

# Chapter 13

## The Size- and Trait-Based Approach

# イントロ

## サイズベース・形質ベースのアプローチ

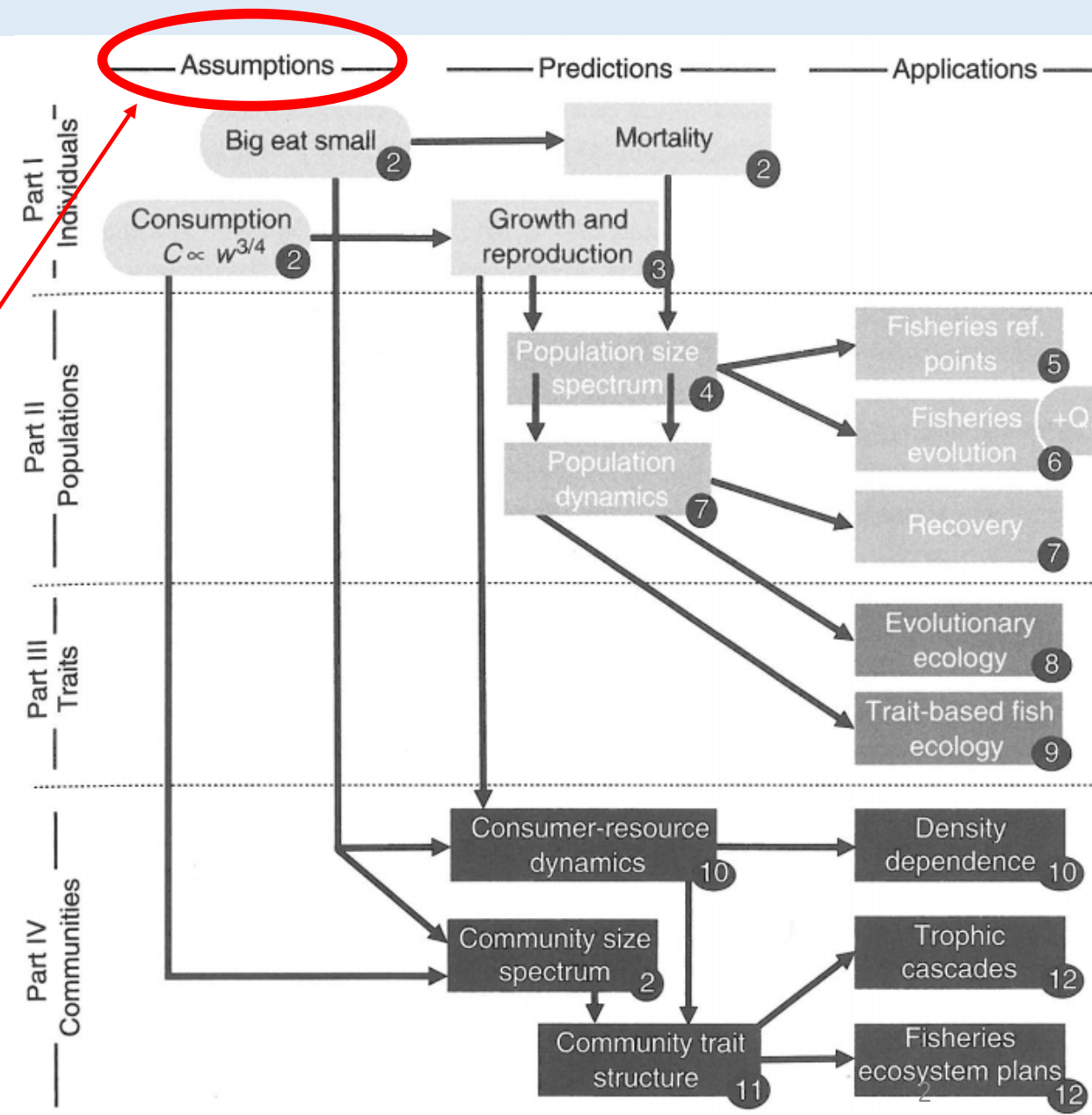


魚類の個体群と群集の動態をモデル化する一貫した統一的枠組み  
(右図1.2)

