

空間構造を持つ生態系モデルにおける管理方策と最大持続生産量
Management Rule on the Ecological Model with Spatial Structure and
Maximum Sustainable Yield

岩田繁英

(東京海洋大学)

Shigehide IWATA

(Tokyo University of Marine Science and Technology)

E-mail : siwata0@kaiyodai.ac.jp

【要約】

最大持続生産量（以後、MSY）は古典的な概念で、研究の積み重ねと計算機の発展の中で推定精度が向上している。理論的には、生態系モデルがロトカ・ボルテラ系に従う場合、平衡点で、MSY が計算でき、平衡点が局所安定性ならばフィードバック管理が有効である。一方、生態系モデルや空間構造モデルを組み込むことで構造が複雑になり理論的な MSY の算出が難しくなる。本研究では、生態系モデルと空間構造モデルを別々に考えることで空間構造モデルまたは生態系モデルが持つ特性について解析および推論をすすめた。捕食者が漁獲対象魚種となる場合、二種生態系モデルでは単一魚種のモデルより MSY を達成する漁獲圧を高く設定することができ、被食者が漁獲対象魚種となる場合は漁獲圧を低く設定する必要がある。前者の場合、漁獲対象魚種の資源量は一定の条件を満たせば単一種モデルよりも多くなる。後者の場合、漁獲対象魚種の資源量は無条件で単一種モデルよりも常に多くなることがわかった。また、空間構造を考慮したモデルでは、産卵海域と非産卵海域を分けた場合、MSY を満たす条件が一意に定まることはなかった。また、すべての海域で産卵する場合は MSY を理論的に計算するのが難しいことがわかった。以上から、空間構造を有する生態系モデルは空間構造を持たない生態系モデルの結果の単純な拡張ではない可能性が浮かんできた。

【キーワード】

資源管理、生態系モデル、Ecosystem-Based stock management

【abstract】

Maximum sustained yield (MSY) is a classical concept. Its estimation accuracy has improved with the development of research and calculators. It has also been shown that feedback management is effective if the equilibrium point is local stability under the model described by the Lotka-Volterra system. We can easily calculate MSY from

the single-species or non-spatial model but not from multiple-species or spatial models. In the study, we speculated the characteristics of the model by incorporating multiple species and the spatial effect into the single species model separately. As a result, when the predator is the target species, the catch pressure to achieve MSY can be set higher in a two-species ecosystem model than in a single-species model. On the other hand, catch pressure to achieve MSY must be set lower when the prey is the target species. In the former case, the abundance of target species is more than that of the single species model under some conditions; one of the target species is more than one for the condition, and one of the target species is more than one for the single species model. For the spatial model, if spawning and non-spawning areas were separated in the model, the condition to achieve MSY is not uniquely determined. In addition, it was more difficult to predict, if spawning occurs in all ocean areas. These results suggest that incorporating multiple species and spatial effects into the single species and spatial model may not be a simple extension of the basic model.

1. はじめに

水産資源を持続的に最大限漁獲する概念、最大持続生産量（MSY）は 1930 年頃に提唱され（Russell(1931)）、紆余曲折を経つつ現在もこの概念が活用されている。MSY に対して、70 年代後半に「MSY 概念への墓碑銘」（Larkin(1977)）との批判が古典的な MSY 概念⁽¹⁾へ起こった。その中で、世界的に新たな管理が求められた。日本国内では MSY は使えないというメッセージがくすぶり続けており、2020 年 12 月に施行された改正漁業法前には MSY に対する批判が挙がっている（例えば、松田(2012)、松田ら(2018)、片山(2018)、片山(2020)、櫻本ら(1991)）。その主たる理由として、現実の管理と MSY 設定に大きな溝があること（密度依存効果に対する疑念等）や、MSY が単一の漁業種だけに注目した古典的な管理手法で、生態系の食物連鎖の中での魚種間における捕食・被捕食関係などを取り込めていないことが挙げられている。批判の一つとして、漁業は生態系の一部を利用することから Fishing down（Pauly *et al.* (1998)）や Trophic cascade（例えば、Daskalov(2002)、Scheffer *et al.* (2005)）等などを引き起こす可能性が指摘されている⁽²⁾。これらの問題を予防するため、生態系モデルを用いたアプローチの重要性は万人が認めるところである。このアプローチは膨大なデータから様々なパラメータ推定を行う必要がある。特に生態系を基礎として 1 次生産から記述するモデル、Ecopath with Ecosim（Christensen and Walters (2004)）や SEAPODYM（Lehodey *et al.* (2008)）では一次生産に関するパラメータから空間構造に関連するパラメータまで、多種多様なパラメータ推定の必要がある。推定のための膨大なデータがなければ他の知見から得られた既知のパ

