標識再捕によるエゾアワビ人工種苗の放流初期における生残率の推定

中井 一 広, 武蔵 達也, 井ノ口 伸幸, 西 洞 孝 広
岸 田 達, 松 田 裕 之

Estimation of Survival Rate in the Early Stage of Released Artificial
Young Abalone by the Capture-recapture Data*¹

Kazuhiro Nakai,*² Tatsuya Musashi,*² Nobuyuki Inoguchi,*² Takahiro Saido*²
Tatsu Kishida,*³ and Hiroyuki Matsuda*⁴

(1993 年 2 月 19 日受付)

The artificially cultured young abalone *Haliotis discus hannai* of individuals were released in the survey area of Iwate prefecture for estimating the mortality rate. The population size and mortality rate were estimated from the data of the recoveries from the multiple experiments using the Petersen method, Bayes estimation method and revised Jolly model. Validity of these estimations was examined by the same method in the test tank. The Bayes method gave the stablest estimation under the condition that there is no immigration and the initial population size is known. The value of the mortality rate estimated by the Bayes method was $0.0162 \cdot \text{day}^{-1}$ during the first 23 days after the release. The decrease of resource was divided into death and emigration using the Skellam model. It was shown that the decrease of abalone was caused mainly by death.

近年、アワビの資源量を増大させるための人工種苗放流が盛んに行われるようになり、人工種苗放流後の減耗の様相を解明する必要性が増してきた。生物資源量を把握するにあたっては様々な標識放流法が用いられ、資源量の推移や生残率の推定が行われている。¹⁻³⁾

本研究では、アワビ人工種苗放流後、最も減耗が多いとされている放流初期についてとりあげた。天然海域にエゾアワビ *Haliotis discus hannai* (以下単にアワビと呼称する) を放流し、Petersen 法、Bayes 推計法及びJolly-Seber 法 (Jolly モデルの修正法) により資源量を推定した。また、これら3手法の妥当性について室内水槽においても同様の標識再捕実験を行って検討した。

さらに、天然海域での実験では、資源量の減少を調査区域外への逸散と死亡に分けるため、Skellam の分散モデルを用いて、検討を行った。

材 料 と 方 法

個体数推定方法 1. Petersen 法 この方法^{4,5)}は、標

識放流法の中で最も一般的に使われているものである。標識をつけた個体 (s 個) を放流し、次に再捕した個体 (n 個) の中に標識個体 (m 個) がいたときの資源量 (N 個) を $N=sn/m$ で推定する方法である。この方法は、標識個体と無標識個体の再捕率には差がなく、各再捕期間中の死亡、逸散が標識、無標識個体で均等に起こり、標識脱落がないと仮定している。

2. Bayes 推計法 本実験では、周辺を砂で囲まれアワビの種苗放流が行われていない海域に、実験に用いる種苗を放流した。したがって、加入がなく、初期資源量 (N_0) は既知数であるため、推定資源量は 0 から N_0 の間に存在する。このことを考慮して、Bayes 推計法を用いて Petersen 法を拡張した資源量推定方法を考案した。

推定値 x は $0 \sim N_0$ の範囲であるため、1つの推定値が求まる確率は一様分布を仮定すれば 0 を含めて

$$P(x)=1/(N_0+1) \quad (1)$$

となり、これを事前分布とする。⁶⁾ N_0 個体放流後、 K 回の再捕・標識放流を行う。 k 回目の再捕個体数を n_k 、そ

*¹ 中央水産研究所業績 B 第 80 号。

*² 岩手県南部栽培漁業センター (Iwate Prefectural South Mariculture Center, Tsurumaki, Massaki, Ofunato, Iwate 022, Japan)。

*³ 中央水産研究所 (National Research Institute of Fisheries Science, Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236, Japan)。

*⁴ 九州大学理学部 (Kyushu University, Faculty of Science, Hakozaki, Higashi, Fukuoka 812, Japan)。

のうち $k-1$ 回目の標識個体数を m_{k-1} , k 回目に標識をつけて放流する個体数を s_k とする ($n_k \leq N_0$, $m_{k-1} \leq n_k$, $m_k \leq s_k$, $s_k \leq n_k$). $k-1$ 回目の再捕後に x 個体生存していたとき, n_k 個体中に m_{k-1} の標識個体がいる確率を $P'_{k-1}(x)$ とおくと, 超幾何分布より,

$$P'_{k-1}(x) = \frac{\binom{n_k}{m_{k-1}} \binom{x-n_k}{n_k-m_{k-1}}}{\binom{x}{n_k}} \quad (2)$$

