

昆虫の空間分布集中性と個体群動態の 関係についての理論的研究

山村光司*

(2000年10月16日受理)

シノプシス

昆虫の空間分布集中性がどのように生じ、その結果として個体群動態にどのような影響を及ぼすかについて、モデルを作成することにより検討を行った。

昆虫個体群がコロニーからなると考え、そのコロニーがアロメトリー（相対成長）的に成長するという単純な仮定をおくことにより、Taylor's power law など実際の空間分布に関する経験則が説明できることを示した。

分布集中性は単一種個体群システムにおいて一般に個体群動態を安定化させる作用を持つことを示した。さらに、より複雑な虫媒性のイネ縞葉枯病の疫学システムにおいて、媒介虫の分布集中性は病気の発生を安定化させることを示した。

食草が不連続に分布している環境では、その上で生活する食植性昆虫の空間分布がより集中化し、その結果としてその個体群動態は安定化しやすくなることをモデルおよび野外実験の両面から示した。

目次

序論	1	3 データへの当てはめ	19
I 空間分布の形成機構	3	4 議論	21
1 はじめに	3	III イネ縞葉枯病流行における媒介虫の分布集中性の影響	23
2 Iwao (1968) のモデル	4	1 はじめに	23
3 コロニー拡大モデル	6	2 イネ縞葉枯病の疫学システム	23
4 存在頻度率	9	3 モデル	24
5 式の比較	12	4 パラメーターの推定	30
6 低密度時の挙動	13	5 病気発生に対する分布集中性の影響	31
7 議論	15	6 議論	36
II 単一種個体群における分布集中性の安定化作用	17	IV 空間分布集中性の進化機構	38
1 はじめに	17	1 はじめに	38
2 空間分布集中性と増殖率の関係についてのモデル	17	2 スベリヒユの葉の空間分布モデル	39
(1) モデルの構造	17	3 パラメーターの推定	40
(2) 数値例	18	4 最適値を求めるためのシミュレーション	42
(3) 一般的な近似	18	5 議論	44

* 農業環境技術研究所 環境生物部 昆虫管理科

V 資源の不連続性が個体群動態に及ぼす影響	47	4 資源の不連続性と資源量変動の安定性との関係	57
1 はじめに	47	(1) 材料と方法	57
2 キャベツの栽植密度と節足動物個体群密度の関 係	47	(2) モデルからの予測	58
(1) 材料と方法	48	(3) 個体数および生存率の比較	60
(2) 結果	49	(4) 残存資源量の比較	60
(3) 議論	51	(5) 議論	61
3 キャベツの栽植密度が害虫の生存率に及ぼす影 響	52	5 議論	61
(1) 材料と方法	53	VI 総合議論	64
(2) 結果	55	謝辞	68
(3) Key-factor/key-stage 分析	56	引用文献	69
(4) 議論	56	Summary	81

序 論

昆虫の空間分布は次の2種類の空間分布の複合(compounding)からなっていると考えることができる。

- (1) 昆虫が利用する資源の空間分布
- (2) 資源あたりの昆虫数の空間分布

たとえば、モンシロチョウ *Pieris rapae crucivora* Boisduval の場合にはキャベツ *Brassica oleracea* Linnaeus やイヌガラシ *Rorippa indica* (L.) Hochr などのアブラナ科植物個体が幼虫の食料としての資源単位となる。それら食料資源は空間的に集中して分布しており、多くの場合、資源の「島」を形成している。これら資源の島は「資源パッチ」と呼ぶことができるであろう。一方、資源パッチあたりの昆虫数の分布もほとんどの場合は集中分布である。たまたま多くの個体が存在する資源パッチもあれば、ほとんど個体の存在しない資源パッチもある。ただし、(1)、(2)の二つのレベルの空間分布は相互に独立ではなく、一般に(2)は(1)に大きく影響されていると予想される。

これら空間分布が昆虫個体群の時間的動態に大きな影響を与えているという可能性は古くから示唆されてきた。古典的な Huffaker (1958) の実験は(1)の資源の空間分布の影響に関する研究例として位置づけることができるであろう。彼はオレンジハダニ-カブリダニ系を用いて個体群動態の持続性について実験を行った。ハダニの資源であるオレンジの空間配置やハダニ、カブリダニの移動率についてさまざまな工夫を凝らしたところ、系の空間構造を非常に複雑にした場合にのみ安定した個体群動態が見られた。このような実験的研究が進む一方で、1970年頃からは理論的な研究も盛んに行われるよう

になってきた。Hassell ら (1973) は捕食者-被食者系について取り扱い、捕食者の被食者に対する攻撃圧が集中していれば系は安定化しやすいことを示した。この系統のモデルは、1990年頃に大きく発展し、実際にデータに適用されるまでになった(Hassell ら, 1990など)。一方、これとは少し別の系統のモデルが「メタ個体群」というキーワードとともに1990年頃から多用されるようになってきた(Hanski ら, 1997)。このモデルはもともとは Levins (1969) のアイデアに由来するモデルであり、(2)の資源あたりの個体数について資源パッチ内に個体が存在するかしないかという二値化に基づいて議論を行う点にその一つの特徴がある。ただし、いずれの系統のモデルもその一般性においてはまだ不十分な点が多い。

本研究では、このような「資源の空間分布-昆虫の空間分布」の階層構造を念頭に置きながら、昆虫の空間分布がどのように決定されるのか、そして、それが昆虫個体群の時間的な個体数変動にどのように影響を与えるかについて、より一般的な形での考察を試みる。まず第1章では、資源あたりの昆虫の分布の集中性がどのように形成されるのか、そのメカニズムについてモデルを考える。第2章では、単純な単一種個体群のケースを取り上げ、資源あたり個体数の集中性が個体群動態にどのような影響をもたらすかについてモデルにより考察する。第3章では、具体的な事例として虫媒性のイネ縮葉枯病の疫学システムを取り上げる。媒介虫の空間分布を組み込んだモデルを構築し、これを野外データにあてはめ、媒介虫の空間分布集中性が病気の発生を安定させることを示す。第4章では、昆虫の資源あたりの分布がなぜそのように集中しているのか、その進化的な理由について議論する。第5章では、資源の空間分布の影響について取り扱う。資源の不連続性が昆虫の資源あたり空間分布の

集中性をもたらし、その結果として個体数変動を安定化させようことをモデルと野外実験の両面から示したい。

なお、本論文は京都大学大学院農学研究科に提出した学位論文を一部修正加筆したものである。

I 空間分布の形成機構

1. はじめに

空間分布が個体群動態に及ぼす影響について考察する前段階として、本章ではまず昆虫の空間分布が形成される過程についてモデルを考える。昆虫の空間分布は簡単のため区画あたり個体数 x のサンプル平均値 (m) とサンプルバリエーション (s^2) によって要約されることが多い。 s^2 は m の増加に伴って増加することが知られている。Bliss (1941) は両者の関係を記述するために二つの式を用いた。

$$s^2 = am^b \quad (1.1)$$

$$s^2 = cm + dm^2 \quad (1.2)$$

ここに a, b, c, d は定数である。式 (1.1) は Taylor's power law と呼ばれている式であり、対数スケールでは直線関係で記述される (Taylor, 1961)。

$$\log(s^2) = \log(a) + b \log(m) \quad (1.3)$$

式 (1.2) は Iwao's \hat{m} - m regression とよばれる直線関係で表すことができる (Iwao, 1968)。

$$\hat{m} = a + \beta m \quad (1.4)$$

ここには \hat{m} は Lloyd (1967) によって提案された平均こみあい度のサンプル推定値であり、 $\hat{m} = m + (s^2/m) - 1$, $\alpha = c - 1$, $\beta = d + 1$ である。式 (1.1) と式 (1.2) は多くの生物の平均-バリエーション関係を記述することができる。そのため、これらの式はサンプリング計画を構築する際の汎用ツールとして用いることができる (Iwao ら, 1968; Kuno, 1969; Green, 1970; Iwao, 1975; Kuno, 1976; Routledge ら 1991)。しかしながら、生物学的情報に関しては二つの式のもつ意義はかなり異なっている。Iwao (1968) は式 (1.2) を導く生物学的モデルを発見した。したがって、式 (1.2) をデータに当てはめてそのパラメータを推定することにより、生物学的情報、たとえばコロニーサイズやコロニーの分布の集中度といった情報を得ることができる。ところが式 (1.1) のパラメータからは、そのような生物学的情報を得ることはできない。式 (1.1) を導くためにさまざまなモデルが今までに提案

されてきたが、それに十分に成功した解析モデルはまだ存在しないからである (Taylor ら, 1977; Anderson ら, 1982; Gillis ら, 1986; Hanski, 1987; Perry, 1988; Yamamura, 1990; Perry, 1994; Kendal, 1995)。本章では、まず式 (1.2) を導く Iwao (1968) のモデルについて要約する。次に、この Iwao (1968) のモデルの仮定を改変することにより、式 (1.1) を生成するモデル「コロニー拡大モデル」を導く。さらに、このコロニー拡大モデルは、今まで二項サンプリングで経験的に用いられてきた「河野杉野式」も導くことを示す。このモデルに基づいて式 (1.1) と河野杉野式の持つ生物学的意味についても議論したい (Yamamura, 2000)。

2. Iwao (1968) のモデル

ある区画に x 匹の個体が存在する確率 $P(x)$ は平均 μ , バリエーション σ^2 をもつ負の二項分布でしばしば記述される (Anscombe, 1949)。

$$P(x) = \binom{k+x-1}{x} \left[1 + \frac{\mu}{k}\right]^{-k} \left[\frac{\mu}{\mu+k}\right]^x \quad (1.5)$$

ただし、ここに、べき係数 k は負の二項分布のパラメーターであり、次式の関係にある。

$$k = \frac{\mu^2}{\sigma^2 - \mu} \quad (1.6)$$

式 (1.6) のサンプル推定値の逆数 $1/\hat{k} = (s^2 - m)/m^2$ は負の二項分布における集中度指数としてしばしば用いられる。 k は平均密度によって大きく変化することが多い (Bliss ら, 1953; Bliss ら, 1958)。これは k 一定の負の二項分布では実際の生物の分布を十分には記述できないことを示唆している。Iwao (1968) は一般化負の二項分布を用いることによりこの問題を解決した (図1.1上)。この一般化負の二項分布は次の仮定に基づいている。

- (1) 個体群は区画を横切らないコンパクトなコロニーからなる。
- (2) コロニーあたりの個体数の平均とバリエーションは一定である。
- (3) 区画あたりのコロニー数はべき係数一定 (k_{col}) の負の二項分布にしたがう。

μ_{col} と σ_{col}^2 をそれぞれ区画あたりのコロニー数の平均とバリエーションとし、 μ_{ind} と σ_{ind}^2 をそれぞれコロニーあたりの個体数の平均とバリエーションとする。このとき区画あたりの個体数の平均 (μ) とバリエーション (σ^2) は一般化分布の性質からそれぞれ、 $\mu = \mu_{col}/\mu_{ind}$, $\sigma^2 = \mu_{col} \sigma_{ind}^2 + \mu_{ind}^2 \sigma_{col}^2$ で与えられる (Pielou, 1977)。さらに次のように変数を定義する (Iwao ら, 1971) :

$$\hat{\mu} = \mu + (\sigma^2/\mu) - 1,$$

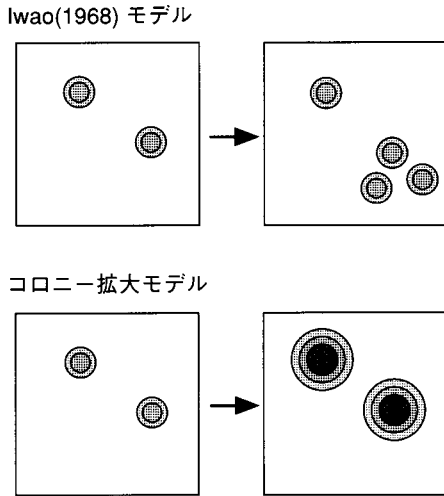


図 1.1. 個体群の生長過程に関するモデルの仮定の模式図。円はコロニーとその密度の等高線を示す。Iwao (1968) モデルでは、コロニーサイズを一定に保ったままコロニー数が増加する (上図)。コロニー拡大モデルでは、それとは逆に、コロニー数を一定に保ったままコロニーサイズが大きくなる (下図)。

$$\begin{aligned} \hat{\mu}_{\text{col}} &= \mu_{\text{col}} + (\sigma_{\text{col}}^2 / \mu_{\text{col}}) - 1, \\ \hat{\mu}_{\text{ind}} &= \mu_{\text{ind}} + (\sigma_{\text{ind}}^2 / \mu_{\text{ind}}) - 1. \end{aligned}$$

このとき次式を得る。

$$\hat{\mu} = \alpha + \beta \mu \quad (1.7)$$

ただし、ここに

$$\alpha = \hat{\mu}_{\text{ind}} \quad (1.8)$$

$$\beta = \hat{\mu}_{\text{col}} / \mu_{\text{col}} = 1 + (1/k_{\text{col}}) \quad (1.9)$$

$\hat{\mu}_{\text{ind}}$ と k_{col} は一定であると仮定されているので、 $\hat{\mu}$ と μ の間に直線関係が成立することになる。したがって、もしサンプルサイズが十分に大きいならば、 $m = \mu$ 、 $s^2 = \sigma^2$ 、 $\hat{m} = \hat{\mu}$ であるから式 (1.2) と (1.4) を得る。

Iwao (1968) のモデルを用いることにより、式 (1.2) から生物的な情報を得ることができる。パラメーター $c (= \alpha + 1)$ はコロニーサイズと関係している。1コロニーが1個体からなるとき c は1であり、コロニーサイズが大きくなるにつれて c は大きくなる。パラメーター $d (= \beta - 1)$ はコロニーの分布の集中度と関係している。コロニーがランダムに分布しているときには $d = 0$ であり、コロニーの分布集中度が高まるにつれて d は大きく

なる。Iwao (1968) はさらに、正の二項分布など一様分布を含むより広いクラスの分布に関しても式 (1.2) が成立することを示した。しかし、本章では単純のため集中分布の領域 ($\alpha \geq 0, \beta \geq 1$) だけについて扱うことにする。

3. コロニー拡大モデル

式 (1.1) は Iwao (1968) のモデルの仮定を次のように改変することにより導くことができる (図1.1下)。

- (1) 個体群は一定数のコロニーからなる。コロニーはランダムに分布している核からそれぞれ独立に成長して複数の区画にまたがることにより形成される。
- (2) コロニーの占有面積が h 倍に増加するとき、そのコロニーの占有面積あたりの個体数密度がアロメトリー (相対成長) 的に v 倍に増加する。ただし h と v は独立な確率変数であり $v \geq 1, h \geq 1$ である。

h と v をそれぞれ水平方向 (horizontal) な増加、垂直方向 (vertical) な増加と呼ぶことにする。アロメトリーは、生物の体の二つの部分の測定値 A, B を得たとき、その対数値 $\log(A)$ と $\log(B)$ の間に直線関係が成立するという関係に対してもともと用いられてきた概念である。生物の体のある領域を考え、その領域内のすべての点が同時に成長を行い、各点が横方向に一定倍に拡張する際に、縦方向に別の倍率で一定倍に拡張するといった場面を想定すれば、その領域の縦の長さ A と横の長さ B の間にアロメトリー関係が生じる。コロニー拡大モデルでは同様な場面を想定し、コロニーの占有面積内の任意の点が水平方向に一定率で拡張すると同時に垂直方向に別の一定倍で拡張すると考える。いまコロニー数を y 、区画の総数を z とする。区画あたりのコロニー数 (y/z) を一定に保ったまま十分に広い空間 ($z \rightarrow \infty$) を考える。 n_{ij} を第 i 番目のコロニーの第 j 番目の区画での個体数とすれば、区画あたりの個体数の平均 (μ) は

$$\mu = \frac{1}{z} \sum_{i=1}^y \sum_{j=1}^z n_{ij} = \frac{y}{z} \cdot \frac{1}{y} \sum_{i=1}^y \sum_{j=1}^z n_{ij} \quad (1.10)$$

コロニーは空間に独立に分布していると仮定するため、区画あたり個体数のバリエーション (σ^2) はそれぞれのコロニーについてのバリエーションを足し合わせることによって与えられる。

$$\begin{aligned} \sigma^2 &= \sum_{i=1}^y \left\{ \frac{1}{z} \sum_{j=1}^z n_{ij}^2 - \left[\frac{1}{z} \sum_{j=1}^z n_{ij} \right]^2 \right\} \\ &= \frac{y}{z} \cdot \frac{1}{y} \left[\sum_{i=1}^y \sum_{j=1}^z n_{ij}^2 \right] - \frac{1}{z} \cdot \frac{y}{z} \left[\frac{1}{y} \sum_{i=1}^y \left[\sum_{j=1}^z n_{ij} \right]^2 \right] \quad (1.11) \end{aligned}$$

式 (1.11) の右辺第 2 項は $z \rightarrow \infty$ において 0 に収束する。なぜなら (y/z) は定数であり、鍵かっこで囲まれた部分

は1コロニーあたりの平均二乗和であり定数に近づくからである。したがって次式を得る。

$$\sigma^2 = \frac{y}{z} \cdot \frac{1}{y} \left[\sum_{i=1}^y \sum_{j=1}^z n_{ij}^2 \right] \quad (1.12)$$

単位時間後のコロニーの成長後の値をプライム（'）で表し、期待値を E で表す。コロニーの成長後は、ある占有領域における単位面積内の個体数は ν 倍になり、そのような領域の面積が h 倍になる。したがって

$$E \left[\sum_{i=1}^y \sum_{j=1}^z n'_{ij} \right] = E(\nu) E(h) \sum_{i=1}^y \sum_{j=1}^z n_{ij} \quad (1.13)$$

また、ある占有領域における単位面積内の個体数の二乗値は ν^2 倍になり、そのような領域の面積は h 倍になる。もしコロニーの占有面積が区画サイズよりも十分に大きいならば、占有される区画数も h 倍になる。この場合、次の近似式を得る。

$$E \left[\sum_{i=1}^y \sum_{j=1}^z n'_{ij}{}^2 \right] \approx E(\nu^2) E(h) \sum_{i=1}^y \sum_{j=1}^z n_{ij}^2 \quad (1.14)$$

今の場合は $y \rightarrow \infty$, $z \rightarrow \infty$ を考えるので、左辺の E は削除することができる。式(1.13), (1.14)を式(1.10), (1.12)に代入することにより次式を得る。

$$\mu' = E(\nu) E(h) \mu \quad (1.15)$$

$$\sigma'^2 \approx E(\nu^2) E(h) \sigma^2 \quad (1.16)$$

初期条件における μ と σ^2 をそれぞれ μ_0 と σ_0^2 で表す。このとき、 t 時間後の平均とバリエーションは次式で与えられる。

$$\mu = \mu_0 [E(\nu) E(h)]^t \quad (1.17)$$

$$\sigma^2 \approx \sigma_0^2 [E(\nu^2) E(h)]^t \quad (1.18)$$

式(1.17), (1.18)を組み合わせることにより t を消去すれば、

$$\sigma^2 \approx a \mu^b \quad (1.19)$$

ここに

$$a = \sigma_0^2 \mu_0^{-b} \quad (1.20)$$

$$b = \frac{\ln[E(h)] + \ln[E(\nu^2)]}{\ln[E(h)] + \ln[E(\nu)]} \quad (1.21)$$

$E(\nu)$, $E(h)$, $E(\nu^2)$ が定数であるから b は定数となる。サンプル数が十分に大きい場合には、 $m = \mu$, $s^2 = \sigma^2$ であるので、(1.1)式が得られ、そのパラメーター a と b はそれぞれ式(1.20)と(1.21)で与えられる。式(1.21)

は b が $\ln[E(h)]$, $\ln[E(\nu)]$, $\ln[E(\nu^2)]$ の相対的な大きさによって決まることを示している。式(1.21)の値は $E(h)$ の増加とともに減少するため、その逆数 $1/b$ はコロニーの空間的な広がりの速度を示しており、したがってこれを個体の分散を示す指標として用いることができるであろう。

h と ν にばらつきがない場合には、式(1.21)の近似の妥当性は単純なシミュレーションによって示すことができる。この場合、 $E(h)$ と $E(\nu)$ をそれぞれ h と ν で表すことができ、 $E(\nu^2)$ は ν^2 で表されるので、式(1.21)は次式のように表現できる。

$$b = \frac{\ln(h) + 2\ln(\nu)}{\ln(h) + \ln(\nu)} \quad (1.22)$$

この式を変形することにより

$$h = \nu^{(2-b)/(b-1)} \quad (1.23)$$

密度の増加率 ($h\nu$) は

$$h\nu = \nu^{1/(b-1)} \quad (1.24)$$

1000×1000個の区画からなる広い空間を想定してシミュレーションを行った。それぞれの区画のサイズは1×1とする。一つのコロニーの個体の密度を円錐形で表現する。個体数は離散量であるが、便宜上ここではそれを連続量として扱う。特定の地点における垂線が円錐形と交わる点の高さはその地点での個体の密度を示し、円錐形の体積はそのコロニー内の個体総数を示す。初期条件として一つの円錐（体積1，底面直径1）を空間の中央の区画の中央に置き、このコロニーをコロニー拡大モデルに従って相対成長的に成長させた。それぞれのシミュレーションのステップにおいてそれぞれの区画内の個体数を数値積分によって求めた。常用対数軸上 $\log_{10}(m)$ で0.5毎に計算結果を得るために、コロニーの個体数が各ステップ毎に $\sqrt{10}$ 倍成長するようにした。 $h\nu = \sqrt{10}$ となる ν 値は式(1.24)から $\nu = (\sqrt{10})^{b-1}$ で与えられる。この値を式(1.23)に代入することにより $h = (\sqrt{10})^{2-b}$ を得る。 $b=1.1, 1.3, 1.5, 1.7, 1.9$ となる $h-\nu$ のペアについてシミュレーションを行った。図1.2は式(1.22)による近似がコロニーサイズの大きいときには非常に良いことを示唆している。

4. 存在頻度率

存在頻度率（1匹以上の個体が存在する区画の率）はIwao (1968) のモデルとコロニー拡大モデルのいずれにおいても単純な形で与えられる。 π を1個体以上が存在する区画の率とし、 p をその推定値とする。Iwao(1968)

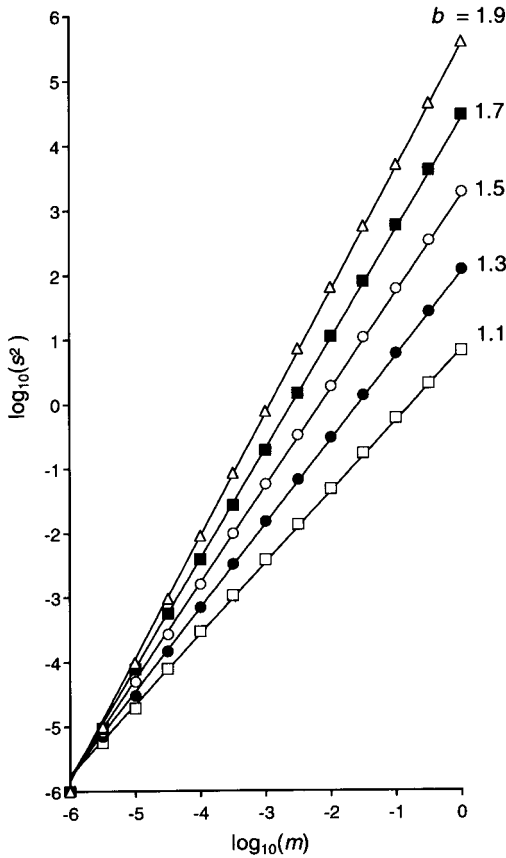


図 1.2. コロニー拡大モデルのシミュレーションから計算された平均-バリエーション関係の例。点の脇の直線は式 (1.22) から予測された傾きを示す。

のモデルでは、1コロニーには必ず1個体以上が存在すると仮定する場合には、個体が存在しない区画の率はコロニーが存在しない区画の率と一致する。また、区画あたりのコロニー数の平均 (μ_{col}) は (μ/μ_{ind}) で与えられる。Iwao (1968) のモデルではコロニー数の分布は負の二項分布に従うと仮定されているので、式 (1.5) の μ と k をそれぞれ (μ/μ_{ind}) と k_{col} で置き換えれば、そのゼロ項から個体の存在しない区画の率 $(1-\pi)$ を得ることができる。

$$1-\pi = \left[1 + \frac{\mu}{k_{col}\mu_{ind}}\right]^{-k_{col}} \quad (1.25)$$

サンプル数が十分に大きければ、 $p=\pi$ 、 $m=\mu$ であるから、上の式より次式を得る。

$$1-p = \left[1 + \frac{m}{k_{col}\mu_{ind}}\right]^{-k_{col}} \quad (1.26)$$

この式の数値をとれば

$$-\ln(1-p) = k_{col} \ln \left[1 + \frac{m}{k_{col}\mu_{ind}}\right] \quad (1.27)$$

コロニー拡大モデルにおいては、存在頻度率は次のように導くことができる。 w_i を第 i 番目のコロニーによって占められる区画数とする。各コロニーは独立に分布するとし、十分に大きな空間 ($z \rightarrow \infty$) を考えるので、

$$\begin{aligned} 1-\pi &= \prod_{i=1}^y \left[1 - \frac{w_i}{z}\right] = \prod_{i=1}^y \exp\left[-\frac{w_i}{z}\right] \\ &= \exp\left[-\frac{y}{z} \cdot \frac{1}{y} \sum_{i=1}^y w_i\right] \end{aligned} \quad (1.28)$$

上式の数値をとれば、

$$-\ln(1-\pi) = \frac{y}{z} \cdot \frac{1}{y} \sum_{i=1}^y w_i \quad (1.29)$$

コロニーの成長後は、占有面積は h 倍に大きくなる。もしコロニーの占有面積が区画の大きさよりも十分に大きいならば、コロニーの成長後は、占有区画数は近似的に h 倍に大きくなる。したがって、このとき、

$$E(w'_i) \approx E(h)w_i \quad (1.30)$$

式 (1.30) を式 (1.29) に代入することにより、

$$-\ln(1-\pi') \approx -[\ln(1-\pi)]E(h) \quad (1.31)$$

π_0 を初期状態での π としよう。すると t 時間後の $-\ln(1-\pi)$ は

$$-\ln(1-\pi) \approx -[\ln(1-\pi_0)][E(h)]^t \quad (1.32)$$

式 (1.17) と式 (1.32) を組み合わせることにより t を消去すれば、

$$-\ln(1-\pi) \approx f\mu^g \quad (1.33)$$

ただし、ここに

$$f = -[\ln(1-\pi_0)]\mu_0^{-g} \quad (1.34)$$

$$g = \frac{\ln[E(h)]}{\ln[E(h)] + \ln[E(v)]} \quad (1.35)$$

$E(h)$ と $E(v)$ は一定であるので g は定数となる。サンプル数が十分に大きいとき $p=\pi$ 、 $m=\mu$ なので、式 (1.33) より

$$-\ln(1-p) \approx f m^g \quad (1.36)$$

この数値をとれば $\log(m)$ に関する直線関係が得られる。

$$\log[-\ln(1-p)] \approx \log(f) + g \log(m) \quad (1.37)$$

式 (1.37) は河野ら (1958) と Gerrard ら (1970) によっ

て経験式として発見された「河野杉野式」と一致する。この関係式は、それが成立する理論的理由が今までで不明であったが、経験的によく成り立つという実用上の理由から、二項サンプリングから平均個体数を推定する際に頻繁に用いられてきた（たとえば Nachman, 1984；Kuno, 1986；Ekbom, 1987；Nyrop ら, 1989；Binns ら, 1990；Schaalje ら, 1991；Feng ら, 1992；Roux ら, 1992；Feng ら, 1993）。 g は $E(h)$ の増加とともに増加するため、これを個体の分散に関係した大まかな指標として用いることができるであろう。

存在頻度率を記述する際に、Iwao (1976) は Iwao (1968) のモデルを用いずに、個体の分布が負の二項分布によって記述され、その k が式 (1.2) に従って変化するというモデルを用いた。このとき式 (1.2) を式 (1.6) のサンプル推定値に代入することにより次式を得る。

$$k = \frac{m}{dm + c - 1} \quad (1.38)$$

式 (1.38) を式 (1.5) に代入すれば、そのゼロ項から次式を得る。

$$-\ln(1-p) = \frac{m}{dm + c - 1} \ln(c + dm) \quad (1.39)$$

Wilson ら (1983) は同様の考え方から存在頻度率を議論した。彼らは個体の分布が負の二項分布に従うとし、その k が式 (1.1) に従って変化すると仮定した。このとき Iwao (1976) と同様の手順により次式を得る。

$$-\ln(1-p) = \frac{m}{am^{b-1} - 1} \ln(am^{b-1}) \quad (1.40)$$

式 (1.40) も個体数推定の際のツールとして頻繁に用いられている（たとえば Ekbom, 1987；Nyrop ら, 1989；Slone ら, 1998）。式 (1.39), (1.40) は増殖や分散といった生物学的プロセスに基づかないため、そういう意味でこれらは生物学的なモデルではない。

5. 式の比較

図1.3は Iwao (1968) のモデルとコロニー拡大モデルの挙動の違いを例示している。静岡県柑橘試験場により報告されたミカンハダニ *Panonychus citri* (McGregor) のデータに式 (1.1) と (1.2) を当てはめた（静岡県柑橘試験場, 1970, 1971）。等分散性を改善するため、対数変換後に最小二乗法を適用した（Taylor ら, 1978；Perry, 1981；Kuno, 1991）。この計算には統計パッケージ JMP を用いている（SAS Institute, 1995）。推定された式は $s^2 = 8.234 m^{1.625} (r^2 = 0.982)$, $s^2 = 1.554 m + 3.415 m^2 (r^2 = 0.965)$ である。図1.3は一般に式 (1.2) から予測される s^2 は式 (1.1) から予測される s^2 と比べて

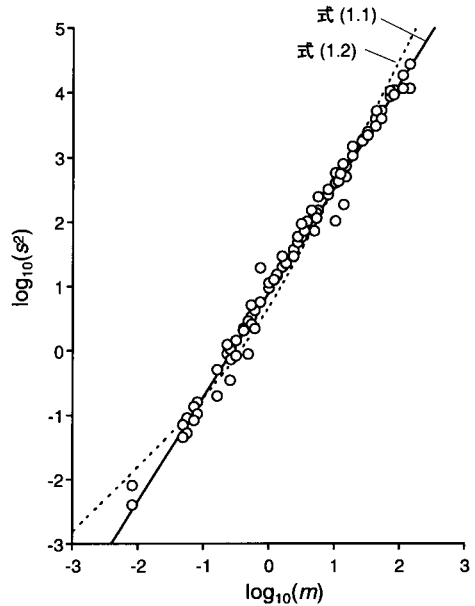


図1.3 式 (1.1) と式 (1.2) から予測される平均一パリアンス関係の比較。式はミカンハダニ *Panonychus citri* のデータに最小二乗法によって当てはめた。

中間領域の m において小さくなることを例示している。 r^2 の値は、この例においては式 (1.1) の方が平均一パリアンス関係の記述として優れていることを示している。実際のデータを記述する際にいずれの式の方が優れているかについて今までに多くの議論が行われてきた（Iwao ら, 1971；Taylor ら, 1978；Taylor, 1984；Kuno, 1991；Routledge ら, 1991；Perry ら, 1992）。それらの結果は、一般に式 (1.1) の方が当てはまりの良いことを示唆している。

式 (1.27), (1.36), (1.39), (1.40) の挙動の違いは図1.4に例示されている。等分散性を改善するために対数に変換した後にミカンハダニのデータにこれらの式を最小二乗法で当てはめた。式 (1.27), (1.36) の推定式は、 $-\ln(1-p) = 0.5921 \ln(1 + 1.151m) (r^2 = 0.929)$, $-\ln(1-p) = 0.331 m^{0.632} (r^2 = 0.958)$ である。式 (1.39), (1.40) のパラメーターの推定値は次のようである： $\hat{c} = 2.031$, $\hat{d} = 1.939 (r^2 = 0.926)$, $\hat{a} = 6.200$, $\hat{b} = 1.569 (r^2 = 0.961)$ 。図1.4は、式 (1.27) が予測する p は、中間領域の m において式 (1.36) のそれよりも大きいことを例示している。式 (1.39), (1.40) による予測値はそれぞれ式 (1.27), (1.36) のそれに非常に近い。これは、個体の分布は Iwao (1968) モデルとコロニー拡大モデルのいずれにお

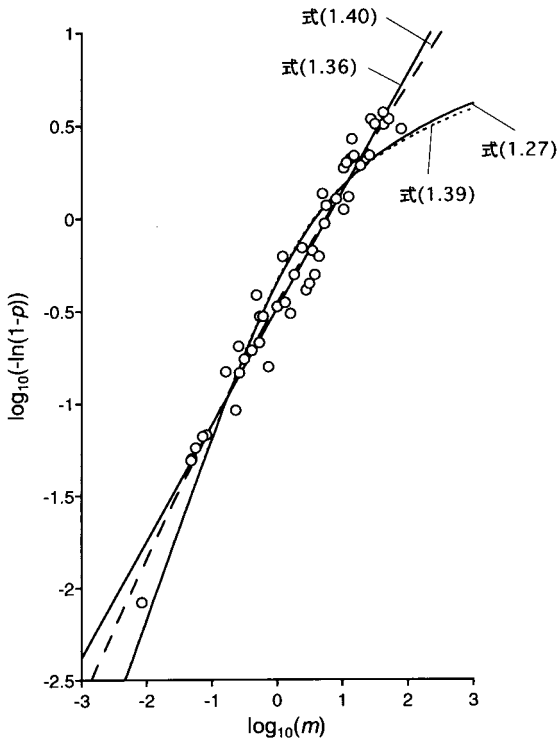


図 1.4. 式 (1.27), (1.36), (1.39), (1.40) から予測される存在頻度率の比較。式はミカンハダニ *Panonychus citri* のデータに最小二乗法によって当てはめた。

いても負の二項分布で記述できることを示唆しているかもしれない。 r^2 の値は、この例においては、式 (1.36) や (1.40) は式 (1.27) や (1.39) よりも記述式として優れていることを示している。

