

種苗放流が個体群成長に及ぼす効果の 行列モデルによる検討

(独)水産総合研究センター 西海区水産研究所
有明海・八代海漁場環境研究センター 鈴木健吾¹

Effectiveness of hatchery release in increasing
populations, as examined by using a matrix population
model

Kengo Suzuki²

Research Center for Fisheries and environment
in the Ariake and Yatsusiro Bay
Seikai National Fisheries Research Institute,
Fisheries Research Agency

Abstract

Hatchery release has been used widely in stock enhancement programs. Total recapture rates and economic yields from recaptured animals are commonly used as benchmarks of stocking efficiency. However, there are few reports on the effectiveness of hatchery release in increasing population growth. Here, we applied a matrix population model to data on both of natural and released animals. The dominant eigenvalue of the matrix revealed a finite rate of population increase and could therefore be used as a scale for determining the stocking efficiency of hatchery release. We also discuss the relationship between the matrix model and virtual population analysis (VPA), which is used for stock assessment.

¹ 現所属：北海道区水産研究所さけます資源部資源評価グループ
〒062-0922 北海道札幌市豊平区中の島 2 条 2 丁目 4-1

² Present address：Hokkaido National Fisheries Research Institute, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922

Correspondence： skengo@fra.affrc.go.jp

1 緒言

種苗放流は資源増殖手法のひとつとして、様々な資源を対象に広く行われている。放流効果の判定は、主に回収率および回収金額で評価されているが、種苗放流が資源個体群の大きさにどの程度の効果を及ぼしているかは十分に議論されてこなかった。平成 22 年に水産庁により策定された“水産動物の種苗の生産及び放流並びに水産動物の育成に関する基本方針”では、放流魚の再生産による資源造成型栽培漁業の推進を掲げている。これに伴い、栽培漁業の対象となる魚種の資源量の変化に対して種苗放流がどのように寄与しているかを定量的に把握する事が求められている。

栽培対象種であるマダイ・ヒラメの資源評価においては放流した人工種苗の混入率を調べ、Virtual Population Analysis(VPA)による資源解析結果と総合して種苗放流の効果を把握する試みがなされている[1][2] [3]。亘は、ヒラメ瀬戸内海系群の資源評価[4]において VPA の解析結果から得られる親魚量あたり加入量(RPS: Recruitment par Spawning biomass)の値を用いて再生産関係を定式化し、種苗の放流数と漁獲係数を変化させた場合の将来の資源量を予測した。この将来予測では、各年齢の親魚において出産率が親魚の体重に比例すると仮定されている。この仮定を置くことができれば、VPA に親魚量あたり加入量の関係を取り込んだ資源量将来予測の計算方法を行列モデルとして捉えることができる。

行列表モデルは齢や体サイズにおける階級間の推移確率(生残率)と、各階級の親 1 個体当たりに期待される子供の数(出産率)により構成される推移行列表を用いて個体群動態を記述するモデルである。特に、1 年をステップとした年齢構成を持つ行列表モデルは、P.H.レスリーにちなんでレスリー行列表とも呼ばれている[5]。Akamine[6]は VPA とレスリー行列表の関係について述べ、VPA がレスリー行列表の生残過程と同じ構造を持つことを指摘している。行列表モデルは複数の年齢を含む資源動態をシンプルに表現する手法として有用であるが、計算結果がパラメータの推定精度、特に初成熟齢の出産率によって大きく影響される性質を持つ。多くの水産資源では初期減耗の大きさ故に信頼性のある親子関係を求めることが困難であり、これまで行列表モデルはあまり注目されてこなかった。一方、近年では水産庁の我が国周辺水域資源調査等推進対策事業による資源評価のデータが蓄積され、多くの魚種で VPA による資源解析が行われるようになってきた。VPA の計算では年齢別の資源量が算定できるため、このデータを用いて RPS を算出することができる。そのため、VPA により得られた RPS を現在の環境下での経験的な親子関係と考えた将来予測が行われるようになってきた。

そこで、本稿では VPA による資源解析を行っている資源において、放流魚の年齢別混入率データが得られた場合を想定し、以下に述べる 4 点の仮定の下に

行列モデルを構成し、推移行列の最大固有値（個体数増加速度）に対する放流魚の寄与をもって放流効果を規定することを検討した。

仮定

- ① 親魚の出産率は体重に比例する
- ② 加入以降の放流魚は、天然魚と同じ生活史を持つ
- ③ 放流魚による天然魚の置き換わりは無い
- ④ 放流魚の生産に使用する親魚は天然個体群の親魚と同じ年齢構成を持つ

