

「経済生命表」と食物の「浪費」について^{1)*}

1. 経済生命表

一般に生命表 (life table) では、対象とする種個体群が、出生後の時間の経過につれてどのように死亡して行くか (正確に言えば、どのように生き残って行くか) を表示することによって、世代内の各時期の死亡率の比較や死亡要因の解析のための基礎資料を提供するとともに、必要に応じて上記各時期ごとの産仔 (産卵) 数、その他を付加することによって個体群動態解析のための有力な手がかりを与えている。

しかし、従来の生命表の中で取り上げられている内容は、その個体群自身の個体数 (あるいは密度) の時間的变化という一側面 (生残率, 死亡率, 出生数など) だけであって、他の重要な側面である生物経済学的内容 (たとえば個体群としての食物摂取量, 同化量, 死亡量, 呼吸量など) を同時に表示することの利点に対しては、ほとんど考慮が払われず、機械的に従来の生命表の形式を踏襲しているのが現状であるといえる。しかし、たとえば生涯のある時期における死亡率の急上昇が食物欠亡のためであるとした場合、その時の生残率の大小には、必然的にその個体群自身がその乏しい食物をどれだけ消費しているかが関係してくるであろう。この場合、生命表の中に単に各時期における生残数のみならず、その生残数に応ずる食物消費量が同時に示されているならば、この個体群の動態解析には極めて有効であろうことは明らかである。この場合もし対象個体群が肉食動物であり、食物となるものがある種の動物であるなら、生命表の中に各時期の摂取食物量とともに殺された餌動物の数が併せ表示されることによって、その有効性はいっそう増大するであろう。摂取食物量は対象個体群の生残数に直接関与するのに対して、殺される餌動物の数は、餌動物の密度の変化に影響を与え、この影響は再び対象個体群の摂取し得る食物量を左右するであろうからである。もちろんこれらの過程の間には、対象動物が餌をとらえる

ための呼吸消費の大小や、摂食量の中に占める同化量の割合など種々の生物経済学的な諸量の変化の影響が介入するから、時間の経過にもなう生残数減少の原因解析にとっては、生物経済学的な側面は無視することのできない重要性をもつものといわなければならない。この意味においても後者に関係した諸量を生命表に併せ表示することは、今後の個体群生態学的研究にとっても極めて重要な意義をもつものといえる。もちろんこのように作られた生命表は生産生態学 (production ecology) そのものの立場から見ても、利用度の高いものとなるであろうことは明らかであるが、さらに一步を進めて考えれば、このような生命表はむしろ個体群生態学と生産生態学という現在の2つの分野を統合した新しい生態学の樹立のための足がかりを提供することにもなるであろう。このように従来生命表に加えて生物経済学的な立場からの諸量を併せ表示した生命表を、ここで経済生命表²⁾ (bioeconomic life table) と呼ぶことにする。

2. コサラグモの経済生命表

経済生命表の1例として TURNBULL (1962) がコサラグモ (*Linyphia triangularis* (CLERCK)) について行なった飼育実験資料をもとに、筆者が試算作製したものの一部を表1に示した。TURNBULLの実験ではこのクモを1頭ずつ別々の容器に入れ、餌としてショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster* MG.) を与えて飼育した。この際、給餌量として、毎日 0.5 (1日おきに1頭), 1, 1.5 (毎日1頭のハエのほか1日おきに1頭を追加), 2.5 (毎日2頭のほか、1日おきに1頭), 3, 4, 5, 6, 7頭の9通りの異なったグループをつくり、それぞれのグループのクモについて各齢ごとの生残率、体重、日平均摂食量、発育速度などを調べているので、これらの測定値を利用して経済生命表(この場合は齢別経済生命表)をつくることのできる。ただし表の作製に当っては次の操作を行なった。

1. 第 i 齢のはじめの生残数 (l_i) は、原論文中の図(原論文図1)に示された生残率を読み取り、これに1,000を乗じて求めた。したがって厳密な値ではないが、大きな誤りはないと考える。なお原論文によれば、死亡の大部分は脱皮時に起こっているので、上記各齢のはじめの生残数はそのままその齢の終わりの脱皮直前まで適用されると考え、この値を個体群としてのその齢の摂食量その他の計算に用いた(図1³⁾参照)。

表1 コサラグモ (*Linyphia triangularis*) の経済生命表 (TURNBULL, 1962 の資料より計算)

