

とにつながる。このことは近年発表されたミーム研究の表題に如実に顕れている：「The Epidemiology of Beliefs」, 「Thought Contagion as Abstract Evolution」, 「Viruses of the Mind」等々。このようにミーム学は適応という遺伝進化の側面を重視しない点で従来のヒト行動進化研究とは大きく異なるものであり、むしろ進化認識論において G. Cziko が提唱した普遍淘汰理論の文化版といえるものである。

今のところミーム学は概念の整備を計る段階にあり、社会文化変化に関する定量的な議論を提供するには至っていないが、今後は Cavalli-Sforza, Feldman らが開発してきた文化伝達の方法論を援用し、理論基盤を与えてやることによって、情報伝達論にもとづく社会変動の記述が可能になるものと期待される。例えば E. Sober が可能性を指摘した文化伝達論にもとづく科学社会学研究なども

ミーム学的な側面に着目することで実現されるだろう。

ここまで文化伝達研究を中心に据えながらヒト行動進化研究の最近の動向を概観してきた。他にも遺伝伝達との比較を通して浮かび上がる文化伝達の特徴として、分集団間での多様性が維持されやすく、群淘汰が作用する余地が充分にあることが挙げられる。理論研究からは群淘汰が人類進化の過程で重要な役割を果たしてきた可能性が示唆されるなど、文化伝達研究は進化生物学的にも興味深い問題を提供すると考えられる。社会科学への援用と併せて文化伝達研究の今後の発展が期待される。

稿量の都合で文献等は割愛する。詳しくは筆者まで照会されたい。

行動学諸分野の紹介（8）

理想自由分布と最近の展開

箱山 洋（九州大・理）

1. はじめに

生息地における動物の分布を予測することは行動生態学の大きな目的の一つである。なぜ動物は特定の場所に集中分布したりするのだろうか？自分で移動できないようなプランクトンの場合には受動的に流されるだけであるから、流体力学が分布を記述する基本的なモデルになる。しかし、動物は基本的に自分で移動して好適な生息地を選ぶことができる。自発的に移動する動物の分布を予測するには、移動における動物の判断（Decision-making）について考える必要がある。移動に関して動物が判断を下す際、どんな制約があって、どのように分布に影響するのか？分布は資源競争にどのように影響するのか？ここでは、資源競争する動物の分布を予測する理想自由分布（ideal free distribution, IFD）理論の最近の展開について紹介する。

2. 動物の分布と相互作用

個体間の相互作用は、分布に影響を与える大きな要因であると考えられてきた（梅棹 1949, 森下 1952, Fretwell and Lucas 1970）。例えば、アユの縄張りでは縄張り個体が劣位個体を縄張りから追い出すので、劣位個体は縄張りに入れない。また、フナのように何らかの理由で群れを作るような動物では、ある場所に居座っている個体の存在が、後から入ってくる個体をその場所へ入りやすくするかもしれない。梅棹（1961）は、この入りやすさの増加は効果として空間がそれだけ広がったことと同義であると考えて、「デツパリ」（dilatation）という概念で表し、個体間の相互作用から動物の分布を説明しようとした。動物は「好適な」場所に分布するはずであるが、梅棹は、場所の「好適さ」はブラックボックスとして研究を行った。森下（1952）の環境密度理論は以下で説

