

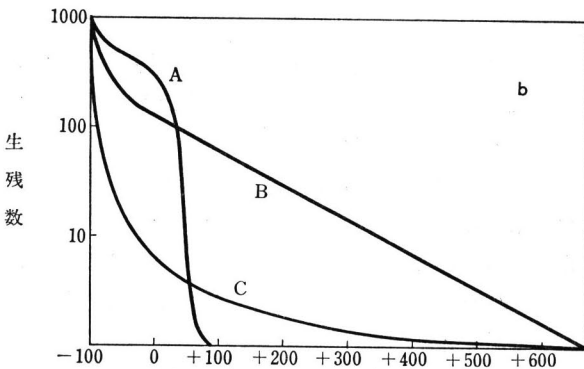
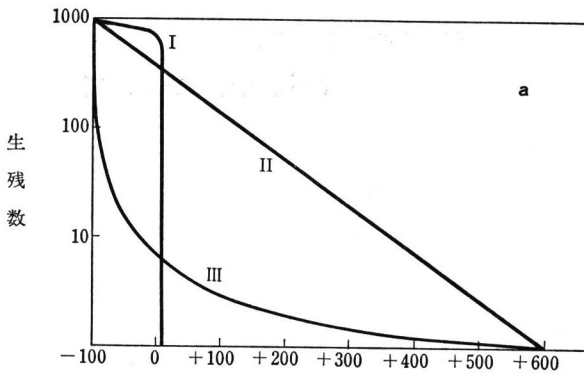
XVI 生残曲線 (survivorship curve)

の比較法について

森下 正明

まえがき

1つの個体群の中で生れた同一世代に属する個体たちの一部は、生長發育の途上で次々と死亡し、生残ったものだけが生殖齡 (reproductive age) に達して産仔 (あるいは産卵) を行うが、これら成体の生残数も時間の経過とともに次第に減少し、やがてはこの世代に属するすべての個体が死に絶えてしまう。このように同じ世代に属する個体の数が、出生後の時間経過とともにどのように減少してゆくかを表示したものが生命表 (life table) であり、また出生後の経過時間を横軸に、生残数を縦軸にとり、時間経過に応ずる生残数の減少状態を図示したものが生残曲線 (または生存曲線) (survivorship curve) である。生命表または生残曲線を見れば、われわれはその世代における出生後の各時期での死亡の起り方を直ちに知ることができるから、同じ種について各世代の生命表を比較することによって、個体群変動を左右する重要な死亡の時期やその要因についての解析を行うことができる*とともに、一方において、それぞれの種についての平均的な生命表または生残曲線を異った種間で比較することによって、これらに反映されたそれぞれの種の生活面の特性やその進化的意義を考察する道も拓かれる [DEEVEY, 1947; 伊藤, 1959, 1966]。前者については主として昆虫個体群を中心にすでにかなりめざましい発展が行われているが、後者については重要な問題であるのかかわらず、鳥類など一部の動物群に関するものを除いてその研究は著しくおこなわれているといわなければならない。これは基本的には各種野外動物個体群の生命表作製の困難さにもとづくものではあるが、1つには寿命を著しく異にする動物間の生命表あるいは生残曲線の比較法に関する検討の不充分さにも原因があると思われる。本篇でとり上げようとするのはこのような比較法についての問題であるが、これも今の段階ではまだ試論の域



平均寿命からの百分率偏差

図1 a. DEEVEY [1947] の生残曲線の3型
b. 伊藤 [1959] による修正型 (伊藤原図をやや改変)

を脱しない。しかしたとい試論としてでも、今後の検討の素材として役立つならば幸いであると考え、あえてここに述べることにした。
* 巖 [1971a, b] の綜説参照。
本稿執筆のための文献資料を求める際に、村上興正、長谷川博、丸山隆の諸氏の助力を頂いた。ここに記して厚くお礼を申上げる。
生残曲線の比較
寿命の著しく異なる動物間の生命または生残曲線の型を相互に比較するためには、出生よりの経過時間の単位として物理的時間(年, 週, 日など)を用いる代りに、何らかの生物的時間を用いることがのぞましい。PEARL と MINER [1935] はこのための基準として平均寿命を用い、これからの百分率偏差(平均寿命を0, 出生時を-100とした目盛り)によって時間軸の値を示す方法を提唱した。彼等はこれによって生残曲線に3つの基本型を区別したが、DEEVEY [1947] は生残数の対数値を縦軸にとった場合のこれら基本型の形を図示した。すなわち初期死亡率の小さいI型、これの大きいIII型、およびどの時期でも死亡率の等しいII型である(図1 a)。さらに伊藤 [1959] はこれをやや修正した図を提示した(図1 b)。伊藤によるA型は人類を含む大型哺乳類など、B型は多くの小鳥類に見られ、C型は水棲無脊椎動物、魚類などにあ

