

## 令和元年度水産学進歩賞

サケを食べながら守り続けるために<sup>a</sup>

森 田 健太郎

国立研究開発法人水産研究・教育機構

Toward sustainable salmon fisheries under environmental stewardship

KENTARO MORITA

*Japan Fisheries Research and Education Agency, Sapporo, Hokkaido 062-0922, Japan*

## 1. はじめに

日本では、昔から漁業が営まれ、魚介類は重要なタンパク源として利用されてきた。20世紀後半からは、全国的な漁獲量の低迷から、「獲る漁業」から「育てる漁業」への転換がうたわれ、種苗放流による増殖が盛んに行われるようになった。しかし、その放流の技術が向上したとあいまって、逆に放流を通じて遺伝的な変質、すなわち家魚化（domestication）が生じ、対象魚の適応度が低下するといった負の側面が懸念されるようになってきた。<sup>1)</sup> その代表種がサケ類といえよう。

今の日本に野生のサケはいない。例えあっても僅かであり漁業には貢献しない、という前提の下でサケの漁業管理が行われている。ふ化場で生まれたサケが圧倒的多数を占める現在、日本の野生サケはふ化場魚の末裔（hatchery descendants）であると称されることも多い。しかし、サケは古来より生活に密接した魚であり、北日本の河川で何万年にもわたり世代交代を繰り返し、そして子孫を繋いできた。僅か十数世代のふ化場魚のほうが野生魚の末裔であろう。決して多くはないが、自然産卵で生まれた野生のサケは今も存在する。<sup>2-4)</sup>

持続可能な漁業に与えられる国際的な水産エコラベルにMSC（Marine Stewardship Council）がある。残念ながら日本のサケ漁業はMSC認証の取得に至っていないが、その理由は、自然産卵する野生魚への配慮を欠いた資源管理にあった。Marine Stewardship Councilは海洋管理協議会と訳される。しかし、ここで管理と訳されているのはManagementではなくStewardshipである。Stewardshipは受託責任とも訳され、その思想には、人為的な野生生物の絶滅を回避するとともに、将来の進化の可能性も含めて生存し続けることが可能になるように生態系を管理していく責任を負うという意味を含む。<sup>5)</sup> この思想を単に“管理”と和訳してしまったことが、MSCの理解に齟齬をきたしたのではあるまいか。

近年、日本のサケ資源は深刻な減少傾向にあり、その理由として、地球温暖化によって家魚化に伴うふ化場魚の適応度低下が顕在化したことを指摘する意見もある。<sup>6)</sup> 本論文では、まず日本におけるサケ類の資源変動

を再考したい。そして、私たちが実施してきた野生サケに関する研究成果を紹介し、野生魚とふ化放流魚を融和させることで家魚化のリスクを軽減できる、持続的なサケ資源管理方策を提言したい。

## 2. サケ類の資源変動—再考—

魚類の資源変動の主たる要因には、①漁獲、②気候変動、③種苗放流の大きく3つが挙げられる。サケ類の漁獲量は長期的に大きく変動し、特にレジームシフトと呼ばれる気候変動によって、数十年スケールで変動を繰り返してきたと考えられている。さらに、20世紀後半には種苗放流の技術向上によって日本のサケ資源は飛躍的に増大した。しかし、21世紀に入って減少傾向が続いている。日本のサケは地理分布南限に位置することから、地球温暖化の影響を受けやすいと考えられるが、国内の道県別の漁獲量の推移をみると、南側の地域（新潟県、茨城県など）では漁獲量や回帰率に大きな減少はみられない。例えば、東京都から50 kmに位置する利根川本流を遡上するサケは、むしろ21世紀に入って遡上数を大幅に伸ばした。<sup>3)</sup> 21世紀に入って漁獲量や回帰率が大きく減少したのは放流数が多い地域であり、20世紀後半に大規模なふ化放流事業によって漁獲量を飛躍的に伸ばした北海道と岩手県における漁獲量の減少率は他県と比べて著しく高い。

