

石狩湾系ニシンの繁殖特性

誌名	北海道立水産試験場研究報告 = Scientific reports of Hokkaido Fisheries Experimental Station
ISSN	09146830
著者名	高柳,志朗 石田,良太郎
発行元	北海道立水産試験場
巻/号	62号
巻号補足	
掲載ページ	p. 79-89
発行年月	2002年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



石狩湾系ニシンの繁殖特性

高柳 志朗^{*1}, 石田 良太郎^{*2}

Reproductive characteristics of Ishikari Bay herring (*Clupea pallasii* Valenciennes)

Shiro TAKAYANAGI^{*1} and Ryotaro ISHIDA^{*2}

Localized Pacific herring, so called "Ishikari Bay herring" exists in waters off western and northern part of Hokkaido, Sea of Japan. Annual catches of herring spawners fluctuated for 1 to 14t in 1980-1996 and have sharply increased to 158-239 metric tons in 1997-2001. Present study is based on an investigation of specimens caught by gill net and Danish seine between November 1997 and April 2001 in Ishikari Bay and adjacent waters. Gonosomatic index and macroscopic ovary appearance suggested that Ishikari Bay herring spawn from early February to early May, mainly late February and March. Large-sized fish (over 27cm in fork-length) become to mature earlier than small-sized fish, so spawning herring caught in early fishing season were larger than those of the late season. Condition factor (CF) decreased in February and/or March at minimum level. There was positive correlation between egg size and fork-length of mature spawning herring. The relationship between fecundity (E) and fork-length (FL in cm) were shown with a regression of $E=0.760 FL^{3.344}$ ($r=0.939$).

These results are important for understanding stock fluctuation and conducting fisheries management.

キーワード：石狩湾系ニシン，産卵期，成熟度，肥満度，生殖腺重量指数，卵サイズ，孕卵数

はじめに

ニシン (*Clupea pallasii* Valenciennes) は、北緯35度以北の北太平洋に広く分布し、多くの海域で重要な漁業資源となっている。ニシンの水産資源学的特徴として、特有の産卵場を持ち、分布域や成長・成熟などの生態に固有の特徴を有する系群が、多く存在することが挙げられる。

多くの系群の一つに、北海道西部日本海に分布する“石狩湾系ニシン”がある。このニシンは北海道・サハリン系ニシン（通称、春ニシン）の衰退後の1950年代後半に、その存在が知られるようになり¹⁾、その後の研究で遺伝的に独立した集団であることが明らかにされている^{2, 3)}。近年、産卵群の漁獲量が150トン以上に急増し、資源は高水準で推移している⁴⁾。また、1996年以降、この系群を対象とし、人工種苗が放流され、栽培漁業の試みが始められている。

このニシンの生態的知見については、三上ら²⁾の研究があるものの、わずか2カ年の2～3月の時期に限られた情報に基づくものであり、きわめて断片的である。

そこで本報告では、現時点で可能な限りの多くの生物標本や情報を収集し、石狩湾系ニシンの産卵生態、特に繁殖特性を総合的に明らかにすることを目的とした。また、近年の研究で石狩湾系ニシンは留萌海域や稚内海域にかけての沿岸域に産卵来遊していることが知られるようになったので、これらの海域においても標本採集を行い、海域別の産卵期を推定した。さらに、得られた結果を基に、繁殖特性と再生産および資源変動との関連について論じた。

材料と方法

生物測定は、北水試の生物測定法⁵⁾（「魚介類測定・海洋観測マニュアル（北海道立水産試験場，1996）」に従い、尾叉長(mm)，体重(g)，内臓除去重量(g)および生殖腺重量(g)を計測した。一部の個体については耳石による年齢査定を行った。ただし、雌の成熟度の判定は肉眼観察により、以下の基準で行った。10：卵粒は認められない，22：卵粒は認められるが卵は不透明，31～33：卵粒は透明に近いが，卵巣には“はり”がある，

報文番号 A 345 (2002年3月26日受理)

*1 北海道道立中央水産試験場 (Hokkaido Central Fisheries Experimental Station, Hamanaka-cho, Yoichi, Hokkaido 049-8555, Japan)

*2 北海道道立釧路水産試験場 (Hokkaido Kushiro Fisheries Experimental Station, Hamamachi Kushiro, Hokkaido 085-0027, Japan)

40：卵はすべて透明で、卵巣には“はり”がなく、卵巣を軽く押すだけで、あるいはほとんど押さなくても卵が流れ出る、50：産卵後。また、雄の成熟度は、精巣を切断した際、精液が溶融するものを熟度“30”とし、放精後の個体は“40”、それ以外は“20”とした。

1. GSIと成熟度組成の季節変化

生殖腺重量指数 (GSI) の季節変化を調べるために用いたデータは、1997年11月から2001年4月に厚田沖を中心とする石狩湾と周辺海域の日本海において、刺し網、底曳き網および小定置網で漁獲され、標本として抽出された2,017尾の雄と2,135尾の雌、合計4,252尾である (Fig. 1)。解析に用いた標本の漁獲年月日、海域、雌雄別測定尾数および平均脊椎骨数の一覧をTable 1に示した。これらの標本はすべて成魚であり、脊椎骨の計数結果あるいは漁獲された海域と時期、成熟状態から、石狩湾系ニシンと考えられた。生殖腺重量指数 (GSI) は以下のように求めた。

$$GSI = GW / EW \times 100$$

[GW：生殖腺重量 (g), EW：内臓除去重量 (g)]

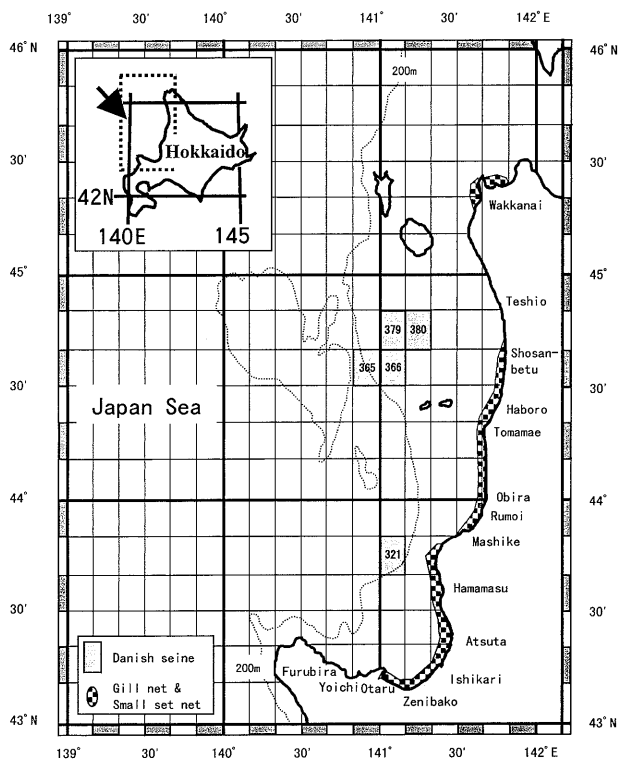


Fig. 1 Sampling areas in the northernwestern waters off Hokkaido, Sea of Japan. Numerals indicate fishing district number for Danish seine and troll fishery.