式 (1.36) は、これを一般化線形モデルとして取り扱うことにより、そのパラメーターをより信頼できる形で推定することができる (McCullagh ら, 1989; Liang ら, 1993)。与えられた m (μ ではなく) のもとで p の誤差が過大分散二項分布 (overdispersed binomial distribution) に従うと仮定する。式 (1.36) の左辺は補対数一対数変換 (CLL 変換) と同等であるので、推定には SAS の procedure GENMOD において CLL link オプションを用いた (SAS Institute, 1993)。得られた最尤推定値は最小二乗法によって得られた推定式とほとんど同じであった： $-\ln(1-p) = 0.342m^{0.610}$ 。Dispersion parameter の推定値は 3.393 であり 1 よりもかなり大きい。これは $-\ln(1-p)$ が $-\ln(1-\pi)$ の周りを二項分布にしたがって変動するだけでなく、 $-\ln(1-\pi)$ 自体も何らかの変動

要因によって $f\mu^{\beta}$ のまわりに変動していることを示している。

6. 低密度時の挙動

Iwao (1968) のモデルと異なり、コロニー拡大モデルは低密度領域においては定義されない。このモデルは y 個の主コロニーが確立した後の個体群の成長を想定しているからである。コロニー拡大モデルのこの制約は空間的プロセスが次の二つの相からなると仮定することによって取り除くことができるであろう。

- (1) コロニーの創始個体が空間に入ってきてランダムに分布する。
- (2) それぞれの創始個体がコロニーを形成し、これらのコロニーがコロニー拡大モデルにしたがって成長する。

第 1 相においては個体の分布はポアソン分布で記述できるので $s^2 = m$ の関係がある。第 2 相においては、コロニーサイズが十分に大きくなった後は $s^2 = am^b$ の関係が生じる。第 2 相の最初の頃にはコロニーの占有面積は区画サイズに比して小さいので式 (1.14) は成り立ちにくい。しかし、大まかな近似としては次式を用いることができるであろう。

$$\left. \begin{aligned} s^2 &= am^b & m > a^{1/(1-b)} \\ s^2 &= m & m \leq a^{1/(1-b)} \end{aligned} \right\} \quad (1.41)$$

繰り返し指摘されてきたように、式 (1.1) は低密度範囲に外挿すると必ず $s^2 < m$ を予測するという非現実的な性質を持っている (Kuno, 1991; Lepš, 1993)。Perry ら (1992) はこの問題を回避するために式 (1.1) を改変した二つの式を用いた。一つは式 (1.41) であり、もう一つは次の Nelder's model である。

$$s^2 = m + qm^u \quad (1.42)$$

ただし、ここに q と u は定数である。

式 (1.2), (1.41), (1.42) を当てはめた例が図 1.5 に示されている。式を Mangel (1989) の図から読みとったチチュウカイミバエ, *Ceratitis capitata* Wied の Jackson トラップデータに当てはめた。最小二乗法による推定値は以下のとおりである。式 (1.2) : $\hat{c} = 1.014$, $\hat{d} = 0.301$ ($r^2 = 0.900$), 式 (1.41) : $\hat{a} = 1.208$, $\hat{b} = 1.485$ ($r^2 = 0.912$), 式 (1.42) : $\hat{q} = 0.413$, $\hat{u} = 1.810$ ($r^2 = 0.903$)。このデータにおいてはバリエーション-平均関係は鋭く折れ曲がっているように見える。式 (1.41) の r^2 は式 (1.2), (1.42) のそれよりも少しだけ高い。Perry ら (1992) は文献から引用した 20 セットのデータに対してこれらの式

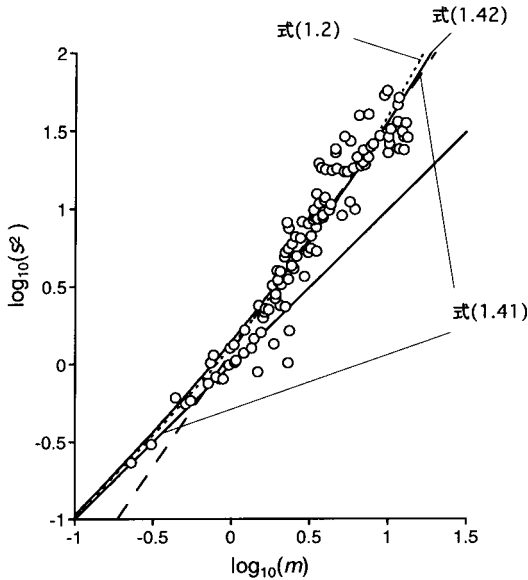


図 1.5. 式 (1.2), (1.41), (1.42) の低密度領域での挙動の比較。Mangel(1989)からの *Ceratitits capitata* の Jackson トラップデータに最小二乗法によって当てはめた。

を当てはめ、その当てはまりの程度を比較した。その結果、式 (1.41) は10セットのデータにおいてもっとも当てはまりが良く、式 (1.2) と式 (1.42) はいずれも5セットのデータにおいてもっとも当てはまりが良かった。(ただし、かれらは式 (1.2) を2相型に改変したものをを用いた。)これらの結果は、2相に拡張したコロニー拡大モデルは実際の空間プロセスの一つの良い近似となっている可能性を示唆している。

7. 議論

コロニー拡大モデルは今まで経験式として用いられてきた二つの式 (Taylor's power law と河野杉野式) を導いた。これらの二つの式を組み合わせることにより、コロニー拡大モデルのもとで生物的な情報を得ることができる。一つの有用な指数はコロニーの水平垂直成長比 $I_h = \ln[E(h)]/\ln[E(v)]$ であろう。生物の分散力が大きいとき I_h は大きくなる。もう一つの有用な指数は v の相対的なばらつき $I_{v2} = \ln[E(v^2)]/\ln[E(v)]$ であろう。この指標は、環境のばらつきや生物の個体差の大きさなどを計量するのに役立つであろう。 b と g は I_h と I_{v2} の関数として表現することができる： $b = (I_h + I_{v2})/(I_h + 1)$ および $g = I_h/(I_h + 1)$ 。また逆に I_h と I_{v2} を b と g の関数

として表すことができる： $I_h = g/(1-g)$ および $I_{v2} = (b-g)/(1-g)$ 。パラメータの推定値 \hat{b} , \hat{g} をこれらの式に代入することにより I_h と I_{v2} の推定値を得ることができる。さきほどのミカンハダニのデータにおいては推定値として $\hat{I}_h = 1,719$, $\hat{I}_{v2} = 2,700$ が得られる。これらの推定値は生物の分散性を比較する際に有効である。しかし、コロニー拡大モデルは個体群の増加期を記述するが、現段階ではそれは個体群の減少期には十分には定義されないことに注意しておく必要があるであろう。

Taylor ら (1980) は、サンプル地点の距離が離れている大スケールサンプリング (large scale samplings) においては式 (1.1) の b は2よりも有意に大きくなりうることを示唆した。平均値の増加の際のバリエーションのこのような急激な増加は Anderson ら (1982) らのモデルのような伝統的な形の個体群動態モデルでは再現することができない (Taylor ら, 1983)。Iwao (1968) のモデルもこのようなデータに対しては当てはまりが悪い。式

(1.2) においてはバリエーションの増加率は平均の2次のオーダーを越えないからである。これに対し、コロニー拡大モデルは、大スケールサンプリングで b がなぜ2よりも大きくなりうるかについて一つの説明を与えることができる。式 (1.14) による近似は区画サイズがそれぞれのコロニーの占有面積よりも十分に小さい場合にのみ有効である。もし区画サイズがコロニーの占有面積と比較してあまりに大きいときには、たとえコロニーがその占有面積を増加させても占有される区画数はほとんど増加しないであろう。この場合、見かけ上の $E(h)$ は真の $E(h)$ の値がいかなる値であっても1に近くなる。 $E(h) = 1$ を式 (1.21) に代入すれば $b = \ln[E(v^2)]/\ln[E(v)]$ を得る。この値は v のバリエーションがゼロでない限り2よりも大きな値となる。なぜなら v のバリエーションは $E(v^2) - [E(v)]^2$ で与えられるからである。すなわち大スケールサンプリングにおいては v のバリエーションがゼロでないかぎり b が2よりも大きくなると期待できる。同様の現象はシミュレーションによる計算からも示唆されてきた (Hanski, 1987; Soberón ら1987; Perry, 1988)。

同じ理屈から、区画サイズが大きくなるにつれて b が大きくなることも予想される。いくつかの生物において b のそのようなサンプリングスケール依存性が報告されている (Boag ら, 1984; Mitchell ら, 1987; Yamamura, 1990)。さきほどのミカンハダニのデータにおいて隣接する9木のサンプル個体数データを合計して、その合計値に関して頻度分布を計算すれば、最小二乗推定値として $s^2 = 2.113m^{1.801}$ および $-\ln(1-p) = 0.687^{0.455}$ を得る (Yamamura, 1990)。9木あたりの密度における b の推

定値 $\hat{b}=1.801$ は 1 木あたりの密度における推定値 $\hat{b}=1.625$ よりも大きい。一方, g に関しては, 9 木あたりの密度における推定値 $\hat{g}=0.455$ は 1 木あたりの密度における推定値 $\hat{g}=0.632$ よりも小さい。9 木あたりの密度については $\hat{I}_h=0.835$ および $\hat{I}_{v2}=2.470$ を得る。9 木あたりの \hat{I}_h は 1 木あたりのそれ $\hat{I}_h=1.719$ と比べるとかなり小さく, 9 木あたりの \hat{I}_{v2} は 1 木あたりのそれ $\hat{I}_{v2}=2.700$ とあまり変わらない。したがって, このミカンハダニのデータの場合, 区画のサイズの増大に伴う b の増加は, 見かけの $E(h)$ の減少によるものであり, v のバリエーションの増大によるものではないことが示唆される。

もし, 経験式を導く生物的なモデルが存在するなら, たとえその経験式の当てはまりが悪い場合でも, そこから生物的な情報を得ることができる。たとえば式 (1.2) の当てはめにおいて系統誤差が大きい場合には, Iwao (1968) のモデルの仮定 ($\hat{\mu}_{ind}$ 一定といった仮定) のうちの少なくとも一つが実際の空間プロセスの近似としては良くないことを意味している。これは平均密度の変化につれて空間分布パターンがある意味で変化していることを示している (Itôら, 1986)。同様に, 式 (1.1) の当てはめにおいて系統誤差が大きい場合には, コロニー拡大モデルの仮定 ($\ln[E(h)]/\ln[E(v)]$ が一定であるといった仮定) のいずれかが実際の空間プロセスの近似としては良くないことを意味している。このように, コロニー拡大モデルは Iwao (1968) のモデルと同様に, データに対する当てはまりの良くないときでも一つの有益な生物的情報を与えてくれるであろう。

II 単一種個体群における分布集中性の安定化作用

1. はじめに

第 1 章では, 昆虫の集中分布がどのように形成されるかについてモデルを考えた。本章では, そのように形成された集中性が, 昆虫個体群の時間的動態にどのように影響するかについて議論する。空間分布の集中性と個体群動態の関係については既にいくつかのモデルが構築されてきた。De Jong (1979), Kuno (1983), Ives ら (1985) は差分式に k 一定の負の二項分布を組み込むことにより, 空間分布の集中性の影響を調べた。これらのモデルは, 空間分布の集中性は昆虫の平均密度を低下させ, かつ個体群の安定性をもたらすことを示唆した。ところが, 第 1 章で議論したように, k 一定の負の二項分布は実際の空間分布の表現法としては不完全であり, Taylor's power law や Iwao's $\hat{m}-m$ regression がより優れている。Kuno (1988) はこれら二つの式を差分式に組み込む

ことにより, 空間分布集中性の影響を, より現実に近い形で考察した。その結果, 空間分布の集中性は平均個体数を低下させることが解析的に示された。しかしながら, これらのモデルは特定の増殖率曲線を仮定しており, したがって, この結果がどれだけ一般性をもつかについてはまだ十分には明らかではない。本章では, より一般的なモデルを用いて分布集中性の影響について議論する。まず, モデルの構造を定式化し, 空間分布の集中性の影響を Taylor 展開近似を用いて一般的な形で表現する。次にこの近似を用いて, 集中性が, 個体群動態の平均レベルにどのように影響するかについて議論する。そしてさらに, 集中性が個体群動態の安定性にどのように影響するかについて示したい (Yamamura, 1989)。

2. 空間分布集中性と増殖率の関係についてのモデル

(1) モデルの構造

z 個の資源パッチからなっている空間に, 世代の重ならない昆虫個体群が生活している場面を考えよう。成虫はこれらの資源パッチのうちの一つに定着して増殖するものとする。 n_{ti} を第 t 世代の第 i 番目のパッチで増殖する成虫数とし, m_t を n_{ti} の平均値とする。 x 匹の個体が存在したパッチから生産される 1 匹あたりの次世代個体数が関数 $f(x)$ で与えられるとする。このとき, 第 t 世代の個体群の全体の増殖率 TRR_t (Total Reproductive Rate) は次式で与えられる。

$$TRR_t = \frac{\sum_{i=1}^z \{n_{ti} f(n_{ti})\}}{\sum_{i=1}^z n_{ti}} \quad (2.1)$$

(2) 数値例

まず, 問題を数値例で示す。典型的な $f(x)$ の例として, ここでは図 2.1 の折れ線を用いる。もしパッチの大きさが小さすぎなければ, 個体数 x が小さいときには, そこでの増殖率は最大値を実現するであろう (図 2.1 の A の部分)。 x がこの範囲を越えれば, 増殖率は x の増加とともに

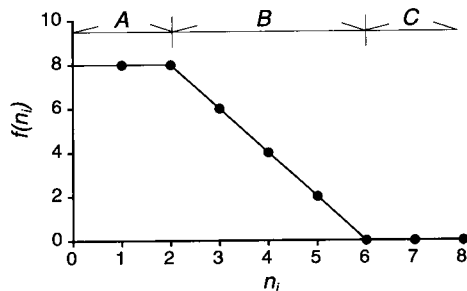


図 2.1. 増殖率曲線 $f(x)$ の仮想例。

表2.1. n_{ti} と TRR_t の組み合わせの例。 $f(x)$ として図2.1を仮定した

例番号	m_t		n_{ti}						TRR_t			
1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	8.0	
2	2	1	2	3	1	2	3	1	2	3	2	7.1
3	2	1	3	1	3	1	3	1	3	1	3	6.5
4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4.0
5	4	3	4	5	3	4	5	3	4	5	4	3.7
6	4	3	5	3	5	3	5	3	5	3	5	3.5
7	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	0
8	6	5	6	7	5	6	7	5	6	7	6	0.5
9	6	5	7	5	7	5	7	5	7	5	7	0.83

に減少し、ゼロに至るであろう(図2.1の B および C の部分)。そういう点で図2.1は増殖率曲線の一般的な形を表現しているといえる。

表2.1は n_{ti} の組み合わせと TRR_t の関係の例をいくつか示す。例1においては、すべての n_{ti} が2であり、したがって、 $TRR_t = f(m_t) = 8$ である。例2と3は平均を $m_t = 2$ に保ったまま n_{ti} にばらつきを与えたものである。これらの例においては TRR_t は $f(m_t)$ よりも小さくなっている。平均を4に保ったまま n_{ti} にばらつきを与えた場合にも同様の結果が得られる(例4, 5, 6)。しかし、 $m_t = 6$ の場合にはこれとは異なる結果が得られる。この場合には空間分布が完全一様分布の場合には個体群は直ちに絶滅する(例7)。しかし、分布が集中していれば、たまたま n_{ti} が少なかったパッチにおいて一部の個体が増殖することができる。すなわち、空間分布が集中していれば TRR_t は $f(m_t)$ よりも大きくなり、その結果として個体群は全体としては存続しうる(例8, 9)。

(3) 一般的な近似

今の議論を Taylor 展開近似を用いてより一般的な形で表現しよう。 $f(x)$ は正確には x を正の整数とする離散的な関数である。空間分布が完全に一様であるときには、 TRR_t の値は図2.1に示されるような $[0, f(1)]$ と隣接する $[m_t, f(m_t)]$ をむすぶ折れ線上の値をとる。しかし、分布集中度が TRR_t に与える影響を解析的に調べるために、便宜上ここでは x が連続であり $f(x)$ が滑らかな連続関数で与えられ微分可能であると仮定する。まず、式(2.1)を次のように変形する。

$$TRR_t = \frac{1}{z} \sum_{i=1}^z f(n_{ti}) + \frac{1}{m_t} \text{cov}[n_{ti}, f(n_{ti})]$$

ただし、ここに $\text{cov}[n_{ti}, f(n_{ti})]$ は n_{ti} と $f(n_{ti})$ の共分散を表す。 $f(x)$ が微分可能であるため m_t に関する Taylor 展開近似を用いれば上式は次のように近似的に

表現できる。

$$\begin{aligned} TRR_t &\approx \left[f(m_t) + \frac{1}{2} \text{var}(n_{ti}) f''(m_t) \right] \\ &\quad + \frac{1}{m_t} \text{var}(n_{ti}) f'(m_t) \\ &= f(m_t) + \text{var}(n_{ti}) \left[\frac{1}{m_t} f'(m_t) + \frac{1}{2} f''(m_t) \right] \end{aligned} \tag{2.2}$$

ただし、ここに $\text{var}(n_{ti})$ は n_{ti} の分散を表し、 $f'(m_t)$ 、 $f''(m_t)$ はそれぞれ関数 $f(x)$ の $x = m_t$ における1階微分値と2階微分値を表す。さらに、それぞれのパッチで生産される総個体数に関する関数(すなわち $xf(x)$) を $F(x)$ と表そう。このとき、式(2.2)はより単純な次式で表現し直すことができる。

$$TRR_t \approx f(m_t) + \text{var}(n_{ti}) \left[\frac{F''(m_t)}{2m_t} \right] \tag{2.3}$$

ただし、ここに $F''(m_t)$ は関数 $F(x)$ の $x = m_t$ における2階微分値を表す。空間分布が完全に一様るときは $\text{var}(n_{ti}) = 0$ であり、このとき式(2.3)は近似ではなく正確な値 $TRR_t = f(m_t)$ となる。空間分布が集中したときに $TRR_t > f(m_t)$ となるか $TRR_t < f(m_t)$ となるかは $F''(m_t)$ の値が正であるか負であるかによって決まることがわかる。また、 $TRR_t = m_{t+1}/m_t$ なので式(2.3)は次式のように表現することもできる。

$$m_{t+1} \approx F(m_t) + \text{var}(n_{ti}) F''(m_t) / 2 \tag{2.4}$$

式(2.3)、(2.4)は後述の第6章の式(6.1)からも導くことができる。

3. データへの当てはめ

Bellows (1981) は、いくつかの差分型の増殖率式の表現力を比較検討し、Maynard Smithら(1973)の次式が

もっとも柔軟であることを示した。

$$f(x) = \frac{c}{1+(ax)^b} \quad (2.5)$$

ここに a, b, c は定数である。ここではこの式を文献で報告された実験データに適用し、分布集中性の影響について検討する。表2.2は最小二乗法で推定した $f(x)$ のパラメーターを示す。寄生蜂に関しては雌成虫の数を用いた (a, c, d) が、他の例では雄雌を含めた全個体数のデータを用いた (b, e, f)。

図2.2は推定された曲線の典型的な例と、それに対応する $F''(x)/(2x)$ の値、すなわち $f'(x)/x + f''(x)/2$ の値を示す。*Callosobruchus chinensis* のデータにおいては $F(x)$ を最大化する x の値 (x_{max}) が存在する。このタイプの増殖率曲線は Nicholson (1954) にちなんでしばしばスクランブル型 (scramble type) と呼ばれる。*Cryptolestes*

tes の $F(x)$ 曲線にも x_{max} が存在するが、*C. chinensis* と比較すれば曲線の曲がり方は緩やかであり、むしろ最大値に漸近しながら単調に増加しているようにみえる。一般に最大値に漸近するタイプの増殖率曲線はしばしばコンテスト型 (contest type) とよばれる。

増殖率は、成虫の産卵数、卵期の生存率、幼虫期の生存率、成虫の性比や生存率といったさまざまな要素によって決定される。これらのコンポーネントの内の生存率についての密度依存性だけを調べた文献は数多い。もし、この生存率以外のコンポーネントに密度依存性が存在しないならば、式 (2.5) の仮定のもとでは生存率は次式で与えられる。

$$s(x) = \frac{c'}{1+(ax)^b} \quad (2.6)$$

したがって、この場合には生存率の密度依存性のデータ

表 2.2. 昆虫の増殖率についての式(2.5)のパラメーターの推定値

種名	a	b	c	実験密度 範囲	x_{max}	x_{thr}
(a) <i>Trichogramma evanescens</i>	0.146	1.955	18.68	50	7	12
(b) <i>Callosobruchus chinensis</i>	0.0148	1.535	21.70	768	101	186
(c) <i>Heterospilus prosopidis</i>	0.1034	1.245	24.92	96	30	57
(d) <i>Trichogramma japonicum</i>	0.0525	1.847	4.92	128	21	37
(e) <i>Cryptolestes</i> sp.	0.0421	1.170	29.36	128	108	209
(f) <i>Cathartus</i> sp.	0.0834	1.125	47.78	128	76	149

著者は以下のとおり。a:SALT(1936), b:UTIDA(1941), c:UTIDA(1944), d:KUNO(1962), e-f:VARLEYら(1973)。

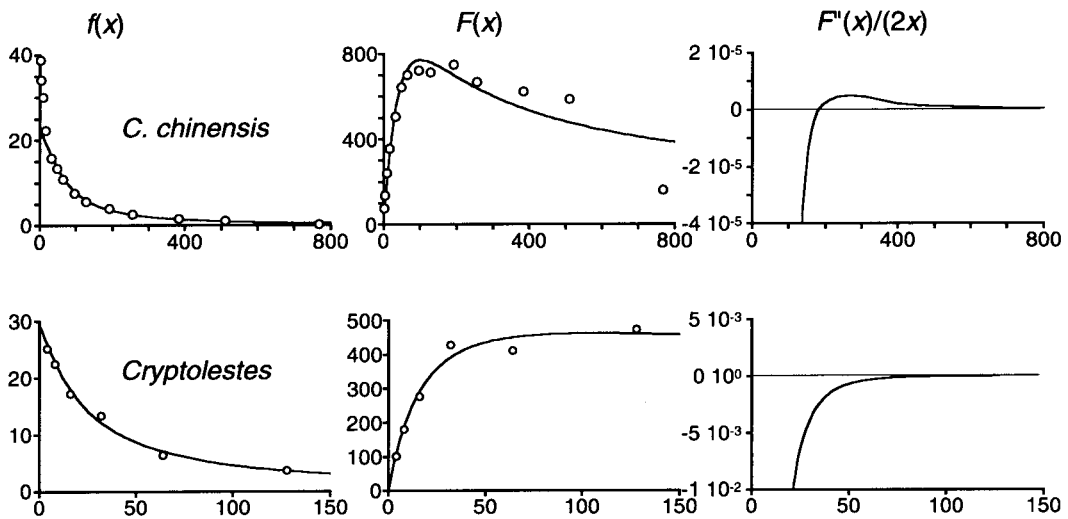


図 2.2. 増殖率曲線の典型的な例。

表 2.3. 昆虫の生存率についての式(2.6)のパラメーターの推定値

種名	a	b	c'	実験密度 範囲	x_{\max}	x_{thr}
(g) <i>Rhizopertha dominica</i>	0.792	1.197	1.496	20	4.9	9.5
(h) <i>Sitotroga cerealella</i>	0.848	1.160	1.463	20	5.7	11.2
(i) <i>Plodia interpunctella</i>	0.00896	4,427	0.732	250	85	124
(j) <i>Lucilia cuprina</i>	0.0274	3.203	0.808	240	29	45
(k) <i>Musca domestica</i>	0.000643	4.977	0.678	2560	1178	1687
(l) <i>Drosophila melanogaster</i>	0.00646	3.037	0.845	300	122	194
(m) <i>Drosophila simulans</i>	0.00717	6.799	0.728	300	108	146
(n) <i>Stegobium paneceum</i>	0.110	0.950	0.711	512	なし	なし
(o) <i>Lasioderma serricorne</i>	0.0114	7.53	0.806	1024	68	91
(p) <i>Tribolium confusum</i>	0.0116	3.12	0.610	130	68	107
(q) <i>Tribolium castaneum</i>	0.0149	4.21	0.800	130	51	75

著者は以下のとおり：g-h:CROMBIE(1944), i:SNYMAN(1949), j:NICHOLSON(1954), k:SULLIVANら(1963), l-m:MILLER(1964), n-q:BELLOWS(1981)。

だけから a , b を推定して分布集中性が個体群動態に与える影響を議論することができる。表2.3は生存率のデータに式(2.6)をあてはめた結果である。(n), (o), (p), (q)のデータについては Bellows (1981) の推定値をそのまま使い、それ以外のデータについては最小二乗法によってパラメーターを推定した。多くの場合には x_{\max} が存在し、生存率曲線はスクランブル型であることがこの表に表れている。

m_t が極めて大きいときには一般に $F'(m_t)$ の値はゼロ近くになるであろう。コンテスト型の場合には、曲線の傾き $F'(m_t)$ は m_t の増加につれて正の値からゼロに近づいてゆく。したがって 2階微分値 $F''(m_t)$ は常に負であろう。一方、スクランブル型競争の場合には曲線の傾き $F'(m_t)$ は m_t の増加につれて正から負に変化し、そしてゼロに近づいてゆく。したがって、2階微分値 $F''(m_t)$ は m_t の増加につれて必ず負から正に変化する(図2.2を参照)。 x_{\max} よりも大きい密度範囲の中に、 $F''(m_t)$ が負から正に変化する臨界値 (x_{thr}) が必ず存在する。個体数が x_{thr} よりも小さければ、空間分布集中性は増殖率を低下させ、個体数が x_{thr} よりも大きければ、空間分布集中性は増殖率を増加させる。表2.1において分布集中性が TRR_t が増加させる場合と減少させる場合の二つのケースに分かれたのは、そこに臨界値 x_{thr} が存在したためであることがわかる。なお、表2.2, 2.3に示されるように昆虫の増殖率にはスクランブル型が多いのに対し、植物の増殖率にはコンテスト型が多いことが示唆されている (Harper, 1977)。これは植物では臨界値 x_{thr} は存在せず、分布集中性は常に増殖率を低下させる

効果を持つことを意味している。

4. 議論

分布集中性は増殖率に影響を与え、その結果として個体群の平衡レベルや安定性にも影響を与えると予想できる。この様子は図2.3に模式的に示されている。たとえば死亡率 d_1 がかかると、その結果として増殖率は $TRR_t(1-d_1)$ に低下する。このとき平衡個体数は $TRR_t(1-d_1)=1$ を満たす個体数であり、すなわち $\log(TRR_t)=-\log(1-d_1)$ を満たす個体数である。したがって、死亡率 d_1 のもとでの新しい平衡個体数は $\log(TRR_t)$ の曲線と水平線 $-\log(1-d_1)$ の交点によって与えられる。分布が完全一様分布のときは、平衡個体数は図2.3の中での e_2 であり、分布が集中したときには e_1 で与えられる。このように、もし空間分布が完全一様の場合の平衡個体数が x_{thr} よりも小さければ、空間分布集中性は平衡個体数を低下させる。ところが、図2.3の e_3 と e_4 によって示されるように、もし空間分布が完全一様の場合の平衡個体数が x_{thr} よりも大きければ、空間分布集中性は平衡個体数を増加させる。

式(2.3)や(2.4)を用いれば、空間分布集中性が個体数変動の安定性を一般に高めることを以下のように示すことができる。個体数の安定性は平衡点付近での増殖率曲線の傾きによって決定されることが知られている。 $\log(m_t)$ に対して $\log(TRR_t)$ 曲線をプロットしたとき、その平衡点付近での傾きが -2 よりも緩やかであれば、個体数は平衡点に収束する (May ら, 1974)。あるいは m_{t+1} を m_t に対してプロットしたとき、その平衡点付近

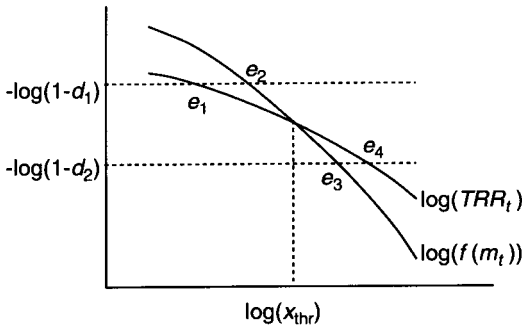


図 2.3. 空間分布集中性が平衡個体数に与える影響 ($f(n)$ がスクランブル型の場合)。横軸はパッチあたりの平均個体数の対数値 $\log(m_t)$ 、縦軸は増殖率 m_{t+1}/m_t の対数値を示す。 TRR_t は分布集中時の増殖率曲線であり、 $f(m_t)$ は一様分布の時の増殖率曲線。 x_{thr} の定義より $\log(x_{thr})$ においては $F''(m_t)=0$ であるから、式 (2.3) の右辺第二項がゼロとなり $\log(TRR_t)$ と $\log(m_t)$ は一致する。 $\log(x_{thr})$ の前後で $F''(m_t)$ の符号が変わるため、 $\log(TRR_t)$ と $\log(m_t)$ の大小関係が逆転する。死亡率 d_1 がかかると、平衡個体数は増殖率曲線と水平直線 $-\log(1-d_1)$ との交点によって与えられる。

での傾きが -1 よりも緩やかであれば個体数は平衡点に収束する (Clark, 1976)。増殖率曲線の傾きがこれらの値よりも急であれば、個体数は周期的変動あるいはカオス変動を示す (May, 1974)。図2.3は、少なくとも x_{thr} の近傍においては、 $\log(m_t)$ に対してプロットした $\log(TRR_t)$ 曲線の傾きは、 $\log[f(m_t)]$ 曲線の傾きよりも緩やかであることを示している。また、式 (2.4) は、少なくとも x_{thr} の近傍においては m_t に対してプロットした m_{t+1} 曲線の傾きは $f(m_t)$ 曲線の傾きよりも緩やかであることを示している。したがって、空間分布が集中すれば、個体数が一般に安定化に向かうと予想することができる。集中性が安定化作用を持つことはシミュレーションによっても容易に例示することができる。ここでは $f(x)$ としては、さきほど用いた Maynard Smith ら (1973) の式 (2.5) を用い、分布が完全一様分布の場合と分布が $k=1$ の負の二項分布にしたがう場合とを比較しよう。典型的な例として $a=0.1$, $b=10$, $c=10$ を代入すると図2.4に例示されるような m_{t+1} と m_t の関係が得られる。図2.3で議論したように二つの曲線は交差しており、集中分布の場合の曲線は一様分布の場合の曲線より

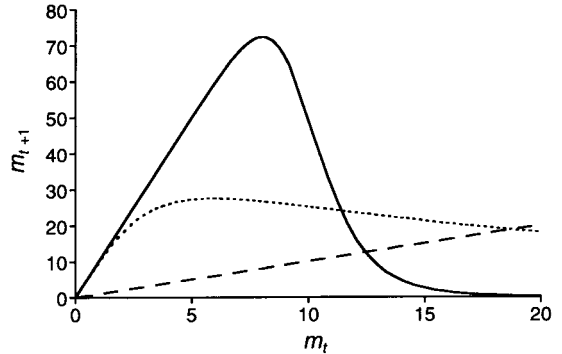


図 2.4. 空間分布集中性が増殖率曲線に与える影響の仮想的な数値例。実線は分布が一様の場合。点線は分布が集中していた場合。破線は $m_{t+1}=m_t$ 線。 $f(x)$ としては式 (2.5) を用いた。 $a=0.1$, $b=10$, $c=10$ 。集中分布としては $k=1$ の負の二項分布を用いた。

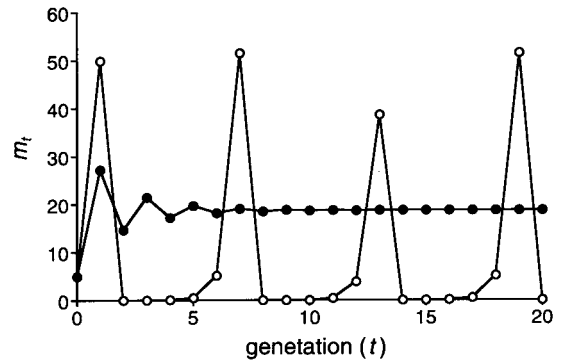


図 2.5. 空間分布集中性が個体数変動に与える影響。白丸は分布が一様の場合 (図 2.4 の実線)。黒丸は分布が集中している場合 (図 2.4 の点線)。初期個体数は $m_0=5$ とした。

もなだらかである。図2.5は $m_0=5$ を初期個体数として図2.4の二つの曲線を用いて個体数の時間的変動シミュレーションを行った結果である。空間分布が完全一様分布の場合には個体数は大きく周期変動を行う。このような周期変動は極地方の生物個体群にしばしば見られる (たとえば Baltensweiler, 1993など)。一方、分布が集中している場合には個体数は速やかに平衡個体数に収束することが図2.5に例示されている。

III イネ縞葉枯病流行における媒介虫の分布集中性の影響

1. はじめに

第II章ではもっとも単純なシステムである単一種個体群を取り上げ、昆虫の分布集中性がシステムの安定性に与える影響について議論した。他のさまざまなシステムにおいても分布集中性が同じような効果を持つことがモデルにより示唆されてきている (Hassell, 1978)。近年とくに研究が進化したのは寄主-捕食寄生者系である。ここでは $CV^2 > 1$ (CV : 変動係数) という単純なルールを適用することにより系の安定性が実際のデータに基づいて議論されてきた (Hassell ら, 1990; Pacala ら, 1990; Hassell ら, 1991; Pacala ら, 1991)。しかしながら、分布集中性が一般に安定化効果を持つか否かについてはまだ論争が続いている。森林性の昆虫類を用いた比較研究によると、大発生しやすい種は大発生しない種と比べて卵を卵塊で産む傾向が強く、分布が集中しているという (Hunter, 1995)。Stewart-Oaten ら (1990) は、単一種システムにおいて De Jong (1979) のモデルを改変したモデルを用い、集中性が増すにつれて安定した個体群変動をもたらすパラメーターの範囲が狭くなることを示した。また、Murdoch ら (1989) は被食者-捕食者系において分布集中性が不安定化効果をもたらすことを示した。これらの議論は、分布集中性の効果は条件次第で変化しうることを示唆している。前章では臨界値 x_{thr} 近辺での個体数変動を念頭に置き、単一種システムにおいては分布集中性は全体的には安定化効果をもたらすことを示した。しかし、細かく見れば、集中性は必ずしも安定性をもたらさないケースもあるかもしれない。実際に野外で集中性が安定化効果を持つかどうかを調べるためには、野外データから推定した現実的なパラメーターの値を用いて集中性の効果を議論する必要がある。

