

水産資源管理談話会報

第 8 号

日本鯨類研究所 資源管理研究所

1992年12月

目 次

お知らせ	2
原田 泰志 (東京水産大学) 生活史戦略進化理論概説	3
桧山 義明 (日本海区水産研究所) 水産資源の管理と変動機構の研究における 生活史戦略理論の可能性	16
質疑応答	28

財団法人 日本鯨類研究所
資源管理研究所

〒104 東京都中央区豊海町4-18 東京水産ビル

TEL 03-3536-6521

FAX 03-3536-6522

お知らせ

本号は、今年10月15日に「生活史戦略研究と水産資源管理」というテーマのもとで開催した第8回談話会の記録です。原田泰志さんと檜山義明さんが報告した二つの話題、それと司会の松田裕之さんにまとめたいただいた質疑応答を収録しています。

学際的に各専門分野の研究動向を紹介し合うことが、この談話会の役割の一つになっていると思いますが、今回は「生活史戦略理論の応用」という水産では突端の研究手法の輪郭を手際よく解説していただきました。聞けば檜山さんにとっても、日本文によるこの種の論説は初めてで、研究の自己紹介に役立つとのこと。本会報の存在理由を改めて確認したように思いました。

さて、次の第9回談話会ですが、来年1月14日、当研究所会議室で開きます。最も難物とされる「多獲性魚類資源の管理」の問題を話題としてとりあげ、マサバを事例に、経営的な側面も含めて検討してみることになりました。沖合域の浮魚漁業は「資源管理型漁業」の運動の中でも、まだ皆目見当のつかない空白部分であるだけに、どう取り組んだらよいのか、何か手がかりを得たいものです。

(長谷川 彰)

生活史戦略進化理論概説

原田泰志

東京水産大学・資源管理学科

(1992年10月15日、日本鯨類研究所資源管理談話会)

はじめに

生活史 (Life History) とは、最近出た動物生態学の教科書 (伊藤ほか 1992: p.129) によると、「生物が生まれて成長し、繁殖の後に死に至る過程」である。なんのことはない、生物の全生活である。

漁獲の対象になっている資源生物だけにかぎっても、さまざまな生活のしかたが見られる。たとえば、自然死亡係数や成長曲線、成熟年齢などの資源生物学的パラメータは種ごとに異なり、また同じ種でも系群や性によって異なることもあり、推定が要求される。さらに、降海するかしないか、性転換するかしないか、などといった定性的な生活史の変異も見られる。定量的、定性的を問わず、生物の生活史について詳しく知ることが適切な資源管理の基礎として求められることはいうまでもない。

さて、生活史について「知る」というとき、ただ「これこれの自然死亡係数はこうだった」、「成長式はこれこれと推定された」、「これこれの成熟年齢はこうだった」、「本種はオスからメスへ性転換することが観察された」という現実の記述をすればそれでいいだろうか。「理論化、体系化を目指す一般の生態学としては不十分かもしれないが、応用にはそれで十分」という意見もあるかもしれない。応用のためにも、観察結果を理論化・体系化し、そのなかへ個々の観察結果を位置づけ、対象生物の持つ性質の普遍性および特殊性を理解することが必要だと私は思うがどうだろうか。だいたい、ただデータを集めているだけより、そのほうが研究していても楽しいだろう。

生物現象の理解のしかたには二通りあるとよくいわれる。近接要因にもとづく理解と、究極要因にもとづく理解とである。このことについてはあちこちに書かれている (例えば前掲書 p.15-17) ので詳しくは述べないが、ひとことでいうとすると、「どのような機構で生物がこのような性質をしめすのか」を理解するのが近接要因にもとづく理解であり、「そのような性質を示す生物がなぜ進化のなかで栄えてきたか」を理解するのが究極要因にもとづく理解である。後者は「適応的意義を理解する」と言い換えてもよからう。たとえば、ある生物の産卵時期を理解するのに、「これこれのホルモンが、日長時間の短縮によって分泌されることによって、産卵が起こるからだ」というのが前者に当たり、「この時期に産卵すると、生まれた子供が餌を得やすいために、生き残りやすからだ」というのが後者にあたるといえる。

本稿の目的は、生物の生活史の究極要因的理解をめざす「生活史戦略理論」の基本的考え方を、簡単な数値例も交えて概説することである。ある程度この分野をご存じの方にはどこかで聞いたような話ばかりかもしれないが、おつきあいただければ幸いです。

生物の生態を究極要因的に理解しようという生態学の分野を「進化生態学」とよぶ。

そのなかでは、生物の示す性質のことを戦略 (Strategy) ということばでよぶことが多い。「生活史戦略理論」のようにである。この「戦略」ということばには、「生物のことなのに、なぜこのような物騒な言葉を使うのか」などといった違和感を覚えられる方も多いようである。この点については、前掲の動物生態学の教科書の記述が要を得ていると思うので、引用しておく。「1970年頃からは、生活史の進化の問題に『生活史戦略』という術語がしばしば登場して、他分野の研究者を惑わせているようだ。この言葉には、生物の側の意識的な選択という意味は全くない。これは、繁殖開始齢や寿命、繁殖にまわすエネルギー分配量などの生活史の諸形質が相互に関連していて、一つの環境条件のもとで諸形質の傾向がセットとなって進化することから、そのセットを戦略 (Strategy) という言葉であらわしているに過ぎない(Stearns 1976)。この術語にはそれ以上の深い意味はないが、こういう術語を用いることにより『どのような環境条件で、どのような傾向の形質どうしがセットとなって進化するか』という適応進化に基づく問題設定は、より鮮明になったと思われる。」(伊藤ほか 1992: p.129-130)。

生活史戦略の問題

さきほど述べたように、生活史とは生物の生活そのものだから、生態学が扱う問題はすべて生活史戦略の問題といえるかもしれない。しかし、生態学の文献において生活史の問題といったときには、通常、「成長、死亡(生存)、繁殖」という3つの要素のどれかを直接取り扱ったものをいう。「生存と繁殖、成長のさまざまなありかたの進化の問題」といってもいいかもしれない。もうすこし具体的には以下のようなことの適応的意義を問題にする。

「一回繁殖か多回繁殖か」：生物の中には繁殖すると死んでしまう一回繁殖のものと、繁殖後も生き残り再度の繁殖が可能な多回繁殖のものがある。たとえば、太平洋のサケマス仲間では母川に回帰して繁殖した個体はすべて死んでしまう(一回繁殖)が、大西洋のサケマス仲間の中には、もう一度海へ帰り、エネルギーを蓄えた後再度回帰して繁殖する(多回繁殖する)ものもある。溪流魚でも一回繁殖が基本のヤマメやアマゴと、多回繁殖が基本のイワナがある。

「早熟か晩熟か」：サケマスのなかまでも種類によって回帰年数がさまざまであるように、生物によって性成熟に達するまでにかかる時間はさまざまである。

「性のありかた」：性のありかたは、大きく分けると雌雄異体と雌雄同体に分けられる。そして、雌雄異体の生物には人間のように受精時に染色体構成により性が決まるものだけでなく、ペヘレイ(トウゴロイワシのなかま)のように、発生時の温度などの環境条件で性が決まる環境性決定をするものもある。また、雌雄同体にも、いつも雌雄器官をあわせもっている同時的雌雄同体のものや、成長にしたがい性を転換する隣接的雌雄同体のものがある。さらに、性転換をするものには、大きくなるにつれてオスからメスへ転換するもの(雄性先熟：ホッコクアカエビ、クロダイ、クマノミ、タウナギなど)と、メスからオスへ転換するもの(雌性先熟：ベラの類など)がある。

「生活史の性差」：異体類ではメスのほうがオスより晩熟でおおきくなる。北海道のサ

クラマスでは、メスはほとんど（すべて？）が降海するが、オスの多くが河川に残留してヤマベとよばれる。人間では男のほうが女に比べて死亡率が高く、体は大きくなる。

さらに少し視点をかえて、以下のような問題も進化生態学的に考察されている。

「生活史パラメータはサイズ依存か年齢依存か？」：たとえば、生物はある年齢になれば繁殖をはじめるといふふうにプログラムされているのか、ある体サイズになれば繁殖をはじめるといふふうにプログラムされているのか？そして、環境条件によってどちらが有利になるのか？

「生活史戦略の可塑性はどれくらいあるか？」：遺伝子にプログラムされている部分と、条件が変われば変更される部分とはどうなっているのか？また、そのことの適応的な意義は？

「生活史戦略進化の遺伝学」：育種学などで用いられている量的形質遺伝の枠組みなどを用いて、観測される生活史の進化を遺伝的基礎に基づいて検討する。

生活史戦略進化の規準

生物の適応的進化を導く動因は、突然変異と自然選択である。変異は世代間で伝えられていかなければ種全体の性質とはなりえない。変異を伝えていくのが遺伝子であることを考えると、適応的進化を理解するとき、その基礎を遺伝子におかざるを得ないことがわかる。すなわち、「利己的な遺伝子」ということばに端的に表されるように、自分のコピーを残していく能力の高い遺伝子がそれに劣る遺伝子におきかわっていくことにより進化が起こるのである。だから、ある性質に究極要因に基づく説明を与えるときには、その性質が「それを持つ個体にどのような利益をもたらすのか」でも、「それを持つ種にどのような利益をもたらすか」でもなく、「それをつかさどる遺伝子にどのような利益をもたらすのか」という問題設定をしなければならない。だが実際には、遺伝子にとっての利益で考えても個体にとっての利益で考えても結論に変わりがない場合も多く、さらには種にとっての利益で考えても変わらない場合も多い。ただし、これらの間に矛盾が生じた場合には、遺伝子にとっての利益で考えるのが正しいということは記憶しておくべきである。