石狩湾系ニシンの産卵期は、雌ニシンの成熟度組成の変化から推定した。石狩湾における成熟度組成は、Table 1に示した標本中、1～4月に沿岸域で漁獲されたニシン標本を用い、旬別に求めた。また、留萌から稚

内海域では、標本採集地をもとに、留萌南部、留萌北部、稚内海域の3つの海域に分けて産卵期を推定した。海域毎の採集地 (および標本数) は、留萌南部は留萌市と小平町 (1,694個体)、留萌北部は苫前町、羽幌町および初山別村 (432個体)、および稚内海域は稚内市 (719個体) である。これらの標本は、1996～2000年の1～5月に沿岸域で刺し網により漁獲された。これらのデータは年を区別せずに、旬毎にまとめて、成熟度組成を求めた。

2. 肥満度の季節変化と年による差異の検討

肥満度 (CF) の季節変化は、GSIの解析と同じ標本を用いて調べた。また、肥満度と成熟度との関連や肥満度の年による差異を季節別や月別に検討するため、それぞれの平均肥満度を求め、t検定を用い平均値の差の検定を行った。肥満度 (CF) は以下のように求めた。

$$CF = EW / FL^3 \times 10^6$$

[EW：内臓除去重量 (g), FL：尾叉長 (mm)]

Table 1 List of Ishikari Bay herring (Pacific herring, *Clupea pallasii* Valenciennes) specimens caught in the waters off western Hokkaido, Sea of Japan, during the period November 1997 to April 2001.

Date	Month	Year	Area	Gear	Specimens		
					Male	Female	No. of vertebrae
12	Nov.	1997	Atsuta	Gill net	71	27	54.55
19	Dec.	1997	Atsuta	Gill net	60	40	54.56
17	Jan.	1998	Atsuta	Gill net	8	10	54.56
18	Feb.	1998	Atsuta	Gill net	50	49	54.52
23	Feb.	1998	Atsuta	Gill net	50	50	54.58
27	Feb.	1998	Atsuta	Gill net	30	30	54.54
28	Feb.	1998	Atsuta	Gill net	50	50	54.56
18	Mar.	1998	Atsuta	Gill net	49	50	54.48
3	Apr.	1998	Atsuta	Gill net	28	89	54.51
9	Apr.	1998	Atsuta	Gill net	16	30	54.31
30	Nov.	1998	Atsuta	Gill net	80	40	54.43
9	Dec.	1998	Atsuta	Gill net	17	11	54.56
25	Jan.	1999	Atsuta	Gill net	47	42	54.25
17	Feb.	1999	Atsuta	Gill net	30	30	54.33
25	Feb.	1999	Zenibako	Gill net	45	31	54.57
26	Feb.	1999	321*	Danish seine	57	49	54.56
2	Mar.	1999	Astuta	Gill net	92	79	54.44
17	Mar.	1999	Astuta	Gill net	50	50	54.40
1	Apr.	1999	Astuta	Gill net	52	80	54.42
19	Sep.	1999	379 & 380*	Danish seine	15	25	54.68
26	Oct.	1999	321*	Danish seine	5	11	54.47
Mid	Nov.	1999	Astuta	Gill net	10	6	—
4	Dec.	1999	365 & 366*	Danish seine	35	73	54.36
10	Dec.	1999	Astuta	Gill net	7	8	—
21	Dec.	1999	Astuta	Gill net	41	45	54.54
17	Jan.	2000	Astuta	Gill net	91	56	54.45
14	Feb.	2000	Astuta	Gill net	46	42	—
20	Feb.	2000	Hamamasu	Gill net	42	45	54.43
25	Feb.	2000	Atsuta	Gill net	50	29	54.39
1	Mar.	2000	Zenibako	Gill net	24	43	54.47
13	Mar.	2000	Atsuta	Gill net	60	58	54.43
29	Mar.	2000	Atsuta	Gill net	63	57	54.47
10	Apr.	2000	Atsuta	Gill net	61	68	54.50
19	Dec.	2000	Atsuta	Gill net	32	43	54.74
9	Jan.	2001	Atsuta	Gill net	97	119	54.45
9	Feb.	2001	Atsuta	Gill net	36	44	54.56
16	Feb.	2001	365*	Danish seine	100	116	54.49
28	Feb.	2001	Atsuta	Gill net	48	50	—
1	Mar.	2001	Ishikari	Gill net	37	34	54.49
13	Mar.	2001	Atsuta	Gill net	59	130	54.57
22	Mar.	2001	Ishikari	Gill net	18	26	54.57
29	Mar.	2001	Atsuta	Gill net	69	74	54.50
24	Apr.	2001	Atsuta	Gill net	47	38	54.49
25	Apr.	2001	Hamamasu	Small set net	42	58	54.53

* Fishing are for Danish seine in Fig. 1.

— not counted

3. 体サイズと成熟の進行, 来遊・産卵時期との関係

1999年2月26日に雄冬岬西方沖321漁区(北海道沖合底曳網漁業漁場別漁獲統計年報⁶⁾)の10分区画の最小単位), 2001年2月16日に焼尻島北西沖365海区(同上)で沖合底曳網(かけまわし)により漁獲された雌ニシンをそれぞれ49尾, 116尾, 合計165尾を用いて, 体サイズ, 年齢および成熟の進行との関係について検討を行った。

また, 来遊時期により魚体の大きさが異なる傾向があるとされる²⁾ことから, 1996~2001年2~4月に厚田村沖で刺し網により漁獲されたニシンを用いて, 来遊時期と体サイズの関係性を調べた。体長(尾叉長)組成は, 1996~1999年では漁獲された時期に基づき旬毎に求め, 2000年と2001年では銘柄別に抽出した雌標本と日別銘柄別漁獲量を用いて旬毎に推定した。

4. 卵径の計測

ニシンの魚体の大きさと卵の大きさとの関係を調べるために, 2001年2月9日と3月13日に厚田沖で刺し網により漁獲された雌ニシンそれぞれ21尾と10尾, 合計31尾を用い, 卵径を計測した。卵は成熟度の違いにより, 大きさ(径)が異なると考えられるので, 成熟度“40”のみを用いた。この状態のニシン卵は粘着性が強く, 互いに付着し合うので, 1個体の雌から1g程度取りだし, 0.1%のタンニン酸溶液に入れ, 分離させる前処理を行った。卵の採取後, 計測まで1%ホルマリン溶液に入れ, 約1カ月間冷暗所で保存した。保存した卵は1個体当たり50~60個, ランダムに取り出し, CCDカメラを実体顕微鏡に取り付け, 微小計測用タブレットメジャー装置を用いて計測した。その際, 最大と考えられる径をその卵の長径とし, 長径に垂直な径を短径とした。

5. 孕卵数の計数

1996年2月5日, 1996年12月4日および1998年2月18日に漁獲されたニシンの中から, 孕卵数計数用として雌ニシンそれぞれ3個体, 9個体, および15個体, 合計27個体分の卵巣を抽出し, 計数に供した。その際, 成熟度“40”を示す卵巣は, 漁獲時や水揚げ作業時に卵が体腔から流出しているおそれがある。また, この成熟度を示す卵は水に触れると互いに固着し, 塊状になる。これらのことを考慮し, 卵が体腔から流出せず, また固着しない成熟度“22”の卵巣を用いた。孕卵数の推定は, 重量法⁷⁾により, 以下の通り行った。約10%ホルマリン溶液に固定・保存しておいた全卵巣から1グラム前後を取り出し, 卵数を実体顕微鏡下で計数した。この際, 重量は0.001g単位で量り, 原則として左側卵巣の前部, 中央部および後部の3部位から卵塊を取り出し, 各部位を用いて算出された値を平均して孕卵数とした。

