HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	洞爺湖産ヒメマスの資源評価と資源管理
Author(s)	蘇, 宇
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産科学)
Dissertation Number	甲第12206号
Issue Date	2016-03-24
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k12206
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/64818
Type	doctoral thesis
File Information	Yu_Su.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

洞爺湖産ヒメマスの資源評価と資源管理

(Stock Assessment and Resource Management of

Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* in Lake Toya, Japan)

北海道大学大学院水産科学院

海洋生物資源科学専攻

Graduate School of Fisheries Sciences

Division of Marine Bioresource and

Environmental Science

蘇　宇

Yu Su

平成２８年（２０１６）

目次

1 緒言 1
1-1 洞爺湖の概要 1
1-1-1 基本的な性状 1
1-1-2 環境変化の歴史 2
1-1-2-1 酸性化 2
1-1-2-2 有珠山噴火 3
1-1-3 魚種組成 3
1-2 ヒメマスの概要 3
1-3 洞爺湖内水面漁業の概要 4
1-3-1 移植および稚魚放流 4
1-3-2 遊漁規則 5
1-3-3 組合によるヒメマス集荷重量の推移 6
1-4 先行研究 8
1-4-1 釣獲量調査 8
1-4-2 VPA (virtual population analysis) 8
1-4-3 自然死亡係数 9
1-4-4 刺網調査 10
1-5 目的 11
2 ヒメマス資源の漁獲量 12
2-1 材料 12
2-1-1 刺網調査結果 12
2-1-2 組合の集荷重量 14
2-1-3 釣獲量調査 14
2-1-3-1 遊漁券添付によるアンケート調査 15
2-1-3-2 特定遊漁者に対するアンケート調査 16

2-1-3-3 遊漁者に対する面接調査 16
2-2 解析 16
2-2-1 Age-Length Key と年齢別平均体重の推定 16
2-2-2 年齢別漁獲尾数の推定 17
2-2-2-1 刺網調査により採捕されたヒメマス 17
2-2-2-2 組合が漁獲したヒメマス 18
2-2-2-3 遊漁者が釣獲したヒメマス 19
2-3 結果 22
2-3-1 Age-Length Key と年齢別平均体重 22
2-3-2 年齢別漁獲尾数など 24
2-4 考察 28
3 ヒメマス自然死亡係数の検討 31
3-1 材料と方法 31
3-1-1 データについて 31
3-1-2 成長曲線について 33
3-1-3 経験式について 33
3-1-3-1 年齢情報にもとづく経験式群 35
3-1-3-2 生活史パラメータにもとづく経験式群 36
3-1-3-3 生態学理論にもとづく経験式群 37
3-1-3-4 mortality-at-size の経験式* 39
3-2 結果 39
3-3 考察 43
4 ヒメマス資源量の推定 44
4-1 方法 44
4-1-1 資源量推定 44
4-1-1-1 自然死亡係数 44
4-1-1-2 VPA 45

4-1-1-3 チューニング VPA 45
4-1-2 漁獲割合，再生産成功率および再生産関係 47
4-1-3 解析結果の妥当性の検証 47
4-1-3-1 VPA およびチューニング VPA 結果の比較 47
4-1-3-2 組合の集荷重量を補正することによる影響 48
4-1-3-3 遊漁券所持率に対する感度解析 48
4-1-3-4 自然死亡係数に対する感度解析 48
4-2 結果 48
4-2-1 資源量 48
4-2-2 漁獲割合 49
4-2-3 親魚量，加入量，再生産成功率および再生産関係 50
4-2-4 解析結果妥当性の検証 55
4-2-4-1 VPA およびチューニング VPA の推定結果 55
4-2-4-2 組合の集荷重量を補正することによる影響 55
4-2-4-3 遊漁券所持率に対する感度解析 56
4-2-4-4 自然死亡係数に対する感度解析 57
4-3 考察 58
5 ヒメマス資源動向の将来予測 62
5-1 方法 63
5-1-1 資源動態モデル 63
5-1-1-1 VPA の前進法 63
5-1-1-2 年齢別選択率と年齢別平均体重 63
5-1-2 漁獲シナリオ 64
5-1-2-1 $F_{0.1}$ と $F_{\max}$ 64
5-1-2-2 $F_{30\%SPR}$ 64
5-1-2-3 F_{med} 65
5-1-2-4 F_{cur} と $F_{1.4cur}$ 66

5-1-3 シミュレーションの実行 67
5-1-4 Blimit の設定 67
5-1-5 再生産成功率の周期性への対応 68
5-2 結果 69
5-3 考察 77
6 まとめ 80
7 引用文献 83
8 謝辞 91

1 緒言

1-1 洞爺湖の概要

1-1-1 基本的な性状

洞爺湖は，北海道の支笏洞爺国立公園に位置し（図 1），火山活動によってできたカルデラ湖である。その周囲は 35.9 km，面積 70.4 km^2，容積 8.2 km^3，最大水深 179 m で，冬季に湖水の結氷が見られない貧栄養湖である（今田，2000）。洞爺湖の流入河川は幌別川（財田川）を除き，小規模な河川が見られるのみである（図 2）。

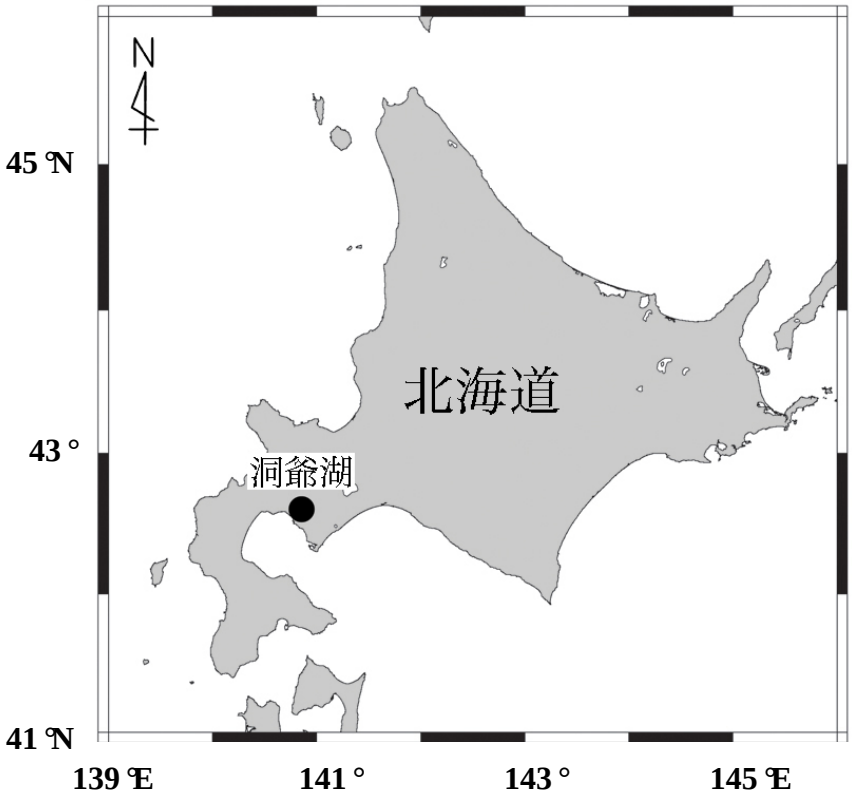


図 1. 洞爺湖の位置

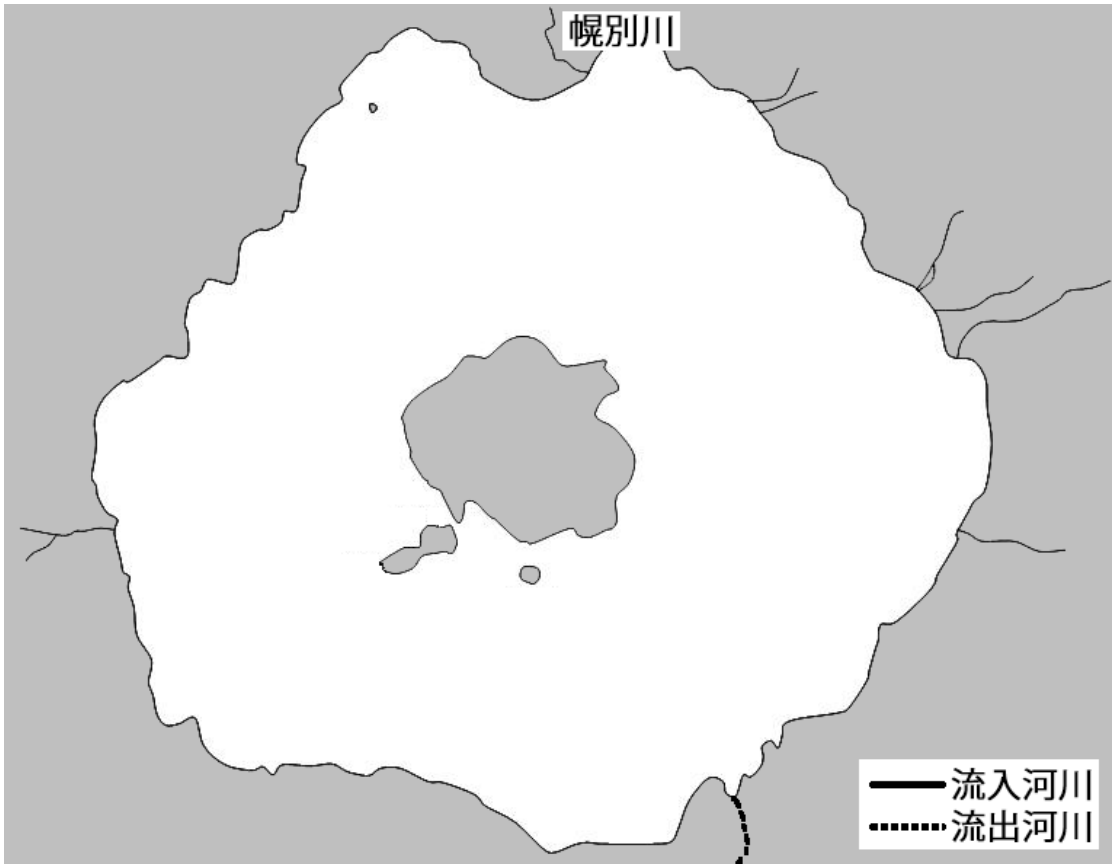


図 2. 洞爺湖の流入および流出河川

1-1-2 環境変化の歴史

1-1-2-1 酸性化

洞爺湖では鉱山開発により大きな影響を受けた。明治から昭和中頃にかけて，硫黄および褐鉄鉱の採掘を目的とする鉱山の開発が進められていた。これらの鉱山は 1971–1973 年に閉山したが（今田ら，1988），鉱山から強酸性排水（pH 1.7–2.5）が長流川に流下し，洞爺湖に流入し続けた。その結果，7.0 以上を保持していた洞爺湖湖水の pH（田中館，1940）は，1960 年代以降低下し続け，1970 年前後に 5 まで酸性化が進んだ（今田ら，1988）。その後，1972 年から湖水の酸性化対策として鉱山

排水の中和処理が始まり, その効果により最近の湖水の pH は 7 まで回復している（今田, 2000）。

1-1-2-2 有珠山噴火

1977 年に有珠山噴火が起き, その火山灰が大量に洞爺湖に降下した。北海道立水産孵化場による調査結果（今田, 2000; 今田ら, 1988）では, 湖水の透明度, 総鉄量, 懸濁物質に影響が認められたものの, 棲息魚類に影響は観察されなかった。また, 2000 年に, 有珠山が再び大規模な噴火が発生した。

1-1-3 魚種組成

現在, 洞爺湖には, ヒメマス *Oncorhynchus nerka* をはじめ, サクラマス *Oncorhynchus masou*, ニジマス *Oncorhynchus mykiss*, ブラウントラウト *Salmo trutta*, ギンブナ *Carassius auratus langsdorfii*, ドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus*, フクドジョウ *Noemacheilus barbatulus toni*, カワヤツメ属の 1 種 *Lethenteron* sp., ハナカジカ *Cottus amblystomopsis*, ヨシノボリ属の 1 種 *Rhinogobius* sp., ウキゴリ *Gymnogobius urotaenia*, ワカサギ *Hypomesus nipponensis* 等の魚種が生息している。中でも, ヒメマスは魚価が高く, 漁業者や遊漁者にとって魅力的な湖沼産サケマスの 1 種である（河村, 2008）。

1-2 ヒメマスの概要

ヒメマスは残留型の湖沼性ベニザケ(Lacustrine sockeye salmon)である（帰山, 2000）。本種は水温が 15 ℃以下の貧栄養湖を好む（徳井, 1964）。動物プランクトン,

ユスリカ幼虫，陸生落下昆虫，およびワカサギ等の小魚を餌とする（真山，1978）。多くが 3 歳で成熟し（帰山，1991），9 月下旬から 11 月上旬にかけて湖岸や流入河川の砂礫に産卵する（小林ら，2005)。

1-3 洞爺湖内水面漁業の概要

1-3-1 移植および稚魚放流

本種は 1908 年に支笏湖から洞爺湖に移殖された（武田，1954）。現在は天然産卵と稚魚の人工放流によって個体群が維持されている。

ヒメマス稚魚の人工放流は，洞爺湖漁業協同組合（以下組合）および北海道大学洞爺臨湖実験所（以下臨湖実験所）がそれぞれ各自に行っていた（図 3）。1998 年に入り，組合の放流尾数はほぼ 10 万尾以下となり，その後，変動が大きい。また，2009 年以降の放流状況が不明である（組合，私信）。

臨湖実験所について，ヒメマスの発眼卵の譲渡を受ける以前（2008 年以前）は，他の研究のために飼育されたものの数少ない余剰分を鰭切り放流していた。2008 年以降は，2013 年の 4 千尾および 2014 年の 4 万尾を除き，ほぼ 2 万尾前後の稚魚を放流している（臨湖実験所，私信）。

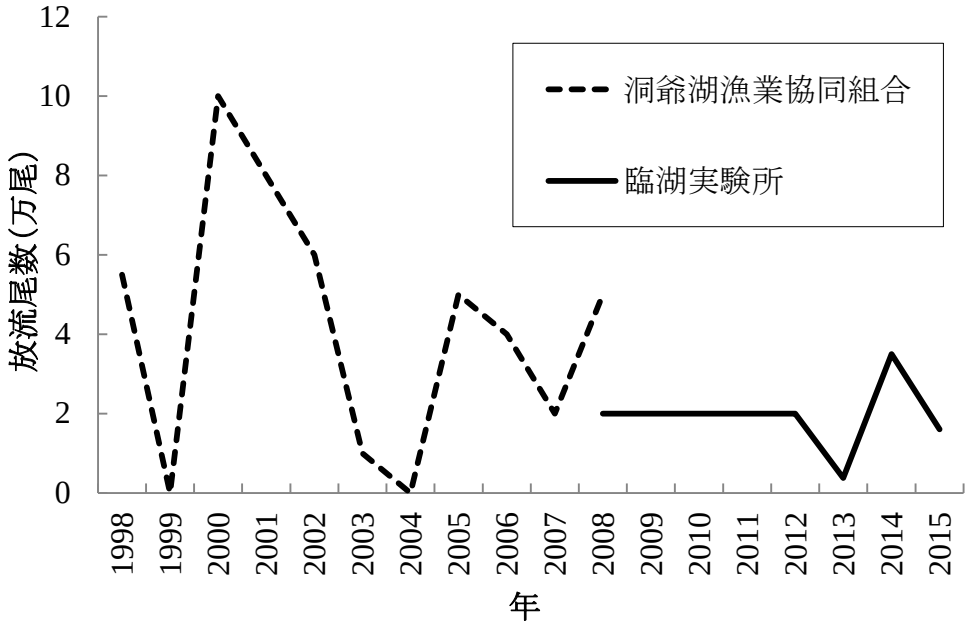


図 3. 組合および臨湖実験所が放流したヒメマス稚魚尾数の推移

1-3-2 遊漁規則

胆内共第 1 号第五種共同漁業権遊漁規則により, 遊漁者は当年の 6 月の 1 ヶ月と 12 月から翌年の 3 月までの解禁期間中, 遊漁券を購入した上で, ヒメマスの釣獲活動を行うことができる(表 1, 2)。竿は 1 人につき 3 本以内, 針は竿 1 本につき 3 個以内とし, 全長 15 cm 未満の個体の採捕は禁止されている。また, 遊漁券は 2009 年から従来の日券と年券の 2 種類に加え, 解禁期間である 6 月の 1 ヶ月に限って釣獲可能なシーズン券が追加された。

表 1. 洞爺湖の各漁業対象種に対して許可されている漁法および解禁期間

漁業対象	漁法	解禁期間	時間
ニジマス ヒメマス サクラマス コイ フナ	船釣	6月1日–6月30日 12月1日–3月31日（翌年）	04:00–19:00
	陸釣	6月1日–8月31日 12月1日–3月31日（翌年）	
エビ	たも網	6月1日–8月31日 12月1日–3月31日（翌年）	
ワカサギ	たも網 陸釣	5月1日–8月31日 11月1日–3月31日（翌年）	

表 2. 洞爺湖で販売されている遊漁券について

遊漁券	有効期間	料金
日券	1日	¥1,200
シーズン券	1ヶ月（6月のみ）	¥10,000
年券	1年（6月，12月，翌年の1–3月の合計5か月間）	¥20,000

1-3-3 組合によるヒメマス集荷重量の推移

組合のヒメマス集荷重量（図 4）は，1970–1975 年に 0.4 t まで減少した。これは 1960 年代以降，長流川から鉱山廃水が流入したことにより湖水の pH が低下し続け，特に，1970 年前後に pH 5 まで酸性化が進んだためと考えられている（河村，2008）。その後，鉱山の閉鎖と前後して 1972 年から排水の中和処理が続けられたことによって水質が改善され（小林ら，2005），1975 年よりヒメマスの集荷重量が増加し始めた。1982–1999 年はおおむね 1975 年の集荷重量 0.4 t を上回り，1992 年には 11.7 t とピークに達した。

2000 年 3 月 31 日に有珠山で大規模な噴火が発生し，洞爺湖から最短 600 m の地点に新しい火口が形成された。噴火活動は 9 月まで続き，その間，洞爺湖湖畔への立ち入りが禁止されるなど，通常の漁業・遊漁ができる状況ではなかった。この年，組合は 6 月漁期について，自主的に禁漁とした。翌，2001 年には，1.1 t が集荷されたが，その後減少し，2003–2004 年と 2006–2008 年の集荷重量は，1975 年の集荷重量 0.4 t を下回った。

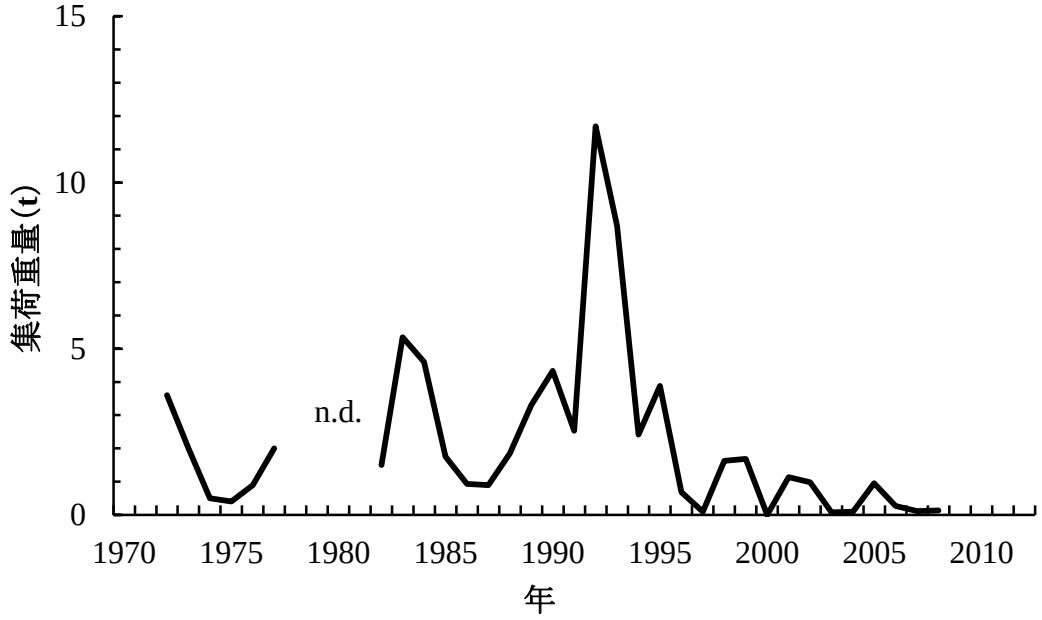


図 4. 組合のヒメマス集荷重量の経年変化（n.d. : no data）

このように，洞爺湖のヒメマス集荷重量の年変動が大きいことから，ヒメマスの資源変動の原因を特定し，今後の資源管理について検討するためには，資源量と資源利用実態を把握しておくことが不可欠と考えられる。

1-4 先行研究

1-4-1 釣獲量調査

Matsuishi et al. (2002)は 1998 年と 1999 年に洞爺湖の遊漁者に対して実施したヒメマスの釣獲量調査結果をもとに，Delury 法を用いて初めて洞爺湖産ヒメマスの資源量を推定した。しかし，解析は 2 年間に限られており，再生産関係については検討されていない。

1-4-2 VPA (virtual population analysis)

VPA (virtual population analysis)は年齢別漁獲尾数から資源量と漁獲係数を算出する手法である（Pope, 1972）。VPA の基本的な考えは，時間的な流れを逆にたどることにより，各年における魚の尾数を推定する。生き残りと各年の漁獲尾数がわかっていれば，自然に死亡した個体の割合を仮定し，各年の尾数を計算することができ（平松，2001），日本近海の TAC 対象種をはじめとして広く用いられている（谷津，2000；平松，2001）。

VPA では最近年の漁獲係数を何らかの方法（過去の 3 年か 5 年の平均値にするなど）で仮定する必要があり，最近年の資源量推定値の信頼性が低くなる問題がある（平松，1996）。この問題を改善するために，CPUE (catch per unit effort)等の資源量指数等の情報を利用し，最近年の資源量や漁獲係数を計算する手法であるチューニング VPA (ADAPT VPA; Hiramatsu and Tanaka, 2004)が最もスタンダードな VPA の方法となっている(平松，2001；和田・時村，1999)。