さらに、模擬データを作成して VPA の計算から個体群の大きさを維持する放流強度（天然魚に対する放流魚の比率）を算出できるか確認した。

2 モデル

本稿で検討するモデルは、亘[4]の将来予測の計算式を基に行列モデルの形に置き換えたものである。

いま、対象魚の寿命を m 才とする。ある年に加入する 0 才魚は、前年の 0 才から m 才魚までの魚による再生産と種苗放流により加入する個体の和とする。 y 年に加入する 0 才魚 $n_{0,y}$ を、前年の 0 才から m 才魚までの親魚の個体数 $n_{0,y-1}, n_{1,y-1}, \dots, n_{m,y-1}$ を用いて次式で表す。

$$n_{0,y} = \sum_{a=0}^m n_{a,y-1} \times F_a + R \quad (1)$$

ここで、 F_a : a 才魚 1 尾あたりの再生産による加入個体数（以後、出産率とする）、 R : 放流由来の加入個体数（＝放流尾数×添加効率）である。

a 才魚の出産率 F_a は次式により算出する。

$$F_a = fr_a \times W_a \times RPS \quad (2)$$

ここで、 fr_a : a 才魚の成熟率、 W_a : a 才魚の体重、 RPS : 親魚の体重あたり加入個体数である。

また、1 才以上の魚の個体数については、前年の各年齢の個体数を用いて (3) 式で表す。

$$n_{a,y} = n_{a-1,y-1} \times P_{a-1} \quad (3)$$

ここで、 P_{a-1} は、 $a-1$ 才魚の生残率である。VPA による解析を想定すれば P_{a-1} は (4) 式で表される。

$$P_{a-1} = \exp(-(FC_{a-1} + M)) \quad (4)$$

ここで、 FC_{a-1} : $a-1$ 才魚における漁獲係数、 M : 自然死亡係数（加入以降一定）である。

(1) 式と(3)式の関係をもとに、行列として整理すると次式のように表される。

$$\begin{bmatrix} n_{0,y} \\ n_{1,y} \\ \vdots \\ n_{m,y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F_0 & F_1 & \cdot & \cdot & F_m \\ P_0 & 0 & \cdot & \cdot & 0 \\ 0 & P_1 & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & \cdot & P_{m-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{0,y-1} \\ n_{1,y-1} \\ \cdot \\ \cdot \\ n_{m,y-1} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} R \\ 0 \\ \cdot \\ \cdot \\ 0 \end{bmatrix} \quad (5)$$

(5)式の右辺の第1項は、天然海域に存在する既存の個体群の動態を表し、第2項は放流個体の加入を表す。行列モデルとして放流個体の効果を表現するためには、右辺第1項中の $m \times m$ 正方行列（推移行列）の要素として放流個体の比率を取り込む必要がある。そこで、以下に示す式の変形を行う。

いま、既存個体群の再生産による加入尾数と放流由来の加入尾数との比を放流強度(α)とする。 α は次式で表される。

$$\alpha = \frac{R}{\sum_{a=0}^m n_{a,y-1} F_a} \quad \dots (6)$$

この放流強度 α を用いて(5)式を次のように変形する。

$$\begin{bmatrix} n_{0,y} \\ n_{1,y} \\ \vdots \\ n_{m,y} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F_0 & F_1 & \cdot & \cdot & F_m \\ P_0 & 0 & \cdot & \cdot & 0 \\ 0 & P_1 & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & \cdot & P_{m-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{0,y-1} \\ n_{1,y-1} \\ \cdot \\ \cdot \\ n_{m,y-1} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} R \\ 0 \\ \cdot \\ \cdot \\ 0 \end{bmatrix}$$

$$= \begin{bmatrix} F_0(1+\alpha) & F_1(1+\alpha) & \cdot & \cdot & F_m(1+\alpha) \\ P_0 & 0 & \cdot & \cdot & 0 \\ 0 & P_1 & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & \cdot & P_{m-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{0,y-1} \\ n_{1,y-1} \\ \cdot \\ \cdot \\ n_{m,y-1} \end{bmatrix} \quad (7)$$

このような式の変形を行うことにより、放流由来の個体の加入を出産率の増加という形で推移行列に取り込むことができる。ここで、放流個体の効果を含まない推移行列を T 、放流個体の効果を含んだ推移行列を T_R とする。

$$T = \begin{bmatrix} F_0 & F_1 & \cdot & \cdot & F_m \\ P_0 & 0 & \cdot & \cdot & 0 \\ 0 & P_1 & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & \cdot & P_{m-1} & 0 \end{bmatrix}$$

$$T_R = \begin{bmatrix} F_0(1+\alpha) & F_1(1+\alpha) & \cdot & \cdot & F_m(1+\alpha) \\ P_0 & 0 & \cdot & \cdot & 0 \\ 0 & P_1 & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & \cdot & P_{m-1} & 0 \end{bmatrix}$$

放流効果を含んだ推移行列 T_R では種苗放流による出産率の増加の効果はすべての年齢の親魚について同じ比率で現れると見なすことになる。実際には、天然個体群において各年齢の親魚が再生産全体に対してどの程度寄与しているかわからないし、種苗生産に用いる親魚が天然個体群の親魚と同じ年齢構成であるかどうかはわからないだろう。従って、 $\sum_{a=0}^m(n_{a,y-1}F_a\alpha_a) = R$ という関係を満たすような α 才魚の出産率 F_a と種苗放流による出産率の増加分 α_a の組み合わせは一意には決まらない。この問題は、RPSの値から各年齢の出産率を算出する際に、出産率が親魚の体重に比例すると仮定してよいかどうかという仮定も含めて、個別の事例で検討する必要があるだろう。本稿では、 α がすべての年齢の親魚において等しいとするモデルを基本モデルと考えて、この基本モデルについて検討を進めることとする。