ラメータを援用して暫定的な結果を導出することも可能であるが結論が現実を真に表現しているか疑義が生じる。

この変遷を見る中で、空間的な構造を捉える努力がなされていることに気が付く。空間構造をモデルに考慮することの重要性は、生物の豊度がすべての地域で一様ではないことから理解できる。計算機の発展によって空間統計学のような空間を取り扱う統計学の進展も目覚ましい。一方で、資源評価の枠組みの中でも空間的な資源評価の重要性は指摘されており（Punt (2019)）、多くの実践研究がなされている（Berger *et al.* (2017)、Cardinale *et al.* (2023)、Kapur *et al.* (2021)）。SEAPODYM のような複雑なモデルや空間構造を持つ資源評価モデルは空間構造を持たない場合より現実を表現するように考えられるが、多くのパラメータを必要とする。各パラメータは不確実性を含むため、評価者が資源量の増減を律するパラメータを特定することが難しくなり、結果として計算した管理基準値の解釈にもその影響がでてくる。この事実は漁業者とのコンセンサスが必要な漁業管理において漁業者の理解を得づらくなることにもつながる。

著者は、特定の要因を限定しやすくなる特定条件下のモデル、空間構造モデルと非空間構造モデルおよび単純な生態系モデルと単一種モデルを比較し管理基準値（MSY）を計算することで、空間構造および生態系（ここでは特に被食・捕食の関係）が MSY の計算に与える影響について検証する必要性を感じた。異なる条件下で構築されたモデルを用いた解析結果を解釈することは特定の要因が MSY の計算に与える影響を解明することになり、複雑なモデル解析で得られた結果に対する解釈の助けにつながると考えられる。しかし、筆者が知る限り、空間構造と生態系の効果を含んだ単純な構造のモデルに関する理論的な研究は多くない。複雑なモデルから得られた結果の解釈の助けが得られれば、漁業者のみならず行政官の理解も進むことが期待できる。

データからモデルのパラメータを推定するという観点から考えると、近年環境 DNA 技術等の発展によりこれまでとは異なる視点から生物間相互作用のパラメータ推定や資源量の推定の可能性が出てきている。そのようなデータを使うことで複雑なモデルの推定精度が向上することになる。ただ、最終的に複雑なデータを利用した複雑なモデルから得られた結果の解釈をするときに単純なモデルから得られる知見が解釈の助けになる可能性も考えられることから研究の必要性があると認識している。そこで、本研究では単純なモデルでわかることを整理することで複雑なモデルの結果の解釈に資するかどうかについて、考察をする。

2. 方法（資源評価モデルの構築）

モデルの構築は仮定に依存するため、複雑なモデル全体を網羅できるように基本的な要素を含むモデルの抽出をする。構築したモデルから MSY を計算することを解析として

後段（3-1 解析）に示す。

2-1. シェーファーモデルと生態系モデル

水産資源学の中で最も利用されているシェーファーモデル（Schaefer (1954)）を基本とする。シェーファーモデルでは資源量 x の個体群動態は固有成長率 r と環境収容力 K で定められる。

$$\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right)x - fx \quad (1)$$

このモデルは第一項が生態学でいうロジスティック方程式で成長・加入が起こる生物資源に対して資源量 x に対して漁獲係数 $f \geq 0$ を乗じた漁獲量 fx を減ずる単純な資源動態モデルである。ここから、被食-捕食の効果を導入して解析するモデルを構築する。

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_x \left(1 - \frac{x}{K_x}\right)x - fx + a_p xy \\ \frac{dy}{dt} = r_y \left(1 - \frac{y}{K_y}\right)y - ba_p xy \end{cases} \quad (2)$$

