

# 生産に関する諸量と諸量間の関係\*

(川那部浩哉と共著)

## A. 生産構造

各個体群ごとの生産に関する諸量については、本書\*\*の巻頭に述べたとおりである。しかしこれらの間の関係を明らかにするためには、群集の生産構造について考える必要がある。森下(1961)はさきに、陸上生物群集について、大生活形集団を考慮に入れた生産構造の概念を提出したが、陸水生物群集の場合には、少なくとも全体としては、生活形があまり複雑に分化していないので、陸上の場合ほどにはこのような考慮は必要でない。ただ、LINDEMAN(1942)なども指摘しているように、生産のしかたに著しい違いのある2群の植物(植物プランクトンと大形水生植物)のあることが重要である。

個体群の生産諸量を栄養段階ごとにまとめることについての問題点は、古くIVLEV(1945)が指摘して以来、広く知られている。しかしそれにもかかわらず、栄養段階による抽象化には、便利な側面も存在しないわけではない。

表1 各栄養段階における生産速度とその記号

	増 加 量	被 食 量	死 減 量	人 為 除 去 量	純 同 化 量	呼 吸 量	総 同 化 量	不 消 化 排 出 量	摂 取 量	移 入 量	移 出 量
第4次生産者	$G_4$	$P_{40}$	$D_4$	$Y_4$	$I_4$	$R_4$	$A_4$	$F_4$	$C_4$	$Im_4$	$Em_4$
3	$G_3$	$P_{34} P_{30}$	$D_3$	$Y_3$	$I_3$	$R_3$	$A_3$	$F_3$	$C_3$	$Im_3$	$Em_3$
2	$G_2$	$P_{23} P_{24} P_{20}$	$D_2$	$Y_2$	$I_2$	$R_2$	$A_2$	$F_2$	$C_2$	$Im_2$	$Em_2$
1	$G_1$	$P_{12} P_{13} P_{14} P_{10}$	$D_1$	$Y_1$	$I_1$	$R_1$	$A_1(=P_G)$	$F_1 C_1(=I_S)$		$Im_1$	$Em_1$
デトリタス	$G_D$	$P_{D2} P_{D3} P_{D4}$	$D_D$		$I_D$					$Im_0$	$Em_0$
バクテリア	$G_B$		$D_B$	$Y_B$	$I_B$	$R_B$	$A_B$		$C_B$	$Im_B$	$Em_B$

