

生残曲線の発展段階*

I はじめに

これから大変おおざっぱな「思弁的」なお話しをしようと思う。内容的には、伊藤氏の問題と共通したところが多いが、考え方には多少の相違がある。今日の話しの後半部の骨子は1961年刊行の『動物生態学』第3章「動物の個体群」¹⁾にごくおおまかに書いてあるが、注意して読んでもらわないとわからないかもしれない。以後10年以上たったが考え方はそう大きく変更されなかった。ということは進歩がなかったということになるのかもしれない。ただし、ここでは1961年の本に書いたのよりはもう少し詳しく話しを進めてゆきたい。

II 生残曲線の比較法について²⁾

これまでの生残曲線の比較は、平均寿命を基準として、それからの偏差値を時間軸にとってきた (DEEVEY, 1947)。伊藤 (1959 ほか) もこれにならった。しかし、実は、平均寿命を基準にする取り扱いはあまり意味がないのであって、もう少し別の基準を用いなければならない。というのは、たとえば、いわゆるII型 (B型) のタイプ、つまり、死亡率一定というものでは、死亡率の大小いかにかわらず、一本の直線に固定されてしまうからである。すなわち、平均寿命を基準にする取り扱いでは、死亡率が高ければ直線の傾きが大きいか、その逆ならば小さくなるというのではなく、ただ一本の直線として表現されるだけで、各種の生活の特徴を反映させることはできない。このような取り扱いよりは、生殖開始齢を基準にする方がはるかにすぐれている。この点は伊藤氏も前の話しのなかで指摘されている。ただし、一般的に生殖齢に入った時を基準とすることが望ましいといえるが、これをきめるのはかなり難しいので、便宜的には実際に生殖を開始する age を基準にするのが適当であろう。

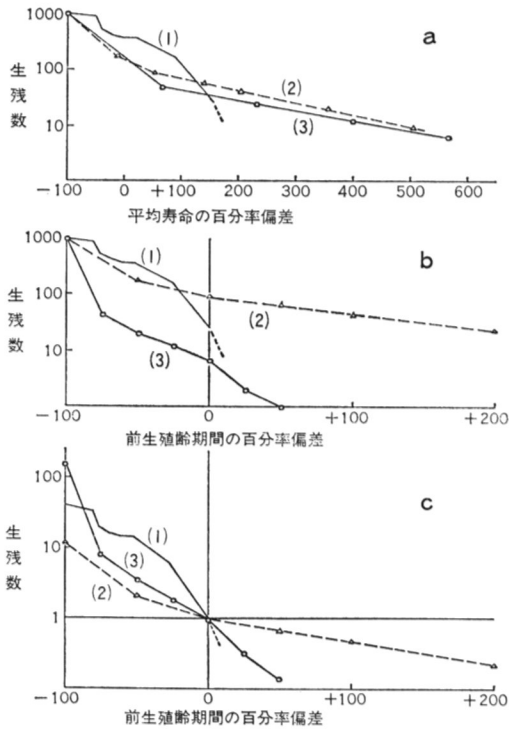


図1 生残曲線の3つの図示法

- a. DEEVEY (1947) の方法
 - b. 横軸を前生殖年齢期間の百分率偏差によって図示
 - c. 横軸はbと同じ、縦軸の左端は1 ♀当り総♀産仔(卵)数
- (1) モンシロチョウ (伊藤・宮下・後藤, 1956)
 - (2) シジュウカラ (浦本, 1966)
 - (3) Brown trout (FROST & BROWN, 1967)

次の問題は縦軸の取り扱いである。対数目盛りで初期値を1,000にとることの生物学的意味はこれまた何もないのであって、各齢における初期値に対する生残率がその値によってわかるというだけである。初期値を 10^8 にするというさきの伊藤氏の提案もこの点では本質的にはわからない。そこで、生物学的に意味をもった初期値をとるとしたら、何が最も適当なのであろうか。私は一回に何個の卵(仔)を産むかということの重要性を否定しないが、それ以上に、

