

# 森下正文文庫 北九州市立自然史博物館

2498

## 棲息場所選択と環境の評価

### アリジゴクの棲息密度についての実験的研究 (I)

森 下 正 明

九州大学理学部 生物学教室

Habitat preference and evaluation of environment of an animal.

Experimental studies on the population density of an ant-lion,  
*Glenuroides japonicus* M'L. (I)

Masaaki MORISITA

Biological Institute, Faculty of Science, Kyushu University

Though many works on the experimental population of animals in the homogeneous environment have been published, little has been known how the preference of habitat by animals <sup>takes</sup> place in the heterogeneous environment with the change of population density. It is the main point of the present work to verify experimentally, whether or not there exists any functional relationship between habitat preference and population density.

When the population of an ant-lion, *Glenuroides japonicus* M'L., is kept in a sand box, the individuals show the tendency of making their pits with some distance one another (Fig 1, 2, Table 2). That is to say, there exists "minus interference" among the individuals of the ant-lion.

One, two or more individuals of the ant-lion were introduced into the experiment-box which contained fine sand in a half, and coarse sand in the other part (Fig. 3), and the number of individuals settled in each part were counted after their pit-formation.

From the data obtained, it is proved that the ant-lion has the strong tendency to prefer the fine sand to the coarse sand for pit-formation when the population density is low, but this tendency gradually falls with the increasing density until there settles almost equal number of individuals in the both sands. In other words, the probability that an individual settles in the fine sand is large at the low density, but it falls with increase of density (Table 3, 4, Fig. 5, 6).

In order to find out the functional relationship between the change of probability mentioned above and that of population density, a theory of "environmental density" has been put forward by the present author. For instance, if the probability that the first individual settles in the fine sand is larger than  $1/2$  while the second one settles in the same part with the probability  $1/2$ , we can consider that, for the habitat preference of the animal, the value of the fine sand having one individual in it is as same as that of the coarse sand which has no individual in it (Fig. 7). Thus we can replace the difference of the value of two habitats and also the values of habitats themselves by the population density. The above example is represented by the following:

$$E_B - E_A = 1$$

where  $E_A$  and  $E_B$  are the values of the fine and coarse sands expressed by the population density, and each is named the "environmental density" of the fine and coarse sand respectively by the author.

Assuming the probability settles an individual in the fine sand is

$$\frac{\text{Environmental density in the coarse sand } (E_B) + \text{Population density in the coarse sand}}{\text{Environmental density in the fine sand } (E_A) + E_B + \text{Population density in the fine sand} + \text{Population density in the coarse sand}}$$

the probability that  $x$  individuals settle in the fine sand when  $n + 1$  individuals are introduced into the experiment-box is calculated by the following formula,

$$P_x(n+1) = \left( \frac{E_A + x/s}{E_A + E_B + n/s} \right) P_x(n) + \left( 1 - \frac{E_A + (x-1)/s}{E_A + E_B + n/s} \right) P_{x-1}(n),$$

where  $s$  = area of the fine sand = area of the coarse sand (Fig. 8).

The frequency distribution of number of individuals in the experiment-box coincides well with the expected value by the above mentioned formula (Table 7). This high coincidence shows that the "theory of environmental density" is good enough to be applied to the habitat preference of the ant-lion, and that the theory may be used for the studies on the population density, not only of the ant-lion but also of some other animals.

### ま え が き

著者はさきにヒメアメンボ (*Gerris lacustris* L.) の野外集団の観察から、集団形成は先ず好適棲息場所からはじまり、その場所が高密度となるにおよんで他への個体の移動分散が盛に行なわれ密度の平衡が維持されるとともに、より条件の劣った場所の密度もその結果高められるにいたることをのべ、このようにして現われた好適棲息場所の密度の平衡状態は、閉じられたせまい容器の中での生れるものと死ぬものとの数の釣合の上に立ったぎりぎり一ぱいの密度の平衡状態とはちがって、密度の高さからいってもより低く、多分に融通性に富んだ、いわばより多く動物の心理的狀態に支配される平衡状態であろうということをものべた(森下, 1950)。しかしこれらの観察や推論が他の動物にもそのまま適用できるかどうかは、その時未だ明らかにされてはいなかった。以下にのべようとするのは、これらの問題の解釈のための実験的な一つの試みであるが、上記の問題と関連して従来「好適棲息場所」「条件の劣った場所」などのあいまいな表現しかできなかったそれぞれの棲息場所の価値を、量的に評価するための著者の新しい考えをともにのべることにする。特に最後の問題は、一般には異質的な環境を相互に比較するための共通の尺度の問題であり、そのような方法が一般的に可能となれば、生態学のみならず心理学や感覚生理学などの分野にも、新しい道を開拓することになるであろうと考えられる。著者の実験結果は今の所ではこの方法の可能性を示唆するにすぎないが、このような方面の開拓にいさゝかでも寄与することができれば幸いである。

### 材料及び方法

実験動物としてはホシウスバカゲロウ (*Glenuroides japonicus* M'L.)<sup>1)</sup> 幼虫、体長主として8~12 mm 程度のもを用いた。これらは数回にわたり比叡山釈迦堂ならびにその附近小堂の軒下及び縁下に営巢中のものを採集し、いくつかの箱 (35cm×45cm) に土砂をいれて飼育し、必要に応じて実験容器に入れた。飼育中は努めて1日1回クロヤマアリ (*Formica fusca japonica* Motschulsky) 1頭、又はトビイロケアリ (*Lasius*

1) 馬場金太郎氏の同定による。本種の形態習性については馬場 (1934) 参照。

*niger* L.) 2~3 頭をそれぞれ各個体の食物として与えるようにした<sup>2)</sup>。ただし餌の採集上その他の事情により 2~3 日給食できない場合もあった。<sup>3)</sup>

飼育及び実験に用いた土砂<sup>4)</sup>は次の5種類である (Table 1)<sup>5)</sup>。

Table 1. Mechanical analysis of soils used in the experiment

Name of soils	Loamy soil	Arkose sand				
	I	II	III	IV	V	
Diameter						
mm mm	%	%	%	%	%	
2.0-1.0	13.9	24.1	66.2	0.0	0.0	
1.0-0.5	37.5	57.0	33.8	32.7	28.2	
0.5-0.25	46.8	17.8	0.0	63.4	70.6	
0.25>	1.9	1.1	0.0	3.9	1.2	

大体 20~29°C, 9月はじめより10月半ばまでの間では大体 17~26°C であった。

左表のうち I は主として実験前の飼育に用い、実験には II, III, IV, V の石英砂を用いた。どの砂をどのように用いたかについては、それぞれの実験の説明の際にのべる。

実験は京都市郊外の著者の自宅で行い、期間は6月のおわりより10月半ばにわたった。但し本篇における主要な実験は大体9月はじめより10月半ばにわたる間のものである。実験はすべて室温において行なったが、その温度範囲は6月終りより8月終りにかけては

