ニシンにおける雌親魚サイズと卵仔魚サイズの関係

武邑沙友里,^{1*} 白藤徳夫,^{2a} 山根広大,^{1b} 村瀬偉紀,¹ 岩田容子,¹河村知彦,¹渡邊良朗¹

(2019年12月1日受付, 2020年8月20日受理, 2020年10月23日 J-STAGE 早期公開)

1東京大学大気海洋研究所,2(国研)水産研究·教育機構東北区水産研究所

Relationship between female body size and egg and larval sizes in Pacific herring Clupea pallasii

SAYURI TAKEMURA,^{1*} NORIO SHIRAFUJI,^{2a} KODAI YAMANE,^{1b} IKI MURASE,¹ Yoko IWATA,¹ TOMOHIKO KAWAMURA¹ AND YOSHIRO WATANABE¹

¹Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo, Kashiwa, Chiba 277–8564, ²Tohoku National Fisheries Research Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, Miyako, Iwate 027–0097, Japan

Size variations in eggs and larvae and their relationship with female body size in Pacific herring *Clupea pallasii* were examined. Spawning adults were captured in Ishikari Bay, Lake Furen, Lake Akkeshi and Miyako Bay in 2013 and 2014. Compositions of body size and age of adults were different among spawning areas. Fish older than age 3 (larger than 25 cm in body length) dominated in Ishikari Bay and Miyako Bay, while age 2 fish (20–23 cm in body length) dominated in Lake Furen and Lake Akkeshi. Artificially fertilized eggs and hatched larvae were obtained from adults caught from those four areas. Positive relationships were found between fork length of parental females and egg diameter, dry weight, larval notochord length, dry body weight, and yolk sac volume. These results suggest that larger females produce larger eggs and larvae.

キーワード: サイズ変異, 受精卵, ニシン, 孵化仔魚, 雌親魚

魚類の卵や孵化仔魚のサイズには,同種の個体間や個 体群間で変異が認められる。一般的に,卵サイズは卵数 とトレードオフ関係にあり,繁殖投資エネルギー量,産 卵環境,産卵様式などに応じて最適な卵のサイズと数が 決定されると考えられている。¹⁻³⁾卵や孵化仔魚のサイ ズが大きいことの利点として,卵黄量が多く孵化仔魚の 飢餓耐性が高いこと,仔魚の遊泳速度が大きく索餌や逃 避に有利であること,口径が大きく摂餌開始時に捕食可 能な餌料生物の種数が多いことなどが考えられ,卵仔魚 サイズは仔魚期における生残率に強く関わる。⁴⁾1990年 代以降,加入量変動機構の解明を目的とした母性効果に 関する知見が蓄積され,雌親魚の生物特性が卵仔魚サイ ズに影響を与えることが明らかになった。大型高齢の個 体ほど,産み出す卵の径や重量,孵化仔魚の体長が大き いことが、タイセイヨウマダラ Gadus morhua などの魚 種で報告されている。⁵⁻⁹⁾ また、大型高齢の個体、栄養 状態が良好な個体、経産個体が産み出した仔魚は、孵化 後数週間の成長速度や生残率などの点で優れることが飼 育実験で示されている。¹⁰⁻¹²⁾

ニシン属魚類は産卵回帰性を持っており,生態的特性 が異なり遺伝的に分化している個体群が10-20ほど存 在する。^{13,14)}1産卵期に1回の産卵を数年間から十数年 間にわたって繰り返し行う。産卵群の中でも大型高齢の 親魚ほど早い時期に産卵する傾向がある。^{15,16)}タイセイ ヨウニシン Clupea harengus の,ノルウェー沿岸で2-4 月に産卵する個体群(ノルウェー春産卵ニシン)では, 初産個体よりも経産個体で卵の乾重量が大きい。¹⁷⁾ス コットランドの北海沿岸で3月に産卵する個体群のう

^{©2020} 公益社団法人日本水産学会/The Japanese Society of Fisheries Science

^{*} Tel: 81-80-5193-5237. Email: stakemura19@gmail.com

^a 現所属:(国研)水産研究·教育機構中央水産研究所(National Research Institute of Fisheries Science, Japan Fisheries Research and Education Agency, Yokohama, Kanagawa 236–8648, Japan)

^b 現所属:岩手県庁 (Iwate Prefectural Government, Morioka, Iwate 020-8570, Japan)

ち,初産個体では全長が大きいほど卵の乾重量が大き い。¹⁸⁾ ある海域の個体群内よりも,異なる海域の個体群 間で卵仔魚サイズがより大きく異なり,冬季に産卵する 個体群は夏季に産卵する個体群の3-4倍の卵乾重量を 持つ。¹⁹⁾ 乾重量が大きい卵を産む個体群では,孵化仔魚 の脊索長や乾体重,卵黄嚢体積も大きく,仔魚の無給餌 生存時間や孵化後1週間の成長速度の値も大きい。²⁰⁾ 個 体群間に認められる卵仔魚サイズの変異は,様々な海洋 環境における再生産の成功に寄与していると考察されて いる。^{19,20)}

タイセイヨウニシンと同属で北太平洋に広く分布する ニシン Chupea pallasii について、日本沿岸の特定の海域 で再生産する個体群を系群と呼ぶ。系群は産卵場の塩分 および回遊範囲の違いから、海洋性広域型、海洋性地域 型、湖沼性地域型、中間型に類型化される。^{14,21)}日本に おけるニシンの漁獲量は19世紀には現在よりもはるか に多く、1897年には北海道沿岸だけで97万トンに達し た。この頃の資源の主体は海洋性広域型の北海道サハリ ン系群(春ニシン)であった。20世紀に入るとこの系 群は大きな加入量変動を繰り返しながら資源量を減少さ せ、1955年以降極めて低い水準となったままである。¹⁴⁾ 現在のニシン資源は、海洋性である北海道石狩湾系群、 岩手県宮古湾系群、宮城県万石浦系群と、湖沼性である

北海道能取湖系群,サロマ湖系群,風蓮湖系群,厚岸湖 系群,湧洞沼系群,青森県尾駮沼系群などの小規模な地 域型系群によって構成される。^{14,21-23)}これらの系群間で は親魚の年齢・体長組成や産卵期が異なることが示され ている。²⁴⁾

