

回転率と P/\bar{B} および P/B_{MAX} との関係について*

1. 回転率の定義と P/\bar{B}

回転率 (turnover rate; turnover ratio) という語は一般には「平衡状態を保ちながら更新しつつある系において、その中に含まれる物質あるいはエネルギー量に対する一定時間内に流出 (あるいは流入) する量の割合」を示すものとして用いてよいであろう。いかえるならば一定の時間内におけるその系の更新の割合である。このような系における単位時間の回転率の逆数は回転時間 (turnover time) であるが、これはその系を通過する物質あるいはエネルギーのその系内における滞在時間 (residence time) (ODUM, 1971) に当る。現存量が平衡を保っている個体群では、純生産量 (net production) は消失量 (死亡量, 脱落量その他) に等しいから、その現存量を B , 一定時間内の純生産量を P とすれば、回転率 R は

$$R = \frac{P}{B} \quad (1)$$

によって与えられる (PETRUSEWICZ, 1967; WINBERG *et al.*, 1971)。

しかし生産生態学の立場では、特に動物を対象とする場合、現存量が平衡状態にあると否にかかわらず、一定時間 (T) 内の回転率を

$$R' = \frac{P}{\bar{B}} \quad (2)$$

(ただし、 \bar{B} は時間 T の間の平均現存量)

によって定義することが一般に行なわれており、また T を1世代を完了するまでの時間として、「1世代における回転率」を(2)式によって測定することも普通に行なわれている (STROSS *et al.*, 1961; WATERS, 1966, 1969; KACZMAREK, 1967; PETRUSEWICZ, 1967; MATHEWS, 1970; 御勢, 1970; WATERS & CRAWFORD, 1973; 山本・伊藤, 1973など)。

今、期間 T の間に一定の時間間隔 τ をもって $n+1$ 回の調査 ($n\tau=T$) を行なったとしよう。

第 i ~ 第 $i+1$ 調査時点の間の個体の平均瞬間生長率を g_i とし

$$\bar{B}_i = \frac{B_i + B_{i+1}}{2}$$

とおけば、その間の純生産量 P_i は

$$P_i \doteq \tau g_i \bar{B}_i \quad (3)$$

(WATERS, 1966)

であるから、期間 T の間の生産量 P_T は

$$P_T \doteq \sum_{i=1}^n \tau g_i \bar{B}_i \quad (4)$$

(WATERS & CRAWFORD, 1973)

一方、 $n\tau=T$ の全期間にわたる現存量の平均値 \bar{B}_T は

$$\bar{B}_T \doteq \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \bar{B}_i \quad (5)$$

として近似的に与えられるから

$$\frac{P_T}{\bar{B}_T} \doteq n\tau \frac{\sum_{i=1}^n g_i \bar{B}_i}{\sum_{i=1}^n \bar{B}_i} = T \frac{\sum_{i=1}^n g_i \bar{B}_i}{\sum_{i=1}^n \bar{B}_i} \quad (6)$$

$\frac{\sum g_i \bar{B}_i}{\sum \bar{B}_i}$ は \bar{B}_i の重みをつけた g_i の荷重平均であり、これを

$$g^* = \frac{\sum_{i=1}^n g_i \bar{B}_i}{\sum_{i=1}^n \bar{B}_i} \quad (7)$$

とおけば

$$\frac{P_T}{\bar{B}_T} \doteq g^* T \quad (8)$$

この場合 g_i が i にかかわらず一定なら、これを g とおいて

$$\frac{P_T}{\bar{B}_T} = g T \quad (9)$$

が得られる。これは RICKER (1946) が与えた $P-B$ 関係である。なお MATHEWS (1966) は

$$\frac{P_T}{\bar{B}_T} \doteq \left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n g_i \right) T \quad (10)$$

によって P_T を求める方法を提示している。もし g_i と \bar{B}_i が相互に独立であり、かつ調査回数が非常に多ければ

$$g^* \doteq \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n g_i. \quad (11)$$

ただし一般には上記の条件は満足されないであろうから、平均瞬間生長率としては、 g_i の単純平均よりも、荷重平均 g^* を用いる方が望ましい。

(8) 式からわかるように P_T/\bar{B}_T を回転率とすれば、これは g^* 一定なら時間 T に比例することになる。現存量および 齢組成が一定である定常個体群 (stationary population) (WINBERG, 1971) では、もちろんこの関係が成立することは明らかであるが、1 年の中での出現季節が定まっているような個体群においても、回転率を (2) あるいは (8) 式によって求めることは果たして妥当であろうか。以下いくつかの例についてこの問題を考えてみよう。

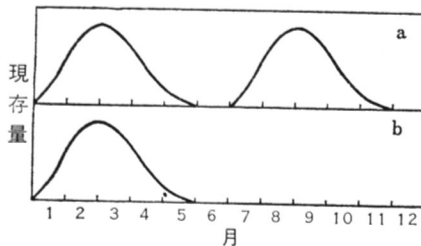


図1 2つの仮想的な個体群の比較
個体群 a, b は年間の世代数は異なるが、 P/\bar{B} は同じ値をとる。

2. P/\bar{B} を回転率とすることの不合理性を示す諸例

例1. 図1は a, b 2種の動物個体群 (たとえば水生昆虫幼虫個体群) の現存量の年間変化の型を仮想的に示したものである。a 種は年2回の発生期(世代)をもち、それぞれは5ヶ月ずつの期間にわたって出現する。両世代とも現存量

の変化の型やその最大値は全く同じとし、また個体の平均瞬間生長率 (g^*) も等しく、したがって純生産量 (P) もまた等しいとする。b種は年1回の発生期をもつだけであるが、その現存量や g^* についてはa種の各世代と同一であるとする。

今、月単位の g^* の値が1.0であるとすれば、年間の P/\bar{B} 値は (7), (8) 式から a, b 両種とも 12.0 となり、 P/\bar{B} 値によって回転率を定義するとすれば、年間回転率には両種間に差がないことになる。しかしもし回転率は一定の時間内における個体群全体の更新の程度を示すものとするならば、a種はb種の更新と同じ更新を年2回くり返している点からみて、a種の回転率はb種の回転率の2倍の値を示すのが当然のように思われる。それにもかかわらず両種の「回転率」として同一の値が与えられるということは、むしろ回転率の計算方法自体に問題があるという疑いを起こさせるものであろう。

P/\bar{B} を回転率とすることの不合理性は (8) 式に明らかに示されている。(8) 式の中の g^* はもちろん個体群の出現期間中の平均瞬間生長率として与えられるものであるが、これに対して T は個体群が出現しているかどうかにかかわらず、機械的に定められる物理的時間である。したがってb種における「回転率」というのは個体群の出現しない長い期間についても、出現期間中と同じ率の個体生長と消失が行なわれたものとみなすという不合理な前提の下での「回転率」である。すなわち P_T/\bar{B}_T 値には実際の個体群の「更新」とは無関係な架空の回転率が織り込まれていることになる。

