

環境収容量の時間変化に対する水産資源の応答

磯田 豊

Response of Fish Population to a Time-Varying Carrying Capacity

Yutaka ISODA

The response of fish stock was investigated in a time-varying carrying capacity (CC) by using a simple logistic model. It is shown that a phase of stock abundance always lags $\theta = \tan^{-1}(\omega/\gamma)$ (ω is frequency of periodical CC variation, γ is intrinsic rate of growth) from a time of maximum-CC. This model is applied to the population changes in the marine fish stocks around the Japanese islands, i.e. sardine, mackerel, anchovy, saury and jack mackerel, and a possible mechanism of their changes was discussed.

Key words: marine fish stocks, carrying capacity, logistic model, population change

はじめに

日本列島を中心とする極東水域に分布する浮魚群集は、マイワシ (*Sardinops sagax*)・サバ類 (*Scomber japonicus*)・カタクチイワシ (*Engraulis japonicus*)・マアジ (*Trachurus japonicus*)・サンマ (*Coloabis saira*) の5種から構成されている (川崎, 1992)。Fig. 1は日本漁業による1960~1997年における上記魚種の漁獲量の経年変化を示す (農林水産省統計情報部, 1997, 1987, 1977)。マイワシ豊漁期の漁獲量は不漁期の約500倍にもなり、他の4種の魚種とは比較にならない大きな生産量の増減を示している (Fig. 1上段)。詳しくみると、マイワシ漁獲量は1965年に約9千トンまで減少した後増加し始め、1988年に約450万トンのピークに達した。その後、マイワシ漁獲量は減少し続け、1997年には約30万トンまで落ち込んでいる。次に生産量の多い魚種はサバ類である。70年代の漁獲量は約130万トンで安定していたが、その後減少し始め、1991年に約25万トンとなった。しかし、サバ類豊漁期の漁獲量は不漁期の6倍程度にしかすぎない。残りの3魚種、カタクチイワシ・マアジ・サンマは似たような漁獲量と経年変化を示しているように見える (Fig. 1下段)。すなわち、60~70年代の漁獲量は数年スケールの大きな変動を伴いながらも減少し、1980年ころに極小となる。その後、90年代にかけて漁獲量は増加し始めるものの、減少期にみられた数年スケールの変動は比較的小さい。これら3魚種の豊漁期の漁獲量も不漁

期の5~10倍程度となっている。

マイワシとそれ以外の魚種における個体数の増減量の違いは、寿命・産卵数・成長速度が規定する生活戦略の相違によって説明されている (例えば, Kawasaki, 1980;

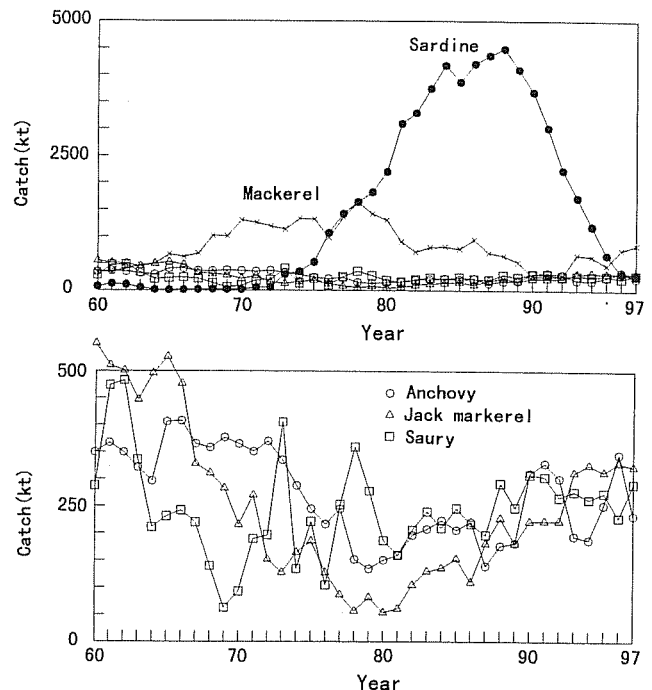


Figure 1. Annual change (1960-1997) in catches of sardine, mackerel, anchovy, saury, and jack mackerel by the fishing ground around the Japanese islands.

