

Chapter 2

Size Spectrum Theory

2章の概要

資源量 = $F(\text{体重量})$?

「体重量の対数値に対して資源量は一定になる」

これはプランクトンから鯨まで成り立つ関係 (Sheldon spectrum)

これが、捕食者と餌のサイズの関係から導出されることを見る

さらに、それを使って、捕食者の死亡率とか食物網の長さなどを定量的に予測できることを見る

同じようなのが

ただし、数式などにちょっと誤りがあるので注意 (数字もいろいろ出てくる)

Sheldon Spectrum

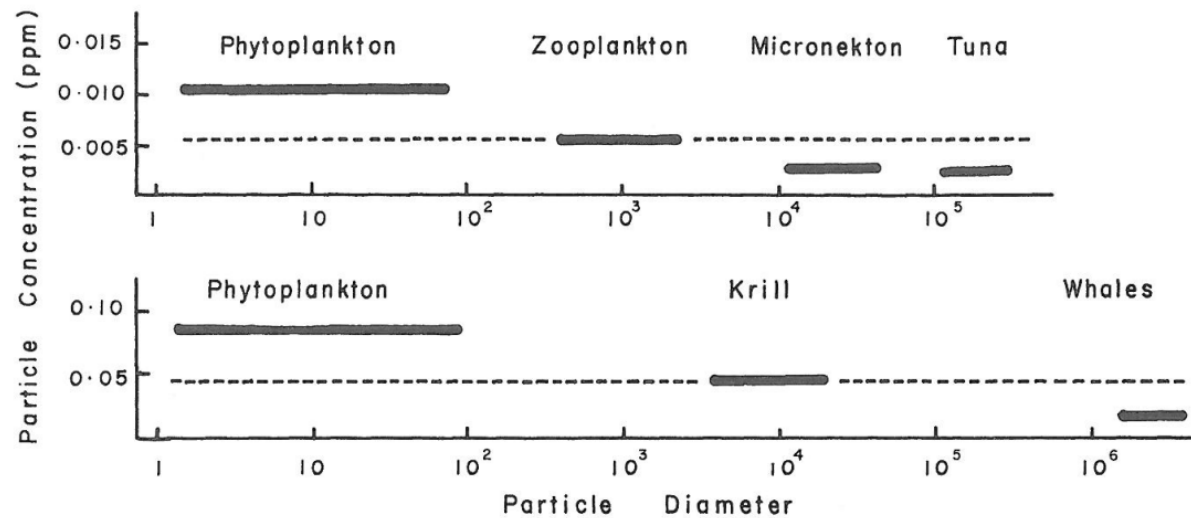


FIGURE 2.1. The standing stock of biomass in the equatorial Pacific (top) and Antarctic (bottom) as estimated by Sheldon et al. (1972). The particle diameter is measured in microns. Reprinted with permission from Sheldon et al. (1972).

幅が半分になったら、量も半分に

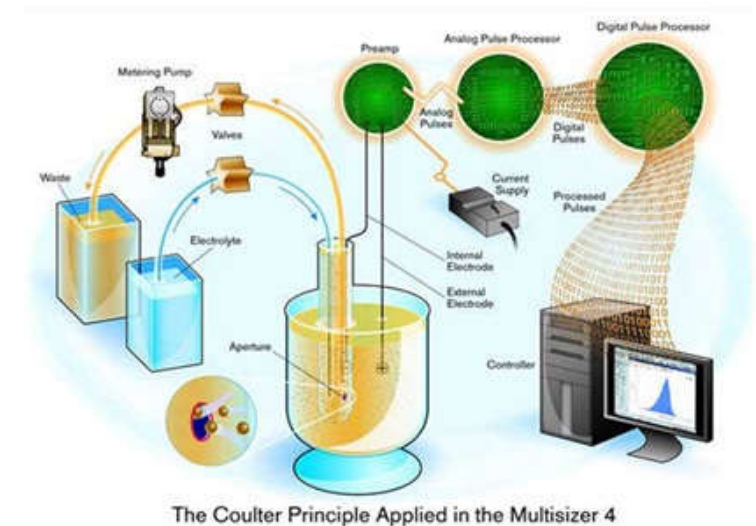


Figure 1. Schematic of a COULTER COUNTER

Size spectrum (Box 3.1)