それでは1年単位の代わりに各世代の経過時間を T として P/\bar{B} 値を求めたならばどうか。この方法では a, b 両種とも各世代の P/\bar{B} 値は

$$\frac{P}{\bar{B}} = 1.0 \times 5$$

すなわち 5.0 となる。この値に世代数を乗じた値を年間の回転率と考えるなら、a種の回転率は正にb種の2倍となって一見合理的な感じを与える。しかしこの計算法が本当に正しいかどうかを、次の例について考えてみよう。

例2. 図2のb種は、図1のb種と全く同じ現存量曲線および g^* をもつものとする。これに対して図2のa種は、出現状態はb種とほとんど変わらないが、ただb種が完全に消失して以後もごく少量の現存量がある期間ひきつづいて残存している型である。この期間をかりに残存期と呼ぼう。残存期の各調査時点における現存量の和が、全期間にわたる現存量の和にくらべて極めて小さ

ければ、現存量の総和については a, b 両種の間にほとんど差がないことになるし、また P や g^* についても a, b 両種の値はほとんど等しくなる。

この両種の世代を単位とする回転率はどうか。もし P/\bar{B} を回転率とするなら、a 種の「回転率」は、 $10 \times 8 = 8.0$ 、b 種は例 1 に記したように 5.0。すなわち、両者の「回転率」は著しく異なることになる。しかし実際はどうであろうか。現存量回転の大部分は a 種においても b 種と同様 5 月末までに終わっており、それ以後はかりに回転が行なわれているとしても、その回転は僅かの回転量を以てする細々としたものにすぎないのである。このような僅かの回転量による回転が、最盛期の多くの回転量による回転と全く等価に扱われて回転数に加算されるという取り扱い、個体群全体としての回転を問題にする際果たして妥当であろうか。この疑問は残存期の個体生長率がゼロとなっている場合を考えれば一層明瞭になるであろう。個体生長率がゼロということは現存量に対する純生産量としての物質加入がなく、したがって新しい回転はもはや始まらない状態である。これは単にそれまで行なわれてきた回転のうち、最後の回転の完了がおくれた状態であるにすぎず、a 種個体群全体の回転数は b 種の回転数と全く同じはずである。ところが P/\bar{B} 値については、前記のとおり少量の現存量しか保持していない残存期の存在は、 g^* や $\sum \bar{B}_i$ の値にほとんど影響を与えないから、 $P/\bar{B} \doteq g^* T$ における T の大きさに応ずるちがいが、すなわち a 種はほぼ 8.0、b 種は 5.0 というちがいが現われるであろう。このようにみれば、世代単位の P/\bar{B} 値も回転率を正しく示すとはいえないことは明らかである。

例 3. 特殊ではあるが、世代単位の回転率を考える際の基本でもある例を挙

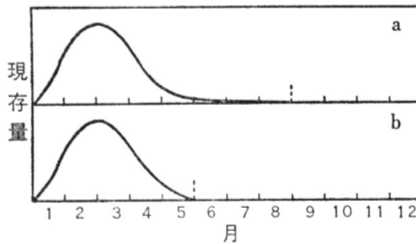


図 2 2つの仮想的な動物個体群の比較
2つの個体群 (a と b) はほとんど同じ回転率をもつものと期待されるが、しかし P/\bar{B} 値の比は 8:5 である。

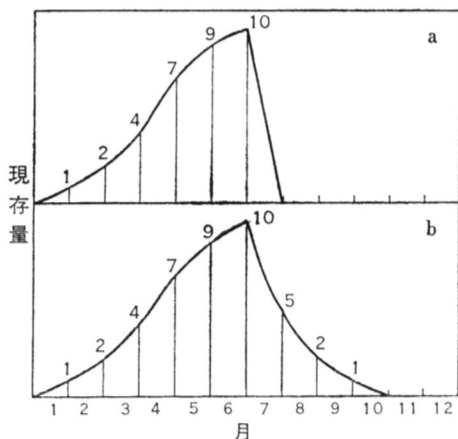


図3 生長が終わるまでは消失が始まらない2つの仮想的な個体群の現存量曲線。
 回転率は兩個体群とも1であるのに、個体群aとbの P/\bar{B} 値は、それぞれ 2.1 と 2.4 である。

げよう。ある時点で同時的に出生（あるいは孵化）したある種の個体群において、個体生長が続いている間は死亡が起こらず、生長停止後に個体群全体がほとんど同時（図3 a）または徐々に（図3 b）に消失（死亡、羽化など）していく場合である。各個体からの脱落量が無視できるなら、最初の加入量をも含めてその個体群の純生産量は現存量の最大値をもって示され、現存量増大期の増加率は個体の生長率に等しい。この場合の真の回転率は ALLEN (1951) や WATERS (1966) も述べているように1でなければならない。これは年間の世代数をもって年間の回転率とするという LINDEMAN (1941) の生産量計算のための取扱いがそのまま承認され得る特殊な場合である。図3に記入した各月の終わりの現存量から出現期間内の \bar{B} を(5)式によって求めると、a種では

$$\bar{B}_a = 4.71$$

b種では、

$$\bar{B}_b = 4.10.$$

出現当初の現存量1をも純生産量とみなすなら、純生産量は兩種とも10であるから

$$\frac{P_a}{\bar{B}_a} = 2.12, \quad \frac{P_b}{\bar{B}_b} = 2.44.$$

いうまでもなくこれらの値は真の回転率 1 にくらべて過大である。なお生長期について $\tau=1$ として g_i を

$$g_i = \ln \frac{w_{i+1}}{w_i} \quad (12)$$

(ただし w_i は第 i 調査時の平均個体重, 今の場合は $w_{i+1}/w_i = B_{i+1}/B_i$) によって求め, 個体群の出現してからの生産量を求めると, その値は両種とも

$$\sum_{i=2}^6 g_i \bar{B}_i = 9.21.$$

出現初期値 1 をも純生産量に加えるならば¹⁾, 生産量推定値 \hat{P} は

$$\hat{P} = 10.21.$$

したがって

$$\frac{\hat{P}_a}{\bar{B}_a} = 2.17, \quad \frac{\hat{P}_b}{\bar{B}_b} = 2.49.$$

何れにせよ P/\bar{B} 値は実際の回転率とは異なった値を示すことは明らかである。もし世代単位の代わりに年単位をとるなら, かりにこれら個体群が年 1 回の発生を行ない, したがって実際の年単位回転率は両者とも 1 であっても,

$$\frac{P_a}{\bar{B}_a} = 3.64 \quad \frac{P_b}{\bar{B}_b} = 2.93$$

となって実際の回転率とはますますかけはなれた値を示すのである。

3. 回転率の正しい求め方

以上の諸例からわかるように P/\bar{B} を以て回転率とみなすというのは明らかに誤りである。この誤りのもとは, 定常個体群においてのみ成立する (1) 式の関係が出現期の限られている個体群にも, 単に B を \bar{B} におきかえることによって機械的に適用しようとした点にある。したがってこのような個体群における回転率は P/\bar{B} とは別個の方法によって求めなければならない。それではどのような方法が適当であろうか。

