再生産効果に注目した種苗放流効果の理論的研究

原田 泰志, 松宮 義晴

(1992 年 4 月 10 日受付)

A Theoretical Study on Resource Enhancement by Stocking,
with Special Reference to Its Intergenerational EffectsYasushi Harada*¹ and Yoshiharu Matsumiya*²

In recent years, stocking of natural populations with fish fry, which are produced artificially or transferred from other populations, are performed in order to enhance fishing productivity. Two kinds of resource enhancement effects are expected to result from such artificial stockings: the direct (intragenerational) effect from the recruitment of stocked individuals themselves and the indirect (intergenerational or reproductive) effect from the increase in the recruitment caused by the reproduction of stocked individuals. In this paper, we obtain the enhancement effect, defined as an increase in the sustainable production, as a function of stocking intensity and fishing mortality, and study its dependency on various biological and economical factors by using simple mathematical models. We also obtain the condition for the profitability of stocking operation and the optimal fishing mortality as a function of stocking intensity.

人間の手で生産したり、他の場所の自然集団から採集してきた魚介類の稚仔(種苗)を天然の資源に添加する種苗放流事業は、いわゆる栽培漁業の中心である。種苗放流による生産性向上効果には、成長した種苗が漁獲される「直接(世代内)効果」と、種苗由来の親個体が再生産に加わり資源量が増加する「再生産(世代間)効果」がある。種苗放流事業の経済性を評価し、効果的な放流のありかたを模索するためには、さまざまな生物的要因がこれら二つの放流効果に及ぼす影響を数理モデルによって検討することが不可欠である。その試みとして、日本栽培漁業協会を中心に放流効果評価シミュレーションモデル¹⁾が作成されている。また、個別事例に対する加入量あたり漁獲量モデルや Deriso-Schnute モデルを用いた効果の解析も行なわれている。²⁾

放流効果評価シミュレーションモデル¹⁾は資源の動態のみならず経済的要因やさまざまな漁業規制までもとりこんだ、包括的なモデルであり、個別の漁業におけるさまざまなパラメータを代入すれば、放流効果の算定ができる。しかし、その包括的な複雑性の故に、放流効果決定の本質的過程が本モデルのシミュレーションからは理解しにくい。本論文の主な目的は、比較的単純な資源動態モデルの解析的取り扱いにより、種苗放流効果が決定

される機構を明らかにすることである。また、本論文で提案する「限界放流効果」の算定においては、再生産関係について限定された情報だけが必要で、情報が少ない場合の簡便な放流効果算定法として活用することができる。

本論文における放流効果の定義は、「放流による持続生産量の増加」とする。持続生産量とは、一定の環境条件のもとで、放流量や漁獲のパラメータ(漁獲開始年齢や漁獲死亡係数)を一定に保ったときに実現される、資源の平衡状態における生産量である。厳密な意味で平衡状態にある資源は存在しない。しかし、一定環境条件のもとで平衡状態が安定である場合、すなわち平衡状態に近づいていくような動態特性をもつ資源の場合には、環境条件の変動により資源量等が変動しても、平衡状態のまわりを振動することを考えると、持続生産量は実現可能な平均的生产量の推定値として利用可能である。また、比較的簡単に計算できるので、いろいろな要因が放流効果に与える影響を整理する際には有用である。

放流される種苗は、天然個体と同様の遺伝的性質を持つと仮定する。移殖放流をする場合など、先住する天然稚仔に比べて放流種苗が低い適応度の遺伝的性質をもつと予想される場合も多い^{3),4)}が、ここでは放流場所にいる

*1 東京水産大学水産学部資源管理学科 (Department of Fisheries Resource Management, Faculty of Fisheries, Tokyo University of Fisheries, Konan, Minato, Tokyo 108, Japan).

*2 三重大学生物資源学部 (Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu, Mie 514, Japan).

天然個体を親にして種苗が生産される場合を想定し、放流種苗は天然個体と遺伝的に同一と仮定する。放流種苗と天然個体の遺伝的相違の影響を考慮した理論的解析や、具体的適用例については後日発表予定である。

基本モデル

加入あたり漁獲量を Y , 平衡加入量を R^* とすると、持続生産量 (S) は

$$S = YR^* \quad (1)$$

と表せる。加入あたり産卵量を B とすると平衡状態での総産卵量は BR^* である。産卵量 (x) とそれに由来する加入量 (R_R) の再生産関係が

$$R_R = f(x) \quad (2)$$

で表されるとすると、平衡状態での再生産由来の加入量 (R_R^*) は

$$R_R^* = f(BR^*)$$

であり、放流量を z , 放流種苗の添加効率¹⁾ (放流種苗が加入する確率) を k とすると、放流種苗由来の加入量 (R_S) は kz となるから、 R^* は

$$\begin{aligned} R^* &= R_R^* + R_S \\ &= f(BR^*) + kz \end{aligned} \quad (3)$$