(7)式中の α は既存個体（天然個体）の再生産尾数に対する放流魚の加入尾数の比率である。放流魚による天然魚の置き換わりがないとすれば、 α は(8)式により放流魚の混入率（ r ：加入尾数全体に占める放流魚の割合）から求めることができる。

$$\alpha = \frac{r}{(1-r)} \quad \dots (8)$$

(7)式のような年齢構成を持つ個体群の行列モデルでは、1年間の個体数の増加率が漸近的に推移行列の最大固有値で与えられる[5] [7] [8]。従って、放流個体の効果を含まない推移行列 T と、放流個体の効果を含んだ推移行列 T_R のそれぞれの最大固有値を比較することにより、種苗放流が個体群の成長にどの程度寄与しているか判定することができる。推移行列の固有値を求める計算は手計算では煩雑であるが、現在はR[9]などのソフトウェアで容易に実行することができる(Appendix 1)。

以上のように、VPAにより資源量推定が行われている資源では、①年齢別の資源尾数、②全死亡係数（生残率）、③RPSのデータから行列モデルを構成することができ、さらに混入率を用いて加入個体における天然魚と放流魚を区別することができるれば、放流魚が個体群の成長に与える効果を個体数増加率の向上という形で評価することができる。

3 模擬データによる試算

3-1. 行列モデルの具体例

ここでは、Table 1に示すような生活史パラメータを持つモデル資源について考える。

Table 1 モデル資源の生活史パラメータ

年齢	生残率	出産率	体重(g)
0	0.2	0	50
1	0.5	0	150
2	0.5	4	400
3	0.5	7	700
4	0.0	10	1000

この生物の寿命は満4才で、2才以降成熟して子供を残す。出産率は親個体の体重に比例する。ここで、2才、3才、4才の出産率をそれぞれ4、7、10、として、0才の生残率を0.2、1才～3才の生残率を0.5とする。推移行列 T の要素を具体的に書き下すと(9)式のようなになる。

$$T = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 4 & 7 & 10 \\ 0.2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0 \end{bmatrix} \quad (9)$$

このとき推移行列 T の最大固有値は1となり、個体群の大きさは漸近的に一定水準で推移するようになる。わかりやすくするために、0才、1才、2才、3才、4才の個体数が1000、200、100、50、25個体となる安定例分布を持つ個体群から1年後の個体数を計算すると、(10)式のように両者は等しくなり個体群の大きさが維持される関係であることがわかる。

$$\begin{bmatrix} 1000 \\ 200 \\ 100 \\ 50 \\ 25 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 4 & 7 & 10 \\ 0.2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1000 \\ 200 \\ 100 \\ 50 \\ 25 \end{bmatrix} \quad (10)$$

この状態を、自然環境下で個体数が一定に保たれている状態と考える。また、後ほどVPAとの比較を行うため、加入を1才時点とした推移行列を考える。親魚1尾が生んだ子供の加入尾数を1才魚時点で考えると、0才魚時点の加入尾数に0才時の生残率をかければよいので、2才、3才、4才魚の生んだ1才魚の尾数はそれぞれ0.8、1.4、2.0となる。しかし、この場合、1才魚を産んだ親魚と加入する1才魚の間には1世代の時間のずれが生ずる。推移行列の要素は同一世代内での関係を示しているので、親子関係を求める際の親魚の量は1世代後の量で比較する必要がある。ここで、一般に推移行列の最大固有値を λ とすると、1才魚を生んだ親魚の量は1世代後に λ 倍になっていると考えられる。したがって、加入を1才とした推移行列 T_{ral} は(9')式のようになる。

$$T_{\text{ral}} = \begin{bmatrix} 0 & 0.8/\lambda & 1.4/\lambda & 2.0/\lambda \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0 \end{bmatrix} \quad (9')$$

ここでは推移行列 T の最大固有値は1なので $\lambda=1$ とおくと

$$T_{\text{ral}} = \begin{bmatrix} 0 & 0.8 & 1.4 & 2.0 \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0 \end{bmatrix}$$

(10)式と同様に、1才以上の個体の個体数の行列をかけて確認すると(10')式のようになり、やはり個体群の大きさが維持されることが確認できる。

$$\begin{bmatrix} 200 \\ 100 \\ 50 \\ 25 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 0.8 & 1.4 & 2.0 \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 200 \\ 100 \\ 50 \\ 25 \end{bmatrix} \quad (10')$$

次に漁獲の影響を考える。漁業資源への加入が1才として、1才以上の生残率が漁獲により0.5から0.4に低下したとする。このとき、1才以上の自然死亡係数 M は約0.693、漁獲係数 F は約0.223となる。漁獲の影響を含んだ推移行列 T_F は(11)式で表される。

$$T_F = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 4 & 7 & 10 \\ 0.2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.4 & 0 \end{bmatrix} \quad (11)$$

