

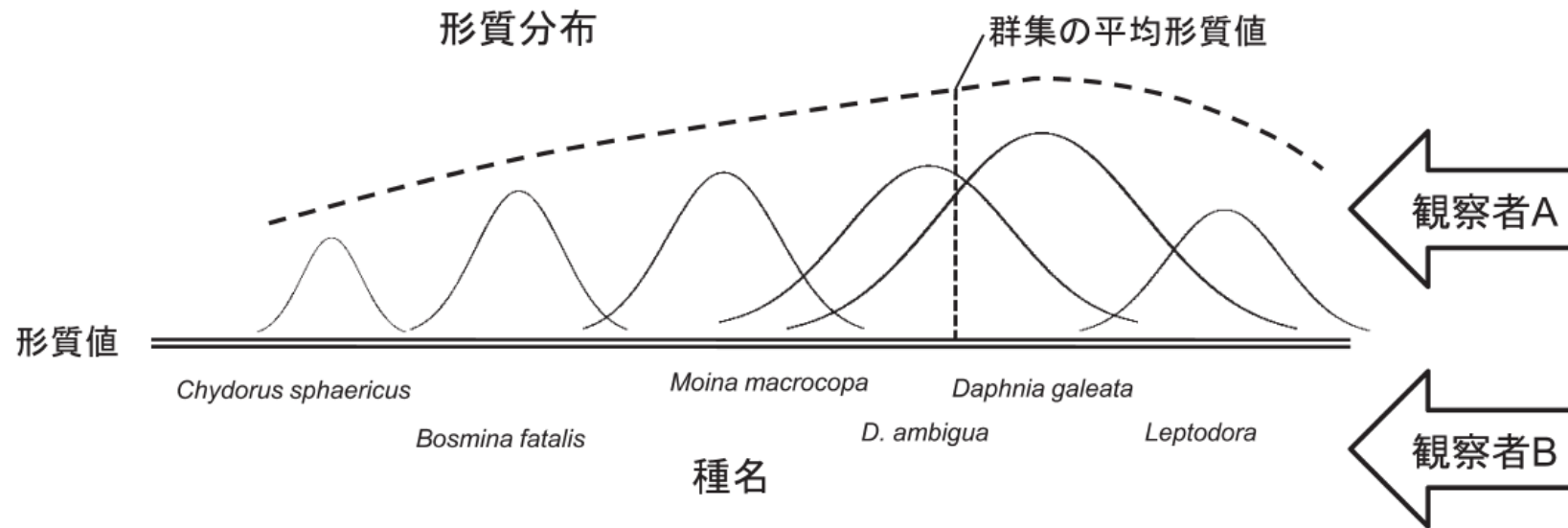
Chapter 9: Trait-Based Approach to Fish Ecology (魚類生態学の 形質ベースアプローチ)

担当：澤田紘太

2020/10/9

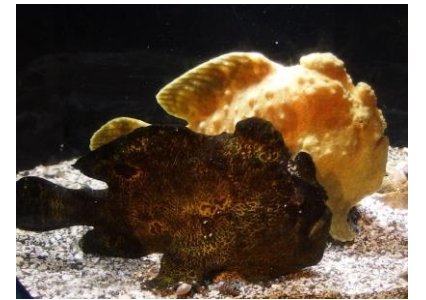
形質ベースアプローチ

- 種ではなく形質値（機能形質）に基づいて生態的な過程を理解しようとする(田中 2010)



田中(2010)日本生態学会誌

形質ベース生態学



- 魚類は多様
 - 既知種数>3万、形、大きさ、色、生息場所、餌の取り方 etc.
 - ⇒ どうすれば一般的に理解できる？
- 本書のアプローチ：厳選された少数の形質に注目
 - 極限体重 + 成長係数（3章）、子のサイズ（8章）
- 本章の内容
 - 形質とは何か
 - もっとも重要な形質をどうやって選ぶか
 - 形質と生活史戦略理論との関係



形質とは何か

- 形質trait
 - 生物個体を特徴付けるあらゆる量
 - 直接に計測できる量（例：尾の形、生殖腺の大きさ）が理想
 - 間接的な推定値もときには有用（例：極限サイズ）
 - 重要なのは定量化できること、個体についてなるべく多くの情報を含むこと
- 形質でないもの
 - 個体の特徴ではないもの（例：個体群の成長速度）

