

Part III Traits

Chapter 8 Teleosts versus Elasmobranchs

担当: 井元 順一

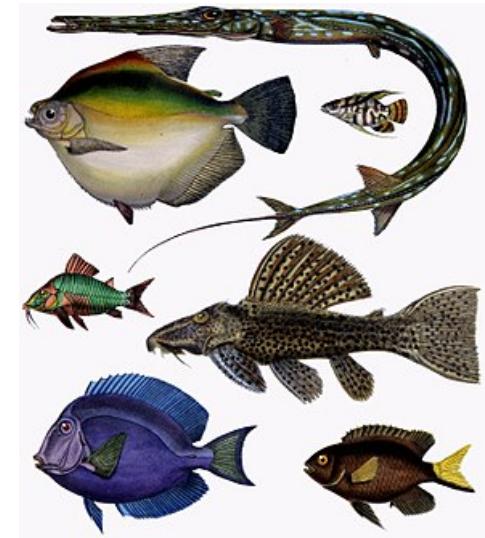
漁業情報解析部 資源解析グループ

概要 (Teleosts versus Elasmobranchs)

真骨類 teleosts と 板鰓類 elasmobranchs

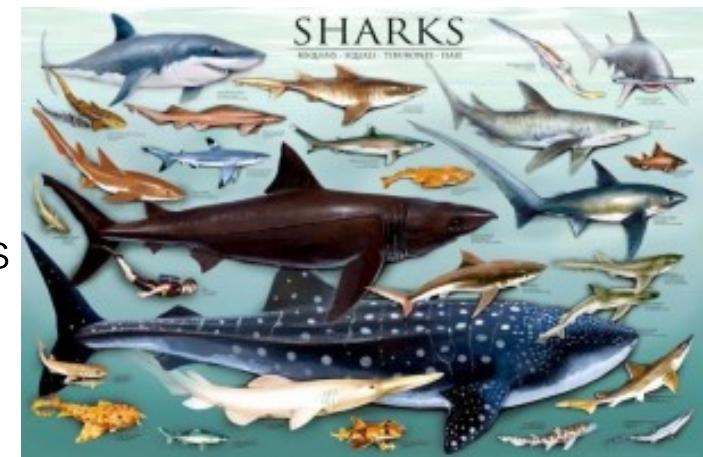
- 真骨下綱 Teleostei (26,000種) (Nelson, 2006)

- アロワナ上目 Osteoglossomorpha
- カライワシ上目 Elopomorpha
- 骨鰓亜区 Ostarioclupeomorpha
- 正真骨亜区 Euteleostei



<https://en.wikipedia.org/wiki/Teleost>

- 板鰓亜綱 Elasmobranchii (900種)
 - 全頭亜綱 (ギンザメ)以外の軟骨魚綱 Chondrichthyes
 - サメ, アカエイ, ガンギエイ, ノコギリエイなど



<https://otlibrary.com/elasmobranchs-sharks-rays-skates/>

この章について

- 本書のこれまでのデータ解析の対象 => 主に真骨類
- しかし、もっと他にも魚はいる
 - ヌタウナギ, ヤツメウナギ, 軟骨魚類, 肉鰨類 (肺魚, シーラカンス), 全骨類 (ガ-, アミア), 分岐鰨亜綱 (ポリプテルス), 軟質下綱 (チョウザメ)
- 真骨類 バイオマスが非常に大きい
- 次に多いのが軟骨魚類で、その中でも板鰨亜綱が多い
- この章では真骨類と板鰨類の相違点と共通点を調べる

この章について

- バイオマスとサイズ範囲
 - 真骨類 9×10^8 t 1g ~ 1t
 - 板鰓類 8×10^6 t 100g ~ 10t
- 生態的に真骨類と板鰓類の役割は少し異なる
 - サメは頂点捕食者 (でも最も大きいジンベイザメはヒゲクジラのようなプランクトン捕食者)
- 真骨類は漁獲圧に対して非常に耐性が強いけど、板鰓類は弱い
 - 北海, アイルランド海, 北西大西洋 アカエイ, ガンギエイが漁獲によって絶滅寸前に
- この章では真骨類と板鰓類の相違点を population dynamics から見る

8.1 How do teleosts and elasmobranchs differ?

- 真骨類と板鰓類はサイズと形の多様性が非常に大きい
 - 魚雷型(サメ, サバ亜目の魚) ~ 扁形(ヒラメ, エイ)
 - 真骨類 1g (チョウチンアンコウ) ~ 1t (マンボウ) 7.6m (リュウグウノツカイ)
 - 板鰓類 100g (ドワーフランタンシャーク) ~ 10t (ジンベイザメ)
 - 小さい板鰓類は少ない 小型浮魚のサメ "forage sharks" はない
- 生理的に真骨類と板鰓類は異なる点が多い
 - 真骨類: 硬骨の骨格 鰓孔1 多くの種で浮袋あり
 - 板鰓類: 軟骨の骨格 鰓孔5~7 浮袋なし

