

# Chapter 11

# Trait Structure of the Fish Community

20201130  
金森由妃

# アウトライン

- community size spectrum (chapter 2)

$$N_c \propto w^{n-2-q}$$

n: metabolism  
q: clearance rate

$W_\infty$   $W_\infty$ をトレイト軸として用いてtrait distributionを作成し,  
群集構成種のアバンダンス（バイオマス）を $W_\infty$ の関数で表す

- dynamic model (consumer-resource model) の作成
- trait-based modelの拡張

# 11.1 structure of an unfished community

We can therefore derive the community size spectrum,  $N_c(w)$ , by integrating over the size spectra of all populations with an asymptotic size larger than  $w$

$$N_c(w) = \int_w^\infty \frac{N(w, W_\infty)}{\text{population size spectra}} dW_\infty. \quad (11.1)$$

- mass  $w$ とasymptotic mass  $W_\infty$ の関数
- $N(w, W_\infty)$ の分布は、  $w$ 軸で表されるsize distributionと $W_\infty$ 軸で表される trait distributionを合わせたもの

community spectrum と population spectraの関係性 (式11.1)

=>ある漸近サイズのレンジにおける、 個体群のアバンダンスを計算

$$N_c(w) = \int_w^\infty C(W_\infty) w^{-n-a} dW_\infty \Leftrightarrow \quad (11.2)$$

$N(w) = Cw^{-n-a}$ ,  
chap. 4より  
 $a \approx 0.34$

$$\frac{\kappa_c w^{-2-q+n}}{C(W_\infty)} = -\frac{\kappa}{1+d} w^{-n-a+1+d} \quad \text{for } 1+d < 0 \Leftrightarrow \quad (11.3)$$

chap. 2.4より

$$q = 0.8, n = 3/4 \quad d = 2n - 3 - q + a \approx -1.96 \quad \text{and} \quad (11.4)$$

$$C(W_\infty) = \kappa W_\infty^d$$

$$\kappa = (2 + q - 2n - a)\kappa_c \approx 0.88\kappa_c. \quad (11.5)$$

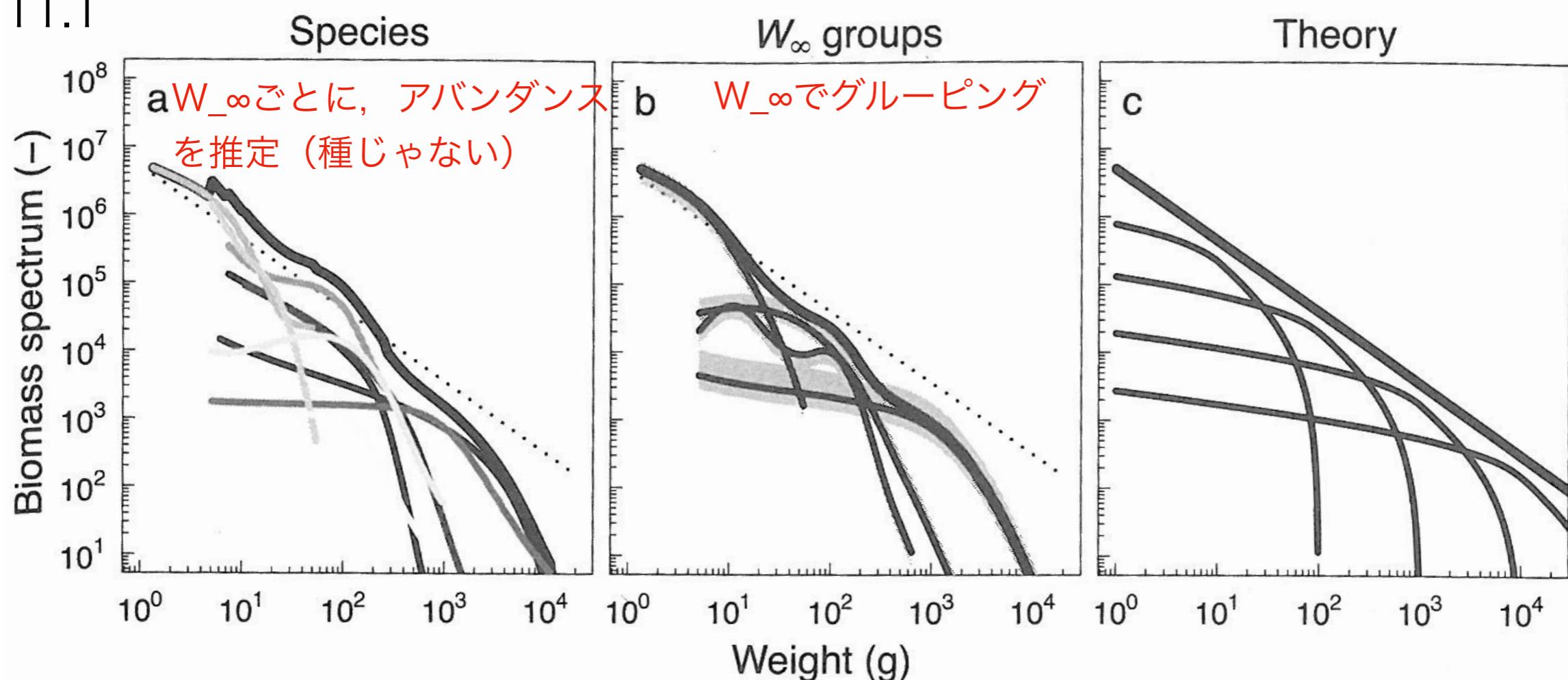
We now have a general solution for the size and trait distribution of a marine ecosystem

