



Title	能取湖に棲息するニシン, <i>Clupea pallasii</i> Cuvier et Valenciennes, の生活史：Ⅱ. 鱗相および成長からみた湖内型と回帰型の関係
Author(s)	菅野, 泰次; KANNO, Yasuji
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 31(2), 175-183
Issue Date	1980-06
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/23714
Type	departmental bulletin paper
File Information	31(2)_P175-183.pdf



能取湖に棲息するニシン, *Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes, の生活史

II. 鱗相および成長からみた湖内型と回帰型の関係

菅野泰次*

On the Life History of Herring, *Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes,
in the Brackish Lake Notoro, Hokkaido

II. The relationship between land-locked and migratory
herring based on scale analysis

Yasuji KANNO*

Abstract

Ecology of two size groups of the herring in Lake Notoro were investigated mostly on the bases of scale analysis. Four scale types were discriminated by differences in scale pattern. The four types (0, L-1, L-2, L-3) in the larger size group with migratory ecology and one scale type in the smaller size group with land-locked ecology are shown in Fig. 1.

All scale types were supposed to be from a homogeneous population except one sample in 1976 of an O type. These are from the results of statistical analysis in composition of vertebral numbers arranged yearly in each type.

From comparison of body length at the time of ring formation which was back-calculated from Lee's formula using distances between the focus and each ring on the scales, it is evident that every scale type of migratory herring have a process of rapid growth in a limited stage of ring formation. But not for the land-locked herring. Furthermore, the growth process before the rapid growth in each type of migratory herring, is exceedingly similar to that of the land-locked herring.

The following relationship of each scale type of the migratory and the land-locked herring were ascertained as a result of comparing the scale patterns, the growth process and the ecology of habitation or migration: Each type of the migratory herring immigrates to the sea differing from the land-locked herring in given stages of the ring formation process, and the rapid growth consequently attained. Conversely, the resident herring in the lake remains in dwarfish size even in the adult stage.

緒 言

北海道オホーツク海海岸にはサロマ湖, 能取湖, 藻琴湖, 瀧沸湖など一群の潟湖が存在するが, これらの多くは漁業者の間でトウニシンと呼ばれ特異な生態を示す沿岸ニシンの産卵場となっている。先に筆者はこれら潟湖群の中で最大の産卵場である能取湖に産卵するニシンについて生態研究を行な

* 北海道大学水産学部資源生物学講座
(Laboratory of Biology of Fish Population, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

い、既に能取湖には 17 cm 以下に体長のモードをもち周年湖に棲息するニシン（湖内型）と、産卵のために湖に回帰する主に 18 cm 以上の個体からなる体長群（回帰型）のニシンが存在することを報告した¹⁾。この湖内型と回帰型の両型には魚体の大きさを異にし、洄游生態を異にするそれぞれの産卵群が含まれることから、両者の関係がさらに明らかにされる必要があった。本報では鱗相を解析することにより両者の関係を研究した結果を述べる。

材料と方法

用いた材料は 1973 年から 1976 年の間に能取湖内で漁獲された 33 標本に基づくものである¹⁾。

鱗の測定は個体ごとに約 10 枚の鱗から輪数を判定したのち、1 枚の典型鱗を選び、万能投影機で 20 倍に拡大して次のように行なった。輪条は鱗の前域および側域に隆起線の乱れ、切断、また透過光下での色濃度の変化により同心円状に配列するが、被覆部全域に他と接触することなく形成された輪条を独立した輪条として認め、正中線に沿う核から第 1 輪条までの距離を r_1 、第 1 輪条から第 2 輪条までの距離を r_2 とし、順次同様の操作によって r_n を測定した。また、最外輪条から外縁までの距離を r_0 とした。

能取湖の水理学的性状の概要は前報¹⁾に述べたところであるが、本項では湖口の状態について補足する。

能取湖のオホーツク海に開く湖口は春 5 月上旬頃に開口し、秋 9 月下旬頃に閉塞する。開口と閉塞の時期は年により若干の相違があり、近年における開閉の時期は表 1 に示す通りである。湖口は融氷直後の最高水位の時に、海と接する砂州に潮切り（水路付け）を行うことによって開かれる。満水した湖水が一時に排水することにより水路規模は急速に拡大し、この直後の水路幅は 80 m ほどになる。しかし、季節の推移にしたがい規模は縮少し、海からの漂砂の堆積とあいまって秋には自然閉鎖する。水路における最大流速は 1.5 m/sec であり、水深は 2 m 以浅である²⁾。1974 年 4 月からは水路幅 150 m、水深 7 m の規模の永久水路が開通している。

