



Title	能取湖に棲息するニシン, <i>Clupea pallasii</i> Cuvier et Valenciennesの生活史 : IV. 年齢組成および漁獲量変動の要因
Author(s)	菅野, 泰次; KANNO, Yasuji
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 38(4), 358-365
Issue Date	1987-11
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/23971
Type	departmental bulletin paper
File Information	38(4)_P358-365.pdf



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

IV. 年齢組成および漁獲量変動の要因

菅野泰次*

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

IV. Age composition and the fluctuation of annual landings

Yasuji KANNO*

Abstract

Age compositions and annual landings of the Notoro herring *Clupea pallasii* were studied to explain an important factor of population fluctuation.

Yearly changes in population composition have been identified based on four types of scale patterns. Of those, the adult mortality rate of about 0.8 was calculated from the age compositions of two main scale pattern classifications.

Path coefficients were calculated from the correlation among the time series of the annual landings with time lag. It was consequently recognized that a significant linear relation exists between two landing series with a two year time lag.

In contrasting the ecology of the Notoro herring with the Hokkaido spring herring, one of the factors responsible for the annual fluctuation of the Notoro herring population may be a density-dependent parent-progeny relationship.

緒 言

著者はこれまでの研究^{1,2)}で、能取湖に産卵するニシン個体群は湖内型の生活型を持つなど、太平洋ニシンの中でも特異な生態を示すことを明らかにした。また、この生態が個体群の数量変動の様式とも密接に関連していることを予想した³⁾。本報告では、主に漁獲量を解析することにより変動様式の特徴を示すとともに、この特徴が個体群の生態といかなる関連をもつかについて検討する。

材 料 と 方 法

漁業の状態

能取湖は行政上、内水面として扱われ、西網走漁業協同組合が32の漁業権数を保有している。この漁業権は湖内に限られ、海面漁業にまでは及ばない。この漁業権を実際に行使するのは卵原

* 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)

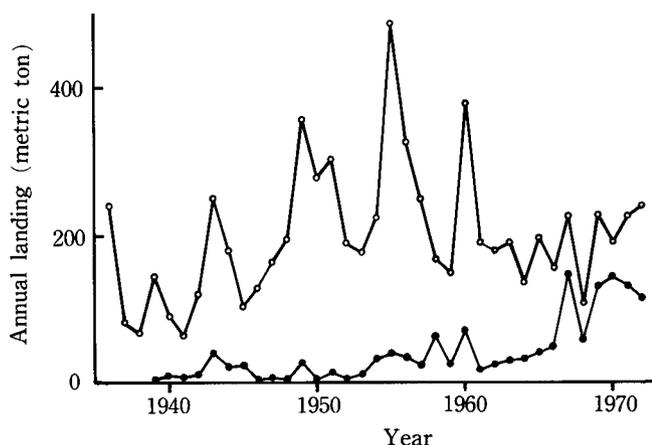


Fig. 1. Fluctuations of annual landings for all species of fishes and herring caught in the Lake Notoro. "○" indicates whole landings, "●" indicates herring.

内および能取の両地区に居住する漁家で、実操作件数は27-32の範囲である。この状況は漁獲統計が記録された1930年代以降、1,2の変動が認められるのみで概数は変ることなく続いている。

能取湖内の漁業はホタテガイ、マガキ、ツブ類、ニシン、サヨリ、カレイ類、コマイ、ボラ類、チカ、キュウリウオなど12の魚種漁業に分けられていて、漁具の種類および規模、操業期間、操業区域について組合規則が定められている。この湖の魚類の年漁獲量は70-450トンであり、主に刺網と定置網によっている¹⁾。この中で、カレイ類とニシンが産業的に最も重要な位置を占め、ニシンの年漁獲量は20-180トンである。

能取湖の漁業は2,3月にカレイ類とコマイを対象とする氷下の刺網漁業によって始まる。4月下旬に湖面を覆っていた氷が融けると、刺網、小型定置網および“ふくべ”と呼ばれる胴網によって、5-6月の期間はカレイ類とニシンの漁業が行なわれる。この時期には、これらと並行して

Table 1. Composition of scale types in the migratory herring, from 1973 to 1976.