これまでサケ類の資源変動に関しては、②気候変動と③種苗放流の2点が重視されることが多く、①漁獲の影響についてはあまり着目されることはなかった。しかし、サケ類の資源変動は人間活動の歴史ともよく対応する（詳しくは森田<sup>7)</sup>）。特に、サケ類の長期的な資源変動には、1945年の第二次世界大戦後の漁獲努力量の減少と、1980年代以降の沖獲りの禁止に伴う沿岸漁獲量の増加（先取りが無くなったことの影響）は無視できない。そして、日本の沿岸域のサケ類の漁獲量は、沖合漁業が終焉した1992年の4年後にあたる1996年をピークとして現在まで減少傾向にある。以上の事実は、当然のことながら、人間の漁獲圧のコントロールもサケ資源回復に有効であることを示唆している。

### 3. 野生魚の存在実態

ここでの野生魚 (wild fish) とは、自然産卵によって生まれた個体と定義し、遺伝的な攪乱を受けていない天然魚 (native fish) とは区別する。<sup>4)</sup> これまで、日本のサケ資源はほぼすべてが放流魚であると考えられてきた。しかし、水産研究・教育機構が中心となって実施している大規模な耳石温度標識放流などにより、自然産卵由来の野生資源も決して無視できないレベルで存在することがわかった。<sup>8)</sup> 例えば、北海道の千歳川ではウライ (上りやな) で捕獲された親サケのうち、野生魚の割合が2~34%と推定された (図1)。<sup>8,9)</sup> 千歳川では日本海側の数河川へ種苗放流するために、毎年約8万尾 (図1の破線) の親サケが種親として必要とされる (注: 残りは不要親魚として売却される)。その8万尾の種親は、基本的には放流魚によって確保されているが、2007~2009年の不漁時には野生魚が存在したおかげで、ふ化放流事業が継続できたことが浮き彫りとなった。特に、2008年は約3割の野生魚の貢献があり、その4年後 (≒1世代) の2012年は豊漁となった。このように、長期的な視野に立つと、野生魚はふ化放流事業の持続性に量的質的に貢献してきたといえる。

千歳川を含む一般的なさけ・ます増殖河川では、産卵場の下流側にウライが設置されているため、河川に遡上することができても産卵場に到達することは難しい。しかし、北海道の(一社)日高管内さけ・ます増殖事業協会では、河口のウライを取りやめ、種卵確保に必要な親サケの捕獲を上流で実施するように変えた。その結果、自然産卵するサケが多くみられるようになった。サケ稚魚の降海時期に静内川河口で調査した結果、自然産卵由来のサケ稚魚が多くを占めた (図2)。この河川では年間約1000万尾の稚魚が放流されていることから、野生の稚魚が如何に多いか推察できよう。サケ親魚が上流の産卵場まで到達できる非捕獲河川や非増殖河川においては、さらに野生魚の割合が高い可能性があり、<sup>3)</sup> 札幌市を流れる豊平川では自然産卵由来の野生魚が約7割を占める。<sup>2)</sup> ただし、漁業資源を造成する目的でサケの自然産卵を考えた場合、現在のさけ・ます増殖河川を活用する必要がある。なぜならば、元来サケが多く遡上し、豊かな自然産卵環境を有する河川がさけ・ます増殖河川に選定されてきた経緯があり、現在でも自然産卵の割合が高い非捕獲河川や非増殖河川では、残念ながら量的側面から自然産卵による漁業資源の造成は容易ではない。

### 4. 野生魚の生態的・遺伝的特徴

ふ化場で世代交代する放流魚は、親サケが河川に遡上してからその子孫が稚魚となって海に下るまでの期間を自然界とは異なる人工的システムで管理される。その間、自然界では繁殖に関する性選択や初期減耗に関する自然選択が作用する。さらに、その選択圧は産卵環境 (河川) によっても大きく異なる。そのため、画一的な人工環境下では均一なふ化場サケが作られ、多様な自然環境下では個性豊かな野生サケが生まれる。サケ類は母川回帰性があり、生まれ故郷の河川環境に適するように、生態や形態が適応進化してきた。現在の日本では、稀有な特徴を有した野生のサケ個体群はその多くが失われてしまった。<sup>4)</sup>