どの形質が重要か

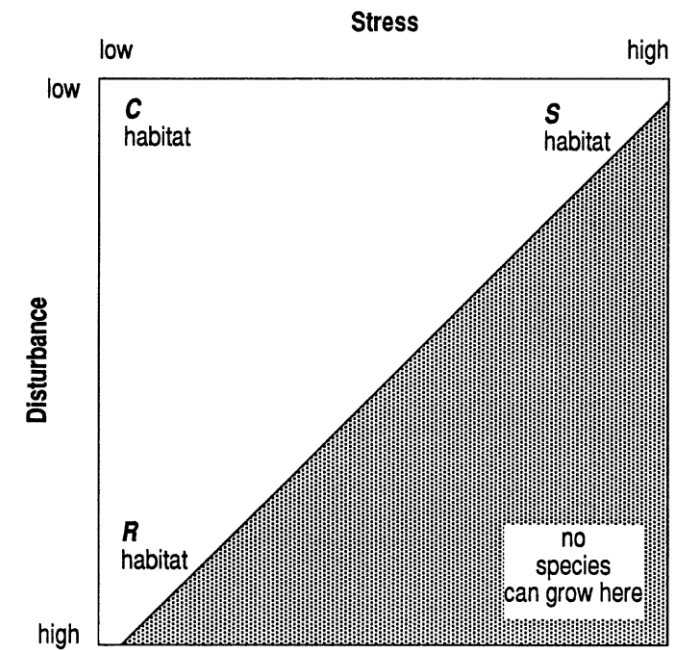
- 多次元の形質空間を考える
- 形質空間のばらつきの大部分を少数の形質で表現したい
 - 形質間に相関があるので、低次元に落とし込める（主成分分析）
- それでも多くの形質が残る
- 特に有用な形質（=機能形質functional trait）を選び出したい

体サイズ

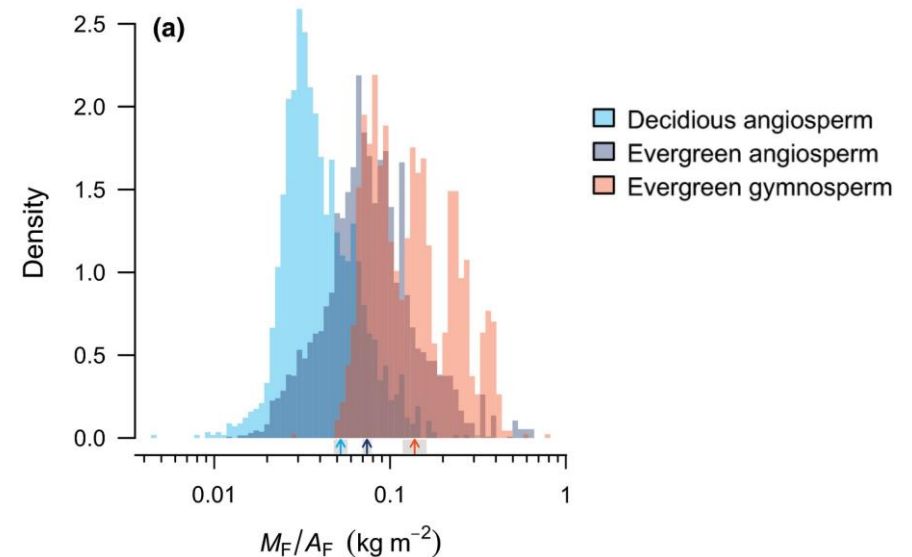
- 有名な「マスター」機能形質
- 個体の体や他生物との関係と相関
 - ランダムに得られた1個体について1つの数しか得られないなら、体サイズを聞くべし
- 生涯で大きく変化する（1mgの卵→1tの成魚）ため、個体群や種を記述するのには使えない
- 体サイズを用いたアプローチの例
 - 生態学の代謝理論（box 4.1）
 - サイズスペクトラム理論（2章）
 - Clearance rateなど他の形質も使う

形質ベースの植物生態学

- グライムの三角形 (C-S-R三角形)
 - 成長・繁殖・生存への投資配分から、3つの生活史戦略に位置付け
 - C: ストレス・攪乱に弱いですが競争に勝つ
 - S: 攪乱・競争に弱いですがストレスに耐えて生存
 - R: ストレス・競争に弱いですが攪乱された環境で速やかに増える
 - 計測可能な形質に結び付けられない
- 計測可能かつ生活史戦略と結びつく機能形質をリストアップ
 - 面積当たり葉重量、種子サイズ、成熟樹高
- 魚類で同じように使える機能形質を探す



Wilson & Lee (2000)



Duursma & Falster (2016)

8.1 生活史戦略

- r-K戦略論

- r淘汰：高い最大個体群成長速度 r_{\max} を有利にする淘汰
 - 速く成長・繁殖するが競争や防衛にはあまり投資しない戦略（r戦略）が進化
 - 変動環境や遷移の初期に優占する（グライムのR）
- K淘汰：環境収容力 K に近い状況での淘汰
 - 競争や防衛に投資し、大卵少産の戦略（K戦略）が進化
 - 資源をめぐる競争や捕食圧の高い飽和・安定した環境で優占する

r-K戦略論と魚類

- Pianka (1970): 魚類はr-Kの広い範囲を占める特殊なグループ
 - 大型魚は r_{\max} が低く極端なK戦略、小型魚は逆に極端なr戦略と主張
- 2つの点で間違い
 - 個体群成長速度は中型魚で最大
 - すべての生物が同じニッチを占めると暗黙に仮定
 - すべての魚は同じニッチを占めるのか？
 - カイアシを食べる稚仔はそうかもしれないが、サイズの違う成魚はそうではない
- 極限体長の近い魚種間では、成長係数 A がr-Kの代理指標
- r-K二分法は魚類生活史の比較に有用だが、見かけほど単純ではなく、単一の形質と関連付けるのも難しい

