平成 27 年度日本水産学会賞

種苗放流の効果と野生集団への影響^a

北 田 修 一

東京海洋大学

Effectiveness of hatchery supplementation and its impacts on wild populations

SHUICHI KITADA

Tokyo University of Marine Science and Technology, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

1. はじめに

人工繁殖によって海産魚を増殖する試みは、サケやトラ等を対象にノルウェー、アメリカ等で 1870 年代に始まった。現在、人工種苗の放流や野生種苗の移植は、漁業の他、林業や野生動物の管理でも広く用いられている。¹⁾中でも魚介類は産卵数が多く種苗の大量生産が可能なことから、多くの国で種苗放流が行われている。しかし、魚介類は水面下の広い範囲を移動するため、放流効果やその影響評価は本質的に困難である。そのため、放流初期の生残や生態は調査されても、漁獲サイズまで成長した個体の回収（放流効果）を科学的に評価した例は多くない。これに加え、人工種苗が野生集団に及ぼす負の影響が懸念されている。種苗放流の生態的影響は、病原菌の伝播や環境収容量をめぐる放流魚と野生魚の競合、あるいは他魚種との競合である（ここでは、親の来歴にかかわらず、自然環境で生まれた個体を野生魚とする）。遺伝的影響は、放流された集団における遺伝的多様性の喪失、集団構造の変化、及び適応度（生残率や繁殖成功率）の低下である。水産ではこれらのリスクが広く認識されているにも関わらず、実際のモニタリングは極めて不足しており、林業や野生動物管理ではほとんど無視されている。¹⁾

私は、これまで 30 年余りにわたり、放流効果の科学的評価に取り組んできた。データを収集するとともに解析手法を開発し、海産魚介類の放流効果と野生集団への生態的・遺伝的影響を世界に先駆け明らかにした。この成果が日本水産学会賞に選ばれたことは大変光栄なことであり、これまでを振り返る良い機会ともなった。受賞対象となった業績は、個人では決して成し得なかったものであり、多くの方々との共同研究の成果である。ご指

導を賜った先生方、苦楽を共にした共同研究者、同僚、研究室の学生諸子、及びご支援ご協力下さった方々に心から感謝している。本稿では、これまでの成果の中から、いくつかを紹介してみたい。なお、紙面の都合上、生残率²⁻⁵⁾と個体数推定^{6,7)}、日本のシロザケ^{8,9)}及び、東日本大震災がニシン集団に与えた影響の研究については割愛した。

2. 放流効果の推定

1980 年代に全国的に行われるようになった魚市場調査による放流効果の推定手法を 2 段サンプリングとみて、総数と放流魚の割合（混獲率）の推定量を定式化した。¹⁰⁾ サンプリング理論は良く体系化されているが、ここでは 1 段目（市場）の分散から 2 段目（調査日）の分散を差し引いて、市場間分散の不偏推定量を導出した。また、与えられたコスト関数の下で水揚げ推定値の分散を最小とする最適調査日数を推定した。この方法を応用して、岩手県宮古湾のヒラメ、¹¹⁾ 北海道のサクラマス、¹²⁾ 有明海のクルマエビ、¹³⁾ 瀬戸内海のサワラ、¹⁴⁾ 鹿児島湾のマダイ、¹⁵⁾ 琵琶湖のニゴロブナ¹⁶⁾等の放流効果を推定した。また、遊漁釣獲量の推定法を開発し、¹⁷⁾ 栃木県那珂川水系のアユ¹⁸⁾及び北海道のサクラマス¹⁹⁾について釣獲量を推定した。脱皮のため長期間持続する有効な標識が無い甲殻類の放流効果推定を念頭に置いて遺伝的混合比の推定法を開発し、²⁰⁾ トゲノコギリガザミの遺伝標識放流実験に適用して放流効果を推定するとともに、²¹⁾ 遺伝的浮動と混合比の同時推定法を開発し適用した。²²⁾ 放流効果の推定及び生態的・遺伝的影響の論点を体系的に取りまとめ、^{23,24)} 遺伝標識による放流効果推定について応用上の問題点を整理した。²⁵⁾

効果の指標 YPR (yield per release, 放流 1 個体あたりの回収量) を提唱し,^{26,27)} 放流効果の推定事例をレビューした。²⁶⁻³³⁾ シロザケについては、単純回収率を 4 %, 平均体重 3 kg と仮定して、 $YPR = \text{回収率} \times \text{再捕時平均体重}$ の式から北海道について本稿で計算した。北海道のシロザケ及びホタテガイ、マダイ、ヒラメ、サワラ、ニゴロブナ、アワビ類、トゲノコギリガザミ、中国のコウライエビは経済効率 (= 回収金額/放流コスト) が 1.0 を上回っている (表 1)。シロザケとホタテガイは、他の放流対象種とは一線を画す世界の成功例である。シロザケ放流事業では漁業者が水揚げ金額の 7 % 程度を負担し、ホタテガイは漁業者自らがやっていることから経済的に成り立っていることが分かる。ヒラメ及びサワラ (全長 100 mm 放流) は経済効率が 1 に近く微妙であるが、サワラは 0~1 歳魚までの効果であるので、親までの回収が上乘せされればこれよりも大きくなる。クルマエビは YPR が 0.9 g と小さく経済的には厳しい。一方、中国のコウライエビは回収率、YPR とも大きく、経済効率も高い。中国では、種苗は専門の生産業者が生産しているため、低コストでの供給が可能なのかも知れない。ノルウェーのヨーロッパロブスターは、回収率、YPR とも高いので、種苗生産コストの低減が課題である。タイセイヨウタラ³⁴⁾ の YPR が 16.5 g とやや小さいのは、若齢魚での再捕が多いためであろう。ノルウェーは 2000 年代初めには、魚類の種苗放流から撤退した。なお、ここでの放流コストは種苗生産直接経費であり、人件費、標識やモニタリングにかかるコスト、及び生態的・遺伝的影響等のコストは含んでいない。従って、経済効率はその分過大 (楽観的) に推定されている。