- 大きいものが小さいものを食べる
- 捕食量は体重の3/4乗に比例する
- エネルギー保存の法則



全ての予測と適用は、このわずかな仮定に基づく



### 13.1 Fisheries Scienceにおいて、サイズベースか年齢ベースか

本理論：個体におけるもっとも重要な特徴はサイズ

↳ 漁業への適用の多くの場合は年齢ベース

サイズに基づく理論と年齢に基づく理論との根本的な違いについて

この節のイントロ

筆者：管理基準値におけるサイズ選択性の重要性を示した



このような単一種に基づく計算は、Beverton and Holt(1959)による年齢ベースの計算でも実行可能



なんのためにわざわざサイズベースの理論を用いる必要があるのか？

# サイズベースと年齢ベースとの共通点

- サイズベースの計算は一見複雑に見えるが，実践的な適用においては，年齢ベースとさほど計算の手間は変わらない
- 年齢別資源量からサイズ別資源量への換算も，成長式における年齢別体重換算式を用いれば容易に出来る
- それぞれのモデルのパラメータも別の名前，別の値を持っているが，Table A.3で示すように変換出来る

TABLE A.3. Relations Between Physiological and Classic Parameters

Parameter	Relation
Asymptotic weight	$W_{\infty} = cL_{\infty}^3$
Growth coefficient	$A \approx 3c^{1/4}\eta_m^{-1/12}KL_{\infty}^{3/4}$
Physiological mortality	$a = \frac{1}{3}\frac{M}{K}\eta_m^{1/3}$
Recruitment efficiency	$\varepsilon_R = \alpha(\varepsilon_{\text{egg}}P_{w_0 \rightarrow w_R}AW_{\infty}^{n-1}/w_0)^{-1}$
Maturation relative to $W_{\infty}$	$\eta_m \approx (27/K^3/t_{\text{mat}}^3)/64$
Asymptotic length	$L_{\infty} = (W_{\infty}/c)^{1/3}$
Von Bertalanffy growth constant	$K \approx Ac^{-1/4}\eta_m^{1/12}L_{\infty}^{-3/4}/3$
Adult mortality	$M = 3\eta_m^{-1/3}K$
Recruitment parameter	$\alpha = \varepsilon_R\varepsilon_{\text{egg}}P_{w_0 \rightarrow w_R}AW_{\infty}^{n-1}/w_0$
Age at maturation	$t_{\text{mat}} \approx W_{\infty}^{1-n}\frac{\ln(1-\eta_m^{1-n})}{A(n-1)} \approx 0.75W_{\infty}^{1-n}$

# サイズベースと年齢ベースとのマイナーな違い

## 死亡率について

- 年齢ベース ➡ 自然死亡係数一定と仮定する場合が多い
- サイズベース ➡ サイズが大きくなるにつれて死亡率は減少と仮定

## 成長式について

- 年齢ベース ➡ von Bertalanffyの成長式
- サイズベース ➡ biphasic(二相性)の成長式 (3章)



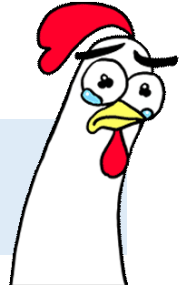
これらは些細な違いで結果に大きく影響しない

年齢ベースの計算だって、サイズ別の死亡率や二相性の成長式を仮定できる

## 年齢ベースを用いることの利点

- 利点 1 : 1年単位でのスケジュールが自然に組み込まれる  
→多くの魚は1年毎に産卵する周期をもつ
- 利点 2 : よく知られている  
→魚類の動態を表現するときの標準的な方法