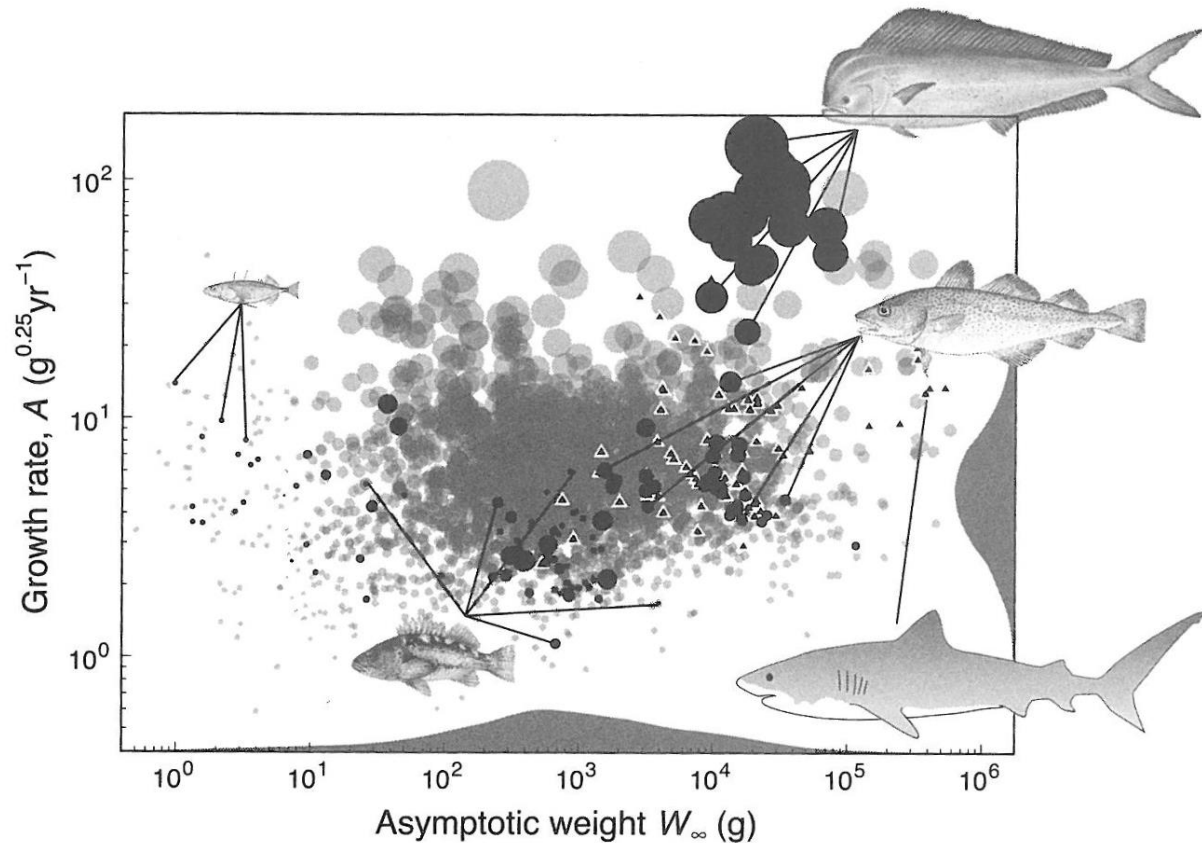
Winemiller & Rose (1992)による繁殖形質の分類

- 周期的periodic戦略
 - 成熟を遅らせて大きく育つことで、産卵数を増やし、また成魚が悪い環境条件を生き延びられるようにする
 - 大型のタラ類やサバ類など、大型のcapital breeder
- 日和見opportunistic戦略
 - 早く成熟して長い産卵期に頻繁に繁殖し、仔魚の成長は速く、個体群のターンオーバーも速く、結果として個体群の内的増加率が高い
 - 小型でincome breedingのforage fish
- 平衡equilibrium戦略
 - 大卵と卵保護のために産卵数は少なく、仔魚はより大きく発生の進んだ状態で親から独立する
 - 板鰓類（8章）
- 日和見はr戦略、周期的と平衡はそれぞれ大型・小型種のK戦略

9-2. 形質とトレードオフ

- Winemiller & Rose (1992)により r/K と繁殖形質が結び付けられたが、繁殖の前提となる成長と生存も機能形質として考慮する必要がある
- 3つの形質を軸とすることを提案
 - 極限サイズ W_∞ : 連続形質 1g ~ 1t
 - 成長速度係数 A : 連続形質 10倍以上の幅で変動
 - 親子重量比 W_∞/w_0 : 離散形質 真骨類 (小) vs. 板鰓類 (大)

