

水産資源管理談話会報

第 16 号

日本鯨類研究所 資源管理研究所

1996年7月

目次

お知らせ	……2
「大型鯨種の管理への分子遺伝学の応用」	ルイス・バスネ、後藤睦夫 ……3
「第47回IWC科学委員会における議論」	畠中 寛 ……17
[投稿]	
「再生産情報を重視した水産資源管理の理論と実践」	松宮義晴 ……34

財団法人 日本鯨類研究所
資源管理研究所

〒104 東京都中央区豊海町4-18 東京水産ビル

TEL 03-3536-6521
FAX 03-3536-6522

お知らせ

大変遅れましたが、水産資源管理談話会報第16号をお届けします。本号は、平成7年6月16日に「大型鯨種の管理への分子遺伝学の応用」と「第47回IWC科学委員会における議論」というテーマで開催された第17回談話会の記録です。ルイス・パステネ、後藤睦夫および畠中寛の3氏の話題が納められています。また、前号で本会報の原稿を募集したところ、早速松宮義晴氏から投稿していただきましたので、掲載させていただきました。ありがとうございました。

上述のように原稿を募集しております。内容は水産資源の管理に関するものであれば、なんの制約もございません。例えば、学会発表や諸会議の報告等。奮って投稿下さいますよう、お願い申し上げます。

なお、第21回談話会は平成8年7月頃にOEC Dか種苗放流について開催する予定です。

(北原 武)

大型鯨種の管理への分子遺伝学の応用

(財) 日本鯨類研究所 ルイス A. パステネ
後藤睦夫

I. 日本鯨類研究所で行われている遺伝的手法の紹介（日本鯨類研究所・後藤睦夫）

自然の水産資源は、各種ともいくつかの系統群あるいは系群から構成されていることが知られている。合理的な自然資源の利用と、管理あるいは保護のためにには、繁殖の単位である系統群の構成を明らかにし、またそれらを識別、同定する必要性は古くから認識されている。系群構造を調べるためにには、まず形態学的研究が、次いで標識再捕法のような生態学的研究法などが採用され、さらに1950年代に入って免疫遺伝学的手法が導入された。1965年以降になって酵素分子の遺伝的変異を利用した集団遺伝学的研究が、次いで1985年代以降にDNAの分析による集団遺伝学的研究が行われるようになった。

ここ数年間で、鯨類についても遺伝的変異や系群判別を行うためのDNAを用いた数多くの遺伝学的な研究が報告されるようになった。我々は、ミトコンドリアDNA (mtDNA) を用いて研究を行っているが、以下にmtDNAの特徴、当研究所で行っている実験方法、分析方法について簡単に解説したい。

1. なぜミトコンドリアDNAを用いるか？

ミトコンドリアは細胞内にある $0.5 \times 2 \mu\text{m}$ ほどの器官で、真核生物の祖先に共生した異生物が起源であるといわれている。このミトコンドリアには、核の染色体DNAとは異なり、核外で自己増殖する独自のmtDNAが存在するが、mtDNAは核DNAとは異なる様々な特徴を持っている。

第1の特徴はmtDNAの大きさである。mtDNAは2本のDNA鎖が強くコイルした環状の分子で、鯨類の場合16.5～17.6Kbp (Kbp=1,000塩基対) で構成されている。核DNAが30億対の塩基を持つことと比較すると、はるかに小さいことが分かる。

第2の特徴は母系遺伝である。これは、mtDNAが生物集団の研究において強力な遺伝的標識になることを意味している。また、父系と母系とが入りまじった核DNAと異なり、mtDNAは系統関係を復元するのにきわめて適しており、さらに、組み替えが起こらないため解析が簡単になるという利点を持つ。

第3の特徴は、我々の研究を行う上で最も重要なことであるが、mtDNAは核DNAに比べて塩基置換速度が5～10倍速いことである。塩基置換が速いことは、mtDNAは核DNAに比べて数倍も大きな変異が蓄積されることを意味している。これは生物進化を研究する上で強力な武器となる。この特徴は、例えばナガスクジラやザト

ウクジラ、ミンククジラといった近縁種間の違いや、ミンククジラなど同一集団内の多様性あるいは系統関係を解析するための優れた指標となる。

2. どのようにmtDNAを処理するか？

mtDNAの分析はDNAを抽出することから始まる。哺乳類のDNA抽出には、肝臓や心臓、脳、卵巣、腎臓などの内蔵組織が適している。しかし抽出できるDNAの量は組織の質や量に左右され、それによって、実験方法が異なる。したがって、我々は用いる組織の種類、質、および量によって、数種類の抽出方法を使い分けている。

一般にmtDNAの分析は、DNAの抽出・精製、制限酵素によるDNAの切断、電気泳動、泳動像の染色の4つの主要な過程を経る。詳細にはいくつかの異なった方法があるが、分析法はA（表1のIとII）とB（表1のIII）の2つの方法に大別できる。この2つの方法は第1段階のDNAの抽出法に違いがあり、これに応じて最終段階のDNAの切断片の染色法が異なる。

A法は、抽出の段階で試料からできるだけ核DNAを除いてmtDNAを精製し、最終段階でmtDNA断片だけを染色する方法であり、第1段階の精製の過程と収量が成果を大きく決定する。一方、B法は核DNAも混合した全DNAを粗抽出しておき、最後の段階でサザンプロッティング法によりmtDNAをプローブ（探し針）としたDNA-DNAハイブリダイゼーション（錆型DNAと標識されたDNAとの結合）を利用して、泳動した無数のDNA断片からmtDNAだけをより分けて、特異的に染色する方法である。

従来A法は3~10gの組織を必要としたが（表1-I）、我々はこれを改良して、200~300mgの組織でも検出できる"mini-prep法"を開発した（表1-II、Pastene *et al.*, 1993）。この方法は使用する組織が少ないので、少量の試薬や小型の器具の使用を可能にし、迅速に廉価で実験を行うことができる。さらにこの方法は、鯨類の場合、新鮮な肝臓組織だけでなく、保存状態が良ければ凍結組織でも分析することが可能である。我々は7年前の凍結試料でも良好な結果を得ている。

一方、試料が極微量しかない場合や、保存状態が悪くて核DNAの混入がみられる標本の分析には、mini-prep法に比べて検出感度が高く、mtDNAだけを特異的に検出するサザンハイブリダイゼーション法（表1-III）が適している。mini-prep法は基本的に肝臓しか使えないが、この方法は、100mg程度の肝臓はもとより筋肉、心臓、表皮などの組織からの粗抽出液での分析が可能で、組織は凍結でもアルコール固定でもよい。しかし、この方法は実験手順が多いため、mini-prep法に比べて、検出するのに3倍程度の日数が必要で、実験費用が高いという欠点を持つ。

3. 遺伝子の特定の部分を増幅する

前項で述べた方法はmtDNAの全領域の分析に適している。しかし、近年mtDNAの

分離精製に代わって、ポリメラーゼ連鎖反応（PCR）を用いたDNA分子の一定領域を増幅する方法が開発された（表1-IV）。この方法を用いると、短時間のうちに極微量の生体試料から特定のDNA領域を増幅し、それらの産物の後述するRFLP分析や塩基配列を決定することが可能になった。PCR法に用いる試料は必ずしも精製したDNAでなくてもよく、保存状態の悪い試料にも応用できる。

動物のmtDNA配列上の変化には、配列の再構成、付加、欠失および塩基置換の4種類の型があるが、mtDNAの中で最も多くの付加や欠失が生じる部分は、制御領域とかDループ領域として知られている複製が開始される領域である。この領域の大きさは鯨類の場合約1,000bpと推定され、鯨類のDループ領域の場合、置換率はmtDNAの他の領域より2.8～5倍高いと推定されている。Dループ領域での塩基配列の違いは、集団内あるいは集団間の遺伝的変異を決定するための基礎となっている。

この方法を用いる実験は、実際に鯨類の遺伝学的研究に広く用いられている。PCRは、熱変性、接合、伸長の3つの反応で構成される。この反応を繰り返すことによって、目的とする領域が指數関数的に増幅され、理論的には目的のDNAが1分子あれば、20回の反応で約100万倍に増幅されることになる。

4. mtDNAの何をみるか？

我々は鯨類のmtDNAの変異、つまり個体ごとの塩基配列の違いを調べるために、多くの数の標本処理に適した、制限酵素切断片長多型（RFLP）の比較分析を行い、鯨種内、特にミンククジラの遺伝的多様性を調べて系群判別を行っている。RFLP分析法とは、制限酵素によって切断されたDNA切断片の長さの異同を調べて、遺伝的情報を得る方法である。図1にRFLP分析の簡単な概念図を示した。

DNAはアデニン（A）、グアニン（G）、チミン（T）シトシン（C）の4種類の塩基が直鎖状に並んで構成されているが、制限酵素はその種類によって特定の塩基配列（通常は4～6塩基）を認識して、DNAの2本鎖を特異的に切断する働きをする。いくつかの個体を比較する場合、ある個体では切断されても、別の個体では切断されない場合（図1のaの部分）、aの部位でDNAの塩基配列に変異が起こっていることになる。この制限酵素の切断によって、mtDNAは認識部位の個数と同じ数の様々な大きさの切断片を生じる（図1の左図）。この変異は、通常寒天のような支持体を用いて電気泳動後検出される。したがって、認識する特定の塩基配列のうちの少なくとも1つの塩基対が変異によって置き代わると、切断片の数に違いを生じる（図1の右図）。同一個体について、数種の制限酵素の切断で得られた切断型をそれぞれ組み合わせることにより、いくつかの型（ハプロタイプ）が明らかになる（表2）。mtDNAの変異を調べるための統計的な分析は、主にハプロタイプの頻度（表3）や、ハプロタイプ間の塩基置換率の推定が基礎となる。この値

は制限酵素によるDNAの切断の結果生じた、切断片の数や認識部位の数から求めることができる。したがって、DNAを用いた系群判別には、最終的にハプロタイプを求めることが重要になる。

II. 大型鯨種の系群判別（日本鯨類研究所・ルイス A. パステネ）

1. 南極海産普通型ミンククジラの系群判別の研究

戦前からシロナガスクジラの分布密度の地理的濃淡を基礎にして、南極海は6海区に区分されていた。IWCは従来、この区分を基にしてニタリクジラを除く、南半球に生息するヒゲクジラ全種の資源管理を行うためにこの境界を適用してきた。しかし、Donovan (1991) が指摘するように、この様な区分の科学的根拠は少ない。

南半球のミンククジラの場合、RMPを実施する管理単位海域として、複数系群ルールの中で小海区が経度10度ごとに設定されている。系群判別に新しい情報が得られた場合、この経度の幅が修正される。しかし、今までアイソザイムの研究を除き、南半球のミンククジラの系群判別に関する、多くの試料を用いた広範囲にわたる遺伝的な研究は行われていなかった。

1987/88年から、南極海のIV区とV区での、2回の予備調査を含む、7回のJARPAの調査で、数多くの試料が採集されたことにより、異なる生化学的手法を用いた大規模な系群判別研究を行うことが可能になった。前述したように、我々は大量の試料から迅速にしかも廉価でmtDNAを抽出できる'mini-prep'法を開発した。この方法を用いて、IV区とV区の索餌域で採集されたミンククジラの地理的、時間的異質性を解析するために1,818個体のRFLP分析を行った。

繁殖域から南極海のIV区とV区の索餌域への回遊経路や、調査期間で変動する系群の組成を推定するために、集団を地理的あるいは時季的に区分して解析をした。南西太平洋とインド洋の低緯度海域には複数の繁殖域が存在すると考えられている (Kasamatsu and Nishiwaki, 1990) が、これらの位置や索餌域への回遊経路に関する情報はほとんど無く、IV区とV区に回遊する系群との関係も明らかにされていない。そこで、図2に示すように便宜的に経度でIV区の西側 (IV-W) とIV区の東側 (IV-E)、およびV区の西側 (V-W) とV区の東側 (V-E) のそれぞれ経度30度幅の4つに区分し、さらにそれぞれを捕獲期間により前期 (12月から1月の中旬) と後期 (1月の中旬から3月) の計8グループに分けて分析を行った。

すべての集団で5種類のハプロタイプが優位を占めたが、いくつかのハプロタイ

プの頻度はIV区西側前期とその他の海域／時期の集団間で相違がみられた。各集団間の類似性を調べるために χ^2 検定とAnalysis of Molecular Variance (AMOVA)を用いて解析を行った。経度で区分した4区のそれぞれについて、前期と後期を比較したところ、IV区西側で統計的有意差があった。さらに、8つの海域／時期の集団間を検討したところ、IV区西側前期は他の海域／時期の集団と遺伝的な相違がみられた。これらの結果からIV区西側前期は、IV区東側からV区全域に分布している系群と遺伝的に異なり、III区に分布する系群の一部である可能性を示唆している。さらに、mtDNAの年変異を調べると、同じ西側系群はIV区の西側に入り込んでいるが、それらが分布する時期と海域、あるいは核系群との混合状態は年毎に変化していることが示唆された。

このように、ハプロタイプの頻度分布における地理的、時季的な異質性が確認されたが、この海区内で異なる系群を区別するための強力な遺伝的標識を見つけることはできないでいる。理由の一つは、用いた分析方法の検出感度に関係している。この可能性を確認するために、より感度が高いとされる方法を試みることが必要である。第2の理由は、IV区とV区、とりわけ調査期間の後期では複数の系群が混合しているので、分析した試料から強力な遺伝的標識が得られないということである。もしこれが真実ならば、これらの標識は、繁殖域が存在すると考えられている、より低緯度での調査で見つかるかも知れない。

2. 北西太平洋のミンククジラ

IWCは商業捕鯨が禁止されるまで、1)日本海－黄海－東シナ海 (J系群)、2)オホーツク海－日本太平洋沿岸 (O系群)、3)残りの北太平洋の3つの系群を基本にして、北太平洋のミンククジラの管理を行っていた。O系群と3)の系群間の境界は東経180度に設定されていたが、3)の系群は存在すると仮定して便宜的に設定された系群である。南半球の場合とは反対に、北西太平洋の系群間には、はっきりした境界線を引くことができる。形態学と生態学の組み合わせ (Ohsumi, 1983) や遺伝学 (Wada, 1984; 1991) などの研究によって、日本海を含む系群と太平洋側の日本沿岸沖合いの系群が区別できることが報告されている。アイソザイムによる研究は、韓国と日本沿岸で採集されたミンククジラの1つの遺伝子座で、対立遺伝子の頻度に有意差が見られ、さらに、オホーツク海では、月別にみると4月に両系群が混合している可能性が示唆された。このような、系群の混合が特定の時季と海域で観察されたことは、回遊の過程で2つの異なる系群が交流する可能性を示唆している。北太平洋のミンククジラの捕獲再開に備えて、1993年に開催されたIWCの北太平洋ミンククジラ資源へのRMP適用試験に関する作業部会は、日本の回