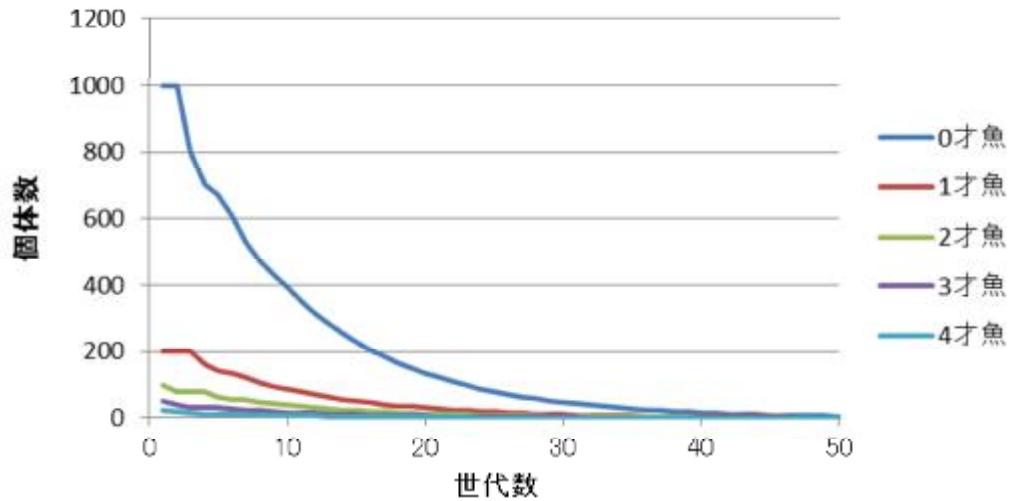
推移行列 T_F の最大固有値は約0.8993・・となり、1世代毎に前年の約9割に資源尾数が減少することになる。また、(9)式から(9')式への変形と同様に、加入時点を1才魚からとして推移行列 T_F を書き直すと、漁業がある場合に加入時点を1才魚とした推移行列 T_{Fral} は(11')式のようなになる

$$T_{Fral} = \begin{bmatrix} 0 & 0.8 / 0.8993 & 1.4 / 0.8993 & 2.0 / 0.8993 \\ 0.4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4 & 0 \end{bmatrix} \quad (11')$$

$$= \begin{bmatrix} 0 & 0.890 & 1.557 & 2.224 \\ 0.4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4 & 0 \end{bmatrix}$$

確認のため T_{Fral} の最大固有値を求めると0.8993・・となる。

(11)および(11')式で表される状態を、漁獲により個体数が減少している状態と考える。この推移行列 T_F を用い、自然環境下での安定年齢分布を持つ個体群から出発して、50世代後までの個体数変化を計算した結果をグラフに示すと図1のようになる。図1に示すように、(11)式に示す推移行列 T_F の下では、個体群の大きさは縮小してしまう。この状況において、漁業を継続しながら個体群の大きさを維持する目的で種苗放流を行うとすると、どの程度の規模で種苗放流を行えばよいだろうか。


 図1 T_F の推移行列で計算される個体数の推移

漁獲の影響と種苗放流の効果を含んだ推移行列を T_{FR} とすると、

$$T_{FR} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 4(1+\alpha) & 7(1+\alpha) & 10(1+\alpha) \\ 0.2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.4 & 0 \end{bmatrix} \quad (12)$$

この、 T_{FR} の最大固有値が1となるような α を求めれば、漁獲がある条件下で個体群の大きさを維持する放流魚の比率が求められる。 α の値を求めるには、固有方程式を解けばよいが、行列値の計算が煩雑である。資源を維持するためには、加入個体1個体当たりの子供の数の期待値が1となればよいので、ここでは以下のように α を求めた。加入から繁殖開始の2才までの生残率は0.08、3才では0.032、4才では0.0128となる。0才魚が4才まで生き残って産む子供の期待値が1になる関係は(13)式のように書ける。

$$1 = 0.08 \times 4(1 + \alpha) + 0.032 \times 7(1 + \alpha) + 0.0128 \times 10(1 + \alpha) \quad (13)$$

この関係を満たす α の値をExcelのソルバー機能を利用して求めた。ソルバーの計算結果では $\alpha = 0.48809633 \dots$ となる。この値を代入して、推移行列 T_{FR} を書き下すと(12')式のようになる。なお、小数点以下2桁を四捨五入した。

$$T_{FR} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 6.0 & 10.4 & 14.9 \\ 0.2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.4 & 0 \end{bmatrix} \quad (12')$$

実際に(12')式の行列の最大固有値を求めると、最大固有値は $1.0009472 \cdots \div 1$ となる。従って、この試算のケースでは、天然魚の加入尾数に対し48.8%の尾数の放流魚が加入するような規模で放流を行えば個体群を維持できる計算になる。実際に(12')式の推移行列により個体数の推移を計算すると図2のように個体数が維持されることがわかる。