年齢ベースのアプローチは、未来への適用開発においては**障害**となる



データが乏しい種への影響評価（5章）

データが乏しい種の資源評価

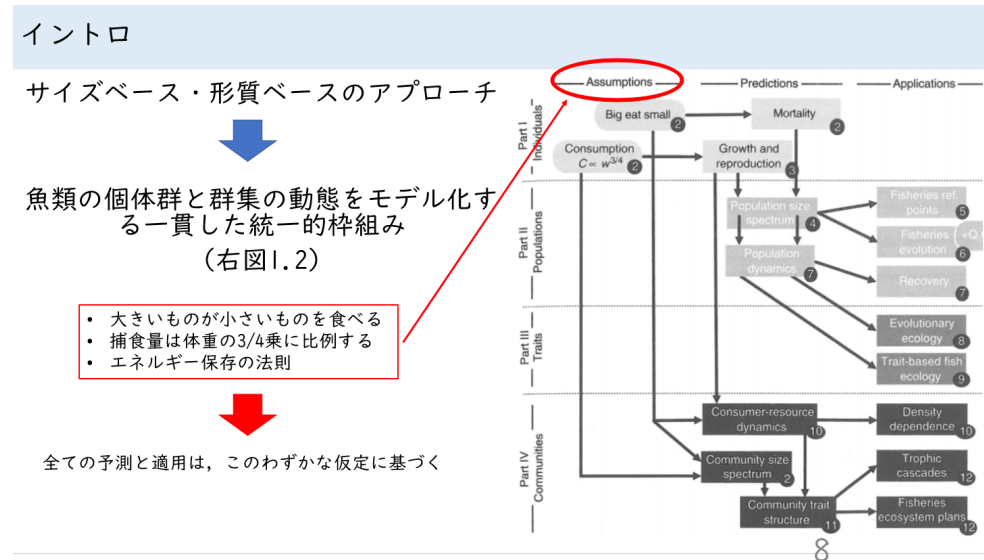
12章で紹介した群集の計算においては、

**サイズベースのアプローチが必要**



## 形質ベースのアプローチ

- 単一種においては，生活史における不変量を種特有のパラメータとして用いようとするBeverton(1992)の考え方と似ている。
- 経験的な関係に基づくだけのものでなく，根本的な仮定と群集におけるエネルギーバランスの関係に基づいている。





## 形質ベースのアプローチはどんなときに有効か？

- 生活史パラメータが既知なら，形質ベースの考えをあえて使わなくても，特定の種や個体群レベルで全てのことが表現できる
- **生活史パラメータが既知でないとき**，形質ベースの考えを使えば，パラメータのおおよその値の見当をつけることができる