ニシンの個体群内では卵サイズの変異が認められてお り、米国カリフォルニア州やカナダブリティッシュコロ ンビア州の沿岸で産卵する個体群では、体長が大きい個 体ほど湿重量が大きい卵を産む。¹⁵⁾石狩湾系群では尾叉 長が大きい個体ほど径の大きい卵を産むが、²⁵⁾他の系群 でも雌親魚サイズと卵サイズとの間に関係が見られるか は不明である。また、ニシンの孵化仔魚のサイズ変異に ついては過去に報告がない。本研究では複数の系群から 様々な年齢・体長のニシン産卵親魚を採集し、雌親魚の 尾叉長と受精卵および孵化仔魚のサイズとの関係を解析 した。

材料と方法

産卵親魚群の年齢別体長頻度分布2013年と2014 年に石狩湾,宮古湾,風蓮湖,厚岸湖(Fig.1)へ来遊 した産卵親魚群について,2歳以上の雌雄を対象として 年齢別体長組成を以下の方法で推定した。(1)石狩湾 地方独立行政法人北海道立総合研究機構水産研究本部中 央水産試験場および同稚内水産試験場による調査船調査 で得られた生物測定値を用いた。2013年10月19,20



Fig. 1 Collection areas of adult *Clupea pallasii* used for artificial fertilization.

日に北海道留萌市から増毛町にかけての沖合海域におい て、調査船北洋丸のオッタートロールによって翌年の産 卵期である 2014 年 2-3 月に石狩湾へ産卵回遊すると考 えられるニシン群を採集した。冬の低温下での成長速度 は小さいと考えられるため、索餌期終期の10月から翌 年の産卵期にかけて尾叉長の変化はないものとした。標 本 374 尾について尾叉長と体重を測定し、性別判定と 耳石年輪による年齢査定を行った。(2) 宮古湾 国立研 究開発法人水産研究・教育機構東北区水産研究所による 生態調査で,2013 年および 2014 年の 1-4 月に,岩手 県宮古湾内の定置網によって漁獲されたニシンの産卵親 魚を採集した。標本193尾(2013年),367尾(2014 年)について,標準体長と体重を測定し,性別判定と耳 石年輪による年齢査定を行った。ただし、3歳以上の親 魚は耳石および鱗の年輪が不明瞭であり年齢を査定でき なかったため、2歳と3歳以上の2年齢群に区分した。 (3) 風蓮湖 地方独立行政法人北海道立総合研究機構水 産研究本部釧路水産試験場による生態調査で得られた生 物測定値を用いた。2014年4月15-25日に風蓮湖内の 定置網によって漁獲されたニシンの産卵親魚を採集し た。標本1416尾について尾叉長と体重を測定し、性別 判定と耳石年輪による年齢査定を行った。(4) 厚岸湖 国立研究開発法人水産研究•教育機構北海道区水産研究 所による生態調査で、2013年1-5月と2014年1-4月 に厚岸湖内の定置網によって漁獲されたニシンの産卵親 魚を採集した。標本1017尾(2013年),1318尾 (2014年)について尾叉長と体重を測定し、性別判定と 鱗年輪による年齢査定を行った。

親魚の採集と人工授精 2013年に宮古湾と厚岸湖, 2014年に石狩湾,宮古湾,風蓮湖,厚岸湖で,1-4月

 Table 1
 Adult Clupea pallasii used for artificial fertilization

Study area	Collection date	Female							Pooled male					
		Age	No.	FL	SL	BW	GW	Age	FL	SL	BW	GW		
Ishikari Bay	25 Feb 2014	3	1	30.0	26.4	298.0	68.7	3	30.3	27.0	382.1	88.2		
			2	31.0	28.0	378.1	98.5		28.5	25.7	312.8	74.5		
			3	30.7	27.2	319.4	62.0		31.7	28.5	392.7	98.9		
			4	29.1	25.9	279.0	61.2							
	25 Feb 2014	4	1	31.1	28.0	376.7	91.0	4	29.8	27.0	302.4	56.9		
			2	29.0	26.3	283.0	59.9		29.4	27.1	325.6	69.8		
			3	33.7	30.7	492.1	116.2		32.6	29.5	376.5	49.2		
			4	31.2	29.0	412.3	103.8							
Miyako Bay	04 Mar 2013	2	1	24.6	23.0	163.4	35.1	2	23.8	21.8	142.5	28.6		
			2	25.0	23.2	185.6	39.6		24.4	22.8	154.2	30.7		
			3	24.8	23.0	177.7	37.9		24.4	22.4	155.7	29.7		
									24.6	22.8	146.7	21.6		
									25.2	23.8	173.3	30.4		
									25.2	23.8	173.0	21.0		
									25.2	23.4	176.4	25.9		
	04 Mar 2012	\ 2	1	20.6	<u> </u>	200.0	75 1		25.8	23.8	159.9	22.5		
	04 Mai 2015	20	1	30.0	20.2	309.0	75.1		00.0	01.0	100.0			
	06 Mar 2014	Z	1	25.9	23.6	162.0	25.0	2	23.6	21.6	138.0	30.0		
			2	25.8	23.4	170.0	37.0		25.2	24.2	151.0	24.5		
			3	24.9	23.8	144.0	28.0		25.4	23.2	157.0	25.6		
	20 Jan 2014	< 2	4	20.Z	24.2	163.0	27.0	< 0	25.0	23.4	158.0	30.2		
	29 Jan 2014	≥0	1	20.6	29.2	267.0	99.0	≥ 0		_	_	_		
			2	28.4	20.9	278.0	92.0				_			
			4	20.4 29.6	28.0	308.0	69.0		_	_	_	_		
Lake Furen	15 Apr 2014	2	1	23.0	21.8	125.0	24.0	2	23.2	22.4	133.0	19.0		
	1		2	23.3	22.6	148.0	31.0		21.7	20.6	112.0	25.0		
			3	23.2	22.2	131.0	24.0		22.5	21.7	124.0	20.0		
			4	22.8	22.2	124.0	21.0		21.4	20.7	111.0	22.0		
	15 Apr 2014	3	1	27.9	27.0	293.0	66.0	3	27.2	26.0	220.0	35.0		
			2	26.7	25.8	244.0	42.0		27.5	26.9	260.0	48.0		
			3	28.5	27.7	312.0	62.0		27.8	27.0	255.0	45.0		
			4	27.5	26.6	269.0	61.0		26.7	25.8	223.0	35.0		
Lake Akkeshi	23 Apr 2013	2	1	22.8	21.4	129.2	22.3	2	23.4	21.4	126.8	15.8		
			2	23.7	21.9	143.6	26.6		23.6	21.8	129.6	15.9		
			3	22.8	21.2	132.9	23.5		23.7	21.9	137.3	18.7		
	23 Apr 2013	3	1	26.9	24.8	251.0	54.0	3	26.8	25.2	231.2	39.4		
			2	26.7	24.1	226.4	40.7		25.7	23.6	188.4	32.9		
			3	27.7	25.3	257.0	70.8		27.5	25.1	210.0	12.3		
	16 Apr 2014	2	1	24.1	_	165.6	44.1	2	22.0	_	109.4	15.0		
			2	23.9	—	162.5	38.1		23.0	—	122.3	18.9		
			3	24.2	—	169.8	42.8		23.5	—	146.4	21.0		
			4	23.8	—	163.0	35.1		24.0	—	154.0	27.4		
	16 Apr 2014	3	1	26.8	—	222.8	44.7	3	27.3	—	250.7	57.0		
			2	27.0	—	228.6	48.7		27.0	—	241.2	42.7		
			3	27.5	—	231.8	52.6		27.3	—	209.8	25.3		
			4	27.6		245.0	51.1		26.6		212.6	44.8		

