

Chapter 6

Fisheries-Induced Evolution (漁業が引き起こす進化)

担当: 市野川 桃子

(漁業情報解析部 資源解析グループ)

Introduction

- 多くの漁業はサイズ選択する＝進化を促す可能性
- たとえば：一般にはより大きな魚が狙われる場合、遅く成長するような方向に進化が促される？
- 「人為淘汰＝品種改良」に似ているが、漁業の場合、その進化的影響は意図しないもので、それにより生産性が高くなるのか・低くなるのかもわからない

バレンツ海のタラの研究 (Law and Grey, 1989)

- 1000年以上にわたって産卵のために沿岸にやってきたタラの産卵魚のみを漁獲
➡ 十分成長して大きくなってから成熟するのが有利
- 1930年代から採餌場まで漁場が拡大 ➡ こんどは遅い成熟が不利に
- 成熟年齢が20年間で9歳から7歳にまで若齢化

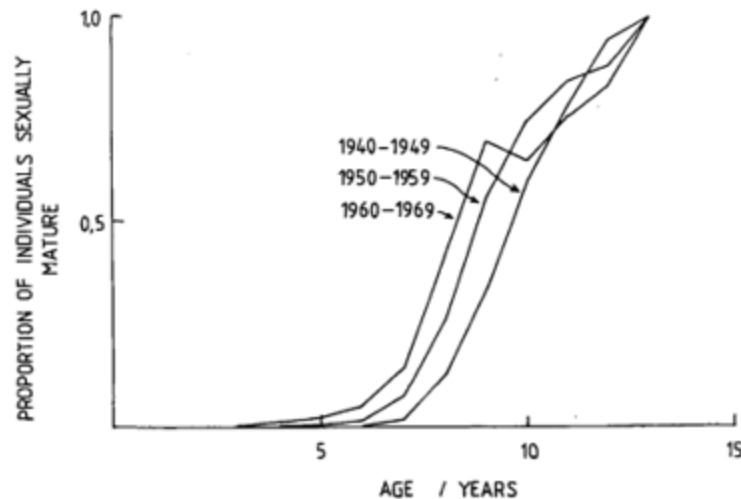


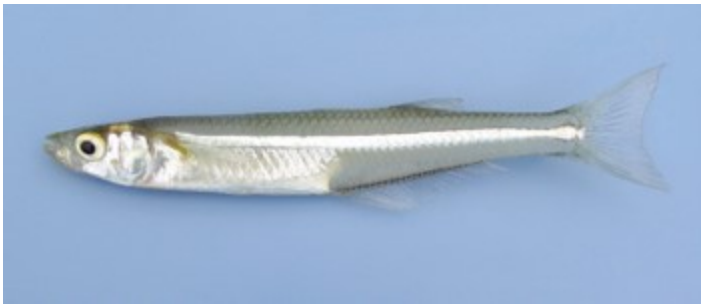
Fig. 1. Ten year average maturation ogives for cohorts born in the years 1940-1949, 1950-1959 and 1960-1969 of the Arcto-Norwegian stock of cod, calculated from catch data as described in the text.



バレンツ海のタラの研究 (Law and Grey, 1989)

➡ 選択漁業が進化を促すことへの理論は構築されているが、選択に対してどのくらい早く応答がなされるか？という定量的な疑問には答えられていない

Silversideを用いた実験 (Conover and Munch 2002)

