

# 環境応答特性を考慮した個体群動態モデルの構築手法について —大阪湾のイカナゴを例として—

塚原洋平<sup>1†</sup>, 宍戸文香<sup>1</sup>, 秦 宇瓊<sup>1</sup>, 中谷直樹<sup>1</sup>

## Development of fish population dynamics model including characteristic of environmental response in coastal sea area: application to *Ammodytes personatus* sp in Osaka Bay as an example

Yohei TSUKAHARA<sup>1†</sup>, Fumika SHISHIDO<sup>1</sup>, Qin YUQIONG<sup>1</sup> and Naoki NAKATANI<sup>1</sup>

沿岸海域では外海と陸域からの双方の影響が混合する場として、環境の変動が激しく、また、人為的な経済活動における環境変化も加わり、複雑な環境場を有している。それら環境因子の変動が魚類等の生物量に与える影響を定量的に把握するためには数理モデルによる解析が有効であるが、数理モデルの構築に必要な生態学的な知見が不足している。本研究では、大阪湾にて漁獲されるイカナゴを対象に、統計データを用いた数理モデルの構築を目的とする。まず、最適変換法を用いて、非線形性を含む環境応答を抽出した後、その応答を定式化することで環境応答を考慮した個体群動態モデルの構築を行った。また、数が増えたパラメータの決定に対して、MCMC法を適用することで、最適なパラメータを推定した。その結果、イカナゴの個体群動態の変動に関する環境因子と漁獲の関係などの定量的な評価が可能となった。

The coastal sea area affected by both outer sea and land area has had a variable environmental state. Additionally, influences of human economic activities make it more complicated. Analyzing using a numerical model is an effective way to figure out the relationship between the fluctuation of the environmental state and fish population dynamics quantitatively. On the other hand, there has not been enough ecological knowledge to develop a numerical model. The purpose of this study is to develop a numerical model using statistics. This model is applied to *Ammodytes personatus* sp in Osaka Bay as an example. Apparently, non-linear responses of fish population to environmental factors are revealed by optimal transformation method and are formulated as a population dynamics model, including environmental effects based on the responses. Additionally, MCMC method is used to estimate optimal parameters for many unknown parameters in the developed model. These results allow the quantitative evaluation of the impact of fisheries and the environmental state on fish population dynamics of *Ammodytes personatus* sp in Osaka Bay.

**Key words:** MCMC method, *Ammodytes personatus*, Population dynamics model, Optimal transformation method

### はじめに

近年、世界的な食糧資源の需要拡大によって、水産資源の人為的な搾取が増大傾向にあり、それにより生物量が多大な影響を受けることが懸念されている。沿岸海域は、我が国における水産資源の重要な供給場として、人間の生活と

密接に関わってきたものの、一般的に生物生産性が高いと言われている沿岸海域であっても、その漁獲量は減少傾向にある。漁獲量の減少は、漁業従事者の減少や乱獲など、人為的な影響も考えられる一方で、沿岸域においては気候変動や海域の埋立など、周辺環境の変化による生物量の変動が指摘されている(清野, 2000; 重田, 2008)。沿岸海域の持つ生物生産力を十分に活用し、水産資源を持続的かつ最大限に利用するためには、生物量動態を定量的に把握するとともに、その動態に影響を及ぼす環境因子を解明することが必要である。

生物量の動態や影響因子との因果関係を定量的に把握す

2016年1月21日受付, 2017年5月19日受理

<sup>1</sup> 大阪府立大学大学院工学研究科, 〒599-8531 大阪府堺市中区学園町1-1

Graduate school of Osaka Prefecture University, 1-1 Gakuen-cho, Nakaku, Sakai, Osaka 599-8531, Japan

† tsukahara\_y@affrc.go.jp

るには、数理モデルを用いることが有効である。これまで、水質やプランクトンなど低次栄養段階に属する生物間の関係を表す低次生態系モデルや、二枚貝などの付着生物の生物量動態を示す個体群動態モデルが開発されており、それらを用いて、水質やその生物量に与える影響について議論されている(山本ほか, 2011)。ただし、これらのモデルは、水温や栄養塩などの因子による応答を実験によって解明し、それらの応答を用いたモデル化が行われている。

一方で、魚などの高次栄養段階に属する生物は、環境因子による応答が不明瞭なためモデル化が難しく、モデル化が行われている場合でも、その成長速度に影響を与える環境因子は水温のみを取り扱う事例が多い。魚類は、その生態上、成長段階によって環境応答が変化するため、単一種であっても、実験による環境因子に対する応答の解明は困難である。そのため、これまでに蓄積された、水質などの環境因子を表す多変量データと、生物量を表す指標の一つである漁獲量データを統計解析し、それらを用いて環境応答性を考慮した個体群動態モデルを構築することが、魚の環境応答の解明に向けての手段の一つであると考えられる。

本研究では、春告魚として人気が高く、多く漁獲される一方で、近年環境場の変動や漁業の影響で漁獲量が大きく変動していると考えられており、資源管理の重要性が増している大阪湾のイカナゴ (*Ammodytes personatus* sp.) を事例に、統計データを活用した環境応答を考慮できる個体群動態モデルの構築手法を示す。漁獲量と各種環境因子の統計データを用いて、非線形応答を含む環境応答特性の解明を行う。また、抽出された応答を定式化してパラメータ決定を行い、個体群動態モデルを構築する。さらに、構築された個体群動態モデルを計算することで、イカナゴの生物量変動を推測し、それに影響を与えている環境因子について、定量的な議論を行う。