FL, fork length in cm; SL, standard length in cm; BW, wet body weight in gram; GW, gonad weight in gram. In Miyako Bay, adults were classified into two groups, age 2 and over age 3 since it was not possible to identify the age over 3 years old; sperm obtained from age 2 males (n = 8) was used for all artificial fertilization in 2013. —, No measurement.

に定置網または刺し網によって漁獲されたニシンの産卵 親魚を採集し,尾叉長と標準体長を0.1 mmの精度で, 体重と生殖腺重量を0.1gの精度で測定した(Table 1)。性別判定と耳石または鱗の年輪による年齢査定を 行った。石狩湾系群では3歳と4歳,宮古湾系群では2 歳と3歳以上,風蓮湖系群と厚岸湖系群では2歳と3 歳の親魚を用い,乾導法により人工授精を行った。同年 齢の複数尾の雄親魚から得た精子をプールし,雄と同年 齢の雌親魚1尾から得た卵に媒精した。ただし,2013 年の宮古湾系群における人工授精では,3歳以上の雄親 魚を採集できなかったため,3歳以上の雌親魚において も2歳の雄親魚から得た精子を用いた。各系群で各年 齢群について,2013年には雌親魚3尾,2014年には雌 親魚4尾を用いて同様の操作を繰り返した。

受精卵 媒精した卵約5gを雌親魚の個体別に孵化盆 に付着させた。塩分 32-33 の濾過海水を満たした容積 500Lの円形ポリカーボネート水槽(室内,自然光下) に孵化盆を垂下した。水槽内にヒーターを設置し、約5 ℃の自然水温から10℃まで1日1℃ずつ昇温させた。 1日1回転の換水率で飼育水をかけ流し、常時エアレー ションした。2014年には媒精から1時間後に, 胚発生 の進んだ受精卵の一部を5%中性フォルマリン溶液で 固定した。2013年には媒精から1時間後の時点で胚発 生が進んだ受精卵の割合が少なかったため、24時間後 まで発生を確認してから受精卵の一部を固定した。ニシ ンは球形の沈性粘着卵を産むが、受精卵同士あるいは産 卵基質に付着することで歪な楕円体を呈する。雌親魚1 尾あたり受精卵 50 粒の長径と短径を、デジタルマイク ロスコープ (VHX-600, KEYENCE) を用いて 0.01 mmの精度で測定し、その相乗平均値を卵径とした。卵 径を測定した 50 粒のうち 35 粒を 50℃で 24 時間乾燥 させ,精密電子天秤 (UMX2, Mettler Toledo K.K.) を 用いて 0.001 mg の精度で乾重量を測定した。

孵化仔魚 500 L 水槽中の受精卵群から最初の孵化を 確認した時点で孵化盆を取り上げ,雌親魚の個体別に水 温 10°C,塩分 32-33 の濾過海水を満たした容積 30 L の 容器へ移した。孵化盆の移動後 24 時間以内に孵化した 仔魚を 5% 中性フォルマリン溶液で固定した。雌親魚 1 尾あたり孵化仔魚 35 尾について,デジタルマイクロス コープを用いて 0.01 mm の精度で脊索長を測定した。 卵黄嚢を楕円体と見なして長軸長 L と短軸長 S を測定 し,卵黄嚢体積 (yolk sac volume = $\pi \times L \times S^2/6$)を求 めた。受精卵と同様の方法で 0.001 mg の精度で乾体重 を測定した。湖沼性である厚岸湖系群では,湖外の厚岸 湾においても産卵が確認されている。^{26,27)}また,風蓮湖 系群は厚岸湖系群と遺伝的に同じ集団であることか ら,²⁸⁾ これらの 2 系群について湖内より高い塩分 32-33 の海水を用いた飼育を行っても,胚発生や受精卵と孵化 仔魚のサイズに影響はないものとした。全ての飼育試料 において同じ条件で固定を行ったため,固定による卵径 や脊索長の収縮の補正を行わなかった。

統計解析 雌親魚1尾あたり受精卵50粒の径と35 粒の乾重量,孵化仔魚35尾の脊索長,乾体重,卵黄嚢 体積について平均値を求めた。全データ群・海洋性系群 (石狩湾と宮古湾)・湖沼性系群(風蓮湖と厚岸湖)のそ れぞれで、雌親魚の尾叉長と卵仔魚サイズの各測定項目 との関係について単回帰分析を行った。上記3群の全 てで回帰係数が有意であった場合, 全データ群を用い, 卵仔魚サイズを目的変数, 尾叉長と系群タイプ(海洋 性・湖沼性)およびそれらの交互作用を説明変数とした 一般線形モデルと、卵仔魚サイズを目的変数、尾叉長と 系群タイプを説明変数とした一般線形モデルを構築し た。以上の解析にはフリーソフトウェアR(R Foundation for Statistical Computing, Ver. 3.5.1) を用いた。人 工授精に供試した雌親魚の年齢・系群・採集年別標本数 が3-4尾と少なかったため、本研究では雌親魚の年 齢、系群、採集年の群間の差を論議せずに雌親魚サイズ と卵仔魚サイズとの関係を解析した。

