サクラマス *Oncorhynchus masou* の脊椎骨数における 野生魚-人工種苗間の比較と種苗放流が及ぼす影響

安藤 大成,^{1*} 下田 和孝,^{2a} 竹内 勝巳,² 飯嶋 亜内,^{3b}
ト 部 浩 一,³ 神力 義 仁,³ 中嶋 正 道⁴

(2019 年 2 月 5 日受付, 2019 年 5 月 13 日受理, 2019 年 8 月 29 日 J-STAGE 早期公開)

¹(地独)北海道立総合研究機構水産研究本部, ²(地独)北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場道南支場,
³(地独)北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場, ⁴東北大学大学院農学研究科

Comparison of vertebral number between wild and hatchery-reared population, and effect of
stock enhancement programs on vertebral number in masu salmon *Oncorhynchus masou*

DAISEI ANDO,^{1*} KAZUTAKA SHIMODA,^{2a} KATSUMI TAKEUCHI,² ANAI IJIMA,^{3b}
HIROKAZU URABE,³ YOSHIHITO SHINRIKI³ AND MASAMICHI NAKAJIMA⁴

¹Fisheries Research Department, Hokkaido Research Organization, Yoichi, Hokkaido 046-8555, ²Donan Research Branch, Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Yakumo, Hokkaido 043-0402, ³Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Eniwa, Hokkaido 061-1433, ⁴Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University, Aoba, Sendai, Miyagi 980-0845, Japan

Vertebral numbers in hatchery-reared and wild populations of masu salmon *Oncorhynchus masou* were compared. In addition, vertebral numbers were analyzed in wild masu salmon juveniles from rivers in which hatchery-reared fry, juveniles, and smolts had been stocked. Hatchery-reared masu salmon had fewer vertebrae than fish from wild populations. This difference may have been caused by environmental factors (incubation water temperatures) during the early developmental stages. Wild masu salmon from a river in which stock enhancement programs have been continued for a long time had fewer vertebrae than wild fish from neighboring rivers. Stock enhancement programs may genetically affect the vertebral number in wild masu salmon populations.

キーワード：サクラマス, 種苗放流, 人工種苗, 脊椎骨数, 野生魚

種苗放流が行われている魚種では、飼育環境下で体色¹⁾や鱗²⁾、鼻孔壁³⁾などの表現型が野生魚（以下、自然産卵で生まれた個体を野生魚と定義する。一世代以上にわたり自然再生産している個体で、その両親は野生魚か放流魚かは問わない⁴⁾）と異なる現象が知られており、集団判別や放流効果の推定に、このような形態的特徴を標識として利用することができる。サケ科魚類においても、飼育されている魚の鱗の大きさや体形などの表現型

が野生魚と異なることが知られている。⁵⁾ これは飼育施設内での人為的選択による遺伝的変化や飼育環境への適応により、野生魚に比べて短期間のうちに変化し、その変化が画一的で変異が少なくなることによるとされる。^{6,7)} また、サケ属魚類の表現型のうち、鰓耙数や脊椎骨数などは計数形質と呼ばれ、種により特定の値を持つことが知られている。⁸⁾ これら計数形質のうち、脊椎骨数は発生初期の段階で既に決まっており、遺伝的な影響

を受けているものの、⁹⁻¹¹⁾ 胚発生時に経験した水温により容易に変異することが知られているため、¹²⁻¹⁴⁾ 野生魚と人工種苗の発生水温が異なる場合、両群を判別できる標識として利用できると思われる。

サケ属魚類の一種であるサクラマス *Oncorhynchus masou* は北日本における重要な産業種であるが、北海道では 1970 年代より資源が減少しており、資源の回復や増大を目的に種苗生産と放流（増殖事業）が行われてきた。¹⁵⁾ 種苗生産の過程ではサケ *Oncorhynchus keta* の飼育管理に準じて、水温 8°C 程度の清澄な飼育水（湧水や地下水など）を用いて受精卵の管理が行われることが多い。一方、自然産卵しているサクラマスの産卵床内には河川水が浸透していることが知られており、産卵期間は 8 月下旬から 10 月上旬までに及ぶが、その盛期は 9 月初めから 9 月中旬とされている。¹⁶⁾ 北海道の河川における 9 月の平均水温は 11.6–15.7°C と報告されており、¹⁶⁾ 一般的なふ化場における卵管理の水温よりも高い。また、安藤ら¹⁷⁾ は 9 月下旬に採卵したサクラマス受精卵を河川水で試験的に飼育したところ、ふ化までに経験する水温は 8.3–16.5°C であり、平均 13.4°C であったことを述べている。このような発生水温の違いにより野生魚と人工種苗の脊椎骨数に差が認められれば、人為的な標識をすることなく、放流魚の混合率を推定することが可能となる。また、野生魚とは異なる環境で作出された種苗を長期間にわたり河川に放流した場合、脊椎骨数が遺