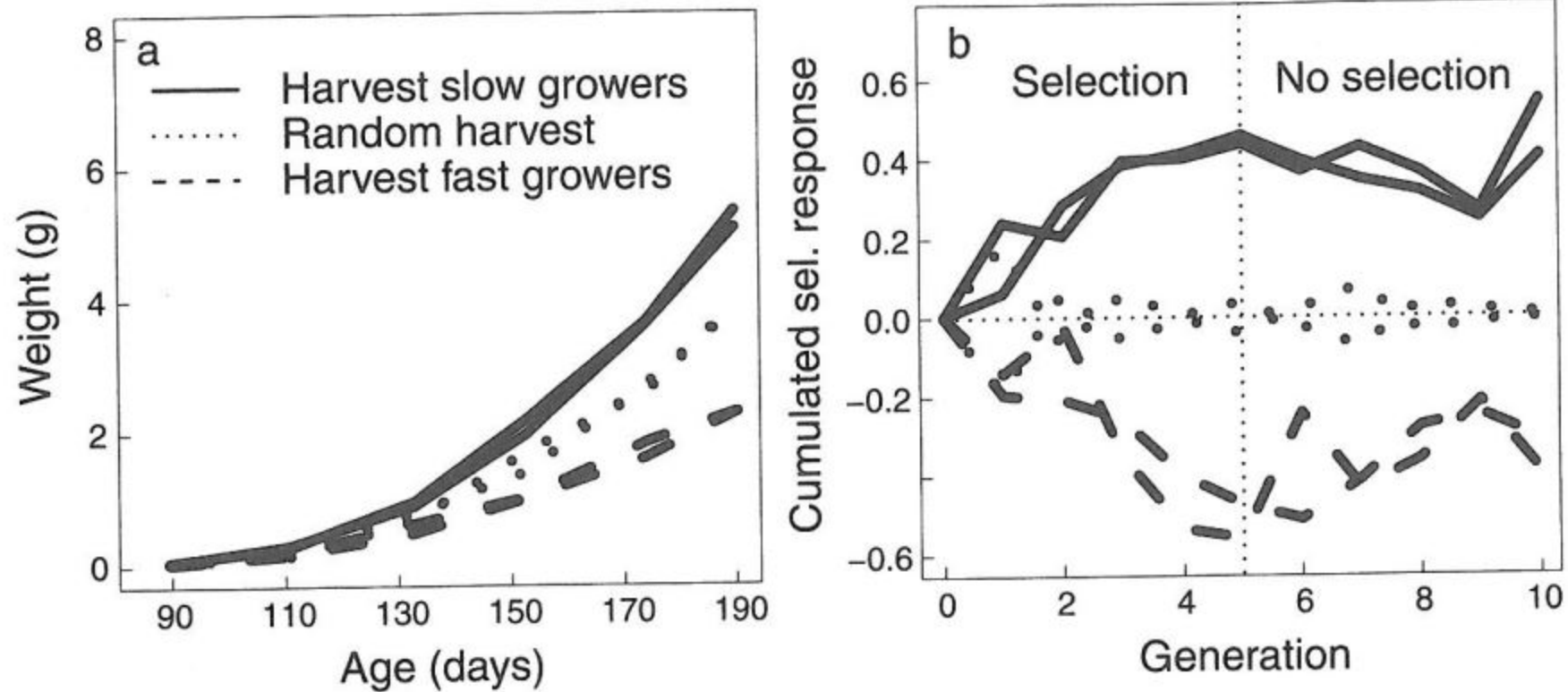


: silverside

- 世代時間 = 1年の短い魚を実験対象に利用
- 3つの漁獲のしかた
 - 成長速度の速い/遅い魚を選択漁獲 or ランダム漁獲

Silversideを用いた実験 (Conover and Munch 2002)

5年目の成長のしかたの違い(左)とgrowth rateの変化 (右)



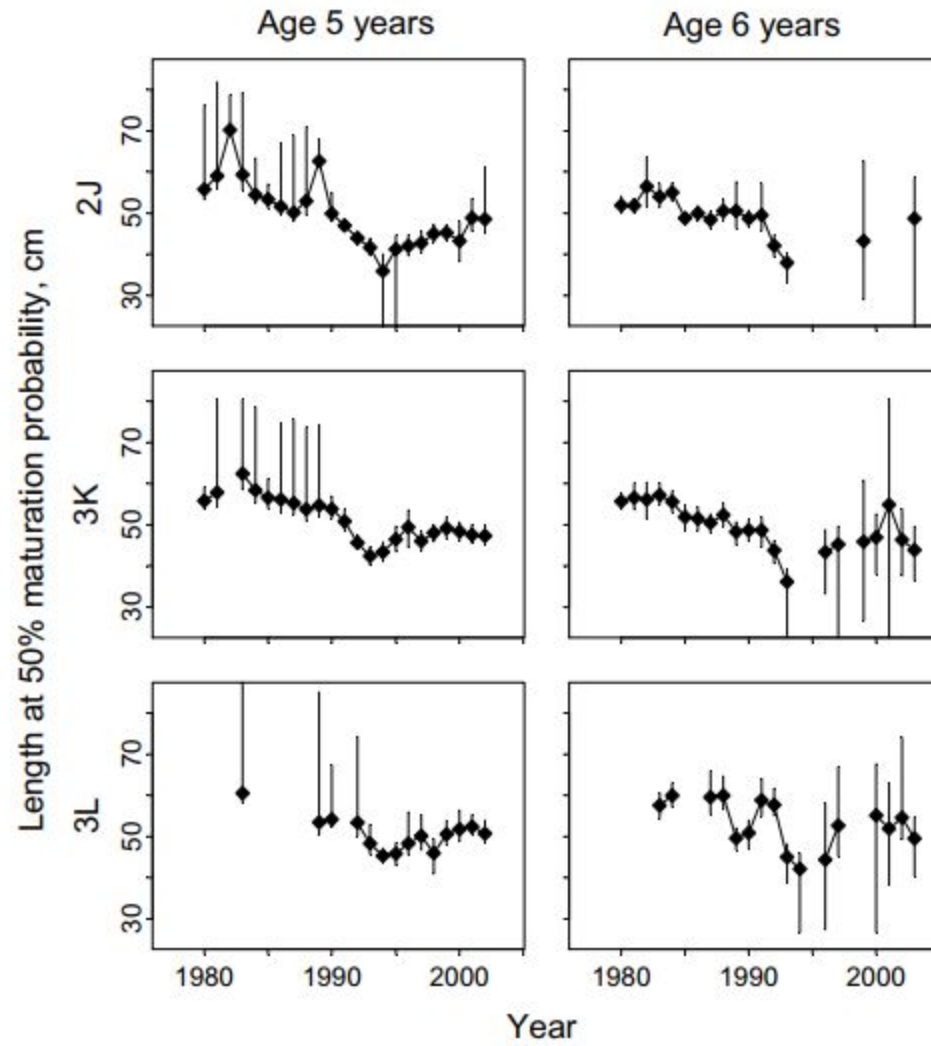
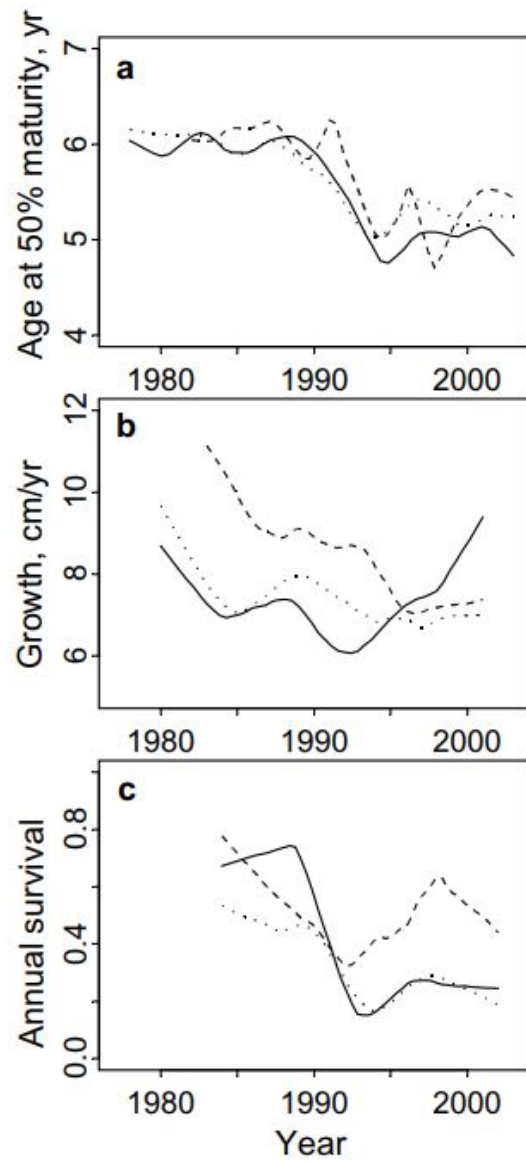
Silversideを用いた実験 (Conover and Munch 2002)

