



Title	再生産率の時間変化に対する水産資源の応答
Author(s)	磯田, 豊; ISODA, Yutaka; 東屋, 知範 他
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 49(1), 1-14
Issue Date	1998-03
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/24164">https://hdl.handle.net/2115/24164</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	49(1)_P1-14.pdf



再生産率の時間変化に対する水産資源の応答

磯田 豊<sup>1)</sup>・東屋 知範<sup>2)</sup>

Response of Fish Population to the Time-Varying  
Reproductive Rate

Yutaka ISODA<sup>1)</sup> and Tomonori AZUMAYA<sup>2)</sup>

Abstract

The response of fish populations which are qualitative expressions of the (para)larvae and fertile adult stocks are investigated under the time-varying reproductive rate with a simple sine curve. It is shown that the phase of stock abundance lags  $90^\circ$  from a time of good reproduction and its population has the exponential increasing and decreasing changes, when the period of variation is larger than the lifetime of fish. The result is applied to the squid, *Todarodes pacificus*, population in the Japan Sea and a possible cause of its stock variation is discussed.

Key word: Fish population, time-varying reproductive rate, Life time of fish

緒 言

浮魚の資源量変動にはしばしば卓越年級群が現れ、ある  $n$  年の産卵親量 (年齢  $s$  才) が多い主な原因の一つとして、 $s$  年産卵前の  $n-s$  年の稚魚の生き残りが多かったことが報告されている。ここで、この  $n-s$  年生まれの稚魚量の大きさは、 $n-s$  年の物理・生物的環境変動に関係した稚魚生残率と彼らを生んだ産卵親量との積で表されると考える。一方で、産卵親から生み出された卵は、稚魚になるまでの初期減耗の過程において密度の影響を受けるため、稚魚の加入量は産卵親量に比例しないという考え方もある。例えば、5 匹の親から 1 匹の稚魚が生き残る場合と 5 匹の親から 5 匹の稚魚が生き残る場合があることから、「親子関係はない」とする考え方である。しかし、この場合においても前者が  $1/5=0.2$ 、後者が  $5/5=1$  の生残率であったとすれば、やはり「親子関係はある」と考えることができ、本論は以下この考え方に従う。

さらに、稚魚から産卵親までの自然死亡率をある一定値と仮定できれば、産卵親量とその子である稚魚量の比 (稚魚生残率) で再生産率の相対的な大きさを代表することができる。そして、 $n-s$  年の産卵親量は  $n-2s$  年前の産卵親量に依存し、親子関係から次々逆上った前の世代の産卵親量が現在の資源量に関係することになる。このように考えると、「現世代の資源量は無限に過去の世代の産卵親量と各世代毎の再生産率で決まる」ことになり、これは本論で扱うモデルの基本的構造である。

<sup>1)</sup> 北海道大学水産学部物理海洋学講座

(Laboratory of Physical Oceanography, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

<sup>2)</sup> 遠洋水産研究所

(National Research Institute of Far Seas Fisheries)

これまでの資源量変動モデルでは、物理・生物的環境変動（環境要因）や漁獲努力（人為的要因）が資源量変動に与える影響、すなわち世代毎の再生産率の原因について主に議論されてきた。例えば、資源管理モデルの立場から、和田ら（1996）のSPRモデルや勝川・松宮（1997）の産卵ポテンシャルモデルなどが提案されている。それ故、資源量変動モデルを用いた議論の主題は環境要因と人為的要因の二者択一に置かれるものの、結果としてこれら二つの要因の区別はまだまだ不確定なパラメータの中にあるように思う。

一方、東屋・磯田（1996）はこの不確定な再生産率を既知のパラメータとして扱い、魚の親子関係だけから生じる資源量変動を強調した「親子モデル」を提案した。そして彼らは、実際の資料を用いた資源量変動の研究を行う前に、この親子関係を規定する「寿命と産卵年数」の違いにより現れる資源変動の特徴をまず理解しておくことの重要性を指摘している。具体的には環境及び人為的な変動に相当する再生産率の経年変化を既知量として与え、多回産卵魚のスケトウダラと1回産卵のサケを例に、過去の再生産率が産卵回数の違いによって、どの様に次世代の資源量に受け継がれるかを議論している。

本研究では東屋・磯田（1996）のモデルを解析的に取扱い易い1年生1回繁殖のスルメイカに適用した。スルメイカはマイワシ・マサバ・スケトウダラなどの多年魚に比べて世代交代が早く、短い期間の漁獲統計資料を用いても親子関係がより顕著に現れる魚種と考えられる。本論では始めに、再生産率を既知量として与え、1年魚の親子関係から現れる資源量変動の特徴を整理する。次に、日本海のスルメイカの資源（漁獲）量変動から逆に再生産率を求め、資源量変動の一要因について考察する。そして最後に、1年魚モデルで記述された資源変動の特徴が多年魚モデルにも適用できることを示す。

### 1年魚の親子モデル

寿命が1年であるスルメイカの資源量変動に係わる種々の要因を模式図として Fig. 1 に示す。図中の  $A$  は産卵親、 $L$  は幼生の個体数を、添字の  $n$  は年を示す。 $n$  年の産卵親 ( $A_n$ ) は産卵前に漁獲の対象となり減少し、生き残った親だけが産卵を行う。その後、孵化した幼生の多くは水温・流れ等の物理的生活環境や餌不足による自然死亡、他の大型魚による捕食等で初期減耗し、再生産に加わることができない。そして数十日後、再生産に加わる可能性のある幼生 ( $L_n$ ) が生き残る。さらに、翌年の産卵親 ( $A_{n+1}$ ) までの1年の間、自然死亡や主として餌環境による密度効果（環境収容量に依存）により、資源量の増減が決まる。ところが、上記の個体数増減要因をスルメイカの生態時間軸上でいくらか正確に数式化できても、用いるべきパラメータ（1個体当たりの産卵数・漁獲圧・種々の自然死亡率など）には不確定な要素があまりにも多い。

