



Title	能取湖に棲息するニシン <i>Clupea pallasii</i> Cuvier et Valenciennesの生活史：III. 再生産特性と食性について
Author(s)	菅野, 泰次; KANNO, Yasuji
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 32(4), 316-328
Issue Date	1981-11
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/23769
Type	departmental bulletin paper
File Information	32(4)_P316-328.pdf



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

III. 再生産特性と食性について

菅野泰次*

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

III. Reproductive characteristics and feeding habits

Yasuji KANNO

Abstract

As part of the ecological studies of Notoro herring, Hokkaido, reproductive characteristics and feeding habits were examined. Materials are based on twenty seven samples out of the two ecological forms, land-locked and migratory, caught successively in Lake Notoro from 1973 to 1976.

The relation of gonad weight to body length is different in two sexes, well suited by the following allometric equations:

Female: $\log GW = -9.476 + 4.659 \cdot \log BL$

Male : $\log GW = -9.703 + 4.681 \cdot \log BL$

In fecundity, the land-locked form have 9-17 thousand eggs, but the migratory form 23-68 thousand eggs. The relation of fecundity to body length is different between the two forms, and is represented by the following equations:

land-locked: $\log F = -1.834 + 1.314 \cdot \log BL$

Migratory : $\log F = -12.16 + 5.882 \cdot \log BL$

The number of eggs per 1 gram ovary weight is about 50% higher in the land-locked form than in the migratory form, resulting from the smaller egg diameter of the former.

Gonad weight increases rapidly from September to December, showing slightly faster processes in male than in female. This increasing period corresponds to the fast growing stage in egg diameter. Spawning begins in late April and continues through May in the land-locked form, but from May to June in the migratory form, processes of gonadal development are slightly late in the migratory form.

Rate of occurrence of empty stomachs are as high as 59% in the land-locked form, 81% in the migratory form, showing a higher rate in the summer-autumn season than in the spring-summer season.

Food weight in a full stomach to body length is presumed by the following relation $FW = 0.0159 \cdot e^{0.0284 \cdot BL}$. From this formula, increasing rate of food intake per 1 cm growth in body length is calculated as 1.33.

Many kind of food items were found in the stomachs corresponding to the season in which the various organisms appear. Among them, the most important food item

* 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)

is Copepoda (Acartia, Paracalanus, Harpacticus). Occurrence rate of this item in individuals with food is about 51%, being mostly dependent upon this item in the spring-summer season than in others. The next important food items are Amphipoda and Mysidacea with a 18-21% occurrence rate, and other common food items are eggs, Gastropoda larvae and fish larvae in low occurrence below 3%. Number of food items in a fish are 1.2 on the average.

The potency of high variability in the population, is estimated from variations in food organisms eaten and reproductive characteristics between the two ecological forms, and it is considered that these factors play important roles in maintaining the herring population of Lake Notoro.

緒 言

一般に広範な分布をもつ魚種は、種の分布内部で他と隔離されたいくつかの集団を形成し、互いが形態や生態において相違するだけでなく、それぞれが独立した再生産の単位となっていることがある。魚類の場合にはこのような分集団は系統群 (subpopulation, Race) と呼ばれる。極東水域のニシンにおいては従来から多くの系統群の存在することが指摘されていたが^{1),2)}、その中でも筆者の研究している能取湖のニシンは、外海に洄游する回帰型のニシンに加えて、周年湖内に棲息する矮小個体からなる個体群 (湖内型ニシン) を産出する³⁾ という点で、極東水域のニシンの中でも特異な位置を占めている。しかも、この生態に見られる特異性は個体群の数量変動の様式とも密接な関連をもっている⁴⁾ と推測されている。

本報告は、能取湖のニシンの生活史に関する一連の研究の一部であり、生活史の中の基本的な部分を占める繁殖生態と食性について述べる。さらにこれらが、この個体群に見られる2型の生活型の存在、および個体群の維持に関連すると考えられる点について論議する。

材料と方法

研究材料として、1973年4月26日から1976年5月11日までの間に、能取湖内で連続して採取され、既に体長群の湖内型、回帰型への帰属が明らかにされた³⁾ 27標本から、解析項目に応じて適宜抽出された副次標本を使用した。

計測に当っては体長、体重を測定し、性および生殖腺の熟度段階の判定を行ない、5段階に分けた胃内容物の充満度を目視判断によって決定した後、生殖腺重量と内容を含んだ胃袋重量を計量した。

個体の代表卵径値には、卵巣の中央部の卵粒の中から、平均的な大きさをもつ真円に近い卵を20~40粒の範囲で測定し、この平均値を使用した。卵径の測定は、卵巣重量の計量直後に顕微鏡の下で生鮮の状態で行なうことを通例としたが、5月に採取された回帰型の標本では卵巣をギルソン液に固定した後に計測し、この際固定による卵径の修正は行なわなかった。

孕卵数の推定は重量法に依った。ギルソン液あるいはホルマリン液に固定した卵巣の重量を1/20g単位で計量した後、卵巣の中央部から約1gの卵塊をとり出してmgの単位まで正確に計量した。この卵塊を若干乾燥させてから、厚紙の上で卵粒を解き格子目盛のついたシャーレに入れ、低倍率の実体顕微鏡で卵数を数えた。この卵数を全体の卵巣重量に倍乗することによって孕卵数の推定値とした。

摂食した餌種については、胃内容物をもつ個体のみの、10%ホルマリン液に浸漬した胃袋を切開して内容物を取り出し、できる限り種に近い単位まで検索を行なった。また、胃内容を除いた胃袋の重量を計量し、生鮮時に計量した胃袋重量から、それを差し引いて胃内容物湿重量とした。

