反復ネット採集におけるカタクチイワシ卵仔魚採集数の変動

上 野 正 博

(1986 年 12 月 26 日受理)

Variation in Catches of *Engraulis japonicus* Eggs and Larvae
Among Repeated Net Hauls

Masahiro Ueno*

Six series of ten repeated net hauls were made to examine the variation in catches of eggs and pre-larvae among the repeated hauls. The obtained results show that catches of eggs and pre-larvae of *Engraulis japonicus* were slightly over-dispersed or randomly distributed.

A poisson mixture model is applied to explain these results. Suppose plankton organisms of some definite types, distributed at random with a mean M . Let the mean M be variable and set $Q(M)dM$ be probability that M lies between M and $M+dM$. Then the probability of catching n organisms is

$$P(n) = \int_0^{\infty} Q(M) e^{-M} M^n / n! dM.$$

Consequently, we can obtain following relation between the variance σ_n^2 and mean μ_n of catch n ;

$$\sigma_n^2 = \mu_n + \mu_n^2 (\sigma_M^2 / \mu_M^2)$$

where σ_M^2 and μ_M are the variance and mean of M respectively. This relation is equivalent to the one of the variance to the mean in a negative binomial model (NBM). But NBM is a special case that $Q(M)$ is Gamma distribution in this model.

Apparently, when $\sigma_M^2 \neq 0$, then $\sigma_n^2 > \mu_n$. But there is no reason why aggregation always occurred because variation of M is caused from many sources, for example, aggregation, prey-predator relation, transport by current, etc. Additional researches should be directed toward the causal factors inducing variation of M .

プランクトンや魚卵仔魚をある定点で短時間の内に反復して採集したとき、その採集数の平均値と分散は独立とはならず、その頻度分布は集中分布を示すことが多い。¹⁻³⁾ Winsor and Walford¹⁾ は、生物はランダムに分布しているが、ネットの汙水量が変動するために採集数は集中分布を示すと考えた。彼らは、理論的考察により、採集数の平均値 m と分散 S^2 が、

$$S^2 = m + m^2 (S_0 / V)^2 \quad (1)$$

の関係にあることを示した。ただし、 V と S_0 はそれぞれ汙水量の平均値と標準偏差である。しかし、Barnes and Marshall²⁾ は、汙水量の変動がきわめて小さいポンプ採集でも、プランクトンの採集数が集中分布することを示し、Winsor and Walford¹⁾ の仮説を否定した。さらに、彼らは採集数の平均値 m と分散 S^2 の間に負の 2 項分布で期待される関係、

$$S^2 = m + m^2 / k \quad (2)$$

があるとした。ただし、 k は負の 2 項分布の母数である。

一方、Cassie⁴⁾ は 10 cm 間隔で 24 本の同時採水を行い、このように小さな空間スケールでも植物プランクトン *Coscinodiscus gigas* が集中分布していることを発見した。彼は、この事実と過去の研究結果から、ほとんどのプランクトン個体群が、あらゆる空間スケールにおいて、集中分布に従うと結論した。さらに、負の 2 項分布のモデルですべてのプランクトン個体群の分布型を説明することは出来ないが、反復採集やごく小さい空間を対象とした採集では $1/k$ は良く似た値をとることを示し、そのよく出現する値の範囲として 0.05~0.2 を挙げた。^{5,6)}

著者は先に、カタクチイワシの卵と仔魚でも、定点における反復採集による採集数の平均値と分散が (2) 式の関係にあることを示した。⁷⁾ 本報では、カタクチイワシの卵と前期仔魚を例として、各曳網の採集数がある平均値のランダム分布に従い、さらにその平均値が時空間的に変動するならば、その採集数が集中分布になることを理論的に示す。

* 京都大学農学部付属水産実験所 (Fisheries Research Station, Kyoto University, Maizuru 625, Japan).