らわれる [DEEVEY, 1947; 伊藤, 1959]. 伊藤 [1959] はこれらの型の相違は親による仔の保護 (parental care) の進化に対応するものと考え、C型よりA型へというこの進化の方向は同時に、1対の親を得るために産まれる仔の数が次第に減少することを示すものでもあることを指摘した。

* この方法のほか、現在までに提案されている比較法としては、最大寿命やあるいは生理的平均寿命を基準とする方法などもあるが [BODENHEIMER, 1938, 1958; KORMONDY, 1969; ODUM, 1971 など参照]、一般の野外動物の場合はこれらの寿命の確定は困難である。

** SLOBODKIN [1962] は、これらの型のほか、単位時間に一定数の死亡が起る型を想定し、またPEARL [1940] は死亡率が生後の経過時間に伴い「高一低一高」、および「低一高一低」となる2型の付加を考えた [CAUGHLEY, 1966 による]。伊藤 [1959] のA型は、この「高一低一高」型に当るとみなせる。

親による仔の保護の程度と、産仔数および初期死亡率の大小との間の結びつきを通じての生活の進化の方向を考える上記伊藤の見方は、1つの優れた見解であろうと思われる。しかしこれらの見解の基盤の1つとして生残曲線 (あるいは生命表) を利用する場合、平均寿命を基準とした生残曲線の型の相違が、果して上記のような生活内容の相違をそのまま反映しているかという点になると、これは甚だ疑問であって、従来の生残曲線の比較法では時として上記生活内容の正しい比較が困難なばかりか、場合によっては誤った結論が導かれるおそれさえある。たとえば DEEVEY のII型 (死亡率はどの時点でも同一) を示す個体群においては、出生1000個体のうちの各経過時間 (x) における生残数 (l_x) は

$$l_x = 1000e^{-bx}$$

ただし b は瞬間死亡率 (=一定) である。このコホート個体群 (cohort population) の平均寿命 e_0 は

$$e_0 = \frac{1}{b}(1 - e^{-bT})$$

ただし T はこの個体群に属する個体の生理的寿命 (physiological longevity) [BODENHEIMER, 1938, 1958] である。もし bT が非常に大きければ

$$e_0 \approx \frac{1}{b}$$

ここでもし平均寿命の長さを単位としての時間の取扱いを行うならば

$$x = ke_0$$

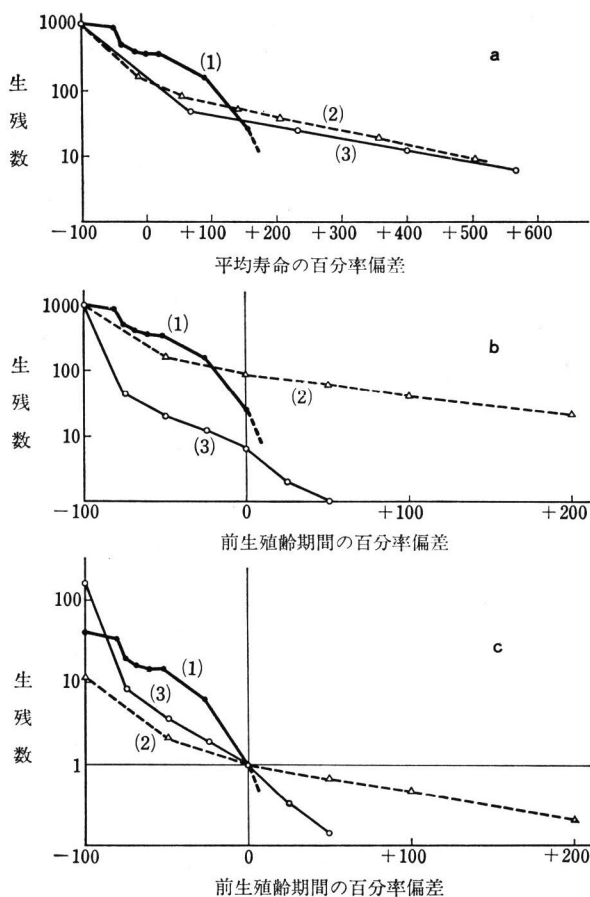


図2 生残曲線の3つの図示法。a. DEEVEY [1947]の方法。b. 横軸を前生殖齢期間の百分率偏差によって図示。c. 横軸はaと同様、縦軸は生殖齢に達した個体数を1としての図示。(1)モンシロチョウ [伊藤・宮下・後藤, 1956] (2)シジュウカラ [浦本, 1966] (3) Brown trout [FROST & BROWN, 1967]