結 果

再生産特性

1. 産卵期における生殖腺重量

能取湖には湖内に生活して成熟し産卵する湖内型ニシンと、産卵のために外海から湖に回帰する回帰型ニシンが存在し、この両型のニシンの体長に顕著な差異のあることは既に述べた³⁾。

湖内型では一般に、体長約 11 cm の位置に 1 つの山と、13~17 cm に 2 つの山をもつ合せて 3 つの体長群が認められるが、第 1 の体長群の生殖腺は 0.01 g 以下で細い糸状を呈し、肉眼観察では雌雄の判別のつかない未熟個体からなる。第 2・第 3 の体長群は生殖腺重量が 3~15 g で、雌では黄色の成熟した透明卵を、雄では灰白色の柔らかい精巢をもっている。この体長群には未熟な生殖腺をもつ個体は全く認めることができない。年令は第 1 の体長群が満 1 才、第 2・第 3 の体長群が 2~4 才である。これに対して、産卵のために外海から回帰する回帰型ニシンは 18~26 cm の体長の 2~4 才魚からなり、生殖腺重量は 10~30 g を示して湖内型ニシンの 2 倍以上重い。また、生殖腺指数 ($GW/BW \times 10^2$) を両型間で比較しても、指数の組成には明らかな差異が見られ、回帰型が湖内型より大きな値をもっている (表 1)。

2. 体長と生殖腺重量の関係

1973 年および 1974 年の産卵期に採取された湖内型と回帰型の産卵親魚について、体長と生殖腺重量を両対数座表上に点描して、アロメトリー式 $Y = bX^k$ に対する適合度を検討した (図 1)。式中の

Table 1. Comparison of gonad index ($GW/BW \times 10^2$) between land-locked and migratory forms of Notoro herring.

Gonad index	Female		Male	
	Land-locked	Migratory	Land-locked	Migratory
1				
2				
3				
4			1	
5			0	
6			3	
7			14	4
8	1		13	3
9	1		9	0
10	7		11	14
11	10		15	8
12	10		2	4
13	6	3	2	4
14	6	5		13
15	2	15		5
16	2	6		3
17	0	9		4
18	1	2		3
19	4	3		3
20	2	9		
21		15		
22		4		
23		6		
24		2		
25		5		
26				

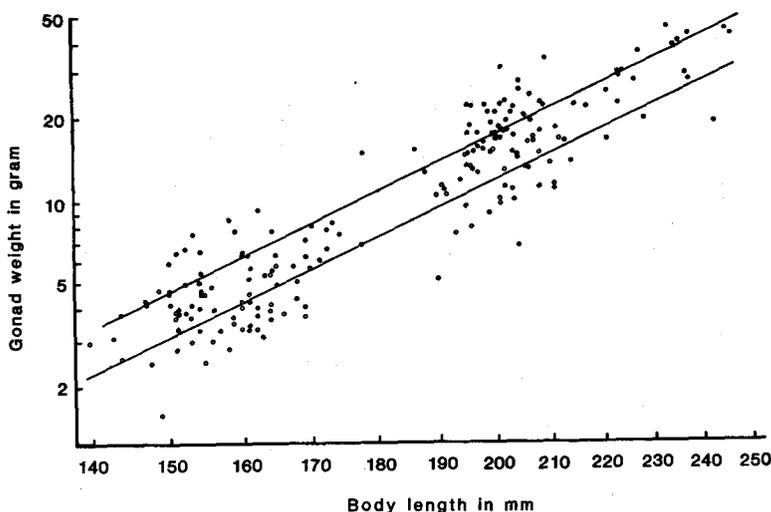


Fig. 1. Relationship of gonad weight to body length in female (●) and male (○) of Notoiro herring.

X と Y は標準体長と生殖腺重量であり、 b と k は初成長定数および比成長係数を示す。体長に対する生殖腺重量の関係は、両生活型を含む全体長範囲で直線関係となり、アロメトリー式に対する良い適合を示した。雌雄におけるそれぞれの関係式は雌： $\log GW = -9.476 + 4.659 \cdot \log BL$ 、雄： $\log GW = -9.703 + 4.681 \cdot \log BL$ と計算される。雌雄の比較では、直線の勾配において有意差は認められない ($F=0.0079$; $df=1, 186$, $p>0.5$) が、位置間に有意差が見られ ($F=214.437$; $df=1, 187$, $p<0.01$) 雌が雄よりも重い生殖腺をもつことが示された。また、アロメトリー式の比成長係数 k の値 (♀: 4.659, ♂: 4.681) は、体長-体重関係で計算された k の値 (♀: 3.453, ♂: 3.418) よりも大きく、体長の伸びに伴う生殖腺の比増重速度 ($\frac{1}{W} \frac{dW}{dt}$) が、体重のそれに比し、より大きいことを示した。このことは、体長が大きければ、それだけ再生産に消費する資源の配分割合が増加することを意味し、前節に述べた生殖腺指数における両型間の違いが、主に魚体の大きさに原因するものであることを示している。

3. 孕卵数

産卵期の雌親魚について推定された孕卵数と、再生産関連特性を湖内型と回帰型の間で比較した (表 2)。孕卵数は 15.2~16.4 cm の体長範囲にある湖内型は 9~17 千粒、19.5~23.7 cm の体長範囲にある回帰型では 23~68 千粒であった。体長と孕卵数 (F) の関係を両対数座表上に点描したところ、湖内型と回帰型はそれぞれ異なる 2 本の直線となり (図 2)、湖内型： $\log F = -1.834 + 1.314 \cdot \log BL$ 、回帰型： $\log F = -12.161 + 5.882 \cdot \log BL$ の式によって表わされた。回帰型では両変数間の相関が強く ($r=0.941$)、直線の勾配は 5.88 と極めて大きいのに反し、湖内型では相関が弱く ($r=0.227$)、無相関に関する帰無仮説検定では有意差を見出し得なかった ($t=0.738$, $p>0.1$)。湖内型の孕卵数は回帰型の関係直線の延長の上部に位置し、回帰型の回帰関係から予測されるより多い傾向を示した。

