

## **Part II Populations**

# **Chapter 4 Demography**

本書の part I では、  
生態系全体の体サイズ構造について確立した

その記述は、

- 大きい個体が小さい個体を食うという規則
- 体サイズと生理機能が代謝過程に課す制約に基づく

個体の観点から見ると、生態系全体における体サイズ構造は、  
2つの中心的な条件を決定する

- 餌の利用可能性
- 捕食リスク（大きい個体からの）

しかし、生態系や群集は、  
個体からだけでなく、**個体群**でも構成されている

part II では、  
個体の成長と繁殖の記述と生態系の記述を組み合わせ、  
**生態系内における個体群の構造を決定する** (this chapter)

人口動態学的な視点は、主に静的である  
(餌や捕食の環境を固定することで得られるので)

人口動態学の静的な視点は、  
現代の漁業勧告や管理の骨組みとなっており、  
chapter 5 & 6では、漁業がもたらす個体群への影響を調べている

餌・捕食環境は固定しているが、  
動的な面については、chapter 7でいくつか考察している

個体群と餌や捕食者の動的な相互作用は、part IVで取り組む

個体群の人口動態学的な構造は、  
**個体群サイズスペクトラム  $N(w)$** により記述される

chapter2の群集のサイズスペクトラム  $N_c(w)$ とは異なる

個体群サイズスペクトラム  $N(w)$ は、  
**1つの個体群における個体数**を表している

そのため、サイズ  $w$  の範囲は、**子のサイズ～極限サイズ**に限られている

このchapterでは、個体群内の個体の vital rate  
(体サイズの関数としての成長速度・繁殖速度・死亡率) が分かっている、  
どのように個体群サイズスペクトラムを算出できるかを示す

chapter2の死亡率とchapter3の成長速度から  
個体群サイズスペクトラムを計算できる

死亡率・成長と群集のサイズスペクトラムのリンクは、  
chapter2とsection3.3で確立された  
死亡率はより大きい個体による捕食・成長は餌の量

本章では、これらのリンクは置いといて、  
死亡率と成長は与えられているものとして考える

chapter 3と同じのように、  
種間の違いは主にmaster traitである**極限サイズ  $W_{\infty}$** により  
特徴づけられる

# サイズベースの理論の中核は、代謝スケーリングである

成長 $\propto W^n$ 、死亡率 $\propto W^{n-1}$ 、 $n$ は代謝スケーリング指数

➡ 仮説：個体群レベルの指標も代謝スケーリング則に従う

例えば、個体群の成長速度は極限サイズとスケーリング関係  $W_{\infty}^{n-1}$  に従うとする  
 $n=0.75$ なので、スケーリング指数は $-0.25$ であり、

小さい種は、大きい種より、個体群の成長速度が早いと予測される

極限サイズ10gの種は、極限サイズ10kgの種より、約5.6倍早く個体群は増加する

この仮説は正しくない

一般的に、大きい種は、代謝スケーリング則からの予測より、  
高い繁殖率と高い生産性を持っている

魚類が漁獲に対して高い回復力を持つ理由の説明の手助けとなる  
(次のchapter)

魚類の人口統計学が代謝スケーリング則に従わないので、  
代謝スケーリング指数 $n$ の重要性は薄まる

成長と死亡率を結びつけた新たなパラメータ  
**生理学的死亡率(physiological mortality)**が重要

本章では、生理学的死亡率について議論し、  
魚類における死亡率と成長速度のメタアナリシスから  
生理学的死亡率の推定を試みる



個体群サイズスペクトラムの解を得ることから始める

➡ 簡略化された解析解      簡略化されていない完全な数値解

## 解析解

極限サイズと個体群レベルの指標（親魚量・<sup>reproductive output</sup>再生産出力・生涯再生産出力）  
のスケーリング関係についての洞察をもたらす

## 数値解

サイズベース漁獲の影響を調べることを可能にする（次のchapter）

再生産関係を介して、

どのように再生産出力から密度依存的な加入量を算出できるかを  
考慮することで、個体群の動的なループは閉じる

## 4.1 What is the size structure of a population? (p.61~)

古典的な魚類の人口統計学は、年齢ベースである

Beverton & Holt (1957) が統合

各列がコホート（年齢階級）の生き残りを示す行列の  
生命表で定式化されている

生命表を解くのは容易

あるコホートの資源重量・尾数は、前年の個体数に  
生存率を掛けたもの

# サイズ構造を持つ個体群を解くためには、 **成長速度**を考慮する必要がある

成長速度は、個体があるサイズ階級から次に移る速度を決定

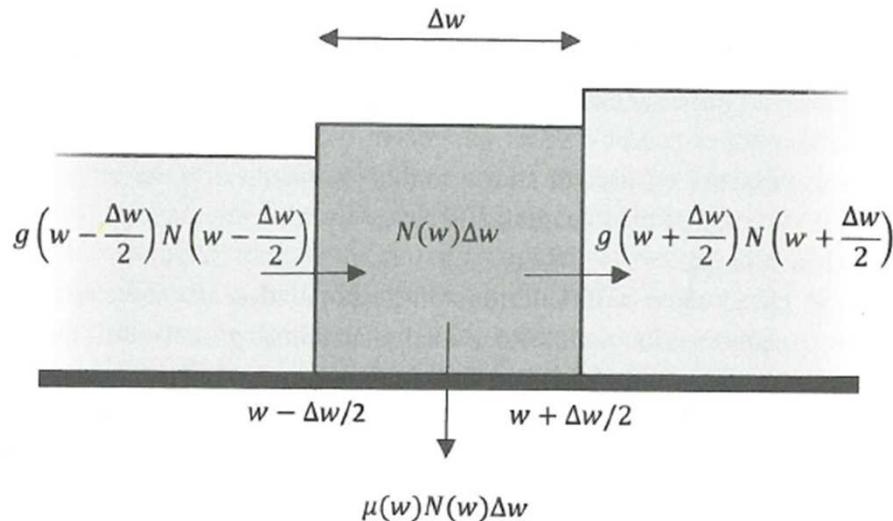
あるサイズ階級の資源量は、

そのサイズ階級に

- 成長して入ってくる量
- 成長して出ていく量
- 死亡する量

のバランスである

Figure 4.1 (p.62)



連続的なサイズスペクトラムにおいて、  
このバランスはMcKendrick-von Foerster 偏微分方程式  
により定式化されている(box. 4.2)

$$\frac{\partial N(w)}{\partial t} + \frac{\partial g(w)N(w)}{\partial w} = -\mu(w)N(w), \quad (4.1)$$