伝的に変化するのかは明らかになっていない。種苗放流を行ってきた河川のサクラマスの脊椎骨数が遺伝的に変化すれば、脊椎骨数の解析から種苗放流の影響を評価することが可能となる。

本研究はサクラマスの人工種苗と自然産卵に由来する野生魚の脊椎骨数を比較し、脊椎骨数の違いが放流魚の判別や種苗放流の影響評価に利用可能な形質かを検討した。

材料と方法

人工種苗の採集 人工種苗は北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場道南支場（以下、道南支場と称す、Fig. 1）で生産されたサクラマスを採集した。発育段階や生活史の違いが脊椎骨数へ及ぼす影響を確認するために、同一起源である人工種苗から成長段階と採集場所を変えて計 3 回（スモルト、飼育親魚、回帰親魚）の採集を行い脊椎骨数を比較した。試験に用いた集団の由来を Fig. 2 に示すと共に、採集した 3 群の詳細を以下に記す。

2006 年秋に道南支場に隣接する見市川（流域面積 70.3 km²、流程 15.4 km、以下同様）に遡上した親魚から採卵、媒精した受精卵を、道南支場の飼育用水（地下水）を用いて飼育管理した。見市川には隣接する道南支場（1983 年開設、当時の名称は北海道立水産孵化場熊石支場）により人工種苗放流が行われており、1980 年

Fig. 1 Map of the study area. The square on the map indicates the research institute (Donan Research Branch, Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization).

Fig. 2 Origin of the three groups (white/black inverted squares; hatchery-reared smolts, hatchery-reared adults, and returned adults) targeted for the analysis of vertebral number. These three groups were from the same population.

代後半からは事業規模で実施されている。見市川には2005年5月10日から6月1日にかけて1+スモルト約173,000尾が放流されており、この放流魚の河川回帰が2006年に当たることから、本試験で2006年秋に採集した親魚には、放流に由来したサクラマスが多く含まれていたと推定される。また、見市川には放流記録の詳細が確認できる1981年以降、卵埋没放流を除くと約6,460,000尾（1981–2014年）の人工種苗が放流されてきた。^{18–20)} 人工種苗の作出法は2通りあり、一つは河川へ遡上してきた親魚を捕獲後、受精卵を得て人工種苗を作出する方法（遡上系）と飼育池でサクラマスを終生飼育し、親魚まで育ててから受精卵を得て次世代の人工種苗を作出する方法（池産系）である。池産系は受精卵を安定して得ることが容易なため、数世代にわたり種卵生産を繰り返すことが可能である。見市川における1981–2014年に放流した人工種苗の内訳は池産系が約59.3%、遡上系が39.4%、由来不明1.3%となっており池産系の割合が高い。

採卵は9月22日から10月4日にかけて計6回行われ、9月28日に採卵した群（採卵盛期）の発眼時期（積算水温で約300℃日）までの飼育水温は6.7–8.8℃の範囲にあり、平均水温は約7.8℃であった。なお、同年9月下旬における見市川の河川水温（1日の平均値）は14.4–15.3℃の範囲であった。

受精から約1年8カ月かけて飼育した後、2008年5月21日に約60,000尾いた魚のうち、30,722尾をスモルト（1+）の成長段階で見市川に放流した。放流前に脂鱗と背鱗の鱗切除標識を施し、回帰時に判別ができるようにした。また、放流前（4月30日）に飼育池から54尾を採集し、脊椎骨数の解析に供した（スモルト）。残りの約30,000尾については、種卵生産用の親魚（2+）とするため、飼育池で2009年9月まで飼育を継続した。最終的に親魚として残った尾数は約8,000尾であった。2009年9月22日の採卵時に、採卵、採精に

Table 1 Sampling date, number of individuals, and vertebral number for wild masu salmon juveniles (including fry) from six rivers

