

資源の動的平衡及び生物学的諸特性値間の相互関連性*

陳 賽 斌**・平 山 信 夫***・石 野 誠**

Dynamic Equilibrium and Interrelationship Between Some Biological Parameters in a Fish Stock*

Saibin CHEN**, Nobuo HIRAYAMA***
and Makoto ISHINO**

Abstract

One of the basic problems in population dynamics based on adaptation strategy of fishes is the dynamic equilibrium of a fish stock. The equilibrium level and the population biological parameters changes with stock status are analysed according to the relation between the stock size and its age structure. Thus the interrelationship between some biological parameters can be obtained as follows:

$$M = \frac{\ln X_d - \ln X_m}{X_d - X_m},$$

where X_m is age at first maturity, X_d is life span, and M is natural mortality coefficient after X_m . The given equation is a biological condition for the dynamic equilibrium of a stock.

Considering $x_m = \frac{X_m}{X_d}$ and $\theta_M = MX_d$ (so called rate of age at first maturity and natural mortality index, respectively), it is reduced to

$$\theta_M = -\frac{\ln x_m}{1 - x_m}.$$

The x_m , θ_M and M of 48 species of marine fishes are estimated from the data of X_m and X_d . The species of high reproductive efficiency have a small value of x_m , and the species of good survival effect from X_m to X_d have a small value of θ_M .

水産資源解析は、BARANOV (1918) の先駆的研究によって始められて以来、既にそれぞれの角度から多くの研究がなされてきた。特に環境条件と生物の統一、すなわち資源生物の環境に対する適応戦略の観点から資源の変動を説明し、資源管理を論ずることは最近の話題となってきた。川崎 (1977) は環境効果を取り込んだいわゆる logistic 曲線に従う個体群の r -選択と K -選択の考え (MACARTHUR and WILSON, 1967; PIANKA, 1970) を海産硬骨魚類に当てはめ、魚類の個体数変動の

2つのタイプを提唱した。また加入量の変動、あるいは資源量の変動が平衡資源水準としての環境容量の変化とそれともなう死亡率の変化によって生じるものと解釈した。一方、NIKOLSKII (1969) は、生物の環境への適応を資源動態理論に導入する優れた考え方を展開した。NIKOLSKII は生物学的諸特性値が漁獲の圧力や環境の変動による生息条件の変化に対応して変わるように適応しているとしている。NIKOLSKII (1969) や川崎 (1977) の考え方は、生物学的諸特性値を固定して引算勘定で動態を論ずる従来の BARANOV 流の理論とは立場が異なる。NIKOLSKII の理論は真実を表していることに疑問がない (田中, 1985) といわれているが、その理論が資源管理の指導原理となっていない理由は、田中 (1985) が指摘したように、資源管理方策を、BARANOV 流の理論のように具体的数値によって示せないからである。しかし、数十年にわたって資源管理の原理となってきた

* 1988年8月17日受理

** 東京水産大学海洋生産学科 Department of Marine Science and Technology, Tokyo University of Fisheries, Konan, Minato, Tokyo, 108 Japan

*** 東京水産大学資源管理学科 Department of Fisheries Resource Management, Tokyo University of Fisheries, Konan, Minato, Tokyo, 108 Japan

BARANOV 流の資源動態論は、最近の漁業管理の現実の中で、大きな壁にぶつかっているのも事実である(田中, 1985)。そのため、生物の環境への適応を数量化し、それと従来の BARANOV 流の理論との接点を見出すことは現実の漁業資源管理に要求される重要な課題の1つだといえよう。

本研究では、この試みの1つとして NIKOLSKII(1969) や川崎(1977) が提起した上記の適応戦略に関する基本問題、すなわち平衡資源水準と生物学的諸特性値の変化を、資源量の変動と資源の年齢構造の変化との数量関係から解明したうえで、それらの変化を制約する基本的生物学的特性値である自然死亡係数、初成熟年齢及び寿命の相互関連性を明らかにしたので、ここに報告する。

1. 資源の動的平衡

(1) 資源量と年齢構造との対応

水産資源 (stock) とは、生物個体群 (population) の中に利用可能な発育成長段階に達した部分である(田中, 1985)。生物学的意味では、ここでいう利用可能な発育成長段階に達した部分の起算年齢を、初成熟年齢 (age at first maturity) とすることができる。また、自然死亡の年齢依存曲線 (CHEN and WATANABE, 1989) においては、これは初期減耗期を経て安定的死亡期に移る年齢に当たるものとみてよい。したがって、年齢構造 $n(X, t)$ を持つ個体群において、その最高年齢を寿命とすると、資源量 (stock size) とは初成熟年齢から寿命までの年齢区間における個体数の和である。(Fig. 1*)。ただし、 $n(X, t)$ は時間 t における X 歳の個体数を意味する。ここで、初成熟年齢、寿命をそれぞれ X_m, X_a とする。年齢 X は連続量であるので、資源量 N は、

$$N = \int_{X_m}^{X_a} n(X, t) dX = N(X_m, X_a, t) \quad (1)$$

となり、 X_m, X_a, t の関数として表される。一般に資源量は何らかの原因で変動し、またその年齢構造もそれに対応して変化する。(1)式に基づいて資源量の変動は

* 漁獲対象となる年齢 (漁獲開始年齢 X_c) は漁業により左右されるので、 X_c は初成熟年齢 X_m より大きいとは限らない。したがって Fig. 1 は1つの例にすぎない。

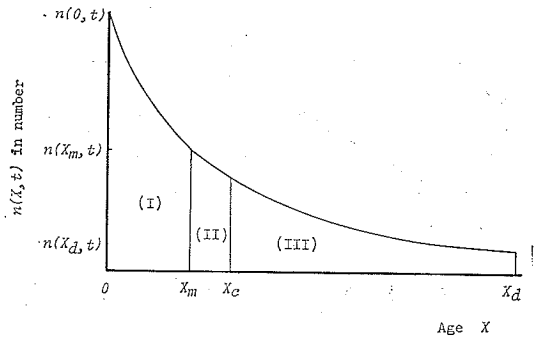


Fig. 1. An age structure $n(X, t)$ of a fish stock in the population at time t .
 X_m , age at first maturity;
 X_c , age at first capture;
 X_a , maximum age (life span);
(I)+(II)+(III), total population size in number;
(II)+(III), stock size in number;
(III), catchable stock size in number.