本モデルでは、産卵から初期減耗までの生残率を  $\beta_n$ 、再生産に加わるまでの生存率を  $\alpha_n$  で表現し、1年寿命である親子関係から生じる資源量変動の特徴に注目する。よって、このモデルでは漁獲という人為的要因と物理・生物的環境要因は区別せず、生残率  $\beta_n$  という一つのパラメータで表現している。簡単には、生残率  $\beta_n$  を通して産卵可能な親  $A_n$  から幼生  $L_n$  が生き残り、生き残った幼生  $L_n$  は生存率  $\alpha_n$  を受けて翌年の産卵親  $A_{n+1}$  になると考える。これを式の形で表現すると

$$L_n = \beta_n \cdot A_n \quad (1)$$

$$A_{n+1} = \alpha_n \cdot L_n \quad (2)$$

の簡単な形となる。

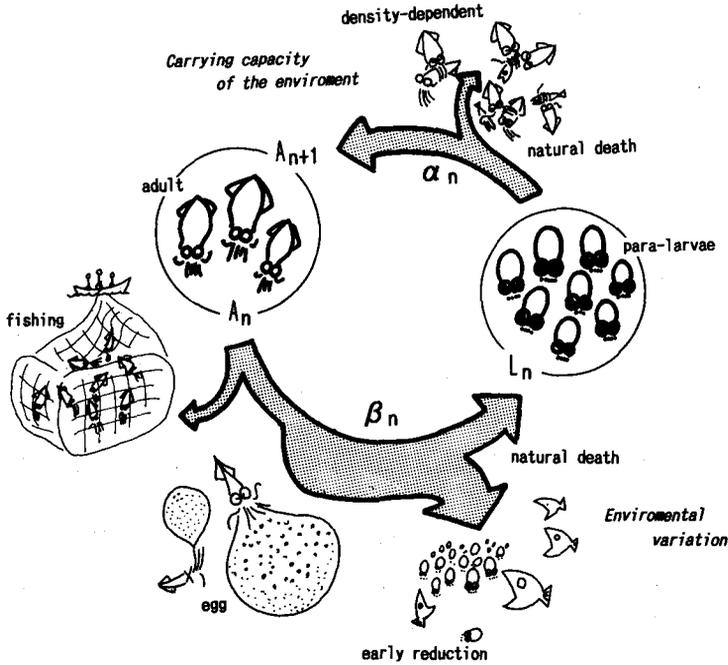


Fig. 1. Conceptual model of factors important in determining stock of squid through the 1 year life history. Relative mortality, important environmental processes and the life stages that they affect are schematically indicated.

密度効果のない場合

まず始めに、密度効果のない場合を考える。(2) 式において  $\alpha_n=1$  とし (すなわち、 $A_{n+1}=L_n$ )、(1) 式を代入し整理すると、幼生個体数の関係式は

$$L_{n+1} = \beta_n \cdot L_n \tag{3}$$

となる。 $\alpha_n=1$  の場合、生残率  $\beta_n$  は再生産率に相当する。ここで、 $\beta_n=1$  のとき個体数の増減はなく、本論では定常生残率と呼ぶ。すなわち、1 匹の産卵親から種々の資源量変動要因によって、結局 1 匹の産卵親が翌年、産卵することを意味している。そして (3) 式は  $\beta_n > 1$  の状態が継続すれば  $L_n$  は指数関数的に増加していき、 $\beta_n < 1$  が継続すれば逆に  $L_n$  は減少していくことを示す。

次に、この再生産率  $\beta_n$  を定常生残率 ( $\beta_n=1$ ) 付近で適当な周期で振動させたときの資源量変動の応答を調べる。再生産率は簡単に

$$\beta_n = 1 + b \cdot \sin(n\omega) \tag{4}$$

の正弦曲線と与え、 $b$  は変動の振幅、 $\omega = 2\pi/T$  ( $T$ : 変動周期年) である。例として、 $b=0.4$ 、 $T=15$  年、初期値を  $L_0=A_0=1$  としたときの資源量変動を Fig. 2 に示す。計算された資源量変動の特徴として次の 3 つが挙げられる。

- (i) 環境変動と資源量変動との位相差が 90 度であること。
- (ii)  $\beta_n$  は正弦曲線と与えているにもかかわらず、資源量は急増・急減を示すこと。
- (iii)  $\beta_n$  は一定振幅の変動にも係わらず、資源量は長期的にみて減少傾向にあること。

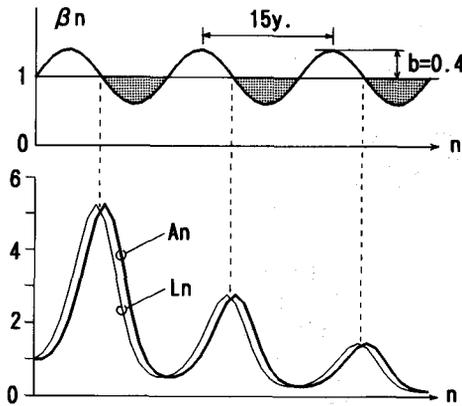


Fig. 2. Upper panel is the temporal variation of  $\beta_n$ . Lower panel is the temporal variations of  $A_n$ ,  $L_n$  as the response to  $\beta_n$  variation. The initial value of  $A_n$  and  $L_n$  is  $A_0=L_0=1$ . The amplitude of  $\beta_n$  is  $b=0.4$ , and its period is  $T=15$ .

(3) 式を以下に示す微分方程式で近似し, 上記 (i)~(iii) の資源量変動の特徴を考える。(3) 式に (4) 式を代入し, 変形すると

$$L_{n+1} - L_n = L_n \cdot b \cdot \sin((n+1)\omega) \quad (5)$$

となる。ここで,  $dL/dt \sim (L_{n+1} - L_n)/1$  年, 右辺の  $L_n$  を  $L_{n+1/2}$ ,  $\sin((n+1)\omega)$  を  $\sin((n+1/2)\omega)$  で近似し, 離散時間  $n$  を連続時間  $t$  に置き換える。このような操作によって, (5) 式は

$$dL/dt \sim L \cdot b \cdot \sin((t+1/2)\omega) \quad (6)$$

の微分方程式で近似される。(6) 式を  $t=0$  で  $L=L_0$  の初期条件のもとに解くと, 次式の幼生量  $L(t)$  の近似解を得る。

$$L(t) \sim L^* \exp(-(b/\omega) \cdot \cos((t+1/2)\omega)) \quad (7)$$

ここで,  $L^* = L_0 \exp((b/\omega) \cos(\omega/2))$  である。 $\sin$  波の再生産率  $\beta(t)$  に対し, 幼生量  $L(t)$  は  $\cos$  波で変動し, 90度の位相差のあることを示す (特徴 (i))。この結果は, 微分方程式による近似解を求めるまでもなく, 再生産率が良い ( $\beta_n > 1$ ) 期間は幼生量が多い期間ではなく, 幼生量増加期に対応するためである。