となる。事前分布を考慮して, $k-1$ 回目 ($k \geq 2$) の時点での資源量が x 個体である確率 $P_{k-1}(x)$ は

$$P_{k-1}(x) = P(x) P'_{k-1}(x) / \sum_{y=s_{k-1}+n_k-m_{k-1}}^{N_0-d_k} P(y) P'_{k-1}(y) \quad (3)$$

ここで,

$$s_{k-1} + n_k - m_{k-1} \leq x \leq N_0 - d_k$$

と表すことができる。ただし, $d_k = \sum_{i=1}^{k-1} n_i - s_i$ である。

区間推定による資源量推定値の下限 $\underline{N}_k$ と上限 $\bar{N}_k$ を,

$$\sum_{x=\underline{N}_k}^{\bar{N}_k} P_k(x) > 1-p \quad (4)$$

を満たすようにとるとき, 推定区間を最も狭くとることができる。²⁾ p は危険率, N_k の点推定値は $P_k(x)$ を最大にする値とする。

3. Jolly-Seber 法 (Jolly モデルの修正法) 本実験では加入しない個体群であるため, このことを考慮した加入がないとみなせる放流調査における Jolly モデルの修正法⁶⁾を適用した。

4. 逸散と死亡の識別 天然海域での推定個体数の減少が調査区域外の逸散によるものか, 死亡によるものかを識別するため, Skellam モデル⁶⁾を用いて解析を行った。このモデルは, 生物が拡散方程式に従って四方に分散し, 一定の割合で死亡していく (本来は増殖と死亡が含まれるが, 本調査では死亡のみ) もので, 分散に指向性が認められないと仮定すると,

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) - Mn \quad (5)$$

で表される。ただし, $n(x, y, t)$ は空間座標 (x, y) , 時刻 t における個体数密度, D と M はそれぞれ拡散係数と死亡率である。

いま, 時刻 0 において全個体 (N_0) が原点 $(0, 0)$ にい

たと仮定すると, 個体群は同心円状に分布を広げていく。時刻 t で原点から r はなれた円周上の任意の点 ($x^2 + y^2 = r^2$) における個体数密度 $n(r, t)$ は

$$n(r, t) = \frac{N_0}{4\pi Dt} \exp \left(-\frac{r^2}{4Dt} - Mt \right) \quad (6)$$

と表すことができる。これより, 以下の式が導かれる。

$$N_{R(in)} = N_0 \exp(-Mt) (1 - \exp(-R^2/4Dt)) \quad (7a)$$

$$N_{R(out)} = N_0 \exp(-Mt) \exp(-R^2/4Dt) \quad (7b)$$

$$N_d = N_0 (1 - \exp(-Mt)) \quad (7c)$$

ここで, $N_{R(in)}$ は半径 R の円内に存在する個体数, $N_{R(out)}$ は R の円外に存在する個体数, そして, N_d は死亡個体数を表す。半径 $R-1$ と R の間に分布する個体数は $N_{R(in)} - N_{R-1(in)}$ により表される。

各調査時点での現存個体数は不明であるが, 調査海域全体での推定個体数と $R=1 \sim 10$ m までの各区域での再捕数は得られる。そこで, 推定資源量が各区画の個体の再捕された分布状況に比例して存在していると仮定し, Table 1 の各調査における再捕数をそれぞれ 4.16, 5.38, 4.12, 3.11 倍した上で, Skellam モデルから $N_{R(in)} - N_{R-1(in)}$ により求められる理論値との残差平方和を最小にするよう D と M を求め ($D=0.328$, $M=0.022$), 上式により, 調査区域からの逸散数と死亡数を推定した。

Skellam モデルでは個体は同心円状に分布するが, 再捕地点は一辺 1 m の正方形メッシュごとに記録したため, 円周のかわりに厚さ 1 m の正方形枠内の再捕数で代用した ($R=1$ のときは一辺 2 m の正方形, $R=r$ のときは外側 $2r$, 内側 $2r-2$ の中空の正方形)。このときの正方形枠の面積は $4(2r-1)$ で, 半径 r と $r-1$ の同心円にはさまれた面積 $\pi(2r-1)$ と比例するので, 定性的な比較に適する。

