

# 個体群と栄養段階の生産量測定\*

## A. 現存量と生産諸量との関係

2つの時点 ( $t_1, t_2$ ) の間に得られる生産諸量と、その間の各瞬間の現存量との関係を図1に模式的に示す。

## B. 個体群の生産各量の測定

### i. 摂取量

摂取量の測定法としては直接行動観察によるもの、あるいは不消化排出量・同化量の測定値から推定する方法など種々の方法が考えられるが、ここでは生活場所の餌量変化からの推定法、および各個体消化管内容物の量による推定法の2つについて述べる。

#### 1) 生活場所の餌量の変化による推定

(1) 餌が生物である場合

仮定: (1) 移入量 = 移出量 = 0

(2) 餌生物の増殖率および被食以外の死亡率一定

(3) 一定時間 ( $\tau$ ) 内の瞬間摂取量一定

$b$  = 餌生物の瞬間出生率

$d$  = 餌生物の瞬間死亡率

$r = b - d$

$c$  = 瞬間摂取量

$E$  = 餌生物量

とすれば、餌生物の増殖が密度に対して独立に行なわれるなら、

$$\frac{dE}{dt} = rE - c \quad (1)$$

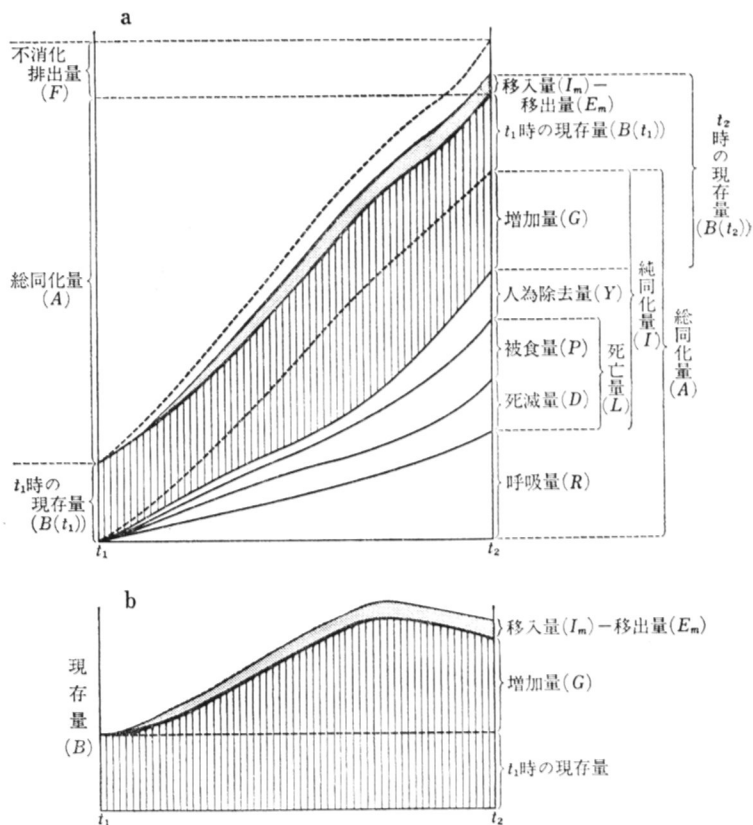


図1 a.  $t_1 \sim t_2$  の時間内の生産諸量 (累積値) と各時点の現存量との関係  
b. 同上の関係における現存量の変化

最初 ( $t=0$ ) および  $\tau$  時間後 ( $t=\tau$ ) の餌生物量をそれぞれ  $E_0$ , および  $E_\tau$  とすれば (1) より

$$E_\tau = E_0 e^{r\tau} - \frac{c}{r} (e^{r\tau} - 1) \quad (2)$$

したがって,

$$c = \frac{r}{e^{r\tau} - 1} (E_0 e^{r\tau} - E_\tau) \quad (3)$$

$\tau$  時間内の摂取量  $C_\tau$  は,

$$C_{\tau} = \frac{r\tau}{e^{r\tau} - 1} (E_0 e^{r\tau} - E_{\tau}) \quad (4)$$

$\tau$  時間ごとの餌量の調査を  $n$  回くり返すとし、各調査間隔内の瞬間摂取量および総摂取量をそれぞれ  $c_1, c_2, \dots, c_n$  および  $C_{\tau 1}, C_{\tau 2}, \dots, C_{\tau n}$ 、調査開始時、 $\tau$  時間後、 $2\tau$  時間後、 $\dots$ 、 $n\tau$  時間後の餌生物量をそれぞれ  $E_0, E_{\tau 1}, E_{\tau 2}, \dots, E_{\tau n}$  とすれば、