# 形質ベースのアプローチが明らかにした小型種と大型種の違いとは？

形質ベースのアプローチは，大型種と小型種に違いがあることを示した

大型種は小型種に比べ，強い密度依存的な調節が必要になる

↳ 漁業の適用においてとても重要

漁業に対して

- 大型種のほうが小型種より耐性（回復力）があり，
- 小型種が環境変化の影響を受けやすく，
- 板鰓類が真骨類より漁業の影響に敏感なのか

を示している

このような解釈はサイズベース，形質ベースの理論なしには語れない

# サイズベース理論の今後の漁業への適用（話題Ⅰ）

- 漁業が**個体の進化**および**生態系に及ぼす影響評価**に適用  
→ 今後の資源管理・生態系管理に提言出来るような形への運用

# サイズベース理論の今後の漁業への適用（話題2）

## B0FF(Big Old Fecund Fish)問題

- B0FFはものすごく大きい繁殖力を持つ

→ B0FFは母親になったばかりの魚の約3.5倍の繁殖力をもつ

- さらに、B0FFの中には、より生存率の高い卵や稚魚を産むもの、体重との直線関係よりも早いスピードで繁殖力が大きくなるものがある



再生産においてB0FFは重要

B0FFは個体群においてはまれなので、  
より小さい個体に比べて再生産への重要性は低い

なのにこのことは忘れられがち

サイズ・形質ベースのアプローチを用いてB0FFの価値を正當に評価していく

# サイズベース理論の今後の漁業への適用（話題3）

## Data poor問題

Data poor種：生活史パラメータに関する情報乏しく，資源評価は不確実あるいはなし



サイズベースのアプローチが有効  
漁獲物のサイズ分布を4章で紹介した個体群動態モデルに当てはめる



形質ベースのアプローチ  
加入率の予測が可能になる（←data poor種の管理基準値の計算に必要）



Data poor種への適用からさらに群集へ

- 形質ベースの群集モデル
- 食物網モデル（もう少し情報あれば）

# サイズベース理論の今後の漁業への適用（話題4）

## サイズベース理論の実用化（applying and operationalizing）

例）10章で紹介した餌と消費者関係のモデリング

↳実用化には、

①その生態系における餌のサイズ分布と死亡率に関するよりよい情報が必要

- 実用化は、資源構造が単純な小さい湖の系ではすでに進んでいる
- 単純な海洋生態系であるバルト海のタラとその餌との関係にも適用
- 多くの種を含む系への実用化は、より多くの餌資源と捕食者に関する知識が必要となるから挑戦的だが、資源をsize spectrumで表現することで、非常に複雑な食物網のモジュールで生態系を表す事から脱却

↳例）浮遊性と底生性の餌資源のspectraを考慮する（後述）

# サイズベース理論の今後の漁業への適用（話題4） つづき

## サイズベース理論の実用化

どのプロセスが加入効率を決定？  
どのプロセスが資源の $R_{max}$ を既定？

例) 10章で紹介した餌と消費者関係のモデリング

↳実用化には、

② 密度効果がその場でどのように働くのかを理解することが必要

- 盲目に再生産関係を当てはめることはやめよう
- 3タイプの密度効果（稚魚での密度効果，成魚の資源競争，成魚の共食い）を区別する



• 餌消費者モデルはこれらの問題に対して、

シミュレーションベースのフレームワークを提供

- § 10.3にあるように，海中の空間構造を考えることで，この三つの密度効果に関する新しい全体的理論的な理解へとつながる。

# 13.2 サイズベース，形質ベース理論の今後の方向性

## 1. 成長と生理学的死亡のトレードオフの本質を探る

筆者：次式のように，**生理学的死亡** $a$ と**成長** $A$ の間には，**線形のトレードオフ**を仮定

- 成長が早い ( $A$ が大きい)
- 成長が遅い ( $A$ が小さい)

1. 統計解析手法は抜群だが，用いたデータの質がよくないので，**結果に対して慎重になる必要**

2. もし，生活史が遅い種の生理学的死亡が低ければ，そのような生活史をもつもののほうが適用度が高いことになる

↓  
トレードオフをはっきりさせるには，**より質の高いデータの採集が必要**

Mortality

Size at maturation

$$\mu = aAw^{n-1}$$

成長係数



**生活史が早い種でも遅い種でも，生理学的死亡 ( $a$ )は同じと仮定**

生理学的死亡 ( $a$ )は，生活史によって異なることが他の研究から示唆されている



## 13.2 サイズベース，形質ベース理論の今後の方向性

### 4つの観点から議論

1. Stochasticity (確率性)
2. Behaviour (行動適応，行動反応)
3. Coupling to primary production (基礎生産者とのつながり)
4. Thermal physiology and ecology (熱生理学と生態系)

# 課題その１：Stochasticity（確率性）

## 成長率における確率性

- 同じ個体群，同じ年級群からの個体でも，環境が大きく変動することにより成長率が異なってくる
- 遭遇する餌が異なれば，成長率も変わる：いくつかの個体は沢山の餌に遭遇し，早く成長し，同じ年級群のより小さいものを共食いすることも可能になる



このような成長の違いは，捕食関係にstochasticityを組み込むことで，サイズベースのフレームワークでモデル化



効果としては，個体群サイズのspectrumを不鮮明にするが，一番肝心なのは，  
stochasticityを組み込むことで，何か根本的な新しい結果や効果を生み出すのか？

このことを考える上で大事な二つの問題について考えていく

# 「成長率における確率性の組み込み」における問題その1

課題その1: Stochasticity

## 1. 成長式の本質（3章）と向かい合う必要性

成長式：漸近体重に達すると成長が止まるような設計

↳しかし漸近体重は可能な最大体重ではなく、平均的な最大体重である

↳実際には、漸近体重よりも大きい体重で成長が止まるものもあれば、達しない前に成長が止まるものもある

餌の遭遇率に起因する成長率の違いのいくつかの点は、§3.3の動的な成長式により捉えられている  
しかし、その式では、餌がどんなにあっても、個体は漸近体重よりも大きい体重になることはない

