

## 〈総説論文〉

## 選択的漁獲による生活史の進化

勝川木綿<sup>\*,†</sup>, 渡邊良朗<sup>\*</sup>

## Fisheries-induced life history evolution

Yuu KATSUKAWA<sup>\*,†</sup> and Yoshiro WATANABE<sup>\*</sup>

Most fisheries target large individuals, so that fisheries-induced mortality is highly size selective. Therefore, selective pressures drive the evolution of life histories. Changes in life history traits, such as age and size at maturation, fecundity and growth rate, have reported in heavily exploited and declining fish stocks. Decreasing age and size at maturation impact on yields, population dynamics and productivity of fish population. Two non-exclusive hypotheses that may account for the maturity changes are (1) the compensatory response hypothesis and (2) the evolutionary response hypothesis. Firstly, the compensatory response hypothesis predicts that reduced stock size resulting from exploitation leads to faster growth and hence earlier maturity as a phenotypic plastic response to environmental change. Secondly, the evolutionary response hypothesis predicts that intensive exploitation causes selection for early maturation, since few late-maturing phenotypes survive until first spawning. Probabilistic maturation reaction norm (PMRN) has been developed as a new statistical tool to disentangle plastic and genetic effects in the absence of genetic data. PMRN can be estimated from time-series data for commercially fished stocks. Evolutionary response in life history traits can be expected to be seen on a decadal time scale. The controlled experimental manipulation demonstrated that harvesting causes significant maturation evolution within just a few generations. Theory predicts that selective harvest spoils the adaptive life history and increases the temporal variability in population dynamics. Depletion of larger and older fish will restrain the evolutionary and demographic changes that are evolutionally developed by each species or populations. The importance of maternal effects to fisheries management is becoming recognized among fisheries scientists and managers. In order to manage the fish stocks, we need comprehensive knowledge on their reproduction and continuous monitoring of their status as well as their ambient environment.

**Key words:** anthropogenic change, life-history evolution, phenotypic plasticity, reaction norm, maturation

## 1. はじめに

魚類資源変動の研究は、1975年のCushingのmatch/mismatch仮説とLaskerのocean stability仮説によって科学的研究の対象になった。1990年代までは初期減耗が加入量決定に支配的であると考えられてきたが、最近、親魚の繁殖特性の変化が卵質や産卵量の変化を通して加入量変動に影響するという考え方が重視されている。なかでも、選択的漁獲による対象生物の進化的な変化という考え方が注目されている。漁獲死亡は、自然死亡率よりも高い。また、自然死亡率は体成長に伴い減少するが、漁獲死亡率は増加す

る。このようなサイズ選択漁獲は、従来の適応度地形を変え、資源に対する強い淘汰圧となりうる。性成熟の決定には、遺伝子型が関与することが知られている (Fig. 1)。選択漁獲により大型・高齢で成熟する遺伝形質を持つ個体が除去され続けた個体群では、小型・若齢で成熟する遺伝形質を持つ個体の割合が高くなるだろう。このような遺伝子頻度の変化を伴う応答を進化的応答 (evolutionary response) と呼ぶ。理論研究によると高齢・大型個体の死亡率が増加すると成熟齢とサイズは低下すると予測される (Law and Grey, 1989; Heino, 1998; Gårdmark and Dieckmann, 2006)。したがって、進化的応答は選択的漁獲に対する生物の適応であると理解できる。成熟齢やサイズの減少、成長速度の低下、孕卵数の増加など生活史形質の変化は、サイズ選択漁獲による人為淘汰の結果であることが示唆されている (Jørgensen et al., 2007)。選択的漁獲による進化は、次の二つの点で問題である。一つは、成熟齢とサイズの低下が漁業収益を減少させるだけでなく、再生産力も低下させるこ