## 個体間の干渉

### 1. 干渉の仕方とその結果

アリジゴクの多くの個体を、同一容器の中に入れた場合に、相互間にどのような交渉が起るか。今適当な厚さに砂をしいた容器の中央にこれらの個体を置くと、少時間の後これらはすべて砂中にもぐり、後向けに移動してやがてそれぞれの場所に営巣をはじめ<sup>6)</sup>。移動の際、しばしば1個体の通った溝を他の個体を通る場合が見られるが、後者が前者に追いつき衝突すれば、前者の大腮で後者ははさまれ、急に砂上にはね上って他の方向に逃れるのが普通である。たとい通る道はちがっても衝突が起れば多く衝突者が攻撃される。被攻撃者が巧みに逃れることができなければ、攻撃者の食物となるが、衝突頻度が大きくない限り、そのような場合はむしろ少ない。移動個体が他の個体の巣の縁まで来れば、斜面をそのまま下ることなく、方向を転じて巣の外縁に沿って他に移動する場合が普通であるが、時として巣の中心まで直進して巣の持主に攻撃されることもある。しかしこの際でも急に体を上方に反転させて逃れることが多い。しかし何れにせよ、アリジゴクの営巣場所は他の個体の存在によって影響をうけ、いくつかの巣がすでに存在する場合には、新しい個体はそれらの巣の間にのこされた場所をえらんで営巣しようとする傾向を生ずる。この結果の1例は Fig 1 に示すとおりであって、これは6月25日採集のアリジゴクを 35×46cmの箱(底に砂 II を 2cm の厚さにしきつめたもの)の中央に30頭かためて入れ、2日間放置した後、つくられた巣の位置を図示したものであって、図中の円の大きさはそれぞれ巣の大きさに比例してある。いまこ

2) アリジゴクはそれぞれ、これら容器の中でも営巣したから、それぞれの巣の中に蟻を投入することによって、容易に各個体に給食することができた。但し営巣せず土中にもぐったままの個体は食物に当たらない。

3) もとの棲息場所の状況から考えると、自然において得られる食物量は、あるいはもつと少ないのではないかとも思われる。桶谷 (1932) によれば、オオウスバカゲロウ及びウスバカゲロウの大形幼虫は、砂中では絶食状態でも夏期においてそれぞれ平均73日(前者)、及び90日(後者)生存した。

4) すべて風乾状態のもの。

5) 土壌分析は西京大学農学部森田教授の御厚意による。

6) これらの移動及び営巣活動は昼間においても見られるが、最も盛に行われるのは夜間である。この実験の場合のように散光下では移動方向は一定しない (Doflein, 1916 参照)。なお本篇で巣と称するものは、アリジゴクのつくる周知のすり鉢形の穴である。便宜上巣とよぶことにした。

頻

の箱を図のように36の区割に分け、各区割に巣の中心が見出される態度を表示すると Table 2 a のとおりで、もし巣の分布が at random であるならば、近似的に Poisson 分布<sup>7)</sup>をなすはずであるにかかわらず、実測値と計算値とのくいちがいは明らかに有意である。<sup>8)</sup> これは1区割1巣の

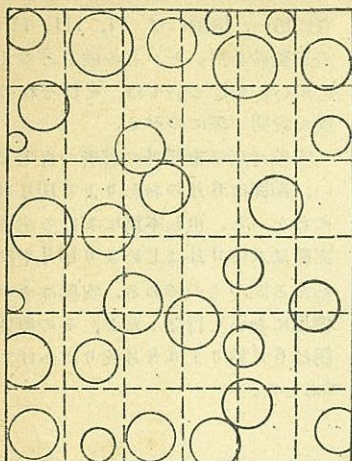


Fig. 1. Distribution of pits in the box (35×46cm).

Table 2. Frequency distribution of unit areas in which 0, 1, 2, ... pits have been found. The box used (36×45cm) has been divided into 36 unit areas.

Number of pits	a		b	
	Frequency of unit areas	Poisson distribution	Frequency of unit areas	Poisson distribution
0	9	16.1	3	9.0
1	25	13.0	18	12.5
2	2	5.2	13	8.7
3 and more	0	1.7	2	5.9
Total	36	36.0	36	36.1

頻度が, at random の場合よりはるかに多いたため各巣の間には互いに離れようとする傾向のあることを示している。標本分散  $s^2$  を計算して各区割の巣数平均値  $\bar{x}$  と比較してみてもこの点は同じで、もしも巣の分布が Poisson 分布をなしていれば

$$s^2/\bar{x} = 1$$

となるはずであるが、実際は  $\bar{x} = 0.8056$  に対し  $s^2 = 0.2678$  で、その比は 0.332 となっている。8月15日箱の中の虫をとり出し新たに60頭を入れ2日後に調べた巣の分布でも、やはり同様の分布の一樣化の傾向が見られる (Table 2b)。<sup>9)</sup> この時の  $s^2/\bar{x}$  の値は 0.375 である。要するにこれらの現象はアリジゴク個体相互間の反潑性の存在を物語るものであって、梅棹 (1949) の用語を用いればアリジゴクの個体間にはマイナスの干渉があるといえることができる。

## 2. 棲息密度と干渉

個体間の干渉の程度は棲息密度の如何によってまた異なるであろう。Table 2 のアリジゴクは a では8月15日まで b では8月30日まで、そのまま放置されたが、<sup>10)</sup> この個体群の中では共食いや新個体の人工的補充<sup>11)</sup>による個体数の変化とともに、移動個体による巣の破壊と分布の攪乱が行われ、巣の数もたえず変化していた。このような巣の数と  $s^2/\bar{x}$  の値の関係を図示すると Fig. 2 のとおりとなった。Fig. 2 の各点は必ずしも相互に独立ではない点に問題はあがあるが、一応この図

7) 厳密に言えば二項分布としての取扱いをすべきであるが、 $P=36$ ,  $N=29$  という値からみれば、Poisson 分布として扱っても著しい誤差はないと思われる。なお  $N=29$  と最初に入れた  $N=30$  より少なくなっているのは砂中にひそんでこの時までには営巣しなかった個体が1個体あったためである。

8) 試みに両者のくいちがいがもっと小さくなるような分布、たとえば右表をつくって理論区割数との適合度を検定してみても  $Px^2 < 0.05$  でなおくいちがいが認められる。(自由度=1)

9) Table 2 b の巣の数が合計50になっているのは、共食いによる斃死7、砂中にもぐったままの個体3あったためである。なおこのような一樣化の傾向の分布を森下 (1950, p.86) は分散分布と呼んだ。

10) 8月30日に再び個体の入れ替え(新らしく80頭を入れる)を行い、9月5日まで放置。

11) 補充は6月28日1頭、7月2日10頭、7月4日3頭。

個数	区割数
0	12
1	19
2	5
3	0
以上	

から判断して巣の数が20程度までに減少してもまだ個体間の干渉は消えないと考えてもよいであろう。巣の数20の場合、巣をつくる個体1個体当りの平均面積は  $80.5 \text{ cm}^2$  である。この面積の大小と、個体間の干渉の程度の大小との関係はこれだけの資料からではまだ明らかでないが、<sup>12)</sup> その関係の仕方は恐らく砂の性質によって異なるであらうとともに、後述の如く箱の大きさそのもの（たとい密度は同じでも）のちがいによってもまた異なるであろう。