の解である。放流をする前の平衡加入量を R_0 とすると、放流効果 (E : 放流による持続生産量の増加) は

$$E = Y(R^* - R_0) \quad (4)$$

と表される。このうち、放流種苗の加入による直接効果 (E_D) は

$$E_D = kzY \quad (5)$$

であるから、放流種苗の再生産による再生産効果 (E_R) は

$$\begin{aligned} E_R &= E - E_D \\ &= Y(R^* - R_0 - kz) \end{aligned} \quad (6)$$

で求められる。

放流効果を求める具体的手順は次のようになる。(計算手順の一例を付録1に示した。)

- 1) 加入あたり産卵量 (B) および加入あたり漁獲量 (Y) を求める。
- 2) (3) 式により、放流時の平衡加入量 (R^*) を求める。
- 3) これらを (4) に代入する。

放流効果の解析

限界放流効果 一般には放流効果を放流量の関数として一つの式の形に求めることはできない。そこで、種苗放流量を1個体増やしたときの持続生産量の増加、換言すれば放流量に対する放流効果の増加率を「限界放流効果」と定義し、これが再生産関係や放流量などにどのように影響されるかを考えてみる。「限界」とは“marginal”の訳であり、単位量の投資の増加に対する収益の増

加が「投資の限界効率」とよばれるなど、経済学において普通に使われる言葉である。本論文での用法もそれにしたがっている。放流効果の上限を意味するものではないことに注意していただきたい。

限界放流効果は、数学的にいうと、放流効果の放流量での微分であり、たとえ E が z の関数として一つの式の形に求まっていなくても容易に求めることができる。そして、それによってさまざまな議論や考察が可能になる。たとえば、限界放流効果が放流量を1個体増やすためのコストより小さければ、放流量を増やすことにより放流効果と放流コストの差である持続収益が増え、逆ならばそれは減少する。だから、限界放流効果が1個体の放流量増加のコストに一致する放流量が、持続収益を最大化する最適放流量となる。また、定義から明らかなように、限界効果を積分すると放流効果 (E) になるので、限界効果の大小は、放流効果の大小を忠実に反映する。

放流量を増やしたときの加入量の変化率 (dR^*/dz) は (3) 式の両辺を z で微分した式

$$\frac{dR^*}{dz} = Bf'(BR^*) \frac{dR^*}{dz} + k \quad (7)$$

を解いて

$$\frac{dR^*}{dz} = \frac{k}{1 - Bf'(BR^*)} \quad (8)$$

で表される。それゆえ、限界放流効果は

$$\begin{aligned} E_M &= \frac{dS}{dz} \\ &= \frac{d(YR^*)}{dz} \\ &= Y \frac{dR^*}{dz} \\ &= \frac{kY}{1 - Bf'(BR^*)} \end{aligned} \quad (9)$$

となる。付録2で示すように、平衡状態が安定であるためには

$$Bf'(BR^*) < 1$$

が必要であるが、(9) 式より、そのときには限界放流効果は必ず正になる。添加効率が k であることから、放流量を増やしたとき、放流種苗の加入量はその k 倍だけ増加する。だから、限界直接効果は

$$E_{MD} = kY \quad (10)$$

であり、限界再生産効果は (9) 式と (10) 式の差をとって

$$E_{MR} = kYB \frac{f'(BR^*)}{1 - Bf'(BR^*)} \quad (11)$$

となる。

$f'(x)$ は点 x における再生産曲線の傾きである。再生産曲線を求めてそれを微分しなくても、Fig. 1 のように $f'(BR^*)$ を推定することができる。だから、何年かにわたる産卵量と加入量のデータが得られれば、現状の産卵

Fig. 1. Estimation of $f'(BR^*)$.
 $f'(BR^*)$ can be estimated as a slope of the regression line of recruitment as a function of the total egg production in the population.

量における再生産曲線の傾きから限界再生産効果を見積ることができる。再生産効果は、Fig. 2a のような右上がりの再生産曲線の場合（例：Beverton-Holt 型の再生産曲線）には常に正であるが、Fig. 2b のようなピークを持つ場合（例：Ricker 型）には産卵量が多いと負になることもありうる。

(8) 式からただちに、限界放流効果は $f'(BR^*)$ の増加関数であることがわかる。Beverton-Holt 型の場合や、Ricker 型の変曲点より左の部分のように、 $f'(BR^*)$ は多くの場合 R^* の減少関数であるので、通常、加入量が多いほど限界放流効果は小さい。加入量は放流量を増やすとともに増加するので、放流量を増やすにつれ、限界放流効果は低下する。このことから、放流を施されていない資源（未放流資源）に対する放流効果が最大になることがわかり、そのときの限界放流効果が種苗 1 個あたりのコストを補うだけのものでなければ、放流そのものは損失になる。未放流資源に対する限界放流効果を見積ることは放流効果算定の重要な一歩である。

