

8. 再生産関係 —親子の関係を知る—

8.1 概要

水産資源の持続的生産を考えると、十分な再生産が可能な親魚量が確保されているのかを調べる必要があります。そのためには再生産関係、親子関係を明らかにする必要があります。再生産関係の主なものは、リッカー型再生産モデル(Ricker, 1954)とベバートン・ホルト型再生産モデル(Beverton and Holt, 1957)です。

リッカー型再生産モデルはカナダの河川でのサケの再生産をもとに考えられたモデルです。産卵量により死亡率や子世代の量が決定されると仮定しています。言い換えると生活史のある一定期間に集中的に密度依存的な死亡が働くような場合を想定しています。河川の産卵場には限界があり、親魚の増加に伴い加入量も増加しますが、親魚の量がある限界を超えると、例えば先に産卵した産卵床に再度、産卵するなどして、逆に加入量が減少するような場合を想定しています。

一方、ベバートン・ホルト型再生産モデルは北海のヒラメ類などの底魚の再生産をもとに考えられたモデルです。死亡率が、その時々で密度で決まると仮定し、密度依存的な死亡が生活史全般を通じて働くような場合を想定しています。親魚量の増加に伴い加入量も増加しますが、さらに親魚量が増加すると、加入量が頭打ちになります。

8.2 具体例

8.2.1 リッカー型再生産曲線(8-r_bh.xls - Sheet 8.2.1)

アラスカのカーラック川のベニザケを例にリッカー型再生産曲線を求めます。

$$R = \alpha E e^{-\beta E} \quad (1)$$

ここでRは加入尾数、Eは親魚尾数、 α は卵から加入までの密度独立な生残率、 β は密度効果に関するパラメータです。 α と β を変化させるセル、元データのRと式(1)から求まるR'との偏差平方和を目的セルとし、目的セルを最小化する α と β をソルバーで求めることができます。

また、式(1)を式(2)のように変形し、 $\ln(R/E)$ とEの回帰直線から、パラメータ α と β を求めることができます。

$$\ln(R/E) = \ln \alpha - \beta E \quad (2)$$

式(1)から直接ソルバーで残差平方和を最小にして求める方は、式(1)のまわりに正規分布を仮定しています。一方、式(2)の回帰直接から求める方法は、 $R = \alpha E e^{(-\beta E + \varepsilon)}$ のモデルに対応し(ε は誤差項)、式(1)のまわりに対数正規分布を仮定しており、パラメータの推定値がやや異なります。

8.2.2 ベバートン・ホルト型再生産曲線(8-r_bh.xls - Sheet 8.2.2)

マダイを例にベバートン・ホルト型再生産曲線を求めます。

$$R = \alpha E / (1 + \beta E) \quad (3)$$

ここでRは加入尾数、Eは親魚尾数、 α は卵から加入までの密度独立な生残率、 β は密度効果の強さを決めるパラメータです。 α と β を変化させるセル、元データのRと式(4)から求まるR'との偏差平方和を目的セルとし、目的セルを最小化する α と β をソルバーで求めることができます。

式(2)と同様の対数正規分布の誤差を仮定する場合は、元データのRと式(3)から得られるR'を用いて、 $\ln R - \ln R'$ の平方和を最小とするパラメータを求めます。なお式(3)を式(4)の形に変形し、

$$1/R = \beta/\alpha + 1/\alpha \cdot 1/E \quad (4)$$

1/Rと1/Eの回帰直線からパラメータを推定することも可能ですが、これは式(3)の形に戻すと $R = \alpha / (\beta + 1/E + \alpha \epsilon)$ のモデルを仮定することに相当しており、その妥当性に注意が必要です。マダイの例でも、式(4)を用いた回帰式による推定では1969年のデータに大きく影響され、適切な推定値となっていません。

また、RとEの桁数が大きく異なるとソルバーによる収束は悪くなります。ここでは、Rを1/100にしています。

どちらの再生産曲線の場合も、VPAで求めた最近の親魚量と加入量が再生産関係のどの部分にあり、親魚量が少なすぎるのか、否かを判断するための基準として考えることができます。またこれらの再生産曲線は次に紹介する資源管理方策の提言や管理基準値の計算に用いることができます。

8.2.3 再生産曲線による資源管理方策および管理基準値(8-r_bh.xls - Sheet 8.2.3~6)

再生産曲線にもとづく管理基準値は、MSYを実現する親魚尾数 E_{msy} 、MSYにおける漁獲係数 F_{msy} などがあります。なお、再生産曲線の推定は実際のデータからは難しいことが多く、再生産曲線を使わない管理基準値も用いられています。その例として F_{med} があり、漁獲係数を F_{med} に設定しておけば、長年で見ると、現在の親魚量を小さい方向へ移動させる場合と大きい方向へ移動させる場合とが、確率的にはほぼ半々になることが期待されます(和田2001、桜本1998)。