$g(w)$ : 重量 $w$ の個体の成長速度 (重量/時間)

$\mu(w)$ : 重量 $w$ の個体の死亡率 (/時間)

$N(w)$ : 個体群サイズスペクトラム (個体数/重量)

→古典的な年齢ベースの個体群モデルの年齢組成に相当

個体群サイズスペクトラムは、  
単一個体群の個体数を表すこと以外、  
chapter 2の群集のサイズスペクトラム(box 2.1)と同じ特徴を持つ

定常状態では、eq. 4.1の最初の項が消え、常微分方程式となる

$$\frac{dg(w)N(w)}{dw} = -\mu(w)N(w). \quad (4.4)$$

成長  $g(w)$  と死亡率  $\mu(w)$  が分かれば、  
eq. 4.4を個体群サイズスペクトラムについて解くことができる

個体の**成長速度**はchapter 3で説明されている

von Bertalanffy growth model

$$g_{vb}(w) = Aw^n \left[ 1 - \left( \frac{w}{W_\infty} \right)^{1-n} \right], \quad (4.5)$$

$W_\infty$  : 極限サイズ  
 $A$  : 成長係数

biphasic growth equation

$$g_{bp}(w) = Aw^n \left[ 1 - \psi_m \left( \frac{w}{\eta_m W_\infty} \right) \left( \frac{w}{W_\infty} \right)^{1-n} \right], \quad (4.6)$$

$\psi_m$  : サイズ  $\eta_m W_\infty$  での成熟

von Bertalanffy growth modelを使うことで、  
個体群サイズスペクトラムの解析解を得ることができる  
(biphasic growth modelでは複雑すぎる)

ここでは簡単のため、  
より簡略化した成長モデルを用いる： $g_j(w) = Aw^n$   
biphasic growth modelの未成魚期の成長に相当する

この解析解は、  
biphasic growth modelの数値解よりも不正確であるが、  
親魚量や再生産出力など個体群レベルの指標が  
極限サイズの関数として種間でシステマティックに異なることを  
明確に示す

# 死亡率はchapter 2で説明されている

chapter 2において、どのように代謝スケーリングに従うか見た

$$\mu_p(w) = \Phi_p f_0 h w^{n-1} \quad (\text{eq. 2.22})$$

$\Phi_p$  : 定数 complicated constant

$f_0$  : 平均摂餌レベル expected feeding level

$h$  : 最大摂餌率の係数 coefficient for maximum consumption rate

死亡率は、 $w^{n-1}$  と  $f_0 h$  (consumption rate) に比例する

よりシンプルな形で死亡率を書くと

$$\mu_p(w) = a A w^{n-1}, \quad (4.7)$$

$A$  : 成長係数 (eqs. 4.5 & 4.6)

$a$  : 生理学的死亡率 (physiological mortality)



スケーリング指数が $n=3/4$ のとき、  
**死亡率**は、指数 $-1/4$ で**体サイズ**とともに減少し、  
**成長係数A**に比例して増加

のちのち、生理学的死亡率  $a$  は、  
魚類の人口統計学や再生産を記述する際に  
最も重要なパラメータであることがわかる

生理学的死亡率については、section 4.4で詳細に触れる

ここでは個体群サイズスペクトラムの導出に集中する

簡易的な成長モデル  $g_j(w) = Aw^n$  を使うと  
McKendric-von Foerster equationを  
個体群サイズスペクトラム  $N(w)$  について解くのは容易

成長速度と死亡率はべき関数なので、  
スペクトラムもまたべき関数であるという仮設(ansatz)を  
設定するのは合理的

$$N(w) = \mathcal{C} w^l$$

$\mathcal{C}$  : 総個体数を表す定数

$l$  : スペクトラムのスケーリング

成長速度、死亡率とともに、スペクトラムのべき乗解を von Foster equation (eq. 4.4)に挿入すると、

$$\frac{dAw^n \mathcal{C} w^l}{dw} = -aAw^{n-1} \mathcal{C} w^l \Leftrightarrow \frac{dw^{n+l}}{dw} = -aw^{n-1+l}. \quad (4.8)$$

成長係数Aは相殺される (eq. 4.7のように定式化すると良い理由のひとつ)

導関数を求めると、

$$(n+l)w^{n+l-1} = -aw^{n+l-1}. \quad (4.20)$$

指数について解くと  $l = -n - a$  となり、スペクトラムは次のようになる

$$N(w) = \mathcal{C} w^{-n-a} \quad (\mathcal{C} \text{はまだ特定されていない})$$

面白いことに、生理学的死亡率  $a$  が、  
代謝スケーリング指数と一緒に指数に入っている

## Boundary Condition (p.66~)

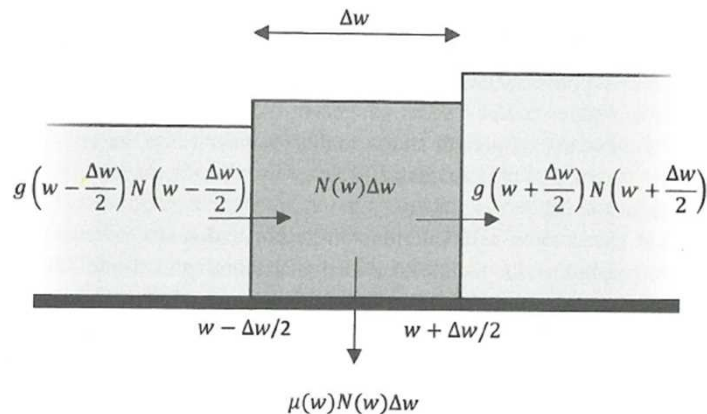
個体群サイズスペクトラムのスケーリングのみ解いたが、  
定数  $\phi$  は未特定のままである

定数  $\phi$  は、個体群の総個体数・重量を決定する

定数  $\phi$  は、最小体サイズ  $w_R$  での個体の流入  $R$  を  
考慮することで導出できる

最小体サイズに流入する個体を、加入個体 recruit と呼ぶ

加入個体の流入（尾数/時間）は、  
fig. 4.1の最初の体サイズ階級に  
成長して入る個体の流れと同じ



そのため、<sup>recruitment flux</sup>加入流入を使用して、<sup>growth flux</sup>境界での成長流入を決定できる

$$g(w_R)N(w_R) = R. \quad (4.22)$$

これが、**McKendrick-von Foerster equation**の境界条件である

境界での成長速度も個体群サイズスペクトラムも分かっている

- 成長速度  $g(w_R)$
- スペクトラム  $N(w_R) = \mathcal{C} w_R^{-n-a}$

これらを境界条件に挿入すると  $\mathcal{C} = R w_R^{a+n} / g(w_R)$

簡略的な成長モデル  $g(w_R) = A w_R^n$  なら、 $\mathcal{C} = R w_R^a / A$  となる

von Bertalanffyの成長モデルを用いて  
McKendric-von Foerster equationを解くと (box 4.3)