機能形質と個体群増加率

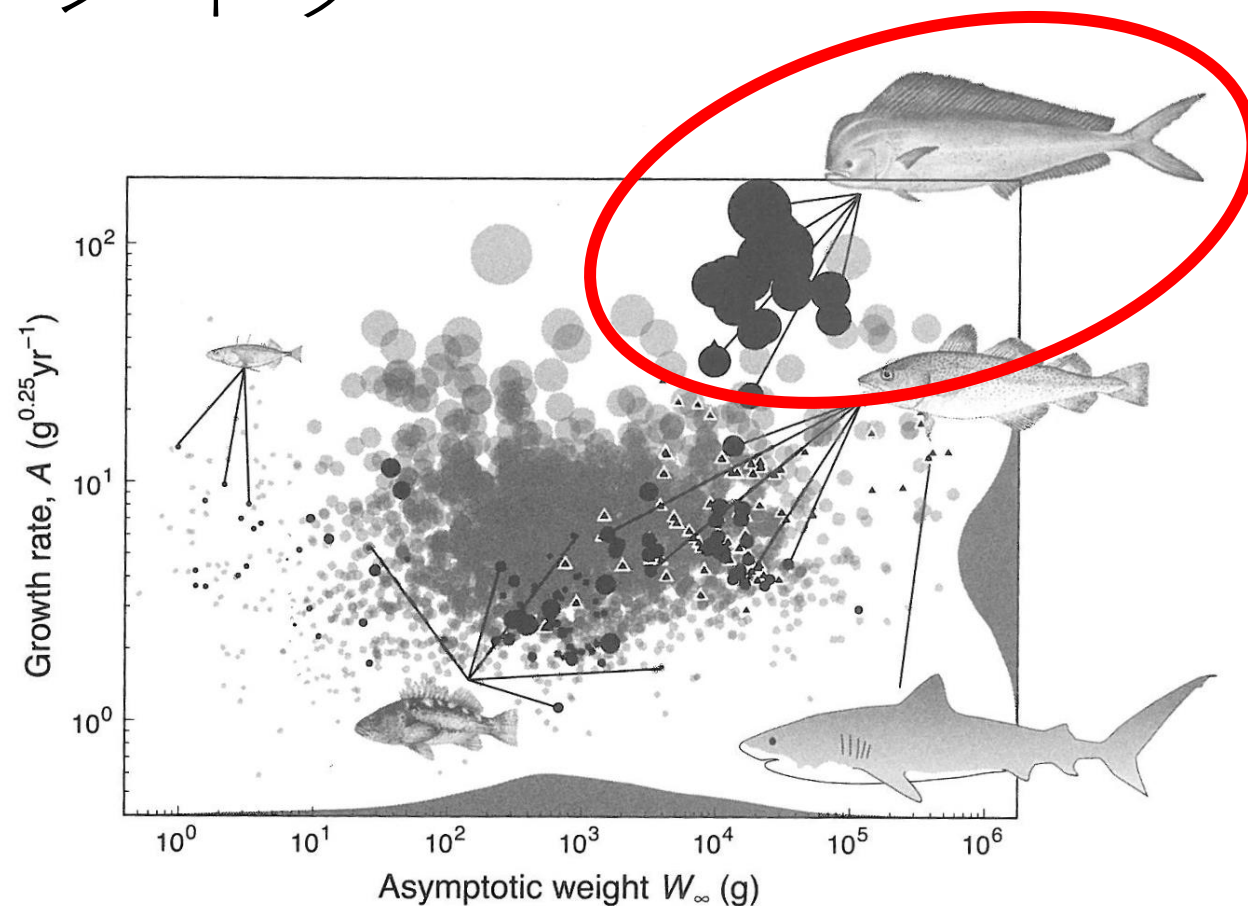


- A が大きいほど r_{\max} 大きい
- 小型種の r_{\max} は大きい

○：真骨類=小卵、△：板鰓類=大卵
シンボルの大きさ： r_{\max} (式7.5)