果

結

2013年と2014年に対象海域で漁獲された親魚の年 齢別体長組成と、本研究で人工授精に用いた雌親魚の体 長範囲をFig.2に示した。2013年の石狩湾沖では2-8 歳と幅広い年齢の親魚が採集され、そのうち4歳魚の 占める割合が60%と最も多かった。全標本の25%が 尾叉長28 cm 階級であった。本研究で人工授精に用い た雌親魚は、3 歳魚が29-31 cm 階級、4 歳魚が29-33 cm 階級であった。

2013年の宮古湾では,標本尾数 193 尾のうち 2 歳魚 が 93 尾,3 歳以上は 100 尾であった。2 歳魚の 80% が 標準体長 22 cm 階級または 23 cm 階級であった。3 歳 以上は 22-31 cm 階級に広く分布し,27 cm 階級が最も 多かった。人工授精に用いた雌親魚は,2 歳魚が 23 cm 階級,3 歳以上が 28 cm 階級であった。2014年には標 本の 92% を3 歳以上が占め,そのうちの多くが標準体 長 27 cm 階級または 28 cm 階級であった。人工授精に 用いた雌親魚は,2 歳魚が 23-24 cm 階級,3 歳以上が 27-29 cm 階級であった。

2014年の風蓮湖では 2-4 歳の産卵親魚が漁獲され, 標本の 75% が 2 歳魚であった。尾叉長の最頻値は 21 cm 階級と小型であった。人工授精に用いた雌親魚は, 2 歳魚が 22-23 cm 階級, 3 歳魚が 26-28 cm 階級で あった。

2013 年の厚岸湖では 2-5 歳の産卵親魚が漁獲され, 84% が 3-4 歳であった。尾叉長の最頻値は 23 cm 階級 であった。人工授精に用いた雌親魚は,2 歳魚が 22-23



Fig. 2 Frequency distribution of body length in adult *Clupea pallasii* caught in the study areas; by trawl net in Ishikari Bay, and by set net in other areas. Horizontal bars with numerals in each panel indicate size ranges and ages of adult females used for artificial fertilization.

cm 階級,3 歳魚が26-27 cm 階級であった。2014 年に は2-6 歳の産卵親魚が漁獲され,2 歳魚と3 歳魚が82 % を占めた。尾叉長の最頻値は22 cm 階級であった。 人工授精に用いた雌親魚は,2 歳魚が23-24 cm 階級, 3 歳魚が26-27 cm 階級であった。

卵仔魚サイズの各測定項目について, 雌親魚ごとに平

均値と標準偏差を Table 2 に示した。2013 年の厚岸湖 においては孵化仔魚標本の固定が不完全であっため、脊 索長、乾体重、卵黄嚢体積を測定しなかった。各測定項 目の平均値の範囲は、卵径1.25-1.50mm、卵乾重量 0.130-0.294 mg, 脊索長 6.60-8.59 mm, 乾体重 0.069-0.133 mg, 卵黄嚢体積 0.035-0.213 mm³ であった。雌 親魚の尾叉長と各測定項目との関係を Fig. 3 と Table 3 に示した。卵径について、全データ群、海洋性系群、湖 沼性系群の全てで回帰係数が有意であった(p<0.05)。 系群タイプの効果は有意であったが、交互作用の効果は 有意でなかった。卵乾重量と乾体重について、全データ 群、海洋性系群、湖沼性系群の全てで回帰係数が有意で あった(p<0.05)。系群タイプおよび交互作用の効果 は有意でなかった。脊索長と卵黄嚢体積について、全 データ群と湖沼性系群では回帰係数が有意であったが (*p*<0.05), 海洋性系群では回帰係数が有意でなかった (脊索長: *p*=0.16, 卵黄囊体積: *p*=0.12)。

考 察

全データ群,海洋性系群,湖沼性系群の全てで,雌親 魚の尾叉長と受精卵の径、乾重量、孵化仔魚の乾体重と の間に有意な正の関係が示された。また、全データ群と 湖沼性系群で、雌親魚の尾叉長と孵化仔魚の脊索長、卵 黄嚢体積との間に有意な正の関係が示された。これらの 結果から、日本沿岸に生息するニシンにおいて、雌親魚 の体長が大きいほど産み出す卵のサイズも孵化した仔魚 の体サイズも大きいと考えられる。ただし、海洋性系群 では雌親魚の尾叉長と脊索長、卵黄嚢体積との関係が有 意でなく、全データ群で示された有意な正の関係は、系 群タイプの違いに起因する見かけの関係である可能性が ある。しかし、海洋性系群において回帰係数が有意でな かったことは、本研究において仔魚の孵化から採集まで に最大24時間のばらつきがあり、仔魚の成長によって 測定値の分散が大きくなりやすかったことによる可能性 も考えられる。

タイセイヨウニシンの経産個体では、雌親魚の体長と 卵サイズとの間に有意な関係が認められていない。^{17,18)} また、個体群間に見られる卵サイズの顕著な差は雌親魚 の体長のみでは説明できず、産卵場の環境の影響が指摘 されている。^{19,20)}ニシンにおいても、雌親魚の体長が卵 仔魚サイズ変異の全てを説明するわけではなく、雌親魚 サイズ以外の変異要因が存在する可能性がある。しか し、人工授精に供試した雌親魚は、年齢、系群、採集年 が同一の群内(n=3または4)において尾叉長が近似 しており、卵仔魚サイズを目的変数、尾叉長を説明変数 とした回帰係数が有意でない場合があった。このため、 尾叉長を共変量とした多変量解析を実施できず、年齢、 系群、採集年のいずれの要因が卵仔魚サイズに影響を与