8.1 How do teleosts and elasmobranchs differ? 4つのlife-history parameterに大きな違いはない

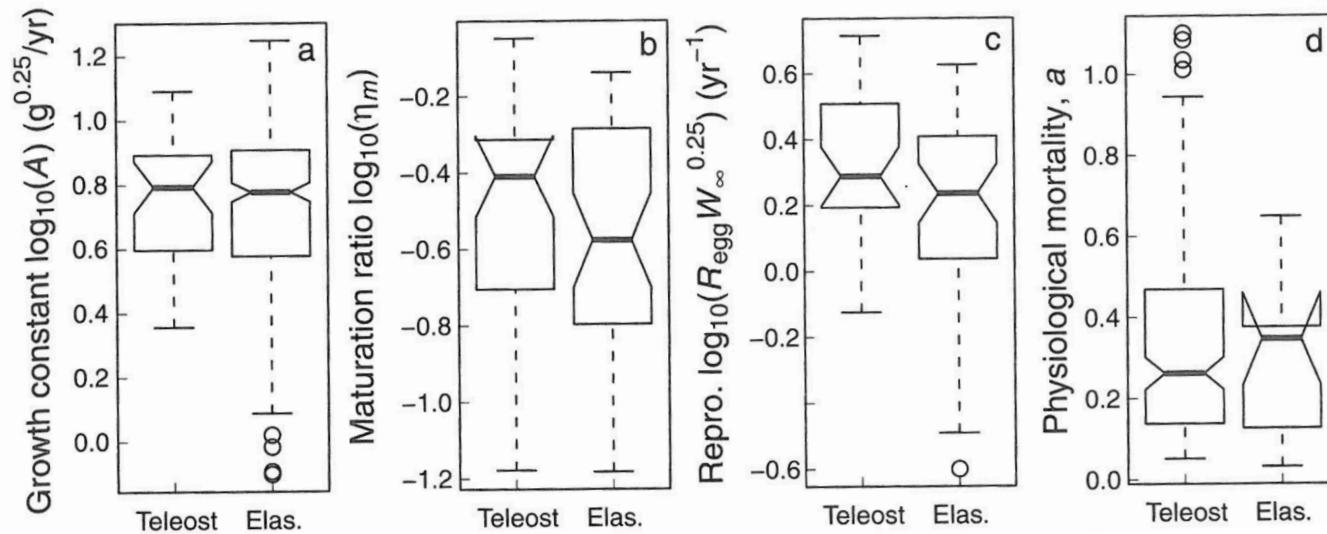


Figure 8.1 Comparison between life-history parameters of teleosts and elasmobranchs.

- 成長率 growth rate A
- 成熟サイズと極限サイズの比 η_m (maturation size/ asymptotic size)
- 再生産量 specific reproductive output $\varepsilon_{\text{egg}} k$
 - 再生産量は極限体重 $W_\infty^{-0.25}$ によってスケーリングできる
- 生理学的死亡率 physiological mortality a

8.1 How do teleosts and elasmobranchs differ?

真骨類と板鰓類の仔魚サイズ戦略

- 真骨類の卵: どの種も1mgくらい
 - 成魚の大きさとは関係ない
- 板鰓類の卵/仔魚: 極限サイズに比例
 - 極限サイズの1/370 成熟サイズの1/100
 - 卵ではなく子供を産む種が真骨類より多い
 - 小さいサメ => 卵 大きいサメ => 子供
 - 大きい卵は酸素が行き渡りにくい (Munk and Riley, 1952)

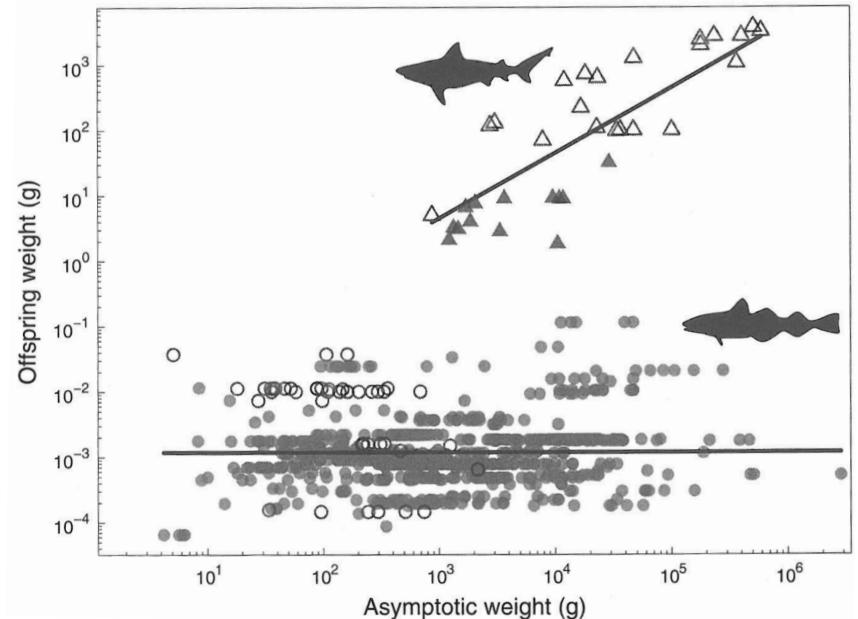


Figure 8.2 Offspring size for teleosts and elasmobranchs.

