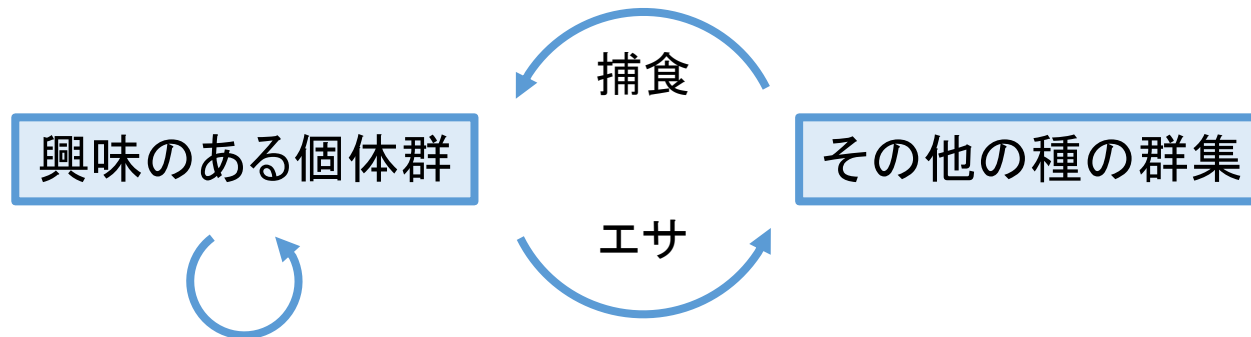


- Consumer-resource dynamics and emergent density dependence
- 2章(サイズスペクトラム)、4章(個体群(系群)モデル)の内容がふんだんに出てくる。
- イメージ



- 稚魚の密度効果
(従来のstock-recruitment関係)
- 成魚の資源競争
- 成魚の共食い

個体群動態を記述するモデルの比較

- Fisheries scienceで用いられる個体群動態モデルは、個体群生態学のものと異なる。
Fisheries: 密度効果は稚魚段階でかかり、成魚の死亡率、成長率は一定。
Population: 密度効果は常にかかる(資源競争)。
- これは、(1) 高い漁獲圧のため実際には密度効果がかからない、(2) 成魚での密度効果の計測が大変(コスパが悪い)、であることが原因であった。
- しかし、資源量の回復に従い成魚の成長にも密度効果が見られる(Fig 10.1、ツノガレイ)こともある。

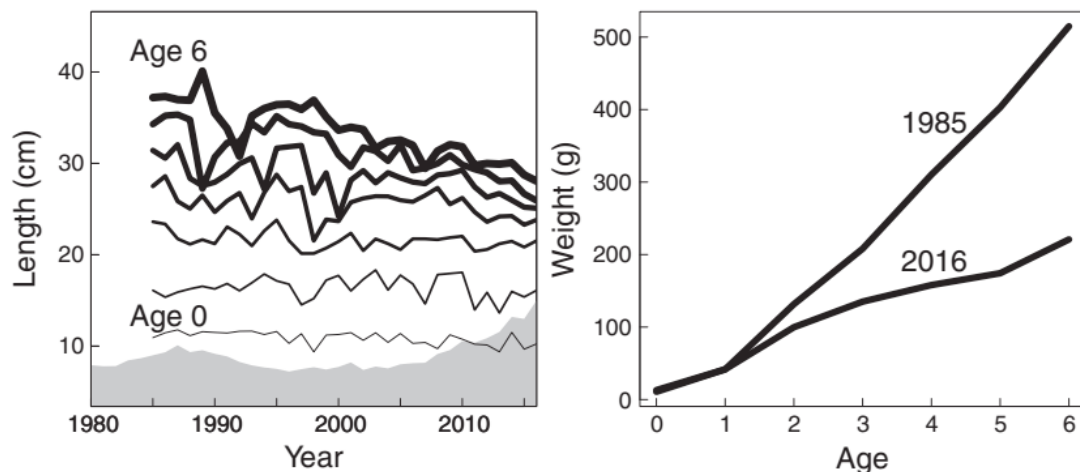


FIGURE 10.1. Size-at-age of North Sea plaice. The gray region shows the stock biomass. As the stock recovered in the recent decade, growth has declined noticeably. Data kindly provided by Tobias van Kooten (ICES, 2018).

