古池　博*：生活環における生物体の最適配分について

Hiroshi FURUIKE* : The Optimal Allocation of Organisms Over an Ideal Life Cycle.

ま え が き

種は固有の生活環を持っている。そして，生活環を形づくる各発育段階の生物体数比が平均的には一定していることが広く認められている。たとえば，ある種の一年生植物では，6個の種子から5本の芽生えが生じ，さらにそれから40本の分げつが生じ，それが30本の茎を生じ，それらには合計3,000個の頴花を生じ，さらにそれには3,000個の胚のうと，900,000,000個の花粉が生じ，最後に2,400個の種子が茎上にみのり，その大部分は取り去られて，最初の6個の種子に戻るという様になっているであろう。

ここにのべた例はイネをかなり単純化したものであるが，他の植物についても十分な観察がおこなわれるならば，各発育段階をとおるさいの生物体数の比の平均値を求めることができるにちがいない。

各発育段階における生物体数の比を表すには，前述の例の様に基準となる発育段階における生物数を適当に選べばよい。そこで今後は生物体数の比と呼ばないで単に生物体数ということにする。

ところで，生活環における各発育段階の生物体数はいかなる法則によって決定されるのであろうか。

この小論文は，この配分法則を生活環の一般的な性質から理論的に導くことを試みるものである。

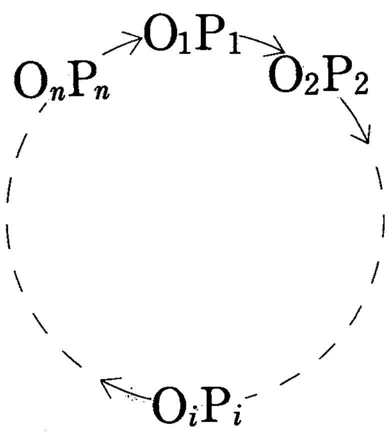

図1　n個の発育段階をもつ単純な（分岐点を持たない）生活環

§1　生活環上の種の量の性質

生活環上にある起点をもうけ，その生活環を適当な標徴にもとづいて十分に細かく分割し，最初のものから順次，正の整数番号を付す。分割された生活環の一片を発育段階と呼ぶことにする。

種全体について十分に長い時間をとって多数の生活環を観察すれば，すでにのべた様に

* 金城高等学校　金沢市本多町2-2-3　Kinjo High School. Honda-machi 2-2-3, Kanazawa City, Japan.

その種に固有の生活環の平均像が得られる。この平均像は，時間の経過とともに変動しないという意味において定常であるという。つまり，生物体の一群が同調しながら，この生活環上を進むさいには，どの場合をとっても次々と経過する各発育段階での生物体数の相互の比は一定であるという意味である。必ずしも，各発育段階における生物体数が常時一定不変であるという意味ではない。

また，説明の便宜のために，特に断らないかぎりは，生活環は分岐しないものと約束しておく。

生活環は n 個の発育段階を持つものとし，i 番目の発育段階にある生物体を P_i で，また P_i の数を O_i で表すこととする。まえがきでのべた例において，種子の段階が $i=1$ であるならば，$O_i=O_1=6$ である。種子は P_1 で表わされるから，6個の種子は O_1P_1 で表わされることになる。

このようにして順次，おきかえていけば，図1でしめされる様な生活環が得られるであろう。一般的な考察をおこなうには，この様な抽象的な生活環で十分であるから，今後，特に断らないかぎり，解析の対象とするのはこのような抽象的な生活環である。

生活環上の種の量の存在

抽象的な生活環上で発育段階 i，j，k をえらぶことにする。図1から明らかな様に，発育段階 i にある O_i 個の生物体 P_i は発育の結果として発育段階 k の O_k 個の生物体 P_k に転化する。まえがきでのべた例でいえば，6個の種子から30本の茎に発育するということである。これを要するに O_iP_i は O_kP_k に転化する。同様に O_jP_j もまた O_kP_k に転化することができる。まえがきの例をとれば5本の芽生えもまた，30本の茎に育つことができるわけである。