- 真骨類 卵生
- 真骨類 卵胎生
- ▲ 板鰓類 卵生
- △ 板鰓類 卵胎生

8.1 How do teleosts and elasmobranchs differ?

加入効率 recruitment efficiency ε_R

- 加入効率 recruitment efficiency ε_R
 - 加入効率は孵化成功率と仔魚の初期生存率で決まる
 - $\varepsilon_R < 1$ (加入効率の最大値は1)
- 板鰓類の加入効率は真骨類より高い
- 真骨類 体外受精 => 卵や仔魚は潮流や水温の影響を強く受ける
- 板鰓類 比較的少ない卵を場所を選んで産む/卵胎生
=> 板鰓類の加入効率 $\varepsilon_R = 0.3$ (後に出てくるfig.8.4bから推定)

8.1 How do teleosts and elasmobranchs differ?

仔魚サイズ戦略の違いが重要

- 真骨類と板鰓類の間で、成長率、成熟率、再生産量、死亡率に決定的な違いはない
- 違いは仔魚サイズ戦略
 - 真骨類 小卵多産
 - 板鰓類 成熟サイズの1/100
- 極限サイズの違い
 - 板鰓類 100g以下の種はいない
- 板鰓類は加入効率 ε_R が高い

8.2 How sensitive are elasmobranchs to fishing?

- 板鰓類 漁業の影響を受けやすいと言われている (Holden, 1973)

- 真骨類と同じlife history parameterを当てはめる
 - 親子のサイズ比 $w_0 = 0.0044W_\infty$ 、加入効率 $\varepsilon_R = 0.3$
 - それ以外はtable A.2のパラメータ

TABLE A.2. Parameters Used in the Size Spectrum Model of Elasmobranchs[†]

Parameter	Value
A	Growth coefficient $5.35 \text{ g}^{0.25} \text{ yr}^{-1}$
a	Physiological mortality 0.42
η_m	Maturation relative to W_∞ 0.28
ε_{egg}	Reproductive efficiency 0.22
ε_R	Recruitment efficiency 0.03
F	Fishing mortality level Variable
n	Metabolic exponent 0.75
W_∞	Asymptotic weight Variable
w_0	Egg weight 0.001 g
w_R	Size at recruitment 0.001 g

[†] Adjusted to obtain reference points in the right range.

- 集団成長率は $r_{\max} \approx A(1 - n)W_\infty^{n-1}[(1 - a)\ln(W_\infty/w_0) + \ln(\varepsilon_{\text{egg}}\varepsilon_R)]$ (eq. 8.1)
- 板鰓類では極限サイズと仔魚サイズの比 W_∞/w_0 が一定 (Fig.8.2)
 - => eq.8.1の $[(1 - a)\ln(W_\infty/w_0) + \ln(\varepsilon_{\text{egg}}\varepsilon_R)]$ は W_∞ によって変化しない
 - => 集団成長率は代謝のスケーリングのルール (box 4.1: $r_{\max} \propto W_\infty^{n-1}$, fig. 8.3a) によってスケーリングされる