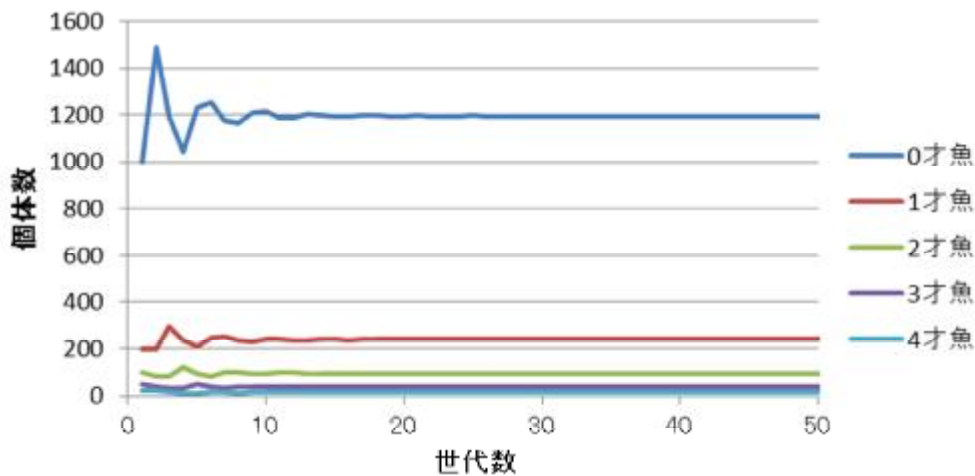


図2 T_{FR} の推移行列で $\alpha = 0.488$ とした場合の個体数の推移

このような関係を分かりやすくするために、上記の模擬データを用いた試算例において、放流強度(α)と漁獲係数(FC)が変化した場合の推移行列の最大固有値の変化を等値線図として図3に示した。

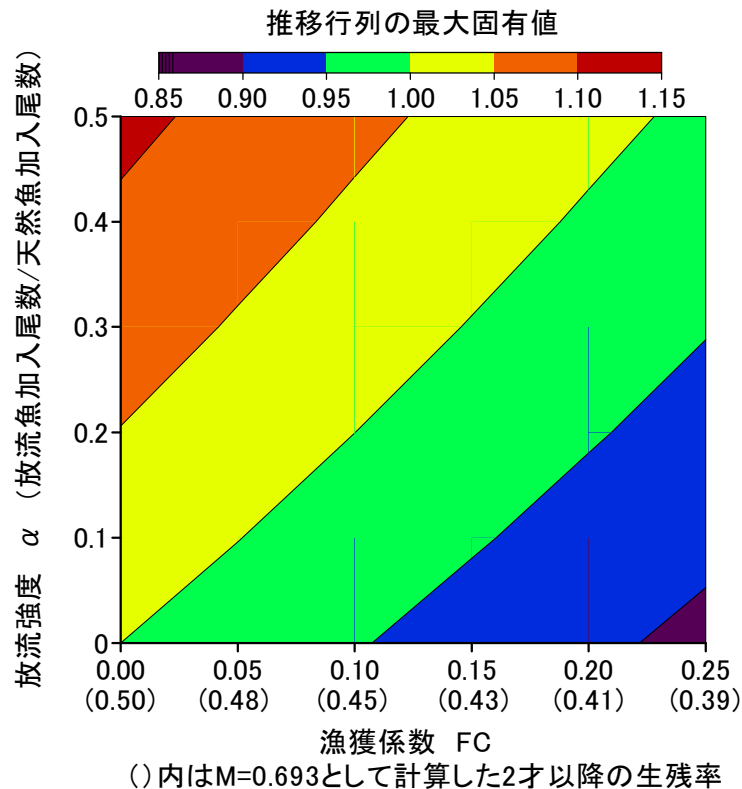


図3 試算例について放流強度と漁獲係数を変化させた場合における推移行列の最大固有値の変化

図3において、放流強度と漁獲係数の関係が緑と黄色の境界上にあれば、推移行列の最大固有値が1となり資源個体数は一定の大きさに保たれることになる。以上のように、種苗放流による加入増加の効果と漁獲規制による死亡率低減の効果を推移行列の最大固有値という同じ尺度で比較することが可能である。

3-2. VPAデータを用いた解析

VPAの解析からこの48.8%という放流魚の比率を算定することができるかどうか検討するため、模擬データを作成してVPAの計算を行い検討した。

漁獲の影響を含んだ推移行列 T_F の下で、漁獲がない場合の安定年齢分布を持つ個体群から出発し、50世代先までの年齢別資源尾数および漁獲尾数を(14)式により算出した。

$$\begin{aligned} n_{a+1,y+1} &= n_{a,y} \exp(-(M + FC_{a,y})) \\ c_{a,y} &= n_{a,y} \exp(-M/2) \times (1 - \exp(-FC_{a,y})) \end{aligned} \quad (14)$$

ここで

$n_{a,y}$: y 年の a 才魚の資源尾数、 $c_{a,y}$: y 年の a 才魚の漁獲尾数、
 M : 自然死亡係数、 $FC_{a,y}$: y 年 a 才魚の漁獲係数
 である。