$$\sum_{i=1}^n c_i = r \sum_{i=1}^{n-1} E_{\tau i} + \frac{r e^{r\tau}}{e^{r\tau} - 1} (E_0 - e^{-r\tau} E_{\tau n}) \quad (5)$$

ゆえに、

$$\text{総摂取量} \left( = \sum_{i=1}^n C_{\tau i} \right) = r\tau \sum_{i=1}^{n-1} E_{\tau i} + \frac{r\tau e^{r\tau}}{e^{r\tau} - 1} (E_0 - e^{-r\tau} E_{\tau n}) \quad (6)$$

したがって、もし  $r$  を知ることができれば、総摂取量を推定することは容易である。

$E_0 \doteq E_{\tau n}$  の場合は、

$$r \sum_{i=1}^{n-1} E_{\tau i} + \frac{r}{e^{r\tau} - 1} (E_0 e^{r\tau} - E_{\tau n}) = r \sum_{i=1}^n E_{\tau i}$$

ゆえに、

$$\text{総摂取量} \left( = \sum_{i=1}^n C_{\tau i} \right) \doteq r\tau \sum_{i=1}^n E_{\tau i} \quad (7)$$

となる。

## (2) 餌が無生物の場合

この場合は  $b=0, d=0$  とおけるが、その代わり餌の供給量および消失量（移出および分解）を考慮する必要がある。

いま  $\tau$  時間内の瞬間供給量を  $a$ 、消失率を  $d'$  とおけば、

$$\frac{dE}{dt} = a - d'E - c \quad (8)$$

$\tau$  時間間隔で  $n+1$  回（最初を除けば  $n$  回）の調査を行なったとし、各時間隔ごとに供給量、摂取量が異なるものとすれば、

$$\begin{aligned} \text{総摂取量} \left( = \sum_{i=1}^n C_{\tau i} \right) &= \tau \sum_{i=1}^n a_i - \tau d' \sum_{i=1}^{n-1} E_{\tau i} \\ &+ \frac{\tau d'}{1 - e^{-d'\tau}} (E_0 e^{-d'\tau} - E_{\tau n}) \end{aligned} \quad (9)$$

### ロ) 消化管内餌量による推定

各個体の消化管内餌量が測定できる場合の方法である。

仮定: (1) 消化管内餌量の減少率一定

(2) 一定時間 ( $\tau$ ) 内の瞬間摂取量一定

$v$  = 消化管内餌量

$\alpha$  = 消化管内餌量の瞬間減少率

$c$  = 瞬間摂取量

$$\frac{dv}{dt} = c - \alpha v \quad (10)$$

$t$  時間後の消化管内餌量は,

$$v_t = \frac{c}{\alpha}(1 - e^{-\alpha t}) + v_0 e^{-\alpha t} \quad (\text{ただし } v_0 \text{ は最初の消化管内餌量}) \quad (11)$$

いま,  $\tau$  時間ごとに調査を行なったとし,  $t=0, \tau, 2\tau, \dots, n\tau$  の各時点における  $v$  の値を  $v_0, v_{\tau 1}, v_{\tau 2}, \dots, v_{\tau n}$ , また  $0 \sim \tau, \tau \sim 2\tau, 2\tau \sim 3\tau, \dots, (n-1)\tau \sim n\tau$  の間の摂取量をそれぞれ  $C_{\tau 1}, C_{\tau 2}, C_{\tau 3}, \dots, C_{\tau n}$  とすれば,

$$\text{総摂取量} \left( = \sum_{i=1}^n C_{\tau i} \right) = \alpha \tau \left\{ \sum_{i=1}^n v_{\tau i} - (v_0 - v_n) \frac{e^{-\alpha \tau}}{1 - e^{-\alpha \tau}} \right\} \quad (12)$$

