

# 行列モデルによるビワマスの資源動態解析

田中秀具

Analysis of Population Dynamics of Biwa salmon,  
*Oncorhynchus masou rhodurus* by using matrix model

Hidetomo Tanaka

キーワード：ビワマス、VPA、行列モデル、繁殖効率、琵琶湖

ビワマス *Oncorhynchus masou rhodurus*<sup>1)</sup>は琵琶湖の固有魚で、重要な水産資源である。滋賀県水産試験場では、本資源の適切な管理に資するため、コホート解析(VPA)により、2006年以降の資源量とその変動の推定を試みている<sup>2)</sup>。

また田中<sup>3)</sup>はこの推定を文献<sup>4)5)6)</sup>と統計資料(滋賀農林水産統計、近畿農政局)を用いて、過去へ拡張し、1963～2019年に亘る長期変動について検討した。

ところでVPAによる資源推定の計算は、後退法によるため、最も知りたい最近年の推定値の信頼性に欠け、ましてや予測には使い辛い。このVPAの短所に対しては、CPUEの様な漁業情報を利用して、あるいは標識放流再捕調査の様な他の調査手法を併用して、チューニングを行うのが一般的である。しかしビワマスの場合、漁業情報が少なく、信頼できるCPUEを得ることが困難であり、また他の調査の併用も、諸般の事情から実施できる状況にない。

そこで、本研究では前進法計算の行列モデルの適用を検討した。行列モデルは、基本的にはVPAと同じ構造を有し、これに再生産過程を組み込んだものであり、田中<sup>7)</sup>がビワマス用のモデルを提示している。この行列モデルを、VPAで推定されたビワマス資源の長期変動<sup>3)</sup>にあてはめると共に、一部の期間について行列モデルによる資源推定を試みた。これらの過程で得られた繁殖効率の変化等、資源動態に関わる要因に関する知見と併せて報告する。

## 材料および方法

### VPAによる資源推定の概要

本研究において行列モデル適用の対象とした、ビ

ワマス資源量を推定したVPA<sup>3)</sup>の概要を述べる。そのVPAは離散モデルで、計算は次式(1)による。

$$N_{a,t} = \frac{N_{a+1,t+1} + C_{a,t}}{1 - D_a} \quad (1)$$

ここで $N_{a,t}$ 、 $C_{a,t}$ は各々 $t$ 年における $a$ 歳魚の生息個体数、漁獲個体数、 $D_a$ は $a$ 歳魚の自然死亡率(成熟死亡を含む)である。つまり、計算は漁獲死亡も自然死亡も年毎に一括して行われる。そして式(1)が示す様に後退法での計算で、その開始年は2019年である。

また $N_{a,t}$ と $C_{a,t}$ の間には次式(2)の関係がある。

$$N_{a,t} = \frac{C_{a,t}}{E_{a,t}} \quad \text{あるいは} \quad E_{a,t} = \frac{C_{a,t}}{N_{a,t}} \quad (2)$$

$E_{a,t}$ は $t$ 年における $a$ 歳魚の漁獲率である。実際の計算は、 $E_{4,2019}(=E_{5,2019})$ をターミナル $E$ とし、式(1)、式(2)を順に年を遡れば、 $N_{a,t}$ と $E_{a,t}$ が得られる。1963～2019年の推定年齢別個体数、 $N_{a,t}$ を表1に、推定に用いられた年齢別漁獲個体数、 $C_{a,t}$ を表2に示す。なおVPAの詳細は田中<sup>3)</sup>を参照されたい。

このVPAによる推定個体数を年毎の年齢別平均体重によって重量に換算した現存量は、図1の様に推移し、次の様に総括できる。ビワマス資源は1960年代～70年代には量的に低水準で、変動も大きく不安定であるが、1980年代初めから急増し、高水準となる。その後1990年代末～2000年代前半に一時減少するものの、2000年代迄は概ね高水準を維持する。しかし2010年代にはその水準はやや低下しつつ、短期間での変動が顕著となり、量的に不安定となる。

個体数の推移は図2に示す様に、現存量と同様で、1970年代迄は増減が激しいが、1980年代から増加、1990年代後半に少し減少するものの、2000年代迄は概ね高水準を保つ。しかし2010年代には再び減



で表される。

$$N_{a+1,t+1} = (1 - D_a) \cdot N_{a,t} - C_{a,t} \quad (3)$$

この式を行列表記にし、再生産過程を結合させると、田中<sup>7)</sup>が提示したビワマスの資源動態を表す行列モデルになり、次式(4)で表される。

$$\begin{pmatrix} N_{0,t+1} \\ N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ N_{4,t+1} \\ N_{5,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b v_0 D_0 & b v_1 D_1 & b v_2 D_2 & b v_3 D_3 & b v_4 D_4 & b v_5 D_5 \\ 1 - D_0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 - D_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 - D_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 - D_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 - D_4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \\ N_{5,t} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 0 \\ C_{0,t} \\ C_{1,t} \\ C_{2,t} \\ C_{3,t} \\ C_{4,t} \end{pmatrix} \quad (4)$$

ここで、**b** と  $v_a$  は再生産に関するパラメータ(後述)で、**b** は繁殖効率、 $v_a$  は出産係数である。これらの定義については、田中<sup>7)</sup>を参照されたい。なお、 $D_a$  は自然死亡率であるが、数値的には成熟死亡率を適用しており、年齢構成が変化する(高齢魚がいなくなる)ほどの高い漁獲圧下では、本モデルで資源動態は表せないことになる(高い漁獲率については後述)。そのため毎年の年齢組成調査を行っている。

### 行列モデルの変数とパラメータ

表1に示したVPAによる1963~2019年の年齢別個体数、 $N_{a,t}$ に一致するように、式(4)をあてはめるためには、 $C_{a,t}$ 、 $D_a$ 、**b**、 $v_a$ が必要である。

**年齢別漁獲尾数,  $C_{a,t}$**  年齢別漁獲尾数は既報<sup>3)</sup>のVPAと共通であり、既に表2に示している。

**自然死亡過程のパラメータ,  $D_a$**  年齢毎の自然死亡率、 $D_a$ も既報<sup>3)</sup>のVPAと共通で、これを表3に示す。

表3. VPAの自然死亡率,  $D_a$

年齢, $a$	自然死亡率, $D_a$
0歳	0.814
1歳	0.047
2歳	0.261
3歳	0.585
4歳	0.722
5歳	0.897

**再生産過程のパラメータ,  $b, v_a$**  式(4)に示す様に、再生産過程のパラメータは、繁殖効率、**b** と出産係数、 $v_a$  であり、これらは自然死亡率、 $D_a$  と組み合わせ、ある年の  $a$  歳魚 1 個体あたりの翌年 0 歳魚生産数である再生産率、 $R_a$  を構成する。すなわち、再生産率、 $R_a$  は、次式(5)で計算される<sup>7)</sup>。

$$R_a = b v_a D_a \quad (5)$$

**出産係数,  $v_a$**  再生産過程のパラメータの内、親魚

の年齢に関する部分を担い、 $a$  歳親魚 1 個体が次世代 0 歳魚を、1 歳親魚 1 尾の何倍出産するかを表す。

藤岡<sup>8)</sup>は、ビワマス雌親魚の孕卵数は標準体長との間に直線関係があり( $r=0.85$ )、その直線回帰式は孕卵数を  $En$ 、標準体長を  $SL(\text{cm})$  とすると、

$$En = 66.87 SL - 1315.76 \quad (6)$$

としている。

田中<sup>6)</sup>は被鱗体長( $L, \text{cm}$ )と標準体長( $SL, \text{cm}$ )との関係式を

$$L = 1.0540 SL^{0.9955} \quad (7)$$

と求め、さらにビワマス成熟親魚の年齢毎の平均被鱗体長を示している。

これらの関係式から年齢別の雌親魚 1 個体あたりの孕卵数が求められる。それを 1 歳親魚の孕卵数で割ったものが出産係数、 $v_a$  で、これを表4に示す。

$v_a$  は、1 歳親魚 1 個体の繁殖貢献度を 1 とした時の各年齢の親魚 1 個体の繁殖貢献度とも言え、 $v_0=0$  で、 $v_a$  には性差はなく、同齡個体は雌雄同一の繁殖貢献度であることを仮定する。