1999年10月5日受付, 2000年2月21日受理

北海道大学水産学部

Faculty of Fisheries, Hokkaido University, 3-1-1 Minato-cho, Hakodate 041-8611, Japan

Spencer and Collie, 1997など). さらに, 極東マイワシ個体群は, カリフォルニアやチリのマイワシ個体群と同調した数十年スケールの変動を示すことも明らかにされている. それゆえ, マイワシは地球規模の変動サイクルをもっていると言われ (Kawasaki and Omori, 1988), 非常に極端な増減を示すことから多くの研究者の興味を引き付けている. 一方, 他の4魚種も同様に数十年スケールの変動を示すものの, 先にみたように漁獲量の増減はマイワシのように顕著ではない.

もし何らかの原因によって再生産率の良い(悪い)時期が一定期間続いたとすると, 資源量はその期間で増加(減少)を示す. この再生産率を数的にみれば, 次の2つのパラメータ要因に支配されている. 一つは産卵数と成長速度に関係した内的自然増加率の違い, もう一つは資源量を維持するために必要な餌環境や生活空間の増減に関係した環境収容量の違いである. 内的自然増加率 γ が時間変化する場合, 資源量が環境収容量よりも十分小さければ, $\gamma > 0$ ($\gamma < 0$)の期間で資源は指数関数的に増加(減少)することが期待される. 一方, 環境収容量 K が時間変化する場合, 再生産率が環境収容量 K とそのときの資源量 A との比($\sim A/K$)の関数となる(すなわち, 密度効果を示す)ため, K が大きい(小さい)ときに資源量 A が必ず最大(最小)になると安易には結論できない. そこで, 本論ではこの環境収容量の時間変化に対する水産資源の応答を簡単な数理モデルを用いて調べ, さらに極東水域の浮魚資源変動を例に各資源量の増減と環境収容量との関係の有無について考察する.

密度効果を考慮した再生産モデル

浮魚にはマイワシ・マサバなどの多年生多回産卵魚, サケ・マスなどの多年生1回産卵魚, イカなどの単年生1回産卵魚など, 寿命と産卵回数の異なる魚種がある. 磯田・東屋(1998)は, 寿命よりも十分長い時間スケールの資源変動を考える場合は寿命と産卵年数が異なった魚種であっても, 大まかな資源量の増減は単年生モデルで表現できることを示した. よって, 本論では数十年スケールの資源変動を対象とし, 年齢 n 才を1世代と解釈した単年生モデルを用いる.

n 世代の資源量(もしくは産卵親魚量)を A_n , この世代(n)から次世代($n+1$)の産卵親魚に至るまでの再生産率を α_n とすると

$$A_{n+1} = \alpha_n A_n \quad (1)$$

の簡単な関係式を得る. 本論では密度効果を考慮した α_n を次式で仮定した.

