HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Stock assessment of sockeye salmon Oncorhynchus nerka by using adaptive framework virtual population analysis
Author(s)	SU, YU; SWEKE, EMMANUEL ANDREW; DENBOH, TAKASHI et al.
Citation	日本水産学会誌, 81(3), 418-428 https://doi.org/10.2331/suisan.81.418
Issue Date	2015-06
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/61504
Rights	© 2015 公益社団法人日本水産学会
Type	journal article
File Information	20150701matsuishi.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

チューニングVPAを用いた洞爺湖産ヒメマスの資源評価

ランニングタイトル：洞爺湖産ヒメマスの資源評価

蘇　宇,[1] Emmanuel Andrew Sweke,[1] 傳法　隆,[2] 上田　宏,[2] 松石　隆[3*]

[1]北海道大学大学院水産科学院,[2]北海道大学北方生物圏フィールド科学センター,[3]北海道大学大学院水産科学研究院

Stock assessment of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* by using adaptive framework virtual population analysis

YU SU,[1] EMMANUEL ANDREW SWEKE,[1] TAKASHI DENBOH,[2] HIROSHI UEDA[2] AND TAKASHI MATSUISHI[3*]

[1]*Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041-8611,* [2]*Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, Toyako-cho, Hokkaido 049-5721,* [3]*Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan*

*Tel : 81-0138-40-8857. Email : ca1302@fish.hokudai.ac.jp

19 チューニングVPAを用いた洞爺湖産ヒメマスの資源評価

20

21 蘇 宇, Emmanuel Andrew Sweke (北大院水), 傳法 隆, 上田 宏 (北大 FSC),

22 松石 隆 (北大院水)

23

24 洞爺湖産ヒメマスは遊漁により多く漁獲されており, 資源量変動も大きい。適切な資

25 源管理の基礎知見を得るため, 釣獲量調査結果, 刺網調査結果および洞爺湖漁

26 業協同組合の集荷重量を用い, 釣獲量調査から得られた遊漁者のCPUEを資源量

27 指数としたチューニングVPAにより, 1998‐2012年の洞爺湖産ヒメマスの資源量を推

28 定した。その結果, 1998年の 8.31 t から2002年の 4.13 t に減少した後, 増加に転

29 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

30 された。

31 キーワード:ADAPT VPA, VPA, 資源評価, 洞爺湖, ヒメマス

Abstract

In Lake Toya, sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* is heavily caught by recreational angling and its population has widely fluctuated from year to year. Adaptive framework virtual population analysis (ADAPT VPA) was conducted as a step towards sound management of the stock. Surveys by mail, access point, and questionnaire were carried out to collect data on fork length, wet body weight, species, and catch number of sockeye salmon from anglers. Additionally, we carried out gillnet sampling whose data included wet body weight, and fork length which was used in age length key of sockeye salmon. The catch data of sockeye salmon from Lake Toya Fisheries Cooperative Association (Lake Toya FCA) and anglers were used to calculate total catch. Catch per unit effort (CPUE) from anglers was used as an abundance index for the ADAPT VPA. The stock of sockeye salmon in the lake was estimated to be 8.31 tons in 1998, but decreased noticeably to 4.13 tons in 2002. This was followed by a considerable increase to 17.26 tons in 2009. In 2012, the estimated stock weight was 7.77 tons.

洞爺湖は，北海道の支笏洞爺国立公園に位置し，火山活動によってできたカルデラ湖である（Fig. 1）。洞爺湖では，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*，ワカサギ *Hypomesus nipponensis* 等の魚種が漁獲されている。中でも，ヒメマスは魚価が高く，漁業者にとって魅力的な湖沼産サケマスの 1 種である。[1)]

Fig. 1

ヒメマスは残留型の湖沼性ベニザケ（Lacustrine sockeye salmon）である。[2)]本種は水温が 15℃以下の貧栄養湖を好む。[3)]動物プランクトン，ユスリカ幼虫や，陸生落下昆虫，またはワカサギ等の小魚を餌とする。[4)]多くが 3 歳で成熟し，[5)]10 月上旬から 11 月中旬にかけて産卵回遊することが知られている。[6)]

洞爺湖産ヒメマスは 1908 年に支笏湖から移殖された。[7)]現在は天然産卵と稚魚放流によって個体群が維持されており，これを洞爺湖漁業協同組合の組合員（以下組合員）と遊漁者が採捕している。

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（Tables 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。

Table. 1, Table. 2

洞爺湖漁業協同組合のヒメマス集荷重量は，1970‐1975 年に 0.4 t まで減少していた(Fig. 2)。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

69 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
70 れている。[1)]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
71 たことによって水質が改善され，[8)]1975 年よりヒメマスの集荷重量が増加し始めた。
72 1982-1999 年はおおむね 1975 年の集荷重量 0.4 t を上回り，1992 には 11.7 t と
73 ピークに達した。
74 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
75 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
76 の立ち入りが禁止されるなど，通常の漁業・遊漁ができる状況にはなかった。洞爺湖
77 漁業協同組合は 2000 年 6 月漁期については，自主的に禁漁とした。
78 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-
79 2008 年の集荷重量は，1975 年の集荷重量 0.4 t を下回った(Fig. 2)。
80 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
81 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
82 利用実態を把握しておくことが不可欠と考えられる。
83 Matsuishi *et al.*[9)]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
84 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
85 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
86 れていなかった。
87 VPA (virtual population analysis)は年齢別漁獲尾数から資源尾数と漁獲係数を
88 算出する手法であり，[10)]日本近海の TAC 対象種等で広く用いられている。[11,]

Fig. 2

89 [12)]VPA では最近年の漁獲係数を何らかの方法で仮定する必要があり，最近年の資
90 源尾数推定値の信頼性が低くなる問題がある。[13)]この問題を改善するために，
91 CPUE や資源量指数等の情報を利用し，最近年の資源尾数や漁獲係数を計算す
92 る手法であるチューニング VPA (ADAPT VPA)[14)]が広く用いられている。[11, 15)]
93 著者らは，北海道大学洞爺臨湖実験所において，1991 年から特別採捕許可を
94 得てヒメマスの刺網調査を実施している。[16)]この調査を通じてヒメマスの体長，体重，
95 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
96 量調査を実施し，遊漁者の CPUE (catch per unit effort)を得た。この遊漁者の
97 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
98 定値が得られると考えられる。
99 そこで，本研究では，釣獲量調査結果，刺網調査結果，および洞爺湖漁業協同
100 組合の集荷重量から年齢別漁獲尾数を算定し，釣獲量調査から得られた遊漁者の
101 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
102 産ヒメマスの資源量，漁獲割合，再生産成功率および再生産関係を推定した。

103 ## 材料と方法

104 **刺網調査** 1999年4月から2011年3月の間に特別採捕許可を得てFigure 1に示さ
105 れた場所で，原則毎月3‐10日程度，刺網での採捕を行った。刺網は前日に投網し，
106 翌朝に揚網した。使用された刺網の目合は 10‐82 mmの無選択網であった。
107 刺網で採捕したヒメマスは，生鮮状態下で，尾叉長を 0.1 cm 単位で，体重を 0.1
108 g 単位で測定した結果を用いた。また，各個体の背びれ後端部直下の側線より上

109 の部分から数枚採取された鱗を用い，坂野ら [16]により確定されたヒメマス年齢査定
110 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。
111 **組合員による漁獲** 組合員は刺網を用いて漁獲し，原則として組合に出荷する。
112 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。
113 ただし，自家消費等により組合へ出荷しない漁獲物が相当量あるため，集荷重量
114 は実際の漁獲重量より大幅に小さいと考えられる。2011 年の自家消費等の量は集
115 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（洞爺湖漁業
116 協同組合，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
117 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
118 た量を，組合の漁獲重量とした。
119 **釣獲量調査（遊漁者による釣獲）** 著者らが1998-2012年にわたり，湖周辺の岸
120 壁等で陸釣り，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，Table 3
121 のような3種類の調査を実施した。
122 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
123 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（Fig. 1），
124 釣獲魚の魚種，サイズおよび釣獲尾数等を把握した。アンケート用紙は郵便により
125 回収した。
126 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
127 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
128 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

129 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
130 まとめ，郵便により回収した。
131 3. 遊漁者に対する面接調査 遊漁解禁期間中の6月に，洞爺湖で遊漁を行う遊漁
132 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
133 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
134 の尾叉長を 0.1 cm 単位で，体重を 10 g 単位で測定した。

