琵琶湖産アユの資源動態に関する一試論

田中秀具

An essay on the Population dynamics of Ayu ,
Plecoglossus altiveris in Lake Biwa

Hidetomo　Tanaka

キーワード：アユ、琵琶湖、資源水準、時系列解析、環境収容力

琵琶湖に生息するアユ *Plecoglossus altiveris* はコアユ(湖アユ、小アユ)と呼ばれ、琵琶湖漁業にとって最も重要な水産資源の一つである。故に滋賀県水産試験場(以下、滋賀水試)におけるアユ資源研究の歴史は古く、遅くとも前世紀半ばには既に「小鮎資源調査」[1)]が行われており、以来主要流入河川における産卵調査、湖内での稚魚ネットによるヒウオ※)生息状況調査、魚群探知機による魚群分布調査、漁獲状況調査などを組み合わせた「コアユ資源予測調査」が現在まで継続的に実施されている。しかし資源量の推定やその変動･動態を長期的な視点で解析した研究はほとんどなく、西森[2)]の 2009 年までの 10 年間に関する現存尾数と現存量を推定した研究がおそらく唯一の存在である。

ところで近年の琵琶湖産アユ資源には、2012 年秋に産卵数が極端に少なかったこと、2016 年秋に平年の約 2 倍の産卵数が確認されたにも関わらず、2016 年冬～17 年春には極度の不漁であったこと､2017 年秋の成熟親魚の不足により産卵数が非常に少なかったことなど、これまでの資源研究では予測しえない現象が頻発している。このような現象が何故生じるのか、現象の本態は何かを知るためには、近年のアユ資源の動態を解析する必要がある。本稿では、滋賀水試の蓄積データに数理モデルをあてはめて琵琶湖産アユの長期的な資源変動を概観し、それを基にした近年のアユ資源動態の一つの見方を提示する。

材料および方法

本研究の設計

琵琶湖産アユ資源の長期変動を検討しようとすれば、滋賀水試が一定の手法で長期間継続していて、且つアユ個体群全体の数量を対象としている産卵調査による産卵数を基にすることになる。

勿論産卵調査とて主要河川の調査なので、全体量を把握できていないという批判はあろうが、それも承知の上で、1977､78 年の琵琶湖流入する仔アユ個体数の推定[3)4)]や滋賀水試の産卵調査結果の記述との整合性から、本論では産卵調査による産卵数が資源の全体量推定に使用可能であることを前提にした。なお、これについては「総括ならびに考察」の「産卵調査による産卵数からの資源量推定」の項で詳述する。

滋賀水試の産卵調査による「ある年」の有効産卵数と「その翌年」の総産卵数をもとにした生残過程と、滋賀水試保有の漁獲魚の体長、体重データをもとにした成長過程および漁獲統計資料を用いて琵琶湖産アユの成長生残モデルを構築した。

資源量推定の対象としたのは、滋賀水試が保有する漁獲標本のうち体系的に整理された体長測定データが 1974 年級以降であり、他方最新の漁獲量データ(近畿農林水産統計年報(近畿農政局統計部))が本稿執筆時点で 2017 年までであるため、1974～2016 年級の 43 年級である。資源量は年級単位で推定した。年級とは例えばX年級という場合はX年生まれの個体群をいう。

成長生残モデルによる資源量推定

年級毎の資源量を推定するために次のように成長生残モデルを構築した。

成長モデル　成長モデルの構築には滋賀水試が

※)ヒウオ：体表が銀鱗に覆われる前の仔稚魚期のアユのこと。透明感に富むその姿から氷魚（ヒウオ、ヒウヲ）と呼ばれる。

保有する漁獲魚測定データのうち、エリ漁獲標本の体長データを用いた。エリは琵琶湖の様々な漁法のうち、最も定期的(月毎または旬毎)、且つ安定的に標本の揃う漁法である。また田中[5]は「他の漁法と比較すると、エリでは孵化日組成、体長、発育段階のいずれについても、多様なアユがとられる傾向があった」ことを指摘しており、エリ漁獲標本は年級の成長の特徴をとらえていて、年級間の成長を比較するのに適していると思われる。

琵琶湖産アユの成長は孵化時期によって異なることが知られている(田中[6])が、本論では全てのアユが9月30日に孵化(10月1日が孵化後1日)した、すなわち10月を月齢 t=0、翌年9月を月齢 t=11とした。

また漁期前の成長については、年級毎に使用可能なデータが揃わず、唯一詳細な測定データのある1999 年級の耳石解析による日齢と体長との関係を全年級に適用した。漁期前のサイズは漁期以降に比べて小型で、年級間の差も小さく、各年級の成長モデルの特徴には影響は少ないものと考えた。

各年級の漁獲時期別の体長データに Bertalanffy 成長曲線をあてはめた。それは次式で表される。

$$L_i = L_\infty\left(1 - e^{-k(i-i_0)}\right) \quad (1)$$

ここで L_i は日齢(孵化日：i=0) i の体長(mm)、L_∞は極限体長、k は成長係数、i_0 は L=0 時点の日齢である。この体長の成長式を滋賀水試が漁獲標本を元に作成した琵琶湖産アユの体長体重関係式：

$$W = 0.0000003L^{3.862} \quad (2)$$

【L はアユ1尾の体長(mm)、W は同じく体重(g)】を使って体重の成長式(次式)に変換した。

$$W_i = W_\infty\left(1 - e^{-k(i-i_0)}\right)^{3.862} \quad (3)$$

この式に基づき、各月 14 日の体重をその月齢の体重として、各年級の月毎(10月～翌年9月、t≒0.5～11.5)の体重(g)を求めた。

生残モデル　N_tを月齢 t の個体数とする。各年級群の初期個体数(流下仔魚数) N_0は、産卵調査[7-49]における有効産卵数の2.01倍[3]とした。1981年以降の年級群にはこれに安曇川、姉川両人工河川からの流下仔魚数を加えた。すなわち次式(4)により求めた。

$$N_0 = \text{有効産卵数} \times 2.01 + \text{人工河川流下仔魚数} \quad (4)$$

各年級群の最終個体数(N_{11})は翌年の総産卵数の2.01倍の卵を産む親魚数を2倍(性比1を仮定)した。またコアユの1尾あたり産卵数を8000粒と仮定して、次式(5)により求めた。

$$N_{11} = (\text{翌年の総産卵数} \times 2.01/8000) \times 2 \quad (5)$$

各年級の初期個体数 N_0 と最終個体数 N_{11} の間を月毎の自然死亡率を一定とした指数関数に従い減耗すると仮定して、月毎の個体数を次式(6)により求めた。

$$N_{t+1} = (1 - D)N_t - C_t \quad (6)$$

ここで t は10月を t=0としての月齢、N は個体数、C は漁獲統計と漁獲標本を基に推定した漁獲尾数、D は月毎の自然死亡率(年級毎に一定)である。計算は MS-Excel(マイクロソフト社)のアドイン、ソルバーにより、式(5)のN_{11}と式(6)のN_{t+1}(t=10)が一致(差の二乗を最小に)する D を求めた。

産卵数の補正　各年級の産卵調査の原記載(研究報告)に、河川増水により調査不可能など、調査が不完全であった旨の記述があった場合には、産卵数(総産卵数、有効産卵数)に補正を行った。方法は記載があった年級の前後各々2(～3)年級の自然死亡率の平均値を当該年級の自然死亡率とし、この期間の正常と思われる産卵数(補正を必要とするのが後ろなら有効産卵数、前なら総産卵数)から辿って補正を行った。

また産卵調査河川の内、野洲川が毎年の調査対象になったのは1976年級以降、和邇川については1985年級以降である。それら以前の産卵数を補正する必要があった。そこで野洲川については1976～2015年、和邇川については 1985～2015 年の産卵調査データを用いて産卵調査の主要7河川(安曇川、石田川、知内川、姉川、天野川、芹川、犬上川)の合計産卵数と野洲川、和邇川各々の産卵数との関係(直線回帰)を適用して1984年級以前の産卵数を補正した。

資源量の推定　上記の成長モデルと生残モデルを結合させて成長生残モデルとした。このモデルの仕様を総括すると次のようになる。

①成長は Bertalanffy 成長モデル
②各年級の成長はその年級の月別エリ漁獲アユの体長データによる
③漁期前の成長は 1999 年級のヒウオ曳標本の体長データを用いる
④流下仔魚数＝有効産卵数×2.01＋人工河川流下数
⑤最終生残数＝2×翌年の総産卵数／8000
⑥月間自然死亡率は各年級で一定とする

この仕様の下で生残モデルから求めた月毎の個体数に、成長モデルから求めた月毎の平均体重を掛け合わせて、月毎の資源量を求めた。

各年級の月別資源量のうちの最大値をその年級の

推定資源量(代表値)とした。

漁獲の影響の推定　上記の各年級の資源量に対する漁獲の影響は、各年級の流下仔魚数に対する資源量推定時点(月)までの累積漁獲個体数の割合を表す漁獲率：E_{Bmax}を定義し、年級毎にこの値を求めて検討した。

またアユ資源自体への漁獲の影響は、流下仔魚数に対する総漁獲個体数の割合を表す漁獲率：E_{Total}と漁期の平均月間漁獲率：$\bar{E}_t$とによって検討した。

資源変動の解析

1974～2016 年級の資源量を時系列として、そこに現れる変動の様子について状態空間モデルによる時系列解析を行った。状態の推定は、ベイズ推論とハミルトニアン・モンテカルロ法の組み合わせにより行い、計算には統計解析用ソフトウエア R と Stan(R の外部パッケージ：RStan)を使用した[50]。

流下仔魚数と資源量の関係解析

産卵数が多いのに不漁の年級(例えば 1993 年級、直近では 2016 年級)や逆に産卵数が少ないのに漁獲量が多い年級(例えば 1975 年級)がある。このような現象のメカニズムを探る目的で、資源加入量としての流下仔魚数と資源量との関係について解析した。加入(流下仔魚数)が多いと資源量は多いという予想は容易にできるが、その関係に法則性はないのかについて検討したのである。