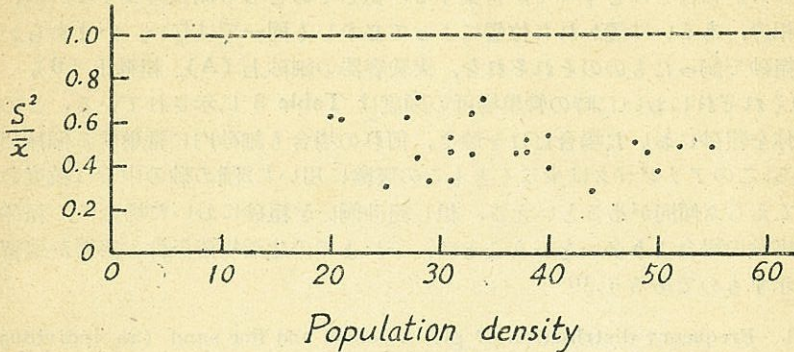


Fig. 2. Relation between the population density and the value of  $s^2/\bar{x}$

棲息場所選択と棲息密度

1. 実験方法

10.6×8.3×3.4 cm の折箱に砂 III, 及び砂 V を Fig. 3 に示すように半分づつ 2cm の深さに入れたものを実験容器とした(砂 III 及び砂 V の間の境界には壁をつくらず、アリジゴクは何れにでも自由に移動できる。以下砂 III を「粗砂」、砂 V を「細砂」と名づける。<sup>13)</sup> このような容器を18個つくり、Fig. 4 のような排列で棚にならべた。なお別に

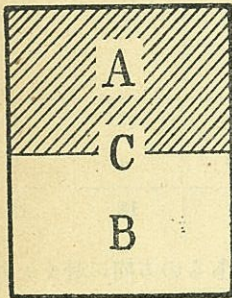


Fig. 3. Experiment-box (10.6×8.3×3. cm)

- A.....Fine sand (Sand III)
- B.....Coarse sand (Sand V)

The terms, fine sand and coarse sand, are used only to express the relative fineness of sand III and V (see Table I).

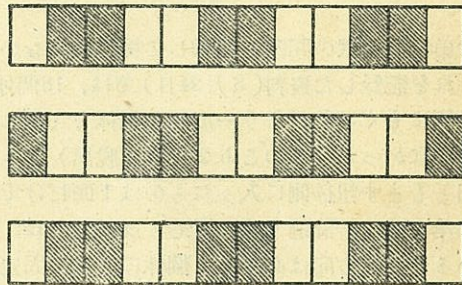


Fig. 4. Arrangement of the experiment-boxes

12) 常識的には個体数が増し、1個体当りの面積が減少するにつれ、干渉の度は大きくなるであろうと考えられる。しかし棲息密度がある程度以上に達すると巣の大きさの減少や、待伏せ個体(後述)の増加などの方面に干渉の影響があらわれ、 $s^2/\bar{x}$  の値の低下は抑制される。すなわち分布の一樣化への進行を妨げる緩衝作用が存在するといえるようである。(この点についての詳細は第2報以下にのべる予定。) この箱においては大体個体数35(1個体当り平均  $46\text{cm}^2$ ) 以上の場合は、総面積に対する孔の面積合計の割合 35~40% ほど一定となる傾向が見られた。

13) この名称は、単に相対的な細粗によって、一応両者を区別しただけであって、土壌学で用いられている分類基準によるものではない。

20×20 cm, あるいはそれよりやゝ大きな数個の容器に, 粗砂(砂 III), 及び細砂(砂 IV)<sup>14)</sup>を別々に入れ, 実験前の飼育に用いた. なお特別のこわりをつけた場合以外は, 実験容器には 2 mm 目の金網をかぶせアリジゴクの脱出を防いだ.

## 2. 営巣場所の選択

実験容器にアリジゴクを1頭ずつ入れると, 多くは1晩おそくとも2晩を経過すれば, 細砂もしくは粗砂のどちらかにほとんどすべてが営巣する. 但しそのどちら側に営巣するかは, 実験前に飼育された砂の相違, あるいは置かれた位置によって必ずしも同一ではない. いまあらかじめ細砂で飼ったもの, 粗砂で飼ったもののそれぞれを, 実験容器の細砂上(A), 粗砂上(B), 及び両者の境界(C)<sup>15)</sup>のそれぞれにおいた時の営巣場所の頻度は Table 3 に示されている. この表によれば, 粗砂飼いの個体を粗砂においた場合だけを除き, 何れの場合も細砂内に営巣する個体が圧倒的である.<sup>16)</sup> すなわち, このアリジゴクは少なくともこの実験に用いた2種の砂の中では粒度の小さい方を営巣場所としてえらぶ傾向があるといえる. 但し粗砂飼いを粗砂においた場合に, 粗砂内に営巣する個体が他の実験の場合より多いということは, それまでの生活場所条件の影響が残留していることを明らかに示すものであろう.<sup>17)</sup>

Table 3. Frequency distribution of pit in coarse and fine sand (an individual has been introduced into each experiment box)

The part where the individual has been introduced (see Fig. 3)	Individual kept in the fine sand before the experiment.			Individual kept in the coarse sand before the experiment.			
	A	C		B	A	C	B
		i	ii				
The part of pit-formation							
A (Fine-sand)	18	17	12	17	18	17	9
B (Coarse sand)	0	1	2	1	0	1	9
Total	18	32		18	18	18	18

なお営巣場所選択の問題と関連して境界線におかれた個体が先ずどちらの方向に赴くかの問題がある. これを記録した資料(8月24日)では, 18個体のうち15個体が先ず細砂の方向にもぐり, 3個体が粗砂側にもぐった. もう一度同じ個体で(但し箱をかえて)試みた結果も16個体(この場合は網蓋を用いなかったのでのこり2個体は脱出)のうち13個体が細砂側に3個体は粗砂側に入った.<sup>18)</sup> 但し2回ともまず粗砂側に入ったものは1頭だけであった. 境界線からの移動に際しての最初の回転方向は第1回は時計廻り6に対して反対廻り12, 第2回は時計まわり12に対して反対廻り4. これからみると回転方向は必ずしも個体によって固定せず, えらんだ砂の方向に向って左右何れにで

14) 砂 V を用いるべき所であるが, 材料不足のため代りに用いた. 粒度がわずかに異なる以外は, 砂 V との間に特別の相違はない.

15) 境界におく場合は, 体軸を境界線に一致させておいた.

16) 何れの場合も有意水準 0.01 として, 細砂に入る確率 $\frac{1}{2}$ とは見なされない.

17) 細砂飼いを粗砂においた場合の 17(細):1(粗)とのくいちがいは, 0.01 以下の危険率を以て有意である.

18) 境界線へおく場合に, 細砂側を右側にするか左側にするかは at random に行った. おいた結果は体の右側(進行方向に対しては左側)が細砂にあった場合は, 第1回10, 第2回3, 反対は第1回8, 第2回13. この結果からみると第2回目のおき方には, 無意識ながら細砂を左にしようとする多少の傾きがあったようである.