$$N(w, W_\infty) \propto W_\infty^{2n-3-q+a} w^{-n-a} F(w/W_\infty), \quad (11.6)$$

shape of population size spectrum

=> 漸近サイズが大きい魚のアバンダンスは小, 漸近サイズの小さい魚のアバンダンスは大

Fig. 11.1



the community spectrum of the North Sea community is steeper than the theoretical prediction. そうなの?

This deviation is a result of the heavy fishing pressure.

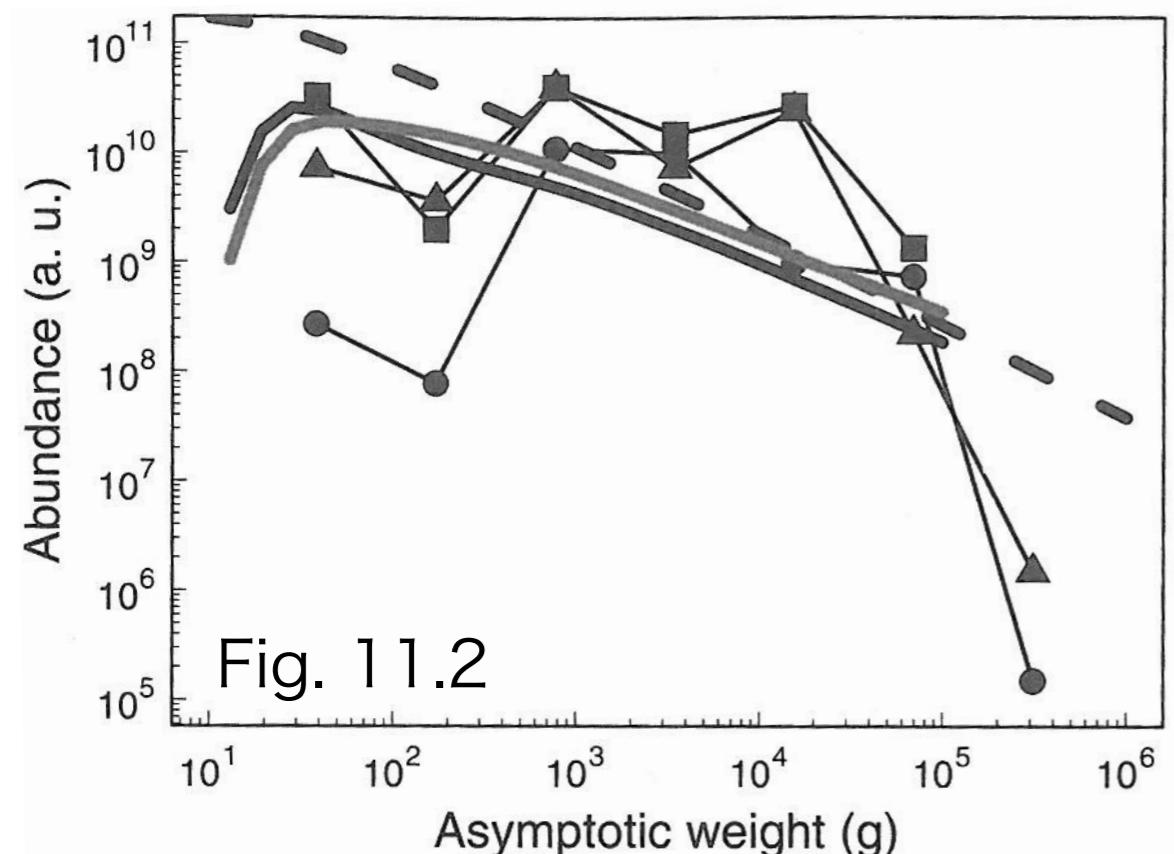
By integration of eq. 11.6, we can calculate the total biomass of all life histories with asymptotic sizes in the range  $W_\infty$  to  $kW_\infty$ , where  $k$  is an arbitrary constant:

$$B_W(W_\infty) = \int_{W_\infty}^{kW_\infty} \int_0^{W_\infty} N(w, W_\infty) w dw dW_\infty \propto W_\infty^{n-q} \approx W_\infty^{-0.05}. \quad (11.11)$$

extended Sheldon conjecture

*The total biomass of species within logarithmically spaced asymptotic size groups is approximately constant.*

The extended Sheldon conjecture means that the total biomass of all species with asymptotic sizes between, say, 10 and 100 g is approximately the same as that of species with asymptotic sizes in the range 1 to 10 kg.



- dashed: theory (eq. 11.11)
  - gray and black: trait-based model with/without fishing (chap. 11.2)
  - 記号は調査の違い
- 実データとモデルの予測が合わない
- 調査から得られるjuvenile abundanceは不確実性が大きい
  - 大型種は漁獲によっていなくなっている  
=> dynamic modelへ

## 11.2 dynamic community model

- extended Sheldon conjectureは少数の仮定からなる
  - metabolic scaling of consumption
  - scaling of clearance rate
  - 大きいものが小さいものを食う
- このシンプルさが制限にもなる: fishingのインパクトを定量的に予測できない
- だけど, analytical solutionを帰無仮説として扱い, 実データや複雑なモデルと比較することができる

trait-based modelにするために,

$W_\infty$ で書き換えている

TABLE C.1. Additional Equations Needed to Create the Full Trait-Based Model  
From the Consumer-Resource Model in Table B.1

Description	Function
Community spectrum	$N_c(w) = N_{\text{res}}(w) + \sum_{i=1}^m N_i(w)$
Clearance rate <sup>1</sup>	$V(w) = \gamma w^q$ with $\gamma = \frac{1.05f_0 h \beta^{n-q}}{(1 - 1.05f_0) \sqrt{2\pi} \kappa_{\text{res0}} \sigma}$
Background mortality	$\mu_b(W_\infty) = \mu_0 W_\infty^{n-1}$
Predation	$\mu_p(w_p) = \int \phi(w_p/w)(1 - f(w)) \gamma w^q N_c(w) dw$
Maximum recruitment	$R_{\max,i} = K_{\text{Rmax}} \kappa_{\text{res0}} \varepsilon_a (f_0 - f_c) h w_R^n W_{\infty,i}^{2n-q-3+a} \Delta W_{\infty,i}$

Note: The model is formulated with the trait-axis discretized into  $m$  asymptotic size groups. The size spectrum of the  $i$ th group  $N_i(w)$  represents all species with asymptotic sizes in the range  $W_{\infty,i}$  to  $W_{\infty,i} + \Delta W_{\infty,i}$  with  $\Delta W_{\infty,i} = W_{\infty,i+1} - W_{\infty,i}$ . The subscript  $i$  is omitted in most equations for clarity.