- Number spectrum

$$\mathcal{N} = \int_{w_1}^{w_2} N_c(w) \, dw.$$

- Biomass spectrum

$$\mathcal{B} = \int_{w_1}^{w_2} N_c(w) w \, dw.$$

- Sheldon spectrum

$$\mathcal{B}_{\text{Sheldon}} = \int_w^{cw} N_c(\omega) \omega \, d\omega,$$

$N_c = \kappa_c w^{-\lambda}$ を代入すると,

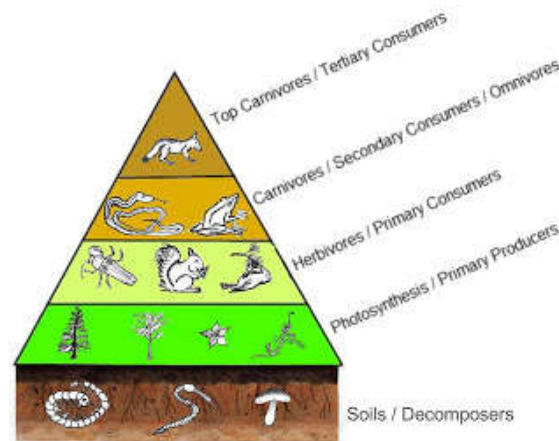
$$\mathcal{B}_{\text{Sheldon}} = \kappa_c \frac{c^{2-\lambda} - 1}{2 - \lambda} w^{2-\lambda} \propto N_c(w) w^2.$$

$\lambda = 2$ なら, $\mathcal{B}_{\text{Sheldon}}$ は一定になる

Sheldon Spectrum

- Haldane (1928)
- Elton (1926)

3月29日生まれ



なぜこのようなパターンが（様々な生態系で）一貫して見られるのか？

Sheldon spectrumが，生態系の構造について語っていることは何か？

Sheldon spectrum

- Sheldon spectrumは、predator-prey interactionと個々の生物の生理的限界から導かれる

生物のエネルギーの必要性 (metabolism) と餌との遭遇率 (clearance rateとprey size preference) から, Sheldon spectrumのpower-lawを導出する

2.1 What is body size?

- body size : 体長, 表面積, 体積, 体重, ...

長さ系と重さ系がある

長さ系 : 物理的・生理学的な現象を扱う際に便利

重さ系 : エネルギーなどを扱うのに便利

この本では, エネルギーと重量の関係を扱うので, 重さ系で行く

body size = body mass = wet weight

$$w = cl^3 \quad (c = 0.01\text{g/cm}^3)$$

2.2 What is a size spectrum?

- abundance/biomass = concentration (number or biomass/volume)