1-4-3 自然死亡係数

自然死亡係数は漁獲以外の要因による死亡の速さを表す資源特性値である。以下の式が，ある年に a 歳の資源量 $N_{a,t}$ とその翌年に a+1 歳になった資源量 $N_{a+1,t+1}$ の関係を表している。

$$N_{a+1,t+1} = N_{a,t}e^{-Z} = N_{a,t}e^{-(F+M)} \quad (1)$$

漁獲が一定の場合，漁獲係数(F)が定数になり，全死亡係数(Z)が自然死亡係数(M)のみに影響される。自然死亡係数が大きくなればなるほど，翌年の資源量の減少がより大きくなる。

自然死亡係数は，VPA およびチューニング VPA を用いた資源評価や資源診断を行う際に重要なパラメータである（Pope, 1972; Hiramatsu and Tanaka, 2004）。一部よく研究されている北東大西洋およびその周辺海域の漁業資源については MSVPA (multispecies VPA)により，自然死亡係数が推定されている（Magnússon 1995; ICES 2008）。また，標識放流法（Quinn and Deriso, 1999）により，自然死亡係数の推定も可能である。しかし，多くの場合には情報が不足し，直接推定することが困難であるため，経験式にもとづく推定が主流になっている（Kenchington, 2014）。経験式を用いた推定は，自然死亡係数の値が，寿命の短い種ほど，また成熟が早い種ほど，大きくなる傾向があることを利用している（田中，1960; Charnov and Berrigan, 1990 等）。

洞爺湖産ヒメマスの自然死亡係数については田中（2004）が 0.5 という値を使って

いる。この値は田内・田中の方法（田中，1960）によるものであり，これまでに提案されてきた他の方法との比較等は行われていない。したがって，VPA を用いた洞爺湖産ヒメマスの資源量推定を行う際，自然死亡係数の再検討が必要である。

1-4-4 刺網調査

臨湖実験所では，実験所前において 1991 年から特別採捕許可を得てヒメマスの刺網調査を実施している（坂野ら，1996）。この調査を通じてヒメマスの体長，体重，年齢等のデータを蓄積してきた。また，洞爺湖において，1998–2012 年の間，釣獲量調査を実施し，遊漁者の CPUE を得た。この遊漁者の CPUE をチューニング VPA の資源量指数とすることにより，信頼性の高い資源量推定結果が得られると考えられる。

1-5 目的

そこで，本研究では，洞爺湖産ヒメマスの資源評価および資源動向の将来予測を行い，科学的根拠にもとづいた資源管理について提言することを目的とした。

この目的を達成するため，まず，洞爺湖産ヒメマス資源の漁獲量を明らかにする必要があり，刺網調査を実施し，その結果に加え，組合の集荷重量，および釣獲量調査結果から年齢別漁獲尾数を推定した。

つぎに，自然死亡係数推定の経験式から，ヒメマスに適用できるものを選び，それぞれの経験式の推定結果を比較し，適切な自然死亡係数を検討した。

さらに，推定された年齢別漁獲尾数，自然死亡係数，および釣獲量調査から得られた遊漁者の CPUE を資源量指数として用いたチューニング VPA により，1998–2012 年の洞爺湖産ヒメマスの資源評価を行った。

最後に，推定されたヒメマスの資源量や再生産関係などを用い，様々な漁獲状況を考慮したシミュレーションを行い，ヒメマスの資源動向を予測し，洞爺湖産ヒメマスの資源管理について提言した。

2 ヒメマス資源の漁獲量

本章は，刺網調査結果，組合の集荷重量，および釣獲量調査から得られたデータを用い，Age-Length Key（Fridriksson, 1930）と年齢別平均体重を計算した上で，年齢別漁獲尾数を推定した。本章により，洞爺湖産ヒメマスの資源利用実態を明らかにした。

2-1 材料

2-1-1 刺網調査結果

臨湖実験所は，1999 年 4 月から 2011 年 3 月の間に特別採捕許可を得て図 5 に示された場所で，原則毎月 3–10 日程度，刺網で採捕を行った。刺網は前日に投網し，翌朝に揚網した。使用された刺網の目合は 10–82 mm の無選択網（表 3）である。

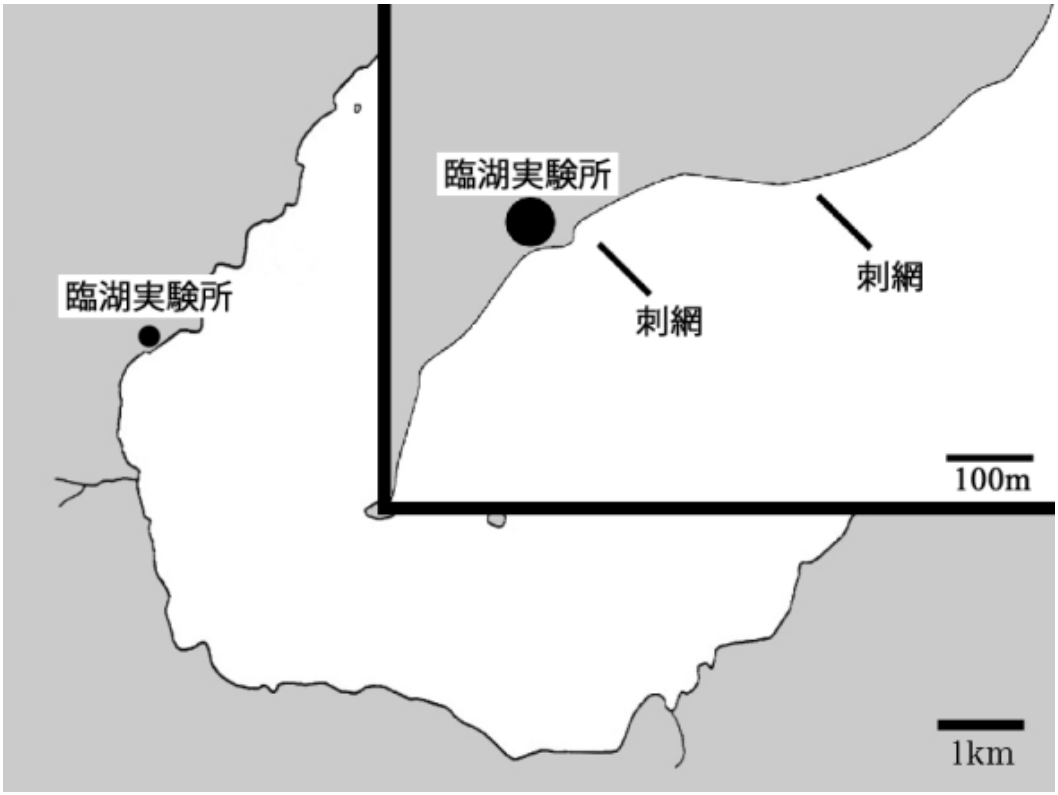


図 5. 臨湖実験所の位置および刺網調査時の網設置位置

表3. 臨湖実験所が刺網調査時に使用した刺網の種類，目合および調査期間

年	種類	目合(mm)	調査期間 (日/1ヶ月)
1999	12	18, 21, 24, 29, 33, 37, 42, 48, 55, 63, 72, 82	10
2000–2003	12	18, 21, 24, 29, 33, 37, 42, 48, 55, 63, 72, 82	5
2004	13	15, 18, 21, 24, 29, 33, 37, 42, 48, 55, 63, 72, 82	5
2005	13	15, 18, 21, 24, 29, 33, 37, 42, 48, 55, 63, 72, 82	5–7
2006	7	10, 15, 24, 48, 52, 55, 76	4–10
2007	6	15, 24, 48, 52, 55, 76	5
2008	6	15, 24, 48, 52, 55, 76	3–5
2009	6	15, 24, 48, 52, 55, 76	4
2010	7	15, 24, 36, 48, 52, 55, 76	4
2011	7	15, 24, 36, 48, 52, 55, 76	4

刺網で採捕されたヒメマスは，生鮮状態で，全長および尾叉長を 0.1 cm 単位で，

体重を 0.1 g 単位で，生殖腺重量を 0.1 g 単位で測定された結果を用いた。また，各個体の背びれ後端部直下の側線より上の部分から数枚採取された鱗を用い，坂野ら（1996）により確定されたヒメマス年齢査定法に従い年齢査定を行い，0–5 歳群に別けた結果も用いた。著者も一部の調査に参加したが，本研究では，臨湖実験所からの結果の提供を受け，解析に用いた。

2-1-2 組合の集荷重量

組合は刺網を用いて漁獲し，原則として組合に出荷する。そこで，同組合で集計されたヒメマスの年別集荷重量を解析に用いた。

ただし，自家消費等により組合へ出荷されなかった漁獲物が相当量あるため，集荷重量は実際の漁獲重量に比べ，大幅に小さいと考えられる。例えば，2011 年の自家消費等組合へ出荷されなかった量は集荷重量の 2 倍程度であり，また，自家消費等の量の経年変化は少ない（組合，私信）との情報から，有珠山の噴火の影響で漁獲がほとんど無かった 2000 年を除いた年の集荷重量に 2011 年の集荷重量の 2 倍に当たる 0.6 t を加えた量を，組合の漁獲重量とした。

2-1-3 釣獲量調査

1998–2012 年にわたり，湖岸での陸釣り，または小型船で湖の水面から船釣りを行った遊漁者に対し，表 4 で示した 3 種類の調査を実施した。

表 4. 遊漁者を対象として実施した調査の概要

調査	対象	方法	回収
アンケート	日券所持遊漁者	遊漁券添付	着払い郵便
	釣友会	直接配布	着払い郵便
面接	遊漁者全員	直接聞き取り	―

2-1-3-1 遊漁券添付によるアンケート調査

遊漁解禁期間中，遊漁券の日券を購入した遊漁者に対し，遊漁券に添付されるアンケートを用い，釣獲日時，釣り場所（図 6），釣獲魚の魚種，サイズおよび釣獲尾数等を把握した。アンケート用紙は着払い郵便で回収した。

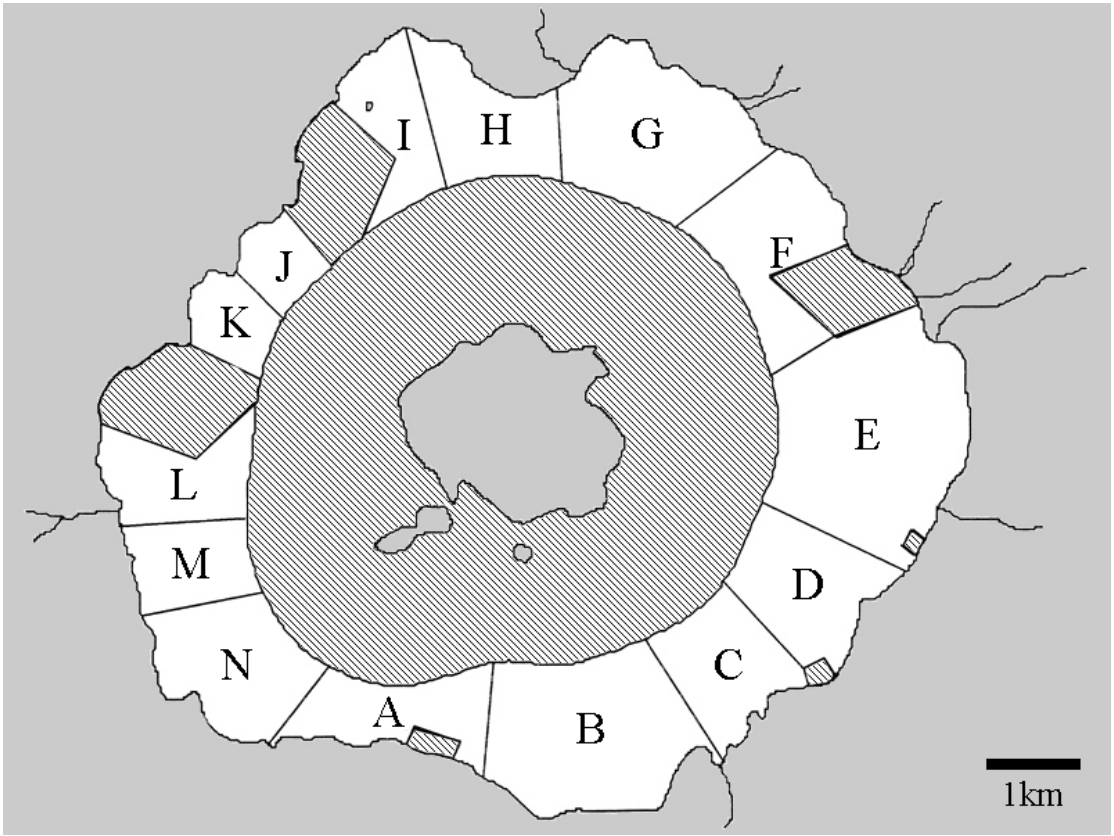


図 6. 遊漁者を対象として実施した調査の釣り場所の区域配分（A~N）。斜めの線で示した区域は禁漁区域

2-1-3-2 特定遊漁者に対するアンケート調査

遊漁解禁初日である毎年の6月1日に，6月中に頻繁に釣獲を行い，シーズン券または年券を所持する北海道釣友会所属の遊漁者に対してアンケート用紙を直接配布し，遊漁者の釣獲状況を追跡した。調査項目は遊漁券日券の購入者のものと同じであり，記入したアンケートは代表者がとりまとめ，郵便により回収した。

2-1-3-3 遊漁者に対する面接調査

遊漁解禁期間中の 6 月に，洞爺湖の遊漁者を対象とし，聞き取り調査を行った。調査用紙を用いて上記のアンケート調査項目を聞き取り，また，遊漁券の有無および有する場合はその種類を確認し，釣獲物の尾叉長を 0.1 cm 単位で，体重を 10 g 単位で測定した。

2-2 解析

2-2-1 Age-Length Key と年齢別平均体重の推定

刺網調査で採捕されたヒメマスのうち，尾叉長測定と年齢査定がともに行われた個体の測定結果を用いて Age-Length Key（Fridriksson, 1930）を推定した。Age-Length Key の体長階級は 2 cm とした。また，体重測定と年齢査定をともに行った個体の測定結果を用いて年齢別平均体重を計算した。

ヒメマスの体成長は，雌雄間の差が少ない（坂野ら，1996）が，年級群間の差が存在する（坂野ら，1996；田中，2004）。そのため，Age-Length Key と成長曲線の推定は雌雄を分けず，年級群毎に分けたほうが合理的だと考えられる。しかし，半数以上

の年で5歳の高齢魚が採捕できず，また，2003年に0歳，2011年に0歳と1歳魚も採捕できなかった。さらに，2005 年から 2007 年に，採捕された個体に対しては，年齢査定が行われていなかった（表5）。そこで，今回のヒメマス資源評価では雌雄，年級群ともに分けずにAge-Length Key，また，成長曲線の代わりに年齢別平均体重を推定した。

表 5. 臨湖実験所が採捕し，体長測定および年齢査定ともに行った個体数

年	年齢						合計
	0	1	2	3	4	5	
1999	12	84	8	26	8	0	138
2000	1	35	27	26	2	0	91
2001	12	36	58	63	23	0	192
2002	13	119	6	3	14	1	156
2003	0	101	77	31	4	0	213
2004	10	50	58	40	1	0	159
2005	0	0	0	0	0	0	0
2006	0	0	0	0	0	0	0
2007	0	0	0	0	0	0	0
2008	44	102	31	18	15	5	215
2009	4	56	50	115	22	4	251
2010	22	93	78	88	52	4	337
2011	0	0	36	68	3	0	107

2-2-2 年齢別漁獲尾数の推定

2-2-2-1 刺網調査により採捕されたヒメマス

刺網調査で採捕したヒメマスのうち，年齢査定されなかった個体は，Age-Length Key により体長別漁獲尾数を年齢別漁獲尾数に変換した。年齢査定が行われた個

体は，直接年齢別漁獲尾数に加えた。

2-2-2-2 組合が漁獲したヒメマス

組合が漁獲したヒメマスの体重は概ね 100 g 以上である（組合，私信）。そこで，各年の組合が漁獲したヒメマスの年齢組成は，無選択網による刺網調査で採捕した体重が 100 g 以上のヒメマスの年齢組成（表 6）と同じであると仮定した。なお，1998 年は刺網調査で採捕されたヒメマスの尾数が少なかったため，他の年の平均値を用いて算出した。

表 6. 臨湖実験所が採捕した体重が 100 g 以上個体の年齢組成および平均体重

年	年齢組成(%)					平均体重(g)
	1	2	3	4	5	
1999	1.82	16.36	56.36	23.64	1.82	522.01
2000	1.05	18.33	35.60	35.60	9.42	583.43
2001	1.64	32.24	40.44	22.40	3.28	489.56
2002	0	20.00	22.22	51.11	6.67	825.90
2003	0	62.77	27.74	7.30	2.19	537.81
2004	0	42.33	47.85	7.98	1.84	295.38
2005	0	18.92	50.45	27.03	3.60	398.80
2006	0	25.00	47.22	22.22	5.56	398.38
2007	0	28.69	55.33	13.11	2.87	284.08
2008	5.31	37.17	24.78	25.66	7.08	500.98
2009	0	26.00	60.60	11.60	1.80	247.69
2010	7.55	28.10	40.19	22.05	2.11	297.26
2011	0	22.68	69.12	6.26	1.94	231.71
2012	0	46.75	22.28	27.17	3.80	357.21

組合の漁獲重量と，その年に刺網調査で採捕した体重が 100 g 以上のヒメマスの

平均体重を用い，組合の漁獲尾数を算出した。さらに，算出された漁獲尾数に刺網調査で採捕した体重が 100 g 以上のヒメマスの年齢組成を適用し，組合が漁獲したヒメマスの年齢別漁獲尾数を計算した。

2-2-2-3 遊漁者が釣獲したヒメマス

遊漁者の釣獲尾数推定は，以下の方法で行った。この部分に用いられた記号を表 7 に示した。

表 7. 遊漁者の努力量，1 人 1 日当たり釣獲尾数及び総釣獲尾数を計算する際に用いられた記号

記号	定義
h	面接調査する際，遊漁券を所持していた遊漁者数
g	面接調査した遊漁者数
r	遊漁券の購入率
d_s	シーズン券を所持していた遊漁者の1人当たり出漁日数
d_y	年券を所持していた遊漁者の1人当たり出漁日数
d_i	特定遊漁者に対するアンケート調査を回答した遊漁者の出漁日数
p	特定遊漁者に対するアンケート調査に回答した遊漁者数
S_j	日券の販売枚数
S_s	シーズン券の販売枚数
S_y	年券の販売枚数
X	遊漁者の総努力量
X_j	日券・遊漁券不所持遊漁者の努力量
X_s	シーズン券を所持していた遊漁者の努力量
X_y	年券を所持していた遊漁者の努力量
y_i	遊漁者毎の1日当たり釣獲尾数
n	アンケート調査・面接調査に回答した遊漁者数
U	遊漁者1人1日当たり釣獲尾数
Y	総釣獲尾数

まず，遊漁者の漁獲努力量を算出するために，面接調査で聞き取った遊漁券所持状況を，遊漁券不所持か日券を所持している人（以下，不所持・日券）と，シーズン券又は年券を所持している人（以下，シーズン券・年券）の 2 種類に分けた。

面接調査時の遊漁券所持調査結果から，遊漁券購入率は，

$$r = \frac{h}{g} \tag{2}$$

と推定した。ここで，h は面接調査の際に遊漁券を所持していた遊漁者数，g は面接調査された遊漁者数である。遊漁券所持の調査を行わなかった等により，遊漁券購入率が計算できなかった年（1998 年と 2007–2010 年）は，他の年の平均値を使用した。

不所持・日券遊漁者の漁獲努力量は，

$$X_j = \frac{S_j}{r} \tag{3}$$

と推定した。ここで，S_jは日券販売枚数である。

特定遊漁者に対するアンケート調査結果から，それぞれの回答者の出漁日数が d_i（i=1, ..., n）だったとき，シーズン券遊漁者と年券遊漁者の 1 人当たり出漁日数は，

$$d_s = d_y = \frac{\sum_{i=1}^{n} d_i}{p} \tag{4}$$

と推定した。年券所持者は冬期にも遊漁が許可されているが，調査期間である 6 月ではシーズン券所持者と同様の釣行をするので，出漁日数は等しいと仮定した。

1998 年は年券所持者の出漁日数を聞き取ることができなかった。この年は遊漁が行われていた日は毎日面接調査を行っていたことから，年券遊漁者の 1 人当たり出

漁日数は，面接調査における年券所持回答数（74 日）をその年の年券販売枚数（3 枚）で割ったもの（24.67 日）とした。2003 年と 2004 年は特定遊漁者に対するアンケート調査が実施されず，2005 年は回答者が 1 人しかいなかったため，他の年の 1 人当たり出漁日数の平均値を使用した。2006，2007 および 2008 年は特定遊漁者に対するアンケート調査の回答者人数が，年券販売枚数より多かったため，回答者のうち出漁日数が少ない人を日券所持者として計算した。

シーズン券・年券遊漁者の漁獲努力量は，

$$X_s = S_s \cdot d_s \tag{5}$$

$$X_y = S_y \cdot d_y \tag{6}$$

と推定した。ここで，S_s と S_y はシーズン券および年券の販売枚数である。

1 人 1 日当たり釣獲尾数（CPUE）は，以下の式で推定した。

$$U = \frac{\sum_{i=1}^{n} y_i}{n} \tag{7}$$

ここで $y_i(i=1, ..., n)$ は，遊漁券添付によるアンケート調査，特定遊漁者に対するアンケート調査，または面接調査に回答した人の 1 日当たり釣獲尾数，n は回答者の人数である。

遊漁者の総釣獲尾数 Y は，日券・不所持遊漁者の漁獲努力量 X_j と，シーズン券・年券遊漁者の漁獲努力量 X_s, X_y を合計した総漁獲努力量 X，および 1 人 1 日当たり釣獲尾数 U を用い，

$$X = X_j + X_S + X_y \tag{8}$$

$$Y = X \cdot U \tag{9}$$

と推定した。当年に行われた遊漁者に対する面接調査で得られたヒメマスの体長組成が遊漁者の漁獲物の体長組成を代表するとみなし，推定された毎年の総釣獲尾数から，体長別漁獲尾数を算出した。さらに，Age-Length Key を用い，算出された体長別漁獲尾数を年齢別漁獲尾数に変換した。

