

食糞性コガネムシ類群集の構造と
動態に関する研究

1988

安田弘法

目次

第1章 緒言	1
第2章 材料と方法	5
第1節 生活史の概要	5
第2節 調査場所	5
第3節 調査方法	9
第3章 食糞性コガネムシ類の群集構造	12
第1節 群集構造とその特徴	12
(1) はじめに	12
(2) 成虫の季節消長	12
(3) 糞の経時変化にともなう種構成の変化	19
(4) 成虫の糞内分布様式	21
(5) 草地・林縁・林内の種構成の比較	24
(6) ニッチ巾の計量化	33
(7) 資源利用の重複度	36
(8) 資源利用の多様性と種ごとの個体数との関係	42
(9) 考察	43
第2節 群集構造の多様性と安定性	52
(1) はじめに	52
(2) 群集構造の安定性	52
(3) 群集構造の多様性	53
(4) 考察	57
第4章 カドマルエンマコガネとツノコガネの個体群密度レベルの決定機構	61
第1節 生活史特性	61
(1) はじめに	61
(2) 生活史と成虫個体数の季節消長	61
(3) 給餌量、産卵数、産卵曲線および生存曲線	64
(4) 生命表および越冬期生存率	68
(5) 考察	77

第2節 産卵への同種および他種の密度効果	80
(1) はじめに	80
(2) 同種および他種の密度効果	80
(3) 考察	89
第3節 資源利用様式の種間差	90
(1) はじめに	90
(2) 分布相関	91
(3) 資源利用様式	93
(4) 考察	101
第4節 資源量と個体群の変動様式	102
(1) はじめに	102
(2) 資源量と個体群密度との関係	102
(3) 密度レベルの決定機構	110
(4) 考察	120
第5章 総合考察	122
第1節 生物群集の構造とその決定機構	122
(1) はじめに	122
(2) 食糞性コガネムシ類	122
(3) その他の昆虫類	125
(4) その他の生物	127
第2節 群集生態学研究の現状と今後の方向性	129
(1) 食糞性コガネムシ類	129
(2) その他の群集	132
要約	134
謝辞	139
引用文献	140

第1章 緒言

ある地域に生息する生物個体群の集合を生物群集という (Krebs, 1978)。生物群集における種数・個体数の決定要因の探求が群集生態学の中心課題の一つである

(Diamond and Case, 1986)。ある種がある地域で生息を開始し、その地域で存続が可能になる過程は移住過程と定住過程の二つに大別できる。移住に関する要因は、移住者の移入源における種数、移入源からの距離、生息地となつてからの時間などがあり、定住に関しては、生息地における競争、捕食、寄生、病気などの生物的要因および生息地の物理的環境などの要因がある (Price, 1984 ; Roughgarden and Diamond, 1986)。

1970年代後半から1980年代前半にかけて、生物群集の種数・個体数決定要因のうち競争の役割を重視する立場の人々と (Diamond, 1978 ; Schoener, 1982, 1983 ; Roughgarden, 1983) それ以外の立場の人々 (Wiens, 1977 ; Connor and Simberloff, 1979 ; Connell, 1980 ; Lawton and Strong, 1981) との間で激しい論争がなされてきた。

Wiens (1977) が種間競争は野外においてはきわめてまれで、その自然選択としての重要性はわずかであると主張したのに対し、Diamond (1978) は種間競争こそ自然選択の主要因であると主張したこと端を発している。次いでこれらの論争を検討した Schoener (1982) も、群集構造は単一な要因によって説明できるほど単純なものではないとしながらも、なおかつ競争は群集構造を決定する主要な要因とみなした。その後、*American Naturalist* (第122巻、第5号、1983年) の特集号 (*The round table on research in ecology and evolutionary biology*) で、この論争はピークに達した感がある。

このような論争を通じ、これまでになされてきた野外研究を再検討することにより、生物群集における種間関係の実態の把握と問題点の整理を行なう努力がなされた

(Schoener, 1983 ; Connell, 1983)。その結果、Schoener (1983) は164の研究例のうち148例で競争が存在していることが報告されているとし、取り上げた研究にバイアスはあるものの自然界において競争はかなり生じているものとみなした。また、植食性生物は肉食性生物、生産者、分解者と異なり食物連鎖の中間的な位置にあり、捕食により個体群密度が低レベルに抑えられているため、競争は強くないという仮説 (HSS仮説 ; Hairston et al., 1960) が、海洋性生物以外の陸性および淡水性生物に

おいてはあてはまると述べた。

一方、Schoener (1982, 1983) と違って野外での競争の存在に懐疑的だった Connell (1983) も、1974年から1982年に出版された *Ecology*, *Ecological Monograph*, *Journal of Ecology*, *Journal of Animal Ecology*, *American Naturalist*, *Oecologia* に掲載された競争に関する論文を再検討し、72例中43%で競争が存在していたことを認めた。そして、生息地（陸、淡水、海洋）、分類群（植物、無脊椎動物、脊椎動物）、栄養段階（植物、食植者、肉食者）ごとに競争の頻度を検討し、それらの間になんらかの関係を見い出そうと試みた。その結果、HSS仮説については現在までのところ支持も否定もできないこと、種間競争は食物連鎖の高位置において強いという仮説 (Menge and Sutherland, 1976) は必ずしも肯定されないこと、かろうじて海洋性生物のほうが陸性生物よりも競争の頻度が高いとみなされることを述べた。

このような野外での生物群集研究の再検討を通じ、現在の群集生態学における問題点として、① 資源量の定量化がなされていない (Price, 1983, 1984)、② 長期的な研究がごくわずかである (Connell, 1983)、③ 競争の強さの時間的変化も扱われておらず、また、④ 多くの競争実験は競争がおよぼす行動・生理的な面に焦点が向けられ、群集の種構成にまで言及したものは少ない (Schoener, 1983) などが指摘されている。

本研究は、このような状況下にある群集生態学の中で、食糞性コガネムシ類（以下、糞虫類と略記）を材料にした5年間の野外調査にもとづき、① 資源量の定量化、② 群集構造の記載、③ 群集の種構成決定における種内・種間競争の役割について検討を試みたものである。

このような糞虫類を用いた実験・調査は、基礎生態学に貢献するのみならず、放牧地管理という応用面においても重要な役割を果たすことが指摘されている（早川, 1977）。たとえば、糞虫類を使って放牧牛の害虫であるサシバエ類を防除する試みや、不食過繁草（糞周囲の牧草は、成育がよくても家畜が食べない）の減少、上下水道の水源近くでの糞による水質汚染の軽減への寄与である。一方、家畜の糞は草地にとって貴重な肥料資源であるが、そのままでは肥料になりにくく、糞虫類が地中に埋め込むことではじめて効果的に肥料となり得ることも知られている。

近年、家畜の糞により生じる諸問題の解決策として糞虫類の生態的利用方法が研究されてきた。たとえば、1957年ハワイにおいてノサシバエ防除の為に糞虫類が導入されたのをはじめ、1967年には糞の蓄積およびそれにとまなうノサシバエ類の多発への

対策として、オーストラリア CSIRO の研究グループにより、20種の糞虫類成虫がオーストラリアに導入され、11種が定着している。また、1970年以来アメリカ農務省においてもノサシバエ防除手段として糞虫の導入試験が行なわれている（早川, 1975, 1977）。わが国においても、高知県畜産試験場において1975年から5年間、細木ら（1979, 1980a, b, c, 1982）により主要糞虫類の生活史、産卵様式、糞の埋め込み量などが調査されている。また、東北農業試験場においても1982年より導入糞虫によるノサシバエなどの防除に関する基礎的研究がなされている（山下ら, 1987）。

糞には糞虫類、ハエ、ガムシ、エンマムシ、ハネカクシなど、多くの種類の昆虫が飛来し生息するので、これらの昆虫群集は生物の種内・種間関係を研究する上で好適な材料であることが指摘され（Elton, 1966）、このような観点からの野外調査もなされている（Mohr, 1943 ; Valiela, 1969 ; Kessler and Balsbaugh, 1972）。

最近、フィンランドの Koskela (1972)、Koskela and Hanski (1977)、Hanski and Koskela (1977, 1978, 1979)、Hanski (1980a, b, c, d, e, f) は、糞内で生息する肉食者、糞食者の糞への移出入様式の差、牧野、松林、トウヒ林という3種の生息地での種構成の比較、フィンランドおよび英国での糞虫類の糞への移入、糞からの移出様式などについて検討し、糞に生息する生物群集の構造を明らかにしようとした。しかし、これらの研究は主として糞虫トラップからの結果をもとにしたものであり、糞内における糞虫類の種内・種間関係の有無や群集構造決定機構について検討したものではない。一方、Landin (1961) は、糞虫類各種の野外での分布を決定している要因は気候的なものであり、糞をめぐる競争は生じているかもしれないが、これは主として同種個体間のものであり、種間の相互作用ではないと結論をくだした。しかし、この結論も実際に糞内での種内・種間関係を定量化して導いたものではない。Holter (1982) は糞内での糞虫類のふるまいを中心に、糞虫類の発消長、糞の時間経過にともなう種間での滞在様式の差、糞内での糞虫類の空間分布などの詳細な調査を行なった。そして、主要糞虫類の呼吸量から摂食量を推定し、野外での総糞量と最大推定摂食量の比較から、資源をめぐる競争の可能性は少ないとしている。一方、Heinrich and Bartholomew (1979) はケニアにおいて、ゾウの糞に飛来する糞虫類を調査し、500cm³の糞に15分以内で4000個体の糞虫類が飛来し、糞は30分以内で分解され、これらの糞虫が作成する糞球をめぐる、種内・種間の奪い合いが生じていることを報告している。このように調査された地域や扱われた種により、資源をめぐる競争が生じて

いる場合とそうでない場合が報告されているが、これらの研究は、その競争が各種の個体群密度決定に対してどのように作用しているかについては触れていない。

わが国における糞虫類の生態学的研究は少なく、わずかに、谷（1966）、水田（1975）、山下ら（1978）、笹山（1979, 1984）の研究があるにすぎない。しかも、これまで糞虫類を用いてなされた多くの野外研究は、糞虫類の種構成、発消長を記載しただけの報告が多く、長期間にわたり群集構造を調査し種内・種間関係を定量化し群集構造決定機構について論じたものはない。

本論文では、まず、第3章で糞虫類の群集構造の記載とその安定性について検討を行った。その第1節では、(1) 成虫個体数の季節消長、(2) 糞の質の経時変化と種構成の比較、(3) 成虫の糞内分布様式、および(4) 草地・林縁・林内での成虫の分布について検討し、群集構造の特徴を明らかにするとともに、ニッチ幅と発生量(abundance)との関係について検討した。そして、第2節において、長期的な調査がないため、これまでほとんどなされてこなかった群集構造の安定性について、種ごとの個体数の順位の年次変動をもとに検討した。

第4章においては、成虫出現期、産卵様式、産卵時期および成虫の大きさの類似しているカドマルエンマコガネ(*Onthophagus lenzii*)とツノコガネ(*Liatongus phanaeoides*)に焦点をあて、群集生態学の1つのアプローチとして重要視されながら(Strong et al., 1984)あまり実施されてこなかった個体群動態の観点から、2種の密度レベル決定機構について検討した。第1節では生活史特性を記載し、第2節では産卵場所をめぐる同種・他種の密度効果について検討し、第3節では資源利用様式を比較した。最後に、第4節で資源量の定量化を行うとともに、2種の密度レベル決定機構について検討した。

第2章 材料と方法

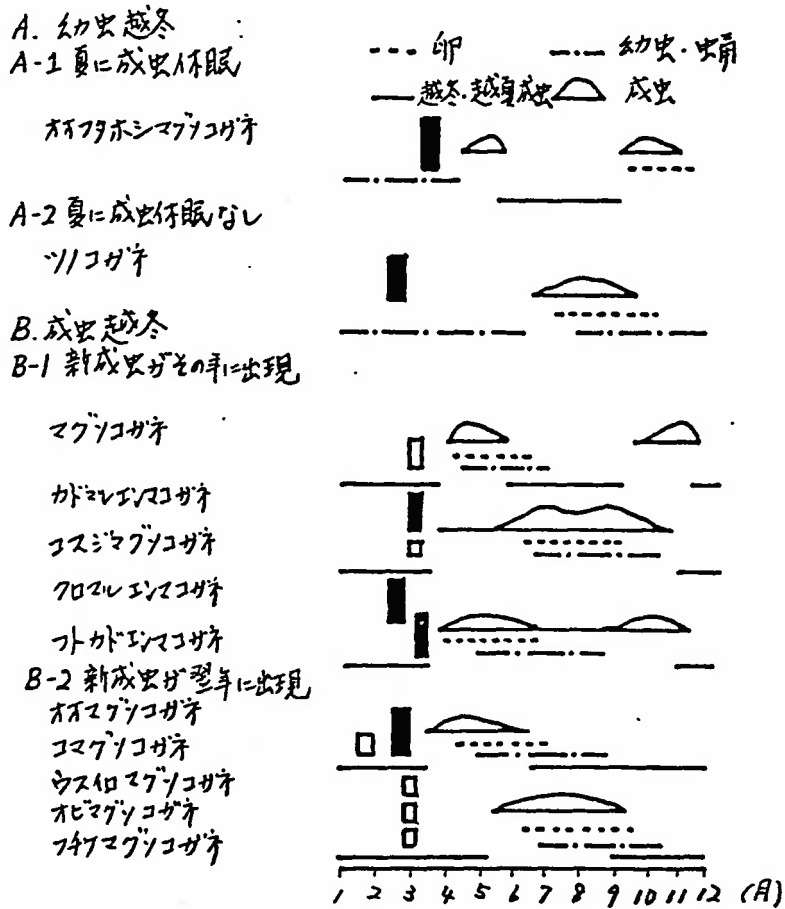
第1節 生活史の概要

本調査地で生息する比較的個体数の多い12種の糞虫の生活史を第2-1図に示した。生活史は越冬様式が幼虫か成虫かにより、2つのタイプに分けられる。さらに前者は夏休眠するタイプ（A-1）と、しないタイプ（A-2）に分けられる。また後者も新成虫がその年に地上に出現するタイプ（B-1）と、翌年まで出現しないタイプ（B-2）に分けられる。このように、12種の糞虫類の生活史は大きく4つのタイプに分けることができる。

第2節 調査場所

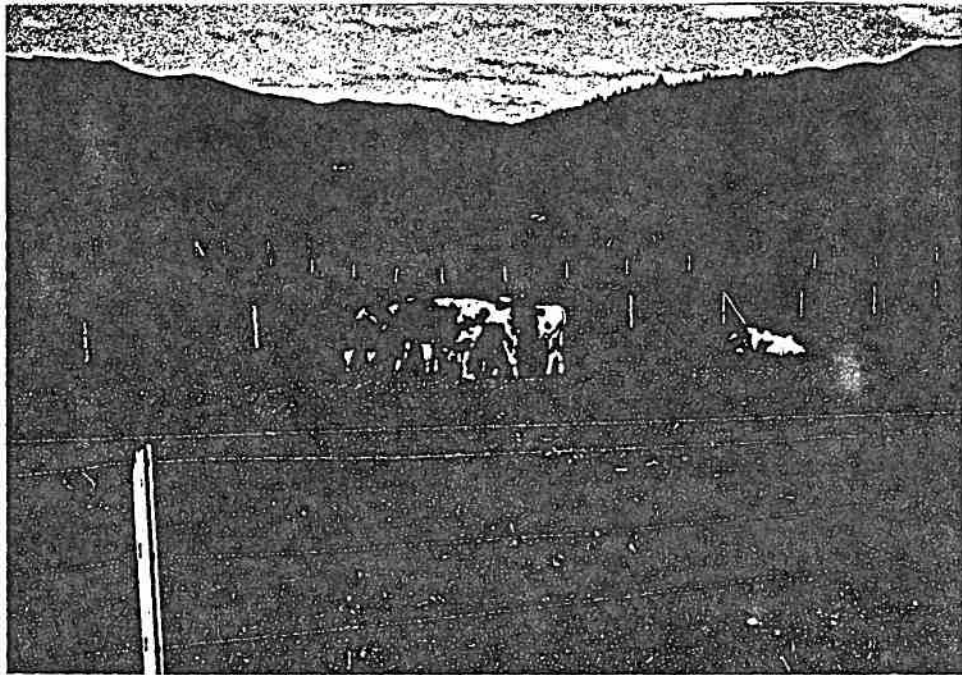
調査地の名古屋大学農学部附属山地畜産実験実習施設（愛知県北設楽郡設楽町）は、愛知県の北西部、木曽山脈の南部に位置する山間地域である。標高は650mから700m、地形は緩傾斜と急傾斜がほぼ半々で、年間降雨量2700mm内外である。夏期は涼しく、ほとんど30℃を越えることはなく、冬期は-10℃以下となり、かなり寒冷ではあるが降雪は少ない。

第2-2図に調査地の写真を、第2-3図に本施設の略図を示した。本施設では昭和33年から養鶏、牧羊などをへて昭和38年から牛の放牧が始り、徐々に草地も拡張された。第2-3図に示すような総面積15.8haの草地になったのは、昭和46年からであり、放牧地としては約20年の、比較的新しい草地である。草地は、その使用目的から大まかに3つに分けられる。図中のNo. 1が調査に用いた草地で、主として生後2年目の牛が毎年約12頭、その草地をさらに小さく区切った6つの牧区内を順に移動させていく輪換放牧形式によって放牧されている。No. 3は生後3年目以上の牛が同様な輪換放牧で放牧され、毎年施設内で40頭前後の牛が放牧されている。No. 2はおもにサイレージ用の草地であり放牧は全くされていない。放牧期間は、4月下旬より11月上旬までの約半年間である。牧草は主として、オーチャードグラス（*Dactylis glomerata*）、ホワイトクローバー（*Trifolium repens*）、レッドトップ（*Agrostis alba*）、チモシー（*Phleum pratense*）、ケンタッキーブルーグラス（*Poa pratensis*）などが混播されている。

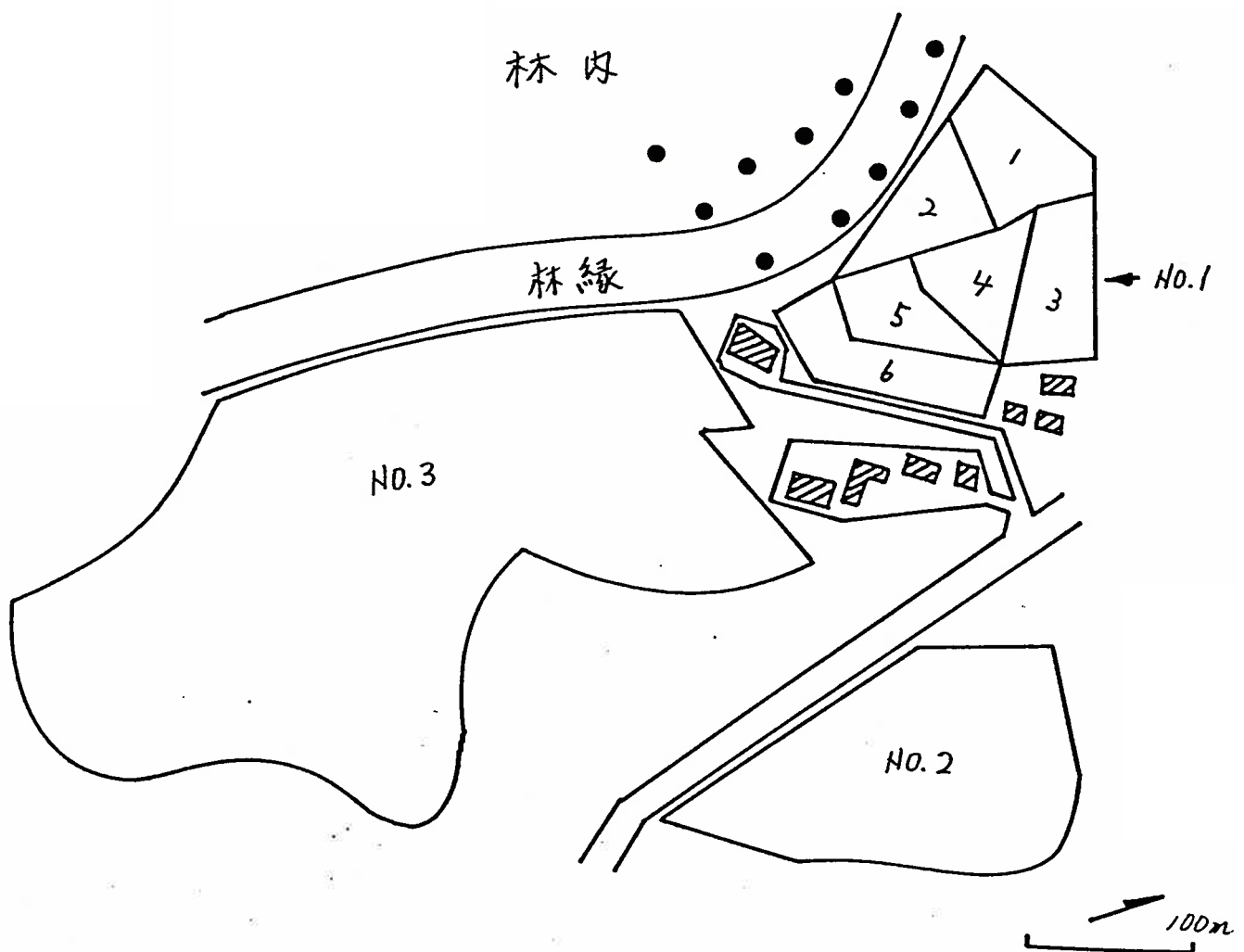


第2-1図 糞虫類の生活史。

図中の口（糞内で産卵・生息する体長6mm以下の小型種）および
 ■（糞球やソーセージ状に糞を詰めて産卵する体長9mm以上の大型種）
 印は平均体長の相対値を示す。



第2-2図 調査地.



第2-3図 調査施設の略図。

1-6は調査区を，●印は林縁・林内に設置したトラップを示す。

No. 1, 2, 3の説明は本文を参照，斜線部は建物を示す。

第3節 調査方法

野外調査の概要を第2-1表に示した。調査は毎年、第2-3図のNo. 1に示す6牧区のうちの1つの牧区に、排泄後4時間以内の糞を近くの農家からもらい1 kgの糞塊とし、たがい5 m以上離して設置した。調査牧区は、すでに存在する糞による影響をできるだけ少なくするために、牛を移動させてから1週間以上経過した牧区を利用した。

糞内の個体数を数えるには、プラスチック容器(36cm×29cm×13cm)に水を入れ、その中に糞を入れてかきまぜ、浮上した個体を記録する方法を用いた。地中の個体は土を直径30cm、5 mmメッシュのふるいでふるって調査した。1982年と1983年および1984年以降では調査方法が異なるので、調査方法の違いによる採集個体数への影響を調べるため、1986年10月から5回にわたり同じ日に3種類の調査方法で採集を行ない、採集個体数の比較を行なった(第2-2表参照)。その結果、調査方法の違いにより採集個体数が有意に異なるという結果は示されなかった($p>0.05$)。

なお以上は、糞虫類成虫が糞に自由に出入りできる開放条件における調査の方法である。第4章においては、これ以外に、糞虫類成虫が糞から移出できない閉鎖条件下での実験も行なうが、その方法については該当する場所で述べる。

第2-1表 野外調査の概要

年	調査方法	調査期間	調査間隔	標本数
1982	糞塊（1kg）を野外に設置し1日後および3日後の糞内および糞直下の地中に生息している種数および個体数を記録（フリー）	5月28日－11月8日	7日	5
1983	糞塊（1kg）をのせたトラップを野外に設置し1日後にトラップ内にいた種数および個体数を記録（トラップ） ^a	5月5日－10月31日	10日	5
1984	糞塊（1kg）をのせた土入りのザルを野外に設置し1日後および3日後の糞内および地中に生息している種数および個体数を記録（ザル） ^b	5月27日－10月30日	10日	10
1985	1984年の調査方法と同じ	5月20日－11月5日	10日	10
1986	1984年の調査方法と同じ	5月25日－11月5日	7日	10

^a：第4-11図(A)参照。

^b：第4-5図(C)参照。

第2-2表 調査方法別の採集個体数の比較 (1986年)(平均値±標準偏差, n = 7)

方法*	期日				
	10月11日	10月16日	10月22日	10月29日	11月5日
ザル	112.9±34.3	66.0±25.5	53.1±27.4	1.5±1.5	8.4±2.9
トラップ	81.8±47.0	49.0±21.9	55.0±24.4	0.7±0.8	8.3±6.8
フリー	88.0±26.0	57.4±35.2	59.1±19.8	1.6±2.4	8.4±3.0

*: 第2-1表参照.

分散分析

要因	自由度	分散	分散比	
方法	2	661.1	1.66	P > 0.05
期日	4	3079.9	77.12	P < 0.001
方法×期日	8	399.4	0.63	P > 0.05
残差	90	629.9		

第3章 食糞性コガネムシ類の群集構造

第1節 群集構造とその特徴

(1) はじめに

生物群集の構造はその内部の生物的諸課程を通じて形成されており、その結果は第一に種数・個体数に反映する。したがって、群集の構成種数と各々の種の個体数を記述することは群集を研究する第一歩である(武田,1986)。この章では、まず糞虫類の種数・個体数について記載する。また、同一生息地で資源を等しくする生物が共存する条件としては、種間での形質置換、生息場所の時間的・空間的な分割と資源利用様式の差が考えられる(Price,1984)。そこで、次に、資源を同じくする生物の共存条件として考えられる資源利用様式の種間差について時間的・空間的な軸に沿って検討する。ここでは時間軸として成虫出現期と糞設置後の時間経過を用い、空間軸として成虫の草地・林縁・林内での分布と糞塊内および糞直下の地中での分布を用いた。最後に、これらのデータをもとに各種の資源利用様式をニッチとして定量化し、資源利用様式の重複度、資源利用の多様性と種ごとの個体数との関係について検討する。

(2) 成虫の季節消長

同一資源を利用する複数種の生物はその成虫出現期が異なっている場合が多いことが知られている(Schoener,1986)。このように季節的に成虫出現期が分割されていることにより、資源をめぐる競争は出現期が重なっている場合よりも緩和されることもあろう。このような現象は、糞虫類においてもかなり報告されている(White,1960; 水田,1975; Holter,1982)。そこで、ここでは草地に出現している糞虫類の種構成、成虫の季節消長、成虫の出現パターンについて検討する。

(i) 調査方法

方法は、第2章第3節に述べたとうりである。調査は、1982年6月から10月まで、毎月4回1週間おきに行なった。

(ii) 結果

a. 種構成

第3-1表に、1982年の6月から10月までの20回の調査において、草地で採集された種ごとの総個体数、体長、生重および生物体重（生重×個体数）を示した。総個体数は2科4属15種51,225匹であった。第3-1図に、採集された糞虫類の写真を示した。最も多く採集されたのはフチケマグソコガネ（*Aphodius urostigma*）で、全採集個体の46%を占めた。次いで、マグソコガネ（*A. rectus*）、カドマルエンマコガネ、オオマグソコガネ（*A. haroldianus*）で、これら4種で全採集個体の95%を占めた。なお、生物体量（biomass）ではカドマルエンマコガネ（55.7%）、フチケマグソコガネ（13.7%）、マグソコガネ（10.8%）、オオマグソコガネ（5.9%）、ツノコガネ（4.7%）の順となった。

大型の糞虫類であるダイコクゴガネ類は全く採集されず、センチコガネ類がわずかに採集されたのみであった。

b. 成虫の季節消長

第3-2図に、1982年の6月から10月までに採集された糞虫類の種数および成虫の発生活消長を示した。採集された糞虫類のうちマグソコガネ類は、小型（平均体長6mm以下）で主として糞の表層および糞内で生息する種と、大型（平均体長10mm以上）で主として地中で生息する種に分けられ、エンマコガネ類は、いずれも大型で主として地中で生息していた（第3章第1節(4)参照）。そこで糞虫類を糞内生息種と地中生息種に分け、糞塊当たり個体数で示した。

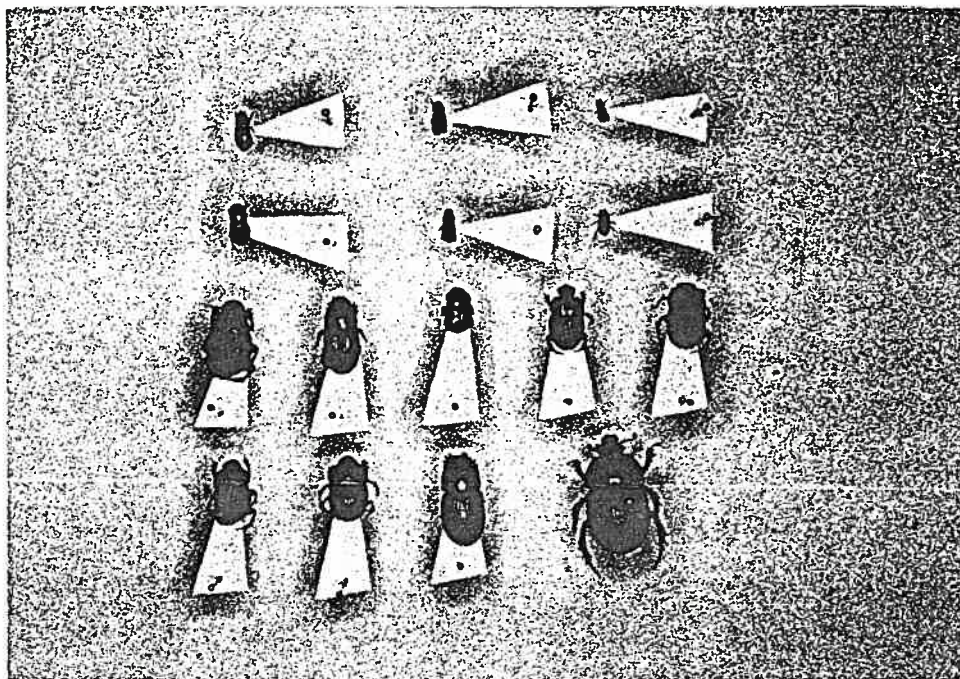
第3-2図から、出現種数は、調査期間を通じほぼ7から10種で安定していたが、個体数は6月から7月上旬にかけて増加し、7月下旬に減少してそれ以降低い密度であった。糞塊当たり総個体数は、最も多い場合800個体が同一糞塊内に生息していた。また、個体数が最大の種は、糞内生息種ではフチケマグソコガネ、地中生息種ではカドマルエンマコガネで、それぞれ1糞塊内に617および332個体みられた。とくに、6月、7月に個体数が多いのは、多くの種が成虫越冬を行っており、気温の上昇とともに越冬成虫の飛来が急増したためと思われる。6月、7月には、とくに糞内生息種の急増がみられるが、これは優先種であるフチケマグソコガネが多数出現したためで、本種は7月には糞内生息種全体の94%を占めていた。地中生息種は糞塊当たり最大200個体を上限に変動し、通常100個体前後の糞塊が大半を占めた。

第3-1表 1982年に草地に設置した牛糞で採集された糞虫類の大きさ、個体数および生物体量

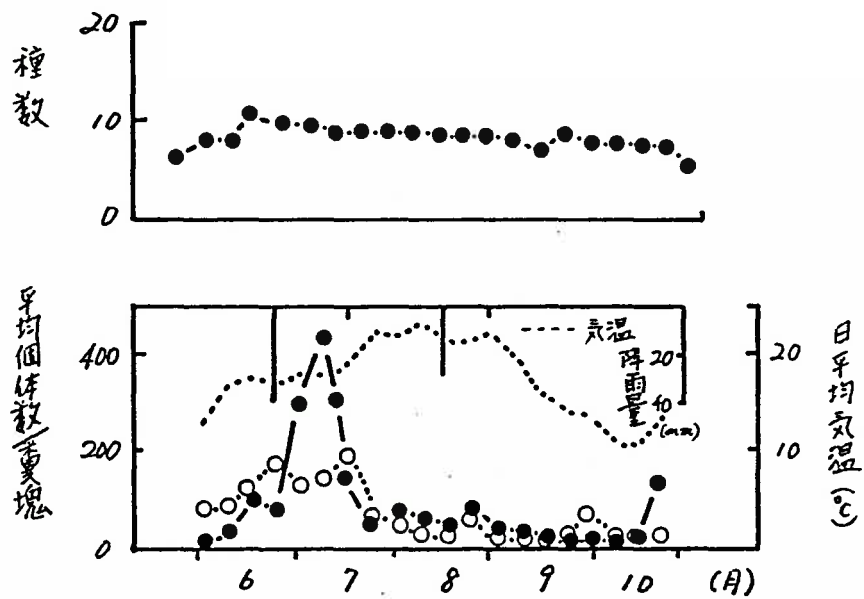
種名	和名	体長 (mm)	個体の生重 (mg)	個体数	%	生物体量 (g)
<i>Aphodius urostigma</i>	フチマクソコガネ	5.1~ 6.1 (10)	9.5± 1.6*	23698**	46.3	225.1
<i>A. elegans</i>	オオフタホシマクソコガネ	11.7~13.4 (20)	144.9±21.5	258	0.5	37.4
<i>A. uniplagiatus</i>	ヒメマクソコガネ	4.2~ 4.6 (5)	5.2± 0.6	486	0.9	2.5
<i>A. haroldianus</i>	オオマクソコガネ	8.9~11.0 (20)	73.7±10.9	1595	3.1	117.6
<i>A. lewisii</i>	コスシマクソコガネ	2.9~ 3.0 (10)	1.5± 0.1	875	1.7	1.3
<i>A. sublimbatus</i>	ウスバマクソコガネ	4.1~ 4.7 (5)	5.1± 0.5	210	0.4	1.0
<i>A. pusillus</i>	コマクソコガネ	3.0~ 4.2 (20)	3.8± 0.9	156	0.3	0.6
<i>A. rectus</i>	マクソコガネ	5.3~ 6.8 (20)	15.7± 2.8	11353	22.1	178.2
<i>Onthophagus lenzii</i>	カトマシマコガネ	8.4~10.1 (20)	85.1±21.7	11123	21.7	946.6
<i>O. atripennis</i>	コトマシマコガネ	8.6~ 9.2 (5)	69.8±13.9	35	0.07	2.4
<i>O. fodiens</i>	フトカトマシマコガネ	7.8~ 9.6 (20)	73.8±10.8	398	0.8	29.4
<i>O. ater</i>	クロマシマコガネ	6.8~10.1 (20)	70.8±15.9	265	0.5	18.8
<i>O. nitidus</i>	ツヤシマコガネ	6.2~ 7.3 (5)	59.2± 8.2	12	0.02	0.7
<i>Liatongus phanaeoides</i>	ツノコガネ	8.3~11.4 (20)	103.1±19.3	756	1.5	77.9
<i>Geotrupes laevistriatus</i>	ヒメツノコガネ	17.4~17.9 (4)	444.6±37.6	5	0.01	2.2

* : 平均値±標準偏差 (n).

** : 20回の調査の総計.



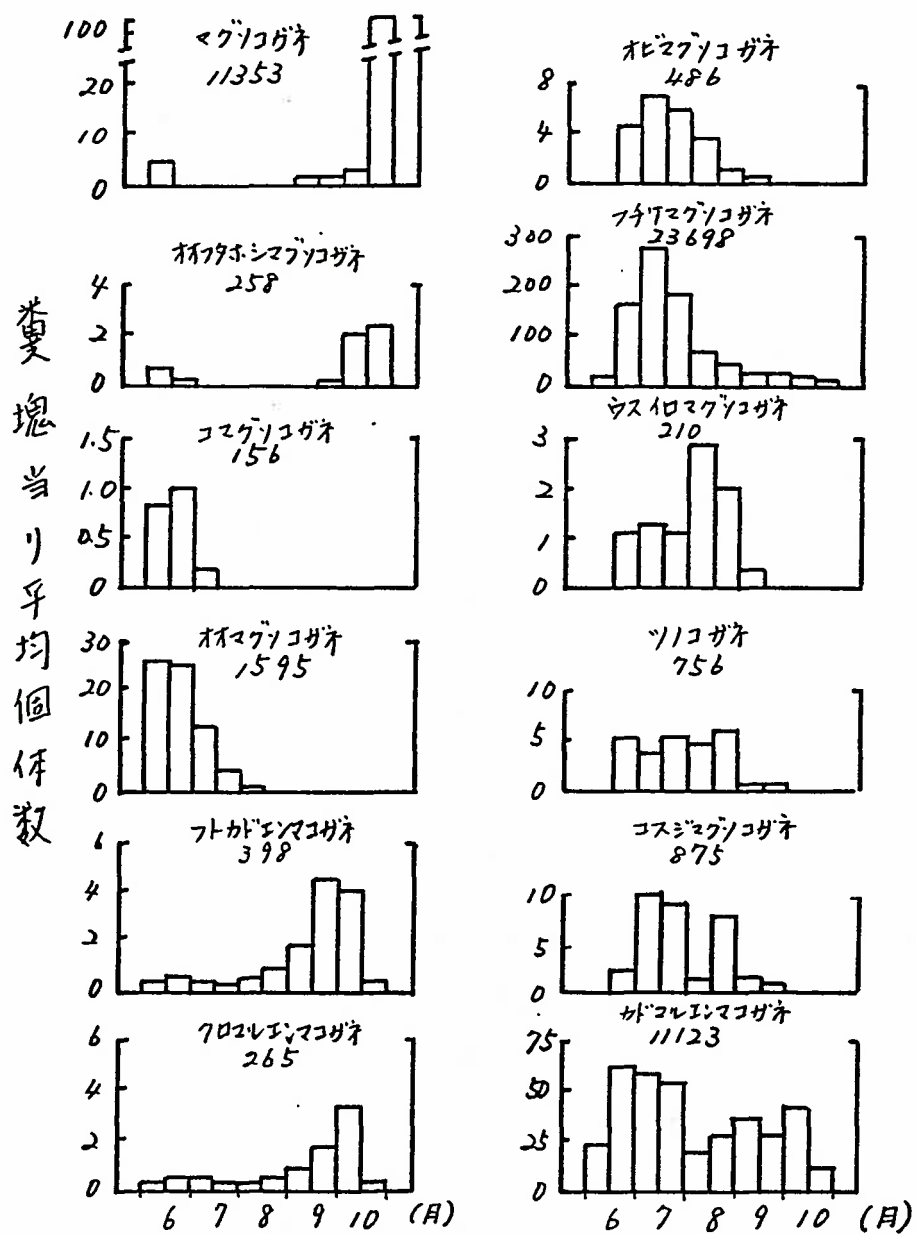
第3 - 1 図 5 年間の調査で採集された15種の糞虫類.