Table. 3

135 **Age-Length Keyと年齢別平均体重** 刺網調査で採捕したヒメマスのうち，尾叉長
136 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Age-Length Keyを推定し
137 た。Age-Length Keyは 2 cm 間隔で計算した。また，体重測定と年齢査定をともに
138 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。
139 ヒメマスの体成長は，雌雄間の差が少ない。[16]そのため，Age-Length Key と年齢
140 別平均体重の推定は雌雄を分けずに行った。
141 **年齢別漁獲尾数**
142 1. 刺網調査により採捕されたヒメマスの年齢別漁獲尾数 刺網調査で採捕したヒメ
143 マスのうち，年齢査定をしなかった個体については， Age-Length Key により体長別
144 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
145 別漁獲尾数に加えた。
146 2. 組合員が漁獲したヒメマスの年齢別漁獲尾数 組合員が漁獲したヒメマスは概ね
147 100 g 以上である（洞爺湖漁業協同組合，私信）。そこで，各年の組合員が漁獲し
148 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（Table 4）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。

Table. 4

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，組合員が漁獲したヒメマスの年齢別漁獲尾数を計算した。

3. 遊漁者が釣獲したヒメマスの年齢別漁獲尾数　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はTable 5で示した。

Table. 5

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，

$$r = \frac{h}{k} \tag{1}$$

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，k 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，

$$X_j = \frac{S_j}{r} \tag{2}$$

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，

$$d_s = d_y = \frac{\sum_{i=1}^{n} d_i}{l} \tag{3}$$

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，

$$X_s = S_s \cdot d_s \tag{4}$$

$$X_y = S_y \cdot d_y \tag{5}$$

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。

$$U = \frac{\sum_{i=1}^{m} y_i}{m} \tag{6}$$

ここで y_i $(i = 1, ..., m)$ 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，m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，

$$X = X_j + X_S + X_y \tag{7}$$

$$Y = X \cdot U \tag{8}$$

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。

資源量推定　この部分に用いられた記号は，Table 6で示した。

Table. 6

1. 自然死亡係数　解析に用いた自然死亡係数Mは，Tanaka[17]の方法，

$$M = \frac{2.5}{t_{\max}} \tag{9}$$

により求めた。ここで，$t_{\max}$は寿命であり，坂野[18]により5歳とし，算出された$M = 0.5$を解析に用いた。

2. VPA　Pope[10]の近似式，

$$N_{a,t} = N_{a+1,t+1}e^{M} + C_{a,t}e^{\frac{M}{2}} \quad (10)$$

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 歳の資源尾数は，以下の式で計算した。

$$N_{a,t} = \frac{C_{a,t}}{1-e^{-F_{a,t}}}e^{\frac{M}{2}} \quad (11)$$

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。

$$F_{a,t} = \frac{1}{3}\left(F_{a,t-1} + F_{a,t-2} + F_{a,t-3}\right) \quad (12)$$

1998-2011 年の 4 歳と 5 歳の漁獲係数が等しいと仮定した。

$$F_{a,t} = F_{a-1,t} \quad (13)$$

0-3 歳の漁獲係数は，以下の式で計算した。

$$F_{a,t} = \ln\left(\frac{N_{a,t}}{N_{a+1,t+1}}\right) - M \quad (14)$$

マイクロソフト社エクセルのソルバーを用い，最近年である 2012 年の 4 歳と 5 歳の漁獲係数については，

$$SS = \left(F_{5,2012} - F_{4,2012}\right)^2 \quad (15)$$

を最小とする（$F_{5,2012}$と $F_{4,2012}$が等しくなるように）$F_{5,2012}$を探索的に求めた。算出された $F_{5,2012}$を利用し，(10)式と(11)式によって資源尾数 $N_{a,t}$を計算した。

3. チューニングVPA　平松[11]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（Fig.5）。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

229 て尾叉長が 19 cm 以上の個体が各年齢のヒメマス資源尾数に占めた割合z_tを求

230 めた。

231 遊漁者の釣獲対象になるヒメマスの資源尾数N'_tは

232 $$N'_t = z_t N_t \tag{16}$$

233 と計算した。ここで，N_tは推定された資源尾数である。

234 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尾数 N'の関係は以

235 下の式に従うと仮定した。

236 $$I_t = qN_t' \tag{17}$$

237 ここで比例係数 q は，

238 $$q = \frac{\sum_t I_t N'_t}{\sum_t N'^2_t} \tag{18}$$

239 により推定した。

240 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

241 漁獲係数 F は以下の式で計算した。

242 $$F_{a-1,t} = \frac{F_{a-1,t-1} + F_{a-1,t-2} + F_{a-1,t-3}}{F_{a,t-1} + F_{a,t-2} + F_{a,t-3}} F_{a,t} \tag{19}$$

243 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(14)

244 式で計算した。

245 マイクロソフト社エクセルのソルバーを用い，

246 $$\sum_t \left(I_t - qN'_t\right)^2 \tag{20}$$

247 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

248 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，(10)式と(11)式によって資源尾数$N_{a,t}$を計算した。

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尾数を，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 歳の資源尾数（加入尾数，*R*）を 3 歳以上の資源重量（親魚量，*SSB*）で除し，[5)]1998-2010 年級群の再生産成功率（*RPS*）を算出した。

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

結果

年齢別漁獲尾数　Age-Length Key は Table 7 のように推定された。

Table. 7

組合の漁獲重量から算出した漁獲尾数をFigure 3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。

Fig. 3

遊漁者の漁獲努力量はTable 8のように推定された。2000年は，有珠山の噴火により漁業活動が停止されたため，計算しなかった。

Table. 8

釣獲されたヒメマスの体長組成（Fig. 4）および遊漁者の 1 人 1 日当たり釣獲尾数（Fig. 5）には，1998-2007 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 1998 年，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。 Fig. 4, Fig. 5

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は Figure 6 に示した。洞爺湖漁業協同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大きく変化していた。特に，2009 年には遊漁者の釣獲尾数が洞爺湖漁業協同組合の漁獲尾数の 11 倍に達した。 Fig. 6

資源量推定 年齢別平均体重はTable 9のように推定された。 Table. 9

推定されたヒメマスの資源量をFigure 7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。 Fig. 7

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（Fig. 8）。 Fig. 8

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。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

Fig. 9

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（Fig. 9）。

加入量は1998-2007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（Fig. 9, Table 10）。

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（Fig. 9）。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。 Table. 10

再生産関係を Figure 10 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）。 Fig. 10

VPA およびチューニング VPA の推定結果 Figure 11 に VPA とチューニング VPA で推定した資源尾数を示す。Figure 11 のように，2007 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尾数が同じ減少傾向であるものの，チューニング VPA のほうが減少率が少ないことがわかった。特に，最近年である 2012 年ヒメマスの資源尾数について，チューニング VPA の推定値は VPA の 220%であった。 Fig. 11

考察

本研究では，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

309 スの資源量を推定した。Figure 11に示すようにVPAおよびチューニングVPAの結果
310 に大きな差がみとめられた。特に，最近年である2012年にチューニングVPAの結果
311 がVPAの約2倍となった。VPAは最近年の資源尾数推定値の信頼性が低くなる問
312 題があり，[13)]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
313 な問題を改善できるとされている。[11, 15)]また，VPAは最近年の漁獲係数として過去3
314 年の漁獲係数の平均値を用いる[11)]ことが広く行われており，本研究もこれに従って
315 計算した。しかし，チューニングVPAの結果（Table 10）を見ると，近年の漁獲係数の
316 年変動が激しく，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
317 は妥当ではないと考えられる。そのため，チューニングVPAを用いたことにより，より
318 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
319 後に再解析することによって，信頼性が向上したことが検証されるだろう。
320 洞爺湖では，組合員，洞爺臨湖実験所の刺網調査，および遊漁者によってヒメマ
321 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
322 占めている（Fig. 6）ため，遊漁者のCPUEが最も資源動態を代表できると考えられる。
323 漁獲量の割合が最も低い刺網調査（Fig. 6）のCPUEでは，資源動態を十分に代表
324 することが不可能だと考えている。また組合員の漁獲は，自家消費等により組合へ
325 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
326 者のCPUEが唯一使用可能な情報である。
327 Age-Length Keyは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
328 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