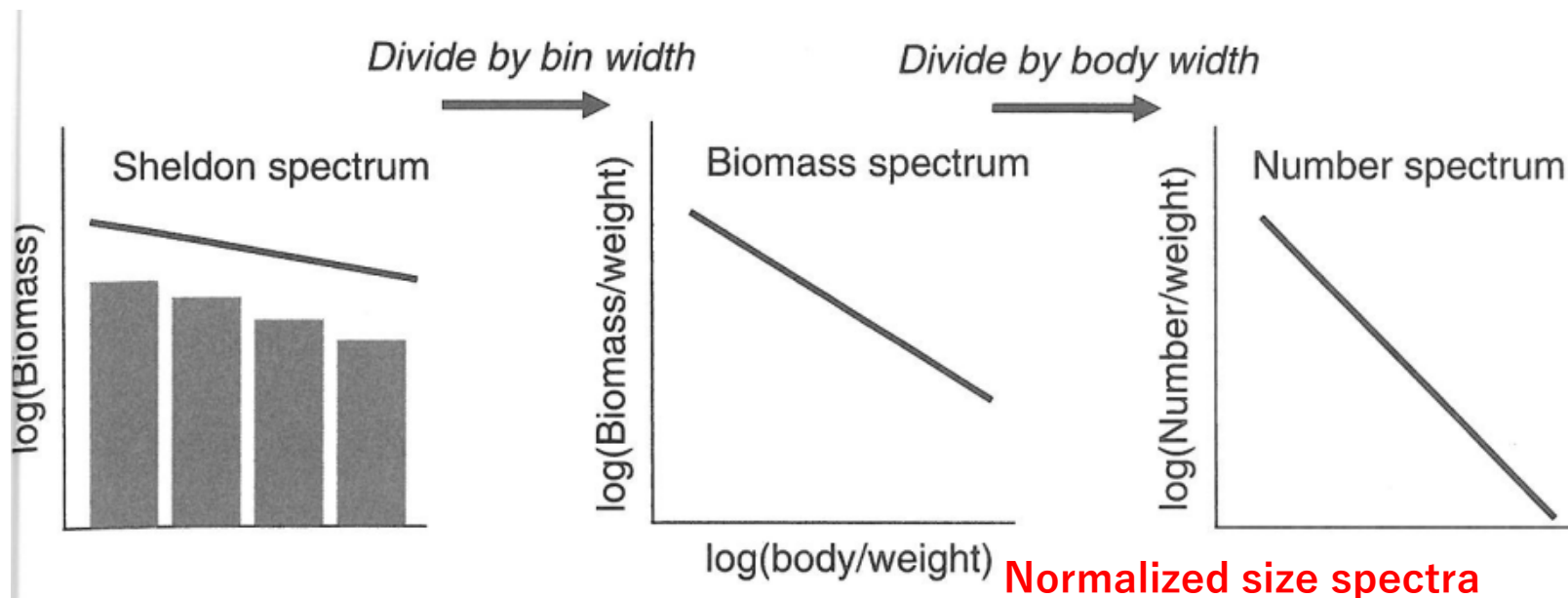


FIGURE 2.3. Three representations of size spectra: the Sheldon spectrum, the biomass spectrum, and the number spectrum. The arrows indicate transformations between the representations. See box 2.1 for details.

2.3 Scaling of physiology with body size

- Predator-prey encounter process:

clearance rate (捕食者が餌を獲る能力)

maximum consumption rate (捕食者が餌を処理する能力)

prey size preference function (捕食者が好む餌のサイズ)

Clearance rate

volume/time

filter feeding predator: filter area \times cruising velocity

filter area $\propto l^2$

Cruising velocity $\propto l^{0.75}$ for microbial (fishは $\propto l^{0.45}$)

Cleared volume $\propto l^{2.75} = w^{0.92}$ ($\because w \propto l^3$) (fishは $w^{0.82}$)

$$\text{Clearance rate } V(w) = \gamma w^q$$

この本では, $q = 0.8$ とする

Respiration and consumption rate

- Kleiber's law : 基礎代謝 $\propto w^{3/4}$

体積に対する表面積という考えでいけば、 $2/3$ だが、これは単純すぎる 実際には、表面積はfoldedでfractal的になっている

Maximum consumption $C_{\max} = hw^n$

Respirationについて特に書いてないような...

Prey preference

- 胃内容を見ると， prey sizeはpredator sizeの1/700
しかし， 胃内容はpreyのavailabilityに影響されるので， 実際の preferenceとは異なる

Ursin (1973)

$$\phi(w, w_p) = \exp \left[\frac{-(\ln(w/(\beta w_p)))^2}{2\sigma^2} \right]$$

β : preferred predator:prey mass ratio

σ : size選択の幅を決めるパラメータ

β は一般に700より小さく， 200~2000ぐらいの間（幾何平均 469） 補正係数を1.7ぐらいとすると， $\beta \approx 400$

TABLE 2.2. Fits to Physiological Rates from section 2.3 (Top) and Derived Quantities from sections 2.4 to 2.7 (Bottom).

Process	All*	Fish Only	Canonical Exponent
<i>Physiological rates</i>			
Clearance rate $V(w)$ (liter/yr)	$3.3 \cdot 10^5 w^{0.96}$	$6.0 \cdot 10^5 w^{0.76}$	$1.2 \cdot 10^5 w^{0.8}$
Maximum ingestion (g/yr) [‡]	$17.2 w^{0.77}$	$17.6 w^{0.76}$	$16.0 w^{3/4}$
Respiration (g/yr) [‡]	$1.65 w^{0.85}$	$1.7 w^{0.78}$	$1.18 w^{3/4}$
Pred:prey in stomach β_{PPMR}	$1224 w^{1.02}$	†	$708 w^1$
Spectrum $\kappa_c w^{-\lambda}$	$8.82 \cdot 10^{-6} w^{-2.11}$		$2.35 \cdot 10^{-5} w^{-2.05}$
<i>Derived quantities</i>			
Preferred predator:prey β^{\S}	665		408
Abundance factor Φ_a	3.54		3.39
Predation factor Φ_p	0.07		0.17
Trophic efficiency ε_T	0.07		0.16