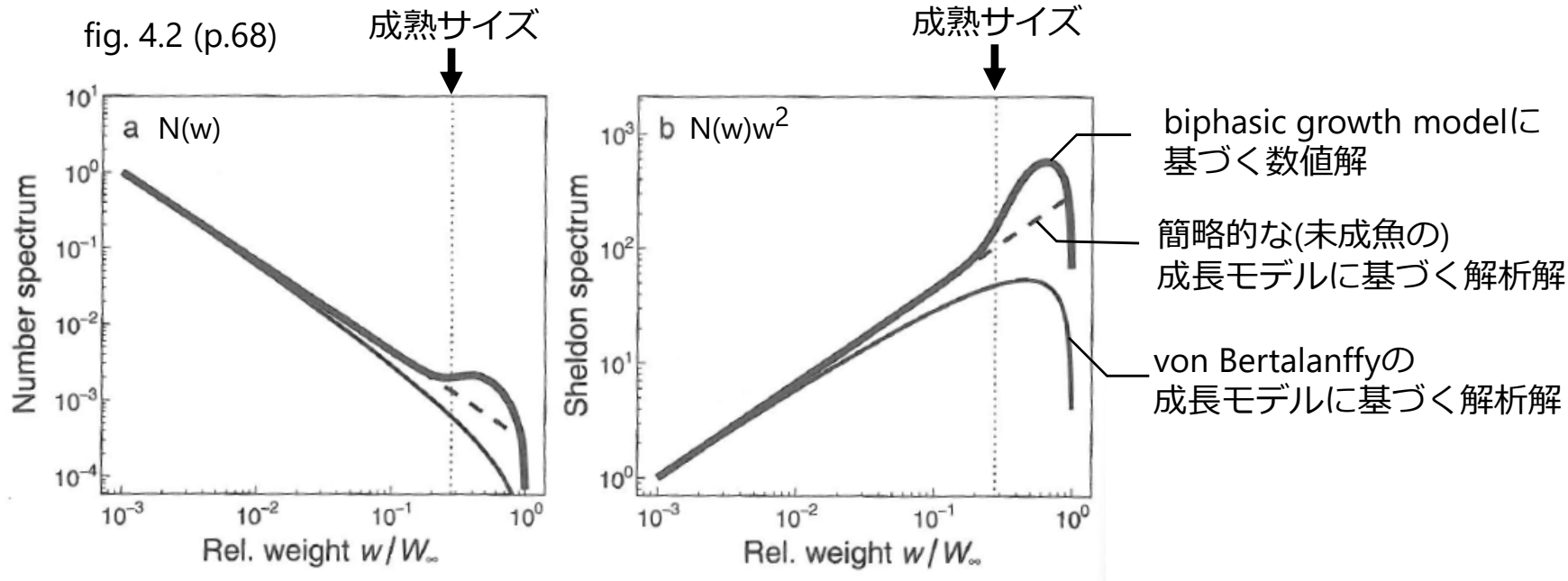
$$N(w) = R \frac{w_R^a}{A} w^{-n-a} \left[ 1 - \left( \frac{w}{W_\infty} \right)^{1-n} \right]^{\frac{a}{1-n} - 1} \quad \text{for } W_\infty \gg w_R. \quad (4.27)$$

最初の項は、 $w^{-n-a}$ としてスケーリングしている

$w \ll W_\infty$ なら、未成魚のとき、角括弧内の項は1に近い

成熟すると、角括弧内の項は次第に重要になり、  
0 ( $a < 1 - n$ なら $\infty$ ) に向かって解は発散(?)する

fig. 4.2 (p.68)



biphasic growth modelに基づく解は、  
成熟サイズのまわりで資源尾数が増加する点で、他と異なる

利用可能なエネルギーが繁殖に向けられると、  
成長に使えるエネルギーが減り、成長が遅くなる  
その結果、成長が遅くなる範囲の体サイズにおける個体の集積がおきる



# What Is the Cohort Biomass? (p.69~)

解を使ってコホートのバイオマスを求めてみる(Law et al. 2016)

簡単のため、未成魚の成長モデルに基づく解を使う

古典的な年齢ベースの生命表において、  
コホートのバイオマスは容易に算出できる  
(ある年齢階級の尾数に年齢別体重を掛ける)

サイズベースのアプローチでは、**成長**を考慮する必要がある

産卵量（1卵）あたりのコホートのバイオマス  
：生存率に個体の重量を掛けたもの

$$B_{\text{cohort}} = P_{w_R \rightarrow w} w. \quad (4.28)$$

生存率は  $\frac{dP}{dt} = -\mu P$ , (4.29) の解として得られ、

$$P(t) = P(0) \exp \left[ - \int_0^t \mu(t) dt \right] = P_{0 \rightarrow t}. \quad (4.30)$$

積分変数を時間から重量に変える(  $dt = (dt/dw)dw = (1/g(w))dw$  )

$$P_{w_R \rightarrow w} = \exp \left[ - \int_{w_R}^w \frac{\mu(w)}{g(w)} dw \right] = \left( \frac{w}{w_R} \right)^{-a}, \quad (4.31)$$