本章では、前章よりも複雑なシステムであるイネ縞葉枯病の疫学システムを取り扱う。イネ縞葉枯病はヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Hemiptera, Delphacidae) によって永続媒介される病気である。ここでは野外データからパラメーターを推定し、現実的なパラメーターのセットのもとで、媒介者の空間分布集中性のもつ安定化作用を議論したい (Yamamura, 1998b)。

2. イネ縞葉枯病の疫学システム

冬季にはヒメトビウンカは休閑水田のまわりの畦で幼虫態 (主として4齢幼虫) で越冬している。羽化した親の多くは短翅型であり、5月に大麦畑や小麦畑に侵入し

産卵を行う。この卵が発育して6月に第1世代の成虫となる。この成虫の多くは長翅型であり、田植えされて間もない水田へ5~6月に飛び込む。水田では3~4世代が繰り返される。最終世代の幼虫は畦に移動し、短日低温条件に誘発されて休眠に入る。

媒介虫は2種類の経路によりウイルスに感染する。一つは卵を通じてウイルスが親から子へと伝えられる「垂直伝染」であり、もう一つは感染したイネから虫が吸汁する際にウイルスを獲得する「水平伝染」である。経卵伝染率は0.93から0.97である (山田ら, 1956; 新海, 1962; Kisimoto ら, 1986)。感染イネから吸汁する際にウイルスを獲得する率は20%以下である (Kisimoto, 1967)。ウイルスの水平伝染は水田の中でのみ生じる。大麦、小麦や他のイネ科雑草も場合によってはウイルスに感染はするが、ヒメトビウンカがこれらの植物からウイルスを獲得することはほとんどない (山田ら, 1956)。

健全なイネが5月から6月に保毒虫 (ウイルスを持つ媒介虫) に吸汁された場合には、そのほとんどのイネは感染する (新海, 1962)。しかし、イネのウイルスに対する感受期は若いステージに限られる (新海, 1962)。媒介虫の生活史パラメーター (たとえば成虫の寿命、産卵数、幼虫の発育率など) は、媒介虫がウイルスに感染してもあまり低下しない (Kisimoto ら, 1986)。イネ萎縮病ウイルスの場合には、媒介虫がウイルスに感染すると、媒介虫の生活史パラメーターが悪影響を被ることが知られているが、イネ縞葉枯病の場合はそのような影響はないのである (Kiritani ら, 1987にレビューがある)。

3. モデル

間接感染によって伝搬する病気のモデルは、その中に多くの動的コンポーネントを含んでいるのが普通である。しかし、Murdoch (1993) によって指摘されたように、もしそのシステムがほぼ一方的な相互作用を含んでいるならば、その複雑なシステムはより単純なモデルで記述しなおすことができる。なぜなら、ほぼ一方的な相互作用をもたらすコンポーネントは単なる環境パラメーターとして固定することができ、その部分はサブモデルとして全く独立にモデル化すれば良いからである。イネ縞葉枯病の疫学システムにおいても、他の疫学システムと同様に、いくつかの一方方向の相互作用を含んでいる。まず第一に、イネの数は病気の発生の有無にほとんど関わりなく農家によって決定される。第二に、媒介者の生活パラメーターはウイルスの感染にあまり影響されない。したがって、このシステムは Murdoch (1993) のいう「decomposable」なシステムである。この場合、媒介

者の個体群動態は気温や湿度と同様に環境の要素の一部として与えればよいことがわかる。このため、ここでは与えられた媒介虫の個体群動態のもとで保毒虫率の変動を計算するためのモデルを作成する。今まで作成されたイネ縞葉枯病のモデルは世代間の変動を扱っていた(河野, 1966; 村松, 1979; Kisimoto ら, 1986)。しかし本章では解析的な解を得る目的のために年次変動だけを取り扱う。実際の相互作用を非常に単純化し、次のような仮定をもうけることにより、いくつかの植物疫学系に適用可能な単純なモデルを構築することが可能となる。

仮定

1. 水田では媒介虫は区画の中で生活する。この区画を「生物的区画」と定義する。
2. 6月にこの区画の中に1匹以上の保毒虫が存在すると、その区画内のすべてのイネが感染、発病する。
3. 非保毒虫が感染したイネで生活するとき、その非保毒虫は一定の確率で保毒虫になる。
4. ウイルスは卵を通じて一定の確率で垂直伝播される。
5. 保毒虫も非保毒虫も決定論的な方式で同じ率で増殖する。
6. 媒介虫は5月から6月に麦畑から水田へ生息場所を転換するときに十分に混ざりあう。

次のように記号を定義する。

a = 1年あたりの垂直伝染確率。

β = 1年あたりの水平伝染確率。

$P_i(x)$ = t 年に区画内に x 匹の第1世代成虫が存在する確率。

m_i = t 年の区画あたりの第1世代成虫数の平均。

q_i = t 年の第1世代成虫の保毒虫率。

d_i = t 年における発病区画率(発病株率)。

α と β に関しては、より厳密な定義が必要である。ここでは第1世代成虫のうち、前年の第1世代成虫の保毒雌からの子孫である1個体がウイルスを持つ確率を α とする。この確率はいくつかの複雑なケースを含んでいる。たとえば、前年の感染雌に由来する子孫のうち一度ウイルスを失ってから再び感染植物からウイルスを獲得した場合も含んでいる。仮定2より、前年の区画内の保毒成虫数に関わりなく α はほぼ一定である。また、第1世代成虫のうち、前年の第1世代成虫の健全雌からの子孫である1個体が、前年に同じ区画に1匹以上の保毒成虫が侵入したという条件のもとでウイルスを持つ条件付き確

率を β とする。この確率はウイルス獲得とウイルス消失の適当な組み合わせから成るいくつかのケースを含んでいる。仮定2より、前年の区画内の保毒成虫数に関わりなく β もほぼ一定である。

第($t+1$)年の生物的区画あたりの第1世代保毒成虫の期待数は、垂直伝染により感染した成虫数と水平伝染により感染した成虫数を合計することによって得ることができる。 i 匹の保毒虫と($x-i$)匹の非保毒虫が区画に侵入した場合を考えよう。 f_i を第 t 年の第1世代成虫における雌率とする。 R_i を第 t 年の年間の増殖率とする。 $p(j; i, \theta)$ をパラメーター i, θ をもつ二項分布確率、すなわち $\binom{i}{j}\theta^j(1-\theta)^{i-j}$ とする。このとき、 i 匹の保毒虫のうちの j 匹が雌である確率は $P(j; i, f_i)$ で与えられる。したがって、 i 匹の保毒虫が存在するという条件のもとで、垂直伝染した成虫の数の条件付き期待値は $\sum_{j=1}^i \alpha R_i p(j; i, f_i)$ で与えられる。 $(x-i)$ 匹の非保毒虫のうちの k 匹が雌である確率は $p(k; x-i, f_i)$ で与えられる。したがって、もし1匹以上の保毒虫が区画に侵入した場合には、 $(x-i)$ 匹の非保毒虫の存在する条件のもとで、水平伝染により感染する個体数の条件付き期待値は $\sum_{k=1}^{x-i} \beta R_i k p(k; x-i, f_i)$ で与えられる。 x 個体が区画に侵入した場合、その区画が i 匹の保毒虫を含む条件付き確率は二項確率 $p(i; x, q_i)$ で与えられる。したがって、 i 匹の保毒虫と $(x-i)$ 匹の非保毒虫が区画に侵入する確率は $p(i; x, q_i)P_i(x)$ で与えられる。以上のことから、保毒虫の全体の期待値は次式で与えられる。

$$R_i \sum_{i=1}^x \left\{ \sum_{j=1}^i \alpha p(i; x, q_i) \left[\alpha \sum_{j=1}^i p(j; i, f_i) + \beta \sum_{k=1}^{x-i} k p(k; x-i, f_i) \right] P_i(x) \right\} \quad (3.1)$$

式(3.1)は $1 \leq i$ の場合だけを含んでいる。なぜならある区画から保毒虫が生産されるのは、その区画に1匹以上の保毒虫が侵入した場合だけだからである。式(3.1)の角括弧の中の第1項は二項分布の期待値の公式を用いることにより次のように単純化される。

$$\alpha \sum_{j=1}^i p(j; i, f_i) = \alpha i f_i$$

角括弧の中の第2項も同様に単純化される。したがって、式(3.1)は次のように書ける。

$$R_i f_i \sum_{i=1}^x \left\{ \sum_{i=1}^x p(i; x, q_i) [\alpha i + \beta x - \beta i] P_i(x) \right\} \quad (3.2)$$

式(3.2)の大括弧の中の第2項は二項分布の定義を用いることにより次のように単純化される。

$$\sum_{i=1}^x p(i; x, q_t) \beta x P_t(x) = [1 - p(0; x, q_t)] \beta x P_t(x) \\ = [1 - (1 - q_t)^x] \beta x P_t(x)$$

式 (3.2) の大括弧の中の第 1 項と第 3 項は二項分布の期待値の公式を用いることにより次のように単純化される。

$$\sum_{i=1}^x p(i; x, q_t) [ai - \beta i] P_t(x) = (\alpha - \beta) x q_t P_t(x)$$

したがって式 (3.2) は次式のように単純化される。

$$Rf_t \sum_{x=1}^{\infty} \left\{ \alpha x q_t + \beta x (1 - q_t) [1 - (1 - q_t)^{x-1}] \right\} P_t(x) \quad (3.3)$$

($t+1$) 年の第 1 世代成虫の個体数は

$$Rf_t \sum_{x=1}^{\infty} x P_t(x) = Rf_t m_t \quad (3.4)$$

R_t , f_t , m_t は決定論的なパラメーターなので、($t+1$) 年の第 1 世代成虫の保毒虫率の期待値 $E(q_{t+1})$ は式 (3.3) を式 (3.4) で割ることによって与えられる。

$$E(q_{t+1}) = \frac{\sum_{x=1}^{\infty} \left\{ \alpha x q_t + \beta x (1 - q_t) [1 - (1 - q_t)^{x-1}] \right\} P_t(x)}{m_t} \quad (3.5)$$

第 t 年における発病区画率の期待値 $E(d_t)$ は同様にして次式で与えられる。

$$E(d_t) = \frac{\sum_{x=1}^{\infty} \sum_{i=1}^x p(i; x, q_t) P_t(x)}{\sum_{x=1}^{\infty} [1 - (1 - q_t)^x] P_t(x)} \quad (3.6)$$

$E(q_{t+1})$ と $E(d_t)$ を計算するためには $P_t(x)$ の分布を決めなければならない。ここでは第 I 章で述べたように生物個体群に広く適用されている負の二項分布を用いる (Anscombe, 1949)。

$$P_t(x) = \binom{k_t + x - 1}{x} \left[1 + \frac{m_t}{k_t} \right]^{-k_t} \left[\frac{m_t}{m_t + k_t} \right]^x \quad (3.7)$$

ここに k_t は負の二項分布のパラメーターである。式 (3.7) は次のように書きかえることができる。

$$P_t(x) = \binom{-k_t}{x} \left[1 + \frac{m_t}{k_t} \right]^{-k_t} \left[-\frac{m_t}{m_t + k_t} \right]^x \quad (3.8)$$

ただしここに

$$\binom{-k_t}{x} = \frac{-k_t(-k_t-1)\cdots(-k_t-x+1)}{x!}$$

ここで次の Newton の二項公式 (Taylor 展開の一種) を用いることができる。

$$\sum_{x=0}^{\infty} \binom{u}{x} v^x = (1+v)^u$$

ここに u は任意の実数, v は $-1 < v < 1$ の範囲内の任意の実数である。したがって、式 (3.5) の第 3 項は式 (3.8) を代入することにより次のように書ける。

$$-\beta(1 - q_t) \sum_{x=1}^{\infty} x (1 - q_t)^{x-1} \binom{-k_t}{x} \\ \left[1 + \frac{m_t}{k_t} \right]^{-k_t} \left[-\frac{m_t}{m_t + k_t} \right]^x / m_t \\ = -\beta(1 - q_t) \left[1 + \frac{m_t}{k_t} \right]^{-k_t-1} \\ \sum_{x=1}^{\infty} \binom{-k_t-1}{x-1} \left[-\frac{m_t(1 - q_t)}{k_t + m_t} \right]^{x-1} \\ = -\beta(1 - q_t) \left[1 + \frac{q_t m_t}{k_t} \right]^{-k_t-1} \quad (3.9)$$

式 (3.5) の第 1 項と第 2 項も同様に単純化することができるため、次式を得る。

$$E(q_{t+1}) = \alpha q_t + \beta(1 - q_t) \left[1 - \left[1 + \frac{q_t m_t}{k_t} \right]^{-k_t-1} \right] \quad (3.10)$$

また、式 (3.8) を式 (3.6) に代入した後と同様にして次式を得る。

$$E(d_t) = 1 - \left[1 + \frac{q_t m_t}{k_t} \right]^{-k_t} \quad (3.11)$$

図 3.1 は与えられた k_t のもとでの $E(q_{t+1})$, $E(d_t)$, q_t , m_t の関係を示している。 $E(q_{t+1})$ と $E(d_t)$ のどちらも m_t の増加とともに増加している。

パラメーター α , β を推定するためには、まず q_t , m_t , k_t の値を推定しなければならない。しかしながら、二つの値 m_t と k_t は直接には推定することはできない。なぜなら、野外観察において区画サイズは多くの場合人為的に決定されており(人為的区画)、これは上の仮定 1 で定義される生物的区画のサイズとは異なるからである。したがって、ここでは $w = m_t/u_t$ と定義される補正係数 w を用いる。ただし、 u_t は人為的区画あたりの平均密度である。そうすると、変数 m_t は wu_t によって与えられる。ところが残りの変数 k_t についてはさらに問題はやっかいである。第 I 章で述べたように負の二項分布においては k_t は理論的には分布の平均 μ_t と分散 σ_t^2 と関数関係にある。

$$k_t = \frac{\mu_t^2}{\sigma_t^2 - \mu_t} \quad (3.12)$$

したがって、もし σ_t^2 の推定値があるならば、 k_t を推定することができる。第 I 章で述べたように、Bliss (1941) は σ_t^2 の推定値 s_t^2 が平均 m_t の 2 種類の関数のいずれかで与えられることを示唆した。

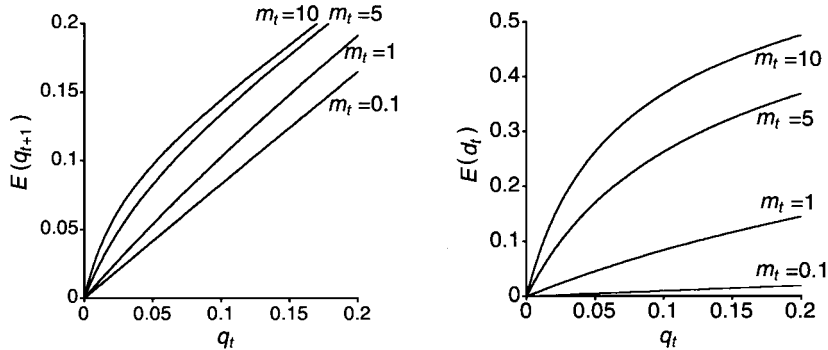


図 3.1. 左：媒介虫の平均個体数 m_t のもとの保毒虫率の変化。右：対応する発病区画率。 $\alpha=0.80$, $\beta=0.085$, $k_t=0.33$ 。

$$s_t^2 = am_t^2 \quad (3.13)$$

$$s_t^2 = gm_t + hm_t^2 \quad (3.14)$$

ここに a, b, g, h は定数である。式 (3.13), (3.14) が実際の生物のデータに広くあてはまることは、それぞれ Taylor (1961) と Iwao (1968) によって初めて示された。式 (3.12), (3.13), (3.14) を式 (3.10), (3.11) に代入して $m_t = wu_t$ の関係を用いることにより、 $E(q_{t+1})$ と $E(d_t)$ を二つの変数 q_t, u_t の関数として与えることができる。この 2 変数 q_t, u_t はいずれも野外で推定可能である。

4. パラメーターの推定

茨城県農業試験場および防除所は茨城県(総面積6,093 km²)内の四つの地域(県西部, 県北部, 県南部, 県東部)において野外調査を実施してきた(茨城県, 1968-1990)。媒介者は5月から6月にこれら4地域のそれぞれの中において十分に混ざりあい、かつ、4地域をまたぐ移動はないと仮定してモデルのパラメーターを求めることにする。第1世代成虫の個体数は6月に25株あたり個体数として調べられており、したがって25株が人為的区画の大きさである。県西部では20年(1968-1987)にわたり36地点において、県北部では20年(1968-1987)にわたり44地点において、県南部では18年(1968-1975, 1978-1987)にわたり52地点において、県東部では20年(1968-1987)にわたり18地点において第1世代成虫数が調べられている。発病株率はこれらと同じ調査地点において6月から9月にかけて調べられている。病徴はしばしばマスクされるため、イネが発病していると判定するのに適した時期は年によって変化する。そのため、 d_t の推定値として

は、その年に観察された発病株率の最大値を用いることにする。第1世代成虫の保毒虫率は4地域ごとに各1~2地点において6月に調べられている。保毒虫率の判定には約200個体のサンプルに対して赤血球凝集反応が用いられた。県西部, 県北部, 県南部については8年間の連続データ(1973-1980)が使用できるが、県東部については2年の連続データしか使えない。このため、以下の議論では三つの地域についてのみ議論を行うことにする。

まず最初に四つの地域ごとに第1世代成虫の人為的区画あたり個体数の平均とバリエーションを計算した。パラメーター a, b, g, h が区画サイズにあまり影響されないと仮定し、式 (3.13), (3.14) をこれらの推定値にあてはめた。等分散性を改善するために対数変換した後非線形最小二乗法を用いて次の推定値を得た： $\bar{a}=4.64$, $\bar{b}=1.56$, $\bar{g}=1.11$, $\bar{h}=3.07$ 。 r^2 は式 (3.13) は0.88, 式 (3.14) は0.89であり、いずれの式も同程度にデータに当てはまった。式 (3.14) を式 (3.12) に代入すれば、 $g=1$ のときには k_t は一定になる。今の場合は g の値は1に近いので、負の二項分布のパラメーター k_t は m_t に依存せずほぼ一定であることがわかる。このように式 (3.14) は k_t 一定という単純な近似につながるため、以降は式 (3.13) ではなく式 (3.14) を用いることにする。式 (3.12), (3.14) を式 (3.10), (3.11) に代入することにより次式を得る。

$$E(q_{t+1}) = \alpha q_t + \beta(1 - q_t) \left[1 - \left(1 + \frac{wq_t u_t}{k_t} \right)^{-k_t - 1} \right] \quad (3.15)$$

$$E(d_t) = 1 - \left[1 + \frac{wq_t u_t}{k_t} \right]^{-k_t} \quad (3.16)$$

ただし、ここに $k_t = \{h + (g-1)/(wu_t)\}^{-1}$ である。

次に三つのパラメーター w, α, β の推定を行う。式 (3.15) はすべてのパラメーターを含んでおり、式 (3.16)

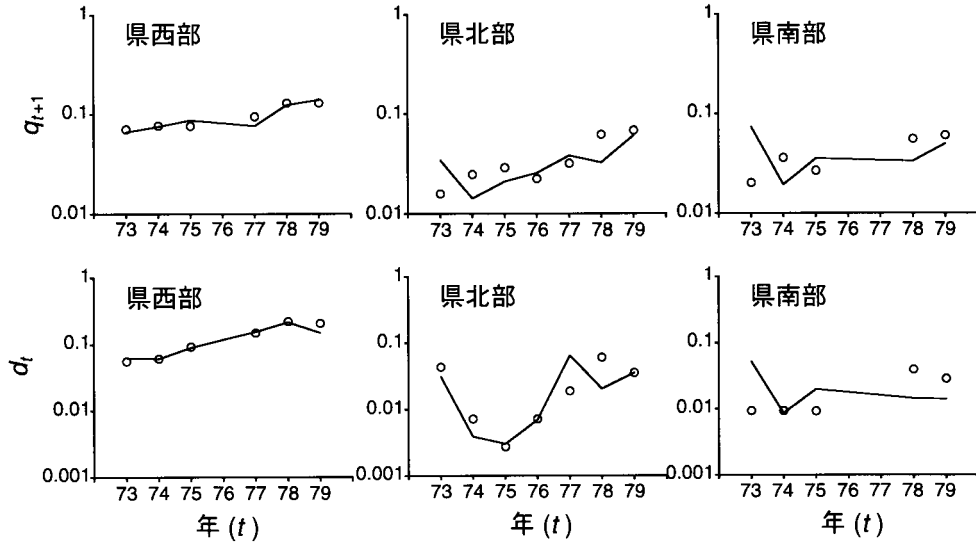


図3.2. モデルの当てはめ。上：保毒虫率 q_{t+1} の年変動。下：発病株率 d_t の年変動。白丸は観測値を示す。折れ線は最小二乗法によって当てはめられたモデルの予測値を示す。

は w しか含んでいない。したがって、式 (3.16) は w についてより精度の高い推定値をもたらすと予想できる。このため、まずはじめに式 (3.16) から w を推定した。推定の際には等分散性を改善するために角変換を行った後に最小二乗法を用いた。この推定値を式 (3.15) に代入し、 α と β の推定値を得た。推定値とその漸近的標準誤差は以下の通りである： $\hat{w}=2.70\pm 0.37$ 、 $\hat{\alpha}=0.80\pm 0.19$ 、 $\hat{\beta}=0.085\pm 0.048$ 。図3.2は、県西部、県北部、県南部での推定値を示す。観測値は大きく変動しているためグラフは対数スケールで示してある。当てはまりの程度は県西部と県北部では良いが、県南部では良くない。県南部でよくない理由は定かではないが、県南部では媒介虫密度が低いいため、 m_t の推定におけるサンプル誤差の大きいことがその理由の一つであるかもしれない。

ヒメトビウカは茨城県では1年に5世代ほど経過すると考えられている。経卵伝染率がKisimotoら(1986)によって報告されたように0.94と考えると、水平伝染の無いときの1年あたりの垂直伝染率は $0.94^5=0.73$ となる。 α の点推定値0.80はこの値と合っているように見える。 β の点推定値は0.2よりも小さく、これも先述のように実験結果と整合性がある。

5. 病気発生に対する分布集中性の影響

まず媒介虫の空間分布が集中分布である場合とランダム分布である場合とで病気発生の変動がどのように異

なってくるかをシミュレーションにより比較する。ランダム分布に対する式は式 (3.15)、(3.16) で極限 $k_t \rightarrow \infty$ を考えることにより与えられる。

$$E(q_{t+1}) = \alpha q_t + \beta(1 - q_t)[1 - \exp(-wq_t u_t)] \quad (3.17)$$

$$E(d_t) = 1 - \exp(-wq_t u_t) \quad (3.18)$$

初期値として1973年の q_t を用いることにより、それぞれの年の q_t と d_t を逐次的に計算した。 u_t の欠測している年については前年の u_t を用いた。図3.3は、空間分布がランダムな場合には分布が集中している場合に比べて q_t は低くなることを示している。 d_t も分布が集中している場合に比べて低くなるが、これは式 (3.16)、(3.18) の形から示唆されるように媒介虫の年次変動に影響されて大きく変動している。県北部と県南部では q_t の点線は急激に減少している。これは、もし媒介虫の空間分布がランダム分布であったなら、これらの地域ではウイルスは根絶される可能性があることを示唆している。

次に媒介虫の分布集中性が病気の存続に与える影響を解析的に考える。疫学モデルにおいては病気の存続を評価する際に感染の「基本増殖率」が用いられる。ただし、ここに基本増殖率は次のように定義される「感受性個体のみからなる個体群において、ある典型的な感染個体とその全感染期に間に生産する2次感染個体の数の期待値 (the expected number of secondary cases produced,

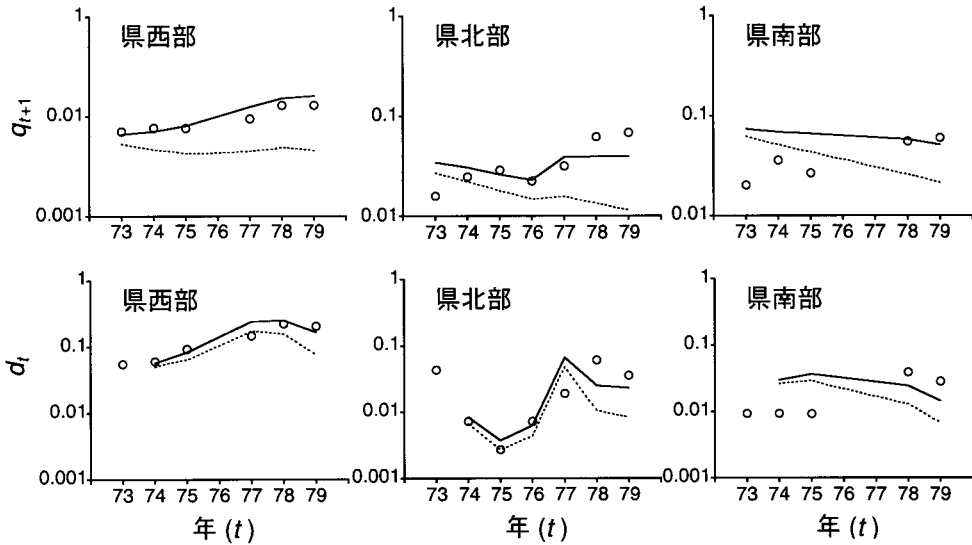


図3.3. 媒介虫の集中性の影響を示すためのシミュレーションの結果。上：保毒虫率 q_{t+1} の年変動。下：発病株率 d_t の年変動。白丸は観測値を示す。折れ線は推定された k_t を用いて計算した集中分布の場合のシミュレーション結果。点線はランダム分布の場合のシミュレーション結果。このシミュレーションにおいては推定誤差が逐次的に集積されるため、折れ線は図3.2のそれとは異なっている。

in a completely susceptible population, by a typical infected individual during its entire period of infectiousness)」(Diekmannら, 1990)。次の不等式を用いることにより、病気が侵入する限界条件を求めることが可能である。

$$(基本増殖率) > 1 \quad (3.19)$$

なぜなら、上の不等式が満たされるならば、少数の感染個体が侵入した後に感染個体の数が増加するからである。同じ議論により、今のモデルにおいては $q_t=0$ 近くで $E(q_{t+1}) > q_t$ となる条件を計算することにより限界条件を求めることができる。いま q_t が十分に小さいため、Newtonの二項式を用いて q_t に関する高次項を省略することにより次の近似式を得ることができる。

$$(1 - q_t)^x = 1 - xq_t \quad (3.20)$$

ここで \bar{m}_t を第1世代成虫の平均こみあい度 (Lloyd, 1967) とする。すなわち、

$$\bar{m}_t = \sum_{x=0}^{\infty} x(x-1)P_t(x) / m_t = m_t + \frac{\sigma_t^2}{m_t} - 1 \quad (3.21)$$

式(3.20)を式(3.5)の第3項に代入し、式(3.21)の定義を用いることにより次式を得る。

$$E(q_{t+1}) = \sum_{x=0}^{\infty} \{ \alpha q_t x + \beta q_t x(x-1) \} P_t(x) / m_t \\ = \alpha q_t + \beta q_t \bar{m}_t \quad (3.22)$$

したがって、 $E(q_{t+1}) > q_t$ を満たす臨界条件は次のように与えられる。

$$\bar{m}_t > (1 - \alpha) / \beta \quad (3.23)$$

一般に平均こみあい度は平均個体数と分布集中度指数との積によって表現することができる(Iwaoら, 1971)。

$$\bar{m}_t = m_t \left[\frac{\bar{m}_t}{m_t} \right] = m_t (1 + C_A) \approx m_t E(I_s) \quad (3.24)$$

ここに \bar{m}_t / m_t はLloyd (1967) によって提案されたパッチネス指数 (index of patchiness) であり、 C_A は久野 (1968) によって提案された集中度指数である。 I_s はMorisita (1959) によって提案された散布指数 (index of dispersion) である。したがって、不等式(3.23)は病気の侵入には平均個体数と分布集中度の両方が重要な役割を果たすことを意味している。また、式(3.21)を不等式(3.23)に代入することにより、集中性の影響を表現する別の不等式を得ることができる。

$$\alpha + \beta m_t + \beta \left[\frac{\sigma_t^2}{m_t} - 1 \right] > 1 \quad (3.25)$$

不等式 (3.25) の左辺の三つの項は伝染プロセスの三つの異なるコンポーネントに対応している。第1項は母から子への垂直伝染によってもたらされる伝染コンポーネントを示しており、第2項は成虫の密度に依存した水平伝染による伝染コンポーネントを示している。そして、第3項は成虫の空間分布の集中性に依存した水平伝染による伝染コンポーネントを示している。なぜなら、第3項はランダム分布 ($\sigma_i^2 = m_i$) において0になるからである。不等式 (3.25) は、媒介虫の平均個体数 (m_i) が大きい、あるいは媒介虫の散布係数 (σ_i^2/m_i) が大きいときにイネ縞葉枯病ウイルスが侵入できることを示している。

本章で取り扱った空間的モデルにおける病気の侵入条件を非空間的モデルのそれと比較するとそこには重要な違いが見られる。直接感染性の病気 (たとえば人間の風邪や性病など) の疫学モデルにおいては病気の侵入条件は個体の密度によって与えられる (Anderson ら, 1979)。蚊による間接感染病であるマラリアの場合においても病気の侵入条件は1人あたりの媒介虫の平均個体数で与えられる (May ら, 1979)。これに対して、本章で取り扱った空間的モデルにおいては病気の侵入条件は媒介者の平均個体数ではなく平均こみあい度で与えられた。ただし、特定の媒介者の種に焦点をあてた場合には、侵入限界条件は平均密度で表現することができる。なぜなら第I章で取り扱ったように平均こみあい度は種ごとに固有な平均密度の関数で与えられるからである。式 (3.14) を不等式 (3.25) に代入して $m_i = wu_i$ の関係を使うことにより次式を得る。

$$u_i > \frac{1}{w(h+1)} \left[\frac{1-\alpha}{\beta} + 1 - g \right] \quad (3.26)$$

α , β , h , g , w の推定値を不等式 (3.17) に代入することにより、ヒメトビウカの限界密度は25株あたり0.20と推定された。1973~1979年の間の観測された25株あたり平均個体数 (±推定標準偏差) は県西部で 0.86 ± 0.60 、県北部で 0.33 ± 0.41 、県南部で 0.18 ± 0.08 であった。県西部と県北部では野外でのヒメトビウカ密度は病気の侵入限界密度よりもかなり高い。県南部の密度は侵入限界密度よりも低い、これはヒメトビウカの主な繁殖地である麦畑の面積が小さいことがその原因であるかもしれない。

g が1に近い、不等式 (3.26) はさらに次式のように近似的に単純化される。

$$u_i \beta > \frac{1-\alpha}{w(h+1)} \quad (3.27)$$

α , h , w の推定値を代入すると $u_i \beta > 0.018$ となる。この

不等式は、水平伝染確率 β を低下させることは媒介虫密度 (u_i) を低下させることと同じぐらいの効果を持つことを示している。これは「むさしこがね」等の病気抵抗性品種を導入する際の効果について重要な示唆を与えている。いま病気抵抗性の品種の植えられた水田では水平伝染が生じないと仮定する。病気抵抗性品種は媒介者の増殖に影響をあたえないことが示唆されている (江塚, 1985) ため、ここでは媒介虫の増殖率、密度、空間分布および垂直伝染率が病気感受性品種水田と病気抵抗性品種水田で変わらないと仮定する。このとき、抵抗性品種水田に関しては $\beta=0$ であり、抵抗性品種水田の条件のもとでの翌年の保毒虫数の期待値は式 (3.1) の第2項をゼロに置き換えることによって得ることができる。抵抗性品種水田と感受性品種水田の両方を含めた全体の保毒虫数期待値はそれぞれの水田条件での保毒虫数をその面積比で重み付けして足し合わせたもので与えられる。これは式 (3.1) の β に感受性水田面積率をかけたものと数式上は同じである。すなわち、感受性品種の率が低下するとともに見かけ上の β は減少する。したがって、不等式 (3.27) は、たとえば抵抗性品種を40%導入することは媒介虫密度を40%減らすことと同じ効果を持つことを示している。大ざっぱにいえば、県西部では約75%の抵抗性品種導入が病気の根絶に必要なことがわかる。なぜなら、初期水田に侵入する媒介虫の25株あたり密度 (u_i) は県西部では0.86であり、したがって75%の抵抗性品種導入のもとでは $u_i \beta = 0.86 \times 0.085(1-0.75) = 0.018$ となり、式 (3.27) の限界条件になるからである。実際に埼玉県では病気抵抗性品種の導入後に保毒虫率は急激に低下したことが知られている (Kisimoto, 1993)。

いま病気の侵入条件を考えてきたが、病気の侵入できる条件のもとで分布集中性が長期的にどのような影響をもたらすかを調べるために、次に平衡条件における二つの特性を調べた。一つは $E(q_{t+1}) = q_t$ を満たす平衡保毒虫率であり、もう一つは $E(d_{t+1}) = d_t$ を満たす平衡発病区画率である。それらをいくつもの m_i について、集中度指数 ($1/k_i$) の対数値に対してプロットした。野外データでは m_i は0から34の範囲にわたっていたので、ここでは $0 < m_i < 24$ の範囲について示している (図3.4, 3.5)。ほとんどの m_i において、集中度が増加するにつれて、平衡保毒虫率は漸近線に近づきながら増加する (図3.4)。与えられた k_i について考えると、平衡保毒虫率は m_i が増加するにつれて増加している。極限值 $m_i \rightarrow \infty$ あるいは $k_i \rightarrow 0$ を考えることにより、平衡保毒虫率の最大値は $\beta/(1-\alpha+\beta)$ で与えられることがわかる。 α , β の推定値を代入すれば、この最大保毒虫率は0.298となる。一方、

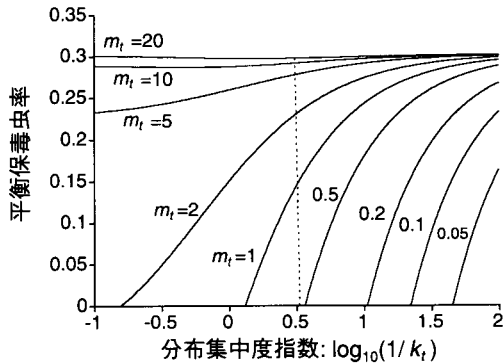


図3.4. さまざまな平均密度 m_t において、媒介虫の集中性が平衡保毒虫率に与える影響。 $\alpha=0.80$, $\beta=0.085$ 。野外で実現される k_t は m_t に依存するため、ヒメトビウンカの場合には実際には式 (3.12), (3.14) から計算される点線上の値が実現される。