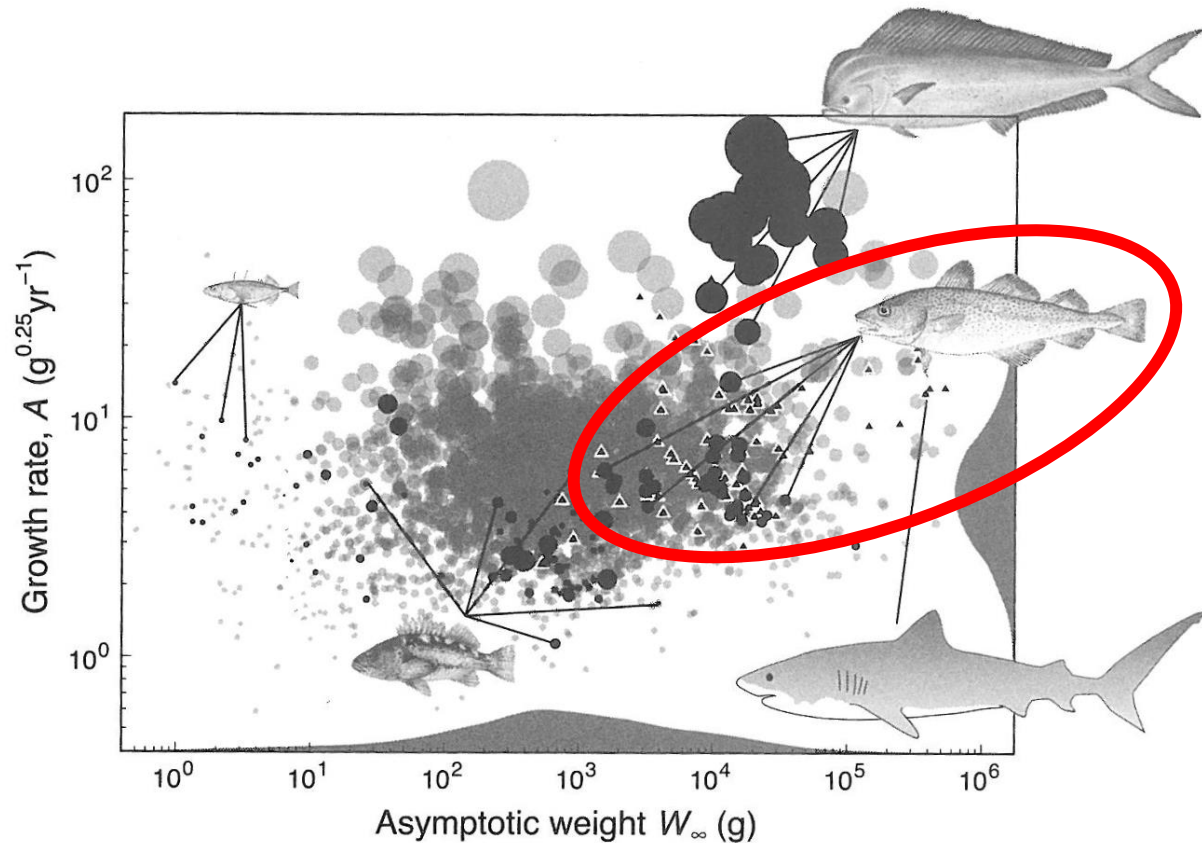
$$r_{\max} = A \frac{1-n}{W_\infty^{1-n} - w_0^{1-n}} \left\{ (1-a) \ln \left(\frac{W_\infty}{w_0} \right) + \ln(\varepsilon_{\text{egg}} \varepsilon_R) \right\}$$