第3-2図 地中生息種（鎖線）と糞内生息種（実線）に分けた
糞虫類の個体数および種数と降雨量，日平均気温の季節的变化。

c. 成虫の出現パターン

採集された糞虫類15種のうち、比較的個体数の多い12種について、糞塊当たり個体数を半月ごとに集計し、発生消長を示すと第3-3図の通りである。この図から、成虫の出現パターンはおおまかに春・秋出現型【マグソコガネ、オオフタホシマグソコガネ (*A. elegans*)】、初夏出現型【コマグソコガネ (*A. pusilus*)、オオマグソコガネ】、春から秋にかけて出現し秋ピークを示す型【フトカドエンマコガネ (*Q. fodiens*)、クロマルエンマコガネ (*Q. ater*)】、春から秋にかけて出現し夏と秋ピークを示す型【コスジマグソコガネ (*A. lewisii*)、カドマルエンマコガネ】、夏出現型【フチケマグソコガネ、オビマグソコガネ (*A. uniplagiatus*)、ウスイロマグソコガネ (*A. sublimbatus*)、ツノコガネ】の5つに分けることができる。5つのパターンのそれぞれについて生活史を比較してみると(第2章第1節参照)、春・秋出現型のマグソコガネとオオフタホシマグソコガネでは、前者は成虫越冬した個体が春出現し、初夏に産卵して新成虫が秋に出現する。一方、オオフタホシマグソコガネでは幼虫越冬した個体が翌春新成虫となって出現し、越夏して秋に再び出現して産卵するという全く異なった生活史を持っている。初夏出現型の種はおそらく成虫越冬し、初夏に出現するとすぐに産卵し、そのまま地中で成虫となって越冬するものと思われる。フトカドエンマコガネ、クロマルエンマコガネのように春から秋にかけて出現し秋にピークを示す種は、成虫越冬した個体が春から初夏に産卵し、新成虫と越冬成虫の出現期が重複した後、秋のピークは新成虫によって生じたと思われる。カドマルエンマコガネおよびコスジマグソコガネは2山型の成虫出現ピークの種であるが、生活史はフトカドエンマコガネ、クロマルエンマコガネと類似しており、越冬成虫が初夏に出現し産卵した後、新成虫と越冬成虫の出現の重複があり、秋のピークは新成虫によってもたらされたものである。その他の夏出現する種では、おそらく越冬成虫が夏に出現し産卵し、地中で新成虫となったまま、秋に出現することなく越冬するものと思われる。このように成虫出現時期の異なる種では、産卵時期などもかなり異なっているものと思われ、また、成虫出現時期の等しい種においても生活史がかなり異なっている種があり、一年間を通じてみると成虫期のみでなく幼虫期においても資源利用様式は季節的に分割されているのかもしれない。しかし、初夏から夏の期間ではそれらはかなり重複していると思われる。



第3-3図 12種の糞虫類の個体数の季節的变化（半月ごとに集計）。
（種名の下の数値は採集個体数を示す）。

(3) 糞の経時変化にともなう種構成の変化

同一資源を利用し、出現期が重複している生物種間において、資源利用様式の時間的分割が生じている場合があることが知られている (Price, 1984 ; Schoener, 1986)。また、これらの種間差が資源をめぐる競争種間の共存条件の 1 つとしてみなされている場合もある (Otonen and Hanski, 1983)。そこで、ここでは糞の経時変化にともなう糞内で生息している種数とその個体数の変化を検討し、資源利用様式の時間的分割の有無をみたい。

(i) 調査方法

調査は、1982年6月より10月まで、毎月4回、1週間おきに行ない、前述したように (第2章第3節参照)、1 kgの糞塊をたがい5 m以上離して15個設置した。糞設置後1、2、3日目に5糞塊づつを糞内およびその直下の地中部とに区別して、種ごとの個体数をその場で記録した。また、毎月1回、糞設置後6、12日目の糞塊を5個づつ同様な方法で調査した。

(ii) 結果

糞虫類は野外において常に糞への移出入をしており、単に糞設置後日数の異なる糞をサンプリングして個体数を記録することだけでは、種ごとの糞への滞在日数を推定するのは困難である。しかし、糞虫類の飛来様式として、糞の新鮮な時期に飛来し、糞設置後日数が経過すると飛来が著しく減少する事を考えると、非常に大まかであるが、糞設置後の時間経過にともなう糞内個体数の変化から、種ごとの滞在時間の長短を推定できると思われる。

第3-2表に、糞設置後の日数の経過にともなう糞塊当たり平均個体数の変化を示した。8月のツノコガネと9月、10月のフチケマグソコガネ、10月のオオフタホシマグソコガネとマグソコガネ以外の種は、調査期間を通じ、設置後12日以上経過した糞には生息していないことが示された。また、6、7、8月ではオオマグソコガネ、カドマルエンマコガネ、ツノコガネ以外の種では設置後2日目の糞内で、個体数が最大となる傾向が示された。しかし、オオマグソコガネでは1日目で、ツノコガネでは3日目の糞で、個体数は最大となり、カドマルエンマコガネではそれは季節により変化し、6月と9、10月では2日目が、7、8月では1日目が最大であった。このように、

第3-2表 糞設置後の日数の経過にともなう糞塊当たり平均個体数の季節変化 (n=5)

種 名*	糞設置時期と経過日数																								
	6月					7月					8月					9月					10月				
	1	2	3	6	12	1	2	3	6	12	1	2	3	6	12	1	2	3	6	12	1	2	3	6	12
カマキリ	\bar{x} 20.7	41.0	22.4	0	0	185.0	20.2	20.4	0	0	36.8	14.2	4.2	0	0	12.2	87.6	47.8	4.8	0	15.2	18.6	18.8	7.8	0
	SE 2.8	11.8	4.2	-	-	34.5	3.7	4.2	-	-	3.2	4.3	0.8	-	-	3.0	26.3	8.7	4.6	-	2.6	4.5	0.8	1.3	-
ツリ	\bar{x} 3.4	4.6	6.8	0.4	0	5.2	6.6	14.0	9.8	0	2.2	2.8	10.0	3.0	2.3	1.0	0.4	1.0	1.0	0	-----	-----	-----	-----	-----
	SE 0.9	1.0	2.8	0.3	-	1.3	1.8	3.5	4.7	-	0.7	1.5	1.7	2.2	1.5	0.4	0.2	0.5	0.4	-	-----	-----	-----	-----	-----
オオマキソ	\bar{x} 66.2	26.4	17.8	0	0	16.4	15.0	3.0	0	0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
	SE 10.7	10.9	3.2	-	-	4.5	4.0	1.3	-	-	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
フタホシ	\bar{x} 0.4	0.8	0.2	0	0	0.8	0.2	0	0	0	0.4	0.6	0	0	0	5.0	8.6	9.6	0	0	2.8	9.2	5.0	0.6	0
	SE 0.2	0.4	0.1	-	-	0.3	0.1	-	-	-	0.2	0.3	-	-	-	1.5	2.6	2.8	-	-	0.7	2.3	0.9	0.3	-
コガネ	\bar{x} 0.6	1.0	0.4	0	0	0.4	0.8	0.4	0	0	0.2	0.2	0	0	0	1.4	4.2	1.8	0	0	2.8	8.0	2.4	0.4	0
	SE 0.3	0.5	0.2	-	-	0.2	0.3	0.3	-	-	0.1	0.1	-	-	-	0.5	0.7	0.5	-	-	0.7	2.3	1.7	0.2	-
オオマキソ	\bar{x} 0.8	1.6	2.0	0	0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	3.8	4.8	2.6	5.4	1.2
	SE 0.3	0.9	0.8	-	-	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	1.6	2.3	1.1	2.0	0.7
マキソ	\bar{x} 3.0	19.2	3.6	0	0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	123.2	188.8	179.0	276.8	51.0
	SE 0.8	6.1	1.5	-	-	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	29.2	29.5	13.2	78.7	21.9
コガネ	\bar{x} 1.0	2.6	1.6	0	0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
	SE 0.6	0.8	1.3	-	-	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
フタホシ	\bar{x} 77.0	326.4	125.2	10.2	0	137.2	419.6	314.0	52.6	0	70.6	79.8	68.0	14.6	0	17.8	21.8	24.4	5.2	5.4	22.0	36.4	25.0	7.4	4.0
	SE 6.8	44.1	24.3	4.2	-	32.5	36.6	21.1	19.0	-	8.2	17.6	8.9	4.4	-	2.1	2.7	2.6	2.4	2.4	4.4	12.0	6.2	1.3	0.6
コガネ	\bar{x} 0.6	4.8	1.4	0	0	2.6	26.0	20.4	1.0	0	4.0	5.0	17.4	0	0	0.8	1.6	3.0	0	0	-----	-----	-----	-----	-----
	SE 0.5	1.0	0.5	-	-	0.8	3.5	2.6	0.6	-	0.9	1.0	5.4	-	-	0.4	0.6	0.7	-	-	-----	-----	-----	-----	-----
ウズメ	\bar{x} -----	-----	-----	-----	-----	2.6	1.6	0.8	0.6	0	2.4	9.2	1.4	0	0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
	SE -----	-----	-----	-----	-----	1.6	0.9	0.7	0.3	-	1.0	4.6	0.8	-	-	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
オオマキソ	\bar{x} -----	-----	-----	-----	-----	13.0	10.6	8.0	0	0	3.4	4.2	4.6	0	0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
	SE -----	-----	-----	-----	-----	2.0	3.1	1.5	-	-	1.0	3.6	1.3	-	-	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

*: コガネを省略 (例; フタホシ → ツリ).

†: 成虫が地上に出現しない時期を示す.

ほとんどの種の糞虫は、糞設置と同時に飛来し、12日以内に糞から移出していることが示された。

Holter (1982) は、糞虫類各種の糞内滞在期間の尺度として採集個体数に糞設置後の経過日数を乗じた指数を用いた。

本論文では、第3 - 4図の折線下に示したような面積をbeetle-dayとして、その総面積を求め、始点から面積50%にあたる日を‘50% beetle-day’とし、滞在日数の尺度として用いた。第3 - 4図に10月のマグソコガネの滞在曲線と‘50% beetle-day’を示した。この方法で‘50% beetle-day’を求めたのが第3 - 3表である。

この結果、糞内滞在日数は7、8月よりも6月および9、10月のほうが長い傾向が示された。各種についてみると、春に成虫が出現し越夏後秋に再び出現するオオフタホシマグソコガネおよび新成虫が秋に出現するマグソコガネは、初夏に比べて秋の滞在時間が長くなる傾向が示された。一方、春から秋にかけて出現しているカドマルエンマコガネ、クロマルエンマコガネ、フトカドエンマコガネ、フチケマグソコガネは、夏から秋にかけて滞在時間が長くなる傾向はあるが、初夏と秋の滞在時間の差はオオフタホシマグソコガネ、マグソコガネほど大きくはなかった。

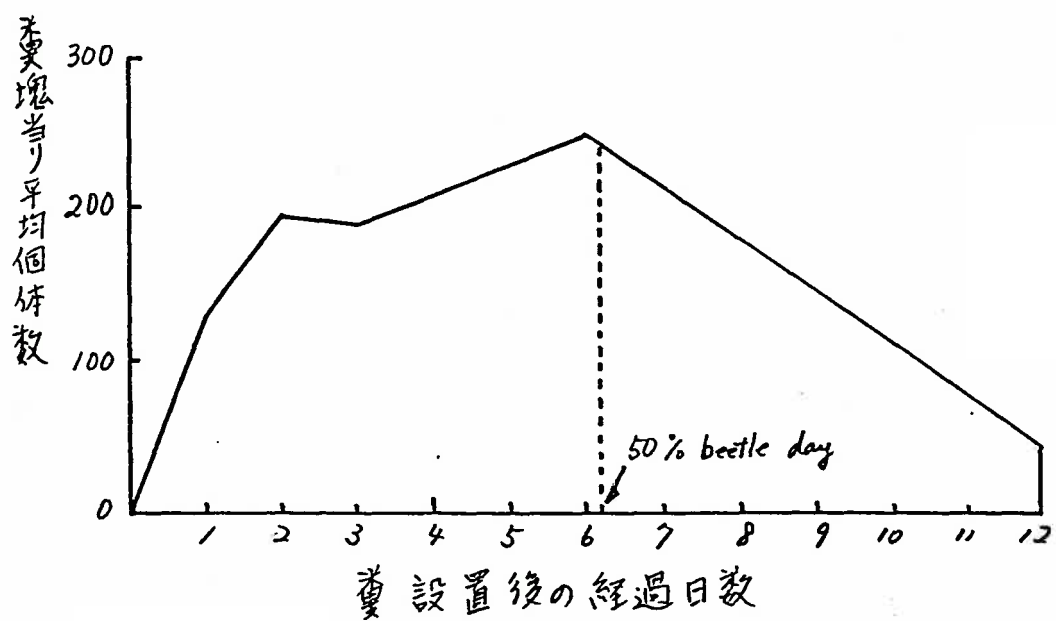
このように種により、季節により、糞内滞在時間は異なっていることが示されたが、季節を通じ設置後6日目以降の糞を利用している種は少ないことから、糞虫類は新鮮な糞を短期間利用して、糞から移出していると思われた。したがって、種間での資源利用の時間的分割は少ないように思われる。

(4) 成虫の糞内分布様式

糞虫類にとって、糞は餌であると同時に生息空間でもあり、同一糞塊内で種により生息している場所が異なっている可能性が考えられる。各種の生息空間を検討することにより、糞を餌とする点は同じでも、糞の中での生息空間が異なり、種により糞内ですみわけをしている可能性も考えられる。そこで、1982年は糞内と糞直下の地中、1983年は糞塊の表層部分、中央部分、糞直下の地中の3空間に分けて、各場所に生息していた個体数を種ごとに調査した。

(i) 調査方法

調査は1982年は6月から10月まで前述した方法（第2章第3節参照）で行なった。



第3-4図 巣設置後の日数の経過にともなうマグソコガネの巣内個体数の変化。
(1982年10月, beetle-day の求め方は本文参照)。

第3-3表 各種糞虫類の糞内滞在時間の指数(50% beetle-day)の季節変化

	カトマル INマ	ツリ	材マクソ	フトカト INマ	加マル INマ	材フタ 材マクソ	マクソ	コマクソ	フチ マクソ	コシマ マクソ	ウシロ マクソ	ヒマ マクソ	平均値	標準誤差
6月	2.07	3.03	1.09	2.01	2.04	2.16	2.04	2.08	2.06	2.05	—*	—	2.06	0.15
7月	1.05	3.17	1.11	1.04	2.06	—	—	—	2.12	2.12	2.08	2.09	1.87	0.23
8月	1.07	3.15	—	1.14	1.10	—	—	—	2.12	2.11	2.02	2.12	1.85	0.25
9月	2.09	6.27	—	2.14	2.06	—	—	—	3.13	3.04	—	—	3.12	0.66
10月	3.08	—	—	2.09	2.05	6.08	6.07	—	3.10	—	—	—	3.76	0.76
平均値	1.87	3.91	1.10	1.68	1.86	4.12	4.06	2.08	2.51	2.33	2.05	2.11		
標準誤差	0.38	0.79	0.01	0.24	0.19	1.96	2.02	0.00	0.25	0.24	0.03	0.02		

*：成虫が地上に出現していない時期を示す。

1983年は6月、8月、10月に第3－5図に示した容器を用い、表層部分の500gの糞、中心部の500gの糞、そして糞直下の地中部の3つの場所に分けて、各場所の種ごとの個体数を記録した。糞内の個体数を調査する方法は、1982年に行なった方法と同様で、糞を水でとかし、浮上してきた糞虫類の種ごとの個体数を記録した。地中の個体はふるいでふるって調査し、種ごとの個体数を記録した。

(ii) 結果

比較的個体数の多かった12種の糞虫類について、糞内（表層部、中心部）および地中に生息していた個体数を第3－4表に示した（以下、表層とは糞塊の表層部500gをさし、地中とは糞直下の土約7000cm³をさす）。マグソコガネ、コマグソコガネ、フチケマグソコガネ、コスジマグソコガネ、ウスイロマグソコガネ、オビマグソコガネという小型のマグソコガネ類は、とくに糞の表層部に多く、地中にはあまり生息していなかった。一方、大型のマグソコガネ類であるオオマグソコガネは、地中から多く採集された。また、同じ大型のオオフタホシマグソコガネでは、地中と糞内からの採集個体数の差は少なかった。このように小型と大型のマグソコガネ類で生息空間が異なっているのは、小型種では主として糞内で産卵するのに対して、オオマグソコガネは地下（糞直下5cm）にソーセージ状に糞をつめて産卵し、オオフタホシマグソコガネでは地下（糞直下0.5cm）に糞球を作って産卵するという産卵様式の違いによるものと思われる。また、オオマグソコガネの成虫は、地中に穴を掘ってその中で生活しており、このような生活様式の差も生息空間の差に影響を与えていると思われる。

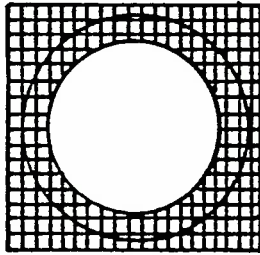
エンマコガネ類とツノコガネはいずれも地中に糞球を作って産卵し、成虫期も糞の直下に穴を掘って生息している。そのためにこれらの種では、地中に占める割合が著しく高くなっているものと思われる。

(5) 草地・林縁・林内の種構成の比較

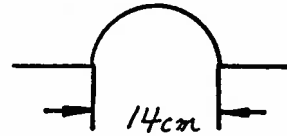
同一資源を利用する近縁種間では、生息地の微妙な気候条件の差などに反応して、隣接地域で生息場所が異なっていることが報告されている（Schoener, 1986）。

ここでは、草地に隣接する林縁および林内での糞虫類の種構成およびその季節変化を検討し、隣接地域間での生息場所の分割の有無をみることにする。

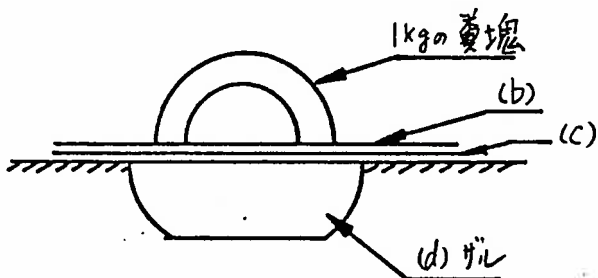
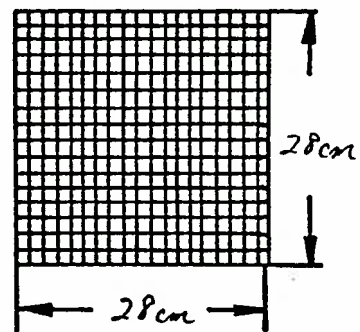
(a)



(b) 10mm メッシュの金網



(c) 10mm メッシュの金網



第3-5図 糞の表層部、中心部、糞直下の地中に生息していた個体の割合の調査に用いた容器。

(調査方法は、(d)のザルに土を入れ (c)の金網を置き 500g の糞塊を置く。その上に (b)の金網を置き、さらに500g の糞を置き、表層部、中心部、地中で生息していた種ごとの個体数を記録)

第3-4表 各種糞虫類の糞内および糞直下の地中での生息個体数

種名		1982		1983				
		糞内	地中	糞表層	糞中心部	地中		
カトマルエンマコガネ*	\bar{x}	17.5 (33)	35.4 (67)	2.3 (13)	2.5 (14)	13.1 (73)		
	SE	2.1	4.0	0.6	0.7	2.7		
	n	100			17			
ツノコガネ*	\bar{x}	0.5 (22)	1.7 (78)	0.9 (24)	0.8 (19)	2.2 (57)		
	SE	0.1	0.3	0.3	0.3	0.5		
	n	68			13			
オオマクソコガネ*	\bar{x}	3.6 (15)	20.8 (85)	4.1 (6)	8.3 (12)	57.7 (82)		
	SE	0.9	3.4	1.0	2.9	15.1		
	n	44			12			
フトカトマルエンマコガネ*	\bar{x}	0.3 (40)	0.7 (60)	0.1 (4)	0.6 (19)	2.5 (77)		
	SE	0.0	0.2	0.1	0.4	0.5		
	n	84			8			
クロマルエンマコガネ*	\bar{x}	0.3 (40)	0.5 (60)	0.6 (14)	0.6 (15)	2.8 (71)		
	SE	0.1	0.1	0.0	0.3	0.6		
	n	83			12			
オオフタホシマクソコガネ*	\bar{x}	0.6 (53)	0.5 (47)	0.9 (20)	1.0 (22)	2.7 (58)		
	SE	0.2	0.2	0.3	0.2	0.7		
	n	30			5			
マクソコガネ	\bar{x}	21.4 (92)	1.9 (8)	6.0 (88)	0.8 (12)	0 (0)		
	SE	8.3	1.1	1.0	0.7	—		
	n	30			5			
コマクソコガネ	\bar{x}	0.9 (100)	0 (0)	6.4 (70)	2.6 (28)	0.2 (2)		
	SE	0.2	—	0.9	1.9	0.2		
	n	20			5			
フチマクソコガネ	\bar{x}	68.3 (93)	5.4 (7)	28.6 (81)	6.0 (17)	1.0 (2)		
	SE	10.7	1.4	7.9	2.9	0.5		
	n	99			19			
コスシマクソコガネ	\bar{x}	2.9 (100)	0 (0)	7.0 (52)	6.5 (48)	0 (0)		
	SE	0.6	—	1.1	1.4	—		
	n	58			4			
ウスイマクソコガネ	\bar{x}	1.6 (100)	0 (0)	0	0	0		
	SE	0.3	—	—	—	—		
	n	45			5			
オビマクソコガネ	\bar{x}	4.6 (100)	0 (0)	0	0	0		
	SE	0.6	—	—	—	—		
	n	44			5			

() 内は各場所における合計に対する百分率を示す。

* : ソーセージ状に糞を埋め込むか糞球を作って産卵する大型種。

(i) 調査方法

調査は、1983年5月より10月まで行なった。調査地域は、第2-3図に示すNo.1の草地に続く北西の長さ100m、巾5mの林縁部、およびさらにその奥の林内（スギ林）である。この3つの地域（林内、林縁、草地）に第3-6図に示すトラップを設置し、排糞後4時間以内の糞を1kgの糞塊にして設置した。各地域5個ずつのトラップをたがい10m以上離して設置した（トラップ設置場所は第2-3図の●印で示した）。1か月に3回、ほぼ10日間隔で、設置してから1日後にトラップに入っている種ごとの個体数を記録した。

また、3つの地域における生息環境の相違を検討するため、1983年9月12日午前0時より13日午後12時まで2時間ごとに、サーミスタデジタル温度計（D221、宝工業）を用いて各地域の温度を測定した。

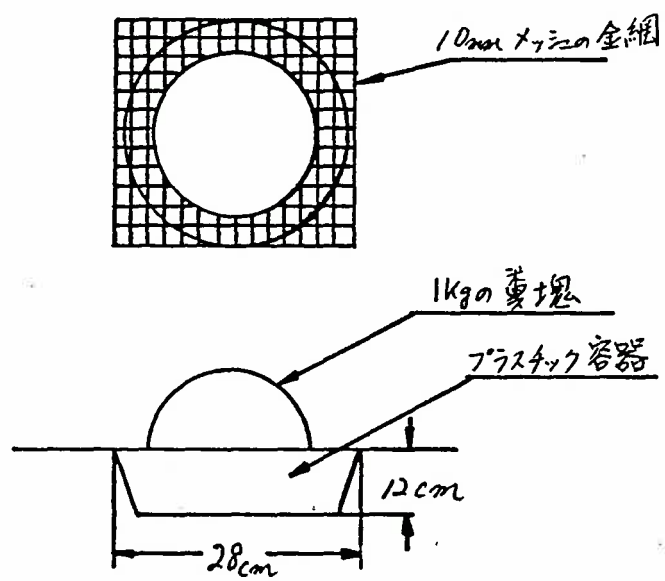
(ii) 結果

a. 種構成

1983年5月から10月までに採集された総個体数は、4属12種19,268匹であった（第3-5表）。この年には最も多く採集されたのはオオマグソコガネで、以下カドマルエンマコガネ、フチケマグソコガネ、マグソコガネの順であった。

次に、3つの地域での種構成をみると、マグソコガネ類は草地に多く、コスジマグソコガネ、コマグソコガネ、マグソコガネは、ほとんど草地でしか採集されなかった。エンマコガネ類では、カドマルエンマコガネが草地に多いのに対して、フトカドエンマコガネ、クロマルエンマコガネは林内および林縁からもかなり採集された。コブマルエンマコガネ、センチコガネは、林内、林縁で多く、センチコガネは草地では全く採集されなかった。これらの結果から、12種の糞虫類では隣接地域間で生息場所を分割している可能性が示唆された。

このように種により生息場所が異なっている原因として、3つの地域での物理的環境の相違が考えられる。各地域での温度の日変化を第3-7図に示した。草地は常に直射日光が当たっており、林内、林縁に比較して3℃から5℃くらい温度が高いことが示された。そのため草地では、糞の表面は糞設置後2時間くらいで乾燥し固くなる。一方、林内は、直射日光が全く当たらずかなり湿度が高い。そのため林内においては、糞設置後3日から4日経過しても表層の乾燥はみられない。このように、林内と草地

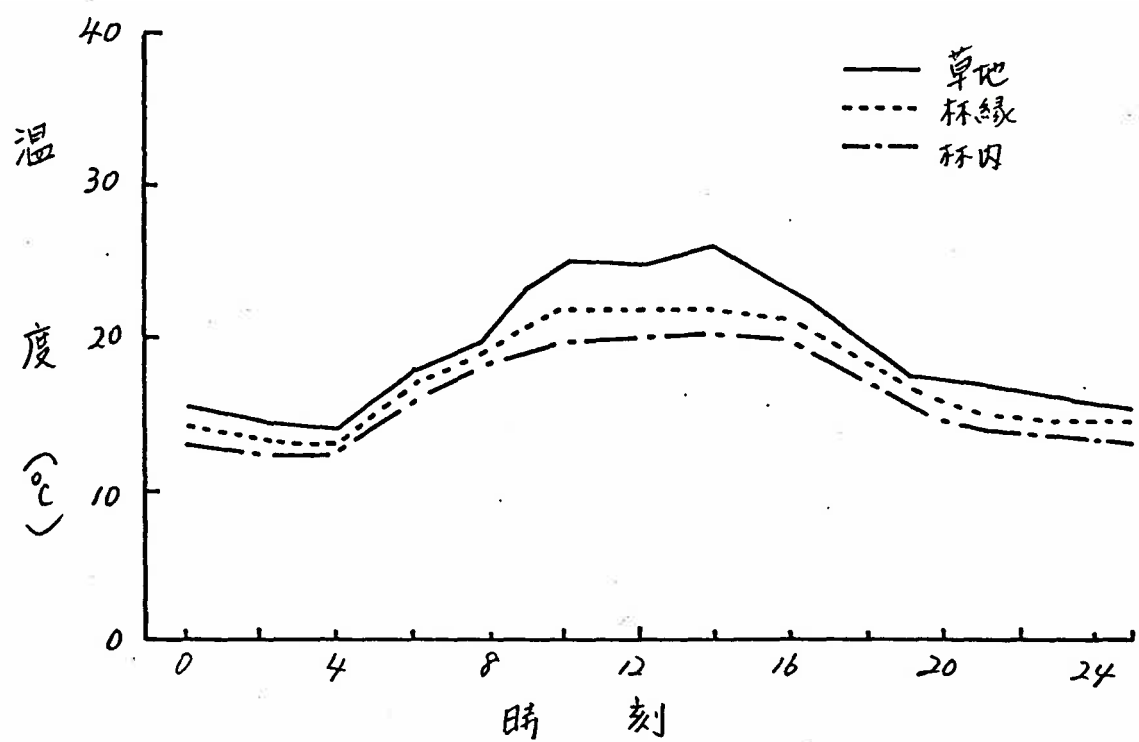


第3-6図 草地，林縁，林内で生息する糞虫類の種構成の調査に用いた容器。

第3-5表 1983年5月から10月に設置したトラップに採集された糞虫類の個体数

種名	和名	草地	林縁	林内	合計
<u>Aphodius rectus</u>	マクソカネ	1134 (99.7)	3 (0.3)	0 (0)	1137
<u>A. lewisii</u>	コスマクソカネ	139 (100.0)	0 (0)	0 (0)	139
<u>A. urostigma</u>	フチマクソカネ	1775 (85.0)	313 (15.0)	0 (0)	2088
<u>A. pusillus</u>	コマクソカネ	856 (100.0)	0 (0)	0 (0)	856
<u>A. haroldianus</u>	オオマクソカネ	7381 (98.3)	124 (1.7)	0 (0)	7505
<u>A. elegans</u>	オオフタホシマクソカネ	162 (92.6)	13 (7.4)	0 (0)	175
<u>Onthophagus lenzii</u>	カトマルインマカネ	5477 (91.8)	476 (8.0)	16 (0.2)	5969
<u>O. fodiens</u>	フトカトインマカネ	261 (55.1)	112 (23.6)	101 (21.3)	474
<u>O. ater</u>	クロマルインマカネ	256 (41.9)	198 (32.4)	157 (25.7)	611
<u>Liatongus phanaeoides</u>	ツソカネ	174 (75.7)	37 (16.1)	19 (8.2)	230
<u>Onthophagus atripennis</u>	コフマルインマカネ	7 (14.3)	12 (24.5)	30 (61.2)	49
<u>Geotrupes laevistriatus</u>	ヒソコカネ	0 (0)	13 (37.1)	22 (62.9)	35
合計		17622	1301	345	19268

() 内は種ごとの合計に対する百分率を示す。



第3-7図 草地，林縁，林内における温度の日周変化（1983年9月13日）。

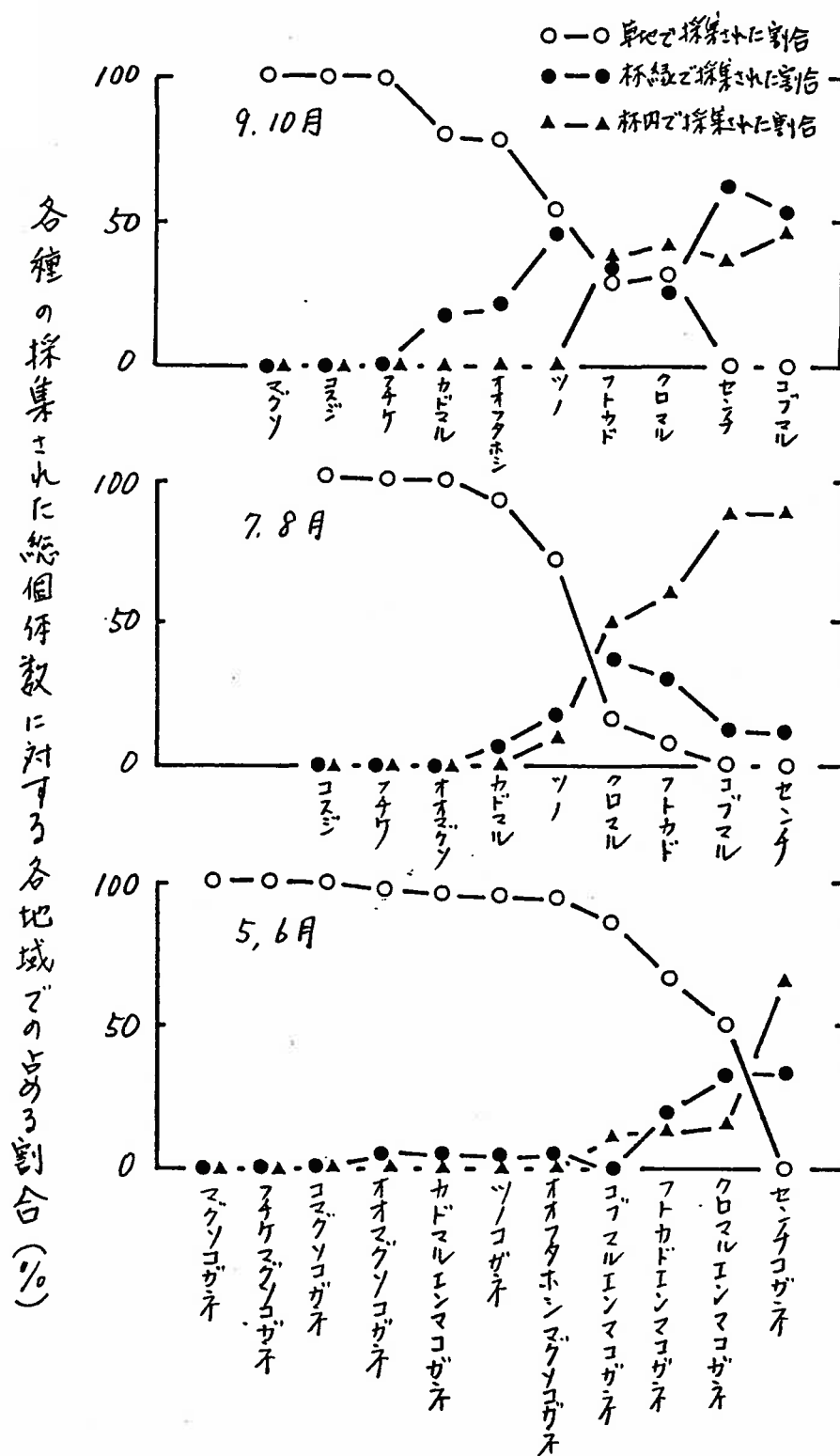
では温度、湿度ともかなり異なり、林内は草地に比較して低温多湿の環境である。また、林縁はところどころで直射日光もさし、林内に比較すると空気は乾燥し、かなり高温になるものと思われる。

以上のような物理的環境を考慮すると、マグソコガネ類やカドマルエンマコガネは、比較的湿度も低く乾燥し、かつ糞が直射日光下でかなり高温となるような草地を好んで生息しているのかもしれない。これに対して、センチコガネやコブマルエンマコガネは、湿度も高く、直射日光をほとんど受けず、あまり高温とならない林内および林縁を好んでいるのかもしれない。ツノコガネ、フトカドエンマコガネ、クロマルエンマコガネはこれらの中間的な種であり、環境条件の変化によって季節的に生息場所が変化する可能性があると思われる。

b. 種構成の季節変化

糞虫類は、生息場所を決定するのに、温度、湿度など物理的要因の影響をかなり受けていることが示唆された。また、種によって好適な生息環境条件域が存在するなら、成虫出現期間の長い種では、生息環境の季節変化とともに、好適生息場所を季節的に変化させることも考えられる。各地域で占める個体数の割合の季節変化から、生息地を季節により変化させているかどうかを知ることができる。そこで、3つの地域における種構成の季節変化を第3－8図に示した。

マグソコガネ類やカドマルエンマコガネのように、主として草地のような環境条件を好む種では、ほとんど生息場所の季節的な変化はなかった。しかし、3つの場所に生息するフトカドエンマコガネ、クロマルエンマコガネ、コブマルエンマコガネでは、季節によりかなり各地域で生息している割合が異なった。コブマルエンマコガネでは多少異なるが、3つの地域での3種の種構成の季節変化は、温度の低い春から初夏の時期は草地に出現する割合が高く、気温が高くなる夏の時期は林内、林縁の個体数が多くなり、秋には再び草地での割合が高くなる。このように、3つの地域に生息している種では、季節により各地域に出現する割合が変化することが示唆された。この要因として、これらの種では比較的活動好適環境域が狭く、それにともない草地の気温の高い時期には、気温の低い林内、林縁に生息し、ある程度林内、林縁の気温が低くなると草地に出現しているのかもしれない。



第3-8図 糞虫類のすみ場所の季節による変化。

(草地で採集された個体の高いものから順にならべた)。

(6) ニッチ巾の計量化

これまでは、糞虫類の成虫出現時期、糞の経時変化にともなう糞内滞在個体数の変化、および草地・林縁・林内で生息している糞虫類の種構成の季節変化について述べた。ここでは、これらのデータをもとに、Shannon-Wiener の多様度指数を用いて、各種のニッチ巾を定量化し、その種間差および季節変化について検討する。

ニッチ巾の計量化については、多くの指数が考案されている（木元, 1982 参照）。ここではそのうち下記に示した Shannon-Wiener 関数（H）を用いた。

$$H = - \sum_{i=1}^j (P_i \cdot \ln P_i)$$
$$P_i = n_i / \sum_{i=1}^j n_i$$

n_i : 要素 i に占める個体数

j : 要素数

この H は利用する資源の種類が多いほど、また異なる資源を均一に利用する傾向が強いほど大きな数値をとる。H が大きいほどニッチ巾が広く、1 種類の要素しか利用しない時には 0 となる。

糞虫類の成虫出現時期に関するニッチ巾を、各調査日における種ごとの成虫個体数を要素 i とし、総数 j は調査回数の総数（ここでは、調査は 20 回なので、 $j = 20$ ）として計算し、第 3 - 6 表に示した。この結果、成虫出現時期の短いオオフタホシマグソコガネ、マグソコガネ、コマグソコガネはニッチ巾が狭く、調査期間を通じて出現していたカドマルエンマコガネ、フチケマグソコガネや、比較的出現期間の長いツノコガネ、フトカドエンマコガネ、クロマルエンマコガネはニッチ巾が広いことが示された。カドマルエンマコガネとフチケマグソコガネがともに調査期間を通じて出現しながらカドマルエンマコガネの方がニッチ巾が広いのは、カドマルエンマコガネはフチケマグソコガネに比較して調査期間を通じて出現個体数の変化が少ないことによると思われる。

糞虫類成虫の糞の経時変化による糞の利用に関するニッチ巾は、糞設置後の日数の異なる糞内に滞在していた種ごとの個体数を要素 i とし、総数 j は調査回数の総数（ここでは、糞の経時変化を 5 段階にしたので、 $j = 5$ ）として計算した。第 3 - 7

第3-6表 糞虫類の成虫出現期間に関するニッチ巾*

カトマル インマ	ツリ	材マクソ	フトカ インマ	カトマル インマ	材マクソ 材マクソ	マクソ	コマクソ	フチ マクソ	コソ マクソ	ウソ マクソ	ヒ マクソ	平均値	標準誤差
2.64	2.30	1.80	2.22	2.33	1.24	0.50	1.32	2.24	1.87	1.91	1.96	1.86	0.17

*: Shannon-Wiener のHで表す。値が大きいほど調査した5か月間のうち各月同じくらいに出現していることを示し、全ての調査日に全く同数が採集されたとするとHは2.99（最大値）となる。

第3-7表 糞虫類成虫の糞の経時変化に関するニッチ巾*

	カトマ Iソマ	ソ	材マクソ	フカト Iソマ	カマ Iソマ	材マ 材マクソ	マクソ	コマクソ	マカ マクソ	ユシ マクソ	ウシ マクソ	ヒ マクソ	平均値	標準誤差
6月	1.04	1.15	0.94	0.96	1.03	1.04	0.74	1.03	1.00	0.79	—**	—	0.97	0.04
7月	0.60	1.32	0.96	0.50	1.04	—	—	—	1.17	0.94	1.23	—	0.97	0.10
8月	0.82	1.35	—	0.67	0.69	—	—	—	1.26	1.09	0.80	1.09	0.97	0.09
9月	0.99	1.56	—	1.06	0.98	—	—	—	1.44	0.97	—	—	1.17	0.11
10月	1.33	—	—	1.10	1.05	1.51	1.50	—	1.39	—	—	—	1.31	0.08
平均値	0.96	1.35	0.95	0.86	0.96	1.27	1.12	1.03	1.25	0.95	1.01	1.09		
標準誤差	0.12	0.08	0.01	0.12	0.07	0.24	0.38	—	0.08	0.06	0.22	—		

* : Shannon-Wiener のHで示し, 最大値は1.61.