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\partial N}{\partial t} + \frac{\partial N}{\partial X_a} \frac{dX_a}{dt} + \frac{\partial N}{\partial X_m} \frac{dX_m}{dt} \quad (2)$$

で表すことができる。これによると、資源量の変動は、 $\frac{\partial N}{\partial t}$ と $(\frac{\partial N}{\partial X_a} \frac{dX_a}{dt} + \frac{\partial N}{\partial X_m} \frac{dX_m}{dt})$ の2つの部分から構成される。前者は、系の定常 (自律系 $\frac{\partial N}{\partial t} = 0$) または非定常 (非自律系 $\frac{\partial N}{\partial t} \neq 0$) の状態を表すもので、後者は生物学的諸特性値の変化による資源量の変動を表すものである。いま (1) 式により

$$\begin{cases} \frac{\partial N}{\partial t} = \int_{X_m}^{X_a} \frac{\partial n(X, t)}{\partial t} dX \\ \frac{\partial N}{\partial X_a} = n(X_a, t) \\ \frac{\partial N}{\partial X_m} = -n(X_m, t) \end{cases} \quad (3)$$

が得られるので、(2)式は

$$\frac{dN}{dt} = \int_{X_m}^{X_a} \frac{\partial n(X, t)}{\partial t} dX + n(X_a, t) \frac{dX_a}{dt} - n(X_m, t) \frac{dX_m}{dt} \quad (4)$$

となる。ここで、 $n(X_m, t)$ は初成熟年齢 X_m における個体数なので、資源への新規加入量 (以下、加入量と略記する) である。また $\int_{X_m}^{X_a} \frac{\partial n(X, t)}{\partial t} dX$ の意味

を具体的に理解するために

$n(X, t)$ を $n(X_m, t) \frac{n(X, t)}{n(X_m, t)}$ と書き直してみる。

$\frac{n(X, t)}{n(X_m, t)}$ は、年齢区間 $[X_m, X_a]$ における生残率で、 X_m, X_a 及び同区間の死亡率によって決まるから、陽には変数 t を含んでいない。したがって、 t による $n(X, t)$ の偏微分は

$$\frac{\partial n(X, t)}{\partial t} = \frac{n(X, t)}{n(X_m, t)} \frac{\partial n(X_m, t)}{\partial t} \quad (5)$$

となる。それを (4) 式に代入して

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} = & \frac{\partial n(X_m, t)}{n(X_m, t) \partial t} \int_{X_m}^{X_a} n(X, t) dX + (X_a, t) \frac{dX_a}{dt} \\ & - n(X_m, t) \frac{dX_m}{dt} \end{aligned} \quad (6)$$

を得る。また (1) 式を代入すると、(6) 式は

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} = & \frac{\partial n(X_m, t)}{n(X_m, t) \partial t} N + n(X_a, t) \frac{dX_a}{dt} \\ & - n(X_m, t) \frac{dX_m}{dt} \end{aligned} \quad (7)$$

となるので、(7) 式では資源量の変動と加入量の変動及び生物学的諸特性値の変化とが対応している。

(2) 資源の平衡条件と動的平衡の必然性

(2), または (7) 式により、資源の平衡条件は

$$\frac{\partial N}{\partial t} + \frac{\partial N}{\partial X_a} \frac{dX_a}{dt} + \frac{\partial N}{\partial X_m} \frac{dX_m}{dt} = 0 \quad (8)$$

または

$$\begin{aligned} \frac{\partial n(X_m, t)}{n(X_m, t) \partial t} N + n(X_a, t) \frac{dX_a}{dt} \\ - n(X_m, t) \frac{dX_m}{dt} = 0 \end{aligned} \quad (9)$$

と表される。生物資源の自律性により、一般に系が平衡状態にあるときにその系は定常状態にあるのでなければならぬから、資源平衡の第一条件は

$$\frac{\partial N}{\partial t} = 0 \quad (10)$$

と書くことができる。したがって

$$\frac{\partial n(X_m, t)}{\partial t} = 0 \quad (11)$$

を得る。(11) 式は資源量が定常状態にあるときに加入量も定常状態にあることを示している。資源平衡の第一条件を (8) または (9) 式に代入すると、資源平衡の

第二条件は

$$\frac{\partial N}{\partial X_a} \frac{dX_a}{dt} + \frac{\partial N}{\partial X_m} \frac{dX_m}{dt} = 0 \quad (12)$$

または

$$n(X_a, t) \frac{dX_a}{dt} - n(X_m, t) \frac{dX_m}{dt} = 0 \quad (13)$$

となる。したがって、資源平衡はその第一条件と第二条件が同時に満たされるときに実現されるものである。ここで、第二条件を満たすには、

$$\frac{dX_a}{dt} = 0, \quad \frac{dX_m}{dt} = 0 \quad (14)$$

及び

$$\frac{n(X_a, t)}{n(X_m, t)} = \frac{dX_m}{dX_a} \quad (15)$$

の2通りのケースがある。(14) 式のケースでは、資源平衡は X_m, X_a が変わらないことを前提としているのに対し、(15) 式のケースでは、 X_m, X_a がある制約のもとで変化してよいことを示している。更に加入量 $n(X_m, t)$ の変動

$$\frac{dn(X_m, t)}{dt} = \frac{\partial n(X_m, t)}{\partial t} + \frac{\partial n(X_m, t)}{\partial X_m} \frac{dX_m}{dt} \quad (16)$$