- 1年あたり8%の変化率：非常に速い進化速度
 - しかし、漁獲をやめればもとに戻りうる(スピードは遅い)

ただし、実際の漁業とは選択のしかたが異なる（漁業はサイズで選択しているが、実験では「形質」を直接選択）。やっぱり、実際の漁業で「どのくらい」という質問には答えられていない。

実際の漁業の観察の場合、本当に遺伝的变化か？という疑問も

- 遺伝的構造の変化を伴わない形質のみの変化である可能性もある（例：密度効果や環境の変化によって成長が変化することによる成熟の変化）
- ニューファンドランドのタラの系群（Olsen et al 2004）の研究
 - バレンツ海と同じく成熟年齢が若齢化
 - 形質そのものでなく、形質のreaction normの変化を探索
 - reaction norm?: 他の共変量（成長・死亡）などが成熟年齢に影響する可能性を推定し、それを除去したときの成熟の変化（標準化的なもの？）
 - 実際、成長率の変化⇒成熟率の変化、という影響があったので、純粋な遺伝的な変化を取り出すのは難しかったが、統計的にそれを取り除くと、**年2パーセント**の率でreaction normが変化していたことが明らかに



(Olsen et al 2004より)

- Olsonらの研究結果が本当にそうか？と断言するのは難しいが（考慮されていない要因があるかもしれないので）、この結果を支持する他の研究はいろいろある（Jorgensen et al 2007）。
- ただし、年の変化率については不確実性は高い（Audzijonyte et al 2013）。
- 同様の先行研究 (Rijnsdorp 1993, Law 2000) は昔からあったが、**「漁業が進化を通じて生活史パラメータを変化させる」という認識は2000年代くらいに確立したという認識**

➡ 管理への問い

- 漁業が進化を促すとして、そのスピードはどのくらいか？
- 生産性に対する影響は？

6.1 どのような進化的応答がなされるだろうか？

魚の成長は以下の式（3.16 & 6.1）で集約できることを3章で学んだ

$$g(w) = Aw^n - \psi_m(w/w_m)kw,$$

大事なパラメータは

- w_m : 成熟サイズ
- A : 成長係数
- k : 再生産に対する投資量
- それぞれの形質の個体間の分散

漁業はこれらのパラメータの進化的なバランスを変化させ、漁業がある状況下でより有利な形質にシフトさせる

- 個々の形質の利点・欠点のトレードオフのバランスが重要

成熟サイズ (w_m)

- 早い成熟の利点：一度でも再生産に寄与する確率が高くなる
- 早い成熟の欠点：再生産量は体重 (w) に依存する (kw の項) ため、再生産量は小さくなる。成熟すると成長が遅くなるので、小さいサイズのまま成熟すると、自然死亡率が高まるリスクがある

成長係数（A）

- 早い成長の利点：それだけ早く成熟できる
- 早い成長の欠点：それだけ死亡率が高くなる（section 4.4）

=> 漁業がない場合、上記の利点と欠点のつり合いがとれているが、漁業はこのバランスを崩す。たとえば、漁業が若齢を漁獲するようになると早い成長のほうが選択されるようになるだろう

再生産への投資 (k)