あるのかかわらず、平均寿命を基準とした生残曲線による比較では、上記のようにこれらのちがいを見出すことすら困難である。

さらに別の1例を挙げよう。図2aはモンシロチョウ (*Pieris rapae crucivora*) [伊藤・宮下・後藤, 1956] とシジュウカラ (*Parus major*) [浦本 1966, 資料は KLUYVER による] および Brown trout (*Salmo trutta*) [FROST and BROWN, 1967]

とおくことによって

$$l_x \approx 1000e^{-k}$$

または

$$\ln(l_x) \approx \ln 1000 - k$$

すなわち死亡率 b や、1成雌当りの産仔数がどのように異っていても、この個体群の生残数は、平均寿命を時間の単位にとる限り、すべて同一の線上に重なってしまうことになる。 $k=1$ の場合、すなわち平均寿命の長さに相当する時間が経過した後の生残数は、死亡率 (b) の如何にかかわらず常に 368 として固定される。しかし II 型に近い型を示す多くの小鳥類の中でも、産卵数や死亡率は種によって必ずしも一致せず、またこれらのちがいこそ親の育雛能力との関係の下で LACK [1954] が問題にした点の1つで

の生残曲線を、横軸に平均寿命からの百分率偏差をとって比較したものである。この図の形だけからみればモンシロチョウは伊藤の A, B の中間型, シジュウカラは B, C の中間型であり、初期死亡率はシジュウカラの方がモンシロチョウよりはるかに大きいという印象をうける。事実出生後平均寿命の長さに相当する時間が経過した時の生残数は、出生時を1000とした場合、モンシロチョウの約360に対して、シジュウカラでは約140となり後者の生残率ははるかに低い。一方、Brown trout の生残曲線はシジュウカラとほとんど同じ型を示している。このような図の比較によってわれわれは一体どのような生活内容のちがいをくみとることができるのであろうか。モンシロチョウの幼虫はシジュウカラのひなよりはもっと手厚い親の保護をうけているとでも推論してよいのであろうか。

もともと産仔数(あるいは産卵数)と初期死亡との関係を考える場合の「初期」というのは、平均寿命の長さ比べての初期を問題にしているのではなく、成体(あるいは生殖齢)に達するまでの期間を指しているものと考えてこそ、はじめて意味をもつものである。産まれた仔のうちどれだけのものが成体になるまで生き残って次世代の仔を産み得るかという点に、産仔数と「初期死亡」との関係の中心問題が存在するからである。してみれば、生残曲線の比較においても、平均寿命を時間の単位とするよりは、生殖齢に達するまでの期間を横軸目盛りの単位とする取扱いこそはるかに生活内容をよく反映することになると考えられよう。このような時間単位を採用すれば、さきにもべたⅡ型の種同士の間の生殖齢に達するまでの死亡率の差は時間単位1における生残数(対数値)の差として容易に表現されることになる。図2 bはこの考え方によって図2 aの生残曲線を描き直したものである。すなわち横軸の尺度としてここでは成体に達するまでの期間の百分率偏差が用いられている。この図によれば成体に達した時の生残率は、シジュウカラ—モンシロチョウ—Brown trout の順に小さくなっていることが明らかに示されている。

さて次に産仔(卵)数の問題を考えよう。もし個体群の出生数と死亡数とが釣合った状態で持続されるならば、すなわちこの個体群が stationary population (平衡個体群)ならば、1頭の雌が成体に達するまで生残るのに必要な出生時の雌の仔の数は、その個体群の1雌当り雌産仔数と等しいはずである。図2に例示したシジュウカラでは、産まれた卵のうち翌年の繁殖期まで発育生長して生残る率は0.086であるから、1羽の雌成体を得るのに11.6の雌卵が必要

である。一方この鳥の1年間の平均産卵数は

$$\text{第1回目の平均産卵数} = 9.1$$

$$\text{第2回目の平均産卵数} = 7.9$$

$$\text{第2回目の繁殖を行うものの割合} = 0.39$$

より

$$\begin{aligned}\text{年間平均産卵数} &= 9.1 + 0.39 \times 7.9 \\ &= 12.2\end{aligned}$$

すなわち12.2卵である。ところでこの鳥の成体に達してからの年当り死亡率はほとんど一定しており、その値はほぼ0.523である。したがって、1雌当りの平均総産卵数は

$$\begin{aligned}\text{1♀当り平均総産卵数} &= 12.2 \times \frac{1}{0.523} \\ &= 23.3\end{aligned}$$