まず、漁獲対象種が被食者または捕食者のみである場合、(2)式のようにモデルを記載できる。(2)式は漁獲対象種の資源量 x に対して捕食者の資源量（または被食者の資源量） y の動態を考えている。捕食者か被食者かは捕食と被食を決定するパラメータ a_p に依存して決定される。 $a_p > 0$ ならば x は捕食者、 y は被食者となり $a_p < 0$ ならば逆の役割となる。 x （または y ）の環境収容力を $K_x > 0$ ($K_y > 0$)、捕食もしくは被食によるエネルギー変換効率を $b(>0)$ とする。(2)式ではすべての被食生物は捕食者にとって利用可能であると解釈される。一方、Ecosim は、餌生物が捕食者によって捕食されうる状態と捕食されない状態の間を移行するという考え方、Foraging arena を採用している。この二つの状態を移行する確率が vulnerability と呼ばれるパラメータで表現されており一種の移動（例えば捕食を回避できる場所への移動）がモデル内に組み込まれている（陰に移動を考慮している）状態になっている。(2)式はロトカ・ボルテラ系であるので、平衡状態が条件付きで導出可能である（原田・中島(1991)）。一方、ロトカ・ボルテラ方程式系では振動解が出現し（今・竹内(2018)）、振動解の場合における MSY の理論的な計算方法は平衡点から最適化をすることでもとめることになるがモデルが複雑になると MSY の計算も困難となる。

次に、空間構造モデルを提示する。Ecosim では陰に移動を考えていたが、このモデルは移動する生息地を明示的に2つの空間構造に分けたモデルで考える。このモデルでは全体の環境収容力が $K(>0)$ となるように環境収容力を2生息地に分配するように補正して、生息地 i から j まで移動率 $T_{ij}(>0, i, j = 1, 2)$ の割合で移動すると仮定した。

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r \left(1 - \frac{x_1}{K}\right)x_1 - T_{12}x_1 + T_{21}x_2 - f_1x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = T_{12}x_1 - T_{21}x_2 - f_2x_2 \end{cases} \quad (3)$$

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r \left(1 - \frac{x_1}{pK} \right) x_1 - T_{12}x_1 + T_{21}x_2 - f_1x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = r \left(1 - \frac{x_2}{(1-p)K} \right) x_2 + T_{12}x_1 - T_{21}x_2 - f_2x_2 \end{cases} \quad (4)$$

2 生息地に環境収容力を分配する割合を p としているため p は $0 < p < 1$ を満たす。(3)式と(4)式の違いは生息地における産卵の有無で、(3)式ならば一生息地でのみ産卵が行われ、(4)式では両生息地で産卵が行われる。また、生態学的な解釈として、(3)式の場合、生息地 2 に移動する理由は産卵のためではなく餌の探索のための移動、索餌回遊であると考えられる。また、(3)式の場合、生息地 1 に産卵を目的とする移動、産卵回遊をしていると捉えることが可能である。一方、(3)式で $T_{21} = 0$ とする場合、生息地 2 から 1 に戻らなくなることから移動先で最終的に死滅する、死滅回遊として解釈できる。

ここから、生態系モデルに空間構造を組み込んだモデルを構築する。このモデルでも先ほど同様に a_p の正負によって被食者か捕食者か役割が変化する。

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r \left(1 - \frac{x_1}{pK_x} \right) x_1 - T_{12}x_1 + T_{21}x_2 - f_1x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = r \left(1 - \frac{x_2}{(1-p)K_x} \right) x_2 + T_{12}x_1 - T_{21}x_2 - f_2x_2 + a_px_2y \\ \frac{dy}{dt} = r_y \left(1 - \frac{y}{K_y} \right) y - ba_px_2y \end{cases} \quad (5)$$

更に、被食者・捕食者共に移動する場合も考えられる。基本的にはこれらの組み合わせで基本的な水産資源として利用されている生物を含む生態系システムを表現できる。

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r \left(1 - \frac{x_1}{p_xK} \right) x_1 - T_{12}x_1 + T_{21}x_2 - f_1x_1 + a_{p1}x_1y_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = r \left(1 - \frac{x_2}{(1-p_x)K} \right) x_2 + T_{12}x_1 - T_{21}x_2 - f_2x_2 + a_{p2}x_2y_2 \\ \frac{dy_1}{dt} = r_y \left(1 - \frac{y_1}{p_yK_y} \right) y_1 - ba_{p1}x_1y_1 \\ \frac{dy_2}{dt} = r_y \left(1 - \frac{y_2}{(1-p_y)K_y} \right) y_2 - ba_{p2}x_2y_2 \end{cases} \quad (6)$$