明する理想自由分布理論と基本的には同じ発想であったが、場所の好適さに関しては、梅棹同様ブラックボックス的に扱っていたと言える。

「動物は自分で移動して好適な生息地を選ぶ」と先に書いたが、必要な資源（餌や配偶相手など）をどれだけ利用できるかは、「好適である」ことの一つの大きな要因である。資源の獲得が直接 fitness に結びつく状況では、どの個体も資源の獲得率を最大にするように行動するであろう。Fretwell and Lucas (1970) は、資源競争している動物の互いの干渉 (interference) が分布に影響する状況を考えた。これが、理想自由分布理論である。ここでの「干渉」とは、「競争による、ある個体の資源の獲得率の減少」と定義される (Sutherland 1983, Tregenza 1994)。干渉の広義の定義としては、梅棹 (1949) の、「個体Aが、個体Bと機能的に隔離されている場合といない場合とで、その行動にちがいをあらかわすならば、AはBから干渉を受けたという」があるが、ここでの干渉とは違う。直接的（攻撃行動 agonistic behavior や忌避物質など）であれ、間接的（資源のとりあい exploitation）であれ、手段は問題にせず、結果としてある個体の資源獲得率が減少したことをもって干渉を受けたと言うのである。干渉を受けて滞在している場所の資源の利用可能性が低下すれば、動物はより好適な場所に移る。

3. 古典的な理想自由分布

理想自由分布理論は資源競争する動物の分布を予測する (Fretwell and Lucas 1970)。彼らは、次のような状況を考えた。

すべての個体は、

- (1) 競争個体の分布や資源の分布に関して全知である (ideal)。
- (2) コストなしでどこへでも移動することができる (free)。
- (3) 同等の競争能力を持つ (free に含まれる)。

資源は、

- (1) 生息域の中でパッチ状に分布している。
- (2) その密度はパッチ間で不均一である。

このとき、生息地に新しく動物が進入してくる状況を考える (図-1)。どの個体も餌の獲得率 (好適度) が最も高いパッチに移動する。まず良いパッチ (資源密度の高い) が好まれ、良いパッチに動物が入っていく (図-1のA)。しかしながら、良いパッチで競争者の密度が高まると、干渉が増加して、良いパッチでの資源の獲得率は悪いパッチで見込まれる獲得率と同じレベルまで低下する。この時点から、良いパッチにいる数個体が悪いパッチに移動し始め、資源量の異なるパッチ間で獲得率が等しくなる (図-1のB, C)。Fretwell and Lucas (1970) は、この状況を理想自由分布と呼んだのである。

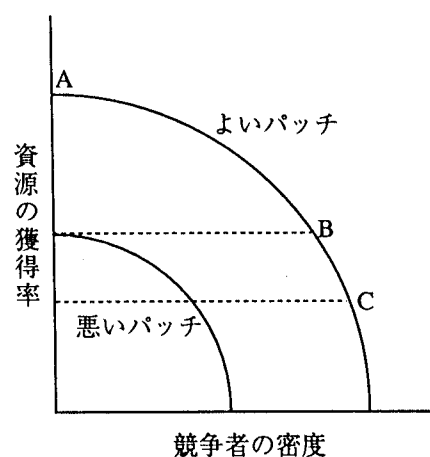


図-1 理想自由分布 (Fretwell and Lucas 1970より)

4. Continuous input condition

Fretwell and Lucas (1970) の提唱した理想自由分布の概念から定量的な分布の予測をするためには、動物の密度と干渉の強さの関係を知らなければならない。実は、この動物の密度と干渉の強さの関係については、「連続供給条件 continuous input condition」と呼ばれる最もシンプルな状況に研究が集中してきた (Milinski and Parker 1991, Kacelnik et al. 1992)。Continuous input conditionでは、パッチ内の資源は連続的に供給され、たちどころに消費される。この場合、平均獲得率は競争者の数にきっちり反比例する。パッチ i での資源の獲得量 W_i はどのパッチにいる個体でも等しくなるはずであるから、

$$\begin{aligned}
 W_i &= Q_i / N_i = c \quad (\text{定数}) \quad \text{ただし } N_i > 0 \\
 Q_i &< c \quad \text{ただし } N_i = 0 \\
 \text{for all patches} \quad (1)
 \end{aligned}$$

が成り立つ。ただし、 Q_i は資源の総供給量、 N_i はパッチ*i*にいる個体の数を表す。このことから、

$$N_i = Q_i / c \quad \text{ただし } N_i > 0 \quad \text{for all patches} \quad (2)$$

