

親子モデルを用いたサンマの年齢と産卵に関する仮説の検証

磯田 豊・桜井泰憲

Verification of Age and Spawning Hypothesis of Pacific Saury Based on an Offspring-Parent Model

Yutaka ISODA and Yasunori SAKURAI

A hypothesis explaining age and spawning of Pacific saury, *Cololabis saira*, is tested using a simple offspring-parent model for five cases: 1) spawning at 1 year, life span=1 year; 2) spawning at 1 to 1.5 years, life span=1.5 years; 3) spawning at 1.5 years, life span=1.5 years; 4) spawning at 1.5 to 2 years, life span=2 years; 5) spawning at 2 years, life span=2 years. The response of model stock in each case was analytically investigated by the following two idealized forcings: one is the sudden occurrence of a large year-class, and the other is the time-varying reproductive rate as a simple sine curve. The curious relationship between fish stock and ratio of size-class strength (i.e. the proportion of large-size saury increased when the stock was large) was predicted only for an assumed spawning age of 1.5-2 years and a life span of 2 years. Finally, a model using this spawning age and life span was used with catch data to estimate temporal variations in the reproductive rate during 1958-1992.

Key words: Pacific saury, offspring-parent model, life span, spawning age

はじめに

サンマ, *Cololabis saira*, は北太平洋亜寒帯から亜熱帯表層に広く分布し, 索餌・産卵に伴い南北に回遊する。また, 日本近海でのサンマ漁獲量と漁獲魚サイズに大きな経年変動のあることが知られている(福島, 1979)。こうした変動要因の解明のためには, 本種の年齢・成長と成熟・産卵などの基本的な生活史を明らかにした上で, 季節別発生群の存在の有無および, もしこれらの季節別発生群が存在するのであれば, 各群についての生活史の差異や個体数の変動, 寿命などの知見を蓄積する必要がある。しかし, 本種に関するこれらの知見は, 古くから研究が行われているにもかかわらず, 現在まで統一した見解は得られていない。

サンマの年齢と成長に関しては, これまで鱗や耳石などを用いて多くの研究がなされている。本種の夏以降の漁期には, 漁獲物として体長29 cmを超える大型群と呼ばれるものから, それ以下の中型・小型群が混在している(福島ほか, 1990)。1970年代までの研究における推定寿命は, 1.5年説(小坂, 1991)から4年説(Hatanaka, 1955)まであり, 研究者によって大きく相違していた。その後, サンマの耳石に微細輪紋が発見され(西村ほか, 1985), これが

日周輪であることが飼育実験により確認された(Watanabe and Kuji, 1991)。この方法によって, サンマは孵化から約半年で体長20 cm(小型魚)に成長すること, 1年以内に大型魚まで達すること(Watanabe et al., 1988), そして寿命は最長で約2年である可能性(栗山ほか, 1992)などが提案されている。しかし, 同じ日齢査定手法にもかかわらず, サンマの成長および発生時期は研究者によって大きく異なっている。Watanabe et al. (1988)は寿命を1年と見積もっており, これに基づき福島ほか(1990)は夏から秋に漁獲される大型魚は前年の秋生まれ, 中型魚は前年から当年にかけての冬生まれ, 小型魚は当年春生まれと考えている。一方, Suyama et al. (1996)は最長寿命を2年とし, 小型魚と大型魚は前年および前々年の秋から冬生まれ, 中型魚は前年の春から夏生まれと考えている。このように現在でもサンマの生活史についての生物学的知見には不確定な要素が含まれている。

このような現状においても, サンマ資源を守るという立場からTAC(許容漁獲量)による資源管理が水産研究者には要求されている。そこで, 我々はサンマの年齢と産卵時期に関する数種類の組み合わせを寿命1~2才の範囲においてモデル化することを考えた。そして, どのモデルを用いれば以下に記述するサンマの変動特性が最も良く再現できるのかを調べた。すなわち, 本研究の目的は, これまでの研究成果をもとに寿命と産卵様式で産卵年齢を整理するこ

1999年9月30日受付, 2000年3月16日受理

北海道大学水産学部

Faculty of Fisheries, Hokkaido University, 3-1-1 Minato-cho, Hakodate 041-0821, Japan

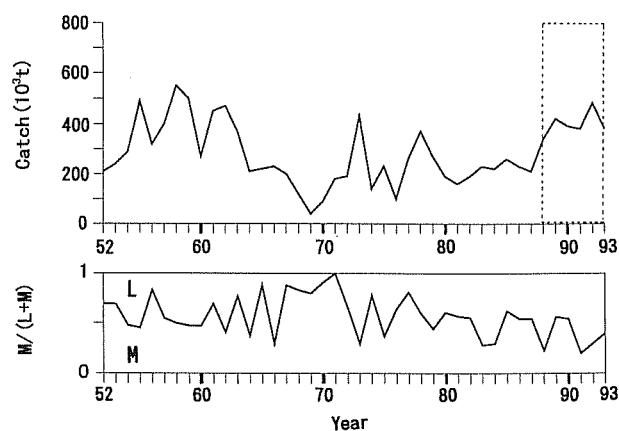


Figure 1. Catches of Pacific saury (*Cololabis saira*) and ratio between large (>29 cm) and middle (23–29 cm) size classes during 1952–1993. Dotted outline shows the period with corrected catches by Takahashi (1997).