りに亜系群シナリオを設定した(図3)。これにより、J系群は3つの亜系群、O系群は4亜系群に分けられ、W系群が加えられた。さらに、これらの8亜系群は時季的な移動の違いによって13海区に区分された。RMPの指針に沿って捕獲限度量を計算した場合、このIWCが設定した亜系群のシナリオを基に計算する場合と、そうでない場合とでは、その値が大きく異なることが予想される。

したがって、こうしたの状況の下で、北太平洋の系群判別に関する情報を蓄積することは、IWCによる系群のシナリオを受け入れるか否定するかを判断するためには重要になってくる。そこで、我々は、北太平洋におけるミンククジラの系群構造の解明を目的とする捕獲調査を1994年から開始した。初年度は予備調査として、W系群の存在について、シナリオの示す海域(157° ~ 170° E)で調査を行った。北太平洋ミンククジラ捕獲調査で採集された試料と、過去に日本と韓国で行われた、捕鯨操業により採集・保管されていた試料を使用して、北西太平洋のミンククジラmtDNAの研究を行った。研究には、図3に示した6(韓国)と7(三陸)、9(中央北太平洋)、11(オホーツク海)の4海区の試料を用いた。

我々は1994年度の捕獲調査で採集した21個体を含む345個体の試料について、Dループ領域をPCR法で増幅後、RFLP分析を行い、8種類のハプロタイプを検出した。ハプロタイプ頻度の地理的な分布を図4に示した。太平洋側では1型の占める頻度が高いが、韓国ではこの1型は認められず、5型が主になっており、次いで3型の頻度が高かった。太平洋側では、オホーツク海を除いて、5型と3型は非常に低い頻度を示した。オホーツク海のハプロタイプ組成を月別にみると、4月は韓国の代表型である3型と5型が多くみられ、5~9月では他の太平洋の集団と同じような結果が得られた。このmtDNA分析による結果は、北西太平洋にはJとOの2つの系群だけが存在し、それらの系群は、4月にオホーツクで混合しているというこれまでの報告と同じ結果が得られた。また、個体数が21個と少ないため今後の研究に課題は残されているが、調査海域と三陸にはハプロタイプ頻度に差がみられず、W系群は存在せず、O系群は広範な海域に分布している可能性が示唆された。さらにサンハイブリダイゼーション法を用いた、mtDNAの全領域のRFLP分析も同様の結果を示した。これらの結果は、IWCの実行委員会が採用したシナリオを明らかに否定するものであった。

3. ニタリクジラ

ニタリクジラは他のヒゲクジラとは異なり、高緯度まで回遊することなく南北緯度約 40° の間の熱帯あるいは亜熱帯域に生息している。北太平洋では、IWCは1986年まで東シナ海系群、 160° Wで分けられた北西太平洋系群と北東太平洋系群の3つの単位を基に管理を行ってきた。東シナ海系群は形態学的な違い、特に体

長組成の違いから他の系群と異なることが報告されている。また、北西太平洋系群は標識再捕データ、あるいはいくつかの生物学的パラメーターの解析によって、单一系統群の存在が示唆されている。

第45回IWCの科学委員会の中で、北西太平洋ニタリクジラの包括的評価(CA)に関する運営委員会は、将来的にCAを行う際に必要な解析を報告した(IWC, 1994)。それによると、生物学的パラメーターや資源量の推定は、遺伝的に定義された系群を基に解析が行われるべきであると報告されている。この様な背景を基に、第47回IWC科学委員会で開始するCAに備えて、過去の商業捕鯨で採集・保管されている標本を用い、日本の沖合いの2つの海域を含む北西太平洋と東インド洋の遺伝的異同を調べた。

解析には東インド洋1集団と小笠原諸島近海、太地沖(黒潮の外洋側)北太平洋中央海域の3集団の計4集団の標本181個体を用いて、予備的にmtDNAのDループ領域のRFLP分析を行った。PCR法で増幅されたDループ領域を4種類の制限酵素で処理した結果、8種類のハプロタイプが分類された。これらのハプロタイプ間の最大の塩基置換率は3.28%であった。ハプロタイプ組成は北太平洋の3集団間で類似していたが、北太平洋と東インド洋では明らかに異なっていた(図5)。各集団を比較するために、AMOVAを用いてDループ領域の遺伝的変異を定量化した結果、北太平洋の各集団間は遺伝距離が小さく、統計的有意差はなかったが、東インド洋と北太平洋の各集団を比較すると遺伝距離が大きく有為に差がみられた。さらに遺伝距離をもとに構築した系統樹は、北太平洋の3集団と東インド洋の集団が異なる系統関係を示し、上記の結果を支持していた。

III. 遺伝的手法を用いた鯨加工品の鯨種判定(日本鯨類研究所・後藤睦夫)

これまで述べてきたRFLP分析は、4塩基あるいは6塩基対を認識する制限酵素を用いて特定の部分の変異を検出するため、その結果は従来その個体が持つ全ての変異に比べてどうしても過小評価することになる。したがって、より正確に変異を検出するためには直接DNAの塩基配列を調べることが必要になる。上で述べたように、動物のmtDNA配列上の約6%を占めるDループ領域は塩基置換率がmtDNAの他の領域より2.8~5倍高いと推定され、他の領域に比べて多くの変異を蓄積している。実際に、これまで多くの鯨類のDループ領域の塩基配列が解読され、その塩基配列は種間で異なる事が報告されている。さらに、太平洋、大西洋、南半球に生息するミンククジラのDループ領域の塩基配列を比較すると、各海域に差がみられる事が明らかになってきた(Hori et al., 1994)。したがって、鯨肉あ

あるいは鯨加工品のmtDNAのDループ領域の塩基配列を解読することによって、それらの鯨種だけでなく捕獲した海域をも判別することが可能になる。

この遺伝的特性を利用して日本と韓国市場に流通する鯨加工品の鯨種判定がベーカーとパルンビ(1994)によって行われた。しかし、彼らの論文の弱点の一つとして彼らが用いたスタンダードの中にミンククジラ以外に日本沿岸に生息する小型鯨類が含まれていないことが挙げられる。

現在、日本では日本政府の特別採捕許可の下で行われている南極海と北太平洋で採集されたミンククジラの他に、小型沿岸捕鯨によるツチクジラ、ゴンドウクジラが、突きん棒と追い込み漁業によってイルカ類が捕獲されている。これらの鯨肉は市場に出回っている可能性があるが、ミンククジラ以外、日本沿岸で捕獲されているこれらの鯨類のDループ領域の塩基配列の解読はほとんど行われていない。さらに、日本ではIWCやCITESのルールに基づき、水際での違法貿易による輸入を防いでいるが、これらの目を逃れて違法鯨肉が輸入されている可能性がある。したがって、日本の市場で販売されている鯨肉について、遺伝子レベルで種の同定を行うためには、鯨類のDNA解析のためにスタンダードの作成が急務であると考えられる。

我々は、日本の小売り店で販売されている種不明鯨製品の鯨種判別を行う事を目的として、小型鯨類を含む各種鯨類のmtDNAのDループ領域の塩基配列を解読し、これらを基にした遺伝的データベースの作成を開始した。今までのところ、日本周辺に分布するニタリクジラ、マッコウクジラ、ツチクジラ、コビレゴンドウ、ハナゴンドウおよびイシイルカの6種類とアイスランドのナガスクジラ、東インド洋のニタリクジラのmtDNAのDループ領域の塩基配列を解読した(図6)。小型鯨類の情報はまだ少ないため、将来的には、より多くのイルカ類の塩基配列の解読を行う事が必要であると考えている。さらに、これまで報告されているシークエンスデータを加えて、より強力なデータベースを作成して行きたいと考えている。

同時に現在日本で流通している鯨加工品の実態を調査するために全国から約200検体を購入して解析を開始した。これらのデータベースが構築されることにより、市場で販売されている鯨製品、あるいは座礁したり違法に捕獲された鯨類の種を判別する際の信頼性が高くなり、さらに、データベースの充実は鯨種間や種内の系統関係の研究に多くの情報をもたらすものと考えられる。

引用文献

- Baker, C. S. and Palumbi, S. R. 1994. Which whales are hunted? A molecular genetic approach to monitoring whaling. *Science* 265:

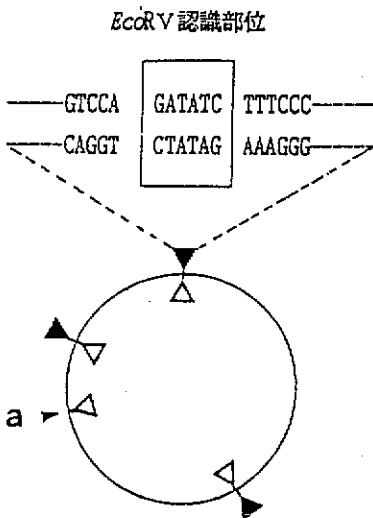
- 1538-39.
- Donovan, G.P. 1991: A review of IWC stock boundaries. *Rep. int. Whal. Commn* (special issue 13): 39-68.
- Goto, M. and Pastene, L. A. 1995. Population differentiation in the western North Pacific minke whale as revealed by RFLP analysis of mitochondrial D-loop DNA. Paper SC/47/NP4 presented to the IWC Scientific Committee, May 1995 (unpublished), 13pp.
- Goto, M. and Yagi, N. Progress report on a mitochondrial D-loop DNA sequence data-base for cetaceans. Paper SC/47/08 presented to the IWC Scientific Committee, May 1995 (unpublished), 6pp.
- Hori, H., Bessho, Y., Kawabata, R., Watanabe, I., Koga, A. and Pastene, L.A. 1994. World-wide population structure of minke whales deduced from mitochondrial DNA control region sequences. Paper SC/46/SH14 presented to the IWC Scientific Committee, May 1994 (unpublished), 11pp.
- International Whaling Commission. 1994. Report of the Scientific Committee. *Rep. int. Whal. Commn* 44:41-201.
- Kasamatsu, F. and Nishiwaki, S. 1990. Breeding grounds and southbound migration of southern minke whales with special reference to stock boundaries. Paper SC/42/SHMi20 presented to the IWC Scientific Committee, 26pp.
- 沼知健一, 1995. カキ・ホタテガイ・アワビ, 野村 正監修, 恒星社厚生閣, 東京, 267pp.
- Ohsumi, S. 1983. Minke whales in the coastal waters of Japan in 1981, with reference to their stock boundary. *Rep. int. Whal. Commn* 33: 365-371.
- Pastene, L. A., Goto, M. and Itoh, S. Spatial and temporal patterns of mitochondrial DNA variation in minke whale from Antarctic Area IV and V. (In press).
- Pastene, L. A., Goto, M. and Kato, H. Preliminary RFLP analysis of the mitochondrial D-loop DNA in the Bryde's whale *Balaenoptera edeni* from the western North Pacific and eastern Indian Ocean. Paper SC/47/NP19 presented to the IWC Scientific Committee, May 1995 (unpublished), 17pp.
- Pastene, L. A., Kobayashi, T., Fujise, Y. and Numachi, K. 1993.

- Mitochondrial DNA differentiation in Antarctic minke whales. *Rep. int. Whal. Commn* 43:349-55.
- Wada, S. 1984. A note on the gene frequency differences between minke whales from Korean and Japanese coastal waters. *Rep. int. Whal. Commn* 34: 345-347.
- Wada, S. 1991. Genetic heterogeneity in the Okhotsk Sea-west Pacific stock of minke whales. Paper SC/43/Mi32 presented to the IWC Scientific Committee, May 1991, 17pp.

表1 各種mtDNA切断型分析法の特徴 (沼知, 1994を改変)

項目	I 直接法	II mini-prep法	III ダイゼーション法 サザンハイブリ	IV PCR法
	直接法	mini-prep法	ダイゼーション法	PCR法
使用する組織				
種類	肝臓・卵巣	肝臓	特に問わない	特に問わない
量	3~10g	300mg	50~100mg	1mg~50mg
状態	生鮮	生鮮か凍結	凍結かエタノール等で固定	凍結かエタノール等で固定
DNA抽出				
操作	複雑	簡単	簡単	簡単、ただし增幅操作が入る
時間	大	小	小	小
費用	大	小	小	小
泳動像の検出				
方法	EtBr法	EtBr法	アグリカゼーション法	EtBr法
操作	単純	単純	複雑	単純
時間	小	小	大	小
費用	小	小	大	小
分析するDNA分子の大きさ	全mtDNAゲノム 16~40Kbp	全mtDNAゲノム 16~40Kbp	全mtDNAゲノム 16~40Kbp	一部領域 <5Kbp

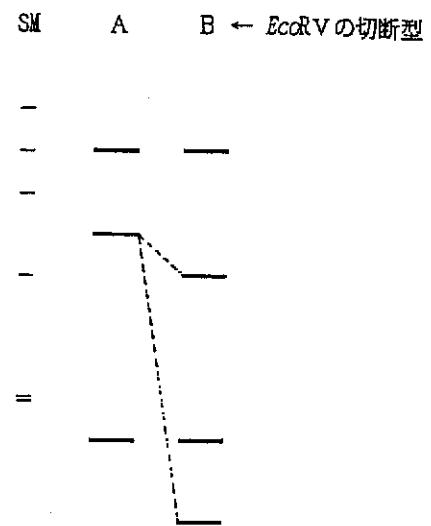
例: *EcoRV*の場合 (全mtDNA)



▼ : A 認識部位

△ : B 認識部位

電気泳動像の模式図



SM:Size Marker. λ -HindIII digest

図1 制限酵素の消化によって生じた切断片の電気泳動像

表2 電気泳動像から得られた各個体のハプロタイプ

個体	ハプロタイプ	制限酵素		
		<i>EcoRV</i>	<i>HindIII</i>	<i>SspI</i>
①	1	A	A	A
②	2	B	A	A
③	1	A	A	A
④	3	A	B	B
⑤	1	A	A	A

表3 各集団のハプロタイプ頻度

	ハプロタイプ	集団		
		I	II	III
	1	40	35	10
	2	5	10	30
	3	5	5	10
	Total	50	50	50

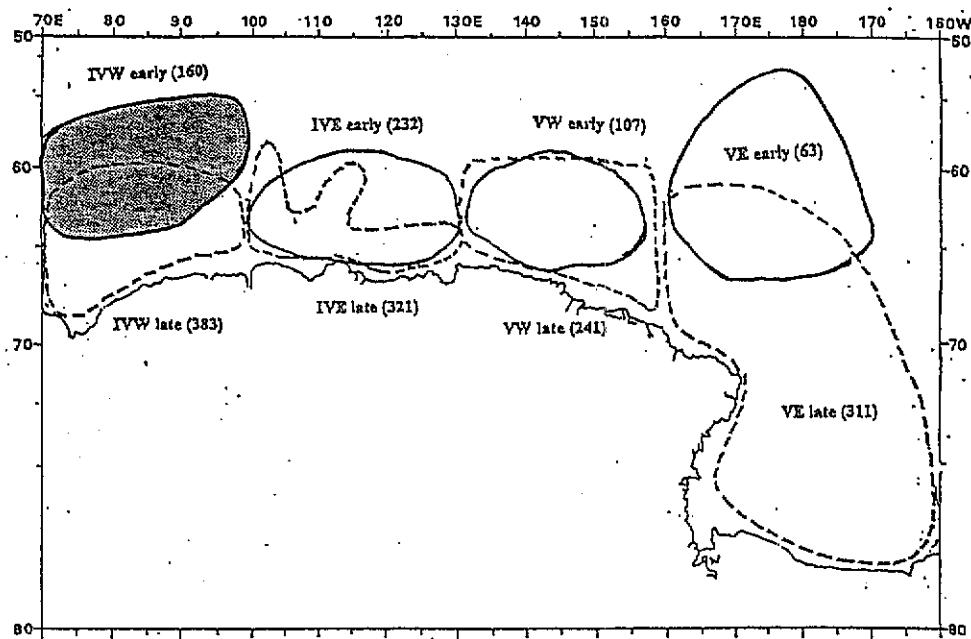


図2 南氷洋 I区とV区のミンククジラの系群構造を調べるために設定した8つの海域／時期グループの分布。実線は前期、波線は後期を示し、かっこ内は使用した標本数を示す。(Pastene et al., In press.)