の関係が導かれる。これを、「habitat matching rule」(Pulliam and Caraco 1984) といい、「各パッチの競争者の数は資源の供給率に比例する」ことを意味している。この予測が理想自由分布一般の予測であるような誤解があるが、干渉の強さによっては必ずしも成り立たないので注意を要する (Tregenza 1994)。Continuous input condition は、実験的に作ることが容易であるし (Milinski 1979 など)、habitat matching rule の予測はシンプルでわかりやすいので、検証しやすいと言える。検証の上では、帰無仮説として、各個体がランダムに分布している場合を考えると見通しが良くなる。ランダム分布では、(1) 良いパッチにいる個体ほど資源の獲得率が高く、(2) どのパッチにも平均で同じ数の競争者がいることが予測される。

5. 古典的モデルの検証：修正モデルの発展

有名な Milinski (1979) のトゲウオの実験など、continuous input condition における理想自由分布の検証は数多く行われてきた (総説; Abrahams 1986, Parker and Sutherland 1986, Kacelnik et al. 1992)。多くの実験で、悪いパッチに比べて多くの競争者がよいパッチに分布し、各パッチでの平均餌獲得率はパッチ間で同一であった。実験系において、少なくとも定性的には、理想自由分布理論は continuous input condition における動物の分布の予測に成功していると言える。

しかしながら、分布に関する定量的な予測は現実に一致していなかった (Abrahams 1986, Kennedy and Gray 1993)。Abrahams (1986) は、理想自由分布のテストをレビューする中で、特徴的な予測からのずれを見いだした。多くの実験で、良いパッチの方に理想自由分布の予測よりも少ない個

体しか分布していなかったのである。Kennedy and Gray (1993) も、これまでの実験データを再解析することで同様の予測からのずれを見いだしている。

検証実験で、なぜこのような予測からの特徴的なずれが観察されるのだろうか？それは、古典的な理想自由分布モデルの仮定や制約が現実的でなかったためと考えられる。予測からのずれを説明するために、より現実的な制約を取り込んだモデルが作られてきた。(1) 知覚、(2) 移動、(3) 干渉、(4) 個体差の制約を取り込んだモデルは、それぞれ、良いパッチに理想自由分布の予測より少ない個体が分布する傾向を説明してきた。拡張モデルには、分布の予測以外にも、それぞれのモデルに特徴的な予測があるので、それを基準にモデルの検証することができる。

知覚の制約

理想自由分布では、競争者が資源の利用可能性に関して全知であると仮定していたが、この仮定はあまり現実的でない。Abrahams (1986) は、予測からのずれは知覚の制約によって説明できると考えて、知覚の制約モデルを提案した。知覚の制約によって、競争者がよいパッチと悪いパッチを識別しにくくなるほど、どちらのパッチに入るかが偶然によって決まる割合が高くなる。知覚の制約が大きいほど、動物の分布はランダム分布に近づき、よいパッチに少ない競争者が分布し、よいパッチでの平均獲得率が高くなると予測される。

Gray and Kennedy (1994) は、知覚の制約が予測からのずれを引き起こすかをマガモでテストした。彼らは、資源の全体量が少なくなれば、競争者が良いパッチと悪いパッチを見分けにくくなることを考えて、パッチ間の餌の比率は一定にして資源の全体量をコントロールした。結果は彼らの予想どおり、全体の資源量が少ないときほど、よいパッチに分布する競争者の数が予測よりも少なくなった。しかしながら、全体の餌資源量を下げるには、餌をゆっくり投下する必要があるため、餌を独占する傾向が強まって分布に影響を与えていた可能性も残る。Hakoyama and Iguchi (投稿中 a) は、アマゴで知覚の制約モデルをテストした。実験に先立って各個体に餌場の豆電球の光が餌資源の分布

の指標になることを学習させた。実験では光による餌分布の情報がある場合とない場合で、魚の分布を比較した。結果は、光のある場合は理想自由分布の予測に近く、ない場合はランダム分布の予測に近く、知覚の制約モデルを支持した。