## 材料と方法

魚類などの個体群動態はラッセルの方程式を基礎とすると、生物量  $B$  に対して、成長量と加入量のみだけ増加し、自然死亡量と漁獲死亡量のみだけ減少する。生物にとっての環境変化は、成長と加入、自然死亡に影響を及ぼすと考えられるが、密度効果による加入や成長に対する制限及び自然死亡に関しては、緩やかな環境変化により大きく変動することは考えにくい。そのため、本研究では、個体群動態モデルを、成長量と加入量の速度の和  $V_{max}$  が環境因子  $X_i$  によって制限される生物増加項、密度効果を主要因とした死亡係数  $\gamma$  と生物量の2乗に依存して決定される生物減少項、漁獲死亡項  $Catch$  を用いて、式(1-a)の形で定式化する。

$$\frac{dB}{dt} = V_{max} \cdot \prod f_i(X_i) \cdot B - \gamma \cdot B^2 - Catch \quad (1-a)$$

$$\left. \frac{CPUE_{t+1} - CPUE_t}{CPUE_t} \right|_{\Delta t=1year} = V_{max} \cdot \prod f_i(X_i) - \gamma \cdot CPUE_t - qE \quad (1-b)$$

式(1)中の  $f_i(X_i)$  は0から1の値をとる制限関数であり、環境因子  $i$  による成長・加入に対する影響を表す。それぞれを定式化し、パラメータを決定する必要がある。そのため本研究では、まず、生態学的な知見が多く集積されているイカナゴについて、その生物量変動に影響を与えていると考えられる要因の選択を行う。次に、後述する式(1-b)を基本に最適変換法によって環境要因が生物量変動に与える影響、すなわち、 $f_i(x_i)$  の概形を把握する。その後、把握された応答を0-1の値へと変換し、制限関数とする。本手法は未知のパラメータが多くなり、さらに、それぞれのパラメータに関する情報は少ないことが想定される。そのため、初期条件を分布として与え、乱数発生的に推定することによって適切なパラメータの組み合わせを発見できる可能性が高いMCMC法を用いることとした。これらの手順を組み合わせることで、大阪湾におけるイカナゴの環境応答を考慮した個体群動態モデルの構築を試みた。

### 最適変換法を用いた応答抽出

最適変換法はノンパラメトリックな統計モデルであり、目的変数  $Y$  と説明変数  $X_i$  ( $i=1, \dots, n$ ) に対し、Breiman and Friedman (1985) が開発した交替条件付き期待値 (ACE: Alternating Conditional Expectations) と呼ばれる数値計算アルゴリズムを用いて、変数間の相関が最も高くなるような変換値  $\theta(Y), \phi_i(X_i)$  を探索する手法である。大西ほか(1995)は最適変換法を用いてサンマの漁獲量の変動因子を解析した結果、変動因子の漁獲量に対する応答に非線形性や極値が存在することを示した。本研究では、イカナゴの生物量変動に対して、それぞれの説明変数が与える影響を評価するため、最適変換法によって抽出された応答を、個体群動態モデルに組み込めるように定式化し、そのパラメータを決定する。

式(1-a)によって生物量変動が表現できるとすると、既存の統計データから生物量変動を表す指標を目的変数として用いる必要がある。そこで、今回は目的変数を、単位漁獲努力量当たりの漁獲量 CPUE (Catch Per Unit Effort) の前年度に対する増加割合で定義した。すなわち CPUE を生物量と比例関係にあると仮定し、生物量  $B$  と置き換え、両辺を CPUE で除することで、右辺第一項の内、生物量が増加量に与える影響を除いた式(1-b)のように変形した。  $V_{max}$  や  $\gamma$  などの定数は年変動しないため、 $f_i(X_i)$  と右辺第二項にある CPUE が左辺である目的変数の変動に影響を与える

と考えられる。そこで、冬場の産卵や仔稚魚の生残、成長、また、親魚の成長等に影響を与える因子として、イカナゴの生活史に則り、Table 1に示す水温や塩分等の6つの因子とCPUE<sub>*i*</sub>をそれぞれ $X_i$ として説明変数に採用した。また、右辺第三項については、漁獲量を漁獲効率 $q$ と漁獲努力量 $E$ 及び生物量 $B$ の積として仮定し、今回のデータでは漁獲努力量の変動が十分に小さいと考え、定数項とみなすことで最適変換法の解析から除外した。

最適変換法によって求められる変換値は平均を0とし、また、目的変数への影響の大小により値の大きさが決まるため、結果を直接制限関数として用いることができない。抽出された応答の概形や影響の大小の情報を損なわず、0から1の値をとる制限値にする必要がある。そのため、最適変換法の結果における最大値を1として、変換値の最大値と最小値を用いて式(2)のように制限値 $Z(i)$ を算出する。求められた制限値が数理モデルの制限関数として多く用いられるMonod型、指数関数型、また、一次関数の3つの関数形にフィッティングするように最小二乗法によって

パラメータを推定し、最も誤差が小さい関数形を制限関数とした。

$$Z(i) = \frac{\max(\varphi_i) - \min(\varphi_i)}{\max(\theta) - \min(\theta)} \quad (2)$$

