

水産資源管理談話会報

第42号

(財)日本鯨類研究所 資源管理研究センター

2008年 8月

翻訳・公表希望者は以下の手続きとり、著者の許可を得た上で
翻訳・公表する。

1. 翻訳・公表希望者は文章（FAX、手紙）で著者、表題および
会報の号を明記し、資源管理談話会事務局を通じて要請し、
著者の許可を得て翻訳・公表する。
2. 翻訳公表物を資源管理談話会事務局に送付する。

目 次

お知らせ

南極海鯨類捕獲調査 (JARPA) の背景とその概要	西脇茂利	・・・	1
クロミンククジラの系群構造の解明	後藤睦夫	・・・	4
資源管理に有用な生物学的特性値の推定	坂東武治	・・・	11
南極海生態系の中で鯨類の果たす役割の解明 - オキアミを巡る争いを中心として -	田村力	・・・	17
南極海の環境変動が鯨類に与える影響の解明 - 環境汚染物質について -	安永玄太	・・・	25
Contribution of JARPA to the management and conservation of large baleen whale:	Luis A. Pastene	・・・	32
【投稿】 鯨資源の動態モデル	田中昌一	・・・	36

鯨資源の動態モデル

田 中 昌 一

1. はじめに

この評論は、鯨資源（個体数）の数量動態モデルを、主としてIWCの報告書の中から集めて紹介したものである。出典は1960年代の終わりから1980年代の初め頃に集中している。1960年代の終わりまでは、数式は報告書の中にはほとんど現われてこない。一方1980年代の後半以降にはいろいろなモデルが提案され、多方面の資源解析に利用されるようになったが、内容や計算方法が複雑になった反面、基本的動態モデルの構造にはあまり大きな変化は見られなかった。私はこのころを最後に研究に直接参加することをやめ、IWCの年次会合への出席もやめた。そのため生きた情報が得られにくくなったので、本評論の取り扱い範囲を1980年代の初めまでとした。その後の新しいモデルについては若い世代に期待したい。

鯨資源の動態研究が大きく進んだのは、1960年代の初めのいわゆる3人委員会の活動からである。魚類を中心とした水産資源動態学は1950年代に大きく発展し、Ricker(1958)のハンドブックやBeverton and Holt(1957)の大著、田中(1960)が出版されていた。その頃鯨資源の乱獲が問題となってきたが、南氷洋の資源の評価をめぐる各国の意見が対立し、混乱していた。IWCは世界的に著名な水産資源動態学者のAllen、Chapman、Holtの3人に依頼して評価を進めることになり、3人委員会が組織された。その成果(Chapman et al., 1964)がその後の動態研究に反映され、研究は大きく進展した。当時の電算機技術は研究の推進に大きく貢献した。1980年頃には年齢や体長に対する捕鯨業の選択性が大きな問題になっていた。水産資源の研究は捕獲物から得られる情報に大きく依存しており、鯨資源についても捕鯨業の選択性が盛んに議論され、選択性を考慮したいくつかの新しいモデルが提案された。これらの研究は資源研究に新しい展開をもたらした。

1987年から商業捕鯨がモラトリアムとなり、捕獲物からの情報が得られなくなったが、日本は南氷洋および北西太平洋で捕獲をとまなう資源調査を開始した。調査捕獲では、なるべく代表性のある標本を入手するためのランダムサンプリングの試みがなされた。本評論にはこれらの成果は含まれていない。

本評論をまとめるにあたって、(財)日本鯨類研究所 畑中 寛博士、大隅清治博士、遠洋水産研究所 岡村 寛博士には、原稿のご校閲をたまわり、多くの有益な批判や助言をいただいた。ここに深く感謝申し上げます。

2. 資源動態解析に利用できるデータ

通常得られているデータとしては以下のものが上げられる。これらのデータは商業捕鯨の外に調査・研究によって得られたものを含む。特定の目的のために調べられている特

殊なデータはここには含まない。

(1) 捕獲統計

捕獲数（捕獲に付随するデータを含む）

努力量（努力量標準化のためのデータを含む）

得られる情報：CPUE など

(2) 捕獲物統計

体長 年齢 制限体長

性別 成熟（雄雌とも） 妊娠（雌）

系群指標（DNAサンプルなど）

得られる情報：体長組成 年齢組成 体長一年齢相関表

性比 成熟率 妊娠率

成長曲線 加入年齢 成熟年齢

系群構造

(3) 目視調査

得られる情報：鯨種別個体数 時空間分布

(4) 標識調査（Discovery型標識鯨の場合）

得られる情報：移動・回遊 個体数 年齢 捕獲率 系群構造

3. 動態モデル

3.1 モデルの活用

いくつかの仮定のもとで、モデルに含まれるパラメタに数値を与え、ある初期値から出発して、毎年の資源量を計算する。この計算値を観測されたCPUEなどのデータに当てはめて、資源量やパラメタの値を推定し、あるいはモデルを検証する。得られた資源量やパラメタの値を用いて、資源の現状を評価し、持続生産量 SY 、置換生産量 RY などを計算する。また資源の将来予測を行う。

3.2 年齢を考慮しないモデル

資源量を全体あるいは加入資源の頭数で表して、これらの変動について考える。雄・雌、加入・未加入あるいは成熟・未成熟などを区別することはある。捕獲量、自然死亡量、加入量の値を用いて翌年の資源量を計算する。

3.2.1 DeLuryのモデルの一般化 (modified DeLury)

DeLuryのモデルとは捕獲による資源量の変化を表したモデルである。捕獲、自然死亡や加入による資源の変化を表現したひげ鯨モデルの動態式が、多くの研究者によって提案されている。細かい点ではそれぞれ異なっているが、基本動態を下の式で表す点では共通である。

翌年の資源量 = 今年の資源量 + 加入量 - 自然死亡量 - 捕獲量

Chapman et al. (1964)は南氷洋のナガスクジラについて次の式を考えた。

$$N_T = N_0 + r \sum_{t=0}^{T-1} N_{t-L} - M \sum_{t=0}^{T-1} N_t - \sum_{t=0}^{T-1} C_t \quad L: \text{成熟年齢}$$

ここで $t=0$ の年に資源の利用が始まり、それ以前には資源が N_0 で安定していたものとする。 $t=0$ 以後は $N_t/N_0 = (\text{CPUE})_t / (\text{CPUE})_0$ として N_0 を求める。加入率 r 、自然死亡率 M は可能性のある値をいろいろ与えて計算する。

Chapman (1970)は同じ資源について、資源開発初期でまだ捕獲の影響が加入量に及んでいない時期について、

$$(\text{CPUE})_t = q\{N_0(1 + (r-M)t) - CC\}$$

と置いた。ここで CC は初期から t 期中期までの累積捕獲量を表す。捕獲が毎年一定で、 CC が年に対して直線的に増加しているとする $CC=dt+f$ と置くこともできる。