移動

理想自由分布の予測では、分布が定常状態に達すれば移動は起きない。しかし、実際には多くの実験で個体は常に移動し続けた (Milinski 1984 など)。例えば、知覚の制約のためにサンプリングしないと周りのパッチの情報が得られないような場合には、このような定常状態での移動が適応的になる場合があるであろう。定常状態でも移動し続ける傾向は、よい餌場が理想自由分布の予測より少なく利用されることを予測する (Regelmann 1984, Houston and McNamara 1987, Houston et al. 1995)。例えば、パッチ間の移動率 μ が獲得率 r_i のパッチ間の比の増加関数の場合、

$$N_1 \mu (r_2/r_1) = N_2 \mu (r_1/r_2) \quad (3)$$

が成り立ち、よいパッチに予測より少ない競争者が分布し、そこでの平均獲得率は高くなる (Houston et al. 1995)。この移動の分布に対する効果に関して、実験的にはまだ検証されていない。

干渉

図-1での説明から推察されるように、理想自由分布の状況は continuous input condition だけではない。実験において、干渉の生じ方に continuous input condition 以外の状況が起こっていた可能性がある (Tregenza 1994)。例えば、広い範囲に十分な量の資源が分布していて、個体間で餌の直接的な取り合いがなく、どんなに競争者の個体数が多くても一度に利用し尽くすことが出来ない場合、干渉はゼロである。この場合、すべての個体は最も資源供給率の高いパッチに分布する。逆に、狭い範囲に資源が集中していて、個体間で直接取り合いをするような場合には、干渉により時間を浪費するようになって、資源の獲得率に対する競争者の密度効果は continuous input condition よりきつくなる。このように動物の密度と干渉の強さの関係

は状況によって変化しうる。そこで Sutherland (1983) は、動物の分布を予測するために、干渉係数 m (interference constant) を提唱し、モデルに導入した。すると、資源の獲得量は、

$$W_i = Q_i / N_i^m = c \quad (\text{定数}) \quad (0 \leq m \leq \infty) \quad (4)$$

で表され、パッチ i の競争者の数 N_i は、

$$N_i = (Q_i / c)^{1/m} \quad (\text{ただし、} m > 0) \quad (5)$$

となる。 $m=1$ が continuous input condition である。干渉が強くて、 $m>1$ であれば、よいパッチに理想自由分布の予測より少ない個体が分布するはずである。

個体差

理想自由分布の仮定では、競争者は同じ競争能力を持つと仮定していたが、資源の獲得率には個体差がある場合が多い (e.g. Milinski 1984)。Fretwell and Lucas (1970) は、理想自由分布と同時に、縄張りを作るような種の分布を記述するために理想専制分布 (ideal despotic distribution) を提案した。理想専制分布では、強い個体は攻撃行動 (agonistic behavior) によって他個体を追い出し、よいパッチを独占する。結果として、理想自由分布の予測と比べて少ない個体がよいパッチに分布し、平均の獲得率はよい餌場で高いことを予測する。この予測は、知覚の制約モデルと同一である。ただし、理想専制分布の極端な場合には、よいパッチの方が悪いパッチよりも少ない個体が分布する場合もある。理想専制分布かランダム分布かを見分けるには競争者の行動を観察する必要がある (Kacelnik et al. 1992)。

個体間の競争能力の違いに関して、Parker and Sutherland (1986) は理想専制分布とは違った側面に着目しモデルを作った。彼らのモデルでは、各個体は他個体をパッチから追い出す能力は持たないが、パッチ内で餌を獲得する能力に個体差があると考えた (競争価 competitive weight)。Spencer et al. (1995) は、このモデルを理想競争差分布 ideal competitive-differences distribution (ICDD) と呼んでいる。ICDDでは、continuous input condition にお