生殖齢に達した1匹の雌がその生存中に population として、どれだけの子孫を生産するのかということのほうがさらに基本的で重要な問題だと考える。特に進化を考える時には重要である。生殖齢に達した1雌がその生存中にその population のなかで産んだ何個体かの雌の卵(仔)のうち、1個体だけが生殖齢に達するまで生き残れば、その個体群は平衡状態を保って維持されることになる。もしこのような population としての雌1頭当りの産卵(仔)数を初期値とするならば、われわれはより生物の生活内容を反映した生残曲線の比較をすることが可能になる。この方法によれば、さらに、生殖齢より前の死亡の起こり方(初期死亡)と、生殖齢以後の死亡の起こり方を別々に、たとえば A, B, C型というように表わし、産卵(仔)数と組み合わせて、いくつかのタイプにわけて、生残曲線の比較検討を行なえる。

具体例として、モンシロチョウ (*Pieris rapae*), シジュウカラ (*Parus major*), ブラウン・トラウト (*Salmo trutta*) を示した(図1)。平均寿命を基準とする比較では、現実にはかなり異なった生活内容をもっているものが、非常に似たタイプで表わされてしまう。横軸の取り方を改良して、前生殖齢期間を基準とした場合でも縦軸の初期値を便宜的に1,000としている限り、死亡の起こり方、特に初期死亡のちがいが表現しえない。これらにくらべてここに新しく提案した比較法は生活内容をかなり正しく反映しているといえよう。

III 生残曲線の発展段階

さて次の問題として、さまざまな動物群で生残曲線のパターンがどうなっているのか、生物の進化の発展段階に応じてどのような方向に進んできたのかを考えてみたい。

1. 群集における位置

自然の生物群集がどのように構成されているのか? このことに対する私の考え方は、生活形グループの並列とその相互関係にもとづく群集構造模式図で示される(図2)³⁾。これは、エルトンの数のピラミッドをもう少し複雑かつ具体化したもので、それぞれの生活形グループはそのなかで食物関係によるピラミッド構造をとりながらも、全体としてそのグループよりも進化段階の進んだグループの食物となっているという関係を示している。すなわち、右のグルー

