

〈講 座〉

個体群生態学入門

田 村 正 人¹⁾

An Introduction to Population Ecology

Masato TAMURA

1. 個体群とは

互いに生殖可能な同一種の集まりを「個体群 (population)」という。Population は、人間の場合には「人口」と訳され、遺伝学の分野では「集団」と訳されることが通例である。個体群は、必ずしも群れをなしている必要はない。動物の種類によって、また成長の時期によって群れていたたり、いなかったり、さまざまである。

また、複数の個体群が互いに弱い相互作用をもって結びついていて、双方に個体の行き来があり遺伝子の交流が行われる個体群の集団を「メタ個体群 (metapopulation)」という。この場合、個々の個体群は局所個体群と呼ばれる。一方、動物社会学 (animal sociology) も個体群生態学 (population ecology) と同様に同一種の集まりを対象とするが、個体群生態学では個体数を第一に考慮するのに対して、動物社会学では個体間の関係を重視すると言ってよい。

Population という語は、people を意味するラテン語の populus から派生した語で、具体的な意味と抽象的な意味との二様に用いられるが、ここでは、「ある限られた空間にすみ、多少ともまとまりを有する 1 種類の生物の個体の集合」を指すことにする。

2. 個体群の空間分布 (静的個体群)

1) 分布型

動物の分布 (distribution) には、地理的分布 (geographical distribution) と生態的分布 (ecological distribution) とがあり、生態的分布を分布型 (distribution pattern) ともいい、分布

様式の一形態とみなされる。

分布の集中度を表現する最も簡単な指数は、平均値に対するバリエーション (標準偏差の 2 乗) の比である。各サンプルの値を x 、サンプル数を n とすると、平均値 $\bar{x} = \sum x/n$ 、バリエーション (S^2) は次式で与えられる。

$$S^2 = \sigma^2 = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}$$

標準偏差 (σ) の 2 乗すなわちバリエーションが平均値 (m) に等しければポアソン分布 (ランダム分布) である、という統計学上の性質 (理論) にもとづいて次のように分けられる。

$S^2/\bar{x} = 1$ ……ランダム分布

$S^2/\bar{x} < 1$ ……一様分布 (排列分布)

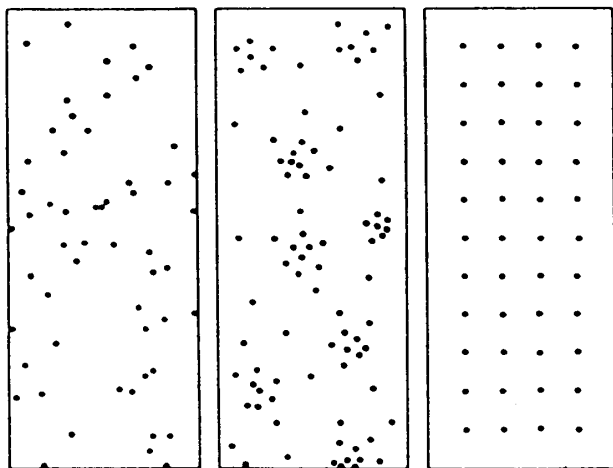
$S^2/\bar{x} > 1$ ……集中分布

一様分布 (regular distribution) は排列分布 (spaced distribution) ともいい、個体間のさけあいによってもたらされ、集中分布 (clustered distribution) は個体間のひきつけあいによって起こる分布型で、多くの種で認められる。また、ランダム分布 (random distribution) は、集中分布でも一様分布でもない分布型である。したがって、ひきつけあいもさけあいもない (図 1)。

2) 集中度の判定

ところが、 S^2/\bar{x} の値は \bar{x} の影響をうけ、同じくらの集中度でも平均値が異なると、ランダム分布か集中分布かを知るには役立っても、集中分布をする個体群どうしを比べて、どちらがより集中しているかを知るには適さないので、これを

