事例研究 CASE STUDY

ブルーギル (*Lepomis macrochirus*) の個体群モデルを用いた駆除対策への示唆岩崎 雄一^{1)*}・秋田 鉄也²⁾・加茂 将史³⁾

1) 東京工業大学 大学院理工学研究科 〒152-8552 東京都目黒区大岡山2-12-1

2) 総合研究大学院大学 先端科学研究科 〒240-0193 神奈川県三浦郡葉山町上山口1560-39

3) 産業技術総合研究所 安全科学研究部門 〒305-8569 茨城県つくば市小野川16-1

Yuichi IWASAKI^{1)*}, Tetsuya AKITA²⁾, Masashi KAMO³⁾: Application of an age-structured population model of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*): Implications for the control measures in Japan. *Ecol. Civil Eng.* 15(2), 207-212, 2012.

1) Department of Civil Engineering, Tokyo Institute of Technology, 2-12-1, Ookayama, Meguro-ku, Tokyo 152-8552, Japan

2) Department of Evolutionary Studies of Biosystems, Graduate University for Advanced Studies, Hayama, Kanagawa 240-0193, Japan

3) Research Institute of Science for Safety and Sustainability, National Institute of Advanced Industrial Science and Technology, 16-1, Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8569, Japan

Abstract: Evaluating the effectiveness of control measures provides helpful information for invasive species management. Here, we evaluated the impacts of removal rates of eggs, juvenile fish, and adult fish on the equilibrium abundance of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*), by using an age-structured population model developed in the Hyco Reservoir (North Carolina, USA). When controlling eggs, juveniles, and adults independently, removal rates of 0.84-0.92 were necessary to eradicate the bluegill population (i.e., the equilibrium abundance < 1 individual). Given the constant removal of eggs, additional efforts to control juvenile or adult abundance could lead to the population extinction with smaller removal rates, compared with controlling them independently. Furthermore, inverse U-shape responses of the equilibrium abundance to independent removals of eggs and adults were observed; the bluegill abundance increased until the removal rates increased to approximately 0.8 and 0.6, respectively. This is because the population model used here employs the Ricker-type density dependence to model the relationship between the number of eggs and age-0 fish abundance. This result suggests the importance to estimate and consider the density-dependence effects in the actual managements. Although the application of our results to practical managements of bluegills in Japan requires further consideration, as illustrated here, the use of population model can estimate and compare the impacts of control measures, and help to select better strategies.

Key words: alien species, Centrarchidae, eradication, extinction risk, Leslie matrix

はじめに

ブルーギル (*Lepomis macrochirus*) は北米原産サンフィッシュ科の淡水魚で、1960 年に日本に持ち込まれたことをきっかけに、現在では日本全国でその生息が確認されている (松沢・瀬能 2008; 環境省 2011)。ブルーギルは湖沼やため池などに生息し、魚類 (特に魚卵)、昆虫類、動物プランクトン、貝類、植物などを摂食する雑食性の魚類であり (多紀 2008)、水生生物種全般への悪影響が報告・懸念されている。また、日本の侵略的外来種ワースト 100 に選定されており (日本生態学会 2002)、2005 年に施行された特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律 (外来生物法) では特定外来生物に指定され、飼育・運搬・輸入が原則禁止されている。

ブルーギルの個体数の低減化を目的とした対策 (投網などを用いた捕獲や産卵床破壊等) が各地で実施されている (Abekura et al. 2004; 環境省 2004; 全国ブラックバス防除市民ネットワーク 2012)。環境省 (2004) では、管理目標の設定として根絶を目指すことが望ましいとあるが、技術やコストの面からその限界についても併せて言及されている。完全な駆除 (皇居外苑濠 牛ヶ淵) や個体数の減少に成功した事例が数少ないながらある一方で (環境省 2004)、前述の駆除対策がブルーギル個体群の個体数の減少にどの程度有効かを定量的に調査した研究は少ない (米倉ほか 2007)。対策の効果を予測するには、絶滅確率評価などで用いられる個体群モデル (例えば、Akçakaya et al. 2002) の利用が有効であると考えられる (松田 2000, 2008)。しかしながら、ブルーギルを対象に個体群モデルを構築した例は、京都市深泥池での駆除事業 (安部倉・竹門 2011) に限られている。