### MCMC (Markov Chain Monte Carlo) 法によるパラメータ推定

数理モデルにおいて、その精度を保証するには、正確なパラメータの使用が必須である。特に、統計学的手法によって推定された応答を定式化する本モデルの場合、パラメータ数が増大し、また、値を決定するための事前情報が少ないため正確なパラメータの推定が難しい。統計的な情報からパラメータの推定を行う手法として尤度を用いた最尤推定が代表的である。しかしながら、パラメータ数が多く、最適値を探索するパラメータの初期値に関する情報が少ない今回のような場合、決定論的なパラメータ推定では局所解を最適解とする可能性が高い。そこで、モンテカルロ法を用いて確率的に最適解を探索するMCMC法によってパラメータを推定する。

MCMC法とは、任意に与えた事前確率分布に従いパラメータの組み合わせを乱数的に発生させ、その当てはまりの良さに従った重点サンプリングにより、事後確率分布を推定する手法である。MCMC法は、事前情報がほとんどない場合、無情報分布として与えることが可能であり、近年、生態学の分野での数理モデルにおけるパラメータ推定に多く用いられている (Gimenez et al., 2009; Thorson et al., 2014)。本研究では、統計ソフトRにて、MCMC法の計算が可能であるrstanのパッケージを用いて計算する (Carpenter et al., 2017)。また、事前確率分布をTable 2に示

**Table 1.** Explanatory variable adopted for optimal transformation method.

	Item	Season	Area	Layer
$X_0$	Water temperature	Spring	Average of all area	Surface
$X_1$	Water temperature	Autumn	Average of all area	Surface
$X_2$	Chl. <i>a</i>	Winter	Estuarine region	Surface
$X_3$	Salinity	Winter	Estuarine region	Surface
$X_4$	Salinity	Winter	Bay entrance	Surface
$X_5$	Water temperature	Winter	Average of all area	Bottom
$X_6$	CPUE			

**Table 2.** Prior distributions, statistic of posterior distribution and adopted parameter values in MCMC method.

	Prior probability distribution	Trimmed mean of posterior distribution	Median of posterior distribution	Parameter of Present method
$V_{max}$	Uniform (0.00, 100.00)	1.24	0.97	1.31
$\gamma$	Uniform (0.00, 0.10)	8.12E-09	6.44E-09	1.21E-08
$q$	Uniform (0.00, 1.00)	8.26E-05	7.97E-05	1.33E-04
$a_1$	Normal (0.91, 0.047)	0.91	0.91	0.81
$a_2$	Normal (0.13, 0.0067)	0.13	0.13	0.14
$a_3$	Normal (0.49, 0.025)	0.48	0.48	0.47
$a_4$	Normal (2.50, 0.13)	2.50	2.50	2.33
$a_5$	Normal (0.15, 0.0077)	0.15	0.15	0.15
$b_1$	Normal (17.21, 0.13)	17.17	17.27	17.04
$b_2$	Normal (0.56, 0.029)	0.57	0.57	0.58
$b_3$	Normal (24.71, 1.26)	24.57	24.77	24.80
$b_4$	Normal (33.14, 1.69)	34.59	34.42	34.59
$b_5$	Normal (7.66, 0.39)	7.33	7.38	7.61
$\sigma_{pro}$	Uniform (0.00, 1.00E+6)	67439.30	70219.74	8636.17
$\sigma_{obs}$	Uniform (0.00, 1.00E+6)	1297.17	1172.68	912.78

す分布で設定し, 事前分布から乱数をサンプリングするウォームアップ計算をサンプリングと同じ回数実施した後, ウォームアップより推定された事後確率分布を用いてサンプリングする.

$$B_{t+1} = \left\{ B_t + V_{max} \cdot \prod f_i(X_i) \cdot B_t - \gamma \cdot B_t^2 - Catch_t \right\} + N(0, \sigma_{pro}^2)$$

$$CPUE_t = q \cdot B_t + N(0, \sigma_{obs}^2) \quad (3)$$

式(1-a)をオイラー法によって前進差分で離散化した式で算出される生物量に, 漁獲効率 $q$ をかけたCPUEを算出することで式を階層化し, 過程誤差と観測誤差はそれぞれ, 分散 $\sigma_{pro}^2$ 及び $\sigma_{obs}^2$ の正規分布に従うと仮定して, 式(3)のような状態空間モデルを定義した. 実際のイカナゴの1日当たりの漁獲量をCPUEとし, 式(3)より推定されるCPUEとの間で尤度を計算する. 本手法では尤度を用いた重点サンプリングを乱数から行うため, 偏りが少なくなるよう十分な反復回数の計算が必要となる. そのため, サンプリングのための助走計算を10,000回及びサンプリングの反復回数を10,000回, 合計20,000回の計算とした. その際, 乱数発生初期値に結果が影響を受けないよう, 反復計算を300回試行した (iteration=20,000, warm up=10,000, chain=300).

また, 式(3)中における制限関数 $f_i(X_i)$ を適切に決定し, 漁獲量や生物量との関係を議論するためには, それぞれのパラメータの値を一意に決める点推定値の確からしさが重要となる. そのため, パラメータの点推定値として, 中央値や平均値を用いた場合の生物量を算出し, パラメータを含めた最適な点推定値について議論を行う.