表4. 年齢別の体長と卵数、出産係数,  $v_a$

年齢( $a$ )	被鱗体長( $L, \text{cm}$ )	卵数( $En$ / 尾)	出産係数( $v_a$ )
1	30.6	656	1.000
2	39.2	1212	1.849
3	45.1	1595	2.431
4	49.5	1880	2.866
5	53.6	2145	3.271

**繁殖効率,  $b$**  再生産過程のパラメータの内、全年齢の親魚に共通する部分を担う係数で、 $v_a$  との関係から 1 歳親魚に換算した、親(厳密には親候補)1 個体あたりの次世代 0 歳魚生産数を表す。

$D_a, v_a$  が定数(表3、表4)であるのに対して、**b** はVPAによる個体数への行列モデルのあてはめで推定される唯一のパラメータであり、言い換えれば **b** の推定は、行列モデルのあてはめ計算そのものである。なお **b** は年毎に計算され、毎年変化するので、必要に応じて「 $b_t$ 」の表記を併用する。

### 行列モデルのあてはめ

計算手順は次のとおりである。

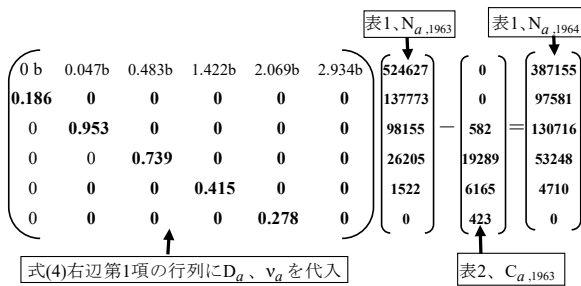
- ① 式(4)に表3の  $D_a$ 、表4の  $v_a$  と、表2の  $C_{a,t}$  を代入する。
- ②  $b_t$  に適当な初期値を入れる。
- ③ 1963年の年齢別個体数、 $N_{a,1963}$  を(表1、灰色で表示)初期値として、2019年まで前進法で仮計算する。
- ④ 1964年から順に各年の0歳魚個体数、 $N_{0,t}$  を、MS-

\* ) MS-Excel は米国マイクロソフト社の登録商標。

Excel\*)のアドイン、ソルバーを用いて表1の0歳魚個体数(表1、灰色で表示)に一致するように、 $b_t$ を1年ずつ計算する。

図3に1963年の年齢別個体数から1964年のそれを行列モデルで計算する例を示す。この図は各年齢の個体数が1963年から1964年へ変化する過程で、1964年の0歳魚個体数を $N_{0,1964}=387155$ とする $b_{1963}$ を、ソルバーによって探索した結果が、 $b_{1963}=4.107$ であることを表す。1964年以降、同様に2018年迄順次 $b$ を推定していく。

すなわち、行列モデルのあてはめは、 $N_{0\sim5,1963}$ と $N_{0,1964\sim2019}$ を初期値として、 $t=1963\sim2018$ について、 $b_t$ を推定することである。



◎ 計算結果 :  $N_{0,1964}=387155$ となる $b_{1963}$ は $\rightarrow b=4.107$

図3. 行列モデル適用の計算方法(1964年の例)

資源動態の解析

行列モデルの式(4)を構成する変数の内、データ( $N_{a,t}$ 、 $C_{a,t}$ )は、既に得られている。またパラメータ( $D_a$ 、 $v_a$ 、 $b$ )の内、 $D_a$ と $v_a$ も上述の様に定数である。本研究で唯一 $b$ だけが変数で、年毎に変化する( $b_t$ )。した

がって本研究では、行列モデルによる資源動態の解析は、 $b$ の動態を解析することになる。

行列モデルによる資源推定

行列モデルのあてはめではなく、行列モデルによる資源推定を試みた。VPAによる1963~2019年の資源推定の内、最近年から寿命年齢を遡る期間、つまり、2014年以降の推定個体数は不確定である。端的に言えば、新しく2020年の漁獲個体数データが得られれば、この期間の推定結果は変化し得る。逆に言えば、2013年以前の推定資源量(個体数)は確定している。そこで2013年の資源量(年齢別個体数)を初期値とし、2013~18年の年齢別漁獲個体数を獲得データとして、2014~19年の行列モデルによる資源推定を試みた。

結果および考察

■ VPA 結果への行列モデルあてはめ

表1の1963年の年齢別個体数、 $N_{a,1963}$ と、1963~2019年の0歳個体数、 $N_{0,1963\sim2019}$ を初期値とし、表2の年齢別漁獲個体数、 $C_{a,t}$ をデータ、表3の年齢別自然死亡率、 $D_a$ をパラメータとして計算した個体数、 $N_{a,t}$ を表5に示す。また年齢毎の個体数に年齢毎の平均体重を乗じて全年齢分を合計した年毎の現存量を表6に示す。表5を表1(VPAの結果)と比較すると、四捨五入の影響で6ヶ所に各1尾の誤差が見られる(灰色で表示)ものの、VPAの推定個体数と行列モデルをあてはめた個体数は一致している。当然、

表5. 行列モデルにより計算された個体数,  $N_{a,t}$

(単位:尾)

年齢\年	1963年	1964年	1965年	1966年	1967年	1968年	1969年	1970年	1971年	1972年	1973年	1974年	1975年	1976年	1977年	1978年	1979年	1980年	1981年
0歳	524627	405696	492270	529381	568303	674071	879511	1060678	946401	656965	481928	439383	424326	417941	470706	617627	877779	1093227	1040305
1歳	137773	97581	72011	91562	98465	105704	125377	163589	197286	176031	122195	89639	81725	78925	77737	87551	114879	163267	203340
2歳	98155	130716	91354	67213	86787	92988	99781	118546	154894	187073	165967	113962	83552	76803	74462	73160	82756	108732	154994
3歳	26205	53248	42269	23292	35711	40360	43381	50162	63634	93186	99830	71919	47955	41882	43613	39723	43347	49968	71837
4歳	1522	4710	4733	2566	4661	5806	6599	8029	10115	16387	19601	14888	9859	8369	9344	8245	9218	10000	14333
5歳	0	0	117	106	252	372	474	623	841	1429	1781	1398	955	831	947	851	964	1062	1546
全年齢	788282	691951	702754	714120	794179	919301	1155123	1401627	1373171	1131071	891302	731189	648372	624751	676809	827157	1128943	1426256	1486355

年齢\年	1982年	1983年	1984年	1985年	1986年	1987年	1988年	1989年	1990年	1991年	1992年	1993年	1994年	1995年	1996年	1997年	1998年	1999年	2000年
0歳	858979	811921	809275	869830	966665	993111	974618	990090	1049769	1071805	1032863	1055408	1167365	1128695	954325	859466	819748	764123	689386
1歳	193497	159770	151017	150525	161788	179800	184719	181279	184157	195257	199356	192113	196306	217130	209937	177504	159861	152473	142127
2歳	193006	183158	149841	141536	142322	152455	170216	174701	171007	173223	184490	188577	181336	185156	205278	199185	166785	150051	144033
3歳	104047	126677	105905	83224	91580	85270	99660	110491	109098	106131	110319	120376	119614	112325	118322	141774	120623	97643	96711
4歳	21499	29862	26660	18429	22463	19624	23434	27364	27639	26933	27754	31455	32320	30365	30241	40365	35552	27727	28221
5歳	2343	3289	2963	2048	2586	2345	2894	3487	3628	3639	3860	4495	4742	4568	4652	6366	5730	4567	4751
全年齢	1373371	1314677	1245661	1265592	1387404	1432605	1455541	1487412	1545298	1577488	1558642	1592424	1701683	1678239	1522755	1424660	1308299	1196584	1105229