野生サケの繁殖場では、雌を巡る雄間競争や産卵場所を巡る雌間競争など、激しい戦いが繰り広げられる。そ

の結果、野生魚は二次性徴が顕著で (佐橋ら、未発表)、性的二型 (雄と雌の形態的差異) が大きい傾向にある (森田ら、未発表)。成熟年齢と成熟体長については、野生魚は高齢になる傾向にあるが、河川毎に放流魚との相違パターンは異なる。<sup>2,10)</sup> また、多くの初期餌料を与えられる放流魚と比べると、野生魚の稚魚の体サイズは小さく (図2)、海へ降りるタイミングも遅い。<sup>9,11)</sup> しかし、降海する前の河川内では、野生の稚魚の方が積極的に自然界の餌を食べ、餌生物の種類も放流された稚魚と比べて多様性が高い (森田、未発表)。自然界では小さい卵から生まれる小さい稚魚の方が初期減耗のリスクが高いが、<sup>12)</sup> 人工環境下では初期餌料が不足することは無くなり、家魚化に伴う小卵多産化の傾向も認められている (長谷川ら、投稿中)。以上をまとめると、ふ化場では、無選択という人為選択が働くのである。ふ化場で選抜が無ければ問題がないという考えは正しくない。

また、野生魚は放流魚よりも遺伝的多様性が高い傾向にあり、特に野生魚は地域内の河川間や河川内といった小さなスケールで高い遺伝的分化が認められている。<sup>13)</sup> 遺伝学的にみても野生魚は個性が強いといえよう。北海道では、放流魚のサケも5つの地域集団に分かれるが、それは人間側の増殖団体の5区分 (日本海、日高管内、北見管内、根室管内、十勝釧路管内) と一致している。各増殖団体を跨ぐ移殖は少ないが、各増殖団体の地区内の移殖放流は頻繁に行われており、<sup>14)</sup> この5つの地域集団というのは人為的に形成されたものかも知れない。

### 5. 自然産卵とふ化放流の効果の比較

種苗放流は、親魚から採卵・採精し、人工受精によって生まれた稚魚を野外に放流する手法である。これは、自然界において死亡率が高い卵・仔稚魚期を人工環境下に置くことで資源増大を図ろうというアイディアから生まれたものである。サケの場合、ふ化場で人工採卵してから稚魚放流まで生き残りは80~90%に達するのに対し、自然産卵した場合の卵から稚魚までの生存率は約10~20%と推定される。<sup>2,11)</sup> また、ふ化放流された稚魚は、放流サイズが回帰率に影響することから、体サイズが小さい野生の稚魚は回帰率が低いという考えが広く浸透していた。しかし、千歳川で調べたところ、放流魚の回帰率は体サイズに依存するが、野生魚の回帰率は体サイズに依存せず、回帰率は放流魚と野生魚ではほぼ同じであることがわかった。<sup>9)</sup> 北米のサケ類では野生魚と放流魚における生存率の比較研究が多く行われており、原則的に野生魚の方が生存率は高い。<sup>15)</sup>

これらの結果をまとめると、人工ふ化を行った場合は雌1尾から約80尾の資源を作ることが期待できるのに対して、自然産卵を行った場合は雌1尾から10数尾しか資源を作る効果がない (表1)。人工ふ化放流の短期的に資源を増大できるという利点は大きい。それでも、雌サケ1尾が自然産卵できれば、4年後には9尾以上が沿岸漁業の対象になると見積もられる。北海道のふ化場

表1 人工ふ化放流と自然産卵によるサケ再生産の比較

|      | 卵から<br>稚魚まで<br>の生存率 | 雌1尾当り<br>稚魚生産数<br>(孕卵数 3000粒) | 雌1尾当り<br>親魚生産数<br>(回帰率 3%) |
|------|---------------------|-------------------------------|----------------------------|
| 人工ふ化 | 80-90%              | 2400-2700尾                    | 72-81尾                     |
| 自然産卵 | 10-20%              | 300-600尾                      | 9-18尾                      |

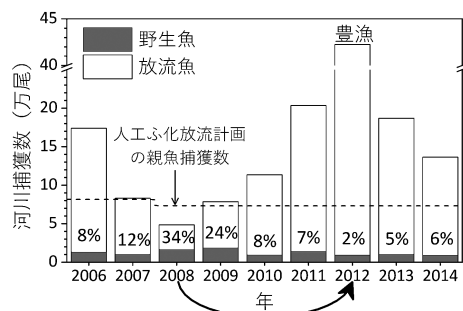


図1 千歳川サケ親魚の野生魚と放流魚の河川捕獲数

では雌親の使用率は平均で3~4割であるため、<sup>1)</sup> 現在は不要親魚とされている資源を上手く活用できれば、漁業資源を増加させる効果が期待できる。北海道における人工ふ化放流計画数（ふ化放流に必要な種親数）が約130万尾に対し、実際の河川捕獲数は200~500万尾である。例えば、河川捕獲数300万尾の年は不要親魚は170万尾となり、もしそれらが河川で自然産卵できた場合、約5億尾の稚魚が自然にふ化する。北海道における現在のサケ放流数は施設の制約から10億尾であるため、自然産卵を活用できれば放流数1.5倍の効果に匹敵する。