8.2 How sensitive are elasmobranchs to fishing?

极限サイズと集団成長率と漁獲死亡率

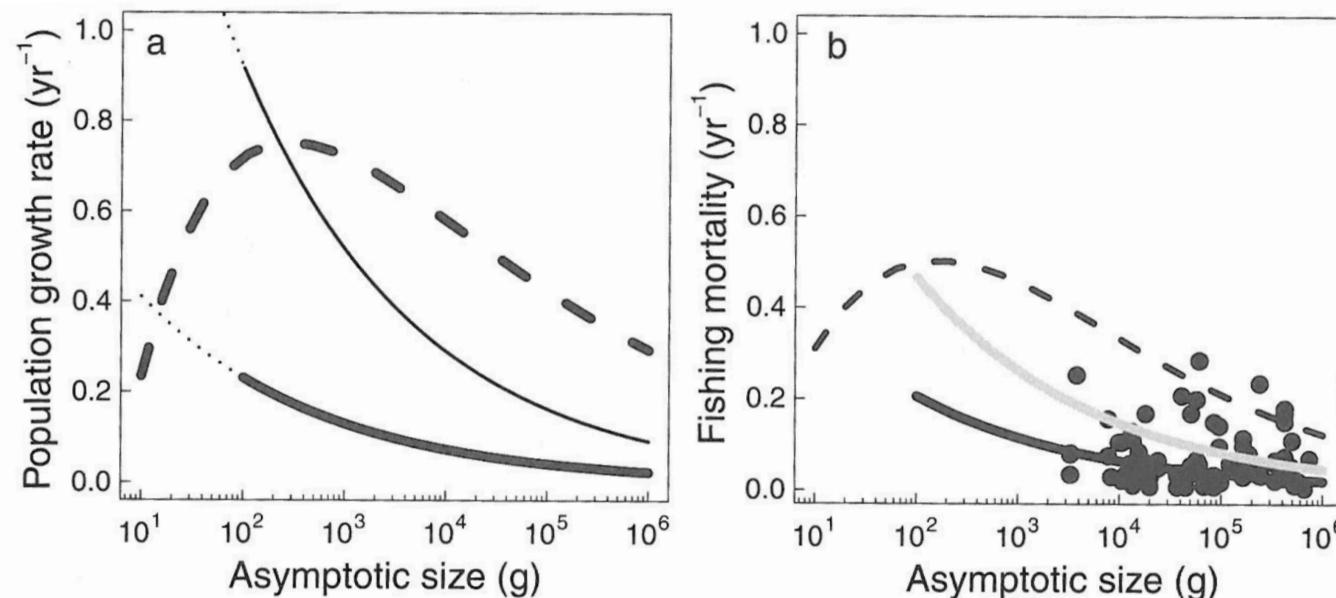


Figure 8.3 Population growth rate and fisheries reference poings for elasmobranchs and teleosts.

a 極限サイズと集団成長率

点線 真骨類 $\varepsilon_R = 0.03$
 太い実線 板鰓類 $\varepsilon_R = 0.3$
 細い実線 板鰓類 $\varepsilon_R = 1.0$

b 極限サイズと漁獲死亡率

点線 真骨類 $\varepsilon_R = 0.03$
 黒い実線 板鰓類 F_{msy} $\varepsilon_R = 0.3$
 灰色の実線 板鰓類 F_{crash} $\varepsilon_R = 0.3$
 点 reference points for ICES stocks (fig. 5.8)

8.2 How sensitive are elasmobranchs to fishing?

Teleostsの方が集団成長率が高い

- 板鰓類は真骨類よりも集団成長率population growth rateが小さい
- 真骨類と同じ加入効率 ($\varepsilon_R = 0.03$)を板鰓類に適用
 - 負の集団成長率population growth rate
=> 板鰓類の加入効率 ε_R は真骨類より高いことを示唆
- 加入効率の上限 ($\varepsilon_R = 1$)を板鰓類に適用
 - それでも真骨類の方が集団成長率が高い
- 極限サイズが小さいサメは真骨類以上に集団成長率が高い
- なぜ小さい板鰓類がないのか?

8.2 How sensitive are elasmobranchs to fishing?

板鰓類は漁獲圧に弱い

- Chapter5のモデル(トロール網で真骨類を漁獲)で板鰓類が漁獲されたとするとして、 F_{msy} と F_{crash} を推定

Fig. 8.3b 極限サイズと漁獲死亡率

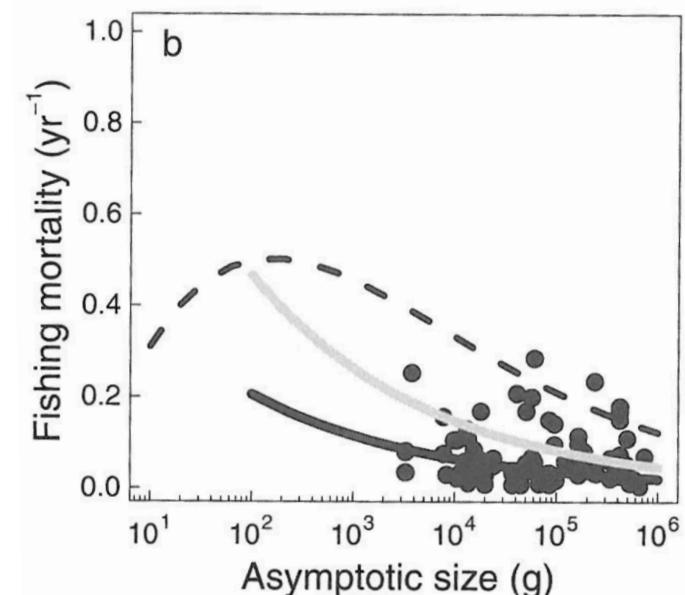
点線 真骨類 $\varepsilon_R = 0.03$

黒い実線 板鰓類 $F_{\text{msy}} \varepsilon_R = 0.3$

灰色の実線 板鰓類 $F_{\text{crash}} \varepsilon_R = 0.3$

点 reference points for ICES stocks (fig. 5.8)

- 板鰓類の方が漁獲圧に弱い



- このpopulation growth rateとfishing mortalityは15°Cを仮定
 - 多くの板鰓類は暖かい海に生息 => 実際はもっと漁獲圧に強い?