¹⁾ 東京農業大学



ランダム分布 集中分布 一様分布

図1 空間分布の基本様式

克服するためには、Morisita (1959) の $I\delta$ (アイデルタ) 示数または Lloyd (1967) の平均こみあい度がよい。

$I\delta$ 示数 (Morisita's index) は次式で表わされる。ただし、 n はサンプル数、 N は総個体数をあらわす。

$$I\delta = \frac{\sum_{i=0}^n x_i (x_i - 1)}{N(N-1)}$$

また、平均こみあい度 (mean crowding, \hat{m}) は次式で示される。ただし、 x_i は第 i 番目の方形区にいる個体数、 n は方形区数をあらわす。

$$\hat{m} = \frac{\sum_{i=1}^n x_i (x_i - 1)}{\sum_{i=1}^n x_i} = \frac{\sum_{i=1}^n x_i^2}{\sum_{i=1}^n x_i} - 1$$

こみあい度は、1 方形区内の個体数が1のときは $x_i (x_i - 1) = 0$ 、2のときは2、3のときは6、4のときは12となり、いわゆる「密度」とは異なる概念である。

また、Iwao (1968) は平均こみあい度 (\hat{m}) と平均値 (m) のあいだに次のような直線関係があることを発見した。

$$\hat{m} = \alpha + \beta m$$

ただし m は平均値、 α は \hat{m} 軸における切片、 β は直線の角度をあらわす。

$\hat{m}/m = 1$ はランダム分布であり、 < 1 は一様分

布 (排列分布)、 > 1 は集中分布である。そして $I\delta$ では $\alpha > 0$ のとき平均値の影響をうけるのに対し、 \hat{m}/m はいかなるときも平均値の影響をうけない。

3. 個体群の成長 (動的個体群)

個体群の成長率は、個体数の増加率を、その増加に要した時間 (t) で割ることにより表わされる。すなわち、

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} \dots \dots \dots (1)$$

となる。ここで、 N は個体群の最初の個体数、 Δ は変化率、 t は時間を表わしている。したがって、 ΔN は個体群における個体数変化を示しており、 Δt はこの変化に要する時間である。

もし個体群に移動による個体数の増減がない場合、個体群の大きさを増すためには、子孫をつくる必要がある。そこで、この場合には、ある瞬間の出生率 (natality) と、同時に生じている死亡率 (mortality) の差を測ることにより、個体数増加を表わすことができる。このときには、(1)式の ΔN 、 Δt は、それぞれ dN 、 dt となり、瞬間的変化量を示している。したがって、個体数増加率は、

$$\frac{dN}{dt} \text{ となる。}$$

個体数増加率は、出生率 (B) から死亡率 (D) を引くことにより示され、(1)式は次のようになる。

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D \dots \dots \dots (2)$$

ところが、 B や D は、個体群サイズ (N) に依存しており、 N の関数であるから、次のように書ける。

$$B = bN, D = dN$$

そこで、個体数増加についての(2)式は、

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = bN - dN \dots \dots \dots (3)$$

となり、さらにまとめると、

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = (b - d) N \dots \dots \dots (4)$$

となる。実際には、 $(b - d)$ はふつう内的自然増

加率 (intrinsic rate of increase) を表わす定数 r で置き換えられ, (4)式は,

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN \dots\dots\dots(5)$$

となる。瞬間な表現としては, 次式が用いられる。

$$\frac{dN}{dt} = rN \dots\dots\dots(6)$$

この式はJ字型の個体群成長を示す。個体数を対数でとると直線になり, r は直線の傾きを表わす。

個体群の最大限の指数的な成長能力を, 繁殖能力 (biotic potential) といい, 空間に制限のない最適環境下で成長する個体群の特性である。しかしながら, 繁殖能力は理論的な成長率を示すだけで, 実際には, 環境抵抗 (environmental resistance) が働いて, 出生率を減少させたり, 死亡率を増加させたりしているのである。

環境抵抗によって与えられる個体群成長の限界は K で表わされる。この定数を前述の成長率の式に組み込むと, 簡単なロジスティックモデルが得られる。

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N}{K} \right) \dots\dots\dots(7)$$