と、さらにモデル計算結果をもとに産卵年齢の仮説として最も可能性のある組み合わせを提案することにある。

Fig. 1は流し網漁法から棒受網漁法に変わった1952年以降の太平洋サンマの漁獲（上段）と中型群と大型群のサイズ組成比（下段）の各経年変化を示す（漁獲資料は東北区水産研究所から毎年発行されるサンマ資源研究会報告から引用し、サイズ組成比は同報告書の体長組成図から読み取り作成した）。なお、1988年以降は大規模生産調整（出漁日の延期や水揚げ都度24時間の出漁延期など）が行われ、この影響を補正した高橋（1997）に従っている。本論で定義した中型群は体長23–29 cm、大型群は29 cm以上である（福島，1979）。サンマの漁獲変動には、昔から注目されている非常に興味深い特徴がみられる。それは、(1) 漁獲が多い年に大型群が多く、漁獲が少ない年に中・小型群が多いという傾向、そして(2) 漁獲が特に少なかった1960年代には大型群と中型群が年単位で交互に現れたという特徴である。本研究で作成する年齢と産卵時期の組み合わせモデルの適否は、上記の「漁獲量とサイズ組成の関係」の再現性で検証する。

モデル

産卵年齢のモデル化

サンマの仔稚魚は日本列島南岸沖から北海道沖にかけての広い範囲において、秋から翌年春までの長期間で採集されている（福島ほか，1990；Watanabe and Lo, 1989）。さらに、巢山ほか（1996）は卵巢の組織学的観察から、卵巢卵の発達様式が非同期発達型であるサンマは一産卵期に複数回産卵すること、産卵後の雌の卵巣は一度退行した後、次の産卵期に再び成熟・産卵することを示唆している。同時に、サンマの産卵期のピークは秋～冬と春～夏の1年に2回であることを推定している。

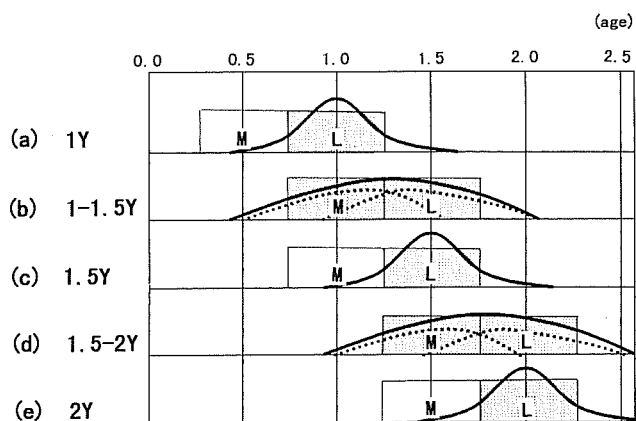


Figure 2. Schematic view of age and spawning hypothesis for five cases with spawning ages of 1Y(a), 1–1.5Y(b), 1.5Y(c), 1.5–2Y(d), 2Y(e) (see text). Thick and dotted lines represent schematic probability distribution of spawning age. Modeled spawning age is shaded.

そこで、このような産卵様式を寿命1~2才の範囲でFig. 2の模式図に示す5ケース(a~e)の産卵年齢をモデル化した。図中の実線と破線は各ケース毎の産卵可能年齢の確率分布を模式的に示している。本モデルでは、ほぼ1年を通じた産卵期間を便宜的に秋から冬（秋生まれ群）と翌年の春から夏（春生まれ群）の二期に分けた。まず、年1回の産卵（または0.5年以内の短期多回産卵）を仮定し、その産卵年齢が1才(1Y)・1.5才(1.5Y)・2才(2Y)付近に集中しているとしたケースが(a), (c), (e)である。次に、年2回の産卵（または1年間かけての長期多回産卵）を仮定し、その産卵年齢を1才と1.5才(1-1.5Y), 1.5才と2才(1.5-2Y)としたケースが(b)と(d)である。以下では、各ケースを産卵年齢で表現した1Y, 1-1.5Y, 1.5Y, 1.5-2Y, 2Yの記号で呼ぶ。また、0.5年以内で産卵が終了する1Y, 1.5Y, 2Yを1回産卵ケース、1年間かけて産卵が継続する1-1.5Y, 1.5-2Yを2回産卵ケースと便宜上呼ぶことにする。Fig. 2のハッチで強調した年齢は半年間隔のモデル産卵年齢を示し、本モデルでは産卵回数に係わりなく、最終産卵年齢の魚群を大型群(L)、その半年前の魚群を中型群(M)と考えた。すなわち、本モデルでは年齢に依存してサイズが異なることを仮定し、産卵期（春生まれと秋生まれ）の違いによる成長差異は考慮していない。また、最終産卵年齢はサンマの最長寿命と同じ（すなわち、生理的寿命と漁獲対象から消滅する寿命を同じ）と考えており、上記の産卵年齢の仮説は同時に寿命1・1.5・2年を設定している。

上記5ケースの中で、1Yは少なくとも1才魚で成熟・産卵が可能（福島ほか，1990）であることをモデル化している。ただし、半年間隔のモデル計算のため、本ケースの中型群は福島ほか（1990）の仮説の小型群に対応している。よって、1Yモデルは彼らの産卵年齢仮説を正しく表現し

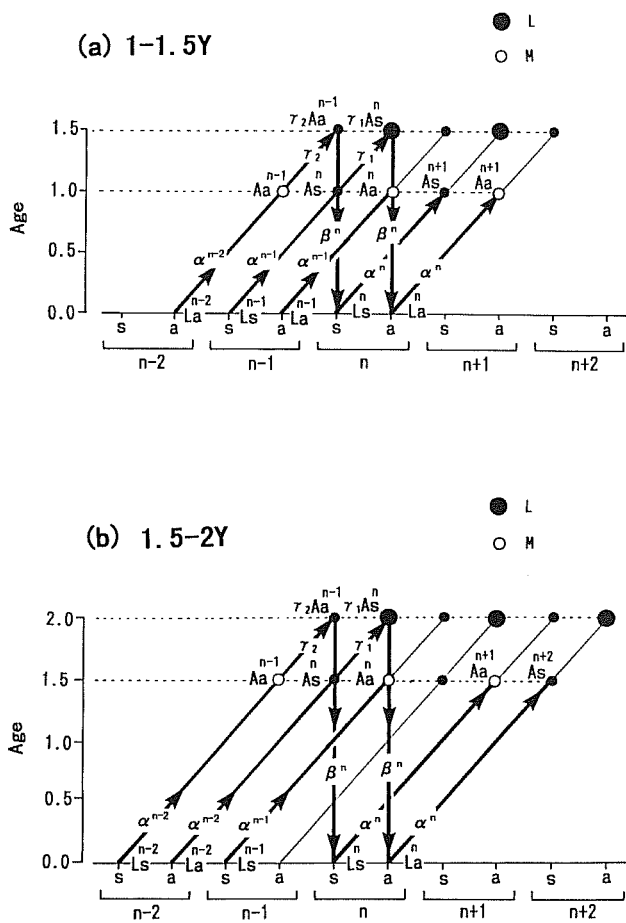


Figure 3. Conceptual models for 1-1.5Y(a) and 1.5-2Y(b). A; parent, L; offspring, the superscript -n; year, subscript -s; spring and -a; autumn. Parameters of α , β and γ are survival rates at each life stage as schematically indicated.