そこで本研究では、北米の Hyco 湖において構築されたブルーギルの個体群モデル (Ferson et al. 1991; Crutchfield & Ferson 2000) を利用し、未成魚及び成魚の捕獲や卵の駆除によるブルーギルの個体数低減効果を評価することを目的とした。さらに、モデル解析結果から、駆除対策方法への示唆及び個体群モデルの有用性について考察した。

方 法

本研究で用いたブルーギルの個体群モデルは、米国ノースカロライナ州の Hyco 湖 (総面積: 約 15.2 km²) の南部における 1979 年～1986 年における年齢別の個体数デ

ータ及び Hyco 湖全域での産卵数データをもとに構築された年齢構造モデルである (Ferson et al. 1991; Crutchfield & Ferson 2000)。0～5 歳魚の体長はそれぞれ、<60 mm, 60-90, 90-115, 115-130, 130-145, >145 mm と定義されており (Table 1)、体長の範囲としては日本に生息するブルーギルもほぼ同程度と考えられる (環境省 2004)。なお、このモデルの構築目的は駆除ではなく、Hyco 湖の一部で起こったセレンウム汚染によって減少したブルーギル個体群の回復過程を予測するためであり、個体群モデルのパラメータ (生存率や繁殖率) は汚染の影響がないと考えられるデータから推定されている (Ferson et al. 1991)。

Ferson et al. (1991) では、1 歳魚から繁殖し最高 5 歳とする個体群モデルを構築している (Fig. 1)。なお、彼らは繁殖前に個体数調査を行っているため、モデルにおける年齢は繁殖前の時点での年齢に該当し、満 2 歳から繁殖に参加するモデルとなっている。さらに、前年の成魚の数から推定した産卵数と生き残った 0 歳魚の数の関係から、リッカー型 (Ricker 1945) の密度効果を考慮している (Fig. 2)。これは、産卵数が多くなりすぎると 0 歳になる個体数が強く制限される一山型の関数で、他の種からの捕食、共食い、餌の不足がその原因として言及されている (Ferson et al. 1991)。以上より、本研究では Ferson et al. (1991) の構築した年齢構成モデル (Fig. 1) に駆除の効果を追加し、解析を実施した。そのモデル式を以下に示す:

$$\begin{aligned} \text{Egg}_{t+1} &= 0.586 \times (1838N_{t,1} + 3377N_{t,2} + 4461N_{t,3} + 6422N_{t,4} \\ &\quad + 7956N_{t,5}) \\ N_{t+1,0} &= 0.0714 \times \exp(-1.052 \times 10^{-6} \times (1-a) \times \text{Egg}_{t+1}) \\ &\quad \times ((1-a) \times \text{Egg}_{t+1}) \\ N_{t+1,1} &= (1-b) \times 0.0714N_{t,0} \\ N_{t+1,2} &= (1-c) \times 0.37N_{t,1} \end{aligned}$$

Table 1. The equilibrium abundance at each age class
各年齢の平衡個体数

Age	Length (mm)	Abundance
0	<60	13565
1	60-90	969
2	90-115	358
3	115-130	133
4	130-145	49
5	>145	29
Total (age 1-5)		1537

Fig. 1. A summary schematic of the population model for the bluegill sunfish (see text and Fig. 2 for more details). Sex ratio was estimated to be 0.586 (Ferson et al. 1991).