いて、各パッチにおける競争価の合計が、パッチの資源量に比例する。平衡状態での競争者の分布は、もはや一つに定まらないが、統計的には、よいパッチに理想自由分布の予測より少ない個体が分布する組み合わせが最も起こりやすい(Houston and McNamara 1988, Spencer et al. 1995)。同じ競争能力をもつ個体は、どのパッチに滞在していても同じ餌の獲得率を持つ。Sutherland et al. (1988)は、ICDDモデルをキンギョを使ってテストした。ICDDの定性的な予測として、パッチの平均競争能力は、よいパッチのほうが悪いパッチよりも高いと考えられる。彼らの結果はこの予測を支持していた。この実験でも理想自由分布の予測より少ない個体がよいパッチに分布していたが、競争における個体差がこのずれを引き起こしていた可能性が示唆されたのである。

6. 理想自由分布と資源競争の不平等

基本的には、個体が適応的に振舞わずランダム分布している場合の方が、理想自由分布よりも資源競争における個体間の不平等が大きい。Emlen and Oring (1977)が繁殖システムの進化に関する議論の中で述べているように、一般に競争者に資

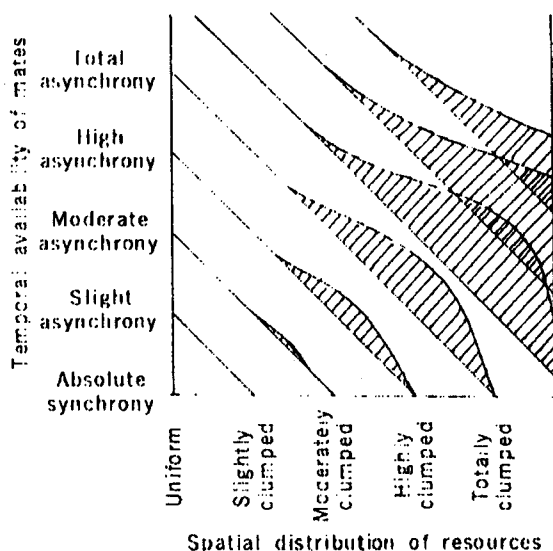


図-2 資源（この場合配偶者）の時間的・空間的分布と、独占（一夫多妻）の関係 (Emlen and Oring 1977より)。影の部分の高さは独占の起こりやすさを示す。

源の獲得能力に個体差がある場合、個体群のなかで資源分配がより不平等になるか均等になるかは、資源の時間的、空間的分布に依存する(図-2)。

資源の時間的な集中や空間的な分散は資源競争における不平等さを緩和するが、資源の時間的な分散や空間的な集中は不平等さを増大させると考えられる。資源が空間的に集中していれば、強い個体は資源を独占しやすくなる。また、時間的に分散していれば、採餌以外に攻撃行動に多くの時間を取ることができて、資源を独占しやすくなる(Bryant and Grant 1995, Hakoyama and Iguchi 投稿中b)。資源利用における処理時間の存在も競争の程度に影響する。餌などの資源では一度に二つを処理できないものがある。処理時間が大きい資源の場合、特定の個体が連続して資源を獲得しにくく、処理時間に比べて資源が時間的に集中していれば、資源競争における不平等さが緩和される(Blanckenhorn 1991)。

このEmlen and Oring (1977)の資源競争に関する考え方は理想自由分布と密接な関係がある。生息地全体で具体的にどの程度資源分配が不平等になるかを予測するには、理想専制分布や、ICDDなど、先に述べた制約を取り入れた理想自由分布モデルで考えなければならない。また、どのようなパターンで競争者が分布するかは、資源の分布状態に依存すると考えられる。独占が割に合わないような資源の分布では理想自由分布的な状況が出現し、独占が割に合うときには理想専制分布的な状況が出現するであろう。例えば、アユの縄張りが競争者の密度が増加したときに維持されないような現象は、縄張りの経済学として集中的に研究が行われてきた。しかしながら、資源競争するアユ個体群全体の分布や資源競争を記述するには、Emlen and Oring (1977)のモデルや理想自由・理想専制分布理論を取り込む必要があり、これからの課題である。