これが何かよく分からないが、 σ のことか？（ β のことだと変）



Canonical values for qualitative analysis: $q = 0.8$, $n = 3/4$, prey size preference = 1

Integrals over the size spectrum (Box 2.2)

size w のpredatorが遭遇する餌のバイオマス

$$B_{\text{prey}}(w) = \int_0^{\infty} N_c(w_p) w_p \phi(w/w_p) dw_p.$$

$N_c(w_p) = \kappa_c w_p^{-\lambda}$ を代入すると,

$$B_{\text{prey}}(w) = \Phi_a \kappa_c w^{2-\lambda},$$

$$\Phi_a = \sqrt{2\pi} \sigma \beta^{\lambda-2} \exp[(\lambda-2)^2 \sigma^2 / 2].$$


となる (別紙参照)

Integrals over the size spectrum (Box 2.2)

胃中の餌の平均サイズは,


$$w_{\text{prey}} = \frac{\int_0^\infty N_c(w_p) w_p \phi(w_p/w) dw_p}{\int_0^\infty N_c(w_p) \phi(w_p/w) dw_p}$$

$$= \frac{B_{\text{prey}}}{N_{\text{prey}}} = \sigma e^{(3-2\lambda)/(2\sigma^2)} w / \beta.$$


 $(3-2\lambda)\sigma^2/2$

捕食者と食べた餌の体重比は,

$$\beta_{\text{PPMR}} = w/w_{\text{prey}} = \beta e^{(2\lambda-3)/(2\sigma^2)} / \sigma.$$


 $(2\lambda-3)\sigma^2/2$

となる

Rコード

σについてあまり書いてない
これで良いかどうか... しかし、大体そうなる

```
lambda <- 2.05
beta <- 408; sigma <- 1
phi_a <- sqrt(2*pi)*beta^(lambda-2)*exp((lambda-2)^2*sigma^2/2)
beta_PPMR <- beta*exp((2*lambda-3)*sigma^2/2)
```

```
> phi_a
[1] 3.389735
> beta_PPMR
[1] 707.1672
> beta_PPMR/beta
[1] 1.733253
```

TABLE 2.2. Fits to Physiological Rates from section 2.3 (Top) and Derived Quantities from sections 2.4 to 2.7 (Bottom).

Process	All*	Fish Only	Canonical Exponent
<i>Physiological rates</i>			
Clearance rate $V(w)$ (liter/yr)	$3.3 \cdot 10^5 w^{0.96}$	$6.0 \cdot 10^5 w^{0.76}$	$1.2 \cdot 10^5 w^{0.8}$
Maximum ingestion (g/yr) [‡]	$17.2 w^{0.77}$	$17.6 w^{0.76}$	$16.0 w^{3/4}$
Respiration (g/yr) [‡]	$1.65 w^{0.85}$	$1.7 w^{0.78}$	$1.18 w^{3/4}$
Pred:prey in stomach β_{PPMR}	$1224 w^{1.02}$	[†]	$708 w^1$
Spectrum $\kappa_c w^{-\lambda}$	$8.82 \cdot 10^{-6} w^{-2.11}$		$2.35 \cdot 10^{-5} w^{-2.05}$
<i>Derived quantities</i>			
Preferred predator:prey $\beta^{\$}$	665		408
Abundance factor Φ_a	3.54		3.39
Predation factor Φ_p	0.07		0.17
Trophic efficiency ε_T	0.07		0.16