ブルーギルの個体群モデルの概略。密度効果の詳細については、本文及び Fig. 2 参照。雌の割合は 0.586 と推定されている (Ferson et al. 1991)。

$$N_{t+1,3} = (1 - c) \times 0.37N_{t,2}$$

$$N_{t+1,4} = (1 - c) \times 0.37N_{t,3}$$

$$N_{t+1,5} = (1 - c) \times (0.37N_{t,4} + 0.37N_{t,5})$$

ここで、 $N_{t,i}$ は t 年の i 歳の個体数、 Egg_{t+1} は $t+1$ 年の産卵数を示す。リッカー型の密度効果は、第二式の指数 ($\exp$) の肩に表現されている (Fig. 2 も参照)。 a , b , c は卵、未成魚、成魚の駆除割合を示す (詳しくは後述)。

本研究では、Ferson et al. (1991) の個体群モデルを用いて、卵、未成魚 (0 歳魚)、1 齢以上の成魚の駆除対策がブルーギルの平衡個体数に及ぼす効果を評価した。具体的には、駆除対策の指標として個体数または産卵数に対する駆除割合 (0 ~ 1; 期間を通して一定と仮定) を用い、後述する対策シナリオごとに与えられた駆除割合のもとで個体群モデルを数値的に解き、駆除割合と平衡個体数の関係を調べた。個体数が平衡状態に達するとは、十分な時間が経過した後に個体群増加率と駆除割合が釣り合っており、個体数が時間的に変化しない状態を意味する。対策シナリオには、①未成魚、成魚、卵の駆除をそれぞれ個別に行った場合、②5つの卵駆除割合 (0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 0.9) において、未成魚または成魚の駆除を行った場合、を用いた。ここで、①のシナリオについては、平衡個体数が1未満となる状態を根絶と仮定し、卵、未成魚、成魚の駆除を個別に行った場合に、根絶に必要な最小の駆除割合を求めた。一方、実際の管理においては、根絶までにかかる時間が知りたいところである。駆除圧をかけると平衡個体数は変わるが、駆除がない時の平衡状態から次の平衡状態に移る時間を個体群モデル式を解いて求めることは困難である。ここでは、①のシナリオの駆除を考え、次年度の個体数を順次数値的に求めるこ

Fig. 2. Ricker-type density dependence in the population model. Abundance of age-0 fish = $0.0714 \times \exp(-1.052 \times 10^{-6} \times \text{Eggs}) \times \text{Eggs}$ (Ferson et al. 1991).

ブルーギルの個体群モデルに用いられているリッカー型密度効果。回帰式は、0 歳魚の個体数 = $0.0714 \times \exp(-1.052 \times 10^{-6} \times \text{産卵数}) \times \text{産卵数}$ 。生データ等の詳細は Ferson et al. (1991) 参照。

とで 20 年目及び 100 年目での根絶を可能とするのに必要な最低限の駆除割合を求めた。具体的には、まず駆除を実施しない状態における平衡個体数を初期個体数 (Table 1) とする。駆除圧をかけるとその駆除圧のもとでの新たな平衡状態に向けて個体数は年と共に変化する。そこで、19 年目では個体数が 1 より大きい 20 年目では 1 を下回っている状態を 20 年目での根絶と定義し、それに必要な駆除割合を調べた。100 年目についても同様である。ここで、20 年及び 100 年という期間は、より現実的な時間スケールを考えた場合にどのような結果が導かれるかを調べるために用いた任意の値である。なお、本研究のすべての解析は人口学的確率性や環境変動といった確率論的な効果は考慮せずに、決定論的に行った。すべての解析は R 2.14.2 (R Development Core Team 2012) を用いて行った。

結 果

卵、未成魚、成魚の駆除を個別に行った場合に、平衡個体数を 1 未満 (根絶と仮定) にするには、それぞれ、少なくとも 92%, 92%, 84% の継続的な駆除が必要であった (Fig. 3)。また、20, 100 年間に於いて各駆除対