この章の目的

- Physiologically structured model (Roos and Persson 2013) という、成長にともなうニッチシフトを取り入れた個体群モデルを参考に、
 1. 3タイプの密度効果(稚魚での密度効果(ハビタット制限)、成魚の資源競争、成魚の共食い)によって個体群の構造がどのように変わるか。
 2. 3タイプの密度効果はそれぞれの程度か。を明らかにする。
- 4章で扱った個体群モデル、たぶん McKendrick-von Foerster 偏微分方程式
$$\frac{\partial N(w)}{\partial t} + \frac{\partial g(w)N(w)}{\partial w} = -\mu(w)N(w) \quad (4.1)$$
を、成長、死亡の関数が静的でなく、群集スペクトラム(体サイズの分布、2章)によって決定されるという形で拡張する。

10.1 A consumer-resource model

- まず、ある個体群(系群)における成長と再生産を、エネルギー収支から考える。

- あるサイズ w の個体にとってのエサの総量

$$E(w) = \int_0^{\infty} \left(N_{res}(w_p) + N(w_p) \right) w_p \phi(w, w_p) dw_p \quad (10.1)$$

選好性

共食い

エサ(他種)

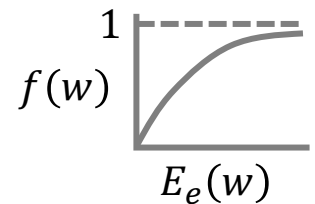
- そのうち、遭遇して食べれる量

$$E_e(w) = \gamma w^q E(w) \quad (10.2)$$

Clearance rate

- これらのエサ量に応じて、以下が決まる。

採餌レベル(feeding level): $f(w) = \frac{E_e(w)}{E_e(w) + hw^n} \quad (10.3)$



消費量: $hw^n f(w)$

最大採餌率
(式2.7)

10.1 A consumer-resource model

- 得られたエネルギー

$$E_a(w) = \varepsilon_a(f(w) - f_c)hw^n \quad (10.6)$$

critical feeding
level: 代謝に最低
限必要な採餌率

同化率

- は成長と再生産に分配される(式4.6と同じ)。

$$g(w) = E_a(w) \left[1 - \psi(w/w_m) \left(\frac{w}{W_\infty} \right)^{1-n} \right] \quad (10.4)$$

$$R_{egg}(w) = \varepsilon_{egg} E_a(w) \left[1 - \psi(w/w_m) \left(\frac{w}{W_\infty} \right)^{1-n} \right] \quad (10.5)$$

成熟関数

卵への転換効率

10.1 A consumer-resource model

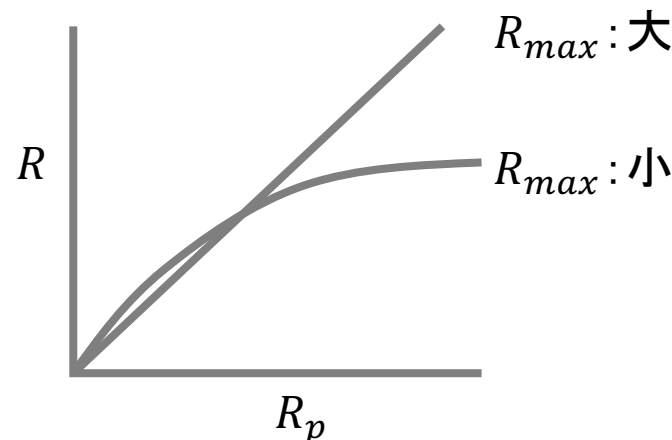
- 個体群全体での再生産量は、

$$R_p = \varepsilon_R \int_{W_0}^{W_\infty} R_{egg}(w) N(w) dw \quad (10.7)$$

- 稚魚段階での密度効果（ハビタット制限など）がかかると、

$$R = R_{max} \frac{R_p}{R_p + R_{max}} \quad (10.8)$$

最大加入数



10.1 A consumer-resource model

- 死亡率は、1. 他種からの捕食、2. 自種同士の共食い、3. 自種同士のエサ他種をめぐる競争、による。
- 捕食による死亡率は、他種からなる群集のスペクトラムが定常状態にあると仮定すると、

$$\mu_b(w) = \mu_0 w^{n-1} = a \varepsilon_a (f_0 - f_c) h w^{n-1} \quad (10.9)$$