さらに、長期的スケールでは、遺伝的な問題を考慮しなければならない。ふ化放流を通じて起こる遺伝的な変質、すなわち家魚化（domestication）によって、サケ類は適応度が低下することが知られるようになった。<sup>1)</sup> この問題に対し、野生魚の遺伝子を導入することで、回帰率の低下等に対応できる可能性がある。千歳川の2008年級群の事例のように（図1）、種親に占める野生魚の割合（=次項で紹介するpNOB）が高いほど放流魚の回帰率が高まる傾向は、複数の河川を含むサケ類で認められている（佐橋・森田、未発表）。このように、自然産卵する野生魚を保全しておくことは、不漁時などの増殖用親魚確保を補うといった量的側面だけではなく、家魚化に伴う遺伝的な諸問題緩和への効果が期待されるという質的側面の潜在価値が高い。

## 6. 責任ある持続可能なサケ資源管理に向けて

人間による人工繁殖だけで世代交代を維持させるのではなく、人工繁殖で生まれた放流魚も親となれば自らの力で自然界で子孫を残すことができるように環境を整え、そして、自然産卵で生まれた野生魚も種親として種苗放流する—という放流魚と野生魚を融和させた Integrated Program（以下、融和方策）という資源管理方策が北米では主流となっている。<sup>16)</sup> この融和方策では、自然産卵する野生魚とふ化場生まれの放流魚間での遺伝子流動をコントロールすることで、遺伝的には野生魚に近い状態で放流魚を生産し、ふ化放流を継続することを掲げている（図3）。MSC認証を取得したロシアのサケ漁業も融和方策を採用している。

融和方策では、PNI (proportionate natural influence) という指標を作り、家魚化のリスクを軽減する。PNIは以下の式で計算される。

$$PNI = pNOB / (pNOB + pHOS)$$

ここで、pNOB (natural origin broodstock) はふ化場を用いる親魚に占める野生魚の割合、pHOS (hatchery origin salmon) は自然産卵場における放流魚の割合であ

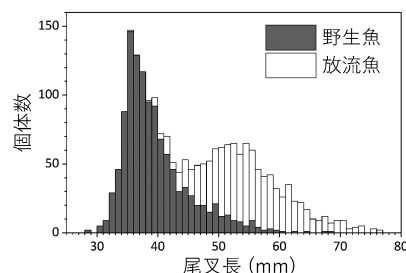


図2 静内川河口で日没後に捕獲したサケ降下稚魚の体長頻度分布（2016-2017年、3-6月）

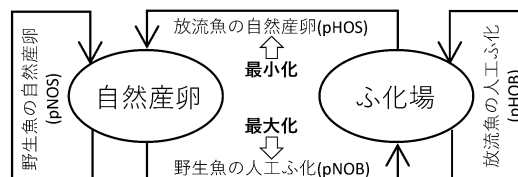


図3 融和方策（Integrated Program）の概念図

る。PNIは家魚化選択と自然選択の相対的な強さを図る指標であり、理論的には $PNI > 0.5$ のときには自然選択が支配する遺伝的性質を有するサケとなる。<sup>16)</sup> そのため、PNIを0.5以上とすることが家魚化のリスクを払拭する目標への第一歩とされる。PNIは遺伝的な側面からの野性味の強さを表す指標といえる。