サケのように産卵後に死亡する場合、産卵のために遡上した親魚尾数Eとその親魚に由

来する子世代の回帰尾数 R の関係を示すリッカー型再生産曲線を用い、 $R-E$ を目的セルとして、これを最大にする E_{msy} を求めることができます。そして、生残過程で紹介した次の関係式を用いて、 F_{msy} を求めます (Sheet 8.2.3)。

$$Z = -\ln(N_{t+1}/N_t) = F + M$$

ここで、 $R = N_t$ 、 $E = N_{t+1}$ と考えると、 $F = -\ln(E/R) - M$

一方、平松(2010)はより一般的な F_{msy} を紹介しています(Sheet 8.2.4~5)。 a 歳の成熟率を m_a 、体重を w_a 、 t 歳の選択率を s_t 、最高年齢を a_{max} として、ある漁獲係数 F のもとで加入量 R が将来どれだけの親魚量 S になるかを次式で表します。なお、具体例ではゴマサバ太平洋系群を使用して、 F_{msy} などの求め方を紹介していますが、資源管理目標として MSY を用いることについては多くの議論があり (長谷 2005, Larkin1997, Hilborn 2004)、現在ゴマサバ太平洋系群では MSY に基づく管理はなされていません(川端ほか 2012)。

$$S = g(F, R) = \sum_{a=0}^{a_{max}} R \cdot m_a \cdot w_a \cdot \exp(-\sum_{t=0}^{a-1} (s_t F + M_t)) \quad (5)$$

ただし、 $a=0$ の時 $\exp() = 1$ とします。

この式は次の SPR (Spawning per recruitment, 加入当たり産卵親魚量)、

$$SPR = \sum_{a=0}^{a_{max}} m_a \cdot w_a \cdot \exp(-\sum_{t=0}^{a-1} (s_t F + M_t)) \quad (6)$$

を用いると、

$$S = SPR \cdot R \quad (7)$$

となります。(7)式とある再生産関係 $R=f(S)$ の下での平衡状態の加入量と親魚量を R^* 、 S^* とします。この時、漁獲量は

$$C = \sum_{a=0}^{a_{max}} R^* \cdot \exp(-\sum_{t=0}^{a-1} (s_t F + M_t)) \cdot w_a \cdot (s_a F / (s_a F + M_a)) \cdot (1 - \exp(-(s_a F + M_a))) \quad (8)$$

となります。(8)式を最大にする F が F_{msy} となります。

なお、 R^* はリッカー型再生産曲線では式(9)となります(Sheet 8.2.4)。

$$R^* = \ln(\alpha SPR) / (\beta SPR) \quad (9)$$

R^* はベバートン・ホルト型再生産曲線では式(10)となります(Sheet 8.2.5)。

$$R^* = (\alpha \text{ SPR} - 1) / (\beta \text{ SPR}) \quad (10)$$

F_{med} は、過去の RPS の値から中央値 median となる RPS_{med} を求めます。 $\text{SPR} = 1 / \text{RPS}_{\text{med}}$ となる漁獲係数が F_{med} で、 F_{med} で漁獲すれば、長年で見ると、現在の親魚量を小さい方向へ移動させる場合と大きい方向へ移動させる場合とが、確率的にはほぼ半々になることが期待されます。再生産関係の図に式(7)に相当する直線を引いたとき、その直線より上にくる点と下にくる点が等しくなるような漁獲係数です(和田 2001、桜本 1998) (Sheet 8.2.6)。

8.3 補足

8.3.1 リッカー型再生産曲線の導き方

リッカー型再生産曲線は、産卵量 E により全減少係数 Z が決定され、全減少係数 Z が産卵量 E と直線的な関係にあるという仮定の式(11)から導かれます。なお、ここでは漁獲係数 F は考えないので、全減少係数 Z は自然死亡係数 M と等しいことになります。

$$Z = a + bE \quad (11)$$

$$dN/dt = -ZN = -(a + bE)N \quad (12)$$

$$dN/N = -(a + bE) dt$$

$$\ln N = -(a + bE)t + C$$

$$N = Ce^{-(a + bE)t}$$

$t=0$ のとき $N=E$ を代入して、

$$E=C$$

$$N = Ee^{-(a + bE)t}$$

$t=t_r$ のとき $N=R$ を代入して、

$$R = Ee^{-(a + bE)t_r}$$

ここで、 $\alpha = e^{-at_r}$ 、 $\beta = bt_r$ とおくと、式(13)のリッカー型再生産曲線となる。

$$R = \alpha E e^{-\beta E} \quad (13)$$

8.3.2 ベバートン・ホルト型再生産曲線の導き方

ベバートン・ホルト型再生産曲線は、全減少係数 Z がその時その時の密度 N によって決定され、全減少係数 Z が密度 N と直線的な関係にあるという仮定から導かれます。なお、ここでは漁獲係数 F は考えないので、全減少係数 Z は自然死亡係数 M と等しいこととなります。