この問題の解決には, 現存量の「平均出現時間」(mean appearance time) という新しい概念の導入を必要とする。これは個体群の中における各単位現存量の平均的な出現時間であって, 滞在時間 (定常個体群の場合の回転時間) と

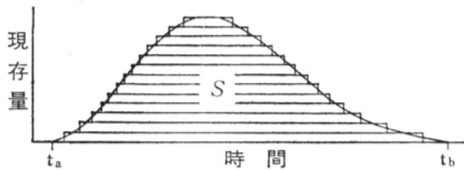


図4 現存量の「出現時間」の模式図

各单位現存量の「出現時間」は水平の各層（単位現存量）の長さによって示される。
 個体群の現存量の「平均出現時間」は S/B_{MAX} によって得られる。

ただし、 $S = \int_{t_a}^{t_b} B_t dt$, B_t : 時間 t での現存量, B_{MAX} : 最大現存量。

は異なった概念である。後者はそれぞれの時間に個体群に新しく加わったそれぞれの物質（あるいはエネルギー）がその個体群中に滞在する平均時間であるが、前者すなわち平均出現時間は、各单位現存量の内容が更新されると否とにかかわらず、1単位の現存量として個体群中に保持される時間の平均値である。図4に示すような現存量の時間的变化が見られる場合、現存量曲線と時間軸とにかこまれた面積 S を、現存量1単位の厚さの水平の層に分割する時、各層の長さ（出現時間）の平均値が「平均出現時間」である。平均出現時間を M とするなら、これは

$$M = \frac{S}{B_{MAX}} \doteq \frac{\sum \tau \bar{B}_i}{B_{MAX}} \quad (13)$$

によって与えられる。ただし B_{MAX} はその個体群の出現期を通じての現存量の最大値であり、 $\sum \tau \bar{B}_i$ は現存量曲線と時間軸とにかこまれた面積 $S (= \int_{t_a}^{t_b} B_t dt$, B_t は時間 t の現存量) の近似値である。この S を積算現存量 (integrated biomass) と名づけよう²⁾。なお現存量曲線に2個以上の山が見られる場合は、もちろんその高い方を B_{MAX} とする。

さて個体群の回転率とは、個体群に含まれる各单位現存量が、その出現期間を通じて平均的に何回更新されるかを示す指数と考えることができる。各单位現存量は、最初は新加入物質によって与えられるけれども、それら物質は平均的には一定の滞在時間（平均滞在時間, mean residence time）がすぎれば消失し、代わりに新しい加入物質がこの単位現存量の内容を引き継ぐことになる。

単位現存量の存続期間を通じてのこのような交代の回数、もちろんその単位

現存量にとってのその期間の回転率であり、各単位現存量（図4の各層）回転率の平均が、すなわちその個体群全体としてのその出現期を通じての回転率と考えることができる。このように考えられた回転率 R_P は、

$$R_P = \frac{M}{\theta_P} \quad (14)$$

(θ_P = 平均滞在時間)

によって与えられることは明らかである。

一方、出現期の定まっている個体群では、その期間を通じての平均滞在時間は

$$\theta_P = \frac{S}{P} \div \frac{\sum \tau \bar{B}_i}{\sum P_i} = \frac{1}{g^*} \quad (15)$$

であるから (図5), (14) および (15) より

$$R_P = Mg^* = \frac{\sum \tau \bar{B}_i}{B_{MAX}} g^* \quad (16)$$

したがって, (16), (7) および (4) より

$$\begin{aligned} R_P &= \frac{\sum \tau \bar{B}_i}{B_{MAX}} \cdot \frac{\sum g_i \bar{B}_i}{\sum \bar{B}_i} \\ &= \frac{\sum \tau \bar{B}_i}{B_{MAX}} \cdot \frac{P}{\tau \sum \bar{B}_i} \\ &= \frac{P}{B_{MAX}} \end{aligned} \quad (17)$$

すなわち回転率としては P/\bar{B} の \bar{B} の代わりに、 B_{MAX} を用いればよいということになる。この結果は少なくとも形の上からいえば、植物の物質生産の研究において DAHLMAN & KUCERA (1965) が用いた回転率の計算法と同じである³⁾。

なお平均瞬間生長率 g^* との関係でいえば、回転率は (16) 式で示されているように g^*M として計算されることになる。

前に挙げた諸例に (17) を適用してみよう。例1では a, b 両種の各世代の P および B_{MAX} は等しいから、それぞれを P_a , B_{aMAX} とすれば、年間の回転率としては a 種では

$$R_{Pa} = \frac{2P_a}{B_{aMAX}},$$

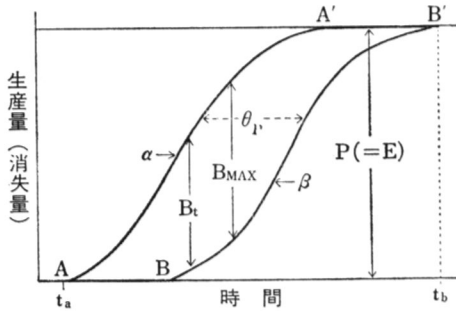


図5 生産量，消失量，現存量，平均滞在時間の関係

$$S = \text{面積 } AA'BB' = \int_{t_a}^{t_b} B_t dt = \text{積算現存量}$$

α = 生産量累積曲線

β = 消失量累積曲線

P = 全生産量

E = 全消失量

B_t = t 時点での現存量

$\theta_p = S/P$ = 生産された物質の平均滞在時間

b 種では

$$R_{Pb} = \frac{P_a}{B_{aMAX}}.$$

すなわち a 種では年間回転率は各世代の回転率 P_a/B_{aMAX} の和に等しく，したがって b 種の年間回転率 (= 世代回転率) の 2 倍に当る。このことは年間回転率と世代数との関係についての常識的予想を裏書きするものである。

例 2 では a, b 両種の間で T は異なるけれども \bar{B} および g^* はほとんど等しいから

$$P_a \doteq P_b.$$

したがって

$$R_{Pa} \doteq \frac{P_a}{B_{aMAX}} \doteq \frac{P_b}{B_{aMAX}} \doteq R_{Pb}.$$

すなわち回転率としてはほとんど差のないことが示される。特に残存期の個体生長率がゼロの場合は， $P_a = P_b$ であるから $R_{Pa} = R_{Pb}$ 。

例 3 ではいうまでもなく

$$P = B_{MAX}$$

であるから回転率計算値は1となり、実際の値と一致する。

これらの結果は明らかに個体群の回転率は P/B_{MAX} によって求めるのが適当であることを示している。

ここに注意すべきことは、出現期間の限定されている個体群においては、出現期の最初の加入量（卵あるいは孵化したばかりの幼虫などの現存量）をも生産量に加えるならば、

$$P = E \quad (\text{ただし, } E \text{ は消失量})$$

が成立することであり、これは WATERS & CRAWFORD (1973) による P 推定のための消失量累積法 (removal summation method) の基礎でもある。この場合は回転率として

$$R_E = \frac{E}{B_{MAX}} \quad (18)$$

を用いても (17) と結果は同じである。しかし

$$P \neq E$$

の場合は (17) または (18) のどちらを用いるべきかという問題が起こる。これは \bar{B} の代わりに B_{MAX} を用いるこの新しい回転率計算法の適用範囲をひろげ、年間を通じて出現する個体群の年間回転率あるいは特定の季節だけについての回転率などを求める際に問題となる点である。次の章においてこの点を吟味してみよう。