329 捕できなかったこと，採捕された個体のうち年齢査定がなされた個体数が少なかっ
330 たことにより，使えるデータ数が限られていたためである。しかし，ヒメマスの成長に
331 ついて坂野ら[16]が，年級群によって大きい差が生じる可能性があると指摘している。
332 また，本研究の結果に加入尾数の変動に8倍の幅があり（2000年と2006年；Fig. 9），
333 年級群間の成長の差があると考えられる。よって，今後一定規模の標本入手体制を
334 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
335 ることが望ましい。
336 ヒメマスの漁獲割合と親魚量の関係については（Fig. 8），漁獲割合が35%を上回
337 った1998‐1999，2001‐2002，2007および2009‐2011年の翌年に親魚量は減少した。
338 特に，漁獲割合が50%に近い2001年（49.28%）および2009年（49.79%）では，翌年
339 の親魚量がほぼ半減することになった。漁獲割合が40%を下回った2000年，2003‐
340 2006および2008年は，翌年の親魚量が増加した。特に，漁獲割合が低かった2000
341 年（1.09%）および2008年（10.07%）では，翌年の親魚量が倍増した。このように，当
342 年のヒメマス資源に対する漁獲割合が35%以下であれば，翌年の親魚量の回復が
343 期待できると考えられる。
344 ヒメマスの親魚量（Fig. 9）が徐々に増加していく2003‐2007年に，資源量（Fig. 7）
345 も増加傾向に入り，2009年のヒメマス資源量が 16.97 t に至った。2009年以降，ヒメ
346 マスの親魚量は再び減少している（Fig. 9）。しかし，親魚量は減少しているものの，
347 依然2003‐2006年の親魚量水準より高い（Fig. 9）。2009年以降のヒメマス資源量の
348 減少（Fig. 7）は比較的高い漁獲割合（Fig. 8）に加え，加入量の減少によるものと考

349 えられる（Fig. 9）。

350 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
351 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。
352 また，2000年の加入魚もほぼ漁獲されず，2001年の親魚量（Fig. 9）の増加に繋がっ
353 たが，2000-2001年の再生産成功率が低かったため，資源の増加に繋がらなかった
354 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
355 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。

356 推定されたヒメマスの再生産関係（Fig. 10）は，2002-2008年に有意な相関を示し，
357 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（$R = 0.62SSB +$
358 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
359 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-
360 2001，2009および2010年の再生産関係は，親魚量の増大が加入量に影響しにくい
361 （$R = 0.24SSB + 0.16$, $r^2 = 0.80$, $p < 0.05$）。

362 Figure 10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
363 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，
364 切り替わりが起きた（2002年）後，多くて6年間（2003-2008年）にも安定して推移する
365 ことが観察された。今回は，このような切り替わりおよび切り替わった後に一定期間
366 に安定して推移する要因の解明までに至らなかった。今後，引き続き資源評価を行
367 うことに加え，現在不明であるヒメマスの天然繁殖に関する研究等が重要だと考えて
368 いる。

したがって，ヒメマスの資源管理方策はフェーズに応じて実施していくことが望まれる。さらに，様々な漁獲状況，放流状況を考慮してモデルを構築した上，シミュレーションによる将来予測等を行う必要があると考えられる。

文献

1) 河村 博，加藤禎一，藤岡康弘，関野哲雄，東 秀一，眞山 紘，酒井光夫．湖沼・河川における増殖事例．「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，粟倉輝彦編）社団法人日本水産資源保護協会，東京．2008; 340-396.

2) 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.

3) 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.

4) 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.

5) 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.

6) 徳井利信．支笏湖におけるヒメマスの産卵回遊について．北海道さけ・ますふ化

389 場研究報告 1961; **16**: 127-136.

390 7) 武田重秀. 淡水魚の移植実績について. 魚と卵 1954; **5**(12): 29-36.

391 8) 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

392 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

393 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

394 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,

395 東京. 2005; 69-119.

396 9) Matsuishi T, Narita A, Ueda H. Population assessment of sockeye salmon

397 *Oncorhynchus nerka* caught by recreational angling and commercial fishery in Lake

398 Toya, Japan. *Fish. Sci.* 2002; **68**: 1205-1211.

399 10) Pope JG. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using

400 cohort analysis. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Bull.* 1972; **9**: 65-74.

401 11) 平松一彦. VPA (Virtual Population Analysis).「資源評価体制確立推進事業

402 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,

403 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

404 団法人日本水産資源保護協会, 東京. 2001; 104-128.

405 12) 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

406 源管理談話会報 2000; **23**: 15-35.

407 13) 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

408 話会報 1996; **15**: 3-24.

14) Hiramatsu K, Tanaka E. Reliability of stock size estimates from adaptive framework virtual population analysis. *Fish. Sci.* 2004; **70**: 1003‑1008.

15) 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.

16) 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.

17) Tanaka S. Studies on the dynamics and the management of fish populations. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab*. 1960; **28**: 1‑200.

18) 坂野博之. 洞爺湖におけるヒメマスの成長様式およびその成長に対する種間関係の影響. 博士論文, 北海道大学, 函館. 1999.

419 Figure Caption

420 Fig.1 Locations of Lake Toya, Toya Lake Station of Hokkaido University, gillnet

421 sampling positions, and fishing area of anglers in Lake Toya.

422 Fig.2 Shipment weight of the sockeye salmon caught by members of Lake Toya

423 Fishery Cooperative Association.

424 Fig.3 Total number of catch of the sockeye salmon caught by Lake Toya Fishery

425 Cooperative Association during 1998-2012.

426 Fig.4 Fork length frequency of the sockeye salmon caught by anglers during 1998-

427 2012.

428 Fig.5 Average number of catch of the sockeye salmon by one angler per day (CPUE)

429 during 1998-2012.

430 Fig.6 Total number of catch of the sockeye salmon by Toya Lake Station (gillnet

431 survey), Lake Toya Fishery Cooperative Association (FCA) and anglers during 1998-

432 2012.

433 Fig.7 Estimated stock weight of the sockeye salmon by using ADAPT VPA during

434 1998-2012.

435 Fig.8 Spawning stock biomass (*SSB*) and exploitation rate of the sockeye salmon

436 during 1998-2012.

437 Fig.9 Spawning stock biomass (*SSB*), recruitment (*R*) and recruit per spawning stock

(*RPS*) of the sockeye salmon during 1998–2012.

Fig.10 Relationships between spawning stock biomass and recruitment of the sockeye salmon in 1998–2010 year-classes.

Fig.11 Estimated stock size of the sockeye salmon by using VPA and ADAPT VPA.

Table

Table 1 Fishing period at Lake Toya

Species	Fishing period		Time
	Method	Period	
Rainbow trout Sockeye salmon Cherry salmon Common carp Gin-buna	boat fishing	1 Jun.-30 Jun. 1 Dec.-31 Mar.	4:00-19:00
	fishing from land	1 Jun.-31 Aug. 1 Dec.-31 Mar.	
Shrimp	brail	1 Jun.-31 Aug. 1 Dec.-31 Mar.	
Japanese smelt	fishing from land brail	1 May.-31 Aug. 1 Nov.-31 Mar.	

Table 2 License types and fees at Lake Toya

License type	Period	Fees
Day	One day	¥1,200
Season	One month (Jun.)	¥10,000
Year	One year（5 months: Jun., Dec., Jan., Feb., and Mar.）	¥20,000

Table 3 Overview of survey methods for anglers

Survey	Target	Method	Collection
Questionnaire	Day license anglers	Distributed with day license	Postal mail
	Regular angler in Jun.	Direct distribution	Postal mail
Interview	All anglers	Direct interview	—

Table 4 Age composition and average body weight of sockeye salmon over 100 grams caught by Toya Lake Station

Year	Age composition (%)					Average body weight (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	0.00	20.00	22.22	51.11	6.67	825.90
2003	0.00	62.77	27.74	7.30	2.19	537.81
2004	0.00	42.33	47.85	7.98	1.84	295.38
2005	0.00	18.92	50.45	27.03	3.60	398.80
2006	0.00	25.00	47.22	22.22	5.56	398.38
2007	0.00	28.69	55.33	13.11	2.87	284.08
2008	5.31	37.17	24.78	25.66	7.08	500.98
2009	0.00	26.00	60.60	11.60	1.80	247.69
2010	7.55	28.10	40.19	22.05	2.11	297.26
2011	0.00	22.68	69.12	6.26	1.94	231.71
2012	0.00	46.75	22.28	27.17	3.80	357.21

Table 5 Symbols and definitions for the calculation of fishing effort, number of catch by angler per day, and total number of catch by anglers

Symbol	Definition
h	Number of interviewed anglers who had a license
k	Number of anglers interviewed
r	Ratio of anglers who had a license
d_s	Average days that the season license angler fished in the fishing season
d_y	Average days that the year license angler fished in the fishing season
d_i	Days that the angler who frequently fishing in June fished in the fishing season
l	Number of anglers who answered the questionnaire who frequently fishing in June
S_j	Number of day licenses sold
S_s	Number of season licenses sold
S_y	Number of year licenses sold
X	Fishing effort (days)
X_j	Fishing effort of day license anglers and anglers without license (days)
X_s	Fishing effort of season license anglers (days)
X_y	Fishing effort of year license anglers (days)
y_i	Number of catch by an angler per day
m	Number of anglers interviewed or who answered the questionnaire distributed with day license
U	Average number of catch by an angler per day (CPUE)
Y	Total number of catch by anglers