では、日本のサケ資源管理における現状のPNIはどう評価されるのだろうか。日本の川から旅立ったサケの稚魚は、北太平洋を4~5年かけて回遊をする。そして、無事に生き残った約2~5%のサケは、沿岸定置網によって8~9割が漁獲される。<sup>16)</sup> 残りの1割程度が河川に遡上するが、増殖河川では大半が下流のウライで捕獲される。北米では一定量の自然産卵親魚（escapement）を取り残す管理が主流であるが、現在の日本では自然産卵分を取り残すという管理は存在しない。日本では河川に遡上したサケは基本的にすべて捕獲し、ふ化放流だけで資源を造成する計画となっている。しかし、現実にはウライで残さず捕獲することは不可能なので、河川でも1割程度の取り残しが自然産卵しているのが現状と想定される。このように、海で9割、河川で9割の資源が利用されているとすれば、PNIは0.1と計算され、家魚化選択に支配されたサケとなる（図4左）。

そこで、どうすれば $PNI \geq 0.5$ という望ましい状態に戻すことができるのか、具体的な管理方策を提言したい（図4右）。この資源管理方策を実践するためには、①河川捕獲はふ化事業の種卵確保に必要な親魚数（=人工ふ化放流計画数）に留める、②野生魚への漁獲率を低くし、放流魚への漁獲率を高める必要がある。②の放流魚だけ漁獲率を高める手法としては、海中放流を基本とすることで、回帰した放流魚はすぐに河川を遡上せず沿岸に滞留する時間が長くなり、沿岸で漁獲されやすくなる。<sup>18)</sup> アラスカではサケ稚魚は河川ではなく海中に放流されるが、海中放流は稚魚が降河する間の減耗を回避できるため回帰率を高めることも期待できる。野生魚への漁獲率を下げるためには、資源水準に応じて漁獲可能量も定めなければならない。また、並行してサケが自然産卵できる環境も整えていく必要がある。21世紀に入り

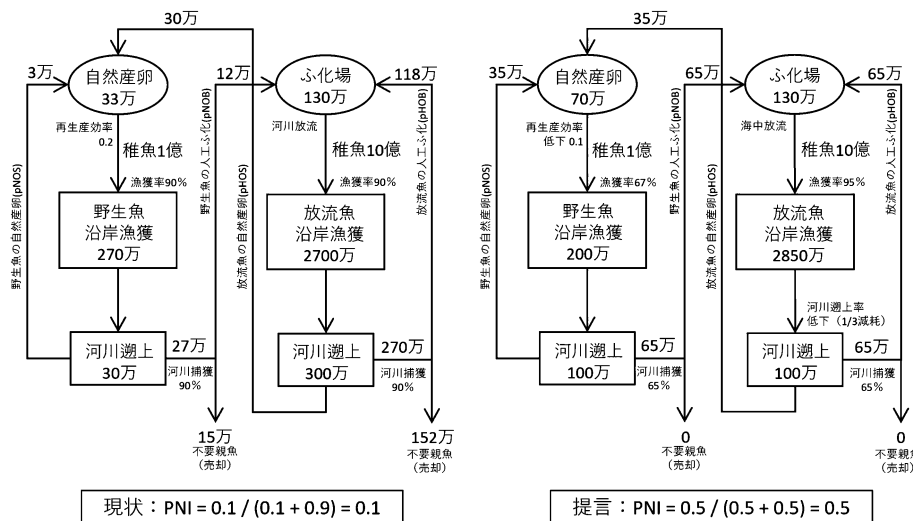


図4 サケ資源管理の現状と提言（数値は北海道を想定）

日本の河川はサケ類にとって棲みやすい環境に戻つつある。昔は水質汚濁が深刻な問題であったが20世紀後半には大幅に改善された。<sup>14)</sup> サケ類の遡上を妨げていた河川工作物の多くには、魚道が設置されるようになった。むしろ現在は、ふ化事業のための捕獲によって、上流域に存在する良好な産卵場が未利用となっている事例が多い。<sup>19,20)</sup> 手始めとして、「稚魚だけでなく親も放そう」をスローガンとすれば良いだろう。

北田<sup>21)</sup>は、100年以上に及ぶ栽培漁業を総括し、短期的な種苗放流は有効な場合もあるが、長期的には資源の持続性を脅かす恐れがあり、長期的な視野に立つと生息環境の回復と漁獲量の削減を図ることで、種苗放流を上回る効果が期待できると述べている。我々は今や自然産卵を活用したサケ資源管理の黎明期にあるのだ。