このように, 環境抵抗によって繁殖能力は抑えられ, J字型の成長曲線は停止し, 個体数は一定に保たれるのである。

K の値はふつう, 食物供給量, もしくは空間などの収容力 (carring capacity) によって決まる (図2)。

4. 個体群動態

1) 個体数変動型

①潜伏型 (latent type)

個体数は世代ごとにほとんど変化を示さず, いつも低い密度を保っている。多くの昆虫はこれに属する。

②突発型 (temporary type)

通常は低い密度を保っているが, ある世代に突然に驚くほど高い密度に達する場合。

③常発型 (permanent type)

常に高い密度を保っていて, ほとんど世代ごとに変化の認められない場合。

④間欠的大発生 (intermittent)

潜伏期から大発生の頂点 (culmination) に達するまでに長い年月を要するものを間欠 (歇) 的大発生といい, 最低と最高との差が1000~10万倍にも達する。

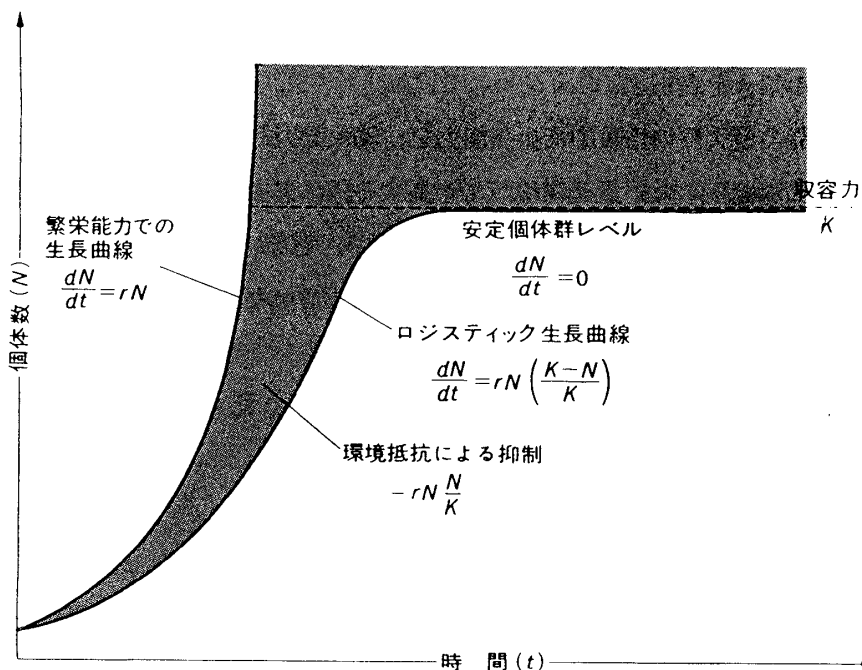


図2 繁殖能力, ロジスティック成長曲線, 環境抵抗の間の理論的關係

⑤漸進大発生 (gradation)

潜伏期から大発生の頂点に達するまでに数世代を要し、また頂点から密度が下降して再び潜伏期に達するまでにも数世代を経過するものを漸進(ぜんしん)大発生という。個体群の上昇期を漸進大発生の進行期 (progradation), 減少期を漸進大発生の後退期 (retrogradation) と呼んでいる。

⑥周期的変動 (Cyclic fluctuation)

統計学的手法 (コレログラム分析) によって有意な周期性が認められる変動型である。

⑦間おき変動 (spaced fluctuation)

周期的変動よりも 1~2 年前後にずれた変動で、見かけ上は周期的変動を示す。

2) 生命表と生存曲線

動物の個体数は、時間的には再生産 (産子数)

と死亡の、空間的には集合 (移入) と分散 (移出) のバランスによって絶えず変動しつづけるので、個体数変動 (population dynamics) の機構は何世代かにわたって生命表 (life table) を作成し、これを分析することによって明らかとなる。