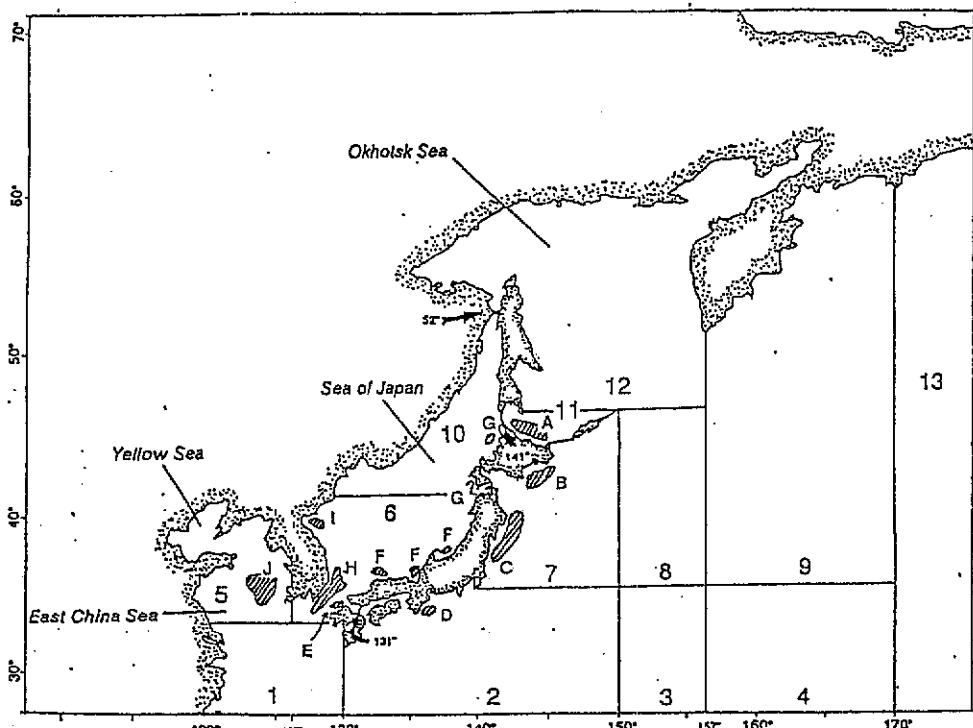


図3 IWCが作成した北西太平洋のミンククジラ亜系群シナリオによる13海域の配置図。
(IWC, 1994より)

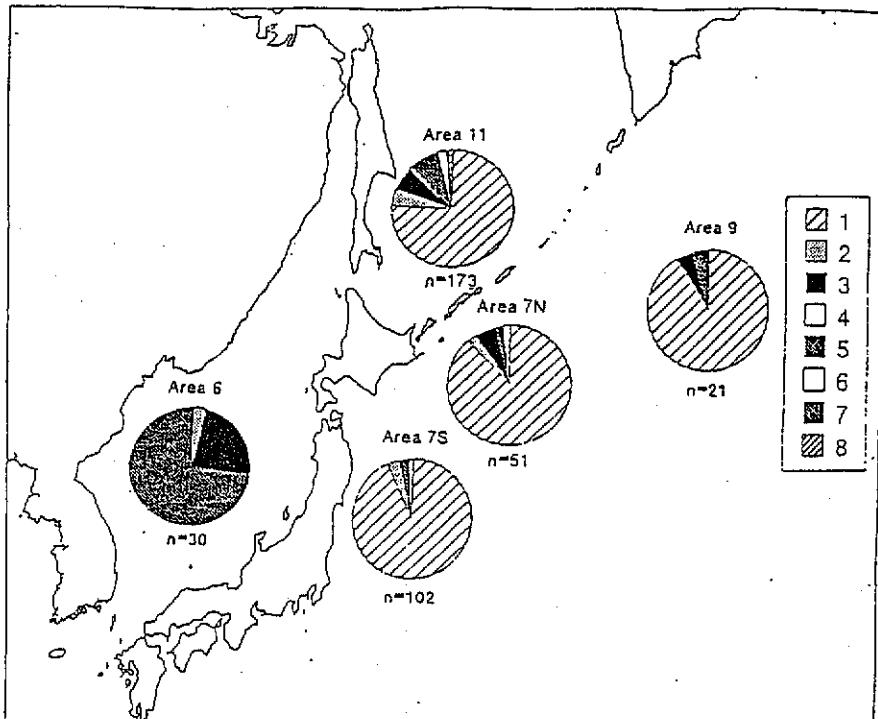


図4 北西太平洋のミンクジラのDループ領域のRFLP分析による各海域間のハプロタイプ頻度分布の比較 (Goto and Pastene, 1995)

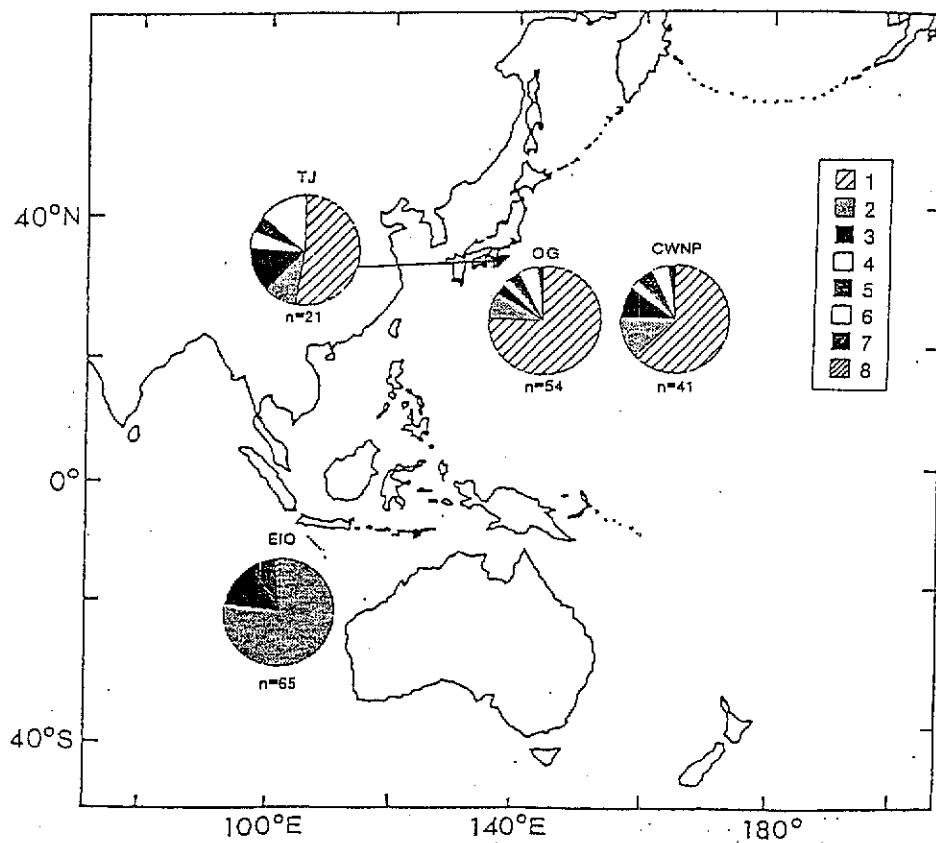


図5 ニタリクジラのDループ領域のRFLP分析による各海域間のハプロタイプ頻度分布の比較 (Pastene et al., 1995)

	241	300
FIN	CATAT-TACATAATATGTATTAATAGTACAATAGCGCATGTTCTTATGCATCCCCAGATC	
BR.N	CATAT-TACATAATATTATTAATAGTACAATAGCGCATGTCATTATGCATCCCCCTGGTT	
BR.S	CATAT-TACATAATATTTATTAATAGTACAATAGCACATGTCATTATGCATCCTCTGGTC	
SP	CATAT-TACATAAAATT-ATGGATCGTACATAGGTGATCCTAAATCAACTCAG-TC	
BA	CATAAGTACATAATTGATTGATTGTACATGTGCCGTTCCATTA--GATCACGACCCT	
RI	CATAT-TACATAATATGCATG-CTCTTACATATTATATATCCCCTAA-CAATTTATTTTC	
PI	CATAT-TACATAATATGTATG-CTCTTACATATTATATATCCTCTAA-CAATTTACTTC	
DA	CATAG-TACATAATTGATTGATG-CTCTTACATATTATATGTCCACTAG--TACTTTATTTTC	

図 6 鯨類の mtDNA の D ループ領域の塩基配列。ここには解読した約 350 塩基対のうち、約 60 塩基対を示した。FIN:ナガスクジラ、BR.N:北太平洋ニタリクジラ、BR.S:東インド洋ニタリクジラ、SP:マッコウクジラ、BA:ツチクジラ、RI:ハナゴンドウ、PI:コビレゴンドウ、DA:イシイルカ。ダッシュは欠失を示す。(Goto and Yagi, 1995)

第47回 IWC 科学委員会における議論

畠 中 寛（遠洋水産研究所）

1. はじめに

本年5月8日より20日までの2週間、アイルランドの首都ダブリンにおいて、第47回IWC科学委員会が開催された。日本からは22名（日本鯨類研究所6名、遠洋水産研究所6名、水産庁4名、東京水産大学と海洋生物環境研究所より各1名、他に通訳4名）が出席した。なお、全出席者は118名であった（オブザーバーは除く）。

本日は、まづ科学委員会における議論の概要を報告し、次に北西太平洋ミンククジラへの改定管理方式（RMP）の当てはめをめぐる経緯と現状について少し詳しく触れたい。

2. 第47回科学委員会における議論

(1) 捕獲調査

1) 日本による南氷洋鯨類捕獲調査

本調査は1987/88漁期より開始され、これまで8回実施され、16カ年の予定期間の半ばに入ったところである。ミンククジラの生物学的パラメタ（特に死亡率）の推定、南氷洋生態系における鯨類の役割の解明を目的として南氷洋のIV区とV区を一年ごとに交互に実施して来たが、今回の会合には、mtDNA及び形態学的解析による系群構造（図1）、ミンククジラ死亡率の試算結果、VPAによる年齢別捕獲頭数の解析等10編あまりの成果を報告した。さらに、1995/96計画では、IV区における従来と同様な300頭±10%の捕獲に加えて、その西側のIII区（の東半分）における100頭±10%の拡大調査計画を提出した。科学委員会では100頭の算出方法をめぐって論議が行われたが、遺伝的差異に基づく統計学的計算によってより厳密に算出すべき等の意見も出され、時間不足のため合意には到らなかった。

また、これまでに蓄積された資料及び成果をレビューするための中間会議が提案され、合意された。

2) 日本による北西太平洋ミンククジラ捕獲調査

我が国周辺ミンククジラの系群構造解明を目的として、1994年より3—5年間の計画が開始された。初年は外洋沖合域に分布するものと日本の太平洋、オホーツク海沿岸に分布するものとの差を検討するために外洋沖合域（図2）において100頭の捕獲が試みられたが、悪天候と経験不足のため21頭の捕獲に終った。しかしながら、酵素及びmtDNAの解析、形態学的解析、重金属及びPCBによる解析等により、いづれも日本沿岸群と沖合で捕獲されたものとの間に差がないという結果となった。このような6編の成果は科学委員会で高い評価を受けた。

このように、今回の調査結果は、我が国の科学者が従来より主張して来た仮説を裏付けるものであったが、わずかに21個体に基づくものであり、我が国は本年も昨年と同様の調査をくり返す調査計画を立て、科学委員会に提出したところ、あらためて論議する必要がないという科学委員会議長の判断を皆が認める形となった。

（2）北太平洋ニタリクジラ包括評価

本年よりニタリクジラの包括評価が開始され、20編余り（我が国から7編）の関連ドキュメントが提出された。本年は、歴史的捕獲頭数、系群、分布、移動、資源量についての検討を終えた。その結果、我が国沖合からハワイ諸島にかけた北西太平洋沖合系群が認められ、その資源量は23,751頭と合意された（図3）。次回会合では、資源評価が行われ、包括評価が終了する予定である。

（3）北太平洋ミンククジラへのRMPのあてはめ

1991年の第43回科学委員会において、北西太平洋ミンククジラの包括評価が終了し、1992年から改訂管理方式（RMP）への当てはめが開始されたが、1994年には系群に関する仮説の不備から我が国より当てはめ作業の中断を要請した。本会合では、北西太平洋捕獲調査結果による新たな系群知見も提出されたことから、1996年会合の直前に、RMP当てはめ試算の前提条件の見直しのための作業部会が持たれることとなった。