したがって消化管内餌量減少率を知ることができれば, 総摂取量を求めることができる。

$v_0 = v_n$  の場合, たとえば  $n\tau = 24$  時間のとき, 引きつづく2日の同一時刻における胃内餌量が等しい場合とか, または1日以内に摂食中止の時間が存在するとき, 摂取開始前に調査をはじめ, 消化管内が空虚となって調査を終了する場合 (このときは,  $v_0 = v_n = 0$ ) とかには,

$$\sum_{i=1}^n C_{\tau i} = \alpha \tau \sum_{i=1}^n v_{\tau i} \quad (13)$$

個体群に対しては, それぞれの大きさの個体のグループごとに  $\alpha$  を測定し,

$$\text{グループの総摂取量} = \sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^n C_{\tau j i} \quad (N = \text{個体数}) \quad (14)$$

として求めるのが望ましいが, 簡便法としては若干の個体について  $\sum_{i=1}^n C_{\tau i}$  の平均値を求め, そのグループ個体数に乗じてグループ総摂取量を推定することができる。グループごとの総摂取量を全グループについて合計すれば, 個体群

全体の総摂取量が得られる。

## ii. 呼 吸 量

個体群を個体重または发育段階、齡などによっていくつかのクラスに分けることができる場合、各クラス個体群の単位時間あたり呼吸量 ( $R_i$ ) は大まかには、

$$R_i \doteq N_i \bar{r}_i \quad (15)$$

として計算できる。ただしここで  $N_i$  はそのクラスの個体数、 $\bar{r}_i$  はそのクラスに属する個体の単位時間あたり平均呼吸量である。

個体群全体の単位時間の呼吸量 ( $R_T$ ) については、

$$R_T = \sum_i R_i \quad (16)$$

一般に  $\bar{r}$  は外部条件 (温度その他)、運動量などによって変化するから、(15) 式を用いるためには、調査各時点におけるその個体群での  $\bar{r}$  を測定するか、もしくは各条件の変化に応ずる  $\bar{r}$  の変化を別個に求め、調査時点の条件下での  $\bar{r}$  を推定することが必要である。1 クラスを経過するに要する時間 ( $\theta$ ) が長く、その間の個体生長とこれにともなう生残数との相関を無視できない場合、クラスに加入した時から  $t$  時間後の生残数および個体重をそれぞれ  $n_{it}$ 、 $w_{it}$  とし、

$$\text{生残数 } n_{it} = n_{i0} e^{-d_i t} \quad (17)$$

$$\text{個体重 } w_{it} = w_{i0} e^{\beta_i t} \quad (18)$$

(ただし  $n_{i0}$ 、 $w_{i0}$  はクラス加入当初の個体数および個体重)

になるものと仮定でき、かつ呼吸量と個体重との間に、

$$r = gw^h \quad (g, h \text{ は一定}) \quad (19)$$

の関係が成立するものと仮定できるなら、次の2つの方法で求めることができる。

### 1. クラスへの瞬間加入量が一定の場合

$$\begin{aligned} R_i &= \int_0^{\theta_i} n_{i0} e^{-d_i t} g (w_{i0} e^{\beta_i t})^h dt \\ &= \frac{gn_{i0}}{h\beta_i - d_i} w_{i0}^h \{e^{(h\beta_i - d_i)\theta_i} - 1\} \\ &= \frac{\theta_i g}{\ln\left(\frac{n_{(i+1)0} w_{(i+1)0}^h}{n_{i0} w_{i0}^h}\right)} (n_{(i+1)0} w_{(i+1)0}^h - n_{i0} w_{i0}^h) \end{aligned} \quad (20)$$

この場合

$$n_{i0} = \frac{d_i}{1 - e^{-d_i \theta_i}} \bar{N}_i \quad (21)$$

$$n_{(i+1)0} = \frac{d_{i+1}}{1 - e^{-d_{i+1} \theta_{i+1}}} \bar{N}_{i+1} \quad (22)$$

