HOKKAIDO UNIVERSITY

| | |
|---|---|
| Title | バイオロギングシステムを用いた太平洋ニシンの産卵回遊に関する研究 |
| Author(s) | 富安, 信 |
| Degree Grantor | 北海道大学 |
| Degree Name | 博士(環境科学) |
| Dissertation Number | 甲第13114号 |
| Issue Date | 2018-03-22 |
| DOI | https://doi.org/10.14943/doctoral.k13114 |
| Doc URL | https://hdl.handle.net/2115/73139 |
| Type | doctoral thesis |
| File Information | Makoto_Tomiyasu.pdf |

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

**博士論文**

# バイオロギングシステムを用いた
# 太平洋ニシンの産卵回遊に関する研究
# (Study on Spawning Migration of Pacific herring *Clupea Pallasii* using bio-logging system)

**北海道大学大学院環境科学院**

**富安 信**

**平成 30 年 (2018)**

# 学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士（環境科学）　　氏　名　富安　信

## 学 位 論 文 題 名

バイオロギングシステムを用いた太平洋ニシンの産卵回遊に関する研究
(Study on spawning migration of Pacific herring *Clupea pallasii* using bio-logging system)

イワシ類を代表とした多獲性の小型浮魚類は，環境変動や漁業活動の影響を強く受け資源量を大きく変動させるため，その資源動態を考慮した上での利用が欠かせない．加えて，ニシンのように産卵を通じて沿岸域を利用する種においては，対象種の栽培技術の確立と共にその産卵生態を加味した効果的な漁獲規制や保護管理を考案していく必要がある．しかしながら多くの沿岸性の小型浮魚類において水中の行動を連続的に追いかけることは困難であり，産卵生態の理解は限定的であった．そこで本研究では，小型のセンサーや発信機を用いて連続的に個体の行動を追跡するバイオロギングシステムを太平洋ニシン *Clupea Pallasii* に導入し，ニシンの産卵生態を解明することを目的とした．また，明らかになった産卵生態を基に今後のニシンの資源管理，持続的漁業のための最適な操業方法の提案を行った．

序論に続く第 1 章では，小型浮魚類であるニシンへ，データロガーやピンガーの各種計測機器の導入を試み，装着の影響や生存期間について検証した．北海道内の標津，厚岸周辺海域の定置網にて漁獲されたニシン 564 個体中 261 個体へ計測機器を導入し，実験条件，機器の種類，個体の大きさに着目して導入の影響を調べた．解析の結果，ニシンの生存率はハンドリングや輸送中の脱鱗によって大きく影響を受けており，脱鱗に配慮して実験を行うことで短時間での斃死を減少させ，最長で 21 日間の生存を確認することができた．加えて，導入する機器と個体重量とのバランス，実験環境の水温，同所的な群れの大きさなども機器を装着した個体の生存に影響すると推察された．

第 2 章では，大型実験水槽にニシンの群れを放流し，ロガーを用いて複数個体の遊泳行動

を計測すると共に，群れの構造の直接観察を並行し，個体における行動パターンの評価と，個体の遊泳と群れの構造との関係性を検証した．また定置網内に複数のロガー装着個体を放流し，屋内で検証した個体と群れの関係性を検証することで，自然下での群れ構造の推定を試みた．2016 年の実験では，ロガー装着個体を含む大きな群れが形成され，個体が夜間に分散して積極的に移動する傾向にあることが可視化できた．加えて 2017 年の実験では，加速度記録から個体の定常行動を分類し，また産卵行動を遊泳深度データの水槽底面への短期的な集中として検出することが可能となった．群れの構造解析は 2016 年の実験データを用いて行い，その構造は個体の遊泳傾向同様に，昼に密集し夜に分散することが確認された．すなわち，群れ内の複数のロガー装着個体における遊泳深度差(VND)や各 VND の継続時間に昼夜で有意な差が現れていた．このことからも，ロガー記録から群れの構造を推定することは可能であると考えられた．加えて，定置網内の実験においても VND やその継続時間には昼夜での有意な差が見られた．しかしながら，野外での群れ構造の評価には，群れの規模の変化や奥行き方向への群れの広がりによる影響が存在するため，それらを考慮した実験、解析が必要であると考えられた．

第 3 章では，野外でニシン親魚の回遊を追跡した．2016 年と 2017 年に，北海道東部の厚岸湾・厚岸湖にて，157 個体へのロガー・ピンガーの装着・放流を行い，最大 513 時間(21 日間)の追跡に成功した．また並行して，調査期間中の漁獲物の年齢，尾叉長，成熟度における変化を調べたところ，個体は 1 月ごろから沿岸域に来遊するものの産卵自体は 3 月初旬から始める傾向にあり，また来遊・成熟のタイミングは高齢個体で早く，若齢個体で遅い傾向にあった．ロガー・ピンガーで追跡した個体の行動パターンは，湾での長期間の滞在，湖への移動，沖までの分散が確認された．湾での滞在は，個体が成熟しきるまでの間に起こると考えられ，水槽実験同様に昼夜での遊泳深度変化が観察された．湖への移動は，放流後 12-48 時間の短時間で起き，放精中の個体の再捕や湖奥でのニシン卵の発見などからも，湖内での産卵のために起きたものと考えられた．湖へ移動中は，昼夜通して個体の鉛直移動傾向が強く，大西洋ニシンでの報告と同様に産卵直前には産卵場の探索を優先しているものと考えられた．また湖奥では，湖の底面で長時間遊泳する様子が見られ，野外での産卵行動の検出可能性が示された．さらに湖へ進入する際のタイミング，湖奥へ現れる際のタイミングは，夜間の満ち潮の時間帯に集中する傾向にあり，効率的な移動や受精率の増加に寄与していたと推察された．沖への分散は産卵後に見られると考えられ，短い間で沖への移動が見られたことから，産卵後には速やかに沿岸域から離れる傾向にあることがわかった．群れ構造の推定は，短時間ではあるが 5 個体の遊泳から検出され，野外での群れ構造の一端を垣間見

ることができた．以上より，厚岸における太平洋ニシンの産卵個体群は，年級群ごとの資源規模，厚岸湾・湖の水温，結氷の状況によって来遊，成熟タイミングが異なり，成熟度に応じて異なる行動パターンを示すと考えられた．

本研究の成果は，ニシンの産卵回遊中の行動パターンを詳細に可視化し，年級群による来遊タイミングの違い，沿岸での滞在期間の変動性，成熟度による行動戦術の違いといった産卵生態の理解に大きく寄与した．特に，厚岸海域の現状では 1 年を通じての刺し網の操業や昼夜通しての操業が許可されており，これらを改善することによって産卵能力が高く早期に来遊する高齢の個体や，産卵場の探索を行うようになる産卵直前の個体など特定の個体の保護ができる可能性が示唆された．また本研究を通じて，国内では初めてニシンの行動をバイオロギングシステムを用いて連続的に追跡することができ，その他の地域個体群や沿岸性の小型浮魚類においても漁場や沿岸域，産卵場での行動生態を詳細に理解できる可能性が示された．今後は，これらの資源における生態理解と，資源管理や持続的な漁業への知見の反映を実現していくと共に，マイワシ *Sardinops melanostictus* やマサバ *Scomber japonicus* といった沖合で産卵する小型浮魚類の生態理解にも技術が応用されていくことが期待される．

目次

序論 ..... 1

第 1 章　ニシンへのバイオロギングシステム導入方法の開発 ..... 8

1．1　緒言 ..... 8

1．2　材料と方法 ..... 9

1．2．1　屋内での導入実験 ..... 9

1．2．2　定置網内，野外環境での導入実験 ..... 11

1．2．3　機器の装着 ..... 12

1．2．4　解析 ..... 13

1．3　結果 ..... 13

1．3．1　屋内実験における生存率，体サイズごとの生存期間 ..... 13

1．3．2　定置網内，野外環境におけるデータ回収率，取得データ期間 ..... 15

1．4　考察 ..... 15

1．4．1　計測機器装着の影響 ..... 15

1．4．2　野外環境でのデータ回収 ..... 18

第 2 章　ニシン個体・群れにおける行動，構造の可視化 ..... 34

2．1　緒言 ..... 34

2．2　材料と方法 ..... 35

2．2．1　屋内実験 ..... 35

2．2．2　定置網内実験 ..... 36

2．2．3　解析 ..... 37

2．3　結果 ..... 39

2．3．1　基礎的な行動特性の可視化 ..... 39

2．3．2　加速度記録による行動の分類とその利用割合.....40
2．3．3　産卵行動特性の可視化.....40
2．3．4　群れとデータロガー装着個体の遊泳深度範囲.....41
2．3．5　群れの構造の定量化.....41
2．3．6　データロガー装着個体の VND.....42
2．3．7　定置網内でのデータロガー装着個体の移動傾向，VND.....42
2．4　考察.....43
2．4．1　深度，加速度データロガーによる基礎的な行動特性の可視化.....43
2．4．2　深度，加速度データロガーによる産卵行動特性の可視化.....46
2．4．3　ロガーデータからの群れ構造の推察.....47
2．4．4　野外環境における行動検出の展望.....49

第 3 章　自然下における産卵回遊生態の解明.....70
3．1　緒言.....70
3．2　材料と方法.....71
3．2．1　調査海域.....71
3．2．2　音波受信機の設置，ピンガー・データロガーの装着.....72
3．2．3　生物採集データ，環境情報の収集.....73
3．2．4　解析.....74
3．3　結果.....75
3．3．1　個体群の来遊状況，産卵状況.....75
3．3．2　水平移動特性.....77
3．3．3　鉛直移動特性.....78
3．3．4　群れ構造の推定.....80

3．3．5　環境要因との関係.....80
3．4　考察.....81
3．4．1　生物採集データから推察される産卵回遊特性.....81
3．4．2　ピンガー，データロガー装着個体の湖への移動.....83
3．4．3　沖への移動.....86
3．4．4　湾での滞在.....87
3．4．5　群れ行動の検出.....88
3．4．6　ニシン厚岸地域個体群の産卵回遊特性.....89

第4章　総合考察.....116
4．1　多獲性小型浮魚類をめぐる資源管理.....116
4．2　厚岸周辺海域でのニシン資源の管理.....117
4．3　他個体群への発展的利用.....120
4．4　バイオロギングシステムによる行動の可視化の発展性.....121

謝辞.....126

引用文献.....128

## 序論

近年の人口の増加，食品流通の国際化，および動物性たんぱく質の多い食生活への移行に伴い，世界中で水産物への需要は増加しており，世界の 1 人当たりの食用魚介類消費量は過去半世紀で約 2 倍に増加している (水産庁 2017 a)．加えて，需要の増加から水産資源への負荷も増加している．現在，世界の水産資源における 31%が過剰利用又は枯渇状態にあり，58%が適正レベルの上限近くまで漁獲されている満限利用状態，および 11%が適正レベルよりも漁獲量が少ない適正又は低・未利用状態であるとされている (水産庁 2017 a)．したがって，水産物需要の増加に応えていくには，将来にわたる適切な水産資源の管理が必要であると考えられる．

日本は，1 人当たりの年間食用魚介類消費量が 45.6kg と世界で最も高く，水産資源の持続的な利用が古くから求められてきた (水産庁 2014 a, b; 農林水産省 2017)．1996 年には国連海洋法条約の批准に伴って，「海洋生物資源の保存および管理に関する法律 (TAC 法)」が制定され，排他的経済水域内における海洋生物資源の保存および管理の為，基本計画の策定や漁獲可能量 (TAC: Total Allowable Catch) の設定等が規定された (水産庁 1996; 牧野・坂本 2003)．また 2009 年には，「我が国における総合的な水産資源・漁業の管理のあり方」において，各資源の資源状態に応じた管理方法のあり方が提示された (水産総合研究センター 2009)．特に上述の報告では，漁船の隻数や馬力数などの漁獲投入量を制限するインプットコントロール (IC: Input Control)，禁漁区の設定や漁具の網目の制限といった漁獲効率性を規制するテクニカルコントロール (TC: Technical Control)，および TAC のように漁獲の産出量を規制するアウトプットコントロール (OC: Output Control) などの基礎的な管理方策が，資源の規模や状態に応じて設定されていくことの重要性が説かれている．こうした取り組みを基に，2017 年には漁業の成長産業化とともに資源管理の高度化，効率化を目指した「水産基本計画」が策定されるなど，資源管理の必要性は近年広く認知されている (水産庁 2017 b)．

日本国内における資源評価の対象となっている魚種は，52 魚種 84 系群存在する (水産庁 2014 a)．中でもマイワシ *Sardinops melanostictus*，サバ類 (マサバ *Scomber japonicus*，ゴマサバ *Scomber australasicus1*)，マアジ *Trachurus japonicus*，およびサンマ *Cololabis saira* といった多獲性の小型浮魚類は経済的な価値が高く，前述の TAC 対象種として資源管理が行われている (水産庁 2014 a)．一方で，これらの資源は気候変動に伴う海洋生態系のレジーム・シフトによって，資源量が長期的に変動することが知られており (青木ら 2005; 川崎 2010)，こうした影響によって資源が急減した場合，TAC における漁獲圧が過剰となることも報告されている (谷津 2005)．したがってこれらの資源では，TAC 制度のように OC を設けると共に，レジーム・シフトなどによって資源変動が生じた場合，高水準な資源へ漁獲を切り替え，低水準な資源への漁獲圧を下げる柔軟な管理方法 (スイッチング漁獲) の適用が求められている (Katsukawa and Matsuda 2003; 勝川 2005)．

小型浮魚類の中でも沖合域に生息し，沖合域で産卵する上述の種に対して，太平洋ニシン *Clupea pallasii* やイカナゴ *Ammodytes personatus* といった種は，産卵の際に水深数メートルから数十メートルの沿岸域を利用する (Haegele and Schweigert 1985; 船越 1998)．そのためこれらの種には，気候変動に伴うレジーム・シフトなどの影響と共に，沿岸域での漁業活動や人間活動による影響が強く働き，資源量が変動するとされる (船越 1998)．したがって，こうした種の資源管理には，沿岸域での回遊生態や産卵生態を理解し，IC，TC などの資源管理の導入によって再生産と漁業活動，および保全活動とのバランスを保っていくことが必要不可欠となる (牧野・坂本 2003; Murua et al. 2003)．しかしながら，小型浮魚類のように移動性の強い種の回遊生態，産卵生態は野外環境で長時間観察することが難しく，そのため未だ飼育実験や野外環境での卵・稚仔魚の分布調査などを中心に研究が進められている (栗田 2006; 松山 2006; 渡邊 2006)．

太平洋ニシン *Clupea pallasiii* は，大西洋ニシン *Clupea hungas* と並ぶニシン科の小型浮魚類の一種であり，同科内でも低緯度域に分布するマイワシ，ウルメイワシ *Etrumeus teres*，

およびコノシロ *Konosirus punctatus* などの種に比べて，冷水域に適応した種である (小林 2002)．太平洋ニシンは主に北太平洋，ベーリング海，オホーツク海，および日本海に生息し，大西洋ニシンは，北極海，北大西洋，バルト海，ノルウェー海，および北海などに生息する (Haegele and Schweigert 1985)．また両種のニシンは，1-3 年ほどで成熟し，索餌期，越冬期，産卵期を各年で繰り返すようになる (Hay 1985; McQuinn 1997)．索餌期，越冬期の分布域は種や個体群，環境要因によって異なるが，主に数十メートルから数百メートルの水深の沖合域に分布し，産卵期になると数メートルから数十メートルの水深の沿岸域へ産卵回遊する (Haegele and Schweigert 1985; Hay 1992; McQinn 1997; Tojo et al. 2007)．基礎的な産卵生態は両種で異なり，太平洋ニシンは水深 5m ほどの低塩分の浅海域を中心にホンダワラ属 *Sargassum*，コンブ科 *Laminariaceae* などの海藻，およびアマモ属 *Zostera* などの海草に産卵するのに対し，大西洋ニシンは比較的高塩分の水深 10-200m 帯の砂礫を中心に産卵するとされる (Haegele et al. 1981; Haegele and Schweigert 1985; 小林 2002)．両種を対象とした漁業は，上述の沿岸域へ産卵回遊した個体を主な対象としており，底曳網，刺網，および定置網などで漁獲が行われている．特に太平洋ニシンは，アラスカやブリティッシュ・コロンビアなど北米大陸西部，カムチャッカなどのロシア東部，および日本の北海道で重要な水産資源として扱われ，大西洋ニシンは，ノルウェーやデンマークなど北欧諸国，ニューファンドランドなどカナダ東部で扱われている (Haegele and Schweigert 1985)．したがって，沿岸域の漁業活動とニシンの再生産の関係は非常に密接であるといえ，両者の関係を基にした資源の管理について多くの研究が行われてきた (Corten 2002; Holst et al. 2002; 田中 2002; Dickey-Collas et al. 2010).

日本国内においては，1850 年代より北海道の日本海側に存在した「北海道・サハリン系群 (春ニシン)」を中心に大規模な太平洋ニシンの漁獲がなされたが，1930 年代より本系群の沿岸産卵場が北海道日本海側の南方から消失し，漁場の消失へとつながった (Motoda and Hirano 1963)．その後，現在まで本系群の漁獲量が回復することはなく，現在は春ニシンと

は別に古くから各地に生息している地域個体群のみで漁獲がなされている．主な地域個体群は，北海道の小樽や石狩，および留萌を中心とした日本海，稚内や網走周辺のオホーツク海，厚岸湖や風蓮湖，サロマ湖を中心とした湖沼の汽水域，および本州の青森県，宮城県，茨城県の一部の沿岸域に産卵回遊するとされる (菅野 1983; 小林 1993)．しかし，その漁獲量は 5,000-10,000 トン程度であり，春ニシンが漁獲されていたピーク時の 1%ほどの漁獲量となっている (高柳・石田 2002 a; 田中・高柳 2002)．したがって，1990 年代から現在まで日本国内の太平洋ニシン資源の水準は低位と見なされており，こうした各地方に生息する地域個体群をどのように管理していくかが現状の課題となっている (村上ら 2016; 横田ら 2017).

太平洋ニシンの資源管理への大きな取り組みとしては，1996 年から 2004 年にかけて「日本海ニシン資源増大プロジェクト」が北海道の水産試験場を中心に実施され，種苗放流技術の確立，産卵場となる藻場の造成，資源管理技術の確立が目指された (川真田 2007; 稚内水産試験場 2008)．これらの取り組みにより，資源規模や年級群による成熟度の違い (高柳・石田 2002 b; 高柳ら 2010), 産卵場の環境, および産卵床の種類 (赤池ら 2002; 干川ら 2002 a, b; 赤池ら 2010) などが明らかにされたことは，初めて産卵に参加する個体を含む若齢魚の保護，産卵場の保全に寄与したと考えられる．また種苗放流技術の確立についても，種苗の生産技術がマニュアル化され，地域ごとでの放流が期待された (石崎ら 2002; 佐々木ら 2002; 北海道中央水産試験場 2002). 一方で，プロジェクト内での放流魚の回帰率は小さく，1997 年以降の資源の増加は親魚への資源管理意識が徹底されたことによる天然資源の増加によるものであると結論づけられている (山口ら 2010)．これらのことからも太平洋ニシン資源の増加には，一層の天然資源の保護，特に産卵親魚・産卵場の保護が重要であると考えられる．自然下における産卵親魚と産卵場の保護については，刺網による漁獲時の体サイズ選択性や，卵・稚仔魚の分布，および産卵の規模などが調査されているものの，親魚の沿岸域での産卵回遊生態には検証されていない点が多い．特に資源規模の小さい日本国内の地

域個体群においては，産卵場や漁場といった小スケールでの産卵回遊生態と漁業活動との関係性を明らかにしていくことが，資源の持続的利用のためにより一層重要であると考えられる．

これまで太平洋ニシン，大西洋ニシン両種における自然下の回遊生態は，場所ごとの漁獲量や環境情報を用いた調査，魚群探知機やソナーなどの音響計測機器による調査，および標識放流調査を中心として研究が進められてきた．特に漁獲量や環境情報を用いた調査では，各地での両種の季節回遊，水温・餌資源への応答など基礎的な回遊生態が明らかにされてきた (Haegele and Schweigert 1985; Hay 1992; McQuinn 1997; Tojo et al. 2007)．魚群探知機やソナーを用いた調査では，即時的にニシンの現存量を知ることができ，より定量的に回遊の傾向，環境情報との関係が明らかにされてきた (Nøttestad et al. 2000; Corten et al. 2002; Holst et al. 2002; Sigler and Csepp 2007)．加えて，これらの手法では同所的に存在する複数個体が形成する群れの構造や，その変化を捉えることができ，生理状態に応じた群れの構造，船舶や捕食者といった外部刺激への応答なども明らかにされてきた (Pitcher et al. 1996; Mackinson et al. 1999; Skaret et al. 2005; Peña et al. 2013)．一方で，これらの手法は同じ群れや個体を連続的に捉えることはできず，産卵場や漁場内での回遊過程の理解は困難とされてきた．また標識放流調査では，採集された個体に打ち込み式の標識を挿入し再度放流することで，放流地点から再回収地点までの移動・分散を明らかにしてきた．特に両種においては古くから大規模に標識放流調査が行われ，個体群ごとの回遊場所の違い，回遊期間などが明らかにされてきたが (Fridriksson 1950; Hay et al. 2001; Hay and McKinnell 2002)，本手法においても放流から回収までの回遊の過程を捉えることはできなかった．

こうした中で近年，小型の計測機器 (データロガー) や電波，音波発信機 (ピンガー) を生物に装着し，個体の行動情報を連続的に取得するバイオロギング手法，バイオテレメトリー手法が注目されている．特にバイオロギング手法では，メモリ内蔵型のセンサーを用いることで記録期間内での個体の利用した深度，環境情報などの情報を連続的に取得で

き，個体の詳細な行動の特性を捉えることが可能とされる．加えて，バイオテレメトリー手法では，発信機と受信機間で超音波や電波を介して個体の位置情報，出現時間を推定でき，水平的な移動の特性を捉えることが可能とされている．これらの特性から，両手法は，これまでの標識放流調査では捉えられなかった回遊過程を明らかにできると期待され，多くの水中生物へ技術が導入されつつある (Boyd et al. 2004)．またこれらの手法は，生物に機器を装着するという手法の特性上，装着機器の黎明期であった 1980 年～90 年代では対象が大型の哺乳類，鳥類，および板鰓類などに限られていた．しかし，昨今は機器の小型化，高精度化が進むことで魚類を含む様々な種や生活史段階に手法が用いられている (Chittenden et al. 2009; Shillinger et al. 2012)．太平洋ニシン，大西洋ニシンにおいてもごく近年バイオテレメトリー手法の導入がなされ，特定の沿岸域での産卵回遊生態と成熟度，および環境情報との関係がノルウェーやアラスカにおける個体群で明らかにされ始めている (Langård et al. 2015; Eggers et al. 2015; Eiler and Bishop 2016; Bishop and Eiler 2017)．一方で，導入例のあるこれらの国では上記のような生態的な議論は多くなされているものの，ニシン資源の規模が大きく個体群の産卵回遊の範囲が広いため，手法で捉えられる小さなスケールでの回遊生態と資源全体の管理を結びつける議論は行われていない．一方で，資源の規模が小さく，地域スケールで再生産と漁獲の全てが行われる国内の地域個体群においては，手法で明らかにできる回遊生態を資源管理や持続的な漁業活動へ活用していくことができると期待される．

したがって本研究では，バイオロギング手法とバイオテレメトリー手法を併用したバイオロギングシステムを活用し，日本国内の太平洋ニシン地域個体群における産卵回遊生態を詳細に明らかにすることを目的とした．また回遊の追跡と並行して，周辺の環境情報や個体の生理状態，および沿岸域での漁業活動との関係を理解することで，今後のニシン地域個体群の資源管理，持続的な漁業の実現について提言を行った．

本論文では序論に続き，第 1 章ではバイオロギング手法，バイオテレメトリー手法を併用

したシステムのニシンへの導入方法を開発するために，屋内実験と野外環境での放流を基に機器装着の影響，データの回収率について検証した．第 2 章では複数の屋内実験，定置網内での実験において，ニシン個体，群れの基礎的な行動特性，産卵行動特性と，手法によって取得できるデータの関係性を検証した．第 3 章では，第 1 章，第 2 章での実験結果を踏まえて，野外環境での親魚の回遊を追跡し，沿岸域での産卵回遊生態を明らかにした．第 4 章では総合考察として，明らかになった産卵回遊生態を基に日本国内のニシン地域個体群の管理や持続可能な漁業への提言を行い，またバイオロギングシステムを応用した小型浮魚類の回遊生態の解明についてその展望を示した．

## 第 1 章　ニシンへのバイオロギングシステム導入方法の開発

### 1．1　緒言

太平洋ニシン (以下, ニシン), 大西洋ニシンを対象とした標識放流調査は古くから実施されており，前者は 1930 年代からブリティッシュ・コロンビアへ産卵回遊する個体群の調査が開始され (Hay et al. 2001; Hay and McKinnell 2002)，後者では 1940 年代にアイスランドとノルウェーの間を回遊する個体群が調査された (Fridriksson 1950)．また調査の過程で，打ち込み式の標識の効率的な装着方法，魚体のハンドリングの方法，耳石マーカーによる標識方法の開発などもなされてきた (Krieger 1982; Slotte et al. 2001)．日本国内においてはニシンの標識放流調査の歴史は浅いものの，北海道や宮城県で短期の実施例がある (佐々木ら 2002; 大河内ら 2008)．一方で，バイオロギング手法やバイオテレメトリー手法の両種への導入は近年になって始まったため，データロガーやピンガーの導入方法について議論した例は未だ少ないのが現状である (Langård et al. 2015; Eggers et al. 2015; Eiler and Bishop 2016; Bishop and Eiler 2017).

魚類に対してのデータロガーやピンガーの導入方法は，手法の発展とともに多くの研究がなされ，現在では，以下の 3 つの手法が主に用いられている (Bridger and Booth 2003; Thorstad et al. 2013; Jepsen et al. 2015)．1 つ目は，外科手術によって魚体の外部に機器を装着する外部装着法，2 つ目は腹腔や背の筋肉中に機器を挿入する内部挿入法，3 つ目は機器に返しをつけて胃内へ挿入する胃内挿入法である (Mellas and Haynes 1985)．各手法には，それぞれ取得できるデータの制限や，魚体への負荷などの利点・欠点が存在し，調査の目的や種の生態に応じて手法を選択するべきであるとされている．ニシンにバイオテレメトリー手法を導入した既往の研究では，ニシンの鱗が剥がれやすくハンドリングに繊細であることを考慮して，麻酔を利用しての内部挿入法を採用している (Eiler and Bishop 2016)．一方で内部挿入法は，バイオロギング手法を用いた場合には外部の経験環境データが取得できないことや，再回収時の発見率が下がること，および機器装着時の外科手術に時間を要すると

いった欠点が存在する (Jepsen et al. 2015). したがって，バイオロギング手法とバイオテレメトリー手法を併用し，個体の経験した環境情報を取得する本研究においては，既往の研究とは異なった手法の導入方法を開発する必要がある．

そこで本研究では，外部環境の計測が可能な外部装着法を用いた手法の導入方法を開発することとした．特に外部装着法を用いた場合には，魚体の重量バランスが偏ること，遊泳時の抵抗が増すこと，および装着機器の引っ掛かりや脱落の可能性あることなどが欠点として挙げられる (Jepsen et al. 2015). したがって，これらの要素，また既往の研究で重視された脱鱗について考慮して導入方法の開発を行うこととした．

本章では，屋内実験にてニシン個体に外部装着法を用いてデータロガーを装着し，データロガー装着個体と非装着個体の生存率，遊泳の状態を比較することで，実験の設定，装着した機器の種類による影響を検証し，効果的なシステムの導入方法を開発した．また定置網内と野外環境での放流実験によって，機器の回収率，データの回収率，および個体の追跡期間を示し，野外環境でのニシンの産卵回遊調査における本システム導入方法の有効性を評価した．

## 1．2　材料と方法

### 1．2．1　屋内での導入実験

初めに，外部装着法を用いてニシンへバイオロギング手法を導入する上で，異なる飼育環境下において 4 回の屋内実験を行い，実験設定や機器装着の影響を評価した (Table 1-1, Figure 1-1 a-c). いずれの実験も，以下の (a) - (e) の実験手順に従って行った (Figure 1-2). 実験手順は，(a) 定置網，刺網から個体の採集 (b) 水槽での馴致または活魚タンクでの輸送 (c) 各種データロガー，ピンガーの装着　(d) 実験水槽への放流 (e) 行動観察または再回収とした．以下に各実験の詳細を示す．

1 回目の屋内実験は，2015 年 4 月 22 日-24 日に行い，装着する機器の種類，実験の設定

による影響を検証した (Figure 1-1 a). 実験個体 (*n*=30) は，北海道標津町沿岸から約 1km の沖合の定置網で採集し，300mm 径の水槽 4 基に収容した後，同標津町の標津サーモン科学館の水槽 (幅 1.5m, 奥行き 1.5m, 高さ 1.5m) まで約 1 時間かけて陸上輸送した．実験開始までは，5 時間または 24 時間の馴致期間を設け，27 個体にサイズおよび重量の異なる深度・水温データロガー3 種と加速度データロガー1 種 (LAT 1400, LOTEK 社製; Data logger type1, AI technology 社製; Micro data logger, Biologging-Solutions 社製; ORI1400-D3GT, Little Leonardo 社製; Table 1-2, Figure 1-3) をそれぞれ装着して，実験水槽へ放流した．また 27 個体中ランダムに選んだ 10 個体は，ジフェノキシエタノールを 0.03%に希釈した溶液で麻酔をかけた後にデータロガーを装着した．水槽内は 1.0-6.0℃の適水温内に保った．放流後は，行動観察を不定期に行い，斃死個体はその都度回収した．

2 回目の屋内実験は，2015 年 5 月 18 日-19 日に行い，実験 1 と異なる実験設定とすることで，その影響を検証した (Figure 1-1 b). 実験個体 (*n*=164) は，1 回目の実験と同様の標津町の定置網で採集し，沿岸に設置したビニール製の水槽 (高さ 0.75m, 直径 2m) に収容した．実験開始までは，8 時間の馴致期間を設け，馴致期間後，50 個体に深度・水温データロガー (Data logger type1，AI Technology 社製) とサイズ，重量を同一にした模造データロガー，50 個体に打ち込み式の標識 (Biomark 社製) を装着し，実験水槽に放流した．またデータロガーや標識装着時に麻酔は用いなかった．水槽内は 1-6℃前後の適水温内に保った．放流後は行動観察を不定期に行い，斃死個体はその都度回収した．漁獲から 24 時間後に個体の様子を観察し，実験を終了した．

3 回目，4 回目の屋内実験は，2016 年 6 月 2 日-13 日と 2017 年 6 月 10 日-18 日の期間で継続的に行い，実験設定の影響に加えて，経時的な機器装着の影響を検証した (Figure 1-1 c). 実験個体 (3rd: *n*=152, 4th: *n*=51) は，1, 2 回目の実験同様の標津町の定置網で採集し，馴致水槽で 5 時間ほど馴致期間を設けた．その後，全個体を活魚タンクへ収容し，北海道南部函館市の函館市国際水産・海洋総合研究センター内の大型実験水槽 (幅 10.0 m, 奥行き 5.0

m, 深さ 6.0 m，実験中は水深を 3.0 m に設定) まで約 10 時間かけて陸上輸送した．輸送中は常にタンク内の水温を 10.0℃以下に冷却し続け，また斃死個体は適宜タンク外へ取り除いた (3rd: *n*=38; 4th: *n*=9)．実験水槽へ輸送後，両年 10 個体に深度・水温データロガーおよび加速度データロガー (3rd: Lat1400, LOTEK 社製; 4th: Data logger type2, AI Technology 社製; ORI-1400 D3GT, Little Leonardo 社製) を装着し，実験水槽に放流した．データロガー装着時に麻酔は用いなかった．放流後は，行動観察を日中の 3 時間ごとで行い，斃死個体はその都度回収した．3 回目の実験は 11 日間，4 回目の実験は 8 日間実験を継続した．4 回目の実験では，別途産卵行動観察のために，成熟を促す目的で実験開始 2 日目から水温を 10.0℃から 13.0℃に上昇させ，また個体が産卵するための人工海草を水槽内の一区画に設置した．実験終了後は，両実験共通して生存した個体を畜養水槽 (直径 2.0 m, 深さ 0.75 m) に収容し，個体の行動を不定期に観察した．各水槽内は両年 10.0℃前後の水温に保った．

### 1．2．2　定置網内，野外環境での導入実験

屋内での導入実験に加え，定置網内，野外環境において 4 回の実験を行い，野外環境でも個体へ機器の導入ができ，データが回収できるかを検証した (Table 1-3, Figure 1-1 d-e)．どの実験も屋内実験同様に，Figure 1-2 の実験手順 (a) - (e) に従った．以下に各実験の詳細を示す．

1 回目，2 回目の実験は，2015 年 5 月 18 日-19 日と 2017 年 6 月 9 日-10 日に定置網内で行った (Figure 1-1 d)．実験個体 (1st: *n*=3, 2nd: *n*=3) は，屋内実験と同様の標津町の定置網で採集し，船上の馴致水槽に一時的に収容した．その後，船上で両年 3 個体に深度・水温データロガー (1st: Data logger type1, AI Technology 社製; 2nd: Data logger type2, AI Technology 社製; Table 1-2, Figure 1-3) を装着し，定置網内へ再度放流した．データロガー装着時に麻酔は用いなかった．約 24 時間後に個体を再回収して実験を終了した．

3 回目，4 回目の実験は，2016 年 3 月 24 日-4 月 24 日と 2017 年 3 月 7 日-4 月 26 日に野

外環境で行った (Figure 1-1 e). 実験個体 (3rd: *n*=30, 4th: *n*=127) は，北海道東部厚岸周辺海域における定置網，刺網で採集し，船上の馴致水槽に一時的に収容した．その後，船上で深度・水温データロガー (3rd: Data logger type1, AI Technology 社製; 4th: Data logger type2, AI Technology 社製) とピンガー (AQPX-1030P, Aqua Sound 社製; Table 1-2, Figure 1-3) を装着し，野外環境へ放流した．データロガー，ピンガー装着時に麻酔は用いなかった．野外環境での実験では，漁獲または受信機でのデータ受信を通じてデータロガーやピンガー，およびデータを回収した．

### 1．2．3　機器の装着

本研究では，全実験に共通してデータロガーやピンガーの装着には，外部装着法を用いた (Mellas and Haynes 1985)．既往の研究では，機器の固定に針金が主に用いられてきたが，本研究ではハンドリング回数や時間をかけずに機器の装着ができることを考慮して，太さ約 3mm の結束タイで固定を行った (Figure 1-4)．予めデータロガー本体には粘着テープを巻き付け，その上にケーブルタイを巻きつけることで，ケーブルタイとデータロガーを一体化させた．またロガーは実験中も個体の識別ができるように，カラーテープでそれぞれ異なる色を示すようにした．

装着の際は，初めに個体を水槽から取り出し，海水を張ったメジャー付きの作業台の上に置くことで尾叉長を測定した．次に，個体を海水中で保持して動きを制限したまま，太さ約 3mm の打ち抜き針で魚体の側面から背鰭基底部に穴を開けた．その穴へデータロガーと一体化させたケーブルタイを挿入し，逆側面からストッパーを挿入することで魚体に機器を固定した (Figure 1-4)．また魚体とデータロガー，ストッパーを直接触れさせることは患部の炎症につながるため (Jepsen et al. 2015)，患部との間にクッション材と摩擦防止のゴムシートを挿入した．加速度データロガーを用いた際には，同様の手順を背鰭基底部の前後二か所に施すことで，魚体の屈曲運動によって加速度軸のずれが生じないようにした．機器装着

後は，個体識別のために写真を撮影し，馴致水槽内で非装着個体同様の遊泳速度，遊泳姿勢が見られるのを確認して，実験水槽や定置網内，および野外環境へ放流した．個体へのハンドリングの影響を少なくするために，機器の装着，写真の撮影，および個体の輸送は可能な限り複数人で分担して行った．

### 1．2．4　解析

目視によって個体の状態を常に観察できた屋内実験では，機器装着や実験設定の影響を見るために，一定時間ごとの目視，またはビデオ記録を用いた行動観察を行った．観察では，実験開始時と比較して，データロガー装着個体，非装着個体に対する斃死の割合を算出すると共に，生存している個体の遊泳状態を観察した．また斃死した個体は，その生存期間に対して，導入したデータロガーの種類，重量比，麻酔の有無，輸送の過程，水温，および患部の炎症の有無などを比較し，それらの影響を評価した．

定置網内，野外環境へ個体を放流した実験では，放流した機器の全体数と再回収された機器，および取得されたデータの数を比較し，機器の物理的な回収率 (回収された機器数/放流した機器数)，データの回収率 (データが 1 点でも取得できた機器数/放流した機器数) を算出した．また取得されたデータから個体の追跡期間を算出することで，野外環境でのニシンの産卵回遊における本システム導入方法の有効性を検証した．統計処理には，統計解析ソフトの R version 3.4.0 (R Development Core Team, 2017) を用いた．

## 1．3　結果

### 1．3．1　屋内実験おける生存率，体サイズごとの生存期間

Figure 1-5 a-d に屋内実験における個体の実験開始から終了までの過程と斃死割合を示す．機器の種類，実験の設定による影響を検証した 1 回目, 2 回目の実験では，1 回目の実験でデータロガーの種類や装着の有無に関わらず，24 時間で 90%の個体が斃死し，最長で 72 時

間の計測であった (Figure 1-5 a). また本実験では，個体を高密度の水槽で輸送し，また機器の装着までに素手や網で個体を輸送する回数が多かったため，個体の脱鱗が顕著に見られた．一方，2 回目の実験では，24 時間での死亡率は 1.5%であり (Figure 1-5 b)，水槽を定置網周辺の沿岸域に設置したため，輸送や装着までのハンドリングの回数は少なく，顕著な脱鱗は観察されなかった．いずれの実験も，機器装着過程において個体の捕獲から機器の装着までに必要な時間は 20 秒前後であった．

実験設定の影響，経時的な機器装着の影響を検証した 3 回目，4 回目の実験では，3 回目の実験において実験開始 2 日でデータロガー装着個体，非装着個体共に 30~40%の死亡が見られたものの，その後は実験終了まで複数個体の斃死は見られず，最大 11 日の計測がなされた (Figure 1-5 c). 実験中観察されたデータロガー装着個体の遊泳速度や遊泳深度は，非装着個体のものと変わらず，群れの形成を始め，摂餌も観察された．加えて，データロガー装着個体の内 3 個体はデータロガーを回収後も，畜養水槽内で 2 週間ほど生存し，畜養水槽内で産卵行動が観察された．4 回目の実験では，データロガー装着個体，非装着個体共にゆるやかに死亡率が増加したものの，最長 8 日間の計測がなされた (Figure 1-5 d). 特に尾叉長が 250mm 以上の個体は遊泳が安定しており，8 日間の計測に加えて，加速度の計測，産卵行動の観察がなされた．一方，220mm 以下の小型の個体では，体を横向きにしての体全体を使った遊泳が観察された (Figure 1-6). また本実験では，斃死個体の患部に炎症やロガーの脱落が見られた．またデータロガー回収後の 1 個体は，非装着個体 2 個体と共に畜養水槽内で 2 週間生存した．

Figure 1-7 に屋内実験での尾叉長の頻度分布と平均生存時間を示す．1 回目の実験では，200-280mm の範囲でのほぼすべての体サイズで平均 24 時間付近での斃死が見られ，データロガー装着個体も非装着個体も同様の傾向であった．一方，3 回目，4 回目の実験ではどの体サイズでもデータロガー装着個体が平均 100 時間前後生存し，また非装着個体はさらに長く生存する傾向にあった (3rd tagged: 141.6hours (SD 131.06), 3rd untagged: 229.4 hours (SD

105.7); Mann-Whitney U test, $p < 0.05$; 4th tagged: 99.27hours (SD 72.61), 4th untagged: 151.2hours (SD 41.27); Mann-Whitney U test, $p < 0.05$). 各年で最も高い生存率であった体サイズは，3 回目では 200-220mm，4 回目では 220-240mm であった.