Sampling date	Scale type				Total
	O	L-1	L-2	L-3	
'73 Apr. 26	14	13	13	9	49
'74 May 24	10	35	3	0	48
Sep. 25	6	12	21	6	45
Oct. 14	3	4	16	4	27
Nov. 11	21	11	23	4	59
Dec. 11	7	8	29	3	47
'75 May 2	13	10	26	3	52
Jun. 17	21	12	20	0	53
Oct. 7	14	1	32	0	47
Dec. 17	10	6	30	1	47
'76 Apr. 23	34	19	65	6	124

桁網によるホタテガイ漁業が行なわれる。7-8月には漁獲量は少ないがカレイ類、サヨリ、ツブ類、ボラ類の漁業が行なわれ、10-12月の期間はカレイ類、チカ、その他の雑魚が漁獲される。湖口の閉塞¹⁾の時期が遅れ、外海から回帰型のニシンが回遊してくる年には、量は少ないが、秋ニシン漁が行なわれることになる。

材 料

漁獲量の変動の要因を明らかにするため、ニシン成魚の生残率の推定を行ない、また漁獲量の変動に関する2つの解析を行なった。生残率の推定に用いた魚体標本は1973年から1976年の間に能取湖内で採取した11標本の中の、回帰型に属する598個体である* (表1)。湖内型ニシンは回帰型への年々の移行があるため、年齢組成から生残率を推定出来ないと考えられたので、解析には含めなかった。年齢の決定は既報²⁾で述べた方法によっているが、L-2鱗型群に属する131個体については、年齢が確定出来なかったので解析には含めていない。漁獲量の解析に用いたニシンの漁獲記録は1939年から1972年にいたる34年間に能取湖内で漁獲されたニシンに関する西網走漁業協同組合の漁獲統計によるもので、その年次変化は図1に示すとおりである。

結 果

成魚の生残率

鱗型群の出現組成は標本ごとにかなり変動的である(表1)。全体的には、O型、L-2型が優勢な鱗型群であるのに反し、L-1型とL-3型は比較的劣勢な鱗型群である。この中のO型、L-2型およびL-3型の鱗型群について、個体ごとに体長および輪条数の両者を考慮することにより467個体の年齢を決定した。この中で1才魚は24個体(5%)、2才魚は164個体(35%)、3才魚は190個体(41%)、4才魚は84個体(18%)であり、5、6才魚は僅かに5個体(1%)出現したに過ぎなかった。

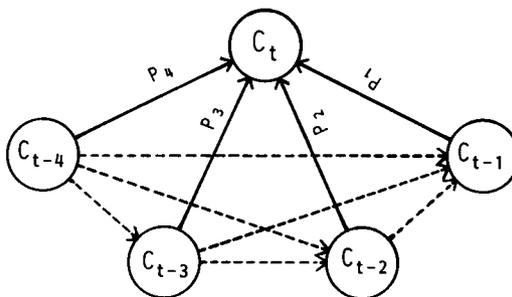
能取湖のニシンは鱗型群ごとに湖内型から回帰型に移行する時の年齢が異なるため、全鱗型群を合せた標本の年齢組成は必ずしも正確な生残過程を示さない²⁾。そこで、鱗型群中で個体数が多い

Table 2. Age compositions of annual samples and annual landings during 1973-1976 in Notoro herring.

Year		Age					Sample weight (kg)	Annual landing (ton)
		1	2	3	4	5		
1973	Sample	0	0	22	5	0	27	2.883
	Landing (10 ³)	0	0	160	36	0	196	
1974	Sample	20	110	8	1	0	139	14.115
	Landing (10 ³)	180	990	72	9	0	1251	
1975	Sample	4	50	109	3	0	166	18.599
	Landing (10 ³)	18	220	481	13	0	732	
1976	Sample	0	0	35	64	0	99	14.226
	Landing (10 ³)	0	0	64	117	0	181	

* 能取湖のニシンは、周年湖に棲息する湖内型と、産卵期の一時期に湖に回遊する回帰型ニシンに分けられ、回帰型はさらに、鱗相によって典型的な4つの鱗型群O型、L-1型、L-2型、L-3型に分けられる。鱗型群の区分およびその生態的特性については前報²⁾で報告した。

Fig. 2. Recruitment model for Notoro herring. c_t shows an annual landing series of herring during 1989-1972, C_{t-i} ($i=1, 2, 3, 4$) show the annual landing series with time lag of i years prior to C_t , and p_i are the path coefficients. Path coefficients for indirect allow lines (dotted) are not computed.