Aは利用できる餌の量に比例するが、その餌をどの程度の割合で再生産に振り向けるかがkによって決まる

- kが大きい利点：高い再生産
- kが大きい欠点：成熟魚の成長が遅くなり、最大体長も小さくなる ➡ 高い自然死亡

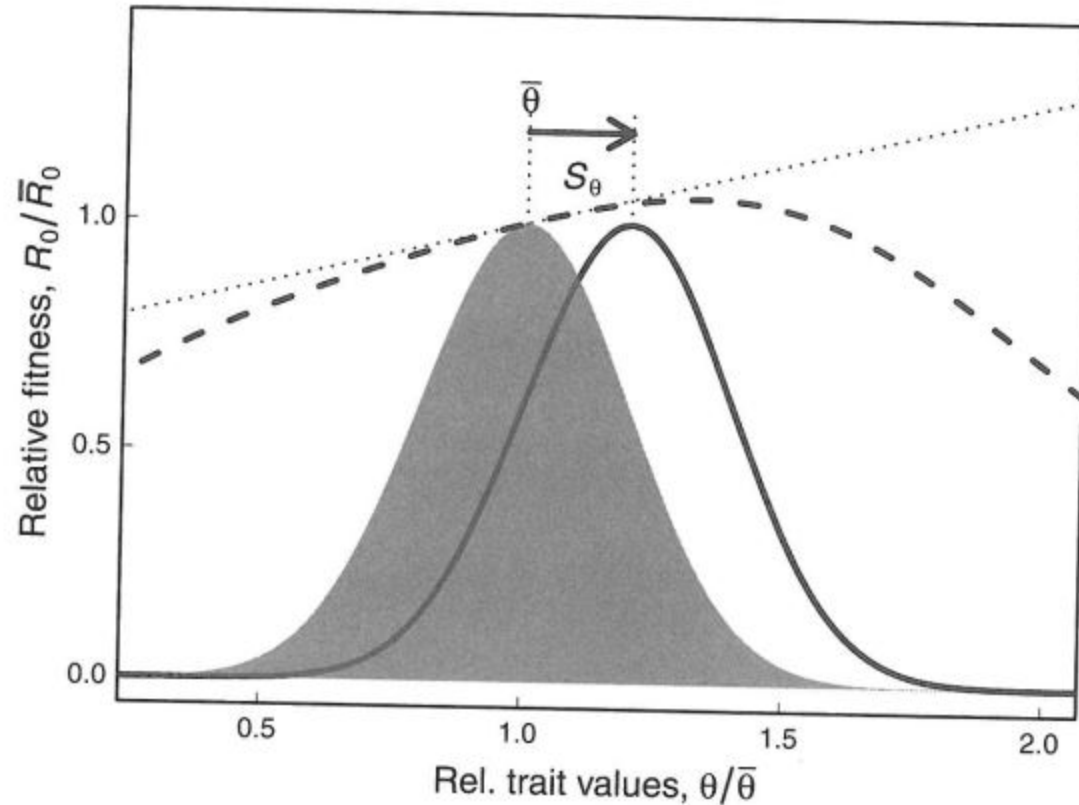
代表的な3つの漁業の影響を考えてみる

1. トロール選択率（若齢も高齢も漁獲）：漁獲される前に再生産するのが大事になるので、早く成熟して早く成長し、最初の産卵に大きく投資するものが選択される
2. 大型魚のみ漁獲：成長は遅くなるが、成熟は早くなり、再生産への投資は大きくなる
3. 産卵魚のみ漁獲：できるだけ成熟は遅くなる

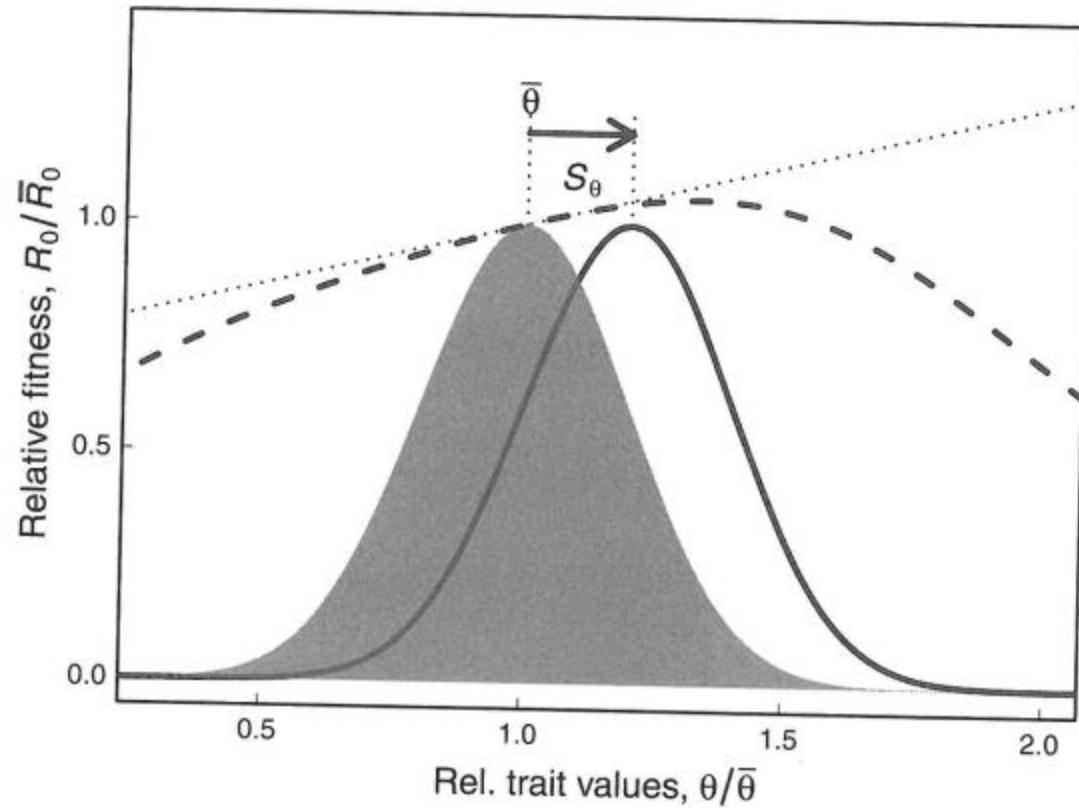
➡ 3つのトレードオフのあいだの微妙な関係と漁獲圧の強さによって、典型的な漁業のパターンであっても、定量的な予測は非常に難しい。なので、ある個体群で観測された結果を他の個体群に適用するために一般化するのは困難。同じ種だとしても、漁獲の強さに応じて変わってくるので、系群単位で考える必要がある。

6.2 量的遺伝

- 個体群における個体の形質は、平均と分散を持つ「分布」であると考ええる。また、形質の異なる個体は異なる適応度を持つ。
- 通常は「遺伝的な平衡状態」にある（平均値となる形質で最も適応度が高い）



- 漁業がおこると、平衡状態をシフトさせるような選択圧が加わり、その方向へ進化する (S_θ : 1世代でおこる形質の平均値の差)



- ただし親の形質が全部正確に遺伝するわけではない。親の形質が正確に遺伝する程度を h で表す ($h=0-1$)。Conover and Munch (2002)では0.2くらいと推定。
- h を考慮した場合の実際の変化は $\Delta\theta$ で $\Delta\theta = h^2 S_\theta$. (式6.7)になる。

- Box6.1より、 $s_{\theta} \approx \sigma_{\theta}^2 \frac{R'_0}{R_0(\bar{\theta})}$ と近似できるので、 $\Delta\theta \approx h^2 \sigma_{\theta}^2 \frac{1}{R_0} \frac{dR_0}{d\theta} \Big|_{\theta=\bar{\theta}}$ (式6.8)となる。
- R_0 は加入あたりの加入尾数（＝適応度と解釈）、 σ_{θ} はその形質の集団中の標準偏差

➡ その形質が遺伝しやすいほど(h)、形質の集団内での変動（ σ_{θ} ）が大きいほど、その形質の変化に対して R_0 の変化が大きいほど、進化しやすい。**これが基本的なレシピとなる。**