Physiological
mortality
(式4.41)

と書ける(Box 2.2で導出)。

- 共食いによる死亡率は、(食われる量)/(環境中のエサの合計)より(? Box 10.1)、

$$\mu_p(w_p) = \int_0^\infty \frac{\phi(w_p, w) f(w) h w^n N(w)}{E(w)} dw \quad (10.16)$$

同種別個体w
に食われる量

同種別個体wに
とつての群集内
(自種他種)エサ
合計量

10.1 A consumer-resource model

- 同種との競争による死亡は、まわりのエサ量が減って、採餌レベル ($f(w)$) が採餌率の最低ライン (f_c , critical feeding level) を下回る ($E_a(w) < 0$) と起こる。

$$\mu_s(w) = \begin{cases} 0 & (E_a(w) > 0) \\ -\frac{E_a(w)}{\xi w} (10.10) & (E_a(w) < 0) \end{cases}$$

- 自然界では、エサ不足は死亡ではなく成長率へも影響するだろう (stunned growth)。
しかし、海中ではそのような状況はレアだとして、ここでは考慮していない。

10.1 A consumer-resource model

- エサの動態は以下のモデル(ケモスタットモデル)で表す。

$$\frac{dN_{res}(w)}{dt} = r_0 w^{n-1} (\kappa_{res}(w) - N_{res}(w)) - \mu_p(w) N_{res}(w) \quad (10.11)$$

エサの環境収容力

エサの増加率

- エサの環境収容力(定常状態でのエサ量、 $\kappa_{res}(w)$)は、群集サイズスペクトラムから理論的に求まる(式2.20)。

$$\kappa_{res}(w) = \kappa_{res0} w^{-2-q+n} \quad (10.12)$$

定数(式2.20)

- エサが環境収容力にある時に採餌レベルが妥当な値(f_0)になるように調整すると、 γ (clearance rate)の値が次のようになる(らしい...)。

$$\gamma = \frac{f_0 h \beta^{n-q}}{(1 - f_0) \sqrt{2\pi} \kappa_{res0} \sigma} \quad (10.13)$$

10.2 Emergent density dependence

- ここまでの設定 (Appendix Bにまとめてある) で、興味のある個体群 $N(w)$ と、その他の種の群集 $N_{res}(w)$ の動態を再現できる。
- Chapter 7と同じような数値計算を行った (パラメータの値はchapter 4と同じ)。
- Chapter 4の静的なdemographic modelと比べること、稚魚での密度効果 (stock-recruitment関係) と、成魚での密度効果 (競争や共食い) の効果を比較できる。

10.2 Emergent density dependence

- 本モデル(実線)を、これまでのモデル(破線)と比べる。
- Fig. 10.3 b
大きい個体のFeeding($f(w)$)が低い。
→ エサをめぐる競争の効果。
その結果、サイズも小さくなった(Fig. 10.3 d)。
- Fig. 10.3 b
Loss(最大採餌率に対する死亡率: $\frac{\mu_b(w) + \mu_p(w)}{h w^{n-1}}$)は、小さい個体で高かった。
→ 共食いの効果。