昆虫の生命表は各世代の卵から成虫に至る発育段階での死亡による数の減少のおこりかたとその原因 (mortality factor) を、ふつう 1 雌あたりの産子数を出発点としてあらわす。例えばマツカレハ *Dendrolimus spectabilis* Butler では、たくさん産まれた卵のうち成虫まで生き残るものはごく一部にすぎず、大多数は若い時期に、気象要因、天敵による捕食、寄生、病気や飢餓など、さまざまな要因によって個体群から失われてしまうのである (表 1)。

表 1 マツカレハの生命表

表1-1 年 1 世代個体群の生命表 (1974~75年)

発育段階 X	生存数 1X	死亡要因 dXF	死亡数 dX	死亡率 100qX
卵	833	—	0	0
1 齢幼虫	833	捕食, かく乱 (落下) ¹⁾	546	65.5
2 齢幼虫	287	捕食, かく乱 (落下) ¹⁾	266	92.7
越冬前幼虫	21	捕食 ²⁾ , その他	6	28.6
越冬後幼虫	15	寄生昆虫 ³⁾	2	13.3
老熟幼虫	13	病気 ⁴⁾	1	7.7
蛹	12	—	1	8.3
成虫	11	—	—	—

表1-2 年 1 世代個体群の生命表 (1976~77年)

発育段階 X	生存数 1X	死亡要因 dXF	死亡数 dX	死亡率 100qX
卵	824	—	0	0
1 齢幼虫	824	捕食, かく乱 (落下) ¹⁾	781	94.8
2 齢幼虫	43	捕食, かく乱 (落下) ¹⁾	24	55.8
越冬前幼虫	19	捕食 ²⁾ , その他	14	73.7
越冬後幼虫	5	寄生昆虫 ³⁾	2	40.0
老熟幼虫	3	病気 ⁴⁾	1	33.3
蛹	2	—	0	0
成虫	2	—	—	—

表1-3 年 2 世代個体群第 1 世代の生命表 (1975年)

発育段階 X	生存数 1X	死亡要因 dXF	死亡数 dX	死亡率 100qX
卵	1,111	—	0	0
1 齢幼虫	1,111	捕食, かく乱 (落下) ¹⁾	1,055	95.0
2~4 齢幼虫	56	捕食, かく乱 (落下) ¹⁾	36	64.3
5~終齢幼虫	20	捕食 ²⁾ , その他	4	20.0
蛹	16	寄生昆虫 ³⁾	2	12.5
成虫	14	—	—	—

表1-4 年 2 世代個体群第 2 世代の生命表 (1974~75年)

発育段階 X	生存数 1X	死亡要因 dXF	死亡数 dX	死亡率 100qX
卵	231	—	0	0
1 齢幼虫	231	捕食, かく乱 (落下) ¹⁾	138	59.7
2 齢幼虫	93	捕食, かく乱 (落下) ¹⁾	65	69.9
越冬前幼虫	28	捕食 ²⁾ , その他	11	39.3
越冬後幼虫	17	寄生昆虫 ³⁾ , 病気 ⁴⁾	6	35.3
老熟幼虫	11	病気 ⁴⁾	1	9.1
蛹	10	—	0	0
成虫	10	—	—	—

表1-5 年 2 世代個体群第 2 世代の生命表 (1976~77年)

発育段階 X	生存数 1X	死亡要因 dXF	死亡数 dX	死亡率 100qX
卵	134	—	0	0
1 齢幼虫	134	捕食, かく乱 (落下) ¹⁾	113	84.3
2 齢幼虫	21	捕食, かく乱 (落下) ¹⁾	4	19.0
越冬前幼虫	17	捕食 ²⁾ , その他	5	29.4
越冬後幼虫	12	寄生昆虫 ³⁾ , 病気 ⁴⁾	5	41.7
老熟幼虫	7	病気 ⁴⁾	5	71.4
蛹	2	—	0	0
成虫	2	—	—	—