からみれば、資源が平衡状態のときに、第一条件 (11) 式が成立するため、(14) 式の場合では、 $\frac{dn(X_m, t)}{dt} = 0$ となるので、資源の平衡が加入量の不変を前提とするが、(15) 式の場合では、そのような前提が存在しない。ここで、 $n(X_m, t), X_m, X_a$ の不変を前提とする平衡を静的平衡、そうでない場合を動的平衡と呼ぶことにする。上記の分析によって明らかに、静的平衡なら、環境容量を示す平衡資源水準は一定となるが、動的平衡の場合、平衡資源水準が変動する。このことは、静的平衡と動的平衡との根本的差異の1つであり、また資源量変動における環境の影響をどう評価するかの大きな焦点の1つでもあるといえる。ここで、(7) 式により平衡資源水準 N^* が次のように求まる。

$$N^* = \frac{n(X_m, t) \frac{dX_m}{dt} - n(X_a, t) \frac{dX_a}{dt}}{\frac{\partial n(X_m, t)}{n(X_m, t) \partial t}} \quad (17)$$

(17) 式の右辺は、静的平衡と動的平衡のいずれの場合にも、 $\frac{0}{0}$ の不定式となるので、平衡資源水準を一定とした静的平衡の前提条件とは矛盾する。したがって、

動的平衡は、生物資源が生息条件の変化に対応した自律更新による必然的結果として採択される。

(3) 動的平衡における生物学的制約

資源の動的平衡から生物の環境に対する適応の基本問題が説明されたが、生物学的諸特性値が任意に変化するのではなく、(15)式に示されている制約条件が存在する。もちろん、動的平衡の場合にも、平衡の第一条件を満たす必要がある。すなわち、資源量あるいは加入量が定常でなければならない。人為的要因が加わっていない自然状態では、資源量または加入量の変動に影響する環境要因を密度依存的要因と密度独立的要因に分けると、前者は、生物自身の自律調節によるもので、定常的である。後者は、資源量あるいは加入量に直接影響を与えるもので、非定常的である。既開発資源の場合、漁獲あるいは放流がほとんど季節的に行われているとともに、漁獲率や放流率などが必ずしも資源状態に応じて決められたものではないので、人為的要因の資源に対する影響は非定常的である。したがって密度独立的要因及び人為的要因が直接に作用しているときに、資源量または加入量が当然非定常状態におかれるので、資源は平衡状態にならない。この意味では、資源平衡の第一条件を考慮すると、第二条件としての(15)式における $n(X_m, t)$, $n(X_a, t)$ には密度独立的要因と人為的要因が含まれず、生物学的特性値のみによって決まる。ここで、その場合の $n(X_m, t)$, $n(X_a, t)$ を $n_0(X_m)$, $n_0(X_a)$ とすると、(15)式は

$$\frac{n_0(X_a)}{n_0(X_m)} = \frac{dX_m}{dX_a} \quad (18)$$

となる。(18)式を解けば、生物学的諸特性値間の相互関連性がわかる。一方、 $n_0(X_a)$, $n_0(X_m)$ はいずれも正であるので、 $\frac{dX_m}{dX_a} > 0$ を得る。したがって X_m と X_a が資源状態に応じて変化するとき、両者は必ず同じ方向で変化する。これは個体の成長率の変化でみれば、当然のことと思われる。また、 X_m , X_a の変化の大きさについては、等量変化 ($X_a - X_m$ を正の定数とする) と等率変化 ($\frac{X_m}{X_a}$ を正の定数とする) の2つの場合を考えてみる。等量変化の場合、 $dX_m = dX_a$ となるので、それを(18)式に代入して $n_0(X_a) = n_0(X_m)$ となる。その結果、 X_m から X_a までの間に生物学的自然死亡がないことになる。もし、そのようなことがありうるのなら、生物は自律調節機構を持たないことになるので、初成熟年齢や寿命を変化させることもできないはずであ

る。このことから X_m , X_a の等量変化を考えるのは適当ではない。これに対し、等率変化の場合、その率を x_m とすれば、

$$x_m = \frac{X_m}{X_a} \quad (19)$$

と表される。ここで、 x_m は生命周期 (life cycle) の幅 X_a に対する初成熟年齢の比率であるので、それを初成熟年齢率 (rate of age at first maturity) と呼ぶことにする。初成熟年齢率は、事実上初成熟年齢という概念を、生命周期における初成熟の発育段階で置き換えたもので、これは種によって決まり、資源状態によらず一定と期待される。例えば、東海産タチウオ資源の場合、1960年代初期には、 $X_a = 8$ 歳、 $X_m = 2$ 歳であったが、1970年代末には、 $X_a = 4$ 歳、 $X_m = 1$ 歳となった (陳, 1982; 林, 1985)。しかし、 X_m と X_a の比率 (x_m) は変わっていない。等率変化、すなわち x_m が変わらない場合、資源の年齢範囲 $X_a - X_m$, すなわち $X_a(1 - x_m)$ は X_a の低下 (または増大) にともなって短縮 (または拡大) される。このことは、漁獲物の年齢組成にみられる資源の低齡化とその年齢構造の単純化が同時に進行する現象に一致している。