1日当りのハニ供給数	齢	齢期間 (日)	クモの数*	乾重量*		捕殺数		摂食量 (mg)		生長量 (mg) $(W_{t+1}-W_t)$	死亡量 (mg) $(D_{t+1}(I_t-I_{t+1}))$	純生産量 (mg) (G_t+D_t)	呼吸量+排泄量 (mg) (C_t-F_t)
				個体	個体群 (tot)	個体	個体群 (hif)	個体	個体群 (Gif)				
3.0	I	23.8	1,000	—	15.71	15,710	0.476	476	+ 132	0	132	344	
	II	28.0	1,000	0.132	33.60	33,600	1.456	1,476	+ 64	40	104	1,352	
	III	37.0	830	0.236	65.49	54,357	5.550	4,607	+ 745	0	745	3,862	
	IV	34.1	330	1.134	78.43	65,097	8.150	6,765	- 26	1,386	1,360	5,405	
	計				193.23	168,764	15.632	13,324	+ 915	1,426	2,341	10,963	
5.0	I	27.1	1,000	—	19.51	19,510	0.461	461	+ 129	0	129	332	
	II	30.0	1,000	0.129	50.10	50,100	1.440	1,440	+ 92	0	92	1,348	
	III	28.2	1,000	0.221	69.37	69,370	5.894	5,894	+ 1,228	0	1,228	4,666	
	IV	22.8	600	1.449	77.52	77,520	8.459	8,459	+ 838	1,178	2,016	6,443	
	計				216.50	216,500	16.254	16,254	+ 2,287	1,178	3,465	12,789	
7.0	I	21.2	1,000	—	18.28	18,280	0.488	488	+ 135	0	135	353	
	II	23.3	1,000	0.135	59.65	59,650	1.491	1,491	+ 212	0	212	1,279	
	III	20.5	1,000	0.347	72.78	72,780	6.253	6,253	+ 1,386	0	1,386	4,867	
	IV	17.3	1,000	1.733	75.77	75,770	8.633	8,633	+ 1,984	0	1,984	6,649	
	計				226.43	226,430	16.865	16,865	+ 3,717	0	3,717	13,148	

* I_t , w_t , W_t はそれぞれ第 t 齢初めの個体数, 平均個体重, 個体群の平均現存量 (図1を参照).

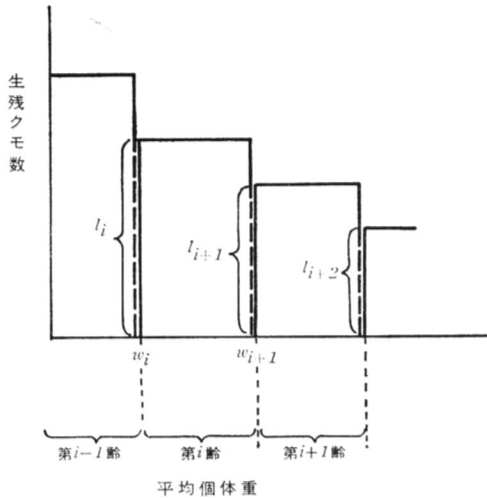


図1 表1に示したクモの生残数と平均個体重との関係の模式図

2. 原論文には摂食量と各齢期の終わりの個体重との関係が与えられているので(原論文図4および図8), これを利用して, 各給餌量ごとの各齢日平均摂食量(原論文第II表)に対応する平均個体生重量を求め, これに0.315(原論文による生重量より乾重量への換算係数)を乗じて各齢の終わりの個体乾重量を求め, 便宜的にこの値をそのまま次の齢のはじめの個体重(w_i)とした。厳密に言えば脱皮量を差し引かねばならないが, これが不明であるからここではやや大まかな値として上記の値を用いることにした。
3. 第*i* 齢の平均齢期間(τ_i)としては, 原論文の摂食量—発育速度の回帰式(原論文図3)を利用し, 第*i* 齢平均摂食量に対応する発育速度の逆数として求めた。この値は正しい平均期間にくらべて若干のへだたりは免がれないが, 近似値としてこれを用いることにした。
4. 第*i* 齢の個体群生長量(G_i)は次式によって求めた。

$$\begin{aligned} G_i &= W_{i+1} - W_i \\ &= w_{i+1}l_{i+1} - w_i l_i \end{aligned}$$

5. 第*i* 齢の個体のハエの捕殺量(h_i)および摂食量(c_i)は

$$\begin{aligned} h_i &= \tau_i u_i \\ c_i &= \tau_i v_i \end{aligned}$$

ただし u_i および v_i はそれぞれ第*i* 齢の日平均捕殺量および摂食量, τ_i

は前記のとおり第 i 齢を終わるのに要する平均日数である。

個体群捕殺量 (H_i) および摂食量 (C_i) は

$$H_i = l_i h_i$$

$$C_i = l_i c_i$$

また個体群における死亡量 (D_i) は

$$D_i = w_{i+1}(l_i - l_{i+1})$$

もちろんこれら H_i , C_i および D_i の計算式は本編で扱っている材料のように各齢での死亡が主としてそれぞれの齢期の最終時点 (脱皮時) に起こる場合に限って適用されるものである。