6. 性比と雌雄同体

2~3月および4月上旬に厚田沖で漁獲されたニシン標本の生物測定データを用いて, 石狩湾系ニシン産卵群の長期間の性比(♂/♀)を推定した。1967~1983年と1989~1992年では, 中央水試資源管理部に保存されていた測定台帳記載のデータを使用した。これらの標本は, 各年の漁獲物からランダムに抽出され, 1年につき1~10標本, 合計94標本が採取され, 測定・観察された個体数は4,122である。それぞれの年の性比を求め, Z検定を用いて検定を行った。また, 1997年以降は, 雌は厚田漁協漁獲統計資料の雌尾数を用い, 雄の漁獲尾数は雄漁獲重量と生物測定で得られた平均体重を用いて時期別に求め, それらを合計し全体を推定した。

さらに, 雌雄同体について, 年別の出現頻度データを整理し, 性比との関連も同時に検討した。なお, 雌雄同体とは同一個体に卵巣と精巣が存在することをいい, 卵巣と精巣の割合や出現部位などの存在様式は様々であるとされる⁸⁾。

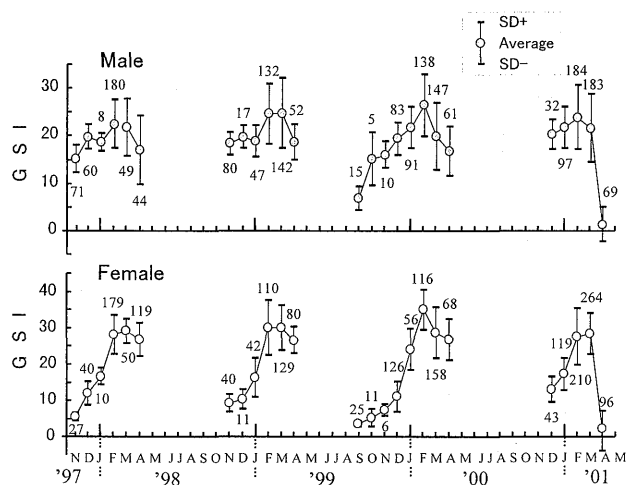


Fig. 2 Seasonal changes in gonosomatic index (GSI) from Ishikari Bay herring. Numbers indicate sample size.

結果

1. GSIと成熟度組成

1.1 GSIの季節変化

GSIは, 雄では11月にすでに20前後の比較的高い値を示しているが, 雌では11月には10前後の値で, 12月から1月にかけて急激に高くなる(Fig. 2)。9~12月では, 雄の方が明らかにGSIが高い。その後, 2~3月には雌雄ともにもっとも高くなり, 4月には低下する。2~3月のGSIの平均値は, 雄では20~25であるが, 25を超える場合もみられる。また, 雌では25~30という値を示し, 30を超える場合もあり, この時期のGSIは雌の方が雄よ

りも高い。4月にはいると、1998～2000年では雌雄ともやや低下したが、2001年では急速な低下がみられた。これは、標本採集時期が前者では4月上旬で、成熟度の高い個体が多かったのに対し、2001年ではそれまでには得られなかった4月下旬の標本であり、ほとんどの個体は産卵・放精後であったためである。

成熟度が雄では“30”，雌では“40”の個体を用いて、尾叉長とGSIの関係を検討したところ、雄では $r=0.532$ ($n=1,276$)，雌では $r=0.570$ ($n=1,250$) で、ともに有意な正の相関関係 ($p<0.01$) が認められ、魚体が大きいほどGSIが高い傾向を示した。

同様に、これらを用いて、尾叉長 (FL: mm) と生殖腺重量 (GW: g) の関係をみると、雄: $GW=2.709 \times 10^{-10} \times FL^{4.600}$ ，雌: $GW=3.086 \times 10^{-9} \times FL^{4.167}$ となり、同じ体サイズでは雌の方が生殖腺重量は大きい (Fig. 3)。このため、2～3月において、雌のGSIの値が高い (Fig. 2) と考えられる。さらに、尾叉長と体重 (BW: g) および内臓除去重量 (EW: g) との関係は、それぞれ、雄: $BW=2.461 \times 10^{-6} \times FL^{3.270}$ ，雌: $BW=3.086 \times 10^{-6} \times FL^{3.250}$ ，雄: $EW=7.165 \times 10^{-6} \times FL^{3.034}$ ，雌: $EW=6.920 \times 10^{-6} \times FL^{3.036}$ ，となり、雌の方が同じ体長でも体重、内臓除去重量ともやや大きい傾向があった。

なお、本研究に用いた標本の中での最小成熟個体は、雄では尾叉長207mm (全長232mm, 内臓除去重量76g)，雌では尾叉長200mm (全長223mm, 内臓除去重量78g) であった。

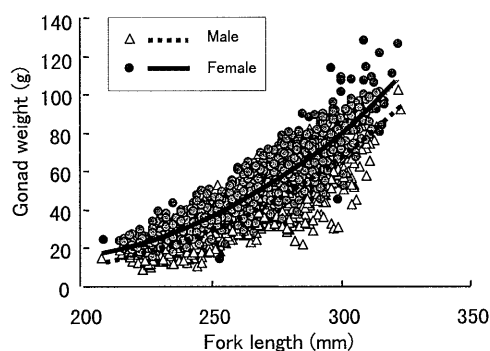


Fig. 3 Relationship between Ishikari Bay herring gonad weight and fork-length.

1. 2 成熟度組成の推移からの産卵期推定

石狩湾における成熟度組成の推移と年変化をFig. 4に示した。産卵直前と考えられる成熟度“40”の出現状況に注目すると、1月では、この割合が比較的高かった2000年を除くと、成熟途上である成熟度“22”がほとんどを占めた。2月中旬では、1998年では26%であったが、1999年と2000年には9割を超えるなど、比較的大きな年

変化が認められた。2001年ではデータはないが、2月上旬ですでに80%以上を占めていたことから、その割合は前2年とおおむね同じであったと推定される。2月下旬ではすべての年で80%以上の割合で出現し、それ以降4月上旬まではほぼ90%～100%を占めた。また、2000年では3月に産卵後の個体 (成熟度“50”) が幾分みられるが、それ以外では非常に少ない。

一方、留萌以北の海域では、1月中のデータは留萌南部に限られたが、石狩湾同様、成熟度“40”の出現割合は10%以下と低かった (Fig. 1)。その後、2月中旬では、この割合は留萌南部海域がほぼ100%であったのに対し、稚内海域は80%程度であった。2月下旬以降3月中には、成熟度“40”の割合はいずれの海域も90%を超えていた。4月になると、稚内海域で下旬、留萌南部で中旬、さらには留萌北部で下旬に低下がみられたが、5月上旬までおおむね80%以上の割合を占めた。産卵後の個体は、留萌南部で3月中旬以降、数%～20%近く出現し、5月中旬以降はすべて産卵後の個体であった。

