

放流個体と天然個体の遺伝的相違が放流効果におよぼす影響
原田泰志 (東京水産大学資源管理学科)

Inadaptive nature of released fish seedling and its influence on the resource
enhancement by stocking
Yasushi Harada
(Department of Fisheries Resource Management, Tokyo University of Fisheries)

ABSTRACT

In recent years, stocking of natural population by fish seedlings, which are artificially produced or are transferred from other populations, are performed in order to enhance fishing productivity. Two kinds of resource enhancement effect are expected to result from such artificial stockings: direct (intra-generation) effect from the recruitment of stocked individuals themselves and the indirect (inter-generation or reproductive) effect from the increase in the recruitment caused by the reproduction of stocked individuals. For several reasons, artificially reared or foreign seedlings are expected to be less adaptive than the natural ones. Therefore, reproduction of the stocked individuals not only has a positive effect of short term increase in the recruitment, but also has a negative effect of long term genetic deterioration. In this paper, I analyze the effect of the inadaptive nature of the seedlings on the resource enhancement by using simple mathematical models, and show that the total effect of the reproduction of the inadaptive seedlings is negative. I also discuss some possible means to lessen this negative effect.

はじめに

「とる漁業からつくる漁業へ」のかけごえのもとに、漁業資源生物の再生産や成長に人間が手を貸して漁場の生産性を高めようという「栽培漁業事業」が推進されている。その中心のひとつが、人間の手で生産したり、他の場所の自然集団から採集してきた魚介類の稚仔(種苗)を天然の資源に添加する種苗放流事業である。

種苗放流事業の経済性を評価し、効果的な放流のありかたを考えるためには、さまざまな生物的・経済的要因が放流効果に及ぼす影響を数理モデルによって検討することが不可欠である。本論文ではそのひとつの試みとして、種苗と天然個体の遺伝的相違が放流効果におよぼす影響を考察する。

種苗放流は、天然の再生産の状態に応じて2つに分けられる。一つは、天然状態でも資源は再生産しており、ある程度の漁獲は維持できるのだが、それだけでは漁業生産が低くなってしまうので、放流して天然の再生産力を補う場合である。アワビやガザミ、マダイ、クロダイ、天然遡上のある川におけるアユなどがこの類型に入ろう。この場合には、放流による資源量の増加は、放流した種苗が成長して漁獲対象になることによる直接効果と、漁獲をまぬがれた種苗が再生産(繁殖)に加わることにより資源量が増加

する再生産（間接）効果の両方により生ずると考えられる。もう一つは、自然条件下での再生産はないか、あっても無視できる場合である。この場合、資源のほとんどは放流種苗が成長したものとなる。天然遡上のない川におけるアユなどがこの類型に入ろう。この場合には再生産効果はないか、あってもほとんど無視できる。

前者の類型に属する場合には、以下に述べるいくつかの理由から、放流される種苗はもとから存在する天然のものに比べて低い適応度しかあげられないと考えられる。別の場所で生産された、放流場所にもとはいなかった遺伝的系統や近縁種の種苗を移植放流する場合、移植個体は放流場所にあまり適応していない可能性がある。たとえばサケでは、もといた系統の回帰率に比べて移植系統の回帰率が劣ることが知られている（Altukhov & Salmenkova, 1987）。また、放流場所で採取された親に由来する種苗を放流する場合でも、親として選ばれる個体や種苗が人為的選択を受けたり、自然状態で受けていた選択圧から開放されたりすることもある。たとえば、産卵床の構築や配偶行動をする必要がないため、自然状態での繁殖が不得手な個体を選ばれてしまう可能性がある。また、採卵や受精の作業を行ないやすい親が選ばれることもあるかもしれない。実際、サケの小型化の原因として、配偶・産卵行動に対する選択圧からの解放や種苗生産段階における小型オスの選択的利用をあげる研究者もいる（Mart Gross私信）。また、人工的環境に適応しているが、天然環境に適応していない遺伝的性質を持った種苗が選ばれる可能性もある。人工種苗由来のアワビは、天然のものに比べて捕食されやすく漁獲されやすいといわれている（田中栄次ほか私信）。種苗は稚仔期を人工的環境下でぬくぬくと育てること、ときには種苗の親が人工的環境で大きくされたり、経代飼育されたりすることなどを考えれば、このような人為選択の危険があることは明らかだろう。