なお、これについては後述する。

（4）国際鯨類調査10カ年計画（IDCR）

IDCR発足20年目に当っての経過の報告がなされ、これが契機となって、今

後の I D C R のあり方についての議論となった。本調査の意義と継続を主張する意見もあったが、これまでの調査を改変する時期に立ち到っているとの意見が相次いだ。当面の調査は従前通り行われることとなった。

(5) その他

1) 北東大西洋ミンククジラの資源量

ノルウェーは目視調査に基づく資源量推定の際に、発見率 $g(0)$ を 0.37 と推定し、これが合意されていた。しかし、昨年の科学委員会において、J. Cookにより同一のデータを用いて 0.58 と推定した結果が報告された。もし、後者の推定値を用いると資源量が 40% 程度目減りすることになる。このため、中間会議を持って両者の比較を行うこととなった。その結果ノルウェーの T. Schweder 用いたソフトに誤りが発見され、両者の推定値はほぼ変わらないものとなった。ところが、Schweder は $g(0)$ を用いずに資源量を推定する新たな方法を開発し、今回の会合に報告した。この方法をめぐって長時間の論議が行われたものの合意に至らず、結局科学委員会は総会に対し、資源量を勧告できずに終った。この検討は中間会議を持って継続され、次回科学委員会に報告されることとなった。

2) 原住民生存捕獲 (A S W) の管理

現住民生存捕獲の対象資源のうち、最も詳細な評価と捕獲枠の算出が行われているのはベーリング海／チュクチ海／ビューホート海のホッキョククジラであるが、この資源については、ペイジアンシンテシスと呼ばれる方法が用いられてきた。ところが昨年の総会決議により、A S Wのために R M P を含む潜在的な管理制度を検討することが科学委員会に課せられた。A S W は商業捕鯨と異なる側面を持っているため、商業捕鯨のために開発された R M P は必ずしも適当ではないとする米国科学者と、一部手直しによって R M P は応用可能であり、共通の物指しを用いるべきとする他の科学者の意見が対立したが、最終的には後者の意見が受け入れられ、中間会議を持って検討を進めることとなった。

3) 小型鯨類

今回の科学委員会では、北大西洋のネズミイルカに関するレビューが行われ、多くの専門家が出席した。分布と系群（図 4）、資源量、死亡数とその原因、パラメタ、生態、資源状態等について論議が行われ、次回会合においても継続

されることとなった。

4) 南半球シロナガスクジラ調査

本年3月に東京で行われたステアリンググループの会合の結果が報告され、音響調査手法のフィジビリティ調査やシロナガスとピグミーシロナガスの海上での識別調査を総会に勧告した。前者はクジラの発する音を水中から集め、種の識別を行うと同時に個体数をカウントするという手法の開発を目指すものである(図5)。実用化の困難性を指摘する意見も出されたが、我が国が提供する調査船に米国の専門家が乗船してフィジビリティスタディを実施することとなった。

3. 北太平洋ミンククジラへのRMPの当てはめ

(1) 経緯、特に採用された系群仮説について

北西太平洋ミンククジラの包括評価は1991年に終了し、系群とその分布域、資源量、資源評価等が行われた。系群構造については、主として東シナ海から日本海に分布する日本海－東シナ海系群(J－系群)と、我が国太平洋岸からオホーツク海に分布するオホーツク海－西太平洋系群(O－系群)の二つの系群が設定された。また、資源量として21,000頭と算出された。ただし、これらはいずれも含意されたわけではなく、一部の科学者は情報が不十分であると主張した。しかしながら、上記のように本資源についての包括評価が一応終了し、1992年からRMPの当てはめ作業が開始された。そして、1993年の第45回IWC科学委員会(京都で開催)の直前に、北太平洋ミンククジラ管理トライアルのための作業部会が持たれ、RMPの当てはめのためのインプレメンテーションシミュレーションシントライアルの条件設定が成された。

RMPとは、資源頭数と過去の捕獲頭数を用いて極めて安全な捕獲枠を算出する方式であるが、まず、系群構造と系群間の混合、それらの分布に応じた管理海区の区分、資源パラメタ等について取り得べき仮説の範囲を定め(条件設定、Specification)、動態モデル(捕獲枠算出式、Catch Limit Algorithm(CLA))を動かして条件設定に応じたシミュレーション(100年間の計算)を行い、捕獲頭数や枯渇率の頻度分布を見る。そして安全をたしかめた上で(つまり、ワーストケースシナリオを採用する)、最終的な捕獲枠を出すものである。

上記作業部会では、系群構造として、J一系群に三つの、O一系群に四つの亜系群を設定し、これに加えて太平洋の沖合域に新たな西太平洋系群（W一系群）を設定した。そして、これらの亜系群は計算上では系群として扱った。また、西太平洋を13海区（Sub-area）に区分した。我々はこれを亜系群シナリオと呼んだが、亜系群を設定した根拠としては、“亜系群が存在するという可能性を否定するデータは得られていない”というものであった。

このようなシナリオ（仮定）の下でのシミュレーショントライアルの結果は1994年の第46回科学委員会に提出されたが、我が国が過去40年間にわたって平均340頭を捕獲して来た主漁場である道東三陸沖と網走沖の両海区（7及び11海区）における捕獲枠はゼロ及び1頭という惨憺たる結果となった（表1）。これは系群と海区を細分化したために各系群の資源量が小さく、かつC.V.が大きくなり、過去の捕獲が特定の亜系群から得られたため、その亜系群が枯渀しているという形になるためである。例えば、道東三陸沖の亜系群（O III）の資源頭数は1,741頭（C.V.=0.655）にすぎず、過去の捕獲は主としてこの海区から得られたために、現在の枯渀率が33%となってしまい、捕獲枠は出てこないことになる。もとより、上記の作業部会には日本の科学者も出席していたが、日本の主張には直接証拠がない、あるいは、安全を考慮して最もコンザーバティブな仮説を採用すべきとの主張に押された形となった。

（2）我が国による反論と捕獲調査の開始

上記のような非現実的な結果への反論のため、我々は1994年の科学委員会に“北西太平洋ミンククジラに関する亜系群シナリオは妥当か？”という反論ペーパーを提出し、かつ、系群構造解明のための捕獲調査計画案を提出した。

前者は、酵素による解析結果、海区別の体長組成（北の海区ほど大型個体が多い）、性比（北の海区ほど雌の割合が高い）等の分析結果から、海区ごとに独立した亜系群は存在せず、性や成長によるセグレゲーション（成長に伴ってより北方に達して索餌する）を示すものであると結論づけた。

調査計画は、①W一系群が存在するか否か、また、存在するとすればO一系群との混合の状態、②O一系群に亜系群が存在するか否かを解明することを目的とした3内至5年間の計画である。初年度（1994年）は、W系群が分布するとされる9海区（カムチャッカ半島南方）において100個体の標本を採取し、遺伝的解析

(酵素及びmtDNA)、形態、重金属とPCBの蓄積量、寄生虫等について我が国沿岸(過去の商業捕鯨からの保存標本)のそれとを比較し、両者間の差異に基づいて統計学的に必要な標本数を推定しようとするものであった。

このような我が国の積極的な対応により、科学委員会に対しRMPへの当てはめ作業を中断し、調査から得られる系群情報を待つことを認めさせた。

(3) 初年度捕獲調査の成果

前述したように、21個体の採取に終ったが、様々な解析を行い、以下のような有意義な成果を得た。

酵素の解析結果(中央水研 和田氏)は、21個体は単一の繁殖群であり、我が国沿岸のO-系群との間に有意な差がないことを示した。

mtDNAに関する二つの手法(Dループ領域及び全体のRFLP法)の結果(日鯨研 後藤・パステネ氏)はいずれもO-系群との差がないことを示した(図6)。

水銀、カドミウム、PCBの蓄積量(日鯨研 藤瀬氏)は、体長との関係で見る限り、O-系群との間に差は見い出せなかった(図7)。

外部形態及び受胎日(日鯨研 藤瀬他)に関しても差が認められなかった(図8)。

以上のように、全ての解析結果は一貫して沖合外洋域の個体と沿岸域の個体間に差がないことを示した。このことは、W-系群が存在しないことを意味し、日本の科学者の主張を支持するものであった。

(4) 今後の展望

本年の第48回IWC科学委員会において、我々は、“ヒゲクジラ類の亜系群に関する生物学的考察”というペーパーを用意し、かつ、捕獲調査の第2年度目の計画を提出した。

前者は、固有の索餌場を持つ亜系群の成立に大きく影響すると考えられる離乳の場所(母親が仔鯨に固有の索餌場を習えるか否か)、場所に対する固定性(Site fidelity)、成長、性によるセグレゲーション(成長に伴って索餌場を変える)、社会性等を鯨種ごとに比較検討し、ミンククジラでは亜系群の成立する可能性がほとんどないと推論した(表2)。

1995年の捕獲調査計画は、前年調査が100頭の計画の下で21頭に終り、W-系群が存在しないと結論づけるには標本数が少なすぎることから、前年と同様な調査

を繰り返し実施することとしている。

本年の会合では、前述のように1994年調査の成果及び亜系群シナリオに妥当性がないとする論文を提出した。また、同時に、現行のシナリオの下で算出される捕獲枠は全く非現実的であり、これを受け入れないという我々の主張も認められつつある。このようなことから、次回の48回科学委員会の直前にRMPシミュレーショントライアルの計算条件の見直しのための作業部会が持たれることとなった。

さらに、RMPのシミュレーショントライアルでは少しでも可能性のある仮説は全て採用し、かつ、プレコーショナリーな意味でワーストケースシナリオ（捕獲枠が最も小さくなるケース）を意図的に採用している。このため、結果が非現実的となり、これを受け入れないとする論議をさそうことになる。これを解決するため、一つ一つの仮説を、例えば理論的、生物学的考察を加えてランキングあるいは荷重すべきという論文2編が提出され、今後そのような手法の開発に向けて努力することとなった。

以上のように、日本側の積極的な努力により、北西太平洋ミンクジラへのRMPの当てはめは現実的な方向へ動きつつあり、近い将来に展望は開けるものと期待される。

表1. 北太平洋ミンククジラのシミュレーショントライアルの一例 (SC / 46 / MG 14)

CASE: NP-1 3 Stocks, MSYR: 1/1/1/1/1/1/1, Base case mixing

TYPE: 0 Catches by Small Area; S1; Small Areas = subareas (Zero estimates: 13 out of 16200)

Stock	Initial stock size*		Initial stock size*		Final stock size*			Low population*				
	Absolute		Relative to K		(Zero catch trajectory size in brackets)			5%		10%	25%	
	Median	5%	96%	Median	5%	96%	Median	5%	96%	Median	5%	
J I	1123	524	3334	.763	.639	.885	.715 (.94)	.657 (.88)	.767 (.98)	.632	.653	.677
J II	1757	426	5663	.539	.234	.792	.655 (.82)	.335 (.44)	.741 (.95)	.234	.254	.341
J III	2153	395	8376	.453	.125	.781	.610 (.74)	.247 (.25)	.744 (.95)	.125	.177	.297
O I	396	177	1397	.527	.292	.671	.533 (.81)	.348 (.53)	.609 (.90)	.292	.342	.424
O II	526	67	1216	.307	.074	.500	.509 (.56)	.139 (.14)	.668 (.79)	.074	.093	.211
O III	508	154	969	.327	.137	.480	.565 (.58)	.260 (.26)	.717 (.77)	.136	.164	.243
O IV	2802	686	6189	.991	.981	.995	.724 (1.00)	.660 (1.00)	.764 (1.00)	.659	.685	.705
W	7790	3476	12258	.997	.996	.998	.882 (1.00)	.860 (1.00)	.901 (1.00)	.860	.863	.875
J	5884	2366	12822	.572	.341	.754	.640 (.82)	.462 (.56)	.712 (.92)	.341	.392	.478
O	4219	1960	8548	.617	.421	.765	.613 (.78)	.489 (.60)	.677 (.89)	.412	.448	.511
W	7790	3476	12258	.997	.996	.998	.882 (1.00)	.860 (1.00)	.901 (1.00)	.860	.863	.875

Initial stock size	Stock	Number of simulations	Fraction below initial level	Maximum Decline*			Final Population*		
				Initial	Decline*	Minimum	Median	Maximum	
< .40	J	11	.00			.34 (.39)	.46 (.56)	.54 (.63)	
0.40 - .45	J	9	.00			.49 (.61)	.57 (.68)	.62 (.71)	
0.45 - .50	J	14	.00			.50 (.66)	.61 (.73)	.63 (.78)	
0.50 - .55	J	11	.00			.59 (.72)	.61 (.77)	.66 (.82)	
0.55 - .60	J	17	.12 (.00)	.016 (.000)		.58 (.73)	.66 (.84)	.70 (.85)	
> .60	J	38	.42 (.00)	.139 (.000)		.57 (.78)	.69 (.88)	.74 (.93)	
< .40	O	2	1.00 (.00)	.015 (.000)		.30 (.37)	.34 (.42)	.38 (.48)	
0.40 - .45	O	5	1.00 (.00)	.010 (.000)		.46 (.58)	.50 (.61)	.52 (.62)	
0.45 - .50	O	7	.86 (.00)	.022 (.000)		.45 (.60)	.53 (.65)	.61 (.72)	
0.50 - .55	O	11	.82 (.00)	.071 (.000)		.49 (.61)	.57 (.71)	.65 (.80)	
0.55 - .60	O	18	.89 (.00)	.094 (.000)		.53 (.68)	.59 (.75)	.67 (.82)	
> .60	O	57	1.00 (.00)	.169 (.000)		.51 (.67)	.64 (.82)	.71 (.91)	

Area	Average total catch			Average Catch last 10 years			Stock	Init.size	100xContinuing catch*		
	Median	5%	96%	Median	5%	96%			Median*	5%	96%
All	217	132	363	183	103	310	All		.359	.232	.507
5	25	0	138	22	0	118	J I	.763	.534	.362	.630
6	5	0	43	4	0	41	J II	.539	.347	.144	.630
7	0	0	8	1	0	12	J III	.453	.237	.000	.624
8	2	1	7	2	0	7	O I	.527	.391	.163	.618
9	46	20	78	35	11	73	O II	.307	.075	.000	.295
10	31	13	83	33	16	93	O III	.327	.007	.000	.242
11	1	0	12	1	0	13	O IV	.991	.588	.355	.630
12	86	44	161	59	26	117	W	.997	.339	.245	.661

表2. ヒゲクジラ類の離乳の場所、性や成長によるセグレゲーション、索餌場の固定性および社会性(主として Martin et al., 1990 より引用)

Table 1. The place of weaning, segregation by sex and growth, site fidelity and sociality (refered mainly to Martin et al., 1990).