7. 終わりに：これからの課題とまとめ

連続的な資源分布の場合

資源がパッチ状でなく連続的に分布する場合のモデルも作られている。競争者が自分が滞在している場所の資源しか利用しない場合、基本的に

パッチ状分布を仮定したモデルと予測は変わらず、continuous input condition では、habitat matching rule が成り立つ (Sasaki 投稿中)。しかしながら、競争者が自分のいる場所からある程度の「守備範囲」を持って資源を利用できる場合、競争者の分布はもはや連続的にはならず、空間上のいくつかの不連続な点に集中して分布するようになる (Sasaki 投稿中)。この直観に反した非常に興味深いモデルも、まだ全く検証実験がなされておらず、これからの課題である。

理想自由分布は一時的？

生活史の中で、発育の過程で生息場所の利用・資源競争の様子が変化する可能性がある。例えば、競争能力が体サイズに依存している場合、現在の餌獲得の成功は成長を介して未来の競争能力の増大に結びつく。競争者は、他者と自己の成長差に従って資源競争に関する行動を変化させることが予想される。このようなプロセスは、魚などで見られる「トビ」の原因となる。「トビ」とは、同一年級群でも体サイズの個体差が成長とともに増大していく現象である。

Hakoyama and Iguchi (未発表) は、同じ年齢・サイズのアマゴ・クローン個体の集団が、採餌競争のなかで成長差が拡大し、餌パッチ利用の様子が変化することを室内水槽実験で明らかにした。水槽の中に導入されたばかりの魚は、餌分布に関して情報を持たないので、ランダム分布していたと考えられる。やがて、学習とともに、分布は理想自由分布の予測に近づいた。しかしながら、同

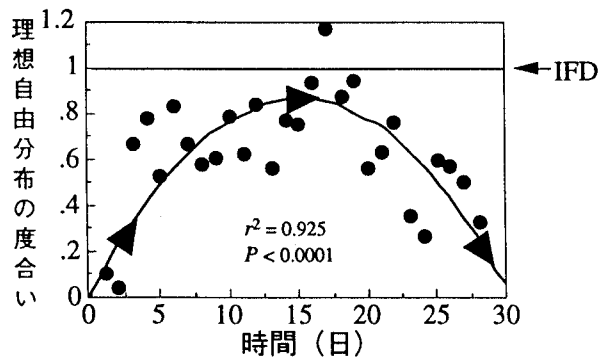


図-3 アマゴの成長に伴う分布の変化。横軸は時間、縦軸は分布を表す。縦軸は、理想自由分布の場合は1、ランダム分布の場合は0。

時に資源競争によって体サイズの個体差は拡大して競争能力の個体差が広がってきた。最終的には優位個体がよい餌場を優先的に利用するようになり、理想専制分布的な状況に変化したのである (図-3)。

生態学での応用

競争者の空間的な分布だけではなく、時間的な分布の問題にも理想自由分布理論が適用されており、オス蝶の羽化のタイミングなどが予測されている (Iwasa et al. 1983)。

Parker and Sutherland (1986) は、ICDDモデルにおいて、さらに個体の相対的な競争能力がパッチ間で異なる場合を考えた。つまり、個体間の能力差が非常にしやすいパッチと、差が出にくいパッチがある場合を考えたのである。この場合、平衡状態での分布はたった一つしかなく、競争能力の高い個体が能力差のしやすいパッチに分布し、競争能力の低い個体が能力差の出にくいパッチに分布する (phenotype-limited habitat distribution)。このICDDモデルは、性転換、スニーキングの代替交尾戦略など、生態学上の応用範囲が広い (総説; Milinski and Parker, 1991)。