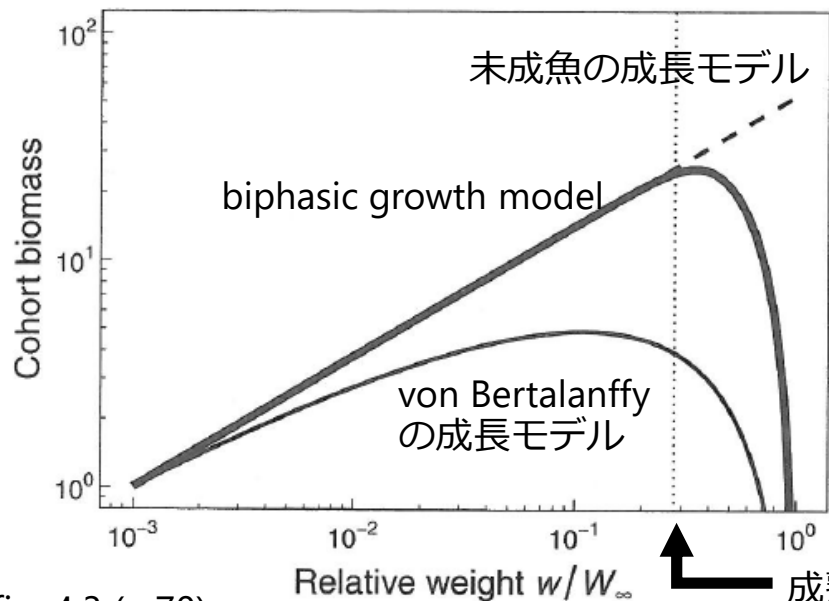


死亡率  $\mu = aAw^{n-1}$  (eq. 4.7) と未成魚の成長  $g(w) = Aw^n$  を挿入

# コホートのバイオマスは次のようになる

$$B_{\text{cohort}} = w_R^a w^{1-a}. \quad (4.32)$$

生理学的死亡率は1未満になるので（後で出てくる）、  
サイズが大きくなるにつれ、コホートのバイオマスは増大する



成熟するようになると、成長は遅くなり、  
コホートのバイオマスも減少し始める

網目の大きさの規制の基礎となる

漁獲量を最大化させるためには、  
コホートのバイオマスが最大になるのを  
待つべき（chapter 5）

fig. 4.3 (p.70)

一般的に用いられる個体群サイズの指標は**産卵親魚量  $B_{SSB}$** である  
成魚個体群の総重量

産卵親魚量は、バイオマススペクトラムの  
成熟サイズ $\eta_m W_\infty$ から極限サイズ $W_\infty$ までの積分である

$$B_{SSB} = \int_{\eta_m W_\infty}^{W_\infty} N(w) w \, dw = R \frac{w_R^a}{A} \frac{(1 - \eta_m)^{2-n-a}}{2-n-a} W_\infty^{2-n-a} \quad \text{for } g(w) = Aw^n. \quad (4.33)$$

他の成長モデルを使うと、 $W_\infty$ の前の項が変わるが、  
極限サイズとのスケーリング関係は同じ

$B_{SSB}$ と極限サイズのスケーリング関係は、 $B_{SSB} \propto W_\infty^{2-n-a} \approx W_\infty^{0.83}$  (for  $a = 0.42$ ).

極限サイズが大きくなるにつれ、親魚量は急速に増加する

加入量あたりの産卵親魚量  $B_{SSB}/R$  は、  
指数  $2-n-a>0$  なので、極限サイズの増加関数である

小型の種と大型の種で、産卵量が同じなら、  
親魚量は、最終的に大型の種のほうが大きくなる

例えば、 $W_{\infty} = 10g$ の種と比較すると、  
 $W_{\infty} = 10kg$ の種の親魚量は約300倍になる( $a=0.42$ としている)

しかし実際は、  
小型浮魚(forage fish)の資源量は非常に大きく、大型の魚種よりも多い

どのようにして低い $B_{SSB}/R$ の帳尻を合わせているのか？

この難問の答えの一部は、密度依存的調節の強さの違いにある

## 4.2 Reproduction, recruitment, and density dependence (p.71~)

加入 recruitment :

生活史初期を生き残り、成長して漁獲されるようになること

加入する年齢（サイズ）は漠然と設定されることが多いが、通常、加入年齢が高く・サイズが大きくなるほど、極限サイズも大きくなる

重要なのは、**密度依存効果は加入より前に生じると仮定**していること

このセクションでは、加入前の密度依存性を扱う標準的な手法を紹介し、次のセクションで、この背後にある意味合いや仮定を議論する

まずは密度依存効果は無視して、**個体群の再生産出力**  $R_p$  を決定する  
reproductive output

加入流入は、個体の再生産量(chapter3)と  
個体群サイズスペクトラムからの個体数を組み合わせることで導出できる

各成魚の再生産出力は  $R_{egg} = \varepsilon_{egg} A W_{\infty}^{n-1} w$  (biomass per time) であった(chapter3)

$\varepsilon_{egg}$  : 再生産効率

個体の再生産出力を、成魚の個体群で積分することで、  
時間あたりの孵化した仔魚の数である**個体群の再生産出力**が得られる

$$R_p = \frac{\varepsilon_R}{w_0} P_{w_0 \rightarrow w_R} \int_{w_R}^{W_\infty} \psi_m \left( \frac{w}{w_m} \right) R_{\text{egg}} N(w) w \, dw \quad (4.34)$$

$$= \frac{\varepsilon_R \varepsilon_{\text{egg}}}{w_0} P_{w_0 \rightarrow w_R} A W_\infty^{n-1} B_{\text{SSB}}. \quad (4.35)$$

卵重量 $w_0$ で割ることで、重さを尾数に変換

再生産出力は、卵の生存率を含む加入効率 $\varepsilon_R$ で割り引かれている  
recruitment efficiency

さらに、卵サイズから加入サイズまでの生存率  $P_{w_0 \rightarrow w_R} \approx (w_R/w_0)^{-a}$  (eq. 4.31).  
で割り引かれている



親魚量の簡易的な解を用いて (eq. 4.33)  $B_{ssb} \propto R w_R^a W_\infty^{2-a-n}$

再生産出力と極限サイズがどのようなスケーリング関係にあるか決定すると

$$R_p \propto \varepsilon_R \varepsilon_{\text{egg}} R W_\infty^{1-a}.$$

再び、 $W_\infty$ の増加関数がでてきた ( $a < 1$ )

大型の種ほど、加入量あたりの産卵量(?)は多くなる  
このセクションの最後で、再びこの性質に戻ってくる

ここまで、密度依存性を考慮する必要性を避けてきた

再生産出力を加入量として使うと、  
個体群は、制限なしに指数関数的に成長する ( $R_p/R > 1$  のとき)

しかし、平衡状態の個体群では、個体数は増加も減少もしない

平衡状態は、加入量あたりの加入量を1にする  
密度依存効果により得られる

効果が密度依存とは、効果が個体数や密度の関数として変化すること

## 密度依存プロセスの例

個体数が増えることによる

- ・ 餌をめぐる競争による成長速度の低下
- ・ 飢餓や共食いによる死亡率の増加
- ・ 成魚や卵が多いことによる個体の再生産出力の低下

これらの効果すべては

加入尾数あたりの加入尾数を  $R_p/R=1$  まで下げ、  
個体群は平衡状態になる

このような個体群調節効果についても考慮する必要がある

密度依存的な調節の簡易的な表現は、  
再生産関係(stock-recruitment relation)である

これは、加入量 $R$ を再生産出力 $R_p$ の関数として記述する

最も一般的な再生産関係はBeverton-Holtの関数である

$$R = R_{\max} \frac{R_p}{R_p + R_{\max}}. \quad (4.36)$$

加入量は、再生産出力 $R_p$ に比例して増加し、  
最大加入量 $R_{\max}$ で頭打ちとなる

$R_{\max}$ は個体群の環境収容力として働く

$R_{\max}$ は、環境要因により設定される（ここでの理論の外で決定される）  
生活史初期(体サイズ $w_0 - w_R$ のとき)の生息適地の大きさや餌の量