8.2 How sensitive are elasmobranchs to fishing?

Cohort biomass

- 板鰓類は真骨類より明らかに回復力が劣っている
- なぜ仔魚サイズの違いによって回復力が変わるのでか？
- 集団のcohort biomassがどのように増加するか調べる
- 仔魚サイズ w に対するcohort biomassは、生存率 × 個体の体重 w
 - $B_{\text{cohort}} = P_{w_0 \rightarrow w} w$
- 生存率はeq4.31から計算できる

8.2 How sensitive are elasmobranchs to fishing?

Cohort biomass

- $P_{w_0 \rightarrow w} = \exp \left[- \int_{w_0}^w \frac{\mu(\omega)}{g(\omega)} d\omega \right] = \left(\frac{w}{w_0} \right)^{-a}$ eq. 8.2
 - 仔魚成長率 Aw^n と仔魚死亡率 aAw^{n-1} を使う ($\mu_p(w) = aAw^{n-1}$ eq. 4.7)
 - サイズ w を掛けると、仔魚サイズ w に対する cohort biomass を得られる
 - $(w/w_0)^{1-a} \approx (w/w_0)^{1-0.42}$
- サメは極限サイズと関係なく、factor $(100)^{0.58} \approx 14$ で cohort biomass が増加
- 極限サイズ 100kg の真骨類は、factor $(100 \text{ kg}/1 \text{ mg})^{0.58} \approx 20,000$ で増加
- 加入効率が 10 倍高くても板鰓類の增加は真骨類の biomass 増加には敵わない

8.3 Why do teleosts make small eggs?

- 8章のここまでから、真骨類の小さい卵戦略は板鰓類の大きい仔魚戦略よりも優れていることが示された
- なぜ小さい卵を作ることが進化的に優れた戦略なのか？
- 小さいサイズ => 高い死亡率
- 成魚になるまで生き残る確率はeq. 8.2から計算できる
 - 成魚のサイズ: 10kg 卵のサイズ: 1mg
=> 大人になるまで生き残る確率 $(10^4/10^{-3})^{0.58} \approx 0.0008$

8.3 Why do teleosts make small eggs?

生涯再生産量 lifetime reproductive output R_0

- 成魚の再生産量 adult reproductive output
=> 成魚の生産量adult production $\varepsilon_{\text{egg}} A W_\infty^n / w_0$ に adult lifetime $1/\mu(W_\infty)$ をかける
- 卵の生産効率 ε_{egg} は真骨類では0.22 <= fig. 3.5
- fig. 8.1c => 板鰓類との間に有意な差はない
- 生存率survivalと成魚の再生産量adult reproductive outputを掛けることによって生涯再生産量lifetime reproductive output R_0 を得られる
- $$R_0 = P_{w_0 \rightarrow W_\infty} \varepsilon_R \varepsilon_{\text{egg}} \frac{A W_\infty^n}{w_0} \frac{1}{a A W_\infty^{n-1}} \quad \text{eq. 8.3}$$
- $$= \frac{\varepsilon_R \varepsilon_{\text{egg}}}{a} \left(\frac{W_\infty}{w_0} \right)^{1-a} \quad \text{eq. 8.4}$$
- 繁殖成功率reproductive successは加入効率 ε_R によってさらに低くなる (eq. 4.35)

8.3 Why do teleosts make small eggs?

生涯再生産量 lifetime reproductive output R_0

- R_0 は適応度の代用として用いることができる
- 生涯生殖生産 life reproductive output R_0 の式には3つの意味がある
 1. 適応度 R_0 は極限サイズによってスケーリングされる $\propto W_\infty^{1-a}$
 - $a < 1$ なら、 W_∞ が大きくなるほど R_0 も大きくなる
 - ★ 2. 適応度 R_0 は仔魚サイズによってスケーリングされる $\propto w_0^{a-1}$
 - $a < 1$ なら、仔魚が小さいほど R_0 が大きくなる
 3. 極限サイズに対して卵が大きくなりすぎると集団が存続できない ($R_0 < 1$)
 - $(a/(\varepsilon_R \varepsilon_{\text{egg}}))^{1/(a-1)} W_\infty \approx 0.0007 W_\infty$ よりも w_0 が大きいとき

8.3 Why do teleosts make small eggs?

小さい卵 => 適応度 R_0 増加

- 真骨類の仔魚サイズ戦略の成功の原因
 - => 2. 適応度 R_0 は仔魚サイズによってスケーリングされる $\propto w_\infty^{a-1}$
- 成魚のサイズに関係なく卵のサイズをできるだけ小さくする
 - => 仔魚の最小サイズ: 1mg