4. $P \neq E$ の場合の回転率

どの種でも1つの世代だけを取り扱うなら、最初の出現量をも P に加えた場合、その世代の完了とともに $P = E$ が成立することは前記のとおりであるし、また定常個体群においてもこの関係が成立することは明らかである。しかし、RICKER (1946) が $P - \bar{B}$ 関係の考察の基礎としたような、一定の個体生長率と一定の個体群死亡率を以て増大あるいは減少しつつある個体群現存量について、ある一定の時間範囲 (RICKER の場合は1年) 内だけを取り扱うなら、 $P \neq E$ となることはいうまでもない。

さて個体群内の物質一定量の1回転 (= 1回の更新) は、個体群内に流入したその物質量が、個体群から流出した時点で完了する。もし一定時間内の流入量が流出量よりも大きければ、その差は個体群内に蓄積されたままとなってい

て、その時間内の回転量にはならない。回転量として取り扱えるのは流出量に等しい量だけである。またある時点以後流入量がゼロとなり、流出だけが継続する場合、その流出は過去の流入量のうちのこの流出量に相当する量の回転完了を意味する。したがって回転率の計算に当っては、流入量よりも流出量を基礎とした取り扱いを行なうのが適当であり、一般には(17)式よりも(18)式を用いるべきである。一定の時間範囲 T 内の P と E との間には

$$E_T = P_T + B_0 - B_T \quad (19)$$

ただし B_0 は最初の現存量

B_T は最後(時間 T 経過後)の現存量

P_T は T 時間内の生産量

E_T は T 時間内の消失量

という関係が成立するから、 P_T が分れば E_T は容易に求められる。なお E/B_{MAX} を用いる回転率の計算では、例3に挙げた個体群出現初期の現存量を P に加えるべきかどうかの問題も解消する。すなわち初期現存量を P に加えない場合これを B_1 とおけば、最終的にすべての個体が消失する場合は

$$E = B_1 + P \quad (20)$$

となるから、 B_1 を P に含めた場合と結果は同じである。

以上のごとく(18)は(17)式とちがって、出現期の制限された個体群や平衡個体群でなくても、一定時間内の回転率としてそのまま用い得られる点で、回転率計算としては最も一般性の大きいものといえる。

なお P の代わりに E を用いる場合、(14)、(15)、(16)式に代わるものとしては、どのような式が与えられるかという問題が残る。

今第 $i \sim i+1$ 調査時点間の現存量の瞬間消失率を k_i とすれば、期間 $n\tau = T$ の間の平均瞬間消失率 k^* は

$$\begin{aligned} k^* &= \frac{\sum_{i=1}^n \tau k_i \bar{B}_i}{\sum_{i=1}^n \tau \bar{B}_i} \\ &= \frac{\sum_{i=1}^n k_i \bar{B}_i}{\sum_{i=1}^n \bar{B}_i} \end{aligned} \quad (21)$$

として求められ、また

$$\theta_E = \frac{S}{E} \doteq \frac{1}{k^*} \quad (22)$$

として得られる θ_E が平均滞在時間となる。

さらに

$$E \doteq \sum_{i=1}^n \tau k_i \bar{B}_i \quad (23)$$

であるから

$$\begin{aligned} R_E &= \frac{M}{\theta_E} \\ &= Mk^* \\ &= \frac{\sum \tau \bar{B}_i}{B_{MAX}} \cdot \frac{\sum \tau k_i \bar{B}_i}{\sum \tau \bar{B}_i} = \frac{E}{B_{MAX}} \end{aligned}$$

として (18) 式が得られる。

もちろん $E=P$ においては

$$g^* = k^*$$

であり、したがって

$$\theta_P = \theta_E$$

である。

5. 世代を異にする場合の B_{MAX}

昆虫類などでは、年間2世代以上をくり返す種類が多いが、このような個体群の年間回転率を考える際、 B_{MAX} の値をめぐっていくつかの問題が起こる。

(1) 各世代の出現期が重ならない場合

前記例1 a の場合は、各世代の B_{MAX} は同じと仮定したが、実際は世代によって B_{MAX} の値を異にするのが通常である。この場合、年間回転率計算法として次のいくつかの方法が考えられる。

i) 各世代の回転率の合計を年間回転率とする。

ii) 各世代の B_{MAX} のうち最大のものを用いて $\sum P/B_{MAX}$ 、または $\sum E/B_{MAX}$ を計算しこれを年間回転率とする。なお $\sum P$ 、 $\sum E$ はそれぞれ各世代の P 、 E の合計値である。

iii) 年間 B_{MAX} として、各世代 B_{MAX} にそれぞれの世代の $S(\doteq \sum_i \tau \bar{B}_i)$ の重

みをつけての荷重平均 (B_{MAX}) を用いる。すなわち

$$\bar{B}_{MAX} = \frac{\sum_j S_j B_{jMAX}}{\sum_j S_j}. \quad (24)$$

ただし, S_j , B_{jMAX} はそれぞれ第 j 世代の S , B_{MAX} .

iv) B_{MAX} として各世代 B_{MAX} の単純平均を用いる。

ここでは, 前章までに述べてきた考え方に従って, 一応 (ii) の方法を採用することにしよう。ただし, 世代を異にするということは, いわば回転系列を異にすることであってみれば, 同一回転系列内の取り扱いとしては適当な (ii) の方法が, この場合もやはり最適であるかどうかは, 今後の吟味を要する問題である。あるいは (i) を用いるのが合理的であるかもしれない。

(2) 世代の重なりのある場合

この場合は, 上記の問題のほかもう一つの新しい問題が生ずる。すなわち世代の重なりの結果, ある時点での各世代合計の現存量が, 各世代別の B_{MAX} よりもしも大きくなる場合には, $\sum P/B_{MAX}$ あるいは $\sum E/B_{MAX}$ の B_{MAX} としてこの新しい B_{MAX} ($B_{(S)MAX}$ とする) を用いるべきかどうかという問題である。これに対しては次のように考えることができる。すなわち世代を異にするということは, 第 I 世代に属する回転系列とは独立の新しい回転系列が第 II 世代としてつけ加わることであるから, もし両世代の B_{MAX} が等しければ, 両世代の出現期の一部の重なりの有無にかかわらず, 年間回転率は両世代の回転率の和となるべきである。すなわち年間回転率 $\sum P/B_{MAX}$ の B_{MAX} としては世代単位の B_{MAX} を用いるべきであって, もし上記 $B_{(S)MAX}$ を用いる時は年間回転率は過少に計算されることになる。両世代の B_{MAX} の値が異なる時でも原則は同じであって, 世代の重ならない場合と同じ方法で年間回転率を求めるべきである。ただし世代の入れ代わりが連続的で, ひきつづく世代間の区別が困難な場合は, 便宜的にその出現期間を通じての B_{MAX} を用いることも止むを得ないであろう。