結　　果

1974～2016 年級の成長生残モデル

1974～2016 年級の体長の成長曲線を図 1 に示した。各年級の成長曲線が描くばらつきは、年級間の体長の異なり具合を表している。図 1 中の太い実線は全年級の成長曲線のパラメータの平均値によって描かれた成長曲線である。図 2 には 1974～2016 年級の月毎の個体数を繋いだ年級毎の生残曲線を示した。図 2 中の太線は全年級の月別個体数の平均値による生残曲線である。この図は各月の生残個体数が年級毎に、特に流下仔魚数によって大きく異なることを示している。流下仔魚数の最も多かったのは 1993 年級の 1271 億尾、最も少なかったのは 1975 年級の 9 億尾で、1974～2016 年級の平均流下仔魚数は 284 億尾であった。一方、最終生残個体数(次年の総産卵数から計算される)は、最大が 1992 年級の 3336 万尾、最少が 2016 年級の 14 万尾、全年級の平均は 777 万尾であった。ただしこの最終生残個体数は繁殖に参加した個体のみの数であることを付記する。

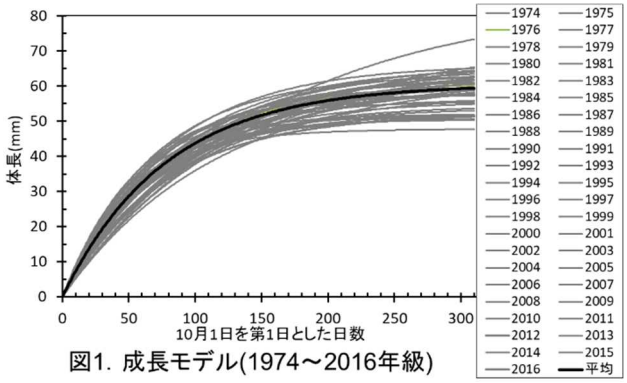

図1. 成長モデル(1974～2016年級)

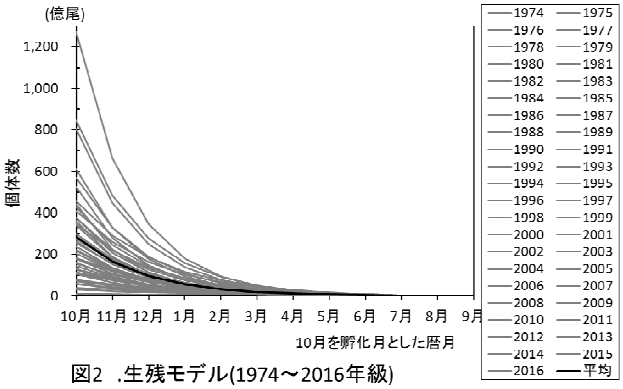

図2 .生残モデル(1974～2016年級)

推定資源量

成長生残モデルによって推定された 1974～2016 年級の資源量を表 1 に示した(小数点以下四捨五入)。推定資源量は最小が 1975 年級の 549 トン、最大が 1991 年級の 9968 トンの範囲でばらつきがあり、全年級の平均は 3677 トンであった。なお各年級の推定資源量(月別資源量のうちの最大値)となった月は、1 月(孵化後 3 ヶ月)が 28 年級、2 月(同 4 ヶ月)が 12 年級、12 月が 2 年級、3 月が 1 年級であった。

琵琶湖におけるアユの漁期は早い年では 11 月 21 日に、遅くとも 12 月には始まる。したがってここ

表1. モデルにより推定された各年級の資源量

年　級	資源量(トン)	年　級	資源量(トン)	年　級	資源量(トン)
1974	1363	1989	3348	2004	1371
1975	549	1990	6253	2005	2377
1976	2127	1991	9968	2006	4385
1977	2154	1992	6844	2007	6722
1978	3067	1993	9310	2008	3807
1979	1753	1994	3333	2009	3887
1980	1227	1995	2112	2010	3409
1981	1038	1996	4658	2011	2077
1982	4641	1997	5534	2012	949
1983	2023	1998	2755	2013	1637
1984	1646	1999	7838	2014	2153
1985	2349	2000	5700	2015	2452
1986	5034	2001	7058	2016	2399
1987	4094	2002	2625		
1988	7049	2003	3026		

に示した推定資源量は漁獲開始後の量である。推定資源量に対する漁獲の影響、および琵琶湖産アユ資源そのものに対する漁獲の影響を検討するため、次項では漁獲率について述べる。

アユ資源に対する漁獲の影響

この項では資源に対する漁獲の影響を次の 2 つの小項目について検討した。

推定資源量に対する影響　各年級の資源量(月別推定値の最大)は前述のように 12~3 月の値で代表されたが、その時点ではすでに漁獲は開始されており、その影響を検討した。各年級の資源量に影響する漁獲率E_{Bmax}は次式(7)：

$$E_{Bmax} = \frac{\sum_{t=0}^{T} C_t}{N_0} \qquad (7)$$

で定義した。右辺分母は流下仔魚数、分子は月齢 $t=T$ までの累積漁獲個体数を表す。つまり 12～3 月は各々 T=2～5 である。表 2 に示すように、推定資源量の月までの漁獲率E_{Bmax}は 0.001～0.040 の範囲にあり、平均 0.006±0.002(95%信頼限界)、推定資源量に対する漁獲の影響は 0.6%程度と推定された。

表2. 資源量に影響する漁獲率；E_{Bmax}

年級	E_{Bmax}	年級	E_{Bmax}	年級	E_{Bmax}
1974	0.003	1989	0.007	2004	0.011
1975	0.012	1990	0.003	2005	0.001
1976	0.001	1991	0.001	2006	0.003
1977	0.002	1992	0.003	2007	0.003
1978	0.001	1993	0.002	2008	0.003
1979	0.004	1994	0.011	2009	0.003
1980	0.022	1995	0.009	2010	0.003
1981	0.040	1996	0.006	2011	0.004
1982	0.002	1997	0.006	2012	0.016
1983	0.007	1998	0.006	2013	0.006
1984	0.006	1999	0.003	2014	0.005
1985	0.015	2000	0.005	2015	0.004
1986	0.004	2001	0.003	2016	0.002
1987	0.005	2002	0.010		
1988	0.001	2003	0.005		

E_{Bmax}が経年的に変化するかを検討したところ、相関係数が r=－0.19 で弱い負の相関があったが、直線回帰した場合の傾きは－0.000103±0.000171(95%信頼限界)で、傾きの 95%信頼区間に 0 を含んでおり、E_{Bmax} には時系列的な変化はないと判定できた。

アユ資源に対する影響　前述のように資源量推定値に対する漁獲の影響は大きくはなかったが、年級全体に対する漁獲の影響を 2 つの指標で検討した。

一つ目は上記のE_{Bmax}と同じ考え方で、T=11 とした各年級の総漁獲率E_{Total}である。これを次式(8)：

$$E_{Total} = \frac{\sum_{t=0}^{T} C_t}{N_0} \qquad \text{(ただし T=11)} \qquad (8)$$

により定義した。これは加入個体数に対する総漁獲個体数の割合である。各年級の E_{Total} は表 3 に示したように、最大は 1975 年級の 0.374、最小は 2005 年級の 0.005 で、全年級の平均は 0.037±0.018(平均±95%信頼限界)であった。

表3. 総漁獲率, E_{Total}

年級	E_{Total}	年級	E_{Total}	年級	E_{Total}
1974	0.110	1989	0.022	2004	0.018
1975	0.374	1990	0.019	2005	0.005
1976	0.050	1991	0.009	2006	0.011
1977	0.049	1992	0.020	2007	0.007
1978	0.026	1993	0.006	2008	0.007
1979	0.054	1994	0.024	2009	0.010
1980	0.094	1995	0.025	2010	0.006
1981	0.132	1996	0.020	2011	0.014
1982	0.012	1997	0.015	2012	0.039
1983	0.062	1998	0.014	2013	0.016
1984	0.062	1999	0.007	2014	0.014
1985	0.051	2000	0.013	2015	0.010
1986	0.037	2001	0.012	2016	0.006
1987	0.036	2002	0.027		
1988	0.008	2003	0.020		

時系列でみるとE_{Total}には時間軸(年級)に対して負の相関(r=－0.51)があり、年を追って減少する傾向がみられた(直線回帰した場合の傾きは－0.00245±0.00129)。外れ値的に大きい値の 1975 年級(0.374)を除いた場合でも r=－0.64 で明らかな負の相関があった。すなわちE_{Total}は E_{Bmax} とは異なり、長期的にみれば緩慢にではあるが低下する傾向があった。

二つ目は平均月間漁獲率$\bar{E}_t$である。各年級の月毎の漁獲率を次式(9)によって求めた。

$$E_t = \frac{C_t}{N_t} \qquad (9)$$

これは月齢 t における個体数に対する漁獲個体数の割合である。アユの個体数は月の経過と共に減少する。一方、漁獲個体数は漁期の盛期に多くなる。したがって漁獲率は月によって変化するし、資源に対する漁獲の影響も月によって異なる。また E_{Bmax} の値(表 2)が E_{Total} の値(表 3)に比べて非常に小さいことからもわかるように琵琶湖産アユの場合、E_t は生活史の後半に大きくなる。しかし漁獲(需要)時期、漁法など漁獲の状況は年級間で大きな違いはないと思われるので、平均値$\bar{E}_t$を求め、これを年級間で比較した。各年級の平均月間漁獲率$\bar{E}_t$を表 4 に示した。各年級の$\bar{E}_t$は、最大が 1975 年級の 25.9%、最小が 2015 年級の 7.0%で、全年級の平均は 13.4±1.4%(平均±95%信頼限界)であった。時系列でみると E_{Total} と同じく$\bar{E}_t$にも時間軸に対して負の相関(r=－0.67)があり、直線回帰した場合の傾きは－0.00250±0.00088 で、E_{Total}と同様、緩慢にではあるが年を追

表4. 12～8月の平均漁獲率,$\overline{E_t}$

年級	$\overline{E_t}$	年級	$\overline{E_t}$	年級	$\overline{E_t}$
1974	0.226	1989	0.132	2004	0.078
1975	0.259	1990	0.116	2005	0.081
1976	0.168	1991	0.115	2006	0.083
1977	0.140	1992	0.094	2007	0.085
1978	0.135	1993	0.095	2008	0.089
1979	0.173	1994	0.138	2009	0.075
1980	0.230	1995	0.123	2010	0.087
1981	0.158	1996	0.193	2011	0.149
1982	0.148	1997	0.123	2012	0.145
1983	0.222	1998	0.075	2013	0.108
1984	0.214	1999	0.093	2014	0.104
1985	0.172	2000	0.108	2015	0.070
1986	0.174	2001	0.135	2016	0.133
1987	0.135	2002	0.137		
1988	0.115	2003	0.139		