#### 解析に用いたデータ

本解析では, 環境因子データと漁獲量及び単位努力量当たりの漁獲量が必要となる. 環境因子に関しては, 大阪府環境農林水産総合研究所が公表している大阪湾浅海定線調査を用いた. CPUEは, 同じく大阪府環境農林水産総合研究所が公表している大阪府下における漁況通報データから長期にわたるデータがある大阪湾淡輪漁港におけるイカナゴ漁の操業日数あたりの漁獲量とした. なお, 使用したデータ期間は1987年から2009年である. 漁獲量に関しては, 農林水産省が公表している市町村別の魚種別漁獲量のうち, 大阪湾に面している市町村のデータを大阪湾での漁獲量とみなし, データとして用いる. ただし, 2005年以降のデータに関しては, 淡路島の市町村合併のため, 大阪湾に面する市町村のみでの漁獲量が取得されていない. そのため, 2005年以降は, 2004年以前のデータより, 洲本市の漁獲量に関してはすべて大阪湾における漁獲量とし, 淡路市に関しては一定の割合で大阪湾の漁獲量として割り振った. 実測のCPUEと漁獲量ならびに2005年以降の推定された漁獲量の経年変化をFig. 1にまとめる. 2005年か

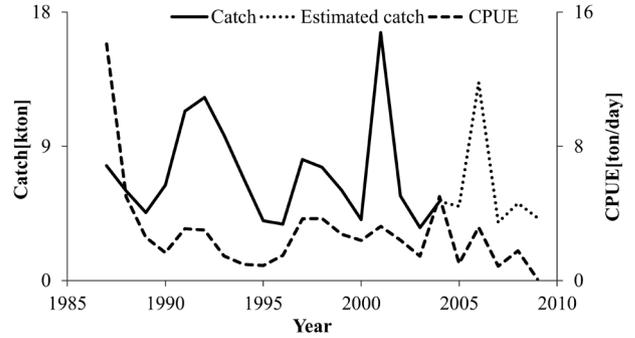


Figure 1. Time series of fishery catch and CPUE.

ら2009年の間, 漁獲努力量は74 dayから99 dayと用いたデータの期間中では変動が小さく, なおかつ推定された漁獲量がCPUEと同様の推移を示しているため, 本漁獲量を用いて計算を行うこととした.

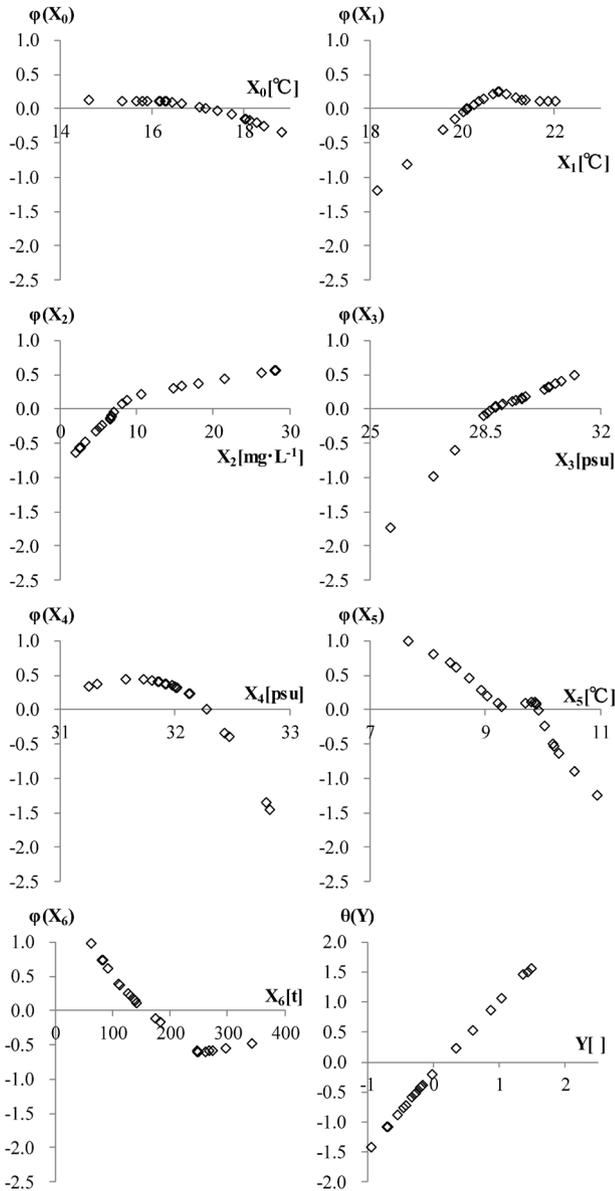
## 結果

### 応答抽出と定式化

Fig. 2に最適変換法によって変換されたそれぞれの変数とその変換値 $\theta(Y)$ ,  $\varphi_i(X_i)$ の関係を示す. 各説明変数の変換値の変動は, それぞれの説明変数が目的変数の変換値に対して与える影響であり, 理論上, 変換値の変動の大きさは影響の大きさとみなせる. また, 今回の結果において, 目的変数とその変換値とは線形関係になっているため, 説明変数の変換値の変動は, 目的変数自体への影響と考えることができる. つまり, これらのグラフの形は, 目的変数のそれぞれの説明変数に対する応答性をそのまま示している. また, 春の水温 $X_0$ の変換値の変動は他の変換値に比べて, 十分に値が小さかったため, 以後解析対象から除いた.