Table 1. *The time of opening and closing of the short stream toward the sea from Lake Notoro*

Year	Date opened	Date closed
1962	May 11	Oct. 2
1963	May 10	Aug. 30
1964	May 11	Sep. 2
1965	May 8	Oct. 20
1966	May 2	Oct. 13
1967	May 6	Sep. 30
1968	May 2	Sep. 8
1969	Apr. 28	Sep. 28
1970	May 7	Dec. 2
1971	Apr. 30	Sep. 8
1972	Early May	Sep. 20
1973	Apr. 22	Sep. 24
1974	Apr. 24	
1975	Open throughout the year	

結 果

鱗型の分類

全ての標本を包含した湖内型と回帰型の輪条間距離の度数分布を表 2 に示した。湖内型ではどの体長群の分布も同じ特徴を示すので 1972 年級群で代表させた。両型を比較すると、湖内型は輪条間距

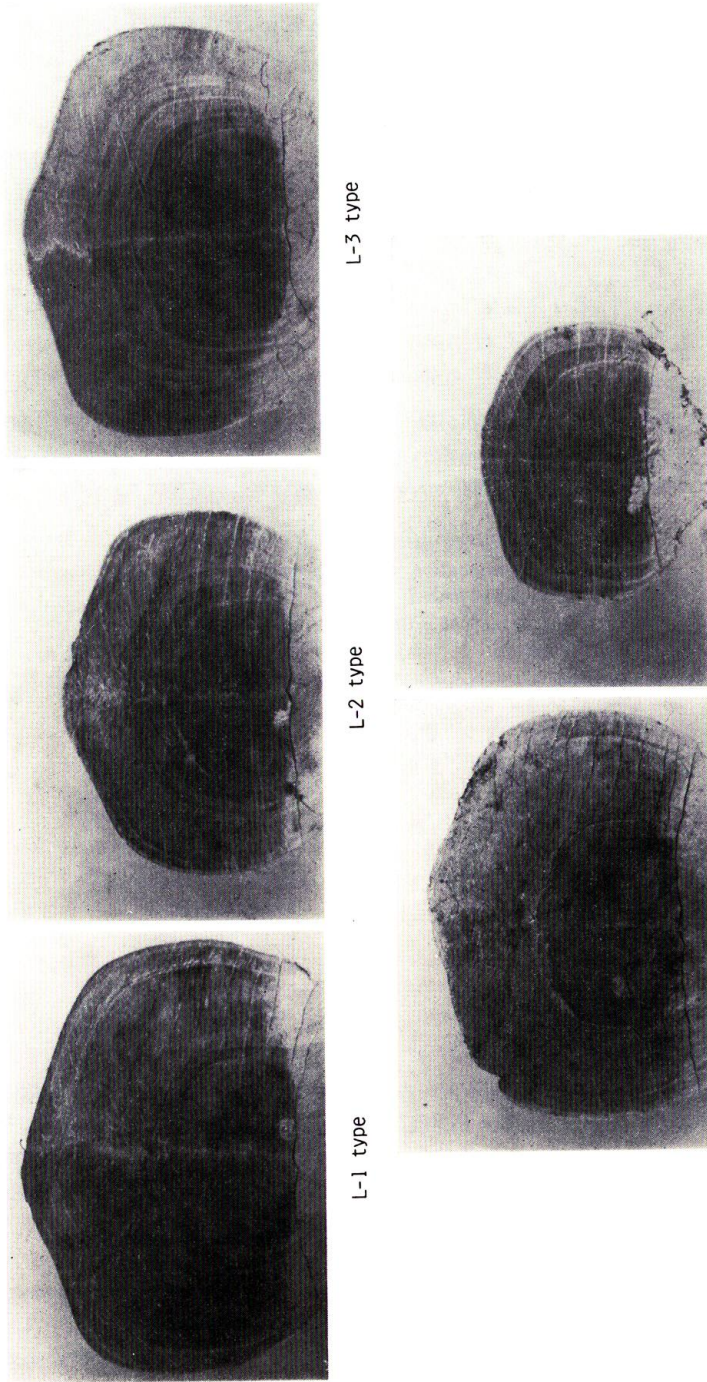


Fig. 1. Five scale types in the migratory and land-locked herring caught in Lake Notoro.

