

# TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

日本産ニシンの遺伝的多様性と集団構造に関する研究

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-06-23 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 藤田, 智也 メールアドレス: 所属:
URL	<a href="https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/1434">https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/1434</a>

博士学位論文

日本産ニシンの遺伝的多様性と集団構造に関する研究

平成 27 年度

(2016 年 3 月)

東京海洋大学大学院

海洋科学技術研究科

応用生命科学専攻

藤 田 智 也

# 博士学位論文内容要旨

## Abstract

専攻 Major	応用生命科学	氏名 Name	藤田 智也
論文題目 Title	日本産ニシンの遺伝的多様性と集団構造に関する研究		

太平洋ニシン *Clupea pallasii* (以下、ニシンという) はアメリカ西岸からカナダ、ロシア、日本、韓国、中国にかけて太平洋北部に広く分布する世界的に非常に重要な魚種の一つである。太平洋北西部のロシア、日本、韓国及び中国では近年の漁獲量は 25~45 万トンで、1990 年代中頃から大きく回復している。これに対し、太平洋北東部のカナダ及びアメリカでは現在約 5 万トンで、1970 年代から漸減している。日本沿岸では、1897 年には北海道沿岸で北海道・サハリン系群が 100 万トン程漁獲されていたが、北海道・サハリン系群が姿を消したとされる 1950 年代後半以降は漁獲量が激減した。1970 年代には一時 10 万トンまで回復したが、その後は低位で経過し、2013 年の漁獲量は北海道沿岸で 4,506 トン、本州東北太平洋沿岸では僅か 4 トンの合計 4,510 トンで、最盛期のおよそ 1/200 となっている。

日本沿岸に分布するニシンは、産卵場の環境条件に対する生理的な適応様式と索餌回遊の行動様式と移動・回遊に関する過去の研究から、(1) 湖沼性地域型、(2) 海洋性地域型、(3) 海洋性広域型、(4) 湖沼性地域型と海洋性広域型の間中型に分類されている。これに従えば、現在日本沿岸で漁獲されているニシンは、主として湖沼性地域型及び海洋性地域型であり、北海道沿岸では石狩湾、能取湖、風連湖、厚岸湖、湧洞沼、本州東北太平洋沿岸では尾駱沼、宮古湾、松島湾、万石浦などの産卵群がこれにあたる。これらの地域性ニシンを対象に、1982 年から種苗放流が行われている。

2011 年 3 月 11 日、マグニチュード 9.0 という未曾有の東日本大震災が発生し、これに伴う津波は北海道から沖縄まで広範囲に及び、特に関東・東北・北海道の太平洋沿岸部は甚大な被害を受けた。ニシンは潮間帯や亜潮間帯に繁茂するアマモ類、ヒバマタ類、コンブ類等の水生植物等に卵を産みつける。東北太平洋沿岸のニシンの産卵盛期は 2 月から 3 月であることから、東日本大震災の発生した 3 月には大量の受精卵が沿岸の水生植物等に産みつけられていたはずであり、ニシンの再生産は深刻な影響を受けたと思われる。そこで、本研究では、日本産ニシンの漁業と種苗放流の状況を把握すること、及び東日本震災がニシン集団の遺伝的多様性に与えた影響と集団構造の時空的变化を評価することを目的とした。研究室に蓄積された 2003 年から 2007 年の間に採集した石狩湾、サロマ湖、能取湖、厚岸湖、湧洞沼、噴火湾、尾駱沼、宮古湾及び松島湾の標本を震災前の基準群とし、大きな被害が出た岩手県宮古湾から、2011 年産卵群が初めて産卵来遊する 2013 年に影響評価のための標本を採集した。また、対照群として、津波の被害が比較的小さかった北海道厚岸湖からも標本を採集するとともに、2014 年には宮古湾に比較的近い青森県尾駱沼から標本を採集した。これらは、自然攪乱等の影響評価に適するいわゆる Before-After Control-Impact デザインの標本になっている。また、すべてが産卵期に来遊した産卵群を漁獲したものであることが特筆される。これら標本の生物測定データと統計資料、及びミトコンドリア DNA (mtDNA) とマイクロサテライトマーカー遺伝子型データを解析した。

第 1 章では、北海道を中心に日本産ニシンの漁業と種苗放流の状況を地域別に記述した。地域性ニシンの資源動向を常に把握することは重要であるが、既往知見では各地の年間漁獲量に報告されているものの、それらを俯瞰できる報告は無く、産卵期の漁獲量の推移も確認できない。そこで 1 章では、漁業・養殖業生産統計年報 (以下、農林統計という) から、ニシンが分布する北海道各振興局、青森

県、岩手県、宮城県、福島県及び茨城県における 1965 年以降のニシンの漁獲量を取りまとめた。また、年間漁獲量の推移と産卵期の漁獲量の関係を検証するため、主な産卵場を擁する北海道振興局及び青森県、岩手県において、産卵期の漁獲量を入力し、農林統計の年間漁獲量との回帰分析を行った。石狩湾系、風蓮湖系、厚岸湖系、湧洞沼系では、産卵期漁獲量と年間漁獲量に有意な正の相関が認められ、年間の漁獲量から産卵期の漁獲量が把握できることが分かった。一方、サロマ・能取湖系、尾駈沼系、宮古湾系では両者の間に相関は認められず、これら地域性ニシンの産卵資源動向を把握する場合には、漁業協同組合から産卵期の漁獲状況を直接聞き取る必要がある。人工種苗の生産と放流は、主として北海道と岩手県で実施されており、約 5,000 千尾の人工生産種苗が毎年放流されている。

第 2 章では、日本産ニシン集団の遺伝的多様性、時空間構造及び東日本大震災の影響を評価した。地震や洪水、火山の噴火等による自然環境の攪乱は、世界の生態系の集団ダイナミクスと多様性形成の主要な要因であり、種の遺伝的多様性は、適応度や新しい種の進化等全てのレベルの生物多様性に影響を与えると考えられている。しかし、遺伝的多様性の重要性は広く認識されているにもかかわらず、自然攪乱が遺伝的多様性や集団構造及ぼす影響についてはほとんど分かっていない。2011 年 3 月 11 日に発生した東日本大震災は、自然災害が生物多様性や生態系への影響評価を許す稀有な事象である。そこで 2 章では、東日本大震災前後の 2003~2014 年に日本沿岸 9 か所で産卵期に採集した 23 の標本 4,617 個体を用いて、遺伝的集団構造と震災の影響を明らかにした。3,785 個体のマイクロサテライト領域 5 遺伝子座の遺伝子型及び、618 個体の mtDNA 調節領域の塩基配列を決定し、解析した。日本産ニシンの集団構造は、北海道、尾駈沼及び宮古湾・松島湾の 3 つのグループで構成された。ペアワイズ  $F_{ST} \pm SD$  はマイクロサテライト ( $0.0120 \pm 0.0052$ ) と mtDNA ( $0.0133 \pm 0.0050$ ) で有意な差はなく、それぞれに対する遺伝子流動率  $54.5 \pm 2.36$  と  $45.27 \pm 9.18$  も差がなかった。有効集団サイズは、厚岸湖で 124-746、湧洞沼で 199、尾駈沼で 114-183、宮古湾では 41-261 と推定された。宮古湾では、震災前は 64% を占めていた宮古湾集団が震災後 9% に減少し、26% を占めていた松島湾集団は全滅した。一方、尾駈沼集団は、8% から 75% に増加し、宮古湾の海洋性ニシンのほとんどは尾駈沼の湖沼性ニシンと置き換わっていることをみいだした。また、混合比は小さいが、厚岸湖、湧洞沼、噴火湾からの恒常的な移動が見られた。これに対し、尾駈沼では遺伝的混合比は安定で、82% が尾駈沼集団、8% が宮古湾、10% 程度が北海道の集団であった。これらから、定常的な産卵回帰と産卵場間の移動(迷入)により、遺伝子流動が大きいにも関わらず、集団構造が維持されていると推論した。なお、厚岸湖及び尾駈沼では震災後に漁獲量が増加しており、震災による負の影響は観測されなかった。

第 3 章では日本産ニシンの個体群動態史 (Demographic history) を明らかにした。太平洋北部海域の分布域全体からニシンの標本を採集し mtDNA の塩基配列を解析した先行研究は、アリューシャン列島を境に太平洋西部と東部でハプロタイプの系統が異なることを明らかにし、太平洋北西部のニシンは数年数十年周期の気候や水温の大きな変動を経験して近年集団の拡大が起きたと推察している。ここでは、日本産ニシンについても解析しているが、標本集団数は限られていた。そこで第 3 章では、第 2 章で用いた北海道及び本州北部太平洋の 9 か所で産卵期に採集された 618 個体について、mtDNA 調節領域 551bp の塩基配列を用いて個体群動態史を解析した。検出した 76 ハプロタイプのうち、北海道固有のハプロタイプは 62 であったが、本州固有のそれは 3 と少なかった。Mismatch distribution、Tajima's  $D$  及び Fu's  $F_s$  の解析から、北海道のニシンは個体群の拡大を経験したこと、また、拡大の開始時期はおおよそ 86.7 (38.1~137.0) 万年程前の更新世期に当たると推定した。一方、本州のニシンは、ハプロタイプの欠落や集団拡大モデルからの逸脱が認められ、過去にボトルネックを経験していることが示唆された。その一因として、東北地方で 500~800 年の周期で繰り返し発生する大地震が考えられた。

# 日本産ニシンの遺伝的多様性と集団構造に関する研究

## 目 次

序 章 .....	1
第 1 章 日本産ニシン漁業と種苗放流 .....	14
第 2 章 日本産ニシンの遺伝的多様性と集団構造に及ぼす 東日本大震災の影響 .....	37
第 3 章 日本産ニシンの個体群動態史 .....	92
総 括 .....	113
謝 辞 .....	120

## 序章

ニシン目ニシン科ニシン属の1種である太平洋ニシン *Clupea pallasii* (以下、ニシンという) は、アメリカ西岸からカナダ、ロシア、日本、韓国、中国にかけて太平洋北部に広く分布する世界的に非常に重要な魚種の一つである。太平洋北西部(ロシア、日本、韓国及び中国)では、近年の漁獲量は25~45万tで、1990年代中頃から大きく回復している。これに対し、太平洋北東部(カナダ及びアメリカ)では、現在約5万tで、1970年代から漸減している(図1, FAO 2015)。日本沿岸では、1897年には北海道沿岸で北海道・サハリン系群が100万t程漁獲されていたが、北海道・サハリン系群が姿を消したとされる1950年代後半以降は漁獲量が激減した(図2, 小林 1993)。1960年代から200海里経済水域が設定される1977年までは1.5~10万tで推移しているが、これは旧ソ連海域で漁獲された所謂北洋ニシンを日本国内で水揚げしていたもので(菅野 1983)、それ以降の約40年間では1万tを超える年が1980年(1.1万t)、1982年(2.4万t)、1986年(7.2万t)、1987年(1.9万t)及び1991年(1.4万t)の5カ年しかない程である(図2)。2013年の漁獲量は北海道沿岸で4,506t、本州東北太平洋沿岸で4tの合計4,510tと最盛期のおよそ1/200となっている。漁業の盛期であった19世紀末は北前船を通じて干し魚として北海道沿岸から西日本に流通し(赤井 2005)、当時は商品作物用肥料としての利用がほとんどであった(小林 2002)。1920年頃には身欠きニシン、数の子等の生産が次第に増加し、第2次世界大戦中及び直後の食糧難の時には肥料としての利用を上回ったとされている(小林 2002)。現在では、鮮魚は刺身、塩焼や糠漬け、身欠きはニシン蕎麦や昆布巻き、卵は数の子、松前漬などで食されている。

20世紀に入り日本沿岸で北海道・サハリン系ニシンが減少していく中で、年による好漁・不漁の差が大きくなったことから、来遊量の予測が重要な課題となり、集団遺伝研究が行われるようになった（小林 1993）。小林（1993）は、産卵場の環境条件に対する生理的な適応様式と索餌回遊の行動様式と移動・回遊に関する過去の研究を総括して、アジア側に分布するニシンを（1）湖沼性地域型、（2）海洋性広域型、（3）海洋性地域型、（4）湖沼性地域型と海洋性広域型の間中型という生活型に分類した。北海道・サハリン系ニシンは海洋性広域型ニシンに分類されているが、これが消滅し北洋ニシンの操業が無くなった後、現在日本沿岸で漁獲されているニシンは、主に湖沼性地域型及び海洋性地域型であり、北海道沿岸では石狩湾、能取湖、風連湖、厚岸湖、湧洞沼、本州東北太平洋沿岸では尾駈沼、宮古湾、松島湾、万石浦などの産卵群である（菅野 1983; 小林 1993）。この他、湖沼性地域型と海洋性広域型の間中型であるテルペニア系やデカストリ系ニシンも北海道北部海域で漁獲される（菅野 1982; 小林 1993）。

これら日本沿岸に産卵場を持つ地域性ニシンの集団遺伝研究は、小林（1990）によりアイソザイムを用いて初めて行われた。小林（1990）は石狩湾、能取湖、サロマ湖、風連湖、湧洞沼、尾駈沼及び万石浦の集団構造を考察したが、この他にも、木島ら（1992）や堀田ら（1999）もアイソザイムを用いて北海道の宗谷海域や厚岸湖、茨城県涸沼などの集団解析を行っている。その後、マイクロサテライト（以下、*msat* という）を用いて、石狩湾、サロマ湖、能取湖、厚岸湖、湧洞沼、噴火湾、尾駈沼、宮古湾、松島湾、隠岐の集団遺伝解析が行われた（Sugaya et al. 2008; 根本ら 2008; Kitada et al. 2009）。これらの研究から、北海道及び隠岐では本州に比べ遺伝的多様性が高いこと、日本沿岸の地域性ニシンは北海道、尾駈沼、宮古湾／松島湾の

3つの大きなグループで構成されることが示された。

資源の低迷が続いている中、同一の産卵場に回帰する性質がある地域性ニシンは (Hay et al. 2001)、栽培漁業の対象種として着目された (山本 2001)。種苗生産は 1974 年に北海道立栽培漁業総合センターにおいて日齢 55 まで飼育することに成功したことに始まり、その後 1982 年には (社) 日本栽培漁業協会厚岸事業場で全長 66mm 種苗 8.4 万尾、同宮古事業場で全長 30mm 種苗 5 万尾の生産に成功した (堀田ら 1999; 小林 2002)。大量種苗生産技術が確立した近年では、年間約 5,000 千尾以上が種苗生産され、主に石狩湾、風連湖、厚岸湖、宮古湾で放流されている (図 3, 独立行政法人水産総合研究センター 1984~2014)。2014 年度は全国で 5,586 千尾が種苗生産され、5,400 千尾が放流された (独立行政法人水産総合研究センター 2014)。サケ・マス類除く海産魚類 31 種類の中では、ヒラメ、マダイ、ハタハタに次いで種苗生産・放流が多い。湾および湖で放流される種苗にはアリザリン・コンプレクソン (ALC) による耳石標識が施され、漁獲された個体を天然魚と放流魚に識別して放流魚の割合が推定されている。石狩湾では 2002 年の混獲率は 3.4% (地方独立行政法人北海道立総合研究機構 2013)、風連湖での放流魚の割合は 1997~2005 年度は 0.5~5% 程度で推移し、2007 年度には 21% との報告がある (堀井 2009)。さらに、1995 年から 2003 年までの厚岸での平均の放流魚の割合は  $28.9 \pm 15.64\%$ 、1991 年から 2000 年までの宮古のそれは  $17.1 \pm 12.16\%$  と報告されている (北田 2008)。水揚げへの貢献が期待される一方で、人工的に生産した種苗の放流が野生集団の遺伝的変異性に影響を与える可能性が指摘されるようになった (Waples 1991; Hilborn 1992)。厚岸や宮古における種苗生産では、毎年野生集団から 200 尾以上の親魚を漁獲して人工授精に用いており、放



流種苗は天然集団と対立遺伝子頻度において差がないことが示された (Sugaya et al. 2008 ; Kitada et al. 2009)。

2011年3月11日、マグニチュード9.0という未曾有の東北地方太平洋沖地震が発生し (Sato et al. 2013)、これに伴う津波は北海道から沖縄まで広範囲に及び (気象庁 2011)、特に関東・東北沿岸部は甚大な被害を受けた。ニシンは潮間帯や亜潮間帯に繁茂する水生植物 (アマモ類、ヒバマタ類、コンブ類など) に卵を産みつける (小林 1993)、東北沿岸のニシンの産卵盛期は2月から3月であることから、東北地方太平洋沖地震が発生した3月には大量の受精卵が沿岸の水生植物に産みつけられていたはずである。甚大な津波により受精卵が産卵基質である水生植物とともに消失し、また、3月11日以降にニシンが産卵回遊したとしても産卵基質が無く産卵できなかったと考えられ、ニシンの再生産は深刻な影響を受けたと思われる。

このような自然環境の攪乱は、世界の生態系の集団ダイナミクスと多様性形成の主要な要因と考えられている (Sousa 1984; Turner 2010; Banks et al. 2013)。種の遺伝的多様性は、適応度や新しい種の進化等全てのレベルの生物多様性に影響を与える (Sousa 1984; Hughes et al. 2008)。したがって、遺伝的多様性に影響する自然攪乱は、生態的及び進化的に広く影響を及ぼすと考えられている (Banks et al. 2013)。先行研究では、洪水と巻貝類の個体数 (Evanno et al. 2009)、洪水と野ネズミ (Vignieri 2010)、山火事とカエル (Spear and Storfer 2010) や鳥 (Suárez et al. 2012)、あるいは、火山爆発とカエル (Spear et al. 2012)、ハリケーンとサンゴ礁の魚 (Apodaca et al. 2013) の関連を評価した。大地震の影響としては、台湾のチチ大地震が絶滅危惧植物に及ぼした影響評価がある (Hung et al. 2005)。これらのすべ

での研究では、自然攪乱の後、遺伝的多様性の減少あるいは増加が見られたが、集団構造の変化を見いだしたのはハリケーン後のフロリダの海産魚類 sailfin molly (Apodaca et al. 2013) の例に限られる。最近のレビューは、遺伝的多様性の重要性は良く知られているが、自然攪乱が及ぼす影響についてはほとんど分かっていないと結論している (Banks et al. 2013)。そこで、本研究では、津波の被害が報告された太平洋側の厚岸湖、尾駈沼及び宮古湾について、震災後の 2013 年 (厚岸湖及び宮古湾) と 2014 年 (尾駈沼) に標本を採集し、東北太平洋沖地震がニシン集団に与えた影響を評価することを第一の目的とした。

また、これまで行われてきた日本産ニシンの集団解析はアイソザイムと msat によるもので、ミトコンドリア DNA (以下、mtDNA という) を用いた解析は行われていない。また、集団構造の時空間変化についても研究例はないそこで、2003 年から 2006 年の間に採集した石狩湾、サロマ湖、能取湖、厚岸湖、湧洞沼、噴火湾、尾駈沼、宮古湾および松島湾の標本 (Sugaya et al. 2008; 根本ら 2008) に、2007 年以降に採集した標本を加え、msat と mtDNA を用いて日本産ニシンの多様性と集団構造の時空間変化を評価することとした。論文の構成は以下の通りである。

第 1 章は「日本におけるニシンの漁業と種苗放流」とし、農林水産省が発行する漁業養殖業生産統計年報及び独立行政法人水産総合研究センターが発行する栽培漁業・海面養殖用種苗の生産・入手・放流実績より、北海道の各振興局及び東北太平洋側の関係県のニシンの漁獲量と種苗生産及び放流実績を整理・取りまとめる。中でも漁獲量については、これまで菅野 (1983) や大河内ら (2003) により北海道 (全道) と本州各県の漁獲量の推移が報告されているものの、北海道の振興局別と本州北部

太平洋側の県の漁獲状況すべてを俯瞰できる報告はこれまでにないため、これに産卵期の漁業種別漁獲量の情報も加えて取りまとめる。

第2章は、「日本産ニシンの集団構造と東日本大震災の影響」として、2003年から2006年の間に採集した石狩湾、サロマ湖、能取湖、厚岸湖、湧洞沼、噴火湾、尾駮沼、宮古湾および松島湾の標本（Sugaya et al.2008；根本ら2008）に、震災後の厚岸湖、尾駮沼及び宮古湾で採集した標本を加え、msatとmtDNAを用いて日本産ニシンの多様性と集団構造の時空間変化を評価する。

第3章は「日本産ニシンの個体群動態史」として、第2章で解析していないニシンの個体群動態史（Demographic history）について、mtDNAの塩基配列から明らかにするとともに東北太平洋沖地震の影響と放流魚の特性について第2章の結果を加味しながら考察する。

## 文献

赤井雄次（2005）日本漁業・水産業の変遷と展望．水産経営技術研究所．東京．pp. 1-12.

Apodaca, J. J., J. C. Trexler, N.K. Jue, M. Schrader and J. Travis  
（2013） Large-scale natural disturbance alters genetic population structure of the Sailfin Molly, *Poecilia latipinna*. *The American Naturalist*, **181**, 254-263.

Banks, S.C., M. Dujardin, L. McBurney, D. Blair, M. Barker and D. B. Lindenmayer（2013） How does ecological disturbance influence genetic diversity? *Trends in Ecology and Evolution*, **28**, 670-679.

独立行政法人水産総合研究センター（1983~2014）栽培漁業・海面養殖用種苗の生産・入手・放流実績調査．（公社）全国

- 豊かな海づくり推進協会．東京．
- Evanno, G., E. Castella, C. Antoine, G. Paillat and J. Goudet (2009) Parallel changes in genetic diversity and species diversity following a natural disturbance. *Molecular Ecology*, **18**, 1137–1144.
- FAO (2015) FishStatJ. Software for fishery statistical time series. <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en>
- Hay, D. E., P. B. McCarter and K. S. Daniel (2001) Tagging of Pacific herring *Clupea pallasii* from 1936-1992: a review with comments on homing, geographic fidelity, and straying. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 1356–1370.
- Hilborn, R. (1992) Hatcheries and the future of salmon in the Northwest. *Fisheries*, **17**, 5–8.
- Hughes A.R., B. D. Inouye, M. T. Johnson, N. Underwood and Vellend (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letter*, **11**, 609–623.
- Hung K. H., T. W. Hsu, B. A. Schaal and T. Y. Chiang (2005) Loss of genetic diversity and erroneous phylogeographical inferences in *Lithocarpus konishii* (Fagaceae) of Taiwan caused by the Chi-Chi earthquake: implications for conservation. *Annals of Missouri Botanical Garden*, **92**, 52–65.
- 堀井貴司 (2009) 風連湖ニシン、資源増大への挑戦．豊かな海，**19**, 24–28.
- 堀田卓朗・松石 隆・坂野博之・菅野泰次 (1999) 北海道東部沿岸域に産卵するニシンの系群判別．日本水産学会誌，**65**, 655–660.
- 菅野泰次 (1982) オホーツク海北海道近海におけるニシン *Clupea pallasii* の系群構造．日本水産学会誌，**48**, 755–762.
- 菅野泰次 (1983) 日本周辺海域に分布するニシンの系統群とそ

の生態．栽培技術開発研究，**12**，59－69．

Kijima, A., M. Nakajima and Y. Fujito. (1992) Genetic differentiation among localities in the natural Pacific herring around Japan and genetic characterization of the artificial seeds compared with the natural population. *Tohoku Journal of Agriculture Research*, **42**, 83-93.

気象庁（2011）平成23年（2011年）東北地方太平洋沖地震調査報告．気象庁技術報告，**133**，94－99．

北田修一（2008）種苗放流の遺伝的影響．水産資源の増殖と保全，成山堂書店，東京，pp. 190-213.

Kitada, S., H. Shishidou, T. Sugaya, T. Kitakado, K. Hamasaki and H. Kishino (2009) Genetic effects of long-term stock enhancement programs. *Aquaculture*, **290**, 69-79.

小林時正・岩田宗彦・沼知健一（1990）日本の北部海域で産卵するニシン地域性集団の遺伝的分化．日本水産学会誌，**56**，1045-1052.

小林時正（1993）太平洋ニシンの集団遺伝学的特性と種内分化に関する研究．遠洋水研報，**30**．

小林時正（2002）北海道におけるニシン漁業と資源研究（総説）．北海道水産試験場研究報告，**62**，1-8.

根本雄太・菅谷琢磨・大河裕之・北門利英・浜崎活幸・北田修一（2008）マイクロサテライトDNA変異から推定した日本沿岸における太平洋ニシンの集団構造．水産育種，**38**，51-59.

農林水産省（2015）漁業・養殖業生産統計年報．（一財）農林統計協会，東京．

大河内裕之・児玉純一・永島 宏・兜森良則・岩本昭雄（2003）本州の太平洋沿岸におけるニシン放流魚の移動生態と産卵回帰．栽培漁業資源調査検討資料 16．（社）日本栽培

漁業協会．東京．

- Sato, M., T. Ishikawa, N. Ujihara, S. Yoshida, M. Fujita, M. Mochizuki and A. Asada (2011) Displacement above the hypocenter of the 2011 Tohoku-Oki earthquake. *Science*, **332**, 1395.
- Sousa, W. P. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 353–391.
- Spear S. F. and A. Storfer (2010) Anthropogenic and natural disturbance lead to differing patterns of gene flow in the Rocky Mountain tailed frog, *Ascaphus montanus*. *Biological Conservation*, **143**, 778–786.
- Spear S. F., C. M. Crisafulli and A. Storfer (2012) Genetic structure among coastal tailed frog populations at Mount St. Helens is moderated by post-disturbance management. *Ecological Application*, **22**, 856–869.
- Suárez N. M., E. Betancor, R. Fregel, F. Rodríguez and J. Pestano (2012) Genetic signature of a severe forest fire on the endangered Gran Canaria blue chaffinch (*Fringilla teydea polatzeki*). *Conservation Genetics*, **13**, 499–507.
- Sugaya, T., M. Sato, E. Yokoyama, Y. Nemoto, T. Fujita, H. Okouchi, K. Hamasaki and S. Kitada (2008) Population genetic structure and variability of Pacific herring *Clupea pallasii* in the stocking area along the Pacific coast of northern Japan. *Fisheries Science*, **74**, 579–588.
- 地方独立行政法人北海道立総合研究機構 (2013) 放流したニシンの混入率は1歳までに決まる? —2002年漁期, 厚田港における人工種苗ニシンの混入率調査から—。試験研究は今, **471**。地方独立行政法人北海道立総合研究機構, 北海道。

- Turner M.G. (2010) Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, **91**, 2833–2849.
- Vignieri S.N. (2010) The genetic effects of ecological disturbance: flooding in jumping mice. *The American Naturalist*, **175**, 126–135.
- Waples, R. (1991) Genetic interactions between hatchery and wild salmonids: Lessons from the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**, 124–133.
- 山本義久 (2001) ニシンの種苗生産技術. 栽培漁業シリーズ 7. (社) 日本栽培漁業協会. 東京.

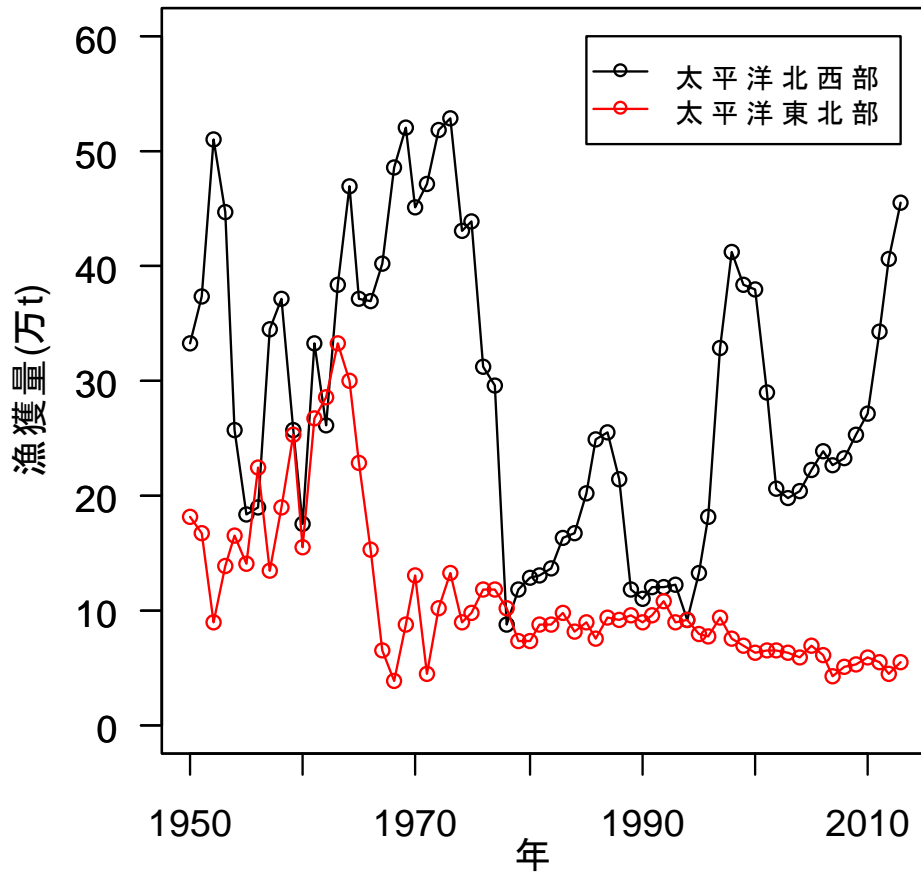


図 1. 太平洋北西部及び北東部におけるニシン漁獲量の推移



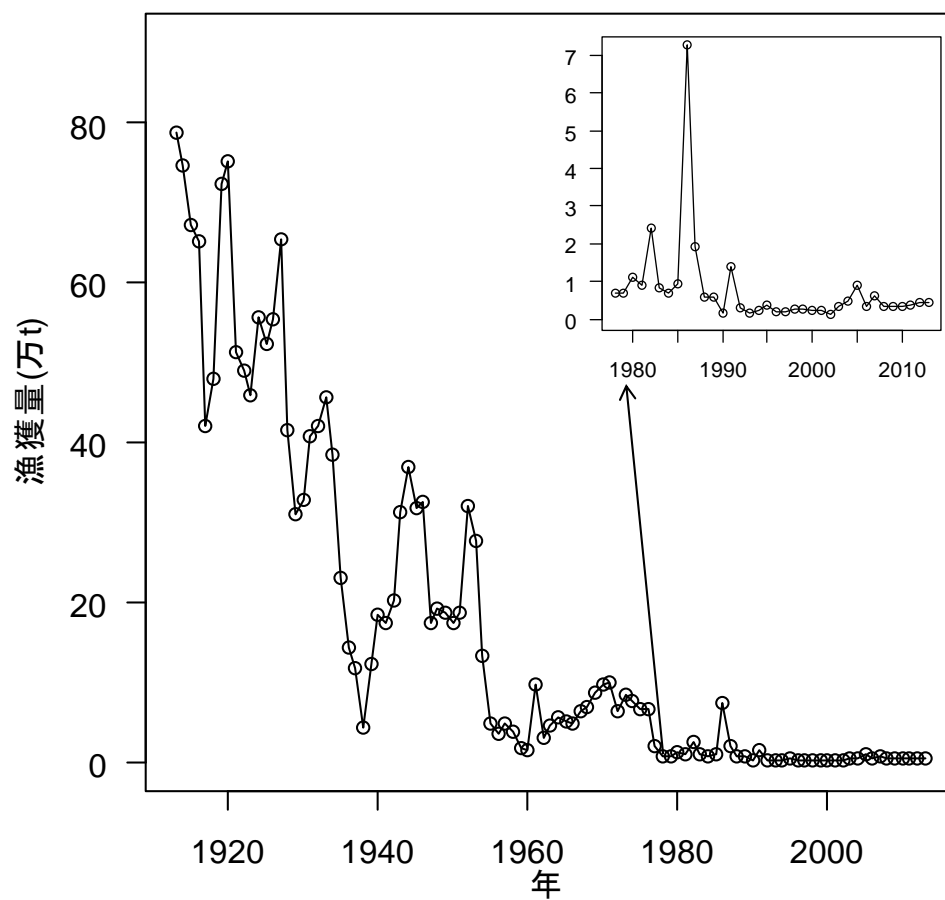


図 2. 日本におけるニシン漁獲量の推移

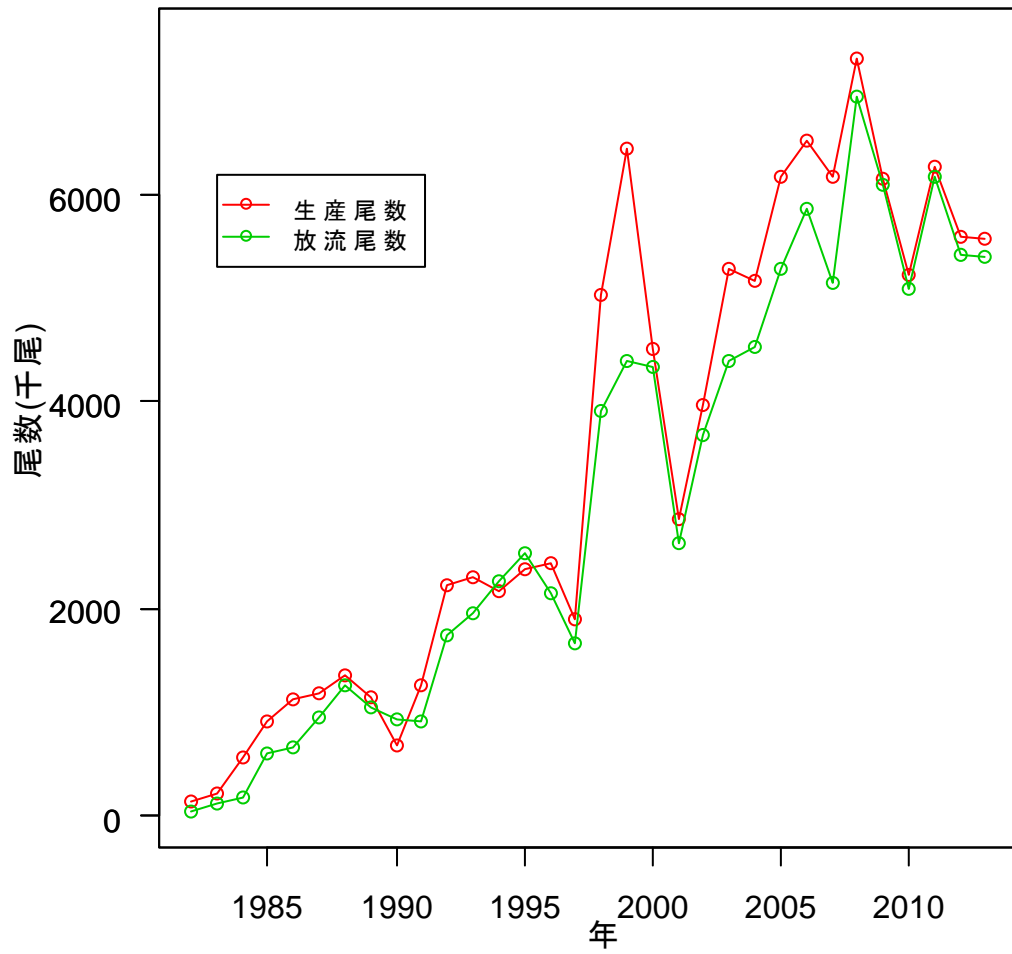


図 3. 日本におけるニシン種苗生産及び放流尾数の推移

## 第 1 章

### 日本のニシン漁業と種苗放流

## 1. 漁業

日本には北海道全域と東北太平洋側の湾・湖沼で生活様式を異にする地域性のニシンが生息しており、その資源の保全と持続的利用のためには、地域群の漁獲動向・資源動向を把握しておくことは重要である。日本におけるニシンの漁業については菅野（1983）、小林（2002）及び大河内ら（2003）によってまとめられている。特に小林（2002）は、「北海道におけるニシン漁業の変遷」として縄文時代に遡って、時代に応じたニシンの漁法、漁場開発、漁獲規制や利用についてまとめている。菅野（1983）は代表的な地域個体群についてその漁獲量の推移に触れながら生態を要約した。

