

## 水産資源管理における個体成長モデルに起因するリスクの分析

大西修平\*<sup>1</sup>

## A risk assessment concerning model selections of somatic growth in stock management

Shuhei OHNISHI

## Abstract

The von Bertalanffy growth function (VB model) has been used to describe somatic growth in a wide range of studies. Although the interaction between growth rate and sexual maturation has often been debated, the trade-off of energy allocation concerning the interaction has not been considered on VB model. When the biomass of stock is quantified based on VB model, the robustness of estimation on biological reference point (BRP: e.g. optimal  $F$  value) is certainly influenced by the accuracy of VB model. This implies that the bias on VB might bring somewhat risk for management for bio-resources. The Biphasic VB is known as the flexible model that can provide two growth rate through lifetime. The BRP value given by the Biphasic VB model is different from those of conventional VB model. This study starts from the comparison of the statistical suitability between two types of VB model. Furthermore, the estimates of  $F_{max}$  (i.e. BRP) given by heterogeneous VB models were compared. Comprehensive analyses regarding the model selection and the risk assessment for BRP on management were applied to actual data. Most of results showed an occurrence of bias for the model estimation and an over-estimation on  $F_{max}$ . Additional discussion was provided to the reason for the occurrence of over-estimation on  $F_{max}$ , in the respect of shifts in the centroid of biomass-age.

## 緒言

個体成長は、資源バイオマスの変化を支配する基本単位の要素である。個体成長は、齢と体サイズデータだけに基づいて、簡単な統計回帰分析によって知ることができる。このため個体成長の定量化は、資源の研究手法の中で、もっとも初歩的な分析項目に位置づけられる。

一般に個体成長は、成長モデル（成長曲線）で記述される。多くの成長モデル曲線のうち、von Bertalanffy モデル（以下 VB モデル）は特に汎用性の高い関数である。VB モデルの用途は、資源評価や管理での計算に留まらず、魚類生活史の調査、飼育技術の実験データ処理など、幅広い研究分野での分析におよぶ。VB モデルでは、成長係数 ( $K$ ) が個体サイズ変化の速度を規定するパラメータである。 $K$  は暗黙的に、生涯を通じて不変とされる。このような、構造の単純さと分かりやすさが VB モデルの本質的な長所と

される一方で、モデルの問題点も徐々に指摘され始めている。

生物の個体成長には、生息環境や生活史の多様性に応じた、変異がみられる。成長速度の変異は、個体成長が再生産や死亡の動態と相互作用をもつために、生じると考えられている (Roff, 1984; Beverton, 1992)。中でも繁殖と成長の関係は、余剰エネルギーの trade-off に基づいて理解されている。これに従い、Day and Taylor (1997) は、VB モデルでは繁殖の動態が考慮されていない点を指摘した。VB モデルに繁殖へのエネルギー配分を考慮すれば、成熟以前では成長が必然的に直線変化になることも知られている (Lester *et al.*, 2004)。また length-at-age データに基づいた実践的な分析では、成長係数 ( $K$ ) を、成熟期前後でスイッチングさせることで、成長曲線の当てはまりが改善できることが実証された (Porch *et al.*, 2002; Araya and Cubillos, 2006)。これらの知見は、初歩的な用途において、従来の VB モデルは水棲生物の実際の成長動態を反映

していない可能性を示唆するものである。

VB モデルで推定・定式化された個体成長が、資源個体群の実際の成長特性と大幅に乖離する場合、推定における bias (偏り) の影響は、資源解析の広範囲に及ぶ。影響は特に漁獲圧の影響分析や、漁業管理の意思決定 (Beverton and Holt, 1957) において大である。バイオマス動態の基本単位である個体成長が、正しく特定できていなければ、資源量予測にも連鎖的にエラーが生じる。当然ながら、許容漁獲圧や許容漁獲量などの決定においても、不適切な判断が下される。発生するリスクとしては、乱獲や資源の枯渇など、危険な事態が想定される。既往の研究報告の中には、混獲と漁獲物投棄の資源管理への潜在的な影響を論じた事例は見られる (Chen *et al.*, 2007)。しかしながら、成長モデルの与えるインパクトについては、詳しく議論されていない。本研究では、既往の研究事例の生物データについて、VB モデル使用がもたらす、情報見落しの潜在的な可能性を、モデルの上で再評価する。VB モデルによる誤った情報に起因し、漁獲圧の影響評価を誤りに導く要因に関して、リスク分析を試みた。