River	Sampling date	Number of individuals	Vertebral number	
			Mean $\pm$ SD	Range
Haraki R.	Jul. 23, 2007	43	65.5 $\pm$ 0.91	64–67
	Jul. 30, 2009	68	65.2 $\pm$ 0.77	64–67
	Total	111	65.3 $\pm$ 0.83	64–67
Ohkamotsu R.	Aug. 5, 2008	55	65.6 $\pm$ 0.74	64–67
Assabu R.	Jul. 1–19, 2016	76	65.6 $\pm$ 0.94	63–67
Ken-ichi R.	Mar. 6–Jul. 5, 2017	195	65.1 $\pm$ 1.01	62–67
Sekinai R.	Aug. 12, 2008	61	65.5 $\pm$ 0.79	64–67
Shiribeshi-toshibetsu R.	Aug. 8–14, 2007	80	65.4 $\pm$ 0.84	64–67

用いた親魚のうち60尾をサンプリングし、脊椎骨数の計数を行った（飼育親魚）。前述の2008年5月21日に放流されたスモルトは、2009年秋に見市川へ親魚として回帰した。この親魚を2009年9月8日から10月1日にかけて、投網とたも網を用いて採集し、鱗標識の有無により人工種苗と確認された69個体を実験室へ持ち帰り、脊椎骨の計数に供した（回帰親魚）。

野生魚の採集 北海道南部に位置する原木川（13.2 km², 7.6 km）、大鴨津川（45.1 km², 16.5 km）、厚沢部川（491.7 km², 43.5 km）、見市川、関内川（23.8 km², 10.0 km）、および後志利別川（722.9 km², 80.1 km）の6河川からサクラマス稚幼魚（0+魚が主体）を採集した（Table 1）。このうち、原木川と大鴨津川の本支流、見市川の上流域を除いた中・下流域、後志利別川支流メッブ川は全ての水生動物の採捕が禁じられている保護水面に指定されている。それぞれの河川での採集月日および個体数（n）は、原木川で2007年7月23日（n=43）と2009年7月30日（n=68）と異なる年に採集されたものの、他は1年だけの採集となっており、大鴨津川では2008年8月5日（n=55）、厚沢部川では2016年7

月1日～19日 ($n=76$), 見市川では2017年3月6日～7月5日 ($n=195$), 関内川では2008年8月12日 ($n=61$), 後志利別川では2007年8月8日～14日 ($n=80$) に稚幼魚の採集が行われた。これら河川には, 卵埋没や稚幼魚の放流が繰り返し行われており, 1981–2014年までの卵埋没放流を除く稚幼魚の延べ放流数は原木川で約356,000尾(1981–1989年, 池産系100%), 大鴨津川で約768,000尾(1981–1996年, 池産系100%), 厚沢部川で約3,842,000尾(1987–2014年, 池産系18.7%, 遡上系75.8%, 由来不明5.5%), 関内川で約26,000尾(1998年, 2012年, 池産系43.4%, 遡上系56.6%), 後志利別川で約1,559,000尾(1990–1997年, 遡上系100%)となっている。^{18–21)} 稚幼魚の延べ放流尾数を流域面積で割った値を単純な放流強度と見なした場合, それぞれの河川の放流強度は原木川で26,970尾/ km^2 , 大鴨津川で17,029尾/ km^2 , 厚沢部川で7,814尾/ km^2 , 見市川で91,892尾/ km^2 , 関内川で1,092尾/ km^2 , 後志利別川で2,157尾/ km^2 となり見市川が最も大きい。

それぞれの河川で, 稚幼魚を採集した年には0+稚魚の放流は行われていないため, 採集した稚幼魚は放流個体そのものを採集しておらず, 自然産卵に由来する野生魚と見なせる。一方, 卵埋没放流は発眼卵まで人為下で飼育した卵を河床へ埋没する手法である。したがって, 発眼時期までは湧水や地下水などを用いて飼育管理されるため, 自然環境下とは異なる発育環境を経験している。サクラマスでは発眼時期までに経験した水温により脊椎骨数に変異することが知られているため,¹⁷⁾ 卵埋没放流に由来する稚幼魚も人工種苗と同じ脊椎骨数を有していると見なせる。卵埋没放流に由来する稚幼魚を採集する可能性があるのは, 採集年の前年に卵埋没放流が実施された場合である。試験場から分譲された卵を用いて民間団体でも行われているため, 詳細が不明な部分もあるが, 記録上, 稚幼魚を採集した前年に卵埋没放流の実施が確認できるのは大鴨津川のみである(2007年10月30日, 3,500粒の卵埋没実施, 下田私信)。したがって, 2008年に大鴨津川から採集した稚幼魚については, 卵埋没放流に由来する稚幼魚を採集していた可能性が考えられる。

