

極東水域に分布するニシン*Clupea pallasii*の形態の個体群 間変異の要因

誌名	日本水産學會誌
ISSN	00215392
著者	菅野, 泰次
巻/号	55巻3号
掲載ページ	p. 441-445
発行年月	1989年3月

極東水域に分布するニシン *Clupea pallasii* の形態の 個体群間変異の要因^{*1}

菅野 泰次

(1988年7月16日受付)

Causes for Morphological Variation among Populations of Herring *Clupea pallasii* in the Far Eastern Waters

Yasuji Kanno^{*2}

Geographic and environmental causes of variations in meristic and morphometric characters were examined for the ten herring populations in the Far Eastern waters. A study of the correlations between the characters of each population and the latitude, salinity and water temperature at the spawning grounds showed that five characters of initial growth, upper gill rakers, lower gill rakers, head length-body length relation and predorsal length-body length relation are closely related to the latitude or water temperature, but showed no relation with the salinity in the spawning grounds.

Three factors were extracted by factor analysis for the ten morphological characters in populations. One of them which seems to have no correlation with the three environmental properties examined is the factor suggesting genetic differences between the populations. The variations in morphological characteristics may be associated with each population's ecological, adaptitional and quantitative properties during their evolutionary courses in the Pacific Ocean.

著者はこれまでの研究^{1,2)}において、極東水域に分布するニシン個体群の間に生態的・形態的な変異が存在することを報告した。このような個体群間の変異は資源学的な系統群を識別する特徴として重要であるばかりでなく、形質の変化の過程ではたらく自然選択および個体群の適応に関連して、長期的な個体群動態と密接な関連をもつと考えられる。本研究では、ニシン個体群間の形態の変異の主要な要因は産卵場の水温および緯度であることを述べ、これに次ぐ要因として環境との相関の明らかでない個体群間の遺伝的変異の存在を推測する。また、ニシン個体群間の変異と数量変動との関係について考察する。

材料と方法

材料として、極東水域のニシンの分布域を代表する10個体群から採取した標本を用いた。この標本の採取条件および測定方法については菅野^{1,2)}に詳述した。本報においては、初期成長と下記に述べる2種の形態形質、すなわち4つの体節的形質の標本平均値と、体長に対する体部分長および体重、に関する5つの比成長形質について比成長直線の修正平均値を用いて形質の地理的

変異を解析した。これらの形態形質については、個体群間の変異が統計的に明らかにされている。²⁾ また、同じデータを用いた因子分析^{3,4)}により、多数形質について変異の縮約を行った。解析に使用したデータとその略称は次の通りである。

初期成長 (IGR): 鱗に最初の年輪を形成した時の標準体長

臀鰭軟条数 (AF): 基底部において完全に分岐した臀鰭軟条数

脊椎骨数 (VN): 尾部棒状骨を含む脊椎骨の全数

上枝鰓耙数 (UGR): 完全な形状の上枝鰓耙数の全数

下枝鰓耙数 (LGR): 完全な形状の下枝鰓耙数の全数

体重-体長関係 (BW/BL): 体長に対する体重の比成長直線の修正平均値

肛門前体長-体長関係 (PAL/BL): 体長に対する肛門前体長の比成長直線の修正平均値

頭長-体長関係 (HL/BL): 体長に対する頭長の比成長直線の修正平均値

背鰭前長-体長関係 (PD/BL): 体長に対する背鰭前長の比成長直線の修正平均値

腹鰭前長-体長関係 (PP/BL): 体長に対する腹鰭前長

*1 極東水域のニシン個体群の生態形態的変異に関する研究—III (Studies on Morphological Variation among Herring Populations in the Far Eastern Waters - III).

*2 北海道大学水産学部漁業学科 (Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate 041, Japan).