1g 生殖腺重量当りの卵数を比較すると、回帰型が 1100~1800 粒であるのに対し、湖内型は 1200~3600 粒と、分布幅が回帰型より大きかった。また、1g 当りの平均卵数でも、回帰型の 1500 粒に対し、湖内型では約 50% 多い 2200 粒を示した。1g 生殖腺重量当りの卵数は卵径と強い負相関 ($r=-0.935$) を示し、湖内型の卵粒は回帰型より一般に小型である。1g 体重当りの卵数でも、回帰型の平均が 270 粒であるのに対し、湖内型が 290 粒と若干湖内型の方が多い。

Table 2. Fecundity and other reproductive characteristics in land-locked and migratory forms of Notozo herring.

Type	Body length (mm)	Body weight (g)	Gonad weight (g)	Gonad index (%)	Fecundity ($\times 10^3$)	Egg diameter (mm)	Eggs per 1 g BW	Eggs per 1 g GW ($\times 10^3$)
Land-locked	147	32	4.2	13.1	87	.928	272	21
	147	34	4.3	12.6	90	.922	265	21
	152	33	3.9	11.8	98	.834	297	25
	152	41	5.0	12.2	125	.826	305	25
	154	39	5.5	14.1	127	.928	326	24
	154	36	4.6	12.8	102	.931	232	22
	154	40	4.7	11.8	171	.832	428	36
	156	35	4.0	11.4	100	.868	286	25
	158	44	8.6	19.5	108	1.100	245	13
	160	43	6.5	15.1	141	.961	328	22
	162	44	9.2	20.9	106	1.163	241	12
	164	43	5.6	13.0	96	.979	223	17
	Migratory	195	93	12.8	13.8	168	-	181
195		102	16.2	15.9	231	-	226	14
197		103	16.6	16.1	245	1.013	238	15
205		128	23.5	18.4	355	1.013	277	15
205		109	23.0	21.1	261	-	239	11
210		124	17.3	14.0	236	-	190	14
211		131	22.0	16.8	304	1.043	232	14
219		152	25.5	16.8	424	.983	279	17
226		170	26.5	15.6	424	.997	249	16
228		161	28.0	17.4	497	1.046	309	18
229		176	41.3	23.5	572	-	325	14
234		169	36.5	21.6	614	.929	363	17
237		200	51.5	25.8	682	-	341	13

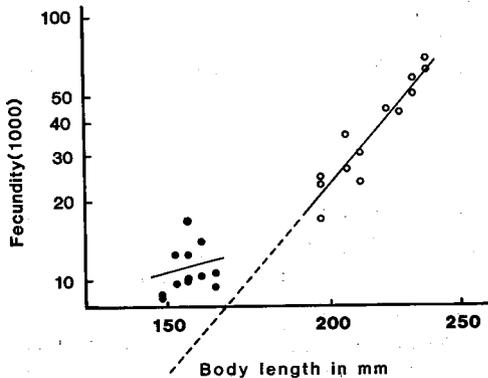


Fig. 2. Comparison of fecundity and body length relationship between land-locked (●) and migratory (○) forms of Notozo herring.

4. 生殖腺の成熟周期

湖内型ニシンの年令別の生殖腺重量の季節変化と、全年令を合せた回帰型ニシンの生殖腺重量の季節変化を図3, 4に示し、卵径の季節的推移を図5に示した。図5では解析に用いた個体数が少なかったために、湖内型と回帰型および年令の区分は行っていない。

主に標本数の多い湖内型ニシンの生殖腺重量および卵径の季節変化から、生殖腺の成熟周期を概観すると次のようである。

増大期 湖内型ニシンの生殖腺はふ化翌年の9月頃に増重を開始し、この時期から12月にかけて顕著な重量増加が認められる。数値的には9月に1g以下であった生殖腺重量が12月には雌の平均値が3.5g、

雄が4g以上に達する。この期間の生殖腺の増重曲線から判断した成熟の過程は雌より雄の増重開始の時期が早く、雄性先熟の傾向を示す。9月以降の卵巢中には、卵重の増重曲線に対応し急速に増大

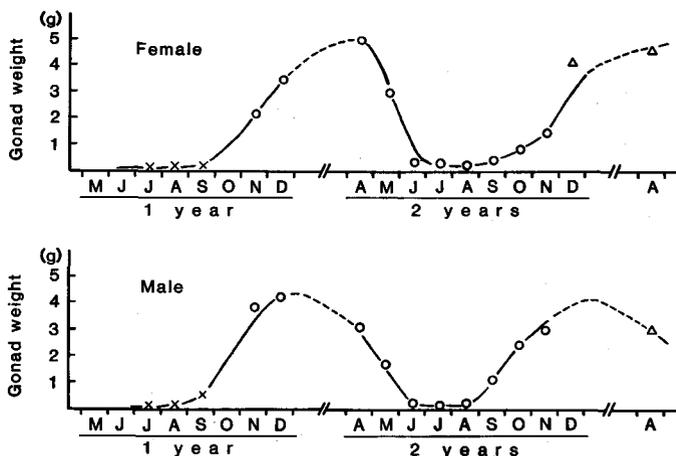


Fig. 3. Reproductive cycles represented as gonad weight in female (above) and male (below) in the land-locked form of Notoro herring; Δ for 1972, \circ for 1973 and \times for 1974 year classes.