生活史戦略進化の場合においても、ある条件のもとでは、集団の増殖率が最大化される方向に進化するだとか、生涯に残す子供の数が多いほうの生活史が進化するとかいった、集団の利益論法や個体の利益論法によるのと同じことが、遺伝子の利益論法からも導かれる。たとえば、一定環境下で、どの遺伝子型の子供にも同様に働く密度効果のみによって定常に維持されている個体群では、生涯に残す子供の数の期待値が大きくなるように生活史が進化していくことを示すことができる（これは桧山の稿にある純増殖率の最大化に対応するものである）。

先ほど述べたように、生活史の3要素は成長と生存と繁殖である。これらは通常、一つを改善しようと思えば、残りのいずれかもしくは両方を犠牲にせざるを得ないというトレードオフの関係にある。生物は限られたエネルギーを用いてこれらを行なっていくわけで、一方へのエネルギー投入を増やせば他へのエネルギー投入は減らさざるを得ない。また、大きく成長しようと採餌時間を増やせば、その分、捕食される危険も増すだ

ろう。トレードオフはこれらさまざまな理由から生じる。だから、生活史戦略進化の過程は、このようなトレードオフなどの拘束条件のもとで、生物が最適化問題を解いていく過程であるといえる。

それではまず、簡単な数値例をもとに基本的な考えかたを紹介する。

死亡率と繁殖開始年齢

あなたは一歳の魚である。あなたは悩んでいる。今年から繁殖を開始しようか、来年からにしようか。繁殖を開始してしまえば、繁殖にかかるエネルギーのせいでもう大きくなれない。今年からだと、毎年 b_1 の子供が残せる。来年からにすれば今年繁殖しなかった分エネルギーを成長にまわせるので、繁殖開始は一年遅れるが b_1 より多い b_2 の子供を毎年残すことができる。一年間の生存確率は繁殖するしないにかかわらず s である。さあ、どうすべきか。

もし今年から繁殖を開始すると、今年残せる子供の数は b_1 、来年まで生き残る確率が s でそのときに残す子供が b_1 だから、来年の子供の数の期待値は sb_1, \dots 、というわけで結局、生涯に残せる子供の数の期待値は

$$\begin{aligned}\phi_1 &= b_1 + sb_1 + s^2b_1 + \dots \\ &= b_1 \sum_{i=0}^{\infty} s^i \\ &= \frac{b_1}{1-s}\end{aligned}$$

となる。

来年から繁殖を開始するとすると、今年 0 、来年は sb_2 、再来年は s^2b_2, \dots 、というわけで、期待値として

$$\begin{aligned}\phi_2 &= 0 + sb_2 + s^2b_2 + s^3b_2 \dots \\ &= sb_2 \sum_{i=0}^{\infty} s^i \\ &= \frac{sb_2}{1-s}\end{aligned}$$

の子供が残せることになる。

ϕ_1 と ϕ_2 を比較すると、2年目から繁殖すべき条件は

$$\phi_2 > \phi_1 \Leftrightarrow b_2 > \frac{b_1}{s} \quad (1)$$

となる。この式から s が小さいほどこの不等号は成立しにくく、生存率の低い環境ほど一年目から繁殖したほうが有利になりやすいことがわかる。

いうまでもないことだが、生物の各個体がこのような計算をしているわけではない。だから、上記のように擬人化するのは本当は間違いである。たとえば、「さあ、どうすべきか」のところは、次のように言い換えられるべきだろう。「このような条件のもとに一年目から繁殖するタイプと二年目から繁殖するタイプがいたとき、どちらがより多

くの子供を残し、その結果、個体群のなかで割合を増やしていくことになるだろうか」。現実はこのようなものに近いだろうが、結果として進化してくるものは、生物が計算して理性的判断をしたと考えた結果と矛盾しないのが普通である。だから、上のような擬人化したイメージも、あながちすてたものではない。

魚にとって、漁獲は捕食などと同じく死亡率を高める要因であるから、漁獲圧下では早熟になるべきである。しかし、生物の生活を規定する遺伝的なプログラムが「1歳から繁殖する」とか「2歳から繁殖する」といったようなものの場合には、漁獲のせいで死亡率が高まっても、「1歳から繁殖する」プログラムを持った個体の割合が高まるには時間がかかるため、個体群全体が早熟化するには時間がかかるだろう。しかし、環境条件を反映するなんらかの刺激に応じて生活のしかたを変えるように、遺伝的にプログラムされていれば、比較的短い時間で個体群全体の変化がおこることもありえる。たとえば魚が何らかの方法で自分自身の個体群のなかでの順位を知ることができる場合には、「順位の高い時には繁殖する」とプログラムされてさえいれば、年齢の高い個体の割合が少なくなる死亡率が高い環境では早熟になることになる。生物のすんでいる環境は時間的にも空間的にも一定というわけではないから、細かい条件の変異に対応して生活のしかたを変更できる性質は、それを可能にする条件があれば自然選択により進化してくるだろう。実際、このような社会的な繁殖の制御は多くの生物で知られており、珊瑚礁に縄張りを作って住む魚類ではよくあることである。また、オスからメスへの性転換をするタラバエビの類は、死亡率が高く年長個体の割合が低い環境では性転換が早くなっており、またこの性転換の早期化が漁獲圧に対応しても起こっているらしいという報告がある (Charnov et al. 1978, Charnov 1989)。

このような漁獲圧に対応しての生活史変化は、有名な蛾の工業暗化の例に通じる、人為的環境変動に対する生物の反応として、生物学的にも興味深い。資源管理の上でも生活史戦略を固定的なものとしてたてられた従来の理論的枠組みに変更を迫るものとして重要かも知れない。私達も「生活史変化は漁獲の影響を増幅するのか、それとも吸収するのか」、「最適な漁獲方策は生活史変化のせいでどのように変化するのか」、などの問題について、検討をはじめている (この点については後にふたたびとりあげる)。

繁殖成功と体サイズの関係と繁殖開始齢

(1)式を用いて先ほどは s と生活史戦略の関係をみたが、今度は b との関係を見てみる。

すぐにわかることは $\frac{b_2}{b_1}$ が大きいほど不等号が成立しやすいことである。当然のことだが、一年待つことによって年当たり繁殖成功 (残せる子供のかず) が大きく増加する場合ほど繁殖開始を遅らせるべきなのである。年当たり繁殖成功は体の大きさに依存するだろう。その依存関係が

$$b = b(w)$$

と表されるとし、一年目から繁殖を開始した場合には w_1 、2年目から開始した場合には w_2 の体の大きさになれるとする。すなわち、1年目から繁殖を開始した場合には毎

年 $b(w_1)$ 、2年目から繁殖した場合には $b(w_2)$ という繁殖成功をあげられるとする。

さて、この関数 b はどのような要因で決まるのだろうか？メスでは多くの場合に、 b がうむことのできる卵の量に比例するとしても大きな間違いはないだろう。メスが縄張りをもって卵を保護する魚の場合には、保護できる卵の数にも依存するだろうが、体の大きさが大きくなるとそれにつれて増加することには変わりがなかろう。さて、オスの場合にはどうだろうか？動物の配偶システムは多様である。メスがオスを強くより好みしたり、オスがメスを巡って闘争するような場合には、体が大きいせいでメスにとって魅力的であったり、闘争に強かったりするオスは、多数のメスを獲得できるが、そうでないオスはメスをあまり獲得できないだろう。だから、一夫多妻的な配偶システムになるだろう。逆に、メスによるオスの選択がほとんどなく、オス同士の闘争もほとんどない動物では、乱婚や一夫一妻の配偶システムになり、獲得できるメスの数はオスの体の大きさにあまり関係なくなるだろう。

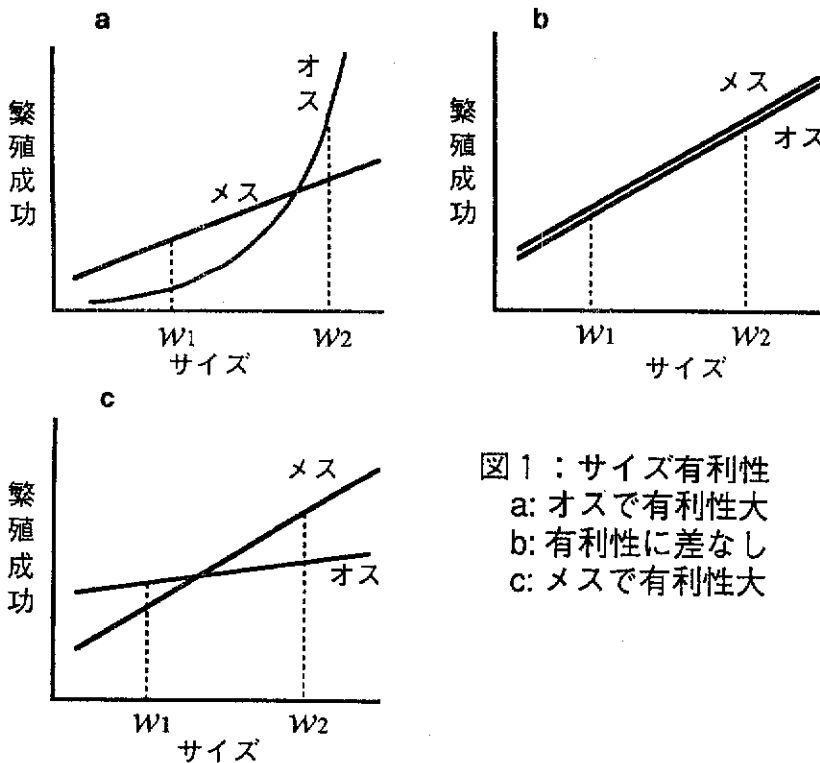


図1：サイズ有利性
a: オスで有利性大
b: 有利性に差なし
c: メスで有利性大

このあたりの事情を図にしてみると、図1のようになる。体が大きくなったときの繁殖成功の増加の度合いをサイズ有利性といい、配偶システムの違いはサイズ有利性の雌雄での違いに反映される。一夫多妻的な配偶システムのときには、図1aのようにメスよりオスでサイズ有利性が大きく ($\frac{b_2}{b_1}$ が大きい)、そうでないときには図1bのようにサイズ有利性がオスでもメスでもあまり変わらないか、図1cのようにオスよりメスで大きくなる。だから、一夫多妻的な場合には、オスのほうがメスより晩熟になる傾向が予想され、そうでないときには、オスもメスも成熟年齢にあまり違いがないか、メスのほう