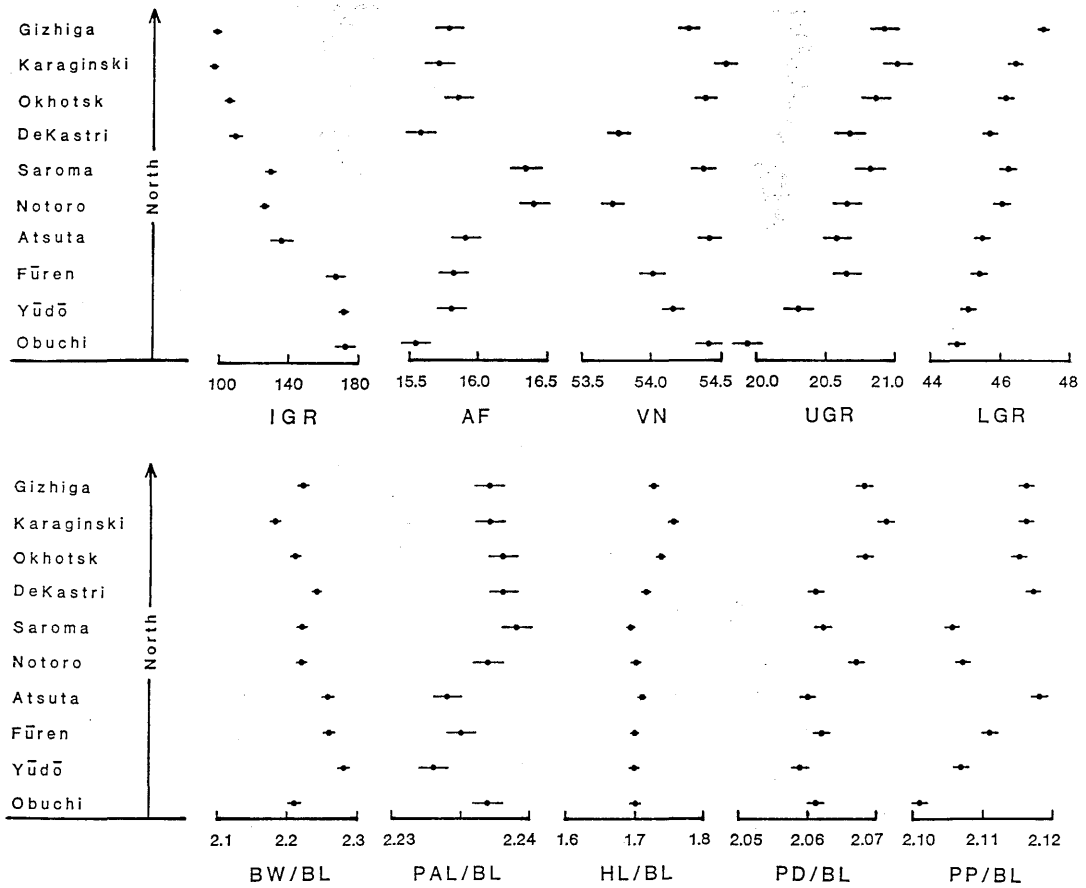


Fig. 1. Latitudinal cline of means or adjusted means of ten morphological characters and initial growth of body length, means and standard errors are shown by solid circles and horizontal lines. Notations are in text.

の比成長直線の修正平均値

結 果

形質の地理的変異 個体群の産卵場が位置する緯度に対する、各形質の平均値または修正平均値を Fig. 1 で比較する。また、個体群の産卵場の緯度、産卵期の塩分濃度および水温との順位相関係数、さらに無相関に関する帰無仮説検定の結果を Table 1 に示す。ただし、オホーツク、カラギンスキー、ギジガ湾については、産卵場の塩分濃度に関する資料が得られなかったため、この要因に関する相関係数の計算から除外した。各形質について解析した結果は次のようである。

IGR: 初期成長は尾駁沼、湧洞沼の 17 cm が最も高く、カラギンスキーの 9.6 cm が最も低い。全水域を通じて南に高く北に低い明瞭な地理的傾向が認められる。緯度、塩分濃度、水温との間の順位相関係数はそれぞれ、 -0.976 , -0.414 , 0.437 を示し、産卵場の緯度との負相関が有意である。

Table 1. Spearman's rank correlation coefficients between morphological or ecological characters, and three physical conditions