この事実から次の結論を導くことができる。すなわち，6個の種子と5本の芽生えは，この生活環を媒介として共に30本の茎に育つことができるという意味において相等しいということである。これと同様に，O_iP_i と O_jP_j は,この生活環を媒介として O_kP_k に転化するという意味において相等しいということができる。

$$O_iP_i=O_jP_j \qquad (1)$$

ところで k は，この生活環上のどの発育段階であっても差支えない。すなわち，すべての発育段階について，どれが k であっても前述の等式（1）がなりたつのであるから，特定の発育段階にある生物体の一定数に共に転化できるという意味においてだけではなく，ひろく，すべての発育段階について所定の数の生物体に転化できるという意味において，O_iP_i は O_jP_j に相等しいということができる。

ところで等式（1）が成立するということは，両辺に共通のある量が存在することを意味する。この量を種の量と呼ぶことにする。

さらに，（1）において i，j は何等特定されていないから，結局（2）が成り立つ。

$$O_iP_i=\text{一定} \qquad (2)$$

共通の単位としてこの生活環上の適当な生物体 P_o をえらべば（2′）が成立する。

$$\mathrm{O}_i \mathrm{P}_i = \mathrm{O}_o \mathrm{P}_o \tag{2'}$$

したがって，P_iをP_oで表示すれば，

$$\mathrm{P}_i = \frac{\mathrm{O}_o}{\mathrm{O}_i} \times \mathrm{P}_o \tag{2''}$$

が成立する。

いまや，発育段階の如何にかかわらず共通の単位P_oで種の量を表示できるから，

$$\mathrm{O}_i \mathrm{P}_i = \mathrm{I}_i \tag{2'''}$$

と表すことができる。

また，（２）より当然（３）が成立する。

$$\mathrm{O}_{i+1} \mathrm{P}_{i+1} - \mathrm{O}_i \mathrm{P}_i = \mathrm{I}_{i+1} - \mathrm{I}_i = 0 \tag{3}$$

発育段階の分岐のないつながりを経路とよぶことにする。経路においては（３）により種の量の増減はない。発育によって，種の量がある生物体から他の生物体へと姿を変えるだけである。これを種の量の流れとよぶことにする。

分岐点における KIRCHHOFF の第１法則の成立

いま，生活環が分岐点aを持つものとし，aに接続する経路を番号$r = 1, 2, \cdots\cdots, r, \cdots\cdots l$で区別する。経路$r$に流れる種の量を$\mathrm{O}_{ar}\ \mathrm{P}_{ar} = \mathrm{I}_{ar}$で表す。$a$に流入する種の量は負値で，流出するそれを正値で表すとすると（３）を拡張したことになり，次の式が得られる。

$$\sum_{r=1}^{l} \mathrm{I}_{ar} = \sum_{r=1}^{l} \mathrm{O}_{ar} \mathrm{P}_{ar} = 0 \tag{4}$$

もし，（４）が成立しなければaに種の量がたまるか，あるいはaで消失したかすることになり定常であるという前提に反する結果となるからである。

（４）は回路網理論における KIRCHHOFF の第１法則と類似しているので，分岐点における KIRCHHOFF の第１法則とよぶ。

発育のしやすさと発育力の存在

分岐点bにおいて流入する種の量を$-\mathrm{I}_{b1} = -\mathrm{O}_{b1}\mathrm{P}_{b1}$，流出する種の量を$\mathrm{I}_{b2} = \mathrm{O}_{b2}\mathrm{P}_{b2}$，$\mathrm{I}_{b3} = \mathrm{O}_{b3}\mathrm{P}_{b3}$とする。

（４）により

$$-\mathrm{I}_{b1} + \mathrm{I}_{b2} + \mathrm{I}_{b3} = 0 \text{ であるから}$$

$$\mathrm{I}_{b1} = \mathrm{I}_{b2} + \mathrm{I}_{b3} \tag{5}$$

が成立する。

経路２にはI_{b2}が，経路３にはI_{b3}が配分されるのは，それぞれの経路の特性によると考えるほかはない。この特性値をそれぞれ，Y_{b2}，Y_{b3}とし次の様に定義*する。

$$\frac{\mathrm{I}_{b2}}{\mathrm{I}_{b3}} = \frac{\mathrm{O}_{b2}\mathrm{P}_{b2}}{\mathrm{O}_{b3}\mathrm{P}_{b3}} = \frac{\mathrm{Y}_{b2}}{\mathrm{Y}_{b3}} \tag{6}$$