<sup>1</sup> $\gamma$  is set such that, if the resource is at its carrying capacity, the feeding level will be  $1.05f_0$ . This procedure means that the feeding level is around  $f_0$ ; see fig. 11.4b.

TABLE C.2. Parameters for the Trait-Based Model in Addition  
to the Consumer-Resource Model in Table B.2

Description	Value
Asymptotic sizes	$W_\infty = 4 \dots 10^5$ g
Width of prey selection <sup>1</sup>	$\sigma = 1.3$
Recruitment coefficient	$K_{\text{Rmax}} = 0.25$
Coefficient for background mortality	$\mu_0 = 1.2 \text{ g}^{1-n}/\text{yr}$
Upper size of resource spectrum	$w_{\text{cut}} = \min(W_\infty)/2 = 2$ g

<sup>1</sup>Increased from the usual value of 1 to represent the spread in prey preference of the different species within an asymptotic size group.

# Recruitment

- communityモデルでは、餌をめぐる競争と共食いによる密度効果は明示的に表されており、stock-recruitmentに密度効果は必要ない
- 2つの問題
  - metabolic scalingで表現された消費と死亡を含む個体群動態は、成熟サイズで密度効果がはたらくことを意味する=>成長が抑制される（marine fishではnot common）=>密度効果は生活史初期で生じるべき
  - 外部からの密度効果（？）がない場合、競争排除が起こる=>共存を可能にするには、漸近サイズだけではない種間差が必要
- 生活史初期ではたらく、別の密度効果が必要であることを意味する
- (chap.4とchap.10に引き続き) stock-recruitment部分の密度効果を考える  
[2つの問題について、順番に説明をしている](#)  
[\(まずはrecruitmentについて、次に共存について。\)](#)

The stock-recruitment relation specifies the recruitment of the  $i$ th asymptotic size group as a function of egg production as (see also fig. 4.4 and eq. 4.36):

$$R_i = R_{\max,i} \frac{R_{\text{egg},i}}{R_{\text{egg},i} + R_{\max,i}}. \quad (11.15)$$

漸近サイズのグループの絶対バイオマスが問題

各グループの最大加入量を特定する必要がある;  $R_{\max}$ は漸近サイズの関数でどう変わるのでか? · · · no knowledge

$$\Rightarrow R_{\max,i} \propto W_{\infty}^{2n-q-3+a} \quad N(w, W_{\infty}) \propto W_{\infty}^{2n-3-q+a} w^{-n-a} F(w/W_{\infty}), \quad (11.6)$$