シイラ



- 最大の r_{\max}
- 成長が極端に速い
- 他の大型魚に比べ短寿命
- A が平均+2SDより大きく、アノマリー

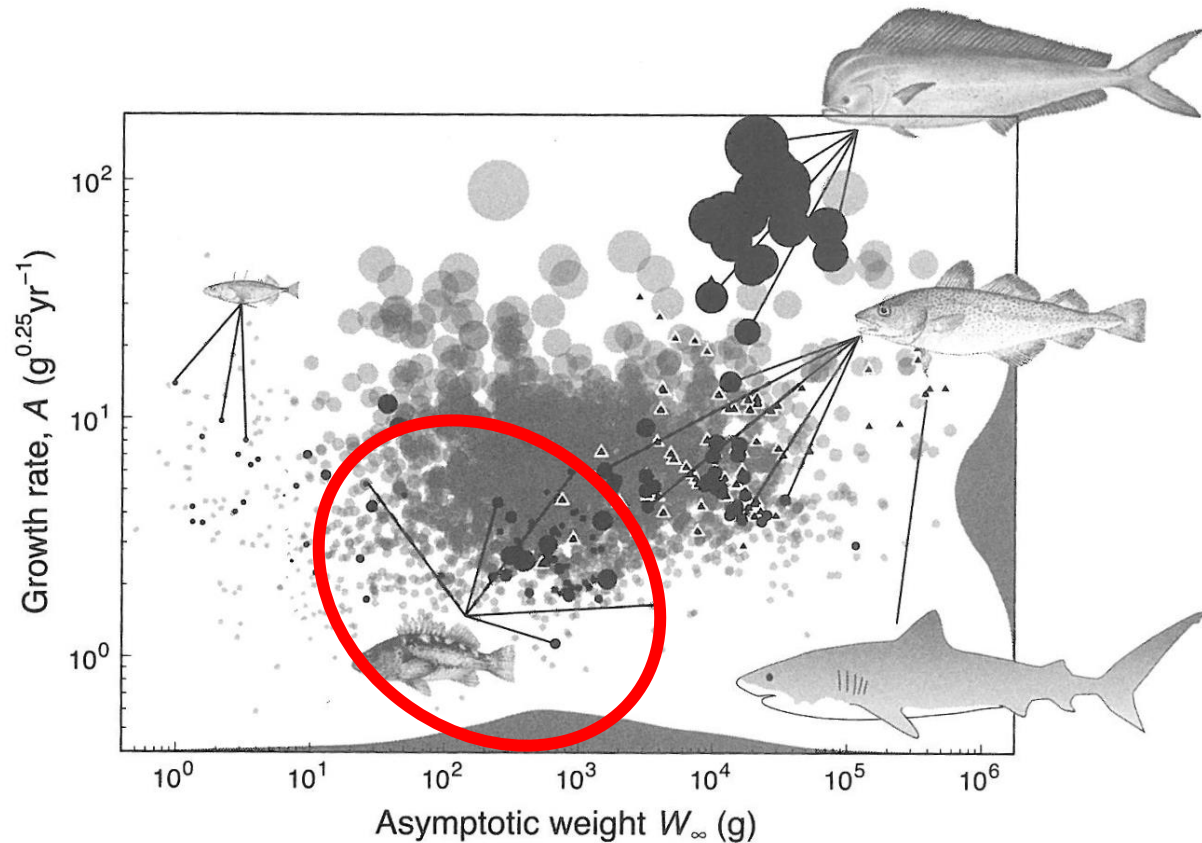
タイセイヨウダラ



○：真骨類=小卵、△：板鰐類=大卵
シンボルの大きさ： r_{\max} (式7.5)

- W_{∞} はそこそこ大きいが A が大きく、その結果 r_{\max} も大きい
- A が大きいことで、生産性の高い重要な資源となっている

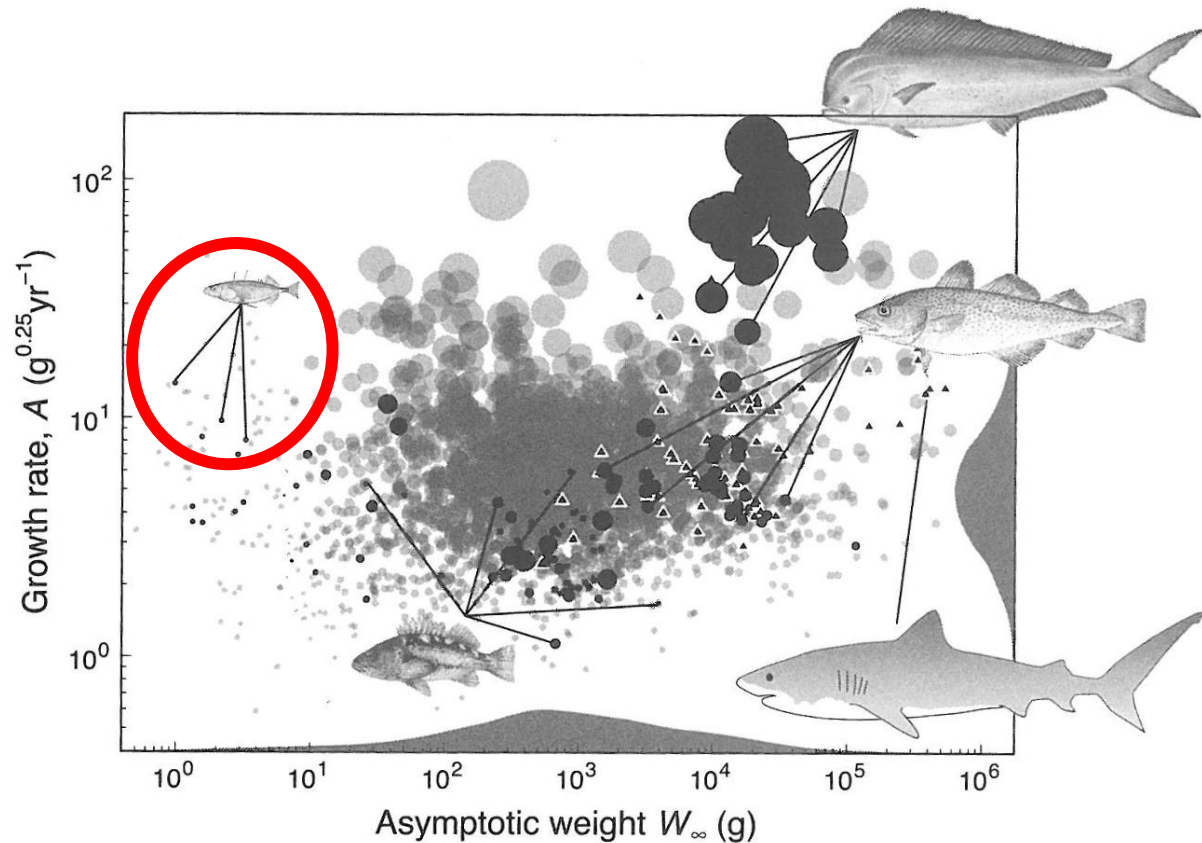
カサゴ類



○：真骨類=小卵、△：板鰓類=大卵
シンボルの大きさ： r_{\max} (式7.5)