抽出された応答をイカナゴに関する生態学的な知見と比較する. 水温に関しては, 富山・小松(2006)によると, イカナゴの加入量は冬の漁期が低水温年に高いとある. 本研究で用いた冬の水温は2月に取得されたものであり, 冬の水温 $X_5$ に対する応答は妥当である. また, 産卵時期の少し前である11月に計測されている秋の水温 $X_1$ の応答は産卵時期との関係が推察される. 日下部ほか(1997)は, 産卵期の遅れが加入量を増加させる可能性があるとして指摘しており, 山田・久野(1999)は, 秋の水温は親魚の産卵過程に影響があるとし, 特に, 夏眠は秋以降の水温が低くなると終了することを示している. これらのことから産卵期前の秋の水温 $X_1$ が高いほど, 夏眠終了時期が遅れ, その結果として生物量が増える可能性が示唆される. 冬の湾奥における表層Chl.  $a$ 濃度 $X_2$ は, 仔稚魚の餌量の指標とみなすことができるため, 抽出された応答は妥当なものと思われる.

また, 大阪湾における塩分濃度とイカナゴの生物量の関



2

Figure 2. Estimated relationship between each variable and converted value.

係については、米田ほか（2000）は、潮目が餌料生物の集積を促し、イカナゴが連続的に摂餌できる可能性があることを示唆している。潮目位置に関する定量的な考察は、抽出された塩分  $X_3, X_4$  に対する応答から明らかにすることは難しいが、 $X_3, X_4$  の応答より、湾奥部で塩分濃度が高く、湾口部で低い時にイカナゴの生物量が増加することが本結果から示唆された。中谷ほか（2013）は、大阪湾におけるエスチャリー循環による水平輸送が仔稚魚の生物量に影響を与える可能性を述べており、今後、湾奥から湾口にかけての水平塩分勾配が小さい場合に生じる流動場や環境場が

イカナゴの生物量に与える影響について考察を重ねる必要がある。CPUE<sub>t</sub> は式(3)を変形した際に、右辺第二項で線形の減少項としてあった。CPUE<sub>t</sub> の増加に伴い、線形的に減少する傾向がみられるため、本モデルはある程度正しいと考えられるが、約 250 t·day<sup>-1</sup> を超えた場合には線形的に減少していかない傾向が見られた。これは、自然死亡が生物量の二乗に比例するとは限らない可能性を示しているが、減少傾向が明確であることは確認できた。以上のことから、抽出された応答は既存の知見と定性的に一致していることから、最適変換法によって抽出された応答の妥当性が確認できた。

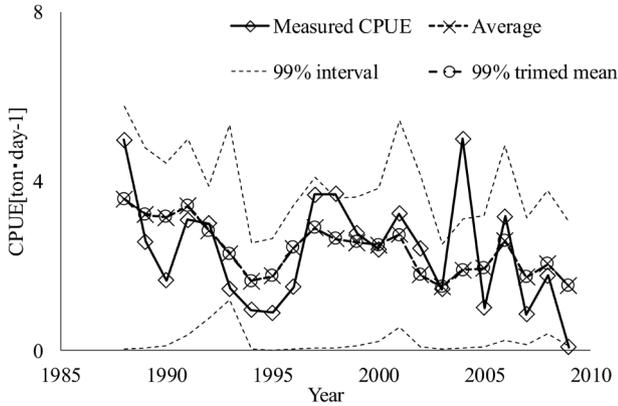
また、式(2)を用いて最適変換法の結果を制限値へと変換し、最小二乗法により決定された関数形を式(4)に示す。4つの制限関数で指数関数型が採択され、残りの1つが一次関数となった。これらの最小二乗法によって求められたそれぞれのパラメータはMCMC法の事前分布の決定において有益な情報になると考えられる。

$$\begin{cases} f_1(X_1) = 1 - \exp(-a_1(X_1 - b_1)) \\ f_2(X_2) = (1 - b_2) \cdot (1 - \exp(-a_2 X_2)) + b_2 \\ f_3(X_3) = 1 - \exp(-a_3(X_3 - b_3)) \\ f_4(X_4) = 1 - \exp(-a_4(b_4 - X_4)) \\ f_5(X_5) = 1 - a_5(X_5 - b_5) \end{cases} \quad (4)$$

### イカナゴ生物量の時系列変化

MCMC法の計算には、それぞれのパラメータに関する事前確率分布を設定する必要がある。式(3)、式(4)において、推定するパラメータは、 $V_{max}, \gamma, q, \sigma_{pro}, \sigma_{obs}$  と、定式化された成長制限式中における  $a_i, b_i$  の計15となる。 $V_{max}, \gamma, q$  については、おおよその値や確率分布を決定することが難しいため、一定区間の一様分布として与えた。また、 $a_i, b_i$  に関しては、前節の最小二乗法によって求められた値を平均値とする正規分布で与え、標準偏差に関しては、平均値に対して±10%の値が正規分布の95%信頼区間の値と一致するように設定し、制限関数の値が実測データの区間で0-1の範囲外にならないよう、値に制約を与えた。それぞれのパラメータの事前分布に関する詳細な数値に関しては、Table 2にまとめる。

