhodeus amarus.....102
Riparia riparia60

S

sage grouse.....116
Sauromalus obesus.....106, 163
Scaphiopus hammondi.....104
Sceloporus graciosus105
S. jarrovi106, 107
S. olivaceus105
Schistocerca gregaria27
Scopimera globosa35, 95
Sepia officinalis54
Serinus canarius71
Sicyopterus japonicus9
Sittidae113
Sphecius speciosus.....93, 98
Squatarola squatarola.....117
Streptopelia senegalensis.....55, 56
Strigidae113
Strix aluco.....111
Stuonella neglecta.....112
Sturnidae.....113
Sturnus cineraceus115
Sturnus vulgaris.....55, 117
Swordtail69
Symptevini97
Syncerus caffer62

T

Tamiasciurus120
T. douglasii.....120
T. hudsonicus120
Taurotragus62
Tenebrio molitor.....68, 106
Terrapene carolina90
Tetraonidae113
Thais94
thecodonts164
therapsids164
Tilapia macrocephala55
Tragelaphus imberbis181
Tribolium confusum46
Trithemini97
Troglodytidae113

<i>Troglodytes troglodytes</i>	110
<i>Tropidurus albemalensis</i>	105
<i>Trypoxylon</i>	99
Turdidae	113
<i>Turdus</i>	115
<i>Turdus migratorius</i>	117
<i>Tympanuchus cupido</i>	115
Tyrannidae.....	113

U

<i>Uca</i>	95
<i>Uca lactea</i>	35
<i>Ulocentra</i>	102
<i>Ursus americanus</i>	120
<i>Uta stansburiana</i>	105

〔人名〕

A

安達元彦.....	93, 151
<i>Alcock, J.</i>	93, 99, 142
<i>Allee, W. C.</i>	1, 2, 3, 10, 12, 37, 40, 45, 46, 51, 52, 58, 65, 71, 80, 85
<i>Allen, D. L.</i>	128, 152
<i>Altun, J. B. T.</i>	88, 142
<i>Alverdes, F.</i>	1, 3, 10, 40, 78, 80
<i>Anthony, A.</i>	73, 80
朝日 稔.....	3, 10
東 滋	147

B

<i>Baker, R. R.</i>	93, 98, 142
<i>Ballard, W. B., Jr.</i>	116, 142, 150
<i>Banks, E. M.</i>	70, 81
<i>Barash, D. P.</i>	74, 81
<i>Bartholomew, G. A.</i>	130, 142
<i>Bennett, M. A.</i>	66, 81
<i>Berry, K. H.</i>	106, 142
<i>Bick, G. H.</i>	91, 92, 95, 143
<i>Bick, J. C.</i>	91, 92, 95, 143
<i>Black, J. B.</i>	89, 143
<i>Blair, W. F.</i>	105, 143

V

<i>Vanessa</i>	98
<i>Vicugna vicugna</i>	79, 125
<i>Vipera</i>	108
Vireonidae	113

W

whiptail wallaby.....	61
wildebeest	62

X

<i>Xiphophorus helleri</i>	69
----------------------------------	----

Z

<i>Zosterops lateralis</i>	71
----------------------------------	----

<i>Boag, D. A.</i>	105, 106, 143, 167, 187
<i>Bovbjerg, R. V.</i>	68, 81
<i>Bowen, E. S.</i>	53, 81
<i>Braddock, J. C.</i>	69, 81
<i>Branch, G. M.</i>	94, 143
<i>Brattstrom, B. H.</i>	106, 108, 143, 164, 165, 187
<i>Breder, C. M.</i>	33, 36, 37, 42, 81
<i>Brian, M. V.</i>	93, 100, 143, 145
<i>Brode, W. E.</i>	104, 143
<i>Brooks, G. R. Jr.</i>	165, 167, 187
<i>Brown, J. L.</i>	49, 81, 117, 118, 143, 171, 187
<i>Brown, M. E.</i>	173, 188, 193
<i>Buechner, H. K.</i>	129, 130
<i>Burt, W. H.</i>	91, 143, 143
<i>Buskirk, W. H.</i>	170, 187
<i>Bustard, H. R.</i>	167, 187