6. 純生産量 個体群としての第 i 齢純生産量 (P_i) は

$$P_i = G_i + D_i$$

として取り扱った。厳密に言えば P_i は $G_i + D_i$ のほか、脱皮量その他の脱落量を加えて求めなければならないのはいうまでもない。

7. 呼吸量, 不消化排出量

この2つの量は, TURNBULL の原論文資料では分離しての計算が困難なので, 表1では一括して取り扱った。

個体群としての第 i 齢の呼吸量 (R_i) と不消化排出量 (F_i) の和は

$$\begin{aligned} R_i + F_i &= C_i - P_i \\ &= C_i - G_i - D_i \end{aligned}$$

8. 第1齢のはじめの個体重は便宜的に0として取り扱った。

上記の操作によって作製した表1によれば, 個体としての値のうち, 発育完了までの日数は給餌量によって異なっているが, その間の総摂食量については, TURNBULL も述べているように給餌量のいかんにかかわらずほとんど一定 (約15~17mg) である。この計算値は原論文に図示された各個体総摂食量実測値 (原論文図9, 約16~18mg) にくらべて僅かに小さいだけで, 大体において一致しているといえることができる。

3. 餌の「浪費量」

表1の資料のうち, クモの発育完了までのハニ捕殺数および摂食量について, 個体としての値と, 個体群としての値をその中の成グモに達したものの数で割った値, すなわち成グモに達したもの1頭当りの値とを比較したものが表

表2 コサラグモ (*Linyphia triangularis*) のコホート個体群における食物浪費 (TURNBULL, 1962 より計算)

1日当りのハエ供給数	ハエ捕殺数				食物消費量 (mg)				
	個体 (hr)	個体群		成グモ1頭当り浪費	総計 (H)	個体 (hr)	個体		IV齢末における現存量1mg当り費
		成グモ1頭当り	成グモ1頭				IV齢終りの体重1mg当り	総計 (C _I)	
2.5	257	131,205	∞	∞	15.24	7,396	∞	∞	∞
3.0	193	168,764	521	1.70	15.63	13,304	14.54	8.90	1.58
4.0	223	222,570	405	0.82	15.83	15,837	5.64	4.59	0.79
5.0	217	216,500	328	0.51	16.25	16,254	5.79	2.71	0.62
6.0	207	207,020	207	0	16.66	16,656	4.40	0	0
7.0	226	226,430	266	0	16.87	16,865	4.60	0	0
							4.54	0	0

表3 コサラグモ (*Linyphia triangularis*) の仮想平衡個体群の経済生命表

齢 (i)	齢期間 (τ _i)	各齢期初めのクモの数の数 (l _i)	各齢期のクモの平均数 (l _i)	各齢期初めの現存量 (W _i) (mg)	ハエ捕殺数 (H _i)	食物消費量 (mg) (C _i)	生長量 (mg) (G _i)	純生産量 (mg) (P _i)	死亡率 (mg) (D _i)	呼吸量+排泄量 (mg) (R _i +F _i)
I	21.2	{ 1,000.0	{ 712.3	{ —	{ 12,987	{ 347	{ + 65.6	{ 96.2	{ 30.6	{ 251
II	23.3	{ 485.7	{ 335.3	{ 65.6	{ 20,000	{ 500	{ + 10.6	{ 71.1	{ 60.5	{ 429
III	20.5	{ 219.7	{ 158.1	{ 76.2	{ 11,506	{ 989	{ + 115.1	{ 219.1	{ 104.0	{ 770
IV	17.3	{ 110.4	{ 83.4	{ 191.3	{ 6,320	{ 720	{ + 33.7	{ 165.1	{ 131.4	{ 555
		{ 60.6	{ —	{ 225.0						
計	82.3				50,813	2,556	+ 225.0	551.5	326.5	2,005
成グモ1頭当り					838 (226)	42.2 (16.9)		9.10 (3.71)	5.39	33.1 (13.2)
μ ₁					2.71					
成グモの現存量1mg当り					226 (61)	11.4 (4.5)		2.45 (1.00)	1.45 (0)	8.91 (3.54)
μ ₂					2.70					

() 内の数字は, 発育期間中死亡がなかった場合の値。

2である。この表の興味深い点は、個体群としての成グモ1頭当りのハエ捕殺数ならびに摂食量は、明らかに給餌量が小さければ小さいだけ大きくなっていることである。いかえると食物が欠乏すればするだけ、クモ個体群としては成グモ1頭当りの食物消費は大きくなっている。このことはもちろん食物欠乏の程度に応じて発育途上の死亡率が増大するため、これらの死亡個体がその生存中に消費した食物量も増加し、これが成グモ個体自身の消費した食物量に加算されるために起こったものである。個体群の増殖という見地からすれば、生殖齢に達し得ずに死亡した個体の食物消費は、いわばむだな消費であると考えることができるから、この量を個体群としての食物浪費量⁹⁾と呼ぶことにしよう。今、成グモに達した個体が自身だけで消費した食物量の平均を c_I 、個体群食物消費量を成グモに達したものの数で割った値を c_P とすれば

$$\mu = \frac{c_P}{c_I} - 1$$

によって、この個体群の食物浪費の程度を表現できる。この μ を食物浪費指数 (index of wasted consumption) と名づけることにする (捕殺量については c_P , c_I の代わりに h_P , h_I を用いた)。