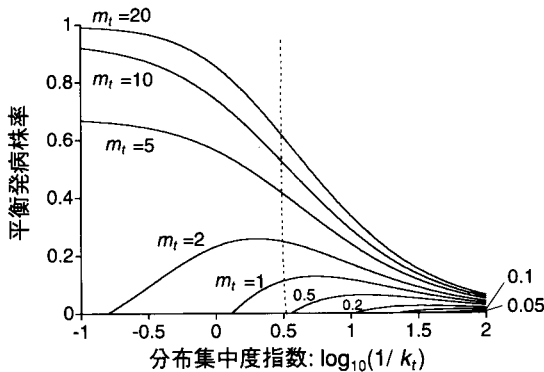


図3.5. さまざまな平均密度 m_t において、媒介虫の集中性が平衡発病区画率に与える影響。 $\alpha=0.80$, $\beta=0.085$ 。点線の意味は図3.4と同じ。

平衡発病区画率はしばしば中程度の集中度において最大となる (図3.5)。図3.4と図3.5のいずれにおいても $1/k_t$ が小さいときには率は m_t に依存して大きく変化するが、 $1/k_t$ が大きいときには率はあまり m_t に影響されない。したがって、媒介虫の空間分布が十分に集中している場合には、たとえ媒介虫の個体数が大きく変動しても病気の発生はほとんど一定に保たれると予想できる。

6. 議論

今までにさまざまなモデルが個体群の空間的側面を時間的な動態に組み込むために提案されてきたが、それら

を実際の野外データに適用した例は比較的少ない。植物ウイルス病の疫学においては、多くの空間的研究は病気の空間勾配 (disease gradient) すなわち病気の発生源からの距離と病気の発生との関係の記述に焦点を当ててきた (Thresh, 1976; Jeger, 1990)。いくつかの研究はこの病気勾配がウイルス病の発生に与える影響について取り扱っている。Holt ら (1997) は病気の勾配をシミュレーションモデルに組み込み、イネの栽培の空間的同調性がイネツングロウイルス病の流行に及ぼす影響を検討した。かれらのモデルではそれぞれの区画内で病気がロジスティック的に進行すると仮定し、その進行がその区画の病気発生量の影響を受けるだけでなく病気の拡散勾配に応じて近隣の区画の病気発生量の影響も受けると仮定している。いくつかのシミュレーションモデルでは媒介者の確率的な動きが組み込まれている (Ferriss ら, 1993; Holt ら, 1996)。システムの内部の相互作用の定量的な形が未知である場合には、それぞれの区画の状態を離散的なカテゴリで記述するのも望ましいであろう。たとえば Maynard Smith (1974) は被食者-捕食者システムの空間的ダイナミクスを表現する際に、それぞれの区画の状態をたとえば [少数の被食者, 多数の捕食者] とか [多数の被食者, 少数の捕食者] といったカテゴリで表現した。Satô ら (1994) は同様の観点からモデルを構築し、連続マルコフ過程とペア近似を用いて病気の絶滅条件を明らかにした。もし、病気の発生が加法的だと近似してよいならば、いくつかの研究によって示されたように空間-時間自己回帰モデル (spatio-temporal autoregressive models) も有効であろう (Madden ら, 1988; Reynolds ら, 1988)。

上に引用した病気の空間的モデルは、空間的な相互作用の強さは距離が離れるにつれて減少する、という考え方に基いている。しかし、本章では「局所的相互作用, 全体的混合」とでも言うべき、さらに単純化した仮定を採用した。そこでは、個体はまずそれぞれの区画内で相互作用を行い、そのローカルな相互作用を行った後に全システム内の個体が完全に混合する、と仮定されている。これにより、より扱いやすい形のモデル構築が可能になるため、この仮定は空間分布集中度の影響に関する研究のなかで頻りに用いられてきた。しかしながら、この仮定を用いた近似が妥当なのは区画サイズを的確に決めることができた場合に限られる。野外調査においては区画サイズは便宜上人為的に事前に決定されることが多い。したがって、この野外データをモデルにそのまま用いることはできない。生物の空間パターンを研究する際に、隣接する区画を逐次的に併合しながらそのパターンの変

化を追うというアプローチがある (Greig-Smith, 1952; Hill, 1973; Mead, 1974; Ripley, 1981)。これらの手順は的確な区画サイズを決定するのに利用することができるが、この方法が利用できるのはそれぞれの個体の空間的な位置が正確に記録されている場合だけである。本章では、感染の相互作用が行われる空間範囲を推定するために校正パラメーター w を導入した。この w の推定値は 2.70 であり、これは *L. striatellus* の空間的な相互作用がおおよそ $2.70 \times 25 = 68$ 本の植物の中で行われていることを示している。一般に、空間的モデルを野外データに適用する際には、生物的区画サイズの推定に注意する必要があるであろう。

IV 空間分布集中性の進化機構

1. はじめに

Hassell ら (1976) は 24 種の昆虫の野外個体群動態を検討し、そのうちの 1 種だけがリミットサイクルを示し、その他の種の動態は安定であると判定した。Turchin ら (1992) は Hassell らの結論は単純すぎるモデルに基づいているために安定性を過大評価する方向へ偏っているとし、response surface 法を用いて解析を行った。この解析によれば 14 種の昆虫の野外個体群動態のうち密度依存的制御のない昆虫が 1 種、安定な変動を示す昆虫が 9 種、リミットサイクルや quasiperiodic oscillation を示す昆虫が 3 種、カオス変動を示す昆虫が 1 種であると判定された。これらの結果は、昆虫の個体群動態はいくつかの種においては不安定ではあるものの大多数の種においては安定であることを示唆しているであろう。あらゆる生物は進化の結果として存在するのであるから、これは何らかの理由で安定性が進化したことを意味している。安定性は生物の空間分布と密接に関係しており、生物の空間分布が集中しているとその個体群動態は安定化しやすいことが第 II 章、第 III 章のモデルにより示された。また、生物の空間分布集中性は生物の移動性の少なさによって生じることが第 I 章のモデルから示唆された。これらの結果を総合することにより、個体群動態の安定性は「生物の移動性の少なさ」が進化した結果として生じているという仮説を考えることができる (図 4.1)。

一般に移動性の高さは移動時のコストと利益のバランスで決まっていると考えられる。移動に関わるコストの中には移動時の死亡や移動に要するエネルギー、翅や足などの移動器官を形成するためのコストなどが含まれるであろう。これらのコストは系統発生上の制約の関係から生物群によっても異なるであろう。一方、移動に関わ

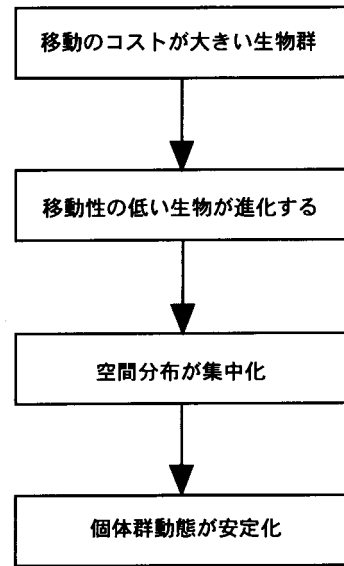


図 4.1. 移動コストと個体群安定性についてのシエマ。

る利益としては従来から 2 種類のものと考えられている。一つは資源の自己消費を回避することによる利益である。ある場所に定住して生活していると資源が消費し尽くされてしまうので、移動して未利用の資源を利用することにより利益を得ることができるわけである。もう一つは Den Boer (1968) によって「リスクの分散 (spreading of risks)」とよばれたものである。ある一つの場所ですべての子孫が生活していると、環境変動によりたまたまその場所が崩壊した場合にすべての子孫が死に絶えるのに対し、子孫が複数の場所に分散して生活していると、環境が変動してもいずれかの子孫が生き残ることができる。ただし、このリスクの分散の利益が生じるのは資源変動が空間的に同調しておらず、その同調していない広い範囲にわたって生物が分散を行う場合に限られる (Kuno, 1981)。これに対し、資源の自己消費の効果は必ず生じうる。したがって、本章ではとりあえずリスクの分散の効果を見捨て、資源の自己消費の効果だけを考慮して、生物の移動性がどのように進化的に決定されるかについて考えたい。

生物の移動のコストと利益を定量的に把握するのは一般に極めて難しい。ある特定の親に由来する子供を識別して生存率を測定しなければならず、これはかなり困難である。そこで、ここでは、その前の 1 ステップとして植物の葉の空間分布について扱いたい。植物の葉の空間分布も生物個体の空間分布と同様に、葉の移動に要するコストと利益によって決定されているはずであるから、

生物個体の空間分布の進化を説明する場合と同様に葉の空間分布の進化を説明できるはずだからである。しかも、植物の葉の場合は1個体全体のコストと利益を測定すればよいので適応度の評価が比較的簡単である。ここでは昆虫の空間分布の最適性を議論する代わりに、雑草であるスベリヒユ *Portulaca oleracea* L. について葉の空間分布の最適性を議論する。スベリヒユは畑地に普通にみられる多肉性の植物であり、その茎は放射状に地表面に広がる。葉の空間分布の形成過程については第1章で論じたコロニー拡大モデルを用いる (Yamamura, 1997)。

2. スベリヒユの葉の空間分布モデル

単純のため、すべての葉はほぼ同じサイズであり、その密度分布が図4.2に示されるような円柱形で与えられると仮定する。ここに底面の直径 L は植物の幅を意味する。円柱形の高さ D は単位面積あたりの葉の密度を意味する。このとき葉の総数 N は円柱形の体積 $N = D\pi(L/2)^2$ で与えられる。 v と h をそれぞれ葉密度の成長率 (垂直方向の成長率) および占有面積の成長率とする。このとき、円柱の直径の水平方向の成長率は \sqrt{h} で与えられる。また、単純のため水平方向と垂直方向の対数成長率の比を p と記する。

$$p = \frac{\log(v)}{\log(\sqrt{h})} \quad (4.1)$$

ここでは p が一定であると仮定する。すなわち、葉の空間分布に関して第1章と同様にアロメトリー (相対成長) 的な成長を仮定する。

植物体の各部の成長に関しても以下のようにアロメトリーを仮定する。まず、茎は水分輸送や養分輸送を含め

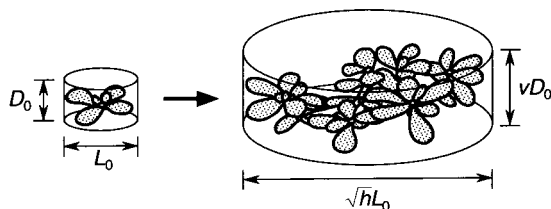


図4.2. モデルの仮定。葉の空間分布は円柱形で表現される。底面の直径 L は植物幅、円柱の底面積は植物の占有面積、円柱の高さ D は単位占有面積あたりの葉の密度、円柱の総体積は総葉数 N を意味する。初期の葉密度 D_0 と初期の植物幅 L_0 はある一定時間後にそれぞれ vD_0 、 $\sqrt{h}L_0$ に増加する。相対成長率 $p = \log(v)/\log(\sqrt{h})$ は一定であると仮定する。

植物体の構造を維持するのに重要な役割を担っているの、茎の乾燥重量は植物幅のアロメトリー的な関数で与えられると仮定する。葉の乾燥重量は葉の総数のアロメトリー的な関数で与えられると仮定する。葉のサイズはほぼ同じであると仮定されているので、この仮定は葉の総重量が葉の数に比例するという単純な仮定とほぼ同じである。根は葉の蒸散と密接に関わっているの、根の乾燥重量は葉の総数のアロメトリー的な関数で与えられると仮定する。スベリヒユの場合には根の重量は植物体の全重量に比べてかなり小さいので、根の成長に関する仮定はあまり重要な意味は持っていない。

植物の光合成能力が高ければ植物の成長が早くなり、その結果として多数の子孫を残すことが出来るであろうから、光合成の総能力は植物形の最適性を評価するのに適している。純光合成能力はそれぞれの葉毎の光合成能力や、葉面積指数 (LAI)、呼吸、太陽光の角度の日変化などさまざまな要因によって決定されるであろう。しかし、ここでは Honda ら (1978) が用いた最も単純な指標、すなわち、葉によって覆われる地表面積 (垂直投影面積) を用いることにしたい。スベリヒユの植物形は比較的平らであるので、この指標は妥当であると思われる。

3. パラメーターの推定

コロニー拡大モデルを適用するために以下のような野外調査を行った。まず、裸地に単独で生えているスベリヒユ個体について地表面を 10×10 cm の区画に区切り、各区画内の葉 (長さ 2 mm 以上) の数を数えた。このとき、植物の生え際が、ある区画のちょうど中心にくるように区画を設置した。野外調査の後、葉面積計により全葉面積を測定した。また、葉、茎、根の乾燥重量を測定した。いくつかの区画については 1.5 m の高さから写真を撮り、この写真を拡大して葉の部分を取り取り、その紙の重量を測定することにより葉に覆われている地表面積を推定した。

パラメーターを推定する前に、まず「葉密度がアロメトリー的な成長を行う」という仮定が妥当であるかを検討しなければならない。そのために、植物幅と占有面積あたり葉密度の間の関係が両対数軸で直線になるかどうかを検討すべきである。しかし、実際の植物の周囲の形はなめらかな円形ではなく凹凸をもつため、植物幅は簡単に測定することはできない。そのため、まず占有区画数 Q を測定し、植物幅 L (cm) を $2\sqrt{100Q/\pi}$ で推定し、占有面積 (cm²) を $100Q$ で推定した。これを用いて占有面積あたりの葉数と植物幅の関係プロットした (図4.3)。植物体が小さいときは占有区画数はつねに 1 になってし

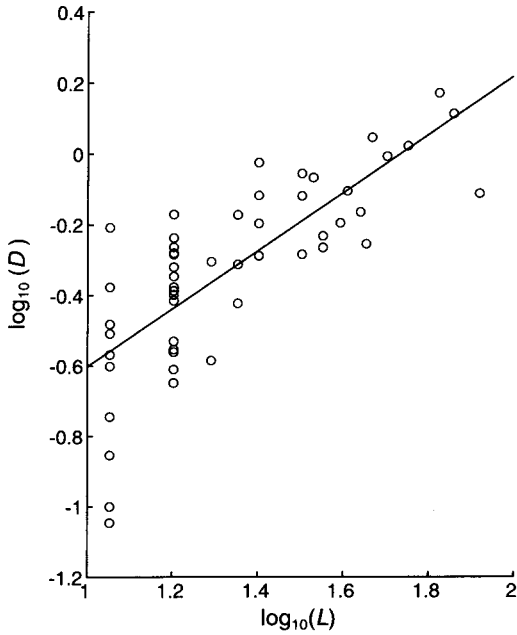


図 4.3. 植物幅 L と葉密度 D の間のアロメトリー関係。それぞれの丸は別々の個体を示す。最小二乗法による推定式は： $\log_{10}(D) = -1.176 + 0.819 \log_{10}(L)$ ， $r^2 = 0.582$ 。

まい、これは推定に大きな偏りをもたらすため、1区画しか占有していない植物についてはグラフから除いてある。ばらつきは大きい図4.3は植物幅と葉密度の間にアロメトリーの関係が存在することを示している。

図4.3の傾きから相対成長率の推定値 $p = 0.819$ を得ることができる。しかし、上に述べた理由から、この推定値はまだ偏りをもつ可能性が高い。アロメトリーの成長のもとでは第1章で議論したように Taylor's power law が成立するため、この関係からパラメーターを推定する方が信頼できる。いま v, h にばらつきがない状況を考えているので、 $E(v) = v, E(h) = h$ であり、 $E(v^2) = [E(v)]^2 = v^2$ である。式 (1.21) にこれらを代入すれば次式を得る。

$$b = 1 + \frac{\log(v)/\log(h)}{1 + \log(v)/\log(h)} = \frac{2(1+p)}{2+p} \quad (4.2)$$

これを变形すれば、

$$p = \frac{\log(v)}{\log(\sqrt{h})} = \frac{2(b-1)}{2-b} \quad (4.3)$$

したがって b を推定すれば式 (4.3) を用いて p を推定することができる。 b を推定するために、植物が121個(11×11)の区画(それぞれ10×10cm)からなる空間の中央に生育していると仮定して平均と分散を計算し、それらに対数スケールでプロットした(図4.4a)。そして直線回帰で求めた傾きの推定値を用いて式 (4.3) により p を推定

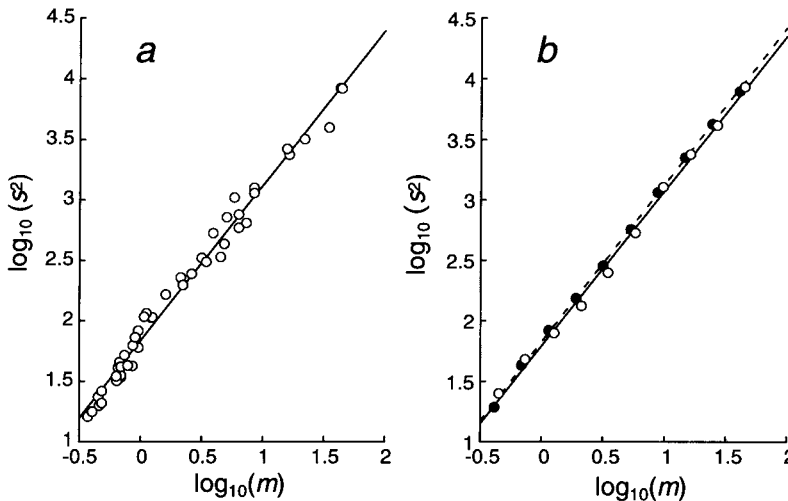


図 4.4. 区画あたり葉数の平均 m と分散 s^2 の間の power law 関係。直線は最小二乗法で求めた。(a) 実際のデータ： $\log_{10}(s^2) = 1.833 + 1.285 \log_{10}(m)$ 。 $r^2 = 0.970$ 。(b) 予備シミュレーション。白丸は円柱形を用いたシミュレーションの結果： $\log_{10}(s^2) = 1.788 + 1.285 \log_{10}(m)$ 。 $r^2 = 0.996$ 。黒丸は円錐形を用いたシミュレーションの結果： $\log_{10}(s^2) = 1.821 + 1.303 \log_{10}(m)$ 。 $r^2 = 1.000$ 。

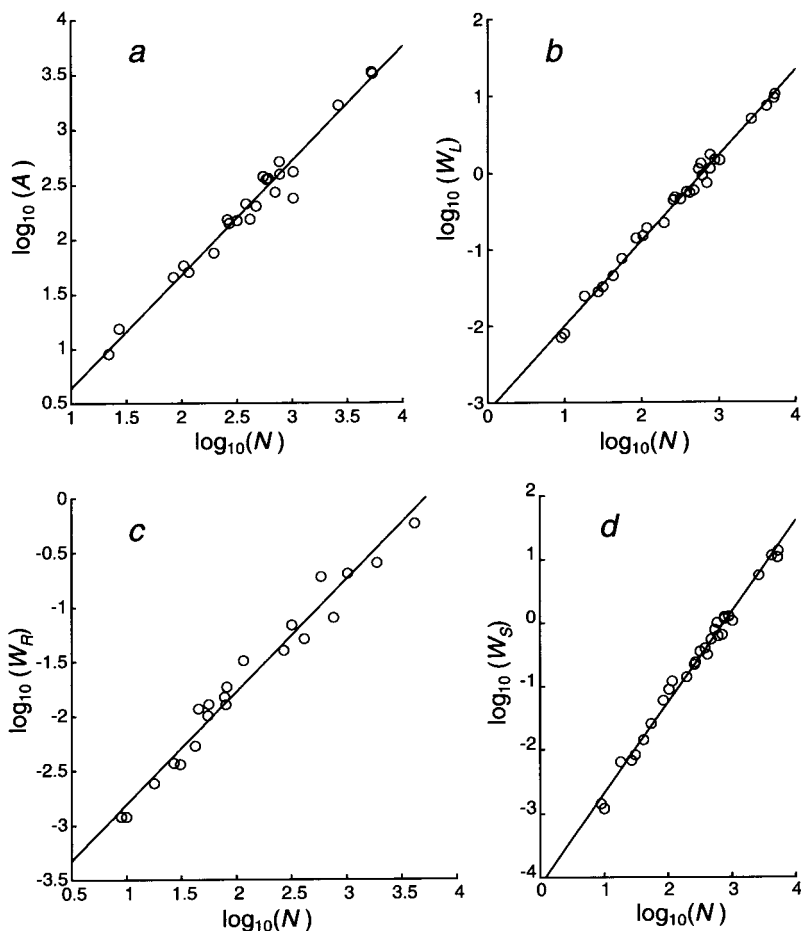


図 4.5. 植物各部のアロメトリー関係。直線はreduced major axis法で推定。(a)全葉面積 A (cm^2) と総葉数 N 。 $\log_{10}(A) = -0.412 + 1.042 \log_{10}(N)$ 。 $r^2 = 0.968$ 。(b)葉の乾燥重量 W_L (g) と総葉数 N 。 $\log_{10}(W_L) = -0.3118 + 1.1141 \log(N)$ 。 $r^2 = 0.990$ 。(c)根の乾燥重量 W_R (g) と総葉数 N 。 $\log_{10}(W_R) = -3.853 + 1.036 \log_{10}(N)$ 。 $r^2 = 0.966$ 。(d)茎の乾燥重量 W_S (g) と総葉数 N 。 $\log_{10}(W_S) = -4.126 + 1.434 \log_{10}(N)$ 。 $r^2 = 0.988$ 。

したところ $\hat{p} = 0.797$ を得た。すなわち $\hat{v} = h^{p/2} = h^{0.399}$ である。なお、葉密度と植物幅の間にべき乗関係が存在する場合には、葉サイズが一定であるという仮定のもとでは葉面積指数 (LAI) と植物幅の間にもべき乗の関係が生じる。今の場合は $\text{LAI} \propto (\text{植物幅})^{0.797}$ である。

次に植物の各部の間のアロメトリー関係について推定した。総葉面積 (cm^2) を A と記し、葉の乾燥重量 (g) を W_L 、根の乾燥重量 (g) を W_R 、茎の乾燥重量 (g) を W_S と記す。アロメトリーのパラメーター推定の方法については多くの議論がなされてきた (Jolicœur, 1990)。直線回帰の場合には x 軸の値は誤差がなく測定され、 y 軸方

向の値のみが誤差を持つと仮定されているのだが、アロメトリー関係の場合は x 軸と y 軸の観測値の両方が誤差を持つからである。系統誤差の大きい変量はランダム誤差も大きいと見なされるため、ここでは reduced major axis 法 (GM 回帰法) を用いた。図 4.5a-d は以下の推定値を与える。 r^2 が非常に大きいので、別の推定法を用いても今の場合は推定値は実際にはあまり変化しない。

$$\log_{10}(A) = -0.412 + 1.042 \log_{10}(N) \quad (4.4)$$

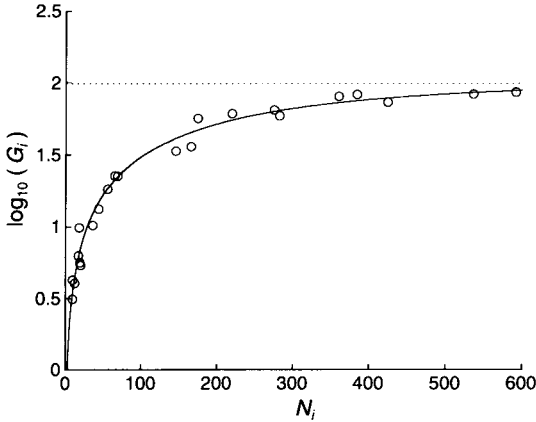


図 4.6. 区画内の葉で覆われた地表面積 G_i とその区画での葉数 N_i の曲線関係。 $\log_{10}(G_i) = 2 + \log_{10}\{1 - \exp(-0.003617 N_i)\}$ 。寄与率 0.980。点線は 100 cm^2 区画をすべて覆った場合を示す。

$$\log_{10}(W_L) = -3.118 + 1.114 \log_{10}(N) \quad (4.5)$$

$$\log_{10}(W_R) = -3.853 + 1.036 \log_{10}(N) \quad (4.6)$$

$$\log_{10}(W_S) = -4.126 + 1.434 \log_{10}(N) \quad (4.7)$$

植物に覆われている総地表面積を計算するために、区画内の葉数とその区画での被覆面積の関係を調べた (図 4.6)。被覆面積は葉数が増加するにつれて増加し最大値 100 cm^2 に近づいてゆく。したがって、飽和型の曲線を非線形最小二乗法を用いて当てはめた。等分散性を改善するために、当てはめる前に軸を対数に変換した。得られた関係式は

$$\log_{10}(G_i) = 2 + \log_{10}\{1 - \exp(-0.003617 N_i)\} \quad (4.8)$$

ここに G_i は第 i 番目の区画における被覆面積であり、 N_i はその区画での葉数である。1 個体の植物によって覆われる総地表面積 G は、まず式 (4.8) を用いてそれぞれの区画毎の被覆面積を計算し、次にそれらを 1 個体全体で足しあわせることによって得ることができる。

4. 最適値を求めるためのシミュレーション

まず、シミュレーションで用いるべき初期値 (初期葉数) を最初に決定しなければならない。そのために、さまざまな仮の初期値を設置して予備シミュレーションを行い、もっとも野外データに当てはまる結果を与える初期値を探索することにした。このシミュレーションにお

いては、121個の区画 (11×11 ; それぞれは $10 \times 10 \text{ cm}$) からなる正方形の空間の中央に仮想的な 1 本の円柱型の植物 (図 4.2) を設置した。時間 0 における植物幅を 10 cm とし、ステップ幅 $\sqrt{h} = 1.2$ によってこの植物を水平方向に成長させた。 $\bar{p} = 0.797$ と推定されているので、縦方向の成長率としては $\nu = 1.2^{0.797} = 1.156$ を用いた。つまり、植物の直径が 1.2 倍に増加する際に、葉の密度が 1.156 倍に増加するという割合で植物を成長させた。それぞれの計算ステップにおいて、数値積分によりそれぞれの区画における円柱の体積を計算した。この体積がそれぞれの区画における葉数を表している。この葉数の平均と分散をそれぞれのステップで計算した。このシミュレーションを、さまざまな初期葉数を用いて実行し、得られた平均分散関係を実際のデータと比較した。的確な平均分散関係を生成したのは初期葉数を 55 とした場合であった (図 4.4b)。この初期条件を代入することにより総葉数 N と植物幅 L (cm) の間に次の関係を得る。

$$\log_{10}(N) = -1.320 + 2.797 \log_{10}(L) \quad (4.9)$$

式 (4.9) を式 (4.7) に代入することにより、茎の乾燥重量 W_S (g) と植物幅 L (cm) の間に次の関係を得る。

$$\log_{10}(W_S) = -6.019 + 4.010 \log_{10}(L) \quad (4.10)$$

予備シミュレーションで決定された初期葉数を用いて、次に最適な p 値を見つけるためのシミュレーションを行った。円柱型の植物を予備シミュレーションと同様の様式で、ただし小さなステップを用いて成長させた。それぞれのステップでそれぞれの区画の中の円柱部分の体積を数値積分により計算した。この値から式 (4.5)、(4.6)、(4.10) を用いて植物の総乾燥重量を計算した。総被覆面積は式 (4.8) により計算した。また同時に葉面積指数 (LAI) も式 (4.4) を用いて計算した。このシミュレーションをさまざまな p に関して実行した。

葉によって覆われた総地表面積はその植物の光合成能力の指標と考えることができる。したがって与えられた乾燥重量のもとでもっとも多くの被覆面積を示す個体が、もっとも効率のよい植物形をもっていることが出来る。そこで、まず被覆面積 G を植物の総乾燥重量 W_T に対してプロットした (図 4.7)。曲線が幾分不規則に増加しているが、これは今のシミュレーションでは葉密度が円柱の端で急にゼロになるからであろう。 p が非常に小さいとき ($p=0$) や非常に大きいとき ($p=20$) には同じ乾燥重量に対して被覆面積が小さく光合成能率が悪い。その中間の値に最適値が存在し、最適な p の値は今の場合はおよそ 1.4 である。実際の p の値 ($p=0.797$)

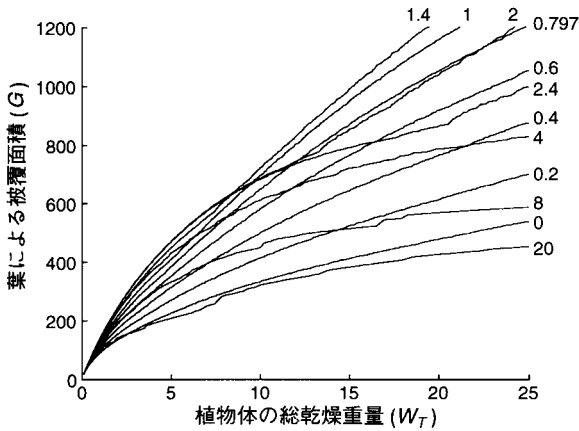


図 4.7. シミュレーションの結果。植物の総乾燥重量 $W_T(g)$ と総被覆面積 G の関係。それぞれの曲線の端の数値は、それぞれのシミュレーションで用いられた相対成長率 p を示す。実際に野外データから推定された値は 0.797 である。

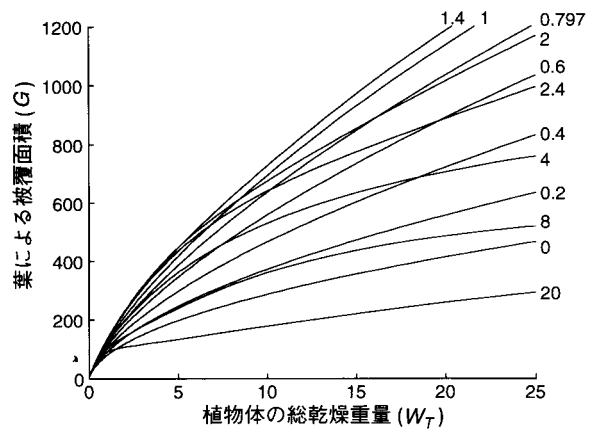


図 4.9. 植物形に円錐形を仮定した場合のシミュレーションの結果。それぞれの曲線の端の数値の意味は図 4.7 と同じ。

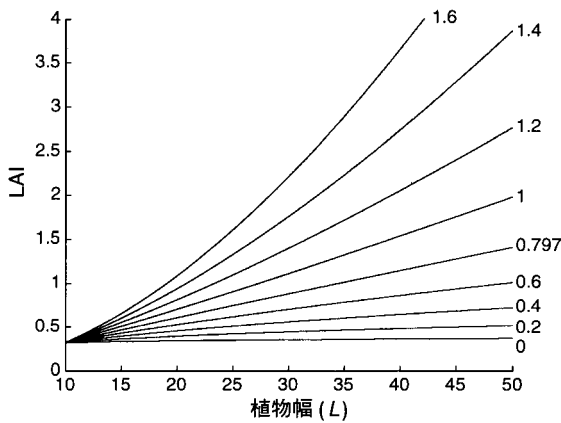


図 4.8. シミュレーションの結果。植物幅 $L(cm)$ と葉面積指数 LAI の関係。それぞれの曲線の端の数値の意味は図 4.7 と同じ。

は厳密には最適ではない。被覆面積は $p=1.4$ の場合の約 85% である。 $p=1.4$ の場合の LAI も $p=0.797$ の場合の LAI もいずれも植物幅の増加につれて増加した (図 4.8)。この図は植物の成長に伴って LAI を適度に増加させてゆくのが最適な成長であることを示唆している。

実際の野外での植物形は厳密には円柱形では表現できない。ある場合には葉密度は植物の中央部分で低くなりドーナツ型の様相を示す場合もある。また別の場合には葉密度は植物の端の部分で低くなる。さらに植物の外周

の形は必ずしも円形ではなく、場合によっては菱形となる (Novoplansky ら, 1990)。したがって、以上のシミュレーションの結果が円柱形という仮定によって大きく左右されているのかどうかを検討しておく必要がある。この目的のために次に円柱形のかわりに円錐形を仮定したシミュレーションを行った。すなわち、植物体の中央部から端に向かうにつれて葉密度が直線的に減少すると仮定してみた。シミュレーションの結果は円柱形の場合とほとんど同じである (図 4.9)。したがって、最適な p 値は植物形についての基本仮定にはあまり依存しないことが示唆される。

もし水平的な成長のコストが小さければ、自然選択は水平に成長する植物に有利に働くであろう。したがって、茎の乾燥重量と植物幅の間のトレードオフ関係 (式 4.10) は最適な植物幅を決定する上で重要な役割を担っているはずである。そのようなトレードオフの影響は式 (4.10) の傾きの値を変えることによって調べることができる。もし茎の単位長あたり乾燥重量が植物幅に依存せず一定であり、茎が植物の占有面積内を等間隔で満たしているとすれば、茎の総乾燥重量は占有面積に比例する。この場合、式 (4.10) の傾きは 2 となる。したがって、式 (4.10) の傾きを 2.0 で置き換えてシミュレーションを行ってみた。図 4.10 に示されるように、この場合には水平方向にだけ成長する個体すなわち $p=0$ の個体もとても大きな被覆面積を獲得することができる。

早く成長する植物個体は植物がしばしば破壊されるような変動環境で生育する場合には有利である。そのため、次に時間 t と被覆面積 G の間の関係を計算した。植物

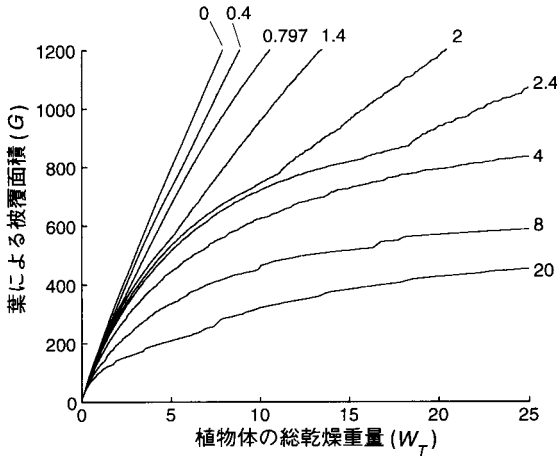


図 4.10. 水平方向の生長に要するコストの影響を示すシミュレーションの結果。コストは式 (4.10) の傾き 4.010 を 2.0 で置き換えることにより仮想的に減少させた。それぞれの曲線の端の数値の意味は図 4.7 と同じ。