ていないが、1才魚での産卵がどのような資源変動を生じさせるかは表現することができる。1-1.5Yは1才で成熟して寿命が1.5才(小坂, 1991)であることを表現したモデル、1.5-2YはSuyama et al. (1996)の産卵仮説に従ったモデルである。なお、残りの1.5Yと2Yを支持する研究報告はない。

親子モデル構造

一例として、2回産卵ケースである1-1.5Yと1.5-2Yの親子関係をFig. 3(a) (b)に示した。上添字のnは年、下添字のsは春(spring), aは秋(autumn)を示し、大文字のAは産卵親数、Lは稚魚数を示す。再生産率に関するパラメータのうち、 $\alpha \leq 1$ は稚魚から産卵親になるまでの自然死亡や漁獲等による生残率、 β は産卵親から卵を介して稚魚になるまでの増減率(=稚魚数/産卵親数)である。 $\gamma_i \leq 1$ ($i=1, 2$)は2回目産卵を行うサンマ親の割合(率)を示し、1回目産卵した親の生存率または2回目産卵を行う割合と解釈される。なお、 γ_1 と γ_2 は、それぞれ春と秋に産卵親

になった群の生存率または2回目産卵率を示し、季節による産卵の違いを考慮した。

ここでは1-1.5Yの春生まれ群を例に、Fig. 3(a)が示す親子関係をモデル式を用いて詳しく説明する。n年春の稚魚 L_s^n は、n-1年秋に産卵親になった群の2回目産卵親 $\gamma_2 A_a^{n-1}$ とn年春に産卵親になったばかりの群 A_s^n を合計した親から生まれる。よって、春生まれ稚魚数 L_s^n と産卵親数との関係は、この年の適当な増減率 β^n を介して次式のように表すことができる。

$$L_s^n = \beta^n (A_s^n + \gamma_2 A_a^{n-1}) \quad (1)$$

次に、n年春生まれの稚魚はちょうど1年後の春に産卵親になる。よって、稚魚数 L_s^n の1年後の数は、この年の適当な生残率 α^n を介して次式で表すことができる。

$$\alpha^n L_s^n = A_s^{n+1} \quad (2)$$

(1), (2)式より L_s^n を消去すると、n年春の産卵親数は次式で表現される。

$$1-1.5Y : A_s^n = B(n-1) (A_s^{n-1} + \gamma_2 A_a^{n-2}) \quad (3)$$

ここで、 $B(n) = \alpha^n \cdot \beta^n$ である。すなわち、 $B(n)$ の値は、産卵親から生まれた稚魚が次世代の産卵親になるまでの産卵率・初期減耗率・自然死亡率などを全て含んだ再生産率に相当する。1-1.5Yの秋生まれ稚魚に関しても同様な計算を行えば、

$$1-1.5Y : A_a^n = B(n-1) (A_a^{n-1} + \gamma_1 A_s^{n-1}) \quad (4)$$

の関係式を得る。

1.5-2Yの場合もFig. 3(b)に示すように産卵後1.5年目で産卵親になることに注意すれば、上記と全く同様な議論を行い、

$$1.5-2Y : A_s^n = B(n-2) (A_a^{n-2} + \gamma_1 A_s^{n-2}) \quad (5)$$

$$A_a^n = B(n-1) (A_s^{n-1} + \gamma_2 A_a^{n-2}) \quad (6)$$

の各関係式を得ることができる。

次に、1-1.5Yの関係式である(3) (4)を用いて2回産卵率を $\gamma_i=1$ とし、半年前の親が再生産に寄与をしない(右辺第1項を削除)とすれば、1回産卵ケース1.5Yの関係式を得ることができる。すなわち、

$$1.5Y : A_s^n = B(n-1) A_a^{n-2} \quad (7)$$

$$A_a^n = B(n-1) A_s^{n-1} \quad (8)$$

同様に、1.5-2Yの関係式である(5) (6)を用いれば、1回産卵ケース2Yの関係式を得ることができる。すなわち、

$$2Y : A_s^n = B(n-2) A_s^{n-2} \quad (9)$$

$$A_a^n = B(n-1) A_a^{n-2} \quad (10)$$

再び、1-1.5Yの関係式である(3) (4)を用いて2回産卵率を

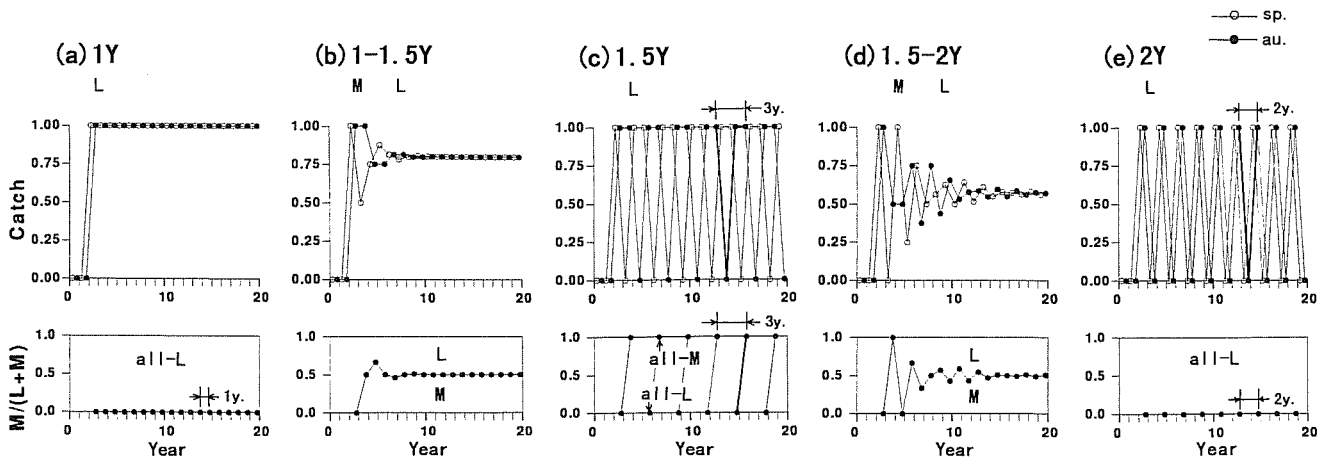


Figure 4. Catches in spring (○) and autumn (●), and the ratio of size-class strength in autumn for cases of 1Y (a), 1-1.5Y (b), 1.5Y (c), 1.5-2Y (d) and 2Y (e), as the response to occurrence of a large year-class at $n=3$.