2-3 結果

2-3-1 Age-Length Key と年齢別平均体重

Age-Length Key は表 8，年齢別平均体重は表 9 のように推定された。

表 8. 臨湖実験所が採捕した個体の Age-Length Key

尾叉長(cm)	年齢						個体数
	0	1	2	3	4	5	
7–9	1.00						1
9–11	0.66	0.34					64
11–13	0.18	0.77	0.05				421
13–15	0.04	0.87	0.09				373
15–17	0.01	0.83	0.15	0.01			68
17–19		0.35	0.61	0.04			101
19–21		0.11	0.77	0.12			104
21–23		0.16	0.57	0.26	0.01		123
23–25		0.08	0.51	0.40	0.01		266
25–27		0.01	0.33	0.63	0.03		300
27–29			0.17	0.72	0.11		220
29–31			0.11	0.73	0.16		122
31–33			0.07	0.72	0.21		91
33–35			0.04	0.65	0.27	0.04	84
35–37				0.53	0.41	0.06	66
37–39				0.41	0.55	0.04	49
39–41				0.22	0.67	0.11	27
41–43				0.15	0.70	0.15	26
43–45					0.69	0.31	13
45–47				0.08	0.69	0.23	13
47–49					0.40	0.60	5
49–51					0.75	0.25	4
51–53					0.33	0.67	3
53–55						1.00	1

表 9. 1998–2012 年におけるヒメマスの年齢別平均体重

年齢	体重(g)			個体数
	最小値	最大値	平均値	
0+	4.4	30.3	9.9	135
1+	4.5	210.1	22.2	816
2+	9.2	461.1	110.5	574
3+	27.8	1135.2	248.6	778
4+	101.9	1966.8	550.0	212
5+	413.0	1779.5	946.7	30

2-3-2 年齢別漁獲尾数など

組合の漁獲重量から算出した漁獲尾数を図 7 に示した。漁獲尾数は，1998 年において 5,000 尾を超えていたが，その後減少し，2000 年の自主禁漁後も減少を続けた。2003 年に 1,300 尾で底を打ち，2005 年に 4,000 尾へ一度増加した後，再び 2008 年の 1,500 尾に向けて減少傾向にあった。2009 年には 3,700 尾に増加し，その後 2010–2012 年は約 3,000 尾で推移していた。

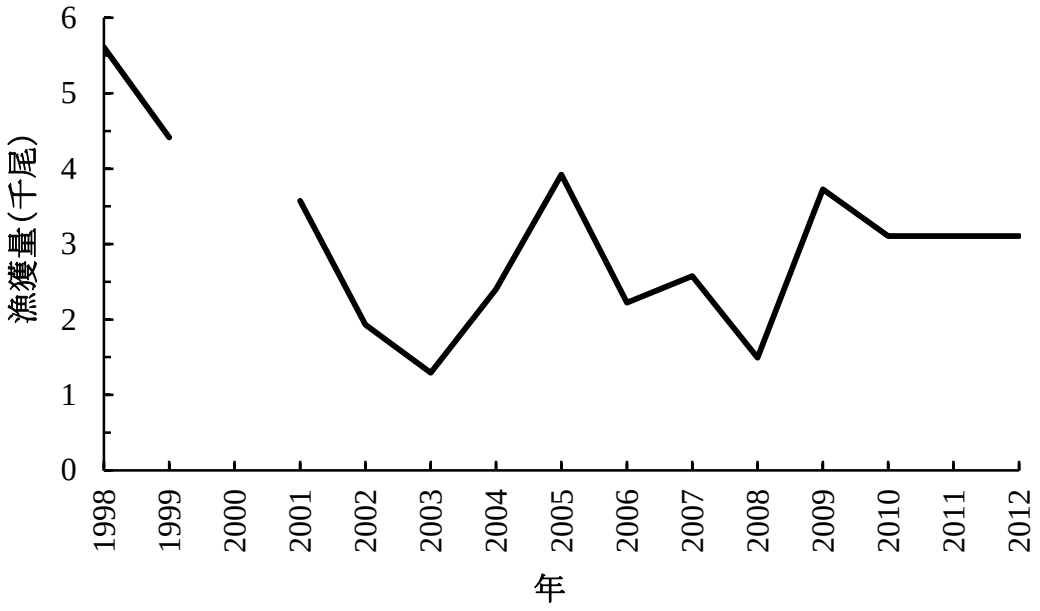


図 7. 推定された組合が漁獲したヒメマス尾数の推移

遊漁者の漁獲努力量は表 10 および図 8 のように推定された。2000 年は，有珠山の噴火により遊漁を含めた漁業活動が行われなかったため，計算しなかった。

表 10. 推定された 1998−2012 年遊漁者の努力量。

ここで，S は遊漁券販売枚数（枚），r は遊漁券の購入率，d は出漁日数（日），X は遊漁者の努力量（日），添え字の $_j$ は日券所持・遊漁券不所持の遊漁者，$_s$ はシーズン券所持の遊漁者，$_y$ は年券所持の遊漁者を表す

年	遊漁券										総努力量 X(日)
	日券・不所持				シーズン券			年券			
	S_j (枚)	r	d (日)	X_j (日)	S_s (枚)	d_s (日)	X_s (日)	S_y (枚)	d_y (日)	X_y (日)	
1998	307	0.63	1	486	—	—	—	3	24.67	74	560
1999	415	0.87	1	478	—	—	—	36	20.64	742	1,220
2000	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2001	632	0.51	1	1,244	—	—	—	37	16.00	592	1,836
2002	432	0.58	1	750	—	—	—	42	17.25	727	1,477
2003	294	0.50	1	593	—	—	—	18	15.44	277	870
2004	407	0.64	1	630	—	—	—	15	15.44	231	861
2005	306	0.84	1	363	—	—	—	15	15.44	231	594
2006	915	0.79	1	1,149	—	—	—	15	12.33	185	1,334
2007	757	0.63	1	1,198	—	—	—	12	17.17	206	1,404
2008	486	0.63	1	769	—	—	—	12	15.58	187	956
2009	380	0.63	1	601	30	12.41	372	12	12.41	149	1,122
2010	308	0.63	1	487	35	11.67	410	11	11.67	129	1,024
2011	259	0.49	1	524	44	12.38	546	10	12.38	124	1,193
2012	450	0.49	1	968	76	9.76	745	10	9.76	98	1,808

遊漁者の 1 人 1 日当たり釣獲尾数（CPUE）と努力量（図 8）の間に明瞭な関係は見られなかった。

遊漁者の 1 人 1 日当たり釣獲尾数（CPUE）（図 8），釣獲されたヒメマスの体長組成（図 9）および遊漁者の漁獲尾数（図 10）には，2001–2007 年の間に，概ね 3 年の周期性が観察された。体長組成の 21–25 cm に大きなピークがみられる 2001 年，2004 年と 2007 年に，釣獲尾数がピークを示した。しかし，体長組成は 2008 年から，釣獲尾数は 2009 年から，周期性が見出せなくなった。

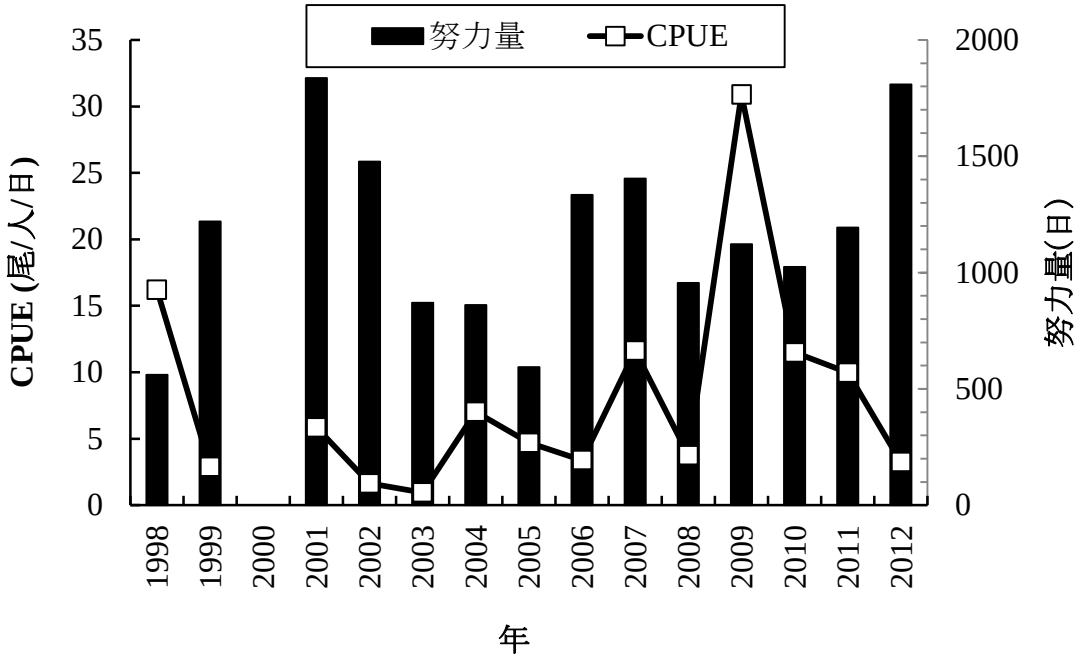


図 8. 遊漁者の 1 人 1 日当たり釣獲尾数（CPUE）および努力量の推移

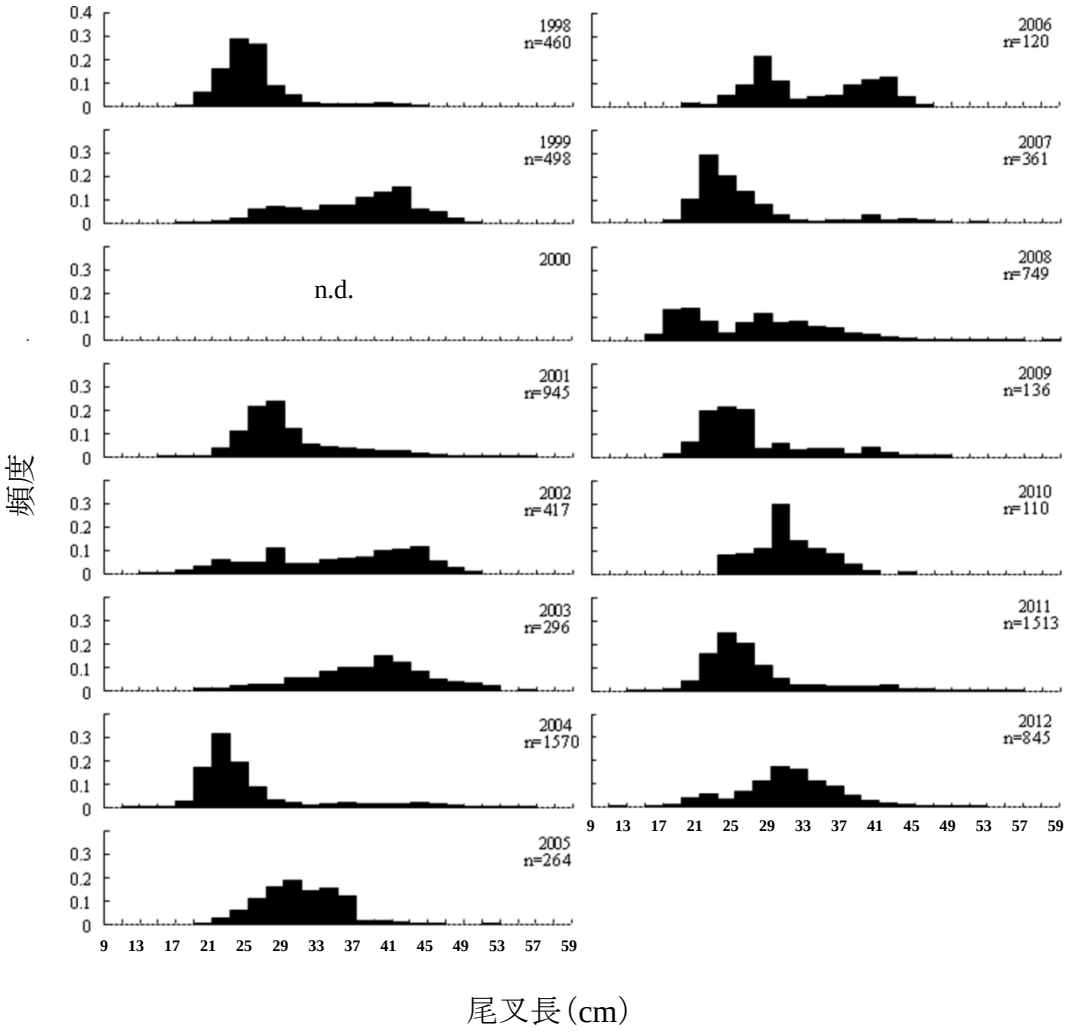


図 9. 釣獲されたヒメマス体長組成の推移（n.d. : no data）

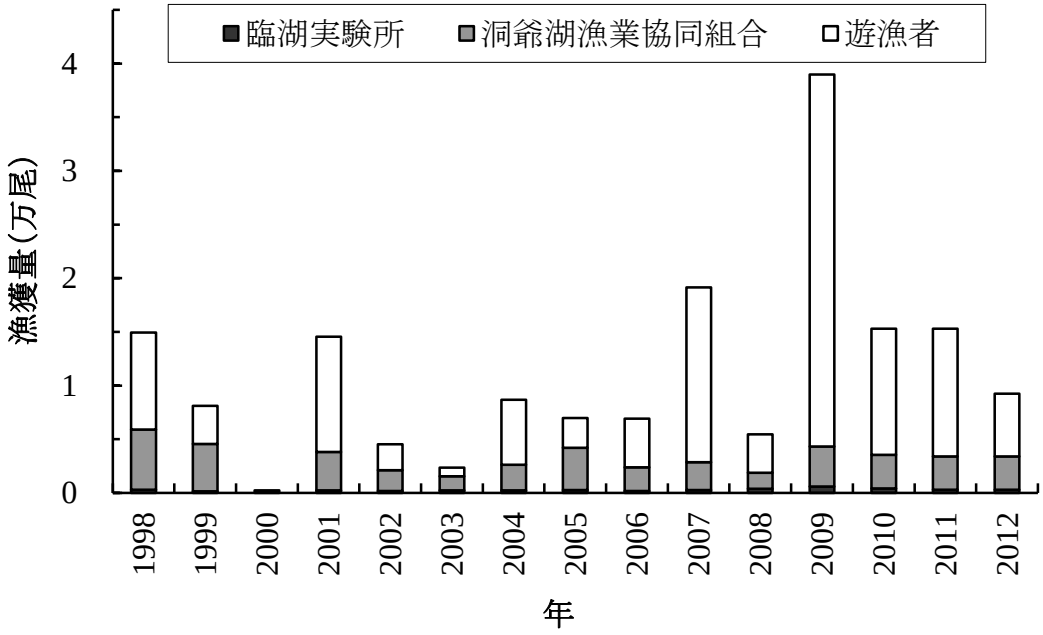


図 10. ヒメマスの総漁獲尾数およびその内訳の推移

組合の漁獲重量および刺網調査で採捕した体重が 100 g 以上のヒメマスの平均体重と年齢組成を利用し，算出された総漁獲尾数を図 10 に示した。各年において遊漁者による釣獲尾数が組合の漁獲尾数を上回る場合が多く，特に 2009 年には釣獲尾数が組合の漁獲尾数の 11 倍に達した。また，組合の漁獲尾数が比較的安定して推移していたのに対し，遊漁者の釣獲尾数は変動が大きいことがわかった。特に，2009 年に遊漁者の釣獲尾数が 2003 年の 42 倍に達した。

2-4 考察

本章では，ヒメマスの Age-Length Key をすべての年のデータをまとめて推定した。また，成長曲線の代わりに年齢別平均体重を計算した。これは，刺網調査で十分な数のサンプルを採捕できなかったことに加え，採捕された個体の年齢が査定できた

個体数が少なかったためである。しかし，ヒメマスの成長について，年級群によって大きい差が生じる可能性があること（坂野ら，1996）から，今後一定規模の標本入手体制を整え，ヒメマスの Age-Length Key・成長曲線を，年ごと・年級群ごとに分けて推定することが望ましい。

遊漁者の 1 人 1 日当たり釣獲尾数（CPUE）および努力量（図 8）に明瞭な関係が見られないことから，釣果と努力量の間に直接的な関係はないと考えられる。

釣獲されたヒメマスの体長組成（図9），遊漁者の1人1日当たり釣獲尾数（CPUE）（図 8）および遊漁者の漁獲尾数（図 10）には，1998–2007 年の間に概ね，3 年の周期性が観察された。洞爺湖産ヒメマスの加入は2歳であるため，2歳魚が多数漁獲された年（1998，2001，2004 および 2007 年）の加入量も多かったと考えられる。これらの加入魚は翌年（3 歳）に成熟し，産卵親魚となることから，再生産関係を経て加入量が多くなることが期待される。2008 年前後に，周期性が見出せなくなったこと，および 2009 年の漁獲量が急増したこと（図 10）は，2006 年と 2007 年に卓越年級群が発生したためであろうと考えられる。

ヒメマス漁獲尾数の内訳（図 10）から，組合の漁獲尾数に対し，遊漁者の釣獲尾数のほうが，高い割合を占めた年が多かった。特に，2009 年では遊漁者の釣獲尾数が組合の漁獲尾数の 11 倍に達した。また，組合の漁獲尾数，および遊漁者の釣獲尾数それぞれの推移（図 10）を見ると，遊漁者の釣獲尾数は変動が大きかった（2009 年に遊漁者の釣獲尾数が 2003 年の 42 倍）。よって，組合員の漁獲より遊漁

者の遊漁のほうが洞爺湖のヒメマス資源に影響を及ぼしていると考えられる。

3 ヒメマス自然死亡係数の検討

本章は，現在多数存在している経験式から，ヒメマスに適用できるものを選び，自然死亡係数の推定を行った。本章により，それぞれの経験式の推定結果が比較され，また，日本の資源評価で主に使われている田内・田中の方法（田中，1960）の妥当性についても検討した。

Kenchington（2014）は，現在よく使われている経験式をレビューし，主に年齢情報にもとづくもの，生活史パラメータにもとづくもの，および生態学理論にもとづくものの3 種類に分類した。年齢情報にもとづく経験式群は，寿命や成熟年齢などを用いて自然死亡係数を推定する。生活史パラメータにもとづく経験式群は，主に成長式のパラメータから推定するものであり，生態学理論にもとづく経験式群は，体長や体重を用いて自然死亡係数を推定する。

3 つの経験式群合わせて少なくとも 29 種類の手法があるにも関わらず，日本で行われている資源評価では，年齢情報にもとづく経験式群に含まれている田内・田中の方法（田中，1960）以外の手法を使用する例は少ない。多くの経験式の結果を比較検討することにより，より合理的な推定が可能となり，また田内・田中の方法（田中，1960）での推定傾向も検討できると考えられる。

3-1 材料と方法

3-1-1 データについて

洞爺湖の年間平均水温，ヒメマスの体長，体重および生殖腺重量の測定結果，

年齢査定結果，さらに，寿命と成熟年齢が用いられた。本章に用いられた記号を表 11 に示した。

表 11. ヒメマスの自然死亡係数（*M*）を検討する際に用いられた記号

記号	定義
M	自然死亡係数
t	年齢
t_{max}	寿命
L_∞	成長曲線のパラメータ，極限体長（cm）
W_∞	成長曲線のパラメータ，極限体重（g）
k	成長曲線のパラメータ，成長係数
t_0	成長曲線のパラメータ，起点年齢
β	体長–体重関係の指数
t_m	成熟年齢
t_{mb}	漁獲がない場合，同じ年級群の中に最大のバイオマスを占めた年齢
l_m	成熟年齢に達した時の体長（cm）
l	個体の体長（尾叉長，cm）
w	個体の体重（g）
T	年間平均水温（℃）
GI	生殖腺指数

年間平均水温は，洞爺湖の深度別湖水温測定結果（臨湖実験所，私信）から，ヒメマスの生息深度である 0–80 m（臨湖実験所，私信）の部分を抽出し，年間平均水温(*T*)を算出した。

生殖腺指数(*GI*)は，繁殖期であるメス個体の生殖腺重量（g）と全長（cm；臨湖実験所，私信）を用い，以下の式により算出した。

$$GI = \text{生殖腺重量} \ / \text{全長}^3 \times 10000 \qquad (10)$$

体長–体重関係は，刺網調査および釣獲量調査から得られた体長と体重の測定結果を用い，以下のように推定した。

$$w = 1.08 \times 10^{-2} l^{3.047} \tag{11}$$

また，帰山（1991）により，洞爺湖産ヒメマスの寿命(t_{max})を 5 歳，成熟年齢(t_m)を 3 歳とした。

3-1-2 成長曲線について

より多くの経験式による推定結果を比較するため，成長曲線のパラメータを用いた経験式も検討した。そのために，雌雄，年級群ともに分けない von Bertalanffy の成長曲線を推定した。なお，この成長曲線は後述の理由により，他の章では使用しなかった。

ヒメマスの体長成長曲線(11)式，体重成長曲線(12)式は以下のように推定された。

$$l = 52.30 \times (1 - e^{-0.258t}) \tag{12}$$

$$w = 1866.03 \times (1 - e^{-0.258t})^3 \tag{13}$$

3-1-3 経験式について

適用範囲および必要とするデータの入手可能性により，使用する経験式を選択した。年齢情報にもとづくもの 10 種，生活史パラメータにもとづくもの 9 種，生態学理論にもとづくもの 10 種の 29 種類の経験式を用いた（表 12）。