これらの結果から、種苗放流では、生残率が良く、大きく成長し、魚価が高い種類を対象にすべきであり、成

功例では種苗生産の直接経費を回収できることが分かった。しかし、そのほとんどを放流で生産するシロザケとホタテガイを除くと、大海区単位のマクロスケールでの放流効果は、マダイ、ヒラメでは漁獲量の 10 % 程度、²⁶⁾ ガザミでは 18-31 %³²⁾ クルマエビでは平均 10 %³³⁾ であった。放流規模が資源量に比べて相対的に小さい場合は、自然加入量は放流とは関係なく増減し、放流効果はその中に埋没する。²⁶⁾ また、自然加入量の変動から再生産効果を分離することは困難であることがわかった。²⁶⁾ 希少種や絶滅危惧種の保護増殖を除けば、放流した種苗はできるだけ回収するのが栽培漁業の原則である。

3. 野生集団への影響

3.1 遺伝的影響評価のための手法開発

検定の枠組みでは検出力が常に問題になり、差がないことを主張することは本質的に難しい。放流魚と野生魚の遺伝的差の評価では、どのくらいの差なら放流が許されるかを測ることが重要である。³⁵⁾ 先ず、対立遺伝子 (アレル) 頻度に Dirichlet 分布を置き、遺伝的差異の事後分布を経験ベイズで推定する方法を開発した。³⁵⁾ 経験ベイズとは、事前分布の超パラメータをデータから推定する方法である。次いで、集団間の遺伝的違いの度合いを測る指標としてヒトから動植物まで広く使われている Wright の F_{ST} と Dirichlet 分布の超パラメータの関係に着目し、メタ集団全体にわたる F_{ST} (グローバル F_{ST}) と連鎖不平衡の強さを同時に推定する方法を開発した。³⁶⁾ また、標本集団の数が小さいときのグローバル F_{ST} の推定値の偏りを補正する方法を提案した。³⁷⁾ F_{ST} は、集団全体の多様性 (分散) に占める集団間の多様性で、海産魚等遺伝子流動が大きい生物の場合、 F_{ST} が 0.01 以下と非常に小さく、推定値の変動が大きい。特

表 1 主要対象種の放流効果^{a)}

種	回収率 (%)	YPR (g)	経済効率	出典
シロザケ	4	120.0	9.7	本文参照
ホタテガイ	34.5	69.0	4.6	北田, 藤島 (1997) ²⁸⁾
マダイ	7.6	57.0	3.2	Kitada and Kishino (2006) ²⁶⁾
ヒラメ	8	40.8	1.35	
サワラ	12.1	164.4	1.02	Obata <i>et al.</i> (2008) ²⁹⁾
ニゴロブナ	4.3	7.6	2.65 ^{b)}	藤原ら (2008) ¹⁶⁾
アワビ類	6.4	24.7	2.4	Hamasaki and Kitada (2008b) ³⁰⁾
クルマエビ	2.8	0.9	0.7	Hamasaki and Kitada (2006) ³¹⁾
ガザミ	1.2	11.9	—	Hamasaki <i>et al.</i> (2011) ³²⁾
トゲノコギリガザミ	0.9	3.7	1.9	Hamasaki and Kitada (2008a) ²⁷⁾
ヨーロッパロブスター	6.2	37.2	0.5	
コウライエビ	7.2	1.9	7.1	
タイセイヨウタラ	2	16.5	-24.0	Svåsand <i>et al.</i> (2000) ³⁴⁾

a) 平均値, b) 人件費を含む

に、マイクロサテライトやミトコンドリア DNA (mt-DNA) では、アレルやハプロタイプの数が多いのに対して標本数が相対的に少なく、対立遺伝子頻度の推定自体が難しいことも F_{ST} の精度の良い推定を難しくする。この問題に対し、グローバル F_{ST} (最尤推定量) とともにペアワイズ F_{ST} の事後平均 (以下 EB F_{ST}) を推定する経験ベイズ法を開発した。³⁸⁾ EB F_{ST} は、このような場合において F_{ST} の推定精度を改善する。汎用ソフトウェアを開発し、改良してきた。EBFST1.2 が <http://www.g.kaiyodai.ac.jp/cm1s1/Conservation/> からダウンロードできる。

放流個体が再生産すれば、その遺伝子が集団内に広がっていく。遺伝的混合比の推定法²⁰⁾は、基準群の対立遺伝子頻度の推定誤差も評価し、混合比の誤差を基準群と混合群それぞれに由来する成分に分け明示的に書き下している。これにより、基準群と混合群からどのくらい標本をとれば良いかといったサンプリング計画の検討をも可能とした。汎用ソフトウェアを開発・改良してきており、BASEMIX1.0 が上のサイトから利用できる。