- A が小さい (タラの1/5、シイラの1/10) ために r_{\max} が小さい
- A が小さいことで漁獲に対して脆弱になっている

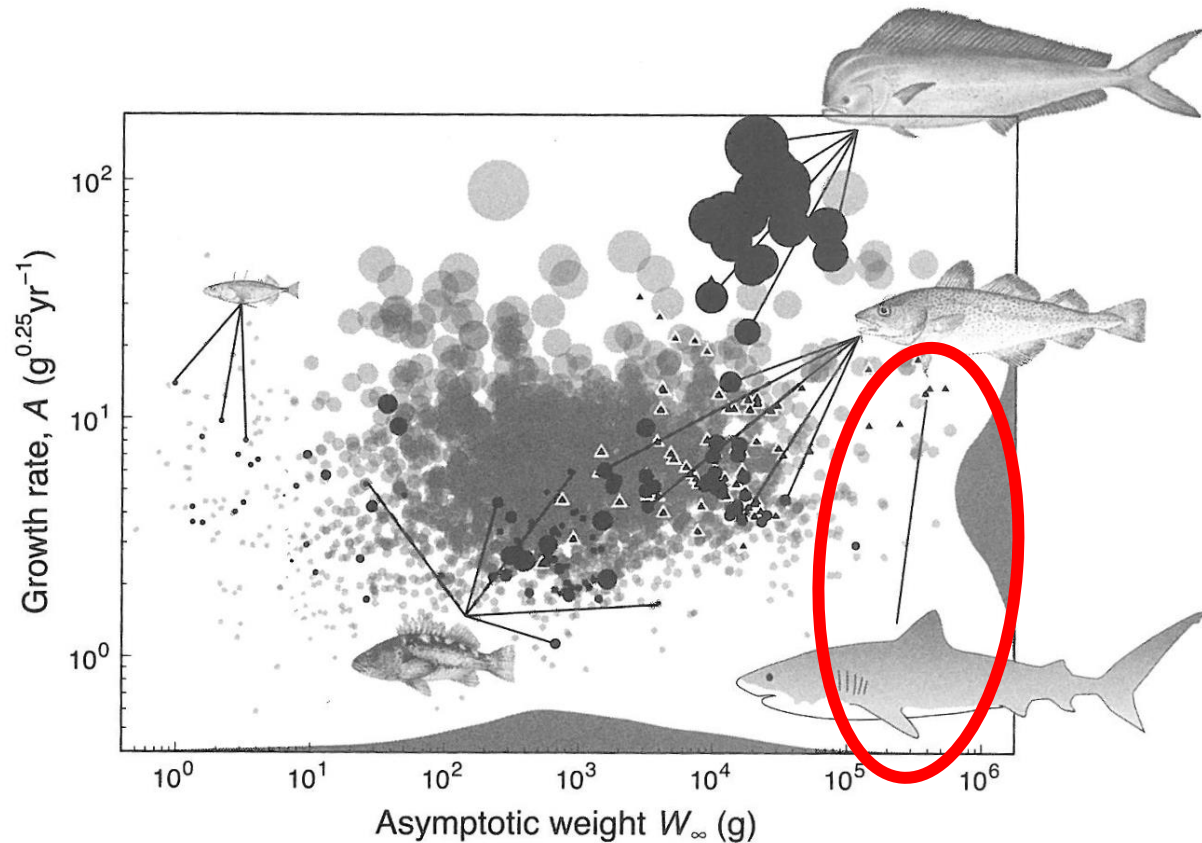
イトヨ



○：真骨類=小卵、△：板鰓類=大卵
シンボルの大きさ： r_{\max} (式7.5)

- A は平均的だが W_{∞} が小さいために r_{\max} が小さい
- 北半球に広く分布するが、漁獲対象（タラ）でも保全対象（カサゴ）でもカリスマ的（シイラ）でもないためデータが少ない

イタチザメ



○：真骨類=小卵、△：板鰓類=大卵
シンボルの大きさ： r_{\max} (式7.5)

- 板鰓類は、同サイズの真骨類に比べてずっと r_{\max} が小さい
- その結果、数が少なく、漁獲に脆弱

形質と生活史戦略

- 形質ベースで生活史戦略の記載を実用化する
- r/K戦略はサイズの大小だけではない
 - r戦略（最大の r_{\max} ）は体成長が速く極限サイズが中間的
- 形質の分布は連続的なので、安易に分類できない
 - r/Kで線を引くなら、真骨類と板鰓類
- 平衡戦略
 - 板鰓類と小型真骨類（ r_{\max} 小）
 - 小型真骨類（e.g. イトヨ）はしばしば卵保護を行う

形質ベースアプローチの利点

- 生活史戦略を計測可能な形質に結び付ける
 - 先行研究でもラフな結びつきはあった
- 形質を個体群・群集レベルの数値にスケールアップできる
 - 形質とトレードオフのmechanistic basisから構築
- トレードオフが重要
 - “ハード”なトレードオフが理想的
 - 保存則によるトレードオフ：エネルギー配分、成長と繁殖
 - 生理学的なトレードオフ：消化器系や鰓の効率
 - 物理学的なトレードオフ：流体抗力による移動コスト