2008年12月3日受付, 2009年4月21日受理

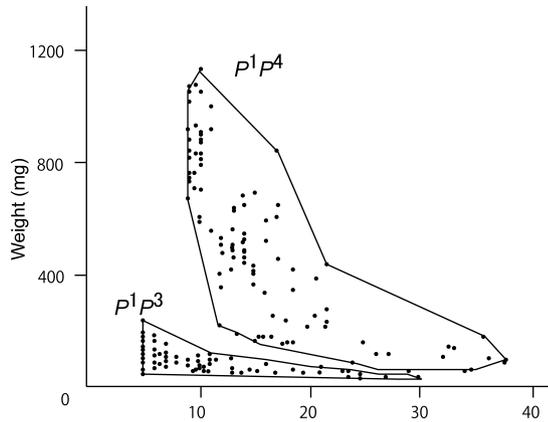
\* 東京大学大気海洋研究所

Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo,  
5-1-5 Kashiwanoha, Kashiwa, Chiba 277-8564, Japan

† 三重大学大学院生物資源学研究所

Faculty of Bioresources, Mie University, 1577 Kurima-machiya, Tsu,  
Mie 514-8507, Japan

yu@aori.u-tokyo.ac.jp



**Figure 1.** Genetics of sexual maturation. Data from McKenzie et al. (1983). The onset maturation of male platyfish *Xiphophorus maculatus* is determined from the transformation of the anal fin into a gonopodium. The locus *P* in platyfish is involved in control of the developmental program leading to sexual maturity. McKenzie et al. (1983) have reared male platyfish of two genotype,  $P^1P^3$  and  $P^1P^4$ . The ages and weights at anal fin transformation of fish of the two genotypes are shown in this figure.  $P^1P^4$  fish of a given weight initiated maturation later than  $P^1P^3$  fish. The size of  $P^1P^4$  fish for initiation maturation is larger than  $P^1P^3$  fish. Although phenotypic variation in the age and weight at maturity is manifold, the two *P* genotypes are almost completely separable in age-weight phenotype space except three  $P^1P^4$  fish.

と (Hutchings, 2005), もう一つは, 大型を取り残すことは選択圧としては弱い, 資源回復後に形質が復元する保証はない (Law, 2000) ということである. 成熟する個体の若齢・小型化が進化に起因している場合, 悪影響は資源回復後もしばらく続くと考えられる.

漁業が人為淘汰となりうる可能性についてはこれまでも指摘されていたが (Handford et al., 1977), 資源管理においてはごく最近まで無視されてきた. その理由として, 形質の進化は非常に長い時間がかかると考えられてきたこと, 漁業に起因した生物の進化であることを示すのが困難であったことが挙げられる. 成熟個体の若齢・小型化は, 環境に対応した個体の生理的な変化としても説明が可能である. 乱獲により個体数密度が減少し, 一個体当たりの餌量が増加した結果, 成長速度が速くなる. 成熟可能なサイズに早く達した個体は, 若齢で成熟する. このような遺伝子頻度の変化によらない, 密度依存的な応答を補償的応答 (compensatory response) と呼ぶ. 補償的応答の場合, 資源回復後, 形質は速やかに元に戻る. これまで, 資源で成熟の若齢・小型化が認められた場合, それが補償的応答なのか進化的応答なのか, それとも両方が作用しているのか判別できなかった. Heino et al. (2002a) は, 生物測定の長期時系列データを用いた要因判別方法を提案し, 多くの魚種

に適用した (Heino and Dieckmann, 2008). さらに, 選択的漁獲による形質の進化がわずか数年で起こることが飼育実験により明らかにされた (Conover and Munch, 2002; Reznick and Ghalambor, 2005). 近年, 実証研究とデータ解析による検証が相まって進展したことから, 人為淘汰に対する関心が高まり, 活発に議論されるようになった. 本稿では, 遺伝的变化を判別する解析方法, その適用事例, および実証研究を紹介し, 選択的漁獲が資源に与える負の影響について考察する.