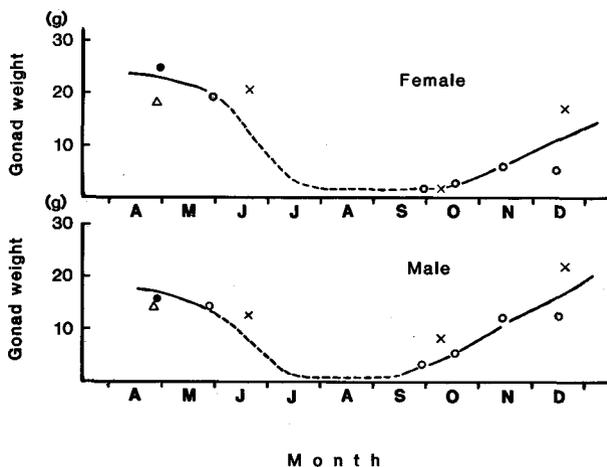


Fig. 4. Reproductive cycles represented as gonad weight in female (above) and male (below) of the migratory form of Notoro herring; Δ for 1973, \circ for 1974, \times for 1975 and \bullet for 1976 year classes respectively.

する卵 (0.4~0.8mm) と増大を抑制された卵 (0.2mm 以下) の2つの卵群が分離するのが認められ、両者の中間径の卵群は見られない。

産卵期 越冬後の4月には雌の生殖腺重量は平均5gと年間の最大値を示す。雄で若干の放精個体の出現により12月の重量より低い3gとなっている。5月に入ると、放卵・放精を終えた個体の増加で、生殖腺重量は4月より低下し、雌の平均値は3g、雄では1.7gとなる。また、この時期の卵径は0.8~1.2mmを示し、総じて回帰型が大型卵、湖内型が小型卵をもつ傾向を示す(表2)。6月の湖内型の生殖腺重量は雌雄とも1g以下となり、ほぼ放卵・放精を終えた個体だけからなる。この時期

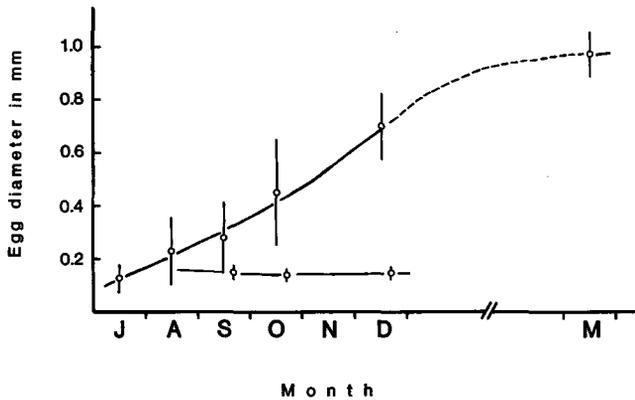


Fig. 5. Transition of egg diameter in successive months of Notozo herring. Characteristics are shown as circles (mean) and vertical lines (standard deviation).

の生殖腺は皺で囲まれた袋状を呈し、雌雄それぞれに若干の未放出の卵と精液が認められる。しかし、回帰型ニシンでは、6月に入っても抱卵している個体が多数出現し生殖腺重量の平均値もまた高い。

2回目以降の成熟過程は、9月から生殖腺重量の急速な増重が始まり、雄が先熟する傾向を含め1回目の成熟過程に類似する。また回帰型の周期においても、成熟過程の各時期が湖内型より遅れることが認められるのみで、湖内型と相同の変化を辿る。

食性

摂食の強度および餌種を知るため、1974年と1975年に能取湖内で採取された湖内型1176個体、回帰型651個体を調べ、胃内容物における摂食水準のごとの出現率と飽食量、および摂取された餌種組成について解析を行なった。ただし、餌種組成の解析では、空胃個体が多かったために、比較的摂食率の高い標本から427の摂食個体を無作為に抽出して使用した。

1. 空胃率および摂食水準の出現率

湖内型と回帰型の摂食の強度を空胃の出現率を用いて調べた(図6)。全期間を通じての空胃率は湖内型59%、回帰型81%を示して、湖内型より回帰型の方が高かった。また、湖内型の空胃率を3~

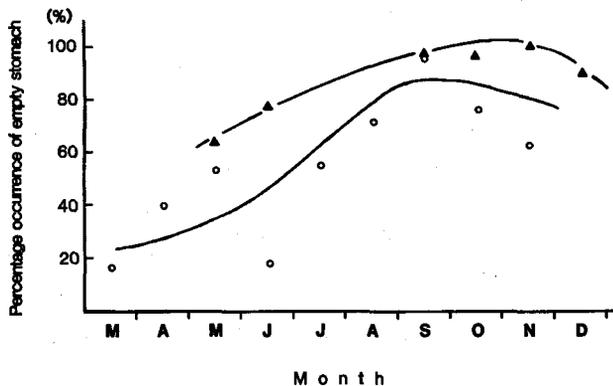


Fig. 6. Seasonal occurrences in percentage empty stomach in land-locked (o) and migratory (▲) forms of Notozo herring.