$\gamma_1=0$ とすれば、1回産卵ケース 1Y の関係式を得ることができる。すなわち、

$$1Y: A_s^n = B(n-1) A_s^{n-1} \quad (11)$$

$$A_a^n = B(n-1) A_a^{n-1} \quad (12).$$

しかし、これら(3)~(12)の関係式の形をみても、各ケースのモデル構造の違いはなかなか理解し難い。そこで次節では、卓越年級群に対する応答問題と、適当な振幅と周期をもった正弦曲線で再生産率 $B(n)$ を変化させた強制問題として、各ケースのモデル応答特性を調べる。

結果

卓越年級群に対する応答特性

この計算では再生産率に伴う長期の資源変動は考えないため、資源が定常となる再生産率 $B(n)$ をまず求めておく。十分時間が経過しても、資源の増減がない場合の再生産率 $B(n)$ を B とする。そこで、一定値の産卵親数 $A_s^n = A_a^n = A$ を2回産卵ケースの関係式(3)~(6)式に代入し整理すると、

$$B = 1/(1+\gamma_i) \quad (i=1, 2) \quad (13)$$

の2種類の関係式を得る。再生産率 B は γ_i の関数であることから、資源が増減しない条件は、 $\gamma_1 = \gamma_2$ となる。本モデル計算では2回産卵する特徴を強調し、全ての産卵親が必ず2回目の産卵を行う ($\gamma_1 = \gamma_2 = 1$) と仮定し、 $B(n) = B = 0.5$ を用いる。なお、1回産卵ケースにおいて資源が定常となる再生産率は $B(n) = B = 1$ である。

Fig. 4は3年目の春にのみ中型群 $A_s^3 = 1$ (卓越年級群) を強制的に発生させ ($A_s^n = A_a^n = 0, n=1 \sim 2$)、その後20年目までの春・秋それぞれの漁獲対象魚の年変動 (春: F_s^n , 秋: F_a^n) を調べた結果である。ここで、各季節の主たる漁獲対象魚とは大型群 (L) と中型群 (M) の合計と考え、

2回産卵ケース (1-1.5Y, 1.5-2Y):

$$F_s^n = A_s^n + \gamma_2 A_a^{n-1} \quad (14)$$

$$F_a^n = A_a^n + \gamma_1 A_s^n \quad (15)$$

1回産卵ケース (1Y, 1.5Y, 2Y):

$$F_s^n = A_s^n + A_a^{n-1} \quad (16)$$

$$F_a^n = A_a^n + A_s^n \quad (17)$$

とした。図中の白丸印は春 (sp.) の漁獲対象魚数を、黒丸印は秋 (au.) の漁獲対象魚数を示す。なお、このモデルの A 及び F の値は匹数であるが、サンマの代表的な重量を乗ずれば全重量とみることができる。そこで、以下では漁獲量に対応した漁獲対象魚数として議論を行う。図の下端には、各漁獲対象魚における中型群 (M) と大型群 (L) のサイズ組成比を示した。ただし、図に示したサイズ組成比は、先に議論した漁獲資料が秋のみしかないため、モデルにおいても秋の組成比のみを示している。

まず、1回産卵ケースの中で1Y(a)は毎年 (または1年周期)、2Y(e)は2年周期の大型群だけが発生する計算結果となる。ここでは示さないが、秋にのみ中型群 $A_a^3 = 1$ を強制的に発生させた計算では中型群だけが継続して発生する。これは(9)~(12)式をみてわかるように、春 (秋) 生まれ群 A_s (A_a) は春 (秋) 生まれ群同士の関係式となり、大型群と中型群が異なる系統群のモデル構造になるためである。もし、これらのケースのいずれかが事実であれば、両群は独立に変動していることになる。しかし、大型・中型群の独立性については、アイソザイムを用いた遺伝的研究 (原ほか, 1982a, b; 木島ほか, 1984) および寄生虫の被寄生率 (Nagasawa et al., 1985) から、その可能性の少ないことが指摘されている。

1回産卵であっても産卵期が半年づつずれていく1.5Y(c)では、大型群と中型群の入れ替わりが3年周期で現れる。この3年周期とは両群ともに零の年、大型群のみの年、中