- 漁業がない集団内では遺伝的平衡状態だろうから $\Delta\theta(F=0)=0$ となるべき。なので、 $\Delta\theta$ に含まれるパラメータはそうのようにチューニングされるべき。でもここではそこまでやっていない（大変なので）。
- かわりに、 $F=0$ のときとそうでないときの相対的な応答を以下(式6.9)のように定義してそれを算出するようにする

$$\Delta\theta_{\text{rel}} = \Delta\theta(F \neq 0) - \Delta\theta(F = 0).$$

- さらに $\sigma_\theta = c_{\text{cv}} \bar{\theta}$ と仮定し、 $c_{\text{cv}}=0.2$ とおく
- θ で割って、形質の変化率を見る
- 上式は世代時間当たりの変化率なので、 t_{max} から算出した世代時間で割る

$$\Delta_{\text{rs}} = \frac{\Delta\theta_{\text{rel}}}{\bar{\theta} t_{\text{mat}}}.$$

それにより、年あたりの形質の変化率が得られる:

6.3 漁業の進化的影響評価

- 式6.8を使って、3つの漁獲パターンに対してどのような進化的応答がおこるかを考えていく
- R_0 がわかれば全部計算できちゃう：table A.2のパラメータを使っていく

TABLE A.2. Parameters Used in the Size Spectrum Model of a Single Stock

	Parameter	Value	Reference
A	Growth coefficient	$5.35 \text{ g}^{0.25} \text{ yr}^{-1}$	Fig. 3.3
a	Physiological mortality	0.42	Fig. 4.6
η_m	Maturation relative to W_∞	0.28	Fig. 3.4
ε_{egg}	Reproductive efficiency	0.22	Fig. 3.5
ε_R	Recruitment efficiency	0.03	†
F	Fishing mortality level	Variable	
n	Metabolic exponent	0.75	p. 24
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.

Case 1 (trawl selectivity: 若齢も高齢も漁獲する場合)

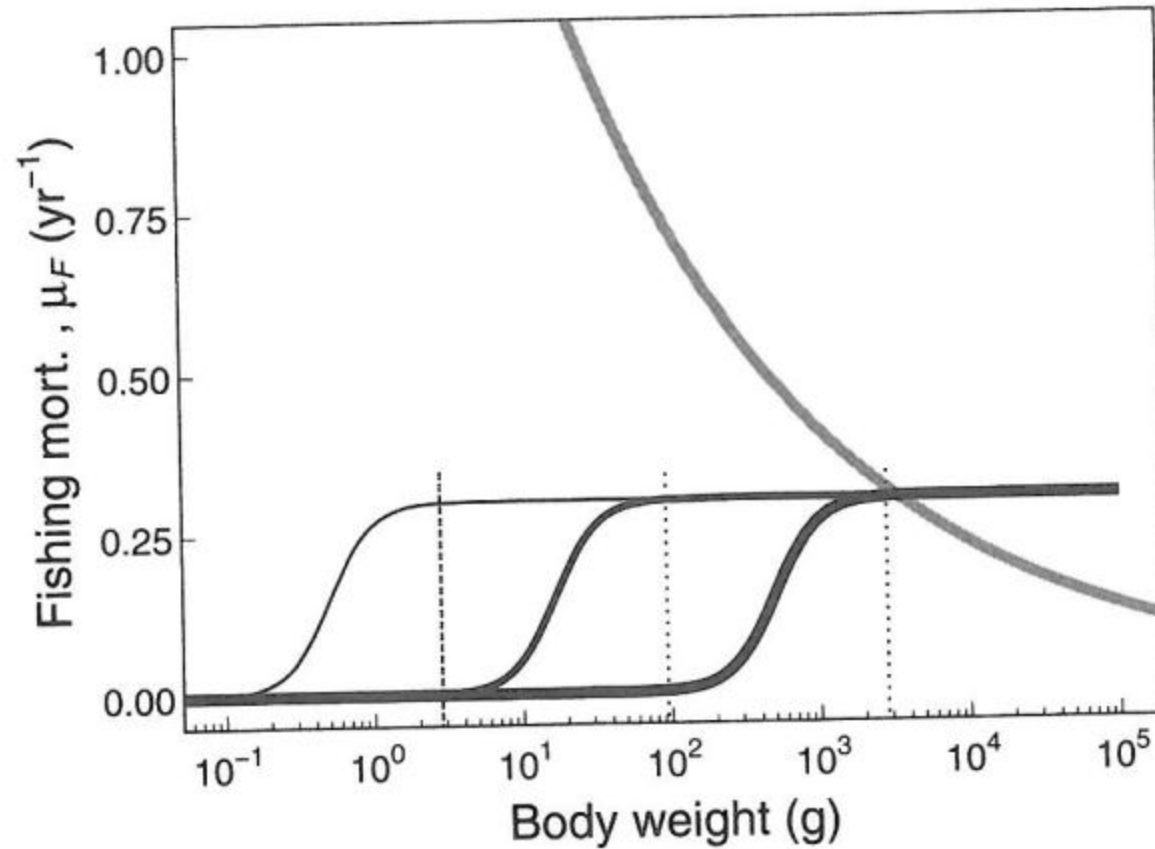


FIGURE 5.3. Trawl fishing mortality curves for species with asymptotic sizes $W_\infty = 10, 333,$ and $10,000$ g and a maximum fishing mortality of $F = 0.3 \text{ yr}^{-1}$. Retainment of 50 percent is at $w_F = \eta_F W_\infty$, with $\eta_F = 0.05$, and the steepness is $u = 3$. The gray line is the predation mortality $\mu_p = aAw^{n-1}$ (eq. 4.7). The vertical dotted lines are at the size of 50 percent maturation—these gears target both juvenile and adult individuals.