も曲るものと見てよい。なお粗砂に先ず入ったとしても、更に方向をかえて細砂側に入るものもとより、一度細砂に入って後も移動して粗砂側に出、再び細砂に入るものもあるが、これについては後に再びのべることにする。要するにアリジゴクが粗砂側より細砂側に多く営巣するのは、細砂側を選択する結果であって、単に進行あるいは回転方向の右旋性、左旋性によって偶然的に定められているのではないといえる。

### 3. 2 個体を入れた場合

Table 4 には細砂飼い個体を境界 (Fig. 2 C) に入れ営巣させた箱 (Table 3) に更に 1 匹を追加した場合 (Table 4, Treatment 2), 及び全然新しく 2 個体 (細砂飼い) を境界におき営巣させた場合 (Table 4, Treatment 1) の結果が掲げている。

Table 4. Frequency distribution of pits in coarse and fine sand (two individuals have been introduced into each experiment-box)

Distribution	Frequency			Binominal distribution ( $P=29/32$ )
	Treatment 1	Treatment 2	Total	
{fine sand 2 individuals coarse sand 0 individuals	7	6	13	26.3
{fine sand 1 individuals coarse sand 1 individuals	11	8	19	5.4
{fine sand 0 individuals coarse sand 2 individuals	0	0	0	0.3
Total	18	14	32	32

$$P_x^2 < 0.0001$$

Treatment 1: Two Individuals have been introduced at the same time.

Treatment 2: One Individual has been introduced after the pitformation by another.

Treatment 1 と 2 とで結果にちがいがあるとは認められないから一まとめにすると、さきの 1 個体ずつの場合にほとんどすべてが細砂に赴いたのに対して、この場合は半数以上の場合に 2 個体中の 1 個体が粗砂側に出ている。1 個体の場合の細砂側への営巣率 29/32 を  $p$  とおいて、二項分布の確率を求め、これによって偶然として起る理論頻度を計算して比較してみても (Table 4) 両者は問題なくちがっている。すなわち 2 個体の場合は 1 個体の場合よりもはるかに細砂側へ入りにくくなっている訳であって、明らかに細砂側の密度の高まりにもとづいて、一部のものは営巣場所としての条件の劣る粗砂側への営巣を余儀なくさせられたことを示している。このような現象は著者がヒメアメンボの野外集団においてもすでに認めたところである。<sup>19)</sup>

### 4. 棲息密度を高めて行った場合

Table 4 の Treatment 2 の容器に更に 2~3 日毎に 1 個体ずつアリジゴクを追加して、密度を高め得る限界及び 2 種類の砂のそれぞれに何頭ずつ着くかを調べてみた。これだけの時間的間隔をおけば、多くの個体は営巣したが棲息密度が増加するに従い砂中にひそんだまゝのもの、あるいは直接法<sup>20)</sup>による小さいくぼみを砂につくただけで待伏せするもの、あるいはくぼみをつくら

19) 森下, 1950, p. 59

20) アリジゴクの営巣法には回転法 (circuitous method) と直接法 (direct method) とが見られる、前者は周知のとおり後向きの螺旋運動を行いながら砂粒をはね上げ孔をつくって行く方法であり、後者は一地点にもぐったまゝ体は動かさず、頭の運動だけでくぼみをつくる方法である (Wheeler, 1930)。直接法でつくった穴を回転法によって拡大する場合もある (Turner, 1915)。営巣性のアリジゴクでありながら時として全然穴つくりを省略する例も報告されている (Krausse, 1915)。本実験に用いたホシウスバカゲロウは、高密度においてはこのすべての場合がみられ、しかもはじめに全然穴をつくらず待伏せしていた個体が、直接法で凹みをつくりはじめることもある。

す開いた大皿だけのぞかして待伏せ姿勢をとるものなどの数もました。これらは前述した通り大箱内で多数飼育した時にも見られた現象で、密度効果の一つのあらわれとすることができが、こゝでは一応これら全部をまとめた合計個体数だけを問題にすることにしよう。

個体数をまして行った場合の密度効果の一つのあらわれとして、共食いによる斃死者数の増加が見られる。その数は密度の高まりに応じて増加し、その結果は、新しい個体を毎回加えるにかかわらず、容器内の個体数はさして増加しないという現象をひき起す。たゞし斃死者の出方は容器によって必ずしも同一ではないから、ある回における各容器内の個体数には相互の間に若干のちがいが見られる。いま、第  $n$  回目に新個体を加えることによってその中の個体数が  $N_1$  となった容器の数を  $f_1$ 、個体数が  $N_2$  となった容器の数を  $f_2, \dots$  等とし、それ以後第  $n+1$  回目に新個体を加える直前までにおける個体数  $N_1$  の全容器を通じての斃死者数を  $d_1$ 、 $N_2$  の容器の斃死者数を  $d_2, \dots$  等とすれば、第  $n$  回における個体数  $N_1$  の容器の死亡率は  $d_1/(f_1 N_1)$ 、 $N_2$  の容器の死亡率は  $d_2/(f_2 N_2)$ 、 $\dots$  等となる。生き残り個体と新個体との合計が  $N_1, N_2, \dots$  等になるという場合は、第  $n$  回だけでなく、第  $n+1$  回、第  $n+2$  回、 $\dots$  等の場合にも起り得るが、それぞれの場合についてのそれらの死亡率は同様にして計算することができる。いま、個体数  $N_1$  の容器だけについて考えるとし、その

$$\begin{aligned} \text{第 } n \text{ 回の時の死亡率} &= m_n \\ \text{第 } n+1 \text{ 回の時の死亡率} &= m_{n+1} \\ &\dots\dots\dots \\ \text{第 } n+k \text{ 回の時の死亡率} &= m_{n+k} \end{aligned}$$

とすれば、個体数  $N_1$  の容器の平均死亡率  $u_1$  は、

$$u_1 = \frac{m_n + m_{n+1} + \dots + m_{n+k}}{k + 1}$$

として求められる。<sup>21)</sup> 平均生存率 ( $v_1$ ) は、

$$v_1 = 1 - u_1$$

同様にして個体数  $N_2, N_3, \dots$  等の場合の平均死亡率  $u_2, u_3, \dots$ 、平均生存率  $v_2, v_3, \dots$  等も計算し得る。なお個体数  $N_1, N_2, \dots$  等の場合の平均生残数は  $N_1 v_1, N_2 v_2, \dots$  等として与えられる。このような方法によって各個体数の下での、平均死亡率、平均生存率、平均生残数を計算した結果は Table 5 のとおりとなった。

Table 5. Death-rate, survival-rate and mean survivals.