ここで、(19)式により、 $\frac{dX_m}{dX_a} = \frac{X_m}{X_a}$ を得るので、(18)式は

$$\frac{n_0(X_a)}{n_0(X_m)} = \frac{X_m}{X_a} \quad (20)$$

となる。それに $n_0(X)$ の具体的関数式を与えれば、生物学的諸特性値相互間の関係が求まる。

2. 生物学的諸特性値間の相互関連性

資源の年齢構造がこれまでよく使われている BEVERTON and HOLT (1957) の指数減少関数に従うものとして、それに密度独立的環境要因と人為的要因が含まれていない場合には、

$$n_0(X) = n_0(X_m) e^{-M(X - X_m)}, \quad X_m \leq X \leq X_a \quad (21)$$

と表される。ただし、 M は自然死亡係数 (瞬間的自然死亡率) で、年齢区間 $[X_m, X_a]$ において一定であるとすると、(21)式により

$$n_0(X_a) = n_0(X_m) e^{-M(X_a - X_m)} \quad (22)$$

を得て、これを(20)式に代入すると

$$e^{-M(X_a - X_m)} = \frac{X_m}{X_a} \quad (23)$$

Table 1. Natural mortality coefficient M corresponding to the age at first maturity X_m and the life span X_d by equation (24).

| X_m | X_d | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 20 | 25 | 30 |
| 0.5 | 1.39 | 0.92 | 0.72 | 0.59 | 0.51 | 0.45 | 0.41 | 0.37 | 0.34 | 0.32 | 0.29 | 0.28 | 0.26 | 0.25 | 0.23 | 0.19 | 0.16 | 0.14 |
| 1 | 1.00* | 0.69 | 0.55 | 0.46 | 0.40 | 0.36 | 0.32 | 0.30 | 0.27 | 0.26 | 0.24 | 0.23 | 0.21 | 0.20 | 0.19 | 0.16 | 0.13 | 0.12 |
| 2 | | 0.50* | 0.41 | 0.35 | 0.31 | 0.27 | 0.25 | 0.23 | 0.21 | 0.20 | 0.19 | 0.18 | 0.17 | 0.16 | 0.15 | 0.13 | 0.11 | 0.10 |
| 3 | | | 0.33* | 0.29 | 0.26 | 0.23 | 0.21 | 0.20 | 0.18 | 0.17 | 0.16 | 0.15 | 0.15 | 0.14 | 0.13 | 0.12 | 0.10 | 0.09 |
| 4 | | | | 0.25* | 0.22 | 0.20 | 0.19 | 0.17 | 0.16 | 0.15 | 0.14 | 0.14 | 0.13 | 0.13 | 0.12 | 0.10 | 0.09 | 0.08 |
| 5 | | | | | 0.20* | 0.18 | 0.17 | 0.16 | 0.15 | 0.14 | 0.13 | 0.13 | 0.12 | 0.11 | 0.11 | 0.09 | 0.08 | 0.07 |
| 6 | | | | | | 0.17* | 0.15 | 0.14 | 0.14 | 0.13 | 0.12 | 0.12 | 0.11 | 0.11 | 0.10 | 0.09 | 0.08 | 0.07 |
| 7 | | | | | | | 0.14* | 0.13 | 0.13 | 0.12 | 0.11 | 0.11 | 0.10 | 0.10 | 0.10 | 0.08 | 0.07 | 0.06 |
| 8 | | | | | | | | 0.13* | 0.12 | 0.11 | 0.11 | 0.10 | 0.10 | 0.09 | 0.09 | 0.08 | 0.07 | 0.06 |
| 9 | | | | | | | | | 0.11* | 0.11 | 0.10 | 0.10 | 0.09 | 0.09 | 0.09 | 0.07 | 0.06 | 0.06 |
| 10 | | | | | | | | | | 0.10* | 0.10 | 0.09 | 0.09 | 0.08 | 0.08 | 0.07 | 0.06 | 0.05 |
| 11 | | | | | | | | | | | 0.09* | 0.09 | 0.08 | 0.08 | 0.08 | 0.07 | 0.06 | 0.05 |
| 12 | | | | | | | | | | | | 0.08* | 0.08 | 0.08 | 0.07 | 0.06 | 0.06 | 0.05 |
| 13 | | | | | | | | | | | | | 0.08* | 0.07 | 0.07 | 0.06 | 0.05 | 0.05 |
| 14 | | | | | | | | | | | | | | 0.07* | 0.07 | 0.06 | 0.05 | 0.05 |
| 15 | | | | | | | | | | | | | | | 0.07* | 0.06 | 0.05 | 0.05 |
| 20 | | | | | | | | | | | | | | | | 0.05* | 0.04 | 0.04 |

* The value is given by $M = \frac{1}{X_m}$ or $\frac{1}{X_d}$ (see equation (28)).

となる。(23) 式を整理して

$$M = \frac{\ln X_d - \ln X_m}{X_d - X_m} \quad (24)$$

となる。(24) 式は生物学的特性値である M , X_m , X_d の相互関連性を表しているとともに、諸特性値の変化を制約する。このような相互関連性を利用して、ある時点における種個体群の初成熟年齢 X_m 、寿命 X_d を与えると、自然死亡係数 M が簡単に求まる。Table 1 は、 X_m , X_d をいろいろ設定して M を計算した結果である。これによると、自然死亡係数は初成熟年齢または寿命の増大にもなって減少していくが、その減少は初成熟年齢と寿命が比較的大きくなるにつれて鈍くなるようにみられる。また、 X_m が 1 より大きいときに、 M は必ず 1 より小さいことが判明した。

一方、(19) 式により、(24) 式は

$$MX_d = \frac{-\ln x_m}{1 - x_m} \quad (25)$$

と変形できる。ある特定種個体群においては、 x_m が一定であるので、 M と X_d との積 (MX_d) も一定になる。ここで、 MX_d を θ_M として (25) 式は

$$\theta_M = \frac{-\ln x_m}{1 - x_m} \quad (26)$$

となる。 M の名称に対応して、 θ_M をここでは自然死亡指数 (natural mortality index) と呼ぶこととする。初成熟年齢 x_m と自然死亡指数 θ_M との関係を図示すると、Fig. 2 の通りである。Fig. 2 にみられるように、 x_m の増大にもなって θ_M が減少する。 x_m は生命周期における繁殖開始の相対位置を表すもので、それが小さければ小さいほど成熟までの成長が速くて再生産効率