6. B_{MAX} の推定

回転率計算に P/B_{MAX} または E/B_{MAX} を用いる際の難点は, B_{MAX} 推定値の誤差の問題である。もし動物の分布状態に部分的集中が顕著であり, かつ標本数が小さければ, B_{MAX} の推定値は実際の値にくらべてかなりくいちがう場合が起こり, これによって回転率計算値には相当の誤差を生ずるおそれがある。

とくに1つの世代の出現後期に見られるように、密度は小さいが個体重が大きいために B_{MAX} があらわれる場合には、 P/B_{MAX} , E/B_{MAX} 推定値の標本による変動は大きくなるであろう。このような原因にもとづく P/B_{MAX} , E/B_{MAX} の推定誤差を小さくするためには、現存量標本値曲線の全体としての時間的变化の型を狂わせない程度に部分的な凹凸を平滑化し、このように平滑化された現存量曲線の最大値をもって B_{MAX} の推定値とすることが適当であろう。このような平滑化の手法は種々考えられるが、その中でも、 B'_i を第 i 調査時点の現存量標本値とした時

$$B^*_i = \frac{B'_{i-1} + 2B'_i + B'_{i+1}}{4} \quad (25)$$

または

$$B^{**}_i = \frac{B'_{i-1} + B'_i + B'_{i+1}}{3} \quad (26)$$

として得られる B^*_i または B^{**}_i の最大値（それぞれ B^*_{max} または B^{**}_{max} とする）を B_{MAX} の推定値とする方法が、上記の目的のためには簡便であろう。いうまでもなく (26) は単純なる3点移動平均法であり、(25) は2点移動平均を2回反復する方法である。なお個体生長率を用いての生産量 (P) の計算に用いる \bar{B}_i としても、 $(B'_i + B'_{i+1})/2$ の代わりに $(B^*_i + B^*_{i+1})/2$ または $(B^{**}_i + B^{**}_{i+1})/2$ を用いることが望ましい。

それでは、 B_{MAX} の推定値として B^*_{max} と B^{**}_{max} のどちらがより適当であるか。これはそれぞれの B_i の推定精度とともに、また個体群の出現の型に対する調査の時間間隔の関係によっても適否が左右される。毎回の B_i の推定精度が高く、しかも調査の時間間隔が大きければ (26) よりも (25)、場合によっては B_{max} (B の最大標本値) の方が適当であろうし、また最盛期における現存量推定値のふれが偶然の要素に支配されることが大きければ、(26) の方が適当ではないかと考えられる。これらの点については今後実際の資料にもとづいての検討が必要であろう。

7. 野外個体群への適用例

今までに現存量および生産量ともに報告されているいくつかの水生昆虫個体群について、 P/\bar{B} および P/B_{MAX} の諸推定値 (P/B_{max} , P/B^*_{max} , P/B^{**}_{max})

表1 数種の水生昆虫個体群における P/B と P/B_{MAX} の3つの推定値 (P/B_{max} , P/B^{*max} , P/B^{**max}) の比較

種	期間	地点	年	P	P/B (g/m ²)	P/B_{MAX} 推定値			出典	P の 推定法	
						P/B_{max}	P/B^{*max}	P/B^{**max}			
<i>Baetis vagans</i>	2 夏世代			7.6	5.9	3.6	5.4	5.1	WATERS, 1966	瞬間生 長率法	
	冬世代			5.0	4.6	2.3	3.0	2.9			
	1年 (3世代)			12.6	9.7	5.6 ^{a)}	7.6 ^{a)}	7.3 ^{a)}			
<i>Ephemera subvaria</i>	1 世代			26.7	4.2	2.0	2.3	2.5	WATERS & CRAW- FORD, 1973	瞬間生 長率法	
	1年			26.7	5.8	2.0	2.3	2.5			
<i>Ephemera strigata</i>	1年			4.25	2.4	0.8	1.1	1.3	御勢 1973	瞬間生 長率法	
<i>Oligophlebotis sigma</i>	1年	I	1968	1.28	6.3	2.1	2.8	2.8	PEARSON & KRAMER, 1972	ALLEN 曲線法	
			1969	1.29	4.9	1.7	2.2	2.4			
		II	1968	3.85	4.6	2.3	2.5	2.4			
			1969	3.45	3.7	1.6	1.9	1.9			
		III	1968	4.30	3.8	1.7	1.8	1.9			
			1969	3.31	5.2	1.2	1.9	2.0			
IV	1968	1.75	5.3	1.5	2.3	2.2					
1969	2.20	5.0	1.7	2.2	2.5	2.5					
平均				4.9	1.7	2.2	2.3				
<i>Baetis bicaudatus</i>	冬世代	I	1968	0.84	6.0	1.6	2.1	2.4	PEARSON & KRAMER, 1972	ALLEN 曲線法	
			1969	0.93	6.1	3.2	3.3	3.3			
		II	1968	0.55	8.8	2.4	2.7	2.9			
			1969	0.51	5.3	1.9	2.2	2.4			
		III	1968	1.14	5.3	1.8	2.7	2.5			
			1969	1.31	6.3	1.6	2.1	2.3			
		IV	1968	(0.44) ^{b)}	(2.7)	(0.6)	(0.8)	(0.9)			
			1969	0.89	6.6	1.8	2.8	2.7			
	平均			6.3	2.3	2.6	2.6				
	夏世代	I	1968	1.12	7.5	3.7	5.2	5.2			
			1969	1.02	2.7	1.5	1.9	2.1			
		II	1968	0.63	6.2	2.9	3.1	3.1			
			1969	0.56	4.3	1.7	2.5	2.6			
		III	1968	0.99	5.2	1.7	2.3	2.5			
1969			0.45	3.2	1.1	2.0	2.4				
IV	1968	0.21	3.9	0.8	1.4	1.8					
1969	0.09	4.0	1.3	2.0	2.5	2.5					
平均			4.6	1.8	2.6	2.8					

a) 夏世代および冬世代の B_{max} (もしくは B^{*max} , B^{**max}) のうち、大きい方の数値を用いた。

b) P の値は過少推定されていると考えられる。

表2 変動係数 (C. V.) による P/\bar{B} および P/B_{\max} 諸推定値の安定性の比較
 (表1の *Oligophlebodes sigma* および *Baetis bicaudatus* の個体群について)

項 目	変 動 係 数 (C. V.)						
	<i>Oligophlebodes sigma</i>		<i>Baetis bicaudatus</i>				全
	2 年	全	冬 世 代 ^{a)}		夏 世 代		
			2 年	全	2 年	全	
P/\bar{B}	0.148	0.178	0.162	0.187	0.319	0.345	0.301
P/B_{\max}	0.184	0.198	0.239	0.282	0.402	0.531	0.410
P/B^*_{\max}	0.108	0.154	0.212	0.175	0.290	0.463	0.346
P/B^{**}_{\max}	0.100	0.142	0.138	0.134	0.246	0.378	0.288

「2年」……各調査地点における1968年と1969年の値についての平均変動係数.