## Box 11.2

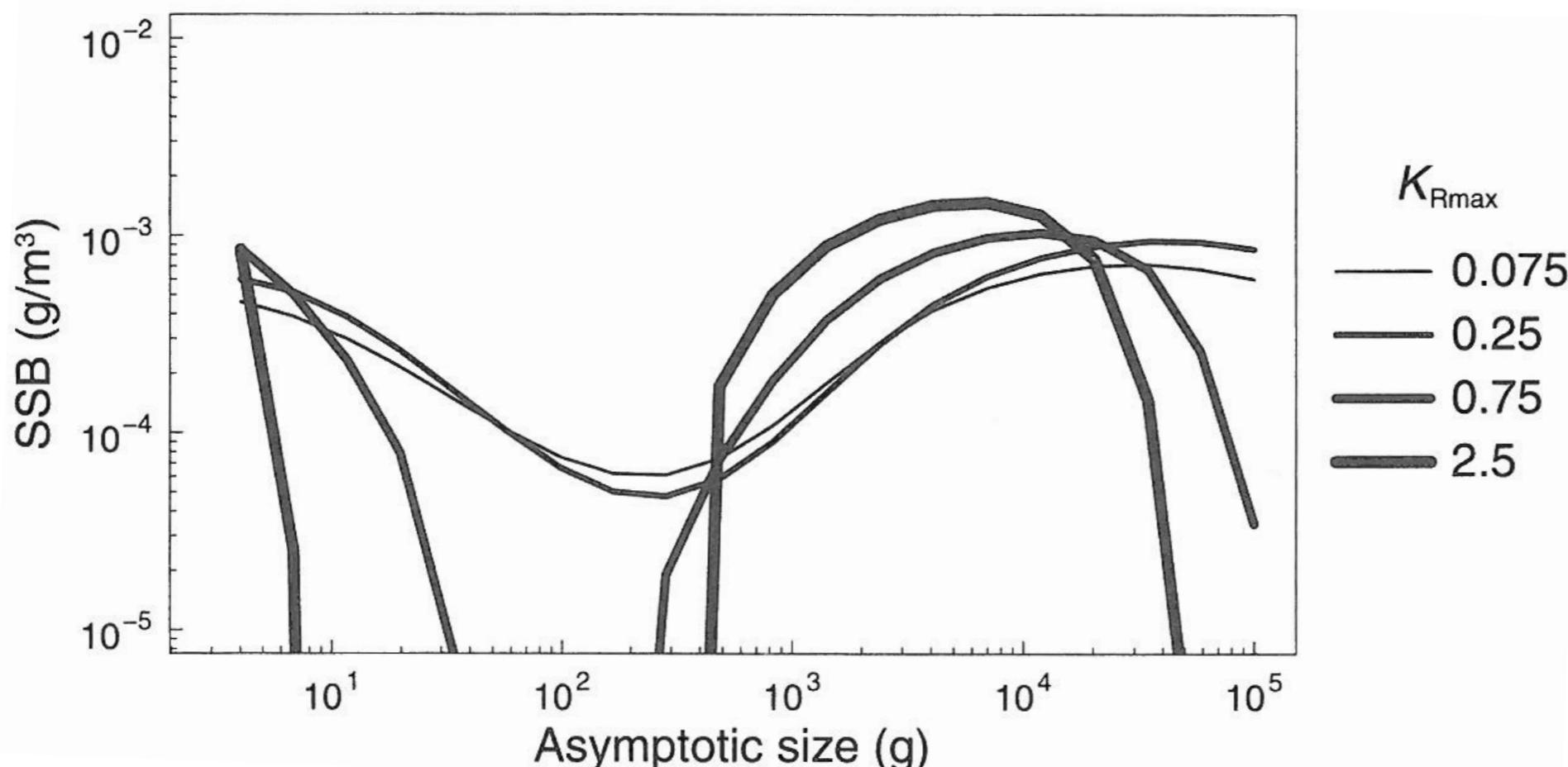
### externally imposed density-dependenceのレベルを決める比例定数

$$R_{\max.i} = \underline{K_{R\max}} \kappa_{\text{res}} A W_{\infty.i}^c w_R^{-a} \Delta W_{\infty.i}. \quad (11.14)$$

density-dependenceの強度

- ・大きい値: stock-recruitmentはweak density-dependent control

- ・外部からの密度効果は共存にどれくらい貢献するのか？
- ・ $K_{R\max}$ をどれくらい小さくすれば良いのか？



- ・ $K_{R\max}$ が大きい ( $> 0.5$ ) と, 100gくらいのサイズが排除される
- ・ $K_{R\max}$ が小さいと, 様々なサイズが共存する

## 共存を安定化させるメカニズム:

### random food-web matrices, carrying capacities, switching

#### # random food-web matrices

- size-based interaction + 個体間の相互作用（種間相互作用の係数で特徴付けられる）
- 相互作用行列は、ランダムな場合もあるし、自然界の食物網の構造を表すために制約されている場合もある
- trait-basedからは外れているし、random food-web matricesの集約は面倒  
=> unpleasant option

#### # carrying capacities

- species-based food-web モデルは特定の野外群集を表現するためにデザインされている
- stabilizing mechanismなしに共存が保証されることはない
- (安定化メカニズムは) carrying capacity, interference competition, predator-dependent functional responseである可能性がある
- これらのメカニズムは各種のcarrying capacityに対応しているので、著者が主張してきたstock-recruitment relationshipに本質的に類似する

stock-recruitmentは考えているわけだからcarrying capacitiesは考えなくても良い、stock-recruitmentだけで十分、という主張？