3.2 強魚食性回遊魚の放流：サワラ

種苗放流によって資源を純増させるためには、環境収容力の余剰が不可欠である。これを超過して放流を行った場合、餌の競合による成長低下や共食いにより、放流魚が野生魚を置き換える可能性がある。瀬戸内海では、減少したサワラ資源の回復を目的として、東部では 1998 年から、西部では 2002 年から種苗放流が開始され、2014 年までに東部で約 187 万尾、西部で 66 万尾が放流されている。瀬戸内海の生態系では、強魚食性のサワラは最高位の捕食者である。そこで、放流魚と野生魚の競合を検証するため、野生当歳 (0 歳) 魚 4,457 個体、

放流当歳魚 551 個体の尾叉長と体重のデータを解析した。³⁹⁾ 平均体重 x と資源尾数 y の関係は、 $y = ax^{-b}$ によく当てはまる (図 1a)。これは、環境収容量が一定の集団内では個体数が多くなると体重が小さくなる self-thinning process と呼ばれる。係数 b は、個体数の増加に対する体重の減少の速さを表しており、植物では 0.75、魚類の平均は 0.88 と推定されている。瀬戸内海のサワラではオーダーが異なり 2.80 と推定された。サワラの成長には多くの餌が必要であり、環境収容量を限度一杯まで利用していることが分かる。

7 月から 12 月までの当歳魚の平均体重の変化量は、資源量が少ない 1999、2000 年には放流魚と野生魚で差が無かったが、資源量が増加した 2001 年以降は放流魚の成長が有意に優っていた (図 1b)。サワラの資源量が多い年ほど、野生魚の成長量の減少の傾きは、放流魚のそれより大きい傾向を示し、個体数が多く込み合ってくると、野生魚は放流魚との競争に弱くなることが示唆された。早期の親を用いて種苗生産しているため、初めから放流魚の方が野生魚より大きいことによるのかも知れない。サワラのような強い魚食性魚類が環境収容量を超過して放流された場合、バイオマスでみて放流魚は野生魚を置き換えることが示唆された。

サワラの場合、漁獲した親魚 10 尾程度を用いて船上で人工授精した卵を用いて放流種苗を生産するため、長期にわたる大量放流の遺伝的影響が懸念されている。2001 年から 2010 年にかけて日本及び韓国釜山の計 13 カ所から標本を採集し、野生魚 1,424 個体、放流魚 230 個体についてマイクロサテライト 5 遺伝子座で遺伝子型を決定した。⁴⁰⁾ 野生魚 758 個体、放流魚 103 個体については、mtDNA 調節領域の塩基配列を決定した。マイ

図 1 瀬戸内海におけるサワラ当歳魚の (a) 平均体重と資源尾数, (b) 資源重量と年内の平均成長量の関係 (c) 日本周辺のサワラの集団構造 (マイクロサテライト EBF_{ST} 近隣結合樹)。 (d) 放流魚及び瀬戸内海・放流未実施海域の野生魚の遺伝的多様性。Nakajima *et al.* 2013³⁹⁾ 及び 2014⁴⁰⁾ を改変。

クロサテライトのEB F_{ST} の近隣結合 (NJ) 樹は、日本周辺のサワラ集団の遺伝的分化は非常に小さく一つの gene pool を形成する一方、放流魚は野生魚とは異質で、播磨灘で漁獲された少数の親魚から生産されたことを示している (図 1c)。よく見ると、放流後の播磨灘、燧灘、備讃瀬戸の標本は揃って放流魚に近づいており、集団構造がわずかであるが変化している。2001 年及び 2002 年の放流魚の 2010 年の瀬戸内海における遺伝子混合比を、BASEMIX1.0 を用いて推定したところ、混合比は 7.8–14.5% となり、シミュレーションもこれを支持した。⁴⁰⁾ 15 年を超える放流により、瀬戸内海では人工種苗の遺伝子が半分程度を占めていると考えられる。このような圧倒的な放流魚の遺伝子浸透にもかかわらず、瀬戸内海の野生魚の遺伝的多様性は放流前後で変化していない (図 1d)。有効集団サイズが減少する Ryman-Laikre effect も検出されなかった。

遺伝的多様性の低下は、希少なアレルやハプロタイプが消失することによって起きる。毎年野生魚 10 尾を親に使用する場合の希少アレルの消失確率⁴¹⁾を計算すると、現状の放流魚の割合 (20% 以下) では、30 年経っても希少アレルの消失確率は 0 である (表 2)。瀬戸内海の遺伝的多様性が放流後も変化していなかったのは、野生魚を親に使用しているからであり、多様性の維持には 10 尾程度と少ない親数でも毎年違った親を使う効果が大きいことが分かる。継代飼育の場合でも、放流魚の割合が 20% 以下であれば、30 年間放流しても希少アレルは消失しない。

放流開始後、瀬戸内海では漁獲量は増加しており、野

表 2 毎年の放流に対する希少対立遺伝子 (頻度 = 0.01) の消失確率

放流開始後の年数	集団内の放流魚の割合	親 魚 数							
		10		50		100		200	
		継代	野生	継代	野生	継代	野生	継代	野生
10	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0
	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0
	0.4	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0
	0.3	0.905	0.706	0.607	0.188	0.368	0.038	0.135	0.002
	0.4	0.905	0.849	0.607	0.498	0.368	0.323	0.135	0.103
30	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0
	0.3	0.905	0.826	0.607	0.465	0.368	0.264	0.135	0.094
	0.4	0.905	0.929	0.607	0.714	0.368	0.543	0.135	0.298