** : 成虫として地上に出現していない時期を示す.

表に示すように、古い糞をも利用していたツノコガネ、オオフタホシマグソコガネ、フチケマグソコガネはニッチ巾が広く、新しい糞を好んで利用していたカドマルエンマコガネ、オオマグソコガネ、フトカドエンマコガネ、クロマルエンマコガネ、コスジマグソコガネはニッチ巾が狭いことが示された。

糞虫類成虫の生息場所利用に関するニッチ巾は、草地・林縁・林内で生息していた種ごとの個体数を要素 i とし、総数 j は生息場所の総数（ここでは、3種類の生息地を用いたので、 $j = 3$ ）として計算した。生息場所に関するニッチ巾を求める場合、草地・林縁・林内では各々の面積が異なり（草地 \div 林内 \gg 林縁）、本来、各場所での採集個体数を単位面積当たりにするなどの基準化が必要であると思われるが、ここではそのような処理は行なわなかった。それゆえ、3つの生息場所を利用していたクロマルエンマコガネ、フトカドエンマコガネ、コブマルエンマコガネの3種では、前述したような基準化を行なえば、林縁に占める個体数が多くなる可能性がある。そのような点から、今回示したこれら3種のニッチ巾は、過小推定の可能性がある。一方、マグソコガネ類、カドマルエンマコガネ、ツノコガネは、主として草地に生息していたことから、これらの種については、調査した生息場所の面積の相違が各種のニッチ巾におよぼす影響は少ないと思われる。第3-8表に示すように、草地・林縁・林内のいずれの場所でも採集されたフトカドエンマコガネ、クロマルエンマコガネはニッチ巾が広く、主として草地で生息しているマグソコガネ類およびカドマルエンマコガネ、ツノコガネはニッチ巾が狭いことが示された。とくにマグソコガネ、コマグソコガネ、コスジマグソコガネは草地だけでしか採集されずニッチ巾は0となった。また、いずれの種においても、季節の変化とともにニッチ巾が広くなるかまたは狭くなる傾向はなかった。

(7) 資源利用の重複度

すでにみてきたように、糞虫類の資源利用様式は種によりかなり異なっていることが示唆された。ここでは、糞虫類の資源ニッチを時間（成虫出現期）、餌状態（糞の経時変化）、生息場所（草地・林縁・林内）の3軸に分け、各ニッチにおける2種間の資源利用様式の重複度を求める。そして、各ニッチ軸における重複度について比較検討し、各ニッチ軸における2種のニッチの重複度の積を取ることで総合されたニッチ重複度（May, 1975）を求め、これらの糞虫類の全体としてのニッチ重複度について

第3-8表 糞虫類成虫の生息場所利用に関するニッチ巾*

	カマ イン	ツリ	材マクソ	フカ イン	カマ イン	材マ シマクソ	マクソ	コマクソ	フカ マクソ	コシ マクソ	コマ イン	セン	平均値	標準誤差
5月	0.10	—**	0.08	0.75	0.97	0.19	0.00	0.00	—	—	0.90	0.64	0.40	0.13
6月	0.22	0.18	0.09	1.03	1.08	—	0.00	0.00	0.00	—	0.00	0.69	0.44	0.13
7月	0.63	0.47	0.00	0.78	1.06	—	—	—	0.00	—	0.64	0.41	0.50	0.17
8月	0.13	0.85	0.00	0.93	0.64	—	—	—	0.00	0.00	0.31	0.35	0.36	0.12
9月	0.55	0.53	—	1.07	0.99	—	—	—	0.54	0.00	0.69	0.69	0.63	0.11
10月	0.11	0.00	—	1.04	1.07	0.51	0.00	—	0.00	—	0.00	0.60	0.37	0.15
平均値	0.29	0.51	0.09	0.93	0.97	0.35	0.00	0.00	0.11	0.00	0.64	0.56		
標準誤差	0.10	0.14	0.00	0.06	0.07	0.16	—	—	0.10	—	0.12	0.06		

* : Shannon-Wiener のHで示し最大値は1.10.

** : 成虫として地上に出現していない時期を示す.

検討する。重複度の指数としては色々な指数が提案されているが（木元,1982 参照）、ここでは Percentage Similarity (Whittaker,1952) を用いた。この指数は、2 種間の各ニッチの利用様式が全く同一の場合に 1 となり、全く異なる場合に 0 となる。

$$PS = \frac{\sum_{i=1}^n \min(P_{ai}, P_{bi})}{n}$$

P_{ai}, P_{bi} : a 種および b 種総個体数に対する要素 i での a 種および b 種
個体の割合

n : 要素数

$\sum \min(P_{ai}, P_{bi})$: P_{ai} と P_{bi} のうちの小さい方の数値の和

第 3 - 9 表(a)-(c)に、3 つのニッチ軸での糞虫類の資源利用様式の種間重複度を示した。これにもとづき、成虫出現期、糞の経時変化、生息場所の各ニッチ軸で、異なる 2 種の組み合わせ総数 66 の値を 0 から 1 までの区間を 10 ランクに区分し、頻度分布で示したのが第 3 - 9 図(a)-(c)である。

まず、成虫出現期の重複度についてみると（第 3 - 9 図(a)）、重複度が 50% 以下が全体の 73% を占め、種間重複度の平均値は 34% と資源利用様式および生息場所利用様式の重複度と比較すると、かなり低いことが示された。このことから、12 種の糞虫類では、比較的成虫出現期の重複が少なく、ある時期に多くの種が同時に出現する傾向は少ないことが示唆される。

糞の経時変化にともなう資源利用様式の重複度をみると（第 3 - 9 図(b)）、重複度が 50% 以上が全体の 98.5% を占め、種間重複度の平均値も 72% と、成虫出現期の重複度と比較すると、著しく高いことが示唆された。このことは、第 3 章第 1 節(3)ですでにみてきたように、多くの糞虫類は排糞直後の糞のみを短期間利用するという資源利用様式にもとづいていると思われた。

草地・林縁・林内という 3 つの生息場所の利用様式の重複度をみると（第 3 - 9 図(c)）、重複度が 50% 以上が全体の 66.7% を占め、種間重複度の平均値も 61% とかなり高いことが示唆された。このことはすでにみてきたように、多くの種が主として草地で生息しており、林縁、林内ではごく僅かな種しか生息していないことにもとづいていると思われた。

第3-9表(A) 糞虫類の資源利用様式の種間の重複度*

(a) 成虫出現期

	ツリ	オオマクソ	フトカト インマ	クロマル インマ	オオワタ ホシマクソ	マクソ	コマクソ	フチキ マクソ	コスジ マクソ	ウスロ マクソ	ヒ マクソ
カトマルインマカネ	0.69	0.45	0.49	0.56	0.22	0.06	0.45	0.66	0.54	0.53	0.67
ツノカネ	-	0.29	0.34	0.36	0.06	0.01	0.26	0.57	0.64	0.69	0.67
オオマクソカネ	-	-	0.31	0.35	0.29	0.03	0.76	0.34	0.23	0.20	0.33
フトカトインマカネ	-	-	-	0.82	0.30	0.05	0.29	0.35	0.22	0.19	0.27
クロマルインマカネ	-	-	-	-	0.40	0.06	0.32	0.37	0.23	0.21	0.29
オオワタホシマクソカネ	-	-	-	-	-	0.13	0.29	0.11	0.02	0.00	0.06
マクソカネ	-	-	-	-	-	-	0.03	0.04	0.01	0.00	0.00
コマクソカネ	-	-	-	-	-	-	-	0.37	0.26	0.24	0.36
フチキマクソカネ	-	-	-	-	-	-	-	-	0.83	0.57	0.77
コスジマクソカネ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.74	0.68
ウスロマクソカネ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.59

(b) 糞の経時変化

	ツリ	オオマクソ	フトカト インマ	クロマル インマ	オオワタ ホシマクソ	マクソ	コマクソ	フチキ マクソ	コスジ マクソ	ウスロ マクソ	ヒ マクソ
カトマルインマカネ	0.57	0.90	0.74	0.74	0.71	0.61	0.70	0.71	0.61	0.72	0.89
ツノカネ	-	0.50	0.70	0.57	0.78	0.78	0.66	0.70	0.69	0.50	0.67
オオマクソカネ	-	-	0.64	0.65	0.64	0.54	0.62	0.60	0.52	0.67	0.79
フトカトインマカネ	-	-	-	0.87	0.72	0.63	0.94	0.93	0.87	0.78	0.83
クロマルインマカネ	-	-	-	-	0.71	0.61	0.89	0.86	0.81	0.92	0.76
オオワタホシマクソカネ	-	-	-	-	-	0.90	0.69	0.72	0.60	0.65	0.74
マクソカネ	-	-	-	-	-	-	0.61	0.66	0.56	0.55	0.65
コマクソカネ	-	-	-	-	-	-	-	0.95	0.89	0.81	0.79
フチキマクソカネ	-	-	-	-	-	-	-	-	0.87	0.80	0.81
コスジマクソカネ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.72	0.70
ウスロマクソカネ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.74

*: Whittaker (1952) の Percentage Similarity で示す。

(第3-9表(B)につづく)

第3-9表(B) 糞虫類の資源利用様式の種間の重複度(第3-9表(A)のつづき)

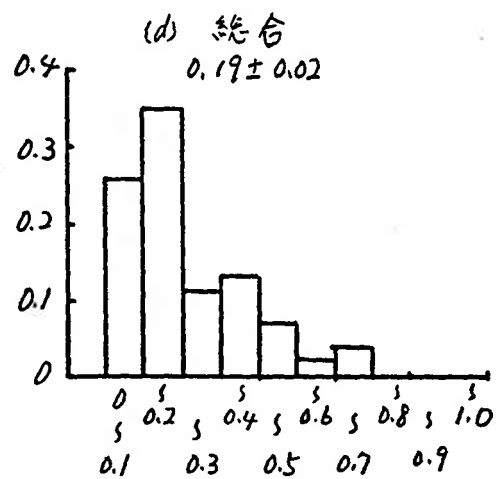
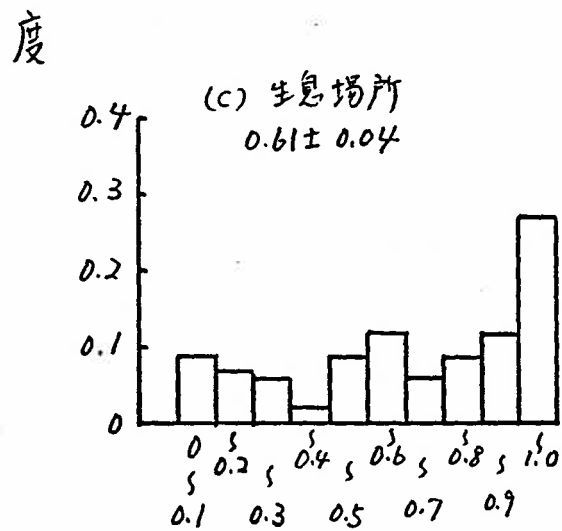
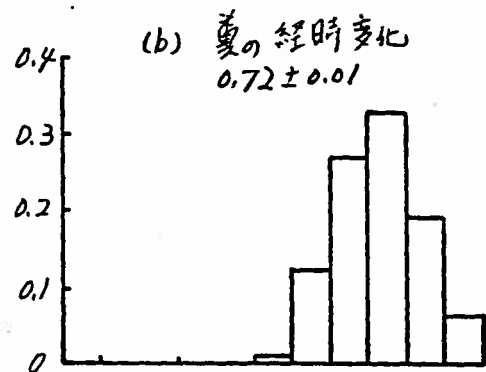
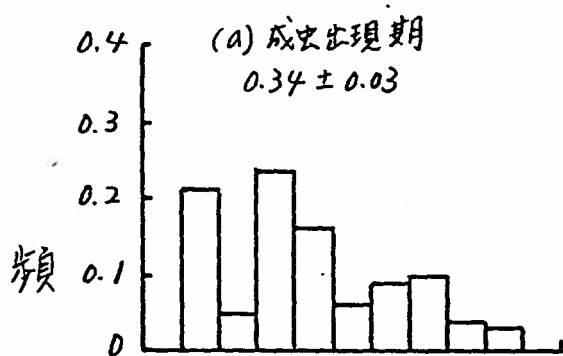
(c) 生息場所

	ツノ	オオマクソ	フトカト インマ	クロマル インマ	オオワタ ネシマクソ	マクソ	コマクソ	フチク マクソ	コスシ マクソ	コフマル	ヒンチ
カトマルインマコカネ	0.84	0.93	0.64	0.50	0.99	0.92	0.92	0.93	0.92	0.22	0.08
ツノコカネ	-	0.77	0.80	0.66	0.83	0.76	0.76	0.91	0.76	0.38	0.24
オオマクソコカネ	-	-	0.57	0.44	0.94	0.98	0.98	0.87	0.98	0.15	0.02
フトカトインマコカネ	-	-	-	0.86	0.63	0.55	0.55	0.70	0.55	0.58	0.45
クロマルインマコカネ	-	-	-	-	0.49	0.42	0.42	0.57	0.42	0.67	0.58
オオワタネシマクソコカネ	-	-	-	-	-	0.93	0.93	0.92	0.93	0.21	0.07
マクソコカネ	-	-	-	-	-	-	1.00	0.85	1.00	0.14	0.00
コマクソコカネ	-	-	-	-	-	-	-	0.85	1.00	0.14	0.00
フチクマクソコカネ	-	-	-	-	-	-	-	-	0.85	0.29	0.15
コスシマクソコカネ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.14	0.00
コフマルインマコカネ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.86

(d) 総合ニッチ巾*

	ツノ	オオマクソ	フトカト インマ	クロマル インマ	オオワタ ネシマクソ	マクソ	コマクソ	フチク マクソ	コスシ マクソ
カトマルインマコカネ	0.33	0.37	0.23	0.21	0.15	0.03	0.29	0.44	0.30
ツノコカネ	-	0.11	0.19	0.14	0.04	0.06	0.13	0.36	0.33
オオマクソコカネ	-	-	0.11	0.10	0.17	0.02	0.46	0.18	0.51
フトカトインマコカネ	-	-	-	0.61	0.14	0.02	0.15	0.23	0.11
クロマルインマコカネ	-	-	-	-	0.14	0.02	0.12	0.47	0.08
オオワタネシマクソコカネ	-	-	-	-	-	0.11	0.19	0.07	0.01
マクソコカネ	-	-	-	-	-	-	0.02	0.02	0.01
コマクソコカネ	-	-	-	-	-	-	-	0.30	0.23
フチクマクソコカネ	-	-	-	-	-	-	-	-	0.61

*: 3つのニッチ軸での各々2種間のニッチの重複度の値の積で示す。



種間重複度

第3-9図 糞虫類の3つのニッチ軸での異なる2種間のニッチの種間重複度および総合種間重複度を0から1の区間を10ランクに区分して示した頻度分布。
(図中の数字は平均値と標準偏差を示す)。

以上の結果から、糞虫類の資源利用の種間重複度は、成虫出現期というニッチ軸において最も低く、次は生息場所であり、最も高いのが糞の経時変化であることが示唆された。

次に、3つのニッチ軸での各々の種間重複度を求めた14種のうち、3つのニッチ軸ともに利用していた9種に注目し、3つのニッチ軸での各2種間のニッチの重複度の値の積を求めてこれを総合ニッチ種間重複度 (May, 1975) とした (第3-9表(d))。その頻度分布を第3-9図(d)に示す。この結果、種間重複度が20%以下であるものが全体の62%を占め、かつその平均値も19%と低いことが示された。

これらのことより、調査地域での糞虫類は、成虫出現期、糞の経時変化、生息場所という各資源軸では相当重複しているが、その重複の様式が異なるため総合ニッチ重複度でみると資源利用様式の重複は少ないことが示唆された。

(8) 資源利用の多様性と種ごとの個体数との関係

ある種がある生息場所に定着して個体数を増加していく過程には、その種の増殖力および他種による捕食、競争という種間関係とともに、その種が利用できる資源の量および種類という要因が関与している (Andrewartha and Birch, 1954)。Hutchinson (1957) は、ニッチ巾が広い種は狭い種よりも広範囲にわたり資源を利用できるので、個体数が多くなる可能性があることを指摘した。Hanski and Koskela (1978) は、糞内で生息する食糞性昆虫および肉食性昆虫において、利用しているニッチ巾 (成虫出現期、生息場所、糞の経時変化) が広い種ほど個体数が多くなる傾向があることを示した。ここでは、本節(7)で示したように、各種の総合ニッチ巾と糞塊当たり平均個体数との関係を検討し、ここで扱った糞虫類においても、利用している総合ニッチ巾が広い種ほど個体数が多くなる傾向があるかどうかを検討する。

これまでは、ニッチ巾を求めるのに Shannon-Wiener 関数を用いたが、すでに述べたように、この値はあるニッチ軸のある1つの要素しか利用しない場合には0となる。とくに、調査地域での糞虫類群集の生息場所利用ニッチについてみると、3種 (マグソコガネ、コマグソコガネ、コスジマグソコガネ) は草地においてのみ生息しており、これらの種の生息場所ニッチは0であった (第3-8表)。それゆえ、ニッチ巾を Shannon-Wiener 関数で求め、総合ニッチを積で算出するならこれら3種のデータは利用できない。それゆえ、ここでは、総合ニッチを求めるため、各ニッチ巾を

Levins (1968) が用いた

$$B_i = \frac{(\sum_{j=1}^n N_{ij})^2}{\sum_{j=1}^n (N_{ij})^2}$$

N_{ij} : i 行 j 列の要素における個体数

n : 要素数

という指数で計算しなおした。

各ニッチおよび総合ニッチ巾を第3-10表に、総合ニッチ巾と糞塊当たり平均個体数との関係を第3-10図に示した。この結果、総合ニッチ巾と糞塊当たり平均個体数との間には正の相関は示されず ($r=-0.13$, $p=0.68$)、ニッチ巾が広い種ほど個体数が多くなる傾向は示されなかった。

(9) 考察

この章では、糞虫類が利用している資源軸を時間（成虫出現期）、餌状態（糞の経時変化）、生息空間（糞表層部、糞中心部、糞直下の地中）、生息場所（草地、林縁、林内）という4つに分けて、各種の資源利用様式について検討してきた。

ここでは、まず生息空間を地中、糞内にわけ、それぞれの空間で生息している種について、成虫出現期とその個体数との関係を検討し、そこでみられるパターンについて考察する。

生息場所の利用様式についてみると、小型のマグソコガネ類は主として糞の表層部分に生息していたのに対し、大型のマグソコガネ類およびエンマコガネ類は主として地中を生息場所としていた。

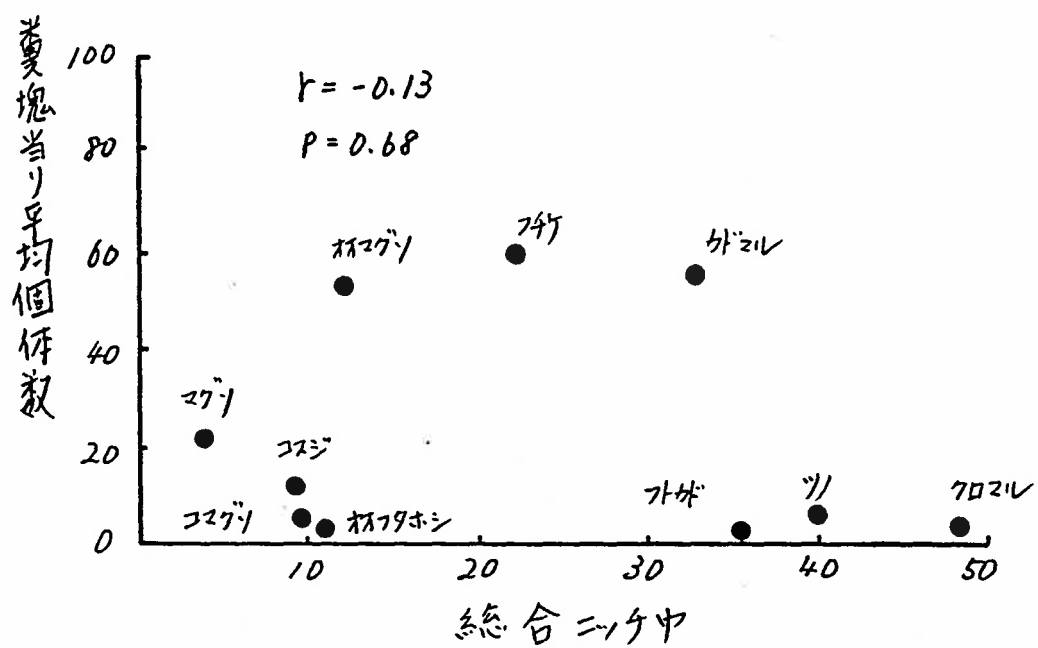
そこで、糞虫類を糞内に生息する種および地中で生息する種に分けて、その群集構造を模式的に示したのが第3-11図である。この結果、糞内および地中に生息するグループのなかに高密度種が各々2種存在した。糞内生息種では、マグソコガネ、フチケマグソコガネ、地中生息種では、オオマグソコガネ、カドマルエンマコガネである。これらの高密度種に限定してその発生活消長をみると、糞内に生息する小型種では春にマグソコガネの越冬成虫数がピークに達し、初夏にそれが減少するとともにフチケマグソコガネの越冬成虫数が急増している。そして、秋のフチケマグソコガネの減少と

第3-10表 成虫出現期，糞の経時変化，生息場所および総合ニッチ巾*

種名	カマ イン	ツ	材マソ	フト イン	カマ イン	材マ シマソ	マソ	コマソ	フカ マソ	コシ マソ	平均値	標準偏差
成虫出現期	11.23	8.14	5.14	6.79	7.94	2.41	1.28	3.57	6.27	4.07	5.68	0.95
糞の経時変化	2.40	3.52	2.32	2.23	2.41	3.46	2.92	2.62	3.19	2.36	2.74	0.16
生息場所	1.23	1.38	1.02	2.35	2.53	1.29	1.00	1.00	1.11	1.00	1.39	0.18
総合**	33.15	39.54	12.16	35.58	48.41	10.75	3.74	9.35	22.20	9.61		

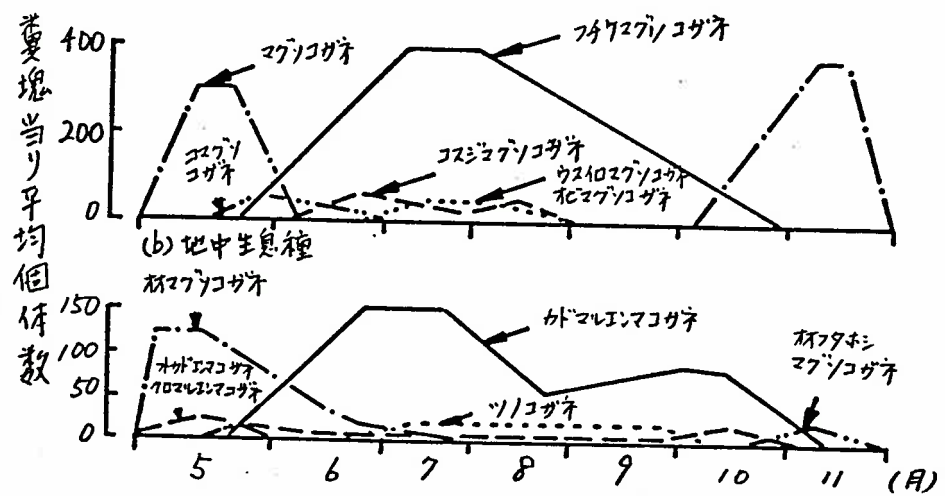
* : Levins (1968) の B_i で示す。

** : 各ニッチ軸の積で示す。



第3-10図 総合ニッチヤと5年間の種ごとの巣塊当たり平均個体数との関係。

(a) 蕁內生息種



第3-11図 糞虫類の群集構造の模式図.

とともにマグソコガネの新成虫数が急増した。このように、糞内に生息する小型で高密度の2種では成虫出現期が季節的に分割されていた。一方、それ以外の種は著しく低密度であった。

地中で生息する大型種においても、小型種と同様な傾向が示された。春から初夏には、オオマグソコガネの越冬成虫数がピークに達し、それが減少し始めると、カドマルエンマコガネの越冬成虫数のピークが生じる。カドマルエンマコガネの越冬成虫と新成虫との世代交代の後、再び秋にカドマルエンマコガネの新成虫数が増加する。そして、これらの種以外の大型種の密度は著しく低かった。

すなわち、調査地域における糞虫類の群集構造は、成虫出現期を時間的・空間的に分割する4種の高密度種とそれ以外の低密度種の存在によって特徴づけられた。

ある生息場所における生物の個体数に影響を与える要因としては、(1) 産卵数、生存率、成虫寿命、および繁殖様式などその種の生活史特性にもとづくものと、(2) 競争、捕食、寄生という種間関係にもとづくもの、および(3) その種にとっての物理的な生息環境の好適性などが考えられる。ここでみられた群集構造がこれらの要因のうちどれにもとづいて決定されているかは、各種の生活史特性、産卵場所での相互作用などを1つ1つ調査し、個体群動態の観点から検討すべきである。しかし、群集生態学においてこのような手法を用いることは必要とは認められながらも(Strong, 1984)、著しい労力と年月が必要でありほとんど行なわれてこなかった。しかし、今後は、とくにこのような生物の生活史特性をおさえ、個体群動態の観点からのアプローチを抜きにしては、生物群集内で生じている相互作用およびさまざまな機構を把握することはできないであろう。

糞虫類の生息空間については、他の地域においても、ここでみられたような種特異的な生息場所が存在することが知られている(Holter, 1982)。また、成虫出現期の季節的な分割も多くの研究で報告されている(White, 1960; 水田, 1975; Hanski and Koskela, 1977; Hanski, 1980b; Holter, 1982)。Holter (1982) は、このような成虫出現期の季節的な分割が競争種間の共進化の結果生じたという仮説(Pianka, 1981)を検討するため、糞虫類の資源要求量(呼吸量を同化量の尺度とし、その季節変化を測定)の季節変化を調べた。その結果、その値は季節を通じて一定とならず、5月と8月に著しいピークを持つ2山型になっていたことから、資源要求量が競争により均一化されている可能性はなく、それゆえ、競争による成虫出現期の分割が生じた可能性

は少ないと結論づけた。しかしながら、すでに長い進化の歴史を通じて形成されたこれらの形質は、実験によっては容易に検証できるものではない。この点が、競争による形質置換の可能性を検討するさいのデータ解釈のあいまいさとして“競争の亡霊 (ghost of competition)” (Connell, 1980) ともいわれるところである。

ここでみられた群集構造の決定機構については、第4章で高密度種のカドマルエンマコガネと低密度種のツノコガネを取り上げ、個体群動態の観点から2種の密度レベル決定機構について検討する。

次に、餌利用様式（糞の経時変化にともなう糞内滞在個体数）についてみると、ツノコガネ以外のほとんどの種が新鮮な時期の糞に飛来し、短期間滞在して移出していることが示唆された。またその季節的な変化をみると、6、7、8月よりも9、10月の方が滞在時間が長くなる傾向が示唆された。

このように、糞内での滞在に関与する要因としては、(1) 資源の選好性、(2) 糞内での同種・他種個体数の増加にともなう相互作用の増加、(3) (2)と関連し糞分解速度の速さにともなう資源の悪化、(4) 外部環境—とくに気温の低下—などが考えられる。

おそらく、資源としての糞は、時間の経過とともに、その価値の低下が生ずるであろうから、Hanski (1980f) が指摘するように、早く飛来し早く去るという形質は、糞という資源を利用する糞虫類にとって、資源への唯一の適応的な形質であるかもしれない。

しかし、このような形質をもつ複数種が、その個体数の増加にともない、資源をめぐって競争する状況が生じたら、競争に対して弱い種は資源としての価値の低い古い糞を使うようになる可能性もあり、資源利用様式の分化が生じることもあると考えられる。Holter (1982) は、デンマークでそのような観点から糞の経時変化にともなう糞利用様式の種間差を検討し、利用様式の分化がわずかであったことから、進化の結果成虫出現期の類似した種が資源を食い分けている可能性は少ないと結論づけた。しかし、この結果は地域によって異なり、フィンランドで調査を行なった Hanski and Koskela (1977) は、糞虫類には糞の経時変化の初期を利用する specialist と後期をも利用する generalist の2つのタイプが存在していることを報告している。

調査地域での糞虫類の多くの種は新鮮な糞を利用していたが、これは餌としての価値が時間の減少関数として表され、新鮮な糞の価値が最も高いことによると考えてお

きたい。なお、ツノコガネはその成虫出現期を通じて、常に古い糞をも利用していたが、なぜこの種だけがこのような糞利用様式を持っているのかについては、第4章で扱いたい。

また、9、10月に糞内滞在時間が長くなるのは、資源の悪化は時間の関数であるとともに、糞内の個体数の関数でもあると考えられ、6、7、8月に比べて9、10月の糞内個体数は少なく、資源の分解、消失が遅いためかもしれない。また、9、10月は気温が低く、糞の分解も遅れる一方、糞虫類の活動性も低下する。これが秋には、糞内に長く滞在する要因だと考えられる。

生息地についてみると多くの種が草地に生息しており、種数、個体数ともに林縁、林地に比較して草地の方がずっと多かった。このような傾向は他の調査地においても報告されている（笹山, 1979）。このように、草地で多くの種および個体が生息している理由として、放牧牛は主に草地で生活しており、それにともない他の生息地に比較して、草地に糞虫類の資源である糞量が多いことが考えられる。また、各生息場所の気温、湿度についてみると、草地は林縁、林内に比較して高温で乾燥しており、このような条件がここでみられた糞虫類にとり好適な生息環境であったことによるのかもしれない。

各ニッチを総合した総合ニッチの重複度の平均は19%と低いことが示唆された。しかし、このことから調査地域での糞虫類群集が成虫出現期、糞利用様式、生息場所を相互にすみわけて資源利用様式の重複を回避し、種間競争を軽減していると結論づけるわけにはいかない。これらのニッチ軸について考えるなら、比較的多くの種は草地で新鮮な状態の糞を利用しており、それらの種の繁殖期は6月から8月に重なっており、糞球およびソーセージ状に糞をつめて産卵する種では産卵場所をめぐり、そうでない小型のマグソコガネ類では幼虫期の餌をめぐり競争はかなり激しいものであると考えられる。生物群集はあまりに複雑なので、その解析にはいろいろな指数が提案されているが、このような指数を用いる場合には、出てきた数値に必ずしも本質的な部分が反映されているとは限らず、とくに結果の解釈には慎重をきわめなければならない。

最後に、資源利用様式の多様性と種ごとの個体数との関係について触れたい。生態学における重要課題の1つは、個体群サイズの問題、すなわち個体群密度レベルが何によって決定されているかということである。それを検討する1つの方向として、発

生量 (abundance) とその種が利用している資源の数および量との関係が取上げられている (Andrewartha and Birch, 1954; Hutchinson, 1957)。Levins (1968) は資源のニッチ巾と発生量 (abundance) との間に正の相関があることを指摘した。その後、食糞性コガネムシ類 (Hanski and Koskela, 1978)、訪花性ハムシ類 (木元・小西, 1987) で、総合ニッチ巾と個体数との間に正の相関があり、利用可能な資源が多い種ほど個体数が多いことが示された。

しかし、今回の結果からは、総合ニッチ巾と個体数との間には正の相関は示されなかった。このようなニッチ巾と個体数との相関を取る方法は、複雑な生物群集から何らかの一般的傾向を見い出そうとする努力としては評価されても、出てきた結果は必ずしも生物的な実態を反映しておらず、あまり意味をなすとは思えない。すなわち、ある種が資源の種類を多く利用できることが、必ずしもその種の増殖率および競争能力の増加という、発生量 (abundance) の増加に関与する要因に影響を与えてはいないからである。確かに、1 種の資源しか利用できない種よりも、多くの資源を利用する種の方が、危険の分散 (den Boer, 1968) という点からは絶滅の確率は低いであろう。しかし、複数の資源を利用するという形質が次のような状況から獲得されたとしたら、必ずしもニッチ巾と発生量 (abundance) に正の相関がある必要はないであろう。

すでに指摘したように、糞のような一時的な資源は、新鮮な時に利用価値が高く (たとえば、ツノコガネでは新鮮な糞の方が、カドマルエンマコガネが利用した糞より糞塊当たり産卵数が多いこと、およびカドマルエンマコガネとツノコガネでは、新鮮な糞の方が、設置後3日目の糞よりも糞内滞在時間が長いことなど; 第4章第3節参照)、それゆえ、多くの糞虫類は新鮮な状態の糞に飛来していた。そこで、もし資源をめぐる競争が生じたら、弱い種は、価値の低い資源をも利用するように、形質が変化する可能性もあり、その場合ニッチ巾も広がるであろうが、価値の低い資源を利用することにより、その種が増殖率を増加させることは少ないと思われる。今回、ニッチ巾が広く、個体数の少ない種であったツノコガネは、まさにそのような例にあてはまるかもしれない (第4章参照)。

ツノコガネ以外に、ニッチ巾が広く、個体数が少ない種として、クロマルエンマコガネとフトカドエンマコガネがいた。この2種は、生息場所ニッチが他種と比べて広く、草地、林縁、林内のいずれをも利用していた。資源量の多さという点では、草地

が最も良い生息地でありながら、他の生息地も利用可能であるのは、草地での資源をめぐる他種との競争の結果、獲得した形質であるかもしれない。種間競争によりニッチがシフトした例として、アズキゾウムシに寄生する2種の寄生蜂が報告されている (Shimada and Fujii, 1985)。

今後、このような資源利用様式の種間差が、どういう要因によってもたらされたかを検討するためには、物理的環境が類似し、優位な競争種がいる場所といない場所で、各種の形質を調べることが必要であろう。

次章では、ここでみられた群集構造について、多様性および安定性の観点から検討する。

第2節 群集構造の多様性と安定性

(1) はじめに

生物群集の多様性と安定性との関係は、古くから関心をもたれてきたが、この2つの間には、一貫した関係を見出し難いという認識が一般化している (Goodman, 1975; 小林, 1980)。小林 (1980) は多様性と安定性の因果関係を検討し、多様性と安定性は共に時間の経過とともに増加していき、このような2つの間には因果関係がなくとも見かけの相関があることを指摘し、それゆえ群集の多様性と安定性の関係を問うこと自体に疑問を呈し、むしろ群集の安定機構と不安定機構とを具体的に追及する必要性を強調した。この章では、5年間の野外データをもとに群集構造の多様性と安定性について検討し、糞虫類群集の安定機構について考察する。

(2) 群集構造の安定性

安定性という用語は色々な意味を含み、きわめてあいまいな言葉である。小林 (1980) は安定性に含まれる意味を検討し、安定性は恒常性 (constancy)、予測可能性 (predictability)、復元性 (resilience)、永続性 (perpetuity) の4基準のひとつまたは2つ以上により測定されることを指摘した。また、個体群の動態は、安定性という一般的でない概念より、個体群の永続性として捉えられるべきだと指摘する人々もいる (Connell and Sousa, 1983)。群集構造の安定性を表す方法として、群集内の各種個体群の永続性に注目するなら、種ごとの個体数の順位の年次変動を1つの指標とすることができるだろう。

そこで、ここでは安定性の1つの尺度として5年間の糞虫類の種ごとの順位を取り、各年の順位間の相関係数と、糞塊当たり個体数の最大値と最小値の比を用いることにする。

(i) 方法

ここでは、1982年から1986年まで5年間の野外調査の結果にもとづき、各年の各種の成虫出現期における糞塊当たり平均個体数を計算し、それらを用いて5年間の全ての年の種ごとの個体数の順位の組合わせを取り、その順位関係を Kendall の順位相関係数を用いて表した。

(ii) 結果

第3-11表に、1982年から1986年までの5年間に採集された糞虫類の糞塊当たり平均個体数とその順位、および最大値と最小値の比を示した。過去5年間を通じて、高密度種はカドマルエンマコガネ、オオマグソコガネ、フチケマグソコガネ、マグソコガネであり、これらの順位は年ごとに入れ替わっている場合もあったが、これら以外の種よりは著しく高密度であった。表をみるとさらに、この高密度の4種の糞塊当たり平均個体数の年次変動幅（最大値／最小値）が著しく狭い（1.36～2.82）ことがわかるが、それ以外の低密度種では、コスジマグソコガネを除いてかなり変動巾が広がった（3.91～7.16）。

第3-12図に、1985年と1986年の種ごとの個体数の順位関係を、Kendall の順位相関係数とともに示した。このような方法で5年間の全ての年における種ごとの個体数の順位の組合わせを取り、順位相関係数を求め、順位を比較した年の間隔年数ごとにまとめて第3-13図に示した。この結果、5年間の組合わせ数、10回のうち、いずれの年の組合わせの場合においても、それらの順位相関は有意（ $p < 0.01$ ）であり、5年間を通じて種ごとの個体数の順位は安定しているとみなせた。

(3) 群集構造の多様性

多様性は群集での種数とその構成種の個体数によって表すことができ、群集を特徴づける一つの属性である（武田, 1986）。

ここでは、糞虫類群集の多様性と種数の年次変動を検討する。

(i) 方法

ここでは、1982年から1986年まで5年間の野外調査の結果にもとづき、各年の各種出現期における糞塊当たり平均個体数を計算し、それを用い多様度を計算した。

(ii) 結果

群集の構造的特性の指標である種多様度（species diversity）を構成する2つの要素は、① 種類の豊富さ（richness）を示す要素と、② 均等性（equitability）、すなわちそれぞれの種が群集内において、どのような割合で個体数を分け合っているのかを示す要素に分けることができる（木元, 1976）。そこで、種の豊富さの指数とし

第3-11表 5年間の糞塊当り平均個体数とその順位および最大値と最小値の比（平均値±標準誤差）

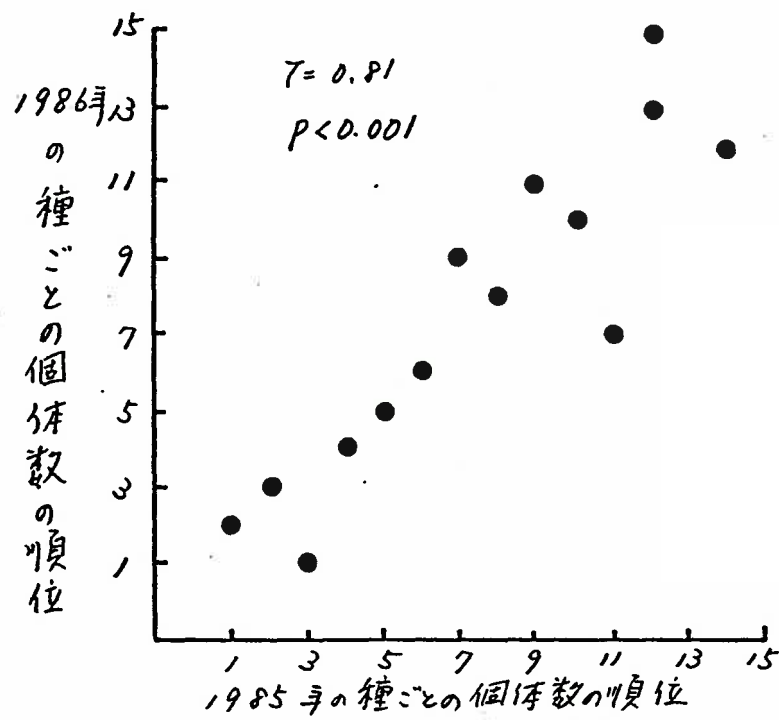
種名	^{down} 1982	1983	1984	^{down} 1985	1986	最大値/最小値
カトマルインマコガネ	53.2±5.7 (2)	52.2±10.0 (1)	51.2±4.8 (2)	47.4±2.8 (3)	69.9±3.8 (1)	1.36
ツノコガネ	2.2±0.3 (7)	2.7±0.5 (10)	12.8±2.7 (5)	5.2±0.8 (7)	2.2±0.4 (9)	5.80
オオマクソコガネ	20.0±3.4 (4)	41.2±10.5 (2)	25.7±5.6 (4)	48.2±9.1 (2)	21.8±3.0 (3)	2.41
フトカトインマコガネ	1.2±0.2 (9)	3.6±0.6 (9)	1.1±0.2 ^a (10)	1.0±0.2 (9)	0.8±0.2 (11)	4.50
クロマルインマコガネ	0.8±0.1 (12)	4.3±0.5 (7)	1.1±0.2 ^a (11)	0.6±0.1 (10)	1.0±0.2 (10)	7.16
オオフタホシマクソコガネ	1.1±0.4 (10)	4.3±0.8 (7)	2.4±0.4 (8)	3.3±0.6 (8)	2.3±0.3 (8)	3.91
ヒンチコガネ	0.2±0.2 (13)	0.3±0.1 (12)	— ^b (14)	— (14)	0.2±0.1 (14)	(1.50) ^c
ツヤインマコガネ	0.2±0.1 (13)	— (13)	— (14)	0.1±0.1 (12)	0.1±0.1 (15)	(2.00)
コフマルインマコガネ	0.2±0.1 (13)	0.4±0.1 (11)	0.2±0.1 (13)	0.1±0.1 (12)	0.3±0.1 (13)	4.00
マクソコガネ	23.3±9.5 (3)	22.1±4.7 (5)	26.7±5.5 (3)	36.2±6.0 (4)	20.5±4.2 (4)	1.76
コマクソコガネ	0.9±0.2 (11)	32.1±7.7 (3)	9.0±4.1 (6)	9.8±2.2 (5)	5.2±1.0 (5)	6.17
フチマクソコガネ	73.8±11.6 (1)	26.1±4.6 (4)	72.3±6.7 (1)	59.8±8.1 (1)	63.4±5.7 (2)	2.82
コスジマクソコガネ	2.8±0.6 (6)	5.8±1.1 (6)	4.3±0.5 (7)	6.0±1.3 (6)	3.0±0.4 (6)	2.14
ウスイロマクソコガネ	1.8±0.3 (8)	— (13)	1.1±0.5 ^a (12)	— (14)	0.4±0.2 (12)	(4.50)
ヒマクソコガネ	4.6±0.6 (5)	— (13)	1.2±0.5 (9)	0.7±0.3 (11)	2.5±0.5 (7)	(6.57)