が晩熟になることが予想される。異体類をはじめ多数の魚類が後者の例として考えられよう。前者の例としては、われわれ人間をはじめ多くの哺乳類が考えられよう。

繁殖成功と体サイズの関係と成熟前の死亡率と成長率

前項では、繁殖成功と体のサイズの関係から成熟年齢が説明できることを示したが、同じことから、成熟前の成長率や死亡率についても考察することができる。

先ほど述べたように、成長率と死亡率の間にはトレードオフの関係が存在すると考えられる。それを踏まえ、つぎのような2つの仮想的戦略を考えてみる。

無難戦略：無理してまで大きくなろうとしない。

一八戦略：死の危険を犯しても、一か八かにかけて大きくなろうとする。

これらの生き方の違いの結果、繁殖開始までの生存率は無難戦略のほうが高いが、成熟時まで生き残った場合の体サイズにおいては一八戦略のほうが大きくなる。

無難戦略の成熟までの生存率を s_1 、成熟時まで生き残ったときの体サイズを w_1 、一八戦略のそれらを、それぞれ s_2 、 w_2 とする。ここで $s_1 > s_2$ 、 $w_1 < w_2$ である。繁殖開始後の年間生存率を両戦略で共通の s とする（ $s = 0$ が一回繁殖に、 $s > 0$ が多回繁殖に対応）。2つの戦略の生涯繁殖成功は、無難戦略では

$$\phi_1 = s_1 \sum_{i=0}^{\infty} s^i b(w_1) = \frac{s_1 b(w_1)}{1-s}$$

一八戦略では

$$\phi_2 = s_2 \sum_{i=0}^{\infty} s^i b(w_2) = \frac{s_2 b(w_2)}{1-s}$$

となるから、一八戦略が有利になる条件は

$$\phi_2 > \phi_1 \Leftrightarrow \frac{b(w_2)}{b(w_1)} > \frac{s_1}{s_2}$$

である。当然のことだが、体が大きくなることにより繁殖成功が大きく高まる場合には、一八戦略のほうが有利になりやすくなり、死の危険をおかしても、えさを多くとったり、限られたエネルギーをより多く成長にまわしたりして大きく成長すべきである。

オスでサイズ有利性が大きいと考えられる哺乳類の多くで、メスよりオスのほうが死亡率が高い理由の一つに、このことがあると考えられている（トリバース 1985）。同様に考えると、異体類のメスの成熟がオスよりおそいだけでなく、成長率がオスより良いことには、メスのサイズ有利性が大きいことが関係しているのかもしれない。自然死亡係数がメスのほうがオスより高くないか、興味深い。また、北海道ではサクラマスのオスの多くが河川に残留するが、メスの多くは降海する。このような降海率の性差は、小さいオスもそれなりの繁殖成功があげられるサクラマスの繁殖システムを考えれば、雌雄での一八戦略（大きくなれるが、それに伴う死亡率も大きい降海戦略）と、無難戦略（大きくなれないが生残率の大きい残留戦略）の分化としてとらえられるだろう。

以上に見たように、サイズ有利性の大きい性が晩熟で成熟前死亡率が高くなるという

生活史の性差が進化することが予想される。しかし、どちらかの性のサイズ有利性が大きい場合には、生活史の性差ではなく性転換が進化してくる可能性もある。体の小さいうちはサイズ有利性の小さい性として繁殖し、大きくなるともう一方の性に転換するのである (Warner 1975)。性転換の例は多数知られており、食糧資源として利用されているもののなかにも、アマエビ (オスからメス)、クロダイ (オスからメス)、キダイ (メスからオス)、ベラの類 (メスからオス)、アマダイ (メスからオス) など、いろいろある。これらの魚の繁殖生態はベラを除いてよくわかっていないが、性転換するということから、その方向に対応した繁殖生態をしているだろうということが予想される。

サイズ有利性の性差があったとき、性転換が進化するか、雌雄異体のまま生活史の性差が進化するか、いずれになるかは何が決めるのであろう？性転換には、生殖腺などの生殖器官を作り替えるのに必要なエネルギーや時間などのコストがかかるだろう。また、ある性の個体としての繁殖成功は、体の大きさだけでなく、その性での繁殖経験にも依存するかもしれない。とくにオスの配偶行動に経験が重要な役割を果たす場合は多いだろう。当然ながら、性転換のコストが大きかったり、繁殖成功が経験に大きく依存する場合には性転換は進化しにくいだろう。さらに、繁殖にかかるコストが大きい場合には性転換が進化しにくいことも理論的に示されている (Charnov 1986)。生活史戦略の性差か性転換か、どちらが進化するのかを現実に決めている要因は何なのか、実証的研究が待たれるところである。

変動環境下での生活史進化

これまでの議論では、定常個体群を想定し、生涯に残す子供の数が最大の生活史が進化してくるという規準で議論してきた。しかし、いつもこのような規準を適用できるわけではない。適用できない状況のなかで特に重要なのは変動環境である。ここでは、変動環境の影響をやはり簡単な数理モデルによって考察し、稚仔の生残率の年変動が大きい場合には、一生に一回だけ繁殖する一回繁殖戦略に比べ、一生の間に何回も繁殖する多回繁殖戦略が有利になることをみる。

ある戦略型の t 年の増殖率を r_t (戦略型の数が一年で r_t 倍になる) とすると、何年もの期間の間では、戦略型の数はその間の r_t の積に比例して増加する。結局、増殖率の幾何平均の大きい戦略が勝ち残っていくことになる。 r_t の幾何平均が大きいことは、 $\log r_t$ の算術平均が大きいことと同値である。 r_t の算術平均を \bar{r} 、 $r_t - \bar{r}$ を Δr_t と表すことにする。 $\log r_t = \log \bar{r} + \frac{\Delta r_t}{\bar{r}} - \frac{1}{2} \frac{\Delta r_t^2}{\bar{r}^2}$ と近似できることを考えると、

$$\begin{aligned} E(\log r_t) &= \log \bar{r} + \frac{E(\Delta r_t)}{\bar{r}} - \frac{1}{2} \frac{E(\Delta r_t^2)}{\bar{r}^2} \\ &= \log \bar{r} + 0 - \frac{1}{2} \frac{\text{Var}(r)}{\bar{r}^2} \end{aligned}$$

であるから、増殖率 r_t の算術平均が小さくても、変動が小さい戦略が勝ち残っていく可

能性があることになる（図2も参照）。このことから、子供の生存率の変動が大きい環境では、親として生き残ることにより、増殖率の変動を小さくすることができ、多回繁殖型が有利になる可能性がでてくる。このことを、簡単な数理モデルで確かめてみよう。

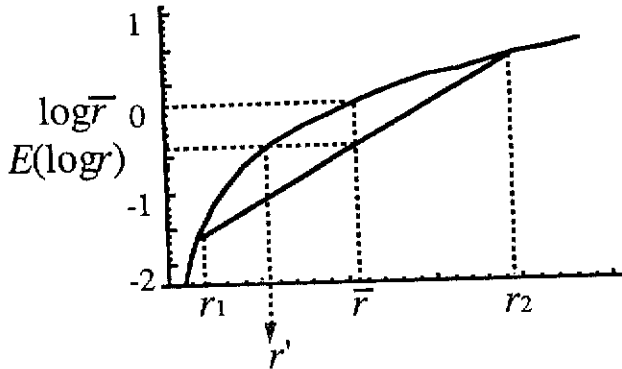


図2： r_1 と r_2 の間を半々の確率で変動するのは、 r' で全く変動しないのと同じ。

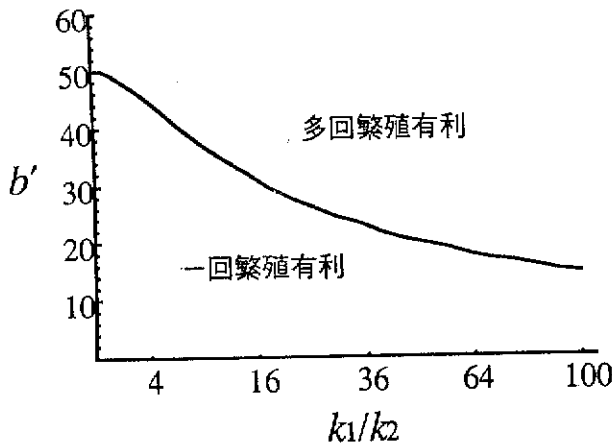


図3：数値例

$$b = 100, \sqrt{k_1 k_2} = 0.01, s = 0.5$$

生まれて一年で卵を b 個産んで死ぬ「一回繁殖型」と、生まれて一年目から産卵し、年当たり b' 個の卵を産む「多回繁殖型」の2つのタイプを考える。多回繁殖型の年あたり産卵数 b' は b より小さく、また多回繁殖型の年当たりの生存率を s とする。そして、卵から生まれた子供が一歳まで生き残り繁殖する確率は、両タイプ共通で k とする。