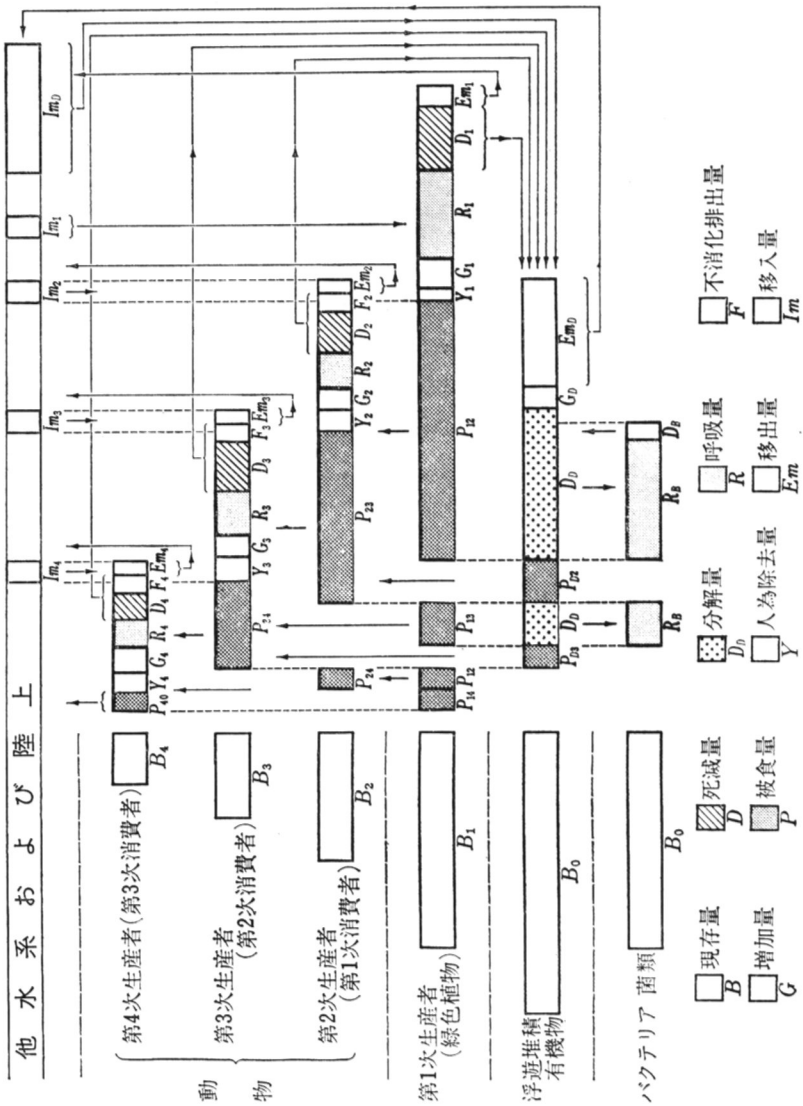


図1 陸水群集の生産構造模式図

いま、第1次生産者（緑色植物）、第2次以上の生産者（第1次以上の消費者）、デトリタス、バクテリアなどの分解者において、各栄養段階ごとの生産諸速度の関係を生産構造のかたちで画くと、図1のようになる。ここで、各記号は本書\*\*の巻頭に述べたものを使用し、添字の1~4は第1~4次の生産者、 $D$ はデトリタス、 $B$ はバクテリアを示すこととする。重ねて書けば表1のとおりとなる。

被食量については、何に食われるかによって区別するため、 $P_{ij}$  とした。すなわち  $j$  に食われる  $i$  の被食量の意味である。ただし  $j=0$  とは問題とする生物群集以外のものに食われることを示す。

## B. 栄養段階ごとの生産量

栄養段階ごとの生産諸速度間には、次のような関係が存在することは、自明であろう。まず総同化量については

$$A_1 = R_1 + D_1 + (P_{12} + P_{13} + P_{14} + P_{10}) + Y_1 + G_1$$

$$A_2 = R_2 + D_2 + (P_{23} + P_{24} + P_{20}) + Y_2 + G_2$$

$$A_3 = R_3 + D_3 + (P_{34} + P_{30}) + Y_3 + G_3$$

$$A_4 = R_4 + D_4 + P_{40} + Y_4 + G_4$$

が成立する。また摂取量については、

$$C_2 = P_{12} + P_{02}$$

$$C_3 = P_{23} + P_{13} + P_{03}$$

$$C_4 = P_{34} + P_{24} + P_{14} + P_{04}$$

の関係がある。したがって、移入量・移出量を考慮に入れた現存量の増加速度は、

$$\begin{aligned} \Delta Q_0 / \Delta t &= \{(D_1 + D_2 + D_3 + D_4) + (F_2 + F_3 + F_4)\} - (P_{02} + P_{03} + P_{04}) \\ &\quad + (Im_0 - Em_0) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &= \{(D_1 + D_2 + D_3 + D_4) + (F_2 + F_3 + F_4) + Im_0\} \\ &\quad - \{(P_{02} + P_{03} + P_{04}) + Em_0\} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \Delta Q_1 / \Delta t &= A_1 - \{R_1 + (P_{12} + P_{13} + P_{14} + P_{10}) + D_1 + Y_1\} + (Im_1 - Em_1) \\ &= (A_1 + Im_1) - \{R_1 + (P_{12} + P_{13} + P_{14} + P_{10}) + D_1 + Y_1 + Em_1\} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \Delta Q_2 / \Delta t &= A_2 - \{R_2 + (P_{23} + P_{24} + P_{20}) + D_2 + Y_2\} + (Im_2 - Em_2) \\ &= (A_2 + Im_2) - \{R_2 + (P_{23} + P_{24} + P_{20}) + D_2 + Y_2 + Em_2\} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\Delta Q_3/\Delta t &= A_3 - \{R_3 + (P_{34} + P_{30}) + D_3 + Y_3\} + (Im_3 - Em_3) \\ &= (A_3 + Im_3) - \{R_3 + (P_{34} + P_{30}) + D_3 + Y_3 + Em_3\} \\ \Delta Q_4/\Delta t &= A_4 - (R_4 + P_{40} + D_4 + Y_4) + (Im_4 - Em_4) \\ &= (A_4 + Im_4) - (R_4 + P_{40} + D_4 + Y_4 + Em_4)\end{aligned}$$