表 12. 解析に用いられた経験式に必要なパラメータ

経験式群	経験式	パラメータ					
		t_{max}	k	β	t_m	t_0	t_{mb}
年齢情報	田中(1960)	■					
	Sekharan (1974)	■					
	Hoenig (1983)	■					
	Alverson and Carney (1975)	■	■				
	Rikhter and Efanov (1976) ①		■	■	■	■	
	Rikhter and Efanov (1976) ②				■		
	Roff (1984) ①		■				
	Charnov and Berrigan (1990)				■		
	Jensen (1996) ①				■		
	Zhang and Megrey (2006)		■	■		■	■
		L_∞	W_∞	k	T	t_0	l
生活史パラメータ	Pauly (1980) ①	■		■	■		
	Pauly (1980) ②		■	■	■		
	Ralston (1987)			■			
	Pauly and Binohlan (1996)			■			
	Djabali et al. (1994) ①	■		■			
	Djabali et al. (1994) ②		■	■			
	Cubillos et al.(1999)			■		■	
	Jensen (2001)			■	■		
	Griffiths and Harrod (2007)		■	■			
	Gislason et al. (2010)	■		■			■
	Charnov et al. (2013)	■		■			■
		w	k	L_∞	l_m	T	GI
生態学理論	Ursin (1967)	■					
	Roff (1984) ②		■	■	■		
	Peterson and Wroblewski (1984) ①	■					
	Peterson and Wroblewski (1984) ②	■					
	Lorenzen (1996)	■					
	Jensen (1996) ②		■				
	McGurk (1999)	■					
	Groeneveld (2000)		■	■	■		
	Jennings and Dulvy (2008)	■				■	
	Gunderson (1980, 1997)						■
	Gunderson and Dygert (1988)						■

3-1-3-1 年齢情報にもとづく経験式群

田中（1960） (14)式, Sekharan（1974） (15)式および Hoenig（1983） (16)式は寿命(t_{max})のみから自然死亡係数を推定する。

$$M = 2.5/t_{max} \tag{14}$$

$$M \approx 4.6/t_{max} \tag{15}$$

$$M = e^{1.44-0.982\log_e(t_{max})} \tag{16}$$

Alverson and Carney（1975） (17)式は, 寿命(t_{max})に加えて成長曲線のパラメータ k を用いて自然死亡係数を推定する。

$$M = \frac{3k}{e^{0.38kt_{max}} - 1} \tag{17}$$

Rikhter and Efanov（1976）第 1 式(18)式は, 体長–体重関係の指数 β, 成熟年齢(t_m)および成長曲線のパラメータ k と t_0 を用いて推定する。しかし, 第 2 式(19)式は, 成熟年齢(t_m)のみから自然死亡係数を推定する。

$$M = \frac{\beta k}{e^{k(t_m - t_0)} - 1} \tag{18}$$

$$M = \frac{1.521}{t_m^{0.720} - 0.155} \tag{19}$$

Roff（1984）第 1 式(20)式は成長曲線のパラメータ k と成熟年齢(t_m)を用いたのに対し, Charnov and Berrigan（1990） (21)式および Jensen（1996）第 1 式(22)式は, 成熟年齢(t_m)のみで自然死亡係数を推定した。

$$M = \frac{3k}{e^{kt_m} - 1} \tag{20}$$

$$M = 2.2/t_m \tag{21}$$

$$M = 1.65/t_m \tag{22}$$

最後の Zhang and Megrey（2006）(23)式は，自然死亡係数を推定するため，体長–体重関係の指数 β，漁獲がない場合，同じ年級群の中に最大のバイオマスを占めた年齢(t_{mb})および成長曲線のパラメータ k と t_0 の，4 つの情報を用いて推定した。

$$M = \frac{\beta k}{e^{k(t_{mb}-t_0)}-1} \tag{23}$$

t_{mb} については，浮魚の場合，t_{mb}=0.302$t_{\max}$，底魚の場合，t_{mb}=0.440$t_{\max}$ となる。

3-1-3-2 生活史パラメータにもとづく経験式群

Pauly（1980）第 1 式(24)式および第 2 式(25)式は，年間平均水温(T)，および成長曲線のパラメータ L_∞（あるいは W_∞）と k を用い，自然死亡係数を推定する。

$$\log M = -0.0066 - 0.279 \log L_\infty + 0.6543 \log k + 0.4634 \log T \tag{24}$$

$$\log M = -0.2107 - 0.0824 \log W_\infty + 0.6757 \log k + 0.4627 \log T \tag{25}$$

Ralston（1987）(26)式および Pauly and Binohlan（1996）(27)式は成長曲線のパラメータ k のみが必要である。

$$M \approx 2k \tag{26}$$

$$M = -0.1778 + 3.1687k \tag{27}$$

Djabali et al.（1994）第 1 式(28)式および Djabali et al.（1994）第 2 式(29)式は，Pauly（1980）に近いが，年間平均水温 T を必要としない経験式である。

$$\log M = 0.0278 - 0.1172 \log L_\infty + 0.5092 \log k \tag{28}$$

$$\log M = -0.0656 - 0.0302 \log W_\infty + 0.5280 \log k \tag{29}$$

そして，Cubillos et al.（1999） (30)式，Jensen（2001） (31)式，および Griffiths and Harrod（2007） (32)式が，それぞれ成長曲線のパラメータ k と t_0，年間平均水温(T)および成長曲線のパラメータ k，成長曲線のパラメータ W_∞と k を必要としている。

$$M = 4.31\left[t_0 - \frac{\ln(0.05)}{k}\right]^{-1.01} \tag{30}$$

$$\log M = 0.66 \log k + 0.45 \log T \tag{31}$$

$$\log M = 0.2300 - 0.499 \log W_\infty + 0.567\left(\log k + 2/3 \log W_\infty\right) \tag{32}$$

Gislason et al.（2010） (33)式および Charnov et al.（2013） (34)式は，両方ともに成長曲線のパラメータL_∞とk，さらに，個体の体長（l，ここでは成長曲線から得られた 1–5 歳の年齢別尾叉長）を用い，自然死亡係数を推定する。

$$\ln M = 0.55 - 1.61 \ln l + 1.44 \ln L_\infty + \ln k \tag{33}$$

$$M = k\left(L_\infty / l\right)^{1.5} \tag{34}$$

3-1-3-3 生態学理論にもとづく経験式群

Ursin（1967） (35)式，Peterson and Wroblewski（1984）第 1 式(36)式および第 2 式(37)式，Lorenzen（1996） (38)式，McGurk（1999） (39)式は，すべて個体の体重（w，ここでは成長曲線から得られた 1–5 歳の年齢別体重）を入れれば自然死亡係数の推定が可能である。特に，Peterson and Wroblewski (1984)第 1 式は乾重量，第 2 式は湿重量となる。そのため，今回は Peterson and Wroblewski（1984）第 1 式を採用しなかった。また，McGurk (1999)はヒメマス専用の経験式である。

$$M = w^{-0.333} \tag{35}$$

$$M = 1.92 w^{-0.25} \tag{36}$$

$$M = 1.28 w^{-0.25} \tag{37}$$

$$M = 3.00 w^{-0.288} \tag{38}$$

$$M = 1.38 w^{-0.19} \tag{39}$$

Roff（1984）第二式(40)式および Groeneveld（2000）(41)式は，成長曲線のパラメータ L_∞ と k，さらに，成熟年齢に達した時の体長（l_m，ここでは成長曲線から得られた 3 歳の尾叉長）が分かれば，自然死亡係数を推定できる。また，Jensen（1996）第二式(42)式は，成長曲線のパラメータ k のみを用いる。

$$M = \frac{3kL_\infty \left(1 - l_m / L_\infty\right)}{l_m} \tag{40}$$

$$M = \frac{3kL_\infty}{l_m - 3} \tag{41}$$

$$M = 1.5k \tag{42}$$

Jennings and Dulvy（2008）(43)式は，個体の体重（w，ここでは成長曲線から得られた 1–5 歳の年齢別体重）と，年間平均水温(T)を用い，自然死亡係数を推定する。

$$M = w^{-0.25} e^{26.25 - 6900/(T+273)} \tag{43}$$

最後の Gunderson（1980, 1997）(44)式および Gunderson and Dygert（1988）(45)式は，生殖腺指数(GI)のみを用いて自然死亡係数を推定する。

$$M = -0.37 + 4.64GI \tag{44}$$

$$M = 0.03 + 1.68GI \tag{45}$$

3-1-3-4 mortality-at-size の経験式*

mortality-at-size とは，生活史パラメータ経験式群の Gislason et al.（2010） (33)式および Charnov et al.（2013） (34)式のように，個体のサイズ（体長あるいは体重）に依存した自然死亡係数を推定する経験式のことである。年齢別自然死亡係数を推定する際は，ヒメマスの体長成長曲線(12)式あるいは体重成長曲線(13)式により，年齢別体長あるいは体重を算出した上，それぞれの経験式に代入した。ほかの経験式の結果と比較するときは，成熟年齢である 3 歳の推定結果を用いた。

また，生態学理論経験式群の Ursin（1967） (35)式，Peterson and Wroblewski（1984）第 1 式(36)式および第 2 式(37)式，Lorenzen（1996） (38)式，McGurk（1999） (39)式，Jennings and Dulvy（2008） (43)式も個体のサイズ（体長あるいは体重）に依存した mortality-at-size の経験式である。特に，McGurk (1999)は残留型であるヒメマスを対象として開発された経験式である。

3-2 結果

推定された自然死亡係数は，最大値が 1.65，最小値が 0.15，中央値が 0.55 であった（図 11）。田内・田中の方法（田中，1960）で算出された結果は 0.50（下から 11 番目）であり，比較的小さめであった。各経験式群において，年齢情報にもとづく経験式群は 0.50–1.65 の範囲にあり，田中（1960）の結果がこの経験式群の中の最小値であった。生活史パラメータにもとづく経験式群は 0.32–1.00 と範囲が狭く，比較的安定した結果が得られることが分かった。生態学理論にもとづく経験式群は 0.15–

1.61 であり，推定結果のばらつきが大きかった。また，生殖腺指数を用いた経験式は両方ともほぼ 0.30（下から 2 番目と 3 番目）であった。

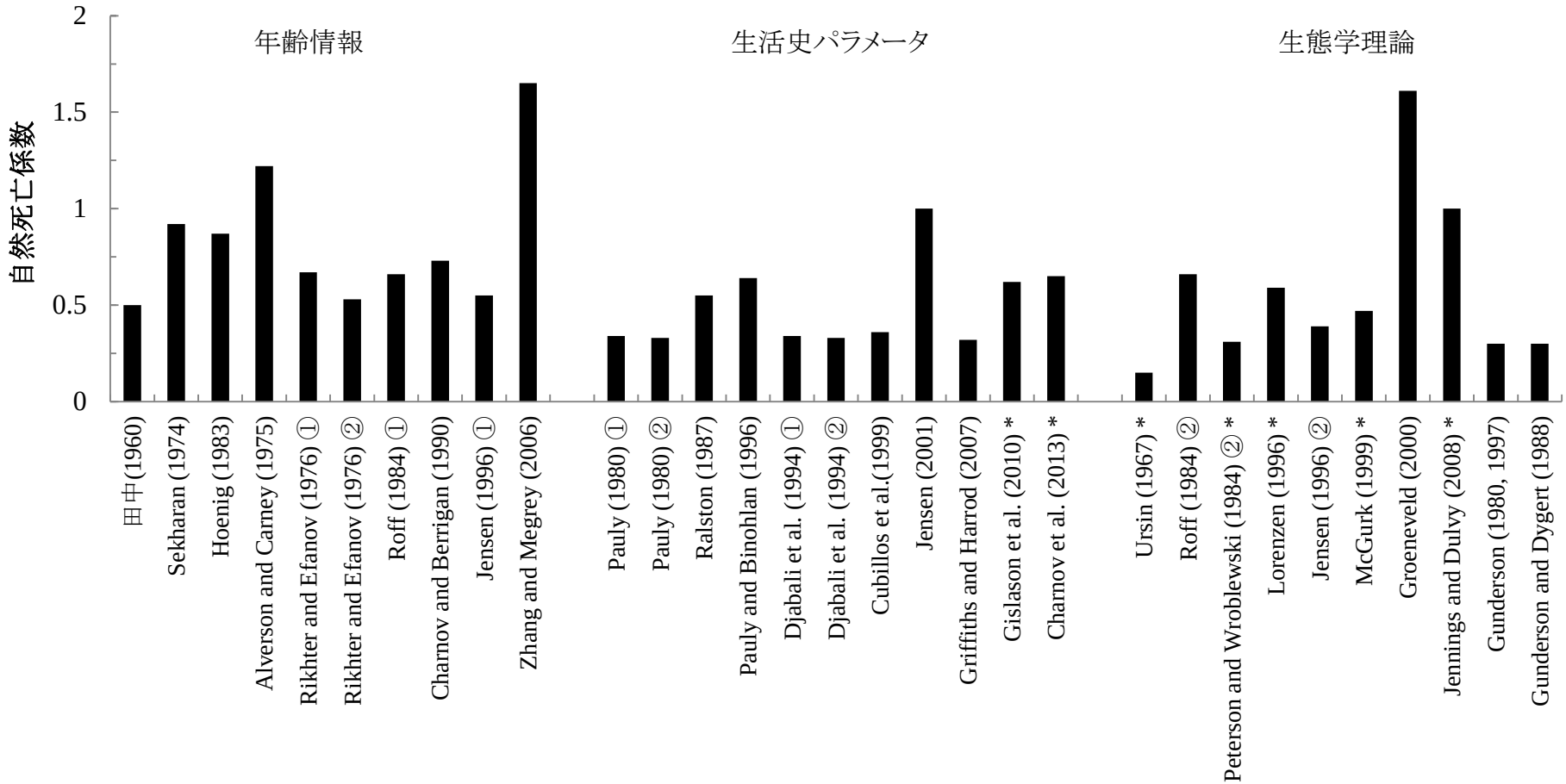


図 11. 29 種類の経験式を用いて推定された自然死亡係数(* :mortality-at-size の経験式)

mortality-at-size の経験式で推定された自然死亡係数を図 12 に示した。特に，ヒメマスを対象とした経験式である McGurk（1999）では，1 歳が 0.78，2 歳が 0.56，3 歳が 0.47，4 歳が 0.43，5 歳が 0.40 と推定された。全体からみると，各年齢の推定値がそれぞれの中央値（1 歳は 1.26，2 歳は 0.76，3 歳は 0.59，4 歳は 0.46，5 歳は 0.40）と比べ，ほぼ小さめであることが分かった。また，成熟年齢である 3 歳の推定結果（0.47）が田中（1960）の結果（0.50）に一番近い値であった。

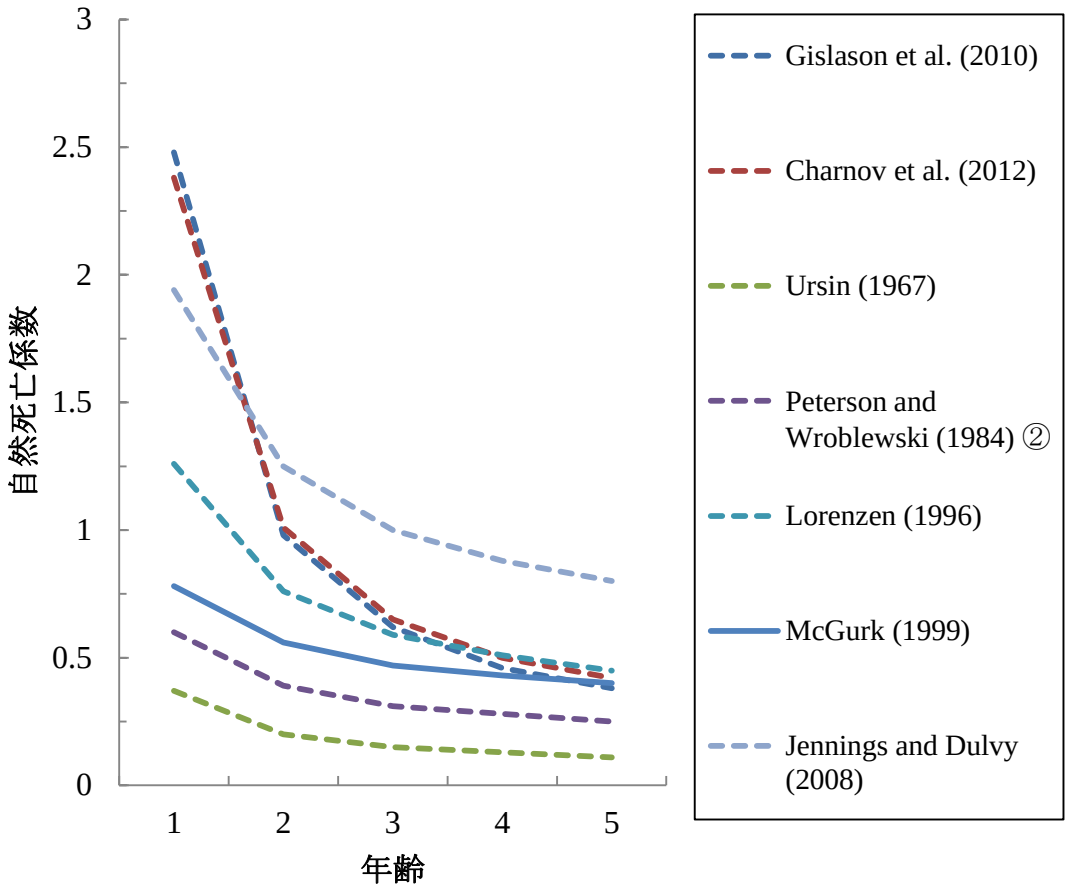


図 12. 7 種類の mortality-at-size の経験式のみを用いて推定された自然死亡係数

3-3 考察

資源評価において，自然死亡係数の過大推定は漁獲の影響の過小評価につながり，乱獲を誘発する懸念がある。田中（1960）の結果は年齢情報にもとづく経験式群の最小値であるが，生活史パラメータにもとづく経験式群および生態学理論にもとづく経験式群を含めた全体の結果をみると，田中（1960）の結果はほぼ中間（29 種の内下から 11 番目）に位置している（図 11）。また，mortality-at-size の経験式で，ヒメマス専用の McGurk（1999）を用いた成熟年齢(3 歳)の結果（0.47）にも一番近い。このことから，田内・田中の方法（田中，1960）で推定された自然死亡係数 0.5 は，自然死亡係数を過大推定している可能性は低く，また全体の結果のほぼ中間に位置していることから，洞爺湖産ヒメマス資源評価への使用は妥当であろうと考えられる。

4 ヒメマス資源量の推定

本章は，推定された年齢別漁獲尾数，自然死亡係数，および釣獲量調査から得られた遊漁者のCPUEを用い，チューニングVPAにより，洞爺湖産ヒメマスの資源量を推定した。本章により，洞爺湖産ヒメマス資源の状態を検討した。

本章に用いられた記号を表13に示した。

表13. ヒメマス資源量の推定する際に用いられた記号

記号	定義
N	資源量
z	遊漁者の釣獲対象となっている個体が資源量に占めた割合
N'	遊漁者の釣獲対象となる資源量
C	漁獲尾数
M	自然死亡係数
F	漁獲係数
a	年齢
t	年
I	資源量指数
q	比率係数

4-1 方法

4-1-1 資源量推定

4-1-1-1 自然死亡係数

第3章の結果により，自然死亡係数Mは，田内・田中の方法（田中，1960）で算定されたM=0.5を解析に用いた。

4-1-1-2 VPA

Pope（1972）の近似式

$$N_{a,t} = N_{a+1,t+1}e^{M} + C_{a,t}e^{\frac{M}{2}} \tag{46}$$

を基本式として用いた。最近年である 2012 年の 0–5 歳，および各年の 5 歳の資源量は，以下の式で計算した。

$$N_{a,t} = \frac{C_{a,t}}{1-e^{-F_{a,t}}}e^{\frac{M}{2}} \tag{47}$$

最近年である 2012 年の 0–4 歳の漁獲係数は，同じ年齢の過去 3 年の漁獲係数の平均値であると仮定した。

$$F_{a,t} = \frac{1}{3}\left(F_{a,t-1} + F_{a,t-2} + F_{a,t-3}\right) \tag{48}$$

1998–2011 年の 4 歳と 5 歳の漁獲係数は等しいと仮定した。

$$F_{a,t} = F_{a-1,t} \tag{49}$$

0–3 歳の漁獲係数は，以下の式で計算した。

$$F_{a,t} = \ln\left(\frac{N_{a,t}}{N_{a+1,t+1}}\right) - M \tag{50}$$

エクセルのソルバー機能を用い，最近年である 2012 年の 5 歳の漁獲係数が，

$$SS = \left(F_{5,2012} - F_{4,2012}\right)^2 \tag{51}$$

を最小とする（実際には $F_{5,2012}$ と $F_{4,2012}$ が等しくなる）$F_{5,2012}$ を探索的に求めた。算出された $F_{5,2012}$ を利用し，(46)式と(47)式によって資源量 $N_{a,t}$ を計算した。

4-1-1-3 チューニング VPA

平松（2001）の方法を用いて VPA の結果をチューニングする際に，遊漁者の

CPUE（1 人 1 日あたり釣獲尾数）を資源量指数として用いた（図 8）。また，遊漁者が釣獲したヒメマスの体長組成から，尾叉長が 19 cm 以上の個体が釣獲対象になっていることにもとづき，刺網調査によって推定された Age-Length Key を用いて尾叉長が 19 cm 以上の個体が各年齢のヒメマス資源量に占める割合 z_t を求めた。

遊漁者の釣獲対象になるヒメマスの資源量 N'_t は

$$N'_t = z_t N_t \tag{52}$$

と計算した。ここで，N_t は推定された資源量である。

資源量指数 I_t である CPUE と，遊漁者の釣獲対象となる資源量 N'の関係は以下の式に従うと仮定した。

$$I_t = qN_t' \tag{53}$$

ここで比例係数 q は，

$$q = \frac{\sum_t I_t N'_t}{\sum_t N'^2_t} \tag{54}$$

により推定した。

最近年である 2012 年の漁獲係数 F では，4 歳と 5 歳が等しいと仮定し，0–3 歳の漁獲係数 F は以下の式で計算した。

$$F_{a-1,t} = \frac{F_{a-1,t-1} + F_{a-1,t-2} + F_{a-1,t-3}}{F_{a,t-1} + F_{a,t-2} + F_{a,t-3}} F_{a,t} \tag{55}$$

1998–2011 年の 4 歳と 5 歳の漁獲係数も等しいと仮定し，0-3 歳の漁獲係数 F は(50)式で計算した。

エクセルのソルバー機能を用い，

$$\sum_t \left(I_t - qN'_t\right)^2 \tag{56}$$

が最小となる $F_{4,2012}$ を探索的に求めた。ここで残差平方和を算出する際，噴火のため遊漁者の漁獲努力量データがない 2000 年は除外した。

算出された $F_{4,2012}$ を利用し，(45)式と(46)式によって資源量 $N_{a,t}$ を計算した。

4-1-2 漁獲割合，再生産成功率および再生産関係

年齢別平均体重を利用し，推定された年齢別漁獲尾数および資源量を，年齢別漁獲重量および資源重量に変換した上，1998–2012 年におけるヒメマスの漁獲割合（漁獲重量の資源重量に対する比）を計算した。