算出した51世代分の年齢別漁獲尾数データを模擬データとしてVPAの解析を行った(Appendix 2)。この時、自然死亡係数の値($M=0.693$)は既知とした。また、漁獲が1才からであるため、VPAの計算では0才魚を除いた。漁獲尾数、資源尾数および漁獲係数の推移を図4に示す。

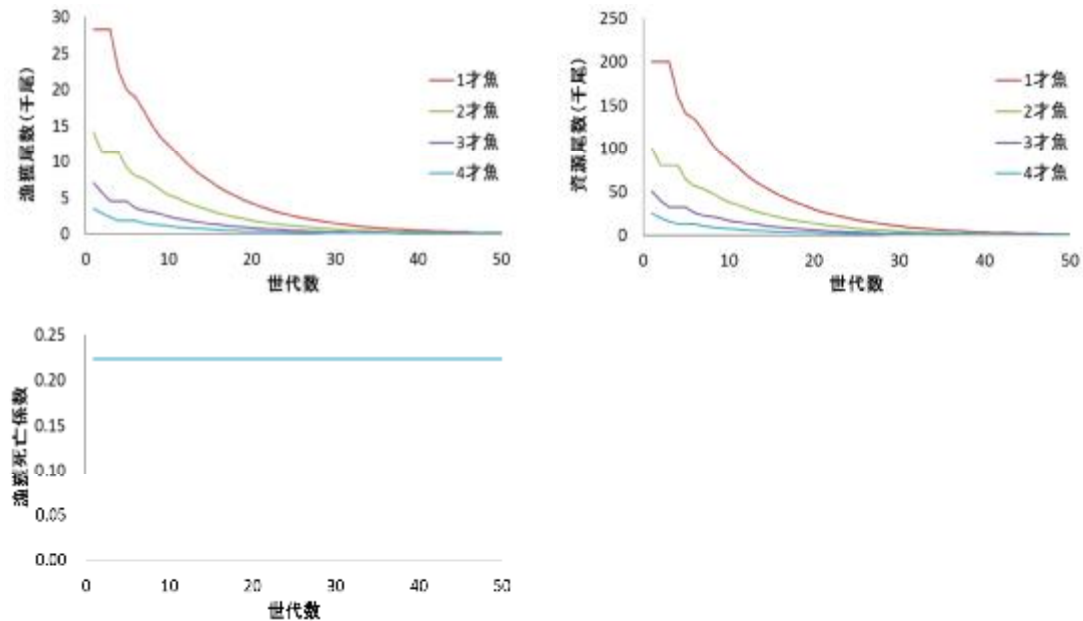


図4. VPAに用いた年齢別漁獲尾数と推定された資源尾数、漁獲係数の推移

VPAの計算により漁獲係数は1才から4才で0.223、加入を1才魚としたRPSは2.224(尾/Kg)と算定された。自然死亡係数 ($M=0.693$)を既知とすれば、1才魚以上の生残率は0.4と計算できる。成熟を2才からとし、2才魚以上の親魚について体重と加入以降の生残率をかけて足し合わせることでより加入1尾あたりの期待親魚量 (SPR : Spawning biomass par Recruitment) を計算するとSPRは336(g/尾)となる。また、出産率が親魚の体重に比例すると仮定して、RPSから加入を1才とした見かけの出産率を算出すると、見かけの出産率は2才魚、3才魚、4才魚でそれぞれ0.890、1.557、2.224となる。以上の情報を、Table 2に示す。

Table 2 VPAで推定された漁獲がある場合の1才以降の生活史パラメータ

年齢	生残率	加入を1才とした 見かけの出産率	体重(g)
1	0.4	0	150
2	0.4	0.890	400
3	0.4	1.557	700
4	0.0	2.224	1000

Table 2に示す生活史パラメータから、1才魚以上の個体による推移行列 T_{VPA} を構成すると(15)式のように0才魚の部分が省略された推移行列となる。

$$T_{VPA} = \begin{bmatrix} 0 & 0.890 & 1.557 & 2.224 \\ 0.4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4 & 0 \end{bmatrix} \quad (15)$$

T_{VPA} は(11')式で示された漁業がある場合に加入時点を1才魚とした推移行列 T_{Fral} と等しい。また、 T_{VPA} の最大固有値は0.8993...となり、(11)式に示す漁獲の影響を含んだ T_F と同じ個体数増加率を示すことが確認される。以上のように、VPAで求められた数値を基に、漁獲の影響を含んだ推移行列 T_F における1才以降の個体群動態を再現することができる。

次に、個体群の大きさを維持できる見かけの出産率を求める。(12),(13)式にならって方程式を解いてもよいが、VPAのデータからSPRが算出されているので、ここでは $RPS \times SPR = 1$ となるRPSを求めてRPSの値から個体群の大きさを維持できる見かけの出産率を求める。SPRは336(g/尾)=0.336(Kg/尾)であるので個体群の大きさを維持できるRPSは $RPS = 1/0.336 = 2.976$ (尾/Kg)と算出できる。RPSを2.976として、見かけの出産率を算出すると、見かけの出産率は2才魚、3才魚、4才魚でそれぞれ1.190、2.083、2.976となる。

$$T_{VPAeq} = \begin{bmatrix} 0 & 1.190 & 2.083 & 2.976 \\ 0.4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4 & 0 \end{bmatrix} \quad (16)$$