漸近体重よりも大きい体重になることもあるようにするには、**どのプロセスが成長を制限しているか**に着目して、成長式を考え直す必要がある

最大体重が変動するように、数式を組み直すことはもちろん出来るが、それを**経験的な観察に基づくものにする**ためには、個体の成長を制限しているものは何なのかを理解するための調査が必要

↳これは、捕獲された野生動物の年齢とサイズの間関係を観察するだけではわからない

↳同じ個体の個体発生において繰り返し観察が必要

**成長を制限している要因は何か、漸近体重よりも大きくなることに付随するトレードオフは何なのかを明らかにすれば、BOFFの問題にも光が差す**

# 「成長率における確率性の組み込み」における問題その2

課題その1: Stochasticity

2. 技術的な面：成長の過程にどのようにstochasticityを組み込むのか

- ① 餌との遭遇の過程で起こるのか？（つまり餌に遭遇できるのかできないのか）
- ② ランダムに遭遇した餌の有限サイズによって起こるのか？

難しい質問だが、個体群動態に影響する

もし①だったら、個体群のサイズに対応した効果になる  
もし②だったら、個体群のサイズには対応しない効果

いずれにしても相当な技術的挑戦が必要となる

変動は形質でもみられる：

個体は遺伝的に異なる→ある個体は勇敢で、摂餌率が早い。他の個体はもっと臆病で摂餌率が遅い

このような個体の違いは、トレードオフと結びついている。

勇敢か臆病かの生活史の軸とのトレードオフは自分が捕食されるリスク（＋行動による代謝のコストの増加）

このような個体の違いは、個体群動態において、**もう一つの形質の軸として導入**することができ、平均的な demography は異なる形質の価値を足し算していくことでもとめることができる

異なる形質をもつものが、同じ餌資源で競争したり、共食いしたりするときのみに興味深い問題となる  
そして環境的な確率性を考慮にいったときに、本当に面白い問題となる