脊椎骨の計数と解析 採集した魚は冷凍保存もしくは70%エタノールや5%ホルマリン液で固定して実験室に持ち帰り, 脊椎骨の計数に供した。脊椎骨の計数は, 真野ら²²⁾に従い, 魚体を解剖して脊椎のみを慎重に取り出し, アリザリンレッドSで染色後に実体顕微鏡下で頭部直後の椎骨から尾部棒状骨までを計数した。

脊椎骨数の平均値の検定には一元配置分散分析を用い, 3群以上の比較において有意差が認められた場合は, Tukey検定を用いて群間の差異を検定した。有意水準

は5%とした。最初に人工種苗の3群間(スモルト, 飼育親魚, 回帰親魚), 原木川で採集した2群間(2007年と2009年採集群)で平均値の差の有無を検定した後, 野生魚の採集を行った6河川に人工種苗を加えた7集団間で脊椎骨数を比較した。

結 果

人工種苗の脊椎骨数 脊椎骨数(平均値 $\pm$ 標準偏差)はスモルトで 64.5 ± 0.97 (範囲62–67), 飼育親魚で 64.6 ± 1.06 (範囲61–67), 回帰親魚で 64.6 ± 0.90 (範囲62–66)であり, 群間で有意差は見られなかった($p=0.90$)。そこで, 3群をまとめて以降の解析を行うこととした。人工種苗に由来する3群をまとめた脊椎骨数は 64.5 ± 0.97 ($n=183$)であった(Table 2)。

野生魚の脊椎骨数 原木川から採集したサクラマスの脊椎骨数は, 2007年採集群が 65.5 ± 0.91 (範囲64–67), 2009年採集群が 65.2 ± 0.77 (範囲64–67)であり, 両群の間に有意差は見られなかった($p=0.12$)。採集年の

Table 2 Sampling date, number of individuals, and vertebral number in hatchery-reared masu salmon

Stage (age)	Sampling date	Number of individuals	Vertebral number	
			Mean $\pm$ SD	Range
Hatchery-reared smolts (1+)	Apr. 30, 2008	54	64.5 ± 0.97	62–67
Hatchery-reared adults (2+)	Sep. 22, 2009	60	64.6 ± 1.06	61–67
Returned adults (2+)	Sep. 8–Oct. 1, 2009	69	64.6 ± 0.90	62–66
Total		183	64.5 ± 0.97	61–67

Fig. 3 Vertebral numbers of masu salmon from six rivers and a hatchery-reared population on Hokkaido Island. Bars indicate standard deviation. Identical letters on the bars indicate that differences are not statistically significant according to Tukey's test. Figures in parentheses indicate the number of individuals.

異なる2群を合わせて以降の解析を行うこととし、兩年を合わせた原木川の集団の脊椎骨数は 65.3 ± 0.83 ($n = 111$) であった。他の河川のサクラマスの脊椎骨数はそれぞれ、大鴨津川が 65.6 ± 0.74 (範囲 64–67)、厚沢部川が 65.6 ± 0.94 (範囲 63–67)、見市川が 65.1 ± 1.01 (範囲 62–67)、関内川が 65.5 ± 0.79 (範囲 64–67)、後志利別川が 65.4 ± 0.84 (範囲 64–67) であった (Table 1)。これら野生魚6集団に人工種苗を加えた7群間で検定を行ったところ有意差が見られ、人工種苗は野生魚の6集団よりも脊椎骨数が有意に少なかった ($p < 0.001$; Fig. 3)。また、野生魚の比較では、見市川を除く他の5河川間には有意差は認められなかった ($p = 0.62$ – 1.00)。見市川から採集した野生魚の脊椎骨数は大鴨津川、厚沢部川、関内川より有意に少なかったが ($p = 0.002$ – 0.018)、原木川及び後志利別川とは有意差は認められなかった ($p = 0.24$, $p = 0.10$)。