## 2. 解析手法

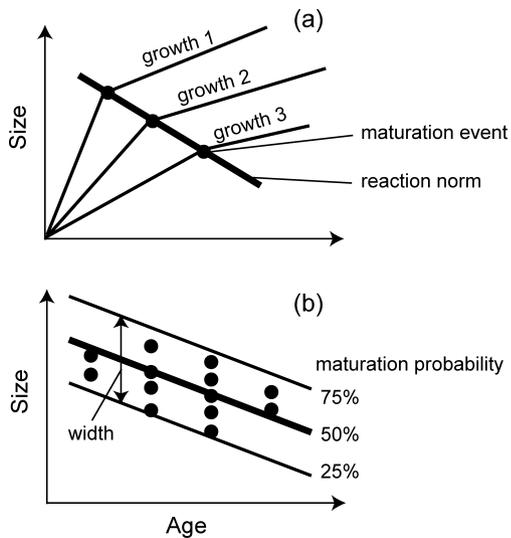
Heino et al. (2002a) は, probabilistic maturation reaction norm (PMRN) による判別方法を考案した. これは, maturation reaction norm (Stearns and Koella, 1986) を発展させた方法である. まず初めに maturation reaction norm とその問題点について述べた後, PMRN を用いた判別方法とその限界について説明する.

### 2.1. Maturation reaction norm

性成熟には, 遺伝子型が関与する (Fig. 1). しかし, 生物の形質は, 必ずしもそのすべてが遺伝情報によって決まるというわけではない. 生物は, 環境の時空間的变化に応じて表現型を可逆的に変化させる. これを表現型可塑性という. 個体群内では, 成熟齢とサイズの変異が認められる. Stearns and Koella (1986) は, 個体群における成熟齢とサイズの変異は, 個体が経験した環境に依存した成長速度の差異によって生じると考えた. そして, 繁殖開始齢と体サイズの関係を Fig. 2a のように表した. これを反応規準 (reaction norm) と呼ぶ. 反応規準は, 成長速度が変化したときの成熟齢とサイズが変化する方向と量を記述できる.

成熟齢とサイズの反応規準をデータから抽出する方法はいくつかある. 生物測定データが利用できる魚種では, 成熟個体のデータを用い年齢別の累積度数分布曲線 (maturity ogive) から半数成熟サイズを求める. しかし, この方法では常にサンプリングバイアスが生じる. 若齢で成熟する個体のサイズは小さく, 高齢の成熟個体のサイズは大きい. 成熟個体の中には, 若齢の大型の個体や高齢で小型の個体もいるだろうがサンプリングされる確率が低い. そのため, 若齢の成熟サイズは過小推定, 高齢の成熟サイズは過大推定される, という傾向的な歪みが常に存在する. また, 死亡によるバイアスも避けられない. たとえば, あるサイズ以上の個体に強い漁獲をかけた場合, 成長速度が速い (すなわち早熟) 個体が漁獲されるため, 遺伝的に変化がなくても, 見かけの成熟年齢は高くなる. また, 死亡率が高いほど, 大型で成熟する個体の観測数は低下する. 死亡率と成長速度が互いに独立であっても, 死亡率は成熟齢とサイズの関係に影響する.

成熟までの成長速度が決まれば, 成熟齢とサイズの反応

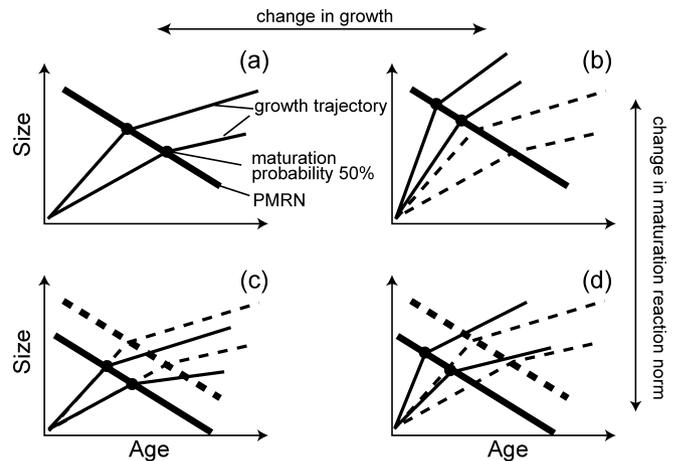


**Figure 2.** Deterministic maturation reaction norm and probabilistic maturation reaction norm. (a) Maturation occur once growth trajectory reach the reaction norm for age and size at maturation. (b) A probabilistic reaction norm for age and size at maturation defined the probability that an immature individual matures during a given time interval. PMRN describes the probability of maturing as a function of age or size. The width of PMRNs is related to the degree to which uncontrolled factors cause apparently stochastic variation in maturation tendency. PMRNs are estimated at the population level. When the width of PMRNs is large, the genetic variability in the reaction norms of individuals is also large.