さて、本編でとり上げたクモの食物浪費量の中には2つの異なった内容の量が含まれている。1つは捕殺されたハエ数であり、他は実際に摂取された食物量である。さきに述べたように捕食が餌個体群に与える影響およびこれの捕食者に対するはね返りという見地からは前者が重要であり、直接的に捕食者個体群の生長量や死亡量を問題とする際には後者が重要となる。もちろん生長量や死亡量自身は逆に捕殺し得る餌量に影響するといった形で捕殺数、摂食量はお互いに関係し合っているのがむしろ普通であろうから、経済生命表としてはこの両者をともに測定し表示することが極めて望ましいといえる。前者の μ の値を μ_1 、後者の値を μ_2 としよう。表2によれば、給餌量1日ハエ3頭の場合、成体に達したクモ1頭当りの発育完了までの捕殺ハエ数は521頭、 μ_1 の値は1.7、すなわち発育完了個体1頭当りとしてはその個体自身の捕殺したハエ以外に、その1.7倍のハエがむだに捕殺されており、一方摂食量については給餌量3頭の場合は成体クモ体重1mgに対して自身の摂食量は5.64mg、個体群としては14.54mg、 μ_2 の値は1.58となっている。すなわち、個体が発育を終えるのに必要な摂食量を除いて、なおその1.58倍の餌が成体1頭当り (もしくは1mg当り) に浪費されたことになる。

4. 平衡状態の個体群

これまで取り扱ってきたのは、クモ個体群の生存率が餌の供給量だけで定まる場合であった。しかし自然個体群においては、餌条件以外の諸条件によって生存率が影響されている場合の多いことはもちろんである。そこで餌の供給量は充分でありながら他の要因によって発育途上の死亡が起こり、成体に達するものはその世代の出発点の卵数と同じ卵数を産み出すことができる程度の数であるという場合を想定しよう。この場合にはもちろん引続く世代の間で毎世代同じ密度のクモ数が維持されることになる。

このような個体群では餌の「浪費」はその個体群自身には影響しないことは明らかであるが、これによって起こる餌密度の低下は同じ餌をとる他の動物には影響を与えるであろうし、あるいは少なくともその餌生物自体の食物消費には関係するであろう。そこでこのような平衡状態の下にある個体群についての餌浪費の問題も一応考察する価値があるであろう。

計算の便のために、次のような仮定の下での個体群を想定しよう。

- (1) 各齢期間、1日当りハエ捕殺量、摂食量、個体の生長の仕方など個体に関する諸量はすべて TURNBULL の実験における給餌1日ハエ7頭の場合が適用できるものとする。
- (2) 死亡はすべて餌条件以外の原因で起こり、幼体の1日当りの死亡率は齢のいかんにかかわらず一定とする。ただし卵の死亡率は0とする。
- (3) クモ1♀当りの総産卵数は33とし、卵期の死亡率は0とする。
- (4) 1頭の♀によって産卵された33の卵のうち成体に達し得るのは2頭(♀1, ♂1)とし、この2頭は産卵完了時までは死亡しないものとする。
- (5) 性比は1:1とする。

以上の仮定には自然個体群としては非現実的な面が多く含まれてはいるが、一応これによって餌充分な場合の平衡個体群における食物浪費量の見当づけを行なうことにしよう。これらの仮定のもとでは1,000♀卵のうち幼体日齢(x)に応ずる生残数(l_x)は

$$l_x = 1000e^{-bx} \quad (1)$$

1♀によって産まれた16.5の♀卵から出た幼体のうち成体までの発育を完

了できるのは仮定により1頭であるから、1,000頭の♀卵からは60.61頭の♀が成体に達する。幼体が成体に達するまでの所要日数はTURNBULLの資料では82.3日であるから

$$60.61 = 1000e^{-82.3b} \quad (1)$$

これより

$$b = 0.03406$$

第*i* 齢の平均個体数 (\bar{l}_i) は

$$\bar{l}_i = \frac{l_i}{b\tau_i} (1 - e^{-b\tau_i}) \quad (2)$$

\bar{l}_i の値が定まるとこの値を用いて個体群としての諸量は少なくとも近似的に求めることができる。

1. ハエ捕殺数, 摂食量

第*i* 齢の捕殺量 (H_i) および摂食量 (C_i) は

$$H_i = \bar{l}_i h_i$$

$$C_i = \bar{l}_i c_i$$

ただし、これらの取り扱いはいずれも同一齢内では毎日のハエ捕殺量, 摂食量は同じであることを仮定している。

2. 純生産量, 死亡量

第*i* 齢の純生産量 (P_i) は近似的に

$$P_i = (w_{i+1} - w_i) \bar{l}_i$$

死亡量は

$$D_i = P_i - C_i$$

ただし $G_i = w_{i+1} l_{i+1} - w_i l_i$

これら諸量の計算値はそれぞれ若干の誤差を含んでいるが、大まかな値としては比較考察の資料となるであろう。これらの計算値をまとめた結果は表3に示されている。

表3によれば、餌条件充分で毎日の死亡率一定のこのクモの平衡個体群では、成体♀1頭が生き残るためには、838頭のハエを殺し、42.2mgを摂食するが、そのうちの9.1mgだけが純生産量となっており、残りの33.1mgのうちのおそらく大部分は呼吸によって失われている。成体に達した個体自身の捕殺量は226頭、吸収した餌量は16.9mgであるから、ハエ数にして612頭が余分に殺され、吸収した餌量のうち25.3mgが個体群の維持発展には役立つこと