ニッチ分割の問題にも理想自由分布は適用されている。競争によって異なる種が資源を分け合うことは、まさに理想自由分布の問題なのである。Matsuda and Namba (1991) は、phenotype-limited habitat distributionと同様の観点から、食物網が込み入らないことを主張している。佐々木 (1996) は、先ほどのモデルをニッチ分割の問題に適用し、種がニッチを不連続に利用することを説明している。

保全生態学への応用

生息地の喪失・分断化は種の絶滅に大きな影響を与えていると言われている。しかしながら、喪失・分断化の効果を評価するには、動物が生息地をどのように利用しているかを明らかにする必要があるだろう。理想自由分布理論は、潜在的には、野外の個体群が生息地が分断化されたときにどのように分布するかを予測することができるはずである。Bernstein et al. (1991) は、生息地の喪失の影響や、保全に必要な生息地のスケールの問題に、

理想自由分布がどのように適用できるのかについて議論している。野外への適用の難しさを考えると、定量的な評価を理想自由分布理論に基づいて行うのは難しいと考えられるが、少なくとも、保全生態学の基本的な枠組みの中に取り込んでいく必要があるだろう。

まとめ

理想自由分布は、餌、寄主、繁殖相手などの資源に対して資源競争する動物の分布を記述するために提唱された。古典的な理想自由分布モデルを実験検証するなかで、現実的な制約を取り込んだいくつかの拡張モデルが提唱され、さらに進んだ検証が行われてきた。室内実験で理想自由分布モデルの検証はある程度成功しているが、野外における動物の分布を記述するには、どのような制約が重要なのかを明らかにする必要がある。さらに、動物の空間分布の問題だけでなく、他の生態学の問題への応用が試みられている。

文献

- Abrahams MV (1986) Patch choice under perceptual constraints : a cause for departures from an ideal free distribution. *Behav Ecol Sociobiol* 19 : 409-415
- Bernstein C, Krebs JR, Kacelnik A (1991) Distribution of birds amongst habitats : theory and relevance to conservation. In : Perrins CM, Lebreton JD, Hirons GJM (ed) *Bird population studies : Relevance to conservation and management*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp 317-345
- Blanckenhorn WU (1991) Foraging in groups of water striders (*Gerris remigis*) : effects of variability in prey arrivals and handling times. *Behav Ecol Sociobiol* 28 : 221-226
- Bryant MJ, Grant JWA (1995) Resource defense, monopolization and variation of fitness in groups of female Japanese medaka depend on the synchrony of food arrival. *Anim Behav* 49 : 1469-1479
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197 : 215-223
- Fretwell SD, Lucas Jr. HL (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor* 19 : 16-36
- Gray RD, Kennedy M (1994) Perceptual constraints on optimal foraging : a reason for departures from the ideal free distribution? *Anim Behav* 47 : 469-471
- Hakoyama H, Iguchi K. (投稿中) The information of food distribution realizes an ideal free distribution : support of perceptual limitation.
- Hakoyama H, Iguchi K. (投稿中) Why is competition more intense if food is supplied more slowly?
- Houston AI, McNamara JM (1987) Switching between resources and the ideal free distribution. *Anim Behav* 35 : 301-302
- Houston AI, McNamara JM (1988) The ideal free distribution when competitive abilities differ : an approach based on statistical mechanics. *Anim Behav* 36 : 166-174
- Houston AI, McNamara JM, Milinski M (1995) The distribution of animals between resources : a compromise between equal numbers and equal intake rates. *Anim Behav* 49 : 248-251
- Iwasa Y, Odenaal FJ, Murphy DD, Ehrlich PR, Launer (1983) Emergence patterns in male butterflies : a hypothesis and a test. *Theor Pop Biol* 23 : 363-379
- Kacelnik A, Krebs JR, Bernstein C (1992) The ideal free distribution and predator-prey populations. *Trends Ecol Evol* 7 : 50-55
- Kennedy M, Gray RD (1993) Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the ideal free distribution. *Oikos* 68 : 158-166
- Matsuda H, Namba T (1991) Food web graph of a coevolutionarily stable community. *Ecology* 72 : 262-276
- Milinski M (1979) An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. *Z Tierpsychol* 51 : 36-40
- Milinski M (1984) Competitive resource sharing : an experimental test of a learning rule for ESSs. *Anim Behav* 32 : 233-242
- Milinski M, Parker GA (1991) Competition for resources. In : Krebs JR, Davies NB (ed) *Behavioural Ecology : an Evolutionary Approach*.