規準に従って成熟年齢とサイズは一意に決まる (Fig. 2a). しかし, 任意の年齢とサイズクラスに達した個体の中には, 成熟する個体もいれば成熟しない個体も存在する. 性成熟には, 個体の栄養状態やホルモンの産出など内的要因のほか, 日長や水温など外的要因も作用する. このように性成熟は確率的な事象であるが, 成熟年齢とサイズの反応規準 (Stearns and Koella, 1986) はこれを扱えない.

## 2.2. Probabilistic maturation reaction norm

Heino et al. (2002a) は, 成熟年齢とサイズの変異を未成熟個体がある期間に成熟する確率を用いて表した (Fig. 2b). 各年齢の任意の成熟確率に達するサイズを結んだ直線が PMRN である. 初回成熟確率は, 25%, 50% および 75% がよく使われる. PMRN は, 環境 (成長速度) の影響を除いた個体群の成熟特性と理解できる. PMRN は個体の成熟過程をモデル化しているため, 成熟までの成長率や死亡率の影響を除去し, 成熟年齢とサイズの関係を抽出できる. 現在と過去で PMRN を描き, 両者を比較する. 遺伝的な変化がなければ, 環境が変化し個体の成長率や死亡率が変化しても PMRN は不変である (Fig. 3b). 逆に, PMRN が移動した場合には, 遺伝的な変化が生じたとみなすことができる (Fig. 3c). また, 両方の要因により, PMRN が変化する場



**Figure 3.** Probabilistic reaction norms for the age and size at maturation. Modified from Heino and Dieckmann (2008). The probabilistic maturation reaction norms (PMRNs) are assumed the negative slope and linear reaction norm. PMRN may be positive slope or non-linear. PMRN is defined as the size the probability of maturing is 50% at different ages. The growth trajectory is described by line intersecting at the origin. The upper left panel (a) shows the rule for age and size at maturation for a baseline scenario, the earlier maturation with fast growth and the late maturation with slow growth. (b) If growth improve, the reaction norm become earlier age. The position of reaction norm is not affected by the change in the average growth rate. (c–d) The maturation reaction norms are shifted downwards for genetic differentiation. The observed midpoints (thick line) differ from the initial ones (thick dotted line). In panel (d), the shift of reaction norm is concomitant environmental change in growth rates.

合もある (Fig. 3d).

PMRNの推定に用いるデータは, 個体別の年齢, 体長および成熟度 (初回成熟あるいは未成熟) である (Heino et al., 2002a). ある年齢の未成熟個体と初回成熟個体のサイズ分布からサイズ  $s$  で初回成熟する確率  $p$  を求め, ロジスティック曲線に近似する.

$$\log \frac{p(s)}{1-p(s)} = c_{0,a} + C_{1,a} s$$

ただし,  $c_{0,a}$  と  $c_{1,a}$  は定数. 上式より初回成熟確率が 50% となるサイズ (半数初回成熟体長)  $-c_{0,a}/c_{1,a}$  を得る. 各年齢について半数初回成熟体長を計算することで, 年齢と初回成熟サイズの関係 (=PMRN) を得る. 初回成熟個体を識別する必要があるため, 適用できる魚種に限られる. 1回繁殖のサケ科魚類には容易かもしれないが, 複数年にわたり繁殖する魚類については難しいだろう. 初回成熟個体の識別が困難な場合には, 個体別の年齢・体長・成熟しているか否かのデータに加えて, 年間体長増加量と個体群の中で成熟している個体の比率を用いて PMRN を推定する手法