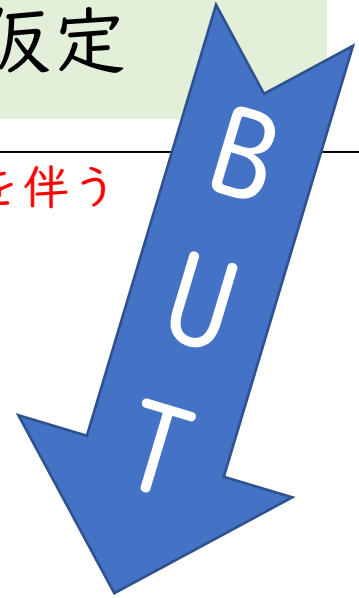
勇敢か臆病かの生活史の軸は、特に**進化的漁業管理**と関係している

何故なら、漁具がpassiveかactiveかによって、選択的に勇敢あるいは臆病な個体を漁獲することがあるから

このような選択性が進化に及ぼす影響はいくつか調べられているが、そんなに多いわけでもない

## 課題その2：Behavior (Behavioral adaptation：行動適応)

筆者：利用可能な餌に対して可能な限り摂餌すると仮定



- しかし、魚は状況によって摂餌行動を変える→何故なら、摂餌行動は自分も食べられるリスクを伴う

(例1) 鉛直移動

多くの魚やカイアシ類は日中鉛直移動を行う（夜に水面に上がり、昼間に下に）



捕食のリスクを回避するため

(例2) カナダの湖のイワナの幼魚は①浅い沿岸地帯（成魚に共食いされるリスク低く比較的安全）か、  
②広い外洋域（下から攻撃されやすい）か生息地を選択できる



安全な浅い沿岸地帯の餌が減ると、リスクをおってでも、危険な外洋域に行かざるおえなくなる

生産性の高い湖でも、低い湖でも、イワナの成長率は全く同じであった（strikingな結果！）

↳ 摂餌（よって成長）は餌の密度による関数ではない

生産性の低い湖におけるイワナは捕食されるリスクを増やすことで、生産性の高い湖と同じだけの成長率を保つ

↳ 餌の状況の違いは、成長率でなく、死亡率の違いに寄与する

筆者：摂餌率は餌の集中度に依存すると仮定



しかし，adaptive behaviorを考えたとき，**摂餌率は，捕食者の集中度にも依存する**

Adaptive behavior（リスクを伴う摂餌）の考え方：

摂餌の機会はあるが、  
捕食のリスクもある

餌場

どちら

避難場所

摂餌の機会はほとんどないが比較的安全

正しい選択基準：**fitness（適応度）の最適化**，生涯の再生産量の最適化

### 定常状態化（そして多くの変動環境化）

↳ **fitness（適応度）の最適化** = 生涯の再生産量の最適化

↳

Gilliam' s ruleによる近似：

- Gilliam' s rule

↳ 個体はいつでも  $\mu/E_a$  を最小化しようとする（ $\mu$ ：死亡率，  $E_a$ ：利用可能なエネルギー）

- 生理学的死亡率（ $a$ ）

↳ 式（4.40）にあるように，  $a = \frac{\mu(w)}{E_a(w)/w}$  （Gilliam' s ruleを体重の逆数で割ったものである）



つまり， **生理学的死亡率** を最小化しようとするのが fitness の最適化につながっている



例：

餌遭遇率： $E_e$   
 死亡率： $\mu$   
 餌場滞在時間割合： $\tau$

餌場

避難場所

Optimal behavior (最適な行動) は**生理学的死亡率( $a$ )**を最小化する

$$a = \frac{\mu(w)}{E_a(w)/w}$$

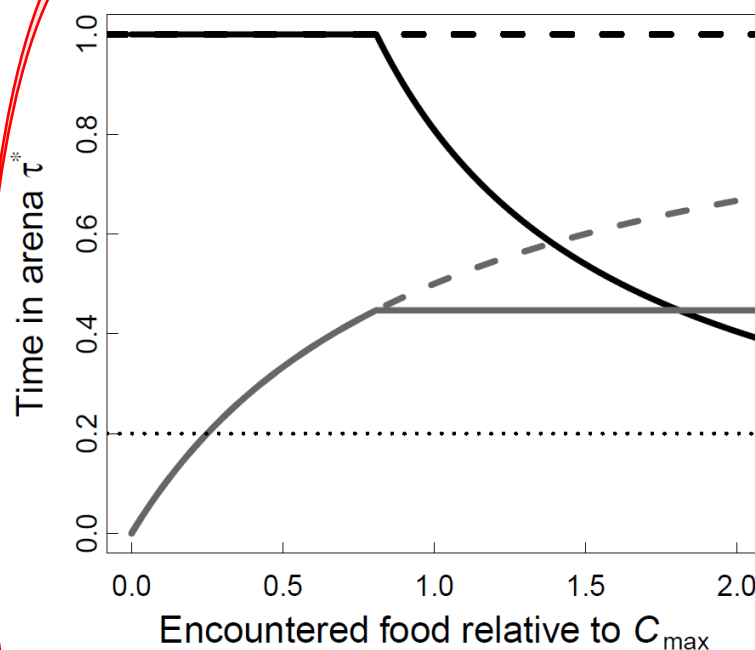
平均死亡率： $\tau \mu$

利用可能なエネルギー：feeding level ( $\tau f$ ) から respiration ( $f_c$ ) をひいたもの

有効捕食率に関する機能的関数 (式10.3)： $f = \frac{\tau E_e}{(\tau E_e + C_{max})}$  最大捕食率： $C_{max}$

**最適な餌場滞在時間割合 ( $\tau^*$ )**  $\tau^* = \operatorname{argmax} \left\{ \frac{1}{w} \frac{\tau \mu}{\tau f - f_c} \right\} = \frac{C_{max}}{E_e} \frac{\sqrt{f_c}}{1 - \sqrt{f_c}}$  (式13.1)