く、しかも 2+ 時までには回帰型への移行を完了した O 型および L-2 型のみ資料から標本中の年齢組成を求め、さらに、これらの組成を漁獲量で重みづけをすることによって漁獲物中の年齢組成に換算した (表 2)。この資料に基づき田内の式⁴⁾によって 3 才から 4 才にいたる生残率を計算すると次のようである。

$$S_{3-4} = (9 + 13 + 117) / (160 + 72 + 481) = 0.195$$

ただし、この生残率は 1970 年から 1972 年の 3 年間の平均的な値である。

時間差をもつ漁獲量間の関係

能取湖のニシンは 2 才で始めて繁殖年齢に達し、また 5 年以上生存する個体は極めて少ないことが分っている²⁾。このような魚類個体群の構成は次式で表わすことができる。

$$S(t) = R_1 + R_2 + R_3 + R_4 + e(t) \dots \dots \dots (1)$$

- $S(t)$: t 年度における漁獲対象資源量
- R_1 : 年前 ($t-1$) の漁獲の対象になった資源中の生残り量
- R_i : i 年前 ($t-i$) の漁獲対象親魚資源からの子世代の加入量 ($i=2, 3, 4$)
- $e(t)$: 移入魚, 移出魚等による誤差要因

能取湖では漁獲記録のある 1930 年代以降、定置網および刺網の漁具数が 28-30 にはほぼ一定しており、また漁業の形態も大きく変わっていないので、漁獲量は漁獲対象資源の相対量を反映する資源指数と見なすことができる。

いま 1939 年から 1972 年までの能取湖のニシンの漁獲量系列を C_t ($t=1, 2, \dots, 34$) とし、これに対して過去方向に 1, 2, 3, 4 の年度差をもつ漁獲量系列を $C_{t-1}, C_{t-2}, C_{t-3}, C_{t-4}$ とする。 C_t は資源指数の系列と見なすことができるので、 C_t は基準年度の資源指数系列、 C_{t-1}, \dots, C_{t-4} は 1 年から 4 年までの時間差をもつ資源指数系列と読みかえることが出来る。 C_t の量を規定する加入構造を図 2 に示す。図中の矢印は時間差をもつ指数系列が矢の示す方向に (1) 式に対応する加入関係を持つことを示す。この構造を考慮することにより、調査期間中の $S(t)$ に対する R_i ($i=1, 2, 3, 4$) の寄与の大きさは系列相互間の相関係数から、パス係数を計算することにより推定される。資源構造の中の系列の数は、能取湖では 5 才以上生きのびる親魚の割合が極めて少ないことから、4 年前の指数系列まで取りあげれば十分であると考えた。

図 2 の加入構造をもとに、Wright⁴⁾ の構造方程式

$$C_t = p_1 \cdot C_{t-1} + p_2 \cdot C_{t-2} + p_3 \cdot C_{t-3} + p_4 \cdot C_{t-4} + \epsilon_t \dots \dots \dots (2)$$

を作り、パス係数 p_i ($i=1, 2, 3, 4$) を $r_{ij} = \sum p_{ik} \cdot r_{jk}$ の関係を用いて計算した。ここで r は単相関係

Table 3. Path coefficients and multiple R² calculated from annual landing series of Notoro herring after the recruit model in Figure 2.