って低下する傾向がみられた。

資源量の推移

推定した資源量の年(級)を追っての推移を図 3 に示す。資源量は期間を通じて増減を繰り返すと同時に、数年 (級)単位で資源量が多い時期(例えば 1990～93 年(級)) と資源量が少ない時期(例えば 1981 年(級)以前や 2011 年(級)以降)があることが示唆された。

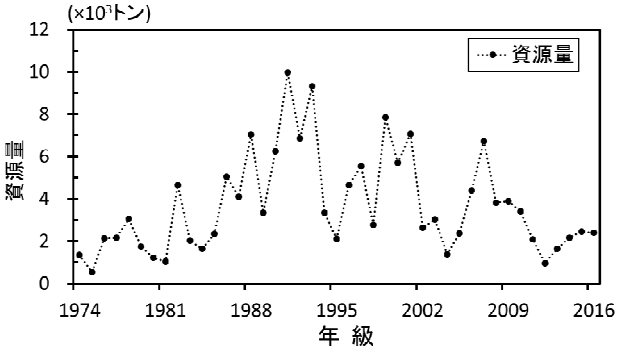

図3. 資源量の推移

状態空間モデルによる時系列解析

資源量の増減の傾向を検討するために、1974～2016 年級を通じての資源量の動態について状態空間モデルによる時系列解析 [49)50)]を行った。

ローカルレベルモデル　図 4 にはローカルレベルモデルをあてはめた場合の資源量の変動を示した。黒点と細線は各年級の資源量とその推移(状態空間モデルでいう観測値とその推移)、太線は資源量の状態の中央値を結んだ線、灰色の領域は 95%ベイズ信用区間である。なおモデルの構造は次のような式で表せる。

状態モデル:

$$\beta_y = \beta_{y-1} + \eta_y \qquad \eta_{ty} \sim Normal\left(0, \sigma_\eta^2\right) \tag{10}$$

観測モデル：

$$B_y \sim LogNormal\left(\beta_y, \sigma_\epsilon^2\right) \tag{11}$$

ここでβ_yは y 年(級)における状態(真の資源量)、B_yは y 年(級)の観測値(資源量データ)、η_yはシステムノイズ、ϵは観測ノイズで、*Normal*、*LogNormal* は各々正規分布、対数正規分布を表す。

図 4 に示したように信用区間が広範で、明瞭さには欠けるものの、資源量(状態,β_y)は 1974～81 年級間は低資源水準、1982 年級～93 年級には増加し、高水準となった後、1994 年級に急減、～1999 年級で増加、～2004 年級で減少、～2007 年級で増加、～2012 年級で減少と、数年間隔で増減を繰り返しながら全体的には減少傾向にあり、2012 年級以降は低水準のままで、ほぼ横ばいか微増であることが示された。次項ではより平滑化したモデルで増減傾向を概観する。

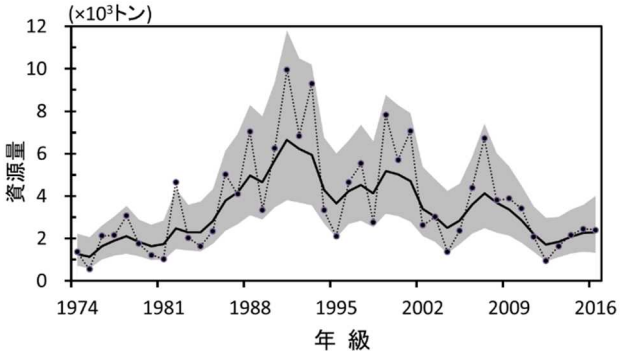

図4. 資源量の変動(ローカルレベルモデル)

二次のトレンドモデル　資源量の推移に二次の(二階差分の)トレンドモデルを適用した場合の資源量の変動(中央値および 95%ベイズ信用区間)を図 5 に示した。このモデルの構造は次式で表される。なお文字､記号はローカルレベルモデルと共通である。

状態モデル:

$$\beta_y - \beta_{y-1} = \beta_{y-1} - \beta_{y-2} + \eta_y$$

移項すると、

$$\beta_y = 2\beta_{y-1} - \beta_{y-2} + \eta_y \quad \eta_y \sim Normal\left(0, \sigma_\eta^2\right) \tag{12}$$

観測モデル：

$$B_y \sim LogNormal\left(\beta_y, \sigma_\epsilon^2\right) \tag{13}$$

図 5 に示したように 2 次のトレンドモデルを適用すると、資源量の変動はより滑らかに表され、1991 年級をピークとしてそれ以前は増加傾向、それ以降は減少傾向という大きな増減傾向が明らかになった。

流下仔魚数と資源量との関係

図 6 は 1974～2016 年級の各々の流下仔魚数と資源量をプロットした散布図である。図に明らかなように両者の関係は流下仔魚数が多いほど資源量が多いが、その関係は直線的ではなく、流下仔魚数が多くなるほど資源量の増加が鈍化する傾向がみられた。

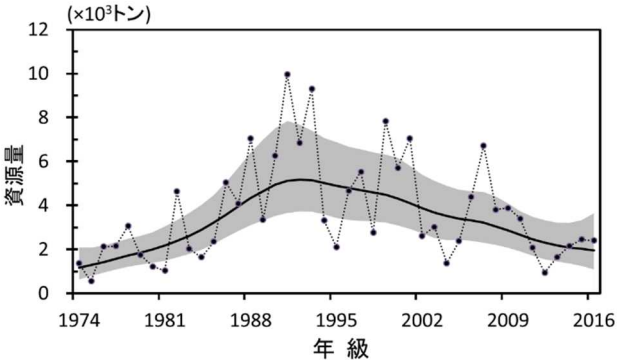

図5. 資源量の変動(二次のトレンドモデル)

そこで両者の関係に、最小二乗法により修正指数曲線をあてはめ、図 6 中に赤実線で併記した。この曲線式は次式(14)で表された。

$$B = 9854(1 - e^{-0.00187N}) \qquad (14)$$

ここで B は資源量(トン)、N は流下仔魚数(億尾)である。この式は、1974～2016 年級のアユ資源の極限値(極限資源量)が 9854 トン(小数点以下は四捨五入)ということを表す。なお以降の流下仔魚数-資源量関係をテーマとした検討はこの曲線を基準線とした。

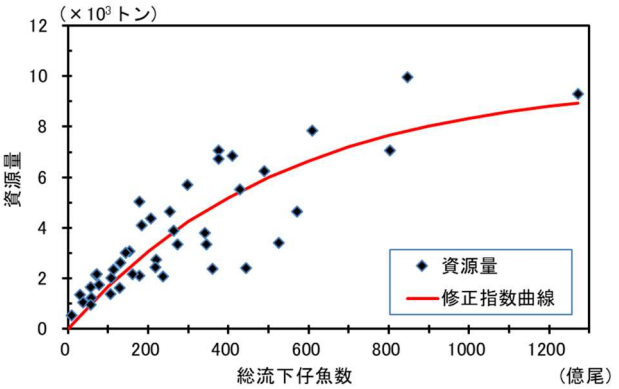

図6. 流下仔魚数と資源量の関係

時期別の流下仔魚数－資源量関係

図 6 に示した 1974～2016 年級の流下仔魚数と資源量との関係を資源水準の異なる時期別に検討した。

先ず 1974~2016 年(級)の資源変動を示した図 3～5、特に図 4 のローカルレベルモデルによる資源量の変動を基に、資源水準の異なるI～VI期の 6 期間に分けた。各期間の資源水準には平均資源量を充てた。各期間(年級)とその資源水準を図 7 と表 5 に示した。図 7-2 には図 7 の資源水準の推移にローカルレベルモデルによる資源量変動の解析結果(図 4)を重ねて示した。また図 7-3 には二次のトレンドモデルによる解析結果(図 5)を重ねて示した。資源水準の変化はローカルレベルモデルとトレンドモデルの資源状態

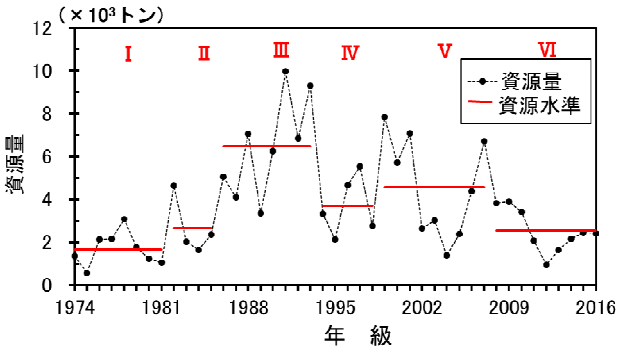

図7. 資源量と資源水準の推移

表5. 期間別の資源水準

期間名	年 級	資源水準 (トン)
I	1974～1981	1660
II	1982～1985	2665
III	1986～1993	6488
IV	1994～1998	3678
V	1999～2007	4567
VI	2008～2016	2530

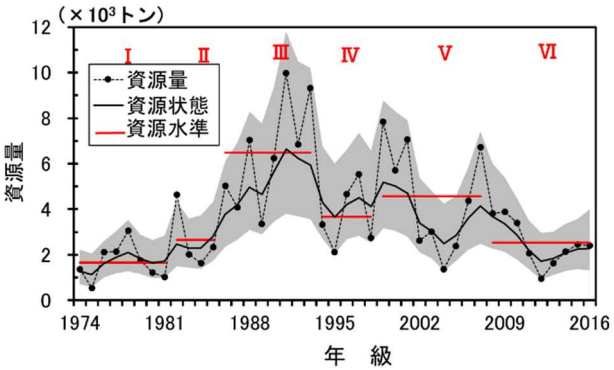

図7-2. 資源量と資源水準の推移

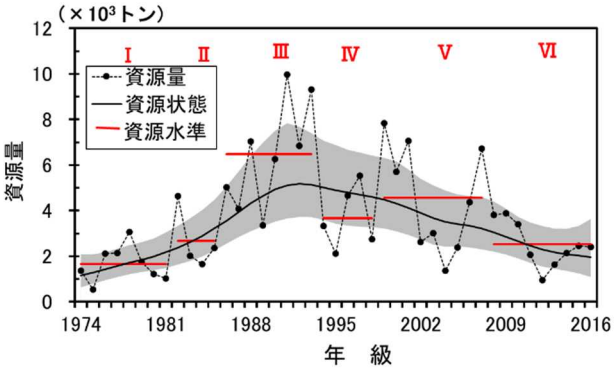

図7-3. 資源量と資源水準の推移

の 95%ベイズ信用区間の範囲内に概ね入っており、状態空間モデルによる時系列解析が示す資源変動と大きな矛盾はないと判定された。特にローカルレベルモデルの資源状態の中央値の変動(図 7-2 の黒い実線)の方がトレンドモデルのそれより、各時期の資源水準を示す線の位置とよく一致した。