$$\alpha_n = a(A_c - A_n)/A_c \quad (2)$$

この $\alpha_n - A_n$ 関係を Fig. 2(a)に示す. α_n と A_n は線形の関係に

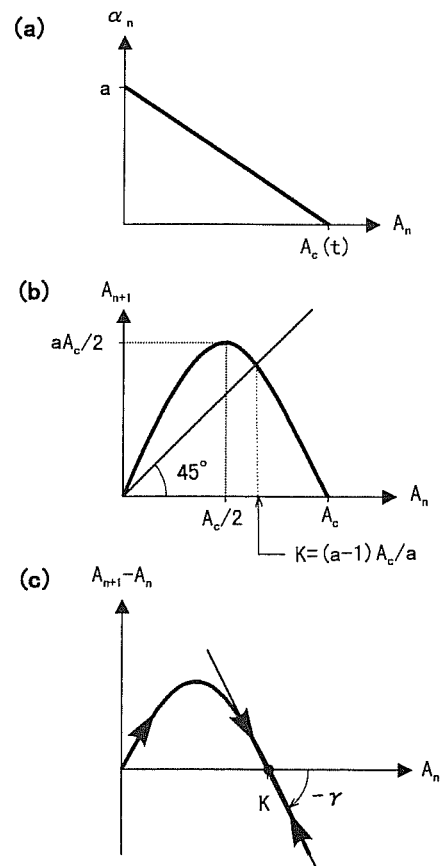


Figure 2. (a) Reproductive rate of $\alpha_n(A_n)$, (b) logistic reproduction relationship between A_{n+1} and A_n , and (c) logistic growth function of $(A_{n+1} - A_n)$.

あり, $A_n=0$ のとき α_n は最大再生産率 a をもち, $A_n=A_c$ のとき $\alpha_n=0$, すなわち次世代の資源が絶滅($A_{n+1}=0$)することをモデル化している. ここで, (1)式に(2)式を代入すると

$$A_{n+1} = a(A_c - A_n) A_n / A_c \quad (3)$$

となり, さらに整理すると次の離散型の Logistic 方程式を得る.

$$A_{n+1} - A_n = \gamma(1 - A_n/K) A_n \quad (4)$$

ここで, $\gamma=(a-1)$ が内的自然増加率, $K=(a-1)A_c/a$ が環境収容量である. すなわち, (2)式の再生産率の仮定は Logistic 型密度依存の個体群モデルを意味している. (3)式を用いて, $A_{n+1} - A_n$ の再生産関係を Fig. 2(b)に示した. 図に示した Logistic 型の再生産曲線は Beverton-Holt 型や Ricker 型の再生産曲線と異なり, 環境内に存在し得る最大の資源量 A_c を定義することができる. それゆえ, 一定の環境容量内における種間競争モデルを考えるためには, 数種の魚種が同時に存在するときの最大の資源量 A_c を定義できる

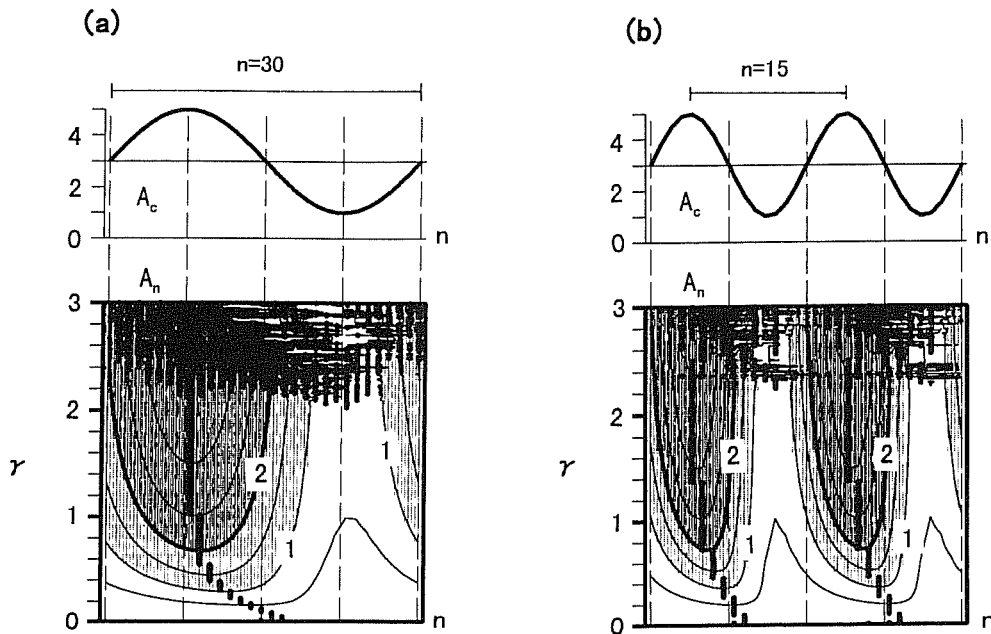


Figure 3. (a) The upper panel is the variation of maximum Carrying Capacity A_c with a period of $n=30$. The lower panel is the temporal variations of $A_n(\gamma)$ as response to A_c -variation. Thick solid line shows the maximum value of A_n at each γ . (b) Same as (a) but with a period of $n=15$.