まず変動しない環境、すなわち k が時間によらず一定の場合には、一回繁殖型の増殖率は bk 、多回繁殖型の増殖率は $b'k + s$ となるから、多回繁殖型が有利になるには

$$b'k + s > bk$$

が成立すればよい。

変動環境の例として、子供の生存率の高い年と低い年が半々の確率で起こる場合を考

えてみる。そして、高い年の生存率を k_1 、低い年の生存率を k_2 とする。すると、一回繁殖型では、増殖率が bk_1 の年と bk_2 の年が半々に起こるから、その幾何平均は

$$b\sqrt{k_1k_2}$$

多回繁殖型では、増殖率が $b'k_1+s$ と $b'k_2+s$ の年が半々に起こるから、その幾何平均は

$$\sqrt{(b'k_1+s)(b'k_2+s)}$$

である。だから、多回繁殖型が有利になる条件は

$$\sqrt{(b'k_1+s)(b'k_2+s)} > b\sqrt{k_1k_2}$$

となる。これを数値例で示すと、図3のようになる。子供の生存率の変動が大きい

(k_1/k_2 が大きい)ほど、 b' が小さくても多回繁殖型が有利になりやすいことがわかる。稚仔の生存確率の大きな年変動は魚類で多回繁殖を進化させる重要な要因になっているのだらう(桧山の稿に引用されているMurphy (1968)など)。

また、一回繁殖の魚でも、同じ遺伝子型の個体がさまざまな繁殖年齢をとることがあれば、それは多回繁殖と同様の効果を持つ。環境変動の度合いと繁殖年齢の個体変異の大きさが対応していると面白い。

今、子供の生存率の変動が多回繁殖を有利にすることが示された。この逆は成立しないだろうか。すなわち、多回繁殖することが原因となって、稚仔の生存率の変動が大きい環境を産卵場所を選ぶ性質を有利にし、ひいては資源変動の原因となりえないだろうか。この問題について、少し試算してみる。

そこにうみだされた稚仔の生存率が k_1 である年と、 k_2 である年が半々に訪れる産卵場所Aと、 k_1' の年と、 k_2' の年が半々に訪れる産卵場所Bの2種類の産卵場所を考える。生存率の幾何平均はAのほうがBより大きい、すなわち $k_1k_2 > k_1'k_2'$ と仮定する。一回繁殖型にとってはAのほうがBより増殖率の幾何平均が大きくなるので、Aを産卵場所を選ぶように進化すると考えられる。多回繁殖型ではどうだろうか。2つの産卵場所で増殖率の幾何平均を比べてみると、Bを産卵場所を選んだほうがよい条件は

$$(b'k_1+s)(b'k_2+s) < (b'k_1'+s)(b'k_2'+s)$$

すなわち

$$2s(k_1' + k_2' - k_1 - k_2) > b'(k_1k_2 - k_1'k_2')$$

となり、 k の幾何平均において劣っていても、算術平均において大きく勝っていれば産卵場所Bを選んだほうがよい場合も出てくる。すなわち、一回繁殖型にとって最適な環境よりも変動の大きい環境が多回繁殖型にとっては最適になる可能性が出てくる。たとえば、 $s=0.1$ 、 $b'=100$ のときには、 $k_1=k_2=0.01$ である産卵場所Aより、 $k_1'=0.1$ 、 $k_2'=0.0001$ の産卵場所Bのほうが、多回繁殖型にとっては良い産卵場所である。また、Bが最適になる可能性は s が大きく b' が小さいほど大きい。一回当たりの繁殖投資が小さく繁殖後の生残率が大きい種、すなわち多回繁殖の度合いが強い種ほど、生存率の変動の大きい産卵場所を選ぶべき場合が多いのである。マイワシのような多回繁殖の魚では資源変動をもたらすような性質を持つようにみずから進化する可能性があるといえよう。

資源管理との関係

以上、生活史戦略理論の基本的考え方を、簡単な数理モデルを交えながら概説してきた。最後に、生活史戦略理論の資源管理上の意義について触れておく。

1：資源管理に必要なパラメータの推定の基礎として

さきに述べたように生活史戦略進化は成長と生存、繁殖のスケジュールの拘束条件のもとでの最適化である。そのため、直接の計測が可能な年齢・体長関係や成熟年齢といった成長と繁殖スケジュールから、直接の計測がむづかしい生存についての情報が得られる可能性がある。この点については、本号の桧山の稿にくわしい。また、これまで経験式として用いられてきたさまざまな推定式についても、生活史戦略進化の観点から基礎づけができる可能性がある (Charnov & Berrigan 1991)。

2：変動機構検討の基礎として

一回繁殖であるか、多回繁殖であるかなどの種間での生活史戦略の違いは、変動のパターンに影響してくるのは間違いないだろう (桧山の稿の今井ら (1988) など)。また、先ほど見たように、多回繁殖であるという生活史性質が、資源変動を進めるような繁殖場所選択を適応的に進化させる可能性もある。このような例から考えると、変動機構の解明においても、進化生態学的な考え方が重要になってくると思われる。

3：生活史変化と管理

漁業活動は対象生物にとっては生息環境の変化を意味するため、生物の側に生活史戦略の変化をもたらしてしまう可能性がある。生活史の変化には2つのタイムスケールが考えられる。ひとつは、遺伝的变化なしに、もともともっていた生物の可塑性の発現により変化するもので、環境変化に対応して速やかに変化が起こると考えられる。もうひとつは、自然選択による遺伝的变化によるもので、これは遺伝子頻度の変化をもとにするため、時間がかかる。

さきほど述べたように、成熟年齢や性転換年齢がある程度社会的に制御されていれば、漁獲により大型個体が少なくなったときには小型個体も繁殖を開始したり性転換したりして、すみやかに生活史変化が起こることになる。もし、社会的に調節されていなくても、時間がたてば遺伝的变化が起こり生活史は変化するだろう。このような生活史変化がありうるのに、ないものとして管理方策をたてたときにどのような不都合が生じるかは、現在検討中である。

可塑性による変化と遺伝的变化の違いは、変化の速さだけとは限らない。とくに、人為的要因による環境変化は進化の過程で生物が経験していないため、自然要因による環境変化に対して進化してきた可塑性では、非適応的方向 (遺伝的变化と逆方向) への変化が起こってしまう可能性もある。たとえば、各個体が自分の順位によって繁殖するかどうかを決めている種の繁殖場所で漁獲が行なわれて繁殖個体に重点的に漁獲圧がかかる場合、死亡率というかたちでの繁殖コストが増大することになるため、遺伝的变化は晩熟になる方向に進もうとすることになる。だが、大型個体が減るため、可塑性は早熟化を進めるように働くことになる。この場合に早熟化が進むことは、漁獲の影響を増幅し、絶滅の道を進めることになる (原田ら、1992)。

可塑性のあらわれと遺伝的变化を区別しながら、さまざまな要因が生物にどのような生態学的変化をもたらすかについて検討した研究がある。漁業活動を含む人為的環境変化が、ギンザケのオスにみられる早熟型 (Jack: ジャック) と晩熟型 (Hooknose: 鼻まがり) の生活史 2 型に与える影響に関する Gross (1991) の研究である。ギンザケの子供は 1 年間の河川生活の後、降海するが、降海後半年で遡上してくるジャックと、もう一年を海ですごしてから遡上する鼻まがりの 2 タイプが生じる。2 タイプのどちらになるかは、河川生活時に達した体の大きさにより決まると考えられている。すなわち、河川生活時にある分岐サイズより大きくなった個体はジャックになり、小さい個体は鼻まがりになる。2 型への分化がこのような規準で決められることから、河川環境条件の変化による成長率の変化は、2 型の割合の変化をただちにもたらすことになる。たとえば、漁獲により個体数が減少することによって、河川で産卵する親が減ると、子供の間での餌をめぐる競争が緩和されるため、成長がよくなり、ジャックの割合が増すことが予想される。これは先ほど述べた可塑性による短期的変化である。漁獲はまた、通常大型個体に選択的に働く。ということは、ジャックよりも鼻まがりが強い漁獲圧力をうけることになり、鼻まがりは子供を残すうえで不利になる。そのため、ジャックになりやすい性質をもった遺伝子型、すなわち小さい分岐サイズをもった遺伝子型が有利になって割合を増やす。だから、遺伝的な長期的変化もジャックを増やす方向へ進むことになる。このほかにも多数の要因の短期的・長期的影響について Gross は議論している。そのなかで水産的に重要と考えられるのは、人工孵化放流事業の影響である。人工孵化放流事業では、回帰率をよくするために稚魚の成長を促進させる処置がなされるのが普通である。カナダ、ブリティッシュ・コロンビア州のクインサン川 (Quinsam River) におけるデータによると、孵化場生まれの第一世代でジャックの割合の増加が起こっている。その後、ジャックを父親としてあまり使わないようにしているにもかかわらず、分岐サイズのめだつた変化は起こっていないようで、ジャックの割合は低下していない。

この例に限らず、正しい進化生態学的知識をもとに、漁業を含むさまざまな人為的環境変化要因がどのような短期的・長期的影響を生物に与えるかを考えていくことが必要だと思われる。たとえば、魚類の社会構造についての知見は、自然死亡係数などの資源パラメータと同様の重要性を資源管理において持っていると思われる。

引用文献

伊藤嘉昭、山村則男、嶋田正和 1992. 「動物生態学」 蒼樹書房

Stearns, S. C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51: 3-47.

Charnov, E. L., D. Gotshall, and J. Robinson 1978. Sex ratio: adaptive response to population fluctuation in Pandalid shrimp. *Science* 200: 204-206.

Charnov, E. L. 1986. Size advantage may not always favor sex change. *J.*

Theor. Biol. 134: 824-827.

Charnov, E. L. 1989. Sex change and population fluctuations in Pandalid shrimp. *Am. Nat.* 134: 824-827.

Charnov, E. L. and D. Berrigan 1991. Evolution of life history parameters in animals with indeterminate growth, particularly fish. *Evolutionary Ecology* 5.

Gross, M. R. 1991. Salmon breeding behavior and life history evolution in changing environments. *Ecology* 72: 1180-1186.

R. トリパース (中嶋康裕、福井康雄、原田泰志訳) 1985 (訳は1991) 「生物の社会進化」産業図書

Warner, R. R. 1975. The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animals. *Am. Nat.* 109: 61-82.