次にI～VI期の時期毎に流下仔魚数と推定資源量

との関係を示す。

Ⅰ期　1974～1981 年級の流下仔魚数と資源量をプロットし、両者の関係に最小二乗法により修正指数曲線をあてはめ、図 8 に示した。なお図には図 6 に示した全年級のプロットと全年級による修正指数曲線を基準線として破線で併記した。この併記は以降図 13 まで同様である。　I期の資源水準(表 5)は 1660 トンで全 6 期中最低であった。I期の年級の修正指数曲線は次式(15)で表された。

$$B = 3987(1 - e^{-0.00917N}) \qquad (15)$$

式(15)からI期の極限資源量は 3987 トンである。図 8 に示すようにI期のプロットは全て流下仔魚数の少ない(1974 年の 154 億尾以下)部分に位置し、その範囲では基準線より上側に位置したが、曲線は流下仔魚数の多い方に向かって、基準線の下側に変曲した。

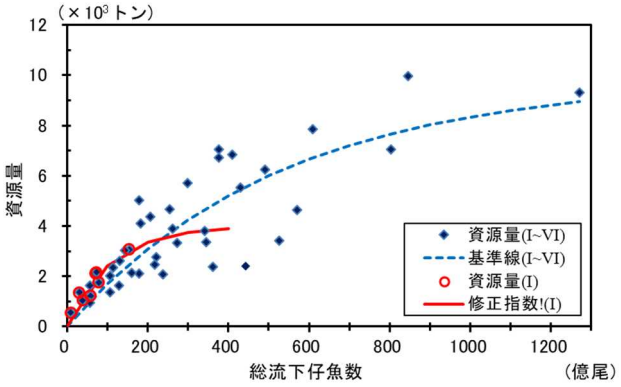

図8.　流下仔魚数-資源量(1974～1981)

Ⅱ期　1982～85 年級の流下仔魚数と資源量をプロットし、両者の関係に修正指数曲線をあてはめ、図 9 に示した。II期の資源水準(表 5)は 2665 トンでI期、VI期に続き 3 番目に低かった。I期から増加した水準にあるとはいえ、全期間の平均資源量が 3677 トンに比して低い資源量であった。II期の曲線は次式(16)　で表された。

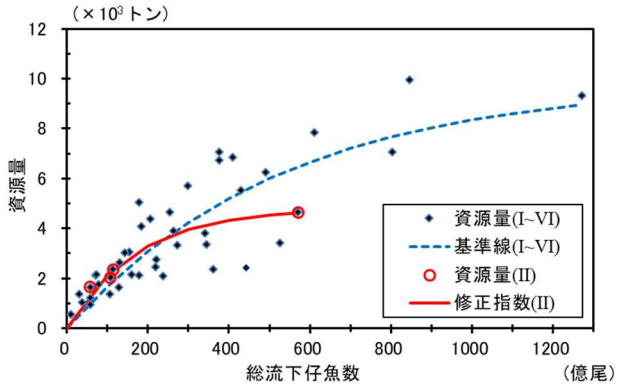

図9.　流下仔魚数-資源量(1982～1985)

$$B = 4792(1 - e^{-0.00587N}) \qquad (16)$$

図 9 に示すようにⅡ期のプロットは、流下仔魚数が 267 億尾の 1982 年級を除いて基準線より上側に位置した。修正指数曲線は流下仔魚数が少ない方では基準線の上側に位置したが 200 億尾を上回ると基準線の下側になり、1982 年級の座標(267 億尾,4641 トン)付近に至った。式(16)からII期の極限資源量は 4792 トンであり、1982 年級はこれに近い状態であった。

Ⅲ期　1986～93 年級の流下仔魚数と資源量をプロットし、両者の関係に修正指数曲線をあてはめ、図 10　に示した。III期の資源水準(表 5)は 6488 トンで、全期間中最も高かった。

III期の修正指数曲線は次式(17)：

$$B = 9670(1 - e^{-0.00244N}) \qquad (17)$$

で表された。図 10 に示したようにIII期の年級のプロットは 1988、1989 年級を除いて基準線より上側に位置し、曲線は流下仔魚数に関わらず、基準線の上側に並列し、流下仔魚数の最も多かった 1993 年級のプロット座標(1271 億尾,9310 トン)付近に至った。式(17)からIII期の極限資源量は 9670　トンであり、1993 年級はほぼこれに近い状態であった。またIII期に属し、調査対象全期間を通じて最大の推定資源量である 1991 年級（9968 トン）はこの極限資源量を上回った。

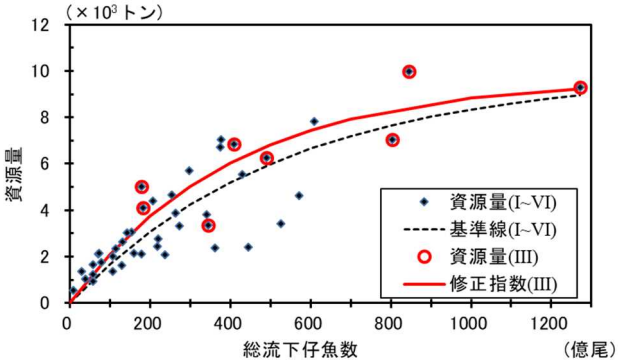

図10.　流下仔魚数-資源量(1986～1993)

Ⅳ期　1994～98　年級の流下仔魚数と資源量をプロットし、両者の関係に修正指数曲線をあてはめ、図 11 に示した。IV期の資源水準(表 5)は 3678 トンで、全期間の平均資源量 3677 トンとほぼ等しく、平均的な水準期であった。IV期の曲線は次式(18)：

$$B = 23517(1 - e^{-0.00064N}) \qquad (18)$$

で表された。図 11 に示したように当期のプロットは概ね基準線に沿って直線に近い形状で分布し、期間

中最大の流下仔魚数 430 億尾(1997 年級)まで資源量増加の鈍化傾向はみられず、極限資源量も 23517 トンと非常に高い値となった。

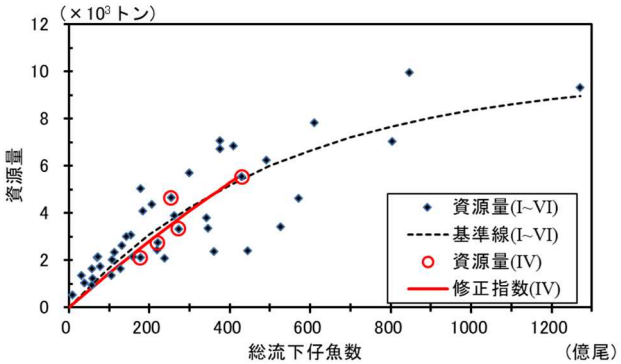

図11. 流下仔魚数-資源量(1994～1998)

V期　1998～2007 年級の流下仔魚数と資源量をプロットし、両者の関係に修正指数曲線をあてはめ、図 12 に示した。V期の資源水準(表 5)は 4567 トンで、III期より低いものの、全期間の平均資源量 3677 トンと比較すれば、高水準であった。V期の曲線は次式(19) で表された。

$$B = 10727(1 - e^{-0.00208N}) \qquad (19)$$

図 12 に示したようにV期のプロットは 2004、2005 年級を除けば基準線の上側に位置し、曲線は流下仔魚数に関わらず、基準線の上側に並列し、流下仔魚数が最も多かった 1999 年級のプロット座標(610 億尾,7838 トン)付近を通った。V期は資源水準こそIII期(6488 トンには及ばないものの、式(19)が示すV期の極限資源量 10727 トンはIII期の 9670 トンと同等(以上)の大きさと計算された。

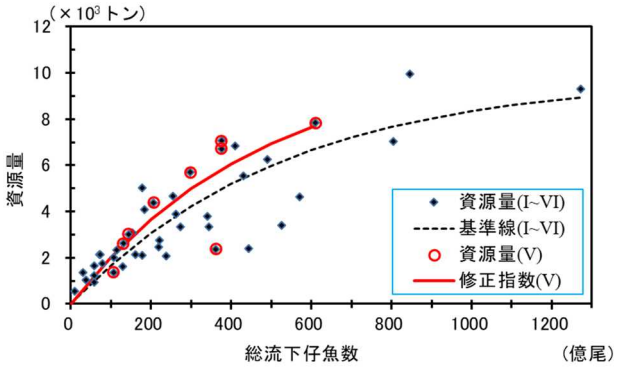

図12. 流下仔魚数-資源量(1999～2007)

VI期　2008～16 年級の流下仔魚数と資源量をプロットし、両者の関係に修正指数曲線をあてはめて、図 13 に示した。VI期の資源水準(表 5)は 2530 トンでI期に続き 2 番目に低く、II期(同 2665 トン)とほぼ同水準で、調査対象期間全体の中で低水準期であった。VI期の曲線は次式(20)で表された。

$$B = 3480(1 - e^{0.00622N}) \qquad (20)$$

図 11 に示したように第VI期のプロットは全て基準線より下側にあり、曲線も流下仔魚数に関わらず、基準線の下側に位置し、且つ流下仔魚数が多いほど基準線との間隔が拡がるように伸長して、流下仔魚数の最も多かった 2010 年級の座標(526 億尾,3409 トン)付近を通った。2010 年級の資源量は、VI期の極限資源量 3480 トンに匹敵する量であった。またこの極限資源量は 6 期間中最も低い値であった。

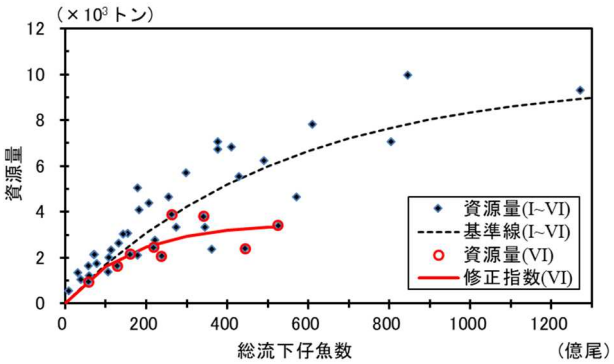

図13. 流下仔魚数-資源量(2008～2016)