トレードオフ

- 本書で扱うトレードオフは魚類生理学を基礎とする
- 成長・繁殖・生残のコスト・ベネフィットを表現
 - 利用可能エネルギー $E_a = \varepsilon_a h(f_0 - f_c)w^n$ (eq. 3.30)
 - 死亡率 $\mu = aAw^{n-1}$ (eq. 4.7)
 - 成熟サイズ $w_{\text{mat}} \propto W_\infty$ (fig. 3.4)
 - 産卵数 $\propto AW_\infty^n / w_0$ (eq. 3.19)

トレードオフから個体群レベルに

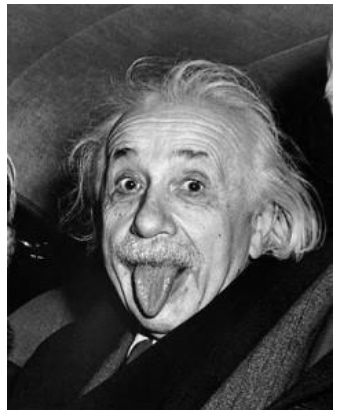
- トレードオフの基本仮定から個体群レベルにスケールアップ
 - 成魚までの生存 $P_{w_0 \rightarrow W_\infty} = \left(\frac{W_\infty}{w_0}\right)^{a-1}$ (eq. 4.31)
 - 成魚の生涯産卵数 $= \frac{1}{a} \frac{W_\infty}{w_0}$ (eq. 8.3)
 - 個体群成長速度 $r_{\max} = A W_\infty^{n-1} f\left(\frac{W_\infty}{w_0}\right)$ (eq. 7.13)
- 極限体重 W_∞
 - 大きくなると成魚までの生存率は下がるが、生涯産卵数と個体群成長速度は増加
- 成長速度 A
 - 速い成長による死亡率の増減が釣り合うので中立的だが、個体群成長率に影響する
- 親子のサイズ比 $\frac{W_\infty}{w_0}$
 - 生存と産卵数に影響する。板鰓類では定数だが真骨類は w_0 を最小化

形質の選び方

- 形質空間を表す基礎形質の選び方はある程度まで任意
 - 極限サイズの代わりに成熟サイズを使ってもよい
 - 成長係数の代わりに最大消化速度係数を使ってもよい
- ここでは、多くの魚種について情報のある von Bertalanffy 式のパラメータから直接的に得られるものを選んだ

9.3 複雑性の芯を捉える (sweet spot)

- 自然界を理論的に記述する=情報を減らすこと
 - あまり重要でない情報を捨て、本当に大事な情報を残す
 - オッカムの剃刀：最も単純な仮定に基づく（最も情報を減らす）仮説が優れている
 - アインシュタイン：「ものごとはできるかぎりシンプルにすべきだ。しかし、シンプルすぎてもいけない」
- Mechanisticな形質ベースアプローチは、低次元形質空間への射影によって情報を減らす明確な方法となる



形質ベースアプローチの応用

- 形質ベースアプローチはシンプルで美しいだけでなく、応用もできる
 - 資源動態の記述（5章）
 - Data-poor資源評価
 - 群集レベルの漁業影響評価（12章）
- 詳しい情報を使う既存の手法に取って代わるものではない
 - 特定魚種の資源評価や、特定の漁業の影響評価なら、多くの情報を使う単一種評価や種レベルの生態系モデルが有用
 - ただしそれらには時間がかかる

⇒形質ベースモデルは詳しいデータが集まるまでの間に、簡易的に量的な予測ができる妥協策として魅力的

まとめ

- 本章では形質ベースアプローチを進化生態学の理論から扱った
 - どちらも形質とトレードオフに注目するので関係が深い
- 形質ベースアプローチは他の領域にも応用可能
 - 個体群構造の算出 (Part II)
 - 漁獲対象となる群集の形質構造の記述 (Part IV 11章)
 - 漁獲に対する群集の応答 (Part IV 12章)
- 特定の種や種単位の世界を忘れる勇気を持ち、種を超えた形質分布に注目することで進化生態学を拡張
- オッカムの剃刀の上でバランスを取り、自明性と複雑性の間のsweet spotを捉える

感想

- ハードなトレードオフからmechanisticなモデルを組み立てているので、どのスケールでもモデルの正しさは保証されている、という思想
 - 良くも悪くも迫力がある
 - 機能形質を選ぶ際に、実際の多次元形質空間を検討していない
 - Fig. 9.1の r_{\max} は完全に計算値で、実際の個体群レベルのデータは一切使っていない
- モデル化には単純化が伴うので、「大事な要素を捨てていないか」という不安が拭えない
 - もうちょっと実データでの裏付けを見せてもらえると、安心して読めるのではないか

おまけ

- POSE

- Kindsvater et al. (2016)による生活史の分類
- 成魚と仔魚の死亡率で分類