Doi et al. (1970)は同じ資源について再生産を考慮したモデルを提案した。

$$N_{t+1} = (N_t - C_t)e^{-M} + R_{t+1} \quad R_{t+1} = rN_{Fm,t-\tau}$$

6才で加入 N_{Fm} : 成熟雌資源量 N : 加入資源量 r : 加入率

Doi and Ohsumi (1970)、Ohsumi (1973)も南半球のイワシクジラあるいはナガスクジラについて同じ式を利用している。ただし後者は

$$R_{t+1} = r_{t-t_c} \cdot N_{t-t_c} \quad t_c: \text{加入年齢}$$

として r の年変化を考慮している。

Ohsumi and Fukuda (1975b)は同じく南半球のイワシクジラについて

$$N_{t+1} = (N_t - C_t)(1-M) + R_{t+1}$$

とし、 C_t 、 M を与え、 N_t は CPUE に比例するものとして、加入量 R_{t+1} を計算した。

Doi and Ohsumi (1969)は北太平洋のナガスクジラについて、資源量 N_t と持続生産量 SY の関係を山型の曲線で与え

$$N_{t+1} = N_t + SY_t - C_t$$

として N_{t+1} 、 SY_{t+1} を求めている。

Breiwick (1978)は南半球のイワシクジラの開発初期について、加入量が一定であるという仮定で、Doi et al. (1970)の式を用いて

$$R_0 = N_0(1-e^{-M}) \quad \text{または} \quad R_0 = MN_0$$

としている。 M の値が小さいので、 $(1-e^{-M})$ と M の差は少ない。

Holt (1977a, b)はこのモデルを一般の場合に拡張し、加入率 r は変化せず $(1-e^{-M})$ であるとして

$$N_{t+1} = (N_t - C_t)e^{-M} + (1-e^{-M})N_{t-\delta}$$

を用いて、イワシクジラの開発後の資源量の変化、あるいはミンククジラの毎年の資源量を計算している。

これらのモデルは、いずれもひげ鯨の動態に関するものである。ひげ鯨の生態は、マッコウクジラなどに比べて比較的単純で、モデル化しやすい。

3.2.2 余剰生産モデル

一般に加入量および成長による増重量から自然死亡量を差し引いたものが余剰生産量とされており、これが資源量によって決定されるとして、その関連の型を問題にする。資源が未利用の状態では平衡に達しているとき、あるいはほとんど0になったときは余剰生産は0で、その両極端の間にこれが最大になる点がある。この考え方は古くから生物一般について適用されている。漁業ではこの最大の生産量がMSYに相当する。しばしばロジスティックモデル、あるいはその一般化されたモデルが用いられる。資源量 P (個体数) の変動モデルを

$$P_{t+1} = P_t + rP_t[1 - (P_t/K)^z]$$

と表す。 K は環境容量、 r は内的自然増加率でそれぞれ定数とする。ここで $z=1$ と置くとロジスティックモデルになり、 $z>0$ の一般的値の場合には Pella-Tomlinson(1969)モデルになる。

Chapman et al.(1964)は、stock量 P に対して余剰生産量(surplus stock) SY をプロットし、その点のばらつきに目の子で放物線型曲線を当てはめている。stock量 P と SY の関係については、その後多くに著者によって論じられている。FAO(1966,1967)は左右対称の山型の曲線を考えた。Doi and Ohsumi(1968,1969)も類似の曲線を考えている。ここではこれらの曲線の形を決定する特性値の中で、MSYを与える P の値(MSYL)の K に対する比、すなわち資源減少比、およびこの点での SY の量のMSYLに対する比の2つが重要である。前者については、これがロジスティックモデルの0.5点より大きい小さいかが問題であり、後者についてはだいたい0.1以下のいろいろな値が用いられている。

Doi and Ohsumi(1968,1969)は $SY/P=k$ の値の P に対する変化を論じている。 $P=0$ 点での k_0 と $k=0$ となる P_x 点を与えたとき、これら2つの点を結ぶ曲線の型が問題である。 k が P に対して直線的減少を示す場合はロジスティックモデルとなる。曲線が上に凸の場合、 SY と P の関係で SY の最大点すなわちMSYLが50%点より大きい方に偏り、凹の場合は50%より小さい方に偏る。北洋のイワシクジラについて SY と P の関係を描いているが、直線型と上に凸の場合を想定している。Doi et al.(1970)は南氷洋のナガスクジラについて上に凸の4種の曲線を想定して、1930-1970年の間の資源量の変化を計算している。資源激減の傾向については大きな差はないが、細かい点で違いが出ている。

Allen(1976)は加入率 r についてロジスティックモデルをより一般化することを考え、

$$r_P = r_0 - (r_0 - M)P^{n+1}$$

とした。Allen and Kirkwood(1978)は同様に加入量 R を

$$R = P\{(r_0 - M)(1 - (D/D_x)^{n+1}) + M\}$$

と表した。ここで D は、 R に対して密度効果を及ぼす例えば成熟雌などの資源の部分の量である。これらのモデルはPella-Tomlinsonモデルと同じ型である。Allen(1977a)は

$$P_2 = P_1 - C_1 + P_{1-L}\{1 - (P_{1-L}/P_x)^{n+1}\}r_0$$

を提案し、南北のナガスクジラ諸資源の解析に適用した(Allen, 1977b)。具体的モデルは

$$P_{76} = (P_{75} - C_{75})e^{-M} + [r_0(1 - (P_{75-L}/P_x)^{n+1}) + M(P_{75-L}/P_x)^{n+1}]P_{75-L}$$

と表されている。ここで L は加入年齢である。

自然死亡 M やある年の資源量などのパラメタの値を与えて、このモデルで毎年の資源量を計算し、実際に観測された資源量あるいはその指数値と比較する。観測値に最も近くなる計算値を与えるパラメタの値が推定値とされる。このような推定には膨大な量の計算が必要であるが、そのためにBALEEN(後述)などの種々の計算機プログラムが開発されている。

IWC(1977)はこのモデルを取り上げ、南半球のイワシクジラに対して

$$N_{t+1} = (N_t - C_t)e^{-M} + R_t, \quad R_t = r_{t-8}N_{t-8}$$

$$r = 0.0567(1 - (N/N_0)^{2.39}) + 0.06$$

を適用した。この r を用いると、 $MSYL=0.6N_0$ 、 $MSYL$ 点での増加率 $(r-M)_{0.6} = 0.04$ となる。Allen & Kirkwood(1978)はこのモデルを採用し、これに従ってKirkwood & Allen(1978)は資源評価のためのプログラムSEIを開発した。

南氷洋のイワシクジラやクロミンククジラでは初回出産年齢と加入年齢が一致しておらず、またナガスクジラ資源の減少などにより、これらの年齢が時代とともに変化しているが、このような条件に対応するために、Allen & Kirkwood(1979)はプログラムBALEENを開発した。用いたモデルはPella-Tomlinson型である。

3.3 年齢を考慮したモデル

3.3.1 Leslie マトリックス

年齢あるいは年級によって生残率や繁殖力が変化し、また捕獲率に差のあるような場合は、資源を年齢別に分解して動態を考えることが必要になる。Leslie(1945,1948)のモデルが利用できる。年齢群ごとの生残過程、加入過程をモデル化し、年と年齢で2次元のマトリックスを考える。普通雌のみの数が用いられる。 i 歳の雌1頭が産んで翌年まで生き残る子供の数を F_i 、 i 歳の雌の翌年までの生残率を S_i とする。マトリックス M は毎年同じとして

$$M = \begin{pmatrix} F_0 & F_1 & F_2 & \dots & F_{k-1} & F_k \\ S_0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & S_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & S_{k-1} & 0 \end{pmatrix}$$

と表せる。年齢 t 別の頭数を P_t とし、これをベクトルとして P_0 と表記すると、翌年の年齢別頭数は

$$P_1 = M \cdot P_0$$

として求められる。 M が年によらず一定の場合は

$$P_2 = M \cdot P_1 = M^2 \cdot P_0 \quad \text{一般に} \quad P_t = M^t \cdot P_0$$

となる。(ピール著、南雲監訳：数理生態学、1977)

Smith(1977a, 1977b) はイワシクジラおよびマッコウクジラ資源動態にLeslie マトリックスを応用した。以下にマッコウクジラ雌資源の例を示す。このマトリックス $M(i, j)$ は以下の要素によって組み立てられている。

$$\begin{array}{llll} \text{生残率} & M(i+1, i) & i=1 \dots k-1 & k: \text{最高年齢} \\ \text{再生産率} & M(1, i) & i=1 \dots k & \end{array}$$