年齢\年	2001年	2002年	2003年	2004年	2005年	2006年	2007年	2008年	2009年	2010年	2011年	2012年	2013年	2014年	2015年	2016年	2017年	2018年	2019年
0歳	629502	614040	838981	771397	833918	1005545	857964	635941	539561	522301	654378	839854	761467	562733	519904	759084	1116751	1991225	952717
1歳	128226	117087	114211	156050	143480	155109	187031	159581	118285	100358	97148	121714	156213	141633	104668	96702	141190	207716	370368
2歳	134050	120958	110222	107813	147919	136167	147249	177575	150073	111187	92961	87381	110716	141084	129057	92471	81905	131983	194163
3歳	90934	85322	74351	70097	70915	103078	90022	98456	115436	96770	61389	48295	49394	65823	88299	71158	49723	46758	80773
4歳	26746	25931	22552	21193	21675	24178	35554	26853	29794	37252	26790	10182	9734	13295	19579	25094	14950	8970	14549
5歳	4596	4543	4030	3857	4024	4690	5262	6641	3834	5944	7473	1446	867	1493	2209	3830	2088	920	1519
全年齢	1014054	967881	1164347	1130407	1221931	1428767	1323082	1105047	956983	873812	940139	1108872	1088391	926061	863716	1048339	1406607	2387572	1614089

表 6. 現存量

年	現存量(トン)	年	現存量(トン)	年	現存量(トン)
1963	102	1982	243	2001	281
1964	139	1983	259	2002	266
1965	103	1984	211	2003	245
1966	76	1985	196	2004	258
1967	100	1986	208	2005	289
1968	110	1987	214	2006	355
1969	121	1988	247	2007	394
1970	145	1989	270	2008	383
1971	184	1990	275	2009	354
1972	227	1991	282	2010	308
1973	215	1992	301	2011	245
1974	153	1993	323	2012	179
1975	110	1994	328	2013	195
1976	99	1995	334	2014	242
1977	100	1996	357	2015	252
1978	97	1997	389	2016	234
1979	111	1998	341	2017	205
1980	140	1999	298	2018	243
1981	193	2000	296	2019	424

現存量の推移も「VPA による資源推定の概要」の項の内容(図 1、図 2 含む)と一致し、1963~2019 年の現存量は、最低が 76 トン(1966 年)、最高が 424 トン(2019 年)、平均は 232 トンである。VPA による資源変動は行列モデル表記に変換できたことになる。

行列モデルあてはめによる資源動態の解析

以上の様に、VPA による 1963~2019 年に亘るビワマスの資源変動に行列モデルをあてはめることができた。この期間の資源変動の概要は前報<sup>3)</sup>で述べたので、ここでは行列モデルを通して見える資源動態に絞って述べる。VPA と行列モデルの違いは、再生産過程の有無であり、本研究における行列モデルのあてはめは、再生産過程のパラメータ,  $b$  を変化させることで成した。つまり資源動態は  $b$  の動態に置き換えられた。そこで、ビワマスの資源動態を、 $b$  の動態解析を通じて検討する。

**$b$  の推移と変動要因** 推定された 1963~2018 年の  $b$  を表 7 に、その推移を図 4 に示す。 $b$  は毎年変化し、最小が 1.606( $b_{1973}$ )、最大が 12.936( $b_{2017}$ )、平均は 3.976 である。図 4 の  $b$  の推移を資源量の推移(図 1、現存量)と対比すると、資源水準が低い 1980 年頃迄  $b$  は高く(平均  $b_{1963\sim1980}=5.045$ )、資源水準が概ね高い 1980 年代~2000 年代には  $b$  は低く(平均  $b_{1981\sim2010}=2.969$ )推移する。資源水準が少し低下する 2011 年以降、 $b$  は再び高く(平均  $b_{2011\sim18}=5.349$ )なる。また図 4 から、 $b$  は 1980 年頃迄の変動が大きいのが、その後 2010 年頃迄は安定的に推移する。しかしその後には再び短期間での変動が顕著になる。

こうした  $b$  の変動の要因として、1 つは上述の現存量であろう。また、 $b$  は 1 歳魚に換算した親 1 尾あたりの 0 歳魚生産数であるから、 $b$  の挙動が個体群(親)の年齢組成と関係することは想像に難くない。

以上のことから、 $b$  の変動要因には、個体群の現存量と親の年齢組成とが挙げられる。

表 7. 繁殖効率,  $b$

年	繁殖効率, $b$	年	繁殖効率, $b$	年	繁殖効率, $b$
1963	4.107	1982	2.692	2001	2.284
1964	3.215	1983	2.329	2002	3.327
1965	4.497	1984	2.960	2003	3.463
1966	7.529	1985	4.064	2004	3.893
1967	6.260	1986	3.811	2005	4.267
1968	7.308	1987	3.886	2006	3.028
1969	8.110	1988	3.420	2007	2.142
1970	6.118	1989	3.314	2008	1.750
1971	3.319	1990	3.412	2009	1.658
1972	1.790	1991	3.328	2010	2.252
1973	1.606	1992	3.257	2011	3.923
1974	2.161	1993	3.340	2012	5.367
1975	3.083	1994	3.247	2013	3.661
1976	3.920	1995	2.844	2014	2.596
1977	4.992	1996	2.432	2015	3.166
1978	7.602	1997	2.008	2016	5.230
1979	8.482	1998	2.184	2017	12.935
1980	6.711	1999	2.384	2018	5.910
1981	3.892	2000	2.201		

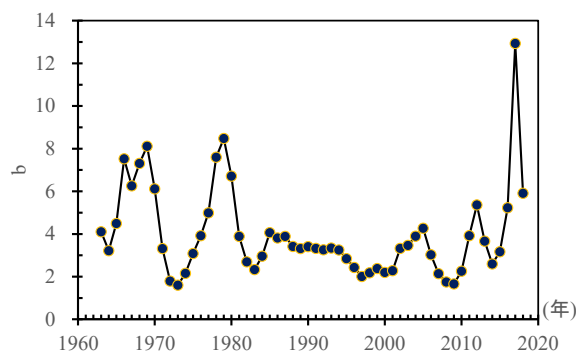


図 4.  $b$  の推移( $b_{1963}\sim b_{2018}$ )

**現存量と  $b$  との関係** 表 6 に示す 1963~2018 年の現存量と表 7 に示す同年の  $b$  との間には、図 5 に

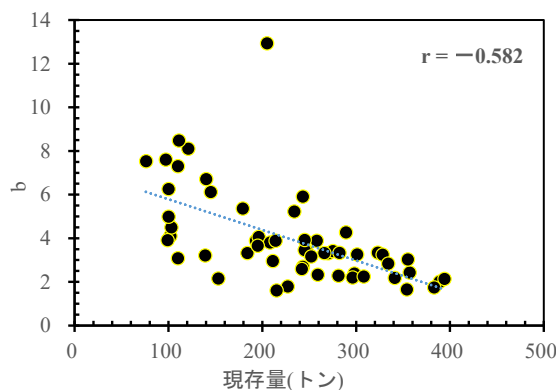


図 5. 現存量と  $b$  との関係

※) 点線は単回帰直線

示す様に負の相関関係がある( $r=-0.582$ )。つまり、現存量が少ないと  $b$  は大きく、翌年の 0 歳魚を効率よく生産する傾向がある。ただし、現存量が少ない場合、 $b$  のばらつきが大きい。

**平均年齢,  $\overline{Age}$**   $b$  と親魚の年齢組成との関係を検討するための指標として、年毎の 1 歳以上魚の平均年齢,  $\overline{Age}$  を設け、表 8 に示す。また 1963~2018 年の  $\overline{Age}$  の推移を図 6 に示す。 $\overline{Age}$  は 1.588~2.252 歳の間で変化し、平均は 1.937 歳である。 $\overline{Age}$  の推移では、1980 年代前半迄と 2010 年代の変動が大きい、全体的には 2010 年迄上昇した後、少し低下する傾向がみられる。

**$\overline{Age}$  と  $b$  との関係** 図 7 に示す様に、1963~2018 年の  $\overline{Age}$  と  $b$  との間には、負の相関関係 ( $r=-0.598$ ) がある。つまり親の年齢組成が若い方が、 $b$  が大きく、翌年の 0 歳魚を効率よく生産する傾向がある。ただし、若齢の場合、 $b$  のばらつきが大きい。