- 備考: 1) 生理的死亡を含む
 2) クモ類, ヤニサシガメ
 3) ハイイロハリバエ, マツケムシヤドリアメバチ
 4) 黄きょう病
 5) キマダラトガリヒバチ

生存曲線は三つの型に大別され(図3), A型は親によって子が保護される種に, C型は産卵数の非常に多い種に特徴的である。そしてB型は両者の中間型である。

3) 基本要因分析

生命表の内訳は, 世代ごとに大なり小なり変動しているが, この変動の統合された結果が個体数の世代内変動となってあらわれるので, 個々の構成要素の変動と全増殖率の変動の相関性を調べれば, 変動主要因(key factor)を知ることができる。

一般に, 各発育段階の生存率を S_1, S_2, \dots, S_n とし, 世代生存率を S_G とすると, $S_1 \cdot S_2 \dots S_n = S_G$ の関係が成り立つ。ここで両辺の対数をとると $\log S_1 + \log S_2 + \dots + \log S_n = \log S_G$ となる。各発育段階の生存率を最初から順次合計したものと世代生存率との相関を求めていったとき, ある発育段階までの生存率との相関が飛躍的に高まった場合, 一つ前の発育段階と当該発育段階との間に起こった死亡が基本要因(個体数変動の主要因)であると判定する。

4) 密度効果

食物をめぐる種内競争のように密度の上昇とともに死亡率が高くなるような作用過程は「密度依存的」といい, 逆に低くなるような場合は「密度

逆依存的」という。気象の作用は多くの場合昆虫の密度と無関係に働くので, このような作用形式は「密度非依存的または密度独立的」という。回帰式

$$\log y = b \log x + \log a$$

の傾斜 b の値が密度依存性の判定に使われる(ただし, 任意の個体群の個体数 y に対するはじめての個体数を x とする)。

$b < 1$ なら密度依存 (density-dependent)

$b > 1$ なら密度逆依存 (inversely density-dependent)

$b = 1$ なら密度非依存または密度独立 (density-independent)

となる。なお, y を個体群の死亡率とすれば, $b > 0$ が密度依存, $b < 0$ が密度逆依存, $b = 0$ が密度独立となる。

密度効果は3つの型に区別できる。すなわち, 密度の増加とともに双曲線的に増加率が減少する *Drosophila* 型と, 最適密度を持つ Allee 型, およびアズキゾウムシにみられる中間型である(図4)。しかし, これらの3型は実験のおこなわれた密度の範囲の違いによって生じた差であり, 密度範囲をずらせることによって統一でき, 基本型は Allee 型と考えられる。