Y_{b2}，Y_{b3} をそれぞれ経路2，3の発育のしやすさとよぶ。

いま任意の係数を V_{b2}，V_{b3} とすれば，

$$\left.\begin{aligned} I_{b2} &= V_{b2}Y_{b2} \\ I_{b3} &= V_{b3}Y_{b3} \end{aligned}\right\} \qquad (7)$$

（6）が成立するためには（7′）が成立していなければならない。

$$V_{b2} = V_{b3} \qquad (7')$$

経路2，3は分岐点 c で再び合流するものと仮定する。このとき，（7′）は直流回路の電圧が並列の経路において同じであるのと同様の関係をしめしているのが注目される。そこで V_{b2}，V_{b3} をそれぞれ経路2，3の発育圧とよぶことにする。

次に（7）を書き改めると（7″）が得られる。

$$V_{b2} - \frac{I_{b2}}{Y_{b2}} = 0 \qquad (7'')$$

$-I_{b2}/Y_{b2}$ を経路2の発育圧降下とよぶ。また（9）が成り立つ様な点 b，c 上の量 ψ_b，ψ_c をそれぞれ b 及び c での発育ポテンシヤルとよぶことにする。

$$V_{b2} = \psi_b - \psi_c \qquad (9)$$

一般に生活環上の2点 b，c 間の発育圧を V_{bc} とし，（9′）が成りたつ様な，b，c 上の量を ψ_b，ψ_c としたとき，それらをそれぞれ，点 b 及び c での発育ポテンシヤルという。

$$V_{bc} = \psi_b - \psi_c \qquad (9')$$

単純な生活環において流れる種の量をI，発育のしやすさをYとすると，生活環全体を通じての発育圧降下は $-I/Y$ である。発育圧降下とつり合う発育圧Vは維持されなくてはならないから，この生活環にはVを維持する能力Eがなければならない。この能力Eを維持する発育圧Vで表わし，発育力とよぶ。

すなわち（10）が成立する。

---

* I_i に比例するこのような量 Y_i が存在することは次にのべる様に他の法則から証明することが可能であるが差しあたり定義（6）によってあたえておく。

ところで，発育段階 i に MITSCHERLICH の最少律が成立するものとし，収量を $I_i = O_iP_i$，又は I_i に比例する量とすれば次の様に書くことができる。

$$I_i \propto \sum_{s=1}^{z}(\gamma_s y_s - \delta_s)$$

ただし，s は発育段階 i での発育に係る環境要素の番号，y_s は環境要素 s の強さ，z は環境要素のうち発育段階 i での発育に係わりのあるものをすべてかぞえ上げたときの最後の数，γ_s と δ_s は環境要素 s に係る定数である。

$Y_i = \sum_{s=1}^{z}(\gamma_s y_s - \delta_s)$ とおけば，

$$I_i \propto Y_i$$

が成立し，当然（7）が得られる。

$$\left.\begin{array}{l} V - I/Y = 0 \\ E \ = \ V \end{array}\right\} \qquad (10)$$

閉路における KIRCHHOFF の第2法則の成立

発育段階の系列の最初のものと最後のものが一致する場合，これを閉路とよぶことにする。閉路がm個の発育段階 $i=1,\ 2,\ \cdots,\ i,\ \cdots m;\ m+1=1$ からなるものとし，発育段階 i における発育力を E_i，種の量を I_i，発育のしやすさを Y_i とする。

始点における発育ポテンシヤルを基準にとり，これを ϕ とする。定常状態では，閉路を一巡して始点に戻ったさいの発育ポテンシヤルはやはり ϕ である。もし，一巡したあとの発育ポテンシヤルが違ってくれば，定常状態の前提に反することになるからである。発育圧は，発育ポテンシヤルの差であるから，結局，始点から始って閉路を一巡し，始点に戻るまでの発育圧は 0 となる。よって（11）が成立する。