ただし  $n_{(i+1)0}$  および  $w_{(i+1)0}$  は第  $i$  クラスから次の上位クラス ( $i+1$  クラス) に入ったときの個体数および個体重,  $d_{i+1}$ ,  $\theta_{i+1}$  はそれぞれ第  $i+1$  クラスの瞬間死亡率, 経過所要時間,  $\bar{N}_i$ ,  $\bar{N}_{i+1}$  はそれぞれ第  $i$  クラスおよび第  $i+1$  クラスの平均個体数である。もし  $d_i \doteq d_{i+1} = d$ ,  $\theta_i \doteq \theta_{i+1} = \theta$  なら,

$$\frac{n_{(i+1)0}}{n_{i0}} = \frac{\bar{N}_{i+1}}{\bar{N}_i} \quad (23)$$

$$d = \frac{1}{\theta} \ln \frac{\bar{N}_i}{\bar{N}_{i+1}} \quad (24)$$

したがって,

$$R_i = \frac{g}{\ln \left( \frac{\bar{N}_{i+1} w^{h_{(i+1)0}}}{\bar{N}_i w^{h_{i0}}} \right)} \cdot \frac{\ln \frac{\bar{N}_i}{\bar{N}_{i+1}}}{1 - \frac{\bar{N}_{i+1}}{\bar{N}_i}} (\bar{N}_{i+1} w^{h_{(i+1)0}} - \bar{N}_i w^{h_{i0}}) \quad (25)$$

いま  $\frac{\bar{N}_{i+1}}{\bar{N}_i} = S_i$ ,  $\frac{w_{(i+1)0}}{w_{i0}} = G_i$  とおけば,

$$R_i = \frac{g}{\ln(S_i G_i^h)} \cdot \frac{-\ln S_i}{1 - S_i} (S_i G_i^h - 1) \bar{N}_i w^{h_{i0}} \quad (26)$$

$w_i$ ,  $w_{(i+1)0}$  は既知量であり,  $\bar{N}_i$ ,  $\bar{N}_{i+1}$  は測定可能量であるから, もし  $h=2/3$  を用いることができるなら,  $R_i$ ,  $g$  のどちらかを知ることによって他方を求めることができる。あるいは引きつづく2つのクラスの呼吸量 ( $R_i$  および  $R_{i+1}$ ) がそれぞれ測定できるなら, 少なくとも近似的に  $g$ ,  $h$  を求めることができる。これらは  $\theta_i = \theta_{i+1} = \theta_{i+2} = \dots$  すなわちクラス区別が齢別に行なわれているときに応用できる方法である。ただし,  $d_i \doteq d_{i+1}$ ,  $d_{i+1} \doteq d_{i+2}$ ,  $\dots$  などの条件が満足されないときは用いることができない。

## 2. クラスへの加入が短期のみに行なわれる場合

この場合は各調査時点における各クラス個体数の割合は一定しない。

いま調査間隔を一定 ( $\tau$ ) とし, 各調査時における

第Ⅰクラスの出現個体数を	$x_{11}, x_{12}, \dots$
第Ⅱ	" $x_{21}, x_{22}, \dots$
⋮	⋮
⋮	⋮

とすれば第Ⅰ, 第Ⅱ, …クラスの加入総個体数  $N_1, N_2, \dots$ は,

$$\begin{aligned}
 N_1 &\doteq \frac{d_1 \tau \sum x_1}{(1 - e^{-d_1 \theta_1})} \\
 N_2 &\doteq \frac{d_2 \tau \sum x_2}{(1 - e^{-d_2 \theta_2})} \\
 &\vdots
 \end{aligned} \tag{27}$$

また  $N_2 = N_1 e^{-d_1 \theta_1}$  であるから, もし  $d_1 = d_2 = d$  なら,

$$e^{-d \theta_1} = \frac{(1 - e^{-d \theta_1}) \sum x_2}{(1 - e^{-d \theta_2}) \sum x_1} \tag{28}$$

第Ⅰ, 第Ⅱクラスの経過所要時間  $\theta_1, \theta_2$  がわかっているならば瞬間死亡率  $d$  を求めることができ, したがって  $N_1, N_2$  を求めることができる。もし  $N_2$  がわかれば

$$\begin{aligned}
 N_2 &\doteq \frac{d_2 \tau \sum x_2}{1 - \frac{N_3}{N_2}} \\
 &= \frac{\left( \ln \frac{N_2}{N_3} \right) \tau \sum x_2}{1 - \frac{N_3}{N_2}} \tag{29}
 \end{aligned}$$