$R_{\max}$ についてはchapter11で再び触れる

平衡状態時の再生産関係のx軸上の位置は、直感的にわからない

すべてがつながっているように見え、原因と結果を分離するのは難しい  
加入量は、親魚量の式(eq. 4.16)に入っていて、  
親魚量の式は再生産出力を決定し(eq. 4.35)、それゆえ加入量を決定する(eq. 4.36)

加入量あたりの親魚量と産卵量における極限サイズとのスケーリング関係は  
個体群サイズスペクトラムから計算できる

しかし、総親魚量と総産卵量を得るためには、  
加入尾数を掛けなければならないが、加入尾数は加入尾数自体に依存する

加入量に相対的な $B_{SSB}$ と産卵量のみ分かっている

$B_{SSB}/R$ は、eqs 4.16と4.19 (box. 4.3)からわかる

産卵量は  $R_p/R = \alpha B_{SSB}/R$  と書ける ( $\alpha$ はeq.4.35の定数すべて)

再生産関係eq.4.36に挿入し、再整理すると

$$\frac{R}{R_{\max}} = 1 - \frac{1}{\alpha(B_{SSB}/R)}, \quad (4.37)$$

$$\frac{R_p}{R_{\max}} = \alpha \frac{B_{SSB}}{R} - 1. \quad (4.38)$$

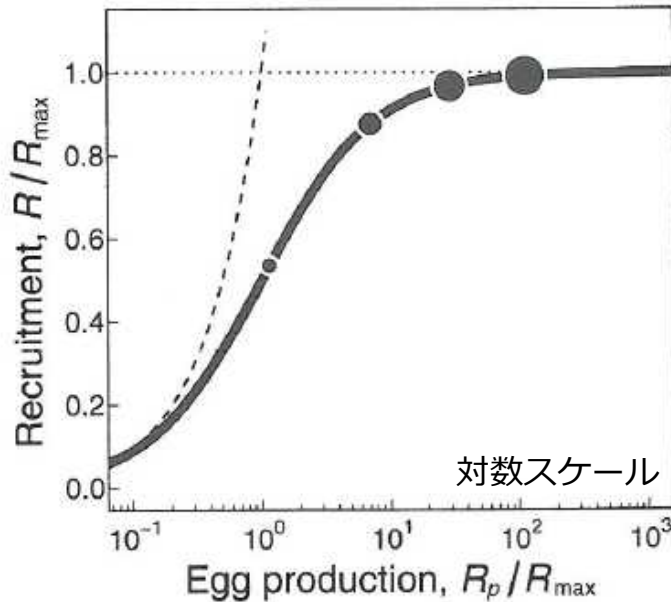
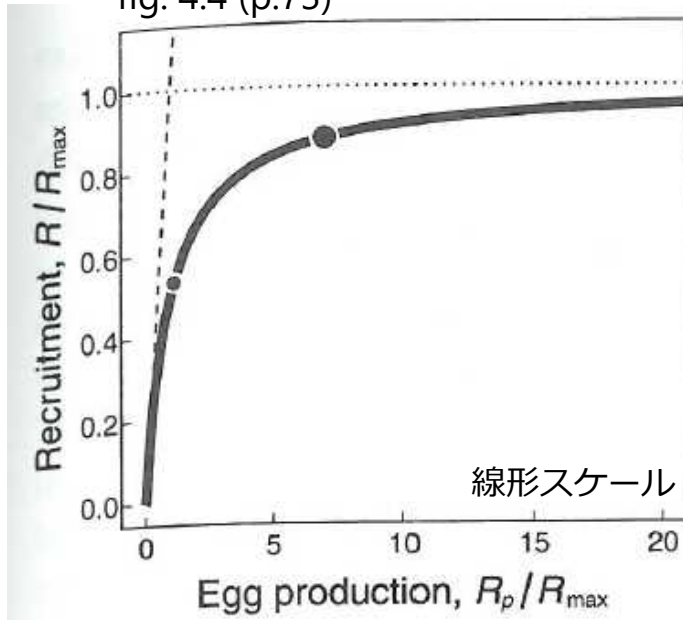
$\alpha B_{SSB}/R < 1$  ならば、加入量は負になる

これは奇妙に見えるが、

単純に、1 加入個体が 1 未満の加入個体を生産するとき、  
個体群は崩壊することを示している

# 最大加入量に対する再生産出力の割合の関数とした、Beverton-Holt再生産関係

fig. 4.4 (p.73)



黒丸の大きさ：  
極限サイズ  
(10g, 100g,  
1kg, 10kg)

破線：  
原点 $R=R_p$ での傾き

小型の種に比べ、大型の種は、高い $R_p/R_{\max}$ を持っている

**大型の種は、再生産曲線の右の方にあり、  
小型の種は、原点に近い**

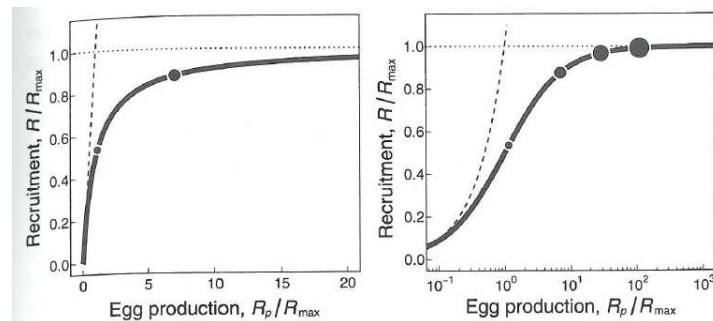
言い換えると

大型の種は、ほぼ平らな再生産曲線をもつと期待される  
(再生産曲線の上昇部分が観測されることは殆どないので)

→**加入量は一定と想定され、再生産関係無しで管理されることが多い**

小型の種は、再生産曲線の上昇部分に近い

→**再生産関係（密度効果？）はないと言われることが多く、  
加入量は産卵量に比例するという仮定の下で漁業アドバイスがされる**





系群の繁殖能力や状態の伝統的な指標として  
加入量あたりの産卵量 egg-per-recruit  $R_0 = R_p / R$ がある

この指標は、生活史最適化理論における  
生涯再生産量 lifetime reproductive output  $R_0$ に相当し、  
適応度の代替値として使用される