ここで、 a_{p1} および a_{p2} の正負を考えると $a_{pi}(i = 1, 2)$ が正である場合、生息地 i では x が捕食者、 y が被食者となる。逆に $a_{pi}(i = 1, 2)$ が負であれば逆の役割になる。生息地毎に正負が変わる場合には生息地によって被食者と捕食者の役割が逆転する。成体になった状況ではあまり想定されないが、生息地毎に年齢が異なる状況では考えられなくはない。生態学の中では生物 A、B がいるとき、A が幼体の時には B に捕食され、A が成体になると B を捕食するギルド内捕食と呼ばれる状況があり、生息地毎に a_{pi} の正負が異なる状況に近い。ギルド内捕食の数理モデルの解析は多く行われているが多くの単一生息地を仮定したモデルが中心であるしカオティックな挙動が起こる (Polis and Holt(1992)) ため、改めて動態の検証をする必要がある。

3. 解析方法と結果

3-1. 解析

本稿では定常状態における MSY を算出して比較することを中心に解析を進める（かつ、すべての生物が生存する状況を考えるため、定常状態における資源量 x^*, y^*, x_i^*, y_i^* はすべて正とする）。そのため解析的に解くことが可能である(1)-(4)式の結果を中心に提示する。解析手法は下記の通りである。資源量すべてのベクトル表記を $\mathbf{X}$ として、再生産に関わる関数を $g(\mathbf{X})$ 、漁獲係数を $\mathbf{F}$ とベクトル表記にすると資源動態モデルを記載すると下記のように書き下すことができる。

$$\frac{d\mathbf{X}}{dt} = g(\mathbf{X})\mathbf{X} - \mathbf{F}\mathbf{X} \quad (7)$$

(7)式において定常状態を仮定して $g(\mathbf{X})\mathbf{X} - \mathbf{F}\mathbf{X} = \mathbf{0}$ を満たす $\mathbf{X}^*$ を算出し、 $\mathbf{F}\mathbf{X}^*$ を最大化する $\mathbf{F}$ を計算すれば F_{MSY} を計算でき、その時の $\mathbf{X}^*$ が B_{MSY} となる。この計算から MSY の算出を進める。

3-2. 結果の比較

3-1 の計算方法により計算した F_{MSY} および B_{MSY} を表 1 に、各結果の導出過程を文末にてまとめた^{(3)・(5)}。 x が捕食者($a_p > 0$)（被食者($a_p < 0$)）の場合、(2)式における F_{MSY} ⁽⁴⁾は(1)式における F_{MSY} ⁽³⁾よりも大きくなる（小さくなる）。一方で、(2)式の B_{MSY} ⁽⁴⁾において、

$$\frac{(r_x + a_p K_y)r_y}{a_p^2 b K_x K_y + r_x r_y}$$

が 1 を超えていれば単一モデルで評価する資源量⁽³⁾よりも資源量 B_{MSY} が多くなる。その条件は $r_y > a_p b K_x$ ⁽⁶⁾となり、左辺は種の固有成長率、右辺は x 種が環境収容力に達したときの単位 y あたりの x による捕食率と解釈できる。 a_p が正の場合（捕食者が漁獲対象である場合）、 y 種の成長よりも捕食が下回れば B_{MSY} が(1)式のそれ⁽³⁾を上回ることになる。一方、 a_p が負の場合（被食者が漁獲対象である場合）、無条件で先の条件が成立するため、(2)式における B_{MSY} ⁽⁴⁾は常に(1)式のそれを下回る。また、個体群動態がロトカ・ボルテラ系である場合、2 種系ではなく n 種系において、MSY を達成する B や F の計算は可能であることが原田・中島(1991)によって示されている。