未放流資源に対する放流効果 放流を施されていない資源に対する限界放流効果を E_{M0} と表すと、

$$E_{M0} = \frac{kY}{1 - Bf'(BR_0)} \quad (12)$$

となる。先にのべたようにこれが種苗 1 個あたりのコストに見合うものであるかどうかにより、放流そのものの損益が決まる。

再生産関係が Beverton-Holt 型

$$f(x) = \frac{bx}{1 + x/a} \quad (13)$$

の場合には、放流を施されていないときの平衡加入量は

$$R_0 = f(BR_0) \quad (14)$$

Fig. 2. Recruitment function and the reproductive effect.

a: When the recruitment function, f , satisfies $f''(x) < 0$ and $f'(x) > 0$, as a Beverton-Holt type function, the marginal reproductive effect is always positive and is a decreasing function of the total egg production in the population.

b: When the recruitment function is unimodal, as a Ricker type function, the marginal reproductive effect can be negative if the egg production is large.

を解いて、 $bB > 1$ のときには

$$R_0 = a \left(b - \frac{1}{B} \right) \quad (15-a)$$

$bB < 1$ のときには

$$R_0 = 0 \quad (15-b)$$

が得られる。放流のないときに資源が絶滅しない $bB > 1$ の場合には、限界放流効果（全限界効果）は

$$E_{M0} = kY \frac{bB}{bB - 1} \quad (16)$$

であり、そのうち限界再生産効果が

$$E_{M0R} = kY \frac{1}{bB - 1}, \quad (17)$$

そして、全限界効果は限界直接効果 kY の

$$\frac{bB}{bB-1} \quad (18)$$

倍となる。放流のないときに資源が絶滅する $bB < 1$ の場合には、限界放流効果（全限界効果）は

$$E_{M0} = kY \frac{1}{1-bB} \quad (19)$$

であり、そのうち 限界再生産効果が

$$E_{M0R} = kY \frac{bB}{1-bB} \quad (20)$$

すなわち、全限界効果は限界直接効果の

$$\frac{1}{1-bB} \quad (21)$$

倍となる。

再生産関係が Ricker 型

$$f(x) = bxe^{-x/a} \quad (22)$$

の場合には、 $bB > 1$ のとき

$$R_0 = \frac{a \log(bB)}{B}, \quad (23-a)$$

$bB < 1$ のとき

$$R_0 = 0 \quad (23-b)$$

となる。だから、 $bB > 1$ では

$$E_{M0} = kY \frac{1}{\log(bB)} \quad (24)$$

であり、そのうち限界再生産効果が

$$E_{M0R} = kY \frac{1 - \log(bB)}{\log(bB)}, \quad (25)$$

そして、全限界効果は限界直接効果の

$$\frac{1}{\log(bB)} \quad (26)$$

倍となる。 $bB < 1$ では

$$E_{M0} = kY \frac{1}{1-bB} \quad (27)$$

であり、そのうち限界再生産効果が

$$E_{M0R} = kY \frac{bB}{1-bB}, \quad (28)$$

そして、全限界効果は限界直接効果の

$$\frac{1}{1-bB} \quad (29)$$

倍となる。(18), (21), (26), (29) の各式は、直接効果の推定値から再生産効果もあわせた全効果を算定する簡便法として用いることができるだろう。

b は密度効果がないときの加入前生存率を表し、 b が大きいほど内的自然増加率（密度が低いときの増加率）は大きくなる。(17) 式および (25) 式より、 $bB > 1$ のとき、すなわち天然の再生産のみでも資源が絶滅しないときには、再生産効果は B や b の減少関数となる。すなわち、乱獲の進行により産卵親魚が確保されなくなったり (B が小さくなることに対応)、加入前の稚仔の密度独立的

死亡率が高まったために (b が小さくなったことに対応) 資源が減少した場合には、資源の減少前より大きな再生産効果が期待できる (B が小さい場合には放流個体の加入あたり産卵量も小さいが、再生産効果は大きいことに注意したい)。また、再生産効果が bB の減少関数であることは、多量に産み出された卵がその後の密度依存的死亡により少数に減少する種においては、再生産効果が低いことを意味する。

一方、どの式をみても再生産効果はパラメータ a に依存しない。いずれの再生産式でも、 a は密度効果の強さに関係し、 a が小さいほど密度依存的死亡率が大きい。資源減少の原因が a の低下である場合、たとえば、稚仔の生活場所の減少による環境収容力低下が原因である場合には、資源の減少が大きな再生産効果をもたらすわけではない。

以上をまとめると、放流の再生産効果は資源の減少原因や、放流対象種の密度調節機構に強く依存し、環境収容力が低下したために資源が減少した場合より密度独立的死亡率が上昇したために資源が減少した場合のほうが大きく、多産で密度依存的死亡が厳しく働いている種より、少産で密度依存的死亡があまり働いていない種で大きいと予想される。

