

Chapter 3

Individual Groth and Reproduction

担当 渡邊

2020/6/8

目的

- 個体の成長と再生産を表現する
 - Size spectrum theoryを個体群まで発展させるため、個体について詳細に記述する
 - エネルギー収支 (Energy budget)をサイズ(w)の関数とし、摂餌率(consumption rate)から成長・再生産率を記述
 - これにより個体が獲得したエネルギーをどう利用するかを記述
- 極限サイズをMaster traitの確立
 - シンプルで広く使われているvon Bertalanffyの成長モデル（以下,vBモデル）をベースに成長モデルを構築する
 - シンプルな理論の構築にはパラメータは少ないほうが良い
 - Life history invariants（魚種間で”systematically”に変動しないパラメータ）を使い、not invariantな（魚種間で変動する）パラメータを絞る
 - 最終的にパラメータは極限サイズに絞られる
 - これは魚類の生活史パターンの殆どを特徴づけることができるMaster traitとなる
- 個体サイズ、極限サイズ、生活史パラメータに関係づけてエネルギー収支を記述
 - 成長と再生産だけでなく、消化と代謝による損失も考慮
 - エネルギー収支は、個体の適応度を最適化するための生活史最適化の枠組みで決定する
 - 生活史パラメータの多くは経験的な値に頼る

3.1 The von Bertalanffy growth model

- VBモデルは成熟にかかるコストを明確に取り入れていないが、本書の後の章では、成熟コストの考慮が必要となる
- 本章では、成熟前と成熟後の異なる成長様式を一つのモデルで記述する(Biphasic growth model)
 - 成熟前：エネルギーをすべて成長に使う
 - 成熟後：エネルギーを成長と再生産に使う
- 最初に、ベースとなるvBモデルを詳しく見る

vBモデル:1

- 同化作用(anabolic)と異化作用(catabolic)のプロセスから構成される

$$\frac{dw}{dt} = Aw^n - kw \quad (3.4)$$

- Aw^n :エネルギーの獲得(acquisition, anabolic)
- kw :エネルギーの損失(losses, catabolic)
- いずれも体重のべき乗（指数nと1）に比例する
- nについて
 - エネルギーの獲得は同化作用の過程によって決まる
 - 同化作用は胃や腸など組織の表面積からの、酸素や食料の吸収と解釈
 - シンプルな2/3乗則に従うと考えた

vBモデル: 2

(3.4)式は、 $w = cl^3$ の関係を使って $K = k/3$, $L_\infty = c^{-1/3} Ak$ とおくと 3.5式のように変形できる (see BOX3.1)