## 共存を安定化させるメカニズム:

### random food-web matrices, carrying capacities, switching

#### # switching

- 捕食者はabundantな種をターゲットに捕食
- more abundant speciesは捕食による死亡率がより高くなる
- 結果的に、漸近サイズが小さいグループと大きいグループのアバンダンスがつりあう
- 北海の例では、漸近サイズ小のアバンダンス >> 漸近サイズ大のアバンダンスは見られなかった => switching使わん

#### # 結論

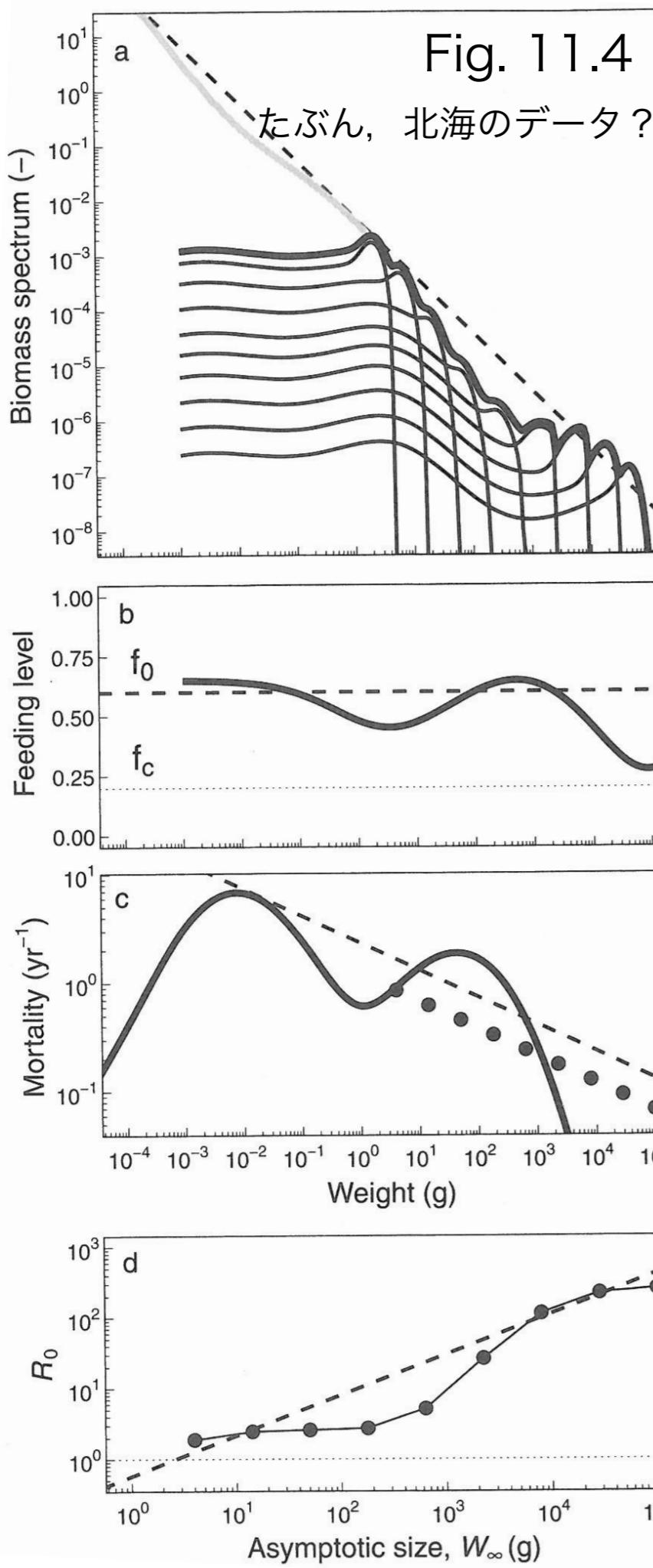
- 生態学的により正しいメカニズムはわからないし、全部の効果 (carrying capacity early in life, interference, switching)が同時にはたらいているかもしれない
- したがって、stock-recruitment関係を選択することは最優良ではない
- (だけど) 生活史初期に密度効果を入れるという利点があるし、 $R_{max}$ のスケーリングには理論的なサポートがある => 一番マシな方法