Case 1 (trawl selectivity: 若齢も高齢も漁獲する場合)

直感にあうような結果(成熟年齢は下がって、成長は早くなり、再生産への投資は大きくなる)

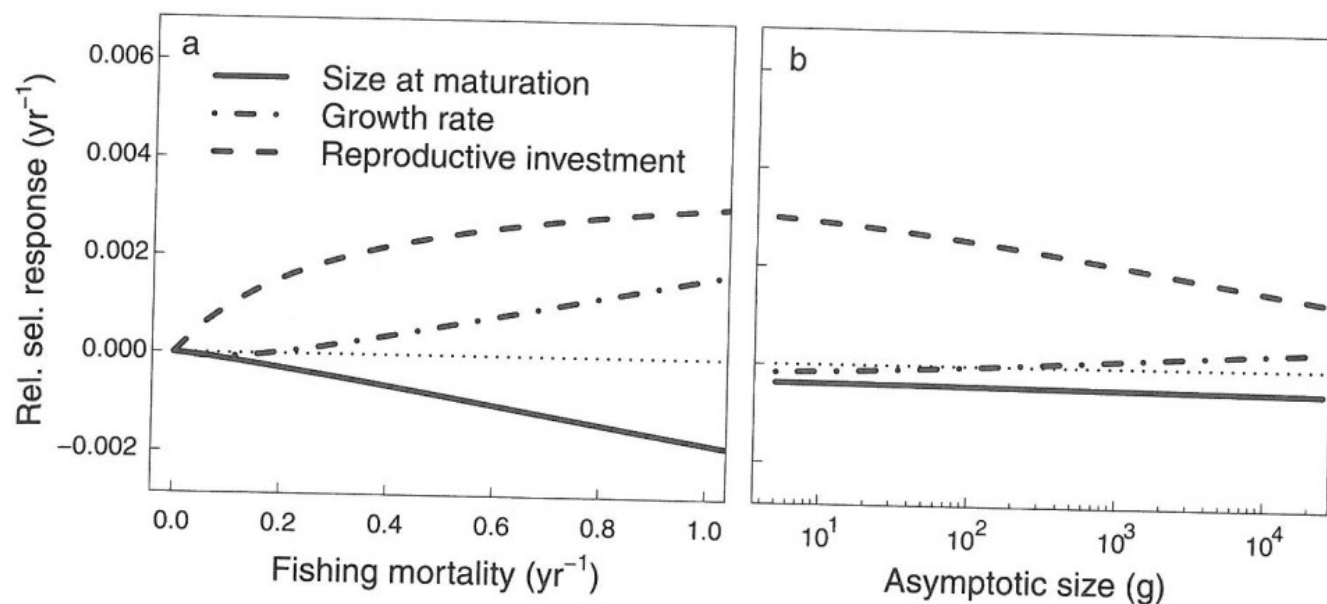


FIGURE 6.3. Selection responses for case I type selection, fishing both juveniles and mature individuals with a trawl-like selection. (a) The selection responses as a function of fishing mortality for a species with asymptotic size $W_{\infty} = 2$ kg. (b) Selection responses as a function of asymptotic size for a fishing mortality of $F = 0.3 \text{ yr}^{-1}$. In both cases, the selectivity is a trawl with 50 percent selection at $0.05W_{\infty}$ (fig. 5.3).

Case 2 (larger size selectivity)