$$\frac{dl}{dt} = K(L_\infty - l) \quad (3.5)$$

両辺を積分して解くと

$$l(t) = L_\infty(1 - e^{-Kt}) \quad (3.6)$$

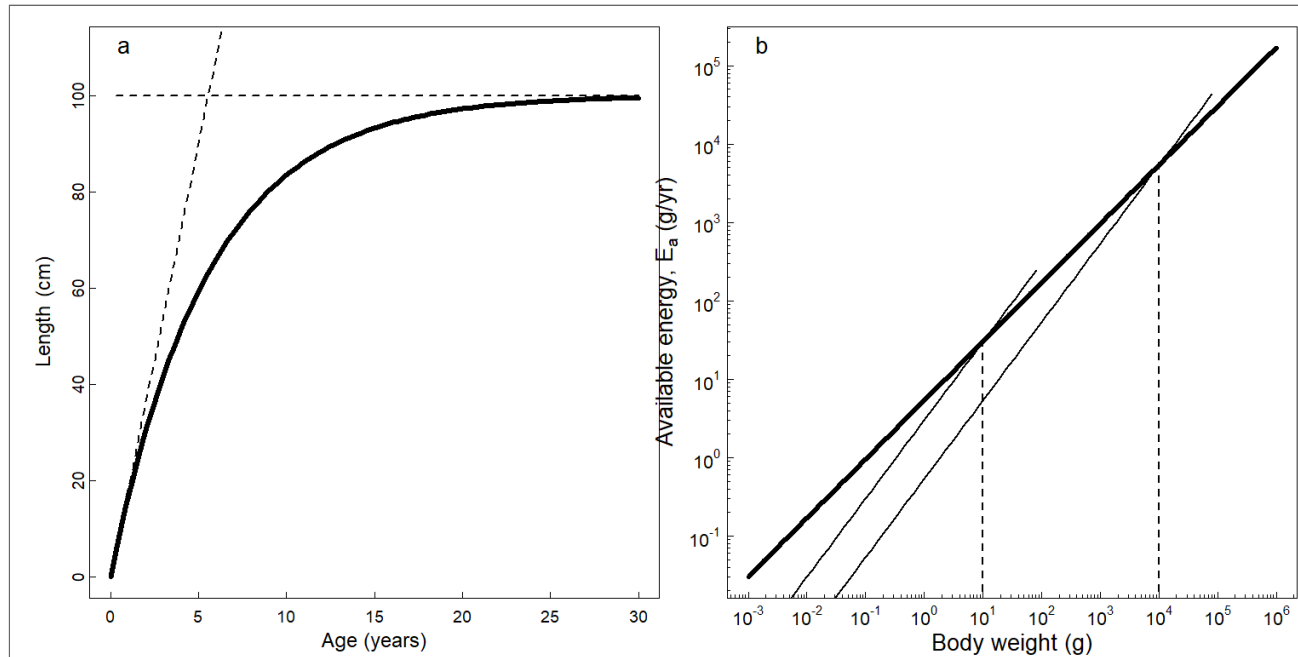
- L_∞ : asymptotic length: 極限体長
- K : growth constant (時間あたり)

K と A 、 L_∞ は $n = 2/3$ のとき以下の関係が成り立つ

$$K = \frac{A}{3c^{1/3}} \frac{1}{L_\infty} \quad (3.7)$$

図3.1a

初期の成長は傾き KL_{∞} の直線似近く（斜めの破線）、 l が L_{∞} に近づくと成長が止まる（横の破線）



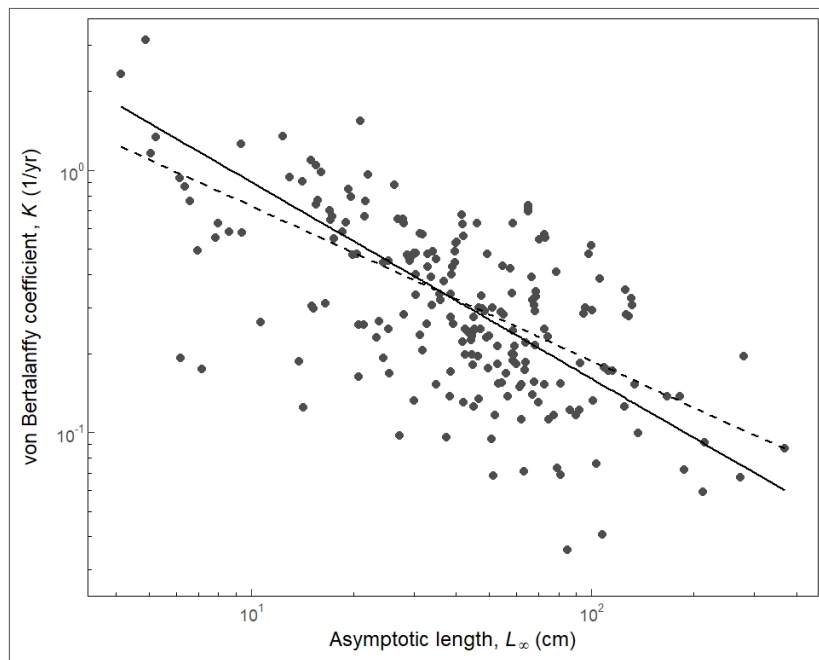
vBモデルの問題

- K と L_∞ に相関関係がある (図3.2)
 - L_∞ の誤差は K に影響 (いっぽうが過大推定→もう一方は過小推定)
 - L_∞ の不確実性は高い
- Aを確かな筋から推定できれば、 L_∞ の不確実性の K への影響を弱められるだろう
- n は $3/4$ のほうがいい
 - West(1997)は、代謝を表す体重のべき数に $3/4$ 乗則を採用した
- 本章でも $n=3/4$ を採用する