Table 6 Symbols and definitions for estimating stock size of sockeye salmon

Symbol	Definition
N	Stock size
z	Ratio of catchable stock number for anglers to stock number
N'	Catchable stock number for anglers
C	Total number of catch
M	Natural mortality
F	Fishing mortality
a	Age
t	Year
I	Abundance index
q	Coefficient

Table 7 Size frequency at age of sockeye salmon caught by the gillnet survey

Fork length (cm)	Age						*n*
	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

Table 8 Fishing effort of anglers during 1998–2012

Year	Fishing license										Fishing effort (days)
	Day license and without license				Season license			Year license			
	S_j	r	d (days)	X_j (days)	S_s	d_s (days)	X_s (days)	S_y	d_y (days)	X_y (days)	
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

Table 9 Average body weight at age of sockeye salmon during 1998–2012

Age	Body weight (g)			*n*
	Minimum	Maximum	Average	
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

Table 10 Results of ADAPT VPA assessment

(a) Total number of catch at age

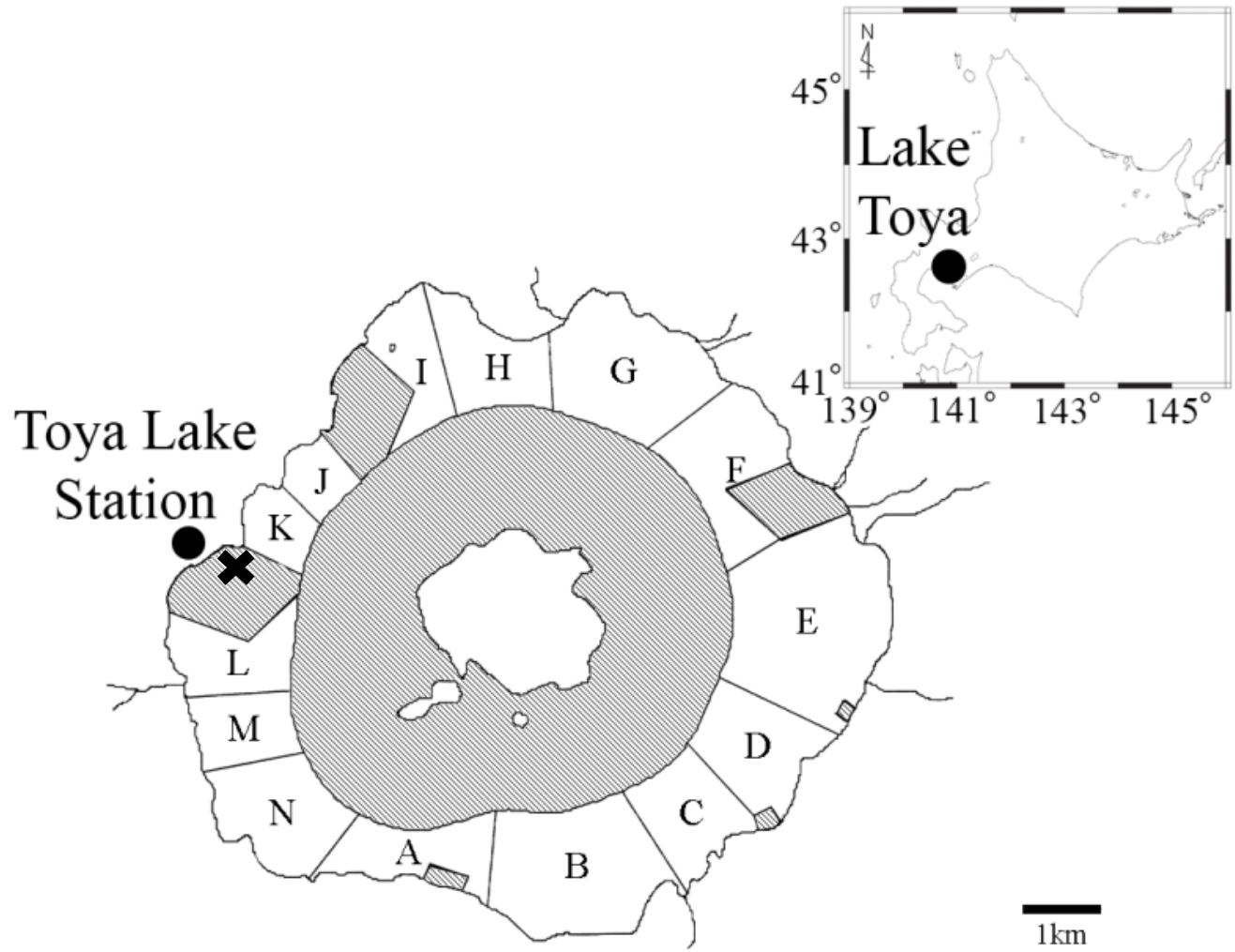
Age	Year														
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
0	12	12	2	12	13	0	11	10	8	4	63	7	22	15	3
1	630	190	40	311	184	107	648	68	87	1,356	656	2,299	422	771	226
2	4,754	982	35	3,506	727	944	3,900	1,186	1,152	7,759	1,742	13,814	2,590	5,002	1,770
3	7,165	3,897	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
Total	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

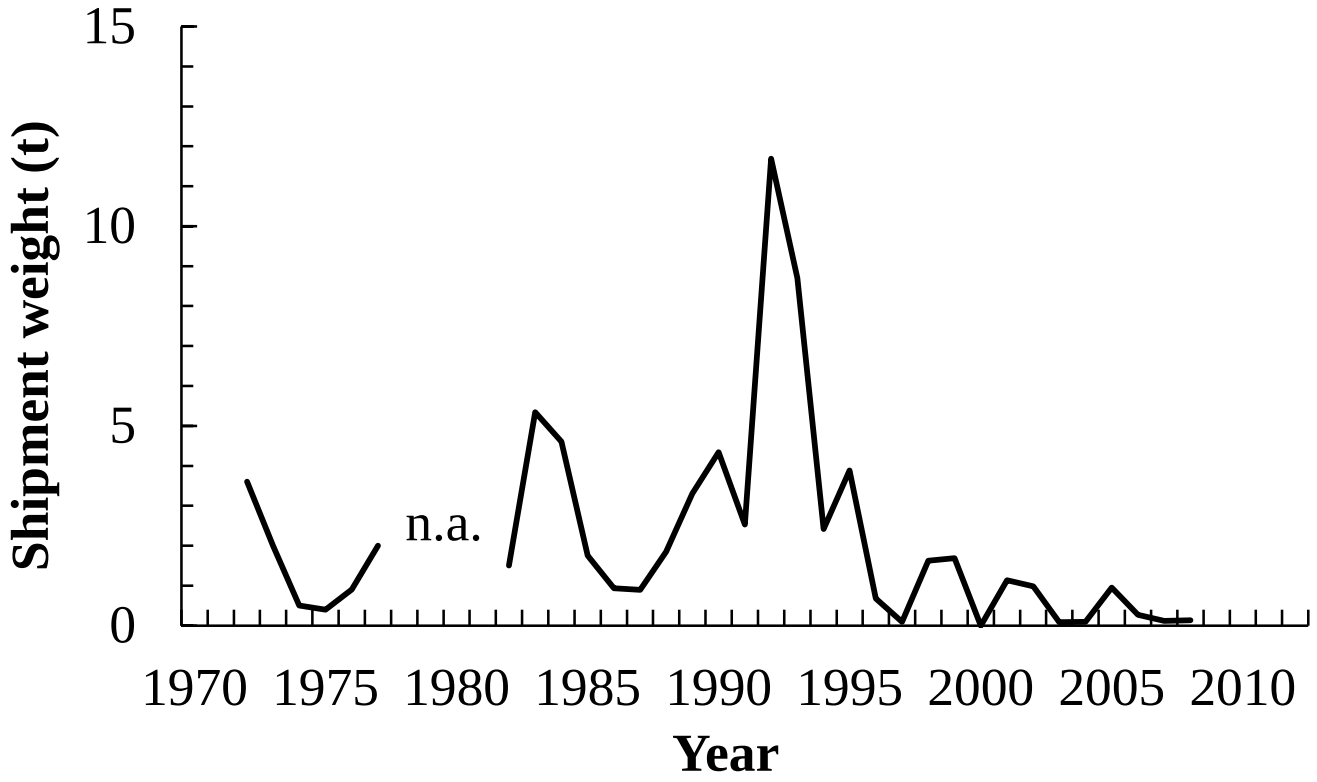
(b) Stock number at age

Age	Year														
	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	41,292	18,682	11,644	28,207	39,218	30,627	43,473	52,771	89,026	73,587	50,907	51,573	27,281	15,421
2	17,507	13,611	24,897	11,300	6,820	16,965	23,703	18,071	26,315	31,939	52,941	44,122	29,086	30,952	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
Total	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

