

(短報) ビワマスの個体群動態を表す行列モデル

田中 秀具

A Matrix model for population dynamics of
Biwa salmon, *Oncorhynchus masou rhodurus*

Hidetomo Tanaka

キーワード：ビワマス、個体群動態、VPA、行列モデル

コホート解析(Virtual Population Analysis, VPA)は年齢構造を有する水産資源の数量変動の推定に用いられる。ビワマス *Oncorhynchus masou rhodurus*¹⁾も年齢構造を有する魚種であり、滋賀県水産試験場ではVPAによる資源量推定を試みている²⁾が、VPAには最近年の資源評価や将来予測に難がある。

Akamine³⁾はコホート解析とレスリー行列モデルの関係について述べ、これらを統合した“combined model”(以下、統合モデル)を提示した。また鈴木⁴⁾はVPAによる資源解析にRPS(産卵量あたり再生産量)を組み合わせた将来予測の行列モデルについて検討した。本報では田中⁵⁾のビワマス資源構造モデルの生残過程(以下、ビワマス基本モデル)を基にして、Akamine³⁾の統合モデルを改変した、ビワマスの個体群動態を表す行列モデルを提示する。

Akamineの統合モデル

統合モデルは次式(1)で表される。

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{R}\{(\mathbf{I} - \mathbf{D})\mathbf{n}_t - \mathbf{c}_t\} \quad \dots\dots(1)$$

ここで \mathbf{n}_t は t 年における個体数ベクトル：

$$\mathbf{n}_t = (N_{0,t}, N_{1,t}, \dots, N_{a,t}, \dots, N_{i,t})^T$$

で、 $N_{a,t}$ は t 年における a 歳の個体数、 T は転置を表す。 \mathbf{c}_t は t 年における漁獲尾数ベクトル：

$$\mathbf{c}_t = (C_{0,t}, C_{1,t}, \dots, C_{a,t}, \dots, C_{i,t})^T$$

で、 $C_{a,t}$ は t 年における a 歳の漁獲尾数である。

\mathbf{R} は再生産行列(後出)、 \mathbf{D} は自然死亡行列で a 歳の自然死亡率 D_a の対角行列、 \mathbf{I} は i 行 i 列の単位行列である。

なお \mathbf{R} と \mathbf{D} について、Akamine³⁾では年毎に変化すると添字があるが、ここでは赤嶺⁶⁾に倣い、これらは年毎に変化しないものとして t 年に相当す

る添字は付さない。

式(1)は成分で示すと、次式(2)になる。式(2)で r_a は a 歳の再生産率である。式(2)はビワマスの寿命年齢(後述)に合わせて5歳として示す。 r_a を含む行列が再生産行列 \mathbf{R} である。

$$\begin{pmatrix} N_{0,t+1} \\ N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ N_{4,t+1} \\ N_{5,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r_0 & r_1 & r_2 & r_3 & r_4 & r_5 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1-D_0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1-D_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-D_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1-D_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-D_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1-D_5 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \\ N_{5,t} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} C_{0,t} \\ C_{1,t} \\ C_{2,t} \\ C_{3,t} \\ C_{4,t} \\ C_{5,t} \end{pmatrix} \quad \dots\dots(2)$$

本報では式(2)に倣い、ビワマスの個体群動態を表す行列モデルの式を導く。

ビワマス行列モデルの構築

田中他⁷⁾、田中⁵⁾などの既存の資料に基づき、モデル化するビワマス個体群に対して、次のような仮定をおく⁸⁾。

- ① ビワマスの年齢は0~5歳(5歳11か月)である。
- ② 1歳を過ぎないと成熟しない。
- ③ 成熟は生涯1回である。
- ④ ①~③については性差がない。
- ⑤ 自然死亡に関する仮定：次項。

自然死亡と成熟死亡 自然死亡と成熟死亡の考え方は田中⁵⁾と同様とし、次のように設定する。

$a=0$ の場合、ビワマスは少なくとも天然では1歳未満で成熟・産卵することはない(上記仮定②)ので、 D_0 には成熟死亡は含まれない。

$a \geq 1$ の場合、年齢に応じた成熟死亡が生じる。未成魚期以降の自然死亡率は一般にある程度低く安定した値となるとされ、VPAにも一定の値として組み込まれる。ビワマスの場合、1歳以降の自然死亡要

※) 仮定：①~③はビワマスが飼育下では1歳未満で成熟する個体が存在することや、それが必ずしも死亡しないこと等から仮定としたが、概ね観察された事実である。④は性差に関するデータが不十分なことによる仮定である。⑤は田中⁵⁾の成長生残モデルで設定した仮定である。