2.4 What is the size spectrum exponent?

$$\text{consumption } C = VB_{\text{prey}} \Rightarrow B_{\text{prey}} = C/V$$

$$C = f_0 C_{\text{max}} = f_0 h w^n \quad (f_0: \text{average feeding rate } [0,1], \text{ default } 0.6)$$

$$\text{size } w \text{ の predator の 餌 の バイオマス } B_{\text{prey}}(w) = \Phi_a \kappa_c w^{2-\lambda} \quad (\text{Box 2.2})$$

$$N_c(w) = \kappa_c w^{-\lambda}$$

$$\Phi_a \kappa_c w^{2-\lambda} = f_0 h w^n / \gamma w^q$$

$$\text{整理すれば, } N_c(w) = \kappa_c w^{-\lambda} = (f_0 / \Phi_a) (h / \gamma) w^{-2-q+n}$$

$$\kappa_c = (f_0 / \Phi_a) (h / \gamma), \quad \lambda = 2 + q - n = 2 + 0.8 - 3/4 = 2.05$$

個体レベルの情報 (clearance rate (q, γ) , consumption (n, h) , predator-prey preference (β, σ)) と community size spectrum (κ_c, λ) が結びついた

Rコート

```
gamma <- 1.2*10^5
```

```
q <- 0.8
```

```
h <- 16.0
```

```
n <- 3/4
```

```
f0 <- 0.6
```

```
> (kappa_c <- (f0/phi_a)*(h/gamma))
```

```
[1] 2.360066e-05
```

```
> (lambda <- 2+q-n)
```

```
[1] 2.05
```

TABLE 2.2. Fits to Physiological Rates from section 2.3 (Top) and Derived Quantities from sections 2.4 to 2.7 (Bottom).

Process	All*	Fish Only	Canonical Exponent
<i>Physiological rates</i>			
Clearance rate $V(w)$ (liter/yr)	$3.3 \cdot 10^5 w^{0.96}$	$6.0 \cdot 10^5 w^{0.76}$	$1.2 \cdot 10^5 w^{0.8}$
Maximum ingestion (g/yr) [‡]	$17.2 w^{0.77}$	$17.6 w^{0.76}$	$16.0 w^{3/4}$
Respiration (g/yr) [‡]	$1.65 w^{0.85}$	$1.7 w^{0.78}$	$1.18 w^{3/4}$
Pred:prey in stomach β_{PPMR}	$1224 w^{1.02}$	†	$708 w^1$
Spectrum $\kappa_c w^{-\lambda}$	$8.82 \cdot 10^{-6} w^{-2.11}$		$2.35 \cdot 10^{-5} w^{-2.05}$
<i>Derived quantities</i>			
Preferred predator:prey β^{\S}	665		408
Abundance factor Φ_a	3.54		3.39
Predation factor Φ_p	0.07		0.17
Trophic efficiency ε_T	0.07		0.16

2.4 What is the size spectrum exponent?

$$\lambda = 2 + q - n = 2 + 0.8 - 3/4 = 2.05 : \text{Sheldon spectrum}$$

$$\kappa_c = (f_0/\Phi_a) (h/\gamma)$$

↑
1よりちょっと小さいぐらい
 β , σ で変わるが、かなり鈍感

← h 大 → 餌たくさん食べる・成長速い → κ_c 大 (abundanceいっぱい)

深海：餌食べられない 成長遅い 資源少ない

Philosophical question : spectrumは生理的パラメータによって決められているのか？ spectrumが生理的パラメータを決めているのか？ 答え：spectrum → 生理

primary producerの量などが、 κ_c を決め、abundanceが決まる それにより、どの種がその生態系に存在するかが決まる

2.4 What is the size spectrum exponent?

Bigger fish eat smaller fish → Sheldon spectrum

What does the Sheldon spectrum mean ecologically?

捕食者を維持するのに必要な餌の数を知るとか

この本のSheldon spectrumの数学的導出はmechanisticな説明を与えるものとなっている

→ **predation mortality** ~ **body size**

length of marine food chains

trophic efficiency

2.5 What is the predation mortality?

- 魚は若齢で死ぬ：原因=捕食

size w の餌の死亡率（導出はBox 2.2, 別紙参照）

$$\mu_p(w) = \Phi_p f_0 h w^{n-1}.$$

$$\Phi_p = \beta^{2n-q-1} e^{(2n-q-1)(q-1)\sigma^2/2}.$$

exponentは, $n - 1 = 3/4 - 1 = -0.25$

f_0, h が入っているので, 消費や成長との関係を推論できる

M/K life-history invariantのmechanisticな説明を与えられる（4章）

Integrals over the size spectrum (Box 2.2)

size ω の predator によって “clear” される volume (clearance rate) を $V(\omega)$ とすると, size w の 餌の死亡率は,

$$\mu_p(w) = \int_0^\infty V(\omega) N_c(\omega) \phi(\omega/w) d\omega.$$

となる (先に size w の捕食者を考え, ここでは size w の餌を考えていて, 異なるものの記号が一緒にややこしい...).