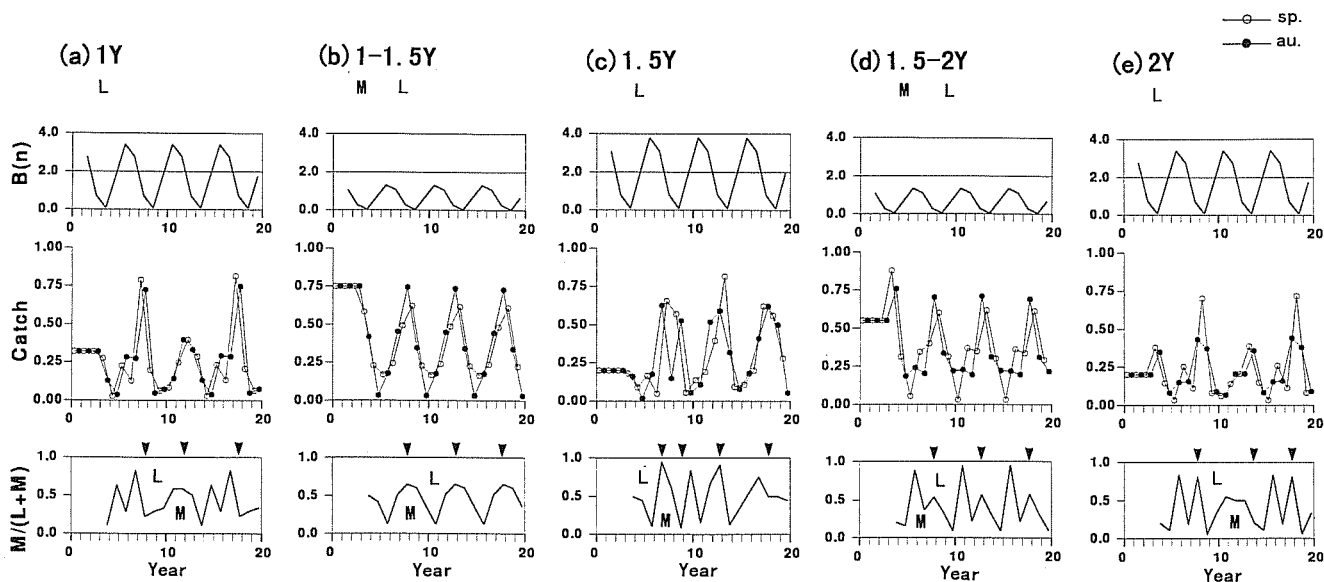


Figure 5. Same as Fig. 4 but forcing model of reproductive rate $B(n)$ with 5-year period (see upper panel).

型群のみの年の繰り返しである。

2回産卵ケースである1-1.5Y(b)と1.5-2Y(d)では、長期多回産卵(モデル表現では年2回産卵)による年級群情報の平滑化によって、漁獲対象魚量とサイズ組成比の変動は次第に消滅していくことがわかる。1-1.5Y(b)の卓越年級群の情報は4年程度で消滅し、さらに漁獲対象魚量の変動振幅も比較的小さいことがわかる。また、サイズ組成比は年級群発生後すぐに定常値(=0.5)へ近づいている。一方、1.5-2Y(d)の卓越年級群は、先にみた1.5Y(c)と2Y(e)の中間の変動周期である2~3年毎の大きな変動として現れ、この振動は約10年近くも継続する。両モデルはわずか0.5年の産卵年齢差にもかかわらず、年級群発生直後の応答特性は大きく異なっている。この違いは、産卵年齢1.5才を挟む0.5年の差で春秋2回産卵による年級群情報の平滑化のされ方が異なるためである。1-1.5Y(b)の場合(Fig. 3(a)を参照)、 n 年の春と秋生まれ群は、1年前($n-1$)年の春秋生まれ群から2年前の秋生まれ群を親とする。よって、 $n-1$ 年の年級群情報は翌年(n)年には、春と秋生まれ群へ容易に分散してしまう。一方、1.5-2Y(d)の場合(Fig. 3(b)を参照)、 n 年の春と秋生まれ群は1年前($n-1$)年の秋生まれ群を親としない。そして、この $n-1$ 年秋生まれ群の情報は2年先($n+1$)年の稚魚に受け渡される。このような親子関係が、1.5-2Y(d)において比較的長期間続く2~3年毎の年級群変動を形成した理由である。

再生産率変動による応答特性

Fig. 1に示した漁獲変動は、1970年ころに不漁となった十年スケール変動の上に3~6年スケール変動が重なっているように見える。もちろん、この変動の原因が環境要因によるものか、生物的要因(密度効果など)によるものかはわ

からない。ここでは、再生産率 $B(n)$ を強制的に周期変動させて、すなわち、暗に環境要因による変動と考えて漁獲対象魚の応答特性を調べた。選んだ周期は、3~6年スケール変動の代表として5年(Fig. 5)、十年スケール変動の代表として15年(Fig. 6)である。各図の左側から1Y(a)、1-1.5Y(b)、1.5Y(c)、1.5-2Y(d)、2Y(e)の計算結果であり、与えた再生産率 $B(n)$ の周期変動を上段に示した。漁獲対象魚量及びサイズ組成比は前節のFig. 4と同じ形式で表現した。2回目産卵率は、卓越年級群の応答問題と同じで $\gamma_1=\gamma_2=1$ とし、 $B(n)$ は各ケース共通に下記の方程式に従うと仮定した。

$$B_n = B_0 + B_a \sin(2\pi n/T_f) \quad (18)$$

ここで、 T_f (年)は5年と15年の強制周期、 B_0 と B_a は適当な未知係数である。本計算では各ケース毎に漁獲対象魚量がほぼ一定振幅の変動を示す $B_a (=B_0)$ 値とその極大値が0.75付近の値となる初期値を選択した。なお、この初期値は $n=1\sim3$ で $A_n^s = A_n^a$ として与えた。サイズ組成比は4年目から示し、この図の上を示した黒矢印は漁獲対象魚量が極大となった年である。

5年周期強制(Fig. 5)において、1回産卵ケース(1Y(a)・1.5Y(c)・2Y(e))ではサイズ組成比に2~3年変動が卓越し、組成比と漁獲対象魚量との間に明瞭な関係はみられない。一方、2回産卵ケース(1-1.5Y(b)、1.5-2Y(d))には漁獲対象魚量とサイズ組成比の間に興味深い関係がみられる。すなわち、漁獲対象魚量の極大期に対応して、1-1.5Y(b)では中型群の比率が高くなるのに対し、1.5-2Y(d)では大型群の比率が高くなる傾向がみられる。我々が注目する漁獲が多い年に大型群が多いという特徴は、1.5-2Y(d)のケース