7月の春期と8~12月の秋期とで対比してみると、春期に低く(15~55%)、秋期に高い(60~95%)傾向があり、能取湖の動物プランクトンの出現量の季節変化^{8),9)}とほぼ一致した。この傾向は数値が若干高まるのみで回帰型でも同様である。

摂食水準を空胃、1/4 摂食、2/4 摂食、3/4 摂食、飽食の5段階に分け、全期間の出現率を湖内型と回帰型について比較した(図7)。両型とも空胃の出現率が断然高率を示すが、他は1/4 摂食水準の出現率が湖内型23%、回帰型15%で若干高いものの、2/4 摂食以上の水準では10%以下の低率となり、分布の型はほぼ山裾状を呈している。標本採取条件等から、厳密な統計学的判定に依拠することはできないが、この分布型はポアソン型分布に近く、低確率かつランダムなポアソン確率過程による摂食機会を暗示する。

2. 飽食曲線

体長と摂食要求量の関係を明らかにするため、飽食と判定された個体の中から、各体長階級において最も摂食量の多い20個体を選び、片対数座表上に点描したところ(図8)、体長と飽食量(FW)の関係は直線傾向となり、体長の増加に伴ない摂食量が指数関数的に増加することを示した。この飽食曲線の式は $FW=0.0159 \cdot e^{0.0284 \cdot BL}$ と計算される。いま、この式から体長10mm当りの摂食量の増加率を求めると、 $e^{0.0284 \cdot 10}=1.33$ となり、従ってほぼ2.5cmの体長増加ごとに2倍の摂食量をもつことが分かる。また、この関係式から推定される湖内型の各年令における飽食量は1才魚(BL 13 cm)が0.6g、2才魚(BL 15 cm)が1.1g、3才魚(BL 16 cm)が1.5gとなる。

3. 餌種組成

胃内容物に見出された全ての餌種(餌項目)と、最も多量に摂食され、量的に第1位を占める餌種について、月別の餌種組成を出現頻度法により示した(表3)。摂食された餌種の範囲は極めて広く、橈脚類、アミ類、十脚類、キユーマ類、等脚類、端脚類などの甲殻類および卵、クラゲ類、多毛類、巻貝幼生、稚魚、植物繊維が見出された。

年間を通じて最も多くの個体に摂食された餌種は橈脚類であった。この餌種は摂食個体中の51%に出現し、量的に第1位を占める割合は40.7%に及んで、摂食個体の実に4割以上が橈脚類に依存

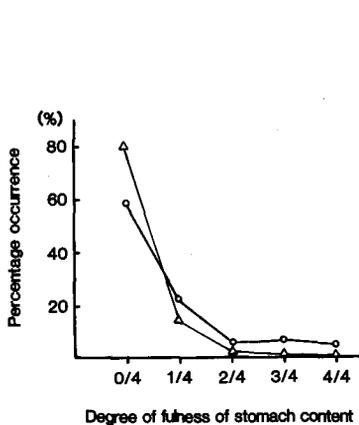


Fig. 7. Percentage occurrence of five degrees of stomach fullness in land-locked (o) and migratory (Δ) forms of Notozo herring.

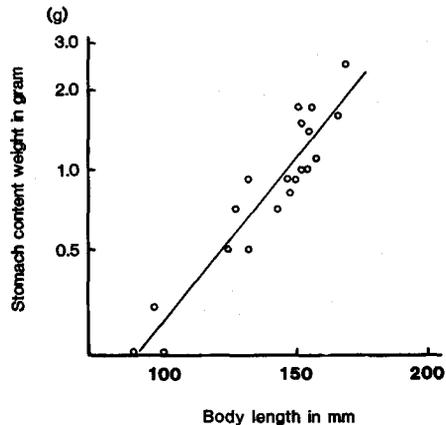


Fig. 8. Relationship of stomach content weight to body length in specimens of Notozo herring with full stomach.

Table 3. Food items and the frequencies shown as occurrence method

Food items	Mar.	Apr.	May	June
Copepoda		25(5)	37(29)	72(72)
Mysidacea	2(2)	5(3)	1(1)	1
Decapoda	2(2)			1
Cumacea				6
Isopoda		1	1(1)	
Amphipoda		42(39)	2(1)	7
Other crustacea				4
Eggs		2	26(25)	1
Coelenterata	1			
Polychaeta				
Gastropoda larvae				1
Fish larvae			6(1)	2
Plants segment		4(1)		
Digested matter		46	84	60
No-identified			4(1)	19
Fish number with food	4	48	89	76

していることが示された。橈脚類中の重要種は *Acartia* spp., *Paracalarus* sp., *Harpacticus* sp. であり、これに次いで *Pseudocalanus* sp., *Gandacea* sp., *Oncea* sp. 等が出現している。4月から7月までは橈脚類に依存する割合が特に高い。橈脚類に次ぐ重要餌種は端脚類とアミ類である。この2つの餌種は摂食個体の21%および18%に出現し、13~14%の個体がこれらの餌種を第1位で摂食している。両種の中で、端脚類は周年に亘って出現するが、アミ類は7~3月の期間に出現が多く、橈脚類の出現期とは相補的な関係にある。4番目の位置を占めるのは卵である。出現は4~8月に限られているが、摂食個体の13.3%に出現をみ、第1位の出現は7%であった。5月の標本中の26個体に摂食された卵は、卵径と出現時期から判断してニシン卵と考えられた。上記の4餌種の他には多毛類、巻貝幼生、稚魚等が認められるが、いずれも3%以下の低い出現率である。

調査の全期間を通じて認められる特徴は、餌種範囲が広く、餌種の出現の季節に応じてそれらを万遍なく摂食しているということである。全体的には、橈脚類と端脚類に主に依存し、これを補って春夏期には多毛類、巻貝、魚類等の卵と幼生を摂り、秋冬期にはアミ類を摂食して、極めて餌種の可変性に富んでいる。しかし、周年を通じての餌種範囲が広いとはいえ、個体の胃内容物は単一餌種で占められていることが多く、個体当りの出現餌種の平均数は1.2となっている。