^a：小数点以下第2位で比較。

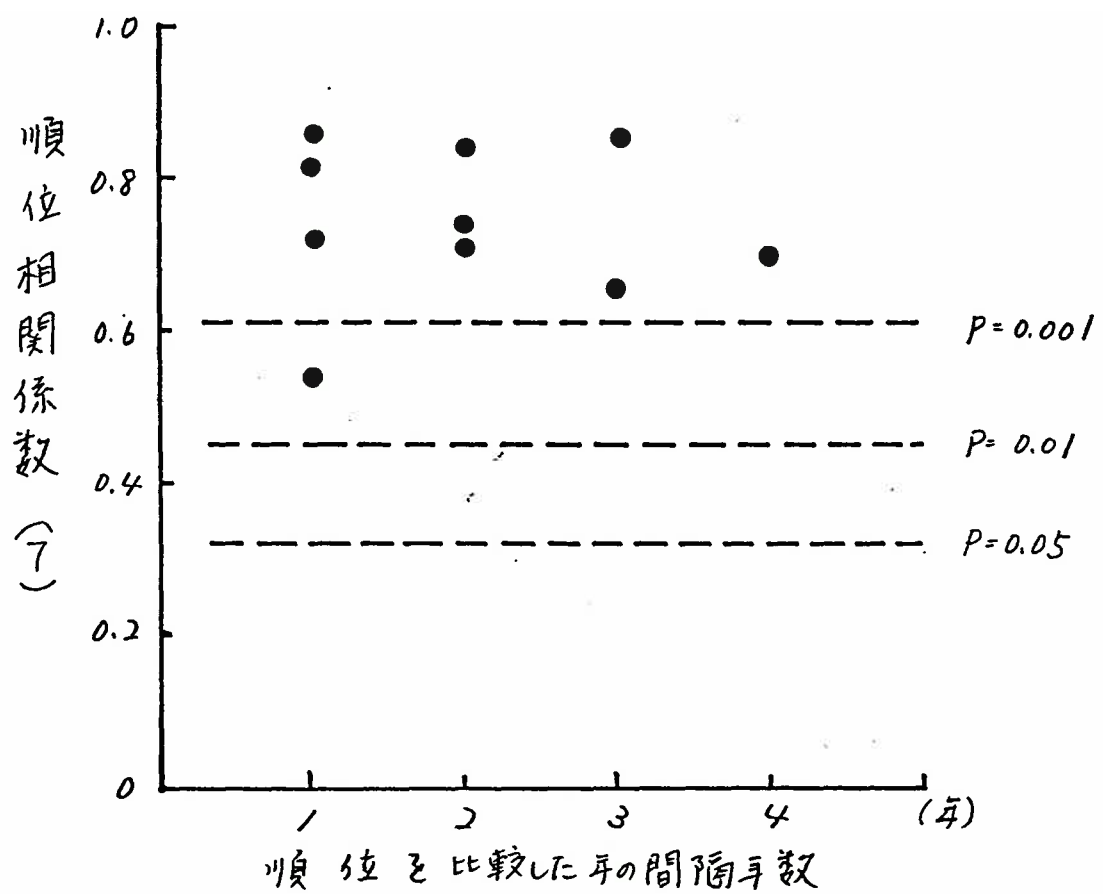
^b：採集されなかったことを示す。

^c：最大値と最小値の比のカッコで示した数字は、採集されなかった年を除いた場合の比を示す。

() 内の数字は順位を示す。



第3-12図 1985年と1986年の種ごとの個体数の順位の関係。



第3-13図 2組の調査年における Kendall の順位相関係数。

て種数を、均等性の指数として次に示す Pielou (1966) の均等度 (equitability) (J) を用いた。

$$J = H / \log_2 S$$

S : 種数

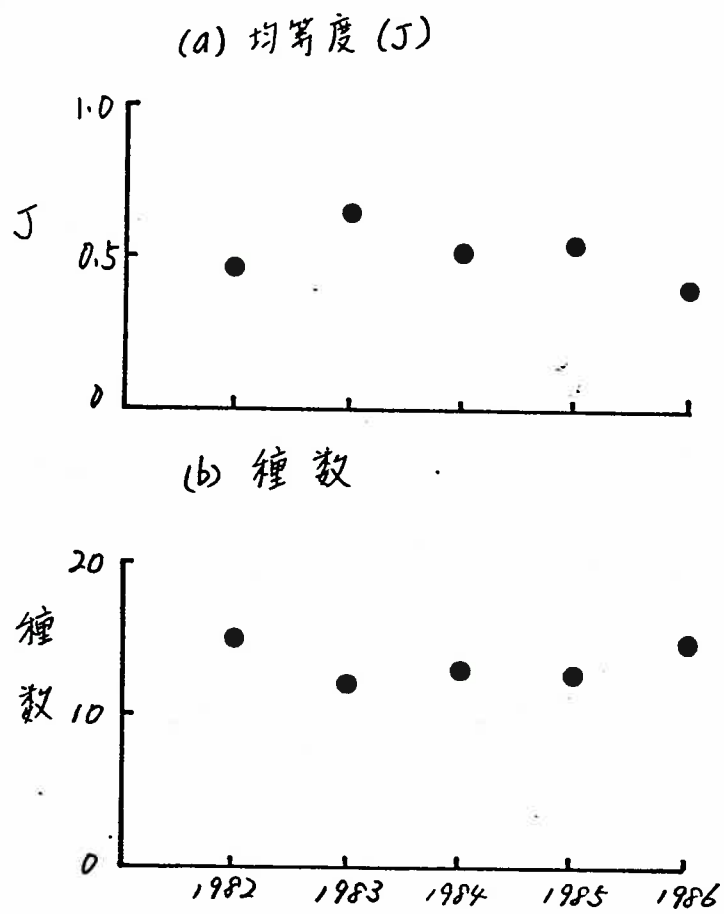
H : 種多様度 (33ページ参照, ここでは底を 2 として計算)

均等度 (J) は、0 から 1 のあいだにあり、群集内での種ごとの個体数がすべて等しいとき 1 となる。

第 3 - 14 図に 5 年間の均等度および種数の変化を示した。種数は 1982 年と 1986 年は 15 種であったが、1983 年から 1985 年まではそれぞれ 12、13、13 種と 1982 年、1986 年よりも減少した。また、均等度は 0.5 を中心にわずかに変動していたが、その年次変動は少なかった。この均等度はもちろんどのような対象 (草原昆虫群集、枯木の甲虫群集など) をとりあげるかによって同じ値でもその意義が異なる。ここでは今後日本の北部と南部、古い牧野と新開牧野などの比較を行なうための基礎資料として計算しておいた。

(4) 考察

調査地域の糞虫類群集において、種ごとの糞塊当たり個体数の順位は過去 5 年間きわめて安定しており、とくに高密度種のカドマルエンマコガネ、オオマグソコガネ、フチケマグソコガネ、マグソコガネの糞塊当たり平均個体数の年次変動幅は著しく狭いことがわかった。これらの結果から、調査地域での糞虫類群集の構造はかなり安定なものともみなすことができるだろう。群集構造の安定性については、長い議論のなかで (Goodman, 1975 ; 小林, 1980)、多様性と安定性の間に因果関係は認められないが両者は並行して増加する傾向を持つことが平均的見解として示されてきている (小林, 1980)。しかし、群集の安定性にとって本質的に重要なものは、多様性ではなく、その多様性を生じさせている生物群集内における生物のふるまいなのである。もともと群集内でくりひろげられる種間関係の定量化なしに、このような表面的であり実態のない多様性と安定性との相関をとっても意味がない。それゆえ、ここではこの関係を議論するのは止め、小林 (1980) が指摘するように、群集の安定および不安定をも



第3-14図 均等度および種数の年次変化。

たらず機構について検討したい。なぜなら、これが生物群集における法則性を見出し得る唯一の建設的な方法であると思われるからである。そこで、以下に、ここでみられた糞虫類群集構造の安定機構について考察を行う。

群集を各種個体群の集団とみなし、その安定性を考えるなら各種個体群内で生じている安定および不安定機構について検討しなければならない。その場合、まず必要になるのが資源の変動様式の把握とその定量化である。なぜならば、大串(1987)も指摘するように“資源の変化に対する個体群の反応は、変動の大きさや予測性によって表される資源の変動様式と、そのような動的資源をより効率よく利用するために種が獲得してきた生活様式に大きく依存している”からである。本調査地での糞虫類の資源の年次変動はきわめて少なく、安定した資源であるとみなすことができる(第4章第4節参照)。そして、資源の状態および質という観点からみると、糞は、一時的かつパッチ状に分布した資源で、時間とともにその価値は減少していくとみなすことができる。

このように、資源の年次変動の少ない環境で生息する生物は、その環境に移入してからの経過年数とともに個体数は増加し、個体群密度レベルは平衡密度レベルに達することが予測される。そのような複数種の個体群の集合体としての群集は、いわゆる平衡群集とみなされ、そこでは種数・個体数決定要因として種間競争が重要な役割を果たすと考えられる(武田,1986)。

そこで、糞虫類の特異な生活様式についてみながら上記の点について考察したい。すでに述べたように、大型の糞虫類のうち、オオマグソコガネは、地中にソーセージ状に糞をつめこんで産卵し、それ以外の大型種は地中に糞球を作って産卵する。これにともない大型種では卵から成虫までの生存率がきわめて高い(細木ら,1980c; 第4章第1節参照)。また、糞塊当たりの成虫数の増加にともない、糞塊当たり産卵数が減少することも知られている(Holter,1979; Ridsdill Smith et al.,1982)。それゆえ、大型かつ高密度種では成虫までの生存率が高く産卵場所での同種密度効果により密度レベルが決定され、その結果、密度が安定している可能性がある。一方、低密度の大型種は、高密度種の密度効果すなわち種間競争の影響を受けて糞塊当たり産卵数が減少し、これにより低密度になっているのかもしれない。この点については、第4章で産卵様式、産卵時期、成虫の大きさの類似している2種間の関係に注目して、さらに詳しく検討したい。

一方、糞内に産卵する小型種においても、大型種と同様に、高密度だった2種の個体群密度の年次変動は少なかった。ところが、糞球およびソーセージ状の糞に産卵する大型種と異なり、糞内で産卵する小型種の幼虫は、同種および他種の糞虫類および複数種のハエの幼虫と餌をめぐる激しい種内・種間競争が生じていると思われる。また、糞内にはエンマムシ、ガムシ、ハネカクシなどの肉食者も生息しており、それらの生物が糞虫類の卵や幼虫を食べたりあるいは行動中に物理的損傷を与え、これが死亡要因になることも考えられる。また、マグソコガネ類では給餌量の多い種と少ない種および全く給餌を行なわない種がいるが、給餌量の少ない種が多い種に比べて著しく多産だというデータもあり (Yasuda, 1987)、全く給餌を行なわない小型のマグソコガネ類はかなり多産であると思われる。一般に、多産戦略者は少産保護戦略者に比べて、個体群密度レベルの変動は大きいことが予測される (伊藤, 1959 ; Pianka, 1970)。しかし、その予測に反し、マグソコガネとフチケマグソコガネでは個体群密度レベルの年次変動は少なかった。これらの高密度の小型種では幼虫間での餌をめぐるせりあいの競争 (Contest type competition, Nicholson, 1954) が個体群過程において重要な役割を果たしていて、それにより糞塊当たり羽化成虫数が規定されていることが考えられる。これに対し、個体群密度レベルの低い小型種は、高密度種との競争に弱く、その結果、密度レベルが低く抑えられているのではないだろうか。小林 (1986) は、群集レベルの安定要因を検討し、群集安定性は個々の構成種個体群の安定性により説明できる場合が多いことを指摘したが、ここで調べた糞虫類群集の安定機構は、基本的には、(1) 高密度種の同種密度効果による種内競争がそれらの密度レベルを決め、かつ密度レベルの変動を少なくし、(2) 一方、低密度種は高密度種との種間競争によって、低密度レベルに抑えられていると考えられる。この点を生活形が似ていながら密度レベルの異なる2種について調べたのが次章である。

第4章 カドマルエンマコガネとツノコガネの個体群密度レベルの決定機構

この章では、調査期間を通じて高密度であった種と低密度であった種の密度レベルの決定機構について、2種の生活史特性、各発育ステージでの密度効果の有無、資源利用様式、資源量と個体群の変動様式を中心に検討していく。対象とした2種は、産卵時期、産卵様式および成虫の大きさが類似していながらその密度レベルが非常に異なるカドマルエンマコガネとツノコガネである。

第1節 生活史特性

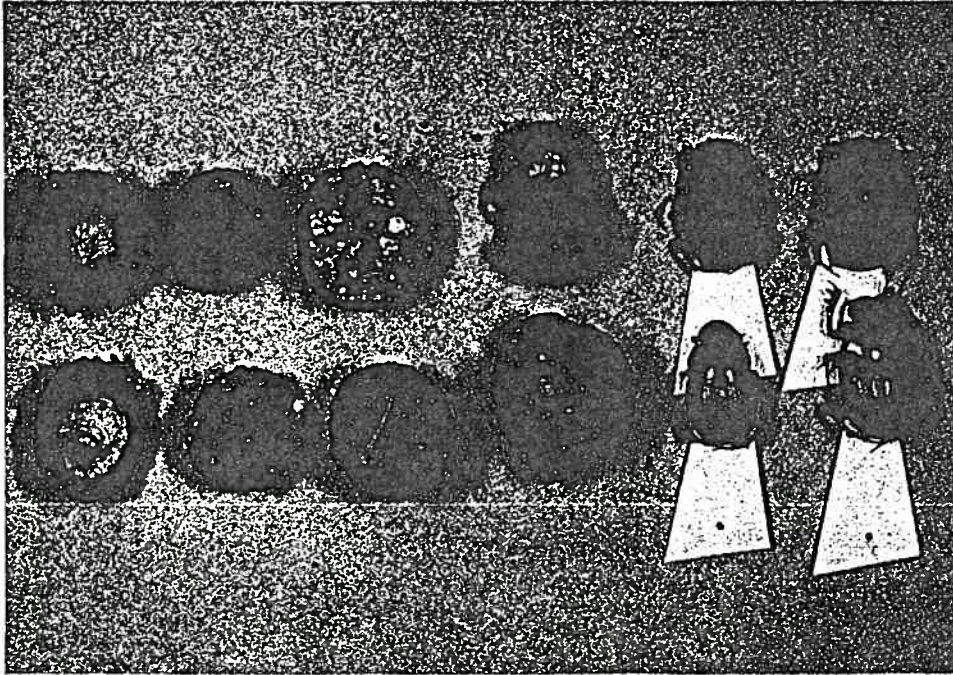
(1) はじめに

生物の生活史特性（卵サイズ、生涯産卵数、繁殖時期、繁殖様式、生存期間など）は、その生物が、生息している環境を通じて形成されてきたものである（Southwood et al., 1974 ; Price, 1984）。ここでは、糞という一時的かつパッチ状に分布している資源を利用しているカドマルエンマコガネとツノコガネの生活史特性について記載し、それらが生活している環境とのかかわりあいから、その特性の適応的意義について論じる。そして、産卵からその後の成虫までの発育過程のどのステージで密度効果が作用しているかを検討する。

(2) 生活史と成虫個体数の季節消長

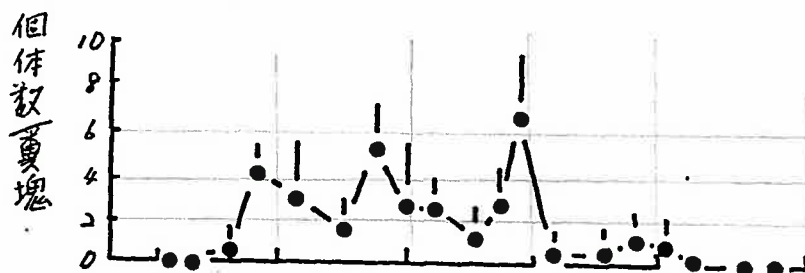
第4-1図に、カドマルエンマコガネおよびツノコガネの糞球、3齢幼虫および成虫を示した。

第4-2図に、カドマルエンマコガネとツノコガネの生活史と1982年の調査による成虫個体数の季節消長を示した。カドマルエンマコガネは越冬成虫が5月中旬から8月下旬まで出現し、繁殖期間は7月中旬から8月下旬である。新成虫は8月中旬から出現するが、秋の気温の低下にともないその個体数は減少し、11月中旬以降にはみられなくなる。一方、ツノコガネは3齢幼虫で越冬し、6月中旬に成虫になり10月上旬まで出現し、8月から10月に産卵を行なう。このように、この2種は繁殖期間が互いに重複しているが、図からわかるように糞塊当たりの個体数は、カドマルエンマコガネの方がはるかに多い。成虫の体長は、両種とも10mm前後でほぼ等しい。この2種は糞直下の地中（深さ5cm）に糞球を作り、その中に産卵する（第4-1図参照）。100個以上の糞球の調査の結果、2種とも糞球1つに1卵しか産卵しなかった。したがっ

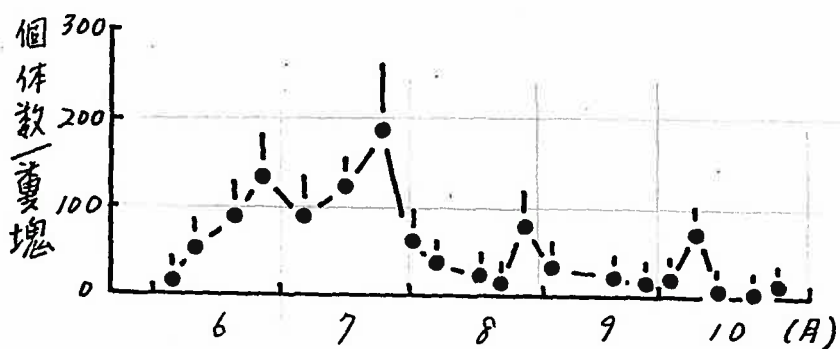
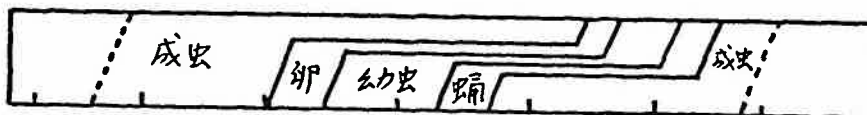


第4-1図 ツノコガネ（上）およびカドマルエンマコガネ（下）の黄球，
3 齡幼虫および成虫。

(a) ツノコガネ



(b) カドマルエンマコガネ



第4-2図 カドマルエンマコガネおよびツノコガネの生活史と1982年の成虫個体数の季節消長(平均値と標準偏差で示す. $n=5$) .

て、産卵数と糞球数は等しいとみなすことができる。

(3) 給餌量、産卵数、産卵曲線および生存曲線

(i) 実験方法

野外で、カドマルエンマコガネの成虫を1983年6月1日、ツノコガネの成虫を6月26日に採集し、雌雄1対を第4-3図に示す容器に入れ、室内で飼育した。この時期は、この2種の成虫出現開始期にあたる。この2種は年一化であり、2年にわたって産卵することはない(第4-4図参照)。上記の日に採集した雌の腹部を解剖した結果蔵卵がみられなかったことから、両種ともこの時期に出現してから後に卵巣が発達して産卵するもので、この実験を通じて得られた産卵数を、2種の生涯産卵数とみなすことができる。実験は6日ごとに卵および糞球の数を記録し、古い糞と新しい糞を入れ替え雌が死亡するまで行なった。実験途中で雄が死亡した場合には、新しい雄を付け加え実験を続行した。実験期間の室内温度は10℃から27℃であった。体長および卵の大きさの測定は接眼マイクロメータを備えた実体顕微鏡を用い、生体重および糞球重は直示天秤(HI-20A, 長計量器)を用いて測った。

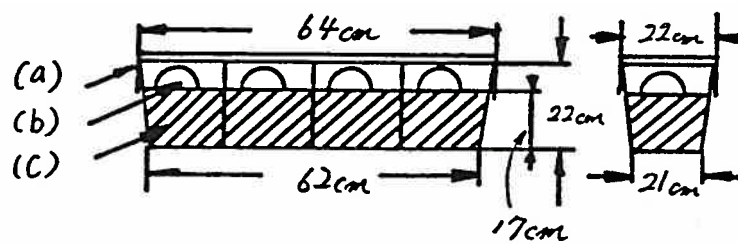
(ii) 結果

a. 体長、生体重、給餌量、卵体積、産卵数および純繁殖率

第4-1表に、2種の体長、生体重、給餌量、卵体積、産卵数および純繁殖率を示した。ツノコガネとカドマルエンマコガネでは体長には有意な差はないが($p>0.05$)、ツノコガネの方が生体重はやや重く、幼虫1匹への給餌量がやや多く、大きい卵を数多く産んでいることが示された($p<0.01$)。したがって、純繁殖率もツノコガネの方が2.3倍高かった。

b. 生存曲線と産卵曲線

第4-4図に、飼育容器内における2種の生存曲線と産卵曲線を示した。カドマルエンマコガネは7月11日より産卵を開始し、産卵数は30日後にピークになり(0.33卵/日/雌)、9月16日に終了した。一方、ツノコガネでは7月31日より産卵を開始し、産卵数は40日後にピークとなり(0.44卵/日/雌)、10月16日に終了した。産卵期間は、カドマルエンマコガネで67日、ツノコガネで76日であった。2種の雌はともに産卵のピークまで死亡はなく、そのピークを過ぎると急に死亡個体数が増加していた。



第4-3図 飼育実験に用いた容器。

(a) ナイロンの布, (b) 200gの糞塊, (c) 5000cm³の土。

第4-1表 カドマルエンマコガネおよびツノコガネの体長，生体重，
給餌量，卵体積，産卵数および純繁殖率（平均値±標準偏差（n））

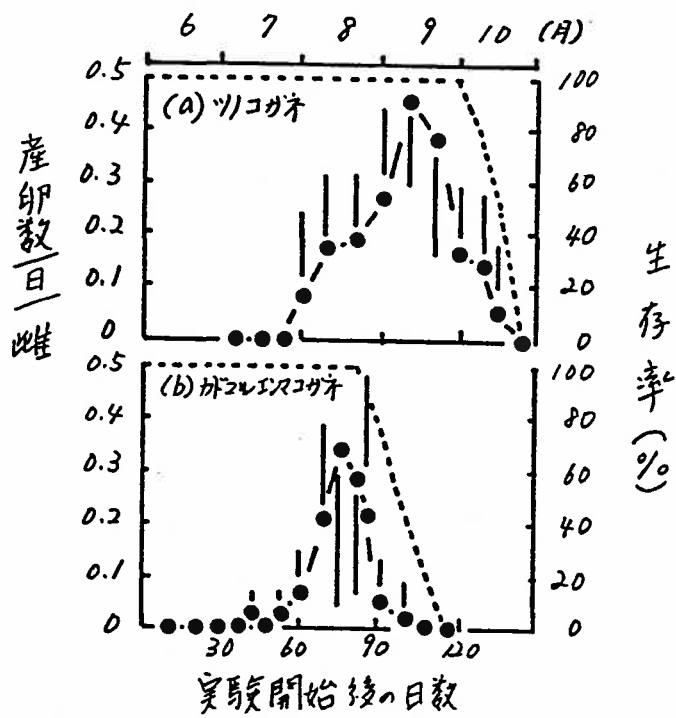
	カドマルエンマコガネ		ツノコガネ	
体長（mm）	10.1±0.9	（20）	10.3±0.7	（20）
生体重（mg）	85.1±21.7	（20）	103.1±19.3*	（20）
給餌量 ^a （g）	3.0±0.4	（12）	3.5±0.5*	（20）
卵体積 ^b （mm ³ ）	19.0±1.5	（5）	27.9±10.7*	（18）
産卵数	7.7±5.0	（26）	19.0±11.9*	（24）
純繁殖率 ^c	38.7		9.02	

^a：給餌量とは，雌が幼虫のために作った糞球1個の生重を示す。

^b：体積（V）は、 $V = 4\pi(R1)^2 \cdot R2 / 3$ （R1；短径、R2；長径）の式を用いて計算した。

^c：純繁殖率は $R_0 \simeq \Sigma l_{\times m_{\times}}$ より求めた。

*：p<0.01；Mann-Whitney のU-検定で，種間に有意差のあることを示す。



第4-4図 雌の生存曲線(破線)と産卵曲線(実線).
(産卵曲線は平均値と標準偏差で示す).

(4) 生命表および越冬期生存率

(i) 実験方法

生命表作成のための調査方法の概要を、第4-2表に示した。糞球内で死亡した幼虫の齢期を推定するために、産卵容器（第4-5図参照）内で産卵させ、そのまま地中においていた糞球を3日ごとに5個体ずつ取り出し、マイクロメータを取り付けた実体顕微鏡下で頭幅を測定した。この頭幅の測定は、カドマルエンマコガネでは1985年8月1日から8月30日まで、ツノコガネでは1984年8月20日から9月20日まで行なった。

越冬期生存率の調査は、カドマルエンマコガネでは成虫越冬するため、秋に出現した新成虫を実験開始1日前に採集し、実験容器（第4-5図参照）に入れ、野外に設置し、翌春生存していた個体数を調査する方法を用いた。調査は3回行ない、調査期間および個体数は、① 1984年10月27日から1985年5月8日と ② 1985年10月30日から1986年5月26日には雌雄5、10、20、30対を、③ 1986年10月27日から1987年4月29日には雌雄5、10対を調査した。

一方、ツノコガネでは3齢幼虫で越冬しているので、生命表調査の時（1985/86年と1986/87年）にあわせて越冬期死亡個体数の調査も行なった。本種は越冬前に3齢幼虫が糞球内に球状の部屋を作っているため、その部屋の有無で越冬前と後の死亡個体を区別した。

(ii) 結果

a. 頭幅と齢期との関係

第4-6図に、カドマルエンマコガネとツノコガネ幼虫の頭幅の頻度分布を示した。この結果からカドマルエンマコガネでは頭幅が1.70mm以下を1齢とし、2.05から2.25mmを2齢、2.50mm以上を3齢とした。

一方ツノコガネでは頭幅が1.80mm以下を1齢とし、2.20から2.45mmを2齢、3.00mm以上を3齢とした。どちらも3齢を経過後蛹化するものと思われる。

b. 生命表

第4-3表に、カドマルエンマコガネの生命表を示した。この生命表は卵の入った糞球を野外に設置し、成虫が羽化後、その糞球を取り出し調査する方法（第4-2表参照）を用いたため、各発育段階ごとの死亡要因については明らかにできなかったが、

第4-2表 生命表作成のための野外調査の概要

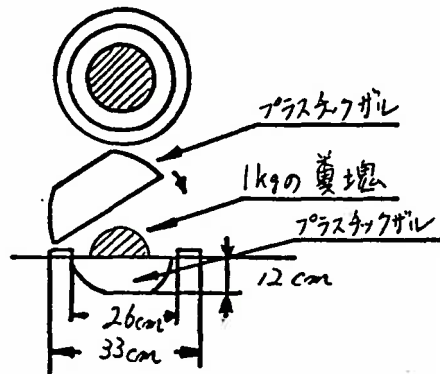
(1) カドマルエンマコガネ

年	調査方法	調査期間	標本数
1985	野外の産卵容器（第4-5図参照）内に雌雄4対を入れて産卵させ、産卵後3日以内の卵の入った糞球を産卵容器から取り出して1つのザルに5個入れ、そのザルの中に土を入れて地中に埋めた（第4-5図参照）。そして、新成虫出現後にザル内の糞球を取り出し、羽化成虫数および死亡個体数とその齢期を調査した。調査方法としては、糞球内に幼虫の死骸が残っておらず、糞球が原形を保っているものは、卵期の死亡個体とみなした。糞球内に幼虫の死骸が残っているものは、幼虫期死亡個体とみなし、頭幅より（第4-6図参照）、齢期を推定した。 また、成虫が羽化した糞球は、糞球内に蛹室ができており、その中に土が詰まっていることから、羽化以前に死亡した個体と容易に区別が可能であった。	1985年8月1日設置 1985年10月30日調査	8
1986	(a). 1ザルに10個の糞球を入れた以外、1985年と同じ方法で調査を行なった。 (b). 1985年の方法のザルの上に糞をのせ（第4-5図参照）、他の昆虫類の移入を可能にして、調査を行なった。1ザルの糞球数は10個である。	1986年7月15日設置 1986年10月15日調査	7 8

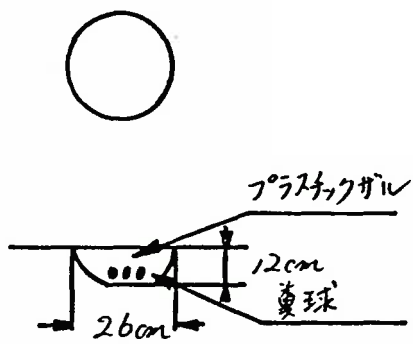
(2) ツノコガネ

年	調査方法	調査期間	標本数
1984	カドマルエンマコガネの1985年の調査と同様の方法で行なった。	1984年9月13日設置 1985年6月1日調査	8
1985	(a). カドマルエンマコガネの1986年(a)の調査と同様の方法で行なった。 (b). カドマルエンマコガネの1986年(b)の調査と同様の方法で行なった。	1985年9月1日設置 1986年7月1日調査	10 11
1986	カドマルエンマコガネの1986年(a)の調査と同様の方法で行なった。	1986年9月10日設置 1987年6月1日調査	5

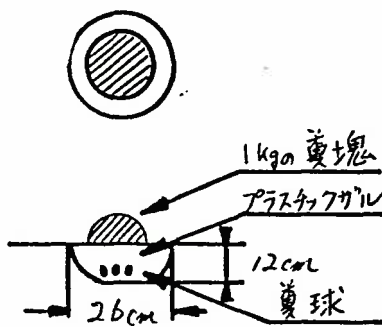
(A)



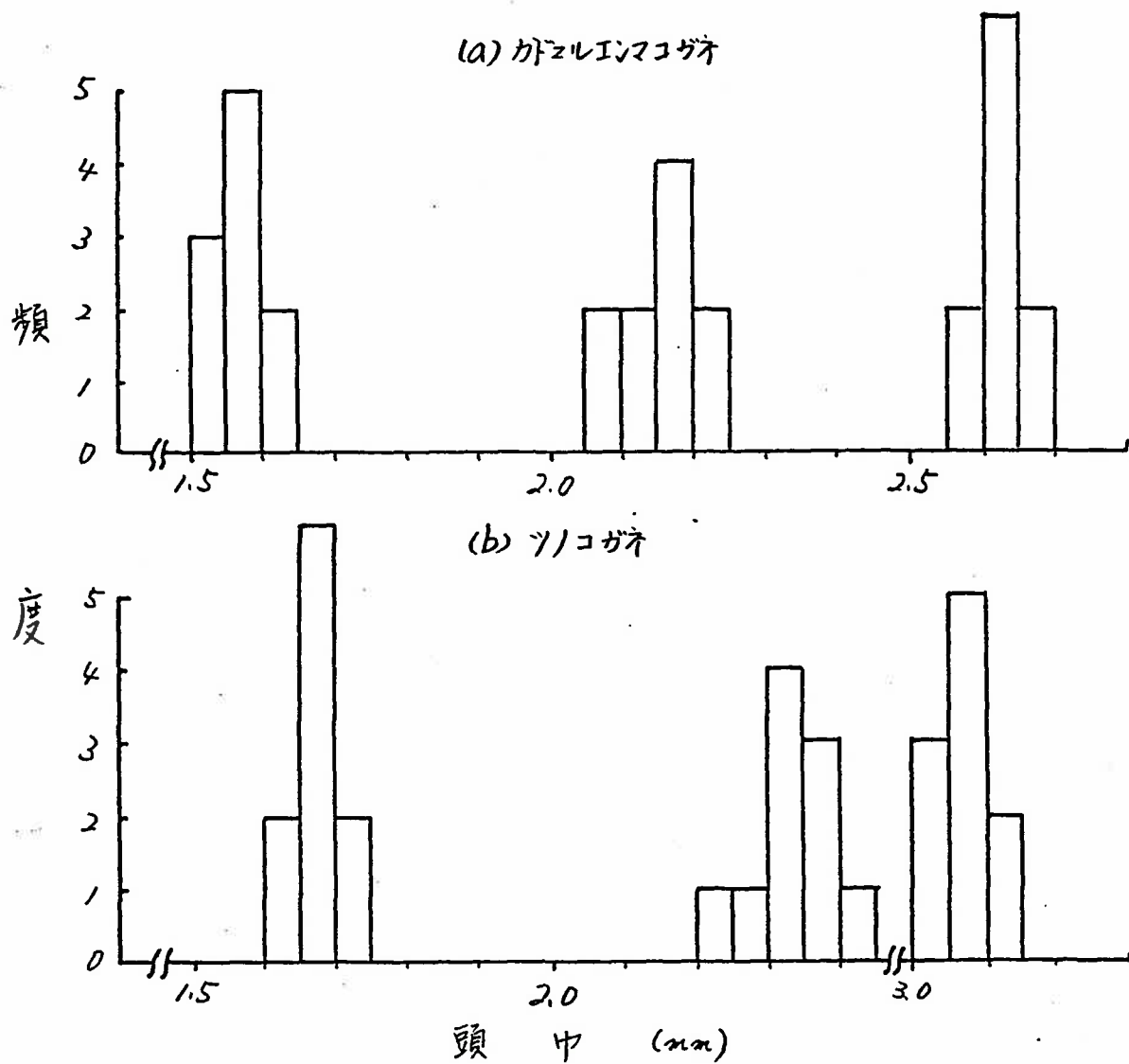
(B)



(C)



第4-5図 カドマルエンマコガネおよびツノコガネの産卵容器(A)と
カドマルエンマコガネの越冬期生存率の調査に用いた容器(A)および、
生命表作成に用いた容器 (B) ; 糞のない区, (C) ; 糞のある区。



第4-6図 カドマルエンマコガネおよびツノコガネの幼虫の頭巾の頻度分布。

第4-3表 カドマルエンマコガネの生命表

(1) 1985年(糞をのせない区)

	l_x	d_x	$100q_x$
卵	40	13	32.5
1 齡	27	3	11.1
2 齡	24	3	12.5
3 齡	21	1	4.7
蛹	20	0	0
成虫	20	20*	50.0*

(2) 1986年(a)**(糞をのせない区)

	l_x	d_x	$100q_x$
卵	70	26	37.1
1 齡	44	2	4.5
2 齡	42	2	4.8
3 齡	40	3	7.5
蛹	37	1	2.7
成虫	36	34	48.6

(3) 1986年(b)**(糞をのせた区)

	l_x	d_x	$100q_x$
卵	80	25	31.3
1 齡	55	4	7.3
2 齡	51	3	5.9
3 齡	48	3	6.3
蛹	45	1	2.2
成虫	44	36	45.0

* : 累積死亡数と成虫までの累積死亡率.

** : 第4-2表参照.

成虫までの生存率が50% (1985)、51% (1986a) と著しく高いことが示された。大部分の死亡は卵期に起き、その後の幼虫、蛹期間の死亡個体数は著しく少なかった。これは、本種は雌が糞球を作ってその中に産卵し、孵化幼虫は糞球内で糞を摂食するので、餌が確保されていること、この糞球が幼虫の安定した生息環境としても役立っていることによると考えられる。また、ツヤケシマグソコガネ (*Aphodius gotoi*) ではダイコクコガネ (*Copris ochus*) やミヤマダイコクコガネ (*C. pecuarius*) の育児球を乗っ取る労働寄生 (Kleptoparasitism) があるが (木内, 1979)、カドマルエンマコガネおよびツノコガネの糞球にそのような労働寄生をする糞虫類は見つからなかった。

次に、生命表調査容器の上に糞を置かず他の昆虫が誘引される可能性が少ない区 (第4-5図参照) と、その上に糞を置き他の昆虫が誘引される可能性の高い区との生命表を比較すると、後者でとくに死亡個体数が増加するという傾向はみられなかった。このことから、地中の糞球は、天敵・寄生者に対する幼虫の保護に役立っている可能性がある。

第4-4表に、1984年から1986年の3年間のツノコガネの生命表を示した。成虫までの生存率は25から50%と高く、とくに1、2、3齢前期までと蛹期の死亡個体数が少ないことが示された (1984年は、3齢前期と後期の死亡を区別しなかった)。これはカドマルエンマコガネと同様に、ツノコガネも雌が糞球を作り、その中に産卵することによって思われる。しかし、カドマルエンマコガネと異なり、3齢後期に死亡個体数が多いことが示されたが、これはツノコガネは3齢幼虫で越冬するので、越冬期の死亡にもとづくものである。

生命表調査容器の上に糞を置かず他の昆虫が誘引される可能性が少ない区と、その上に糞を置き他の昆虫が誘引される可能性の高い区との生命表を比較してみると、カドマルエンマコガネと同様にとくに後方で死亡個体数が増加するという傾向はみられなかった。

c. 越冬後の生存個体数

第4-5表に、カドマルエンマコガネの越冬後の生存個体数を示した。1984/85年から1986/87年までの3年間の5対区および10対区の生存率を比較すると、それぞれ68%と64%、25%と12%、51%と47%であり、1985/86年が他の年に比べて著しく低いことが示された。第4-7図に、3年間の12月から2月までの3か月の最低気温の平均値と越冬期生存率との関係を示した。1985/86年の冬の気温が低いことが生存率

第4-4表 ツノコガネの生命表
(1) 1984年(糞をのせない区)

	l_x	d_x	$100q_x$
卵	40	21	52.5
1 齡	19	0	0
2 齡	19	0	0
3 齡	19	9	47.4
蛹	10	0	0
成虫	10	30*	75.0*

(2) 1985年(a)** (糞をのせない区)

	l_x	d_x	$100q_x$
卵	100	22	22.0
1 齡	78	4	5.1
2 齡	74	1	1.4
3 齡前	73	5	6.8
後	68	36	52.9
蛹	32	0	0
成虫	32	68	68.0

(3) 1985年(b)** (糞をのせた区)

	l_x	d_x	$100q_x$
卵	110	37	33.6
1 齡	73	1	1.4
2 齡	72	1	1.4
3 齡前	71	4	5.6
後	67	30	44.8
蛹	37	0	0
成虫	37	73	66.4

(4) 1986年(糞をのせない区)

	l_x	d_x	$100q_x$
卵	50	13	26.0
1 齡	37	4	10.8
2 齡	33	3	9.0
3 齡前	30	0	0
後	30	5	16.7
蛹	25	0	0
成虫	25	25	50.0

* : 累積死亡数と成虫までの累積死亡率.