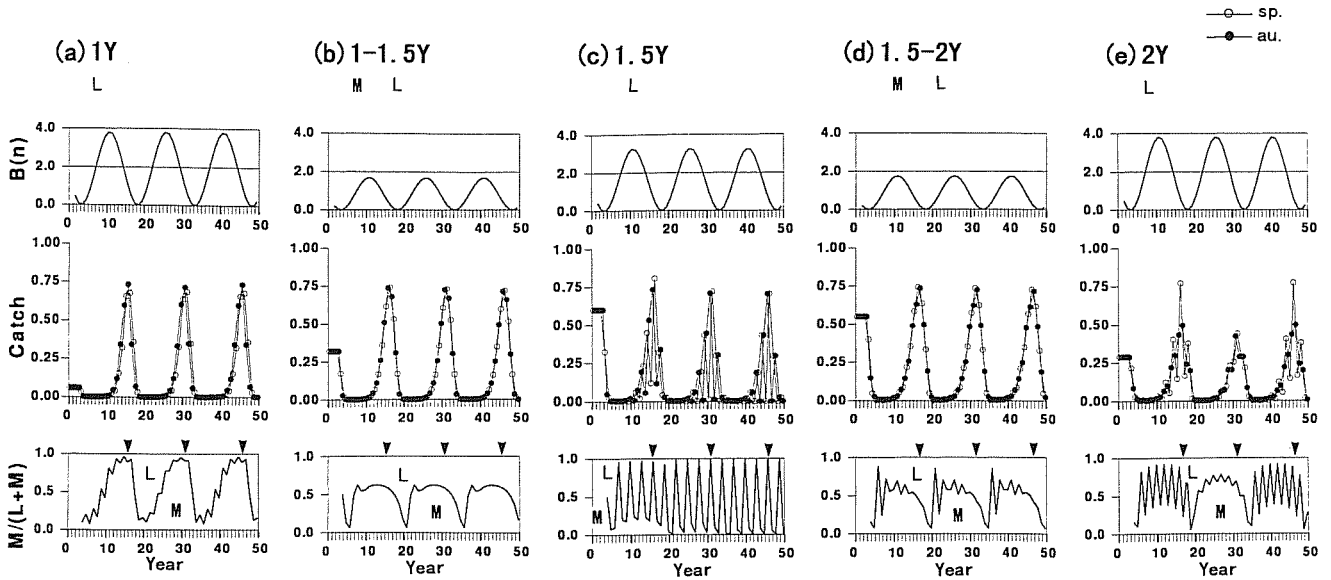


Figure 6. Same as Fig. 4 but forcing model of reproductive rate $B(n)$ with 15-year period (see upper panel).

で再現されている。

15年周期強制 (Fig. 6) においては、1.5Y(c) 以外のケースで漁獲対象魚量とサイズ組成比の間に関係がみられる。まず、1.5Y(c) の漁獲対象魚量には強制周期に対応した変動がみられるものの、サイズ組成比には卓越年級群の計算結果 (Fig. 4c) と同じ3年周期の変動だけが卓越している。1Y(a) と 1-1.5Y(b) では漁獲対象魚量の極大期に対応して中型群の比率が高くなり、1.5-2Y(d) と 2Y(e) では大型群の比率が高くなる傾向がみられる。ただし、2Y(e) では、強制周期に対応したサイズ組成比の変動よりも卓越年級群の計算結果 (Fig. 4e) にみられた2年周期の変動の方が卓越している。さらに、1.5-2Y(d) には漁獲対象魚量の極小期において、2-3年周期で中型魚と大型魚のサイズ組成比の入れ替わり現象がみられる。この入れ替わり現象は、資源極大期に比率の高くなった大型群が卓越年級群を形成し、これが2-3年振動として現れたものである。このようなサイズ組成比の2-3年周期変動は、1960年代の漁獲量減少期 (Fig. 1を参照) にもみられた特徴である。

このように、Suyama et al. (1996) の産卵年齢仮説をモデル化した1.5-2Yのケースでサンマ資源変動の特徴をうまく再現することができる。

考察

1.5-2Y モデルの特性

では、なぜ1.5-2Yのモデルケースだけがサンマ資源変動の特徴をうまく再現できたのか。本節では他の産卵年齢仮説と比較しながら、1.5-2Yモデルがもつ特性を整理する。

一般的に考えれば、初期減耗などの再生産率 $B(n)$ の影響は必ず若い年齢の群から現れるはずである。よって、良

い/悪い再生産率の期間 (資源の増加/減少期) は若い中型群が大型群よりも先に増加/減少の傾向を示す。その結果、漁獲対象魚量の極大/極小期には常に中型/大型群の卓越が予想される。しかし、このような傾向は15年周期強制的1Yと1-1.5Y、5年周期強制的1.5Yの比較的短い寿命モデルの計算結果にしかみられなかった。

他のケースにおいて、このような傾向がみえなかった第1の理由は、年齢1.5才での産卵を設定したことによる。Fig. 4cやFig. 6cの1.5Yの計算結果をみてわかるように、1.5才での産卵は3年周期で春生まれ群と秋生まれ群の各年級群情報を常に入れ替えてしまう。言い換えれば、大型群と中型群の年級群情報が世代毎に入れ替わり、良い/悪い再生産率に関係なく、中・大魚群どちらか一方だけの卓越を押える働きをする。そして第2の理由は、1Yと2Yが独立した系統群 (秋生まれ群同士) を形成していることである。もし秋の大型群が独立した系統群であれば、この大型群の資源量は再生産率の変動に従って単純に増加・減少できる (ただし、2Yの場合は、Fig. 4eやFig. 6eでみたように2年毎の大きな増減変動を示す)。

年齢1.5才の産卵を含む1-1.5Y (1.5-2Y) のモデルは、上述の1.5Yモデルと1Y(2Y)モデルの重ね合わせと考えることができる。すなわち、1-1.5Yモデルは1.5Yから生じる3年毎に大型群と中型群の情報が入れ替わる変動と1Yから生じる中型群 (1才の独立した系統群) が再生産率で徐々に増減する変動の重ね合わせとなる。よって、1-1.5Yは1Yに似たサイズ組成比の変動を示し、良い再生産率の時期 (資源増大期) には中型群の比率が増加する傾向が現れる。1.5-2Yモデルも同様に、大型群と中型群の情報が入れ替わる1.5Yの変動と2才の大型群が再生産率で徐々に増

減する変動の重ね合わせとなる。このケースでは1-1.5Yモデルとは異なり、良い再生産率の時期(資源増大期)には大型群(2才の独立した系統群)の比率が増加する傾向が現れる。このような理由により、2回産卵を仮定した1.5-2Yモデルでのみ、「漁獲量の比較的多い年に大型群が多い」という特徴を再現することができる。