## 材料と方法

本論文で使用する記号一覧を、ここにまとめて示す。

- $\beta$ : 体長・体重関係のアロメトリ変換係数
- $F$ : 漁獲 (死亡) 係数
- $F_{\max}$ : 最適漁獲係数 (収獲を最大化する漁獲圧)
- $k$ : VB のパラメータの個数
- $K_0$ : モデル A の成長係数 (モデル B では  $K_1$ ,  $K_2$  と表記)
- $l$ : 体長 (時間の関数  $l(t)$  であるが、簡略化のため単に  $l$  とする)
- $l_{\infty}$ : 極限体長
- $M$ : 自然死亡係数
- $n$ : 年齢別体長データの標本数
- $N$ : 資源個体数 (時間の関数  $N(t)$  であるが、簡略化のため単に  $N$  とする)
- $t$ : 年齢
- $t_g$ : 成熟年齢 (生殖腺の直接観察による値)
- $t_m$ : 成熟年齢 (モデル B による推定値)
- $t_0$ : VB の起点年齢 ( $t=t_0$  で  $l=0$ )
- $w$ : 体重 (時間の関数  $w(t)$  であるが、簡略化のため単に  $w$  とする)
- $Y$ : 資源の生涯を通じて収獲される漁獲量 (重量)

### 成長曲線のあてはめ

本研究では VB モデルの 2 つのタイプをとりあげ、資源動態の計算に、それぞれのタイプが及ぼす影響を比較する。そのため、VB モデルの一方は、従来一般的な形式、

$$l = l_{\infty}(1 - e^{-K_0(t-t_0)}) \quad (1)$$

で表わし、他方は、

$$l = \begin{cases} l_{\infty}(1 - e^{-K_1(t-t_0)}) & (t < t_m) \\ l_{\infty}(1 - e^{-K_1(t_m-t_0) - K_2(t-t_m)}) & (t \geq t_m) \end{cases} \quad (2)$$

とした。(1)は、成長係数  $K_0$  が生涯通じて一定の値をとる単相 (Monophasic) モデル、(2)は、成熟年齢  $t_m$  前後で、成長係数が  $K_1$  から  $K_2$  に切り替わる二相 (Biphasic) モデル (Quince *et al.*, 2008) である。以後(1)と(2)をそれぞれ、モデル A、モデル B とよぶ。両モデルに含まれる未知パラメータ数  $k$  はそれぞれ、3 個と 5 個である。

年齢別体長データ (length-at-age data) に、モデル A と B それぞれをあてはめ、パラメータを推定する。推定計算は一般的な最小二乗法に基づいて行い、(1)と(2)のモデルの妥当性の比較には、修正項付き情報量規準 AICc (= AIC +  $2k(k+1)/(n-k-1)$ ) (Burnham and Anderson, 2002) を用いた。情報量規準 AIC による比較は、標本数が十分多い場合は有効であるが、そうでない場合は注意が必要である。AICc は、小標本の場合 (概ね  $n/k < 40$ ) でも、有効な統計的規準とされる (Symonds and Moussalli, 2011)。AICc では AIC と同様、より小さな値をもつモデルが、統計的に適切と判定される。

使用データは、公表済みの研究成果に求め、年齢別体長データが掲載されている事例を選び、誌上に掲載された数値データを使用した。本研究では、4 つの水産資源の事例を取り上げた。それぞれの水産資源について、魚種名は以下の通りである。なお、それぞれに、識別のためのシリアル番号 (case1, case2, case3, case4) を付した: (case1) ホキ/hoki (*Macruronus novaezelandiae*) (Horn and Sullivan, 1996), (case2) ギンワレフ/silver warehou (*Seriola punctata*) (Horn and Sutton, 1996), (case3) コバンアジ/permit (*Trachinotus falcatus*) (Crabtree *et al.*, 2002), (case4) ニセクロホシフエダイ/blackspot snapper (*Lutjanus fulviflammus*) (Shimose and Tachihara, 2005)。いずれのデータも雌雄性別にまとめられており、年齢別の平均体長 (尾叉長または全長) データが使用可能である。分析の事例は全体で  $4 \times 2 = 8$  通りになる。本研究では、測定部位の詳細 (尾叉長・全長の区別) は重要な意味を持たない。以後、体サイズの呼称は、長さについては「体長」、重さについては「体重」とする。

### 資源バイオマス動態のモデル化と漁獲圧の目標値

個体の体重は、(1)と(2)のアロメトリ変換  $w = \beta l^3$  で表す。本研究で扱う現存量は、個体数の相対値でよい。そこで、加入時点  $t=0$  の個体数を相対値  $N_0=1$  とし、指数関数によって  $N = \exp(-(F+M)t)$  とした。バイオマス現存量 ( $w \cdot N$ ) に対する瞬間漁獲量  $dY/dt$  は、Beverton and Holt (1957) により、 $dY/dt = F \cdot w \cdot \exp(-(F+M)t)$  となる。