密度効果を中心とする個体群生態学の発展に大きく貢献した供試昆虫, コクヌストモドキ類(図5)などの家屋害虫の存在を忘れてはならないであろう。

5. 個体群調査法

1) サンプル数の決定

サンプル数 (sample size) n の決定には次式を使用する。

$$n = \frac{t^2 \sigma^2}{d^2}$$

ここで d は標本平均の許容誤差である。統計書の t 表により, サンプル数が10より大きければ, 危険率5%レベルでは t は約2であるから

$$n = \frac{4 \sigma^2}{d^2}$$

となる。たとえば或る昆虫での予備調査の結果から 1 m^2 方形わく当たりの個体数が, 7, 10, 9,

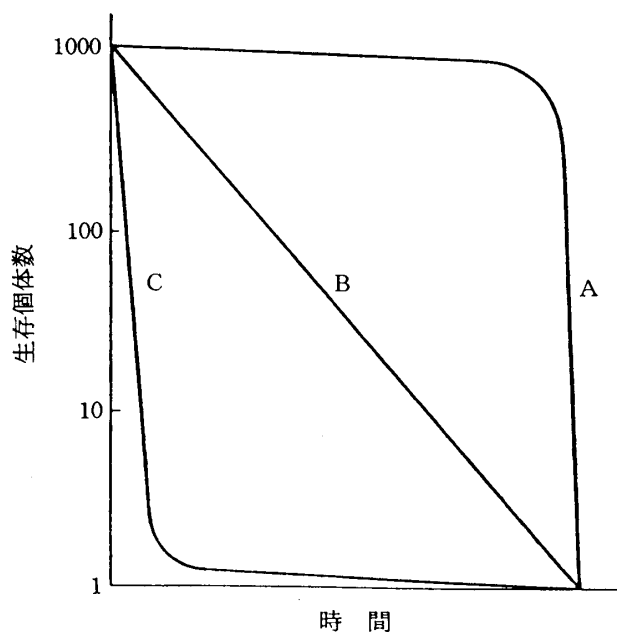


図3 生存曲線の三つの型

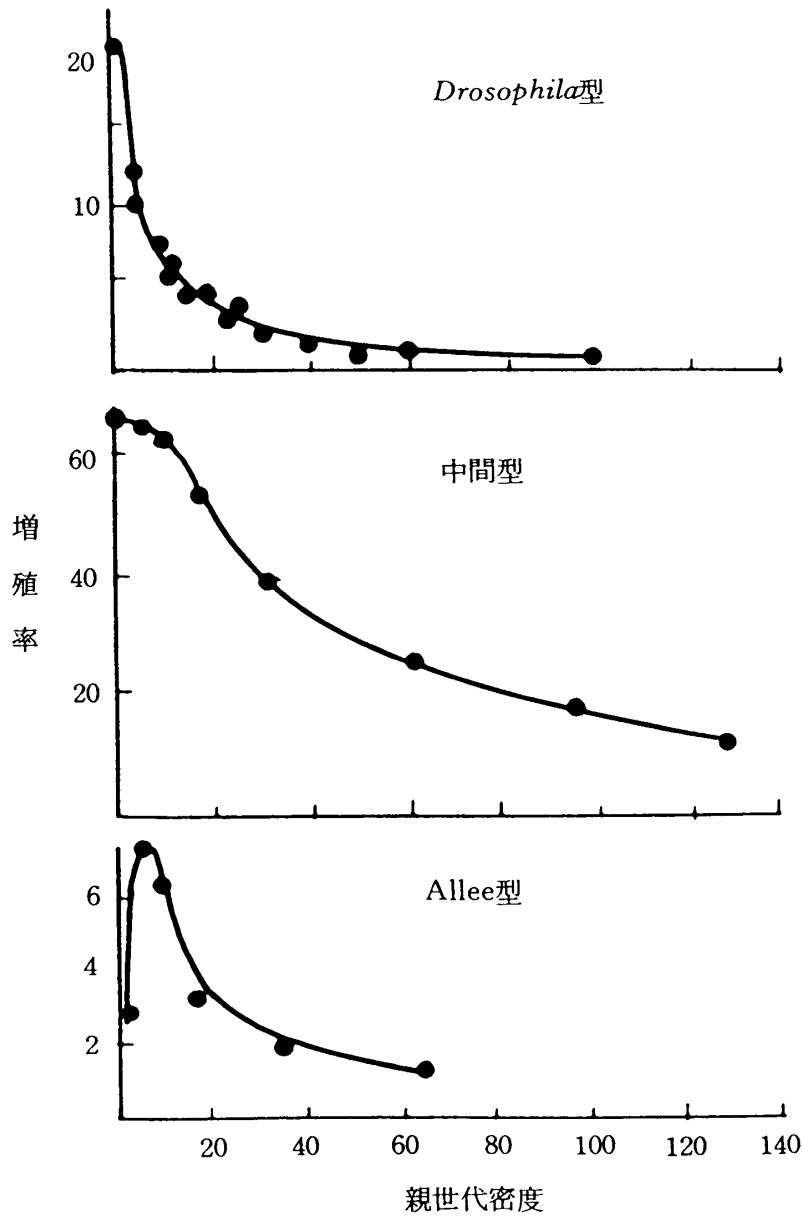


図4 密度効果の3つの型。いずれも親世代密度と増殖率との関係で、
 上がショウジョウバエ、中がアズキゾウムシ、下がヒラタコヌス
 トモドキ

3, 5, 9, 6, 6匹だったとする。この平均値は6.88匹, S^2 は5.544である。この場合許容誤差を10%以下すなわち1 m²当たり0.5匹におさえようとすると, $d^2=0.25$, σ^2 としては S^2 を代用すると危険率5%で