## 謝 辞

本研究は、水産研究・教育機構の職員が長きにわたり収集されたデータや知見が無ければ成し遂げることができなかった。公私ともに支えてくださった先生・友人・同僚の皆様に厚くお礼申し上げる。ここですべての方々のお名前を挙げることはできないが、有賀望氏、佐橋玄記氏、坪井潤一氏、山本祥一郎氏は、フィールドで多くの時間を共に過ごし、多くの共同研究で得られる苦楽を共感しあった。彼らの存在無しで研究を続けることは困難であった。本稿を執筆するにあたり、大熊一正氏から有益なコメントを頂いた。最後に、水産学進歩賞に推薦して下さった塚本勝巳先生に感謝申し上げる。

## 文 献

- 1) 森田健太郎. 漁業の特性と生物の適応. 「人間活動と生態系」(日本生態学会編) 共立出版, 東京. 2015; 149-166.
- 2) 有賀 望, 森田健太郎, 鈴木俊哉, 佐藤信洋, 岡本康寿, 大熊一正. 大都市を流れる豊平川におけるサケ *Oncorhynchus keta* 野生個体群の存続可能性の評価. 日本水産学会誌 2014; **80**: 946-955.
- 3) Morita K. Japanese wild salmon research: toward a reconciliation between hatchery and wild salmon management. *NPAFC Newsletter* 2014; **35**: 4-14.
- 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) 野生生物とその生息地を守るための27の提言. (財)日本自然保護協会 野生生物小委員会, 2002.
- 6) Kitada S, Kishino H. Fitness decline in hatchery-enhanced salmon populations is manifested by global warming. *bioRxiv*, 2019; 828780.
- 7) 森田健太郎. 人間活動の歴史と漁獲量変動. 「海洋生態学」(日本生態学会編) 共立出版, 東京. 2016; 206-208.
- 8) 森田健太郎, 高橋 悟, 大熊一正, 永沢 亨. 人工ふ化放流河川におけるサケ野生魚の割合推定. 日本水産学会誌 2013; **79**: 206-213.
- 9) 森田健太郎, 福澤博明, 鈴木健吾. 北海道千歳川におけるサケ野生魚と放流魚の回帰率の比較. 水産技術 2019; **11**: 9-14.
- 10) 長谷川功, 森田健太郎, 岡本康孝, 大熊一正. 人工ふ化放流河川におけるサケの成熟年齢・サイズの野生魚一放流魚間比較. 日本水産学会誌 2013; **79**: 657-665.
- 11) 森田健太郎, 平間美信, 宮内康行, 高橋 悟, 大賀努, 大熊一正. 北海道千歳川におけるサケの自然再生産効率. 日本水産学会誌 2013; **79**: 718-720.
- 12) 森田健太郎. 卵サイズの多様性. 「水産動物の性と行動生態」(中園明信編) 恒星社厚生閣, 東京. 2003; 48-65.
- 13) 佐藤俊平, 森田健太郎. 北海道におけるサケ野生魚の遺伝的特徴. 日生態誌 2019; **69**: 209-217.
- 14) Morita K, Saito T, Miyakoshi Y, Fukuwaka M, Nagasawa T, Kaeriyama M. A review of Pacific salmon hatchery programmes on Hokkaido Island, Japan. *ICES J. Mar. Sci.* 2006; **63**: 1353-1363.
- 15) Quinn TP. *The behavior and ecology of Pacific salmon and trout*. University of Washington Press, Seattle. 2018.
- 16) Hatchery Scientific Review Group. On the Science of Hatcheries: An updated perspective on the role of hatcheries in salmon and steelhead management in the Pacific Northwest. 2014. <http://hatcheryreform.us>
- 17) 森田健太郎. サケ沿岸漁獲物の耳石温度標識魚調査. *Salmon 情報* 2017; **11**: 33-35.
- 18) 宮腰靖之, 藤原 真, 安藤大成, 永田光博. 北海道東部の河川と海中に放流したサケの回帰と河川遡上率. 北水試研報 2016; **89**: 9-15.
- 19) 卜部浩一, 三島啓雄, 宮腰靖之. 十勝川水系におけるサケ・サクラマス産卵環境評価(資料). 北水試研報 2013; **84**: 47-56.
- 20) 市村政樹. 根室地域におけるサケの自然再生産の現状と評価に関する研究. 博士論文, 北海道大学, 函館. 2015.
- 21) Kitada S. Lessons from Japan marine stock enhancement and sea ranching programmes over 100 years. *bioRxiv*, 2020; 828798.