したがって、資源の年齢範囲  $t=0\cdots\infty$ 、すなわち生涯の総漁獲量  $Y$  は、

$$Y = F \int_0^{\infty} w e^{-(F+M)t} dt \quad (3)$$

と記述できる。資源管理では、いわゆる「漁獲圧」 $F$ の規制と調節に基づいて、 $Y$ の制御が計画される。ここで $Y$ を最大化する $F$ を $F_{\max}$ とする。 $F_{\max}$ は一般的な生物学的管理基準 (Biological Reference Point: BRP) のひとつで、許容漁獲量 (Total Allowable Catch: TAC) 決定の際に、漁獲圧のターゲット値の上限とされる (桜本, 1998)。本研究では、過剰な資源開発に加え、甘い管理制度が運用されているような、重なる悪条件の下でのリスク軽減を、問題展開の動機付けとしたい。そのため、(3)に示すように若齢魚の利用を背景として、 $F_{0.1}$ よりも緩い管理基準である $F_{\max} (>F_{0.1})$ を用いる。(3)について、 $Y$ 最大化の条件  $dY/dF=0$ を満たす漁獲係数を $F=F_{\max}$ とすれば、

$$\frac{dY}{dF}\Big|_{F=F_{\max}} = \int_0^{\infty} w e^{-(F_{\max}+M)t} dt - F_{\max} \int_0^{\infty} t w e^{-(F_{\max}+M)t} dt = 0 \quad (4)$$

が成り立つ。

(4)に対しては、成長曲線 (モデル A, B) のパラメータ値を代入する。本研究では自然死亡係数は、Jensen (1996) の経験則に基づいて、 $M=1.6 \cdot K_0$ とした。以上のような操作により、(4)は $F_{\max}$ だけの関数になる。(4)は $F_{\max}$ について非線形でしかも陰関数であるため、単純な変形だけで $F_{\max}$ を明示的に表すことはできない。 $F_{\max}$ を得るためには(4)を数値的に解く必要がある。

(4)は変形すると、

$$1 - F_{\max} \left[ \int_0^{\infty} t w e^{-(F_{\max}+M)t} dt / \int_0^{\infty} w e^{-(F_{\max}+M)t} dt \right] = 0 \quad (5)$$

となる。(5)の括弧内は、資源バイオマスの重心年齢を意味し (Deriso, 1987)、これは先述のように $F_{\max}$ の関数になっている。ここで括弧内の重心年齢の関数を $\zeta(F_{\max})$ と表し、(5)を、

$$1 - F_{\max} \zeta(F_{\max}) = 0 \quad (6)$$

と書き直す。(5)、(6)に基づけば、資源管理の具体的な意思決定 $F_{\max}$ は $w$ に依存している。このことより、 $F$ に対する管理の動態や効果は、 $w$ を記述している成長モデルの違いに依存する。

(3)の総漁獲量 $Y$ は、個体成長 $w$ の記述に使われているモデルの種類を区別して、定義する必要がある。そのため、 $w$ の成長モデル (成長曲線) を $\theta$ とし、上付き文字によって、 $Y^{\theta}$ と表わす。これに伴い、 $F_{\max}$ と重心年齢 $\zeta(F_{\max})$ についても、成長モデルのタイプの違いを反映させた表記、 $F_{\max}^{\theta}$ および $\zeta^{\theta}(F_{\max}^{\theta})$ が有効になる。