Species	Place of Weaning (Lactation Period)	Segregation	Site fidelity	Sociality
Bowhead	(1 year)	some degree	?	weak, small groups of 3 or less are common
Right whale	when reach feeding grounds (4-8 months)	?	?	weak, appears to be restricted mother and calf
Gray whale	feeding grounds (7 months)	especially in migration	?	usually groups of 1-3 animals, social behavior in calving lagoon
Blue whale	when reach feeding grounds (6-7 months)	some in migration	strong	not gregarious, usually found as a solitary or in pairs of mother/calf
Fin whale	summer feeding grounds (6-7 months)	some, juvenile in lower lat.	?	single and pair are common, but often groups of 6-10
Sei whale	summer in higher lat. (6-7 months)	some degree	tend to return pod of 3-5 same area	
Bryde's w.	(6 months ?)	some degree	?	not gregarious, swim alone or in pair
Hinke whale	before reach feeding grounds (4 months)	considerable	strong	frequently single or groups of 2-3
Humpback	(6-10 months, 10-12 months of moth./calf)	no	?	often large loose groups of many tens, stable small groups for cooperative feeding

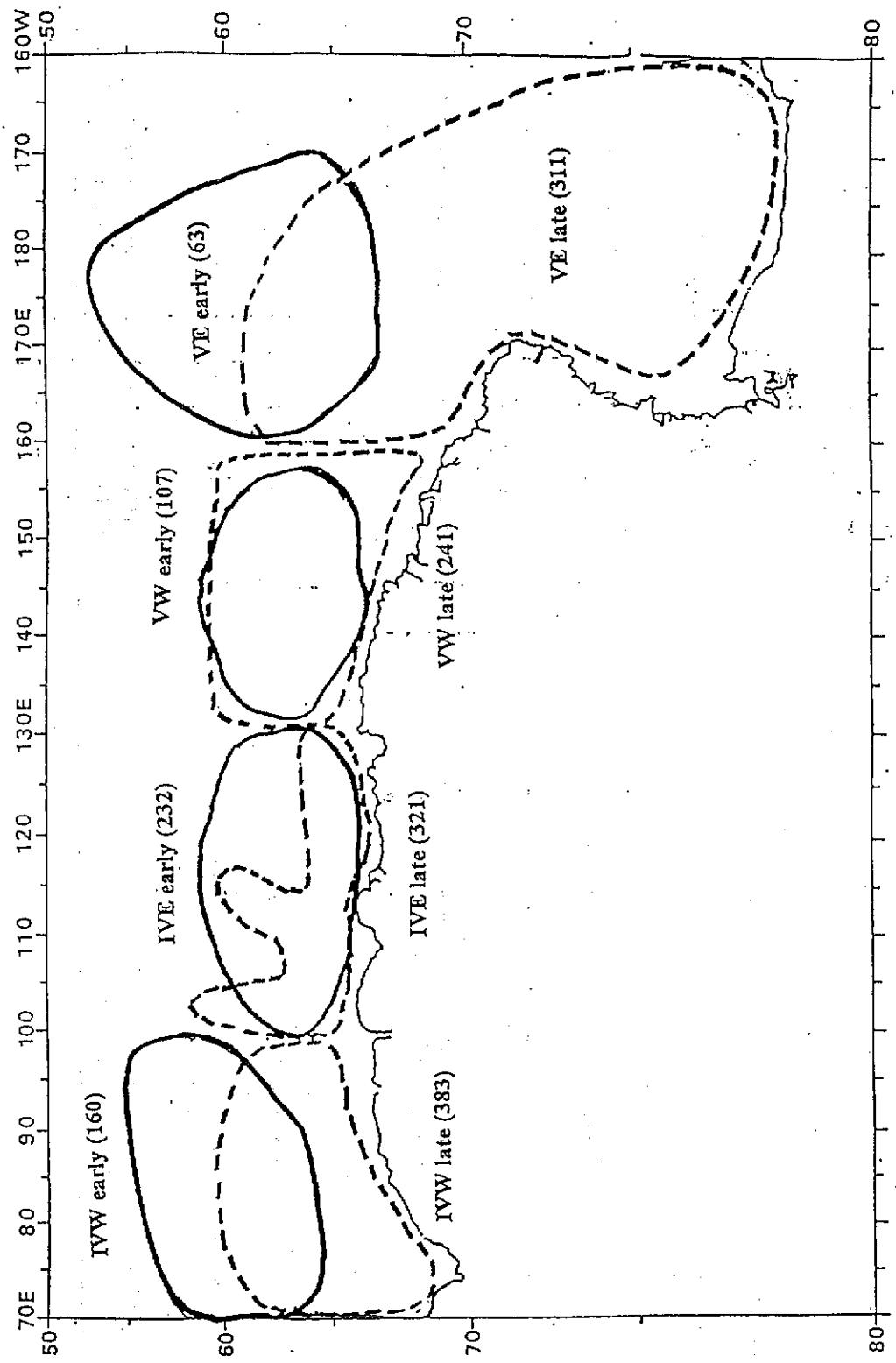
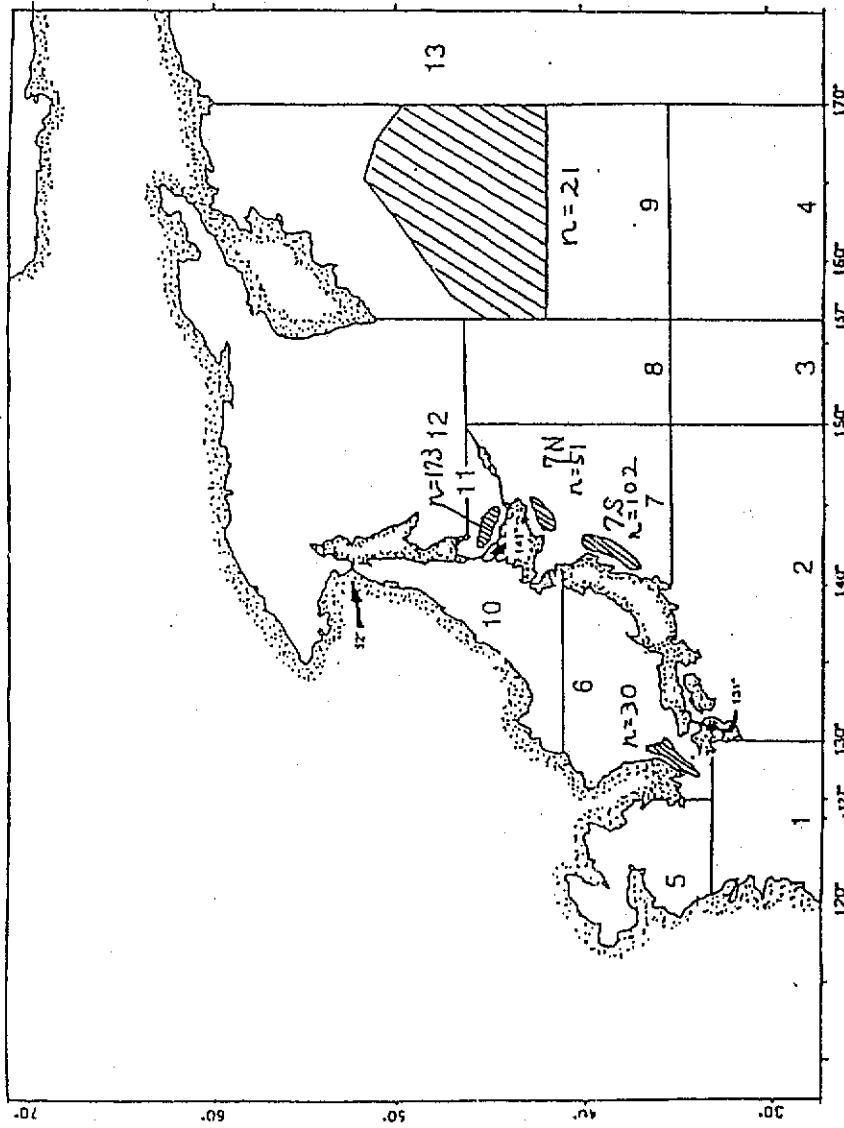


Fig. 1: Range of distribution of eight area/time groups of minke whale in Antarctic Areas
IV and V. In parenthesis is the sample size. Solid line: early groups; Broken line: late groups.
図1. 南氷洋におけるミンククジラ標本採集域とその区分 (SC / 47 / SH 6)

図2. 北太平洋ミンククジラmtDNA解析に用いた海域別標本数 (SC/47/NP4)



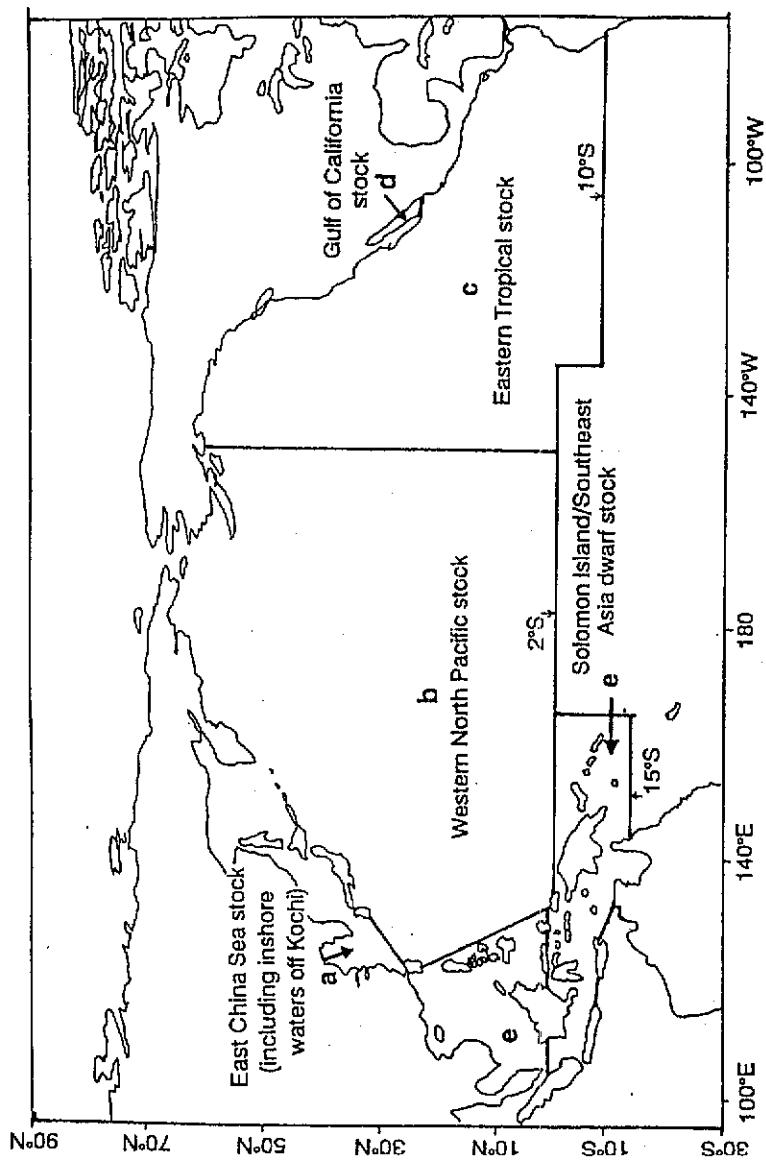


図3. 北太平洋ニタリカジラの系群とそれらの分布域 (IWC/47/4)

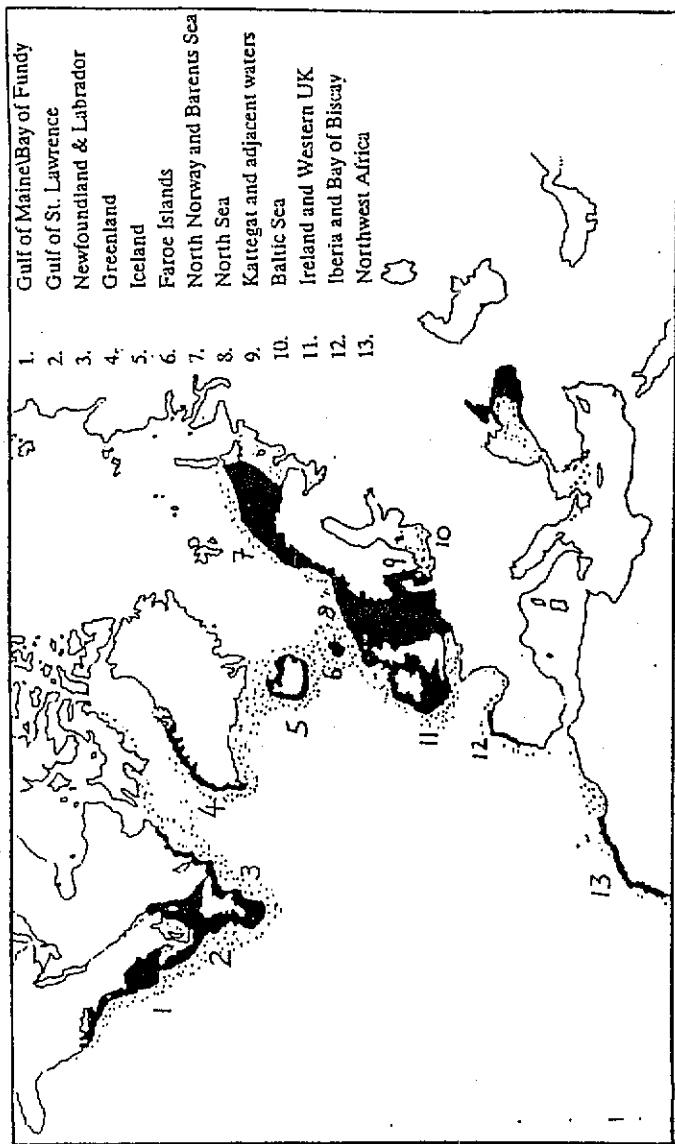


図4. 北大西洋ネズミイルカの系群 (IWC / 47 / 4)

Figure 2. Possible experimental design for vessel-acoustic ground truth experiment.