菅野（1983）は石狩湾、厚岸、能取湖、尾駁沼のニシンの漁獲量の推移を図示しており、大河内ら（2003）は菅野（1983）を引用しつつ北海道（全道）と本州各県の漁獲量の推移を報告している。しかし、この他に日本各地の地域性ニシンの漁獲量を俯瞰できる報告は無い。そこでまず本章では、農林水産省が発行している漁業・養殖業生産統計年報（以下、農林統計という）から、ニシンが分布する北海道各振興局、青森県、岩手県、宮城県、福島県および茨城県における1965年以降のニシンの漁獲量を取りまとめた。なお、振興局とは北海道の行政区画であり、海に面した振興局は12ある（図1）。以降、各振興局を述べるときは、例えば石狩振興局は「石狩」と、「振興局」は除いて述べる。なお、檜山ではニシンの漁獲が記録されていないので、ここでは取り扱わない。

ニシンは主に産卵期に産卵場近辺で主に刺網や小型定置網で漁獲されるが、索餌期には産卵場から離れた海域まで回遊し沖合底曳網で漁獲されることが知られている（菅野1982，大河内ら2003，2012）。地域性ニシンの資源動向を把握することは重要であるが、恒常的に集計・公表されているデータは農林統計

の振興局県別の年間漁獲量の推移しかない。これには産卵期外の索餌期に他海域から来遊したニシンの漁獲量も集計されており、産卵群の動向を示しているデータであるとは限らない。そこで、農林統計の年間漁獲量の推移が、産卵期のニシンの漁獲量を反映しているかどうか検証するため、主な産卵場（図 1）を擁する北海道振興局および青森県、岩手県において産卵期の漁獲量を調査し、農林統計の年間漁獲量との関係について回帰分析を行った。北海道は、道内の漁業統計を北海道水産現勢としてホームページに公表している（北海道農林水産部 1991～2013; <http://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine>）。このホームページでは振興局別月別漁獲量の抽出が可能な検索機能があるため、北海道内の各地域の産卵期の漁獲量はここから抽出した。本州各地域の産卵期の漁獲量については、北海道のように公表されているものがないため、青森県尾駈沼のデータは 2004 年以降のものを青森県下北地域県民局から入手し、岩手県宮古湾のデータは国立研究開発法人水産総合研究センター（以下、水研センターという）宮古庁舎から入手した。宮城県の産卵期のデータは入手することができなかつたためこの分析からは除外した。

### 1-1. 地域別漁獲量

1965～2013 年の振興局別・県別漁獲量を図 2 に示した。全体的な特徴として石狩を除いた各振興局、県で 1980 年以前に、近年よりも非常に大きな規模での漁獲が記録されている。これは旧ソ連海域で操業していたものを日本国内で水揚げしていたもの（北洋ニシン）で、1977 年の 200 海里経済水域の設定によりそれが事実上不可能となったため（菅野 1983）、漁業規模が縮小したと推察されている（大河内 2003）。北海道北部に位置し日本海、オホーツク海に面している石狩、留萌、宗谷、オホー

ツクでは 1986 年に卓越した漁獲を記録しているが、これは 1983 年級の北海道・サハリン系群が卓越発生したものといわれている（小林 1983, 田中 2002）。1991 年におけるオホーツクでの 1 万 t を越える漁獲も北海道・サハリン系群の卓越群によるものかもしれない。

近年の漁獲動向を見るため、1992 年以降の漁獲量の推移を図 3 に示した。日本海に面し石狩湾系群が主に漁獲されている後志および石狩では 2005 年頃までは両振興局併せても 100～200 t 程度であったが、近年増加傾向にあり、2013 年は両振興局の合計が 2,375 t と、200 海里経済水域が設定された 1977 年以降最高値を記録している。山口ら（2010）によると、近年の漁獲量の増加は、2001 年に豊度が高い年級群が発生したことに加え、資源管理による 1 歳魚への漁獲圧の低下によるものとされている。

留萌は石狩の北部に隣接する地域だが、後志と石狩のように近年の漁獲量増加は認められない。2004 年に小さな卓越があり 375 t の漁獲があったが、その後は 50～150 t 程度で推移している。

宗谷では北海道・サハリン系の卓越群を漁獲した 1986 年には 51,881 t を記録したもののそれ以降は、1995 年に 2,021 t、2004 年に 2,457 t の小さな卓越があった程度で、近年は 70～300 t 程度で推移している。

オホーツクでは 1992 年以降 300～1,500 t 程度で推移しているが、2005 年から 2007 年にかけては 1,900 t 以上の漁獲を記録している。特に 2005 年は、この年の全国漁獲量 8,933 t に対してオホーツクは 7,281 t と全体の約 80% を占めた。2008 年以降は 646～1,432 t で推移している。

根室では 1996 年および 1997 年に 600 t を越える漁獲があったが、それ以降 2010 年までは 100 t 前後で推移していた。2011

年から増加傾向にあり、2011年は307 t、2012年には646 tが漁獲された。2013年は前年よりも減少したものの394 tと比較的多かった。

釧路では1979年に155 tの漁獲があったが、それ以降2007年まで4~52 tで推移していた。2008年には519 tの卓越した漁獲があり、それ以降は33~132 tと2007年以前よりも比較的高い水準にある。

十勝では1991~1997年の間で150 tを越える年が4回あったが、この期間以外では1~54 tで推移している。

北海道えりも以西海域に位置する日高、胆振及び渡島の漁獲量は、他の振興局と比較しても漁獲量が低い水準にある。その中でも日高は最も漁獲量の水準が低く、1980年代以降は漁獲量が1 tに満たない年もある。多い年でも2000年及び2011年の23 tである。渡島は1991年に123 tの漁獲があったもののそれ以降は1~11 tで推移している。えりも以西の3振興局の中で漁獲量が比較的高く推移する胆振では、1999~2003年と2011~2013年の間で50 tを越える年が6回あり、これ以外では10~20 t程度で推移している。

本州では1977年以前には青森、岩手、宮城および福島で1,000~30,000 tの漁獲を記録しているが、大河内ら(2003)によれば、当時は各地の魚市場でこのような水準でニシンが漁獲された事実が確認できず、オホーツクで漁獲され北海道に水揚げされていたものと推察されている。1978年以降の本州の漁獲量は4~420 tで推移しており、2011年3月に発生した東日本大震災以前は宮城県の漁獲が本州全体の70%以上を占めていた。2011年は宮城で5 tの漁獲を記録しているが、これは2011年1月から3月10日の間に漁獲された産卵群と思われる。その後の宮城県の漁獲量は2012年が0 t、2013年が1 tとなっている。また、農林統計とは別に1960~1970年頃の尾駈沼では3~80 t、茨城

県の湖沼では 100～500 t の大規模な湖沼性ニシンの漁獲が記録されている（大河内 2003）。

## 1-2. 年間漁獲量と産卵期の漁獲量の関係

1991～2013 年における地域別の年間漁獲量と産卵期の漁獲量の関係を図 3 に示した。農林統計から地域性ニシンの産卵群の動向を把握可能か検証することを目的とし、ここでは仮にニシンの産卵場との位置関係から、後志、石狩及び留萌の漁獲量の合計を「石狩湾系」、オホーツクの漁獲量を「サロマ・能取湖系」、根室の漁獲量を「風連湖系」、釧路の漁獲量を「厚岸系」、十勝の漁獲量を「湧洞沼系」、胆振および渡島の漁獲量の合計を「噴火湾系」、青森県の漁獲量を「尾駱沼系」、岩手県の漁獲量を「宮古湾系」と称した。北海道振興局の産卵期の漁獲量は北海道のホームページの月別漁獲量を用いており、産卵期は風連湖については小林（1993）を、それ以外は第 2 章を参考に設定し、石狩湾系は 2～4 月、噴火湾系は 3、4 月、サロマ・能取系、風連湖系、厚岸湖系及び湧洞沼系は 4、5 月とした。海域毎に年間の漁獲量と産卵期の漁獲量の関係について回帰分析を行ったところ、石狩湾系 ( $R^2 = 0.971$ 、 $p < 0.000$ )、風連湖系 ( $R^2 = 0.844$ 、 $p < 0.000$ )、厚岸湖系 ( $R^2 = 0.986$ 、 $p < 0.000$ ) および湧洞沼系 ( $R^2 = 0.676$ 、 $p < 0.000$ ) で有意な正の相関が認められた。噴火湾系及び宮古湾系では、 $R^2$  が 0.269 及び 0.154 と低い値であったが、有意な正の相関が認められた ( $p < 0.05$ )。サロマ・能取湖系 ( $R^2 = 0.171$ 、 $p = 0.050$ )、及び尾駱沼系 ( $R^2 = 0.008$ 、 $p = 0.800$ ) は相関関係が認められなかった。以上のことから石狩湾系、風連湖系、厚岸湖系及び湧洞沼系ニシンの産卵群の動向は、農林統計の振興局別漁獲量の推移で把握可能と判断できる。一方、サロマ・能取湖系、尾駱沼系は有意でなかったことから農林統計が産卵群の動向を示しているとは言えない。噴火湾系及び宮古



湾系は有意な正の相関があったものの決定係数が低い値であったため、回帰分析の結果のみでは年間漁獲量の推移が産卵群の動向を示しているとは言い難い。

北海道水産振興課から 2009～2013 年の海域別漁業種別月別のニシン漁獲量（非公表）を入手し、主要な漁業種類を確認したところ、2013 年においては北海道全体の漁獲量約 4,500 t のうちニシン刺網による漁獲が最も多く約 2,000 t と 45% を占めた。次いで沖合底曳が約 1,400 t（約 30%）であった（図 4）。次に漁獲が多い順にその他知事許可漁業、小型定置網、その他第 2 種共同漁業、底建網、その他刺網、となっておりこれら上位 7 漁業種で全体の訳 95% を占めた。そこで、これら 7 漁業種以外の漁獲量の合計を「その他」として、海域別漁業種別月別漁獲量の 2009～2013 年の平均値を図 5 に示した。なお、図 5 における海域は、北海道が道周辺の海域をその特性に応じて市町を基準に分類しているもので（北海道 2015）、日本海北部海域は稚内市から積丹町、オホーツク海域は斜里町から猿払村、えりも以東海域は広尾町から羅臼町、えりも以西海域は函館市南茅部支所からえりも町の各沿岸を指す。日本海北部海域には石狩湾が、オホーツク海域にはサロマ湖および能取湖が、えりも以東海域は風連湖、厚岸湖及び湧洞沼が、えりも以西海域には噴火湾が位置する。

ニシン刺網は第 2 種共同漁業権に区分されており、船外機船の数 t～動力船 15 t 未満の漁船で、水深 3～15 メートル帯の岩礁地帯とその周辺で漁場としてニシンの産卵群を漁獲する漁業種類である。図 5 より、日本海北部海域及びえりも以東海域では漁獲のほとんどがニシン刺網によるものであることがわかり、石狩湾系、風連湖系、厚岸湖系及び湧洞沼系で年間漁獲量と産卵期の漁獲量の間には強い正の相関があった回帰分析の結果を支持している。

噴火湾系では年間漁獲量と産卵期の漁獲量の関係は有意な正の相関があったものの決定係数が小さく、回帰分析の結果では年間漁獲量で産卵期の漁獲量を説明できるとは言い難かった。噴火湾系の年間漁獲量は1992～2013年の間は8～121 tで推移しているが1991年は224 tを記録し、卓越群を漁獲したものである。この年の産卵期の漁獲量は5 tと少ない。ここで、1991年を除いて回帰分析を行ったところ、相関が大きくなった ( $y=0.693x-9.683$ 、 $R^2=0.896$ 、 $p<0.000$ )。さらに、日本海北部海域とえりも以東海域と同様に、えりも以西海域の漁獲のほとんどがニシン刺網によるものである。以上のことから、年間の漁獲量が121 t未満であれば、噴火湾系の産卵群の変動も把握できるものと考えられた。

オホーツク海域ではサロマ湖・能取湖のニシンの産卵期（4～5月）以外の月に沖合底曳網や小型定置網での漁獲が多い。この海域では産卵前のサロマ湖と能取湖のニシン、テルペニア系ニシンとデカストリ系ニシンの索餌群が水深100～200mを操業する沖合底曳網で漁獲されることや、5、6月にはまず定置網でニシンが混獲されることが知られており（菅野 1982；田中 2010）、図 5 でもこれが見てとれる。サロマ・能取湖系は年間漁獲量と産卵期の漁獲量に相関は認められなかった。また、オホーツク海域では、複数の系群が混ざり合って漁獲されることや、北海道・サハリン系群と思われる卓越群が漁獲される頻度が多いことから（図 2）、農林統計でサロマ湖及び能取湖のニシンの動態を追うことは難しいであろう。サロマ湖及び能取湖のニシンの動向を把握するためにはニシン漁業者が属する組合に問い合わせる必要がある。

青森県では、県の年間の漁獲量と尾駁沼での産卵期の漁獲量に相関は認められなかった。むしろ2008年以降は尾駁沼の漁獲量が県の漁獲量を上回っている。尾駁沼では、六ヶ所村海水漁

業協同組合に属する漁業者が県から採捕許可を得てニシンの産卵群を刺網や建網で漁獲する。今回用いた尾駁沼の漁獲データはこの採捕許可に基づく採捕報告から抜粋したものであり、回帰分析の結果から農林統計にそれは反映されていないことが考えられる。今後尾駁沼のニシンの動向を把握していくには漁協の採捕報告を確認していく必要がある。

宮古湾ニシンも尾駁沼同様に農林統計で産卵群の動向を確認することは難しい。回帰分析に用いた宮古湾ニシンの産卵群の漁獲データは水研センター東北区水産研究所宮古庁舎が統合前の社団法人日本栽培漁業協会（以下、日裁協という）宮古事業場であった頃から実施している市場調査によるものであり、今後も調査の持続が望まれる。

## 2. 種苗生産と放流

19世紀末には日本沿岸におけるニシンの漁獲量は97万tを記録したほどであったが、これは北海道・サハリン系群であり、1950年代後半にはこれが消滅し日本のニシン生産量は激減した（小林 1993）。北海道・サハリン系ニシンが消滅して以降日本で水揚げされているニシンは、1977年までの旧ソ連海域での操業による北洋ニシン以外は、日本沿岸に産卵場を持つ地域性ニシンがほとんどであった。同一の産卵場に回帰する性質がある地域性ニシンは（Hay et al. 2001）、栽培漁業の対象種として着目され、その種苗生産技術開発が進められた（山本 2001）。種苗生産は1974年に北海道立栽培漁業総合センターにおいて日齢55まで飼育することに成功したことに始まり、その後1982年には日裁協厚岸事業場で全長66mm種苗8.4万尾、同宮古事業場で全長30mm種苗5万尾の生産に成功した（堀田ら 1999; 小林 2002）。その後も日裁協厚岸及び宮古事業場を中心に種苗生産・放流に関する技術開発が行われ、その成果は山本（2001）

や大河内ら（2003）によってまとめられている。特に、日裁協厚岸事業場により開発された種苗生産技術は石狩湾ニシン、風蓮湖ニシンの種苗生産放流事業の基盤として利用されている（日裁協 2003）。

日裁協は 1977 年度から日本における栽培漁業と養殖の対象種の種苗生産・放流尾数などのデータを毎年度集計し「栽培漁業種苗生産、入手・放流実績」として発行してきた。日裁協は平成 15 年に解散し独立行政法人水産総合研究センター（以下、水研センターという）に統合したが、統合後も統計調査は受け継がれており、現在は「栽培漁業・海面養殖用種苗の生産・入手・放流実績（以下、入手放流実績という）」として発行されている。本章では、この入手放流実績に集計されているニシンの種苗生産・放流尾数の統計データを地域別に整理・取りまとめた。

入手放流実績が 1978 年度（1977 年度の実績を集計）に発行されて以降、初めてこれにニシンの種苗生産・放流実績が記載されたのは、上述のとおり日本で初めて種苗生産に成功した 1982 年である。これ以降の道県別種苗生産実績を図 7 に示した。北海道では 1982 年（135 千尾）から 1995 年（904 千尾）にかけて徐々に増加したが、これは全て日裁協厚岸事業場による生産である。1996 年からは公益社団法人北海道栽培漁業振興公社が同羽幌事業場で種苗生産の技術開発を開始し、2000 年からはこれに別海町（根室管内ニシン種苗生産運営委員会）が加わったため、2003 年には北海道全体で 5,000 千尾を越えた。2013 年は水研センター厚岸庁舎（旧日裁協厚岸事業場）、公益社団法人北海道栽培漁業振興公社、上野国町および別海町により平均全長 50～65mm サイズ 5,586 千尾が生産された。青森県では明治時代に豊漁であった陸奥湾ニシンの資源回復を図る目的で、1991～

1995年の5カ年間に青森県水産増殖センターにおいて種苗生産試験に取り組んでおり（中西・塩垣 1994）、平均全長45mmサイズ程の種苗が40～112千尾生産されたがこれ以降は生産されていない。岩手県における種苗生産実績はすべて水研センター宮古庁舎（旧日裁協宮古事業場）によるもので1983年に本州で初めて110千尾（平均全長53mm）が生産された。以降、飼育管理技術の向上と生産規模の拡大によって種苗生産尾数を増加させ（大河内ら 2003）、1992年には1,001千尾（平均全長45mm）、1999年には過去最高の1,290千尾が生産された。2000年から2010年までは200～750千尾を毎年生産していたが、2011年3月11日の東日本大震災により施設が全壊したためそれ以降は種苗生産が行われていない。宮城県では宮城県栽培漁業センターが1985年から2000年にかけて種苗生産を実施した。1985年は154千尾（平均全長32mm）が生産されたがその後順次増加させ、1994年1,120千尾（平均全長46mm）に至った。種苗生産・放流事業が終了した2000年は1,800千尾（平均全長40mm）と過去最高の種苗生産を達成した。

地域別の放流の経緯を見るため、北海道振興局及び青森県、岩手県、宮城県及び茨城県におけるニシンの種苗放流尾数の推移を図8に示した。これまで日本で種苗放流が行われたのは図8に示す7振興局4県に加え1982年にオホーツク（能取湖）で実施された18千尾（平均全長77mm）放流が統計上全てである。オホーツクでは1982年以降種苗放流が実施されていないため図8からは除外した。檜山、後志、石狩、留萌及び宗谷の放流はほとんどが石狩系ニシンを対象とした公益社団法人北海道水産振興公社由来の種苗である。檜山では2009年から種苗放流が始まり5年間の平均放流尾数は54千尾（平均全長50～70mm）である。後志、留萌及び宗谷では2002～2008年の間でのみ放流が実施され（後志は2003～2008年）、後志では140～720千尾（平

均全長 61～73mm)、留萌では 530～919 千尾 (平均全長 63～73mm)、宗谷では 99～470 千尾 (平均全長 61～70mm) が放流された。石狩では 1996 年に初めて放流が実施されこの年は 137 千尾 (平均全長 45mm) が放流された。1999 年には 2,078 千尾 (平均全長 63mm) が放流されたが、後志、留萌及び宗谷で放流が実施された 2002～2008 年は 472～732 千尾 (平均全長 61～67mm) であったが、2009 年以降は 2,400 千尾程度 (平均全長 61～65mm) で推移している。2002～2008 年は公益社団法人北海道栽培漁業振興公社が生産した種苗を後志、石狩、留萌及び宗谷の各地で分散放流し、2009 年以降はそれを石狩に集約させたものと思われる。根室では 1982 年に風蓮湖で初めて 8 千尾 (平均全長 77mm) が実施され、その後 1992 年 (1990 年を除く) にかけて 5～301 千尾 (平均全長 58～101mm) が放流された。この間の種苗は全て日栽協厚岸事業場由来である。1993～2000 年の間は放流が実施されていないが 2001 以降は主に別海町由来の種苗が放流されている。近年は年によって増減があるもの平均全長 55mm 前後の種苗が 2,000～3,500 千尾が放流されている。釧路で放流されている種苗は全て水研センター厚岸庁舎 (旧日栽協厚岸事業場) 由来である。1982 年から 1992 年にかけての放流は全て厚岸湖への放流で、12～143 千尾 (平均全長 38～118mm) が放流された。1993 年以降は増加し、2001 年は 150 千尾 (平均全長 68mm) であったがそれ以外は 430 万尾以上で推移している。2013 年の放流尾数は 493 千尾 (平均全長 55mm) であった。

本州では主に岩手県と宮城県で種苗放流が行われている。岩手県での放流は水研センター宮古庁舎が生産した種苗で、すべてが宮古湾に放流されている。岩手県で初めて種苗放流が実施されたのは 1984 年で 46 千尾 (平均全長 107mm) であった。その後増加し 1995 年にはピークを迎え、857 千尾 (平均全長 53mm)

が放流された。1996年以降は50万尾程度で推移し、最後に放流された2010年は124千尾（平均全長51mm）であった。宮城県は本州で最も早く種苗放流が実施され、初年度の1983年は80千尾（平均全長73mm）であった。種苗の由来は水研センター宮古庁舎か宮城県栽培漁業センターである。2000年には1,800千尾（平均全長40mm）が放流された。1998年及び1999年は1,500千尾を超える種苗が生産されたにも関わらず入手放流実績では放流尾数が無い。大河内ら（2003）によれば1998年は700千尾（平均全長42mm）、1999年は1,560千尾（平均全長44mm）が放流されている。2002～2010年は水研センター宮古庁舎が生産した種苗36～70千尾（平均全長50～67mm）が放流されている。青森県については1986年に種苗放流が始まり1999年で終了した。岩手県、宮城県より規模は小さいものの最高で450千尾（1992年、平均全長80mm）が放流された。同時期の青森県の放流は日裁協宮古事業場と青森県水産増殖センターであった。茨城県では洄沼ニシンの資源回復の可能性を検討する目的で（柳田、山崎 1987）、1986年から9年間種苗放流実施している。放流尾数はごくわずかで8～31千尾（平均全長50～84mm）となっている。

## 文献

独立行政法人水産総合研究センター（1982～2014）栽培漁業・海面養殖用種苗の生産・入手・放流実績調査．（公社）全国豊かな海づくり推進協会．東京．

Hay, D. E., P. B. McCarter and K. S. Daniel (2001) Tagging of Pacific herring *Clupea pallasii* from 1936-1992: a review with comments on homing, geographic fidelity, and straying. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 1356-1370.

北海道（2015）水産動物の種苗の生産及び放流並びに水産動物の育成に関する基本計画（第7次栽培漁業基本計画）．北海道．

北海道水産林務部（1991～2013）北海道水産現勢．  
<http://www.fishexp.hro.or.jp/marineinfo/internetdb/index.htm>．

堀田卓朗・松石 隆・坂野博之・菅野泰次（1999）北海道東部沿岸域に産卵するニシンの系群判別．日本水産学会誌，**65**，655-660．

菅野泰次（1982）オホーツク海北海道近海におけるニシン *Clupea pallasii* の系群構造．日本水産学会誌，**48**，755-762．

菅野泰次（1983）日本周辺海域に分布するニシンの系統群とその生態．栽培技術開発研究，**12**，59-69．

小林時正（1983）北海道周辺海域における最近のニシン漁況の特徴．水産海洋研究会報，**51**，371-373．

小林時正（2002）北海道におけるニシン漁業と資源研究（総説）．北海道水産試験場研究報告，**62**，1-8．

中西廣義・塩垣 優（1994）ニシン増殖試験．青森県水産増殖センター事業報告書，**23**，275-280．

農林水産省（2015）漁業・養殖業生産統計年報．（一財）農林統計協会，東京．

大河内裕之・児玉純一・永島 宏・兜森良則・岩本昭雄（2003）本州の太平洋沿岸におけるニシン放流魚の移動生態と産卵回帰．栽培漁業資源調査検討資料，**16**，（社）日本栽培漁業協会，東京．

大河内裕之・中川雅弘（2012）北海道噴火湾周辺海域で漁獲されるニシンの系群構造．日本水産学会誌，**78**，8-14．

社団法人日本栽培漁業協会（2003）日本栽培漁業協会40年史．社団法人日本栽培漁業協会．東京．



- 田中伊織（2002）北海道西岸における 20 世紀の沿岸水温およびニシン漁獲量の変遷．北海道水産試験場研究報告，**62**，41-55.
- 田中伸幸（2010）近年のオホーツク海のニシンーよくわかってないニシンたちー．北水試だより，**80**，1-6.
- 山口幹人・瀧谷明朗・山口宏史・三宅博哉・高柳志朗（2010）石狩湾系ニシンの VPA に基づく種苗放流および資源管理効果の試算．北海道水産試験場研究報告，**77**，21-27.
- 山本義久（2001）ニシンの種苗生産技術．栽培漁業シリーズ 7．（社）日本栽培漁業協会，東京．
- 柳田洋一・山崎幸夫（1987）ニシンの中間育成試験．昭和 61 年度茨城県水試事業報告書，305-306.