から  $N_3$  を求め, さらに以下同様にして  $N_4, N_5, \dots$  を求めることができる。

第Ⅰ, 第Ⅱ, …各クラスの全期間を通じて総呼吸量を  $R_{S1}, R_{S2}, \dots$  とすれば, 第  $i$  クラスの総呼吸量は,

$$\begin{aligned}
 R_{Si} &\doteq N_i \int_0^{\theta_i} e^{-d_i t} g(w_{i0} e^{\beta_i t})^h dt \\
 &= N_i \frac{g w_{i0}^h}{h \beta_i - d_i} \{ e^{(h \beta_i - d_i) \theta_i} - 1 \} \tag{30}
 \end{aligned}$$

個体群全体の出現期間を通じての全呼吸量は,

$$R_{ST} = \sum R_{Si} \tag{31}$$

### iii. 死 亡 量

前記各クラスの現存量が一定であって、かつクラス内死亡および個体重増加が (17), (18) 式に従う場合、すなわち、

$$n_{it} = n_{i0}e^{-d_i t}, \quad w_{it} = w_{i0}e^{\beta_i t} \quad \text{なら現存量 } B_i \text{ については,}$$

$$B_i = \frac{n_{i0}w_{i0}}{\beta_i - d_i} (e^{(\beta_i - d_i)\theta_i} - 1) \quad (32)$$

単位時間の死亡量を  $L$  とすれば、

$$L_i = d_i B_i \quad (33)$$

個体群全体の単位時間死亡量はもちろん  $\sum L_i$  である。

$$L_i = \text{被食量 } (P_i) + \text{死滅量 } (D_i)$$

であるから、(17) 式の仮定は満足されない場合が多いであろうが、 $i=1, 2, \dots, k$  において  $k$  (クラス数) を大にすることができれば、(17) 式を仮定することによる誤差は小さくできるであろう。

なお今までは、移出および人為除去がない場合としての扱いであるが、もしこれらのある場合、これら個体数が現存個体数に比例するなら、

$$d_i = \text{瞬間死亡率} + \text{瞬間移出率} + \text{瞬間人為除去率}$$

として扱うことができる。

### iv. 純 同 化 量

各クラス現存量一定であって、かつ (17), (18) 式が用いられる場合単位時間純同化量は、

$$I_i = \beta_i B_i \quad (34)$$

### v. 増 加 量

人為除去や移出のない場合、iii, iv と同じ仮定のもとでのクラスの単位時間増加量は、

$$I_i = (\beta_i - d_i) B_i \quad (35)$$

第  $i$  クラスから第  $i+1$  クラスへの単位時間移行量を  $H_i$  とすれば、

$$\begin{aligned} H_i &= n_{i0}w_{i0} + G_i \\ &= n_{i0}w_{i0} + (\beta_i - d_i) \left\{ \frac{n_{i0}w_{i0}}{\beta_i - d_i} (e^{(\beta_i - d_i)\theta_i} - 1) \right\} \\ &= n_{i0}w_{i0} e^{(\beta_i - d_i)\theta_i} \end{aligned} \quad (36)$$



vi. 総同化量

総同化量は ㉑ 摂取量－不消化排出量

または、㉒ 呼吸量＋純同化量＋代謝排出量

として計算されるが、㉑については不消化排出量を室内実験、その他によって測定することが必要である。㉒の場合はもちろん呼吸量・純同化量を、カロリー－その他同一測度に換算しての計算が必要である。

摂取量測定値および㉒による総同化量推定値がかなり正確なら、この値を用いて㉑から不消化排出量を求めることもできる。

上記個体群の生産量測定法においては、個体重の増加形式としてすべて(18)式を仮定したが、個体重生長曲線がS字形を示す場合(18)式を用いての推定値の誤差は特に生長後期において大きくなるであろう。この誤差を小さくするためには体重をなるべく多くのクラスに分割し、各クラスごとに別々の $\beta$ を用いることが望ましい。S字形体重増加形式を用いての計算も可能であるが、ここでは簡便のためあえて(18)式を用いたものである。