の生長は光合成能力と密接に関係するため、King(1981)と同様の仮定を採用した。すなわち、乾燥重量の瞬間増加率がその時点での被覆面積に比例すると仮定した。

$$\frac{dW_T}{dt} = cg(W_T) \quad (4.11)$$

ここに c は定数であり、 $g(W_T)$ は図 4.7 の関数で与えられる被覆面積である。 $c=1$ となるように時間単位を選ぶことにすれば、与えられた総乾燥重量にまで成長するのに必要な時間は次の数値積分によって与えられる。

$$t = \int [1/g(W_T)] dW_T \quad (4.12)$$

シミュレーションの結果 (図 4.11) は図 4.7 の結果と似ている。 p の最適値すなわち与えられた時間においてもっとも大きな被覆面積を与える p の値は約 1.4 である。野外データから推定されたパラメーターの値 ($p=0.797$) は厳密には最適値ではない。 $p=0.797$ の場合の被覆面積は $p=1.4$ の場合のその約 70% である。図 4.11 の曲線は互いにしばしば交差するため、最適なパラメーターの値は時間とともに変化する。生育の初期の段階では、垂直方向に成長する個体がより大きな被覆面積を得るのだが、生育の後期の段階では、比較的 horizontal 方向に生育する個体がより大きな被覆面積を得ることができる。このようなシフトが生じるのは、生育初期には葉面積指数 LAI は非常に小さいので LAI の急激な増加は生育初期にはあまり自己被覆を起こさないからであると解釈できる。もし

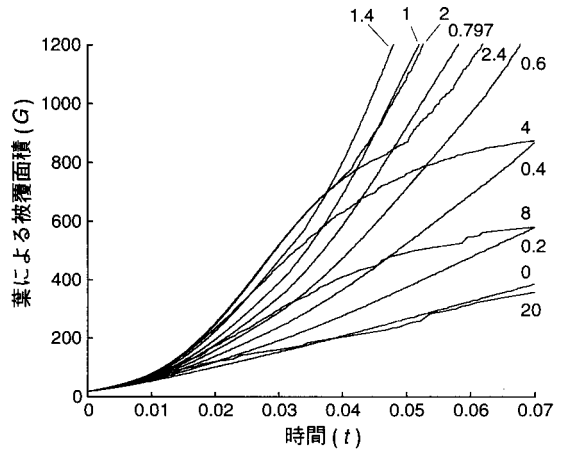


図 4.11. 時間 t と葉による総被覆面積 $G(\text{cm}^2)$ の間の関係を示すシミュレーションの結果。それぞれの曲線の端の数値の意味は図 4.7 と同じ。

植物がアロメトリーの制約にとらわれずに生育の途中で柔軟に p の値を調整することができるのであれば、植物は受光量をより効率的に増加させることができ、したがってより早く成長することができると思われる。そのような最適なパラメーターの変化は Iwasa ら (1984) や Iwasa ら (1986) によって示唆されたように Pontryagin の最大化原理やダイナミック・プログラミングのような最適制御理論を用いることによって計算することが可能となるかもしれない。

5. 議論

本章では、生物個体群のコロニーが成長を行う場合に、その縦横成長比 p にゼロと無限大の間で最適値が存在することをスベリヒユの葉の空間分布を例にして示した (図 4.7)。第 I 章で示したように、コロニーがアロメトリーの拡大を行う場合には Taylor's power law が生じ、成長率に確率変動がない場合には b 値は式 (1.22) あるいは (4.2) で与えられる。 p が無限大の場合すなわち水平方向にコロニーが成長しない場合には $b=2$ であり、 p がゼロの場合すなわち水平方向にしかコロニーが成長しない場合には $b=1$ である。したがって、縦横成長比 p にゼロと無限大の間で最適値が存在するという事は、Taylor's power law の傾き b に 1 と 2 の間で最適値が存在することを意味している。

一般に Taylor's power law の b 値は種によってさまざまに異なる値をとりうる。図 4.12 は Yamamura ら (1999a) の実験データから、いくつかのキャベツ害虫に

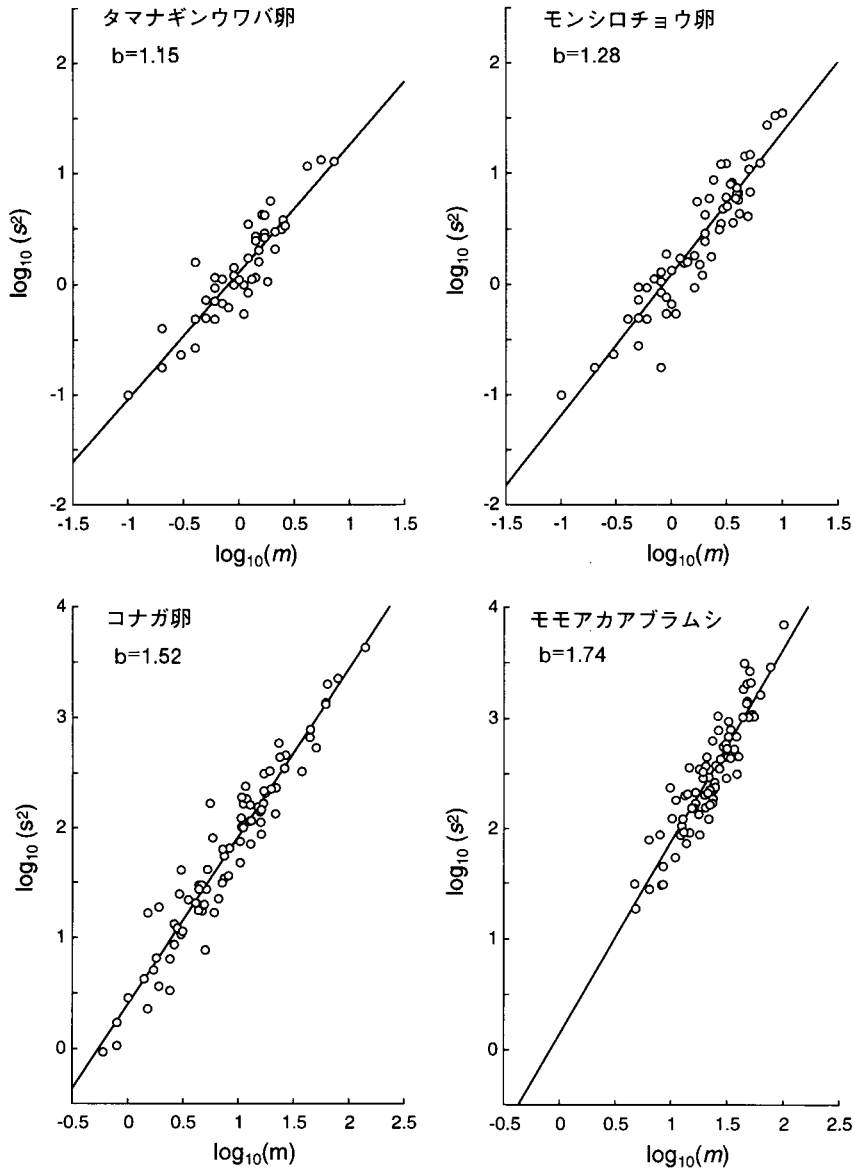


図 4.12. Taylor's power lawの傾き b の種による違い。

ついて Taylor's power law を描いたものである。2 m 間隔の格子状に選ばれた 9 株のキャベツ上の個体数の平均とバリエーションがプロットされている。推定された b 値はタマナギンウワバ、モンシロチョウ、コナガ、モモアカアブラムシの順番に大きくなっている。この順番は飛翔能力の強さの順番と逆順であるように見える。形式的に共分散分析により平行性を検定したところ、傾きの違いは有意であった ($F_{3,287}=14.86$; $P<0.0001$)。本章の結果は、このような種ごとの b 値はそれぞれの種の移動の

コストとベネフィットの関係から進化的に決定されているということを示唆している。種によっては系統的な制約から移動に要するコストが大きい場合があるであろう。そのような場合には進化の結果として b 値は大きくなる。逆に移動に要するコストが小さい種の場合には進化の結果として b 値は小さくなる。したがって、非常に大ざっぱな議論ではあるが、それぞれの種の現在の b 値を調べることにより、その種のもつ進化的背景を推論することも不可能ではないであろう。すなわち、現在小さ

な b 値を持つ種は移動のコストが小さいという系統発生的な特質を持っており、大きな b 値を持つ種は移動のコストが大きいという系統発生的な制約を持っていると推論することができる。タマナギンウワバやモンシロチョウの場合には b 値は比較的小さいことから、株間移動に要するコストは少なく、株内にたくさんの卵を産むことによる株内密度効果のコストの方が相対的に大きいことが推測される。また、コナガやモモアカアブラムシの場合には b 値は比較的大きいことから、株間移動時の死亡やコストが大きく、株内密度効果のコストの方が相対的に小さいことが示唆される。

生物進化の結果として空間分布が集中するならば、その間接的な結果として生物個体群の安定性が進化しうることを本章の冒頭で述べた。この議論をキャベツ畑の害虫にそのまま適用すれば、タマナギンウワバやモンシロチョウの個体群動態は比較的不安定で、コナガやモモアカアブラムシの個体群動態は比較的安定であるかのようにみえる。しかし、個体群動態の安定性の問題を考える際には、移動交流のあるひとまとまりの個体群全体について、その空間分布の集中性を考えなければならない。キャベツ畑の害虫はいずれも一つのキャベツ畑よりもずっと広い範囲を分散しながら世代を繰り返している。そこではさまざまな空間スケールの分布集中性が表れる。ある昆虫の場合には、より広い空間スケールにおける空間分布の集中性、たとえば圃場間の空間分布の集中性などが重要であるかもしれない。小さな空間スケールでは不安定に変動しているように見えても、より大きな空間スケールで空間分布が集中していれば個体群変動は安定化しうるからである。第三章の議論とも関係するが、われわれが空間分布の集中性を測定するとき、その空間スケールについてはあまり考慮しないことが多い。どの空間スケールにおける空間分布が重要であるかについて判断するためには、各生物の生活史を十分に検討する必要があるであろう。

本章で行ったシミュレーションでは環境の変動がない状況を考えているため、実際の野外での最適な分散率はこれとは少し異なる可能性がある。変動環境下では spreading of risks の効果により、分散のメリットが増大されるからである。また、本章の議論では成長率 r 、 h に確率変動がない状況を考えていたが、それらに確率変動がある場合には、式 (1.21) に示されるように Taylor's power law の傾き b は大きくなる。野外ではこれらさまざまな要素が複合して働くため、定量的に進化的な議論を行うのは簡単ではない。しかし、定性的には、これらの推論は広く適用できる可能性があるであろう。

V 資源の不連続性が個体群動態に及ぼす影響

1. はじめに

第IV章では、進化の結果として移動性が決定され、その間接的な結果として個体群動態の安定性が決定されるという可能性について議論した。第IV章の議論においては一つの固定された環境を想定していたのだが、同じ遺伝形質を持った生物であっても、環境が違えば実現される移動性は異なってくる。同じ生物であっても、資源間の移動が困難な環境に置かれた場合には実現される移動性は小さくなり、その結果として空間分布集中性がより高くなると期待できる。第II章での議論によれば、そのような環境では個体群動態は安定化しやすいと予測できる。逆に、資源間の移動が容易な環境におかれた場合には、実現される移動性は大きくなり、空間分布集中性が低くなった結果として個体群動態は不安定度を増すと期待できる。野外では、実際にこの予測に合致すると思われる現象が少なくない。Pimentel (1961b) は生物多様性と安定性の関係を論じる際に次のような例を引き合いに出した「動物や昆虫の大発生は、単純な群集が存在する北極地方や、人間が一種類の作物だけを植えている農耕地において頻繁に生じている。」これらの二つの大発生例は確かに生物多様性の少ない環境で生じている現象である。しかしこれは別の見方でもとらえることもできる——農耕地や極地は「同じ種の植物が密集した連続的環境である」という共通した特徴をもっている。ある特定の植物を摂食する食植者の場合、このように植物が連続的に存在している環境では容易に植物間の移動ができる。したがって、植物あたりの個体数分布（より正確には摂食圧）が一樣化し、その結果として第II章で議論したように個体群動態が不安定化しているという仮説を考えることができるのである（図5.1）。すなわち、不安定性をもたらしているのは生物多様性の少なさではなく、この資源の連続性であるかもしれない。

隣接する食草へ移動しにくいという資源の不連続性が食植者の個体群動態を安定化させる作用を持っていることを野外実験で証明するために、ここではキャベツとモンシロチョウの系を取り上げる。キャベツを栽植密度を変えて植えることにより、食植者にとっての資源の不連続性を制御し、そこでの食植者の個体群動態の安定性を検討する。ただし、野外ではさまざまな要因が複雑に作用するので、安定性の問題を取り扱う前に、まずキャベツの栽植密度の影響についてさまざまな角度から把握しておく必要がある。本章では、まずキャベツの栽植密度が食植者の密度と生存率に与える影響を論じ、その後

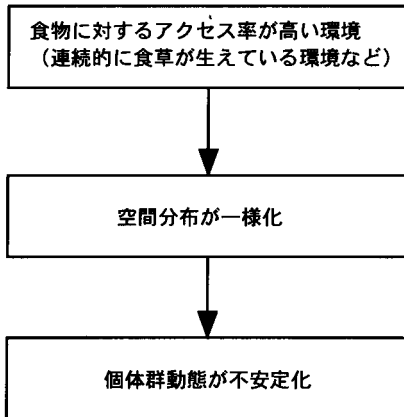


図 5.1. 資源の連続性と個体群安定性についてのシエマ。

安定性に関して議論を行う。

2. キャベツの栽植密度と節足動物個体群密度の関係

植物密度が昆虫発生に与える影響に関連して Root (1973) は資源集中仮説 (resource concentration hypothesis) という仮説を考案した。この仮説は「多くの食植者、特に寄主範囲が狭い食植者は、集中的に生育している寄主植物 (つまり密植や単植の状態の植物) をより見つけやすい」とする。この仮説は「植物密度が高くなれば 1 植物あたりの昆虫数は多くなる」ことを予言していた。要するに、植物が集中して生えていれば、昆虫はそれを見つけてやすくなるから 1 植物あたりの昆虫数は増えるだろうと期待したのである。それ以来、数多くの研究者がさまざまな昆虫について実験を行ない、この仮説について検討を行ってきた。植物密度だけでなく植物パッチのサイズを変えた実験なども多数行われたが、パッチの大きさを一定に保ったまま栽植密度を変えた実験だけを取り上げて比較を行うと比較的一貫した結論が見えてくる。それらの実験の多くでは、1 植物あたりの食植者数は密植区で低くなっている (Luginbill Jr ら, 1958; Pimentel, 1961a; Way ら, 1966; A'Brook, 1968; Farrell, 1976; Solomon, 1981; Latheef ら, 1983; Root ら, 1984; Power, 1987; Segarra-Carmona ら, 1990; Thompson ら, 1995)。密植区で食植者密度が高くなった実験例は比較的少なく (Ralph, 1977; Turchin, 1988 など)、一貫した傾向の結果が得られなかった実験例も多い (Mayse, 1978; Bach, 1980; Boiteau, 1984; Power, 1989; Coll ら, 1994)。結局、Root (1973) の仮説は成立しておらず、その逆の仮説、いわば資源拡散仮説 (resource diffusion hypothesis) とでも名付ける

べき仮説が成立するのである。この仮説は「食植者は寄主植物が拡散している方がそれをより効率的に利用することができる」と予言する。

単位地表面積あたりの寄主植物密度 x のもとでの 1 植物あたり昆虫密度を $f(x)$ としよう。このとき、単位地表面積あたりの昆虫密度は $xf(x)$ で与えられる。資源拡散仮説は $f(x)$ が x の減少関数であることを予言している。この場合 $xf(x)$ は $f(x)$ の形に依存して単峰型や飽和型などの形をとり $f(x)$ の性質をより細かく表現しうる (Yamamura, 2001)。したがって $f(x)$ の形よりも $xf(x)$ の形を調べる方がより有益である。本節ではまずキャベツ畑に生息する節足動物について $xf(x)$ 曲線の形を調べる (Yamamura, 1999b)。

(1) 材料と方法

実験は農業環境技術研究所内の圃場で行った。播種後 1 ヶ月のキャベツ苗 (*Brassica oleracea* Linnaeus, 品種: 六〇) を実験区 (それぞれ 10×10 m) に 4 水準の植物間隔 (2×2 m, 1×1 m, 0.5×0.5 m, 0.5×0.25 m) で移植した。植物密度はそれぞれ 0.25, 1, 4, 8 株/m² である。実験は 5 m の裸地で隔てられた 2 つのブロックで 1990 に 2 回行った。5 月 18 日移植による実験を初夏実験、7 月 19 日移植による実験を盛夏実験とよぶことにする。化成肥料 14-14-14NPK および過燐酸石灰をそれぞれ 1 アールあたり 5 kg, 10kg の割合で施用した。初夏実験の前に堆肥を 1 アールあたり 200kg 施用した。実験区域内の雑草は除草し、ウサギの食害を防ぐために高さ 80cm の粗い金網で実験区域全域を囲んだ。カブラヤガ *Agrotis segetum* (Denis et Schiffermüller) やタマナヤガ *Agrotis ipsilon* (Hufnagel) に被害されることによって欠株となった株については実験の早い段階でそれを健全な株と交換した。

それぞれの実験区の中央に 2 m の格子型に 9 株を選び、それらを調査株とした。この調査株上に存在する節足動物の数を 5 週間の実験期間中に週 2 回ずつ計測した。モンシロチョウ *Pieris rapae crucivora* Boisduval (Lepidoptera, Pieridae), タマナギンウワバ *Autographa nigrisigna* (Walker) (Lepidoptera, Noctuidae), コナガ *Plutella xylostella* (Linnaeus) (Lepidoptera, Yponomeutidae) については卵数を、モモアカアブラムシ *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera, Aphididae) については有翅雌虫を数えた。捕食者の曲線を食植者のそれと比較するために、クモ類の数とヒラタアブ類の卵数も記録した。このキャベツ畑では 3 種類のヒラタアブが観察された: *Sphaerophoria macrogaster* (Thomson), *Epsirphus balteatus* (Degeer), *Paragus haemorrhous*

Meigen. クモ類は以下の科に属していた：Theridiidae, Linyphiidae, Araneidae, Tetragnathidae, Agelenidae, Oxyopidae, Clubionidae, Philodromidae, Thomisidae, Salticidae. 栽植密度によって植物の成長が違ってくるかを比較するために、各調査株毎にもっとも長い葉を選び、その葉長と葉幅を測定した。

個体群密度を決定するメカニズムを明らかにする目的で、モンシロチョウの産卵行動を調べた。ある雌成虫が実験区に侵入した際にその行動を観察し、それらが止まった株の位置を地図上に逐次に記録した。また、葉に止まった際の行動について、腹曲げ行動と休憩行動のいずれであるかを記録した。この観察は雌が実験区から移出するまで続けた。成虫の飛翔経路を地図上に記録しやすくするために 2×2 m 毎に 6×45 cm の木板を設置した。1 腹曲げ行動あたりの産卵確率は1989年に二つの栽植間隔 (2×2 m および 0.5×0.5 m) について、雌が腹を接触させた葉の位置に新しい卵が存在するか否かを調べることにより推定した。

個体数のバリエーションは一般に個体数の平均が増加するにつれて増加し、これは分散分析を行う際に要求される等分散性の仮定に反する。したがって、植物密度の影響を検定する際には、誤差に変動係数 (CV) 一定のガンマ分布を仮定した尤度比検定を採用した。ガンマ分布の尺度母数 (scale parameter) は Pearson カイ 2 乗によって

求め (McCullagh ら, 1989, p296), 検定には F 検定を用いた。季節の違いは個体数に対して相加的な影響を及ぼすとは考えにくいので、二つの季節のデータは別々に扱って分析を行った。この計算には SAS の GENMOD procedure を用いた (SAS Institute., 1993)。

(2) 結果

資源拡散仮説から予測されるように、植物あたりの鱗翅目昆虫の卵数 $f(x)$ は植物密度が増加するにつれて減少した (図5.2; すべての種について $P < 0.001$)。モモアカアブラムシの植物あたりの有翅雌虫数も植物密度の増加につれて減少した (図5.2; 盛夏実験については $P = 0.181$, 初夏実験については $P < 0.001$)。一方、単位地表面積あたりの食植者個体数 $xf(x)$ は植物密度が高まるにつれて上昇した (図5.3; 初夏実験のコナガについては $P = 0.155$; その他は $P < 0.001$)。捕食者の個体数についても同様の傾向が見られたが、それは統計的には有意ではなかった (図5.4)。初夏実験, 盛夏実験の確率水準はそれぞれ以下のとおりである: $f(x)$ 曲線; クモ類 $P = 0.201$ および $P = 0.452$, ヒラタアブ類 $P = 0.346$ および $P = 0.153$; $xf(x)$ 曲線; クモ類 $P = 0.057$ および $P = 0.013$, ヒラタアブ類 $P = 0.456$ および $P = 0.067$ 。

キャベツの葉の長さは植物密度が増すにつれて上昇した (図5.5a; いずれの季節の実験においても $P < 0.001$)。しかしながら、その差の絶対量は葉の全体の長さには比

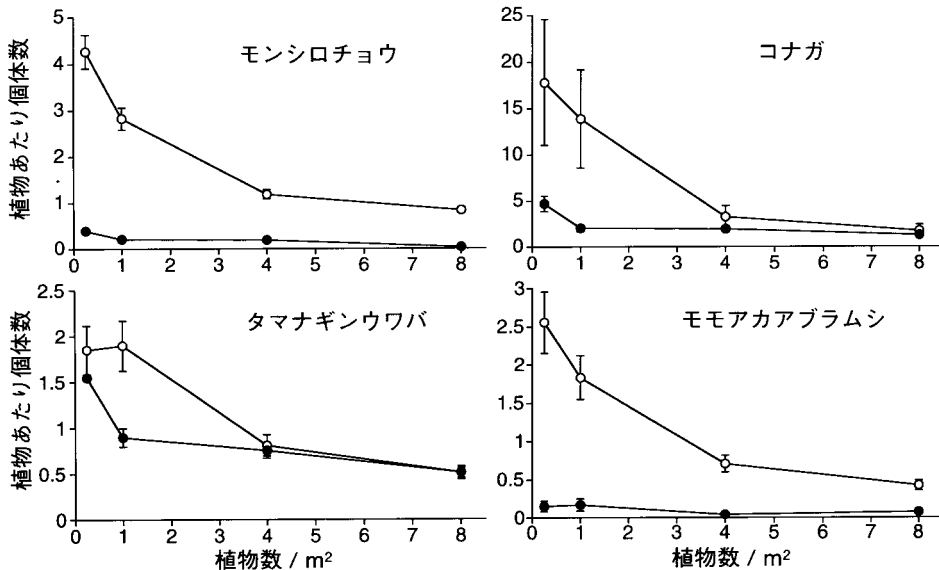


図 5.2. 栽植密度が 1 植物あたり個体数に与える影響 ($f(x)$ 曲線)。モンシロチョウ, コナガ, タマナギンウワバについては卵数, モモアカアブラムシについては有翅雌虫の数を示す。白丸は初夏実験, 黒丸は盛夏実験の結果を示す。バーは漸近的標準誤差。

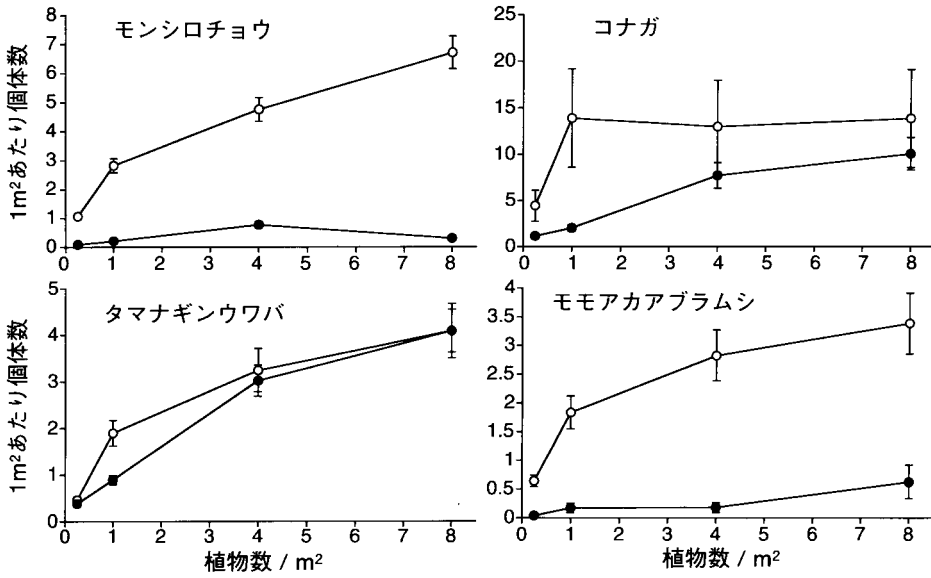


図 5.3. 栽植密度が 1 m² あたり個体数に与える影響 ($xf(x)$ 曲線)。白丸は初夏実験, 黒丸は盛夏実験の結果を示す。バーは漸近的標準誤差。

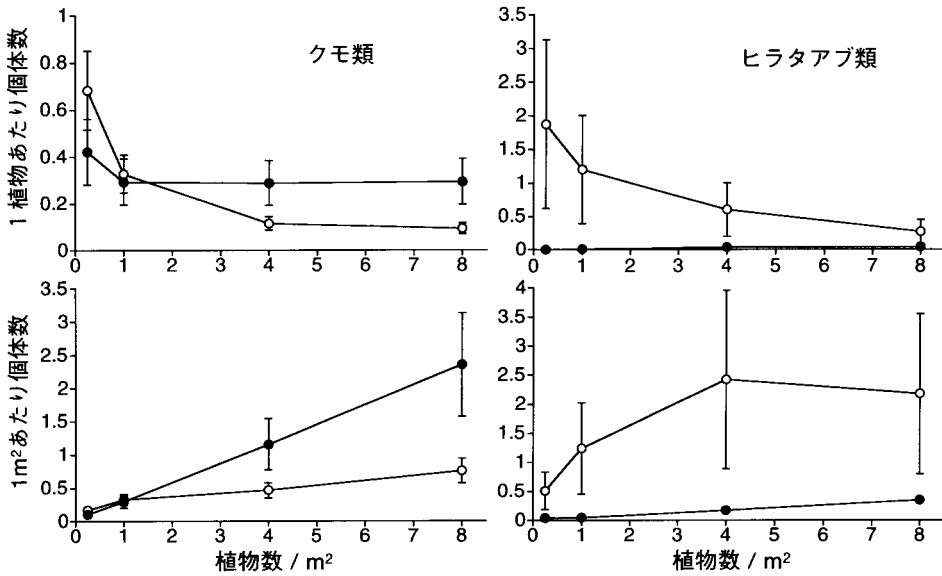


図 5.4. 栽植密度が捕食者数に与える影響。上図: $f(x)$ 曲線。下図: $xf(x)$ 曲線。白丸は初夏実験, 黒丸は盛夏実験の結果を示す。バーは漸近的標準誤差。

るとわずかである。葉幅の差も葉幅全体と比較すればわずかである (図 5.5b; 初夏実験では $P=0.405$, 盛夏実験では $P=0.584$)。したがって, 植物の生長の違いは節足動物数の違いにはあまり寄与していないとみなすことがで

きる。

モンシロチョウの卵の $xf(x)$ 曲線が飽和型になる理由を明らかにするために, モンシロチョウの産卵プロセスを 3 つのコンポーネントに分割した: (1) 実験区への侵

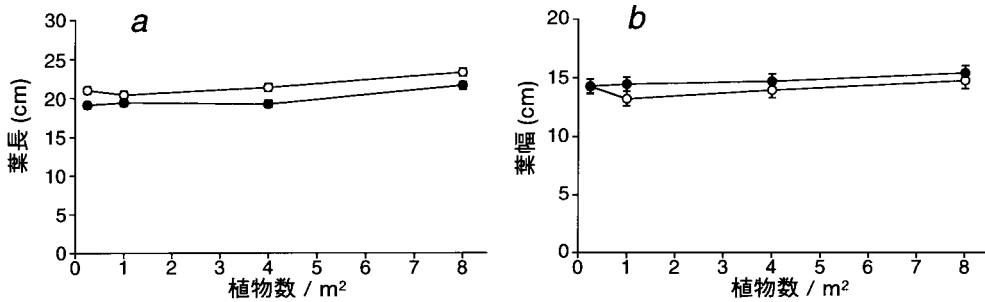


図 5.5. 栽植密度が植物成長に与える影響。(a)各時点の最大葉長を実験期間中にわたって平均した値。(b)各時点の葉幅を実験期間中にわたって平均した値。白丸は初夏実験，黒丸は盛夏実験の結果を示す。バーは漸近的標準誤差。

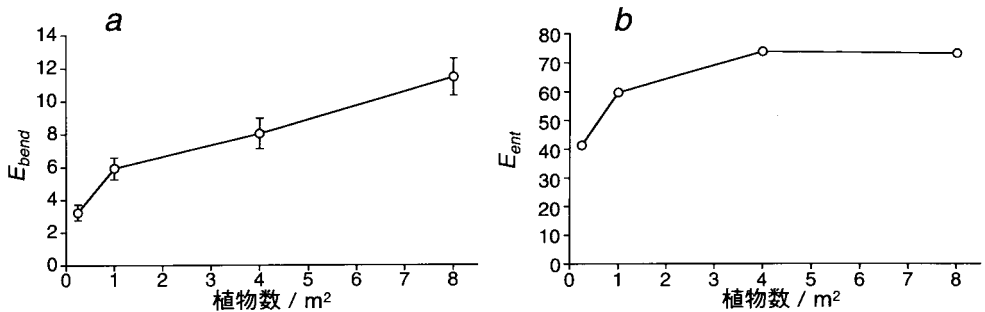


図 5.6. (a) 栽植密度がモンシロチョウの腹曲げ行動回数 (E_{bend}) に与える影響。(b) 栽植密度が侵入数 (E_{ent}) に与える影響。バーは標準誤差。

入，(2)葉に止まって腹を曲げる，(3)卵を葉に産み付ける。もしこれらのコンポーネントが相互に独立であれば，卵の総数の期待値 (E_{egg}) は次式で単純に表現される。

$$E_{egg} = E_{ent} \cdot E_{bend} \cdot E_{ovi} \quad (5.1)$$

ここに E_{ent} は実験区に侵入するモンシロチョウ雌成虫数の期待値， E_{bend} は 1 侵入あたりの腹曲げ行動数の期待値，そして E_{ovi} は産卵が行われる腹曲げ行動の割合の期待値 (産卵確率) である。まず E_{ovi} を二つの栽植密度において推定した。(卵数)/(腹曲げ行動の総数) は 2×2 m 区では $119/149 = 0.799$ ， 0.5×0.5 m 区では $276/346 = 0.798$ であった。産卵確率 E_{ovi} の 95% 信頼区間はそれぞれ $0.744 - 0.852$ ， $0.762 - 0.833$ であり，その差は，もしあったとしても非常に小さいことがわかる。したがって，次に両方の栽植密度のデータを用いて共通の E_{ovi} の推定値を求めた： $\bar{E}_{ovi} = (119 + 176)/(149 + 346) = 0.798$ 。 E_{bend} を 1 侵入あたりの平均の腹曲げ行動回数から推定し，栽植密度の影響を検定したところ，その影響

は有意であった (図 5.6a; Kruskal-Wallis test, $\chi^2 = 47.6$, $df = 3$, $P < 0.001$)。 E_{egg} は初夏の実験について 1 m^2 あたりの卵数 (図 5.3 の白丸) を $10 \times 10 \text{ m}^2$ でかけることによって推定した。そして $\bar{E}_{ovi} = 0.798$ ， \bar{E}_{egg} ， \bar{E}_{bend} を式 (5.1) に代入することにより \bar{E}_{ent} を求めた。 \bar{E}_{bend} と \bar{E}_{ent} はいずれも栽植密度の増加につれて飽和型を描いて増加した (図 5.6a, b)。これはモンシロチョウの卵数が飽和型を描いて増加する理由としては E_{bend} と E_{ent} の両方のコンポーネントが寄与していることを示している。また，栽植密度の増加につれて \bar{E}_{bend} の方が \bar{E}_{ent} よりも大きな比率で増加することから， \bar{E}_{bend} の寄与がより大きいと判断される。式 (5.1) を対数で表現すれば

$$\log_{10}(E_{egg}) = \log_{10}(E_{ent}) + \log_{10}(E_{bend}) + \log_{10}(E_{ovi})$$

この関係を用いて $\log_{10} E_{(egg)}$ の決定に対して右辺の各コンポーネントがどれだけ寄与しているかを key-stage 分析 (Yamamura, 1999a) により，分析することができる。その結果， $\log_{10}(E_{egg})$ の分散 0.1209 に対して， \log

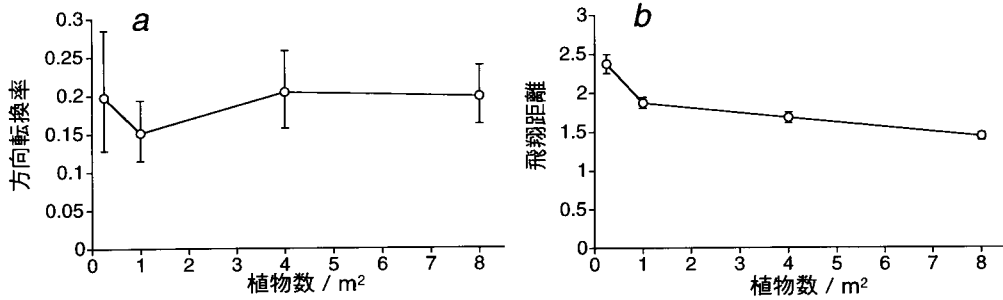


図 5.7. (a) 栽植密度がモンシロチョウの方向転換飛翔率に与える影響。バーは正確な 95%信頼区間。

(b) 腹曲げ行動から腹曲げ行動までの間の平均飛翔距離。バーは漸近的標準誤差。

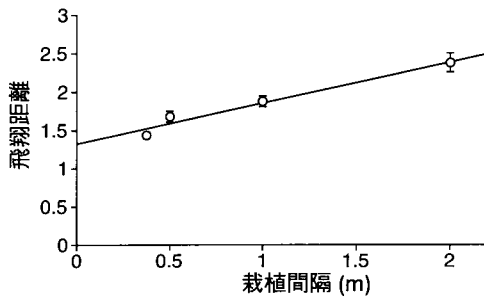


図 5.8. モンシロチョウの腹曲げ行動間の平均飛翔距離を栽植間隔に対してプロットしたもの。バーは漸近的標準誤差。直線は線形回帰によってもとめた。 $y=1.33+0.53x$, $r^2=0.966$ 。