本研究では、成長式 (モデル A, B) の最小二乗法によるあてはめ、さらに $F_{\max}^A$ 、 $F_{\max}^B$ を求める計算を含め、全

ての計算処理は、数値計算ソフト R (R Development Core Team, 2012) を用いて行った。

## 結果と考察

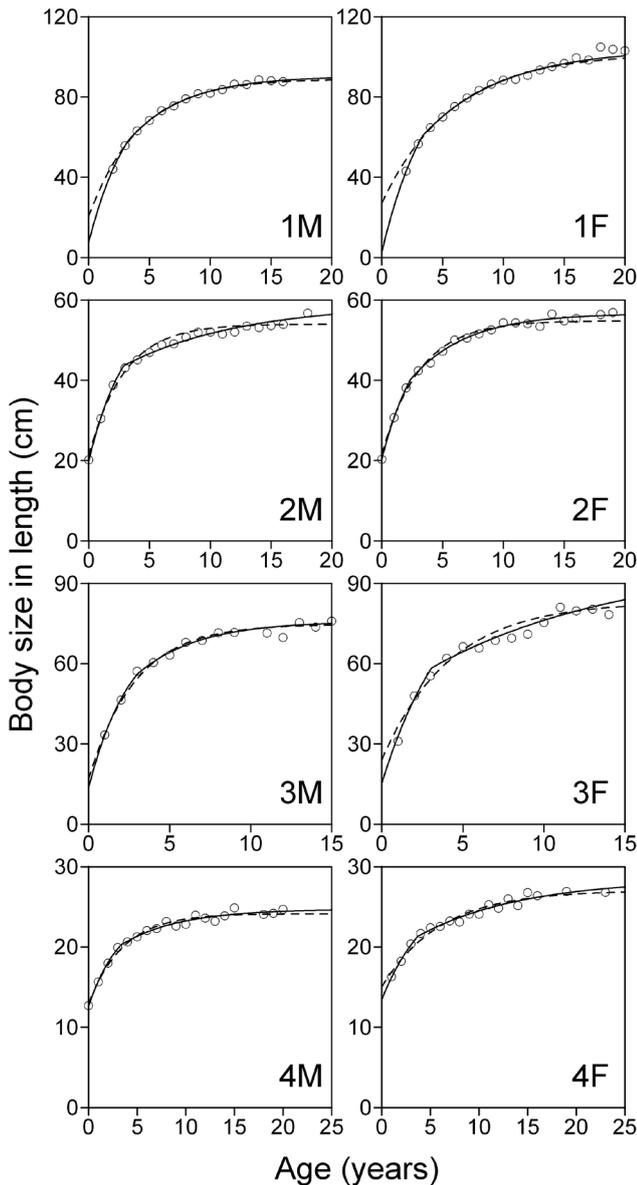
### 成長曲線の推定結果

case1-4の雌雄別データについて、両モデル A, Bの成長パラメータ推定値を Table 1に示した。なお成長係数の平均値は、モデル A については $K_0$ の推定値そのもの、一方でモデル B については、 $t_m$ 前後の期間の長さによる、 $K_1$ と $K_2$ の加重平均とした。またデータの標本数 $n$ も併記している。標本数とモデルのパラメータ数 $k$  (A: 3個, B: 5個)の関係から、全8通りのデータセットは、モデル選択にAICc使用が推奨される目安 ( $n/k < 40$ ) を満たしていた。AICc値の比較の結果、case3と4 (いずれも雄)の2つの事例を除き、モデル A より Bのほうが、データの変動をより適切に説明できた (Table 1)。Fig. 1には、推定された成長曲線の軌道を示した。全8通りの結果について、モデル B において、成熟年齢以降に成長の鈍化がみられる。Fig. 1のモデル B の大半の事例について、鈍化した成長が停止することなく、継続的に増長する様子が視覚的に確認できる。一方モデル A では、モデル B よりも速く最大値に飽和する軌道が、明確に現れている (Fig. 1: 2M/F, 3F, 4M/F)。このことは、成長係数の平均値が、モデル A のほうが大きくなった結果 (Table 1) と整合している。モデル B が高齢部分で捉えた成長軌道の鈍化は、魚類や爬虫類の成熟後も継続する個体成長として知られる、いわゆる非限定成長 (indeterminate growth: Lincoln *et al.*, 1998) を示唆する。AICcによるモデル選択では、モデル B の多くが適切なモデルと判定された。多くのデータでは、非限定成長の傾向を部分的に含み、モデル B は A に比べて、この特徴を捉えやすいと考えられる。魚類の成熟年齢は、腹腔内の生殖腺の直接観察によって、特定できる場合もある。標本魚の観察をもとに決定された成熟年齢 ( $t_g$ ) は、 $t_m$ 推定値 (Table 1) の妥当性を吟味する情報になる。case1-4についての観察による $t_g$ は、以下のとおりであった: (case1)  $3 < t_g < 5$  (Baker *et al.*, 1995), (case2)  $4 < t_g < 6$  (Horn and Sutton, 1996), (case3)  $t_g \approx 3.1$  (Crabtree *et al.*, 2002), (case4)  $2 < t_g < 3$  (Shimose and Tachihara, 2005)。case2では $t_m$ と $t_g$ の乖離は目立って大きいですが、これ以外の事例では、 $t_m$ と $t_g$ の値は接近している。年齢別の体長データは、測定誤差の他に年齢査定誤差も含んでおり、データの情報に対する攪乱要因は完全には排除できない。データの情報の乱れが、 $t_m$ と $t_g$ の差に関連した事例もあると考えられる。結果の全体を判断して、モデル B の推定に関しては、おおむね許容可能で、現実的な $t_m$ が得られていると判断した。

**Table 1** Parameter estimates with two types of VBGFs. Under bar ( ) indicates that model is optimal according to the selection by AICc.

	Monophasic VBGF (Model-A)							Biphasic VBGF (Model-B)							
	$n$	$K_0$	$L_\infty$	$t_0$	AICc	$F_{\max}^A$	$K\text{-mean}$	$K_1$	$L_\infty$	$t_0$	$t_m$	$K_2$	AICc	$F_{\max}^B$	$K\text{-mean}$
Male	15	0.241	89.011	-1.082	26.793	0.340	0.241	0.292	90.314	-0.288	3.279	0.216	<u>26.212</u>	0.275	0.232
Female	19	0.173	101.615	-1.799	57.010	0.270	0.173	0.253	103.874	-0.110	3.362	0.152	<u>46.980</u>	0.203	0.169
Male	18	0.343	54.005	-1.452	189.590	0.834	0.343	0.325	59.080	-1.258	2.868	0.103	<u>66.935</u>	0.730	0.138
Female	19	0.322	54.845	-1.554	57.351	0.784	0.322	0.336	56.686	-1.321	2.361	0.215	<u>34.378</u>	0.717	0.230
Male	14	0.349	74.730	-0.730	<u>17.008</u>	0.488	0.349	0.382	75.873	-0.518	2.999	0.265	22.853	0.457	0.288
Female	14	0.238	83.084	-1.440	64.237	0.398	0.238	0.237	98.601	-0.714	3.072	0.084	<u>46.236</u>	0.336	0.118
Male	19	0.282	24.154	-2.715	<u>120.333</u>	1.623	0.282	0.299	24.735	-2.387	3.312	0.166	120.449	1.253	0.188
Female	18	0.166	27.048	-4.901	121.519	1.176	0.166	0.201	28.462	-3.198	3.694	0.093	<u>119.112</u>	0.586	0.111