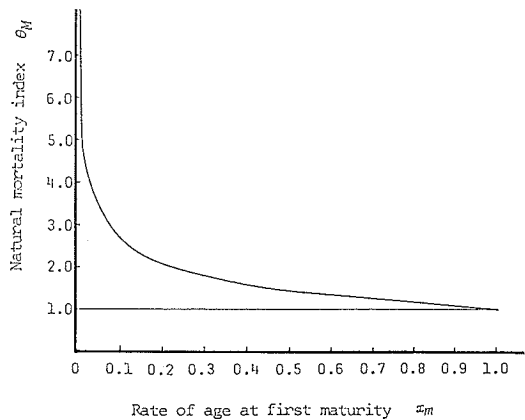


Fig. 2. Relationship between the rate of age at first maturity x_m and the natural mortality index θ_M , where $x_m = X_m/X_d$, $\theta_M = MX_d$.

が高いように思われる。また、 θ_M は初成熟年齢以降の生残の良さを示している。すなわち、 θ_M が小さければ小さいほど、生残効果が良くなって、高年齢の比率が大きくなる。このような x_m と θ_M の内包的意味からみると、再生産効率の高い種では、それだけ生残の良さが落ちて、高年齢の比率が小さいので、漁獲に対する抵抗力は強い。逆に再生産効率の低い種では、生残が良く高年齢の比率が大きいため、漁獲に対する抵抗力は弱い。このことは、Fig. 2 に示されている $x_m - \theta_M$ 曲線の持つ生活史戦略的意味といえよう。したがって x_m あるいは θ_M は種の生活史を決める重要な属性である。

ここで、数値例として、三谷 (1970)、河井 (1980) がそれぞれ収集した多数の海産魚類の成長データの中に初成熟年齢と寿命の情報がそろっている48種につき、初成熟年齢率 x_m 、自然死亡係数 M 及び自然死亡指数 θ_M を推定・計算した (Table 2)。ただし、三谷 (1970) の収集したデータには調査海域が明記されているが、河井 (1980) にははいていないため、Talbe 2 への海域の記入は省略した。また、三谷 (1970) の収集したデータでは、一部はある範囲の数値で与えられているが、便宜的

にその中間値を取った。更にこれらの種の X_m と X_a の値が必ずしも同じ資源状態のもとで得られたものではないことに留意されたい。また、 M の推定値はこの数値例に示されている X_m , X_a に対応したものである。これら48種についての推定結果に基づき、魚類の x_m 及び θ_M の分布頻度図を求めた (Fig. 3, Fig. 4)。理論上、 x_m の値は (0, 1) の範囲内である。その両端、すなわち $x_m = 0$ と 1 においては

$$\theta_M \Big|_{x_m=0} = \lim_{x_m \rightarrow 0} \frac{-\ln x_m}{1-x_m} = +\infty \quad (27)$$

$$\theta_M \Big|_{x_m=1} = \lim_{x_m \rightarrow 1} \frac{-\ln x_m}{1-x_m} = \lim_{x_m \rightarrow 1} \frac{1}{x_m} = 1 \quad (28)$$

が得られるので、 θ_M の値は (1, +∞) の範囲内にある。しかし、魚類の場合、 x_m の範囲が限られる (Fig. 3) ので、 θ_M の実際範囲はその理論上の可能範囲 (1, +∞) に比べ、はるかに狭い (Fig. 4)。

3. 考 察

資源変動の過程においては、もし個体数の増減を量的変化とすれば、生物学的諸特性値の変化は質的变化であるといつてよからう。量的変化の幅がときにはかなり大きいのに対し、質的变化の幅は、生物学的諸特性値がよほど大きく変わらなければ、それほど大きくならないようにみえる。また、質的变化は、量的変化を調節・制限する作用を持つと考えられる。一般に、量的変化、質的变化の可能な幅は、種または種個体群とそれを取り巻く環境条件によって異なる。変動幅の大きい環境 (例えば、温帯・亜寒帯水域、表層水域、生産力の大きい水域) に生息する種の場合には、量的変化の幅が大きく、生物学的諸特性値の変化による調節機能がかなり弱い。このような調節機能が弱ければ弱いほど、不利な環境や漁獲によって個体数が減少したとき、それを生物自身の力で回復させることは困難になる。その場合、資源の回復は発育初期における環境の有利さに大きく左右される。逆に環境条件が種にとって良すぎて個体数が過大に増加したとき、それを抑制する能力も低い。したがって、これらの種には量的大変動が予測される。もしある生態系において、その系が変遷する中で、環境条件がある種 (または種個体群) にとって有利 (結果として平衡資源水準の増大) で、その他のある種にとって不利 (平衡資源水準の低減) になれば、漁獲量の変遷に反映される主要種の交替という現象が生じてくる。生物資源は自律更新資

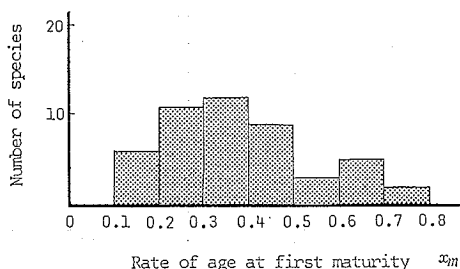


Fig. 3. Frequency of fish species in relation to the rate of age at first maturity x_m . (Total number of species: 48).