水産資源の管理と変動機構の研究における生活史戦略理論の可能性

松山 義明 (日本海区水産研究所)

1. はじめに

Cole (1954) 以来、生物の生活史についての理論的な研究が数多くなされている (伊藤, 1977a)。生活史戦略 (life history strategy) とは、生物の生活史を進化の結果として理解しようとする生態学の一分野である (粕谷, 1985)。生活史戦略理論は、当然のことながら、水産生物にも適用可能で、水産資源の管理と変動機構の研究にも有力な道具であると考えられるが、少なくとも水産庁水産研究所においては、いまだ一般的な道具として使われていない (例えば、漁業資源研究会議, 1991の総合討論)。生物の生活史を進化の結果として理解するという視点は、以前から水産資源研究のなかに存在した。それらの考察のいくつかは、「種の存続に有利である」といった抽象的で、少なくともネオ・ダーウィニズムの考え方とは相容れないものだった。生活史戦略理論によって、より具体的な理解に発展することが期待できるだろう。また、資源の評価や管理に必要な、生物の特性値を与えると言う意味では、生活史戦略理論をいわゆる漁業生物学的研究の新たな展開ととらえることができる。ここでは、生活史戦略理論を使った研究例をいくつか紹介し、その将来性を展望する。

2. 水産資源の生活史特性の比較

Kawasaki (1980) は、 r 選択と K 選択 (MacArthur and Wilson, 1967) が働く条件 (Pianka, 1970) を海産魚類について整理し、資源変動が3タイプに分けられるとした。短い時間スケールで不規則な変動をするタイプIA、長い時間スケールで周期的な変動をするIBと変動が小さく安定しているIIである。

Murphy (1968) は、シミュレーションによって、成魚の生残率が比較的安定していて、未成魚の生残率が不安定な場合に多数回産卵が有利であると述べた。Schaffer (1974) は、簡単な数学モデルによってMurphy (1968) の結果を支持した。Stearns (1976) は、これらの考え方を "bet hedging" と呼び、 r - K 選択と対立する結論を導くことを指摘している。Murphy (1968) の考え方を敷衍すれば、寿命が長いカレイ目魚類なども、再生産成功率の変動が大きいことによって説明でき、卓越年級の出現とも一致する。 r - K 選択では、カレイ目魚類はタイプIIで、加入量が安定していることになり (Kawasaki, 1980)、Murphy (1968) の仮説と矛盾するようである。"bet hedging" の研究としては、カレイ目魚類の再生産年数に着目したRoff (1981) などがある。

また、伊藤 (1977b) は、繁殖戦略を多産と少産・保護に分けるべきで、どちらが有利かを決定する主要因は、子にとっての餌の得やすさであると主張した。伊藤 (1977b) は、海産魚類のいくつかは、小卵多産なのに、漁獲可能年齢後の個体群密度は安定していることをパラドックスとした。伊藤 (1977b) は、この海産魚類を r ストラテジストとしているが、Kawasaki (1980) は、マグロ類を K ストラテジストととらえている。魚類全体が、他の動物との比較では、 r ストラテジストで、魚類の中に両者がいるといった入れ子になっていると考えた方がいいのだろうか。伊藤 (1977b) はさらに、魚類は「変態」に伴って r ストラテジストから K ストラテジストに変換する複合戦略者だと

するが、これは、Murphy (1968) の仮説につながっていくようにも感じられる。

一方、資源管理に関する考え方も、いくつか提案されている。Adams (1980) は、 $r-K$ 選択の考え方を水産資源の管理に利用すべきであると主張した。Kitahara (1985) は、アカアマダイ *Branchiostegus japonicus* の資源変動から卓越年級の重要性を強調し、"bet hedging"を援用して、魚類の平均世代時間による資源管理の可能性を示した。

r 選択と K 選択という考え方は、生活史特性を比較する方法として、もはや力を失ったようである(前川、私信)が、生活史特性を多数の魚種で比較することはもっと進められるべきだろう。なお、自然選択の基準(目的関数)をどこに置くかという場合には、 $r-K$ 選択はまだまだ重要であると考えられる(León, 1976)。

3. 魚類の生活史を定量的に解析する試み

漁獲されている魚類において、漁獲圧に対して個体数が著しく減少する種と比較的安定している種が存在するようである(北原・東海, 1984)。また、漁獲圧や捕食圧が、生活史特性を変化させるという報告がある(例えば、三尾ら, 1975; Power and Gregoire, 1978)。三尾ら(1975)は、東シナ海のキグチ *Pseudosciaena polyactis* について、資源量が減少したのに伴って体成長や成熟年齢が変化したことを報告した。この現象は、資源の減少に伴う密度効果だけでは説明できないようである。Power and Gregoire (1978) は、lake trout *Salvelinus namaycush* について、海獣が棲息している湖では棲息していない湖よりも、高年齢魚が少なく、成熟年齢が低く、小卵多産であることを見いだした。これらの現象が、それぞれの個体群が持つ生活史特性間の関係を規定する、生物学的機構によって引き起こされている可能性がある。もしそうであるならば、漁獲圧が生活史特性に与える影響を検討することは、魚類の資源管理を進めるための有効な情報を与えると考えられる。ここでは、漁獲圧と生活史特性の関係を検討する一つの試みとして、多数回繁殖する魚類の成長、再生産および死亡間の関係を定量的に解析した例を紹介する。

仮説の設定と生活史モデル

最初に、魚類の生活史特性は、自然選択によって、純増殖率が最大になるように組合わさっているという仮説を置く(Kitahara et al., 1987)。すなわち、どのような生活史特性がより適応的であるかを決める基準として純増殖率 R_0 を採用する。 R_0 は以下のように定義される。

$$R_0 = \sum_{x=1}^X l_x m_x \quad (1)$$

ここで、 l_x は雌1個体が年齢 x まで生き残る確率、 m_x は年齢 x の雌1個体が産む卵数および X は最高年齢である。すなわち、純増殖率とは、0歳の雌1個体が一生の間に産む卵数の期待値である。

魚類は、餌から得たエネルギーを基礎代謝や遊泳など、さまざまな用途に使用する。餌から得たエネルギーのなかで、体成長と再生産に使い得るエネルギーを surplus energy (余剰エネルギー) と呼ぶ(Ware, 1980)。ある個体は、最初に体成長のみを行い、ある時点から再生産に余剰エネルギ

一の一部を投資し始める。多数回繁殖する魚類が、各年齢で余剰エネルギーをどう分配するかは、生活史戦略の問題である。余剰エネルギーの考え方によれば、 m_{x+1} は次のように表される、

$$m_{x+1} = c u_x f(W_x),$$

$$0 \leq u_x \leq 1, x = 0, 1, 2, \dots, X-1. \quad (2)$$

ここで、 $f(W_x)$ は余剰エネルギー (gr/year) で、年齢 x における体重 W_x の関数であるとする。年齢 x の個体が1年間に得る余剰エネルギーのうち、再生産に使われるエネルギーの割合を再生産努力量 u_x ($0 \leq u_x \leq 1$) と定義する。 c は定数で、エネルギーを卵数に変換する係数である。一方、年齢 $x+1$ における体重 W_{x+1} は以下のように表される、

$$W_{x+1} = W_x + (1 - u_x) f(W_x). \quad (3)$$

次に、 l_x について考える。1年間の生残率のうちで、雌の生殖腺が発達し始める時期から産卵期までの生残率は、年齢にかかわらず一定であるとする。その生残率を S とし、生まれてから年齢 x において生殖腺が発達し始める時期までの生残率を L_x とすれば、 l_{x+1} は以下のように表される、

$$l_{x+1} = S L_x, \quad x = 0, 1, 2, \dots, X-1. \quad (4)$$

Laevastu and Larkins (1981) は、ベーリング海の4魚種について、ある年齢範囲で年間の生残率が年齢とともに減少することを指摘し、これを産卵ストレスによると結論づけた。ここでも、生残率が再生産努力量の影響を受けるとする。

目的関数 ψ を一般的に

$$\psi = \sum_{x=0}^X \psi(L_x, W_x, u_x),$$

$$0 \leq u_x \leq 1, x = 0, 1, 2, \dots, X-1, \quad (5)$$

と表す。ここで、状態変数 L_x と W_x はそれぞれ、

$$L_{x+1} = L(L_x, u_x) \quad (6)$$

$$W_{x+1} = W(W_x, u_x) \quad (7)$$

によって与えられる。 ψ を最大化する問題は、 ψ を目的関数、 u_x ($0 \leq u_x \leq 1$) を制御変数、およ

び (6) 式と (7) 式を状態方程式とする最適制御問題となる。その必要条件は、離散形最大原理 (Fan and Wang, 1964; 西川ら, 1982) によって次のように表される。まず、ハミルトニアン H_x を次のように定義する。

$$H_x = \psi(L_x, W_x, u_x) + P_{x+1} L(L_x, u_x) + Q_{x+1} W(W_x, u_x),$$

$$0 \leq u_x \leq 1, \quad x=0, 1, 2, \dots, X-1, \quad (8)$$

ただし、 P_{x+1} と Q_{x+1} はそれぞれ、

$$P_x = \{ \partial \psi(L_x, W_x, u_x) / \partial L_x \} + P_{x+1} \{ \partial L(L_x, u_x) / \partial L_x \}$$

$$+ Q_{x+1} \{ \partial W(W_x, u_x) / \partial L_x \}, \quad P_X = 0 \quad (9)$$

$$Q_x = \{ \partial \psi(L_x, W_x, u_x) / \partial W_x \} + P_{x+1} \{ \partial L(L_x, u_x) / \partial W_x \}$$

$$+ Q_{x+1} \{ \partial W(W_x, u_x) / \partial W_x \}, \quad Q_X = 0 \quad (10)$$