Logistic 型モデルが有効である。以下では、この A_c を最大環境容量と呼び、環境収容量 K と区別する。ただし、 $K=(a-1)A_c/a$ の関係より、本モデルでは環境収容量 K の時間変化を最大環境容量 A_c の時間変化で表現する。

次節では、最大環境容量 A_c (または環境収容量 K) の周期変動に対し、内的自然増加率 $\gamma=(a-1)$ の異なる魚種の資源量がどのような応答特性を示すのかを調べる。

環境収容量の周期変動に対する水産資源の応答

(4) 式の関係 $(A_{n+1}-A_n)$ と A_n の相平面で表現すると Fig. 2(c) のようになる。Logistic 型モデルの性質から、 $A_n=K$ は安定平衡点であることがわかる。そのため、最大環境容量 A_c の周期変動に伴う資源量 A_n の変動は、この平衡点付近 (環境収容量付近) にあることが推測される。そこで、平衡点近傍での近似解を求めることを考えた。図に示すように平衡点近傍の曲線を直線 (平衡点を通る接線) で近似すれば、(4) 式から次式が導かれる。

$$\begin{aligned} A_{n+1}-A_n &= -\gamma(A_n-K) \\ &= -\gamma\{A_n-\gamma A_c/(\gamma+1)\} \end{aligned} \quad (5)$$

ここで、(5) 式の離散時間 n を連続時間 t に置き換え ($(A_{n+1}-A_n)/1$ 世代 $\sim dA/dt$)、 $A_n \sim A$ とすると、次の線形微分方程式で近似することができる。

$$dA/dt = -\gamma\{A-\gamma A_c/(\gamma+1)\} \quad (6)$$

この (6) 式を振幅 A_0 で周期 ($=2\pi/\omega$; ω は周波数) 変動す

る最大環境容量

$$A_c(t) = A_0 + A_n \sin(\omega t) \quad (7)$$

の強制条件のもとに解く。解の形は

$$\begin{aligned} A(t) &= \gamma/(\gamma+1) [A_0 + \{\gamma A_n/(\gamma^2 + \omega^2)^{1/2}\} \\ &\quad \times \sin(\omega t - \theta)] + C e^{-\gamma t} \end{aligned} \quad (8)$$

となる。ここで、 $\theta = \tan^{-1}(\omega/\gamma)$ 、 C は定数である。(8) 式は (ω/γ) の値に応じて、 $0 < \theta < \pi/2$ の範囲で $A(t)$ の位相が $A_c(t)$ よりも遅れることを示している。すなわち、 $\omega \sim \infty$ (変動周期が短い) または $\gamma \sim 0$ (内的自然増加率が小さい魚種) の場合は $\theta \sim \pi/2$ となり、資源変動の極大期は環境収容量の極大期から 90 度遅れる。逆に、変動周期が長いまたは内的自然増加率が大きい魚種の場合は $\theta \sim 0$ となり、資源量は環境収容量と同位相で変動する。

このような性質は (3) 式の離散モデルを用いても表現される。Fig. 3 に計算結果の一例を示した。モデルに与えた最大環境容量 A_c の周期変動は

$$A_c(n) = 3 + 2 \sin(n\omega) \quad (9)$$

とし、振幅は固定値、周期 $T(=2\pi/\omega)$ は (a) $T=30$ 世代、(b) $T=15$ 世代の 2 ケースとした。各図の上段は A_c の振幅変動を、下段は内的自然増加率 γ を $0 \sim 3$ まで変化させたときの A_n 値分布を示す。両ケースとも $\gamma > (2.2 \sim 2.4)$ ではカオスが生じ、 A_n 値は大きくばらついている。 $0 < \gamma < 2.2$ の領域で、太い実線で示した A_n 極大期と A_c の極大期を比較す