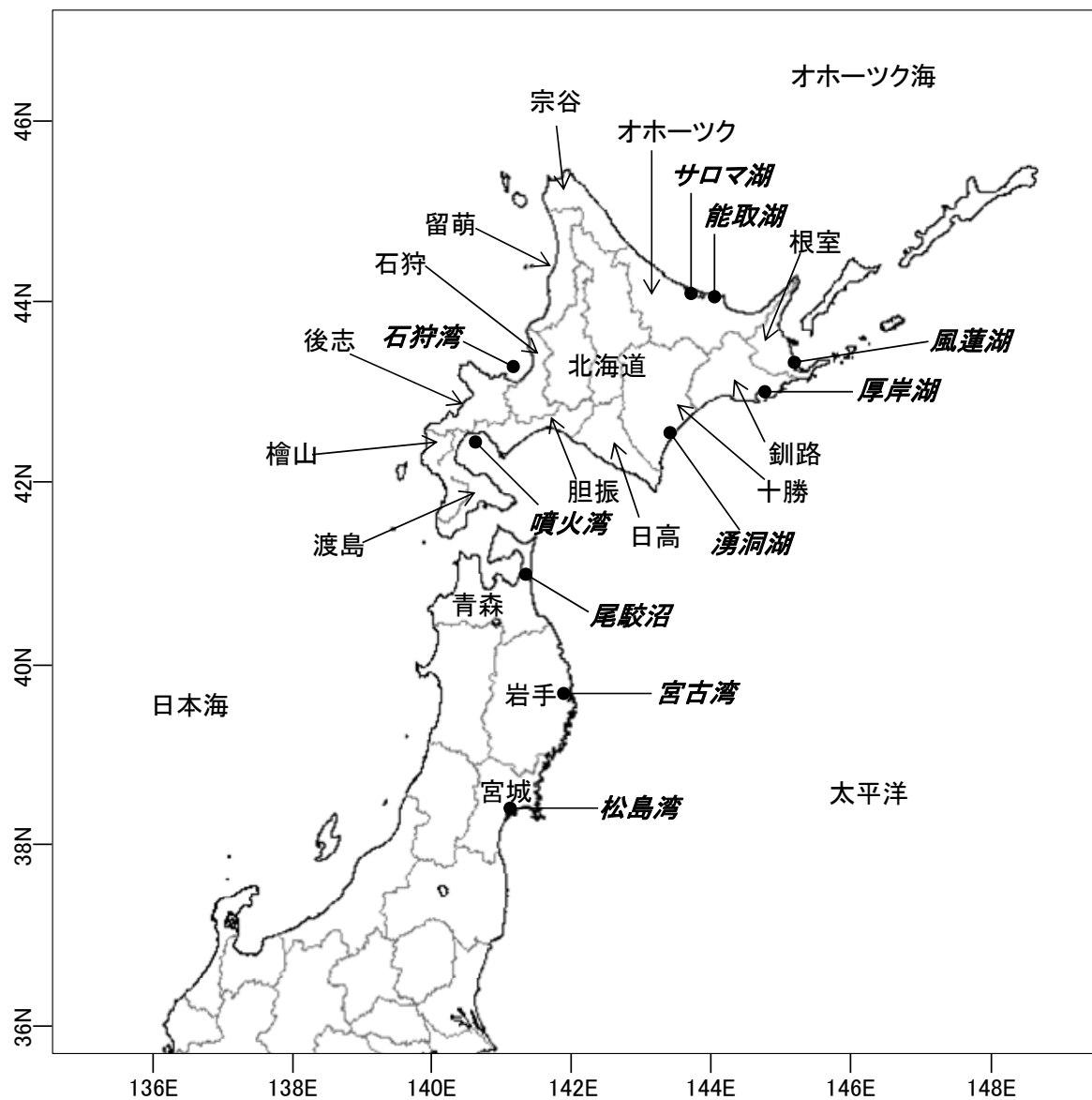


図 1. ニシンが漁獲される北海道各振興局および東北太平洋側関係県と主な産卵場

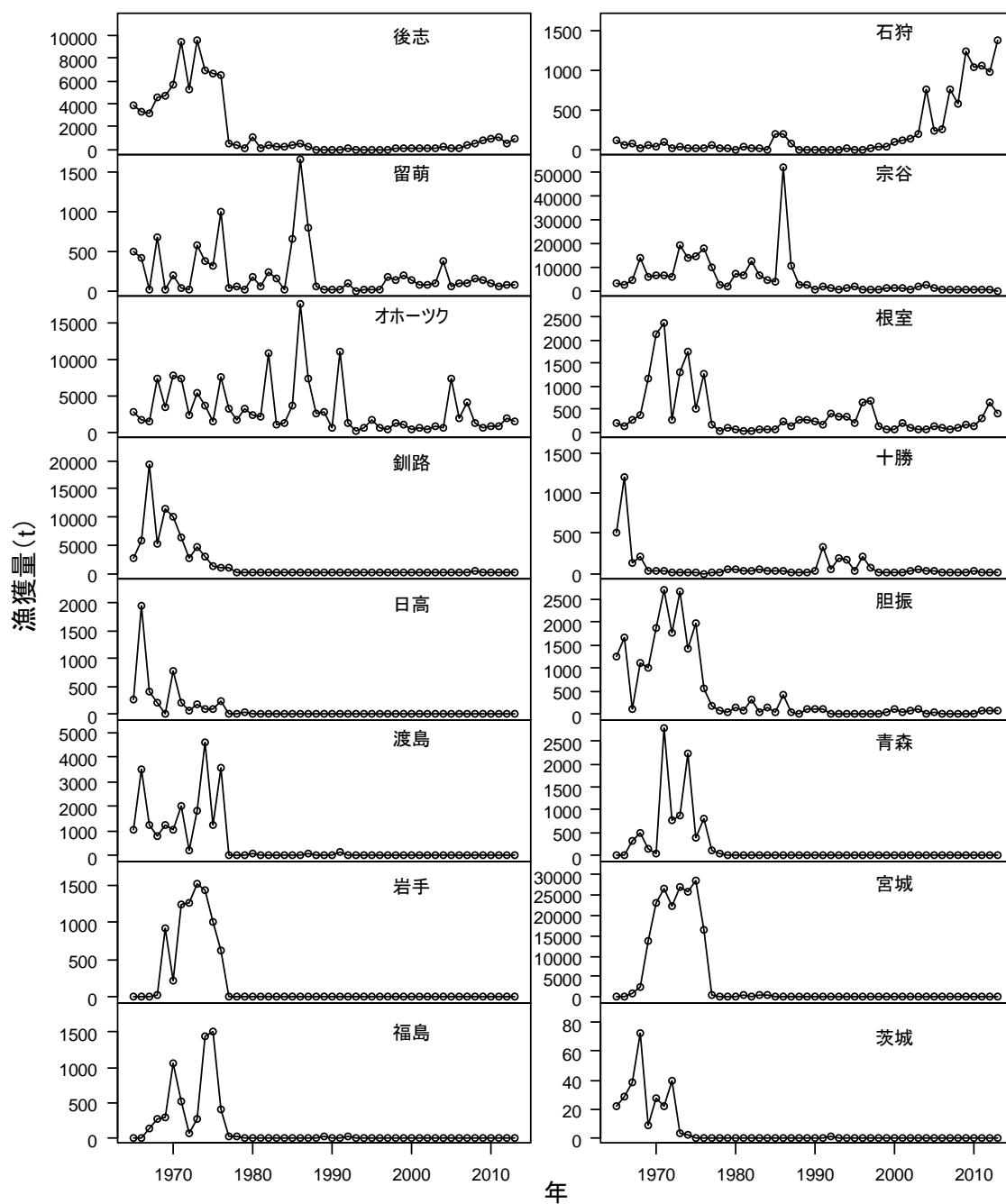


図 2.北海道各振興局及び東北太平洋側関係県のニシン漁獲量の推移（1964－2013年）

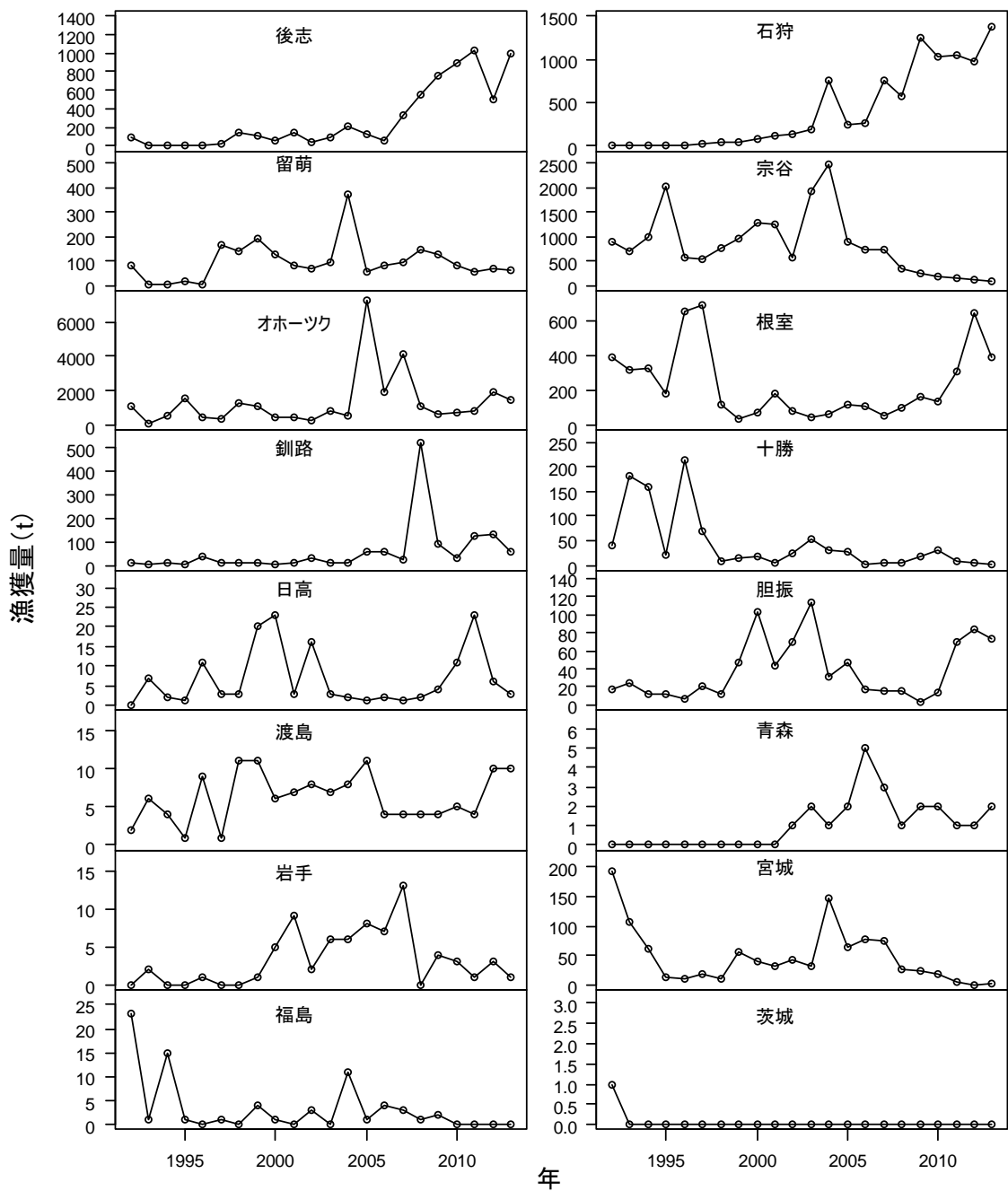


図 3.北海道各振興局及び東北太平洋側関係県のニシン漁獲量の推移（1992－2013年）

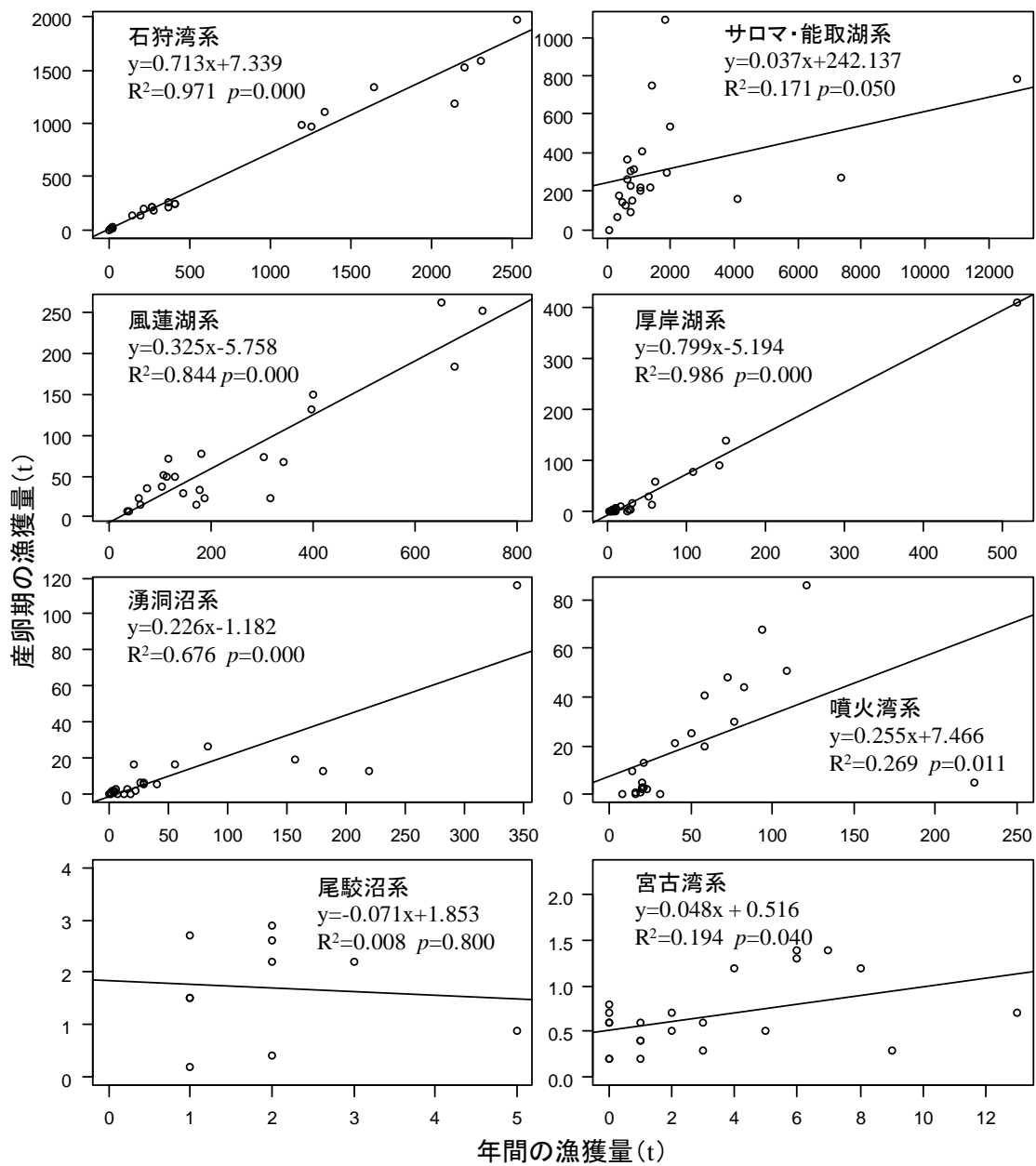


図 4. ニシンの年間漁獲量と産卵期漁獲量の関係

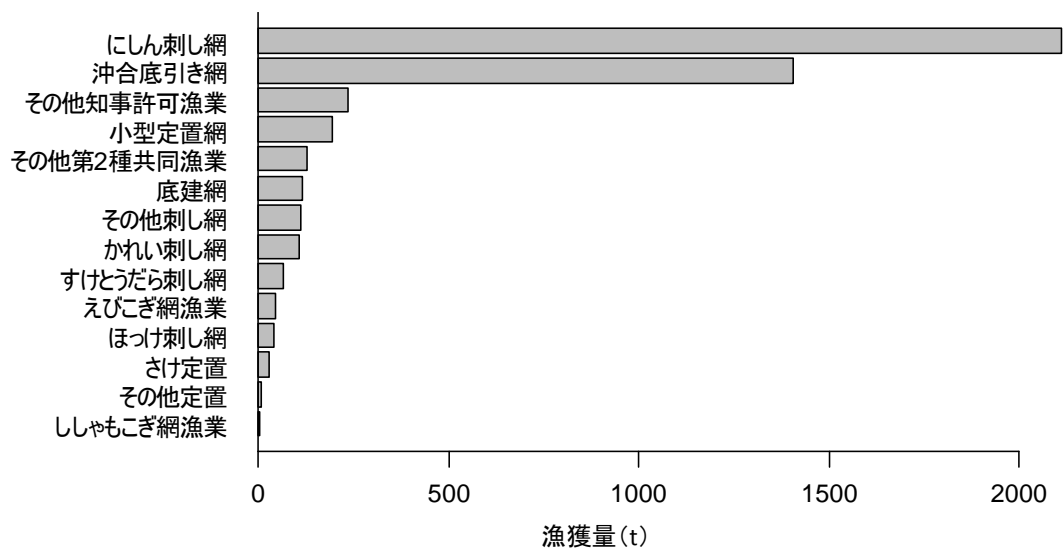


図 5.北海道におけるニシンの漁業種別漁獲量（2013年）

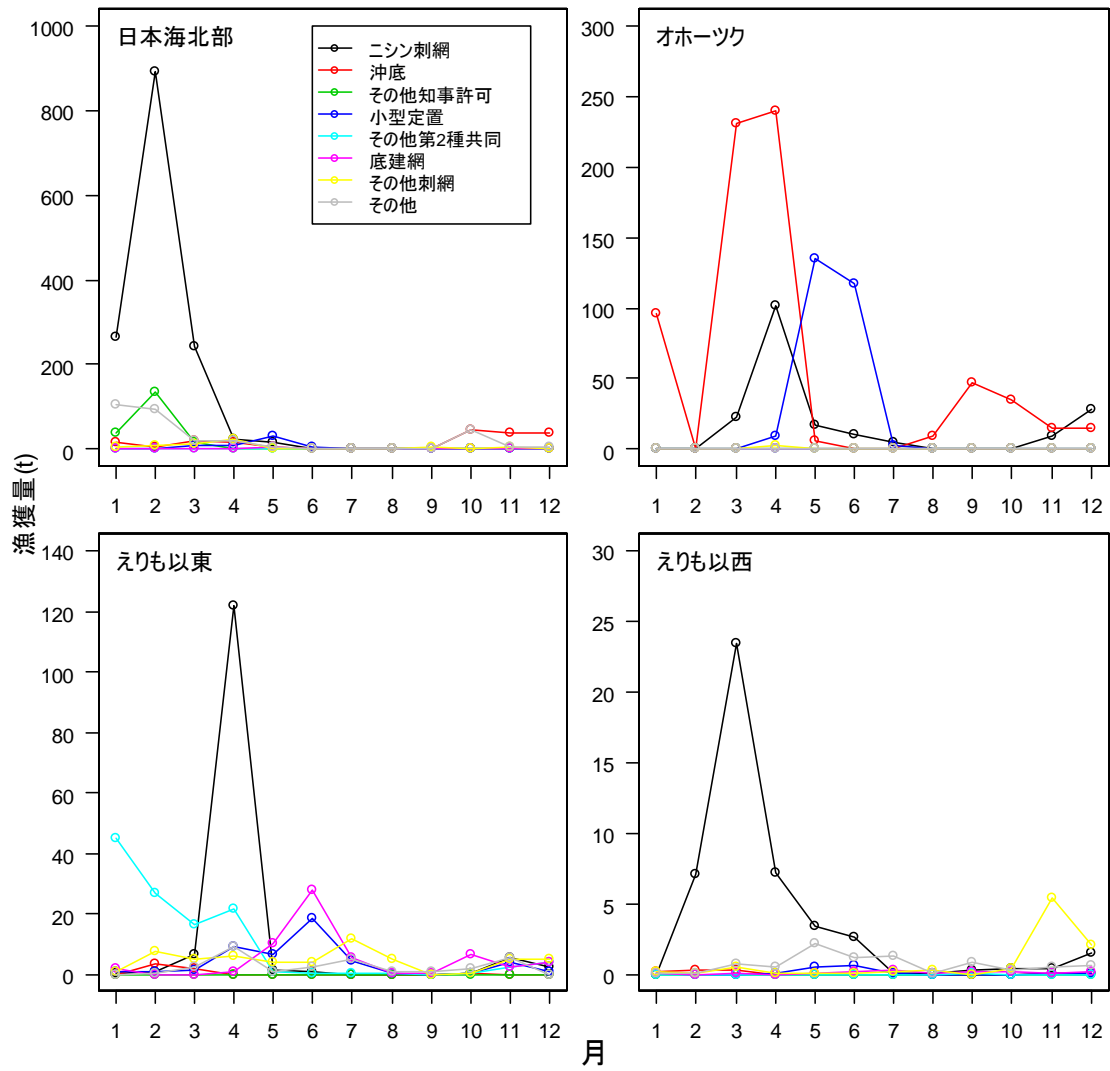


図 6. 北海道における海域別・月別・漁業種別漁獲量（2009年から2013年の平均値）

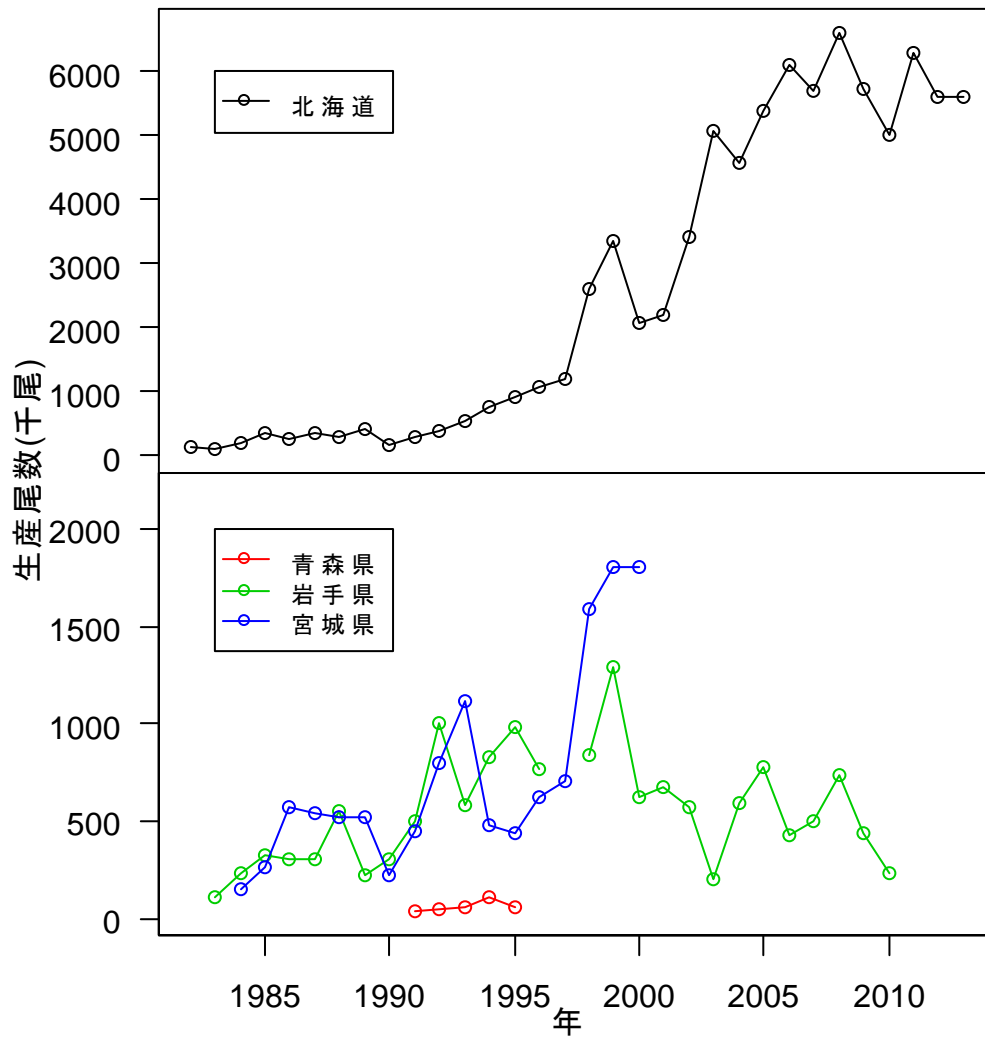


図 7. 日本におけるニシン種苗生産尾数の推移



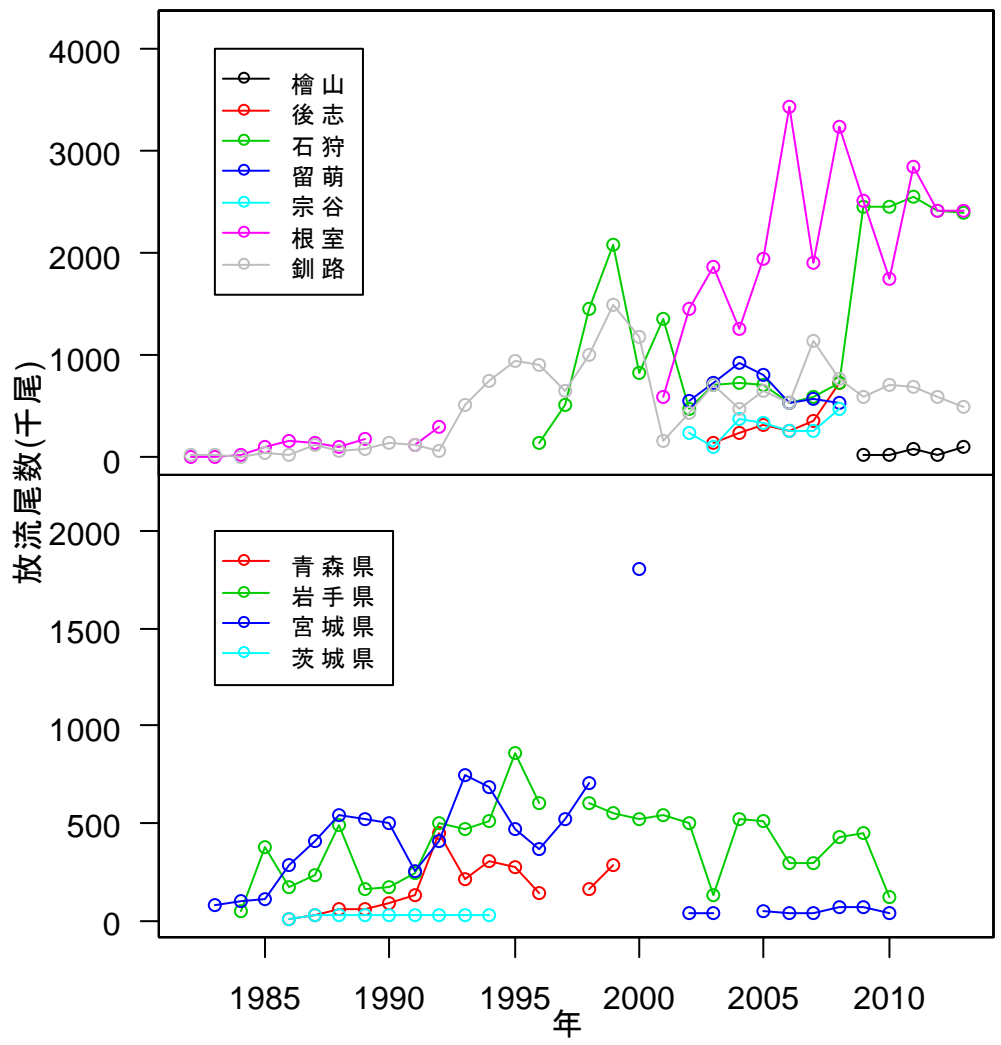


図 8. 日本におけるニシン種苗放流尾数の推移

## 第 2 章

日本産ニシンの遺伝的多様性と集団構造に及ぼす  
東日本大震災の影響

# **Genetic impact of the Great Tohoku earthquake on the herring local populations**

## **1. Abstract**

Environmental disturbance is the major driver shaping ecosystem diversity. All levels of biodiversity are linked with genetic diversity, which has pervasive ecological and evolutionary consequences. However, the influence of a disturbance on the patterns and distribution of genetic diversity is poorly understood. The Great Tohoku Earthquake of moment magnitude 9.0 that occurred on March 11, 2011 in Japan allows evaluation of a rare event that impacted biodiversity and ecosystems. Using microsatellite genotypes and the mitochondrial DNA control region haplotypes for more than 4,000 Pacific herring from 23 spatiotemporal samples collected in the entire distribution range of Japan before and after the earthquake during the spawning period, we evaluated the impacts on the patterns and distributions of genetic diversity and population structure. Our analyses clearly described the patterns of genetic diversity and population structure of Japanese herring populations, which consisted of three distinct groups with different but temporary stable mixing proportions. The analyses revealed that the sea-spawning population in the central area of the tsunami was replaced by a genetically distinct lagoon-spawning herring population in an adjacent brackish lake. The results demonstrate how a megathrust earthquake renovated the patterns and distribution of genetic diversity in local herring populations and suggest that constant gene flow caused by persistent spawning fidelity can be a major driver of population recovery with positive environmental effects from the tsunami. Our results indicate that extent of natal homing, spawning fidelity, and effective population size may explain spatial structure in high gene flow marine fish.

## 2. Introduction

Environmental disturbance is the major driver of population dynamics and shapes diversity of many of the world's ecosystems (Sousa 1984; Turner 2010; Banks et al. 2013). The genetic diversity of species influences all levels of biodiversity, including fitness, viability, and adaptation of populations, as well as the evolution of new species (Sousa 1984; Hughes et al. 2008). Therefore, a natural disturbance that affects genetic diversity could result in pervasive ecological and evolutionary consequences (Banks et al. 2013). Previous studies have evaluated the genetic impacts of the Chi-Chi Earthquake in Taiwan on an endangered plant species (Hung et al. 2005), those of floods on an abundant gastropod species (Evanno et al. 2009), mice subjected to regular flooding (Vignieri 2010), forest fires on a tailed frog (Spear and Storfer 2010) and a bird species (Suárez et al. 2012), volcanic eruptions on a tailed frog (Spear et al. 2012), and hurricanes on a coastal fish species (Apodaca et al. 2013). All of these studies reported a decrease or increase in genetic diversity after a natural disturbance, but only one study of the sailfin molly (Apodaca et al. 2013) detected a change in population structure. However, a recent review concluded that the influence of a natural disturbance on the patterns and distribution of genetic diversity is poorly understood, even though the importance of genetic diversity is appreciated (Banks et al. 2013). The Great Tohoku Earthquake of moment magnitude 9.0 that occurred on March 11, 2011 (Sato et al. 2011; Mori et al. 2011; Tsuji et al. 2014) allows for an evaluation of a rare event that impacted biodiversity and ecosystems. We have preserved historical samples of Pacific herring (*Clupea pallasii*) collected in the entire distribution range of Japan for more than 10 years, including the central area of the tsunami. We collected new samples after the earthquake, which enabled us to evaluate the impact on peripheral herring populations.

Spring spawning herring was a commercially important species for Japan in the 19th and first half of the 20th centuries (Watanabe et al. 2008). Herring catch reached the historical maximum of 787,000 t in 1913, but declined steadily and eventually disappeared in the late 1950s (MAFF 1979). The huge fishery production was mainly from the Hokkaido-Sakhalin population that spawned in high salinity coastal waters (32–34‰), and

the migration range was very wide. This herring was classified as the oceanic wide migration type and lives 13–16 years with an age at maturity of 4–5 years (Kobayashi 1993). Currently, herring fisheries target several local stocks that spawn in coastal waters and brackish lagoons along the Pacific coast of northern Japan (Kanno 1989). The present level of production is ~4,000 t in the major fishing areas of Hokkaido, Aomori, Iwate, and Miyagi Prefectures (MAFF 1967–2014, Fig. 1a, Supporting Information Fig. S1). These local herring were classified as the oceanic small migration type (hereafter, sea-spawning type) and lagoon small migration type (lagoon-spawning type), with a shorter lifespan (~8 years) and age at maturity of 2–3 years (Kobayashi 1993). Pacific herring spawn exclusively in shallow nearshore habitats and females deposit adhesive eggs directly on the bottom or on vegetative substrata (Haegeler and Schweigert 1985). The spawning activity is conspicuous: milt turns the water milky-white (Hay et al. 2009), which had not been observed in Japanese coastal waters since the collapse of the Hokkaido-Sakhalin spring spawning herring, but in recent years it has occurred in Ishikari Bay, Hokkaido. The peak spawning period of the Japanese local herring varies between Late-December and Early-May depending on the spawning site (Table 1). Returns to natal spawning areas—“natal homing”—and returns of spawning fish to the same spawning area—“spawning fidelity”—have been reported in Pacific herring (Hay et al. 2001). Natal homing and spawning fidelity of Japanese herring were also found by tagging experiments in Miyako Bay, Iwate Prefecture (Okouchi et al. 2008).

The funnel-shaped bays amplified the tsunami waves of the Great Tohoku earthquake along the Pacific coast in the Tohoku region, generating extensive run-up (Seike et al. 2013). Tohoku consists of six prefectures, with Aomori, Iwate, Miyagi, and Fukushima prefectures along the Pacific coast (Fig. 1a). The observed tsunami height distribution (Japan Meteorological Agency 2012) (Fig. 1a) shows that Iwate and Miyagi Prefectures were in the central area of the tsunami. The maximum run-up height was over 20 m (Tsuji et al. 2014) and was as high as 39.7 m (Mori 2011) in Miyako Bay, Iwate Prefecture. The peak herring spawning period is Late-December to Early-April in the Tohoku area. Therefore, herring may have already spawned large quantities of fertilized eggs on

seagrass/seaweed beds or the bottom when the megathrust earthquake occurred, but they should have disappeared after the huge tsunami. Thus, the reproductive success of the herring populations in damaged areas may have been seriously affected. After the earthquake, the catch dropped in the major fishing areas of Tohoku; Aomori, Iwate, and Miyagi prefectures, and was zero in the 2013 catch statistics. In contrast, catch increased in Hokkaido (Fig. S1).

In this study, we evaluated the impact of the Great Tohoku Earthquake on the Pacific herring populations based on our historical samples and new samples taken after the earthquake. All samples were collected from spawning populations throughout the entire distribution range of Japan. Using over 4,000 herring in 23 spatiotemporal samples collected from nine localities, we evaluated how the megathrust earthquake impacted the patterns and distributions of genetic diversity and population structure of the herring. We used microsatellite loci and the mitochondrial DNA (mtDNA) control region. If spawning migration behavior and mating patterns are sex-biased (Avice 1995), both markers may provide different rates of gene flow between populations.

### **3. Materials and Methods**

#### **3-1. Sample collection and biological measurements**

Herring samples were caught by fishermen using gill nets and set nets at their spawning locations during the spawning season (Table 1). After the Great Tohoku Earthquake, we collected two samples from a central tsunami area, Miyako Bay (MY13) in 2013 and Lake Obuchi-numa (OB14) in 2014 in Tohoku, and one sample from Lake Akkeshi (AK13) in Hokkaido (Fig. 1a, Tables 1, S1). The peak spawning period is late-January–early-April in Miyako Bay, mid-April–early-May in Akkeshi Bay and Lake Akkeshi, and late-February–late-March in Lake Obuchi-numa where herring can only migrate into the lake after the creek thaws and is connected to the sea. Very few herring spawned in Miyako Bay in the central area of the tsunami in 2013, and only 657 fish (217 kg) were caught between late January and early April. They consisted of 2- and 3-year-old fish, which were identified by examining otoliths. We selected all 93 2-year-old individuals (MY13) caught

on January 29 and March 7 for genotyping to examine the effect of the earthquake on the 2011 spawning population because they were spawned in the year of the earthquake (2011) and first spawned at age 2 years in 2013. They were all mature (Table S1). We also selected 118 2-year-old fish caught in Lake Akkeshi and Akkeshi Bay from April 24 to May 8 (AK13) for genotyping. Almost all fish were mature but some were immature or already had spent gonads. We purchased herring caught in Lake Obuchhi-numa on April 17–18, 2014 (OB14). All fish had mature gonads and were 2 or 3 years old, so we used all of these fish for genotyping to evaluate the direct effects of the tsunami on the spawning grounds in 2013 and the possible remaining effects in 2014. We collected local catch data for spawning herring from 2005 to 2013 in Lake Akkeshi (including Akkeshi Bay) and Miyako Bay from the Akkeshi and Miyako Fishermen Cooperative Association landing data, and those of the Lake Obuchi-numa directory reported to the Aomori Prefectural Government by fishermen. Spawning herring catches increased in Lake Akkeshi but decreased in Lake Obuchi-numa and Miyako Bay after 2011 (Fig. 1b). Considering the catch trends, the spawning periods, and the tsunami height distribution (Fig. 1a), we treated AK13 as a control sample and MY13 and OB14 as impact samples.

As before-impact samples, we used our 17 historic samples of spring spawning herring collected from nine major spawning grounds in Japan during 2003 and 2008. Almost all fish had mature gonads but some were already spent (Table S1). Samples were caught by fishermen using gill nets and set nets during the spawning season in Ishikari Bay (IK), Lake Saroma (SR), Lake Noto (NT), Lake Akkeshi (AK03 and AK06), Lake Yudo Numa (YD03 and YD07) and Funka Bay (FK) in Hokkaido, and Lake Obuchi-numa in Aomori Prefecture (OB04, OB05, OB06, and OB07), Miyako Bay in Iwate Prefecture (MY04, MY05, MY07, and MY08) and Matsushima Bay in Miyagi Prefecture (MT) in Honshu. We also used three historic samples of recaptured hatchery-reared fish from Lake Akkeshi (AKH03 and AKH06) and Miyako Bay (MYH05). All hatchery fish were marked chemically on otoliths and released, so we identified hatchery fish by marks on otoliths. These historic samples work as a control, as they were collected before the earthquake including the impacted areas. Thus, our sampling design is regarded as a BACI design

(Before–After Control-Impact), which has been used for impact assessment (Smith 2002).

We measured total length (TL) and fork length or body length (BL), body weight (BW), and gonad weight (GW) (Table S1). We calculated the gonadosomatic index ( $GSI = GW/BW \times 100$ ) and the condition factor ( $CF = BW/TL^3 \times 100$ ) for each individual. We determined ages of all samples by examining otoliths, except the sample collected in Lake Obuchi-numa in 2014 (OB14). The age of the OB14 sample was determined from BL by comparison with the age distribution of the historical samples collected in Lake Obuchi-numa, which consisted of 2- and 3-year-old fish.

### **3-2. DNA extraction, sequencing, and microsatellite genotyping**

Muscle tissue from each specimen was stored in 99.5% ethanol for DNA extraction. Genomic DNA was extracted following the standard phenol–chloroform procedure and/or use of the QuickGene Mini-80 (Wako Pure Chemical, Osaka, Japan), according to the manufacturer's instructions. DNA fragments corresponding to the mtDNA D-loop region were amplified by polymerase chain reaction (PCR) using the 12S-CP 5'-TCCTAGGGCTCGTCTTAACATCT 3' and Cytb-CP 5' TGTAATCCGGAGATCGGAGGTT 3' primers. PCR amplification was performed using a GeneAmp PCR System 2700 Thermal Cycler (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) in a 25- $\mu$ l reaction volume consisting of 2.0  $\mu$ l genomic DNA as a template (~1.0  $\mu$ g), 0.125  $\mu$ l Takara Ex Taq Polymerase (Takara Bio Inc., Shiga, Japan), 0.5  $\mu$ l 10  $\mu$ M primers, 2.5  $\mu$ l 10 $\times$  Ex PCR buffer (20 mM MgCl<sub>2</sub>), 2.0  $\mu$ l dNTP mixture, and 17.4  $\mu$ l sterile water. For the new samples collected in 2013 and 2014, PCR was conducted on 10  $\mu$ l aliquots of a mixture containing 1.0  $\mu$ l genomic DNA as a template (~0.1  $\mu$ g), 0.1  $\mu$ l KOD FX (Toyobo Co., Ltd; [www.toyobo-global.com](http://www.toyobo-global.com)), 0.1  $\mu$ l of 10  $\mu$ M primers, 5  $\mu$ l 10 $\times$  Ex PCR buffer (8 mM MgCl<sub>2</sub>), 2.0  $\mu$ l dNTP mixture, and 1.7  $\mu$ l sterile water. The thermal cycle consisted of initial denaturation at 94°C for 1 min, followed by 35 cycles of 94°C for 30 s, 56°C for 30 s, 72°C for 3 min, and a final extension at 72°C for 5 min. The PCR product was purified with ExoSAP-IT (USB Corp., Cleveland, OH, USA). The purified product was used as template DNA for cycle sequencing reactions performed on a



GeneAmp PCR System 2700 Thermal Cycler in 20- $\mu$ l aliquots of a mixture containing 2.0  $\mu$ l template DNA, 0.32  $\mu$ l 10  $\mu$ M primers Cytb-CP and Cytb-E, 1.5  $\mu$ l of the BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems), and 15.8  $\mu$ l sterile water with the following cycle sequencing profile: initial denaturation at 96°C for 1 min, followed by 25 cycles of denaturation at 96°C for 10 s, annealing at 50°C for 5 s, and extension at 60°C for 4 min. The sequencing products were subjected to capillary electrophoresis in an ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) for the historic samples and an ABI PRISM 3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems) for the new samples. Sequences were aligned using ClustalX (Thompson et al. 1997). The 551 bp sequences were amplified, aligned, and one insertion/deletion was found in the sequences. Haplotypes were defined based on the sequence data using DnaSP ver. 5.10 (Librado et al. 2009). The sequences of the mtDNA control region were submitted to the DDBJ, European Molecular Biology Laboratory (EMBL), and GenBank databases under accession numbers LC029928–LC030003.

All DNA samples were genotyped at the five microsatellite loci (Cha17, Cha20, Cha63, Cha113, and Cha123) (O’Connell et al. 1998) used in our previous studies (Sugaya et al. 2008; Nemoto et al. 2008). We genotyped 301 individuals collected after the earthquake in 2013 and 2014 (MY13, AK13, and OB14) using the ABI PRISM 3130xl Genetic Analyzer (Table S1). The annealing temperatures were 57°C for Cha17, Cha20 and Cha63, and 52°C for Cha113 and Cha123 (Sugaya et al. 2008). For the historic samples, we genotyped 1,006 individuals of AK03, AKH03, YD03, and FK in 2003 (first group) and 2,477 individuals of IK, SR, NT, AK06, YD07, OB05, OB06, OB07, MY05, MYH05, MY07, MY08, and MT in 2006–2008 (second group) using the ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer. As allele size-shifts were observed in the allele size distributions between the new and historic samples, we conducted an inter-laboratory calibration (Ellis et al. 2011). We used the second group as a standard because the sample size was the largest among groups ( $n = 2,477$ ), which should provide confidence modes in the allele distributions. We added 1.6 and 10.6 to raw allele sizes of the first group and the new samples at Cha17, 1.8 and 5.0 at Cha20, 2.8 and 8.0 at Cha63, 2.0 and 7.8 at Cha113, and 4.0 and 2.0 at Cha123,

respectively. The calibration provided consistent allele size distributions for the three groups at each locus, from which we fixed allele sizes for all individuals. Genotype data quality was evaluated using Microchecker (Van Oosterhout et al. 2004) to detect scoring errors and null alleles. Linkage disequilibrium was tested using GENEPOP 4.2 (Raymond and Rousset 1995a) with a 5,000 dememorization number, 100 batches, and 5,000 iterations per batch.