次に,  $x(t) = (b/\omega) \cdot \cos((t+1/2)\omega)$  とおき, (7) 式  $L(t) \sim L^* \exp(-x(t))$  における  $x$ - $L$  関係を Fig. 3(a) に示す。 $x(t)$  は  $+b/\omega$  から  $-b/\omega$  の間を周期  $T=2\pi/\omega$  で振動する。 $x(t)$  が  $0 \sim +b/\omega$  にあるとき,  $L(t)$  は  $0 \sim L^*$  の小さな値の範囲で変化し,  $x(t)$  が  $0 \sim -b/\omega$  にあるとき,  $L(t)$  は  $L^*$  以上の値で急増急減することがわかる (特徴 (ii))。この特徴は, 我々が資源 (漁獲) 変動の原因を環境変動との相関解析によって調べる場合の注意を与える。例えば, 縦軸に資源 (漁獲) 変動  $L(t)$  を, 横軸に水温などの経年変化 ( $\beta(t)$ , もしくは 90度の位相差を考慮し  $-d\beta/dt$  など) をとり相関解析を行った場合を考えてみよう。両者の相関は特徴 (ii) によって直線回帰の関係ではなく, Fig. 3(a) に示したような指数関数的な関係を示す。よって, 直線回帰を前提とした漁獲資料の統計解析結果の解釈には十分注意を払う必要がある。逆に考えれば, 指数関数的に増減する資源変動であっても, その原因となる水温場などの環境変動には必ずしも極端な増減がみられない可能性がある。

Fig. 3(b) の上段に  $\beta(t) = 1 + b \cdot \sin((t+1/2)\omega)$  を, 下段に対応する幼生量  $L(t)$  の近似解と産卵親量  $A (= L(t+1))$  の時間変化を示した。微分方程式による近似解は無限に同じ振幅の資源量変動を示し, 長期的に減少する資源量 (特徴 (iii)) は表現できない。この資源量の長期的な減少は,  $n$  年と  $n+1$  年の「おくれ」を表現した (2) 式 (ただし,  $\alpha_n = 1$ ) の親子関係によって生じる

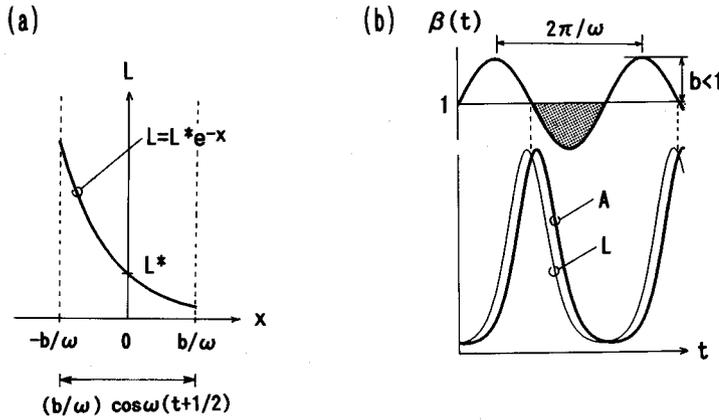


Fig. 3. (a) The function of  $L=L^*e^{-x}$ . (b) Schematic figure of the solution of  $A, L$  as the response to  $\beta(t)$  variation.

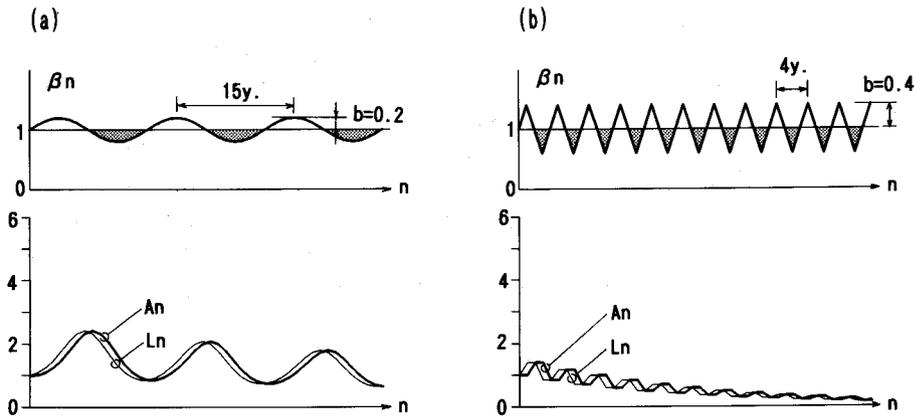


Fig. 4. The same as Fig. 2 except for (a)  $b=0.2$  and (b)  $T=4$ .

特徴である。すなわち、幼生量  $L_n$  と産卵親量  $A_n$  の変動に寿命である 1 年の位相差があるため、必然的に資源量の増加期は  $L_n > A_n$ 、減少期は  $L_n < A_n$  の関係にある (Fig. 2 を参照)。そして、(1) 式が示すように  $L_n$  の増減が  $\beta_n \cdot A_n$  に左右されることから、資源増加期の増加量よりも減少期の減少量の方が大きくなり、その結果、資源量は長期的に減少することになる。ただし、この特徴 (iii) はすべての魚種が必ず死滅に向かうことを意味するものではない。死滅する理由は、このモデルで内的自然増加率が考慮されていないためである。このモデルにおいて内的自然増加率を表現するには、定常生存率である 1 の値を 1 より大きな値に設定すればよい。なお、次節の密度効果のあるモデルでは、パラメータ  $\alpha_n$  の中に内的自然増加率が考慮されている。

また、(7) 式の近似解は幼生量変動の振幅が再生産率の振幅  $b/\omega$  の大きさに比例することを示している。例えば、 $b/\omega$  の振幅値を小さくするセンスは、再生産率の振幅  $b$  が小さい場合と変動周期  $T$  が短い ( $\omega$  が大きい) 場合がある。それぞれの場合の計算例を Fig. 4(a)(b) に示す。Fig. 2 ( $b=0.4, T=15$  年) と比較して、再生産率の振幅 ( $b=0.2$ ) が小さいとき資源量変動の振幅も小

さくなり (Fig. 4(a)), 再生産率の振幅が同じでも周期が短く ( $T=4$  年) となると資源量変動の振幅は小さくなる (Fig. 4(b)). そして振幅値  $b/\omega \sim b \cdot T$  の形は, 再生産率が倍になる効果と継続年数が倍になる効果が同程度の影響をもつことを示す。このことは, もし1年だけ目立って大きな再生産率の年があったとしても, その前後の再生産率の時間変化を見なければ, 大きな再生産率の年がその後の資源量変動に大きな影響を与えたとは単純には判断できないことを示す。