が開発されている (Barot et al., 2004). 未成熟個体のデータがない場合、成熟個体のサイズ分布からVPAと同様に後向きに計算し、未成熟個体のサイズ分布を推定することも可能である (Heino et al., 2002b). その場合、次の4つの情報が必要である: (1) 初回成熟個体の年齢別サイズ分布、(2) 年齢別の成熟個体の割合、(3) 未成熟個体と成熟個体の生残率の比、(4) 未成熟個体の成長式、あるいは年間成長量。ただし、正しく推定するためには各年齢100以上のデータ数が必要である。実際のデータから計算する具体的な手順についてはHeino and Dieckmann (2008) に詳しい。

### 2.3 Probabilistic maturation reaction normの問題点と限界

PMRNでは産卵期に卵黄形成から成熟卵をもつ個体の体長と年齢を抽出しているため、初回成熟開始時の体長と年齢を反映していない場合がある (Wright, 2007). PMRNでは、成長速度は環境に対応して変化すると考えているが、成長速度は遺伝的にも支配されている。選択的漁獲が成長速度に対する淘汰圧として働いたとしても、PMRNは判別することができない。成熟は年齢とサイズだけで決定されるものではない。次の繁殖シーズンに成熟するかどうかは、体長よりも最近の成長のよし悪しのほうが重要であること (Morita and Fukuwaka, 2006)、成熟年齢は個体の栄養状態にも依存すること (Grift et al., 2003) が指摘されている。しかし、PMRNの適用例の多くは個体の体長と年齢だけで成熟特性をとらえ、生理的な要因を考慮していない。そのため、PMRNでは進化的応答か補償的応答かを判別することはできないという見解もある (Law, 2000; Marshall and McAdams, 2007; Kuparinen and Merila, 2008)。また、年齢とサイズ以外の要因が初回成熟に関与している場合やデータの観測誤差が大きい場合には、PMRNの幅 (各年齢における初回成熟確率が25%と75%に達するそれぞれのサイズの差) が拡大する。

遺伝的な変化であることを示すには、形質を支配する遺伝子に変化が生じたことを示し、それが自然選択ではなく漁業によって生じたことを示す必要がある。PMRNが移動したことは、進化が起こったことの証明にはならない。しかし、乱獲に陥った世界中の多くの資源でみられた長期的な成熟年齢とサイズの変化は、表現型可塑性だけですべてを説明できるわけではない。大型 (高齢) 個体を選択的に漁獲することにより成熟年齢とサイズが低下する現象は、理論的予測と一致することからも (Law and Grey, 1989; Heino, 1998; Ernande et al., 2004; Gårdmark and Dieckmann, 2006)、Dieckmann and Heino (2007) は、進化は成熟特性の変化を説明する可能性が最も高い最節約の要因であると述べている。

### 3. 事例研究

PMRNを用いた解析は、多くの魚種および地域個体群に適

用されている。乱獲による資源減少が深刻なニューファンドランド島沖海域や北海の底魚では、成熟年齢とサイズの低下が報告されている。PMRNを用いた解析結果から、Atlantic cod *Gadus morhua*, American plaice *Hippoglossoides platessoides*, sole *Solea sole* および North Sea plaice *Pleuronectes platessa* のいずれの種においても早熟・小型化は進化的応答であると示唆された (Table 1 in Heino and Dieckmann, 2008)。

多くの場合、個体のサイズと年齢のみを初回成熟の説明変数とした解析が行われてきた。しかし、栄養状態や水温も性成熟に影響を与えるという指摘もあり (Grift et al. 2003)、体重や肥満度を説明変数とした解析も行われるようになった。体重を説明変数とした場合にも、成熟年齢とサイズの低下は表現型可塑性による変化だけでは説明ができず、進化的応答であると考えられた (Grift, 2007; Mollet et al., 2007)。North Sea plaiceでは、体長ではなく体重を説明変数としたほうがロジスティック曲線への当てはまりがよかったが、PMRNの幅は拡大した (Grift, 2007)。