メッシュサイズが大きくなって、大型のみ狙う場合：成長速度は遅くなる。でも、成熟年齢と繁殖への投資へのレスポンスは同じ方向に。

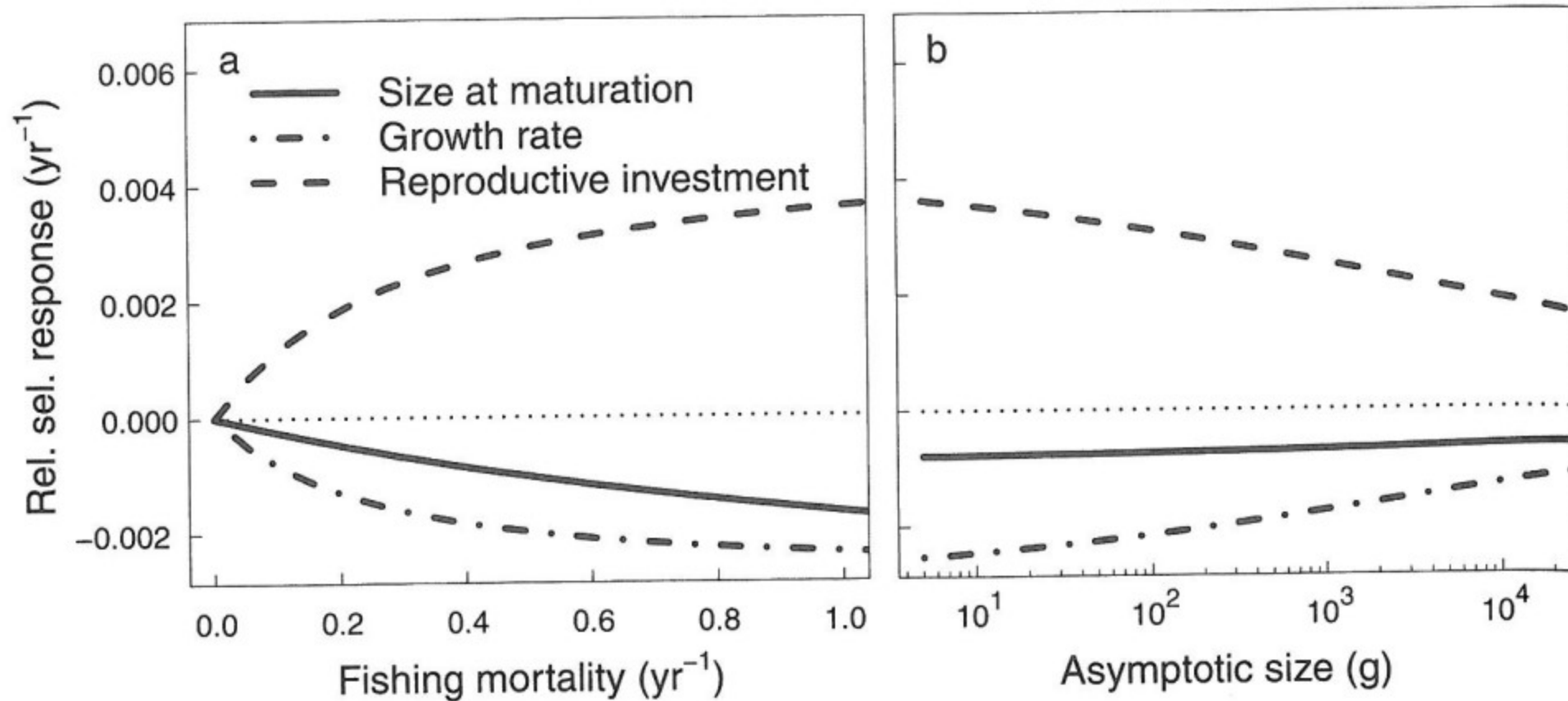


FIGURE 6.4. Selection responses for case II type selection, fishing only on large individuals with a trawl-like selection. Parameters as in fig. 6.3, but with a selection that targets only large individuals, with a 50 percent selection at $0.5W_{\infty}$ (fig. 5.3).

Case 3 (成熟魚のみ狙う場合)

産卵魚への漁獲圧が大きくなるほど、成熟年齢は高齢になり成長は遅くなる

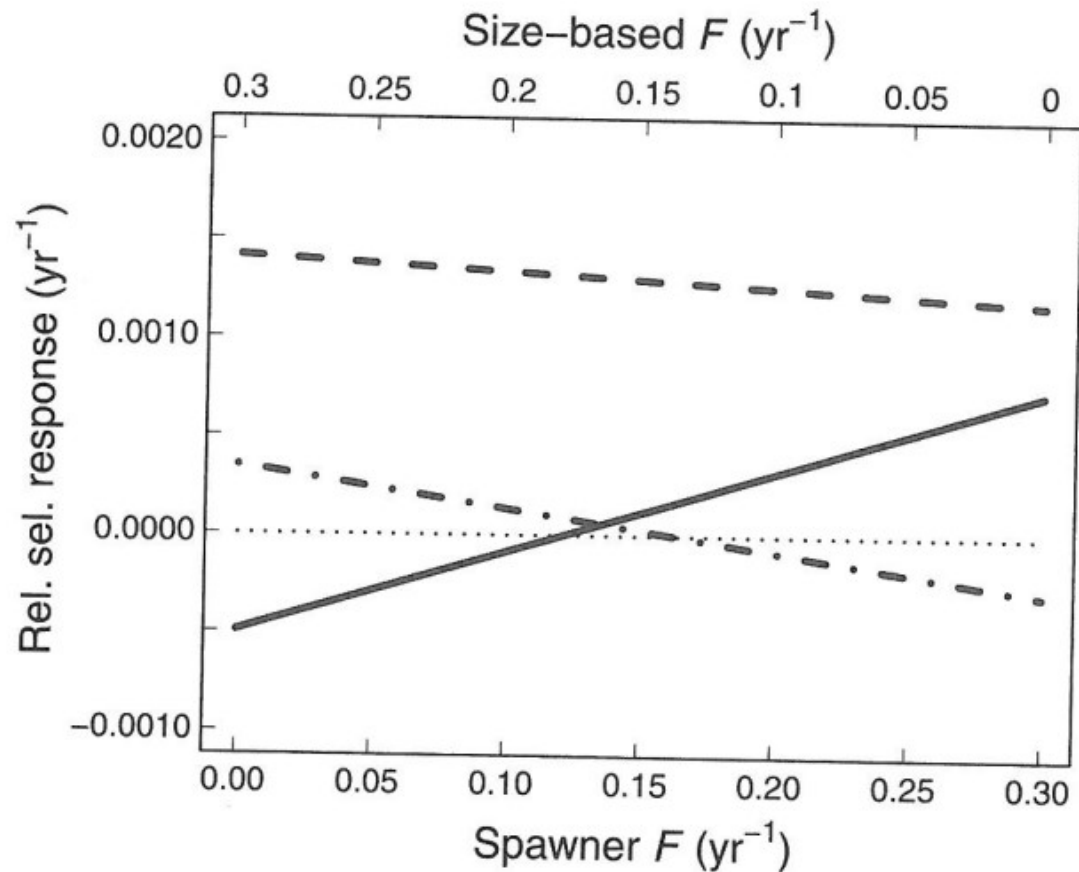



FIGURE 6.5. Selection response for a case III type selection (feeder versus spawner fishery). Pure size-selective fishing at the left edge (case I), and pure spawner fishery at the right edge (case III). $W_{\infty} = 20$ kg and trawl selectivity. Line types as in fig. 6.3.


考察(1)

- 縦軸に注目:年あたりの変化率は0.5%未満。成熟サイズと成長率については0.1%未満  非常に高いF (0.3/year = 25%の除去/year) のわりに、非常に遅い進化的応答
 - Conover and Munch (2002) と比較しても遅い:この実験ではtraitに対して直接選択圧をかけていたからでは
- 再生産への投資量kが最も大きく変化
 - 再生産への投資量を小さくすればその分成長できて、Mは小さく、1回当たりの再生産量も多くなるはずだが、Fが高い条件下ではそこまで待てないのでkが一番大きく進化するのだろう

$$W_{\infty} = \left(\frac{A}{k} \right)^4.$$

- の関係式より、再生産への投資は W_{∞} (極限サイズ)に大きな影響を与える (1%/year)

考察(2)

- 結局、 w_m も k も A も全てが極限サイズに影響を与えうる：さきにした量的遺伝モデルによって、 w_m 、 A 、 k の影響を同時に知ることができそうだが、、でもなかなか知りえない？
 - 漁業は高齡魚を漁獲しちゃうので、極限サイズの情報失われるため、実際の観察の結果もあまり信用できない
 - 理論的な解析にも限界がある；??なんかこの辺よくわからない、、