C

<i>Calaby, J. H.</i>	119, 143
<i>Caldwell, R. L.</i>	101, 144
<i>Campanella</i>	91, 93, 98, 144
<i>Carpenter, R. R.</i>	105, 124, 144
<i>Cazier, M. A.</i>	93, 99, 144
<i>Chauvin, R.</i>	13, 37
<i>Chen, S. C.</i>	78, 81

14 索引〔人名〕

Chiang, H. C.27, 39
Clarke, T. S.103, 144
Cody, M. L.111, 112, 132, 152, 174, 175, 187
Cole, L. C.172, 176, 187
Collias, N. E.70, 71, 81
Connell, J. H.94, 144
Crane, J.95, 144
Crawley, L.14, 38
Crook, J. H.49, 60, 81, 132, 133, 144, 169,
 170, 171, 174, 185, 187

Cullen, J. M.53, 54, 85
Cushing, D. H.53, 81

D

Darling, F. F.79, 81, 125, 144
Dasman, R. F.79, 81, 118, 126, 144
Davis, D. E.117, 144, 174, 175, 187
Deegener, P.1, 2, 10, 40, 81
Dingle, H.95, 101, 144
Dole, J. W.104, 144
Downes, J. A.28, 37
Duellman, W. E.104, 145

E

Eisenberg, J. F.127, 147
Elton, C.153, 188
Emerson, A. E.5, 10, 80
Emlen, S. T.104, 145
Erlinge, S.119, 145
Espinas, A. V.2, 10
Estes, R. D.64, 81, 125, 128, 145, 182, 183, 188
Evans, K. E.91, 99, 101, 105, 145
Ewer, R. F.79, 82, 118, 119, 124, 126, 127,
 129, 130, 145

F

Fielder, D. R.94, 145
Fischel, W.78, 82
Franklin, W. L.182, 188
Frost, W. E.173, 188
Fryer, G.55, 82, 102, 145
 舟川忠司91, 92, 148

G

Geist, V.79, 82, 125, 145, 178, 188

Ghent, A. W.48, 82
Goddard, J.64, 81, 128, 145
 後藤 昭173, 190
 後藤金十郎98, 145
Graf, W.118, 119, 145
Grassé, P., P.3, 10
Greenberg, B.70, 82
Greer, A. E. Jr.107, 145

H

Hall, K. R. L.80, 82
Hamilton, W. D.56, 60, 82
 原田英司92, 145
Harden Jones, F. R.53, 81
Hartzler, J. E.70, 72, 82
 林 勝治147
Hediger, H.118, 145
Herdmann, G.68, 82
Herpin, R.101, 146
Heymer, A.93, 146
Higashi, K. (東 和敬)93, 96, 146
Hinde, R. A.110, 131, 132, 134, 146, 167
Hirth, H. F.167, 188
Hoel, P. G.130, 142
Holling, C. S.158, 188
 本田重義95
Hoogland, J. L.60, 82
Hopkins, B.18, 37
Horn, H. S.49, 82
 細谷純子49, 82
Howard, E.89, 108, 146
Howard, R. S.68, 82
Hughes, R. D.167, 187

I

Iles, T. D.55, 82, 102, 145
 今西錦司2, 3, 4, 5, 6, 7, 8,
 10, 12, 37, 40, 42, 46, 79, 82, 83, 124, 146, 188
 井上泰佑104
Ishii, S. (石井象二郎)13, 37
 伊谷純一郎3, 10, 56, 65, 75,
 79, 83, 124, 129, 146, 178, 180, 181, 182, 188
 伊藤正春3, 10
 伊藤嘉昭 (Ito, Y.)3, 10, 52, 67, 68, 71, 79,
 83, 104, 105, 109, 114, 115, 123, 135, 136, 137,

146, 159, 161, 163, 188, 189
 巖 俊一 (*Iwao, S.*) 21, 22, 38, 47, 48, 83
 岩田久二雄 10, 164, 188
 伊沢絃生 147

J

Jacobs, M. E. 93, 146
Jameson, D. L. 104, 146
Jarman, P. J. 61, 63, 64, 83, 125, 138,
 142, 144, 154, 177, 178, 180, 181, 183, 185, 188
Jenkins, D. W. 70, 78, 83
Joern, A. 95, 149