離の変動区間が狭く、しかも全ての輪条間距離が単峰分布を示すのに対し、回帰型では r_2 から外側の輪条間距離の変動区間が広く、かついずれも二峰型の分布を示した。また、回帰型の r_1, r_2 および r_3 の最大のモードは 52.5, 7.5, 7.5 mm (投影倍率) に見られるが、これは湖内型の 3 輪までのモードの推移と一致する。

個体ごとに調べられた輪条間距離の変化の型は、下記のような鱗型として類型化することができる。回帰型では r_1 が単一モードであるから r_2 の大小によって、O タイプと L タイプに大別され、さらに L タイプは r_3 および r_4 の大小によって L-1, L-2, L-3 の 3 つの鱗型に分類される (図 1)。この 4 タイプの中の卓越型は L-2 タイプである。

$$\begin{array}{l}
 \text{O タイプ} \qquad \qquad \qquad r_1 > r_2 \\
 \text{L タイプ} \left\{ \begin{array}{l}
 \text{L-1 タイプ} \quad r_1 \geq r_2 < r_3 \\
 \text{L-2 タイプ} \quad r_1 \geq r_2 = r_3 < r_4 \\
 \text{L-3 タイプ} \quad r_1 \geq r_2 = r_3 = r_4
 \end{array} \right.
 \end{array}$$

湖内型では全ての輪条間距離の度数分布が単一モードを示すので、その変化の型は 1 種となり、 $r_1 \geq r_2 = r_3$ と表記される。この型を湖内タイプと呼ぶことにするが、このタイプは回帰型中の L-2 タイプ、L-3 タイプの 3 輪までの変化の型と同一である (表 2)。

Table 2. Frequency distribution of distances between two consecutive rings of migratory herring and land-locked herring. Allow lines show the principal patterns of the ring formation process.

Distance between rings (mm)	Migratory herring					Land-locked herring		
	r_1	r_2	r_3	r_4	r_5	r_1	r_2	r_3
0-5		2	30				14	37
5-10		207	225	24(L-3 type)	2		242	174
10-15		191	51	10	3		199	16
15-20		32	18	10	4		8	
20-25		15	16	33				
25-30	1	15	14	51(L-2 type)	1	1		
30-35	7	25	18(L-1 type)	18		7		
35-40	13	23	(O type)	8		26		
40-45	31	9		3		54		
45-50	92	10				104		
50-55	192	1				135		
55-60	142					115		
60-65	62					19		
65-70	28					2		
70-75	5							
75-80	4							
80-85								

輪条形成時の推算体長

湖内型および回帰型の各鱗型の資料から無作為に 50 個体を選び (L-3 タイプは 12 個体)、輪条形成時の推算体長を求めた (図 2)。体長と鱗半径の関係はほぼ直線で近似できることから、計算には Lee³⁾ の比例式 $L_i = L_0 + S_i / S_l (L_l - L_0)$ を用いた。ここで L_i, S_i は i 輪形成時の計算体長および鱗の核から i 輪までの距離を示し、 L_l, S_l はそれぞれ実測体長と鱗半径を示す。また鱗発生時の体長である L_0 は 40 mm とした^{4)~6)}。

第 1 輪形成時の推算体長を各鱗型群についてみると、122 mm (湖内タイプ, L-3 タイプ) から 132 mm の近似した値を示し、その変動範囲は 10 mm である (図 2)。第 2 輪形成時の体長は 137 mm (湖内タイプ) から 192 mm (O タイプ) の間にあり、変動範囲は 55 mm であった。L-1 タイプ、L-2 タイプ、L-3 タイプが 140~145 mm で湖内タイプの値に近似するのに対し、O タイプは 192 mm と著しく大きな値を示した。第 3 輪形成時の体長は 148 mm (湖内タイプ) から 216 mm (O タイプ)

の間にあり、変動範囲が最も大きい。L-2 タイプ、L-3 タイプが 152~153 mm で湖内タイプに近い値を示したのに対し、L-1 タイプは O タイプに近い 197 mm の値を示した。4 輪以上の輪条形成時の体長は L-1 タイプ、L-2 タイプ、L-3 タイプの 3 型について比較した。L-2 タイプは 4 輪形成時に 153 mm から 194 mm に急速に成長したのに対し、L-3 タイプは 4 輪形成時には 167 mm の比較的小さな体長を示し、5 輪形成時に 202 mm まで急速に成長した。