Kitada et al. (2009)⁴⁰⁾に従って親魚数 10 尾の場合を新たに計算して掲載。仮定：対象資源は大きく、遺伝的浮動は無視できる。漁獲した割合を放流で補填し、放流魚と野生魚の適応度は同じとする。継代：初めに野生魚を採集し毎年繰り返し使用。野生：毎年野生魚を採集して使用。

生集団の適応度低下の兆候は見られない。しかし、種苗放流がかえって野生魚のバイオマスを減らしている可能性及び、集団構造の微妙な変化が検出された。表 1 の YPR から放流魚の期待漁獲量を計算すると、漁獲量に占める割合は平均 2.5% (1989–2014 年) と驚くほど小さい。放流開始以降の 1989 年から 2014 年までの瀬戸内海サワラ漁獲量を目的変数とする変数選択回帰分析では、シラス漁獲量は説明変数から外れ、カタクチイワシの漁獲量が変動の 47% を説明した ($p = 0.00202$)。放流はほとんど効いていない。すぐに中止し、自然に任せるのが賢明である。

3.3 サケ孵化場魚の繁殖成功率

2000 年代には、DNA 親子判定を用いてサケ孵化場魚の野外での適応度を推定する研究が進展した。繁殖成功率 RS (reproductive success = 親 1 尾が生産する次世代の親の数) の研究では、孵化場魚の適応度を野生魚に対する相対繁殖成功率 RRS (relative reproductive success = 孵化場魚の平均 RS / 野生魚の平均 RS) で定義し、親子判定でこれを推定する。⁴²⁾ 世代をわたる親子のサンプリングが行われ、RRS が 1.0 を下回る例が、スチールヘッド⁴²⁾の他、ギンザケ、マスノスケ、タイセイヨウサケで報告され、RS が劣った孵化場魚が野生魚と交配すれば、放流河川集団の繁殖力が落ちていくのではないかと強く懸念されている。このように、RRS の推定値は重要な結論を導くため、その統計的性質を調べた。⁴³⁾ 推定量の分母、分子は RS の標本平均で、それぞれ不偏であるが、比推定量では、標本数が小さいときに一般に偏りが大きくなる。そこで、RS の標本平均に対数正規分布を仮定し、RRS 推定量の平均、分散、偏りを解析的に書き下し、推定量の偏りは上向きであること及び、野生魚と孵化場魚の log (RS) の相関係数が 1 の時、不偏推定量となることを明らかにした。

RRS 観測値が得られる周辺尤度を書き下し、MCMC サンプルによって RRS の事後分布の分布を推定するベイズ法を開発した。これをオレゴン州フッド川のスチールヘッド⁴²⁾のデータに適用した。F1 孵化場魚 (親は野生魚で 1 回だけ孵化場で飼育した魚) 10 例 30 の推定値を用いた場合、点推定値は RRS の低下を示唆したが、分布の広がり大きい (図 2a)。一方、アイダホ州のマスノスケの 5 例 15 推定値 (原著 Table 3)⁴⁴⁾から推定した RRS の事後分布は、1.0 を挟んでほぼ対称に分布し、孵化場魚の RS は野生魚に比べ遜色ないことを示した (図 2b, Kitada *et al.* 未発表)。これらの結果は、RRS は種や環境、交配等によって大きく変動すること、また、種苗の質も RRS に大きく影響することを示唆している。

なお、RRS が推定されたサケ類は、河川生活期が長く、河川残留型や小型で成熟する雄 (ジャック) が存在

図2 孵化場魚の野生魚に対する相対繁殖成功度 (RRS) の事後分布の分布
(a) フッド川のスチールヘッド (Kitada *et al.* 2011⁴³⁾ を改変), (b) ジョンソンクリークのマスノスケ (Kitada *et al.* 未発表)。

するなど複雑な生活型を持っている (スチールヘッドはニジマスの降海型)。これに対し、シロザケは河川生活期が短く、放流後1月ほどの間に海に降る。ワシントン州の人工産卵水路で計測されたシロザケのRRS (adult-to-fry) は、オス1.03, メス0.72, オスメスを合わせると0.83で、95%信頼区間はいずれも1を跨いでいる。⁴⁵⁾

3.4 外来種の意図しない放流: アサリ

2004年から2010年までに、日本から8標本 (神奈川県金沢八景, 千葉県木更津, 三河湾, 有明海, 不知火海龍ヶ岳, 熊本県牛深, 北海道能取湖) の自然繁殖個体を採集した。木更津の採集場所は潮干狩り場で、多くの輸入アサリが放流されていたため、サイズの小さい当歳の自然発生個体を採集した。有明海の標本は、放流未実施の場所から採集された天然発生のアサリである。他の日本の採集場所では放流実績はなく、野生のアサリである。中国遼寧省の大連, 山東省乳山で採集した中国産ア