修正指数曲線のパラメータ

前項までに 1974～2016 年級の期間を資源水準の違いによってI～VI期に分け、期間毎の流下仔魚数と資源量との関係に修正指数曲線をあてはめ、時期毎の曲線式：

$$B = K(1 - e^{-bN}) \qquad (21)$$

【B は資源量(トン)、N は流下仔魚数(億尾)】を推定した。本項では曲線の性質を表す 2 個のパラメータ K、b について検討する。

パラメータ,*K*　先ずこの K は前出(式(1))の成長モデルにおける Bertalanffy 成長曲線の成長係数，k ではないことを確認しておく。流下仔魚数と資源量との関係においては、K は極限資源量(トン)を表すパラメータである。流下仔魚数(N)と資源量(B)の関係をみると、N が大きくなると B も大きくなるが、B が K に近くなるほど N の増加に対する B の増加は抑制され、$B \to K$ で極限資源量となる。この場合 K はアユが琵琶湖でこれ以上の資源量にはならない状態という意味で、本研究では極限資源量、K を「琵琶湖のアユに対するみかけの環境収容力」(略して環境収容力)と定義づける。

パラメータ,*b*　b は K に至る流下仔魚数に関係するパラメータで、b が大きいほど少ない流下仔魚数

で極限資源量(K)に近づく。つまり K が等しい場合、b が大きい方が同一流下仔魚数での資源量は多いことになる。K が異なればこの限りではなく、K の差如何では b が大きくても同一流下仔魚数での資源量は多いとは限らない。さらにいえば、b が等しい場合、K が大きい方が同一流下仔魚数での資源量は多いということになる。

資源水準－K,b 関係および K－b 関係　期間別の K と b について資源水準との関係およびパラメータ間の関係を検討した。K と資源水準との関係を図 14 に、b と資源水準との関係を図 15 に、K と b との関係を図 16 に示した。

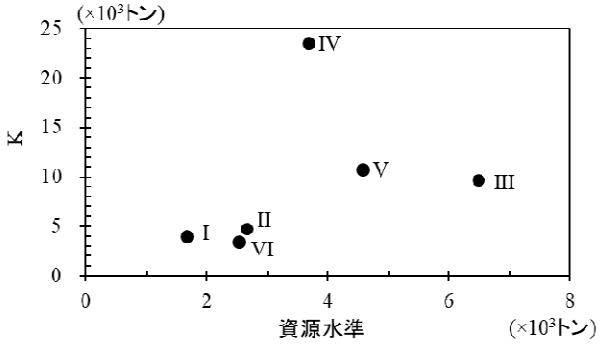

図14. 資源水準とパラメータKの関係

資源水準と K との関係について図 14 をみると、両者の間に弱い正の相関関係がみられた(相関係数 r=0.37)。具体的に分布をみると、I、II、VI期は資源水準も K も低い位置(K<5000 トン、資源水準＜3000 トン)に分布し、III、V期は、資源水準(＞4000 トン)も K(＞9000 トン)も高い位置に分布した。IV期は資源水準(3678 トン)が双方の中間であるが、K は 6 期中最大で、他の 5 期とは離れた位置であった。しかし資源水準の境界を 3000 トンにすると、IV期は高水準側に入り、K もIII、V期と同じ部類に入っている(＞9000 トン)ことから、IV期を高水準期とみなすと、低資源水準期は K が小さく、高資源水準期は K は大きいという関係が成立した。

図 15 で資源水準と b との関係をみるとI、II、VI期(低資源水準期)については、b が高い方(b＞0.005)に分布し、III、IV、V期(高水準期)については b が低い方(b＜0.002)に分布した。すなわち b は資源水準が高いと低く、資源水準が低いと高い傾向がみられた。資源水準と b との相関係数は r=－0.74 であった。

図 16 で K と b との関係を見ると、両者の間には負の相関関係(r=－0.82)がみられた。これは資源水

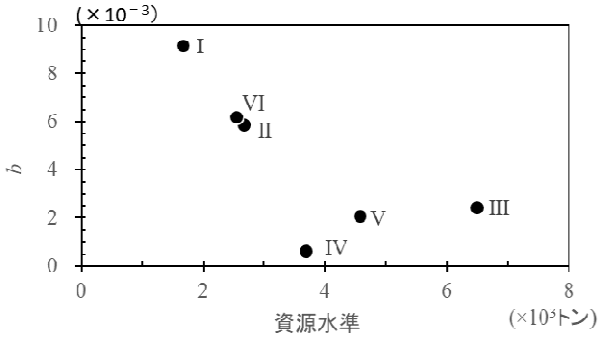

図15. 資源水準とパラメータbとの関係

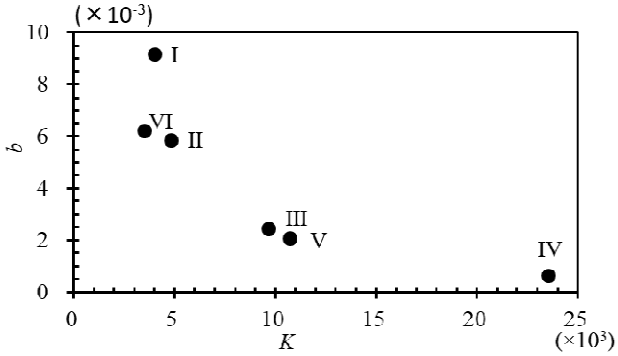

図16. Kとbとの関係

準と K との正の相関関係および b との間の負の相関関係から当然の結果であるが、これを具体的に述べると、極限資源量 K が高いほど b が低い、すなわちそれに至る流下仔魚数が多くなることを意味する。

この項を整理すると次のようになる

資源水準と、流下仔魚数-資源量関係にあてはめた修正指数曲線のパラメータ K,b との関係をみると、K とは正の、b とは負の相関があった。また、K と b の間には負の相関がみられた。そして資源水準とパラメータの分布状況からから資源水準 3000 トンを境にI、II、VIの低水準期とIII、IV、Vの高水準期の 2 群に分けることができた。

次項では流下仔魚数と資源量の関係を高低 2 つの資源水準に分けて検討する。

資源水準別の流下仔魚数－資源量関係

低水準期の修正指数曲線　前項で低水準期に分類された第I期、第II期及び第VI期の修正指数曲線を図 17 に示した。図に明らかなようにI期とII期は類似し、両者の線は重なる部分がある。これに対してVI期はI期、II期とは離れて下側(資源量の少ない側)に位置した。そこでI期とII期を合わせて 1 群とし、1974～1985 年級の修正指数曲線(I～II期)をVI期の曲線とともに図 18 に示した。I～II期の曲線は、VI期

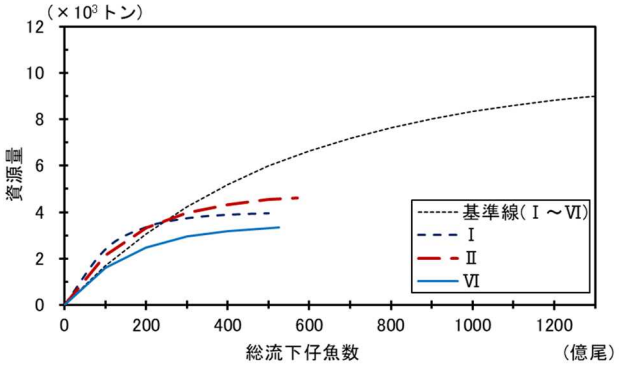

図17. 低水準期期の修正指数曲線

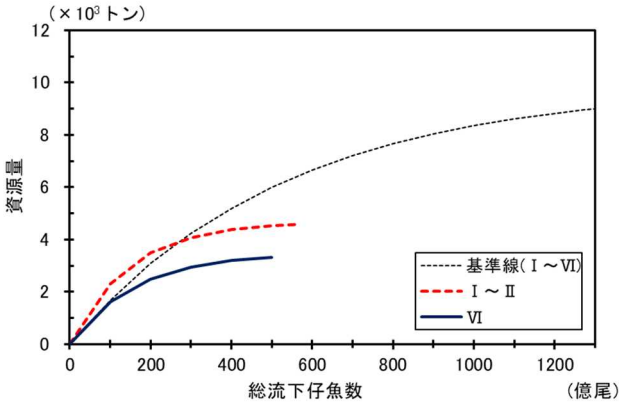

図18. Ⅰ～Ⅱ期とⅥ期の修正指数曲線

の曲線より上側(資源量の多い側)に位置した。これは流下仔魚数が等しければ、I～II期の方がVI期より資源量が多いことを表す。I～II期の曲線は、次式(22)：

$$B = 4678(1 - e^{-0.00681N}) \quad (22)$$

で表され、その極限資源量,K は 4678 トンだから、VI期の 3480 トンを大きく上回った。パラメータ b は 0.00681 でVI期の 0.00622 とほぼ近い値で、両曲線は並列するが、数値が若干大きい分だけ流下仔魚が多い方へ向かって間隔が拡がる傾向があった。両者を各々の最大流下数の年級で比較すると、I～II期の 1982 年級が流下仔魚数 571 億尾で資源量が 4641 トンに対して、VI期の 2010 年級は流下仔魚数 526 億尾で 3406 トンである。両者の流下仔魚数は近い(1.08 倍)のに、資源量は 1982 年級(Ⅰ～Ⅱ期)が 2010 年級(VI期)の 1.36 倍であった。