策のみを用いて根絶するために必要な最低限の駆除割合は、卵の駆除で 98%, 94%, 未成魚で 97%, 93%, 成魚で 92%, 86%と、いずれも高い駆除率が必要であった。卵及び成魚の駆除については、それぞれ約 80%, 60%未満の駆除割合までは平衡個体数が増加し、それを超えると個体数が減少するという一山型の応答を示した (Fig. 3)。これは、当該モデルにおいて産卵数と 0 歳魚の関係にリッカー型の密度効果を仮定しており (Fig. 2)、一定の駆除圧をかけると、駆除なしの状態に比べて密度効果が緩和されるためである。他方、未成魚駆除の場合は、密度効果の影響を受けた後の 0 歳魚を駆除するため、そのような顕著な応答は見られなかった。

さらに、卵の駆除率一定の条件下で (0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 0.9), 未成魚と成魚の駆除割合を変化させた結果、卵と未成魚駆除の組合せでは平衡個体数に一山型の応答は見られなくなり、個体数は単調減少した (Fig. 4)。卵と成魚駆除の組合せでは、卵の駆除割合が高いほど、成魚の駆除割合の増加に応じて単調減少するようになった (Fig. 5)。いずれの組合せにおいても、未成魚または成魚の駆除割合が 0 の時の平衡個体数は卵の駆除割合 (0.8 まで) の増加に伴い増加しているが (これは Fig. 3 の一山型の応答に対応する)、個別に対策を実施する場

合と比較して、少ない駆除割合で根絶を導くことができている (駆除に要するコストが必ずしも減少するとは限らない点に留意) (Figs. 4, 5)。

考 察

本研究では、米国の Hyco 湖を対象として構築されたブルーギル個体群モデルを用いて、卵、未成魚及び成魚の駆除割合が、平衡個体数及び 20 年または 100 年後の個体数に及ぼす影響を評価した。その結果、各駆除対策を個別に用いて根絶を導くためには、84~92%の高い駆除率が必要であることが示された。なお、20 年及び 100 年の数値計算の結果は初期値に依存するため、あくまで駆除なし条件下での平衡個体数 (Table 1) を初期値とした場合の結果であることに注意が必要である。我が国の特定の水域において根絶までの年数を把握したい場合には、その場所のブルーギルの個体数や生活史パラメータ等を調査し、それらを用いて数値計算を行う必要がある。また、当該個体群モデルでは産卵数にリッカー型の密度効果がかかっているため、卵や成魚を高い割合で駆除しないと平衡個体数が減少しなかった (中程度の駆除割合ではかえって増加した)。他方、現実の対策は成魚、

Fig. 3. Relationships between removal rates of eggs, juvenile fish, and adult fish and the equilibrium abundance (the sum of all age classes except age-0 fish).

卵、未成魚及び成魚の駆除割合と平衡個体数 (1 歳魚以上の総個体数) の関係

Fig. 4. Relationships between removal rates of juvenile fish and the equilibrium abundance given the constant removal of eggs. The numbers in the figure indicate the removal rates of eggs.

卵の駆除割合一定とした条件において未成魚の駆除割合が平衡個体数に及ぼす影響。図中の数字は卵の駆除割合を示す。

Fig. 5. Relationships between removal rates of adult fish and the equilibrium abundance given the constant removal of eggs. The numbers in the figure indicate the removal rates of eggs.

卵の駆除割合一定とした条件において成魚の駆除割合が平衡個体数に及ぼす影響。図中の数字は卵の駆除割合を示す。

未成魚、卵の駆除を並行して実施することが予想される（例えば、Abekura et al. 2004）。本研究では、実際の駆除対策は多様に可変であること等の理由から、詳細なシナリオでの解析は行わなかったが、卵の駆除割合が一定の条件下において成魚または未成魚の駆除を加えることで、個別に駆除対策を実施するよりも少ない駆除割合で根絶に導くことができることが示された（Figs. 4, 5）。なお、ここでは2つの駆除対策（卵及び成魚、または卵及び未成魚）を組み合わせた場合と個別に対策を実施した場合について、成魚または未成魚の駆除割合とその効果を比較したが、対策を組み合わせた場合については実際には総コスト（駆除労力や費用）を比較に用いる必要がある。以上の結果が日本における現実の駆除事例にどの程度適用できるかは留意が必要であるが、個体群モデルを用いることで複数の駆除対策がブルーギルの個体数に及ぼす影響を予測することができ、各対策の効果を評価・比較することも可能となる。以下では、上述の結果を日本のブルーギル駆除対策へ援用する際の注意点及び示唆について考察する。