2 歳の資源量（加入量，*R*）を 3 歳以上の資源重量（親魚量，*SSB*）で除し，1998–2010 年級群の再生産成功率（*RPS*）を算出した。

また，ヒメマスの加入量と親魚量を用い，1998–2010 年級群の再生産関係を示した。

4-1-3 解析結果の妥当性の検証

VPA の代わりにチューニング VPA を用いたこと，組合の集荷重量を補正したこと，遊漁券所持率および自然死亡係数の変動が，資源評価の結果に与える影響を調べるため，比較検討および感度解析を行った。

4-1-3-1 VPA およびチューニング VPA 結果の比較

VPA では最近年の資源量推定値の信頼性が低いと知られている。そのため，今回は遊漁者の CPUE を資源量指数としたチューニング VPA により，資源量の推定を

行った。VPA に対し，チューニング VPA により，推定された結果の変動を調べるため，VPA およびチューニング VPA で推定されたヒメマスの資源量を比較した。

4-1-3-2 組合の集荷重量を補正することによる影響

組合員は漁獲したヒメマスを組合へ出荷する以外に，相当量の自家消費があるため，資源量を推定する際，組合の集荷重量に対して補正を行った。ここは，組合の集荷重量を補正する場合と補正しない場合，それぞれチューニング VPA で推定されたヒメマスの資源量を比較した。

4-1-3-3 遊漁券所持率に対する感度解析

遊漁者の遊漁券所持率が計算できなかった年（1998 年と 2007–2010 年）は他の年の平均値を使用した。この対策によるヒメマスの資源量推定値に与える影響を調べるため，その平均値（63.2%）を 5%増減（58.2%および 68.2%）させ，感度解析を行った。ここで，組合の漁獲重量は，集荷重量に補正を加えたものを使用した。

4-1-3-4 自然死亡係数に対する感度解析

解析に用いられた自然死亡係数が，ヒメマスの資源量推定結果に与える影響を調べるため，自然死亡係数（0.5）を 20%増減（0.4 と 0.6）させ，感度解析を行った。

4-2 結果

4-2-1 資源量

年齢別平均体重は表 8 のように推定された。

推定されたヒメマスの資源量を図 13 に示した。1998 年の 8.31 t から 2002 年の

4.13 t に減少した後，増加に転じ 2009 年には 17.26 t となった。2010 年以降再び減少し，2012 年は 7.77 t と推定された。

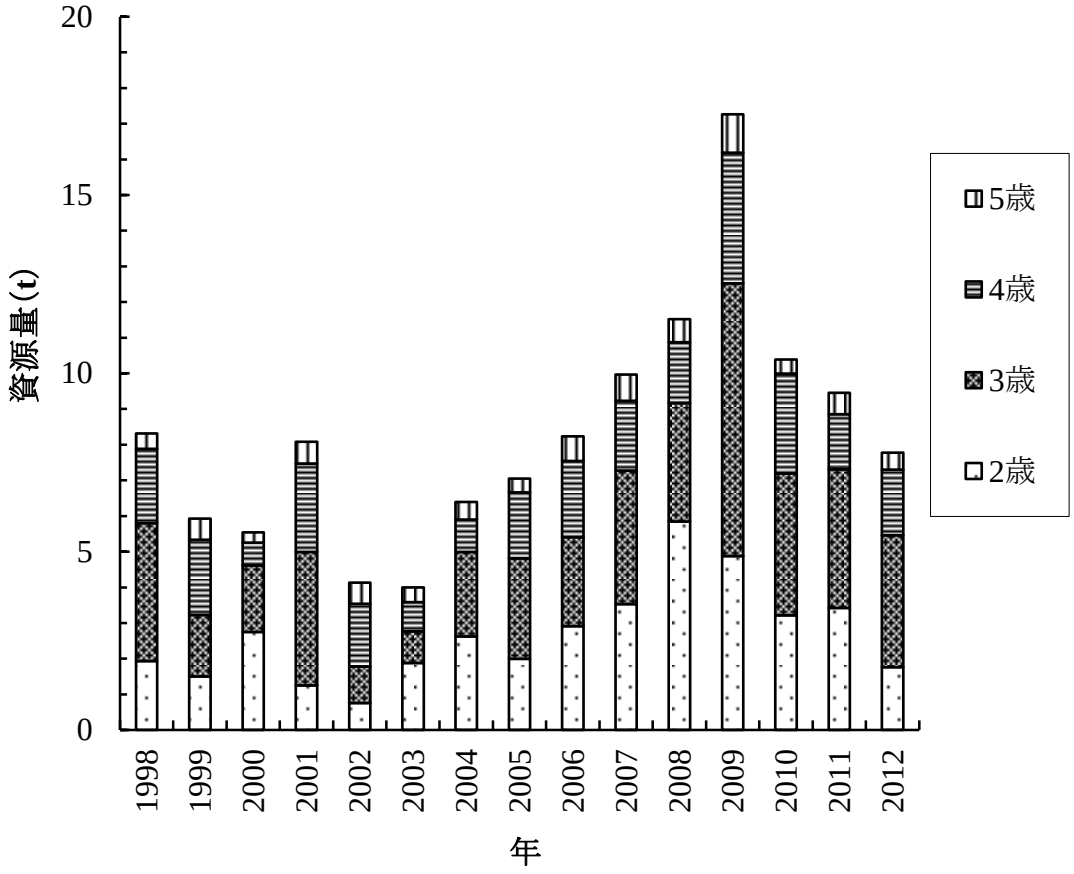


図 13. チューニング VPA により推定されたヒメマス資源量の推移

4-2-2 漁獲割合

1998–1999，2001–2002，2007 および 2009–2012 年の漁獲割合は 35%を上回った。特に， 2001 および 2009 年の漁獲割合は 50%に近かった。また，噴火のためほとんど漁獲がなかった 2000 年を除き，2008 年の漁獲割合が最も低かった（図 14）。

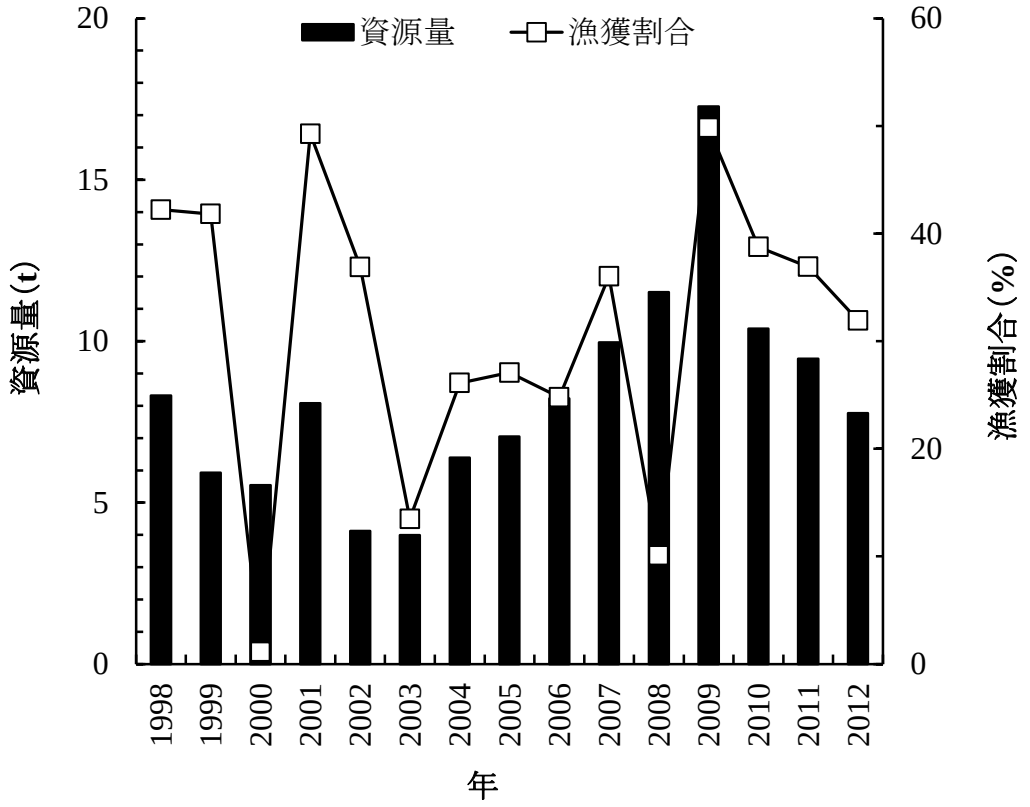


図 14. 資源量および漁獲割合の推移

4-2-3 親魚量, 加入量, 再生産成功率および再生産関係

親魚量は1998年の6.37 tから2000年の2.79 tに減少した(図15)。その後の2000年の禁漁により, 2001年の親魚量は6.83 t近くまで増えていた。しかし, 2002年は減少し, 2003年には親魚量が最低の2.12 tまで減少した。その後, 親魚量が徐々に増加し続け, 2007年には6.44 tに達した。2008年には5.67 tまで減少したが, 2009年には12.39 tに倍増した。その後, 2012年まで親魚量は減少を続け, 6.01 tまでに低下した。

加入量(2歳)は2000–2007年の間に, 0.68–3.19万尾の範囲内で増減していた。

2008 年に, 加入量がピークとなる 5.29 万尾に増加した。その後, 2012 年の 1.59 万尾までに減少した（図 15, 表 14）。

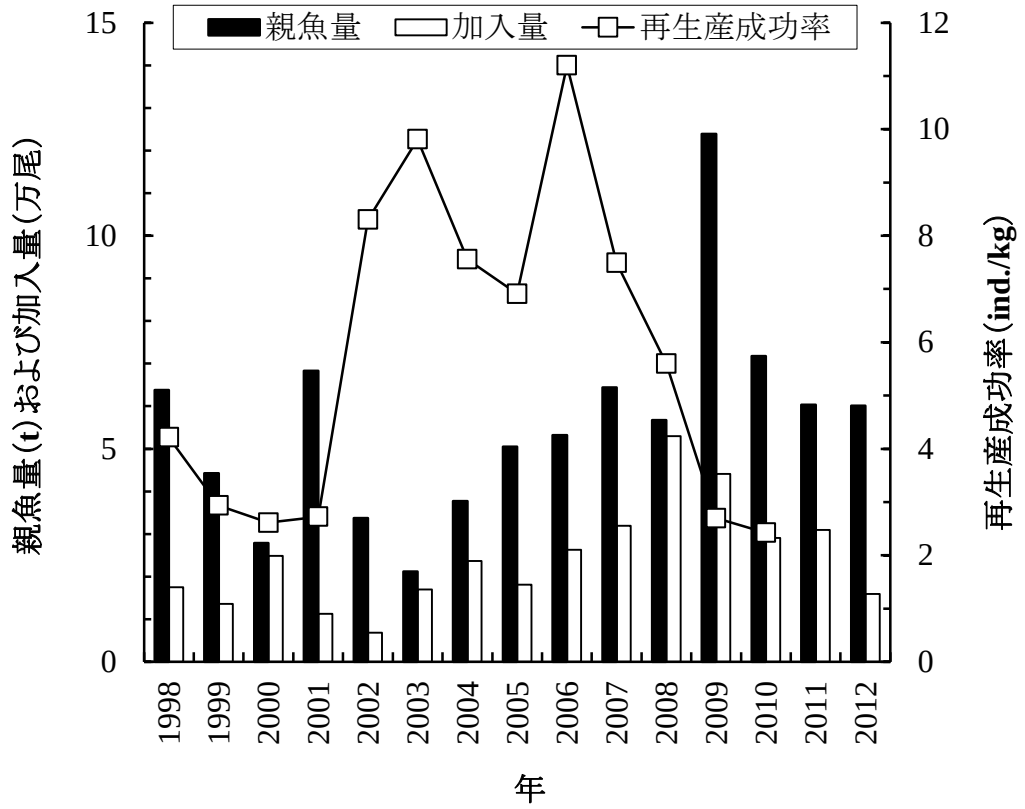


図 15. 親魚量, 加入量および再生産成功率の推移

表 14-1. 年齢別漁獲尾数(a)を用い，チューニング VPA により推定されたヒメマスの年齢別資源尾数(b)および漁獲係数(c)

(a) 年齢別漁獲尾数

年齢	年														
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
0	12	12	2	12	13	0	11	10	8	4	63	7	22	15	3
1	630	190	40	311	184	107	648	68	87	1,356	656	2,299	422	771	226
2	4,754	982	35	3,506	727	944	3,900	1,186	1,152	7,759	1,742	13,814	2,590	5,002	1,770
3	7,165	3,897	68	7,632	1,294	678	3,138	3,838	3,261	7,741	1,833	17,416	8,844	7,884	5,440
4	2,151	2,596	68	2,699	1,935	493	747	1,678	2,025	1,884	953	4,643	3,149	1,546	1,538
5	257	423	18	391	376	143	238	206	378	415	210	797	261	348	233
合計	14,969	8,100	231	14,551	4,529	2,365	8,682	6,986	6,911	19,159	5,457	38,976	15,288	15,566	9,210
CPUE	16.76	3.39	0	7.15	2.20	1.36	9.16	5.77	3.76	12.09	3.80	31.75	11.59	13.43	4.97

(b) 年齢別資源尾数

年齢	年														
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
0	68,094	30,817	19,200	46,521	64,676	50,495	71,689	87,017	146,789	121,330	84,013	85,039	45,006	25,444	14,591
1	23,250	41,29	18,68	11,64	28,207	39,218	30,627	43,473	52,771	89,026	73,587	50,907	51,573	27,281	15,42

2	17,507	2 13,611	2 24,897	4 11,300	6,820	16,965	23,703	18,071	26,315	31,939	52,941	44,122	29,086	30,952	1 15,946
3	15,530	6,916	7,491	15,073	4,123	3,570	9,555	11,340	10,037	15,063	13,329	30,754	16,003	15,625	14,878
4	3,793	3,840	1,160	4,490	3,199	1,493	1,638	3,351	3,889	3,548	3,108	6,657	5,089	2,819	3,337
5	453	626	307	651	622	433	522	411	726	782	685	1,143	422	634	506
合計	128,627	97,102	71,737	89,679	107,647	112,174	137,734	163,663	240,527	261,688	227,663	218,622	147,179	102,755	64,679

表 14-2.（続き）

(c) 漁獲係数

年齢	年														
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
1	0.04	0.01	0.00	0.03	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.02	0.01	0.06	0.01	0.04	0.02
2	0.43	0.10	0.00	0.51	0.15	0.07	0.24	0.09	0.06	0.37	0.04	0.51	0.12	0.23	0.15
3	0.90	1.29	0.01	1.05	0.52	0.28	0.55	0.57	0.54	1.08	0.19	1.30	1.24	1.04	0.63
4	1.30	2.03	0.08	1.48	1.50	0.55	0.88	1.03	1.10	1.15	0.50	2.26	1.58	1.22	0.90
5	1.30	2.03	0.08	1.48	1.50	0.55	0.88	1.03	1.10	1.15	0.50	2.26	1.58	1.22	0.90
平均値	0.66	0.91	0.03	0.76	0.61	0.24	0.43	0.45	0.47	0.63	0.21	1.07	0.76	0.63	0.43

再生産成功率は 1998–2000 年に 4.21 尾/kg から 2.61 尾/kg までに減少していた（図 15）。その後，2001 年から増加し始め，2002–2006 年に再生産成功率は 6.91–11.20 尾/kg の高い値で推移をしていた。しかし，2007 年から再び減少し，2010 年には 2.42 尾/kg まで減った。

再生産関係を図 16 に示した。全体に明確な関係はみられないが，2002–2008 年，および 1998–2001 年， 2009 年，2010 年の 2 つのグループでは親魚量と加入量の間にそれぞれ有意な関係が認められた（r^2=0.58, 0.80, p<0.05）。

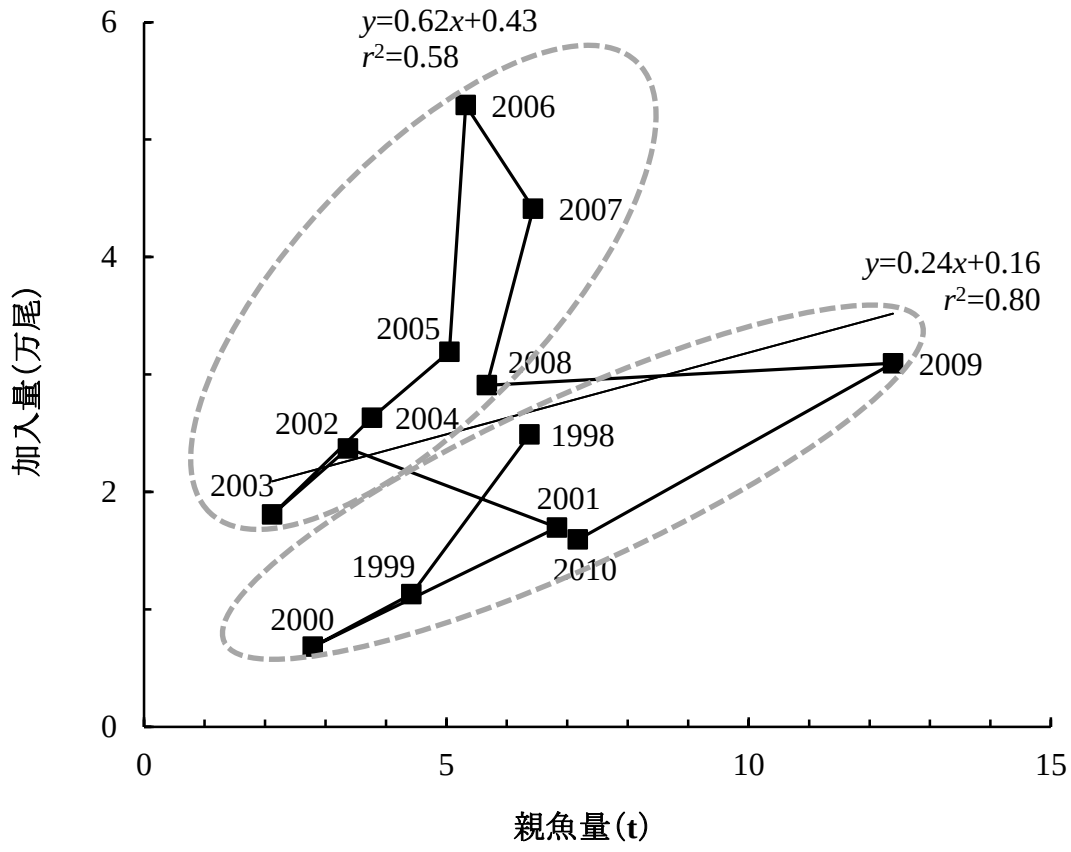


図 16. 1998–2010 年におけるヒメマスの再生産関係

4-2-4 解析結果妥当性の検証

4-2-4-1 VPA およびチューニング VPA の推定結果

図 17 に VPA とチューニング VPA で推定した資源量を示す。2009 年から VPA およびチューニング VPA で推定されたヒメマスの資源量が同じ増減傾向であるものの，チューニング VPA のほうが減少率が小さいことがわかった。特に，最近年である 2012 年のヒメマス資源量について，チューニング VPA の推定値は VPA の 158%であった。

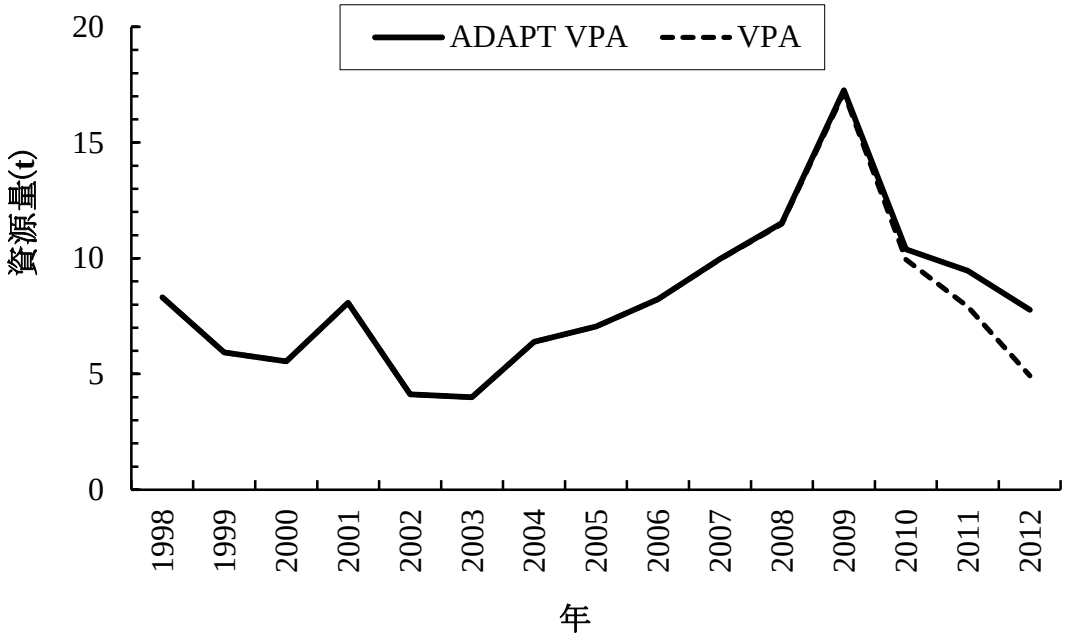


図 17. VPA およびチューニング VPA を用いた資源量推定結果の比較

4-2-4-2 組合の集荷重量を補正することによる影響

図 18 により，組合の集荷重量の代わりに補正された組合の漁獲重量で計算した

場合，チューニング VPA で推定されたヒメマス資源量は 23–90%高い値が得られた。

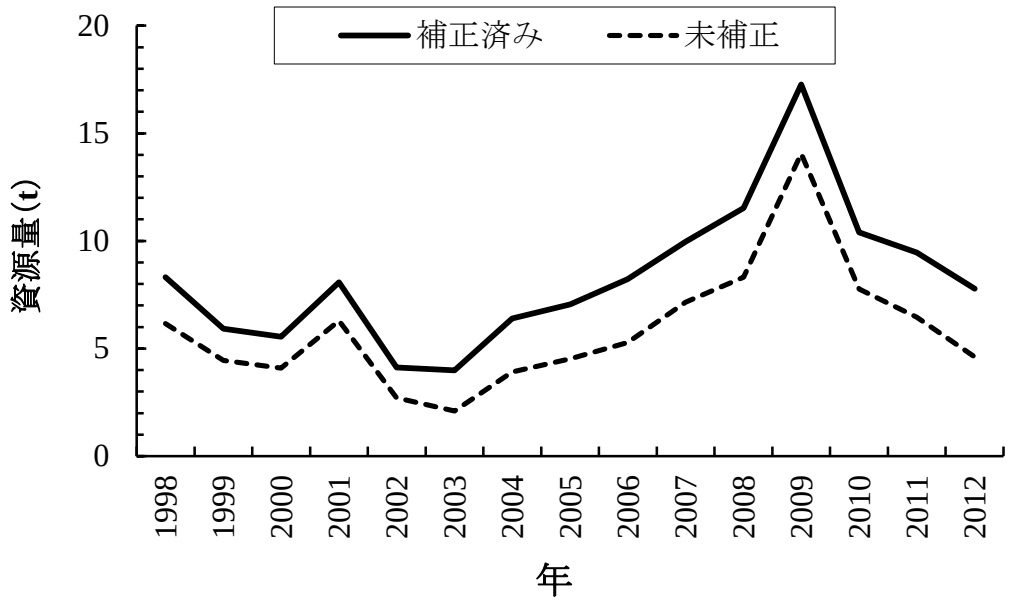


図 18. 補正済みおよび未補正の組合の漁獲重量を用い，チューニング VPA で推定された資源量の経年変化

4-2-4-3 遊漁券所持率に対する感度解析

1998 年と 2007–2010 年に適用した遊漁券所持率（63.2%）を 5%増減（58.2%と68.2%）したときの資源量推定結果への影響は，2007 年（+5.1%と-4.3%）以外の年において 5%未満の変動で収まった（図 19）。