回帰型の 4 つの鱗型にはそれぞれ 1-2 輪間 (O タイプ)、2-3 輪間 (L-1 タイプ)、3-4 輪間 (L-2 タイプ)、4-5 輪間 (L-3 タイプ) にいずれも 30~60 mm に及ぶ急速な体長増加が認められたが、湖内タイプにはこのような成長過程は存在しない。また少ない輪数で急速な成長過程に移るタイプほど成長がよい。

脊椎骨数組成

標本を漁獲年次によって分け、湖内型および回帰型の 4 つの主鱗型間の脊椎骨数組成を比較した (表 3)。脊椎骨数の変異の範囲は 52 から 56 にわたり、モードは全ての標本で 54 に認められた。平均値は 53.7 から 54.3 まで変異するが、大部分の標本は 53.7 から 54.0 の範囲に入る (図 3)。型別に年次標本の平均値に関し均一性の検定を行なったところ (表 4)、O タイプに 5% の危険率で有意差が認められたため、*t* 検定を行ない、1976 年の標本が有意に高い値であることを認めた。この 1 標本を除き、型別に資料を一括した組成を作り、鱗型群間の平均値を比較したところ、いずれも 53.8 から 53.9 のよく近似した値を示し、検定の結果は全ての組合せにおいて分散間および平均値間に有意差を認めることが出来なかった (表 5)。

考 察

前報¹⁾において、脊椎骨数組成および鱗相の比較結果から、湖内型と回帰型が同一母集団に由来するものであろうと考察した。本研究においては O タイプの 1976 年の 1 標本を除き、全ての鱗型群が

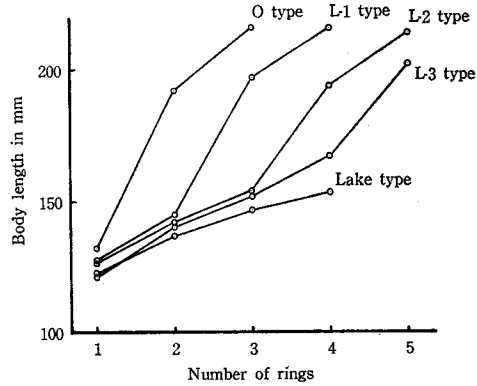


Fig. 2. Calculated body length against the time of ring formation in each scale type.

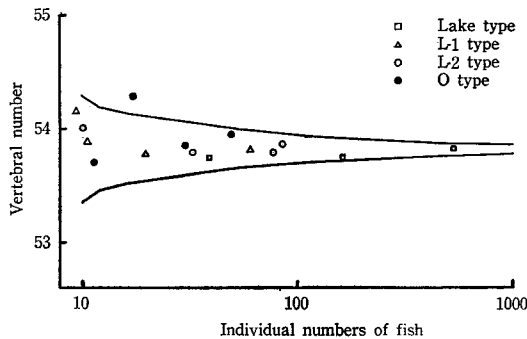


Fig. 3. Mean vertebral number and 95% confidence lines in year samples of four scale types.

Table 3. Vertebral numbers in each scale type of migratory and land-locked herring arranged as year sample.

Scale type	L-1					L-2					O					Lake				
	52	53	54	55	56	52	53	54	55	56	52	53	54	55	56	52	53	54	55	56
1973	5	5	3			2	9	2			5	8	1			3	56	104	13	
1974	3	18	36	12		2	34	42	11		9	24	3			6	149	326	66	
1975	7	15	2			2	21	64	11		12	35	10			1	16	23	6	
1976	1	4	2			12	23	4			2	12	6	1						
Total	3	31	60	19		4	69	138	28		28	79	20	1		10	221	453	85	

Table 4. Variance analysis as to the uniformity of the mean vertebral numbers in each scale type arranged as a year's sample.

Scale type	df	F
L-1	3,109	0.444
L-2	3,235	1.381
O	3,124	3.131*
Lake	2,766	2.155

* Significant at 5% level

Table 5. Comparison of mean vertebral numbers between each two among four scale types, being t values below diagonal line and variance ratio F above diagonal line.