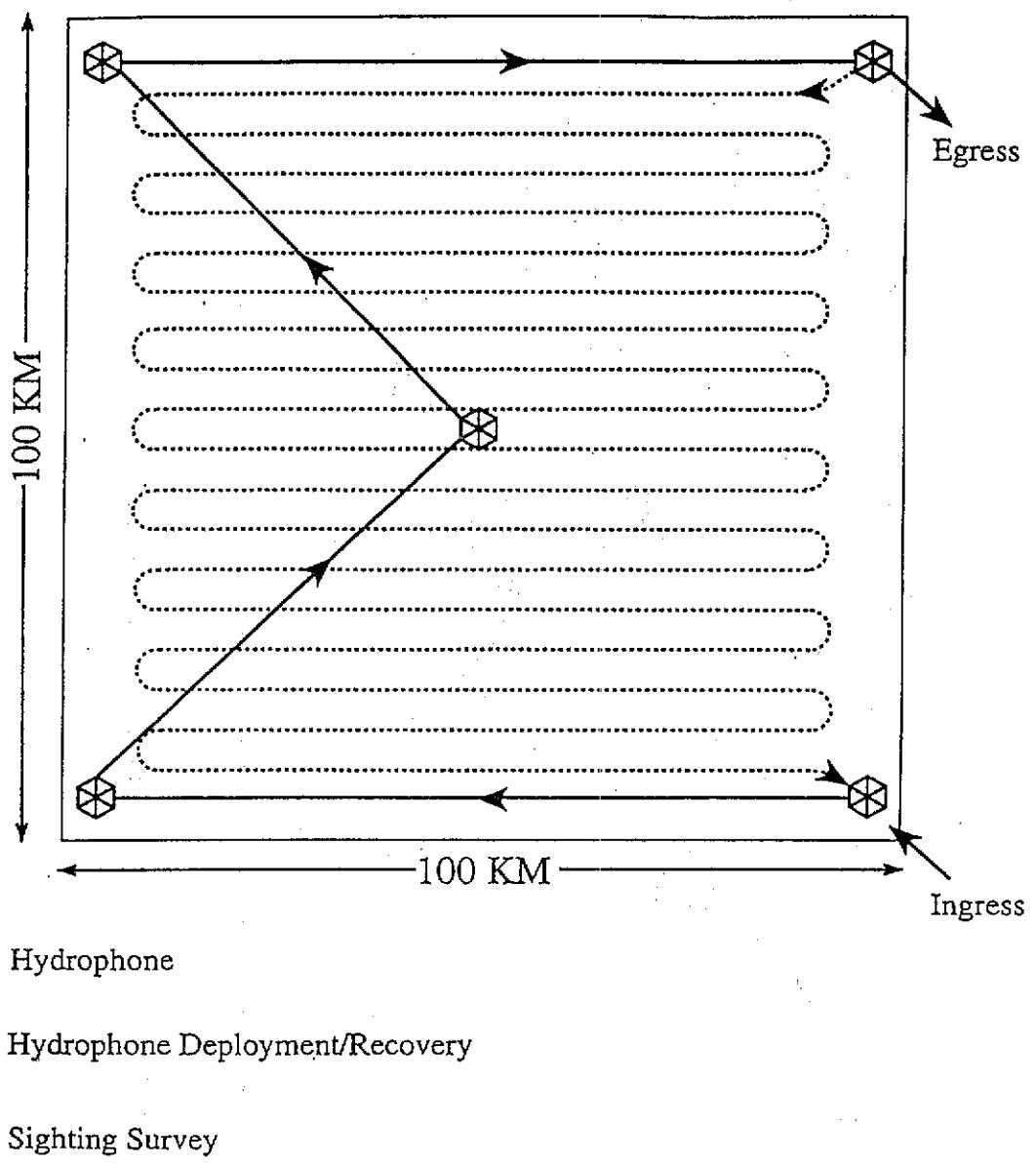


図5. 音響技術による鯨類資源量の調査デザイン (SC/47/0 3)

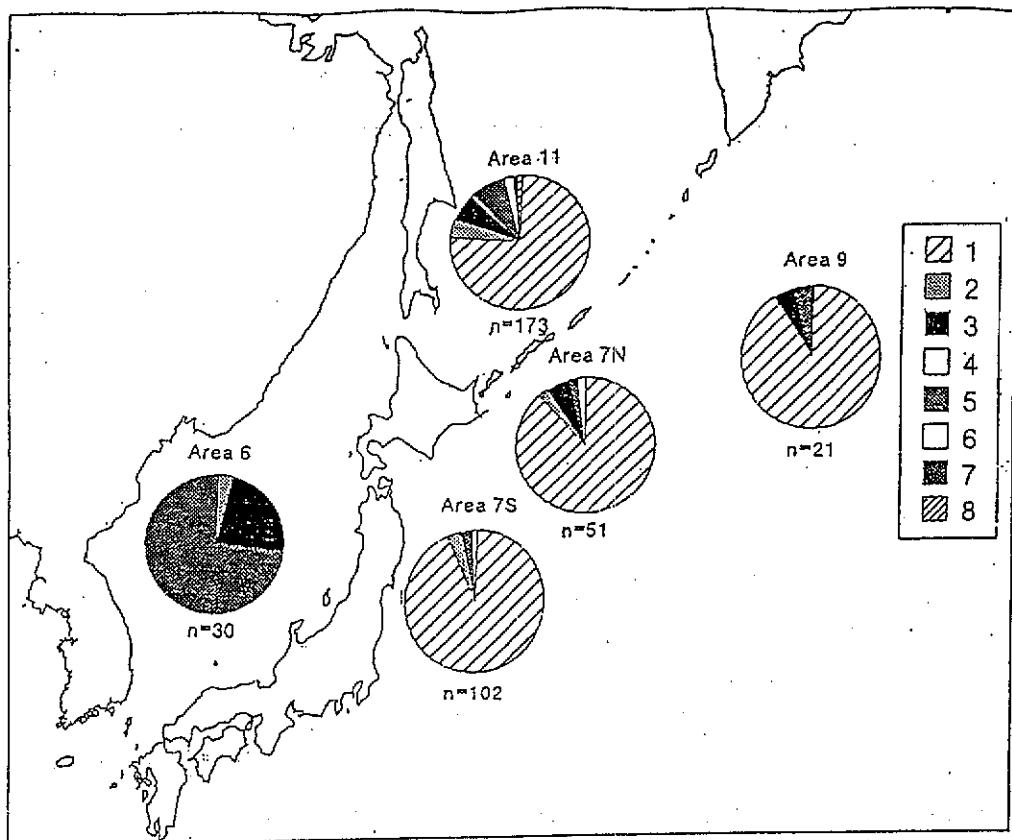
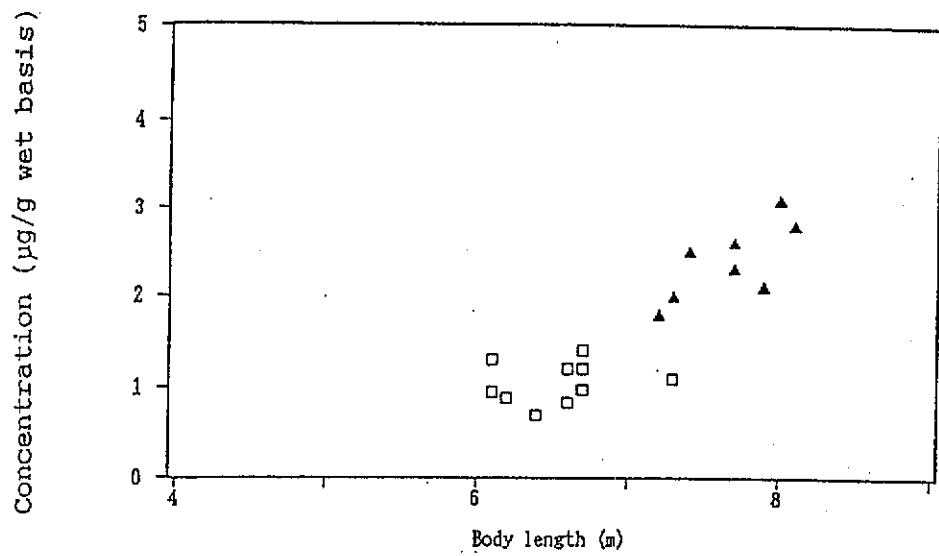


Fig. 2 Geographical distribution of 8 mitochondrial D-loop DNA haplotypes

図6. 北太平洋ミンクジラmtDNA解析結果 (SC/47/NP4)



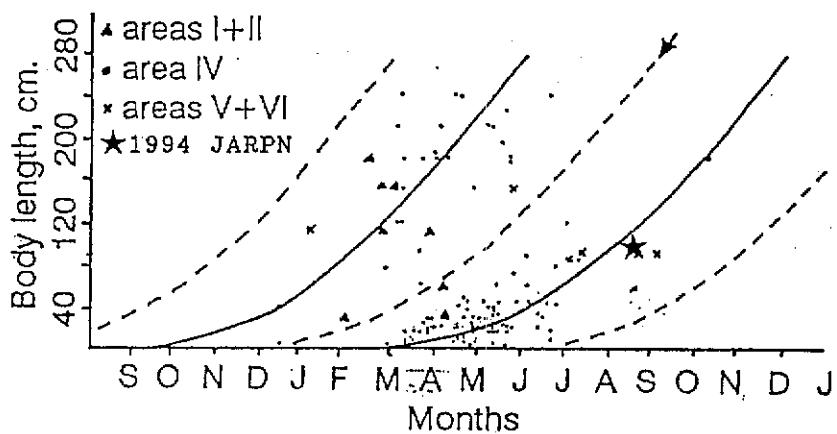


Fig. 8. Relationship between length of foetuses and months in waters around Japan (Best and Kato, 1992). A 94.2cm-foetus sampled in August 1994 in sub-area 9 is also plotted.

図8. 北太平洋ミンククジラ胎児の受胎日 (SC/47/NP3)

再生産情報を重視した水産資源管理の理論と実践

松宮義晴（東京大学海洋研究所）

1. 加入量あたり産卵資源量に基づく資源管理

資源管理の目的は人類共通の財産である水産資源を人類全体のためにいかに利用するか、その理念および最適な利用方法について研究し実践することにある。水産資源が他の天然資源と異なる特徴は、自律更新資源であること、漁獲までは誰の所有でもない無主物であること、不確実性をもつことである。それぞれの特徴はMSYの概念、競争による乱獲問題、不確実性とリスク評価など、水産資源の管理を行う場合に解決すべき本質的な問題に対応している（桜本・船越、1994）。

1991年カナダで「漁業管理のためのリスク評価と管理基準」、1992年アメリカで「魚類資源利用のための管理戦略」、1994年アメリカで「漁業管理—世界の動向」、1994年日本で「変動する資源の管理システムに関する数理学的研究」と題するシンポジウムが実施された。これらシンポジウムの内容のキーワードは管理戦略、管理基準、資源変動、リスク評価、不確実性などであり、SPR (Spawning per Recruitment, 加入量あたり産卵資源量) 型管理の重視が提唱された。

従来の資源管理の理論はBeverton and Holt (1957) のモデルに基づく加入量が親魚量に依存しないことを前提として確立されており、最大持続的生産量 (Maximum Sustainable Yield, MSY) などの管理目標も同様に単純なモデルに立脚している。従来の古典的なYPR (Yield per Recruit, 加入量あたり漁獲量) 型の研究は、一定の加入量 (親魚量に依存しない加入量) や管理方策の初期条件を与え、将来の資源状態を予測し管理する考え方である。YPR型の管理には再生産管理の概念は含まれておらず、再生産機構の解明が不十分という理由で棚上げされている。加入量あたり漁獲量を最大にすること、つまり所与の加入資源から得られる利得の最大化のみを管理目標としており、結果的に資源維持に必要な産卵量が確保できずに乱獲を招いてしまう危険性を否定できない。乱獲を回避するためには、資源維持に要する産卵量確保のための何らかの基準について検討するか、有効利用の概念の中に産卵量の確保に関する観点を組み込む必要がある。水産資源の特徴 (再生産、無主物、自然変動など) から鑑みても、「再生産」という概念を考慮しない資源管理には絶対的な限界がある (Sissenwine and Shepherd, 1987)。

生物資源の変動は死亡量と加入量の差による。この加入量を支えるのが生物資源の特徴である再生産機構であり、生物資源の持続性は資源の再生産にかかっている。再生産機構は水産生物資源の診断、予報、管理のいずれに対しても重要な要素であり、再生産の直接の鍵となる産卵量 (Spawning) と加入量 (Recruitment) の比 (SPR) を重視して、資源の安定をはかることは意義がある。出生→加入→成熟・産卵→出生という水産資源の生活史サイクルの中で、人間が漁業を通じて調節できるのは加入から寿命のプロセスであり、産卵から加入までのプロセスは自然の環境要因に規定される。成熟した1個体が産む卵の量

(数)は、魚体の栄養状態などにも関係するがそれほど大きく年変動せず、おおよそ魚体重に比例するとの知見もある。産卵資源量あたり加入量の比 (RPS, 繁殖成功度) は人間が調節できない上に、特にイワシ・サバ・アジのような浮魚類では年変動が大きいことが知られている。ある年に生まれた産卵量×RPS=そのコホートの加入量または、あるコホートの加入量×SPR=次世代に残す産卵量なのでSPRがRPSの逆数になるような管理 (SPR×RPS=1) ができれば、産卵量（親魚量）は毎年一定となる。RPSの予測、再生産式（産卵量と加入量の関係）、資源に内在しているおおよそのRPS値というような再生産情報を重用して、SPRを基準とした管理をすることの重要性を説くことが、本稿の大筋である。

SPRの概念はBeverton and Holt (1957) によるYPRの概念を拡張し展開したもので (Shepherd, 1982), Prager *et al.* (1987) と Gabriel *et al.* (1989) がそれぞれ striped bass と haddock に適用して定式化した。SPR管理は加入資源の有効利用を目標とするとともに、加入量あたり産卵親魚量（産卵量）の確保を考慮することによって、乱獲を回避することを目指す考え方である。SPRの概念は古い論文にも散見するが、具体的に資源管理の理念として登場するのは1980年代の後半からである。生態学分野の繁殖価（巖佐, 1990）と同義で、下記のSPR式は加入年齢時のFisherの繁殖価に対応する。