### 1．3．2　定置網内，野外環境におけるデータ回収率，取得データ期間

定置網内，野外実験での個体の体長・年齢範囲，機器回収率，データ回収率を Table 1-4 に示す. 定置網内での 2 回の実験では 24 時間でほとんどの個体が再回収された (1st: 3/3 100%, 2nd: 3/4 75%). またいずれの個体からも 24 時間の遊泳深度，経験水温データが取得された. 回収時には非装着個体同様の遊泳をしており，患部の炎症やタグの脱落などは見られなかった.

野外環境に個体を放流した実験では，ロガー・ピンガーの物理的な回収率は 2 回の実験に共通して 20%ほどであったものの，バイオテレメトリー手法による受信データを含むデータ回収率は 50%前後と高かった (1st: 66.7%, 2nd: 46.5%). また 1 回目ではロガー・ピンガー計 20 個体から平均 35 時間 (SD 34)，最大 130 時間のデータを取得し，2 回目では 42 個体から平均 80 時間 (SD 118)，最大 513 時間のデータを取得した. またいずれの実験においても個体は放流地点から移動していた. いずれの個体も患部の炎症やタグの脱落などは見られなかった.

## 1．4　考察

### 1．4．1　計測機器装着の影響

バイオロギング，バイオテレメトリー手法を導入する上で，外部装着法を魚類へ導入する場合，重量バランスが偏ること，遊泳時の抵抗が増すこと，および装着機器の引っ掛かりや脱落の可能性あることなどの欠点が挙げられる. そのため，これまで主に導入機器の種類，重量バランス，個体の遊泳状態，および患部の炎症などが議論されてきた (Jepsen et al. 2015).

またニシンは脱鱗によって斃死率が急激に増加することも報告されていることから (多賀ら 1978; Stacy and Hourston 1982)，ハンドリングの方法についても考慮が重要となってくる．屋内における 1 回目の実験では，機器の種類や重量に関わらず，多くの個体が 24 時間で斃死しており，共通して採集や輸送過程といった実験の設定に影響を受けたと考えられた．特に，漁獲から実験開始まで個体を高密度の水槽で輸送したこと，また機器の装着までに個体に素手または網で触れる回数が多かった点から，脱隣の発生率が高かったものと考えられる．1 回目以降の実験では密度の高い容器での輸送を止め，素手や網で触れる回数を少なくしたことで，24 時間での死亡率はほぼすべて抑えることができた．また麻酔の使用に関しては，多くのバイオテレメトリー研究では魚が暴れることで生じる個体の傷害や脱鱗を減少させるために効果的であるとされている (Thorstad et al. 2013; Eiler and Bishop 2016)．しかし 1 回目の屋内実験では，麻酔をかけて機器を装着した個体も 36-72 時間で斃死していた．したがって，ニシンの様にハンドリングが脱鱗の大きな要因となる魚では，麻酔で抑えられる個体の運動に由来する傷害や脱鱗の影響よりも，麻酔に必要なハンドリング過程によって生じる影響が大きいことが予想される．本研究では，こうした判断から 1 回目の実験以降麻酔は使用せず，脱隣への配慮を優先させることによって，漁獲から輸送，および機器装着までで生じる個体への負荷を抑えることができたと考えられる．

また函館の大型実験水槽にて行った 3 回目，4 回目の実験では，200-280mm のデータロガー装着個体の尾叉長範囲の中で，ほとんど全サイズ範囲の個体が 100 時間前後生存し，200-240mm の個体の生存が最も長かった．個体と装着機器の重量のバランスに関しては，古くから個体重量の 2%以下であれば遊泳や行動に影響がないとされる (Winter 1983)．一方で種によって影響や死亡率は異なり (Brown et al. 2006)，昨今の研究では負荷が個体重量の 5%を超えると種によっては生存率が 10%減少するとの報告もある (Makiguchi and Kojima 2017)．ニシンに当てはめると，体長と体重の関係に対しての各ロガーの 2%, 5%重量は Figure 1-8 のようになっており，3 回目の屋内実験で用いたデータロガーである Lat1400 の重量であれ

ば 220mm 以上の個体で 2%重量, 5%重量に関してはほとんどのニシンの体長範囲を含む結果であった．このように個体の重量に対して，データロガーの重量が小さかったことから，3 回目の屋内実験における個体の斃死率は比較的小さいサイズの個体においても低かったものと考えられる．一方で，4 回目の屋内実験で用いたデータロガーである Data logger type2 は Lat1400 よりも重量があり，265mm 以上の個体で 2%重量, 210mm 以上で 5%重量となっていた．4 回目の屋内実験の死亡率には，後述の水温による影響もあったと考えられるが，観察中に横向きで泳ぐ個体が見られたことからも，Data logger type2 の重量は 4 回目の実験個体に対して 2%を上回り，遊泳の負担や死亡の原因とっていた可能性が考えられる．また厚岸にて野外環境での行動追跡に主に用いた AQPX-1030P は Lat1400 よりも軽量の水中重量 1.6g であり，重量の観点からは本研究で対象としたニシンの体長範囲ほぼすべてに適用可能であると考えられた．したがって，実験で用いたニシンと装着するタグの重量との関係は，おおよそ過去の報告に準ずる形であり，2%以下では非装着個体と同様にふるまい，2%-5%の範囲では死亡につながる負担がかかっているものと考えられた．

計測機器の重量の影響に加えて，水温による影響も考えられた．標津町で行った 1 回目，2 回目の屋内実験においては，採集地点と同じ海域の海水を用いており，実験時期の 4, 5 月では海水温は 1.0-6.0℃前後であった．函館での 3 回目，4 回目の屋内実験では採集時期の海水温と同様に水温を基本 10.0℃前後に保ったが，後者では産卵行動観察のために 13℃まで加温した．結果，後者では前者に比べ斃死率が高く，またロガー装着個体でより死亡率は高かった．また魚体を横にしての遊泳や患部の炎症，およびタグの脱落などが見られた．一般的にニシンの生息水温帯は，5.0-14.0℃付近とされており，冬季の産卵時には 5℃以下の低温を経験するとされる (Haegele and Schweigert 1985; Rajasilta et al. 1993; 干川ら 2002 a)．1 回目，2 回目の実験はおおむね生息水温内あったが，函館での実験では産卵前の成熟段階としては比較的高温にさらされていた可能性がある．多くの魚種において，高水温の経験が成熟を促す例が報告されており (朝比奈 1989; 清水 2006), 本研究でも成熟を促す効果からヒ

ートショックを与えたものの，長時間にわたって高水温に晒されたことは，個体のエネルギーの消費による異常行動や，ロガー装着個体における手術箇所回復の遅延の原因となっていた可能性も考えられる．

その他にも個体の生存に影響したと考えられる要素としては，実験時の個体数，体サイズ組成が挙げられる．ニシンは複数個体と遊泳速度や方向を同じくし，一定個体間距離を保つ群れで生活し，群れの機能を使って餌の発見や捕食者回避をする種であるため，個体で行動した場合はより探索コストや逃避コストをかけることとなる (Partridge and Pitcher 1980; Larsson 2012). したがって，群れが形成されない個体数，密度での実験は過度なエネルギーの消費やストレス増加の原因となっていた可能性があり，1 回目 (*n*=50) や 4 回目 (*n*=42) の屋内実験での高い斃死率に影響していたと考えられる．また 4 回目の屋内実験では，生物採集が難航し，個体の半分以上を 150mm 以下の当歳魚が占めていた．こうした体サイズ組成の大きな違いも，本実験で群れが形成されなかった要因の一つであると考えられ，個体のエネルギー消費，ストレス増加に影響した可能性が予想される．特に 2 つの実験においては，他の実験に比べて実験個体全体での斃死率が高かったことからも，実験個体数および体サイズ組成の影響は群れ全体に働いていた可能性が考えられる．

### 1．4．2　野外環境でのデータ回収

ニシンにおける野外での機器再回収率は 19.7-20%であり，データ回収率は 46.5-66.7%であった．沿岸域を回遊する魚におけるタグや機器の再回収率は 20％前後の報告が多く (Tanaka et al. 2001; Kawabe et al. 2004)，本研究の結果も類似した値であった．一方でバイオテレメトリー手法を併用したことでデータの回収率は高く，個体の移動範囲を効果的に捉えられていたと考えられる．また多くの野外追跡個体が放流後に移動していたことや，最大 21 日のデータが取得できたことからも，本放流における個体サイズ範囲においては機器装着個体が野外環境で正常に回遊していたものと考えられる．また再捕個体における装着部

分の炎症や機器の脱落は観察されず，今回観察できた範囲ではタグ装着による外傷的な影響は少なかったと考えられる．

したがって，Table1-5 のように屋内実験で明らかになった脱鱗，計測機器との重量比，水温，および実験時における個体数などの要素に特に配慮することで，ニシンに対してもデータロガーやピンガーは導入でき，野外でバイオロギングシステムを適用できると考えられた．ニシンにおける国内でのデータロガー，ピンガーの導入例はこれまでになく，今回野外環境においても 20 日以上の追跡が可能であったことからも，今後積極的な導入がされることで野外環境での回遊生態の理解が進むものと考えられる．

Table 1-1

Summary of four labo experiments for introduction of biologging system.

| | Study site | Year/Date | Experiment period (hour) | *N* (tagged/total) | Size of water tank (L*W*H) | Distance and time required from sampling | Water tank for transportation | Recovery period before tagging | Event |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Water tank at Shibetsu Salmon Museum | 22-24 April 2015 | 72 | 27/50 | 1.5*1.5*1.5m | 6km 1hour | 386mm*φ308mm Aeration | 5 or 24 hours | Tagging test |
| 2 | Beach of Shibetsu | 18-19 May 2015 | 24 (Release) | 50/164 | 0.75*φ2m | 200m 10min | 815*950*675mm Aeration | 8 hours | Tagging test |
| 3 | Large experimental water tank at Hakodate | 2-13 June 2016 | 264 | 10/114 | 10*5*3m | 654km 12 hours | 850×850×550mm Aeration, 10℃> | 20 hours | Tracking swimming depth |
| 4 | Large experimental water tank at Hakodate | 10-18 June 2017 | 192 | 10/42 | 10*5*3m | 654km 12 hours | 850×850×550mm Aeration, 10℃> | 20 hours | Tracking swimming depth and acceleration |

Table 1-2

Specifications of data logger and acoustic pinger for eight experiments and surveys.

| Data logger | Manufacturer | Sensor | Dimensions (mm) | Weight in air(water) | Experiment Number |
|---|---|---|---|---|---|
| Lat 1400 | LOTEK | Temperature, Pressure | φ11*35mm | 5.2g (2.7g) | 1, 3 |
| Data logger Type 1 | AI Technology | Temperature, Pressure | φ15*41mm | 10.5g(3.26g) | 1, 2 *In-situ* 1, 3 |
| Micro data logger | Biologging Solutions | Temperature, Pressure | φ11*33mm | 3.5g (0.4g) | 1 |
| ORI-1400 D3GT | Little Leonardo | Temperature, Pressure, Acceleration | φ12*45mm | 9.0g(5g) | 1, 4 |
| Data logger Type 2 | AI Technology | Temperature, Pressure | φ12*34mm | 9.0g(5.16g) | 4 *In-situ* 2, 4 |
| AQPX-1030P | Aqua Sound | ID, Time | φ9.5*36mm | 5.0g(1.6g) | *In-situ* 3, 4 |

Table 1-3

Summary of four *In-situ* experiments for introduction of biologging system.

| | **Study site** | **Year/Date** | **Experiment period (hour)** | ***N* (tagged/total)** | **Size of space (L*W*H)** | **Distance and time required from sampling** | **Water tank for transportation** | **Recovery period before tagging** | **Event** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Set net at Shibetsu | 18-19 May 2015 | 24 (Recapturing) | 3/3 | 10*10*6m | 0m 0min | N/A | N/A | Tracking swimming depth |
| 2 | Set net at Shibetsu | 9-10 June 2017 | 24 (Recapturing) | 4/4 | 10*10*6m | 0m 0min | N/A | N/A | Tracking swimming depth |
| 3 | Akkeshi Bay and Akkeshi Lake | 27 March-27 April 2016 | N/A | 30 | N/A | 0m 0min | N/A | N/A | Tracking migration in natural habitat |
| 4 | Akkeshi Bay and Akkeshi Lake | 7 March-26 April 2017 | N/A | 127 | N/A | 0m 0min | N/A | N/A | Tracking migration in natural habitat |

Table 1-4

The summary of tagged indivduals and the rate of tag and data recovery in four *In-situ* experiments.

| | Study site | Release | Range of fork length (mm) | Range of age | The number of tag recovery | Rate of tag recovery (%) | The number of data recovery | Rate of data recovery (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Set net at Shibetsu | 3 | 227-262 | 3-4 | 3 | 100.0 | 3 | 100.0 |
| 2 | Set net at Shibetsu | 4 | 245-262 | 3-4 | 3 | 75.0 | 3 | 75.0 |
| 3 | Akkeshi Bay and Akkeshi Lake | 30 | 205-270 | 2-4 | 6 | 20.0 | 20 | 66.7 |
| 4 | Akkeshi Bay and Akkeshi Lake | 127 | 215-298 | 3-5 | 25 | 19.7 | 59 | 46.45 |

Table 1-5

The suitable conditions for introduction of bio-logging system on pacific herring.

| Factors | Suitable conditions |
|---|---|
| Drop of scale | Transportation by un-densed water tank<br>Few number of hadling by net<br>Short period tagging |
| Weight of Tag | Weight under 2% of that of individual |
| Water temperature | Suitable temperature within 2-14℃<br>Un-influenced temperature under 10℃ |
| Number of individuals | The number over 50 individuals to school |

Figure 1-1

Snapshots of each labo amd *In-situ* experiments. a) indicates the experiment at Shibetsu salmon museum in 2015. b) indicates that at a beach of Shibetsu in 2015. c) indicates those at the large experiment tank at Hakodate research center for fisheries and ocean in 2016 and 2017. d) indicates those at the set net at Shibetsu in 2015 and 2017. e) indicates those at Akkeshi in 2016 and 2017.

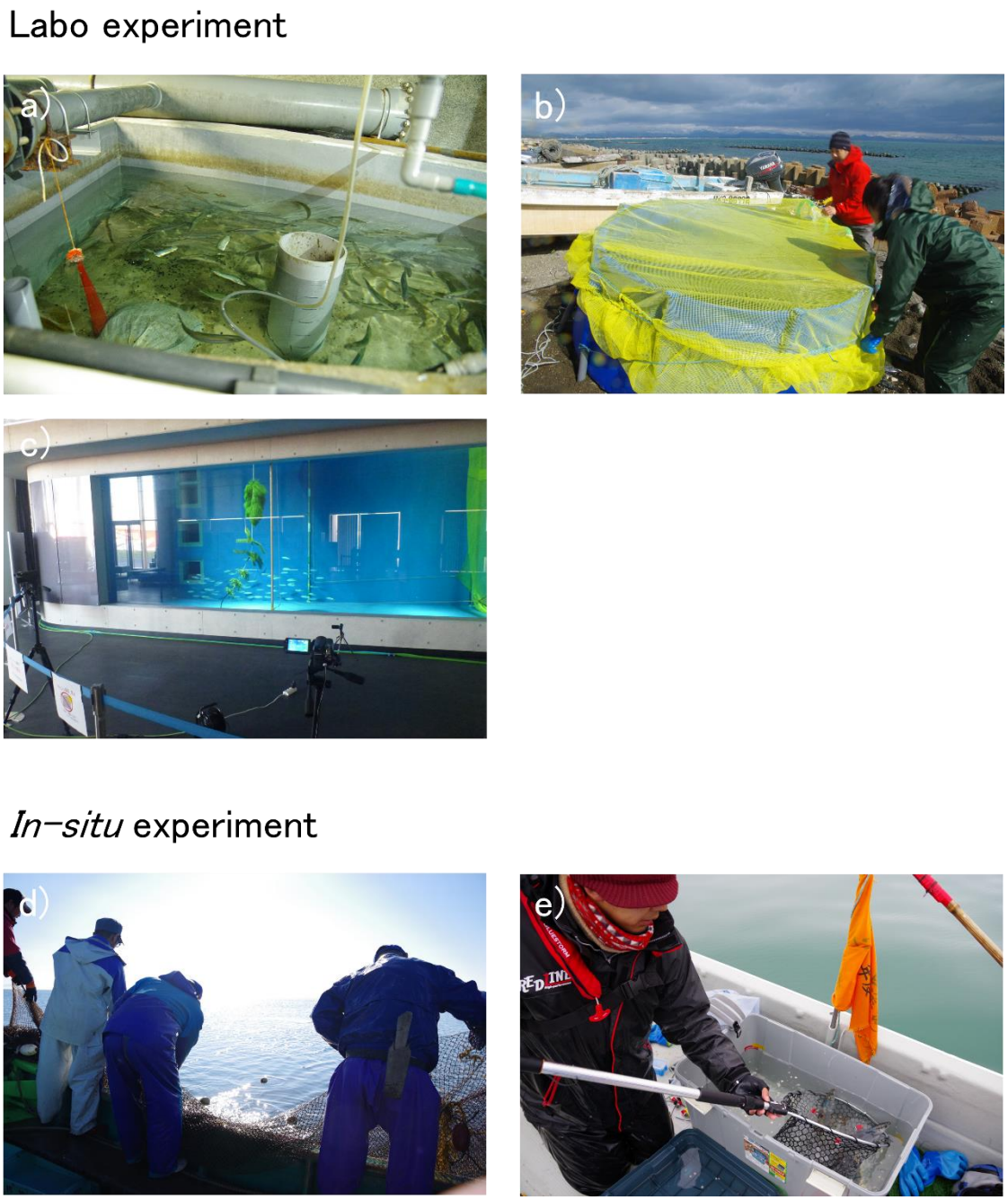


Figure 1-2

Flow chart of procedure in labo and *in-situ* experiments. All experiments were conducted based on this flow chart.

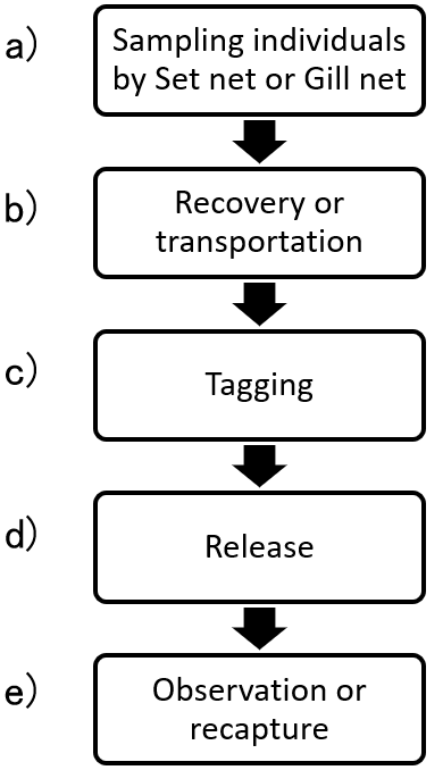


Figure 1-3

Data logger and acoustic pinger used in this study. Lat 1400, Data logger type1, Micro data logger, ORI-1400 D3GT, Data logger type2 and AQPX-1030P from left to right in the picture.

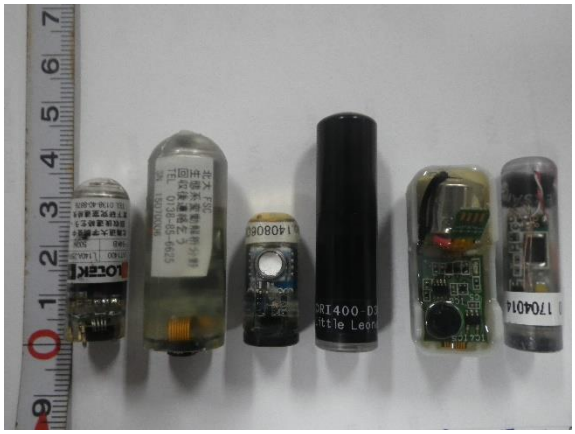


Figure 1-4

Illustration of external attachment of logger or pinger to herring body.

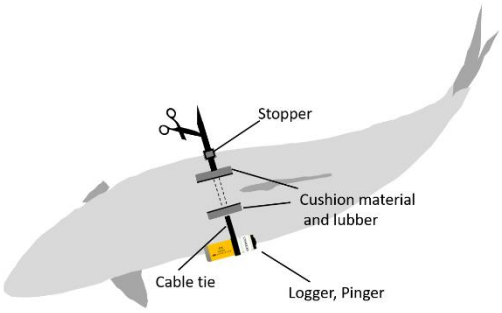


Figure 1-5

Survival rate of tagged and untagged individuals on each labo experiment. Respective color lines show type of logger attached to individuals. a) indicates the results in experiment at Shibetsu salmon museum in 2015. b) indicates those at a beach of Shibetsu in 2015. c) and d) indicate those at the large experiment tank at Hakodate research center for fisheries and ocean in 2016 and 2017.

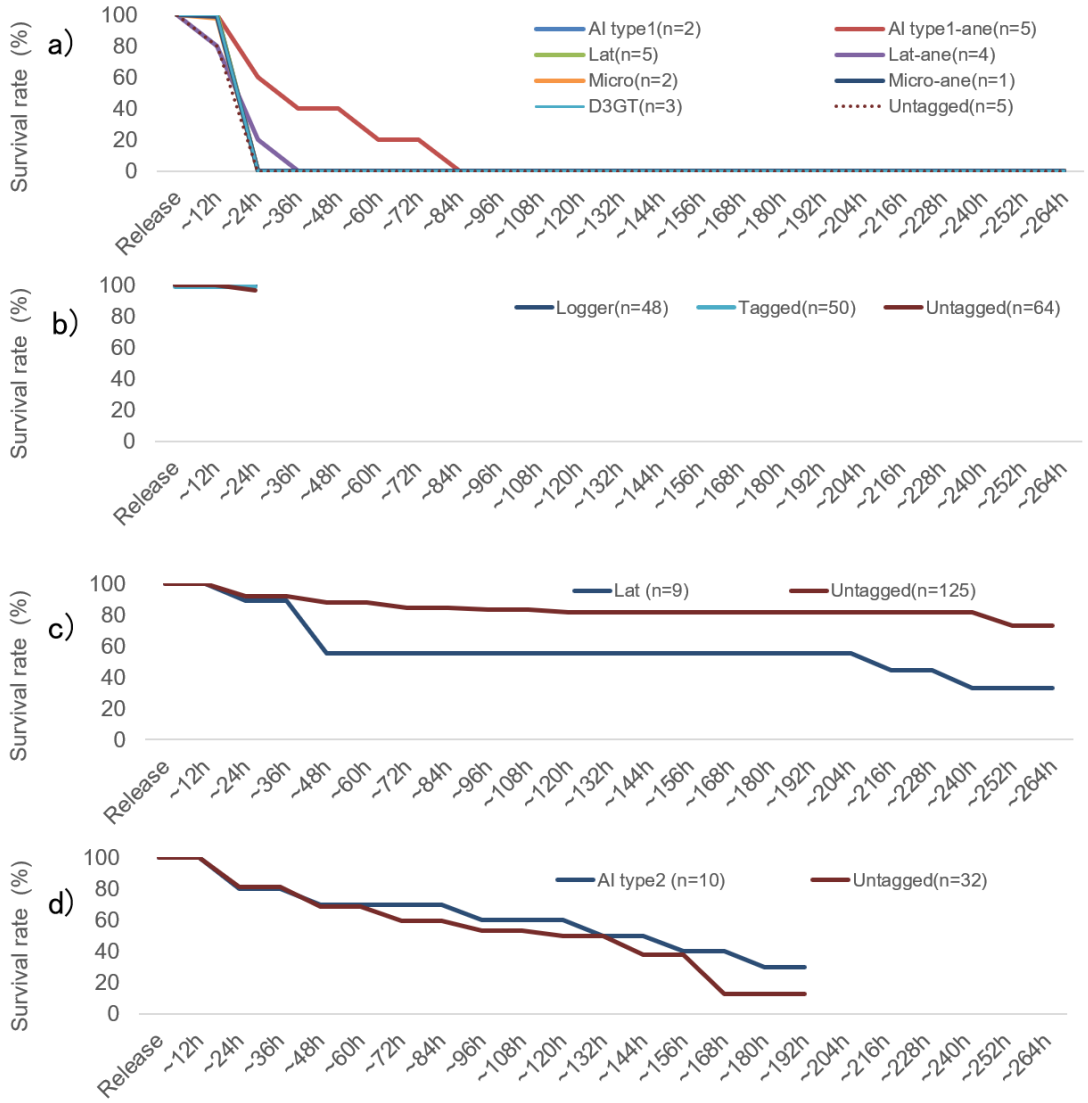


Figure 1-6

Snapshot of abnormal swimming of tagged fish. Normally herring swim by swaying with their dorsal aspect up. However, some tagged fish like this picture showed swimming by heaving with their lateral aspect up.

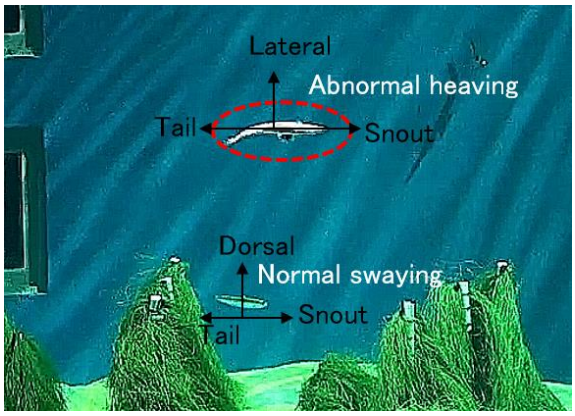


Figure 1-7

Frequency distribution of fork length and average survival hours of individuals on respective labo experiments. The black bar indicates frequency distribution of each fork length. The white dots and black bar indicate average survival hours and standard deviations. a) indicates the results in experiment at Shibetsu salmon museum in 2015. b) indicates those at a beach of Shibetsu in 2015. c) and d) indicate those at the large experiment tank at Hakodate research center for fisheries and ocean in 2016 and 2017. The survival hours at b) were deleted due to release after 24hours.

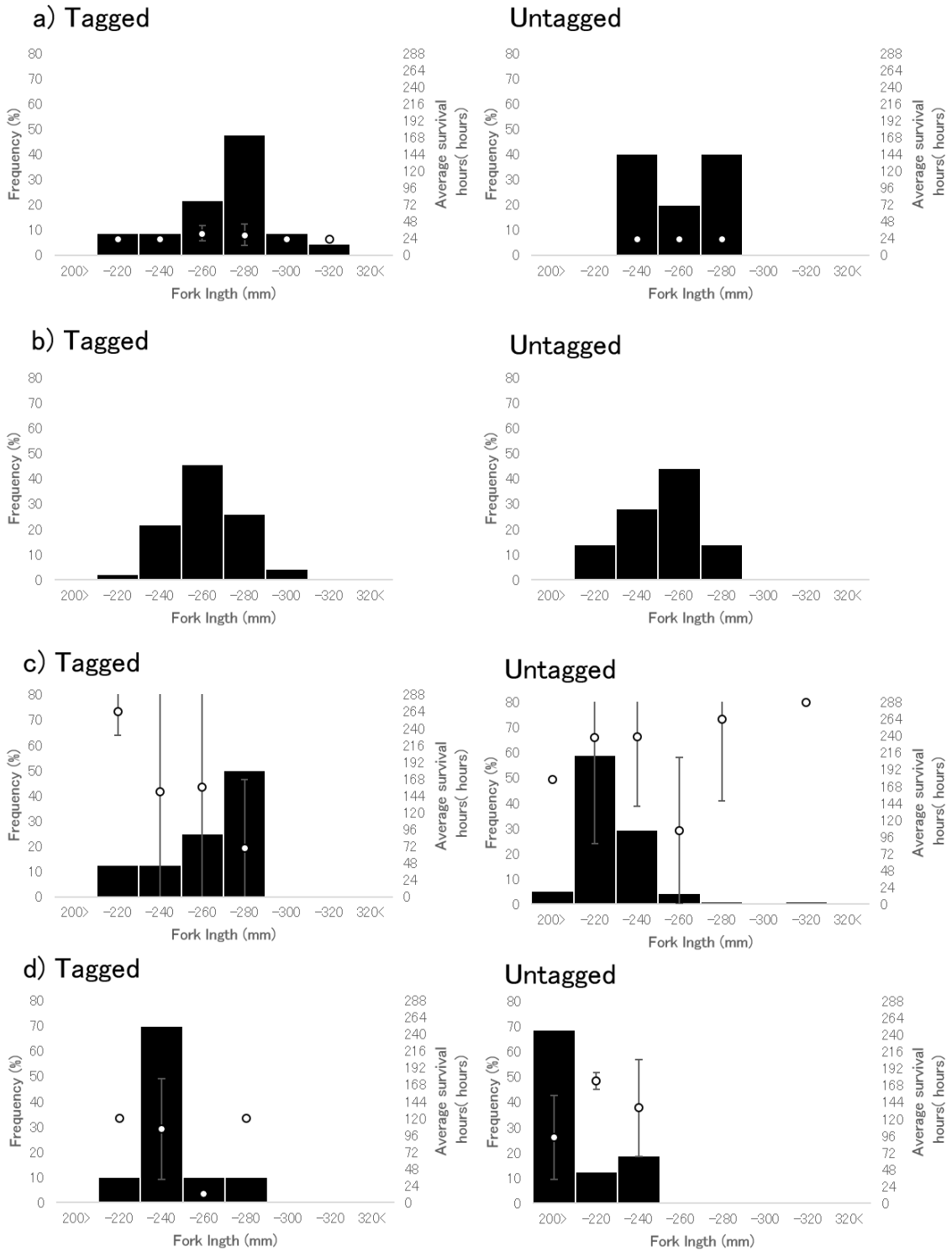
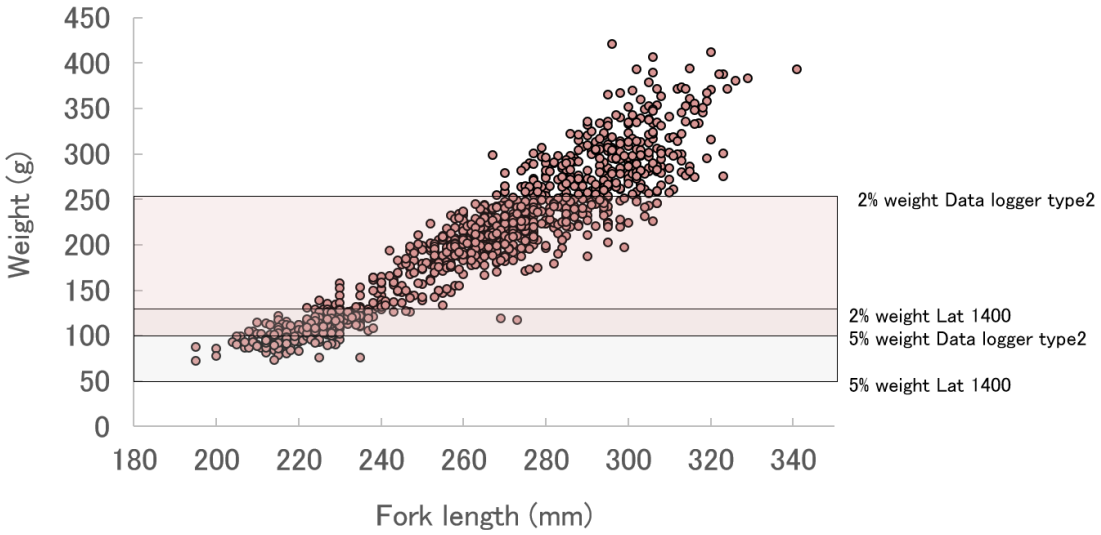

a) Tagged
Untagged
b) Tagged
Untagged
c) Tagged
Untagged
d) Tagged
Untagged
Frequency (%)
Average survival hours( hours)
Fork lngth (mm)
200>
-220
-240
-260
-280
-300
-320
320<

Figure 1-8

The relationship between the weight and fork length of herring (*n*=1069) sampled during the suvey at Akkeshi. Red and blue squares indicate 2% and 5% of weight of individuals with each data logger, data logger type2 and Lat1400.