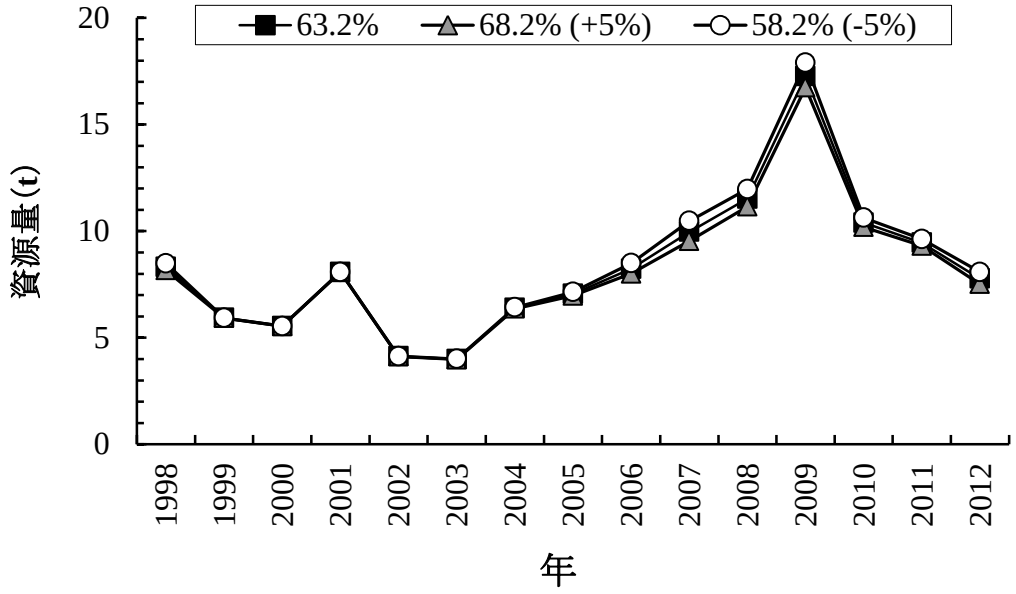


図 19. 遊漁券所持率に対する資源量推定結果の感度解析

4-2-4-4 自然死亡係数に対する感度解析

自然死亡係数に対する感度解析結果では，標準値（0.5）を 20%増減（0.4 と 0.6）した 2012 年の資源量は-16.4%と+21.2%，加入量は-22.3%と+30.1%，親魚量は-14.7%と+18.6%であった（図 20）。また，2011 年において資源量は-13.8%と+18.0%，加入量は-19.7%と+26.9%，親魚量は-10.4%と+13.0%であった。2010 年の資源量は-11.2%と+13.9%，加入量は-17.6%と+23.0%，親魚量は-8.3%と+9.9%であった。

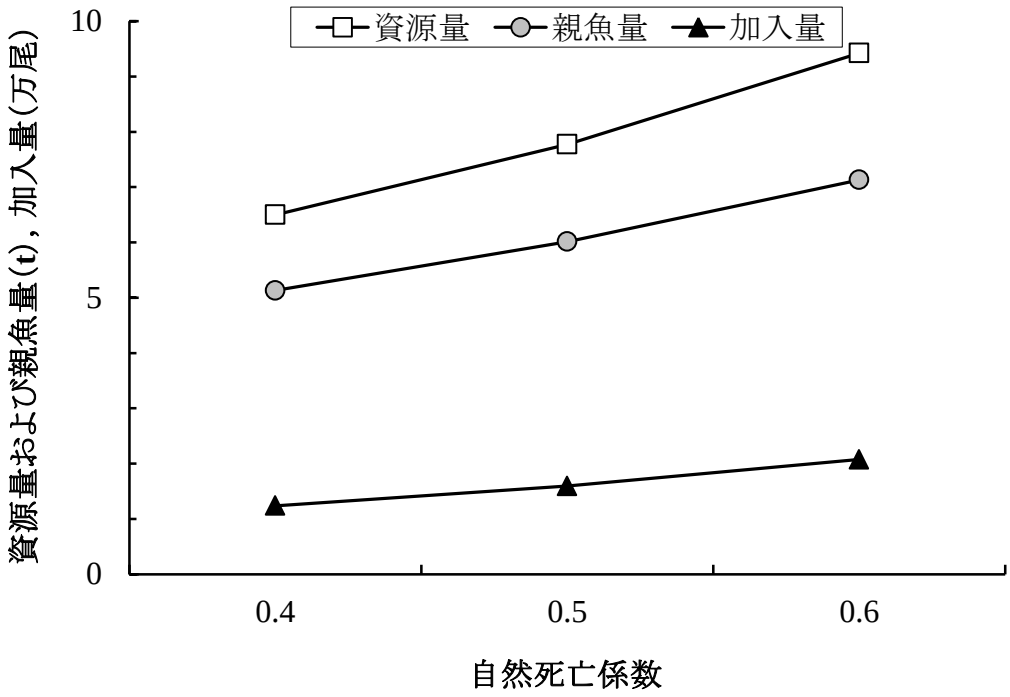


図 20. 自然死亡係数に対する資源量, 加入量および親魚量の感度解析（2012 年のみ）

4-3 考察

本章では, 遊漁者の CPUE を用いたチューニング VPA によって洞爺湖産ヒメマスの資源量を推定した。図 17 に示すように 2011 年および 2012 年の VPA とチューニング VPA の推定結果, それぞれ約 1.2 倍と 1.6 倍の差が生じた。特に, 最近年である 2012 年にチューニング VPA の結果が VPA の約 1.6 倍となった。VPA は最近年の資源量推定値の信頼性が低くなる問題があり（平松, 1996）, CPUE や資源量指数等の情報を利用するチューニング VPA は, このような問題を改善できるとされている（平松, 2001;和田・時村, 1999）。また, VPA は最近年の漁獲係数として過去 3 年

の漁獲係数の平均値を用いる（平松，1996）ことが広く行われており，本研究もこれに従って計算した。チューニング VPA の結果表 14 を見ると，近年の漁獲係数推定値の年変動が大きい。漁獲係数 F は，全死亡係数と自然死亡係数の差（$F=Z-M$）で推定され，今回一定とした自然死亡係数（M=0.5）の変動も含まれていると考えられる。よって，推定された漁獲係数推定値の年変動は，実際の漁獲係数の年変動より大きい可能性がある。そのため，最近年の漁獲係数として過去 3 年の漁獲係数の平均値を使うことの妥当性については検討できないと考えられる。チューニング VPA は最近年の漁獲係数が過去 3 年の漁獲係数の平均値に等しいとの仮定をせず，さらに，CPUE などの情報を使用して近年の資源量を推定するため，より信頼性の高い資源量推定結果が得られたと考えられる。今後，データが蓄積された後に再解析することで，信頼性の向上が検証されるだろう。

洞爺湖では，組合，臨湖実験所の刺網調査，および遊漁者によってヒメマスが漁獲されている。これら3者の漁獲量のうち遊漁者の漁獲量が最も高い割合を占めている（図10）。漁獲量の割合が最も低い刺網調査のCPUEでは，資源動態を十分に代表していない可能性がある。また組合員による漁獲は，自家消費等により組合へ出荷しない漁獲物の量が不明のため，CPUEの計算が困難である。そのため，遊漁者のCPUEが唯一使用可能な情報である。今回，遊漁者の釣獲対象となるヒメマスのサイズが19 cm以上と確認された。遊漁者のうち，北海道釣友会に所属している遊漁者は，長年洞爺湖でヒメマスの釣獲を行ってきた。これらの遊漁者は，ヒメマス

釣りに関する経験が豊富であり，また，2009年以降の努力量が全体の5割前後を安定的に占めていた（表10，2009年以降北海道釣友会に所属している遊漁者の努力量はシーズン券と年券の2部に構成）。従って，遊漁者のCPUEが19 cm以上のヒメマス資源量の変動傾向を反映していると考えられる。

ヒメマスの親魚量（図15）が徐々に増加していく2003–2007年に，資源量（図13）も増加傾向に入り，2009年のヒメマス資源量が17.26 tに至った。2009年以降，ヒメマスの親魚量は再び減少している（図15）ものの，依然2003–2006年の親魚量水準より高い（図15）。2009年以降のヒメマス資源量の減少（図13）は比較的高い漁獲割合（図14）に加え，加入量の減少によるものと考えられる（図15）。

2000年には有珠山の大規模な噴火により，洞爺湖の漁業活動が禁漁に近い状況になっていた。当年の成魚はほぼ漁獲されず，再生産に寄与したと考えられる。また，2000年の加入魚もほぼ漁獲されず，2001年の親魚量（図15）の増加に繋がったが，2000–2001年の再生産成功率が低かったため，資源の増加にほぼ繋がらなかったと考えられる。このように再生産成功率が大きく変動することから，短期間の禁漁が必ずしも資源回復に繋がらない可能性があることに注意する必要がある。

推定されたヒメマスの再生産関係（図16）は，2002–2008年に有意な相関を示し，加入量の変化が親魚量の増減に対して敏感であることがわかった（R=0.62SSB+0.43, r^2=0.58, p<0.05）。このようなフェーズにある時は，親魚量の増加が加入量の増加に寄与し，漁獲割合の低下が資源量の増大に影響しやすい。しか

し，1998–2001，2009および2010年の再生産関係は，2002–2008年と別の有意な相関が認められ（R=0.24SSB+0.16，r^2=0.80，p<0.05），親魚量の増大が加入量に影響しにくいフェーズにあった。

図16のように，フェーズが切り替わる2001–2002年および2008–2009年の再生産関係は，各自のフェーズの中にあるほかの年の推移と大きく異なっていた。また，切り替わりが起きた2002年以降，長くて6年間（2003–2008年），安定して推移することが観察された。

遊漁券所持率（63.2%）に対する感度解析（±5%，58.2%と68.2%）の結果から，2007年以外のすべての年で資源量推定値の変動はほぼ5%に収まった（図19，+5.1%と-4.3%）。自然死亡係数（0.5）に対する感度解析（±20%，0.4と0.6）の結果から，2012年の資源量（-16.4%と+21.2%）と加入量（-22.3%と+30.1%），2011年の加入量（-19.7%と+26.9%），および2010年の加入量（-17.6%と+23.0%）の変動幅は大きいが，過去に遡っていくと徐々に安定した（図20）。従って，遊漁券所持率および自然死亡係数が推定結果に対する影響が限定的と考えられる。

5 ヒメマス資源動向の将来予測

本章は，推定されたヒメマスの資源量や再生産関係などにもとづき，ヒメマス資源動態モデルを構築した。この資源動態モデルに，様々な漁獲状況を考慮した漁獲シナリオを適用し，シミュレーションにより，ヒメマス資源動向の将来予測を行った。本章により，洞爺湖産ヒメマス資源の動向が把握され，資源状態に応じた適切な漁業管理政策に提言することができた。

本章に用いられた記号を表 15 に示した。

表 15. ヒメマス資源動態モデルに用いられた記号

記号	定義
N	資源量
SSB	親魚量
RPS	再生産成功率
YPR	加入量当たり漁獲量
SPR	加入量当たり親魚量
M	自然死亡係数
S	選択率
F	漁獲係数
$F_{0.1}$	YPR曲線の傾きが，F=0における傾きの1/10となったときの漁獲係数
$F_{\max}$	YPR曲線において加入量当たり漁獲量が最大となる漁獲係数
$F_{30\%SPR}$	漁獲がない場合のSPRの30％に相当するSPRを達成することになる漁獲係数
F_{med}	再生産関係のプロットの中央値に相当する漁獲係数
F_{cur}	現状の漁獲係数
$F_{1.4\mathrm{cur}}$	現状の漁獲係数(F_{cur})の1.4倍
R	加入量
$\bar{w}$	年齢別平均体重
m	成熟率
C	漁獲量
a	年齢

t　　年

5-1 方法

5-1-1 資源動態モデル

5-1-1-1 VPA の前進法

2012 年以降の資源量の将来予測は，VPA の前進法(57)式

$$N_{a+1,t+1} = N_{a,t} e^{-\left(M+F_{a,t}\right)} \tag{57}$$

に加え，(58)式のように翌年の加入量である 2 歳魚の資源量（$N_{2,t+1}$）を，前年の親魚量（*SSB*）と再生産成功率（*RPS*）の積とした。

$$N_{2,t+1} = SSB_t \cdot RPS \tag{58}$$

再生産成功率（*RPS*）は，図 15 で示した 1998–2010 年合わせて 13 個の値のうち，ランダムに選び取ることにした。

5-1-1-2 年齢別選択率と年齢別平均体重

2012 年以降の年齢別選択率は，以下のように算出した。

まず(59)式により 2010-2012 年の年齢別平均漁獲係数（$\bar{F}_a$）を算出した。

$$\bar{F}_a = \left(F_{a,2010} + F_{a,2011} + F_{a,2012}\right)/3 \tag{59}$$

ここで $F_{a,t}$（a=0, …, 5, t=2010, 2011, 2012）は各年齢 a における 2010–2012 年の漁獲係数である。

算出された各年齢の平均漁獲係数（$\bar{F}_a$）それぞれを，(60)式によりその中の最大値（$\bar{F}'$）で除したものが年齢別選択率（S_a）（a=0, …, 5）となる。

$$S_a = \bar{F}_a / \bar{F}' \tag{60}$$

年齢別平均体重は第 2 章で述べた推定値（表 9）を用いた。

5-1-2 漁獲シナリオ

6 つの漁獲シナリオを用意した。それぞれのシナリオにおける漁獲係数の管理基準としては，広く使われている$F_{0.1}$，F_{max}，$F_{30\%SPR}$，F_{med}，F_{cur}と$F_{1.4cur}$（Mace，1994）を用いた。

5-1-2-1 $F_{0.1}$とF_{max}

$F_{0.1}$は，加入量当たり漁獲量（YPR）解析において YPR 曲線の傾きが，F=0 における傾きの 1/10 となったときの漁獲係数，あるいは，YPR 曲線において加入量当たり漁獲量の増加率が開発初期（F=0）の 1/10 となる漁獲係数である。F_{max}は，YPR 曲線において加入量当たり漁獲量が最大（傾きが 0，あるいは増加率が 0）となる漁獲係数である（図 21）。

5-1-2-2 $F_{30\%SPR}$

$F_{30\%SPR}$は，漁獲がない場合の加入量当たり親魚量（*SPR*）の 30%に相当する *SPR* を達成することになる漁獲係数である（図 21）。

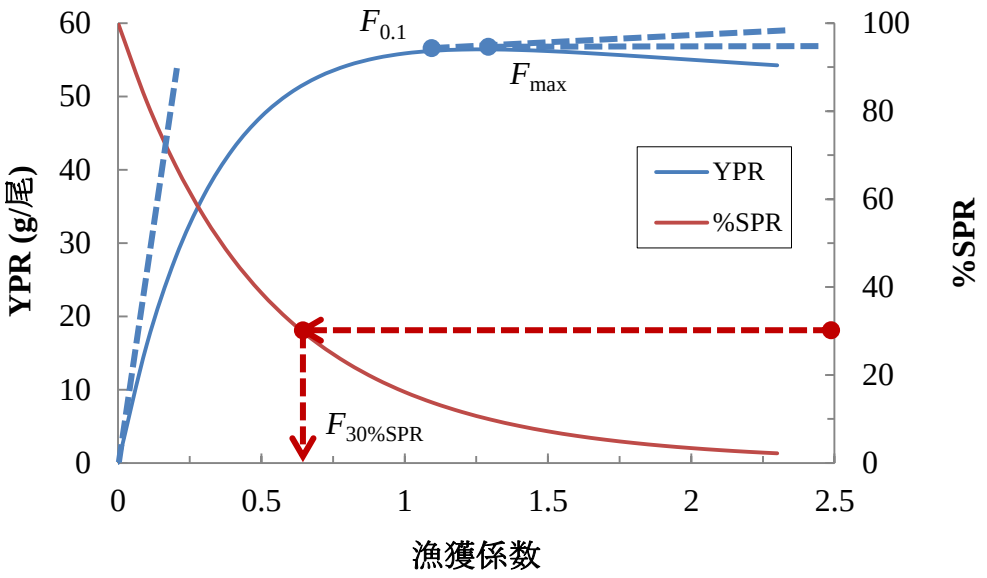


図 21. $F_{0.1}$, F_{max} と加入量当たり漁獲量（YPR）および $F_{30\%SPR}$ と加入量当たり産卵親魚量（%SPR）の関係

5-1-2-3 F_{med}

F_{med} は，再生産関係のプロットの中央値に相当する漁獲係数である（図 16）。したがって，F_{med} は 2008 年の再生産関係に相当する漁獲係数である。

F_{med} の推定は，以下の方法で行った。

年齢別資源量（$\overline{N}_a$）は以下の式で表す。

$$\overline{N}_a = \overline{N}_{a-1} e^{-(M+S_{a-1}F_{med})} \quad (61)$$

ここで，M は自然死亡係数，S_a は年齢別選択率である。洞爺湖産ヒメマスは 2 歳からの加入なので，2 歳の資源量が 2008 年の加入量（R'）に等しい。

したがって，2 歳以上の年齢別資源量は以下のように変形できる。

$$\overline{N}_2 = R' \quad (62)$$

$$\overline{N}_3 = R' \cdot e^{-(M+S_2F_{med})} \tag{63}$$

$$\overline{N}_4 = R' \cdot e^{-(M+S_3F_{med})} \cdot e^{-(M+S_2F_{med})} \tag{64}$$

$$\overline{N}_5 = R' \cdot e^{-(M+S_4F_{med})} \cdot e^{-(M+S_3F_{med})} \cdot e^{-(M+S_2F_{med})} \tag{65}$$

また，親魚量（$\overline{SSB}$）は以下の式で表す。

$$\overline{SSB} = \sum_a \overline{w}_a m_a N_a \tag{66}$$

ここで，$\overline{w}_a$は年齢別平均体重，m_aは成熟率（m_1=0, m_2=0, m_3=1, m_4=1, m_5=1）である。洞爺湖産ヒメマスは 3 歳で成熟なので，3 歳以上の年齢別親魚量は，それぞれの年齢別資源量（$\overline{N}_a$）にもとづき，以下のように変形できる。

$$\overline{SSB}_3 = \overline{w}_3 m_3 R' \cdot e^{-(M+S_2F_{med})} \tag{67}$$

$$\overline{SSB}_4 = \overline{w}_4 m_4 R' \cdot e^{-(M+S_3F_{med})} \cdot e^{-(M+S_2F_{med})} \tag{68}$$

$$\overline{SSB}_5 = \overline{w}_5 m_5 R' \cdot e^{-(M+S_4F_{med})} \cdot e^{-(M+S_3F_{med})} \cdot e^{-(M+S_2F_{med})} \tag{69}$$

エクセルのソルバー機能を用い，推定された親魚量（$\overline{SSB}$，(67)式，(68)式，および(69)式の合計）と 2008 年の親魚量（SSB'）については，

$$SS = \left(SSB' - \overline{SSB}\right)^2 \tag{70}$$

を最小とする（$\overline{SSB}$とSSB'が等しくなるように）F_{med}を探索的に求めた。

5-1-2-4 F_{cur}と$F_{1.4\mathrm{cur}}$

F_{cur}は現状の漁獲係数で，2010–2012 年 3 年間の平均値となる。また，$F_{1.4\mathrm{cur}}$は，現状の漁獲係数（F_{cur}）の 1.4 倍である。

5-1-3 シミュレーションの実行

資源動態モデルによって各漁獲シナリオにもとづく漁獲が行われた際の資源動態を計算した。エクセルのマクロ機能を用い，100 年間においてそれぞれ 5000 回のシミュレーションを行った。

将来の漁獲量($C_{a,t}$)は以下の式により計算した。

$$C_{a,t} = N_{a,t}\left(1-e^{-F_{a,t}}\right) e^{-M/2} \quad (71)$$

5-1-4 Blimit の設定

Blimit は，資源回復措置の発動がなされる産卵親魚量の閾値である。

第 4 章により推定された親魚量結果（図 14）15 個を多い順に並べ，極端に高かった 2009 年の 12.39 t を除き，上からの 4 個および下からの 4 個を高水準および低水準とし，残された 6 個を中水準とした。そのため，上からの 4 個の内の最小値である 1998 年の 6.38 t，および下からの 4 個の内の最大値である 2004 年の 3.77 t が，それぞれ高水準と中水準，および中水準と低水準の境となった。よって，中水準と低水準の境である 2004 年の 3.77 t を Blimit として決めた（図 22）。