Prager *et al.* (1987) と Gabriel *et al.* (1989) は産卵量が親魚体重に比例すると仮定し、SPRを下記のように定義した。

$$SPR = \sum_{t=t_r}^{t_{max}} f_{rt} \cdot N_t \cdot W_t \quad (1)$$

Mace (1994) は同様の仮定のもとにSPRの近似式を以下のように記した。

$$\begin{aligned} SPR &= (1/N_{tr}) \int_{t_m}^{t_{max}} (N_t \cdot W_t) dt \\ &= \frac{1 - e^{-(F+M)t_{max}}}{F+M} \sum_{t=t_m}^{t_{max}} \exp\{-(F+M)(t-t_r)\} W_t \end{aligned} \quad (2)$$

但し、 $N_t = N_{tr} \exp\{-(F+M)(t-t_r)\}$

ここで、 f_{rt} : t歳魚の成熟雌の割合、 N_t : t歳魚の個体数、 W_t : t歳魚の体重、 t_r : 加入年齢、 t_m : 成熟年齢、 t_{max} : 最高年齢、 F : 漁獲係数、 M : 自然死亡係数である。 $t=t_r=t_m$ の時、SPRとBiomass per Recruitは等しくなり、 $SPR=YPR/F$ または $F=YPR/SPR$ の関係式が得られる。

図1のような産卵親魚重量と加入尾数の密度依存型（上に凸）の再生産関係を設定する。原点を通る傾き $1/SPR$ の直線は、漁獲係数 F で漁獲が行われる時の再生産関係の平衡点を示す。したがって、処女資源の加入尾数 R_0 、および産卵親魚資源量 S_0 は、再生産曲線と、原点を通り $F=0$ の時のSPR ($SPR_{F=0}$) の逆数を傾きとする直線の交点で与えられる。再生産曲線の原点における接線を引くと原点以外には曲線との交点をもたないから、傾きの逆数として与えられるSPRより下では資源は崩壊することになる。この時のSPRを補償SPR

($=SPR_{\tau}$) , $SPR_{F=0}$ との比 ($SPR_{\tau} / SPR_{F=0}$) を絶滅係数 τ と呼ぶ。100 τ を補償% SPR (Replacement % SPR) という。 SPR_{τ} に対応する漁獲係数 F_{τ} は、それ以上の漁獲圧では資源が崩壊するという閾値である。 $%SPR$ は漁獲がない場合の SPR を100とし、親魚として確保したい一定割合 ($SPR_{F=0}$ に対する百分率) であり、対応する F の値は $F_{%SPR}$ として表現される。

2. SPR管理の具体例

資源管理の基本戦略として、産卵親魚量一定方策 (Constant Escapement Strategy, CES), 漁獲率一定方策 (Constant Harvest Rate Strategy, CHR), 漁獲量一定方策 (別名オリンピック方式) がある。管理目標が平均漁獲量の最大化であればCESが最適であることが示されている (Reed, 1979)。この方策は資源量 (親魚量) が多い時にはとり切れないほどの漁獲が許容される反面、資源が減ると禁漁を余儀なくされるなど、漁獲量の年変動が大きくなる欠点が指摘されている。資源評価の不確実性が大きい場合は、CESに比較してCHRの方が平均漁獲量が多く変動も小さいので、現実にはCHRが重用されることが多い (Frederick and Peterman, 1995)。

国連海洋法条約の批准に伴い、日本でも1997年初頭から200カイリ経済水域内の11種の漁業資源について、許容漁獲量 (漁獲可能量, Total Allowable Catch, TAC) 設定による資源管理が行われることになった。資源の有効な管理を行うには個体群の増加率、再生産力、密度依存性など個々の資源の特性に応じ、どれくらい漁獲すれば良いかを理論的に決定する必要がある。MSYをはじめ生物学的意味合いをもつ拠りどころを Biological Reference Point (BRP, 生物学的管理基準) という。Target Reference Point (TRP, 管理の目標となる基準) やLimit Reference Point (LPR, 乱獲状態の閾値となる基準) という語も用いられ、普通 F (漁獲係数、瞬間漁獲率) の大きさで示される。資源管理の研究が重要視される傾向は、将来的に更に強まるであろう。

漁獲率一定方策 (CHR) のYPR型の古典的な生物学的管理基準BRPとしては $F_{0.1}$, F_{max} , F_{MSY} などがあり、SPR型のBRPとしては $F_{%SPR}$, F_{τ} ($=F_{rep}$), F_{high} , F_{med} , F_{low} などがある (FAO Fisheries Department, 1993)。YPR型のBRPはいわゆる成長乱獲を、SPR型のBRPは加入乱獲を抑制するために導入されるものである。YPR型は漁獲金額の最大化を目標とした生産重視の人間側だけに立った世代内の管理であり、SPR型は生物側にも立った資源保護という観点を重視した世代間の管理方策ともいえよう。Sissenwine and Shepherd (1987) はSPR型とYPR型のBRPの関係などについて平易に解説した (図2)。

Mace and Sissenwine (1993) は、「BRP (生物学的管理基準) としてSPRを用いる際に、どの程度のSPRを確保する必要があるか」について検討した。ここでのBRPは管理目標というより閾値といえる。再生産関係のデータの利用可能なヨーロッパと北アメリカの27種91資源について、補償% SPR を実際に計算した。近縁の種 (同じような生活史パラメータをもつ種) は似たような補償% SPR をもつことがわかった。そのため、当座の% SPR の下限は、似たような種があれば、その種の補償% SPR を活用できる。ここで検討した資源の8

割は補償%SPRが30%以下になったので、保守的な基準として30%SPRを採用することを推薦できる。アメリカの水産資源に対して加入乱獲を抑制するために、%SPRを20~35%以上に保つような管理が待望されている。

Clark (1991, 1993) は%SPRを20~60%に保つことは、どのような再生産式においてもMSYの75%以上の漁獲量が得られ、資源量が比較的安定している底魚類に有効な管理方法であることを示した。特に $F_{35\%}$ ~ $F_{45\%}$ は加入量の年変動の影響が小さいため強力に推奨する方策であり、この範囲は多くの場合 $F_{0.1}$ と $F=M$ に近似しているという。

Mace (1994) は一般的に採用されているいくつかのBRP基準が、果たして資源管理戦略の目標として最適かどうかを検討した。乱獲状態の閾値の推定に絶滅係数 τ が直接的な重要な影響をもつ。どのBRPが最良かは、生活史の特性（自然死亡係数M、成長係数K、 τ ）などに依存する。一般的に、保守的なBRPとして受け入れられている $F_{20\%}$ （漁獲のない場合を100%とし、親魚として20%確保したい場合の漁獲係数）は、 $\tau > 0.2$ の場合には、 F_τ を上回る場合があり注意を要する。 $F_{40\%}$ では、 τ の範囲が0.005~0.2程度の場合 F_{MSY} とかなり近い値を示し、 $\tau > 0.4$ まで F_τ を越えることがなかったので、情報が少ないので当座のBRPとして妥当であると提言している。絶滅係数 τ は密度効果（再生産式の形）に大きく依存し、資源が高水準で安定していると結果的に密度依存効果が過小評価され、 SPR_τ の過大評価と F_τ の過小評価につながる。

Goodyear (1993) はSPR管理の指標値の理論的背景、リスク回避のための最小指標値の選択、他の管理基準との対比、現状と将来展望などを論じた。Mace and Sissenwine (1993) のReplacement % SPR / 100とMace (1994) の絶滅係数 τ およびGoodyear (1993) のSpawning Potential Ratioは等値の概念である。Meyers *et al.* (1994) は72種の魚類資源の再生産データを用い、再生産のために必要な8種類の産卵親魚資源のバイオマス水準を計算し、相互の管理基準値としての有効性を比較検討した。最大加入量の50%の加入を見込める親魚量が比較的頑健であり最も信頼できる基準であった。

上記のように再生産関係の直接的評価や長期間の変動データは不可欠ではなく、再生産関係の情報が不十分な場合でも合理的な現実的管理基準を設定可能である。表1は三重県のイセエビに関する資料である。齢別産卵数と現状の漁業における齢別漁獲率、さらに自然死亡係数M=0.2（年あたり）がわかっている。この表にあるような計算により、加入あたり産卵数は漁業がない場合約178万個、現在の漁業がある場合約25万個となり、その比0.14 (=251712/1781787) が得られた。即ち、現在の漁業の%SPRは約14%であることがわかった。産卵量が親魚重量と比例する前提で式(1)と(2)は導かれているが、年齢（体長、体重）別の産卵量や成熟割合などのデータがあれば、このようにより正確な%SPRを計算できる。式(2)から漁獲努力量としての漁獲係数Fを横軸、%SPRを縦軸とした図3のような関係が導かれる。努力量水準の一率削減によって%SPRによる資源管理を行うとすると、先に挙げた論文のような%SPR=30%の達成のためには現在の努力量の38%水準、%SPR=40%の達成のためには24%水準にまで削減する必要があると計算された。イセエビの場合、フィロソマ幼生の期間が不明で出生後の本当の年齢が特定できること、系群や

資源の補給機構が不詳であり現実の親子関係が特定できないことなどの理由により、再生産関係の詳細な数式などを用いた分析はできない。

3. SPR管理の将来展望

広義の‘再生産関係’を導入することで、図4のように個々の資源研究のもつ意義が明確になり、多くの他分野との接点や相互の研究の連係や位置付けが明らかになる。ここでの再生産関係とは、産卵量と加入量のデータに基づいて計算される再生産式に限定されない。再生産に少しでも関係するすべての知見、事象、概念、理論などを包含する。

SPR管理は再生産情報の質と量により色々な動態をとり様々な知見を導入することができ、これが最大の長所といえよう。さしあたり、自然死亡係数Mや成長係数Kのような式(1)と(2)を計算するための知見は不可欠である。上記2の具体例は式(1)と(2)の中の特性値の情報を活用した管理といえる。再生産に関する資源生物学的特性値、例えば成熟年齢(寿命)、産卵(出生)数(卵質)、加入年齢、産卵期(産卵域)などは資源管理の重要な情報源となる。Cortes (1995) はサメの生活史パラメータから純繁殖率(0歳時の平衡状態の繁殖値に対応する)や平均世代時間などを計算し、これらの特徴を資源管理に導入すべきことを提示した。図1の横軸の産卵親魚重量は一般にコホート解析で求めることが多いので、年齢査定のほか自然死亡係数Mの精度に影響される。例えばMやKが年齢や年代によって変化する場合は留意する必要がある。Prager *et al.* (1987) と Sissenwine and Shepherd (1987) およびJakobsen (1993) はBertalanffy成長式の最大体長 L_{∞} と成長係数K、および成熟年齢 t_m 、自然死亡係数M、体重Wなどのパラメータの誤差がSPRやSPR型の生物学的管理基準BRPに及ぼす影響について精査した。W (L_{∞} とKも含む) の過大推定はSPRをかなり過大評価し、 t_m とMの過大推定はSPRを過小評価することが明らかになった。

式(1)と(2)のような情報が得られない場合は、単位努力あたり漁獲量(CPUE)を用いるプロダクションモデル型の、成熟に関する情報が不詳の場合はYPR(加入量あたり漁獲量)型の資源管理方策を採用せねばならない。長期間に及ぶ親魚重量(または産卵量)と加入尾数の評価値(一般には年別)が推定できる場合は、上記2の具体例と比べて更に詳細な検討が可能である。再生産曲線が正確に求められる場合は、管理目標やRPSは一意に規定され容易に計算でき、先に述べた適当なF%SPRやF_rを採用した管理方策を実施できる。資源管理に活用可能な情報の質量は、実際どのような水産資源研究を将来的に継続するかという基本的な命題と強く連関している。

再生産関係が不正確であったり求められない場合、SPR管理とは①管理目標を定め、②RPS(SPRの逆数、繁殖成功度)の将来を予測し、③SPRによる管理方策を決定することに極言できる。①については、Myers *et al.* (1994) の論文があるが、産卵バイオマス(SPR、繁殖値)を目標とする必要がある。例えば過去の資源水準のベスト10(ベスト5)の平均とか、ワースト10(ワースト5)を除した平均などを用いればよい。複数の目標を定め並列的に分析するのも一案である。②については図4の中にある多くの研究と関連する。RPSの予測に関する研究は困難さ複雑さのためにともすれば不可知論に誘い込まれる

危険性をもつが、近年著しく発展し成果が挙がりつつある。いわゆる漁海況予測事業として、日本では古くから推進されてきた研究分野でもある。Jacobson and MacCall (1995) と Hiyama *et al.* (1995) はマイワシのRPSと海面水温の間に有意な関係を見い出した。②と③については、研究プロジェクトチームの編成、生物の発育段階ごとの数量変動と、関与する環境要因の計測と研究の組織化による定量的情報収集、コンピュータを活用した多変量解析や時系列解析などによる変動要因分析、資源水準と資源特性値の関係の解明、それらに基づく資源モデルの開発とシミュレーションによるモデルの適合性の検証、最大原理の活用などを積極的に押し進めることにより、対象資源に適合した理論の発展が期待できる。

②のRPS（繁殖成功度）については、S-RPS関係のデータからペイズ理論や時系列解析によって予測する方向も考えられる。RPSの予測はRPSの評価に置き換えることができる。若齢魚の迅速な資源評価や加入前の卵・稚魚調査は更に重要度を増すであろう。正確な予測（評価）値が得られなくても、良・悪、高水準・普通・低水準のような調査でも管理のために貴重な情報源をもたらしてくれる。豊漁時代の数年のSPR（繁殖価）を基準として、複数年級の若齢魚の資源評価値を活用した弾力的な資源管理方策（産卵量平衡方策）を現在検討中である。再生産期待型の種苗放流や再放流の効果も、資源管理と同様にSPR（繁殖価）に基いて評価できる（図4）。天然魚の年や場所による多少を考慮した放流魚繁殖価指数も提案され、事例研究が進行中である。日本の沿岸水産資源は経験的に産卵期や産卵場を重視した親魚保護の管理方策が実行されてきた。典型的な例として、伊勢湾のイカナゴ資源管理における終漁日の決定が挙げられる（船越、1992）。本稿のような内容で数量的に精査すれば理解度が深まり、より充実した資源管理に進展できよう。

本稿の内容に関して、山川卓、和田時夫、松田裕之、山内淳、原田泰志、立川賢一、勝川俊雄、森山彰久、李雅玲らの各氏との共同研究を継続中である。多くの成果を公表できるように鋭意努力している。上記の皆様方には本稿に対して有意義なご指摘をいただいた。厚く御礼申し上げる。

4. 引用文献

- Beverton, R. J. H. and S. J. Holt (1957). On the dynamics of exploited fish populations. U. K. Min. Agr. and Fish., Fish. Invest., Ser. 2, 19, 533pp.
- Clark, W. G. (1991). Groundfish exploitation rates based on life history parameters. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48, 734-750.
- Clark, W. G. (1993). The effect of recruit variability on the choice of a target level of spawning biomass per recruit. Alaska Sea Grant College Program Report No. 93-02, University of Alaska Fairbanks, 233-246.
- Cortes, E. (1995). Demographic analysis of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, in the Gulf of Mexico. Fish. Bull., 93, 57-66.
- FAO Fisheries Department (1993). Reference points for fishery management: their potential application to straddling and highly migratory resources. FAO Fish. Cir., 864, 52pp.