**密度効果のある場合**

本論では簡単に, 生存率  $\alpha_n$  を次式で表現した。

$$\alpha_n = a(L_c - L_n) / L_c \tag{8}$$

$a$  は内的自然増加率を示す適当な係数,  $L_c$  は  $L_n$  の最大環境収容量を示す。この (8) 式の形はリッカー型の密度効果を表し, Fig. 5 に  $\alpha_n - L_n$  関係を示した。すなわち,  $L_n \rightarrow 0$  のとき  $\alpha_n \rightarrow a$ ,  $L_n \rightarrow L_c$  のとき  $\alpha_n \rightarrow 0$  となると仮定している。例えば, 幼生から産卵親になるまでの間, 幼生の生き残りが多いと餌環境などの悪化のため  $\alpha_n$  は小さい値に抑えられる。再生産率  $\beta_n$  は Fig. 2 と同じ変動 ( $b=0.4, T=15$  年) を与え,  $L_c=5, L_0=A_0=1$  の条件のもと,  $a=1.2, 2.0, 2.8$  とした場合の資源量変動を Fig. 6 に示す。図中の破線が最大環境収容量  $L_c=5$  である。

$a$  の値が大きくなるに従い,  $L_c$  に近いレベルで資源は変動する。 $a=1.2$  の場合 (Fig. 6(a)),  $L_c$  よりも小さなレベルの資源量変動を示し, 親子関係 ( $A_n - L_n$ ) 及び再生産率  $\beta_n$  との位相関係は密度効果のない Fig. 2 の結果に似ている。 $a=2.0$  の場合 (Fig. 6(b)),  $L_n$  の変動の形は  $\beta_n$  の変動に近づき, 両者の位相差は小さくなる。一方,  $A_n$  の変動はほとんどみられなくなり, ほぼ一定値になっている。 $a=2.8$  の場合 (Fig. 6(c)),  $L_n$  の変動はより  $\beta_n$  の変動に近づき, 資源量は  $L_c$  に近い高いレベルで逆位相の親子関係を示す。 $a$  の値が大きい場合 (Fig. 6(b)(c) の場合), 言い換えれば環境収容量に近いレベルにおける資源量変動の特徴をまとめると次のようになる。幼生の生き残りが良い時期 ( $\beta_n > 1$ ) に比例して幼生量は増加し, その時の産卵親量は密度効果によって逆に減少する傾向がある。また, 密度効果は資源量の急増急減を抑え, 資源量は  $\beta_n$  の変動に近い正弦曲線的な変動を示すようになる。

しかし, 上述のモデルを用いて密度効果の特徴がいくら詳細に記述できても, 実際の環境収容

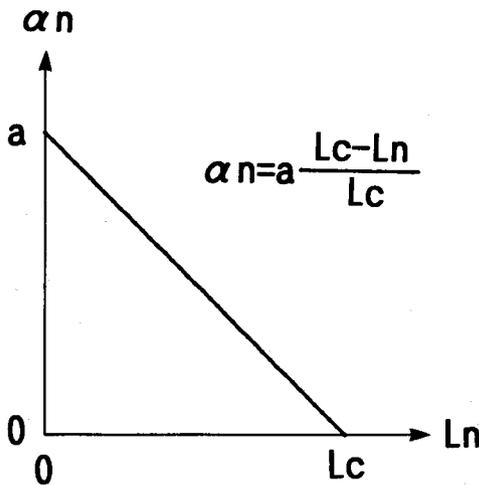


Fig. 5. Schematic figure of the function of  $\alpha_n$  ( $L_n$ ).

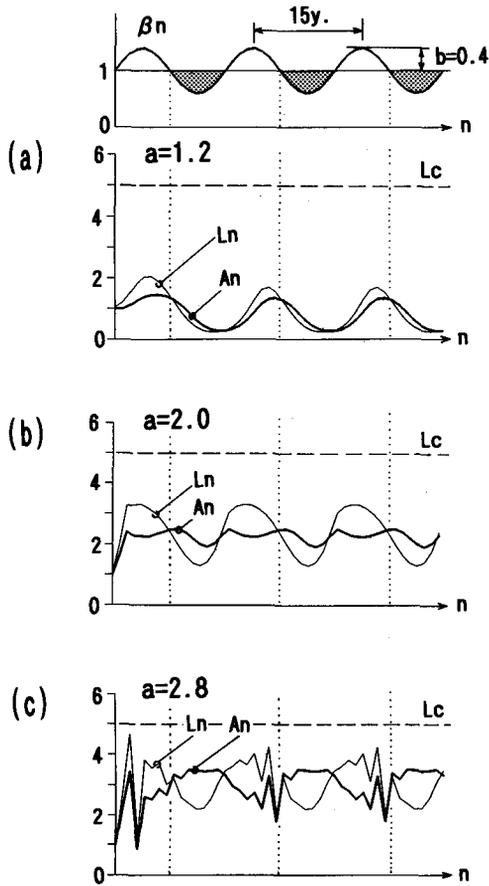


Fig. 6. Upper panel is the temporal variation of  $\beta_n$  ( $b=0.4$ ,  $T=15$  as the same as the case of Fig. 2). Lower three panels are the temporal variations of  $A_n$ ,  $L_n$  as the response to  $\beta_n$  variation. Panels (a) to (c) correspond to the case of  $a=1.2$ , 2.0 and 2.8, respectively. The initial value of  $A_n$  and  $L_n$  is  $A_0=L_0=1$ . The carrying capacity of the environment:  $L_c=5$  is assumed.

量  $L_c$  の値とその経年変化、そして  $L_c$  を規定する原因を既存の資料から特定することは難しい。このような現状において、実際の資源量変動を密度効果を入れたモデルを用いて議論できる段階にはないと考える。そこで、(1) 式を (2) 式に代入すると、産卵親量  $A$  に関する関係式

$$A_{n+1} = B_n \cdot A_n \quad (9)$$

が得られる。ここで、 $B_n = \alpha_n \cdot \beta_n$  である。密度効果まで含めた  $B_n$  の値が、真の意味での再生産率である。また、(9) 式の形は  $B_n$  の経年変化が幼生量  $L_n$  の情報が全くなくても、産卵親量  $A_n$  の情報だけから求まることを示す。(9) 式を用いて  $B_n$  が求まれば、密度効果  $\alpha_n$  と初期生残率  $\beta_n$  との区別はできないものの、資源量変動の増減を左右した定量的な再生産率の経年変化を知ることができる。次節では、日本海におけるスルメイカ産卵親の資源量変動  $A_n$  から実際に  $B_n$  を求め、その変動要因について考察する。

#### 日本海におけるスルメイカの資源量変動

日本海のスルメイカの漁獲量 (産卵親:  $A_n$ ) と幼生量 (子:  $L_n$ ) の経年変化が示す位相関係から、まず密度効果の有無について検討する。ここで、漁獲量変動は資源量変動の相対的な大きさ