4月中旬に入ると、石狩湾ではニシン刺し網漁業が終了することや、2001年には4月下旬でほとんどの個体が産卵後であったことから、石狩湾では遅くとも4月中旬には産卵は終了すると考えられる。また、稚内海域では必ずしも明らかではないが、少なくとも留萌南部では、5月上旬には産卵は終了すると推定される。

以上のことから、本系群の産卵期は、石狩湾においては早い年で2月上旬、遅くとも2月下旬には産卵盛期に入り、少なくとも4月上旬まで産卵期が続き、留萌以北

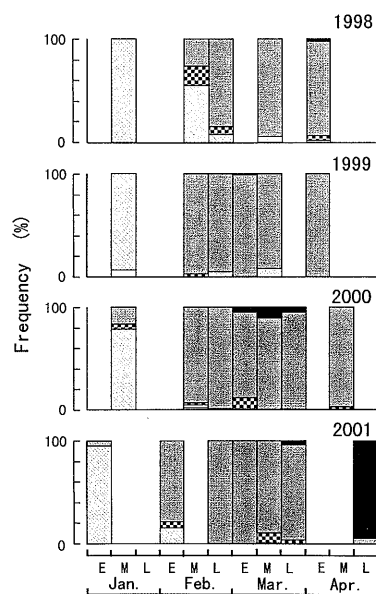


Fig. 4 Seasonal variations in maturity composition of female herring caught in Ishikari Bay from 1998 to 2001.

Mature stage : 50, 40, 31-33, 22, 10

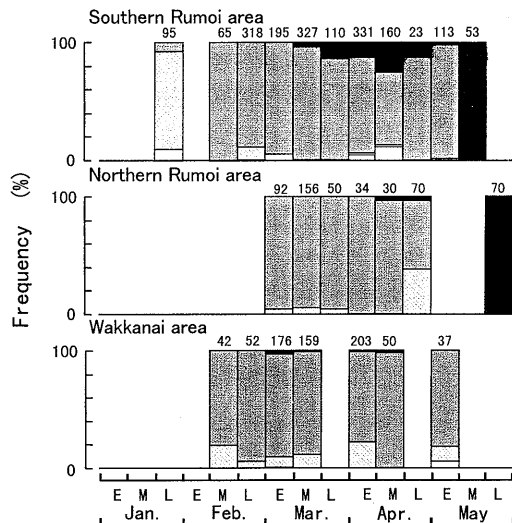


Fig.5 Seasonal variations in maturity composition of female herring caught in different areas southern Rumoi, northern Rumoi and Wakkanai. Data obtained between 1996-2000 were summarized. Numerals indicated sample size. Symbols are identical to Fig.4

の海域では2月中旬に産卵期に入り、5月上旬まで継続すると考えられる。

2. 肥満度の季節変化と年による差異の検討

月別の平均肥満度は、雌では7.96~10.52の範囲で変化した。9~11月に高く、その後低下し、2~3月にはもっとも低くなった。雄では雌より変動幅はやや小さく8.28~10.27の値を示したが、その季節変化はほとんど雌と同様であった (Fig. 6)。また、年による違いをみると、12月の雄の平均肥満度は8.73~9.92、雌では9.06~10.00の範囲に及び、比較的大きい年変動がみられている。

肥満度とGSIとの関係を見ると、10月以降のGSIの増加に伴い肥満度は減少し、GSIが最高となる2~3月に肥満度はほぼ最低値を示した (Fig. 2, 6)。

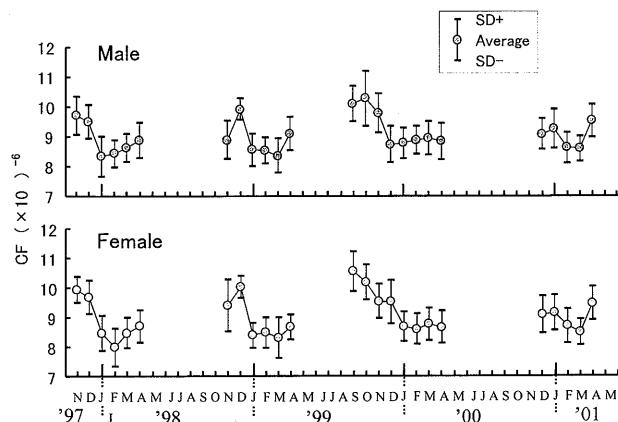


Fig. 6 Seasonal changes in condition factor (CF). Sample size is identical to Fig.2.

また、雌雄について成熟度別の肥満度の比較を行ったところ、それぞれの成熟度の平均肥満度は、雌“40”と“31-33”の組み合わせを除き、いずれの組み合わせでも有意差 ($p < 0.01$) が認められた。また、雌“40”と雄“30”の肥満度は、他の成熟度に比較し、有意に低い値を示した (Table. 2)。これらのことから、成熟が進むと肥満度は低下することが示唆される。

Table 2 Comparison of mean condition factor (CF) and standard deviation (SD) of full mature herring. There were significant differences expect 1998-1999 in males, and 2000-2001 in females.

Year	Male	Female
1998	8.521(0.495)	8.244(0.673)
1999	8.543(0.590)	8.422(0.603)
2000	8.862(0.526)	8.642(0.524)
2001	8.734(0.556)	8.631(0.559)
Average(SD)		

さらに、成熟度が雄“30”雌“40”の個体データを用いて、肥満度が年によって異なるのか否かを検討した。その結果、雄では1998=1999<2001<2000、雌では1998<1999<2000=2001という関係が示された。これらを雌雄まとめて総合すると、1998年、1999年の肥満度は、2000

Table 3 Comparison of mean condition factor (CF) and standard deviation (SD) among different mature stages. There were significant differences expect in “31-33” and “40” stages.

Male	Maturity	Average(SD)	SD
	20	9.061(0.761)	0.761
	30	8.683(0.563)	0.563
	40	9.356(0.641)	0.641
Female	20	9.667(0.562)	0.562
	22	8.986(0.841)	0.841
	31-33	8.607(0.556)	0.556
	40	8.502(0.609)	0.609
	50	9.394(0.572)	0.572

年と2001年に比べ低かったと考えられる (Table. 3)。

季節を考慮せず、すべてまとめて比較した場合には雌雄間で肥満度の値に差はなかったが、産卵期 (2~4月) と産卵期前期 (11~12月) では有意差 ($p < 0.01$) が検出された。すなわち、産卵期では雄の肥満度の方が高く、産卵期前期では雌が高かった。

前述したように肥満度に大きな年間差がみられた12月について肥満度の差を比較すると、雄では1997~2000年すべての年の間で有意差 ($p < 0.05$) があつた。また、雌の肥満度は2000年では9.06を示し、1997~1999年に比べ、有意に ($p < 0.01$) 低かった。

なお、肥満度と魚体の尾叉長と関係を調べたところ、両者の間に相関関係は認められなかった (雄: $r = 0.058$ と $n = 2,017$, 雌: $r = 0.092$ と $n = 2,135$)。