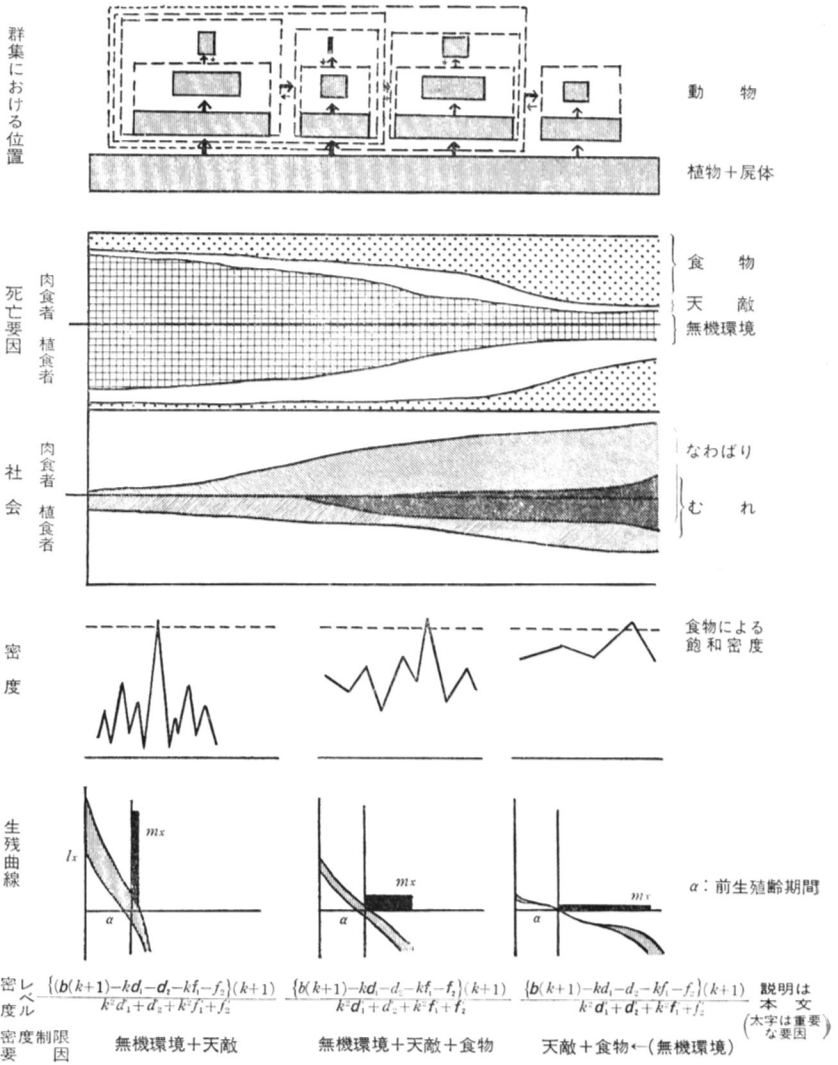


図2 諸現象間の関係を示すシエマ

プのものはそれより左のグループをも餌としているのであって、食物連鎖関係はこの図に示すように縦横関係を組み合わせられた形で構成されていると考えることができる。より上位の、体制の進んだ生活形グループになればなるほど、食物範囲を広くし、あるいは生存を確立するためには広げざるを得ないという問題と結びつけて考えることができる。

歴史的に見るならば、地球上における生物の進化とともに、左から右へと次に各々の生活形グループが、体制の進化と結びついてつけ加わってきたのである。体制の進化については多くの側面があるが、非常に基本的な側面として挙げることができるのは、無機環境からの種々の影響に対してその動物が相対的独立性を得るような体制づくりである。つまり左側のグループほど無機環境からの影響を受けやすく、右側のグループほどそのような影響を受けにくくなっている。ということは、右側のものほど種々な環境への進出が可能な体制を備えるにいたっているものといえるであろう。少なくとも明らかに種という単位をとってみても、あるいはグループをとってみても、右側のものほどその生活圏のなかには多様な環境を含んでいることが認められるのである。

2. 生活形グループの生物学的な諸特徴

このような生活形グループの並列という群集構造論にそって、各グループに属する生物の生物学的な諸特徴を考えてみることにしよう。ここで諸特徴としてとりあげる側面は、前に挙げた体制上の進化、死亡要因、社会のあり方、生残曲線のパターン、密度レベル、個体数変動の様相、密度制限要因などである(図2)。

まず、体制上の進化が進んでいないグループについて、種々な特徴を考える。まず死亡要因であるが、すでにのべたようにこのグループでは、無機環境からの直接的影響による死亡が大きく、食物によって設定される飽和密度よりはるかに低くおさえられてしまう。個体数変動のパターンは、無機環境、主として気候変化に直接に依存している傾向が強く、世代間隔が短いことと関連して、短期間に激しい変動をくり返す。生残曲線の特徴は、さきの表現法に従うと、初期値は大きく、つまり産卵数が多く、生殖齢に達した時集中的に多産しその後すぐ死亡してしまう型となる。図の m_x は繁殖スケジュールを示し、1回しか繁殖しないので、 m_x の高さは初期値 l_0 とほとんど等しい。また個体群密度変動の激しさを反映して l_x 曲線の変動域は広いであろう。

次の段階に達したものではどうだろうか？ 無機環境からの相対的独立性を獲得する体制づくりが進むと、種としてそれに応じた発展の可能性がうまれてくる。発展という言葉を使っているが、この内容を若干吟味しておきたい。発展というのは、単に個体数を増やすことであろうか？ 前回の高知シンポジウムの時にものべたが、私の考えでは発展の数量的側面としては、種としての biomass を増やすということではないかと思う。単位面積あたりの biomass の増加と生活圏の拡大とは相ともなってその種の地球上の biomass の増加をもたらす。このうち単位面積あたりの biomass の増加の道は、密度の増大か個体の大型化またはその両者を兼ねそなえた方向である。

さて、このように体制上の進化は無機的要因による死亡率の低下による密度の増大と生活圏の拡大、あるいは部分的には体型の大型化と結びついて biomass の増大をもたらしたであろうが、これとともにそれ以上の発展を妨げる新しい要因が登場する。その主なものは天敵である。地球上における生物の歴史においては、天敵はその仲間のなかからでてきた、つまり、同じグループのものが食うものと食われるものとに分裂したのだが、現在ではそれ以後にでてきたそれより上位のグループのものも天敵となっている。これらのものの登場は population としての、あるいは種としての発展をおさえることになったであろう。