**$b$  と推移行列の最大固有値** 式(4)でわかる様に、行列モデルの中心は、漁獲の影響を除いた biomass

表 8. 1 歳以上魚の平均年齢,  $\overline{Age}$

年	$\overline{Age}$	年	$\overline{Age}$	年	$\overline{Age}$
1963	1.588	1982	1.923	2001	2.078
1964	1.878	1983	2.073	2002	2.095
1965	1.905	1984	2.039	2003	2.053
1966	1.660	1985	1.939	2004	1.911
1967	1.767	1986	1.958	2005	1.956
1968	1.785	1987	1.890	2006	2.025
1969	1.756	1988	1.939	2007	1.978
1970	1.720	1989	1.989	2008	2.027
1971	1.740	1990	1.982	2009	2.163
1972	1.903	1991	1.952	2010	2.252
1973	2.054	1992	1.958	2011	2.141
1974	2.056	1993	2.009	2012	1.819
1975	1.950	1994	2.004	2013	1.741
1976	1.914	1995	1.945	2014	1.877
1977	1.939	1996	1.970	2015	2.086
1978	1.863	1997	2.113	2016	2.125
1979	1.800	1998	2.100	2017	1.809
1980	1.729	1999	2.033	2018	1.646
1981	1.780	2000	2.061	2019	1.613

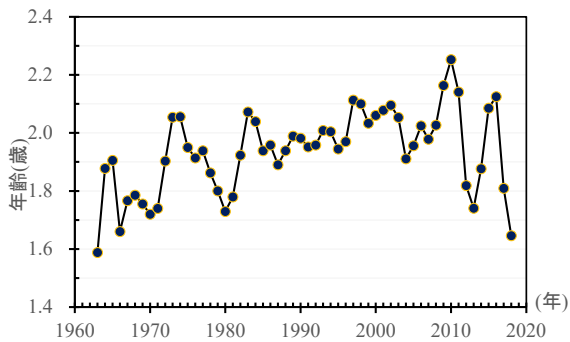


図 6.  $\overline{Age}$  の推移 (1963~2018 年)

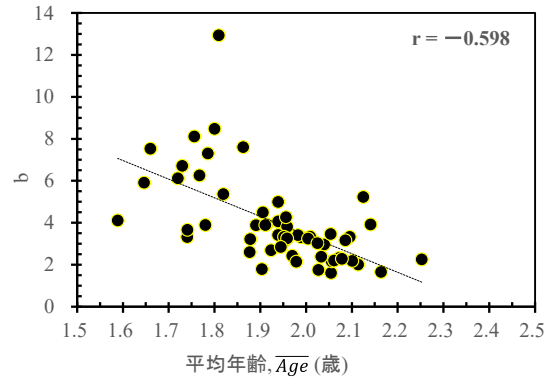


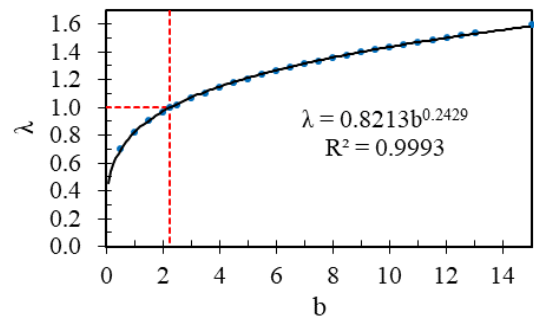
図 7.  $\overline{Age}$  と  $b$  との関係

※) 点線は単回帰直線

個体群の推移行列である。この推移行列の最大固有値( $\lambda$  で表す)は、Biomass の長期的な個体群増加率に一致し、Biomass 個体群生来の増加率といえる。Biomass 個体群は  $\lambda > 1$  で増加、 $\lambda = 1$  で変化なし、 $\lambda < 1$  で減少する。そして、図 8 に推移行列の  $b$  を 0~15 の範囲で変化させた場合の  $\lambda$  の変化を示す。図に明らかな様に、 $\lambda$  は  $b$  によって変化し、両者の間には次式(8) の関係がみられた ( $R^2=0.9993$ )。

$$\lambda = 0.8213b^{0.2429} \quad (8)$$

式(8)より、 $\lambda = 1$  となる  $b$  は、 $b=2.249$  である。表 7 や図 4 で示した  $b$  の推移は、漁獲の負荷がかかっ



※) 破線は  $\lambda = 1$  の位置

図 8.  $b$  と推移行列の固有値の関係

た上での数値であるが、それでも 1963~2018 年の平均が 3.976 であるから、全期間を通じてみれば、Biomass 資源は増加傾向といえよう。

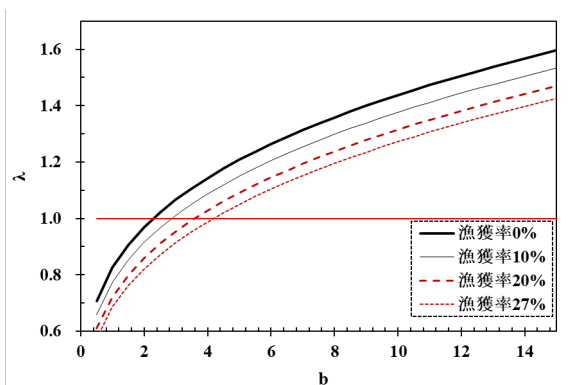
では漁獲を内包した推移行列はどうか。その場合、式(2)により  $C_{a,t} = N_{a,t} \cdot E_{a,t}$  とし、式(4)を次式(9) :

$$\begin{pmatrix} N_{0,t+1} \\ N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ N_{4,t+1} \\ N_{5,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b v_0 D_0 & b v_1 D_1 & b v_2 D_2 & b v_3 D_3 & b v_4 D_4 & b v_5 D_5 \\ 1-D_0-E_{0,t} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1-D_1-E_{1,t} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-D_2-E_{2,t} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1-D_3-E_{3,t} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-D_4-E_{4,t} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \\ N_{5,t} \end{pmatrix}$$

... (9)

に変形し、この式(9)の推移行列の最大固有値,  $\lambda$  を求めることになる。

漁獲率,  $E_{a,t}$  は年  $t$  と年齢  $a$  によって異なるが、ここでは既報<sup>9)</sup>を基にし、2010年頃からの引縄釣りによる採捕の影響(採捕サイズの相違)と、2016年12月以降の全長30cm未満のビワマス採捕禁止措置(琵琶湖海浜漁業調整委員会指示)も加味して、資源加入率(年齢別の生息個体数の内、漁獲対象となる割合)を、0歳:0%、1歳:12%、2歳88%、3歳以上:100%と仮定した上で、いくつかの漁獲率の場合について、 $b$  を変化させ、 $\lambda$  の変化を検討した。結果は図9に示す。なお本モデルでは漁獲率28%以上で年齢構造が変化する(高齢魚がいなくなる)ため検討からは除外した。漁獲率別の  $b$ - $\lambda$  曲線は、図9に示す様に漁獲がない場合の曲線(図8と同じ)と並列し、漁獲率が大きいほど同じ  $b$  に対して  $\lambda$  が小さいことがわかる。また  $\lambda=1$  となる  $b$  は漁獲率10%、20%、27%の順に2.872、3.590、4.175である。一方、1963~2018年における  $b$  の平均は3.976である。この平均は資源構造の変化に応じて、あるいは引縄釣り漁業の参入や規制措置により、年齢毎の資源加入率や漁獲率



※) 赤い実線は  $\lambda = 1$  の位置  
 ※) 漁獲率0%の太い実線は図8の線の再掲

図9.  $b$  と推移行列の最大固有値の関係  
 (漁獲がある場合の参考例)

が変化し、直接の比較は難しいが、漁獲率20%の曲線と直線  $\lambda=1$  の交点の  $b(=3.590)$  を上回っている。VPAによる推定漁獲率<sup>3)</sup>は、1978年以降は20%を越えることはなく、少なくとも1980年代以降のビワマス資源は、概ね増加傾向にあるといえるだろう。

以上の検討からわかるように、最大固有値,  $\lambda$  を  $b$  の関数として表せたことは、資源動態を行列モデルで表し、そのパラメータ,  $b$  の値を求めれば、それが資源管理の指標になり得ることを示唆する。

## ■ 行列モデルによる資源推定

VPAによる2013年の資源量(年齢別個体数)を初期値とし、2013~18年の年齢別漁獲個体数を獲得データとして、行列モデルにより2014~19年の資源推定を試みた。