8.3 Why do teleosts make small eggs?

仔魚の最小サイズ

- 仔魚の最小サイズは?
 - 最小の卵サイズについての一般的な生理的限界はない
 - カイアシ類は非常に小さい卵を産む (Neuheimer et al., 2015)
- 1) 仔魚は視覚を用いた捕食者 カメラ眼の最小サイズは1mm (Martens et al., 2015)
 - カイアシ類のような小さな生物は獲物を探すために視覚ではなく触覚を用いている
 - 最小の視覚による捕食者のサイズは1cm <= 孵化した仔魚のサイズ
 - 2) 仔魚は吸い込み採餌を行なっている
 - 流体力学から1cm以下だと吸い込み採餌の効率が悪くなる (China and Holzman, 2014)
- => 最適な卵や仔魚サイズは1cm

8.4 Why do elasmobranchs make large offspring?

- 小さい仔魚戦略のアドバンテージは板鰓類にも適用されるはず
- しかし、板鰓類は小さい仔魚戦略を採用していない (fig. 8.3)
- 密度依存的効果や異なる仔魚サイズ戦略との競争の効果(頻度依存)を無視
 - 密度が高くなると生存率が低下
 - 周りのみんなと同じ戦略を採用すると不利になる

=> 密度依存的効果をモデルに組み込む

8.4 Why do elasmobranchs make large offspring?

密度依存をモデルに組み込む

- 密度依存を死亡率に組み込む (Charnov et al., 2013)
- 死亡率: $\mu = aAw^{n-1} \left(\frac{w}{W_\infty}\right)^{-d}$ eq. 8.5
 - 式の左側 aAw^{n-1} は生理学的死亡率
 - 式の右側 パラメータ d による急激な死亡率のスケーリング
 - $d > 0$ なら死亡率は代謝よりもサイズによって減少
- 生存率: $P_{w_0 \rightarrow W_\infty} = \exp \left[\frac{a}{d} \left(1 - \left(\frac{w_0}{W_\infty} \right)^{-d} \right) \right]$ eq. 8.6
- 密度依存は w/W_∞ 比に依存する死亡率 => 小さいサイズで強く働く

先住者と侵入者の競争から安定戦略を探る

- ESS: *evolutionary stable strategy*
 - ESSは仔魚:成魚のサイズ比($z = w_0/W_\infty$)にだけ影響を受ける
 - 生存率や再生産量は w_0 と W_∞ の比で表される
- $z = w_0/W_\infty$
- Z_{ESS} : ESSになる z
- “先住者resident”の仔魚サイズ: w_0
- “侵入者invader”の仔魚サイズ: \tilde{w}_0
- \Rightarrow 小さい仔魚戦略 < 大きい仔魚戦略
 - (仔魚:成魚 1:100,000)
- 加入効率 ε_R を考慮に入れる

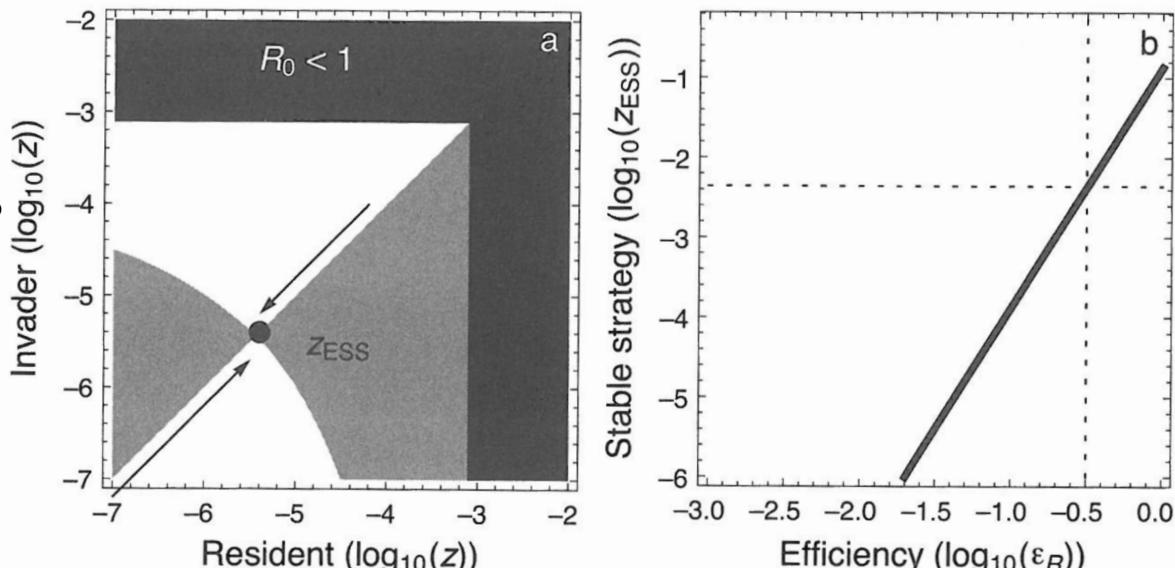


Figure 8.4 Offspring size strategies with explicit density dependences.