3. 体サイズと成熟の進行, 来遊・産卵時期との関係

同時期に同じ海域から得られた雌ニシンの大きさと成熟度との関係を調べ, 魚体の大きさおよび年齢と成熟の

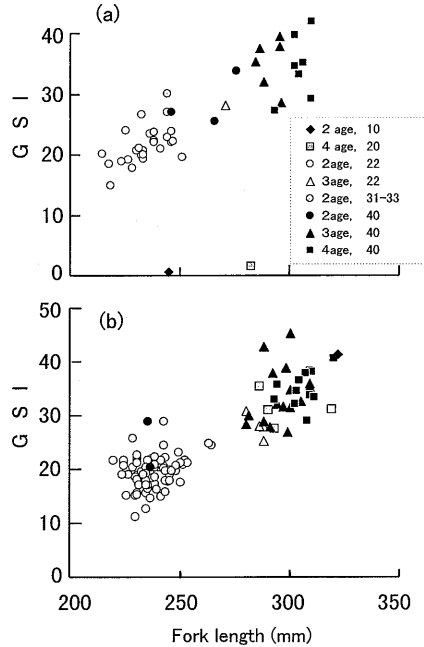


Fig. 7 Relationship among GSI, maturity stage, age and fork-length of Ishikari Bay herring caught on the same day and area by Danish seine. Samples were obtained on 26 February 1999 (a) and 16 February 2001 (b).

進行との関連を検討した。尾叉長26~27cm以上で3歳以上の魚は, 成熟度“40”を示したのに対し, 25cm以下で2歳魚のほとんどは, 成熟度が“22”であった (Fig. 7)。このことから, 大型高齢魚は産卵直前の状態であるのに対し, 小型若齢魚は産卵まで少し時間があると考えられ, 大型魚および年齢が高い個体の方が早い時期に成熟することが示唆される。

1996~2001年に石狩湾で漁獲されたニシン産卵群の尾叉長組成の旬別変化をFig. 8に示した。尾叉長は, 1996年は23~33cmで, 2月上旬~3月上旬まで27cm以上の大型魚の割合が多く, 3月中・下旬では反対に26cm以下の

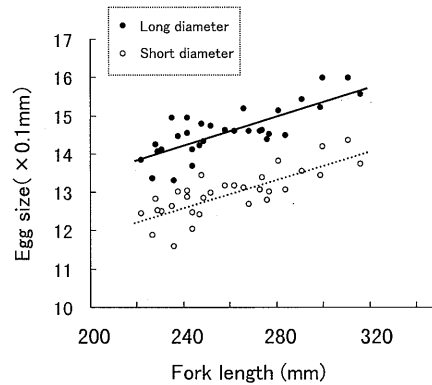


Fig. 9 Relationship between egg size and fork-length in full mature fish.

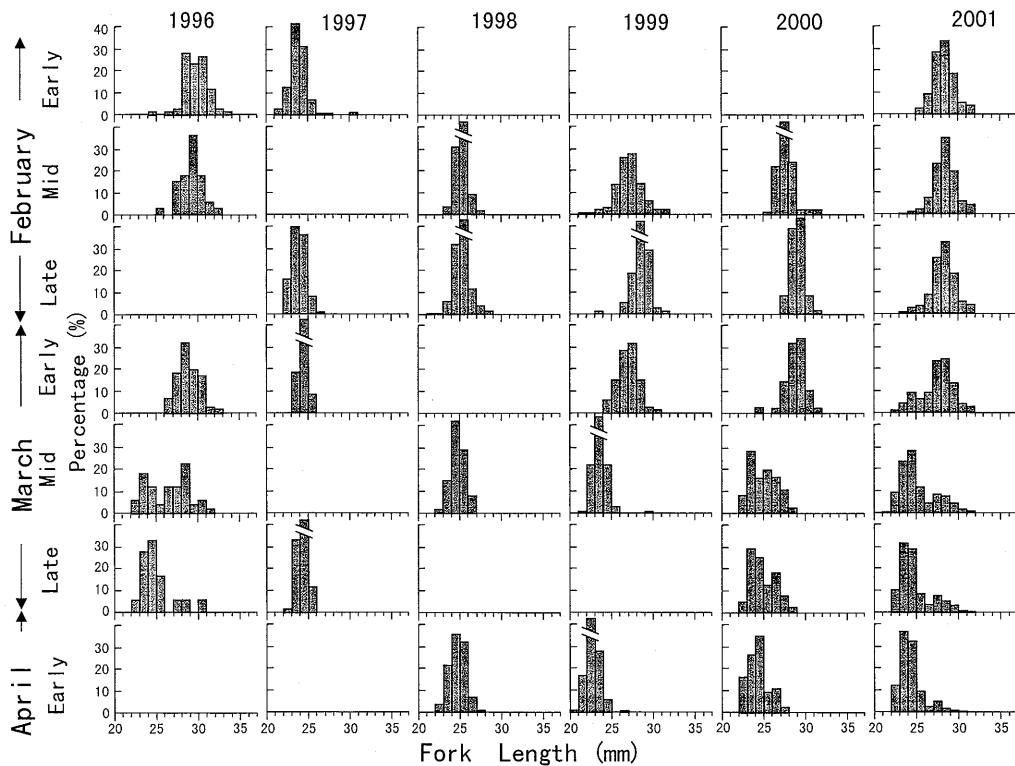


Fig. 8 Seasonal changes in fork-length frequency distributions of Ishikari Bay herring caught in Ishikari Bay between 1996-2001.

小型が多くなった。1997年では22～25cm、1998年では23～27cmで、ほとんどが27cmより小さく、時期による魚体差はほとんどみられなかった。1999～2001年の尾叉長は22～31cmの範囲で、2～3月上旬までは25cm以下の小型魚もみられているものの、1996年同様、28cmまたは29cmにモードを持つ大型魚が大部分を占めていた。一方、3

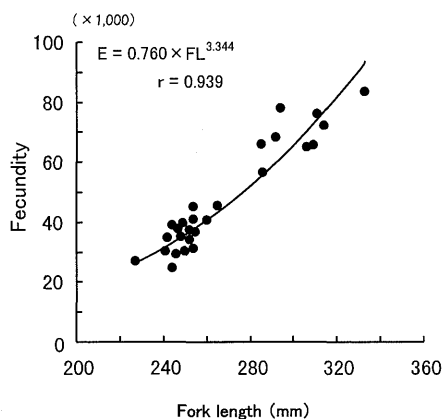


Fig.10 Relationship between fecundity and fork-length of Ishikari Bay herring caught off Atsuta in the Ishikari Bay.