行列モデルでは1~5歳魚の個体数は、2013年の個体数から逐次計算でき、推定するのは0歳魚の個体数で、それは  $b$  を推定することに他ならない。前述の様に  $b$  は  $\overline{Age}$  と現存量の両者と相関がある。VPAによる1963~2013年の51年分のデータについて、 $b$  を目的変数とし、 $\overline{Age}$  と現存量を説明変数とする重回帰分析を行った。結果は表9に示す様に、両説明

表9. 重回帰分析の結果

回帰統計					
重相関係数	0.761				
重決定係数	0.580				
自由度調整済R <sup>2</sup>	0.562				
標準誤差	1.163				
観測数	51				
分散分析表					
	自由度	変動	分散	分散比	有意F
回帰	2	89.543	44.772	33.089	0.000***
残差	48	64.947	1.353		
合計	50	154.490			
回帰係数					
	係数	標準誤差	t	P-値	
切片	15.288	2.815	5.430	0.000***	
$\overline{Age}$	-4.929	1.630	-3.024	0.004**	
現存量	-0.009	0.002	-3.485	0.001**	

※)\*、\*\*、\*\*\*は、各々危険率5%、1%、0.1%で有意なことを表す。

変数は有意であり、重回帰式(10)で表せた。

$$b = 15.288 - 4.929 \cdot \overline{Age} - 0.009 \cdot \text{現存量} + b_{\epsilon} \quad (10)$$

ここで  $b_{\epsilon}$  は残差である。なお、 $\overline{Age}$  と現存量の間の多重共線性については、重相関係数が  $r = 0.761 (< 0.95)$

であり、多重共線性の指標とされる  $VIF (= \frac{1}{1-r^2})$  も、

2.376 ( $< 10$ ) であることから、問題にはならないと評価した。式(10)右辺の  $b_{\epsilon}$  を除いた理論的な繁殖効率を  $\hat{b}$  で表すと、

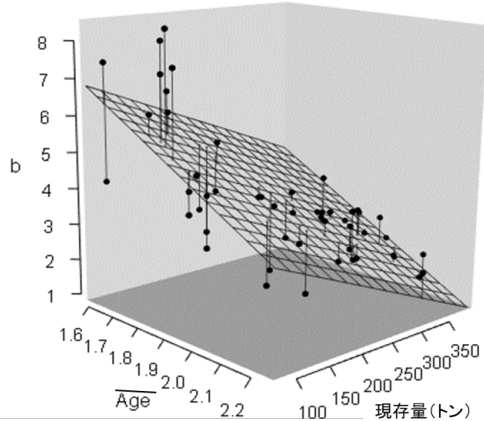
$$b_t = \hat{b}_t + b_{\epsilon,t} \quad (11)$$

$\hat{b}$  を理論繁殖効率、 $b_{\epsilon}$  を繁殖効率残差という。

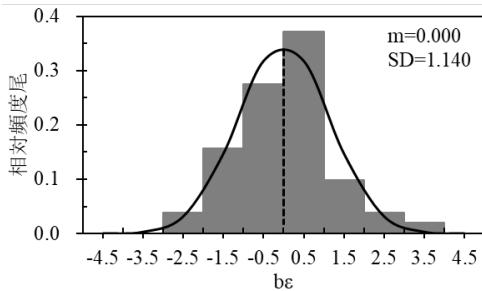
図10は  $b$  と  $\overline{Age}$  および現存量との関係を表す3次元散布図である。図中の格子は、式(10)の回帰平面を表す。この平面の上下に  $b$  が分布している。 $b$  と平面の間の線分の長さは  $b_{\epsilon}$  の大きさを表し、平面と線分の交点に理論繁殖効率,  $\hat{b}$  が位置する。

繁殖効率残差,  $b_{\epsilon}$  の分布を図11に示す。図で

明らかな様に  $b_{\varepsilon}$  は平均、 $m=0$ 、標準偏差、 $SD=1.140$  の正規分布で近似できる。ただ図 10 を見ると、 $b_{\varepsilon}$  の大きさは一様ではなく、 $b_{\varepsilon}$  は現存量および、 $\overline{Age}$  が小さいと大きい傾向がみられ、振り返って図 6、図 7 をみても、現存量、 $\overline{Age}$  の小さい部分の  $b$  のばらつきが大きいことが確認できる。 $b_{\varepsilon}$  の大きさが一様でな



※) ●は  $b$ 、縦棒は  $b_{\varepsilon}$  の大きさ、格子は式(8)の回帰平面。  
**図 10. 繁殖効率、 $b$  と  $\overline{Age}$ 、現存量との関係**



※)破線、 $m$  は平均、 $SD$  は標準偏差を、黒色実線は、正規分布  $Normal(m,SD^2)$  の曲線を表す。

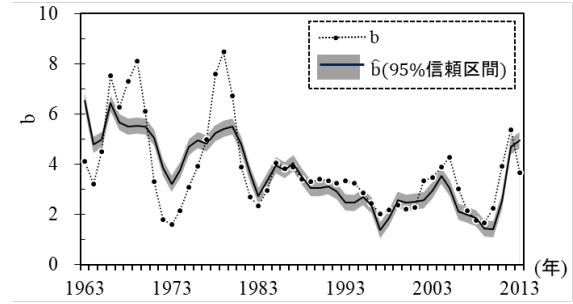
**図 11.  $b_{\varepsilon}$  の分布**

いことについては後に検討する。そして、 $b_{\varepsilon}$  の標準誤差、 $SE$  が、 $SE = \frac{SD}{\sqrt{51}}$  より、 $\hat{b}$  の 95%信頼区間は、 $\hat{b} \pm t_{0.025,50} \cdot SE = \hat{b} \pm 0.321$  である。

**$b$  と  $\hat{b}$  の推移比較** 式(10)で計算された 1963～2013 年の理論繁殖効率、 $\hat{b}$  の推移を  $b$  の推移と共に図 12 に示す。 $\hat{b}$  には 95%信頼区間を付している。 $\hat{b}$  の推移を  $b$  と比較すると、1980 年頃迄、 $b$  と  $\hat{b}$  は共に大きな変動をするが、 $\hat{b}$  の方が比較的緩やかで、その結果両者の推移に乖離がみられる。しかし 1980 年代以降は共に値を下げつつ、変動は緩慢になり、両者の推移は一致するようになる。また前年より増えるか減るかの变化傾向は、全期間で両者は概ね一致する。

**資源推定**  $b_{\varepsilon}$  は先に述べた通り正規分布で近似できる。また、 $\hat{b}$  の推移も 1980 年代以降は  $b$  との乖

離が大きくない( $b_{\varepsilon}$  が 0 に近い)。t 年の繁殖効率、 $b_t$  を  $\hat{b}_t$  で推定できるものとして、2014～2019 年の行列モデルによる資源推定を試みた。初期値は、2013 年の VPA による資源量(現存量、年齢別個体数)であり、2013～18 年の年齢別漁獲個体数が得られている。計算は次の手順による。2013 年の  $\overline{Age}$  と現



**図 12.  $b$  と  $\hat{b}$  の推移**

存量を式(10)に代入して求まる  $\hat{b}_{2013}$  を、年齢別個体数、 $N_{2013}$ 、年齢別漁獲個体数、 $C_{2013}$  と共に式(4)に代入すれば、2014 年の個体数、 $N_{2014}$  が得られる。併せて  $\overline{Age}$  と現存量も求まるので、2014 年の理論繁殖効率、 $\hat{b}_{2014}$  が計算できる。以降同様に 2019 年まで順次計算する。なお、この資源推定に伴って求まる理論繁殖効率の記号は、1963～2013 年の  $\hat{b}$  と区別するため  $\hat{b}$  を用いる。行列モデルで推定した個体数を VPA による個体数と共に表 10 に、その推移を図 13 に示す。また重量に換算した現存量を表 11 に、その推