図3.2 K と L_{∞} の関係

- K と W_{∞} の関係を、既往の知見で得られている実測値によって示した。
- モデルを $K = CL_{\infty}^{-n}$ として、破線は n と C を推定した場合、実線は $n=0.75$ に固定した場合。水温 15°C での成長になるよう調整

```
## Fit of K: C = 2.849059 and exponent -0.5910522
## K fitted wit n=0.75: 5.068568
```



3.2 Asymptotic size as a master trait

- vBモデルはエネルギーの獲得 (AW^n)と損失(kw)の関係が年齢・サイズによって変化することで形が決まる
- 年齢・サイズが大きくなると、繁殖による損失が大きくなり、成長にエネルギーが回らなくなる (図3.1b)
- A, k, W_∞ の関係は3.11式のように書ける

$$W_\infty = \left(\frac{A}{k}\right)^{\frac{1}{1-n}} \quad (3.11)$$

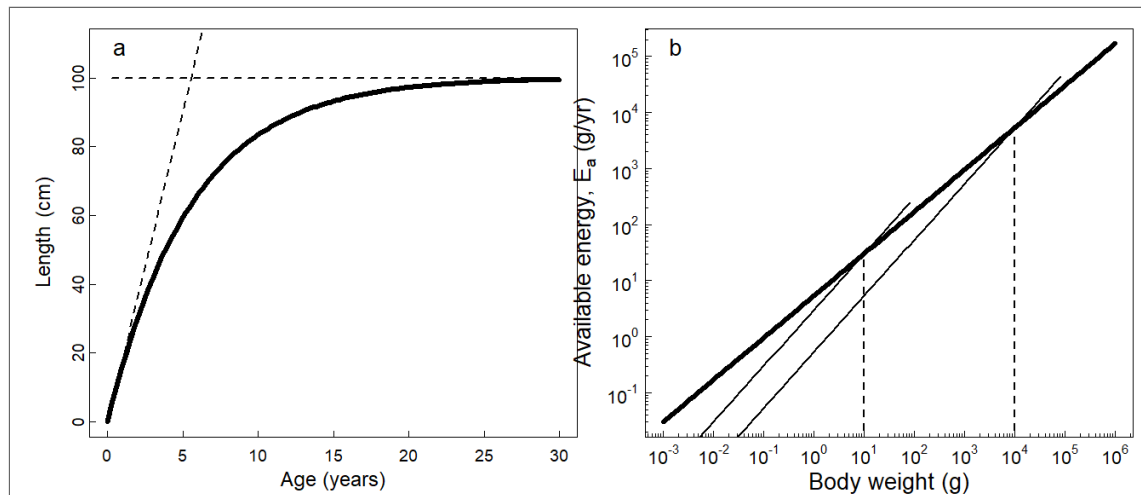
- (3.4)式と(3.11)式から(3.12)式が導ける。

$$\frac{dw}{dt} = Aw^n \left[1 - \left(\frac{w}{W_\infty}\right)^{1-n}\right] \quad (3.12)$$

この式により、魚種による成長の違いは A と W_∞ だけで記述可能となった

図3.1b

- 個体の体重と獲得エネルギーの関係。太い実線が Aw^n , 細い実線が kw 。
- 右側の縦の破線は極限サイズ = 10kg の魚種の場合で、獲得エネルギーと損失エネルギーが等しくなったところで成長が止まる