この平均生残数を図示したものが Fig. 5 の全生残数曲線であるが、個体数の増加につれ生残数は一定の最高限界に近づいて行くことが、この図から察知される。

さて、容器の中に生き残った 1, 2, 3,  $\dots$  の個体数のアリジゴクが、細砂側と粗砂側とにどのように分れていたかは Table 7 に表示した。<sup>22)</sup> いま、それら生き残り個体数が 1, 2, 3,  $\dots$  である場合の細砂

Initial population	Death-rate	Survival-rate	Mean survivals
1	0	1.000	1.00
2	0	1.000	2.00
3	0	1.000	3.00
4	0.036	0.964	3.86
5	0.017	0.983	4.92
6	0.088	0.912	5.47
7	0.097	0.903	6.32
8	0.167	0.833	6.66

側、粗砂側の平均個体数を計算した結果は Fig. 5 に示されている。この図によれば両者の個体数

21) 但し  $f_1$  の値が 1 又は 2 の場合は、誤差が大きくなるおそれがあるので  $u_1$  の計算には用いないことにした。 $f_2, f_3, \dots$  等の場合も同様。

22) これらが二項分布に適合しないことは、Table 4 の場合と同じである。



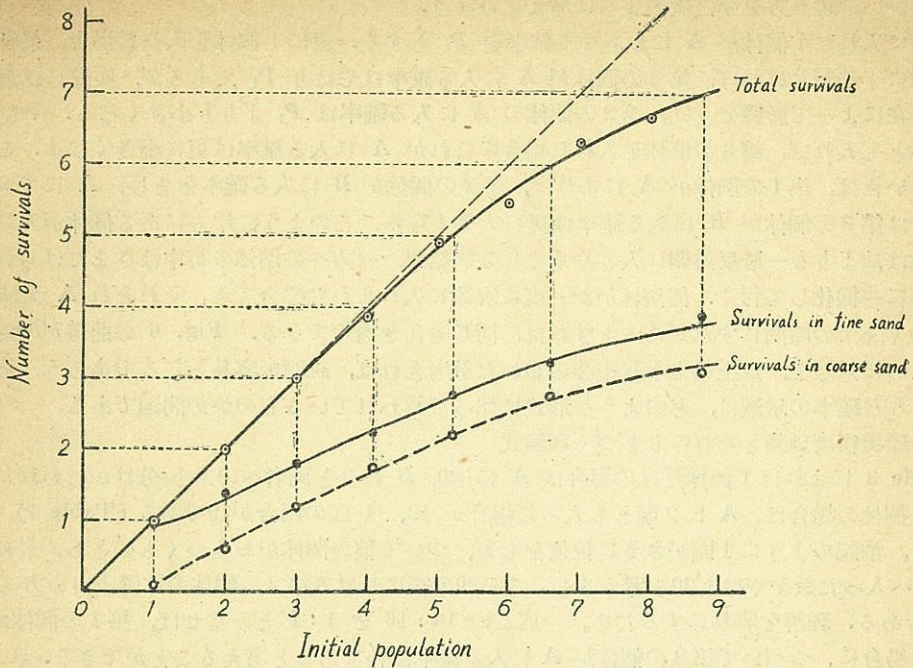


Fig. 5. Relation between initial population and number of survivors

はほぼ一定の差を以て上昇しており、やがてそれぞれの側で一定の最高限界に達するであろうことが、曲線の形から推察される。

こゝで問題になるのは、両者の曲線がこのように平行して上昇している点である。もし粗砂側への殖民が細砂側の飽和の結果にもとづくものとすれば、粗砂側の密度上昇は、細砂側の密度がもっと高くなってから行われてよいように思われる。この点についての考察は後章にゆずるが、この図からでも直ちに云い得ることは、箱全体の密度が高まるにつれ、細砂側、粗砂側の個体数の比は次第に1に近づくという点である。全個体数に対する細砂側個体数の百分率は Fig 6 に示すように、密度の高くなるのに、したがって双曲線的に50%に漸近する。すなわち1つのごときとされた空間内では、低密度では一等地に多くの個体が集合するが、高密度ではその分布が一等地二等地を問わず、次第に一樣化して行く状態が示されている。それではこの現象がいかなる機構にもとづいて起るかが、次に問題となるであろう。

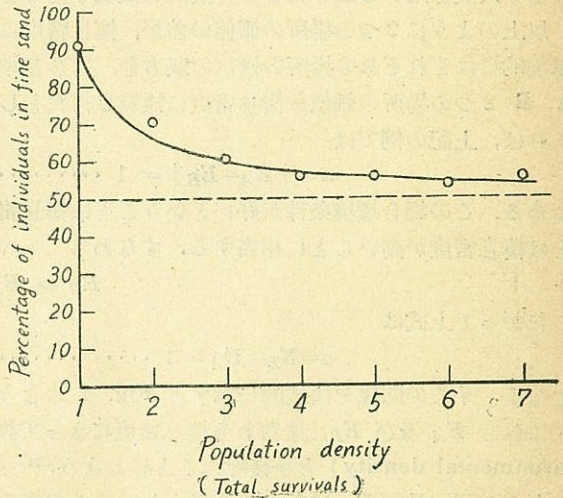


Fig. 6. Percentage of mean number of individuals in fine sand

### 環境密度

#### 1. 棲息密度と分布確率

前章でのべたことは、要するに容器に入られた個体数が多くなれば死亡率が高まるとともに、また細砂側（以下 A とする）と、粗砂側（以下 B とする）への入る割合も入れられた個体数によってちがってくるということであった。後

者のちがいの起り方を今、次のように考えてみよう。

最初に入れた1個体が A におちつく確率を  $P_1$  とする。更に1個体を入れた場合、最初の個体との間に干渉がなければ、第2の個体が A に入る確率はやはり  $P_1$  であるが、実際には最初の個体の存在によって影響をうけ、第2の個体の A に入る確率は  $P_1$  よりも小さくなる。今もし A に2個体とも入れば、第3の個体を入れた場合にこれが A に入る確率は更に小さくなる。このことを逆にいえば、第1の個体が A にあれば、第2の個体が B に入る確率をまし、A にて2個体ある場合は第3の個体が B に入る確率は更に大きくなる。このように片方にある個体が入れば、次の個体は前よりも一層反対側に入りやすくなる<sup>23)</sup>結果、一方への個体の集中はさまたげられ、分布は次第に一様化して行く。何個体かが一度に容器に入れられた場合でも、それぞれ A 又は B におちつくまでの時間にずれがあるとすれば、同じ考えを適用できる。Fig. 6 の曲線が50%線に漸近するのに対して、以上のような干渉のしかたを考えれば、説明が容易となるであろう。それではそのような確率の増減は、どのような形式に従って行われているものかが問題である。

2. 環境密度理論とそれにもとづく理論式

Table 3 によれば1個体だけの場合は A に 29, B に 3 と両者へのふり分けが行われた。しかるに2個体の場合は、A に2頭とも入った場合が 13, 1頭の場合が19である (Table 4)。2個体の場合、前記のように1頭がさきに位置をしめ、ついで他の個体がおちつくものとし、最初の個体の A へ入った数をやはり29と考えると、この29の箱における第2の個体の位置の占め方は A13, B16 である。理解を容易にするため、一応この 13:16 を 1:1 とみなせば、第1の個体が A に入った場合に、つづいて第2の個体が A に入る確率は $\frac{1}{2}$ であると考えることができる。A と B との面積は同じであるから、A に入る確率が $\frac{1}{2}$ であるということは、アリジゴクにとって A, B というちがった性質の場所が、今や場所選択の行動に対して全く同じ価値をもつにいたったことを示している。もう少しわしくいえば、はじめ B よりも相対的に好適な場所であった A は、その中に1頭が座を占めることによって環境条件が悪化し、丁度 B の場所の悪さと釣り合う程度の悪さにまでその条件は変化したと考えられる。してみると場所 B の悪さは場所 A の悪さに棲息密度1頭が加わった~~だけ~~の悪さであるといえる。このことは異質的な二つの場所の価値の差を、棲息密度なる尺度を用いることによって量的に表現し得るということを示すものである。