### **3-3. Genetic diversity**

The number of haplotypes, haplotype diversity (Nei 1987), and nucleotide diversity (Tajima 1989) were estimated using DnaSP. Haplotype richness was calculated using CONTRIB (Petit et al. 1998), with the smallest sample size ( $n = 30$ ) for rarefaction. The exact test (Raymond and Rousset 1995b) for differences in haplotype frequencies was performed using the Markov chain procedure (5,000 dememorization number, 100 batches, and 5,000 iterations), as implemented in Genepop. Differences in the diversity indices were tested using Welch's *t*-test. The two sample *t*-test using normal approximation was used for the parameters which only had standard errors, such as haplotype diversity and nucleotide diversity.

Hardy–Weinberg equilibrium (HWE) was tested using GENEPOP 4.2 (Raymond and Rousset 1995a) with 10,000 dememorizations, 100 batches, and 10,000 iterations. Allelic richness and heterozygosity were calculated for each locus and population using FSTAT 2.9.3.2 (Goudet 1995) and Arlequin 3.5.1.3 (Excoffier et al. 2005), respectively. Samples were rarefied to the smallest sample size to determine allelic richness ( $n = 34$ ). The exact test for population differentiation was also performed for the allele frequencies.

### **3-4 Population structure and gene flow**

We ran STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al. 2000) with the admixture linkage disequilibrium model (Falush et al. 2003) using a burn-in of 100,000 iterations followed by 500,000 Monte Carlo–Monte Carlo repetitions for the number of putative original populations  $K = 1–10$ . We then ran STRUCTURE using the LOCPRIOR option, which considers geographical information (Hubisz et al. 2009). As natal homing and spawning fidelity are known in herring, and all samples were collected from the spawning

populations, the nine sampling localities would provide meaningful information on population differentiation. Therefore, we assigned the integers 1–9 to the nine sampling locations.

We estimated genetic differentiation between populations in terms of  $F_{ST}$  for both the haplotype and allele frequencies. We used the empirical Bayes (EB) method (Kitada et al. 2007) to reduce the bias of the  $F_{ST}$  estimates, considering that marine fish species have high gene flow. We estimated the maximum likelihood global  $F_{ST}$  ( $F_{ST}^G$ ) over all populations using EBFST1.1 (<http://www.g.kaiyodai.ac.jp/cmls1/Conservation>), from which we calculated the rate of gene flow as:  $\theta = 1/\bar{F}_{ST}^G - 1$  (Wright 1969, Rannala and Hartigan 1996), where  $\bar{F}_{ST}^G$  is the simple mean global  $F_{ST}$  over loci and  $\theta$  is the scale parameter of a Dirichlet distribution (beta distribution for a bi-allelic model). For diploid populations,  $\theta = 4Nm$  (Wright 1931) and  $\theta = 2Nm$  for haploid populations (Rannala and Hartigan 1996). Here,  $N$  is total size of the breeding population (effective population size) and  $m$  is the migration rate in each generation. The composite parameter  $Nm$  indicates the number of individuals replaced by migrants per population per generation (Rannala and Hartigan 1996). Therefore,  $\theta$  shows the rate of gene flow for microsatellites and/or mtDNA. In addition, we estimated the posterior means of the pairwise  $F_{ST}$  values (EB pairwise  $F_{ST}$ ) between all population pairs. We drew a neighbor-joining unrooted phylogenetic tree (Saitou and Nei 1987) using FigTree (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) based on the EB pairwise  $F_{ST}$  values. Geographic distance (straight line) was calculated for each pair of populations on the Pacific coasts of Hokkaido and Honshu, based on great circle distances using the haversine (Sinnott 1984) in the R ‘geosphere’ package. The Earth’s radius was considered to be 6,378.137 km for the calculation.

We tested the null hypothesis  $H_0$ : homogeneity of  $F_{ST}^G$  among  $L$  loci against the alternative hypothesis  $H_1$ : heterogeneity of  $F_{ST}^G$  among the loci. The test statistic

$\lambda = \sum_{l=1}^L (\hat{F}_{ST,l}^G - \tilde{F}_{ST}^G)^2 / V(\hat{F}_{ST,l}^G)$  followed the  $\chi^2$  distribution with  $(L-1)$  d.f. under  $H_0$ ,

where  $\tilde{F}_{ST}^G = \sum_{l=1}^L V(\hat{F}_{ST,l}^G)^{-1} \hat{F}_{ST,l}^G / \sum_{l=1}^L V(\hat{F}_{ST,l}^G)^{-1}$  (Kitada et al. 2007). In this test, we

excluded hatchery fish populations (AKH03 and MYH05) to avoid the possible effect of artificial selection.

### **3-5. Effective population size**

We estimated the variance effective population size ( $N_e$ ) based on the temporal change in allele frequencies (Nei and Tajima 1981; Pollak 1983; Waples 1989) for Lake Akkeshi, Lake Yudo-numa, Lake Obuchi-numa, and Miyako Bay using NeEstimator (Do et al. 2014). If  $N_e$  changes with time, the estimate is the harmonic mean of the effective population sizes in the individual generations (Nei and Tajima 1981; Pollak 1983). We calculated the mean age at spawning from individual ages determined by otolith examination of all samples, excluding AK13, OB14 and MY13 samples (Table S1). We also excluded 13 one-years-old age immature fish in YD03 sample. The mean age at spawning was used as the generation time ( $t$ ) to calculate the generation length ( $GL$ ) between samples ( $GL = \text{years between samples} / t$ ). The multilocus  $F_k$  (Pollak 1983) was used for the  $F$ -statistic.

### **3-6. Genetic mixing proportions**

As shown in Fig. 4a in the results section, all populations were a mixture of some putative ancestral populations. To evaluate the impact of the Great Tohoku Earthquake on the herring population in the central area of the tsunami, we estimated the genetic mixing proportions in Miyako Bay and Lake Obuchi-numa before and after the Tohoku Earthquake. We assumed six baseline populations: Matushima Bay, Miyako Bay, Lake Obuchi-numa, Funka Bay, Lake Yudo-numa, and Lake Akkeshi, which were mixed in the Miyako Bay and Lake Obuchi-numa populations.

We estimated the mixing proportions based on the conditional-likelihood method (Millar 1987) for genetic stock identification (GSI), using BASEMIX1.0 (Kishino et al. 1994; Kitada et al. 2013) available at the EBFST site, and ONCOR (Kalinowski et al. 2007). Standard errors of the mixing proportion estimates were calculated by considering the variances of the gene frequencies for the baseline populations in BASEMIX. The 95% confidence intervals (CI) for the mixing proportion estimates were calculated with 1,000 bootstraps in ONCOR. We then estimated the changes in composition in terms of commercial catch in Miyako Bay and Lake Obuchi-numa before and after the earthquake. We multiplied the mean catch of 1.1 t for 2007 and 2008 (0.2 t for 2013) in Miyako Bay by

the estimated genetic mixing proportions in the samples MY07\_08, and MY13 and obtained the catch compositions in Miyako Bay in 2007–2008 and 2013. We used 0.9 t catch for 2007 (2.1 t for 2014) in Lake Obuchi-numa, and estimated the catch compositions in Lake Obuchi-numa in 2007 and 2014.

## **4. Results**

### **4-1. Sample collection and biological measurements**

We collected 23 samples (4,617 fish) from nine spawning grounds in the spawning season during 2003–2014 (Table 1, Table S1). We examined otoliths of 4,211 fish. The samples consisted of 1–4-year-old fish with a mean  $\pm$  standard deviation (SD) of  $2.3 \pm 0.5$  years. Almost all fish were mature, excluding 13 one-years-old immature fish in YD03 sample. The age composition was 1-year-old fish (0.3 %), 2-year-old fish (67.3 %), 3-year-old fish (29.8 %) and 4-year-old fish (2.6 %). Mean TL was  $26.5 \pm 2.8$  cm, and BW was  $168.7 \pm 62.2$  g. Mean CF was  $0.86 \pm 0.11$ . Mean gonad weight was  $14.2 \pm 7.8$  g, and GSI was  $14.8 \pm 7.8$ . The female ratio was  $0.47 \pm 0.10$  (Fig. S2).

### **4-2. Genetic diversity**

We sequenced 618 individuals from 13 historic samples and three samples collected after the earthquake for the mtDNA control region. Sequence comparisons yielded 76 haplotypes (Table S2). The diversity indices were generally high in Hokkaido and low in Honshu, and the haplotype richness values were  $13.89 \pm 2.97$  and  $6.59 \pm 1.30$  (Welch *t*-test,  $t = 6.5944$ ,  $P = 0.0000$ , Table 2). Haplotype diversity significantly decreased in Miyako Bay (*t*-test,  $t = 2.7588$ ,  $P = 0.0029$ ) after the earthquake but not in Lake Obuchi-numa ( $t = 1.3716$ ,  $P = 0.0851$ ) or Lake Akkeshi ( $t = 0.0751$ ,  $P = 0.4701$ ). Nucleotide diversity also significantly decreased in Miyako Bay ( $t = 2.5012$ ,  $P = 0.0062$ ). The haplotype frequencies were homogeneous within the temporal samples from Lake Akkeshi, Lake Obuchi-numa, and Miyako Bay before the earthquake (Table S3). Therefore, we combined the temporal samples, such as AK03 + AK06, OB0405 + OB07, and MY0405 + MY07, for subsequent analyses. The haplotype frequencies of the after-impact AK13 and OB13 samples from Lake Akkeshi and Lake Obuchi-numa were not different from those before the impact (AK03, AK06 and AKH06 and OB0405 and OB07). The after-impact MY13 haplotype

frequency was also not different from those of MY0405 and MY07 after Bonferroni correction. However, the MY13 haplotype distribution was substantially different to that of MY0405+MY07 but similar to those of OB0405 + OB07 and OB14 (Fig. 2a).

For the microsatellite loci, we genotyped 3,784 individuals from 17 historic samples and three samples collected after the earthquake. A total of 157 alleles were found at the five microsatellite loci (Table S4). No evidence was detected for a scoring error caused by stuttering, large allele dropout, or null alleles. The linkage equilibrium hypothesis was not rejected for all pairs of loci in all samples, except between Cha63 and Cha113 for AK03, OB07, MY05, and MY08 between Cha20 and Cha113 for MY07, and between Cha20 and Cha123 for AK03 (Table S5). Samples were generally in HWE (Fig. 3), although departures from HWE were observed in one locus at IK, SR, AK06, YD03, FK, OB14, MY05, and MY13. The NT, AK13, and MYH05 samples were not in HWE at two loci, and MY08 had three loci that were not in HWE (Table S6). Genetic diversity was consistently high in fish from Hokkaido but low at Honshu, as shown by the allelic richness values, which were  $16.58 \pm 4.64$  and  $11.67 \pm 2.61$  (Welch *t*-test,  $t = 6.528$ ,  $P = 0.0000$ ) (Table 3, Table S7). Allelic richness and observed heterozygosity were not different after the earthquake in Lake Akkeshi ( $t = -0.2158$ ,  $P = 0.8346$  and  $t = -0.6639$ ,  $P = 0.5323$ ) or in Lake Obuchi-numa ( $t = -0.4431$ ,  $P = 0.6719$  and  $t = -0.702$ ,  $P = 0.5081$ ). In contrast, heterozygosity increased in Miyako Bay after the earthquake ( $t = 3.3695$ ,  $P = 0.0102$ ), and allelic richness tended to increase but was not significant ( $t = 1.1779$ ,  $P = 0.2745$ ). The allele frequencies were significantly different between populations, except for those between NR and SR, and within the before-impact samples from Lake Obuchi-numa, Miyako Bay, and Lake Akkeshi (Table 4). The after-impact AK13 sample from Lake Akkeshi was not different from the before-impact AK06 sample. In contrast, allele frequencies from OB14 and MY13 were clearly different from their before-impact samples. Interestingly, the MY13 allele frequencies were not different from those of the OB05, OB06, and OB07 before-impact samples, but slightly different from those of OB14, although the distributions of allele frequencies were similar (Figs. 2b, S3, Table 4).

### 4-3. Population structure and gene flow

The cluster analysis results suggested that the most likely number of original populations was  $K = 6$  ( $\ln(P|D) = -93560.2 \pm 5832.2$ ) for the original STRUCTURE and  $K = 7$  ( $-91813.5 \pm 2597.9$ ) for the LOCPRIOR model (Table S8). The bar plot showed similar genetic mixing patterns in the samples for both models (Figs. 4a, S4). Neighbor-joining unrooted phylogenetic trees based on the EB pairwise  $F_{ST}$  values (Tables 4, S9) consistently showed three large clusters consisting of Hokkaido, Lake Obuchi-numa, and Miyako Bay/Matsushima Bay for the microsatellite allele and mtDNA control region haplotype frequencies (Fig. 4b, c). Lake Yodo-numa and Funka Bay (250 km geographical distance, Table S10) looked very distinct from the other populations. However, the bar plot clearly showed that all populations came from the same original populations with different mixing proportions (Figs. 4a, S4). The after-impact sample (MY13) had different genetic mixing from the before-impact samples in Miyako Bay but was similar with that of Lake Obuchi-numa (Figs. 4a, S4) and was included in the Lake Obuchi-numa cluster (Fig. 4b, c). The mean pairwise  $F_{ST} \pm SD$  was similar for the microsatellite loci ( $0.0120 \pm 0.0052$ ) and the mtDNA control region ( $0.0133 \pm 0.0050$ ) (Fig. 4d) and were not significantly different (Welch  $t$ -test,  $t = -1.9394$ ,  $P = 0.0543$ ).

The  $\bar{F}_{ST}^G$  value of  $0.0184 \pm 0.0008$  (standard error) for the five microsatellite loci and that of  $0.0216 \pm 0.0043$  for the mtDNA D-loop region were not significantly different ( $t = -0.7316$ ,  $P = 0.7678$ ). The rates of gene flow were  $54.5 \pm 2.36$  and  $45.27 \pm 9.18$ , respectively, which were also not different ( $t = 0.9685$ ,  $P = 0.1664$ ). The  $F_{ST}^G$  values at each locus were  $0.0171 \pm 0.0014$  (Cha 17),  $0.0168 \pm 0.0019$  (Cha 20),  $0.0152 \pm 0.0016$  (Cha 63),  $0.0229 \pm 0.0024$  (Cha 113), and  $0.0198 \pm 0.0015$  (Cha 123), respectively. The Cha 113 locus had a higher value than those of other loci, and the homogeneity of  $F_{ST}^G$  was rejected ( $\lambda = 9.4982$ ,  $P=0.0498$ ).

#### **4-4. Effective population size**

The mean age at spawning ( $= t$ ) was  $2.35 \pm 0.53$  ( $n=4,211$ , otolith examined 2–4 year-old fish).  $GL$  ranged between 1.28 and 4.26 (Table 5).  $Ne$  estimates were 124–746 in Lake Akkeshi, 199 in Lake Yudo-numa, 114–183 in Lake Obuchi-numa, and 41–261 in Miyako Bay. The  $Ne$  estimate decreased substantially to 41 from 261 after the earthquake in Miyako Bay. In contrast,  $Ne$  remained largely unchanged in Lake Obuchi-numa but increased in Lake Akkeshi.

#### **4-5. Genetic mixing proportions**

BASEMIX and ONCOR output similar but slightly different estimates of the genetic mixing proportions. ONCOR provided the mixing proportion of the major baseline population larger and those of other baseline populations smaller compared to those from BASEMIX. BASEMIX calculates standard errors of the mixing proportion estimates taking the variances of the gene frequencies for the baseline populations into account. Therefore, we used estimates of the mixing proportions obtained by BASEMIX for subsequent analyses.

In Miyako Bay, the genetic mixing proportion estimates showed that the original Miyako Bay population decreased dramatically to 9.0% after the earthquake from 63.5%, and individuals originating from adjacent Matsushima Bay (157 km geographical distance) disappeared completely from 25.8%, whereas those from Lake Obuchi-numa (160 km) increased remarkably to 75.2% from 8.0% (Table 6). Small but consistent immigration from Lake Akkeshi (456 km), Lake Yudo numa (360 km), and Funka Bay (351 km) was also observed in Miyako Bay. Calculated catches in Miyako Bay showed that individuals from the original (0.698 t) and Matsushima Bay (0.284 t) populations almost disappeared in 2013 (0.018 and 0 t). Instead, the Lake Obuchi-numa catch doubled from  $\sim 0.09$  to  $\sim 0.15$  t ( $t = 3.0856$ ,  $P = 0.0010$ ) (Fig. 5a, Table S11).

In contrast, the genetic mixing proportions were stable in Lake Obuchi-numa, which indicated that 82% was the original population, 7–8% originated from adjacent Miyako



Bay, and ~10% originated from Hokkaido, even after the earthquake. The catch from the original population increased significantly from 0.74 to 1.72 t ( $t = 6.3885$ ,  $P = 0.0000$ ). The catch from Miyako Bay population (and Matsushima Bay) also increased slightly from 0.07 (0 t) to 0.15 t (0.09 t) in 2014, but the increases were not significant with  $t = 0.246$  and  $P = 0.4030$  ( $t = 0.1654$ ,  $P = 0.4343$ ) (Fig. 5b, Table S11).

## 5. Discussion

We collected all samples in the spawning grounds during the spawning period including peak spawning, and almost all fish had ripe or spent gonads. Our analyses clearly described the patterns of genetic diversity and population structure of the herring populations in Japan, which consisted of three distinct groups with six or seven putative ancestral populations with different but temporarily stable mixing proportions. The analyses also revealed that the sea-spawning population in Miyako Bay, the central area of the tsunami, was destroyed and replaced by a genetically distinct lagoon-spawning herring population in the adjacent brackish Lake Obuchi-numa. In contrast, catch increased remarkably in Lake Akkeshi and Lake Obuchi-numa after the earthquake.

### 5-1. Population structure and gene flow

Japanese herring consisted of three genetically distinct groups, such as Hokkaido, Lake Obuchi-numa, and Miyako Bay/Matsushima Bay consistent with our previous studies (Sugaya et al. 2008; Nemoto et al. 2008). Each population had unique genetic components but genetic differentiation was small ( $F_{ST}^G = 0.0184 \pm 0.0008$ ). HWE was found in all spawning populations, suggesting that fish in each population that has a unique genetic mixing proportion randomly mate during every generation. The YD and FK samples in Hokkaido and the OB samples from Lake Obuchi-numa had unique genetic characteristics from those of other populations. Sixty-four of the 479 individuals in the FK sample were exceptionally collected in June after the peak spawning (Table S1). They consisted of 2- and 3-year-old fish and already spawned judging from much smaller GW ( $1.5 \pm 0.46$ , Welch  $t$ -test,  $t = 60.1131$ ,  $P = 0.0000$ ) and GSI ( $0.83 \pm 0.24$ ,  $t = 88.0494$ ,  $P = 0.0000$ )

compared to GW ( $32.1 \pm 1.52$ ) and GSI ( $20.4 \pm 4.48$ ) of other FK individuals collected during the spawning season. However, their mixing proportions were very similar to other individuals (Figs. 4a, S4), suggesting that these individuals collected in June were spawned in Funka Bay and just before the feeding migration because of the slightly smaller CF of  $0.99 \pm 0.06$  compared to  $1.02 \pm 0.07$  during the spawning season ( $t = 3.0836$ ,  $P = 0.0027$ ). An allozyme study reported that Lake Yudo-numa is distinct from Lake Akkeshi (Hotta et al. 1999), agreeing with our results. The bar plots show that the differentiation in YD, FK and OB samples was caused by the different genetic mixing proportions (Figs. 4a, S4). In contrast, other populations in Hokkaido and Honshu had common major original populations. Stable temporal structures were found in Lake Akkeshi, Lake Yudo-numa, Lake Obuchi-numa, and Miyako Bay, which agreed with a previous allozyme study in Miyako Bay and Lake Mangoku-ura (near Matsushima Bay) (Kijima et al. 1992). Such stable but high gene flow population structures were found in Atlantic herring in Swedish waters (global  $F_{ST} = 0.002-0.003$ , Larsson et al. 2010) and in Pacific herring in British Columbia and adjacent regions (global  $F_{ST} = 0.003$ , Beacham et al. 2008). Slightly larger genetic differentiation was found in North Sea-Baltic Sea (global  $F_{ST} = 0.008$ ; 95% CI [0.004, 0.013]) (Bekkevold et al. 2005), and Baltic Sea Atlantic herring (pairwise  $F_{ST} = 0.0073 \pm 0.0069$ , Jørgensen et al. 2005). Temporally stable and significantly differentiated structures with high gene flow were also found in major Atlantic cod (*Gadus morhua*) populations over small geographic scales (e. g., Paulsen et al. 2006; reviewed by Hauser and Calvalho 2008, references therein).

The rate of gene flow was not significantly different for the microsatellite ( $54.5 \pm 2.36$ ) and the mtDNA control region ( $45.3 \pm 9.18$ ), suggesting that females and males migrate simultaneously to spawning grounds and spawn as a group. The observed female ratio of  $0.47 \pm 0.10$  did not reject the null hypothesis of an equal sex ratio ( $z = -0.2818$ ,  $P = 0.3890$ ), supporting group spawning behavior. These results indicate no sex-biased gene flow (Awise 1995) in Pacific herring. Based on chemical marks on otoliths, Okouchi et al. (2008) found that 70% ( $n = 300$ , 2003) and 53% ( $n = 200$ , 2004) of herring that migrate to Miyako Bay for spawning were hatchery fish released at TL of 5 cm in Miyako Bay.

They were produced from wild parents that migrated to Miyako Bay. Tagging experiments also found that herring that spawned in Miyako Bay in February migrated to Funka Bay in June–September for feeding and returned to Miyako Bay in the next spawning season, but some fish strayed into other spawning grounds in Iwate and Miyagi Prefectures (Okouchi et al. 2008). In addition, our hatchery fish samples (AKH03, AKH06, and MYH05) were released and recaptured as mature fish (age, 2–4 years) in Lake Akkeshi and Miyako Bay. These results indicate homing and spawning fidelity to natal sites, but it should not be 100%.

The  $N_e$  estimate was 261 [149,504] in Miyako Bay before the earthquake (Table 5), and the number of migrants per generation ( $Nm$ ) between populations was calculated at  $\sim 14$  in terms of the effective population size ( $4Nm = 54.5$ ). The 14 migrants from Lake Obuchi-numa comprise 5.4 % of the  $N_e$  in Miyako Bay, which is almost consistent with the genetic mixing proportion from Lake Obuchi-numa ( $8.0 \pm 1.6$  %) (Table 6). In Lake Obuchi-numa, the  $N_e$  estimate was 183 [97, 406], and 14 migrants from Miyako Bay comprise 7.6 % of the  $N_e$ . In contrast, the mixing proportion in Lake Obuchi-numa from Miyako Bay was  $7.9 \pm 19.7$  % in 2007 and  $7.0 \pm 20.1$  % in 2014 (Table 6). The point estimates well agree with the expected mixing proportion (7.6%) calculated from the effective population size and gene flow, though the standard errors were very high. Waples and Yokota (2007) showed that bias in the  $N_e$  estimate for species with overlapping generations can be substantial but in many cases largely disappeared if samples were taken 5–10 generations apart ( $GL=5-10$ ). In our analysis,  $GL=2.98$  for Lake Obuchi-numa samples (Table 5). According to Figure 4 in Waples and Yokota (2007), the bias was negative but not substantial ( $\sim 12.5$  %) for a 3 generation interval when 100 individuals were randomly taken in each sampling, which corresponded to our case. By correcting the negative bias, our  $N_e$  estimate in Lake Obuchi-numa was 205 ( $=183 \times 1.125$ ). This corrects the proportion of migrants from Miyako Bay (7.6%) to 6.8%, but it was still close to the mixing proportion in 2007 (7.9 %) and 2014 (7.0%). Generation time ( $t$ ) is the crucial parameter in estimating  $N_e$ . In our case,  $t=2.35$  (the mean age at spawning), and  $t=5.25$  for cases of Atlantic herring (Larsson et al. 2010). Atlantic herring have much longer longevity

(~22 years) and older ages at maturity (3-9 years) (Beverton et al. 2004) than the Japanese local herring (~8 and 2 years, Kobayashi 1993). Our results show that the age at maturity of the Japanese local herring was 2 years and no 5-years-old and older fish was found in our sample collected during the last decade. Our generation time ( $t=2.35$ ) might not substantially be negatively biased. Our results suggest that constant gene flow (straying), natal homing and spawning fidelity maintain stable genetic mixing proportions in local populations, which create weak but significantly differentiated population structure of the Japanese herring. All our samples were spawning run fish. Therefore, gene flow should be caused by straying of spawning fish, as suggested in Pacific herring in British Columbia (Beacham et al. 2008). Evidence for spawning fidelity in marine fish has been reported in Atlantic cod (Green and Wroblewski 2000; Wright et al. 2006; Skjæraasen et al. 2011), North Sea plaice (*Pleuronectes platessa*) (Hunter et al. 2003), and bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) in the western Atlantic (Nemerson et al. 2000). Levels of natal homing, spawning fidelity, and effective population size may explain spatial structure in high gene flow marine fish species.

Estimation of stock composition of mixed-stock fisheries has been studied for over three decades (as reviewed in Anderson et al. 2008; Waples et al. 2008). BASEMIX and ONCOR use the conditional likelihood (Millar 1987), and they are theoretically the same. The likelihood function in BASEMIX (Kishino et al. 1994) uses haplotype and/or allele frequencies assuming HWE, and that of Millar (1987) applied in ONCOR uses genotype frequencies. When not all of the baseline populations are sampled, some alleles in the mixed sample may be from unsampled baseline populations. In such cases, the resulting stock composition estimates will be biased (Waples et al. 2008). Smouse et al. (1990) developed a method to estimate contributions from a single population not included in the baseline, but detecting minor contributions from several baselines may be difficult. This problem is more serious when using genotype data because of the large number of genotype combinations.

Kishino et al. (1994) use the same EM algorithm as Millar (1987, Eq. 10). However, BASEMIX does not include such unsampled alleles in the EM algorithm maximizing process, so the total of the proportion estimates is not necessarily 1.0. In contrast, ONCOR

may only use genotypes observed in at least one baseline population in the EM algorithm, which makes the total of the proportion estimates always 1.0. This is a complicated issue and beyond the scope of this paper, which needs further study.

The causal mechanisms of general population structure are migration and genetic drift (Waples and Gaggiotti 2006). Therefore, it is reasonable to use neutral markers to infer population structure and the effective population size. On the other hand, detecting environment-selected markers is crucial for understanding the evolution of natural populations (Beaumont and Balding 2004; Nielsen 2005; Nielsen et al. 2009). Pairwise  $F_{ST}$  values were significantly correlated with environmental factors, such as salinity and sea temperature (Bekkevold et al. 2005; Jørgensen et al. 2005). These studies used nine microsatellite markers including Cpa112. The Cpa112 locus was an outlier and might be associated with low salinity adaptation (Larsson et al. 2007; Gaggiotti et al. 2009), and was highly divergent in Baltic herring (André et al. 2011). Our global  $F_{ST}$  values varied between loci, the Cha 113 locus had the highest value, and the null hypothesis of  $F_{ST}$  homogeneity for the five loci was rejected. However, when we excluded the after-impact sample collected from Miyako Bay (MY13),  $F_{ST}$  homogeneity was supported ( $\lambda = 8.0811$ ,  $P = 0.0887$ ), suggesting that altered allele frequencies in MY13 inflated heterogeneity of the global  $F_{ST}$ . The altered mtDNA haplotype frequency consistently observed in Miyako Bay after the earthquake supported that the neutral markers detected the impact of the earthquake on the local herring populations (Figs. 2, S3).

Our mixture analyses found temporarily stable genetic mixing in Lake Obuchi-numa (lagoon-spawning type) and constant gene flow from Miyako Bay (sea-spawning type) even after the earthquake. On addition, sea spawning herring in Ishikari Bay had the same genetic components as lagoon-spawning herring in Lake Saroma and Lake Notoro (Fig. 4a). Salinity and sea temperature during the spawning season were 9–11‰ and 6°C in Lake Obuchi-numa (Kobayashi 1993), whereas they were 30.8‰ and 8.1°C in Miyako Bay in 2013. According to Kobayashi (1993), the sea-spawning small migration type herring spawn in Ishikari Bay (6–7°C, 33‰) in Hokkaido and Mangoku-ura (1.3–4.2°C,

31–33‰) in Miyagi Prefecture, and the lagoon-spawning small migration type herring spawn in Lake Notoro (5–18°C, 16–27‰), Lake Saroma (9–10°C, 19–22‰), Lake Furen (2°C, 18–23‰), and Lake Yudo-numa in Hokkaido. The salinity difference is relatively small compared with Atlantic herring in the Baltic Sea (3.5–9.7‰), the Baltic–North Sea transition area (16.0–31.2‰), and the North Sea (34.0–35.0‰) (Gaggiotti et al. 2009; Limborg et al. 2012). Herring spawn in simultaneously Akkeshi Bay and Lake Akkeshi. Salinity is generally low in Lake Akkeshi in April (15–22 ‰), the peak spawning season, affected by the sea thaws, but 30–32 ‰ outside the lake (Kakuda 1997). These results suggest that Japanese herring spawn in the range of salinities and exchange genes between local populations, regardless of lagoon-spawning or sea-spawning types.

## **5-2. Impacts of the Great Earthquake on herring populations**

A difference in genetic impact could be caused by the geographical features of the spawning grounds. Miyako Bay is a semi-open sea, which created the maximum run-up height of 39.7 m (Mori 2011). In contrast, Lake Obuchi-numa is a closed lagoon (3.7 km<sup>2</sup>, maximum depth, 4.5 m) connected to the sea by a small 1.5-km creek (Fig. 4). Water level increased ~1 m in Lake Obuchi-numa but no substantial damage was observed. Therefore, even if herring were spawning on March 11 or had spawned eggs in Lake Obuchi-numa, they should be well protected from the huge tsunami and act as a source for the Miyako Bay herring population with a consistent rate of gene flow. Few spring spawning herring entered adjacent Lake Takaho-numa (Fig. 4d). However, herring cannot enter the inner half of the lake because of a seawall constructed in 1993, and no herring fishery operates because few herring are found in this area during the spawning season. Lake Akkeshi is a closed lagoon (32.3 km<sup>2</sup>, maximum depth, 11 m) directly connected to the Akkeshi Bay through the lake mouth of 500m width. Maximum tsunami height was 3.5 m in the bay, and manila clam (*Venerupis philippinarum*) and Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) aquaculture facilities in the lake were destroyed. The tsunami should have affected the Lake Akkeshi spawning ground. However, the tsunami occurred before the peak spawning period in Lake Akkeshi (Mid-Apr.– Early- May), which would not impacted on reproductive success of the Akkeshi herring in 2013.

Megathrust earthquakes occur at intervals of 500–800 years in northeastern Japan (Sawai et al. 2012). Thus, Tohoku herring have repeatedly experienced disturbances by tsunamis. The level of genetic differentiation in the Japanese herring populations ( $\overline{F}_{ST}^G = 0.0184 \pm 0.0008$ ) was higher than that of other Pacific and Atlantic herring populations, as explained above. However, when we excluded the Honshu samples (Lake Obuchi-numa, Miyako Bay, and Matsushima Bay), the  $\overline{F}_{ST}^G$  value was  $0.0073 \pm 0.0004$ , which is similar to the global  $F_{ST}$  values of 0.008 [0.004, 0.013] (Bekkevold et al. 2005) and  $0.0073 \pm 0.0069$  (Jørgensen et al. 2005) for Baltic-North Sea herring that have been separated for a long time under different selective regimes due to ocean barriers (Bekkevold et al. 2005). The larger level of genetic differentiation in the Japanese herring populations was caused by the high differentiation of the Honshu populations with lower genetic diversity, which may have been caused by recurring megathrust earthquakes in northeastern Japan. Some benthic animals recovered rapidly after the Tohoku earthquake (Seike et al. 2013; Kawamura et al. 2014). A remarkable increase in the spring spawning herring catch was observed in Lake Akkeshi after 2014 (Fig. 1b). Catch also increased in Lake Obuchi-numa. These results suggest the positive effects of environmental restoration resulting from the tsunami. The catch of Miyako Bay spawning herring also increased twice in 2014 but decreased again in 2015, suggesting that fishing pressure due to small set nets targeting several fish species including herring in Miyako Bay after fishing operations recovered to the same level before the earthquake may be substantial.

The Great Tohoku Earthquake heavily destroyed 2011-year spawning herring populations in Tohoku, such as in Miyako Bay and Matsushima Bay, but other-year spawning cohorts were not damaged. Constant gene flow between local populations caused by the persistent spawning fidelity renovated the herring populations in Lake Obuchi-numa, Miyako Bay, and Lake Akkeshi. Such population renovation may have occurred in Matsushima Bay and other spawning populations threatened by the Great Tohoku earthquake, although we could not collect samples from these areas after the earthquake. Herring that mature early in life

are more resilient than other marine fish and recover to previously experienced population sizes (Hutchings 2000). Therefore, damaged populations and genetic diversity may recover rapidly through constant and high gene flow supported by positive environmental effects on the spawning grounds. Our results demonstrate how a megathrust earthquake renovated patterns and the distribution of genetic diversity in natural populations, suggesting that gene flow through persistent spawning fidelity is a major driver of population recovery. Our results also show that natal homing, spawning fidelity, and effective population size may explain the specific spatial structure in high gene flow marine fish species.