再生産率は年齢1才までの生残に対応する。

$$M(1, i) = PR \cdot S_0 \cdot SR \cdot FM_i / GP$$

ここで PR は妊娠率、 S_0 は幼獣の1年間の生残率、 SR は出産仔中の雌の割合、 FM_i は年齢ごとの成熟率、 GP は妊娠期間で、 PR/GP は年出産数となる。これらの値は資源量 P によって変化するものとする。

$$PR(P) = A + B \cdot P$$

$$S_0(P) = C + D \cdot P$$

年齢ごとの成熟率はlogistic曲線で表して

$$FM_i(P) = 1/[1+\exp\{-R(i-AM)\}]$$

とする。ここで R は年齢による成熟率増加の速さを表すパラメタ、 AM は平均成熟年齢で、

$$AM(P) = E + Q \cdot P$$

成熟雌の生残率は

$$S_m(P) = G + H \cdot P$$

マトリックス M の中の生残率については、未成熟個体の生残率を幼獣と同じ S_0 として

$$M(i+1, i) = S_0(1-FM) + S_m \cdot FM$$

とする。各要素の式に資源量 P に依存する型のパラメタを入れると

$$FM_i(P) = 1/[1+\exp\{-R(i-(E+QP))\}]$$

$$M(1, i) = (A+BP)(C+DP)SR \cdot FM_i(P)/GP$$

$$M(i+1, i) = (C+DP)(1-FM_i(P)) + (G+HP)FM_i(P)$$

を得る。以上でLeslieマトリックスは完成する。

このマトリックスを用いて、パラメタの値として S_m 、 PR 、 AM 、 R 、 S_0 について、未利用時および資源が1/4に減少したときの値を与え、加入年齢と捕獲率 F をいろいろ与えて、雌資源の平衡資源量を計算し、捕獲率と加入年齢の2次元の平面上に雌資源量および捕獲数の等量線図を画くことができる。加入年齢が低く、捕獲率が高いほど平衡資源量は低くなるが、捕獲率が高くなるほど加入年齢を引き上げると捕獲数が多くなる事がわかる。資源量と平衡捕獲数の関係では加入年齢の影響は小さく、資源が1/2程度となったときに最高となる山型曲線が得られる。また加入年齢を20歳、捕獲率を0.07として捕鯨を開始した後の資源量および捕獲数の年変化を計算している。これらは共に指数函数的減少を示す。

Beddington(1978)もイワシクジラについてLeslieマトリックスの各要素を、再生産モデル、生残モデルから組み立てた。翌年の雌資源量 N_{i+1} について簡単な

$$N_{t+1} = SN_t + S^k F(t) N_{t-k}$$

という式が導かれた。ここで k は成熟年齢、 $F(t)$ は繁殖力函数である。このような資源に捕獲が加えられた時は

$$N_{t+1} = (N_t - C_t)S + S^k F(t) N_{t-k}$$

となる。これを年齢別に分けて考えると、 N_k を成熟資源量として

$$N_{k,t+1} = S^k F(t) N_{k,t-k} + SN_{k,t} - \sum_{j=0}^k C_j S^{k-j}$$

である。ここで右辺第3項は未成熟群からの捕獲も含んでいる。

イワシクジラの密度が $F(t)$ に影響すると考える。 $F(t)$ の函数型を Pella-Tomlinson型とすると、

$$F(t) = a(1 - bN_t^n)$$

と置くことができる。 n が1に近いと、直線関係となる。 a や b はデータから計算できる。イワシクジラの外にシロナガスクジラ、ナガスクジラの資源変動を考慮すると、妊娠率について

$$P_t = a + a_1 N_t + a_2 B_t + a_3 F_t$$

という式が考えられる。ここで B_t や F_t はそれぞれシロナガスクジラ、ナガスクジラの密度を表す。簡単なモデルとして

$$N_{t+1} = SN_t + N_{t-k} F(N_{t-k}, F_{t-k}, B_{t-k})$$

$$B_{t+1} = \lambda_1 B_t \quad F_{t+1} = \lambda_2 F_t$$

が考えられる。生態系全体では他にも多数の変数が関係する。

3.3.2 コホートモデル

コホート解析法は漁獲物の年令組成を用いて、 t 年の a 才魚の資源尾数 $N_{a,t}$ を求める方法で、毎年の生残モデルを利用する。

$$N_{a+1,t+1} = (N_{a,t} - C_{a,t})e^{-M}$$

を書きなおして

$$N_{a,t} = N_{a+1,t+1}e^M + C_{a,t}, \quad C_{a,t} = F_{a,t}N_{a,t} = q_a f_t N_{a,t}$$

とし、数の少なくなった最高齢の尾数 $N_{a+1,t+1}$ または漁獲係数 $F_{a+1,t+1}$ に適当な値を与えて、上の式で $N_{a,t}$ を求める。この操作を繰り返して、加入年齢の尾数 $N_{r,t-s+1}$ すなわち加入量を求めるものである。年齢別の漁獲尾数の外に自然死亡 M および最高齢の $F_{a,t}$ または $N_{a,t}$ を与える必要がある。累積漁獲尾数に比べて最高齢の残存尾数の小さい時はこの値による誤差は小さい。モデルとしては特に新しいものではない。成熟雌資源 N_F については出生数を

$$B_t = N_{F,t} [P + Q(1 - (N_{F,t}/N_{F0})^{1+2})]$$

として

$$N_{F,t+1} = e^{-M} (N_{F,t} - C_{F,t}) + 1/2 e^{-(T-t)M} e^{-M} B_{t+1-T}$$

となる。 M_f は成熟雌の死亡係数、 M_j は幼期の死亡係数、 T_f は雌の成熟年齢である。

コホートモデルを利用したものとしては別掲のSPCOH (Allen and Kirkwood, 1977d)があるが、この後Beddington and Cooke(1981)はコホートモデルを北洋の雄マッコウクジラ資源に適用した。ここでは年齢 a に対する選択性が考慮された。選択性は漁業種あるいは漁場 j によって異なるものとし、 $S_{a,j}$ とした。 j 漁場での t 年の a 才の漁獲は

$$C_{a,j,t} = C_{j,t} S_{a,j} N_{a,t} / \sum_j S_{j,t} N_{j,t}$$

と表せる。書きなおすと

$$S_{a,j} = C_{a,j,t} (\sum_j S_{j,t} N_{j,t}) / (C_{j,t} N_{a,t})$$

となる。捕獲が本格化した1910年には資源が平衡状態にあったとすると、雄資源量は

$$N_{a,t} = N_{F0} P / 2 e^{-M_j e^{(1-a) M_m}}$$

である。 P は妊娠率、 M_m は成熟雄の死亡係数を示す。またbalance方程式は、

$$P e^{-M_j} = 2(1 - e^{-M_f}) e^{(1-T_f) M_f}$$

と表せる。 $P e^{-M_j}$ は繁殖力を表している。1910年の $N_{m,t}$ および M_m を与えると、それ以降は

$$N_{m,t+1,t+1} = e^{-M_m} (N_{m,t} - \sum_j C_{m,j,t})$$

によって計算できる。これらの $N_{a,t}$ を用い、まず $S_{a,j}=1$ として、 $C_{j,t}$ から $C_{a,j,t}$ を計算する。この計算値と漁獲物中の $C_{a,j,t}$ の差を最小にするように、初期資源量を決める。この資源量から始めて各年の $N_{m,t}$ を計算し、 $S_{a,j}$ を求める。これらの値を用いて同じ計算を繰り返して $S_{a,j}$ が収斂した時、これを選択性の推定値として初期資源量が求められる。