「全」……全サンプル間の変動係数.

a) 地点IVのデータは除外してある.

の値を計算した結果を表1に示す。これらはすべて各世代出現期が限られた種類であるから、少なくとも近似的に $P=E$ とみなせる。ただし原論文の中で、現存量の時間的変化が数値として示されていないものは、図よりその値を読みとって計算に用いたから、正確さには多少欠けるところがあるが、これによる上記計算値の誤差はわずかであると思われる。

表1によれば、1年1世代の *Ephemerella subvaria* の P/\bar{B} 値については、世代単位の値と、年単位の値とは明らかにくいちがっている。これはもちろん1年のうちでも出現しない月があるためであるが、回転率という見地からは、年1世代の個体群では世代単位の率と年単位の率とは等しくなるべきである。 P/B_{\max} , P/B^*_{\max} あるいは P/B^{**}_{\max} は、計算法からいって当然のことではあるが、世代単位と年単位とは等しい値を示している。

P/\bar{B} および P/B_{\max} 諸推定値の安定性を比較するために、表1中の *Oligophlebodes sigma* および *Baetis bicaudatus* について、(i) 同一世代、同一地点におけるそれぞれ2年(1968年および1969年)の値についての変動係数(C. V.)を求め、これを世代ごとに平均した値(平均年間 C. V.)、(ii) 年および調査地点のちがいの有無にかかわらず、同一世代内の測定値すべてから求めた変動係数(世代内 C. V.) および (iii) 年、地点のほか世代の別をも無視した場合の全測定値の C. V. を計算して表2に示した。この表によれば、*O. sigma* については、年間、全測定値間ともにその値のばらつきは

$$P/B_{\max} > P/\bar{B} > P/B^*_{\max} > P/B^{**}_{\max}$$

となつて、 P/B_{\max} が最もばらつきが大きく、 P/B^{**}_{\max} が最も小さい。分散分析の結果ではどの場合でも、年間および地点間に有意の差は認められないので、 P/B_{\max} のばらつきの大きいことには、前にのべたような B_{\max} 値の偶然的な変動による影響がかなり含まれているのであろう。これに対して P/B^{*}_{\max} および P/B^{**}_{\max} は P/B_{\max} に対してはもちろん、 P/\bar{B} にくらべてもかなり安定している点は注目される。一方 *B. bicaudatus* の場合、各世代第四地点での P/B_{\max} 推定値が何れも 1 より小さいのは、 B_{\max} の推定誤差によるよりも、むしろ P の著しい過少推定にもとづく点が多いのではないかという疑いが濃い⁴⁾。そこで表 2 には、この世代のこの地点での値を除いた残りについての計算値を示してある。これによれば年間 C. V. については

$$\text{冬世代 } P/B_{\max} > P/B^{*}_{\max} > P/\bar{B} > P/B^{**}_{\max}$$

$$\text{夏世代 } P/B_{\max} > P/\bar{B} > P/B^{*}_{\max} > P/B^{**}_{\max}.$$

世代内全測定値の C. V. については

$$\text{冬世代 } P/B_{\max} > P/\bar{B} > P/B^{*}_{\max} > P/B^{**}_{\max}$$

$$\text{夏世代 } P/B_{\max} > P/B^{*}_{\max} > P/B^{**}_{\max} > P/\bar{B}.$$

全測定値では $P/B_{\max} > P/B^{*}_{\max} > P/\bar{B} > P/B^{**}_{\max}$.

すなわち P/B_{\max} の C. V. は何れの場合も最大であり、また P/B^{**}_{\max} の C. V. は夏世代内を除いて他はすべて最小である⁵⁾。これからみると *B. bicaudatus* の場合も、安定性という見地では、少なくとも P/B^{**}_{\max} の方が P/\bar{B} よりまさっているといえるようである。なお本種の場合も、分散分析の結果では地点間、世代間、年間ともに有意な差は認められない。

8. む す び

回転率という考え方は、もともと平衡状態にある系を対象として提出されたものであるにせよ、現実には「回転」が行なわれているなら、たとい平衡が保持されていない系に対してでも、この考え方を適用すること自体は誤りとはいえないであろう。問題はこのような系における回転率はどうにして求められるかという点にある。

動物を対象とする生産生態学では P/\bar{B} = 回転率という考え方が、多くの研究者によってほとんど無批判に受け入れられてきた。しかし本篇でのべてきたようにこの考え方は明らかに誤りである。もっとも今までの研究者の中でも、

WINBERG (1971) は P/\bar{B} と「回転率」とを区別し、ただ stationary population においてのみ単位時間当たりの P/\bar{B} は、滞在時間(回転時間)の逆数としての回転率に一致することをのべ、野外の個体群でも、ごく短期間だけなら、この関係は近似的に成立するとしている。しかし WINBERG も、出現期が限定されているような非定常個体群における世代単位や年単位の回転率の問題についてはふれるまでにはいたらなかった。

また小野(1972)は P/\bar{B} 、特に \bar{B} に対して疑問を提出し、単なるサンプル平均としての \bar{B} が、個体群にとってどのような意味をもつか不明であるとのべている。ただし小野は同時出生個体群(cohort)においてなら \bar{B} の意味づけも可能であるとしているが⁶⁾、前にのべたように、同時出生個体群においても \bar{B} は出現全期の長さによって影響され、その長さは生活史末期の個体の消失状況(たとえば最後の1頭の残存状況)によって著しく左右される点からみても、その値に対して個体群としての重要な意味づけを行なうことは困難である。 P/\bar{B} の示す内容は、(8)式からわかるように、期間 T を時間の1単位とした時の個体の平均瞬間生長率に他ならない。

それでは非定常的な個体群に対してでも適用できる正しい回転率の考え方およびその求め方とはどのようなものであるか。本篇では新らしく個体群における現存量の「平均出現時間」の概念を提示し、回転率とはこの平均出現時間を平均滞在時間で除した値として規定されるべきであることを示し、この値は P/B_{MAX} 、あるいはもっと正確には E/B_{MAX} によって求め得ることを明らかにした。このように規定された回転率は、出現期の限定された個体群から定常個体群にいたるまで、広く適用できるところの、現存量全体としての更新の度合を示す指数であり、回転率の名で呼ばれるのにふさわしいものである。

P/\bar{B} の測定が盛んに行なわれるようになった大きい理由の1つは、もしこの値が種毎に、あるいは群集として比較的安定であるか、もしくはその変化に何らかの規則性があるならば、これが生産量(P)の簡易推定法として役立つという点にあったであろう(MANN, 1969)。