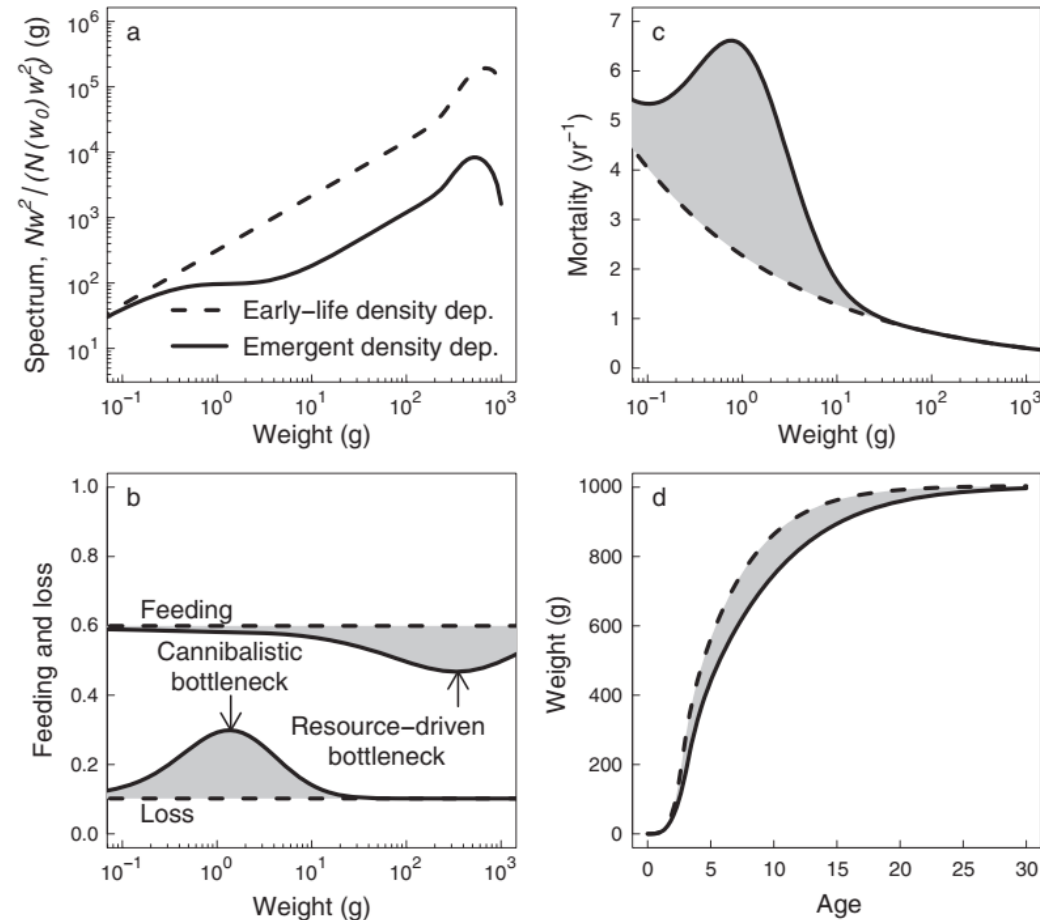


FIGURE 10.3. Comparison of results between the consumer-resource model (solid lines) and the model with fixed growth (dashed lines). (a) Biomass spectra; (b) mortality, with the gray area indicating cannibalism; (c) feeding level and loss, with the gray areas indicating lower feeding due to competition and increased loss due to cannibalism; and (d) weight at age.

10.2 Emergent density dependence

- R_{max} の値を変えることで、密度効果がいつ働くかを調整できる。
: R_{max} が低いと、稚魚での密度効果、
 R_{max} が高いと、制御での密度効果。

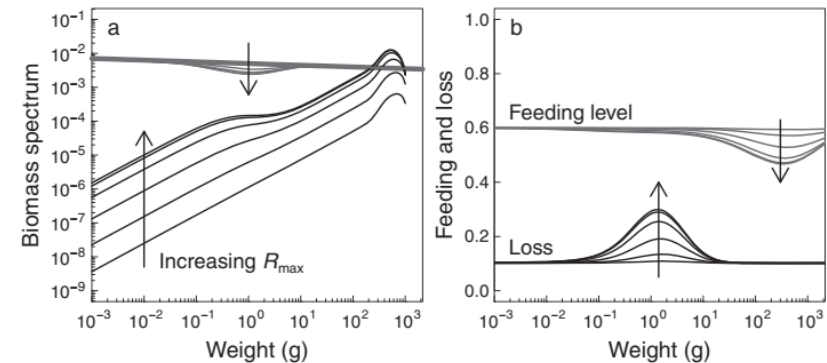


FIGURE 10.4. Size spectra, feeding, and losses for different degrees of early versus late density dependence. The arrows indicate increasing values of R_{max} , corresponding to increasing importance of emergent density dependence relative to imposed early density dependence. R_{max} ranges from 0.1 ... $1000 \times \tilde{R}_{max}$.