大西修平



**Fig. 1** Differences in the orbit of the growth curve between Monophasic and Biphasic VBGFs. The two-digit code added on each plate shows the combination of the case number and sex identification for data sets. The first and second digits correspond to the case number as case(1,2,3,4) and the sex (M:Male, F:Female), respectively. Open circles, broken lines, and solid lines in scatter plots show length-at-age record on existing literatures and curve fittings of Monophasic and Biphasic VBGFs (Model-A, Model-B), respectively.

**生物学的管理基準  $F_{max}$  の比較**

両モデル A, B のパラメータ推定値 (Table 1) を(4)に代入し、方程式を解いて  $F_{max}^A$  と  $F_{max}^B$  をもとめた。解の値は Table 1 に示すほか、モデル間での比較のために、Fig. 2 にも表示した。

$F_{max}^A$  と  $F_{max}^B$  は、2つの異なる成長曲線 (A, B) を前提に持つ、漁獲圧の最適値である。2本の成長曲線の、生物学的な妥当性の比較は、AICc に基づいて、すでに行わ

れているので (Table 1),  $F_{max}^A$  と  $F_{max}^B$  についても、妥当性が比較できる。 $F_{max}^A$  と  $F_{max}^B$  どちらを、資源の真の動態に沿った信頼できる BRP とみなすことができるか、ここで議論する必要がある。

Table 1 と Fig. 2 より、8組すべてにおいて  $F_{max}^B < F_{max}^A$  となっている。また、そのうち6組については、先に述べたように  $AICc[B] < AICc[A]$  である ([A], [B] はモデル識別を意味する)。AICc によるモデル比較の結果を考慮すると、本研究の大半の事例においては、 $F_{max}^B$  のほうが、資源の実態をより正しく反映した適切な BRP であるという結論に至る。しかも  $F_{max}^B < F_{max}^A$  の関係は、適切な BRP のほうが、より小さく見積もられていることを表している。一方、 $F_{max}^A$  はより大きな値をとり、同時に不適切な BRP となる。算出された  $F_{max}$  の値の大小を、漁獲圧規制と過剰漁獲の予防の視点に立って読み替えると、 $F_{max}^B$  には「正しい・厳しい・安全な BRP」、 $F_{max}^A$  には「誤った・甘い・危険な BRP」という解釈を与えることができる。

6組の事例について言えば、 $F_{max}^B$  が管理の意思決定で採択されるならば、上の解釈に従うと、資源は安全に管理できる。しかし仮に  $F_{max}^A$  が選択された場合、バイオマスの現状に見合わない、過剰な漁獲圧の投入が許されてしまう。誤った意思決定による、乱獲や資源枯渇の危険性に対して、注意が必要になる。

このようなリスクを回避するには、個体成長の分析にあたって、モデル A の単独の使用は避けるべきである。本研究の事例では、モデル B が加わり、2種類のモデルを使うことで、より安全な BRP が導かれた。資源管理に着手する際、個体成長を求める初歩的な段階では、モデル A に少なくともモデル B を加え、複数のモデルを候補として個体成長を探る必要がある。複数のモデルの妥当性の評価と BRP の算出を組み合わせて検討することにより、漁獲圧の過大推定、また付随して起こる資源管理のリスクを軽減できる余地はある。