# 11.3 dynamic community model vs. analytic theory

解析結果と理論予測の違いについて、考察している節

- asymptotic size trait distributionは連続的だけど、asymptotic size axisはグループにする => グループ数は重要？
- この章の例では9のグループを使っている（4g~100kgを分けるには十分）
- グループを増やすと平滑化された結果になるが、結果の質は変わらない

Fig. 11.4



- dynamic modelの結果は、理論的予測値の周りで変動
- これは、最大体サイズでスペクトルを切ることが主な要因（捕食による死亡がなく、低い自然死亡のみ）
- 死亡率（図の●）

$$\mu_b = \underline{\mu_0} W_\infty^{n-1}. \quad (11.16)$$

自然死亡は理論的に予測される predation mortality よりも低くなるように設定される

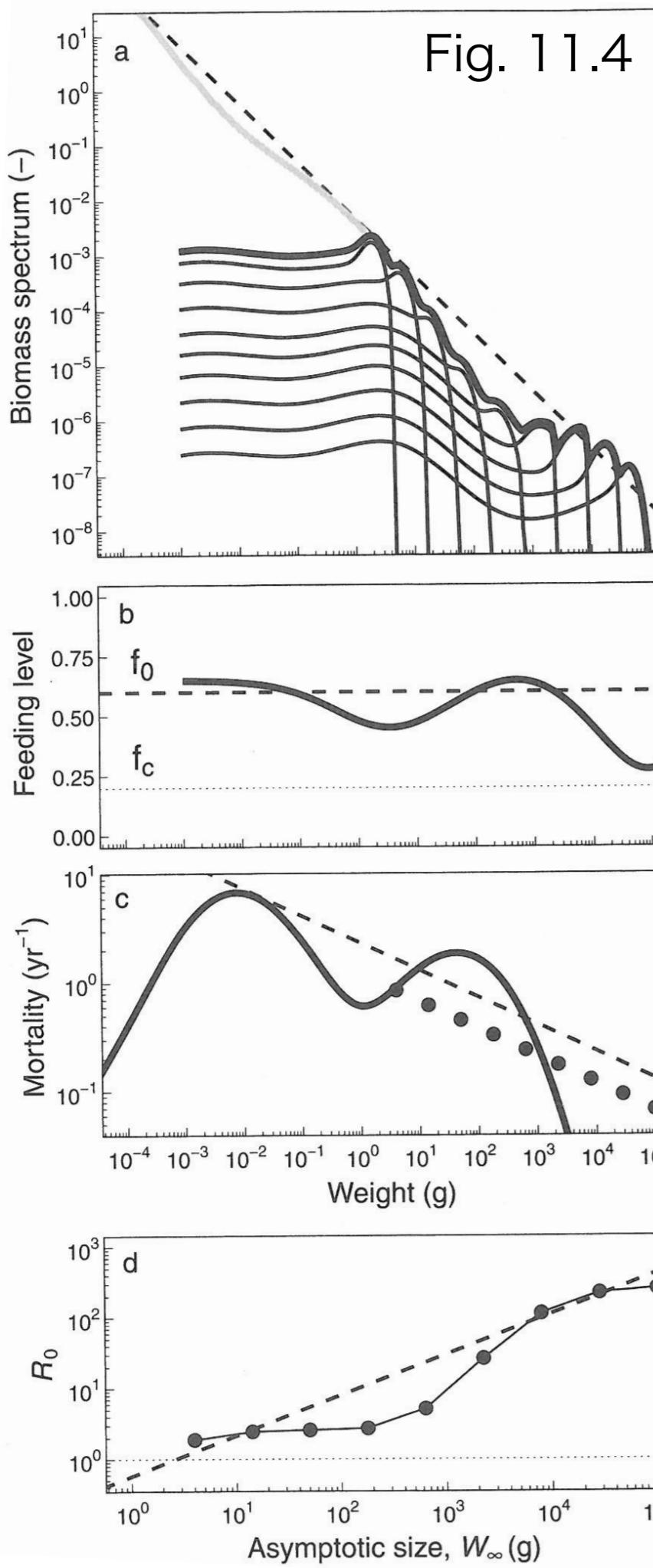
-> 最も大きな個体 (traitのこと?) は superabundant に