Character	Latitude	Salinity	Temperature
IGR*1	-0.976^{*2}	-0.414	0.437
AF	-0.006	0.306	0.247
VN	0.079	0.126	-0.665^{*3}
UGR	0.964^{*2}	0.469	-0.310
LGR	0.939^{*2}	0.487	-0.304
BW/BL	-0.427	0.414	0.373
PAL/BL	0.521	0.055	0.030
HL/BL	0.758^{*2}	0.180	-0.716^{*2}
PD/BL	0.771^{*2}	-0.266	-0.249
PP/BL	0.531	0.609	-0.657^{*3}

*1 Growth of body length in the first year of life.

*2 Significant at 1% level.

*3 Significant at 5% level.

AF: 日本周辺の 6 個体群についてみると、低い値は最南端に位置する尾駁沼の個体群に、高い値は能取湖、サロマ湖にみられる。従って、日本周辺の 6 個体群に関

しては、南に低く北に高い傾向がうかがわれるが、北部水域の4個体群を加えると、これらがいずれも中位より低い値を示して、全体として緯度と共に値が増加する傾向はみられない。緯度、塩分濃度、水温との順位相関係数はそれぞれ -0.006, 0.306, 0.247 を示し、いずれも有意ではない。

VN: 高い値はオホーツク、カラギンスキー、ギジガ湾と尾駁沼、風蓮湖、サロマ湖の個体群に、低い値は能取湖、デカストリにみられる。北部水域の4個体群についてみると、南に低く北に高い傾向がみられるが、日本周辺の6個体群では低い値と高い値が混在し、全体を通じ直線傾向は認められない。順位相関係数は緯度、塩分濃度、水温に対しそれぞれ 0.079, 0.126, -0.665 を示し、水温との負相関が有意である。

UGR, LGR: 上枝鰓耙, 下枝鰓耙とも、南に低く北に高い地理的傾向が顕著である。日本周辺の6個体群と北部水域の4個体群では傾向直線の位置が異なる。緯度に対する順位相関係数は上枝 (0.964), 下枝 (0.939) 共に有意 ($P < 0.001$) である。産卵場の塩分濃度および水温との相関は両形質とも有意性を示さない。

BW/BL: 雌雄を一括した修正平均値の値を緯度との関係でみると、全体的には南に高く (湧洞沼 2.278) 北に低い (カラギンスキー 2.179) 傾向を示す。しかし個体群間の変異が大きく、順位相関係数は緯度 (-0.427), 塩分濃度 (0.414) および水温 (0.373) に対し有意性を示さない。

PAL/BL: 北部水域の4個体群の修正平均値が高いので、全体としては南に低く北に高い傾向を示す。しかし、個体群間の変異が大きく、日本周辺の6個体群中に最大値 (サロマ湖 2.239) と最小値 (湧洞沼 2.233) がある。順位相関係数は緯度 (0.521), 塩分濃度 (0.055), 水温 (0.030) とも有意ではない。

HL/BL: 修正平均値の値は南に低く、北に高い直線傾向を示す。順位相関係数は緯度 (0.758) と水温 (-0.716) に対して有意であるが、塩分濃度 (0.180) では有意ではない。

PD/BL: 修正平均値の値は南に低く、北に高い直線傾向を示す。順位相関係数は緯度 (0.771) に対して有意であるが、塩分濃度 (-0.266) および水温 (-0.249) では有意ではない。

PP/BL: 全体的に南に低く北に高い傾向が認められる。しかし、日本周辺の6個体群中に最大値 (厚田 2.118) と最小値 (尾駁沼 2.101) があり、個体群間の変異が大きい。順位相関係数は、緯度、塩分濃度、水温に対しそれぞれ 0.531, 0.609, -0.657 を示し、水温との負相関が有意である。