## 第 2 章　ニシン個体・群れにおける行動，構造の可視化

### 2．1　緒言

魚類一般における，「群れ」とは，同所的に存在する複数個体の中で，遊泳速度や遊泳方向を同じくし，一定の個体間距離を保ち遊泳する個体の集まりであるとされ，小型浮魚類を始めとする多くの魚類は，群れ単位で行動し生活史を送っている (Partridge and Pitcher 1980; Torisawa et al. 2007; Larsson 2012)．これまでニシン，大西洋ニシンにおける行動モニタリングでは，個体群や上記の群れを対象に，主に魚群探知機やソナーなどの音響手法を用いて研究が行われてきた．これらの手法では群れの構造やその変化をスナップショット的に捉えることができ，季節的な分布域・分布水深の変化を始め (Nøttestad et al. 2000; Holst et al. 2002; Sigler and Csepp 2007)，生理状態に応じた群れの構造の変化 (Pitcher et al. 1996; Mackinson et al. 1999; Langård et al. 2006)，および船舶や捕食者といった外部刺激への応答 (Skaret et al. 2005; Peña et al. 2013) などが明らかにされてきた．一方で，これらの調査は手法の特性上長期で同じ群れを捉えることができず，個体や群れの経時的な行動の変化を明らかにすることは困難であった．

前章で導入したバイオロギングシステムでは，連続的に個体の行動，経験環境を記録することができ，経時的な行動の変化を評価することが可能である．しかしながら，目視での観察ができない野外環境で行動のモニタリングを進めるには，ニシン個体における基礎的な行動の特性と，データロガーで取得できるデータの関係を予め検証しておく必要がある．特に，バイオロギング手法をニシン個体へ導入した研究例は未だ存在しないことからも，取得データと個体の行動との関係性の理解は必須であると言える．またニシンの様に群れで生活史を送る種においては，個体の行動特性が，群れの構造にも影響を与えるとされる (Partridge and Pitcher 1980)．一方で，バイオテレメトリー手法を用いた既往の研究でも，複数個体の遊泳を捉えたものは存在するが (Mitsunaga et al. 2013)，個体の経時的な行動特性の変化と群れの構造の関係性について，定量的に比較を行った例はない．

本章では，屋内の大型実験水槽にニシンの群れを放流し，データロガーによる複数個体の遊泳行動計測を行うことで，個体の基礎的な行動特性，産卵行動特性とデータロガーから得られるデータの関係性を検証した．また個体の行動計測と並行して，群れのビデオ観察を並行し，個体の行動特性と群れの構造との関係性を検証した．さらに屋内での実験結果を基に，定置網内でも個体の遊泳と群れの構造の関係性を検証した．

## 2．2　材料と方法

### 2．2．1　屋内実験

初めに，個体の基礎的な行動特性，産卵行動特性の可視化，および個体の遊泳と群れ構造の関係性を検証するために 2 回の屋内実験を行った．各実験は, 1 章 Figure 1-2 記載の以下の (a) - (e) の実験手順に従って行った．実験手順は，(a) 定置網，刺網から個体の採集 (b) 水槽での馴致または活魚タンクでの輸送　(c) 各種データロガー，ピンガーの装着　(d) 実験水槽への放流 (e) 行動観察または再回収　とした．以下に各実験の詳細を示す．

実験は，2016 年 6 月 2 日-13 日と 2017 年 6 月 10 日-18 日に行った．実験個体 (1st: *n*=152, 2nd: *n*=51) は，北海道東部標津町沿岸から約 1km の沖合の定置網で採集し，沿岸に設置した馴致水槽で 5 時間ほど馴致期間を設けた．その後，全個体を活魚タンクへ収容し，北海道南部函館市の函館市国際水産・海洋総合研究センター内の大型実験水槽 (幅 10.0 m, 奥行き 5.0 m, 深さ 6.0 m，実験中は水深を 3.0 m に設定; Figure 2-1) まで約 10 時間かけて陸上輸送した．輸送中は常にタンク内の水温を 10.0℃以下に冷却し続け，また斃死個体 (1st: *n*=38, 2nd: *n*=9) は適宜タンク外へ取り除いた．実験水槽へ輸送後，両年 10 個体に深度・水温データロガーおよび加速度データロガー (1st: Lat1400, LOTEK 社製; 2nd: Data logger type2, AI Technology 社製; ORI-1400 D3GT, Little Leonardo 社製; 第 1 章 Figure 1-3 参照) を装着し，実験水槽に放流した．機器の装着には外部装着法を用い，1 章記載の装着手順に従った (1. 2. 3 機器の装着 参考). また両実験で水槽内は 10℃前後の水温に保った. 加えて両実験では,

群れの構造を評価するため，実験水槽の観察窓からデジタルビデオカメラ (HDR-CX900, HDR-SR12, SONY 社製; Figure 2-1) で群れ全体の行動観察を行った．ビデオカメラは水槽の正面に 2 台設置し，観察窓をすべてカメラの画角内に収めることで，実験開始から実験終わりまで，常に観察窓に映る群れの構造，行動を記録した．また日中の 3 時間ごとを目安に，目視による群れの行動観察を行った．

さらに 2 回目の実験では，個体の産卵行動特性を可視化するために，水槽の底面へ産卵床を設置した (Figure 2-2)．産卵床は 3 つの区画に分けて設置し，それぞれ人工海草を設置した区画 (株式会社岡部製)，漁具を模した敷き網を設置した区画 (日本マタイ株式会社製)，および何も設置していない対照区とした．加えて，実験開始 2 日目から水温を 10.0℃から 13.0℃に上昇させることで，個体の成熟を促進するためのヒートショックを与えた．各実験の昼夜の定義は，1 回目では日中を 8:00-20:00，夜間を 20:00-8:00 とし，2 回目では日中 9:00-21:00，夜間 21:00-9:00 としてそれぞれ照度を日中 50-100lx，夜間 0-10lx に調節した．1 回目は 11 日間，2 回目は 8 日間実験を継続した．

### 2．2．2　定置網内実験

定置網内へのデータロガー装着個体の放流は，2015 年 5 月 18 日-19 日と 2017 年 6 月 9 日-10 日の日程で 2 回実施した．実験個体 (1st: *n*=3, 2nd: *n*=3) は，屋内実験と同様の標津町の定置網で採集し，船上の馴致水槽に一時的に収容した．その後船上にて，1 回目の実験では 3 個体，2 回目の実験では 4 個体に深度・水温データロガー (1st: Data logger type1, AI Technology 社製; 2nd: Data logger type2, AI Technology 社製; 第 1 章 Table 1-2, Figure 1-3 参照) を装着し，定置網内へ再度放流した．機器の装着には外部装着法を用い，1 章記載の装着手順に従った (1. 2. 3 機器の装着 参考)．約 24 時間後に個体を再回収して個体の遊泳データを取得した．これらの実験での昼夜の定義は，日の出日の入りの時間を区切りに 1 回目の実験では日中 4:00-18:30，夜間 18:30-4:00，2 回目では日中 3:30-19:00，夜間 19:00-3:30 と

した.

### 2．2．3　解析

屋内実験では，実験期間終了後データに欠損やエラーがなく，実験期間を通して行動を記録できた個体 (1st: *n*=4, 2nd: *n*=6; Table 2-1) を解析に用いた．定置網実験では，再回収され，データに欠損がない個体 (1st: *n*=3, 2nd: *n*=2; Table 2-1) を解析に用いた．

初めに，2 回の屋内実験の結果から，個体の基礎的な行動特性，産卵行動特性を可視化した．まず深度データより，各実験での時系列プロファイルを作成し，昼夜間で平均遊泳深度，遊泳深度の標準偏差，および総鉛直移動距離を算出することで，時間帯ごとの個体の行動特性の違いを可視化した．産卵行動の特性は，ビデオ観察データから産卵行動が起きた時間帯を特定し，その前後の時間帯における深度データから可視化した．特に，産卵や放精など特定の行動は，詳細に観察データと深度データを比較することで，全体の深度データから判別した．

別途 2 回目の実験では，加速度記録を取得し行動を詳細に分類した．今回使用した加速度データロガーは魚体の前後方向，左右方向，および上下方向の 3 軸方向で魚体の動き由来の動的加速度成分と傾きの変化による重力由来の静的加速度成分の値を記録することができる (Figure 2-3)．本研究では，行動観察で見られたニシンの動きの速さを基に 0.1 秒周期 (10Hz) で加速度記録を取得した．魚類における鰭の動きは周期的に繰り返されているため，取得された加速度記録中の周期的に現れる信号を動的成分とみなすことができ，一方で静的成分は重力加速度由来の体の傾きを記録するため，生物の姿勢が不定期に変化した部分として抽出することができる．本研究では，0.2-0.5 秒周期 (2-5Hz) に周期的な高周波信号を確認したため，それらの加速度記録を「動的成分」，その他の加速度を「静的成分」と判断して分割した．分割の際には，波形解析ソフト Igor Pro ver6.1.2.2 (WaveMetrics 社製) 及びに，波形フィルタリングソフトの IFDL ver4.02 (Wave Metrics 社製) を用いて高速フーリエ

変換を行い，任意の周波数成分を抽出した．最終的に抽出した尾鰭の振動の強さ (G=9.8m/sec$^2$)，振動周期 (cycle)，姿勢角 (°)，および深度 (m) の要素と行動観察記録を照合し，ニシンの行動を分類した．また，各行動の 1 時間ごとの利用割合を算出した．

またいずれの実験においても，再回収したデータロガー装着個体の成熟度を調べた．成熟度は，高柳・石田 (2002 b) の先行研究を基に直接観察して判別した．本研究では，各成熟度段階を産卵前，完熟，および産卵後の三段階にわけ，雌の産卵前を「張りのある卵巣と不透明な卵粒が見られる状態」，完熟を「張りのなくなった卵巣と透明な卵粒の流出が見られる状態」，産卵後を「縮んだ赤黒い卵巣が見られ，卵が見られない状態」と定義した．雄では，産卵前と完熟を「精巣を切断した際に，精子の流出が見られるかどうか」で判断し，産卵後を「縮んだ赤黒い精巣が見られ，精子が見られない状態」と定義した．また産卵中で卵巣や精巣から精子や卵の一部が流出済みのものは，どちらの性別においても完熟の段階に含めた．

次に，個体の行動特性と群れの構造の関係性を検証するために，群れの観察データを解析した．既往の研究を基に，本研究における群れの定義は「遊泳方向・遊泳速度が同一」であり，「隣接する個体との距離が尾叉長の 2 倍よりも離れていない個体」で形成される集団とした (Partridge and Pitcher 1980; Torisawa et al. 2007; Larsson 2012)．解析では，実験開始から 3 時間おきにビデオ観察記録の画像を抽出し，各画像における群れ構造の要素を計測した．解析の手順は以下のようにした．初めに，上記の群れの定義から群れの上端，下端，右端，および左端に位置する個体を決定し，Table 2-2 の定義に従って，群れの幅 (m)，高さ (m)，群れ内の個体数 (Ind)，面積 (m$^2$)，形の縦横比 (%)，および密度 (Ind/m$^2$) の要素を測定した．群れの分布深度は，群れの上端，下端，右端，左端に位置する個体の口吻を直線で結び，その交点に最も近い個体の深度とした．また中心個体の口吻から隣接個体の口吻までの距離を個体間距離 (NND: Nearest neighbor distance) として算出した．これらの要素を昼夜で比較し，群れ構造の時間帯による変化を調べた．またビデオ記録上において個体や群れの大きさ

は，水槽内での奥行きの位置に依存して変化するため，本研究では，個体識別が可能なデータロガー装着個体の尾叉長，および水槽の奥行き 1m ごとに長さの決まったスケールを映した状態のビデオ記録を用い，各画像で群れの構造要素を計測する際の補助とした．画像解析には，画像処理ソフト ImageJ (Schneider et al. 2012) を用いた．

次に，算出した群れ構造の特性と，データロガー装着個体の遊泳深度との比較を行い，双方の関係性を検証した．初めに，データロガー装着個体が非装着個体と同様に遊泳し，同じ群れを形成するかを検証するために，群れの上端，下端の深度とデータロガー装着個体の遊泳深度を比べ，群れの分布深度内にデータロガー装着個体が存在した期間を推定した．次に昼夜の時間ごとに，各実験でデータロガー装着個体の中の 2 個体ずつを全ての組合せで選択し，個体同士の遊泳深度差 (VND: Vertical Neighbor Distance; Mitsunaga et al. 2013) を算出した．データロガー装着個体を含む群れが凝集した群れを形成している場合，VND の値は一定の頻度や継続時間を持つと予想されることから，照度を変化させた昼夜の時間帯ごとに VND の頻度分布と各 VND での連続継続時間を算出した．また群れの構造と VND の頻度分布，継続時間との関係性を，定置網実験の個体の遊泳深度データに適応し，目視観察ができない状態でも，群れの検出，密度の粗密の推定が可能かを検証した．定置網実験では，使用しているデータロガーにおける圧力センサーの分解能が異なるため，2015 年では 0.75m 毎，2017 年では 0.25m 毎に VND の利用頻度，継続時間を算出した．各解析には，波形解析ソフトウェア Igor Pro version 6. 1. 2. 2 (WaveMetrics 社製) を用いた．また統計解析には統計解析ソフトの R version 3.4.0 (R Development Core Team, 2017) を用いた．

## 2．3　結果

### 2．3．1　基礎的な行動特性の可視化

1 回目の屋内実験では，データロガー装着個体を含むほぼすべての個体が同様の遊泳方向，

遊泳速度を保ち，群れで遊泳する様子が観察された．昼夜の時間帯でデータロガー装着個体の遊泳深度には有意に差があり，日中深く夜間浅かった (Day: 2.11m (SD 0.79), Night: 1.68m (SD 0.72); t-test, $p$ <0.05; Figure 2-4). また 1 時間ごとの総鉛直移動距離にも有意な差があり，夜間に移動距離が大きくなっていた (Day: 326.96m/hour (SD 23.55), Night: 435.93m/hour (SD 27.04); Mann-Whitney U test, $p$ <0.05)．対して，2 回目の屋内実験では群れが形成されず，個体の遊泳深度は日中常に表層に集中していた (Day: 0.74m (SD 0.63), Night: 0.66m (SD 0.56); t-test, $p$ >0.05; Figure 2-5)．総鉛直移動距離に関しても，昼夜での差はなく共通して 1 回目の実験よりも短かった (Day: 80.83m (SD 35.06), Night: 87.14m (SD 39.67); Mann-Whitney U test, $p$ >0.05)．成熟の促進のためにヒートショックを与えた後は，総鉛直移動距離が長くなった (Before heat shock: 72.92m/hour (SD 32.46), After heat shock: 86.13m/hour (SD 31.57); Mann-Whitney U test, $p$ <0.05).

### 2．3．2　加速度記録による行動の分類とその利用割合

2 回目の屋内実験のビデオ記録から，個体の遊泳を，低速で水平方向へ移動する「巡航」，巡航よりも速く水平方向へ移動する「遊泳」，上下への姿勢変化を伴って移動する「上下移動」，および尾鰭と共に体を震わせて急速に水平鉛直方向へ移動する「ダッシュ」の 4 つの行動を分類した (Table 2-3)．またそれぞれの行動は，加速度記録から分割した尾鰭の振動の強さ (G=9.8 m/sec$^2$)，振動の周期 (cycle sec)，姿勢角 (°)，および遊泳深度 (m)の要素によって定量的に分類することができた (Table 2-3; Figure 2-6)．時間ごとの行動の利用割合は，ヒートショック前は巡行と上下移動がほぼ全体を占めていた (Cruise 79.1% (SD 3.5), Vertical movement: 13.2% (SD 5.4); Figure 2-7)．ヒートショック後はダッシュの割合が増加した (Before : 1.3% (0.1-2.7), After: 4.6% (1.8-8.0); Wilcoxon signed-rank test, $p$ <0.05).

### 2．3．3　産卵行動特性の可視化

ビデオ記録より，ヒートショック後 24~36 時間で 3 個体の放精が観察され，特に 6 月 14 日 20 時 53-58 分の間では，HR_1702 のデータロガー装着個体が体を震わせながら人工海草区の産卵床へ体をこすりつけ，放精する様子が観察された (Figure 2-8 a-d)．放精行動前後においては，個体は産卵約 1 時間前から表層と底層を行き来し，産卵が観察された時間は底面へ約 5 分間遊泳深度を集中させていた (Figure 2-8 e)．ビデオ記録では，雌個体の放卵行動は観察できなかったが，実験終了後には人工海草区から 572 個の卵が確認された (Figure 2-9)．その内 12.3%の 70 個の卵は受精し，眼の形成まで卵の発生が進んでいた．実験終了後データロガー装着個体の成熟度は，1 回目の実験では産卵後が 10%だったのに対し，2 回目では 70%が産卵後であった (Table 2-4)．また 1 回目の実験においても，実験終了約 48 時間後に畜養水槽内で産卵が起き，2 回目の実験同様に個体が産卵床へ体を激しくこすりつける様子がビデオ記録から観察された．その際の卵はほとんどが人工海草上に産み付けられていたが，一部は水槽の壁面上にも観察された．

### 2．3．4　群れとデータロガー装着個体の遊泳深度範囲

1 回目の屋内実験の期間中，形成された群れの上端および下端の個体の遊泳深度内に，データロガー装着個体の遊泳深度の 92.4 %が納まっていた (Figure 2-10)．また昼夜でその割合は変化し, 夜間の方が群れの分布深度内から外れる傾向にあった (Day: 95.6%, Night: 89.1%)．2 回目の実験では，2-3 個体が同調して遊泳する様子は観察されたものの，群れ構造の要素を計測できる規模の群れは形成されなかった. 特に体サイズが 150mm 以下の非装着個体は，遊泳の同調が見られなかった．したがって，2 回目の実験ではロガーデータと群れ構造の比較は行わなかった．

### 2．3．5　群れ構造の定量化

1 回目の屋内実験での群れの構造は，それぞれ昼夜で変化した (Table 2-5)．群れの高

さ，縦横比，および面積には有意な差が存在し，日中横長に密集した群れが形成された一方，夜間は縦横均等に広がった群れを形成していた (Height: Day 1.4m (SD 0.6), Night 2.0m (SD 0.4); Wilcoxon signed-rank test, $p$ <0.05; Width: Day 2.3m (SD 0.6), Night 2.1m (SD 0.5); Wilcoxon signed-rank test, $p$ >0.05; Aspect rate: Day 70.2% (SD 38.7), Night 98.3% (SD 29.7); Wilcoxon signed-rank test, $p$ <0.05; Area: Day 1.6 $m^2$ (SD 0.43); Night 2.3$m^2$(SD 0.63); Wilcoxon signed-rank test, $p$ <0.05). また群れ内の個体数は昼夜で変化がなく，平均 50 個体で構成されていたため，夜間に群れの密度は小さくなり，個体間距離は大きくなった (Number of individuals: Day 57 (51-65), Night 53 (48-60); Wilcoxon signed-rank test, $p$ >0.05; Density: Day 37.1Ind/$m^2$ (SD 10.2), Night 24.1 Ind/$m^2$ (SD 7.90); Wilcoxon signed-rank test, $p$ <0.05; NND: Day 0.16m (SD 0.05), Night 0.23m (SD 0.06); Wilcoxon signed-rank test, $p$ <0.05).

### 2．3．6　データロガー装着個体の VND

昼夜の時間帯で，データロガー装着個体における VND は，その頻度分布が異なった．日中では，0.5m までの VND に頻度の 49.3%が出現し，1m までには 84.1%が出現していた (Figure 2-11 a)．一方夜間では 0.5m までの VND に頻度の 34.5%が出現し，1m までに 69.5%が出現した (Figure 2-11 b). それぞれの VND の最大継続時間 (Figure 2-11 a, b) は，昼夜どちらも 0-0.25m の範囲で長く，日中が最長であった (Day: 620sec, Night: 220sec)．0.25-0.5m の範囲となると類似した値 (Day: 180sec, Night: 140sec) となり，VND の広がりと共に継続時間は減少した.

### 2．3．7　定置網内でのデータロガー装着個体の移動傾向，VND

定置網内での 2 回の実験において，個体の遊泳深度は，屋内実験同様に昼夜で有意な差があり，日中深く夜間浅かった (1st: Day 3.60m (SD 0.97), Night 2.30m (SD 0.86); Mann-Whitney U test, $p$ <0.05; 2nd: Day 4.22m (SD 1.31), Night 2.85m (SD 1.51); Mann-Whitney U test,

$p$ <0.05; Figure 2-12 a, b). 一方で総鉛直移動距離は，1 回目の実験のみ夜間に長かった (1st: Day 43.7m/hour (SD 17.2), Night 56.7m/hour (SD 23.7); Mann-Whitney U test, $p$ <0.05; 2nd: Day 77.7m/hour (SD 9.9)，Night 76.9m/hour (SD 3.4); Mann-Whitney U test, $p$ >0.05). 1 回目の実験の VND は，昼夜共通して 0-0.75m, 0.75-1.5m の範囲に 80%以上の頻度が集中していた (Day: 92.3%, Night: 87.4%; Figure 2-13 a-b). しかし，夜間になると 3m 以上の VND にも頻度が現れていた (Day: 0%; Night: 3.4%). 継続時間も同様に，0-0.75m の範囲で長く，日中が最長であった (Day: 980sec; Night: 680sec). 2 回目の実験での VND は，日中 0-0.25m, 0.25-0.5m の範囲に 49.6%の頻度が集中していたが，夜間になると同じ範囲における頻度は 38.9%に減り，代わりに 1-3m の頻度が増加した (Day: 15.5%, Night: 30.2%; Figure 2-13 c-d). 継続時間は，昼夜で共通して 0-0.25m までの範囲で長く継続が見られた (Day: 130sec, Night: 230sec). また日中では，4-6m の VND でも継続があった (4.5-4.75m: 90sec, 4.75-5.0m:70sec, 5.0-5.25: 60sec).

## 2．4　考察

### 2．4．1　深度，加速度データロガーによる基礎的な行動特性の可視化

1 回目の屋内実験，1 回目，2 回目の定置網実験では，昼夜の時間帯で個体の深度データ内の平均遊泳深度に差が生じており，また鉛直移動距離にも差が見られたことから，時間帯による行動特性，活動性の変化を深度ロガーによって可視化できたと考えられる．遊泳深度の日周変化についてはニシン，大西洋ニシン両種で古くから研究がなされており，両種の群れは北西太平洋 (Mackinson 1999) やノルウェー海 (Huse and Korneliussen 1995; Misund et al. 1997) でも日中 200-300m の深度に凝集し，夜間には表層域の広範囲に分散する傾向が報告されている．一般的にこうした傾向は，索餌期における行動の日周変化であるとされており (Blaxter and Parrish 1965)，明るく捕食者に見つかりやすい日中は流れなどの影響の少ない深場に逃避し，逆に見つかりづらい夜間は表層域に凝集したプランクトンなどの餌を探索し

移動するとされている (Mackinson 1999). 本実験における水槽内は野外環境に対して深度のスケールが小さく，捕食者や流れの影響も存在しなかったが，昼夜での照度変化があることで，自然下と同様のニシンの行動特性，活動性の変化が見られたものと考えられる．したがって，深度ロガーのデータからは，時系列プロファイルを作成することによって，昼夜などでの環境情報の違いによるニシン個体の行動特性，活動性の変化を，時間帯ごとの平均深度や鉛直移動距離の差として検出することができると考えられた．

一方，2 回目の屋内実験では，昼夜による遊泳深度変化，鉛直移動距離の差が見られず，個体の行動特性や活動性には変化がなかったものと考えられた．行動特性や活動性に変化が見られない傾向については，2 つの要因からの影響が考えられる．1 つ目は個体の成熟度による影響である．大西洋ニシンにおいては，産卵直前になると親魚が産卵場の探索を優先し，昼夜関係なく表層から低層に広く移動することが報告されている (Slotte 1998; Langård et al. 2014, 2015)．2 回目の屋内実験では実験開始から約 72 時間で産卵が起きていたこと，また個体回収時の 70%の個体が産卵後であったことからも，実験開始時には多くの個体が産卵直前であったと推察される．一方で 1 回目の屋内実験では，実験終了後の畜養水槽で産卵が起きていたこと，個体回収時の 40%が未成熟であったことからも群れ全体の成熟は進んでいなかったものと予想される．したがって，こうした成熟度の違いが影響し，行動特性，活動性の差が生じなかったものと考えられ，深度ロガーのデータから算出した平均遊泳深度や鉛直移動距離にもそれが反映されていたものと考えられる．加えて，2 つ目の要因は実験個体の数とサイズ組成による影響である．114 個体を実験に用いた 1 回目の実験に対して，生物採集の難航した 2 回目の実験は 42 個体での実験であった．さらに，2 回目の実験では実験個体の 22 個体が 100-150mm の当歳魚であり，データロガー装着個体と同サイズの個体は 20 個体であった．加えて，データロガー装着個体を含む尾叉長 200mm 以上の個体では，2-3 個体の遊泳の同調が見られたものの，150mm 以下の当歳魚の間では遊泳の同調が観察されなかった．大西洋ニシンの群れにおいては，群れ内の主要な体サイズ，成熟度によ

って群れ全体の行動決定が左右される報告もある (Skaret et al. 2003; Langård et al. 2006; Makris et al. 2009). したがって，2 回目の実験では成熟度による影響に加えて，同調して遊泳する個体数が少なかったことが，群れの形成および深度の日周変化に影響した可能性も考えられる．深度ロガーのデータからは，成熟度，実験個体数の影響について双方の要素を判別することはできなかったが，前述の日周鉛直移動の行動特性と比較することで，野外環境においてもこれらの影響を示唆することができると考えられた．

また 2 回目の実験で取得した加速度記録からは，特性の異なる 4 種の行動を分類することができ，野外環境においても加速度記録を取得することによってニシン個体の行動組成を推定することができると期待された．実験中，行動の利用割合は，80%が巡行，20%が上下移動で構成されており，深度同様に昼夜で大きな行動の変化は見られなかった．一方で，索餌期，越冬期のニシンは，1 回目の屋内実験のように昼夜で行動を変化させると考えられ，野外ではより行動割合にも変化が現れるものと予想される．Huse and Ona (1996) では，大西洋ニシンの姿勢角分布が夜間に大きくばらつくことを報告しており，また夜間は一般的にニシン，大西洋ニシン両種において移動の傾向が高まるとされていることからも (Misund et al. 1997)，索餌期，越冬期の野外環境では上下移動や遊泳，ダッシュの利用頻度が増加するのではないかと予想される．加えて実験中は，ヒートショック後に遊泳，ダッシュの割合が増えており，遊泳が活発化していることが示された．深度データロガーで計測された産卵前後の行動は (Figure 2-7e)，激しく深度移動を繰り返しており，またビデオ記録でも頻繁に体全体を振動させる様子が観察されたことから，産卵が促進されることが一因となって遊泳やダッシュの割合が増加した可能性がある．一方で，ヒートショックを与えることで成熟を促進する方法 (朝比奈 1989; 清水 2006) は，ニシンのような冷水性の魚類においては適水温外の水温に晒されることになる．一般的に小型浮魚において，酸素欠乏などの状態が発生した場合，より良い環境を求めて活動が活発化し，遊泳速度が上昇することが示唆されている (Domenici et al. 2002)．本研究におけるヒートショックも，ニシンの適水温から離れる

変化であったため，こうした環境から逃避する理由で遊泳やダッシュの割合が増加していた可能性も考えられる．こうしたことからも，加速度記録を取得することによって，個体の活動性の変化を分類された行動の割合から詳細に推定することを始め，産卵行動や忌避行動を推定することにも期待ができると考えられる．

### 2．4．2　深度，加速度データロガーによる産卵行動特性の可視化

ビデオ記録で観察された産卵行動は，過去の研究における報告例「体を産卵床に通り抜けさせる」，「激しく体を産卵床へ擦り付ける」と詳細に一致した (Stacy and Hourston 1982; 尾花ら 1997)．またこれらの行動は，深度データ内において，産卵前後の水槽表層から底層までの鉛直移動，放精行動時の連続的な底面での滞在として観察することができ，他の時間帯における遊泳深度変化と特性が異なったため，深度データ内から判別できる可能性が考えられた．特に，本研究のようにニシンの産卵行動を定量的に観察した例は，いままで報告されておらず，今後野外での行動の検出を目指すうえで基礎的な知見となると考えられる．また本研究においては加速度データロガーを装着した個体の産卵行動は見られなかったものの，観察データから産卵行動中の遊泳は本研究で分類した「ダッシュ」の遊泳に類似していた．したがって，産卵行動時には上述の深度データの特徴に加えて，ダッシュの特性に類似した加速度波形が現れることが予想され，野外環境で加速度データを取得できれば，より詳細な行動の検出が期待できるものと考えられる．

また本実験では，雌の産卵行動は観察できなかったものの，572 個の卵が人工海草から回収され，10%ほどの卵は受精していたことからも，放精を確認した 6 月 14 日夜と同時期に産卵行動が起きていたものと考えられる．受精した卵の発生はほとんど最終段階の発眼まで進行しており (柳町 1958)，過去の報告におけるニシン卵の孵化までの積算水温から逆算しても (千川ら 2002 a)，6 月 13-14 日に産卵が起きたものと推察される．既往の研究においては，ニシンの産卵行動中は雌雄共通して，人工海草への通り抜け行動や体を擦り付ける行

動が見られるとされていることからも (Stacy and Hourston 1982; 尾花ら 1997)，本研究で観察された雄の放精行動同様に，雌の産卵行動も深度データ，加速度データによる将来的な検出が期待される．

また 2 回目の実験において人工海草以外の網地区，対照区への産卵はなく，選択的に個体が人工海草を産卵床として利用していたと考えられた．一方で，2016 年の畜養水槽での産卵では，人工海草への卵の付着が主体ではあったものの，水槽壁面にも産卵が観察された．こうした事例は自然下や飼育下でも報告されており，海草以外の刺網や定置網，水槽の壁面などでの報告がある (多賀ら 1978; 森岡ら 2008)．2 回の産卵環境の違いを考慮すると，1 回目の実験では狭い水槽環境内で個体の密度が高い状態で産卵が起きており，こうした密度効果の違いから人工海草以外の壁面にも産卵がなされたものと考えられる．

### 2．4．3　ロガーデータからの群れ構造の推察

昨今小型魚類にもバイオロギング手法，バイオテレメトリー手法などの計測機器を装着する手法が導入されており，適切な条件下では個体の運動能力は非装着個体と大きく変わらないと示唆されている (Tsuda et al. 2013; Miller et al. 2014)．しかしながら，同所的な環境においてデータロガー装着個体が非装着個体同様に群れを形成するかどうかは検証されていなかった (Mitsunaga et al. 2013)．本実験中，データロガー装着個体は非装着個体に混じって一つの群れを形成しており，群れの深度範囲内にデータロガー装着個体の遊泳深度が頻繁に含まれていたことや夜間に群れから散在気味になっていた傾向からも，非装着個体と同様に群れを形成し行動したものと考えられる．こうした事実は，バイオロギング，バイオテレメトリー手法を導入した個体においても自然環境下で他の個体と同様に行動し，群れを形成する可能性の現れであり，今後複数個体や群れの行動を両手法で評価していく上で基礎的かつ重要な情報となると考えられる．

1 回目の屋内実験では，ニシンの群れ構造が昼夜で大きく異なり，昼に横長に密集した

群れを形成し，一方夜間は縦横均等に広がった群れを形成していた．時間帯で群れの構造が変化することは自然下においても観察されており，群れ内の個体の行動や生理状態を反映していると考えられている (Huse and Korneliussen 1995; Misund et al. 1997)．屋内実験の結果においても，日中の横長に密集した群れ構造は，群れ内の情報伝達や急速な移動，方向転換に特化しており，捕食者や流れの影響を回避する個体の行動特性を反映していると考えられる．また夜間の発散した群れ構造は，より群れ周辺の広い範囲の探索に特化しており，移動や索餌を行う個体の行動特性が反映されていると考えられる (Mackinson 1999)．加えて魚類一般において，照度の異なる環境では群れ内の情報伝達に用いる器官が異なることが知られている (Partridge and Pitcher 1980; Larsson 2012)．日中は主に視覚情報が優先されるため群れの個体間距離はより近くなる傾向にあり，一方で夜間は視覚の代わりに側線の感覚が優先されるため，日中よりも個体間距離の広い群れとなる傾向にある．したがって，個体の行動特性の変化，また群れ内の情報伝達に用いる器官の変化によって群れの構造は大きく変化したものと考えられる．

昼夜で異なった群れの構造に対して，複数のデータロガー装着個体の VND は日中 1m までの VND に頻度の 80%が集中し，一方夜間は 1m までに頻度の集中は見られるものの，30~40%は 1m 以上の分布に分散していた．また VND の継続時間は，日中 0.25m で 10 分以上続いたのに対して，夜間 0.25m では 1~2 分のみの継続であった．これらの結果から，日中は短い距離で長く VND が保たれるのに対して，夜間は VND が広く流動的に変化していたと言える．こうした VND の傾向は，昼密度が高く，夜広範囲に発散する群れ構造の特性を反映していたと考えられる．

また定置網内での検証でも昼夜で VND の頻度分布には同様の結果が示され，夜間になると短い距離の頻度が減り，広い範囲の頻度が増加していた．したがって，目視観察ができない定置網内についても複数のデータロガー装着個体の VND と VND 毎の継続時間を算出することで，おおまかな構造の粗密の推察が可能であると考えられる．一方で，VND の

継続時間については，1 回目の定置網実験では屋内実験と同様の傾向であったものの，2 回目の定置網実験では昼夜で継続時間に差がなく，日中では 3m 付近の VND において 100 秒前後の継続が見られた．屋内実験と定置網内を含む野外での実験で異なる要素として，対象となる空間と群れの規模が大きく異なることが挙げられる．ニシンは野外環境においては非常に大きな群れを形成することが知られており，過去の報告では音響調査で 200m$^2$ のニシンの群れを捉えた報告もある (Mackinson 1999)．こうした群れの規模は，本研究の屋内実験と比較すると 10-100 倍の規模である．また定置網内の空間についても，その規模は単純計算で屋内実験の 4 倍の大きさであり，より大きなニシンの群れや複数の群れが空間内に存在したことが想定できる．2017 年の結果で 3m 周辺の VND に継続が見られたことも，屋内実験とは空間スケールの異なる群れが定置網内に形成されていたためである可能性がある．また本研究では，屋内実験での群れの動きをビデオ記録上の 2 次元の動きとして捉えたが，実際の野外環境では群れの大きさや動きも三次元的に流動する (Torisawa et al. 2007; Larsson 2012)．ニシン，大西洋ニシンにおいても昼夜の時間帯だけでなく，捕食者や外部刺激への応答として群れの構造が三次元的に変化することが報告されており (Pitcher et al. 1996; Makris et al. 2009)，本研究の定置網実験においても VND やその継続時間に影響したと予想される．

### 2．4．4　野外環境における行動検出の展望

本章の結果から，深度データロガーを用いて，環境情報や生理状態による個体の行動特性，活動性の変化，および産卵行動を野外環境においても検出できる可能性が示唆された．また加速度データロガーを用いることで，遊泳行動を詳細に分類でき，詳細な活動性の変化や環境情報への応答，産卵行動の検出が可能であると考えられた．総じてこれらの手法によって，野外環境でもニシンの回遊生態を検証できる可能性が広がった．

また個体の行動と群れの構造は，深度データと観察データの比較からもその密接な関係

が示唆され，VND やその継続時間を算出することで，大まかな群れの粗密を推定することも可能であると考えられた．特に，バイオロギング手法，バイオテレメトリー手法による行動追跡では，深度データロガーの導入が最もコストがかからず汎用性があるため，今後技術の導入例が増えることで，野外環境での複数個体，群れの行動評価も実現していくことが期待される．しかしながら，野外での詳細な群れの行動モニタリングには，群れの規模の把握や 3 次元方向への広がりなどを考慮する必要があり，深度データによるアプローチに加えて，加速度データロガーでの特定行動の検出や，音響手法，および水中カメラを用いた群れ構造の実証が必要であると考えられる．これらの要素を考慮すると共に，本研究のように対象種における群れ構造の特性がロガーデータに反映されることを確認することで， 将来的に野外で得られるロガーデータを群れの行動として評価していくことができると期待される．

Table 2-1

Summary of individuals tracked enough time to evaluate the activity patterns at each experiment.

| | Date | Individuals | Fork length (m) |
|---|---|---|---|
| Labo experiment | 2-13 June 2016 | HR_1601 | 215 |
| | | HR_1602 | 220 |
| | | HR_1603 | 220 |
| | | HR_1604 | 250 |
| | | HR_1605 | 270 |
| | 10-18 June 2017 | HR_1701 | 235 |
| | | HR_1702 | 225 |
| | | HR_1703 | 230 |
| | | HR_1704 | 265 |
| | | HR_1705 | 225 |
| | | HR_1706 | 235 |
| Set net experiment | 18-19 May 2015 | In-*situ* HR_1601 | 227 |
| | | In-*situ* HR_1602 | 245 |
| | | In-*situ* HR_1603 | 262 |
| | 9-10 June 2017 | In-*situ* HR_1701 | 262 |
| | | In-*situ* HR_1702 | 245 |

Table 2-2

Factors of school and definition in the analysis of video record.

| Factor | Definition |
|---|---|
| School | Same swimming direction and speed<br>Distance between two individuals less than twice fork length of individuals |
| Width (m) | Distance between individuals located at right and left end of school |
| Height (m) | Distance between individuals located at upper and lower end of school |
| Individuals | The number of individuals in the school |
| Area ($m^2$) | Multiplication between width and height |
| Aspect rate (%) | Length rate between width and height |
| Density ($Ind/m^2$) | Number of individuals within $1m^2$ |
| Depth (m) | Depth of individual located at the center of school intersected the line between mouth of individuals located upper and lower end and that between right and left end. |
| NND (m) | Nearest neighbor distance between mouth of individual located at center of school and the those of neighbors |

Table 2-3

Observed activity of individuals and the criteria of classification by dynamic and static acceleration.

| Activity | Definition | Behavioral factor | Criteria |
|---|---|---|---|
| Cruising | Slow speed swimming with nearly horizontal swimming angle | Amplitude of tail beat | -0.2<x<0.2 G |
| | | Pitch angle | -20<x<20° |
| | | Cycle of tail beat | 1.0sec<x |
| Swimming | High speed swimming with nearly horizontal swimming angle | Amplitude of tail beat | -0.6<x<-0.2 G, 0.2<x<0.6 G |
| | | Pitch angle | -20<x<20° |
| | | Cycle of tail beat | 0.5sec<x |
| Vertical movement | High speed swimming with the change of swimming angle from horizontal to high or low | Amplitude of tail beat | -0.6<x<-0.2 G, 0.2<x<0.6 G |
| | | Pitch angle | -20<x<-90°, 20<x<90° |
| | | Depth | Change more than 0.25m |
| Burst | Fast start of swimming by body oscillation and strong tail beat | Amplitude of tail beat | x<-0.6 G, 0.6<x G |
| | | Pitch angle | dynamic change within -90-90° |
| | | Cycle of tail beat | x<0.5sec |

Table 2-4

Maturity level of tagged individuals on each experiment. Individuals spawned at back yard water tank after experiment in 2016 were included to the category of ripe.

| Labo experiment | Maturity level | |
|---|---|---|
| 2016 | Before spawning | 40% (4/10) |
| | Ripe | 40%(4/10) |
| | Post spawning | 10%(1/10) |
| | Unknown | 10%(1/10) |
| 2017 | Before spawning | 0% (0/10) |
| | Ripe | 20%(2/10) |
| | Post spawning | 70%(7/10) |
| | Unknown | 10%(1/10) |

Table 2-5

Factors of school and feature values on day and night time. In the statistical analysis, paird t-test and Wilcoxon signed rank test were used

| Factor | | Feature values | | |
|---|---|---|---|---|
| | | Day (8:00-20:00) | Night (20:00-8:00) | Significance |
| Height | (m) | 1.44±0.61 | 2.00±0.39 | Day<Night; P<0.05 |
| Width | (m) | 2.30±0.55 | 2.12±0.46 | N/A |
| Aspect rate | (%) | 70.17±38.74 | 98.28±29.71 | Day<Night; P<0.05 |
| Area | ($m^2$) | 1.62±0.43 | 2.34±0.63 | Day<Night; P<0.05 |
| Number of individuals | (n) | 57.29±11.51 | 53.63±13.22 | N/A |
| Density | ($Ind/m^2$) | 37.13±10.23 | 24.06±7.90 | Day>Night; P<0.05 |
| NND | (m) | 0.16±0.05 | 0.23±0.06 | Day<Night; P<0.05 |

Figure 2-1

An illustration of large experiment water tank at Hakodate research center for fisheries and ocean. Water depth was set as 3m during labo experiment in 2016 and 2017. Two digital cameras for observation were installed in front of windows of tank.