太平洋サンマ資源の再生産率の経年変化

「親子モデル構造」の節で導いた各関係式は稚魚の情報がなく、漁獲対象魚量と再生産率だけの式である。それゆえ、Fig. 1に示した実際の漁獲変動がモデルの漁獲対象魚変動の相対的な大きさを代表しているのならば、漁獲資料だけを用いて逆に再生産率B(n)の経年変化を求めることができる。さらに、求められた再生産率B(n)を用いて再度、本論で提案したサンマ親子モデルに適用すれば、サイズ組成比を再現することができる。そこで最後に、サンマ資源変動の特徴を唯一再現することができた1.5-2Yモデルを用いてサイズ組成比の再現性を確認しておく。

我々が知ることでできる漁獲資料は、操業規制の関係上、8-12月に限られている。そのため、秋の産卵親量 A_a^n の相対的な大きさは推測できるものの、春の産卵親量 A_s^n は全くわからない。ところが、以下に示すように1.5-2Yモデルの関係式(5)(6)は、秋の漁獲対象魚量 F_a^n だけを用いて容易に表現することができる。

漁獲資料のある秋の漁獲対象魚量 F_a^n は、先に示した(15)式で表わされる。そこで、(5)(6)式を(15)式に代入して順に整理していくと、 F_a^n とB(n)の関係式を導くことができる。すなわち、

$$F_a^n - \gamma_1 B(n-2) F_a^{n-2} = B(n-1) \{ B(n-3) F_a^{n-3} + \gamma_2 (F_a^{n-2} - \gamma_1 B(n-4) F_a^{n-4}) \} \quad (19)$$

さらに、(19)式からB(n)を推測する式に変形すると

$$B(n) = (F_a^{n+1} - \gamma_1 B(n-1) F_a^{n-1}) / (B(n-2) F_a^{n-2} + \gamma_2 F_a^{n-1} - \gamma_1 \gamma_2 B(n-3) F_a^{n-3}) \quad (20)$$

となる。

この(20)式を用いて、秋の漁獲量から推定した再生産率B(n)の経年変化をFig. 7上段に示した。実は、この計算結果は2回目産卵率を $\gamma_1 = \gamma_2 = 0.2$ としたケースである。種々の γ_1 と γ_2 の組み合わせ計算を行った結果、春から秋にかけての2回目産卵率 γ_1 の制限は特に大きいことがわかった。すなわち、 $\gamma_1 > 0.3$ ではB(n)は負の値をとり、そのばらつきも極端に大きくなってしまった。このことは、秋に1回目の産卵した親は、春に2回目の産卵する可能性が高いものの、春に1回目の産卵した親が秋に2回目の産卵する割合が低いことを示唆している。これは、冬越える産卵親よりも夏越える産卵親の生存率または産卵率が低いことを示唆している。しかし、2回目産卵率 γ の値に関する議論は実際の資料による裏付けは現在のところ全くなく、

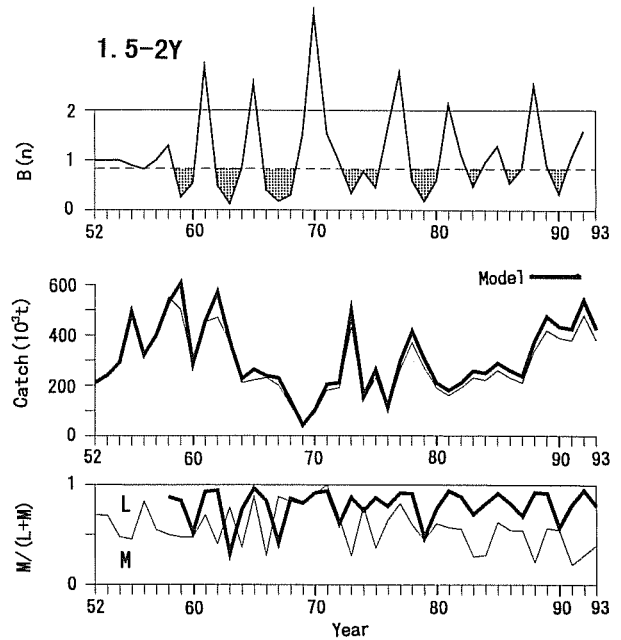


Figure 7. Reproductive rate B(n) estimated using the 1.5-2Y model and catch data of Pacific saury for $\gamma_1 = \gamma_2 = 0.2$. Lower two panels are catches and ratio of size-class strength in autumn. Thin and thick lines show the observed and modeled values, respectively.

今後の検討課題と考える。なお、 $\gamma_1 < 0.3$, $0 < \gamma_2 < 1$ のパラメータ範囲において見積もられるB(n)変動の振幅値は変化するものの、ピーク値を示す年はほとんど変化しない。

$\gamma_1 = \gamma_2 = 0.2$ のときの定常再生産率は、(13)式より $B = 1 / (1 + 0.2) \sim 0.83$ となる。そこで、この値より低いB(n)値をハッチで示し、悪い再生産の期間を強調した。推測された再生産率B(n)には、非常に興味深い周期変動がみられる。すなわち、4-6年周期で極端に大きな良い再生産率の年と、長期継続する悪い再生産率の期間である。このことは、サンマ資源がある特定の年に起こる良い再生産率となる何らかの要因によって維持されていることを示している。

次に、求めた再生産率B(n)を、本論で提案したサンマ親子モデル(1.5-2Yモデル)の強制パラメータとして与え、サイズ組成比をモデル上で再現した結果をFig. 7の下段に示した。Fig. 7中段はB(n)から再現された漁獲変動である。なお、中下段の太線はモデル再現値を示し、細線がFig. 1に示した実際の漁獲量と組成比である。再生産率B(n)が秋の漁獲量だけで推測できることから、計算された漁獲変動の再現性が良いのは当然の結果である。前節で議論したように、1.5-2Yモデルはもともと漁獲対象魚量が多い期間に大型群の比率が高くなる特徴をもっているため、その特徴は確かに再現されている。しかしよくみると、位相に1年のずれが生じている期間(1987年以降)がある。

これは単純化したモデル構造の不備（例えば、 $B(n)$ は n 年の値として表示しているが $n \sim n+1$ 年の範囲の推測値であること、2回目産卵率 γ を一定値にしたこと、秋から翌年春までの長期産卵を2回の産卵で表現したことなど）、そして漁獲量がどれだけ実際の産卵親量を代表しているかに起因している。1987年以降において大型群の比率が増えていることから、おそらく2回目産卵率 γ も年によって異なっているであろう。このような不確定なパラメータがあるにも係わらず、2回産卵（または1年間かけての長期多回産卵）を仮定した1.5-2Yモデルはサンマ資源変動の特徴を記述できる可能性を十分にもっていると考えられる。