もしそのような安定性や規則性が保証されるなら、「回転率」の名で呼ぶと否とにかかわらず、 P/\bar{B} は1つの有効な指数として利用することは可能である。WATERS(1969)はこのような安定性を主張しているが、その根拠の1つにした所の、ALLEN 曲線(ALLEN, 1951)の種々の型と個体生長の種々の型との組み合わせからつくったさまざまなモデルにおける P/\bar{B} 値の安定性は、初期

密度に対して一定の割合（たとえば10%）の最終密度を仮定した場合の安定性である。すなわち個体群密度が初期密度の10%まで低下した時点で、すべての個体が同時に消失（死亡、蛹化、羽化など）するという仮定に立脚しているものである。かりに WATERS のいうように、水生昆虫においては蛹化あるいは羽化する個体数は初期個体数の10%程度であるというのが普遍的現象であるとしても、その10%がすべて同時に消失するというのはむしろ非現実的であり、実際にはかなりの時間経過をとまって徐々に消失すると考えるのがむしろ自然であろう。そして後者の場合は、その消失状況に応じて \bar{B} は異なった値をとることになり、安定性は著しく乱される可能性をもつのである。しかも残存期が低密度のまま長びく場合は、サンプルの大きさによって、実際には残存している場合も見出され、ある場合は見出されないというちがいを生ずる可能性も大きく、これは P/\bar{B} 値の信頼度を著しく低下させる原因になるであろう。

これに対して、 P/B_{MAX} あるいは E/B_{MAX} においては、上記の原因による不安定さの入る余地はほとんどないという長所をもっている。しかし反面、 B_{MAX} の推定精度が低ければ、標本値 P/B_{max} , E/B_{max} の信頼性は著しく低下するのが短所である⁷⁾。しかしこの短所は (25) 式あるいは (26) 式による標本値の移動平均の最大値、すなわち B^*_{max} あるいは B^{**}_{max} を用いることによってかなりの程度補うことができると思われる。PEARSON & KRAMER (1972) の資料から計算される2種の水生昆虫の P/\bar{B} と P/B_{MAX} 諸推定値 (P/B_{max} , P/B^*_{max} , P/B^{**}_{max}) の比較 (表 1, 2) では、 P/B^*_{max} または P/B^{**}_{max} の値のばらつきは、少なくとも 0.1σ においては P/\bar{B} よりも小さいことが示された。ただしこのような安定性の問題は、多くの種類、多くの資料にもとづいての吟味なしに軽々しく結論を下すことはできないから、これらは今後の検討にゆだねることにしよう。

もしも P/B_{MAX} あるいは E/B_{MAX} の安定性や、あるいはこれらの標本値の変動が、 P/\bar{B} にくらべて大差ないとしても、生産量の簡易推定法としてこれらの値を利用する場合の大きい利点は、野外調査における労力を著しく軽減できる可能性をもつことである。1つの個体群の世代単位の \bar{B} を求めるためには、その個体群出現期の最初から最後にいたるまでの調査資料を必要とするのに対して、 B_{max} , B^*_{max} , B^{**}_{max} などの値を得るのには、最盛期と考えられる時期を中心とする比較的短期間の調査で事が足りる場合が多いであろう。ある種についての P/B_{MAX} 値が予め見当づけられているならば、われわれはこれ

らの短期間の現存量調査資料だけから容易に P の推定値を得ることができる。ただしこの方法が実用に供し得るためには、前記したような P/B_{MAX} あるいは E/B_{MAX} 値の安定性がある程度たしかめられていることが必要なのはいうまでもない。

本篇では生産生態学の立場から、回転率の問題を取り扱ったが、ここでのべた考え方は重量やカロリーの代わりに個体数を取り扱う場合においても基本的には適用可能であることは、 P/\bar{B} の場合 (PETRUSEWICZ, 1967; WINBERG *et al.*, 1971) と規を一にする。ただし個体数を取り扱う場合は、いくつかの独自の問題も起こることが予想されるが、これらについては稿をあらためて述べることにしたい。

本稿を書くに当たっての文献調査に、御勢久右衛門、黒岩澄雄、川那部浩哉、谷田一三諸氏の御援助を頂いた。ここに記して厚くお礼を申上げる。

摘 要

1. 動物を対象とする生産生態学の研究において、一定期間もしくは1つの世代の出現期間における純生産量 (P) と平均現存量 (\bar{B}) の比は、その期間もしくはその世代の回転率を示すものとする考え方が一般に行なわれているが、この考え方は定常個体群の場合を除いて誤りであることを示した。

2. 回転率は現存量の「平均出現時間」と平均滞在時間の比として規定されるべきであることを提唱し、これは消失量 (E) と最大現存量 (B_{MAX}) の比、もしくは近似的に生産量と最大現存量の比によって測定されることを明らかにした。

3. 年間2世代以上をくり返す動物の年間回転率測定における B_{MAX} の取り扱いについて考察し、さらに B_{MAX} の推定値として現存量の最大標本値 B_{max} のほか B^*_{max} および B^{**}_{max} を用いる方法を提案した。ここに B^*_{max} は $B^*_i = (B'_{i+1} + 2B'_i + B'_{i+1})/4$ のうちの最大値 (B'_i は第 i 調査時の現存量標本値)、 B^{**}_{max} は $B^{**}_i = (B'_{i+1} + B'_i + B'_{i+1})/3$ のうちの最大値である。

4. 数種の水生昆虫個体群における P/B_{MAX} 推定値 (P/B_{max} , P/B^*_{max} , P/B^{**}_{max}) を例示し、さらにそのうちの2種について、これらの推定値および P/\bar{B} 値の変動係数を比較した。その結果、少なくともそのうちの1種 (*Oligophlebodes sigma*) については、 P/B^*_{max} , P/B^{**}_{max} 値は P/\bar{B} 値よりも変動

が小さいことが示された。

記号表

- τ …… 調査の時間間隔
 n …… 調査回数
 B …… 現存量
 B_i …… 第 i 調査時点の現存量
 \bar{B} …… 平均現存量
 \bar{B}_i …… $(B_i + B_{i+1})/2$
 \bar{B}_T …… 期間 T の間の現存量平均値
 B_0, B_T …… 時間 0 , 時間 T 経過後の現存量
 B_t …… t 時点の現存量
 S …… $\int_{t_a}^{t_b} B_i dt (\equiv \sum_i \tau \bar{B}_i)$, ($t_a \sim t_b$ = 個体群の出現期間)。積算現存量
 S_j …… 第 j 世代の S
 $B_{\max}, B_{j\max}$ …… 現存量最大値, 第 j 世代の現存量最大値
 \bar{B}_{\max} …… $\sum_j S_j B_{j\max} / \sum_j S_j$
 $B_{(S)\max}$ …… 世代の重なりによって生ずる現存量最大値
 B'_i …… 第 i 調査時点の現存量標本値
 B^{*}_i …… $(B'_{i-1} + 2B'_i + B'_{i+1})/4$
 B^{**}_i …… $(B'_{i-1} + B'_i + B'_{i+1})/3$
 $B_{\max}, B^*_{\max}, B^{**}_{\max}$ …… B', B^*_i, B^{**}_i の最大値
 P …… 純生産量
 E …… 消失量
 P_T, E_T …… 期間 T の間の純生産量, 消失量
 P_i, E_i …… 第 $i \sim i+1$ 調査時の間の純生産量, 消失量
 g …… 瞬間個体生長率
 k …… 瞬間現存量消失率
 g_i, k_i …… 第 $i \sim i+1$ 調査時点間の瞬間個体生長率, 瞬間現存量消失率
 g^*, k^* …… \bar{B}_i の重みをつけた g_i, k_i の荷重平均値
 $(g^* = \sum_i g_i \bar{B}_i / \sum_i \bar{B}_i, k^* = \sum_i k_i \bar{B}_i / \sum_i \bar{B}_i)$

w_i ……第 i 調査時の平均個体重

θ_P, θ_E ……生産物質, 消失物質の個体群内平均滞在時間

R_P, R_E ……生産物質, 消失物質についての回転率

M ……現存量平均出現時間 ($=S/B_{MAX}$)