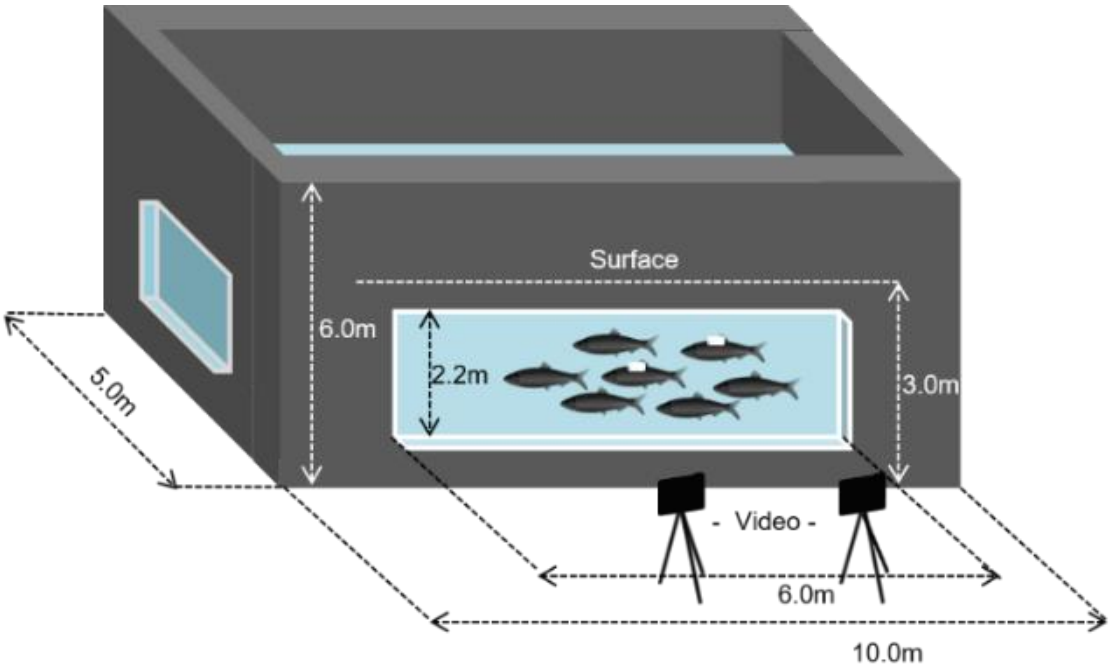


Figure 2-2

An illustration of installed artificial seagrass and laying net to observe selectivity of spawning bed on the bottom of large experiment tank at experiment in 2017. The rest is used as control area. Partition net has installed to diverse the area of water supply and drainage.

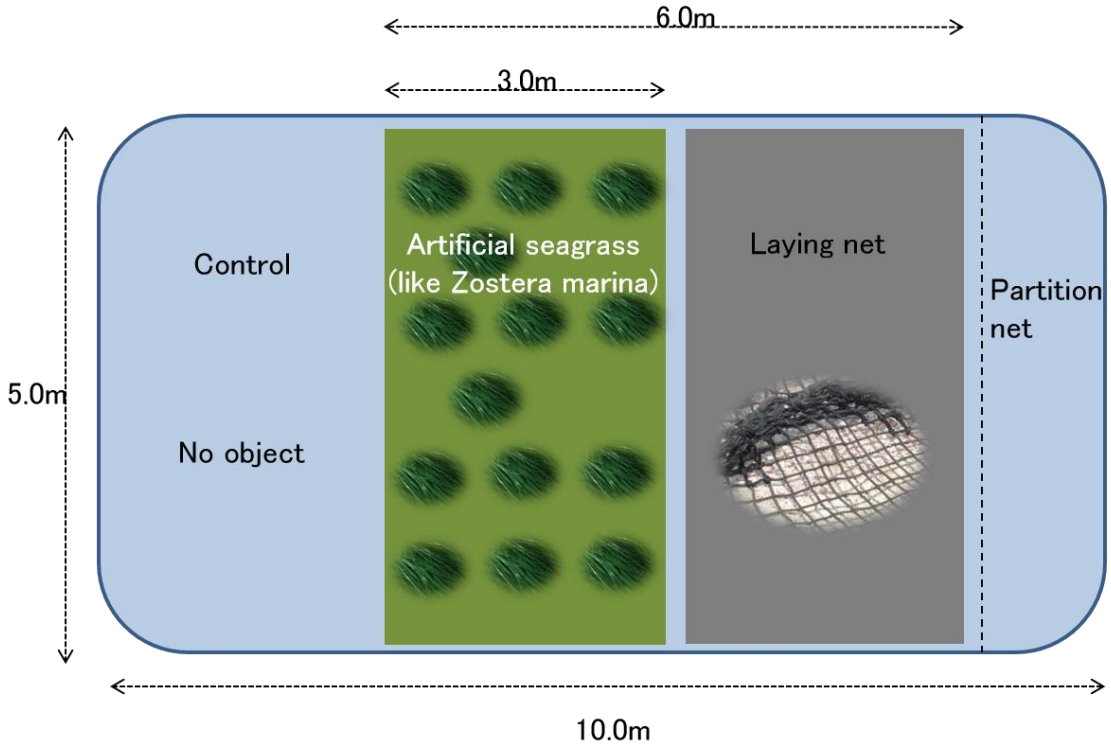


Figure 2-3

An illustration of 3-dimentional axis and acceleration. The double headed arrows show dynamic acceleration derived body and fin movement. The rotating arrows show static acceleration derived gravity which depending on the body angles.

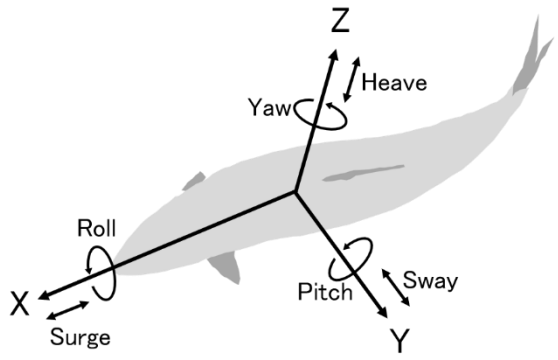


Figure 2-4

Swimming depth of four tagged individuals in labo experiment in 2016. Gray shadow shows night time, 20:00-8:00, when the light intensity within 0-10lx.

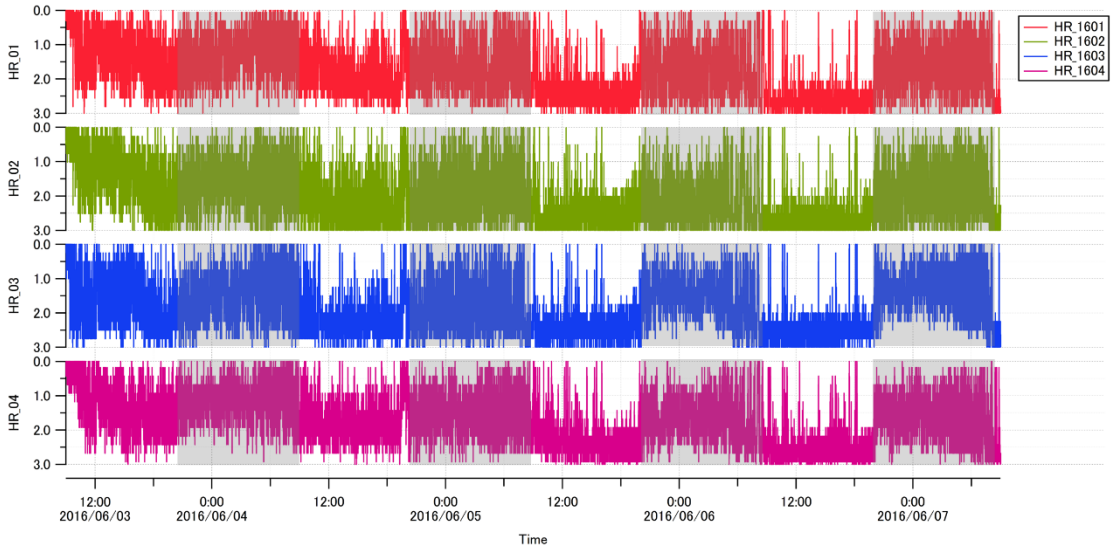


Figure 2-5

Swimming depth of five tagged individuals in labo experiment in 2017. Gray shadow shows night time, 21:00-9:00, when the light intensity within 0-10lx. Yellow shadow shows the period of heat shock from 10 to 13 ℃ to induce spawning behavior.

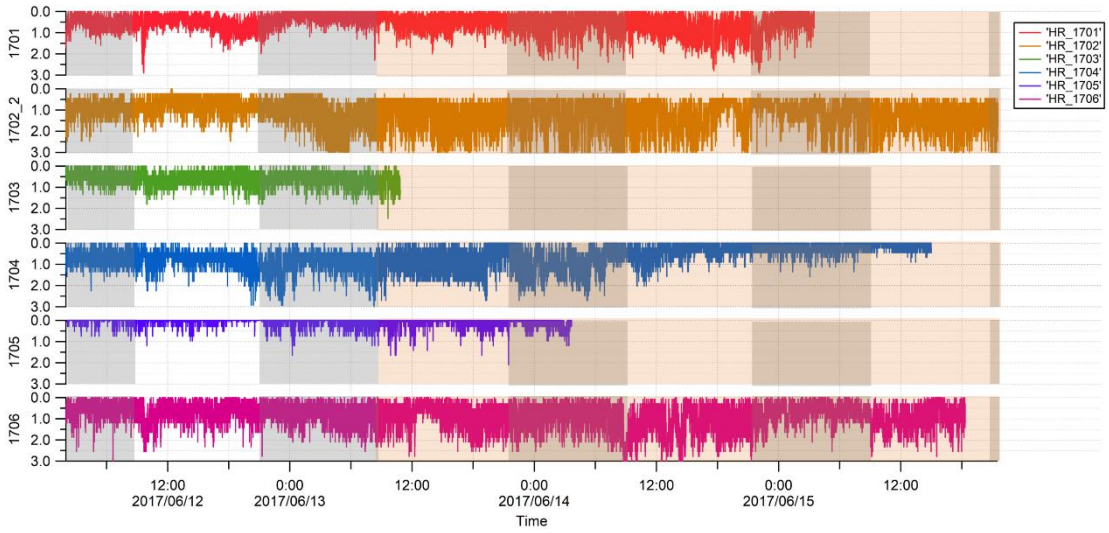


Figure 2-6

Decision tree of acceleration of tagged individual, HR_1701, in labo experiment in 2017. Four swimming behavior were classified by amplitude of tail beat, pitch angle and cycle of tail beat.

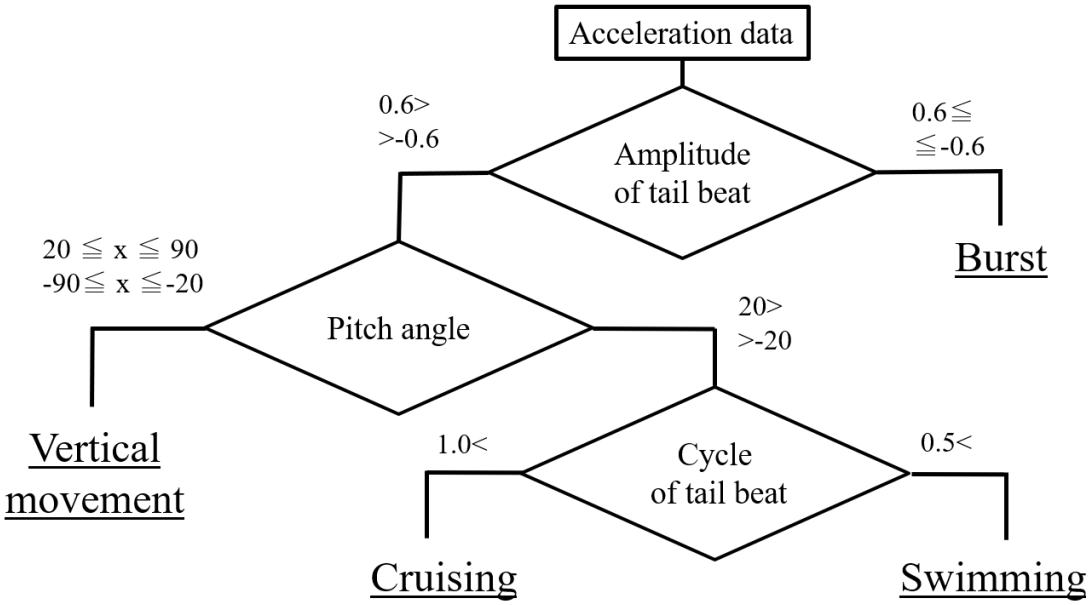


Figure 2-7

Swimming depth, amplitude of tail beat and activity budgets on 1hour intervals of tagged individual, HR_1701, in labo experiment in 2017. Each color on the activity budget show four activity classified by criteria of acceleration and swimming depth. Gray shadow shows night time, 21:00-9:00, when the light intensity within 0-10lx. Yellow shadow shows the period of heat shock from 10 to 13 ℃ to induce spawning behavior.

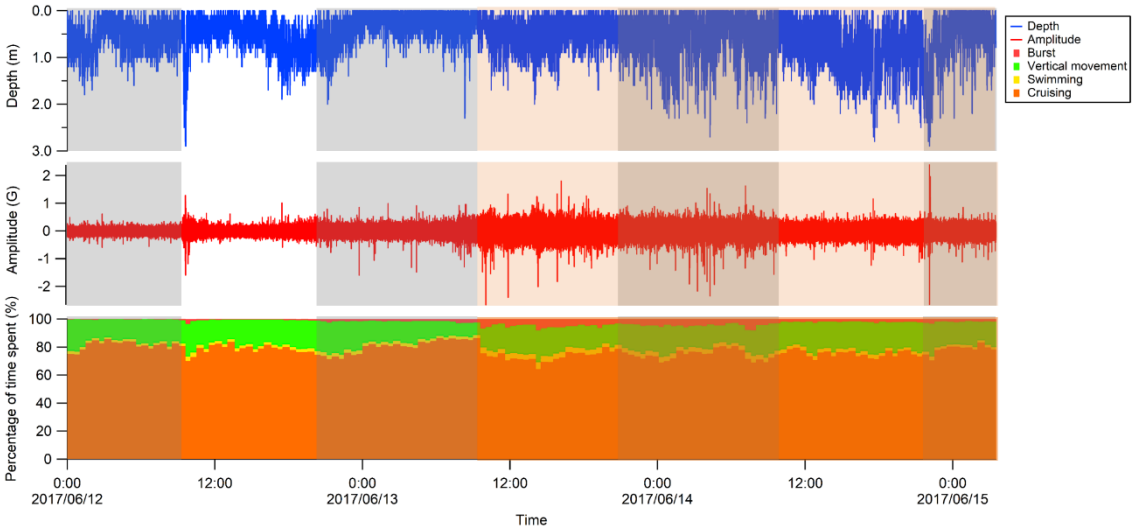


Figure 2-8

Video snapshot and recorded swimming depth during spawning by HR_1702 in labo experiment in 2017. a) - d) are snapshots when the individual release the sperm and go through the artificial seagrass. e) shows swimming depth when the spawning is observed by video record.

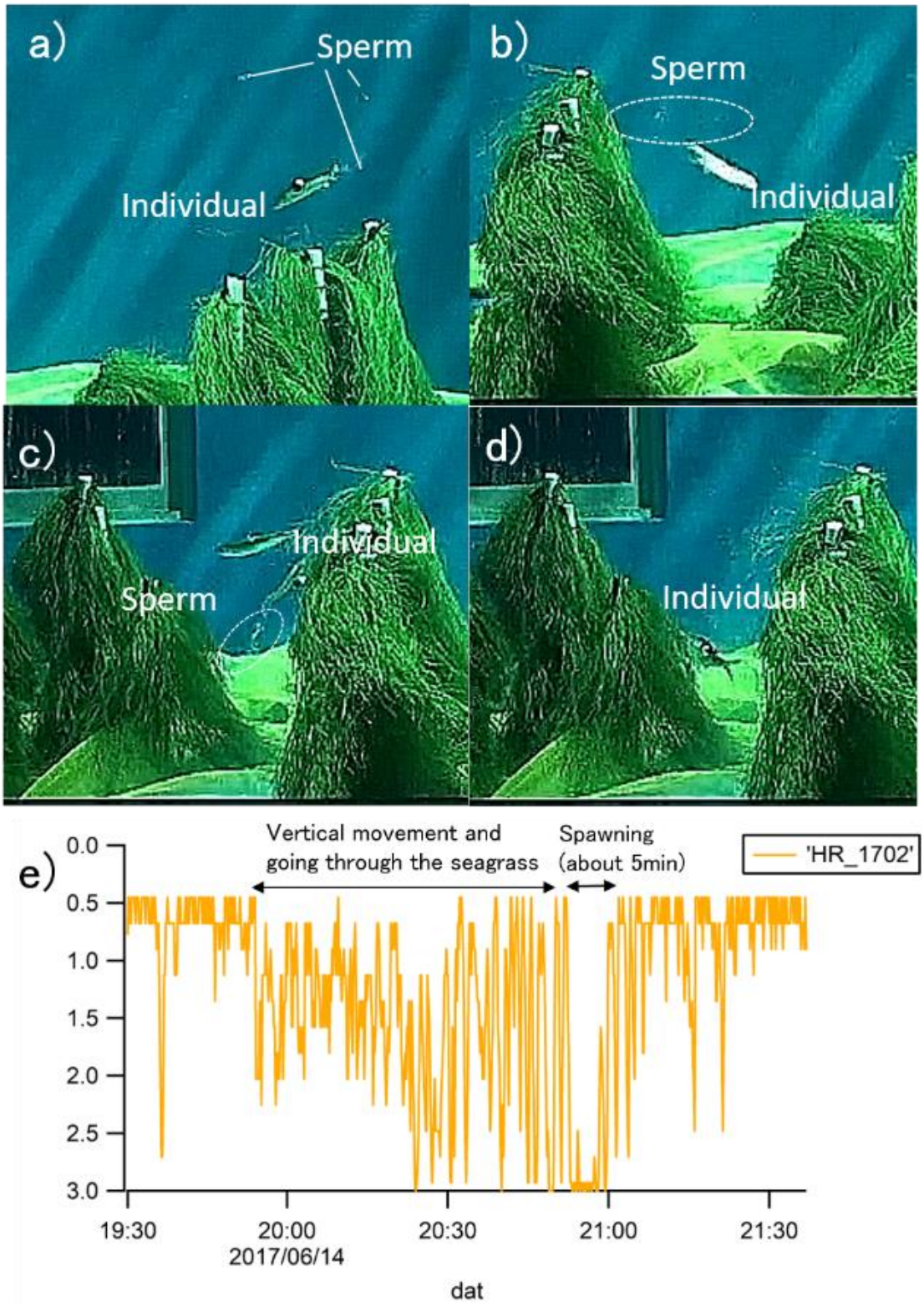

a)
Sperm
Individual
b)
Sperm
Individual
c)
Individual
Sperm
d)
Individual
e)
Vertical movement and
going through the seagrass
Spawning
(about 5min)
'HR_1702'
0.0
0.5
1.0
1.5
2.0
2.5
3.0
19:30
20:00
2017/06/14
20:30
21:00
21:30
dat

Figure 2-9

Distribution of egg on installed spawning ground in labo experiment in 2017. The white value indicates the amount of eggs and fertilized eggs in parentheses.

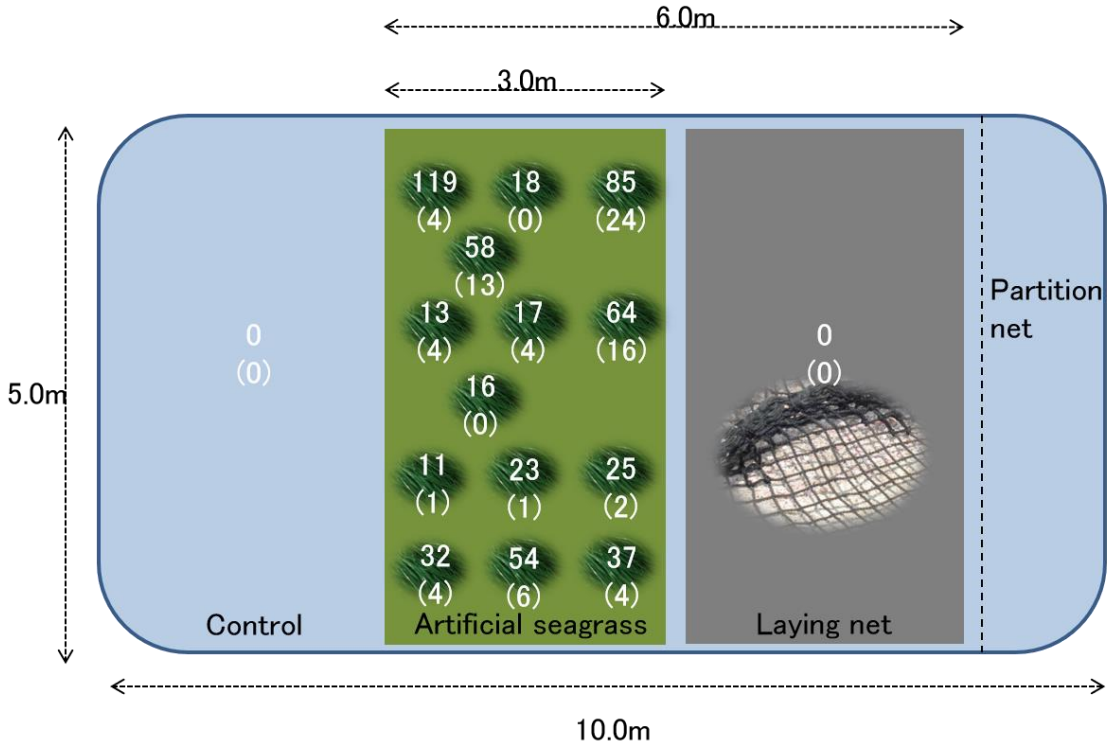


Figure 2-10

Distribution of swimming depth in 3 hours intervals of tagged individuals and upper and lower end of the school in labo experiment in 2016. The red circle shows swimming depth of tagged individuals. The broken lines show the depth of upper and lower end of the school derived from video data.

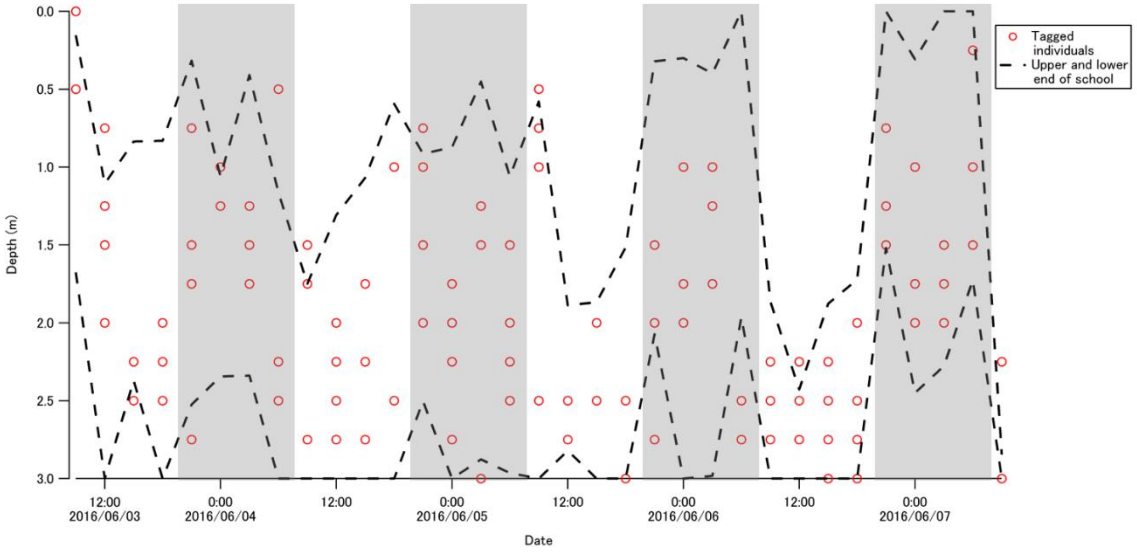


Figure 2-11

Frequency distribution of vertical neighbour distance (VND) and maximum duration of each VND in labo experiment in 2016. a) is at day time (8:00-20:00). b) is at night time (20:00-8:00).

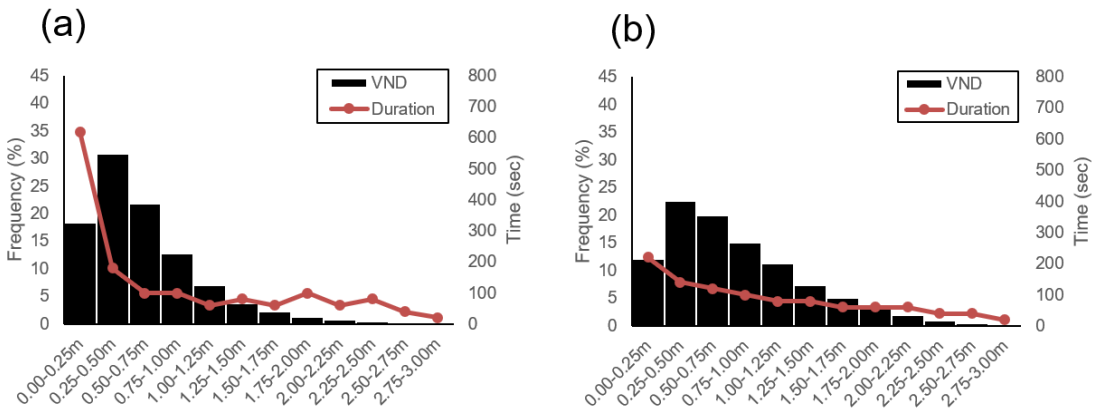


Figure 2-12

Swimming depth in the set net of three and two tagged individuals in experiment in 2015 and 2017. Gray shadow shows night time, 18:30-4:00 in 2015 and 19:00-3:30 in 2017. a) indicates the results in 2015. b) indicates those in 2017.

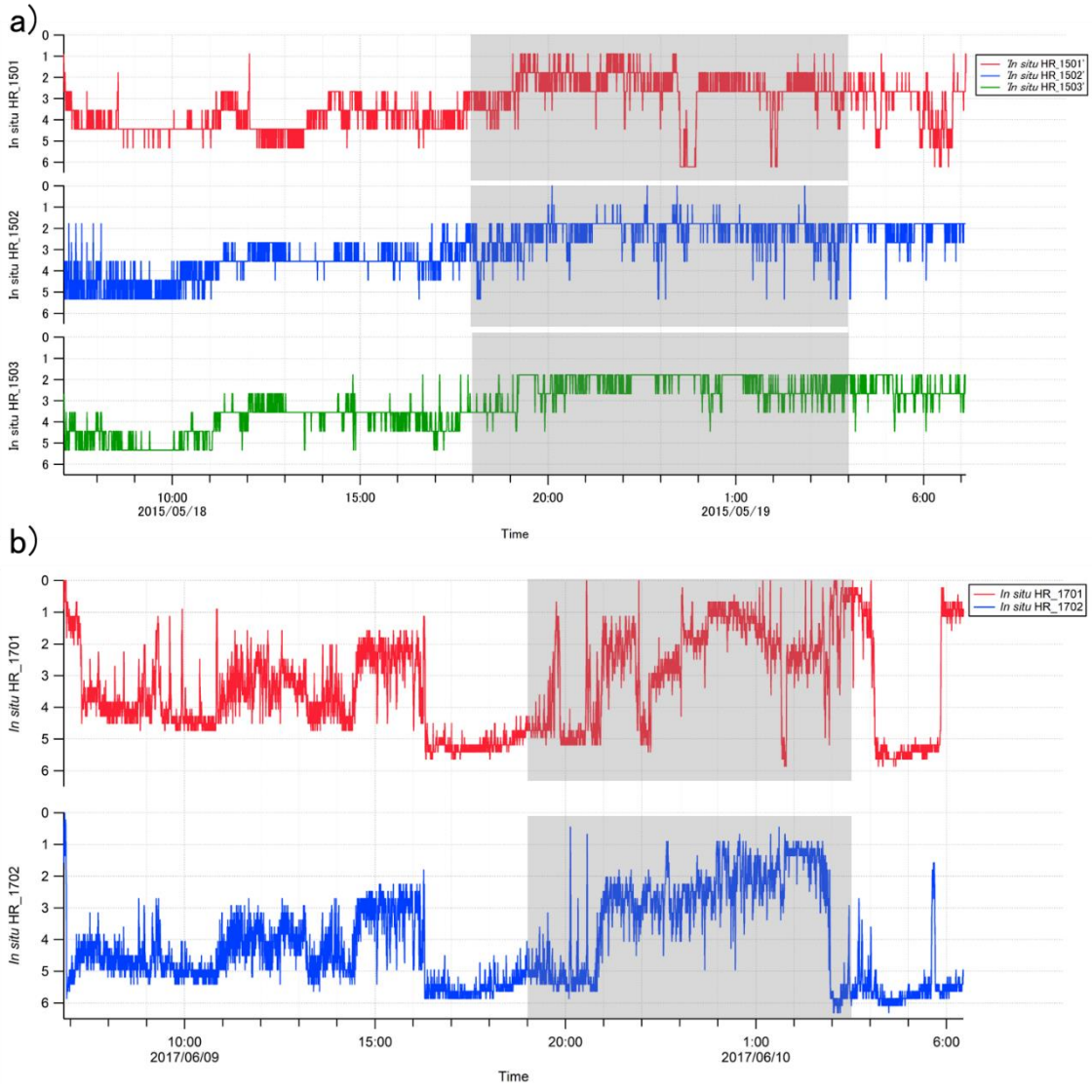
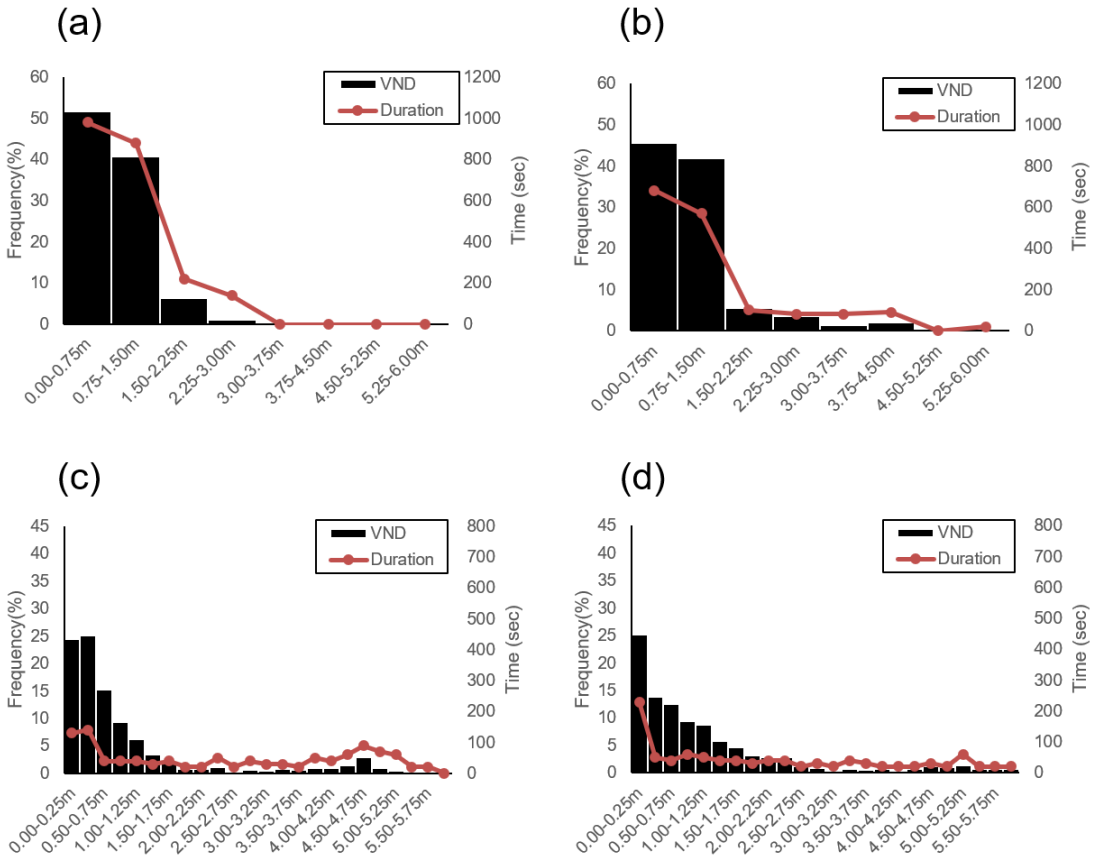


Figure 2-13

Frequency distribution of vertical neighbour distance (VND) and maximum duration of each VND in set net experiment in 2015 and 2017. a) and b) indicates the results in 2015 at day time (4:00-18:30) and night time (18:30-4:00). c) and d) indicate those in 2017 at day time (3:30-19:00) and night time (19:00-3:30).



## 第 3 章　自然下における産卵回遊生態の解明

### 3．1　緒言

ニシン，大西洋ニシンの産卵回遊に関しての研究は，漁獲物や環境情報を用いた調査や音響調査，および標識放流調査によって古くから行われてきた．一方でニシンは，大西洋ニシンに比べて沿岸域のごく浅い海域で産卵を行うため，沿岸域での回遊過程を経時的に追いかけるのは困難と考えられてきた (Stacy and Hourston 1982; Haegele and Schweigert 1985)．こうした現状の中，近年バイオテレメトリー手法がニシンへ応用されるようになり，資源規模の大きいアラスカなどで沿岸域での回遊過程が明らかになりつつある (Eiler and Bishop 2016; Bishop and Eiler 2017)．しかし，これらの研究では追跡できる回遊のスケールに対してニシンの資源規模が大きく，明らかにできる回遊生態から資源全体の管理についての議論は行われていないのが現状である．一方で，日本国内のニシン地域個体群のように資源規模が小さく，小さな地域のスケールで漁獲と再生産の全てが行われている状況においては，沿岸域での回遊過程の知見は一層重要度が高く，持続的な漁業や資源の管理にも知見が活用できると期待される．

日本国内北海道東部の厚岸周辺海域には，海水と汽水環境を行き来する湖沼性のニシン地域個体群が存在しており (佐藤 1944; 堀田ら 1999; 村上 2008)，主に産卵期の 1-5 月に 1-40m の水深の沿岸域において刺網や定置網による漁獲がなされている (佐藤 1944; 森岡ら 2008)．本個体群は，1950 年から 60 年代に数千トンから最大 15000 トンを超える漁獲を誇ったものの，1970 年代以降は漁獲が激減し 10 トン未満まで漁獲が落ち込んだ (村上 2008)．こうした状況を受けて 1980 年代からは水産総合研究センター北海道区水産研究所を中心に種苗の生産と放流が試みられ，また刺網の目合い制限をすることで若齢魚の保護が行われてきた (村上 2008; 横田ら 2017)．これらの成果もあって 2000 年代には数百トンの段階まで漁獲量が回復しており，種苗放流事業が終了した現在でも資源は増加傾向にあり，2015 年，2016 年の漁獲はいずれも 1000 トン前後を記録したと報告されている (マリンネッ

ト北海道; http://www.fishexp.hro.or.jp/marinedb/internetdb/fishdb/rfish_year.asp). しかしながら, 2012 年をもって本海域での種苗放流事業は終了しており, 現在資源の管理は漁業者の裁量に一任されているのが現状である. したがって, 安定的な漁獲を保ち持続的に資源を利用して行くには, 厚岸周辺海域における親魚の産卵回遊生態を理解し, 現在の漁業活動における資源動態への影響を検証することで, 将来的な資源管理の方策を考案していくべきであると考えられる.

以上の背景より本章では, バイオロギング手法とバイオテレメトリー手法を併用したバイオロギングシステムを活用し, ニシン厚岸地域個体群における産卵回遊を追跡した. また追跡と並行して, 周辺の環境情報や個体の生理状態との関係を検証することで, 本個体群における産卵回遊生態を詳細に明らかにした.

## 3. 2 材料と方法

### 3. 2. 1 調査海域

厚岸周辺海域は, 北海道東部の太平洋側に位置する海域であり, 太平洋に面する厚岸湾とそれに隣接する汽水湖の厚岸湖から成る (Figure 3-1). 厚岸湾は湾口部のあたりでも水深 30-40m と浅海域であり, 厚岸湖は平均水深約 2m と極めて浅い砂泥環境となっている. 厚岸湖には北部から東部にかけて別寒辺牛川を始めとして 3 河川の流入があり, 湖のほぼ全面でカキの養殖やアマモの生育が見られるなど, 肥沃な水圏環境が形成されている (森岡ら 2008).