考 察

本研究よりサクラマスの人工種苗の脊椎骨数は、同じ地域の野生魚よりも少ないことが明らかとなった。サクラマスの脊椎骨数に影響を与える要因と考えられている水温について見ると、¹⁷⁾ 人工種苗は平均水温約 7.8°C の地下水で発眼時期まで飼育管理されていた。本研究では見市川以外の河川水温の実測データはないが、人工種苗の採卵時期である9月下旬の平均水温は大鴨津川で 14.5 – 16.4°C 、後志利別川で 12.0 – 13.2°C との報告があり、²³⁾ 人工種苗の受精卵に比べて高水温 (河川水温) で発生が進んだことが推測できる。ニジマス *Oncorhynchus mykiss* や北米のサケでは 7 – 8°C の水温で飼育された魚は 10 – 15°C の水温で飼育された魚よりも脊椎骨数が多くなることが知られている。^{13,24,25)} 一方、北海道のサケやサクラマスでは受精卵の時期に 8 – 9°C で飼育された魚よりも、 4°C の低水温や 13 – 16°C の高水温で飼育された魚の脊椎骨数が多くなるV字状 (もしくはU字状) の反応を示すことが知られている。^{14,17)} この傾向は、マスノスケ *Oncorhynchus tshawytscha* でも報告されている。¹²⁾ したがって、9月に採卵され、地下水で飼育管理されたサクラマス人工種苗の脊椎骨数は、水温の影響により野生魚より少なくなったと考えられる。調査した全ての河川で野生魚の方が人工種苗よりも脊椎骨数が多かったことから、ふ化まで河川水より低い温度で飼育管理された人工種苗を河川へ放流した場合、脊椎骨数の差から、人工種苗の野生資源への混合率を推定できる可能性が高いと考えられた。

脊椎骨数は被食に影響を与える例も知られているが、^{26,27)} 本研究では人工種苗の3群間 (スモルト、飼育親魚、回帰親魚) で平均値に差は見られなかった。そのため、脊椎骨数に対する自然選択の影響はないと見な

し、採集群をプールして解析を行った。また、野生魚の集団は2007–2017年の異なる年に採集しているが、原木川では採集年による脊椎骨数の差異は見られなかったため、採集年が違っても、各河川の集団の特性が反映されていると仮定して解析を行った。サケでは1950年代と2000年代にはほぼ同じ条件下で、同一河川のサケ受精卵の飼育を行い脊椎骨数を比較したところ、両群の平均値に差がなかった例も報告されている。²⁸⁾ したがって、脊椎骨数は環境要因が変わらなければ遺伝的要因により長期間維持される形質であると言える。

人工種苗が長期間にわたり放流されてきた見市川の野生魚は、人工種苗よりも脊椎骨数が多かったものの、近隣の大鴨津川、厚沢部川、関内川の野生魚と比べると有意に少なかった。大鴨津川では前年に実施された卵埋没放流を採集した可能性も考えられるが、埋没した卵数が少なかったこともあり、その影響が小さかったと考えられる。本研究で採集した見市川のサクラマス稚幼魚は自然再生産に由来する野生魚であり、卵埋没放流や人工種苗に由来する放流魚は混じっていない。見市川の野生魚の脊椎骨数は、脊椎骨数の少ない人工種苗を長期間にわたり放流してきたことにより、子孫の形質も遺伝的に影響を受けた可能性が考えられる。このメカニズムは不明であるが、人工種苗を継代飼育するうちに (池産系)、少ない脊椎骨数が遺伝的に固定され、放流後、子孫にもその形質が受け継がれた可能性が考えられる。通常の自然産卵であれば、発生時の河川水温 (高水温) により、脊椎骨数は近隣河川である厚沢部川や関内川と同じ高い値に保たれたと思われるが、人工種苗の脊椎骨数は少ないため、環境要因による変異が起こっても元の脊椎骨数の値まで達しなかったものと思われる。サクラマスの脊椎骨数は初期発生時の発育水温により変異するため、¹⁷⁾ 一世代だけで考えると環境要因の影響が大きいと言える。しかし、見市川の事例のように長期的な視点で見ると、自然界の環境要因よりも遺伝的な影響が強く現れる可能性が考えられた。環境により変異した表現型が遺伝的にも変化しうる可能性は興味ある問題だが、本研究は野外調査による結果からの考察であることから結論づけることはできない。この問題は今後の実験系を用いた詳細な検討が必要になると考える。魚類の脊椎骨数は成熟体サイズが大きい魚種ほど多い傾向があることが知られており (pleomerism)、この傾向は同一種内の集団間でも見られる場合があるとされている。²⁹⁾ 野生魚の脊椎骨数が遺伝的に減少していた場合、成熟体サイズが小型化する可能性も懸念される。一方、厚沢部川のように見市川に次いで多くの種苗が放流されたにもかかわらず、高い平均値を示す河川も見られた。これは放流強度が小さかったためと思われる。厚沢部川と見市川における0+稚幼魚の生息密度 (年平均値) を比較すると、厚沢部川