それでも、前の段階に比べれば食物によって設定される飽和密度に対して密度レベルはかなり上昇していると考えられる。時としてこれらの圧力がゆるむと、飽和レベルに近くなるであろうが、それでも平均的には飽和レベルよりもかなり低い密度レベルに止まらざるを得ないであろう。そして、このような段階に達したグループでは、それ以上の発展のためには天敵による圧力に対処するような方策を発達させなければならなかった。たとえば、天敵から逃避する行動とか、さまざまな捕食回避のしかたを発達させると同時に、また別の方法として、群れを作って対処することなどもあげられる。このグループのうち食う方にまわったものでは、その種の発展は食物によっておさえられることになったのだが、現在ではさらに上位のグループの天敵による捕食によってもおさえられることになっているであろう。ところで、群れづくりその他の方法によって天敵からの圧力を回避することにある程度成功し、それによって一段と発展した動物にとっては、その発展とともに今度は食物問題が切実な問題となってくるであろう。そこでは、食物の欠乏によるともだおれを防ぐうえに、なわ

ばり形成が有効な手段となると考えられる。もちろんなわばりの意義は、食物だけでなく繁殖活動その他かなり多面的であるが、そのなかでも食物確保の方策としての意義はかなり大きいものと考えられる。ただし、天敵の攻撃に対する仔の保護という側面の意義も無視できない重要性をもつものであろう。

このように、体制の進化、群集における地位、天敵との関係や食物問題と結びついた種や種グループの段階に応じて種内の社会関係もまた発達してきたと考えることができる。

さきの伊藤氏の話しに関連して少しふれたいと思う。伊藤氏は、富栄養環境・貧栄養環境など栄養環境の問題と外敵の問題の2つを柱として生物進化を考える立場、つまり二元論的な捉え方をいかにして一元論的な解釈に帰着させるかということの困難性をあげたが、私はこの問題を次のように考える。すなわち、餌が豊富か貧弱かということは、その餌を食うものの立場からみれば食うもの自身の密度と関係する問題である。餌が動物であるか植物であるかなど、餌の特徴によるちがいはあるにせよ、餌が豊富であるかどうかは、本質的にはその場所にその餌を食う動物がどれだけ増えたかによって決められるということである。たとえば、1個体に対しては相対的に富栄養であっても、その動物が1,000個体が増えた場合各1個体をささえる量が欠乏するということになる。その状態の動物にとっては貧栄養といえる。つまり、食うものの個体群のなかでの1個体あたりに対する餌の供給量が問題であって、このことにはその動物がどれだけ発展した状態にあるかが重要な点であるといえる。どれだけ発展した状態にあるかということは、前にのべたように無機環境や天敵が関与し、もしこれらの要因によって密度がかなり低くおさえられた状態にあるなら餌の供給量は相対的な意味で富栄養な環境にすんでいるといえるだろう。したがって、栄養環境の問題と天敵などの問題はおたがいに関連しあっているものであり、天敵の脅威を強くうければうけるだけその動物にとってその環境は富栄養だということになる。もちろん、餌の絶対量の少ない地域では、わずかの密度増加でもその種（あるいは個体群）にとっての危機をもたらす可能性があり、これはまたなわばりなどによる地域分割の促進と関係する可能性は否定できないが、少なくとも栄養環境の問題の考察には、食物供給量と無機環境や天敵による抑制量とのバランスのもつ重要性は無視されるべきではないと思われる。

以上のように、無機環境からのある程度の相対的独立性を得たものの、天敵

によっておさえられているものでは平均的にはまだ餌がかなり余裕のある状態にあるといえるが、それでも時期的には少なくとも相対的に餌が少なくなることもある。たとえば、子供を育てる時期に、特に親鳥が1日に動きうる行動範囲での餌の供給量と関連して持ってこれる量が制限される場合には、一度に育てる仔の数は制限されざるを得ない。LACKの説と関連した問題である。生物にとっては、できるかぎり多くの子孫を生産した方がよいが、今のべたようにそうすることができない条件の下では、1回に多くの卵(仔)を産むのではなくて、これを何回かにわけて生産するという解決の道がある。すなわち生殖期間を延長することによって、1回に生産可能な仔の数という制限をとりはらい、1雌とすれば生涯に多くの子孫を生産することが可能になる。しかし、この場合にも問題となるのは天敵の存在であって、天敵が多く親の死亡率が高くなると1雌あたり population としての総産卵(仔)数は少なくならざるを得ない。ここに矛盾がある。また天敵の問題は仔の生長、保育期間にも関連している。仔の生長がおそければ1仔あたりの毎日の給餌量は少なくともよいが、外敵の作用期間が長びき成熟までの仔の生残率は小さくなる可能性がある。結局、その場所での餌の供給量、天敵の存在、無機環境の特徴などのバランスに依存して、あるべき状態が決定されると考えられる。