高水準期の修正指数曲線　図 19 に示したようにIII期とV期の修正指数曲線はほぼ重なる。同図にIII期とV期を合わせた修正指数曲線III＋Vを赤実線で示す。この曲線は次式(23)で表された。

$$B = 9762(1 - e^{-0.00240N}) \quad (23)$$

当然乍らこの曲線はIII、V単独の曲線と重なり、常に

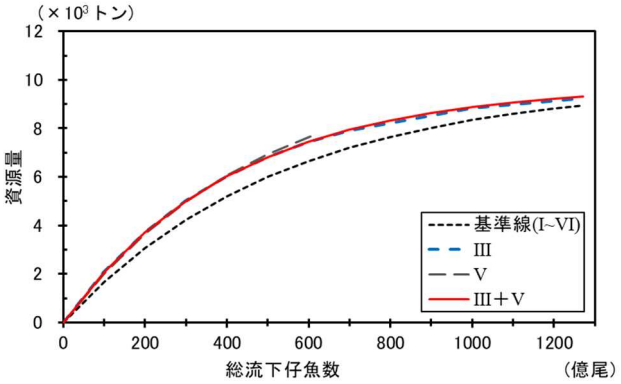

図19. Ⅲ期+Ⅴ期の修正指数曲線

基準線の上側(資源量の多い方)に位置した。なお、III期とV期を統合した資源水準は 5471 トンであった。III期とV期の間のIV期は先述のとおり、資源水準は 3679 トンで、それほど高くはないものの流下仔魚数の増加に対して資源量は直線的に増加していた。プロットの位置も流下仔魚数 430 億尾(1997 年級)では資源量 5534 トンと基準線(5452 トン)を越えており、当期の極限資源量も非常に高かった。そこで上記のIII+VにIV期を加え、III～V期(1986～2007 年級)のプロットによる修正指数曲線を求めて図 20 に示した。その曲線は次式(24)で表された。

$$B = 10247(1 - e^{-0.00207N}) \quad (24)$$

図 20 に示したようにIII+V期の曲線とIII～V期の曲線とはほぼほぼ重なった。またIV期のプロットはIII

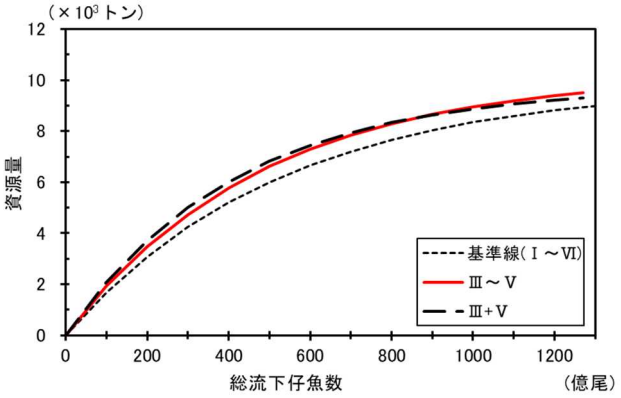

図20. Ⅲ～Ⅴ期の修正指曲線

期、V期より流下仔魚数の少ない側に分布した。そのために資源水準が前後のIII、V期より低かったのである。IV期の始まる 1994 年級は琵琶湖の異常な水位低下による産卵場不足で流下仔魚数が少なかった年級であり、IV期は資源水準の回復期に相当した。

資源水準と環境収容力

本研究では最初に資源水準によって 1974~2016 の

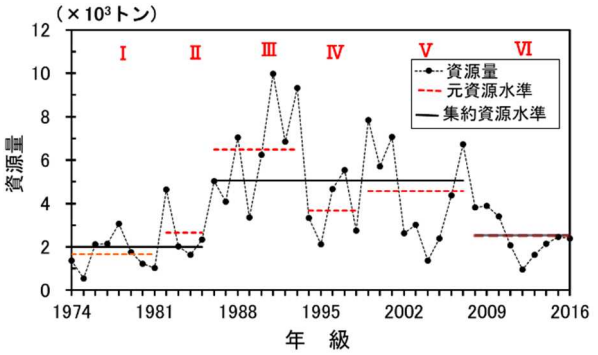

図21. 資源量と資源水準の推移

43 年級を、I～VI期の 6 期間に分割した。これを元資源水準として図 21 に示した(図 7 再掲)。

次にI～VI期の流下仔魚数(*N*)と資源量(*B*)の関係の類似性から、次の 3 期間に集約した。

① I～II期(1974～85 年級)

② III～V期(1986～2007 年級)

③ VI期(2008～16 年級)

これらの資源水準を集約資源水準として図 21 に実線で示した。

この図に 2 次のトレンドモデルの解析結果(図 5)を重ねて図 22 に示した。各期間の集約資源水準はトレドモデルの資源状態の変化傾向と概ね一致した。

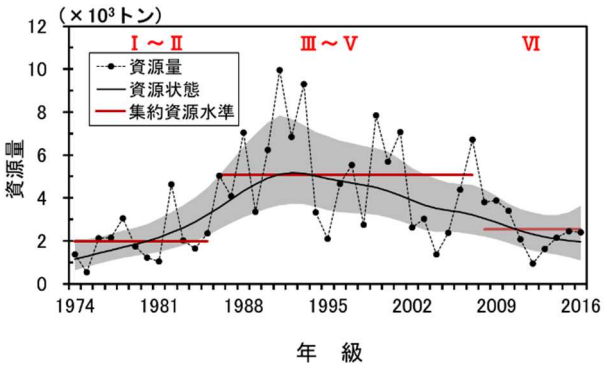

図22. 集約した資源水準とトレンドモデル

集約した 3 期間の流下仔魚数－資源量関係の修正指数曲線を図 23 に示した。図 23 に示した時期毎の資源水準と環境収容力は次のように整理される。

・1974～85 年級の資源水準は 1995 トン、環境収容力は、式(22)から 4678 トンであった。

・1986～2007 年級の資源水準は 5063 トン、環境収容力は、式(24)から 10247 トンであった。

・2008～16 年級の資源水準は 2530 トン、環境収容力は、式(20)から 3480 トンであった。

すなわち、資源水準が高いと環境収容力も大きく、資源水準が低いと環境収容力も小さいという関係が、

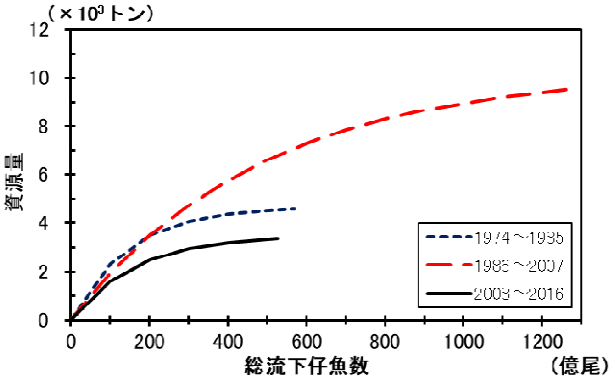

図23. 時期別の修正指数曲線(総括)

みられた。

総括ならびに考察

本論に先立ち、解析方法自体に関して懸念される 2 つの事項、産卵調査データからの資源量推定、および資源に対する漁獲の影響、について述べる。

産卵調査による産卵数からの資源量推定

本研究では滋賀水試の産卵調査による産卵数を基に年級毎の資源量を推定し、これを用いてアユ資源の長期変動について検討した。滋賀水試の産卵調査による産卵数は主要 10 河川の合計である。対して琵琶湖へ流入するのは 117 河川といわれている。産卵調査からの資源量推定の妥当性について述べる。

滋賀水試の 1977 年の琵琶湖へ流入する仔アユ量推定[3)]では、産卵調査実施河川に加えて、産卵不適河川といわれていた宇曽川や日野川、さらには極小河川(生来川、中仰の川)も加えて 17 河川の流下仔魚数を調査した結果、全流下仔魚の内、99%以上を産卵調査実施河川が占めていた。そして「従来から産卵不適河川と言われた、宇曽川が 0.03%、日野川が 0.47%とやはり小さな値であった」「極小河川は多くあるが、資源に及ぼす影響は微小と言わざるを得ない」と結論付けている。また遠藤ら[27)]は 1994 年の琵琶湖の異常水位低下時に調査した中小河川の産卵状況について、「アユの産卵に関しての中小河川の役割は小さい」と述べ、湖岸産卵についても「波浪による流出、埋没、水位変動による干出等がおこり、有効な産卵とは成りにくいと思われる」と著している。以上のことを根拠として、滋賀水試の産卵調査による推定産卵数は、琵琶湖流入河川の多さゆえに、全量とは言い切れないものの、ほぼそれ

に近い数量を把握していると解釈でき、それを基に推定した本研究の資源量も全量を対象にしたものといえよう。

資源に対する漁獲の影響

本論では資源に対する漁獲の影響を 3 つの漁獲率 E_{Bmax}、E_{Total}、$\overline{E_t}$によって検討した。

E_{Bmax} では資源量推定値に対する漁獲の影響を検討した。本論では各年級の資源量は月毎の資源量の内、最大の資源量を代表値とした。もし E_{Bmax} が大きい、あるいは年級毎に変化するなら、年級毎の推定資源量が漁獲圧の影響を受け、資源水準や環境収容力を検討する際には、それを考慮しなければならない。しかし E_{Bmax} は全期間を通じて 0.6%程度で、経年的な変化傾向もなく、全体の漁獲率 E_{Total} と比べてごく小さい値であり、資源量推定値によって資源水準や環境収容力を検討することには問題はないといえよう。

E_{Total} と$\overline{E_t}$ではアユ資源そのものに対する漁獲の影響を検討した。E_{Total} は各年級の総漁獲死亡尾数の流下仔魚数に対する割合である。結果として E_{Total} は全年級の平均が 3.7%で、自然死亡に比べて漁獲死亡は少ないことになる。$\overline{E_t}$は各年級の漁期(12～8 月)の月別漁獲率の平均で、全年級の平均は 13.4%であった。結果でも述べたように、漁獲の資源への影響は月毎に変化し、漁獲圧は生活史の後半に高くなる。つまり漁獲の資源への影響は、時期毎の漁獲率,E_t の方が E_{Total} より顕在化する。本研究では年級間の比較のためにその平均値$\overline{E_t}$を用いた。なお長期的にみた場合、E_{Total}、$\overline{E_t}$ともに年を追って、少しずつとはいえ、明らかに低下する傾向がみられた。つまりこれはアユ資源に対する漁獲圧が少しずつ低下していることを示す。そうであれば、後述するように琵琶湖のアユに対する環境収容力の低下およびそれに伴う資源水準低下があるとしても、近年の琵琶湖産アユの漁獲量減少の原因を琵琶湖の環境の変化だけに帰すことはできないといえよう。