材 料 と 方 法

1982年5月12日と6月16日に、若狭湾西部海域に設けた3定点で各々10回の反復採集を行った。採集は海底上5mから海面までの鉛直曳きによったが、曳索長の傾角補正は行わず同一定点ではすべて同じ曳索長で曳網した。しかし、原則としてシーアンカーを使用し、風圧による船の漂流を防いだため、曳索の傾角はおおむね5°未満であった。採集具は、網口径0.6m、全長4.05m、網目幅0.2mm(NYTAL 7NXX)、開口比9.9のネットを2つ使ったボンゴネットである。また、汙水計は、曳網速度が平均45cm/sと小さいために信頼できるものがなく、使用しなかった。しかし、同じ海域と季節に別に行ったネットの比較試験で、開口比6.4以上のネットは、95%以上の汙水率を維持し、その変動係数もせいぜい数%であった。したがって、本調査においても汙水率に起因する変動はごく小さいと推定される。

2回の調査、計6定点で多数採集されたカタチイワシの卵と仔魚を发育段階別に計数した。发育段階の区分は畔田⁹⁾を参考に、卵では産卵後経過日数を推定し、仔魚は次の区分による。

前期仔魚A: ふ化後、眼球の着色が始まるまでのもの。

前期仔魚B: 眼球の着色の不完全なもの。

後期仔魚: 眼球が完全に着色したもの。

なお、後期仔魚は先に報告したように原因不明の誤差が生じていたので、⁷⁾ 解析から除いた。

結 果

反復採集数の分布型を検討するために、Iwao⁹⁾によって導かれたLloyd¹⁰⁾の平均こみあい度 m^* と平均値 m の関係を調べた。发育段階別ネット別に1定点における10回の反復採集を1組とする採集数の平均値 m と分散 S^2 を求め、次式により m^* を算出した。

$$m^* = m + S^2/m - 1 \quad (3)$$

Fig. 1に m^* の m に対する関係を示す。描かれている実線は採集数がポアソン分布に従うときに期待される関係、

$$m^* = m \quad (4)$$

を示す。一般的には、平均値が10以上ではランダムな過程であっても必ずしもポアソン分布に従うとは限らないが、¹¹⁾ 魚卵や仔魚を含むプランクトンがランダムに分布するときには、平均値が大きいてもポアソン分布に従うことが理論的に導かれている。¹⁾ 一方、集中分布では分散が平均値より大きくなるから、(3)式より明らかに(4)式の実線より上側に点が分布する。Fig. 1には代表的な集中分布である負の2項分布において期待さ

れる関係、

$$m^* = (1 + 1/k)m \quad (5)$$

を $1/k$ が0.05の場合について破線で示した。

Fig. 1は卵も仔魚も実線と破線の間にありランダム分布に近い集中分布をしていることを表す。分布の集中度を検討するために、(2)式から $1/k$ を求めた。 $1/k$ は本来、負の2項分布の母数の逆数であるが、久野¹²⁾はこれが分布型のいかんにかかわらず、平均値の大きさに影響されない分布集中度の示数となることを証明している。さて、 $1/k$ の値の範囲は0.000~0.059の範囲にあり、その平均値は卵では0.016、仔魚では0.015であった。この値は先述のCassie^{8,9)}がプランクトンでよく出現する値の範囲とした0.05~0.2に比べて小さい。

$1/k$ の値が小さく、ランダム分布と有意な差があるか疑わしいので、分散指数 S^2/m を求め、F検定を行った。¹¹⁾ その結果、5%水準でランダム分布と有意な差があったのは、卵では30例中17例、仔魚では16例中11例であった。したがって、卵も仔魚もランダム分布あるいは弱い集中分布に従うものと推測される。

考 察

ある生物が互いに独立であり、かつそれらが利用できる単位空間が均質であれば、その生物はランダム分布に従うと仮定される。¹³⁾ カタチイワシの卵や前期仔魚では、産卵がある限られた時刻と海域において行われるから、十分に大きい時空間では強い集中分布を示す。^{8,14)} しかし、ある定点で短時間の内に行われる反復採集が対象とするような十分に小さな時空間においては、それらが能動的な動きにより集中分布を形成するとは考えられない。