Annual landing series	Correlation coefficient (r)	Path coefficient (Pc)	F test for pc	Multiple R ²
C _{t-1}	0.564*	0.278	2.335	0.318
C _{t-2}	0.663*	0.536	7.455*	0.490
C _{t-3}	0.465*	0.001	0.000	0.490
C _{t-4}	0.443*	-0.047	0.064	0.491

* Significant at 5% level

数, p_l はパス係数であり, l は従属変数, j は独立変数, k は l と関連する全変数を示す。実際の計算では系列変数間の線形性を保つため, 漁獲量系列を対数変換して計算している。

Wright⁵⁾, Li⁶⁾ により, パス解析は矢印で結ばれる系列変数間の相関係数を直接効果と間接効果に分離し, パス係数 p_l(i=1, 2, 3, 4) は直接効果を表わすものである。パス係数は標準偏回帰係数に等しい⁶⁾。

計算結果を表 3 に示す。単相関係数の値はいずれの系列変数の場合も高く有意である。これは, 年度が下るに従って漁獲量 C_t が傾向的に増加する変動を系列間で共通することと, 独立変数相互の依存関係に基づく間接効果によるものである。パス係数の値は p₁(0.278) と p₂(0.536) が高く, p₁=0 の帰無仮説に対して p₂ において有意である。C_{t-3} および C_{t-4} のパス係数の値はほとんど 0 に近い。

規準系列 C_t の変動に対する他の系列の寄与の大きさをみると C_{t-1} と C_{t-2} の 2 系列を合せた寄与率は 49.0% であり, C_t の分散に対するこれらの変数の寄与の割合は, C_{t-1} が 6%, C_{t-2} が 18%, C_{t-3} および C_{t-4} が 1% 以下, 変動傾向を系列間で共通にすることなどの間接効果による割合が 26% 程度と推定される。C_t の分散のうち, 加入構造に含まれる変数によって起こされる分散の割合と, それ以外の要因による割合が各々, 約 50% になっている。

漁獲量の変動に見られる周期性

能取湖のニシンの年漁獲量は年次が下るに従って, 漁獲量が増加する傾向変動を示し, 対数値で推定した傾向線は $\hat{C}_t = 0.97948 - 0.001008 \cdot t + 0.0010696 \cdot t^2$ と表わされる。いま, 漁獲量系列の対数値 C_t から傾向曲線 \hat{C}_t を差し引いたときの変差成分 X_t が, 正規分布型の標本空間 Q に従う定常過程で表わされる確率変数 X_t(ω) になっていると考え, それに含まれる周波数 ω の波の強さを次式 (3) によりパワースペクトル密度 $\hat{f}(\lambda)$ として計算した。

$$\hat{f}(\lambda) = \frac{2}{\pi} \sum_{h=0}^m \varepsilon_h R(h) \cdot \cos 2\pi h \lambda \dots\dots\dots (3)$$

$$\begin{cases} \varepsilon_h = 1 \dots\dots 0 < h < m \\ \varepsilon_h = 1/2 \dots h = 0, m \end{cases}$$

ここで R(h) は年度差 h をもつ自己共分散系列であり, m はスペクトル分割数で, ここでは 20 と計算している。hamming の window により平滑化したパワースペクトル密度を $\hat{f}(\lambda)$ で表わし図 3 に示した。 $\hat{f}(\lambda)$ は X_t(ω) に含まれる周波数 λ の波の振幅の 2 乗平均を示している。図から微弱な周期成分が 3 年および 6 年に, 卓越する周期成分が約 2 年および 13 年に存在していることが

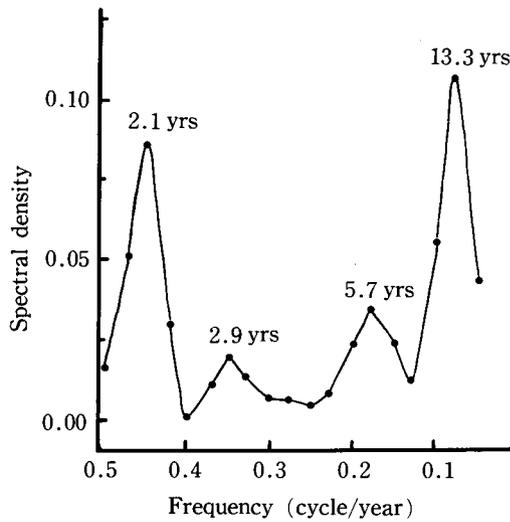


Fig. 3. Smoothed power spectral density function for log-transformed herring landing data.