まず、米国と日本のブルーギルの生態や生活史の差異に注意すべきである。例えば、当該モデルにおいて繁殖開始齢は満2歳になっており、リバーフロント整備セン

ター（1996）のブルーギルの生活史概要と一致するものの、京都府の深泥池では成熟サイズ（10 cm）になるまでに4年以上かかるという報告もある（安部倉・竹門 2011）。また、生息する競争種の違いやそれらによる卵や稚魚の捕食は、ブルーギルの生存率や密度効果に影響すると予想される。日本でも同種以外のヨシノボリ類などの魚類や巻貝類による捕食（中尾ほか 2006）が観測されているが、これらの程度が米国 Hyco 湖とどのような違いがあるかは明らかではない。加えて、産卵数と0歳魚の関係に対して当該モデルで用いられているリッカー型の密度効果は、駆除割合と将来のブルーギル個体数の関係に大きな影響を及ぼす（当該個体群モデルにおいて、卵や成魚を中程度に駆除すると平衡個体数がかえって増加した：以下では、リッカー型の密度効果モデルにおける係数 0.0714 を α 、 1.052×10^{-6} を β として議論をすすめる）。ただし、本稿で平衡個体数をもとに求めた根絶に必要な駆除割合は、リッカー型の密度効果モデルの β には依存せず、密度効果がない場合の孵化率及び0歳時における生存率に相当する α に依存する。他方、Fig. 3～5に示した駆除割合と平衡個体数の関係は、 α 及び β に依存して可変である。したがって、生存率や繁殖率だけでなく、実際の駆除対象地においてブルーギル個体群の動態に作用する密度効果の影響を把握・推定することも、効果的な駆除対策を検討する上で重要となるだろう。

駆除対策に投資できるコストは無尽蔵ではない。本稿では駆除割合とその効果に着目して議論を進めたが、実際の管理を考える上では対策の人的・金銭的成本を定量し対策の評価に用いる必要がある。また、対策が進む過程で駆除効率が減少すれば、高い駆除割合を一定に保つことは困難になる可能性が高い。実際に、釣りによるブルーギルの累積駆除個体数の増加に伴い、単位努力量当たり駆除量の減少も報告されている（米倉ほか 2007）。駆除対策のコストやその実施に伴う駆除効率の変化を考慮した上でより現実的な複数の対策シナリオを検討し、個体群モデルを用いてそれらの帰結を予測することによって、より現実的な駆除シナリオの選択することが可能になるだろう。

本研究は、既存の個体群モデルを用いてブルーギルを対象とした駆除対策の効果を評価した。実際の駆除事業に個体群モデルを用いる場合、モデルの生活史パラメータ（生存率や繁殖率）や個体数の推定が必要になるが、それには不確実性が伴う。また、生活史パラメータは年によって自然変動するだろう。他にも、個体数が非常に

少ない場合は確率的な影響を強く受ける。そのため、根絶にかかる期間の正確な見積もりは困難であり、今回導出した解析結果も決定論モデルを用いた期待値の試算である点に留意する必要がある。したがって、駆除を実施しつつ、個体数及び駆除の効果を継続的にモニタリングし、その結果によって個体群モデルを順次改良し、管理方策を見直すという順応的管理を実施することが有効である（松田 2008）。このような順応的管理の実施によって、より効果的な対策（あるいは適切な目標）を選択することが可能になるだろう。