	Adult female		Fertili	zed eggs	Hatched larvae						
Area, Year			Diameter	Dry weight	Notochord length	Dry body weight	Yolk sac volume				
	Age	No.	$mean \pm SD$	$mean\pm SD$	$mean \pm SD$	$mean \pm SD$	mean±SD				
Ishikari Bay, 2014	3	1	1.44 ± 0.05	0.284 ± 0.021	7.69 ± 0.22	0.100 ± 0.005	0.213 ± 0.035				
		2	1.46 ± 0.04	0.262 ± 0.015	7.77 ± 0.41	0.113 ± 0.006	0.124 ± 0.053				
		3	1.43 ± 0.03	0.221 ± 0.015	7.23 ± 0.30	0.097 ± 0.004	0.146 ± 0.030				
		4	1.44 ± 0.03	0.239 ± 0.012	7.58 ± 0.35	0.103 ± 0.004	0.132 ± 0.041				
	4	1	1.44 ± 0.03	0.240 ± 0.012	8.05 ± 0.28	0.130 ± 0.006	0.105 ± 0.048				
		2	1.44 ± 0.04	0.256 ± 0.021	8.06 ± 0.23	0.109 ± 0.008	0.119 ± 0.034				
		3	1.48 ± 0.04	0.294 ± 0.020	8.43 ± 0.22	0.133 ± 0.004	0.211 ± 0.034				
		4	1.45 ± 0.04	0.254 ± 0.020	8.25 ± 0.23	0.116 ± 0.002	0.165 ± 0.033				
Miyako Bay, 2013	2	1	1.34 ± 0.04	0.162 ± 0.009	8.21 ± 0.23	0.072 ± 0.004	0.074 ± 0.027				
		2	1.31 ± 0.06	0.167 ± 0.008	7.36 ± 0.31	0.072 ± 0.004	0.083 ± 0.043				
		3	1.36 ± 0.03	0.176 ± 0.010	8.26 ± 0.17	0.074 ± 0.004	0.079 ± 0.023				
	≥ 3	1	1.38 ± 0.03	0.162 ± 0.013	8.06 ± 0.22	0.070 ± 0.004	0.068 ± 0.027				
Miyako Bay, 2014	2	1	1.44 ± 0.03	0.200 ± 0.020	7.61 ± 0.23	0.099 ± 0.005	0.137 ± 0.021				
		2	1.42 ± 0.02	0.222 ± 0.008	7.81 ± 0.25	0.102 ± 0.004	0.134 ± 0.019				
		3	1.42 ± 0.02	0.226 ± 0.009	7.42 ± 0.17	0.095 ± 0.004	0.173 ± 0.030				
		4	1.33 ± 0.03	0.181 ± 0.011	7.65 ± 0.15	0.080 ± 0.004	0.069 ± 0.011				
	≥ 3	1	1.46 ± 0.05	0.261 ± 0.017	8.26 ± 0.18	0.105 ± 0.004	0.094 ± 0.024				
		2	1.47 ± 0.07	0.278 ± 0.013	8.21 ± 0.47	0.106 ± 0.004	0.092 ± 0.036				
		3	1.50 ± 0.04	0.262 ± 0.022	8.59 ± 0.24	0.118 ± 0.006	0.096 ± 0.023				
		4	1.39 ± 0.04	0.224 ± 0.010	8.03 ± 0.21	0.121 ± 0.004	0.070 ± 0.018				
Lake Furen, 2014	2	1	1.29 ± 0.03	0.190 ± 0.010	6.60 ± 0.26	0.071 ± 0.003	0.035 ± 0.010				
		2	1.30 ± 0.03	0.158 ± 0.018	7.09 ± 0.18	0.084 ± 0.005	0.066 ± 0.014				
		3	1.34 ± 0.04	0.158 ± 0.005	7.16 ± 0.18	0.083 ± 0.006	0.045 ± 0.010				
		4	1.29 ± 0.03	0.177 ± 0.009	6.80 ± 0.19	0.069 ± 0.006	0.046 ± 0.010				
	3	1	1.31 ± 0.04	0.171 ± 0.006	7.02 ± 0.15	0.077 ± 0.004	0.061 ± 0.020				
		2	1.35 ± 0.06	0.201 ± 0.008	7.10 ± 0.20	0.100 ± 0.004	0.100 ± 0.019				
		3	1.38 ± 0.03	0.207 ± 0.010	7.74 ± 0.21	0.117 ± 0.004	0.116 ± 0.021				
		4	1.50 ± 0.03	0.264 ± 0.006	7.61 ± 0.28	0.101 ± 0.004	0.070 ± 0.021				
Lake Akkeshi, 2013	2	1	1.28 ± 0.04	0.130 ± 0.007	—	—	—				
		2	1.33 ± 0.04	0.139 ± 0.007							
		3	1.30 ± 0.03	0.141 ± 0.005							
	3	1	1.30 ± 0.04	0.181 ± 0.008							
		2	1.33 ± 0.05	0.151 ± 0.003							
		3	1.39 ± 0.05	0.194 ± 0.008	_	_					
Lake Akkeshi, 2014	2	1	1.30 ± 0.04	0.183 ± 0.010	7.46 ± 0.47	0.087 ± 0.006	0.105 ± 0.029				
		2	1.30 ± 0.03	0.200 ± 0.008	7.45 ± 0.21	0.102 ± 0.004	0.089 ± 0.014				
		3	1.32 ± 0.03	0.179 ± 0.011	7.22 ± 0.19	0.088 ± 0.005	0.063 ± 0.009				
		4	1.25 ± 0.04	0.175 ± 0.010	7.30 ± 0.23	0.088 ± 0.005	0.064 ± 0.013				
	3	1	1.32 ± 0.04	0.217 ± 0.011	7.60 ± 0.17	0.105 ± 0.003	0.104 ± 0.015				
		2	1.32 ± 0.03	0.187 ± 0.010	7.38 ± 0.23	0.088 ± 0.003	0.062 ± 0.013				
		3	1.41 ± 0.05	0.224 ± 0.010	7.62 ± 0.28	0.111 ± 0.003	0.084 ± 0.020				
		4	1.48 ± 0.03	0.269 ± 0.008	7.81 ± 0.31	0.130 ± 0.006	0.113 ± 0.030				

 Table 2
 Sizes of fertilized eggs and hatched larvae obtained from each adult female Clupea pallasii

Diameter in mm, n = 50; Dry weight in mg, n = 35; Notochord length in mm, n = 35; Dry body weight in mg, n = 35; Yolk sac volume in mm³, n = 35. Fertilized eggs were collected on the same day as the parents. Hatched larvae were collected 12–14 days after fertilization.