ができなかったことになる。別の見方からすれば、この個体群では成体 1 mg をつくり出すためには 226 頭のハエを殺し、11.4 mg の餌量を消費しているが、このうちの 165 頭、6.9 mg は浪費分である。浪費指数では個体当りの場合も単位体重当りの場合もともに約 2.7 である。

5. 個体群密度と食物浪費量

今まで取り上げた食物浪費量は、個体群の中で発育途中で死亡した個体が生存中に消費した食物量である。ところで発育の各時期における死亡率はそれぞれの時点における個体群密度の影響を受けるであろうから、当然のことながら食物浪費量は個体群密度の時間的変化に左右される可能性がある。しかも利用し得る食物の与えられ方によって、両者の関係には次の 2 通りの場合が起こり得るであろう。すなわち、(1)食物の供給が摂食とは無関係に行なわれる場合、(2)各時点での食物量が、それまでの摂食量によって影響される場合、の 2 つである。本篇で取り上げた TURNBULL の実験は(1)の場合であるが、自然状態では落葉や小動物の死体を食物とする動物、あるいは溪流において流下昆虫を食物とする動物にとっては、摂食量の大小によって食物供給量が左右されるということは少なくとも直接的影響としては考え難い。(2)の場合は餌生物自身がその場所において増殖しつつあり、その増殖の仕方がこれを食う動物の摂食状況によって影響される場合、あるいは最初に与えられた一定量の餌を摂食によって消費しながら発育を行なう動物個体群の場合（たとえば、1 個の動物死体、1 個の果実などに入りこれを餌として発育する動物個体群）などがこれに当る。(1)の場合は、浪費量によって死亡率が左右されることはないが、(2)の場合は浪費量と死亡率は相互に関連し合うことになるであろう。

A. 食物供給量一定の場合

この場合の例として TURNBULL の実験結果をもう一度利用しよう。TURNBULL の実験は各個体を分離して行なっているから、厳密には個体群密度としての扱いを行なうには無理があるが、便宜上、毎日の餌量の逆数をもって、実験開始時の餌当りの個体群密度とみなすことにする。この値を m とすれば m に対する第 i 齢のはじめ（第 $i-1$ 齢の終わり）に見られる個体群の生残総数 (M_i) は

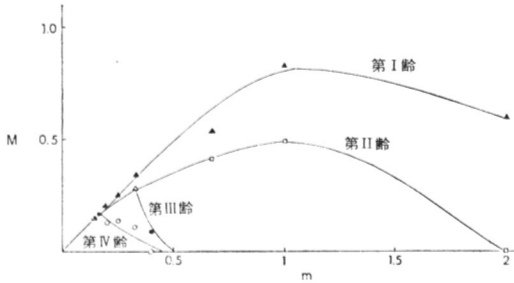


図2 実験開始の時点での、餌1頭当りのクモ個体数 (m) と各齡の終わりの全残存個体数 (M) との関係

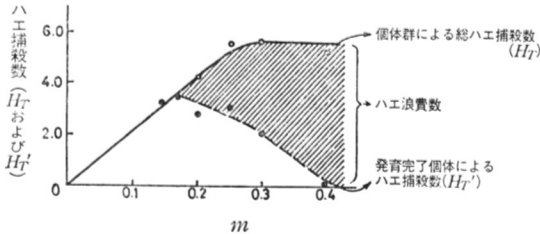


図3 実験開始時点での餌1頭当りのクモの個体数 (m) と、個体群および发育完了クモ個体による全齡期を通じてのハエ捕殺数との関係

$$M_i = m l_i$$

として与えられる。

TURNBULL の資料にもとづく $m-M$ 関係は図2に示される。すなわち $m-M$ 曲線は増殖曲線の多くに見られるように山型を示すが、その頂点は齡の進むにつれ低密度に移行し、第4齡を終わった時点では m の値 0.17 (給餌量毎日ハエ6頭) 付近において残存クモ密度の最大値が見られる。