たとえば再生産関係が Ricker 型の場合、 $bB < e^2$ のときには未放流時の平衡点は局所安定になる。 $bB < e^2$ の場合、 $bB < e$ ならば未放流資源に対する限界再生産効果は正、 $e < bB < e^2$ ならば未放流資源に対する限界再生産効果は負になる。このことから、 b や B が低下せず、稚仔の生息場所の減少によって密度依存的死亡率が高まったために資源量が減少した場合には、放流個体の再生産によって稚仔の間の密度依存的死亡率がさらに高まり、再生産効果が負になる可能性もある。対象とする種が Ricker 型の再生産曲線を持つ場合には、種苗放流には十分な注意が必要である。また、 $bB < e^2$ で未放流時に平衡点が安定なときには、放流が安定性を低下させる可能性はあるものの、平衡状態の不安定化をもたらすことはない。未放流時に不安定だった動態が、放流により安定化することもありうる。

Beverton-Holt 型の再生産曲線では、再生産効果が負になることはなく、放流によって平衡点が不安定になることもない。(平衡状態の安定性については付録 2 および Watanabe⁵⁾ を参照されたい。)

稚仔の生息場所改善の効果 (10) 式と (12) 式から、未放流時の持続生産量は、Beverton-Holt 型の場合

$$S = YR_0 \\ = Ya \left(b - \frac{1}{B} \right) \quad (30)$$

Ricker 型の場合

$$S = Y \frac{a \log(bB)}{B} \quad (31)$$

となるから、もし稚仔の生息環境を改善するなどして再生産式のパラメータ a を大きくすることができれば、その効果は改善の程度に比例することになる。改善や放流の効果と双方にかかるコストとのかねあいで、放流が改善かの戦略を決めていけばよい。先ほど述べた再生産効果と B, b, a の関係をあわせて考えると、密度独立的死亡率が上昇したために資源が減少した場合には放流の重要性が大きく、そうでない場合には稚仔の生息場所改善の重要性が大きいということになる。また、これらの式から求められる a の減少の影響と、はじめに示した放流効果 (E) の計算を考え合わせれば、生息環境の破壊による漁獲の低下を補うのに必要な放流量も求めることができる。

一回繁殖型の資源の場合 太平洋サケのように、再生産後に死んでしまう一回繁殖型の資源の場合には、より詳細な議論ができる。漁獲個体の平均価格を w 、加入個体のうち漁獲される割合を P とすると、加入あたり漁獲量は

$$Y = Pw \quad (32)$$

となり、漁獲されずに産卵に寄与する個体の平均産卵量を v とすると、加入あたり産卵量は

$$B = v(1 - P) \quad (33)$$

となる。これらを (9) 式に代入すれば限界放流効果が求められる。

放流を施さなくても絶滅しないとき、すなわち $bv(1 - P) > 1$ のとき、未放流集団への放流の限界効果は、再生産関係が **Beverton-Holt 型** の場合

$$E_{M0} = kPw \frac{vb(1 - P)}{vb(1 - P) - 1} \quad (34)$$

Ricker 型 の場合

$$E_{M0} = kPw \frac{1}{\log[vb(1 - P)]} \quad (35)$$

となり、いずれの場合も P が大きい (乱獲されている) ほど放流効果が高い。

持続生産量を最大にする最適漁獲率を放流量の関数として求めることもできる。持続生産量は (1) 式および (32) 式より

$$S = PwR^* \quad (36)$$

となる。ここで R^* は (3) 式および (33) 式より

$$R^* = f(v(1 - P)R^*) + kz \quad (37)$$

を満たす。(36) 式より、 P を変化させたときの S の変化は

$$\frac{dS}{dP} = wR^* + Pw \frac{dR^*}{dP} \quad (38)$$

である。(37) 式の両辺を P で微分すると

$$\frac{dR^*}{dP} = -vR^*f' + v(1 - P)f' \frac{dR^*}{dP}$$

Fig. 3. Optimal escapement of spawners under stocking operation. The curve indicates recruitment as a function of the number of escaping spawners. Escapement=recruitment on the solid line.

a: For a population that maintains itself under no fishing mortality: optimal escapement level of the spawners is the one that maximizes the difference between number of spawners and the resulting recruitment (indicated by arrow).

b: For a population that cannot maintain itself even under no fishing mortality: zero escapement is optimal.