** : 第4-2表参照.

第4-5表 カドマルエンマコガネ越冬後生存個体数（平均値±標準偏差（n））

(1) 1984/85年

	秋に入れた雌雄のペアの数			
	5	10	20	30
雄	3.4±1.6 (5)	5.5±0.6 (4)	13.0±2.0 (4)	12.0±0.0 (2)
雌	3.4±1.1	7.3±1.3	11.7±3.1	20.5±0.7
生存率*	68.0	63.8	61.7	54.2

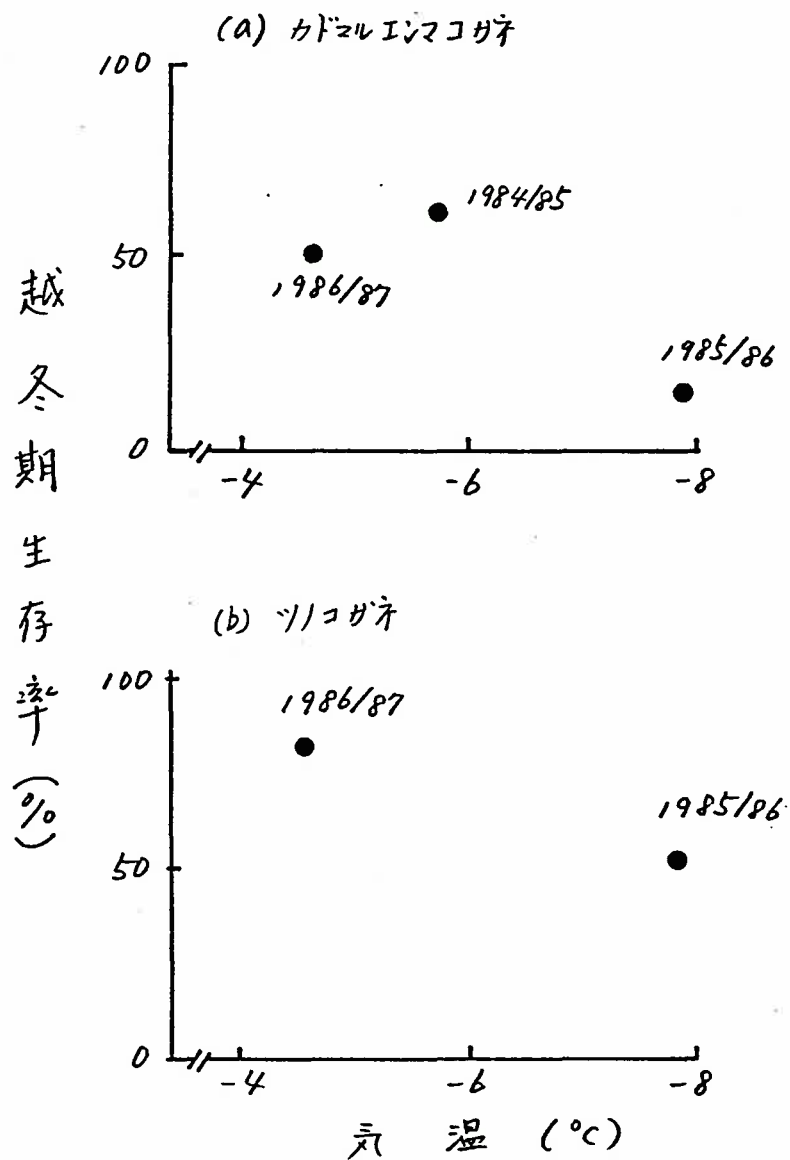
(2) 1985/86年

	秋に入れた雌雄のペアの数			
	5	10	20	30
雄	1.0±0.6 (7)	1.0±0.6 (7)	3.3±1.3 (7)	3.0±1.0 (3)
雌	1.0±1.2	1.2±0.7	2.6±1.4	3.6±1.0
生存率*	25.0	12.0	17.1	7.1

(3) 1986/87年

	秋に入れた雌雄のペアの数	
	5	10
雄	2.5±0.5 (6)	4.7±0.8 (7)
雌	2.6±0.5	4.9±1.3
生存率*	51.0	47.0

*：生存率は、各密度区で付け加えた総個体数
に対する総生存個体数（雌雄を区別せず）で示した。



第4-7図 12, 1, 2月の最低気温の平均値とカドマルエンマコガネおよびツノコガネの越冬期生存率との関係。

が低かった原因のように思われる。1985/86年の調査では、越冬期生存率調査容器の底で全死亡個体数の63% (5対区)、54% (10対区)、55% (20対区)、53% (30対区) が死亡していた。このようなことは、1984/85年および1986/87年の調査ではみられなかった。これは1985/86年の冬は他の年と比べて最低気温が低く (第4-7図参照) カドマルエンマコガネが地温の低下により地中深く侵入する時、この容器によりそれが阻止された可能性を示すものである。それゆえ、必ずしも1985/86年の調査は野外でのカドマルエンマコガネの越冬期生存率を反映しているとは限らないと思われる。

1984/85年のデータを用い、糞塊当たり個体数と越冬期生存率の相関を計算したところ、それらの間に負の相関があったが ($r=-0.97$, $p<0.05$)、1985/86年では負の相関があるとはいえなかった ($r=-0.76$, $p=0.2$)。このように2年間で、糞塊当たり個体数と越冬期生存率との関係に類似した傾向が見られなかったこと、相関があった1984/85年にも糞塊当たり個体数の増加にともなう生存率の減少の程度は大きくないこと、および過去5年間の糞塊当たり平均新成虫数が27.3から75.2で変動が少ないこと (第4-17図参照) を考えあわせると、越冬中の密度効果がカドマルエンマコガネの個体群密度の重要な調節機構になっているとは考えにくい。

第4-6表に、ツノコガネの越冬後生存個体数を示した。越冬期生存率は1985/86年、1986/87年それぞれ52.9%と83.3%であり、冬期に低温であった1985/86年のほうが低かった (ただし、前述したように両種は越冬するステージが異なるので同一には論じられない)。

(5) 考察

この章においては、産卵時期、産卵様式および成虫の大きさの類似しているカドマルエンマコガネとツノコガネに注目し、その生活史特性と幼虫から成虫までの各発育ステージで密度効果が作用している可能性についてみてきた。この2種は幼虫への給餌のための糞球を作り、その中に産卵し孵化した幼虫は、成虫になるまで糞球内で糞を摂食し生息していた。また、1雌当たりの生涯産卵数は著しく少なく、これらの雌は産卵のピークまで死亡せず、それを過ぎると死亡個体数が増加した。このような生活史特性を持つため、この2種の成虫までの生存率は著しく高いことが示された。また、越冬期生存率の2年間の平均は成虫越冬のカドマルエンマコガネで57.5% (1985年は除く)、幼虫越冬のツノコガネで68.1%とかなり高かった。

第4-6表 ツノコガネの越冬後生存個体数

(1) 1985/86年

越冬前個体数	越冬後生存数	生存率
68	36	52.9

(2) 1986/87年

越冬前個体数	越冬後生存数	生存率
30	25	83.3

生物の生活史特性の進化については古くから関心が持たれ、多くの仮説が提案され (Price, 1984 ; 曾田, 1984 参照)、野外で取られたデータをこれらの仮説で説明しようとする試みもなされてきた (たとえば、Tallamy and Denno, 1981 ; Atkinson, 1979 ; Monk, 1985)。

Price (1984) は、このような仮説の中で生物の多様な生活史特性を統一的に説明づける仮説として、クラッチサイズ仮説 (Clutch size debate) と $r-K$ 選択仮説 ($r-K$ selection debate) を取上げている。

クラッチサイズ仮説は、Lack (1954) が鳥について考えた仮説を、伊藤 (1959) が全ての生物について説明づけられるように拡張したもので、多産戦略と少産保護戦略の分岐が、仔にとっての餌の得やすさによって決まり餌の得にくい環境で少産保護戦略が進化するとするものである。

一方、 $r-K$ 選択仮説は、MacArthur and Wilson (1967) が提案した仮説で、個体数が環境収容力よりずっと低く、密度効果、競争のない状況下では多産という性質を有利にする選択が働き (r -選択)、個体数が環境収容力の限界に近い高密度で密度効果、競争のある状況下では少産保護の性質に選択が働く (K -選択) とするものである。

糞は死体等と同様に一時的かつパッチ状の資源である (Southwood, 1977)。そして、資源としての価値は、糞内で生息する生物の種数、個体数および時間の減少関数であると思われる。調査地域では、7月から8月にかけて、多い時では1 kgの糞塊に800個体以上の糞虫類が生息し糞を利用し (第3-2図および本文参照)、2週間以内で糞は完全に地上から消失していた。このような状況から資源をめぐる競争はきびしいであろうと考えられる。それゆえ、もしカドマルエンマコガネとツノコガネの雌が仔に対して給餌糞球を作らずに産卵すれば、その幼虫は餌をめぐるきびしい競争を強いられ、競争に対して弱ければ生存個体数は著しく少なくなるであろう。上述した2つの仮説が指摘するように、この2種の糞虫が糞球を作って産卵するのは、幼虫が餌を得にくく、競争のきびしい環境を克服するために獲得した形質だと思われる。このような親の幼虫への保護はダイコクコガネの一種 (*Copris lunaris*) ではさらに発達しており、この種では雌雄共同で糞直下の地中の巣の中に糞を選び、洋梨状の糞球を作り、その中に産卵して新成虫が出現するまでそこに滞在し、糞球の亀裂を修理しカビを取り除いている (Fabre, 1897)。

また、他の昆虫においても幼虫にとって餌の得にくい環境を克服するために、親が仔の世話をしていると思われる (Wilson, 1971)。

この2種はその特異な生活史特性により、幼虫から成虫までの発育過程において、密度効果が作用しているステージはあまり存在しないように思われた。ただ、カドマルエンマコガネの越冬成虫では、越冬前の糞塊当たり成虫数の増加にともない、越冬後生存個体数が減少した年もあったが、前述したように、これがカドマルエンマコガネの個体群密度調節機構となっている可能性は少ないと思われた。むしろ、越冬期の気温の低下とそれにともなう生存個体数の低下は、カドマルエンマコガネおよびツノコガネにとって密度攪乱要因として作用すると考えられるが、今回の実験設定からは、その攪乱の程度については検討することはできなかった。

第2節 産卵への同種および他種の密度効果

(1) はじめに

前章で、カドマルエンマコガネとツノコガネの生活史特性を述べた。この2種は親が仔に給餌のために糞球を作り、それに産卵するという特異な生活史特性を持っている。このことから、卵から成虫までの生存率がきわめて高かった。このように、高い生存率をもつ種では、生息場所に移入してからの時間の経過とともに個体数が増加することが予想される。この個体数の増加により、おそらく産卵場所をめぐる同種・他種の競争も生じるであろう。そこで、ここでは、この2種の産卵への同種・他種密度効果について検討する。

(2) 同種および他種の密度効果

(i) 実験方法

実験は、2種の雌雄のペアの数を変えて (第4-8および4-9表参照)、実験容器 (第4-5図(A)) に付け加え、10日目に糞塊ごとの産卵数を数える方法を用いた。したがってこの実験は閉鎖環境内のものである。両種は糞球の中にしか産卵しないが、糞球は類似した形状で、それだけではどちらのもののかが区別しにくい。そこで、卵数を数えるには糞球を割って、その中の卵の形態およびサイズにより種類を区別し (第4-7表参照)、数を記録した。実験期間は、カドマルエンマコガネ、ツノコガネができるだけ活発に繁殖を行なう期間となるよう、2種の産卵ピーク時の近くを選

第4－7表 カドマルエンマコガネおよびツノコガネの
糞球および卵の相違点

	カドマルエンマコガネ	ツノコガネ
卵の形状	円柱状	楕円球状
卵表面	きれいでつやがある	つやがない
糞球の卵室*	大きい	小さい

*：産卵されている糞球内の中空状の部屋。

んだ（第4-4図参照）。(1) カドマルエンマコガネの産卵への同種・他種の密度効果を調べる実験は、1986年8月3日から8月13日の間に、(2) ツノコガネでは1985年8月16日から8月26日の間に行なった。(1)の実験中にツノコガネの、(2)の実験中にカドマルエンマコガネの産卵も多少みられたが、その数はわずかでこの節で示す結果からは省略した。供試密度は1から64対の7組合わせとした。なお、繁殖期におけるカドマルエンマコガネの野外での密度は糞塊当たり約30から50個体（性比1:1で15から25対、ツノコガネのそれは2から5個体（1から2対）である（112ページ参照）。

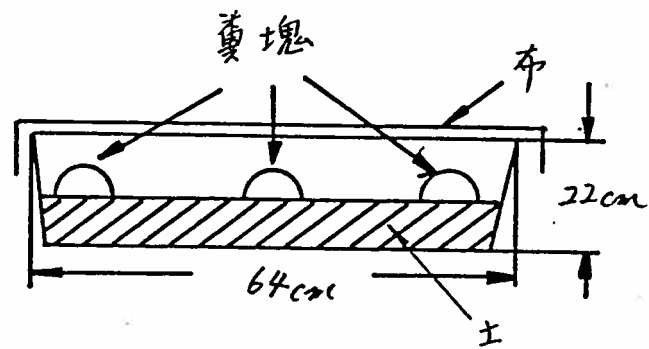
実験には、開始2週間前から野外で2種の成虫を集め、室内の飼育容器（第4-8図）内で最大14日間飼育した個体を用いた。

(ii) 結果

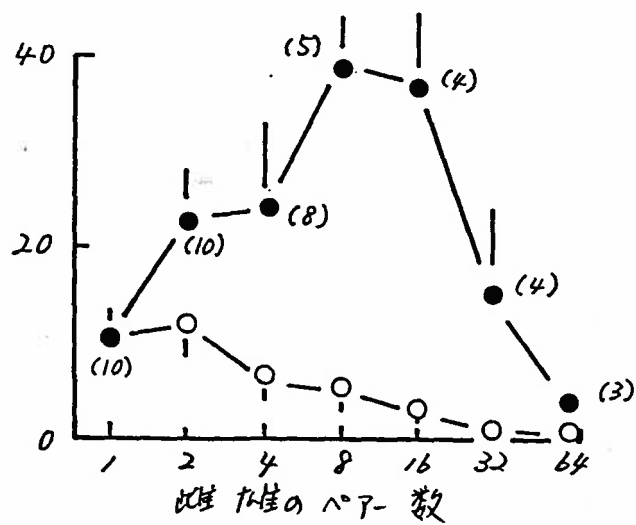
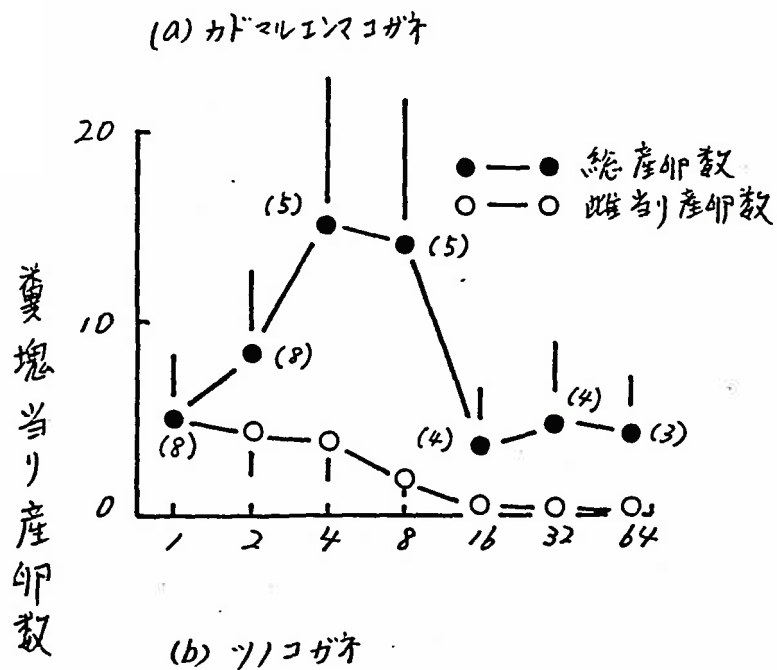
a. 同種密度効果

第4-9図に、カドマルエンマコガネおよびツノコガネの糞塊当たり成虫個体数と産卵数との関係を示した。カドマルエンマコガネでは、4対区まで糞塊当たり産卵数（ 15.2 ± 10.4 ）は増加し、16対区になると急に減少した。一方、ツノコガネは8対区まで糞塊当たり産卵数（ 39.8 ± 5.6 ）は増加し、それ以降個体数の増加とともにそれは減少した。それゆえ、1糞塊当たりの可能最大産卵数は、カドマルエンマコガネで15、ツノコガネで40といえよう。糞塊直下の土地面積に対するカドマルエンマコガネおよびツノコガネの最高糞球数時の糞球の上面積の割合は、それぞれ8.5%と22.5%であった。したがって、糞球が物理的に挿入不可能になることで産卵調節が生じているとは思われない。2種の糞塊当たり産卵数は、64対区以外の全ての区で、ツノコガネの方が有意に多かった（Mann-Whitney のU-検定, $p < 0.01$ ）。

また、成虫個体数と雌当たり産卵数との関係は、第4-9図の白丸のようになって、カドマルエンマコガネでは4対、ツノコガネでは2対までは、雌当たり産卵数に有意な差はなかった（Mann-Whitney のU-検定, $p > 0.05$ ）。しかし、それ以上の成虫個体数では、カドマルエンマコガネおよびツノコガネともに雌当たり産卵数は4対ないし2対以下と比べて有意に少なく、また、各密度区間でも密度の増加とともに雌当たり産卵数は有意に少なくなった（Mann-WhitneyのU-検定, $p < 0.05$ ）。



第4-8図 カドマルエンマコガネおよびツノコガネの飼育容器。



第4-9図 糞塊当たりの同種成虫個体数と産卵数との関係。
(平均値と標準偏差で示す。図中の数字は標本数)。

b. 他種密度効果

第4-8表に、カドマルエンマコガネの産卵におよぼすツノコガネの密度効果の影響を示した。カドマルエンマコガネの2対、32対区では、ツノコガネを付け加えない区（無処理区）と付け加えた区を比較すると後者の雌当たり産卵数が有意に減少する傾向があったが（ $p < 0.05$ ）、これらの区においては、ツノコガネ付け加え個体数の増加とともに、雌当たり産卵数が有意に減少する傾向は示されなかった（ $p > 0.05$ ）。一方、4対区では無処理区と付け加え区との間に有意差はみられず（ $p > 0.05$ ）、8対区では無処理区とツノコガネ2、8対付け加え区とに、16対区ではツノコガネ0から4対までの付け加え区と8対付け加え区との間に有意差がみられたが（ $p < 0.05$ ）、これらの密度区においても、ツノコガネの付け加え個体数が増加することにより、カドマルエンマコガネの雌当たり産卵数が有意に減少する傾向は示されなかった（ $p > 0.05$ ）。

第4-9表に、ツノコガネの産卵におよぼすカドマルエンマコガネの密度効果の影響を示した。ツノコガネ2対区では、カドマルエンマコガネ付け加え個体数が0と2対、2対と4対、4から16対と32対との間に有意差があった（ $p < 0.05$ ）。ツノコガネコガネ4対ではカドマルエンマコガネの付け加え個体数が0と4対、4対と8から32対との間に、ツノコガネ8対区では、カドマルエンマコガネ付け加え個体数が0と4対、4から16対と32対に、ツノコガネ16対では、カドマルエンマコガネ付け加え個体数が0と8から32対との間にそれぞれ有意差が示された（ $p < 0.05$ ）。

2種の産卵への他種密度効果の強さを比較するため、他種個体数（ x ）とカドマルエンマコガネおよびツノコガネの雌当たり産卵数（ y ）との関係を、第4-10表に示した。カドマルエンマコガネの4対、16対区は他種個体数（ x ）と雌当たり産卵数との間に有意な直線関係がみられなかった（ $p > 0.05$ ）。そこで、有意な直線関係のみられた2対、8対区での、カドマルエンマコガネとツノコガネの回帰直線の傾きを検定したところ、2つの密度区ともにその傾きに有意差が示され（2対区では $p < 0.01$ ；8対区では $p < 0.05$ ）、この2つの密度区では、ツノコガネの産卵へのカドマルエンマコガネの密度効果が、その逆の場合よりも強いことが示された。しかし、カドマルエンマコガネの4対と16対区で有意な直線関係が示されなかったことを考慮すると、一般的にツノコガネの産卵に対するカドマルエンマコガネの密度効果がその逆の場合より強いとはいえないであろう。ただし、ツノコガネは対象とした2から16対区の全てにおいて、カドマルエンマコガネの付け加え個体数の増加とともに雌当たり産卵数が

第4-8表 カドマルエンマコガネおよびツノコガネの糞塊当たり個体数と
カドマルエンマコガネの糞塊当たり雌当たり産卵数との関係(平均値±標準偏差(n))

ツノコガネ 雌雄の ペアーの数	カドマルエンマコガネ雌雄のペアーの数				
	2	4	8	16	32
0	4.12±2.39 ^a (8)	3.80±2.60 ^a (5)	1.76±2.60 ^a (5)	0.21±0.18 ^a (4)	0.15±0.18 ^a (4)
2	3.30±1.40 ^b (8)	1.10±0.12 ^a (5)	0.46±0.39 ^a (5)	0.17±0.05 ^{a,b} (4)	0.05±0.02 ^b (4)
4	2.30±1.27 ^b (8)	2.25±0.68 ^a (6)	0.87±0.35 ^a (5)	0.25±0.04 ^a (4)	0.06±0.03 ^b (4)
8	—	2.00±0.41 ^a (3)	0.43±0.16 ^b (5)	0.11±0.02 ^b (4)	0.03±0.02 ^b (4)

異符号間はツノコガネ付け加え個体数間でカドマルエンマコガネの産卵数に有意差のあることを示す。
(Mann-Whitney のU-検定; $p<0.05$).

第4-9表 ツノコガネおよびカドマルエンマコガネの糞塊当たり個体数と
ツノコガネの糞塊当たり雌当たり産卵数との関係（平均値±標準偏差（n））

カドマルエンマ コガネ雌雄の ペアの数	ツノコガネ雌雄のペアの数			
	2	4	8	16
0	11.75±2.7 ^a (10)	6.06±2.40 ^a (8)	5.00±0.71 ^a (5)	2.30±0.60 ^a (4)
2	7.44±0.90 ^b (8)	—	—	—
4	5.79±1.80 ^c (7)	4.50±1.94 ^b (7)	3.88±0.74 ^b (8)	—
8	4.31±1.46 ^c (8)	2.30±1.05 ^c (5)	3.60±0.32 ^b (5)	0.48±0.25 ^b (5)
16	4.50±1.29 ^c (4)	2.69±1.62 ^c (8)	3.06±0.55 ^b (4)	0.51±0.22 ^b (5)
32	2.75±0.29 ^d (4)	1.58±1.28 ^c (3)	0.80±0.38 ^c (3)	0.48±0.25 ^b (5)

異符号間はカドマルエンマコガネ付け加え個体数間でツノコガネ産卵数に有意差のあることを示す。（Mann-Whitney のU-検定；p<0.05）。

第4-10表 カドマルエンマコガネおよびツノコガネの糞塊当たり他種個体数（x）と
同種の糞塊当たり雌当たり産卵数（y）との関係

	雌雄のペアーの数*			
	2	4	8	16
カドマルエンマコガネ	$y = 4.65 - 0.32x$ (24) $r^2 = 0.34, P < 0.01$	* (19) $r^2 = 0.07, P > 0.05$	$y = 1.33 - 0.06x$ (20) $r^2 = 0.21, P < 0.05$	* (16) $r^2 = 0.09, P > 0.05$
ツノコガネ	$y = 11.33 - 0.77x$ (25) $r^2 = 0.60, P < 0.001$	$y = 6.10 - 0.23x$ (20) $r^2 = 0.38, P < 0.01$	$y = 4.75 - 0.08x$ (18) $r^2 = 0.43, P < 0.01$	$y = 2.30 - 0.11x$ (9) $r^2 = 0.85, P < 0.001$
種間での回帰式の 傾きの検定結果	$F = 12.45$ $p < 0.01$	—	$F = 4.73$ $p < 0.05$	—

*：検定の結果，（x）と（y）との間に有意な直線関係が示されなかったことを示す。

＊：他種の密度効果の比較は，その効果が種間で平等に比較できるよう，産卵数を調べる種が2対の場合は他種が4対まで，また産卵数を調べる種がそれ以上の対では他種が8対区までの（x）と（y）の関係を示した。

直線的に減少していたことから、その産卵にはかなりカドマルエンマコガネの密度効果が作用していると思われた。

(3) 考察

この章では、カドマルエンマコガネおよびツノコガネの産卵におよぼす同種および他種の密度効果を検討した。2種ともに産卵への同種密度効果が作用していたが、とくに強調すべき点として、2種ともに糞塊当たり個体数がかなり少ない時から（カドマルエンマコガネでは16個体、ツノコガネでは8個体）産卵への密度効果が作用していることがあげられる。一方、他種密度効果では、ツノコガネの産卵に対するカドマルエンマコガネの影響は示唆されたが、カドマルエンマコガネの産卵に対するツノコガネの影響ははっきりとは示されなかった。このような産卵への同種・他種密度効果としては、糞塊内の成虫個体数に対する密度効果と糞塊直下の地中の糞球数に対する密度効果の2つが考えられるが、今回の実験設定からはこれらの密度効果の機構については検討できず、今後の課題としたい。

産卵への同種密度効果は、実験的に他の糞虫類においても示され、Onthopagus binodis では、糞塊当たり成虫個体数（ x ）と雌当たり産卵数（ y ）との間に、 $y = 15.03 \exp(-0.045x)$ の関係があり、同種成虫数の増加によりその産卵数は指数的に減少したことが報告されている（Ridsdill Smith et al., 1982）。

また、Aphodius rufipes では、野外での糞塊当たり同種成虫個体数と糞塊当たり産卵数との間に負の相関があり、この関係が A. rufipes 個体群の密度調節機構の1つと考えられている（Holter, 1979）。

Schoener (1983) は、今まで考えられてきた2つの競争の機構、① 干渉 (Interference competition)、すなわち直接間接に競争者が資源を利用するのを妨げることと、② 取り合い (Exploitative competition)、すなわち資源を消費することで、他個体が利用しうる資源の量に影響を与える、の言葉のもつあいまいさを避けるため、競争の種類を次の6つに分類した。それは、① Consumptive Competition、すなわち資源消費の競争、② Preemptive Competition、すなわち固着性生物にみられるような、ある空間をめぐる競争、③ Overgrowth Competition、すなわち植物にみられるように、ある植物が他の植物を覆いつくし、光を遮る競争、④ Chemical Competition、すなわち競争者が毒物を放出して、他の個体に害を与える競争、⑤

Territorial Competition、すなわち、なわばりを持つような種がその占有空間に対して行なう競争、⑥ Encounter Competition、すなわち移動性の生物が互いに出会うことにより生じる相互作用による競争、である。

本研究でみられた密度効果の機構としては、すでに述べたように、同種・他種個体同士が糞の中で出会うことおよび糞塊直下の地中の糞球に出会うことで、これらの個体に物理的・生理的な影響をおよぼし、その程度が種間で異なることにより糞塊当たり雌当たり産卵数の種間差に現れてきたものであるかもしれない。行動様式として、カドマルエンマコガネは糞内および地上において活発に歩行し、ちょっと指で触れてもその行動を停止することはなかったが、ツノコガネはカドマルエンマコガネに比べると、その歩行はゆっくりとし、ちょっと指で触れただけで歩行を停止し足を体に密着してその場で静止していた。このような行動様式の相違が産卵への他種密度効果に影響を与えているのかもしれない。これらの点を考え合わせると、この2種の密度効果の機構としては、⑥ Encounter Competition である可能性がある。

カドマルエンマコガネとツノコガネはともに、成虫までの生存率が高く、その個体群過程において個体群密度の調節機構となるような密度効果が作用しているステージは検出されなかったことから、産卵への同種・他種密度効果がこの2種の重要な個体群密度調節機構の1つになりうるかもしれない。この点については、第4節で詳しく検討したい。

ツノコガネは、その産卵にカドマルエンマコガネの密度効果を受け、糞塊当たり産卵数が減少していた。このような2種の共存機構を検討するために、次節では2種の資源利用様式について検討する。

第3節 資源利用様式の種間差

(1) はじめに

前節で、ツノコガネは産卵へのカドマルエンマコガネの密度効果をかなり受けていることが示唆された。このことから、野外で産卵場所をめぐる競争によって、ツノコガネはカドマルエンマコガネの影響を受けて、糞塊当たり実産卵数が著しく少なくなっている可能性が考えられる。このように競争に対して、劣位な種が優位な種と同一生息地で共存できる機構としては、形質置換や資源利用様式の時間的・空間的分割が考えられる (Price, 1984)。ここでは、2種の資源利用様式について、時間的・空間

的な観点から検討する。まず、空間分布について、2種は利用する糞塊を空間的に異にしているかどうかを、とくに分布相関の点から検討した。また、時間的な資源利用様式については、すでに第3章において、ツノコガネは古い糞内にも生息していることを示した。ここではさらに、2種の糞利用様式として、糞への移入様式と糞内滞在時間について検討する。そして、古い糞を利用していたツノコガネについて、新鮮な糞といろいろな条件づけを行なった糞での糞塊当たり産卵数を比較し、ツノコガネの産卵におよぼす糞の条件づけの影響について検討する。

(2) 分布相関

2種の空間分布を検討するには、いろいろな示数が提案されている（木元, 1976 参照）。最近、一時的かつパッチ状の資源を利用する競争種間において、その共存条件として空間分布が注目され、2種がたがいに独立に集中分布を示すことで共存が可能であることが示された（Atkinson and Shorrocks, 1981）。それゆえ、2種の空間分布を考える場合、① 種間で糞を避け合う傾向があるのか、② 独立に分布しているのか、③ 同じ糞を好む傾向があるのか、を区別できる示数を用いることが望ましい。

そこで、ここでは2種の分布相関を、Iwao (1977) の下式で表される ω 示数で表した。この ω 示数は2種が独立に分布していると0、2種の分布に正の相関があると $0 < \omega < 1$ 、負の相関があると $0 > \omega > -1$ となる。

$$\omega = \sqrt{(\hat{m}_{xy} \cdot \hat{m}_{yx} - \hat{m}_x \cdot \hat{m}_y) / [(\hat{m}_x + 1)(\hat{m}_y + 1) - \hat{m}_x \cdot \hat{m}_y]}$$

$$\hat{m}_{xy} = \sum x_{xj} \cdot x_{yj} / \sum x_{xj}$$

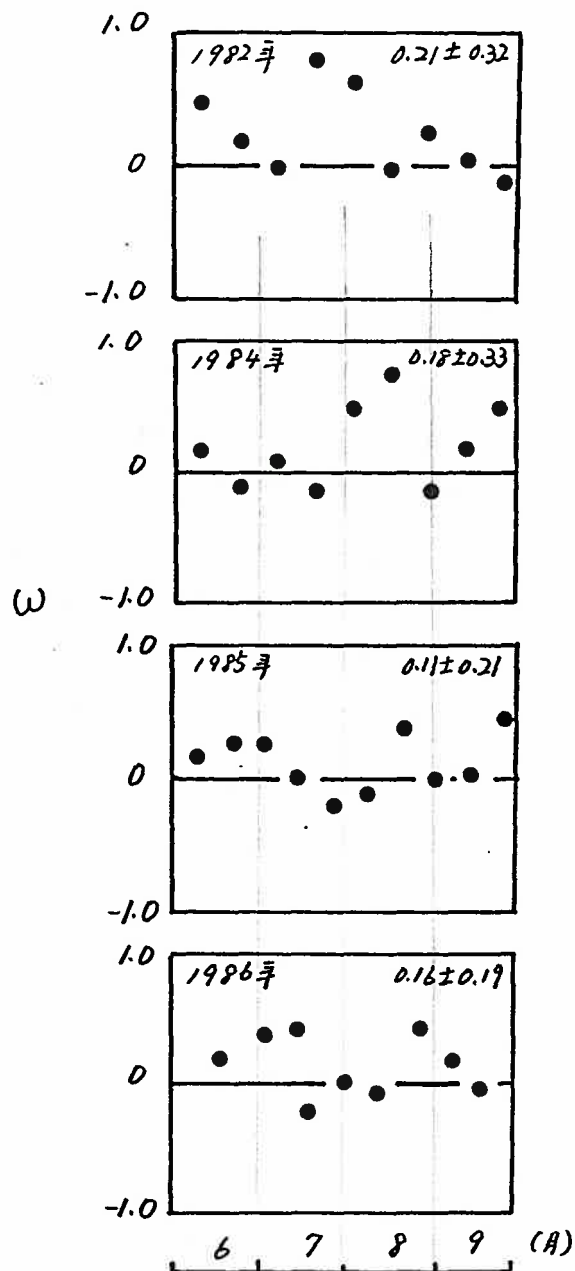
$$\hat{m}_{yx} = \sum x_{xj} \cdot x_{yj} / \sum x_{yj}$$

$$\hat{m}_x = \sum x_{xj} (x_{xj} - 1) / \sum x_{xj}$$

$$\hat{m}_y = \sum x_{yj} (x_{yj} - 1) / \sum x_{yj}$$

x_{xj} 、 x_{yj} はそれぞれj番目の方形区におけるX種とY種の個体数。

第4-10図に、カドマルエンマコガネとツノコガネの分布相関を示した。解析には、糞設置後1日目の糞内に滞在していたカドマルエンマコガネとツノコガネの個体数を用いた。1983年の調査は、一度トラップに移入したら移出困難であるような容器（第4-11図(A)参照）を用いたので、データの解析から外した。



第4-10図 Iwao (1977) の ω 示数によるカドマルエンマコガネとツノコガネの分布相関。
(図中の数字は平均値と標準偏差を示す)。

その結果、4年間で ω の値が常に負の値を示す傾向はなく、むしろ正の値が多いことが示された。これは糞設置後1日目の糞内では、2種は同一の糞塊内で生息し、カドマルエンマコガネが多い糞内ではツノコガネも多い傾向があることを示唆し、この2種は互いに生息する糞塊を避け合って生息している傾向は少ないと思われた。

また、各月ごとにみても、ある月にとくに2種が糞を避け合って、生息している傾向もないように思われた。

(3) 資源利用様式

(i) 調査方法

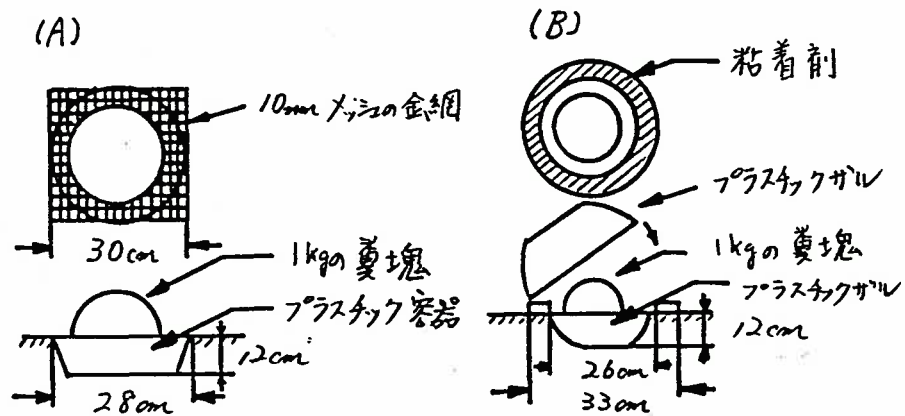
糞の経時変化にともなう糞内滞在個体数の変化を調べる調査方法は、第3章第3節ですでに述べた。1983年6月25日から7月4日まで、糞の経時変化にともなう糞への移入様式の調査を行なうため、第4-11図(A)に示すような容器に1kgの糞塊を置いて牧場に5個設置し、6時間ごとに移入してきた種ごとの個体数を記録した。また、糞内滞在時間を調査するため、各容器に移入してきた個体を移入時間ごとに別の色のペイントマーカーでグループマークをし、第4-11図(B)に示す容器に付け加えた。そして、6時間ごとに粘着部に捕らえられた個体を移出個体とみなして記録した。

ツノコガネの産卵におよぼす糞の条件づけの影響を調査するため、(1) 排糞後4時間以内の糞、(2) 昆虫が移入しないようにして、3日間野外に放置した糞(第4-5図(A)の実験容器を使用)、(3) カドマルエンマコガネ16、32、64個体で3日間飼育した後(カドマルエンマコガネの産卵はみられなかった; 第4-5図(A)の容器を使用)、カドマルエンマコガネを全て取り除いた糞の合計5つの区を設定し、雌雄2対のツノコガネを放し、10日後に各区の産卵数を調査した。調査は1985年9月15日から25日まで、第4-5図(A)に示す容器を用いて行なった。

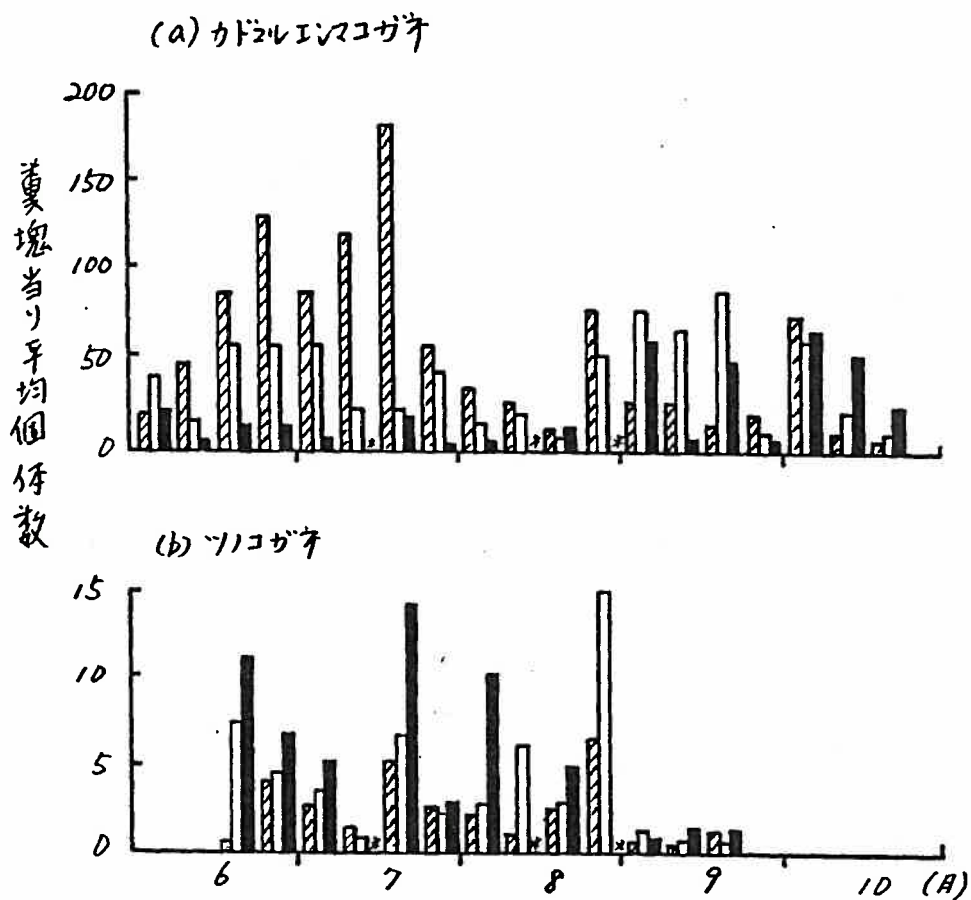
(ii) 結果

a. 糞の経時変化と糞内滞在個体数

第4-12図に、糞設置後3日間の、第4-11表に6日と12日目の、糞内滞在個体数の変化を示した。カドマルエンマコガネは、6・7月および8月の中旬までは、設置当日の糞に最も個体数が多く、その後、糞の経時変化にともない滞在個体数は減少する傾向が示された。8月中旬以降ではそのような傾向はなく、10月の中旬からは糞の



第4-11図 糞への移入(A)と糞内滞在時間(B)の調査に用いた容器。



第4-12図 糞設置後の日数の経過にともなう糞内個体数の変化とその季節的变化。

(図中、斜線、白、黒の棒グラフはそれぞれ糞設置後1, 2, 3日目の個体数を示す)。

*印は雨のため調査できなかったことを示す。

第4-11表 糞設置後6日および12日後の糞内滞在個体数（平均値±標準偏差；n=5）

	糞設置後の日数									
	6 (6月)	12	6 (7月)	12	6 (8月)	12	6 (9月)	12	6 (10月)	12
カトマシマコガネ	0	0	2.0±2.5	0	0.5±0.5	0	0	0	7.8±3.0	0
ツノカガネ	0.4±0.8	0	9.8±9.8	0	3.0±2.2	2.3±1.5	0	1.0±1.5	—*	—

*：成虫として地上に出現していない時期を示す。

経時変化とともに滞在個体数はむしろ増加する傾向がみられた。また、6日目の糞にはごく少数の個体が生息していることもあったが、12日目の糞には全く生息していなかった。

一方、ツノコガネはカドマルエンマコガネと異なり、設置後3日目までの糞では、古い糞ほど滞在個体数が多くなる傾向があった（第4-12図）。そして、設置後6日目の糞にもかなりの個体が滞在しており、12日目の糞内でも生息していた（第4-11表）。

b. 糞への移入様式

第4-13図に、糞設置後の日数の経過にともなう移入率（種ごとの総移入個体数に対する各調査日に移入した個体の割合）の変化を示した。カドマルエンマコガネは設置後1日目の糞で最も多く移入していたのに対し、ツノコガネでは設置した9日間ではある時期に集中して移入する傾向は示されなかった。