性はほぼ1:1であるから、雌当り平均雌産卵数は $23.3/2=11.7$ 。この値は上記1雌成体を得るための必要卵数にほぼ等しい。

さてこのように雌当り雌産仔(卵)数が求められるならば、生残曲線の出発点($x=0$)の個体数としてこの値をそのまま用いた方が、慣用的な $l_0=1000$ あるいは他の値を用いるよりは、少なくとも産仔(卵)数-幼期死亡率関係を知る上にはるかに役に立つ。もともと1000を生残曲線(あるいは生命表)の出発点の個体数として用いることの利点は、生残数から生残率を直ちに知り得るといふ点の便利さだけであって、それ以外には生物学的には何の意味も持たない表示法である。人間だけを対象とする生命保険会社の生命表ではこれで充分であるとしても、種々の動物の生命表や生残曲線の比較を行おうとする立場にありながらなお $l_0=1000$ をそのまま踏襲していることは、無批判な慣習の固守以外の何物でもないと思われる。これに対して1雌当り雌産仔数そのものを生残曲線の出発点とすることは、少なくともその環境における個体群(あるいは種)の生活内容の一端を生残曲線の中に取り入れたことになるであろう。もちろん出発点の個体数に対する各経過時間での生残率は、必要に応じて生命表の中に併せ表示することによって容易に1000を出発点とする表示法の利点を生かし得る。図2cは成体に達した時の個体数を1とおくことによって図2bを描き直したものである。ただしこのうち少なくともモンシロチョウの場合は stationary population であるという保証はないから、出発点の値はこの世代が産み

出す雌当り雌産卵数とはやや異っている可能性がある。もし増殖しつつある個体群ならば、この世代の1雌当り雌産卵総数は、1雌成体を得るのに必要な卵数を上まわるはずであるから、もし前者を出発点にとるならば成体に達した時の雌生残数は1よりは大きい値をとり、減少しつつある個体群なら1より小さい値をとるであろう。これらの場合の取扱い方は、特に同種内の世代間あるいは年による生残曲線の比較において問題となる点であるが、少なくとも種間の比較においては、それぞれの種についてある程度平均化された生残曲線を比較の資料とすることがのぞましく、このような平均化によってかなり stationary population に近い状態での生残曲線が得られる場合が多いであろうから、これらの資料を用いる限り、1雌成体を得るために必要な仔の数によって、1成体雌当りの産仔数を推定するとしても大きい誤りはないであろう。一般に野外の動物個体群において m_x (x 齢における平均産仔(卵)数) をすべての x について知ることは困難であり、したがって m_x を用いての1成体雌当り産仔(卵)数推定も困難であるが、これに対して雌1成体を得るのに必要な最初の雌仔(卵)数 (ρ_0) によってこれを推定することは、普通の生命表が与えられており、また成体に達する時期が判明している限り容易である。すなわち出生時の仔(卵)数を l_0 、成体に達した時の生残個体数を l_x とすれば

$$\rho_0 = \frac{l_0}{l_x}$$

さて図2cによれば、生残曲線は成体に達するまでと成体に達して以後との2つの時期のそれぞれについて種間の比較を行い得る。成体に達するまでの死亡率は、マスーモンシロチョウーシジュウカラの順序に小さくなっているが、これはとりもなおさず1雌当りの雌産卵数推定値の大きさの順序でもある。ただしこの時期だけに限っての生残曲線は、モンシロチョウが DEEVEY の I ~ II 型になっていて幼虫中齢までの死亡率がかなり低い。これに対してマスにおいては極めて早期(1年魚に達するまで)の死亡率が成体に達するまでの4年間の死亡率のうちかなり大きい部分を占めているのである。シジュウカラは両者のやや中間的な型として考えられる。成体に達して以後では、シジュウカラの死亡率がそれ以前の死亡率にくらべて著しく小さいのが特徴的であり、これに対してマスの場合は、成体に達して以後の死亡率は1年魚~成体までの死亡率にくらべて大差はない。

成熟期の問題

今までのべてきた生殖齢(成熟期)に達するまでの期間(前生殖齢期間)の百分率偏差によって時間軸を区切る方法において問題になるのは、成熟期を何を基準として定めるかということである。CODY [1971] は鳥を対象として m_x 曲線の出発点を成熟年齢 α としたが、哺乳類での成熟年齢としては、はじめての出産年齢よりは少なくとも妊娠期間を差引かねばならない。しかもはじめての出産年齢自体が、すみ場所の条件によって著しく異なる場合もある。たとえば black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*) では好条件の場所では生後17月で仔を産むのに、条件の悪いすみ場所では29~41月を経ないと産仔は行われない [TABER & DASMANN, 1957]。したがって種間の比較を行うための基準とする成熟期を厳密に定めることには種々の困難がつきまとうが、とりあえず便宜的な方法として普通の生育条件における最初の出産(産卵)を以て生殖齢の始まりとして取扱うのが基準の統一という見地からも、あるいは実用的の便宜さから見ても適当ではないかと思われる。同じような問題は、一つの個体群の中の個体による成熟年齢の違いがある場合にも起るであろう。MANN [1957] の調べたヒラタビル (*Glossiphonia complanata*) の生命表はこのような場合に当る。