- R_{max} を大きくしていく(成魚での密度効果)と、サイズスペクトラムが大きくなる (Fig. 10.4a)。
- サイズスペクトラムがエサのスペクトラムと交わる場所 (Fig. 10.4a の右上あたり) の $R_{max} = \tilde{R}_{max}$ を境に、密度効果が稚魚と成魚で入れ替わると考えたら良い。
- 実際の個体群に当てはめるには、密度効果がどう働いているかの知識に当てはまるように、 R_{max} を調整する。(本末転倒ではないか...?)
例: ツノガレイは 稚魚でも成魚でも密度効果がかかる。

10.3 When in life does density dependence occur?

- 理論上、密度効果 (density dependence) は、生活史の後期 (成魚) で起こると予測される:
- ある体サイズ (コホート) の個体は、同じ体サイズの個体 (自種・他種含む) とエサを巡って競争する。
種内vs種間競争の強さは、 $B_{cohort}(w)/B_{prey}$ で表せる。

群集内の (自種・他種含む) 体サイズ w のバイオマス

- Sheldon のスペクトラムより、 B_{prey} は w に依存しない。
つまり、種間競争はサイズにかかわらず一定。
- $B_{cohort}(w) \propto w^{1-a}$ なので (式4.32、だいたいの場合 $a < 1$ らしい)、
種内競争はサイズが大きい個体ほど強い。

10.3 When in life does density dependence occur?

- この理論予測は、実際に見ている感じ(成魚段階での密度効果はそこまでなさそう・ずっと仮定されてきたstock-recruitment関係)と相反する。
- これは、海中での空間構造を考えると説明できる。
- サイズが小さい個体はハビタット全体の一部しか占めない(Fig.10.5)と仮定する($\xi(w) \propto w^s$)と、種内vs種間競争は、
$$B_{\text{cohort}}(w)/B_{\text{prey}} \xi(w) \propto w^{1-a-s}$$
となる。
- $s > 1 - a$ なら、種内競争は体サイズが小さいほど強くなるという、stock-recruitment関係と矛盾しない結果になる。

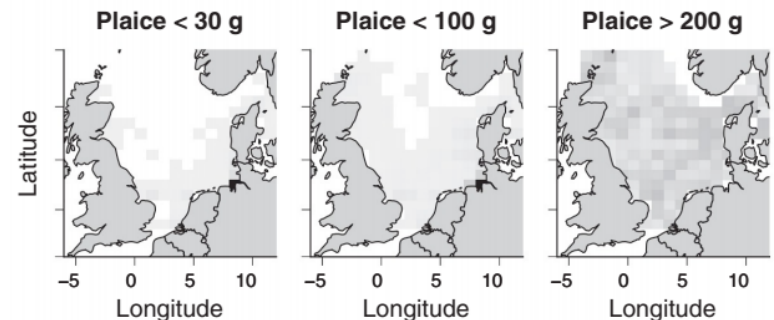


FIGURE 10.5. The spatial spreading of cohorts of North Sea plaice as they grow in size. Data from Andersen et al. (2017).

10.4 Fishing on a stock with emergent density dependence

- 密度効果が成魚段階でおこる(競争や共食い)場合、漁業管理における「捕獲サイズの規制」(ある程度大きい個体しか獲らない)という前提が崩れる場合がある。
- 漁獲を入れたモデルでの数値計算?(5章と同じ)の結果、特に資源競争が強いとき(下の中央)、漁獲量は幼魚も漁獲した方が高くなる。