各餌当り密度の下での理論的なハエ総捕殺数は次のように計算される。すなわち個体群全体としての发育完了時の総捕殺数 (H_T) は

$$H_T = m \sum l_i h_i$$

H_T のうち发育を完了し得た個体による総捕殺数 $H_{T'}$ は

$$H_{T'} = m l_5 \sum h_i$$

ここに l_5 は第1齡幼体 1,000 頭中发育を完了し得た個体の数である。

各 m に対する H_T および $H_{T'}$ の値は図3に示されている。この図におい

て斜線をほどこした部分が、この個体群中の死亡個体が生存中に捕殺したハエ数、すなわち浪費ハエ数である。

B. 浪費量が個体群密度に影響を及ぼす場合（仮想個体群B）

前記したように餌生物—捕食者間の関係の多くはこの中に入るが、これらの一般的な関係については今取り扱うことは困難である。したがってここでは前記の特殊な場合、すなわち一定量の餌が最初から与えられており、餌自体の増殖も、外部からの補給もない場合について次のいくつかの仮定の下でのごく大まかな計算による見当づけを行なってみよう。

1. 考察の対象を一様な質の食品中（たとえば小麦など）に入ってこれを食う昆虫の幼虫個体群とし、昆虫自体による餌の条件づけはないものとする。
2. 幼虫は5齢を経過して蛹化するものとし、蛹の死亡率は0とする。
3. 第*i*齢の期間を通じての個体の摂食量を c_i とおいた時、 c_i は個体群密度のいかにかわかわらず各*i*については一定とする。
4. 第*i*齢の終わり（第*i+1*齢のはじめ）の個体数は次の式によって定まるものと仮定する。

$$l_{i+1} = l_i e^{-k_i l_i c_i / V_i} \quad (3)$$

ただし V_i は第*i*齢のはじめの時点での残存餌量、 k_i は各齢についての定数である。

上記の仮定のうち問題となるのは(3)式である。この形式は、第*i*齢に入った時の残存餌量が多いほど、またその時の個体数およびその齢での個体摂食量が小さいほど、その齢を終わった時の生残率は大きくなる場合の一つの形式として提示するものである。TURNBULL の実験では給餌量は齢によって変化しないから、実験結果から、 $k_i c_i = k'_i$ として給餌量 (V) と各齢個体数 (l_i) との関係を見ると図4に示すとおり、少なくとも第 I, II 齢に関するかぎり、大体において(3)式を満足させている。もっともこの実験のように単独飼育の場合はある個体の死亡による未利用食糧を他の個体が利用することができないから、給餌量が小さく1個体のある齢を完了するまでの最低要求量をすら満たし得ない場合は(3)式をそのまま適用することは無理なことは明らかであって、図4の3, 4齢の場合はこれに該当するであろう。なお1, 2齢においては(3)式をある程度満足させてはいるものの、この結果をもって(3)式が一定量の餌

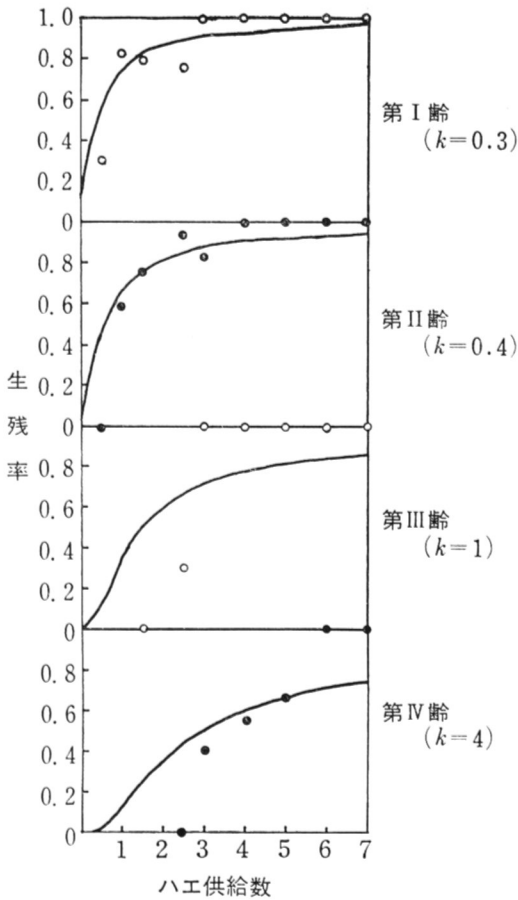


図4 1日当りのハエ供給数と各齢のクモの生存率との関係
 図中の曲線は本文の(3)式による計算値
 (TURNBULL, 1962の資料より計算)

を最初から与えて補給を行なわない場合にもそのまま適用できるという保証のないのはもちろんであるが、しかし他に適当なモデルが与えられていない現在、後者の場合にもこれを一つのモデルとしてここに用いることにする。

さて上記の仮想個体群Bにおいて $c_1=0.1$, $c_2=0.2$, $c_3=0.4$, $c_4=0.8$, $c_5=1.5$, 最初の食物量 (V_1)=1,000, k_i はすべての齢について1, として, 初期密度 (I_1) の値 100, 200, 300, 400, 600, 800, 1,000, 1,200, 1,400 の各々