$$\sum_{i=1}^{m} E_i - \sum_{i=1}^{m} I_i/Y_i = 0 \qquad (11)$$

ただし，記号Σは閉路にそった和であることを特に表す記号とする。当然，ΣはΣとおきかえることができる。

（11）は回路網理論における KIRCHHOFF の第2法則に類似しているので，これを閉路における KIRCHHOFF の第2法則とよぶ。

§ 2　生物学的仕事

単純な生活環において（1）が成立するものとし，$j>i$ の場合を検討する。（1）を書きかえると，

$$O_jP_j - O_iP_i = 0 \qquad (1')$$

ところで生物体は i から j への発育において代謝をおこなっているから，一定量の種の量を生活環上で失っているはずである。

まえがきの例においては6個の種子より5本の芽生えが生じたのであるが，残りの1個の種子は芽生えにはならず生活環から失われたことになる。一般に発育段階 i から j への発育にともなう種の量の損失量を D_{ij} と書く。ところで D_{ij} が存在するにもかかわらず，（1′）が成立するためには，i から j への発育にともなって新たに種の量が生成されなければならない。この生成量を $\varDelta_{ij}$ と書くことにする。以上をまとめると（12）が成立することになる。

$$O_jP_j = O_iP_i - D_{ij} + \varDelta_{ij} \qquad (12)$$

または

$$O_jP_j - O_iP_i = -D_{ij} + \varDelta_{ij} \qquad (12')$$

（1′）が成立するためには，

$$D_{ij} = \varDelta_{ij} \qquad (13)$$

ある生物体が発育にともなって種の量を新たに生成するとき，その生物体は生物学的仕事をおこなったといい，その生物学的仕事の量は生成された種の量で表示することとする。むろん，生物学的仕事は，生活環上のある発育段階にある生物体の集まり，すなわち，ある発育段階にある種の量もこれをなしうる。

いま，生活環の一回転にともなう種の量の生物学的仕事について検討する。この場合，$j=i$ である。(13) により定常状態では，

$$D_{ii} = \Delta_{ii} \tag{14}$$

となる。

仮に発育段階 i の死亡率を μ_i とすれば，

$$D_{i\,i+1} = \mu_i O_i P_i \tag{15}$$

(13),(14),(15) により生活環の1回転にともなう生物学的仕事 Δ_{ii} は，

$$\Delta_{ii} = D_{ii} = \sum_{i=1}^{n} \mu_i O_i P_i \tag{16}$$

である。なお今後 $\Delta_{i\,i+1}$ を Δ_i，$D_{i\,i+1}$ を D_i と書く。

§3　生活環における生物体の最適配分

生活環は進化の過程をとおって形成されたものであるから，それぞれの種は所与の条件のもとで自然選択上，最も有利な様に生物体を配分しているはずである。

自然選択上の有利さをUで示し，各発育段階 i での生物体 P_i の数 O_i を変数とする関数 f で表わす。

$$U = f(O_1,\ P_1;\ O_2,\ P_2;\ \cdots\cdot;\ O_i,\ P_i;\ \cdots\cdot;\ O_n,\ P_n) \tag{17}$$

ここでUが同一の値をとる様にしたままで n 個の変数 O_i を動かしうるという仮定をおく。これは種が生活環上のいずれかにおける，かく乱にたいして適応戦略をそなえており一定の範囲で自然選択上の有利さを維持できるということを意味する。よって問題はUを定数とする配分のなかから，所与の条件をみたすものをもとめるということに帰着する。

いま，生活環が定常で単純であると仮定すれば条件は，(2′)，(11)，(16) の3つになる。なお，(2′) は n 個の式からなっている。それぞれに対応する係数を，λ_i，B，Aとし，仮定に一致する様にそれぞれの添字などを書き改め LAGRANGE の未定係数法を適用する。

(11) は生活環が単純で定常であるという条件から，

$$\sum_{i=1}^{m} E_i - \sum_{i=1}^{m} I_i/Y_i = \sum_{i=1}^{n} E_i - \sum_{i=1}^{n} I_i/Y_i$$

$$= E - \sum_{i=1}^{n} I_i/Y_i = E - \sum_{i=1}^{n} \frac{O_i P_i}{Y_i} = 0 \tag{11′}$$