このヒルでは、卵から孵化した個体のうち、翌年4月~5月に産卵するもの約70%，その次の年および次々年の同じ時期には生残りのすべてが産卵する。1成体1回の平均産卵数は33、これからの平均孵化数は26である。産み出された卵数を1しての原論文生残曲線より読みとった生残率は、

1年後 0.0189

2年後 0.0126

3年後 0.0024

ただし1年目の生残個体数を基準としての生残率は2年目で0.667、3年目で0.127である。

さて、1年目の生残個体を基準とした場合、この1頭当りの産卵数は

1年目の産卵数 $33 \times 0.7 = 23.1$

2年目の産卵数 $33 \times 0.667 = 22.0$

3年目の産卵数 $33 \times 0.127 = 4.2$

この合計すなわち49.3は1年目の生残個体1頭当りの平均総産卵数である。上記1年後の生残率0.0189から推定される1頭当り平均総産卵数は $1/0.0189$

=52.9 であるから両者の差はわずかである。なおごく少数の個体は4年目にも産卵することが知られているから、これを加えれば恐らく両者はほとんど一致するであろう。

今もし平均成熟期として

$$0.7 \times 1年 + 0.3 \times 2年 = 1.3年$$

を用い、この時の生残率から1頭当たり平均産卵総数を推定すると、生残率はほぼ0.014であるから推定平均産卵数は約71である。もしすべての個体が1年目から産卵を行ったとしてもその1個体当たり総産卵数は約59にしかならないから71という数は明らかに過大である。これから見れば生残曲線で基準とすべき成熟期は、少なくとも反復産仔(卵)を行う種類については、平均成熟期よりもむしろ早く成熟する個体の成熟期を採用すべきであろう。ただし早期の成熟個体の割合が極めて小さい場合などでは、問題が起る可能性もあろうから、この取扱いについては更に今後の検討を要すると思われる。

生残曲線の型

今までにのべた方法による生残曲線の例を図3 a, bに示した。このうち図3 aは前述のヒラタビルのほか、ミナミアオカメムシ (*Nezara viridula*) [桐谷 1963] および齧歯類の Olympic marmot (*Marmota olympus*) [BARASH, 1973] について、図3 bにはアフリカ産3種の有蹄類 [SPINAGE 1972] についての生残曲線である。平均寿命を時間単位とする従来での取扱いでは DEEVEY の I ~ II 型を示す哺乳類も、前生殖年齢期間の生残曲線はすべて II あるいは II ~ III 型を示しているのが注目されると同時に、1雌当りの雌産仔数は何れも5以下という低い値を示しているのも特徴的である。

* 伊藤・桐谷 [1971] による。

さてこれらの曲線を適当な型に新しく分類し直し、記号化することができれば、実用的には便利である。このためには種々の分類が可能であると思われるが、次のような型分けは、ある程度曲線の内容を表現し得るのではないかと思われる。

I. 先ず1雌当り総雌産仔(卵)数(あるいは1雌成体を得るのに必要な仔(卵)数)を示す指数を次のように定める (B-指数)。

1. 1雌当り雌産仔(卵)数 10未満

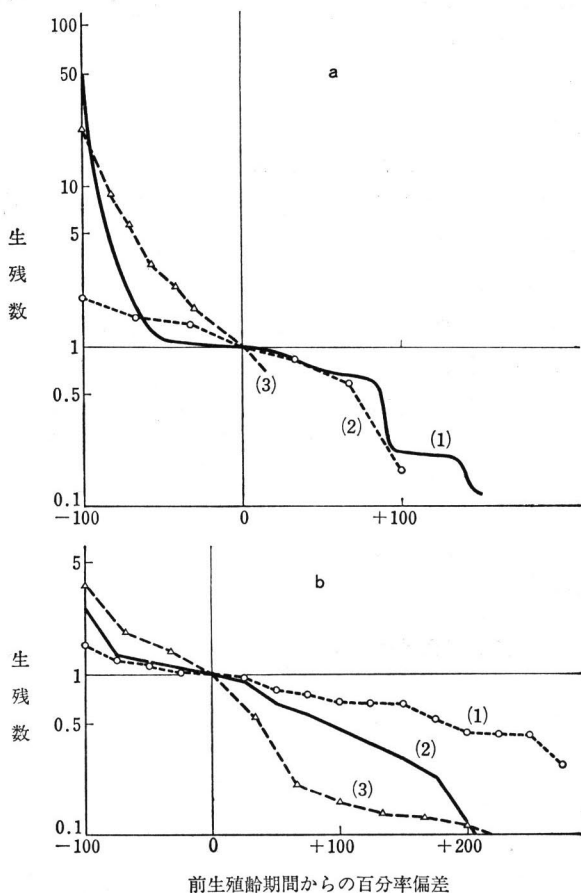


図3 新図示法による各種動物の生残曲線。

a: (1) ヒラタビル (*Glossiphonia complanata*) [MANN, 1957] (2) Olympic marmot (*Marmota olympus*) [BARASH, 1973] (3) ミナミアオカメムシ (*Nezara viridula*) [桐谷, 1963]