Scale type	Mean (n)	L-1	L-2	O	Lake
L-1	53.841 (113)		1.219	1.483	1.291
L-2	53.795 (239)	0.593		1.216	1.059
O	53.888 (107)	0.522	1.253		1.149
Lake	53.797 (769)	0.676	0.086	1.391	

脊椎骨数における平均値間に差を有せず、回帰型の各鱗型もまた湖内型と同一母集団に起源するであろうことが示された。このことは能取湖の特殊な水理環境やこの個体群の生態的特性など、解析結果に述べた以外の諸観察から多角的に判断しても、特殊の標本を除き高い信頼性をもって承認されるものである。1976年のOタイプが高い脊椎骨数を示した原因については、さらに解析を進める必要があるが、永久水路の開通による湖内環境の変化と関連を持つことは否定できず、環境変化に伴うニシンの生態の追究とともに、将来に継続されるべき研究課題となろう。

さて、回帰型の各型と湖内型が起源的に同一母集団に由来するものであるなら、各鱗型相互の関係はいかなるものあり、鱗型群のそれぞれの特徴はいかなる過程を通じて形成されたのであろう。この点について筆者は、回帰型の各型が生活史のそれぞれの段階で生態の分岐を起したためであると考えているが、次にこの根拠について若干の考察を行ないたい。

回帰型が湖内型からの分岐によって生じたと考えられるのは、第一にその特殊な鱗相によるものである。湖内型の鱗相は生活の初期に偽輪を形成する¹⁾ことなどにより、 r_1 に比し r_2 , r_3 の成長幅が極

菅野：能取湖の生活史 II. 湖内型と回帰型

めて狭い特有の型を示すのであるが、回帰型の鱗相が若令相において、この湖内型の特徴を明らかに保持していることは、若令期の両型の生活環境が同所的であったことを暗示する。表6は1972年に発生して卓越群となった¹⁾湖内型と、この年級から分岐したと考えられるL-2タイプの鱗相を比較したものであるが、ここには3輪形成時までの両型の鱗相の類似と、3輪形成後の相違が明瞭に示されており、L-2タイプが湖内型から3輪形成後に分岐した過程を示唆するものと考えられる。

また、L-2タイプの逆算された3輪形成時の体長は、同時期の湖内型の体長によく近似するが(図2)、既に産卵年令に達しているこの体長群が、産卵に戻る回帰型の中に全く混在を認められないことは、この型が独自の補充群に支えられているのではなく、湖内型からの補給によって維持されているためであると考えられる。これらのことから判断してL-2タイプおよびL-1タイプは湖内型からの分岐によって生じたと結論されよう。

さらに、図2に見られる回帰型の各型が生活史のある時期にいずれも急速な成長を達成しているのに対し、高年令の湖内型にこの過程が存在しないことは、外海への洄游がこの急成長の直接の契機になっていることを示すものである。

上に述べた回帰型の各型が起源的に同一母集団に属し、湖内型からの分岐によって生じたと考えられること、および回帰型に見られる急速な成長の過程は外海への洄游によってもたらされたと考えら

Table 6. Comparison of the process of ring formation between 1972 year class of land-locked herring and L-2 scale type of migratory herring. Dominant ring group is selected as representative from each sample.

Year Season	Distance between rings	Land-locked	L-2 scale type	Estimated age
		Mean-SD (n)	Mean-SD (n)	
1973 May	r_0	51.5-5.73 (15)		yearling
1973 Nov.	r_1	47.6-5.79 (39)		
	r_2	9.0-2.34 (39)		
	r_0	7.2-2.55 (39)		
1974 May	r_1	51.9-4.75 (49)		1 year
	r_2	11.4-2.11 (49)		
	r_0	6.8-2.28 (49)		
1974 Nov.	r_1	53.0-5.98 (28)	54.5-5.17 (23)	
	r_2	10.7-2.79 (28)	9.9-2.50 (23)	
	r_3	7.3-0.94 (28)	7.3-2.81 (23)	
	r_0	4.6-2.52 (28)	27.3-2.81 (23)	
1975 May	r_1	52.9-3.88 (24)	54.2-4.08 (24)	2 years
	r_2	9.0-2.32 (24)	10.0-2.55 (24)	
	r_3	6.5-2.94 (24)	8.1-2.24 (24)	
	r_0	5.0-2.55 (24)	27.3-3.75 (24)	
1975 Dec.	r_1		57.5-6.30 (30)	
	r_2		8.5-2.42 (30)	
	r_3		7.0-2.40 (30)	
	r_4		28.2-3.65 (30)	
	r_0		13.0-3.56 (30)	
1976 Apr.	r_1		56.5-3.96 (30)	3 years
	r_2		9.4-2.61 (30)	
	r_3		7.3-2.41 (30)	
	r_4		24.9-5.08 (30)	
	r_0		15.0-4.34 (30)	