なので、

$$\frac{dR^*}{dP} = -\frac{vR^*f'}{1 - v(1 - P)f'} \quad (39)$$

となる。(39) 式を (38) 式に代入すると

$$\frac{dS}{dP} = \frac{wR^*(1 - v f')}{1 - v(1 - P)f'} \quad (40)$$

が得られる。このことから

$$\frac{dS}{dP}=0$$

すなわち

$$vf'(v(1-P)R^*)=1 \quad (41)$$

を満たす P が 0 から 1 の間に存在すれば、それが持続生産量 S を最大にする最適漁獲率である。

上に凸の $(f'(x))$ が x の減少関数である) 再生産関係の場合、Fig. 3a のように漁獲をうけなければ放流を施さなくても絶滅しない資源の場合には、 $vf'(0)>1$ であり、この最適漁獲率は必ず存在する。このとき、 $(1-P)R^*$ は漁獲を逃れて再生産に寄与する親魚数だから、(41) 式は放流をしないで MSY を達成した時と同じ産卵親魚量を確保するのが、どのような放流量のときでも最適であることを意味する。Fig. 3b のように漁獲がなくても放流を施さなければ絶滅してしまう資源の場合には、常に $vf'<1$ であり、(40) 式の値は $0<P<1$ なる P に対して常に正になるので、 $P=1$ 、すなわち、加入個体をすべてとりつくして産卵に寄与する親魚を全く残さないのが持続生産量のうえからは最適になる。

Fig. 3a に示したような再生産関係の場合に (41) 式が成立するとき、限界放流効果は (9) 式および (32) 式、(33) 式より、再生産式や放流量によらず、添加効率と平均価格の積

$$kw \quad (43)$$

となる。これが種苗 1 個体の放流コスト (以下 c と表す) を上回れば、放流量を増やすことによって収益 (漁獲高 - 放流コスト) を増加させることができるから、放流量を増大させるべきであり、逆なら放流量を減少させるべきである。

最適漁獲率のもとでの限界放流効果は、変化した放流量のもとでもやはり kw だから、 $kw>c$ のときには放流量を増大すればするほど収益は増える。(現実には放流量が大きい場合には放流後の稚仔にも密度効果が働きうるから、放流後の密度効果が働かない範囲において放流量を増大すべきである)。逆に $kw<c$ の場合には放流をせずに漁獲率の調節のみを行なって、 MSY を達成する方が最適である。

Fig. 3b に示したような漁獲がなくても放流を施さなければ絶滅してしまう資源の場合の最適漁獲率である $P=1$ のときにも限界放流効果は kw となるから、 $kw>c$ なら放流後の密度効果が働かないかぎり放流量をどんどん増大すべきであり、 $kw<c$ なら放流をすればするほど損失が大きくなる。

Fig. 4 のように、放流量 (z) を横軸に漁獲率 (P) を縦軸に、放流の持続収益 (漁獲金額 - 放流コスト) の等量線図を描き、漁獲がなければ放流を施さなくても絶滅しない資源についての検討を加えた。Fig. 4a ($kw>c$ の場

Fig. 4. Isopleth diagram of the sustainable net revenue of stocking operation. f is defined by the equation (13) and the parameters used are $a=100,000,000$, $b=0.0001$, $v=20,000$, $k=0.1$, and $c=1$. z and P indicate stocking level and exploitation rate, respectively. The dotted curve shows the optimal exploitation rate as a function of stocking level. The shaded area represents the parameter combinations that yield negative net revenue.

a: For cases where $w=20$ (i.e. $kw>c$)

b: For cases where $w=8$ (i.e. $kw<c$): if P is much larger than the optimal exploitation rate under no stocking (denoted by a solid circle), sustainable net revenue can be increased by stocking operation (for example, compare sustainable net revenue at $(z, P)=(0, 0.6)$ (i.e. at the tail of the arrow) and that at $(z, P)=(10,000, 0.6)$ (i.e. at the head of the arrow)).

合) からは放流量に対応した最適漁獲率の値を読み取ることが可能である。最適漁獲率は放流量の増加関数で、

最適漁獲率のもとでの持続収益は放流量の増加関数となっている。Fig. 4b は $kw < c$ で放流をせずに漁獲率を制限して MSY を実現すべき場合である。このときでも、漁獲率が MSY を実現するレベル (図中の ●) を大きく上回っている場合には放流をしたほうが高い持続収益をあげられることもある。たとえば、Fig. 4b に示した場合、 P が 0.6 のときには矢印に示したように z を 0 から 10,000 まで増やすと持続収益は増加する。なんらかの理由で漁獲率の削減が困難なときには、この場合でも、放流がよい方策であることを示している。

考 察

本論文では、放流による生産量の変化、とくに持続生産量の増加と放流効果を定義し、解析した。これとは別に、資源の動態に及ぼす影響としての放流効果を重視した研究もなされてきており、^{4,6)} 資源の再生産様式によっては放流が資源の動態特性に大きな影響を与え、ときには資源の絶滅を招く可能性などが示されている。本論文では絶滅のような劇的な変化を起こさない場合を扱ったが、劇的な変化を起こしうる再生産様式をもつ資源の場合には注意が必要である。

本論文では、従来の放流効果算定モデル^{1,2)} や多くの資源動態モデル^{7,8)} などと同様、加入前の生活史初期にのみ密度効果が働くと仮定した。この仮定は放流量が極端に多くない場合にはおおむね妥当であると考えられる。いかにいへば、本論文での結果は、従来のモデルによるものと同様、放流量が極端に多い場合への適用は行えないわけで、注意が必要である。