### 大型個体がsuperabundantになった時の影響

- 大型個体間で餌をめぐる競争が強くなる->feeding level の低下->成長の低下が大型個体を蓄積
- 理論的予測値よりも餌種への捕食圧が高くなる (10-100g) -> 10-100gの魚が予測よりも少なくなる->10-100gの魚から餌種への捕食圧が小さくなる

- 先の予測値は、攪乱されていない自然群集なら合っているのか？最も大きな魚ではsuperabundanceなのか？
- 攪乱されていないシステムはほとんどない。けど強いて挙げるならStevenson et al. (2007)
  - coral reef fish（漁獲による攪乱なし）では、バイオマスの半分が50cmを超える魚  
->攪乱されていないと、size spectraは実際にtop heavyになることを示す
  - $\mu_0$ （トロフィックカスケードの強度をコントロールするパラメータ）が低いことを正当化する

Fig. 11.4



- モデル内で餌をめぐる競争がはたらくのは数グラムから (small adult forage fishサイズ)  $\rightarrow$  0.2~20gでの feeding levelの低下 $\rightarrow$ 産卵量の低下
- $R_0 \approx 3$ : stock-recruitment関係の影響は小さい
- stock-recruitment関係は、1kg以上の漸近サイズで重要である

## 11.4 species vs. traits

- trait-based modelは漸近サイズごとのバイオマスを計算しており、種のバイオマスは解析していないので、管理の面では問題がある
- 漸近サイズでのみ種を区別している点にも問題がある
- 例) Rockfish
  - 成長が遅いので、consumption rateは同様の漸近サイズの種よりも低いだろう -> 種間の違いはより良いモデルを必要とする
  - トレイトの次元を増やす (maximum consumption rate,  $h$ )
  - trait-based modelからspecies-based food-web modelにする (各種をサイズスペクトラムで表現)

- trait-groupを種として解釈する
  - species-specific parameter ( $R_{max}$ ,  $\varepsilon_R$ ) を入れる
  - 成長と関係するmaximum consumption rate,  $h$ , も重要
  - ハビタットの違いを考えたpredator-prey interaction
- 
- モデルの拡張は色々行われている (size-based interactions, species-based interactions)
  - 種レベルでのバイオマスを入れたfood-web modelという共通点がある
  - ただし、個々の種の個体群動態の記述は雑なので注意が必要
  - 生態系レベルでの影響評価には使えるかも
    - 漁獲が増えたときに、size spectrum exponentや大型魚と小型魚の比率などの指標がどう変わるので？
    - Fmsy管理の帰結の評価
    - 生態系レベルでの漁業効率の評価

## 11.5 summary

- dynamic community modelはサイズ・トレイト ベースの理論において最高の成果
- 複雑なモデルだが、概念的にはシンプル
- 2つの仮定に基づいている: 大きい魚が小さい魚を食べる, clearance rateのサイズスケーリング
- dynamic modelでは, consumptionはサイズと時間で変わるように, metabolic assumptionは緩和されたそんなこと、本文に書いてあったかな. . ?
- モデルは少数のパラメータで構成されているが、パラメータの値に依存して結果がセンシティブに変化することはない
- モデルの頑健性は、種組成が異なっていても自然界の魚類群集構造は地域間で不变であることを示す -> 実データを用いた検証が必要
- モデルは漁業への適用を念頭にデザインされていた (externally imposed mortality) ?
- モデルは生産性や資源のcarrying capacityの変化を通してボトムアップ効果も示していたかもしれない  $\leftarrow R_{max}$ がボトムアップによってどれくらい変わるかは示せていないので、信頼性は低い
- 次の章では、漁獲によるトップダウン効果に着目する