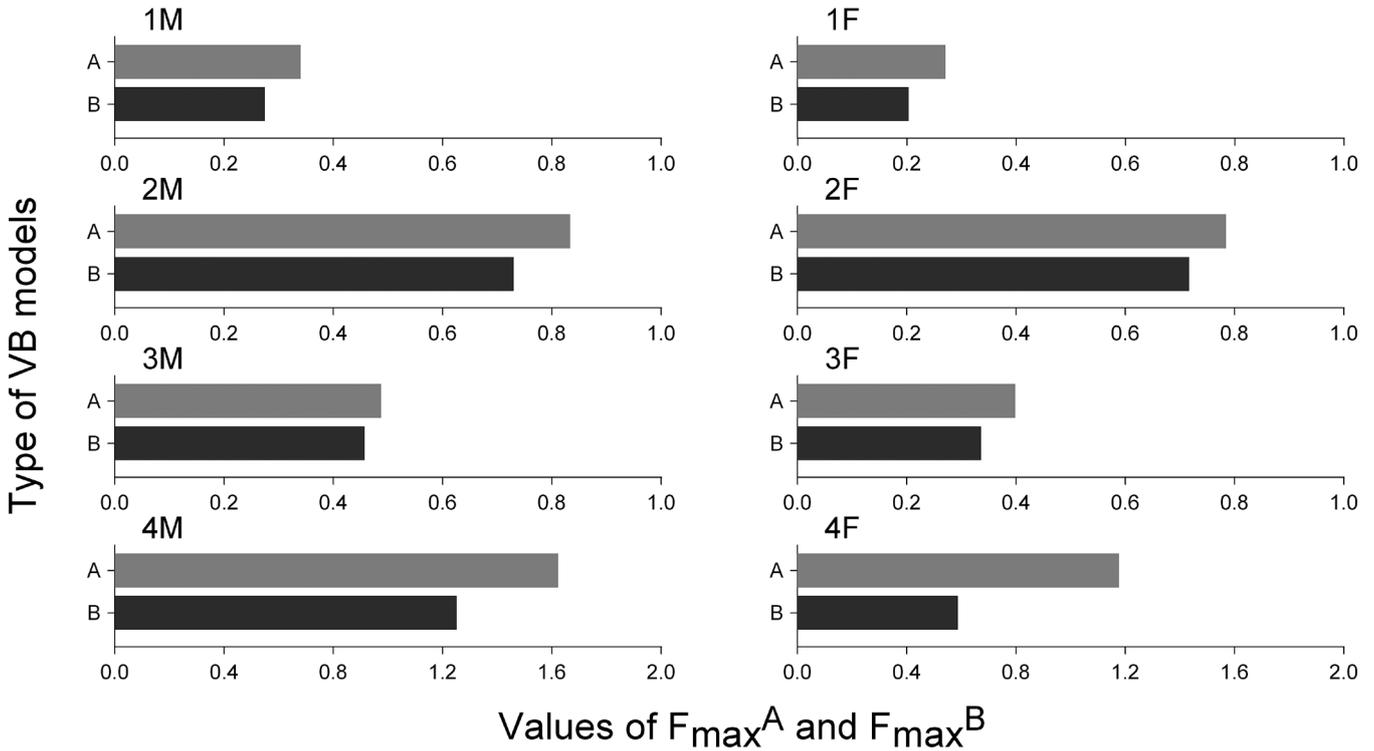
**成長モデルの置き換えに伴う  $F_{max}$  の動態**

先に述べたように、事例8組のうち6組では、 $F_{max}^B < F_{max}^A$  の関係は、資源管理のリスクの存在を暗示している。ここでは、成長モデルの置き換えに伴う  $F_{max}$  のシフトの仕組みに簡単にふれておく。

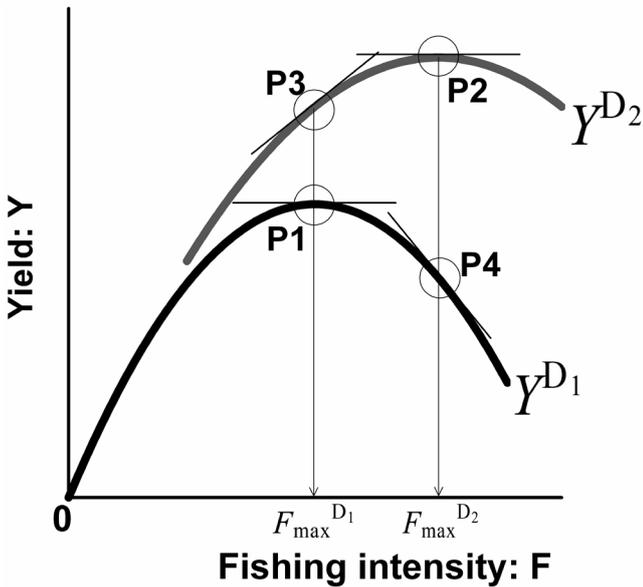
いま資源動態(3)を、2つの異なる von Bertalanffy モデル  $D_1, D_2$  で、 $Y^{D_1}, Y^{D_2}$  と2通り定義する。なお  $M$  の値は共通とする。Beverton and Holt (1957) によると、 $0 < F < \infty$  の範囲に  $F_{max}$  が存在し、 $Y$  は上に凸の関数である (Deriso, 1987)。成長モデルの違いによる  $F_{max}$  シフトの概略は、Fig. 3 のように描けるので、Fig. 3 での接線の傾きを (6) に基づいて表すと、 $F_{max}^{D_1} < F_{max}^{D_2}$  のもとでは、

$$1 - F_{max}^{D_1} \zeta^{D_1}(F_{max}^{D_1}) = 0, \quad 1 - F_{max}^{D_1} \zeta^{D_2}(F_{max}^{D_1}) > 0$$

および



**Fig. 2** Values of biological reference point (BRP) as  $F_{max}$  calculated for two types of Monophasic and Biphasic VBGFs (Model-A, Model-B). The two-digit code added on each plate shows the combination of the case number and sex identification for data sets.