水槽実験 1991 年 6 月 7 日から 9 月 10 日まで, $245 \times 160 \times 50$ cm 水槽を用いて実験を行った。水槽内には, 直径 20 から 40 cm 程度の玉石を 2 段に敷き詰め, 放流直後のアワビの害敵生物を岩手県岩礁域における平均生息量に近似するようにイトマキヒトデ *Asterina pectinifera* 1 個体 (42.6 g), エゾヒトデ *Aphelasterias japonica* 1 個体 (49.8 g), ヨツハモガニ *Pugettia quadridens* 1 個体 (18.8 g) を放流した。水槽設置 17 日後,

Table 1. Spatial distribution of abalone in the survey area

Date	Number of square between 2R-2 and 2R*											Total	Estimated size
	R=1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
9. 21	72	74	32	15	5	9	9	7	0	0	0	223	928
9. 29	23	21	29	36	17	12	5	39	1	2	0	185	996
10. 4	16	40	32	24	27	15	16	15	7	0	0	192	791
10. 12	13	33	22	60	32	19	15	9	1	2	0	206	641

* The number is estimated by the number captured in each area illustrated in Fig. 5 and the total number on each date estimated by the Bayes estimation method.

番号標識（セルを水中ボンンドで装着）を取り付けた平均殻長 35.5 mm のアワビ人工種苗 50 個体を水槽内に放流した。アワビは、上段の玉石のみを検査して再捕し、各標識番号を記録して再放流し、これを 6 回繰り返し行った。実験終了後にアワビをすべて回収し、3 つの標識放流法により求めた推定値との比較検討を行った。

なお、水槽実験においては個体識別ができたため、再捕歴が再捕率に及ぼす影響について Fisher の正確確率検定⁽¹⁰⁾で検討した。

天然海域実験 1989 年 9 月 19 日から 11 月 7 日まで、岩手県大船渡市末崎町門之浜湾の天然海域 (Fig. 1) で、実験を行った。調査ラインと周辺の底質を Fig. 2 に示す。調査ラインとして 2×2 m の鉄枠と 10×10 m のロープラインを設置した。

Fig. 1. Location of the survey area: Kadonohama Bay, Ofunato City, Iwate Prefecture, survey point (*).

Fig. 2. The set up lines and condition of sea bottom in the survey area.

S: Sand, St: Stone, G: Gravel, R: Rock.

ープラインを設置した。鉄枠内の底質は大小の転石と礫からなり、水深は約 3 m であった。また、大型海藻類はホソメコンブ *Laminaria religiosa* とトゲモク *Sargassum micracanthum* が 30% 程を占めており、害敵生物のヨツハモガニは 2.0 個/m² みられた。鉄枠の北側、西側ではロープラインの内外ともに大小の転石帯、東側のロープライン内は大小の転石帯、ロープライン外は砂地であった。南側は岩が大きな割合を占め、水深は 1 m 程度であった。大型海藻は転石地帯ではトゲモク、岩盤上にはホソメコンブがみられた。

実験に用いたアワビ人工種苗は平均殻長 29.0 mm、平均体重 4.19 g であり、9 月 19 日鉄枠内に 1,000 個体放流した。再捕したアワビには再捕日ごとに異色のビニール被覆ステンレス標識を呼水孔を通して結締し、再捕した区分内に再放流した。これを 5 回繰り返し行い、資源量及び逸散と死亡の状況を推定した。

結 果

水槽実験 Fisher の正確確率検定法を用いて行った再捕歴の影響についての結果は、調査を実施した期間の長短にかかわらず、いずれも有意水準よりも大きな値となり、検定を行った再捕の分類は独立であった。すなわち、1 度再捕された個体は、次の再捕率に有意に影響していない。

Fig. 3. Comparison of the three estimation of population size (●) and 95% confidence interval (*) using the Petersen method, Bayes estimation method and revised Jolly model in the test tank.