$_{10}E_{(bend)}$ の寄与は0.0807であり、 $\log_{10}(E_{ent})$ の寄与は0.0402であった。すなわち $\log_{10}(E_{egg})$ の決定に関して $\log_{10}(E_{bend})$ が $\log_{10}(E_{ent})$ の2倍の寄与を行っていることが判定された。

次に E_{bend} と栽植密度の間に飽和型の関係が生じるメカニズムについて調べた。便宜上、雌成虫の飛翔パターンを二つのコンポーネントによって表現した：(1) 株を飛び立ってから次の株に止まるまでの飛翔方向、(2) 株を飛び立ってから次の株に止まるまでの飛翔距離。この折れ線から、まず方向転換率 (90度以上の角度で飛翔方向を変える移動の率) を推定した。このとき直角方向の移動については方向転換かどうかを判定できないので無視した。方向転換率は栽植密度に依存せず、ほぼ0.2であった (図5.7a)。二項分布に基づく尤度比検定によれば、栽植密度の影響は有意ではなかった ($P=0.413$)。次に腹曲げ行動間の飛翔距離を求めた。これは腹曲げ行動から次の腹曲げ行動までの飛翔距離であり、休憩のために飛翔して株に止まった場合はそれらの飛翔距離も合計してあ

る。この腹曲げ行動間の飛翔距離は栽植密度の増加につれて有意に減少した (図5.7b; Kruskal-Wallis 検定, $\chi^2=128.4$, $df=3$, $P<0.001$)。しかしながら、腹曲げ行動間の飛翔距離を栽植間隔に対してプロットした場合には、栽植間隔が減少しても、飛翔距離はそれに見合うほど十分には減少しないことがわかる (図5.8)。図5.8において飛翔距離をラフに外挿した場合には、飛翔距離は栽植間隔が小さくなるにつれて約1.3mに近づくことがわかる。

(3) 議論

図5.6bにおいて栽植密度の増加につれて侵入頻度が飽和的に増加する原因としてはキャベツの発する視覚的な刺激や嗅覚的な刺激の性質が関係していると思われる。Stanton (1983) は植物の匂いの拡散について議論し、匂いの濃度が誘因限界濃度よりも高くなる面積を計算した。彼女の計算によれば、植物密度と誘因面積の関係は飽和型になる。これは図5.6bにおける侵入数の飽和型増加に対する一つの説明を与えている。

1 侵入あたりの産卵数の飽和的な増加についてはいくつかの他の種のチョウについても研究されてきた。Rauscher (1983) は *Battus philenor* の産卵率が植物密度とともに飽和的に増加するのは植物に止まった後の産卵確率が低下することによるのであって、植物に止まる率が頭打ちになるからではないことを示した。本論文ではそれと対照的に、モンシロチョウの産卵数の飽和的な増加は、腹曲げ行動数が頭打ちになることによって生じるのであり、産卵確率 E_{ovi} の変化によって生じるのではないことが示された。腹曲げ行動数が頭打ちになるのは雌の飛翔行動と関係していた。雌は1度腹曲げ行動を行ってから次の腹曲げ行動を行うまでに平均して少なくとも1.3mほど飛翔しなければならない (図5.8)。もし植物密度が十分に高ければ、雌は多くの植物を産卵せずに飛び越え

てしまう。このような卵のばらまき行動は Root ら (1984) や Stanton (1983) によってモンシロチョウの欧米亜種 *Pieris rapae* と sulfer butterfly *Colias philodice eriphyle* に関して、それぞれ報告されている。Capman ら (1990) は lamb's quarter *Chenopodium album* 上の wing skipper *Pholisora catullus* について同様の行動を報告している。

前章で触れたように、雌が卵を疎にばらまけば、その子供は2種類の利益を得ることができる。まず第1に、その子供はそれ自身の密度が原因となって生じる資源悪化(密度効果)を避けることができる。第2に、その子供は局所的に生じる資源悪化を回避することにより Den Boer (1968) のいう「リスクの分散 (spreading of risks)」の効果を得ることができる。Root ら (1984) は後者の利益が雌の「卵ばらまき行動」が進化した主な理由であると考えた。しかしながらリスクの分散の効果を得るためには、雌は子供の死亡率が同調しない広い面積にわたって卵を散布しなければならない(Kuno, 1981を参照)。卵ばらまき行動が進化した理由を明らかにするためには、卵をばらまく空間単位の大きさだけでなく環境変動の空間単位の大きさについても定量的に調べ、この両者の大きさを比較して検討する必要がある。

モンシロチョウの産卵行動の分析により $xf(x)$ 曲線が飽和型になることは2つのコンポーネント (E_{ent} と E_{bend}) によって決定されており、後者はより大きな影響を及ぼしていることが示された。同じような議論は他の食植者についても適用できるであろう。ただし、それらのコンポーネントの相対的な重要性は種によって異なるかもしれない。しかしながら、捕食者の $xf(x)$ 曲線については、食植者の $xf(x)$ と違って、その解釈は単純ではない。捕食者の密度は植物密度だけでなく、被食者の密度にも依存すると考えられるからである。例えば、ヒラタアブの雌成虫は卵をアブラムシのコロニーの近くに産むであろうから、単位地表面積あたりのヒラタアブ卵の飽和型の増加はアブラムシ密度の飽和型増加の間接的な結果であるかもしれない。したがって、捕食者の $xf(x)$ 曲線を決定するメカニズムを明らかにするためには、別の実験により植物密度の影響と被食者密度の影響を分離することが必要となってくるであろう。

3. キャベツの栽植密度が害虫の生存率に及ぼす影響

前節においては、栽植密度と食植者密度の関係性を基本的な実験によって調べたのであるが、次に述べるような理由から、一般にこうした野外実験の結果は慎重に取り扱わなければならない。前節のような野外実験にお

いては1寄主植物あたりの食植者密度は2つのコンポーネントによって決定される。

- (1) 実験区の周りから侵入した個体によって生まれる卵数。
- (2) 実験区の中で生育した個体の生存率および産卵数。小面積での短期実験においては植物あたりの食植者数は周囲から侵入する個体数によって大部分が決定される。これに対して、大面積での長期的な実験においては、個体群の大部分は実験区の中で生育した親に由来するため、食植者の密度は実験区の中での生存率によって大部分が決定される。したがって、大面積での長期的な食植者密度を予測するためには、個体密度の調査よりも生存率の調査に重点を置く必要がある。ところが、資源集中仮説を検討した研究例は多いものの、生存率までをきちんと推定した研究例は非常に少ない。本節では、個体群の大面積での長期的な変動を明らかにする目的のために、キャベツ密度が食植者の卵や幼虫の生存率に与える影響を推定する (Yamamura ら, 1999b)。

(1) 材料と方法

ここでは3種の鱗翅目害虫、モンシロチョウ、タマナギンウワバ、コナガ、について調査を行った。モンシロチョウの終齢幼虫(5齢)は約28mm、タマナギンウワバの終齢幼虫(5齢)は約35mm、コナガの終齢幼虫(4齢)は約10mmである。農業環境技術研究所の圃場において、播種後1ヶ月のキャベツ苗を二つの栽植間隔(2×2 m および0.5×0.5 m 間隔)で実験区内(それぞれ10×10 m)に移植した。実験は5 m の裸地で隔てられた4つのブロックにおいて1989年に2回行った。5月25日移植による実験を初夏実験、7月12日移植による実験を盛夏実験と呼ぶことにする。栽培管理方法は前節の実験と同じである。

それぞれの実験区の中央に2 m の格子状に9株を選び、それらを調査株とした。5週間の実験期間の間にこれらの調査株上の個体数を平均して週2回計測した。植物の成長を比較するために、各調査株毎にもっとも長い葉を選び、その葉長と葉幅を測定した。実験の最後にモンシロチョウの終齢幼虫、コナガの終齢幼虫と蛹を採集し、25度恒温下で飼育して寄生率を調べた。

個体数は生理時間に基づいて、修正 Kiritani-Nakasuji-Manly 法を用いて推定した (Yamamura, 1998a)。発育ゼロ点 (T_0 度) および有効積算温度定数 (K 日度) は非線形最小二乗法によって推定した。このときモンシロチョウについては以下の文献を用いた。卵期、長沢(1955)の25°Cの実験データ；幼虫期と蛹期、松沢(1958)の16.0°, 20.5°, 21.0°, 24.0°, 28.0°Cのデータ(ただし21°C

の1齢幼虫のデータは異常値として除いた)。推定された共通のは9.0°Cであった。推定された K は以下のとおり：卵, 43.4；1齢幼虫, 37.5, 2齢幼虫, 29.7, 3齢幼虫, 28.1, 4齢幼虫, 35.5, 5齢幼虫, 61.0, 蛹, 114.7。タマナギンウワバについては一瀬ら (1959) から30°C以下のデータを用いた。推定された T_0 は8.9°Cである。 K の推定値は以下のとおり：卵, 63.3；1齢幼虫, 45.5, 2齢幼虫, 39.4, 3齢幼虫, 31.0, 4齢幼虫, 34.2, 5齢幼虫, 61.9, 蛹, 134.9。コナガについては Sarnthoyら (1989) のデータを用いた。 T_0 の推定値は9.9°Cであった。 K の推定値は以下のとおり：卵, 58.5, 1齢幼虫, 45.0, 2齢幼虫, 27.5, 3齢幼虫, 31.5, 4齢幼虫, 41.6, 蛹, 70.1。農業環境技術研究所の標準気象データ (奥山, 1990) からの時間別気温データを用いて, 暦日を生理時間に変換した。コナガの1齢および2齢幼虫はしばしば葉の中に潜っていて正確に個体数を数えられないため, これらの齢については推定は行わなかった。

モンシロチョウとコナガについては次のモデルを用いて分散分析を行った。

$$\log_{10}(y_{ijk}) = \mu + R_i + T_j + S_k + TS_{jk} + e_{ijk} \quad (5.2)$$

ここに y_{ijk} は i 番目のブロックの j 番目の処理の k 番目の季節における個体群密度あるいは生存率である ($i=1, 2, 3, 4$; $j=1, 2$; $k=1, 2$)。ここでは等分散性を改善するために常用対数変換を採用した。 μ は全体平均, R_i は i 番目のブロックの影響, T_1 と T_2 はそれぞれ粗植と密植の効果, S_1 と S_2 はそれぞれ初夏実験と盛夏実験の効果, TS_{jk} は T_j と S_k の交互作用, e_{ijk} は等分散正規分布に従う誤差であり, その自由度は9である。タマナギンウワバについては盛夏実験では個体数が非常に少なかったため, 初夏実験のデータのみを用いた。したがって, この種については式(5.2)中の S_k と TS_{jk} は含まれず, 誤差の自由度は3である。

食植者の生存率は植物密度だけでなく, それ自身の個体群密度にも影響される。したがって, 植物密度の影響を正確に調べるためには, 個体群密度の影響を分離しなければならない。ここでは次の線形回帰を用いて分析を行った。ただし, このような分析方法は統計学的に問題を含んでいるため, これは大まかな分析にすぎない (たとえば Kuno, 1991; Den Boer ら, 1996を参照)：

$$\log_{10}(y_{ijk}) = a_j + b_j \log_{10}(D_{ijk}) + e_{ijk} \quad (5.3)$$

ここに D_{ijk} は同じ種の直前のステージの個体群密度であり, a_j と b_j は定数である。 R_i , S_k , TS_{jk} はこの分析では簡単のため無視した。異種間の密度の影響もここで

は無視した。

植物密度が葉長, 葉幅に与える影響については, それぞれの季節毎に次のモデルを用いて分散分析を行った：

$$\log_{10}(z_{ij}) = \mu + R_i + T_j + e_{ij} \quad (5.4)$$

ここに z_{ij} は i 番目のブロックの j 番目の処理における葉長, 葉幅であり, e_{ij} は等分散正規分布に従う誤差である。等分散性を改善するためにここでも対数変換を採用した。非寄生率を比較する際にも式(5.4)を用いた。その場合には e_{ij} は過大分散二項分布 (overdispersed binomial distribution) にしたがうと仮定した (McCullagh ら, 1989)。検定には F 統計量に基づく尤度比検定を用いた (Aitkin ら1989, p214)。この計算には SAS の GENMOD procedure を用いた (SAS Institute, 1993)。

(2) 結果

1植物あたりの個体群密度は前節の実験同様に粗植区で一般に大きくなった (図5.9)。植物密度の影響 (T_j) を式(5.2)に基づいて検定したところ, 植物あたりの卵数はモンシロチョウとコナガにおいて粗植区で有意に多かった (表5.1)。終齢幼虫密度についてもモンシロチョウとコナガにおいて植物密度の影響は有意であった。 TS_{jk} の影響はコナガの卵数については有意 ($P=0.029$) であったが, それ以外については有意ではなかった ($P>0.05$)。生存率に関しては, 卵の生存率はコナガとモンシロチョウにおいて粗植区で有意に低かった (表5.2)。幼虫期生存率についてはタマナギンウワバとコナガにおいて粗植区で有意に低かった。 TS_{jk} が生存率に与える効果はいずれの場合も有意ではなかった ($P>0.05$)。

植物密度が寄生を逃れる率に与える影響は小さかった (表5.3)。葉長と葉幅の差についても, 初夏の葉長は有意に異なったものの, その差の絶対量は小さかった。このため, 植物の成長の違いが生存率に影響したとは考えにくい (表5.4)。

図5.10では密植区と粗植区の卵期生存率の密度依存性を比較するために, それぞれに別の直線を当てはめている。この図は, モンシロチョウとコナガについては密植区と粗植区の卵期生存率は同じ曲線上に位置していることを示している。したがって, 表5.2に見られるようにモンシロチョウとコナガにおいて粗植区で卵期生存率が低くなったのは, 植物密度の直接の結果ではなく, 卵数の違いによる間接的な結果であることが示唆される。ただし, 統計的な理由から密度依存性が過大評価されている可能性が高いので, 結果は慎重に解釈しなければならない。Type III共分散分析によれば, 共通の密度依存直線の傾きの有意確率はモンシロチョウ $P=0.019$, タマナギ

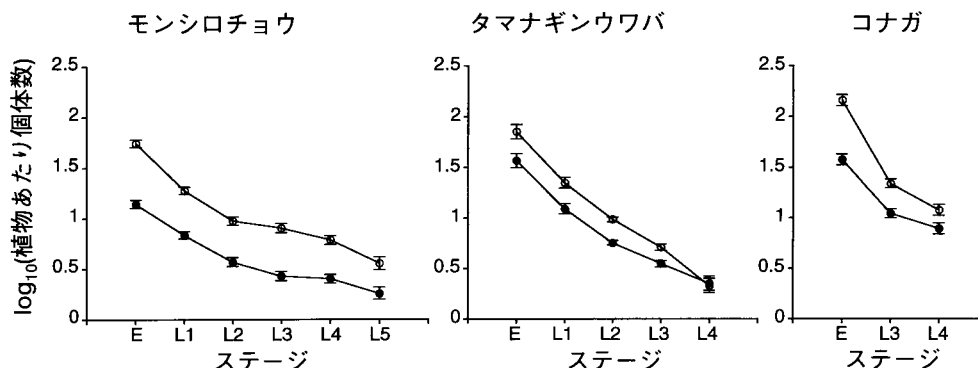


図 5.9. 栽植密度が食植者の 1 植物あたり個体数に与える影響。モンシロチョウとコナガについては初夏実験と盛夏実験の平均値，タマナギンウワバについては初夏実験の平均値を示す。タマナギンウワバの 5 齢幼虫は個体数が少なく信頼できる推定値が得られなかったためプロットから除いてある。白丸は粗植区 (2×2 m 間隔)，黒丸は密植区 (0.5×0.5 m 間隔)。バーは標準誤差を示す。E: 卵, L1: 1 齢幼虫, L2: 2 齢幼虫, L3: 3 齢幼虫, L4: 4 齢幼虫, L5: 5 齢幼虫。

表 5.1. 栽植密度が 1 植物あたりの卵と幼虫数に与える影響

	log ₁₀ (卵数)			log ₁₀ (幼虫数) ¹⁾		
	粗植区	密植区	P	粗植区	密植区	P
モンシロチョウ	1.742	1.143	<0.001	0.554	0.255	0.008
タマナギンウワバ	1.852	1.566	0.065	0.326	0.350	0.827
コナガ	2.160	1.575	<0.001	1.075	0.891	0.034

式(5.2)に基づく分散分析。

1) モンシロチョウとコナガについては終齢幼虫，タマナギンウワバについては 4 齢幼虫。

表 5.2. 栽植密度が卵と幼虫の生存率に与える影響

	log ₁₀ (卵生存率) ¹⁾			log ₁₀ (幼虫生存率) ²⁾		
	粗植区	密植区	P	粗植区	密植区	P
モンシロチョウ	-0.465	-0.309	0.007	-0.723	-0.580	0.080
タマナギンウワバ	-0.505	-0.478	0.364	-1.021	-0.739	0.012
コナガ	-0.821	-0.533	0.011	-0.264	-0.151	0.001

式(5.2)に基づく分散分析。

1) コナガについては卵から 3 齢幼虫までの生存率。

2) モンシロチョウについては 1 齢から 5 齢まで，タマナギンウワバについては 1 齢から 4 齢まで，コナガについては 3 齢から 4 齢までの生存率。

ンウワバ $P=0.019$ ，コナガ $P=0.013$ であり，いずれも有意であったが，切片の差の有意確率はモンシロチョウ $P=0.961$ ，タマナギンウワバ $P=0.093$ ，コナガ $P=0.706$ であり，いずれも有意ではなかった。これに対して，

図 5.11 はタマナギンウワバとコナガの幼虫期の生存率は粗植区と密植区では異なる曲線上に位置することを示している。したがって，タマナギンウワバとコナガにおいて幼虫期生存率が粗植区で低くなったのは幼虫の密度の

表 5.3. 寄生を逃れた個体の百分率 (括弧内はサンプル数を示す)

	初夏実験			盛夏実験		
	粗植区	密植区	$P^{1)}$	粗植区	密植区	$P^{1)}$
モンシロチョウ 5 齢幼虫 ²⁾	89.5(95)	94.7(178)	0.198	26.6(247)	27.9(278)	0.867
コナガ 4 齢幼虫 ³⁾	94.3(291)	92.0(242)	0.317	91.5(274)	90.0(220)	0.681
コナガ蛹 ⁴⁾	—	—	—	92.7(101)	78.3(113)	0.061

- 1) 過大分散二項分布に基づく F 統計量による尤度比検定。
- 2) *Cotesia glomerata* (LINNAEUS)
- 3) *Cotesia plutellae* (KURDJUMOV)
- 4) *Diadromus subtilicornis* (GRAVENHORST), *Diadegma niponica* Kusigemati, *Tetrastichus sokolowski* (KURDJUMOV), *Camptoletis* sp.

表 5.4. 栽植密度が葉長と葉幅に与える影響

	初夏実験			盛夏実験		
	粗植区	密植区	$P^{1)}$	粗植区	密植区	$P^{1)}$
葉長平均(cm)	23.6	25.2	0.308	13.8	12.7	0.038
葉幅平均(cm)	15.8	16.9	0.466	7.3	6.9	0.253

1) 式(5.4)に基づく分散分析。等分酸性を改善するために対数変換後に検定を行った。

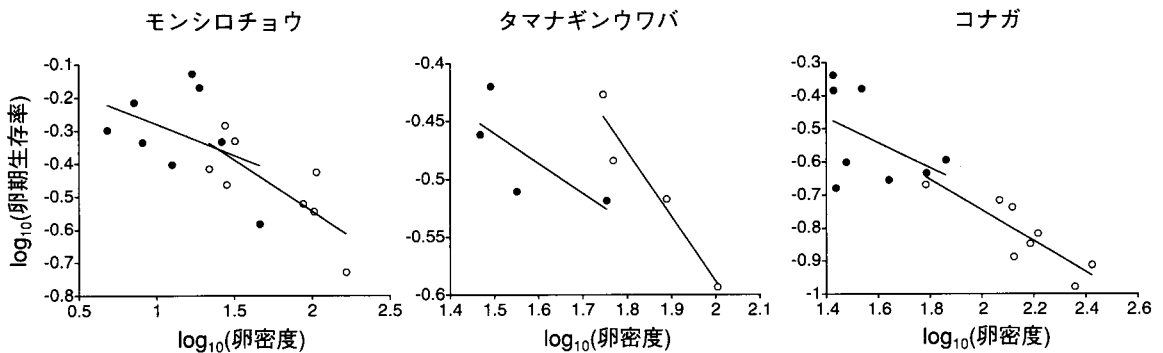


図 5.10. 卵期生存率の密度依存性。コナガについては卵から 3 齢幼虫までの生存率。白丸, 粗植区 (2×2 m), 黒丸, 密植区 (0.5×0.5 m)。それぞれの密度区ごとに線形回帰を示す。

影響ではなく、植物密度の直接的な影響によってもたらされた結果であることが示唆される。共通の密度依存直線の傾きの有意確率はモンシロチョウ $P=0.031$, タマナギンウワバ $P=0.859$, コナガ $P=0.149$ であり, タマナギンウワバとコナガでは有意ではなかった。切片の差の有意確率はモンシロチョウ $P=0.737$, タマナギンウワバ $P=0.092$, コナガ $P<0.001$ であり, コナガでは有意であった。

(3) Key-factor/key-stage 分析

図5.11により, タマナギンウワバとコナガの幼虫期生存率は植物密度によって直接に影響されていることが示唆された。そこで, どの齢期の生存率をもっと大きく影響されているかについて明らかにするために key-factor/key-stage 分析を行った (Yamamura, 1999a; 山村, 2000b)。タマナギンウワバについて 1 齢から 4 齢までの生存率の常用対数値に関して, 式 (5.2) の項のうち S_k と TS_{jk} を含まないモデルを用いて分析を行った。コナガについては幼虫期生存率としては 3 齢~4 齢まで

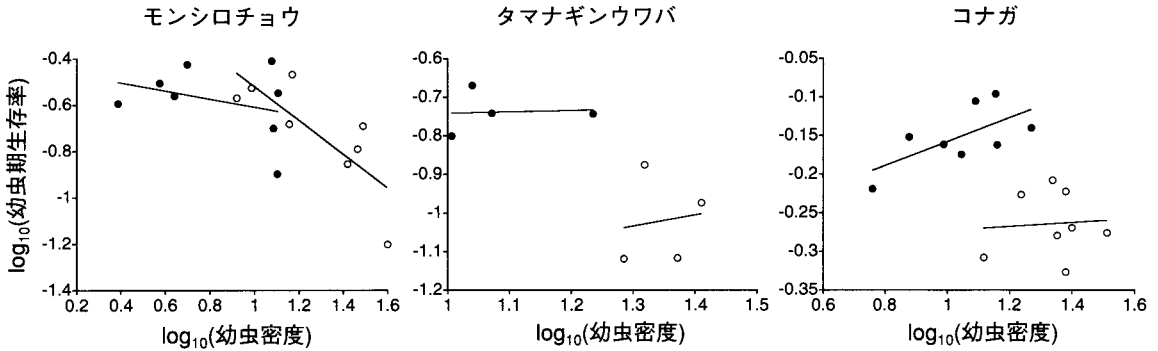


図5.11. 幼虫期生存率の密度依存性。モンシロチョウについては1齢から5齢まで、タマナギンウワバについては1齢から4齢まで、コナガについては3齢から4齢までの生存率。モンシロチョウとタマナギンウワバについては1齢幼虫密度を横軸に、コナガについては3齢幼虫密度を横軸にとった。白丸，粗植区(2×2 m)，黒丸，密植区(0.5×0.5m)。それぞれの密度区ごとに線形回帰を示す。

表5.5. タマナギンウワバ1齢幼虫期から3齢幼虫期の生存率に関する key-factor/key-stage 分析表

	1 齢	2 齢	3 齢	全体 ¹⁾
ブロック	19.5	7.6	22.4	49.5
栽植間隔	21.7	55.9	150.1	227.7
誤差	0.0	11.0	11.9	23.0
全体 ²⁾	41.3	74.4	184.4	300.1

全体のバリエーション $V(K)$ が3要因×3ステージに分割されている。数値は比較を容易にするために10,000倍してある。

- 1) この列はどの要因が key-factor であるかを示している。
- 2) この行はどのステージが key-stage であるかを示している。

の1区間の生存率しか推定されていないため、この分析を行うことはできなかった。

表5.5によれば、全生存率のバリエーションは300.1であり、そのうち植物密度の影響による成分は227.7である。1齢，2齢，3齢期の寄与はそれぞれ21.7，55.9，150.1である。したがって、植物密度の影響は主として3齢幼虫の生存率を通じて働いていることがわかる。

(4) 議論

卵期生存率と幼虫期生存率は一般に粗植区の方が密植区よりも低かった(表5.2)。ただし、この違いは1世代の間に卵数の違いを補償するほどの違いではなく、終齢幼虫密度は、卵密度と同様に粗植区で高かった。卵期生存率は主として密度依存的な要因によって決定されており(図5.10)、幼虫期生存率はタマナギンウワバとコナガについては主として植物密度によって決定されていた

(図5.11)。幼虫期生存率が異なる理由としては、粗植区では幼虫が株から落下した際に無事に株にたどり着く率が低いことが考えられる。密植区では幼虫期生存率が高いため、もし増殖に関わる他の要因(成虫期の生存率や1雌あたりの産卵数など)が栽植密度によらず一定であるならば、密植区では世代を重ねるとともに個体数が増加し最終的には高密度に至ると予想できる。

4. 資源の不連続性と資源量変動の安定性との関係

第5.3節では資源の不連続性が1植物あたり個体数の「平均値」に与える影響について生存率の違いを調べることで議論した。本節では資源の不連続性が個体数の「バリエーション」に与える影響について議論を行う。第II章で議論したように、個体数の時間変動が安定であるか否かは密度依存性の様式によって決定されている。第

($t+1$)世代の個体数を第 t 世代の個体数に対してプロットしたとき、その平衡点付近の傾きがある限界値よりも急であれば個体数は局所不安定であり周期変動あるいはカオス変動を示す。このような密度依存性の傾きを決定している要因としてはいくつか考えられる。モンシロチョウの1齢幼虫は野外でしばしば他の卵を捕食することが知られている(渡辺ら, 1993)。このような共食い現象は図5.10の卵生存率の密度依存性をもたらす要因の一つであると思われる。しかし、このように密度依存性が個体間の直接的な相互作用によってもたらされている例はむしろ珍しいであろう。多くの場合は、まず第 t 世代の個体数がなんらかの残存資源量(残存食物量など)を決定する。そして、その残存資源量が第($t+1$)世代の個体数を決定していると考えられる。すなわち、密度依存性は資源量を通じて間接的に作用することが多いと予想される。本節では資源の不連続性が残存資源量の変動にどのような影響を及ぼし、その結果として個体数変動にどのような影響を及ぼしうるかについて議論する。

(1) 材料と方法

5 × 5 m の実験区内の中央に4株のキャベツを二つの栽植間隔(密植区: 0.2m 間隔, 粗植区: 1 m 間隔)で植えた。前節の実験では各実験区の栽培面積を一定に保つたために、栽植密度の増加とともにキャベツ総数も変化した。今回の実験ではキャベツ総数(食物総量)は一定数4に保たれている。16個の実験区からなるブロックを二つ設け、それぞれのブロックにおいて粗植区と密植区をそれぞれ8反復ずつ設けた。実験は1994, 1995, 1996, 1997年に行い、播種後約一ヶ月のキャベツ苗をそれぞれ、7月1日, 7月10日, 7月11日, 7月10日に移植した。1994年と1996年には摂食圧が強くキャベツ株の食いつくしが見られたので実験終了後に各株について残存した葉の乾燥重量を資源残存量として測定した。ただし、1994年の実験ではアリの加害によりいくつ

かの株が枯死したため、1ブロックの実験区数を15とした。なお、栽培管理方法は前節の実験と同じである。

調査は約3週間の間、平均して3日に1回行った。キャベツ—モンシロチョウ系を対象とするため、モンシロチョウ以外の食植者や捕食者は調査時に取り除いた。葉上の捕食者としてはキボシアオゴミムシ (*Chlaenius posticalis* Motschulsk) の幼虫やクモ類が見られた。1995年のクモ類の種類構成は図5.12に示す。モンシロチョウの各齢期に加入した個体数について前節と同様に修正 Kiritani-Nakasuji-Manly 法により推定した。

栽植間隔がモンシロチョウの卵個体数、幼虫個体数、生存率に与える影響については次のモデルを用いて分析した。

$$\log_{10}(y_{ij}) = \mu + A_i + T_j + e_{ij} \quad (5.5)$$

ここに y_{ij} は第 i 年の第 j 番目の栽植密度における1植物あたりの個体数あるいは生存率である。 μ は全体平均、 A_i は年の効果であり、 T_j は栽植密度の効果である ($i=1, 2, 3, 4; j=1, 2$)。 e_{ij} は等分散正規分布にしたがう誤差である。ここでも等分散性に近づけるために常用対数変換を採用している。生存率についてはさらに次のモデルを用いてその密度依存性を分析した。

$$\log_{10}(s_{ij}) = \mu + A_i + T_j + b_i \log_{10}(D_{ij}) + b_{ij} \log_{10}(D_{ij}) + e_{ij} \quad (5.6)$$

ここに s_{ij} は第 i 年の第 j 番目の栽植密度における生存率である。 D_{ij} は個体数であり、卵生存率に対しては1植物あたり卵数、幼虫生存率に関しては1植物あたり1齢幼虫数を用いた。 b_i は第 i 年における密度依存性の傾き、 b_{ij} は第 i 年と第 j 番目の栽植密度との交互作用である。

栽植間隔の違いがモンシロチョウの幼虫に対して資源の不連続性に差をもたらしていることを検証するために、モンシロチョウの4齢幼虫の株間移動率を調べる別

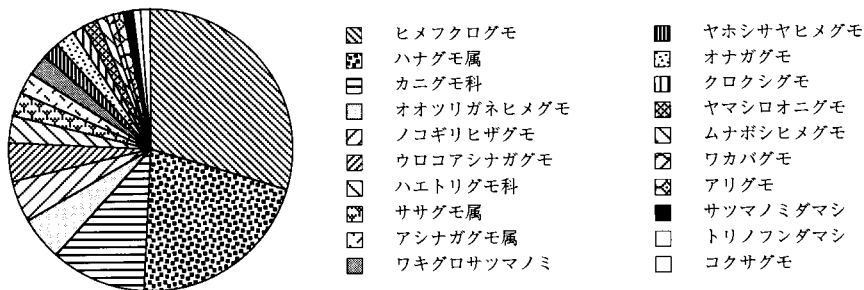


図5.12. キャベツ葉上にいたクモ類の種類構成 (1995年)。採集された293個体のうち、同定できなかった91個体および1個体しか観察されなかった7種を除く。

の実験を行った。4株のキャベツのうちの1株を高さ50 mm 直径3 mm の木棒と置き換え、その棒上に4齢幼虫を放し、その幼虫が他の3株のうちのいずれかに到達する確率を調べた。観察は幼虫が株に到達するかあるいは地上で脱水死するまで続けた。

(2) モデルからの予測

資源残存量と栽植密度との関係を予測するために第II章と同様の方式でモデルを考える。ある植物における摂食圧を x とし、ある実験区における4株の x の平均を m とする。密植区および粗植区における x のバリエーションをそれぞれ m の関数 $h_D(m)$, $h_S(m)$ で表す。密植区では幼虫が4株間を自由に移動することができるため摂食圧の分布は一様化する。このため一般に次の関係を期待することができる。

$$h_D(m) \leq h_S(m) \quad (5.7)$$

摂食圧 x を受けた植物の残存資源量は x の減少関数 $f(x)$ で与えられるとする ($f'(x) < 0$)。株あたり平均摂食圧が m のときの密植区の4株の $f(x)$ の平均を $g_D(m)$ と記す。この値は Taylor 展開により次のように近似的に表現することができる (De Jong, 1979; Yamamura, 1989)

$$g_D(m) \approx f(m) + f''(m)h_D(m)/2 \quad (5.8)$$

同様に株あたり平均摂食圧が m のときの粗植区4株の $f(x)$ の平均を $g_S(m)$ と記すと、

$$g_S(m) \approx f(m) + f''(m)h_S(m)/2 \quad (5.9)$$

第II章で議論したように、不安定な個体数変動を示しうる生物の $f(x)$ は必ず過大補償型 (over compensation 型) であり、 $f''(x)$ が負から正へ変わる密度 x_{thr} が必ず存在する。いま m が全体平均 M のまわりにバリエーション

$V(m)$ で変動すると仮定しよう。このとき密植区の4株平均値の実験区間バリエーション $V[g_D(m)]$ はデルタ法 (Stuart ら, 1994, p350) を用いることにより次のように近似的に表現することができる。

$$\begin{aligned} V[g_D(m)] &\approx [g'_D(m)]^2 V(m) \\ &= [f'(M) + h'_D(M)f''(M)/2 \\ &\quad + h_D(M)f'''(M)/2]^2 V(m) \end{aligned} \quad (5.10)$$

M が x_{thr} に近い場合には $f''(M) \approx 0$ なので式 (5.10) をさらに単純化することができる。

$$\begin{aligned} V[g_D(m)] &\approx [f'(M) + h_D(M) \\ &\quad f'''(M)/2]^2 V(m) \end{aligned} \quad (5.11)$$

同様にして、粗植区の4株平均値の実験区間バリエーションを $V[g_S(m)]$ とすれば、 M が x_{thr} に近い場合には

$$\begin{aligned} V[g_S(m)] &\approx [f'(M) + h_S(M) \\ &\quad f'''(M)/2]^2 V(m) \end{aligned} \quad (5.12)$$

ここで $f'(x_{thr}) < 0$, $f'''(x_{thr}) > 0$ であるから、式 (5.7) の関係を用いることにより次の関係を得る。

$$V[g_D(m)] \geq V[g_S(m)] \quad (5.13)$$

すなわち、 $M = x_{thr}$ の周辺では密植区では粗植区よりも残存資源量の変動が大きいことが予言される。この残存資源量が次世代の個体数を決定する場合には、密植区では次世代個体数の変動が大きくなり、個体数変動がより不安定であると予測することができる。この不安定化の典型例は図2.5に示されている。