サリ野生個体の形態は、日本のアサリに似ていた。一方、北朝鮮との国境に面する丹東やベトナムに近い海南島でサンプリングした標本は、アサリに比べてやや扁平で、殻高 (厚み) は小さく、殻も薄い。貝殻表面の放射肋 (筋) の数は100程度と多く、アサリの60程度と比べて多いことが分かった。本種の記載はなく、中国南部が主分布域である。中国産アサリとの混同を避けるため、本稿ではシナアサリと呼ぶことにする。アイソザイム7遺伝子座627個体の遺伝子型を決定した。^{46,47)} また、マイクロサテライト3遺伝子座1,186個体の遺伝子型及びmtDNA COI領域519個体の塩基配列を決定するとともに、外部形態と貝殻表面の放射肋の数を754個体について測定した。⁴⁸⁾

マイクロサテライトアレル頻度から推定した F_{ST} のNJ樹では、シナアサリが遠く離れ、有明海はアサリとシナアサリの中間に位置した (図3a)。⁴⁸⁾ 日本国内は遺伝的に差が小さく、中国産アサリは少し離れて描かれた。龍ヶ岳は、他の日本集団から離れ、中国産アサリと有明海の間に位置した。これに対し、mtDNAの F_{ST} NJ樹では、中国産アサリはシナアサリと日本のアサリの間に描かれ、有明海は龍ヶ岳と牛深で1つのまとまりをつくった (図3b)。ハプロタイプの解析結果は、有明海ではシナアサリのメスの侵入は無く、シナアサリのオスが日本のアサリと交雑したことを示した。⁴⁸⁾ 輸入は大きな麻袋に入れて無水輸送されるので、ストレスに敏感に反応し、メスは卵巣が退化したのかも知れない。このようなアサリのオスの侵入は、ヨーロッパアサリでも報告されている。

有明海では、シナアサリmtDNAの侵入は見られなかったため、図3bは移殖の影響を受けない本来の集団構造を示している。有明海のアサリは大連に近い。マイクロサテライトのアレルサイズに突然変異を考慮した R_{ST} でみると、龍ヶ岳と牛深は中国産アサリと1つのクラスターを形成した。⁴⁸⁾ これらから、有明海、龍ヶ岳、牛深のアサリは大陸遺存種と考えて良さそうである。一方、中国産アサリは、中国南部を主分布域とするシナアサリから進化したと考えられ、塩基配列の系統樹⁴⁸⁾ は、このことを支持した。しかし、図3aで有明海が中国産アサリを飛び越えてシナアサリとの中間に位置したことは、大陸遺存種だけでは説明がつかない。有明海では、シナアサリの遺伝子混合比が $51.3 \pm 4.6\%$ と半数を超え、外部形態も中間的なものになっている (図3c)。大陸遺存種なら、有明のアサリの形態は中国産アサリと類似するはずである。実際、有明海の400年以上前の底層コアサンプルから採集されたアサリの貝殻は、牛深の野生アサリと非常に良く似ている。⁴⁹⁾ 有明海のアサリは大陸遺存種であったが、現在はシナアサリとのハイブリッド集団 (hybrid swarm) になっていると考えるの

図4 鹿児島湾マダイの栽培漁業

(a) 漁獲量と放流数, (b) 1歳までの放流魚の回収率(漁獲努力量で補正), (c) 放流魚漁獲量と野生魚漁獲量の関係(1980–2012, 図中の数字は年)。Kitada *et al.* (投稿中)を改変。

個体数が回復していることが示唆された。

2002年から2004年の間に採集した鹿児島湾奥及び鹿児島県内東シナ海で漁獲された野生魚と鹿児島湾で再捕された放流魚⁵¹⁾に加え,新たに2010年に愛媛県宇和海,岡山県寄島,鹿児島県内東シナ海で漁獲された野生魚及び,宇和海の養殖魚の標本を収集した。2011年には,鹿児島湾奥で漁獲された野生魚を収集した。642個体すべてについて改めてマイクロサテライト5遺伝子座の遺伝子型,及び493個体のmtDNA調節領域の塩基配列を決定した。遺伝的多様性は,アレルリッチネスでみて養殖魚が 8.35 ± 2.52 で最も低い。放流魚 14.00 ± 3.77 及び2002年から2004年の湾奥の野生魚 18.69 ± 3.98 も,東シナ海の野生魚 21.11 ± 4.97 より低かった。放流魚は養殖魚と主要なハプロタイプを共有しており,⁵²⁾養殖魚が鹿児島湾の種苗生産用親魚として導入され,継代しながら種苗生産に使用されていたことが裏付けられた。1999年まで,この親が繰り返し使われ,その後野生魚が加えられたが,上で見たように生残率は4世代の継代飼育を経た頃から一貫して減少している。一方,2011年の湾奥の野生魚の多様性は 20.51 ± 3.86 に増加し,野生魚に近づいている。EBF_{STNJ}樹では,養殖魚は遠く離れ,放流魚がこれに近い。2002年から2004年の湾奥野生魚は放流魚と近く,その影響を受けたことが分かる。しかし,2011年には湾奥野生魚は東シナ海に近づき,遺伝的影響が回復している(図5a)。湾内と湾外の遺伝子流動が大きいことも分かる。放流魚の遺伝子混合比は,湾奥で2002年から2004年には42.3%であったが,2010年には10.5%と四分の一に低下した(図5b)。これらの結果は,湾外からの野生魚の移入と毎世代の再生産による自然選択によって遺伝的影響が徐々に消失して行くことを示している。