について l_2, l_3, l_5 を逐次計算によって求めた。

この計算においては第 i 齢の総摂食量 (C_i) の近似値として

$$C_i \doteq \frac{l_i + l_{i+1}}{2} \times c_i$$

を用い第 i 齢の終わりの残存餌量 (= 第 $i+1$ 齢のはじめの残存餌量) を

$$V_{i+1} = V_i - C_i$$

によって求めた。ただし

$$l_2 = l_1 e^{-k l_1 c_1 / V_1} \quad (k=1)$$

この計算法では、 $\frac{C_i}{V_i}$ が大きくなると C_i の推定が過大となる可能性がある
ので、第 4 齢は $c_{4,1}=0.4, c_{4,2}=0.4$ の 2 つの期間、第 5 齢は $c_{5,1}=0.5, c_{5,2}=0.5, c_{5,3}=0.5$ の 3 つの期間に区切り、それぞれを別々の齢と考えた場合と同じ扱いの計算を行なった。これらの計算の結果、たとえば $l_1=600$ の場合第 5 齢終了時の生残数は 99、生残個体自身の食物消費量は $99 \times \Sigma c_i = 297$ 、個体群の総食物消費量は $\Sigma C_i = 838$ 、したがって食物浪費量は 541 となった。各 l_1 についての生残個体食物消費量、個体群の総食物消費量の計算値は図 5 に示すとおりである。なお各生残個体の食物消費量は l_1 のいかんにかかわらず同じと仮定しての計算であるから、初期密度 (l_1)—生残個体食物消費量の示す曲線の形はそのまま初期密度—生残個体数曲線の形でもあって、個体数としての値は図の右側の目盛りによって与えられる。

さて図 5 の初期密度と生残数あるいは食物消費量との関係は、図 3, 4 の場

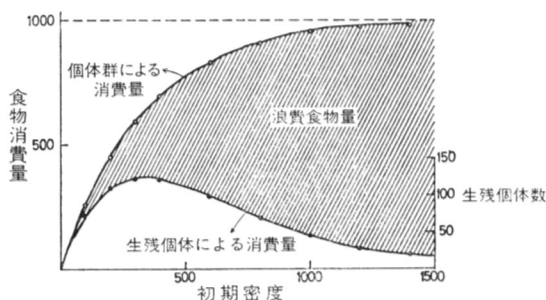


図 5 仮想個体群における初期密度と個体群および生残個体による全齢期を通じての食物消費量との関係 (本文参照)

合と近似していることは興味のあるところである。図5においては幼虫期の食物浪費量が死亡率に直接関与しているが、図3の場合には食物浪費は個体の発育途上での死亡の結果であって死亡の直接原因ではない。このような条件のちがいが存在するのにもかかわらず、密度—生残曲線としては似たものが現われたことは、たとえ片方が仮想個体群から導かれたものであるにせよ、この曲線の分析や解釈の際に注意を要することと思われる。

図5の個体群総食物消費量の曲線が飽和型になっているのは、前記の諸仮定にともなう当然の結果である。初期密度が大きい場合共食いまたは個体間の傷つけ合い、あるいは捕食や無機環境の影響などによる大量の死亡がおり易いとすれば、総食物消費量は高密度区においてかえって減少することもあるであろう。この場合同じ初期密度、同じ生残数であっても、浪費量は初期死亡量が大きいほどかえって小さくなる可能性も存在するのである。この問題は種々の生活型の動物に対する比較社会学的研究を行なう際に考慮すべきことであると思われる。

6. 平衡個体群の現存量

もしある場所に生活するクモ個体群において毎日一定数の卵が産み出されるとする。この場合、ある日産まれた卵群から孵化した幼体群の発育、死亡、摂食その他の状態はすべて表3に示されているとおりであるとするならば、この地域個体群はどの時点をとっても幼体の密度、齢構成は同一であり、毎日新しく成体となるものの数も同じである。この地域個体群の幼体現存量 (B) は次の式によって求めることができる。

$$B \doteq \sum l_i \tau_i \bar{w}_i \quad (4)$$

表3はこのような個体群の経済生命表である。毎日の産卵数(卵期の死亡は0とする)が♀卵 1,000 の場合、毎日出現する成体数は 60.61、表3から求められる幼体現存量 (B) は上式によって 11.172mg となる。ただし、この値は便宜的に $\bar{w}_i \doteq \frac{1}{2}(w_i + w_{i+1})$ としての計算結果である。なお表3に示されているとおり $\mu_2 = 2.70$ 。