(3) 個体数および生存率の比較

1植物あたり卵数は粗植区で有意に大きかった (表5.6)。粗植区で卵数が多い原因の一つとしては前節で議論したような雌成虫の卵ばらまき行動が関係していると

表5.6. 栽植間隔がモンシロチョウの1植物あたり個体数と生存率に与える影響

	密植区 ¹⁾	粗植区 ¹⁾	$F_{1,123}$	P
\log_{10} (卵数)	2.010	2.104	8.3252	0.0046
\log_{10} (1 齢)	1.000	1.006	0.0196	0.8890
\log_{10} (2 齢)	0.826	0.950	3.2909	0.0721
\log_{10} (3 齢)	0.853	0.930	0.6448	0.4236
\log_{10} (4 齢)	0.673	0.803	1.1852	0.2786
\log_{10} (卵生存率)	-1.010	-1.099	2.2251	0.1383
\log_{10} (幼虫生存率) ²⁾	-0.317	-0.199	0.7971	0.373

1) 植物総数は一定数 (4 株) に保たれている。

2) 4 齢に加入するまでの生存率。

思われる。ただし、 \log_{10} (卵数) の平均値は密植区、粗植区でそれぞれ2.01, 2.10であり、その差は真数レベルで1.24倍程度であり、さほど大きくはない。これは図5.13にも示されている。有意差はないが、幼虫個体数についても粗植区で多い傾向がある。

卵期生存率に関する分散分析の結果 (表5.7) によれば卵期生存率の密度依存性は有意である ($P < 0.0001$)。その傾きは栽植密度に依存せず、また切片も栽植密度に依存しないことが示唆された (それぞれ、 $P = 0.3612$, $P = 0.1691$)。この傾向は図5.14にも示されている。幼虫期生存率に関する分散分析の結果 (表5.8) によれば幼虫期生存率の密度依存性は有意である ($P < 0.0001$)。その傾きは栽植密度に依存せず、また切片も栽植密度に依存しないことが示唆された (それぞれ、 $P = 0.8493$, $P = 0.8569$)。

(4) 残存資源量の比較

幼虫の隣株への到達確率の推定値は密植区で1.00, 粗植区で0.31であった (サンプル数はそれぞれ59, 58)。これは栽植間隔を制御することによって、資源の不連続性が十分に制御できたことを意味している。各区ごとの4株の乾燥重量の平均値はいずれの年、ブロックにおいて

も密植区と粗植区の間で有意差は見られなかった (図5.15; a, $F_{1,13} = 0.01$, $P = 0.9205$; b, $F_{1,13} = 0.31$, $P = 0.5864$; c, $F_{1,14} = 0.76$, $P = 0.3968$; d, $F_{1,14} = 0.30$, $P = 0.5901$)。1994年の第1ブロックではキャベツ株の食いつくしが生じなかったが、その他の3ブロックでは食いつくしが生じた。これら三つのブロックにおいては区内の4株間のバリエーションは密植区で小さかった (図5.16上; 尤度比検定, a, $\chi^2 = 0.0295$, $P = 0.86363$; b, $\chi^2 = 4.4217$, $P = 0.035485$; c, $\chi^2 = 4.434$, $P = 0.035230$; d, $\chi^2 = 1.3982$, $P = 0.23703$)。これは密植区では株間移動の頻度が多いため摂食圧が一様化されたことを示しており、式(5.7)が成立していることを意味している。一方、これら三つのブロックにおいては4株平均値の実験区間バリエーションは密植区で大きかった (図5.16下; 尤度比検定, a, $\chi^2 = 0.026$, $P = 0.87190$; b, $\chi^2 = 3.938$, $P = 0.047207$; c, $\chi^2 = 2.2688$, $P = 0.13200$; d, $\chi^2 = 0.4483$, $P = 0.50314$)。この結果は不等式 (5.13) からの予測と一致する。

(5) 議論

モデルと野外実験の結果はいずれも資源不連続性が残存資源の変動を小さくすることを示した (不等式 (5.13))

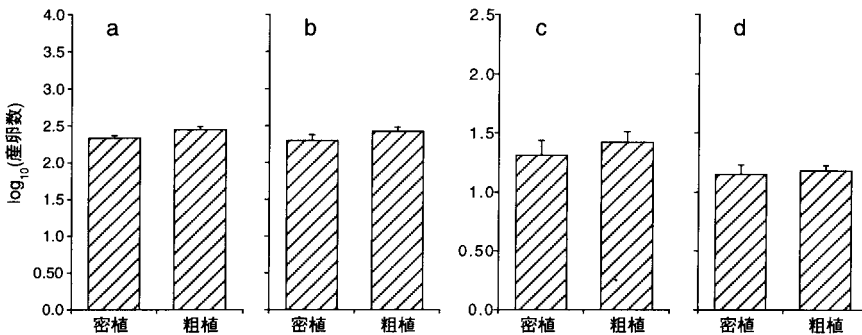


図5.13. 栽植密度がモンシロチョウの産卵数に与える影響。産卵数対数値の平均と標準誤差を示す。(a) 1994年ブロック1, (b)1994年ブロック2, (c)1996年ブロック1, (d)1996年ブロック2。

表5.7. 卵期生存率の密度依存性分散分析 (Type III)

要因	自由度	平方和	F	P
年	3	0.1488	1.1694	0.3246
栽植密度	1	0.0812	1.9150	0.1691
\log_{10} (卵数) ¹⁾	4	8.7930	51.8253	<.0001
栽植密度 \times \log_{10} (卵数)	4	0.1862	1.0977	0.3612
誤差	115	4.8779		
全体	127	41.8464		

1) \log_{10} (卵数)の要因は年にネストされているとして取り扱った。

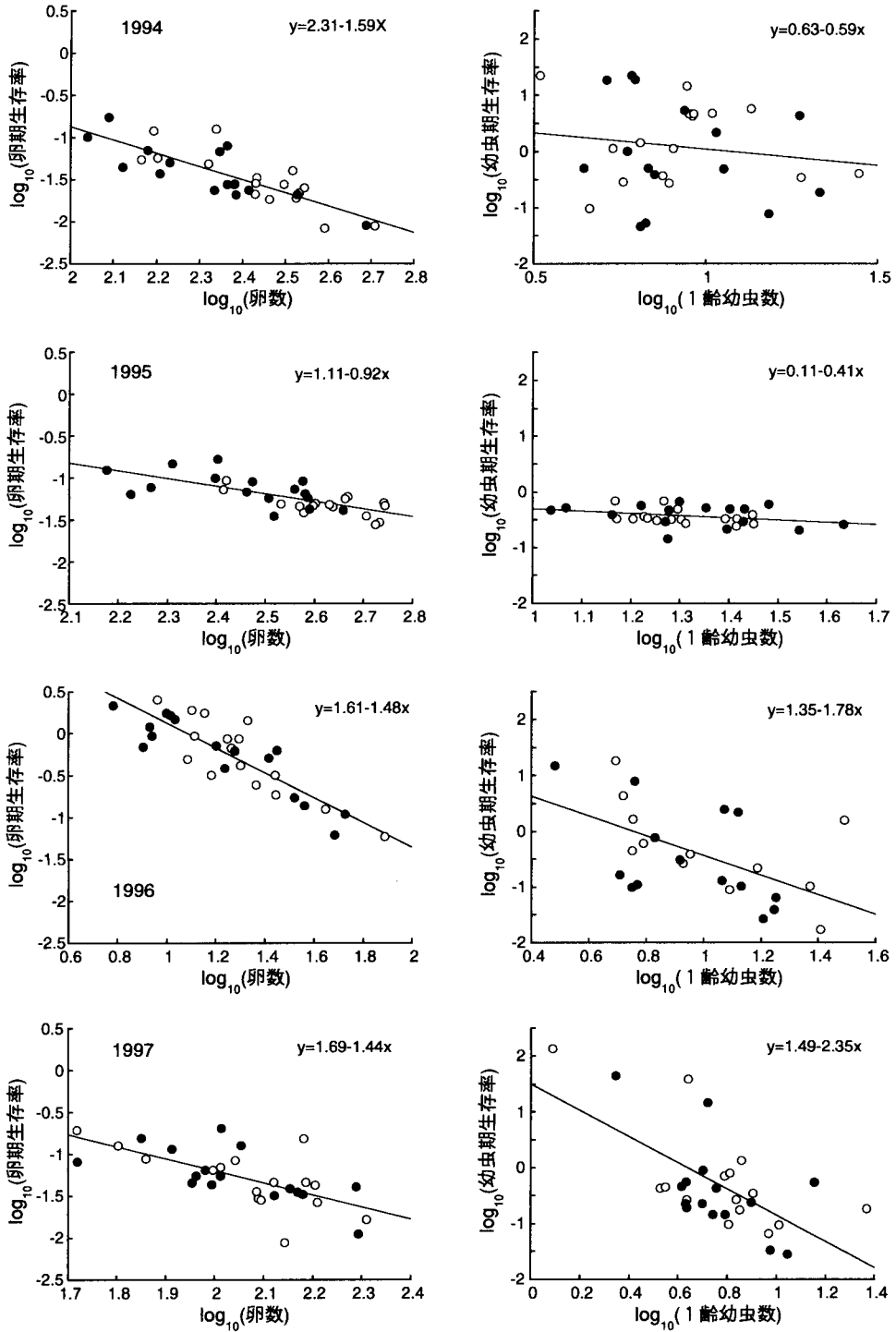


図5.14. モンシロチョウ生存率の密度依存性。左：卵期生存率の卵数に対する依存性，右：4 齢加入までの幼虫期生存率の1 齢幼虫数に対する依存性。黒丸は密植区，白丸は粗植区，回帰直線とその推定式を示す。

表5.8. 4 齢加入までの幼虫生存率の密度依存性分散分析 (Type III)

要因	自由度	平方和	F	P
年	3	1.1958	0.9791	0.4056
栽植密度	1	0.0133	0.0327	0.8569
\log_{10} (1 齢幼虫数) ¹⁾	4	15.4358	9.4787	<.0001
栽植密度 \times \log_{10} (幼虫数)	4	0.5563	0.3416	0.8493
誤差	106	43.1548		
全体	118	64.6644		

1) \log_{10} (幼虫数)の要因は年にネストされているとして取り扱った。

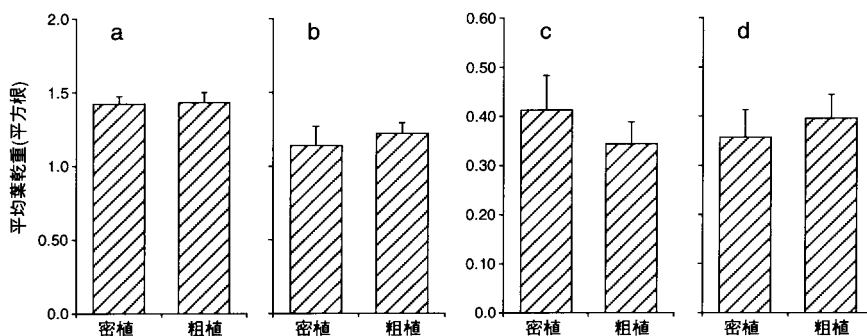


図5.15. 栽植密度が残存資源量の平均値に与える影響。葉の乾燥重量の平方根の平均と標準誤差を示す。
(a)1994年ブロック 1, (b)1994年ブロック 2, (c)1996年ブロック 1, (d)1996年ブロック 2。

および図5.16下)。この結果は以下のように直感的な形で解釈しなおすことができる。密植区では、モンシロチョウ幼虫が4株の間を自由に移動できるため、4株の合計個体数が比較的少なかった場合にはどの株も少しずつ加害される。したがって、どの株も食い尽くされることはない(図5.17右上)。しかし4株の合計個体数が多かった場合には、たまたま個体数が多かったキャベツがまず食い尽くされ、株を食い尽くしたモンシロチョウは隣の株に移動して摂食を続ける。このため、局所的な食い尽くしが4株全体に広がる(図5.17左上)。粗植区では、モンシロチョウ幼虫が4株の間をあまりあまり移動できないため、4株の合計個体数が比較的少ない場合でも、たまたま個体数の多かった株が食い尽くされる(図5.17右下)。しかし、4株の合計個体数が大きい場合には、たまたま個体数が多かったキャベツがまず食い尽くされるが、そこにいた幼虫は隣の株へたどり着く前に死んでしまうため、資源の枯渇が全システムには波及しない。そして、たまたま個体数の少なかった株が食い尽くしを免れることになる(図5.17左下)。この結果、粗植区では残存資源量の変動は比較的小さくなる。また、図5.17は、大きい

システムは小さいシステムよりも安定になりやすいことを示唆している。小さなシステムでは生物は全システム内を移動できるが、大きなシステムでは生物はシステムの一部しか移動できないからである。

5. 議論

食草がまばらに生育しており、そういう意味で資源の不連続性が高い系においては、食植性昆虫の1植物あたりの産卵率が高いため、第5.2節で示されたように、その1植物あたりの平均個体数は一時的には多くなると予想される。しかし、第5.3節で示唆されたように、不連続性が高い系では昆虫の生存率が低いために、長期的には必ずしも食植性昆虫の密度は高くはならないと予想される。食草の不連続性が平均個体数に及ぼす影響に関しては必ずしも明確な結論は出ないようである。これに対して、食草の不連続性が個体群動態の安定性に及ぼす影響については第5.4節のモデルおよび野外実験から比較的明確な結論が得られた。食草の不連続性が高ければ、昆虫の摂食圧の空間分布が集中化するために食物量の変動が安定化し、その結果として、それを利用する昆虫の個

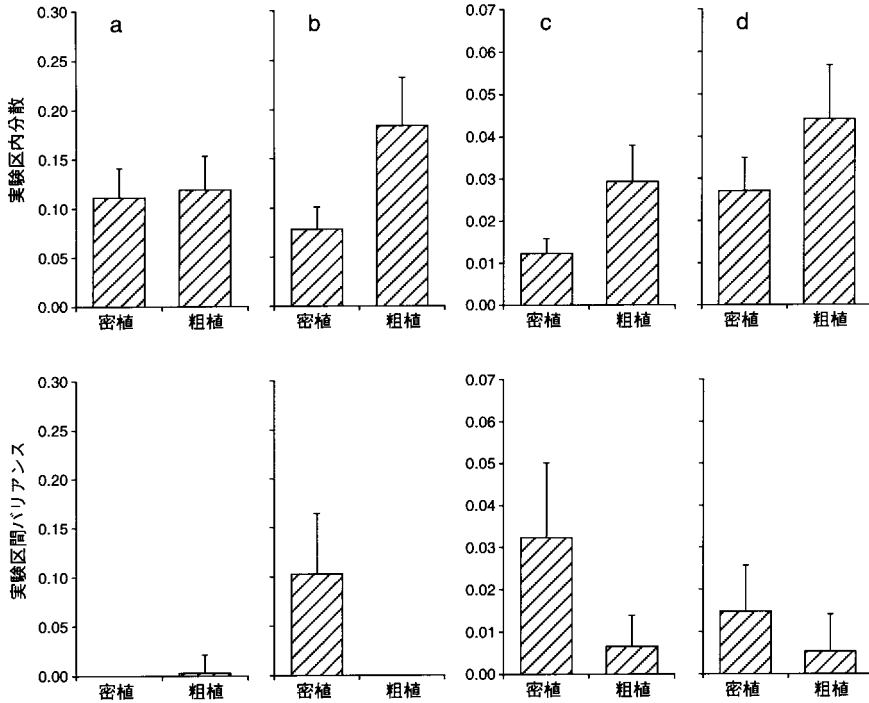


図5.16. 栽植密度が残存資源量（葉の乾燥重量の平方根）のバリエーションに与える影響。上：4株間のバリエーションの最尤推定値とその漸近標準誤差，下：4株平均値の区間バリエーションの最尤推定値とその漸近標準誤差。(a)1994年ブロック1，(b)1994年ブロック2，(c)1996年ブロック1，(d)1996年ブロック2。(a)はキャベツの食いつくしが生じなかったブロック，(a)の密植区と(b)の粗植区の区間バリエーションの最尤推定値は0である。

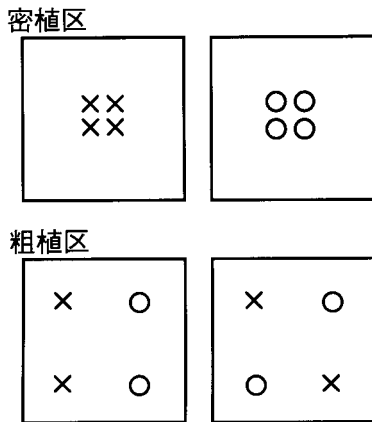


図5.17. 実験結果および式(5.7)，(5.13)の直感的な解釈。×はモンシロチョウによって完全に食い尽くされたキャベツ株。○は食い尽くされずに残存したキャベツ株を示す。右半分：平均個体数の少ない場合，左半分：平均個体数の多い場合。

体群動態の安定性が高まると期待できる。

第5.4節の実験において、粗植区の資源変動の安定性を高めた原動力は幼虫の局所的な絶滅であった。個体群が多くサブ個体群から構成されている場合、そのサブ個体群の間に移動交流がある場合、その全個体群はメタ個体群と呼ばれる(Hanskiら, 1997)。メタ個体群の概念においては局所的な絶滅と再移入のプロセスに重点が置かれている。Gonzalesら(1998)は実験的なメタ個体群において、corridorの存在により、生物がサブ個体群間を移動できる場合には、生物種が絶滅から逃れることができ、個体群はより安定に保たれることを示唆した。彼らの研究においてはパッチへの再侵入が生物個体群の安定性をもたらすとされている。これに対して、本論文では再移入の重要性よりも局所的な絶滅の重要性を示した。同じような示唆は古典的なHuffaker(1958)の実験によっても与えられていた。彼はオレンジを並べたトレーの中のハダニ、捕食性ダニの個体数変動を調べ、環境を複雑にしてオレンジの間の移動率を下げた場合に個体数変動

は安定に保たれることを見いだした。この場合には、おそらくハダニと捕食性ダニの局所的な絶滅が系の安定性を高めていたと解釈できる。

MacArthur (1955), Elton (1958), Pimentel (1961b) 以来、生物多様性と安定性の関係についてはさまざまな議論が続いている。生態系を構成する生物は生産者、消費者、分解者といったさまざまな「機能グループ」に分類されるが、それぞれの機能グループに属する種数が多いと、ある生物が減少しても他の生物がその機能を肩代わりするために、全体の系は安定に保たれると考える説がある。Naemら (1997) は藻類-バクテリア系を用いて実験を行い、種数が多いほど生産者のバイオマスや分解者の密度の予測性が高まることを示した。Tilmanら (1994) はミネソタの草原において種多様性を調べる実験を行い、種数が多いと干ばつに対する抵抗性が高いという結果を得た。これは種数が多いと干ばつ抵抗性をもつ種が含まれるからであると解釈された。本章では、生物多様性の効果についてこれらとは全く異なる可能性として「不連続性-安定性仮説」を提案した。植物の多様性の高い環境は、特定の植物を摂食する生物にとって資源の不連続性の高い環境である。そのため、植物多様性の高い環境では高次の食物連鎖レベルにいる生物群集の変動は小さくなると期待することができるのである。

環境が不連続であっても、その不連続な環境を自由に移動できるならば、その生物にとってはその環境は連続的である。このように「生物にとっての環境の不連続性」は生物の移動力との相対的な関係で決まる。環境が不連続であっても、生物の適応の結果として、そのような環境を自由に移動できる生物が進化する可能性も考えられる。その場合には、環境が不連続に変わったときに生物の個体群動態は一時的には安定にはなるが、生物進化の結果として再び不安定性が表れることになる。このような進化がいつも生じるのならば、本章で行ったような「環境の不連続性-個体群安定性」の議論は成り立たなくなる。しかし、一般に環境の不連続性が高ければ移動に要するコストも大きい。第IV章の議論によれば、そのような環境では移動性を高めると適応度がかえって低下し、したがって、生物の移動性が高まる方向への進化は生じにくいと予想される。このことから、「環境の不連続性-個体群安定性」の議論は生物進化を念頭においた場合にも成立すると予想される。

複数種が同じ食草を食べる場合には、密度依存的なフィードバック効果を評価する際には複数種の摂食圧の合計を評価しなければならないであろう。現実には、同じ食草を利用していても、その摂食嗜好部位や1個体あ

たりの摂食量が異なったりするので、評価は簡単ではないであろうが、それぞれの種の摂食圧の重み付け合計値などを考慮してゆく必要があるであろう。ただし、複数の種がたまたま同程度の摂食圧を持つという場面はむしろ珍しく、現実には、特定の1種の摂食圧が他の種のそれとくらべて何倍か大きいという場面の方が多いのではないと思われる。1種の個体群が不安定に変動して食草を食い尽くすならば、その他の種の個体群もそれにつれて不安定に変動する。その場合には、その1種の個体群動態だけを分析すれば、その他の種の動態も同時に理解できる場合がある。このような地位を持つ種のことをkey-speciesと呼ぶことができるであろう。食草を介して密度依存的なフィードバックがかかっているシステムにおいては、種特異的な寄生蜂などによってフィードバックがかかっているシステムとは異なり、このkey-speciesに関して空間分布集中度を分析するのが重要であると思われる。

VI 総合議論

第II章、第III章ではそれぞれ単一種個体群システムおよび疫学システムにおいて空間分布集中度が安定化作用を持つことを示した。他のいくつかのシステムにおいても分布集中度の安定化効果が知られている。これらの効果は第II章の議論を以下のように拡張することにより統一的に理解できる可能性がある (Yamamura, 1998b)。いま区画内の個体数が、その区画での生物的「生産量」(たとえば産子数とか保虫虫数など)に影響する場合を考える。個体数が x の場合の生産量が $f(x)$ で表されるとする。 $f(x)$ 曲線の形は、その曲率によって、図 6.1 の実線の曲線で示される4つのカテゴリーに分類することができる。タイプIにおいては曲率は常に負である。タイプIIにおいては曲率は常に正である。タイプIIIでは曲率は密度の増加にともなって正から負へ変化する。タイプIVでは曲率は密度の増加にともなって負から正へ変化する。区画あたり平均個体数 $E(x)$ に対して平均生産量 $E[f(x)]$ をプロットする場合、もし空間分布が完全に一樣ならば、その曲線の形は完全に $f(x)$ に一致する。空間分布が集中している場合には、Taylor展開により $E[f(x)]$ を次のように近似的に表すことができる。

$$\begin{aligned} E[f(x)] &= E\{f(E[x]) + (x - E[x])f'(E[x]) \\ &\quad + (x - E[x])^2 f''(E[x])/2 + \dots\} \\ &\approx f(E[x]) + V[x]f''(E[x])/2 \end{aligned} \quad (6.1)$$

ここに $V[x]$ は x の空間的バリエーションである。 $f'(E[x])$

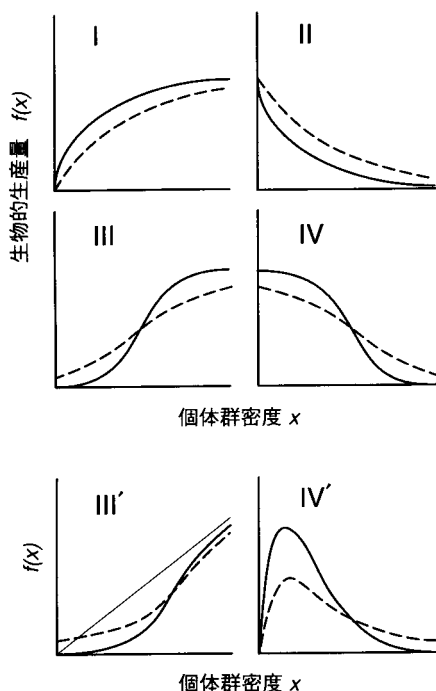


図6.1. 分布集中度の影響の4つのカテゴリー (タイプ I, II, III, IV) とそのバリエーション (タイプ III' と IV')。実線の曲線は区画での個体数 x に対してその区画での生産量 $f(x)$ を描いたもの。この曲線は、分布が完全一様分布のときに、区画あたり平均個体数 $E(x)$ に対して区画あたりの平均生産量 $E[f(x)]$ を描いたものに等しい。破線の曲線は集中分布のときの区画あたり平均生産量を示す。タイプ III' 曲線は $f(x)/x$ が x の増加とともに一定値に近づくタイプ。タイプ IV' 曲線は逆に $f(x)/x$ が x の減少とともに一定値に近づくタイプ。

と $f''(E[x])$ はそれぞれ $f(x)$ の $E[x]$ における 1 階微分値と 2 階微分値である。空間分布が完全に一様のときは $V[x]=0$ であるから、上に述べたように $E[f(x)]=f(E[x])$ が得られ、 $E[f(x)]$ 曲線の形は $f(x)$ に一致する。一般に、式 (6.1) は、集中度が平均生産量に与える影響はその 2 階微分値つまり曲率によって評価できることを示している。もし、曲率が正ならば、すなわち曲線が下に凸ならば、空間分布集中度は平均生産量を増加させる。もし曲率が負ならば、すなわち曲線が上に凸ならば、集中度は平均生産量を減少させる。したがって、分布集中度は曲線の凹凸を和らげる「平滑化効果」を持つ

ていることになる。この結果、集中度は図6.1の破線の曲線で示されたような形に平均生産量を変化させると期待できる。

図6.1の破線は空間分布集中度がさまざまなシステムで安定化作用をもつことを示唆している。第II章の図2.4のスクランブル型増殖率曲線は図6.1のタイプIV' 曲線であり、この場合の分布集中度の安定化作用については図2.5で例示した。捕食者-被食者システムで双方向の相互作用をもつ場合についても同じように安定性を示すことが可能である。捕食を逃れる被食者の率を捕食者密度に対してプロットした場合、その曲線はふつうは右下がりである(タイプIIあるいはIVの実線の曲線)。平衡密度におけるこの曲線の傾きはシステムの安定性に大きく関わっていることが知られている。捕食から逃れる率が被食者密度にあまり大きく影響されないという条件のもとでは、この曲線の傾きがあまり急でなければシステムは局所安定である(Hassell, 1978)。したがって、タイプIIやIVの破線の曲線で示されるように、捕食者の分布集中度によって曲線の傾きが緩やかになれば、もともと不安定なシステムであっても安定化に向かうと期待できる。さらに Ives ら (1985) によって示されたように、競争システムの安定性についても同様の観点から議論することができる。二つの種 (A 種と B 種) を考えるとき、その 2 種は次の条件が満たされるとき共存可能である——種 A が種 B の単一種系に侵入可能であり、かつ種 B が種 A の単一種系に侵入可能である。つまり、種 B の単一種システムの平衡状態において種 A の増殖率が 1 より大きく、かつ、種 A の単一種システムの平衡状態において種 B の増殖率が 1 より大きい場合である。一方の種の次世代個体数を他方の種の個体数に対してプロットすると、多くの場合はタイプIIの実線の曲線が得られるであろう(たとえば Yoshida, 1966; Varley ら, 1973)。したがって、図6.1のタイプIIの破線の曲線に示されるように、一方の種の個体の分布集中度は他方の種の次世代個体数を増加させる。したがって、両種の空間分布が十分に集中していれば両種は共存できる。この議論は定性的ではあるが、複雑な競争モデルから得られてきた結論をより簡潔な形で説明している (Atkinson ら, 1981; Ives ら, 1985; Kuno, 1988)。

群集中においては生物は種内競争、種間競争、被捕食など複数の相互作用に同時にさらされていることも多い。この場合、この生物の増殖率は同種の密度、競争種の密度、捕食者の密度など複数種の密度の影響を同時に受けている。図6.1では特定の1種の個体群密度の影響だけを表現したのだが、複数種の個体群密度の影響を同時

に考慮して多次元のグラフを念頭におくべき場合もあるであろう。たとえばいま s 種が同じ食物資源をめぐって競争関係にある場合を考えてみよう。第II章と同様に z 個の資源パッチからなっている空間に、世代の重ならない昆虫個体群が生活しているとする。成虫はこれらの資源パッチのうちの一つに定着して増殖を行うとする。 n_{ji} を i 番目のパッチで増殖する j 番目の種の成虫の個体数とする。第 p 番目の種の成虫の第 i パッチにおける増殖率を $n_{1i}, n_{2i}, n_{3i}, \dots, n_{si}$ の関数 $f_p(n_{1i}, n_{2i}, n_{3i}, \dots, n_{si})$ で表現する。このとき第 p 種の全体の増殖率 (Total Reproduction Rate: $TRRp$) は次式で与えられる。

$$TRRp = \frac{\sum_{i=1}^z [n_{pi} f_p(n_{1i}, n_{2i}, n_{3i}, \dots, n_{si})]}{\sum_{i=1}^z n_{pi}} \quad (6.2)$$

第 p 種の第 i パッチで生産される子供の数すなわち $n_{pi} f_p(n_{1i}, n_{2i}, n_{3i}, \dots, n_{si})$ を $F_p(n_{1i}, n_{2i}, n_{3i}, \dots, n_{si})$ と記す。また、パッチあたりの第 j 種の平均個体数を m_j とする。ここでは簡単のため、異なる種の空間分布は相互に独立であるとする。このとき、さきほどと同様に F_p が連続で滑らかな関数であるとみなして Taylor 展開近似を用いることにより $TRRp$ を次のように表現することができる。

$$TRRp \approx f_p(m_1, m_2, m_3, \dots, m_s) + \frac{1}{2m_p} \sum_{j=1}^s \text{var}(n_{ji}) \frac{\partial^2 F_p(m_1, m_2, m_3, \dots, m_s)}{\partial n_j^2} \quad (6.3)$$

ここに $\text{var}(n_{ji})$ は第 j 種の個体数の空間的なバリエーションであり、 $\frac{\partial^2 F_p(m_1, m_2, m_3, \dots, m_s)}{\partial n_j^2}$ は平均個体数における F_p の2階偏微分値である。それぞれの種の分布集中性が $TRRp$ を増加させるか減少させるかはこの2階偏微分値の値が正であるか負であるかによって決まる。すなわち F_p 曲面をそれぞれの種の個体数軸の方向にみたときに下に凸であるか上に凸であるかによって決まる。図6.2は貯穀害虫であるヒラタムシ類2種 (*Cathartus* sp. と *Cryptolestes* sp.) の種間競争の例を示している。第II章で用いた Maynard Smith ら (1973) の式を改変した次式を Varley ら (1973) のデータに非線形最小二乗法により当てはめた。

$$F_1(n_{1i}, n_{2i}) = \frac{c n_{1i}}{[1 + (a_1 n_{1i})^{b_1}][1 + (a_2 n_{2i})^{b_2}]} \quad (6.4)$$

パラメーターの推定値は以下のとおりである： $\hat{a}_1 = 0.0836$, $\hat{a}_2 = 0.0753$, $\hat{b}_1 = 1.124$, $\hat{b}_2 = 0.611$, $\hat{c} = 47.76$ 。

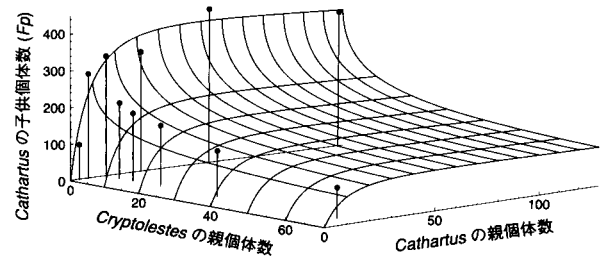


図6.2. 貯穀害虫ヒラタムシ類における種内競争と種間競争の同時影響。プロットとその垂線はデータの位置を示し、曲面は式 (6.4) の推定値を示す。(データはVarleyら, 1973による)

F_p 曲線は *Cathartus* の個体数軸の方向には上に凸型である。これは *Cathartus* の個体数の分布集中性は *Cathartus* の産子数を常に低下させることを示している。一方、 F_p 曲線は *Cryptolestes* の個体数軸の方向には下に凸型である。これは *Cryptolestes* 個体数の空間分布集中性は *Cathartus* の子孫数を常に増加させることを示している。すなわち、*Cryptolestes* の分布が集中すれば2種は共存しやすくなることを意味している。

一般に、個体数が無限大に増えることはないことから、個体数が増えすぎればその増加を抑制し、個体数が少なすぎればその増加を促進する仕組み、すなわち何らかの形の密度依存的な制御が存在することが論理的に示される。個体群の安定性にはその密度依存的制御のかかり方が大きく関係しており、もし急激に密度依存的制御がかかると個体数はクラッシュする。図2.5の白丸はその典型的な例であり、これは高速走行中の車が壁に激突しているようなものである。本論文では空間分布集中性は密度依存反応を緩やかにする効果をもつ、つまり高速走行中の車を減速させるような効果を持つことを示してきた。第V章では、この安定化作用は生物多様性と密接に関係していることを議論した。ここ数年の間に生物多様性に関する研究が大きく進展し、生物多様性は、生態系全体の生産力を向上させたり、外的攪乱に対する頑健性を高める、といった効果を持つことが実験により指摘されてきている。しかし、May (1972) は多種のロトカ・ボルテラ型競争モデルにおいて競争種数が増えると平衡点における局所安定性が減少することを示した。実験結果と理論の間のこのような見かけの「矛盾」に対して Tilman (1996) は一つの結論を出そうとした。彼の議論によれば、生物多様性は生態系全体の生産力を高め、その安定性を高めるが、個々の個体群の安定性を逆に低下

させる、つまり生物多様性のもつこのような二面性が見かけの「矛盾」を産んでいるのだということになる。しかし、いま一度 Elton, MacArthur らの直感的な予測に戻ってみる必要があるのではないか。Elton (1958) は生物多様性が安定化効果をもつ証拠として次のような例を挙げた。(1) 昆虫個体群は北極地方でしばしば大発生するが、種数の多い熱帯では滅多に大発生しない。(2) 人間によって群集が単純化された栽培環境において昆虫個体群は大発生しやすい。彼らが考えていた安定性は生態系全体の生産力や頑健性の話ではなく個々の個体群の安定性であった。本論文で議論したように、このような個体群の安定性は個体群の空間的側面を考慮することによって説明しうる可能性がある。農業環境において生産効率を優先した場合には、自然環境に比較してかなり単純な環境、多様性の少ない環境になる傾向があるであろう。そのような環境では空間分布の集中性が弱まり、その結果として個体群が「壁に激突する」危険性が増加すると予測できる。ただし、現時点ではこれらの予測もまだ十分に検証されていない。空間的側面を考慮したモデルや実験がさらに発展することによって、生物多様性-安定性に関する議論が早く決着することを期待したい。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、久野英二先生には全章を通じてお世話になった。特に第 I 章、第 II 章の内容を考える基本段階からさまざまな重要な示唆をいただいた。第 II 章の内容については矢野栄二氏、塩見正衛氏にも貴重なコメントをいただいた。第 III 章の内容は岸本良一氏、山田佳廣氏のコメントにより大いに改善された。また第 III 章および第 V 章は桐谷圭治氏のアドバイスにより格段に改善された。第 III 章の研究を始めるにあたっては小森隆太郎氏、松井武彦氏にお世話になった。第 V 章の一連のキャベツの圃場実験を始めることができたのは矢野栄二氏のおかげである。第 5.2 節の実験の一部については井村治氏、大戸謙二氏、森本信生氏にご協力いただいた。寄生蜂の同定については小西和彦氏、ヒラタアブの同定については(故)福原櫛男氏にお世話になった。高藤晃雄先生および中筋房夫先生には第 5.4 節の内容を考える初期段階において議論をしていただいた。宮井俊一氏には Taylor's power law の研究を始めるにあたってお世話になった。法橋信彦氏、山田一茂氏には研究を遂行する上でさまざまな便宜を図っていただいた。ここに以上の各位に対して心より感謝の意を表する。