また、2種間の移入様式には有意な差がみられた（ χ^2 -検定、 $\chi^2=22.09$, $df=8$, $p<0.001$ ）。

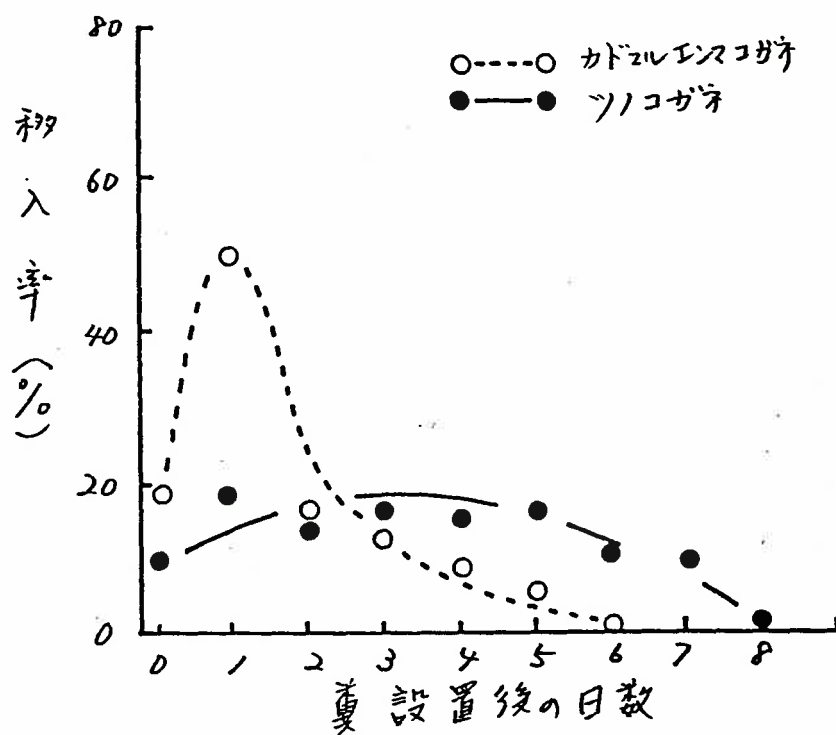
c. 糞内滞在時間

第4-14図に、糞設置当日と3日目に付け加えた個体の糞内滞在時間を示した。当日および3日目の糞ともに、カドマルエンマコガネの方がツノコガネよりも糞内滞在時間は有意に短かった（Mann-Whitney のU-検定、 $p<0.001$ ）。

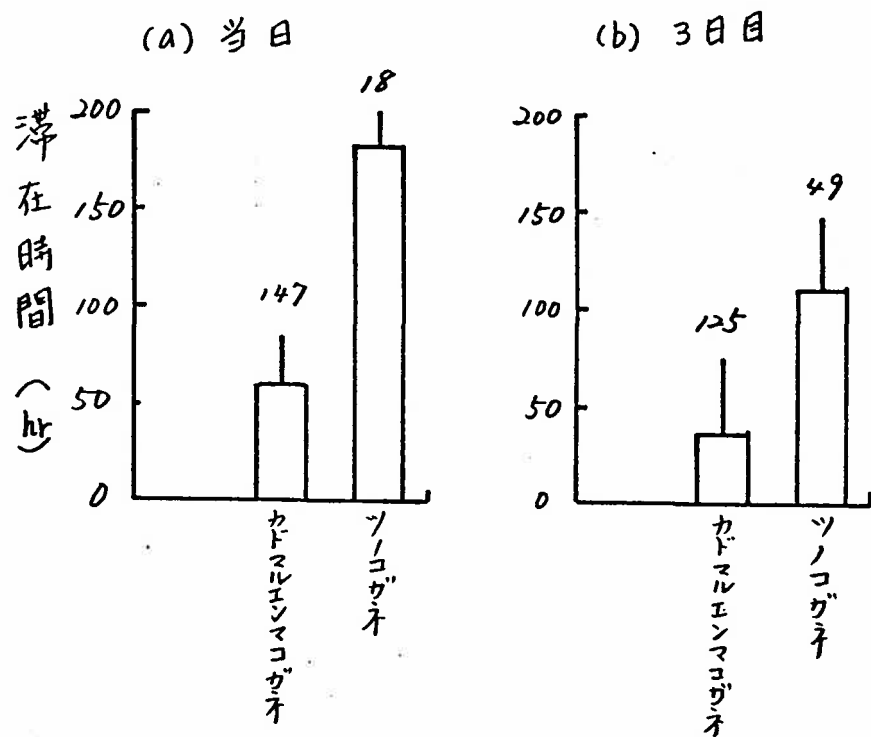
また、2種とも設置当日の方が3日目の糞よりも滞在時間は有意に長かった（Mann-Whitney のU-検定、 $p<0.001$ ）。

d. 条件づけられた糞でのツノコガネの産卵数の変化

第4-12表に、各種の条件で条件づけした糞内でのツノコガネの産卵数を示した。排糞後4時間以内と3日間野外に設置した糞との産卵数の間には、有意差は示されなかったが（ $p>0.05$ ）、これらの糞とカドマルエンマコガネで3日間条件づけた糞では、後者での産卵数が有意に少なかった（ $p<0.01$ ）。また、カドマルエンマコガネで条件づけた区間では、16匹と32匹条件づけ区との間には産卵数に有意な差は示されなかったが（ $p>0.05$ ）、それらの区と64匹条件づけ区との間には後者で産卵数が有意に少な



第4-13図 巣設置後の日数の変化にともなう巣への移入率の変化。
 (移入率は総移入個体数に対する各日に移入した個体数の割合)。



第4-14図 糞設置当日(a)と3日目(b)に付け加えた個体の糞内滞在時間。
(平均値と標準偏差で示す。図中の数字は標本数)。

第4-12表 条件づけした糞内でのツノコガネの産卵数（平均値±標準偏差（n））

排泄4時間 以内の糞	3日間野外に 放置した糞	カドマルエンマコガネの条件づけ糞 (密度)		
		16	32	64
15.0±3.3 ^a (7)	12.1±4.1 ^a (9)	9.0±3.5 ^b (8)	8.8±2.8 ^b (6)	4.0±5.2 ^c (3)

異符号間で有意差あり（Mann-Whitney のU-検定； $p<0.01$ ）。

かった ($p<0.01$)。新鮮な糞と野外に3日間設置した糞で、糞塊当たり産卵数に差がみられなかったが、これは糞をザルで覆ったため(第4-5図(A)参照)直射日光や風により糞の状態が変化するのが遅く、それによりこの糞での産卵数が新鮮な糞のそれと差がなかったのかもしれない。

(4) 考察

この節では、カドマルエンマコガネとツノコガネの資源利用様式についてみてきた。カドマルエンマコガネは新鮮な糞を利用し、ツノコガネは古い糞をも利用していた。またツノコガネは、カドマルエンマコガネが利用した後の糞では、そうでない糞に比較して糞塊当たり産卵数は有意に減少していた。

Otronen and Hanski (1983) は、糞を利用する2種のガムシ Spaeridium lunatum と S. scarabaeoides の糞利用様式を調べた。そして、S. scarabaeoides は S. lunatum より新しい糞を利用し、この資源利用様式の種間差より競争が緩和され共存可能になっていると結論づけた。

ここでみられたカドマルエンマコガネとツノコガネの資源利用様式の種間差も、生活様式が類似し、成虫出現期が重複しているこの2種が同一生息地で共存可能な条件の1つであるかもしれない。ツノコガネは資源としての価値の低い、古くてカドマルエンマコガネがすでに利用した後の糞を利用していたが、この資源利用形質がカドマルエンマコガネとの餌をめぐる種間競争の結果生じたものであるかどうかは不明である。

今後、この点を検討するためにはカドマルエンマコガネや他の優位な競争種のいない地域でのツノコガネの資源利用様式の調査等が必要と思われる。

第4節 資源量と個体群の変動様式

(1) はじめに

これまでに、カドマルエンマコガネおよびツノコガネの生活史特性、産卵場所での同種・他種の密度効果、資源利用様式の種間差についてみてきた。その結果、この2種は成虫までの生存率および越冬生存率が高く、糞塊当たり個体数が増加すると、産卵への同種・他種密度の効果が作用し、それが個体群密度調節機構となる可能性があることが示唆された。

この節では、資源量の定量化とその年次変動および後者とカドマルエンマコガネとツノコガネの個体群密度との関係について検討する。そして、野外の産卵場所での同種・他種密度効果が生じている可能性と、それが個体群密度レベルにおよぼす影響について検討し、2種の密度レベルの決定機構について考察する。

(2) 資源量と個体群密度との関係

(i) 方法

放牧地での排糞量の推定は、放牧牛の体重と採食量および採食量と消化率の関係を用了。岡島毅（私信）によると、この放牧地において放牧牛の採食量（ y ）とその体重（ x ）の間には、

$$y = 0.02x \rightarrow y = 0.2x \quad (1)$$

の関係があり、放牧牛の消化率は約60%であるという。また、採食量・消化率・排糞量の間には、

$$\text{消化率} = (\text{採食量} - \text{排糞量}) / \text{採食量} \quad (2)$$

の関係があり、(1) と (2) より、排糞量は

$$\text{排糞量} = 0.008 \times \text{放牧牛体重}$$

で求まる。

放牧牛の体重は、名古屋大学農学部山地畜産実験施設の職員により、毎年放牧開始より終了まで原則として毎月1回測定されているので、この結果をもとに放牧開始後の日数（ x ）と放牧牛体重（ y ）との回帰式を求め、それを放牧牛の体重の推定式とした。1979年と1980年は前述の体重測定は行なわれず、体重測定は放牧開始時と終了時の2回しか行なわれなかった。この2年はホルスタイン牛のみ放牧されたので、その推定式は放牧開始時の平均体重を推定式の切片とし、1982年から1986年のホルスタ

イン牛の体重の推定式における傾きの平均値を傾きの推定値として用いた（1981年以外は生後2年目の牛が放牧されていたが、1981年は生後3年目の牛が放牧されていたので、傾きの推定値の計算には1981年のデータは使用しなかった）。

この節では、カドマルエンマコガネおよびツノコガネの繁殖期における糞塊当たり同種・他種個体数およびこの2種の成虫数と次世代成虫数との関係を検討するが、それには、この2種の野外での繁殖期間およびカドマルエンマコガネ越冬成虫の出現終了期の推定が必要である。カドマルエンマコガネの繁殖開始は、室内で求めた産卵曲線（第4-4図）および野外での産卵状態より7月中旬とした。繁殖終了期および越冬成虫の出現終了期を推定するため、1986年8月から9月にかけて10日ごとにカドマルエンマコガネ雌成虫を野外より10個体ずつ採集し、その蔵卵数の季節変化を調査し第4-15図に示した。その結果、8月30日には採集した雌全ての個体で蔵卵がみられなかったこと、および8月中旬からは翅鞘の柔らかい新成虫が多くみられることから、カドマルエンマコガネの繁殖期の終了および越冬成虫の出現期を8月下旬までとし、9月以降に採集された個体は新成虫とみなした。

一方、ツノコガネの繁殖開始はその産卵曲線（第4-4図）および野外での産卵状態より7月下旬とした。第4-4図からツノコガネは室内では10月にも産卵していたが、野外では10月にほとんど成虫が出現していないことから（第4-2図参照）、その成虫出現終了期は9月下旬とした。それゆえツノコガネでは6月中旬より7月下旬に出現した個体を新成虫とし、7月下旬から9月下旬に出現した個体を繁殖成虫とした。

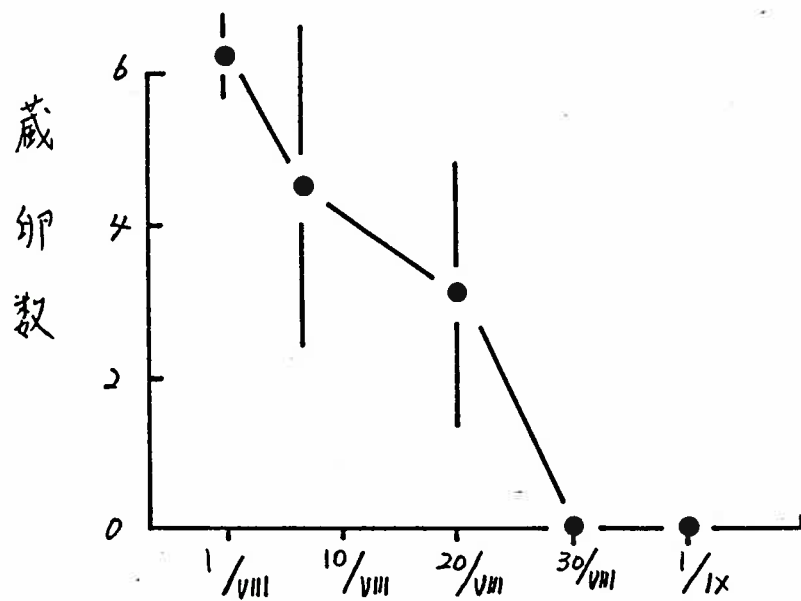
(ii) 結果

a. 資源量の変動

第4-13表に、放牧開始後の日数（ x ）と放牧牛の体重（ y ）との関係式を示し、それを用いて推定した排糞量の年次変動を第4-16図に示した（排糞量はカドマルエンマコガネおよびツノコガネの繁殖期である7、8、9月に排泄される総糞量として示した）。資源量の年次変動巾（最大排糞量と最小排糞量の比）は1.52であった。

b. 個体群密度の変動

第4-17図に、カドマルエンマコガネの繁殖成虫数（各年の7月中旬から8月下旬

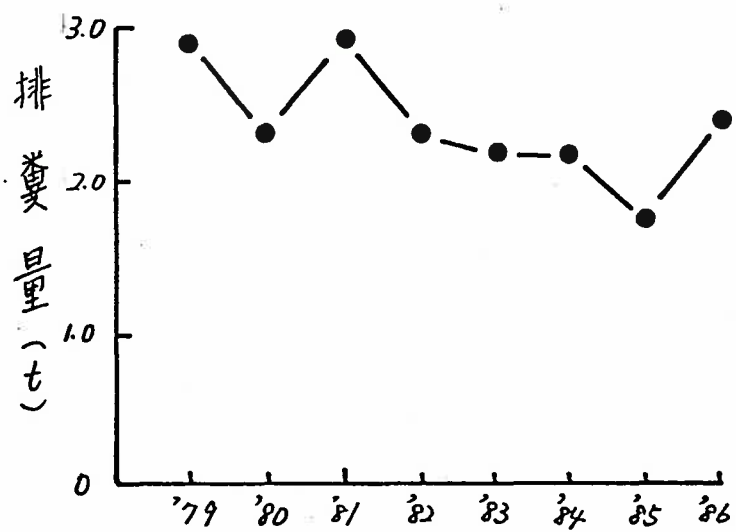


第4-15図 カドマルエンマコガネ雌成虫採集日と0.5mm以上の蔵卵数との関係。
(平均値と標準偏差で示す。標本数は10)。

第4-13表 放牧開始後の日数（x）と放牧牛の体重（y）との関係

年	頭数	関係式*	n	r ²	p
1981	10	$y_1 = 392.9 + 0.85x$	5	0.98	<0.01
1982	12	$y_1 = 216.7 + 0.59x$	8	0.89	<0.001
1983	8	$y_1 = 213.1 + 0.45x$	7	0.97	<0.001
	3	$y_2 = 244.4 + 0.42x$	7	0.94	<0.001
1984	8	$y_1 = 201.9 + 0.49x$	6	0.98	<0.001
	3	$y_2 = 231.9 + 0.70x$	6	0.98	<0.001
1985	6	$y_1 = 228.3 + 0.40x$	5	0.93	<0.01
	3	$y_2 = 280.3 + 0.39x$	5	0.86	<0.05
1986	5	$y_1 = 208.3 + 0.44x$	5	0.97	<0.01
	6	$y_2 = 266.2 + 0.59x$	4	0.98	<0.01

*: y_1 はホルスタイン牛を, y_2 はヘレフォード牛を示す.



第4-16図 8年間の7, 8, 9月の推定総排糞量.

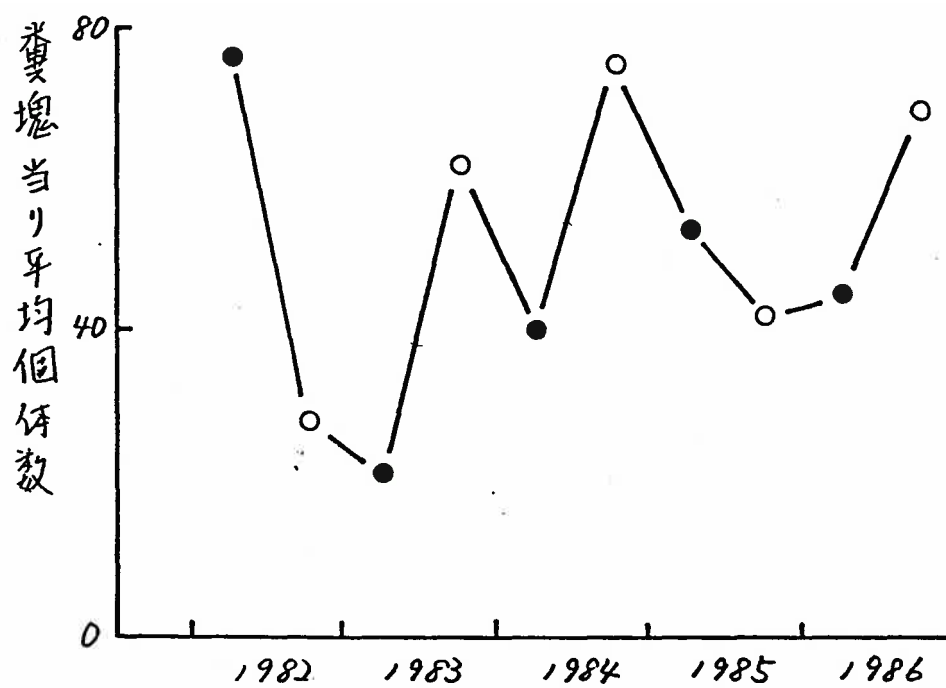
の間の調査で採集された糞塊当たり平均個体数)と新成虫数(各年の9月上旬から10月下旬の間の調査で採集された糞塊当たり平均個体数)の年次変動を示した。5年間の繁殖成虫および新成虫の糞塊当たり平均個体数はそれぞれ47.1と55.1であり、その変動巾(5年間の糞塊当たり平均個体数の最大値と最小値の比)はそれぞれ3.71と2.75であった。1982年の繁殖成虫数はそれ以外の年に比べて著しく多いが、これは1981年に糞量が多かったので(第4-16図参照;この年および1979年は生後3年目の牛が放牧されたことにより排糞量増加)、1981年の新成虫数が多く、それが1982年の繁殖成虫の高密度へとつながったのかもしれない。1982年と1985年は繁殖成虫数よりも新成虫数が少なかったが、これは1982年と1985年はその前年の1981年と1984年に比べて資源量が減少しており(第4-16図参照)、これにより1982年と1985年はそれ以外の年よりも繁殖成虫1個体当たりの資源量が減少し産卵への同種密度効果が強く作用した結果、糞塊当たり産卵数が減少したと思われる(第4-19図, 後述)。1986年の繁殖成虫数は1985年の新成虫数よりいくぶん多いが、これはおそらくサンプリングエラーによるものと考えられる。

第4-18図に、ツノコガネの繁殖成虫数(各年の7月下旬から9月下旬の間の調査で採集された糞塊当たり平均個体数)と新成虫数(各年の6月中旬から7月下旬の間の調査で採集された糞塊当たり平均個体数)の年次変動を示した。5年間の繁殖成虫および新成虫の糞塊当たり平均個体数はそれぞれ3.2と7.8であり、その変動巾はそれぞれ2.37と6.54であった。1984年の新成虫数はそれ以外の年に比べて著しく多いが、これは1982年のカドマルエンマコガネ新成虫数の著しい減少(第4-17図参照)にともない1983年のツノコガネの繁殖期にカドマルエンマコガネ成虫数が減少(第4-21図(b)参照)したことによるのかもしれない。1984年の新成虫数は著しく多いが、繁殖成虫数はかなり減少していた。この年のみ新成虫数に対する繁殖成虫数の割合が著しく減少していたが、これが何にもとづいているのかは明らかにならなかった。

c. 資源量と個体群密度との関係

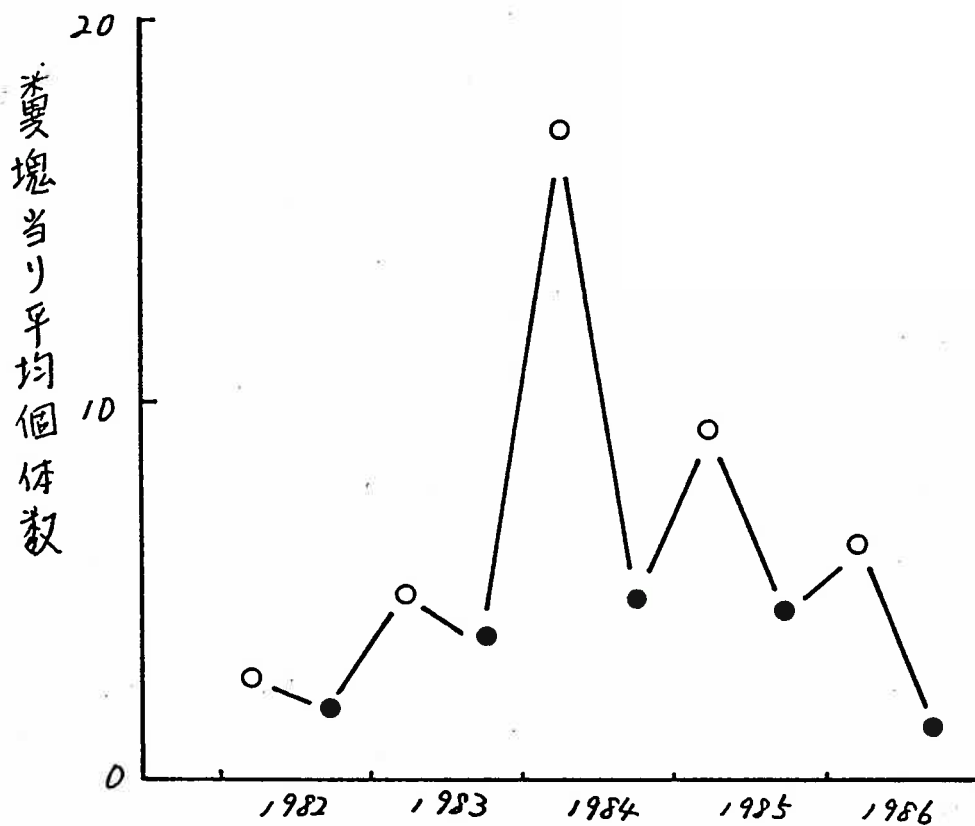
資源量の変動に対するカドマルエンマコガネおよびツノコガネ個体群の反応をみるため、繁殖成虫数1個体当たり資源量(RPA)を以下の式から求めた。

$$\begin{aligned} RPA &= P_T / (APP \times P_T) \\ &= 1 / APP \end{aligned}$$



第4-17図 カドマルエンマコガネの糞塊当り平均繁殖成虫数(●)と新成虫数(○)の年次変動。

(新成虫数および繁殖成虫数は新成虫期間および繁殖成虫期間に調査した糞塊当り平均個体数で示す。新成虫期間および繁殖成虫期間については本文参照。)



第4-18図 ツノコガネの糞塊当り平均繁殖成虫数(●)と新成虫数(○)の年次変動。

(新成虫数および繁殖成虫数は新成虫期間および繁殖成虫期間に調査した糞塊当り平均個体数で示す。新成虫期間および繁殖成虫期間については本文参照。)

P_T : 7、8、9月の排糞量の総計

APP : 糞塊当たり平均繁殖成虫数

そして、この繁殖成虫数1個体当たり資源量(RPA)と増殖率(=新成虫数/繁殖成虫数)との関係を第4-19図に示した。カドマルエンマコガネでは繁殖成虫数は7月中旬から8月下旬に採集された糞塊当たり平均個体数を、新成虫数は9月上旬から10月下旬に採集された糞塊当たり平均個体数を、期間内でそれぞれ平均して各年の繁殖成虫数および新成虫数として示した。ツノコガネでは、繁殖成虫数は7月下旬より9月下旬に採集された糞塊当たり平均個体数を、新成虫数は6月中旬から7月下旬に採集された糞塊当たり平均個体数を、それぞれ平均して示した。カドマルエンマコガネでは繁殖成虫数1個体当たり資源量と増殖率との間に正の相関($r=0.93$, $p<0.05$)が示されたが、ツノコガネでは正の相関があるとはいえなかった($r=0.14$, $p>0.05$)。このことから、カドマルエンマコガネでは繁殖成虫数1個体当たり資源量が多くなると新成虫数は増加し、逆に繁殖成虫数1個体当たり資源量が少なくなると新成虫数は減少すると考えられる。このように、カドマルエンマコガネではかなり資源量に依存して個体群密度が決定されている可能性があると思われた。一方、ツノコガネではカドマルエンマコガネと異なり、その個体群密度が資源量に依存して決定されている可能性は少ないと思われた。

(3) 密度レベルの決定機構

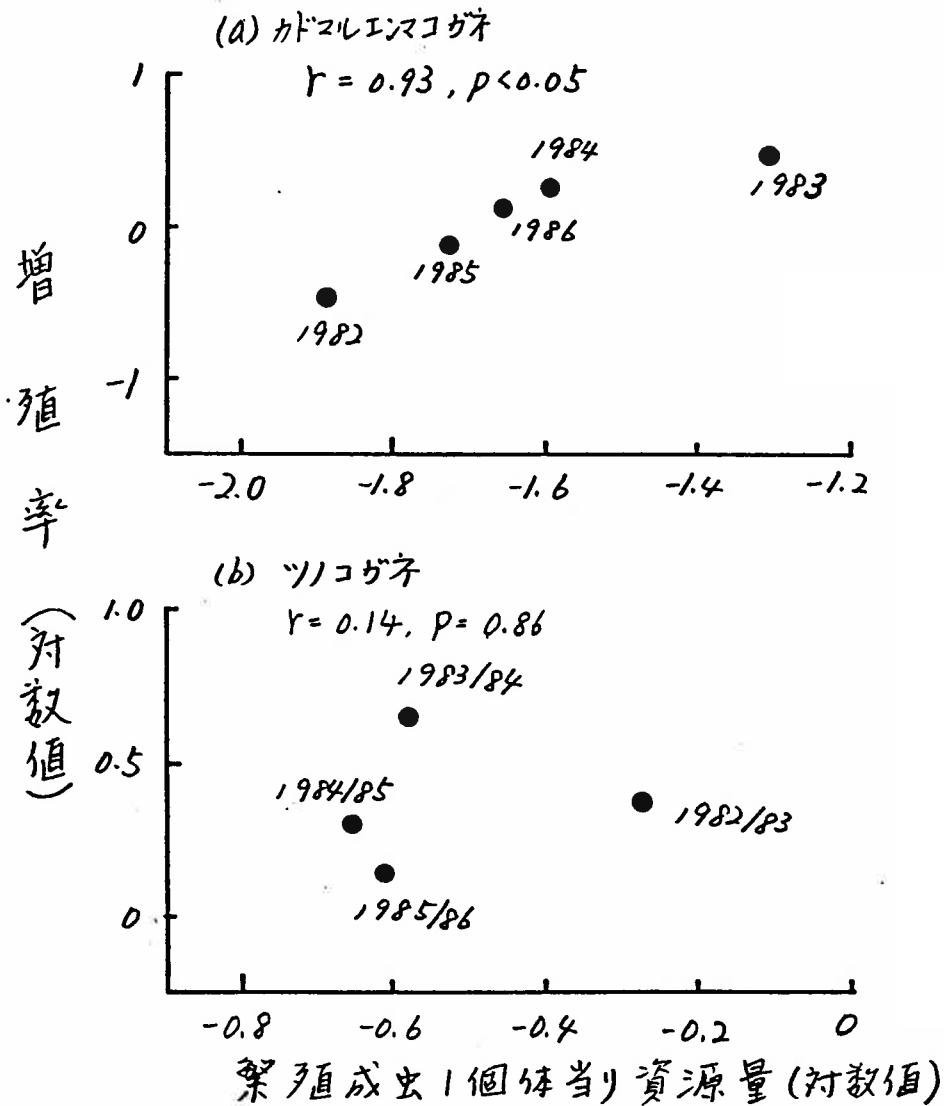
(i) 調査方法

糞塊当たり個体数の調査方法は、すでに第2章で述べた。野外での糞塊当たり産卵数は、1985年と1986年に糞設置後3日目の糞直下の地中での糞球数を調査し、それを用いた。

(ii) 結果

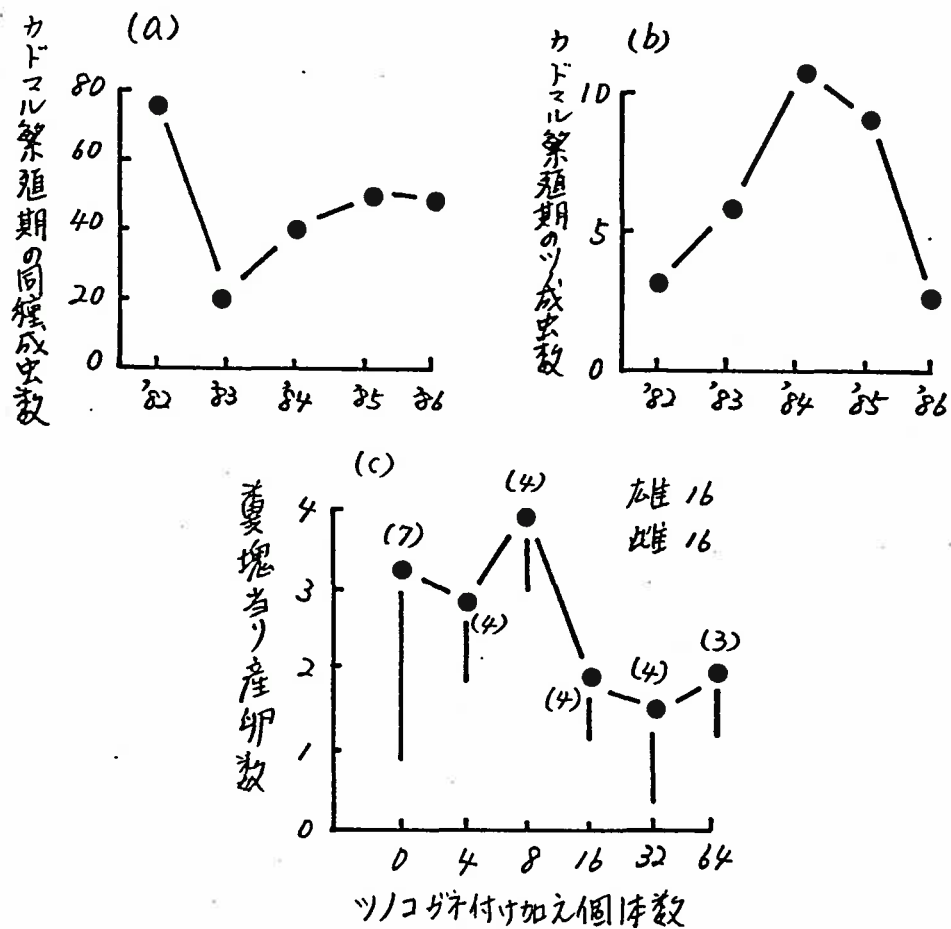
a. 野外での産卵へ他種密度の影響

第4-20図(a)(b)に、カドマルエンマコガネの繁殖期(7月中旬から8月下旬)における糞塊当たり平均同種・他種成虫数の年次変動を示した。カドマルエンマコガネの繁殖期に本種の糞塊当たり平均成虫数は、1982年は著しく多く75.8であったのに対



第4-19図 カドマルエンマコガネ(a)およびツノコガネ(b)の繁殖成虫1個体当たり資源量と増殖率との関係。

(新成虫数および繁殖成虫数は2種の新成虫期間および繁殖成虫期間に調査した糞塊当たり平均個体数で示す。新成虫期間、繁殖成虫期間、増殖率および繁殖成虫1個体当たり資源量については本文参照。)



第4-20図 カドマルエンマコガネ繁殖期における糞塊当たり平均同種(a), 他種(b) 個体数の年次変動および糞塊当たりツノコガネ成虫数とカドマルエンマコガネの産卵数との関係(c)。

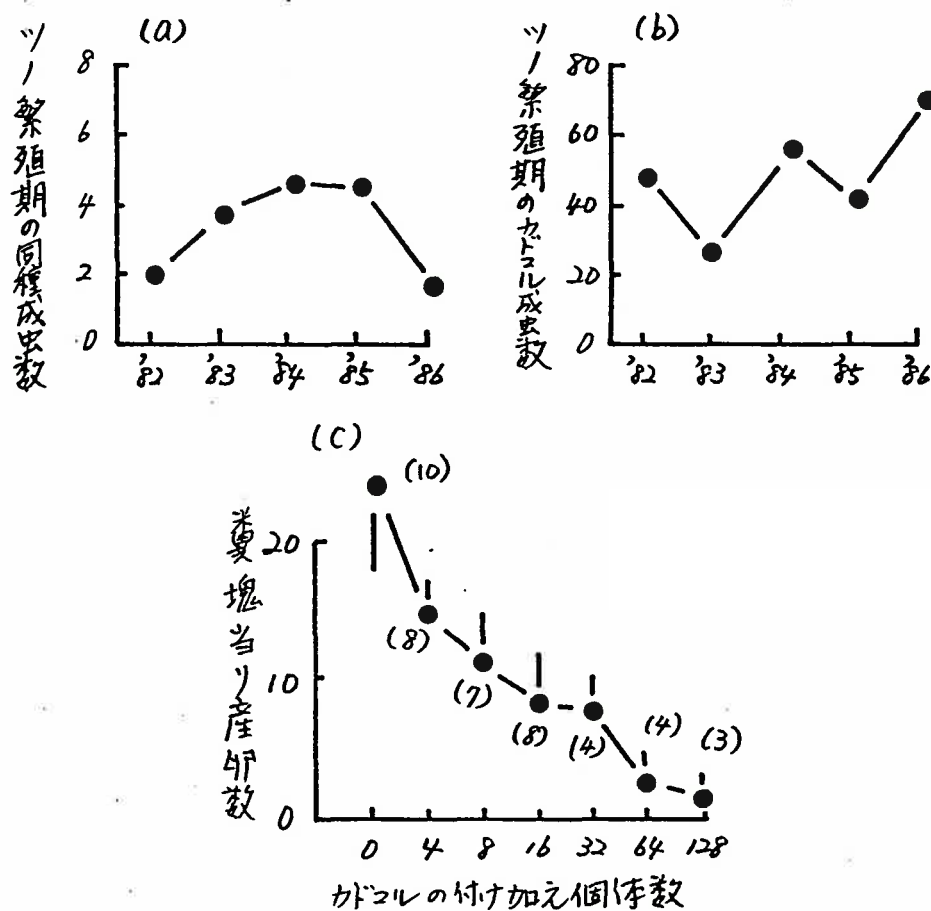
(平均値と標準偏差で示す。図中の数字は標本数)。

し1983年は急減して20.4、そしてそれ以降やや増加した。1982年の繁殖成虫数が著しく多いのは、前述したように（第4章第4節(2)b）1981年の資源量の急激な増加（第4-16図）によるのであろう。1983年は他の年と比較して著しく繁殖成虫数が少ないが、これは1982年には繁殖成虫数が著しく多いにもかかわらず、この年の資源量が前年に比べて減少した（第4-16図参照）ことが一因になっていると思われる。一方、カドマルエンマコガネの繁殖期におけるツノコガネの糞塊当たり平均成虫数は、ほぼ3から12個体であった。上に述べたように、1982年と1983年のカドマルエンマコガネの繁殖成虫数は資源量の変動の影響を受けている可能性がある。そこでこの2年のデータを除外し、資源の変動の少ない状態ではカドマルエンマコガネの糞塊当たり平均成虫数は、ほぼ30から50個体であると仮定して、カドマルエンマコガネ16対（32個体）の産卵におよぼすツノコガネの付け加えの影響を調べた。その結果は、第4-20図(c)のように、ツノコガネを16対以上付け加えた区で、カドマルエンマコガネの産卵数は減っているようにみえるが、付け加えなかった区との差は有意でなかった（Mann-Whitney のU-検定、 $p>0.05$ ）。しかも前述したように、カドマルエンマコガネの繁殖期のツノコガネの糞塊当たり平均成虫数は12個体以下（平均 6.2 ± 3.8 ；第4-20図(b)）であることから、野外においてカドマルエンマコガネがツノコガネの密度の影響を受けて産卵数を減少させている可能性は少ないと考えられる。

第4-21図(a)(b)にツノコガネの繁殖期における糞塊当たり平均同種・他種成虫数の年次変動を示した。ツノコガネの糞塊当たり平均繁殖成虫数は、ほぼ2から5個体であり、カドマルエンマコガネの成虫数はほぼ30から70であった。そこで、ツノコガネ2対（4個体）の産卵におよぼすカドマルエンマコガネ密度の影響を調べてみたところ、第4-21図(c)のように、カドマルエンマコガネを付け加えた区では、付け加えなかった区に比べて、糞塊当たり総産卵数は有意に減少した（Mann-Whitney のU-検定、 $p<0.01$ ）。ツノコガネの繁殖期における前述のカドマルエンマコガネの糞塊当たり平均成虫数は30個体以上（平均 50.1 ± 14.4 ；第4-21図(b)）であるから、カドマルエンマコガネはツノコガネの産卵を30%から10%くらいに抑えている可能性がある。

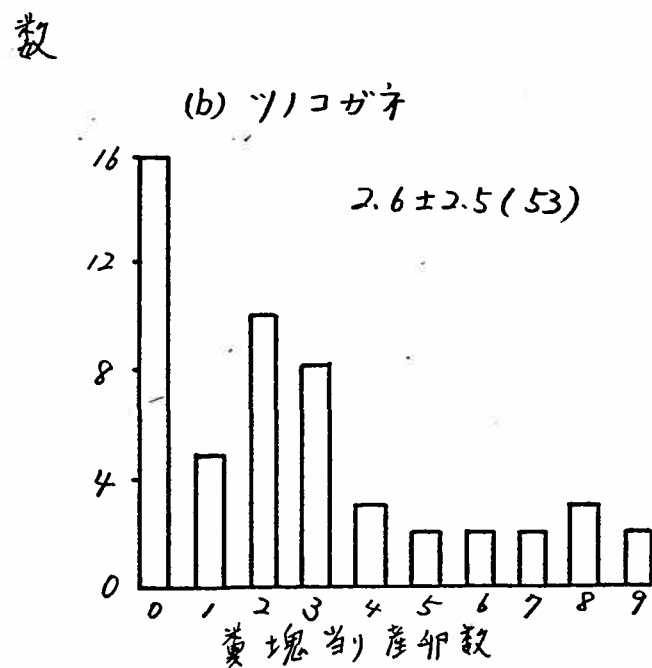
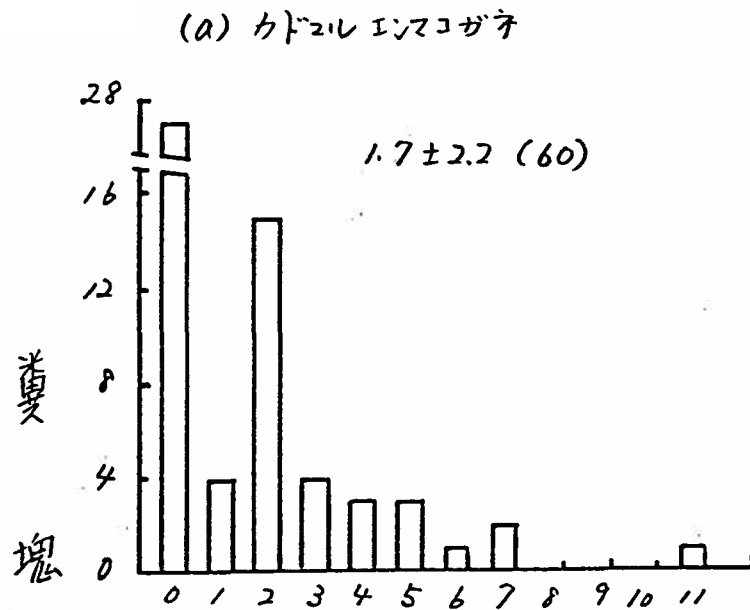
b. 野外での糞塊当たり産卵数

第4-22図は、カドマルエンマコガネおよびツノコガネの糞塊当たり産卵数の頻度



第4-21図 ツノコガネ繁殖期における巣塊当たり平均同種(a), 他種(b)個体数の年次変動および巣塊当たりカドマルエンマコガネ成虫数とツノコガネの産卵数との関係(c).