表 1 (1)、(2)、(3) 式の F_{MSY} と B_{MSY}

	(1)式	(2)式	(3)式
F_{MSY}	$\frac{r}{2}$	$\frac{r_x + a_p K_y}{2}$	$F_{MSY1} = \frac{r}{2} - \frac{F_{MSY2} T_{12}}{F_{MSY2} + T_{21}}$
B_{MSY}	$\frac{K}{2}$	$\frac{K_x(r_x + a_p K_y)r_y}{2(a_p^2 b K_x K_y + r_x r_y)}$	$\frac{K}{2} \left(1 + \frac{T_{12}}{F_{MSY2} + T_{21}} \right)$

$$B_{MSY} = A^{-1}\{A^{-1} + {}^t(A^{-1})\}^{-1} {}^t(A^{-1})r \quad (8)$$

$$F_{MSY} = F = \{A^{-1} + {}^t(A^{-1})\}^{-1} A^{-1}r \quad (9)$$

次に、表 1 から生息地 1、2 における漁獲係数 F_{MSY1} と F_{MSY2} ⁽⁵⁾が $F_{MSY1} = \frac{r}{2} - \frac{F_{MSY2}T_{12}}{F_{MSY2} + T_{21}}$ を満た

せば必ず MSY を達成することを示している。また、(3)式における資源量 B_{MSY} ⁽⁵⁾は(1)式における資源量 B_{MSY} ⁽³⁾よりも多くなる。一方、(4)・(6)式では F_{MSY1} 、 F_{MSY2} を明示的に計算することができないので今後シミュレーション等によってどのような動態になるか確認する必要がある。

4. 考察

4-1. 生態系モデルでの MSY

表 1 から本稿で定義した生態系モデルから算出された MSY の特徴として、対象水産生物が被食者か捕食者によって MSY を満たす漁獲係数が変化する。これは妥当である。捕食者の漁獲はその生態系の被食者にとっては正の効果に当たるのでより多く漁獲してもよいという結論を導くだろうし、被食者の漁獲はその生態系の捕食者に（食料の減少という意味で）負の効果を与えることになるため漁獲圧を減ずる必要性が出る。一方、資源量に対する影響は簡単ではない。(2)式では条件 $r_y > a_p b K$ で資源量が増加することが見込まれる。また、 F_{MSY} を満たしたとしても条件 $r_y < a_p b K$ になると資源が減少する可能性がある。これは、漁獲対象種が捕食者である場合、資源量に対する影響が複雑に絡み合うことで、推定が困難になることが予想される。特に今回は単純なモデルだが複雑なモデルでは、その影響が複雑になる予想ができる。漁獲対象魚種が被食者である場合、表 1 から MSY を満たす漁獲をしたとしても(1)式のモデルで検証する場合よりも資源量は低くなる。このとき単一魚種モデルで推定した MSY での運用をおこなえば、資源量をより減らす結果になることが予想される。つまり、単一魚種モデルで推定した MSY を達成する漁獲圧は過大に推定されている可能性があるということが言える。

4-2. 移動モデルでの MSY

移動モデルでの MSY について、表 1 から $F_{MSY1} = r/2 - (F_{MSY2}T_{12})/(F_{MSY2} + T_{21})$ を満たす漁獲圧であるときに MSY を達成する。ここで $F_{MSY1} + F_{MSY2}$ について考えてみる。 $F_{MSY1} = r/2 - F_{MSY2}T_{12}/(F_{MSY2} + T_{21})$ であることから(1)式で計算された F_{MSY} ⁽³⁾よりも F_{MSY1} は小さい。また、 $F_{MSY1} = r/2 - F_{MSY2}T_{12}/(F_{MSY2} + T_{21})$ から $F_{MSY1} + F_{MSY2} = r/2 + F_{MSY2}^2/(F_{MSY2} + T_{21}) + F_{MSY2}(T_{21} - T_{12})/(F_{MSY2} + T_{21})$ として計算することができる。つまり、(3)式では MSY を達成する漁獲圧は $F_{MSY2} + T_{21} \geq T_{12}$ ($F_{MSY2} + T_{21} < T_{12}$) の時、単一モデルよりも高い（低い）ことが期待される。(4)式については解析的な結果が十分に得られていないが、

Takashina and Mougi(2015)によれば MSY を達成する漁獲圧は低くなる傾向があることが報告されている。そのため、すべての生息地で産卵が行われる場合、密度依存効果によって全体の資源は制限される可能性があるようだ。この結果から、生態系全体を考えるとときに索餌回遊になるか産卵回遊になるかでも大きく資源量の推定値は変わることを示唆している。