月中旬以降では大型魚の出現もみられる場合もあるが、25cm以下の小型魚中心の組成を示していた。以上のことから、石狩湾系ニシン産卵群では、大型魚は2月下旬を中心とする産卵期の中の早い時期に、小型魚は3月中旬以降を中心とする遅い時期に来遊する傾向があると考えられた。

4. 体サイズと卵径の関係

成熟度“40”，尾叉長222～316mmの石狩湾系ニシンの卵径平均値は、長径で1.33～1.60mm、短径では1.16～1.43mmの範囲であった。尾叉長と長径および短径との相関係数は、それぞれ $r=0.779$ と $r=0.786$ であり、いずれも正の相関関係 ($p<0.01$) が認められ (Fig. 9)，魚

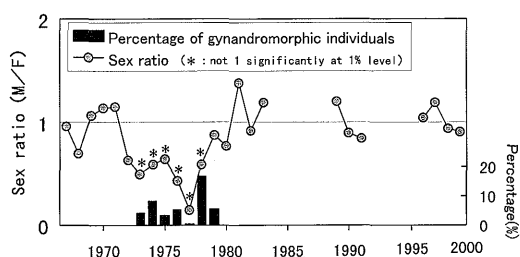


Fig.11 Annual variations in sex ratio and percentage of gynandromorphic individuals for Ishikari Bay herring. Asterisk (*) show cases where the sex ratio is not significantly ($p<0.01$) equal 1 in 1973 to 1978.

体が大きいほど大きい卵を持つ傾向があることが認められた。

また、長径と短径の積を用いて、尾叉長との相関係数を求めると、 $r=0.804$ となり、長径、短径単独の相関係数より高くなった。

5. 孕卵数

尾叉長227～333mm、体重133～421gのニシンを用いて推定された孕卵数は24,700～83,400であった。また、孕卵数(E)と尾叉長(FL: mm)および体重(W: g)との関係を調べたところ、以下のように推定された (Fig.10)。
 $E=0.760 \times FL^{3.344}$ ($r=0.939$), $E=110.8 \times W^{1.130}$ ($r=0.931$)。

6. 性比と雌雄同体

性比 (雄/雌) の長期的な変化を調べたところ、その値は0.15～1.38であり、年変化がみられた (Fig. 11)。1967～1983年と1989年～1992年について、性比が1であるかどうかの検定を行ったところ、1973～1978年では、統計的に性比は1ではないと判定された。1997年以降は0.90～1.19ではほぼ1に近かった。一方、雌雄同体個体は、1973～1979年では0.4～16.4%の頻度で出現したが、1972年以前や1980年以降は全くみられていない。

考 察

1. GSIと成熟度組成の季節変化および産卵期の推定

5月から8月にはニシン標本が全く得られていないために、GSIの季節変化については、厳密な季節変化は捉えられていない。しかし、雌では12月から1月にGSIが急に高くなること、雄ではGSIが11～12月にはすでに20前後あるいはそれを超える高い値を示すことが把握できた。産卵期に入る前には雄のGSIは雌に比べて高く、いわゆる雄性先熟であった。このことは、マイワシなどでもみられ、海産魚類では共通の特徴とされている⁹⁾。

GSIおよび成熟度組成から石狩湾系ニシンの成熟進行の特徴を調べた。ただし、生殖腺指数 (GW/BL^3) は体長が同じものについては、成熟度指数として扱えるが、異なった体長のものについては必ずしも扱えない¹⁰⁾との指摘がある。また、石狩湾系ニシンの場合でも、同じ成熟度である尾叉長の大きい個体ほどGSIが高い傾向があった。このため、産卵期の推定には、成熟度を用い、成熟度“40”の出現割合に注目した。その結果、石狩湾における本系群の産卵期は、早い年で2月上旬、遅くとも2月下旬には産卵盛期に入り、少なくとも4月上旬まで産卵期が続くと推定された。留萌以北の海域では2月中旬には産卵期に入り、5月上旬まで継続すると考えられた。なお、厚田漁協の日別漁獲量 (中央水試および石狩地区水産技術普及指導所資料) から産卵魚の来遊ピー

クを考慮すると、1997年では3月上・中旬、1998年では3月上・中旬、1999年では2月下旬～3月中旬、2000年では2月下旬～3月中旬、2001年では2月下旬～3月上旬および3月下旬となる。同様に、留萌以北の海域では、1997～2000年の平均的傾向から、留萌南部3月上旬～4月中旬、留萌北部3月上旬～4月下旬、稚内海域では3月下旬から4月中旬である（留萌南部、留萌北部および稚内各地区の水産技術普及指導所資料）。

推定された産卵期、特にその初期には年変動があると考えられた。本研究で明らかにされたように、魚体が大きいニシンは成熟時期が早い傾向があった。石狩湾の沿岸域において1999～2001年では2月中旬には26cm以上の大型魚が来遊し（Fig. 8）、すでに、産卵期に入っていたと推定されたこと、1998年は小型魚のみが来遊し、産卵盛期は2月下旬以降と遅かったことから、産卵期の年変化には、その年に産卵のために来遊するニシンの年齢組成が関連すると考えられる。ただし、暖かい年には早く産卵が始まる傾向があることも報告されており¹¹⁾、石狩湾でみられた産卵期の年変化の原因については、海水温の影響も考慮する必要がある。

石狩湾厚田村沿岸の産卵床調査から、卵が産みつけられた時期は、年により異なるが、3月上旬～4月上旬と推定されている^{12,13)}。これらは、本報告で雌の成熟度組成や日別漁獲量から推定した産卵期の範囲内であったが、おおむねその後半に当たっていた。ニシンの場合、“群来”という表現されているように産卵行動および産卵・放精は、短時間に、集中して起きる。また、ニシンの卵は排卵後少なくとも19日以上経過しても高い受精率を維持すること¹⁴⁾から、成熟・排卵した個体でも必ずしもすぐには産卵しないと考えられる。このため、ここで推定した産卵時期は、“産卵可能な”時期と表現すべきといえる。今後、“産卵可能な”ニシンが実際に産卵する行動を起こすメカニズムの解明が待たれる。

2. 肥満度の季節変化および年による差違

本研究では、9月から4月までの肥満度の季節変化を捉えることができた。生活周期および繁殖周期との関連で考えると、索餌期から成熟が少し進む9月以降12月の肥満度は、産卵期に比べると高かった。胃内容物や胃内容物重量を調べていないため、餌の量との関連は詳しく検討できないが、測定時の観察から産卵期ではほとんどの個体が空胃であったこと、また、9～11月に得られた標本では、多くの個体が摂餌していることが観察されたことから、この間産卵に備えて栄養を蓄積しているものと推察される。また、2001年では4月に肥満度の増加がみられる。この標本は下旬に得られ、産卵後の回復期のニシンであり、胃内容から活発な摂餌が推定された。万

石浦ニシンでも肥満度の季節変化が報告され、索餌期（6～12月）に高く産卵期（1～4月）に低い⁸⁾という本研究と同様の結果が得られている。

肥満度には、季節変化のほか、産卵期である2～3月や、産卵に備える時期の12月に年による差違が認められた。また、産卵期の完熟魚（雌“40”および雄“30”）の肥満度を用いた結果でも、肥満度には年による差が認められている。ニシンでは明らかにされていないが、肥満度は肝臓重量指数（HSI）とほとんど同じ季節変化を示す魚種もみられる¹³⁾。一方で、大西洋マダラでは、加入量は産卵親魚の肝臓重量は正の相関関係があり、肝臓に貯蔵された総脂質エネルギーに支配されているといった報告もある¹⁶⁾。ニシンでも肥満度はHISや肝臓内脂質量と関連があり、さらには、加入にも影響を及ぼすことも想定される。以上のことから、今後、ニシンにおいても肥満度と肝臓重量との関係、さらには体成分の分析を行い、脂質含量などとの関連を調べるのが重要である。