種苗由来個体の再生産は、産まれてくる稚仔の数を増加させる効果があるから、漁業生産にプラスに作用すると普通は考えられている。しかし、一方で種苗由来個体の遺伝子型の頻度が資源集団中で増加することになるため、もし種苗由来個体が天然個体に遺伝的に劣っている場合には、集団の生産力をさげるなどの悪影響を及ぼす可能性も考えられる。このような場合、種苗由来の個体の再生産は両刃の剣として働くのである。できるだけ後者の効果を小さくしながら、前者の効果を大きくするのがよいのはいうまでもない。本論文では、簡単な数理モデルによりこれらの効果について解析した結果を報告する。そしてその結果をもとに、望ましい放流種苗はどのようなものであるかについても少し考察してみる。

無性繁殖モデルとその解析

まず簡単のため、放流個体と天然系統が遺伝的に独立に再生産すると仮定した、すなわち、それぞれがあたかも無性繁殖するかのように仮定したモデルを用いて解析する。現実には無性繁殖する漁業資源はほとんど存在しないが、放流系統が天然集団へ浸透していく様子について定性的には同様の予想を与えると考えられる（後に示すように、ここで示す無性繁殖モデルは有性繁殖モデルの単純な場合と一致する）。後に有性生殖の効果も考察する。

たとえば、次のようなモデルが考えられる。

$$x_{t+1} = s_x \phi[(1-f)\{r_x x_t + r_y(y_t + kz)\}](1-f)r_x x_t \quad (1-a)$$

$$y_{t+1} = s_y \phi[(1-f)\{r_x x_t + r_y(y_t + kz)\}](1-f)r_y(y_t + kz) \quad (1-b)$$

ここで x 、 y はそれぞれ天然系統および放流系統の再生産に由来する加入量（個体数）、 z は放流量、 k はその加入率、 s は加入前生残率、 r は産卵量、 $\phi[\cdot]$ は密度依存的生存率をあらわす関数、 f は漁獲死亡割合である（「加入」とは漁獲可能になることを意味する）。放流場所での適応度において、放流系統は天然系統に劣る、すなわち $r_x s_x > r_y s_y$ と仮定する。

このモデルを用いて、放流量 (z) を変えたときに定常資源量 ($x^* + y^* + kz$) がどのように変化するかを考察する。未放流時の定常資源量と放流時の資源量の差が総放流効果である（以下、この節の結果の導出については付録1を参照してほしい）。

放流系統は

$$0 < z < \frac{(r_x s_x - r_y s_y) x_0}{k s_x r_y} \quad (2)$$

のときに、天然系統と共存する。 x_0 は未放流時の天然系統の平衡資源量である。このときの総放流効果は

$$\begin{aligned} E_T &= x^* + y^* + kz - x_0 \\ &= \frac{(r_x - r_y)}{r_x s_x - r_y s_y} s_x kz \end{aligned} \quad (3)$$

となる。このうち、直接効果は

$$E_D = kz \quad (4)$$

だから、再生産（間接）効果は

$$\begin{aligned} E_I &= E_T - E_D \\ &= x^* + y^* - x_0 \\ &= -\frac{(s_x - s_y)}{r_x s_x - r_y s_y} r_y kz \end{aligned} \quad (5)$$

となる。これから、2系統共存時の放流効果について次のようなことがわかる。

1. 総放流効果は $s_x > s_y$ のときには r_y の減少関数になる。また、 $s_x > s_y$ かつ $r_y > r_x$ のときには $E_T < 0$ となる。

2. 間接効果（再生産効果）は $s_x > s_y$ のときには負になる。

すなわち、加入前生存率において放流系統が天然系統に劣るときには放流系統の再生産能力が低いほうが総放流効果が高くなり、放流系統の再生産は有害である。またその場合、放流系統の再生産能力が天然系統より高いと、放流すればするほど資源量が減少してしまうという困ったことが起こる。