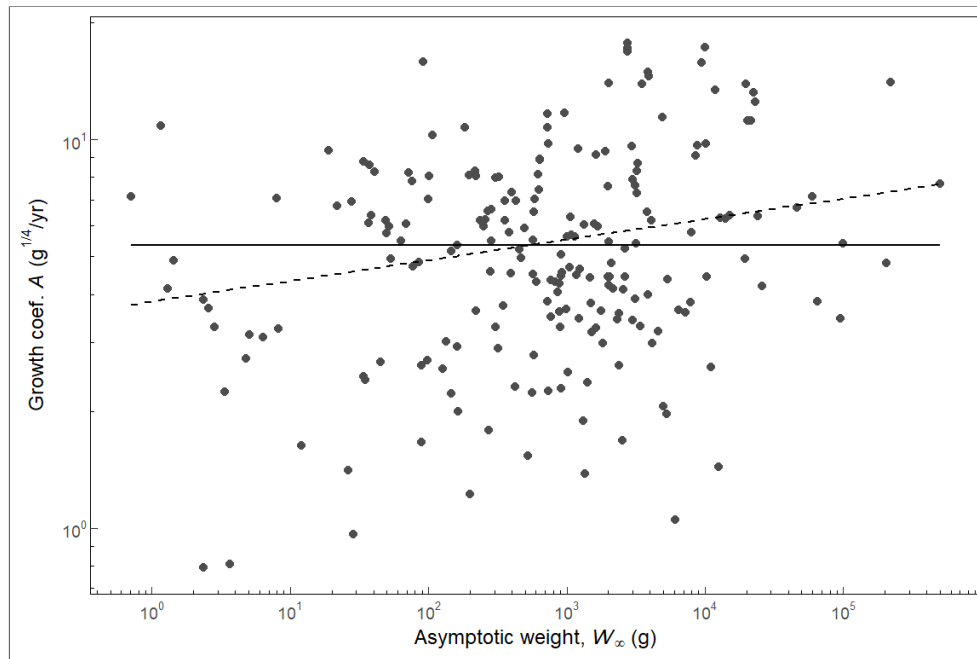
A について

- A (Growth coefficient) はエネルギーの獲得と同化のプロセスを表現する
- このプロセスは種の極限体長とは関係しないと期待できる。
- vBモデルで推定された K と L_∞ の値を用い、BOX3.2の (3.10) 式に基づき A を決定する (図3.3, BOX3.2)
- A は W_∞ に対して変動幅大きくやや増加傾向だが、単純のため A は invariant ($\equiv 5.35g^{0.25}/yr$) として扱う。

図 3.3

既往の知見で得られた W_∞ と A の関係。実線は A の相乗平均、破線は指数関数を当てはめた場合（指数は0.053）

```
## Fit to A, coef.: 3.835818 , exponent: 0.05298262
## Amean 5.346588
```



Biphasic growth equation

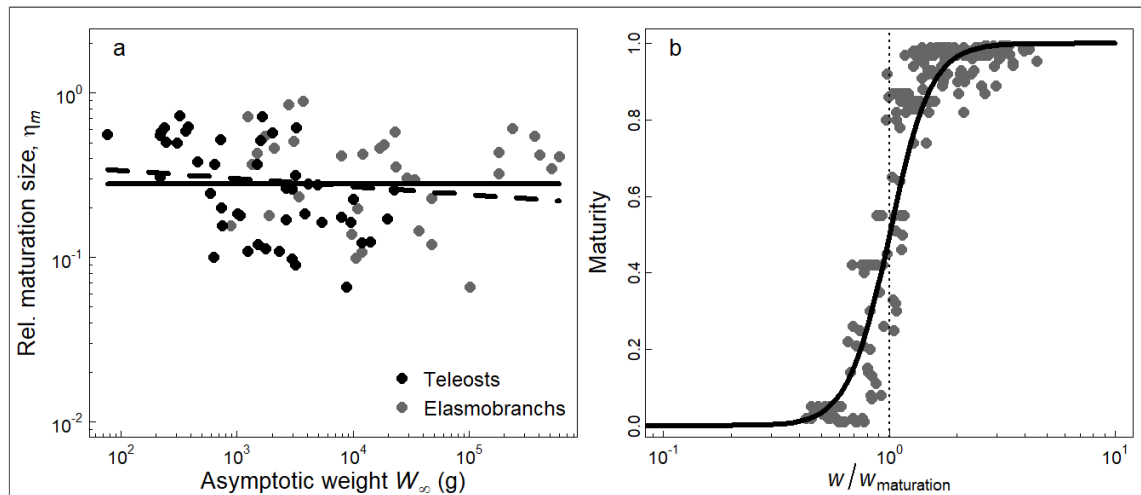
- vBモデルから発展
- 再生産にかかるコストを考慮するため、獲得エネルギーの全部を成長に使う稚幼魚期と、繁殖にも使う成魚期の成長を区別した上で統合
- 初回成熟時の体重 (w_m) の W_∞ に対する比率を η_m とすると
 - 稚魚期の成長 ($w < \eta_m W_\infty$ のとき) : $g_j(w) = Aw^n$
 - 成魚の成長 ($w > \eta_m W_\infty$ のとき) : $g(w) = Aw^n - kw$