であらわされる。

### C. 「群集の生産量」の概念とそれに関する問題点

群集全体の生産量というものを考えようとする立場は、かなり古くから存在しており、また今もつづいている。その内容は大きく分けて以下の2つになる。

#### i. 基礎生産者または基礎生産動物の生産量を考える立場

最初に生物群集に捕えられた量をもって群集の生産量としようとする立場がある。

もっとも単純なものは、緑色植物そのものだけを扱うものである。すなわち、総同化量については、

$$\begin{aligned}A_{P(1)} &= A_1 (= P_G) \\ &= \sum_{i=1}^4 (R_i + G_i + Y_i + D_i + F_i + P_{i0}) - (P_{D2} + P_{D3} + P_{D4}) \\ &= R_T + G_T + Y_T + D_T + F_T + (P_{10} + P_{20} + P_{30} + P_{40}) \\ &\quad - (P_{D2} + P_{D3} + P_{D4})\end{aligned}$$

ここで、

$$\begin{aligned}R_T &= \sum_{i=1}^n R_i \\ G_T &= \sum G_i \\ Y_T &= \sum Y_i \\ D_T &= \sum D_i \\ F_T &= \sum F_i\end{aligned}$$

同様にして、純同化量については、

$$I_{P(1)} = A_{P(1)} - R_1$$

となる。ところで  $A_{P(1)}$  の式をみても明らかなように、この中には、

$$R_T = R_1 + R_2 + R_3 + R_4$$

が入っているから、 $I_{P(1)}$  式で  $R_1$  を減じただけでは

$$R_2 + R_3 + R_4$$

が残っていることになる。したがって、すべての  $R$  を減じようとするれば、

$$I'_{P(1)} = A_{P(1)} - R_T$$

となる。

ところで最近、デトリタスの重要性が認識されてきて、これの2次生産への役割の無視できないことが明らかになってきた。このような観点からすると、少なくとも比較的短い時間内においては、 $P_{Di}$  を考慮に入れる必要が出てくる。したがって、

$$\begin{aligned} A_{P(11)} &= A_{P(1)} + (P_{D2} + P_{D3} + P_{D4}) \\ &= R_T + I_T + Y_T + D_T + F_T + (P_{10} + P_{20} + P_{30} + P_{40}) \end{aligned}$$

また、

$$\begin{aligned} I_{P(11)} &= A_{P(11)} - R_1 \\ I'_{P(11)} &= A_{P(11)} - R_T \end{aligned}$$

という考えができる。しかし緑色植物についてここで考えているのは  $A_1 = (P_G)$  であって  $C_1$  ではない。したがって、デトリタスから動物へ移る値についても、 $C$  にあたる  $P_{Di}$  ではなくて、 $A$  にあたる値にすべきだとも考えられる。そこで  $P_{Di}$  に対応する  $F$  を  $F_{i(D)}$  であらわすことにすると、

$$F_{2(D)} \subset F_2, \quad F_{3(D)} \subset F_3, \quad F_{4(D)} \subset F_4$$

であって、

$$\begin{aligned} A_{P(12)} &= A_{P(11)} - (F_{2(D)} + F_{3(D)} + F_{4(D)}) \\ &= (R_T + I_T + Y_T + D_T + F_T) + (P_{10} + P_{20} + P_{30} + P_{40}) \\ &\quad - (F_{2(D)} + F_{3(D)} + F_{4(D)}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_{P(12)} &= A_{P(12)} - R_1 \\ I'_{P(12)} &= A_{P(12)} - R_T \end{aligned}$$

となる。

また、分解者を加えようとする立場も考えられる。この場合には、

$$\begin{aligned} A_{P(2)} &= A_1 + A_B \\ I_{P(2)} &= (A_1 + A_B) - (R_1 + R_B) \\ I'_{P(2)} &= (A_1 + A_B) - (R_T + R_B) \end{aligned}$$