一方,宇和海と寄島における養殖魚の遺伝子混合比は,それぞれ6.1%,3.4%と推定され(図5c),養殖の遺

図5 マダイ放流及び養殖の遺伝的影響

a) マイクロサテライト EBFST 近隣結合樹, (b) 鹿児島湾における放流魚の遺伝子混合比の変化, (c) 岡山県寄島及び愛媛県宇和海における養殖魚の遺伝子混合比。Kitada *et al.* (投稿中)を改変。

伝的影響は放流のそれよりも小さいことが明らかになった。日本の養殖マダイは,1960年代に近畿大学が選抜育種を開始した個体の子孫で,成長が早く,宇和海では2歳で成熟し生簀内で産卵する。宇和海では,日本の養殖マダイの56%にあたる31,747トンが生産されている(2013年)。1尾3kgとすれば,1,000万尾を超えるマダイが毎年大量に産卵していることになる。養殖魚の小さい混合比は,50年(約20世代)にわたる選抜を受

けた養殖魚は野外での適応度が低いことを示唆している。

4. おわりに

以上の研究によって、次のことが明らかになった。

- 放流された種苗は、生き残り漁獲される。世代内の放流効果（直接効果）は一義的には放流種苗の生残率によって決まり、成功例では種苗生産直接経費を回収できる。一方、所与の環境収容量の中での競合により、放流魚は野生魚を置き換え得る。
- 放流規模が資源量に比べて相対的に小さい場合は、放流効果は自然加入量の変動の中に埋没する。自然加入量の変動は一般に大きく、放流種苗の再生産効果もまた自然加入量の変動の中に埋没し、分離できない。個体数の回復・増加には、産卵・育成場の修復と保全による再生産の増強が有効である。
- 集団内の放流魚の割合が20%以下であれば、親の数が10尾以上あれば、継代飼育の場合でも放流集団内で希少対立遺伝子の消失は30年放流を続けても起きない。一方、マダイでは継代飼育が4世代程度続くと野外での生残率が低下し始める。
- 海産魚類では、人工繁殖の遺伝的影響は、野生集団からの高遺伝子流動と初期生活期の強い自然選択によって世代の経過とともに放流集団から除かれて行く。

一連の研究により、海産魚類の種苗放流の本質的なリスクは、遺伝的影響よりも野生個体の置き換えであることが実証されたことは重く受け止めなければならない。放流個体が回収されても、結果的に野生個体（同一環境収容量の中で競合する他種を含め）を減少させれば、放流の努力は無に帰すからである。これらは、限られた事例から得られた結果であるが、人工繁殖を用いた水産増養殖及び動物の保護増殖の在り方に普遍的な知見を提供すると信じる。

栽培漁業は、高度経済成長時代の昭和38年（1963）に水産庁の政策として始まった。当時の沿岸漁業は、埋め立てや漁村から都会への人口流出によって疲弊しており、栽培漁業はその振興策として資源そのものに働きかけることを謳った。爾来50年が過ぎ、日本は73カ所の都道府県栽培漁業センター、291カ所のサケ孵化場を有し、世界一の数（70種以上）と量の海産魚介類を放流する特異な国となった。日本栽培漁業協会、栽培漁業センター、孵化場、漁協等関係者の不断努力により、種苗生産技術が飛躍的に発展した功績は極めて大きい。その一方で、埋め立て等によって失われた生息環境のミチゲーション政策としての栽培漁業は、沿岸漁業の45%以上を放流で生産するシロザケとホタテガイを除き、成功しなかったと言わねばならない。実際には、干潟面積は、1946年に比べ1996年には18%に激減した

東京湾を除くと、三河湾58%、伊勢湾47%、瀬戸内海58%、八代海60%の残存率であり、日本最大に干潟を有する有明海では76%の干潟が残っている（環境省資料）。今後は、世界トップレベルに育った海産魚介類の種苗生産技術を、養殖や初期生態の解明及び絶滅危惧種の保護増殖等に活用するとともに、放流実施を前提とする現在の栽培漁業政策から産卵・育成場の修復・保全へ政策の軸足を移して行くことが望まれる。その際に、ここで得られた研究成果が幾分かでも役立てば幸いである。