要約: 初期成長 (IGR) は南に高く、北に低い傾向を

顕著に示した。体節の形質では UGR および LGR が緯度と、VN が水温とそれぞれ有意な相関を示し、両要因との密接な関連を示している。比成長形質では、BW/BL が南に高く北に低い変異を示すが、PAL/BL, HL/BL, PD/BL, PP/BL ではこれとは逆の方向で変化する。特に HL/BL, PD/BL, PP/BL の3形質で両要因との関連が強い。塩分濃度と強い相関を示す形質はない。

全形質を通じ個体群間の関連性をみると、北部水域のオホーツク、カラギンスキー、ギジガ湾の3個体群はいずれの形質でも近似した値をとり、全体群中で占める位置がよく似ているのに対し、日本周辺の6個体群では

Table 2. Eigenvalues and cumulative contribution (%) of variance calculated by principal component analysis from the correlation matrix of ten morphological characters

Factor	Eigen value	Cumulative percent
1	5.157	51.6
2	1.676	68.3
3	1.497	83.3
4	0.792	91.2
5	0.476	96.0

Table 3. Factor loadings computed by varimax method of factor analysis for ten morphological and ecological characters. Notations are in text

Character	f_1	f_2	f_3
IGR	-0.843	-0.463	-0.008
AF	-0.021	0.274	0.827
VN	-0.051	0.311	-0.667
UGR	0.877	0.287	0.227
LGR	0.765	0.456	0.212
BW/BL	-0.219	-0.916	0.251
PAL/BL	0.146	0.822	0.157
HL/BL	0.749	0.317	-0.522
PD/BL	0.610	0.658	-0.112
PP/BL	0.912	-0.253	-0.200

Table 4. Estimated factor scores computed by factor analysis for ten populations

Locality	f_1	f_2	f_3
Obuchi	-2.145	0.716	-1.317
Yūdō	-0.776	-1.479	-0.046
Fūren	-0.177	-1.007	0.328
Atsuta	0.346	-1.283	-0.343
Notoro	-0.137	0.632	1.851
Saroma	-0.598	1.138	1.248
DeKastri	0.605	-0.651	0.198
Okhotsk	0.671	0.657	-0.559
Karaginski	1.046	1.009	-1.304
Gizhiga	1.165	0.270	-0.055

Table 5. Spearman's rank correlation coefficients between varimax rotated factor score and three physical conditions

Factor	Latitude	Salinity	Temperature	Related character
f_1	0.915* ¹	0.541	-0.627* ²	IGR, UGR, LGR, HL/BL, PP/BL
f_2	0.358	-0.216	-0.044	BW/BL, PAL/BL, PD/BL
f_3	-0.055	0.036	0.748* ¹	AF, VN

*¹ Significant at 1% level.

*² Significant at 5% level.

各形質の変異が大きく、AF, PAL/BL, PP/BL の 3 形質で全個体群中の最大値と最小値を示している。また、IGR, 鰓耙数を除く他の形質では、形質間の関連が複雑で、形質ごとに独自の変化を示すように見える。

因子分析による変異の縮約 個体群間の変異に関し、多数形質と環境要因との関連を単純な形で把握するため、因子分析による解析を行った。解析に用いた形質は初期成長 (IGR) および個体群間の変異が有意と判断された 9 つの形態形質 (AF, VN, UGR, LGR, BW/BL, PAL/BL, HL/BL, PD/BL, PP/BL)²⁾ である。雌雄間に差異が認められた BW/BL では、便宜的に雌雄を一括した時の修正平均値を用いている。

主成分分析により、相関行列 R の固有値を計算した結果、値が 1 より大きな固有値の数は 3 となり、形質の変異に対する 3 方向の因子 (寄与率は 83.3%) の影響が示唆された (Table 2)。共通性を 1 とする主因子法によって因子負荷を推定し、バリマックス基準によって因子軸を回転した後の因子負荷行列を Table 3 に示す。

因子負荷の値から因子と形質の関連性をみると、第 1 因子 (f_1) は UGR, LGR, HL/BL, PP/BL といずれも正の相関を示し、初期成長とは負の相関を示す。第 2 因子 (f_2) は PAL/BL, PD/BL と正の相関を示し、BW/BL とは負の相関を示している。第 3 因子 (f_3) は AF と正の相関を示し、VN とは負の相関を示している。