最適な餌場滞在時間割合 ( $\tau^*$ )  $\tau^* = \operatorname{argmax} \left\{ \frac{1}{w} \frac{\tau \mu}{\tau f - f_c} \right\} = \frac{C_{\max}}{E_e} \frac{\sqrt{f_c}}{1 - \sqrt{f_c}}$  (式13.1) の意味するところ



-- Without behaviour  
— With behaviour  
— Time in arena  
— Feeding level  
..... Critical feeding level

破線: adaptive behaviour 考慮しないとき  
→ 遭遇した相対的な餌の割合によらず **餌場での滞在時間は一定**である。  
→ よって遭遇した相対的な餌の割合が多くなるほど、**feeding level はあがっていく**

実線: adaptive behaviour 考慮したとき  
→ 餌場での滞在時間は、遭遇した相対的な餌の割合がある程度大きくなると、(捕食されるリスクを下げて) **餌場の滞在時間は減る**  
→ よって、遭遇した相対的な餌の割合がある程度大きくなると、それ以上 **feeding level はあがらない**

避難場所で捕食されるリスクや、摂餌にかかるコストは (13.1式) では考慮していないが、容易に考慮できる

- このような adaptive behaviour は10章の餌-消費者モデルに容易に取り込める
- 11章の全群集モデルにおける取り込みは、複数の栄養段階の考慮が必要となり複雑になる

↓

## 1. ボトムアップ効果による1次2次生産の変化と再生産関係とのつながりを知る

- 12章：トップダウン効果を示した（体長の大きな魚の漁獲が、それより低い栄養段階に影響を与えていく）
- ボトムアップ効果は、餌のスペクトラム（餌の環境収容力や生産力）に変化を加えることで探索できる



魚の餌環境が変化（モデル上で）



成長，再生産，漁業による生産量が変化



### 再生産関係の変化

例1) 再生産関係の環境収容力が変化

$$\underset{\text{最大加入量}}{R_{max,i}} = K_{R_{max}} \underset{\text{餌のスペクトラム}}{k_{res}} A W_{\infty,i}^c w_R^{-a} \Delta W_{\infty,i} \quad (11.14 \text{式})$$

例2) 再生産関係の加入効率 ( $\varepsilon_R$ ) の変化



ボトムアップ効果をモデルにより上手く組み込むうえで、  
1次2次生産量の変化によって再生産関係がどのように変化するかを知ることは大事

## 2. 2次生産者には二タイプあり，それらと捕食者との関係を知る

- 浮遊性の2次生産者（主にカイアシ類）と底生性の2次生産者（主に無脊椎動物）とを区別することが大事



モデルへの当てはめにおいて，餌のスペクトラムは一つでなく二つ（浮遊性と底生性）



さらに，二つの資源に対する摂餌の割合は種によって異なる

→浮魚類 (pelagic specialist)は浮遊性を主に

→底魚類 (benthic specialist)は底生性を主に

→demersal generalist (例：タラ)は浮遊性，底生性両方



これらのことを解決するために先駆的な努力をした人たち（↓）：

Andersen, K. P., and E. Ursin (1977). "A Multispecies Extension to the Beverton and Holt Theory of Fishing, with Accounts of Phosphorus Circulation and Primary Production." *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser* 7: 319–435.

Blanchard, J. L., R. Law, M. D. Castle, and S. Jennings (2011). "Coupled Energy Pathways and the Resilience of Size-Structured Food Webs." *Theoretical Ecology* 4 (3): 289–300.

## 3. 1次生産者からのエネルギーのpathwayと2次生産者との関係を考慮

分かっていること：

- ✓ 浮遊性および底生性の2次生産者の生産量は環境によって決定している
- ✓ 両者のエネルギーのpathwayは同一のエネルギー源 (=浮遊性の1次生産者)
- ✓ 底生性のエネルギーのpathwayは、浮遊性の1次生産からのエネルギーの損失によるものであり、デトリタスや死んだ植物性プランクトンであり、この下向きの流れは複数の環境条件の影響を受ける。
  - ↳ 1. 深度
  - 2. 緯度 (および水温)