### 4. 実証研究

Atlantic silverside *Menidia menidia* では、成長速度の速い個体に強い選択的漁獲をかけるとわずか4世代 (4年) で個体群の平均成長速度が低下した (Conover and Munch, 2002)。体サイズが小型化した結果、漁獲量は減少した。また、成長速度だけでなく繁殖率、孵化時の仔魚のサイズ・成長率および生存率の低下も認められた (Walsh et al., 2006)。このような形質の変化は、いずれも個体群の回復力を低下させる。選択的漁獲による進化は、漁業者にとっても資源にとっても不利益なことである。しかし、実際には乱獲された資源で成長速度が遅くなる報告はなく、むしろ逆である (Hilborn, 2006)。年魚を用いたメソコズムでの実験結果がそのまま野外個体群に当てはまるとは限らないが、Conover and Munch (2002) は、進化がこれまで考えられてきたよりも短い時間 (数世代) で起こることを示した。

Guppy *Poecilia reticulata* の野生個体群を用いた移植実験でも進化が数世代で起こることが示された (Reznick and Ghalambor, 2005)。堰により分断化された二つの個体群のうち、堰の下流は上流よりも捕食者が多いため被食による死亡率が高い。堰下流の個体群を上流へ移植し捕食死亡率を緩和した結果、雌は7.5年 (Reznick, 1990)、雄は4年 (Reznick and Bryga, 1987) で成熟年齢とサイズが増加した。逆に、上流個体群に捕食者を導入した結果、5年後の成熟サイズと年齢は低下した (Reznick, 1997)。捕食者導入による捕食死亡係数の増加分は、漁獲死亡係数と同程度であると推定された (Reznick and Ghalambor, 2005)。漁業活動に匹敵する捕食死亡とサイズ選択捕食が成熟の若齢・小型化を引き起こしたことから、Reznick and Ghalambor (2005)

は漁業でも同様の進化は起こりうると推察している。

## 5. 議論

選択的漁獲は魚類の適応戦略を損なうという点でも資源に負の影響を与える。魚類は、初期生存率の年変動に対し、卵をある年にまとめて産まずに別の年に分散する生活史戦略をとっていると説明できる (Gurney and Middleton, 1996; Katsukawa et al., 2002)。このリスク分散戦略は、加入変動の影響を緩和する効果がある (勝川, 2005)。選択的漁獲により個体群の平均世代時間と生涯の繁殖可能年数が減少すると、環境変動に起因した個体数変動は増幅され、資源の存続性が減少する。実際、カリフォルニア海流内の漁業資源と未開発資源の個体数変動を比較したところ、選択的漁獲により生涯繁殖回数を減少させた個体群の方が、本来もつ生涯繁殖回数を保持した個体群よりも資源変動は大きかった (Hsieh et al., 2006)。この資源変動の増幅は、変動する漁獲圧や環境変動の影響を直接反映したのではなく、個体群動態が不安定化したことによる (Anderson et al., 2008)。生息環境に応じて獲得した生活史戦略を損なわない漁獲方策、つまり本来の年齢構成を歪めないほうが、長期的な資源の存続性は高い (勝川, 2005)。さらに、サイズの大きい雌は質の高い卵や仔魚を残す (Murawski et al., 2001; Berkeley et al., 2004) ことから大型高齢個体を取り残す利点は大きい。

大型個体の選択的漁獲によって成熟年齢とサイズは低下する方向へ進化するが、これは自然選択とは逆の方向である。漁獲対象種の形質の変化は自然選択と人為選択の両方の働きによるものであり、どちらの影響が強いかによって進化の方向性が決まる (Edeline et al., 2007)。淘汰圧が働く経路は複雑なので、どちらの方向に形質が進化するのかを予測するのは容易なことではない。人為選択は本来の適応度地形を変化させるので、本来の最適戦略から外れた不適応な方向へ進化することもある。再生産能力の減少 (Walsh et al., 2006) はその一例であろう。理論的研究によると、早熟・小型化の減少を止めるには、努力量の削減が有効である (Hilborn et al., 2008)。しかし、早期禁漁を行なった場合には選択的漁獲により低下した成熟年齢とサイズは復元するが、禁漁方策の実施が遅れた場合や、禁漁はせず漁獲圧を減少した場合には復元しないという結果もある (de Roos et al., 2006)。また、保護区の設置も成熟サイズを増加させると量的遺伝モデルは予測している (Baskett et al., 2005)。