因子得点 (Table 4) および因子得点と産卵場の緯度、塩分濃度および水温との順位相関係数 (Table 5) をみると、UGR, LGR, HL/BL, PP/BL および初期成長と関連の強い f_1 は、ギジガ湾、カラギンスキーで因子得点が高く、尾駱沼、湧洞沼の得点が低い。一般に高緯度地域の個体群ほど得点の高い傾向があり、緯度および水温との間に明らかな関連性をもっている。BW/BL, PAL/BL, PD/BL と関連の強い f_2 はサロマ湖、カラギンスキーで得点が高く、湧洞沼、厚田、風蓮湖で低い。この因子は産卵場の緯度、塩分濃度および水温との相関がいずれも低い。AF, VN と関連の強い f_3 は能取湖、サロマ湖で得点が高く尾駱沼、カラギンスキーで低い。この因子は緯度および塩分濃度といずれも相関が低いが、水温とは有意な負相関を示す。環境要因と因子との対応関係は緯度と f_1 とに明らかに認められるが、水温は f_1 およ

び f_3 の両者に関係し対応が必ずしも一義的ではない。

考 察

形態的変異の要因 結果に詳述した 9 つの形態形質は、統計的に有意²⁾かつ棲息域に特有な変異を示す (Fig. 1)。これらの形態的変異の原因には、水温、塩分濃度、水質、餌料など多くの環境条件⁵⁾ が指摘されているが、本研究では緯度、塩分濃度および水温について形質との関係を検討した。結果の中で IGR, VN, UGR, LGR, HL/BL, PD/BL の 6 形質の変異は産卵場の緯度および水温と強い相関を示すことが知られたが (Table 1)、この中には初期成長あるいは HL/BL のような体成長率と関連の強い形質⁶⁾ を含むことから、この方向の変異は水温を媒介とする個体群間の体成長の違いに原因することが示唆される。一方、産卵場の塩分濃度がどの形質とも強い関連を示さなかったことは、個体群のおかれた環境の塩分濃度の変化範囲が、生理的限界より比較的狭いこと⁷⁾ によると考えられる。また、これら 3 要因との関連がいずれも認められなかった形質 (AF, BW/BL, PAL/BL, PP/BL) については、環境との対応を特定することができない。

Parrish and Saville⁸⁾ が指摘するように、魚類の個体群間の表現型上の変異は環境と遺伝の両要因によって支配されている。Barlow⁹⁾ は魚類の多くの形態的変異が遺伝的変異と並行することを強調した。本研究でとり上げた個体群には、結果の項で述べた形態的変異以外にも生理的生態的にいくつかの変異が報告されている。例えば、厚田個体群では雌雄同体個体の高頻度の出現¹⁾ また能取湖個体群は湖内型の生活型¹⁷⁾ をもつなど他個体群に比し著しく異なる特徴をもつ。これに似た変異は Alderdice and Velsen⁷⁾ および飯塚ら¹⁰⁾ も指摘している。また、小林¹¹⁾ は IDH アイソザイム組成から、厚田個体群の産卵期を異にする 2 群の間に遺伝的変異が存在することを報告した。

本研究で認められた形態的変異にこれらの知見を加え、総合的に判断すると、ニシン個体群間にみられる一連の変異は、遺伝的変異に強く支配されている可能性が強い。本研究で解析された形態的な変異はより根底で支配する遺伝的な変異の部分的な反映であり、例えば、取りあげた環境条件と関連を示さない f_2 因子や、日本周辺の

個体群間の差異が、日本周辺と北部水域の個体群間の差異より大きい形質 (AF, PAL/BL, PP/BL) はその端的な例といえるかも知れない。将来の研究でこれらの変異形質の遺伝的確認を期待したい。