3. 体サイズと成熟の進行、来遊・産卵時期との関係

同時期の同海域において採取されたニシンの大きさ、年齢、成熟度およびGSIの関係を調べることにより、体サイズが大きい魚すなわち高齢魚の方が成熟の進行は早く起きることが示された。また、2月～4月に来遊するニシンの魚体の変化を6年間にわたって調べたところ、大型魚が早い時期に来遊する傾向が認められた。このことは、大型魚は早く成熟するため、早い時期に沿岸に産卵・来遊することを示す。同様の現象は太平洋ニシンではブリティッシュ・コロンビア^{11,17)}や春ニシン¹⁸⁾にもみられ、万石浦ニシンは高齢魚ほど産卵来遊時期が早ことが明らかにされている⁸⁾。体サイズが大きい魚（高齢魚）が、小型魚（若齢魚）に先行して産卵場へ来遊し、産卵することは、太平洋ニシンに共通の特徴と考えられている¹⁷⁾。

以上のことは、漁業管理方策の一つとしての漁獲サイズ規制や選択的に漁獲するための方法としても重要な意味を持つと考えられる。

4. 体長と卵の大きさ

本研究で、石狩湾系群において雌ニシンの体サイズと卵の大きさには有意な正の相関がみられた。日本および北海道周辺に分布する太平洋ニシンでこの関係を明らかにした例はないが、北東太平洋のニシン研究では、系群を含めた種の共通の傾向として捉えられている¹⁷⁾。また、大西洋ニシンでも同様の関係があるとされ¹⁹⁾、大きな卵からはより大きな仔魚が生まれ、その仔魚の生き残りが良いと考えられている⁹⁾。石狩湾系ニシンでは、卵と仔魚、仔魚のサイズと生き残りの関係は明らかにされていないが、大きな親から生まれた仔魚が大きく、また

生き残りがよいという可能性は充分考えられる。さらに、サイズが大きい親は早い時期に産卵する傾向があることから、そこから生み出される仔魚のふ化時期の違いをもたらし、成長さらには生き残りに影響を及ぼすことが考えられる。このように、親の体サイズ、すなわち体長組成や年齢組成は、生み出す卵サイズや産卵期・ふ化時期の違いを生み出し、資源変動を引き起こす重要な要因の一つとなりうることを示唆する。今後は、これらを含めた資源変動機構の解明に取り組む必要がある。

卵サイズは系群の違いにより変異があること、季節変化がみられること、さらには親魚の栄養条件によって変異が生み出されているといった見解がある²⁰⁾。Blaxter and Hempel¹⁹⁾は大西洋ニシンの系群間で卵サイズの違いを明らかにしているが、北海道周辺ではこれらの問題については検討されていない。系群間の比較、季節変化や栄養状態との関係を調べ、ニシンの生態と資源変動との関連を研究することは、今後非常に重要になると考えられる。

5. 孕卵数

太平洋ニシン、大西洋ニシン、いずれでも孕卵数は系群により異なるとされる^{17,19)}。しかし、北海道周辺の太平洋ニシンでは、これを海域や系群ごとに、直接比較する資料は非常に少ない。断片的ではあるが、 $F=a \times L^b$ (F : 孕卵数, L : 尾叉長) の関係式を使い、比較を試みた (Table 4)。万石浦ニシンの孕卵数と体長 (標準体長, BL : mm) の関係は、 $F=0.417 \times BL^{3.604}$ であり、 $L=1.049 \times BL+1.23$ と推定されている⁸⁾。また、全長・孕卵数関係の資料¹⁹⁾や能取湖ニシン回帰型²¹⁾で示された関係式を用いた。その結果、万石浦ニシンの方が石狩湾系ニシンよりやや孕卵数が多く、体長が大きいほどその差が大きくなる傾向を示した。また、石狩湾系ニシンと北海道・サハリン系ニシンではほとんど違いはみられなかった。さらに、尾叉長25cmだけでの比較であるが、能取湖ニシン回帰型の孕卵数は、他の3系群に比べ非常に多いと推定された。孕卵数は各系群の産卵場の緯度と逆相関があるという報告^{17,22)}があるが、石狩湾系ニシンと万石浦ニシンとの比較では、同様の傾向が伺えた。なお、北海道・サハリン系ニシンの全長 (TL)・尾叉長関係は石狩湾系ニシン (厚田1998~2001年データ, 3,717個体分, Table1から全長データのない435個体分を除く) で得られた $TL=1.106 \times FL$ ($r=0.999$) を用いて推定した。

ブリティッシュ・コロンビアニシンで、体重160gに対し孕卵数は26,945~34,478という計算値がある²³⁾。同様に、石狩湾系ニシンでこの値を求めると、34,292であり、ブリティッシュ・コロンビアニシンのほぼ上限値を

Table 4 Comparison of mean fecundity ($F_{25,27}$ and F_{30}) among different populations distributed around Hokkaido, northern Japan.

	Ishikari Bay	Mangoku-ura*1	Hokkaido-Sakhalin*2	Notoro*3
a: ($F=aL^b$)	0.760	0.328	0.234	0.000348
b: ($F=aL^b$)	3.344	3.620	3.702	5.914
F_{25}	35,936	37,707	35,026	64,416
F_{27}	46,483	49,821	46,572	—
F_{30}	66,116	72,955	68,789	—

F : fecundity, L : fork length in cm

*1: after Kodama (1997)

*2: calculated from Yamaguchi (1926) data

*3: after Kanno (1989)

— not calculated.

示した。

孕卵数の変異の要因となりうるのは、系群の違い以外に、親魚の栄養状態¹⁷⁾、餌の条件²⁴⁾あるいは越冬海域の水温²⁵⁾とされる。本研究では、小標本からの孕卵数推定であり、これらについては論じることができないが、年により孕卵数と体サイズの関係に変化があるのか、あるとすればどのような要因と関連するのか、これらを検討できるようなデータ収集と解析が必要である。

孕卵数と卵サイズはトレードオフの関係になっているとの指摘²⁵⁾がある。また、近年、卵・仔魚の生き残り、さらには資源変動にとって卵質に関わる親魚の影響 (母魚の効果: Maternal effect) が重要な意味を持っている可能性が推察されている²⁰⁾。卵サイズ・孕卵数・母ニシンの栄養状態を個体レベルで比較・検討することにより、これら三者の関連を明らかにする一つの手がかりが得られる可能性がある。

6. 性比と雌雄同体

性比は再生産には重要な要素であることから、長期の年変化を調べたところ、雌雄同体個体の出現がみられない場合にはおおむね1、みられる場合は雄の割合が少ないと考えられた。万石浦ニシンでも雌雄同体個体の高頻度出現がみられ、性比と雌雄同体との間には負の相関があると報告され、性比の偏りと雌雄同体の出現には関連性があると推察されている⁸⁾。また、菅野²⁶⁾によれば、雌雄同体個体が多く出現することは、石狩湾系ニシンの生物学的な特徴とされている。しかし、1980年以降では全く観察されておらず、雌雄同体個体出現の原因や雌雄同体個体の出現が資源に対しどのような影響を及ぼすのかについても明らかではない。また、日本周辺の地域性ニシンの性比に偏りがあるという報告はない⁸⁾。なお、藤田、小久保²⁷⁾の北海道産ニシンのデータ (雄: 雌=743: 689) を用いて、性比を検定すると、有意水準5%で性比に偏りはないと考えられた。