$$n = \frac{4 \times 5.54}{0.25} = 88.86$$

すなわち約90個の方形わくをとらなければならない。もし危険率を30%くらい許容すると,

$$n = \frac{1^2 \times 5.54}{0.25} = 22.21$$

と1/4の数ですむことになる。

2) 個体数の推定

野外に生息する昆虫の個体数を推定する方法はマーキング(記号逐法)により次式によって求める。

$$N = \frac{Mn}{m}$$

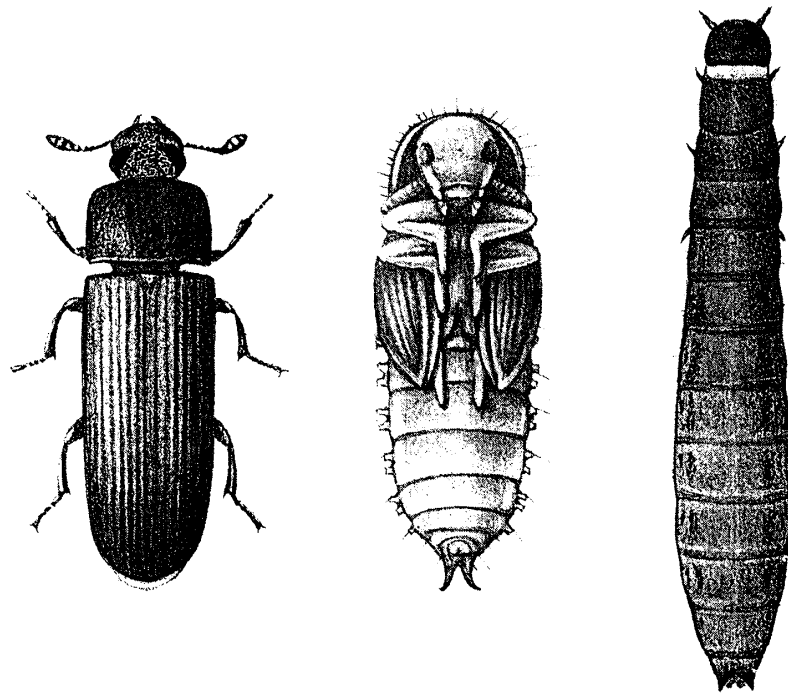


図5 コクヌスモドキ (左：成虫, 中：蛹, 右：幼虫)

Mは1日目にマークして放した数, n は2日目にとった数(マーク虫, 無マーク虫とも), m はそのうちのマーク虫数である。

1日目に100匹の虫をとらえ, マークをつけて放したとする。2日目にでたらめに200匹中10匹がマーク虫で190匹が無マーク虫だったとすると, 下記の通り,

$$N = \frac{100}{10} \times 200 = 2,000$$

となり, 2,000匹が生息していたと推定される。ただしこのモデルは, 新しい羽化や死亡, 侵入, 脱出は無視されている。

文 献

- 1) Allee, W.C. · Emerson, A.E. · Park, O. · Park, O. and Schmidt, K.P. (1949) Principles of Animal Ecology. 837p. W.B. Saunders Company, London.
- 2) Andrewartha, H.G. (1961) Introduction to the Study of Animal Populations. 281p. The University of Chicago Press.
- 3) Boughey, A.S. (1968) Ecology of Populations (高橋史樹訳, 個体群の生態学入門). 204p. 培風館.
- 4) Clark, L.R. · Geier, P.W. · Hughes R.D. and Morris,

R.F. (1968) The Ecology of Insect Populations in theory and Practice. 232p. Methuen & Co. Ltd., London.