- 3rd ed. Blackwell, Oxford, pp 137-168
- 森下正明 (1952) 棲息場所選択と環境の評価、アリジゴクの生息密度についての実験的研究 (I). 生理生態 5: 1-16
- Parker GA, Sutherland WJ (1986) Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. Anim Behav 34: 1222-1242
- Pulliam HR, Caraco T (1984) Living in groups: is there an optimal group size? In: Krebs JR, Davies NB (ed) Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach. 2nd ed. Blackwell, Oxford, pp 122-147
- Regelmann K (1984) Competitive resource sharing: a simulation model. Anim Behav 32: 226-232
- Sasaki A (投稿中) Clumped distribution by neighborhood competition.
- 佐々木顕 (1996) 種は連続ニッチ空間上で離散分布する—種詰め込み理論の新しい展開. シリーズバイオフィジックス「数理生態学」. 共立出版
- Spencer HG, Kennedy M, Gray RD (1995) Patch choice with competitive asymmetries and perceptual limits: the importance of history. Anim Behav 50, 497-508
- Sutherland WJ (1983) Aggregation and the 'ideal free' distribution. J Anim Ecol 52: 821-828
- Sutherland WJ, Townsend CR, Patmore JM (1988) A test of the ideal free distribution with unequal competitors. Behav Ecol Sociobiol 23: 51-53
- Tregenza T (1994) Common misconceptions in applying the ideal free distribution. Anim Behav 47: 485-487
- 梅棹忠夫 (1949) 個体間の社会的干渉—その概念と実験—. 生物科学 Vol.1, No.1: 19-29
- 梅棹忠夫 (1961) 動物の社会干渉のついての実験的ならびに理論的研究. 学位論文

- 書 評 -

『ピカソを見わけるハト』

渡辺 茂 著

NHK ブックス (1995)

山脇 兆史 (京都大・理)

動物にはどのように世界がみえているのだろうか、と思ったことはないだろうか。感覚器が違えば当然、外界から受け取る情報も人間とは異なる。情報の持つ意味もその動物の生活誌に影響される。人間とまったく同じように世界がみえているという保証はどこにもない。また、動物は時に人間顔負けの知性を発揮することがある。犬や猫などを飼ったことのある人なら、たかが動物とみくびっていた彼等にしてやられた、という経験が少なからずあるのではないだろうか。この本はそんな動物の認知や知性といったテーマを扱ったものである。

本文は序、終を除いて七つの章からなる。それぞれの章には視覚認知、記憶、推論、言語の学習、同種の個体認知、鳥が歌をうたうメカニズムなどについての最近の研究結果と知見が述べられている。各章の内容はほとんど独立しているので興味

のひかれる章から読んでもよい。どの章も平易な文で書かれていて理解しやすく、かつ読みごたえのある内容である。

なかでも4章のオウムのアレックスの話は非常に面白い。この話はオウムに人間の言語を教えようと試みたもので、アレックスはものと名前の結び付き、色、形、材質といった概念、異同や無という抽象概念を理解する。しかも、アレックスは訓練者が教えようと意図しなかったことばを自発的に覚え、人間に問いかけられなくても自発的にしゃべることさえもする。訓練が基本的には「ほめる」という社会的な褒美によって行われたことも興味深い点のひとつである。考えてみればわれわれ人間も餌や電気ショックによって言語を習得したわけではない。学習における社会的接触の重要性について考えさせられる例である。

また1章ではハトの視覚認知を題材にしている。