表3は餌は充分に供給されている個体群であって幼体死亡は餌条件以外の原因によるもの仮定の下でつくられているから、この結果を餌供給量不十分な場合と比較してみよう。

比較の資料として再び TURNBULL の実験結果を用いることにする。この実験で、毎日のハエ供給数 2.5 頭の場合は、実際には成体に達したものは出現していないが、かりに生残率 0 の代わりに 0.061 であったとしよう。ハエ供給量 4 頭の時の生残率は 0.55, 3 頭の時は 0.33 であるから、2.5 頭の時に 0.061 の生残率を仮定しても、各齢の長さや、個体重に対する修正はほとんどしなくてもよいものと思われる。さて 2.5 頭の餌の場合、上記の仮定によって安定した地域個体群が維持されるとすれば毎日の産♀卵数を 1,000 とすれば (4) 式による幼体現存量 (B) は $B=43,508\text{mg}$, また $\mu_2=7.07$ 。すなわち餌条件充分な場合に比べて 4 倍近い大きい現存量となるのである。もちろん表 3 の個体群ではかなり早期から生残数が小さくなっていることが現存量を小さくしている原因の一つではあるが、試みにこの個体群の生残率として上記 2.5 頭の場合と同じ値を用いての計算では

$$B=32,847, \mu_2=6.86$$

すなわち、毎日の卵加入数、成体出現数、各齢生残率にいたるまで同じであってもなお幼体現存量は餌が不十分の方が、充分な場合よりも大きい値を示すのである。これは餌欠乏の場合は成体までの発育に要する日数が長くなるためであって、このことはまた浪費指数 (μ_2) を大きくする原因ともなっている。一般に現存量の大小は環境の適不適を判断する目安にされているけれども、自然においても上記のような現象が起こる可能性のあることは注意に値するであろう。

7. む す び

生命表をつくる際、生物経済学的な側面を併せ考慮しようという考えは、必ずしも今がはじめてとはいえないかもしれない。たとえば BORUTZKY (1939)⁵⁾ はオオユスリカ (*Chironomus plumosus*) の個体数と同時に生体重を測定して個体群動態を調べている。

しかし、それ以後につくられている多くの生命表にはこの点に対する配慮がほとんど払われていないように思われる。本篇の主眼は、ある種の動物の経済生命表的内容を明らかにするというより、むしろこのような扱いによって個体群の諸性質を新しい目をもって解析できる可能性を述べる点にあった。したがって仮想的な個体群を資料としての考察もこのような可能性を見出すための一

つの手段として許容されると考える。

1 世代を経過する間の個体の食物消費と個体群の食物消費とを区別して取り扱う必要のあることが明らかにされたのも経済生命表の作製によってである。その結果、浪費食物量の考えが導き出され、生残曲線や増殖曲線をこの考えの下に考察する道のあることが明らかになった。

ある種の動物のあるすみ場所条件下での経済生命表が与えられているならば、ある齢への加入量を調査することによって、個体群としてのそれまでの摂食量、その他の生物経済学的諸量を直ちに推定することも可能であるし、逆にある時点でのその個体群の齢構成や現存量を調査することによって、逆にそれぞれの齢への加入量を求める道も拓かれるであろう。もちろん経済生命表の作製自体が極めて困難な仕事であろうから、上記の意味での実用化は直ちには望み得ないにしても、たとえ不完全にせよある程度の経済生命表がつくられることによって、生態系の中における種個体群の果たす役割や、種個体群自体の維持や変動の問題を考えるために役立つ所が少なくないものと考えられる。

文 献

- 伊藤嘉昭 (1966): 個体群生態学における生命表 — とくに昆虫について(2) — 生物科学, 18(4), 161-175.
- 川那部浩哉 (1966): 群集における種の生産. 現代の生物学 9 卷『生態と進化』6 章, 123-152, 岩波書店, 東京.
- 森下正明 (1965): 「生命経済表」について. 日本生態学会九州地区会報 9(2), 6-12.
- 小野勇一 (1972): 動物の生産過程. 生態学講座 4 卷18号, 共立出版, 東京.
- TURNBULL, A. L. (1962): Quantitative studies of the food of *Linyphia triangularis* CLERCK (Araneae: Linyphiidae). *Can. Entom.*, 94(12): 1233-1248.

註

- 1) [509頁] 本篇の概要は1965年10月日本生態学会九州地区第66回懇話会において講演した(森下, 1965).
なおこの講演要旨および資料の一部はすでに川那部 (1966), 小野 (1972) ちによって引用されている。
- 2) [510頁] 森下 (1965, 前掲) では生命経済表と呼んだが、むしろ経済生命表と名づける方が内容的にふさわしいと思われるので、このように訂正する。
- 3) [510頁] 森下 (1965) の掲げた表では第 i 齢の平均生存率として、第 i 齢のはじめの生存率と第 $i+1$ 齢のはじめの生存率の平均値を用いて計算したため、個体群としての摂食量その他の数値は、本篇表1の数値と若干異なっており、したがって前者の表を引用した川那部 (1966), 小野 (1972) の数値も本篇の数値とやや異なる。しかし、全体としての論旨に影響することはない。
- 4) [515頁] 生殖年齢に達しないで死亡した個体でもその生存中に個体群の維持にとって有効

な役割（たとえば協同的作用による死亡率の減少）を果たしている場合もあるだろうから、その食物消費が全然むだな消費であったといいきれないのはもちろんである。

5) [524頁] 伊藤(1966)による。

* 「九州大学えびの高原野外生物実験室研究業績」1: 130—139 (1973) 掲載。