文 献

- 1) Laikre L, Schwartz MK, Waples RS, Ryman N, the GeM working group. Compromising genetic diversity in the wild: Unmonitored large-scale release of plant and animals. *Trends. Ecol. Evol.* 2010; **25**: 520–529.
- 2) 北田修一, 平野勝臣. 期間毎の標識再捕データに基づく死亡係数の推定について. 日本水産学会誌 1987; **53**: 1765–1770.
- 3) 北田修一, 平松一彦, 岸野洋久. 部分尤度を用いた標識再捕からの死亡係数の推定. 日本水産学会誌 1993; **59**: 609–613.
- 4) Kitada S, Shiota K. Estimation of mortality rates of Swimming crab (*Portunus trituberculatus* MEIRS) from recoveries of marked females. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1990; **56**: 1449–1453.
- 5) Kitada S, Hiramatsu K, Kishino H. Estimating mortality rates from tag recoveries: incorporating over-dispersion, correlation and changepoints. *ICES J. Mar. Sci.* 1994; **51**: 241–251.
- 6) 北田修一, 関谷幸生, 横田賢史. 水槽実験による Petersen 法の実用性の検討. 日本水産学会誌 2001; **67**: 203–208.
- 7) Miyakoshi Y, Kitada S. Overdispersion in the estimation of salmon escapements by mark-recapture surveys and its related factors. *Trans. Am. Fish. Soc.* 2016; **145**: 269–276.
- 8) Miyakoshi Y, Nagata M, Kitada S, Kaeriyama M. Historical and current hatchery programs and management of chum salmon in Hokkaido, northern Japan. *Rev. Fish. Sci.* 2013; **21**: 469–479.
- 9) Kitada S. Japanese chum salmon stock enhancement: current perspective and future challenges. *Fish. Sci.* 2014; **80**: 237–249.
- 10) Kitada S, Taga Y, Kishino H. Effectiveness of a stock enhancement program evaluated by a two-stage sampling survey of commercial landings. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992; **49**: 1573–1582.
- 11) 岩本明雄, 大河内裕之, 津崎龍雄, 福永辰広, 北田修一. 魚市場の全数調査に基づく宮古湾のヒラメ種苗放流効果の推定. 日本水産学会誌 1998; **64**: 830–840.
- 12) Miyakoshi Y, Nagata M, Sugiwaka K, Kitada S. Commercial harvest of hatchery-reared masu salmon *Oncorhynchus masou* smolts estimated by a coast-wide sampling program in Hokkaido, northern Japan, and the two-stage sampling schemes of landings. *Fish. Sci.* 2001; **67**: 126–133.
- 13) Yamaguchi T, Ito S, Hamasaki K, Kitada S. Stocking effectiveness of hatchery-released Kuruma prawn estimated by a two-stage sampling of commercial catch in Ariake Sound, Japan. *Fish. Sci.* 2006; **72**: 233–238.