これから (別紙参照),

しかし, たぶん, 餌も捕食者もないんだということかと... (Sheldon spectrum で一定だから)

$$\mu_p(w) = f_0 h \Phi_p w^{n-1},$$

$$\Phi_p = \beta^{2n-q-1} \exp[(2n-q-1)(q-1)\sigma^2/2] : \Phi_p \text{ は } 0.1 \text{ から } 0.2 \text{ の間ぐらい}$$

Rにー卜

```
> ( phi_p <- beta^(2*n-q-1)*exp((2*n-q-1)*(q-1)*sigma^2/2) )  
[1] 0.1697582
```

```
length <- c(10,20,50,100)  
w <- 0.01*length^3
```

```
> ( mu_p <- f0*h*phi_p*w^(n-1) )  
[1] 0.9164357 0.5449160 0.2740782 0.1629679
```

2.6 How long are marine food chains?

- 海洋のfood chainは（陸上より）長い

trophic level 0のbody sizeを w_0 とすれば, trophic level v のbody size w は,

$$w(v) = \beta_{\text{PPMR}}^v w_{\text{zero}} \Leftrightarrow v = \log \left(\frac{w}{w_{\text{zero}}} \right) \frac{1}{\log(\beta_{\text{PPMR}})}.$$

$\beta_{\text{PPMR}}=700$, $w_0=10^{-9}$ とすれば, 100kgの鮪の $v \approx 5$

安定同位体では海洋のfood chainの長さは5~6でよく一致

Rコード

```
length <- c(10,20,35,50,100,250)
```

```
> ( w <- 0.01*length^3 )
```

```
[1] 10.00 80.00 428.75 1250.00 10000.00 156250.00
```

```
> w0 <- 10^(-9)
```

```
> ( nu <- log(w/w0)/log(beta_PPMR) )
```

```
[1] 3.509360 3.826287 4.082160 4.245242 4.562168 4.981123
```

2.7 What is the trophic food efficiency?

Lindeman (1942): food chain = energy (or biomass)を trophic level間で移動させるエンジン

trophic efficiency : $\varepsilon_T = C_{i+1}/C_i$ ($C_i \propto w_i^n N_i$)

$B_{\text{prey},i} = N_i w_i$, $w_{i+1} = \beta_{\text{PPMR}} w_i$ から,

$$B_{\text{prey},i+1}/B_{\text{prey},i} = \varepsilon_T (w_i/w_{i+1})^n (w_{i+1}/w_i) = \varepsilon_T \beta_{\text{PPMR}}^{1-n}$$

Sheldon spectrum から, $B_{\text{prey},i} = B_{\text{prey}}(w_i)$ (2.9) となるので, $\lambda = 2 + q - n$

$$(w_{i+1}/w_i)^{2-\lambda} = \varepsilon_T \beta_{\text{PPMR}}^{1-n} \Rightarrow \varepsilon_T = \beta_{\text{PPMR}}^{1+n-\lambda} = \beta_{\text{PPMR}}^{2n-1-q}$$

> (epsilon_T <- beta_PPMR^(2*n-1-q))

[1] 0.1396829 陸上の $\varepsilon_T \leq 0.1$ なので, 海洋は陸よりエネルギー転換効率がいい

2.8 Summary

- physiologyとbody sizeの関係（clearance rate, consumption rate, prey size preference）を用いたsize spectrum理論を開発した
- 理論は，個体レベルのパラメータからcommunity/生態系全体へ，を可能にする．
- 実際，Sheldon spectrum, predation mortality, food chain length, trophic efficiencyなど，個体レベルパラメータから観測されている事実との良い一致が見られた
- この一致は理論の証明とは言えないが，仮定に大きな間違いはなく，パラメータがほぼ正しいということを意味する
それは，この後の章の話の信頼性につながる