(平均値と標準偏差で示す。図中の数字は標本数)。



第4-22図 カドマルエンマコガネおよびツノコガネの糞塊当たり産卵数の頻度分布。
(図中の数字は平均値±標準偏差(標本数))。

分布である。カドマルエンマコガネでは、糞塊当たり産卵数が7以上の場合はごくまれで、平均産卵数も1.7と少ないことが示された。一方、ツノコガネでもそれが9以上のことはなく、平均産卵数も2.6であった。他種がいないときの閉鎖環境での糞塊当たり産卵数はすでに第4-9図(84ページ)に示した。そこでは、産卵数の最大値はカドマルエンマコガネでは15.2(4対の場合)、ツノコガネで39.8(8対の場合)に達していた。これと上述の数字とを比較すると他種が存在し、また移動が許される野外的条件化ではカドマルエンマコガネもツノコガネも同種・他種の密度効果によって糞塊当たり産卵数が著しく減少している可能性がある。

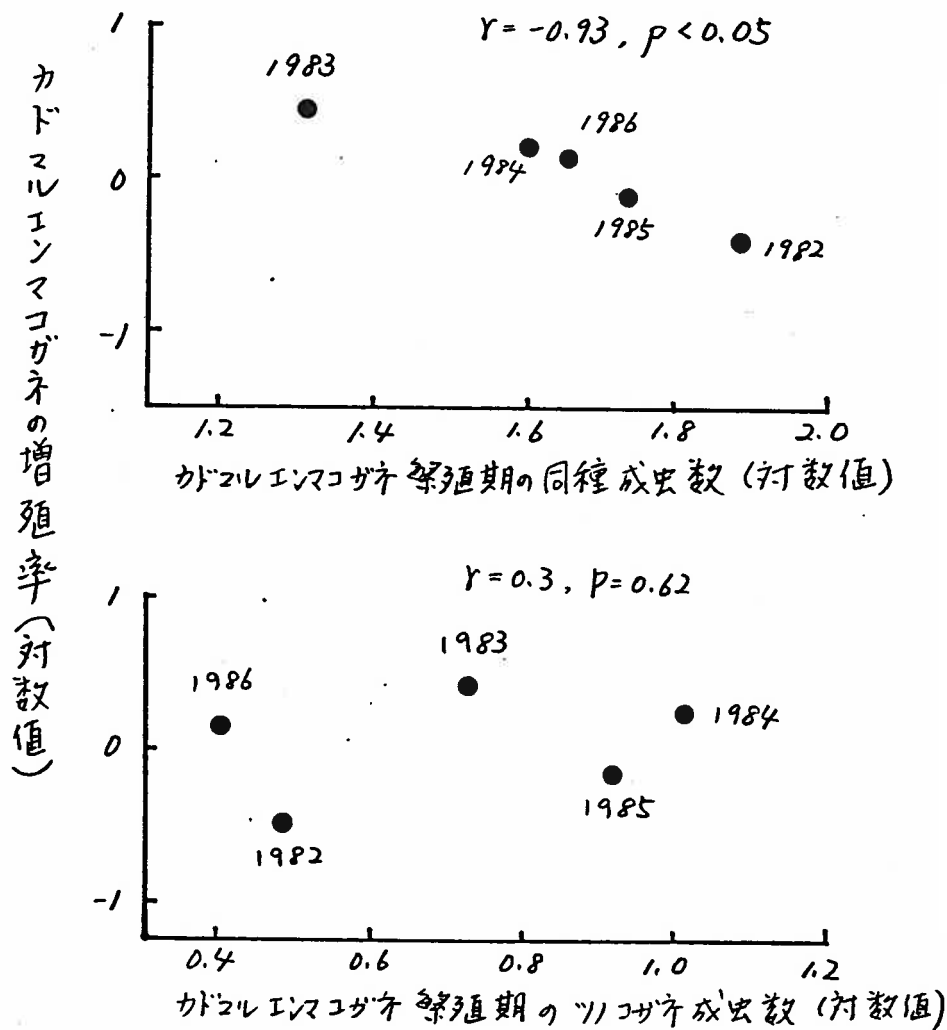
c. 同種および他種成虫数と次世代のそれらとの関係

第4-23図に、野外におけるカドマルエンマコガネ繁殖期(7月中旬から8月下旬)の同種および他種成虫数とカドマルエンマコガネの増殖率(=新成虫数/繁殖成虫数)との関係を示した。カドマルエンマコガネの繁殖成虫数と増殖率との間には負の相関($p=-0.93$, $p<0.05$)があったが、ツノコガネ成虫数とそれらの間には負の相関がなかった($r=0.30$, $p=0.62$)。

第4-24図に、ツノコガネ繁殖期(7月下旬から9月下旬)の同種および他種成虫数とツノコガネの増殖率(=新成虫数/繁殖成虫数)との関係を示した。ツノコガネ繁殖成虫数と増殖率との間には負の相関があるとはいえない($r=-0.14$, $p=0.86$)。カドマルエンマコガネ成虫数との関係では $r=-0.49$ となったが有意とはならなかった($p=0.51$)。

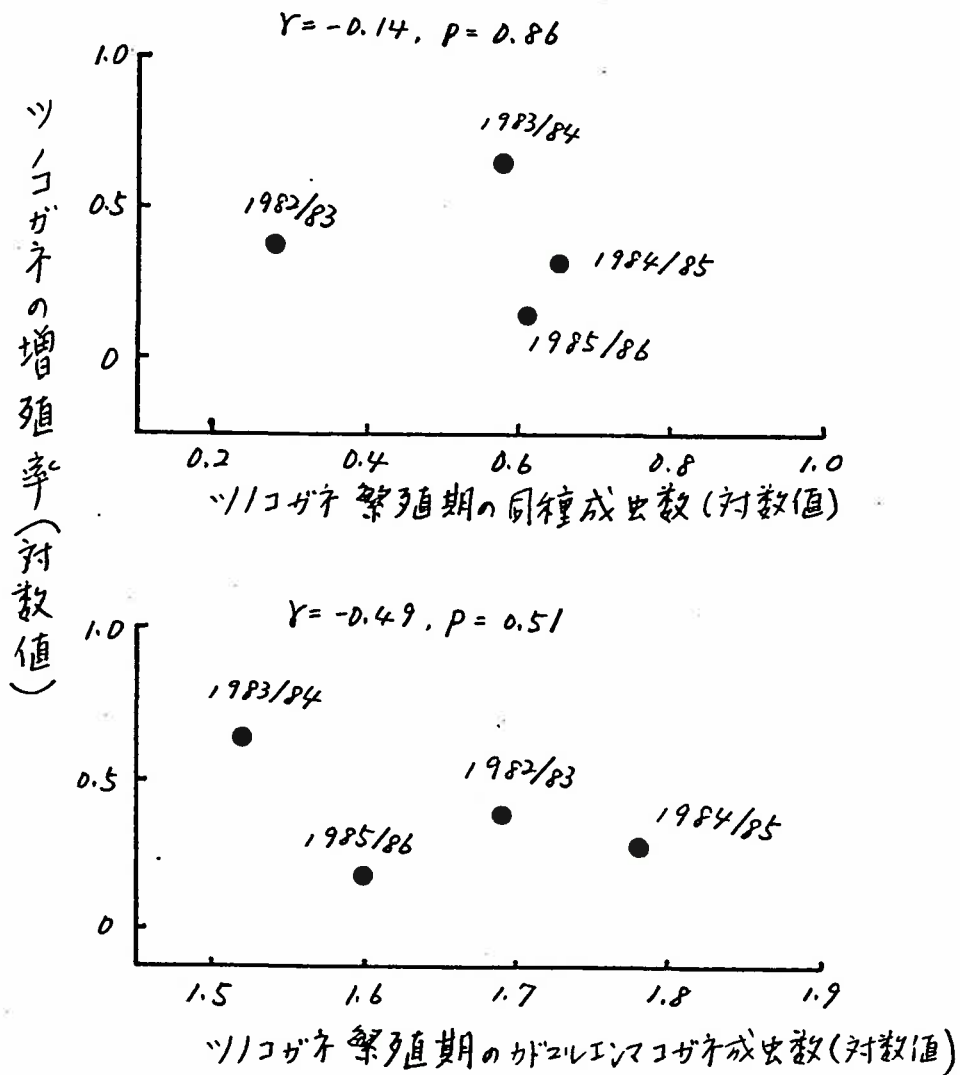
第4-25図に、カドマルエンマコガネおよびツノコガネの繁殖成虫数と新成虫数との関係を示した。カドマルエンマコガネの再生産曲線は山型であり平衡密度レベルがあると思われ、その値は糞塊当たり個体数が60ぐらいであると予測された。一方、ツノコガネでは再生産曲線は山型とならず調査した期間内に平衡密度レベルに達しているとは思われなかった。

これらの結果から、カドマルエンマコガネは調査中の密度範囲内に平衡密度レベルがあると考えられ、それは他種のツノコガネの影響よりも同種密度効果により決定されている可能性が強いと考えられる。一方、ツノコガネの密度レベルが同種ないしカドマルエンマコガネの密度によって決定されているかどうかはあきらかにできなかったが、同種の影響よりもむしろカドマルエンマコガネの影響が強いように思われる。



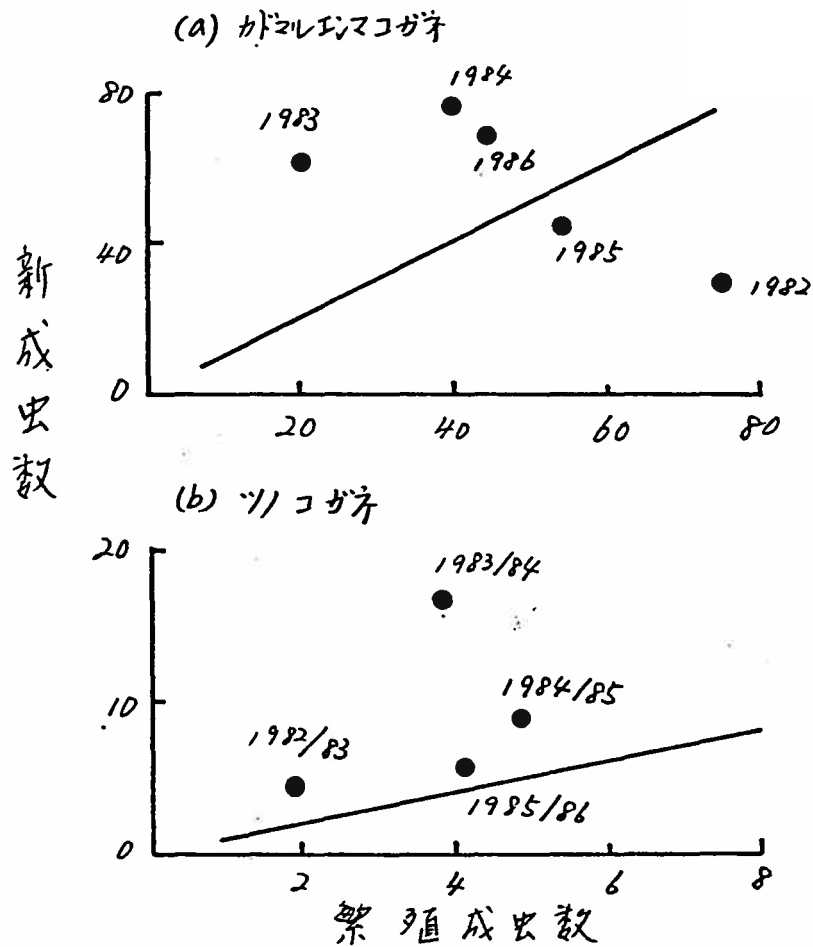
第4-23図 カドマルエンマコガネの繁殖期における同種および他種成虫数とカドマルエンマコガネの増殖率との関係。

（カドマルエンマコガネの新成虫数と繁殖成虫数およびツノコガネの成虫数は、カドマルエンマコガネの新成虫期間および繁殖成虫期間に調査した糞塊当たり平均個体数で示す。新成虫期間と繁殖成虫期間および増殖率については本文参照。）



第4-24図 ツノコガネの繁殖期における同種および他種成虫数とツノコガネの増殖率との関係。

(ツノコガネの新成虫数と繁殖成虫数およびカドマルエンマコガネの成虫数は、ツノコガネの新成虫期間および繁殖成虫期間に調査した糞塊当たり平均個体数で示す。新成虫期間と繁殖成虫期間および増殖率については本文参照。)



第4-25図 カドマルエンマコガネ(a)とツノコガネ(b)の繁殖成虫数と新成虫数との関係。

(新成虫数および繁殖成虫数は2種の新成虫期間および繁殖成虫期間に調査した糞塊当たり平均個体数で示す。新成虫期間および繁殖成虫期間については本文参照。図中の直線は親子同数線を示す。)

(4) 考察

この節では、資源量とカドマルエンマコガネおよびツノコガネの個体群の変動様式についてみてきた。過去8年間にわたり資源量の変動は少なく、その値は著しく小さいことが示された。カドマルエンマコガネでは繁殖成虫数1個体当たり資源量とカドマルエンマコガネの増殖率との間に正の相関があったが(第4-19図(a))、ツノコガネではそれらの間に正の相関があるとはいえなかった(第4-19図(b))。この資源量に対する個体群の反応を個体群の平衡という点から以下に考察してみたい。

個体群の平衡という考えは古くから関心をもたれ(Egerton, 1973)、資源量に対する個体群の平衡という仮定について野外での検証の必要性が指摘されてきた(Caswell, 1982; Boyce, 1984)。ところが、この平衡という言葉のもつ意味は非常にあいまいなものでありその基準が明示されていなかった。大串(1987)はその点を指摘し、その判断基準として、① 資源量の変動に対する個体群の同調(Nicholson, 1954; Wiens, 1984, 1986; Grant, 1986)、② 外的攪乱後の平衡密度への復帰(Holling, 1973; May, 1973; Connell and Sousa, 1983)、③ 異なる個体群間での平衡密度の一致をあげた。これらの判断基準をもとに、カドマルエンマコガネ個体群が平衡密度レベルに達している個体群であるのかどうか検討する。

まず、①については十分なデータはないが1982年の繁殖成虫数の上昇、1983年および1985年の低下は資源量の年による変動によって生じた可能性が強く、資源量の変動に対して個体群の変動が同調していると思われる。このことと再生産曲線が山型になっていたことから、カドマルエンマコガネ個体群は資源量に対して平衡個体群であるといえる可能性があると思われた。

このように、カドマルエンマコガネ個体群は平衡密度に達している可能性があり、同種の産卵への密度効果がカドマルエンマコガネの密度調節機構としても作用していると考えられた。

一方、ツノコガネの密度レベルは野外調査の結果(第4-24図参照)からは、同種またはカドマルエンマコガネの他種密度効果の影響を受け決定されているかどうかは明らかでなかったが、ツノコガネは糞塊当たりのカドマルエンマコガネの密度が通常の密度の下限に近い32個体で産卵数が30%以下に抑えられていることから、野外でツノコガネはかなり産卵への他種密度効果を受けて産卵数が減少し、これが本調査地でツノコガネが低密度となっている理由の1つであると考えられる。

第4-18図に見られるように1984年のツノコガネ新成虫密度は著しく高い。すでに述べたように、1983年のツノコガネの繁殖期にカドマルエンマコガネの成虫数は少なかった（第4-21図(b)）。このため1983年の繁殖期にツノコガネはカドマルエンマコガネによる他種密度効果は少なく、1983年のツノコガネの産卵数が上昇し、これが1984年のツノコガネの新成虫密度の増加となって現れたのかもしれない。その後ツノコガネ繁殖期のカドマルエンマコガネ成虫数が1983年以前の高密度レベルに戻るとともに（第4-21図(b)）、ツノコガネの個体数も1983年以前の低密度レベルに戻った（第4-18図）。これもツノコガネの密度レベルが種間競争によって低く保たれているという考えに合致する。1983年のツノコガネ繁殖期のカドマルエンマコガネの減少を一種の攪乱だと考えると1984年以降のツノコガネは攪乱後の平衡密度への復帰過程とも考えられ、カドマルエンマコガネの密度が種内競争により平衡密度レベルに達していたら、ツノコガネも種間競争によって低密度の平衡状態にあると考えてもよいのかもしれない。

大串（1984）は、個体群調節の本質的理解が遅れている原因として、① 密度概念のあいまいさ、② 食物資源の評価の遅れ、③ 生命表データの解析法の問題点を指摘した。そして、環境と個体群の動的平衡について、野外で検討を行なうためには、① 食物資源量当たりの密度を用いること、② 食物資源の量的・質的变化の長期調査の必要性、③ 死亡要因の量的把握に際して、その作用の時間的・空間的変動様式を重視し、コホート単位あるいはパッチ単位ごとの解析と個体レベルでの死亡の変異性を明らかにすることの必要性を強調した。

そのような点から、本研究ではカドマルエンマコガネとツノコガネを材料に、① 個体群密度として糞塊当たり個体数を取り、② 8年間の資源量の定量化と5年間の個体数変動の野外調査、および③ 糞虫類の特異な生活史特性にもとづいた死亡過程の検討を行なった。

Ohgushi and Sawada（1985）は、コブオオニジュウヤホシテントウの5年間の野外調査により、本種個体群は食物資源に対して動的平衡状態を維持しており、これは繁殖過程で働く個体群調節機構によることを明らかにした。

彼らの研究と本研究とは、比較的資源の変動が少ない安定環境下の研究であり、そのような環境下で生息する生物の個体群密度は平衡密度に達していて、かつ密度レベルの調節機構はともに産卵過程にあることを示唆していて興味深い。

第5章 総合考察

本研究は、食糞性コガネムシ類を材料とし、個体群動態の観点からその群集構造を決める機構についての解明を試みたものである。すでに緒言で述べたように、現在の群集生態学における問題点として、① 資源量の定量化がなされていない、② 長期的な研究はごくわずかである、③ 競争の強さの時間的变化も扱われておらず、また、④ 多くの競争実験は競争がおよぼす行動・生理的な面に焦点が向けられ、群集の種構成にまで言及したものは少ない、ということが指摘されている。このような点から、本研究では特に、5年間にわたる野外調査にもとづき、① 資源量の定量化、② 群集構成の記載、③ 群集の種構成決定機構の解明の3点に重点をおいた。

この章では、まず第1節で本研究で得られた結果のまとめを行なうとともに、他の生物を用いてなされた研究と比較しつつ、本研究の群集生態学における位置付けを行なう。そして、第2節でこれらの比較研究を通じて明らかにされた群集生態学研究の現状について概観し、今後の本分野の研究の方向性について考えを述べたい。

第1節 生物群集の構造とその決定機構

(1) はじめに

ここでは主として、① 本研究から得られた結果をもとに、食糞性コガネムシ類群集と糞を利用する昆虫類群集、② その他の昆虫類、③ 群集構造の決定機構の解明を中心に行なわれた他の動物群集の研究例を比較しつつ生物の群集構造を決める機構について考察する。

(2) 食糞性コガネムシ類

本研究で扱った糞虫類の群集構造は、成虫出現期を時間的・空間的に分割する高密度個体群4種と、それ以外の低密度個体群8種の存在により特徴づけられた。また、群集構造の安定性の尺度の1つとして考えられる、種ごとの個体数の順位の年次変動は少なく、この群集は安定した群集であると結論づけられた。

次に、成虫出現期、産卵時期、産卵様式、成虫の大きさの類似しているカドマルエンマコガネとツノコガネに注目し、2種の生活史特性、産卵への同種・他種の密度効果、資源利用様式、密度レベルの決定機構について検討した。

まず、資源量の年次変動は少ないことが示された。そして、幼虫の餌であるとともに、成虫までの安定した生息環境としても役立つ糞球を作ってその中に産卵するカド

マルエンマコガネとツノコガネは、ともに成虫までの生存率が著しく高いことが示された。また、カドマルエンマコガネでは越冬期に糞塊当たり個体数が多いと越冬生存率が低くなった年もあったが、越冬期のこの密度効果がカドマルエンマコガネ個体群の主たる密度調節機構となっているとは考えられなかった。ツノコガネについてはカドマルエンマコガネで行なったような実験は行なわなかったが、ツノコガネが糞球内で幼虫越冬していることを考えると、糞塊当たり幼虫数（糞球数）が多くなることで越冬後の生存率が低下するとは考えにくいと思われる。そして卵から羽化までの時期には、2種とも密度効果が作用する可能性のあるステージは検出されなかった。

そこで、閉鎖環境下での2種の産卵におよぼす同種・他種の密度効果を調べたところ、2種とも糞塊当たり個体数の少ない時から（カドマルエンマコガネで16個体、ツノコガネで8個体）産卵に対する同種密度効果（成虫密度の産卵への影響）が生じていた。また、他種密度効果を比較するとツノコガネの産卵へのカドマルエンマコガネの密度効果の存在が示唆されたが、カドマルエンマコガネの産卵に対するツノコガネの密度効果は顕著ではなかった。野外においてカドマルエンマコガネはその繁殖期に糞塊当たり平均個体数が、ほぼ30から50個体（カドマルエンマコガネの個体群密度への資源の急増および急減の影響があったと思われる1982年および1983年を除く）であり、そのときのツノコガネの糞塊当たり平均個体数が、ほぼ3から12個体であったこと、ツノコガネはその繁殖期に糞塊当たり平均個体数は、ほぼ3から5個体であり、そのときカドマルエンマコガネの糞塊当たり平均個体数が、ほぼ30から50個体であったことを考えると野外においてカドマルエンマコガネは同種の密度効果を、ツノコガネはカドマルエンマコガネによる他種の密度効果を受けて産卵していると考えられる。

資源利用様式については、カドマルエンマコガネは新鮮な糞を利用していたのに対し、ツノコガネは古い糞も利用しており、資源利用様式に種間差がみられた。そして、ツノコガネの糞塊当たり産卵数を、カドマルエンマコガネが利用した糞塊と利用しなかった糞塊で比較したところ、カドマルエンマコガネが利用した糞塊での産卵数が利用しなかった糞塊のものより有意に減少していた。

密度レベルは、カドマルエンマコガネが高密度であり、ツノコガネは低密度であり、その変動巾は5年間にカドマルエンマコガネの繁殖成虫で3.71、新成虫で2.75、ツノコガネの繁殖成虫で2.37、新成虫で6.54であり、他の昆虫と比較しても（伊藤, 1982; Strong et al., 1984）、かなり小さいと思われた。高密度種であるカドマルエンマコガネは平衡密度レベル近傍に達していると思われ、そのレベルは資源量に依存して

決定されていると思われた。また、低密度種のツノコガネは1983年の繁殖期にカドマルエンマコガネ成虫数が少なかった影響を受けて1984年の新成虫が急増したと思われるが、その後カドマルエンマコガネ成虫数が1983年以前の高密度レベルに戻るとともに、1983年以前の低密度レベルに戻ったように見える。このことから、ツノコガネは攪乱（外部要因によるカドマルエンマコガネ成虫数の急な増減）のない状態では、カドマルエンマコガネにより密度レベルが決定されかつ低く抑えられている可能性があると思われた。

わが国には長期にわたり糞虫類の個体数を調査した報告はないが、笹山（1979）は、鹿児島県の鹿児島大学付属農場で1978年6月から1979年5月にかけて糞虫類を調査し、2科4属21種を採集した。そのうち地中に生息する種では、本研究と同様、カドマルエンマコガネとオオマグソコガネが高密度であったが、糞内に生息する種では本研究と異なりフチケマグソコガネとオビマグソコガネが高密度であった。そして、それ以外の種は低密度であり、ツノコガネは採集されなかったことを報告している。桜井俊一（私信）は、山形県鶴岡市近郊で1979年5月から7月の3か月間にわたり糞虫類の野外調査を行ない、地中に生息する種ではカドマルエンマコガネとオオマグソコガネが、糞内に生息する種ではフチケマグソコガネとオビマグソコガネが高密度であり、ツノコガネも含めてそれ以外の種は低密度であったことを報告している。本研究も含め、わずか3例で、しかもいずれも調査方法、期間、間隔が異なっていることから単純にはその群集構造を比較できないが、いずれの調査地においても高密度種と低密度種が存在していることだけは言えるであろう。そして、カドマルエンマコガネ、オオマグソコガネ、フチケマグソコガネという種は、日本の北から南の地域にかけてかなり高密度種である可能性が考えられる。しかし、本研究以外では密度レベル決定機構に触れておらず、今後さらに調査方法を統一して調査し、いろいろな地域での群集構造の決定機構の研究を通じ、糞という一時的かつパッチ状の資源を利用する生物群集の構造を決める法則性をみいだすことが必要であろう。

以上をまとめてみると、糞虫類の群集構造としては、本研究の調査地ばかりでなく、広く日本の多くの地方で、① 高密度種と低密度種が存在し、それらの種間では、② 成虫出現期、③ 糞内での生息場所が分割されていることが考えられた。しかし、これらの構造を決定している機構については、ほとんど研究されていないというのが実態である。

これまで考察してきたことは、主として食糞性コガネムシ類であった。食糞性コガ

ネムシ類は、食物連鎖の観点からみると横の関係であり、同一資源を類似したやり方で利用していると考え、ギルド (Root, 1967) と呼べるであろう。しかし、糞にはこのような食糞性コガネムシ類のみならず、ハエ、ガムシ、エンマムシ、ハネカクシなど多くの他の昆虫も生息している。Pianka (1980) は、群集はいくつかのギルドに分割することができ、ギルド内では激しい競争が生じているが、ギルド間での競争は少ないと指摘した。Hanski and Koskela (1977, 1979) は、糞内で生息する50種の食糞性昆虫と129種の肉食性昆虫を、利用する食物によりごくおおまかに6つのギルドに分け、それらの昆虫類の生息場所 (放牧地、松林、トウヒ林)、成虫出現期 (6、7、8月)、資源の状態 (糞設置後、1、2、4、6、8、15、20、25、30日の糞) と糞内での生息種数と個体数の関係について検討した。その結果、① 前述の3つのニッチ軸において、食糞性昆虫類では成虫出現期の重複が最も少なかったのに対し、肉食者では生息場所の重複が最も少なかったこと、② 食糞性昆虫では糞設置後すぐに飛来してくる種と古くなった糞へ飛来する2つのグループがあったが、食肉性昆虫ではそのような傾向はなく、ほとんどの種は糞の経時変化に関係なく飛来してきたことを報告した。この研究は、糞内で生息する179種の昆虫を同定し、食物の利用様式からギルドに分け、それらの間にみられる関係を検討しようとした点においては評価できるが、肝心のギルド内・ギルド間での相互作用と、それがおよぼす種数・個体数への影響については何も触れていない。

今後は、食糞性コガネムシ類だけでなく、他の食糞性昆虫類および肉食性昆虫類との関係も取入れつつ、糞内での相互作用の定量化とそれが各種個体群密度におよぼす影響についても検討していく必要がある。

(3) その他の昆虫類

昆虫類を材料とした長期の個体群生態学的な研究は少なくないが、群集生態学の観点から長期にわたって種数・個体数の決定機構を扱った研究は少ない。

その中で、Lawton (1984) は、ワラビ (*Pteridium aquilinum*) に生息する35種の昆虫類の個体数を9年間にわたり調査した。そして、調査年間での全ての種ごとの個体数の順位相関の組合わせを検討したところ、15の組合わせ中12例で有意な相関 ($p < 0.05$) が示されたことにより、この群集は予測可能な群集 (predictable community) であると結論づけた。このような群集構造の決定機構として、彼はこれらの昆虫類では、① 種ごとの個体数が少ないこと、② 資源の枯渇が生じている状態

は見受けられなかったことなどから、① 資源をめぐる種内・種間競争により、各種の個体数が決定されているのではなく、② 捕食者・寄生者により種ごとの個体数が決定されている可能性が大であろうと結論づけた。この研究は、昆虫類では数少ない野外での長期にわたる個体数の調査と、それにもとづいて群集構造を明らかにした研究としては高く評価できるが、① 資源量の定義があいまいで、その定量化がなされていない、② 卵から成虫までの死亡過程とその要因がわかっていない、③ 種内・種間の相互作用の定量化がなされていない、などの弱点がある。

また、バショウ科 *Heliconia* には多くの種類の昆虫が生息しており、これらの種間での資源をめぐる競争の有無について多くの研究がなされてきた（たとえば、Strong, 1977, 1979, 1982, 1983, 1984 ; Seifert, 1980, 1982）。そして、これらの群集は、① 資源に対して各種の個体群が飽和状態になっておらず、② それにともない、資源をめぐる種内・種間の競争の可能性は少ないことが指摘された。そして、③ 各種の個体群密度が資源に対して飽和状態になっていない要因として、成虫の捕食、卵・幼虫・蛹への寄生が重要であろうと結論づけられた（Strong, 1983, 1984）。しかし、これもまだ仮説の段階で、実験により検証されたものではない。Lawton and Strong (1981) と Strong et al. (1984) は、このような植食性昆虫を材料に群集構造の解明を試みた研究を総説して、① これらの群集では資源をめぐる種間競争が生じている例がきわめて少ない、② 種間競争が群集の構成員として作用しているという研究はほとんど存在しない、③ それゆえ、相互作用としては自種の密度効果および捕食者・寄生者の影響が大であろうと結論づけた。

次に、植食性昆虫以外について述べてみたい。Wise (1981) は、4 種のゴミムシ類 (*Tenebrinidae*) を用い、3 年間にわたり野外で優占種を取り除いた区とそうでない区の、取り除き後の各種の個体群密度と成虫体重の変化を比較した。その結果、取り除いた区において、優占種以外の種の密度の増加も、成虫体重の増加もみられなかったことから、この群集の構造決定機構として種間競争は重要でないと結論づけた。

Wilson et al. (1984) は、5 種のシデムシ類 (*Nicrophorus*) の食物をめぐる競争について調査し、① *Nicrophorus orbicollis* と *N. defodiens* では、餌である死体をめぐる激しい種間競争が生じていたが、② *N. savi* と *N. tomentosus* では、繁殖期が異なっており、この種同士またはこれらの種と他種との間の餌をめぐる競争はまれであったことから、③ これらの種の繁殖期の分割要因の 1 つとして資源をめぐる競争が重要であったと考えている。

Kneidel (1984) は、動物の死体に生息する 6 種のハエ類を用い、幼虫期の餌をめぐる種間競争について検討した。その結果、優占種の幼虫がいる区では他種のハエは成虫まで全く発育しなかったが、優占種のいない区では他種のハエの成虫が出現してきたことから、幼虫間での餌をめぐる種間競争は強いと結論づけた。

Juliano (1986) は、今までなされたきたオサムシ類 (*Carabidae*) の個体数決定要因を検討した研究では、その要因として種間競争が重要であるとするもの (Lenski, 1982, 1984; Baars and van Dijk, 1984a, b) と競争以外の非生物的要因が重要であるとするもの (den Boer, 1980) とがあり、一定しないとして、再度 2 種のオサムシ (*Brachinus mexicans* と *B. lateralis*) を用い、優占種 *B. lateralis* がもう 1 種 *B. mexicans* におよぼす資源をめぐる競争の影響を、成虫の体重増加の点から検討した。その結果、優占種を取り除いた区とそうでない区での *B. mexicans* の生体重に有意差があらわれなかったことから、資源をめぐる競争はこの 2 種の共存に重要な役割を果たしていないと結論づけた。

以上、ごくおおまかに昆虫類についての研究をみてきたがこれらをまとめると、① 多くの研究で競争の有無にポイントがおかれていること、② それにともない、食物連鎖の横の関係について扱われたものが多く、縦の関係および縦と横との複合関係を扱った研究はほとんどなされていないこと、③ また、種数・個体数決定機構について一般化するには今までなされた研究は、質的にも量的にも充分でないことが指摘できよう。

(4) その他の生物

ここでは、野外で比較的長期間にわたり、生物群集の種数・個体数決定機構について検討された研究例に触れてみたい。

Hairston (1986) は、4 種の *Desmognathus* 属のサンショウウオを 4 年間にわたり調査し、それらの生息場所のすみわけと個体数決定におよぼす競争と捕食の役割を検討した。4 種のサンショウウオは、体長により (*D. quadramaculatus* \geq *D. monticola* \gg *D. ochrophaeus* $>$ *D. wrighti*) 生息場所が異なり、もっとも大きい *D. quadramaculatus* が小川の中で生息し、体長が小さくなる種ほど、小川から離れて生息していた。まず、*D. monticola* と *D. ochrophaeus* との関係を明らかにするために、*D. monticola* および *D. ochrophaeus* を取り除いた区と取り除かない区が設定された。そして、① *D. monticola* を取り除くことにより、*D. ochrophaeus* の

個体数が増加したら、D. monticola は D. ochrophaeus に対して捕食者か競争者のどちらかである、② D. ochrophaeus を取り除くことにより、D. monticola の個体数が減少したら、D. monticola は D. ochrophaeus の捕食者であり、D. monticola の個体数が増加したら競争者である、という2つの仮説がたてられた。その結果、①では D. ochrophaeus の個体数が増加し、②では D. monticola の個体数が減少したことにより、D. monticola は D. ochrophaeus の捕食者であると結論づけられた。次に、同様な取り除き実験により、D. ochrophaeus と D. quadramaculatus および D. monticola と D. quadramaculatus との関係が検討され、D. quadramaculatus は D. ochrophaeus の捕食者であり、D. monticola と D. quadramaculatus は D. ochrophaeus をともに餌とする競争者であることが明らかにされた。そして、取り除き区とそうでない区の3種の生息場所の変化が検討され、① 餌種と隣接した捕食者を取り除いたところ餌種の分布が拡大した、② 餌種を取り除いても隣接した捕食者の分布は変化しなかったこと、③ 競争者を取り除いても他の競争者の分布は変化しなかったことから、これらのサンショウウオ類の群集構造の構成力として、捕食関係が重要であることを示した。

Brown and Munger (1985) は、6年間にわたり南アリゾナに生息する野ネズミ群集の種数・個体数決定機構について調査を行なった。この群集の対象としたネズミはいずれも植物の種子を食べる種で、その中に大型種3種と小型種5種が含まれ、① 最も大きい Dipodomys spectabilis を取り除いたところ、取り除かない区に比較して、他の2種の大型種の個体数は増加したが小型種の個体数は変化しなかったこと、② また大型種3種を取り除いたところ、取り除かない区に比較して4種の小型種の個体数は増加したが、他の1種のそれは変化しなかったという結果を得た。このことから、この群集においては資源をめぐる種間競争は重要な役割を果たしていると結論したが、比較的単純でよく研究されているこのような群集においても、群集構造決定の過程や機構には未知な部分が多く、今後一層詳しい研究が必要であるという。

Erlinge (1983) は、6年間にわたるテン (Mustela erminea) の個体群動態を、テンが生息する生物群集内での餌および競争者との関係から解析しようと試みた。本種の餌としては、野ウサギと2種の野ネズミがおり、餌をめぐる競争者としては、キツネ、イタチ、アナグマ、タカ、ネコなどがいた。調査の結果、本種の生息地では餌量が少なく、それにとまなう激しい種間競争によってテンの個体群密度レベルが決定されているとみなされた。

Wilbur (1987) は、いろいろな要因がからみあって群集構造が決定されている場合、その決定機構を解明するには要因実験 (factorial experiment) を行なう必要があるとし、4種のオタマジャクシ (*Rana utricularia*, *Scaphiopus holbrooki*, *Bufo americanus*, *Hyla chrysoscelis*) を用いて、餌をめぐる種間競争、イモリ (*Natophthalmus uiridescens*) による捕食、環境の攪乱 (池の乾燥) が、どのようにこのオタマジャクシ群集に影響を与えているか検討した。そして、① 池が乾燥することにより、最も影響を受ける種が *R. utricularia* で、ほとんど影響を受けない種が *S. holbrooki*、② 捕食に対して、最も影響を受ける種が *S. holbrooki* で、捕食をうまく回避しているのが *B. americanus*、③ 種間競争については、最も他種に影響をおよぼしているのが *H. chrysoscelis* で、最も他種から影響を受けているのが *S. holbrooki* であったという結果を得た。これらのことより、種ごとに各要因から受ける影響は異なるとし、これまでなされてきた群集構造の決定要因として競争、捕食、その他の要因のうちのいずれか1つが重要であるとする議論は全く無益なものであり、今後はこのような要因実験を行なうことにより、群集構造決定におよぼす各要因の影響について検討することが重要であることを指摘した。

以上、ごく少数の例しか触れなかったが、脊椎動物を用いた研究では、個体群動態の観点から群集構造を解明しようとする方向が昆虫類と比較してより強く指向されているように思われる。また、Brown and Munger (1985) の指摘にもあるように、一見単純そうに思われる競争関係においても、野外の実態となるとかなり複雑であるから、今後いろいろなシステムでの研究が必要であろう。また、Wilbur (1987) が用いた要因実験 (factorial experiment) の手法は、今後、群集構成本力の実態を把握する上で欠かせないものとなるであろう。

さて、このような群集生態学研究の現状の中での本研究の位置付けであるが、① 食物連鎖の横の関係しか扱っていない、② 群集構造の決定機構について、12種中わずか2種についてのみ解明したにすぎないなどの問題点はあるが、群集生態学の分野で指摘された前述の3つの問題点を考慮してなされた野外研究は、日本はもちろん外国にも少なく、今後の本分野での研究の出発点となると考える。

第2節 群集生態学研究の現状と今後の方向性

(1) 食糞性コガネムシ類

すでに前節でみたように、食糞性コガネムシ類を材料にした研究では、主として成

虫の発生活長と糞内での生息場所の記載が主で群集構造決定機構を扱った研究はなかった。そこで以下に、本研究を中心に今後、糞に生息する昆虫類を用いて、今後どのように研究が発展させられるかについて考えを述べたい。

① 糞虫類群集構造の決定機構の全体像の把握

本研究では、カドマルエンマコガネとツノコガネの密度レベル決定機構について論じたわけだが、次には両種と同様に大型種で親が幼虫への給餌糞球を作り、初夏に産卵する高密度種のおオマグソコガネと低密度種であるクロマルエンマコガネおよびフトカドエンマコガネの密度レベルの決定機構を検討すべきであろう。また、第3章の考察で述べたように、カドマルエンマコガネやツノコガネとは生活様式が異なり、親が幼虫への給餌糞球を作らずに直接糞内および糞直下の地中に産卵する小型のマグソコガネ類の密度レベル決定機構についても検討しなければならない。大型種と同様に、これらの小型種においても、高密度の2種とそれ以外の低密度種が存在し、高密度種の成虫出現期の重複は著しく少なく、これらの個体数の年次変動は少なかった。しかし、これらの種の群集構造決定機構は大型種の場合と異なっているかもしれない。なぜなら、これらの小型のマグソコガネ類は、親が給餌糞球を作らないこと、糞の地上からの早い消失を考えると、小型種の幼虫間では、糞内での餌をめぐる競争が強く、成虫までの生存率が低いかもしれない。おそらく、このようなことが小型種の密度レベル決定機構の重要な要因として作用するであろう。