以上、本報告では、石狩湾から稚内海域に産卵場を持ち、比較的分布域が限定されていると考えられる石狩湾

系ニシンのGSI・肥満度の季節変化, 成熟度組成から推定した産卵期, 魚体の大きさと成熟時期の関係, 魚体と卵サイズの関係, 産卵数, 性比といった産卵特性について報告した。このような繁殖特性を有し, 維持していることは, この資源が累々と再生産を行ってきた証であり, これらを明らかにすることは資源変動の機構や資源を維持するための手法を知る手がかりとなる。また, 資源管理対策を具体的に進めるためにも必要不可欠である。そのためには, 今後さらに, 産卵期や卵サイズなどの産卵特性と関連した仔稚魚の生き残り, さらに再生産関係についても, 知見を集積する必要がある。

謝 辞

本研究は, 平成8年から実施された「日本海ニシン資源増大対策事業」の中で行われ, 本事業参加の稚内水試資源管理部田中伸幸研究職員, 釧路水試資源増殖部佐々木正義主任研究員, 中央水試資源増殖部干川裕増殖技術科長, 同高島信一研究職員および稚内水試資源増殖部吉村圭三研究職員各氏から, 論議の中で, 多くの貴重な示唆を受けた。中央水試, 稚内水試の資源管理部, 資源増殖部の方々には, 調査・研究を進める際に, 様々な協力を頂いた。また, 標本採集や漁獲統計調査に際し, 稚内, 留萌北部, 留萌南部, 石狩および後志北部各地区水産技術普及指導所職員の方々や稚内市から小樽市に至る漁業協同組合の職員には多大なる協力を頂いた。これらの方々に心より感謝申し上げる。

文 献

- 1) 三上正一, 田村真樹, 高 昭弘: 石狩湾のニシンについて 昭和41~43年の調査結果. 北水試月報. 25 (7), 340-351 (1968)
- 2) 小林時正: 石狩湾に出現する遺伝学的に異なる産卵ニシンの2群とその考察. 北水研報告. 48, 11-19 (1983)
- 3) 小林時正: 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, 1-77 (1993)
- 4) 高柳志朗, 石田良太郎: 石狩湾系ニシンの漁獲量変動と体長組成の経年変化. 北水試研報. 62, 71-78 (2002)
- 5) 三宅博哉: 浮魚類. “ニシン”. 北水試魚介類測定・海洋観測マニュアル. 北海道立中央水産試験場, 1996, 1-4.
- 6) 水産庁北海道区水産研究所: 北海道沖合底曳網漁業漁場別漁獲統計年報1998年(平成10年), 1999, 195p
- 7) 伊藤小四郎: シシヤモの生態 I. 産卵数の計測方法並びに体長, 年齢と産卵数の関係について. 水産孵化場研究報告. 14, 47-55 (1959).
- 8) 児玉純一: 万石浦ニシンの個体群変動機構に関する研究. 宮城水セ研報. 15, 1-42, (1997)
- 9) 川崎 健: 浮魚資源, 新水産学全集. 恒星社厚生閣, 東京, 1982. 327p.
- 10) 花岡 資: 海産魚類体液浸透圧の変化と成熟・回遊との関連. 改訂増補魚類生理, 川本信之(編). 恒星社厚生閣, 1977, 587-596.
- 11) Tanasichuk, R. W.: Biological basis of maturation and spawning waves in Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1776-1784 (1989)
- 12) Hoshikawa H., Tajima K., Kawai, T. and Ohtsuki T.: Spawning bed selection by Pacific herring (*Clupea pallasii*) at Astuta, Hokkaido, Japan. *Herring Expectations for a New Millennium. Alaska Sea Grant College Program*, 2001, 227-243
- 13) 干川 裕, 田嶋健一郎, 川井唯史, 桑原久実, 金田友紀: ニシン産卵床の水温・塩分と産卵時期の推定について. 北水試研報. 62, 113-118 (2002)
- 14) 尾花博幸, 山本和久, 松原孝博: 人工産卵基質によるニシンの産卵誘発. 栽培技研. 25 (2), 75-80 (1997)
- 15) Htan-Han, M.: The reproductive biology of the dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea: gonosomatic index, hepatosomatic index and condition factor. *J. Fish. Biol.*, 13, 369-378 (1978)
- 16) Marshall, C. T., N. A. Yaraglna, Y. Lambert and O. S. Kjesbu: Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stock. *Nature*. 402, 288-290 (1999)
- 17) Hay, D. E.: Reproductive biology of Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42 (Suppl. 1), 111-126 (1985)
- 18) 山口元幸: 鯧習性ニ関スル調査 (第一冊). 水産調査報告. 17, 1-280 (1926)
- 19) Blaxter, J. H. S. and G. Hempel: The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *J. du Cons.*, 28, 211-240 (1963)
- 20) 森本晴之: 7. 卵質, 魚類の初期減耗研究. 田中克・渡邊良朗編. 恒星社厚生閣, 東京, 1994, 83-96.
- 21) 菅野泰次: 能取湖に棲息する *Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes の生活史. III. 再生産特性と食性について. 北大水産彙報. 32 (4), 316-328 (1981)
- 22) Paulson, A. C., and R. L. Smith: Latitudinal variation in Pacific herring fecundity. *Trans. Am. Fish. Soc.*

- 106, 244-247 (1977)
- 23) Ware, D. M. : Life history characteristics, reproductive value, and resilience of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42 (Suppl. 1), 127-137 (1985)
- 24) Hay, D. E. and J. R. Brett: Maturation and fecundity of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*): an experimental study with comparisons to natural populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 399-406 (1988)
- 25) Tanasichuk, R. W. and D. M. Ware : Influence of interannual variations in winter sea temperature on fecundity and egg size in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44, 1485-1495 (1987)
- 26) 菅野泰次: 極東水域に分布するニシン *Clupea pallasii* の性比, 体長組成および成長における個体群間比較. 日水誌. 55(4), 583-589 (1989)
- 27) 藤田経信, 小久保清治: 鯵の研究. 水産研究彙報. 1, 1-141 (1927)

訂正 (Erratum)

北水試研報62号（高柳志朗，石田良太郎：石狩湾系ニシンの繁殖特性．北水試研報，62，79-89（2002）；Shiro TAKAYANAGI and Ryotaro ISHIDA: Reproductive characteristics of Ishikari Bay herring (*Clupea pallasii* Valenciennes). *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn.* 62, 79-89 (2002) (In Japanese)) に誤植がありましたので，お知らせします。なお，北海道立総合研究機構水産研究本部のホームページに掲載されている「北水試研究報告62号」のPDF版も修正しました。

ページ	行	誤	正
82	左段14行	雌：GW= <u>3.086</u> $\times 10^{-9} \times FL^{4.167}$	雌：GW= <u>3.806</u> $\times 10^{-9} \times FL^{4.167}$
82	左段19行	雌：BW= <u>3.806</u> $\times 10^{-6} \times FL^{3.250}$	雌：BW= <u>2.840</u> $\times 10^{-6} \times FL^{3.250}$