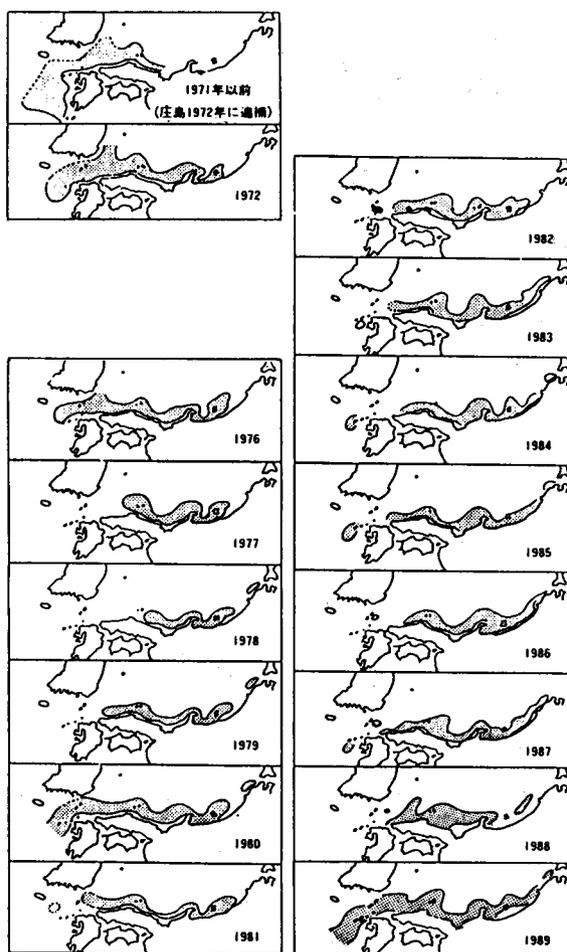


Fig. 7. The horizontal distributions of the measured squid paralarval abundance for autumn season from 1971 to 1989 (from Kasahara, 1989).

を代表していると考えた。日本海におけるスルメイカ幼生分布の経年変化 (1971・1972年, 1976～1989年) を笠原 (1991) から引用し, Fig. 7 に示す。スルメイカの産卵場は青森から九州西方に至る日本列島に沿った陸棚域に形成され, 分布パターンの経年変化は主に山陰沖の陸棚域にみられる。1977～1979年と1986年は山陰沖に幼生がみられず, これらの年の産卵場は隠岐島以北のみに形成されているようにみえる。さらに, 笠原 (1991) は幼生量の経年変化の大きな山陰沖から九州西方海域 (Fig. 8 上段に示した地図のハッチ領域) における  $1,000\text{m}^2$  当たりの幼生個体数を見積もっている。Fig. 8 は沖合いスルメイカ漁場形成後の1972年以降におけるスルメイカ漁獲量 ( $A$ ) と笠原 (1991) の幼生個体数 ( $L$ ) の経年変化を示す。 $A$  と  $L$  の増減の様子はよく似た10年スケールの変動を示している。このことは山陰沖から九州西方海域における幼生量の増減で, 日本海全体の幼生量の相対的な増減を代表できることを示唆している。さらに, 寿命1年よりも長い時間スケールにおいて親子がほぼ同位相で変動していることから, 日本海のスルメイカの密度効果は比較的小さいことが推測される。

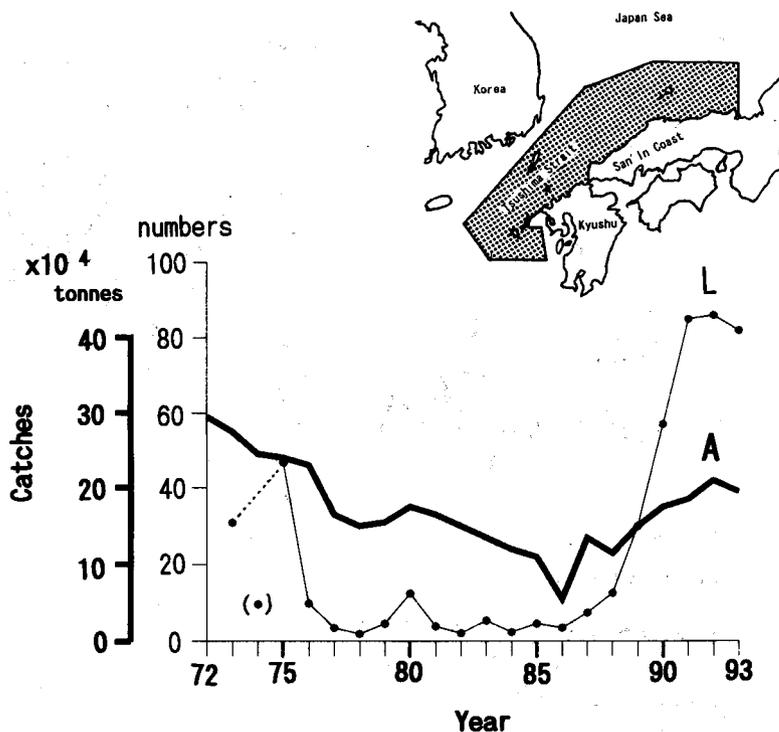


Fig. 8. Thin line shows the time series of density (numbers/ $10^3\text{m}^2$ ) of squid paralarvae: L in the dotted area of top panel. The density data in 1974 is indefinite due to the irregularity observations (from Kasahara, 1989). Thick line shows the time series of catches of squid: A in the Japan Sea.

次に、前節で提案した再生産率  $B_n$  を見積もる。(9) 式より、 $B_n$  を見積もる関係式は

$$B_n = A_{n+1}/A_n \quad (10)$$

となる。再度、(10) 式に (9) 式の関係を代入すると

$$B_n = A_{n+1}/(B_{n-1} \cdot A_{n-1})$$

となる。この手順を  $m$  回繰り返すと

$$B_n = A_{n+1}/(B_{n-1} \cdot B_{n-2} \cdot \dots \cdot B_{n-m+1} \cdot A_{n-m+1}) \quad (11)$$

となる。無限に続く親子関係のため、より正確な  $B_n$  の値を求めるには無限に過去 ( $m \rightarrow \infty$ ) の漁獲統計資料が必要になる。しかし、漁獲統計資料は有限であるため、Fig. 9(b) には  $m=1, 2, 3$  としたときの  $B_n$  の経年変化を示した。Fig. 9(a) は  $B_n$  の見積りに用いた漁獲量の経年変化である。結果として、 $m=1\sim 3$  の  $B_n$  の各経年変化パターンは、よく似た傾向を示す。図中において  $m=3$  の  $B_n < 1$  の値にハッチをつけ、悪い再生産率の期間を強調した。漁獲量の微妙な増減により、 $B_n$  の値のばらつきは大きくなるものの、1978~79年と1986~1991年の期間は良い再生産率 ( $B_n > 1$ ) の期間が継続している。この期間は漁獲量が増加する期間に当たり、再生産率の変動と漁獲量変動にはほぼ90度の位相差がみられる (Fig. 9(a)(b) を比較)。