ニシン厚岸地域個体群は本海域の沖と沿岸域を回遊する地域個体群である. 本個体群は, 厚岸沿岸域で 1-5 月の産卵期を過ごし, 5-12 月ごろまで沖合と一部秋季に沿岸で索餌期, 越冬期を過ごした後, 次年の産卵期のために沿岸域へ再度来遊する生活史を持つ (佐藤 1944; 村上 2008; Figure 3-1). 厚岸における主な産卵場は, 厚岸湖におけるアマモ場や厚岸湾西側の尾幌側分水の影響を受ける海域と示唆されており (佐藤 1944; 森岡ら 2008), 稚仔魚は沿

岸域で孵化・生育した後，沖合へ輸送され，2 歳魚から産卵に参加するとされる．本個体群は厚岸周辺海域において重要な水産資源とされており，1-3 月は沖合での底曳網，刺網，および結氷した厚岸湖での氷下待ち網で漁獲され，3-5 月は沿岸の刺網や小型定置網によって漁獲される (佐藤 1944; 堀田ら 1999; 村上 2008; 横田ら 2017)．本研究では，沿岸域での親魚の回遊特性と環境要因，および生理状態との関係を理解するために，親魚が沿岸域に来遊してから産卵するまで，また産卵を終えて沖へ移動していくまでの回遊過程を追跡した．調査は 2016 年に 3 月 24 日-4 月 24 日の期間で実施し，2017 年は 1 月 19 日,2 月 14 日，3 月 7 日-4 月 26 日に行った．例年 1-3 月は，産卵場として期待される厚岸湖が結氷しているため，バイオテレメトリー手法での主要な回遊追跡は厚岸湖の融解 (2016 年 3 月中旬, 2017 年 4 月初旬) を待って開始した．

### 3．2．2　音波受信機の設置，ピンガー・データロガーの装着

バイオテレメトリー手法での回遊追跡のために，2016 年，2017 年の 3 月下旬に厚岸湾・厚岸湖の特定の位置に，本研究で使用する音響ピンガーのパルスを受信できる超音波受信機を 2016 年は 12 機，2017 年は 19 機設置した (AQRM–1000: AquaSound 社製; Table 3-1, Figure 3-2, 3-3)．既往の研究により，ニシン厚岸地域個体群の近年の産卵場は厚岸湖が中心であると示唆されていることから (森岡ら 2008)，厚岸湾と厚岸湖の出入りが追跡できるように設置位置を決定した．厚岸湖の入口には複数の受信機を前後に間隔をあけて設置することで，受信の時間差によってピンガー装着個体の移動方向が分かるようにした．受信機の音波検出範囲は 500m であり，厚岸湾，厚岸湖内で検証した場合も同様の 500m からの音波検出に成功したため，本研究ではそのままの性能で扱った．2017 年では機器の設定上実験期間を通してデータを取得できた 12 機を解析に用いた．

ピンガーとデータロガーは，両年厚岸湾の定置網と刺網で漁獲された個体に装着した (2016: Pinger $n$=23, logger $n$=7; 2017: Pinger $n$=48, logger $n$=79)．本研究で用いたピンガー

(AQPX–1030P: AquaSound 社製; Table 3-1; 第 1 章 Table 1-2, Figure 1-3 参照) は，ID と時間の情報を含んだ音波を一回の発射時に 0.05 秒間隔で 2 パルス発射することができ，今回はメモリと電池寿命の関係上で発射のインターバルを 20 秒に設定した．データロガー (Data logger type1 and 2: AI Technology 社製; 第 1 章 Table 1-2, Figure 1-3 参照) は，メモリ内に深度と水温の情報を連続的に記録することができ，こちらもメモリと電池寿命の関係で記録のインターバルを 30 秒に設定した．機器の装着は，1 章記載の手順に従い，外部装着法を用いた (1. 2. 3 機器の装着 参照).

放流は，各年複数回に分けて行った (Table 3-2)．2016 年は 4 月 12 日に 4 個体を湾西岸に位置する苫田地区から，2 個体を湾北に位置する門静地区から放流した (Figure 3-4)．4 月 13 日には 9 個体，20 日には 15 個体を門静地区より放流した．2017 年は，3 月 21, 23，28 日，4 月 3，5，6，11，15，および 17 日の 9 回に分けて，門静地区，苫田地区，および愛冠沖と複数箇所から個体を放流した．ピンガー装着個体放流後は，設置した受信機に加えて，北海道大学厚岸臨海実験所の調査船「うみあいさ」(5 トン未満，定員 11 名) を用いて受信機の投下を行った．投下は週に 2 度ピンガー装着個体の放流翌日を中心に行い，湾，湖の特定の地点でそれぞれ 5 分間受信機を投下して待機した (Figure 3-4)．機器装着個体が漁獲された場合，漁業者と連携し機器を回収した．

### 3．2．3　生物採集データ，環境情報の収集

2016 年，2017 年の調査中に厚岸湾内と厚岸湖内それぞれの刺網，定置網で漁獲されたニシンを生物採集し，以下のデータを収集した (尾叉長 (mm), 重量 (g), 性別, 生殖腺重量 (g), 年齢, 成熟度，および胃内容物)．データは，実験期間の各週で湾と湖それぞれ 40 個体を目安に収集した．成熟度は 3 章記載の通り，高柳・石田 (2002 b) の先行研究を基に直接観察して判別した (2. 2. 3 解析 参照)．個体の年齢は，鱗紋数と尾叉長を基に推定した．

加えて, 厚岸湾, 厚岸湖における環境情報を取得した (水温 (℃), 塩分 (psu), 潮位 (cm),

および採集した海草における卵の有無)．水温は，受信機の設置場所における水深 1m 地点に係留した水温・照度データロガー (Hobo pendant temp/light UA–002–64: Onset 社製) によって調査期間中常に 1 時間ごとに計測した．塩分は Cast away CTD (Sontek 社製) を受信機設置場所と任意の投下地点で各週に 1 回，上述の調査船「うみあいさ」から投下することで測定した (Figure 3-4)．潮位は，気象庁発表の潮位データ観測点の中で最も厚岸に近い地域での観測データを用いた (霧多布; http://www.data.jma.go.jp/kaiyou/db/tide/suisan/)．また厚岸周辺海域では，潮汐の変動によって厚岸湖と厚岸湾との間に流れが発生するため (Iizumi et al. 1995; Hasegawa et al. 2008)，潮位変化に伴った流れの発生についても注目した．海草の採集は両年とも調査期間通して 2 回行い，採集地点ごとの卵の付着の有無を調べた．採集地点は，CTD 投下地点で湾の沿岸に沿った部分 (4 地点; Figure 3-4) と，湖内の CTD 投下地点とした (9 地点)．採集方法は，1-2m の水深地点において前述の実習船「うみあいさ」または陸上から鋤簾を用いて行い，努力量を統一するために，1 地点につき 3 回試行した．

### 3．2．4　解析

本章では，初めに生物採集データから，個体の年齢，尾叉長，および成熟度を時系列プロファイル上に示すことで，各年におけるニシン厚岸地域個体群の来遊状況，産卵状況を把握した．また生物採集を行った厚岸湾，厚岸湖の 2 地点でデータを示すことで，地点間での個体の年齢，尾叉長，および成熟度の違いを検証した．胃内容物は，厚岸湾，厚岸湖それぞれで個体の成熟度ごとに出現率 (成熟度ごとの胃内容物が出現した個体数/成熟度ごとの全体の個体数*100 (%) ) を示した．

各設置型受信機，および曳航した受信機の受信データは，データ内のノイズを除去し，各ピンガーの ID データを時間ごとに抽出した．各受信機において全ピンガーのデータを抽出することで放流数に対しての受信率を算出し，また各ピンガーの最初の受信と最後の受信の時間から追跡時間を算出した．さらに各受信機での受信時間を時系列上に並べるこ

とで，ピンガー装着個体の水平移動傾向を推定した．またピンガーの発信が受信された際の個体の遊泳深度を，同じピンガーから発射される 2 パルスの到着時間の差から推定した．本研究で使用したピンガーによる推定の精度は，深度スケール 50m に対して 1%とされており，0.5m の分解能である．推定には以下の式を用いた．

$$\text{遊泳深度 (m)} = a * (((\text{t2} - \text{t1}) * 1000) - b)$$

ここで $a, b$ は各ピンガーにおける固有係数を示し， t1， t2 は同じピンガーから同時に発射される初めの音波と 2 番目の音波の受信機への到着時間を示す.

推定された遊泳深度は，24 時間の時系列プロファイル上に示すことで，日周的な深度変化を検証した．また 1 つの受信地点に複数個体が同所的に存在した場合，各個体の遊泳深度を時系列プロファイルに示すと共に，各個体間の VND，および各 VND の継続時間を算出することで，群れ構造の粗密を推定した.

データロガーは，回収された数を基に放流数に対しての機器の回収率を算出した．また放流地点と再回収地点から水平移動の傾向を推定し，魚体が回収された場合は成熟度を調べた．取得されたデータは，遊泳深度と経験水温を時系列プロファイル上に示し，個体の水平移動との関係性を検証した.

取得した環境情報は，厚岸湾，厚岸湖の水温，塩分，潮汐の変動特性を把握すると同時にピンガー装着個体，データロガー装着個体の行動特性との比較を行った．特に，産卵や回遊の始めなどの特定行動のタイミングと環境情報の関係を検証した．本研究におけるすべての統計処理には，統計解析ソフトの R version 3.4.0 (R Development Core Team, 2017) を用いた.

## 3．3　結果

### 3．3．1　個体群の来遊状況，産卵状況

2016 年，2017 年の調査期間中，ニシンの漁獲は 2016 年で年明け前，2017 年では 1 月上旬に初めて確認され，両年 4 月下旬まで続いた．漁獲された個体の尾叉長は 190mm から 320mm の範囲内であり，両年とも 4 月下旬に向かって尾叉長が小さくなっていった (Figure 3-5 a, b)．特に 2017 年の湖では，3 月 5 週目から 4 月 1 週目，および 2 週目にかけて，平均尾叉長の大きな変化が見られた (Mar 5th: 291 mm (SD 1.4); Apr 1st: 253mm (SD 3.0); Apr 2nd: 226mm (SD 1.0); Mann-Whitney U test, $p$ <0.05, Mar 5th and Apr 1st; $p$ <0.05, Apr 1st and Apr 2nd). また両年の調査期間中における年齢組成は 2 歳から 7 歳で構成されていた (Figure 3-5 a, b). 時系列でみると，年齢組成は両年 4 月下旬に向かって 2-4 歳の若齢個体の割合が増えていく傾向にあった．特に 2017 年の湖では，3 月 2 週目から 5 週目まで多くの頻度を 5-7 歳の高齢魚が占めていた (81.1% (SD 4.5))．また平均尾叉長に変化があった 3 月 5 週目から 4 月 1 週目にかけて, 5-7 歳の高齢魚が少なくなり , 3-4 歳魚が出現していた (Mar 5th 5-7year: 87.2%; Apr 1st 5-7year: 32.5%; Mar 5th 3-4year: 12.8%; Apr 1st 3-4year: 52.5%).

漁獲された個体の成熟度は，時期と漁獲地点で大きく異なっていた (Figure 3-6 a, b)．2016 年では，4 月 2 週目から湾で産卵後の個体が頻度の 62.6% (SD 2.3) を占め，一方で湖では完熟と産卵前の個体が優占していた (87.6% (SD 1.9))．2017 年では，1 月に湾，湖どちらの地点においても産湾前の個体しか出現せず，2 月でも湾では産卵前の個体が優占し (94.5%)，湖では完熟の個体が頻度の 45%を占めていた．3 月に入ると，湾では産卵前または完熟個体が優占していた一方で (99.2% (SD 1.4))，湖では産卵後の個体が出現し，3 月 5 週目まで出現頻度の 57.7% (SD 11.1) を占めていた．4 月には湾，湖いずれでも産卵前，完熟の割合が増えていたが，産卵後の個体は 16.1% (SD 14.0) と少なかった．漁獲時に精子や卵を放出している個体は両年で見られたが，2016 年は湖のみで見られ，2017 年は両海域で見られた．

胃内容物の出現率は採集地点と成熟度ごとに傾向が異なった．湾では，両年産卵前，完熟で出現率が低く , 産卵後で高かった (Pre-spawning: 25.5% (SD 8.9); Ripe: 14.3% (SD 14.8); Post-spawning: 53.5% (SD 0.3); Tukey's multiple comparison test: $p < 0.05$, Pre-spawning and Post-

spawning : $p < 0.05$, Ripe and Post spawning; Figure 3-7). 湖では，両年すべての成熟度で湾に比べて出現率が低い傾向にあった．内容物はアミ類が主体であり，その他にも稚魚，ヨコエビ類，ニシンの卵，および貝類などが出現した．

### 3．3．2　水平移動特性

2016 年は，3 回の放流でピンガー23 個体，ロガー7 個体を放流し，ピンガーのデータ受信率は 78.3%であり，ロガーの回収率は 28.6%であった．ピンガーでの追跡時間は，平均 35 時間 (SD 34)であり，最大 130 時間であった．また 2017 年は，9 回の放流でピンガー48 個体，ロガー79 個体を放流し，ピンガーのデータ受信率は 87.5%であり，ロガーの回収率は 13.9%であった．ピンガーでの追跡時間は，平均 80 時間 (SD 118)，最大 513 時間であった．

ピンガーの受信データとデータロガーの回収場所から推定された個体の水平移動は，2016 年には湾での 1-5 日の滞在と湖への移動が見られた (Table 3-3, Figure 3-8 a)．2017 年には，湾での 1-21 日の滞在，湖への移動，および沖の大黒島，小島までの移動が観察された (Table 3-4, Figure 3-8 b)．以下，移動傾向 (湖への移動，沖への移動，および湾での滞在) ごとに詳細を示す．

湖への移動は，2016 年にピンガー装着個体 6 個体 (#1616, #1605, #1602, #1603, #1606, #1608_2) から見られ，2017 年にはピンガー装着個体 2 個体とデータロガー装着個体 1 個体 (#1722, #1748, #L87) から見られた．各放流から 12 時間以内に 51%の個体が湖に進入し，48 時間以内で 90%の個体が進入していた (Figure 3-9)．一方で，#1616 は湾で約 96 時間滞在した後に進入した．湖への進入後は，ピンガー装着個体 3 個体 (#1605, #1603, #1722) とデータロガー装着個体 1 個体 (#L87) で湖奥に反応や再捕が見られ，#1722 は 150 時間湖奥に滞在し，夜間のみ受信があった．その他の個体は，湖内で受信は見られなかった．#1606 のみは 48 時間湖内で滞在した後に湖入口に出現し，湾へ移動した．湖内で魚体が再回収された個体 (#1605, #L87) は，#1605 が放精中，#L87 は完熟であった．

沖への移動は，2016 年では観察できず，受信範囲を広げた 2017 年ではピンガー装着個体 10 個体 (#1702, #1711, #1719, #1720, #1730, #17417, #17411, #17412, #1744, #1745) から見られた．各放流から 32-96 時間で愛冠岬 (-8km) から大黒島，小島までの (-15km) 移動が見られた．大黒島周辺での受信期間は 1-15 時間であり，長期の滞在は見られなかった (Figure 3-10)．#1711, #17417 は，大黒島周辺までの移動後に仙鳳趾や愛冠の沿岸域に移動していた．これらのグループでは，漁獲による個体の再回収がなかった．

湾での滞在は，15 日間を超える長期的なものと 1-5 日間の短期的なものが見られた．前者は 2016 年では見られず，2017 年でピンガー装着個体 1 個体とロガー装着個体 2 個体 (#1703, L69, L36) から見られた．後者は，2016 年にピンガー装着個体 12 個体，データロガー装着個体 2 個体で見られ，2017 年にピンガー装着個体 16 個体，データロガー装着個体 8 個体で見られた．長期の滞在は，愛冠岬沿岸，仙鳳趾沿岸で見られ，それぞれの地点からの移動はなかった．それぞれ滞在時間は，400-500 時間 (16-20 日) であった (#1703: 513hours, #L36: 410hours, #69: 458hours)．短期的な滞在は，主な放流地点である厚岸湾の湾奥部門静周辺で見られ，門静沖，苫田沿岸，および苫田沖への移動が見られた．受信は 1-5 日間で湾内のどの地点からもなくなった．魚体が再回収された個体 (2016: #1607, #1608, #1607_2，2017: #1704, #L15, #L21) は，#1704，#L15， #L21 が産卵前，長期滞在を見せた#L36，#1703 が完熟，そして#1607，#1608，#1607_2 は産卵後であった．

### 3．3．3　鉛直移動特性

ピンガーの受信時間から推定した個体の遊泳深度を，上述の水平移動ごとに示す (湖への移動，沖への移動，および湾での滞在; Figure 3-11 a-d).

湖への移動中は，利用深度帯が 0.0-18.0m であり，昼夜幅広い深度帯を利用していた (Day: 4.06m (SD 3.27); Night: 4.75 (SD 3.34); Figure 3-11 a)．湖に進入してからは，夜間のみ受信があり，0.38-1.85m の深度帯を利用していた (Figure 3-11 b)．沖への移動中は，利用深度帯が

湖への移動中よりも広く 0.0-29.6m であった (Figure 3-11 c)．特に日中は利用深度帯が分散し，夜間は表層へ集中する傾向にあった (Day: 8.24m (SD 7.71); Night: 4.84 (SD 6.30); t-test, $p$ <0.05)．湾での滞在中は，利用深度の範囲は 0.0-12.7m であったが，中心的に利用していた範囲が他の移動時に比べて狭く 2.0-3.0m 帯に集中していた (Figure 3-11 d)．また日中は利用深度がばらつく傾向にあった (Day: 2.35m (SD 1.94); Night: 2.53 (SD 1.26); t-test, $p$ <0.05).

再回収されたデータロガーから得られた遊泳深度・経験水温データを，水平移動ごとに時系列プロファイル上に示した (#L87, #L36, #L69, #L29, #L22, #L15, #L80, #L21, #L47, #L34; Figure 3-12 a-c)．湖へ移動した#L87 は，放流地点の門静から 48 時間で厚岸湖南東部のイクラウシ川周辺まで移動していた (Figure 3-12 a)．放流日の日中は，個体は 1.8-7.9m の深度帯を利用し，数時間ごとに表層に浮上しつつ，午後には 10.6-13.9m の深度帯へ移動していた．また夜間から翌日明け方までは，表層を中心に 0.2-10.1m の深度帯を広く鉛直移動し，夜明けごろには 8.7-13.2m の深度帯に分布を集中させていた．2 日目の日中は，ほとんど 7.8-13.2m の深度帯に分布していた．夕方になると利用深度帯の浮上が見られ，0.5-8.1m の範囲で鉛直移動が見られた．個体は，1.0-4.5℃の水温を利用していたが，2 日目の夕方より，4.0-8.0℃の高水温を経験するようになり，湖へ進入したと判断された．湖内でも 8.0℃の高水温を経験しながら 1.0-1.5m の深度帯で細かな深度移動を繰り返していた．

本研究では，沖へ移動した個体からはデータロガーの回収はなかった．湾内の仙鳳趾沿岸で長期滞在していた#L36，#L69 の個体からは，明確な日周鉛直移動が観察された (Figure 3-12 b)．日中は，底層に分布を集中させ，夜間になると表層を中心に深度移動を繰り返していた (36 Day: 2.89m (SD 1.77); 36 Night: 2.87 (SD 1.03); paired t-test, $p$ <0.05; 69 Day: 1.09m (SD 0.87); 69 Night: 1.09 (SD 0.79); paired t-test, $p$ <0.05)．水温はいずれの個体も 3 月中 0.0-4.0℃を中心に利用しており，時折日中に 4.0-7.5℃の水温を経験していた．また 4 月に入ると 1-2 日といった期間で 4.0-7.5℃の水温を経験するようになった．短期で湾に滞在していた個体 ($n$=7) は，#L21 と#L29 から 0.3-20.1m の深度帯での鉛直移動の傾向が見られたが，他の個

体は遊泳深度の変化が見られず (Figure 3-12 c)，底面に分布を集中させているものが多かった．

### 3．3．4　群れ構造の推定

本研究では，同所的に複数個体の放流をしていたにも関わらず，放流時には多くの個体が分散し，同調して泳ぐ様子は目視で観察できなかった (Figure 3-13)．一方で 2017 年 4 月 11 日の放流後，門静沖の受信地点で 5 個体のピンガー装着個体が集まり，1 時間半ほど同所的に遊泳していた (Figure 3-14 a-c)．その際の平均 VND は，0.42m (SD 0.16)であり，特に 9:49-9:59, 10:21-10:36 の時間帯は VND が常に 0.5m 以下に保たれていた．VND の頻度は, 0-0.25m が最頻であり，0.75m までの範囲で全体の 90%を占めていた．VND の継続時間も 0-0.25m で最長 720 秒の継続が見られ，VND の増加に伴って減少していた．

### 3．3．5　環境要因との関係

2016 年，2017 年の 4 月における厚岸湾の水温は 1.3℃から 5.5℃の範囲であり，厚岸湖では厚岸湾よりも常に 2.0-6.0℃高い水温が記録されていた (2.6-10.7℃; Figure 3-15 a, b)．別寒辺牛川河口付近ではさらに高水温の存在が顕著であった (4.9-11.1℃)．塩分は湾で 33.1–28.9 psu の範囲で変動し，汽水湖である厚岸湖では 18.5–24.6 psu で変動していた．また厚岸湖融解のタイミングは 2016 年で 3 月中旬-下旬だったのに対し，2017 年では 4 月上旬と遅かった．

湖の水は潮汐の変化に伴って湾へ張り出しており，厚岸大橋下では引き潮時に高温・低塩分が湾へ張り出している様子が観察された (Figure 3-15 a, b, Figure 3-16 a, b)．それに伴い，潮汐の変化と湖への個体の来遊タイミングを比較すると，来遊始めのタイミングが夕方-夜間の満ち潮時に集中する傾向にあった (Figure 3-17 a, b)．また産卵場として期待される厚岸湖奥での個体の発見やデータ受信は，引き潮と満ち潮の間で潮汐が止まっている時間帯に

見られた.

両年ニシンの卵の付着した海草は，厚岸湖内の湖北部で見られた (Figure 3-18 a, b)．また 2016 年は湾内の北部沿岸でも採集を行ったが，卵の発見はなかった.

## 3．4　考察

### 3．4．1　生物採集データから推察される産卵回遊特性

個体群全体の来遊として，本調査中ではニシンの漁獲が 2016 年で年明け前，2017 年では 1 月上旬に初めて確認され，4 月の下旬まで継続した．過去の報告において，厚岸周辺海域における冬季-春季のニシンの漁獲時期は，12 月下旬から始まるとされており (佐藤 1944)，近年の漁獲についても佐藤の報告とほぼ同様の傾向であることがわかる．また主な漁期の終了はいずれの報告も 5 月としており (佐藤 1944; 森岡ら 2008)，本研究においても 4 月末にまとまったサンプルを確保することは困難であったため，こちらも同様の傾向であったと考えられる.

1 月から 5 月の個体群全体の来遊の中で，漁獲される個体の年齢，尾叉長は 1-3 月が 5-7 歳の大型老齢の個体が優占し，4 月は 2-4 歳の小型若齢の個体が優占する傾向にあった．こうした傾向は国内では，北海道石狩湾 (高柳・石田 2002 b; 高柳ら 2010) や宮城県万石浦 (児玉 1997) で，国外でもブリティッシュ・コロンビア (Hay 1985) で見られるなど，大型高齢の個体が早熟であり早期に来遊することはニシンに共通した傾向であると考えられた. したがって，他地域での報告同様にニシン厚岸地域個体群においても，沿岸域への個体群の来遊時期は，個体群を構成する年齢や個体のサイズによって変動すると考えられる (Hay and Kronlund 1987; Winter and Wheeler 1996; 高柳ら 2010).

長期にデータを取得できた 2017 年の来遊個体の成熟度に注目すると，個体が来遊し始めた 1 月では，全ての個体が産卵前で成熟が進行しておらず，また 2 月でも産卵後の個体は見られなかった．3 月になると，湖で初めて産卵後が出現し，4 月初めまで頻度が優占した

ものの，湾では 3 月中旬まで産卵前の個体しか出現しなかった．こうした結果から，個体は沿岸域に来遊した時点では成熟しきっておらず，完熟，産卵までに沿岸域において期間を要すること，また湖で主に産卵が起きることが示唆される．森岡ら (2008) による報告でも，近年の厚岸周辺海域におけるニシンの産卵は 3-4 月がピークであり，その産卵場は厚岸湖，および湾の西部尾幌川分水の影響を受ける海域であると推察されており，前述の傾向を支持できるものと考えられる．

産卵後の個体が観察された 2017 年 3 月中の湖における成熟度は，産卵後が優占したものの，4 月の 1 週目から大きく変化する傾向にあった．また新しく 4 月から湖内に出現した個体は，滞在していた産卵後の個体とは尾叉長，年齢が異なり，逆に 3 月中に湾内に出現していた個体と類似していた．こうした傾向からも，3 月 5 週目から 4 月の 1 週目にかけて，湾と湖での個体の大きな入れ替わりがあったものと考えられる．佐藤 (1944) によれば，厚岸湖の結氷が融解し，氷が沖へ流出すると共に湖内のニシンは湾へ流出する傾向にあり，また Motoda and Hirano (1963) でも冷水の移動とともに個体が移動することを指摘している．実際に 2017 年では，厚岸湖の融解が例年よりも遅く 3 月下旬～4 月初めに起きており，こうした環境の変化によって湾と湖での個体の入れ替わりがあったものと考えられる．一方で，同時期の湾内では年級群構成，成熟度に大きな変化はなく，湖内から移動したと考えられる産卵後の個体は見られなかった．この傾向には，2 つの要因の影響が考えられる．1 つ目は，産卵後の個体における行動特性が変化していることによる影響である．生物採集データより，湾内における産卵後の個体は，湖に滞在している時期，また産卵前の時期に比べて顕著に胃内容物の出現率が高かった．したがって，個体は産卵から索餌へと優先する行動を変化させていると考えられ，こうした行動特性の変化からも，沿岸域から素早く移動したのではないかと予想される．また 2 つ目として，同時期に湾内に滞在している個体群の規模による影響が考えられる．2017 年の 4 月 1 週目に湾を優占していた 3-4 歳魚の個体は，漁期を通して高頻度で出現しており，本個体群における主要な年級群であることが示唆される．一方

で，3 月に湖を優占した産卵後の個体は，5-6 歳の高齢魚であり，漁期の終わりにはほとんど出現しない傾向にあった．こうしたことからも，湾における 3-4 歳魚の個体群の規模が大きく，湖から産卵後の個体が移動しても，全体の年齢構成や成熟度には影響が少なかったものと予想される．

2017 年の 4 月以降の成熟度は，前述の湖の傾向とは大きく異なり，湾，湖同様に完熟個体が優占した．一方で，この時期からデータを取得した 2016 年では第 2 週から湾で産卵後の個体が優占した．森岡ら (2008) は，湾でも西奥の尾幌川分水の影響を受ける海域での産卵可能性を示唆しており，この海域で産卵した個体が出現した可能性もある．一方で，こうした産卵後の個体の優占は，4 月末の漁期の終了時期まで継続しており，また同時期の年級群には，初めて産卵に参加する個体も出現していたことから，個体群全体としての産卵が終わりに近づくことで，産卵後の個体が優占していた可能性が考えられる．2017 年では，4 月末に入っても完熟の個体が優占していた点から，個体群全体では 2016 年に対して産卵時期が遅れていたと予想される．

上記の結果からも生物採集データより，個体群全体の来遊時期を始め，年齢・個体サイズによる来遊時期の変化，および成熟度や環境情報による個体の滞在，移動傾向の変化が示された．

### 3．4．2　ピンガー，データロガー装着個体の湖への移動

2016 年，2017 年に共通してピンガー，データロガー装着個体は湖へ移動し，湖内でニシン卵の発見や，産卵中のピンガー装着個体の再捕が見られたことから，これらの移動は産卵のための行動であったと考えられる．特に，ピンガー装着個体が滞在した地点 (湖奥北部-東部) や個体の再捕があった地点 (湖奥東部) は，海草の採集によってニシン卵が確認された地点と重なり，これらの地点を主要な産卵場として利用していたのではないかと予想される．また両年において湖内では，いずれの成熟度においても胃内容物の出現率が低く，本

海域で摂餌をしない傾向が強く示された．大西洋ニシンの報告でも，産卵直前になると個体は摂餌から産卵場の探索に行動を切り替えるとされており (Langård et al. 2015)，こうした行動の傾向からも湖での産卵の可能性を示唆することができる．ピンガー装着個体の湖での滞在期間は比較的短く最大 5 日であり，また#1606 は 48 時間の滞在後に，湖入口に出現し再度湾へ移動する傾向を示した．前述の成熟度のデータにおいても，湖が融解した後には産卵後の個体はほとんど湖に出現しておらず，こうした傾向は，厚岸湖の環境要因が影響しているものと考えられる．特に融解後の厚岸湖の環境は，湾に比べて水温が高く (2.6-10.7℃)，陸水の影響から低塩分であったため (18.5–24.6 psu)，ニシンの稚仔魚の生育には適していたものの，親魚にとっては湾よりも高水温を経験する環境となっていたと考えられる．したがって，個体は厚岸湖融解後も引き続き厚岸湖内で産卵をしていたと考えられるものの，産卵後は厚岸湖からすぐに移動する傾向にあったと考えられる．

湾から湖へ移動する際には，90%の個体が 48 時間以内で湖に進入しており，また昼夜に関係なく遊泳深度が湾での滞在時よりも広い 15m までの深度帯に散在していた．大西洋ニシンでは，産卵前に日周鉛直移動が優先され，完熟後では昼夜関係なく鉛直移動と産卵場への移動が見られるとされる (Slotte 1998; Langård et al. 2014, 2015)．本研究で見られたピンガー装着個体の水平移動，鉛直移動の傾向はこうした事例に類似しており，ニシンおよび厚岸地域個体群においても完熟後には産卵場の探索，移動を優先するものと考えられる．放流から湖への進入までを連続的に記録できた#L89 は，放流後 12 時間で表層を中心とした鉛直移動が見られ，底層での滞在を経た後に底層中心の鉛直移動をしつつ湖に進入していた．また進入の際には，湖の水塊由来の高水温を経験しており，湖では湖奥で再捕されるまで高水温を経験していた．大西洋ニシンの報告では，完熟後の経験水温変化によって産卵行動が促されることが示唆されており (Winter and Wheeler 1996)，#L89 においても鉛直移動によって湾とは異なる水塊の高水温を経験し，産卵が誘発されたことで産卵場となる湖奥まで移動したのではないかと予想される．

また湖に進入後も，#L89 では浅い深度帯 (1-1.5m) での鉛直移動が見られた． また本調査でのピンガー装着個体も，湖奥で滞在しつつ底層 (1-1.5m) に分布を集中させていた．屋内実験で産卵行動を再現した際にも，産卵前後には表層から底層までの鉛直移動が見られ，放精のタイミングで底層への連続的な滞在が見られた．したがって，湖内，湖奥で見られたこれらの行動は，厚岸湖内における産卵行動であった可能性がある．しかし，湖奥における水深は 1-1.5m と非常に浅く，水槽実験同様の行動の判別は困難であった．特に本研究で用いたピンガーでは，深度の分解能が 0.5m であったことからも連続的な滞在や鉛直移動を判別することは難しいと考えられた．加えて#L89 の深度データは 0.25m の分解能であり，連続的にデータを取得できていたものの，この個体は湖奥で再捕されていたために，産卵前後の行動との比較ができず，行動の検出はできなかった．したがって，こうした沿岸域での産卵行動の検出は，行動自体だけでなく産卵前から産卵後までの連続的な深度データの取得によって実現の可能性が高まると考えられた．

環境情報と個体の回遊の比較では，ピンガー装着個体，データロガー装着個体の湖への進入タイミングが，潮汐が満ち潮となる時間帯に集中していた．ブリティッシュ・コロンビアでニシンの移動を追った報告では，潮汐に応じた河川水の流出とニシンの移動方向に関係があり，個体が流れを効率的な移動に役立てている可能性が示唆されている (Lacoste et al. 2001)．厚岸では，潮汐の変化によって厚岸湖の入口で強い流れが生じており (Iizumi et al. 1995; Hasegawa et al. 2008)，個体が引き潮のタイミングではなく満ち潮のタイミングに進入を集中させたことは，湾への流れを避け，湖への流れを利用した効率的な移動に繋がった可能性がある．一方で，進入のタイミングの 90%以上が夕方-夜間の時間であり，こうした傾向が捕食者回避の必要がない効率的な移動を示唆していた可能性も考えられる．特に，厚岸周辺海域ではゼニガタアザラシ *Phoca vitulina* によるニシンの漁業被害が長年報告されており，沿岸域での捕食リスクは高いものと考えられる (小林ら 2013; 羽田ら 2017)．また湖奥では，4 個体の再捕や受信がなされたが，そのタイミングは夜間の満潮前後の時間帯に集中

していた．多くの研究で，ニシン，大西洋ニシンの産卵は夜間-早朝に集中することが示唆されており (Haegele et al. 1981; Haegele and Schweigert 1985; Hay 1990; 赤池ら 2002; 干川ら 2002 a, b; 赤池ら 2010)，また大西洋ニシンでは潮流の止まった水の動きが少ない状況が，産卵時の受精率の上昇につながると推察されている (Hourston and Rosenthal 1976; Hay 1990). こうした要素からも，本研究における個体の産卵場への出現時間が夜間の満潮時に集中していたのではないかと予想される．

### 3．4．3　沖への移動

ニシン，大西洋ニシン両種において，産卵が終了した後は，元の生息場であり索餌期，越冬期を過ごす沖合の海域に移動することが知られている (Hay 1992; McQuinn 1997)．厚岸周辺海域では，主要な索餌場，越冬場は検証されていないが，1-5 月の漁期以外では湾，湖を含む沿岸域で漁獲が見られなくなることから，他の個体群同様に沖合へ移動しているものと考えられる．沿岸域で産卵を終えた個体は，2017 年では厚岸湖が融解するまで湖に留まる傾向にあったが，融解後は湖には留まらず湾へ移動する傾向にあったと考えられる．湾へ移動後は，ピンガー装着個体の移動傾向からも，1-4 日で大黒島，小島周辺の沖合まで移動しており，沿岸域からは比較的短い期間で離れると考えられた．アラスカの Prince William Sound で行われた研究 (Eiler and Bishop 2016; Bishop and Eiler 2017) でも，産卵後は産卵場からニシンが 1 から 10 日という短期間で移動する傾向にあったことを報告しており，本個体群でも同様の行動特性が見られたものと考えられた．こうした行動特性の理由としては，4 月以降に湖での滞在が見られないことと同様に，沿岸域における高水温や捕食者の存在によるリスクが考えられる．前述のように，厚岸周辺海域ではゼニガタアザラシによるニシンの漁業被害が報告されており，沿岸の岩礁域を生息場とする本種の存在によって，沿岸域の捕食リスクは沖合よりもが高くなっているものと考えられる (小林ら 2013; 羽田ら 2017).

胃内物の出現率は両年湾で高かったが，特に産卵後の個体では顕著に値が高く，沖合へ移

動する中で個体は積極的に索餌をするものと考えられる．特に，産卵後の個体は卵，精子の放出によって著しく重量が減少しており，大西洋ニシンでは産卵直後に個体の死亡も見られるとされていることから (Stacy and Hourston 1982)，エネルギーの即時的な補填が必要であったと考えられる．また，産卵後の湾ではピンガー装着個体の遊泳深度が大きく日周変化する傾向にあり，こうしたことからも，産卵後の個体は顕著にエネルギーの補填および捕食リスクからの逃避を優先するものと予想される．

### 3．4．4　湾での滞在

本研究の生物採集データから，個体は沿岸域に回遊後もすぐに産卵するのではなく，完熟までに期間を要することが示された．実際に湾での長期の滞在を記録した#L36 も，18 日間のデータを取得したものの，個体の成熟度は完熟であり産卵をしていなかった．加えて，湖に移動した個体，沖へ移動した個体はいずれも 1-5 日の比較的短期間で行動を終了していたことからも，#L36 を始め，#L69，#1703 の個体の長期滞在は，完熟となるまでの滞在期間であった可能性がある．この期間では，ピンガー装着個体，データロガー装着個体いずれの遊泳深度も浅く，1.0-5.0m の深度帯を中心に利用していた．また#L36，#L69 からは同じ深度帯での顕著な日周鉛直移動が観察された．一般的に昼夜での深度変化は，捕食者や流れの影響の回避，および表層域に凝集したプランクトンの捕食が理由として挙げられ，ニシン，大西洋ニシンにおいても索餌期や越冬期には同様の行動特性が見られる (Nøttestad et al. 2007; Sigler and Csepp 2007)．一方で，#L36，#L69 の見せた深度変化は，利用深度帯が 1.0-5.0m と狭く，捕食者回避や索餌に効果的であったかは疑問である．本研究第 2 章で水深を 3.0m に設定した大型実験水槽で実験を行った際にも，こうした狭いスケールでの遊泳深度変化は見られたが，水槽内に捕食者や流れ，および餌の存在はなく，照度変化に対応した行動特性，活動性の変化であったと考えられた．したがって，#L36，#L69 の見せた深度変化も直接的に索餌や捕食者回避を目的とした行動ではなく，外部環境変化への応答として行

動特性や活動性が変化したものである可能性が考えられる.