b: (1) Zebra (*Equus burchelli boehmi*) [SPINAGE, 1972] (2) Buffalo (*Syncerus caffer*) [SPINAGE, 1972] (3) Warthog (*Fhacochoerus aethiopicus*) [SPINAGE, 1972]

- | | | |
|----|----|---------------|
| 2. | 同上 | 10以上100未満 |
| 3. | 同上 | 100以上1000未満 |
| 4. | 同上 | 1000以上10000未満 |
| ∴ | ∴ | ∴ |

以下産仔(卵)数が10倍になるごとに指数値1を増す。もし1雌当り雌産仔数1000以上であることが判っていても正確な指数値を定め難ければ4+の如くに表現する。

各指数値に対して、前生殖齢期間の生残曲線の形に応じてaまたはb、またはcの記号をつける。ただし

- a…矩形型(ごく早期の死亡率小)
- b…直線型(死亡率一定)
- c…L型または逆J型(ごく早期の死亡率大)

II. 生殖齢に達して以後の生残曲線に対して、生残数に0.1(対数值-1)まで減少するのに要する時間によって次の指数を定める(D_1 -指数)。

- 1'. 前生殖齢期間に対する百分率偏差が0以上100未満
- 2'. 同上偏差が100以上200未満
- 3'. 同上偏差が200以上300未満
- ∴ ∴ ∴

以下偏差100の増加ごとに指数値1ずつを増す。もし、たとえば+200以上であることが判っていても正確な指数値を定め難い場合は3'+のごとく表現する。

各指数値に対して、生殖齢に達して以後の曲線の形に応じてa、またはb、またはcの記号をつける。a、b、cの記号の定め方は前生殖齢の場合と同じとする。

上記の如く2つの期間のそれぞれの指数値が得られたなら、この両者をくみ合せて生残曲線の型を表現する。たとえば図3bのBuffaloの場合は1c3'aである。図3aのミナミアオカメムシの前生殖齢期間の如く2bと2cの中間型の場合は2b-cのように表現すればよい。なお成体寿命が明らかでない場合はもちろん前生殖齢期間だけの表現に止めざるを得ない。

さて上記型記号のうちB-指数の値は産仔(卵)数を示すとともに、この期間中の死亡率の指数でもある。一方 D_1 -指数の値は、成体の寿命に関係した指数値であって、少なくとも前生殖齢期間が1年以上の種類においてはいくつの異った世代の個体が同時に存在し得るかを示す指数ともなる。もちろん一部の昆虫などに見られるように、年数回の発生を行う場合、越冬成虫の寿命は前生殖齢期の長さにくらべて著しく長いのかかわらず、現実には世代の重なりはほ

表 1 各種動物の生残曲線型

分類学上の所属	種名	資料出所	型の分類法	
			第 1	第 2
無脊椎動物	ヒラタビル (<i>Glossiphonia complanata</i>)	MANN, 1957	2c2'a	2c2''a
	ミナミアオカメムシ (<i>Nezara viridula</i>)	伊藤・桐谷, 1971	2b-c	2b-c
	モンシロチョウ (<i>Pieris rapae crucivora</i>)	宮下・伊藤・後藤, 1956	2a-b	2a-b
	アメリカシロヒトリ (<i>Hyphantria cunea</i>)	ITO & MIYASHITA, 1968	3a	3a
魚類	Brown trout (<i>Salmo trutta</i>)	FROST & BROWN, 1967	3c1'b	3c1''b
	ベニザケ (<i>Onchorhynchus nerka</i>)	FOERSTER, 1938 (伊藤, 1970 による)	4c	4c
鳥類	シジュウカラ (<i>Parus major</i>)	KLUYVER (浦本, 1966 による)	2c3'-4'b	2c2''b
哺乳類	Olympic marmont (<i>Marmota olympus</i>)	BARASH, 1973	1b2'a	1b1''a
	Warthog (<i>Phacochoerus aethiopicus</i>)	SPINAGE, 1972	1b-c3'c	1b-c1''c
	Buffalo (<i>Syncerus caffer</i>)	同上	1c3'a	1c1''-2''a
	Zebra (<i>Equus burchelli boehmi</i>)	同上	1c4'a	1c2''a
	Dall sheep (<i>Ovis dalli</i>)	TABER & DASMANN, 1957	1c4'a	1c3''a
	Red deer (<i>Cervus elephas</i>)	同上	1c4'b	1c2''d
	Black-tailed deer (<i>Odocoileus hemionus columbianus</i>)	同上	1c5'b	1c2''b
	Himalayan thar (<i>Hemitragus jemlahicus</i>)	CAUGHLEY, 1966	1c6'a	1c4''a