以上のように2つの場所の価値の差が、棲息密度によって量的に表現できるならば、少なくとも原理的にはそれぞれの場所の価値の双方を、同じ基準によって量に換算し得るはずである。今もし A, B 2つの場所の価値を棲息密度に換算し得たとし、それらの値を  $E_A$  及び  $E_B$ , その差を  $a$  とすれば、上記の例では

$$a = |E_A - E_B| = 1 \dots\dots\dots(5.1)$$

である。この場合環境条件が好いということは棲息密度が低いことに相当し、条件が悪いということは棲息密度が高いことに相当する。すなわち

$$E_B > E_A$$

したがって上式は

$$a = E_B - E_A = 1 \dots\dots\dots(5.2)$$

となる。今この関係を模式的に示すと Fig. 7 のようになる。

これら  $E_A$  及び  $E_B$ , すなわち棲息密度によって換算せられた環境の価値を「環境密度」(Environmental density) と今後呼ぶことにしよう。<sup>24)</sup> 上例では理解の便のため  $E_B - E_A = 1$  の場合を考えたと、 $E_B - E_A$  は任意の実数としてもこの考え方は成立し得る。

23) これとは逆に片方に個体が入ることによって、次の個体が同じ側に入る確率を増す分布型の1つとしては周知の負の二項分布型がある。

24) この場合環境密度の値が大きいことは環境の「悪い」ことを意味する。

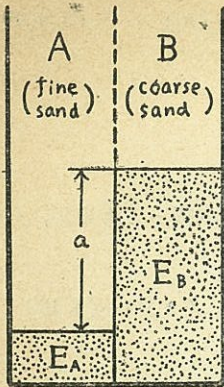


Fig. 7. Value of habitat A (fine sand) and B (coarse sand) represented by environmental density (\$E\_A\$ and \$E\_B\$)

さて、上の考え方によれば、場所 A に最初の個体が入る確率が場所 B に入る確率よりも高いということは、\$E\_A\$ が \$E\_B\$ よりも小さいということであった。今、A 及び B へ入る率はそれぞれ \$E\_A\$ 及び \$E\_B\$ の高さに逆比例するものと仮定すれば、最初の個体が A に入る確率 \$P\_1(1)\$ は

$$P_1(1) = \frac{E_B}{E_A + E_B} \dots\dots\dots(5.3)$$

A に入らない確率 (すなわち B に入る確率) は

$$P_0(1) = \frac{E_A}{E_A + E_B} \dots\dots\dots(5.4)$$

いま、最初の個体が A に入ったとすれば、A における密度は環境密度 \$E\_A\$ + 棲息密度 \$1 = E\_A + 1 \dots\dots\dots(5.5)\$

このように両者を加算できるのは、もちろん環境密度がもともと棲息密度を基準として測定された量であるからである。

さて、第 2 の個体の A 又は B への入り方も、最初と同じく、両者の密度 (この場合は環境密度 + 棲息密度) の高さに逆比例すると考える。すると第 2 の個体が A に入る確率は

$$\frac{E_B}{E_A + 1 + E_B} \quad ^{25)}$$

第 2 の個体が B に入る確率は

$$\frac{E_A + 1}{E_A + 1 + E_B}$$

もし最初の個体が B に入ったとすれば、第 2 の個体が A に入る確率は

$$\frac{E_B + 1}{E_A + 1 + E_B}$$

第 2 の個体が B に入る確率は

$$\frac{E_A}{E_A + 1 + E_B}$$

但し最初の個体が A に入る確率は \$P\_1(1)\$ であるから、2 個体とも A に入る確率は

$$P_2(2) = P_1(1) \frac{E_B}{E_A + E_B + 1} = \frac{E_B^2}{(E_A + E_B)(E_A + E_B + 1)} \dots\dots\dots(5.6)$$

1 個体は A へ、1 個体は B へ入る確率は

$$P_1(2) = P_1(1) \frac{E_A + 1}{E_A + E_B + 1} + P_0(1) \frac{E_B + 1}{E_A + E_B + 1} \\ = \frac{2 \cdot E_A E_B + E_A + E_B}{(E_A + E_B)(E_A + E_B + 1)} \dots\dots\dots(5.7)$$

2 個体とも B へ入る確率は

$$P_0(2) = P_0(1) \frac{E_A}{E_A + E_B + 1} = \frac{E_A^2}{(E_A + E_B)(E_A + E_B + 1)} \dots\dots\dots(5.8)$$

今、\$n\$ 個体を入れた場合 A の側における密度が \$E\_A + x\$ (\$x=0, 1, 2, \dots, n\$) である確率を \$P\_x(n)\$ とすれば \$(n+1)\$ 個体の場合の確率は

25) \$E\_B - E\_A = 1\$ の場合はこの確率は \$\frac{E\_B}{2E\_B}\$ すなわち \$1/2\$.

$$P_x(n+1) = \left( \frac{E_A + x}{E_A + E_B + n} \right) P_x(n) + \left( 1 - \frac{E_A + x - 1}{E_A + E_B + n} \right) P_{x-1}(n) \dots \dots (5.9)^{26}$$

$$\text{但し } P_1(1) = \frac{E_B}{E_A + E_B}$$

$$P_0(1) = \frac{E_A}{E_A + E_B}$$

によって与えられる。たゞこの式ではA, B の面積をそれぞれ1として取扱つてあるが、一般的に面積を  $S$  としても取扱いは同じである。面積  $S$  の場合には式は

$$P_x(n+1) = \left( \frac{E_A + x/s}{E_A + E_B + n/s} \right) P_x(n) + \left( 1 - \frac{E_A + (x-1)/s}{E_A + E_B + n/s} \right) P_{x-1}(n) \dots \dots (5.10)$$

となる。

(5.9) 又は (5.10) 式によつて計算される個体の A, B への種々の振り分け方の理論頻度と、実際に現われた実験結果とを比較することによつて、上記の環境密度理論の正否を判定できるであらう。

3. 環境密度の値の決定

(5.9) 式による確率計算のためには、まず  $E_A, E_B$  の値を決定しなければならない。そのためには

$$\begin{cases} E_B - E_A = a \\ E_B/E_A = b \end{cases}$$

とした時の  $a, b$  が与えられればよい。

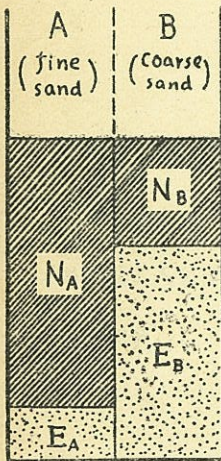


Fig. 8. Schematic representation of the "theory of environmental density".  
 $E_A$  and  $E_B$  ... Environmental density  
 $N_A$  and  $N_B$  ... Population density  
 A newly introduced individual settles in A-part with the probability,  
 $\frac{E_B + N_B}{E_A + N_A + E_B + N_B}$