$$Z = a + bN \quad (14)$$

$$dN/dt = -ZN = -(a + bN)N \quad (15)$$

$$dN/((a + bN)N) = -dt$$

$$(-b/(a + bN) + 1/N) dN = -adt$$

これを積分すると

$$-\ln(a + bN) + \ln N = -at + C$$

$$-\ln(N / (a + bN)) = -at + C$$

$$N / (a + bN) = C' e^{-at} \quad (16)$$

$$N = C' e^{-at} (a + bN)$$

$$N = a C' e^{-at} / (1 - bC' e^{-at}) = a e^{-at} / (1/C' - b e^{-at}) \quad (17)$$

$$t=0, N=E \text{ を式(17)に代入して、 } E/(a + bE) = C' \quad (18)$$

式(18)を式(17)に代入すると、

$$\begin{aligned} N &= a e^{-at} / ((a + bE)/E - b e^{-at}) = a e^{-at} / (a/E + b(1 - e^{-at})) \\ &= e^{-at} / (1/E + (1 - e^{-at}) b/a) \end{aligned} \quad (19)$$

式(19)に $t=t_r$ のとき $N=R$ を代入すると、

$$R = e^{-at_r} / (1/E + (1 - e^{-at_r}) b/a)$$

ここで、 $\alpha = e^{-at_r}$ 、 $\beta = (1 - e^{-at_r}) b/a$ とおくと、式(20)のベバートン・ホルト型再生産曲線となる。

$$R = \alpha E / (1 + \beta E) \quad (20)$$

8.4 引用文献

- 8.4.1 Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Bd. Can., 11(5), 559-623.
- 8.4.2 Beverton, R. J. H. and Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fish. Invest. U. K., Ser. II, 19, 533pp.
- 8.4.3 能勢幸雄・石井丈夫・清水 誠. 1988. 水産資源学. 東京大学出版会. 217pp.
- 8.4.4 Rounsefell, G. A. 1958. Factors causing decline in sockeye salmon of Karluk River, Alaska. Fish. Bull. 130:83-169.
- 8.4.5 岡田啓介. 1974. 東シナ海・黄海産マダいの資源生物学的研究. 西水研報告. 44:49-185.
- 8.4.6 和田時夫. 2001. 生物学的資源管理基準と漁獲制御ルール. 資源評価体制確立推進事業報告書－資源解析手法教科書－, 日本水産資源保護協会, 246-263.
- 8.4.7 桜本和美. 1998. 漁業管理のABC－TAC制がよくわかる本－. 成山堂書店. 200pp.
- 8.4.8 平松一彦. 2010. 再生産関係と水産資源管理. 月刊海洋. 42(4):199-203.
- 8.4.9 川端 淳・渡邊千夏子・西田 宏・梨田一也・本田 聡. 2012. 平成23年度ゴマサバ太平洋系群の資源解析. pp. 217-250, 平成23年度我が国周辺水域の漁業資源評価(魚種別系群別資源評価・TAC種) 第1分冊. 水産庁増殖推進部・独立行政法人水産総合研究センター
- 8.4.10 長谷茂人. 2005. 水産資源管理の基本理念について
http://www.jfa.maff.go.jp/j/suisin/s_siryou/pdf/002_kihonrinen.pdf (参照 2013-03-14)
- 8.4.11 Larkin, P. A. 1977. An epitaph for the concept of maximum sustained yield. Trans. Am. Fish. Soc. 106:1-11.
- 8.4.12 Hilborn, R. 2004. Ecosystem-based fisheries management: the carrot or the stick? Mar. Ecol. Prog. Ser. 274:275-278.

8.5 雛形になる文献

- 8.5.1 船越茂雄・中村元彦・柳橋茂昭・富山 実. 1997. 伊勢湾イカナゴの再生産関係と資源管理. 愛知水試研報告, 4:11-22.
- 8.5.1 相澤 康・安藤 隆・勝呂尚之・中田尚宏. 1999. 相模川におけるアユ、*Plecoglossus altivelis* の遡上生態について. 水産増殖, 47(3):355-361.
- 8.5.2 佐野二郎. 2008. 糸島地区におけるコウイカの資源管理に関する研究. 福岡水海技セ研報, 18:53-57.