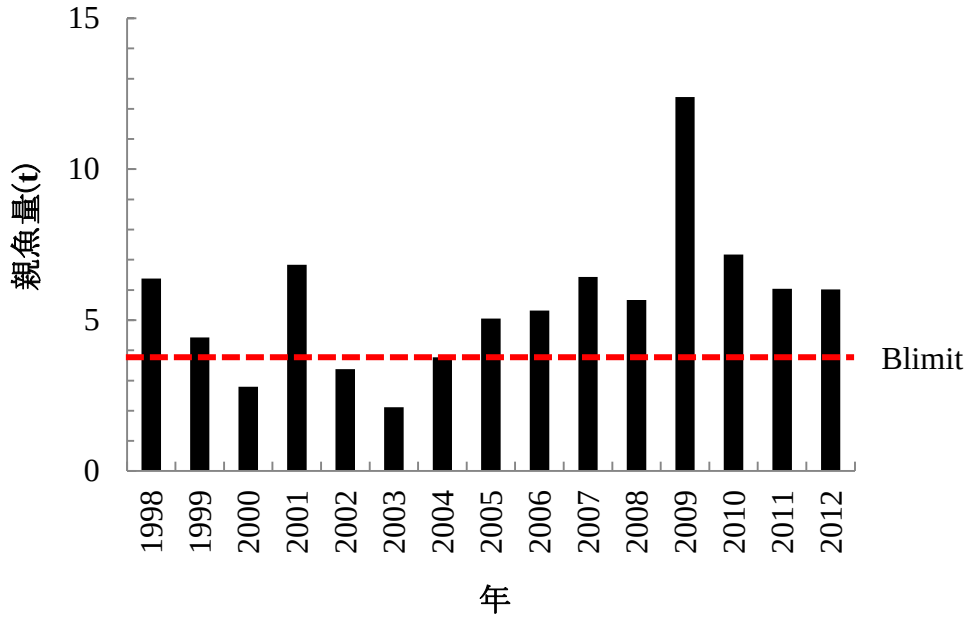


図 22. 親魚量を用いた Blimit の設定

5-1-5 再生産成功率の周期性への対応

第 4 章により，洞爺湖産ヒメマスの再生産関係に周期性が観測されている（図 16）。2002–2008 年には，加入量の変化が親魚量の増減に対して敏感であるフェーズとなったが，1998–2001，2009 および 2010 年は，親魚量の増大が加入量への影響が少ないフェーズであることが認められた。そのため，再生産成功率（RPS）をランダムに選び取るという一般的な方法以外に，再生産成功率の周期性を考慮した仮想資源の組み立ても行う必要があると判断した。

今回の場合，1 つの周期が最大 7 年（2002–2008 年）であると確認された。したがって，まずは再生産成功率（RPS）が比較的高い値である 2002–2008 年をグループ①，比較的低い値である 1998–2001，2009 および 2010 年をグループ②と分けた。

2012 年以降は，1/7 の確率でグループの切り替わりが発生するという条件を付け，グループを決めた後，そのグループから再生産成功率（RPS）をランダムに選び取ることにした。

5-2 結果

各シナリオにおける漁獲係数それぞれは，$F_{0.1}$ が 1.13，F_{max} が 1.26，$F_{30\%SPR}$ が 0.64，F_{med} が 1.39，F_{cur} が 1.23 と $F_{1.4cur}$ が 1.72 と推定された（図 23）。現状の漁獲係数である F_{cur} は，経験的に適度な漁獲圧である $F_{0.1}$ や $F_{30\%SPR}$ よりも高い値となった。しかし，YPR 曲線において加入量当たり漁獲量が最大となる F_{max} や，親魚量を維持する目的の F_{med} と比べ，低い値であることがわかった。

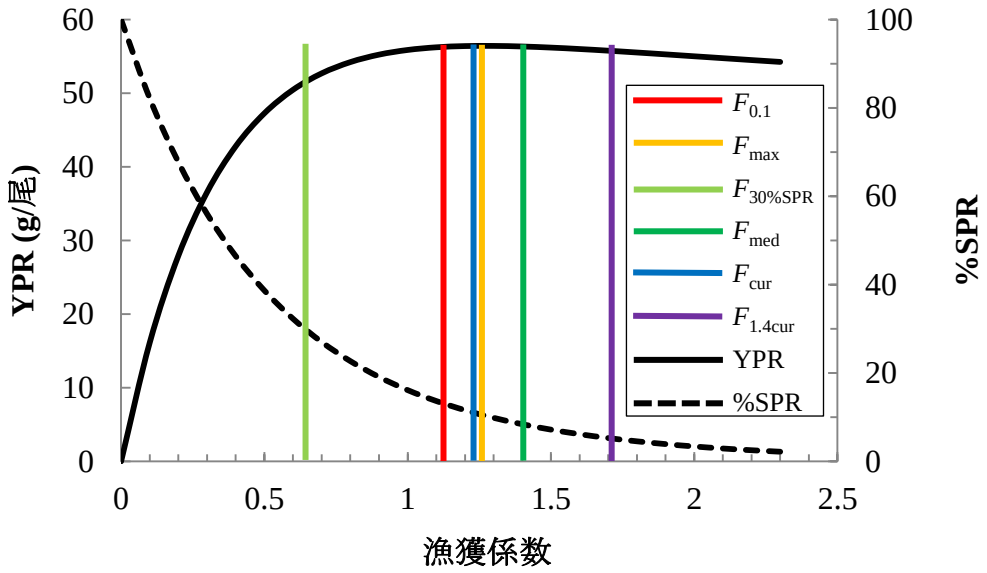


図 23. 各シナリオにおける漁獲係数と加入量当たり漁獲量（YPR）および加入量当たり産卵親魚量（%SPR）の関係

6 つの漁獲シナリオにおける平均漁獲量と平均親魚量の予測結果を表 16 および図 24 に示す。現状の漁獲圧（F_{cur}）をそのまま維持した場合，漁獲量と親魚量はともに 2014 年以降増加することがわかった。また，$F_{0.1}$，F_{max} および $F_{30\%SPR}$ の場合もほぼ同じ傾向が見られた。F_{med} の場合，漁獲量は 3.4 t 前後，親魚量は 5.5 t 前後で推移していた。現状の漁獲係数の 1.4 倍である $F_{1.4cur}$ の場合，漁獲量と親魚量はともに 2014 年以降減少し，2019 年の親魚量は Blimit 以下に減少した。

表 16. 各シナリオにおける平均漁獲量(a)および平均親魚量(b)の予測結果（2013–2020 年）

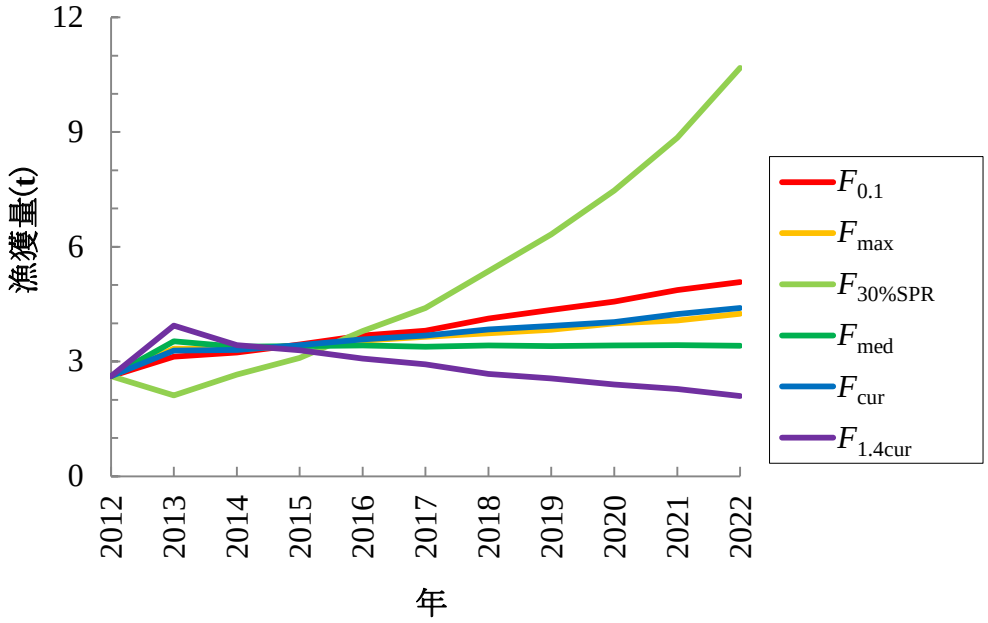
(a) 平均漁獲量

シナリオ	漁獲係数	漁獲量（t）							
		2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
$F_{0.1}$	1.13	3.13	3.24	3.45	3.68	3.81	4.12	4.35	4.57
F_{max}	1.26	3.34	3.32	3.41	3.55	3.65	3.74	3.83	4.00
$F_{30\%SPR}$	0.64	2.12	2.66	3.10	3.80	4.40	5.36	6.32	7.47
F_{med}	1.39	3.53	3.39	3.40	3.42	3.39	3.42	3.40	3.42
F_{cur}	1.23	3.29	3.31	3.43	3.58	3.68	3.84	3.93	4.03
$F_{1.4cur}$	1.72	3.94	3.43	3.30	3.08	2.92	2.68	2.56	2.40

(b) 平均親魚量

シナリオ	漁獲係数	親魚量（t）							
		2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
$F_{0.1}$	1.13	5.48	6.00	6.22	6.71	7.10	7.46	7.96	8.47
F_{max}	1.26	5.48	5.74	5.82	6.15	6.20	6.38	6.52	6.76
$F_{30\%SPR}$	0.64	5.48	7.42	8.26	10.18	11.93	14.53	16.97	20.37
F_{med}	1.39	5.48	5.49	5.45	5.58	5.49	5.53	5.49	5.54
F_{cur}	1.23	5.48	5.84	5.95	6.19	6.46	6.64	6.86	7.08
$F_{1.4cur}$	1.72	5.48	4.87	4.81	4.39	4.16	3.92	3.65	3.40

(a) 平均漁獲量



(b) 平均親魚量

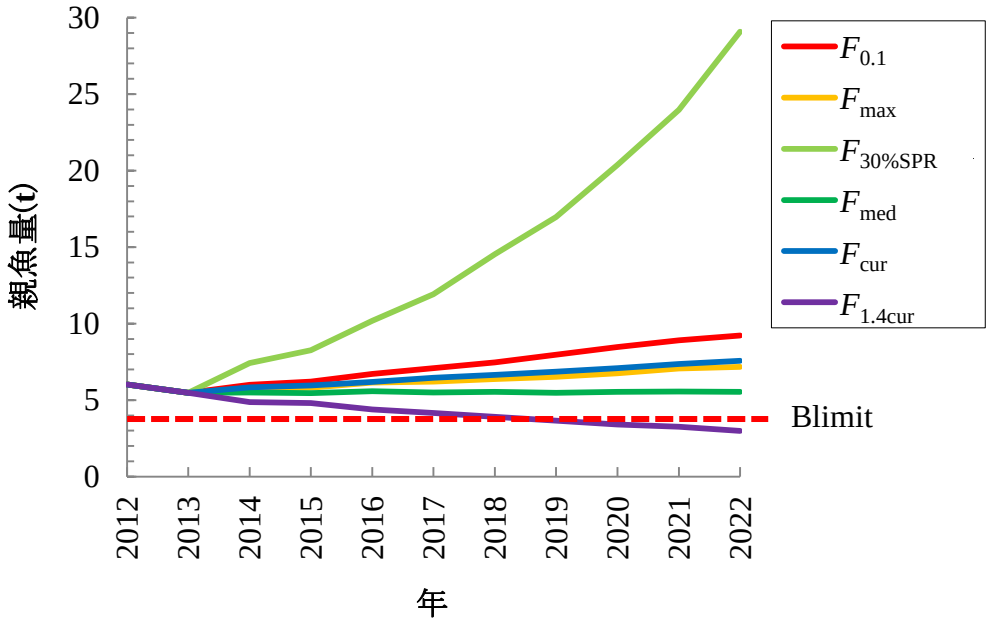


図 24. 各シナリオにおける平均漁獲量(a)および平均親魚量(b)の予測結果

さらに，加入量の不確実性を含めた漁獲量と親魚量の予測結果は表 17 および図 25 で示す。現状の漁獲圧（F_{cur}）をそのまま維持した場合，5 年後の漁獲量は 1.80–5.97 t であり，親魚量が Blimit 以上に維持できる確率が 81%，また，10 年後の親魚量が Blimit 以上に維持できる確率が 75%である。F_{med} および $F_{1.4cur}$ を除けば，5 年後と 10 年後の親魚量がともに Blimit 以上に維持できる確率がほぼ 75%以上である。特に，現状の漁獲係数の 1.4 倍である $F_{1.4cur}$ の場合は，両方とも 50%未満であり，10 年後の親魚量が Blimit 以上に維持できる確率が約 1/4（26%）であることがわかった。

表 17. 各シナリオにおける 5 年後漁獲量の期待範囲と，5 年後および 10 年後に Blimit を維持できる確率

シナリオ	漁獲係数	5 年後漁獲量（t）		Blimit 維持（%）	
		80%区間	平均	5 年後	10 年後
$F_{0.1}$	1.13	1.90–6.09	3.81	86	85
F_{max}	1.26	1.79–5.95	3.65	79	73
$F_{30\%SPR}$	0.64	2.30–6.86	4.40	99	100
F_{med}	1.39	1.64–5.49	3.39	69	59
F_{cur}	1.23	1.80–5.97	3.68	81	75
$F_{1.4cur}$	1.72	1.38–4.89	2.92	48	26

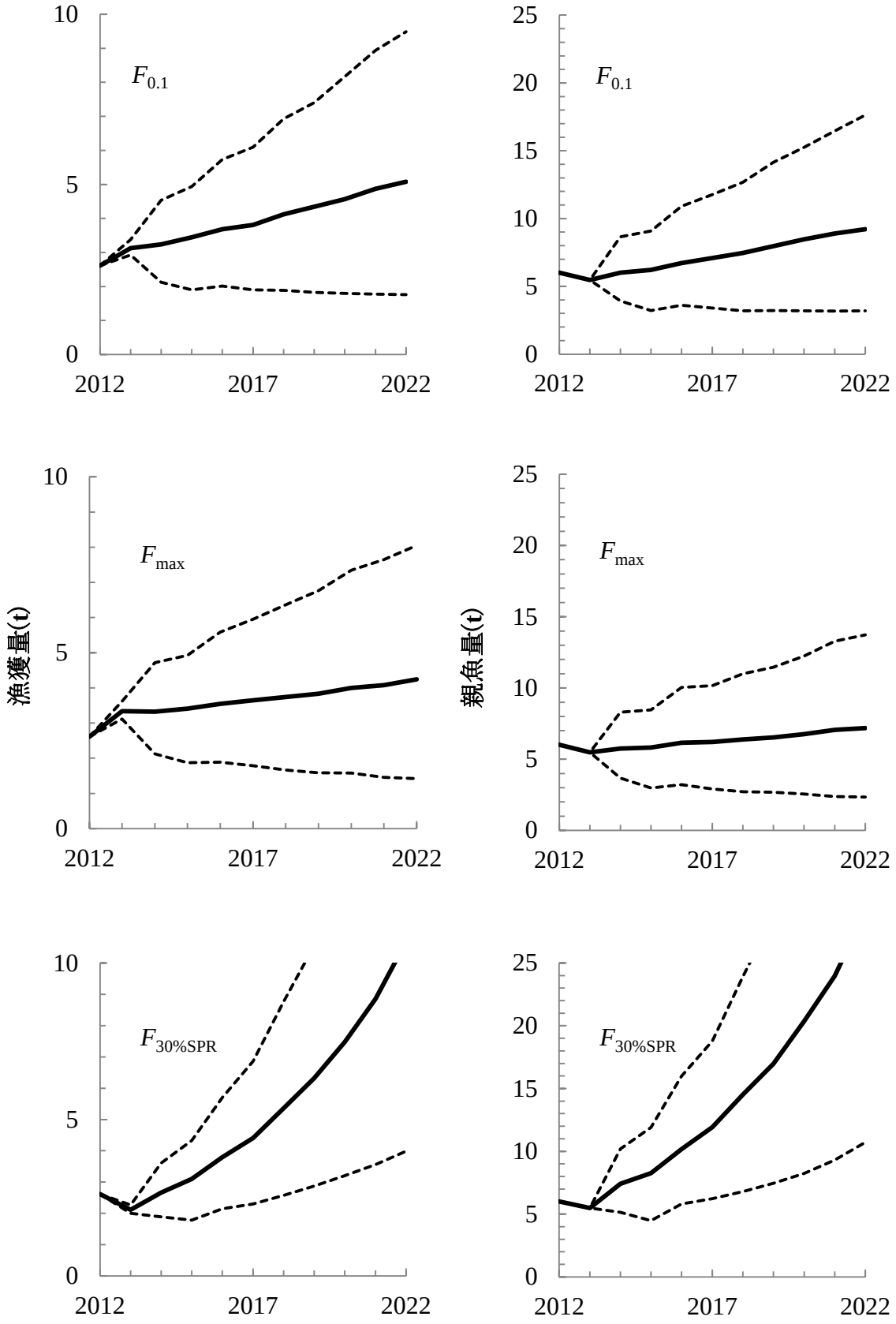


図 25(a).各シナリオにおける加入量の不確実性を含めた漁獲量（左）と親魚量（右）の予測結果（点線は上側または下側 10%, 実線は平均値）

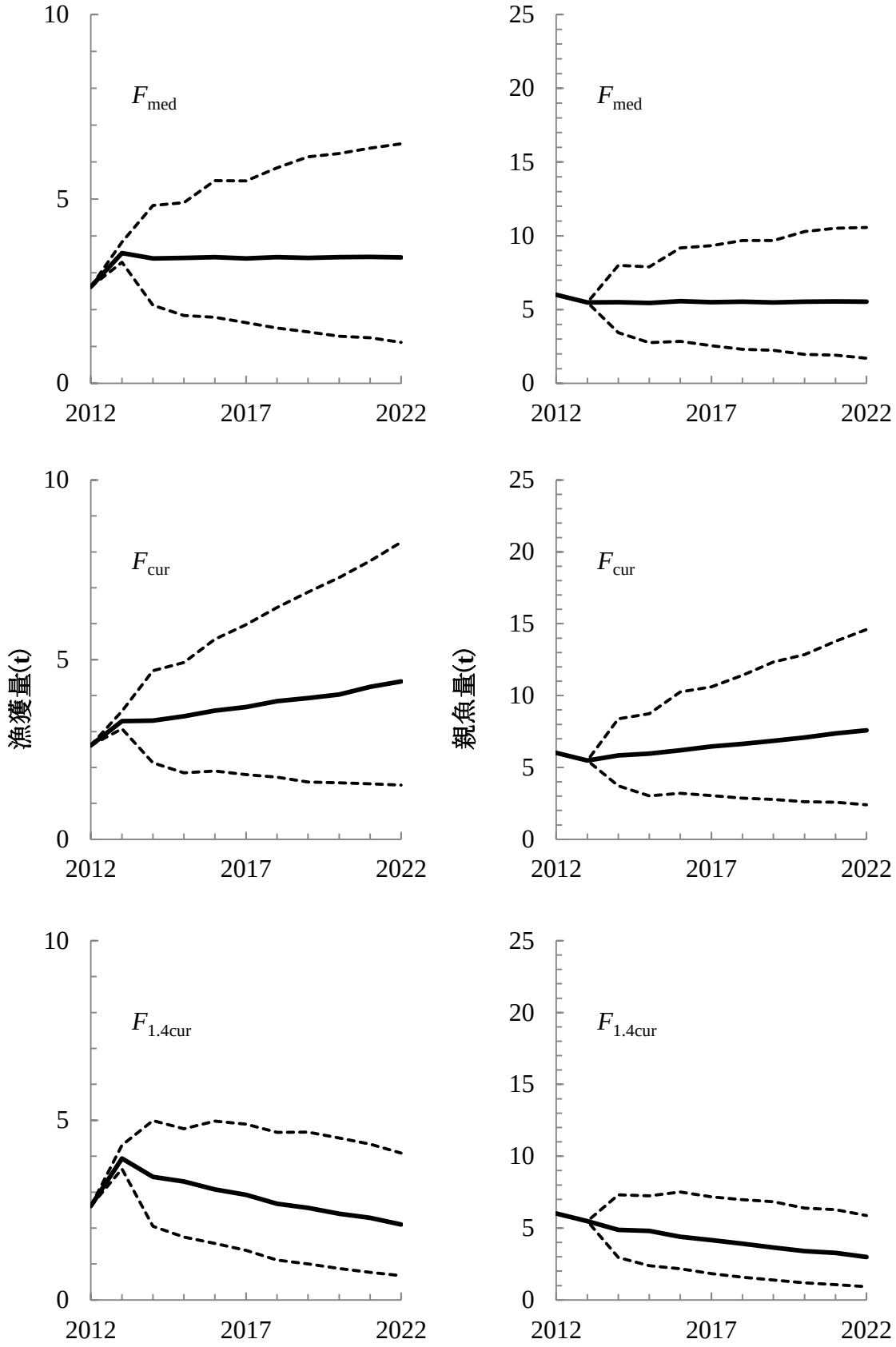


図 25(b).各シナリオにおける加入量の不確実性を含めた漁獲量（左）と親魚量（右）の予測結果（点線は上側または下側 10%, 実線は平均値）

また，ヒメマスの再生産関係に周期性が観測されている（図 16）ため，加入量の不確実性を考慮した現状の漁獲係数である F_{cur} に対し，周期性なしおよび周期性ありの予測結果を比較した（表 18 および図 26）。周期性がある場合，現状の漁獲圧（F_{cur}）をそのまま維持した場合，5 年後の漁獲量は 0.99–5.56 t であり，親魚量が Blimit 以上に維持できる確率が 39%，10 年後の親魚量が Blimit 以上に維持できる確率も 39%である。漁獲量および親魚量ともに 2013 年から減少し，その後 2016 年は増加に転じ，また，親魚量が Blimit に非常に近かったことが明らかとなった。