K

Kaiser, H. 91, 146
 梯 明秀 2, 10
Kalmus, H. 3, 11
 可児藤吉 89, 146
Kaufmann, J. H. 61, 83, 74, 128, 146,
 154, 178, 188
 河端政一 66, 70, 83, 146, 147, 148
 河合雅雄 74, 76, 83, 84, 129, 147
 川村俊蔵 75, 84, 125, 126, 147
 川那部浩哉 9, 11, 42, 84, 92, 103, 104, 147
Kennedy, J. S. 14, 38
Kikkawa, J. (橘川次郎) 71, 77, 84
 菊池泰二 89, 104, 147
King, C. M. 73, 120, 147
 桐谷圭治 (*Kiritani, K.*) 52, 53, 54, 84
Kleiber, M. 122, 147
Kleiman, D. G. 127, 147
Klingel, M. 126, 147
Kluijver, H. N. 135, 147
Knapton, R. W. 110, 111, 147
Koford, C. B. 79, 84, 125, 147, 182, 188
 小山重郎 28, 38
Krebs, J. R. 49, 50, 51, 84, 87, 104, 110, 111,
 132, 133, 147, 170, 188
Kuno, E. (久野英二) 47, 83
Kullmann, E. J. 59, 84
 黒田長久 (*Kuroda, N.*) 56, 84, 115, 119,
 137, 147, 148
Kuwabara, Y. (桑原保正) 13, 37

L

Lack, D. 55, 60, 84, 110, 132, 133, 137,
 148, 170, 171, 172, 175, 188, 189
Landau, H. G. 72, 84, 85
Le Boeuf, B. J. 130, 131, 148
Le Masne, G. 3, 11
Leuthold, W. 129, 148, 181, 189
Leyhausen, P. 118, 148
Lin, N. 93, 148
Lindeman, R. H. 153, 189
Linsley, E. G. 93, 144
Lloyd, M. 22, 38
Long, D. B. 38, 48, 85
Lorenz, K. 71, 85

M

MacArthur, R. H. 158, 159, 162, 189
Martof, B. S. 104, 148
Masure, R. 71, 85
 増山元三郎 15, 38
Mayr, E. 108, 148
McBride, G. 106, 148
McNab, B. K. 114, 122, 123, 148
Michener, C. D. 7, 11
Milne, A. (橘川次郎) 156, 157, 189
 三戸 博 17
Miura, T. (三浦泰蔵) 161, 189
 宮地伝三郎 103, 148
 宮下和喜 (*Miyashita, K.*) 52, 83, 173, 189
 水原洋城 147
 水野寿彦 91, 92, 148
Moffat, C. B. 88, 89, 148
Moore, N. W. 93, 148
Moore, P. G. 18, 38
 森 主一 108, 149
 森本尚武 13, 38, 47, 48, 85
 森下正明 (*Morisita, M.*) 8, 9, 11, 13, 14,
 16, 17, 18, 21, 22, 25, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 38,
 39, 42, 43, 44, 52, 66, 77, 85, 89, 93, 99, 100, 125,
 149, 153, 154, 155, 165, 167, 171, 172, 173, 189
Murphy, G. I. 172, 189
Murton, R. K. 49, 85

N

- 中尾舜一……………95, 149
Naylor, A. F.……………47, 85
Neill, S. R. St. J.……………53, 54, 89
Nice, M. M.……………108, 110, 116, 117, 149
Nikolsky, G. V.……………53, 54, 55, 59, 85, 161, 162, 189
Noble, G. K.……………69, 70, 82, 85, 88, 149

O

- Odum, E. P.*……………70, 85
Oesting, R.……………45, 85
Okubo, A. (大久保 明)……………27, 39
 奥井一満……………24, 25, 26, 39
 奥野良之助 *Okuno, R.*……………42, 86
Oliver, A.……………108, 149
 小野勇一 (*Ono, Y.*)……………34, 35, 39, 92, 95, 149
Orians, G. H.……………49, 118, 143, 175, 189
Orr, R. T.……………60, 86
Otto, D.……………95, 149
Owen-Smith, R. N.……………126, 149