考 察

魚類の生活史の中で、生活の場や生活の型が、個体群の数量変動に密接に関与していることは広く認められているが、とりわけ、餌および再生産に関与する諸特性は、仔魚の生残を媒介として個体群の数量変動を支配する重要な要因になっていることが多い⁵⁾⁻⁷⁾。次に結果にも見られる特徴を、生活型の分岐および個体群の維持とに関連させて検討し、能取湖のニシンの個体群動態にみられる特異性にふれてみたい。

摂食された餌種と餌の量について

図8に示したように、胃の半分以上を満たしている個体の割合は年間を通じて、僅かに10%以下の低い割合にすぎなかった。また、摂食された餌種の中で比較的多量に摂取されたのは橈脚類、小型甲殻類のラヴァ、魚卵等の微小なプランクトンが多かった。ニシン成魚の餌に適する大型プランクトンとしてはアミ類、大型の端脚類および稚魚が出現したが、いずれも出現率は摂食個体の20%以下の

of Notoro herring, in parentheses frequencies fed in first rank are shown.

July	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Total
45 (39)	9 (7)	8 (6)	20 (12)	4 (4)	220 (174)
11 (4)	26 (24)	1 (1)	15 (10)	14 (13)	76 (58)
3	1	1 (1)	1	2 (1)	11 (4)
1 (1)			1		8 (1)
			1 (1)	1	4 (2)
9 (6)	1	3 (2)	19 (7)	6 (1)	89 (56)
	3 (1)	1 (1)	3		11 (2)
25 (5)	3				57 (30)
1					2
2 (1)	1				3 (1)
1	2	1			5
1 (1)	2 (1)			1	12 (3)
					4 (1)
61	22	16	32	19	340
					23 (1)
81	41	21	48	19	427

低率であった。これらのことは、春期に *Acartia*, *Paracalanus* 等の小型橈脚類の大量発生^{8),9)}により、卵黄吸収前後の仔魚と稚幼魚の餌環境としては良好な条件が形成されるにしても、大型プランクトンを主な餌料とする成魚の周年の餌環境としては、総じて不足傾向にあることを示唆している。

また、飽食曲線式に見られるように、体長が伸長するにつれ、等比級数的に多量の餌を必要とし、例えば平均的回帰型である体長 20 cm の個体が飽食するには、10 cm の当才魚の約 17 倍の餌を必要とすると推定されるが、このことは限られた湖内に大型プランクトンが少ないこととともに、一定の体長に達した個体を外海に洄遊させる重要な要因になっていると考えられる。

卵径と孕卵数に見られる湖内型と回帰型の相違

体長-孕卵数関係および卵径に関し、湖内型と回帰型間に相違が見られ、湖内型の孕卵数が、回帰型の体長-孕卵数関係から予測される卵数よりも多数であること、および湖内型の卵粒が回帰型より小型であることが見出された。このような例は、体長-孕卵数関係¹⁰⁾⁻¹²⁾、および卵径¹³⁾⁻¹⁵⁾に幾つかの報告があり、その原因として遺伝的要因と環境的要因が共に指摘されている。能取湖のニシンの場合には、これらの現象は以下に述べる理由で産出卵数の決定時期以後の、主に餌条件の違いによる体成長の遅速と関連をもつものであると推測される。すなわち、それは (1) 能取湖のニシンは、若令において湖内型として生活し、加令と共に回帰型に移行する傾向を有するため²²⁾、生活型間の遺伝的差異は存在しないと考えられること、(2) 産出卵数の決定時期はほぼ卵黄蓄積期にあって¹⁶⁾⁻¹⁸⁾、しかも卵数決定に関与する主な要因は、この時点での魚体の大きさや栄養事情にあると考えられている^{17),19)} こと等に基ざっている。つまり、湖内型の卵数が回帰型の体長-孕卵数関係から予測されるより多数であることは、卵数決定以前の個体間の差異によるというより、卵数決定期以後の体成長において回帰型が急速、湖内型が遅速であることを原因とする見かけ上の差異と考えるべきである。また、多数の卵を限られた栄養配分で養えば、個々の卵黄蓄積は必然的に少なくなるから、湖内型に見られる卵粒の小型傾向も、成長の停滞と同じく、少ない餌摂取量を原因として引き起されたと考えられよう。このような卵粒の小型化は絶食飼育されたニジマス¹⁷⁾、海産アユに対するビワ湖のコアユ²⁰⁾ 他²¹⁾でも指摘されている。上に述べたことは、相対的に湖内型ニシンが小型の卵粒を多数産出するという結果をきたし、成魚の餌が少なく且変動的な物理環境にある湖内での再生産において繁殖効率を高める適応的効果をもたらしていると考えられる。

2つの生活型の分岐に関する要因とその生物学的意義

樺太・北海道の周辺水域には湖沼ニシンと呼ばれ、汽水域に産卵する一群のニシンが存在するが、この1系統である能取湖のニシンは、湖内型と回帰型の2つの生活型を示す個体群が、1つの湖沼の中に並存するという他の湖沼ニシンとは若干異った特徴を示している。このニシンの特異性は回帰型ニシンに加え、他の湖沼には存在しない湖内型の生活型を示す個体群が存在するという点にあるので、次にこの生活型を許容する2つの要因について述べ、併せてその生態的意義について論議する。