**表 10. 行列モデルと VPA による推定個体数**

行列モデル		(単位:尾)					
年齢\年	2014年	2015年	2016年	2017年	2018年	2019年	
0歳	761134	772741	759527	720244	723237	738866	
1歳	141633	141571	143730	141272	133965	134522	
2歳	141084	129057	127639	126722	132061	123879	
3歳	65823	88299	71158	75712	79878	80831	
4歳	13295	19579	25094	14950	19756	28293	
5歳	1493	2209	3830	2088	920	4517	
全年齢	1124462	1153455	1130978	1080989	1089817	1110909	
VPA		(単位:尾)					
年齢\年	2014年	2015年	2016年	2017年	2018年	2019年	
0歳	562733	519904	759084	1116751	1991225	952717	
1歳	141633	104668	96702	141190	207716	370368	
2歳	141084	129057	92471	81905	131983	194163	
3歳	65823	88299	71158	49723	46758	80773	
4歳	13295	19578	25094	14950	8970	14549	
5歳	1493	2209	3830	2088	920	1519	
全年齢	926061	863715	1048339	1406607	2387571	1614088	

移を図 14 に、VPA による結果と共に示す。表 10 と図 13 で両手法の推定個体数を比較すると、2014～16 年の推定個体数は、VPA より行列モデルの方が多い傾向はあるが、それほど大きな違いではなく、推移の傾向も微増、微減の凹凸の違いはあるものの、この 3 年間は共に大きな個体数の変化はな



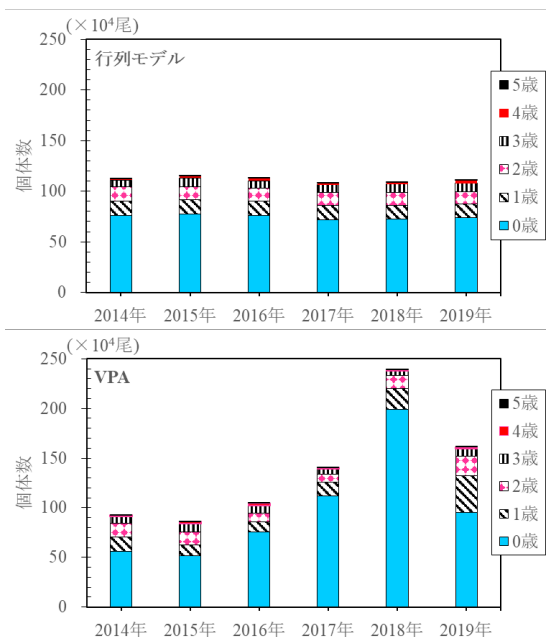


図 13. 行列モデルと VPA の推定個体数の推移

表 11. 行列モデルと VPA による推定現存量

行列モデル (単位:トン)						
年齢\年	2014年	2015年	2016年	2017年	2018年	2019年
0歳	2	2	2	1	1	1
1歳	50	48	47	54	59	57
2歳	96	92	92	97	83	95
3歳	71	90	85	89	82	91
4歳	20	29	42	24	32	45
5歳	3	4	8	4	2	9
全年齢	242	265	276	269	259	298

VPA (単位:トン)						
年齢\年	2014年	2015年	2016年	2017年	2018年	2019年
0歳	1	1	2	2	4	2
1歳	50	36	32	54	91	157
2歳	96	92	67	63	83	148
3歳	71	90	85	58	48	90
4歳	20	29	42	24	14	23
5歳	3	4	8	4	2	3
全年齢	241	252	236	205	242	423

※) いずれの表も小数点以下四捨五入。

い。2017~19年はVPAの方が多い傾向がある。両者の違いが大きいのはこの3年間で、行列モデルではほぼ一定であるのに対して、VPAでは2018年にかけて急増し、2019年に減少する。この3年間の手法間の乖離は、0歳魚個体数の差に因ると言え、それは2018年で顕著である。

表 11 と図 14 で両手法の現存量を比較すると、個体数ほどの手法間の違いはない。これは個体数の乖離が0歳魚主体で、重量への影響が少ないことによる。現存量の推移をみると、VPAでは2016、17年と減少し、2019年に急増するのに対して、行列モデルでは2016年まで微増の後、2017、18年に減少、2019年には再び増加するが、変化はVPAに比べて緩やかである。しかし2014~19年を通してみれば、現存量は2019年に大きな乖離があるとはい

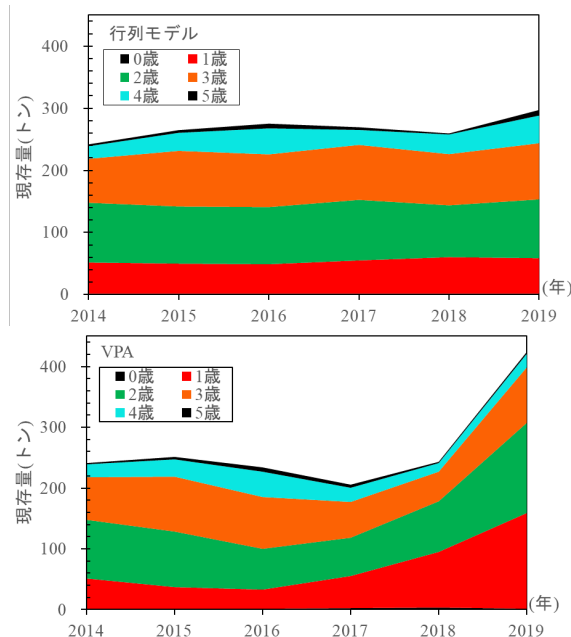


図 14. 行列モデルと VPA による現存量の推移

え、共に250トンを中心の増減であることや、推移パターンが、微増後、一旦減少し、再び増加することなどの点で、両者は類似しているともいえる。

**bの推移** 個体数変動は0歳魚から始まる。また、両手法の推定個体数の乖離は0歳魚で大きい。そして、0歳魚個体数の乖離は、 $b$  と  $\hat{b}$  の差によるものである。 $b$  と  $\hat{b}$  の推移を図 15 に示す。2013、14年は  $b$  の方が小さく、2015年は  $b$  と  $\hat{b}$  がほぼ等しく、2016年以降は  $b$  が大きい。そしてこれらから計算される各々の翌年の0歳魚個体数は、図 16 に示す様に、1年遅れで  $b$  と  $\hat{b}$  の動態を反映した推移をする。

**行列モデルによる資源推定の特徴** 図 13~16 からわかるように、行列モデルによる資源推定はVPAより年変動が小さく、資源の推移が緩やかである。それはVPAによる資源推定は後退法であり、 $b$  には後年の情報が反映される(例えば、 $b_{2013}$  は2015~19年の推定が反映された  $N_{0,2014}$  に合致するように計算される)のに対して、行列モデルは前進法であり、そ

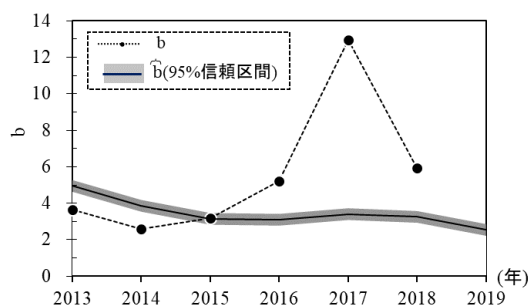


図 15.  $b$  と  $\hat{b}$  の推移

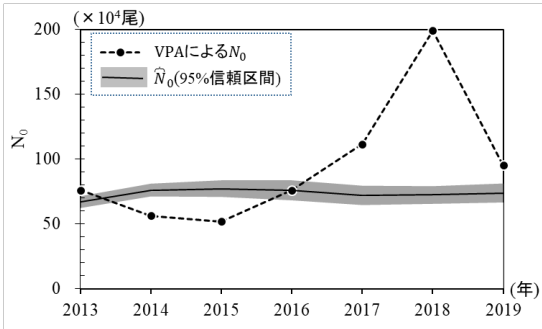
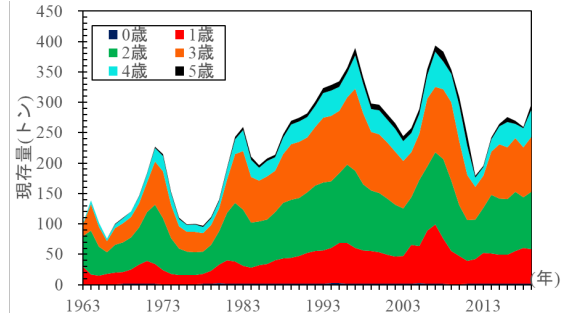