**Fig. 3** Schematic diagram for the shift in  $F_{max}$  value caused by a replacement of two growth models:  $D_1$  and  $D_2$ . Lines with black and gray colored indicate the theoretical value of yield, when  $D_1$  and  $D_2$  as two independent growth models are assumed in model description for the dynamics of yield. The sign of gradient of tangent on indicated points (P1, P2, P3, P4) gives the following four relationships, P1:  $1 - F_{max}^{D_1} \zeta^{D_1}(F_{max}^{D_1}) = 0$ , P2:  $1 - F_{max}^{D_2} \zeta^{D_2}(F_{max}^{D_2}) = 0$ , P3:  $1 - F_{max}^{D_1} \zeta^{D_2}(F_{max}^{D_1}) > 0$ , P4:  $1 - F_{max}^{D_2} \zeta^{D_1}(F_{max}^{D_2}) < 0$ , respectively.

$$1 - F_{max}^{D_2} \zeta^{D_2}(F_{max}^{D_2}) = 0, \quad 1 - F_{max}^{D_2} \zeta^{D_1}(F_{max}^{D_2}) < 0$$

が成立する。等式を変形し、不等式に代入して整理すると、

$$\zeta^{D_2}(F_{max}^{D_1}) < \zeta^{D_1}(F_{max}^{D_1}), \quad \zeta^{D_2}(F_{max}^{D_2}) < \zeta^{D_1}(F_{max}^{D_2})$$

が導かれる。これらは、成長モデル ( $D_1$ ,  $D_2$ ) の違いによる、重心年齢シフトの仕組みを、限定的に示した結果になっている。 $F_{max}^{D_1} < F_{max}^{D_2}$ と、 $D_2$ 使用によって生じるバイオマス重心年齢の若齢化が、対応づけられる。

成長曲線軌道の形状変化と、バイオマス重心年齢のシフトについての仕組みは単純である。 $w$ が0歳寄りに大きな値をもつように形状を変えれば、それに伴ってバイオマス重心年齢は若齢化する。この動態を、成長パラメータ推定値の偏りに対応させて言い換えれば、 $K$  (成長係数) が大きくなるほど、また、 $t_0$  (起点年齢) が小さくなるほど、重心年齢は若齢化する。

#### データの偏りにおける注意

$K$ や $t_0$ の推定値の偏りは、length-at-ageデータの標本数や年齢ごとの標本数の偏りの影響を受けやすい。Fig. 2に示したcase4においては、 $F_{max}$ 自体の値が大きい。case4について、起点年齢 $t_0$ の推定値をみると、他のケースと比較して、かけはなれて小さいことがわかる (Fig. 4, Table 1)。特に、case4雌の $t_0$ は、ほぼ-5である。このcase4の

$t_0$ 推定値が、モデル A と B とともに小さい理由については、若齢時期の標本数が不十分であったことが原因に挙げられる。case4では0歳に289個体もの測定標本が確保できていたにもかかわらず、性別が査定不能であったため、289個体すべてが成長分析から除外されている。その中には、2.9cmの小型個体も確認されていた(Shimose and Tachihara, 2005)。Fig. 1では、case4の縦軸の切片の値は $l_0 > 10$ cmであるが、小型個体の情報が除外されている点を考慮すれば、Fig. 1の $l_0 (> 10$ cm)は大幅な過大推定、つまり $t_0$ についての(大幅な)過小推定が生じていると考えられる(下瀬・立原, 2006)。現実を反映しない軌道が描かれているという意味である。

若齢期の生物標本は、漁業の対象とならない場合には、標本確保が難しく、かりに採集可能な場合でも、性別の判断が困難なため、データセットから除外されることがある。このような、若齢魚の標本データの不足や欠落が、 $t_0$ に突出した過小推定を引き起こし、さらに、バイオマス重心年齢の見積りに規模の大きな若齢化、すなわち「左方向へのシフト」を誘発する。データの不足は、このような複雑な因果関係を経て、結果的に $F_{max}$ の過大推定のリスクとして顕在化する。成長分析におけるデータの不足、特に若齢魚の標本確保という点には、注意が必要である。モデル B は、モデル A よりも自由度が高いため、局所的なデータの不具合が、モデル推定全体に及びにくい。モデル B の使用は、このようなデータの偏りの影響を和らげる目的においても、有益と考えられる。

成長解析を含めて資源管理の一連の計算では、最適漁獲圧の意思決定のリスクを減じるために、データの測定精度の確保と、適切なモデルの導入を、あわせて改善することが必要である。

## 謝辞

本稿の丁寧な査読を通して、貴重な助言を頂戴いたしました。匿名の査読者に、深く感謝いたします。

## 参考文献

- Araya, M., and L.A. Cubillos (2006): Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environ. Biol. Fish.*, **77**, 293-300.
- Baker, C.S., A. Perry, G.K. Chambers, and P.J. Smith (1995): Population variation in the mitochondrial cytochrome *b* gene of the orange roughy *Hoplostethus atlanticus* and the hoki *Macruronus novaezelandiae*. *Mar. Biol.*, **122**, 503-509.
- Beverton, R.J.H., and S.J. Holt (1957): *On the dynamics of exploited fish populations*. Chapman&Hall, London, 533pp.
- Beverton, R.J.H. (1992): Patterns of reproductive strategy parameters in some marine teleost fishes. *J. Fish Biol.*, **41**, 137-160.
- Burnham, K.P., and D.R. Anderson (2002): *Model selection and*