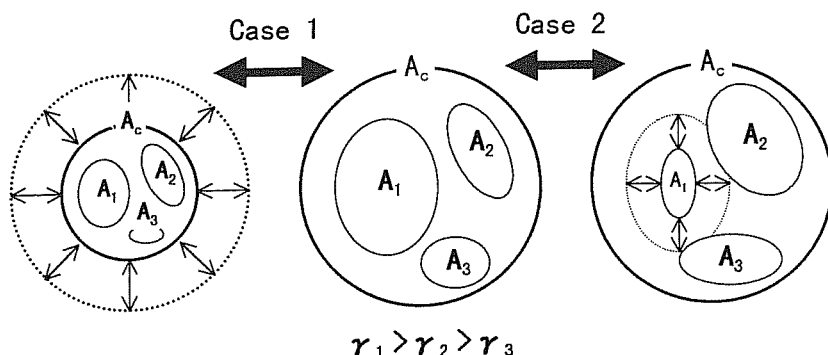


Figure 4. Schematic distributions of A_1 , A_2 and A_3 stocks within a common carrying capacity A_c . Case 1 is the model of A_c -variation. Case 2 is the model of A_1 -variation due to a temporal change of survival rate β .

ると、 γ が大きいほど同位相に近く、 $\gamma \sim 0$ に近づくにつれて90度遅れる傾向がみられる。そしてこの位相の遅れは、変動周期が短いケース(b)ほど顕著である。

以上の結果は、同一海域で似たような環境容量 (K または A_c) の時間変化の影響を受ける数種の魚種が存在する場合、各魚種の内的自然増加率が異なれば各資源量の極大期も異なる可能性を示唆している。

マイワシ主導の魚種交替モデル

「はじめに」では魚種毎に異なる漁獲量の増減に注目したが、ここでは漁獲量が極大となる時期に注目すると、魚種交替と呼ばれる主役となる浮魚の交替現象が起こっているように見える。Fig. 1をみると、主役の交替はサンマ・マアジ・カタクチイワシ→サバ類→マイワシの順となっている。魚種交替の原因については諸説あるが、大きく2説に分けることができる(渡邊, 1995)。一つは数理モデルから示唆されている「三すくみ説」である(Matsuda et al., 1991)。この説はマイワシ、サバ類とその他の浮魚類が何らかの生態的な要因をめぐって競争する結果、主役が次々と交替する解が存在するというものである。この「三すくみ説」は数理学としては興味深い解をもつが、現実的な水産資源変動を説明できるか否かについては、これからの研究課題である。もう一つは「マイワシ主導説」である。この説はマイワシが他の魚種とは関係なく独自に大きな増減を繰り返し、マイワシの増減によって他の魚種が増減しているように見えることから生まれた。その根拠をまとめると、(1) マイワシ漁獲量の増減幅が他の魚種に比べて極端に大きいこと、(2) マイワシ漁獲量の多い(少ない)時期に他の魚種の漁獲量が少ない(多い)傾向のあること、(3) 浮魚5種の分布域が多かれ少なかれ重なっていること、が挙げられる。

本論では後者の「マイワシ主導説」をモデル化し、この説による魚種交替の可能性について考察する。モデルはできるだけ単純化し、(1) マイワシが他の魚種に比べて環境

変動の影響を受けやすく、比較的大きな内的自然増加率をもって大きな増減を繰り返すこと、(2) この大きなマイワシ資源の増減量が残りの魚種の環境容量に影響を与えること、を仮定している。