湖内型の存在を許容する第1の要因は産卵湖沼の地形的・水理的な条件である。湖沼ニシンに属する多くの個体群は夏期水温が20°Cを超える水深の浅い湖沼で産卵するため、一般には稚魚も成魚も湖沼で夏を越すことができない。これに反し能取湖のニシンは、18mを越す水深の深い湖沼に棲み、夏期においても水温の低い中底層で生存することが可能である。1974年以前の能取湖では、これに加えて漂砂の堆積により湖口が自然閉塞し、魚群が強制的に湖内に陸封される特異な条件も合せ備えていた。以上のような地形的・水理的な条件が湖内型を形成した第1の外的条件であったと思われる。

湖内型の存在を許す第2の要因は個体群の生物学的要因である。湖内型と回帰型の成長比較の結果は、湖内で生活する期間の長い個体群、1輪形成時の体長の小さいことが示された²²⁾。また、個体群の生態寿命に近い4才、5才と推定される高令の湖内型が存在したり、永久湖口が開き、常時外海に移出できる条件が与えられた後にも、湖内型の存在が認められること等は、環境要素と相互的な関係を保ちつつ生活型が分岐するワカサギ²³⁾、ベニザケ²⁴⁾、サクラマス²⁵⁾に似た分岐の様相を髣髴させる。现阶段でこの生物学的意義を適切に論ずるには資料不足に過ぎようが、例えば、海産ニシンが過去に辿った汽水から海洋への分布拡大の過程^{26), 27)}を再現しているとすれば、極めて興味深い現象と考える。

このような外的・内的要因によって陸封された湖内型の生物学的特性は、前述した低成長と卵数の相対的増加となって表われている。

また能取湖のニシンの生活型に両型が存在するという事は、個体群維持の側面では有利な機能を果たしていると考えられる。例えばそれは索餌水域を分散させることで、より大きな個体群量を保持することができ、長い産卵期間³⁾が、環境の一時的悪化に対する仔魚の全滅の危険を減少させることができ、また長期間に発生する餌を利用することで、仔魚間の競争を緩和し、生き残りの可能性を増大させることができる等においてである。さらに能取湖のニシンでは、複数の生活型の他にも、再生産特性に見られる変異や利用餌種の多様性などに、同種の海産ニシンと比較して、より高い可変性が認められ、これも動揺的な沿岸環境に対する有利な適応といえることができる。現在の分集団の遺伝学²⁸⁾⁻³⁰⁾は、多くの表現型における変異が、集団形成の過程で取得した遺伝的変異を根柢にもつものであることを明らかにしたが、上述のことや脊椎骨数組成の差異³¹⁾は、各地に点在するニシンの系統群が遺伝構造においても隔りをもつ分集団であることを示唆するものである。かつて、日本海に広大な産卵場を形成した春ニシンが、環境変化に適応できず衰微の道を進んだ³²⁾のに比し、湖沼ニシンが強い漁獲圧力を被りつつ⁴⁾なお存続している原因には、上述の生物学的性質の違いが重要な役割を果たしていると考えられる。

要 約

1. この研究は能取湖のニシンの生活史研究の一部を構成するもので、繁殖生態と食性の解析を内容とするものである。材料は1973年から1976年にかけて能取湖で連続して採取された27標本に依っている。

2. 能取湖のニシンの体長と生殖腺重量の関係は雌雄において異なり、それぞれ次のアロメトリー式によって表わされる。

菅野：能取湖のニシンの生活史 III. 繁殖生態と食性

$$\text{雌； } \log GW = -9.476 + 4.659 \cdot \log BL$$

$$\text{雄； } \log GW = -9.703 + 4.681 \cdot \log BL$$

3. 孕卵数は湖内型が9~17千粒、回帰型が23~68千粒の変異幅を示した。孕卵数と体長の関係は湖内型と回帰型の間で異なり、それぞれ次の式で表わされた。湖内型の孕卵数は回帰型の孕卵数-体長関係から予測されるよりも多い。

$$\text{湖内型； } \log F = -1.834 + 1.314 \cdot \log BL$$

$$\text{回帰型； } \log F = -12.161 + 5.882 \cdot \log BL$$

4. 1g生殖腺重量当りの卵数は回帰型の1500粒に対し、湖内型は2200粒を示し約50%多い。湖内型の卵粒は回帰型の卵粒より一般に小型である。

5. 能取湖のニシンの生殖腺の重量増加は9月頃に始まり、12月まで急速に増重する。増重の過程は雌より雄の方が若干早い。雌では増重期が卵径の増大期に対応する。放卵・放精個体の出現は4月末に始まる。湖内型の産卵期は5月に終了するが、回帰型では6月まで続く。回帰型の成熟過程は、全体に湖内型より若干遅れる。

6. 周年を通じての空胃率は湖内型59%、回帰型81%の高率を示し、春期より秋期において高い。

7. 体長と摂食要求量の関係式は $FW = 0.0159 \cdot e^{0.084 \cdot BL}$ と推定された。これから1cm体長増加による摂食量の増加率は1.33となる。

8. 能取湖のニシンの餌種組成は13項目の広範囲に及び、季節において出現する餌種を広く摂食した。周年を通じ最も重要な餌種は橈脚類 (Acartia, Paracalanus, Harpacticus) で、摂食個体の51%に出現が見られた。春期には橈脚類に依存する割合が特に高い。これに次ぐ重要餌種は端脚類とアミ類で18~21%に出現した。卵、多毛類、巻貝幼生、稚魚の出現率は3%以下と低い。個体当りの胃内容物中に出現する餌種数は平均1.2である。

9. 空胃率の高いこと等から、湖内は成魚にとって不十分な餌環境にあると推測された。また、再生産特性に見られる両生活型間の違いは、主に餌条件に原因するものと推測された。

10. 食性と再生産特性等に見られる変異の存在から、能取湖のニシンに内在する広い環境適応性が推測された。また、このことがニシン個体群の存続に重要な役割を果たしていると推測された。

