

論文の内容の要旨

水圏生物学専攻
平成11年度博士課程入学
勝川木綿
指導教官名 松田裕之

論文題目 進化生態学からみた魚類の繁殖戦略と個体数変動様式の関係

生物の個体数変動とそれを生み出すメカニズムの解明を目指す個体群生態学的研究は、水産資源をはじめとする野生生物資源の持続的安定的供給という応用科学としての要請と密接に関連して発展してきた。水産生物資源の管理保全のみならず、害虫や鳥獣など有害生物の防除でも、個体数管理は共通の重要な問題である。野生物個体群の個体数がある範囲の個体数水準に維持管理するためには、個体数変動機構の解明が必要不可欠と考えられる。個体数は、気候などの非生物的要因、天敵、競争種、餌生物などの生物的要因の作用が相互に複雑にからみ合い、さらに個体群の量（個体数）と質（遺伝子頻度）が密接な関連をもって変動する。魚類の中でも個体数変動が大きいことで知られるマイワシ (*Sardinops melanostictus*) は、多いときは日本の全国漁獲量にして450万トン（1988年）、少ないときは9千トン（1965年）と500倍も変動する。高水準期の漁獲量は経済的上限に達しているため、実際の個体数の変動はこれより大きいものと考えられる。これは、陸上生物で観察される個体数の変動幅に比べてもひげをとらない。

本研究では、変動様式機構解明のため生活史特性を調べたこれまでのアプローチとは異なり、適応戦略という進化生態学的視点から生息環境と生活史特性および個体群動態の関係を明らかにする。適応戦略は、自然淘汰の結果、生息環境にもっとも適応した形質（戦略）が選ばれるという考えに基づく。各齢または各生活史段階における生存率、成長率、繁殖率の間にエネルギー投資のトレードオフがあると仮定し、またエネルギー生産量が体

重に依存すると仮定した上で、最適な投資配分のスケジュールを求めた。体重とエネルギーの関係が線形または非線形であるかにより、また生存率と生存へのエネルギー投資の関係の非線形性などにより、最適な生活史戦略は異なるが、選択された生活史戦略を大きく3つのパターンに分けることができる。一つはある齢まで成長と生存に投資し、ある成熟齢で繁殖して死ぬ一回繁殖、次に成熟齢で繁殖と生存に投資し、同じ体長で翌年も産み続ける限定成長の多回繁殖、最後に成熟後も繁殖・成長・生存の3者すべてに投資し続ける無限成長の多回繁殖である。哺乳類は限定成長を行うが、多くの魚類は無限成長を行う。ところが、これら3者を統一的に説明する数理モデルは、今まで研究されてこなかった。本研究は、これら3者が選択される条件を共通の数理モデルで説明することを目的とする。

1. 2生活史段階モデルによる解析

安定環境における多回繁殖の成長スケジュールは、理論的には多くの場合、成熟後成長を止める限定成長であることが理論的に示されている。ところが、魚類の多くは成熟後も成長を止めない成長様式である。では、なぜ魚類は成熟後も成長にエネルギーを投資し続けるのだろうか？魚類の生活史の特徴は、初期生残率が大きく変動することである。本研究では初期生残率の変動に着目し、数理モデルを用いて魚類の生活史が変動する初期生残率に対する適応戦略であるかを検証する。本モデルでは、ある齢におけるエネルギー生産量をその齢での体重の関数と考えた。エネルギー生産 $y(w_x)$ は体重 w_x の関数として $y(w_x) = aw_x^b$ とした。また、エネルギーを成長、繁殖、生命維持にそれぞれ、 u_i, g_i, s_i ($u_i + g_i + s_i = 1$) の割合で投資配分すると仮定する。添え字 i は生活史段階を表す。成長に投資すれば翌年の体重が増え、繁殖や生命維持により多くのエネルギーを投資した場合、その齢の繁殖率あるいは生存率が高くなる。繁殖率 F_x は繁殖投資比 u_x に比例して増加するとし、次のように与えた $F_x(w_x, u_x) = c_2 u_x y(w_x)$ 。 c_2 は正の定数、繁殖投資比や体重が増加すると繁殖率が増加する。また、生存率 P_x は投資比 s_x に依存すると仮定し、 $P_x(s_x) = s_x / (\mu + s_x)$ と与えた。 μ は正の定数で生存のコストを表す。生物が生存に一定のエネルギーを投資をした場合、生存コストが高いほど、生存率が低くなる。各齢における投資配分(戦略)が決まれば、初期生残率以外の各齢における体重、繁殖率、生存率が定まる。これを以下のようなレフコビッチ行列(齢構成モデルにおけるレスリー行列を、生活史段階別書き改めたもの)で表現することができる。

$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \delta(t)u_1\kappa w_1^b & \delta(t)u_2\kappa(\alpha g_1 w_1^b + w_1)^b \\ \frac{s_1}{\mu + s_1} & \frac{s_2}{\mu + s_2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \end{pmatrix},$$