(c) Fishing mortality at age

Age	Year														
	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
Average	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


N
45°
43°
41°
139°
141°
143°
145°
Lake
Toya
Toya Lake
Station
I
H
G
F
J
K
E
L
M
D
N
C
A
B
1km
Protected area
Gill nets



n.a. : not available

Fig.3

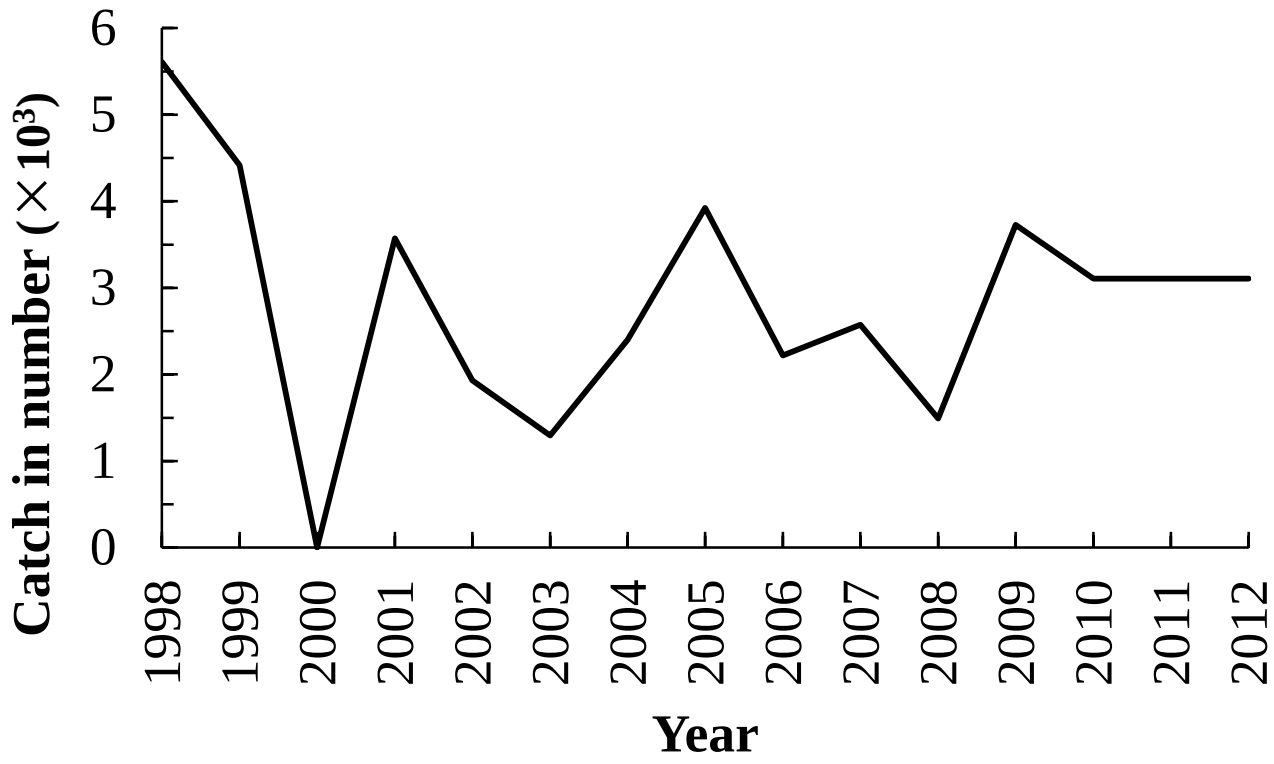
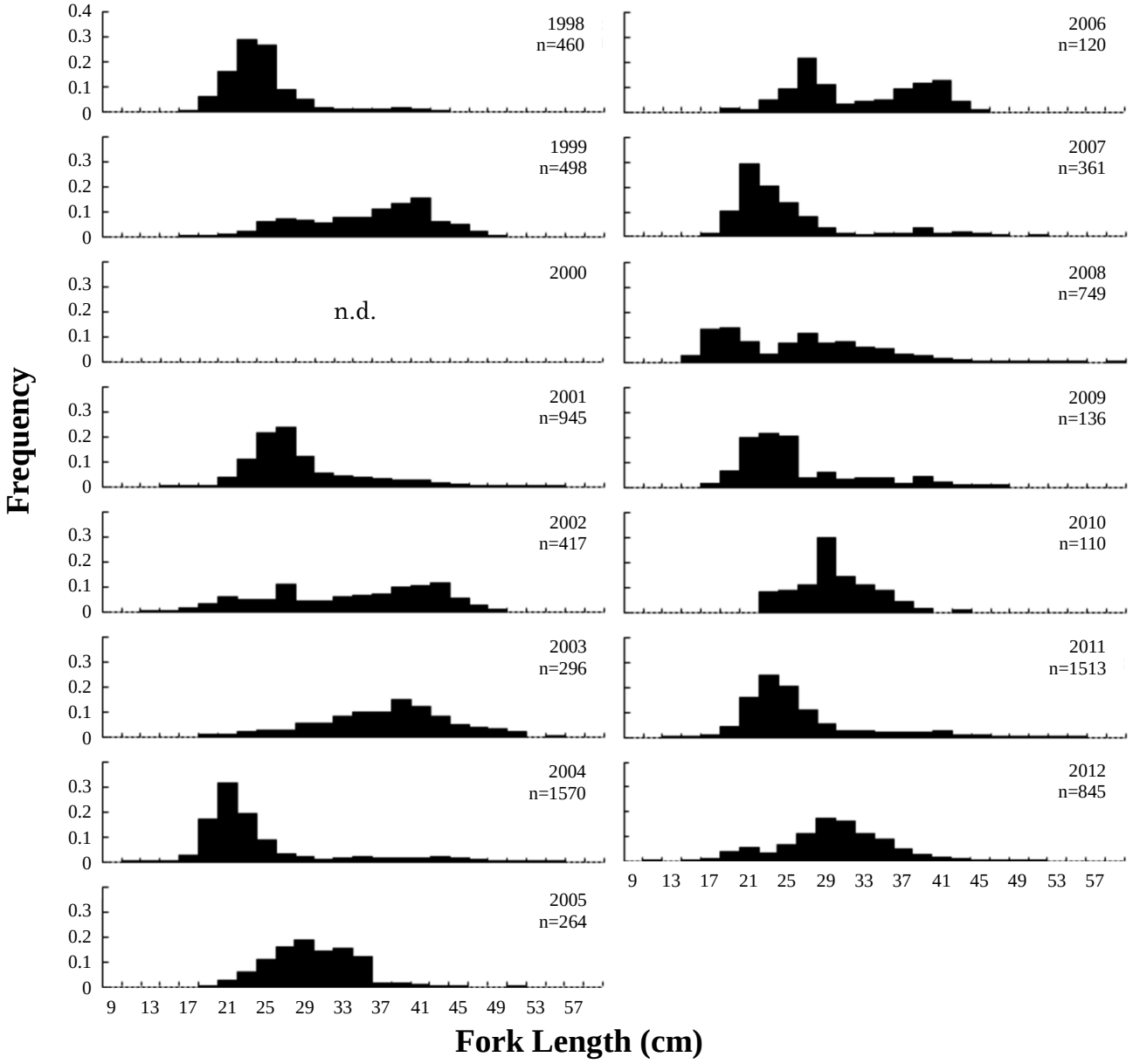
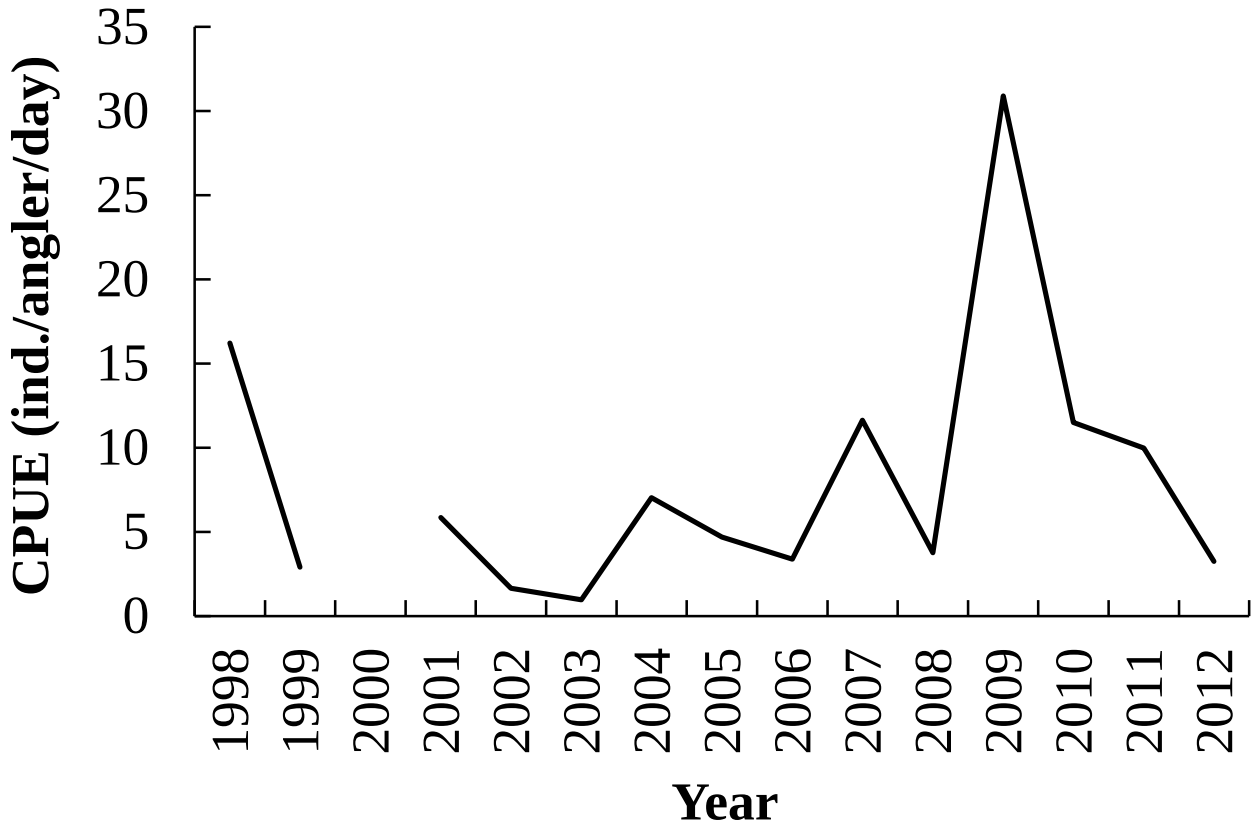