おわりに

本研究は1年を秋～冬・春～夏の2期に分け、寿命1～2才の範囲で1回および2回の産卵様式をモデル化し、サンマ資源変動の特徴がいずれのモデルで説明できるのかを検討した。サンマ資源変動の注目した特徴とは、「漁獲量の比較的多い年に大型群が多いことと、漁獲が少なかった1960年代には大型群と中型群が年単位で交互に現れたこと」という漁獲量とサイズ組成比の関係である。その結果、1.5才～2才で産卵を行うモデルケースにおいて、上記の特徴を再現することができた。この結果は、サンマの平均寿命が少なくとも1.5才よりも長い可能性も示唆している。一方で、今後改良すべき本モデルの問題点も数多い。(1) 今後蓄積されるであろう生態調査をもとにした産卵季節・産卵様式の再検討、(2) 産卵季節もしくは海洋環境の違いによる成長差異の有無、(3) 漁獲量がどれだけ資源量を代表性しているのかである。

資源変動の原因を人為的・環境的要因のいずれに求める場合でも、我々に必要な情報は漁獲変動そのものより再生産率の変動にあると考える。本論では、親子関係（寿命と産卵年齢）がわかっているならば、逆に再生産率を求めることができること示した。1.5-2Yモデルから推測したサンマの再生産率は、4～6年周期で極端に良い再生産率のあることを示唆している。先に述べたように本モデルにはまだ多くの問題点が残るものの、この良い再生産率の年にいったい何が起こったのかを調べることは興味深い。顕著な数年周期の変動を示す海洋環境の一つに、亜寒帯域における動物プランクトンの現存量（小達、1994）がある。夏季に動物プランクトンの現存量の多い年は、サンマの再生産率が良い年の必ず1～2年先行する傾向がみられる。このことが何を意味しているのかは推測の域を出ないものの、産卵親魚の餌環境（栄養状態）による卵の質の差異を示唆しているのかもしれない。もちろん、この動物プランクトン量の経年変化は、物理的な海洋構造の経年変化や植物プランクトン量を左右する光環境の経年変化など種々の要因に関係していることも確かであろう。今後、我々は1.5～2才の

産卵年齢を仮定して導かれた4～6年周期のサンマ再生産率変動の要因をまず環境要因に求め、サンマの南下回遊経路上にある東北・北海道沖の暖水渦や亜寒帯・親潮前線の挙動との関係を調べていきたいと考えている。

謝 辞

本研究をまとめるにあたり有益なコメントを頂いた東北区水産研究所の巢山哲博士、北海道大学水産学部学生の方々の岩橋雅行君そして査読者の方々に深く感謝する。また、英文を手直しして下さった北海道大学水産学部の John Richard Bower 博士に感謝する。

引用文献

- 福島信一 (1979) 北太平洋系サンマの回遊機構の綜観的解析。東北水研研報, 41, 1-70.
- 福島信一・渡辺良朗・小川嘉彦 (1990) 北西太平洋におけるサンマの季節別発生群と大型魚、中型魚、小型魚との対応。東北水研研報, 52, 17-28.
- Hatanaka, M. (1956) Biological studies on the population of the saury, *Cololabis saira* (Brevoort). Tohoku J. Agr. Res., 6, 227-268.
- 原素之・木島明博・藤尾芳久 (1982a) サンマ群のアイソザイムによる集団遺伝学的研究。東北水研研報, 45, 1-17.
- 原素之・木島明博・藤尾芳久 (1982b) 日本近海および沖合に分布するサンマ群の集団構造に関する遺伝学的研究。東北水研研報, 45, 19-29.
- 木島明博・原素之・藤尾芳久 (1984) サンマ群の集団構造および回遊経路についての遺伝学的研究。東北水研研報, 46, 39-51.
- 小坂 淳 (1991) 北西太平洋におけるサンマの生活史とそれにもとづく資源変動の考察。博士論文, 東北大学, 仙台, 133 pp.
- Nagasawa, K., Y. Imai and K. Ishida (1985) Distribution, abundance, and effect of *Pennella* sp. (Copepod: Pennellidae), parasitic on the saury, *Cololabis saira* (Brevoort), in the western North Pacific Ocean and adjacent seas, 1984. Bull. Biogeogr. Soc. Jap., 40, 37-46.
- 西村 明・渡辺良朗・山田寿郎 (1985) サンマ耳石の日周輪様微細輪紋構造。東北水研研報, 47, 33-36.
- 小達和子 (1994) 東北海域における動物プランクトンの動態と長期変動に関する研究。東北水研研報, 56, 115-173.
- 巢山 哲・桜井泰憲・目黒敏美・島崎健二 (1992) 中部北太平洋におけるサンマ *Cololabis saira* の耳石日周輪に基づく年齢と成長の推定。日本誌, 58, 1607-1614.
- 巢山 哲・桜井泰憲・島崎健二 (1996) 夏季の中部北太平洋におけるサンマの成熟と日齢。日本誌, 62, 361-369.
- Suyama, S., Y. Sakurai, K. Shimazaki (1996) Age and growth of Pacific saury *Cololabis saira* (Brevoort) in the western North Pacific Ocean estimated from daily otolith growth increments. Fisher. Sci., 62, 1-7.
- 高橋祐一郎 (1997) サンマ漁獲量の長期変動。水産海洋研究, 61, 92-94.
- Watanabe, Y., J. L. Butler and T. Mori (1988) Growth of saury, *Cololabis saira*, in the northeastern and northwestern Pacific Ocean. Fish. Bull., U.S., 86, 489-498.
- Watanabe, Y. and Lo, N. C. H. (1989) Larval production and mortality of Pacific saury, *Cololabis saira*, in the northwestern Pacific Ocean. Fish. Bull., U.S., 87, 601-613.
- Watanabe, Y. and Y. Kuji (1991) Verification of daily growth increment formation in saury otoliths by rearing larvae from hatching. Japan. J. Ichthyol., 38, 11-15.