以下では本研究の検討結果の総括と考察を行う。

資源水準と環境収容力の変化

本研究では琵琶湖産アユの 1974～2016 年級の資源量を推定し、アユ資源の長期変動の解析を試みた。資源変動は数年規模での資源水準の変化を示した。資源水準の変化から、1974～81 年級の低水準期(I期)、1982～85 年級の水準上昇期(II期)、1986～93 年級の高水準期(III期)、1994～98 年級の資源水準回復期(IV期)、1999～2007 年級の高水準期(V期)を経て、2008～16 年級は再び低水準期(VI期)の 6 期に分けられた。

時系列解析によって、資源量変動の大きな傾向として 1974 年からの増加傾向が 1990 年代前半を境に減少傾向に転じたと推測された。

流下仔魚数と資源量との関係には修正指数曲線をあてはめることができた。これはアユの資源加入数量がいかに増えようとも資源量の増加には限界があることを示している。これすなわち修正指数曲線の極限値(極限資源量,K)が、琵琶湖のアユに対する見かけの環境収容力を示すものといえる。「見かけの」は、本研究では現象のみを示したのであり、メカニズム、要因には触れていないことを指す。

期間毎の流下仔魚数と資源量との関係を基に、期間の分割を再検討し、資源水準によって分けられた 6 期間は、修正指数曲線のパラメータによって 1974～85 年級、1986～2007 年級、および 2008～16 年級の 3 期間に集約された。

資源水準と環境収容力の関係をみると、資源水準が高いと環境収容力も大きく、資源水準が低いと環境収容力も小さいことが示唆された。これは現象の生起過程からいえば、環境収容力が資源水準に先行すると考えるべきであり、集約された 3 期間の環境収容力と資源水準の推移は次の様に総括される。

環境収容力が 1974～85 年級の 4678 トンから 1986～2007 年級の 10247 トンへと高くなり、それに従って資源水準も 1995 トンから 5063 トンへと上昇したが、2008～16 年級で環境収容力が 3480 トンに低下すると資源水準も 2530 トンに下降した。

では、環境収容力や資源水準はどういうタイミングで、あるいは何を契機に変化するのか。研究の対象期間に生じた環境収容力、資源水準の変化を、アユ年級群に生起した出来事から考察するが、それに先立ち、次のことを考察の基本とする。

アユは年魚なので、その個体群に対する環境収容力も年々変化するはずであり、1 年単位のものと考えられる。推定した期間毎の修正指数曲線から離れたプロットはそれを示している。修正指数曲線の極限資源量は、その曲線を描くのに関わった年級の平均的な環境収容力を表す。

さて、環境収容力や資源水準の境界付近にあたる年級に生じた事象と、境界付近でなくても資源量が

急変した年級に生じた事象を探り検証する。

1974～85 年級の資源水準は前半(～81 年級)が低く後半に資源増加の傾向を示した。この時期に特筆すべき出来事はないが、この時期は琵琶湖の富栄養化が進行した時期(1970 年代後半～80 年代)である。琵琶湖の富栄養化による栄養塩の増加がアユ資源の増加にプラスに作用したのではなかろうか。

1986～2007 年級は高い環境収容力の期間である。この期間の高資源水準も、それに支えられていたのであろう。しかしこの期間においても、資源量の低い年級、あるいは低い期間が見られた。拾い上げると、1989、1994～98、2002～05 の各年級である。

このうち 1989 年級はこの期間の資源水準 5063 トンに比してかなり低い資源量(3348 トン)である。この年級は産卵数も多く、加入数は十分であり、その年級の漁獲についても豊漁と記録されている。それにも関らず、資源量が低くなる原因は不明である。ただ成長曲線は全年級の中で小型側に偏り、特に生活史前半にその傾向が強い。加入数が多く、豊漁でありながら、低成長であることを総合すると、密度効果が具現化したものと考えられる。流下仔魚数－資源量関係における座標も修正指数曲線の下側(低資源量側)に位置しており、この年の環境収容力が低かった可能性が示唆される。

1994 年級は先にも述べたが、1994 年夏～秋季の琵琶湖の異常水位低下により、産卵期に主要産卵河川が渇水状態になり、資源加入数は前年から激減し、平年値すら下回るほどであった。その結果 1994 年級と翌 1995 年級も加入数不足により資源量は低かったが、その後の年級では加入数も資源量も増加した。この現象を以てこの期間を回復期と評した。この回復期において資源量が大きく低下した 1998 年級は産卵期前半の産卵河川の渇水と中期以降の増水により産卵が 10 月上旬に集中したことがわかっており、繁殖期前半の加入不足と後半の加入集中が密度効果を招いた可能性がある。

1999 年級以降は再び高資源水準となり環境収容力も 1986～93 年級とほぼ同等となったが、2002～05 年級の資源量は低く、産卵河川の水量不足が原因と思われる産卵不足や、2004 年級に生じた秋季(資源加入期)に琵琶湖を直撃または接近した 3 個の台風による琵琶湖内の生息層の攪拌は仔稚魚期のアユ資源に重大な影響を与えたとされる[37]。これにより仔稚魚期の減耗が大きく、流下仔魚数に対する資源量が少なくなったと推測される。また 2005 年級では資源加入数は十分で、減耗を推測させる出来事の記録もないが、資源量は低く、不漁であった。2005 年級を除くと資源加入の少なさが資源水準を引き下げていたと思われるが、2005 年級についてはその年の環境収容力の低下が疑われる。その後 2007 年級は 1999～2001 年級に匹敵する資源量(6722 トン)になっており、2002～06 年級は 1992～98 年級と同じく、資源水準の回復期といえるのかもしれない。

以上の過去の期間に生じた出来事と環境収容力、資源水準との関係を参考に、2008～16 年級の環境収容力と資源水準について検証する。この期間で資源量が前年比較で大きく減少したのは、2008 年級(前年の 6722 トンから 3807 トンへ)と 2012 年級(前年の 2077 トンからから 949 トンへ)である。すなわちこの期間では 2 段階で資源が大きく減少した。このうち 2012 年級は産卵量が極端に少なかったことが解っており、加入不足による低資源量といえる。2012 年級はこの期間の流下仔魚数－資源量関係の修正指数曲線上にある。一方 2008 年級については、資源減少に結び付くような出来事は見出せなかった。この年級の生息時期の滋賀水試の琵琶湖定点観測の記録[52,53]によると、透明度は高めで推移し、栄養塩(硝酸態窒素) とプランクトン沈殿量は平年を概ね下回るなど、琵琶湖が平年に比べて貧栄養状態であったことを示唆する記述が多いことから、2008 年級の低資源量は環境収容力の低下によるものではないかと思わせる。2008 年級の推定資源量(3807 トン)は、この期間の流下仔魚数-資源量関係の修正指数曲線が示す極限資源量(3480 トン)、つまりこの期間の平均的な環境収容力－これはすでに環境収容力が低下した状態である－には達している。資源量がさらに低下した 2012 年級以降の資源量の推移を見ると、資源量は増加傾向(厳密には 2016 年級は停滞)を示し、1994～98 年級、2002～07 年級と同じ低資源水準をもたらした出来事からの回復期とも解されるが、先の 2 例と異なるのは、先の 2 例では減少前の資源量まで回復したのに対して、2016 年級(資源量 : 2399 トン)時点では資源減少直前の 2007 年級(資源量 : 6722 トン)どころか、この期間の極限資源量(3480 トン)にも遠く及んでいない。さらに 2016 年級は、この期間の修正指数曲線の下方に位置する(次項の図 24 参照)。

2016 年級に対する環境収容力がこの期間の平均的な環境収容力すら下回った可能性を示唆している。

成長に表れる密度効果・環境収容力

環境収容力の上限(極限資源量)に近づくと密度効果が成長に表れることが考えられる。この項では図 24 に示したように環境収容力の上限付近に位置すると思われる年級群の成長曲線に着目する。1974～85 年級から 1982 年級、1986～2007 年級から 1991 年級と 1993 年級、2008～16 年級から 2010 年級と 2016 年級を選抜した。図 24 は流下仔魚数－資源量関係の散布図上に選抜した年級の座標を◇印で示した。

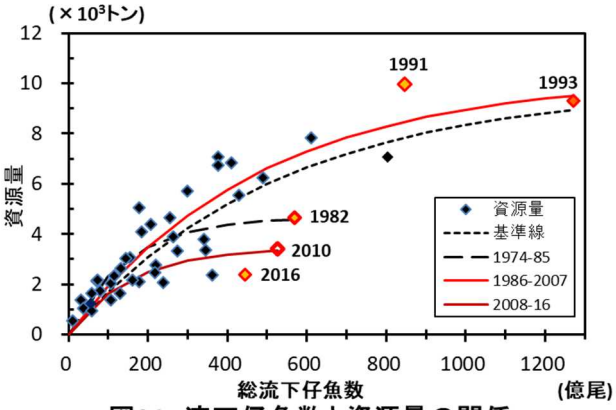

図24. 流下仔魚数と資源量の関係

※）図中の数字は年級を表す。

全年級の成長曲線を示した図 1 上の、これら選抜年級の線の色、形状、太さ等を変えて、新たに図 25 として示した。図 25 の選抜した年級の曲線の位置は、1982 年級のように 3 月頃まで最も低成長を示しながら、それ以降は平均成長より上方へ伸びるものもあるが、他の選抜年級は全期間を通じて、平均成長曲線(太実線)から明確に離れて、低成長側に偏っている。異なる資源水準で、各々の環境収容力の上限付近で密度効果が表れているといえるのではなかろうか。選抜した年級の資源量は 1982 年級が 4641 トン、1991 年級が 9968 トン、1993 年級が 9310 トン、

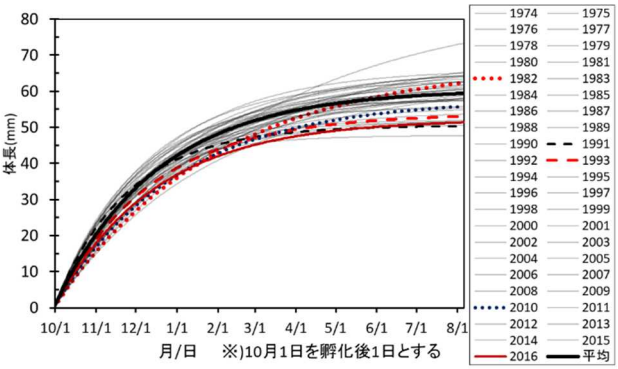

図25. 成長モデル(1974～2016年級)