T_{VPAeq} の最大固有値は、0.9999057...となり、ほぼ1となる。このとき、 T_{VPA} の見かけの出産率は2才魚、3才魚、4才魚でそれぞれ0.890、1.557、2.224なので、 T_{VPAeq} では、見かけの出産率が1.34倍になっていることがわかる。この結果は(12)式から求めた $\alpha = 0.488$ と異なっていると思われるかもしれないが、1才魚時点で加入するとしてRPSから見かけの出産率を求める場合は、(9')式に示すように1世代分の個体数変化の影響を含んでいることを考えなければならない。そこで、 T_{VPA}

と T_{VPAeq} の出産率について、それぞれの個体数変化率 (=推移行列の最大固有値) をかけて、親の世代を1世代前の大きさに修正する。 T_{VPA} の最大固有値を0.8993 とすると、修正した出産率は2才で0.800 (=0.890×0.8993)、3才で1.400 (=1.557×0.8993)、4才で2.000 (=2.224×0.8993) となる。 T_{VPAeq} の最大固有値は0.9999でほぼ1 に等しいので修正した出産率は2才魚で1.190 (1.190×0.9999)、3才魚で2.083 (2.083×0.9999)、4才魚で2.976 (2.976×0.9999) と変化しない。この、親の世代を1 世代前の大きさに修正した1才魚時点での出産率を用いて比較すると、Table 3に示すように T_{VPAeq} の出産率は修正後の T_{VPA} の出産率の1.488倍 ($\alpha = 0.488$) になっていることがわかる。したがって、推移行列 T_{VPA} の関係の下で、減少傾向にある個体群を維持するためには、現状の加入量に対し48.8%の加入の増加があるように種苗を放流すれば良いことになる。

Table 3 親の世代を1世代前の大きさに修正した1才加入での出産率
修正した出産率

年齢	T_{VPA}	T_{VPAeq}	修正した出産率の比
2	0.800	1.190	1.488
3	1.400	2.083	1.488
4	2.000	2.976	1.488

実際に(16)式に示す推移行列 T_{VPAeq} の下では、図5に示すように個体群の大きさが維持される。

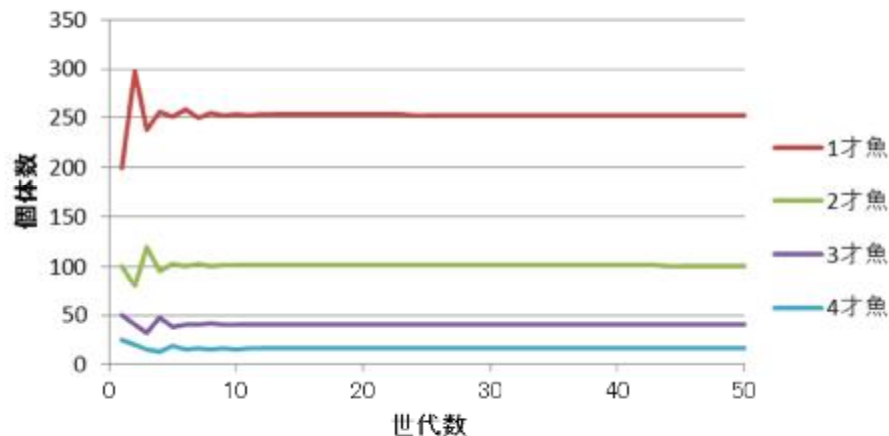


図5. 推移行列 T_{VPAeq} で計算される個体数の推移

以上のように1才魚で加入するとしたVPAの計算結果を用いて、個体群の大きさを維持する放流魚の比率を算出することができる。同時に、VPAでは資源尾数を算出しているので、加入時点での放流魚の添加効率が推定されていれば、資源維持に必要な放流尾数を算定することが可能となる。

4 結論

本稿ではVPAによる資源解析においてRPSを用いて将来予測を行うモデルは、レスリー行列モデルと基本的な構造が同じであることを確認し、放流個体の加入を出産率の増加分として推移行列に取り込むことで、種苗放流の効果を推移行列の最大固有値(=個体数増加速度)の増加として評価できることを示した。また、個体数が減少している個体群において個体数維持を目的とする種苗放流を行う場合、VPAによる資源解析から推移行列のパラメータを決定し、その推移行列の固有値が1になることを指標として目標とする天然魚と放流魚の比率を決定できることを確認した。ただし、VPAの計算が加入年齢を1才以上としている場合、RPSの値は世代間における個体群の大きさの変化に影響されていることに注意する必要がある。また、これらの計算方法を適用するためには、緒言に示したいくつかの仮定が対象資源の生物特性に照らして妥当かどうか検証する必要がある。

実際の資源解析では、毎年環境変動により再生産と生残率に関連するパラメータには変動がある。このため、本稿で議論した推移行列の漸近的な性質をクリアに見いだすことは難しいかもしれない。しかし、VPAにより推定される再生産と生残のバランスにおいて、種苗放流がどの程度の影響力を持つのかを評価するためには行列モデルによる解析が適していると思われる。