4-3. 移動-生態系モデルの解析

4-1 で考察した通り、生態系モデルにおける栄養段階によって MSY の理論値が変化する。特に、漁業管理という意味では漁獲圧を上げる、下げるだけの運用となるが資源量に対する影響は一概に言えず対象魚種の特徴に依存することが多い。一方で、4-2 で考察した通り、索餌回遊になる産卵回遊になるかで資源量に対する影響は大きく変化することになる。また、これらの相互作用で資源量に対してどのような影響が起こるかについては今後追加で検証する必要があると考える。特に、第一に移動と被食・捕食の関係のバランス、第二に被食・捕食による資源への影響を中心に検証していく必要があると考えられる。

5. おわりに

本稿では被食-捕食関係および空間構造を考慮した単純なモデルから算出される MSY を比較することで理論的に被食-捕食関係および空間構造が MSY に与える特徴をつかむことを試みた。まず、生態系モデルから、漁獲圧の管理が資源量へ与える影響が単純ではなく対象魚種の特性によって大きく変化することが示唆された。このことから資源評価モデルに関する研究ではなく生物学的・生態学的な研究も同時に進めていく必要があることが分かった。これは、評価する際に生物の生態情報や生物情報がなければ現実を反映した評価はできないことを明らかにした。また、生物の生態情報や生物情報を知ることにより現実的な評価ができる可能性が示唆されるが評価に利用できるデータをどれだけ収集する必要があるかについては推定をする中で検証していく必要があると考えられる。一方、空間構造を考慮したモデルからはどのような回遊構造であるかを考えることが重要であることが示唆された。特に移動先でも産卵を行う産卵回遊になっているか ((4)式の状況)、産卵をせずに単に索餌のため（もしくは索餌しか行わない）索餌回遊 ((3)式の状況) になっているかは重要な観点であり、資源評価モデル自体の構造を変えることにもつながる上、MSY を達成する資源量や漁獲圧の大きさにも大きく関係することが分かった。ただし、両者を同時に考慮したモデルに関しては解析的な研究は難しいので、今後はシミュレーション研究により進めていく必要があると考える。

注

- (1) 単純なモデルに基づく決定論的な世界観。
 (2) MSY の発展と MSY に対する批判や動向の変遷は岡村(2023)に詳しい。
 (3) 平衡状態資源量 $x^* (>0)$ は $\frac{dx}{dt} = 0$ より、

$$\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - fx = 0$$

となり $x^* = \left(1 - \frac{f}{r}\right) K$ と計算できる。また、 F_{MSY} は漁獲量 fx^* を最大化する f であり、

$\frac{dfx^*}{df} = 0$ を満たすので、次の式、

$$\frac{dfx^*}{df} = \frac{d}{df} \left(1 - \frac{f}{r}\right) fK = \left(1 - \frac{2f}{r}\right) K$$

を最大化する f を求める。すると $F_{MSY} = \frac{r}{2}$ となり、 x^* に $f = F_{MSY}$ を代入すると $B_{MSY} = \frac{K}{2}$ が導出される。

- (4) 平衡状態資源量 $x^*, y^* (x^*, y^* > 0)$ は $\frac{dx}{dt} = 0$ 、 $\frac{dy}{dt} = 0$ より、

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_x \left(1 - \frac{x}{K_x}\right) x - fx + a_p xy = 0 \\ \frac{dy}{dt} = r_y \left(1 - \frac{y}{K_y}\right) y - ba_p xy = 0 \end{cases}$$

となり $(x^*, y^*) = \left(\frac{r_y K_x}{r_x r_y + a_p^2 b K_x K_y} (a_p K_y + r_x - f), \frac{K_y}{r_y} (r_y - ba_p x^*)\right)$ と計算できる。また、 F_{MSY}

は漁獲量 $fx^* = P(a_p K_y + r_x - f)$ を最大化する f であり、 $\frac{dfx^*}{df} = 0$ を満たすので、次の式、

$$\frac{dfx^*}{df} = \frac{d}{df} \frac{r_y K_x}{r_x r_y + a_p^2 b K_x K_y} (a_p K_y + r_x - f) f = \frac{r_y K_x}{r_x r_y + a_p^2 b K_x K_y} (a_p K_y + r_x - 2f)$$