これらの条件下でMCMC法によって推定された生物量  $B$  に、その時の  $q$  を掛け合わせて算出したCPUEをFig. 3にまとめる。ここで、Fig. 1を見ると、1987年のCPUEが他の年に比べ、非常に大きい。より詳細に変動の一致を確認するため、他の年と同程度の精度で推定されていることを確認し、以降の年変動のグラフからは割愛する。CPUEの平均値は、実測のCPUEの変動をおおむね精度よく表現できていると言える。また、推定期間におけるほぼすべての年で99%信頼区間に実測データがあり、上位下位の



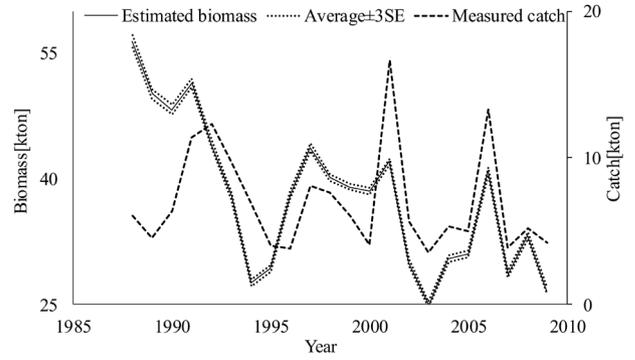
**Figure 3.** Comparison between measured CPUE, average and trimmed mean of estimated CPUE and 99% confidential intervals.

0.5%を除いた調整平均（以下、調整平均）と算術平均がほとんど一致していることが見て取れ、推定値は妥当であるといえる。また、信頼区間に収まらなかった2004年の値も、推定値の最大値、最小値の間には収まっているため、本モデル内にて想定される範囲内の値といえる。ここで、99%信頼区間の下限について、周期的にピークが検出されるように推定されている原因は、 $\gamma$ の値が大きい試行にて生物量が一定以上になると、増加項の影響に対して減少項の影響が過剰になり、生物量が激減するからだと考察できる。

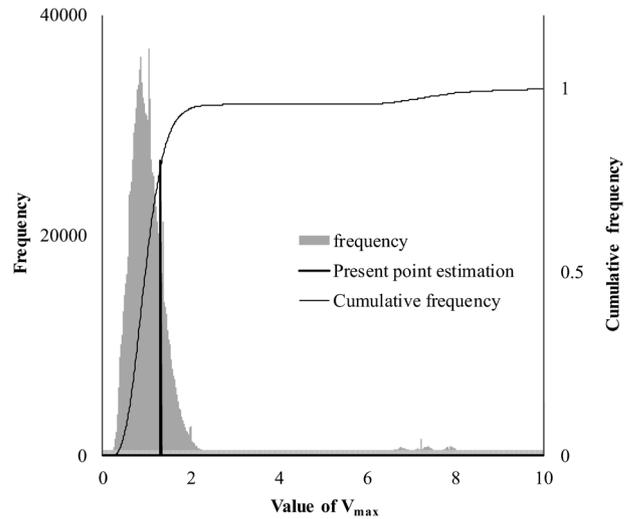
次に、推定された生物量について議論する。推定された生物量の平均値と標準誤差を用いた99%信頼区間の範囲、漁獲量の経年変化をFig. 4に示す。生物量について、1988年に60 kton程度で推定されており、1994年にかけて急激にその生物量を減少させている。90年代初期は漁獲量が上昇傾向にあり、1991年に急激に漁獲量が減少したと同時に生物量の減少が加速している。その後、生物量の減少に伴い、漁獲量も減少し、生物量が回復していくが、再び、漁獲量が増加することで、生物量が減少し始めることを繰り返し、緩やかに生物量が減少している様子が確認できる。

一方で、本研究の目的である環境因子による影響を定量的に議論するためには、パラメータの値を決定し、制限値の変動を確認する必要がある。MCMC法によって決定されたパラメータの事後分布の一例として、Fig. 5に $V_{max}$ の値を0.01間隔のヒストグラムで示す。初期分布として $[0, 100.00]$ の一樣分布として十分に広い事前情報分布を与えたにも関わらず、いくつかの外れ値が存在するものの、 $V_{max}$ が0.9付近で山を持つ収束した事後分布が確認できる。他のパラメータに関しても同様の傾向が確認された。

しかしながら、各パラメータの中央値及び調整平均値を



**Figure 4.** Time changes of estimated biomass and measured catch in Osaka Bay.



**Figure 5.** Posterior frequency distribution of  $V_{max}$  (Value colored black is adopted as parameter of present point estimation).

用い、式(3)から誤差を除いてCPUEを算出した場合、点推定値として適切とはいえない時系列変動が得られた。特に、調整平均値を用いた推定では、生物量が推定期間中の早い段階で負の生物量になることが確認された。今回のモデルのように局所最適解が多くある場合、パラメータの値がとりうる範囲として区間推定値を求めるためにMCMC法は非常に有用であるが、パラメータも含めた点推定値を議論するには、MCMC法の結果における基本統計量だけでは難しいと考えられる。

そのため、最適なパラメータの組み合わせを決定する指標として、 $\sigma_{obs}$ を用いることにした。 $\sigma_{obs}$ が小さいということは、式(3)で正規分布を仮定した観測モデルの誤差が小さいということであり、すなわち、モデルの推定値と観測値とが正規分布に従い無理なく一致しており、尤度が他の試行に比べて十分に高いということである。300回の試行で、 $\sigma_{obs}$ の平均値が最も小さくなった試行のパラメータを