Table 2. Numbers of captured and released abalone in the test tank

No. (i)	Date	Number captured	Number released	Number in the N_{ij} sample last captured in the j th sample.					Total
				j=1	2	3	4	5	
1	6.25	9	9						
2	6.29	11	11	2					2
3	7.14	14	14	3	2				5
4	7.24	14	14	0	4	2			6
5	8.3	13	13	0	2	2	4		8
6	8.13	15	15	0	0	3	4	3	10
Total		76	76	5	8	7	8	3	31

Table 3. Numbers of captured and released abalone in the survey area

No. (i)	Date	Number captured	Number released	Number in the N_{ij} sample last captured in the j th sample.				Total
				j=1	2	3	4	
1	9.21	229	228					
2	9.29	208	205	51				51
3	10.4	206	204	32	41			73
4	10.12	198	198	29	36	51		116
5	11.7	201	200	10	19	41	62	132
Total		1,042	1,035	122	96	92	62	372

日別再捕数及び放流数を Table 2 に示す。6 回の調査を行い、再捕数は合計 76 個体となり、その全個体を再放流した。標識個体の再捕数は合計 31 個体であった。

3 手法で求めた推定値と 95% 信頼区間を Fig. 3 に示す。

実験終了時には、初期放流数の 50 個体すべてが生存在した状態で回収されたため、調査期間中常に 50 個体が存在していたことになる。3 手法による推定結果から、推定誤差とバラツキの大きさからみて Bayes 推計法が最も有効であった。

天然海域実験 日別再捕数及び放流数を Table 3 に示す。5 回の調査を行い、1 回当たり 198 から 229 個体、合計 1,042 個体を再捕し、再放流数は合計 1,035 個体、標識個体の再捕数は合計 372 個体であった。

3 手法で求めた推定値と 95% 信頼区間を Fig. 4 に示す。

Petersen 法及び Jolly モデルの修正法による推定値は、一時当初の放流数より多くなったが、Bayes 推計法では常に放流個体数以下となった。3 手法は同様に放流 10 日後から 15 日後にかけて減少傾向を示した。

初期資源量を 1,000 個体 (既知) とし、切片を固定した T に対する $\ln N$ の回帰式は、傾きの平均値を用いて以下のように表される。

$$\text{Petersen 法} \quad \ln N = 6.9078 - 0.0158 T \quad (8a)$$

$$\text{Bayes 推計法} \quad \ln N = 6.9078 - 0.0162 T \quad (8b)$$

$$\text{Jolly モデル修正法} \quad \ln N = 6.9078 - 0.0172 T \quad (8c)$$

Fig. 4. Comparison of the three estimation of population size (●) and 95% confidence interval (*) using the Petersen method, Bayes estimation method and revised Jolly model in the survey area.

ただし、 $\ln N$ は資源量推定値の自然対数、 T は放流後日数である。なお、 t 分布表から推定される回帰係数の 95% 信頼区間は、Petersen, Bayes, Jolly 法でそれぞれ $-0.463 \sim 0.0148$, $-0.0425 \sim 0.0100$, $-0.0425 \sim 0.0080$ である。¹¹⁾ この推定幅は前述の Skellam モデルの M の値

Fig. 5. Distribution of captured abalone.

Date at lower right.

●: >10 ind., ●: 9~7, ●: 6~4, .: 3~1.

Table 4. Estimation of the diffused and dead abalone at each survey by the Skellam model

No.	N_{10} (in)	N_{10} (out)	Nd
1	957	0	43
2	801	0	199
3	713	4	283
4	578	22	400

Notation N_{10} (in) and N_{10} (out) show number of abalones within and without a 10-meter radius, and Nd indicate that of dead ones.

を含んでいる。

鉄枠内に放流したアワビの分散状況を Fig. 5 及び Table 1 に示す。調査時ごとの逸散個体及び死亡個体の推定を Table 4 に示す。

放流場所から 10 m 圏外へ出たのは、15 日後に 4 個体、23 日後に 18 個体となり、ほとんどの個体が 10 m 圏内に留まったことになる。したがって、推定資源量の減少は、逸散によるものは少なく、そのほとんどが死亡によるものと推定された。

考 察

本調査での推定方法は、対象個体群に加入がなく、初期資源量が既知であるという条件を取り入れて行った。このような条件下での資源量推定は今までに想定されていない。

Petersen 法は、対象個体群が小さい場合には推定値の散らばりが大きくなる傾向がみられたが、2 回の標識再捕調査で推定可能という点で有効であり、初期資源量が未知の場合にはアワビの資源量推定に適した方法である。

Jolly モデルの修正法は、加入がない場合の開放個体群に適用でき、Petersen 法により求めた推定値よりも安定した値が得られた。標識再捕調査を 3 回以上実施する必要があるが、初期資源量が未知のときには有効な推定方法である。