を最大化する f を求める。この場合、定数項は無視することができ $F_{MSY} = \frac{r_x + a_p K_y}{2}$ となり、

x^* に $f = F_{MSY}$ を代入すると $B_{MSY} = \frac{K_x(r_x + a_p K_y)r_y}{2(a_p^2 b K_x K_y + r_x r_y)}$ が導出できる。

- (5) 各生息地における平衡状態の資源量 $x_1^*, x_2^* (x_1^*, x_2^* > 0)$ は $\frac{dx_1}{dt} = 0$ 、 $\frac{dx_2}{dt} = 0$ より、

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) x_1 - T_{12} x_1 + T_{21} x_2 - f_1 x_1 = 0 \\ \frac{dx_2}{dt} = T_{12} x_1 - T_{21} x_2 - f_2 x_2 = 0 \end{cases}$$

となり $(x_1^*, x_2^*) = \left(\frac{K}{r} \left\{r - \left(f_1 + \frac{f_2 T_{12}}{f_2 + T_{21}}\right)\right\}, \frac{T_{12}}{T_{21} + f_2} x_1^*\right)$ と計算できる。また、各生息地値の漁獲死

亡係数 (F_{MSY1}, F_{MSY2}) は、全体の漁獲量 $f_1 x_1^* + f_2 x_2^*$ 、

$f_1 x_1^* + f_2 x_2^* = \left(f_1 + f_2 \frac{T_{12}}{T_{21} + f_2}\right) x_1^* = \frac{K}{r} \left\{r - \left(f_1 + \frac{f_2 T_{12}}{f_2 + T_{21}}\right)\right\} \left(f_1 + \frac{f_2 T_{12}}{f_2 + T_{21}}\right)$ を最大化する f_1, f_2 であり、

全体の漁獲量を最大化するのは $f_1 + \frac{f_2 T_{12} - r}{f_2 + T_{21} - 2}$ の時でありこの条件を満たす f_1 、 f_2 をそれぞれ F_{MSY1} 、 F_{MSY2} とすると、 $\frac{r}{2} = F_{MSY1} - \frac{F_{MSY2} T_{12}}{F_{MSY2} + T_{21}}$ が導出され、このとき、生息地 1 の資源量が $x_1^* = \frac{K}{r} \left\{ r - \left(F_{MSY1} - \frac{F_{MSY2} T_{12}}{F_{MSY2} + T_{21}} \right) \right\} = \frac{K}{2}$ と計算され、生息地 2 の資源量は $x_2^* = \frac{T_{12}}{T_{21} + f_2} x_1^* = \frac{T_{12}}{T_{21} + f_2} \frac{K}{2}$ と計算される。このとき全体の資源量 B_{MSY} は $B_{MSY} = x_1^* + x_2^* = \frac{K}{2} \left(1 + \frac{T_{12}}{T_{21} + F_{MSY2}} \right)$ と計算できる。

- (6) $r_y > a_p b K_x$ の右辺は(2)式の項 $a_p b x y$ における $a_p b x$ に対応する。 $a_p b x$ は、捕食者が x いる時の単位被食者辺りの被食割合を示すため、 $a_p b x$ と y の積は被食量と解釈できる ((2)式において $a_p < 0$ である場合は被食と捕食の役割は逆転する)。捕食者の量 x が環境収容力 K_x のとき、 $a_p b x$ は $a_p b K_x$ となる。