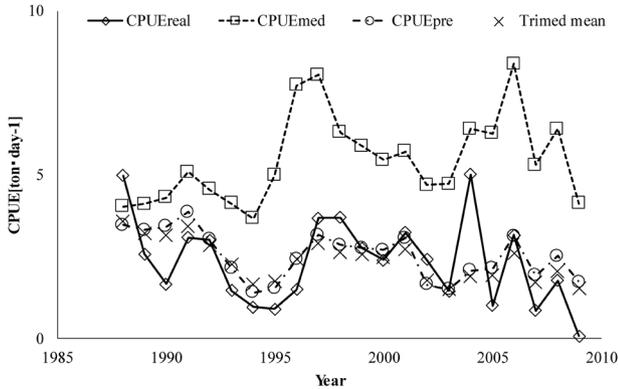


Figure 6. Comparison between measured CPUE, trimmed mean and median in posterior distribution and present point estimation using  $\sigma_{obs}$ .

それぞれ平均した値を Table 2 に、また、その際の推定された CPUE の結果を Fig. 6 に示す。

本手法にて決定された点推定値は、MCMC 法にて推定された CPUE の調整平均値とほとんど同じ推移であり、実測の CPUE を精度よく追従している。決定されたパラメータの値は、頻度の大きなピークから少し外れているが、スパイク上に突出して高くなっている値であった (Fig. 5)。これは、尤度による重点サンプリングを行う MCMC 法において、 $V_{max}$  がその値でかつその時に発生した他のパラメータとの組み合わせとして、尤度が十分に大きかったことを意味する。パラメータのとりうる範囲やその確率分布については、MCMC 法で推定した分布が基本となるが、本研究では点推定値の決定には、 $\sigma_{obs}$  を指標とした組み合わせとして最適な試行を選択することが有効だと考える。

### 考察

推定結果に基づき、生物量に対する環境因子及び漁獲量が与える影響について考察する。まず、それぞれの環境因子が成長に与えた制限の時系列変化並びに制限された生物増加項の変動を Fig. 7 にまとめる。生物増加項の値は推定期間において、それぞれの環境制限を受けながら、おおよそ  $0.5 \text{ year}^{-1}$  をベースラインとして年変動しているように見受けられる。特に冬場の水温はイカナゴの生物量変化に大きな影響を持つ。1995 年以降は、漁獲量が減ったことだけでなく、冬の水温が低かったことも影響して、急激な生物量の回復があったといえる。一方で、2003 年以降になると、その増加量が環境因子の影響によって激しく年変動している。この時期から、湾口部の塩分が制限として働き始めている。河口部が低塩分になる年について、播磨灘との海水交換や潮目位置などをより重点的に考察することで不漁の原因が解明される可能性がある。

また、最適変換法では、制限因子として寄与すると推定

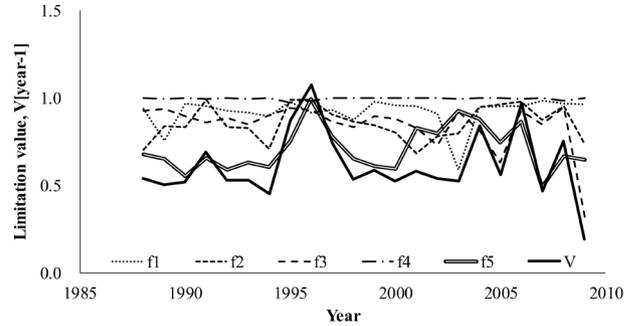


Figure 7. Time changes of limited value by each environmental factor.

された湾口塩分  $X_4$  の制限値は、推定期間を通じて 1 付近で停滞していることが見て取れる。これは、個体群動態から推定された CPUE の変動には強く寄与しないことを示す。すなわち CPUE と水質との最適変換法によって推定された応答関係は、個体群動態モデル全体でフィッティングさせた時に、制限として強く働かない可能性がある。今回用いた個体群動態モデルが妥当である場合、CPUE との回帰モデルだけでなく、多変量を同時にフィットさせて考慮するモデルが必要であるということが示唆される。

このような生物量水準で推移しているなか、漁獲がイカナゴに与えている影響について考える。漁獲量に関しては、生物量の低下がみられた 1980 年代後半から 1990 年代前半において、漁獲量が上昇し続けていることが見て取れる。この時期から瀬戸内海東部では兵庫県イカナゴ漁業調整協議会が設立されるなど、自治体による資源管理の機運が高まり、また、大阪府でも平成 10 年 (1998) にイカナゴ資源管理計画の策定がなされている。その結果、1995 年以降では漁獲量が抑えられているように見て取れ、資源管理の意義は確認できる。しかしながら、その後も、生物量が回復を始め、一定の水準に到達すると単発的に多く漁獲をし、生物量を減少させている。生物量の調整平均値年変化量と漁獲量の関係を Fig. 8 に示す。生物量と漁獲量は明確な負の相関が確認でき、その相関係数は約  $-0.78$  と高い値であった。線形関係を仮定した場合、生物量自体や環境状態にも依存するが、生物量の年変動が 0 となるのは漁獲量が約 6.1 kton の時であり、これがイカナゴの生物量を保護しながら資源管理を行ううえでの、漁獲可能量の目安となると考えられる。