P

- Pajunen, V. I.*……………92, 149
Pardi, L.……………68, 69, 86
Park, O.……………80
Park, T.……………40, 47, 80, 86
Patterson, R. G.……………108, 149
Pearson, P. G.……………104, 149
Pekham, D. J.……………99, 149
Pianka, E. R.……………168, 190
Pielou, E. C.……………18, 39
Pitcher, T. J.,……………37, 39
Pitelka, F. A.……………88, 117, 150
Powell, G. V. N.……………55, 86

R

- Radakov, D. V.*……………53, 86
Ralls, K.……………119, 150
Rand, A. S.……………150, 168, 199
Raw, A.……………93, 99, 100, 150
Recher, H. F.……………175, 190
Recher, J. A.……………175, 190
Robel, R. J.……………116, 142, 150

- Robbinson, H. B.*……………105, 150
Rogers, L. L.……………120, 150
Roth, H. D.……………129, 130, 143

S

- Sabine, W. S.*……………70, 86
 坂上昭一 (*Sakagami, S. F.*)……………3, 5, 7, 11, 93, 96, 150
Schjelderup-Ebbe, T.……………65, 70, 86
Schoemaker, H. H.……………71, 86
Schoener, T. W.……………112, 113, 114, 122, 123, 132, 150
Scott, J. W.……………116, 150
Sexton, O.……………105, 150
Sherman, P. W.……………60, 82
 渋谷寿夫……………3, 11
Siegfried, W. R.……………55, 56, 86
Simon, C. A.……………106, 107, 150
Sinclair, A. R. E.……………180, 190
Smith, C. C.……………120, 121, 122, 123, 150
Smith, S. L.……………86
Smith, W. J.……………73, 86
Smythe, N.……………128, 150
Spinage, C. A.……………181, 190
Stebbins, R. C.……………105, 150
Stickel, L. F.……………90, 150
Stimson, J.……………94, 150
 杉山幸丸……………95, 150

T

- Taber, R. D.*……………70, 79, 81, 118, 126, 144
 竹下 完……………147
 田中 亮 (*Tanaka, R.*)……………95, 123, 151
Tavolga, W. V.……………102, 151
 寺西 暢……………6, 11
Test, F. H.……………105, 151
Thompson, W. A.……………49, 86
Tinbergen, N.……………89, 102, 132, 135, 147, 151
Tinkle, D. W.……………105, 151, 164, 165, 166, 190
 徳田御稔……………163, 190
 豊島 弘……………93, 100, 151
 常木勝次……………92, 151

U

- Ubukata, H.*93, 150, 151
Uhrich, J.66, 73, 87
 梅棹忠夫19, 20, 21, 23, 24, 26, 39
Underhill, L. G.55, 86
 浦本昌紀173, 175, 190

V

- Vine, I.*57, 60, 87

W

- Waage, J. K.*93, 151
 和田一雄130, 152
Walker, E. P.130, 152
Waloff, Z.27, 39
Wheeler, W. M.4, 5, 11
Whitford, W. G.104, 152
Whitney, C. L.104, 152

- Wilder, J.*45, 80
Wiley, R. H.116, 152
Wilson, E. O.3, 6, 11, 51, 52, 56, 73, 79,
 87, 101, 115, 120, 127, 128, 130, 152, 159, 160,
 161, 162, 163, 164, 189, 190
Winn, H. E.102, 152
Wolf, L. L.93, 98, 144
Wolfe, D. H.128, 152
Wynne-Edwards, V. C.134, 152

Y

- 山口隆男95, 152
 山本護太郎161, 188, 190
Yasuno, M. (安野正之)93, 152
Yeaton, R. I.111, 112, 132, 152
 吉場健二146
 吉田 真95
 吉川公雄 (*Yoshikawa, K.*)3, 6, 11, 68, 69,
 87, 95

著者紹介

もり した まさ あき
森 下 正 明

昭和10年 京都大学農学部農林生物学科卒業

専門 動物生態学

現在 京都大学名誉教授 理学博士

著書 動物生態学（共著，朝倉書店）