$z = w_0/W_\infty$	横軸 加入効率 $\log_{10}(\varepsilon_R)$
横軸 先住者の戦略	縦軸 安定戦略の w_0/W_∞ $\log_{10}(Z_{\text{ESS}})$
縦軸 侵入者の戦略	横の点線 板鰓類の実測値 (fig. 8.2)
● Z_{ESS}	縦の点線 加入効率 $\varepsilon_R \approx 0.3$
灰色 侵入者が勝つ	
黒色 集団を維持できない ($R_0 < 1$)	

8.4 Why do elasmobranchs make large offspring?

板鰓類の比例戦略と加入効率

- 密度依存をシンプルな理論に加えると、比例戦略が進化的に有効か示すことができる
- さらに真骨類と板鰓類の加入効率について調べる
- 真骨類 $\varepsilon_R \approx 0.03$ 板鰓類 $\varepsilon_R = 0.3$ 真骨類は板鰓類の1/10
- 板鰓類の比例戦略を説明する理論は、真骨類の小さい仔魚戦略を説明するシンプルな理論と矛盾する?
 - 密度依存によって初期死亡率が上がったり成長率が下がるときに、比例戦略が出現する
 - 真骨類の成長の初期にも密度依存が起きると考えられるが(section 4.3)、なぜ比例戦略を採らないのか?
- 密度依存の影響を受けない初期仔魚期が十分な期間あれば、小さい卵戦略は勝つことができる

8.4 Why do elasmobranchs make large offspring?

2つの理論の統合

- 2つの理論を組み合わせると、2つのグループが異なる仔魚サイズ戦略を探るようになったか説明することができる
- 植物の種子サイズ戦略についての論文 (Falster et al. 2008) => 統合のためのアイディア
- 植物の密度依存は3つのフェーズで起きる
 - (1) 実生間の競争のない初期フェーズ
 - (2) 小さな実生がある高さに達したとき、影ができる光の競争が始まる
 - (3) 成長が止まって、密度依存的競争がなくなる
- 最初の密度依存のないフェーズが重要で、このフェーズがないと大きい種子がESSになる

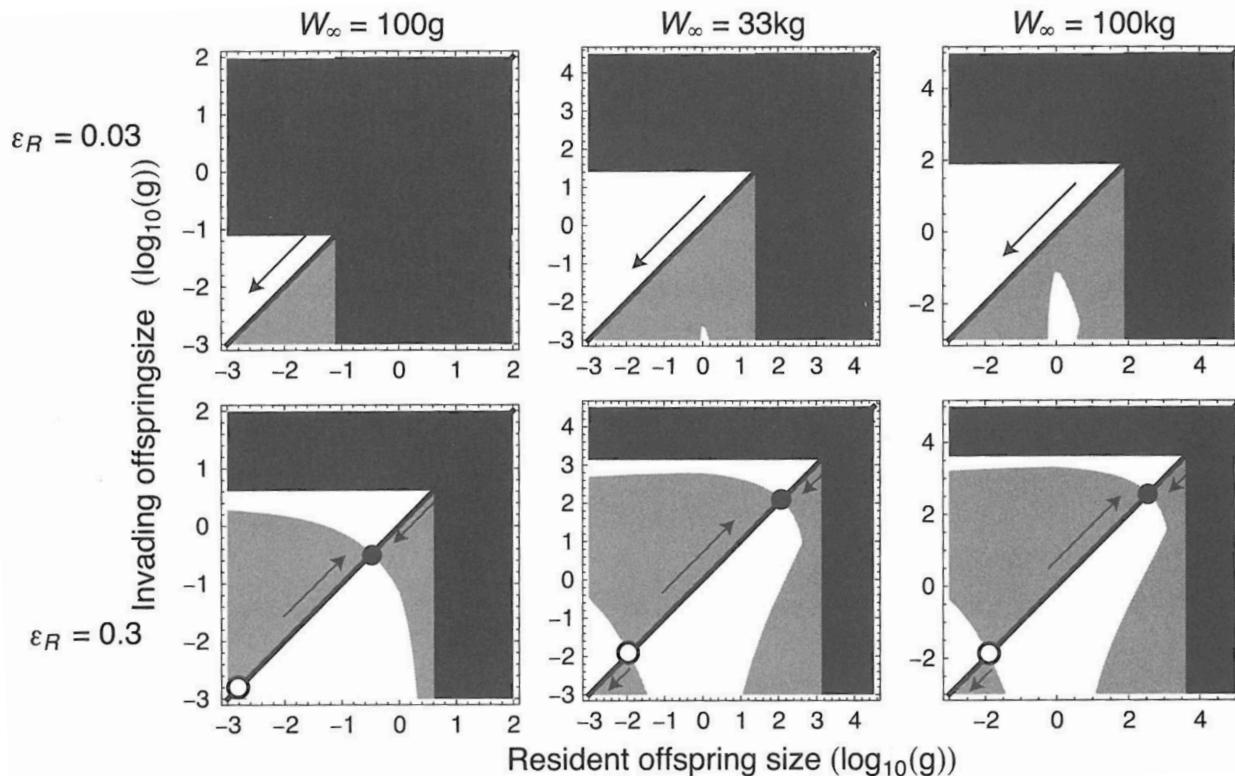
8.4 Why do elasmobranchs make large offspring?