また、

$$\begin{aligned} A_{P(21)} &= A_{P(2)} + (P_{D2} + P_{D3} + P_{D4}) \\ &= (A_1 + A_B) + (P_{D2} + P_{D3} + P_{D4}) \\ &= A_{P(11)} + A_B \end{aligned}$$

$$I_{P(21)} = (A_{P(11)} + A_B) - (R_1 + R_B)$$

$$I'_{P(21)} = (A_{P(11)} + A_B) - (R_T + R_B)$$

さらに、

$$\begin{aligned} A_{P(22)} &= A_{P(21)} - (F_{2(D)} + F_{3(D)} + F_{4(D)}) \\ &= A_{P(12)} + A_B \end{aligned}$$

$$I_{P(22)} = (A_{P(12)} + A_B) - \{R_1 + R_B + (R_{2(D)} + R_{3(D)} + R_{4(D)})\}$$

[ $R_{i(D)}$  は  $P_{Di}$  に対応する  $R$ ]

$$I'_{P(22)} = (A_{P(12)} + A_B) - (R_T + R_B + (R_{2(D)} + R_{3(D)} + R_{4(D)}))$$

となることが明らかである。

動物群集だけを考える場合には、緑色植物の代わりに草食動物、すなわち ELTON (1927) のいう基礎生産動物 (key industry animals) を扱うこともできる。すなわち、

$$A_K = A_2$$

$$I_K = A_2 - R_2$$

$$I'_K = A_2 - R_A \quad \left( R_A = \sum_{i=2}^n R_i \right)$$

である。ところで、基礎生産動物を通らないものもあるから、これを加えると、

$$\begin{aligned} A_{K(1)} &= A_2 + (P_{D3} + P_{D4} + P_{13} + P_{14}) \\ &= R_A + G_A + Y_A + D_A + (F_3 + F_4) + (P_{20} + P_{30} + P_{40}) \\ &= (A_{P(11)} + P_1) - (A_1 + F_2) \end{aligned}$$

となる。この場合にも、 $P_{ij}$  のなかから  $F_{ij}$  を減ずることにすると、

$$\begin{aligned} A_{K(2)} &= A_{K(1)} - (F_{3(D)} + F_{3(1)} + F_{4(D)} + F_{4(1)}) \\ &= R_A + G_A + Y_A + D_A + P_{40} + (F_{3(2)} + F_{4(2)} + F_{4(3)}) \\ &= \{A_{P(11)} + P_1 + (F_{3(2)} + F_{4(2)} + F_{4(3)})\} - (A_1 + F_T) \end{aligned}$$

とすべきだということになる。これらについて純同化量を考えると、

$$I_{K(1)} = A_{K(1)} - R_2$$

$$I'_{K(1)} = A_{K(1)} - R_A$$

$$I_{K(2)} = A_{K(2)} - R_2$$

$$I_{K(2)} = A_{K(2)} - R_A$$

なる値がそれぞれ得られる。

H. T. ODUM (1957) などによる、いわゆる  $P/R$  比は、この記号でいえば、

$$A_{P(1)} / (R_T + R_B)$$

である。

## ii. 栄養段階の生産量の総和を考える立場

$$\begin{aligned} A_{T(1)} &= \sum_{i=1}^n A_i \\ &= A_1 + A_2 + A_3 + A_4 \quad (n=4) \\ &= \sum_{i=1}^4 (R_i + G_i + Y_i + D_i + P_{i0}) - \sum_{i=2}^4 P_{Di} \\ &\quad + \sum_{i=2}^4 (R_i + G_i + Y_i + D_i + F_i + P_{i0}) - \sum_{i=3}^4 P_{Di} \\ &\quad + \sum_{i=3}^4 (R_i + G_i + Y_i + D_i + F_i + P_{i0}) - P_{D4} \\ &\quad + (R_4 + G_4 + Y_4 + D_4 + F_4 + P_{40}) - (P_{13} + 2P_{14} + P_{24}) \\ &= 4\{R_4 + G_4 + Y_4 + D_4 + P_{40}\} \\ &\quad + 3\{R_3 + G_3 + Y_3 + D_3 + F_4 + P_{30}\} \\ &\quad + 2\{R_2 + G_2 + Y_2 + D_2 + F_3 + P_{20}\} \\ &\quad + \{R_1 + G_1 + Y_1 + D_1 + F_2 + P_{10}\} \\ &\quad - \{P_{D2} + 2P_{D3} + 3P_{D4} + P_{13} + 2P_{14} + P_{24}\} \end{aligned}$$

ここでもし、バクテリアなどの総同化量をも加えるならば、

$$A_{T(2)} = A_{T(1)} + A_B$$

となる。

同様にして、純同化量については、

$$\begin{aligned} I_{T(1)} &= \sum_{i=1}^n (A_i - R_i) \\ &= A_{T(1)} - R_{T(1)} \quad (R_{T(1)} = R_T) \end{aligned}$$