産卵前の個体の成熟度には，高水温によって影響が生じ，特に大西洋ニシンの報告では (Langård et al. 2014)，単純な水温の経時変化でなく，季節変化などで水塊に躍層が生まれることが成熟を促すとされている. 厚岸周辺海域では，特に陸水や河川水の影響を大きく受ける湖の水塊が最も高水温であり，ニシンの成熟度に影響を与えているものと考えられる. 特に潮汐の変化があった際には，湖から湾へ水が張り出し湾内に水温躍層が生まれていた. こうした水温の影響は特に表層域で強く，実際に 1.0-5.0m の深度帯で長期滞在していた#L36, #L69 が時期によって湾で計測された水温よりも高水温を経験していたことからも，こうした個体の成熟度に影響があったものと予想される. またこうした水温の効果から，厚岸湖に並んで湾西部の尾幌川分水周辺海域が産卵場として示唆されているものと予想される.

湾での追跡が短期で終了した個体，放流後すぐに再捕された個体は，産卵前や産卵後など各成熟段階が混ざっていたことからも，必ずしも湾内に滞在していた個体とは断定できなかった. 特に本研究では産卵行動と沖への移動の検出を重視し，湾内の受信範囲・受信調査頻度が低かったため，半日から 2 日で 20km ほど移動する個体の移動範囲・移動頻度は，網羅できなかったものと考えられる. また港からの放流は安定して作業が可能な一方で，港口部での漁獲圧が高くまとめて漁獲されることも多かったため，短期で追跡を終わらせないためには受信範囲・頻度の増加に加えて，沖合での成熟前の個体を対象とした放流などを検討していく必要がある.

### 3．4．5　群れ行動の検出

本研究では，複数個体の同所的な集合と分散を遊泳深度データから数分-数時間の単位で追跡することができた. 生物採集データからも，1-5 月の来遊時期の間で年齢や尾叉長の異なる個体が経時的に出現していたことから，自然下でも複数の群れが存在し，移動や産卵を行っているものと考えられ，今回の複数個体の深度データは，群れへの合流，分散を示して

いた可能性がある．また今回の遊泳は，VND が短く，継続時間も 10 分と長かったため，屋内実験でも見られた照度の高い環境に対応した密な群れの構造を形成していたのではないかと予想される．したがって，屋内，定置網内で検証した VND，VND の継続時間の要素は，野外環境においても群れの検出，群れの粗密を推定していく上での一助となると考えられた．

本研究においては，多くとも 1 度の放流で 10 個体程度の放流を限度としたが，放流時の観察では，個体が同調して遊泳する様子が見られなかった．また沿岸域での放流では，多くの個体が放流後短時間，近距離で漁獲されていた．したがって今後，長時間の群れの追跡を実現していくには，機器装着個体の放流尾数を飛躍的に増やすと共に，沖合域での放流なども検討していく必要がある．

### 3．4．6　ニシン厚岸地域個体群の産卵回遊特性

本研究では，バイオロギング手法とバイオテレメトリー手法を併用したバイオロギングシステムをニシン厚岸地域個体群に活用することで，特に個体の水平鉛直的な回遊特性，環境情報との関係性を検証し，その産卵回遊生態を詳細に明らかにした．以下に，本研究で明らかになった個体群の産卵回遊特性をまとめ，今後の調査の展望を示した (Figure 3-19).

本個体群は，2016 年，2017 年共に 12 月末-1 月初めに漁獲があり，4 月の終わりまで漁獲が見られたことから，個体群全体の回遊期間は過去の報告から変化していないものと考えられた．また個体群の中でも年齢によって来遊のタイミングは異なり，高齢の個体が早くに来遊し，若齢個体は遅れて来遊するとされた．1 月の来遊時には，個体は成熟しきっておらず，2-3 月まで完熟に期間を要するものと考えられた．個体の追跡結果からも，個体が完熟のために湾で長期滞在している傾向が見られた．湾での成熟度の促進には，湖や陸水由来の高水温の表層への張り出しが影響すると考えられた．完熟後は，生物採集データからも個体の追跡結果からも，湖で産卵が行われると考えられた．湖への移動は，産卵場を昼夜通して

探索しつつ行われ，1-4 日と短期間の内に起きると考えられた．また湖に進入するタイミングは，湾から湖への流れが発生する満ち潮の時間に集中しており，個体が効率的に移動しているものと考えられた．湖内では湾よりも高水温を経験しつつ移動し，湖奥で産卵が行われると考えられた．産卵後は，厚岸湖が結氷している期間では長期の滞在が見られたものの，融解後は滞在がなく，すぐに湾へ移動していると考えられた．産卵後の湾では，1-4 日と短期間での沖合への移動が見られ，同時に日周鉛直移動によって積極的な摂餌，捕食者回避が行われると考えられた．

上述の回遊特性より，各個体が沿岸域に滞在する期間は各種要因 (個体群の年齢構成，厚岸湾・湖の水温，および厚岸湖の結氷状況) によって左右されるものと考えられた．特に，個体が完熟した後は，湖への移動，および沖合の移動がいずれも 1-4 日と短期間で終了していたものの，来遊から完熟までの期間は，年齢による来遊タイミング，完熟までに経験する周辺水温によって大きく左右されると考えられた．現に，2017 年に最も早く来遊した個体は，1 カ月-1 カ月半の期間を要して産卵に至っていると考えられ，その後も厚岸湖で滞在したものと考えられた．したがって，水温の上昇や厚岸湖の融解によって期間は短くなるものと予想されるが，個体の沿岸域での滞在期間は最大で 2 カ月前後の期間となると推定される．今後，より高精度に沿岸域での個体の滞在期間を推定していくには，前述のような沖合での成熟前の個体を対象とした放流などが効果的である．また本研究ではピンガー，データロガー装着個体の成熟度を，再捕された個体のみしか知ることができなかったが，医療用エコーなどの技術の導入や血中ホルモンの測定など行うことによって，放流前に非侵襲的な成熟度の判別ができ，成熟度ごとの回遊特性，回遊期間を詳細に把握することが可能となると考えられる．

Table 3-1

Specifications of the acoustic receiver (AQRM-1000) and pinger (AQPX-1030p) used for behavioural tracking

| Receiver (AQRM-1000) | | | Pinger (AQPX-1030p) | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Compatible pingers | (kHz) | 62.5 | Frequency | (kHz) | 62.5 |
| Data storage | MB/day | 3 | Transmission cycle | (sec) | 20 |
| Battery Life | Month | 2 | Source level | (dB re 1 μPa ) | 155 |
| Max depth | (m) | 500 | Max distant | (m) | 500 |
| Size | (mm) | Φ64×300 | Size | (mm) | φ9.5×36 |
| Weight in air | (g) | 1200 | Weight in air | (g) | 1.6 |

Table 3-2

Summary of release of tagged individuals in the surveys in 2016 and 2017.

| Year of survey | Date | Time | Number of pinger | Number of logger | Total |
|---|---|---|---|---|---|
| 2016 | 12 April | 4:00 | *n*=6 | *n*=0 | *n*=6 |
| | 13 April | 5:00 | *n*=9 | *n*=0 | *n*=9 |
| | 20 April | 5:00 | *n*=8 | *n*=7 | *n*=15 |
| 2017 | 21 March | 4:30 | *n*=0 | *n*=12 | *n*=12 |
| | 23 March | 5:00 | *n*=0 | *n*=30 | *n*=30 |
| | 28 March | 4:30 | *n*=0 | *n*=13 | *n*=13 |
| | 3 April | 5:00 | *n*=0 | *n*=18 | *n*=18 |
| | 5 April | 5:00 | *n*=20 | *n*=2 | *n*=22 |
| | 6 April | 5:00 | *n*=0 | *n*=4 | *n*=4 |
| | 11 April | 5:00 | *n*=7 | *n*=0 | *n*=7 |
| | 15 April | 5:00 | *n*=20 | *n*=0 | *n*=20 |
| | 17 April | 5:00 | *n*=1 | *n*=0 | *n*=1 |

Table 3-3

Summary of tracking data for the sampled individuals in the survey in 2016.

| Tag ID | Release | Release Point | FL (mm) | Estimated age | Tracking Period (hour) | Tracking Events |
|---|---|---|---|---|---|---|
| #1616 | 12 Apr | Tomata | 240.0 | 3 | 130 | Migration to the lake |
| #1604 | | Monshizu | 230.0 | 3 | 122 | Remaining in the bay |
| #1605 | | | 210.0 | 3 | 26 | Migration to the lake, Recapture, ripe |
| #1601 | 13 Apr | Monshizu | 210.0 | 2 | 4 | Remaining in the bay |
| #1602 | | | 220.0 | 3 | 17 | Migration to the lake |
| #1607 | | | 220.0 | 3 | 24 | Remaining in the bay, Recapture, post-spawning |
| #1608 | | | 210.0 | 2 | 25 | Remaining in the bay, Recapture, post-spawning |
| #1610 | | | 240.0 | 3 | 54 | Remaining in the bay |
| #1617 | | | 235.0 | 3 | 12 | Remaining in the bay |
| #1618 | | | 235.0 | 3 | 3 | Remaining in the bay |
| #1603 | 20 Apr | Monshizu | 230.0 | 3 | 68 | Migration to the lake |
| #1605_2 | | | 205.0 | 3 | 43 | Remaining in the bay |
| #1606 | | | 235.0 | 3 | 113 | Migration to the lake |
| #1607_2 | | | 225.0 | 3 | 25 | Remaining in the bay, Recapture, post-spawning |
| #1608_2 | | | 220.0 | 2 | 36 | Migration to the lake |
| #1609 | | | 270.0 | 4 | 49 | Remaining in the bay |
| #1612 | | | 205.0 | 2 | 38 | Remaining in the bay |
| #1619 | | | 220.0 | 3 | 13 | Remaining in the bay |
| #L92 | | | 235.0 | 3 | 24 | Remaining in the bay, Recapture |
| #L16 | | | 220.0 | 3 | 48 | Remaining in the bay, Recapture |

Table 3-4

Summary of tracking data for the sampled individuals in the survey in 2017.

| Tag ID | Release | Release Point | FL (mm) | Estimated age | Tracking Period (hour) | Tracking Events |
|---|---|---|---|---|---|---|
| #L36 | 21 Mar | Senpoushi | 298.0 | 5 | 410 | Remaining in the bay, Recapture, Running |
| #L69 | | | 285.0 | 5 | 458 | Remaining in the bay, Recapture |
| #L15 | 23 Mar | Monshizu | 280.0 | 5 | 29 | Remaining in the bay, Recapture, Immature |
| #L80 | 28 Mar | Monshizu | 280.0 | 5 | 37 | Remaining in the bay, Recapture |
| #L22 | | | 270.0 | 5 | 26 | Remaining in the bay, Recapture |
| #L21 | | Senpoushi | 290.0 | 5 | 48 | Remaining in the bay, Recapture, Immature |
| #L87 | 3 Apr | Monshizu | 270.0 | 4 | 52 | Migration to the lake, Recapture, Ripe |
| #L34 | | | 248.0 | 4 | 57 | Remaining in the bay, Recapture |
| #L47 | | | 220.0 | 3 | 130 | Remaining in the bay, Recapture |
| #L29 | | Tomata | 280.0 | 5 | 72 | Remaining in the bay, Recapture |
| #1701 | 5 Apr | Monshizu | 245.0 | 4 | 43 | Remaining in the bay |
| #1702 | | | 235.0 | 3 | 26 | Dispersing to offshore |
| #1703 | | | 240.0 | 3 | 513 | Remaining in the bay |
| #1704 | | | 260.0 | 4 | 3 | Remaining in the bay, Recapture, Immature |
| #1705 | | | 245.0 | 4 | 27 | Remaining in the bay |
| #1706 | | | 265.0 | 5 | 2 | Remaining in the bay, Recapture |
| #1707 | | | 250.0 | 4 | 2 | Remaining in the bay, Recapture |
| #1710 | | | 250.0 | 4 | 2 | Remaining in the bay, Recapture |
| #1711 | | | 250.0 | 4 | 49 | Dispersing to offshore, Recapture |
| #1712 | | | 230.0 | 3 | 67 | Remaining in the bay |
| #1713 | | | 235.0 | 3 | 3 | Remaining in the bay, Recapture, Running |

Table 3-4
Continue

| Tag ID | Release | Release Point | FL (mm) | Estimated age | Tracking Period (hour) | Tracking Events |
|---|---|---|---|---|---|---|
| #1716 | | | 240.0 | 4 | 19 | Remaining in the bay |
| #1719 | | | 220.0 | 3 | 119 | Dispersing to offshore |
| #1720 | | | 230.0 | 3 | 75 | Dispersing to offshore |
| #L22_2 | 6 Apr | Tomata | 250.0 | 4 | 72 | Remaining in the bay, Recapture |
| #1730 | 11 Apr | Monshizu | 225.0 | 3 | 53 | Dispersing to offshore |
| #1721 | | | 220.0 | 3 | 17 | Remaining in the bay |
| #1724 | | | 220.0 | 3 | 9 | Remaining in the bay |
| #1727 | | | 225.0 | 3 | 9 | Remaining in the bay |
| #1722 | | | 225.0 | 3 | 196 | Migration to the lake |
| #1725 | 15 Apr | Monshizu | 220.0 | 3 | 186 | Remaining in the bay |
| #17418 | | | 230.0 | 3 | 20 | Remaining in the bay |
| #17410_2 | | | 215.0 | 3 | 54 | Remaining in the bay |
| #17417 | | | 220.0 | 3 | 70 | Dispersing to offshore |
| #17411 | | | 220.0 | 3 | 39 | Dispersing to offshore |
| #17412 | | | 260.0 | 4 | 49 | Dispersing to offshore |
| #17415 | | | 240.0 | 4 | 62 | Remaining in the bay |
| #1744 | | | 240.0 | 4 | 58 | Dispersing to offshore, Recapture |
| #17409_2 | | | 235.0 | 3 | 58 | Remaining in the bay |
| #1748 | | | 215.0 | 3 | 26 | Migrating to the lake |
| #1745 | | | 235.0 | 3 | 100 | Dispersing to offshore, Recapture |
| #1744_2 | 17 Apr | Shinryu | 240.0 | 4 | 46 | Remaining in the bay |

Figure 3-1

Survey area, Akkeshi Bay and Lake, for the migration tracking and illustration of spawning migration on pacific herring found in Akkeshi region. The color arrows indicate estimated migration flow. Red arrows indicate migration to coastal area and those of blue indicate migration to offshore.

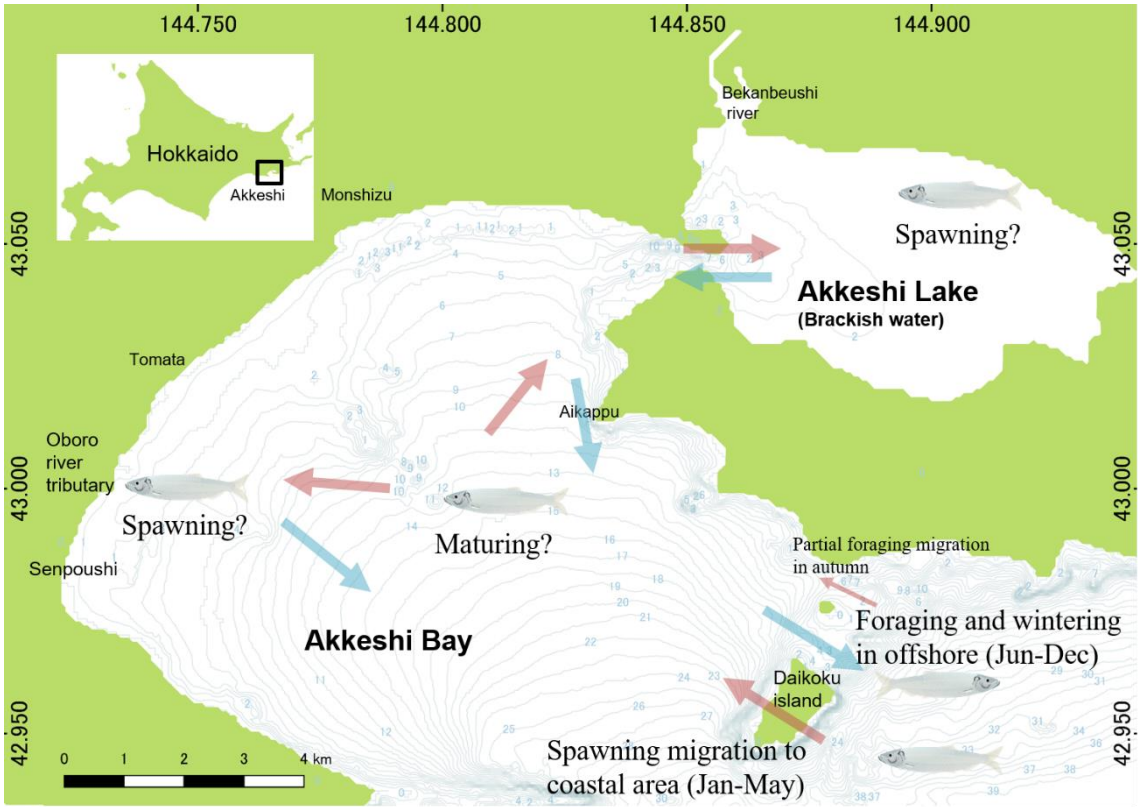


Figure 3-2

The location and detection range of installed acoustic receivers. The original detection range is 500m radius. The location of blue circle and dots is for the survey in each year and that of red color is for that in 2017. Figure in Tomiyasu et al. 2018 has been modified.

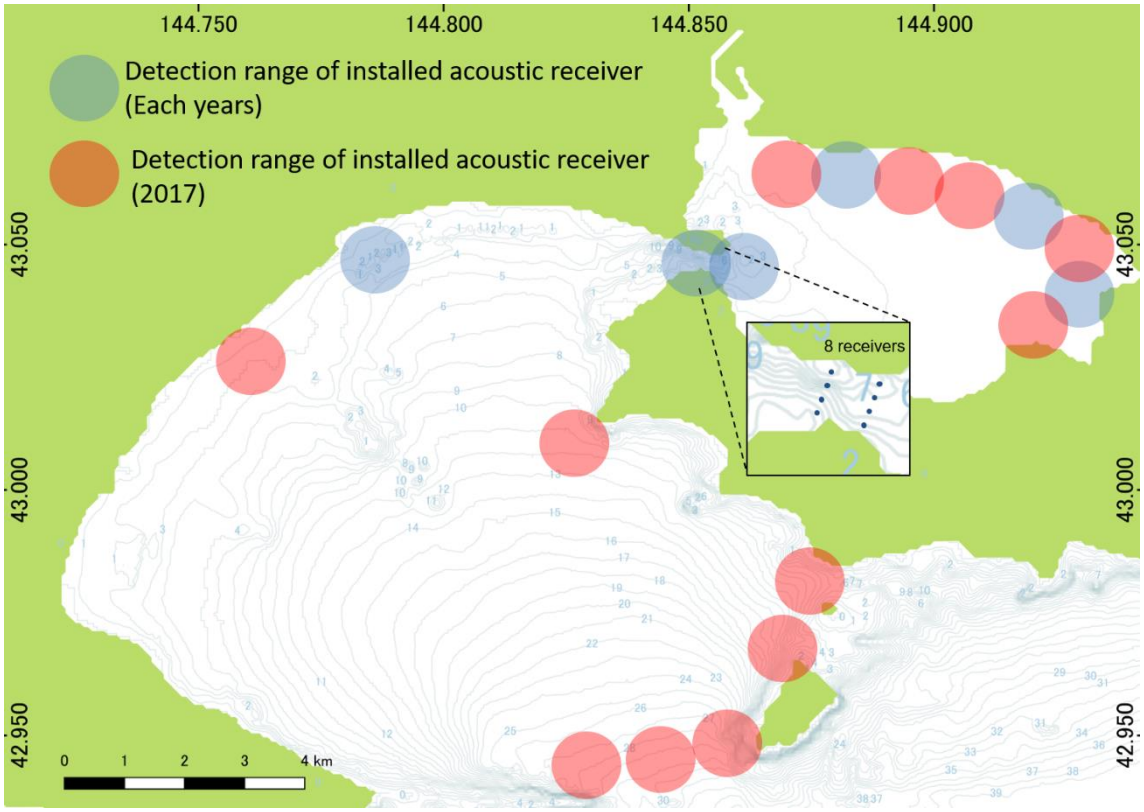


Figure 3-3

Acoustic receiver and receiving station used in the survey in Akkeshi, AQRM-1000. The receiver was attached with the rope of receiving station. a) indicates the reciver before attaching to the rope. b) indicates the receiving station made by pole, float, rope connected to weight and flag. c) indicates the snapshot of connecting between the station and weight. d) indicates the snapshot after installation of staion.

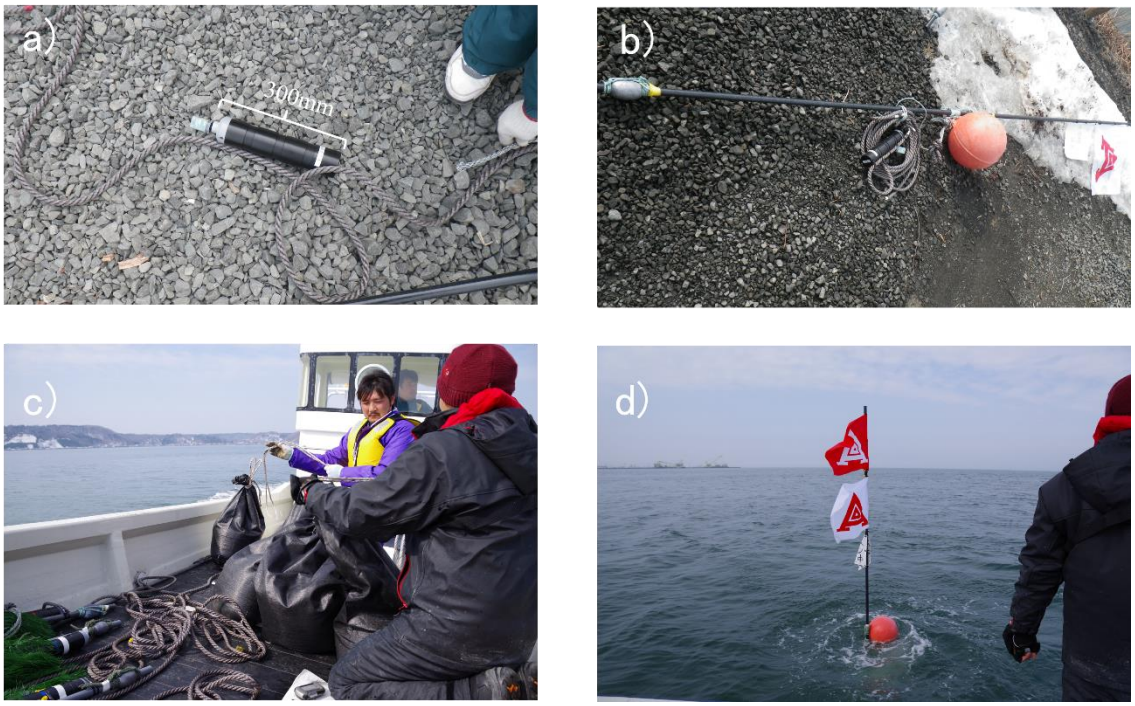


Figure 3-4

The location of release point of tagged individuals, casting point of CTD and acoustic receiver, and sampling point of seagrass. Gray circle shows release point. Red broken line circle shows casting point of CTD and acoustic receiver. Black star shows sampling point of seagrass from research vessel. Figure in Tomiyasu et al. 2018 has been modified.

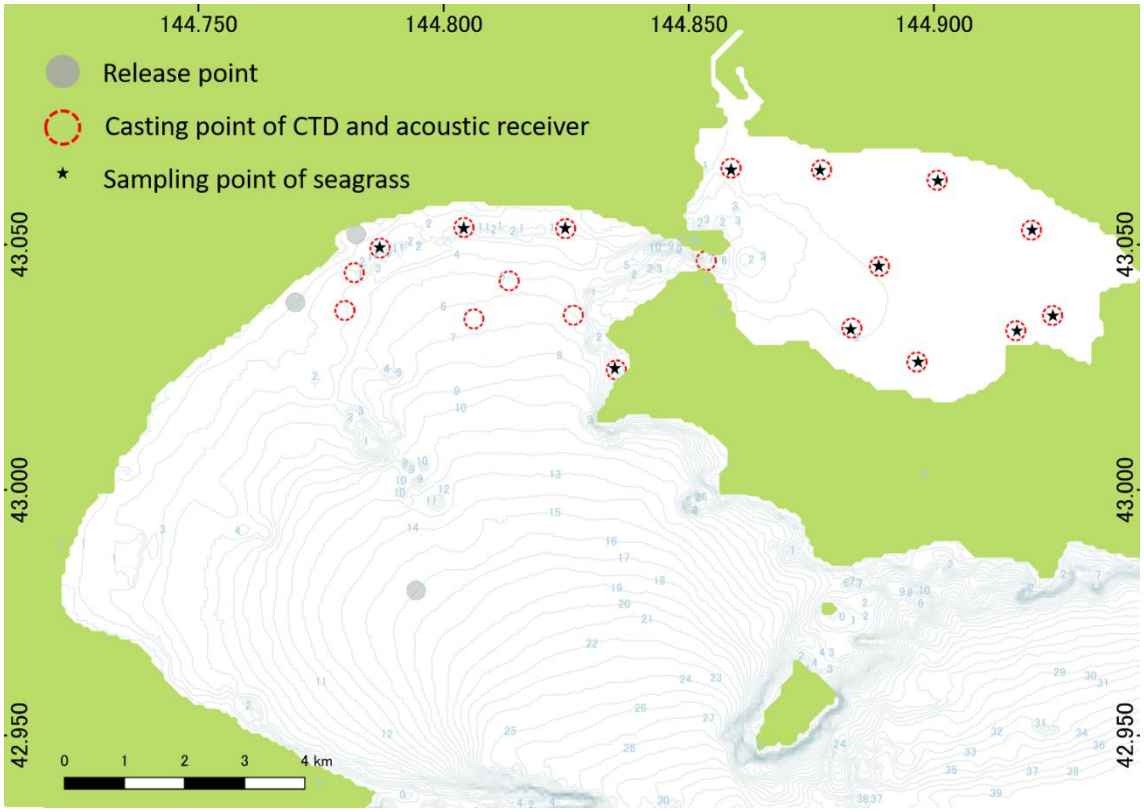


Figure 3-5

Time series of fork length and composition of year class of individuals caught by gill and set net during survey period. Each data show at a week interval. Black line with white circle end show average fork length and standard deviation. Seven color bars show each year class within 2 to 7 years old. The period during gray shadow have been no data. a) indicate the result during the survey in 2016. b) indicate those in 2017. Figure in Tomiyasu et al. 2018 has been modified.

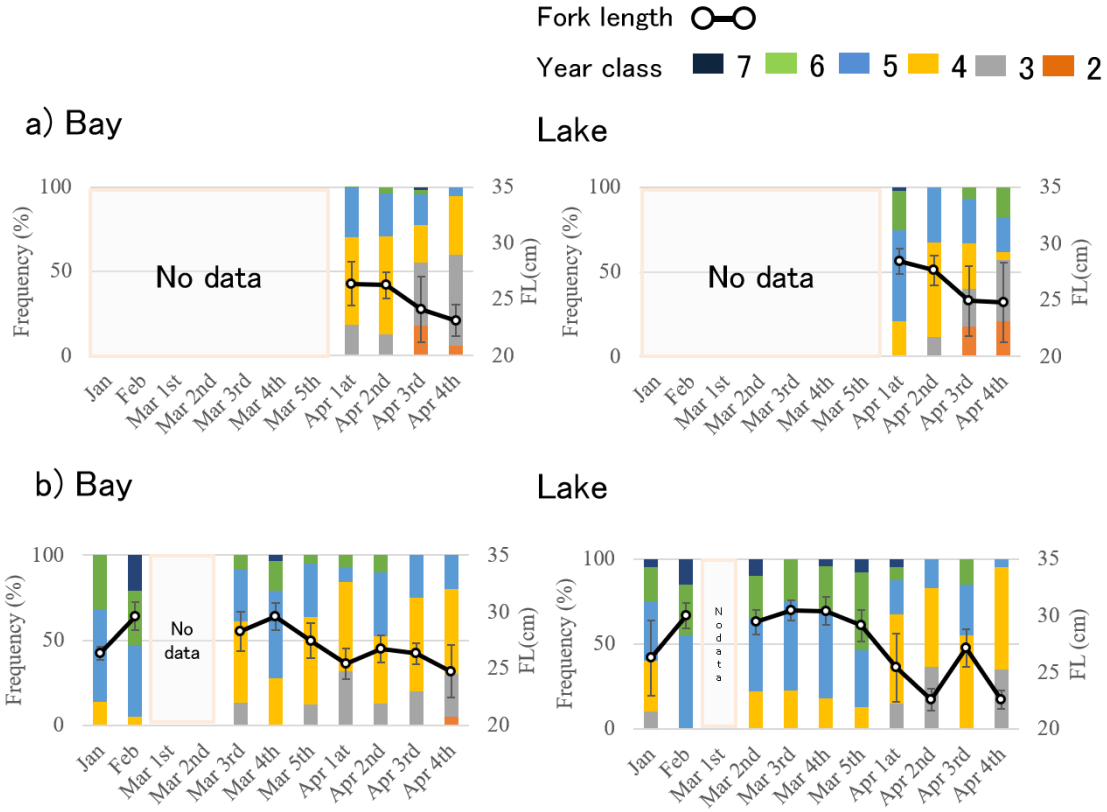


Figure 3-6

Time series of composition of maturity level of individuals caught by gill and set net during survey period. Each data show at a week interval. Three color bars show each maturity level classified as pre-spawning, ripe and post-spawning. The period during gray shadow have been no data. a) indicate the result during the survey in 2016. b) indicate those in 2017. Figure in Tomiyasu et al. 2018 has been modified.

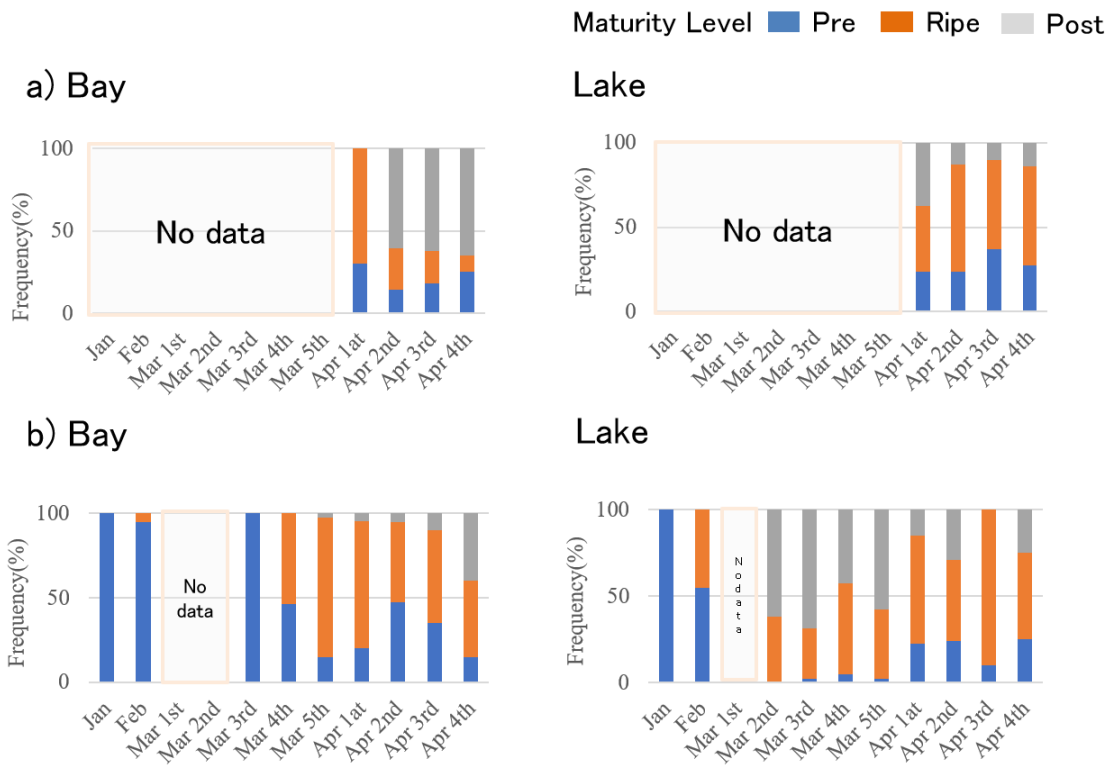


Figure 3-7

Foraging intensity of individuals on each maturity levels, pre-spawning, ripe and post-spawning during surveys in 2016 and 2017. Bright color bar shows the rate of foraging when the some pray are observed in the stomach contents. Blue color bar shows the rate of empty of stomach contents. a) indicates the results of the survey in 2016. b) indicates those of the survey in 2017.

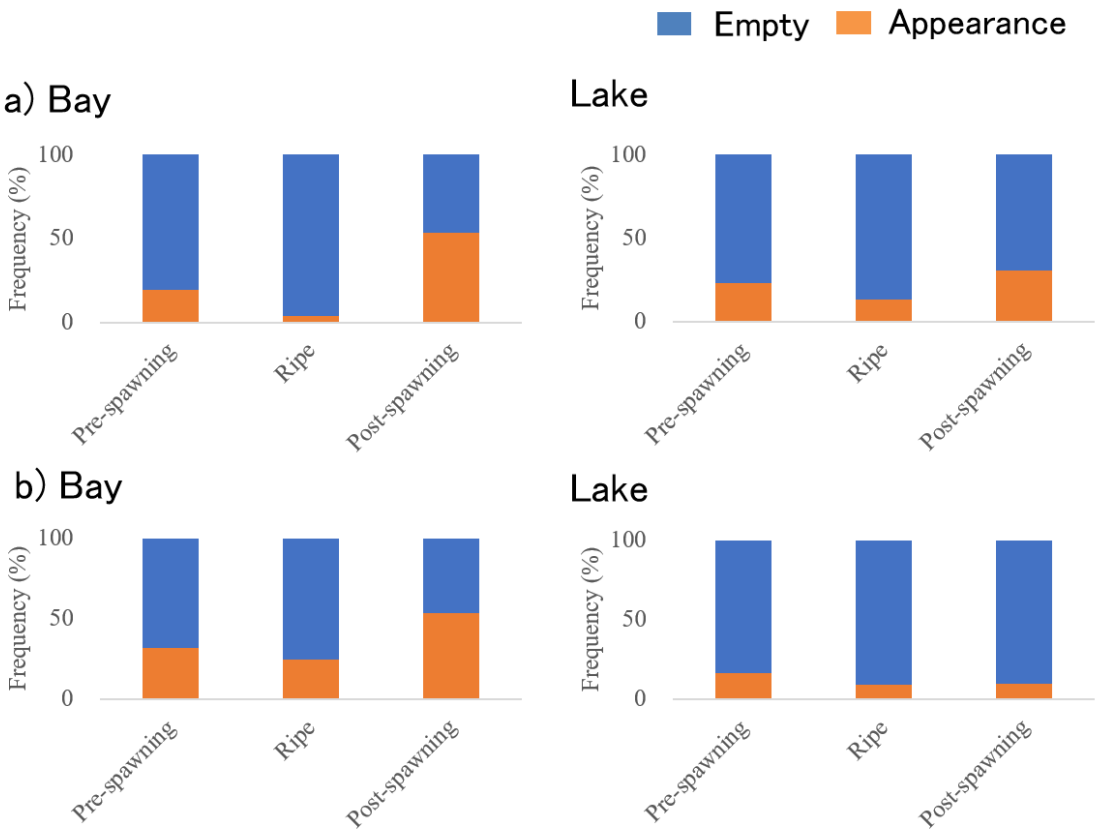
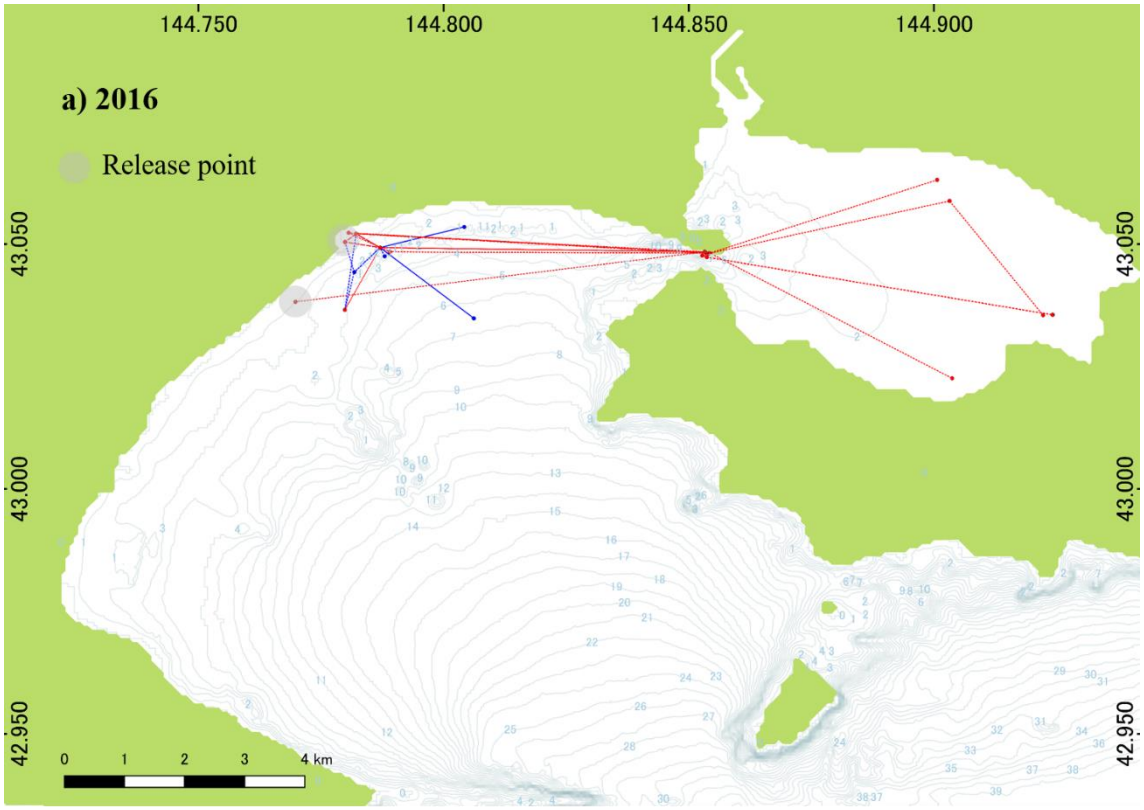


Figure 3-8

Horizontal tracking route of tagged individuals by acoustic pinger and data logger in the survey in 2016 and 2017. Three color dots show the location of detection of pings and broken line show estimated migration route. Red color shows the migrating to the lake. Blue color shows the remaining in the bay. Green color shows the dispersing to the offshore. a) indicate the result during the survey in 2016. b) indicate those in 2017. Figure in Tomiyasu et al. 2018 has been modified.