2010 年級が 3409 トン、2016 年級が 2399 トンで、全く異なるにも関わらず、成長曲線が同様の位置にあるのは興味深い。もちろん低成長は密度効果だけが原因ではない。図 25 に示した曲線のうち最も低成長の曲線は 1983 年級であるが、この年は冬の低水温の影響による低成長との記録[16)17)]がある。

最後に本研究の結論を 2 点補足しておきたい。

(1)本研究では「琵琶湖のアユに対するみかけの環境収容力」あるいは略して「環境収容力」という表現を度々用いた。これはアユに限ってのものであることを付記しておきたい。

(2)各年級の(流下仔魚数,資源量)座標は必ずしもその年級に対する琵琶湖の環境収容力を表すものとは限らない。例えば流下仔魚数が少ない場合、環境収容力に余裕があっても、資源量は流下仔魚数に見合った量にしかならないわけで、IV期に属する年級がこれに該当する。IV期の(流下仔魚数,資源量)座標には、環境収容力に近い座標がないために、直線的になったと考えられる。

謝　　辞

本研究に使用したデータは全て滋賀県水産試験場の諸先輩、同僚の研究者諸氏によって、長年にわたり調査・収集され、蓄積されてきたものである。これらの調査・研究、データの収集・整理に携わられた全ての方々に対して敬意と深謝の意を表す。

摘　　要

1) 滋賀水試の産卵調査による産卵数、漁獲魚測定データと漁獲統計を用いて、1974～2016 年級の年級毎の成長生残モデルを構築し、その生残過程から月別資源量を推定し、そのうち最大値をその年級の推定資源量とした。

2) 推定資源量のうち、最小は 1975 年級の 549 トン、最大は 1991 年級の 9968 トンで、対象年級の平均は 3677 トンであった。

3) 資源量推定値に対する漁獲の影響はごく僅かで、資源水準や環境収容力等の検討には影響しないと思われた。またアユ資源全体に対する漁獲率は年々僅かずつ低下する傾向がみられた。

4) 各年級の資源量を年順に並べて表される資源変動に状態空間モデル(2 次のトレンドモデル)をあてはめて時系列解析を行ったところ、資源量は 1990 年代前半をピークに減少傾向にあると推測された。
5) 状態空間モデル(ローカルレベルモデル)を参考に、資源変動を、6 期間に分けて検討した。各期間の平均資源量を以て資源水準に充てると、各期間は次のようにみることができた。低水準期(1974～81 年級)、水準上昇期(1982～85 年級)、高水準期(1986～93 年級)、1994 年琵琶湖異常水位低下による資源減少とその後の回復期(1994～98 年級)、高水準期(1999～2007 年級)、低水準期(2008～16 年級)。
6) 流下仔魚数と資源量との関係に修正指数曲線をあてはめることができ、流下仔魚数が多い方で資源量の増え方が抑制的になった。曲線の極限値(極限資源量)を「琵琶湖のアユに対するみかけの環境収容力」(以下、収容力)と解釈すると、それは期間によって変化し、それと共に資源水準も変化した。
7) 全期間は低収容力期(1974～85 年級)、高収容力期(1986～2007 年級)、低収容力期(2008～16 年級)の 3 つに集約され、このうち 2008～16 年級は環境収容力が最も低くなっている可能性が示唆された。

文　献

1) 末富壽樹・宇野康司(1950)：小鮎資源調査.滋賀県水産試験場研究報告, **1**, 47-61.
2) 西森克浩(2012)：琵琶湖に生息する魚介類の現存量の推定(アユ・セタシジミ).平成 22 年度滋賀県水産試験場事業報告,78.
3) 滋賀県水産試験場(1979)：琵琶湖へ流入する仔アユ量(1977)の推定－I.滋賀県水産試験場研究報告, **32**, 1-194.
4) 滋賀県水産試験場(1980)：琵琶湖へ流入する仔アユ量(1978)の推定－II.滋賀県水産試験場研究報告, **34**, 1-165.
5) 田中秀具(2003)：琵琶湖産アユのふ化時期からみた漁期・漁法別特徴.滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 1-17.
6) 田中秀具(2003)：琵琶湖産アユのふ化時期と成長・発育.滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 19-33.
7) 伏木省三・中賢治 他(1977)：コアユ資源予測調査(昭和 49 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **29**, 29-36.
8) 伏木省三・中賢治 他(1977)：コアユ資源予測調査(昭和 50 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **29**, 37-45.
9) 伏木省三・中賢治 他(1978)：コアユ資源予測調査(昭和 51 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **30**, 83-91.
10) 伏木省三・中賢治 他(1979)：コアユ資源予測調査.滋賀県水産試験場研究報告, **31**, 147-155.
11) 伏木省三・中賢治 他(1980):コアユ資源予測調査(昭和 53 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **33**, 37-45.
12) 伏木省三・中賢治 他(1981)：コアユ資源予測調査(昭和 54 年度).滋賀県水産試験場研究報, **35**, 94-102.
13) 伏木省三・中賢治 他(1986)：コアユ資源予測調査(昭和 55 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **37**, 32-40.
14) 岩崎治臣・中賢治 他(1986)：コアユ資源予測調査(昭和 56 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **37**, 41-53.
15) 岩崎治臣・中賢治 他(1987)：コアユ資源予測調査(昭和 57 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **39**, 76-93.
16) 岩崎治臣・中賢治 他(1987)：コアユ資源予測調査(昭和 58 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **39**, 94-109.
17) 岩崎治臣・中賢治 他(1987)：コアユ資源予測調査(昭和 59 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **39**, 110-140.
18) 岩崎治臣・里井晋一 他(1989)：コアユ資源予測調査(昭和 60 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **41**, 14-40.
19) 岩崎治臣・里井晋一 他(1992)：コアユ資源予測調査(昭和 61 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **42**, 27-46.
20) 水谷英志・里井晋一 他(1992)：コアユ資源予測調査(昭和 62 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **42**, 47-64.
21) 里井晋一・水谷英志 他(1993)：コアユ資源予測調査(昭和 63 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **43**,

1-22.
22) 里井晋一･山中治 他(1993)：コアユ資源予測調査(平成元年度).滋賀県水産試験場研究報告, **43**,23-40.
23) 西森克浩･的場洋 他(1993)：コアユ資源予測調査(平成 2 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **43**, 46-58.
24) 西森克浩･水谷英志 他(1993)：コアユ資源予測調査(平成 3 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **43**, 59-71.
25) 西森克浩･岩崎治臣 他(1997)：コアユ資源予測調査(平成 4 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **46**, 63-77.
26) 遠藤誠･岩崎治臣 他(1997)：コアユ資源予測調査(平成 5 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **46**, 79-92.
27) 遠藤誠･山中治 他(1997)：コアユ資源予測調査(平成 6 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **46**, 93-110.
28) 遠藤誠･山中治 他(1998)：コアユ資源予測調査(平成 7 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **47**, 17-35.
29) 遠藤誠･氏家宗二 他(1998)：コアユ資源予測調査(平成 8 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **47**, 37-51.
30) 太田滋規･片岡佳孝 他(2002)：コアユ資源予測調査データ(平成 9 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **49**, 157-169.
31) 片岡佳孝･田中秀具 他(2002)：コアユ資源予測調査データ(平成 10 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **49**, 171-183.
32) 孝橋賢一･片岡佳孝 他(2002)：コアユ資源予測調査データ(平成 11 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **49**, 185-197.
33) 大山明彦・田中秀具 他(2003)：コアユ資源予測調査データ(平成 12 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 103-115.
34) 鈴木隆夫･氏家宗二 他(2003)：コアユ資源予測調査データ(平成 13 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **50**, 117-129.
35) 臼杵崇広･田中秀具 他(2006)：コアユ資源予測調査データ(平成 14 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **51**, 179-177.
36) 臼杵崇広･高橋誓 他(2006)：コアユ資源予測調査データ(平成 15 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **51**, 179-191.
37) 片岡佳孝･西森克浩 他(2008)：コアユ資源予測調査データ(平成 16 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **52**, 43-56.
38) 酒井明久･片岡佳孝 他(2008)：コアユ資源予測調査データ(平成 17 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **52**, 57-70.
39) 酒井明久･鈴木隆夫 他(2010)：コアユ資源予測調査データ(平成 18 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **53**, 85-99.
40) 酒井明久･鈴木隆夫 他(2010)：コアユ資源予測調査データ(平成 19 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **53**, 101-114.
41) 酒井明久･鈴木隆夫 他(2010)：コアユ資源予測調査データ(平成 20 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **53**, 115-128.
42) 酒井明久･西森克浩 他(2011):コアユ資源予測調査データ(平成 21 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **54**, 177-190.
43) 酒井明久･田中秀具 他(2011):コアユ資源予測調査データ(平成 22 年度). 滋賀県水産試験場研究報告, **54**, 191-205.
44) 寺井章人･二宮浩司 他(2013)：コアユ資源予測調査データ(平成 23 年度).平成 23 年度滋賀県水産試験場事業報告, 83-90.
45) 寺井章人･遠藤誠 他(2014)：コアユ資源予測調査データ(平成 24 年度).平成 24 年度滋賀県水産試験場事業報告, 80-87.
46) 寺井章人･桑村邦彦 他(2015)：コアユ資源予測調査データ(平成 25 年度).平成 25 年度滋賀県水産試験場事業報告, 89-96.
47) 寺井章人･井出充彦 他(2016)：コアユ資源予測調査データ(平成 26 年度).平成 26 年度滋賀県水産試験場事業報告, 77-84.
48) 寺井章人･井出充彦 他(2017)：コアユ資源予測調査データ(平成 27 年度).平成 27 年度滋賀県水産試験場事業報告, 91-98.
49) 寺井章人･井出充彦 他(2018)：コアユ資源予測調査データ(平成 28 年度).平成 28 年度滋賀県水産試験場事業報告, 91-98.
50) 馬場真哉(2019)：R と Stan ではじめるベイズ統

計モデリングによるデータ分析入門, pp193, 講談社, 東京.
51) 伊東宏樹(2015) : 時系列・空間データのモデリング.岩波データサイエンス, **1**, 39-59,岩波書店,東京.
52) 大前信輔・故)前河孝志 他(2020) : 琵琶湖定点定期観測(2008 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **56**, 145-185.
53) 大山明彦・大前信輔 他(2020) : 琵琶湖定点定期観測(2009 年度).滋賀県水産試験場研究報告, **56**, 187-233.