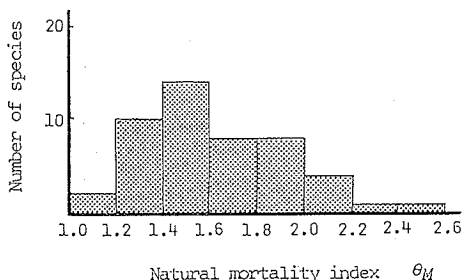


Fig. 4. Frequency of fish species in relation to the natural mortality index θ_M . (Total number of species: 48).

Table 2. Estimation results of the rate of age at first maturity x_m , the natural mortality coefficient M and the natural mortality index θ_M from the age at first maturity X_m and the life span X_d in various species of fishes. ($x_m = X_m/X_d$, $\theta_M = MX_d$, and M is given by equation (24)).

| No. | Species | X_m | X_d | x_m | M | θ_M |
|-----|----------------------------------|-------|-------|-------|------|------------|
| 1 | <i>Sardinops coerulea</i> | 1.5 | 13 | 0.12 | 0.19 | 2.44 |
| 2 | <i>Konosirus punctatus</i> | 1 | 7 | 0.14 | 0.32 | 2.27 |
| 3 | <i>Auxis tapeinosoma</i> | 1 | 6 | 0.17 | 0.36 | 2.15 |
| 4 | <i>Sardinia pilchardus</i> | 1.5 | 8 | 0.19 | 0.26 | 2.06 |
| 5 | <i>Neothunnus albacares</i> | 2 | 10 | 0.20 | 0.20 | 2.01 |
| 6 | <i>Thunnus thynnus</i> | 3 | 15 | 0.20 | 0.13 | 2.01 |
| 7 | <i>Pneumatophorus diego</i> | 2 | 9 | 0.22 | 0.21 | 1.93 |
| 8 | <i>Clupa pallasii</i> | 4 | 18 | 0.22 | 0.11 | 1.93 |
| 9 | <i>Sebastes alutus</i> | 6.5 | 29 | 0.22 | 0.07 | 1.93 |
| 10 | <i>Sardinella aurita</i> | 1.5 | 6.5 | 0.23 | 0.29 | 1.91 |
| 11 | <i>Ablennes anastomella</i> | 1 | 4 | 0.25 | 0.46 | 1.85 |
| 12 | <i>Scomber tapeinocephalus</i> | 1 | 4 | 0.25 | 0.46 | 1.85 |
| 13 | <i>Sardinops neopilchardus</i> | 1.5 | 6 | 0.25 | 0.31 | 1.85 |
| 14 | <i>Hippoglossus stenolepis</i> | 9 | 35 | 0.26 | 0.05 | 1.83 |
| 15 | <i>Sardinops ocellata</i> | 2 | 7.5 | 0.27 | 0.24 | 1.80 |
| 16 | <i>Sebastes marmoratus</i> | 2 | 7 | 0.29 | 0.25 | 1.75 |
| 17 | <i>Paralichthys olivaceus</i> | 3 | 10 | 0.30 | 0.17 | 1.72 |
| 18 | <i>Ammodytes personatus</i> | 1 | 3 | 0.33 | 0.55 | 1.65 |
| 19 | <i>Glossanodon semifasciatus</i> | 1 | 3 | 0.33 | 0.55 | 1.65 |
| 20 | <i>Scomber japonicus</i> | 2 | 6 | 0.33 | 0.27 | 1.65 |
| 21 | <i>Cleisthenes herzensteini</i> | 3 | 9 | 0.33 | 0.18 | 1.65 |
| 22 | <i>Katsuwonus pelamis</i> | 3 | 8.5 | 0.35 | 0.19 | 1.61 |
| 23 | <i>Eleginus gracilis</i> | 2.5 | 7 | 0.36 | 0.23 | 1.60 |
| 24 | <i>Lateolabrax japonicus</i> | 2.5 | 7 | 0.36 | 0.23 | 1.60 |
| 25 | <i>Pleurogrammus axonus</i> | 3 | 8 | 0.38 | 0.20 | 1.57 |
| 26 | <i>Engraulis japonica</i> | 1 | 2.5 | 0.40 | 0.61 | 1.53 |
| 27 | <i>Hexagrammos otakii</i> | 2 | 5 | 0.40 | 0.31 | 1.53 |
| 28 | <i>Pseudosciaena manchurica</i> | 2 | 5 | 0.40 | 0.31 | 1.53 |
| 29 | <i>Gadus macrocephalus</i> | 4 | 10 | 0.40 | 0.15 | 1.53 |
| 30 | <i>Argyrosomus argentatus</i> | 3 | 7 | 0.43 | 0.21 | 1.48 |
| 31 | <i>Argyrosomus nibe</i> | 3 | 7 | 0.43 | 0.21 | 1.48 |
| 32 | <i>Seriola quinqueradiata</i> | 3 | 7 | 0.43 | 0.21 | 1.48 |
| 33 | <i>Thunnus obesus</i> | 3 | 7 | 0.43 | 0.21 | 1.48 |
| 34 | <i>Theragra chalcogramma</i> | 4.5 | 10 | 0.45 | 0.15 | 1.45 |
| 35 | <i>Limanda aspera</i> | 6 | 13 | 0.46 | 0.11 | 1.44 |
| 36 | <i>Hippoglossoides robustus</i> | 9.5 | 20 | 0.48 | 0.07 | 1.42 |
| 37 | <i>Sardinops melanosticta</i> | 3 | 6 | 0.50 | 0.23 | 1.39 |
| 38 | <i>Sebastes inermis</i> | 3 | 6 | 0.50 | 0.23 | 1.39 |
| 39 | <i>Clidoderma asperrimum</i> | 4 | 7.5 | 0.53 | 0.18 | 1.35 |
| 40 | <i>Gadus aeglefinus</i> | 3.5 | 6 | 0.58 | 0.22 | 1.29 |
| 41 | <i>Athresthes evermanni</i> | 7.5 | 13 | 0.58 | 0.10 | 1.30 |
| 42 | <i>Pleuronectes platessa</i> | 12.5 | 20 | 0.63 | 0.06 | 1.25 |
| 43 | <i>Hippoglossoides matsuurae</i> | 13 | 20 | 0.65 | 0.06 | 1.23 |
| 44 | <i>Acanthogobius flavimanus</i> | 1 | 1.5 | 0.67 | 0.81 | 1.22 |
| 45 | <i>Mugil cephalus</i> | 4 | 6 | 0.67 | 0.20 | 1.22 |
| 46 | <i>Thunnus alalunga</i> | 6 | 9 | 0.67 | 0.14 | 1.22 |
| 47 | <i>Cololabis saira</i> | 3 | 4 | 0.75 | 0.29 | 1.15 |
| 48 | <i>Hemiramphus sajori</i> | 2 | 2.5 | 0.80 | 0.45 | 1.12 |