さて  $a$  の値としてさきに仮に1とおいたけれども、これは少し大まかすぎる値であつてもう少し正確な値の計算が必要である。今、容器の中を順次増して行つた場合、はじめは環境密度の低い  $E_A$  側に個体が入る確率は  $E_B$  側より大きいので、A 側の個体数 ( $N_A$  とする) は B 側の個体数 ( $N_B$  とする) よりも速やかに増加し、やがて

$$E_A + N_A = E_B + N_B \dots \dots (5.10)$$

の状態に近づくであろう (Fig. 8)。この状態に達した後は、新しい個体の A 又は B へ入る確率はほぼ  $1/2$  となる。この式より直ちに

$$E_B - E_A = N_A - N_B = a$$

として  $a$  を決定することができるであらう。

すでにのべた Fig. 5 の  $N_A$  及び  $N_B$  の値がほぼ平行して上昇しているのはこの理論からいへば (5.10) 式の状態に早くから達しているためであると考えることができる。したがつて、この平行している部分の  $N_A$  及び  $N_B$  より  $a$  を求めることができる。Table 6 は Table 7 の資料より計算されたそれぞれの個体数の場合の  $N_A, N_B$ , 及び  $N_A - N_B$  であるが、このうち個体数3より6の間の  $N_A - N_B$  の平均値は 0.529 である (個体数 1, 2 の場合は  $N_A + E_A = N_B + E_B$  の状態に達していないおそれがあるため、また個体数 7 の場合は頻度数が少いため計算よりはぶく)。すなわち

26) この分布型は、著者の知るかぎりでは未だ取り上げられたことのないものである。一般型はまだ得られていない。

Table 6. Calculation of ( $N_A-N_B$ )

Total number of individuals	$N_A$ Mean density in fine sand	$N_B$ Mean density in coarse sand	$N_A-N_B$
1	0.906	0.094	0.812
2	1.406	0.594	0.812
3	1.812	1.188	0.624
4	2.232	1.768	0.464
5	2.785	2.215	0.570
6	3.228	2.772	0.456
7	3.899	3.101	0.798

$a = 0.529$

$b$  すなわち  $E_B/E_A$  は、個体数 1 の場合 A, B のそれぞれの側への個体の入る確率の比になるから

$b = f_A/f_B$

但し  $f_A=A$  に個体の入った頻度  $f_B=B$  に個体の入った頻度として与えられる。すなわち

$b=29/3=9.667$

上記の  $a$  及びこの  $b$  の 値より

$E_A$  及び  $E_B$  を計算すると

$E_A = 0.061$

$E_B = 0.590$

を得る。計算の便宜上  $E_A=0.06$ ,  $E_B=0.59$  を以て、この場合における細砂及び粗砂の環境密度の値としよう。<sup>27)</sup>

4. 理論式による理論頻度と実測頻度との比較

上記のように  $E_A=0.06$ ,  $E_B=0.59$  として環境密度の値が定まると、(5.9) 式によってそれぞれの個体数における A, B への分布確率が計算できる。いま、その確率及びそれより計算された分布の理論頻度と実測頻度との比較を Table 7 に示す。この表によって明らかのように、理論頻度と実測頻度の一致の程度は個体数 6 の場合<sup>28)</sup> にやゝ乱れている以外は甚だ良好である。すなわち環境密度理論及びそれより導かれた理論式は、実際の動物の分布に対して充分適用し得ることを示している。Fig. 5 の細砂側、粗砂側それぞれの平均密度曲線は、Table 7 の確率の値より計算したものであり、Fig. 6 の曲線も同様である。これらはいずれも実測点とよく合致していると認められる。

考 察

1. 環境密度理論の意義とその応用

環境密度理論にもとづく理論式を、実際の動物分布に適用した場合、上記のように両者がよく一致することは、少なくともある動物においては、棲息場所選択の機構の一面がこの理論に合致していることを示すとともに、更に環境の価値の測定をもこの方法によって行い得る場合のあることを示している。

いま種々条件を異にする棲息場所を相互に比較し、それぞれの環境密度を測定し得たとするならば、それら環境密度  $E_A, E_B, E_C, \dots$  等によって質的に異なった場所的条件の差異を、すべて同じ基準によって量的に表現し得ることになる。さらにそれら場所相互の位置的關係が知られなければ、動物の個体数増加に伴って、それぞれの場所の密度が、どのように高まって行くかをあらかじめ計算することも至難ではないであろう。このような事柄が実際に行い得るようになれば、われわれは野外の動物分布、あるいは集団形成の問題などを取り扱うに際しても、極めて多くの便宜を得ることができよう。たゞし本篇でのべた著者の実験空間は、たゞえ実験容器内における異質環境相互の間での動物の移動は許されたにせよ、容器全体としてはやはり閉ざされたせまい

27)  $a$  の計算の場合個体数 7 の場合も加え、頻度によって重みをつけて平均値を求め、これと上記の  $b$  とで  $E_A, E_B$  を計算すると  $E_A=0.064$ ,  $E_B=0.620$ 。この値を用いて計算しても著しいちがいはない。

28) 個体数 6 の場合の (細砂側 1 : 粗砂側 5) の分布の理論頻度 0.1 に対して実測 2 は多すぎるが、この 2 例とも粗砂側に営巢にいたらない個体は 3 を含んでいて、細砂側への移動の可能性を示していた。

Table 7. Frequency distribution of individuals settled in fine sand and its expected value calculated by the formula,

$$P_x(n+1) = \left( \frac{E_A + x}{E_A + E_B + n} \right) P_x(n) + \left( 1 - \frac{E_A + x - 1}{E_A + E_B + n} \right) P_{x-1}(n)$$

which is derived from the "theory of environmental density"

$E_A$  (Environmental density in fine sand) = 0.06

$E_B$  (Environmental density in coarse sand) = 0.59

Total number of individuals	Number of individuals in fine sand	Frequency			Probability and expected value	
		Treatment 1	Treatment 2	Total	Probability	Expected value
1	1	17	12	29	0.9077	29.0
	0	1	2	3	0.0923	3.0
2	2	7	6	13	0.3246	10.4
	1	11	8	19	0.6720	21.5
	0	0	0	0	0.0034	0.1
3	3	1	0	1	0.0723	2.3
	2	12	12	24	0.6555	21.0
	1	4	3	7	0.2721	8.7
	0	0	0	0	0.0001	0.0
4	4	0	0	0	0.0117	0.3
	3	5	5	10	0.3461	10.4
	2	7	10	17	0.5631	16.9
	1	2	1	3	0.0791	2.4
	0	0	0	0	0.0000	0.0
5	5	—	0	0	0.0015	0.0
	4	—	4	4	0.1285	3.7
	3	—	15	15	0.5414	15.7
	2	—	10	10	0.3106	9.0
	1	—	0	0	0.0180	0.5
	0	—	0	0	0.0000	0.0
6	6	—	0	0	0.0002	0.0
	5	—	2	2	0.0375	0.8
	4	—	9	9	0.3405	7.5
	3	—	5	5	0.4905	10.8
	2	—	4	4	0.1279	2.8
	1	—	2	2	0.0034	0.1
	0	—	0	0	0.0000	0.0
7	7	—	0	0	0.0000	0.0
	6	—	0	0	0.0092	0.1
	5	—	3	3	0.1611	1.6
	4	—	4	4	0.4725	4.7
	3	—	2	2	0.3142	3.1
	2	—	1	1	0.0425	0.4
	1	—	0	0	0.0005	0.0
0	—	0	0	0.0000	0.00	

Treatment 1. Individuals have been introduced at the same time.

Treatment 2. Individuals have been introduced one by one.