## 6. References

- Anderson EC, Waples RS, Kalinowski ST (2008) An improved method for predicting the accuracy of genetic stock identification. *Can J Fish Aquat Sci* 65:1475–1486
- André C, Larsson LC, Laikre L, Bekkevold D, Brigham J, Carvalho G R et al. (2011) Detecting population structure in a high gene-flow species, Atlantic herring (*Clupea harengus*): direct, simultaneous evaluation of neutral vs putatively selected loci. *Heredity* 106: 270–280
- Apodaca JJ, Trexler JC, Jue NK, Schrader M, Travis J (2013) Large-scale natural disturbance alters genetic population structure of the Sailfin Molly, *Poecilia latipinna*. *Am Natl* 181: 254–263
- Awise JC (1995) Mitochondrial DNA polymorphism and a connection between genetics and demography of relevance to conservation. *Cons Biol* 9: 686–690
- Banks SC, Dujardin M, McBurney L, Blair D, Barker M, Lindenmayer DB (2013) How does ecological disturbance influence genetic diversity? *Trends Ecol Evol* 28: 670–679
- Beacham TD, Schweigert JF, MacConnachie C, Le KD, Flostrand L (2008) Use of microsatellites to determine population structure and migration of Pacific herring in British Columbia and adjacent regions. *Trans Am Fish Soc* 137: 1795–1811
- Beaumont MA, Balding DJ (2004) Identifying adaptive genetic divergence among populations from genome scans. *Molec Ecol* 13, 969–980
- Bekkevold D, Andre C, Dahlgren TG, Clausen LAW, Torstensen E, Mosegaard H, Carvalho GR, Christensen TB, Norlinder E, Ruzzante DE (2005) Environmental correlates of population differentiation in Atlantic herring. *Evolution*, 59, 2656–2668
- Beverton, RJH, Hysten A, Østvedt OJ, Alvsvaag J, Iles TC (2004) Growth, maturation, and longevity of maturation cohorts of Norwegian spring-spawning herring. *ICES J Mar Sci* 61: 165–175.
- Do C, Waples RS, Peel D, Macbeth GM, Tillett BJ, Ovenden JR (2014) NeEstimator V2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size ( $N_e$ ) from genetic data. *Molec Ecol Resour* 14, 209–214
- Ellis JS, Gilbey J, Armstrong A, Balstad T, Cauwelier E, Cherbonnel C et al. (2011). Microsatellite standardization and evaluation of genotyping error in a large multi-partner research programme for conservation of Atlantic salmon (*Salmo salar*

- L.). *Genetica* 139(3): 353–367
- Evanno G, Castella E, Antoine C, Paillat G, Goudet J. 2009. Parallel changes in genetic diversity and species diversity following a natural disturbance. *Molec Ecol* 18: 1137–1144
- Excoffier L, Laval G, Schneider S (2005) Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis. *Evol Bioinf Online* 1: 47–50
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567–1587
- Gaggiotti O E, Bekkevold D, Jørgensen HBH, Foll M, Carvalho GR, Andre C, Ruzzante DE (2009) Disentangling the effects of evolutionary, demographic, and environmental factors influencing genetic structure of natural populations: Atlantic herring as a case study. *Evolution* 63: 2939–2951
- Goudet J (1995) Fstat version 1.2: a computer program to calculate F-statistics. *J Hered* 86: 485–486
- Green JM, Wroblewski JS (2000) Movement patterns of Atlantic cod in Gilbert Bay, Labrador: evidence for bay residency and spawning site fidelity. *J Mar Biol Assoc UK* 80: 1077–1085
- Haeghele, C.W., and Schweigert, J. F. 1985. Distribution and characteristics of herring spawning grounds and description of spawning behaviour. *Can J Fish Aquat Sci* 42: 39–55
- Hauser L, Carvalho GR (2008) Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts. *Fish Fish* 9: 333–362
- Hay DE, McCarter PB, Daniel KS (2001) Tagging of Pacific herring *Clupea pallasii* from 1936 –1992: a review with comments on homing, geographic fidelity, and straying. *Can J Fish Aquat Sci* 58: 1356–1370
- Hay DE, McCarter PB, Daniel KS, Schweigert JF (2009) Spatial diversity of Pacific herring (*Clupea pallasii*) spawning areas. *ICES J Mar Sci* 66: 1662–1666
- Hotta T, Matsuishi T, Sakano H, Kanno Y (1999) Population structure of Pacific herring *Clupea pallasii* in the eastern Hokkaido waters. *Nippon Suisan Gakkaishi* 65: 655–660 (in Japanese with English abstract).
- Hubisz MJ, Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2009) Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molec Ecol Resour* 9:

1322–1332

- Hughes AR, Inouye BD, Johnson MT, Underwood N, Vellend M (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecol Lett* 11: 609–623
- Hung KH, Hsu TW, Schaal BA, Chiang TY. (2005) Loss of genetic diversity and erroneous phylogeographical inferences in *Lithocarpus konishii* (Fagaceae) of Taiwan caused by the Chi-Chi earthquake: implications for conservation. *Ann Missouri Bot Gard* 92: 52–65
- Hunter E, Metcalfe JD, Reynolds JD (2003) Migration route and spawning area fidelity by North Sea plaice. *Proc Royal Soc Lond B* 270, 2097–2103
- Hutchings JA (2000) Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* 406: 882–885.
- Japan Meteorological Agency (2012) Report on the 2011 off the Pacific coast of Tohoku Earthquake. Tech Rep Jap Meteorol Agcy 133: 94–95 (in Japanese with English abstract)
- Jørgensen HB, Hansen MM, Bekkevold D, Ruzzante DE, Loeschcke V (2005) Marine landscapes and population genetic structure of herring (*Clupea harengus* L.) in the Baltic Sea. *Molec Ecol* 14: 3219–3234
- Kakuda T. (1997) Water quality in Lake Akkeshi. *Kushiro Fisheries Experimental Station News* 76:11–26 (in Japanese)
- Kalinowski ST, Manlove KR, Taper ML (2007) ONCOR: Software for Genetic Stock Identification. Available at <http://www.montana.edu/kalinowski/Software/ONCOR.htm>
- Kanno Y (1989) Variations in meristic and morphometric characters among populations of herring *Clupea pallasii* in the far eastern waters. *Nippon Suisan Gakkaishi* 55: 431–439 (in Japanese with English abstract)
- Kawamura T, Takami H, Hayakawa J, Won N, Muraoka D, Kurita Y (2014) Changes in abalone and sea urchin populations in rocky reef ecosystems on the Sanriku Coast damaged by the massive tsunami and other environmental changes associated with the Great East Japan Earthquake in 2011. *Glob Environ Res* 18: 47–56
- Kijima A, Nakajima M, Fujio Y (1992) Genetic differentiation among localities in the natural Pacific herring around Japan and genetic characterization of the artificial seeds compared with the natural populations. *Tohoku J Agricult Res* 42: 83–93 (in Japanese with English abstract)
- Kishino H, Kitada S, Hiramatsu K (1994) Sampling scheme for the estimation of the stock

- composition in the mixed population based on genetic data. *Nippon Suisan Gakkaishi* 60: 359–364 (in Japanese with English abstract)
- Kitada S, Kitakado T, Kishino H (2007) Empirical Bayes inference of  $F_{ST}$  and its distribution in the genome. *Genetics* 177: 861–873
- Kitada S, Fujikake C, Asakura Y, Yuki H, Nakajima K, Vargas KM, Kawashima S, Hamasaki K, Kishino, H (2013) Molecular and morphological evidence of hybridization between native *Ruditapes philippinarum* and the introduced *Ruditapes* form in Japan. *Cons Genet* 14: 717–733
- Kobayashi T. (1993) Biochemical analyses of genetic variability and divergence of populations in Pacific herring. *Bull Natl Res Inst Far Seas Fish* 30: 1–77 (in Japanese)
- Larsson LC, Laikre L, Palm S, André C, Carvalho GR, Ryman N (2007) Concordance of allozyme and microsatellite differentiation in a marine fish, but evidence of selection at a microsatellite locus. *Mol. Ecol.* 16:1135–1147
- Larsson LC, Laikre L, André C, Dahlgren TG, Ryman N (2010) Temporally stable genetic structure of heavily exploited Atlantic herring (*Clupea harengus*) in Swedish waters. *Heredity* 104: 40–51
- Librado P, Rozas J (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451–1452
- Limborg MT, Helyar SJ, de Bruyn M, Taylor MI, Nielsen EE, Ogden R et al. (2012) Environmental selection on transcriptome-derived SNPs in a high gene flow marine fish, the Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Molec Ecol* 21: 3686–3703
- Millar RB (1987) Maximum likelihood estimation of mixed stock fishery composition. *Can J Fish Aquat Sci* 44: 583–590
- Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (MAFF) (1979) Long-Term Statistics of Fisheries Production. Association of Agriculture and Forestry Statistics, Tokyo (In Japanese)
- Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (MAFF) (1967–2014) Annual Statistics of Fisheries and Aquaculture Production in 1965–2013. Association of Agriculture and Forestry Statistics, Tokyo (In Japanese)
- Mori N, Takahashi T, Yasuda T, Yanagisawa H (2011) Survey of 2011 Tohoku earthquake tsunami inundation and run-up. *Geophysic Res Lett* 38 (7)
- Nei M (1987) *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University, New York

- Nei M, Tajima F (1981) Genetic drift and estimation of effective population size. *Genetics* 98: 625–640
- Nemerson D, Berkeley S, Safina C (2000) Spawning site fidelity in Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*: the use of size-frequency analysis to test for the presence of migrant east Atlantic bluefin tuna on Gulf of Mexico spawning grounds. *Fish Bull* 98: 118–126
- Nemoto Y, Sugaya T, Okouchi H, Kitakado H, Hamasaki K, Kitada S (2008) Population structure of Pacific herring *Clupea pallasii* in the coastal area of Japan, inferred from microsatellite DNA variation. *Fish Genet Breed Sci* 37: 51–59 (in Japanese with English Abstract)
- Nielsen R. (2005) Molecular signatures of natural selection. *Ann Rev Genet* 39: 197–218
- Nielsen EE, Hemmer-Hansen, J, Larsen PF, Bekkevold D (2009) Population genomics of marine fishes: identifying adaptive variation in space and time. *Molec Ecol* 18: 3128–3150
- O’Connell M, Dillon MC, Wright JM (1998) Development of primers for polymorphic microsatellite loci in the Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). *Molec Ecol* 7: 358–360
- Okouchi H, Yamane S, Aritaki M (2008) Migration ecology of herring *Clupea pallasii* after spawning in Miyako Bay and homing in the following year. *Nippon Suisan Gakkaishi* 74: 389–394 (in Japanese with English abstract)
- Pella J, Masuda M (2001) Bayesian methods for analysis of stock mixtures from genetic characters. *Fish Bull* 99:151–167
- Petit RJ, El Mousadik A, Pons O (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Cons Biol* 12: 844–855
- Pollak E (1983) A new method for estimating the effective population size from allele frequency changes. *Genetics* 104(3): 531–548
- Poulsen N, Nielsen EE, Schierup MH, Loeschcke V, Grønkjær P. (2006) Long-term stability and effective population size in North Sea and Baltic Sea cod (*Gadus morhua*). *Molec Ecol* 15: 321–331
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959
- Rannala B, Hartigan JA (1996). Estimating gene flow in island populations. *Genet Res*

- Camb 67: 147–158
- Raymond M, Rousset F (1995a) GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J Hered* 86: 248–249
- Raymond M, Rousset F (1995b) An exact test for population differentiation. *Evolution* 49: 1280–1283
- Saitou N, Nei M (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molec Biol Evol* 4: 406–425
- Sato M, Ishikawa T, Ujihara N, Yoshida S, Fujita M, Mochizuki M, Asada A (2011) Displacement above the hypocenter of the 2011 Tohoku-Oki earthquake. *Science* 332:1395
- Sawai Y, Namegaya Y, Okamura Y, Satake K, Shishikura M (2012) Challenges of anticipating the 2011 Tohoku earthquake and tsunami using coastal geology. *Geophysic Res Lett* 39 (21)
- Seike K, Shirai K, Kogure Y (2013) Disturbance of shallow marine soft-bottom environments and megabenthos assemblages by a huge tsunami induced by the 2011 M9.0 Tohoku-Oki Earthquake. *PLOS ONE*, e65417
- Sinnott RW (1984) Virtues of the Haversine, *Sky Telesc* 68: 159
- Skjæraasen JE, Meager JJ, Karlsen Ø, Hutchings JA, Fernö A (2011) Extreme spawning-site fidelity in Atlantic cod. *ICES J Mar Sci*, fsr055
- Smith EP (2002) BACI design. In: Abdel H, El-Shaarawi, Piegorisch WW (eds) *Encyclopedia of Environmetrics*. Wiley, New York, pp 141–148
- Smouse PE, Waples RS, Tworek JA (1990) A genetic mixture analysis for use with incomplete source population data. *Can J Fish Aquat Sci* 47, 620–634
- Sousa WP (1984) The role of disturbance in natural communities. *Ann Rev Ecol Syst* 15: 353–391
- Spear SF, Storfer A (2010) Anthropogenic and natural disturbance lead to differing patterns of gene flow in the Rocky Mountain tailed frog, *Ascaphus montanus*. *Biol Cons* 143: 778–786
- Spear SF, Crisafulli CM, Storfer A (2012) Genetic structure among coastal tailed frog populations at Mount St. Helens is moderated by post-disturbance management. *Ecol Appl* 22: 856–869
- Suárez NM, Betancor E, Fregel R, Rodríguez F, Pestano J (2012) Genetic signature of a severe forest fire on the endangered Gran Canaria blue chaffinch (*Fringilla teydea*

- polatzeki*). *Cons Genet* 13: 499–507
- Sugaya T, Sato M, Yokoyama E, Nemoto Y, Fujita T, Okouchi H, Hamasaki K, Kitada S (2008) Population genetic structure and variability of Pacific herring *Clupea pallasii* in the stocking area along the Pacific coast of northern Japan. *Fish Sci* 74: 579–588
- Tajima F (1989) Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123: 585–595
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG (1997) The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res* 24: 4876–4882
- Tsuji Y, Satake K, Ishibe T, Harada T, Nishiyama A, Kusumoto S (2014) Tsunami heights along the pacific coast of northern Honshu recorded from the 2011 Tohoku and previous great earthquakes. *Pure Appl Geophys* 171: 3183–3215
- Turner MG (2010) Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91: 2833–2849
- Van Oosterhout C, Hutchinson W, Wills DP, Shipley P (2004) Microchecker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molec Ecol Notes* 4: 535–538
- Vignieri SN (2010) The genetic effects of ecological disturbance: flooding in jumping mice. *Am Natl* 175: 126–135
- Waples RS (1989) A generalized approach for estimating effective population size from temporal changes in allele frequency. *Genetics* 121: 379–391
- Waples RS, Gaggiotti O (2006) What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molec Ecol* 15: 1419–1439
- Waples RS, Yokota M (2007) Temporal estimates of effective population size in species with overlapping generations. *Genetics* 175: 219–233
- Waples RS, Punt AE, Cope JM (2008). Integrating genetic data into management of marine resources: how can we do it better?. *Fish Fish* 9: 423-449
- Watanabe Y, Dingsør GE, TianY, Tanaka I, Stenseth NC (2008) Determinants of mean length at age of spring spawning herring off the coast of Hokkaido, Japan. *Mar Ecol Prog Ser* 366: 209–217
- Wright S (1931) Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97–159

Wright S (1969) *Evolution and Genetics of Populations. The Theory of Gene Frequencies*, vol. 2. University of Chicago, Chicago

Wright PJ, Galley E, Gibb IM, Neat FC (2006) Fidelity of adult cod to spawning grounds in Scottish waters. *Fish Res* 77: 148–158



**Table 1.** Sample information including peak spawning times, ages, body sizes (mean  $\pm$  standard deviation) and spawning grounds in blackish lagoons (B) and seawater (S). Ages were determined by otolith examination.

	Sampling location	Abbreviation	Year	Month	Peak spawning	Spawning type	Biological measurement				Individuals genotyped	
							Sample size	Age	Total length(cm)	Body weight (g)	microsatellite	mitochondrial DNA
Hokkaido												
1	Ishikari Bay	IK	2006	Feb.–Mar.	Mid-Feb.–Early-Apr.	S	148	2–4	30.9 $\pm$ 2.8	281.1 $\pm$ 65.8	142 <sup>b)</sup>	41
2	Lake Saroma	SR	2006	Apr.	Apr.	B	147	2–4	26.9 $\pm$ 1.7	160.9 $\pm$ 31.5	145 <sup>b)</sup>	32
3	Lake Notoro	NT	2006	May	Late-Apr.–May	B	149	2–3	24.3 $\pm$ 1.6	127.3 $\pm$ 24.1	148 <sup>b)</sup>	31
4	Lake Akkeshi	AK03	2003	Apr.	Mid-Apr.– Early- May	B	330	2–3	26.4 $\pm$ 1.2	166.4 $\pm$ 27.6	338 <sup>a)</sup>	30
5		AKH03	2003	Apr.–May		B	97	2–3	25.1 $\pm$ 1.3	131.9 $\pm$ 27.4	93 <sup>a)</sup>	–
6		AK06	2006	Mar.–May		B	347	2–4	26.5 $\pm$ 1.4	153.1 $\pm$ 31.1	369	31
7		AKH06	2006	Mar.–May		B	57	2–4	26.0 $\pm$ 1.6	143.1 $\pm$ 35.2	–	33
8		AK13	2013	Apr.–May		B	118	2	26.5 $\pm$ 0.7	133.8 $\pm$ 15.0	99	53
9	Lake Yudo-numa	YD03	2003	Apr.–May	Mid-Apr.– Early- May	B	400	2	22.8 $\pm$ 1.3	87.3 $\pm$ 15.5	221 <sup>a)</sup>	30
10		YD07	2007	Apr.–May		B	353	2–4	23.1 $\pm$ 1.5	99.4 $\pm$ 21.2	330	–
11	Funka Bay	FK	2003	Mar.–June	Mid-Mar.–Mid-Apr.	S	479	2–3	25.0 $\pm$ 1.4	159.1 $\pm$ 26.6	354 <sup>a)</sup>	30
Honshu												
12	Lake Obuchi-numa	OB04	2004	Mar.	Late-Feb.–Late-Mar.	B	15	2–3	27.5 $\pm$ 1.2	182.5 $\pm$ 31.1	–	30
13		OB05	2005	Mar.		B	34	2–3	28.6 $\pm$ 0.9	195.1 $\pm$ 26.6	34 <sup>a,b)</sup>	–
14		OB06	2006	Mar.		B	59	2–3	31.3 $\pm$ 1.4	255.2 $\pm$ 40.9	58 <sup>b)</sup>	–
15		OB07	2007	Feb.		B	100	2	27.9 $\pm$ 0.7	198.5 $\pm$ 21.8	98	34
16		OB14	2014	Mar.		B	126	2–3	31.7 $\pm$ 1.5	277.9 $\pm$ 41.4	112	80
17	Miyako Bay	MY04	2005	Mar.	Late- Jan.– Early-Apr.	S	79	2–4	27.1 $\pm$ 1.8	184.4 $\pm$ 43.4	–	30
18		MY05	2005	Jan.–Apr.		S	734	2–3	28.4 $\pm$ 2.1	213.7 $\pm$ 54.9	378 <sup>a)</sup>	–
19		MYH05	2005	Jan.–Apr.		S	90	2–4	29.9 $\pm$ 2.1	255.8 $\pm$ 59.5	91 <sup>a)</sup>	–
20		MY07	2007	Feb.–Mar.		S	144	2–3	28.5 $\pm$ 2.1	204.4 $\pm$ 53.5	146	36
21		MY08	2008	Feb.–Mar.		S	395	2–3	26.6 $\pm$ 2.0	162.9 $\pm$ 42.7	388	–
22		MY13	2013	Jan.–Apr.		S	93	2	27.1 $\pm$ 0.9	164.5 $\pm$ 20.8	90	67
23	Matsushima Bay	MT	2005	Feb.	Late-Dec.–Late-Mar.	S	123	2–3	26.5 $\pm$ 0.9	172.1 $\pm$ 23.5	150 <sup>a)</sup>	30
All							4,617	2.3 $\pm$ 0.5	26.5 $\pm$ 2.8	168.7 $\pm$ 62.2	3,784	618

a) Sugava et al. (2008) and b) Nemoto et al. (2008)  
 AKH03, AKH06, and MYH05: hatchery-reared fish returned to spawn

**Table 2.** Diversity indices of the mitochondrial DNA control region for the Pacific herring.

No	Location	<i>n</i>	<i>nh</i>	<i>uh</i>	<i>hr</i>	<i>h</i>	$\pi$
Hokkaido							
1	IK	41	15	3	11.97	0.916±0.020	0.00961±0.00057
2	SR	32	15	6	13.37	0.891±0.036	0.00962±0.00075
3	NT	31	14	4	12.74	0.912±0.028	0.00878±0.00068
4	AK03	30	13	0	12.00	0.929±0.022	0.00979±0.00064
5	AK06	31	15	5	13.68	0.905±0.034	0.00991±0.00072
6	AKH06	33	14	2	12.53	0.939±0.016	0.01037±0.00061
7	AK13	53	17	2	11.68	0.902±0.021	0.00888±0.00045
8	YD03	30	17	10	16.00	0.929±0.031	0.00863±0.00077
9	FK	30	22	16	21.00	0.968±0.019	0.01907±0.00132
Honshu							
10	OB04,05	30	6	0	5.00	0.648±0.083	0.00552±0.00080
11	OB07	34	10	1	8.51	0.843±0.037	0.00649±0.00061
12	OB14	80	9	0	6.26	0.775±0.033	0.00668±0.00039
13	MY04,05	30	8	0	7.00	0.857±0.030	0.00825±0.00056
14	MY07	36	9	1	7.62	0.862±0.027	0.00801±0.00060
15	MY13	67	10	1	6.75	0.688±0.057	0.00594±0.00057
16	MT	30	6	0	5.00	0.805±0.045	0.00768±0.00069

*n*, number of individuals sequenced; *nh*, number of haplotypes; *uh*, number of unique haplotypes; *hr*, haplotype richness; *h*, haplotype diversity ± standard error (SE);  $\pi$ , nucleotide diversity ± SE

**Table 3.** Diversity indices  $\pm$  standard deviations of the five microsatellite loci for the Pacific herring.

No	Location	<i>n</i>	Diversity index			
			<i>A</i>	<i>Ar</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>
Hokkaido						
1	IK	142	20.0 $\pm$ 6.04	14.35 $\pm$ 4.32	0.85 $\pm$ 0.06	0.83 $\pm$ 0.08
2	SR	145	23.4 $\pm$ 8.96	16.40 $\pm$ 5.24	0.88 $\pm$ 0.04	0.87 $\pm$ 0.07
3	NT	148	25.8 $\pm$ 9.88	17.86 $\pm$ 5.72	0.90 $\pm$ 0.04	0.89 $\pm$ 0.04
4	AK03	338	25.0 $\pm$ 7.11	15.81 $\pm$ 4.04	0.88 $\pm$ 0.05	0.87 $\pm$ 0.05
5	AKH03	93	20.8 $\pm$ 6.18	15.85 $\pm$ 4.02	0.87 $\pm$ 0.04	0.88 $\pm$ 0.03
6	AK06	369	28.4 $\pm$ 9.45	16.96 $\pm$ 4.84	0.88 $\pm$ 0.04	0.88 $\pm$ 0.05
7	AK13	99	21.2 $\pm$ 8.23	16.28 $\pm$ 5.06	0.89 $\pm$ 0.05	0.84 $\pm$ 0.10
8	YD03	221	26.2 $\pm$ 8.14	16.95 $\pm$ 5.19	0.88 $\pm$ 0.06	0.88 $\pm$ 0.07
9	YD07	330	25.4 $\pm$ 8.93	16.70 $\pm$ 5.35	0.88 $\pm$ 0.07	0.90 $\pm$ 0.05
10	FK	354	30.6 $\pm$ 8.59	18.68 $\pm$ 5.67	0.90 $\pm$ 0.04	0.91 $\pm$ 0.05
Honshu						
11	OB05	34	11.8 $\pm$ 2.39	11.80 $\pm$ 2.39	0.87 $\pm$ 0.03	0.83 $\pm$ 0.11
12	OB06	58	14.4 $\pm$ 4.39	12.70 $\pm$ 3.65	0.88 $\pm$ 0.05	0.89 $\pm$ 0.07
13	OB07	98	14.8 $\pm$ 4.66	12.18 $\pm$ 3.00	0.88 $\pm$ 0.03	0.90 $\pm$ 0.05
14	OB14	112	13.8 $\pm$ 2.59	11.48 $\pm$ 1.82	0.86 $\pm$ 0.04	0.87 $\pm$ 0.09
15	MY05	378	16.8 $\pm$ 5.22	10.70 $\pm$ 2.16	0.81 $\pm$ 0.07	0.81 $\pm$ 0.08
16	MYH05	91	12.4 $\pm$ 3.36	10.37 $\pm$ 2.24	0.81 $\pm$ 0.10	0.83 $\pm$ 0.08
17	MY07	146	15.8 $\pm$ 3.63	11.78 $\pm$ 2.55	0.82 $\pm$ 0.08	0.81 $\pm$ 0.08
18	MY08	388	18.2 $\pm$ 3.96	11.59 $\pm$ 2.62	0.82 $\pm$ 0.05	0.81 $\pm$ 0.04
19	MY13	90	17.4 $\pm$ 3.36	13.82 $\pm$ 3.32	0.88 $\pm$ 0.05	0.91 $\pm$ 0.05
20	MT	150	13.6 $\pm$ 4.22	10.22 $\pm$ 2.22	0.81 $\pm$ 0.08	0.82 $\pm$ 0.06

*n*, number of individuals genotyped; *A*, number of alleles; *Ar*, allelic richness;

*He*, expected heterozygosity; *Ho*, observed heterozygosity

**Table 4.** *P*-values for the population differentiation test (upper diagonal) and empirical Bayes pairwise  $F_{ST}$  estimates (lower) inferred from the Pacific herring microsatellite genotypes.

	IK	SR	NT	AK03	AKH	AK06	AK13	YD03	YD07	FK	OB05	OB06	OB07	OB14	MY05	MYH	MY07	MY08	MY13	MT	
IK		0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	
SR	0.00571		<i>0.03470</i>	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	
NT	0.00866	0.00293		0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	
AK03	0.01008	0.00577	0.00590		0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	
AKH	0.01107	0.00689	0.00732	0.00415		<i>0.00040</i>	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	
AK06	0.00747	0.00357	0.00376	0.00259	0.00392		<i>0.00210</i>	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	
AK13	0.00929	0.00519	0.00505	0.00421	0.00554	0.00304		0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	
YD03	0.01329	0.00720	0.00581	0.00599	0.00658	0.00497	0.00565		0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	
YD07	0.01339	0.00703	0.00589	0.00585	0.00699	0.00536	0.00576	0.00258		0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	
FK	0.01511	0.00896	0.00799	0.00690	0.00861	0.00701	0.00775	0.00726	0.00710		0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	
OB05	0.01701	0.01354	0.01375	0.01372	0.01484	0.01225	0.01322	0.01651	0.01670	0.01326		<i>0.26130</i>	<i>0.49410</i>	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	<i>0.00380</i>	0.00000
OB06	0.01449	0.01171	0.01189	0.01323	0.01398	0.01080	0.01161	0.01523	0.01520	0.01323	0.00568		<i>0.33410</i>	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	<i>0.01910</i>	0.00000
OB07	0.01504	0.01117	0.01138	0.01181	0.01229	0.00999	0.01100	0.01391	0.01386	0.01210	0.00485	0.00420		0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	<i>0.00050</i>	0.00000
OB14	0.01571	0.01120	0.01185	0.01076	0.01135	0.00946	0.00964	0.01217	0.01197	0.01094	0.00748	0.00592	0.00509		0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
MY05	0.02245	0.01991	0.02025	0.01695	0.01770	0.01727	0.01827	0.02042	0.01993	0.01694	0.01795	0.02101	0.01737	0.01673		<i>0.03140</i>	<i>0.00060</i>	0.00000	0.00000	0.00000	<i>0.09870</i>
MYH	0.01969	0.01708	0.01750	0.01395	0.01518	0.01401	0.01573	0.01716	0.01632	0.01438	0.01638	0.01869	0.01633	0.01426	0.00343		<i>0.00050</i>	0.00000	0.00000	0.00000	<i>0.05170</i>
MY07	0.02015	0.01715	0.01771	0.01423	0.01516	0.01449	0.01512	0.01675	0.01644	0.01315	0.01526	0.01773	0.01492	0.01240	0.00264	0.00393		<i>0.04820</i>	0.00000	<i>0.01180</i>	
MY08	0.01804	0.01603	0.01651	0.01353	0.01409	0.01357	0.01479	0.01645	0.01583	0.01363	0.01426	0.01741	0.01415	0.01330	0.00206	0.00414	0.00237		0.00000	0.00000	
MY13	0.01503	0.01198	0.01196	0.01208	0.01278	0.01082	0.01103	0.01427	0.01456	0.01358	0.00649	0.00492	0.00476	0.00571	0.01913	0.01783	0.01671	0.01600		0.00000	
MT	0.02144	0.01861	0.01888	0.01560	0.01623	0.01567	0.01705	0.01864	0.01776	0.01542	0.01679	0.02014	0.01725	0.01558	0.00249	0.00308	0.00335	0.00290	0.01920		

Italic values indicate no significant differences after Bonferroni correction ( $P=0.05/190=0.00026$ )

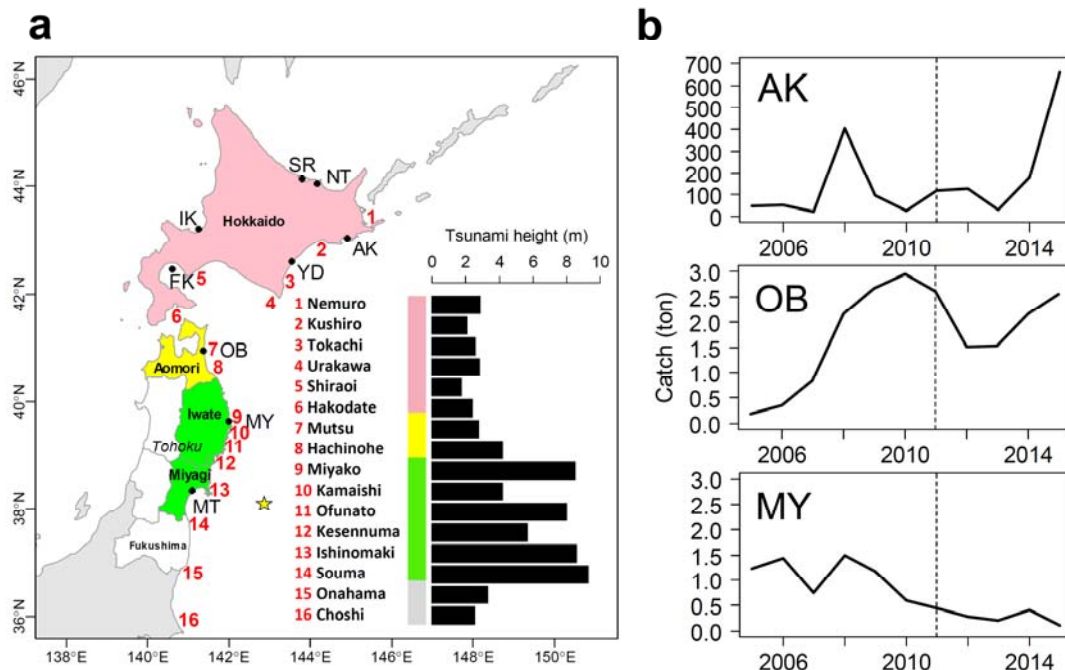
**Table 5.** Effective population sizes ( $N_e$ ) with 95% parametric confidence intervals for the herring populations.

Location	Samples ( $n$ )	$GL$	$N_e$
Lake Akkeshi	AK03 (338) – AK06 (369)	1.28	124 [87, 178]
	AK03 (338) – AK13 (99)	4.26	298 [190, 488]
	AK06 (369) – AK13 (99)	2.98	746 [341, 4450]
Lake Yudo–numa	YD03 (221) – YD07 (330)	1.70	199 [129, 318]
Lake buchi–numa	OB05 (34) – OB14 (112)	3.83	114 [60, 254]
	OB06 (58) – OB14 (112)	3.40	178 [92, 434]
	OB07 (98) – OB14 (112)	2.98	183 [97, 405]
Miyako Bay	MY05 (378) – MY08 (388)	1.28	261 [149, 504]
	MY05 (378) – MY13 (90)	3.40	48 [34, 66]
	MY07 (146) – MY13 (90)	2.55	41 [28, 59]
	MY08 (388) – MY13 (90)	2.13	37 [26, 51]

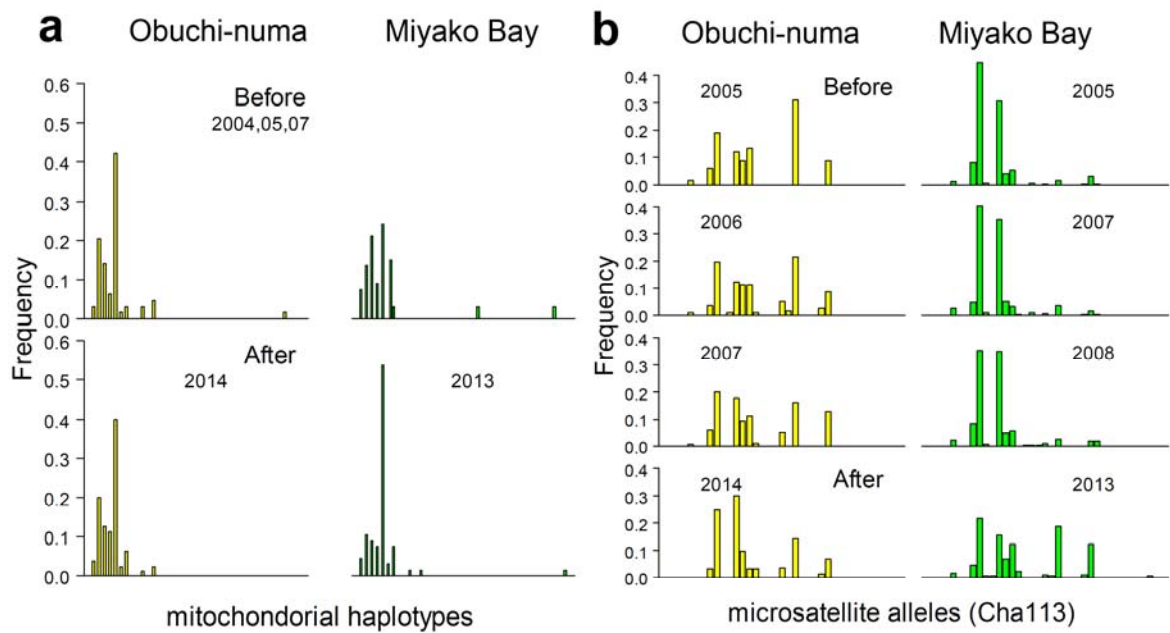
$n$ ; sample size,  $GL$ ; generation length

**Table 6.** Genetic mixing proportions of the Pacific herring in Miyako Bay and Lake Obuchi-numa before and after the Great Tohoku Earthquake estimated by BASEMIX and ONCOR.