図 16. VPA(b)と行列モデル( $\hat{b}$ )による 0 歳魚数の推移

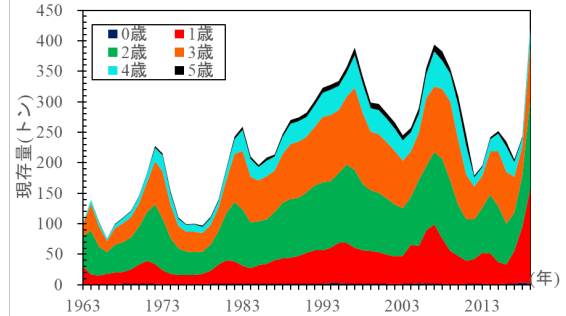
の時点の情報だけから求められる(例えば $\hat{b}_{2013}$ は 2013 年の現存量と $\overline{Age}$ から計算される)。b は定義<sup>7)</sup>から、親(1 歳魚に換算)1 尾あたりの 0 歳魚生産数で、産卵～稚魚期の河川環境の良否等、次世代 0 歳魚生産に関わる全ての要因を内包する。 $\hat{b}$ も然るべきであるが、 $\hat{b}$ には産卵～稚魚期の河川環境の良否等は含まれない。それが b と $\hat{b}$ の乖離、ひいては手法間の資源推定結果の差となると思われる。VPA による 0 歳魚数は 2017 年以降行列モデルより高い。即ち 2016 年以降、 $b > \hat{b}$ である。VPA では 2016 年以降に連続して卓越年級が出現したと推定<sup>2)</sup>している(但し、図 16 に示す様に 2016 年の 0 歳魚は前年より多いものの、行列モデルの推定値と等しく、卓越ではない。)が、行列モデルでは卓越群の出現は予想しえない。逆に 2014、15 年は VPA による 0 歳魚数が行列モデルより低い、つまり 2013、14 年が  $b < \hat{b}$ であるが、現存量と $\overline{Age}$ から期待されるほど、0 歳魚が生産されなかったということになる。つまり  $b > \hat{b}$ でも  $b < \hat{b}$ でも、その乖離には繁殖効率、b の中に含まれる「産卵～稚魚期の河川環境の良否等」が関わるが、これが  $\hat{b}$ には入りえないのである。

**資源推定手法と現存量の推移** 2014～19 年の資源推定における行列モデルと VPA との手法間の相違は、本研究の基とした 1963 年以降の現存量の推移の中でどの程度なのか。既知のデータとした 1963～2013 年の VPA による資源量(現存量)に、行列モデルで推定した 2014～19 年の現存量を接続して図 17 上段に示す。下段には比較のために全期間 VPA による現存量の推移を示した図 1 を再掲する。つまり図 17 は VPA による 2013 年までの現存量の推移に、図 14 を接続したものである。2014～19 年の推移の比較では(図 14)、行列モデルの推定の方が、2019 年の急増がないことも含めて、推移変動が緩やかという違いが明らかであったが、図 17 で 1963～2019 年

の全期間の推移を見ると、2014 年以降を行列モデルによる推定に置き換えても、1960～70 年代の低水準と不安定→1980～90 年代の急増、高水準→一時減少→2000 年代までの高水準→2010 年代の水準低下という先に述べた現存量の推移結果は変わらない。すなわち、2014 年以降の行列モデルによる資源推定



行列モデル(2014 年以降)による現存量の推移



VPA による現存量の推移 (図 1 再掲)

図 17. 現存量の長期変動と推定方法の差

の VPA との乖離は、長期変動の結論に影響するほどのものではないといえる。

■ 行列モデルによるピワマス資源動態総括

本稿の前半では VPA により推定した 1963～2019 年のピワマスの資源量とその変動への行列モデルのあてはめ、換言すると、資源変動の行列モデル表現を試みた。そしてその際設けた再生産に関するパラメータ、繁殖効率、b の動態によってピワマスの資源動態を検討した。資源水準が低く年変動の大きかった 1970 年代は、b の値は高めで、且つ年変動が大きかった。資源水準が高くなり安定的に推移した 1980 年代～2000 年代には、b の値は低くなり、且つ安定的に推移した。2010 年代に資源水準が低下傾向を示すと、b はやや高くなりつつ、変動が大きくなった。

後半では VPA 推定のうち結果の不確定な期間、2014～19 年について、b が $\overline{Age}$ と現存量で推定されることを利用して、行列モデルによる資源推定を試みた。その結果行列モデルの推定では VPA より変動が緩やかとなった。それは行列モデルでは、繁殖効

率の推定値 $\hat{b}$ に、次年の不測の事象(繁殖環境の良否等)が組み込めないことによると思われる。

以上の様に、本研究の行列モデルでは、繁殖効率 $b$ が解析の鍵となる。そこで、行列モデルのあてはめによる $b$ と、現存量、 $\overline{Age}$ から推定した $\hat{b}$ 、 $\hat{b}$ 、およびそれらの残差の推移を俯瞰し、ビワマス資源動態の総括を補足する。

**$b$  と  $\hat{b}$ ,  $\hat{b}$  の推移** 1963~2013年の $\hat{b}$ に、2014~19年の $\hat{b}$ を接続し( $\hat{b}_{2013} = \hat{b}_{2013}$ )、1963~2019年の推移として、 $b$ の推移と共に図18に示す。先にも述べた様に、1980年頃迄は $b$ 、 $\hat{b}$ は共に大きく変動するが、1980年代~2000年代には共に値が下がり、変動も小さくなって、安定的に推移する。ところが2010年代には両者の値が上昇傾向を示し、特に $b$ の変動が大きくなる。これらのことを現存量と照合すると、現存量が少ない時、 $b$ と $\hat{b}$ 、つまり繁殖効率は高い傾向があるが、同時に年変動も激しく不安定である。逆に、現存量が多いと繁殖効率は低いが、安定的になるといえる。

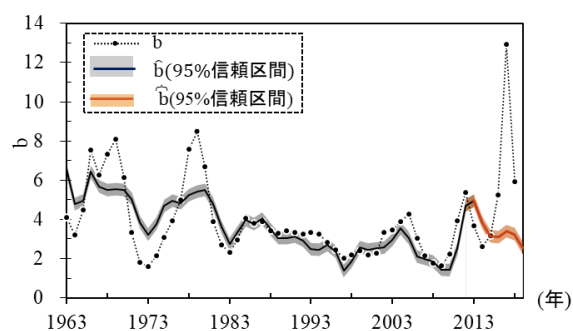
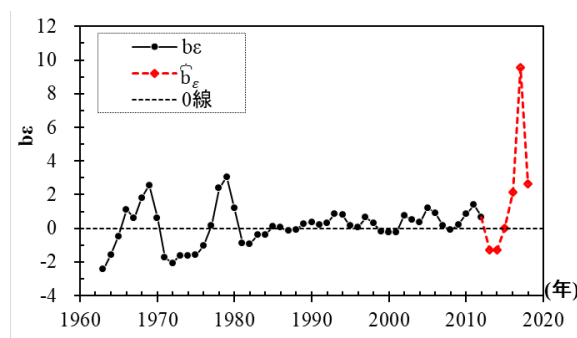


図18.  $b$  と  $\hat{b}$ ,  $\hat{b}$  の推移

**繁殖効率残差の推移**  $b$ と $\hat{b}$ または $\hat{b}$ との差の推移を図19に示す。 $b$ と $\hat{b}$ の差は繁殖効率残差 $b_\epsilon$ と定義していたが、ここで、 $\hat{b}_\epsilon = b - \hat{b}$ を定義し、 $b_\epsilon$ と同じく繁殖効率残差という。図19をみると、繁殖効率残差は正と負の値をとるが、変動の大きさは、1970年代以前と、2010年代で大きいことがわかる。一方、1980年代~2000年代の繁殖効率残差 $\hat{b}_\epsilon$ は0近辺に位置する。