$R_0$ は、平均的に、孵化した仔魚が何個の卵を生産するかを示す  
無次元の尺度である

ほとんどの仔魚は死亡するが、  
成魚になるまで生存した数少ない個体により生産される  
膨大な子の数により補償される

$R_0$ は、成魚の膨大な繁殖能力を  
未成魚の高い死亡率で重み付けしている

$R_0=1$ なら、個体群は平衡を保っている  
(すべての加入個体は平均的に1つの卵を生産している)

$R_0>1$ なら増加し、 $R_0<1$ なら減少する

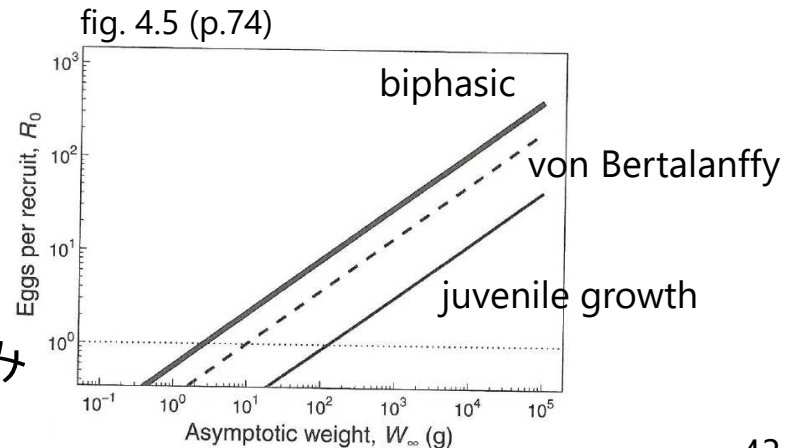
それゆえ、 $R_0$ は、崩壊の閾値( $R_0=1$ )への近さを示している

$R_0$ は、再生産出力 $R_p$ と加入流入 $R$ の単なる比であり (Andersen et al. 2008)、

$$R_0 = \frac{R_p}{R} = \frac{\varepsilon_R \varepsilon_{egg}}{w_0} P_{w_0 \rightarrow w_R} A W_\infty^{n-1} \frac{B_{SSB}}{R} \propto \varepsilon_R W_\infty^{1-a}. \quad (4.39)$$

最初の部分は、eq. 4.35を使うことで導出され、  
最後の部分で、eq. 4.33の $B_{SSB}$ のスケーリング関係が使われている

未成魚の成長に基づいているが、  
von Bertalanffy equationや  
biphasic growth equationでも  
比例定数までは同じであり、  
 $W_\infty$ の小さいときに僅かな修正があるのみ



$R_0$ の算出は有益である

なぜなら、密度依存的な調節の強さを定量化するから

$R_0$ は、極限サイズの増加関数であるので、

大型の種は、小型の種に比べ、強い密度依存的な調節が必要になる

このような大型種と小型種の間での密度依存的な調節の強さの違いは、  
Barents Seaにおいて観測されている

大型の種であるタラ(cod)やコダラ(haddock)は強い密度依存調節があり、  
小型の種であるカラフトシシャモ(capelin)では弱い (Dingsør et al 2007)

このパターンが広く存在することも示唆されている

再生産関係のメタ分析を行い、大型晩熟の種には強い密度依存効果が見られ、  
小型早熟の種には、加入量の大きい年変動、弱い密度効果が見られた

(Goodwin et al 2006)

eq. 4.39は、極限サイズの個体群の適応度への影響に関する重要な洞察を提供する：小型なことは悪く、大型なことは良い

$$\text{(再掲)} \quad R_0 = \frac{R_p}{R} = \frac{\varepsilon_R \varepsilon_{\text{egg}}}{w_0} P_{w_0 \rightarrow w_R} A W_{\infty}^{n-1} \frac{B_{\text{SSB}}}{R} \propto \varepsilon_R W_{\infty}^{1-a}. \quad (4.39)$$

極限サイズが小さいと、再生産量が1より小さくなることもある  
平均的に、1尾の仔魚が1尾未満の仔魚を生産することを意味し、  
個体群は維持できず崩壊することとなる

極限サイズが約 1 gのときに起きる（今使用しているパラメータ値において）

実際に、多くの小型の魚種は、加入効率 $\varepsilon_R$ を増加させることで  
子の生存を上昇させる方法を用いている

（口内保育 e.g. cichlids、卵の保護 e.g. gobbies or sticklebacks、卵胎生）

大型の種は、小型の種より、高い $R_0$ を持つので、  
大型の種は、加入量あたりの産卵量を多く生産するという意味では、  
より適応的である

これは予想外である

大型の種になるほど、成魚までの生存数は減少するため、  
加入量あたりの産卵量は減少すると予想していた

しかし、低い生存数は、大型種の高い繁殖能力により補償される

この結果は、漁業への顕著な回復力の土台となる (next chapter)

## 4.3 Why use a stock-recruitment relation? (p.75~)

個体群の密度依存のプロセスを表現するのに  
再生産関係を使用した

これは水産学の慣習に従っている

再生産関係は、今回使用したもの以外にも、  
多くのものが記述されている (Shepherd 1982)

どの再生産関係でも、いくらか量的特徴は共通

- 加入量は親魚量の関数として増加する
- 親魚量が多いと、加入量は漸近的な最大加入量に達する、  
または、減少する

## 再生産関係は、多大な注目を集めている

- ・どの再生産関係を使うべきか？
- ・中心的なパラメータである $\alpha$ （初期の傾き）は何？
- ・資源が少ないときの加入量の減少は起きるか？アリー効果
- ・資源が多いときの加入量の減少は起きるか？過大補償(overcompensation)

加入量の経験的なデータの不確実性は大きく、  
通常、再生産関係を支持するデータは、非常に質が悪い

しかし、

密度依存性を表現するために再生産関係を使うのはなぜか？  
という疑問を問われることは少ない

密度依存性は、本当に生活史初期のみで起きているのか？  
生活史後期の成魚では起きないのはなぜか？



最初の疑問への答えはシンプルである  
→再生産関係は使いやすく簡単だから

再生産関係は、密度依存調節の複雑性をパラメータ化して、  
1つの簡潔な関数に入れている

しかし、このアプローチの妥当性は、  
密度依存性が生活史初期に起きているのかに依存する

この疑問については、chapter10で詳細に取り組む

それまでは、密度依存性は、  
再生産関係によりうまく記述されていると想定する

## 4.4 What is the physiological mortality? (p.76)

ほぼすべてに関係する新たなパラメータが出てきた  
→生理学的死亡率(定数)  $a$

このコンセプトは、Beyer (1989)により初めて導入された

Beyer (1989)は、生理学的死亡率を  
死亡率と体重特異的な利用可能エネルギー( $E_a/w$ )の比と定義した

$$a = \frac{\mu(w)}{E_a(w)/w}. \quad (4.40)$$

死亡率  $\mu \propto w^{n-1}$ (/時間)、利用可能なエネルギー  $E_a(w) = Aw^n$ (重量/時間)