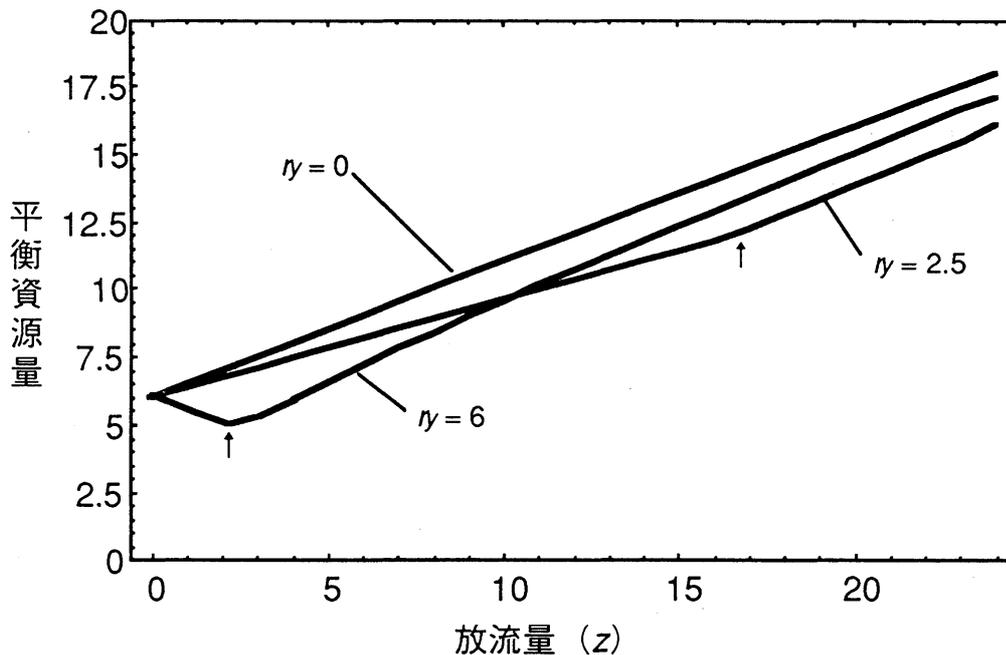
先に述べた理由から、放流系統は加入前生存率において天然系統に劣る可能性が高い。このことを考えると、同一の放流量なら再生産能力のできるだけ低い種苗が望ましいことになる。これは、放流系統と天然系統が共存する場合、すなわち放流量が(2)式の上限以下の場合についての結果である。

放流量が(2)式の上限以上の場合には放流系統だけで占められてしまうことになるが、この場合は果たしてどうであろうか。密度依存的生残率としてBeverton-Holt式

$$\phi[x] = \frac{\beta}{\alpha + x}$$

を用いて計算してみた。図1に示すように、再生産する種苗どうしの比較では産仔数の多い種苗が高い効果をあげる（高い平衡資源量をもたらす）ことになるが、再生産がない種苗に比べると低い放流効果しか上げられないことがわかる。すなわち、再生産しない種苗ができればそれにこしたことはない。

図1：放流量と平衡資源量の関係
用いたパラメータは以下のとおり
 $s_x=0.5, s_y=0.3, r_x=5,$
 $f=0.5, k=0.5, \alpha=10, \beta=20$
また「↑」は天然系統が絶滅する点



ただし、ここでの「再生産能力が低い（ない）」ということばの意味は、「ウリミバエの不妊虫放飼による防除」などにおける「不妊」の意味するところとは異なるので、少し注意が必要である。ウリミバエの場合には、不妊オスと交尾したメスは発生しない卵を産み、繁殖能力のある個体の繁殖が、能力のない個体により妨害される結果となった。我々の場合の再生産能力が低い（ない）とは、このような、他個体の繁殖の妨害は

意味せず、ただ自個体が再生産をあまり（全く）しないことだけを意味する。メスの場合にはたとえば産卵数が少ない（0である）ということが対応するし、オスの場合にはメスに対する魅力やメスをめぐる競争能力が乏しい（ない）ということが対応するだろう。メスの場合には、産卵床などの繁殖に必要な資源をめぐるメス間の競争が小さい場合には卵が発生しないということでもいいたろう。しかし、オスの場合には授精した卵が正常に発生しないのは問題である。たとえば3倍体のオスマゴは配偶行動を行ない、メスの産卵を促すことができるが、たとえ授精したとしても卵は正常に発生しない（Kitamura et al 1991）。このような場合には、他個体の繁殖の妨害になるわけで、当然放流効果にとって有害である。