一方、このように小さな時空間では、その中に含まれる個々の抽出単位空間の間で、卵や前期仔魚の生存に大きく影響するほど環境が異質であるとは考えにくい。とりわけ、ネットによる鉛直曳き採集では深さ方向の環境変化が消されてしまうため、抽出単位空間の間で環境はより均質なものになる。したがって、本報で扱ったような鉛直曳きの反復採集では、卵や前期仔魚の採集数はほぼランダム分布に従うと推測される。しかし、先の結果では弱いとは言え集中分布がみられた。次に、ポアソン分布の混合(Poisson mixture)モデルを使い、なぜ集中分布が生じるかを考察する。

十分に小さい空間で、ある生物をある方法で採集したとき、その採集数は平均値 M でランダムに分布するとする。さらに、平均値 M も考えている空間よりも大きなスケールの空間変動により、ある確率分布 $Q(M)$ に従って変動するとすれば、この生物が n 個体採集される確率 $P(n)$ は、

Fig. 1. Relation of mean crowding (m^*) to mean catch (m) of *Engraulis japonicus* eggs and larvae. Solid line shows the relation in random distribution. Broken line shows the relation in negative binomial distribution with $1/k=0.05$.

$$P(n) = \int_0^\infty Q(M) P_M(n) dM \quad (6)$$

で与えられる。ただし、 $P_M(n)$ は平均値 M のポアソン分布における n の生起確率で、

$$P_M(n) = e^{-M} M^n / n! \quad (7)$$

である。(6) 式に (7) 式を代入して、

$$P(n) = \int_0^\infty Q(M) e^{-M} M^n / n! dM \quad (8)$$

が得られる。

一方、採集数 n の平均値 μ_n と分散 σ_n^2 は、

$$\mu_n = \sum_{n=0}^{\infty} n P(n) \quad (9)$$

$$\sigma_n^2 = \sum_{n=0}^{\infty} n^2 P(n) - \left\{ \sum_{n=0}^{\infty} n P(n) \right\}^2$$

である。(9) 式に (8) 式を代入すると、

$$\mu_n = \mu_M \quad (10)$$

$$\sigma_n^2 = \mu_n + \sigma_M^2 \quad (11)$$

が得られる。ただし、 μ_M と σ_M^2 はそれぞれ M の平均値と分散である。(11) 式の右辺第1項はランダム変動の分散の平均であり、同じく第2項は大きな空間変動により生じた分散である。また、 $\sigma_M^2 \neq 0$ のときは常に $\sigma_n^2 > \mu_n$ と過大分散になる。何らかの M の空間変動があれば

常に $\sigma_M^2 \neq 0$ であるので、このモデルでは集中分布で期待される平均値と分散の関係が得られる。容易に類推されるように、 $Q(M)$ を時間変動あるいは時空間変動による M の確率分布と考えれば、このモデルは採集数の時間変動や時空間変動にも適用できる。

さて、(10) 式を使って (11) 式は次のように書き換えられる。

$$\sigma_n^2 = \mu_n + \mu_n^2 (\sigma_M / \mu_M)^2 \quad (12)$$

すなわち、(2) 式と (12) 式を比べればわかるように、このモデルでは平均値と分散が負の2項分布で期待される関係にある。しかし、このモデルが負の2項分布に従うのは $Q(M)$ がガンマ分布であるときだけで、¹⁵⁾ $Q(M)$ が他の分布のときは平均値と分散が (12) 式の関係にあっても、得られる採集数の頻度分布は負の2項分布とはならない。卵や前期仔魚では $Q(M)$ がガンマ分布であるとする何の根拠もないから、負の2項分布をこれらの採集数の頻度分布のモデルとすることは意味がない。先に、筆者は平均値と平均こみあい度の回帰解析から反復採集数がランダム分布に近い負の2項分布に従っていると結論したが、⁷⁾ 上述のことから明らかなように、これは誤りである。卵や前期仔魚では、反復採集の間に採集

時刻や位置が生物の時空間パターンとずれることにより生じる変動がランダム変動に加わるために過大分散となるのであって、必ずしも本来の意味での集中分布が形成されているとは限らない。