モデル構造

魚種は同一環境容量内(例えば、一定の餌環境や生活空間)に存在する3種を考える。ここで、1魚種(A_1)はマイワシ、他2魚種はサバ類とサンマ・マアジ・カタクチイワシ群(A_2 , A_3)を想定している。各魚種がそれぞれ利用できる最大環境容量を A_{1c} , A_{2c} , A_{3c} とし、3魚種が共有する最大環境容量を A_c とする。そして各魚種毎の最大環境容量は A_c から他2魚種の資源量を引いた残量と仮定する。これら A_c と A_1 , A_2 , A_3 の関係を模式図として Fig. 4 (真中の図) に示した。式で表現すると

$$A_{1c}(n) = A_c - A_2(n) - A_3(n) \quad (10)$$

$$A_{2c}(n) = A_c - A_1(n) - A_3(n) \quad (11)$$

$$A_{3c}(n) = A_c - A_1(n) - A_2(n) \quad (12)$$

となる。ここで、 n は世代を示す。

Watanabe et al. (1995) はマイワシの1歳魚の加入量が1988年から1991年にかけて激減しているにもかかわらず、産卵量はその期間高水準を保っていたことから、資源量の激減要因は1歳までの稚魚期における生残率の低さにあることを示唆している。そこで、マイワシを想定した n 世代の資源量(または産卵親魚量)を $A_1(n)$ 、この世代(n)の親が産卵し、稚魚期に至るまでの何らかの環境要因による生残率 $\beta(n)$ を通して生き残った稚魚量を $L_1(n)$ とすると

$$L_1(n) = \beta(n) A_1(n) \quad (13)$$

となる。生き残った稚魚は次の logistic 型の再生産曲線に従うと仮定する。

$$\alpha_1(n) = a_1 \{A_{1c}(n) - L_1(n)\} / A_{1c}(n) \quad (14)$$

ここで、 a_1 はマイワシの最大再生産率であるが、以下では $\gamma_1=(a_1-1)$ の内的自然増加率を用いる。次世代のマイワシ資源量 $A_1(n+1)$ は次式で表される。

$$A_1(n+1)=\alpha_1(n) L_1(n) \quad (15)$$

他の2魚種は初期生残に対する環境要因の影響はマイワシに比べて十分に小さいと仮定する。よって、 n 世代の資源量 $A_2(n)$ 、 $A_3(n)$ と次世代の資源量 $A_2(n+1)$ 、 $A_3(n+1)$ の関係は次式で表すことができる。

$$A_2(n+1)=\alpha_2(n) A_2(n) \quad (16)$$

$$A_3(n+1)=\alpha_3(n) A_3(n) \quad (17)$$

$$\alpha_2(n)=(\gamma_2+1)\{A_{2c}(n)-A_2(n)\}/A_{2c}(n) \quad (18)$$

$$\alpha_3(n)=(\gamma_3+1)\{A_{3c}(n)-A_3(n)\}/A_{3c}(n) \quad (19)$$

ここで、 γ_2 、 γ_3 はマイワシ以外2魚種の内的自然増加率である。

最近、Yasuda et al. (1999)は1600年から1990年までの気候変動とマイワシの豊漁・不漁期との関連を調べ、28~70年サイクルのマイワシ資源と50~70年振動を示す北太平洋域の海洋-大気相互変動との間に有意な相関関係のあることを示した。よって、上述したモデルの最大環境容量 A_c または生残率 β の各パラメータは周期的な外部強制として与え、周期は数十年スケールの変動を想定した。

本論では極端なモデルケースとして、Fig. 4に示した2ケースを考えた。Case 1はマイワシの生残率を $\beta=1$ （マイワシの初期生残に対する環境要因の影響がない）とし、3種が共有する最大環境容量 A_c が周期変動する場合である。Case 2は $A_c (=4.0)$ を一定とし、生残率 β の周期変動に伴いマイワシ資源 A_1 が変動する場合である。本モデルで与えた A_c と β の周期変動は、それぞれ次式で仮定した。

$$A_c(n)=2+1.5 \sin (n\omega) \quad (20)$$

$$\beta(n)=0.8+0.7 \sin (n\omega) \quad (21)$$

ここで、 $\omega=2\pi/15$ 世代（例えば、マイワシの寿命を5年とすると15世代 \times 5年=75年周期）とし、振幅と周期は固定値とした。各魚種の内的自然増加率は $\gamma_1(=1.2) > \gamma_2(=0.7) > \gamma_3(=0.2)$ の関係を仮定し、大きな漁獲（資源）変動を示すマイワシ A_1 を最も大きな値に設定した。