鳥で代表されるように、この段階での生残曲線のパターンは、図2最下段中央のようになり、前の段階にくらべて生殖期間の延長、産卵数の減少、初期死亡の減少、 l_x 曲線の変動範囲も狭くなるといった特徴を有するようになる。

この段階からさらに発展すれば、図2の右側に示したようなさまざまな特徴があらわれてくる。たとえば、天敵による死亡率を減少させることと関連した群れの形成があり、これによって密度は食物供給量によって制限されるレベル近くまで上昇し、変動は小さくなるが、ここでは当然餌の確保が日常的に最大の問題となる。そのため食物確保のためのなわばりの形成が必要となり、外敵と食物との両方に対する方策として群れとしてのなわばりを作るものも現われる。個体間の社会的関係はいっそう多様で複雑になってくる。この段階にいたった動物の生残曲線の特徴は、雌あたり population としての産仔数が少なくなり、親の寿命、生殖期間がいっそう長くなり、しかも1回の産仔数はごく少なくなる。初期死亡は著しく低下し、 l_x 曲線の変動域もごく狭くなる。この段階に達した動物に対する無機環境の働き方は、第1段階とは異なって、直接的ではなく食物を通じてきくようになる場合が多いのではないかと思われる。

DARWIN が個体数抑制の要因としての気候の作用は食物を通じて働くことが多いとのべたのは、この段階のものに該当すると考えられよう。

ここで最後に密度レベルを決める要因の相対的重要性と、その働きかたを数式の形でまとめてみよう。

b = 瞬間出生率

d_1 = 幼体瞬間死亡率
 d_2 = 成体瞬間死亡率

(天敵の作用を除く)

f_1 = 幼体瞬間死亡率
 f_2 = 成体瞬間死亡率

(天敵の作用による)

d_1', d_2', f_1', f_2' = それぞれ, d_1, d_2, f_1, f_2 に対応する 密度依存的 死亡の促進効果

N_1 = 幼体密度

N_2 = 成体密度

$N = N_1 + N_2$

として,

$$\frac{dN}{dt} = (bN - d_1N_1 - d_2N_2 - f_1N_1 - f_2N_2) - (d_1'N_1^2 + d_2'N_2^2 + f_1'N_1^2 + f_2'N_2^2)$$

を仮定するなら、平衡状態の密度 K は

$$K = \frac{[b(k+1) - kd_1 - d_2 - kf_1 - f_2](k+1)}{k^2d_1' + d_2' + k^2f_1' + f_2'}$$

ただし,

$$k = \frac{K_1}{K_2} \left(K_1, K_2 \text{ はそれぞれ平衡状態に} \right)$$

おける N_1, N_2

上記の表現は、少なくとも総合的に働くいろいろの要因の作用の分析をすすめる場合には便利なものといえよう。

さて、第1段階の生物ではいかなる要因によって密度レベルが決定されるであろうか？ この段階の生物では無機環境からの影響を受けやすく、出生率 b に対する密度独立的な d_1, d_2 の相対的な値の変動が平均的な密度レベルを決定するが、このほか幼体に対する天敵の作用 f_1 も重要な要因となっている場合が多いだろう。たとえば、HOLLING が考えたように、一定時間内に1匹の天敵の食い得る餌の量に限界がある場合でも、天敵が移動することによって集

中し死亡率を高めることもあろう。いずれにせよ平均的には食物量だけによる飽和密度 (d_1 , d_2 , f_1 が無視できる場合) よりかはるかに低い密度レベルにとどまるであろう。

第2段階では d_1 , d_2 が小さくなるが、天敵の作用 f_1 , f_2 が相対的に重要になってくる。同時に幼体に対する密度依存的な死亡の問題が出てくるのが考えられる。これらには食物や天敵との関連で発達させた社会的関係を通じたり、あるいは捕食からの逃避、食物利用などの面で成体より劣ることなどの点も関与するであろう。

第3段階に達した動物では、天敵や無機環境要因による死亡は著しく減少し、食物供給量と結びついた出生率の低下や幼体・成体の死亡が発達した社会的関係を通じて密度依存的に起こることなどが、密度を食物による飽和レベルに比較的近いレベルにおいて平衡させているように思われる。