Fig. 3 Relationship of diameter (a) and dry weight (b) of eggs and notochord length (c), dry body weight (d) and yolk sac volume (e) of larvae with fork length of adult female *Clupea pallasii*. Each symbol indicates mean \pm SD (n = 50 for egg diameter, n = 35 for other sizes) of egg and larval size from respective females.

えているのかを評価できなかった。卵仔魚サイズの変異 要因についてより詳細に検討するためには,同一系群内 において幅広い体長範囲の雌親魚から,または,各系群 で近似した体長範囲の雌親魚から得た受精卵と孵化仔魚 のサイズを比較する必要がある。

2013年と2014年に採集した産卵親魚では、年齢別 体長組成が系群間で異なった。雌親魚の尾叉長と卵仔魚 サイズに正の関係が認められたことから、少なくとも採 集を実施した年においては、風蓮湖や厚岸湖よりも大型 の親魚の割合が高かった石狩湾や宮古湾で、産み出され た卵仔魚のサイズが比較的大きかったと考えられる。こ れらの系群間では生態が対照的である。石狩湾系群や宮 古湾系群などの海洋性系群は, 産卵場から北へ数百キロ にわたる沿岸域で索餌回遊を行い、1-4月に湾内の浅場 で産卵する。22,23,29-31)風蓮湖系群や厚岸湖系群などの湖 沼性系群は、索餌期も産卵場付近に留まり、汽水湖が解 氷する3月下旬以降に湖内で産卵する。14,32,33)系群の初 回成熟年齢や平均体長は、年級群の豊度と関連して変化 することが指摘されているものの,34)同年に複数の系群 間で年齢・体長組成を比較した菅野の報告によれば、海 洋性の系群は初回成熟年齢が 2-4歳,平均体長が 23-25 cm と比較的高齢で大型の親魚が多かった一方で、湖沼 性の系群は2歳でほとんどの個体が成熟し、平均体長 は 19-22 cm と小型の親魚が卓越したことが示されてい る。24) 本研究の卵仔魚サイズの結果とこれらの生態的特 性の知見を合わせると,海洋性系群は大型高齢親魚が多 く卵仔魚サイズも大きいのに対し、湖沼性系群は小型若 齢親魚が多く卵仔魚サイズも小さいということになる。

ノルウェー春産卵ニシンは夏季に数千キロに及ぶ索餌

回遊を行い、2-4月に水深 5-150 m の砂底で産卵す る。13,35) 初回成熟年齢は 5-9歳, 平均全長が 29.7-36.2 cm であり、大型高齢親魚が大部分を占める。36) 卵の平 均乾重量は 0.29-0.35 mg, 孵化仔魚の平均脊索長は 8.2 mm である。19) 一方,同種のバルト海産卵群は,産卵場 から数百キロ離れた北海で索餌回遊を行い、5-7月に水 深1-10 mの汽水性の内湾で産卵する。13,35) 初回成熟年 齢は2-3歳,平均全長が19.3-27.5 cm であり,ノル ウェー春産卵ニシンよりも小型若齢親魚が多い。36)卵の 平均乾重量は 0.12-0.14 mg とノルウェー春産卵ニシン の半分にも満たず, 孵化仔魚も平均脊索長が 6.0 mm と 小型である。19) 以上のことから、回遊範囲が広く早春に 沿岸域で産卵する個体群は、大型高齢親魚で構成され卵 仔魚サイズも大きいのに対し、回遊範囲が狭く初夏に汽 水域で産卵する個体群は、小型若齢親魚で構成され卵仔 魚サイズも小さいという傾向が、ニシン属魚類に共通す る産卵生態の一つとして認められた。大規模な回遊をす るノルウェー春産卵ニシンにおいては、体長が大きい親 魚ほど産卵回遊時における体長あたりのエネルギー消費 量が少ないことが報告されている。37)回遊をする上では 体サイズが大きい方が有利であり、回遊規模が大きい個 体群の親魚ほど摂取したエネルギーを繁殖よりも体成長 と回遊へ優先して投資していると予想される。比較的回 遊規模が大きい石狩湾系群や宮古湾系群において大型高 齢の親魚が多かったことから、ニシンにおいてもタイセ イヨウニシンと同様のエネルギー投資戦略が取られてい る可能性がある。