Mixed population (sample size)	Baseline populations (sample size)	BASEMIX		ONCOR	
		Estimate	SE	Estimate	95%CI
Miyako Bay					
Before					
MY07,08 (534)	MT05 (150)	0.258	0.094	0.199	0.098-0.361
	MY05 (378)	0.635	0.098	0.716	0.539-0.812
	OB05,06 (92)	0.080	0.016	0.068	0.042-0.098
	FK03 (354)	0.009	0.006	0.000	0.000-0.018
	YD03 (221)	0.005	0.019	0.005	0.000-0.022
	AK03 (338)	0.012	0.014	0.013	0.000-0.039
After					
MY13 (90)	MT05 (150)	0.000	0.145	0.016	0.000-0.095
	MY07,08 (534)	0.090	0.170	0.064	0.000-0.201
	OB07 (98)	0.752	0.051	0.836	0.627-0.891
	FK03 (354)	0.035	0.021	0.000	0.000-0.072
	YD07 (330)	0.000	0.018	0.000	0.000-0.014
	AK06 (369)	0.112	0.037	0.083	0.000-0.220
Lake Obuchi-numa					
Before					
OB07 (98)	MT05 (150)	0.000	0.188	0.000	0.000-0.022
	MY05 (378)	0.079	0.197	0.008	0.000-0.086
	OB05,06 (92)	0.822	0.046	0.912	0.752-0.949
	FK03 (354)	0.000	0.062	0.011	0.000-0.063
	YD03 (221)	0.000	0.046	0.000	0.000-0.015
	AK03 (338)	0.100	0.079	0.069	0.016-0.195
After					
OB14 (112)	MT05 (150)	0.042	0.150	0.000	0.000-0.026
	MY07,08 (534)	0.070	0.201	0.029	0.000-0.182
	OB07 (98)	0.817	0.066	0.909	0.678-0.947
	FK03 (354)	0.000	0.020	0.000	0.000-0.000
	YD07 (330)	0.009	0.021	0.032	0.000-0.114
	AK06 (369)	0.048	0.036	0.032	0.000-0.194

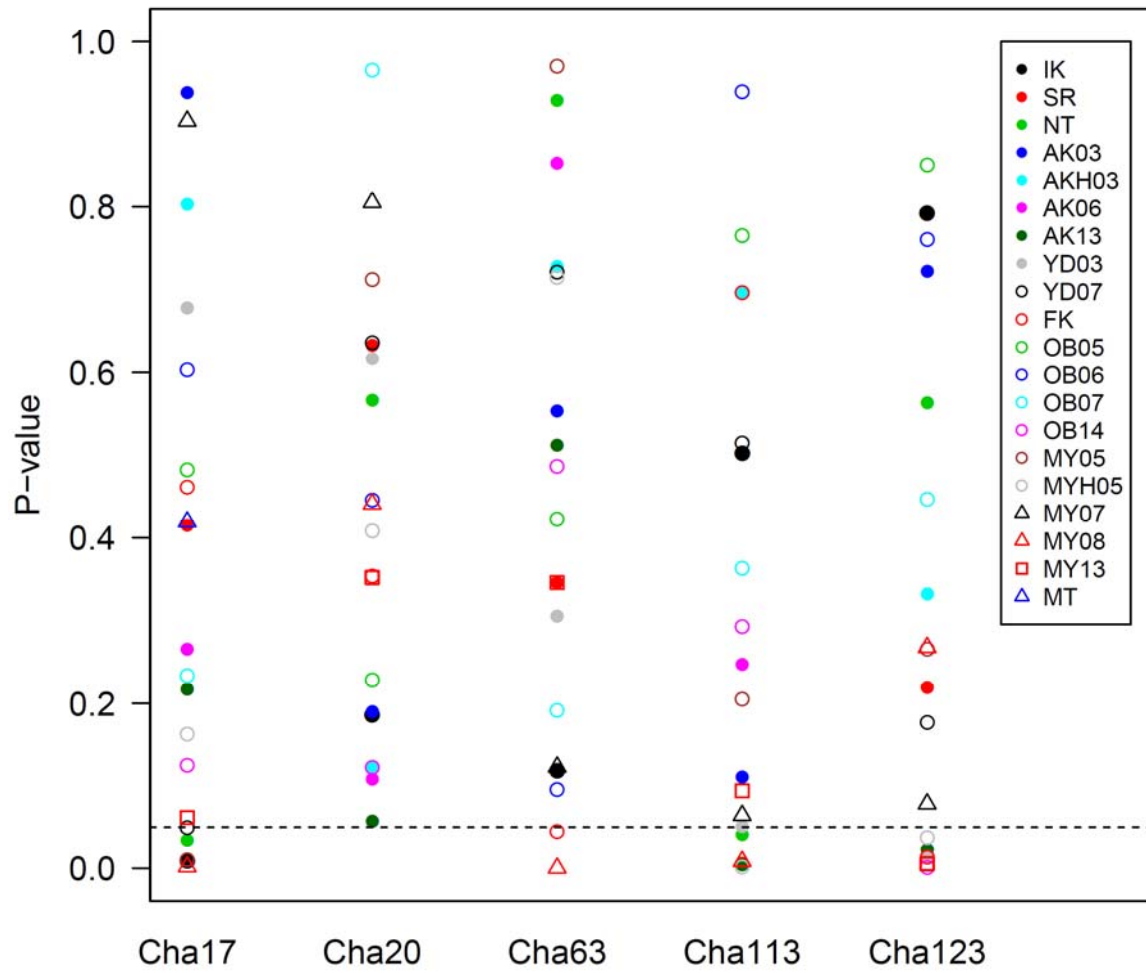


**Figure 1.** Sampling sites, tsunami heights, and herring catches. **a** Ishikari Bay (IK), Lake Saroma (SR), Lake Noto (NR), Lake Akkeshi (AK), Lake Yudo-numa (YD), Funka Bay (FK), Lake Obuchi-numa (OB), Miyako Bay (MY), and Matsushima Bay (MT) (see Table S1). Yellow star shows the epicenter. **b** Catches of spring spawning herring in Lake Akkeshi, Lake Obuchi-numa, and Miyako Bay where the after-impact samples were collected. Dotted lines indicate the time in 2011 when the Tohoku Earthquake occurred.

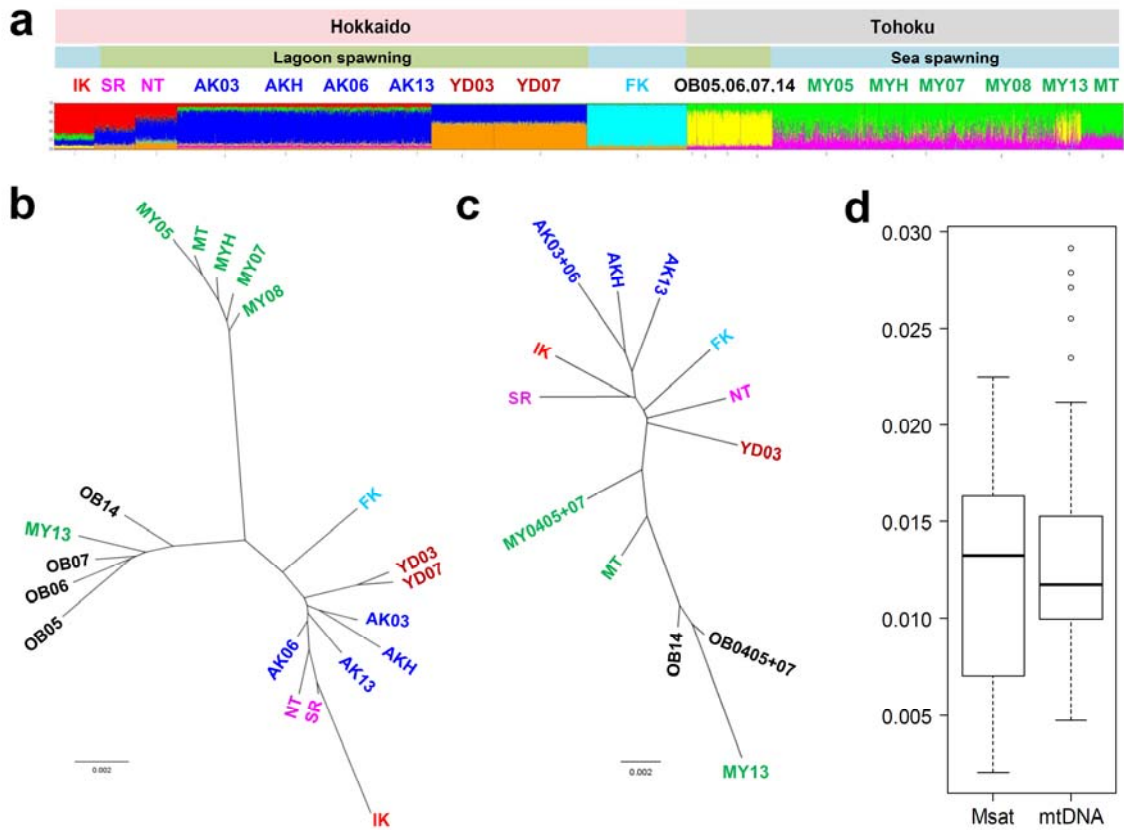


**Figure 2.** Temporal changes in herring gene frequencies. **a** mtDNA control region haplotype and **b** microsatellite Cha113 locus allele frequencies in Lake Obuchi-numa (OB, yellow) and Miyako Bay (MY, green) before and after the Tohoku earthquake. Numbers indicate sampling year.

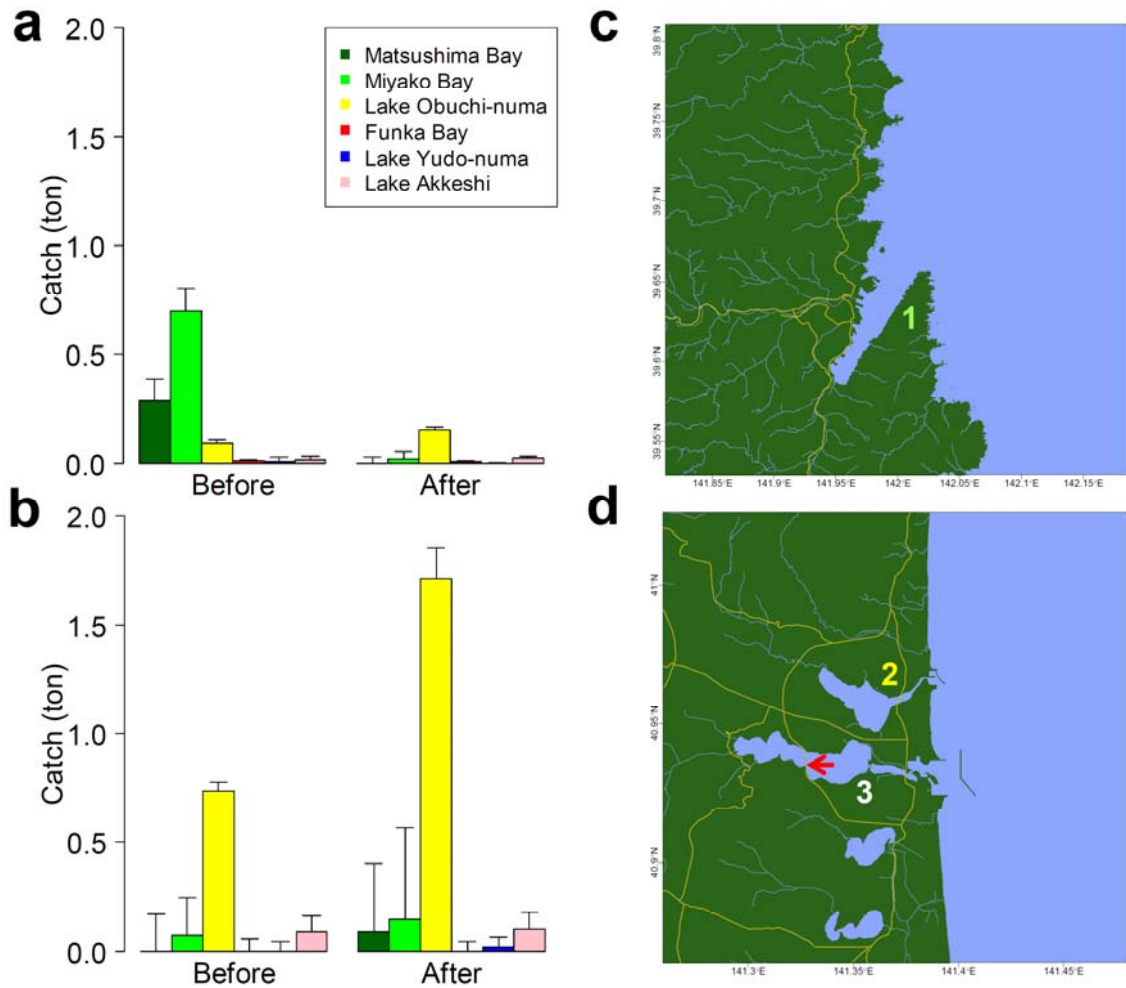




**Figure 3.** Significance levels (*P*-values) for the Hardy–Weinberg equilibrium test in each locus and the Pacific herring sampling sites.



**Figure 4.** Japanese herring spatiotemporal population structure. **a** STRUCTURE (LOCPRIOR model) bar plot ( $K = 7$ ), neighbor-joining trees based on the empirical Bayes pairwise  $F_{ST}$  values estimated from **b** microsatellite genotype and **c** mtDNA control region haplotype frequencies, and **d** the distributions of the pairwise  $F_{ST}$  values. Numbers after the sample abbreviations indicate sampling year (Table 1).



**Figure 5.** Herring catch compositions before and after the earthquake in the Tohoku area. Catch compositions calculated based on estimated genetic mixing proportions given in Table 6 and mean catches for **a** Miyako Bay and **b** Lake Obuchi-numa (calculated catches are given in Table S11). Geographical features of Miyako Bay (**c**, 1), Lake Obuchi-numa (**d**, 2), and Lake Takaho-numa (**d**, 3), which has a seawall indicated by the red arrow. Yellow lines show major roads.

Table S1. Pacific herring measurement data. Sex 1 = female, Sex 0 = male.

Year	Month	Day	Sex	Length (mm)	Weight (g)	Sex 1	Sex 0
1992	12	19	0	117	1.2	0	1
1992	12	19	0	118	1.3	0	1
1992	12	19	0	119	1.4	0	1
1992	12	19	0	120	1.5	0	1
1992	12	19	0	121	1.6	0	1
1992	12	19	0	122	1.7	0	1
1992	12	19	0	123	1.8	0	1
1992	12	19	0	124	1.9	0	1
1992	12	19	0	125	2.0	0	1
1992	12	19	0	126	2.1	0	1
1992	12	19	0	127	2.2	0	1
1992	12	19	0	128	2.3	0	1
1992	12	19	0	129	2.4	0	1
1992	12	19	0	130	2.5	0	1
1992	12	19	0	131	2.6	0	1
1992	12	19	0	132	2.7	0	1
1992	12	19	0	133	2.8	0	1
1992	12	19	0	134	2.9	0	1
1992	12	19	0	135	3.0	0	1
1992	12	19	0	136	3.1	0	1
1992	12	19	0	137	3.2	0	1
1992	12	19	0	138	3.3	0	1
1992	12	19	0	139	3.4	0	1
1992	12	19	0	140	3.5	0	1
1992	12	19	0	141	3.6	0	1
1992	12	19	0	142	3.7	0	1
1992	12	19	0	143	3.8	0	1
1992	12	19	0	144	3.9	0	1
1992	12	19	0	145	4.0	0	1
1992	12	19	0	146	4.1	0	1
1992	12	19	0	147	4.2	0	1
1992	12	19	0	148	4.3	0	1
1992	12	19	0	149	4.4	0	1
1992	12	19	0	150	4.5	0	1
1992	12	19	0	151	4.6	0	1
1992	12	19	0	152	4.7	0	1
1992	12	19	0	153	4.8	0	1
1992	12	19	0	154	4.9	0	1
1992	12	19	0	155	5.0	0	1
1992	12	19	0	156	5.1	0	1
1992	12	19	0	157	5.2	0	1
1992	12	19	0	158	5.3	0	1
1992	12	19	0	159	5.4	0	1
1992	12	19	0	160	5.5	0	1
1992	12	19	0	161	5.6	0	1
1992	12	19	0	162	5.7	0	1
1992	12	19	0	163	5.8	0	1
1992	12	19	0	164	5.9	0	1
1992	12	19	0	165	6.0	0	1
1992	12	19	0	166	6.1	0	1
1992	12	19	0	167	6.2	0	1
1992	12	19	0	168	6.3	0	1
1992	12	19	0	169	6.4	0	1
1992	12	19	0	170	6.5	0	1
1992	12	19	0	171	6.6	0	1
1992	12	19	0	172	6.7	0	1
1992	12	19	0	173	6.8	0	1
1992	12	19	0	174	6.9	0	1
1992	12	19	0	175	7.0	0	1
1992	12	19	0	176	7.1	0	1
1992	12	19	0	177	7.2	0	1
1992	12	19	0	178	7.3	0	1
1992	12	19	0	179	7.4	0	1
1992	12	19	0	180	7.5	0	1
1992	12	19	0	181	7.6	0	1
1992	12	19	0	182	7.7	0	1
1992	12	19	0	183	7.8	0	1
1992	12	19	0	184	7.9	0	1
1992	12	19	0	185	8.0	0	1
1992	12	19	0	186	8.1	0	1
1992	12	19	0	187	8.2	0	1
1992	12	19	0	188	8.3	0	1
1992	12	19	0	189	8.4	0	1
1992	12	19	0	190	8.5	0	1
1992	12	19	0	191	8.6	0	1
1992	12	19	0	192	8.7	0	1
1992	12	19	0	193	8.8	0	1
1992	12	19	0	194	8.9	0	1
1992	12	19	0	195	9.0	0	1
1992	12	19	0	196	9.1	0	1
1992	12	19	0	197	9.2	0	1
1992	12	19	0	198	9.3	0	1
1992	12	19	0	199	9.4	0	1
1992	12	19	0	200	9.5	0	1
1992	12	19	0	201	9.6	0	1
1992	12	19	0	202	9.7	0	1
1992	12	19	0	203	9.8	0	1
1992	12	19	0	204	9.9	0	1
1992	12	19	0	205	10.0	0	1
1992	12	19	0	206	10.1	0	1
1992	12	19	0	207	10.2	0	1
1992	12	19	0	208	10.3	0	1
1992	12	19	0	209	10.4	0	1
1992	12	19	0	210	10.5	0	1
1992	12	19	0	211	10.6	0	1
1992	12	19	0	212	10.7	0	1
1992	12	19	0	213	10.8	0	1
1992	12	19	0	214	10.9	0	1
1992	12	19	0	215	11.0	0	1
1992	12	19	0	216	11.1	0	1
1992	12	19	0	217	11.2	0	1
1992	12	19	0	218	11.3	0	1
1992	12	19	0	219	11.4	0	1
1992	12	19	0	220	11.5	0	1
1992	12	19	0	221	11.6	0	1
1992	12	19	0	222	11.7	0	1
1992	12	19	0	223	11.8	0	1
1992	12	19	0	224	11.9	0	1
1992	12	19	0	225	12.0	0	1
1992	12	19	0	226	12.1	0	1
1992	12	19	0	227	12.2	0	1
1992	12	19	0	228	12.3	0	1
1992	12	19	0	229	12.4	0	1
1992	12	19	0	230	12.5	0	1
1992	12	19	0	231	12.6	0	1
1992	12	19	0	232	12.7	0	1
1992	12	19	0	233	12.8	0	1
1992	12	19	0	234	12.9	0	1
1992	12	19	0	235	13.0	0	1
1992	12	19	0	236	13.1	0	1
1992	12	19	0	237	13.2	0	1
1992	12	19	0	238	13.3	0	1
1992	12	19	0	239	13.4	0	1
1992	12	19	0	240	13.5	0	1
1992	12	19	0	241	13.6	0	1
1992	12	19	0	242	13.7	0	1
1992	12	19	0	243	13.8	0	1
1992	12	19	0	244	13.9	0	1
1992	12	19	0	245	14.0	0	1
1992	12	19	0	246	14.1	0	1
1992	12	19	0	247	14.2	0	1
1992	12	19	0	248	14.3	0	1
1992	12	19	0	249	14.4	0	1
1992	12	19	0	250	14.5	0	1
1992	12	19	0	251	14.6	0	1
1992	12	19	0	252	14.7	0	1
1992	12	19	0	253	14.8	0	1
1992	12	19	0	254	14.9	0	1
1992	12	19	0	255	15.0	0	1
1992	12	19	0	256	15.1	0	1
1992	12	19	0	257	15.2	0	1
1992	12	19	0	258	15.3	0	1
1992	12	19	0	259	15.4	0	1
1992	12	19	0	260	15.5	0	1
1992	12	19	0	261	15.6	0	1
1992	12	19	0	262	15.7	0	1
1992	12	19	0	263	15.8	0	1
1992	12	19	0	264	15.9	0	1
1992	12	19	0	265	16.0	0	1
1992	12	19	0	266	16.1	0	1
1992	12	19	0	267	16.2	0	1
1992	12	19	0	268	16.3	0	1
1992	12	19	0	269	16.4	0	1
1992	12	19	0	270	16.5	0	1
1992	12	19	0	271	16.6	0	1
1992	12	19	0	272	16.7	0	1
1992	12	19	0	273	16.8	0	1
1992	12	19	0	274	16.9	0	1
1992	12	19	0	275	17.0	0	1
1992	12	19	0	276	17.1	0	1
1992	12	19	0	277	17.2	0	1
1992	12	19	0	278	17.3	0	1
1992	12	19	0	279	17.4	0	1
1992	12	19	0	280	17.5	0	1
1992	12	19	0	281	17.6	0	1
1992	12	19	0	282	17.7	0	1
1992	12	19	0	283	17.8	0	1
1992	12	19	0	284	17.9	0	1
1992	12	19	0	285	18.0	0	1
1992	12	19	0	286	18.1	0	1
1992	12	19	0	287	18.2	0	1
1992	12	19	0	288	18.3	0	1
1992	12	19	0	289	18.4	0	1
1992	12	19	0	290	18.5	0	1
1992	12	19	0	291	18.6	0	1
1992	12	19	0	292	18.7	0	1
1992	12	19	0	293	18.8	0	1
1992	12	19	0	294	18.9	0	1
1992	12	19	0	295	19.0	0	1
1992	12	19	0	296	19.1	0	1
1992	12	19	0	297	19.2	0	1
1992	12	19	0	298	19.3	0	1
1992	12	19	0	299	19.4	0	1
1992	12	19	0	300	19.5	0	1
1992	12	19	0	301	19.6	0	1
1992	12	19	0	302	19.7	0	1
1992	12	19	0	303	19.8	0	1
1992	12	19	0	304	19.9	0	1
1992	12	19	0	305	20.0	0	1
1992	12	19	0	306	20.1	0	1
1992	12	19	0	307	20.2	0	1
1992	12	19	0	308	20.3	0	1
1992	12	19	0	309	20.4	0	1
1992	12	19	0	310	20.5	0	1
1992	12	19	0	311	20.6	0	1
1992							

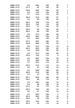
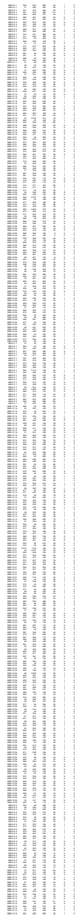
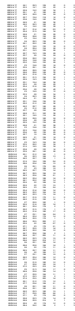


Table S2. Mitochondrial DNA control region haplotype counts for the Pacific herring.

	IK	SR	NT	AK03	AK06	AKH06	AK13	YD03	FK	OB0405	OB07	OB14	Y0405	MY07	MY13	MT	Total
Hap_1	5	0	0	3	1	3	0	0	0	1	1	3	2	3	3	5	30
Hap_2	0	0	0	2	8	4	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21
Hap_3	2	1	1	5	3	4	6	0	2	5	8	16	3	6	7	4	73
Hap_4	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Hap_5	5	7	6	2	4	3	12	3	4	4	5	10	7	7	6	5	90
Hap_6	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Hap_7	8	8	4	4	4	4	6	3	1	2	2	9	4	2	5	2	68
Hap_8	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hap_9	5	3	6	4	1	3	5	7	4	17	10	32	7	9	36	11	160
Hap_10	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hap_11	0	0	0	1	2	2	1	0	0	0	1	2	0	0	2	0	11
Hap_12	1	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	5	5	0	3	18
Hap_13	4	2	1	3	0	0	4	0	1	1	1	5	1	1	5	0	29
Hap_14	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Hap_15	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_16	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_17	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_18	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hap_19	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	2	1	0	0	1	0	8
Hap_20	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_21	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_22	0	2	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Hap_23	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	3	2	0	0	1	0	9
Hap_24	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_25	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hap_26	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_27	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_28	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_29	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_30	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_31	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_32	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_33	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_34	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_35	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Hap_36	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_37	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_38	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_39	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_40	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_41	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_42	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_43	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_44	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	4
Hap_45	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hap_46	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_47	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_48	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_49	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Hap_50	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_51	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_52	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hap_53	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_54	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Hap_55	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_56	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_57	3	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
Hap_58	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_59	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hap_60	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_61	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hap_62	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_63	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_64	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_65	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_66	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_67	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_68	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Hap_69	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_70	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_71	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Hap_72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2
Hap_73	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_74	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_75	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_76	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
n	41	32	31	30	31	33	53	30	30	30	34	80	30	36	67	30	618

Table S3. *P*-values for the pairwise difference tests of the Pacific herring haplotype frequencies.

	SR	NT	AK03	AK06	AK13	AKH06	YD03	IK	FK	OB0405	OB07	OB14	MY0405	MY07	MY13
SR															
NT	0.6269														
AK03	0.0332	0.0227													
AK06	0.0062	0.0015	0.2133												
AK13	0.0982	0.0568	0.2195	0.2927											
AKH06	0.0065	0.0030	0.8812	0.5763	0.0342										
YD03	0.0390	0.1622	0.0056	0.0001	0.0018	0.0042									
IK	0.1616	0.1390	0.3354	0.0005	0.0093	0.0354	0.0085								
FK	0.0670	0.1983	0.1291	0.0079	0.0096	0.0254	0.1851	0.0119							
OB0405	0.0012	0.0118	0.0224	0.0000	0.0023	0.0015	0.0075	0.0058	0.0164						
OB07	0.0031	0.0100	0.0942	0.0001	0.0597	0.0105	0.0141	0.0068	0.0807	0.3888					
OB14	0.0001	0.0000	0.0018	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0001	0.0000	0.9587	0.4552				
MY0405	0.0509	0.0790	0.1861	0.0007	0.0237	0.2679	0.0155	0.2148	0.0890	0.0468	0.0509	0.0071			
MY07	0.0031	0.0092	0.1085	0.0000	0.0044	0.1117	0.0019	0.0239	0.0237	0.1161	0.1180	0.0095	0.9286		
MY13	0.0000	0.0000	0.0003	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.9844	0.1031	0.7301	0.0027	0.0031	
MT	0.0004	0.0092	0.0949	0.0004	0.0012	0.0659	0.0046	0.0584	0.0189	0.2259	0.1081	0.0513	0.6133	0.8312	0.0607

indicate significant differences after Bonferroni correction ( $P=0.005/105=0.00048$ )

Table S4. Microsatellite allele counts and summary statistics for the Pacific Herring.

Allele	IK	SR	NT	AK03	AKH03	AK06	AK13	YD03	YD07	FK	OB05	OB06	OB07	OB14	MY05	MYH05	MY07	MY08	MY13	MT
95	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
97	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
99	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
101	0	0	0	0	0	0	0	2	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
103	2	1	2	8	1	3	1	3	15	5	0	2	2	0	25	6	12	43	5	13
105	0	0	0	3	0	2	1	3	10	5	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
107	7	11	13	4	3	13	6	9	16	8	3	3	4	3	1	0	0	2	3	0
109	1	0	2	1	2	10	3	9	16	11	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0
111	0	1	3	0	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
113	12	15	16	25	6	31	11	14	20	15	9	17	25	27	22	11	11	30	25	12
115	6	30	31	52	6	41	12	18	33	45	6	9	12	18	130	31	42	98	12	54
117	15	12	16	59	18	62	23	36	38	42	3	0	1	3	52	15	15	54	2	33
119	106	62	42	128	55	134	36	70	75	79	2	13	16	23	135	26	47	139	25	50
121	3	11	10	6	3	10	1	15	27	27	0	6	6	10	5	0	2	7	8	1
123	5	3	5	21	5	14	3	9	11	12	9	8	19	22	16	4	3	26	15	3
125	0	3	8	13	0	10	2	6	7	19	0	0	1	0	2	0	2	3	3	1
127	8	5	10	6	1	21	3	62	70	35	1	2	2	2	35	14	10	24	0	13
129	51	50	41	117	27	137	33	42	64	76	4	8	18	23	4	1	5	14	9	0
131	21	15	11	104	26	87	20	45	68	192	13	16	38	55	273	65	121	267	19	102
135	6	10	14	23	5	22	6	30	53	34	0	0	1	1	13	3	5	18	3	7
137	6	8	11	26	9	17	4	9	21	21	6	11	16	15	26	1	9	36	13	11
139	2	6	3	3	0	6	0	6	1	19	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
141	0	3	10	9	3	9	1	4	7	12	0	4	8	5	4	0	3	6	8	0
143	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	9	0
145	2	1	2	3	2	6	2	4	2	4	5	6	16	1	1	0	2	6	6	0
147	0	7	11	1	2	12	2	0	15	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0	0
149	4	2	1	3	1	4	0	4	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
151	2	1	2	5	1	6	0	1	9	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
153	1	0	1	2	0	9	5	3	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
155	1	2	9	18	1	5	0	5	9	1	0	0	0	0	5	5	1	0	0	0
157	2	1	2	3	0	14	4	3	1	5	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0
159	12	10	3	4	0	6	4	2	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
161	0	0	1	2	2	3	3	3	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
163	0	1	1	1	1	7	3	1	5	3	0	0	1	0	0	0	0	0	5	0
165	7	7	1	5	2	2	0	3	6	3	5	3	7	0	2	0	0	0	1	0
167	0	0	4	4	0	6	1	4	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
169	1	2	4	8	1	2	2	4	8	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
171	0	4	1	1	0	9	1	0	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
173	0	2	0	3	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
175	1	0	0	0	0	4	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
177	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
179	0	0	0	2	1	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0
181	0	0	0	3	1	2	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
183	0	1	2	0	0	3	0	7	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
185	0	3	2	0	0	0	0	1	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
187	0	0	1	0	0	1	0	1	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
189	0	0	0	0	0	0	1	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
191	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	25	31	35	35	27	41	32	36	39	37	14	20	21	17	22	12	18	18	23	12
Ar	16.232	19.994	22.459	17.745	17.553	20.997	20.819	20.975	22.91	18.984	14	17.351	15.238	12.863	11.504	10.196	12.247	12.212	18.572	9.666
He	0.815	0.901	0.932	0.891	0.86	0.903	0.908	0.92	0.937	0.886	0.907	0.921	0.905	0.881	0.798	0.808	0.776	0.82	0.926	0.807
Ho	0.746	0.897	0.865	0.867	0.871	0.865	0.828	0.914	0.939	0.873	0.882	0.914	0.898	0.813	0.807	0.813	0.781	0.807	0.956	0.82
88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
102	1	1	9	12	6	14	9	12	23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
104	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
108	1	0	2	4	3	4	0	2	3	3	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
110	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
114	1	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
116	13	26	26	28	7	32	7	16	25	28	1	0	2	3	4	1	3	6	1	2
118	2	10	11	34	6	38	6	20	38	60	1	0	3	2	30	8	10	37	0	17
120	69	40	33	135	23	111	27	57	109	100	14	17	24	23	192	49	74	209	26	86
122	99	79	78	107	25	173	43	96	117	92	13	38	49	60	118	27	49	133	52	38
124	21	43	54	148	53	153	50	109	143	114	4	6	25	26	192	36	60	179	23	60
126	30	42	28	52	20	71	17	37	52	99	15	24	40	46	73	19	38	81	16	32
128	11	9	19	28	3	29	14	19	22	32	1	2	4	6	0	0	2	1	3	0
130	18	21	16	33	16	33	6	13	22	63	0	1	5	7	12	6	5	11	3	2
132	15	10	8	50	19	38	12	19	39	36	15	23	39	43	78	18	27	84	46	31
134	0	1	1	4	2	3	0	0	2	41	0	0	0	2	16	6	8	18	1	12
136	0	1	0	0	0	7	1	3	5	7	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0
138	0	0	0	13	1	5	2	25	50	10	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
140	0	2	4	8	1	15	1	4	4	5	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
142	1	3	4	7	1	8	2	5	4	5	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0
144	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
146	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
148	1	1	1	7	0	1	0	0	0	4	2	0	3	3	37	9	15	7	3	19
150	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	5	0	1
152	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0	0	0	1	2	0
154	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
156	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
158	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
162	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
168	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
170	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
172	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
174	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
180	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
186	0	0	0	1	0															





Table S5. Tests of linkage equilibrium for all pairs of the five Pacific herring microsatellite loci.

Samples	Pairs of loci																			
	Cha17	Cha20	Cha17	Cha63	Cha20	Cha63	Cha17	Cha113	Cha20	Cha113	Cha63	Cha113	Cha17	Cha123	Cha20	Cha123	Cha63	Cha123	Cha113	Cha123
IK		0.2643		0.9978		0.2666		0.3563		0.3156		0.5752		0.4030		0.8030		0.4654		0.8640
SR		0.3135		0.5424		0.2636		0.8334		0.1838		0.0787		0.4720		0.0031		0.2261		0.0511
NT		1.0000		0.9061		0.8301		0.0299		0.1289		0.0670		1.0000		1.0000		1.0000		0.8812
AK03		0.3366		0.4700		0.0844		0.9577		0.8525		<b>0.0000</b>		0.7495		<b>0.0000</b>		0.5219		0.1830
AKH03		0.7300		0.9820		0.9158		0.7049		0.9836		0.0168		0.6156		0.7123		0.4935		0.3474
AK06		0.6603		0.2883		0.2861		0.4878		0.9446		0.7814		1.0000		1.0000		0.1071		0.5376
AK13		0.3277		0.3653		0.4308		0.5871		0.2568		0.4127		1.0000		0.5589		1.0000		0.1322
YD03		0.2163		1.0000		0.6105		0.2294		0.6815		0.1308		1.0000		0.6372		0.6245		0.1522
YD07		1.0000		1.0000		1.0000		0.9963		0.5101		0.2988		0.8801		0.0157		0.5733		0.9132
FK		0.9376		1.0000		0.9622		0.1825		0.3623		0.1003		1.0000		0.7125		0.8037		1.0000
OB05		1.0000		1.0000		0.3886		1.0000		1.0000		1.0000		1.0000		0.4027		1.0000		0.4896
OB06		0.7399		0.2710		0.9376		0.3976		0.8043		0.4980		1.0000		0.4356		0.4697		0.5437
OB07		0.9803		0.1896		0.0762		0.3754		0.2022		<b>0.0000</b>		0.6785		0.9488		0.8214		0.1600
OB14		0.5677		0.4537		0.6788		0.1517		0.3467		0.0921		0.4530		0.0383		0.7949		0.4956
MY05		0.3747		0.0731		0.8273		0.0052		0.1115		<b>0.0000</b>		0.9103		0.3484		0.6756		0.1267
MYH05		0.0998		0.1452		0.5799		0.7481		0.8151		0.0086		0.3144		0.6918		0.1577		0.1806
MY07		0.1521		0.6040		0.8262		0.8778		<b>0.0007</b>		0.0686		0.3958		0.7064		0.7600		0.1096
MY08		0.8229		0.6559		0.0071		0.4372		0.9502		<b>0.0000</b>		0.2804		0.6747		0.5181		0.5911
MY13		0.3928		0.0154		0.2695		0.9355		0.4884		0.1059		1.0000		0.6448		0.2638		0.2764
MT		0.6061		0.4100		0.6858		0.9551		0.2739		0.1161		0.2209		0.1955		0.9976		0.4313

Bold values show significant departure from linkage equilibrium ( $P < 0.05$ , Bonferroni correction).