3.3.3 複数年級のコホート解析法

捕獲物の年齢組成の調査を続けていると、年齢 a と年 t を組み合わせた捕獲数の行列が得られる。このような時に $C_{a,t} = f'_{a,t} N_{a,t}$ として、 $f'_{a,t}$ や $N_{a,t}$ を推定することが考えられる。(Sakuramoto and Tanaka, 1985)

$$f'_{a,t} = q_a f_t + \delta_{a,t}$$

とおく。 $\delta_{a,t}$ は年齢と年の交互作用項に当たるが、誤差項と見なして、 $C_{a,t}$ の期待値を

$$C_{a,t} = q_a f_t N_{a,t}$$

とする。 $N_{0,t}$ 、 $N_{a,0}$ を適当に与えて全ての $N_{a,t}$ を計算し、

$$SS = \sum_a \sum_t (C_{a,t} - q_a f_t N_{a,t})^2$$

を最小にする $(q_a f_t)$ を求める。これで $C_{a,t}$ を割ると $N_{a,t}$ が得られる。この値を使って $N_{0,t}$ 、あるいは $N_{a,0}$ を計算し、最初に与えた $N_{0,t}$ 、 $N_{a,0}$ を置き換え、同じ計算を繰り返す。このようにして収斂した値が推定値となり、全ての $N_{a,t}$ も得られる。収斂は一般に遅く、計算量は大きくなる。コホート解析法の特長として、最新の年級や最古の年級の推定値は変動が激しいが、これら両端を除けばかなり安定した解が得られる。

Pope and Shepherd(1982)は上と同様のモデルについて別の方法を考えた。同一年級の引き続く2年の漁獲量の比の対数を利用する。

$$D_{a,t} = \ln(C_{a,t+1,t+1} / C_{a,t})$$

$$\begin{aligned}
&= \ln(q_{t+1}f_{t+1}N_{t+1,t+1}) - \ln(q_t f_t N_{t,t}) \\
&= \ln(q_{t+1}/q_t) + \ln(f_{t+1}/f_t) - (q_t f_t + M)
\end{aligned}$$

として $\hat{D}_{a,t}$ が観測値 $D_{a,t}$ に近くなるように q_a 、 f_t 、 M を決定する。具体的には $(q_a f_t)$ の a と t の交互作用は小さいとして、2元配置の分散分析法により、年齢および年の主効果 q_a 、 f_t の値を繰り返し計算法によって求める。 $N_{0,t}$ 、 $N_{a,0}$ は

$$SS = \sum \{ \ln(C_{t-y,t}) - \ln(\hat{C}_{t-y,t}) \}^2$$

を最小にするように決定する。 y はある年級が1才で加入した年である。

3.4 マッコウクジラのモデル

3.4.1 性別、成熟・未成熟別の資源モデル

マッコウクジラのモデルは基本的にはひげ鯨のそれと同様であるが、その生態に対応して雌雄を区別し、また繁殖に必要な成熟雌雄の数の比を考慮している点が異なる。モデルでは加入と死亡のバランスを考えて、 M や F 、 SY を推定している。

1966年2月ホノルルで開かれたマッコウクジラ小委員会で、近年全世界的に捕獲量が増大していることから、資源評価の早急な実施の必要性が強調された(IWC, 1967)。これを受けて1968年3月ローマで資源評価のためのIWCとFAOの合同作業部会が開かれ、雌および雄の SY の推定が試みられた(IWC, 1969)。

推定法の基本は、捕獲によって雌の成熟年齢、妊娠率および自然死亡が変化することによって余剰が生じるという考え方である。まず雌の成熟資源個体数を N_{Fm} として、成熟年齢 m 、妊娠率 p 、自然死亡 M を用いて成熟に達する雌即ち加入量を $N_{Fm}(p/2)e^{-mM}$ 、雌の死亡数を $N_{Fm}(1-e^{-M})$ と置く。平衡状態では両者が等しくなるので

$$(1 - e^{-M})e^{mM} = p/2$$

である。ここで $m=10$ 、 $p=0.20$ と置くと、 $M=0.058 \approx 0.06$ を得る。捕獲によって雌資源が減少した時、 $m=9$ 、 $p=0.30$ に変化したとすると、その時の N_{Fm} を10000として、成熟に達する雌は $10000(0.30/2)e^{-mM}=874$ 、死亡数は $10000(1-e^{-M})=582$ となり、その差292が余剰となる。この余剰分を捕獲するための F は次のようにして求める。加入年齢を t_r とし m より大きいとする。成熟雌資源 N_{Fm} は未加入部分と加入部分からなり、

$$N_{Fm} = \frac{R(1 - e^{-M(t_r - m)})}{1 - e^{-M}} + \frac{R e^{-M(t_r - m)}}{1 - e^{-(M+F)}}, \quad R = N_{Fm}(p/2)e^{-mM}$$

平衡状態を仮定すると、 R の式の両辺を R で割って

$$N_{Fm}/R (p/2)e^{-mM} = 1$$

という式を得る。この式はパラメタとして M 、 t_r 、 p 、 F を含む。 F 以外の値が既知のときは、この式を解いて F を求めることができる。例をあげると、 $M=0.06$ で $t_r=14$ の時は $F=0.05$ 、 $M=0.04$ 、 $t_r=19$ ならば $F=0.85$ となる。 M や t_r の値によって F の値は大きく変化する。若齢期の M の値が成熟個体と異なるときは、年齢 t_j までの若齢群の値を M_j として区別し、 e^{-mM} を $e^{-(M_j t_j + M(m - t_j))}$ とする。

雄についても同様な方法が考えられる。雌の数を N_{Fm} 、妊娠率 $p=0.30$ 、雄の自然死亡は未成熟個体 M_1 、成熟個体 M_2 、正常繁殖が可能な雄1頭に対する交尾可能な雌の数の上限を n 、捕獲資源への加入年齢を t_r 、社会的成熟年齢を t_m として、

$$t_m \text{に達する数} = 0.15 N_{Fm} e^{-M_1 t_r} \times e^{-(F+M_1)(t_m-t_r)}$$

$$\text{成熟雄の死亡数} = N_{Fm}/n \cdot (1 - e^{-(M_2+F)})$$

なおここで N_{Fm}/n は N_{Fm} 頭の成熟雌に対応できる雄の数の下限である。資源が安定しているとして、上記の2つの値を等しいとおき、安定状態に対応する F を求める。この F を用い、平衡捕獲 C_E を

$$C_E = F/(F+M) \cdot 0.15 N_{Fm} e^{-M_1 t_r}$$

により計算する。 $t_m=25$ 、 $t_r=14$ 、 $N_{Fm}=10000$ として、雌雄の比率 $n=20$ または 10 の時の雄の SY_M は 443 または 370 となる。雌については先に示したように、加入年齢を 9 歳として、共に 292 となっている。

Allen(1973)はこれらの計算をする電算機プログラムを開発した。

Ohsumi and Fukuda(1972)は北太平洋のマッコウクジラについて、基本的にはIWC(1969)のモデルに従い、成熟雌資源量 N_{Fm} の減少につれて妊娠率の増加や雌の成熟年齢の低下する状態を仮定し、雌雄の SY を計算した。その結果を用いて N_{Fm} のいろいろな減少程度に対応する捕獲対象資源量 N_F 、 N_M 、および SY_F 、 SY_M を計算し、資源量に対して SY を図示した。雌の SY_F は当然 N_F が 0 と 100% のところで 0 となる山型曲線を与えており、ほぼ左右対称で、最大点は N_F が 55% 付近のところにある。一方雄の捕獲は、雌が未利用の場合でも SY_M は高く、その最大点は N_F が $75-78\%$ の所で得られている。雌雄別にそれぞれの N_F 、 N_M に対する SY_F 、 SY_M を図示すると、雌についてはピークが左に偏った曲線が得られた。