再生産しないという意味で、うまくいっている例としてあげられるのが、湖産あゆの河川放流である。湖産あゆが海に流入する河川に放流された場合、海あゆとの産卵時期の相違（湖産の方が半月から1ヶ月早い）や稚仔の低い塩分耐性のため、湖産あゆの再生産や海あゆとの遺伝的交雑は起こっていないといわれ（石田 1988など）、実際、それを示唆する遺伝学的研究もある（パステネ&沼知 1991）。

有性繁殖モデル

現実には種苗放流が行なわれている資源生物は有性的に繁殖するが、ここまでの解析では簡単のため、放流系統と天然系統との間の遺伝的交流がないモデルを用いてきた。この節では、有性生殖を仮定したモデルを用いて解析してみる。特に注目するのは、放流種苗の性比が放流効果に及ぼす影響である。性比をゆがめることにより、非適応的遺伝子の浸透を妨げ、放流効果の低下を防げないかと考えたわけである。簡単のために半数体を仮定したモデルを用いる。

天然系統も放流系統も1:1の性比で子を産み、生存率や加入率に雌雄差がないとすると、再生産による加入量はやはり雌雄同数になる。だから、それぞれの系統の各性の加入量の動態はたとえば次のような式であらわすことができる。

$$x_{t+1} = \frac{1}{2} s_x \phi [B_{xt} + B_{yt}] \left\{ \frac{1}{2} B_{xt} + \frac{1}{2} (B_{xt} + B_{yt}) \frac{Q_{xt}}{Q_{xt} + Q_{yt}} \right\} \quad (6-a)$$

$$y_{t+1} = \frac{1}{2} s_y \phi [B_{xt} + B_{yt}] \left\{ \frac{1}{2} B_{yt} + \frac{1}{2} (B_{xt} + B_{yt}) \frac{Q_{xt}}{Q_{xt} + Q_{yt}} \right\} \quad (6-b)$$

ただし、 B は各系統の総産仔数で

$$\begin{aligned} B_{xt} &= (1-f) b_x x_t \\ B_{yt} &= (1-f) b_y (y_t + k(1-v)z) \end{aligned} \quad (7)$$

Q は各系統のオスとしての繁殖能力の総和で

$$\begin{aligned} Q_{xt} &= (1-f) q_x x_t \\ Q_{yt} &= (1-f) q_y (y_t + kvz) \end{aligned} \quad (8)$$

である。ここで、 b 、 q はそれぞれ各系統のメス一個体の産仔数とオス一個体の繁殖能力、

v は放流性比（オスの割合）である。

簡単のために両系統とも $b=q$ としたモデルで解析した結果を以下に示す。ただし密度依存的生存率の関数はさきほどと同じくBeverton & Holtの再生産式を用いた。放流性比が1:1 ($v=0.5$) の場合には、 $r=0.5b$ などと置き換えることにより、無性モデルと同じモデルが得られ、放流量があまり多くなく、2系統が共存する範囲では再生産能力の小さい種苗のほうが高い効果を上げるなど、無性モデルについてもとめた性質はそのままこの有性モデルでも成立する。

v と平衡資源量の関係を見てみると（図2）、メスにかたよった性比にした場合に放流効果が高いことがわかる。これは、同じ図に示すように、性比がかたよっていたほうが、放流系統の遺伝子の個体群への浸透度が低くなること、また、オスにかたよっているよりメスにかたよっているほうが再生産される稚仔数が多くなることによると考えられる。すなわち放流種苗の性比をできるだけメスにかたよらせたほうがよいことになる。ただし、図2に同時に示されているように、さきほどと同じ数値例ではメスに極端にかたよらせないかぎり、再生産をしない種苗が放流できればそのほうがより大きな効果をあげられる。