因は、親魚の年齢組成から類推される成熟死亡が主で、 biomass は漁獲されなければ6歳までに成熟死亡すると思われる。成熟以外の自然死亡もあるだろうが、必然的な現象の成熟死亡に比べて、偶発的な自然死亡の割合は小さいと考えられる。成熟死亡は寿命ともいえるので、自然死亡も成熟に比例して変化すると考えてもよいのではなかろうか。またここでは年齢毎の成熟死亡率は、年毎に変化しないものとする。

以上より、ここでは成熟可能年齢1歳以降の死亡率、 $D_1 \sim D_5$ は親魚の年齢組成から推測される成熟死亡率に一致させ、自然死亡も含むものとする。

ビワマス基本モデル 統合モデルの式(2)の右辺は次式(3)の右辺になる。

$$\begin{pmatrix} r_0 & r_1 & r_2 & r_3 & r_4 & r_5 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} (1-D_0)N_{0,t}-C_{0,t} \\ (1-D_1)N_{1,t}-C_{1,t} \\ (1-D_2)N_{2,t}-C_{2,t} \\ (1-D_3)N_{3,t}-C_{3,t} \\ (1-D_4)N_{4,t}-C_{4,t} \\ (1-D_5)N_{5,t}-C_{5,t} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{a=0}^5 r_a \{(1-D_a)N_{a,t}-C_{a,t}\} \\ (1-D_0)N_{0,t}-C_{0,t} \\ (1-D_1)N_{1,t}-C_{1,t} \\ (1-D_2)N_{2,t}-C_{2,t} \\ (1-D_3)N_{3,t}-C_{3,t} \\ (1-D_4)N_{4,t}-C_{4,t} \end{pmatrix} \dots\dots\dots(3)$$

一方 biomass 基本モデルは平衡モデルで、加入個体数 N_0 は変化しない。これは次式(4)で表せる。

$$\begin{pmatrix} N_{0,t+1} \\ N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ N_{4,t+1} \\ N_{5,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1-D_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-D_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1-D_3 & 1-D_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-D_4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \\ N_{5,t} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} C_{0,t} \\ C_{1,t} \\ C_{2,t} \\ C_{3,t} \\ C_{4,t} \end{pmatrix} \dots\dots\dots(4)$$

式(4)の右辺は、整理すると次のベクトルになって、第2~6成分は式(3)右辺の第2~6成分と一致する。

$$\begin{pmatrix} N_{0,t} \\ (1-D_0)N_{0,t}-C_{0,t} \\ (1-D_1)N_{1,t}-C_{1,t} \\ (1-D_2)N_{2,t}-C_{2,t} \\ (1-D_3)N_{3,t}-C_{3,t} \\ (1-D_4)N_{4,t}-C_{4,t} \end{pmatrix}$$

このように biomass 基本モデルと統合モデルでは1歳以上の個体数を算出する部分は一致する。しかし0歳魚数を算出する部分(繁殖に関する内容)については、統合モデルの場合 $t+1$ 年の0歳魚が t 年の年齢 a 歳個体のうち t 年に生残した成熟個体に依るのに対して、 biomass の場合は t 年の a 歳個体のうち t 年に成熟死亡する個体に依るため、統合モデルとは異なる構造になる。そこで0歳魚個体数算出部

分と1歳以上の個体数算出部分に分けて検討する。

0歳魚の個体数算出 構築する biomass 行列モデルでは、繁殖に貢献する親は成熟死亡魚なので、独自の再生産率、 r_a が必要となる。

再生産率, r_a 本モデルでは、 a 歳魚1尾あたりの次世代0歳魚生産数である。 r_a は自然死亡率 D_a と、繁殖貢献度(親魚1尾あたりの次世代0歳魚生産数)に関する2つのパラメータ b, v_a とで構成され、次式(5)により計算される：

$$r_a = b \cdot v_a \cdot D_a \dots\dots\dots(5)$$

自然死亡率, D_a biomass の場合、親が成熟死亡魚であることから r_a には " $\times D_a$ " が入る必要がある。 D_a には繁殖に貢献しない自然死亡も含まれるが、それは後出のパラメータ、 b によって分離される。

繁殖効率, b 繁殖貢献度の内、全年齢の親魚に共通する部分を担う係数で、次項の v_a との関係から1歳親魚に換算した、親1尾あたりの次世代0歳魚生産数を表す。 b は、 D_a のうちの成熟死亡割合や、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。