世界の資源管理は、これまでの量 (spawning stock biomass) のみに基づく資源管理から量と質 (maternal effects) に基づく資源管理への転換期に入った。個体群ではなく個体のモニタリングにより資源診断を行い、質を考慮することによってより効果的な管理方策が提案されるだろう。そのためには、親の繁殖生理生態の理解とモニタリングが不

可欠である。しかし、漁獲対象生物の進化を漁業管理の枠組みにどう取り込むかは、今後の課題として残されている。資源減少と相伴って進行する遺伝的な変化が、環境変動や乱獲と比較して資源の存続性に重大な影響を及ぼすかは明白ではない。今後、遺伝マーカーを用いた個体群の遺伝変異の解析および遺伝子流動や遺伝構造を把握によって、漁業による遺伝的劣化の影響が明らかにされると期待される。これによって、遺伝的多様性を維持する個体群サイズ、遺伝的影響の少ない漁獲方策の理解も進むだろう。

## 引用文献

- Anderson, C. N. K., C. H. Hsieh, S. A. Sandin, R. Hewitt, A. Hollowed, J. Beddington, R. M. May and G. Sugihara (2008) Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature*, **452**, 835–839.
- Barot, S., M. Heino, L. O'brien and U. Dieckmann (2004) Estimating reaction norms for age and size at maturation when age at first reproduction is unknown. *Evol. Ecol. Res.*, **6**, 659–678.
- Baskett, M. L., S. A. Levin, S. D. Gaines and J. Dushoff (2005) Marine reserve design and the evolution of size at maturation in harvested fish. *Ecological Applications*, **15**, 882–901.
- Berkeley, S. A., C. Chapman and S. M. Sogard (2004) Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology*, **85**, 1258–1264.
- Conover, D. O. and S. B. Munch (2002) Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science*, **297**, 94–96.
- de Roos, A. M., D. S. Boukal and L. Persson (2006) Evolutionary regime shifts in age and size at maturation of exploited fish stocks. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.*, **273**, 1873–1880.
- Dieckmann, U. and M. Heino (2007) Probabilistic maturation reaction norms: their history, strengths, and limitations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **335**, 253–269.
- Edeline, E., S. M. Carlson, L. C. Stige, I. J. Winfield, J. M. Fletcher, J. Ben James, T. O. Haugen, L. A. Vollestad and N. C. Stenseth (2007) Trait changes in a harvested population are driven by a dynamic tug-of-war between natural and harvest selection. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **104**, 15799–15804.
- Ernande, B., U. Dieckmann and M. Heino (2004) Adaptive changes in harvested populations: plasticity and evolution of age and size at maturation. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.*, **271**, 415–423.
- Gårdmark, A. and U. Dieckmann (2006) Disparate maturation adaptations to size-dependent mortality. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.*, **273**, 2185–2192.
- Grift, R. E., M. Heino, A. D. Rijnsdorp, S. B. M. Kraak and U. Dieckmann (2007) Three-dimensional maturation reaction norms for North Sea plaice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **334**, 213–224.
- Grift, R. E., A. D. Rijnsdorp, S. Barot, M. Heino and U. Dieckmann (2003) Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in North Sea plaice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **257**, 247–257.
- Gurney, W. S. C. and D. A. J. Middleton (1996) Optimal resource allocation in a randomly varying environment. *Funct. Ecol.*, **10**, 602–612.
- Handford, P., G. Bell and T. Reimchen (1977) Gillnet fishery considered as an experiment in artificial selection. *J. Fish. Res. Board Can.*, **34**, 954–961.
- Heino, M. (1998) Management of evolving fish stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55**, 1971–1982.
- Heino, M. and U. Dieckmann (2008) Detecting fisheries-induced life-history evolution: An overview of the reaction-norm approach. *Bull. Mar. Sci.*, **83**, 69–93.