本稿に示した試算例では、推移行列の固有値が1になる放流魚加入尾数と天然魚加入尾数の比率を求め、現状を維持する放流強度の算定を行うことを主眼に置いた。このような放流魚と天然魚の比率が存在するということは、見方を変えれば、減少傾向の個体群に一定量の種苗を放流し続けると個体群が(非密度依存的に)一定の大きさに安定することを示している。すなわち、現状の放流尾数が個体群を維持するには少ない場合、個体群は縮小していくが、その結果天然の加入尾数に対する放流尾数の比は徐々に大きくなり個体数を安定させる比率に近づく。逆に現状の放流尾数が個体群を維持する量より多い場合、個体群は増大していくが、天然の加入尾数に対する放流尾数の比は徐々に小さくなりやはり個体数を安定させる比率に近づく。この時、安定する資源の大きさは放流量によりコントロールされることになる。この観点は、いわゆる”種苗放流による底上げ効果”を検討する際に考慮すべきであろう。

5 謝辞

本稿にとりまとめた考察は、水産庁我が国周辺水域資源調査等推進対策事業における栽培対象種WGでの議論を基にしている。建設的な助言、批判をいただいた瀬戸内海区水産研究所 生産環境部 亘 真吾博士をはじめWGメンバー各位に感謝する。

参考文献

- [1] 厚地 伸・増田育司 鹿児島湾におけるヒラメ人工種苗の放流効果.
日本水産学会誌, **70**(6) (2004), 910-921.
- [2] 穴道弘敏, 滝本鮎子, 小畑泰弘, 浜崎浩幸, 北田修一 鹿児島湾におけるマダ
イの資源評価と放流計画, 日本水産学会誌, **78**(2) (2012), 161-170.
- [3] 一色竜也, 相沢 康, 中村良成: 相模湾におけるヒラメ栽培漁業と資源管
理, 水産海洋研究, **70**(4) (2006), 249-255.
- [4] 亘 真吾 平成24年度ヒラメ瀬戸内海系群の資源評価, 平成24年度魚種
別系群別資源評価 (詳細版), (2012), 1373-1399.
<http://abchan.job.affrc.go.jp/digests24/details/2456.pdf>
- [5] M. Begon and M. Mortimer: Population Ecology (2nded.), Blackwell
Scientific Publications, 1986.
- [6] Tatsuro Akamine: Relationship between Leslie Matrix and Cohort
Analysis, *Fisheries Science* **61**(4), (1995), 722.
- [7] Hal Caswell: Matrix Population Models(Second Edition), Sinauer
Associates, 2001.
- [8] 巖佐 庸: 数理生物学入門, HBJ出版局, 1990.
- [9] R DEVELOPMENT CORE TEAM(2008) R: A language and environment for
statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna,
Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Appendix 1 行列の固有値を求める R コードの例

下記の行列 T の要素を入力し、固有値を求める R のコード例を示す。

$$T = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 4 & 7 & 10 \\ 0.2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.5 & 0 \end{bmatrix}$$

R コード（下記の 3 行を R コンソールにペーストする）

```
T<- c(c(0,0.2,0,0,0), c(0,0,0.5,0,0), c(4,0,0,0.5,0), c(7,0,0,0,0.5), c(10,0,0,0,0))
T<- matrix(T,5,5)
eigen(T, only.values = TRUE)
```

出力

\$values

```
[1] 1.0000000+0.0000000i 0.0077912+0.7727588i 0.0077912-0.7727588i
-0.5077912+0.4009445i -0.5077912-0.4009445i
```

\$vectors

NULL

固有値（\$values）は 5 つ表示されるが、その中で絶対値が最大となる固有値が最大固有値（Dominant Eigenvalue）となる。R の出力では最大固有値が一番始めに表示される。関数 `eigen(T, only.values = TRUE)` において `only.values = TRUE` オプションを外し、`eigen(T)` とタイプすれば固有ベクトルも出力される。

19

20

受付日 2013年11月20日

受理日 2013年12月25日

著者略歴

1991 北海道大学水産学部漁業学科卒業

1997 北海道大学大学院水産学研究科漁業学専攻博士課程修了

1997 科学技術振興事業団科学技術特別研究員（北海道区水産研究所）

2000 （財）環境科学技術研究所環境シミュレーション研究部研究員

2002 （独）水産総合研究センター 西海区水産研究所 海区水産業研究部
資源培養研究室研究員

2006 （独）水産総合研究センター 西海区水産研究所 海区水産業研究部
資源培養研究室主任研究員

2011 （独）水産総合研究センター 西海区水産研究所 有明海・八代海漁場環
境研究センター 資源培養グループ主任研究員

2013 （独）水産総合研究センター 北海道区水産研究所 さけます資源部
資源評価グループ主任研究員

現在に至る

研究対象：沿岸漁業資源の資源管理、漁場環境と生物応答に関する研究

所属学会：日本水産学会、水産海洋学会、水産工学会、数理水産科学会ほか