源であるが、その自律性の程度を自律度で表現すれば、そのような魚種は自律度が低いといえよう。

これに対し、変動幅の小さい環境（例えば、熱帯・亜熱帯水域、中底層水域、生産力の大きくない水域）に生息する種の場合には、量的変化の幅が比較的小さく、生物学的諸特性値の変化による調節機能が相対的に発達している。これらの自律度の高い種では、環境が個体数の増減に与える影響が小さい。また、漁獲圧などによって資源が減少したとき、生物学的諸特性値の変化を通じて容易に資源を回復させる。例えば、 X_m の低下にともなう初期減耗の期間が短縮されることにより加入量の補償が実現される。しかし、これらの種においても、質的变化の可能な幅が種によってそれぞれ決っていて、それを超えると、乱獲が生じてしまう。この意味では、乱獲を過度的漁獲と理解してよい。ここで、もし種の生活史選択は自然死亡係数 M 、寿命 X_d などの特性値で説明される (TANAKA, 1983) のであれば、漁獲圧によって種の生活史特性が変わることも充分にありうると予測される。

以上の2つの場合は、それぞれ川崎 (1977) のいう個体数変動のタイプ I と II にあたり、また、初成熟年齢 x_m と自然死亡指数 θ_M の値からみれば、一般的に前者は x_m が小さいが、後者は θ_M が小さいのであるように思える (Table 2)。ここで、生物の到達点を個体群維持と個体維持 (川崎, 1977) とすれば、 x_m の小さいものは個体群維持に、 θ_M の小さいものは個体維持にそれぞれ対応する。このことは、 $x_m - \theta_M$ 曲線 (Fig. 2) の持つ生活史戦略的意味に合致する。このように生物資源変動においては、量的変化と質的变化や、個体群維持と個体維持の対立と統一の法則性を含む多くの哲学の命題が資源研究に包括される。このような問題をより深く正しく理解するために資源研究に哲学的思考を加えることは、必要になってきているように思われる (陳, 1988)。

資源が自律更新的過程にあるとき、すなわち $\frac{\partial N}{\partial t} = 0$ のときに資源の増殖率 $\frac{dN}{Ndt}$ は、(2), (3) 式により

$$\frac{dN}{Ndt} = \frac{n(X_d, t)}{N} \left[\frac{dX_d}{dX_m} \frac{n(X_m, t)}{n(X_d, t)} \right] \frac{dX_m}{dt} \quad (29)$$

と表される。logistic 曲線で説明されるように、この増殖率は常に正または 0 である。年齢区間 $[X_m, X_d]$ においては、もし漁獲や産卵ストレスなどによる死亡要因が加わっていれば、

$$\frac{n(X_d, t)}{n(X_m, t)} < \frac{n_0(X_d)}{n_0(X_m)}$$

すなわち

$$\frac{n(X_m, t)}{n(X_d, t)} > \frac{n_0(X_m)}{n_0(X_d)} \quad (30)$$

となる。これに (18) 式を代入して

$$\frac{n(X_m, t)}{n(X_d, t)} > \frac{dX_d}{dX_m} \quad (31)$$

が得られる。この場合、増殖率の非負性から $\frac{dX_m}{dt} < 0$ となる。したがって漁獲などの原因で、初成熟年齢 X_m が下がることになる。このことは ADAMS (1980) の示した結果と一致する。同時に X_m , X_d 及び M の間の相互関連性から、 X_m の低下と連動して、 X_d が低下し、 M が増大する。ある特定な漁獲係数においては、 M の増大にともなう漁獲率が低くなる。このことから諸特性値が一定の方向に向かって変化することは、漁獲に対する生物学的「避難」であり、生物にとっての1種の適応的行為である。一方、放流は漁獲と違って一般的に初成熟年齢 X_m に達する前に行われるので、放流による付加は $n(X_m, t)$ の値に当然影響しながらも、理論上、年齢区間 $[X_m, X_d]$ における生残率、すなわち $\frac{n(X_d, t)}{n(X_m, t)}$ の値には影響を与えない。したがって放流行為だけでは、資源の生物学的諸特性値を変化させることができないと考えられる。しかし、放流があれば、その最終目的である漁獲が当然行われ、また放流は場合によっては漁獲による個体数の減少時に進められるのである。これらの理由から、放流を受けた個体群においても生物学的諸特性値が変化すれば、初成熟年齢が低下すると推測される。以上の議論により、生物学的諸特性値の変化方向は必ずしも単純に個体数の増減に対応するのではなく、その変化過程には総合的な資源状態に対応した複雑な仕組みが持たれるようである。