認められる。

考 察

個体群内部での量的関係

表1に見るように鱗型群の組成は標本によりかなり特異である。このことはそれぞれの鱗型群を分岐する個体群の内部構造が不安定であるか、あるいは各鱗型群が互いに交流しない独立な単位として行動することを示唆しているが、いずれにせよ、標本の年齢構成の安定性を損う大きな要因になっている。0.195の生残率はこのような不安定な背景の下に推定された値であることを考慮しなければならない。しかし一方、能取湖内と湖口の周辺の比較的狭い沿岸海域での過大と思える漁業規模、および5才以上の高齢個体の稀な出現頻度から判断すれば、0.8を越す死亡率は漁獲の実態を反映した推定値になっている事が推測される。それゆえ、死亡率の厳密な推定問題についてはまだ討論の余地を残すとはいえ、この結果が適正漁獲をかなり上回ることを示すことは確かだ、さらにこのことは、この湖のニシン個体群の特徴である若齢性と平均体長の低さに結果していると考えられる。

次に、指数系列間の関係を示すパス係数を見ると、 C_t 系列に対する他の系列の寄与の大きさは C_{t-1} と C_{t-2} がともに大きく、 $p_1=0.28$, $p_2=0.54$ の値を示した。このことは C_t の変動が C_{t-1} と C_{t-2} の2つの漁獲量系列と最も大きく関わっていることを示している。 p_1 の値が0.28とかなり大きいのは、ある年の漁獲量と翌年の漁獲量が相関することを意味し、漁獲対象資源の生残りの効果を表わしていると考えられる。一方、 p_2 の値が0.54と係数中の最大の値を示すことは、2才で初産卵する親魚とその子世代の量的関係が最も強いことを示すものであり、この関係の強さは漁獲系列の周期成分を示すパワースペクトル密度に2年周期の卓越波が出現することによっても推察される。

生活様式と数量変動様式との関係

近年の日本近海のニシン研究の最大の課題は、個体群の数量変動を支配する要因を明らかにするという点にあった。日本海の春ニシン（樺太北海道系ニシン）を包括的な資料によって検討した Motoda and Hirano⁷⁾ は、このニシンの衰退の原因を産卵水域の水温の上昇に帰着されると推論した。この問題に関しては、能取湖のニシンの生態と春ニシンの生態を比較することによって、さらに両者の特徴を検討することができると思われるので、次に若干の考察を述べる。

海産魚類では、利用資源に添加する加入量が、主に物理的な環境要因の年度的な特性、もしくは環境の許容量によって決定する場合と、親の量や同一水域に棲息する魚種間の密度調節の機構によって決定する場合があり⁸⁾、どちらが主要因であるかによって、個体群の数量変動の型が規定されると考えられる。前者の場合には、仔魚の生残に対する環境の適否により、卓越発生年級群を生じ、数量変動の型は不規則かつ大変動型となるが、後者の要因による場合には、傾向的な変動かあるいは小変動型になりやすい。

さて、能取湖のニシンには 0.8 を越す極めて高い死亡率と、親世代と子世代間に量的比例関係が見出された。これに対して往年の春ニシンでは、年死亡率が 0.4 程度と低く⁹⁾、かつ親世代と子世代間にも量的関係は認められず⁹⁾、個体群の数量変動は主に卓越発生に原因するものと考えられてきた⁷⁻⁹⁾。この両者の違いは、先に述べた棲息水域の違いに基づく密度関係の有無によって説明することができると思われる。

日本海沿岸に産卵場をもつ春ニシンは、孵化後直ちに海流によって北方に運ばれる。最も死亡の大きい仔・稚魚期の沿岸環境は変動的であり、移送された水域に充分の餌があるかどうかは偶然的である。春ニシンの仔魚の生残要因を究明する実証的研究は行なわれなかったけれども、同じ回游性の大西洋のニシンでは、仔魚期において移送された海域の餌条件が生残率を左右する重要な要因であることが知られており^{8,13)}、卓越年級群の発生はこのことと密接な関係をもっている。おそらく、春ニシンの場合にも同様な機構による年級変動を考察することができる。