によって与えられる。なお、 P_x と Q_x は共変ベクトルと呼ばれる。 ψ を最大化する必要条件は、制約条件 $0 \leq u_x \leq 1$ のもとで、各年齢 x のハミルトニアン H_x を最大にするような u_x を採用することである。それぞれの年齢 x における u_x の最適解 u_x^* は以下に与えられる。

$$u_x \geq 0 \quad \text{のとき} \quad u_x^* = 0$$

$$0 < u_x < 1 \quad \text{のとき} \quad u_x^* = u_x$$

$$u_x \geq 1 \quad \text{のとき} \quad u_x^* = 1 \quad (11)$$

ここで、 u_x は $\partial H_x / \partial u_x = 0$ の解。

次に、目的関数を具体的に与えるために、生残率と余剰エネルギーについて考える。生残率を以下のように仮定する。

$$L_{x+1} = L_x (E - F u_x^2). \quad (12)$$

E と F は定数で、 $0 < F < E < 1$ である。なお、生残率と再生産努力量の関係を線形にすると、多くの魚類に見られる成熟後の体成長を説明できない (Myers and Doyle, 1983)。すなわち、同関係が線形の場合には、最適なエネルギーの配分はバンバン (bang-bang) 制御になって ($u_x = 1$)、ある大きさまで成長した後はすべてのエネルギーを再生産に使うことになる (巖佐, 1981)。あるいは、生残率が年齢の増加関数である場合や、成熟後の成長が生産に関与しない不活性部分に限られる場

合にも、成熟後の体成長を説明できるが（巖佐, 1981）、魚類では考えにくい。

また、余剰エネルギーを体重の関数として表す必要がある。Ware (1980) は、魚類の余剰エネルギーがある年齢あるいはある体重以上では、体重 W_x の関数で近似されるとし、次式で与えた。

$$f(W_x) = \varepsilon W_x^\delta \quad (13)$$

ただし、 ε と δ は定数である。上式が若年魚では適用できない魚種が多いことは、Ware (1980) の指摘どおりであるが、魚種によっては高年齢魚でも合わない。北原・楢山 (1989) は、ピワマス *Oncorhynchus rhodurus* の月別エネルギー収支 (Miura et al., 1976) を余剰エネルギーについて解析し、新しい関係式を導出した。すなわち、

$$f(W_x) = (a W_x^{1-\gamma} + \beta^{1-\gamma})^{1/(1-\gamma)} - W_x \quad (14)$$

ただし、 a 、 β と γ は定数。図1に、10魚種について、Bertalanffyの成長式、体長と体重の関係および体長と産卵数の関係などから計算した、各年齢の余剰エネルギーを体重に対して両対数プロットした。図中の曲線は、(14)式をあてはめた。

(2)式、(12)式と(14)式を(1)式に代入し整理すると、

$$\begin{aligned} X-1 \\ \psi = \sum_{x=0} u_x \{ (a W_x^{1-\gamma} + \beta^{1-\gamma})^{1/(1-\gamma)} - W_x \} L_x, \\ 0 \leq u_x \leq 1, x=0, 1, 2, \dots, X-1. \end{aligned} \quad (15)$$

各年齢におけるハミルトニアン H_x が定まり、 $\partial H_x / \partial u_x = 0$ の解は、

$$u_x = 0.5 \{ (a W_x^{1-\gamma} + \beta^{1-\gamma})^{1/(1-\gamma)} - W_x \} (L_x - Q_{x+1}) / (FP_{x+1} L_x)$$

によって与えられる。

数値計算例と考察

各年齢に対する再生産努力量の最適解は次の方法で決定する。余剰エネルギーは、成長と再生産に関する試料から計算されるので、(14)式の a 、 β および γ は推定できる。一方、多数回繁殖する魚類において生残率が u_x の関数として観測された例はないので、 E と F は未知とする。また、最高年齢 X の観測値は、漁業や標本数の影響を大きく受けるので、 X を確定するのは難しい。これらの理由から、 E 、 F および X を、観測された各年齢の体重と再生産努力量がよく説明されるように推定する。ただし、体重の初期値は年齢1歳の体重 W_1 、生残率の初期値は L_1 とし、 L_1 をどのように

とつても結果には影響を与えないので1とおいた。計算の手順は以下のとおりである。

1. 観測された試料から、各年齢の u_x と W_x の観測値を計算する。
2. W_x と u_x の観測値および E と F のある値の組み合わせに対して、共変ベクトル P_x と Q_x を $X-1$ 歳から1歳まで計算する。
3. 各年齢の最適な再生産努力量 u_x^* を(11)式により計算する。 u_x^* から各年齢の体重の理論値 W_x^* を計算する。
4. もし、2.で与えた E と F の値で、純増殖率が最大化されているのであれば、3.で計算された各年齢の体重 W_x^* は、観測された体重 W_x にほぼ等しくなるはずである。 W_x^* が W_x になるべく近くなるように2.以下を繰り返す。

このように、ある最高年齢 X において E 、 F を決定する。 X は、 X の値を観測された最大年齢 X_d から1年ずつ大きくし、観測値の2倍を越えない範囲で、体重の観測値と理論値が最も近づく年齢を X の理論値とした。 E と F の決定は、非線形最小二乗法によった。

E と F は、(12)式によって年間の生残率の理論値を与える。この生残率の理論値を観測値と比較することによって、本研究の仮説と方法を検証できる。数値計算によって得られた、体重、再生産努力量と生残率の例を4魚種について図2に示す。最高年齢に近い年齢では、理論値と観測値の差がやや大きくなるが、全体的に体重と再生産努力量の理論値は観測値とよく一致している。生残率の理論値は、自然死亡係数 M から計算される生残率 $\exp(-M)$ よりやや低く、全減少係数 Z から計算される生残率 $\exp(-Z)$ よりやや高くなっている。

10魚類個体群の生残率の理論値を観測値と比較する。図3に、 $E-F$ から E までの範囲、 $\exp(-M)$ と $\exp(-Z)$ を示す。 E と $E-F$ は、 u_x がそれぞれ0と1のときの生残率を表す。自然死亡係数 M は、生活史特性によらない推定値がある場合にはそれを、ない場合には田中(1960)による M と寿命との実験式 $\{M = 2.5 \times (1/X_d)\}$ から得られる値を採用した。田中(1960)の実験式によったのは、イサキ *Parapristipoma trilineatum*、キグチ、ワニエソ *Saurida wanieso*、マコガレイ *Limanda yokohamae*である。 $E-F$ から E までの範囲は、 $\exp(-M)$ に比べて、アカアマダイではやや高いが、North Sea sole *Solea solea*とマコガレイではやや低く、その他の個体群ではかなり低くなっている。キグチを除くすべての個体群で、 $E-F$ は $\exp(-Z)$ より高い。全体的には、生残率の理論値は $\exp(-M)$ と $\exp(-Z)$ の間の値をとる傾向がある。また、 E と $\exp(-M)$ はむしろよく一致している。これは、生残率の観測値が、成熟前あるいは成熟直後の個体に対する生残率の理論値に近いことを示す。

生残率の理論値と観測値の差について考える。計算された余剰エネルギーが、必ずしも正確ではない可能性があるが、理論値と観測値の差異は、これによるものではない(Hiyama et al., 1988)。従来の方法による推定値も不正確さを持っていると考えられる。田中(1960)の実験式から得られる値は、当然、実測値ではない。また、一般に魚類個体群の自然死亡係数を推定することは難しい。そして、従来の方法では、自然死亡係数は年齢による変化がないとして推定されるが、年齢による死亡率の変化も考慮しなければならない。本研究の生活史モデルは、 u_x の増加によって生残率

が低下するという条件を組み入れている。多くの個体群で、 E と $E \cdot F$ の範囲がかなり大きくなっていることは、年齢とともに生残率が低下する可能性を示している。一方、自然死亡係数の推定値は、未成熟あるいは成熟直後の個体に相対的に重みがかかっている場合が多く、若年齢に対する推定値に偏っていると見なすことができる。実際に E が $\exp(-M)$ と比較的近いことは、この考え方と一致する。さらに、強い漁獲圧のもとでは、魚類個体群の生活史特性がある程度変化していることが考えられる。はじめに述べたように、実際に漁獲圧や捕食圧が生活史特性を変化させるという報告が少なからずある。これらの現象のある部分は、生残率の低下によって説明できる。まず、変動する環境のもとで、個体群の生活史特性に遺伝的な変異が存在すると仮定する。漁獲圧によって生残率が低下すれば、純増殖率を最大にする生活史特性の組み合わせは変化するであろう。生活史特性がより低い生残率に対して適応的に変化したとすると、生残率の理論値は、 $\exp(-M)$ より低くなるはずである。また、生活史特性の変化の大きさは、生残率の変化と生活史特性の変異の程度に依存するので (Wilson, 1978)、生活史特性は生残率の変化に対して必ずしも完全に調節されるわけではない。したがって、強い漁獲圧が長期間かけられている個体群の生残率の理論値は、 $\exp(-M)$ と $\exp(-Z)$ の間の値になると説明できる。以上のように、従来の方法による生残率の推定の正確さや、年齢による生残率の変化を考慮するならば、生残率の推定値は本研究で採用された仮説と方法を否定していない、とみなすべきであろう。

4. おわりに

生活史戦略理論によって、水産生物の生活史間の関係を定量的に解析することが可能になってきた。資源変動の研究については、生活史特性の比較という段階を越えて、生活史戦略理論を応用することはかなり難しいように思う。しかし、シミュレーションによる資源変動再現の研究 (例えば、今井ら, 1988; Matuda et al., 1991) などに、生活史の情報を多く組み込めれば面白いのではないだろうか。