本稿で提案した Bayes 推計法は、初期資源量が既知であり、加入がなく、減少が少ない場合に、上記方法による推定個体数が初期資源量を上回るという欠点を解消し、推定精度の高さを示した。ただし、この手法は事前分布を一様分布にする必然性はなく、任意性があり、それにより結果が異なる欠点がある。したがって、上記の手法と併用して、それらの欠点を補完する形で利用するのが適切である。

標識による資源量推定法では死亡個体と調査区域外へ逸散した個体の区別をすることができず、生残率の推定が不可能であったが、本調査のようにすべての個体が放流点から拡散していく場合には、調査時点での再捕個体の分布が分かれば、拡散係数 (D) と死亡率 (M) を推定することができる。

本稿で用いた Skellam モデルは調査期間中 D と M が一定で、拡散に密度依存性、時間依存性、方向依存性及び個体依存性がないと仮定している。厳密な解析にはこれらのすべてを吟味する必要があり、定量的には常に大きな推定誤差が含まれることは注意すべきである。特に、死亡と逸散が共に無視できない場合には、その両者を同時に定量的に推定することは困難であろう。本調査の結果では、Table 1 から逸散個体が少ないのは明かであり、減耗の原因が死亡か逸散かどちらかに偏っている場合には、本稿で示した手法は有効であると考えられる。

本稿では Table 1 のすべてのデータを用いて D と M を推定したが、各調査時点のデータから両者を推定することもでき、また、Fig. 5 のデータから、各個体の放流点からの平均移動距離を求め、それから各調査時点での D を推定することも可能である。推定した D と M の値を用いた各調査時点での理論値を Table 1 のデータと比較すると放流初期のアワビの拡散が活発であることが示唆される。

また、Skellam モデルが同心円上の拡散を予測するのに対し、本稿の推定法ではフィールド調査の合理性から正方格子を用いて調査を行った。この場合、 $r=2$ の正方形までの中心からの平均距離は r ではないため、推定した D の値は定量的には補正が必要となるが、本稿のように調査区画からの逸散個体数を推定するだけの場合には、この補正は結果に影響しない。

密度依存性、時間依存性、個体依存性などを検出するためには、全個体を識別する標識を付けて放流個体の全数調査を行い、各個体の移動をトレースすることが望ま

しい。しかし、死亡と逸散を区別して推定する上では、単純拡散を仮定すれば、放流地点からの距離別の再捕数から推定することができる。

謝 辞

研究を進めるにあたり、岩手県南部栽培漁業センターの内田務開発部長、坂下薫開発科長、岩手県林業水産部漁業振興課の伊藤正明栽培漁業係長、中央水産研究所の赤嶺達郎国際協力研究官、日本栽培漁業協会の北田修一博士には助言を頂いた。

文 献

- 1) 木曾克裕, 松宮義晴: 平戸島志々伎湾における資源量推定のためのマダイ当歳魚の標識放流. 西海区水研報告, **54**, 307-314 (1980).
- 2) 平田 満: アワビの資源量推定における Petersen, DeLury, Ketchen, Jolly-Seber 法の妥当性. 熊本水試研報, **5**, 1-6 (1988).
- 3) 石田 修, 田中植雄: 標識放流法による大原地先海域の若齢イセエビの資源量推定. 千葉水試研報, **44**, 3-11, (1986).
- 4) 伊藤嘉昭, 村井 実: 動物生態学研究法 (上). 古今書院, 東京, 1977, pp. 119-173.
- 5) 久野英二: 動物の個体群動態研究法 I - 個体数推定法 -. 共立出版, 東京, 1986, pp. 9-47.
- 6) P. R. Freeman: A numerical comparison between sequential tagging and sequential recapture. *Biometrika*, **60**, 499-508 (1973).
- 7) 赤嶺達郎: 除去法による資源量推定とモデル選択. 「水産資源解析と統計モデル」(松宮義晴編), 恒星社厚生閣, 東京, 1993, pp. 22-40.
- 8) 加藤史彦: 加入がないとみなせる放流調査における Jolly モデルの修正法の適用. 「パソコンによる資源解析プログラム集」(東海区水研編), 東海区水研, 東京, 1988, pp. 64-72.
- 9) 重定南奈子: 侵入と伝播の数理生態学. 東京大学出版会, 東京, 1992, pp. 1-45.
- 10) 柏谷英一, 藤田和幸: 動物行動学のための統計学. 東海大学出版会, 東京, 1984, pp. 26-38.
- 11) R. R. Sokal and F. J. Rohlf: 生物統計学 (藤井宏一訳). 共立出版, 東京, 1983, pp. 303-304.