IV お わ り に

大変おおざっぱな、まさに「諸現象間の関係の直観的スケッチ」といえるような話しになってしまって申し訳ない。しかし、生残曲線の進化史的意義、個体数変動パターン、密度レベルとそれを決定している諸要因、社会的関係の発達あるいはある動物の群集における位置などを総合的に捉えることによって、個別の研究の位置づけを行ない、そのなかから新たな問題を取り出す上で参考になるならばうれしく思います。

質 疑 応 答

座長 長谷川 博

座長 はじめに生残曲線の比較法の新しい提案についての質問から。

大沢 提案された比較法で縦軸の初期値は、たとえばツジュウカラのように一生に何回も産卵する場合 clutch-size との関係はどうなるのか？

森下 この値は clutch-size ではなくて、生殖齢に達した1雌が一生のうちに個体群として産卵する総数である。

大沢 その場合、横軸の偏差値0のところでは必ずしも1にならないのではないか？

森下 平衡個体群を仮定している場合は1になるが現実には1より大きくなったり小さくなったりし、それに応じて個体数も増減する。

伊藤 何か間違いがあるような気がする。たとえば10匹産む場合を考えると、一度に10匹産む場合と、2回にわけて5匹ずつ産む場合とでどちらがうのか？

森下 雌成体の生残率一定の場合、生殖から次の生殖までの生残率を p とし、1回に産む雌仔の数を b とすれば（非常に単純な仮定だが）、初期値は

$$b(1+p+p^2+\dots+p^n) = \frac{b(1-p^{n+1})}{1-p}$$

となる。すなわち雌個体が生理的寿命を終えるまでに産みうる数ではない。何回にもわけて産む場合、死亡があるからそれより小さくなる。

伊藤 哺乳類の場合、1回目と2回目の産仔の間に死亡が起こらない場合がある。

森下 1回目と2回目の間に死亡が起こらなければ、1回で産もうと2回に分けて産もうと初期値は同じになる。ただし、実際にはそんなことはないだろう。たとえば人間では、15～6歳から子供を産みはじめ老齢まで死亡が起こらなければ産児数はかなりの数になるはずであるが現実にはそうっていない。

小野 R_0 （純生産率）との関係はどうか？

森下 生殖齢に達した時の雌の生残数1というのは $R_0=1$ の場合である。初期値について、便宜的にふつうの生命表資料からある仮定のもとに推定することができる。平衡個体群だと仮定すると、 N_α を1にすればよいから N_0/N_α が初期値となる。 l_x 資料では l_0/l_α であるが $l_0=1$ の形ならば初期値は l_α の逆数である。卵（仔）が生殖年齢に達する割合の逆数である。

上田 前生殖齢期間 α を基準にしての百分率偏差を横軸にとったのでは、 α そのものの絶対的な長さが問題にならない。伊藤氏の場合もそうだが、 α を基準として昆虫と哺乳類を比較することはおかしいと思う。初期値を生物学的に意味づけたように、 α の絶対的な長さをもそのように取り扱えないのか？

森下 少なくとも、今の段階では、平均寿命を基準にするよりもこの取り扱いのほうがはるかに現実を反映しているといえよう。いろいろのグループを比較する上で都合がよいであろう。

上田 初期値と前生殖齢期間を別々に扱うしかないのか、 α の長さをも同時に

かえることは考えられないのか？

森下 同じグループのものならば、 α の絶対的な長さをくみこんで比較することが適当かもしれない。しかし著しく生活形の異なったグループを比較しようとする場合、そうすることによって何か特別な意義を見出せるかどうか疑問である。 α の長さがあまりにもちがすぎる場合は特に疑問である。

座長 司会がまずくて申し訳ありませんでした。後半部に対する質問などがあると思いますが、残念ながら時間がありません。総合討論の時にお願いします。

註

- 1) [527頁] 宮地ほか著『動物生態学』（朝倉書店，1961）の第3章「動物の個体群」〔本書303—422頁に収録〕を指す。
- 2) [527頁] 森下正明（印刷中）「生残曲線（survivorship curve）の比較法について」，今西錦司古稀記念論文集参照〔本書563—578頁に収録〕
- 3) [529頁] 森下正明（1961）宮地ほか「動物生態学」第3章（朝倉書店）。

* 個体群生態学会菅平シンポジウム（1974）講演。シンポジウム会場での録音にもとづく記録を加筆修正したもの。個体群生態学会々報 26/27：12—18（1975）掲載。