モデル計算結果

各ケースの計算結果をFig. 5(a)(b)に示す。

Case 1：最大環境容量 A_c の周期変動 (Fig. 5(a))

3種は環境容量を介して競争関係にあるものの、用いたパラメータ範囲において、内的自然増加率が大きい魚種ほど(A_1)資源量が大きく、内的自然増加率が小さい魚種ほど(A_3)資源量が小さくて位相が遅れる傾向を示している。これは先に議論した解析解から予測される結果である。 A_1 をマイワシ資源と考え、他2魚種は90度以内の位相遅

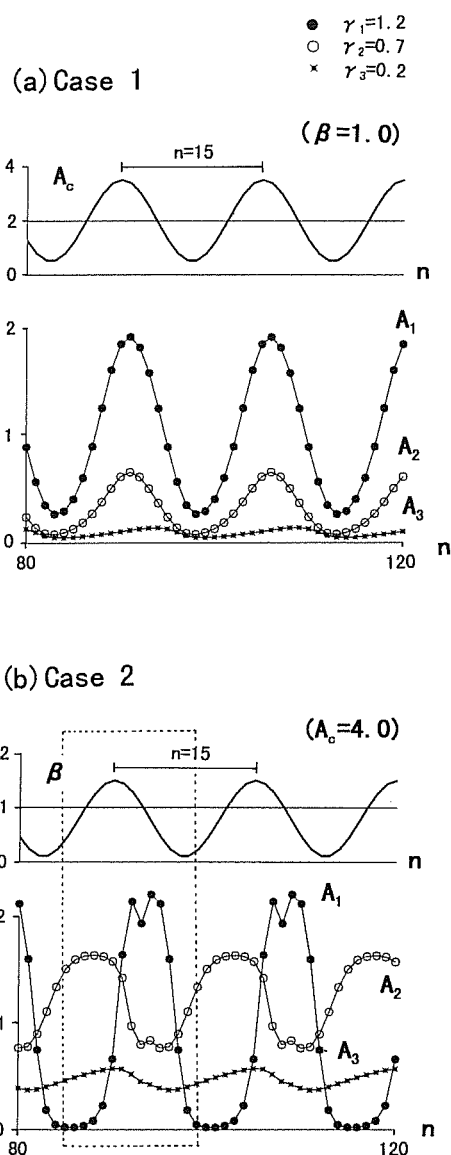


Figure 5. (a) The temporal variations of A_1 , A_2 and A_3 as response to A_c -variation for $\gamma_1=1.2$, $\gamma_2=0.7$, $\gamma_3=0.2$, respectively. The upper part of this panel is the variation of A_c with a period of $n=15$. (b) Same as (a) but as response to survival rate β of A_1 .

れとなり、このケースではFig. 1の漁獲変動に現れた魚種交替を説明できない。

Case 2：マイワシ生残率 β の周期変動 (Fig. 5(b))

マイワシ資源 A_1 に対して資源量の小さな他2魚種の影響は小さく、 A_1 は生残率 β に反応した急増急減の資源変動を示している。その増加のピークは $\beta > 1$ から $\beta < 1$ に転じる $\beta=1$ 付近にある。よって、マイワシ資源 A_1 が多い(少ない)時期は、残り2魚種の最大環境容量が相対的に小さく(大きく)なる時期に対応する。それゆえ、計算された2魚種 A_2 、 A_3 の時間変化は、マイワシ資源 A_1 とは逆位