$a$ は無次元であり、体サイズに依存しない

生理学的死亡率は、

生存率  $P_{w_R \rightarrow w}$  (eq. 4.31) とスペクトラムの算出において  
重要であった比率  $\mu/g$  と密接に関連する

未成魚であれば、利用可能なエネルギーは成長に使われるため  $a = (\mu/g)/w$

比率  $\mu/E_a$  も行動生態学において重要である

Gilliam's rule (Gilliam & Fraser 1987) :

Sainmont et al. 2015

個体は常に  $\mu/E_a$  を最小化しようとする (少なくとも安定した環境で)

$\mu/E_a$  の最小化は、 $a$  を最小にすることと同義

$a$  は常に負の項にあるので、 $a$  を小さくすることは、  
一般的に個体群レベルのパフォーマンスの向上につながる  
(生存率  $\propto w^{-a}$ 、スペクトラム  $\propto w^{-n-a}$ 、 $R_0 \propto W_\infty^{1-a}$ )

$a$ について2つの推定値を発展させる

サイズスペクトラム理論(chapter2)と  
エネルギー支出(section3.3)に基づくもの

成長速度と死亡率の実測値に基づくもの

サイズスペクトラム理論(chapter2)は、  
捕食－被食の相互作用からの死亡率を記述する(eq. 2.22)：

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

$\Phi_p$ ：捕食－被食のサイズ選好性を表す定数( $\approx 0.17$ )

$f_0$ ：採餌レベルの期待値( $\approx 0.6$ )

$h$ ：最大摂餌率の係数

この記述を、生理学的死亡率の定義eq.4.40に挿入すると

$$a = \Phi_p f_0 h / A$$

chapter3より、成長係数Aは

- ・ 同化係数 $\varepsilon_a \approx 0.6$
- ・ 限界摂餌レベル $f_c \approx 0.2$ により表現される標準代謝に関連する

$$A = \varepsilon_a h(f_0 - f_c)$$

この記述も、生理学的死亡率の定義eq.4.40に挿入すると

$$a = \frac{\Phi_p f_0}{\varepsilon_a (f_0 - f_c)} \approx 0.424. \quad (4.41)$$

餌サイズ選好性に関するパラメータと生理学的パラメータに基づいた、生理学的死亡率のメカニスティックな導出

推定されたパラメータの不確実性は大きく（特に $f_0$ と $f_c$ ）、 $a$ の推定値は粗い近似と考えるべき

水産学と生活史理論において使われている

生理学的死亡率は、 **$M/K$ 生活史パラメータ**と密接に関連していることから  
経験的な推定を行うことができる (Beverton & Holt 1959; Charnov et al. 2001)

$M/K$ ：成魚の自然死亡率 $M$ とvon Bertalanffyの成長定数 $K$ の比 (section 3.1)

$M$ も $K$ も時間 $^{-1}$ の次元を持ち、 $M/K$ は無次元である

Beverton and Holtは個体群動態の記述するために  
 $M/K$ が重要であることを認識しており、  
 $M$ と $K$ のシステマティックなパターンを明らかにしようとしてきた

$M/K$ はかなり一定で、平均が1で0.5-2の間を変動する(Beverton 1992)

$M/K$ と生理学的死亡率 $a$ の関係は、  
成魚の死亡率 $M$ を、成熟サイズ $\eta_m W_\infty$ に基づく死亡率として定義することで明らかになる

$$M = \mu_p(\eta_m W_\infty) = a A \eta_m^{n-1} W_\infty^{n-1}.$$

前chapterで、von Bertalanffy 成長係数 $K$ と極限サイズ $L_\infty$ の関係を導出した

$$K = A c^{-1/3} w^{n-2/3} L_\infty^{-1} / 3 \quad (\text{box 3.2})$$

成熟サイズ  $w = \eta_m W_\infty$  の $K$ を定義すると、 $K/M$ は次のようになる

$$\frac{M}{K} = 3a\eta_m^{-1/3} \Leftrightarrow a = \frac{1}{3} \frac{M}{K} \eta_m^{1/3} \approx 0.22 \frac{M}{K}. \quad (4.42)$$

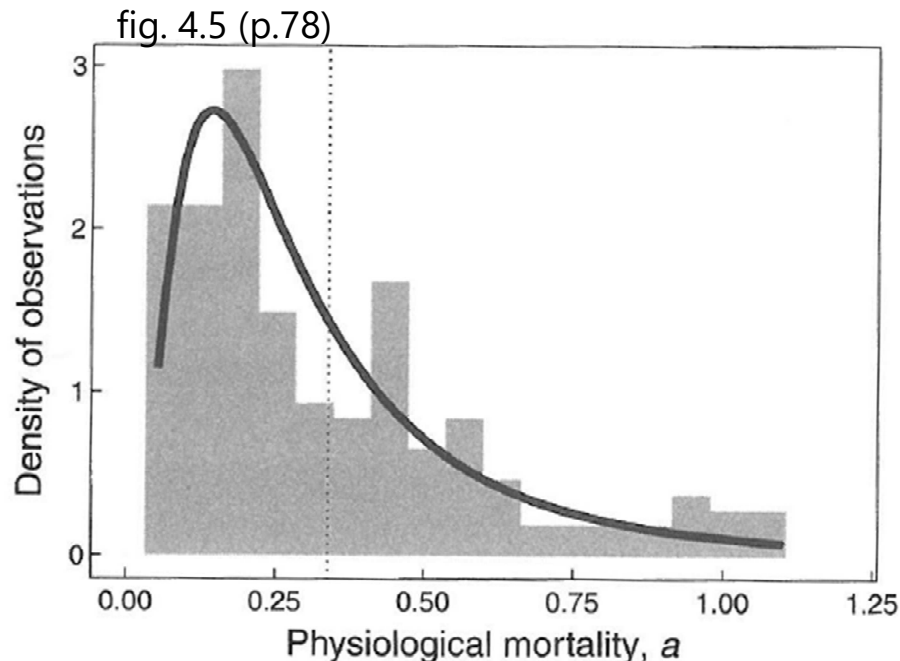
生理学的死亡率は、 $M/K$ 生活史パラメータに比例し、比例係数は約0.2



$M$ と $K$ の観測値から、 $a$ を推定できる

しかし、信頼できる自然死亡率 $M$ を推定値を  
野外の魚類個体群から得るのは難しい (Gislason et al. 2010)