Catch in number (×10³)
0
1
2
3
4
5
6
1998
1999
2000
2001
2002
2003
2004
2005
2006
2007
2008
2009
2010
2011
2012
Year

Fig.4



n.d. : no data

Fig.5


CPUE (ind./angler/day)
35
30
25
20
15
10
5
0
1998
1999
2000
2001
2002
2003
2004
2005
2006
2007
2008
2009
2010
2011
2012
Year

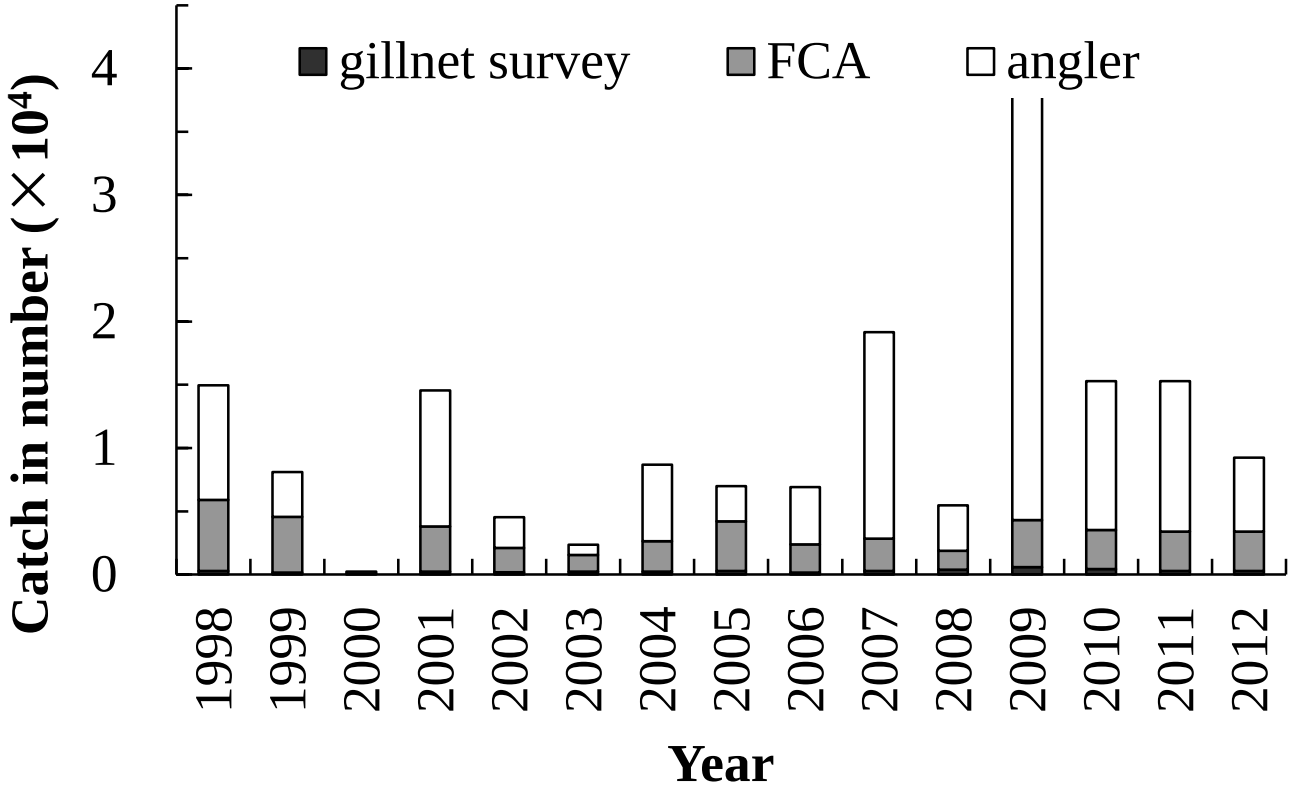
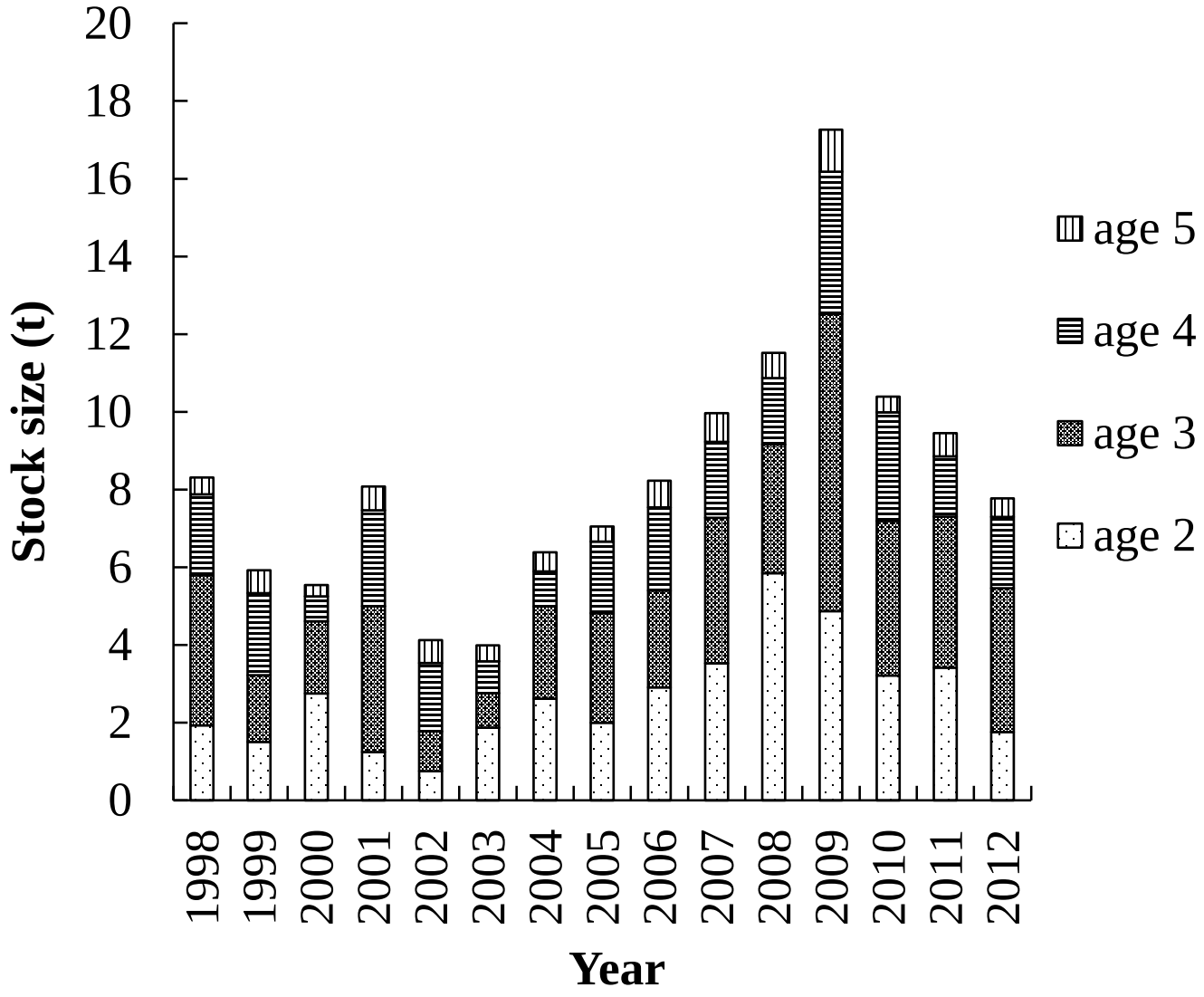