η_m は図3.4aからinvariant と仮定

図3.4

- a: W_∞ と η_m の関係。 η は invariant とみてよい（データは Olsson and Gislason(2016)）
- b: North sea saithe の成熟曲線。 3.15式を当てはめた。 3.15式の u を5と見積もった（データは ICES資源評価から）

```
## Average eta_m 0.2816643
```



```
## weight
## 4.819822
```

成熟関数の導入

- 両ステージをつなぐため、関数 $\psi_m(w/w_m)$ を導入

$$\psi_m(w/w_m) = \left[1 + \left(\frac{w}{w_m}\right)^{-u}\right]^{-1} = \left[1 + \left(\frac{w}{\eta_m W_\infty}\right)^{-u}\right]^{-1} \quad (3.15)$$

- $\psi(w/w_m)$ は、 $w \ll w_m$ ではゼロに、 $w \gg w_m$ では1に近づく
- u はその変化の強さを決めるパラメータ（図3.4b=steepnessを決める）
- 成熟関数を導入することにより、両ステージを一つの式で記述

$$g_{bp}(w) = Aw^n - \psi_m(w/w_m)kw \quad (3.16)$$

- ここで3.11式を変形した3.17式を使うと、成長式は3.18式のように書ける

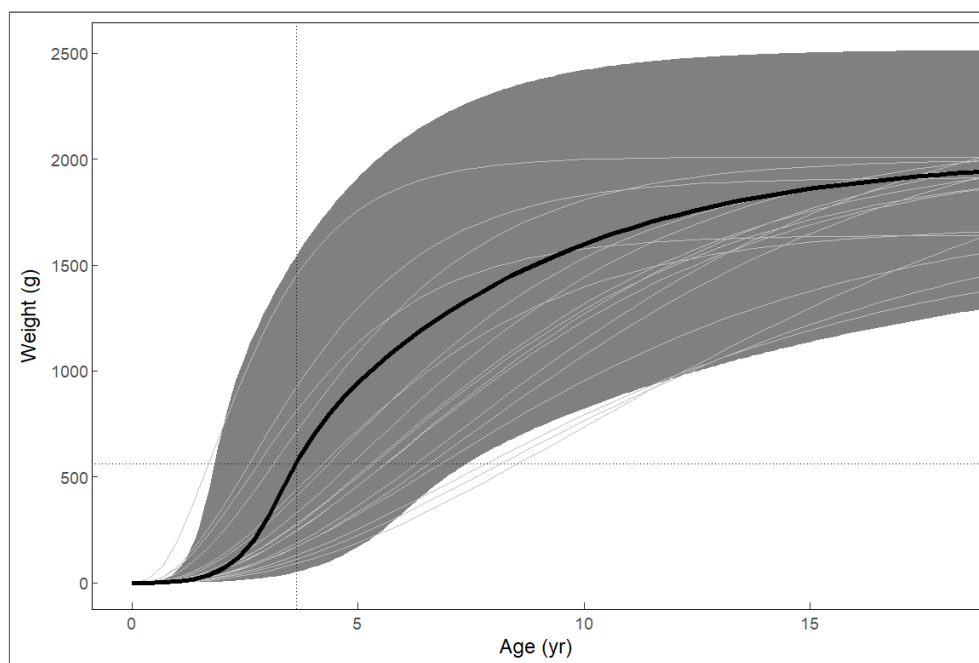
$$k = AW_\infty^{n-1} \quad (3.17)$$

$$g_{bp}(w) = Aw^n \left[1 - \psi\left(\frac{w}{\eta_m W_\infty}\right) \left(\frac{w}{W_\infty}\right)^{1-n}\right] \quad (3.18)$$