② 遷移途上の糞虫類群集構造の検討

本研究は、比較的糞虫類の資源の変動の少ない環境下での調査であった。そのような環境では、種ごとの個体数の年次変動は少なく、優占種の密度レベルは資源量に対して平衡状態に達している可能性があると思われた。これに対し、種の新しい生息地への移入・定着という問題も研究することができるだろう。すなわち、牧場が作られて年月をあまり経てない時点で種構成を調査し、その後、時間の経過とともにその種構成の遷移を各種の生活史特性とともに捉らえるなら、生態学上の重要なテーマの1つである、種の移入・定着の問題に対しても重要な資料を与えることが可能であろう。また、この研究は外国からの糞虫の移入放飼について重要な基礎資料となるであろう。

③ 他種との共存の有無による形質置換の可能性の検討

本研究は、カドマルエンマコガネが高密度、ツノコガネが低密度の地域で調査を行った。その結果、ツノコガネはカドマルエンマコガネにより、密度レベルが低く抑えられ、資源として価値の低い、古い糞を利用していると考えられた。今後はツノコ

ガネがいて他の優位な競争者のいない地域で、種構成とツノコガネの資源利用様式について調査すべきであろう。そして、そのような調査地で、ツノコガネが新鮮な糞のみを利用しているとしたら、本研究で得られたツノコガネは古い糞をも利用するという資源利用様式は、カドマルエンマコガネとの資源をめぐる競争によって得られた形質であるかもしれないと考えられる。そして、新鮮な糞のみを利用しているツノコガネをカドマルエンマコガネと一緒に累代飼育することにより、ツノコガネが古い糞を利用するようになったら、競争による資源利用形質の進化の実証研究にもなりうるであろう。

④ 糞をめぐる生物群集の相互作用の定量化

すでに第5章第1節で述べたように、糞の中の生物群集においては、糞を餌として利用する一次生物（たとえば、糞虫類、ハエ類）と、一次生物を餌として集まる二次生物（たとえば、エンマムシ、ハネカクシ、ガムシ類）が糞の中で複雑に相互作用を繰り返している。このような点から、食物連鎖をさらに上下・左右に広げ、糞に集る生物の糞内での生活様式を採餌戦略、生活史戦略、種内・種間関係を含む総合生態学の対象として捉え、発展させていく必要があるだろう。

⑤ 群集動態の理論モデル

群集生態学において、その構造を定量的に記載することは最も重要であり必要なことである。しかし、そのレベルにとどまっていたなら真の群集構造とその機構については理解しにくい。そこで、生物群集の動的ふるまいを知る1つの方法として、各生物について個体群パラメータを知り、各々の種内・種間関係をサブシステムとしてとらえシステム解析を行ない、シュミレーション実験により生物群集内での各生物および各種内・種間関係の役割を知る方法がある。系が複雑になればなるほど、個体群動態の観点に立って得たデータをもとに作成したモデルからの予測は、生物群集の実態を知る上で重要であろう。

そこで、2種の競争系の解析モデルとして、競争に対する強さ、資源利用様式の種間差、分布集中度、の3つのパラメータを考え、各パラメータの相互関係と共存条件を検討し、さらにカドマルエンマコガネとツノコガネの競争系のシュミレーションモデルに拡張し、モデルの予測値と野外の観察値を比較し、本研究で得られた競争系の実態について考察することが必要である。このような手法は、現在、東北農業試験場で行なわれようとしている導入糞虫により糞の処理およびサシバエ類の防除を行なう場合に導入種と土着種の競争の結果の予測としても役立つであろう。

(2) その他の群集

すでに緒言で述べたように、1970年代から1980年代にかけて生物群集の種数・個体数決定機構において、競争が重要であるとする人々と (Diamond, 1978; Schoener, 1982, 1983; Roughgarden, 1983)、それ以外の要因が重要であるとする人々 (Wiens, 1977; Connor and Simberloff, 1979; Connell, 1980; Lawton and Strong, 1981) との間で激しい論争がなされてきた。

野外で種間競争が生じていることに懐疑的であった Connor and Simberloff (1979)、Strong et al., (1979) は、群集構造を決定している要因の研究において帰無仮説の必要性を強調し、実際の群集構造が、それをランダムに構成し直したときの群集構造と有意に異なっていることが示されて、はじめてランダムでない構造をもたらしている要因の解析が可能である (null model) ことを主張した。また、Connell (1980) は、近縁種間でのニッチ分割が競争による共進化の結果であるという説に対し、これを実証した研究はわずかに1例しかないとし、これを実証するためには、① 競争している2種間でニッチ分割が生じており、② それが競争によって生じ、かつ、③ 遺伝的基盤 (genetic basis) があることを示さなければならないことを指摘した。これに対し、Roughgarden (1983) は、Connell (1980) のいう、共進化によるニッチ分割の実証は現段階では実行不可能であり、必ずしもその実証のみが共進化によるニッチ分割を示す方法とは限らないとし、また、null model については、全く生物学的な過程を含んでおらず、このようなものからは何も得ることはできないと結論づけた。

その後、今までなされた種間競争研究が再検討され、野外において競争はかなり生じていることが認識され (Schoener, 1983; Connell, 1983)、野外研究を再検討した Schoener (1985) は、Connell (1983) との同意点として、① 脊椎動物よりも無脊椎動物において競争は少ない、② 海洋生態系では、H S S 仮説 (以下に説明) を支持する研究は少ない、③ 競争能力は非対称 (asymmetry) であることをあげた。

現在、生物群集でみられる種間関係のパターンを一般化する方向として、大きく2つの潮流があるように思える。まず、Hairston et al. (1960) の食物連鎖の高位置では捕食者がいないので、肉食者同士の資源をめぐる競争は激しく、植食者は捕食者により低密度レベルに抑えられているから競争は強くなく、植物は植食者によりあまり摂食されていないから競争はきびしい、という食物連鎖の中間的位置の種では競争が強くない、という仮説 (H S S 仮説) や、Menge and Sutherland (1976, 1987) の、

種間競争は食物連鎖の高位置において強い、という仮説（MS仮説）にみられるように、栄養段階のレベルから、種間関係の種類・程度について一般化しようとする試みである。もう一方は、Diamond and Case (1986) がいうように、群集生態学の当面の課題は生物群集にみられる普遍的な一般化を探るのではなく、ある環境において生じる生物のふるまいの条件解を見い出すことであるという立場、および Schoener (1986) が試みつつある生物をいろいろな生活スタイルに分けて、そこでみられる種間関係をそれぞれ検討しようとする立場である。

しかし、いずれの場合においてもすでに緒言で述べたように、① 資源量の定量化、② 長期的な研究、および、③ 群集生態学の中心的課題である種構成決定機構の解明という3点をしっかりおさえた研究にもとづいて議論されなければならない。しかし、現在までなされた研究をみるなら、前述した3点を満たした研究はごくわずかであり、このような点から、私には現在の群集生態学は、武田 (1986) が述べるように、“「競争種間群集」の解析を終えて次の段階にさしかかっている”とは思われない。

おそらく、今後の群集生態学の1つの方向性としては、上記3点を満たした野外調査にもとづいて、Diamond and Case (1986) が指摘するような、ある環境下での群集動態の条件解をみいだすことがまず先決問題であろう。そのような環境の区分けとしては、Price (1984) が指摘するように資源の変動をいくつかのパターンに分け、そのようなパターンで変動する資源を利用する生物群集のふるまいを検討するのも1つの方法であろう。具体的に野外で調査を行なっていくには、Diamond (1986) が強調するように、室内実験 (laboratory experiment)、野外実験 (field experiment)、自然実験 (natural experiment)、の特徴と限界を視点におきそれらをうまく組合わせて自然の中での生物のふるまいの実態を把握するべきであろう。そして、すでに第5章第2節で述べたが、これらのデータをもとに生物群集のモデルを作り、その動態を予測することも重要なアプローチの1つであろう (たとえば、Bellows and Hassell, 1984; 野島・玉置, 1985)。

このような研究の後にはじめて、小林 (1980) が強調するような群集における安定機構と不安定機構についての一般化も可能になると考えられる。

【要約】

本研究は、食糞性コガネムシ類の群集構造とその決定機構について、個体群動態の観点から解明を試みたものである。主要な結果を要約すると次の通りである。

I. 食糞性コガネムシ類の群集構造

ここでは、群集構造として、成虫の発生消長、糞の質の経時変化にともなう種構成の変化、成虫の糞内分布様式、および草地・林縁・林内での成虫の分布について検討した。また、種ごとの個体数の順位の年次変動をもとに群集構造の安定性を検討した。

(1) 1982年の6月から10月までに草地で採集された糞虫類の総個体数は、2科4属15種51,225匹であった。最も多く採集されたのは、フチケマグソコガネで全採集個体数の46%を占めた。次いで、マグソコガネ、カドマルエンマコガネ、オオマグソコガネで、これら4種で採集個体数の95%を占めた。なお、生物体量（biomass）では、カドマルエンマコガネ（55.7%）、フチケマグソコガネ（13.7%）、マグソコガネ（10.8%）、オオマグソコガネ（5.8%）、ツノコガネ（4.7%）の順となった。

(2) 草地で採集された15種の糞虫類のうち、比較的個体数の多い12種では、成虫出現パターンはおおまかに、① 春・秋出現型（マグソコガネ、オオフタホシマグソコガネ）、② 初夏出現型（コマグソコガネ、オオマグソコガネ）、③ 春から秋にかけて出現し、秋にピークを示す型（フトカドエンマコガネ、クロマルエンマコガネ）、④ 春から秋にかけて出現し、初夏と秋にピークを示す型（コスジマグソコガネ、カドマルエンマコガネ）、⑤ 夏出現型（フチケマグソコガネ、ウスイロマグソコガネ、オビマグソコガネ、ツノコガネ）の5つに分けることができた。

(3) 糞の質の経時変化にともなう種構成の変化は、ツノコガネ以外の糞虫類では、糞の排泄後すぐに飛来し、1週間以内で糞から移出していることが示された。また、初夏と秋に出現する種および初夏から秋にかけて出現する種では、初夏および夏よりも秋の方が糞内に長く滞在する傾向があった。

(4) 糞虫類の生息場所を、糞の表層と糞内および糞直下の地中に分けたところ、小型のマグソコガネ類は主として糞の表層部分に生息していたのに対し、大型のマグソコガネ類やエンマコガネ類は糞直下の地中で生息していた。

(5) 草地・林縁・林内での種構成を比較したところ、マグソコガネ類はすべて草地に多く、エンマコガネ類は、カドマルエンマコガネが草地に多いのに対しフトカドエン

マコガネ・クロマルエンマコガネは林内・林縁からも採集された。コブマルエンマコガネとセンチコガネは林縁・林内で多く、とくにセンチコガネは草地からはほとんど採集されなかった。

(6) 糞虫類の資源ニッチを、季節（成虫出現期）、餌状態（糞の経時変化）、生息場所（草地・林縁・林内）、の3軸に分け、資源利用の種間重複度を検討したところ、重複度は成虫出現期において最も低く、次は生息場所であり、最も高いのが糞の経時変化であった。

(7) 資源利用の多様性と種ごとの個体数の関係をみたところ、利用しているニッチの巾が広い種ほど個体数が多くなるという傾向は示されなかった。

(8) 群集構造の安定性を検討するため、5年間の糞虫類の種ごとの個体数の順位相関を調べたところ、全ての年の組み合わせで、それらの順位に有意な相関があり、5年間を通じて種ごとの個体数の順位は安定しているとみなせた。

(9) 5年間に採集された糞虫数のうち、5年間とも高密度種はカドマルエンマコガネ、オオマグソコガネ、フチケマグソコガネ、マグソコガネであり、これら以外の種は低密度であった。また、高密度の4種の糞塊当たり平均個体数の年次変動巾（最大値／最小値）は狭かったが（1.36～2.82）、それ以外の低密度種ではかなり変動巾が広い種（2.14～7.16）もあった。

(10) 群集構造の多様性を種数および均等度指数を用いて表し、その5年間の変化をみたところ、数種は12から15と変化していたが、均等度指数は0.5を中心にわずかに変動しているだけで、多様度の年次変動は少ないと思われる。

(11) 以上の結果、特に草地で生息する糞虫類の群集構造としては、成虫出現期を時間的・空間的に分割する4種の高密度種と、それ以外の8種の低密度種の存在によって特徴づけられ、これらの群集構造は安定したものであると結論づけられた。

II. カドマルエンマコガネとツノコガネの個体群密度レベルの決定機構

成虫出現期、繁殖時期、繁殖様式、成虫の大きさの類似しているカドマルエンマコガネとツノコガネについて、生活史特性、卵から成虫までの生存率、およびその過程での密度効果の有無、資源利用様式、資源量と個体群の変動様式について検討した。

(1) 2種の体長、生重、給餌糞球量、卵体積、および純繁殖率を調べたところ、ツノコガネとカドマルエンマコガネでは体長には有意差がないが、ツノコガネの方が生重はやや重く、幼虫1匹への給餌糞球量も多く、大きい卵を数多く産んでおり、した

がって純繁殖率もツノコガネの方が高かった。

(2) 2種の生存曲線と産卵曲線を比較したところ、カドマルエンマコガネは7月中旬に産卵を開始し、産卵数は30日後にピークになり(0.33卵/日/雌)、9月中旬に終了した。一方、ツノコガネでは7月下旬より産卵を開始し、産卵数は40日後にピークとなり(0.44卵/日/雌)、10月中旬に終了した。2種の雌は、ともに産卵のピークまで死亡はなく、そのピークを過ぎると急に死亡個体数が増加した。

(3) カドマルエンマコガネでは成虫までの生存率が50% (1985)、51% (1986)と高いことが示された。とくに兩年とも、卵期でそれぞれ32.5%、37.1%死亡した他、その後の幼虫・蛹期間の死亡個体数が著しく少ない点が特徴であった。また、ツノコガネでも1、2、3齢前期と蛹期の死亡個体数が少ないことが示されたが、カドマルエンマコガネと異なり、3齢後期に死亡個体数が多かった。この3齢後期の死亡は、越冬期の死亡にもとづくものである。成虫までの生存率をみると、25% (1984)、32% (1985)、50% (1986)であった。この2種の幼虫期での死亡が少ない理由としては、親が作る糞球が幼虫の餌となるとともに、成虫までの安定した生息環境としても役立っている可能性があると考えられた。カドマルエンマコガネの越冬期生存率は1984/85年から1986/87年の3年間の5対と10対区では、それぞれ68%と64%、25%と12%、51%と47%であった。ツノコガネの越冬期生存率は、1985/86年と1986/87年でそれぞれ52.9%と83.3%であった。2種とも1985/86年で越冬期生存率が低かったが、これはこの年の冬の気温の低かったのが要因のように思われた。

(4) 2種は糞塊当たり同種個体数が増加すると、雌当たり産卵数が減少する傾向が示された。また、ツノコガネでは糞塊当たりカドマルエンマコガネの個体数が増加すると雌当たり産卵数は減少したが、カドマルエンマコガネでは糞塊当たりツノコガネの増加と雌当たり産卵数との関係にははっきりした傾向は示されなかった。

(5) 2種の野外における糞塊当たりの分布相関を Iwao (1977) の ω 示数を用いて検討したところ負の値を示すことは少なく、2種が互いに生息する糞塊を避け合っている傾向はないと思われた。

(6) 2種の糞利用様式はカドマルエンマコガネでは新鮮な糞に飛来し、短期間滞在して糞から移出していたのに対し、ツノコガネは古い糞にも飛来し、糞内滞在時間も長かった。2種とも1日目の糞と3日目の糞では、3日目の糞での滞在時間が短かった。

(7) ツノコガネを、① 新鮮な糞、② 野外に3日間放置した糞、③ カドマルエンマコガネで3日間飼育した糞で飼育し糞塊当たり産卵数を調査したら、①と②では有意

差がなかったが、①および②と③との間では、③の方が糞塊当たり産卵数が有意に少なくなっていた。

(8) 野外での牛の7月から9月の総排糞量を牛の体重および各年の個体数と採食量および消化率の関係をを用いて求めたところ、その排糞量の年次変動は少なく、その変動巾（最大糞量と最小糞量の比）は1.52であった。

(9) 5年間の2種の新成虫の個体群密度（糞塊当たり平均成虫数）は、カドマルエンマコガネが常にツノコガネよりも高く、その変動巾（糞塊当たり平均成虫数の最大値と最小値の比）は、カドマルエンマコガネの繁殖成虫では3.71、新成虫では2.75、ツノコガネの繁殖成虫では2.37、新成虫では6.54であった。

(10) カドマルエンマコガネでは繁殖成虫1個体当たり資源量と増殖率（＝新成虫数／繁殖成虫数）との間に正の相関（ $r=0.93$, $p<0.05$ ）が示されたが、ツノコガネではそれらの間には正の相関があるとはいえなかった（ $r=0.14$, $p>0.05$ ）。

(11) カドマルエンマコガネ繁殖期にカドマルエンマコガネの糞塊当たり平均成虫数は、1982年は75.8（1981年の資源量の急増による増加と思われる）、1983年は20.4

（1982年には繁殖成虫が著しく多いにもかかわらず、この年の資源量が前年に比べて著しく減少しており、これにより1983年の個体数は少なかったものと思われる）であり、この2年を除いた3年間でそのそれは30から50個体であった。また、カドマルエンマコガネの繁殖期にツノコガネの糞塊当たり平均成虫数は3から12個体であった。これらの野外調査にもとづき、カドマルエンマコガネ16対（32個体）の産卵におよぼすツノコガネの密度効果を調べたところ、ツノコガネの成虫数の増加にともなっても、カドマルエンマコガネの糞塊当たり産卵数が有意に減少する傾向はなかった。また、ツノコガネの繁殖期にツノコガネの糞塊当たり平均成虫数は2から5個体であり、その繁殖期にカドマルエンマコガネの成虫数は30から70個体であった。これらの野外調査にもとづきツノコガネ2対（4個体）の産卵におよぼすカドマルエンマコガネの密度効果を調べたところ、カドマルエンマコガネの成虫数の増加とともに、ツノコガネの糞塊当たり産卵数は直線的に減少した。

(12) 野外での糞塊当たり産卵数は、カドマルエンマコガネではそれが7以上の場合はごくまれで、平均糞塊当たり産卵数も1.7と少ないことが示された。一方、ツノコガネでもそれが9以上のことはなく、平均糞塊当たり産卵数も2.6と少ないことが示された。

(13) カドマルエンマコガネの繁殖成虫数とカドマルエンマコガネの増殖率（＝新成

虫数／繁殖成虫数）との間には負の相関（ $r=-0.93$, $p<0.05$ ）が示されたが、ツノコガネ成虫数とカドマルエンマコガネの増殖率との間には負の相関がなかった（ $r=0.30$, $p=0.62$ ）。ツノコガネの繁殖成虫数とツノコガネの増殖率との間には負の相関があるとはいえ（ $r=-0.14$, $p=0.86$ ）、カドマルエンマコガネ成虫数との関係においは $r=-0.49$ であったが有意ではなかった（ $p=0.51$ ）。

(14) 資源量に対する個体群の平衡を、① 資源量の年次変動と個体群の同調、② 外的攪乱後の平衡状態への復帰、③ 再生産曲線の型、という3点より検討したところ、カドマルエンマコガネでは資源量に依存して密度レベルが決定されているとみなせた。一方、ツノコガネでは資源量に依存して密度レベルが決定されている可能性は少ないと思われた。カドマルエンマコガネでは1981年の資源量の急増により1981年の新成虫数が増加し、それが1982年の繁殖成虫数の増加につながったと思われ、1982年は1981年に比べて資源量が急減し、それにより1982年の新成虫数は急減したものである。これにともない、1983年のカドマルエンマコガネの繁殖成虫数は減少したが、その後、年の経過とともに繁殖成虫数は一定の密度レベルに増加しつつあった。またこれらのことより、1983年のツノコガネの繁殖期のカドマルエンマコガネ成虫数が減少しており、おそらくこのことが1984年のツノコガネの新成虫数の増加（前年度新成虫の3.6倍）につながったと思われる。その後、ツノコガネの密度はカドマルエンマコガネ新成虫が急減した1983年以前の密度レベルに復帰しつつあった。再生産曲線の型は、カドマルエンマコガネでは山型であったが、ツノコガネでは山型とならなかった。

(15) 以上の結果より、カドマルエンマコガネは資源量に対して、平衡密度レベルに達している可能性があると考えられたが、ツノコガネではその可能性は少ないと思われた。そして、個体群密度レベル決定機構として、カドマルエンマコガネは産卵への同種密度効果が、ツノコガネは産卵へのカドマルエンマコガネの他種密度効果が重要であると考えられた。

(16) 本研究を通じ、今後糞虫類を用いて、① 糞虫類群集構造の決定機構における全体像の把握、② 遷移途上の糞虫類群集構造の動態の検討、③ 他種との共存の有無による形質置換の可能性の検討、④ 糞をめぐる生物群集の相互作用の定量化、⑤ 糞虫類群集動態の理論モデルなどの研究を行なうことが課題としてあげられた。

【謝辞】

本研究の遂行と取りまとめの過程において終始御指導、御批判を賜った名古屋大学農学部伊藤嘉昭助教授に厚くお礼申上げる。また、名古屋大学農学部斎藤哲夫教授、宮田正博士、椿宜高博士、からは研究中にさまざまな御教示を賜った。5年間の野外調査後1年間で本論文を取りまとめることができたのは本研究室のスタッフの方々の暖かい励ましと速水鋭一博士の献身的な援助に負うところが大きい。ここに改めて感謝の意を表したい。佐藤孝二教授（名古屋大学）、穂積和夫教授（名古屋大学）には本研究に対して有益な御助言を頂いた。水田国康教授（広島農業短期大学）には本研究の当初に糞虫類についての数多くの有益な御助言と、その後常に暖かい励ましを頂いた。佐藤正孝教授（名古屋女子大学）には糞虫類の同定をお願いした。平野耕治博士（現筑波大学）、速水鋭一博士（名古屋大学）、田中幸一博士（現九州農業試験場）には本研究に対して常に快く議論して頂いた。また、本研究の調査地である名古屋大学農学部付属山地畜産実験実習施設の佐藤孝二施設長はじめ横田浩臣助教授、伊藤美登氏、土屋敏氏、後藤明光氏、後藤美代子氏には有形無形のさまざまな御援助を頂いた。商船高等専門学校を卒業し全く異なる分野でこのような論文を取りまとめることができたのは、常日ごろ暖かく励まして頂いている寺中理明教授（宇都宮大学）小林四郎助教授（山形大学）、杉本毅教授（近畿大学）、桜谷保之博士（近畿大学）、高橋滋氏（宇都宮大学）はじめ数多くの友人および両親のおかげである。これらの方々に心からお礼を申しあげる。また、本論文のタイプを手伝って頂いた早川佳世氏に感謝したい。

最後に、本論文を恩師である大島商船高等専門学校 故針本多久男教授に捧げたい。

【引用文献】

- Andrewartha, H.G. and L.C. Birch (1954) The Distribution and Abundance of Animals. Univ. Chicago Press, Chicago, 782 pp. *
- Atkinson, W.D. (1979) A comparison of the reproductive strategies of domestic species of *Drosophila*. *J. Anim. Ecol.* 48: 53-64.
- Atkinson, W.D. and B. Shorrocks (1981) Competition on divided and ephemeral resource: A simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50: 461-471.
- Baars, M.A. and van T.S. Dijk (1984a) Population dynamics of two carabid beetles at a dutch heathland. I. Subpopulation fluctuations in relation to weather and dispersal. *J. Anim. Ecol.* 53: 375-388.
- Baars, M.A. and van T.S. Dijk (1984b) Population dynamics of two carabid beetles at a dutch heathland. II. Egg production and survival in relation to density. *J. Anim. Ecol.* 53: 389-400.
- Bellows, T.S. and M.P. Hassell (1984) Models for interspecific competition in laboratory populations of Callosobruchus spp. *J. Anim. Ecol.* 53: 831-848.
- Boyce, M.S. (1984) Restitution of r- and K-selection as model of density-dependent natural selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 427-447.
- Brown, J.H. and J.C. Munger (1985) Experimental manipulation of a desert rodent community: Food addition and species removal. *Ecology* 66: 1545-1563.
- Caswell, H. (1982) Life history theory and the equilibrium status of populations. *Am. Nat.* 120: 317-339.
- Connell, J.H. (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- Connell, J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696.
- Connell, J.H. and W.P. Sousa (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am. Nat.* 121: 789-824.

- Connor, E.F. and D.M. Simberloff (1979) The assembly of species communities : Chance or competition ? Ecology 60: 1132-1140.
- den Boer, P.J. (1968) Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Acta. Biother. 18: 165-194.
- den Boer, P.J. (1980) Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. Nether. J. Zool. 30: 278-306.
- Diamond, J. (1978) Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. Am. Sci. 66: 321-331.
- Diamond, J. (1986) Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. In Community Ecology (Diamond, J. and T.J. Case, eds.). Harper and Row Publishers, New York, pp. 3-22.
- Diamond, J. and T.J. Case (1986) Community Ecology. Haper and Row Publisher, 665 pp.
- Egerton F.N. (1973) Changing concepts of the balance of nature. Q. Rev. Biol. 48: 322-350.
- Elton, C. (1966) The Pattern of Animal Community. Chapman and Hall, London, 432 pp.
- Erlinge, S. (1983) Demography and dynamics of a stoat Mustela erminea population in a diverse community of vertebrates. J. Anim. Ecol. 52: 705-726.
- Fabre, J.H. (1897) Souvenirs Entomologiques. Vol.V, 167 pp. (山田 吉彦 訳 昆虫記. 第11分冊. 岩波書店. 東京. 222 pp)
- Goodman, D. (1975) The theory of density-stability relationships in ecology. Q. Rev. Biol. 50: 237-266.
- Grant, P.R. (1986) Interspecific competition in fluctuating environments. In Community Ecology (Diamond, J. and T.J. Case eds.). Harper and Row Publisher, New York, pp. 173-191.
- Hairston, N.G. (1986) Species packing in Desmognathus salamanders: Experimental demonstration of predation and competition. Am. Nat. 127: 266-291.

- Hairston, N.G., F.E. Smith and L.B. Slobodkin (1960) Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* 94: 421-425.
- Hanski, I. (1980a) Patterns of beetle succession in droppings. *Ann. Zool. Fennici* 17: 17-25.
- Hanski, I. (1980b) Spatial variation in the timing of the seasonal occurrence in coprophagous beetles. *Oikos* 34: 311-321.
- Hanski, I. (1980c) The community of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae and Hydrophilidae) in northern Europe. *Ann. Ent. Fennici* 46: 57-73.
- Hanski, I. (1980d) Patterns of beetle succession in droppings. *Ann. Zool. Fennici* 17: 17-25.
- Hanski, I. (1980e) Spatial patterns and movements in coprophagous beetles. *Oikos*. 34: 293-310.
- Hanski, I. (1980f) Migration to and from cow droppings by coprophagous beetles. *Ann. Zool. Fennici* 17: 11-16.
- Hanski, I. and H. Koskela (1977) Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia* 28: 203-231.
- Hanski, I. and H. Koskela (1978) Stability, abundance, and niche width in the beetle community inhabiting cow dung. *Oikos* 31: 290-298.
- Hanski, I. and H. Koskela (1979) Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles (Coleoptera). *Ann. Ent. Fennici* 45: 1-12.
- 早川 博文 (1975) 濠州の家畜外部寄生昆虫類とその防除の実際. 畜産の研究 29: 517-520.
- 早川 博文 (1977) 放牧家畜の糞公害と糞虫利用によるその対策. 畜産の研究 31: 8-14.
- Heinrich, B. and G.A. Bartholomew (1979) Roles of endothermy and size in inter- and intraspecific competition for elephant dung in a african dung beetles, Scarabaeus laevistriatus. *Physiol. Zool.* 52: 484-496.
- Holter, P. (1979) Abundance and reproductive strategy of the dung beetle Aphodius rufipes (L.) (Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.* 4: 317-326.

- Holter, P. (1982) Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (Aphodius spp.). *Oikos* 39: 213-227.
- Holling, C.S. (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4:1-23.
- 細木 康彦・早川 博文・下西 和・宮尾 雅士 (1979) 草地および放牧衛生管理における糞虫の利用に関する研究. 6. オオフタホシマグソコガネの生活史、とくに産卵と幼虫の発育. 高知県畜産試験場報告 10: 23-36.
- 細木 康彦・早川 博文・下西 和・宮尾 雅士 (1980a) 草地および放牧衛生管理における糞虫の利用に関する研究. 10. 糞虫の造巣活動. 高知県畜産試験場報告 11: 22-35.
- 細木 康彦・早川 博文・下西 和・宮尾 雅士 (1980b) 草地および放牧衛生管理における糞虫の利用に関する研究. 11. カドマルエンマコガネの生活史、とくに春～秋季の発育生態. 高知県畜産試験場報告 11: 36-43.
- 細木 康彦・早川 博文・下西 和・宮尾 雅士 (1980c) 草地および放牧衛生管理における糞虫の利用に関する研究. 12. 糞虫の発育と温度との関係. 高知県畜産試験場報告 11: 45-51.
- 細木 康彦・早川 博文・宮尾 雅士 (1982) 草地および放牧衛生管理における糞虫の利用に関する研究. 18. 暖地における主要な糞虫の牛糞埋込み能力と産卵. 高知県畜産試験場報告 12: 36-43
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol.* 22: 415-427. *
- 伊藤 嘉昭 (1959) 比較生態学. 岩波書店, 東京, 366 pp.
- 伊藤 嘉昭 (1982) 社会生態学入門: 動物の繁殖戦略と社会行動. 東京大学出版会, 東京, 210 pp.
- Iwao, S. (1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Res. Popul. Ecol.* 18: 243-260.
- Juliano, S.A. (1986) A test for competition for food among adult Brachinus spp. (Coleoptera: Carabidae). *Ecology* 67: 1655-1664.
- Kessler, H. and E.U. Balsbaugh (1972) Succession of adult Coleoptera in bovine manure in East Central South Dakota. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 65: 1333-1336.

- 小林 四郎 (1980) 生物群集の複雑性と安定性. 生物科学 32: 11-24.
- 小林 四郎 (1986) 群集レベルの安定要因はあるか. 個体群生態学会会報 42: 35-47.
- 木元 新作 (1976) 動物群集研究法. I. 多様度と種類構成. 共立出版株式会社, 東京, 192 pp.
- 木元 新作 (1982) 動物群集研究法. II. 構造と機能. 共立出版株式会社, 東京, 152 pp.
- 木元 新作・小西 博之 (1987) 京都府大悲山における訪花性ハムシ類の資源利用について. 久留米大学論叢 36: 89-91.
- 木内 信 (1979) 糞虫の生活. インセクタリウム 16: 4-8.
- Kneidel, K.A. (1984) Competition and disturbance in communities of carrion breeding diptera. J. Anim. Ecol. 53: 849-865.
- Koskela, H. (1972) Habitat selection of dung-inhabiting staphylinids (Coleoptera) in relation to age of the dung. Ann. Zool. Fennici 9: 156-171.
- Koskela, H. and I. Hanski (1977) Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. Ann. Zool. Fennici 14: 204-223.
- Krebs, C.J. (1978) Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper and Row Publishers, 678 pp.
- Lack, D. (1954) The Natural Population of Animal Numbers. Clarendon Press, Oxford, 343 pp. *
- Landin, B.O. (1961) Ecological studies on dung beetles. Opusc. Ent. Suppl. 19: 1-228.
- Lawton, J.H. (1984) Herbivore community organization: General models and specific tests with phytophagous insects. In A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems (Price, P.W., C.N. Slobodchidoff and S. Gaud eds.). John Wiley and Sons, New York, pp. 329-352.
- Lawton J.H. and D.R. Strong (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. Am. Nat. 118: 317-338.
- Lenski, R.E. (1982) Effects of forest cutting on two Carabus species: Evidence for competition for food. Ecology 63: 1211-1217.

- Lenski, R.E. (1984) Food limitation and competition: A field experiment with two Carabus species. J. Anim. Ecol. 53: 203-216.
- Levins, R. (1968) Evolution in Changing Environment. Princeton Univ. Press, Princeton, 120 pp.
- MacArthur, R.H. and E.O. Wilson (1967) The Theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, 203 pp.
- May, R.M. (1973) Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton, 235 pp.
- May, R.M. (1975) Some notes on estimating the competition matrix, α . Ecology. 56: 737-741.
- Menge, B.A. and J.P. Sutherland (1976) Species diversity gradients: Synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. Am. Nat. 110: 351-369.
- Menge, B.A. and J.P. Sutherland (1987) Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. Am. Nat. 130: 730-757.
- 水田 国康 (1975) 宮島における糞虫個体群の季節的变化. 厳島の自然. 451-460
- Mohr, C.O. (1943) Cattle droppings as ecological units. Ecol. Monogr. 13: 277-298.
- Monk, K.A. (1985) Effect of habitat on the life history strategies of some british grasshoppers. J. Anim. Ecol. 54: 163-177.
- Nealis, V.G. (1977) Habitat associations and community analysis of South Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Can. J. Zool. 55: 138-147.
- Nicholson, A.J. (1954) An outline of the dynamics of animal pupulations. Austr. J. Zool. 2: 9-65. *
- 野島 哲・玉置 昭夫 (1985) 群集のなかの個体群 - 海洋底生生物の研究を通じて. 個体群生態学会会報 40: 84-94.
- 大串 隆之 (1984) 個体群の調節と資源利用の適応戦略. 個体群生態学会会報 39: 76-88.

- 大串 隆之 (1987) 資源の存在様式と個体群平衡 - 植食性昆虫を中心として - .
日生態会誌 37: 31-47.
- Ohgushi, T. and H. Sawada (1985) Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady beetle, Henosepilachna niponica. J. Anim. Ecol. 54: 781-796.
- Otronen, M. and I. Hanski (1983) Movement patterns in *Sphaeridium*: differences between species, sexes, and feeding and breeding individuals. J. Anim. Ecol. 52: 663-680.
- Pianka, E.R. (1970) On r- and K-selection. Am. Nat. 104: 592-597.
- Pianka, E.R. (1980) Guild structure in desert lizards. Oikos 35: 194-201.
- Pianka, E.R. (1981) Competition and niche theory. In Theoretical Ecology: Principles and Applications (R.M. May, ed.). Blackwell Scientific Publications, London, pp. 167-196.
- Pielou, E.C. (1966) Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. J. theor. Biol. 10: 370-383.
- Price, P.W. (1983) Alternative paradigms in community ecology. In A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems (Price, P.W., C.N. Slobodchidoff and S. Gaud eds.). John Wiley and Sons, New York, pp 353-383.
- Price, P.W. (1984) Insect Ecology. John Wiley and Sons, New York, 607 pp.
- Ridsdill Smith, T.J., G.P. Hall and G.F. Craig (1982) Effect of population density on reproduction and dung dispersal by dung beetle Onthophagus binodis in the laboratory. Entomol. exp. & appl. 32: 80-85.
- Root, R.B. (1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray grantcatcher. Ecol. Monogr. 37: 317-350.
- Roughgarden, J. (1983) Competition and theory in community ecology. Am. Nat. 122: 583-601.
- Roughgarden, J. and J. Diamond (1986) Overview: The role of species interaction in community ecology. In Community Ecology (Diamond, J. and T.J. Case eds.). Harper and Row Publishers, New York, pp. 333-343.
- 笹山 清憲 (1979) 食糞性コガネムシ類の生態学的研究. 鹿児島大学修士論文 31 pp.

- 笹山 清憲 (1984) フン虫の日周飛来消長とその季節変化および気象要因との関係.
日草誌 29: 362-367.
- Schoener, T.W. (1982) The controversy over interspecific competition. Am. Sci. 70: 586-595.
- Schoener, T.W. (1983) Field experiments on interspecific competition. Am. Nat. 122: 240-285.
- Schoener, T.W. (1985) Notes and comments. Am. Nat. 125: 730-740.
- Schoener, T.W. (1986) Resource partitioning. In Community Ecology: Patterns and Process (Kikkawa, J. and D.J. Anderson eds.). Blackwell Scientific Publications, London, pp. 91-126.
- Seifert, R.P. (1980) Mosquito fauna of Heliconia aurea. J. Anim. Ecol. 49: 687-697.
- Seifert, R.P. (1982) Neotropical Heliconia insect communities. Q. Rev. Biol. 57: 1-28.
- Shimada, M. and K. Fujii (1985) Niche modification and stability of competitive systems. I. Niche modification process. Res. Popul. Ecol. 27: 185-201.
- 曾田 貞滋 (1984) 生活史研究の理論的動向. 個体群生態学会会報 39: 16-30.
- Southwood, T.R.E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies ? J. Anim. Ecol. 46: 337-365.
- Southwood, T.R.E., R.M. May, M.P. Hassell and G.R. Conway (1974) Ecological strategies and population parameters. Am. Nat. 108: 791-804.
- Strong, D.R. (1977) Insect species richness: Hispine beetles of Heliconia latispatha. Ecology 58: 573-582.
- Strong, D.R. (1979) Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. Ann. Rev. Entomol. 24: 89-119.
- Strong, D.R. (1982) Harmonious coexistence of hispine beetles on Heliconia in experimental and natural communities. Ecology 63: 1039-1049.
- Strong, D.R. (1983) Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. Am. Nat. 122: 636-660.

- Strong, D.R. (1984) Density-vague ecology and liberal population regulation in insects. In A New ecology: Novel Approaches to Interactive Systems (Price, P.W., C.N. Slobodchidoff and S. Gaud eds.). John Wiley and Sons, New York, pp. 313-327.
- Strong, D.R., L.A. Szyska and D.S. Simberloff (1979) Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution* 33: 897-913.
- Strong, D.R., J.H. Lawton and T.R.E. Southwood (1984) Insect on Plants: Community Patterns and Mechanisms. Blackwell Scientific Publications, London, 313 pp.
- 武田 博清 (1986) 群集生態学の最近の動向について - 平衡と非平衡群集 -. *日生態会誌*. 36: 41-53.
- Tallamy, D.W. and R.F. Denno (1981) Alternative life history patterns in rocky environments: An example from lacebugs. In Insect Life History Patterns: Habitat and Geographic Variation (Denno, R.F. and H. Dingle eds.). Springer-Verlag, New York, pp. 129-148.
- 谷 幸三 (1966) 糞虫成虫個体群の生態学的研究. *大和の昆虫* 3,4: 3-10.
- Valiela, I. (1969) The arthropod fauna of bovine dung in central New York and sources on its natural history. *J. New York Entomol. Soc.* 77: 210-220. *
- White, E. (1960) The natural history of some species of Aphodius (Col., Scarabaeidae) in the northern Pennines. *Entomol. Mon. Mag.* 96: 25-30.
- Whittaker, R.H. (1952) A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.* 22: 1-44.
- Wiens, J.A. (1977) On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65: 590-597.
- Wiens, J.A. (1984) Resource systems, populations, and communities. In A New ecology: Novel Approaches to Interactive Systems (Price, P.W., C.N. Slobodchidoff and S. Gaud eds.). John Wiley and Sons, New York, pp. 397-436.

- Wiens, J.A. (1986) Spatial social and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. In Community Ecology (Diamond, J. and T.J. Case eds.). Harper and Row Publishers, New York, pp. 154-172.
- Wilbur, H.M. (1987) Regulation of structure in complex systems: Experimental temporary pond communities. *Ecology*. 68: 1437-1452.
- Wilson, D.S., W.G. Knollenberg and J. Fudge (1984) Species packing and temperature dependent competition among burying beetles (Silphidae, Nicrophorus). *Ecol. Entomol.* 9: 205-216.
- Wilson, E.O. (1971) The Insect Societies. Belknap Press, Cambridge, 548 pp.
- Wise, D.H. (1981) A removal experiment with darkling beetles: Lack of evidence for interspecific competition. *Ecology* 62: 727-738.
- 山下 泉・小島 圭三・細木 康彦 (1978) 高知県のふん虫。
ふん虫利用に関する基礎研究 I. *げんせい* 34: 1-16.
- 山下 伸夫・長谷川 勉・安田 壮平 (1987) 海外導入糞虫 Onthophagus gazella の牛糞埋め込み行動を利用したノイエバエ Musca hervei の発生制御。
北日本病害虫研報 38: 177-179.
- Yasuda, H. (1987) Reproductive properties of two sympatric dung beetle, Aphodius haroldianus and A. elegans (Coleoptera: Scarabaeidae). *Res. Popul. Ecol.* 29: 179-187.

*: 間接引用