我々が資源量変動の原因を考えると、比較すべき変動は先に見積もった再生産率  $B_n$  の変動

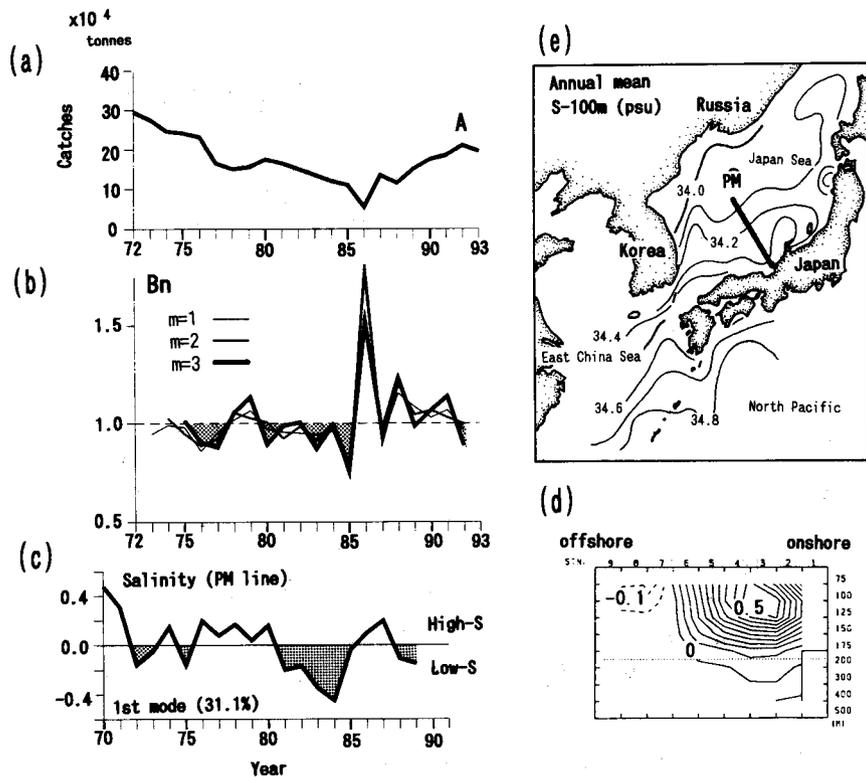


Fig. 9. (a) The catches of squid in the Japan Sea. (b) Reproductive rate  $B_n$  estimated from the catches data. (c) is the 1st mode time coefficient of EOF analysis for salinity along the PM line (its location see a map of (e)) and (d) is its spatial distribution map (from Isoda and Korematsu, 1995). (e) Annual mean salinity map around the Japanese islands at the depth of 100 m (from JODC, 1978).

である。密度効果が小さい ( $\alpha_n \sim 1$ ) と推測される日本海のスルメイカの場合、再生産率の変動の原因として産卵親から幼生における生残率  $\beta_n$  が第一候補として挙げられる。ここでは、山陰沖に存在する幼生量の大小が日本海のスルメイカ資源変動を左右していたと考えてみよう。幼生は遊泳力が小さいため、彼らの水平分布を左右する要因としては産卵親が決める産卵場の違いか、流れ環境が決める幼生の移流のされ方の違いが考えられる。

Fig. 10 は比較的漁獲量の多かった 1992 年における外套長 1 mm 未満の幼生分布 (山本, 1996) である。この年は山陰沖にも幼生は存在しているが、相対的に幼生存在量の大きな海域は次の 2 か所にみられる。一つは隠岐島東側で、もう一つは五島列島の北側である。Sakurai et al. (1996) はスルメイカの人工授精卵を用い、室内実験において卵から幼生孵化までの日数を環境水温毎に算出している。彼らの実験結果から、秋季の山陰沖表層における 15~20°C の水温環境では、孵化日数に 3~5 日が必要となる。対馬暖流表層の平均流速を 10~20 cm/s と仮定すると、産卵場と Fig. 10 の幼生分布には 50 km 程度の位置のずれがあると考えられる。このずれを考慮しても、五島列島周辺と隠岐島周辺に産卵場が形成されていることには変わりがない。このことから産卵親量が大小の年にかかわらず、山陰沖の大陸棚上はスルメイカの主産卵場ではないことが推察される。よって、親が産卵場の位置を経年変化させると考えるよりも、むしろ五島列島付近の産卵群が日

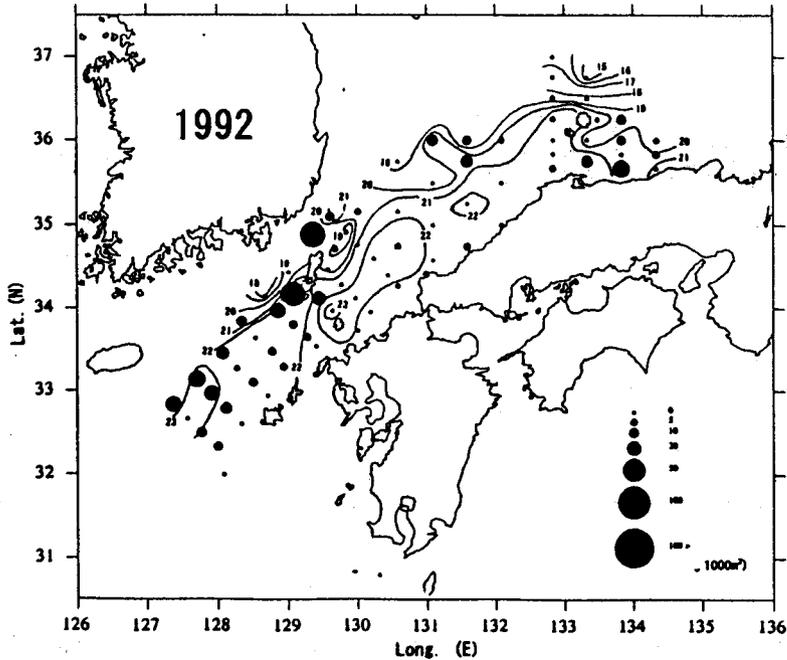


Fig. 10. The horizontal distribution of water temperature at the depth of 50 m and the measured squid paralarval abundance for autumn 1992 (from Yamamoto, 1996).