Table S6. Tests of departure from Hardy–Weinberg equilibrium (HWE) over the five Pacific herring microsatellite loci.

No	Location	<i>n</i>	Locus					Over loci
			Cha17	Cha20	Cha63	Cha113	Cha123	
Hokkaido								
1	IK	142	<b>0.0093</b>	0.1864	0.1188	0.5024	0.7926	<b>0.0430</b>
2	SR	145	0.4149	0.6333	0.3458	<b>0.0063</b>	0.2195	0.0560
3	NT	148	<b>0.0345</b>	0.5666	0.9289	<b>0.0410</b>	0.5633	0.1130
4	AK03	338	0.9383	0.1899	0.5534	0.1108	0.7225	0.4690
5	AKH03	93	0.8029	0.1233	0.7282	0.6974	0.3324	0.6110
6	AK06	369	0.2657	0.1081	0.8529	0.2472	<b>0.0230</b>	0.0590
7	AK13	99	0.2176	0.0572	0.5120	<b>0.0041</b>	<b>0.0229</b>	<b>0.0010</b>
8	YD03	221	0.6784	0.6171	0.3054	0.0513	<b>0.0143</b>	<b>0.0470</b>
9	YD07	330	0.0498	0.6364	0.7211	0.5148	0.1768	0.2620
10	FK	354	0.4611	0.3535	0.0451	0.6964	<b>0.0135</b>	<b>0.0380</b>
Honshu								
11	OB05	34	0.4820	0.2286	0.4223	0.7652	0.8508	0.7260
12	OB06	58	0.6032	0.4452	0.0957	0.9396	0.7607	0.6290
13	OB07	98	0.2335	0.9657	0.1918	0.3630	0.4464	0.4470
14	OB14	112	0.1253	0.1223	0.4861	0.2929	<b>0.0010</b>	<b>0.0040</b>
15	MY05	378	<b>0.0103</b>	0.7121	0.9701	0.2054	0.2655	0.1080
16	MYH05	91	0.1627	0.4081	0.7152	<b>0.0012</b>	<b>0.0373</b>	<b>0.0040</b>
17	MY07	146	0.9039	0.8052	0.1230	0.0645	0.0784	0.1180
18	MY08	388	<b>0.0017</b>	0.4408	<b>0.0002</b>	<b>0.0083</b>	0.2678	<b>0.0000</b>
19	MY13	90	0.0617	0.3519	0.3458	0.0942	<b>0.0053</b>	<b>0.0050</b>
20	MT	150	0.4191	0.8258	0.3450	0.1681	0.9667	0.6400

Bold values show significant departure from HWE.

After-impact samples

Table S7. Diversity indices at the five Pacific herring microsatellite loci.

Population	Hokkaido										Honshu									
	IK	SR	NT	AK03	AKH	AK06	AK13	YD03	YD07	FK	OB05	OB06	OB07	OB14	MY05	MYH	MY07	MY08	MY13	MT
Number of alleles																				
cha17	25	31	35	35	27	41	32	36	39	37	14	20	21	17	22	12	18	18	23	12
cha20	15	16	17	21	15	20	15	19	18	24	11	10	11	14	13	11	12	17	15	11
cha63	16	19	19	20	17	23	14	20	20	28	13	11	14	13	13	12	14	15	16	13
cha113	16	16	20	19	17	22	17	22	20	22	8	13	10	10	13	9	14	16	15	11
cha123	28	35	38	30	28	36	28	34	30	42	13	18	18	15	23	18	21	25	18	21
Allelic richness																				
cha17	16.232	19.994	22.459	17.745	17.553	20.997	20.819	20.975	22.91	18.984	14	17.351	15.238	12.863	11.504	10.196	12.247	12.212	18.572	9.666
cha20	9.763	10.918	12.34	13.229	12.026	12.689	11.938	13.049	12.458	13.258	11	8.661	9.302	10.084	9.044	9.981	9.731	9.212	10.165	8.971
cha63	13.412	13.778	13.792	13.579	14.08	14.277	12.759	13.932	13.509	17.269	13	10.379	12.541	11.397	11.184	11.311	11.468	11.35	13.77	10.918
cha113	11.578	13.648	15.339	12.456	13.529	13.517	13.209	12.79	12.456	15.79	8	11.49	8.904	9.38	8.204	7.103	9.6	9.473	11.331	7.889
cha123	20.782	23.64	25.371	22.039	22.073	23.308	22.684	24.001	22.15	28.093	13	15.638	14.907	13.696	13.66	13.262	15.87	15.699	15.257	13.667
He																				
cha17	0.81521	0.90111	0.93227	0.89126	0.85969	0.90283	0.90776	0.91967	0.93708	0.88578	0.9065	0.92084	0.9045	0.88053	0.79828	0.80845	0.7755	0.8199	0.92551	0.80745
cha20	0.7951	0.8499	0.86056	0.86756	0.85644	0.85955	0.8533	0.85815	0.87189	0.89383	0.83055	0.7922	0.82747	0.82663	0.82305	0.84348	0.83776	0.82012	0.8095	0.83358
cha63	0.85517	0.88252	0.8945	0.86695	0.87992	0.87381	0.88463	0.88386	0.87932	0.91899	0.88894	0.88246	0.8898	0.8738	0.88715	0.88847	0.88561	0.87924	0.89361	0.88094
cha113	0.8379	0.83871	0.86168	0.81838	0.82331	0.83652	0.83628	0.80064	0.77674	0.86048	0.82968	0.86957	0.86248	0.81274	0.69327	0.64368	0.70647	0.74046	0.86052	0.67989
cha123	0.93811	0.94471	0.94867	0.94882	0.94345	0.94908	0.95006	0.95439	0.94705	0.96049	0.87577	0.91244	0.89299	0.90367	0.84654	0.88185	0.88311	0.85339	0.91179	0.85866
Ho																				
cha17	0.746	0.897	0.865	0.867	0.871	0.865	0.828	0.914	0.939	0.873	0.882	0.914	0.898	0.911	0.807	0.813	0.781	0.807	0.956	0.82
cha20	0.746	0.855	0.831	0.882	0.882	0.859	0.818	0.882	0.879	0.881	0.676	0.776	0.847	0.714	0.831	0.824	0.822	0.799	0.833	0.827
cha63	0.894	0.89	0.912	0.873	0.903	0.889	0.899	0.86	0.906	0.946	0.824	0.897	0.878	0.893	0.889	0.934	0.863	0.843	0.911	0.887
cha113	0.824	0.766	0.885	0.796	0.839	0.816	0.697	0.765	0.815	0.876	0.794	0.879	0.888	0.866	0.683	0.714	0.699	0.755	0.911	0.713
cha123	0.915	0.966	0.932	0.941	0.925	0.951	0.97	0.955	0.942	0.969	0.971	0.966	0.98	0.946	0.839	0.857	0.904	0.866	0.956	0.84

Table S8. Likelihood values for K=1 to 10 by original STRUCTURE and LOCPRIOR models.

K	Original STRUCTURE		LOCPRIOR	
	Ln P(D)	Var(Ln P(D))	Ln P(D)	Var(Ln P(D))
1	-97574.7	93.8	-97574.6	93.6
2	-94939.4	1653	-94867.2	1495.6
3	-94111.2	2901.2	-93343.1	1315.5
4	-93914.5	4199.6	-92621.7	1548.4
5	-93815.5	5193.4	-92111.5	1585.1
6	-93560.2	5832.2	-92196.3	2704.3
7	-93985.3	7441.9	-91813.5	2597.9
8	-96663.4	13408.9	-92369.9	3809.3
9	-95245	11264.6	-93137.1	6284.1
10	-95111.6	10993.3	-93863.4	7393.4
	Maximum likelihood values			

Table S9. Empirical Bayes pairwise FST estimates inferred from the Pacific herring mtDNA control region haplotype frequencies.

	SR	NT	AK03+06	AK13	AKH06	YD03	IK	FK	OB0405+07	OB14	MY0405+07	MY13
SR												
NT	0.00893											
AK03+06	0.01167	0.01277										
AK13	0.00932	0.00983	0.00770									
AKH06	0.01114	0.01108	0.00724	0.00937								
YD03	0.01076	0.00902	0.01358	0.01190	0.01138							
IK	0.00891	0.00944	0.01027	0.01042	0.00936	0.01055						
FK	0.01069	0.00944	0.01111	0.00990	0.01001	0.00972	0.01034					
OB0405+07	0.01914	0.01457	0.02023	0.01892	0.01746	0.01354	0.01789	0.01449				
OB14	0.01806	0.01366	0.01896	0.01798	0.01653	0.01335	0.01674	0.01460	0.00470			
MY0405+07	0.01196	0.01045	0.01368	0.01175	0.00997	0.01155	0.01124	0.01072	0.01185	0.01171		
MY13	0.02708	0.01987	0.02916	0.02789	0.02552	0.01786	0.02347	0.02120	0.00790	0.00749	0.01819	
MT	0.01478	0.01166	0.01527	0.01470	0.01182	0.01150	0.01239	0.01194	0.00920	0.00882	0.00763	0.01331

Table S10. Geographical distances (straight line) between sampling sites.

	Longitude	Latitude	LakeAkkeshi	LakeYudo_numa	FunkaBay	LakeObuchi-numa	MiyakoBay
Lake Akkeshi	144.882810	43.059836					
LakeYudo_numa	143.539182	42.606913	120.72				
FunkaBay	140.486082	42.556759	363.37	250.30			
LakeObuchi-numa	141.350198	40.959180	374.19	258.17	191.77		
MiyakoBay	141.959770	39.598669	456.17	360.11	351.73	160.05	
MatsushimaBay	141.094597	38.355190	613.41	516.52	470.54	290.70	157.37

Table S11. Changes in catch composition in Miyako Bay and Lake Obuchi-numa before and after the earthquake.

Baseline populations	Miyako Bay				Lake Obuchi-numa			
	Before		After		Before		After	
	Estimate	SE	Estimate	SE	Estimate	SE	Estimate	SE
Matsushima Bay	0.2841	0.1033	0.0000	0.0289	0.0000	0.1692	0.0880	0.3150
Miyako Bay	0.6982	0.1073	0.0180	0.0339	0.0707	0.1777	0.1464	0.4217
Lake Obuchi-numa	0.0878	0.0175	0.1503	0.0102	0.7396	0.0413	1.7163	0.1384
Funka Bay	0.0102	0.0063	0.0069	0.0041	0.0000	0.0554	0.0000	0.0420
Lake Yudo-numa	0.0059	0.0206	0.0000	0.0035	0.0000	0.0418	0.0179	0.0445
Lake Akkeshi	0.0135	0.0160	0.0223	0.0074	0.0896	0.0713	0.1012	0.0760
Total	1.0998		0.1975		0.9000		2.0698	

Estimated based on the mixing proportions in Table 4

Unit, ton



## 第 3 章

### 日本産ニシンの個体群動態史

## 1. はじめに

現在から約 260 万年前から 1 万年前までの期間である更新世期は、一連の氷期－間氷期周期の繰り返しによる気候変動が大きく、海水面や水温などの変化を生じた (Rohling et al. 1998; Lambeck et al. 2002; Hayward et al. 2008)。この時期の気候変動は海洋生物に大きな影響を与えた (Liu et al. 2012)。

太平洋北部海域の分布域全体から標本を採集し集団構造を解析した先行研究では、ニシンはアリューシャン列島を境に太平洋西部と東部で遺伝的に異なり、この分化は更新世期に生じたと考えられている (小林 1993; Liu et al. 2011; Liu et al. 2012)。特に Liu et al. (2011) 及び Liu et al. (2012) は mtDNA の調節領域の塩基配列の系統解析を行い、ベーリング海から黄海の太平洋北西部の集団は 3 つの主要な haplotype lineage A、B および C のうち A に属するとした。Liu et al. (2011) は日本産の標本を用いていないが、Liu et al. (2012) は日本沿岸の石狩湾、北海道オホーツク、厚岸および島根の標本を用いて個体群動態史 (Demographic history) を解析し、太平洋北西部のニシンは北東部のニシンよりも数年数十年周期の気候や水温の大きな変動を経験して近年集団の拡大が起きたと推察している。しかし、これら先行研究には、本州太平洋側の標本は用いられておらず、日本産ニシンに関する詳細な考察は行われていない。また、第 2 章では日本の主要 9 産地から採集した地域性ニシン標本を採集し、msat および mtDNA において地域性ニシンの集団解析と東日本大震災がニシンに与えた影響の評価を行っているものの、個体群動態史については解析していない。そこで本研究では、日本産ニシンの集団構造をより詳細に把握するために、第 2 章で用いた mtDNA の塩基配列から個体群動態史を解析するとともに、震災の影響および放流魚の特性について考察する。

## 2. 材料と方法

### 供試魚

本研究では、2003年から2014年の間に北海道の石狩湾（IK）、サロマ湖（SR）、能取湖（NT）、厚岸湖（AK）、湧洞沼（YD）、噴火湾（FK）、青森県の尾駈沼（OB）、岩手県の宮古湾（MY）および宮城県の松島湾（MT）で、産卵期に刺網または定置網により漁獲された野生魚および放流魚を用いた（Table 1、Fig. 1）。耳石による年齢査定を行い、2歳以上の成熟した618個体を用いた。このうちAK13、OB14及びMY13は2011年3月に発生した東日本大震災の後に採集された標本である。

### DNA増幅と塩基配列決定

DNA増幅と塩基配列決定法は第2章で述べたが、その概要を以下に示す。

採取した筋肉は、DNA抽出に供するまで99.5%エタノール中で保存した。DNA抽出はフェノール・クロロフォルム法またはQuickGene-Mini80（WAKO）により行った。

PCR反応による、mtDNA調節領域の増幅には、プライマー12S-CP 5' -TCCTAGGGCTCGTCTTAACATCT 3' および Cytb-CP 5' TGTAATCCGGAGATCGGAGGTT 3' を用いた。PCR反応には GeneAmp PCR System 2700 Thermal Cycler（Applied Biosystems）を使用した。PCR反応液は1個体あたり滅菌蒸留水を17.4  $\mu$ l、10 $\times$ Ex Taq Bufferを2.5  $\mu$ l、dNTP Mixtureを2.0  $\mu$ l、10pmol/ $\mu$ lのプライマーを0.5  $\mu$ lずつ、Takara Ex Taq polymerase（TAKARA）を0.125  $\mu$ lに、希釈したDNA溶液を2  $\mu$ l加えた全量25  $\mu$ lとした。PCR条件は94 $^{\circ}$ Cで1分の熱変性後、94 $^{\circ}$ Cで30秒間、56 $^{\circ}$ Cで30秒間、72 $^{\circ}$ Cで3分間を35サイクルとした。PCR産物はExoSAP-IT（USB corp.）により精製した。

精製物をテンプレートDNAとし、GeneAmp PCR System 2700

Thermal Cycler (Applied Biosystems) を使用しサイクルシーケンエンスを行った。サイクルシーケンエンスにはプライマー Cytb-CP 5' TGTAATCCGGAGATCGGAGGTT 3' および Cytb-E 5' -CCTGAAGTAGGAACCAGATG-3' を用いた。サイクルシーケンエンス反応液は 1 個体あたり、滅菌蒸留水を 15.8  $\mu$ l、BigDye terminator v3.1 Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystem) を 1.5  $\mu$ l、10  $\mu$ M プライマー Cytb-CP および Cytb-E を 0.32  $\mu$ l ずつ、テンプレート DNA を 3  $\mu$ l 加えた全量 20  $\mu$ l とした。サイクルシーケンエンスの反応温度条件は、96°C 1 分間の熱変性後、96°C 10 秒間、50°C 5 秒間、60 度 4 分間を 25 サイクルとした。

得られたサイクルシーケンエンス産物を ABI PRISM 3100-Avant (Applied Biosystems) を使用してキャピラリー電気泳動を行い、各個体の塩基配列を決定した。塩基配列のアライメントには ClustalX (Thompson et al. 1997) を用いた。ハプロタイプは塩基配列を基に、DnaSP ver. 5.10 (Librado and Rozas 2009) を使用して定義した。

## データ解析

ハプロタイプの系統関係を調べるため、Median-joining 法 (Bandelt et al. 1999) に基づくネットワーク樹を Network4.613 を用いて作成した。

Arlequin 3.5 (Excoffier and Lischer 2010) を用いて、Tajima's  $D$  (Tajima 1989) と Fu's  $F_S$  (Fu 1997) を推定し、ハプロタイプのミスマッチ分布 (Rogers and Harpending 1992) を計算した。ミスマッチ分布はすべての個体間の塩基配列差異の頻度分布を表し、10,000 回のブートストラップ反復による集団拡大モデルの期待値へのあてはまりを検討した。また、実測値と期待値のあてはまりは偏差平方和 (sum of squared deviation : SSD)

(Schneider & Excoffier 1999) および Harpending's raggedness index (HRI) (Harpending 1994) とそれらの有意水準 ( $p$  値) で判断した。さらに、Arlequin 3.5 による 10,000 回のブートストラップ反復により推定された  $\tau$  値とその 95% 信頼区間から、集団の拡大が始まって以降の年数 ( $t$ ) を推定した。 $t$  は  $t = \tau / 2u$  により計算した (Rogers and Harpending 1992)。ここで、 $u$  は、1 塩基あたりの突然変異率  $\times$  塩基数により算出した。1 塩基あたりの突然変異率には Liu et al. (2011) により推定された 0.795% / 百万年 を用い、塩基数は本研究で用いた 551bp とした。なお、Tajima's  $D$ 、Fu's  $F_S$  およびミスマッチ分布の解析は Table 1 の 16 標本それぞれと、北海道 (IK、SR、NT、AK03、AKH、AK06、AK13、YD 及び FK) および本州 (OB0405、OB07、OB14、MY0405、MY07、MY13 及び MT) の塩基配列をプールしてグループ毎に行った。

### 3. 結果

mtDNA 調節領域の 551bp の塩基配列を解析に用い、全 618 個体から 76 種類のハプロタイプが検出された。76 ハプロタイプ間の類縁関係を示すネットワークでは、全ての標本で主要ハプロタイプ 5、7 および 9 を共有した (Fig.2)。また、噴火湾固有の 16 のハプロタイプからなるクラスターが形成された。北海道固有のハプロタイプは 62 (噴火湾固有の 16 を含む)、本州固有のハプロタイプは 3 であり、本州は北海道に比べ固有ハプロタイプが少なかった。

Tajima's  $D$  は北海道の標本では -0.829 (SR) から 0.287 (IK) となり 9 標本中 5 標本 (SR、NT、AK06、YD、及び FK) で負の値をとり、すべて有意ではなかった。本州の標本は OB07 ( $D=0.088$ ) を除いたすべての標本で正の値 ( $D=0.008 \sim 0.948$ )

をとり、すべて有意ではなかった (Table 2)。北海道グループは  $D=-1.260$  ( $p=0.075$ )、本州グループは  $D=0.991$  ( $p=0.865$ ) であった。Fu's  $F_S$  は北海道のすべての標本で負の値 ( $F_S=-5.808\sim-0.994$ ) をとり、湧洞沼と噴火湾で有意であった。これに対し、本州の標本は OB07 ( $F_S=-0.273$ ) を除いたすべての標本で正の値 ( $F_S=0.982\sim 3.529$ ) をとったが、有意ではなかった。北海道グループは有意な負の値  $F_S=-24.540$  ( $p=0.000$ ) をとり、本州グループは正の値であったが有意ではなかった ( $F_S=2.231$ 、 $p=0.786$ )。

ミスマッチ分布は、北海道の各標本では unimodal の傾向を示した。本州の各標本は北海道の標本に比べ塩基置換数 0、4、5 及び 6 の頻度が大きく、2、3 及び 7 で頻度の低下が認められた (Fig. 3)。また、噴火湾は塩基置換数の最大が 22 で、モードも 13 と他の標本と比べ大きかった。北海道グループ、本州グループにまとめた場合も、この傾向は変わらなかった (Fig. 4)。厚岸湖の標本のうち、放流魚 (AKH) と震災後の標本 (AK13) は震災前の野生魚の標本 (AK03 及び AK06) と同様の分布を示した。尾駁沼も同様に、震災後の標本 (OB14) が震災前の標本 (OB0405 及び OB07) と同様の分布を示した。一方、宮古湾の被災後の標本 (MY13) は宮古湾の被災前の標本 (MY0405 及び MY07) よりも、尾駁沼の標本の分布と類似した。北海道の標本および北海道グループは SSD および HRI がそれぞれ  $0.005\sim 0.024$ 、 $0.010\sim 0.035$  となり有意ではなかった。一方、本州の標本では OB14 及び MT で SSD と HRI ともに有意で、集団拡大モデルからの逸脱が認められた (Table 3)。また、MY0405 の HRI と MY13 の SSD もそれぞれ有意であった。本州のこの他の標本は有意ではなかったものの SSD および HRI の  $p$  値は 0.05 に近い値となった ( $p=0.051\sim 0.166$ )。本州グループでは

SSD=0.045 ( $p=0.037$ )、HRI=0.071 ( $p=0.046$ ) と有意となり、集団拡大モデルからの逸脱が認められた。集団の拡大の指標である  $\tau$  の点推定値 (95% 信頼区間) は噴火湾が  $\tau=13.014$  (7.518~17.15) ともつとも大きく、集団の拡大が始まったのは 148.5 (85.8~195.6) 万年前程度と推定された。北海道グループは  $\tau=7.592$  (3.342~12.002)、本州グループは  $\tau=6.172$  (1.391~10.545) であり、集団の拡大が始まってからの年数は北海道グループが 86.7 (38.1~137.0) 万年前程度、本州グループが 70.4 (15.9~120.4) 万年前程度とほぼ同じ結果となった。

#### 4. 考察

本研究では、618 個体の標本の塩基配列から日本産ニシンの個体群動態史を推定した。その結果、北海道のニシンは 86.7 (38.1~137.0) 年程前から個体群の拡大が始まったことが推定され、本州のニシンは個体群の拡大は認められなかった。

#### ハプロタイプネットワーク

噴火湾固有の 16 のハプロタイプがクラスターを形成した。噴火湾のこのほかの 6 種類のハプロタイプは他の標本と共通したハプロタイプであった。また、本州固有のハプロタイプは少なく、北海道の標本が本州よりも多様度の指標が有意に高いという第 2 章の結果を支持した。震災後の標本と放流魚が他の標本と別のクラスターを形成することはなかった。

#### 個体群動態史

北海道では、湧洞沼、噴火湾および北海道グループは Fu's  $F_s$  で有意な負の値をとり、いずれもミスマッチ分布 unimodal の傾向で集団拡大モデルからの逸脱は認められなかったことから、これらは過去に集団の拡大が起こったことが示唆された。北海

道のその他の標本（石狩湾、サロマ湖、能取湖および厚岸湖）も、有意ではないもののすべて  $F_u$ 's  $F_S$  が負の値をとり、集団拡大モデルからの逸脱は認められなかったことから、過去に集団の拡大が起こったことが推察された。北海道の標本および北海道グループにおける集団の拡大が始まってからの年数（95%信頼区間）は 61.3（31.6～82.5）から 148.5（85.8～195.6）年前程度と推定され、集団の拡大は更新世期に始まったと推定された。更新世期は寒冷化とアメリカ大陸からユーラシア大陸にかけての氷床の拡大が繰り返り起こり、海水面も大きな変動が生じた時期である（Sancetta 1983; Mann and Hamilton 1995; Lambeck et al. 2002）。この変動により集団構造が影響を受けたと考えられる種が幾つか報告されており（Liu et al. 2006a; Liu et al. 2006b; Liu et al. 2007; He et al. 2010; 南ら 2014）、太平洋北部のアリューシャン列島西部のニシンも同様である（Liu et al. 2012）。

噴火湾は拡大が始まった時期が一番早く、固有のハプロタイプを多く保有し、遺伝的多様度も他の標本に比べ高かった（第2章）。噴火湾のニシンは日本周辺の集団の中では比較的古く、低頻度のハプロタイプを保有できるほど個体群サイズが大きいことが以上の結果から考えられる。しかしながら、小林（2002）による日本沿岸の地域性ニシンの漁獲に関する記述の中で、「噴火湾のニシンは近年漁獲され始めた」と記され、標識放流調査結果では噴火湾周辺海域の固有の地域群についてはこれまで知られていない新規系群の可能性が高いと指摘されている（大河内・中川 2012）。さらに、*msat* を用いた解析では、噴火湾集団は周辺に位置する複数の湖沼性集団を起源とする海洋性地域型である可能性が示唆されている（根本ら 2008）。これらのことから、噴火湾ニシンは、北海道・サハリン系ニシンが漁獲されなくなった後に注目され始めた石狩湾や厚岸湖のニシンのように以前からその地域に根付いているニシンではないのかも知れ



ない。本研究で用いた噴火湾の標本は成熟した個体であることから、産卵期に来遊した韓国系やサハリン系などの他集団の個体を採集した可能性も考えられる。

Liu et al. (2012) では石狩湾の標本 24 個体と厚岸の標本 36 個体について mtDNA コントロール領域 463bp の塩基配列から Fu's  $F_S$  と  $\tau$  値を推定しており、それぞれ石狩湾で  $F_S = -1.635$  ( $p=0.242$ )、 $\tau = 5.266$ 、厚岸で  $F_S = -15.903$  ( $p < 0.001$ )、 $\tau = 3.654$  と報告している。本研究の石狩湾および厚岸湖における Fu's  $F_S$  も共に負の値を示し、Liu et al. (2012) と同様の結果であった。また、Liu et al. (2012) は  $t$  の推定を行っていないが、仮に本研究で用いた世代あたりの 1 塩基あたりの突然変異率 = 0.795% / 百万年 (Liu et al. 2011) を用いて  $t$  を計算すると、石狩湾が  $t = 715,000$ 、厚岸が  $t = 496,000$  となる。これらは、いずれも更新世期にあたり、本研究の結果と一致する。以上のことから、北海道のニシンは更新世期に個体群の拡大が始まったと推察される。

厚岸湖においては放流魚の標本を用いたが、解析の結果は野生魚と放流魚で遜色がなかった。厚岸で放流されている種苗の生産には、毎年野生集団から 200 尾以上の親魚を漁獲して人工授精に用いており、放流種苗は天然集団と対立遺伝子頻度において差がないことが示されている (Sugaya et al. 2008; Kitada et al. 2009)。本研究の結果はこれを支持した。

本州の標本および本州グループは Tajima'  $D$  と Fu's  $F_S$  が正の値をとったことから、過去の集団の拡大は支持されない。また、ミスマッチ分布では塩基置換数 2、3 及び 7 における頻度の低下や、松島湾および本州グループで集団拡大モデルからの有意な逸脱が認められたことから、過去にボトルネックを経験したことが示唆され、個体群の拡大を示唆した北海道の標本とは異なった動向を示した。本州太平洋側のニシンは、500~800 年の間

隔で繰り返し発生する大地震（Sawai et al. 2012）の影響により遺伝的多様性が低下しており（第2章）、本研究で推察された本州グループのボトルネックは、繰り返し発生する大地震が一因と考えられた。

本研究では、東日本大震災後の2013年に厚岸湖と宮古湾で、2014年に尾駸沼で採取した標本を用いて解析を行った。厚岸及び尾駸沼では、それぞれの震災前後の標本で解析結果に変化は認められなかった。宮古湾ではミスマッチ分布が、震災前の標本よりも尾駸沼の標本に類似した。第2章では、東日本大震災により厚岸湖及び尾駸沼ではニシンにとって好環境になったことや、津波被害が著しかった宮古湾のニシンはほとんど壊滅し尾駸沼と遺伝的に置き換わったことを明らかにしており、本研究で得られた結果はそれを支持した。

かつては最大で500tの漁獲を記録した茨城県涸沼のニシンが本州太平洋側ニシンの南限の資源であったが（菅野1983）、現在は産卵親魚が漁獲されておらず、松島湾・万石浦周辺のニシンが本州太平洋側の南限の資源となっている（小林2002）。縁辺部の資源は脆弱なだけでなく、特有の遺伝子、遺伝子型および集団構造を有す非常に貴重なものである（Johannesson 2006）。今後も北海道及び本州において適宜遺伝モニタリングを行い、資源の保全とその持続的利用に役立てることが必要である。

## 5. 文献

- Bandelt, H. J., P. Forster and A. Rohlf (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, **16**, 37–48.
- Excoffier, L. and H. E. L. Lischer (2010) Arlequin suite ver3.5: a new series of programs to perform population genetics

- analysis under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, **10**, 564–567.
- Fu, X. Y. (1997) Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, **147**, 915–925.
- He, L., A. Zhangb, D. Weesec, C. Zhud, C. Jianga and Z. Qiao (2010) Late Pleistocene population expansion of *Scylla paramamosain* along the coast of China: A population dynamic response to the Last Interglacial sea level highstand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **385**, 20–28.
- Herpending, H. C. (1994) Signature of population growth in a low resolution mitochondrial DNA mismatch distribution, *Human Biology*, **66**, 591–600.
- Heyward B. W., G. H. Scott, M. P. Kennett, L. Carter, H. L. Neil, A. T. Sabaa, K. Wilson, J. S. Rodger, G. Schaefer, H. R. Grenfell and Q. Li (2008) The effect of submerged plateau on Pleistocene gyral circulation and sea surface temperatures in the Southwest Pacific. *Global and Planetary Change*, **63**, 309–316.
- Johannesson, K. and C. Andre (2006) Life on margin: genetic isolation and diversity loss in a peripheral marine ecosystem, the Baltic Sea. *Molecular Ecology*, **15**, 2013–2029.
- 菅野泰次 (1983) 日本周辺海域に分布するニシンの系統群とその生態. 栽培技術開発研究, **12**, 59–69.
- 小林時正 (1993) 太平洋ニシンの集団遺伝学的特性と種内分化に関する研究. 遠洋水研報, **30**.
- 小林時正 (2002) 北海道におけるニシン漁業と資源研究(総説).

北海道水産試験場研究報告, **62**,1-8.

- Kitada, S., H. Shishidou, T. Sugaya, T. Kitakado, K. Hamasaki and H. Kishino (2009) Genetic effects of long-term stock enhancement programs. *Aquaculture*, **290**, 69-79.
- Lanbeck, K., T. M. Esat and E. K. Potter (2002) Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature*, **419**, 199-206.
- Librado, P. and J. Rozas (2009) DnaSP ver5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, **25**, 1451-1452.
- Liu, J. X., T. X. Gao, K. Yokogawa and Y. P. Zhan (2006) Differential population structuring and demographic history of two closely related fish species, Japanese sea bass and spotted sea bass in northwestern Pacific. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **39**, 799-811.
- Liu, J. X., T. X. Gao, Z. M. Zhuang, X. S. Jin, K. Yokogawa and Y. P. Zhang (2006) Late Pleistocene divergence and subsequent population expansion of two closely related fish species, Japanese anchovy and Australia anchovy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**, 712-723.
- Liu, J. X., A. Tatarenkov, T. D. Beacham, V. Gorbachev, S. Wildness and J. C. Avise (2011) Effects of Pleistocene climatic fluctuations on the phylogeographic and demographic histories of Pacific herring. *Molecular Ecology*, **20**, 3879-3893.
- Liu, M., L. Lin, T.X. Gao, T. Yamamoto, Y. Sakurai and W.S. Grant (2012) What maintains the central north pacific genetic discontinuity in Pacific herring?. *PLOS ONE*, e50340.
- Mann, D. H. and T. D. Hamilton (1995) Late Pleistocene and

Holocene paleoenvironments of the North Pacific coast.

*Quaternary Science Reviews*, **14**, 449–471.

南 阮植・菅野愛美・渡邊雅人・池田 実・木島明博（2014）  
日本および韓国沿岸におけるキタムラサキウニの遺伝的  
集団構造とその形成過程．日本水産学会誌，**80**，  
726–740.

根本雄太・菅谷琢磨・大河裕之・北門利英・浜崎活幸・北田修  
一（2008）マイクロサテライト DNA 変異から推定した  
日本沿岸における太平洋ニシンの集団構造．水産育種，  
**38**，51–59.

大河内裕之・中川雅弘（2012）北海道噴火湾周辺海域で漁獲さ  
れるニシンの系群構造．日本水産学会誌，**78**，8–14.

Rohling E. J., M. Fenton, F. J. Jorissen, P. Bertrand, G. Ganssen  
and J. P. Caulet (1998) Magnitudes of sea-level lowstands  
of the past 500,000 years. *Nature*, **394**, 162–165

Rogers, A.R. and H. Harpending (1992) Population growth makes  
waves in the distribution of pairwise genetic differences.  
*Molecular Biology and Evolution*, **9**, 552–569.

Sancetta, C. (1983) Effect of Pleistocene glaciation upon  
oceanographic characteristics of the North Pacific Ocean  
and Bering Sea. *Deep Sea Research*, **30**, 851–869.

Sawai, Y., Y. Namegaya, Y. Okamura, K. Satake and M. Shishikura  
(2012) Challenges of anticipating the 2011 Tohoku  
earthquake and tsunami using coastal geology. *Geophysical  
Research Letters*, **39**, 21.

Schneider, S. and L. Excoffier (1999) Estimation of demographic  
parameters from the distribution of pairwise differences  
when the mutation rates vary among sites: application to  
human mitochondrial DNA. *Genetics*, **152**, 363–365.

- Sugaya, T., M. Sato, E. Yokoyama, Y. Nemoto, T. Fujita, H. Okouchi, K. Hamasaki and S. Kitada (2008) Population genetic structure and variability of Pacific herring *Clupea pallasii* in the stocking area along the Pacific coast of northern Japan. *Fisheries Science*, **74**, 579–588.
- Tajima, F. (1989) Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, **123**, 585–595.
- Thompson, J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin and D. G. Higgins (1997) The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, **24**, 4876–4882.