このように統計データを用いて、環境応答を考慮した個体群動態モデルを構築することで、周辺環境の影響による、生物量変動の定量的な因子の解析が可能となった。今回解析対象とした大阪湾のイカナゴにおいては、漁獲量が約 6.1 kton を超えた翌年は生物量が減少する傾向が強いが、その時の環境状態によっては、6.1 kton 以下の漁獲であっても負になる可能性もある。漁獲量だけの漁業管理

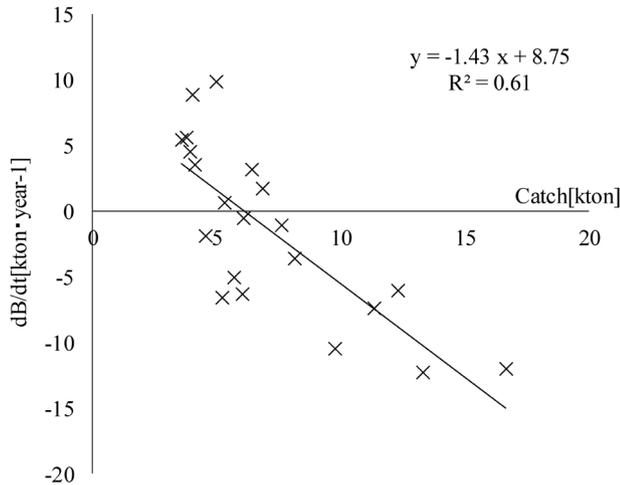


Figure 8. Scatter plot between catch and annual variability of biomass.

だけでなく、その時の環境状態に合わせて漁業管理の方向性を検討する必要がある。

本手法は統計データを用いることから、今後計測データが蓄積されていくとともに精度の向上が期待される。一方で、本研究で推定したCPUEと実測のCPUEとの間において、特に際立ったピークの部分などでの、多少の乖離があることは否めない。今後、本研究にて示唆された湾奥塩分などと生物量との関係を生態学的な観点から明らかに擦ることによって、より効果的な環境因子の選択が可能となった場合、精度の向上が考えられる。

また、実測のノミナルCPUEも生物量変動を正しく表現できていない可能性が高いと考えられる。より正確なCPUEの議論には、生物量との比例関係が高くなると考えられるCPUEの標準化が有効である可能性がある（庄野, 2004）。このように精度改善の余地は残されているが、沿岸海域の環境、漁業両者にとって最適な沿岸海域のあり方を考えるうえで、本手法のような数理モデルを用いた手法は大変有効であり、今後の沿岸海域における環境保全や漁

業管理に向けた定量的な議論の礎になるものと考えられる。

### 引用文献

Breiman, L., and J. H. Friedman (1985) Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. *J. Am. Stat. Assoc.*, **80**, 580–619.

Carpenter, B., A. Gelman, M. Hoffman, D. Lee, B. Goodrich, M. Betancourt, M. A. Brubaker, J. Guo, P. Li and A. Riddell (2017) Stan: A probabilistic Programming Language, *J. Stat. Softw.*

Gimenez, O., S. J. Bonner, R. King, R. A. Parker, S. P. Brooks, L. E. Jamieson, V. Grosbois, B. J. T. Morgan and L. Thomas (2009) WinBUGS for population ecologists: Bayesian Modeling using Markov Chain Monte Carlo Methods. *Modeling Demographic Processes In Marked Populations*, **3**, 883–915.

日下部敬之, 小松輝久, 玉木哲也, 中嶋昌紀, 青木一郎 (1997) ニューラルネットワークによる瀬戸内海東部のイカナゴ加入量予測. *水産海洋研究*, **61**, 375–380.

中谷祐介・多部田茂・中村義治・吉田 司 (2013) 瀬戸内海東部のイカナゴ船曳網漁を対象とした漁業シミュレータの開発. *土木学会論文集B2*, **69**, 1196–1200.

大西修平・松宮義晴・小出水規行 (1995) 最適変換法に基づく資源変動要因の解析. *水産海洋研究*, **59**, 378–383.

清野聡子 (2000) 日本の沿岸環境保全における応用生体工学の展望—特に海岸の現状と問題点—. *応用生態工学*, **3**, 1–6.

重田利拓 (2008) 瀬戸内海の魚類にみられる異変と諸問題. *日本水産学会誌*, **74**, 868–872.

庄野 宏 (2004) CPUE標準化に用いられる統計学的アプローチに関する総説. *水産海洋研究*, **68**, 106–120.

Thorson, J. T., O. P. Jensen and E. F. Zipkin (2014) How variable is recruitment for exploited marine fishes? A hierarchical model for testing life history theory, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **71**, 973–983

富山 実・小松輝久 (2006) 水温が伊勢湾産イカナゴ初期生活史の成長と加入資源量に与える影響. *水産海洋研究*, **70**, 114–121.

山田浩且・久野正博 (1999) 伊勢湾産イカナゴの成熟に及ぼす水温および光周期の影響. *水産海洋研究*, **63**, 14–21.

山本裕規・山本民次・高田忠宏・三戸勇吾・高橋俊之 (2011) 浮遊系-底生系カップリング・モデルによる広島湾北部海域の貧酸素水塊形成に関する動態解析. *水環境学会誌*, **34**, 19–28.

米田佳弘・吉田 司・長柄勇三 (2000) レーダー画像解析による大阪湾におけるイカナゴシラスの漁場形成機構. *水産海洋研究*, **64**, 138–143.