本海に移流されるかどうかの経年変化の違いが原因と考えられる。そこで、問題は対馬暖流の流量もしくは流路パターンに卵輸送を説明できるような10年スケールの経年変化が本当にあるかどうかである。

Fig. 9(c)(d) は (e) に示した舞鶴海洋気象台の定線 PM 断面において、1970～1989年の塩分資料を用いて主成分 (EOF) 解析を行った結果である (磯田・是松, 1995)。Fig. 9(c) は変動の振幅が最も大きな第1モード (寄与率 31.1%) の時間変動係数を示し、(d) は PM 断面におけるその空間分布パターンを示す。この解析結果より、PM 線がカバーしている対馬暖流全域では10年スケールの変動が最も卓越し、1976～1980年と1986～1987年に比較的塩分濃度の高い水が多く流入していたことを示している。この期間は Fig. 9(b) に示す  $B_n > 1$  の期間にほぼ対応している。対馬暖流は九州西方海域で東中国海系の塩分濃度の低い水と黒潮系の高い水が適当な割合で混合し (Fig. 9(e) の塩分水平分布図を参照)、日本海に流入している。このことから幼生の生き残りが良かった  $B_n > 1$  の期間は、東中国海域からの水塊輸送量よりも九州西方の産卵場に近い黒潮海域からの輸送量が比較的多かった可能性が示唆される。

上述のスルメイカ資源量変動のシナリオは、まだ定性的な議論の範囲にあり、求めた再生産率と卵輸送量との定量的な議論には至っていない。今後は、東中国海におけるスルメイカの詳細な卵分布と物理的な水塊分布から日本海に移流されたであろう産卵量を見積り、産卵親量との間に定量的な関係があるかを調べる必要がある。

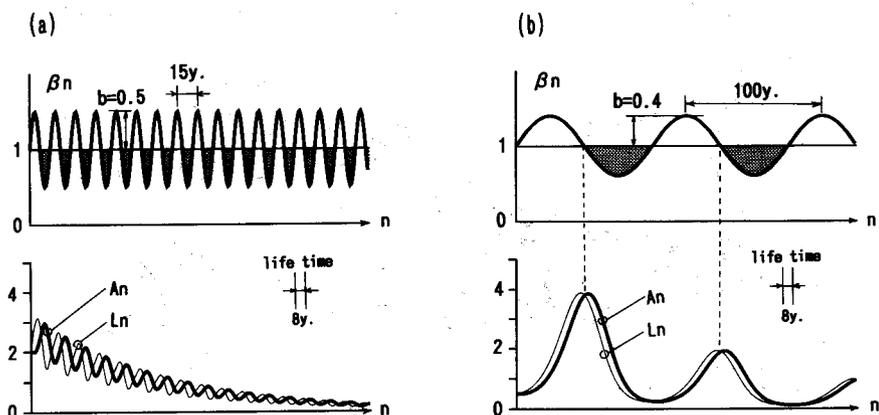


Fig. 11. The same as Fig. 2, but for the cases of long-lifetime of fish. The lifetime is  $l_e=8$ , and the spawning age is  $l_s=3$ . Parameters of  $\beta_n$  are (a)  $b=0.5$ ,  $T=15$ , and (b)  $b=0.4$ ,  $T=100$ . The initial values of  $A_n$ ,  $L_n$  are  $A_0=L_0=2$  in the case (a) and  $A_0=L_0=0.5$  in the case (b).

### 多年魚の親子モデル

東屋・磯田 (1996) が提案した多年魚の親子モデルでは、寿命:  $l_e$  と産卵開始年齢:  $l_s$  が重要なパラメータとなる。 $n$  年の年齢  $k$  才の親を  $A_{k,n}$ , この年の産卵親魚から生まれた稚魚を  $L_n$  とする。1 年魚と同様に、産卵魚の漁獲から初期減耗までの生残率 (または再生産率) を  $\beta_n$  とすると、親子関係は下記の簡単な形で表現できる。

$$L_n = \beta_n / (l_e - l_s + 1) \sum_{k=l_s}^{l_e} A_{k,n} \quad (12)$$

$$A_{1,n+1} = L_n \quad (13)$$

$$A_{k,n+1} = A_{k-1,n} \quad (k=2, \dots, l_e-1) \quad (14)$$

(12) 式は  $l_s$  才から  $l_e$  才までの産卵親魚から生残率  $\beta_n$  を通して、稚魚  $L_n$  が生き残ることを示す。 $l_e - l_s + 1$  は産卵年数であり、 $\beta_n$  を産卵年数で割ることによって定常生残率を表現することができる。また、(13) (14) 式は年が進むにつれて年齢が加算されることを示す。この親子モデルの特徴は、産卵親魚の死亡もすべて産卵時の生残率  $\beta_n$  に押しつけて簡単化できる点にある。

多年魚としてマイワシやマサバを考え、寿命  $l_e=8$  年、産卵開始年齢  $l_s=3$  才とし、 $\beta_n$  を適当な振幅で周期 15 年と 100 年で振動させた計算結果を Fig. 11(a)(b) に示した。なお、図に示した産卵親魚量  $A_n$  は

$$A_n = 1 / (l_e - l_s + 1) \sum_{k=l_s}^{l_e} A_{k,n} \quad (15)$$

である。寿命と  $\beta_n$  の変動周期が近い場合、親子関係は一言では記述できない複雑な位相関係を示す。これはその年の  $\beta_n$  から生じる変動と親子関係から生じる遅れ変動が複雑に重ね合わさるためである。15 年周期 (寿命の約 2 倍) 変動の場合、親子 ( $A_n - L_n$ ) は逆位相の関係を、 $\beta_n$  と  $L_n$  はほぼ同位相の関係を示している (Fig. 11(a))。

ところが、寿命に比べて  $\beta_n$  の周期が十分長い 100 年周期変動の場合には、2.1 節の 1 年魚モデルでまとめた (i)~(iii) の資源変動の特徴を示すようになる。実際に、Fig. 2 と Fig. 11(b) を比較すれば、両者の変動パターンは非常によく似ていることがわかる。例えば、約 400 年も過去に遡って漁獲変動が推測されている太平洋マイワシの場合、寿命よりも十分長い数十年から 100 年ス