144.750
144.800
144.850
144.900
a) 2016
Release point
43.050
43.000
42.950
0
1
2
3
4 km

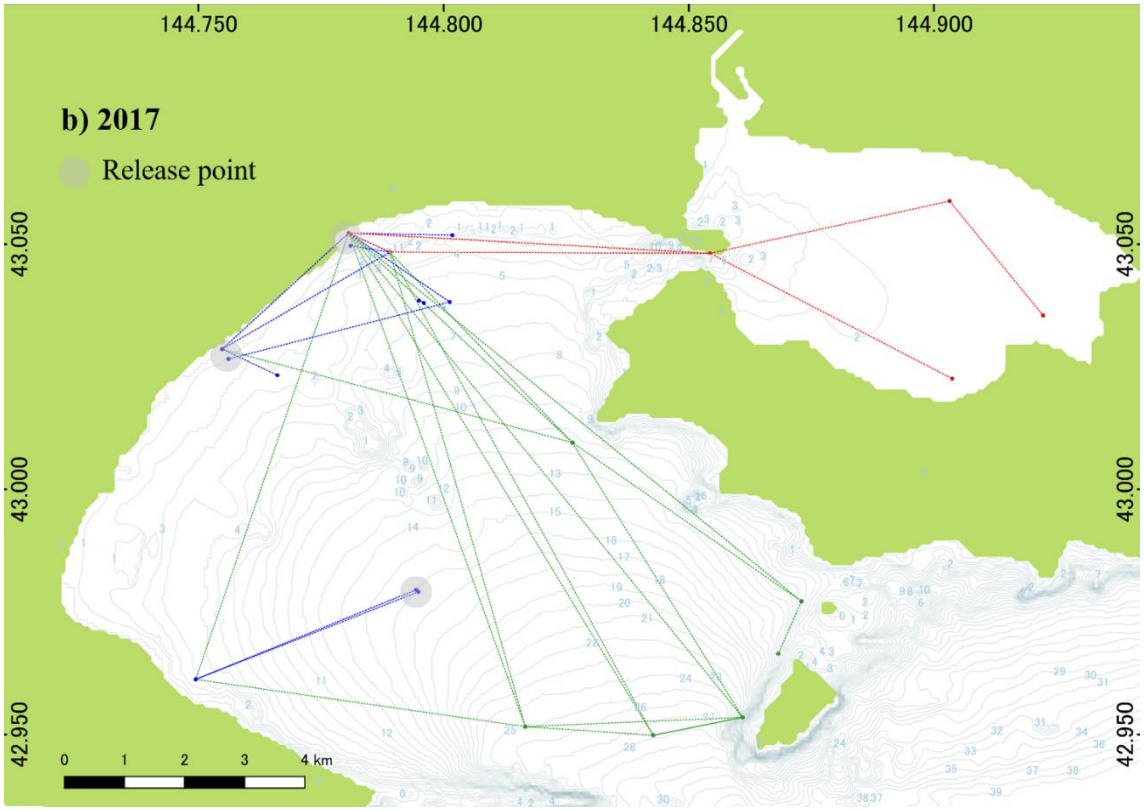

144.750
144.800
144.850
144.900
b) 2017
Release point
43.050
43.000
42.950
0
1
2
3
4 km

Figure 3-9

Time series migration process of tagged individuals showed entering to the lake (*n*=9). Black square indicates the location and time of detection. Each location shows release point (-2km), bay (-5km), entrance of the lake (-8km) and far side of the lake (-15km).

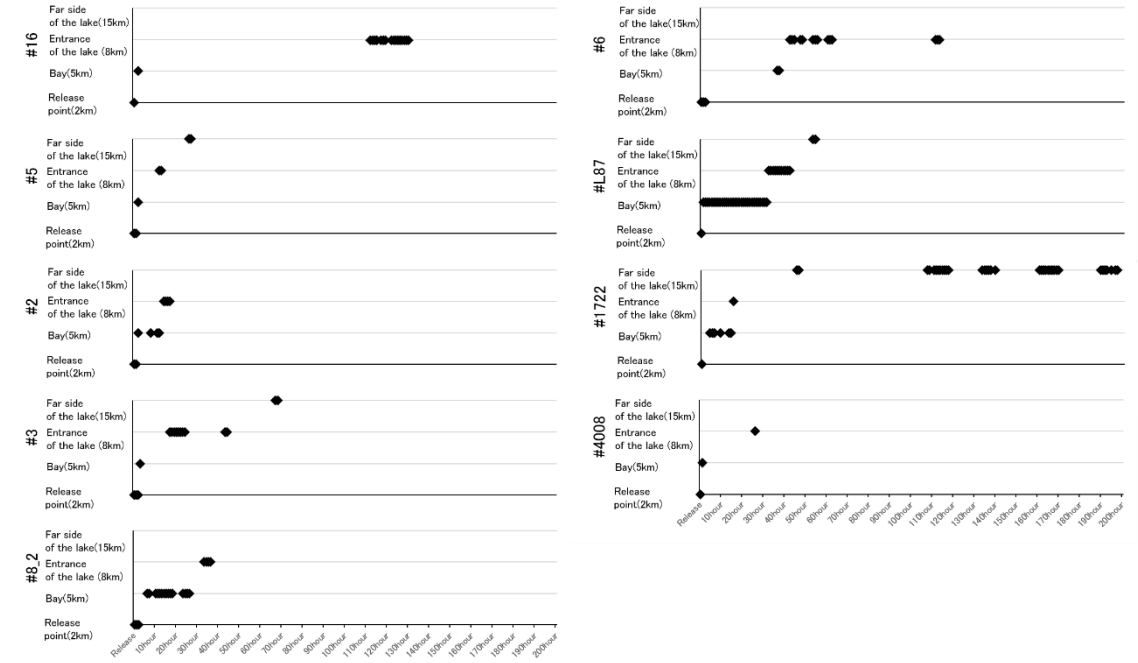


Figure 3-10

Time series migration process of tagged individuals showed dispersing to offshore area (*n*=12). Black square indicates the location and time of detection. Each location shows release point (-2km), bay (-5km), offshore (-8km) and Daikoku island (-15km).

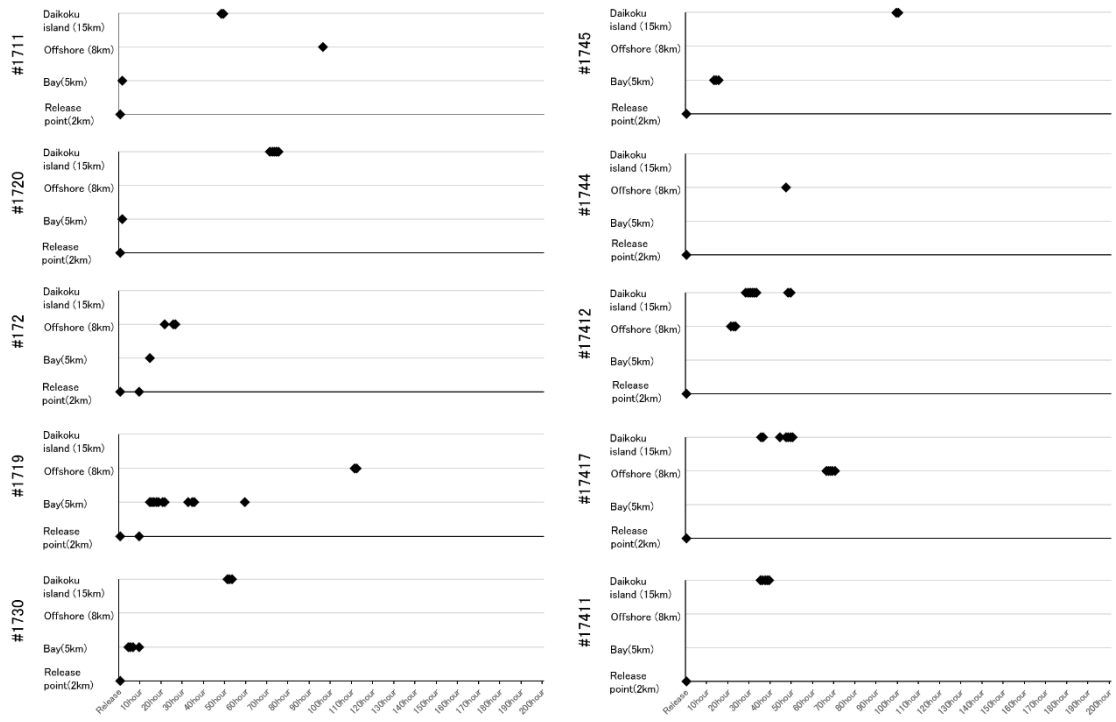


Figure 3-11

Swimming depth distribution of individuals attached acoustic pinger during 4 behavioral phases. a) and b) indicate swimming depth during migrating to the lake in the bay and in the lake. c) indicate those during dispersing to the offshore area. d) indicate those during remaining in the bay.

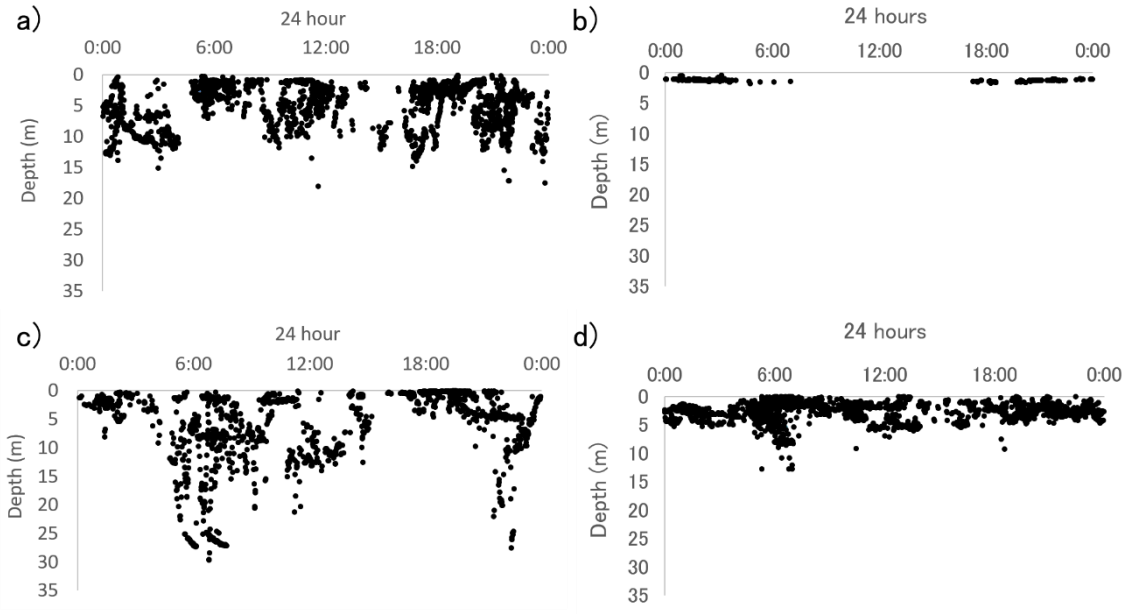


Figure 3-12

Time series swimming depth and experienced temperature of individuals attached data logger. Color scale show water temperature within 0-10°C. Gray shadow shows night time, 18:00-6:00. a) was observed on individual entered to the lake. b) was observed on individuals remained at Akkeshi Bay. c) was observed on individuals recaptured soon after release at the bay.

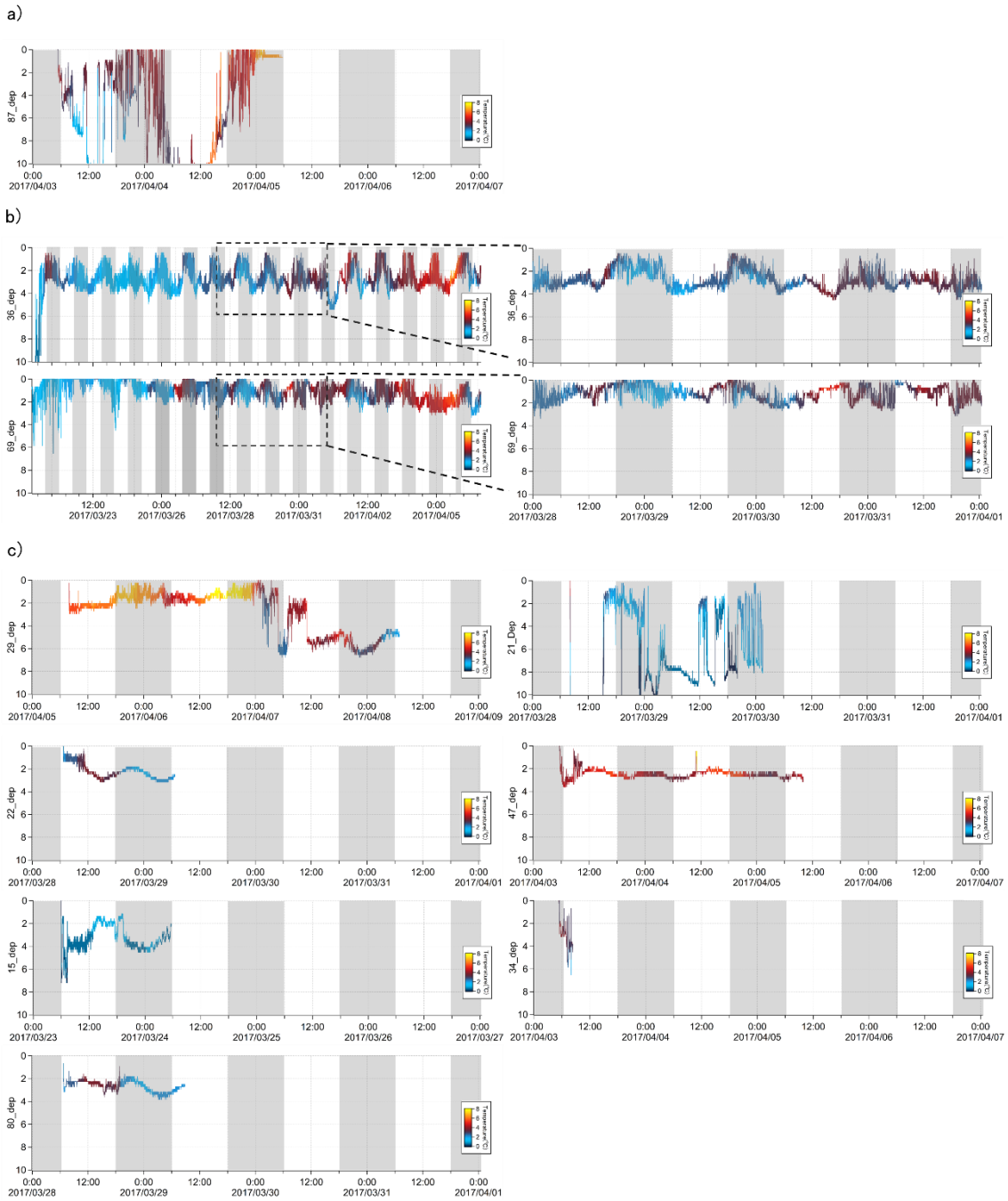


Figure 3-13

Snapshot on release of tagged individuals. Though 5 individuals release at same time, they show unsynchronized respective swimming.



Figure 3-14

Time series swimming depth and vertical neighbor distance (VND) of five individuals attached acoustic pinger. a) indicate time series swimming depth. Each color indicates respective individuals. b) indicate time series average VND and standard deviations. Black dots and bar show VND and standard deviations c) indicate frequency distribution and maximum duration of VND.

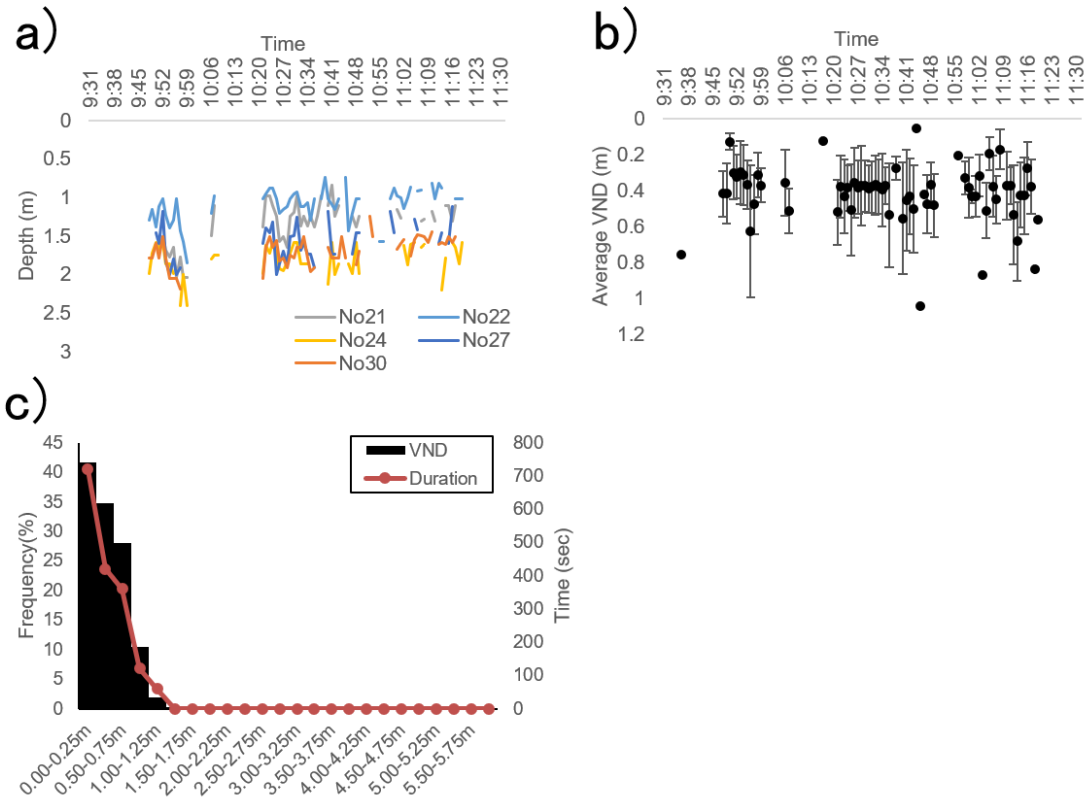


Figure 3-15

Water temperature at the surface of Akkeshi Bay, entrance of Akkeshi Lake, mouth of Bekanbeushi River and Akkeshi lake during survey period in 2016 and 2017. The logging period is within 5-27 April in 2016 and 6-24 April in 2017. Each color line indicates each area for logging. The temperature at mouth of Bekanbeushi River were measured only in 2017. a) indicates the temperature in 2016 and b) indicates those in 2017.

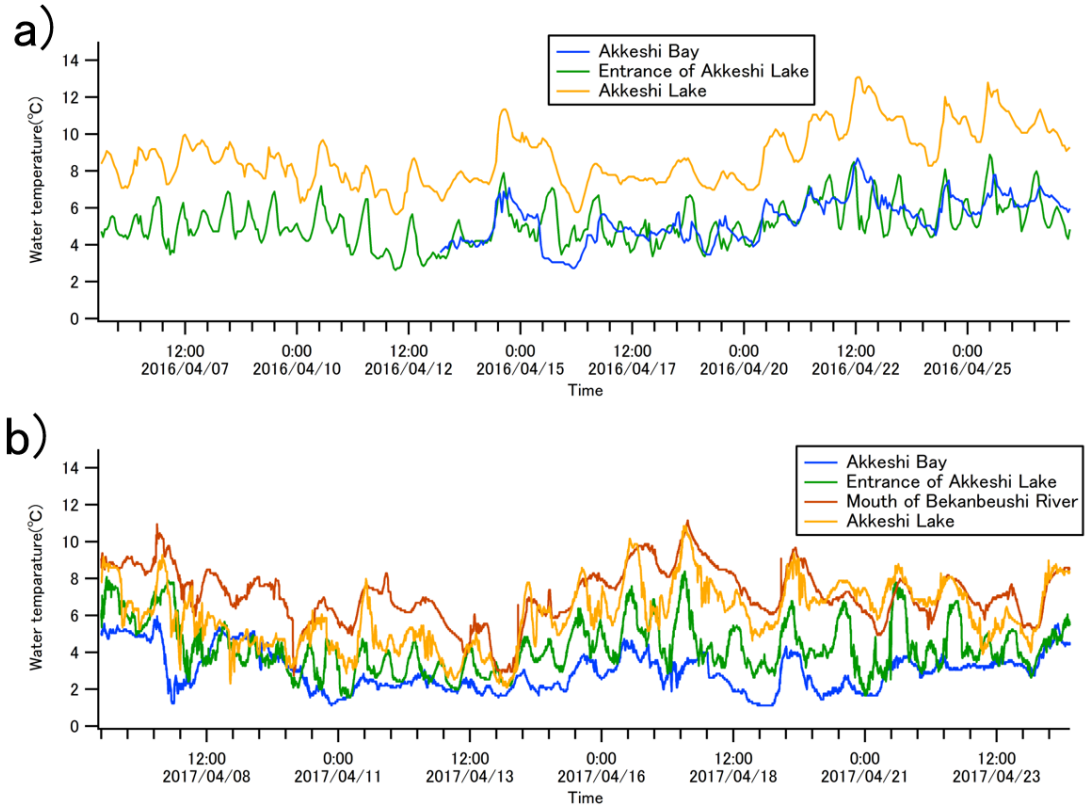


Figure 3-16

Vertical distribution of water salinity on ebb tide and flood tide at Akkeshi Bay, entrance of Akkeshi Lake and Akkeshi Lake. The sampling dates are on 19 and 25 April in 2016. Each color indicates the value of salinity. a) indicates the distribution of salinity on ebb tide bring the flow from the lake to the bay. b) indicates those on flood tide brig the flow from the bay to the lake.

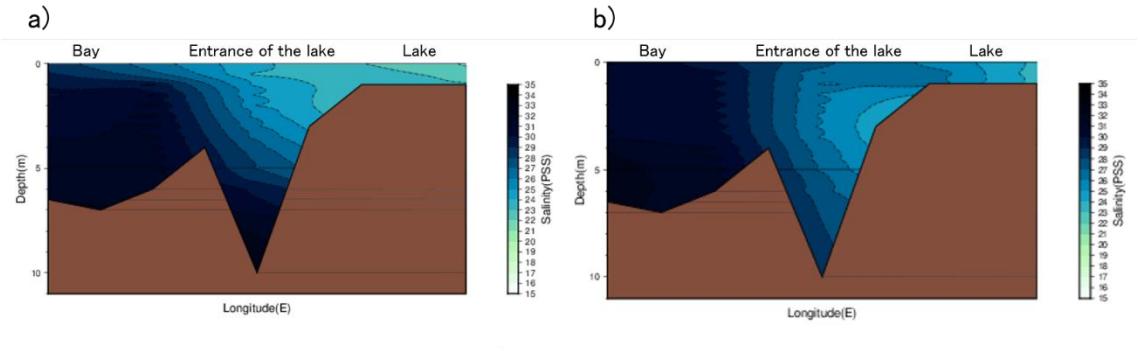


Figure 3-17

Tidal dynamics and moon phase in Akkeshi area in 2016 and 2017 and timing of entry to the lake by tagged individuals. Black and white dots indicate the timing of entry and remaining at the spawning ground of tagged individuals. Upper circle illustration indicates moon phase. Black circle shows new moon and white circle shows full moon. White and black mixed one shows half-moon. a) indicate data in 2016 and b) indicate that in 2017. Figure in Tomiyasu et al. 2018 has been modified.

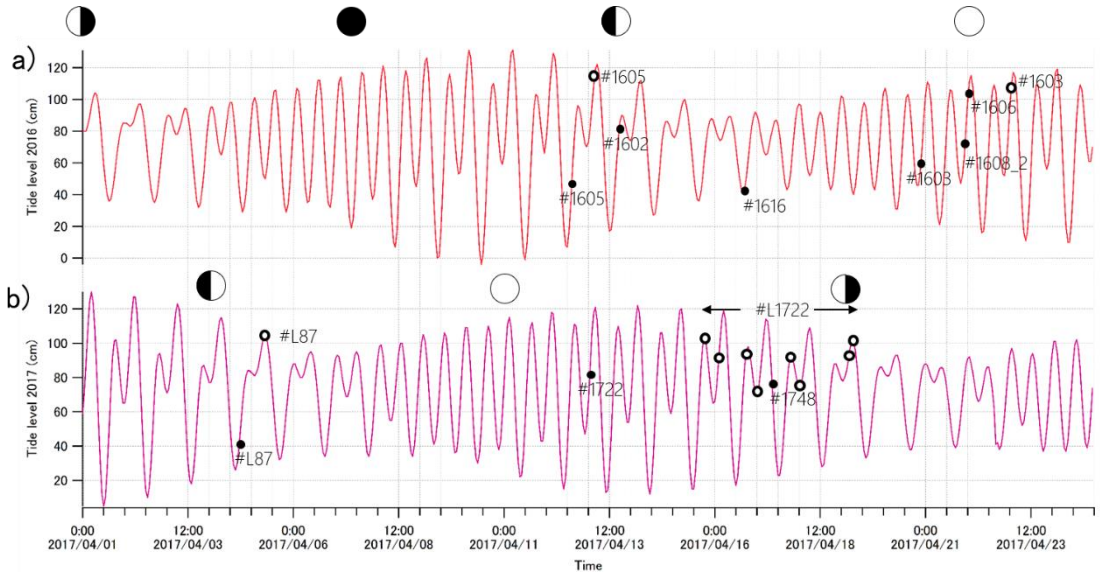


Figure 3-18

Herring egg distribution in Akkeshi Bay and Lake in 2016 and 2017. Black cross shows the area found no eggs and yellow star shows where found some eggs. a) indicates the result in 2016 and b) indicates that in 2017. Akkeshi Bay and center of Akkeshi Lake were searched only in 2016. Figure in Tomiyasu et al. 2018 has been modified.

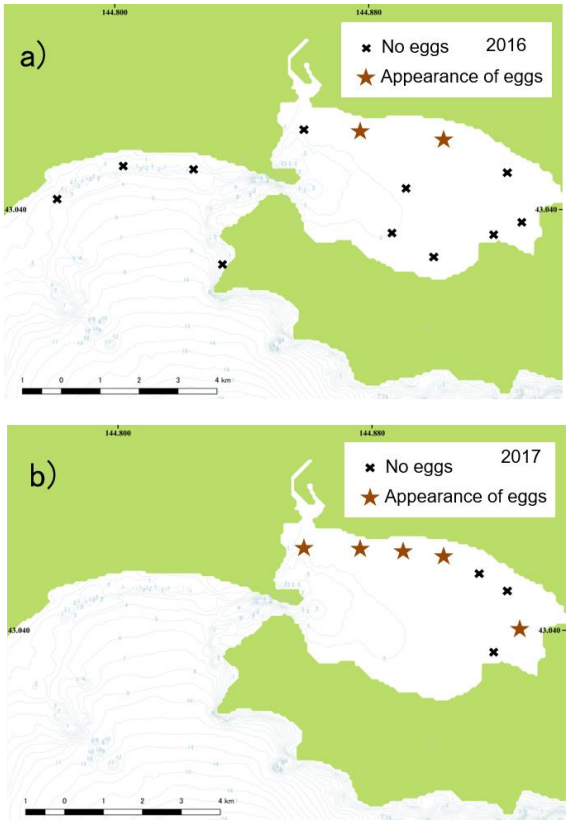
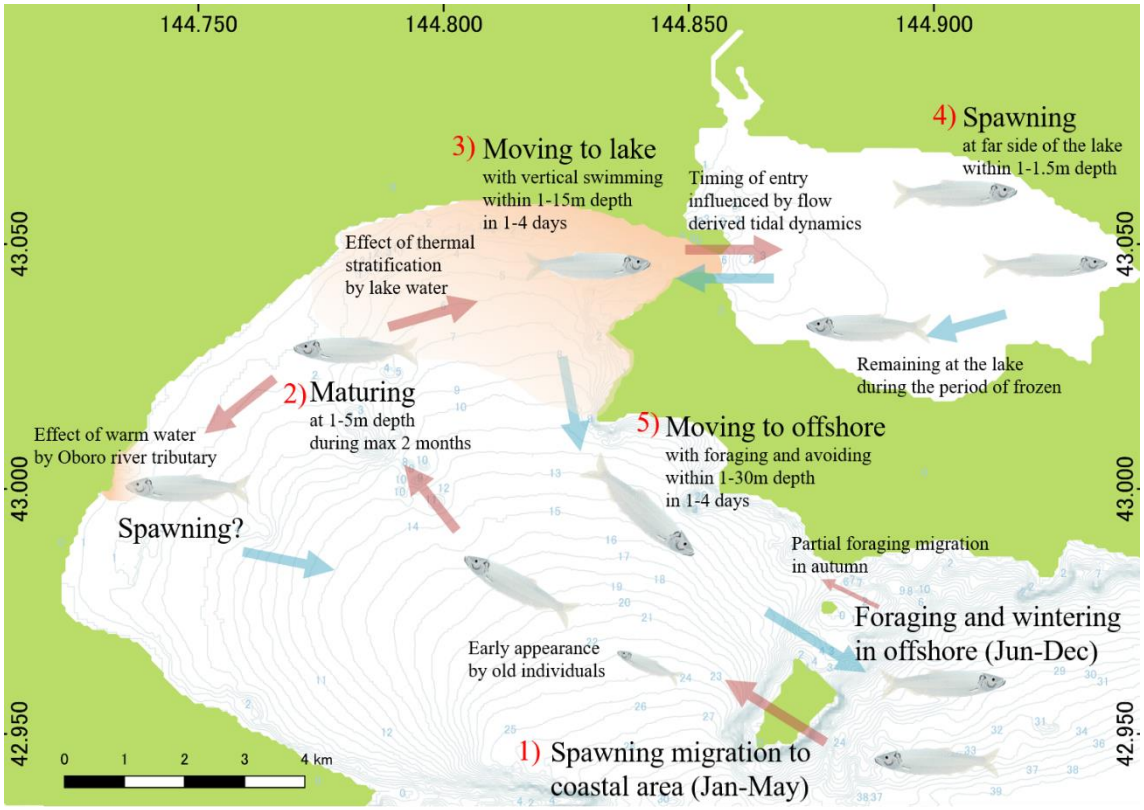


Figure 3-19

An illustration of spawning migration on pacific herring found in Akkeshi region reflecting the results of survey in Akkeshi. The color arrows indicate estimated migration flow. Red arrows indicate migration to coastal area and those of blue indicate migration to offshore.



## 第 4 章　総合考察

### 4．1　多獲性小型浮魚類をめぐる資源管理

水産資源に食生活の多くを依存してきた我が国においては，資源の持続的な利用は古くから望まれてきた課題であった (水産庁 2014 a, b)．こうした中で，水産総合研究センターが示した「我が国における総合的な水産資源・漁業の管理のあり方」は，様々な資源の状況を想定した管理方策のあり方を提示している (水産総合研究センター 2009)．特に目的別の資源管理手法として，A-H の 8 つの手法 (A 資源の保全 (入口) ; B 資源の保全 (出口) ; C 資源の積極的添加; D 生態系の維持・修復; E 処理・加工・流通の改善; F 経営構造の改善; G 人的・組織的体制の重点化; H 科学・技術振興) によるアプローチとその期待される効果を提示している．我が国においては，世界の中でも水産資源の種多様性が高く，それぞれの種が異なる資源動態を持つため，上記のような複数手法から各種において効果的な資源管理の方法を選択していくことが望まれる．また Charles (2007) や Hadjimichael (2008) では，単一手法による管理よりも複数手法を組合せた管理を行うことによって，他種が同所的に存在する海域の資源動態や再生産機構を踏まえた効果的な管理が実現し得ると主張がされており，資源の絶対的な量へのアプローチだけではなく，経済効果なども含めた水産業全体の仕組みを見据えた管理が効果的であると考えられる．

国内の小型浮魚類における資源管理の例としては，TAC によるマイワシ，マアジ，サバ類，およびサンマの管理に加えて，伊勢湾でのイカナゴ資源の管理・回復例が代表的である．本海域では，イカナゴ資源の変動原因を黒潮流路，季節風，餌豊度，および共食いなどによる影響の人為的制御が困難な要因と，夏眠場所の面積や底質変化，および乱獲といった保全や規制によって人為的制御が可能な要因とに分け，その管理に取り組んできた (船越ら 1997; 船越 1998)．特に後者の要因では，漁獲規制の面として最大経済効果を引き出す漁の解禁日や次年度資源を残存させる終漁日の決定を進め，また海域の保全の面では，産卵ポテンシャルの高い親魚の集まる海域の保護が行われており，過去の本海域での親魚や仔稚魚

の生態をよく加味した上で管理が進められている (船越 1998). 漁獲圧の高い沿岸性の資源においては, 海洋環境変化による資源の変動をモニタリングすると共に, 上記のような漁場での柔軟な管理手法の適用が必要となってくる. 本研究では, こうした資源管理の例を基にニシン地域個体群の今後の管理のあり方を検討する.

### 4. 2 厚岸周辺海域でのニシン資源の管理

厚岸周辺海域におけるニシンの漁獲量は, 1950 年から 60 年代に数千トンから最大 15000 トンを超える漁獲を誇ったものの, 1970 年代以降は漁獲が激減し, 10 トン未満まで落ち込んだ (村上 2008). その後は, 水産総合研究センターを中心とした種苗の生産と放流が試みられ, 近年は数百トンから千トン前後での漁獲量の変動を繰り返している (マリンネット北海道; http://www.fishexp.hro.or.jp/marinedb/internetdb/fishdb/rfish_year.asp). 放流事業の終了した現在は, 刺網の目合いを調節することで親魚の保護が進められてはいるものの (横田ら 2017), 資源の管理は漁業者の裁量に一任されているのが現状である. したがって, より一層沿岸域における親魚の産卵回遊生態の理解を進め, 効果的な資源管理, 持続可能な漁業を実現していく必要がある.

現在の厚岸周辺海域においては, ニシンを漁獲している主に 3 種類の漁業操業形体が存在する. 1 つ目は大黒島よりも沖合域で行われる刺網, 底曳網漁業, 2 つ目は厚岸湾・厚岸湖の沿岸域で行われる刺網漁業, 3 つ目は同じく湾・湖で行われる定置網漁業である. このように 3 種の漁業は操業する海域が異なるため, 漁獲の対象とする個体の成熟度や行動の特性が異なるものと考えられる. したがって, これら 3 種の漁業におけるニシン資源への影響を個別に検討し, それぞれの漁業での規制を考えていくことが, 効果的な資源管理に重要であると考えられる. 以下では, 本研究で明らかとなった産卵回遊の知見を基にして, 各漁法別の資源への影響を示し, 今後の規制・保護について提言を行った.