Table1. Sampling information of Pacific herring examined in this study

Sampling location	Abbreviation	Year	Month	$n^2$
Hokkaido				
Ishikari Bay	IK	2006	Feb.–Mar.	41
Lake Saroma	SR	2006	Apr.	32
Lake Noto	NT	2006	May	31
Lake Akkeshi	AK03	2003	Apr.	30
	AK06	2006	Mar.–May	31
	AKH <sup>1</sup>	2006	Mar.–May	33
	AK13	2013	Apr.–May	53
Lake Yudo-numa	YD	2003	Apr.–May	30
Funka Bay	FK	2003	Mar.–June	30
Honshu				
Lake Obuchi-numa	OB0405	2004	Mar.	30
		2005	Mar.	
	OB07	2007	Feb.	34
	OB14	2014	Mar.	80
Miyako Bay	MY0405	2004	Mar.	30
		2005	Jan.–Apr.	
	MY07	2007	Feb.–Mar.	36
	MY13	2013	Jan.–Apr.	67
Matsushima Bay	MT	2005	Feb.	30
Total				618

<sup>1</sup> hatchery-reared fish returned to spawning

<sup>2</sup> sample size

Table2. Number of haplotypes, Tajima's  $D$  and Fu's  $F_S$  values for mitochondrial DNA control region of the Pacific herring

Sample	Number of haplotypes	Tajima's $D$		Fu's $F_S$	
		$D$	$p^1$	$F_S$	$p^1$
Hokkaido					
IK	15	0.287	0.672	-1.213	0.353
SR	15	0.829	0.222	-2.250	0.197
NT	14	-0.282	0.431	-2.181	0.194
AK03	13	0.055	0.578	-0.994	0.354
AK06	15	-0.167	0.488	-2.234	0.200
AKH	14	0.023	0.563	-1.080	0.357
AK13	17	0.018	0.583	-1.970	0.263
YD	17	-0.646	0.282	-5.567	0.017
FK	22	-0.206	0.469	-5.808	0.030
Hokkaido combined	73	-1.260	0.075	-24.540	0.000
Honshu					
OB0405	6	0.008	0.560	2.027	0.834
OB07	10	-0.088	0.525	-0.273	0.484
OB14	9	0.847	0.839	2.627	0.852
MY0405	8	0.671	0.788	1.980	0.816
MY07	9	0.463	0.724	1.472	0.761
MY13	10	0.119	0.614	0.982	0.691
MT	6	0.948	0.856	3.529	0.926
Honshu combined	14	0.991	0.865	2.231	0.786

<sup>1</sup>  $p$ -value



Table 3. Summary of mismatch distribution analysis under the sudden expansion model for the Pacific herring mitochondrial DNA control region sequences

Sample	SSD <sup>1</sup>	<i>p</i>	HRI <sup>2</sup>	<i>p</i>	$\tau^3$ (95% CI)	$t^4$ (95% CI)
Hokkaido						
IK	0.011	0.394	0.021	0.459	7.721 (2.939–11.846)	0.881 (0.335–1.352)
SR	0.017	0.313	0.028	0.387	8.287 (2.875–12.941)	0.946 (0.328–1.477)
NT	0.012	0.212	0.031	0.245	5.998 (2.619–8.801)	0.685 (0.299–1.005)
AK03	0.019	0.175	0.035	0.240	8.049 (3.193–12.199)	0.919 (0.364–1.392)
AK06	0.024	0.093	0.034	0.362	9.406 (3.094–14.131)	1.074 (0.353–1.613)
AKH	0.016	0.234	0.023	0.380	8.121 (3.463–12.270)	0.927 (0.395–1.401)
AK13	0.012	0.384	0.023	0.508	8.244 (2.244–12.867)	0.941 (0.256–1.469)
YD	0.012	0.136	0.033	0.171	5.367 (2.770–7.227)	0.613 (0.316–0.825)
FK	0.009	0.357	0.022	0.156	13.014 (7.518–17.135)	1.485 (0.858–1.956)
Hokkaido combined	0.005	0.550	0.010	0.630	7.592 (3.342–12.002)	0.867 (0.381–1.370)
Honshu						
OB0405	0.101	0.076	0.156	0.116	6.174 (0.164–11.553)	0.705 (0.019–1.319)
OB07	0.032	0.147	0.069	0.150	5.342 (1.264–9.441)	0.610 (0.144–1.078)
OB14	0.054	0.036	0.089	0.047	6.199 (1.164–10.568)	0.708 (0.133–1.206)
MY0405	0.031	0.120	0.087	0.049	7.143 (2.029–11.375)	0.815 (0.232–1.298)
MY07	0.029	0.116	0.050	0.166	6.631 (2.266–10.750)	0.757 (0.259–1.227)
MY13	0.080	0.044	0.129	0.051	6.266 (0.563–11.252)	0.715 (0.064–1.284)
MT	0.064	0.020	0.141	0.014	6.250 (1.887–10.215)	0.713 (0.215–1.166)
Honshu combined	0.045	0.037	0.071	0.046	6.172 (1.391–10.545)	0.704 (0.159–1.204)

<sup>1</sup>Sum of squared deviation

<sup>2</sup>Harpending's raggedness index

<sup>3</sup>Time since the population expansion

<sup>4</sup>Absolute time (million years) since the population expansion

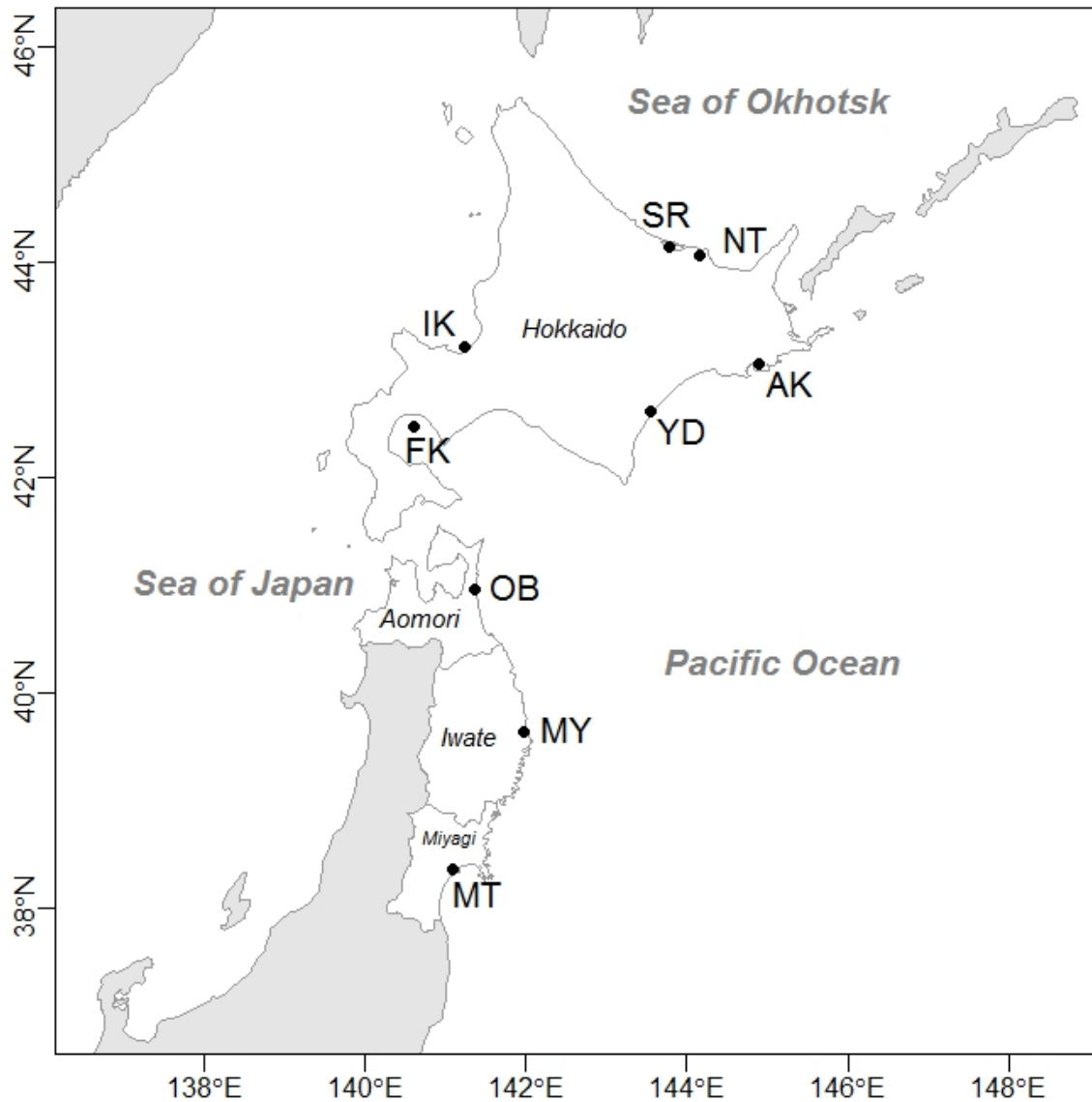


Fig. 1. Sampling sites for Pacific herring. Ishikari Bay (IK), Lake Saroma (SR), Lake Noto (NR), Lake Akkeshi (AK), Lake Yudo-numa (YD), Funka Bay (FK), Lake Obuchi-numa (OB), Miyako Bay (MY) and Matsushima Bay (MT) (see Table 1).

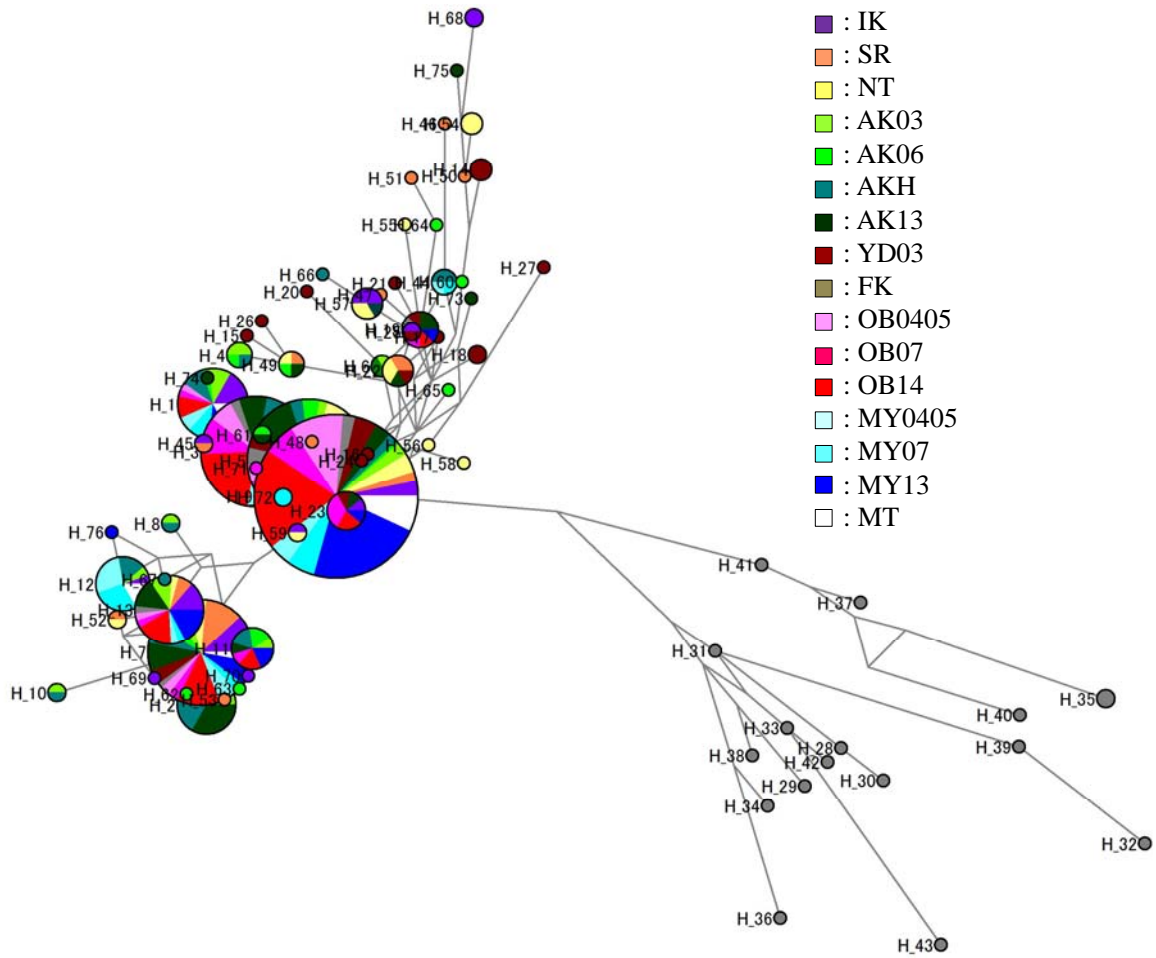


Fig. 2. Median-Joining network of 76 haplotypes detected in the mitochondrial DNA control region sequences of Pacific herring.

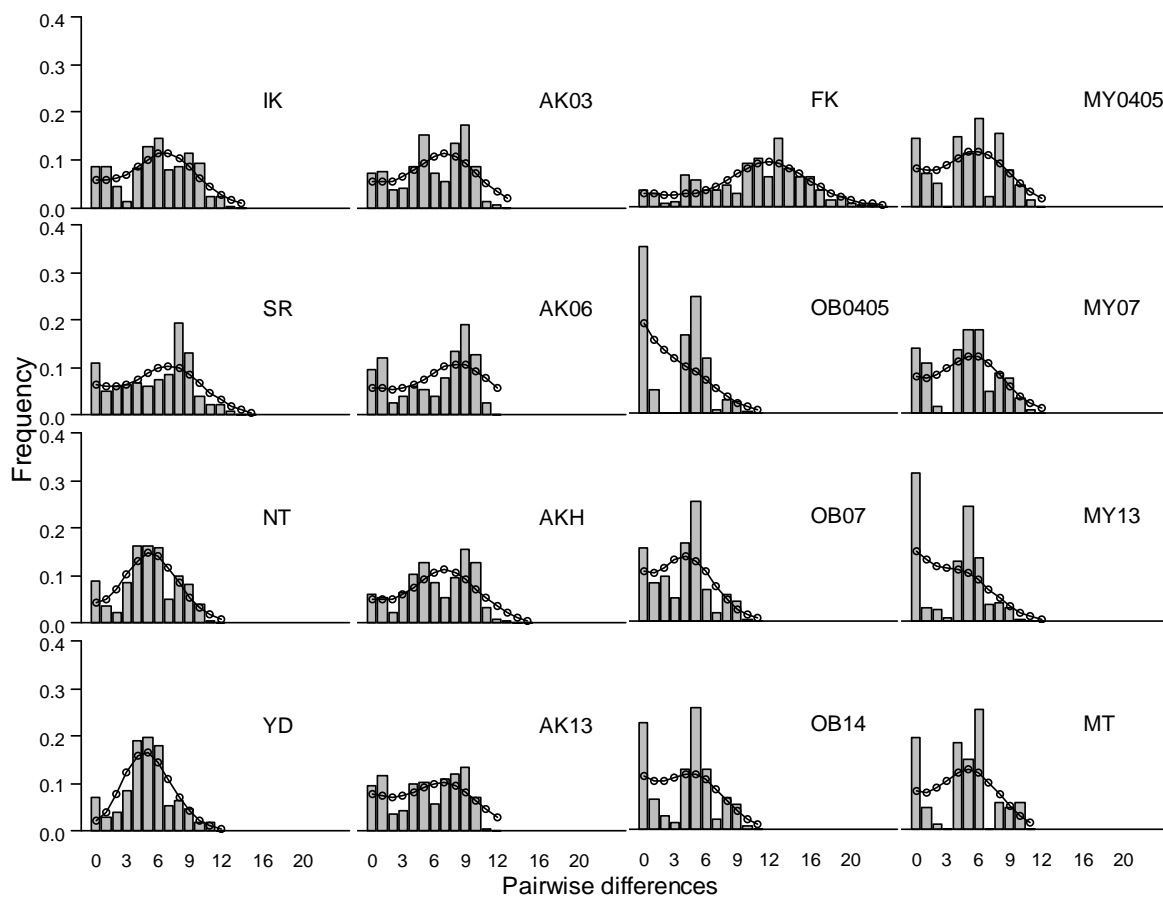


Fig. 3. Distribution of pairwise differences between mitochondrial DNA control region for each samples of Pacific herring. Gray bars show the observed frequency distribution and the solid lines represent the simulated values under the sudden expansion model.

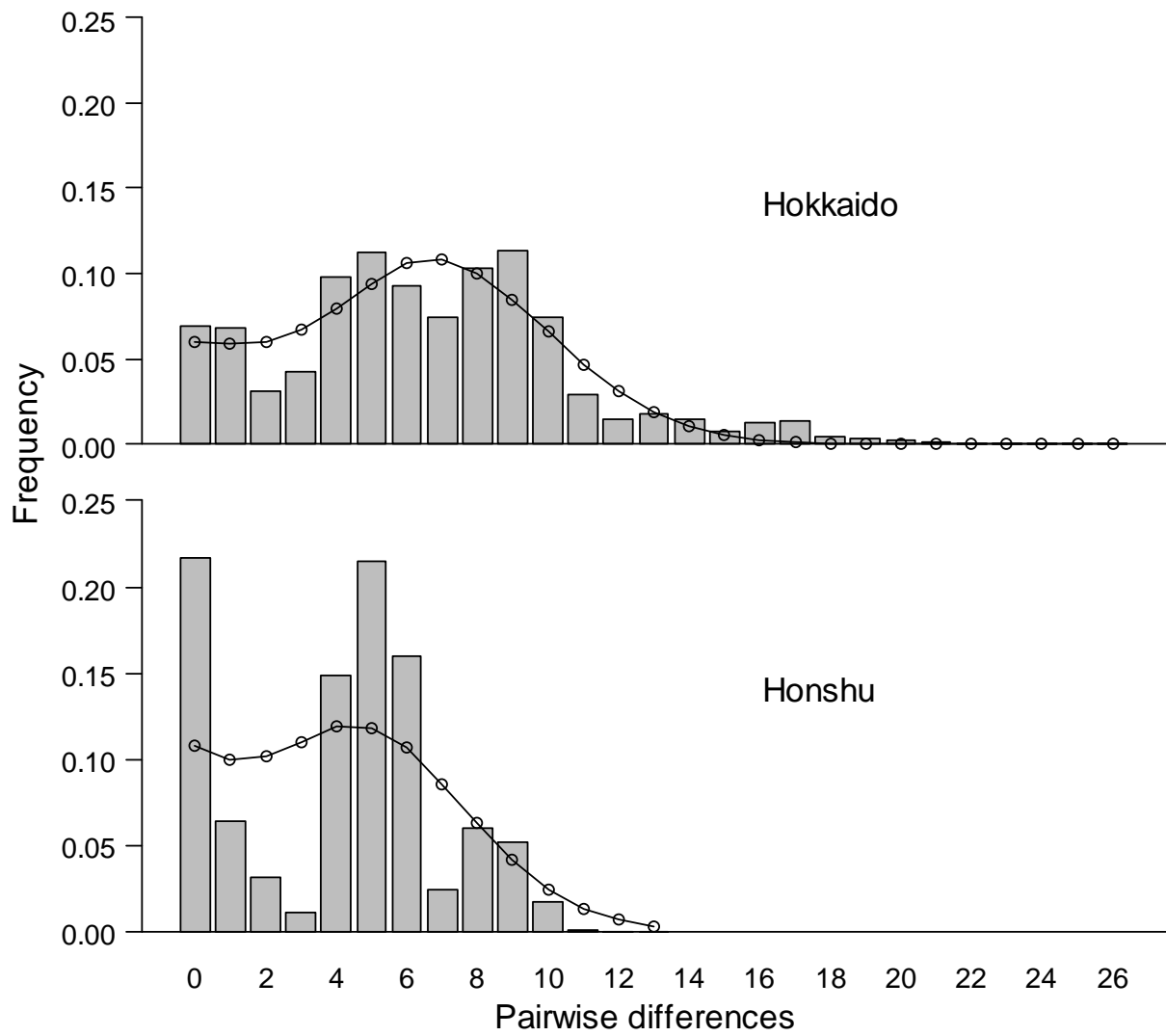


Fig. 4. Distribution of pairwise differences between mitochondrial DNA control region for Hokkaido and Honshu groups of Pacific herring. Gray bars show the observed frequency distribution and the solid lines represent the simulated values under the sudden expansion model.

## 総括

日本におけるニシンの漁獲量は、約 120 年前には 100 万 t 程を記録したが、現在では北海道周辺および本州東北太平洋沿岸で約 4500 t で推移している。かつて大量に漁獲されていたニシンは北海道・サハリン系群であった。現在日本沿岸で漁獲されているニシンは、主として湖沼性地域型及び海洋性地域型であり、北海道沿岸では石狩湾、能取湖、風連湖、厚岸湖、湧洞沼、本州東北太平洋沿岸では尾駸沼、宮古湾、松島湾、万石浦などの産卵群がこれにあたる。2011 年 3 月 11 日、マグニチュード 9.0 という未曾有の東日本大震災が発生し、これに伴う津波は北海道から沖縄まで広範囲に及び、特に関東・東北・北海道の太平洋沿岸部は甚大な被害を受けた。ニシンは潮間帯や亜潮間帯に繁茂するアマモ類、ヒバマタ類、コンブ類等の水生植物等に卵を産みつける。東北太平洋沿岸のニシンの産卵盛期は 2 月から 3 月であることから、東日本大震災の発生した 3 月には大量の受精卵が沿岸の水生植物等に産みつけられていたはずであり、ニシンの再生産は深刻な影響を受けたと思われる。そこで、本研究では、日本産ニシンの漁業と種苗放流の状況を把握すること、及び東日本震災がニシン集団の遺伝的多様性に与えた影響と集団構造の時空的变化を評価することを目的とした。

第 1 章では、北海道を中心に日本産ニシンの漁業と種苗放流の状況を地域別に把握した。地域性ニシンの資源動向を常に把握することは重要であるが、既往知見では各地の年間漁獲量に報告されているものの、それらを俯瞰できる報告は無く、産卵期の漁獲量の推移も確認できない。そこで、漁業・養殖業生産統計年報（農林統計）から、ニシンが分布する北海道各振興局、青森県、岩手県、宮城県、福島県および茨城県における 1965 年以降のニシンの漁獲量を取りまとめた。

また、ニシンは主に産卵期に産卵場近辺で主に刺網や小型定置網で漁獲されるが、索餌期には産卵場から離れた海域まで回遊し沖合底曳網で漁獲されることが知られている。地域性ニシンの資源動向を把握するには、恒常的に集計・公表されているデータは農林統計の振興局・県別年間漁獲量の推移しかない。これには産卵期外の索餌期に他海域から来遊したニシンの漁獲量も集計されており、産卵群の動向を示しているデータであるとは限らない。そこで、年間漁獲量の推移が、産卵期のニシンの漁獲量を反映しているかどうか検証するため、主な産卵場を擁する北海道振興局および青森県、岩手県において、産卵期の漁獲量入手し、農林統計の年間漁獲量との関係について回帰分析を行った。また、各地で実施されている種苗生産・放流について、国立研究開発法人水産総合研究センターが発行している「栽培漁業・海面養殖用種苗の生産・入手・放流実績」の統計データを整理・取りまとめた。

振興局・県別年間漁獲量の全体的な特徴として、石狩を除いた各振興局、県で1980年以前に、近年よりも非常に大きな規模での漁獲が記録されていたが、これは旧ソ連海域で操業していたものを日本国内で水揚げしていたもの（北洋ニシン）と考えられている。1986年と1991年に北海道北部に位置する石狩、留萌、宗谷、オホーツクで卓越した漁獲が記録されていることから、1992年以降について漁獲動向を確認した。日本海に面し石狩湾系群が主に漁獲されている後志および石狩では、2002年以降漁獲量が増加傾向にあり、2013年は両振興局で合計2,375 tが漁獲されている。この他、根室、厚岸、胆振で近年増加傾向にある。本州では1978年以降の漁獲量は4~420 tで推移しており、2011年3月に発生した東日本大震災以前は宮城県の漁獲が本州全体の70%以上を占めていた。2013年における本州の漁獲量は4 tであった。

年間漁獲量と産卵期の漁獲量について回帰分析を行った結果、石狩湾系 ( $R^2 = 0.971$ )、風連湖系 ( $R^2 = 0.844$ )、厚岸湖系 ( $R^2 = 0.986$ ) および湧洞沼系 ( $R^2 = 0.676$ ) で有意な正の相関が認められ、年間の漁獲量で産卵期の漁獲量が把握できることが分かった。噴火湾系では、卓越群を漁獲したと思われる 1991 年(年間漁獲量 224 t)を除けば、強い正の相関が確認された ( $R^2 = 0.896$ )。北海道における海域別・月別・漁業種別漁獲量を確認したところ、石狩湾、風連湖、厚岸湖、湧洞沼及び噴火湾が位置する地域すべてで、漁獲のほとんどがニシン刺網によるものであり、年間の漁獲量で産卵期の漁獲量が把握できるという回帰分析の結果を支持した。サロマ・能取湖系、尾駁沼系、宮古湾系では年間漁獲量と産卵期の漁獲量に相関は認められなかった。これら地域性ニシンの動向を把握する場合は漁業協同組合から漁獲状況を聞き取る必要がある。

種苗生産・放流は、1982 年に(社)日本栽培漁業協会厚岸事業場が日本で初めて種苗生産に成功して以降北海道、岩手を中心に実施されてきた。北海道では檜山、後志、石狩、留萌及び宗谷で石狩系ニシン、根室で風連湖系ニシン、釧路で厚岸湖系ニシンを対象とした種苗放流が実施されている。近年は石狩で 2,400 千尾程度、根室で 2,500 千尾程度、釧路で 500 千尾程度が放流されている。本州では、種苗生産施設が壊滅的な被害を受けた東日本大震災前までは岩手県と宮城県で主に種苗放流が行われていた。2010 年の岩手県及び宮城県での種苗放流尾数は 124 千尾及び 40 千尾であった。

第 2 章では、日本産ニシンの集団構造と東日本大震災の影響を評価した。地震や洪水、火山の噴火等による自然環境の攪乱は、世界の生態系の集団ダイナミクスと多様性形成の主要な要因であり、種の遺伝的多様性は、適応度や新しい種の進化等全



でのレベルの生物多様性に影響を与えると考えられている。しかし、遺伝的多様性の重要性は広く認識されているにもかかわらず、自然攪乱が遺伝的多様性や集団構造及ぼす影響についてはほとんど分かっていない。2011年3月11日に発生した東日本大震災は、自然災害が生物多様性や生態系への影響評価を許す稀有な事象である。そこで、研究室に蓄積された2003年から2007年の間に採集した石狩湾、サロマ湖、能取湖、厚岸湖、湧洞沼、噴火湾、尾駁沼、宮古湾及び松島湾の標本を震災前の基準群とし、東日本大震災後の2013年に厚岸湖及び宮古湾、2014年に尾駁沼で採取した標本を加えた合計4,617個体を用いて、遺伝的集団構造と震災の影響を明らかにした。3,785個体のマイクロサテライト領域5遺伝子座の遺伝子型及び、618個体のmtDNA調節領域の塩基配列を決定し、解析した。

ハプロタイプリッチネスは北海道で  $13.89 \pm 2.97$ 、本州で  $6.59 \pm 1.30$  と北海道が有意に高かった。アレルリッチネスも同様に北海道で  $16.58 \pm 4.64$ 、本州で  $11.67 \pm 2.61$  と北海道が有意に高く、これらのことから北海道の方が本州よりも遺伝的多様度が高いことがわかった。ペアワイズ  $F_{ST}$  にもとづく近隣結合法による無根系統樹では、日本産ニシンの集団構造は、北海道、尾駁沼及び宮古湾・松島湾の3つのグループで構成された。ペアワイズ  $F_{ST} \pm SD$  はマイクロサテライト ( $0.0120 \pm 0.0052$ ) と mtDNA ( $0.0133 \pm 0.0050$ ) で有意な差はなく、それぞれに対する遺伝子流動率  $54.5 \pm 2.36$  と  $45.27 \pm 9.18$  も差がなかった。有効集団サイズは、厚岸湖で124~746、湧洞沼で199、尾駁沼で114~183、宮古湾では41~261と推定された。宮古湾では、震災前は64%を占めていた宮古湾集団が震災後9%に減少し、26%を占めていた松島湾集団は全滅した。一方、尾駁沼集団は、8%から75%に増加した。漁獲量で計算すると、2007年と2008年の平均漁獲量は1.1 tであり、その構成は宮古湾集

団が 0.698 t、松島湾集団が 0.284 t、尾駁沼集団が 0.09 t であったのに対し、2013 年の漁獲量 0.2 t の構成は宮古湾が 0.018 t、松島湾が 0 t、尾駁沼が 0.15 t となった。以上のことから、宮古湾の海洋性ニシンのほとんどは尾駁沼の湖沼性ニシンと置き換わっていることをみいだした。また、混合比は小さいが、厚岸湖、湧洞沼、噴火湾からの恒常的な移動が見られた。これに対し、尾駁沼では遺伝的混合比は安定で、82%が尾駁沼集団、8%が宮古湾、10%程度が北海道の集団であった。漁獲量の構成は尾駁沼集団が震災前の 0.74 t から震災後は 1.72 t に有意に増加した。これらから、定常的な産卵回帰と産卵場間の移動（迷入）により、遺伝子流動が大きいにも関わらず、集団構造が維持されていると推論した。

尾駁沼は閉鎖的な沼であり、海とは 1.5km の小川で繋がっている。震災時の水面の上昇は約 1m で、震災時に産み着けられていた卵は津波の被害を受けておらず、恒常的な遺伝子流動率で宮古湾の産卵資源となったであろう。厚岸湖では最大 3.5m の津波が発生し、湖内のアサリとカキの養殖施設が破壊された。厚岸湖のニシン産卵場は影響を受けたであろうが、津波の発生は厚岸ニシンの産卵期（4 月中旬～5 月上旬）前であり、2013 年の再生産には影響がなかったことが推察された。さらに、尾駁沼及び厚岸湖では震災後に漁獲量が増加しており、津波による湖沼内の生息環境改善が示唆された。

第 3 章では日本産ニシンの個体群動態史 (Demographic history) を明らかにした。太平洋北部海域の分布域全体からニシンの標本を採集し mtDNA の塩基配列を解析した先行研究は、アリューシャン列島を境に太平洋西部と東部でハプロタイプの系統が異なることを明らかにし、太平洋北西部のニシンは数年数十年周期の気候や水温の大きな変動を経験して近年集団の拡大が起き

たと推察している。そこでは、日本産ニシンについても解析しているが、標本集団数は限られていた。そこで第3章では、第2章で用いた北海道及び本州北部太平洋の9か所で産卵期に採集された618個体について、mtDNA調節領域551bpの塩基配列を用いてハプロタイプネットワークを作成するとともに個体群動態史を解析した。

検出した76ハプロタイプのうち、北海道固有のハプロタイプは62、本州固有のそれは3と少なく、北海道の方が本州より多様度が高いという第2章の結果を支持した。

北海道において、Tajima's  $D$  はサロマ湖、能取湖、2006年の厚岸湖、湧洞沼及び噴火湾で有意では無いが負の値をとった。また、Fu's  $F_s$  は9標本すべてで負の値をとり中でも湧洞沼と噴火湾で有意だった。また、北海道すべての標本をプールした北海道グループはTajima's  $D$  が有意な負の値をとり、Fu's  $F_s$  は-24.540で有意であった。ミスマッチ分布の解析では、北海道の各標本及び全ての標本をまとめた北海道グループでSSD (Sum of squared deviation) 及びHRI (Harpending's raggedness index) は有意ではなく、北海道では過去に集団の拡大が起こったことが推察された。北海道の標本および北海道グループにおける集団の拡大が始まってからの年数(95%信頼区間)は61.3(31.6~82.5)から148.5(85.8~195.6)年前程度と推定され、集団の拡大は更新世期(約258万年~約1万年前)に始まったと推定した。

一方、本州のニシンについては、Tajima's  $D$  及びFu's  $F_s$  は2007年の尾駱沼で負の値をとったが、その他のすべての標本で共に正の値をとった。本州の全ての標本をまとめた本州グループも同様に正の値をとった。ミスマッチ分布の解析では、塩基置換数2、3及び7で頻度の低下が認められ、松島湾及び本州グループでSSDとHRIが有意となり、これらのことから、本州で

は過去の集団の拡大は支持されずボトルネックを経験したことが示唆された。その一因として、東北地方で500～800年の周期で繰り返し発生する大地震が考えられた。

噴火湾は固有ハプロタイプを16保有し、個体群の拡大が始まった時期が1.485(85.8～195.6)万年前程度と、用いた標本の中で最も早かった。また、第2章では遺伝的多様度も他の標本に比べて高いことが確認された。噴火湾のニシンは日本周辺の集団の中では比較的早く、低頻度のハプロタイプを保有できるほど個体群サイズが大きいことが考えられた。しかし、噴火湾のニシンは近年漁獲され始めたことや、標識放流調査結果では噴火湾周辺海域の固有の地域群についてはこれまで知られていない新規系群の可能性が高いと指摘されている。また、周辺に位置する複数の湖沼性集団を起源とする海洋性地域型である可能性が示唆されている。さらに、第1章で整理した北海道振興局別漁獲量では、留萌、宗谷及びオホーツクでサハリン系の卓越を漁獲したといわれている1986年に、噴火湾に位置する胆振でも卓越した漁獲が確認され、この年は留萌、宗谷、オホーツクと同様にサハリン系の卓越群を漁獲した可能性も考えられる。今後は、本研究で用いていないサハリン系や韓国系等の他系群を含めた混合比の解析により、その起源解明が必要と考えられた。

本研究により、宮古湾・松島湾ニシンが東日本大震災によりほとんど壊滅したことが明らかになり、過去にボトルネックを経験していることも推察された。今後はその漁獲量や遺伝的モニタリングにより回復過程を注視していく必要がある。宮古湾・松島湾ニシンのみならず、サハリン系ニシンの消滅により激減した日本産ニシン資源の保全と持続的利用のため、今後も各地域群の資源動向を常に把握するとともに、遺伝モニタリングの継続が望まれる。

## 謝辞

本研究の機会を与えて下さり、終始懇切なご指導と論文の校閲を賜った東京海洋大学大学院教授北田修一博士に深く感謝申し上げます。また、適切なご助言とご指導を賜った同准教授濱崎活幸博士、同教授ストルスマン・カルロス博士、並びに同准教授横田賢史博士に厚くお礼申し上げます。また、社会人博士課程への進学をご理解いただいた公益社団法人全国豊かな海づくり推進協会市村隆紀専務理事、澁川弘前顧問、古澤徹技術顧問並びに同協会役職員の皆様に心より感謝申し上げます。水産庁栽培養殖課大河内裕之氏、水産総合研究センター村上直人氏、市川卓博士、長倉義智氏、清水大輔氏には標本採集、年齢査定、漁獲量の入手にご協力を賜るとともに、ニシン漁業の操業実態等についてご教示いただいた。北海道水産林務部水産振興課佐々木剛氏、同若山賢一博士、青森県水産振興課白取尚実博士、並びに六ヶ所村海水漁業協同組合の皆様には漁獲データや有益なご助言をいただいた。東京海洋大学増殖生態学研究室中島香織博士にはデータ解析について有益なご助言をいただいた。また、本研究で解析した遺伝子データは、これまで同研究室でニシンの集団遺伝に携わった佐藤通洋氏、大場沙織氏、根本雄太氏、佐野祥子氏、石田ゆきの氏、鳥谷翔氏、吉開亮平氏、原田靖子氏から提供していただいたものである。これらの方々のご協力がなければ本研究を完成することはできなかった。深く感謝の意を表す。

最後に、在学中常に支えてくれた家族に、心から感謝申し上げます。