- 14) 山崎英樹, 竹森弘征, 岩本明雄, 奥村重信, 藤本 宏, 山本義久, 小畑泰弘, 草加耕司, 北田修一. 瀬戸内海東部海域におけるサワラの種苗放流効果. 日本水産学会誌 2007; **73**: 210–219.
- 15) 矢道弘敏, 北田修一. 鹿児島湾におけるマダイの種苗放流効果. 日本水産学会誌 2007; **73**: 270–277.
- 16) 藤原公一, 松尾雅也, 臼杵崇広, 根本守仁, 竹岡昇一郎, 田中 満, 北田修一. 琵琶湖におけるニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* の種苗放流効果. 日本水産学会誌 2011; **78**: 421–428.
- 17) 北田修一. 遊漁船の標本調査による遊漁釣獲量の推定方法. 日本水産学会誌 1993; **59**: 75–78.
- 18) Kitada S, Tezuka K. Longitudinal logbook survey designs for estimating recreational fishery catch with application to ayu (*Plecoglossus altivelis*). *Fish. Bull.* 2002; **100**: 228–243.
- 19) Miyakoshi Y, Koyama T, Aoyama T, Sakakibara S, Kitada S. Estimates of numbers of masu salmon caught by recreational fishermen in the coastal area off Iburi, Hokkaido, Japan. *Fish. Sci.* 2004; **70**: 87–93.
- 20) 岸野洋久, 北田修一, 平松一彦. 遺伝標識による混合群の分解とサンプリング計画. 日本水産学会誌 1994; **60**: 359–364.
- 21) Obata Y, Imai H, Kitakado T, Hamasaki K, Kitada S. The contribution of stocked mud crabs *Scylla paramamosain* to commercial catches in Japan, estimated using a genetic stock identification technique. *Fish. Res.* 2006; **80**: 113–121.
- 22) Kitakado T, Kitada S, Obata Y, Kishino H. Simultaneous estimation of mixing rates and genetic drift under a successive sampling of genetic markers with application to mud crab (*Scylla paramamosain*) in Japan. *Genetics* 2006; **173**: 2063–2072.
- 23) 北田修一. 「栽培漁業と統計モデル分析」共立出版, 東京, 2001.
- 24) Leber KM, Kitada S, Svåsand T, Blankenship HL (Eds.). Stock enhancement and sea ranching 2nd Edition, –developments, pitfalls and opportunities. Blackwell, Oxford, 2004.
- 25) 北田修一. 遺伝標識による種苗放流効果の推測: 現状と適用上の留意点. 日本水産学会誌 2014; **80**: 890–899.
- 26) Kitada S, Kishino H. Lessons learned from Japanese marine finfish stock enhancement programmes. *Fish. Res.* 2006; **80**: 101–112.
- 27) Hamasaki K, Kitada S. Potential of stock enhancement for decapod crustaceans. *Rev. Fish. Sci.* 2008; **16**: 164–174.
- 28) 北田修一, 藤島浩晃. 北海道におけるホタテガイの種苗放流効果. 日本水産学会誌 1997; **63**: 686–693.
- 29) Obata Y, Yamazaki H, Iwamoto A, Hamasaki K, Kitada S. Evaluation of stocking effectiveness of the Japanese Spanish mackerel in the eastern Seto Inland Sea, Japan. *Rev. Fish. Sci.* 2008; **16**: 35–242.
- 30) Hamasaki K, Kitada S. The enhancement of abalone stocks: lessons from Japanese case studies. *Fish Fish.* 2008b; **9**: 243–260.
- 31) Hamasaki K, Kitada S. A review of kuruma prawn (*Penaeus japonicus*) stock enhancement programs in Japan. *Fish. Res.* 2006; **80**: 80–90.
- 32) Hamasaki K, Obata Y, Dan S, Kitada S. A review of seed production and stock enhancement for commercially important portunid crabs in Japan. *Aquacult. Int.* 2010; **19**: 217–235.
- 33) Hamasaki K, Kitada S. Catch fluctuation of Kuruma prawn *Penaeus japonicus* in Japan relative to ocean climate variability and a stock enhancement programme. *Rev. Fish. Sci.* 2013; **21**: 454–468.
- 34) Svåsand T, Kristiansen TS, Pedersen T, Salvanes AGV, Engelsen R, Navdal G, Nodtvedt. The enhancement of cod. *Fish Fish.* 2000; **1**: 173–205.
- 35) Kitada S, Hayashi T, Kishino H. Empirical Bayes procedure for estimating genetic distance between populations and effective population size. *Genetics* 2000; **156**: 2063–2079.
- 36) Kitada S, Kishino H. Simultaneous detection of linkage disequilibrium and genetic differentiation of subdivided populations. *Genetics* 2004; **167**: 2003–2013.
- 37) Kitakado T, Kitada S, Kishino H, Skaug HJ. An integrated likelihood approach for estimating genetic differentiation between populations. *Genetics* 2006; **173**: 2073–2082.
- 38) Kitada S, Kitakado T, Kishino H. Empirical Bayes inference of pairwise F_{ST} and its distribution in the genome. *Genetics* 2007; **177**: 861–873.
- 39) Nakajima K, Kitada S, Yamazaki H, Takemori H, Obata Y, Iwamoto A, Hamasaki K. Ecological interactions between hatchery and wild fish: A case study based on the highly piscivorous Japanese Spanish mackerel. *Aquacult. Environ. Interact.* 2013; **3**: 231–243.
- 40) Nakajima K, Kitada S, Habara Y, Sano S, Yokoyama E, Sugaya T, Iwamoto A, Kishino H, Hamasaki K. Genetic effects of marine stock enhancement: a case study based on the highly piscivorous Japanese Spanish mackerel. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2014; **71**: 301–314.
- 41) Kitada S, Shishidou H, Sugaya T, Kitakado T, Hamasaki K, Kishino H. Genetic effects of the long-term stock enhancement programs. *Aquaculture* 2009; **290**: 69–79.
- 42) Araki H, Cooper B, Blouin MS. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science* 2007; **318**: 100–103.
- 43) Kitada S, Kishino H, Hamasaki K. Bias and significance of relative reproductive success estimates based on steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) data: a Bayesian metaanalysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2011; **68**: 1827–1835.
- 44) Hess MA, Rabe CD, Vogel JL, Stephenson JJ, Nelson DD, Narum SR. Supportive breeding boosts natural population abundance with minimal negative impacts on fitness of a wild population of Chinook salmon. *Molec. Ecol.* 2012; **21**: 5236–5250.
- 45) Berejikian BA, Van Doornik DM, Scheurer JA, Bush R. Reproductive behavior and relative reproductive success of natural and hatchery-origin Hood Canal summer chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Can J Fish Aquat Sci.* 2009; **66**: 781–789.
- 46) Vargas K, Asakura Y, Ikeda M, Taniguchi N, Obata Y, Hamasaki K, Tsuchiya K, Kitada S. Allozyme variation of the littleneck clam *Ruditapes philippinarum* and genetic mixture analysis of foreign clams in Ariake and Shiranui Seas, Kyushu Island, Japan. *Fish. Sci.* 2008; **74**: 533–543.
- 47) Vargas K, Hamasaki K, Asakura Y, Ikeda M, Tsuchiya K, Taniguchi N, Kitada S. Genetic diversity and differentiation in allozyme and shell sculpture of the clams *Ruditapes* spp. in natural populations of Japan and China. *Fish Genet. Breed. Sci.* 2010; **40**: 37–46.
- 48) Kitada S, Fujikake C, Asakura Y, Yuki H, Nakajima K, Vargas MK, Kawashima S, Hamasaki K, Kishino H.

- Molecular and morphological evidence of hybridization between native *Ruditapes philippinarum* and the introduced *Ruditapes* form in Japan. *Conserv. Genet.* 2013; **14**: 717–733.
- 49) Shimoyama S, Ichihara T, Tsukano K, Kabashima M, Momoshima N, Komorita T, Tsutsumi H. Historical occurrence of the short-neck clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850), on the sandy flats of Ariake Bay, Kyushu, western Japan. *Plankton Benthos Res.* 2015; **10**: 20–214.
- 50) Hamasaki K, Ishibashi Y, Kitada S. Reproduction of an alien *Ruditapes* clam (Bivalvia: Veneridae) on recreational clam-gathering grounds in Tokyo Bay, Japan. *Mollusc. Res.* 2014; **34**: 54–61.
- 51) 宍道弘敏, 北田修一, 坂本 崇, 浜崎活幸. マイクロサテライト DNA による鹿児島湾のマダイ天然魚と放流魚の遺伝的変異性の評価. 日本水産学会誌 2008; **74**: 183–188.
- 52) Hamasaki K, Shishidou H, Toriya S, Sugaya T, Kitada S. Genetic impacts of hatchery fish on wild populations in red sea bream *Pagrus major* (Perciformes, Sparidae) inferred from partial sequence of the control region in mitochondrial DNA. *J. Fish Biol.* 2010; **77**: 2123–2136.