参考文献

- [1] Ahrens N. M., C. J. Walters and V. Christensen (2012) “Foraging arena theory,” *Fish and Fisheries*, 13, 41-59.
- [2] Berger A.M., D.R. Goethel, P.D. Lynch, T. Quinn II, S. Mormede, J. McKenzie and A. Dunn (2017) “Space oddity: the mission for spatial integration,” *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74, 1698-1716.
- [3] Cardinale M., F. Zimmermann, G. Søvik, C. A. Griffiths, M. Bergénius Nord and H. Winker (2023) “Spatially explicit stock assessment uncovers sequential depletion of northern shrimp stock components in the North Sea,” *ICES Journal of Marine Science*, 80, 1-13.
- [4] Christensen V. and C. J. Walters (2004) “Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities and limitations,” *Ecological Modelling*, 172, 109-139.
- [5] Daskalov G. M. (2002) “Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea,” *Marine Ecological Progress Series*, 225, 53-63.
- [6] Kapur M. S., M.C. Siple, M. Olmos, K. M. Privitera-Johnson, G. Adams, J. Best, C. Castillo-Jordán, L. Cronin-Fine, A. M. Havron, Q. Lee, R. D. Methot and A. Punt (2021) “Equilibrium reference point calculations for the next generation of spatial assessments,” *Fisheries Research*, 244, 106132.
- [7] Larkin P. A. (1977) “An epitaph for the concept of maximum sustained yield,” *Transactions of the American Fisheries Society*, 106, 1-11.
- [8] Lehodey P., I. Senina and R. Murtugudde (2008) “A spatial ecosystem and populations dynamics model (SEAPODYM) – Modeling of tuna and tuna-like populations,” *Progress in Oceanography*, 78(4), 304-318.

- [9] Pauly D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese and F. Torres Jr. (1998) “Fishing down marine food webs,” *Science*, 279, 860-862.
- [10] Pedersen M.W. and C.W. Berg (2017) “A stochastic surplus production model in continuous time,” *Fish and Fisheries*, 18, 226-243.
- [11] Polis G. A. and R. D. Holt (1992) “Intra guild predation: The dynamics of complex trophic interactions,” *Trends in Ecology and Evolution*, 7(5), 151-154.
- [12] Punt A. (2019) “Spatial stock assessment methods: A viewpoint on current issues and assumptions,” *Fisheries Research*, 213, 132-143.
- [13] Russell E. S. (1931) “Some theoretical considerations on the overfishing problem,” *Journal Conseil international pour l’exploration de la Mer*, 6, 3-20.
- [14] Schaefer M. B. (1954) “Some aspects of the dynamics of populations important to the management of commercial marine fisheries,” *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, 1, 23-56.
- [15] Scheffer M., S. Carpenter and B. de Young (2005) “Cascading effects of overfishing marine systems,” *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 579-581.
- [16] Takashina N. and A. Mougi (2015) “Maximum sustainable yields from a spatially-explicit harvest model,” *Journal of Theoretical Biology*, 381(21), 87-92.
- [17] Thorpe R. B. (2019) “What is multispecies MSY? A worked example from the North Sea,” *Fish Biology*, 94, 1011-1018.
- [18] 岡村寛(2023)「水産資源の持続的利用を目指して：最大持続生産量と計量生物学」、『計量生物学』第43巻第2号、pp.189-230。
- [19] 片山知史(2018)「「水産政策の改革について」で資源は増大しない」、『アクアネット』2018年8月号、pp.26-30。
- [20] 片山知史(2020)「これからの沿岸資源の評価と管理」、『黒潮の資源海洋研究』第21号、pp.3-7。
- [21] 今隆助・竹内康博(2018)『常微分方程式とロトカ・ボルテラ方程式』、共立出版。
- [22] 清田雅史・米崎史郎・亘真吾(2016)「水産関連データを活用した Ecopath with Ecosim 生態系モデルの構築方法」、『水産海洋研究』第80巻第1号、pp.35-47。
- [23] 桜本和美・加藤秀弘・田中昌一(1991)『鯨類資源の研究と管理』、恒星社厚生閣。
- [24] 原田泰志・中島久男(1991)「複数種相互作用系の管理についての理論的研究」、『数理解析研究所講究録』第762巻、pp.201-211。
- [25] 松田裕之(2012)『海の保全生態学』、東京大学出版会、東京。
- [26] 松田裕之・竹本祐太・森宙久・永野一郎(2018)「資源管理における管理目標の重要性」、『月刊海洋』第50巻、pp.450-454。

岩田繁英

〔謝辞〕 注意深く原稿をお読み頂き適切なコメントを頂いたことに対して、二人の匿名査読者に感謝申し上げます。

〔付記〕 本稿の内容は JSPS 科研費 JP19H04336 「持続可能な海洋開発のための社会影響評価手法の開発」（令和 2 年度・令和 5 年度、研究代表者：婁小波）の研究成果の一部である。