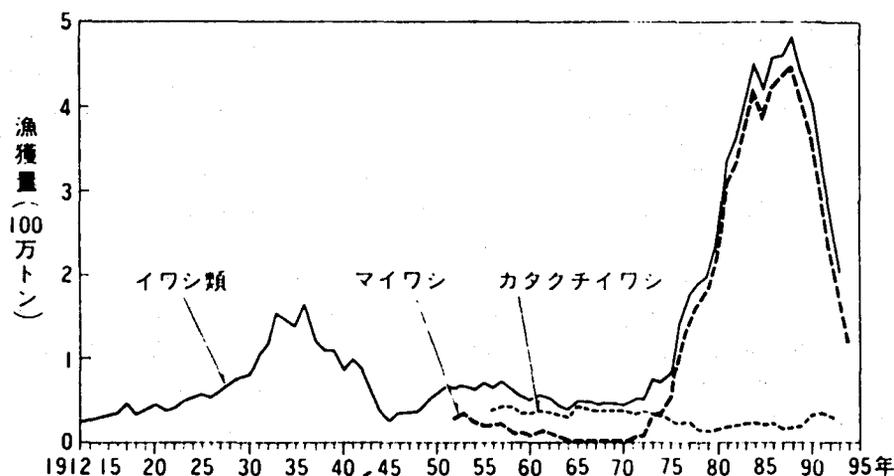


Fig. 12. The time series of catches of Far eastern sardine (from Hiramoto, 1996).

ケールの周期で豊凶を繰り返してきたと言われている (坪井, 1987)。漁獲統計資料が揃っている最近 80 年間のイワシ類 (マイワシ・カタクチイワシ) の漁獲量の経年変化を Fig. 12 に示した (平本, 1996)。マイワシの資源量変動の特徴は正弦曲線的な増減ではなく, Fig. 11(b) のモデルに現れた急増急減 (特徴(ii)) を示唆する短期の豊漁, 長期の凶漁を示している。先に議論したように, 密度効果は資源量の急増急減の特徴をむしろ抑える働きをすることから, 長期のマイワシ資源量変動を考える際には密度効果の重要性は比較的小さいと推測される。おそらく, マイワシの密度効果は豊漁時の 2 次的な影響と考えられる。友定 (1992) はマイワシが豊漁期を迎える時期の環境を樹木年輪から推定した江戸時代中期以降の水温をもとに議論し, 豊漁期は日本南岸沖の水温が平均より高い時期に転じた直後にあることをみつけた。「生き残りに良い環境と資源量増大との位相差が 90 度」という特徴 (i) から類推すれば, マイワシ稚魚の生き残りが良い環境は漁獲量がまだ少なく, 水温が平均より低い時期にあったと考えられる。Fig. 12 に示した期間においては 1920 年代と 1970 年代が対応する時期になる。水温の低かった原因を冬季海面冷却による表層混合層の発達に求めれば, 深層の栄養塩の補給増大に伴う植物プランクトン量の増加と少ないマイワシ資源量によって, 春季の餌環境が非常に良かった可能性が推測される。

#### おわりに

マイワシ・マサバ・サケ・スルメイカなどの浮魚は寿命よりも十分長い時間スケールの大きな資源量変動を示している。本研究では, このような資源量変動を考えるとき, 各世代毎の再生産率の年変化に加えて, 過去から長期継続している親子関係が現在の資源量に影響を与えることを強調した。さらに, 親子関係が (我々に) 未知の再生産率を通して次世代に受け継がれていることを前提に, スルメイカを例として資源変動から逆に再生産率を見積もることを提案した。求めた再生産率には物理・生物的環境変動, 人為的な漁獲圧, 密度効果, 他の魚種の影響がすべて含まれているものの, いつ, どの程度の再生産率であったかを定量的に表現することができる。我々はこのような再生産率の経年変化を求めることが, 資源変動の原因究明の第一歩と考えている。

加えて, 日本近海の浮魚資源量変動の原因を今日でもなかなか究明できない理由の一つに, 各

資源量変動を決定する鍵となる年(または年代)が必ずしも正しく認識されていないことを挙げたい。例えば、最後の節で議論したマイワシ資源量変動の場合、マイワシ豊漁ピークの時期は再生産率( $\beta_n \sim 1$ )からみれば決して良い環境でも悪い環境でもない。勿論、豊漁期の密度効果による環境の悪化は重要な問題であるが、長期の資源量変動の原因を探ることが目的であれば、この密度効果は2次的な影響と考えられる。よって、豊漁期の海洋環境や生態的原因をいくら詳細に調べても、資源量変動の原因に直接結びつく証拠は得られないであろう。むしろ、マイワシ資源量が少ない時期、すなわち、再生産率の極大期(1920年代と1970年代)・極小期(1940年代と1995年以降)と推測される時期にこそ、資源量変動の原因を解く証拠が顕著に現れていると考える。

最後に本論をまとめるにあたり、北海道大学水産学部の桜井泰憲博士にはスルメイカの生態に関し数々の貴重な助言をいただいた。中央水産研究所の和田時夫博士には浮魚の資源管理の立場から種々の情報をいただき、また我々のモデルについても有益な議論をしていただいた。これらの方々に深く感謝する。

## 文 献

- 東屋知範・磯田 豊 (1996). 環境変動の影響を受けた魚の長期資源量変動モデル. 1996年度日本海海洋学会春季大会要旨集, 479-480.
- 平本紀久 (1996). イワシの自然誌. 「海の米」の生存戦略. 中公新書.
- 磯田 豊・是松弘志 (1995). 対馬暖流域における水温・塩分・溶存酸素の鉛直断面分布の経年変化. 海と空, 71, 47-57.
- JODC (1978). 海洋環境図. 外洋編—北西太平洋 II. 日本水路協会.
- 笠原昭吾 (1991). スルメイカの資源. 奈須敬二・奥谷喬司・小倉通男(編)イカーその生産から消費まで一, 成山堂書店, p. 147-154.
- 勝川俊雄・松宮義晴 (1997). 産卵ポテンシャルに基づく水産資源の管理理論. 水産海洋研究, 61, 33-43.
- Sakurai, Y., Bower, J.R., Nakamura, Y., Yamamoto, S., Watanabe, K. (1996). Effect of temperature on development and survival of *Todarodes pacificus* embryos and paralarvae. American Malaco. Bull., 13, 89-95.
- 坪井守夫 (1987). 本州・四国・九州を一周したマイワシの主産卵場(二). さかな, 39, 東海区水産研究所.
- 友定 彰 (1992). マイワシ漁獲量と樹木年輪から推定した江戸時代中期以降の水温. 水産海洋研究, 55, 386-391.
- 和田時夫・佐藤千夏子・松宮義晴 (1996). 加入量あたり産卵資源量解析によるマサバ太平洋系群の資源管理. 水産海洋研究, 60, 363-371.
- 山本 潤 (1996). スルメイカ秋生まれ群の再生産海域における海洋環境と幼生分布に関する研究—衛星海洋学のアプローチ—, 北海道大学水産学研究科修士論文, 50 pp.