出産係数, v_a 繁殖貢献度の内、親魚の年齢に関する部分を担う係数で、 a 歳親魚1尾が1歳親魚1尾の何倍0歳魚を出産するかを表す。これは加齢に伴うサイズ差による繁殖能力(雌なら孕卵数、雄なら体格差による産卵床防衛能力等)の違いを反映する。

そして b, v_a には性差はなく、雌雄で同じ繁殖貢献度を有するものとする。

以上より、 $t+1$ 年の0歳魚数、 $N_{0,t+1}$ の算出に関する部分は、次式(6)で表される。

$$\begin{pmatrix} N_{0,t+1} \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b v_0 D_0 & b v_1 D_1 & b v_2 D_2 & b v_3 D_3 & b v_4 D_4 & b v_5 D_5 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \\ N_{5,t} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} C_{0,t} \\ C_{1,t} \\ C_{2,t} \\ C_{3,t} \\ C_{4,t} \end{pmatrix} \dots\dots\dots(6)$$

1~5歳魚の個体数算出 $N_{1,t+1} \sim N_{5,t+1}$ の算出に関する部分は、式(7)で表される。

$$\begin{pmatrix} N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ N_{4,t+1} \\ N_{5,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1-D_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1-D_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-D_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1-D_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-D_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} C_{0,t} \\ C_{1,t} \\ C_{2,t} \\ C_{3,t} \\ C_{4,t} \end{pmatrix} \dots\dots\dots(7)$$

式(7)に0歳魚数算出のための行と列を配置すると、1~5歳魚の個体数を算出する部分は次式(8)になる。

$$\begin{pmatrix} 0 \\ N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ N_{4,t+1} \\ N_{5,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1-D_0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1-D_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-D_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1-D_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-D_4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \\ N_{5,t} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 0 \\ C_{0,t} \\ C_{1,t} \\ C_{2,t} \\ C_{3,t} \\ C_{4,t} \end{pmatrix} \dots (8)$$

biomass matrix model

0-year-old fish population calculation formula (6) and 1-year-old and above population calculation formula (8) are combined, and the biomass individual population dynamics are expressed by matrix model formula (9).

$$\begin{pmatrix} N_{0,t+1} \\ N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ N_{4,t+1} \\ N_{5,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b v_0 D_0 & b v_1 D_1 & b v_2 D_2 & b v_3 D_3 & b v_4 D_4 & b v_5 D_5 \\ 1-D_0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1-D_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-D_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1-D_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-D_4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \\ N_{5,t} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 0 \\ C_{0,t} \\ C_{1,t} \\ C_{2,t} \\ C_{3,t} \\ C_{4,t} \end{pmatrix} \dots (9)$$

In the case of biomass, 0-year-old fish are not mature, so $v_0=0$. Also, 0-year-old fish are not harvested, so $C_{0,t}=0$.

Formula (9) separates the harvest vector (deduction) from the matrix model, which is not rigorous. Formula (9) is transformed using the harvest rate $E_{a,t}=C_{a,t}/N_{a,t}$, and expressed as the transition matrix model in formula (10).

$$\begin{pmatrix} N_{0,t+1} \\ N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ N_{4,t+1} \\ N_{5,t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b v_0 D_0 & b v_1 D_1 & b v_2 D_2 & b v_3 D_3 & b v_4 D_4 & b v_5 D_5 \\ 1-D_0-E_{0,t} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1-D_1-E_{1,t} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1-D_2-E_{2,t} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1-D_3-E_{3,t} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-D_4-E_{4,t} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_{0,t} \\ N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \\ N_{5,t} \end{pmatrix} \dots (10)$$

However, practically, the harvest vector is separated and described in formula (9) is more suitable for VPA data with high compatibility and usefulness.

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(2018) : VPA による biomass 現存量とその動態の推定.平成 28 年度滋賀県水産試験場事業報告, 20.
- 3) Tatsuro Akamine(1995) : Relationship between Leslie

- Matrix and Cohort Analysis. *Fisheries Science*, **61**(4), 722.
- 4) 鈴木健吾(2014) : 種苗放流が個体群成長に及ぼす効果の行列モデルによる検討.数理水産科学, **11**, 2-21.
- 5) 田中秀具(2011) : 琵琶湖における biomass 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.
- 6) 赤嶺達郎(2007) : 成長生残モデル.「水産資源解析の基礎」, 83-100, 恒星社厚生閣,東京.
- 7) 田中秀具・山中治・大江孝二(2008) : 琵琶湖産 biomass の年齢・体長組成.滋賀県水産試験場研究報告, **52**, 1-12.