これに反して能取湖では、湖口が狭くかつ 1 年の半期にわたって閉鎖されるため、多くの点で沿岸とは異なる環境が形成される。陸水が流入するために汽水性の特殊な水理条件を形成し、共棲する生物種が限定される。海岸湖沼に共通の富栄養的傾向を有するため^{10,11)}、微小プランクトンの発生が旺盛で、仔稚魚にとっては十分の餌が供給されやすい¹²⁾。しかも、湖口が小さいため、湖口を通じての捕食魚の侵入と外海への仔魚の逸散は最少に押さえられる。水温・塩分濃度の変化幅が沿岸域より大きく不利な条件もあるが、これらはニシンの仔魚の生残にとって制限要因とはならない^{14,15)}。概して、湖内環境はニシンにとって保護的な環境条件というべきである。成魚期の高い漁獲死亡にも拘らず、個体群が衰滅傾向を示さないのは、上述した湖沼の保護的な環境条件が大きく貢献しているためだと考えられる。また、それは菅野⁹⁾ が指摘するように、矮小成熟、若齢産卵、湖沼親和性等に示されるこの個体群の特殊な性質に支えられた上での事であろう。結論的にいえば、生残の型あるいは数量変動の型は、個体群の生活様式と密接な関連をもっていて、湖沼型のニシンでは、外洋型ニシンがうける直接的な海洋変動の影響を、湖沼を棲息場とすることによりまぬがれているということが出来る。

要 約

1. 能取湖のニシンの鱗型群ごとの出現組成は、標本によりかなり特異的である。
2. 鱗型群ごとの年齢組成から、成魚の年生残率を計算したところ、0.195 の低い値を示した。この低い生残率は、主に漁獲の大きさに原因するものと考えられる。

3. 年度差をもつ漁獲量間の相関関係を解析した結果、2年の時間差をもつ漁獲量間に有意な相関が認められ、2才親魚と、その子世代の量的関連を示すことが推測された。パワースペクトル密度からも、2年周期の存在が確認された。

4. 能取湖のニシンの生態を春ニシンの生態と対比し、漁獲量変動の要因を考察した。親子世代間の量的関係は、春ニシンと能取湖のニシンの数量変動要因の相違を示唆している。能取湖のニシンが、高い死亡率にも拘らず、資源を維持しているのは、湖沼が仔魚にとって、良好な餌料環境になっているためと考えられる。

本研究に当り、原稿の丁寧なご校閲を賜った北海道大学水産学部久新健一郎教授に対し、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* 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.
- 2) 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.
- 3) 菅野泰次 (1981). 能取湖に棲息するニシン, *Clupea pallasii* C et V, の生活史 III. 再生産特性と食性について, 北大水産い報, **32**, 316-328.
- 4) 田内森三郎 (1963). 演習漁業物理学, 116 p, 恒星社厚生閣, 東京.
- 5) Wright, S. (1960). Path coefficients and path regression: alternative or complementary concepts. *Biometrics*, **16**, 189-202.
- 6) Li, C.C. (1956). The concept of path coefficient and its impact on population genetics. *Biometrics*, **12**, 190-210.
- 7) Motoda, S. and Hirano, Y. (1961). Review of Japanese herring investigations. *Rap. p.-v. Reun. cons. int. Explor. Mer.* **154**, 240-261.
- 8) Hempel, G. (1965). On the importance of larval survival for the population dynamics of food fish. *Rep. Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest.*, **10**, 13-23.
- 9) 花村宣彦 (1963). 北海道の春ニシンの漁況予報に関する研究, 北水研報告, **20**, 1-66.
- 10) 黒田久仁雄・小原昭男・田中正午 (1958). 汽水湖の利用. 第一報. 能取湖の水質について, 北水試報告, (18), 22-26.
- 11) 菊地和夫 (1978). 能取湖における水質環境の年変化特に COD と栄養塩について, 北水試月報, **32**(1), 1-3.
- 12) 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殖技術開発企業化試験報告, 昭和 47-49 年度, 水産庁研究部, 85-94.
- 13) Hempel, G. and Blaxter, J.H.S. (1967). Egg weight in Atlantic herring (*Clupea harengus*). *J. Cons. int. Explor. Mer.*, **31**, 170-175.
- 14) 倉田 博 (1959). ニシンの稚魚の飼育について, 北水研報告, (20). 117-138.
- 15) Alderdice, D.F. and Velsen, F.P. (1971). Some effects of salinity and temperature on early development of pacific herring. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **28**, 1545-1562.