表 18. 周期性なしの F_{cur} に対し，周期性ありの場合 F_{cur} および $F_{0.1}$，それぞれ 5 年

後漁獲量の期待範囲と，5 年後および 10 年後に Blimit を維持できる確率

シナリオ	周期性	5 年後漁獲量（t）		Blimit 維持（%）	
		80%区間	平均	5 年後	10 年後
F_{cur}	なし	1.80–5.97	3.68	81	75
F_{cur}	あり	0.99–5.56	2.46	39	39
$F_{0.1}$	あり	1.06–5.78	2.60	41	44

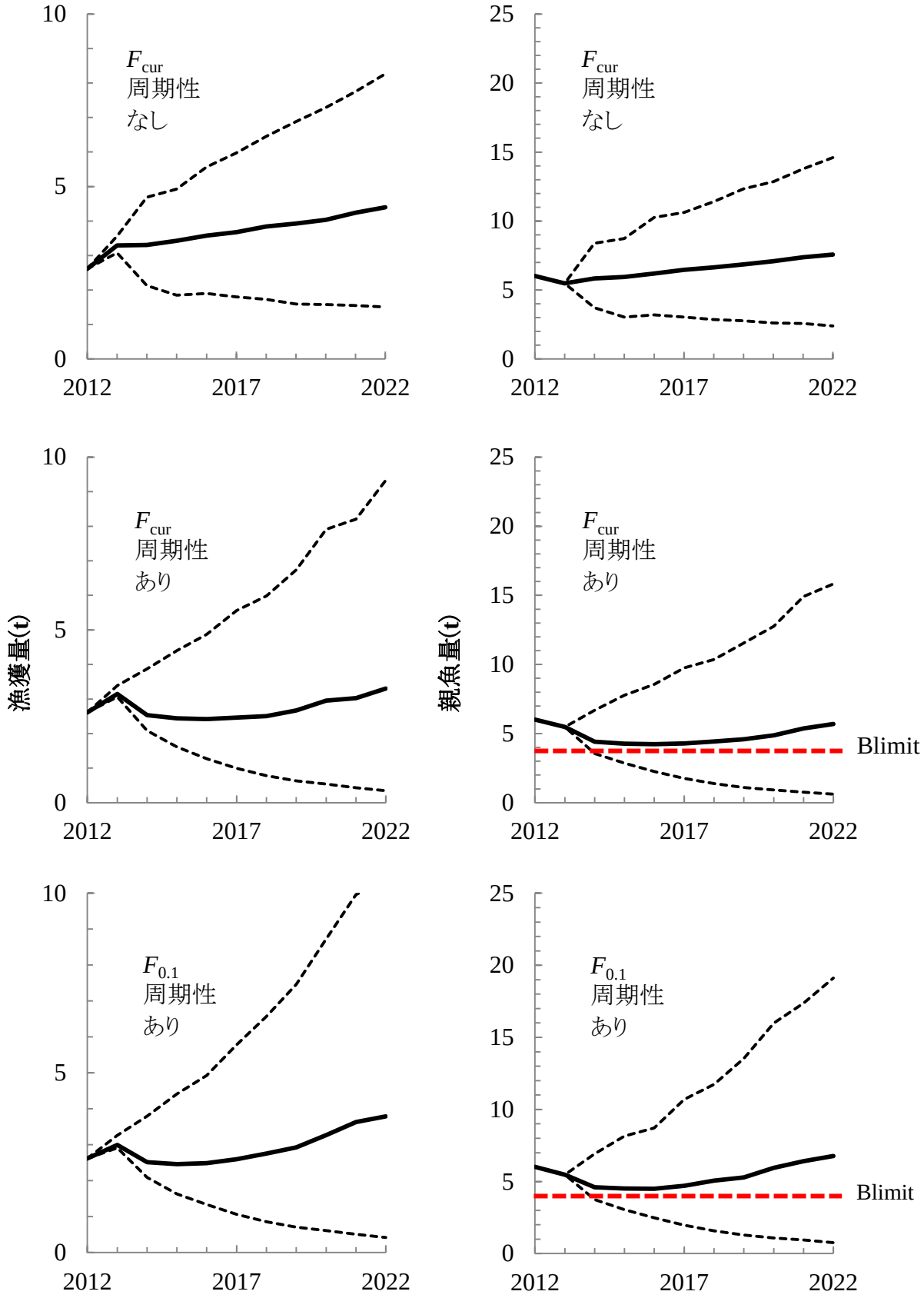


図 26. 周期性なしの F_{cur} に対し，周期性ありの場合 F_{cur} および $F_{0.1}$，漁獲量（左）と親魚量（右）の予測結果（点線は上側または下側 10%，実線は平均値）

5-3 考察

各シナリオにおける漁獲係数それぞれは，$F_{0.1}$ が 1.13，F_{max} が 1.26，$F_{30\%SPR}$ が 0.64，F_{med} が 1.39，F_{cur} が 1.23 と $F_{1.4cur}$ が 1.72 と推定された（図 23）。親魚量が安定するとされる F_{med} より小さいので，現状の F_{cur} による漁獲を持続すると，親魚量は理論上，増加すると考えられる。

実際にシミュレーションを行い，現状の漁獲圧（F_{cur}）をそのまま維持した場合，漁獲量と親魚量はともに 2014 年以降増加すると予測された（表 16，図 24）。現状の漁獲圧（F_{cur}）をそのまま維持した場合，5 年後の漁獲量は 1.80–5.97 t であり，親魚量を Blimit 以上に維持できる確率は 81%，，10 年後では 75%と十分に大きい（表 17，図 25）。よって，現状の漁獲圧（F_{cur}）は適切だろうと考えられる。

しかし，ヒメマスの再生産関係に 2 つのフェーズが観測されている（図 16）ため，現状の漁獲係数である F_{cur} に対し，フェーズを考慮しない場合と周期的にフェーズが切り替わる場合の予測結果を比較した（表 18 および図 26）。予測の結果，5 年後の漁獲量は 0.99–5.56 t であり，親魚量を Blimit 以上に維持できる確率は 39%，10 年後でも 39%である。

周期的にフェーズが切り替わる場合，現状の漁獲係数であるF_{cur}の予測結果では，5 年後および 10 年後ともに親魚量を Blimit 以上に維持できる確率が 40%以下となったため，現状の漁獲圧（F=1.23）を 10%程度抑える管理基準である $F_{0.1}$（F=1.13）にも，周期的にフェーズが切り替わる場合に対して予測を行った（表 18 および図

26)。予測の結果，5 年後の漁獲量は 1.06–5.78 t であり，親魚量を Blimit 以上に維持できる確率は 41%，10 年後では 44%である。また，現状の漁獲係数である F_{cur} とほど同じ，$F_{0.1}$ も漁獲量および親魚量ともに 2013 年から減少し，その後 2016 年は増加に転じ，また，親魚量が Blimit に非常に近かったことが明らかとなった。

このように，最悪の場合に備え，洞爺湖産ヒメマス資源をより安全に管理していくためには，現状の漁業管理方策を見直す必要があると考えられる。

今回ヒメマスの資源を評価する際，組合員の漁獲状況を十分に把握できるデータが入手できなかったため，仮定して計算した部分が多かった。ヒメマス漁獲尾数の内訳（図 10）を見ると，組合の漁獲量は全体の 10-56%となり，その影響を無視できない。よって，組合は組合員の漁獲量を正確に把握するように管理していくことが望ましい。

また，ヒメマス漁獲尾数の内訳（図 10）から，組合の漁獲尾数に対し，遊漁者の釣獲尾数のほうが，高い割合を占めた年（2009 年の釣獲尾数は組合の 11 倍）が多く，変動も大きかった（2009 年の釣獲尾数は 2003 年の 42 倍）。さらに，ヒメマスの資源量および漁獲割合（図 14）から，半数以上の年で漁獲割合が 35%を超えていた（2001 と 2009 年では 50%の近くまで）。従って，遊漁者の釣獲がヒメマス資源に最も大きい影響を与えていると考えられる。ヒメマス資源をより安全に維持していくためには，解禁期間の短縮や 1 人 1 日最大釣獲尾数の設定など，遊漁者の釣獲量を安定化する措置を検討する必要があると考えられる。

筆者は4年間にわたり，洞爺湖のヒメマスに関する調査を行ってきた。洞爺湖の漁場管理の面においても，一部定められた遊漁規則を明らかに違反している遊漁者の人数が多くみられる。これは，管理者としての組合が遊漁者に規則を周知徹底しておらず，また，ルール違反をさせないような監視などの措置が不十分であるためだと考えられる。また，漁場管理の資金を遊漁者から徴収するための遊漁券販売も，売り場が限られていること，販売の時間帯が遊漁者の活動時間帯と大きくずれていることなどの問題が見られる。今後は漁場管理をしっかりと行っていくことが必要であろう。

ヒメマス稚魚の人工放流について，過去に組合の放流尾数は多かったが，2009年以降の放流状況が不明（組合，私信）となり，臨湖実験所は，2008 年以降に小規模な稚魚放流（臨湖実験所，私信）を行っているが，釣獲量調査以外の，組合員あるいは遊漁者から放流魚につけたひれ切り標識の報告例が少ないことから，現状，洞爺湖のヒメマス資源への影響を評価しにくい。今後，ヒメマス稚魚の人工放流事業効果の検証と効果の高い放流方法を検討していく必要になるだろう。

6 まとめ

本研究は，洞爺湖産ヒメマスを持続的に利用していくため，現地調査を行い，資源の利用実態を明らかにした。つぎに，ヒメマスの自然死亡係数について検討し，適切なものを選んだ。さらに，資源の利用実態および適切な自然死亡係数を用い，現状の資源量を推定した。最後に，推定されたヒメマス資源量の現状にもとづいた将来予測を行い，資源管理方策について提言した。

洞爺湖産ヒメマスの資源は，臨湖実験所，組合および遊漁者に漁獲されている。臨湖実験所は研究目的でのサンプル捕獲なので，採捕した数が少ないのに対し，組合は比較的安定して推移していた。遊漁者のほうは変動が大きく，ほとんどの年が組合を上回り，特に，2009 年が組合の 11 倍にも達した。

ヒメマスの自然死亡係数について，29 種類経験式を用い，それぞれの結果を比較検討した。その結果，田内・田中の方法（田中，1960）を，洞爺湖産ヒメマス資源評価への使用は妥当であると考えられる。

ヒメマスの資源量推定は，資源の利用実態，適切な自然死亡係数および遊漁者の CPUE を資源量指数として用いたチューニング VPA によって行った。推定されたヒメマスの資源量は，1998 年の 8.31 t から 2002 年の 4.13 t に減少した後，増加に転じ 2009 年には 17.26 t となった。そして，2010 年以降は再び減少し，2012 年は 7.77 t と推定された。

洞爺湖産ヒメマス資源の動向に関する将来予測は，VPA の前進法を用いた。シミ

ュレーションを行う際，6 つの漁獲シナリオが用意された。それぞれのシナリオにおける漁獲係数の管理基準としては，$F_{0.1}$，F_{max}，$F_{30\%SPR}$，F_{med}，F_{cur} と $F_{1.4cur}$ が採用された。現状の漁獲圧である F_{cur} をそのまま維持した場合，5 年後の漁獲量は 1.80–5.97 t であり，親魚量が Blimit 以上に維持できる確率が 81%，10 年後では 75%である。この予測結果により，現状の漁獲圧を維持しても，資源への影響は少ないと考えられる。

しかし，洞爺湖産ヒメマスの場合，再生産関係に 2 つのフェーズがある可能性が考えられるため，現状の漁獲圧である F_{cur} に対し，フェーズを考慮しない場合と周期的にフェーズが切り替わる場合の予測結果を比較した。周期的にフェーズが切り替わる場合，現状の漁獲係数である F_{cur}（F=1.23）を 10%程度抑える管理基準である $F_{0.1}$（F=1.13）にも，親魚量を Blimit 以上に維持できる確率は 41%，10 年後では 44%である。したがって，周期的にフェーズが切り替わる場合，現状の漁獲圧をそのまま維持するとヒメマスの資源が維持できない可能性が高いと考えられる。

このように，最悪の場合に備え，洞爺湖産ヒメマス資源をより安全に管理していくためには，現状の漁業管理方策を見直す必要があると考えられる。まず，組合は組合員の漁獲量を正確に把握しなければならない。また，遊漁者の漁獲量を安定化するため，解禁期間の短縮や 1 人 1 日最大釣獲尾数の設定なども検討する必要があると考えられる。さらに，組合は定められた遊漁規則を周知徹底し，漁場管理をしっかりと行っていくことが必要であろう。現状，効果が不明確なヒメマス稚魚の人工放

流事業についても，今後，放流効果の検証と効果の高い放流方法を検討していく必要があるだろう。

7 引用文献

Alverson DL, Carney MJ. A graphic review of the growth and decay of population cohorts. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 1975; 36: 133–143.

Charnov EL, Berrigan D. Dimensionless numbers and life history evolution: age of maturity versus the adult lifespan. *Evolutionary Ecology* 1990; 4: 273–275.

Charnov EL, Gislason H, Pope JG. Evolutionary assembly rules for fish life histories. *Fish and Fisheries* 2013; 14: 213–224.

Cubillos LA, Alarcón R, Brante A. Empirical estimates of natural mortality for the Chilean hake (*Merluccius gayi*): evaluation of precision. *Fisheries Research* 1999; 42: 147–153.

Djabali F, Mehailia A, Koudil M, Brahmi B. A reassessment of equations for predicting of natural mortality in Mediterranean teleosts. *Naga, the ICLARM Quarterly* 1994; 17: 33–34.

Fridriksson Á. On the calculation of age-distribution within a stock of cod by means of relatively few age-determinations as a key to measurements on a large scale. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration des Mers* 1930; 86: 1−5.

Gislason H, Daan N, Rice JC, Pope JG. Size, growth, temperature and the natural

mortality of marine fish. *Fish and Fisheries* 2010; 11: 149–158.

Griffiths D, Harrod C. Natural mortality, growth parameters, and environmental temperature in fishes revisited. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 2007; 64: 249–255.

Groeneveld JC. Stock assessment, ecology and economics as criteria for choosing between trap and trawl fisheries for spiny lobster *Palinurus delagoae*. *Fisheries Research* 2000; 48: 141–155.

Gunderson DR. Using r-K selection theory to predict natural mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1980; 37: 2266–2271.

Gunderson DR. Trade-off between reproductive effort and adult survival in oviparous and viviparous fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1997; 54: 990–998.

Gunderson DR, Dygert PH. Reproductive effort as a predictor of natural mortality rate. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 1988; 44: 200–209.

平松一彦. 国際会議で用いられる資源評価手法について. 水産資源管理談話会報 1996; 15: 3–24.

平松一彦. VPA (Virtual Population Analysis).「資源評価体制確立推進事業報告書—資源解析手法教科書—」(田中昌一, 青木一郎, 赤嶺達郎, 一丸俊雄, 岸田　達, 高場　稔, 田中栄次, 福田雅明, 谷津明彦, 由木雄一, 和田時夫編) 社

団法人日本水産資源保護協会, 東京. 2001; 104–128.

Hiramatsu K, Tanaka E. Reliability of stock size estimates from adaptive framework virtual population analysis. *Fisheries Scieince* 2004; 70: 1003–1008.

Hoenig JM. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin* 1983; 81: 898–903.

ICES. Report of the Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak - Spring and Autumn (WGNSSK), ICES Copenhagen and By Correspondence. Diane. 2008.

今田和史. 洞爺湖の水質環境と漁業の変遷.「湖沼環境の変遷と保全に向けた展望」(高村典子編)国立環境研究所研究報告 2000; 153: 83–97.

今田和史・伊藤富子・伊沢敏穂. 洞爺湖の酸性化と中性化過程の環境変化. 北海道立水産孵化場研究報告 1988; 43: 65–75.

Jennings S, Dulvy NK. Beverton and Holt's insights into life history theory: influence, application and future use. In: Payne AI, Cotter AJR, Potter ECE (eds). *Advances in Fisheries Science: 50 Years on From Beverton and Holt*. Blackwell, Oxford. 2008; 434–450.

Jensen AL. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1996; 53: 820–822.

Jensen AL. Comparison of theoretical derivations, simple linear regressions, multiple linear regression and principal components for analysis of fish mortality, growth and environmental temperature data. *Environmetrics* 2001; 12: 591–598.

帰山雅秀. 支笏湖に生息する湖沼型ベニザケの個体群動態. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1991; 45: 1–24.

帰山雅秀. ベニザケを例にみる「通し回遊魚」の生態. Ajico News, 2000; 197: 9–16.

河村 博. 洞爺湖.「湖沼と河川環境の基盤情報整備事業報告書—豊かな自然環境を次世代に引き継ぐために—サクラマス, ビワマス, 地方種」(河村 博, 眞山 紘, 帰山雅秀, 立川 亙, 山本祥一郎, 藤岡康弘, 関野哲雄, 本西 晃, 近藤卓哉, 田子泰彦, 加藤禎一, 渡邊孝之, 景平真明, 中村智幸, 白旗総一郎, 野村哲一, 東 秀一, 酒井光夫, 栗倉輝彦編) 社団法人日本水産資源保護協会, 東京. 2008; 340–347.

Kenchington TJ. Natural mortality estimators for information‐limited fisheries. *Fish and Fisheries* 2014; 15: 533–562.

小林哲夫, 河村 博, 吉水 守, 栗倉輝彦, 野村哲一. 北海道内のヒメマスの移殖.「湖沼と河川環境の基盤情報整備事業報告書—豊かな自然環境を次世代に引き継ぐために—支笏湖」(帰山雅秀, 眞山 紘, 小林哲夫, 河村 博, 吉水 守, 栗倉輝彦, 野村哲一, 加藤禎一, 白旗総一郎編) 社団法人日本水産資源保護協会,

東京. 2005; 69–119.

Lorenzen K. The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: A comparison of natural ecosystems and aquaculture. *Journal of Fish Biology* 1996; 49: 627–642.

Mace PM. Relationships between common biological reference points used as thresholds and targets of fisheries management strategies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1994; 51: 110–122.

Magnússon KG. An overview of the multispecies VPA - theory and applications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 1995; 5: 195–212.

Matsuishi T, Narita A, Ueda H. Population assessment of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* caught by recreational angling and commercial fishery in Lake Toya, Japan. *Fisheries Science* 2002; 68: 1205–1211.

真山 紘. 支笏湖におけるヒメマスの食性について. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1978; 32: 49–56.

McGurk M. Size dependence of natural mortality rate of sockeye salmon and kokanee in freshwater. *North American Journal of Fisheries Management* 1999; 19: 376–396.

Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil*

International pour l'Exploration de la Mer 1980; 39: 175–192.

Pauly D, and Binohlan C. FishBase and AUXIM as tools for comparing the Life-history Patterns, Growth and Natural Mortality of Fish: applications to snappers and groupers. In: Arregu ń-S ánchez F, Munro JL, Balgos MC, Pauly D (eds). *Biology, Fisheries and Culture of Tropical Groupers and Snappers*. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila. 1996; 218–243.

Peterson I, Wroblewski JS. Mortality rate of fishes in the pelagic ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1984; 41: 1117–1120.

Pope JG. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Bull.* 1972; 9: 65–74.

Quinn TJ, Deriso, RB. *Quantitative Fish Dynamics*. Oxford University Press, New York. 1999.

Ralston S. Mortality rates of snappers and groupers. In: Polovina JJ, Ralston S (eds). *Tropical Snappers and Groupers: Biology and Fisheries Management*. Westview Press, Boulder. 1987; 375−404.

Rikhter VA, Efanov VN. On one of the approaches to estimation of natural mortality of fish populations. *ICNAF Research Document* 1976; Doc. No. 76/8, Serial No. 3777.

Roff DA. The evolution of life history parameters in teleosts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1984; 41: 989–1000.

坂野博之, 帰山雅秀, 上田　広, 桜井泰憲, 島崎健二. 洞爺湖におけるヒメマスの年齢と成長. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1996; 50: 125–138.

Sekharan KV. Estimates of the stocks of oil sardine and mackerel in the present fishing grounds off the west coast of India. *Indian Journal of Fisheries* 1974; 21: 177–182.

武田重秀. 淡水魚の移植実績について. 魚と卵 1954; 5: 29–36.

田中館秀三. 洞爺湖. 鮭鱒彙報 1940; 40: 1–4.

田中昌一. 水産生物の Population Dynamics と漁業資源管理. 東海水研報 1960; 28: 1–200.

田中玲良. 遊漁釣獲量にもとづくヒメマスの釣獲量推定および資源動態に関する研究. 修士論文, 北海道大学大学院水産科学院, 函館. 2004.

徳井利信. ヒメマスの研究（V）日本におけるヒメマスの移殖. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1964; 18: 73–90.

Ursin E. A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration, and mortality. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1967; 24: 2355–2453.

和田恵子, 時村宗春. チューニング VPA について. 月刊海洋/号外 1999; 17: 81–

86.

谷津明彦. 我が国における TAC 魚種の ABC 算定の現状と将来展望. 水産資源管理談話会報 2000; 23: 15–35.

Zhang CI and Megrey BA. A revised Alverson and Carney model for estimating the instantaneous rate of natural mortality. *Transactions of the American Fisheries Society* 2006; 135: 620–633.

8 謝辞

本研究をとりまとめるにあたり，終始親切なご指導と原稿の校閲を賜りました北海道大学大学院水産科学研究院准教授松石隆博士に深く感謝申し上げます。同研究院教授綿貫豊博士，教授髙津哲也博士，准教授中谷敏邦博士，および北海道大学北方生物圏フィールド科学センター特任教授上田宏博士には原稿の校閲を賜り深く感謝申し上げます。

洞爺湖産ヒメマス資源の解析にあたり，ヒメマスの魚体測定，年齢査定および稚魚放流などのデータを提供して頂いた北海道大学北方生物圏フィールド科学センター水圏ステーション洞爺臨湖実験所助教傳法隆博士，元技術職員春名寛幸氏，技術職員阿達大輔氏に深くお礼申し上げます。ヒメマスの集荷重量，遊漁券販売状況および稚魚放流などのデータを提供して頂いた洞爺湖漁業協同組合代表理事組合長篠原功氏他組合員の皆様に深く感謝申し上げます。ヒメマスの釣獲量調査に御協力して頂いた北海道釣友会中村清治氏，他会員の皆様に深く感謝申し上げます。

研究を進めるにあたり，親切な励まし，有益な助言および調査に助けていただいた北海道大学大学院水産科学院 Emmanuel Andrew Sweke 氏および松石研究室の学生諸氏に深く感謝申し上げます。