gillnet survey
FCA
angler
Catch in number (×10⁴)
0
1
2
3
4
1998
1999
2000
2001
2002
2003
2004
2005
2006
2007
2008
2009
2010
2011
2012
Year

Fig.7


Stock size (t)
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0
1998
1999
2000
2001
2002
2003
2004
2005
2006
2007
2008
2009
2010
2011
2012
Year
age 5
age 4
age 3
age 2

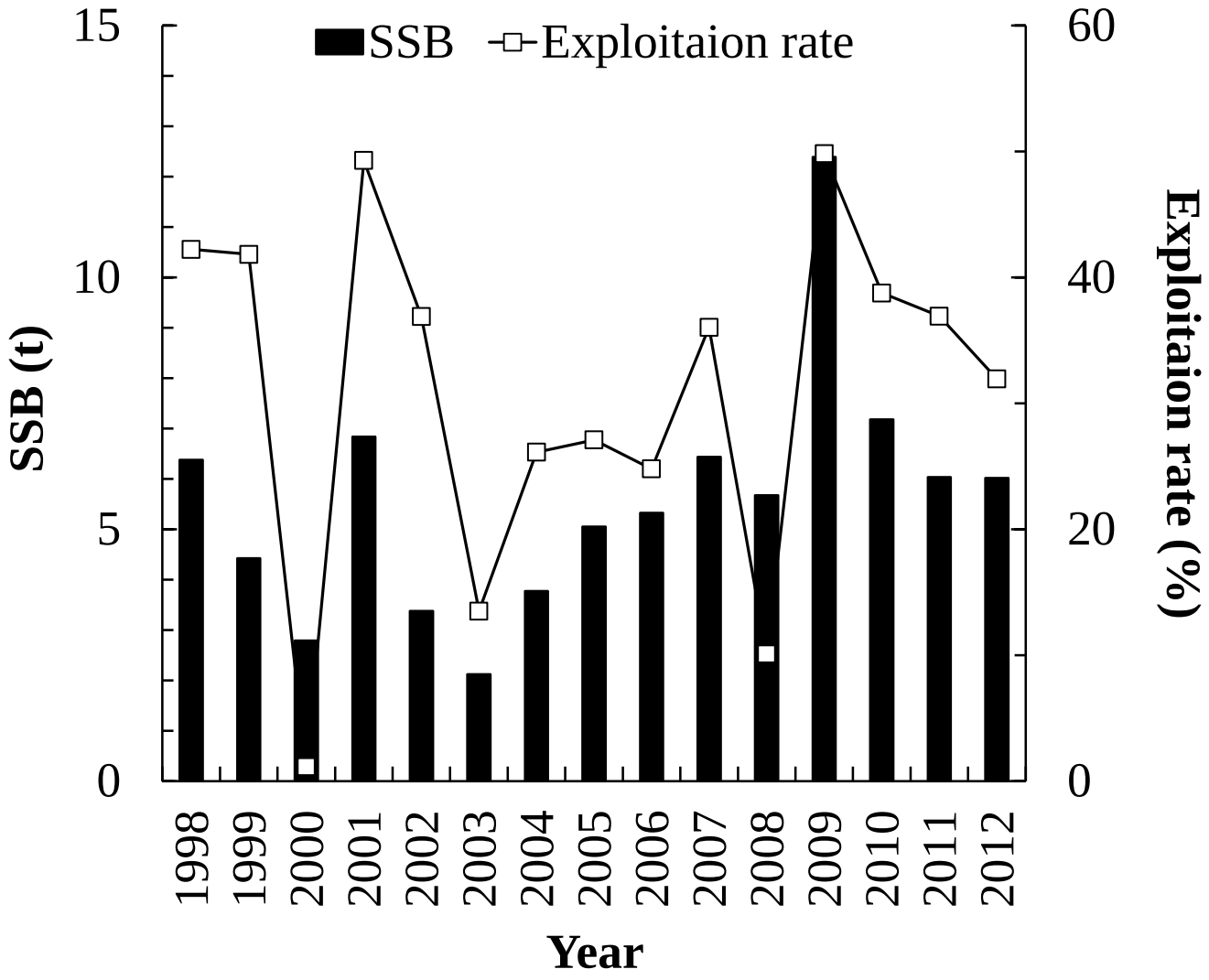

SSB
Exploitaion rate
SSB (t)
Exploitaion rate (%)
Year
0
5
10
15
0
20
40
60
1998
1999
2000
2001
2002
2003
2004
2005
2006
2007
2008
2009
2010
2011
2012

Fig.9

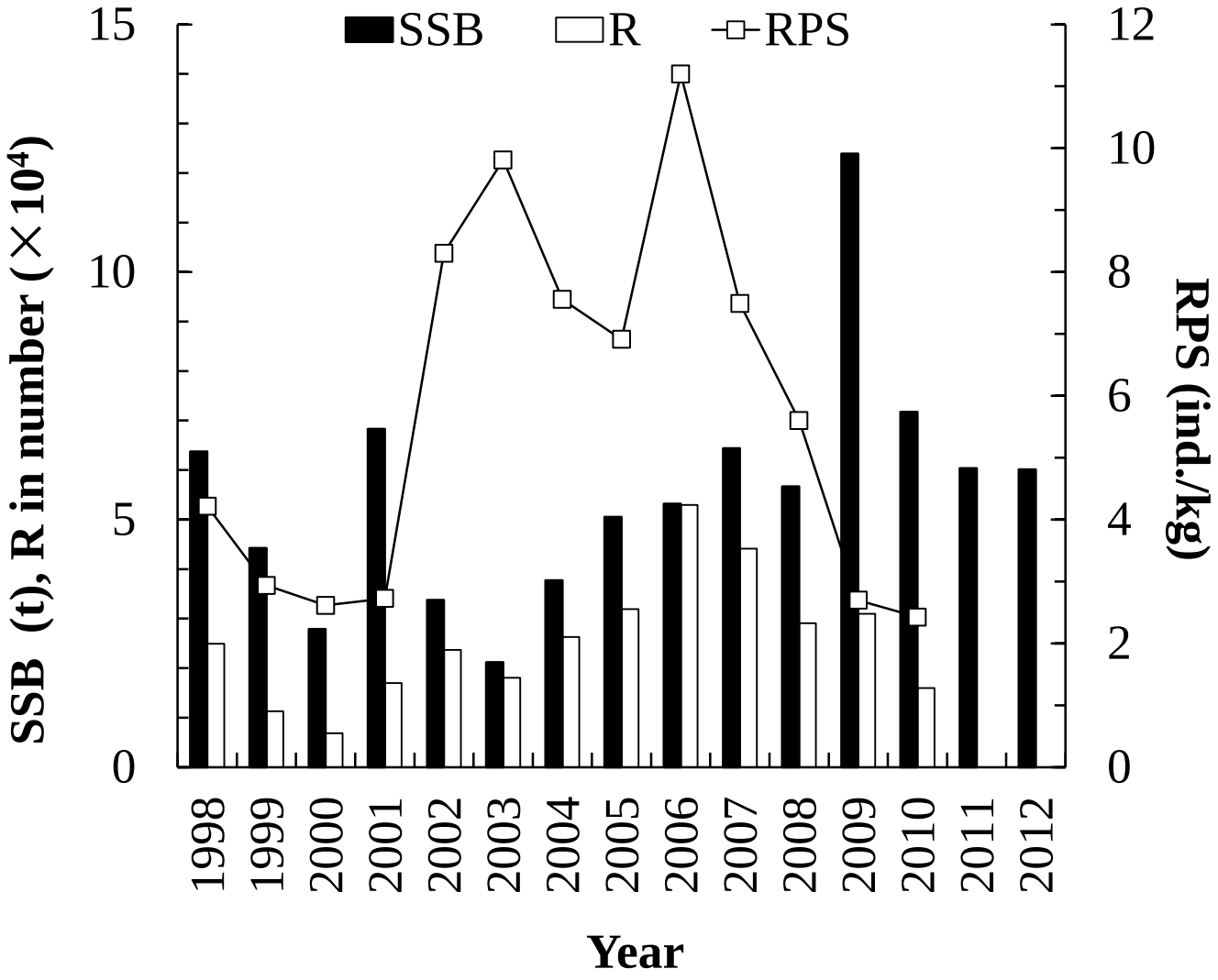

SSB
R
RPS
SSB (t), R in number (×10⁴)
RPS (ind./kg)
Year
0
5
10
15
0
2
4
6
8
10
12
1998
1999
2000
2001
2002
2003
2004
2005
2006
2007
2008
2009
2010
2011
2012