文 献

- ALLEN, K. R. 1951 The Horokiwi Stream. *N. Z. Marine Dept. Fish. Bull.*, no. 10: 23 pp.
- DAHLMAN, R. C. & KUCERA, C. L. 1965 Root productivity and turnover in native prairie. *Ecology*, 46: 84-89.
- 御勢久右衛門 1970 モンカゲロウの生活史と生産速度. 陸水雑, 31: 21-26.
- KACZMAREK, W. 1967 Methods of production estimation in various types of animal population. "Secondary productivity of terrestrial ecosystems" vol. 2 (ed. PETRUSEWICZ, K.), 413-442. Państwowe Wydawnictwo Naukowe. Warszawa.
- KVĚT, J. & ONDOK, J. P. 1971 The significance of biomass duration. *Photosynthetica*, 5: 417-420.
- LINDEMAN, R. L. 1941 Seasonal food-cycle dynamics in a senescent lake. *Amer. Midl. Nat.*, 26: 636-673.
- MANN, K. H. 1969 The dynamics of aquatic ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, 6: 1-81.
- MATHEWS, C. P. 1970 Estimates of production with reference to general surveys. *Oikos*, 21: 129-133.
- ODUM, E. P. 1971 Fundamentals of ecology. 3rd Ed. 14+574 pp. W. B. Saunders.
- 小野勇一 1972 動物の生産過程(生態学講座4). 3+105+6 pp. 共立出版.
- PEARSON, W. D. & KRAMER, R. H. 1972 Drift and production of two aquatic insects in a mountain stream. *Ecol. Monogr.*, 42: 365-385.
- PETRUSEWICZ, K. 1967 Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems. "Secondary productivity of terrestrial ecosystems" vol. 1 (ed. PETRUSEWICZ, K.), 17-49. Państwowe Wydawnictwo Naukowe. Warszawa.
- RICKER, W. E. 1946 Production and utilization of fish populations. *Ecol. Mongr.*, 16: 373-391.
- SINGH, J. S. & YADAVA, P. S. 1974 Seasonal variation in composition, plant biomass and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India. *Ecol. Monogr.*, 44: 351-376.
- STROSS, R. G., NEESS, J. C. & HASLER, A. D. 1961 Turnover time and production of planktonic crustacea in limed and reference portion of a boy lake. *Ecology*, 42: 237-245.
- WATERS, T. F. 1966 Production rate, population density and drift of a stream invertebrate. *Ecology*, 47: 595-604.
- WATERS, T. F. 1969 The turnover ratio in production ecology of freshwater invertebrates. *Amer. Nat.*, 103: 173-185.
- WATERS, T. F. & CRAWFORD, G. W. 1973 Annual production of a stream mayfly population; a comparison of methods. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 286-296.
- WINBERG, G. G. 1971 Methods for the estimation of production of aquatic animals (trans. DUNCAN, A.) 12+175 pp. Acad. Press.

WINBERG, PATALAS, K., WRIGHT, J. C., HILLBRICH-ILKOWSKA, A., COOPER, W. E. & MANN, K. H. 1970 Methods for calculating productivity. "A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters" (ed. EDMONDSON, W. T. & WINBERG, G. G.): 296-319. Blackwell Sci. Publ., Oxford & Edinburgh.

山本護太郎・伊藤猛夫 1973 水界動物生態学Ⅱ(生態学講座). 4+88+12 pp. 共立出版.

註

- 1) [545頁] 世代単位の生産を取り扱う際、その世代の最初にあらわれる現存量をどう取り扱うべきかは多少問題になるところである。WATERS & CRAWFORD (1973) はこの値の中には前世代の生産物(卵, 孵化したばかりの幼虫)が含まれている点からみて、この値を無視しても当世代の生産量推定誤差は大きくならないと考えている。
- 2) [546頁] 積算現存量という用語は、 $t_a \sim t_b$ の時間区間として世代の出現期間全体を扱う場合だけに限定する必要はなく、一般的にどの時間区間に対してでも適用することができる。本篇で扱ったように世代の出現期間全体を時間区間とする場合は、正確には「世代積算現存量」というべきであろう。なお上記一般的な積算現存量を示すものとして KVĚT & ONDOK (1971) は "biomass duration" という用語を与えたが、概念の内容からいえば "integrated biomass" の方がより適当と思われる。
- 3) [547頁] DAHLMAN & KUCERA (1965) は、高茎禾木草原の根系更新の速さを、年間根系生産量と根系全体の重量の比として求められる回転値 (turnover value) によって示したが、その際根系全体の重量として年間の最大現存量を用いた。なお彼らは P の推定値として年間最大現存量と最小現存量の差を用いているから、これによって計算される P/B_{MAX} は1を超えることはない。ただし後に同じ式を用いて草原地下部の回転率を計算した SINGH & YADAVA (1974) は、各調査時点間の現存量増加分の和として P を推定している。
- 4) [556頁] 原資料にもとづいて ALLEN-曲線をえがいてみると、点のばらつきが大きく、 P の値は原論文に与えられている 0.44g/m^2 よりもはるかに大きい可能性も充分にある。
- 5) [556頁] 夏世代のうち1968年第Ⅱ地点では最盛期の測定値が欠けているため、その前後の平均値によってその値を代表させたので B_{max} の値は過少のおそれがあり、 P/B_{max} , P/B^*_{max} , P/B^{**}_{max} の値はやや過大の可能性がある。
- 6) [557頁] 小野の考えた同時出生個体群の \bar{B} は、その計算式からみれば、実は B ではなく平均個体重である。
- 7) [558頁] WINBERG (1971) は P/\bar{B} のほか P/B_{max} , P/B_{min} などが用いられる場合があることをのべ、 P/B_{max} は個体群の特性を知る上に有効な指数の1つではあるが、標本値の変動の大きいのが問題だとしている。ただし P/B_{max} と回転率との関係その他この指数の意味内容については論及していない。

* 日本生態学会誌, 25: 173-184 (1975) 掲載.