本論文では比較的単純なモデルにおける平衡状態を考察することにより、放流による持続生産量の増加と定義した放流効果について考察・議論した。非平衡状態も含めて放流効果を議論するには動的最適化手法が必要であり、再生産関係の変動も含めた解析をするには確率モデルを用いる必要がある。

本論文のような持続生産量を使った解析の実用上の一つの利点は全体像を把握しやすいことである。たとえば Fig. 4 のような放流効果の等量線図は年齢構成がある資源においても比較的簡単に求めることができ、望ましい漁獲率や放流量を決める際に利用可能である。多数の要因を取り入れたシミュレーションには個々のパラメータの組み合わせについて詳しい情報がえられるという利点がある反面、多くの場合について解析するのは煩雑で、全体像がつかみにくいという短所がある。

本論文の未放流資源に対する限界放流効果の算定には、再生産関係については、現在の資源状態の近傍における再生産曲線の傾きだけしか必要でない。また、その定義からわかるように、放流量があまり多くないときに

特に有効である。限界放流効果は放流量が多くなるほど小さくなるので、未放流資源に対する限界放流効果をもとにしたいろいろな推定値は、放流量が多いときにも放流効果の上限としての利用価値がある。

本論文で得られた主な結果を簡単に要約しておく。

1: 放流の再生産効果は、資源の減少原因や放流対象種の密度調節機構に強く依存し、稚仔の生息場所が破壊されるなどの理由で環境収容力が低下したために資源が減少した場合より、漁獲強度が高まるなどの理由で密度独立的死亡率が上昇したために資源が減少した場合のほうが大きく、多産で密度依存的死亡が厳しく働いている種より、少産で密度依存的死亡があまり働いていない種で大きいと予想される。

2: 限界再生産効果の決定には、現状点の近傍での再生産曲線の傾きが重要であり、それが大きいほど大きな再生産効果が期待できる。通常、再生産曲線の傾きは資源量の減少関数であるので、放流量が多いほど限界再生産効果は小さくなる。また、Ricker 型のような一山型の再生産曲線をもつ場合には、放流量が多かったり、未放流時の資源量が多かったりした場合には、再生産効果が負になることもありうる。

3: 一回繁殖型資源では、添加効率と平均価格の積が種苗 1 個体あたりの放流コストを上回れば、放流すべきであり、そうでなければ放流をせずに漁獲率の制限によって MSY を実現すべきである。ただし、後者の場合でも漁獲率の制限が困難な場合には放流をしたほうが高い持続収益をあげられることもある。また、漁獲がなくても放流を施さなければ絶滅してしまう資源を経済的観点のみから見た場合には、産卵に寄与する親魚までとりつやすことが望ましい。漁獲がなければ絶滅しない資源の場合には、放流しないで MSY を達成したときと同量の産卵親魚の確保が最適である。すなわち、放流の有無にかかわらず、自然の再生産力の最大活用が重要である。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、有益な議論をさせていただいた東京水産大学資源管理学科資源管理システム学講座の諸氏、および原稿に対して有益な助言をくださった 2 人の匿名の校閲者に感謝申し上げる。なお、本研究に要した費用の一部は、平成 3 年度文部省科学研究費補助金重点領域研究 (第 319)「地球共生系」によった。

文 献

- 1) 日本栽培漁業協会: 放流効果評価モデル (バージョン 2.0) 栽培資源調査検討資料 No. 4, 日本栽培漁業協会, 東京, 1990, pp. 1-51.
- 2) J. J. Polovina: Evaluation of hatchery releases of juveniles to enhance rockfish stocks, with application to Pacific Ocean perch *Sebastes alutus*. *Fish. Bull.*, 89, 129-

- 136 (1991).
- 3) Y. P. Altukhov and E. A. Salmenkova: Stock transfer relative to natural organization, management, and conservation of fish populations, in "Population Genetics and Fishery Management" (ed. by N. Ryman and F. Utter), University of Washington Press, Seattle and London, 1987, pp. 333-343.
 - 4) K. Nelson and M. Soule: Genetical conservation of exploited fishes, in "Population Genetics and Fishery Management" (ed. by N. Ryman and F. Utter), University of Washington Press, Seattle and London, 1987, pp. 345-368.
 - 5) S. Watanabe: Restocking effects on the single species population obeying difference equation. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53, 363-366 (1987).
 - 6) S. Watanabe: Stocking effects on a fish population growth with time lag regulation. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 54, 183-186 (1988).
 - 7) W. J. Reed: Optimum age-specific harvesting in a nonlinear population model. *Biometrics*, 36, 579-593 (1980).
 - 8) W. M. Getz and R. G. Haight: Population Harvesting: demographic models of fish, forest, and animal resources. Princeton University Press, Princeton, 1989, pp. 66-79.