一般的に,冬季に産み出された卵から孵化した仔魚は 低水温や低餌料密度など成長に適さない環境を経験す

Objective	Simple regression analysis								ANOVA table of the general linear models					
variable			Parameter estimate	SD	t Value	$\Pr > t $	<i>R</i> - Square		df	Sum of squares	Mean of squares	F Value	$\Pr > F$	
Egg	All data	Intercept	0.88	0.068	12.92	$< 0.001^{*}$	0.57	FL	1	0.12	0.1200	59.34	$< 0.001^{*}$	
diameter	All data	FL	0.018	0.0025	7.32	$< 0.001^{*}$		Type	1	0.0096	0.0096	4.81	0.034^{*}	
								FL*Type	1	0.0029	0.0029	1.45	0.24	
	Oceanic	Intercept	1.07	0.092	11.60	< 0.001*	0.44	Error	38	0.076	0.0020			
	type	FL	0.012	0.0032	3.79	0.0014*		FL	1	0.12	0.1200	58.66	< 0.001*	
	Brackish	Intercept	0.84	0.13	6.47	$< 0.001^{*}$	0.40	Туре	1	0.0096	0.0096	4.76	0.035^{*}	
	type	FL	0.019	0.0051	3.77	0.0012^{*}	0.42	Error	39	0.078	0.0020			
Egg dry weight All da		Intercept	-0.099	0.042	-2.35	0.023*	0.57	FL	1	0.019	0.019	21.33	< 0.001*	
	All data	FL	0.011	0.0016	7.27	< 0.001*		Type	1	0.027	0.027	30.26	0.034^{*}	
								FL*Type	1	0.0001	0.0001	0.001	0.98	
	Oceanic	Intercept	-0.072	0.072	-1.0	0.33	0.49 Erro	Error	38	0.033	0.001			
	type	FL	0.011	0.0025	4.19	0.001*		DI		0.045	o o / =			
								FL	1	0.045	0.045	52.35	< 0.001*	
	Brackish	Intercept	-0.082	0.077	-1.08	0.29	0.38	Туре	1	0.001	0.001	0.60	0.44	
	type	FL	0.010	0.0030	3.51	0.0022*		Error	39	0.033	0.001			
Notochord length All data	All data	Intercept	4.89	0.60	8.15	$< 0.001^{*}$	0.38							
	min uata	FL	0.10	0.022	4.60	$< 0.001^{*}$								
	Oceanic	Intercept	6.66	0.86	7.73	< 0.001*								
	type	FL	0.044	0.030	1.48	0.16								
Brackisl	Brackish	Intercept	4.93	0.88	5.61	$< 0.001^{*}$	0.34							
	type	FL	0.093	0.034	2.70	0.017^{*}	0.01							
Dry body	All data	Intercept	-0.014	0.022	-0.64	0.52	0.44 FL Type	FL	1	0.0050	0.0050	26.88	$< 0.001^{*}$	
weight All	All uata	FL	0.004	0.001	5.16	$< 0.001^{*}$		1	0.00042	0.00040	2.23	0.14		
Oceanic type		Oceanic Intercept	-						FL*Type	1	0.00002	0.00002	0.11	0.74
	Oceanic		-0.032	0.034	-0.95	0.35	0.46	Error	32	0.0060	0.00018			
	type	FL	0.0046	0.0012	3.96	< 0.001*		FL	1	0.0050	0.0050	27.62	< 0.001*	
D	Intercept	-0.042	0.041	-1.03	0.32		Type	1	0.00042	0.00042	2.29	0.14		
	type	FL	0.0053	0.0016	3.34	0.0048*	0.44	Error	33	0.0060	0.00018	2.20	0111	
37 11			0.10	0.057	0.01	0.000*		2.1.01	00		0.00010			
volume All dat	All data	Intercept	-0.16	0.057	-2.23	0.032*	0.32							
		FL	0.0083	0.0021	4.02	< 0.001								
	Oceanic	Intercept	-0.044	0.10	-0.43	0.67								
	type	FL	0.0057	0.0035	1.62	0.12								
Bra	Brackish	Intercept	-0.10	0.068	-1.52	0.15	0.33							
	туре	FL	0.0071	0.0027	2.65	0.019^{*}								

Table 3 Summary of simple regression analysis and ANOVA table of the general linear models

る。³⁸⁾ また,開放的な海域で孵化した仔魚は潮流によっ て分散し,餌料生物と遭遇する確率が低い。ニシン属魚 類の生残率に影響を与える要因として摂餌開始期の餌料 密度を指摘する例は多く,^{26,39-42)} タイセイヨウニシンの 早春に産卵する個体群においては,孵化仔魚の卵黄嚢体 積と,無給餌下での孵化から回復不能までの日数 (point of no return)が,初夏に産卵する個体群に対し それぞれ約3倍の値をとる。²⁰⁾石狩湾や宮古湾を産卵場 とする海洋性地域型のニシン系群においても,早春に大型の卵を産み出すことは,低餌料密度のリスクを補償 し,仔魚が生残する確率を上げることに繋がると考えら れる。一方で,湖沼性地域型のニシン系群が産卵場とす る閉鎖的な汽水湖は,富栄養で餌料生物の密度が高いこ と,潮流によって仔魚が分散する範囲が比較的狭いこと などから,仔魚が摂餌しやすい環境である。水温や塩分 の変動幅は概して湖外より大きいものの,ニシンはこれ らの環境条件に対する適応範囲が広いため,^{14,43} 卵仔魚 の生残への影響は小さいと推察される。汽水湖の環境は ニシン仔魚の成育場として好適であり,風蓮湖や厚岸湖 の系群では,小さい卵サイズであっても,孵化した仔魚 の生残,成長が可能になっていると考えられる。

謝 辞

別海町ニシン種苗生産センターの仙石義昭氏,地方独 立行政法人北海道立総合研究機構水産研究本部稚内水産 試験場の星野昇氏,同中央水産試験場の瀧谷明朗氏,同 釧路水産試験場の堀井貴司氏,国立研究開発法人水産研 究・教育機構東北区水産研究所の長倉義智氏,同北海道 区水産研究所の村上直人氏には,標本採集や人工授精の 作業,漁獲物の生物測定データの提供にご協力をいただ いた。以上の方々に厚く御礼を申し上げる。

文 献

- 1) Smith CC, Fretwell SD. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 1974; **108**: 499–506.
- Parker GA, Begon M. Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *Am. Nat.* 1986; **128**: 573–592.
- 3) Begon M, Parker GA. Should egg size and clutch size decrease with age? *Oikos* 1986; **47**: 293–302.
- 4) Chambers RC. Environmental influences on egg and propagule sizes in marine fishes. In: Chambers RC, Trippel EA (eds). *Early life history and recruitment in fish populations*. Springer Dordrecht. 1997; 63–102.
- Kjesbu OS. The spawning activity of cod, Gadus morhua L. J. Fish. Biol. 1989; 34: 195–206.
- Kjesbu OS, Solemdal P, Bratland P, Fonn M. Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996; 53: 610– 620.
- Brooks S, Tyler CR, Sumpter JP. Egg quality in fish: what makes a good egg? *Rev. Fish Biol. Fish.* 1997; 7: 387–416.
- 8) Lambert Y, Yaragina NA, Kraus G, Marteinsdottir G, Wright PJ. Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 2003; **33**: 115–159.
- Green BS. Maternal effects in fish populations. *Adv. Mar. Biol.* 2008; 54: 1–105.
- Marteinsdottir G, Steinarsson A. Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. J. Fish. Biol. 1998; 52: 1241–1258.
- Marteinsdottir G, Begg GA. Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002; 235: 235–256.
- 12) Trippel EA. Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1998; **127**: 339–359.
- 13) Hay DE, Toresen R, Stephenson R, Thompson M, Claytor R, Funk F, Ivshina E, Jakobsson J, Kobayashi T, McQuinn I, Melvin G, Molloy J, Naumenko N, Oda KT, Parmanne R, Power M, Radchenko V, Schweigert J, Simmonds J, Sjöstrand B, Stevenson DK, Tanasichuk R,

Tang Q, Watters DL, Wheeler J. Taking stock: an inventory and review of world herring stocks in 2000. In: Funk F, Blackburn J, Hay D, Paul AJ, Stephenson R, Toresen R, Witherell D (eds). *Proceedings of the 18th Lowell Wakefield fisheries Symposium, Herring 2000: expectations for a new millennium*. University of Alaska Sea Grant College Program, AK-SG-01-04, Fairbanks. 2000; 381-454.