Allen and Kirkwood(1977a)はAllen(1973)をさらに発展させ、またコホートモデルも導入した。これらの成果は多くの電算機プログラムの開発につながった。Allen(1977c)はこれらを紹介している。プログラムSPVAPは雌資源のレベルに対応した雄と雌の SY を頭数と重量で計算し、また対応する F の値を出力する(Allen, 1977h)。ここでは p 、 M 、 M_j および t_m は雌成熟資源 N_{Fm} の変化につれて変わるものとし、その関係式は、 M の例で示すと

$$M = M_0 + (M_U - M_0)(N_{Fm}/N_{FmU})^{2+1}$$

とおく。体重の成長曲線も与えておく。ここで添字の 0 は資源量 0 の時の値、 U は未利用時の値を表す。

SPDYN は初期平衡資源から捕獲によって資源の各部分の頭数がどう変化するかを計算する(Allen and Kirkwood, 1977c)。初期資源を安定させている幼期死亡 M_{jU} は次の関係式により求める。ここで t_j は幼期死亡の作用している期間である。

$$M_{jU} = \frac{1}{t_j} \ln\left\{ \frac{p_U}{2(1-e^{-M_U})} - M_U(t_{mU} - t_j) \right\}$$

M_U 、 t_{mU} には適切な値を与える。モデルが幼期死亡を含まない時は、 M_U を

$$(p_U/2)e^{-M_U t_{mU}} + e^{-M_U} - 1 = 0$$

を解いて求める。

SPCOHは資源動態をコホートモデルによって計算するもので、資源は次の要素に分解されている(Allen and Kirkwood, 1977d)。幼獣、未加入未成熟、加入未成熟、加入成熟雄、ハレムマスター、リザーブ雄、余剰雄、未加入成熟雌、加入成熟雌。密度効果による M や p の変化は、パラメタを x で表し、生物量を B として

$$x_B = x_0 + (x_U - x_0)(B/B_U)^{2+1}$$

とする。成熟雌の給数を N_{Fm} とすると、出産量は $R=N_{Fm}p/2$ 、生残過程は年齢 t の幼期では $N=Re^{-M^j}$ 等となる。これらの関係を用いてLeslieモデルのマトリックスを構成する。

Beddington and Kirkwood(1980)は、マッコウクジラの雌雄で生態も利用方法も異なるので、性別に動態モデルを考えた。成熟雌の個体数を X 、雄を Y で表して

$$X_{t+1} = \lambda_F(X_t - C_F) + 1/2 \lambda_F^k X_{t-k} F(X_{t-k}, Y_{t-k})$$

$$Y_{t+1} = \lambda_M(Y_t - C_M) + 1/2 \lambda_M^j Y_{t-j} F(X_{t-j}, Y_{t-j})$$

と置いた。ここで生残率と成熟年齢をそれぞれ雌で λ_F と k 、雄で λ_M と j とする。 $F(X_t, Y_t)$ は出産率である。 C_F 、 C_M は雌、雄の捕獲数である。ここで $F(X_t, Y_t)$ の型が問題である。当時適用されていたモデルでは、この値はある X に対して、 Y がある値以上では一定で、それ以下では Y に比例して低下するとされていた。性比が一定ならば、一般化されたロジスティックモデルに従うものとする。捕獲の方法の影響を受ける時は $F(X_t, Y_t, C_F, C_M)$ として考える。このモデルからMSYを計算するには、上の式で X 、 Y がともに平衡点にあるとして、それぞれ、 $\lambda_F C_F$ 、 $\lambda_M C_M$ を左辺に移し、 $C=C_F+C_M$ として、 $\partial C/\partial X=0$ 、 $\partial C/\partial Y=0$ によって求めることができる。

3.4.2 体長組成の利用

資源の解析をより精密化するためには、漁獲物の年齢組成のデータが重要な情報として利用されるが、マッコウクジラについては年齢の査定法の問題などもあって、年齢組成の資料は部分的にしか得られていない。一方捕獲物の体長は全個体について測定されることになっている。マッコウクジラの雄は成熟後も成長を続けるので、体長を年齢の補助資料として活用することが考えられる。

Holt(1977c)は、南半球のマッコウクジラ雄の平均体長が1930年代には53.5フィートであったものが次第に低下して、1969/70、1971/72には47フィートとなったことに注目した。平均体長の変化は選択性の変化でも起こり得るが、彼はこの低下が捕獲による死亡率の増加に対応したもので、資源量の減少が大きいほど平均体長が小さくなるという関係を利用して、資源量の推定を試みた。加入群の平均体長を l 、既加入群の平均体長を l_1 とすると、全体の平均体長は

$$l = (R_1 l_1 + (P - R_1) l) / P$$

となる。 P は資源量、 R は加入量である。 R や l_1 は変化せず、捕獲は漁期中一様に分布しており、また選択性はないとする。 x 年の間に資源量が P_1 から P_2 に変化したとすると、平均

体長を l_1 、 l_2 として、

$$P_1 l_1 = R_r l + (P_1 - R) {}_n l_1$$

$$P_2 l_2 = R_r l + (P_2 - R) {}_n l_2$$

$$P_2 = P_1 + xR - \Sigma C - xM(P_1 + P_2)/2$$

となる。ここで $xM(P_1 + P_2)/2$ は x 年間の自然死亡個体数、 ΣC は総捕獲数である。これらに式から

$$\frac{P_2}{P_1} = \frac{({}_n l_2 - r l)({}_n l_1 - l_1)}{({}_n l_2 - l_2)({}_n l_1 - r l)}$$

$$P_1 = \left\{ \frac{R({}_n l_1 - r l)(1 + xM/2)}{({}_n l_2 - l_2)} - xR + \Sigma C \right\} / (1 - xM/2)$$

さらに

$$R = \Sigma C / \left\{ \frac{({}_n l_2 - r l)}{({}_n l_1 - l_1)} - \frac{({}_n l_2 - r l)}{({}_n l_2 - l_2)} (1 - xM/2) + x \right\}$$

を得る。1947/48に平衡状態の資源から捕獲が始まったとして、14年後の1961/62年の資源状態を評価した。 ${}_n l_2$ は推定できないが、 ${}_n l_2$ の値をいろいろ変えて計算した結果では、 P_1 や R の変化の範囲は狭かったが、 P_2/P_1 の値は大きく変化した。

3.4.3 捕獲物の体長組成に当てはめる推定法

Beddington and Cooke(1981)は、CPUEや目視データが利用できない時に、年齢データを使ったVPAのような資源量推定法に注目し、当時問題になっていた北西太平洋のマッコウクジラ雄の資源評価法に体長組成のデータを用いることを考えた。資源動態の基礎モデルは

$$N_{a,t+1,t+1} = e^{-M_m}(N_{a,t} - C_{a,t}) \quad a > 1$$

$$N_{1,t+1} = 1/2 e^{-M_j} B_t$$

とした。ここで B_t は出生数、 M_m 、 M_j は雄および幼獣の M である。 F_t を成熟雌の個体数として、出生数を

$$B_t = F_t \{ P + Q(1 - (F_t/F_0)^{1+Z}) \}$$

と表した。ここで、 P は初期資源の時の妊娠率、 Q 、 Z はパラメタで、雄資源は繁殖に影響しない程度に十分大きいとした。雌の動態は

$$F_{t+1} = e^{-M_f}(F_t - CF_t) + 1/2 e^{-(T_f-1)M_f} e^{-M_j} B_{t-T_f+1}$$

となる。 CF_t は捕獲数、 M_f は自然死亡係数、 T_f は成熟年齢である。

資源は本格的捕獲の始まった1910年には平衡状態にあったとすると、加入率と死亡率が等しいとして、

$$P e^{-M_j} = 2(1 - e^{-M_f}) e^{(T_f-1)M_f}$$

である。この年の a 才の雄の個体数は、1910年を $t=0$ として

$$N_{aj} = 1/2 F_0 P e^{-M_j} e^{(1-a) M_m}$$

$$= F_0 (1 - e^{-M_j}) e^{(\tau_f - 1) M_j} e^{(1-a) M_m}$$

ここで、年齢に対する選択性が漁業種により異なるとして、j漁業について S_{aj} とし、これが年により変化しないものとする

$$C_{aj,t} = C_{j,t} S_{aj} N_{aj,t} / \sum_j S_{ij} N_{ij,t}$$

である。選択性は繰り返し計算によって求める。まず適当な初期資源量とパラメタの値を与え、 $S_{aj}=1$ として1910年以降の $N_{aj,t}$ を計算する。選択性は上の式から