とんど見られないということもあり得るから、上記の指数はどの場合でも重なり得る世代数を示すとはならないのはいうまでもない。しかし一般には種間の相対的寿命の比較のためにこの指数はかなりの程度に役立つであろう。

なお成体寿命指数 (D_1 -指数) を定める際、生残成体数 0.1 を基準としたのは便宜的の措置であるから、0.1 の代りに 0.01 その他の値を用いることももちろん可能である。しかしこの基準をあまり低くとれば、野外動物ではその値にいたるまでの生残数を求めることが実際上困難になるであろうし、またこれを高くとりすぎれば寿命指数としては適当でなくなる可能性もあるから、ひとまず 0.1 を基準としたものである。

なお成体寿命指数としては、生殖齢に達して以後の平均寿命 (e_a) を用い、 e_a/α (ただし α = 生殖齢に達するまでの期間) を指数 (D_2 指数) とする方法も考えられる。この場合は指数値として

$$1'' \cdots e_a/\alpha < 1$$

$$2'' \cdots 1 \leq e_a/\alpha < 2$$

⋮ ⋮

等の表わし方が考えられる。前記 $1'$, $2'$, ... による分類法を第1分類法とし、 $1''$, $2''$, ... による分類法を第2分類法と呼ぶことにしよう。第2分類法によれば前記 Buffalo の型は、 $1c1''a$ または $1c2''a$ である。

第1分類法、第2分類法のどちらが優れているかは、今の所決め難いからこの点は将来の検討にまつことにしよう。内容的に見れば後者は成体の生態的寿命 (ecological longevity) を反映するのに対して、前者は生理的寿命に近い寿命の反映であるから、どちらかを採用するというよりはむしろ両者を対比させる方がより具体的な表現法であるともいえる。

今まで取上げた動物各種およびその他若干の種類について、上記の型記号のあてはめを行った結果を表1に示す。ただしこの表では載せた種数も少なく、その範囲も比較的限定されているから、この結果について今すぐ何らかの結論を出すのは差控え、単に適用例として表示しておくに止める。

むすび

前生殖齢期の長さ、その間の死亡率、1腹の仔(卵)数、生殖齢期の長さとその間の反復産仔(卵)回数および死亡の起り方などは、個体群密度の各レベル

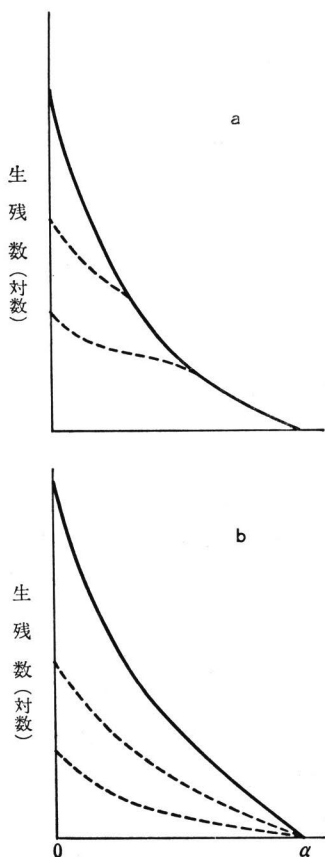


図4 ρ_0 減少に結びついた前生殖齢期生残曲線変化の2推定型

との関係の下で互いに影響し合いながら進化の歴史をたどり、これによって現在の各種動物の生残曲線はそれぞれ特徴的な型を示すようになったものと考えられる (COLE, 1954; MURPHY, 1968; CODY, 1971). 生残曲線の種間の比較の場合には、これら種々の生活内容がある程度まで相互に対比されるような表現法を用いることがのぞましい。今までのべてきたように、前生殖齢期間を α とした場合、 α に対する百分率偏差によって時間軸の目盛りを定めるとともに、 $\rho_0 = l_0/l_\alpha$ を以って曲線の出発点の高さとする方法を採用するならば、たとい充分ではなくてものぞましい表現法に1歩近づいたことになるであろう。この図示法によれば、平衡個体群の場合 ρ_0 は2つの内容を示すことになる。1つは1雌成体を得るのに必要な雌の仔(卵)数を、他の1つは1雌成体当りの雌産仔(卵)数である。前者は前生殖齢期の死亡率を反映し、後者は個体の生殖齢期間を通じての雌総産仔(卵)数と成体死亡状況との総合結果の反映である。