初めに沖合域での刺網・底曳網漁業に関しては, 1 月初めのニシンの来遊の初期から操業

が行われ，沿岸域に来遊する前の個体が主な漁獲の対象となっている．特に刺網漁業では，漁船の大きさ，トン数に応じて操業海区が異なり，1 年を通しての操業が許可されていることで，大型船による高い漁獲圧が発生している．一方で本研究の結果より，個体の成熟度は 1, 2 月においてほとんど成熟しておらず，3 月初めから産卵が始まっていた．また早期に来遊する個体は，高齢の大型魚であり，産卵数や過去の産卵経験からも，遅れて来遊する若齢個体より良質･多量の卵を適切な環境に産み付けられる可能性がある (Slotte and Johannessen 1997; 高柳・石田 2002 b)．こうした現状からも，本漁法は親魚の産卵数の面から資源に対する影響が大きいと言え，漁獲開始時期などの TC の設定や，一定数の産卵を残せるように OC の設定が有効であると考えられる．一方で，上記の産卵ポテンシャルの高い親魚は魚価が高く，特に成熟した雌個体は「数の子」や「子持ちニシン」の加工に重宝される傾向にある (佐々木 2002)．したがって，親魚の保護だけに焦点を当てるのではなく，漁獲の減少による加工や流通への影響にも配慮した上での施策の実行が必要である．例えば，上述の個体を対象とした管理を行っていく場合には，加工に必要なサイズが優占する時期は操業時間の制限をせず，それ以外の時期では管理を行っていくなど，段階的な実行が効果的であると考えられる．また本海域での漁獲は厚岸周辺海域におけるニシンの漁獲の大部分を占めることからも，後述の沿岸域での管理とバランスを取り，段階的に規制を進めて行くことが重要であると考えられる．

続いて厚岸湾･厚岸湖の沿岸域での刺網漁業においては，厚岸周辺海域では操業時期の規制がなく年中漁が行われ，また網揚げ時間が早朝に集中しているものの，漁具は一日中海中に設置されている状態にある．本研究の結果より，ニシン厚岸地域個体群においては，大西洋ニシンでの報告と同様に成熟度に応じて遊泳深度と移動の傾向が変化すると示唆された．特に完熟した個体は昼夜通して表層から底層までの鉛直移動を繰り返す傾向にあり，一方で産卵前，産卵後の個体は日中移動傾向が少なかった．したがって，現在の沿岸域における操業形体では，日中は完熟個体のみに偏って漁獲圧のリスクがかかっていると考えられる．

こうした状況からも，操業時間帯の制限などの TC を設けることが，産卵直前の親魚の保護に寄与すると考えられる．加えて本研究において，これらの個体は短期間で産卵場へ移動する傾向にあったことからも，短期の規制の実施でも産卵の保護に効果があると期待される．

最後に湾・湖での定置網漁については，例年 3 月下旬から 4 月に開始され，漁業者の裁量によって終了時期が決まるため，長ければ 5 月中旬まで操業が見られる．こうした中，本研究を行った厚岸, 標津の両海域においては, 4 月下旬から 5 月にかけての沿岸域の定置網で，孵化後 50-100 mm に成長した当歳魚が大量に漁獲されている現状が見受けられた (Figure 4-1)．こうした現状は，当歳魚の生残量に大きく影響していると考えられ，これまで刺網の目合い規制によって実施されてきた親魚の産卵保護の効果を，大きく損なうものとなっている可能性がある．国内の日本海側，オホーツク海区における沖合のニシン底曳網漁では，資源管理施策の一つとして 220mm 以下のニシン個体が漁獲物の 10 分の 1 以上を占めた場合，操業を中止し，漁場を移動する制限を設けている (村上ら 2016; 横田ら 2017)．こうした事例からも，厚岸周辺海域においても当歳魚の漁獲があった時点で漁の終了時期を明確にするなど規制を設けることで，これらの個体の保護を進めていくことができると期待される．

以上から，各漁法における漁獲の現状，資源への影響，および規制の提案は Table 4-1 のようにまとめられ，それぞれの漁法において異なる年齢，成熟度の個体の保護を期待することができた．したがって，いずれかの漁法に偏って規制をかけるのではなく，これらの方策を並行して段階的に実施し，またその年ごとの個体群の来遊・産卵状況に応じても各規制の強弱を設定していくことが，各漁法における負担の少ない，効率的な管理につながると考えられる．

またこうした漁獲規制に加えて，重要海域の保全の面からも資源管理の体制を構築していくことが，ニシンのような小型浮魚資源の管理には重要である．特に本研究でニシンの主な産卵場として示唆された厚岸湖を含む，別寒辺牛川流域は，平成 5 年よりラムサール条約に登録され生態系の保全が促されている．しかしながら，密接に河川・陸域との関わりがあ

ることで，湖の海域には，気候変動や農地開拓，および酪農などによる影響が顕著に生じていると考えられている (鈴木ら 2004)．現に 2016 年度の秋には大型の台風が続けて上陸することで，大量の淡水が湖に流れ込み，湖内で養殖されていたカキやアサリの生存に大きな影響が見られた．ニシンにおいても河川・陸域由来の低塩分・高温水は，産卵のタイミングだけでなく，仔稚魚の孵化・生育にも大きく影響すると考えられるため (干川ら 2002 b; Langård et al. 2014)，本海域の保全は非常に重要である．またこうした保全活動と並行して，環境要因，気候変動の経時的なモニタリングを続けることで，ニシン資源に変動が生じた場合にも，柔軟に漁獲規制や保護を実行できる体制を整えることが重要であると考えられる．

### 4．3　他個体群への発展的利用

本研究で対象としたニシン厚岸地域個体群は，沖合の海域と汽水域の湖沼環境を利用する個体群であったため，特に同様の環境を利用している個体群において知見を有効活用できると考えられる．日本国内において湖沼性の個体群は，主に風蓮湖，能取湖，サロマ湖などに存在している (菅野 1983; 小林 1993). 特に風蓮湖の個体群は厚岸個体群と近い遺伝的距離で分化し (堀田ら 1999)，類似した生活史を持つと言われている (堀井 2009). またニシン漁業者や地元協議会主体の資源管理が行われており，種苗放流事業に加えて，前述の当歳魚が存在する期間は操業に規制をかけることや，産卵のあった漁網を撤去せずに産卵床として用いるなどの施策がなされている (堀井 2009)．こうした海域においても，本研究で明らかとなった親魚の産卵回遊生態を照らし合わせ，知見を有効活用していくべきであると考えられる．また海洋環境が湖沼とは異なる石狩湾系群などの個体群においても，地域の環境情報，漁獲情報を把握することを第一として，それらの情報と本研究の結果を比較していくことが，将来的な親魚の産卵回遊生態の把握につながると考えられる．

また 2016 年，北海道江差町にてニシンの群来が見られ話題となった (毎日新聞「ニシン 104 年ぶりに群来　北海道　江差」https://mainichi.jp/articles/20170301/k00/00m/040/096000c ).

このように，道内ではかつて豊漁であったニシン資源に対する期待感は非常に強い．近年の資源増加に伴って，小樽市の様にニシンの漁獲，種苗放流を一種のイベント化することで町おこしとしての新たな経済効果を生んでいる例もある (服部 2013)．したがって，地域ごとの資源管理においては漁獲量や漁期の規制のみでなく，地域の文化や漁業を基に，水産資源を利用した地域振興を展開することも効果的であると考えられる．特に本研究で扱ったような産卵回遊の経路や期間といった知見は，漁業活動の面から重要なだけでなく，地域の環境とのつながりが密接であり，実際に地域で生活する人々が資源やその保護に興味を持つ上でも有用であると考えられる．したがって，調査結果を基にして漁業規制を実施していくと共に，地域での成果の還元を積極的に行うことで，地域振興・啓蒙活動の面からも資源の管理を行っていけるのではないかと期待される．

### 4．4　バイオロギングシステムによる行動の可視化の発展性

かつて大型の海生哺乳類や鳥類，および板鰓類を対象に行われてきたバイオロギング手法，バイオテレメトリー手法の活用は，いまや小型魚類にも応用が可能となってきた (Chittenden et al. 2009; Shillinger et al. 2012)．本研究では，小型浮魚類の代表格であるニシンに両手法を併用したバイオロギングシステムを導入し，野外での数日～数十日スケールの連続的な行動追跡を実現した．これまで小型浮魚の回遊生態は，魚群探知機や潜水調査などのスナップショットや漁獲データによって主に推定されてきたため，数十日のスケールで行動の変化を把握できたことは，小型浮魚類の回遊生態研究において大きな意義を持つと考えられる．また，国内ではニシン資源で初めて長期の行動追跡が達成された事例であると言え，データロガーを用いて本種の成熟度ごとの鉛直移動や産卵行動を追いかけた事例は世界にも例がない．またニシンのような沿岸性の小型浮魚類は漁獲圧が高く，資源量が漁業活動に大きく影響を受けて変動するため，漁場となる沿岸域での産卵回遊生態を知ることは持続的な資源利用に大きく寄与するものと考えられる．

一方で多くの小型浮魚類は，イワシ類，サバ類のようにその生活史のほとんどを沖合で過ごし，産卵も沖合で行うものがほとんどである．これらの沖合性の種は，漁獲による影響よりも大きく海洋環境の変動によってその資源量や再生産を変動させるため，こうした変動に柔軟に対応した漁獲枠の設定が望まれている (Katsukawa and Matsuda 2003; 勝川 2005). 加えて，生物学的許容漁獲量 (ABC: Allowable Biological Catch) などの漁獲枠を設ける際には種ごとの産卵生態は必須の情報であり，特に産卵親魚量 (SSB: Spawning Stock Biomass) を推定する上では，古くから野外環境での産卵生態の検証が望まれてきた (渡邊 2006). こうした状況からも，本研究のように小型浮魚類での連続的な行動追跡が可能となれば，これまでの飼育下での産卵実験や卵・稚仔魚の分布の情報に加えて，親魚の行動の面からも野外環境での産卵生態を理解できる可能性が高まる．現に飼育下では，バイオロギングシステムを用いた小型浮魚の産卵行動検証は進んでおり (Tsuda et al. 2013)，野外での導入例も近年報告されることが期待できる．こうした導入の例が増加することで，沖合性の小型浮魚類においても，特定海域での産卵や摂餌などの行動を検出することが可能となってくるであろう．

近年のバイオロギング手法，バイオテレメトリー手法の発展は著しく，直近 20 年の間に機器の小型化，高精度化によって導入できる種の汎用性は大きく高まっている (Boyd et al. 2004). しかし，技術的，コスト的な問題から未だこれらの技術を扱うことのできる機関は限られた大学，研究機関のみであり，技術の敷居は高いままである．特に本研究のように，地方個体群といった地域に密着した資源を扱い，その管理を進めていくには，地方の漁業者や水産試験場，および漁業技術普及所などとの協力が欠かせない．したがって，今後の技術の発展に期待するとともに，手法の導入例の増加，および上述のような地方機関との連携を進め，手法の技術的，コスト的な敷居を下げていくことが，さらなる発展には重要である．近年，上述のような技術の汎用化と高精度化，またコスト的な敷居を下げることを目的とした研究プロジェクトも日本国内で進行しており，当該分野の今後の発展が期待できる (国立

研究開発法人科学技術振興機構 戦略的創造研究推進事業 CREST 「データ高回収率を実現するバイオロギング・システムの構築 ~魚類の個体群・群集ダイナミクス解明に挑む~). 将来的には，地方機関による伝統的な標識放流調査に，バイオロギング手法，バイオテレメトリー手法が成り代わる段階まで技術の普及に努め，多くの地方における水産資源の生態理解へとつながっていくことが期待される.

Table 4-1

The summary of fishry of herring in Akkeshi area and suggestion of regulation

| Fishing gear | Oeration area | Operation period | Main target individual | Suggestion of Regulation |
|---|---|---|---|---|
| Trawl and gill net | Offshore | End of Dec-Apr | Large and old fish Pre-spawning | Operation period (Start) Allowable catch |
| Gill net | Coastal area (Bay and Lake) | Jan-Dec | Each individual including ripe individual | Operation time in a day |
| Set net | Coastal area (Bay and Lake) | Begin of Apr-May | Each individual including 1st year individual | Operation period (end) |

Figure 4-1

Snapshot of cathing large number of juvenile herring within 50-100mm fork length ranges by set net at Shibetsu on May 2017.



**謝辞**

本研究を進めるにあたり，北海道大学北方生物圏フィールド科学センター生態系変動解析分野宮下和士教授には，研究の初期から多大なるご指導ご鞭撻を賜り，本論文の主査を務めて頂きました．心より感謝申し上げます．同センター厚岸臨海実験所長仲岡雅裕教授，同センター生態系変動解析分野三谷曜子准教授，島根大学エスチュアリー研究センター南憲吏助教には，研究・調査に対するご指導とご助言を賜り，本論文の副査を務めて頂きました．厚く御礼申し上げます．北海道大学北方生物圏フィールド科学センター生態系変動解析分野白川北斗特任助教，技術職員福井信一氏には，研究の計画段階からご指導を頂き，多くの調査を実施するにあたり多大なるご協力を頂きました．深く感謝の意を示します．

標津サーモン科学館館長市村政樹博士には，施設内の屋内実験設備を使用させて頂き，また個体の採集，実験への多大なるご協力を頂きました．心より御礼申し上げます．東京大学大気海洋研究所国際沿岸海洋研究センター生物資源再生分野北川貴士准教授，京都大学フィールド科学教育研究センター海洋生態系部門海洋生物環境学分野荒井修亮教授，京都大学大学院情報学研究科社会情報学専攻生物圏情報学講座三田村啓理准教授，東京海洋大学海洋資源エネルギー学部門宮本佳則教授，株式会社アクアサウンド笹倉豊喜博士，および宮城亜紀博士には，研究や調査についてのご助言を頂くと共に，調査に必要な機材の確保と共有にご協力頂きました．心より感謝の意を示します．国立研究開発法人水産研究・教育機構東北区水産研究所沿岸漁業資源研究センター浅海生態系グループ白藤徳夫博士，同機構北海道区水産研究所生産環境部生産変動グループ伊藤明博士，同研究所さけます資源部資源評価グループ本多健太郎博士，同機構国際水産資源研究所くろまぐろ資源部温帯性まぐろグループ津田裕一博士，元釧路水産試験場高柳志朗場長，同試験場調査研究部長志田修博士，研究主幹板谷和彦博士，主任研究員堀井貴司氏，中央水産試験場星野昇研究主幹，厚岸町カキ種苗センター武山悟氏，釧路地区水産技術普及指導所狩野俊明氏，

および須貝英仁氏には調査地の選定に協力して頂き，現地での調査方法に関しての有益なご助言を頂きました．心より敬意を示します．

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所技術専門員濱野章一氏，同実験場技術職員桂川英徳氏，元厚岸漁業協同組合漁業振興部部長谷内俊之氏，同振興部振興課二色清孝氏，同組合員高田清治氏，小川泉氏，蔵谷繁喜氏，坂井雅彦氏，小松好和氏，奥野広勝氏，米沢宏厚氏，中島博之氏，佐藤義之氏，大沢義雄氏，神年輝氏，昆布森漁業協同組合員竹花敏一氏，平川文三氏，安田定祝氏，および標津漁業協同組合の皆様の協力によって，現場調査，魚体の確保・放流・再回収を進めることができました．心からの感謝を申し上げます．

北海道大学大学院環境科学院生物圏科学専攻水圏生物学コース生態系変動解析分野博士前期課程小川真拓氏，同大学水産学部海洋資源科学科押山大智氏，および東京大学大気海洋研究所国際沿岸海洋研究センター生物資源再生分野博士前期課程飯野祐樹氏には，現場の調査，およびデータの収集に協力して頂きました．心からの謝意を示します．また北海道大学北方生物圏フィールド科学センター生態系変動解析分野研究室の皆様，同センター厚岸臨海実験所学術研究員井坂友一博士，研究室の皆様，および東京大学大気海洋研究所生元素動態分野特任研究員松田純佳博士には，調査中を始め研究活動中に身体的にも精神的にも温かく支えて頂きました．深く感謝致します．

最後に研究者を志すことを温かく応援して下さり，時に的確で厳しい助言を与えてくれた家族に心から感謝致します．

本研究の一部は，JST，CREST，JPMJJCR13A5 の支援，JSPS 科研費 17J02165 の助成を受けたものです．

## 引用文献


青木一郎，二平章，谷津明彦，山川卓 (編) (2005) レジームシフトと水産資源管理．水産学シリーズ 147. 恒星社厚生閣.

赤池 章一, 多田 匡秀, 瀧谷 明朗, 今井 義弘, 名畑 進一, 吉村 圭三, 清河 進, 水野 勝彦, 河井 渉 (2002) 北海道留萌沿岸で観察されたニシン産卵床の特徴. 北水試研報 62: 91-103

赤池 章一, 高橋 和覧, 干川 裕, 瀧谷 明朗, 津田 藤典, 合田 浩朗, 申島 幹ニ, 川井 唯史 (2010) 北海道北西部日本海沿岸における石狩湾系ニシン産卵床と藻場の分布. 北水試研報 77: 29-33

朝比奈潔 (1989) 水族繁殖学 (隆島史夫・羽生功編) 緑書房, 東京: 1-135

Bishop MA, Eiler JH (2017) Migration patterns of post-spawning Pacific herring in a subarctic sound. Deep-Sea Res Part II. doi: 10.1016/j.dsr2.2017.04016

Blaxter JHS, Parrish BB (1965) The importance of light in shoaling, avoidance of nets and vertical migration by herring. J Cons Int Explor Mer 30: 40–57

Bridger CJ, Booth RK (2003) The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behavior. Rev Fish Sch 11(1): 13-34

Brown RS, Geist DR, Deters KA, Grassell A (2006) Effects of surgically implanted acoustic transmitters >2% of body mass on the swimming performance, survival and growth of juvenile sockeye and Chinook salmon. J Fish Bio 69: 1626-1638

Charles AT (2007) Adaptive co-management for resilient resource systems: some ingredients and the implications of their absence. In Armtage D, Berkes F, Doubleday N (eds) Adaptive co-management. University of British Columbia Press: 83-104

Chittenden CM, Butterworth KG, Cubitt KF, Jacobs MC, Ladouceur A, Welch DW, McKinley RS (2009) Maximum tag to body size ratios for an endangered coho salmon (O. kisutch) stock based on physiology and performance. Environ Bio Fish 84(1): 129–140

Corten A (2002) The role of "conservatism" in herring migrations. Reviews in Fish Biology and Fisheries 11: 339–361

Dickey-Collas M, Nash RDM, Brunel T, Damme CJGv, Marshall CT, Payne MR, Corten A, Geffen AJ, Peck MA, Hatfield EMC, Hintzen NT, Laurence KE, Kell LT, Simmonds EJ (2010) Lessons learned from stock collapse ad recovery of North Sea herring: a review. ICES J Mar Sci 67: 1875–1886

Domenici P, Ferrari RS, Steffensen JF, Batty RS (2002) The effect of progressive hypoxia on school

structure and dynamics in Atlantic herring *Clupea harengus.* Proc R Soc Lond B 269: 2103-2111

Eggers F, Olsen EM, Moland E, Slotte A (2015) Individual habitat transitions of Atlantic herring *Clupea harengus* in a human-modified coastal system. Mar Ecol Prog Ser 520: 245-256

Eiler JH, Bishop MA (2016) Tagging response and postspawning movements of Pacific herring, a small pelagic forage fish sensitive to handling. Trans Am Fish Soc 145(2): 427–439

Boyd IL, Kato A, Ropert-Coudert Y (2004) Bio-logging science: sensing beyond the boundaries. Mem Nat Ins Pol Res 58: 1-14

Fridriksson A (1950) Herring marking in European waters. Nature 165: 593-594

船越茂雄, 中村元彦, 柳橋茂昭, 冨山実 (1997) 伊勢湾産イカナゴの再生産関係と資源管理. 愛知水試研報 4: 11-22

船越茂雄 (1998) イワシ類およびイカナゴの資源生態研究とその資源管理型漁業への応用. 水産海洋研究 62(3): 218-234

Hadjimichael M (2008) Economic and social impacts of fisheries regulations on Fishers: the North/South Divide. Presentation at Coping with global change in marine social-ecological systems. FAO: 8-11

Haegele CW, Humphrey RD, Hourston AS (1981) Distribution of eggs by depth and vegetation type in Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*) spawning in southern British Colombia. Can J Fish Aquat Sci 38(4): 381–386

Haegele CW, Schweigert JF (1985) Distribution and characteristics of herring spawning grounds and description of spawning behavior. Can J Fish Aquat Sci 42 (Suppl 1): 39–55

羽田貴行，小林万里，田村善太郎，高田清志，小川泉 (2017) 春季に北海道厚岸湾を利用するゼニガタアザラシ (*Phoca vitulina stejnegeri*) の海域利用様式. 哺乳類科学 57(1): 35-43

Hasegawa N, Hori M, Mukai H (2008) Seasonal changes in eelgrass functions: current velocity reduction, prevention of sediment resuspension, and control of sediment-water column nutrient flux in relation to eelgrass dynamics. Hydrobiologia 596: 387-399

服部亜由未 (2013) 近代北海道における鰊漁業の歴史地理学的研究. 名古屋大学大学院環境科学研究科 博士論文: 1-161

Hay DE (1985) Reproductive biology of pacific herring (*Clupea harengus pallasi*). Can J Fish Aquat Sci 42(Suppl 1): 111–126

Hay DE, Kronlund AR (1987) Factors affecting the distribution, abundance, and measurement of Pasic herring (*Cluoea harengus pallasi*) spawn. Can J Fish Aquat Sci 44: 1181-1194

Hay DE (1990) Tidal influence on spawning time of Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*). Can J Fish Aquat Sci 47: 2390–2401

Hay DE (1992) Spawning habitat, continental shelf area and herring production in the North Pacific Ocean. In: ilyichev V.I., Anikiev V.V (eds) Oceanic and Antropogenic Controls of Life in the Pacific Ocean. The Geo Journal Library, vol 21. Spriger, Dordrecht: 183-191

Hay DE, McCarter PB, Daniel KS (2001) Tagging of Pacific herring *Clupea pallasi* from 1936–1992: a review with comments on homing, geographic fidelity, and straying. Can J Fish Aquat Sci 58: 1356–1370

Hay DE, McKinnell SM (2002) Tagging alone: association among individuals Pacific herring (*Clupea pallasi*) revealed by tagging. Can J Fish Aquat Sci 59: 1960–1968

北海道中央水産試験場 (2002) ニシン中間育成の手引き 1-25

堀田卓朗，松石隆，板野博之，菅野泰次 (1999) 北海道東部沿岸域に産卵するニシン *Clupea pallasii* の系群判別．日水誌 65(4): 655-660

Holst JC, Dragesund O, Hamre J, Misund OA, Østvedt OJ (2002) Fifty years of herring migrations in the Norwegian Sea. ICES J Mar Sci 215: 352–360

堀井貴司 (2009) 風蓮湖ニシン、資源増大への挑戦．豊かな海 19: 24-28

干川裕，田嶋健一郎，川井唯史 (2002 a) ニシン産卵床の形成に及ぼす植生と地形の影響. 北水試研報 62: 105–111

干川裕，田嶋健一郎，川井唯史，桑原久実，金田友紀 (2002 b) 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

Hourston AS, Rosenthal H (1976) Sperm density during active spawning of Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*). J Fish Res Board Can 33: 1788–1790

Huse I, Korneliussen R (1995) Diurnal variations in acoustic density measurements of wintering Norwegian spring spawning herring. ICES.C.M.1995/B: 12, Ref. H

Huse I, Ona E (1996) Tilt angle distribution and swimming speed of overwintering Norwegian spring spawning herring. ICES J Mar Sci 55: 863–873

Iizumi H, Taguchi S, Minami T, Mukai H, Maekawa S (1995) Distribution and variability of nutrients, chlorophyll a, particulate organic matters, and their carbon and nitrogen contents in Akkeshi-Ko, an estuary in northern Japan. 北水研報 59: 43-67

石崎裕之，児玉勉，熊崎淳，山本聡，渡辺雄二，菊池肇 (2002) 石狩海域におけるニシン人工種苗の中間育成．北水試研報 62: 135-140

Jepsen N, Thorstad EB, Havn T, Lucas MC (2015) The use of external electronic tags on fish: an

evaluation of tag retention and tagging affects. Anim Biotelemetry 3: 49

菅野泰次 (1983) 日本周辺海域に分布するニシンの系統群とその生態. 栽培技研 12: 59-69

Katsukawa T, Matsuda H (2003) Simulated effects of target swiching on yield and sustainability of fish stocks. Fish Res 60: 515-525

勝川俊雄 (2005) 非定常・予測不可能な多魚種資源の管理理論. 月刊海洋 417: 198-204

Kawabe R, Naito Y, Sato K, Miyashita K, Yamashita N (2004) Direct measurement of the swimming speed, tailbeat, and body angle og Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). ICES J Mar Sci 61: 1080–1087

川真田憲治 (2007) 平成 19 年度の全国水産試験場長会会長賞を受賞した「日本海ニシン資源増大プロジェクト研究」の概要. 海洋と生物 29(5): 495-497

川崎健 (2010) レジーム・シフト論. 地学雑誌 119(3): 482-488

小林時正 (1993) 太平洋ニシンの集団遺伝学的特徴と種内分化に関する研究. 遠水研報 30: 1-77

小林時正 (2002) 北海道におけるニシン漁業と資源研究(総説). 北水試研報 62: 1-8

小林由美，風呂谷英雄，石川恭平，桜井泰憲 (2013) 北海道東部厚岸湾におけるアザラシ

類による漁業被害 －漁業者アンケートの解析 2004-2007－. 野生生物保護 14(1-2): 53-60

児玉純一 (1997) 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

Krieger KJ (1982) Tagging herring with coded-wire microtags. Mar Fish Rev 44(3): 18-21

栗田豊 (2006) 野外調査と飼育実験を併用した魚類の繁殖特性研究. 水産総合研究センター研究報告 4: 87-99

Lacoste KN, Munro J, Castonguay, Saucier FJ, Gagne JA (2001) The influece of tidal streams on the pre-spawning movements of Atlantic herring, *Clupea harengus* L., in the St Lawrene estuary. ICES Journal of Marine Science 58: 1286-1298

Langård L, Nøttenstad L, Johannessen A, Fernö A, Øvredal JT, Vabø R, Skaret G, Nilsson G (2006) How and why acoustic detectability and catchability of herring change with individual motivation and physiolosical state in a variable environment: a multi-scale study on a local herring population in southwestern Norway. ICES. C.M. 2006/O: 09

Langård L, Slotte A, Skaret G, Johannessen A (2014) Thermal stratification influences maturation and timing of spawning. Fish Bio 84(4): 1202-1209

Langård L, Fatnes OA, Johannessen A, Skaret G, Axelsen BE, Nøttestad L, Slotte A, Jensen KH, Fernö A (2014) State-dependent spatial and intra-school dynamics in pre-spawning herring (*Clupea*

*harengus* L.): site fidelity within a semi-enclosed coastal marine ecosystem. Mar Ecol Prog Ser 501: 251-263

Langård L, Skaret G, Jensen KH, Johannessen A, Slotte A, Nøttenstad L, Fernö A (2015) Tracking individual herring within a semi-enclosed coastal marine ecosystem: 3-dimensional dynamics from pre- to post-spawning. Mar Ecol Prog Ser 518: 267-279

Larsson M (2012) Why do fish school? Current zoology 58(1): 116-128

Mackinson S, Nøttestad L, Guénette S, Pitcher T, Misund OA, Fernö A (1999) Cross-scale observation on distribution and behavioural dynamics of ocean feeding Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.). ICES J Mar Sci 56: 613–626

Mackison S (1999) Variation in structure and distribution of pre-spawning Pacific herring shoals in two regions of British Columbia. J Fish Bio 55: 972-989

McQinn IH (1997) Metapopulation and the Atlantyic herring. Rev fis biol and fishe 7: 297-329

Makiguchi Y, Kojima T (2017) Short term effects of relative tag size and surgical implantation on feeding behavior, survival rate, plasma lactate and growth rate in juvenile to adult rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Fish Res 185: 54–61

牧野光琢, 坂本亘 (2003) 日本の水産資源管理理念の沿革と国際的特徴. 日水誌 69(3): 368-375

Makris NC, Ratilal P, Jagannathan S, Gong Z, Andrews M, Bertsatos I, Godø OR, Nero RW, Jech JM (2009) Critical population density trigger rapid formation of vast oceanic fish shoals. SCIENCE 323: 1734–1737

松山倫也 (2006) 多獲性浮魚類の再生産研究高度化に向けての生殖生理学的手法の適用. 水産総合研究センター研究報告 4: 51-62

Mellas EJ, Haynes JM (1985) Swimming performance and behavior of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and white perch (*Morone americana*): effects of attaching telemetry transmitters. Can J Fish Aquat Sci 42(3): 488–493

Miller EA, Froehlich HE, Cocherell DE, Thomas MJ, Cech JJ, Klimley AP, Fangue NA (2014) Effects of acoustic tagging on juvenile green sturgeon incision healing, swimming performance, and growth. Environ Biol Fish 97(6): 647–658

Misund OA, Melle W, Fernö A (1997) Migration behavior of Norwegian spring herring when entering the cold front in the Norwegian sea. SARSIA 82: 107–112

Mitsunaga Y, Endo C, Babaran RP (2013) Schooling behavior of juvenile yellowfin tuna *Thunnus albacares* around a fish aggregating device (FAD) in the Philippines. Aquat living Resour 26: 79-84

森岡泰三，松尾祐太，吉田聡，松原孝之，大久保信幸，澤口小有美，福永恭平，村上直人，市川卓，関谷幸生 (2008) 近年の厚岸湖と厚岸湾におけるニシンの産卵場．栽培技報 8: 55–60

Motoda S, Hirono Y (1963) Review of Japanese herring investigations. Rapp p -v Reun cons int Explor Mer 154: 250-261

村上直人 (2008) ニシン栽培漁業の現状　厚岸産ニシンの栽培漁業の現状と今後の展望．豊かな海 16: 13-16

村上直人，横田高士，千村昌之，船本鉄一郎 (2016) 我が国周辺水域の漁業資源評価 (平成 27 年度魚種別系群別資源評価報告書): 768-780

Murua H, Kraus G, Saborido-Rey F, Witthames PR, Thorsen A, Junquera S (2003) Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. J Northw Atl Fish Sci 33: 33–54

Nøttestad L, Misund OA, Melle W, Ulvestad BKH, Orvik KA (2007) Herring at the arctic front: influence of temperature and prey on their spatio-temporal distribution and migration. Mar Ecol

28(suppl. 1): 123-133

農林水産省 (2017) 食料需給表　平成 28 年度

尾花博幸，山本和久，松原孝博 (1997) 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

大河内裕之，山根幸伸，有瀧真人 (2008) 宮古湾で産卵を終えたニシンの回遊生態と翌年の産卵回帰．日水誌 74(3): 389-394

Partridge BL, Pitcher TJ (1980) The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision. J comp physiol 135: 315-325

Peña H, Handegard NO, Ona E (2013) feeding herring schools do not react to seismic air gun surveys. ICES J Mar Sci 70(6): 1174-1180

Pitcher TJ, Misund OA, Fernö A, Totland B, Melle V (1996) Adaptive behavior of herring schools in the Norwegian sea as revealed by high-resolution sonar. ICES J Mar Sci 53: 449-452

Rajasilta M, Eklund J, Hanninen J, Kurkilahti M, Kääriä J, Rannikko P, Soikkeli M (1993) Spawning of herring (*Clupea harengus menbrasL.*) in the Archipelago Sea. ICES J Mar Sci 50: 233–246

R Development Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/.

佐々木政則 (2002) 北海道におけるニシンの加工と利用について (総説). 北水試研報 62: 17-39

佐々木正義，石田良太郎，高柳志朗 (2002) 石狩湾に放流されたニシン人工種苗の生態-I 放流後約 1 カ月以内の分布・移動. 北水試研報 62: 141-148

佐藤信一 (1944) 厚岸湾及び厚岸湖の鰊に就て 日水誌 12(6): 194-201

Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. Nature Methods 9: 671-675

Shillinger GL, Bailey H, Bograd SJ, Hazen EL, Hamann M, Gaspar P, Godley BJ, Wilson RP, Spotila JR (2012) Tagging through the stages: Technical and ecological challenges in observing life histories through biologging. Mar Ecol Prog Ser 457: 165–170

Sigler MF, Csepp DJ (2007) Seasonal abundance of two important forage speicies in the North Pacific Ocean, Pacific herring and walleye pollock. Fis Res 83: 319-331

清水昭男 (2006) 魚類の生殖周期と水温等環境条件との関係. 水産総合研究センター研究報告 4: 1-12

Skaret G, Nøttestad L, Fernö A, Johannessen A, Axelsen BE (2003) Spawning of herring: day or night, today or tomorrow. Aqua liv res 16: 299-306

Skaret G, Axelsen BE, Nøttestad L, Fernö A, Johannessen A (2005) The behavior of spawning herring in relation to a survey vessel. ICES J Mar Sci 62: 1061–1064

Slotte A, Johannessen A (1997) Spawning of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) related to geographical location and population structure. ICES. C. M. 1997/CC: 17

Slotte A (1998) Patterns of aggregation in Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) during the spawning season. ICES. C.M. 1998/J: 32

Slotte A, Tallman D, Thomas JO, Associates, Vancouver British Columbia Canada (2001) Application od coded wire tagging technology in pacific herring to investigate stock structure and migration. ICES. C.M. 2001/O: 12

Stacy NE, Hourston AS (1982) Spawning and feeding behavior of captive pacific herring, *Clupea harengus pallasi*. Can J Fish Aquat Sci 39: 489–498

水産庁 (1996) 1-1-2 漁獲可能量制度の概要. 水産白書 平成 8 年度 漁業の動向に関する年次報告: 1

水産庁 (2014 a) 1-1-1 我が国周辺水域の漁業資源の変化. 水産白書 平成 26 年度 水産の動向: 4-27

水産庁 (2014 b) 1-1-2 我が国の資源管理の現状と課題. 水産白書 平成 26 年度 水産の動向: 28-48

水産庁 (2017 a) 1-1-1 世界の漁業の状況. 水産白書 平成 28 年度 水産の動向: 4-18

水産庁 (2017 b) 国内の資源管理の高度化と国際的な資源管理の推進. 水産基本計画: 10-18

水産総合研究センター (2009) 我が国における総合的な水産資源・漁業の管理のあり方(最終報告) : 1-160

鈴木英世，福田美樹夫，洞口公俊，増田篤稔，加藤元一，北宅善昭 (2004) 厚岸町における資源循環型農林水産業の取り組み. Eco-engineering 16(2): 119-124

多賀正人，日登弘，熊谷善正，小田誠 (1978) ニシンの長期飼育試験. 水産庁有用魚類大規模養殖等実験事業報告書 1972–1974: 70-83

高柳志朗, 石田良太郎 (2002 a) 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

高柳志朗，石田良太郎 (2002 b) 石狩湾系ニシンの繁殖特性．北水試研報 62: 79–89

高柳志朗，山口幹人，石田良太郎 (2010) 石狩湾系ニシンの初回産卵年齢における年級豊度に関連した成熟割合と体サイズの変化．北水試研報 77: 13–20

田中伊織 (2002) 北海道西岸における 20 世紀の沿岸水温およびシン漁獲量の変遷．北水試研報 62: 41-55

Tanaka H, Takagi Y, Naito Y (2001) Swimming speeds and buoyancy compensation of migrating adult chum salmon *Oncorhynchus kata* revealed by speed/depth/acceleration data logger. Journal of Experimental biology 204: 3895-3904

田中伸幸，高柳志朗 (2002) 近年，北海道中部-北部日本海の沿岸漁業で漁獲されているニシンの資源構造．北水試研報 62: 57-69

Thorstad EB, Rikardsen AH, Alp A, Okland Finn (2013) The use of electronic tags in fihs research – an overview of fish telemetry methods. Turk J Fishe Aqua Sci 13: 881-896

Tojo N, Kruse GH, Funk FC (2007) Migration dynamics of Pcific herring (*Clupea pallasii*) and response to spring environmental variability in the southeastern Bering Sea. Deep-sea ResII 54: 2832-2848

Tomiyasu M, Shirakawa H, Iino Y, Miyashita K (2018) Tracking migration of Pcific herring *Clupea pallasii* in a coastal spawning ground using acoustic telemetry. Fis Sci 84(1): 79-89

Torisawa S, Takagi T, Fukuda H, Ishibashi Y, Sawada Y, Okada T, Miyashita S, Suzuki K, Yamane T (2007) Schooling Behaviour and Retinomotor Response of Juvenile Pacific Bluefin Tuna *Thunnus Orientalis* under Different Light Intensities. J Fish Bio 71: 411-420

Tsuda Y, Yamamoto S, Yamaguchi H, Ohnishi T, Sakamoto W, Murata O (2013) Vertical movement of spawning cultured chub mackerel (*Scomber japonicus*) in a net-cage. Aquac 422–423: 136–140

稚内水産試験場 (2008) 日本海ニシン増大推進費(水産振興課). 平成 19 年度事業報告書: 115-136

渡邊千夏子 (2006) 資源学的立場からみたマサバ太平洋系群の生殖生態研究の現状と問題点. 水産総合研究センター研究報告 4: 101-111

Winter JD (1983) Underwater biotelemetry. In: Nielsen LA, Johnson DL (eds.), Fisheries Techniques. American Fisheries Society, Bethesda, Md

Winter GH, Wheeler JP (1996) Environmental and phenotypic factors affecting the reproductive cycle of Atlantic herring. ICES J.mar.Sci 53: 73-88

山口幹人，瀧谷明朗，山口宏史，三宅博哉，高柳志朗 (2010) 石狩湾系ニシンの VPA に基づく種苗放流および漁業資源管理効果の試算. 北水試研報 77: 21-27

柳町隆造 (1958) ニシン卵の受精の研究 VIII. 未熟卵の受精反応について. 魚類学雑誌 7(2/3/4): 61-66

谷津明彦 (2005) 資源評価担当者から見た漁業資源の管理-I. 日水誌 71: 854-858

横田高士，千村昌之，船本鉄一郎 (2017) 我が国周辺水域の漁業資源評価 (平成 27 年度魚種別系群別資源評価報告書) : 768-778