空間であったから、その結果を野外に適用しようとするには、そのまゝでは不適當な多くの面が存在すると思われる。たとえば空間の大きさ自身は、場所的條件の構成要素の一つとして参与するものであるから、同じ砂で測定された環境密度でも、容器の小さい場合と大きい場合、あるいは全然行動を妨げる障壁のない場合とでは、その値は當然異なるものと考えられる。<sup>29)</sup> したがってそのような値の変化の状態が明らかにされるまでは、せまい容器の實驗結果をそのまゝ野外に適用するわけにはゆかないであろう。

このように環境密度によって測定された棲息場所その他一般に環境の値は、もはや動物から切り離され独立に存在する環境の値ではなくて、動物自身にとっての行動上の価値を示す環境の値である。この点において、これは「温度何度」あるいは「砂の粒度いくら」などの所謂環境條件の測定値とは全然性質を異にし、むしろ種々の所謂環境條件が動物にとってどのように受けとられたかを総合的に示す値であると考えることができる。いゝかえるならば、こゝに測定された環境の値は、その動物を通じての環境の値であり、その環境のもつ動物にとっての価値の大きさを自らの行動によって示した所の、いわば動物自身の行った評価の結果ともいえるものである。<sup>30)</sup>

環境密度自身がこのような性質のものである以上、一定場所の環境密度といつてもその値は動物のその時その時の状態によって必ずしも一定ではないであろうことは當然考えられる。温度湿度の変化にとまなう動物の生理的変化にしたがつてそれは変化するであろうとともに、食物に対する要求やその他の内部状態の変化に応じた相違をまたそれは示すであろう。したがって環境密度による棲息場所の価値の正しい比較は、その動物の平均状態、もしくはある一定の状態などを基準にとることによって行い得るものであろう。

しかしこのように動物の状態如何によって環境密度の値が異なるものとするれば、これらの値を測定することによって逆に動物のその時の状態を知ることも可能となるであろう。これが実際に行い得ることになれば、感覚生理学や動物心理学の立場からも興味ある道が拓かれることになるであろうと思われる。

2. 他の分布型を示す動物の場合

本篇で材料としたアリジゴクは、個体相互の間にマイナスの干渉が存在し、しかもその干渉の仕方は (5.9) 式あるいは (5.10) 次による分布型として示される仕方であった。もしもこの型式とは異なった分布型を示す動物の場合には、環境密度の考え方は全然適用できないかどうか問題である。この点については著者は未だ充分な検討を行ってないが、たとへ他の分布型でも、この考え方を適用して差支えない場合のあることは確かである。たとえばプラスの干渉を示す動物において Polya-Eggenberger 型の分布をなす場合がそれであつて、今もしアリジゴクの場合と同様一容器内の A, B 兩部分の環境密度をそれぞれ  $E_A, E_B$  とすれば、Polya-Eggenberger 型においては最初の個体が A 側に入る確率  $P_1(1)$  は (5.3) 式の代りに

$$P_1(1) = \frac{E_A}{E_A + E_B} \dots\dots\dots(6.1)$$

として与えられ、2 個体とも A に入る確率  $P_2(2)$  は (5.6) 式の代りに

$$P_2(2) = \frac{E_A^2(E_A + 1)}{(E_A + E_B)(E_A + E_B + 1)} \dots\dots\dots(6.2)$$

29) 著者の他の實驗では、自由に行動できる場合の環境密度は、閉鎖空間における場合よりも明らかに低くなることが示されている。このような空間の大きさの相違に伴う環境密度の値の相違から逆に動物の必要とする最小空間を決定することも可能であろう。

30) 主体と環境との關係をこのように統一的に取上げることの必要性は、最近種々の立場から論じられている。たとえば中尾 (1950), 梅棹 (1950 a), 大川 (1950) など参照。

として与えられる。同様に一般に容器内に入れられた個体のうち  $x$  個体が A 側に入る確率は (5.9) 式の代りに

$$P_x(n) = \binom{n}{x} \frac{E_A(E_A+1)(E_A+2)\cdots(E_A+x-1)E_B(E_B+1)(E_B+2)\cdots(E_B+n-x-1)}{E_C(E_C+1)(E_C+2)\cdots(E_C+n-1)} \dots (6.3)$$

但し  $E_C = E_A + E_B$

A の面積 = B の面積 = 1

として与えられる。<sup>31)</sup>

すなわち (5.9) 式の場合と同様、若干の実測値から  $E_A$ ,  $E_B$  が求められたならば、分布確率は計算できる。但しこのようなプラスの干渉のある場合は、環境密度の値の大きい方が小さい方よりもより好適な環境を示すことになる。<sup>32)</sup>

なお (5.9) 式や (6.3) 式のような加算性をもたない他の分布型に対して環境密度の考え方を適用し得る余地が全然ないかどうかについては、今暫く検討を重ねた上で改めて述べることにしたい。

おわりにたえず御指導と激励とを与えて下さっている宮地伝三郎教授、土壤分析をお願いした西京大学森田教授、アリジゴクの同定をお願いした馬場金太郎氏、および著者のために計算の1部をひきうけて頂いた辻英夫氏に対して厚く御礼を申上げる。

#### 文 献

1. 馬場金太郎, 1934: アリジゴク研究第二報, 自然研究, 第3巻, 6~9頁
2. DOFFLEIN, FR., 1916: Der Ameisenlöwe. Jena.
3. KRAUSSE, A. H., 1915: Beiträge zur Biologie von *Myrmelon europaeus* M'Lachl. Arch. Naturg. Berlin A. 81, Heft 7. S. 125~128.
4. 森下正明, 1950: ヒメアメンボの棲息密度と移動. 京大理学部動物学教室大津臨湖実験所生理生態学業績第65号.
5. 中尾佐助, 1950: 集団遺伝学, 生物の集団と環境. 41~52.
6. 大川信明, 1950: 動物の行動環境概念の変遷 (予報). 生物の集団と環境. 72~75頁.
7. 桶谷勇策, 1932: 蟻地獄飢餓実験. 自然研究. 第1号, 36~37頁.
8. TURNER, C. H., 1915: Notes on the behavior of the ant-lion with emphasis on the feeding activities and letisimulation. Biol. Bull. Vol. 29, pp. 277~307.
9. 梅棹忠夫, 1949 個体間の社会的干渉. 生物科学, 第1巻, 第1号. 19~29頁.
10. —, 1950a: 生態学的諸概念の再編成. 生物の集団と環境. 78~91頁.
11. —, 1950 b: 生物社会関係の量的表現 (I). 生物科学. 第2巻. 第4号. 179~185頁.
12. —, 1951: 生物社会関係の量的表現 (II) 生物科学. 第3巻. 第1号. 33~41頁.
13. WHEELER, W. M., 1930: Demons of the dust. New York.

31) この場合の  $E_A$ ,  $E_B$  は Pölya-Eggenberger 型において最初考えられた袋の中の赤玉, 黒玉の最初の個数に相当する。

32) いうまでもなく (5.9), (5.10) 式や (6.3) 式において,  $E_A = E_B$  とおくことによって, 等質環境にも環境密度の考え方を導入することができる。なお梅棹 (1950 b, 1951) の場合のように A, B の面積の異なる場合にももちろんこの理論は適用できるが, その適用方法については他の稿でのべることにする。