2つの理論の統合

- この理論は卵サイズ w_0 の先住者が、卵サイズ \tilde{w}_0 の侵入者に侵略されるケースを考える
- 両者が競合するまで進化したとき、先住者のサイズは w_s になり、侵入者のサイズは \tilde{w}_s になる
- サイズの違い => 侵入者の有利/不利に大きく影響 (fig. 8.5)
- => box 8.1

2つの理論の統合

8.4 Why do elasmobranchs make large offspring?



真骨類 小さい加入効率 $\varepsilon_R = 0.03$

小さい卵戦略がESS

$W_\infty = 100\text{kg}$ で比例戦略が出現するサイン

板鰓類 大きい加入効率 $\varepsilon_R = 0.3$

比例戦略がESS

$W_\infty = 100\text{g}$ でESSが弱くなる

=> 100g以下の板鰓類がない原因

● 安定したESS

○ 不安定なESS

Figure 8.5 Pairwise incasability plots for the theory with early-life independence.

8.4 Why do elasmobranchs make large offspring?

2つの理論の統合

- 統合理論は真骨類と板鰓類の密度依存の違いについての弱い推測に基づいているが、すべてのobservationを説明できている
- 1. 極限サイズに対するサイズ比例の頑健なESSが存在する
- 2. 卵サイズ最小というもう一つのESSが存在する
- 3. 加入効率 ε_R が高いときには比例戦略が有効
 - 比例戦略は極限サイズが小さくなると有効性が消える
 - $W_\infty = 100\text{g} \Rightarrow$ 板鰓類の最小サイズ
- 4. それぞれのESSを維持するために必要な密度依存の強さは異なる
 - 真骨類のESSは、比例戦略のESSよりも強い密度依存が必要
 - この違いはなぜ真骨類は板鰓類よりも漁獲に強いかを説明している

8.5 Summary

- 生理的に異なる点が多いけど、板鰓類と真骨類はよく似たlife-history parameterを持つ
- 主な違いは仔魚サイズ戦略とそれに伴う加入効率の違い
 - 真骨類 小さい仔魚 (1mgくらい) 高い初期死亡率
 - 板鰓類 大きい仔魚 (大人の1/100) 低い初期死亡率
- 真骨類の成功の要因は小さい仔魚戦略
 - 真骨類は板鰓類よりも仔魚=>成魚のbiomassの増加が大きい
 - 集団は密度依存が高い => 外的要因による混乱のバッファーになる
=> 漁獲圧に強い

8.5 Summary

- 真骨類の小さい子供戦略の成功 => なぜ多くの動物で一般的でないのか?
- Neuheimer et al. (2015)による海洋生物全体の調査
 - 比例戦略が多い (子:親 1:100) => 甲殻類、板鰓類、海生哺乳類
- 進化理論による考察
 - 1. 小さい子供戦略がESSになるには生活史初期に密度依存ではない期間が必要
 - 漸進的進化(少しずつ子供サイズが小さくなる)では到達しない <= 比例戦略のlocal ESSに落ちる
 - 子供のサイズを大きく減少させる進化が必要
 - 2. 小さい子供戦略は極限サイズが小さい種で出現 <= 比例戦略のESSが弱い種
 - 一度 ε_R が低い小さい子供戦略が確立されると、徐々に極限サイズの大きな種へ進化する
 - 系統的な記録からも見られる

8.5 Summary

- 真骨類は生活史初期に密度依存のないフェーズが本当にあるのか?
- Section4.2 => 魚類において密度依存が起きるか
 - 実際に初期に強い密度依存がある
 - 卵の孵化には密度依存はなさそう
- 少し成長した仔魚で密度依存が起きる (Hixon and Jones, 2005)
- 底魚の定着後が一番密度依存が強い (Ford and Swearer, 2013)
- 経験的・理論的な証拠から真骨類の生活史初期に密度依存のない期間がある
- => 真骨類の小さい卵戦略