- 5) Elton, C. (1927) Animal Ecology. 207p. Methuen & Co Ltd.
- 6) Elton, C. (1933) The Ecology of Animals. 94p. Halsted Press, U.S.A.
- 7) 伊藤嘉昭 (1963) 動物生態学入門—個体群生態学編—. 394p. 古今書院.
- 8) 伊藤嘉昭 · 桐谷圭治 (1971) 動物の数は何でできるか. 260p. 日本放送出版協会.
- 9) 伊藤嘉昭 (1975) 動物生態学 (上巻). 266p. 古今書院.
- 10) 伊藤嘉昭 (1977) 動物生態学研究法 (上巻). 268p. 古今書院.
- 11) 伊藤嘉昭 (1978) 比較生態学第2版. 421p. 岩波書店
- 12) 伊藤嘉昭 · 法橋信彦 · 藤崎憲治 (1980) 動物の個体群と群集. 273p. 東海大学出版会.
- 13) Iwao, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Popul. Ecol., **10**: 1-20.
- 14) Iwao, S. (1970) Analysis of contagiousness in the

- action of mortality factors on the western tent caterpillar population by using the $m-m$ relationship. Res. Popul. Ecol., **12** : 100-110.
- 15) 久野英二 (1986) 動物の個体群動態研究法 1—個体数推定法—. 114p. 共立出版株式会社.
 - 16) Lloyd, M. (1967) Mean crowding. J. Anim. Ecol., **36** : 1-30.
 - 17) Morisita, M. (1959) Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci. Kushu Univ., Ser. E (Biol.) **2** : 215-235.
 - 18) Morisita, M. (1962) $I\delta$ -index, a measure of dispersion of individuals. Res. Popul. Ecol., **4** : 1-7.
 - 19) ナウモフ, H.P. (1966) 動物生態学 (中) 個体群生態学 (山岸宏訳). 233p. 発行ラテイス, 発売丸善.
 - 20) 大竹昭郎 (1970) 動物生態学—その理論と実際—. 244+16p. 共立出版株式会社.
 - 21) Price, P.W. (1975) Insect Ecology. 514 p. John Wiley & Sons, U.S.A.
 - 22) 高橋史樹 (1974) 個体数の変動機構 (穀物害虫, その他の実験個体群)—昆虫の行動と適応 (大島長造編). p. 165-188, 培風館.
 - 23) 高橋史樹 (1982) 個体群と環境, 虫を通してみる生活の多様性. 118 p. 東京大学出版会.
 - 24) 梅谷献二・伊藤嘉昭 (1968) 分布型. 植物防疫, **22**(12) : 21—27.
 - 25) Umeya, K.・kato, T. (1970) Studies on the comparative ecology of bean weebils V. Destriution of eggs and larvae of *Acanthoscelides obtectus* in relation to its oviposition and boring behaviour. Res. Popul. Ecol., **12** : 35-50.
 - 26) 内田俊郎 (1949) 動物個体群の実験的研究—特に昆虫類について (野村・山羽共編, 生物学の進歩第4集). p. 61-120. 共立出版株式会社.
 - 27) 内田俊郎 (1950) 昆虫個体群の生態学 (駒井・木原共編, 最近の生物学第3巻). p. 68-109.
 - 28) 内田俊郎 (1972) 動物の人口論 (過密・過疎の生態をみる). 268 p. 日本放送出版協会.
 - 29) 内田俊郎 (1975) 動物個体群生態学 (生態学講座17). 99+3 p. 共立出版株式会社.
 - 30) Varley, C.G.・Gradwell, G.R. and Hassell, M.P. (1974) Insect population ecology — an analytical approach — 212 p. Univ. of Colifornia press. U.S.A
-
- キーワード：個体群動態；分布型； $I\delta$ -示数；平均こみあい度；生命表。
- Keywords：Population dynamics；Distribution Pattern； $I\delta$ -index；Mean crowding；Life table.