この表現法の便利な点の1つは、前生殖齢期およびそれ以後の時期の生残状態について、それぞれ別個に型分けを行い得る点にある。そしてこれによって生残曲線に対する新しい見方も導入できる。たとえば前生殖齢期生残曲線が a 型の場合と c 型の場合とをくらべるとき、 ρ_0 が同じならば a 型は明らかに「食物浪費量」〔森下, 1973〕の大きい型であり、c 型はこれの小さい型である。したがって食物量によって増殖が制限されている個体群の場合には、a 型は c 型にくらべてより低密度のレベルに止まらざるを得ないことになる。もしもこの a 型が、親による保護の結果として、もっと高い ρ_0 をもった c (あるいは b) 型曲線の型から、曲線の上部だけを切断する状態 (図 4 a の破線) への進化が行われた結果とするならば、この進み方は c 型のままで ρ_0 が低下する場合 (図 4 b の破線) にくらべて、少なくとも「食物浪費量」の節約という見地からは非能率的な進化の仕方であるといわなければならない。これらの点についてのこれ以上の考察は別稿にゆずることとするが、何れにせよ生残曲線を2つの時期に区分することによって取出されるそれぞれの曲線型と ρ_0 との関係は、動物の繁殖様式の進化を考える際に無視できない重要な問題を含んでいるものと思われる。

〈1974, 3, 稿〉

文 献

BARASH, D. P., 1973 The social biology of the Olympic marmot. *Anim. Behav.*

- Monogr.* 6: 171-245.
- BODENHEIMER, F. S., 1938 Problems of animal ecology. London.
- BODENHEIMER, E. S., 1958 Animal ecology to-day. Den Haag.
- CAUGHLEY, G., 1966 Mortality patterns in mammals. *Ecol.*, 47; 906-918.
- CODY, M. L., 1971 Ecological aspects of reproduction. *Avian biology*, vol. 1 (ed. Farner and King), New York & London, 461-512.
- COLE, L. M., 1954 The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, 29: 103-137.
- DEEVEY, E. S. Jr., 1947 Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.*, 22: 283-314.
- FROST, W. E. and M. E. BROWN, 1967 The trout. Collins, London.
- 伊藤嘉昭 1959 『比較生態学』 岩波書店 (東京).
- 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」 『生物科学』 18: 127-134, 165-175.
- 伊藤嘉昭 1970 『動物生態学入門』 改訂版 古今書院 (東京).
- 伊藤嘉昭 1971 「生命表(1)」 『植物防疫』 25: 249-252.
- 伊藤嘉昭 1971 「生命表(2)」 『植物防疫』 25: 267-290.
- 伊藤嘉昭・桐谷圭治 1971 『動物の数は何でできるか』 日本放送協会 (東京).
- ITO, Y. and K. MIYASHITA 1968 Biology of *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera, Arctiidae) in Japan. V. Preliminary life tables and mortality data in urban areas. *Res. Pop. Ecol.*, 10: 177-209.
- 巖 俊一 1971a 「生命表(3)」 『植物防疫』 25: 379-385.
- 巖 俊一 1971b 「生命表(4)」 『植物防疫』 25: 497-501.
- KORMONDY, E. J., 1969 Concepts of ecology. New Jersey.
- LACK, D., 1954 The natural regulation of animal numbers. Oxford.
- LACK, D., 1966 Population studies of birds. Oxford.
- MANN, K. H., 1957 A study of a population of the leech, *Glossiphonia complanata* (L.). *J. Anim. Ecol.*, 26: 99-111.
- 宮下和喜・伊藤嘉昭・後藤昭 1956 「モンシロチョウの卵および幼虫個体群の消長とそれに影響する2・3の因子について」 『応用昆虫』 12: 50-55.
- 森下正明 1973 「経済生命表と食物の「浪費」について」 『九州大学えびの高原野外生物実験室研究業績』 1: 130-139.
- MURPHY G. I., 1968 Pattern in life history and the environment. *Amer. Natur.*, 102: 391-403.
- ODUM, E. P., 1971 Fundamentals of ecology. 3rd Ed. Philadelphia, London & Toronto.
- PEARL, R. and J. R. MINER, 1935 Experimental studies on the duration of life. XIV. The comparative mortality of certain lower organisms. *Quart. Rev. Biol.*, 10: 60-79.

- SLOBODKIN, L. B., 1962 Growth and regulation of animal populations. New York.
- SPINAGE, C. A., 1972 African ungulate life tables. *Ecol.* 53: 645-652.
- TABER, R. D. and R. F. DASMANN, 1957 The dynamics of three natural populations of the deer, *Odocoileus hemionus columbianus*. *Ecol.*, 38: 233-246.
- 浦本昌紀 1966 『鳥類の生活』紀伊国屋書店 (東京).