成長するメリット α 、生存コスト μ 、体重とエネルギー生産量の関係、エネルギー生産関

数アロメトリー式の指数部 b とする。また初期生残率を $\delta(d)$ で与え、ランダムに変動すると仮定した。安定環境 ($\delta(d)=一定$) の場合、自然淘汰によって選ばれる最適生活史戦略は、長期的な平均個体数増加率を最大にする戦略であり、これは上記レフコピッチ行列の最大固有値に対応する。初期生残率がランダムに変動する場合、上記のレフコピッチ行列の第1行に確率変数が含まれることになるが、その場合の長期的個体数増加率は、平均生残率などを用いた固有値解析では評価できないことが知られている。そこで、最も単純な2段階モデル、すなわち1歳において成長・生残・繁殖への投資の選択肢を持ち、2歳においてはこれ以上成長せず、生残と繁殖への投資の選択肢を持つ（生き残った場合には、第2段階に留まり、繁殖を繰り返す）モデルを考えた。このモデルを用いて、数値計算によって1000年後の個体数が最も多くなる戦略を最適戦略とした。その結果、エネルギー生産と体重の関係が線形 ($b=1$) か非線形飽和型 ($b<1$) かによって、最適生活史戦略のパターンが分かれることがわかった。多回繁殖の無限成長が最適解となるのは、初期生残率が変動し、成長したときのエネルギー生産量が大きい場合であることがわかった。一方、エネルギー生産量が少ない場合、初期生残率が変動しても限定成長が選ばれた。無限成長は安定環境での最適成熟サイズよりも小さいサイズで繁殖を開始する。そのため、最適サイズで繁殖した場合よりも生涯の産仔（産卵）数は少なくなる。しかし、変動環境下では、魚類に特徴的な無限成長は、成熟齢を早くすることにより、繁殖機会が増加する。これに対して安定環境下では、生物は子の数を最大にする戦略、一回繁殖あるいは限定成長が最適戦略となる。この解析結果をさらに吟味するため、3段階モデルを解析した。その結果、2段階モデルと定性的に同様の結果を示したが、2歳まで成熟を待ってから繁殖を開始し、さらに無限成長を行うものなど、より多様な生活史戦略が現れた。

2. 最適戦略と個体数変動の関係

次に、得られた最適戦略とその個体数変動の関係について考察する。個体数変動は生息する海洋環境に依存すると考えられている。川崎（1982）は、植物プランクトンの生産量と年変動が大きい高緯度海域に生息する種の個体数は大変動する一方で、植物プランクトンの生産性と環境変動が小さい低緯度海域に生息する種の個体数変動は比較的安定していると指摘した。従来の研究では、異なる環境で異なる生活史戦略をもつ生物の個体数変動について議論していた。ここでは、最適戦略の個体数変動様式を、それぞれの戦略が最適となった異なる環境下で比べるのではなく、同じ環境で他の戦略をとったときの理論的に予測される変動様式と比較することにより、最適戦略の個体数変動様式の特徴を明らかにする。環境変動が大きい場合、無限成長の個体数変動幅は、一回繁殖や限定成長の戦略よりも小さい。成熟齢を早め、繁殖回数を増加させる無限成長は、加入に失敗し個体数が減少しても、低年齢で繁殖することで個体数減少分をすばやく補う効果があるのかもしれない。また、初期生残率の変動によって個体群の年齢構成がゆがむ。しかし、常に各

齢で繁殖する個体がいることによって、齢構成のゆがみを素早く修復し、その結果、個体数変動幅が狭くする効果があると考えられる。すなわち、多回繁殖・無限成長が資源変動幅を大きくするのではなく、環境変動幅が大きい環境に適応した多回繁殖・無限成長は、むしろ変動幅を緩和する効果があると考えられるべきである。

3. 生活史戦略の多様性と漁獲の影響評価の関係

最後に、生活史戦略の多様性と漁獲の影響評価の関係について議論する。現在、漁業の資源の持続性への影響は加入量あたり産卵親魚量 (SPR) という指標が広く利用されている。しかし、この指標は産卵後の初期生残率の変動を考慮していない。実際には、資源の持続性と安定性は、上記の研究で明らかのように、繁殖を一斉に行うか、年を隔てて分散して行うかによって異なる。一言で言えば、資源の産卵親魚の齢構成がある年級群に固まるか、分散するかによって資源の持続性は異なる。つまり、変動環境下の魚類は繁殖においてリスク分散戦略をとっている。これは漁業にも適用される考え方である。すなわち、同じ SPR であっても、若齢から高齢まで分けて漁獲するのと、ある齢以上を集中して漁獲するのでは、資源の持続性に与える影響が異なる(後者が大きい)ことが示された。また、同じ SPR でも後者の方が漁獲量も多いことが予想される。したがって、一概に後者が不適切な漁業とは言えない。しかし、SPR という指標が変動環境下の資源については必ずしも妥当な指標ではないことがわかった。