- Frederick, S. W. and R. M. Peterman (1995). Choosing fisheries harvest policies: when does uncertainty matter? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52, 291-306.
- 船越茂雄 (1992). 伊勢湾のイカナゴ資源管理. 水産資源管理談話会報, 5, 31-45.
- Gabriel, W. L., M. P. Sissenwine and W. J. Overholtz (1989). Analysis of spawning stock biomass per recruit: an example for Georges Bank haddock. *N. Am. J. Fish. Manag.*, 9, 383-391.
- Goodyear, C. P. (1993). Spawning stock biomass per recruit in fisheries management: foundation and current use. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 120, 67-81.
- Hiyama, Y., H. Nishida and T. Goto (1995). International fluctuations in recruitment and growth of the sardine, *Sardinops melanostictus*, in the Sea of Japan and adjacent waters. *Res. Popul. Ecol.*, 37, 177-183.
- 巖佐庸 (1990). 繁殖価, 数理生物学入門. HBJ出版局, 東京, 74-76.
- Jacobson, L. D. and A. D. MacCall (1995). Stock-recruitment models for Pacific sardine (*Sardinops sagax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52, 566-577.
- Jakobsen, T. (1993). The behaviour of F_{low} , F_{med} and F_{high} in response to variation in parameters used for their estimation. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 120, 119-125.
- Mace, P. M. (1994). Relationships between common biological reference points used as thresholds and targets of fisheries management strategies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 110-122.
- Mace, P. M. and M. P. Sissenwine (1993). How much spawning per recruit is enough? *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 120, 101-118.
- Myers, R. A., A. Rosenberg, P. M. Mace, N. Barrowman and V. R. Restrepo (1994). In search of thresholds for recruitment overfishing. *ICES J. mar Sci.*, 51, 191-205.
- Prager, M. H., J. F. O'Brien and S. B. Saila (1987). Using lifetime fecundity to compare management strategies: a case history for striped bass. *N. Am. J. Fish. Manag.*, 7, 403-409.
- Reed, W. J. (1979). Optimal escapement levels in stochastic and deterministic harvesting models. *J. Env. Econ. Manag.*, 6, 350-363.
- 桜本和美・船越茂雄 (1994). 資源管理, 現代の水産学 (日本水産学会編). 恒星社厚生閣, 東京, 56-64.
- Shepherd, J. G. (1982). A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 40, 67-75.
- Sissenwine, M. P. and J. G. Shepherd (1987). An alternative perspective on recruitment overfishing and biological reference points. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44, 913-918.
- (1991年, カナダでのシンポジウムの論文集, 引用文献のGoodyearとJakobsenおよびMace and Sissenwineはこの中に含まれる, Risk evaluation and biological reference points for fisheries management, *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 120, 1993.)
- (1992年, アメリカでのシンポジウムの論文集, 引用文献のClarkはこの中に含まれる, Management strategies for exploited fish population, *Alaska Sea Grant College Program Report No. 93-02*, University of Alaska Fairbanks, 1993.)

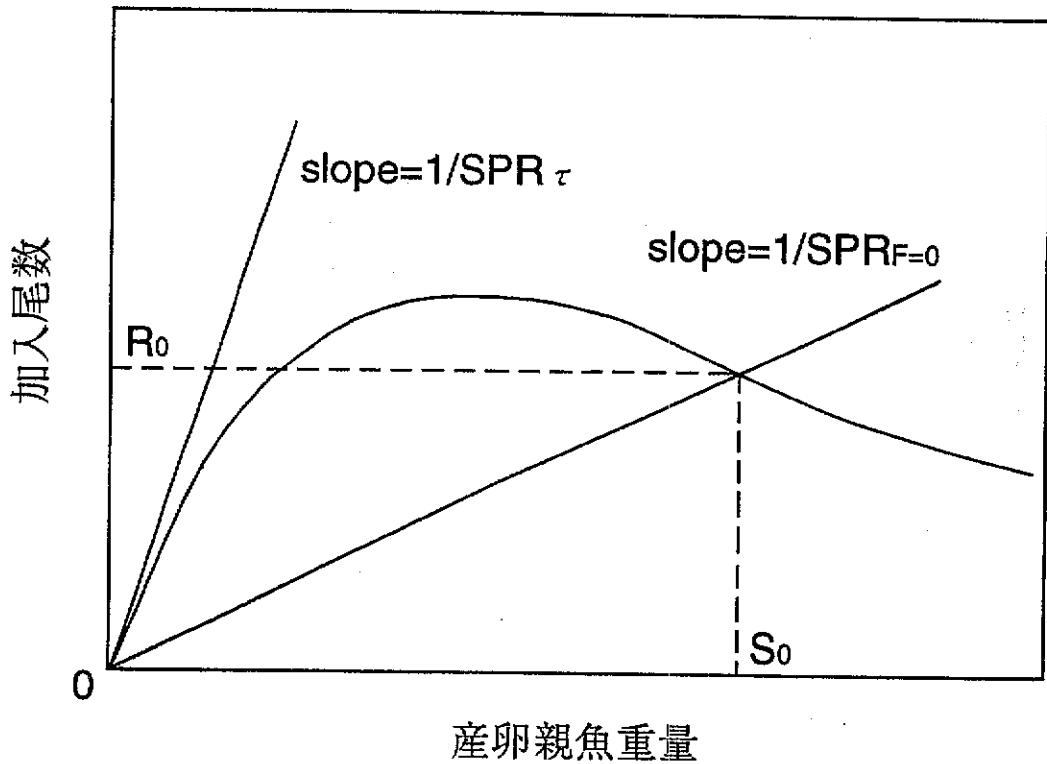


図1. 再生産曲線とSPRとの関係.

$SPR_{F=0} = S_0 / R_0$ だから、このときの原点を通る直線の傾斜は R_0 / S_0 である。原点付近では、再生産関係は $R = aS$ の関係に近づく。このとき $1/a = S/R$ が SPR_τ である。原点を通る直線の傾きが $a \geq 1/SPR_\tau$ (すなわち, $1/a \leq SPR_\tau$) ならば直線は再生産曲線と交点を持たず、 SPR_τ より小さい SPR , あるいは F_τ よりも大きい漁獲係数の値では資源は絶滅する。

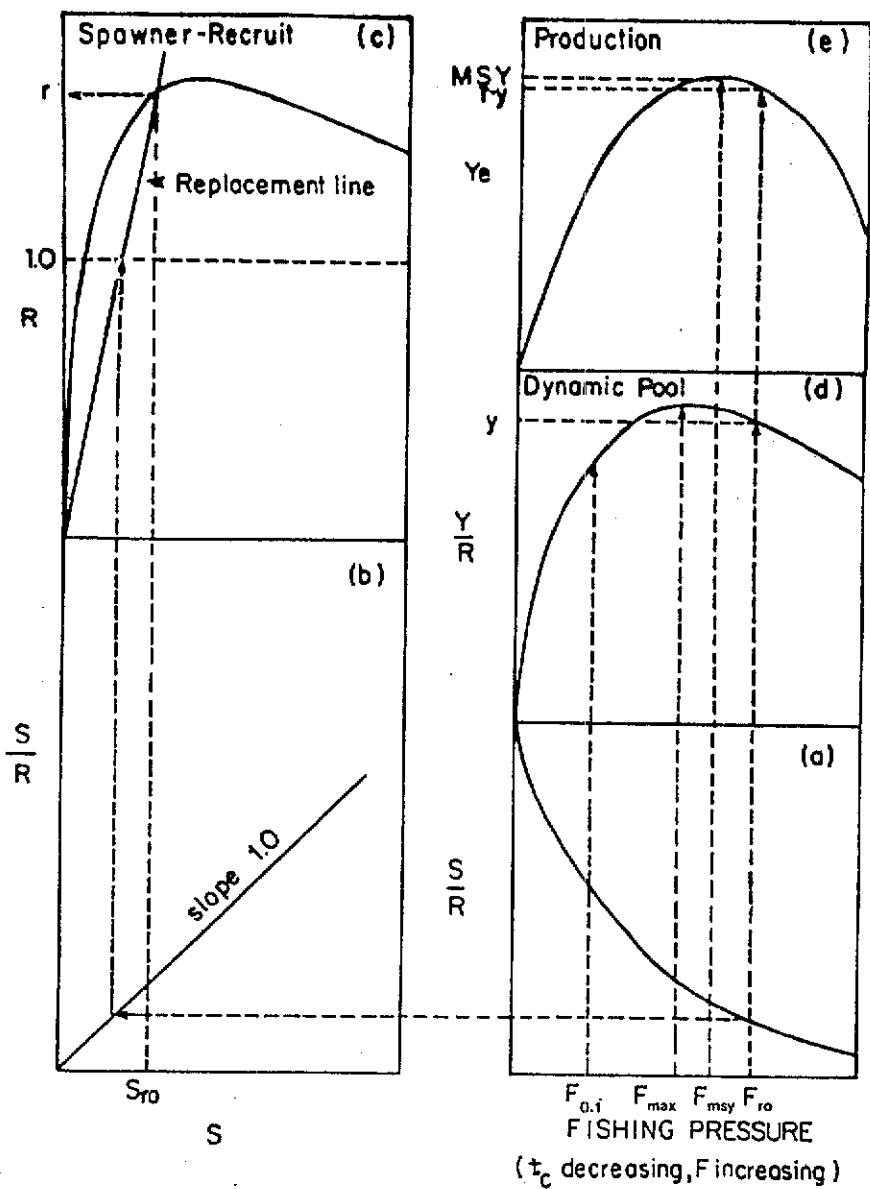


図2. いくつかの生物学的管理基準BRPの概念図 (Sissenwine and Shepherd, 1987のFig. 1) $F_{0,i}$ と F_{max} はYPR型のDynamic pool modelに基づく(図d)。 F_{MSY} はProduction modelに基づく(図e)。Replacement lineの傾きはSPRの逆数に等しく(図bとc)。Spawner - Recruit曲線との交点である平衡加入尾数 r は平衡漁獲量 y 、平衡生産量 $y-y$ 、ひいては F_{ro} と関連する。漁獲係数 F あるいは加入年齢 t_c (本稿の記号は t_r)との関係はSPR型とYPR型で異なり、 $F=YPR/SPR$ である(図aとd)。

表1 三重県のイセエビに関する齢別産卵数や産卵までの生残率などの資料 [現状の漁獲係数Fは既知で、漁獲率は $F/F+M \cdot (1-\exp(-F-M))$ で計算した、年あたり自然死亡係数M=0.2とする]

年齢	漁獲がない場合			現状の漁業			
	産卵数	産卵までの生残率	加入あたり産卵数	産卵までの生残率	加入あたり産卵数	漁獲率	漁獲係数
1歳	228,649	0.83194	190,221	0.68392	156,377	16.3	0.19592
2歳	374,893	0.68113	255,351	0.19496	73,090	60.1	1.05503
3歳	465,173	0.55766	259,410	0.03761	17,495	70.9	1.44554
4歳	520,904	0.45658	237,832	0.00726	3,779	70.9	1.44554
5歳	555,309	0.37381	207,582	0.00140	777	70.9	1.44554
6歳	576,547	0.30605	176,453	0.00027	156	70.9	1.44554
7歳	589,659	0.25057	147,753	0.00005	31	70.9	1.44554
8歳	597,752	0.20515	122,631	0.00001	6	70.9	1.44554
9歳	602,749	0.16796	101,241	0.00000	1	70.9	1.44554
0歳	605,833	0.13752	83,313	0.00000	0	70.9	1.44554
合計			1,781,787		251,712		

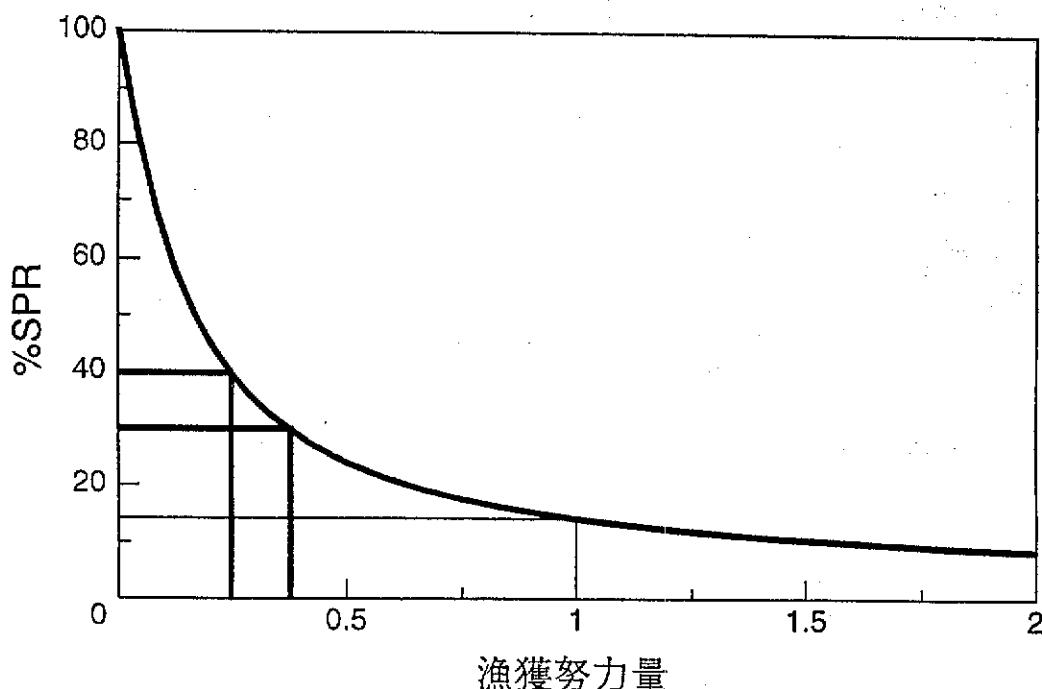


図3. %SPRと漁獲努力量との関係 [表1と図3はともに、山川 卓氏（三重水技セ）からの資料に基づく、現在の漁獲努力量を1として表示]