C. 栄養段階の生産各量の測定

各個体群についての生産各量の測定値が得られるなら、1つの栄養段階の生産各量は、その段階に属する個体群の生産各量の合計として求めうるのももちろんであるが、すべての種についての測定が困難な場合には、ある程度大まかな方法によって近似値を求めなければならない。

1つの体重クラスを構成する主要な種若干についての $\beta$ ,  $d$ 等の値を測定し、

$$d'_i = \frac{1}{\sum B_{ij}} \sum B_{ij} d_{ij} \tag{37}$$

$$\beta'_i = \frac{1}{\sum B_{ij}} \sum B_{ij} \beta_{ij} \tag{38}$$

ただし  $B_{ij}$  は第  $i$  クラス内第  $j$  種の現存量

$d_{ij}$         "        "        瞬間死亡率

$\beta_{ij}$         "        "        瞬間個体重増加率

として得た  $d'_i$ ,  $\beta'_i$  をそのクラス全体の平均  $d$ ,  $\beta$  の近似値として用いれば、 $\tau$  時間内の死亡量

$$\tau L_i \doteq \tau d_i B_i \tag{39}$$

$\tau$  時間内の純同化量

$$\tau I_i \doteq \tau \beta'_i B_i \quad (40)$$

人為除去，移出のない場合の  $\tau$  時間内増加量

$$\tau G_i \doteq \tau (\beta'_i - d'_i) B_i \quad (41)$$

などの推定をそれぞれ行なうことができる。

$\tau$  時間内の呼吸量については，大まかには，

$$\begin{aligned} \tau R_i &\doteq \tau N_i \bar{r}_i \\ &\doteq \tau N_i g \bar{w}_i^k \end{aligned} \quad (42)$$

ただし  $\bar{r}$  は第  $i$  クラスの単位時間平均呼吸量

$\bar{w}$  は第  $i$  クラスの平均個体重

付) デトリタスよりの死滅量の推定

一定面積内のデトリタス内有機物量を  $B_D$ ，この面積内への有機物瞬間加入量を  $\gamma_D$  とし，またデトリタス内有機物の瞬間分解率を  $\rho_D$  とし，

$$\frac{dB_D}{dt} = \gamma_D - \rho_D B_D \quad (43)$$

を仮定すれば，

$$B_D = \frac{\gamma_D}{\rho_D} (1 - e^{-\rho_D t}) + B_{D0} e^{-\rho_D t} \quad (44)$$

ただし  $B_{D0}$  は  $t=0$  における堆積有機物量

もし有機物量が安定していれば，

$$B_D = \frac{\gamma_D}{\rho_D} \quad (45)$$

であるから分解率  $\rho_D$  がわかれば加入量  $\gamma_D$  を推定できる。

もし，調査ごとの  $B_D$  の値が異なる場合，調査の時間間隔を  $\tau$  とし，第  $i$  回調査から第  $i+1$  回調査までの堆積有機物増加量を  $G_{Di}$  とすれば，

$$G_{Di} = \left( \frac{\gamma_{Di}}{\rho_D} - B_{Di} \right) (1 - e^{-\rho_D \tau}) \quad (46)$$

ここに  $B_{Di}$  は第  $i$  回調査時の  $B_D$  の値である。

したがって，

$$\gamma_{Di} = \rho_D \left( \frac{G_{Di}}{1 - e^{-\rho_D \tau}} + B_{Di} \right) \quad (47)$$

この間の有機物加入総量  $I_{Di}$  は、

$$I_{Di} \doteq \gamma_{Di} \tau \quad (48)$$

によって求められる。

さて生物遺体は水底に堆積するまでに一部分水中において分解するであろうし、また堆積物の中には不消化排出物も含まれるであろうから  $I_{Di}$  は必ずしも死滅量そのものではないからこれらの量を別途に計算して補正することが望ましい。なお、調査の時間間隔が短すぎる場合は  $G_{Di}$  は水底の一時的攪拌その他による影響を受けやすい点も注意を要するものと思われる。

なお、ここには移出移入量を 0 として取り扱ったが、これが無視できない場合はさらにこれについての補正を要する。

\* 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・2 生産量測定法 V・2・A 個体群と栄養段階の生産量測定」として掲載されたものである。