$$S_{aj} = C_{aj,t} (\sum_j S_{ij} N_{ij,t}) / (C_{j,t} N_{aj,t})$$

として求める。 $C_{aj,t}$ は体長組成を利用して計算する。 a 才の中の体長 l の割合を k_{aj} とすると、資源全体の中での割合は $k_{aj} N_{aj,t} / \sum_j k_{ij} N_{ij,t}$ であるから、体長組成を $CL_{l,j,t}$ とすると、

$$C_{aj,t} = \sum_l CL_{l,j,t} k_{aj} N_{aj,t} / \sum_j k_{ij} N_{ij,t}$$

この $C_{aj,t}$ を使って S_{aj} を求め、この S_{aj} を用いて同じ計算を繰り返す。3回程度の繰り返しで S_{aj} は収束した。 S_{aj} は t 毎に得られるが、捕獲量を重みにして平均すると

$$S_{aj} = \sum_t \{ \sum_j S_{ij} N_{ij,t} \sum_l (CL_{l,j,t} k_{aj} / \sum_j k_{ij} N_{ij,t}) \}$$

となる。収束した S_{aj} から、期待体長組成は

$$CL_{l,j,t}(\text{expected}) = C_{j,t}(\text{observed}) \sum_a S_{aj} k_{aj} N_{aj,t} / \sum_j \sum_a S_{aj} k_{aj} N_{aj,t}$$

として求められる。

$$SS = \sum_j \sum_t \sum_l \{ CL_{l,j,t}(\text{exp}) - CL_{l,j,t}(\text{obs}) \}^2$$

を最小にする初期資源量、 M_m および Q の値を探索し、それぞれの推定値とする。

彼らは選択性が体長依存の場合についても検討している。選択性は t 年について

$$S_{l,j,t} = (CL_{l,j,t} / \sum_j CL_{l,j,t}) / (\sum_a N_{aj,t} / \sum_k \sum_a N_{ak,t})$$

と表される。 $CL_{l,j,t}$ の期待値は $CL_{l,j,t}$ を資源量に選択性を掛けたものに比例して配分する。

$$CL_{l,j,t}(\text{exp}) = (\sum_j CL_{l,j,t}) (S_{l,j} \sum_a N_{aj,t}) / (\sum_j S_{ij} \sum_a N_{aj,t})$$

この量を用いて SS を最小にする値を求めて推定する。

Shirakihara and Tanaka(1982a)のモデルはBeddingtonらのそれと同様であるが、 $C_{aj,t}$ の計算で $k_{aj} N_{aj,t}$ を $k_{aj} S_{aj} N_{aj,t}$ と書き変えている。 k_{aj} の値は捕獲物のデータから得られているとすると、 $N_{aj,t}$ を $S_{aj} N_{aj,t}$ とする方が合理的である。

Beddingtonらは体長組成 $CL_{l,j,t}$ を年齢組成 $C_{aj,t}$ に変換して動態モデルに適用しているが、Tanaka(1983)は体長組成の動態を考えている。この場合年齢による体長の増加を考える。 a 才で体長階級が l であった個体が、 $a+1$ 才で階級 $l+i$ となる確率 $P(l, l+i; a)$ を考える。最大体長の階級を L として

$$\sum_{i=0}^{L-l} P(l, l+i; a) = 1$$

である。動態式は

$$N_{aj,t} = \sum_{i=0}^{L-l} P(l-i, l; a-1) e^{-M} (N_{a-1, l-i, t-1} - C_{a-1, l-i, t-1})$$

となる。ここで階級 l の上下限を $l-1/2$ 、 $l+1/2$ とする。年齢 a 内での体長 l の分布を平均 μ_a 、標準偏差 σ_a の正規分布とし、その確率密度を $n(l;a)$ とすると分布関数を Φ で表して

$$n(l;a) = \Phi(l+1/2; \mu_a, \sigma_a) - \Phi(l-1/2; \mu_a, \sigma_a)$$

a 才で l 階級の個体の $a+1$ 才での体長の分布範囲を階級 l_1 から l_2 までとする。 l_1 、 l_2 について次の関係を想定する。

$$\Phi(l_1-1/2; \mu_{a+1}, \sigma_{a+1}) \leq \Phi(l-1/2; \mu_a, \sigma_a) < \Phi(l_1+1/2; \mu_{a+1}, \sigma_{a+1})$$

$$\Phi(l_2-1/2; \mu_{a+1}, \sigma_{a+1}) \leq \Phi(l+1/2; \mu_a, \sigma_a) < \Phi(l_2+1/2; \mu_{a+1}, \sigma_{a+1})$$

確率 $P(l, l+i; a)$ は、 $2 > l_2 - l_1 \geq 1$ の場合

$$P(l, l_1; a) = \{\Phi(l_1+1/2; \mu_{a+1}, \sigma_{a+1}) - \Phi(l_1-1/2; \mu_a, \sigma_a)\} / n(l; a)$$

$$P(l, l_2; a) = \{\Phi(l_2+1/2; \mu_a, \sigma_a) - \Phi(l_2-1/2; \mu_{a+1}, \sigma_{a+1})\} / n(l; a)$$

$l_2 - l_1 \geq 2$ については、 $l_1+1 \leq l' \leq l_2-1$ となる l' について

$$P(l, l'; a) = n(l'; a+1) / n(l; a)$$

$l_2 = l_1$ ならば、当然確率 P は 1 となる。

加入年齢群 $N_{0,t}$ 中の体長 l の個体数は $N_{l,t} = N_{0,t} \cdot n(l; 0)$ である。 a 才 l 級の捕獲率 f_t 、捕獲数 $C_{l,t}$ の推定値は、 $S_{l,t} = S_a S_l \varepsilon_{l,t}$ として

$$f_t(\text{est}) = \sum_l C_{l,t} / \sum_l (S_{l,t} N_{l,t})$$

$$C_{l,t}(\text{est}) = f_t(\text{est}) S_{l,t} N_{l,t} = C_{l,t} S_a \varepsilon_{l,t} N_{l,t} / \sum_l (S_a \varepsilon_{l,t} N_{l,t})$$

選択性が体長のみ依存する時は $S_a \varepsilon_{l,t} = 1$ となり

$$C_{l,t}(\text{est}) = C_{l,t} N_{l,t} / \sum_l N_{l,t}$$

年齢依存ならば

$$C_{l,t}(\text{est}) = C_{l,t} S_a N_{l,t} / \sum_l (S_a N_{l,t})$$

となる。この $C_{l,t}(\text{est})$ が観測値に近くなるように初期資源量等を決める。これを用いて $N_{l,t}$ を計算し、 $S_{l,t}$ を求める。

4. むすび

鯨資源の動態研究について考えるとき、いわゆる 3 人委員会の活動を忘れることはできない。彼らの報告 (Chapman et al, 1964) が IWC から印刷出版されたとき、さつそくこれを読んだ。魚類の資源動態研究をしていた私は、クジラも魚類も同じだなという印象を受けた。この 3 人委員会の活動がその後の鯨資源の動態研究を促進したことは間違いない。日本でも 1960 年代の終わり頃に土井、大隅、福田らの動態研究が発表されている。