- 小林時正.太平洋ニシンの集団遺伝学的特性と種内分化 に関する研究.遠洋水産研究所研究報告 1993; 30: 1-77.
- Hay DE. Reproductive biology of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985; 42: 111–126.
- 16) Slotte A, Johannessen A, Kjesbu OS. Effects of fish size on spawning time in Norwegian spring-spawning herring. *J. Fish Biol.* 2000; 56: 295–310.
- Óskarsson GJ, Kjesbu OS, Slotte A. Predictions of realized fecundity and spawning time in Norwegian springspawning herring (*Clupea harengus*). J. Sea Res. 2002; 48: 59–79.
- 18) Almatar SM, Bailey RS. Variation in the fecundity and egg weight of herring (*Clupea harengus* L.). Part I. Studies in the Firth of Clyde and northern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 1989; **45**: 113–124.
- Hempel G, Blaxter JHS. Egg weight in Atlantic herring (*Clupea harengus* L.). J. Cons. Int. Explor. Mer. 1967; 31: 170–195.
- 20) Blaxter JHS, Hempel G. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). J. Cons. Int. Explor. Mer. 1963; 28: 211–240.
- 21) 菅野泰次.日本周辺海域に分布するニシンの系統群とその生態.栽培技術研究報告 1983; 12: 59-69.
- 22) 大河内裕之,児玉純一,永島 宏,兜森良則,岩本昭 雄.本州の太平洋沿岸におけるニシン放流魚の移動生態 と産卵回帰.栽培資源調査検討資料16,社団法人日本栽 培漁業協会,東京.2003;46 pp.
- 23) Okouchi H, Yamane S, Aritaki M. Migration ecology of the herring *Clupea pallasii* after spawning in Miyako Bay and homing in the following year. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2008; 74: 389–394 (in Japanese with English abstract).
- 24) Kanno Y. Comparison of age composition, sex ratio and growth rate among populations of herring *Clupea pallasii* in the far eastern waters. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1989; 55: 583–589 (in Japanese with English abstract).
- 25) 高柳志朗,石田良太郎.石狩湾系ニシンの繁殖特性.北 海道立水産試験場研究報告 2002; 62: 79-89.
- 26) 飯塚 篤. 厚岸湾におけるニシンの発生幼期の生態. 北 海道区水産研究所研究報告 1966; 31: 18-63.
- 27) Shirafuji N, Nakagawa T, Murakami N, Ito S, Onitsuka T, Morioka T, Watanabe Y. Successive use of different habitats during the early life stages of Pacific herring *Clupea pallasii* in Akkeshi waters on the east coast of Hokkaido. *Fish. Sci.* 2018; 84: 227–236.
- 28) 清水洋平,髙橋 洋,高柳志朗,堀井貴司,山口幹人, 田中伸幸,田園大樹,瀧谷明朗,川崎琢真,高畠信一, 藤岡 崇,三宅博哉.北海道周辺沿岸海域において産卵 するニシン(Clupea pallasii)のmtDNA情報を用いた 集団構造の検討.北海道水産試験場研究報告 2018;94: 1-40.
- 29) 高柳志朗,石田良太郎,佐々木正義.石狩湾ニシンの生態と資源変動(総特集ニシン科魚類一繁殖生態と資源変動).月刊海洋 2001; 33: 246-251.
- 30) 干川 裕,田嶋健一郎,川井唯史.ニシン産卵床の形成

に及ぼす植生と地形の影響.北海道立水産試験場研究報告 2002; **62**: 105-111.

- 31) 干川 裕,田嶋健一郎,川井唯史,桑原久実,金田友 紀.ニシン産卵床の水温・塩分と産卵時期の推定について、北海道立水産試験場研究報告 2002; 62: 113-118.
- 32) 近藤平八,中山信之.北海道太平洋岸におけるニシン標 識放流試験.北水試月報 1958; 15: 354-362.
- 33) Sato S. The Pacific herring *Clupea pallasii* in Akkeshi Bay and Lake Akkeshi. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1944; 12: 194–201 (in Japanese).
- 34) 高柳志朗,山口幹人,石田良太郎.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(ニシン特集).北海道立水産試験場研究報告 2010; 77: 13-20.
- 35) McQuinn IH. Metapopulations and the Atlantic herring. *Rev. Fish Biol. Fish.* 1997; 7: 297–329.
- 36) Blaxter JHS. The herring: a successful species? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985; 42: 21–30.
- 37) Slotte A. Differential utilization of energy during wintering and spawning migration in Norwegian spring-spawn-

ing herring. J. Fish Biol. 1999; 54: 338-355.

- 38) Johnston TA, Leggett WC. Maternal and environmental gradients in the egg size of an iteroparous fish. *Ecology* 2002; 83: 1777–1791.
- 39) Hjort J. Fluctuation in the great fisheries of the northern Europe viewed in light of biological research. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 1914; 20: 1–228.
- 40) Kiørboe T, Munk P, Richardson K, Christensen V, Paulsen H. Plankton dynamics and larval herring growth, drift and survival in a frontal area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1988; 205–219.
- 41) 佐々木正義,石田良太郎,高畠信一,高柳志朗.豊度決 定要因としての生活環境:石狩川河口域周辺の海洋構造 と餌生物の時空間的分布.水産海洋研究 2005;69:115-118.
- 42) 千村昌之. 宮古湾におけるニシンの初期生態と加入量変 動. 水産海洋研究 2005; 69: 121-122.
- 43) Dushkina LA. Influence of salinity on eggs, sperm and larvae of low-vertebral herring reproducing in the coastal waters of the Soviet Union. *Mar. Biol.* 1973; 19: 210–223.