図3.6

- Biphasic modelは年齢あたり体重を解析的に解くことができないが、幼魚期の部分だけとりだせば解析的に解くことができる (Box3.3)
- 数値計算的に説いた例は図3.6に示す

vBモデルと、数値解析的に説いたBiphasic growth modelの比較



Biphasic model について

- 繁殖への投資(investment in reproduction)を考慮した
- 繁殖の W_∞ に対するスケールが示される
- 繁殖への投資の指数はマイナス (3.17式) となり W_∞ が大きくなると体重あたりの繁殖への投資は減少する。これは観測に一致する (図3.5)
- 繁殖投資 (kw) は卵生産だけでなく他の繁殖に関わる投資 (産卵回遊など) も含む
- 卵生産以外の繁殖に要するエネルギーも産卵量 (R_{egg} :個体あたり時間あたり卵量) に比例する

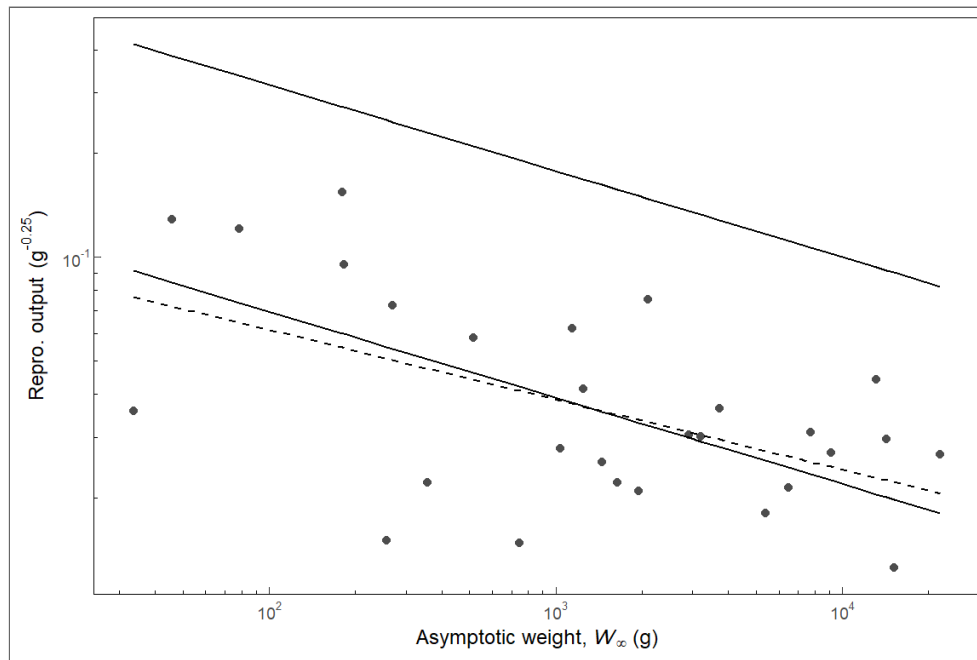
$$R_{egg} = \varepsilon_{egg} kw = \varepsilon_{egg} A W_\infty^{n-1}$$

ε_{egg} (再生産効率:reproductive efficiency)はinvariantであり、図3.5から0.22に近似できる

図3.5

- W_∞ と Reproductive output の関係。この関係から $\varepsilon_a \doteq 0.22$ と見積もった。
- GSI/A を reproductive output としている。データは Gunderson(1997)

```
## Fit to R -1.854239 -0.2028964
## eps_repro = 0.219714 .
```