文 献

- 1) 石田昭夫 (1952). ニシン漁業とその生物学的考察. 漁業科学叢書第4号. 57p. 水産庁調査研究部, 東京.
- 2) Ayushin (1963). Abundance dynamics of herring populations in the seas of Far East, and reasons for the introduction of fishery regulation. *Rapp. int. Explor. Mer.* 154, 262-269.
- 3) 菅野泰次 (1979). 能取湖に棲息するニシン, *Clupea pallasii* C et V, 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, 北大水産い報, 30, 259-271.
- 4) 菅野泰次 (未発表). 能取湖に棲息するニシン, *Clupea pallasii* C et V, の生活史. IV. 漁獲量変動の要因.
- 5) J. Hjort (1926). Fluctuation in the year classes of important food fishes. *J. cons. int. Explor. Mer.* 1, 5-38.
- 6) J. Hempel (1965). On the importance of larval survival for the population dynamics of marine food fish. *Rep. Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest.* 10, 13-23.
- 7) Nikolsky, G.V. (1963). Ecology of fishes. (Translated from the Russian by Kamei, K., 1964); 315p. Shin Kagaku Bunken Kankokai, Yonago. (In Japanese).
- 8) 菅野泰次 (1978). オホーツク海北海道沿岸の地域性ニシンの生態. 有用魚類大規模養殖等実験事業ニシン増養殖技術開発企業化試験報告 昭47-49年度, 北水研・水産庁研究部, 85-94.
- 9) 福田研二 (1979). 能取湖に於ける魚類の餌生物としての動物プランクトン群集の季節的変動. 昭和53年度北大水産学部漁業学科卒業論文, 26p.

- 10) J.R.G. Hislop and W.B. Hall (1974). The fecundity of whiting, *Merlangius merlangus* (L.) in the North Sea, the Minch and Iceland. *Rapp. int. Explor. Mer.* 36(1), 42-49.
- 11) L. Anokhina (1971). Maturation of Baltic and White Sea herring with special reference to variations in fecundity and egg diameter. *Ibid.* 160, 12-17.
- 12) A.C. Burd and G.V. Howlet (1974). Fecundity studies in North Sea herring. *J. cons. int. Explor. Mer.* 35(2), 107-120.
- 13) B.F. Bidgood (1974). Reproductive potential of two lake white fish populations. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 31, 1631-1639.
- 14) G. Hempel and J.H.S. Blaxter (1967). Egg weight in Atlantic herring (*Clupea harengus* L.). *J. cons. int. Explor. Mer.* 31(2), 170-175.
- 15) S.G. Soin (1971). Ecological and morphological peculiarities of the development of two forms of White sea herring (*Clupea harengus* Maris-Albi Berg). *Rapp. int. Explor. Mer.* 160, 42-45.
- 16) 山本喜一郎 (1964). 生殖腺の成熟過程. 昭和 39 年度日本水産学会年会シンポジウム講演要旨. 37p.
- 17) 加藤植一 (1975). ニジマスの成長と再生産諸形質の関係. 淡水研報. 25(2), 83-115.
- 18) V.M. Naumov (1959). The ovogenesis and ecology of the sexual cycle of the Murmansk herring (*Clupea harengus harengus* L.). *U.S. Fish and Wildlife Service, Spec. Sci. Rep. Fish. No.* 327, 203-261.
- 19) D.P. Scott (1962). Effect of food quantity on fecundity of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 19, 715-731.
- 20) 本間義治・田村栄光 (1962). ビワ湖産のコアユの生殖腺における周年変化. 魚類学雑誌. 9, 135-152.
- 21) О.Ф. Сакуш (1965). 移殖水域におけるガルブーシャの配偶子形成および性周期の変化の発生. 魚学諸問題 5(4). 崎浦治之訳. ソ連北洋漁業関係文献集. 74, 93-111.
- 22) 菅野泰次 (1980). 能取湖に棲息するニシン, *Clupea pallasii* C et V, 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, 北大水産い報. 31, 175-183.
- 23) K. Hamada (1961). Taxonomic and ecological studies of the genus *Hypomesus* of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 9(1), 1-55.
- 24) W.E. Ricker (1938). "Residual" and Kokanee salmon in Cultus lake. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 4, 192-218.
- 25) 久保達郎 (1974). サクラマス幼魚の相分化と変態の様相. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 28, 9-26.
- 26) А.И. Фролов (1968). サハリン水域の湖沼ニシンの分布と生息条件. 太平洋漁業・海洋学研究所報告 65. 平野義見訳 (1970). 日ソ漁業科学協力翻訳印刷文献ニシン編. p. 81-103, 水産庁, 東京.
- 27) J.H.S. Blaxter and F.G.T. Holliday (1963). The behaviour and physiology of herring and other clupeids. p 261-393. In Russell, F.S. (ed.), *Advances in Marine Biology.* 410p. Academic Press, London.
- 28) L.E. Mettler and T.G. Gregg (1969). *Population genetics and evolution.* (Translated from the English by Yoshikawa, H., 1971), 252p. Kyoritsu Shuppan, Tokyo. (In Japanese).
- 29) 森島啓子 (1974). 集団の分化と表現型の可変性. p. 145-174. 大島長造ら編, 集団の適応と進化. 270p. 朝倉書店, 東京.
- 30) Barlow, G.W. (1961). Causes and significance of morphological variation in fishes. *Syst. Zool.* 10, 105-117.
- 31) 菅野泰次 (未発表). 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
- 32) S. Motoda and Y. Hirano (1963). Review of Japanese herring investigations. *Rapp. cons. int. Explor. Mer.* 154, 249-261.