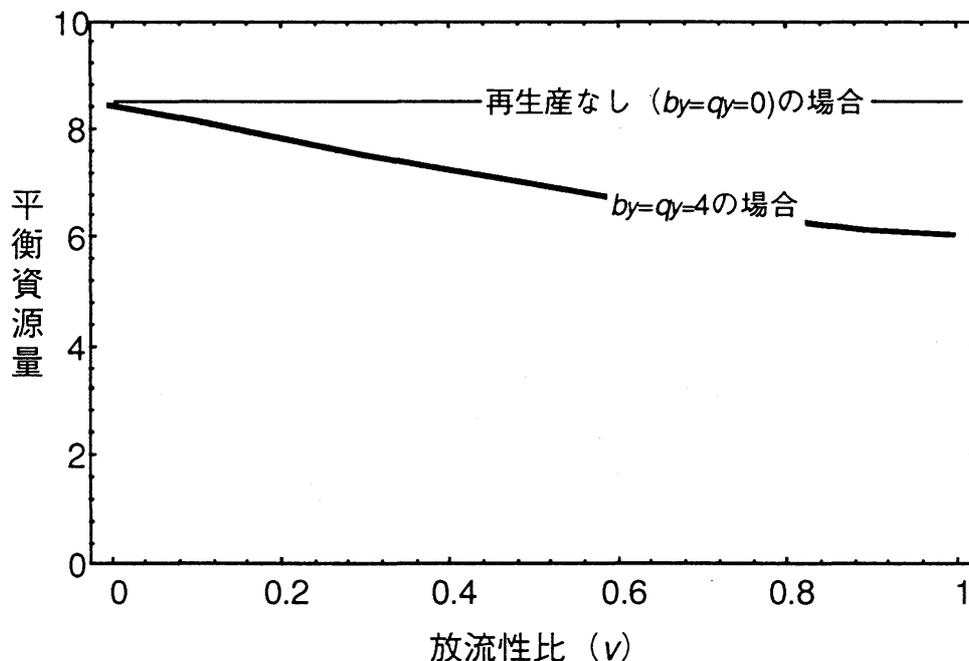
また、性比は1:1のままにオスの繁殖力 (q_y) を0にしても、定性的には同様の効果を上げることができると考えられるが、これはまだ解析していない。

図2：性比と平衡資源量の関係

用いたパラメータは以下のとおり

$$s_x=0.5, s_y=0.3, b_x=q_x=5, b_y=q_y=4,$$

$$f=0.5, k=0.5, z=5, \alpha=10, \beta=20$$



議論

種苗放流事業の経済性を評価し、効果的な放流のありかたを考えるための試みとして、日本栽培漁業協会を中心にしたグループにより放流効果評価モデルとよばれるシミュレーションモデルが作成されている（放流効果評価モデル（バージョン2.0）（日本栽培漁業協会、1990））。これは資源の動態のみならず経済的要因やさまざまな漁業規制までもとりこんだ、包括的なモデルであり、個別の漁業におけるさまざまなパラメータを代入してやれば、放流効果の予想ができるというものである。しかし反面、その包括性ゆえに複雑になり、このモデルの解析からは放流効果決定の本質的過程が見えてきにくいきらいがある。そこで著者は、解析的取り扱いが可能な比較的単純なモデルを用いて、種苗放流の効果が決定される個体群生態学的機構を明らかにしようとして、個体群動態モデルを用いて解析してきた。本論文では、それに集団遺伝学的側面も取り込んだモデルを用い、放流個体と天然個体の遺伝的相違が放流の効果に与える影響について検討した。

遺伝的に劣る種苗を放流すると、再生産効果がマイナスになるというのが主要な結果である。そのため、直接効果のみで採算がとれないときに、再生産効果で採算がとれるようになることはないことになり、また、再生産しない種苗がもっとも高い放流効果を上げることになる。

非適応的性質の浸透を避ける方策としては

1. 遠方からの移植放流をしない
2. 人為選択をさける
 - 天然で繁殖しているのとできるだけ同じ親を使う
 - 親の継代飼育をさける
 - オスの形質にも注意する
3. 放流個体はとりつくす（天然個体は残す）

などが考えられており、また、本文で議論したように、放流種苗の性比をずらせたり、オスの繁殖能力をおさえることも有効かも知れない。現実にはなかなか大変であるが、それぞれの実情に応じて、注意していくしかない。