となるので，(11′) を用いる。なお，E，Δ_{ii} は定数である。

$$\varphi = f + \mathrm{A}\ (\varDelta_{ii} - \sum_{i=1}^{n} \mu_i \mathrm{O}_i \mathrm{P}_i) + \mathrm{B}\,(\mathrm{E} - \sum_{i=1}^{n} \mathrm{O}_i \mathrm{P}_i / \mathrm{Y}_i) + \sum_{i=1}^{n} \lambda_i\,(\mathrm{O}_o \mathrm{P}_o - \mathrm{O}_i \mathrm{P}_i) \tag{18}$$

よって（19）が得られる。

$$\frac{\partial \varphi}{\partial \mathrm{O}_i} = \frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_i} - \mathrm{A}\mu_i \mathrm{P}_i - \mathrm{B}\frac{\mathrm{P}_i}{\mathrm{Y}_i} - \lambda_i \mathrm{P}_i = 0 \tag{19}$$

ゆえに

$$\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_i} = (\mathrm{A}\mu_i + \frac{\mathrm{B}}{\mathrm{Y}_i} + \lambda_i)\,\mathrm{P}_i \tag{19'}$$

$$c_i = \mathrm{A}\mu_i + \mathrm{B}/\mathrm{Y}_i + \lambda_i \tag{20}$$

とおくと，

$$\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_i} = c_i \mathrm{P}_i \tag{19''}$$

$$\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_i} \Big/ c_i \mathrm{P}_i = 1 \tag{19'''}$$

P_i を $\mathrm{I}_i/\mathrm{O}_i$ でおきかえると，

$$\frac{\mathrm{O}_i}{c_i} \times \left(\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_i}\right) = \mathrm{I}_i \tag{21}$$

単純で定常であるという前提から I_i は i の如何にかかわらず一定値をとるから，これをIで表わすと（21′）が得られる。

$$\mathrm{O}_1\left(\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_1}\right)\Big/c_1 = \mathrm{O}_2\left(\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_2}\right)\Big/c_2 = \cdots\cdot = \mathrm{O}_i\left(\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_i}\right)\Big/c_i = \cdots\cdot = \mathrm{O}_n\left(\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_n}\right)\Big/c_n = \mathrm{I} \tag{21'}$$

式(21′)は単純で定常な生活環における各発育段階の生物体数の最適配分をしめす。すなわち，生物体数 O_i は発育段階 i の特性値 c_i に比例し，O_i の変化 $\partial \mathrm{O}_i$ にたいする自然選択上の有利さの変化率 $\left(\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_i}\right)$ に反比例する。

特性値 c_i は（20）の様な構成をもっているから，死亡率 μ_i が大きいほど O_i は多く，発育のしやすさ Y_i が大きいほど O_i は少ないことになり，まえがきの例にてらすまでもなく経験によく一致する。

なお（19″），（21′）より，

$$\frac{\left(\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_i}\right)}{\left(\frac{\partial f}{\partial \mathrm{O}_j}\right)} = \frac{c_i \mathrm{P}_i}{c_j \mathrm{P}_j} = \frac{\frac{c_i}{\mathrm{O}_i}}{\frac{c_j}{\mathrm{O}_j}} \tag{22}$$

また，（13），（15）より

$\Delta_i = \mu_i O_i P_i$であるから，これを変形して（21）のO_iに代入すると，

$$\frac{\Delta_i}{\mu_i P_i c_i}\left(\frac{\partial f}{\partial O_i}\right) = I_i \qquad (23)$$

が成立し，各発育段階での種の量の生成量の配分をしめす。

む　す　び

この論文の§3で用いた方法は，より複雑な生活環，たとえば分岐する生活環上での生物体の最適配分をもとめるためにも用いることができる。また，（21′）などの最適配分法則は生存曲線の型などの検討にも役立つと思われる。これらの課題への取り組みは別の機会に果したいと思う。

なお，§1でのべられた種の量の理論は，日本植物学会第41回大会（1976）で報告[1)]したものの一部である。

文　　献

1）古池　博；生活環から導かれる生物量，すなわち“種の量”について，日本植物学会第41回大会研究発表記録 p. 136 日本植物学会（1976）

Summary

1) The optimal allocation of organisms over the phases of an ideal (simple and stable) life cycle is theoretically investigated.

2) Let *i* be the symbol of phase *i*, *Oi* be the number of organisms at the phase *i*, *ci* be the characteristic of the phase *i*, *f* be the availability of the life cycle for the natural selection, then the optimal allocation is given as the equation (21′).