- multimodel inference*, 2nd edn. Springer, New York, 488pp.
- Chen, Y., L.Xu, X. Chen, and X. Dai (2007): A simulation study of impacts of at-sea discarding and bycatch on the estimation of biological reference points  $F_{0.1}$  and  $F_{max}$ . *Fish. Res.*, **85**, 14-22.
- Crabtree, R.E., P.B. Hood, and D. Snodgrass (2002): Age, growth, and reproduction of permit (*Trachinotus falcatus*) in Florida waters. *Fish. Bull.*, **100**, 26-34.
- Day, T., and P.D. Taylor (1997): Von Bertalanffy's growth equation should not be used to model age and size at maturity. *Am. Nat.*, **149**, 381-393.
- Deriso, R.B. (1987): Optimal  $F_{0.1}$  criteria and their relationship to maximum sustainable yield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 339-348.
- Horn, P.L., and K.J. Sullivan (1996): Validated aging methodology using otoliths, and growth parameters for hoki (*Macruronus novaezelandiae*) in New Zealand waters. *N.Z.J. Mar. Fresh. Res.*, **30**, 161-174.
- Horn, P.L., and C.P. Sutton (1996): Validated ages, growth, and productivity parameters for silver warehou (*Serirolella punctata*) off the south and east coasts of South Island, New Zealand. *N.Z.J. Mar. Fresh. Res.*, **30**, 301-312.
- Jensen, A.L. (1996): Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 820-822.
- Lester, N.P., B.J. Shuter, and P.A. Abrams (2004): Interpreting the von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **271**, 1625-1631.
- Lincoln, R.J., G.A. Boxshall, and P.F. Clark (1998): *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. Cambridge University Press, New York, 361pp.
- Porch, C.E., C.A. Wilson, and D.L. Nieland (2002): A new growth model for red drum (*Sciaenops ocellatus*) that accommodates seasonal and ontogenic changes in growth rates. *Fish. Bull.*, **100**, 149-152.
- Quince, C., P.A. Abrams, B.J. Shuter, and N.P. Lester (2008): Biphasic growth in fish I: Theoretical foundations. *J. Theor. Biol.*, **254**, 197-206.
- Roff, D.A. (1984): The evolution of life history parameters in teleosts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **41**, 989-1000.
- R Development Core Team (2012): *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [http://www.R-project.org]
- 桜本和美 (1998): *漁業管理のABC*. 成山堂, 東京, 200pp.
- Shimose, T., and K. Tachihara (2005): Age, growth and maturation of the blackspot snapper *Lutjanus fulviflammus* around Okinawa Island, Japan. *Fish. Sci.*, **71**, 48-55.
- 下瀬 環・立原一憲 (2006): 沖縄島に水揚げされるニセクロホシフエダイの体長組成と資源評価. *日水誌.*, **72**, 6-12.
- Symonds, M.R.E., and A. Moussalli (2011): A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **65**, 13-21.

## 要 旨

個体成長は、資源評価において最も基本的な分析項目である。von Bertalanffy モデル (VB モデル) は高い汎用性を持つ、広く適用可能な個体成長モデルとして知られる。VB モデルでは、繁殖動態は考慮されておらず、成熟後の個体成長の遅延が適切に定量化できない場合がある。バイオマスの変化をモデル化し、生物学的管理基準 (BRP) としての最適漁獲圧を決定する場合、成長動態の誤推定は、不適切な BRP を導く。このことは誤った資源管理によるリスクの発生を暗示している。VB モデルの二相型 (Biphasic) は、成熟後の個体成長の遅延を捉える事ができ、そのため BRP は従来の VB モデルのものとは異なる値になる。本研究では、従来の VB モデルと二相型 VB モデルによる成長分析を行い、それぞれのモデルの統計的な妥当性を比較する。次に両モデルを前提とするバイオマス動態を計算し、BRP としての最適漁獲圧を算出する。モデルの妥当性と最適漁獲圧の値を分析・評価し、資源管理における、モデルの誤推定、BRP の推定の偏り、さらに管理におけるリスクの可能性について、総合的に考察した。過去の研究の4つの事例を再評価した結果、従来の VB モデルを使った場合、最適漁獲圧の決定において、過大推定が生じた。最適漁獲圧の過大推定の原因として、バイオマス重心年齢の過小推定が挙げられる。資源動態モデルにおける特性値の過大・過小推定は、生物測定データの不確実性や標本数の不足から生じるバイアスとして、とらえる必要がある。

キーワード：ベルタランフィモデル、二相モデル、性成熟年齢、生物学的管理基準