(2013–2015 年)の生息密度は $0.03\text{--}0.33$ 尾/ m^2 に対し、見市川 (2001–2014 年)の生息密度は $0.10\text{--}0.33$ 尾/ m^2 と報告されている。³⁰⁾ 稚幼魚の生息密度は両河川で大きく変わらないが、見市川の生息密度は野生魚と放流魚を含む値であるのに対し、厚沢部川の値は野生魚のみの生息密度であるため、厚沢部川では自然再生産が多く行われていることが推測される。また、厚沢部川の流域面積が見市川より大きいことを考えると、厚沢部川における野生魚の自然再生産は見市川よりも多いと推定され、放流魚の影響が小さかったことが一因として考えられた。また、見市川は保護水面であるのに対し、厚沢部川は遊漁のできる河川であるため、放流された魚も遊漁の影響を受けた可能性があり、^{31,32)} 実際の放流強度は計算値よりも小さかった可能性も考えられる。一方、原木川の脊椎骨数は見市川に次いで低い値を示したが、放流強度も見市川の次に高く、放流魚の由来も池産系であったことが影響しているのかもしれない。したがって、種苗放流による野生魚の脊椎骨数への影響は放流強度だけではなく、放流した種苗の由来や河川形態により異なるものと考えられる。

人工種苗の脊椎骨数が野生魚と異なることを利用し、短期間の調査では両群の判別を行える利点が考えられる。一方で、本研究の見市川の事例で見られたように、周辺河川の野生魚に比べて脊椎骨数が少ない場合、過去に種苗放流の影響を強く受けた可能性が考えられ、種苗放流の影響評価にも利用できる可能性がある。見市川及びその周辺河川のサクラマスは過去にも調べられている。真野²²⁾は 1990 年に北海道における日本海側の 7 河川からサクラマスを採集し脊椎骨数を調べ、低緯度に位置する河川のサクラマスは高緯度に位置する河川のサクラマスよりも脊椎骨数が多く、南高北低の地理的クラインが見られることを示している。この中には見市川も含まれているが、見市川の集団の脊椎骨数 (65.3 ± 0.93) は、河口間の直線距離で約 140 km 北部に位置する積丹川の脊椎骨数 (65.5 ± 0.88) より低い値を示しており、南高北低の地理的クラインから外れた値となっている。真野²²⁾が採集したサクラマスは放流に由来しない野生魚であるが、この時既に事業規模での種苗放流が行われていたため、その影響を受けたことにより脊椎骨数が低値を示した可能性が考えられる。見市川と積丹川の脊椎骨数の差は 0.2 と小さいが、積丹川が見市川よりも北部に位置していることを考えると、地理的クラインの影響により両河川の脊椎骨数の差を正確に評価するのは難しい。本研究で調べた見市川と関内川 (河口間の直線距離は約 7 km) や見市川と厚沢部川 (河口間の直線距離は約 24 km) のように、当時の見市川の脊椎骨数と近隣河川の野生魚の脊椎骨数を比較した場合、脊椎骨数の差はもっと大きく観察された可能性もある。

また、長内・大塚¹⁶⁾も 1960 年代に採集した見市川のサクラマスの脊椎骨数を調べており、報告されたデータより計算すると平均脊椎骨数は 64.5 ± 1.34 となり、近隣河川である後志利別川 64.6 ± 1.12 と大差ない値となっている。なお、真野²²⁾と長内・大塚¹⁶⁾の脊椎骨数は約 1 個異なるが、これは計数方法の違いに起因している。³³⁾ 長内・大塚¹⁶⁾の報告値は種苗放流の影響がほとんど無いと考えられる時代のデータである。したがって、見市川のサクラマスの脊椎骨数は種苗放流に伴い、近隣の河川よりも減少した可能性も考えられる。