付 録 1

放流効果算定のための計算手順例

この付録では、年齢構成のある資源における放流効果の算定のための一計算手順を示す。

加入あたり漁獲量 Y は

$$Y = \sum_{i=t_r}^n \frac{w_i F_i (1 - e^{-(F_i + M_i)})}{F_i + M_i} m_i \quad (\text{A 1-1})$$

と表せる。ここで、 t_r は加入年齢、 n は資源の最高年齢、 m_i は加入後 i 歳までの生存確率で

$$m_i = \begin{cases} 1 & (i = t_r) \\ \prod_{j=t_r}^{i-1} s_j & (n \geq i \geq t_r + 1) \end{cases}$$

で定義される。ここで s_j は j 歳から $j+1$ 歳までの生存確率であり、

$$s_j = e^{-(F_j + M_j)}$$

である。また F_i , M_i はそれぞれ i 歳時の年あたり漁獲係数および自然死亡係数、 w_i は i 歳個体の価格である。

加入あたり産卵量 B は、 i 歳個体の産卵量を b_i とすると

$$B = \sum_{i=t_r}^n m_i b_i \quad (\text{A 1-2})$$

である。

再生産関係として Beverton-Holt 型 ((13) 式) を仮定すると、(3) 式は

$$R^* = \frac{bBR^*}{1 + bR^*/a} + kz$$

$$\Leftrightarrow B(R^*)^2 + (a - abB - kzB)R^* - akz = 0$$

となるので

$$R^* = \frac{1}{2B} \{-a + abB + kzB \pm \sqrt{(a - abB - kzB)^2 - 4akzB}\}$$

である。それゆえ、(4) 式および (15-a) 式を用いると

$$E = \frac{Y}{2B} \{a - abB + kzB + \sqrt{(a - abB - kzB)^2 - 4akzB}\} \quad (\text{A 1-3})$$

となる。(A 1-3) 式に (A 1-1) 式および (A 1-2) 式を代入すれば、放流効果が求められる。

付 録 2

安定性の解析

資源状態が平衡状態からずれても、時間がたてばふたたび平衡状態に戻っていくとき、平衡状態は局所的に安定であるといい、逆にどんどん平衡状態から離れていくときには、不安定であるという。平衡状態が不安定な場合には、一定環境下でも資源状態が振動を続けたり、資源が絶滅したりする。資源状態が振動する場合には、通常、資源量が低い状態と高い状態の間を振動することになるため、低資源量状態のときに攪乱をうけると、絶滅の危険が高まることになる。そのため、放流によって平衡状態が不安定化するようなことがないかどうかを確かめておくことは重要である。

このような観点から、この付録では年齢構成のある個体群動態モデルに基づいて、放流を受けた資源の平衡状態が局所安定になるための条件をもとめる。さらに、それを用いて、放流を受ける資源が Ricker 型や Beverton-Holt 型の再生産式をもつ場合には、放流による平衡状態の不安定化がおこらないことを示す。

t 年における年齢 i の個体数を $x_i(t)$ とすると、その動態は、加入年齢 t_r が 1 歳以上の時には

$$x_i(t+1) = \begin{cases} g\left(\sum_{j=t_r}^n b_j x_j(t)\right) & (i=0) \\ s_{i-1} x_{i-1}(t) & (1 \leq i \leq n, i \neq t_r) \\ s_{i-1} x_{i-1}(t) + kz & (i=t_r) \end{cases} \quad (\text{A 2-1a})$$

加入年齢が 0 歳のときには

$$x_i(t+1) = \begin{cases} g\left(\sum_{j=t_r}^n b_j x_j(t)\right) + kz & (i=0) \\ s_{i-1} x_{i-1}(t) & (1 \leq i \leq n) \end{cases} \quad (\text{A 2-1b})$$

と、差分式であらわすことができる (各記号については本文および付録 1 も参照のこと)。ただし、密度効果は生活史の初期に働くとし、自然の再生産由来の 0 歳個体の数と総産卵数の関係を g とした。また、産卵開始は加入年齢以後であるとした。(A 2-1) 式は行列を用いて、次のようにも記述できる。

$$\mathbf{x}(t+1) = \mathbf{G}\mathbf{x}(t) + \mathbf{r}(t) \quad (\text{A 2-2})$$

ただし

$$\mathbf{x}(t) = \begin{bmatrix} x_0(t) \\ x_1(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{bmatrix}, \quad \mathbf{G} = \begin{bmatrix} 0 & \cdots & \cdots & \cdots & 0 \\ s_1 & \ddots & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & s_2 & \ddots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & s_{n-1} & 0 \end{bmatrix}$$

であり, $\mathbf{r}(t)$ は加入年齢が 1 歳以上の時

$$\mathbf{r}(t) = \begin{bmatrix} g(\sum_{j=t_r}^n b_j x_j(t)) \\ 0 \\ \vdots \\ kz \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix}$$

(ただし, kz は第 t_r 要素, 0 歳の時

$$\mathbf{r}(t) = \begin{bmatrix} g(\sum_{j=t_r}^n b_j x_j(t)) + kz \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix}$$