本論文では、種苗の非適応的性質の浸透が与える影響について考えてみたが、集団の遺伝的単純化の問題も重要である。生産効率のみを考えれば、少数の親個体から多数の種苗を生産するのが望ましいが、そうすると必然的に遺伝的に単純なものに変化する。しかし、近年議論されているように（Hamilton 1980など）、有性生殖の意義が遺伝的多様性の保持による病気などによってもたらされる生物的環境変動に対する適応であるなら、このような遺伝的単純化は生物的環境変動に対する対応力を下げるので、個体群に重大な影響を与えかねない。放流事業を推進する際にはこういう問題点も考慮することが必要である。

さきほどメスばかり放流すると非適応的な性質の浸透は防げると書いたが、これは性比をゆがめるので同時に実効集団サイズを下げることになり、遺伝的多様性の保持にはマイナスに働く。自然集団のオスの数が十分多い場合には、このことはあまり問題にな

らないと思われるが、もし、このような歪んだ性比の種苗を放流することが実際に行なわれようとした場合には注意が必要である。

参考文献

Altukhov, Y. P. and E. A. Salmenkova. 1987 Stock transfer relative to natural organization, management, and conservation of fish populations. In *Population Genetics and Fishery Management*, ed. N. Ryman and F. Utter (University of Washington Press, Seattle and London), pp. 333-343.

Hamilton, W. D. 1980 Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos*, 35, 282-90

石田力三 1988 「アユその生態と釣り」つり人社

原田泰志 1991 種苗放流効果の解析的モデル 水産海洋学会大会

Kitamura, S., H. Ogata and H. Onozato 1991 Triploid male masu salmon *Onchorhynchus masou* shows normal courtship behavior. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57, 2157.

Nelson, K. and M. Soule. 1987 Genetical conservation of exploited fishes. In *Population Genetics and Fishery Management*, ed. N. Ryman and F. Utter (University of Washington Press, Seattle and London), pp. 345-368.

日本栽培漁業協会 1990 放流効果評価モデル (バージョン 2.0) 栽培資源調査検討資料 No. 4.

パステネ、ルイス A.、沼知健一 1991 アユ集団の遺伝学的研究 日本水産学会春期大会

付録 1

(ここでは平衡状態における各変数の値についてのみ議論する。平衡状態の安定性については別の機会に譲ることとする。)

平衡状態では (1) より

$$x^* = s_x \phi[(1-f)\{r_x x^* + r_y(y^* + kz)\}](1-f)r_x x^* \quad (\text{A-1-a})$$

$$y^* = s_y \phi[(1-f)\{r_x x^* + r_y(y^* + kz)\}](1-f)r_y(y^* + kz) \quad (\text{A-1-b})$$

$x^* > 0$ のときには、

$$1 = s_x \phi[(1-f)\{r_x x^* + r_y(y^* + kz)\}](1-f)r_x \quad (\text{A-2})$$

$$\Leftrightarrow \phi[(1-f)\{r_x x^* + r_y(y^* + kz)\}](1-f) = \frac{1}{r_x s_x}$$

これを(A1-b)に代入して y^* について解くと

$$y^* = \frac{r_y s_y}{r_x s_x - r_y s_y} kz \quad (\text{A-3})$$

ところで、未放流時の動態は

$$x_{t+1} = s_x \phi[(1-f)r_x x_t](1-f)r_x x_t \quad (\text{A-4})$$

と表され、 $x_0 > 0$ をみたす平衡状態では

$$\phi[(1-f)r_x x_0](1-f) = \frac{1}{r_x s_x} \quad (\text{A-5})$$

が満たされる。(A-2)と(A-5)を比較すると、 ϕ が単調減少関数であることより

$$r_x x_0 = r_x x^* + r_y (y^* + kz) \quad (\text{A-6})$$

が成立する。すなわち

$$x^* = x_0 - \frac{r_y}{r_x} (y^* + kz) \quad (\text{A-7})$$

であるから、 $x^* > 0$ であるための条件、すなわち放流系統と天然系統の共存条件は(A-3)より

$$z < \frac{r_x s_x - r_y s_y}{k r_y s_x} x_0 \quad (\text{A-8})$$

である。またこのとき、総放流効果は(A-3)、(A-8)より

$$\begin{aligned} E_T &= x^* + y^* + kz - x_0 \\ &= \frac{(r_x - r_y)}{r_x s_x - r_y s_y} s_x kz \end{aligned} \quad (\text{A-9})$$

となる。