3.2のまとめ

- パラメータ $(A, \varepsilon_{egg}, \eta_m, n)$ はinvariantとする
- 魚種による違いを表現するmaster traitとして極限サイズ W_∞ を採用
- これにより小型魚から大型魚まで含めたgeneral statementを作ることができる。
- W_∞ 以外の形質について種特異的な値を用いれば、種特異的な、より正確な成長式が得られる

$$g_{bp}(w) = Aw^n \left[1 - \psi\left(\frac{w}{\eta_m W_\infty}\right) \left(\frac{w}{W_\infty}\right)^{1-n} \right] \quad (3.18)$$

3.3 Bioenergetic formulaton of the growth equation

- Biphasic growth modelは2章で構築した生理学に基づく過程とどう結びつくか？
- vBモデルのエネルギー収支の考えは単純すぎる：エネルギー獲得過程でのロスを考えていない、 kw で表現している損失は主に再生産

エネルギー代謝を数式で表現すると

$$C(w) = M_{assim}(w) + M_{std}(w) + M_{act}(w) + R_{egg}(w)/\varepsilon_{egg} + g(w) \quad ($$

ここで

C :consumption, M_{assim} : assimilation, M_{std} : standard metabolism, M_{act} :activity

$R_{egg}/\varepsilon_{egg}$:reproduction, g :growth

Consumption and assimilation

- 2章において摂餌率を $C(w) = f_0 h w^n$ (2.18式)と記述
- 摂餌レベル f_0 は最大摂餌レベル $h w^n$ の一部→ 摂餌～同化のあいだに損失がある
 - エネルギーに使用されない損失＝排泄 (egestion:消化器系による排泄+excreation:血液系による排泄)
 - 消化吸収のための代謝 (M_{assim})による損失
- これらは摂餌量に比例する。

Kitchell et al.(1977)は消化行動で15%、egestionで15%、excreationで10%のロスがあると言った。

これらの損失を係数 ε_a として、2章の2.18式にかけると、同化量は以下のように書ける。

$$C_{assim}(w) = \varepsilon_a f_0 h w^n = C(w) - M_{assim} \quad (3.27)$$

Standard metabolism and activity

- 基礎代謝は $M_{std} = k_s w^n$ と書ける
- activityによる代謝 M_{act} は見積もりが難しいので、 M_{std} に比例するとして M_{std} と合わせて考える
- $M_{std} + M_{act}$ は最大摂餌率 hw^n に比例すると考え、 $k_s = f_c \varepsilon_a h$ (f_c は限界摂餌レベル) として

$$M_{std}(w) + M_{act} = f_c \varepsilon_a h w^n \quad (3.28)$$

f_c はinvariant とし、Hartvig et al(2011)により約0.2とする。

ふたたび A について

3.26 式を書き換えて成長を表すようにまとめると、

$$g(w) = \varepsilon_a f_0 h w^n - f_c \varepsilon_a h w^n - \psi(w/w_m) k w \quad (3.29)$$