$b$ は次世代0歳魚生産に関わる全ての要因を内包し、産卵~稚魚期の河川環境の良否等を含む。一方、 $\hat{b}$ と $\hat{b}$ は現存量と $\overline{Age}$ から計算される。現存量は若齢魚が軽量であることを勘案すると、親の量を反映する変数とみなせ、 $\overline{Age}$ は親(候補)の年齢組成の代表値である。つまり、現存量と $\overline{Age}$ は共に「親の量」を表す変数である。 $\hat{b}$ と $\hat{b}$ が $b$ の良い推定値である場合というのは、「親の量」から期待される個体数の次世代0

歳魚が生産される場合である。1980年代~2000年代は、「親の量」から $b$ が精度良く推定でき、ひいては行列モデルによる資源推定の精度も良いことが期待される。これを逆から言えば、繁殖効率残差、 $b_\epsilon$ と $\hat{b}_\epsilon$ は「親の量」以外の産卵~稚魚期の河川環境の良否等ということになる。これを「繁殖環境等」と呼



※)破線は  $b_\epsilon=0$  を表す。

図19.  $b_\epsilon$  と  $\hat{b}_\epsilon$  の推移

ぶことにすると、行列モデルによるビワマスの資源動態は次の様に総括できる。

1970年代以前のビワマス資源は、量的に低水準で、変動も大きく不安定である。「親の量」も少ない(若齢、少現存量)ので、繁殖効率 $b$ は不安定乍ら比較的高く、資源の増える力は基本的には強い。しかし繁殖効率残差も大きく、「繁殖環境等」の影響が大きいように見える。1980年代~2000年代には、資源は概ね高水準を保ち、「親の量」も多い(高齢、多現存量)ので $b$ は比較的低く、資源の増える力は相対的に弱い、 $b_\epsilon$ は小さく、「繁殖環境等」の影響は相対的に小さいようである。2010年代には、資源水準、「親の量」が低下傾向で、 $b$ は少し高くなり、資源の増える力は基本的には強まるが、 $b_\epsilon$ と $\hat{b}_\epsilon$ は大きく、「繁殖環境等」の影響が増しているようである。

繁殖効率は資源水準が一定以上高いと、繁殖環境等の影響を受けにくく、親の量で決まるといことであろうか。あるいは、繁殖環境等の影響が大きいことが低資源水準の原因なのであろうか。いずれにせよ、今後、繁殖効率残差の解明を進め、少しでも小さくすることが、行列モデルによる資源推定の精度向上に繋がり、更にはビワマス資源の変動機構解明に近づくことにもなるだろう。

ところで、「繁殖環境等」、 $b_\epsilon$ は図19に示す様に負の値も正の値もとる。負の例として、産卵前後~河川生活稚魚期の河川濁水や産卵親魚の密漁などがあ

り得ることは想像に難くない。正の例として次の2例を挙げる。最近3年連続する正の $b_e$ は卓越年級の出現<sup>2)</sup>であり、「親の量」から期待されるよりも多くの0歳魚が産出されたことを示す。また、種苗放流が $b_e$ に正の効果( $b$ を高める効果)を与えていると思われる例がある。2004~11年は、滋賀県が1980年代に第1次の栽培漁業基本計画で掲げて以来、現在まで継続してきた目標、2gサイズ種苗の70万尾/年の種苗放流を8年連続で概ね達成した時期である。図19をみると2002~12年は2008年を除いて $b_e$ が正の値をとり、高い値も多い。この期間の $b_e$ の、正の部分の多くは、種苗放流の効果(種苗生産が自然の繁殖環境より、効率よく作用した分)によると推察される。

**行列モデルによる資源解析** 最後に、ビワマスの資源解析における行列モデル活用の特徴と課題について整理する。行列モデル活用の利点として次のものが挙げられる。

- 1) 再生産に関するパラメータ、繁殖効率, $b$ を設けることで、資源動態のVPAにはない視点からの解析が可能となる。
- 2) 式(4)から自明の様に、前進法計算なので、式(10)を使えば、最近年の資源量推定が可能うえ、さらにその推定年を $t$ 年とすると、 $t$ 年の漁獲量(年齢組成・年齢別平均体重)のデータを得られれば、 $t+1$ 年の年齢別個体数が予測できる。
- 3) 推移行列の最大固有値, $\lambda$ が資源の長期的な増加率に一致することを利用しての資源予測や漁獲シミュレーションが可能である。特に、 $\lambda$ を $b$ の関数で表せたことは、 $b$ を指標とする資源管理の可能性を示唆する。

他方、行列モデル活用には、次の問題点がある。

- 1) 前進法であるが故に、行列モデルによる資源推定・予測には、不測の現象を取り込めない。つまり、推定や予測は「過去の平均的な繁殖環境の下であれば」という条件を伴う。
- 2) 1)の様な構造上不可避の問題とは別に、行列モデルによる資源推定の精度が、低資源水準時に良くないことも問題点である。これは $b$ を推定する式(10)の決定係数が低いことに表れている。式(10)の説明変数の改良や追加等により、 $b_e$ を小さくする改良は今後の課題である。

これまで縷々述べてきた様に、VPA推定結果への行列モデルのあてはめが有用なことは明らかである。

一方で、行列モデル単独での資源推定には上述の弱点や解決すべき問題点がある。現時点では、行列モデルを次の様に適用するのが妥当と考える。

VPAによる推定結果に行列モデルをあてはめ、繁殖効率, $b$ と最大固有値, $\lambda$ を資源評価や予測の指標として、資源管理に活用する。資源推定はVPA、行列モデル各々の年毎の推定結果に、相互チューニングを行って推定精度の向上を図る。

## 摘 要

- 1) VPAで推定された1963~2019年の琵琶湖産ビワマスの資源変動に、行列モデルをあてはめた。
- 2) 行列モデルをあてはめるために、再生産に関するパラメータ、繁殖効率, $b$ を設けた。
- 3)  $b$ は①低資源水準で大きく高資源水準で小さい、②資源水準の高い1980年代~2000年代には安定的に推移するが、それ以前も以降もその挙動は不安定であるなど、VPAでは検討できない再生産の視点からの資源動態を表した。
- 4) あてはめた行列モデルの最大固有値, $\lambda$ を、 $b$ の関数で表すことができた。 $\lambda$ が資源の長期的な増加率に一致することを利用して、 $b$ を指標とした資源管理の可能性が示唆された。
- 5)  $b$ は現存量および1歳以上魚の平均年齢、 $\overline{Age}$ と負の相関があり、両者を説明変数とする重回帰式での推定が可能と思われた。
- 6) 現存量と $\overline{Age}$ から推定される $b$ を用い、VPAによる2013年の個体数を初期値として、行列モデルによる2014~19年の資源推定を試みたところ、資源の推移変動はVPAより緩慢になった。その原因は推定に翌年生じ得る繁殖に関する不測の現象が組み込めないことによると思われた。ただし、VPAとの量的な乖離の程度は、VPAによる1963年以降の長期資源変動と矛盾するほどではなかった。
- 7) 資源推定は、後退法のVPAと前進法の行列モデルを相補的に併用するのが望ましいと思われた。

## 文 献

- 1) 荒賀忠一(1985): サクラマス群の学名・和名について. 日本産魚類大図鑑(益田一・尼岡邦夫・荒賀忠一・上野輝弥・吉野哲史 編), 38, 東海大学出版会, 東京.

- 2) 田中秀具・亀甲武志 (2021) : VPA によるビワマス現存量とその動態の推定. 令和元年度滋賀県水産試験場事業報告,16.
- 3) 田中秀具(2021) : 琵琶湖産ビワマスの資源動態に関する一試論.滋賀県水産試験場研究報告,57,35-48.
- 4) びわ湖生物資源調査団(1966) : ビワマス. びわ湖生物資源調査団中間報告,726-728.
- 5) 田中秀具・大江孝二・山中治(2007) : 琵琶湖におけるビワマスの年齢・体長組成. 滋賀県水産試験場研究報告.52,1-12.
- 6) 田中秀具(2011) : 琵琶湖におけるビワマスの資源構造に関する研究. 滋賀県水産試験場研究報告.54, 7-61.
- 7) 田中秀具(2021) : ビワマスの個体群動態を表す行列モデル. 滋賀県水産試験場研究報告,57,99-101.
- 8) 藤岡康弘(1991) : ビワマスの形態ならびに生理・生態に関する研究. 滋賀県醒井養鱒場研究報告,3, 1-112.