である。この方程式系の平衡状態を

$$\mathbf{x}^* = \begin{bmatrix} x_0^* \\ x_1^* \\ \vdots \\ x_n^* \end{bmatrix}$$

と表すと, $j \geq t_r$ においては, $x_j^* = m_j R^*$ である。

$\mathbf{x}^*$ の近傍で (A 2-2) を線型化すると, 加入年齢によらず

$$\hat{\mathbf{x}}(t+1) = \hat{\mathbf{G}} \hat{\mathbf{x}}(t)$$

となる。ただし,

$$\hat{\mathbf{G}} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \cdots & b_{t_r} g'(*) & \cdots & b_{n-1} g'(*) & b_n g'(*) \\ s_0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & \ddots & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \ddots & s_{t_r} & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & \cdots & \cdots & \ddots & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & \cdots & s_{n-1} & 0 \end{bmatrix}$$

である (記述の簡略化のため $g'(\sum_{j=t_r}^n b_j x_j^*) = g'(*)$ と略記している)。

$\mathbf{x}^*$ は, $\hat{\mathbf{G}}$ の固有値がすべて複素平面上の単位円内にあるとき, 局所安定になる。特に $\hat{\mathbf{G}}$ のような形の行列の固有値は,

$$-1 < g'(\sum_{j=t_r}^n b_j x_j^*) \sum_{i=t_r}^n l_i b_i < 1 \quad (\text{A 2-3})$$

のときには, すべて単位円内にあることを示すことができる。^{7,8)} すなわち, (A 2-3) は局所安定性の十分条件である。(A 2-3) の右側の不等号は安定性の必要条件でもあり, これが成立しないときには平衡状態は必ず不安定になる。左側の不等号が成立しないときにどうなるかは, これだけの解析からはいえない。ここで

$$l_i = \prod_{j=0}^{i-1} s_j$$

とおいた。

再生産関係 f と g の間には

$$\begin{aligned} f(\sum_{j=t_r}^n b_j x_j(t)) &= l_{t_r} g(\sum_{j=t_r}^n b_j x_j(t)) \\ \leftrightarrow g(\sum_{j=t_r}^n b_j x_j(t)) &= \frac{f(\sum_{j=t_r}^n b_j x_j(t))}{l_{t_r}} \end{aligned} \quad (\text{A 2-4})$$

の関係がある。また, $j \geq t_r$ においては, $x_j^* = m_j R^*$ であるから

$$\sum_{j=t_r}^n b_j x_j^* = B R^* \quad (\text{A 2-5})$$

である。さらに, l と m の定義から, $i \geq t_r$ では

$$l_i = l_{t_r} m_i$$

なので, (A 1-2) も参照すれば

$$\sum_{i=t_r}^n l_i b_i = l_{t_r} B \quad (\text{A 2-6})$$

であることがわかる。(A 2-4), (A 2-5), (A 2-6) の 3 つの式を用いると, 局所安定性の十分条件 (A 2-3) は

$$-1 < B f'(\sum_{j=t_r}^n B R^*) < 1 \quad (\text{A 2-7})$$

となる。

Beverton-Holt 型のときには,

$$B f'(B R_0) = \frac{1}{bB} < 1$$

となり, $bB > 1$ のとき, すなわち漁獲下で放流なしでも資源が維持されるとき, 未放流時の平衡状態は常に安定である。さらに, $f'(x)$ は x の減少関数で, かつ $f'(x) > 0$ が成立するので, $R^* > R_0$ の場合, すなわち放流を受けた場合には (A 2-7) 式は常に成立する。

Ricker 型のときには

$$B f'(B R_0) = 1 - \log bB$$

であるから, $bB > e^2$ のときには未放流時の平衡状態は不安定になる可能性がある。しかし, $bB < e^2$ の場合に, 放流によって動態が不安定化することはない。また, 未放流時に不安定だった動態が, 放流によって安定化する

こともありうる。

このことは次のように示される。

$$\frac{dBf'(BR^*)}{dR^*} = \frac{bB}{a^2} e^{-\frac{BR^*}{a}} (BR^* - 2a) \quad (\text{A 2-8})$$

である。だから、 $Bf'(BR^*)$ は、再生産曲線の変曲点

$$R^* = \frac{2a}{B}$$

のときに最小値

$$-\frac{bB}{e^2}$$

となる。 $bB < e^2$ の場合には、この最小値は -1 より大きい。また、再生産曲線の傾きは変曲点より R^* が大きくなると 0 に漸近するので、(A 2-7) は常に成立する。 $bB > e^2$ のときには

$$R_0 - \frac{2a}{B} = \frac{a}{B} (\log bB - 2) > 0$$

なので、(A 2-8) 式を考慮すると、放流量を増やすにつれて $Bf'(BR^*)$ は単調に増加することがわかる。 $f'(BR^*)$ の値は R^* が増大するにつれて 0 に漸近するので、(A 2-7) 式が成立するようになり、平衡状態は安定化する。