6.4 まとめ：進化と漁業管理のかかわりは？

- 漁業が与える進化的な影響を評価する基本的なツールを構築
- w_m 、 A 、 k にどのような影響があるかを評価
- F_{msy} 付近で漁獲している限り、その辺かは0.1%くらいのオーダーではないか
(w_m で影響は小さく、 k で一番影響が大きい)
- 漁獲圧が高いほど影響は大きくなるので、乱獲は資源を枯渇させるだけでなく、進化的変化もより速いスピードでもたらす


6.4 まとめ（考察）

1年で1%くらいと推定されている経験的な推定より、1 オーダー小さい

- 経験的推定が過大評価の可能性も
 - 遺伝的变化を間接的に推定しているだけなので
 - 密度効果が強いと、進化的応答の大きさを過大推定指定し舞う可能性も示唆（Eikeset et al 2016）
- 理論的推定が過小推定の可能性も
 - h^2 の仮定が過小かも（それでも～5倍くらいしか変化はしない）
 - 形質間のトレードオフの関係性については、経験的なサポートが十分にならない：形質を直接選択するのではなく、サイズを選択するようなもっと実際に即した実験が必要

6.4 まとめ（考察）

漁業による行動の変化も考慮すべきかもしれない

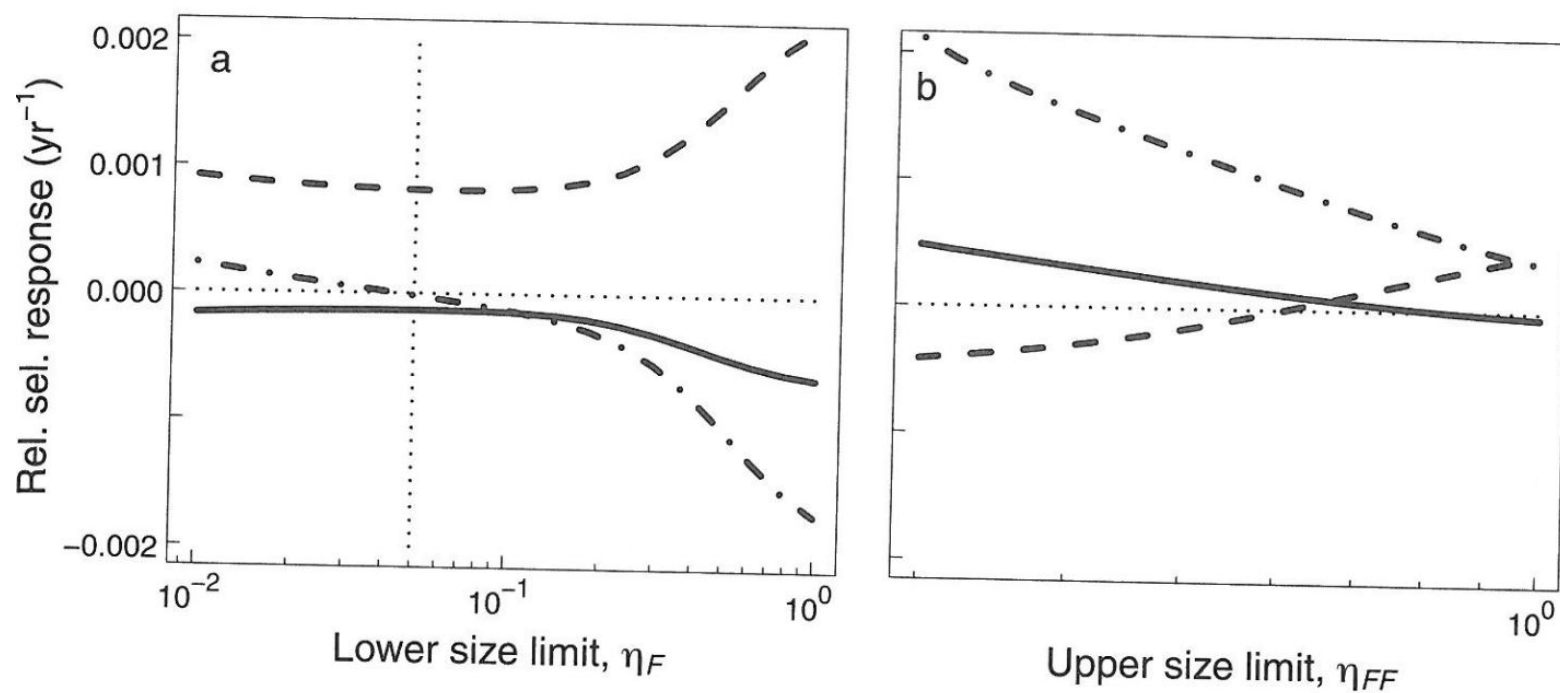
- 受動的な漁具（釣り、罟、刺し網）：攻撃的な個体を選択して漁獲される  行動形質が直接選択される
- 能動的な漁具（底引き網など）：素早く逃げられる攻撃的な個体が有利
- 臆病か攻撃的かについてもトレードオフは存在（攻撃的なほうは採餌率が高いがエネルギー消費も大きい、など）。また、サイズ選択とあわせて、結果を予測するには非常に複雑

6.4 まとめ（管理への示唆）

- i. まず漁業の状況を良く調べることが重要
 - 生活史パラメータ・漁具のサイズ選択性や狙い（産卵魚を狙うのかそうでないのか）
- ii. 漁業による影響をできるだけ小さくする方法を考える
 - サイズへの選択率を変えることで影響を小さくできる？（Fig. 6.6a）

Fig. 6.6a: 左（底引き網の漁獲開始サイズ）、右（底引き網の漁獲上限サイズ）

- 漁獲開始サイズが大きいほど影響は大きい
- 漁獲の上限設定をしても影響は大きくなる



- ➡ どちらにせよ、同じオーダーで変化は起こる
- ➡ サイズ選択とか考えるよりも、漁獲圧を減らす方が有効