高緯度・浅い陸棚においては、1次生産者からのエネルギーのpathwayは底生性の2次生産者へのほうが強く、これらの海域においては、大きな底生種が大きな浮遊性の種よりも豊富



**1次生産者からのエネルギーのpathwaysを考慮することで、世界の浮魚と底魚の世界的な分布パターンを予測することが可能になるかもしれない**

# 課題その4：thermal physiology(熱生理学) & Ecology(生態学)



## 1. 温度の上昇に魚類個体群および群集はどのように対応するのか

今までの焦点：特定の個体群において、直接的に温度を変えることによる生理学的な反応を予測



温度の上昇は、最低二つのスケールで働く

- ① 短期的なスケール：直接的な生理学的反応（代謝要求の増加）
- ② 長期的なスケール：生態学的な反応（例：より適応度が高い種にreplacementされる）

### ①短期的なスケールについて

↳温度が上昇すると、標準的な代謝要求量が増加する（より高いエネルギーと酸素量の要求）



極限サイズの低下 ←魚類生理学者から強い批判，経験的なサポートに欠ける



今後の方向性に期待：サイズが重要な点は変わらず，成長関数を温度依存にすれば，サイズベース理論に組み込み可



気候変動による最も大きな影響は、種の組成の変化（新種による侵略や局所絶滅など）



# 課題その4：thermal physiology(熱生理学) & Ecology(生態学)



①

気候変動による最も大きな影響は、種の組成の変化（新種による侵略や局所絶滅など）

- ↳ 現在は
  - ・ bioclimatic envelope model
  - ・ species distribution modelを用いて調べられている

↓

生息域の温度が種の温度ニッチを超えると、種の絶滅や侵略がおきるという信用できそうな結果をもたらすが、個体群は、その種の温度ニッチの全てを占有してない（他種との競争や捕食、餌量による制限のため）

↳ 基本（温度の）ニッチと実現ニッチとの違い

↳ 基本（温度の）ニッチのみに基づくモデルの批判はDarwin (1859) やElton(1926)などの時代から言われている

↳ thermal envelope modelを用いた気候変動予測は意味がないのか？

↓

筆者はNo！

↓

thermal envelope modelによる予測は頑健で使いやすい：温度が種の温度ニッチを超えると種は生態系から消失

↓

問題なのは、このモデルからの予測が過剰に解釈される

↓

多くの理論的・経験的研究：気候変動による種の競争の変化のほうが温度ニッチよりも重要なことを示す

↳ 温度ニッチの範囲の中で、気候変動を受けて、他種との相互作用によりどれほど影響されるのかを示す

しかし、特定の種に対して、どれほど影響するのかを予測するのは困難

# 課題その4：thermal physiology(熱生理学) & Ecology(生態学)



よく調べられている特定の種が，気候変動にどのように応答するかの仮説を立てることは出来るかも知れない。  
しかし，群集にいる全ての種に対してそれを行うのは不可能



形質ベースのアプローチが使える

温度の変化に対する信頼できる生理学的な機能的反応関数を作成できれば，これをサイズ形質ベースの群集モデルに組み込むことができ，群集の反応を調べることができる



この実験は，特定の種に関する情報は与えないが，生態系機能（漁業の生産量，trophic efficiency，サイズと形質の構造）の変化に対する包括的な予測を与えるが，二つの点について考慮する必要あり

- ↳①相互作用 (clearance rate)がどのように変わるかを知る必要がある
- ②2次生産量の変化を無視できない



気候変動に対する生態系の反応を予測することは生態学において最も大きな  
チャレンジの一つであり，形質ベースのアプローチが使えるであろう



# 最後の言葉

- この本で紹介したサイズ・形質ベースの理論は，漁業が魚やその群集に与える影響についてや，魚類個体群の進化生態学に関するいくつかの予測を行ってきた
- これらの予測は，将来チャレンジされ，それにより本理論の仮定などの修正が必要となる
- そのときが来るまで，この理論は最先端をいくものであり，帰無仮説として機能する
- この理論が新しい適用の仕方を促し，予測に対する新しい研究へのチャレンジとつながり，それによりこの理論がさらに発展していくことを期待する