謝 辞

本稿の草稿に対して、楨朗氏、加藤義和氏から有益なコメントを頂いた。ここに記して感謝の意を表す。

摘 要

外来種管理において、実施する対策が対象生物種の個体数低減または根絶にどの程度有効かについての情報を得ることは有用である。本研究では、全国各地で生息が確認されている外来魚であるブルーギルを対象に、米国 Hyco 湖で構築された個体群モデルを利用して、卵、未成魚、成魚の駆除割合がブルーギルの平衡個体数に及ぼす影響を評価した。卵、未成魚、成魚の駆除を個別に行った場合に平衡個体数を 1 未満にするには、84~92% の高い駆除割合が必要であった。他方、卵の駆除割合が一定の条件下において成魚または未成魚の駆除を加えることで、個別に駆除対策を実施するよりも少ない駆除割合で根絶に導くことができることが示された。さらに、卵及び成魚の個別駆除については、それぞれ約 80%、60% 未満の駆除割合までは平衡個体数が増加し、それを超えると個体数が減少するという一山型の応答を示した。これは、当該個体群モデルにおいて産卵数と 0 歳魚の関係にリッカー型の密度効果を仮定しているためである。したがって、実際の管理においてブルーギル個体群の動態に作用する密度効果の影響を把握・推定することも重要であると考えられる。以上の結果が日本における現実の駆除事例にどの程度適用できるかは留意が必要であるが、個体群モデルを用いることで複数の駆除対策の

効果を予測・比較することができ、より効果的な対策の選択を支援することが可能になるだろう。

引用文献

- 安部倉完・竹門康弘（2011）2011 年度深泥池外来魚除去事業結果。深泥池水生生物研究会。
- Abekura K., Hori M. & Takemon Y. (2004) Changes in fish community after invasion and during control of alien fish populations in Mizoro-ga-ike, Kyoto City. *Global Environmental Research* **8**: 145-154.
- Akçakaya H. R., Burgman M. A. & Ginzburg L. R. (2002) (紺野康夫, 小野山敬一訳) コンピュータで学ぶ応用個体群生態学：希少生物の保全をめざして。文一総合出版, 東京。
- Crutchfield J. & Ferson S. (2000) Predicting recovery of a fish population after heavy metal impacts. *Environmental Science & Policy* **3**, Supplement 1: 183-189.
- Ferson S., Akçakaya R., Ginzburg L. & Krause M. (1991) Use of RAMAS to estimate ecological risk: two fish species case studies. Technical Report EN-7176. Electric Power Research Institute, Palo Alto, California.
- 環境省（2004）ブラックバス・ブルーギルが在来生物群集及び生態系に与える影響と対策。自然環境研究センター, 東京。
- 環境省（2011）特定外来生物の解説：ブルーギル [外来生物法]。 <http://www.env.go.jp/nature/intro/outline/list/L-sa-05.html> (2012 年 7 月 25 日にアクセス)。
- 松田裕之（2000）環境生態学序説。共立出版, 東京。
- 松田裕之（2008）生態リスク学入門—予防的順応的管理。共立出版, 東京。
- 松沢陽士・瀬能宏（2008）日本の外来種ガイド。文一総合出版, 東京。
- 中尾博行・藤田建太郎・川端健人・中井克樹・沢田裕一（2006）琵琶湖北湖における外来魚ブルーギル *Lepomis macrochirus* の繁殖生態。魚類学雑誌 **53**: 55-62。
- 日本生態学会（編）（2002）外来種ハンドブック。地人書館, 東京。
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ricker W. E. (1945) Natural mortality among Indiana bluegill sunfish. *Ecology* **26**: 111-121.
- リバーフロント整備センター（1996）川の生物図典。山海堂, 東京。
- 多紀保彦（監修）（2008）日本の外来生物。平凡社, 東京。
- 米倉竜次・苅谷哲治・藤井亮史・熊崎博・斉藤薫・熊崎隆夫・桑田知宣・原徹・徳原哲也・景山哲史（2007）釣りによるブルーギル個体群の抑制。日本水産学会誌 **73**: 839-843。
- 全国ブラックバス防除市民ネットワーク（2012）外来魚のいない水辺づくり—活動報告書（2009-2011）。 <http://www.no-bass.net/index.html> (2012 年 7 月 25 日にアクセス)