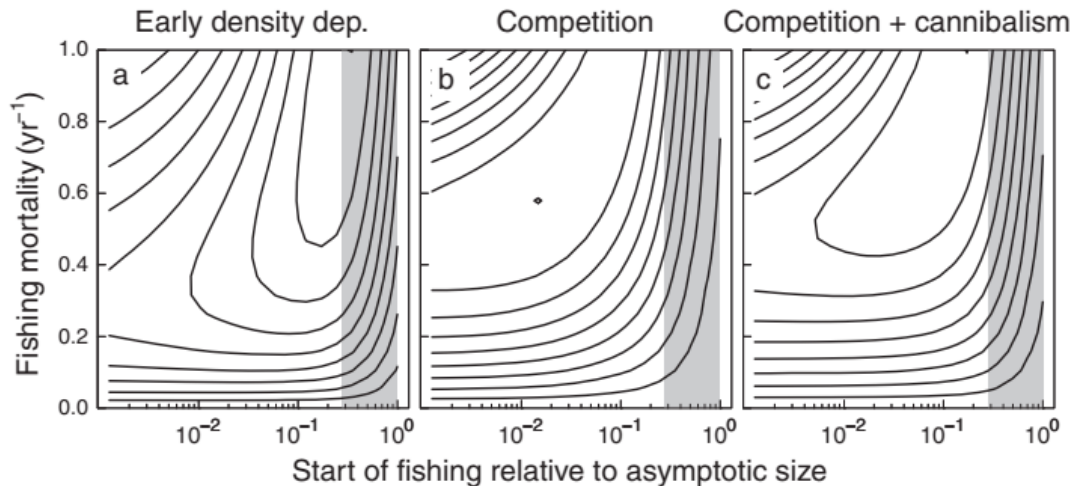


FIGURE 10.6. Yield from fishing as a function of the selectivity and the fishing mortality for three types of density dependence: (a) only stock-recruitment relation (compare with fig. 5.2); (b) resource competition; (c) resource competition and cannibalism. Asymptotic size $W_{\infty} = 1$ kg; the gray area indicates mature fish.

横軸と縦軸、あまり読み取れませんでした。
p.179の下から二段落目。

10.4 Fishing on a stock with emergent density dependence

- R_{max} が高くなる(密度効果が後期にかかる)ほど、漁獲量を最大化するには小さい個体への選択率が高い方が良くなる(Fig.10.7a)。
- また、成熟サイズが大きい種ほど、その傾向が強い(Fig.10.7b)。

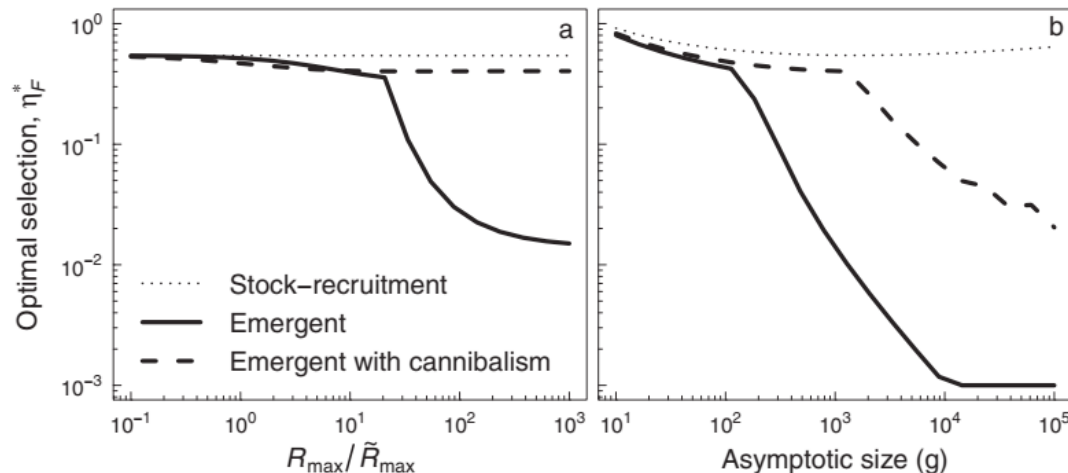


FIGURE 10.7. The fisheries selectivity that maximizes yield for situations with and without cannibalism (dashed and solid lines) compared to the optimal selectivity with a classic demographic model (dotted lines; see the middle column in fig. 5.4). (a) Optimal selectivity as a function of R_{max} ; to the left density dependence is determined only by the stock-recruitment relation, and to the right density dependence is determined only by resource competition and cannibalism. Asymptotic size $W_\infty = 1$ kg. (b) Optimal selectivity as a function of asymptotic size.

- 以上から、特に成熟サイズが大きい魚種では、小さい個体を獲ることで漁獲量が最大化することがある。

10.5 Summary

- この章における問い
 1. どのタイプの密度効果がかかるかで個体群構造が変わるか？
 - たとえば、共食いが起こると、小さい個体が減る。
 - 資源競争が強いと、「捕獲サイズの規制」が崩れる。
 2. 3タイプの密度効果のバランスは？
 - 答えるのは難しい。
 - 稚魚が広いハビタットを占める種や、成熟サイズの大きい種では、成魚での密度効果(競争や共食い)がかかりやすい。
- このモデルをさらに応用可能なものにするには、実際のエサ種(他種からなる群集)のサイズスペクトラムを調べるのが有益だ。