動態研究は 1970 年代に著しく発展した。この報文で引用した文献は多くが 1970 年代のものである。このような発展を支えたものとしてコンピュータ技術がある。この時代の研究のほとんどがコンピュータを活用したものであった。人力では扱いきれないような複雑で高度かつ大量の計算を処理し、資源評価の方法に新しい時代をもたらした。このような発展の裏で、計算の根拠となる動態モデルの果たした役割も忘れることができない。

資源動態モデルは資源評価のためにはなくてはならないものである。モデルによって鯨資源の変動をシミュレートし、現実の変動と比較することによってパラメタを推定し、資源を評価する。評価に当たってまず問題になるのは、捕獲の下で資源が維持されているか、あるいは減少しつつあるかの判定である。ここではCPUEが利用され、その増減の理論が種々考えられた。

動態モデルとしていろいろな型が提案されたが、基本的には

$$N_{t+1} = (N_t - C_t)e^{-M} + R_{t+1}$$

の型による。資源は捕獲と自然死亡によって減少し、一方加入によって補われる。この式の中の R_{t+1} の内容が問題である。現在 Pella-Tomlinson(1969)型が利用されている。その根拠は、大型哺乳動物での一般的傾向として、余剰生産が最大になる点(MSYL)が、ロジスティックモデルと違って、50%より高い所にあるということである。しかし鯨資源について実証的証拠が示されているわけではない。

この評論では1980年頃までの動態モデルの展開を紹介したが、その後はモデルよりもデータの解析や処理、パラメタの推定法が多く議論されている。しかしこれは、動態モデルが完成されたという意味ではない。環境との関係、種間関係あるいは生態系のモデルが要求されているが、この面での目立った進展は見られない。その大きな原因は、モデルを支えるようなデータが不足していることである。まだまだやるべきことは山ほどある。今後の研究に期待したい。

文 献

- Allen, K.R. 1966: Some methods for estimating exploited populations. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 23(10):1553-1574.
- Allen, K.R. 1968: Simplification of a method of computing recruitment rates. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 25(12):2701-2702.
- Allen, K.R. 1969: An application of computers to the estimation of exploited populations. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 26(1):179-189.
- Allen, K.R. 1973: The computerized sperm whale population model. *Rep. int. Whal. Commn.*, 23:70-74.
- Allen, K.R. 1976: A more flexible model for baleen whale populations. *Rep. int. Whal. Commn.*, 26(2):247-263.
- Allen, K.R. 1977a: Changes in catch and population for sustained managed stocks below MSY level. *Rep. int. Whal. Commn.*, 27:104-105.
- Allen, K.R. 1977b: Update estimates of fin whale stocks. *Rep. int. Whal. Commn.*, 27:221.

- Allen, K.R. 1977c: Some computer programmes applicable to sperm whale population analysis. *Rep. int. Whal. Commn*, 27:253.
- Allen, K.R. 1977d: A computer programme to calculate age distributions for animals of known length (TAGK). *Rep. int. Whal. Commn*, 27:254-256.
- Allen, K.R. 1977e: A computer programme for the estimation of new recruits in the catch (CPOP). *Rep. int. Whal. Commn*, 27:257.
- Allen, K.R. 1977f: A computer programme to calculate sustainable yield and fishing mortality for a stable population of female sperm whales (SPFST). *Rep. int. Whal. Commn*, 27:261.
- Allen, K.R. 1977g: A computer programme to calculate sustainable yield and fishing mortality for male sperm whales (SPMST). *Rep. int. Whal. Commn*, 27: 262.
- Allen, K.R. 1977h: A computer programme to calculate sustainable yields and fishing mortality for sperm whale populations (SPVAP) of variable size. *Rep. int. Whal. Commn*, 27: 263.
- Allen, K.R. 1978: Notes on the calculation of recruitment rates (r_{11}) from age composition. *Rep. int. Whal. Commn*, 28:147-149.
- Allen, K.R. 1981: Further notes on the calculation of r_{11} recruitment rates. *Rep. int. Whal. Commn*, 31:597-599.
- Allen, K.R. and Kirkwood, G. P. 1977a: Further development of sperm whale population models. *Rep. int. Whal. Commn*, 27: 106-112.
- Allen, K.R. and Kirkwood, G. P. 1977b: A simplified computer programme for the estimation of exploited populations (CHPOP). *Rep. int. Whal. Commn*, 27: 258-259.
- Allen, K.R. and Kirkwood, G. P. 1977c: Programme to calculate time series of sperm whale population components for given catches (SPDYN). *Rep. int. Whal. Commn*, 27:264-267.
- Allen, K.R. and Kirkwood, G. P. 1977d: A sperm whale population model based on cohorts (SPCOH). *Rep. int. Whal. Commn*, 27: 268-271.
- Allen, K.R. and Kirkwood, G. P. 1978: Simulation of Southern Hemisphere sei whale stocks. *Rep. int. Whal. Commn*, 28:151-157.
- Allen, K.R. and Kirkwood, G. P. 1979: Program to estimate baleen whale population sizes (BALEEN). *Rep. int. Whal. Commn*. 29:367-368.
- Beddington, J.R. 1978: On the dynamics of sei whales under exploitation. *Rep. int. Whal. Commn*, 28:169-172.
- Beddington, J.R. 1979: On some problems of estimating population abundance from

- catch data. *Rep. int. Whal. Commn*, 29:149-154.
- Beddington, J.R. and Cooke, J.G. 1981: Development of an assessment technique for male sperm whales based on the use of length data from the catches, with special reference to the North West Pacific stock. *Rep. int. Whal. Commn*, 31:747-760.
- Beddington, J.R., Cooke, J.G. and de la Mare, W.K. 1983: Estimations of the Western North Pacific sperm whale population using the length distribution of the catches. *Rep. int. Whal. Commn*, 33:747-749.
- Beddington, J.R. and Kirkwood, G.P. 1980: On the mathematical structure of possible sperm whale models. *Rep. int. Whal. Commn*, (Special. issue.2): 57-58.
- Beddington, J.R. and May, R.M. 1980: A possible model for the effect of adult sex ratio and density on the fecundity of sperm whales. *Rep. int. Whal. Commn*, (Special. issue.2):75-76.
- Beverton, R.J.H. and Holt, S.J. 1957: On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Inv., Ser.2, 19, U.K.*, pp.533.
- Breiwick, J.M. 1976: Population estimation of Antarctic minke whales based on Japanese catch and effort data. *Rep. int. Whal. Commn*, 26(2):287-296.
- Breiwick, J.M. 1977: Analysis of the Antarctic fin whale stock in Area I. *Rep. int. Whal. Commn*, 27:124-127.
- Breiwick, J.M. 1978: Reanalysis of Antarctic sei whale stocks. *Rep. int. Whal. Commn*, 28:345-368.
- Chapman, D.G. 1970: Re-analysis of Antarctic fin whale population data. *Rep. int. Whal. Commn*, 20:54-59.
- Chapman, D.G. 1974: Estimation of population size and sustainable yield of sei whales in the Antarctic. *Rep. int. Whal. Commn*, 24:82-90.
- Chapman, D.G. 1977: Summary of North Pacific sperm whale assessments. *Rep. int. Whal. Commn*, 27:212-213.
- Chapman, D.G., Allen, K.R. and Holt, S.J. 1964: Reports of the Committee of Three Scientists on the special scientific investigation of the Antarctic whale stocks. *Rep. int. Whal. Commn*, 14:32-106.
- Cooke, J.G. and Beddington, J.R. 1982a: Western North Pacific estimates using the revised Beddington and Cooke technique. *Rep. int. Whal. Commn*, 32:143-145.
- Cooke, J.G. and Beddington, J.R. 1982b: Further development of an assessment technique for male sperm whales based on length data from the catches. *Rep. int. Whal. Commn*, 32:239-241.