これまでに、自然死亡係数 M と寿命 X_d との反比例関係 (田中, 1960), M と von Bertalanffy 成長式の成長係数 k との関係 (PAULY, 1980), k と初成熟年齢 X_m との反比例関係 (河井, 1970) などが統計的に求められている。 M と k , 及び k と X_m に関するそれぞれの関係式によれば、 M と X_m の間にも関係が存在し、これはまた logistic 曲線の内的増加率と初成熟年齢の関係から説明される。したがって、 M , X_m , X_d の3者の間には、密接な関連が存在することは否定できない。この相

互関連は、(24)式に帰納される。(24)式においては、 M が X_m あるいは X_a のみによって決まるのではなく、 X_m と X_a の両者によって決定されることは特徴的である (Table 1)。もし x_m の値が種によらず一定であれば、 M は X_a (または X_m)のみに依存することになる。しかし、Table 2に示されている48種に限ってみると、同様な x_m の値を持ついくつかの種グループが存在しているようであるが、全体的には x_m 値の同一性が認められず、一般論としては、むしろ x_m 値は種によって異なるのではないかと考えられる。また(24)式は、統計的に求められた前記の諸相関式と異なって解析解であることも特記される。したがって、(24)式は普遍性を持つ点においても重要な意味があるといえよう。ゆえに実際の資源解析では、(24)式は、資源パラメタの一推定式としても有用であると期待される。すなわち、自然死亡係数、初成熟年齢と寿命の3パラメタのうち、既知の2パラメタより第3のパラメタが簡単に求まる。この場合、諸パラメタの持つ生物学的意味及びそれらの変化を十分に吟味しなければならないとはいえ、現時点の年齢査定技術では、初成熟年齢と寿命の小幅(1単位時間内)的变化を観測することが困難である。しかし、上記3パラメタを資源状態によらない自然死亡指数 θ_M と初成熟率 x_m に変換すれば、資源状態に対応した諸パラメタの変化を消去することが可能である。

生物の適応戦略、特に生物の生活史選択の問題については、巖佐(1981)は数理生物学の手法を用いていろいろと解析した結果をまとめている。魚類の場合においては、TANAKA(1983)は、増殖率、同化エネルギーの生殖への配分効率、一生の間の総産卵量をそれぞれ最大にする3つの異なった戦略を考え、生活史選択の問題を数理解析して、川崎(1977)の提起した海産硬骨魚類の個体数変動のタイプを説明し、乱獲になりやすいか否かを適応戦略の視点から判断した方が正しい道であると主張した。しかし、環境の変動や人為的要因の付加による平衡資源水準の変動や生物学的諸特性値の変化が解析されなかった。本報告では、密度独立的環境要因や人為的要因の影響による生息条件の改変ともなる平衡資源水準の変動及び生物学的諸特性値の変化とそれら相互間の関連性を、資源の動的平衡理論で説明したが、密度独立的環境要因や人為的要因が具体的にどのように資源量あるいは加入量に影響するかは今後に残される重要な問題である。したがって本報告は環境に対する生物の適応戦略から水産資源動態論を展開するための初期的アプローチといえよう。しかし、これらの問題を解決していくには

環境条件と生物の統一に関する基本問題を認識し、理解しておかねばならない。この意味からいえば、資源の動的平衡理論は、上記の研究の今後の展開にとって基礎的かつ不可欠である。

謝 辞

本報告をまとめるにあたり、有益なご助言とご論議をいただいた東京水産大学助教授大塚一志博士、渡邊精一博士、木原興平博士、和歌山県水産試験場資源部長阪本俊雄博士に深謝を申し上げる。またいろいろと討論に参加して下さった東京水産大学院生本澤雅彦氏、細窪迅氏に感謝したい。

文 献

- ADAMS, P. B. (1980) Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. *Fish. Bull.*, **78**, 1-12.
- BARANOV, F.I. (1918) On the question of the biological basis of fisheries. (笠原, 深沢訳, 1951. 漁業における生物学的基礎の問題, 漁業科学叢書, **1**, 1-48).
- BEVERTON, R. J. H. and S. J. HOLT (1975) On the dynamics of exploited fish population. *Fishery Invest. Lond. Ser.* **2**, **19**, 1-533.
- 陳 賽斌 (1982) 東海帯魚資源数量変動的初歩分析. 浙江水産学院学報, **1**, 89-97.
- 陳 賽斌 (1988) 昭和62年度東京水産大学大学院修士学位論文, 84pp.
- CHEN, S. and S. WATANABE (1989) Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 205-208.
- 巖佐 庸 (1981) 生物の適応戦略. サイエンス社, 229pp.
- 河井智康 (1970) 生長理論と生長曲線. 日水誌, **36**, 289-296.
- 河井智康 (1980) 資源解析のための魚類の比較生物学的研究—Ⅳ, 一年級群の生物生産に関する数量解析. 東海水研報, **103**, 31-40.
- 川崎 健 (1977) 魚と環境. 海洋出版株式会社, 126pp.
- 林 景祺 (1985) 帯魚. 農業出版社, 北京, 88pp.
- MACARTHUR, R. H. and E. O. WILSON (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, 203pp.
- 三谷文夫 (1970) 海洋における魚種グループ別にみた成長状態の比較. 日水誌, **36**, 258-265.
- NIKOLSKII, G. V. (1969) Theory of fish population dynamics as the biological background for rational exploitation and management of fishery

- resources. Oliver and Boyd, Edunburgh, 323pp.
- PAULY, D. (1980) On the interrelationships btween natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. int. Explor. Mer, **39**, 175-192.
- PIANKA, E. R. (1970) On r and K selection. Amer. Natur., **104**, 592-597.
- 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.
- TANAKA, S. (1983) A mathematical consideration on the adaptation strategy of marine fishes, Res. Popul. Ecol. Suppl. **3**, 93-111.
- 田中昌一 (1985) 水産資源学総論., 恒星社厚生閣, 東京, 376pp.