地域個体群の生態的機能 極東水域のニシンは互いに独立した分布域にすみ、遺伝的な分岐を含むと考えられる多数の個体群からなっている。Hubbs¹²⁾ はこのような自己永続的な繁殖集団の特徴を、遺伝的特性を保持し伝承する進化的機能にあるという。また、Pianka,¹³⁾ Stearns¹⁴⁾ によれば寿命、初産卵年齢、産出卵数等を重要な特性とする生活様式の相違は、個体群の適応戦略として重要な意味もっている。既に菅野¹⁵⁾が、能取湖のニシンの漁獲量変動を解析した中で指摘したように、日本周辺の個体群に共通する若齢産卵・短寿命型の生活様式は、北部水域のニシンに代表される外洋型ニシンの高年齢産卵・長寿命型の生活様式に比べ、量的拡大には適しないが、激しい環境変化に対しては、生残るための有利な適応型であったと考えられる。¹⁶⁾ これとは逆に、量的には極めて重要である外洋型の生活様式は、日本周辺のようなニシンの分布の縁辺部においては必ずしも安定した生活様式とはいえず、このことが、外洋型のニシンが北部水域に偏在する原因になっていると考えられる。1930年代に大きな衰退を示した樺太北海道系ニシンは、湖沼型などの狭域性のニシンから分岐し、環境に適応した稀な例と考えられ、¹⁷⁾ 分布の縁辺部において長期間にわたり量的繁栄を継続することは難しい系統群であったかも知れない。全体としてみれば、極東水域でそれぞれ独自の生活様式をもって、地域環境と適応関係を保っている多型的個体群の意義は、第1に環境変化により種が滅亡する危険を分散する点にあり、第2に異なる遺伝的性質をもつ地域個体群を保存し、新しくかつ有利な生活様式を産み出す種苗床としての機能にあると考えられる。

この研究を取りまとめるに際し、北海道大学水産学部久新健一郎教授、北海道大学名誉教授浜田啓吉博士、お

よび北海道大学水産学部の富士 昭教授には、懇切かつ有益な助言を賜った。深く感謝の意を表す。

文 献

- 1) 菅野泰次: 日水誌, **55**, (1989). 印刷中.
- 2) 菅野泰次: 日水誌, **55**, 431-439, (1989).
- 3) 芝 順祐: 因子分析法, 東京大学出版会, 東京, 1972, pp. 1-424.
- 4) D. N. Lawley, and A. F. Maxwell: Factor analysis as a statistical method, Butterworth & Co. Ltd., London, 1963, pp. 1-117.
- 5) 板沢靖男: 水産学集成 (末廣恭雄, 大島泰雄, 檜山義男編), 東京大学出版会, 東京, 1957, pp. 763-796.
- 6) W. R. Martin: *Univ. Toronto Studies, Biol., No. 58, pub. Ont. Fish. Res. Lab.*, No. **70**, 1-91 (1949).
- 7) D. F. Alderdice and F. P. Velsen: *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **28**, 1545-1562 (1971).
- 8) B. B. Parrish and A. Saville: *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **3**, 323-373 (1965).
- 9) G. W. Barlow: *Sist. Zool.*, **10**, 105-117 (1961).
- 10) 飯塚 篤, 三上正一, 田村真樹, 八木英子: 北水研報告, **25**, 1-10 (1962).
- 11) 小林時正: 北水研報告, **48**, 11-19 (1983).
- 12) C. L. Hubbs: *Ann. New York Acad. Sci.*, **44**, 109-121 (1943).
- 13) E. R. Pianka: 進化生態学 (久場洋之, 中筋房夫, 平野耕治訳), 蒼樹書房, 東京, 1978, pp. 1-420.
- 14) S. C. Stearns: *Quart. Rev. Biol.*, **51**, 3-47 (1976).
- 15) 菅野泰次: 北水産彙報, **38**, 358-365 (1987).
- 16) A. N. Svetovidov: *Fauna of U. S. S. R. Fishes* (Translated by Z. Krauthamer and E. Roifer), Vol. 1, Israel program for Scientific Translations Ltd., Jerusalem. 1952, pp. 1-374.
- 17) 菅野泰次: 能取湖のニシンの生態と極東水域のニシン個体群の構造に関する研究. 学位論文, Doctoral thesis, 北海道大学, 札幌, 1985, pp. 1-110.