Fig.10

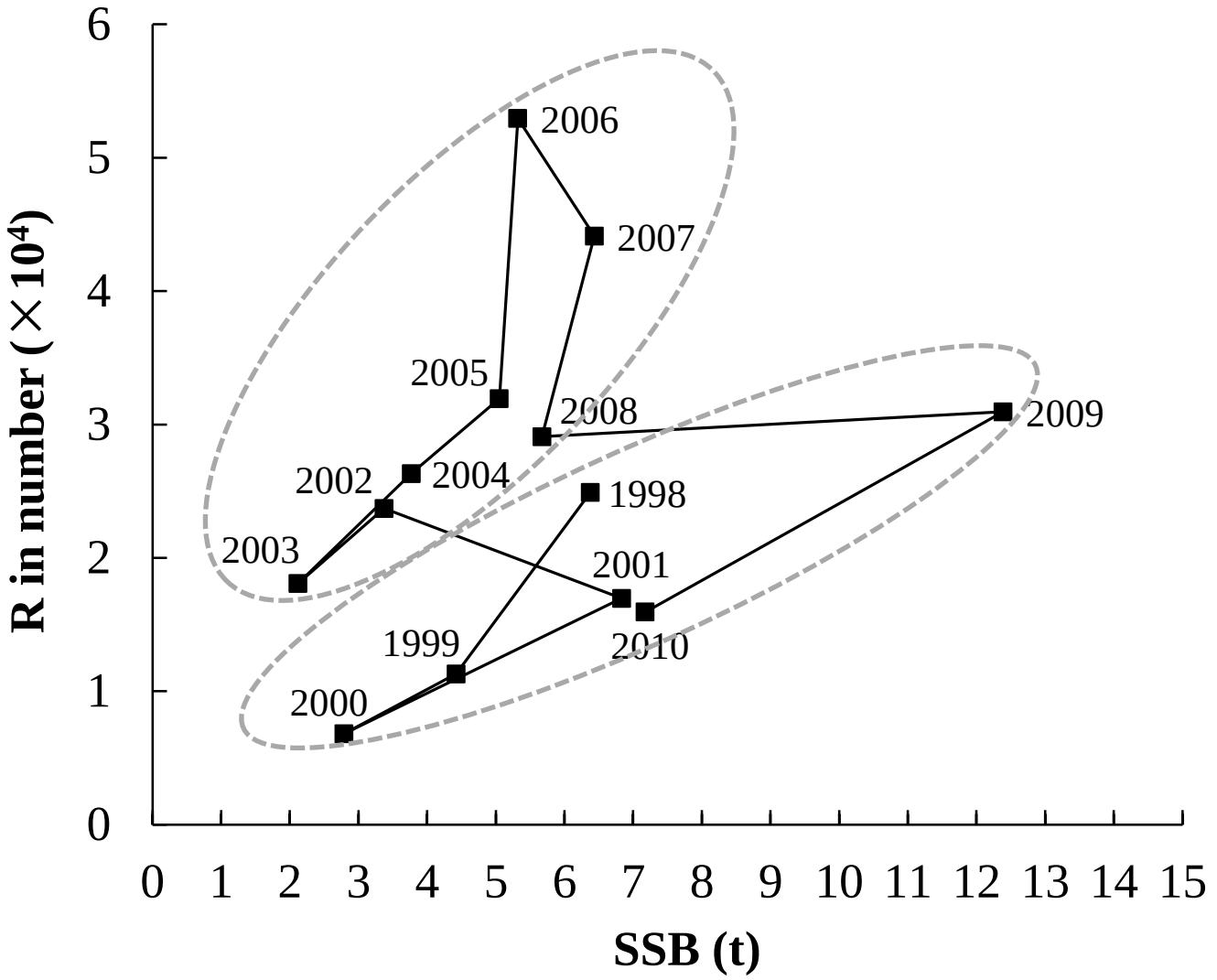
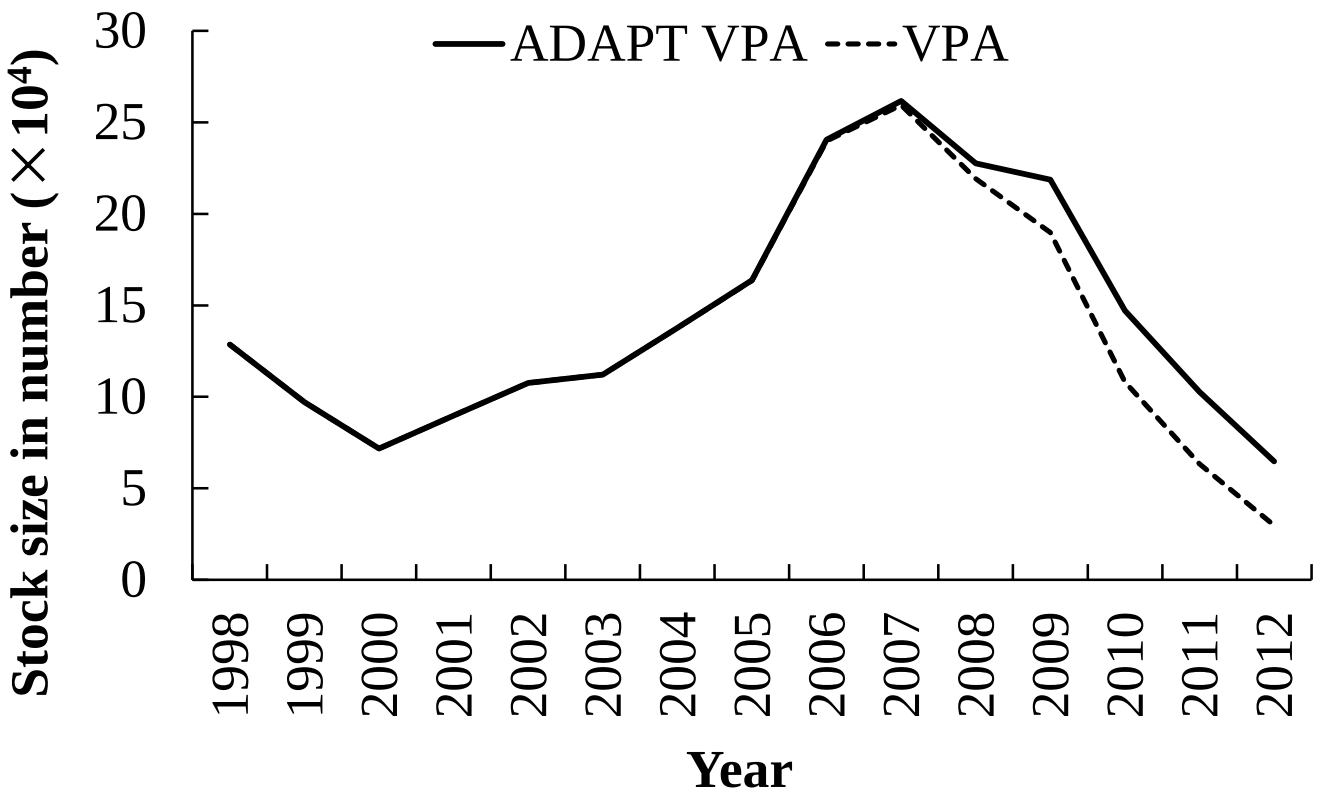

R in number (×10⁴)
SSB (t)
0
1
2
3
4
5
6
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15
2006
2007
2005
2008
2009
2002
2004
1998
2003
2001
1999
2010
2000

Fig.11


ADAPT VPA
VPA
Stock size in number (×10⁴)
30
25
20
15
10
5
0
1998
1999
2000
2001
2002
2003
2004
2005
2006
2007
2008
2009
2010
2011
2012
Year