引用文献

- 1) A'Brook, J. (1968): The effect of plant spacing on the numbers of aphids trapped over the groundnut crop. *Ann. Appl. Biol.*, **61**, 289-294
- 2) Aitkin, M., D. Anderson, B. Francis and J. Hinde (1989): *Statistical Modelling in GLIM*, p. 374, Clarendon Press, Oxford
- 3) Anderson, R.M., D.M. Gordon, M.J. Crawley and M.P. Hassell (1982): Variability in the abundance of animal and plant species. *Nature*, **296**, 245-248
- 4) Anderson, R.M. and R.M. May (1979): Population biology of infectious diseases: part I. *Nature*, **280**, 361-367
- 5) Anscombe, F.J. (1949): The statistical analysis of insect counts based on the negative binomial distribution. *Biometrics*, **5**, 165-173
- 6) Atkinson, W.D. and B. Shorrocks (1981): Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.*, **50**, 461-471
- 7) Bach, C.E. (1980): Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). *Ecology*, **61**, 1515-1530
- 8) Baltensweiler, W. (1993): Why the larch bud-moth cycle collapsed in the subalpine larch-cembra pine forests in the year 1990 for the first time since 1850. *Oecologia*, **94**, 62-66
- 9) Bellows Jr, T.S. (1981): The descriptive properties of some models for density dependence. *J. Anim. Ecol.*, **50**, 139-156
- 10) Binns, M.R. and N.J. Bostanian (1990): Robustness in empirically based binomial decision rules for integrated pest management. *J. Econ. Entomol.*, **83**, 420-427
- 11) Bliss, C.I. (1941): Statistical problems in estimating populations of Japanese beetle larvae. *J. Econ. Entomol.*, **34**, 221-232
- 12) Bliss, C.I. and R.A. Fisher (1953): Fitting the negative binomial distribution to biological data. *Biometrics*, **9**, 176-200
- 13) Bliss, C.I. and A.R.G. Owen (1958): Negative binomial distribution with a common k . *Biometrika*, **45**, 37-58
- 14) Boag, B. and P.B. Topham (1984): Aggregation

- of plant parasitic nematodes and Taylor's power law. *Nematologica*, **30**, 348-357
- 15) Boiteau, G. (1984) : Effect of planting date, plant spacing, and weed cover on populations of insects, arachnids, and entomophthoran fungi in potato fields. *Environ. Entomol.*, **13**, 751-756
 - 16) Capman, W.C., G.O. Batzli and L.E. Simms (1990) : Responses of the common sooty wing skipper to patches of host plants. *Ecology*, **72**, 1430-1440
 - 17) Clark, C.W. (1976) : Mathematical Bioeconomics : The Optimal Management of Renewable Resources, p. 386, Wiley, New York
 - 18) Coll, M. and D.G. Bottrell (1994) : Effects of non-host plants on an insect herbivore in diverse habitats. *Ecology*, **75**, 723-731
 - 19) Crombie, A.C. (1944) : On intraspecific and interspecific competition in larvae of gramminivorous insects. *J. Exp. Biol.*, **20**, 135-151
 - 20) De Jong, G. (1979) : The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population. *Neth. J. Zool.*, **29**, 33-51
 - 21) Den Boer, P.J. (1968) : Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheor.*, **18**, 165-194
 - 22) Den Boer, P.J. and J. Reddingius (1996) : Regulation and Stabilization Paradigms in Population Ecology, p. 397, Chapman, London
 - 23) Diekmann, O., J.A.P. Heesterbeek and J.A.J. Metz (1990) : On the definition and the computation of the basic reproduction ratio R_0 in models for infectious diseases in heterogeneous populations. *J. Math. Biol.*, **28**, 365-382
 - 24) Ekbohm, B.S. (1987) : Incidence counts for estimating densities of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera : Aphididae). *J. Econ. Entomol.*, **80**, 933-935
 - 25) Elton, C.S. (1958) : The Ecology of Invasions by Animals and Plants, p. 181, Methuen, London
 - 26) 江塚昭典 (1985) : イネ 縹葉枯病抵抗性品種. 植物防疫 **39**, 520~524
 - 27) Farrell, J.A.K. (1976) : Effects of groundnut sowing date and plant spacing on rosette virus disease in Malawi. *Bull. Entomol. Res.*, **66**, 159-171
 - 28) Feng, M.G. and R.M. Nowierski (1992) : Spatial distribution and sampling plans for four species of cereal aphids (Homoptera : Aphididae) infesting spring wheat in southwestern Idaho. *J. Econ. Entomol.*, **85**, 830-837
 - 29) Feng, M.G., R.M. Nowierski and Z. Zeng (1993) : Binomial sampling plans for the English grain aphid, *Sitobion avenae* (Homoptera : Aphididae) based on an empirical relationship between mean density and proportion of tillers with different tally thresholds of aphids. *Bull. Entomol. Res.*, **83**, 187-196
 - 30) Ferriss, R.S. and P.H. Berger (1993) : A stochastic simulation model of epidemics of arthropod-vectored plant viruses. *Phytopathology*, **83**, 1269-1278
 - 31) Gerrard, D.J. and H.C. Chiang (1970) : Density estimation of corn rootworm egg populations based upon frequency of occurrence. *Ecology*, **51**, 237-245
 - 32) Gillis, D.M., D.L. Kramer and G. Bell (1986) : Taylor's power law as a consequence of Fretwell's ideal free distribution. *J. Theor. Biol.*, **123**, 281-287
 - 33) Gonzalez, A., J.H. Lawton, F.S. Gilbert, T.M. Blackburn and I. Evans-Freke (1998) : Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science*, **281**, 2045-2047
 - 34) Green, R.H. (1970) : On fixed precision level sequential sampling. *Res. Popul. Ecol.*, **12**, 249-251
 - 35) Greig-Smith, P. (1952) : The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann. Bot-London*, **16**, 293-316
 - 36) Hanski, I. (1987) : Cross-correlation in population dynamics and the slope of spatial variance-mean regressions. *Oikos*, **50**, 148-151
 - 37) Hanski, I. and D. Simberloff (1997) : The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. p. 5-26, In I. Hanski and M.E. Gilpin (eds.) Metapopulation biology : ecology, genetics, and evolution, Academic Press, San Diego
 - 38) Harper, J.L. (1977) : Population Biology of Plants, p. 892, Academic Press, London
 - 39) Hassell, M.P. (1978) : The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems, p. 237, Princeton Univer-

- city Press, Princeton
- 40) Hassell, M.P., J.L. Lawton and R.M. May (1976): Patterns of dynamical behaviour in single species populations. *J. Anim. Ecol.*, **45**, 471-486
 - 41) Hassell, M.P. and R.M. May (1973): Stability in insect host-parasite models. *J. Anim. Ecol.*, **42**, 693-736
 - 42) Hassell, M.P., R.M. May, S.W. Pacala and P.L. Chesson (1991): The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. I. A general criterion. *Am. Nat.*, **138**, 568-583
 - 43) Hassell, M.P. and S.W. Pacala (1990): Heterogeneity and the dynamics of host-parasitoid interactions. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, **330**, 203-220
 - 44) Hill, M.O. (1973): The intensity of spatial pattern in plant communities. *J. Ecol.*, **61**, 225-235
 - 45) Holt, J. and T.C.B. Chancellor (1996): Simulation modelling of the spread of rice tungro virus disease: the potential for management by roguing. *J. Appl. Ecol.*, **33**, 927-936
 - 46) Holt, J. and T.C.B. Chancellor (1997): A model of plant virus disease epidemics in asynchronously-planted cropping systems. *Plant Pathol.*, **46**, 490-501
 - 47) Honda, H. and J.B. Fisher (1978): Tree branch angle: maximizing effective leaf area. *Science*, **199**, 888-890
 - 48) Huffaker, C.B. (1958): Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, **27**, 343-383
 - 49) Hunter, A.F. (1995): Ecology, life history, and phylogeny of outbreak and nonoutbreak species. p. 41-64, *In* N. Cappuccino and P.W. Price (eds.) *Population dynamics: new approaches and synthesis*, Academic Press, San Diego
 - 50) 茨城県 (1968-1990): 茨城県発生予察事業年報. 茨城県
 - 51) 一瀬太良, 渋谷成美 (1959): タマナギンウワバおよびその近似種 (ヤガ科) の生態に関する研究II. タマナギンウワバの発育に及ぼす温度の影響. *応動昆* **3**, 157-163
 - 52) Itô, Y. and R.L. Kitching (1986): The importance of non-linearity: a comment on the view of Taylor. *Res. Popul. Ecol.*, **28**, 39-42
 - 53) Ives, A.R. and R.M. May (1985): Competition within and between species in a patchy environment: relations between microscopic and macroscopic models. *J. Theor. Biol.*, **115**, 65-92
 - 54) Iwao, S. (1968): A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Res. Popul. Ecol.*, **10**, 1-20
 - 55) Iwao, S. (1975): A new method of sequential sampling to classify populations relative to a critical density. *Res. Popul. Ecol.*, **16**, 281-288
 - 56) Iwao, S. (1976): Relation of frequency index to population density and distribution pattern. *Physiol. Ecol. Japan*, **17**, 457-463
 - 57) Iwao, S. and E. Kuno (1968): Use of the regression of mean crowding on mean density for estimating sample size and the transformation of data for the analysis of variance. *Res. Popul. Ecol.*, **10**, 210-214
 - 58) Iwao, S. and E. Kuno (1971): An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. p. 461-513, *In* G.P. Patil, E.C. Pielou and W.E. Waters (eds.) *Statistical ecology*, vol. 1: spatial patterns and statistical distributions, Pennsylvania State University Press, London
 - 59) Iwasa, Y. and D. Cohen (1986): Optimal growth schedule of a perennial plant. *Am. Nat.*, **133**, 480-505
 - 60) Iwasa, Y. and J. Roughgarden (1984): Shoot/root balance of plants: optimal growth of a system with many vegetative organs. *Theor. Popul. Biol.*, **25**, 78-105
 - 61) Jeger, M.J. (1990): Mathematical analysis and modeling of spatial aspects of plant disease epidemics. p. 53-95, *In* J. Kranz (ed.) *Epidemics of plant diseases*, Springer, Berlin
 - 62) Jolicoeur, P. (1990): Bivariate allometry: interval estimation of the slopes of the ordinary and standardized normal major axes and structural relationship. *J. Theor. Biol.*, **144**, 275-285
 - 63) Kendal, W.S. (1995): A probabilistic model for the variance to mean power law in ecology. *Ecol. Model.*, **80**, 293-297
 - 64) King, D. (1981): Tree dimensions: maximizing the rate of height growth in dense stands. *Oecologia*, **51**, 351-356

- 65) Kiritani, K., F. Nakasuji and S. Miyai (1987): Systems approaches for management of insect-borne rice diseases. *Current Topics in Vector Research*, **3**, 57-80
- 66) Kisimoto, R. (1967): Genetic variation in the ability of a planthopper vector; *Laodelphax striatellus* (Fallén) to acquire the rice stripe virus. *Virology*, **32**, 144-152
- 67) Kisimoto, R. (1993): Biology and monitoring of vectors in rice stripe epidemiology. *ASPAC Food and Fertilizer Technology Center Extension Bulletin*, **373**, 1-9
- 68) Kisimoto, R. and Y. Yamada (1986): A planthopper-rice virus epidemiology model: Rice stripe and small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* Fallén. p. 327-344, In G.D. McLean, R.G. Garrett and W.G. Ruesink (eds.) Plant virus epidemics: monitoring, modelling and predicting outbreaks, Academic Press, Sydney
- 69) 河野達郎(1966): 媒介昆虫個体群におけるウイルス保毒虫率の変動. 植物防疫 **20**, 131~136
- 70) 河野達郎, 杉野多万司(1958): ニカメイチュウ被害茎密度の推定について. 応動昆 **2**: 184~188
- 71) Kuno, E. (1962): The effect of population density on the reproduction of *Trichogramma japonicum* Ashmead (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Res. Popul. Ecol.*, **9**, 47-59
- 72) 久野英二 (1968): 水田における稲ウンカ・ヨコバイ類個体群の動態に関する研究. 九州農業試験場彙報 **14**, 131~246
- 73) Kuno, E. (1969): A new method of sequential sampling to obtain the population estimates with a fixed level of precision. *Res. Popul. Ecol.*, **11**, 127-136
- 74) Kuno, E. (1976): Multi-stage sampling for population estimation. *Res. Popul. Ecol.*, **18**, 39-56
- 75) Kuno, E. (1981): Dispersal and the persistence of populations in unstable habitats: a theoretical note. *Oecologia*, **49**, 123-126
- 76) Kuno, E. (1983): Factors governing dynamical behaviour of insect populations: a theoretical inquiry. *Res. Popul. Ecol. Suppl.*, **3**, 27-45
- 77) Kuno, E. (1986): Evaluation of statistical precision and design of efficient sampling for the population estimation based on frequency of occurrence. *Res. Popul. Ecol.*, **28**, 305-319
- 78) Kuno, E. (1988): Aggregation pattern of individuals and the outcomes of competition within and between species: differential equation models. *Res. Popul. Ecol.*, **30**, 69-82
- 79) Kuno, E. (1991): Sampling and analysis of insect populations. *Annu. Rev. Entomol.*, **36**, 285-304
- 80) Latheef, M.A. and J.H. Ortiz (1983): The influence of companion herbs on egg distribution of the imported cabbageworm *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae), on collard plants. *Can. Entomol.*, **115**, 1031-1038
- 81) Lepš, J. (1993): Taylor's power law and the measurement of variation in the size of population in space and time. *Oikos*, **68**, 349-356
- 82) Levins, R. (1969): Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, **15**, 237-240
- 83) Liang, K.Y. and P. McCullagh (1993): Case studies in binary dispersion. *Biometrics*, **49**, 623-630
- 84) Lloyd, M. (1967): 'Mean crowding', *J. Anim. Ecol.*, **36**, 1-30
- 85) Luginbill Jr, P. and F.H. McNeal (1958): Influence of seeding density and row spacing on the resistance of spring wheats to the stem sawfly. *J. Econ. Entomol.*, **51**, 804-808
- 86) MacArthur, R.H. (1955): Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, **36**, 533-536
- 87) Madden, L.V., K.M. Reynolds, T.P. Pirone and B. Raccach (1988): Modeling of tobacco virus epidemics as spatio-temporal autoregressive integrated moving-average processes. *Phytopathology*, **78**, 1361-1366
- 88) Mangel, M. (1989): Information and area-wide control in agricultural ecology. p. 81-116, In S.A. Levin, T.G. Hallam and L.J. Gross (eds.) Applied mathematical ecology, Springer, Berlin
- 89) 松沢 寛(1958): アオムシコマユバチの生態に関する研究. 香川大学農学部紀要 **3**, 1~125
- 90) May, R.M. (1972): Will a large complex systems be stable? *Nature*, **238**, 413-414
- 91) May, R.M. (1974): Biological populations with

- nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science*, **186**, 645-647
- 92) May, R.M. and R.M. Anderson (1979): Population biology of infectious diseases: part II. *Nature*, **280**, 455-461
- 93) May, R.M., G.R. Conway, M.P. Hassell and T.R. E. Southwood (1974): Time delays, density-dependence and single-species oscillations. *J. Anim. Ecol.*, **43**, 747-770
- 94) Maynard Smith, J. (1974): Models in ecology, p. 146, Cambridge University Press, Cambridge
- 95) Maynard Smith, J. and M. Slatkin (1973): The stability of predator-prey systems. *Ecology*, **54**, 384-391
- 96) Mayse, M.A. (1978): Effects of spacing between rows on soybean arthropod populations. *J. Appl. Ecol.*, **15**, 439-450
- 97) McCullagh, P. and J.A. Nelder (1989): Generalized linear models, second edition, p. 511, Chapman, London
- 98) Mead, R. (1974): A test for spatial pattern at several scales using data from a grid of contiguous quadrats. *Biometrics*, **30**, 295-307
- 99) Miller, S.S. (1964): Larval competition in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Ecology*, **54**, 384-391
- 100) Mitchell, F.L. and J.R. Fuxa (1987): Distribution, abundance, and sampling of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in South-central Louisiana cornfields. *Environ. Entomol.*, **16**, 453-458
- 101) Morisita, M. (1959): Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu U. Ser. E*, **2**, 215-235
- 102) 村松義司 (1979): システムダイナミクス・モデルによるイネ縞葉枯病流行機作解析。静岡県農業試験場研究報告 **24**, 1~13
- 103) Murdoch, W.W. (1993): Individual-based models for predicting effects of global change. p. 147-162, In P.M. Kareiva, J.G. Kingsolver and R. B. Huey (eds.) Biotic interactions and global change, Sinauer, Sunderland
- 104) Murdoch, W.W. and A. Stewart-Oaten (1989): Aggregation by parasitoids and predators: effects on equilibrium and stability. *Am. Nat.*, **134**, 288-310
- 105) Nachman, G. (1984): Estimates of mean population density and spatial distribution of *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae) and *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae) based upon the proportion of empty sampling units. *J. Appl. Ecol.*, **21**, 903-913
- 106) Naem, S. and S. Li (1997): Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, **390**, 507-509
- 107) 長沢純夫 (1955): モンシロチョウの発育所要日数と食餌植物ならびに幼虫令期間における頭幅の成長について。殺虫剤の生物試験用昆虫の飼育にかんする諸問題。第10報。應用昆虫 **11**, 163~167
- 108) Nicholson, A.J. (1954): An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.*, **2**, 9-65
- 109) Novoplansky, A., D. Cohen and T. Sachs (1990): How portulaca seedlings avoid their neighbours. *Oecologia*, **82**, 490-493
- 110) Nyrop, J.P., A.M. Agnello, J. Kovach and W.H. Reissig (1989): Binomial sequential classification sampling plans for European red mite (Acari: Tetranychidae) with special reference to performance criteria. *J. Econ. Entomol.*, **82**, 482-490
- 111) 奥山富子 (1990): 農業環境技術研究所累年気象表 (1980年-1989年)。農業環境技術研究所資料 **11**, 1~150
- 112) Pacala, S.W. and M.P. Hassell (1991): The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. II. Evaluation of field data. *Am. Nat.*, **138**, 584-605
- 113) Pacala, S.W., M.P. Hassell and R.M. May (1990): Host-parasitoid associations in patchy environments. *Nature*, **344**, 150-153
- 114) Perry, J.N. (1981): Taylor's power law for dependence of variance on mean in animal populations. *Appl. Stat.*, **30**, 254-263
- 115) Perry, J.N. (1988): Some models for spatial variability of animal species. *Oikos*, **51**, 124-130
- 116) Perry, J.N. (1994): Chaotic dynamics can generate Taylor's power law. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **257**, 221-226
- 117) Perry, J.N. and I.P. Woiwod (1992): Fitting

- Taylor's power law. *Oikos*, **65**, 538-542
- 118) Pielou, E.C. (1977): *Mathematical ecology*, p. 385, Wiley, New York
- 119) Pimentel, D. (1961a): The influence of plant spatial patterns on insect populations. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **54**, 61-69
- 120) Pimentel, D. (1961b): Species diversity and insect population outbreaks. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **54**, 76-86
- 121) Power, A.G. (1987): Plant community diversity, herbivore movement, and an insect-transmitted disease of maize. *Ecology*, **68**, 1658-1669
- 122) Power, A.G. (1989): Influence of plant spacing and nitrogen fertilization in maize on *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae), vector of corn stunt. *Environ. Entomol.*, **18**, 494-498
- 123) Ralph, C.P. (1977): Effect of host plant density on populations of a specialized, seed-sucking bug, *Oncopeltus fasciatus*. *Ecology*, **58**, 799-809
- 124) Rausher, M.D. (1983): Alteration of oviposition behavior by *Battus philenor* butterflies in response to variation in host-plant density. *Ecology*, **64**, 1028-1034
- 125) Reynolds, K.M. and L.V. Madden (1988): Analysis of epidemics using spatio-temporal autocorrelation. *Phytopathology*, **78**, 240-246
- 126) Ripley, B.D. (1981): *Spatial statistics*, p. 252, Wiley, New York
- 127) Root, R.B. (1973): Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monogr.*, **43**, 95-124
- 128) Root, R.B. and P.M. Kareiva (1984): The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): Ecological consequences and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environment. *Ecology*, **65**, 147-165
- 129) Routledge, R.D. and T.B. Swartz (1991): Taylor's power law re-examined. *Oikos*, **60**, 107-112
- 130) Roux, O., R. von Arx and J. Baumgärtner (1992): Estimating potato tuberworm (Lepidoptera: Gelechiidae) damage in stored potatoes in Tunisia. *J. Econ. Entomol.*, **85**, 2246-2250
- 131) Ruesink, W.G. (1980): Introduction to sampling theory. p. 61-78, *In* M. Kogan and D.C. Herzog (eds.) *Sampling methods in soybean entomology*, Springer, New York
- 132) Salt, G. (1936): Experimental studies in insect parasitism. IV. The effect of superparasitism on populations of *Trichogramma evanescens*. *J. Exp. Biol.*, **13**, 363-375
- 133) Sarnthoy, O., P. Keinmeesuke, N. Sinchaisri and F. Nakasuji (1989): Development and reproductive rate of the diamondback moth *Plutella xylostella* from Thailand. *Appl. Entomol. Zool.*, **24**, 202-208
- 134) SAS Institute (1993): SAS Technical report P-243, SAS/STAT software: the GENMOD procedure, release 6.09, p. 88, SAS Institute, Cary, NC, USA
- 135) SAS Institute (1995): JMP: statistics and graphics guide, version 3.1, p. 593, SAS Institute, Cary, NC, USA
- 136) Satô, K., H. Matsuda and A. Sasaki (1994): Pathogen invasion and host extinction in lattice structured populations. *J. Math. Biol.*, **32**, 251-268
- 137) Schaalje, G.B., R.A. Butts and T.J. Lysyk (1991): Simulation studies of binomial sampling: a new variance estimator and density predictor, with special reference to the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.*, **84**, 140-147
- 138) Segarra-Carmona, A. and P. Barbosa (1990): Influence of patch plant density on herbivory levels by *Etiella zinckenella* (Lepidoptera: Pyralidae) on *Glycine max* and *Crotalaria pallida*. *Environ. Entomol.*, **19**, 640-647
- 139) 新海 昭 (1962): 稲ウイルス病の虫媒伝染に関する研究. 農業技術研究所報告 C14, 1~112
- 140) 静岡県柑橘試験場 (1970): 昭和44年度, ミカンハダニの発生予察方法確立に関する特殊調査成績書. 静岡県柑橘試験場資料第108号, p. 75
- 141) 静岡県柑橘試験場 (1971): 昭和45年度, ミカンハダニの発生予察方法確立に関する特殊調査成績書. 静岡県柑橘試験場資料第110号, p. 68
- 142) Slone, D.H. and B.A. Croft (1998): Detecting differences in arthropod aggregation by comparing the proportion of occupied sample units. *Entomol. Exp. Appl.*, **87**, 59-66
- 143) Snyman, A. (1949): The influence of population

- densities on the development and oviposition of *Plodia interpunctella* Hübner. (Lepidoptera). *J. Entomol. Soc. S. Afr.*, **12**, 137-171
- 144) Soberón, J.M. and M. Loevinsohn (1987): Patterns of variations in the numbers of animal populations and the biological foundations of Taylor's law of the mean. *Oikos*, **48**, 249-252
- 145) Solomon, B.P. (1981): Response of a host-specific herbivore to resource density, relative abundance, and phenology. *Ecology*, **62**, 1205-1214
- 146) Stanton, M.L. (1983): Spatial patterns in the plant community and their effects upon insect search. p. 125-157, In S. Ahmad (ed.) *Herbivorous insects: host-seeking behavior and mechanisms*, Academic Press, New York
- 147) Stewart-Oaten, A. and W.W. Murdoch (1990): Temporal consequences of spatial density dependence. *J. Anim. Ecol.*, **59**, 1027-1045
- 148) Stuart, A. and J.K. Ord (1994): Kendall's advanced theory of statistics, volume 1, distribution theory, p. 676, Arnold, London
- 149) Sullivan, R.L. and R.R. Sokal (1963): The effect of larval density on several strains of housefly. *Ecology*, **44**, 120-130
- 150) Taylor, L.R. (1961): Aggregation, variance and the mean. *Nature*, **189**, 732-735
- 151) Taylor, L.R. (1984): Assessing and interpreting the spatial distribution of insect populations. *Annu. Rev. Entomol.*, **29**, 321-357
- 152) Taylor, L.R. and R.A.J. Taylor (1977): Aggregation, migration and population mechanics. *Nature*, **265**, 415-421
- 153) Taylor, L.R., R.A.J. Taylor, I.P. Woiwod and J. N. Perry (1983): Behavioural dynamics. *Nature*, **303**, 801-804
- 154) Taylor, L.R., I.P. Woiwod and J.N. Perry (1978): The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J. Anim. Ecol.*, **47**, 383-406
- 155) Taylor, L.R., I.P. Woiwod and J.N. Perry (1980): Variance and the large scale spatial stability of aphids, moths and birds. *J. Anim. Ecol.*, **49**, 831-854
- 156) Thompson, R.A. and S.S. Quisenberry (1995): Rice plant density effect on rice water weevil (Coleoptera: Curculionidae) infestation. *Environ. Entomol.*, **24**, 19-23
- 157) Thresh, J.M. (1976): Gradients of plant virus diseases. *Ann. Appl. Biol.*, **82**, 381-406
- 158) Tilman, D. (1996): Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, **77**, 350-363
- 159) Tilman, D. and J.A. Downing (1994): Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**, 363-365
- 160) Turchin, P. (1988): The effect of host-plant density on the numbers of Mexican bean beetles, *Epilachna varivestis*. *Am. Midl. Nat.*, **119**, 15-20
- 161) Turchin, P. and A.D. Taylor (1992): Complex dynamics in ecological time series. *Ecology*, **73**, 289-305
- 162) Utida, S. (1941): Studies on experimental population of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.) II. The effect of population density on progeny populations under different conditions of atmospheric moisture. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ.*, **49**, 1-20
- 163) Utida, S. (1944): Host parasite interaction in the experimental population of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (L.) 2. The effect of density of parasite population on the growth of the host population and also of the parasite population. *J. Appl. Zool.*, **15**, 1-18
- 164) Varley, G.C., G.R. Gradwell and M.P. Hassell (1973): *Insect population ecology*, p. 212, Blackwell, Oxford
- 165) 渡辺 守, 山口博子 (1993): イヌガラシ上におけるモンシロチョウ属2種 (モンシロチョウとスジグロシロチョウ)の卵分布と卵食行動. *日生態会誌* **43**, 181~188
- 166) Way, M.J. and G.D. Heathcote (1966): Interactions of crop density of field beans, abundance of *Aphis fabae* Scop., virus incidence and aphid control by chemicals. *Ann. Appl. Biol.*, **57**, 409-423
- 167) Wilson, L.T. and P.M. Room (1983): Clumping patterns of fruit and arthropods in cotton, with implications for binomial sampling. *Environ. Entomol.*, **12**, 50-54
- 168) 山田 済, 山本秀夫 (1956): 稻縞葉枯病に関する研究. 第3報. 寄主植物, 潜伏期間, 伝染力保持期間及びバイラスの越冬について. 岡山縣農業試験場

臨時報告 55, 35~56

- 169) Yamamura, K. (1989): Effect of aggregation on the reproductive rate of populations. *Res. Popul. Ecol.*, **31**, 161-168
- 170) Yamamura, K. (1990): Sampling scale dependence of Taylor's power law. *Oikos*, **59**, 121-125
- 171) Yamamura, K. (1997): Optimality in the spatial leaf distribution of the weed *Portulaca oleracea* L. *Ecol. Model.*, **104**, 133-143
- 172) Yamamura, K. (1998a): A simple method to estimate insect mortality from field census data: a modification of the Kiritani-Nakasuji-Manly method. *Res. Popul. Ecol.*, **40**, 335-340
- 173) Yamamura, K. (1998b): Stabilization effects of spatial aggregation of vectors in plant disease systems. *Res. Popul. Ecol.*, **40**, 227-238
- 174) Yamamura, K. (1999a): Key-factor/key-stage analysis for life table data. *Ecology*, **80**, 533-537
- 175) Yamamura, K. (1999b): Relation between plant density and the arthropod density in cabbage fields. *Res. Popul. Ecol.*, **41**, 177-182
- 176) Yamamura, K. (2000a): Colony expansion model for describing the spatial distribution of populations. *Popul. Ecol.*, **42**, 161-169
- 177) 山村光司 (2000b): Key-factor/key-stage 分析による生命表解析. 個体群生態学会会報 **57**, 15~21
- 178) Yamamura, K. (2001): Plant density. In D. Pimentel (ed.) *Encyclopedia of Pest Management*, Dekker, New York (in press)
- 179) Yamamura, K., O. Imura, N. Morimoto and K. Ohto (1999a): Insect pest density per leaf area as a measure of pest load. *Appl. Entomol. Zool.*, **34**, 251-257
- 180) Yamamura, K. and E. Yano (1999b): Effects of plant density on the survival rate of cabbage pests. *Res. Popul. Ecol.*, **41**, 183-188
- 181) Yoshida, T. (1966): Studies on the interspecific competition between bean weevils. *Mem. Fac. Lib. Arts Educ. Miyazaki U.*, **20**, 59-98

Theoretical Studies on the Relationship between the Spatial Distribution of Insects and Population Dynamics

Kohji YAMAMURA*

Summary

1. Colony expansion model for describing the spatial distribution of populations

A mechanistic model, called the colony expansion model, was proposed to describe the spatial distribution of insects. This model has two assumptions: (1) a population consists of a fixed number of colonies that lie across several quadrats, and (2) the number of individuals per unit occupied area of a colony becomes ν times larger in an allometric manner when the occupied area of the colony becomes h times larger ($\nu \geq 1$, $h \geq 1$). It is known that Taylor's power law, an empirical relationship, holds widely for the relationship between the sample variance (s^2) and the sample mean (m) of the number of individuals per quadrat: $s^2 = am^b$, where a and b are constants. The colony expansion model generates Taylor's power law with $b = \{\ln[E(h)] + \ln[E(\nu^2)]\} / \{\ln[E(h)] + \ln[E(\nu)]\}$. This model also yields another empirical relationship, known as the Kono-Sugino relation, between the proportion of occupied quadrats and the mean density per quadrat: $-\ln(1-p) = fm^g$, where p is the proportion of occupied quadrats, f is a constant, and $g = \ln[E(h)] / \{\ln[E(h)] + \ln[E(\nu)]\}$. Thus, the colony expansion model clarified the biological meaning of Taylor's power law and the Kono-Sugino relationship.

2. Effect of aggregation on the reproductive rates of populations

The stabilization effect of spatial aggregation was examined in a single species system in which the population of ($t+1$) generation is given by a function of the population of t generation: i.e., $m_{t+1} = F(m_t)$, where m_t is the number of individuals of t generation. It is known that a system is locally stable if the slope of the function F at the equilibrium state lies between 0 and -1 . There is a threshold density (n_{thr}) at which the second derivative of F (i.e., $F''(m_t)$) changes from a negative value to a positive value in an unstable system. By using the Taylor series expansions, it was shown that the spatial aggregation has stabilization effects at least around $m_t = n_{thr}$.

3. Stabilization effects of spatial aggregation of vectors in plant disease systems

The stabilization effect of spatial aggregation was examined in a more complicated system: an epidemiological system of rice stripe virus disease transmitted by the small brown plant-hopper *Laodelphax striatellus* (FALLEN). It was shown that the condition for the disease prevalence is given by $\bar{m}_t > (1-\alpha)/\beta$, where \bar{m}_t is the mean crowding of the first-generation adults in the t th year. α and β are the vertical and the horizontal transmission rates per year, respectively. This inequality indicates that the disease cannot invade the system if the degree of spatial aggregation of insects is small. It was also shown that the fluctuation in the proportion of infected insects, as well as the fluctuation in the proportion of infected rice plants, is small if the insects are highly aggregated.

4. Evolutional foundation of spatial aggregation

The stability of systems may evolve as a consequence of the evolution of the spatial aggregation of organisms. To determine the validity of this hypothesis, simulation studies were conducted using the colony expansion model. For convenience, the distribution of leaves of a plant was used in this simulation as an alternative to the spatial distribution of insects, since it is generally difficult to quantify the cost required for the dispersal of

insects. The simulations showed the existence of an optimal degree of aggregation, indicating that an optimal quantity exists for the exponent b of Taylor's power law.

5. Influence of spatial distribution of resources on the stability of populations

The influence of the discontinuity of the environment upon the stability of a population was explored by conducting field experiments using cabbage *Brassica oleracea* LINNAEUS and the small white butterfly *Pieris rapae crucivora* BOISDUVAL. The spatial discontinuity of environment was regulated by changing the spatial distribution of the cabbages. Four cabbages were planted with two levels of plant spacing (dense plots: $0.2 \times 0.2\text{m}$; sparse plots: $1 \times 1\text{m}$). The naturally occurring population of *P. rapae crucivora* was observed for one generation. After the completion of one generation, the dry weight of the remaining cabbages was measured. In sparsely planted plots (i.e., a discontinuous environment), the variance of dry weight within a plot was large while the variance between plots was small. Thus, in a discontinuous environment, the spatial distribution was more aggregated while the population dynamics were more stable. This observation indicates the validity of the prediction from mathematical models.

*Laboratory of Population Ecology, National Institute of Agro-Environmental Sciences, 3-1-1 Kannondai, Tsukuba 305-8604, Japan