れることを、湖内型の生活史¹⁾との関連において考察すれば、一部に仮想的な部分は残るけれども、能取湖のニシンについて図4のような生活史を想定することができる。すなわち、ふ化後の1年間は湖の中で生活する(1年目の鱗成長と湖口の閉塞期間から判断する)。1年目の春に外海に洄游する部分集団が存在し、これがOタイプとなる。残る大部分は湖内に残留し、翌2年目の春に初産卵するが、産卵直後に外海に洄游する集団がL-2タイプを構成する。この後になお湖内に残留し、3年目以降に外海に洄游する集団がL-3タイプとなる。L-1タイプは個々の個体の成長経歴から判断して、一部はOタイプおよびL-2タイプの輪形成における変異個体に起源すると考えられるが、全体の帰属についてはなお検討を必要とする。

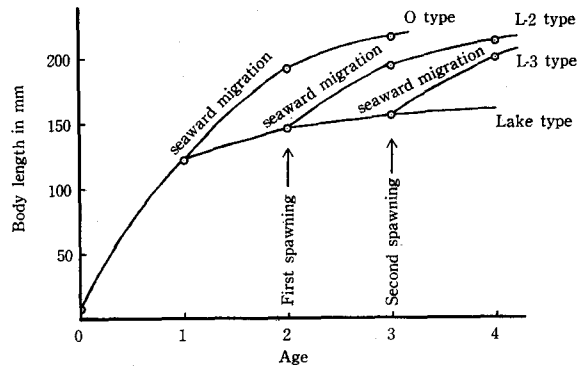


Fig. 4. Schematic diagram as to the growth and the life cycle of Notoro herring.

要 約

1. 本研究は1973年から1976年の間に採取された33標本に基づき、能取湖に棲息するニシンの生態、特に生活型を異する二つの体長群の関係を検討したものである。結果は次のように要約される。
2. 能取湖に棲息する湖内型と回帰型の鱗相を解析し、主要な鱗型として回帰型で4鱗型(O, L-1, L-2, L-3の各イブ)と湖内型で1鱗型(湖内タイプ)を分けた。
3. 湖内型および回帰型の各鱗型群について、漁獲年次別にまとめられた脊椎骨数組成を比較した結果、Oタイプの1976年標本を除き、全ての鱗型群が同一母集団からの標本であると考えられた。
4. Leeの式を用いて計算された輪条形成時の推算体長を各鱗型群について比較すると、回帰型の鱗型群は生活史のある段階においていずれも急速な成長を示したが、湖内型にはこのような成長過程が認められなかった。また、急速な成長に移る以前の回帰型の成長過程は湖内型のそれによく類似した。
5. 鱗相、成長過程および洄游生態の比較結果から各鱗型間の関係を図4のように想定した。すなわち、回帰型の各鱗型群は生活史のそれぞれの段階で湖内型群から分岐して外海に洄游し、その結果として良好な成長を獲得したものと推測した。

本研究の第1報、第2報を通じ、原稿の丁寧なご校閲を賜った北海道大学水産学部の久新健一郎教授に深く感謝いたします。

文 献

- 1) 菅野泰次 (1979). 能取湖に棲息するニシン, *Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes, の生活史. I. 体長組成, 脊椎骨数組成および鱗の輪条形成について. 北大水産彙報 **30**, 259-271.
- 2) 尾崎晃他 (1969). 西網走地域浅海漁場開発調査報告書. 昭41-43年度, 203 p. 北海道, 札幌.
- 3) R.M. Lee (1920). A review of the methods of age and growth determination in fish by means of scales. *Fish. Invest.*, Ser. II. **4**(2), 1-29.
- 4) J.H.S. Blaxter and F.G.T. Holliday (1963). The behaviour and physiology in herring and other clupeids. p 261-393. In Russell, F.S. (ed.), *Advances in Marine Biology*, Vol. 1, Academic press, London.
- 5) Ford, E. (1930). Herring investigations at Plymouth. VIII. The transition from larva to adolescent. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **16**, 723-752.
- 6) Graham et al (1972). Abundance, distribution, movements and lengths of larval herring along the western of the gulf of Maine. *Fish. Bulletin*, **70**(2), 307-321.