研究対象となる個体群のほとんどは漁獲もされており、自然死亡率と漁獲死亡率は容易に分離できない



生理学的死亡率のヒストグラム

Gislason et al. (2010)による $M$ と $K$ に基づく

破線は平均( $a = 0.34 \pm 0.25$ )

実線は平均0.26の対数正規分布

生理学的死亡率は  
大きくばらついている

平均は0.34となっており、  
理論的な予測0.425に近い

生理学的死亡率 $a$ と、成魚の死亡率と成長係数の比 $M/K$ は、  
表裏一体である

唯一の違いは、  
生理学的死亡率は、成魚だけでなく  
すべての成長段階をカバーしている点である

生理学的死亡率（と $M/K$ ）は、

- 成長と死亡率の関係

- fast-slow life-history strategies間の中立的なトレードオフを表している

成長と死亡率のリンクはすでにchapter2で明らか

（全体のサイズスペクトラムにおける捕食－被食の関係を考慮）

大きい個体の成長は、相当する小さい個体の死亡により供給される

生理学的死亡率の理論的予測(eq. 4.41)に反映されている

平均でみるとそのリンクは明らかだが、

特定の個体群では、成長と死亡率のバランスから示唆される値とは異なる $a$ になるかもしれない（fig. 4.6の大きいばらつきで明らか）

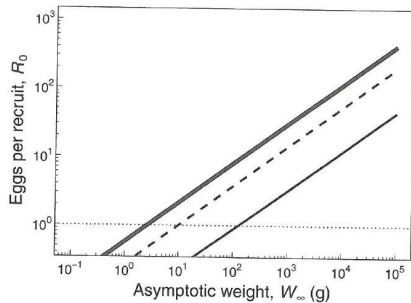
例えば、同種だが、  
好適な生息地の個体群→低い $a$   
高い捕食リスクor成長が悪くなる環境下の個体群→高い $a$   
となる

$a$ が高いと、外的な攪乱の影響を受けやすい  
ただし $R_0 > 1$ であれば個体群は存続する

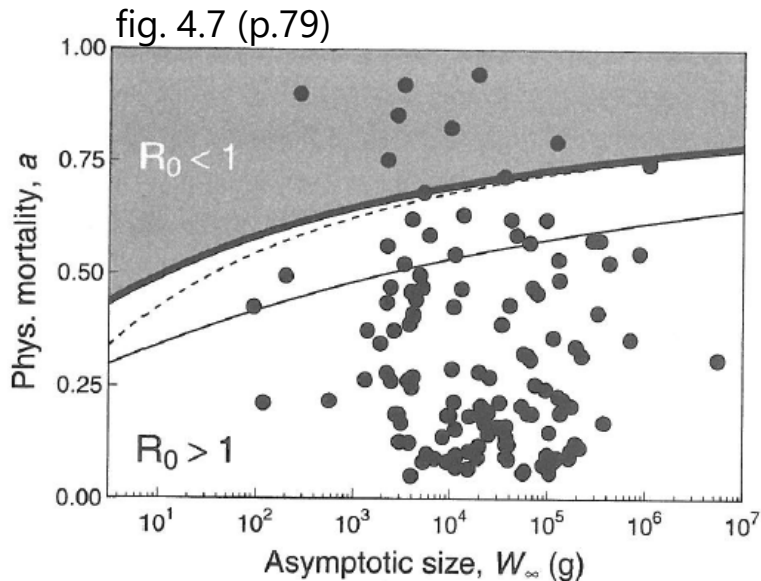
それゆえ、特定の個体群の生理学的死亡率は、  
絶滅するレベルまでの範囲をとりうる( $R_0 = 1$ )

生理学的死亡率は、成長係数 $A$ など生理学的に決定されるというより、  
環境により決定される生活史パラメータであり、  
同種でも個体群間で異なる

また、極限サイズが大きい種ほど、  
加入あたりの産卵量 $R_0$ が高くなっていた(fig. 4.5)  
→高い生理学的死亡率を耐えることを意味する



生理学的死亡率の値は範囲を持ち、  
極限サイズの大きい種ほど、変動が大きくなると期待される



大型種と小型種の予測値の違いを示しているが、  
データにノイズが大きく  
違いはよくわからない

成長と死亡率の関係(eq. 4.7  $\mu_p(w) = aAw^{n-1}$ )は、  
生活史戦略のトレードオフの反映とも考えられる

ある極限サイズの種は、  
早い成長で短い寿命の戦略か  
遅い成長で長い寿命の戦略を選ぶことができる

トレードオフは同種の個体群間でも存在する

Lankford et al. (2001) Atlantic silverside で実験  
成長速度が早いと死亡率も高くなることを示した

死亡率と成長係数 $A$ の比例関係から示唆されるトレードオフでは、異なる戦略間で、成魚までの生存率と生涯再生産出力は同じ

早い戦略をとるか遅い戦略を取るかは、個体群動態には影響なし  
 $a$ だけが重要

それゆえ、早い/遅い生活史戦略間のトレードオフは、中立である  
極限サイズが同じなら、早い種も遅い種も適応度は同じ

ただし、個体群の成長において、個体の成長速度は重要  
chapter 7で扱う

## 4.5 Summary (p.80)

### 魚類個体群の人口統計学とパフォーマンスについて 一般的な予測をできる理論を確立した

特定したパラメータを使用することで、特定の系群についてこの理論を適用できる  
極限サイズ以外のパラメータは平均と想定することも可能で、極限サイズ変化するだけで、  
種間の個体群動態がどのように異なるか、一般的な説明ができる

### 密度依存的な調節やM/Kパラメータの生態学的に触れつつ 個体群サイズスペクトラムの数学について深く掘り下げた

成長モデルの生理学的な基礎により、基礎的な人口統計学に加え、再生産出力や加入量の予測が可能  
**極限サイズに伴って密度依存調節**は強くなる

### 個体群動態の完全な記述は、極限サイズ以外パラメータに依存する 生理学的死亡率 $a$ 、加入効率 $\varepsilon_R$ 、最大加入量 $R_{max}$ が重要。環境要因などで決定される

### 成長係数 $A$ は、早い/遅い生活史を特徴づける

適応度は $A$ に依存せず、個体群動態は $A$ の変化に対して中立である（成長と死亡率の比例関係の場合）