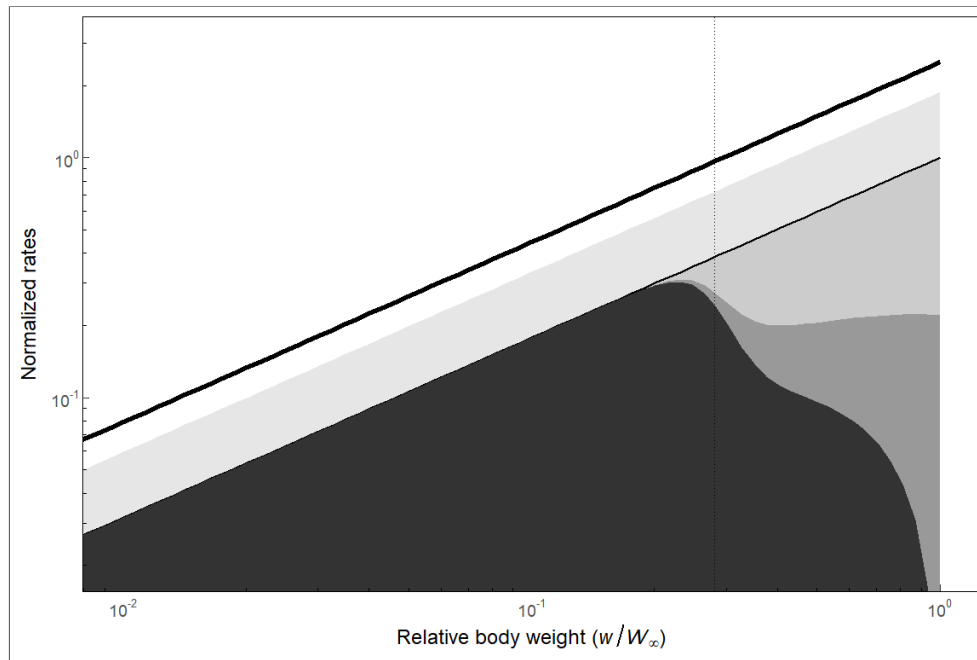
$$g(w) = \varepsilon_a h (f_0 - f_c) w^n - \psi(w/w_m) k w \quad (3.30)$$

となり、 A は以下のように書ける

$$A = \varepsilon_a h (f_0 - f_c) \quad (3.31)$$

$\varepsilon_a, f_0, f_c, h$ の定数は invariants なので、理論的にも A は invariant と考えることができる。

図3.8にそれぞれのエネルギーの関係を示した

図3.8

3.4 Which other traits describe fish life histories?

- 3.11式は W_∞ 、 A 、 k の関係を示している。 W_∞ ではなく k をMaster trait とすることもできるが、 W_∞ には利点がある
 - 使いやすく推定が楽。
 - data-limitedな資源でも推定可能
 - 直感的 (intuitive)にわかりやすい
- W_∞ と A からの他のパラメータを決められる？
 - 理論的には正しいが、データからは明確に示せていない
 - invariant として扱ったパラメータはinvariantか？ 例えば W_∞ と W_m (成熟サイズ)の比 (η_m)は種によってかなり異なるが

検討

- “Invariant”とは”種によらず一定”ということではない
 - 他の形質（成長速度、水温などの環境、系統発生的な位置関係）と”co-vary”ではない
 - invariantとされる形質の魚種による変動はランダムで、予測不能である
- データの限界
 - パラメータのいくつかは直接推定されていない。考慮してできていないバイアスがある可能性
 - 既往のvBモデルは1個体の成長ではなく平均的なもの→現実の個体の成長を表していない
 - 繁殖への投資などは推定自体難しい
- 魚種間の変動に関わる形質を考慮できていない
 - 候補の形質はslow-fast life history continuum と防御にかかるコスト
 - 考慮すべき形質が増えるとモデルは複雑になる→意味のある改善がみとめられない限り、考慮すべき形質は少ないほうが良い
- 最小モデルのMaster traitとして極限サイズを用いることとする。

3.5 Summary

- この章で構築したモデルは、成長と再生産（繁殖）が、極限サイズが異なる魚種間でどのように変化するかを示す。成長に関する様々なことを、**invariant**なパラメータのセットと極限サイズで説明できる。
- パラメータは魚種間で必ずしも一定ではないが、極限サイズとの関係において **systematic**な変動はないので、極限サイズを **Master trait**とすることができる。
- 問題点
 - **vB**のモデルとは一致しない： **Juvenile stage**での予測値が小さくなる
 - 吸収と基礎代謝による損失において $n=3/4$ を用いたため。 $3/4$ より大きい可能性があり、改善の余地がある
- 本章のモデルは完璧ではなく、精度を犠牲にしている。しかしシンプルな理論構築のため、一つの **Master trait** (W_{∞}) によるシンプルなモデルを構築するという本章の目的をよく果たすといえる。精度を犠牲にしたことによって得られる恩恵を、後の章で受けることになる。