さて、(2) 式と (12) 式から、

$$1/k = (\sigma_M / \mu_M)^2 \quad (13)$$

だから、Barnes and Marshall³⁾ らによって論じられてきた $1/k$ は M の変動係数の 2 乗である。比較的小さい時空間では、著しい変動がない限りこの変動係数は小さいから、その 2 乗である $1/k$ はさらに小さく、多くのプランクトン個体群で比較的小さい良く似た値となる。⁵⁾ また、本報、Barnes and Marshall³⁾ および Cassie⁴⁾ の結果などで、採集数の平均値が 10 個体以上の場合には $1/k$ の負の値がみられないことも、(13) 式から当然であり、このモデルの妥当性を裏付けられるものである。平均値が 10 個体未満のときは、しばしば $1/k$ の負の値や 0.2 以上の大きい値がみられるが、これは採集から試料処理の過程での誤差が影響し、平均値と分散の推定値の相対誤差が大きくなるため、(2) 式により求めた $1/k$ の値が大きく変動したものと推定される。

以上のように、このモデルによれば、反復採集数が弱い集中分布に従い、その平均値と分散が (2) 式の関係を示すことを全く合理的に説明することができる。また、 M の変動は、生物自身の集群性や、種間関係などによる変動、物理的な集積や分散による変動、あるいはそれらの複合した変動であってもよい。したがって、卵や前期仔魚に限らず、その他の生物にもこのモデルは当然適用され得る。さらに、 $Q(M)$ は抽出単位空間よりも大きい任意の大きさの時空間について定義され得るから、このモデルは任意の大きさの時空間についても適用できる。

しかし、このモデルでは M の変動については、その平均値 μ_M と分散 σ_M^2 が得られるだけで、 $Q(M)$ の分布型などについてはまったくわからない。 M の変動の性

質を知るためには、生態学的あるいは物理学的なアプローチが必要であろう。逆に、このモデルは採集数の頻度分布の解析によるアプローチの限界をも理論的に示している。

本研究は、京都大学農学部付属水産実験所と同水産学教室の共同研究の一環としてなされたもので、調査にあたり御協力いただいた両機関に所属する多くの方々に深く感謝します。また、有益な御助言と熱心な討議をいただいた川合英夫教授をはじめとする京都大学農学部水産物理学研究室の皆様にも厚くお礼申し上げます。

文 献

- 1) C. P. Winsor and L. A. Walford: *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **11**, 190-204 (1936).
- 2) R. P. Silliman: *J. mar. Res.*, **6**, 74-83 (1946).
- 3) H. Barnes and S. M. Marshall: *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **30**, 233-263 (1951).
- 4) R. M. Cassie: *N. Z. Jl. Sci.*, **2**, 398-409 (1959).
- 5) R. M. Cassie: *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **1**, 223-252 (1963).
- 6) R. M. Cassie: in "Zooplankton Sampling" (ed. by D. J. Tranter and J. H. Fraser), UNESCO, Paris, 1968, pp. 110-112.
- 7) 上野正博: 水産資源の解析と評価 (石井丈夫編), 恒星社厚生閣, 東京, 1983, pp. 131-134.
- 8) 畔田正格: 漁業資源研究会議報, **22**, 7-28, 1981.
- 9) S. Iwao: *Res. Popul. Ecol.*, **10**, 1-20 (1968).
- 10) M. Lloyd: *J. Anim. Ecol.*, **36**, 1-30 (1967).
- 11) 伊藤嘉昭, 村井 実: 動物生態学研究法 (上巻), 古今書院, 東京, 1977, pp. 38-56.
- 12) 久野英二: 九州農試彙報, **14**, 131-246 (1968).
- 13) E. C. Pielou: 数理生態学 (南雲仁一, 合田周平, 藤村貞夫訳), 産業図書, 東京, 1974, p. 92.
- 14) 小西芳信: 水産海洋研究会報, **44**, 92-99 (1983).
- 15) M. Greenwood and G. U. Yule: *J. Royal Statistical Soc. A*, **83**, 255-279 (1920).