相に近い変動を示す。この逆位相の変動を示す2種の中で、内的自然増加率の小さな A_3 の極大期は A_2 の極大期よりも遅れていることがわかる。その結果として、3魚種の資源量が極大となる時期は異なり、魚種交替が起こっているようにみえる。さらに、このモデル結果の A_2 をサンマ・マアジ・カタクチイワシ群 (A_2 をこれら3魚種の合計量と考えれば、各資源量は $A_2/3$ 程度となる)、 A_3 をサバ類と考えれば、Fig. 5(b)の枠線内の変動はFig. 1の漁獲変動と定性的にはよく似ていることがわかる。すなわち、 A_2 (サンマ・マアジ・カタクチイワシ群) は A_1 (マイワシ) 増加期にはすでに減少を始めており、 A_1 (マイワシ) 極大期に資源は極小、その後ゆっくりと資源は増加を始める。 A_3 (サバ類) は変動の振幅が小さく、 A_1 (マイワシ) 増加期に資源は極大、 A_1 (マイワシ) 極大後に極小となる。

おわりに

本論ではまず、環境収容量の時間変化に対する水産資源の応答特性を簡単なLogistic型モデルを用いて調べた。次に、有限の環境容量を共有する3魚種 (4魚種以上の多魚種でもよい) を仮定し、「マイワシ主導説」をモデル化した。その結果、各魚種毎に異なる適当な内的自然増加率を選ぶことによって、極東水域に分布する浮魚群集にみられる魚種交替に似た変動を再現することができた。しかし、実際の浮魚資源変動に対して密度効果が効いている直接的な証拠はまだなく、モデルで仮定した内的自然増加率の大小関係も推測の範囲内にある。さらに、モデル結果を比較した漁獲変動がどれだけ実際の資源変動を反映しているのか、マイワシ以外の魚種において初期生残に影響を与える環境要因は十分小さく、共有した環境容量の時間変化も十分小さいと本当に仮定できるのか、などの多くの問題が残っている。そのゆえ、本論で提案したマイワシ主導の魚種交替モデルは、まだひとつの考え方にしかすぎない。

今後は、より現実的なパラメータ値と各魚種毎の寿命や

産卵形式を考慮したモデルへと改良しなければならないであろう。しかし、このようなモデル改良はいくらでも可能であるが、複雑なモデルにすればするほど本質的なパラメータが不明瞭となることにも注意が必要である。それゆえ、実際の資料を用いた水産資源解析結果から推測される再生産関係をできる限り簡単な数理モデルで表現し、常にモデルと資源解析間のフィードバックを行うことが大切と考える。

最後に本論をまとめるにあたり、有益なコメントを頂いた査読者の方々に感謝する。

引用文献

- 農林水産省統計情報部 (1977, 1987, 1997) 漁業・養殖業生産統計年報。
- 磯田 豊・東屋知範 (1998) 再生産率の時間変化に対する水産資源の応答。北海道大学水産学部彙報, **49**, 1-14。
- Kawasaki, T. (1980) Fundamental relations among the selections of life history in the marine teleosts. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., **46**, 289-293.
- Kawasaki, T. and M. Omori (1988) Fluctuations in the three major sardine stocks in the Pacific and the global trend in temperature. In, Long Term Changes in Marine Fish Populations, A Symposium held in Vigo, eds. T. Wyatt and G. Larraneta, pp. 37-53.
- 川崎 健 (1992) 魚種交替のメカニズムと予測。水産海洋研究, **56**, 491-500。
- Matsuda, H., T. Wada, Y. Takeuchi and Y. Matsumiya (1991) Alternative models for species replacement of pelagic fishes. Res. Popul. Ecol., **33**, 41-56.
- Spencer, P. D. and J. Collie (1997) Patterns of population variability in marine fish stocks. Fish. Oceanogr., **6**, 188-204.
- 渡邊良朗 (1995) マイワシ資源の減少と魚種交替。平野禮次郎・谷内透編：海の生産力と魚、恒星社厚生閣, pp. 97-112。
- Watanabe, Y., H. Zenitani and R. Kimura (1995) Population decline of the Japanese sardine *Sardinops melanostictus* owing to recruitment failures. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **52**, 1609-1616.
- Yasuda, I., H. Sugisaki, Y. Watanabe, S. Minobe and Y. Oozeki (1999) Interdecadal variations in Japanese sardine and ocean/climate. Fish. Oceanogr., **8**, 18-24.