前節で紹介した方法は、漁獲による生活史の変化を、生残率の変化による小進化としてとらえたとも言える。この方法を使って、North Sea plaice *Pleuronectes platessa* の成長が経年的に変化したという事象 (Bannister, 1977) をある程度説明することもできる (松山・北原, 1988)。しかし、事象をうまく説明したとしても、(対象生物をよりよく理解することは重要であるが)、それは解釈に過ぎない。資源管理に結びつけるためには、管理理論に必要な特性値を与えるか、むしろ管理理論を進展させなければならない。いずれも今後の課題であるが、前者については、前節で紹介した方法によって、自然死亡率の推定値が与えられることを指摘しておきたい。自然死亡率のよい推定値がない場合には、生活史特性によってそれを見積もる方法 (例えば、田中, 1960の実験式) を使うことがよくあるが、前節の方法もその一つと考えることができるだろう。北原 (1989) は、ホッコクアカエビ *Pandalus borealis* の性転換について、ダイナミックプログラミングによる解析を行い、資源管理モデルに与えられた自然死亡率が、過大評価であると考察した。生活史戦略理論は、このような面から、資源管理に貢献できるだろう。ただし、生活史特性の変化について注意が必要なのは、上述のとおりである。また、前節で紹介した方法では、魚類の成長や成熟について既往の知見を利用したが、理論の要求をすべて満たすデータを捜すのは難しい。理論によって生物をどう測定したらよいかを考え、測定値によって理論を検証するという循環を作ることが重要であろう。

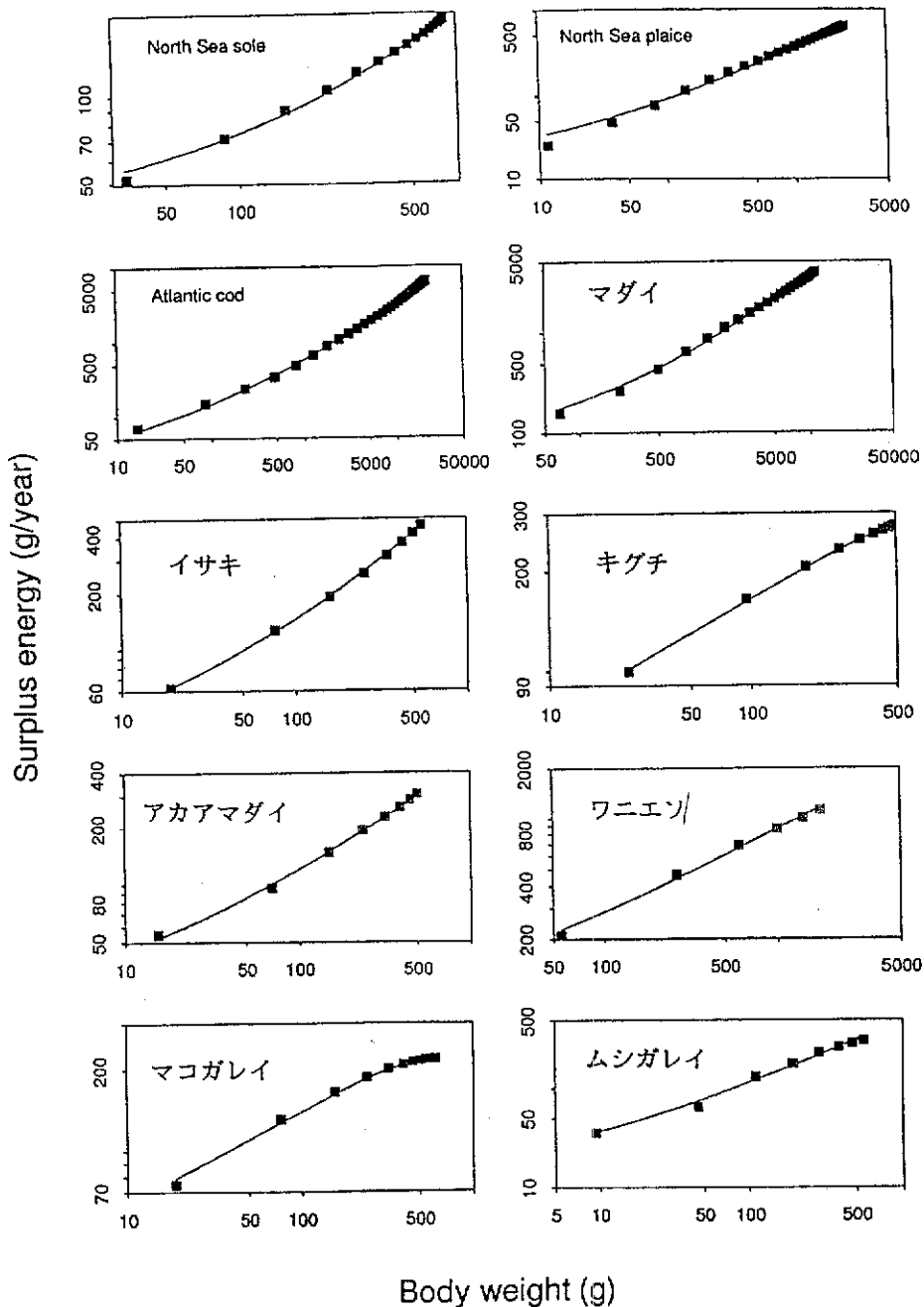


図1 10魚種における体重と余剰エネルギー (surplus energy) の関係. 四角は, Bertalanffyの成長式, 体長と体重の関係および体長と産卵量の関係などから計算される, 各年齢のプロット. 曲線は, (14) 式をあてはめた.

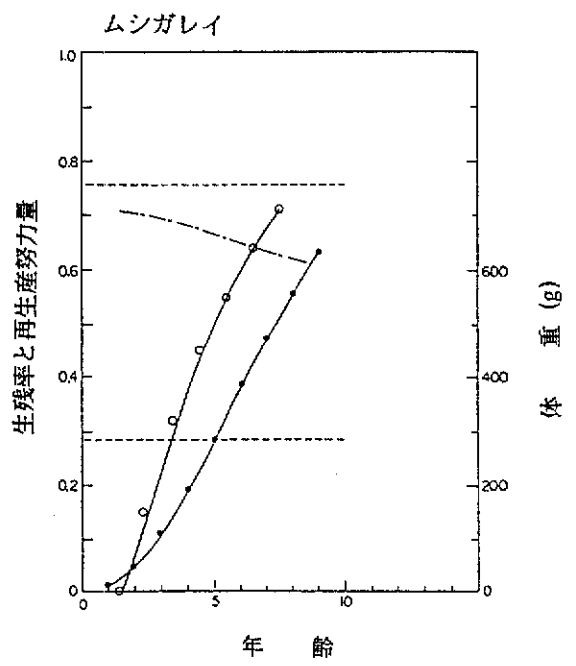
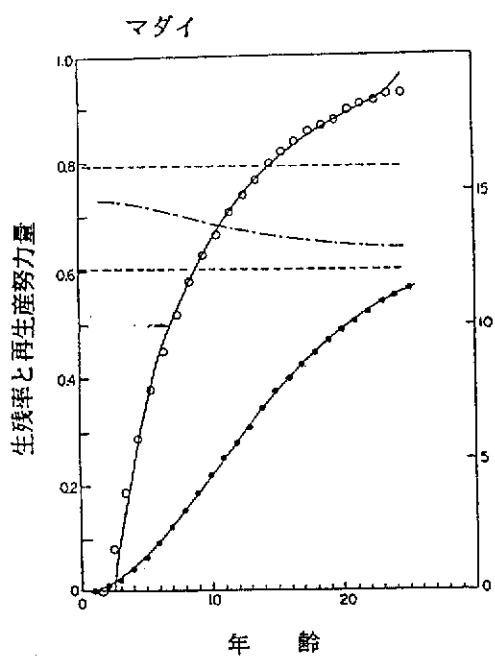
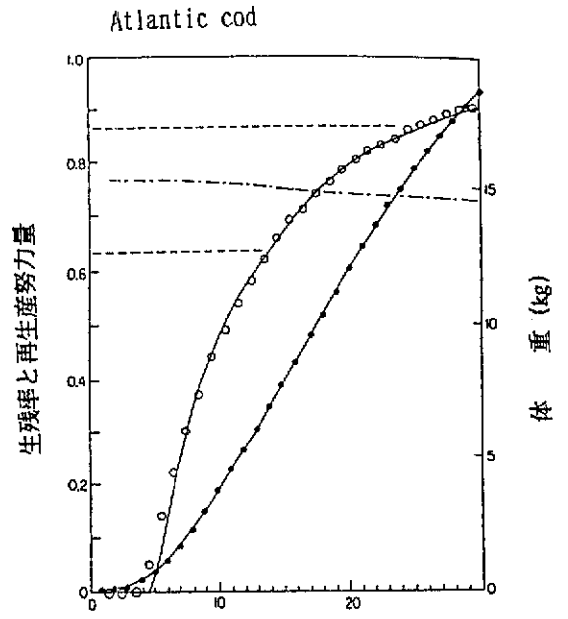
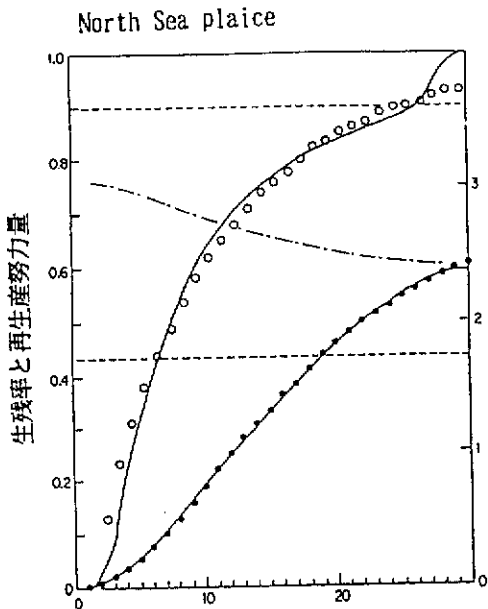