- Doi, T. and de la Mare, W.K. 1983: Description of and simulation studies on the length-specific sperm whale assessment technique. *Rep. int. Whal. Commn*, 33:741-745.
- Cooke, J.G., de la Mare, W.K. and Beddington, J.R. 1983a: Stock estimates for Southern Hemisphere sperm whales using the Beddington-Cooke length-specific technique. *Rep. int. Whal. Commn*, 33:725-729.
- Cooke, J.G., de la Mare, W.K. and Beddington, J.R. 1983b: An extension of the sperm whale model for the simulation of the male population by length and age. *Rep. int. Whal. Commn*, 33:731-733.
- Doi, T. 1979: Theoretical aspects analysed by introducing age-specific mortality and age-specific availability into population analysis of minke whales in the Antarctic. *Rep. int. Whal. Commn*, 29:439-445.
- Doi, T. and Ohsumi, S. 1968: Memorandum of further study on population assessment of sei whales in the Antarctic. *Rep. int. Whal. Commn*, 18:67-72.
- Doi, T. and Ohsumi, S. 1969: Fifth memorandum on results of Japanese stock assessment of whales in the North Pacific. *Rep. int. Whal. Commn*, 19:123-129.
- Doi, T. and Ohsumi, S. 1970: On the maximum sustainable yield of sei whales in the Antarctic. *Rep. int. Whal. Commn*, 20:88-96.
- Doi, T., Ohsumi, S. and Nemoto, T. 1967: Population assessment of sei whales in the Antarctic. *Norsk Havalfangst-Tidende*, 56(2):25-41.
- Doi, T., Ohsumi, S., Nasu, K. and Shimadzu, Y. 1970: Advanced assessment of the fin whale stock in the Antarctic. *Rep. int. Whal. Commn*, 20:60-87.
- FAO 1966: Report on the effects on the whale stocks of pelagic operations in the Antarctic during the 1964/65 season and on the present status of those stocks. *Rep. int. Whal. Commn*, 16:25-38.
- FAO 1967: Report on the effects on whale stocks of pelagic operations in the Antarctic during the 1965/66 season and on the present status of those stocks. *Rep. int. Whal. Commn*, 17:47-69.
- Holt, S.J. 1977a: Assessment of Southern Hemisphere minke whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 27:214-215.
- Holt, S.J. 1977b: Simulation of Southern Hemisphere sei whale stocks. *Rep. int. Whal. Commn*, 27:216-220.
- Holt, S.J. 1977c: Estimation of sperm whale population sizes from changes in the mean size of whales in catches. *Rep. int. Whal. Commn*, 27:363-367.
- Holt, S.J. 1978: A comment on the assessments for Southern Hemisphere sei whales in the 1976 Report of the Scientific Committee. *Rep. int. Whal. Commn*, 28:

- 389-390.
- Holt, S.J. 1979: A simple model of pelagic whaling. *Rep. int. Whal. Commn*, 29: 155-157.
- Holt, S.J. 1980: Two concerns about the sperm whale model. *Rep. int. Whal. Commn*, (Special issue 2):231-232
- Horwood, J.W. 1978: Sei whale catch statistics and estimated replacement rates. *Rep. int. Whal. Commn*, 28:391-399.
- IWC 1967: Sperm whale sub-committee meeting report. *Rep. int. Whal. Commn*, 17: 120-127.
- IWC 1969: Report of the IWC-FAO working group on sperm whale stock assessment. *Rep. int. Whal. Commn*, 19:39-83. (pp.41-45; pp.60-62)
- IWC 1977: Report of the Scientific Committee. *Rep. int. Whal. Commn*, 27:36-51. (11.1.1 Sei whales. 27:39-41.)
- IWC 1978: Report of the special meeting on Southern Hemisphere sei whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 28:335-343.
- IWC 1980a: Report of the sub-committee on sperm whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 30:79-96.
- IWC 1980b: Report of the sub-committee on minke whales (Southern Hemisphere and North Pacific). *Rep. int. Whal. Commn*, 30:96-100.
- Kirkwood, G.P. 1977: A new program for the estimation of exploited populations (CHPOPR). *Rep. int. Whal. Commn*, 27:260.
- Kirkwood, G.P. 1980: A note on the modelling of sperm whale pregnancy rates. *Rep. int. Whal. Commn*, (Special issue 2):79-80.
- Kirkwood, G.P. and Allen K.R. 1978: Programme to calculate time series of sei whale population componets for given catches (SEI). *Rep. int. Whal. Commn*, 28:227-231.
- Leslie, P.H. 1945: The use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33:183-212.
- Leslie, P.H. 1948: Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35:213-245.
- Ohsumi, S. 1973: Revised estimation of recruitment rate in the Antarctic fin whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 23:192-199.
- Ohsumi, S. and Fukuda, Y. 1972: A population model and its application to the sperm whale in the North Pacific. *Rep. int. Whal. Commn*, 22:96-110.
- Ohsumi, S. and Fukuda, Y. 1975a: A review on population estimates for the North Pacific sei whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 25:95-101.

- Ohsumi, S. and Fukuda, Y. 1975b: On the estimates of exploitable population size and replacement yield for the Antarctic sei whale by use of catch and effort data. *Rep. int. Whal. Commn*, 25:102-105.
- Ohsumi, S. and Masaki, Y. 1977: Stocks and trends of abundance of the sperm whale in the North Pacific. *Rep. int. Whal. Commn*, 27:167-175.
- Pella, J.J. and Tomlinson, P.K. 1969: A generalized stock production model. *Inter-Amer. Trop. Tuna Commn, Bull.*, 13:421-496.
- ピールー, E.C. (南雲・合田・藤村訳) 1977: 数理生態学. 産業図書, 東京, pp.315.
- Pope, J.G. and Shepherd, J. 1982: A simple method for the consistent interpretation of catch at age data. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 40:176-184.
- Ricker, W.E. 1958: Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Bd. Canada*, 119, pp.300.
- Sakuramoto, K. and Tanaka, S. 1985: A new multi-cohort method for estimating Southern Hemisphere minke whale populations. *Rep. int. Whal. Commn*, 35:261-271.
- Shirakihara, K. and Tanaka, S. 1982a: Reconstruction of the Beddington and Cooke age-specific model and some comments on their models for sperm whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 32:243-247.
- Shirakihara, K. and Tanaka, S. 1982b: Population estimation of the northwest Pacific stock of sperm whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 32:249-250.
- Shirakihara, K. and Tanaka, S. 1983: An alternative length-specific model and population assessment for the western North Pacific sperm whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 33:287-294.
- Shirakihara, K., Tanaka, S. and Nakano, T. 1983: The revised age-specific model for population assessment of the western North Pacific sperm whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 33:757-759.
- Shirakihara, K., Tanaka, S. and Tedori, J. 1982: Population estimation of the north-west Pacific stock of sperm whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 32:145-146.
- Smith, T.D. 1977a: Calculation of apparent increases in the Antarctic sei whale population between 1930 and 1960. *Rep. int. Whal. Commn*, (Special issue 1): 135-139.
- Smith, T.D. 1977b: A matrix model of sperm whale populations. *Rep. int. Whal. Commn*, 27:337-342.
- 田中昌一 1960: 水産生物の population dynamics と漁業資源管理. 東海水研報, 28:1-200.
- Tanaka, S. 1983: Dynamics model of male sperm whales for generalised selectivity.

- Rep. int. Whal. Commn*, 33:723-724.
- Tillman, M.F. 1977: Estimates of population size for the North Pacific sei whale. *Rep. int. Whal. Commn*, (Special issue 1):98-106.
- Tillman, M.F. 1978: Some theoretical considerations in the application of recruitment models to sei whale stock assessments. *Rep. int. Whal. Commn*, 28:469-472.
- Tillman, M.F. and Breiwick, J.M. 1977: Estimates of stock size for exploitable North Pacific male sperm whales. *Rep. int. Whal. Commn*, 27:180-185.