であり、バクテリアの分も含めれば、

$$\begin{aligned} I_{T(2)} &= G_{T(1)} + G_B \\ &= A_{T(2)} - R_{T(2)} \quad (R_{T(2)} = R_{T(1)} + R_B) \end{aligned}$$

ということになる。ところで、 $I_{P(1)}$  の場合と同様に  $A_{T(1)}$  のなかには、

$$4R_4 + 3R_3 + 2R_2 + R_1$$

なる項があり、したがって、すべての  $R$  を減じようとするれば、

$$I_{T(1)} = A_{T(1)} - (4R_4 + 3R_3 + 2R_2 + R_1)$$

となる。同様にバクテリアの分も含めれば、

$$I_{T(2)} = I_{T(1)} - R_B$$

となる。

このような点があるので、群集全体の純同化量を考えたいときには、それが  $I_{T(1)}$  なのか  $I_{T(2)}$  なのか、あるいは  $I_{T(2)}$  なのか  $I_{T(2)}$  なのかを、明示しなければならない。

次に動物だけについて同様に考える立場があろう。すなわち、

$$\begin{aligned} A_A &= \sum_{i=2}^n A_i \\ &= A_2 + A_3 + A_4 \quad (n=4) \\ &= 3\{R_4 + G_4 + Y_4 + D_4 + P_{40}\} \\ &\quad + 2\{R_3 + G_3 + Y_3 + D_3 + F_4 + P_{30}\} \\ &\quad + \{R_2 + G_2 + Y_2 + D_2 + F_3 + P_{20}\} \\ &\quad - \{P_{D3} + P_{13} + 2P_{14} + P_{24}\} \end{aligned}$$

および、

$$\begin{aligned} I_A &= \sum_{i=2}^n (A_i - R_i) \\ &= A_A - R_A \quad \left( R_A = \sum_{i=2}^n R_i \right) \\ I'_A &= A_A - (3R_4 + 2R_3 + R_2) \end{aligned}$$

である。

### iii. 「群集の生産量」の問題点

以上のように、群集の生産量といっても、その内容にはいろいろのものが考えられる。おもな内容は網羅するようにつとめたが、まだあるかもしれないし、こまかい内容のちがいはいくらかでも考えられる。したがって、どの内容を考えた数値かを明示することが、ぜひとも必要である。

それと同時に、群集の生産量という内容自体についても、理論的実的に考



察が加えられなければならない。特に第2の、各栄養段階の総和という概念の有用性については、若干の疑問がある。確かに、第1次生産の量が一定であっても、そのうえに立つ栄養段階の生産量は著しく異なるし、その原因を追求することは、生産生態学の最も重要な課題である。そのようなちがいを、ある数値で示すことができれば、まことによるこぼしいことではある。しかしそれは、総和として表わすのが適当であるかどうかとは別問題である。そのためには、生態効率といった数値、あるいはきわめて単純に、ある期間内の  $\sum_{i=1}^n G_i$  をもって、指標とするほうが適当かもしれない。

それはともかく、群集を構成する各個体群の、あるいは生活様式群ごとの生産量を扱うことと同時に、すべての種を一括して扱うことが、現段階では重要になってきていると考えられる。このような問題については、付録\*\*\*として入れた各氏の意見をも参照されたい。

#### 参 考 文 献

- ELTON, C., 1927. *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson., London.
- IVLEV, V. S., 1945. *Biologicheskaya produktivnosch' vodoemov. Usp. Sovr. Biol.*, 19: 98—129 (transl. W. E. RICKER, 1966. *The biological productivity of waters. J. Fish. Res. Bd. Canada*, 23: 1729—1959).
- LINDEMAN, R. L., 1942. *The trophic dynamic aspect of ecology. Ecol.*, 23: 399—418.
- 森下正明, 1961. 動物の個体群. 宮地ほか『動物生態学』, 163—262. 朝倉書店, 東京. [本書 303—422頁に収録].
- ODUM, H. T. 1957, *Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. Ecol. Monogr.*, 27: 55—112.

\* 本篇は、『陸水生物生産研究法』(陸水生物生産測定方法論研究会編)に、「V・1生産に関する測定量と生産構造 V・1・A 生産に関する諸量と諸量間の関係」として掲載されたものである。

\*\* 上掲「陸水生物生産研究法」を指す。

\*\*\* 上掲「陸水生産研究法」中の付録。