図2 生活史モデルの数値実験例。黒丸は体重 w_x の観測値、白丸は再生産努力量 e_x の観測値を表す。実線は数値計算によるそれぞれの理論値。上の破線は従来の方法で求められた自然死亡係数 M による生残率 $\exp(-M)$ 、下の破線は全減少係数 Z による生残率 $\exp(-Z)$ 。鎖線は数値計算による生残率の理論値を示す。

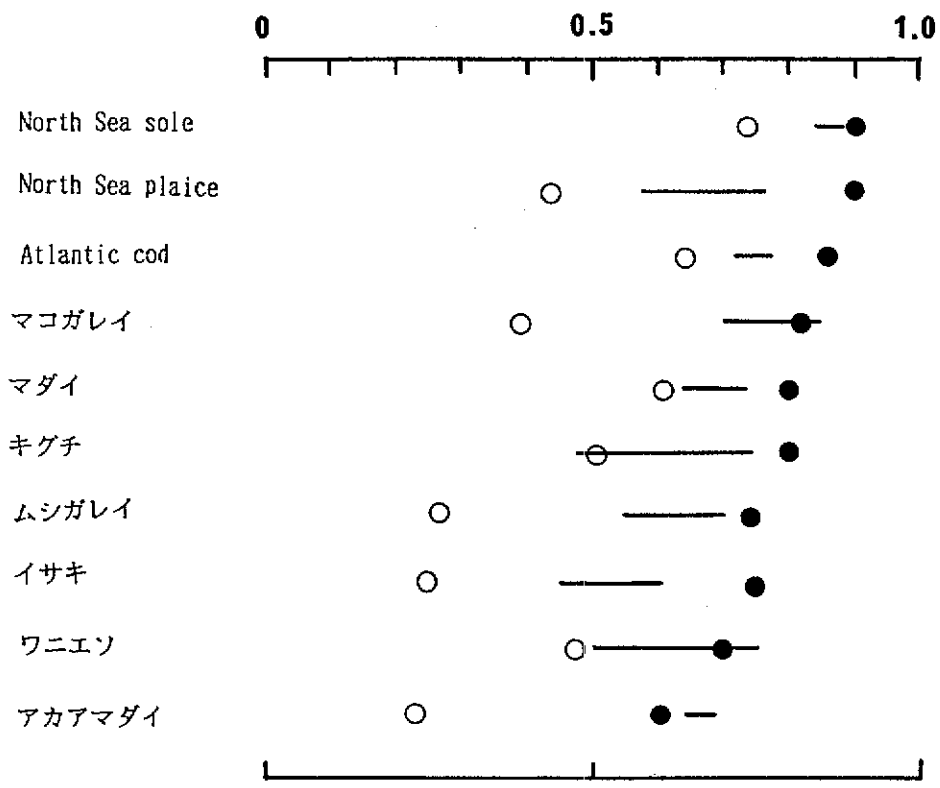


図3 生残率の理論値と観測値の比較. 横線は生残率の理論値, E と $E - F$ の範囲を示す. 黒丸は $\exp(-M)$ を白丸は $\exp(-Z)$ を表す.

文 献

- Adams, P. B. (1980) Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. *Fish. Bull.* 78: 1-12.
- Bannister, R. C. A. (1977) North Sea Plaice. 243-282. In J. A. Gulland (ed.) *Fish Population Dynamics*. John Wiley and Sons, New York.
- Cole, L. C. (1954) The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.* 29: 103-137.
- Fan, I. and C. Wang (1964) 離散形最大原理. (高松武一郎・范良政・范良信訳) コロナ社, 東京.
- 漁業資源研究会議 (1991) 水産生物の生活史特性と資源変動機構 それへの進化生態学のアプローチ. 漁業資源研究会議報 27: 107-121.
- 桧山義明・北原 武 (1988) 魚類の生活史特性が漁獲圧によって変化する可能性. 昭和63年度日本水産学会春期大会講演要旨集: 25.
- Hiyama, Y., T. Kitahara and T. Tokai (1988) Numerical prediction of a relation among growth, reproduction and mortality in iteroparous fish populations. *Res. Popul. Ecol.* 30: 267-278.
- 今井千秋・和田時夫・井上尚文 (1988) 海産魚類の資源変動様式と生活史. 昭和63年度日本水産学会春期大会講演要旨集: 31.
- 伊藤嘉昭 (1977a) 生活史の起源 (I). *生物科学* 29: 57-61.
- 伊藤嘉昭 (1977b) 生活史の起源 (II). *生物科学* 29: 148-155.
- 巖佐 庸 (1981) 生物の適応戦略. サイエンス社, 東京.
- 粕谷英一 (1985) 進化生態学の新しい波—生活史戦略を中心に. *Networks in Evolutionary Biology*. 1: 1-3.
- Kawasaki, T. (1980) Fundamental relations among the selections of life history in the marine teleosts. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 46: 289-293.
- Kitahara, T. (1985) Characteristics of yearly fluctuation in the size of tile fish population in Wakasa Bay and its mean generation time. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 51: 239-246.
- 北原 武 (1989) 水産資源の解析における2, 3の試み. 日本海ブロック試験研究集録 16: 13-26.
- 北原 武・桧山義明 (1989) 魚類のsurplus energyについて. 平成元年度日本水産学会春季大会講演要旨集: 17.
- 北原 武・東海 正 (1984) 異体類における生活史特性の比較-II. 昭和59年度日本水産学会春季大会講演要旨集: 20.
- Kitahara, T., Y. Hiyama and T. Tokai (1987) A preliminary study on quantitative relations among growth, reproduction and mortality in fishes. *Res. Popul. Ecol.* 29: 85-95.
- Laevastu, T. and H. A. Larkins (1981) *Marine Fisheries Ecosystem*. Farnham.
- León, J. A. (1976) Life histories as adaptive strategies. *J. Theor. Biol.* 60: 301-335.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson (1967) *The theory of island biogeography* Princeton University Press.
- Matuda, H., T. Wada, Y. Takeuchi and Y. Matsumiya (1991) Alternative models for species replacement of pelagic fishes. *Res. Popul. Ecol.* 33: 41-56
- 三尾真一・浜田律子・篠原富美子 (1975) 東シナ海・黄海における主要底魚類の成長および成熟

の経年変化に関する研究. 西水研報 47: 51-95.

- Miura, T., N. Suzuki, M. Nagoshi and K. Yamamura (1976) The rate of production and food consumption of the biwamasu, *Oncorhynchus rhodurus*, population in Lake Biwa. *Res. Popul. Ecol.* 17, 135-154.
- Murphy, G. I. (1968) Pattern in life history and the environment. *Amer. Natur.* 102: 391-403.
- Myers, R. A. and R. W. Doyle (1983) Predicting natural mortality rates and reproduction-mortality trade-offs from fish life history data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 612-620.
- 西川禎一・三宮信夫・茨木俊秀 (1982) 最適化. 岩波講座 情報科学-19. 岩波書店, 東京.
- Pianka, E. R. (1970) On "r" and "K" selection. *Amer. Natur.* 104: 592-597.
- Power, G. and J. Gregoire (1978) Predation by freshwater seals on the fish community of Lower Seal Lake, Quebec. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 844-850.
- Roff, D. A. (1981) Reproductive uncertainty and the evolution of iteroparity: Why don't flatfish put all their eggs in one basket? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 968-977.
- Schaffer, W. M. (1974) Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Amer. Natur.* 108: 783-790.
- Stearns, S. C. (1976) Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- 田中昌一 (1960) 水産生物のPopulation Dynamicsと漁業資源管理. 東海水研報 28: 1-200.
- Ware, D. M. (1980) Bioenergetics of stock and recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1012-1024.
- Wilson, E. O. (1978) *Sociobiology: The new synthesis*. Belknap Predd of Harvard University Press, Cambridge.

質疑応答

1. 水産資源解析，資源管理における生活史戦略の重要性は，3つ考えられる。

第一に，漁獲圧をかけ続けた個体群が，かける前の生活史特性に比べ，成熟齢が短いなど，適応的な生活史特性が変化している恐れがある。このような生活史特性の漁獲圧に応じた適応的变化を無視すると，個体群に対する漁獲の影響を誤って見積もる恐れがある。

第二に，実測することが困難な個体群パラメタをそれと生活史戦略理論の上で関連する生活史パラメタから類推できる。たとえば，アマエビの自然死亡率という実測困難な個体群パラメタは，生活史戦略理論の上で，性転換年齢と密接に関連している。しかも性転換年齢は行動生態学的に実測することが容易であるから，生活史戦略理論は，直接実測困難な個体群パラメタの推定に有効である。

第三に，第一の指摘の裏返しだが，漁獲圧をかけ続けた個体群と，処女資源の個体群では，生活史パラメタが異なってくる可能性を考慮すべきである。つまり，漁獲圧をかけ続けた個体群では，成熟体長は処女資源と異なる恐れがある。処女資源の生活史特性は，水産資源学で調査したものと同一とは限らない。

2. 「このような生活史戦略の『進化』という考えは，進化の早さをどう理論づけしているのか気にかかる。たとえば，徐々に乱獲を進めれば生活史戦略の進化により絶滅を回避できるものが，急激に漁獲圧を高めた結果，進化する余地を与えず，資源が絶滅するような恐れはないのか？」「進化生態学では，進化とは適応的形質を個体が採用するという前提に立っているのが，それは遺伝子が全く未経験の状況に適応するだけでなく，あらゆる状況に適した戦略をあらかじめ備えていると仮定できることも多いので，進化はすみやかに起ると考えてもよい」

3. 「環境条件の変化によって最適な生活史戦略は変わってくるわけだが，それはトレードオフの発想によれば，たとえば外因性死亡率が上がると，最適な成長速度と繁殖努力が変化するとしてモデルに現わせるはずである。実際には，栄養条件がよければ成長が早いとか，後天的な生活史特性の変化も無視できないはずである」「先天的な生活史戦略の多様性を論じる上では，後天的な環境の変化がなくても説明できる部分が学問的に興味深いので，注意して吟味すべきである」

(文責：松田裕之)