以上より、サクラマスの脊椎骨数は標識として利用可能な形質と考えられたが、脊椎骨数の違いが種苗自体の生残や野生魚の生態に影響していないことが前提となる。脊椎骨数のモードが自然選択により変化している例や水温選択性との関連を示唆する例も報告されているため、^{34,35)} 自然界とは異なる水温で発育させた人工種苗や近隣の河川に比べて少ない脊椎骨数を持つサクラマス野生魚の遊泳能力など種苗性を調べておくことが必要である。また、放流強度の大きい河川では、野生魚の脊椎骨数にも人工種苗の特徴が現れたと考えられた。サクラマスの亜種であるアマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* では体表の黒点数と体長の間の相関係数が調べられており、放流魚の遺伝子浸透の影響を強く受けた集団ほど相関係数が小さくなり、表現型が変化することが報告されている。³⁶⁾ このような事例からも、放流は野生魚の表現型を遺伝的に変化させることが考えられ、サクラマスでも継代を繰り返した池産系を放流する場合には注意が必要と考えられた。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、サクラマスのサンプリングには北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場の大森始氏、青山智哉氏、村上豊氏、楠田聡博士にご尽力いただきました。本稿の執筆やデータのとりまとめにあたり、北海道立総合研究機構水産研究本部 (当時)の志田修博士、さけます・内水面水産試験場 (当時)の宮腰靖之博士にご指導頂きました。また、編集委員と 2 名の匿名査読者には本稿の内容について、大変有益な助言を頂きました。ここに記して厚くお礼申し上げます。

文 献

- 1) Atsuchi S, Masuda Y. Effectiveness of the releases of hatchery-produced stock of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in Kagoshima Bay, southern Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2004; **70**: 910–921 (in Japanese with English abstract).
- 2) Murakami T, Aida S, Yoshioka K, Umino T, Nakagawa H. Deformity of agglutinated pelvic fin membrane in hatchery-reared black rockfish *Sebastes intermis* and its application for stock separation study. *Fish. Sci.* 2004; **70**:

- 839–844.
- 3) Shishidou H, Kitada S. Contribution of hatchery-reared red sea bream *Pagrus major* to the commercial landings in Kagoshima Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2007; **73**: 270–277 (in Japanese with English abstract).
- 4) 森田健太郎, 大熊一正. サケ：ふ化事業の陰で生き長らえてきた野生魚の存在とその保全. 魚類学雑誌 2015; **62**: 189–195.
- 5) Fleming IA, Jonsson B, Gross MR. Phenotypic divergence of sea-ranched, farmed, and wild salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994; **51**: 2808–2824.
- 6) Taylor EB. Differences in morphology between wild and hatchery populations of juvenile coho salmon. *Prog. Fish. Cult.* 1986; **48**: 171–176.
- 7) Fleming IA, Gross M. Evolution of adult female life history and morphology in a Pacific salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*). *Evolution* 1989; **43**: 141–157.
- 8) Hikita T. Ecological and morphological studies of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) with particular consideration on phylogeny. *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery* 1963; **17**: 1–97.
- 9) Ando D, Mano S, Koide N, Nakajima M. Estimation of heritability and genetic correlation of number of abdominal and caudal vertebrae in masu salmon. *Fish. Sci.* 2008; **74**: 293–298.
- 10) Ando D, Mano S, Shimoda K, Shinriki Y, Koide N, Nakajima M. Heritability estimates by intra-sire regression of offspring on dam and half-sib analysis of the number of gill rakers and vertebrae in masu salmon, *Oncorhynchus masou masou*. *Fish. Genet. Breed. Sci.* 2008; **38**: 87–96.
- 11) Ando D, Murooka M, Shimoda K, Hayano H, Sasaki Y, Miyakoshi Y, Nakajima M. Estimation of heritability of vertebral number in chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Fish. Sci.* 2017; **83**: 413–423.
- 12) Seymour A. Effects of temperature upon the formation of vertebrae and fin rays in young Chinook salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1959; **88**: 58–69.
- 13) Beacham TD, Murray CB. The effect of spawning time and incubation temperature on meristic variation in chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Can. J. Zool.* 1986; **64**: 45–48.
- 14) Ando D, Shinriki Y, Miyakoshi Y, Urabe H, Yasutomi R, Aoyama T, Sasaki Y, Nakajima M. Seasonal variations in and effect of incubation water temperature on vertebral number in naturally spawning chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Fish. Sci.* 2011; **77**: 799–807.
- 15) Nagata M, Miyakoshi Y, Urabe H, Fujiwara M, Sasaki Y, Kasugai K, Torao M, Ando D, Kaeriyama M. An overview of salmon enhancement and the need to manage and monitor natural spawning in Hokkaido, Japan. *Environ. Biol. Fish.* 2012; **94**: 311–323.
- 16) 長内 稔, 大塚三津男. サクラマスの生態に関する研究 I, 潮河サクラマスの形態と産卵生態について. 北海道立水産孵化場研究報告 1967; **22**: 17–32.
- 17) 安藤大成, 下田和孝, 竹内勝巳, 飯嶋亜内, 卜部浩一, 神力義仁, 中嶋正道. サクラマスの脊椎骨数に及ぼす飼育水温の影響. 水産育種 2018; **48**: 59–66.
- 18) 昭和 55 年度～平成 21 年度北海道立水産孵化場事業成績書. 北海道立水産孵化場, 恵庭. 1981–2011.
- 19) 昭和 55 年度～平成 8 年度北海道さけ・ますふ化場事業成績書. 北海道さけ・ますふ化場, 札幌. 1982–1997.
- 20) 平成 22 年度～平成 27 年度道総研さけます・内水面水産試験場事業報告書. さけます・内水面水産試験場, 恵庭. 2012–2017.
- 21) 平成 9 年度さけ・ます資源管理センター業務報告書. さけ・ます資源管理センター, 札幌. 1998.
- 22) 真野修一, 菅野泰次, 木下哲一郎, 前田辰昭, 久新健一郎. 北海道の日本海岸河川に分布するサクラマスの生態的特徴と計数形質の変異. 北海道大学水産学部研究集報 1991; **42**: 147–159.
- 23) 平成 10 年～平成 12 年度サケ・マス保護水面管理事業調査報告書. 北海道立水産孵化場. 恵庭, 2000–2002.
- 24) Garside ET. Developmental rate and vertebral number in salmonids. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1966; **23**: 1537–1551.
- 25) Kwain W. Embryonic development, early growth, and meristic variation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to combinations of light intensity and temperature. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1975; **32**: 397–402.
- 26) Swain DP. Evidence of selection for vertebral number of fry in peamouth *Mylocheilus caurinus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1988; **45**: 1279–1290.
- 27) Swain DP. Selective predation for vertebral phenotype in *Gasterosteus aculeatus*: reversal in the direction of selection at different larval sizes. *Evolution* 1992; **46**: 998–1013.
- 28) Ando D, Shimoda K, Shinriki Y, Urabe H, Aoyama T, Nakajima M. Inflexibility of vertebral number in chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Fish. Sci.* 2010; **76**: 761–767.
- 29) Lindsey CC. Pleomerism, the widespread tendency among related fish species for vertebral number to be correlated with maximum body length. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 1975; **32**: 2453–2469.
- 30) 青山智哉, 神力義仁, 大森 始, 竹内勝巳. 北海道南西部厚沢部川水系における野生サクラマス幼魚の分布と生息密度 (資料). 北海道水産試験場研究報告 2017; **92**: 59–63.
- 31) Ando D, Miyakoshi Y, Takeuchi K, Nagata M, Sato T, Yanai S, Kitada S. Estimates of numbers of juvenile masu salmon *Oncorhynchus masou* caught by recreational anglers in an urban stream. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2002; **68**: 52–60 (in Japanese with English abstract).
- 32) 安藤大成, 宮腰靖之. 河川下流域に放流されたサクラマスモルトの遊漁による釣獲尾数の推定. 北海道立水産孵化場研究報告 2003; **57**: 49–53.
- 33) 安藤大成. 長内・大塚 (1967), 研究報告から長内さんを偲ぶ. 魚と水 2011; **47**: 6–7.
- 34) Tibblin P, Berggren H, Nordahal O, Larsson P, Forsman A. Causes and consequences of intraspecific variation in vertebral number. *Scientific Reports* 2016; **6**: 26372.
- 35) Reimchen TE, Cox KD. Differential temperature preferences of vertebral phenotypes in *Gasterosteus*. *Can. J. Zool.* 2016; **94**: 1–5.
- 36) Kawamura K, Furukawa M, Kubota M, Harada Y. Effects of stocking hatchery fish on the phenotype of indigenous populations in the amago salmon *Oncorhynchus masou ishikawae* in Japan. *J. Fish Biol.* 2012; **81**: 94–109.