- Heino, M., U. Dieckmann and O. R. Godo (2002a) Measuring probabilistic reaction norms for age and size at maturation. *Evolution*, **56**, 669–678.
- Heino, M., U. Dieckmann and O. R. Godo (2002b) Estimating reaction norms for age and size at maturation with reconstructed immature size distributions: a new technique illustrated by application to North-east Arctic cod. *ICES J. Mar. Sci.*, **59**, 562–575.
- Hilborn, R. (2006) Faith-based fisheries. *Fisheries*, **31**, 554–555.
- Hilborn, R. and C. V. Minte-Vera (2008) Fisheries-induced changes in growth rates in marine fisheries: Are they significant? *Bull. Mar. Sci.*, **83**, 95–105.
- Hsieh, C. H., C. S. Reiss, J. R. Hunter, J. R. Beddington, R. M. May and G. Sugihara (2006) Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature*, **443**, 859–862.
- Hutchings, J. A. (2005) Life history consequences of overexploitation to population recovery in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **62**, 824–832.
- Jørgensen, C., K. Enberg, E. S. Dunlop, R. Arlinghaus, D. S. Boukal, K. Brander, B. Ernande, A. Gårdmark, F. Johnston, S. Matsumura, H. Pardoe, K. Raab, A. Silva, A. Vainikka, U. Dieckmann, M. Heino and A. D. Rijnsdorp (2007) The role of fisheries-induced evolution-response. *Science*, **320**, 48–50.
- 勝川木綿 (2005) 海産魚類の生活史戦略と個体数変動. 「海の生物資源」渡邊良朗編, 東海大学出版会, 秦野, 304–317.
- Katsukawa, Y., T. Katsukawa and H. Matsuda (2002) Indeterminate growth is selected by a trade-off between high fecundity and risk avoidance in stochastic environments. *Popul. Ecol.*, **44**, 265–272.
- Kuparinen, A. and J. Merila (2008) The role of fisheries-induced evolution. *Science*, **320**, 47–48.
- Law, R (2000) Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 659–668.
- Law, R. and D. R. Grey (1989) Evolution of yields from populations with age-specific cropping. *Evol. Ecol.*, **3**, 343–359.
- Marshall, C. T. and B. J. McAdams (2007) Integrated perspectives on genetic and environmental effects on maturation can reduce potential for errors of inference. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **335**, 301–310.
- McKenzie, W. D. J., D. Crews, K. D. Kallman, D. Policansky and J. J. Sohn (1983) Age, weight and the genetics of sexual maturation in the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. *Copeia*, **3**, 770–774.
- Mollet, F. M., S. B. M. Kraak and A. D. Rijnsdorp (2007) Fisheries-induced evolutionary changes in maturation reaction norms in North Sea sole *Solea solea*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **351**, 189–199.
- Morita, K. and M. Fukuwaka (2006) Does size matter most? The effect of growth history on probabilistic reaction norm for salmon maturation. *Evolution*, **60**, 1516–1521.
- Murawski, S. A., P. J. Rago and E. A. Trippel (2001) Impacts of demographic variation in spawning characteristics on reference points for fishery management. *ICES J. Mar. Sci.*, **58**, 1002–1014.
- Reznick, D. N. (1990) Plasticity in Age and Size at Maturity in Male Guppies (*Poecilia reticulata*)—an Experimental Evaluation of Alternative Models of Development. *J. Evol. Biol.*, **3**, 185–203.
- Reznick, D. N. (1997) Life history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*): Guppies as a model for studying the evolutionary biology of aging. *Exp. Gerontol.*, **32**, 245–258.
- Reznick, D. N. and H. Bryga (1987) Life-history evolution in guppies. 1. Phenotypic and genotypic changes in an introduction experiment. *Evolution*, **41**, 1370–1385.
- Reznick, D. N. and C. K. Ghalambor (2005) Can commercial fishing cause evolution? Answers from guppies (*Poecilia reticulata*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **62**, 791–801.
- Stearns, S. C. and J. C. Koella (1986) The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, **40**, 893–913.
- Walsh, M. R., S. B. Munch, S. Chiba and D. O. Conover (2006) Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. *Ecol. Lett.*, **9**, 142–148.
- Wright, P. J. (2007) Understanding the maturation process for field investigations of fisheries-induced evolution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **335**, 279–283.